



Title	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
Author(s)	安井, 行雄
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第3237号
Issue Date	1993-03-25
DOI	https://doi.org/10.11501/3071533
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/51179
Type	doctoral thesis
File Information	000000265375.pdf



中気門ダニ類2種における配偶行動と競争に関する研究

北海道大学大学院博士課程修了 農業生物学専攻

安井 行雄

①

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

北海道大学大学院博士課程後期 農業生物学専攻

安井行雄

序章	
研究の背景と目的	5
謝辞	7
本論文の構成	7
第1部 ハエダニの配偶行動と精子競争	
第1章 生活史	
1-1 はじめに	9
1-2 材料および方法 (全般)	9
1-3 結果および考察	
1-3-1 生活史パラメータ	
(1) 発育速度	11
(2) 産卵数と寿命	16
1-3-2 交尾行動と交尾前ガード行動	20
第2章 交尾前ガードの適応的意義	
2-1 雌の交尾可能期間	
2-1-1 はじめに	24
2-1-2 方法	25
2-1-3 結果	26
2-1-4 考察	28
2-2 精子競争 (精子優先度の測定)	
2-2-1 はじめに	30
2-2-2 方法	31

2-2-3 結果	33
2-2-4 考察	35
2-3 精子競争 (精子競争のメカニズム)	
2-3-1 はじめに	36
2-3-2 方法	37
2-3-3 結果	38
2-3-4 考察	43
第3章 交尾前ガードの生理的解発因	
3-1 性フェロモンの存在	
3-1-1 はじめに	46
3-1-2 方法	46
3-1-3 結果	48
3-1-4 考察	50
3-2 雄の性フェロモン受容部位	
3-2-1 はじめに	51
3-2-2 方法	52
3-2-3 結果および考察	52
第2部 ヤドリダニの配偶行動と精子競争	
第4章 生活史	
4-1 はじめに	55
4-2 材料および方法 (全般)	55
4-3 結果および考察	

4-3-1 生活史パラメータ	
(1) 発育速度	59
(2) 雄の寿命	62
4-3-2 交尾行動	63
第5章 精子競争	
5-1 はじめに	66
5-2 方法 (全般)	67
5-3 結果および考察	
5-3-1 アイソザイムパターン (ザイモグラム)	67
5-3-2 ザイモグラムの遺伝様式	68
5-3-3 精子競争の測定	69
5-3-4 雌にとっての多回交尾	76
終章 総合考察	
中気門類における精子競争とmating systemの系統進化	81
中気門目の分類体系	82
中気門目の系統発生	83
後気門目 (マダニ類) の精子競争	86
精子競争とmating systemの系統進化	88
今後の展開・予測	89
要旨	92
引用文献	96

序章

研究の背景と目的

多くの体内受精をする動物において、雌が複数の雄と交尾する場合、雌にとっては自分の生んだ子供は間違いなく自分の遺伝子を受け継いだ「我が子」であるのに対して、雄にとっては配偶者の生んだ子供は必ずしもそうとは限らない。相対的により多くの子供を次世代に残せるような性質を持つ個体、厳密にはその性質を支配する遺伝子、に対して自然選択・性選択は有利にはたらくので、雄は自分の精子によって受精された卵を一つでも増やすような行動をとると考えられる。特に雄親が子供の世話をするような動物では、他の雄の子供の面倒を見ることは個体レベルで何らかの利益が期待できるとは考えられず、自分の精子による受精を確実にすること（父性確保paternity assurance）が雄にとって重大関心事となる（Smith 1979）。このような雄に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にはたらく選択圧は精子競争（sperm competition）と呼ばれている（Gromko & Pyle 1978の定義による）。例えば、トンボの仲間では雄のペニスに多くの逆とげ状の剛毛が生えており、雄はこれを用いて既交尾雌の体内に蓄えられている、他の雄の精子を掻き出して捨ててしまい、その後自分の精子を注入するという「精子置換sperm displacement」行動によって父性を確保する（Waage 1979, 1984）。またある種のチョウでは、雄は自分が交尾した後で雌の膣を接着剤のようなもの（交尾プラグmating plug）でふさぎ、雌の再交尾を阻止することによって自らの父性を確保し（Matsumoto 1987）、ヤブカの仲間の精液中には雌の再交尾を抑制する化学物質が含まれていることが知られている（Craig 1967）。これらの場合、雌が二度と交尾しないことで、自分の父性は確実になるのである。またこのような機械的・生理的手段のほかに、他の雄に見つからない場所に雌をつれ去ったり、他の雄を追い払って雌を独占する行動も父性確保の有効な手段であり、本研究で特に取り上げる配偶者ガード行動（mate guarding）もそのような行動的適応のひとつであると考えられている（Parker 1970a, 1984）。

