Kobe University Repository : Kernel

PDF issue: 2025-06-27

Evolution of external morphologies as anti-predator adaptations in the leaf beetle subfamily Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae)

Shinohara, Tadashi

(Degree)
博士（理学）

(Date of Degree)
2020-09-25

(Date of Publication)
2025-09-25

(Resource Type)
doctoral thesis

(Report Number)
甲第7834号

(URL)
https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1007834

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。

論 文 内 容 の 要 旨

氏　　名　篠原　忠
専　　攻　人間環境学専攻
指導教員氏名　高見　泰興

論文題目

Evolution of external morphologies as anti-predator adaptations in the leaf beetle subfamily Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae)

対捕食者適応によるカメノコハムシ亜科（甲虫目：ハムシ科）の外部形態の進化

論文要旨

捕食者と被食者の相互作用は生物進化を駆動する要因のひとつであり，被食者では捕食を回避するためのさまざまな戦略が見られる．対捕食者適応による防衛形質の多様化機構を理解するには，近縁種間で多様な防衛形質を持つ分類群を用いる必要がある．カメノコハムシ亜科（甲虫目：ハムシ科）は背面が棘で覆われる種，体の周囲が薄く広がった扁平縁を持つ種，単純な形の種など多様な外部形態を持つ種を含む植食性昆虫の一群である．棘や扁平縁は捕食者に対する防衛機能があると考えられているが，これらの多様化要因については明らかでない．本研究では，カメノコハムシ亜科の外部形態が対捕食者適応を通じて多様化したと仮説を立て，系統的側面および機能的側面から検証を行った．

2章では，防衛形態の多様化をもたらした選択要因を機能的側面から明らかにするために，それぞれの形態の防衛機能を操作実験により検証した．実験では棘と扁平縁を持つ種として，タケトゲハムシとイカリヒメジンガサハムシをそれぞれ用いた．これらをシマサシガメ（突き刺し型），ヤミイロカニグモ（噛み付き型），アマガエル（丸呑み型）といった捕食様式の異なる捕食者にそれぞれ与え，棘と扁平縁のアタック回避効果と物理的防衛効果について調べた．その結果，棘を切除したハムシに比べ，棘があるハムシはカエルに対する物理的防衛効果があるものの，サシガメとカエルからアタックされやすい傾向があった．一方，扁平縁を切除したハムシに比べ，扁平縁があるハムシはサシガメとカニグモに対する物理的防衛効果があり，サシガメからアタックされにくい傾向あった．機能的トレードオフ（物理的防衛と引きかえにアタックされやすくなる，あるいは一方の形態で物理的に防衛できる捕食者タイプが他方の形態では防衛できない）の存在と捕食者環境の多様性がカメノコハムシ亜科の防衛形態の多様化に寄与した可能性が示された．

3章では，カメノコハムシ亜科の特異的捕食者であるアカアシツチスガリによって，どのような外部形態の種が狩られているか野外調査により明らかにした．アカアシツチスガリの雌成虫は幼虫の獲物としてカメノコハムシ類を狩り，それを地中の巣穴へ運び込む．大きな獲物を狩

