

学位論文題名

中気門ダニ類 2 種における配偶行動と精子競争に関する研究

学位論文内容の要旨

堆肥中に生息する 2 種の捕食性中気門目ダニ類、ハエダニ *Macrocheles muscaedomesticae* (Scopoli) とヤドリダニ *Eugamasus fimetorum* (Berlese) について、生活史と配偶行動、雄間の精子競争に関する研究を行った。

1. ハエダニは発育速度がきわめて早く、ふ化後60時間程度で成虫に達した。卵期間には18時間程度のもとの、産卵直後にふ化するものの二型があり、後者の場合胚発生は母体内で終わっていた。これは高い捕食圧などで卵期の死亡率が高い状況下において母親による子の保護の役割を果たしていると思われる。本種は単数・倍数性で、雄は未受精卵から発生した。良好な餌条件下では母親は成虫化後1週間ほどの間に約70卵を産卵し、死亡した。子世代の性比はほぼ1:1であった。本種はきわめて高い内的自然増加率(0.74/日)をもち、堆肥という機会的な環境に適応していると考えられた。またハエダニの雌成虫は餌条件が悪いときには繁殖を抑制して長期生存ステージに入り、寿命を約3倍(絶食下で約23日)にも伸ばすことができた。これはこの状態でハエ類成虫に便乗して新たな生息環境に移動するための適応であると考えられた。雄にはこのような絶食耐性は見られず、成虫化後12日ほどで死亡した。
2. ハエダニの雄成虫には脱皮前の雌第2若虫を他の雄から防衛する交尾前ガード行動がみられ、雌の脱皮直後にその雄が交尾を行った。
3. 脱皮後3日経過して既に未受精卵(雄仔)の産卵を開始していた雌でも、雄の存在下におくと半数以上が交尾し、受精卵を産出した。このことから雌の物理的交尾可能期間は決して脱皮直後に限定されていないと結論された。
4. 交尾前ガード行動の適応的意義(究極要因)を調べるために、ハエダニの精子競争を調べた。遺伝子マーカーとして酵素エステラーゼの変異を持った二つの系統(京都系と那須系)を選抜固定した。この遺伝子マーカーの遺伝様式を交配実験によって確認した後、二重交尾実験を行い精子優先度(P_2 値; 一雌が2雄と連続して交尾したとき2番目の雄によって受

- 精される比率)を測定した。P₂値は0.0001と測定され、圧倒的に最初の交尾雄が有利であることが分かった。このように雄は父性確保のためには処女雌と交尾することが必要で、脱皮前から雌を確保する交尾前ガード行動がきわめて有効な戦略であることが示唆された。このような結果から、雄は複数の雌と交尾して仔を作ることができるのに対して、雌は実質的に1回交尾であることから、本種の配偶システムは基本的に一夫多妻であると考えられた。
5. ハエダニにおいて処女雌と交尾した雄が受精を独占できるメカニズムを調べた。まず交尾中の精子の経時的移送パターンを知るために交尾を様々な時間で中断させ、生まれてくる子世代の雌性比(受精卵)を調べることによって、精子の移送は交尾時間の経過とともに徐々に起こっていることが分かった。また、1回目の交尾を様々な時間で中断させ、2回目を行わせる実験によって、この徐々に注入される精子によって雌の精子受容器官がみだされ、以後の雄の精子が入らないことが原因となって本種の第一番目雄による受精独占が実現されていることが示唆された。
6. 交尾前ガード行動の生理的解発因(至近要因)を調べるために、ハエダニ雌第2若虫の雄誘引性の有無を olfactometer を用いた生物検定で調べたところ揮発性物質による誘因性は検出されなかった。雌の死体をエーテルで洗浄して与えると雄はこれをガードせず、エーテル抽出物をこの死体に塗布すると再びガードが見られることから、雌第2若虫の体表に分泌されるエーテル可溶性の性フェロモンが雄成虫のガード行動を解発することが示唆された。また、雄の感覚器官を外科的に切除して雌に対する反応を調べることによって、雄のフェロモン受容器は主に触肢先端に存在することが分かった。
7. ヤドリダニもハエダニと同様に発育が早く、ふ化後約60時間で第2若虫にまで達した。卵期間にハエダニのような二型は観察されなかった。しかし雌雄ともに第2若虫期に変態を抑制して飢餓耐性ステージに入り、一箇月近く生存した。本種は雌雄とも二倍体で、雌は未交尾では産卵しなかった。雌成虫は産卵を継続するために多回交尾を必要とし、成虫化当日の1回交尾だけでは約20卵しか産下せず、毎日1回交尾を行わせることで産卵数を約90卵まで増加させることができた。子世代の性比はほぼ1:1であった。雌成虫は約6日間、雄成虫は約9日間生存した。本種もまた高い内的自然増加率(毎日交尾区で0.50/日)をもち、堆肥という機会的な環境に適応していると考えられた。第2若虫は自力または甲虫類に便乗して新たな環境に分散する。
8. ヤドリダニの雄には交尾前ガード行動が見られず、交尾は雌雄のランダムな出会いにおいて起こった。雌が交尾した直後に新たな雄を導入して再交尾させると、2番目の雄は交尾終