さて精子競争の研究は、1964年のHamilton提唱の血縁選択説による行動生態学・進化生態学の勃興以前から農業害虫や衛生害虫をふくむ複数種の昆虫で散発的に行われてきたものの（例えば、大村1939, Hunter-Jones 1960, Schlager 1960, Proverbs & Newton 1962, Goma 1963）、その生物学的な意義は、種や集団ではなく個体または遺伝子にとっての利益の観点から生物の適応と進化を論じるこれらの学説が登場して初めて理解できるようになったのだといえよう。特にParkerによるヒメフンバエ*Scatophaga stercoraria*の精子競争と最適交尾時間に関する一連の研究（Parker 1970a, 1970b）はそのような観点から行われた先駆的なものであった（「精子競争」の語を名付けたのも彼である）。その後、様々な昆虫において精子競争は雌雄の交尾戦略の観点から活発に研究されている（Parker 1984, Gwynne 1984, 東ら1987）。また近年は哺乳類や鳥類における研究の進展も著しく（Dewsbury 1984, Birkhead 1987, Ginsberg & Huck 1989, Birkhead & Hunter 1990）、精子競争は動物の mating system や性選択を議論するうえで今や欠かすことのできない重要な研究分野となっている（粕谷 1990, Krebs & Davies 1991, 伊藤ら 1992）。精子競争は雌の複数回交尾の結果として起こる単なる生理的過程にとどまらず、雌雄の交尾戦略や mating system, 社会構造の進化に対して、その決定要因の一つとして大きな影響を及ぼしている（Smith 1984）、特定の分類群における交尾戦略を論じる際に、その分類群での精子競争の様相を知ることはきわめて重要であるといえる。しかしながら、陸上節足動物群集のなかで昆虫におとらぬ種数と現存量を持つダニ類（Acari）においては、おそらくその小さなサイズによる研究の困難さや生活史に関する情報の不足などに起因して、これまでに精子競争が研究されているのはほんの数種類にすぎない（Helle 1967, Holman 1973, Sternberg et al. 1973, Potter & Wrensch 1978, Yuval & Spielman 1990, Radwan 1991）。

そこで筆者は家畜堆肥中に生息する捕食性中気門ダニ類のなかから、ハエダニ科の

Macrocheles muscaedomesticae (Scopoli) (以後ハエダニ) とヤドリダニ科の *Eugamasus fimetorum* (Berlese) (以後ヤドリダニ) の2種を研究対象に選び、飼育条件下でその配偶行動と精子競争に関する研究を行った。後述 (p.20) のようにハエダニの雄には交尾前配偶者ガード (precopulatory mate guarding) という特徴的な行動がみられるのに対して、ヤドリダニの雄にはこの行動がみられない。本論文では、この行動の進化的・適応的意義 (究極要因) を精子競争との関連から説明し、またその生理的解発因 (至近要因) が雌が分泌する性フェロモンであることを示したのち、中気門類における mating system の進化を系統学的情報に基づいて考察したい。

謝辞

本文にはいるに先立ち、研究の遂行上お世話になった以下の方々にお礼を申し上げる。誰よりもまず日常の指導を賜った応用動物学教室の森樊須先生・阿部永先生・井上聰先生・斎藤裕先生に心からお礼申し上げる。また阿部・斎藤両先生のほか、昆虫体系学教室の高木貞夫先生と応用分子昆虫学教室の飯塚敏彦先生にはこの論文の校閲の労を取っていただいた。

工藤慎一・秋元信一・浦野知・田中一裕の各氏をはじめとする昆虫学教室・応用動物学教室の皆様にはゼミ等での貴重な助言をいただいた。また学外では以下の方々から暖かい援助や助言をいただいた。お名前を掲げて感謝を捧げたい (敬称略, アルファベット順)。Gerd Alberti・天野洋・青木重幸・福井昌夫・日高敏隆・保賀昭雄・伊戸泰博・伊藤賢介・伊藤嘉昭・石川和男・Robert R. Jackson・菅栄子・粕谷英一・黒須詩子・桑原保正・西澤務・刑部正博・笹川満廣・田畑勝洋・高田肇・高藤晃雄・椿宣高・Wojciech Witalinski・山村則男・吉安裕。

本論文の構成

本論文はこの序章の後、ハエダニに関する研究を第1部「ハエダニの配偶行動と精子競争」

に置き、続いてヤドリダニに関する研究を示す第2部「ヤドリダニの配偶行動と精子競争」を経たのち、終章において総合考察を行う。第1部と第2部のなかでの章立ては基本的には並行的に配置させた。以下に各章の内容について簡単に述べる。

ハエダニを扱う第1部は以下の3章からなる。第1章はハエダニの生活史に関する記載である。飼育下で得られた成長速度、生存・繁殖スケジュール、寿命などの生活史パラメータを示したのち、本種の交尾行動と特徴的な交尾前ガード行動について述べる。第2章ではこの交尾前ガード行動の究極要因、すなわち適応的・進化的意義の探索を行う。第2章第1節では Ridley (1983) の説にしたがい、雌の交尾可能期間の物理的限定が本種の交尾前ガードの原因となっているかどうかを検討する。第2章第2節では雄間の精子競争を測定し、それが交尾前ガードの原因となっているかどうかを検討する。第2章第3節では本種の精子競争のパターンを決定しているメカニズムを探索する。第3章は交尾前ガード行動の至近要因、すなわち生理的解発因の探索を主題としている。第3章第1節では本種の雌第2若虫が雄のガード行動を解発する性フェロモンを分泌していることを示し、第3章第2節ではそのフェロモンを受容する雄の感覚器官の位置を探索する。

