

学 位 論 文 題 名

Factors causing variation in social systems
of spider mites, *Schizotetranychus celarius*
species group (Acari : Tetranychidae)

(タケスゴモリハダニ種群における社会構造の分化パターンとその要因)

学位論文内容の要旨

動物にはさまざまな社会（個体間関係のありかた）の存在が知られているが、それらが多様化したプロセスは、未だほとんど解明されていない。農業害虫でもあるハダニ類の中には寄主葉上に糸を吐いて巣網を形成する種が知られているが、その巣網の大きさや形状は種によってさまざまである。造巢性ハダニ類の個体は一生の大半を巣の中で過ごし、そこで個体間競争、交尾、協力などの相互作用を通して独特の社会を形成しており、その社会のなかには、親による子の保護を伴う亜社会性も含まれている。しかし、社会形成の基盤となっている巣網の機能を実証的に明らかにした例はない。そこで、本論文では、亜社会性種を含む造巢性のタケスゴモリハダニ種群の巣網が、捕食者との共進化によって多様化を遂げたものだという作業仮説のもとに、わが国に分布する同種群の4型（2種および2変異個体群）について、形態、巣網の構造、生活史、社会行動の比較、および4型間の生殖的隔離の検討を行った。

1. 形態と巣の多型

タケスゴモリハダニ種群は寄生葉の裏のくぼみに密な巣網をかけ、その内部で生活するハダニで、巣のサイズ、形態、寄主植物の違いから5型に分けられている（分類学上は3種）。このうちの4型（L、LM、M、S）はササ・タケ類に寄生し、しばしば同所的に分布している。4型の形態は互いに非常に似ているものの、胴部背面に生える毛（P2）の長さが $L > LM > M > S$ の順になっている。このP2の長さが網のサイズに相関していることおよびその使われ方から、このP2は個体が巣の中にいることを確認するセンサーの役割を果たしていると考えられている。これらの諸点を各型のメスがつくる巣網について再検討を加え、巣のサイズがP2長の変異に正に相関して変化すること、さらに、LとLMは複数の巣を繋いだ「連続巣」を作り、大きな集団をつくって暮らすのに対し、MとSのメス成虫は分散と造巢・産卵をくりかえすために、巣は散在し、また1つの巣の集団サイズが有意に小さいことが確認された。

2. 生活史の比較

4変異型の巣サイズ変異とそれぞれの生活史の間に関係があるのかどうかを調べるため、一定の条件（25℃、15L9D、50-70%R.H.）下で4型の生活史を飼育観察によって精査したところ、内的自然増加率には型間に大きな差がなく、各型は同じ環境条件ならば、ほぼ同じ増殖率を実現しているものと考えられた。このことは、4型の造巢パターンの相違に、

生活史があまり関わっていないことを示すものであった。

3. 多型分化の遺伝的背景

4 型が同一の遺伝子プール内の多型なのか、それとも別種とすべき存在なのかについて、生物的種概念に基づき、生殖的隔離の有無から検討した。さらに、当該形質（P2 長および巣のサイズ）が遺伝的基盤をもつかどうかも併せて検討した。4 型間の正逆両方向の交雑実験から、ほとんどの組み合わせにおいて、型間には生殖的隔離が存在することが判明した。一方、S と M 型の間に F_1 雑種が生じることが分かった。この「雑種」の形質を比較した結果、S と M の交雑個体の示す胴部背毛 P 2 の長さとそれが作る巣のサイズが、S と M の中間値になることが判明し、この形質が遺伝的基盤をもっていること、また量的遺伝形質であることが明らかになった。これらの結果は、S と M 型が同一種内の戦略多型である可能性を残しつつも、むしろごく最近に分化し、現在種分化途中の個体群であることを示唆している。

4. 多型分化の要因としての捕食圧

4 型の社会構造の変異は巣の構造に関連していた。そこで、巣網の機能を明らかにするために、捕食者の作用が巣のサイズ変異にどのように関係するかを検討した。大きな巣をつくる L 型において野外巣の網を除去する実験から、網がないと巣内の子の生存率がいちじるしく低下した。しかし、L 型の網は捕食者の侵入を完全に阻止できるわけではなかった。また、同時に行った巣内のメス親の除去実験から、メスが野外条件において侵入捕食者から子を効果的に防衛していることが判明した。

