

学位論文全文に代わる要約 Extended Summary in Lieu of Dissertation

氏名： 蔡 永海
Name

学位論文題目： ハダニ科スゴモリハダニ属の繁殖様式に関する
Title of Dissertation 進化生態学的研究

学位論文要約：
Dissertation Summary

スゴモリハダニ属のハダニはイネ科植物の葉の裏に網を張って巣を形成し、その内部で葉液を吸汁して繁殖する小型の節足動物である (Saito 2010; Saito et al. 2016)。本属のうちタケを利用する8種では巣のサイズが種間で異なることが明らかになっている (Saito et al. 2016)。大きい巣を作る種 (以下、大型種) は葉脈沿いに連続的な巣を作るのに対して、小さい巣を作る種 (以下、小型種) は葉面全体に巣を分散させる。これらの巣のサイズの違いは対捕食者戦略の違いを反映していると考えられている (Mori and Saito 2004a,b; Saito 2010; Saito et al. 2016)。すなわち、大型種では巣内に捕食者が侵入しやすいが、成虫が協同で捕食者に対して反撃行動を示す。一方、小型種では巣を分散させることで捕食者の探索効率を低下させている。

本属ではオスの闘争性に種間変異がある。一般にハダニのメスは最初に交尾したオスの精子を生涯にわたって受精に用いる (Potter and Wrensch 1978; Satoh et al. 2001)。そのため、オスはメスと最初に交尾をするために、成虫化前の第三静止期メスをめぐって競争する。Emlen and Oring (1977) によると、メスが空間的に集中し、かつオスが未交尾メスの集団を独占できる能力を有するとき、ハレム型の一夫多妻が起こる。このときメスの多いパッチをめぐって雄間闘争に発展しやすい。したがって、オスの攻撃性の違いはメスの空間分布の違いによって生じているかもしれない。

筆者は、本属のネザサスゴモリハダニ *Stigmaeopsis temporalis* (以下、ST) とタケスゴモリハダニ *Stigmaeopsis celarius* (以下、SC) の間でオス同士の闘争性が異なることを見出した。そこで本研究では、営巣パターンおよび個体の空間分布が繁殖様式に与える影響を調査するために、以下の4つの項目について検討を行った。

1. スゴモリハダニ属2種における営巣パターンの変異

各種のメス成虫が生涯に作った全ての巣の面積および産卵数を計測した。その結果、STの巣のサイズはSCよりも有意に小さく、生涯に作った巣の数はSCよりも多かった。一方、巣の総面積には有意差は無かった。この結果から、STのメス成虫は多数の小さい巣を作り、SCのメス成虫は少数の大きい巣を作ることが分かった。

産卵パターンをみると、両種とも産卵をする巣と産卵をしない巣を作ったが、産卵しない巣の割合はSTのほうが高かった。また営巣行動をみると、両種ともメスは最初に作った巣に最も長く滞在し、最初の巣に最も多く産卵した。また、両種ともメス成虫は最初に作った巣で産卵した後、巣の外で新たな巣を作り、再び元の巣に戻って産卵した。しかし、SCのメス成虫よりもSTのメス成虫が巣外への移動および新たな巣の構築を頻繁に行うことが分かった。この営巣パターンの違いは、それぞれの種が天敵に対して異なる代替戦略を採用したため生じると考えられた。すなわち、STでは小さい巣をつくることでカブリダニの巣内への侵入を防ぐとともに、多くの巣を作ってそれらの一部だけに産卵することでカブリダニの捕食効率を低下させると考えられた。一方、SCでは少数の大きい巣を作り、巣の内部に侵入したカブリダニに対して親が協同防衛することが考えられた。

2. スゴモリハダニ属2種における空間分布と雄間闘争

Emlen and Oring (1977) によると、メスが空間的に集中し、かつオスが未交尾メスの集団を独占できる場合にハレム型の一夫多妻が生じる。しかし本属において、メスの空間分布と繁殖様式の関係調べた例は無い。そこで本実験では、闘争性の異なる2種を用いて、オスの闘争性およびメスの空間分布を比較した。それぞれの種について、第三静止期メスが異なる密度(1~5匹)で生息するそれぞれの葉片上にオス成虫を2匹導入し、3日後のオスの死亡率を確認した。

