

称号及び氏名 博士（理学） 定清 奨

学位授与の日付 平成 24 年 3 月 31 日

論文名 Effects of overwintering and host plant on establishment and evolution
of an alien bruchid
Acanthoscelides pallidipennis

論文審査委員 主査 石原 道博 准教授
副査 谷田 一三 教授
副査 難波 利幸 教授
副査 八木 孝司 教授

論文要旨

第 1 章 序論

近年の人間活動の増加は、本来の生息地から離れた地域へ侵入する外来種の増加をもたらした。このような外来種の存在は侵入地の生物群集や生態系に多大な影響を及ぼす。しかし、侵入したすべての外来種が定着するわけではなく、定着に成功し分布を拡大できるのは一部の種のみである。また外来種は侵入後に侵入地の環境に適応しなければならない。どのような環境要因が外来種の定着と進化に影響するのかを解明することは、進化生態学的にも保全生物学的にも重要である。

イタチハギマメゾウムシ (*Acanthoscelides pallidipennis*) は北米原産で 1940 年代後半に日本に侵入した外来種であり、日本では同じく北米原産のイタチハギ (*Amorpha fruticosa*) のみを寄主植物として利用する。成虫はイタチハギの莢上に産卵し、孵化した幼虫は種子の中に侵入する。幼虫は種子内部だけを食べて発育し、成虫に羽化すると種子に穴を開けて外に出る。イタチハギの莢は通常種子を 1 つだけ含み、種子 1 つにつき 1 匹のイタチハギマメゾウムシの幼虫が発育できる。

本研究では、本種の定着や進化に影響を与えると考えられる 2 つの環境要因、すなわち寄主植物であるイタチハギの形質と温帯地方である日本の季節環境に注目し、休眠時のエネルギー消費がその後の形質に負の影響を及ぼすか (2、3、7 章)、植物のフェノロジーや休眠タイミングなどの緯度によって異なる季節環境に局所適応しているか (4 章)、緯度によって異なるイタチハギの種子サイズが本種の形質や越冬中の生存率に影響するか (5、6、7 章) を検証した。

第 2 章 休眠によって生じる形質へのコスト

休眠は代謝の低下や低温耐性の向上によって越冬中の生存率を上げるなどの利益をもたらす一方

で、維持コストがあり、休眠後の形質に負の影響をもたらす可能性がある。そのため、休眠を経験する世代（休眠世代）の形質は休眠を経験しない世代（非休眠世代）よりも負の影響が生じると考えられる。そこで休眠世代と非休眠世代を人為的に作り出し、成虫の形質を比較した。休眠世代は非休眠世代に比べて成虫の体サイズと産卵数が有意に減少した。また体サイズと産卵数は正の相関を示した。この結果はメスに休眠のコストが存在することを明らかにした。

第3章 オスを介したメスの繁殖形質への間接的な休眠のコスト

これまでの研究ではオスについての休眠のコストの影響は見逃されてきた。もし休眠がオスにもコストが生じさせる場合、そのコストが交尾時にメスに渡される栄養物を通じて、間接的にメスに対しても影響する可能性がある。そこで休眠世代と非休眠世代のオスとメスを組み合わせてペアにして、メス成虫の繁殖形質を比較した。その結果、休眠オスと交尾したメスの産卵数はメスが休眠しているかどうかに関わらず、非休眠オスと交尾したメスよりも有意に少なかった。この結果は休眠がオスに対してもコストをもたらす、メスは休眠からの直接的なコストだけでなく、オスからも間接的なコストを受けていることを示した。

第4章 緯度によって異なる季節変化への急速な適応

温帯地方には季節があり、外来種は季節環境に適応する必要がある。特に昆虫の生活環において、寄主植物のフェノロジーとのずれ、および休眠に入るタイミングのずれは適応度を低下させる。前者の場合、産卵や幼虫の発育に適した時期を逃してしまうことになる。後者の場合、休眠に入るのが早すぎると長期休眠によるコストや世代数の減少が引き起こされる。また生活環が遅れると、休眠に入る前に冬が来てしまい、越冬に失敗する可能性が高くなる。本種の休眠は日長によって制御されており、臨界日長よりも短い条件下で休眠が誘導される。季節の進行は高緯度ほど遅れるだけでなく、高緯度ほど日長の季節変化が大きいため、緯度の異なる個体群ごとに局所的な日長変化や寄主植物のフェノロジーに適応する必要がある。本種が日本侵入後に局所適応が生じているかを調べるため、緯度の異なる3箇所で2010年の6月から10月まで野外調査を行い、植物のフェノロジーや本種の生活環を記録した。また同じ集団を用いて、休眠誘導の日長反応の違いがあるかを実験的に調べた。

