

カンザワハダニの休眠性に関する進化的考察

学位論文内容の要旨

ハダニ類は、応用的および生態学的な視点から様々な研究が行われてきた。特に、休眠性は生活環における重要な適応現象であり、進化生態学的にも興味深い。この休眠性の進化を理解する上で、休眠性自体にどのような選択圧がかかっているかを理解することが必要である。

休眠性がうける選択圧には直接的なものと間接的なものがある。直接的な選択圧とは、休眠性それ自体が淘汰の対象となるものである。たとえば、休眠個体と非休眠個体の間で越冬生存率に差があれば、休眠誘導自体に選択がかかる。一方、間接的な選択圧とは休眠性が他の生活史形質（産卵数・発育日数）と関連することによって間接的に受ける選択圧である。たとえば、深い休眠を示すことで産卵数や発育期間などに影響が及ぶなら、それらの形質に対する自然選択によって、休眠性にも間接的な選択圧がかかると考えられる。近年後者の問題が注目されるようになっている。本研究では、主に後者の問題について、カンザワハダニ (*Tetranychus kanzawai* Kishida) を材料に研究を行った。

またハダニ類特有の問題として、成虫休眠誘導に関する知見の不十分さがある。Saito *et al.* (2002) の指摘により、休眠誘導の研究において前提とされてきた知識を再検討する必要が出てきた。以上を踏まえ、本研究ではまず成虫休眠するハダニ類の成虫期の休眠誘導について調査し、そのうえで休眠性と生活史形質との関連について検証を行った。

(1) 成虫期における休眠の誘導

まず本研究によって、成虫期における休眠誘導には種間で変異があることが明らかになった。ケナガスゴモリハダニ、ススキスゴモリハダニ LW 型、およびカンザワハダニは、幼若虫期に長日条件で発育しても、成虫化以降に低温短日条件に置くと休眠した。前二者とカンザワハダニは系統的に離れていることを考えると、成虫休眠するハダニ亜科の種では、成虫期に休眠が誘導される特性が独立に進化したことを示唆している。一方で、ススキスゴモリハダニ HG 型やナミハダニでは、成虫期における休眠誘導を示す確証は得られなかった。18°C/9L:15D という条件は休眠誘導するのに十分な条件であるので、これらの種では成虫期における休眠感受性がほぼ失われていると判断された。

本研究では「成虫休眠は産卵期間が長い種で進化する」という作業仮説の検証を目指したが、傾向はみとめられたが明確な証拠は得られなかった。すなわち、ススキスゴモリハダニ HG 型は産卵期間が長いにもかかわらず、はっきりした休眠は見られなかった。また、カンザワハダニとナミハダニの産卵期間はともに短いにも関わらず、ナミハダニでは成虫休眠誘導が起こらなかった。むしろ、成虫休眠誘導の進化に影響を与える要因として、越冬前後の環境の好適さがある。産卵期間が十分に長くても、越冬中の休眠メスが多く死亡したり、越冬後の捕食圧があまりに高いような環境では、越冬前に全ての卵を産みきってしまうのが有利になり、成虫休眠誘導が進化しないのだと考えられた。

ところで、ハダニ類では体色の変化が休眠誘導の指標とされてきたが、今回の実験では、体

色変化は休眠誘導の基準としては一貫性のないものだった。したがって、休眠誘導の判定にあたっては、繁殖パターンを直接観察するか、体色などの指標が休眠誘導を適切に反映しているかを前もって調査しておくことが必要であることが明らかになった。

(2) 休眠誘導と産卵数との関連

京都で採集した2つのカンザワハダニ個体群について、休眠メス成虫をさまざまな長さの冷却期間にさらし、休眠の経験がその世代の産卵数に及ぼす影響について調べた。また、親世代から得た卵を成虫化までの期間 20°C/9L:15D で飼育し、次世代の休眠メス成虫を得た。それらを3グループに分け、0, 30, および 90 日間の冷却条件(5°C、全暗)に置いた。それぞれのグループの休眠覚醒後の産卵数を調べ、親世代の産卵数と比較した。

