

論文審査の結果の要旨

論文提出者氏名 黒田 啓行

温帯には寒冷と乾燥に晒される冬季があるため、生物にとって越冬のタイミングは重要な適応度要素であり、多くの昆虫ではホルモン調節により特定の発育段階で休眠に入る。ところが、本研究の対象であるサイカチ *Gleditsia japonica* の種子を捕食するサイカチマメゾウムシ *Bruchidius dorsalis* は、長野・東北などの寒地ではほぼ単一の発育段階（終齢幼虫）で越冬するのに対して、南関東などの暖地では卵と蛹以外のさまざまな発育段階で越冬するという、越冬態多型が見られる。このような越冬時の齢構成における個体群内／個体群間の多様な変異の生成機構を明らかにすることは、休眠を中心とした昆虫の季節適応の、より包括的な全体像の解明につながると期待される。

本論文は、このサイカチマメゾウムシの越冬態多型現象に焦点を当て、個体群動態と生活史の進化という従来別々に研究されがちだった2つの分野を同時に扱い、野外での実態調査／昆虫の生活史特性を調べる環境制御実験／個体群動態と生活史スケジュールの進化を予測するモデル解析、という3つのアプローチを統合した、総合的な視点に立った研究である。その大きな目的は、サイカチマメゾウムシの越冬生態の諸プロセスを明らかにし、その生活史スケジュールの進化と個体群動態を定量的に予測することである。

本論文の構成は、第1章の序論で本研究の背景となる昆虫の越冬と休眠に関する研究を概括した後、第2章で、暖地・寒地の2地域におけるサイカチマメゾウムシの生活史の実態について報告する。第3章では、東北地方から関東に渡る東日本諸地域での越冬態を調査すると同時に、暖地で越冬態多型が生じる個体群過程を、野外実験によって明らかにしている。さらに、第4章と5章で、幼虫休眠と成虫の繁殖休眠を実験的に誘導し、地域個体群ごとの臨界日長の地理的変異を室内実験により分析した。また第6章では、低温条件下での発育段階別の生存率によって、低温耐性を調べている。以上の結果をもとに、第7章で、本種の個体群動態を記述する時間構造化モデルを作り、越冬態多型が生じる個体群過程とその地理的変異についての解析を試み、第8章で、そのモデルの記述力の高さを活かして、本種の最適な休眠のタイミング（進化的に安定な戦略）を定量的に解析している。

具体的な発見・成果としては、まず第2章では神奈川県相模原市（暖地）と長野県辰野町（寒地）で行った各々5年ないし4年間の毎月の野外調査により、両地域におけるサイカチマメゾウムシの生活史の実態を明らかにした。その結果、相模原では、8月上旬に結実したサイカチの樹上の豆果（莢）に産卵が見られ、9月下旬以降に第1世代が羽化する。早く羽化した第1世代が越冬前に繁殖し第2世代を産するため、越冬時の齢構成には第1世代成虫と第2世代幼虫（若齢・終齢が混在）の多様なステージによる越冬態多型が生じる。一方、辰野では気温が低いため、サイカチの種子の成長が2～3週間遅れる。そのため、サイカチマメゾウムシが当年産の寄主マメを利用できるのは8月中旬以降となり、その頃産卵された第1世代は、終齢幼虫で休眠に入って越冬する（秋が暖かかった年は成虫が少し混じる）。そのため、越冬態は単純な構成となることが分かった。この点は、第3章の東北地方から関東に至る5地域を新たに加えた調査でも、東北地方では単一の発育段階（終齢幼虫もしくは成虫）での越冬、関東地方では越冬態多型が見られ、広く一般に当てはまることが示された。

第4章～第5章では、越冬戦略を解明する上で重要な休眠特性について、制御環境下での実験を行っている。まず、第4章で、短日条件下（24℃では12L以下の日長、20℃では12.5L以下の日長）で終齢幼虫における休眠誘導を確認し、日長を感受する時期は卵後期から1齢幼虫初期にかけてであった。よって、越冬中の終齢幼虫は休眠状態にあることが分かった。さらに、東北地方から関東にかけての個体群間の比較により、北の方ほど南よりも休眠誘導率が高いという地理的変異を示した。第5章では、上記の実験で幼虫休眠に入らず羽化した成虫について精巣・卵巣の成熟度を調べたところ、成虫は短日条件下で繁殖休眠に入ることが分かった。よって、越冬時の成虫は繁殖休眠状態にある。日長を感受する発育段階は成虫羽化から5日以内で、幼虫休眠同様、北の方が南よりも繁殖休眠率が高かった。幼虫休眠と成虫の繁殖休眠の2つを併せ持つ昆虫は非常に稀であり、卵期と蛹期をさけて越冬するための二重のフェイル・セーフ機能として、本種のユニークな休眠特性が明らかとなった。

また、第6章では、それぞれの発育段階での越冬時の生存率を調べたところ、野外ではすべての齢の幼虫および成虫で95%以上の高い生存率が確認された。また通常は越冬しない卵期・蛹期の耐寒性を調べるために5℃で100日間保存したところ、卵期・蛹期での生存率は他の発育段階よりも有意に低く、また羽化した後の産卵数も少ない等、これらの耐寒性の低さが示された。

第7章では、日齢ベースの時間構造化モデルを構築し、本種の1年を通じた個体群動態のモデルを解析した。ここでは、昆虫の発育は日毎の気温（ひいては有効積算温量）に依存し、繁殖率と死亡率は季節と発育段階に応じて変化する。また、本種の休眠性や発育速度などの生活史パラメタの値は、上述の室内実験により求めた。これらの条件下で、暖地・寒地の気温差と寄主種子量の季節消長を考慮すると、寒地条件下では年2化で単純な越冬態構成になり、暖地条件下では年3化で、さまざまな越冬態の混合になるという実態によく適合する予測が得られた。

さらに、第8章で、この記述力の高い時間構造化モデルを用いて、本種の最適な休眠スケジュールを求めた。本種は卵や蛹では越冬できないと仮定し、変異型の侵入可能性を調べることで、進化的に安定な幼虫休眠・繁殖休眠に入る時期（タイミング）を求めた。その結果は、野外調査や室内実験による休眠スケジュールときわめて良く一致した。さらに、最適な休眠スケジュールを持つときの個体群動態を計算してみると、暖地では越冬態多型が生じ、寒地では単一の越冬態が示された。すなわち、越冬態に見られる個体群内／個体群間変異は、それぞれの地域で適応的な越冬戦略を本種が示した結果であることが解明された。

第9章は総合考察で、本研究で得られた成果の相対的位置づけが考察されている。

このように、本論文は、野外調査／実験分析／定量的なモデル解析という3つのアプローチを統合した総合的な研究であり、進化生態学分野では貴重なものである。得られた結果の数々は、温帯での植食性昆虫の生活史の進化を理解する上ですべて重要な現象ばかりであり、その一部はすでに欧米の専門誌に掲載されている。したがって、本審査委員会は博士（学術）の学位を授与するにふさわしいものと認定する。