

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年4月1日現在

機関番号：10102

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2009～2012

課題番号：21770012

 研究課題名（和文） 食植性甲虫類における寄主幅拡大のメカニズム：
成虫による副食草の利用がもたらす効果

 研究課題名（英文） MECHANISM OF HOST-RANGE EXPANSION IN PHYTOPHAGOUS BEETLES:
EFFECT OF UTILIZATION OF SUBSIDIARY HOST PLANTS BY ADULT BEETLES

研究代表者

藤山 直之 (FUJIYAMA NAOYUKI)

北海道教育大学・教育学部・准教授

研究者番号：90360958

研究成果の概要（和文）：植食性甲虫類の寄主幅が拡大する過程を解明するために、「成虫による副食草の利用が幼虫の潜在的な寄主利用能力を向上させる」という仮説を設定し、野外調査と室内飼育実験により検証を試みた。得られた結果は全体として仮説に肯定的ではなかったが、成虫によるごく希な副食草利用によって幼虫の十分に高い成育能力が維持されている可能性と、ある食草上での成虫と幼虫の生死というレベルでのみ仮説が成立する可能性が示唆された。

研究成果の概要（英文）：The details of evolutionary process of host-range expansion by phytophagous beetles are largely unknown. In this research project, I hypothesized that the utilization of subsidiary host plants by adult beetles provides potential ability of larvae to develop on the novel hosts, and tried to test this hypothesis by field surveys and several laboratory experiments. Although only a part of results supported the hypothesis, it was suggested that the ability of larvae to develop on a potential host could be conferred by very rare utilization of the host by adults, and the hypothesis would be supported only for adults' and larval survival on a particular host.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,700,000	510,000	2,210,000
2010年度	500,000	150,000	650,000
2011年度	800,000	240,000	1,040,000
2012年度	500,000	150,000	650,000
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：進化生態学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：食植性昆虫、寄主植物特異性、寄主幅、パフォーマンス、エゾアザミテントウ、自然選択、多面発現、遺伝相関

1. 研究開始当初の背景

食植性昆虫は最も多様化したグループの一つである。あらゆる食植性昆虫は、ある決まった範囲の植物を利用するという寄主特異性を示すことより、食植性昆虫が示す多様性は異なる寄主植物への特殊化と放散を伴うニッチの細分化によって促進されてきた

と考えられている。このことから、食植性昆虫による特定の寄主植物への特殊化がどのように生じるかに関しては、現在までに多くの知見が蓄積されてきた。一方、特定の寄主植物への完全な特殊化は同時に、寄主変更などを伴うそれ以上の昆虫の多様化を難しくさせることを予測させるため、近年、食植性

昆虫の多様化の過程では特殊化に先立って繰り返し生じる寄主幅の拡大が重要であるという指摘が為されている。しかし、寄主幅の拡大がどのように生じるかという具体的なプロセスの理解は一部の例外を除きほとんど進んでいない。

食植性甲虫類は種数にして食植性昆虫のうちの1/3を占めるが、多くの種において幼虫に加えて成虫も植物を餌資源として利用し、さらに、成虫が幼虫と同一の寄主植物を利用するという特徴を示す。また、多くの食植性昆虫と同様に、幼虫の移動能力が成虫と比較して著しく低いため、幼虫による新たな寄主植物への移動は難しく、幼虫がどの食草で成育するかは雌成虫がどの植物に産卵するかによって決定される。

2. 研究の目的

本研究では、これまでに得られている知見に基づき、食植性甲虫類においては「成虫による副食草の利用が多面発現的に幼虫の寄主利用能力における前適応を準備し、寄主幅の拡大を促進する」という仮説を設定し、野外調査および室内飼育実験による基礎的データの蓄積を通じてその検証を試みた。一連の調査および実験から得られる知見に基づき、成虫による副食草の利用が幼虫の成育能力の向上および寄主幅の拡大に及ぼす具体的な効果とそのメカニズムを明らかにしたうえで、食植性甲虫類における寄主幅拡大の進化プロセスを明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

