

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 5 月 10 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2008 ～ 2011

課題番号：20370006

研究課題名（和文） 共同的社会が捕食者対抗戦略としてハダニ類で収斂進化したとする仮説の総合的検証

研究課題名（英文） Comprehensive study on the hypothesis that cooperative sociality of spider mites conversely evolved through anti-predator strategies.

研究代表者

齋藤 裕 (SAITO YUTAKA)

北海道大学・大学院農学研究院・教授

研究者番号：20142698

研究成果の概要（和文）：スゴモリハダニ属と近縁属にみいだされた発展段階の多様な社会を対象として、それらが基本的に「複数種の天敵」との相互作用を通じた自然選択によって生まれたとする説を総合的に検証した。その結果「天敵-営巣性ハダニ相互作用系が必然的に社会進化を生む」という説を支持する事例を明らかにした。具体的には、ススキスゴモリハダニ 2 型には、オスの攻撃性変異だけではなく、天敵に対する反撃行動にも様々な変異のあること、この 2 型には生活史にも有意な差があることもわかった。さらに、世界ではじめてケナガスゴモリハダニに、糸を用いた巣内清掃行動を発見した。

研究成果の概要（英文）： Various social lives observed in the genus *Stigmaeopsis* have been hypothesized to conversely evolve through predator-prey interactions. We observed multi-species predator-prey interactions in relation to the variation of life type in spider mites, and discovered several new phenomena that suggest the importance of predators on social life evolution. Furthermore, we learned that the females of *Stigmaeopsis longus* clean their woven nest by short-termed adhesive silken threads. This is a new discovery of silk function in animal kingdom, which is regarded as a kind of social behavior. Two forms of *Stigmaeopsis miscanthi* having different intensities of male-to-male antagonism showed different performances to their specific predator species, i. e. different effects of counterattack behavior against two predator species. In addition, these forms have significantly different life history parameters, even though they are categorized into a single species. These showed that there is much variation in social life even within a species.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	4,600,000	1,380,000	5,980,000
2009 年度	3,700,000	1,110,000	4,810,000
2010 年度	2,800,000	840,000	3,640,000
2011 年度	2,800,000	840,000	3,640,000
総計	13,900,000	4,170,000	18,070,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：(1)ハダニ (2) 社会性 (3) 種分化 (4) 系統

(5) *Stigmaeopsis* (6) 天敵類 (7) 捕食者対抗戦略 (8) 収斂進化

1. 研究開始当初の背景

動物の社会性研究は、社会構造の記述的なレベルを越えて、それぞれの社会が進化した要因の解明へと発展しつつある。しかし、このような研究における最大のネックは、対象とする系統群の中に高度な社会性を発展させた種は認められるが、未発達あるいは発展途上の社会をもつ種がなかなかみいだせないという点にある。これは、社会の進化というものが、ある閾値をもち、中間的な社会の存在を許さないという理由で説明することはできるが、依然そこで作用してきた自然選択の内容を明らかにできないという大きな困難が残る。もし、社会性の発展段階が、近縁種の中で逐次たどれるような動物があれば、その分子系統関係に基づく行動・生態の比較研究によって、社会性進化の理解が格段に進むであろう。

応募者は 1986 年に植物寄生性のケナガスゴモリハダニ（旧称タケスゴモリハダニ）という微小節足動物に高度に発達した協同的社会性を世界で初めて発見した（Saito 1986）。爾来、当初 1 種だとされ別属に分類されていたこのタケスゴモリハダニが少なくとも 7 種を含む独立したスゴモリハダニ属を形成すること（Saito *et al.* 2004）、その分布は中国、タイ、韓国、台湾におよび、それぞれの国に固有種が生息することが知られるようになってきた（Zhang *et al.* 2000）。また、この属のほとんどの種が社会性をもち、その社会性が様々な発展段階（亜社会ー協同社会）にあることも分かっていた（Mori & Saito 2005 ; Sato & Saito 2006; 2007）。しかも、わが国に知られる 3 種については、社会の発展レベルの違いが、主にそれらの生息場所（植物葉）に同所的に生息する多様な天敵類との相互作用の結果、「小巣による防護+巣の分散」と「集団による大巣の防衛=高度な社会」という 2 つの相容れない天敵対抗戦略分化が生じた結果であることが判明した（Mori & Saito 2004; 2005）。さらに、それらの社会進化は天敵対抗戦略と社会メンバー間血縁度をパラメータとしたゲーム理論によって説明可能なこと（Saito 1995; Saito & Takada, 投稿中）、また生理的要因（休眠性）が季節適応を通じて血縁度を変化させることで社会に変異が生じたことも明らかにされた（Saito 1995; Saito *et al.* 2002）。しかし、残された日本固有種（2 種）、また中国固有種（3 種を既に確認）については、その社会発展のレベルおよび、それがこれまでに知られた進化要因と共通するかなど、未解決の問題が多々残されている。さらに、ごく最近、熱帯に分布する *Bambusa*（株立ちのタケ類）においてもこ