ヤドリダニを扱う第2部は以下の2章からなり、必要に応じて随時ハエダニのデータとの比較を行う。第4章はヤドリダニの生活史に関する記載である。飼育下で得られた成長速度、生存・繁殖スケジュール、寿命などの生活史パラメータ（一部は第5章に移動）を示したのち、本種の交尾行動について述べる。第5章はヤドリダニ雄間の精子競争を測定し、交尾前ガードの進化と精子競争の関係、雌にとっての多回交尾の適応的意義について考察する。

終章の総合考察では中気門ダニ類における精子競争とmating systemの進化を本研究で得られたデータのほか、分類学や形態学の文献上の情報を総合して考察する。

第1部 ハエダニの配偶行動と精子競争

第1章 生活史

1-1 はじめに

ハエダニ *Macrocheles muscaedomesticae* (Scopoli) (写真1) は分類学上、節足動物門 (Phylum Arthropoda), 蛛形綱 (Class Arachnida), ダニア綱 (Subclass Acari), 単毛類 (Cohort Parasitiformes), 中気門目 (Order Gamasida), ワクモ亜目 (Suborder Dermanyssina), ハエダニ科 (Macrochelidae) に属する (なお, ダニ類の分類は特に上位分類群において流動的であるが, ここでは最新の Woolley 1988にしたがった). 本種は畜舎内の牛・豚・鶏などの鳥獣糞やそれを材料としてつくられる堆肥のなかで自由生活を営み, 線虫やトビムシ, ハエ類の卵や若齢幼虫を捕食する. そのため本種は家畜生産に伴って発生するイエバエ類の天敵として注目され, その生物的防除に利用する目的から研究が行われてきた. 土壌中に生息する自活性中気門類は未記載種も多く, 研究上未知の領域であるとみなされているが, 本種に関してはそのような経緯から例外的に少なからぬ知見が蓄積されている (総説として Axtell 1969, 伊戸 1978). しかしその行動や習性に関してはいまだに解明されていない点が多い. 本章ではまず本種の発育速度・繁殖力・寿命などの生活史パラメータについて示したのち, 配偶行動に関して記述する.

1-2 材料および方法 (全般)

ここではまずハエダニの研究全体に適用された一般的方法について述べ, 個別の実験方法についてはそのつと詳述する.

(1) 供試虫

第2章で述べる精子競争の測定の際に遺伝マーカーとして利用できるように, 本研究では遺伝的に異なる2つのハエダニの系統を選択・供試した. これらは京都府立大学農学部附属農場

(京都市左京区下鴨半木町^{なからぎ})内の鶏舎および農林水産省草地試験場(栃木県那須市西那須野)内の鶏舎から、それぞれ1986年6月および1987年9月に採集されたものである。ポリアクリルアミドゲル電気泳動法によって酵素エステラーゼの変異を調べたところ、那須コロニーのなかには、京都コロニーのそれとは異なる泳動パターンをもっている1系統が存在していた。そこで那須コロニーから同型交配によって選抜されたこの系統を「那須系」と名づけた。一方、京都コロニーは泳動パターンに関して単型的であるので、このまま特別な育種的操作を加えず、これを「京都系」と名づけた。

(2) 飼育方法

従来の大量飼育法では、イエバエを別個に飼育して採取した卵を給餌したり(Wade & Rodriguez 1961)、線虫を寒天培地で培養して与える(伊戸 1978)など大変な労力を要した。そこでこのような手間を省くために、本研究では新しい累代飼育方法を開発した。まず直径12.5cm、深さ5cmのポリエチレン製容器に、コムギのふすまとイネのもみがらを1:1に混合し、水で湿らせた人工培地を入れた。ポリプロピレン製のふたの中央には4×5cmの通気孔を開け、ダニの脱出を防ぐためにポリエステル製の非常に細かいメッシュでカバーした。またビニールテープをメッシュ面に貼ることによって通気孔の面積を変化させ、容器内の湿度を適当な状態に保った。この培地に、ハエダニの餌として腐食性土壌線虫の一種*Diplogasteroides spengelii* DE MAN (Rhabditida目: Diplogasteridae科)を接種し、同時に数頭のダニを導入し、 $27\pm 1^{\circ}\text{C}$ に調整した恒温器内に設置した。本種は土壌動物であり、日長の影響をほとんど受けない(Wade & Rodriguez 1961)ため、実験時間ができるだけ長くとれるように18L6Dの超長日条件を採用した。この飼育方法では、人工培地を食べて線虫が増殖し、その線虫を食べてダニが増えるので、必要に応じて線虫とダニを含む古い培地のかけらを新しい培地に植え継いでいくだけで、個体群を安定して維持していくことができた。