ところで、捕食者の多くは巣の両側にわずかに開いている出入口から侵入することが観察された。巣はくぼみに板（巣網）を渡した構造をしているので、巣サイズの変異は出入口の大小に一致している。したがって、4 型間にみられる巣のサイズ変異が、捕食者の侵入可能性を変化させている可能性が高いと考え、4 型の生息するハビタットに同所的に発生する 5 種の捕食性ダニ類を使って、この可能性を実験的に検討した。その結果、より大きな巣ほど、より多くの捕食性ダニ類の侵入を許す一方、小さい巣は捕食者の侵入をよく防ぐことが明らかになった。

一方、4 型間の巣サイズ変異が捕食者侵入率に関連しているのならば、それぞれの型の示す防衛行動にも変異がある可能性が考えられた。捕食者の導入実験によって、天敵に対して効果的な防衛行動を示すのは L 型と LM 型であること、その効果は L より LM で小さいことが明らかになった。さらに、ビデオテープレコーダーを用いたメスハダニと捕食者の相互作用を観察から、L と LM だけでなく、M にも防衛「的」行動が観察されたが、S は雌雄とも捕食者に出会うと、ただちに巣を捨てて逃亡し、まったく防衛行動を示さなかった。

以上の結果から、タケスゴモリハダニ種群 4 型にみられるサイズの異なる巣は、天敵回避において、それぞれ効果の異なった防衛、防護機能をもっていると判断された。

5. 造巣パターン（社会構造）分化の要因

1-4 の結果を併せると、タケスゴモリハダニ種群 4 型の巣サイズ変異は被捕食回避方法の分化、すなわち、反撃戦略者（L と LM）と防護戦略者（M と S）の分化と捉えることができると考えられた。被捕食回避戦略は（1）反撃行動、（2）網による侵入阻止、（3）生涯に巣を複数に分けて作ることの 3 つの組み合わせになる。この関係を数理的に分析した結果、このような異なる戦略者が安定に共存するには、捕食者に対する反撃効果（1）と網の防護効果（2 と 3）の和を縦軸に、巣のサイズを横軸にとった時、その曲線（適応度曲線）が凹状になっている必要のあることが判明した。これは、タケスゴモリハダニ種群が、1 つの種から分化したものだとする（それは、ポリペプチドを用いた系統関係から示唆されている、

Osakabe et al. 1993), その分化過程において、捕食圧が強い分断選択 (disruptive selection) 要因となって、前記 2 つの「相容れない戦略」を通して種分化がおきたことを強く示唆するものである。本研究のデータをもとに、前記の適応度曲線を推定してみると (1) は巣サイズの減少 (巣の数の増加) にともない凹型の減少傾向、(2) と (3) の効果は巣の数の増加にともない凹型の増加を示すことから、これらの合成関数は両極で最大となる凹型の関数となった。このことは、タケスゴモリハダ二種群における社会構造の分化に巣サイズを介した捕食者の作用が重要な役割を担ってきたという仮説を支持している。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 齋 藤 裕
副 査 教 授 諏 訪 正 明
副 査 教 授 前 川 光 司
副 査 助 教 授 綿 貫 豊

学 位 論 文 題 名

Factors causing variation in social systems of spider mites, *Schizotetranychus celarius* species group (Acari : Tetranychidae)

(タケスゴモリハダニ種群における社会構造の分化パターンとその要因)

本研究は79 ページの英文論文で、表31、図41、引用文献69を含み、5章で構成されている。
別に参考論文4編が添えられている。

節足動物にはさまざまな社会の存在が知られているが、それらが多様化したプロセスの解明は必ずしも進んでいない。農業害虫でもあるハダニ類は、寄主葉上にさまざまな網を形成することが知られている。中でも、造巣性のハダニ類は、巣の中で個体間競争、交尾、協力などの相互作用を通して独特の社会を形成している。本論文では、亜社会性種を含むタケスゴモリハダニ種群の巣網が、捕食者との共進化によって多様化を遂げたという仮説のもとに、わが国に分布する同種群の4型について、形態、巣網の構造、捕食者との相互作用、生活史、社会行動の比較、型間の生殖的隔離の分析を行った。