のグループもしくはごく近縁な別属の種に非常に興味深い社会性の萌芽が発見された。また、スゴモリハダニ属には、まだ日本、アジア大陸、オーストラリア等に未発見の種が多数存在している可能性が高い。このような背景から、スゴモリハダニ属およびその近縁未記載の属には未知の発展段階の社会が存在し、社会進化を現生の動物によってある程度再現できる可能性が非常に高いと考えるに至った。

2. 研究の目的

本研究では、これまでにササ寄生性スゴモリハダニ属で得た知見の一般性を検証するために、より広く世界のスゴモリハダニ属および類似の営巣性を示す近縁グループを対象を広げ、「天敵-営巣性ハダニ相互作用系が必然的に社会進化を生む」という説が、マクロな分布の面からもサポートされるかどうかを検討する。これは、「ある社会性をもつハダニ」がいるなら、実験的に明らかにされた「固有の性質（行動）をもつ天敵類との相互作用」もセットとなって存在することを、分布域全体のレベルで明らかにすることである。これによって、寄主植物や地域を異にする別種のハダニでも営巣性をもち天敵の選択圧が類似していれば、そこに進化する社会性も相似するという「天敵との相互作用による社会の収斂進化現象」の存在を明らかにすることができ、社会性進化の必然性を明らかにできる。

具体的には、スゴモリハダニ属および熱帯タケ寄生の営巣性ハダニグループに注目し、それらにはどんな社会をもつ種が存在するのかを広く国内外（中国、タイ、韓国、オーストラリア等）で探索し、行動等进行分析する。特に、中国のモウソウチクで、わが国のササにみられた社会性変異とその要因を共有、すなわち「社会の収斂進化」を示唆する巣のサイズ変異現象を示す複数種が発見されている（Zhang *et al.* 2000）。これらの種と同所的発生天敵類を対象にササの研究で確立した社会行動解析法を適用して相互作用进行分析する。もし、同等の相互作用系が検出されれば、それが異なる種、異なる地域、異なる寄主に見出された 1 つめの天敵との相互作用による「社会の収斂現象」の発見となる。次にタイや中国南部に分布する *Bambusa* 属タケ類に生息する「新属」のハダニ類について、その分類と

分子系統分析を実施し、属を確定する。同時に、それらの社会性変異を確認、それを生む要因と予想される天敵類の行動等を観察する。その結果、巣サイズ変異を通じた社会性の変異、天敵との相互作用系等がササのsgomoriハダニ属の場合と同等であることが確認できれば、これが2つめの「社会の収斂進化」の発見となり、ササの事例を含めて少なくとも3回、異なる種、異なる地域、異なる寄主上で類似の要因（捕食圧）のもとで同様の社会進化がみられたことになる。それらは、大筋では造巢性ハダニ類の社会性が、「巣を作ることで」必然的に生まれた2つの相反する天敵対抗戦略として進化したこと、すなわちハダニの社会進化に「相似の天敵類との相互作用（共通の自然選択）」が働いたことを明証するものとなる。

ところで、sgomoriハダニ属の社会変異には、その細部において、同所的に発生する他の属のハダニ類とそれらの捕食者が間接的に関与していることも分かってきた。例えば、小さい巣（亜社会性）のハダニがどこまで巣を縮小（＝社会の放棄）すべきかを決める対抗選択（counter-selection）として、元来関係の浅いハダニ種とその捕食者が間接的に作用していることが明らかになってきた。そこで、対象とする社会性種の研究と併行して、同所性をもつ他の非社会性種と社会性種との間接的な関わりを検討し、その効果を現在開発中の数理モデルを有効なツールとして逐次検討を加え、造巢性ハダニ類の社会が複雑な種間相互作用と天敵類との軍拡競争の結果進化したものであることを、やや別の角度からも明らかにする。