STでは巣の中でオス同士が激しい闘争を行い、しばしば一方のオスが相手を殺した。また、第三静止期メスの増加に伴ってオスの死亡率が高くなったことから、オスは未交尾メスの密度を認識できることが示唆された。一方、SCでは致死的な闘争は見られなかった。

各種の野外個体群について第三静止期メスの分布様式を調査したところ、STのメスの分布は集中分布であり、SCではランダム分布であった。STのメスが集中分布だった理由は、メスが集合することでオス同士の闘争を促し、メスが闘争に勝ったオスと交尾することで間接的な利益を得るためと考えられる。また、SCのメスがランダム分布だった理由は、SCの巣には捕食者が侵入しやすいために、メスが巣内の空間に散らばることによって捕食のリスクを下げるためと考えられる。

したがって、営巣パターンの違いは巣内の第三静止期メスの分布様式の違いを生みだし、メスの分布が集中しているほうがオスの闘争性が強くなることが示唆された。この結果は、Emlen and Oring (1977) の仮説と一致する。

3. スゴモリハダニ属2種間における生殖的隔離

STとSCは同一の寄主植物を利用し、しばしば同所的に発生するため、交配の機会がある。しかしオスの闘争性の変異は維持されており、種間で生殖的隔離があることが予想される。しかし、2種間の生殖的隔離のメカニズムについては不明であった。そこで、本実験ではSCとSTの間で交配試験を行った。種間交配の組み合わせでは、全ての子が未受精のオスであった。また、産卵数は、種内交配の組み合わせよりも有意に少なかった。本属では交尾が成立すると産卵数が増加することから(Saito 1987; Sato et al. 2000a,b)、産卵数の減少は交尾が成立しなかったことを示唆している。これらの結果から、2種の間には交尾前隔離があることが示された。

次に、交尾前隔離の至近要因を明らかにするために交尾行動を観察した結果、種間交配の方向によって隔離のメカニズムが異なることが分かった。すなわち、SCのオスはSTのメスに対して頻繁に交尾行動を試すが、体サイズの不和合により交尾が成立しなかった。一方、STのオスはSCのメスに対して交尾行動そのものを示さなかった。本章の結果から、2種の間には生殖的隔離があり、隔離のメカニズムは交尾が成立しないことであると考えられた。

4. スゴモリハダニ属2種間における繁殖干渉

繁殖干渉は競争排除を引き起こすメカニズムとして重要である。Gröning and Hochkirch (2008) は、動物の繁殖行動の段階に基づき干渉を7つのタイプに分けた。それらのうちHeterospecific rivalryは、メスをめぐるオスの競争性が他種に対して働くことで生じる繁殖干渉の1つのタイプであり、トンボ目やチョウ目で存在が知られている。第2章では、STのオス同士が激しい闘争を行うことを示した。本実験では、まずSTとSCが同一の巣内で同居するとき、STオスがSCオスに攻撃するのかを調べた。また攻撃するとすれば、STオスの闘争性はSCの種内交配を妨害するのかを調査した。

最初の実験では、巣内に2種のいずれかの第三静止期メスが1頭ずついる葉片を作成し、葉片に2種のオスを1頭ずつ導入したものを混合区、SCオスを1頭だけ導入したものをSC区とした。各処理区で、全てのオスが巣の中に入ってから1時間継続して観察した。その結果、混合区ではSTオスがSCオスを巣外へ追い出す行動が観察された。巣の外へ移動したSCオスの割合は混合区のほうが有意に高かったため、STオスはSCオスの巣外への分散を促すことが示された。

次の実験では、巣内にSCの未交尾メス成虫だけがいる葉片をSC区、巣内にSCの未交尾メス成虫、STのオス成虫、およびSTの第三静止期メスがいる葉片を混合区

(様式5) (Style5)