タケスゴモリハダニ種群は、巣のサイズ、形態、寄主植物の違いから5型に分けられている。これらのうちの4変異型(L、LM、M、S)はササ・タケ類に寄生し、しばしば同所的に分布し、巣サイズと胴部背面に生える毛(P2)の長さが $L > LM > M > S$ の順になっていることで区別されている。これらの諸点を各型のメスの巣網について再検討し、巣のサイズがP2長の変異に正に相関すること、さらに、LとLMは複数の巣をつないだ「連続巣」を作り、大集団で生活するのに対し、MとS型は分散と造巣・産卵をくりかえすために、巣が散在し、また1巣の集団サイズが有意に小

さいことを確認した。

4 変異型の生活史を恒温条件下で精査し、内的自然増加率には型間に大きな差がなく、各型は同じ環境条件ならば、ほぼ同じ増殖率を実現しているものと判断された。

変異型間の生殖的隔離の有無と、P2 長および巣のサイズ変異の遺伝的基盤について検討し、型間の正逆両方向の交雑実験から、S と M の組み合わせ以外では、型間に完全な生殖的隔離が存在することが判明した。また、S と M 型の間に F_1 雑種が生じることがわかった。S と M の交雑個体の形質を比較した結果、P 2 長と巣のサイズが、S と M の中間値になったことから、これらの形質が量的遺伝形質であることが示された。

次に、野外実験で、巣網が捕食者から個体を防護する機能をもっていることを示し、同時に行ったメス親の除去実験から、メス親が野外条件において、巣に侵入する捕食者から子を効果的に防衛していることを明らかにした。

一方、4 変異型の生息するハビタットに同所的に発生する 5 種の捕食性ダニ類を使って、巣網の防護効果を実験的に検討したところ、より大きな巣ほど、より多くの捕食性ダニ類の侵入を許す一方、小さい巣は捕食者の侵入を効果的に防ぐことが明らかになった。

4 型間の巣サイズ変異と親の防衛行動の関係を調べた結果、天敵に対して効果的な防衛行動を示すのは L 型と LM 型であり、効果は L が最も大きいことが明らかになった。

以上の結果から、タケスゴモリハダニ種群 4 型にみられるサイズの異なる巣は、天敵に対して、それぞれ効果の異なった防衛、防護機能をもっていると判断された。これらの関係を理論的に考察した結果、反撃戦略者 (L と LM) と防護戦略者 (M と S) の分化が起きて、不連続な巣網 (戦略) をもつ型が安定に共存するには、それぞれの捕食者に対する「反撃効果」と「網の防護効果」の合成値 (適応度) が、巣のサイズ変化に対して、U 字型曲線になっている必要のあることがわかった。これは、この種群の変異型が、捕食圧が強い分断選択要因となって、「親による防衛」と「巣による防護」という相容れない 2 つの戦略を通して種分化した可能性を示唆している。さらに、具体的なデータをもとに、この適応度曲線を推定してみると、防衛効果は巣サイズの減少 (巣の数の増加) にともない L 字型の減少傾向、防護効果は巣の数の増加にともない逆 L 字型の増加を示し、これらの合成関数は両極で最大となる U 字型となった。このことは、タケスゴモリハダニ種群の社会構造の分化に、巣サイズを介した捕食者の作用が重要な役割を担ってきたという仮説を強く支持していた。

以上のように、本研究では、種分化要因としてほとんど考慮されていなかった天敵の作用が、「分断選択圧」として種の形成に関与してきたことを明らかにした。これは、動物の多様性進化の解明に大きく寄与するものであると同時に、生物的防除等の応用面においても、捕食者-被食者関係の理解に、新しい視点をあたえるものとして高く評価される。よって、審査員一同は、森光太郎が博士（農学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。