寄主植物利用パターンに地理的な変異が存在することがわかっているエゾアザミテントウとその寄主植物群を材料とした。エゾアザミテントウはチシマアザミ（キク科）を主な寄主とするが、ルイヨウボタン（メギ科）の利用頻度に地理的変異が存在し、北海道北部においてはルイヨウボタンは稀に成虫に加害されるのみであるとされる。さらに、秋口には成虫がミヤマニガウリ（ウリ科）を加害する場面があるが、自然条件下におけるこの植物上での幼虫の成育は報告されていない。これらの知見に基づき、ルイヨウボタンとミヤマニガウリを副食草として位置付けて研究を展開した。

(1) 副食草の利用状況と副食草利用能力との関係

以下に述べる2項目の調査より得られる一連の結果に基づき、各地点での成虫による副食草の利用頻度と幼虫の成育能力との間にどのような関係が見られるかを検討した。成虫がより頻繁に利用している副食草上で幼虫の成育パフォーマンスが向上していた

場合は、前述の仮説を支持する証拠となる。

①自然条件下での副食草の利用状況：北海道北部に位置する上音威子府（音威子府村）・溪和（下川町）・智東（名寄市）・上土別（土別市）・政和（幌加内町）・雨煙内（幌加内町）の6地点それぞれにおいて、3食草のうち2種以上が自生する調査区を設定した。各地点について2年間以上、エゾアザミテントウの活動時期である6月～9月に月1～2回の頻度で、各食草の資源量とエゾアザミテントウによる利用状況（越冬成虫による摂食と産卵・幼虫の成育・新成虫による摂食）を記録した。

②各地域集団の副食草利用能力の査定：上記6地点に生息するエゾアザミテントウ集団を材料として、3食草を餌とした場合の幼虫の成育パフォーマンスを実験室において測定した。各集団各食草につき最低50個体の幼虫を飼育し、羽化率・成育日数・蛹重（体サイズの指標）を記録した。

(2) 成虫と幼虫のパフォーマンス形質間の相関

エゾアザミテントウ雨煙内集団を材料とし、3食草上での成虫の繁殖パフォーマンスと幼虫の成育パフォーマンスを実験条件下で測定した。全10家族に由来する計150個体の幼虫を飼育し、成育状況（羽化率・成育日数・蛹重）を記録した。さらに、これらとは別に、同じ家族に由来する幼虫を代替食草であるヤマホロシ（ナス科）を餌として飼育し新成虫を得た上で、成虫を3食草を餌として飼育し、寿命と産卵数を記録した。さらに、成虫に関しては実験開始から2週間の摂食量を個体ごとに記録し、産卵効率（産卵数/摂食量）を算出した。成虫と幼虫それぞれのデータを対象に主成分分析を行ったうえで各家族の平均値を求め、成虫と幼虫のパフォーマンスの間の相関の様相を検討した。有意な正の相関が検出された場合に、前述の仮説が支持される。

(3) 副食草利用能力に関する人為選択実験

研究初年度に行った飼育実験を通じてミヤマニガウリ上での羽化率がやや低いことが明らかになったエゾアザミテントウ政和集団を材料として、ミヤマニガウリ上での幼虫の成育パフォーマンスを対象とした人為選択を実施し、これに伴って成虫の繁殖パフォーマンスがどのように変化するかを調査した。第1世代として20家族を準備し、計300個体の幼虫をミヤマニガウリを餌として飼育し成育パフォーマンスを記録した。同時に、これらの幼虫と兄弟姉妹関係にある幼虫300個体を極めて高い羽化率が達成できる代

替食草ヤマホロシを餌として飼育し新成虫を得たうえで、ミヤマニガウリ上での成虫の繁殖パフォーマンスを測定したとともに、これらを親として次世代を作成した。人為選択は、「低い羽化率」と「高い成長率（蛹重／成育日数）」の2つの形質に注目して実施した。第1世代においてミヤマニガウリ上で相対的に低い羽化率および高い成長率を示した各5家族を交配させ、第2世代の10家族を作成し、第1世代と同様の方法で飼育した。冬期は餌とする植物が準備できないことから、各年においては2世代の飼育が可能であった。また、成虫の繁殖パフォーマンスの測定は幼虫より1世代分遅れて計測することとなる。よって、3年間で2回の越冬を挟みながら計5世代に関するデータを蓄積した。幼虫を対象に実施した人為選択と同じ方向の変化が成虫の繁殖形質に認められた場合に、前述の仮説が支持される。