了後に精包摂食行動を行った。

9. ヤドリダニにおいて交尾前ガード行動が見られない理由を精子競争との関連から追求した。遺伝子マーカーとして酵素エステラーゼの変異を持った2つの系統を選抜固定した。それを使って1回目の交尾直後に2回目を行わせる二重交尾実験を行った結果、ほとんどの仔は最初の雄の精子に由来していた (P_2 値=0.027)。したがってこの時に2番目の雄にみられる精包摂食行動は、精子置換ではなく、最初の雄の精包によって満杯になった雌の精子受容器官に入らなかった自己の精包を摂食したものと考えられた。毎日1回の交尾で産卵数が増えるという現象に着目して、この増加分が2番目以降の雄によって受精されている可能性をテストしたところ、初日に交尾した雄と2日目に交尾した雄の間に受精卵数に有意差がなく、本種にはハエダニのような第1番目雄による受精独占は存在しないことが分かった。したがって雄には処女雌と交尾する必要がなく、この理由から本種の交尾前ガードの欠如を説明できると思われた。このような結果から、雌雄ともに複数の異性個体との間で仔をつくるので、本種の配偶システムは基本的に乱婚性であるといえる。
10. ヤドリダニの雌にとって多回交尾がどのような適応的意義をもつかを、精子の補給、雄から受ける物質的利益、遺伝的利益などの観点から検討した。なかでも多回交尾による子世代の遺伝的多様性の増加が重要な意味を持つことが示唆された。
11. 生殖器系の構造の進化的変化に関する系統学的情報に基づいて、中気門目ダニ類における精子競争と配偶システムの進化の道すじを推定した。

学位論文審査の要旨

主査	教授	阿部	永
副査	教授	高木	貞夫
副査	教授	飯塚	敏彦

本論文は本文95頁のほか、図26、写真17、表13、引用文献84からなる総頁数146頁の和文論文で、別に参考論文4編が添えられている。

多くの体内受精を行う動物においては自己の遺伝子を最大限子孫に残すための様々な競争があり、特に雄にとっては自己の精子による受精を確実にすること（父性確保）が最大の関心事であ

る。このような父性確保のための様々な形態的、生理的、行動的適応を生じさせるようなはたらきを精子競争とよんでいる。本研究は家畜堆肥中に生息し繁殖生態の異なる2種の捕食性ダニ類、ハエダニ *Macrocheles muscaedomesticae* (Scopoli) とヤドリダニ *Eugamasus fimetorum* (Berlese) について、生活史と配偶行動、雄間の精子競争に関する研究を行ったものである。