るとツチスガリは多くの資源を利用できるが，ツチスガリが営巣する地面は一般的に固く，獲物であるカメノコハムシ類も柔軟ではないため，獲物が巣穴サイズよりも大きければ物理的にそれを巣内に運び入れることが困難となる．大きな獲物を利用するためには巣穴を大きくする必要があるが，これはツチスガリにとってコストとなると考えられる．したがって，体サイズの大きなハムシはアカアシツチスガリによる捕食を回避することができると仮説を立て，ツチスガリの獲物サイズ選好性について検証した．調査は三田市と八千代市におけるツチスガリの営巣地にて実施した．まず潜在餌調査としてツチスガリの営巣地周辺（最大500mの範囲）に生息するカメノコハムシ亜科を調査し，種と個体数を記録した．次に実現餌調査として実際にツチスガリによって狩られたカメノコハムシ亜科の種と個体数と記録した．実現餌はツチスガリが運搬中の獲物の調査，および巣内に蓄えられた獲物の調査の2つの方法で実施した（後者は三田市のみで実施）．実現餌調査では，ツチスガリ個体とその巣穴をマーキングして対応づけることにより，実現餌サイズと巣穴サイズの関係を明らかにした．実現餌調査の結果，三田市の調査では実現餌として4属8種（短い棘を持つ2種と扁平縁を持つ6種）が得られた．八千代市の調査では実現餌として2属4種（すべて扁平縁を持つ種）が得られた．いずれの調査地においても潜在餌調査で得られたほとんどの種が実現餌として確認できたが，一部の種は確認することができなかった．全体の実現餌としてカメノコハムシ亜科4属11種が確認でき，このうち9種はアカアシツチスガリの獲物として初記録であった．獲物として確認した種には扁平縁を持つ種と短い棘を持つ種が含まれていたが，少なくとも三田市の営巣地周辺では潜在餌調査によって長い棘を持つ種の生息も確認できた．潜在餌として確認した種のうち長い棘を持つ種のみが実現餌に含まれていなかったことから，長い棘はアカアシツチスガリによる捕食を回避する機能を持つ可能性が考えられた．さらに，ツチスガリに狩られた実現餌と，営巣地周辺で確認できた潜在餌の頻度の比較から，アカアシツチスガリの獲物選好性の存在が示された．ツチスガリに狩られた獲物は，巣の入り口のサイズよりも有意に小さかった．獲物のハムシ5種について，潜在餌と実現餌の体サイズを比較したところ，獲物のうち最大種であったイチモンジカメノコハムシでは，より小さな個体が選択的に狩られることが明らかになった．一方，小型の種では潜在餌と実現餌の体サイズに有意差はなかった．これは，巣のサイズまたは巣のサイズを拡大するコストにより，アカアシツチスガリでは大型の獲物の利用が制限された可能性を示唆している．カメノコハムシ類に見られる扁平縁はハムシの体サイズを増加させるが，大きな種や個体に対する自然選択はこのような体サイズを増加させる形態を持つ被食者において形態進化をもたらす可能性が考えられた．

植食性昆虫の防衛形態の進化には，寄主植物の種類や，昆虫が隠れ場所として利用する植物の構造など寄主植物形質が影響する可能性がある．4章では，寄主植物の違いが捕食圧を通じて外部形態の多様化をもたらす可能性について系統的側面から検証を行った．カメノコハムシ亜

科76種の核DNA（28S）とミトコンドリアDNA（COI，COII，16S）の塩基配列（2078 bp）に基づく分子系統樹を用いて分岐年代を推定した結果，本亜科の起源は白亜紀末期から古第三紀初期であると推定された．これは食草となる被子植物が多様化した年代よりも新しく，本亜科が既存の植物に寄主転換を行うことで種分化したことを示唆する．また，外部形態の進化プロセスを推定するため祖先形質復元を行った結果，棘は1回起源であったのに対し，扁平縁は複数回起源であったことが明らかになった．このことは，扁平縁は適応的意義の高い形質で，それを持つことが何らかの利益をもたらしうることを示唆しており，扁平縁がより広い捕食者に対して機能するという2章の結果とも整合性がある．これに対し，棘は扁平縁に比べ利益が小さい，もしくは特定の条件下でのみ利益をもたらすなどの可能性が考えられる．形態形質と寄主植物形質の進化関連を系統種間比較により検証した結果，棘は単子葉植物の利用，扁平縁は双子葉植物の利用と関連しており，防衛形態の有無は解放的なハビタット（葉の表面）の利用と関連していることが明らかになった．これらの結果から，寄主植物形質の違いに応じた異なる捕食者への適応が外部形態の多様化をもたらす可能性が示唆された．

これらの研究結果より，カメノコハムシ亜科における防衛形態の多様化メカニズムが明らかになった．既存の研究では，昆虫の量的に異なる防衛形態に焦点を当てているものが多かった．本研究では量的に異なる形質だけでなく，質的に異なる防衛形態にも着目し，植食性昆虫における外部形態の多様化メカニズムに関する新たな知見を得た．これら結果は，地球上の生物多様性の大部分を構成する昆虫における，形態の多様性の理解に貢献する．

［課程博士用］

論文審査の結果の要旨

氏　名	篠原忠		
論文題目	Evolution of external morphologies as anti-predator adaptations in the leaf beetle subfamily Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae) 対捕食者適応によるカメノコハムシ亜科(甲虫目:ハムシ科)の外部形態の進化		
判　定	(合　格)・不　合　格		
審査委員	区　分	職　名	氏　名
	主　査	准教授	高見泰興
	副　査	教授	丑丸敦史
	副　査	教授	近江戸伸子
	副　査	准教授	源利文
	副　査	農学研究科 准教授	杉浦真治

要　旨

本博士論文は、植食性昆虫の外部形態の多様化をもたらす進化機構について、捕食を避けるための適応進化という観点から解明することを目的としている。外部形態が質的に大きく異なる種を含む分類群を対象に、外部形態の質的多様化という新たな問題設定に基づく、多角的な研究を含む。本論文は５章構成で、序論（第１章）、個々の研究内容を示す第２章～第４章、研究結果の総括を行う議論（第５章）、謝辞、引用文献から構成される。