4. 研究成果

(1) 副食草の利用状況と副食草利用能力との関係

① 全ての調査区において、エゾアザミントウによる利用は各食草の資源量から期待されるランダムな利用頻度より有意にチシマアザミに偏って生じていた。ルイヨウボタンに関しては、全6地点のうち4地点において秋口に新成虫による摂食が、うち3地点ではごく低頻度ながら越冬成虫による摂食と産卵および幼虫の成育が観察されたことから、北海道北部での利用は低頻度ではあるものの、これまでの報告よりは頻繁であることが明らかになった。一方、ミヤマニガウリに関しては、自生が確認された5地点のうち4地点で秋口に新成虫による摂食が観察されたが、越冬成虫による利用および幼虫の成育は観察されなかった。

② 6集団の幼虫はルイヨウボタン上ではチシマアザミと同程度かそれ以上の成育パフォーマンスを示した。ミヤマニガウリを餌とした場合には、野外で新成虫による摂食が観察された4地点のうちそれぞれ2地点の幼虫は良好あるいは低い成育パフォーマンスを示し、新成虫による利用が観察されなかった1地点の幼虫の成育パフォーマンスはやや低く、この食草の自生が確認されなかった雨煙内の幼虫の成育パフォーマンスはチシマアザミを餌とした場合と同程度かそれ以上であった。

③ 幼虫のルイヨウボタン上での成育能力に関しては、3集団に関しては幼虫に直接作用する自然選択が関与している可能性が高く、仮説の検証材料とすることはできなかった。これらの例を除いて結果を俯瞰した場合、野外での新成虫による摂食の有無と幼虫の成育パフォーマンスの高低が一致した集団が

4例、一致しなかった集団が5例であり、全体として仮説は支持されなかった。

(2) 成虫と幼虫のパフォーマンス形質間の相関

成虫の繁殖パフォーマンスと幼虫の成育パフォーマンスとの間に有意な正の相関は検出されず（図1）、仮説は支持されなかった。

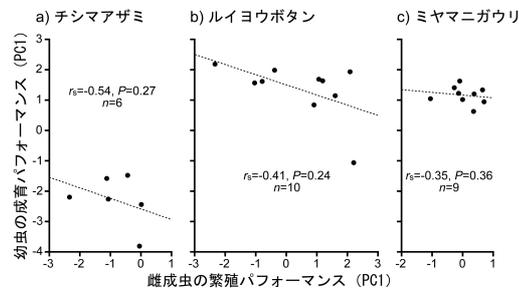


図1. 成虫と幼虫のパフォーマンス形質間の相関
成虫と幼虫それぞれの飼育結果について主成分分析を行った上で、主成分スコア1 (PC1) を解析対象とした。各プロットは家族（遺伝子型）の平均値を示す。

(3) 副食草利用能力に関する人為選択実験

① 幼虫の成育パフォーマンスに関し、第1世代のミヤマニガウリ上での成育状況を解析したところ、羽化率に関しては有意な家族間分散（≒遺伝分散）が検出されたが、成長率の家族間分散は有意ではなかった。ミヤマニガウリ上での羽化率を低下させる選抜系統では第2世代から値に著しい変化が認められたと同時に、ヤマホロシ上での羽化率には顕著な変化が認められなかったことから、ミヤマニガウリとヤマホロシ上で幼虫が羽化する能力には異なる遺伝子群が関与していることが強く示唆された。ミヤマニガウリ上での成長率を増加させる選抜系統では、値の明瞭な変化は認められなかった。

② 幼虫の成長率を増加させる選抜を行った系統では、幼虫の成育形質の世代間の変化が明確では無かったとともに、成虫の繁殖形質にも明瞭な変化は認められなかった（図2a）。一方、幼虫の羽化率を低下させる選抜を行った系統では、羽化率の低下に伴って成虫の寿

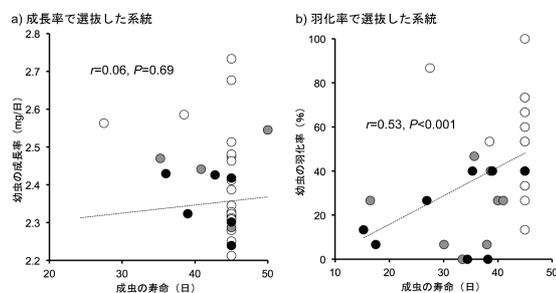


図2. 幼虫の成育形質に対する人為選択実験に対する成虫の寿命の応答（一部）
各プロットは家族（遺伝子型）の平均値を示す。白色は選抜前の第1世代の値を、灰色と黒色はそれぞれ選抜後の第2および第3世代の値。