その結果、寄主イタチハギのフェノロジーは緯度によって異なっており、本種の生活環もその違いに同調していた。低緯度の集団はイタチハギのフェノロジーが早くから始まるため、本種の産卵も早い時期に生じることで2化性の生活環が可能であった。高緯度の集団ではイタチハギのフェノロジーが遅れて始まるため、本種は1化性の生活環しかできなかった。また室内飼育実験の結果、低緯度の集団ほどより短い日長で休眠に入り、異なる緯度の個体群間に遺伝的な違いがあることが示された。このような集団間の形質の違いは、侵入後に各緯度の季節環境に適応した結果、進化したと考えられる。

第5章 種子サイズに依存した体サイズの緯度クライン

ある形質が緯度クラインを形成しているかどうかは、外来種が侵入後に局所適応した結果、進化したかを検証するためによく用いられる。しかしながら、緯度クラインの形成は必ずしも進化の結果起こるわけではない。例えば餌の質は可塑的に昆虫の体サイズに強く影響する。もし餌の質

に緯度クラインがあるならば、それに伴って体サイズも緯度クラインを示す。本種はイタチハギの種子内だけで発育するため、体サイズは種子のサイズに強く影響されると考えられる。そこで、日本の 24 箇所からイタチハギの種子を採集し、その重量を計測した。また本種が定着していた 13 集団で体サイズを計測した。その結果、体サイズに緯度クラインが示された。ところがイタチハギの種子重量は、本種が定着している集団では緯度クラインが示されたが、定着していない集団では示されなかった。

この体サイズクラインが遺伝的分化の結果なのか、それとも表現型可塑性の結果なのかを調べるため 2 つの室内実験を行った。まず緯度の異なる 3 つの集団を 22 °C、16L:8D の同一環境下で 14mg 以上の大きな種子で発育させた。その結果、体サイズには集団間で有意な違いはなかった。次に幼虫を様々な重量の種子で発育させ、体サイズを計測した。その結果、体サイズは育った種子が重ければ増加した。これらの結果から、体サイズクラインは局所適応による集団間の遺伝的分化の結果ではなく、種子サイズに依存して生じる表現型可塑性の結果であることが明らかとなった。

第 6 章 種子重量と温度が体サイズに与える影響

第 5 章でイタチハギの種子重量が本種の体サイズを決める重要な要因であることが明らかになった。しかし、温度もまた体サイズと発育期間に影響を与えることがわかっている(温度-サイズ則)。温度が本種の体サイズと種子重量の関係を変化させるかもしれない。そこで、種子重量と温度を同時に操作し、体サイズと発育期間への影響を調べた。また緯度の異なる 3 つの集団を用いることで、体サイズへの影響が個体群間で異なるのかを調べた。

緯度の異なる 3 集団から採集したイタチハギから羽化した成虫から卵を得た。卵は様々な重量の種子に移植し、異なる 3 つの温度条件下 (18、22、26 °C) で維持した。成虫が羽化したならば、発育期間と体サイズを記録した。また 140 日以内に羽化して来なかった個体を非羽化個体とみなし、羽化率を記録した。

すべての温度条件で羽化率は種子重量とともに増加したが、18 °C で育った個体の羽化率は他の 2 つの温度条件に比べて低かった。発育期間は温度が高いほど短くなった。体サイズは種子重量とともに増加した。ほとんどの集団と温度条件間では、種子重量と体サイズの関係に変化はなかった。これらの結果から、温度は発育期間には影響するが、体サイズと種子重量の関係にはほとんど影響しないことがわかった。

第 7 章 越冬する緯度と種子サイズが冬季の生存とその後の形質に及ぼす影響

第 5 章の研究から、イタチハギの種子重量は本種が定着している集団のみで緯度クラインを示すことがわかった。これは冬季環境が厳しい高緯度と小さい種子で成長することの不利さが定着を妨げた結果かもしれない。この可能性を検証するため、緯度と種子重量の違いが冬季の生存率とその後の形質に与える影響について調べた。なお局所適応の結果、個体群間で反応に違いが生じている可能性があるため、実験には緯度の異なる 2 つの集団を用いた。

高緯度と低緯度の集団を採集し、室内で第 3 世代まで飼育した。第 3 世代の卵は様々な重量の種子に移植し、休眠を誘導する条件下 (22 °C, 10L:14D) で維持した。2010 年の 10 月中旬にそ