また個別飼育などの際の餌用に、新鮮な培地に線虫だけを繁殖させたものを必要に応じて準

備した。

(3) 観察方法

交尾行動の観察やフェロモン等の生物検定には特製の観察容器を用いた(図1)。これは顕微鏡用スライドガラスに直径7mmの穴をあけた厚さ2mmのプラスチック板をはりつけ、その穴のなかに厚さ約1mmの石膏炭末床(焼石膏と活性炭末を9:1に混合し水で練って流し込んだもの)を設けたものである。この円筒形の小空間(容積約38 μ l)にダニを導入し、弱い蛍光灯の照明下で、双眼実体顕微鏡($\times 10\sim\times 40$)を用いて観察を行った。観察中はこの穴を顕微鏡用のカバーガラスで覆ってダニの逃亡を防ぎ、必要に応じて石膏炭末床に加水して湿度を保った。

ダニ個体の取り扱いに関しては、卵や幼虫のように軟弱な齢期のものは細筆に水を含ませ、その表面張力で付着させる方法を用い、より大型で頑丈な齢期のものにはピンセットにはい登らせて移動させる方法で十分であった。

(4) 標本製作法

形態の観察などのため、プレパラート標本を製作することがあった。まずダニを75%エチルアルコールに投入して固定したのち、10%の乳酸中にいれて加熱し、透徹処理を行った。このようにしてキチン質以外の内容物を溶かし、また皮膚の脱色を行って検鏡に適する状態にした。その後、Hoyer氏液を用いてスライドガラス上にマウントした。場合によっては、この後50 $^{\circ}$ C前後に調整した乾燥器中でさらに透徹処理を行った。

1-3 結果および考察

1-3-1 生活史パラメータ

(1) 発育速度

ハエダニとヤドリダニを含む中気門類は卵(egg)・幼虫(larva)・第一若虫

(protonymph)・第2若虫(deutonymph)をへて成虫(adult)に変態する。ハエダニはきわめて発育が速く母親を培地に導入してから次世代の成虫が出現するまで3~4日程度しかかからない。したがって各齢期の期間は数時間から十数時間程度であり、短すぎて容易にはそれを測定できない。そこで個別飼育と短い間隔のチェックによって、ハエダニの卵から成虫までの発育速度を測定した。

方法：個別飼育容器(小)として直径18mm、長さ45mmのガラス製サンプル管を用いた。底には厚さ約15mmの石膏炭末床を設け、適宜水で湿らせた。軟質プラスチック製のキャップの中央に3×3mmの通気孔をあけ、細かいポリエステル製メッシュでカバーした。

ハエダニの雌は培地中に卵を埋め込むため、産下直後の卵を採取することは非常に困難である。そこで産卵開始後の雌成虫を1頭ずつ、採卵用の小型容器内に線虫の繁殖している新しい培地のかげらとともに入れて恒温器内に設置し、数分おきにチェックすることによって産卵の現場をおさえた。この採卵容器は、直径36mm、深さ20mmのプラスチック製で、底には厚さ5mmの石膏炭末床を設け、この「身」の上にやや荒いめのポリエステル製メッシュをかけたのち、直径10mmの通気孔を設けたネジ式のふたをかぶせたものである。

このようにして得られた卵を、発見後すぐ個別飼育容器(小)の石膏炭末床上に移し、餌として線虫が繁殖している培地のかげらを与えた。培地が石膏炭末床に水分を吸い取られて乾燥することを防ぐために、約8mm四方に切ったアルミホイルの上にのせた。発育状態のチェックはすべての卵が成虫に達するまで1.5時間ごとに行った。培地は必要に応じて新しいものに交換した。あるチェック時点で変態が確認された場合、前回のチェック時点との中間時点で脱皮が行われたものとみなした。したがって測定された各齢期間の最小単位は45分(1.5時間/2)であった。ただしチェック時点にちょうど脱皮の最中であった場合はその時点記録しているので必ずしも45分とはならなかった。

結果および考察：母親は胴体部腹面中央にある生殖板を開け、1個の大きな卵を絞り出し、

それを両方の第Ⅱ脚と触肢で受け取り、柔らかい培地のなかに押し込んだあと、第Ⅱ脚で周囲の培地をかき寄せてそれを覆い隠す行動を示した。また石膏炭末床上に産下され、不完全にしか隠されなかった卵は、その後雌成虫に捕食されることが多かった。したがってこの卵を隠す行動は、明らかに捕食者（および共食い）を回避する意味をもつと考えられる。特に高密度で生息している場合の同種による食卵に対して有効な回避手段となっていると思われる。また単独で産卵させた場合でも、産卵後母親はいったん立ち去るが、その後再び自分の卵を見つけたときにはそれを捕食した。したがって本種の雌は自分の卵を他個体の卵から識別（一種の血縁識別kin discrimination）できないと考えられる。このような卵の隠ぺいをとまなう産卵行動は後述（p.60）のヤドリダニにも見られ、またヤドリダニ科の*Parasitus coleopratorum* L.（Holzmann 1969によると*Eugamasus celer*のシノニムとなる）でも報告されている（Rapp 1959）。