休眠の浅い個体群においては、生き残ったメスの産卵数は親世代と同じ水準を保っていた。しかし、休眠の深い個体群においては、いずれの冷却期間においても、生き残ったメスの産卵数は親よりも著しく低かった。この結果は、休眠誘導そのものが、とくに休眠の深い個体群において、越冬後の繁殖に大きなコストになることを示唆していた。

この効果が休眠世代以降も持続するかどうかは、休眠性とその他の生活史形質が同じ遺伝子座によって支配されているかどうか(多面発現による遺伝相関)を調べる必要がある。休眠誘導の起こりやすい系統と起こりにくい系統を人為選抜し、それらの系統の産卵数を比較した結果、休眠誘導の起こりやすさと産卵数の間には関連がないことがわかった。したがって、先に述べたような繁殖へのコストは越冬世代だけに出現し、その後の世代には重要でないことが示唆された。

(3) 休眠深度と産卵数との関連

1つの個体群のなかに、休眠の深度(一定環境で休眠が続く期間)の遺伝的変異がどの程度保たれているかを調べた。京都から採集した個体群からオス・メス成虫をランダムに選び出し、1匹のオス当たり5匹のメスを交配させた(half-sib デザイン)。交尾メスから得た卵を休眠誘導条件(20°C/9L:15D)で発育させた。成虫化した次世代メスについて、産卵を開始するまでの日数(休眠深度)を調べた。産卵を開始したメスは新しい餌とともに25°C/16L:8Dの条件におき、生涯産卵数を調べた。

その結果、親メスごとに休眠深度のばらつきがあり、個体群中に大きな遺伝的変異が含まれていることがわかった。このことは、休眠深度という形質が選択圧によく反応することを示唆している。また、休眠が深い血統は、休眠覚醒後の産卵数が低いという傾向があった。このことは、休眠深度が深い方向に選択圧がかかると、それに伴って休眠世代の産卵数が減少するという遺伝相関の存在を示唆している。

以上のことから、カンザワハダニが寒冷な環境に定着する場合、休眠深度に選択圧がかかると考えられる。そのような環境では越冬世代の産卵数に間接的な反応が起こり、越冬後の個体群動態などに影響を及ぼす可能性があるだろう。

まとめ

本研究を通じて、いままで考えられていたような単純な図式、すなわち、若虫期に主要な低温短日条件の感受性が高く、それ以降のステージでは低いという説明はカンザワハダニやスゴモリハダニ属にはあてはまらないことがわかった。今回の研究から、休眠と非休眠を分けて考える従来の方法よりも、生活史のどの時点で休眠に切り換えるかという量的な問題として休眠誘導を理解するべきであることが明らかとなった。また、休眠深度も連続的に変化しており、量的遺伝するものと考えられた。このような遺伝様式から、カンザワハダニの休眠性を量的形質として考えることの必要性が高まったといえる。

また、カンザワハダニでは休眠誘導自体が越冬世代の繁殖に悪影響を及ぼすことがわかった。このような休眠自体の非致命的効果はこれまでのハダニ類研究において従来考慮外にあった新しい知見である。

学位論文審査の要旨

主査 教授 斎藤 裕

副査 教授 諏訪 正明

副査 教授 長谷川 英祐

学位論文題名

カンザワハダニの休眠性に関する進化的考察

本論文は、図表を含め 105 ページ、引用文献 132 からなり、和文で書かれている。他に参考論文 4 編が添えられている。

ハダニ類は応用分野および生態学において様々な研究が行われてきた重要なモデル動物群である。なかでも生存に関わる越冬休眠性は重要な適応現象であり、進化生態学的にも興味深い。一般に、休眠性が受ける選択圧には直接的なものと間接的なものがある。直接的な選択圧とは、休眠性自体が淘汰の対象となるものである。一方、間接的な選択圧とは休眠性が他の生活史形質と関連することで間接的に受ける選択圧である。たとえば、深い休眠を示すことで産卵数や発育期間などに影響が及べば、それらの形質に対する自然選択によって、休眠性にも間接的な選択圧がかかると考えられる。本研究では、後者の間接的選択の有無について、主にカンザワハダニ (*Tetranychus kanzawai* Kishida) を材料に研究を行った。