これらの個体を再び高緯度と低緯度の採集地に戻し、野外で越冬させた。2011年4月、再びそれらを回収し、22°C, 16L:8Dの条件下で維持した。羽化した成虫から越冬中の死亡率を計測した。成虫は体サイズを計測した後にペアにして、集団と越冬緯度ごとに産卵前期間や産卵数、卵サイズなどの繁殖形質を計測した。

その結果、冬季死亡率と体サイズは種子重量のみに影響され、その他の要因には有意な効果はなかった。しかし、産卵数は越冬地と体サイズに強く影響を受けた。体サイズが大きいほど、産卵数は増加した。また体サイズの効果を補正しても、高緯度に導入された個体は低緯度に導入された個体に比べて、産卵数が有意に減少していた。これらの結果は、高緯度で小さい種子しか利用できない集団では、定着は厳しいことを示唆している。

第8章 総合考察

以上の結果から、1) イタチハギマメゾウムシは日本へ侵入後に緯度によって異なる季節環境に適応進化していたこと、2) 寄主であるイタチハギの種子重量が本種の体サイズに決める重要な要因であり、その結果、産卵数などの生活史形質にも影響したこと、3) 環境の厳しい高緯度では、休眠によるコストが大きいため、大きな種子を利用できる集団のみが定着に成功したことが明らかになった。

Papers:

1. Rapid seasonal adaptation of an alien bruchid after introduction: geographic variation in life cycle synchronization and critical photoperiod for diapause induction. Sadakiyo, S and Ishihara, M. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 140 <69-76>, (2011).
2. The role of host seed size in mediating a latitudinal body size cline in an introduced bruchid beetle in Japan. Sadakiyo, S and Ishihara, M. *Oikos*, (in press).
3. Cost of male diapause indirectly affects female's reproductive performance. Sadakiyo, S and Ishihara, M. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, (in press).
4. Cost of diapause on life-history traits under restricted resources in a multivoltine bruchid *Acanthoscelides pallidipennis* (Coleoptera: Bruchidae). Sadakiyo, S and Ishihara, M. *Annals of the Entomological Society of America*, (in press)

審査結果の要旨

近年の人間活動の増加は、本来の生息地から遠く離れた地域へ侵入する外来種の増加をもたらした。外来種は侵入先の生物群集や生態系に多大な影響を及ぼし、汎世界的な環境問題となっている。しかし、侵入したすべての外来種が定着するわけではなく、定着に成功するのは、ごく一部の種のみである。外来種が定着に成功するためには、侵入後に侵入地の環境に適応しなければならない。この適応の過程がどのようなものか、そしてどのような環境要因が適応を左右するかを明らかにすることは、保全生物学的な面だけでなく進化生態学的にも重要である。

本論文は、約60年前に日本に侵入し、定着している北米原産のイタチハギマメゾウムシについて、以下の点を明らかにした。

1. 休眠の経験はメスの繁殖に負の影響を及ぼす。休眠を経験したメス成虫は非休眠のメス成虫よりも体サイズが小さく、産卵数も少なかった。
2. 休眠のコストはオスにも存在し、交尾の際にメスに渡す栄養物を通して間接的にメスの繁殖に負の影響を及ぼす。
3. 緯度によって異なる気温・日長環境への適応が確認できた。緯度が異なる地域に侵入したそれぞれの個体群に、寄主植物の季節的成長に同調した生活環や地域固有の休眠誘導の光周反応が存在していた。
4. 本種成虫の体サイズは幼虫時に利用する寄主の種子サイズに依存し、大きな種子を利用すると成虫の体サイズも大きくなる。本種は高緯度ほど寄主の大きな種子を利用しているため、高緯度の個体群ほど体サイズが大きい。
5. 温度は発育期間には影響を及ぼすが、体サイズと種子サイズの関係に影響しない。
6. 冬季の幼虫死亡率は、種子サイズが小さいほど高くなり、メス成虫の産卵数は高緯度での越冬を経験した個体の方が、低緯度で越冬した個体よりも減少した。

これらの結果より、本種の定着には、本種が利用する寄主の種子サイズと越冬環境が重要であることが明らかになった。冬季環境の厳しい高緯度では、休眠のコストが大きくなるため、大きな種子を利用できる集団のみが定着に成功したと考えられる。

以上のように、本論文は、北米原産のイタチハギマメゾウムシの日本への定着と進化過程と、それを規定する主要な環境要因を明らかにした点で、優れた成果をあげており、保全生物学および進化生態学の研究に大きく貢献している。したがって、本学位論文審査委員会は、当該論文が博士(理学)の学位を授与するに相当すると結論した。