このような特異な産卵習性（隠された卵は発見困難、隠されていない卵は共食いされる）により、産下された卵を入手することはしばしば困難であった。それでも、雌親がしばしば採卵容器の「身」にかぶせたメッシュを通してふたの裏側に産卵することがあり、このような場合には産下直後の卵を無傷で入手することができた（いくつかの卵はおそらく採卵時に傷つけたらしく孵化しなかった）。しかし、母親が常にそのような環境をつくって、簡便な採卵法を確立することはできなかった。このような理由から、全齢期を追跡できた個体は雄7・雌4頭にとどまった（図2、表1）。

表1に示したように、採卵開始直後に孵化したばかりの幼虫が見いだされることがあった。この場合、前回のチェック時点後に産卵され、孵化したことになるので、卵期間は約37分間ときわめて短かく見積もられた（これを短卵期間型と呼ぶことにする）。一方、最初に卵の状態で見つめられた場合、その後に測定された卵期間は雄で平均16.0時間（n=3）、雌で17.1時間（n=2）であり性差・個体差は小さかった（長卵期間型）。またその他の齢期では第2若虫期が

雄で平均18.2時間 (n=7), 雌で24.4時間 (n=4) と雌のほうが有意に長かった (t-test, $t=10.41$, $P<0.001$) *¹ほかは雌雄で顕著な差はなかった. しかし, 第2若虫期の性差によって総発育期間には有意な性差が認められた (雄56.5時間, n=3; 雌64.4時間, n=2: $t=3.63$, $P<0.05$). 雌雄のデータをまとめた場合, 卵期間は長卵期間型で 16.43 ± 0.58 時間 (n=5), 短卵期間型で 0.63 ± 0.07 時間 (n=6), 幼虫期間は 5.84 ± 0.19 時間 (n=11), 第1若虫期間は 16.68 ± 0.49 時間 (n=11) であった. なお, 性差のあった第2若虫期については, このような雌雄のデータをpoolする処理は意味がないと考えた. 餌を与えなくても, 幼虫は第1若虫に発育することが可能であったので, 幼虫期は摂食しない (少なくともその必要がない) ことがわかった.

このように卵期間に長短の2型が見られた事実は注目に値する. 新しい培地と採卵容器に, ダニを導入し採卵を開始して1時間も経たないうちに幼虫がみられたのであるから, 以前に産卵され, 見落とされていた卵が孵化し, 発見されたとは考えられない. また両型のなかでの個体差が非常に小さい (変動係数: 長卵期間型0.79, n=5; 短卵期間型0.29, n=6) ことから, 卵期間に2型が存在していることは疑いが無い.

ここで観察された極端に短い卵期間は何を意味しているのか, またどうしてこのように速く孵化することができるのか, 胚発生はどうなっているのかについて以下に検討した. 産卵期間中だと思われる雌を多数, プレパラートにして観察したところ, そのなかに写真6のような個体が見出された. 本種の卵は雌の胴体部の半分弱を占めるほど巨大であった (写真6の個体で, 雌の胴体長1.065mm, 胴体幅0.756mm, 卵の長径0.475mm, 短径0.351mm). そして卵殻を持った成熟卵として体内に形成されるのは常に1個だけであり, この卵のなかにはすでに完全に胚発生を終えた6本足の幼虫が認められた. なお, このような卵殻内幼虫の段階をprelarvaと呼び, 個体発生の1つのstageとする場合もある (Krantz 1978, Woolley 1988). このような

*¹ 発育のデータ全体として, サンプル数が少ないので以下の記述では, 有意差がなかった場合は無視し, 有意差があった場合のみを示した.

状態の生きた雌ダニをスライドグラス上へのせ、実体顕微鏡下で微針を用いて解剖して卵を取り出し、細筆の先で強く刺激することによって、直ちに卵を孵化させることができた。この事実から、母親は孵化直前にまで胚発生が進んだ卵を体内に保持しており、この卵が産下される時の刺激で孵化するのだということが類推される。それゆえ短卵期間型では産卵と同時に卵が孵化し、いきなり幼虫の段階で発見される結果になったものと思われる。また卵殻が形成されているが、まだ胚発生が進んでいない段階の卵を持った個体も観察されたことから、このような未熟な段階で産下されたものが長卵期間型になるのだと思われる。そして、それぞれのタイプのなかで変異がほとんどないことから、母親には卵を形成後すぐ産むか、ぎりぎりまで体内で保持するかのものである選択があるものと思われる。そして後者の場合、幼虫のはいつでも活動を開始できる状態で待機していることになる。

ここで、この雌がいつでも孵化可能な状態の卵を体内に保持している現象をprolonged egg retentionと名付けることにする。Sanderson & McMurtry (1984) はハエダニと同じ中気門目ワクモ亜目のカブリダニ科 (Phytoseiidae) に属する *Phytoseius hawaiiensis* Prasad において10分から4日間にわたる卵期間の大きな変異を見だし、同種においてもこの現象が見られることを報告した。ただし、彼らのデータからみると、卵期間は長短の二型になるわけではなく様々な中間段階が存在する。またこの現象はハエダニ科を含む複数の中気門類でしばしば卵胎生 (ovoviviparity) と同一視されてきた可能性がある (Radovsky 1969, Filipponi & Francaviglia 1963, 1964, McKinley 1963, Costa 1966, Barker 1968) *¹。厳密には、卵胎生とは体内で卵を孵化させ、幼虫を産み落とすことであり、卵が産下直後に孵化することとは異なるが、機能的には両者を同一視しても問題がないと思われる。

このような産卵方法を使い分ける能力にはどのような適応的意義があるのであろうか。Sanderson & McMurtry (1984) は、*P. hawaiiensis* を金属性のタイル上に産卵させた場合に

*¹ 幼虫産出性 (larviparity) と呼ばれている場合もある。

は、豆やアボガド葉上に産卵させた場合よりも卵期間は短くなり、またprolonged egg retention状態の母親の比率も高くなったので、不適当な産卵基質においてこの現象が起こることを示唆した。

一方、Filipponi & Francaviglia (1963, 1964) はハエダニを含む5種のハエダニ科において、餌が豊富な場合に卵生が、不足している場合に卵胎生が起こったと報告している。おそらく餌不足や高密度によって、卵が捕食される危険が高い場合に、動けない無防備なステージである卵期を体内で過ごさせることによって母親は子を保護しているのだと思われる。本研究で同種個体による卵食が頻繁に起こることが観察されたことからこれは理解できるであろう。また体内に同時に形成される卵は1個だけであることから、このように産卵を遅らせた場合、子供の生存率は上がるかもしれないが、母親当たりの産卵数は減少してしまうであろう。次項 (p.18) で述べるようにハエダニの雌は最短49分間隔で1個の卵を生産し、産下できる能力を持っており、これがprolonged egg retentionによって約16時間間隔に引き延ばされた場合、内的自然増加率は大幅に低下することになる。したがって餌が豊富で低密度の、卵期の死亡率が低い、好適な条件では、母親は成熟卵の形成後ただちに産み落として産卵数を増やす戦術によって、生涯適応度を最大化することができると思われる。一方、餌不足で高密度の、卵期の死亡率が高い、不適な条件では、母親は産卵数を減らすかわりに、卵を体内で保護し、卵1個あたりの生存率を高める戦術によって生涯適応度を最大化することができるのであろう。したがってこれは（あくまでも種内での相対的な話であるが）K戦略とr戦略の使い分け、あるいは繁殖抑制戦術と抑制しない戦術の使い分け (Saitoh 1990) と考えることができ、今後このような産卵方法の二型と環境条件の相互関係を調べるのが新たなテーマとなるだろう。

(2) 産卵数と寿命

前項で示したように、ハエダニ雌の体内には同時に1個の成熟卵しか形成されず、それを産み落としてからでなければ次の卵を形成して繁殖を継続することはできない。このような特殊

な卵形成様式は本種の増殖率にどのように関連しているのだろうか。前項で述べたように、本種は卵期の死亡率が小さい好適な条件下では産卵数を増やす戦術を採用すると思われるが、このような卵形成様式が卵生産速度の増大を制限するために、このような戦術の実現を妨げる constraints となっているかもしれない。そこでこの節では本種の産卵数、寿命およびそれから計算される彼らの増殖ポテンシャルについて報告する。またハエダニ科の雌は飢餓状態において長期間生存できることが知られている (Axtell 1969, Wade & Rodriguez 1961) ので、雌の絶食耐性の測定も行った。

方法：成虫化脱皮をひかえて不活発になった雌第2若虫を1頭ずつ、前述の個別飼育容器(小) (p.12参照)に入れて脱皮させ、未産卵処女雌成虫(0日齢)を得た。雌はそれぞれ観察容器(図1)中に1頭の雄成虫とともに導入し、交尾を行わせた。交尾終了後、雌を1頭ずつ個別飼育容器(大)に移し、27°Cの恒温器中で産卵させた。この容器は直径36mm、深さ20mmの小型プラスチック製で、内部には新鮮な飼育培地を満杯に入れて線虫を接種し、容器の「身」の上に細かいポリエステル製メッシュをかけたのち、直径10mmの通気孔を設けたネジ式のふたをかぶせたものである。2日ごとに母ダニを新しい飼育容器に移し、それが死亡するかまたは行方不明になるまで繰り返した。母親の導入後5日目に全ての飼育培地を解剖皿上でハンド・ソーティングし、培地中に発生していた成虫の個体数を数えた。これは培地中の全ての卵を発見し、計数することが事実上不可能であるための措置である。なお、前項の発育期間のデータから、母親の導入後5日目には子世代は全て成虫期に達しているが、孫世代はまだそれに到達していないことが期待できた。

雄成虫の寿命を測定するために、雌と同様に個別飼育容器(小)中で、成虫化後0日齢の雄成虫を得た。この容器中には発育速度測定するとき(p.12)と同じ方法で線虫を繁殖させた培地のかけらを餌として与えた。この容器を27°Cの恒温器中に保ち、毎日1回、適宜餌を更新しながら、生死のチェックを行った。また餌を与えない以外は雄と同じ方法によって、雌の絶食耐性

(生存日数)を測定した。

結果および考察：図3はハエダニ雌成虫の産卵・生存スケジュールを示す。他の母親個体がまだ生存し産卵している日齢において、死亡する個体がいるために、各日齢において生存している母親の平均産卵数にその日齢での生存率をかけて重み付けをしている（いわゆる $l_x m_x$ と同じ表現であるが、個体群生態学でいうところの m_x には雄仔の数は含まない）。供試した51頭の雌ダニは、平均7.63日（最大17日、最小3日）生存し、その間に雄仔 36.02 ± 3.58 頭（平均 \pm S E）、雌仔 36.84 ± 2.44 頭、合計 72.86 ± 4.71 頭を産出した（最大～最小値；雄仔104～6頭、雌仔79～5頭、合計175～20頭）。子世代における性比（雌/雌+雄）は0.53（最大0.91、最小0.10）であった（本種は単数・倍数の遺伝システムを持ち、雄は未受精卵から、雌は受精卵から生じる）。

これらとは別に、偶然に脱皮の瞬間を観察できた雌成虫を交尾させたのち、4時間刻みで新しい培地に移しかえる実験を行い、産卵前期間は平均 19.14 ± 2.72 時間（最大29.40時間、最小13.79時間、 $n=5$ ）と計測された。多くの場合、雌の死体は線虫とバクテリア、カビなどによって速やかに分解されてしまうので発見することはできなかった（動かないものはハンドソーティングによってもまず発見できない）、したがって、新しい個別飼育容器（大）に移しかえる際に雌が行方不明となったとき、前回のチェック日との中間時点で死亡したものとした。死期が近づくと雌の体表に黄褐色のかさぶた状のもの（おそらく寄生菌類・未同定）が発生し、ときにはそれが口器や脚部・胴体をおおいつくし、歩行困難や摂食不能に陥ることがあり、これが主要な死亡要因になっているものと考えられる。雌は最も多産であった成虫化後2～4日の間には平均 32.41 ± 1.98 個（最大59個、最小1個）を産出した。これはこの期間には、前回の産卵から平均89分、最短49分の間に新しい卵を形成し、産卵したということである。図3のデータと表1の発育速度のデータから、本種の純増殖率 R_0 は34.87、平均世代期間 T_c は5.39日、内的自然増加率 r は0.74/日と計算された。これはこれまで知られている陸上節足動物中最大級の値で

ある。生態学的には、このような高い増殖率は堆肥や鳥獣糞という、ある瞬間には非常に栄養豊富であるが、短期間に資源が消費されてしまう生息環境に適応したものと考えることができ、それゆえ $r-K$ 戦略説からすればハエダニは極端に r 淘汰された繁殖特性を持つ種であると考えられる。このように本種においては、その特殊な卵形成方式から予想されたような産卵速度の制限は観察されなかった。すなわち雌は一度に1個の成熟卵しか体内に形成できない反面、卵の生産速度を極端に高めることによって、卵形成方式の産卵速度に及ぼす悪影響を打ち消していた。

ところで、これほど速い卵形成と個体発生を実現するためには、遺伝子の複製、タンパク質の合成などの生理的過程を高速化する必要があると思われ、いったいどのようなメカニズムを進化させることによって本種はそれを可能にしているのか興味をもたれるところである。終章 (p.84) で述べるように、ハエダニやヤドリダニの体内で同時に形成される成熟卵が1個だけなのは、これらのグループ (ワクモ亜目とヤドリダニ亜目 *Parasitina*) が1個の卵巢と1本の輸卵管によって卵形成を行っている結果であり (イトダニ亜目 *Uropodina* では、輸卵管が1対あり、卵は同時に2個ずつ形成される)、本種では卵の生産速度を上げることによって産卵数を増加させることが可能となっていると思われる。

給餌・未交尾条件での雄成虫の生存曲線を図4に、絶食・未交尾条件での雌の生存曲線を図5に示した。雄成虫の平均寿命は12.36日 ($n=23$)、最大値23.5日、最小値0.5日であった。一方、雌は平均23.27日 ($n=31$ 、最大38.5日、最小0.5日) 生存し、絶食耐性がきわめて強いことがわかった。また体表に前述の寄生菌類は発生しなかったが、別の青緑色の糸状菌が発生することが頻繁にみられた。この糸状菌が発生した個体のほうが発生しない個体よりも生存日数が有意に長かった (糸状菌発生, 27.25 ± 1.48 日; 糸状菌発生せず, 19.03 ± 2.37 日; t -test, $P < 0.05$) が、その理由は不明である。本種の雌成虫はイエバエ類成虫に便乗 (phoresy) して新たな生息環境に移動することが知られており (Wade & Rodriguez 1961, Axtell

1969, Jalil & Rodriguez 1970), このような飢餓耐性および乾燥耐性を備えることによって, 餌の乏しい堆肥外で長期間を過ごせるようになっていることが示唆される (Hunter & Rosario 1988) .