命が短くなる傾向が正の相関として検出され (図 2b)、仮説を支持する結果となった。成虫の産卵数と産卵効率に関してはいずれの選抜系統でも世代間での明瞭な変化は認められなかった。よって、ごく一部の形質の組み合わせに関してのみ、仮説は支持された。

(4) 研究全体の考察

一連の野外調査と室内実験を通じて植食性甲虫類が示す寄主植物特異性に関する生態学的あるいは遺伝学的な多くの知見が得られた一方で、全体として「成虫による副食草の利用が多面発現的に幼虫の寄主利用能力における前適応を準備し、寄主幅の拡大を促進する」という仮説を支持する証拠は得られなかった。しかし、得られた一連の結果は本研究で設定した仮説が誤りである可能性を示すものであると同時に、本研究で行った野外調査の精度では検出できないような新成虫による希な副食草利用によって幼虫の十分に高い成育能力が維持されている可能性と、この仮説がある食草上での成虫と幼虫の生死というレベルでのみ成立する可能性を示唆するものであることから、仮説の棄却にはより詳細な検討が必要であるものと考えられる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 3 件)

- ① N. Fujiyama, K. Togashi, S. Kikuta, H. Katakura (2011) Distribution and host specificity of the thistle-feeding tortoise beetle *Cassida vibex* (Coleoptera: Chrysomelidae) in southwestern Hokkaido, northern Japan. *Entomological Science* **14**: 271-277. 査読有.
DOI:
10.1111/j.1479-8298.2011.00456.x
- ② S. Kikuta, N. Fujiyama, H. Katakura (2010) Local variation in the thistle species *Cirsium grayanum* (Asteraceae) affects its utilization by the herbivorous ladybird beetle *Henosepilachna niponica* (Coleoptera, Coccinellidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* **136**: 262-270. 査読有.
DOI:
10.1111/j.1570-7458.2010.01026.x
- ③ N. Kitamura, N. Fujiyama, H. Katakura, T. Aotsuka (2010) Reproductive isolation between 2 karyotypes in natural populations of the leaf beetle

Chrysolina aurichalcea. *Journal of Heredity* **101**: 317-324. 査読有.
DOI: 10.1093/jhered/esp115

[学会発表] (計 7 件)

- ① 藤山直之. イントロダクション: 種分化と局所適応. 第 60 回日本生態学会大会自由集会「“種”に至る局所適応」. 2013 年 3 月 6 日. 静岡市.
- ② 川崎淳一・藤山直之・片倉晴雄. エゾアザミテントウにみられる食草への局所適応の様相. 日本昆虫学会第 72 回大会. 2012 年 9 月 17 日. 町田市.
- ③ 藤山直之. 食植性甲虫類の産卵場所選択: マダラテントウ類を中心に. 日本生態学会第 59 回大会 企画集会「親はどこに産卵するべきか: 単純なようで複雑な産卵場所選択」. 2012 年 3 月 20 日. 大津市.
- ④ N. Fujiyama, K. Yoshida, H. Katakura. Conflict between larval and adult performance in a herbivorous ladybird beetle as a possible constraint on host plant generalization. 14th Symposium on Insect-Plant Interactions. 2011 年 8 月 15 日. ワヘニンゲン, オランダ.
- ⑤ 川崎淳一・鈴木克樹・藤山直之・片倉晴雄. エゾアザミテントウにみられる地域適応とその遺伝的基盤. 日本生態学会第 58 回大会. 2011 年 3 月 10 日. 札幌市.
- ⑥ 村井歩・藤山直之・片倉晴雄. エゾアザミテントウの副次的食草利用能力: 野外での利用状況との関係. 日本生態学会第 58 回大会. 2011 年 3 月 10 日. 札幌市.
- ⑦ 藤山直之・片倉晴雄. エゾアザミテントウ幼虫の副次的食草利用能力にみられる遺伝的変異と遺伝共分散. 日本昆虫学会第 69 回大会. 2009 年 10 月 12 日. 津市.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

藤山 直之 (FUJIYAMA NAOYUKI)
北海道教育大学・教育学部・准教授
研究者番号: 90360958

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

()

研究者番号: