

論文の内容の要旨

論文題目 : Evolutionary analysis on host utilization patterns in New World seed beetles

(Coleoptera: Chrysomelidae:Bruchinae)

(新大陸産マメゾウムシにおける寄主植物利用パターンの進化学的解析)

氏 名

加藤 俊英

第1章：導入

植食性昆虫は既知の陸上生物の 25% を占める。この莫大な多様性がどのように生じたのかを明らかにすることは、地球上に見られる生物多様性の成因を知る上で大変興味深い問題である。

植食性昆虫の 70% 以上の種は、特定の 1 種あるいは数種の近縁な植物のみを利用すると考えられている（以下スペシャリスト種）。陸上植物もまた極めて多様性が高い生物群であることから、陸上植物にスペシャリスト化することが植食性昆虫の多様化の主要な要因であるという仮説が提唱されてきた。

植食性昆虫には近縁種と比較して著しく多様な寄主植物を利用する種（以下ジェネラリスト種）が見られることが経験的に知られている。もし植食性昆虫の多様化がスペシャリスト化によって起こるのであれば、ジェネラリスト種からスペシャリスト種へ向かう進化の方向性があることが予想されるが、近年の分子系統解析に基づく研究の結果、ジェネラリスト種がスペシャリスト種から進化するというスペシャリスト化と逆のパターンが広範に見られることが明らかになってきた(Morse and Farrell 2005; Yotoko *et al.* 2005; Cho *et al.* 2007; Winkler and Mitter 2008)。もしこのような食性の拡大が頻繁に起こるのであれば、食性拡大—スペシャリスト化—再度の食性拡大というサイクルが繰り返されることで植食性昆虫の多様性は飛躍的に高まると考えられる。そのため、食性の広さの違いがどのような要因によって進化するのかを明らかにすることは、植食性昆虫の多様化過程を明らかにする上でも重要であるといえる。

本研究では、産卵習性や寄主利用などの基礎生態情報の解明が進んでおり、ジェネラリスト種とスペシャリスト種を含む新大陸産のマメゾウムシ Acanthoscelidina 亜族（ハムシ科、マメゾウムシ亜科）に着目し、Acanthoscelidina 亜族全体の寄主植物利用の進化過程を推定するとともに、その中の特定の属について食性の広さ

に着目し、その進化過程を明らかにすることで、植食性昆虫の多様化過程とジェネラリスト種の進化に関与している生態学的要因を推定することを目的とした。

第 II 章：新大陸産マメゾウムシ *Acanthoscelidina* 亜族における寄主利用進化と多様化過程の推定

Acanthoscelidina 亜族はマメゾウムシの中で最も多様性が高い亜族であるが、亜族内の系統仮説は未だ得られていない。そこでまず、新大陸産 *Acanthoscelidina* 亜族マメゾウムシのうち、主要な 8 属計 53 種のミトコンドリア 12–16S リボソーム RNA コード領域の一部配列を決定し、リボソーム RNA の二次構造を考慮したアライメントを行った上で系統解析を行った。

次に本亜族の食性進化全体の傾向を明らかにするために、祖先形質復元によって本族の寄主利用変化の変遷を推定し、さらに Permutation tail probability test (PTP 検定) によってマメゾウムシが植物の科・亜科及び連に対して保存的な利用を示すかを検定した。

加えて、マメゾウムシに対して毒性を示すことが報告されている植物の非タンパク質構成アミノ酸 4 種 (L-カナバニン、アルビジン、Djencolic acid、N-acetyl Djencolic acid) について、その存在がマメゾウムシの寄主利用進化パターンに影響を与えているかを検証するべく、マメゾウムシの系統のそれらのアミノ酸に対する保存性を示すかを PTP 検定によって検証した。

ベイズ法に基づく分子系統解析によって推定された *Acanthoscelidina* 亜族の系統関係には従来の分類体系との不整合が見られた。PTP 検定の結果、本亜族において、植物の科・亜科レベルの寄主利用は従来考えられていたよりも保存的であることが明らかになった。分子系統解析において、従来の分類体系と不整合を示す部分の多くは、形態形質が多岐に渡っている種がクレードを形成したものであったが、それら形態的に多岐にわたるマメゾウムシでも利用する植物は科・亜科レベルで有意に保存されていた。

マメ亜科を利用する一部の系統では寄主植物の連レベルでの系統保存性が失われていることが明らかになったが、非タンパク質構成アミノ酸についての PTP 検定の結果、この系統のマメゾウムシは L-カナバニンに対して系統保存的なパターンを示し、マメゾウムシがこのアミノ酸を含む植物の間で頻繁な寄主シフトを起こしている可能性が示唆された。解析した他の 3 種の非タンパク質構成アミノ酸についても、マメゾウムシが系統保存的な利用を示すことが明らかになった。

