

スゴモリハダニ種群の多様化に関わる 社会構造変異とその維持に関する研究

学位論文内容の要旨

スゴモリハダニ「種群」(the *celarius* species group)は、イネ科に寄生し、造巢性で亜社会性であるという基本的な生活型が共通しているが、行動、寄主植物、巢サイズや巢を構成する集団サイズに多様化がみられ、系統的には1つのクレードをなす近縁種のグループである (Sakagami 2002)。この種群の種を形態から区別するのは難しく、かつてはタケスゴモリハダニとして単一種だと考えられていた。しかし、斎藤と高橋(1980)が、同じササ上に生息するタケスゴモリハダニ

(*Schizotetranychus celarius* (Banks) 当時)の巢サイズと胴部背毛の長さに変異を見いだして以来、形態のみならず、行動や社会性にも多くの変異が発見され、それらの間に生殖的隔離もあることから、現在日本国内に分布するものだけでも、6つの型(3種+3型)(なお、Saito et al. 2004では、5種1変異型)に分類されてきた。さらに、近年この種群が中国、韓国においてもイネ科植物に分布していること、日本と同様に多くの種や変種に分化していることがわかってきている

(Zhang et al. 2000 ; Saito et al. 2004)。この種群の特徴として、ハダニ類の中では最も高次とされる社会性をもつこと、そして種群内では、社会性の発達段階にさまざまな変異がみられることがあげられる。これらの社会行動や個体間の社会的関係を詳しく検討することで、種群内の種分化機構にそれがどう関わってきたのかを探り、同時にそれらの特性が生まれた原因を明らかにしようと試みた。

本論文では、社会性を成立させている基盤である広義の個体間コミュニケーションシステムの種間変異に注目して、スゴモリハダニ種群の分化プロセスの詳細の解明を試みた。

スゴモリハダニ種群に属するススキスゴモリハダニ (*S. miscanthi* Saito)の、オスどうしの攻撃性が異なる兄妹種間の交配システムを精査した。このハダニは、ススキに寄生し、集団共同営巢と共同防衛がみられる社会性のハダニであり、オスはメスだけでなく、メスを含む巢をめぐる殺しあい、ハーレムをつくる。さらに、オスどうしの攻撃性の強さが異なる、HG型とLW型の2型があることが明らかになった。そこで、2型の分化プロセスを知るために、まず、遺伝的交流を調べたところ、2型間には不完全ではあるが生殖的隔離があること、その生殖的隔離は一方の交尾前隔離と、両方向における交尾後接合前及び接合後隔離からなること、型間のハイブリッドは正常個体よりも生存率および繁殖能力が著しく劣ることがわかった。

また、地理的分布および生態的差異を調べたところ、マクロにみると北方にLW、南方にはHG型が、また南西地域では標高の高いところにLWが、低いところにH

G型が生息するという、側所的な分布が見られた。さらに、その境界域を精査したところ、同所的な生息がみとめられ、そこでは型間で経験する環境が同じであるにも関わらず、メスの休眠性が大きく異なることが判明した。さらに、同所的な2型について、その生活史形質を調べた結果、HG型はLW型よりも増殖能力が優れていること、HG型が生息する低地のススキはLW型が生息する高地のススキよりも両型にとって寄主として相対的に不適であることがわかった。

生殖的隔離の状態から、2型は分岐後あまり時間の経過していない集団だと推察され、また側所的な分布状態および境界域における生活史の比較結果からみて、分化後に2次的にその分布を接した状態にあると考えられた。そして、分布境界は、HG型が増殖能力、交尾能力ともに優れているにもかかわらず、休眠性が浅いために、冬の寒さの厳しい北や山地において、休眠性が深くより寒冷地に適応したLW型を駆逐できないことによって維持されているのだと判断された。