3. 研究の方法

sgomoriハダニ属に注目し、これまでに知られている7種以外に、本属にはどんな社会をもつ種が存在するのかを、国内のイネ上科（主にタケ類とススキ）および常緑広葉樹で探索する。また、国外についても、中国、タイおよびオーストラリアにおいて、同様の調査を実施する（未記載種がかなり存在する可能性が高い）。特に、中国、韓国に分布し、天敵を通じた社会性の適応進化共有（収斂進化）を示唆している2種の社会性種の社会構造の分析（実験的）、分布域の特定とそこにおいて共存する天敵の探索およびその行動特性の解析を実施する。

また、タイの熱帯の株立ち型タケ類である *Bambusa* 属寄生性のsgomoriハダニ属に近縁なハダニグループの分類学的位置およびそれらの系統関係を形態学および分子系統学の手法を用いて確定する。さらに、それらの分布域の確定と、それらの社会構造、天敵の行動特性の解明を行う。これらの種と同所的に発生する他のハダニ類の生活型の多様性を分析、それらの効果を現在開発中の数理モデルを重要なツールとして逐次検討を加え、多様な相互関係が、共存条件としていかなる効果をもつのかを解明する。

4. 研究成果

「天敵-営巢性ハダニ相互作用系が必然的に社会進化を生む」という説をサポートする幾つかの事例を明らかにすることができた。具体的には、ススキsgomoriハダニの2型には、オスの攻撃性変異だけではなく、天敵に対する反撃行動にも変異があること、また反撃行動の効果は天敵の種類によっても違いがあることが判明した(5-(1)-②, ⑤)。また、この2型には生活史にも有意な差があることもわかった。さらに、sgomoriハダニの1種に世界ではじめて、糸を用いた巣内清掃行動という社会行動を発見した(5(1)-⑥)。これらは、社会の変異を示す具体的な例となった。また、sgomoriハダニ属および熱帯タケ寄生およびカシキ寄生性の営巢性ハダニのグループを形態および分子系統学的に検討し(5-(1)-④)、熱帯性タケ寄生グループはsgomoriハダニ属と近縁だが、別のクレードを形成すること、またカシキ寄生性の造巢性ハダニもsgomoriハダニ属に近縁だが、別の属であることを明らかにした(5-(1)-⑧, ⑨)。さらに、これらの造巢性ハダニの一部にはsgomoriハダニと共通するオスどうしの強い攻撃性が発達していることもわかった。これらは、社会の収斂現象を示す具体的な事例となった。これらの事象を説明するゲーム理論モデルを構築し、攻撃性と社会発展の基礎理論を確立した(5-(1)-⑦)。これらの新発見と従来の知見を併せて、英文単著の植物ダニ類の多様性と進化に関する本「Plant Mites and Sociality」を2010年にシュプリンガー社から出版した(5-(3)-④)。加えて、一連の社会が基本的なところで、糸を利用した造巢性から進化してきたという説をまとめた著作「糸の博物誌（齋藤・佐原編著、海游舎）」を完成させ、現在印刷中である(5-(3)-①, 平成24年7月出版予定)。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

(1) [雑誌論文] (計11件)

- ① Ito Katsura, Nanako Yokoyama, Yoshimasa Kumekawa, Hiroshi Hayakawa, Yukio Minamiya, Kazuhide Nakaishi, Tatsuya Fukuda, Ryo Arakawa, Yutaka Saito (2012). Effects of inbreeding on variation in diapause 1 duration and early fecundity in the Kanzawa spider mite. *Entomologia Experimentalis et Applicata* (in press) 査読有
- ② Saito Yutaka, Chittenden R. Anthony, Miki Kanazawa (2011). Counterattack success of a social spider mite against two predominant phytoseiid predator species. *Exp Appl Acarol* (2011) 55:249-258. 査読有
- ③ Tsujii Nobuyuki, Anthony R. Chittenden, Takuya Ogawa, Takenori Takada, Yan-Xuan Zhang, Yutaka Saito (2011). The possibility of sustainable pest management by introducing bio-diversity: simulations of pest mite outbreak and regulation. *Sustain. Sci.* 6: 97-107. 査読有
- ④ Katsura Ito, Nanako Yokoyama, Hiroshi Hayakawa, Yukio Minamiya, Jun Yokoyama and Tatsuya Fukuda (2011). Molecular phylogenetic relationship of *Stigmaeopsis* spider mites (Acari: Tetranychidae) collected from Yamagata Prefecture. *Bull. of Yamagata Univ., Nat. Sci.* 17: 19-29. 査読無
- ⑤ Yano Junya, Saito Yutaka and Chittenden Anthony R. (2011). Variation in counterattack success against a phytoseiid predator between two forms of the social spider mite *Stigmaeopsis miscanthi*. *J. Ethol.* 29:337-342. 査読有
- ⑥ Kanazawa Miki, Ken Sahara and Yutaka Saito (2011). Silken threads function as a nest-space cleaning “device” in a social spider mite. *Proc. R. Soc. B* 278: 1653-1660. 査読有
- ⑦ Saito Yutaka and Takada Takenori (2009). Conditions under which male-to-male aggression compromises cooperation in a game without learning. *Open Evol. J.* 3:1-8. 査読有
- ⑧ Sakagami Takane, Yutaka Saito, Manita Kongchuensin and Ken Sahara (2009). Molecular phylogeny of *Stigmaeopsis*, with special reference to speciation through host plant shift. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 102: 360-366. 査読有
- ⑨ Saito Yutaka, Chittenden Anthony R.,