これらの結果より、本族の寄主利用は非タンパク質構成アミノ酸など寄主の二次代謝産物の影響を受けており、二次代謝産物が類似した寄主植物間での寄主シフトが多様化をもたらしている可能性が示唆された。

第 III 章： *Mimosestes* 属マメゾウムシにおける食性進化の解析

次に、個別の属で食性の広さがどのように進化したかを推定するため、*Acanthoscelidina* 亜族の中でも基礎生態情報の蓄積が進んでおり、ジェネラリスト種を多く含む *Mimosestes* 属の食性進化過程の解明を試みた。*Mimosestes* 属は主にマメ科ネムノキ亜科アカシア属の植物を寄主として利用しているが、アカシアとは系統的に離れた *Prosopis* 属と、さらに系統的に遠いマメ科ジャケツイバラ亜科の *Parkinsonia* 属を利用する種が知られている。本研究に用いた *Mimosestes* 属の既知種 13 種と未記載種 1 種は 11 種がアカシア、*Prosopis* 属、*Parkinsonia* 属のいずれか一つのみを利用するが、3 種はアカシア、*Prosopis* 属、*Parkinsonia* 属のいずれも利用する、という寄主利用を示す。まず、14 種の *Mimosestes* 属について、ミトコンドリア 2 領域(16S–12SrRNA 領域、COI 遺伝子)と核遺伝子(EF1

α)の配列を決定、ベイズ法による分子系統解析に基づいた祖先形質復元を行って寄主利用の進化過程を推定した。その結果、*Mimosestes* 属の祖先的な寄主利用はアカシア属であり、*Prosopis* 属、*Parkinsonia* 属の利用は属内で合計4回独立に派生したこと、そのうちの3回では複数属の植物を利用する食性の広い種が独立に進化してきたことが示された。進化モデルを用いたベイズ推定の結果、寄主利用は系統保存的ではないこと、食性の広さに明確なジェネラリストからスペシャリストへ、あるいはスペシャリストからジェネラリストへと向かう方向性が見られないことが明らかになった。

次に植食生昆虫の寄主利用に強く影響を与えると考えられ、*Mimosestes* 属内で種間変異が見られる産卵習性に着目し、食性の広さに産卵習性が影響を与えているかを種間比較法によって検討した。本属のマメゾウムシには、未成熟の莢上のみ産卵するタイプと、未成熟な莢と完熟した莢両方に産卵するタイプの2タイプの産卵習性があることが野外観察から明らかになっている。系統によるバイアスを除去した上で食性の広さと産卵習性の相関を検定したところ、産卵習性と食性の広さの間に相関を仮定したモデルの方が、無相関モデルよりもより説明力が高かった。このことから、未成熟な莢と完熟した莢両方に産卵する性質を獲得したことが、本属の食性を広げる上で重要な意味を持つ可能性が示唆された。

第IV章：総合考察

第II章の結果より、Acanthoscelidina 亜族の寄主利用は寄主植物の二次代謝産物の影響を強く受けていることが示された。一方、第III章の結果は、スペシャリスト種からジェネラリスト種が進化し得ることを示しており、さらに*Mimosestes* 属内で植物の亜科、属レベルの寄主利用変化が複数回起こっていることから、二次代謝産物で決定された寄主植物の潜在的な利用能力がスペシャリスト化の後も保存されていることが頻繁な寄主利用変化とジェネラリストの進化をもたらす可能性が示された。

Morse and Farrell (2005)によって、Acanthoscelidina 亜族に含まれる *Stator* 属において、莢内部に侵入して種子表面に産卵する種が広い寄主利用範囲を持つことが示されているが、このような産卵習性はマメゾウムシの中でも非常に特異なものであり、マメゾウムシ全体には一般化できないと考えられる。そこで、総合考察として第III章で見られた産卵習性と食性の相関と野外観察の結果より、産卵習性の変化と食性の拡大を説明するより一般的な仮説の構築を試みた。第III章の結果においてジェネラリスト種の *Mimosestes* 属に利用される植物の殆どが、結実後も莢が裂開せず、長期間種子が利用可能な状態にある。*Stator* 属の場合も種子表面に産卵する種は長期間に渡って樹上の果実内の種子を利用可能であることが野外観察の結果明らかになっており、長期間に渡って種子を利用可能にする性質の進化が、結実期がずれている広範な植物を利用可能にするとともに、潜在的な寄主植物へのメスの産卵を可能にし、ジェネラリスト種の進化をもたらした可能性が考えられる。これらの結果より、ジェネラリスト化→スペシャリスト化の反復が新大陸産マメゾウムシの多様化をもたらした可能性が示された。