さらに、2型が融合しないもう一つの要因として、異型間交配時における過剰のオス子の産出が考えられた。ハダニは単数倍数性で産雄単為生殖であるため、受精卵からメスが、未受精卵からオスが発生する。したがって、適応度が劣るハイブリッドのメスの子の生産を抑制する能力をもっていると考えられる。この点を確認するために、Hamilton (1969) の「局所的配偶者競争」の理論にしたがって、1つの巢内の産卵メス数を変化させ、子の性比が変化するかどうか調べた結果、スゴモリハダニ種群のメスは、産む子の性比を調節する能力をもつことが明らかになった。

メスが子の性比を調節する能力は、卵の受精/未受精の調節能力と同等であると考えられ、2型間交配においてみられた過剰なオス子の生産は、2型の境界域で起きる異型間交配に際して、ハイブリッドメスの生産により被る不利益を軽減するメカニズムとしても働くであろう。これも、境界域を接しながら2型が融合しない理由の1つであると考えられた。

ところで、スゴモリハダニ種群にみられる集団サイズや巣サイズの分化そのものは、同じ寄主植物上に同所的に生息する多くの天敵ダニ類との相互作用を通じ、小巣による防護と、大巣による共同防衛という相容れない2つの戦略分化がおり、その結果、中間形質の不適応によって分化したと考えられている (Mori 2000)。このような分化が生じると、共同営巣上重要な巣内環境の衛生維持行動に変化が生まれるはずである。そこで、同種群の種全体について、集団サイズや巣サイズの分化と排出物をめぐる個体間のコミュニケーションシステムの関係を検討した。

その結果、スゴモリハダニ種群に属するすべての種がなんらかの排出場所の特定化行動を示すことがわかった。さらに、それを実現している排出場所認識方法を調べたところ、種間で幾つかの差異がみられた。これらを Sakagami (2002) の系統情報をもとに考察すると、祖先種では巣サイズと集団サイズがそれほど大きくなかったため、巣の出入り口付近で排出するという物理的信号のみによる排出場所特化方法で巣内環境汚染を回避していたと考えられた。集団で巣内に侵入してきた捕食者に対して共同防衛行動をとる戦略を獲得した種 (ススキスゴモリハダニとケナガスゴモリハダニ *S. longus* Saito) では、巣サイズ及び集団サイズが社会の発展とともに大きくなり、それに伴って排出物から揮発する化学情報を利用して排出場所を認識するメカニズムを進化させ、巣の1カ所に排出するという行動を発達させたのだと考えられた。また、この揮発性の化学情報物質が寄主植物由来のものであることを解明し、ススキスゴモリハダニは、ササ寄生のケナガスゴモリハダニの糞に反応するが、ケナガスゴモリハダニは、ススキスゴモリハダニの糞には反応しないことを明らかにした。これによって、ススキスゴモリハダニがササ寄生のケナガスゴモリハダニから寄主植物を変えることで分化した種であることが推定され、それは分子

系統分析の結果とも矛盾しなかった。

以上をまとめれば、オスの攻撃性を異にするススキスゴモリハダニの 2 型が、生殖的隔離の状態から、ごく近縁な姉妹種あるいは半種とみなすべき存在であること、それらが分布境界域において、それぞれの適応の違いによって側所的分布を維持していることが示された。また、社会構造維持に関するコミュニケーションシステムの違いから、ススキスゴモリハダニは、ササ寄生性のケナガスゴモリハダニから、ススキ寄生性へと寄主を変化させて分化したものであることが明らかとなった。

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

学 位 論 文 題 名

スゴモリハダニ種群の多様化に関わる 社会構造変異とその維持に関する研究

本論文は、図表を含め 162 ページ、引用文献 96 からなり和文で書かれている。他に参考論文 7 編が添えられている。

スゴモリハダニ「種群」(the *celarius* species group) は、イネ科に寄生し、造巢性で亜社会性であるという基本的な生活型が共通し、また形態的な類似性が高いが、行動、寄主植物、巣サイズや巣を構成する集団サイズに多様化がみられ、系統的には 1 つのクレードをなす近縁種のグループである (Sakagami2002)。この種群の特徴として、ハダニ類の中では最も高次とされる社会性をもつこと、そして種群内では、社会性の発達段階にさまざまな変異がみられることがあげられる。本研究では、これらの社会行動や個体間の社会的関係を詳しく検討することで、種群内の種分化機構にそれがどう関わってきたのかを探り、同時にそれらの特性が生まれた原因を明らかにしようと試みている。