第１章の序論では、捕食-被食関係に関する既存の研究をレビューし、（１）捕食に対する適応は、見つかりにくくする一次防衛と，攻撃から生き延びる二次防衛に分けられること、（２）このような防衛のタイプや、形態のタイプの間のトレードオフが、捕食者環境の異質性に対応した形態の多様化を容易にしうること、しかし（３）質的に多様な形態を持つ生物についての研究は極めて限られること、を明らかにしている。このような問題意識に対して、多様な植物利用環境に生息し、棘やよろいといった多様な外部形態を持つ種を含むカメノコハムシ亜科は、捕食者環境の変異が外部形態の多様化におよぼす影響を研究する上で良い材料であることを指摘している。

第２章では、棘とよろいをそれぞれ持つ２種の被食者の形態を操作し、攻撃方法が異なる３種の捕食者に対する防衛機能について実験的に検証している。その結果、（１）被食者の外部形態は主に二次防衛として機能し、棘には一次防衛と二次防衛の間にトレードオフが存在すること、（２）棘は丸呑み型捕食者に、よろいは突き刺し型と噛みつき型捕食者に対してそれぞれ機能するという、形態タイプ間のトレードオフが存在すること、を明らかにしている。これらの結果に基づき、異なる形態がもつ機能の間のトレードオフが、形態の多様化においてはたす役割について論じている。

第３章では、カメノコハムシ亜科を専門に捕食する狩りバチについて、野外調査によって獲物の選好性を調査し，被食者の体サイズにはたらく自然淘汰を検証している。その結果、（１）この狩りバチは巣穴に入れることができる小さな獲物種を選んで狩ること、（２）最も大型の獲物種については、より小型の個体を選んで狩ること、を明らかにしている。カメノコハムシのよろいは、少ないコストで体サイズを増加させることができるため、このような外部形態の進化は、狩りバチの獲物選好性に応じた適応である可能性について論じている。

第４章では、カメノコハムシ亜科の系統関係を４遺伝子のDNA配列を元に推定し、外部形態の進化様式と年代、寄主植物の利用様式との進化的関連を検証している。その結果、（１）防御形態を持たない祖先種から、棘が１回、よろいが５回進化したこと、（２）寄主植物の転換による新たな環境への進出が複数回生じたこと、（３）形態が寄主植物の利用様式と関連して進化したこと、を明らかにしている。これらの結果に基づき、寄主植物毎に特有であると考えられる捕食者環境の変化に応じて、被食者の形態が多様化した可能性について論じている。

第５章では、個別研究で得られた結果を総括し、本亜科における形態進化のプロセスとその要因について、総合的な仮説を提示している。さらに、量的な形態変異のみに着目してきた既存研究に対し、質的な形態変異をもたらす進化機構を明らかにした点に、本研究のオリジナリティーがあることを指摘している。

本博士論文は、生物多様性の進化機構について、捕食－被食関係という視点から、操作実験、野外観察、種間比較を組み合わせつつ多角的に取り組んだ実証研究の成果である。結果として、環境の異質性に対する適応の結果としての生物の多様化という一般性の高いトピックに対し、頑健かつ多角的な実証データをもたらすことでその理解をさらに高いものとしている。これらの知見は、生物の進化機構の解明という基礎生物学の視点はもとより、生物多様性の創出・維持機構の理解という、より発展的な視点からも重要な貢献である。

なお、本論文を構成する各章（第２章～第４章）は、個別の投稿論文としてまとめられている。第２章はEcology and Evolution誌（査読付き）に、第３章の一部はEntomologische Blätter und Coleoptera誌（査読付き）に既に掲載され、第４章はMolecular Phylogenetics and Evolution誌への再投稿へ向けて改訂中である。下記に掲載済み論文の詳細を示す。

Shinohara T, Takami Y (2017) Adult leaf beetles of the subfamily Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae) preyed on by the digger wasp *Cerceris albofasciata* (Hymenoptera: Crabronidae) in Japan. *Entomologische Blätter und Coleoptera* 113(1), 213-218.

Shinohara T, Takami Y (2020) Functional diversity and trade-offs in divergent anti-predator morphologies in herbivorous insects. *Ecology and Evolution* 10, 5089-5096.

よって学位申請者の篠原忠は、博士（理学）の学位を得る資格があると認める。

レフェリー付きの論文の発表について，記載すること。