

[別紙2]

論文審査の結果の要旨

申請者氏名 笹川幸治

繁殖形質の分化は種分化の重要なプロセスの一つである。理論と実証的研究により、これらの形質の進化には性選択が大きく関与することが示唆されている。性選択は3つのメカニズム、すなわち、精子競争（雄間競争）、隠れた雌の選択、雌雄の利害対立、によって起こり、それらは相互に排他的でないと考えられている。近年の多くの研究によって、繁殖形質進化の主要因は種レベルで多様であり、この分野の知見はまだ不十分であることが示唆されている。このため、繁殖形質進化のメカニズムを解明するためには、個々の分類群における繁殖形質の記載と種間の比較研究が重要である。

ナガゴミムシ族は鞘翅目オサムシ科の中で最も多様化した一群である。この族は約2500種を含み、陸上のほとんど全ての生息環境で優占している。これまでの分類学的研究によって本族の交尾器形態の多様性が明らかにされてきた。しかしながら、それらの進化のプロセスやメカニズムに関する研究はほとんど行われていない。本論文は、ナガゴミムシ族の多様な繁殖形質を記載してそれらを類型化し、繁殖形質間の関連性を明らかにし、それらの進化メカニズムを性選択の観点から論議している。

本論文は序論、それに続く3章、および総合考察から構成されている。序論では、繁殖形質の多様性とその進化の研究を概観し、その応用的な侧面を述べ、ナガゴミムシ族の特徴を概説している。

1章では、雄の射精物（精包と精子束）と交尾器形態（雄の内袋[挿入器]、雌の受精囊[精子貯蔵器官]）の形態的特徴を記載し、形質間に形態的関連性があることを示した。調べた全ての種で精包と精子束の形成を認めている。精包は雌交尾器内における相対的大さと交尾栓の有無によって3タイプ（小型交尾栓無し、大型交尾栓無し、大型交尾栓有り）に分類している。精子束は棒状の架体と架体上の個々の精子からなり、架体、精子ともに種レベルで多様化していた。架体は3タイプ（左螺旋、右螺旋、螺旋構造なし）に、架体上の精子は2タイプ（鞭毛状、膜状）に分けていた。雄交尾器の内袋は、内袋の形態と射精孔の向きから4タイプ（筒型、マルガタナガゴミムシ型、屈曲型、ヨリトモナガゴミムシ型）に分けた。雌の受精囊は形態から5タイプ（筒型、風船型、右螺旋型、左螺旋型、伸長型）に分けている。精包と雄交尾器の間に次のような形態的相関を認めている。すなわち、大きい屈曲した内袋を持つ種は大きい交尾栓を有する精包を形成するのに対して、細く真直ぐな内袋を持つ種は小型の精包を形成する。この結果は、内袋と精包の間の相關した進化を示唆する。さらに精子束と受精囊の間の関連性の

存在も明らかにしている。すなわち、精子束の長さと受精囊の長さの間には有意な正の相関があることを示し、精子束と受精囊の間における相関した進化を示唆した。

2章では、ナガゴミムシ族の系統を、*wingless* と 28SrDNA の2つの核遺伝子を使って調べている。1遺伝子による解析では低い解像度しか得られなかつたが、2遺伝子の合計データを用いることによって、ナガゴミムシ族の分子系統樹が高解像度で得られた。この結果に基づいて、ナガゴミムシ族の系統における新しい知見を示すとともに、本族の分類について議論している。

3章では、ナガゴミムシ族の分子系統樹を用いて繁殖形質の進化過程を復元し、形質間の相関を独立比較法によって調べている。進化過程の復元では、種レベルのデータの不足から、深い分岐における形質状態を明らかにすることが出来なかつた。しかしながら、独立比較法によって、雄の内袋の体積と雌の受精囊長の間、精子束長と雌の受精囊長の間、精子束長と雄の内袋体積の間でそれぞれ正の相関があることを示した。本族では雄の内袋と雌の受精囊は物理的に接触しないので、内袋体積と受精囊長の相関はこれら2形質の射精物を介した共進化の結果であることを示唆した。内袋体積と精子束長はともに雌の受精囊に対して正のアロメトリーを示した。これは雌雄の繁殖形質間の共進化を扱った過去の研究のほとんどが、雌の繁殖形質が雄のそれに対して正のアロメトリーを示すことを報告しているのと対照的である。理論と実証的研究から、雌の繁殖形質に認められる正のアロメトリーは異性間淘汰（隠れた雌の選択や雌雄の利害対立）の結果であることが示唆されているので、雄繁殖形質の正のアロメトリーはナガゴミムシ族の繁殖形質進化における精子競争（雄間競争）の相対的強さを示唆しているのかもしれないと考察している。

総合考察では、雌雄の繁殖形質の相関進化の研究における本論文の位置づけ、繁殖形質の進化と種分化の関係についての論議、および今後の課題を示した。雌雄の繁殖形質の相関進化はそれらが接觸しない場合でも起こり、雄の射精物の介在が示唆されていた。本論文は射精物の計測・類型化を行い、それを含めた相関を初めて詳細に示した。また、繁殖形質が特殊化している系統、すなわち性選択が強くはたらいていると推定される系統では種レベルの多様性が高く、著しい多様性を生み出すメカニズムの中に、性選択による繁殖形質進化とそれに基づく生殖隔離が含まれる可能性を論議している。

このように、本論文は、多様な交尾器形態を持つオサムシ科昆虫の1族を材料にして、直接接觸することのない雌雄の交尾器形態の相関進化が雄の射精物を通して起こることを示唆した実証的研究であり、繁殖形質の分化を通じた種分化の研究に大きく貢献するものである。また、本族は農林業害虫の天敵を含むので、その分類学的知見は害虫の総合管理に必要な新知見を含むことになる。これらのことから、審査委員一同は、本論文が学術的にも応用的にも価値が高く、博士（農学）の学位論文に値すると判断した。