Mori Kotaro, Ito Katsura and Yamauchi Atsushi (2008). An overlooked side effect of nest scattering behavior to decrease predation risk (Acari:Tetranychidae, Stigmaeidae). *Behav. Ecol. Sciobiol.* 63: 33-42. 査読有

⑩ Sato Yukie, Saito Yutaka & Chittenden Anthony R. (2008). The parapatric distribution and contact zone of two forms showing different male-to-male aggressiveness in a social spider mite, *Stigmaeopsis miscanthi* (Acari: Tetranychidae) *Experimental and Applied Acarology*. *Exp Appl Acarol* 44: 265-276. 査読有

⑪ Sato Yukie and Yutaka Saito (2008) Evolutionary view of waste management behavior using volatile chemical cues in social spider mites. *J Ethol* 26: 267-272. 査読有

(2) [学会発表] (計 3 件)

- ① 齋藤裕・金澤美季・佐藤幸恵 (2012). 攻撃性と休眠性の異なるススキスゴモリハダニ 2 型の生活史比較. 日本応用動物昆虫学会 56 回大会, 2012 年 3 月 28 日, 近畿大学 (奈良市)
- ② 金澤美季・齋藤裕・佐原健. 社会性ハダニの糸を用いた清掃行動. 日本応用動物昆虫学会第 54 回大会. 2010 年 3 月 26 日、千葉大学 (千葉市).
- ③ 金澤美季・齋藤裕・佐原健. 糸で巣内を清掃する社会性ハダニ. 日本動物行動学会第 28 回大会. 2009 年 11 月 27 日、筑波大学 (つくば市)

(3) [図書] (計 4 件)

- ① 齋藤裕・佐原健 編著 (2012). 糸の博物誌. 海游舎, 東京 (印刷中).
- ② Saito Yutaka (2011). Spider mites as study objects for evolutionary biology. *Proceedings of the 12th International Congress*. Springer, Dordrecht, Heiderberg, London, New York.
- ③ Chittenden Anthony R. and Saito Yutaka (2011). The role of biological control in sustainable agriculture. in *Designing our future: Local perspectives on bioproduction, ecosystems and humanity.* (M. Osaki, A.K. Braimoh and K. Nakagami eds.). United Nation University Press. pp. 63-75. ISBN : 978-92-808-1183-4.

④ Saito Yutaka (2010). Plant Mite and Sociality - Diversity and Evolution. Springer, Tokyo. 187 pp. ISBN: 978-4-431-99455-8

6. 研究組織

(1) 研究代表者

齋藤 裕 (SAITO YUTAKA)

北海道大学・大学院農学研究院・教授

研究者番号：20142698

(2) 研究分担者

高田 壮則 (TAKADA TAKENORI)

北海道大学・大学院地球環境科学研究
院・教授

研究者番号：80206755

佐原 健 (SAHARA KEN)

北海道大学・大学院農学研究院・講
師

研究者番号：30241368

チッテンデン アール アンソニー
(Chittenden R. Anthony)

北海道大学・サステイナビリティ
学研究教育センター・特任助教

研究者番号：10431355

伊藤 桂 (ITO KATSURA)

高知大学・教育研究部総合科学系・
准教授

研究者番号：40582474