1. ハエダニでは卵期間が18時間程度のもので、産卵直後にふ化するものの二型があり、ふ化後は60時間程度で成虫に達した。本種は単数・倍数性で、雄は未受精卵から発生した。良好な餌条件下では雌成虫の寿命は約1週間で、その間に70卵ほどを産卵しきわめて高い内的自然増加率をもつ。しかし、餌条件が悪いとき、雌成虫は寿命を3倍程度伸ばし、この状態でハエ類成体に便乗して新たな環境に移動することが示唆された。
2. ハエダニの雄成虫には脱皮前の雌第2若虫を他の雄から防衛する交尾前ガード行動がみられ、雌の脱皮直後にその雄が交尾を行った。
3. 脱皮後3日経過して、すでに未受精卵(雄仔)の産卵を開始していた雌でも雄の存在下では半数以上が交尾し、受精卵を産出した。このことから、雌の交尾可能期間は決して脱皮直後に限定されていなかった。
4. 交尾前ガード行動の適応的意義(究極要因)を調べるためにハエダニの精子競争を調べた。遺伝子マーカーとして酵素エステラーゼの変異から二つの系統を選抜固定し、これらを使って二重交尾実験を行い、そのマーカーをもとに精子優先度(P_2 値; 1雌が2雄と連続して交尾したとき2番目雄に受精される比率)を測定した。 P_2 値は0.0001で圧倒的に最初に交尾した雄が有利であった。このように雄は父性確保のためには処女雌と交尾しなければならず、交尾前ガードは有効な戦略であった。
5. 交尾を様々な時間で強制的に中断させ、生まれる仔の雌性比(受精卵)を調べることによって精子の移送は交尾時間の経過と共に起こること、また、1回目の交尾を様々な時間で中断させ、2回目を行わせることによって、第一番目雄の受精独占が実現されていることが示唆された。
6. 交尾前ガード行動の生理的解発因(至近要因)としてハエダニ第2若虫の揮発性物質による雄誘引性の有無を生物検定で調べたところ、誘引性は検出されなかった。雌の死体をエーテルで洗浄すると雄はこれをガードせず、エーテル抽出物を死体に塗布すると再びガードすることから、エーテル可溶性の性ホルモンが雄のガード行動を解発すること、また感覚器官の切除実験から、性フェロモン受容器は触肢先端にあることが分かった。
7. ヤドリダニでは卵期間に二型はないが、ハエダニ同様発育は早く、ふ化後60時間程度で第

2 若虫にまで達した。本種は雌雄とも二倍体で、雌は未交尾では産卵しない。雌成虫は産卵を継続するために多回交尾を必要とし、1回交尾だけでは約20卵のみ、毎日1回の交尾により約6日の生存期間に約90卵をうむ。

8. ヤドリダニの雄には交尾前ガード行動はみられず、交尾は雌雄の成虫のランダムな出会いにおいて起こった。

9. ヤドリダニにおいて交尾前ガード行動が見られな理由を精子競争との関連から追求した。酵素エステラーゼの変異を持つ二つの系統を選抜固定したのち、それらの遺伝子マーカーを使って1回目の交尾直後に2回目の交尾を行わせる二重交尾実験を行った結果、ほとんどの仔は最初の雄の精子に由来していた ($P_2=0.027$)。また、毎日1回の交尾で産卵数が増えるという現象に着目し、この増加分が2番目以降の雄によって受精されている可能性をテストしたところ、初日に交尾した雄と2日目の雄との間に受精卵数に有意差がなく、ハエダニのような第一番目雄による受精独占は見られなかった。したがって、雄には処女雌と交尾する必要がなく、本種の交尾前ガードの欠如はこの理由によるものと思われた。

以上のように、本研究は堆肥中に生息し、線虫類の捕食者として知られている2種のダニ類について、その繁殖生態、特に配偶行動の違いを精子競争の観点から考究し、配偶行動の違いの至近要因と究極要因を明らかにしたものである。本研究は基礎的研究であると同時に、有害ダニ類の不妊化雄使用による防除等に多くの示唆をあたえるものであるところから応用的にも極めて重要なものである。

よって審査員一同は、最終試験の結果と合わせて、本論文の提出者安井行雄は博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格があるものと認定した。