とした。それぞれの葉片にSCのオス成虫を1匹ずつ導入し、巣内に入ってから30分間観察した。その結果、交尾したSCメスの割合はSC区のほうが有意に高かった。

以上の結果から、STオスはSCオスを巣から追い出す行動を通じてSCの種内交配を遅延させることが分かった。

本研究によって、STとSCの繁殖様式は大きく異なることが分かった。この繁殖様式の変異には、営巣パターンおよび未交尾メスの空間分布が関わっていることが考えられる。近縁種を用いた先行研究では、巣のサイズの不連続な変異は、捕食圧に対する代替戦略によって生じると考えられている(Mori 2000; Saito 2010)。今回の結果から2種の営巣パターンは異なることが分かった。すなわち、SCのメス成虫は大きい巣を少数作り、一部の巣に産卵することが分かった。これに対して、STのメス成虫は小さい巣を多数作り、一部の巣に産卵することが分かった。その結果、第三静止期メスの巣内の分布は、STで集中分布、SCでランダム分布であることが分かった。さらに、この分布の違いはオスの闘争性の違いを生むことが考えられた。すなわち、第三静止期メスが巣内で集中分布するSTではオス同士の致死的な闘争が起こり、ランダム分布するSCではオス同士が致死的な闘争をしないことが分かった。また種間の生殖的隔離は、巣のサイズの種間変異に起因する体サイズの不和合によって起こり、オスの闘争性の変異を維持していることが考えられた。

今後、スゴモリハダニ属の他種についても未交尾メスの空間分布を調査することで、営巣パターンおよび未交尾メスの空間分布の変化に伴うオスの闘争性の変化が普遍的かどうかを解明できると期待される。

参考文献

Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 19:215–223

Gröning J, Hochkirch A (2008) Reproductive interference between animal species. *Q Rev Biol* 83:257–282

Mori K (2000) Factors causing variation in social systems of spider mites, *Schizotetranychus celarius* species group (Acari: Tetranychidae). Ph.D. thesis, Hokkaido University, Sapporo

Mori K, Saito Y (2004a) Nest-size variation reflecting anti-predator strategies in social spider mites of *Stigmaeopsis* (Acari: Tetranychidae). *Behav Ecol Sociobiol* 56(3):201–206

Mori K, Saito Y (2004b) Variation in social behavior within a spider mite genus, *Stigmaeopsis* (Acari: Tetranychidae). *Behav Ecol* 16(1):232–238

Potter DA, Wrensch DL (1978) Interrupted matings and the effectiveness of second inseminations in the twospotted spider mite. *Ann Entomol Soc Am* 71:882–885

Saito Y (1987) Extraordinary effects of fertilization status on the reproduction of an arrhenotokous and subsocial spider mite (Acari: Tetranychidae). *Res Popul Ecol* 29(1):57–71

Saito Y (2010) *Plant mites and sociality*. Springer, Tokyo

Saito Y, Zhang YX, Mori K, Ito K, Sato Y, Chittenden AR, Lin JZ, Chae Y, Sakagami T, Sahara K (2016) Variation in nesting behavior of eight species of spider mites, *Stigmaeopsis* having sociality. *Sci Nat* 103:87

Sato Y, Saito Y, Mori K (2000a) Reproductive isolation between populations showing different aggression in a subsocial spider mite, *Schizotetranychus miscanthi* Saito (Acari: Tetranychidae). *Appl Entomol Zool* 35(4):605–610

Sato Y, Saito Y, Mori K (2000b) Patterns of reproductive isolation between two groups of *Schizotetranychus miscanthi* Saito (Acari: Tetranychidae) showing different male aggression traits. *Appl Entomol Zool* 35(4):611–618

Satoh Y, Yano S, Takafuji A (2001) Mating strategy of spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) males: postcopulatory guarding to assure paternity. *Appl Entomol Zool* 36(1):41–45