まず、スゴモリハダニ種群に属するススキスゴモリハダニ (*Stigmaeopsis miscanthi* (Saito)) の、オスどうしの攻撃性が異なる変異型間の地理的分布および生態的差異を調べた。日本全体でみると北方に攻撃性の弱い LW 型、南方には攻撃性の強い HG 型が分布し、また南西地域では標高の高いところに LW が、低いところに HG が生息するという、側所的な分布が見られた。さらに、その分布境界域においては、同所的な分布が認められることが判明した。

これら 2 型の生活史形質を調べた結果、HG は LW よりも増殖能力が優れていることがわかり、寄主植物の適合性を調べた結果 HG が生息する低地のススキは LW 型が生息する高地のススキよりも両型にとって寄主として相対的に不適であることがわかった。次に、生活史形質で優る HG が、好適な LW の寄主に進出しない理由を調べた結果、境界域において同所的に分布している HG と LW の間でメスの休眠性が大きく異なり、LW が寒冷域に強い適応性をもつことが判明した。

次に、HG と LW とがどのような遺伝的交流を行っているのかを知るために、交配シ

システムを精査し、2型間には不完全ではあるが生殖的隔離があること、その生殖的隔離は一方の交尾前隔離と、両方向における交尾後接合前及び接合後隔離からなること、型間のハイブリッドは正常個体よりも生存率および繁殖能力が著しく劣ることがわかった。

2型が交雑によって融合しない要因の1つとして、異型間交配時における過剰のオス子の産出が重要だと考えられた。ハダニは単数倍数性で産雄単為生殖であるため、受精卵からメスが、未受精卵からオスが発生する。1つの巣内の産卵メス数を変化させ、子の性比が変化するかどうか調べた結果、スゴモリハダニ種群のメスは、産む子の性比を調節する能力をもつことがわかり、この能力が異型間交尾に際して、メス子を産まず、本来は少数しか産まないオス子を多数産みだして、異型交配時のダメージを軽減する効果をもつと判断された。

以上、分布状態、生殖的隔離、境界域における生活史および季節適応特性の比較から、これらの2型は、異所ないし異時的に分化後、2次的にその分布を接した状態にある集団だと推定された。そして、分布境界は、HG型が増殖能力、交尾能力ともに優れているにもかかわらず、休眠性が浅いために、冬の寒さの厳しい北方や山地において、休眠性が深くより寒冷地に適応したLW型を駆逐できないことによって維持されているのだと判断された。

さらに、スゴモリハダニ種群の種全体について、集団サイズや巣サイズの分化と排出物をめぐる個体間のコミュニケーションシステムを検討した。その結果、この種群に属するすべての種が、なんらかの排出場所の特定化行動を示すが、それを実現している排出場所認識方法には種間で差異のあることがわかった。大型の巣を作るススキスゴモリハダニとケナガスゴモリハダニでは、排出物から揮発する化学情報を利用して排出場所を認識するメカニズムをもつこと、この化学情報物質が寄主植物由来のものであることを解明した。また、ススキスゴモリハダニは、ササ寄生のケナガスゴモリハダニの糞に反応するが、ケナガスゴモリハダニは、ススキスゴモリハダニの糞には反応しないことから、前者がササ寄生の後者から寄主植物を変えることで分化した種であることが推定された。

以上のように、本研究はハダニ類において近縁グループの多様性がうまれ維持されているメカニズムについて、生殖的隔離、競争と季節適応というさまざまな側面から解明し、ススキスゴモリハダニ2変異型が半種ないし兄妹種であること、それらが分化後2次的に接触した状態にあることを明らかにした。さらに、スゴモリハダニ種群の社会行動における化学的コミュニケーションの存在をはじめて解明したことは、学術的に高く評価される。よって、審査委員一同は、佐藤幸恵が博士（農学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認定した。