(1) 成虫期における休眠の誘導

まず、従来ハダニ類休眠誘導のスタンダードとされてきた方法を再検討し、以下のような新知見を得た。

成虫期における休眠誘導の存在が確認され、またそのパターンの種間変異が明らかになった。ケナガスゴモリハダニ、ススキスゴモリハダニ LW 型、およびカンザワハダニは、幼若虫期に長日条件で発育しても、成虫化以降に低温短日条件に置くと休眠が誘導された。前 2 者とカンザワハダニは系統的に離れていることを考えると、成虫休眠するハダニ亜科の種では、成虫期に休眠誘導される特性が独立に進化したことを示唆している。一方で、ススキスゴモリハダニ HG 型やナミハダニでは、成虫期における休眠誘導を示す確証は得られなかった。

また、ハダニ類では成虫体色の変化が成虫休眠種の休眠誘導の指標とされてきたが、今回の実験で、体色変化は休眠誘導の基準としては一貫性がないという、常識を覆す結果を得た。したがって、休眠の判定にあたっては、繁殖パターンを直接観察するか、体色などの指標が休眠誘導を適切に反映していることを事前に精査することが不可欠と結論した。

(2) 休眠のコスト

(1) をふまえて、次に、休眠性の遺伝的基盤に関する検討を行った。

休眠性と覚醒後の繁殖との関係を明らかにするために、同地域 (京都) で採集したカ

ンザワハダニ 2 個体群について、休眠メス成虫をさまざまな長さの冷却期間(休眠覚醒処理、5° C、全暗)にさらし、休眠の経験がその世代の産卵数に及ぼす影響について調べた。

その結果、休眠の浅い個体群においては、メスの産卵数は親世代と同じ水準を保っていたが、休眠の深い個体群においては、いずれの冷却期間においても、メスの産卵数は親よりも有意に少なかった。これは、休眠誘導が、とくに休眠の深い個体群において、越冬後の繁殖が低下するという大きなコストを伴うことを示唆している。

次に、この効果が休眠世代以降へ影響するか否かを調べた。そのためには、休眠性とその他の生活史形質が同じ遺伝子座によって支配されているかどうか(多面発現による遺伝相関)を調べる必要がある。休眠誘導の起こりやすい系統と起こりにくい血統を人為選抜し、それらの血統の産卵数を比較した結果、休眠誘導の起こりやすさと産卵数の間には関連がないことがわかった。したがって、先に述べたような繁殖へのコストは越冬世代だけに現れ、その後の世代には重要でないことが示唆された。

(3) 休眠の深さと産卵数

1つの個体群のなかに、休眠の深さの遺伝的変異がどの程度保たれているかを調べた。個体群からオス・メス成虫をランダムに選び出し、1匹のオス当たり5匹のメスを交配させた(half-sib デザイン)。交尾メスから得た卵を休眠誘導条件で発育させ、成虫化した次世代メスについて、産卵を開始するまでの日数(休眠深度)を調べた。産卵を開始したメスは新しい餌とともに長日条件におき、生涯産卵数を調べた。

その結果、親メスごとに休眠深度のばらつきがあり、個体群中に大きな遺伝的変異(高い遺伝率)があった。このことは、休眠深度という形質が選択圧によく反応することを示唆している。また、休眠が深い血統は、休眠覚醒後の産卵数が低いという傾向があった。このことは、休眠深度が深い方向に選択圧がかかると、それに伴って休眠世代の産卵数が減少するという遺伝相関の存在を示している。

以上のように、本研究では、ハダニ類の休眠性が従来考えられていたような単純な図式に従っていないこと、すなわちそれぞれの種が独自の環境適応として多様なパターンを備えていることを発見した。また、これまで群単位の現象として扱われてきた休眠性を個体レベルの遺伝的変異性から解析し、休眠性と他の生活史形質遺伝相関を明らかにするなど、多くの新しい知見を得ている。これらは、いずれも学術的に高く評価される。よって、審査委員一同は、伊藤 桂が博士(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。