絶食状態で産卵を行わせない場合に対して, 繁殖を行わせた場合に雌の生存日数は1/3に減少した. 図3のデータは他個体との干渉・競争がない単独飼育状態で, 産卵能力をフルに発揮させた結果であるので, これは極端な比較であるが, 本種雌の繁殖のコスト (cost of reproduction) が非常に大きいことを示すものである. また雄は未交尾状態で飼育したので, 交尾のコスト (交尾前ガード・雄間闘争のコスト, ejaculate cost) が含まれておらず, この平均寿命は過大評価であるが, これはpotentialな値として, そのようなコストを測定するときの基準値になるものとして意義を持つものと考えられる.

1-3-2 交尾行動と交尾前ガード行動

ハエダニとヤドリダニを含む中気門ダニ類は雄に挿入器 (aedeagus) が存在しないので, 雌雄の生殖器の結合という形での交尾は行われぬ. しかしながら精包の間接的な授受によって有性生殖するケダニ類 (前気門目Actinedida) やササラダニ類 (隠気門目Oribatida) とは異なり, 雄は様々な程度に変形した鋏角cheliceraを持っており, これを挿入器のかわりに用いることによって直接雌の体内に精子を送り込むことができる. この節ではハエダニの一連の交尾行動とそれに先立つ交尾前ガード行動について検討する.

方法: 成虫化脱皮が間近になり, 摂食をしなくなった老熟雌第2若虫を1頭ずつ, 個別飼育容器 (小) (p.12) に入れて脱皮させ, 翌日処女雌成虫を得た. これらの雌1頭と成虫化3日後の未交尾雄成虫1頭を観察容器 (図1) に入れ, 交尾行動を観察した. また老熟雌第2若虫1頭と雄成虫1~複数頭を観察容器に入れ, 交尾前ガード行動を観察した.

結果および考察

交尾前ガード行動: 雄成虫は活発に観察容器中を歩き回っていたが, ファレート状態 (pharate

condition ; 脱皮前の若虫の皮膚の下に成虫の皮膚が形成されている状態) にある雌第2若虫は成虫化脱皮前の数時間は、比較的不活発であった。しかし本種にはハダニ類等に見られる脱皮前の明瞭な静止期 (quiescent period ; Potter 1979) は観察できず、外部からの刺激 (筆による接触、強い光線など) を受けた場合、雌は移動することができた。これまでカブリダニ科のような中気門類においても脱皮前の静止期はしばしば報告されてきたが、Laing (1969) が指摘しているように、これらの雌は不活発なだけで移動そのものは可能であり、糸で固定されたハダニ類の静止期とは厳密には区別されるべきであろう。

観察容器内に入れられた歩行中の雄が雌に接触すると、まず雄は雌の背中にマウントし、次に第II脚で雌を押さえこむことが観察された (写真2)。マウント中、雄は触肢で雌の体表を間欠的に接触する行動を示した。また中気門類では触肢のほかに第I脚が感覚器官として特殊化しており、雄はこれをまるで昆虫の触角のように上方にかかげ、間欠的に空中に振り動かしていた (これらの感覚器官の配偶行動に果たす役割については第3章3-2で述べる)。さらに雄は鉗角で雌の背板毛を噛み、離れないように固定することが多かった。

このようなペアに他の雄が出会ったとき、雄間の闘争が起こった。本種は性的二型が著しく、雌の胴体が楕円形なのに対して雄はひし形で、雄の第II脚と第IV脚は他の脚、および雌の脚と比べてはるかに太く、第II脚腿節腹面と第IV脚転節・腿節・膝節の外側に顕著な突起 (spur) を備えている (写真7, 写真5)。ガード雄と侵入雄はこの第II脚で払いのけようとしたり、第IV脚で蹴飛ばしたりしてたがいに相手を攻撃した。侵入雄はガード雄の上に馬乗りになったり、ガード雄と雌の間に割り込もうとした。ガード雄は腹面を雌の背面に密着させて、侵入雄の割り込みを防いだ。闘争後、敗者は退却し、勝者は雌の背中の上でガード姿勢を回復した。これらの雌第2若虫に対する執着およびそれをめぐる雄間の闘争を総称して交尾前配偶者ガード行動 (precopulatory mate guarding) と呼ぶ (Ridley 1983)。この行動を定量し、どのような雌 (齢・体サイズ) をどのくらい (継続時間) ガードし、どのような雄が闘争に勝つのかということも今後、興味深い課題だと思われる。

交尾行動：ガード雄は雌の脱皮中も、その背中の上またはそのそばで待機していた（写真3）。雄は雌の脱皮を手伝うようなことはしなかった。雌が脱皮した後（あるいは脱皮の途中で）、まだ体が乳白色で、軟弱な状態の時に交尾が起こった。交尾は以下の順序で行われた。まず最初に、雄は雌の背中に登った。つぎに雄は雌の側面または後面から、脚のあいだの隙間を通して雌の腹下にもぐり込んだ。つづいて、この腹面が向かい合った姿勢（*venter-to-venter position*）において、雄は片方の第Ⅱ脚を用いて雌の片方の第Ⅲ脚の付け根を固く把握した。その後の十数秒の間に、雄は顎体部をぜん動運動させ、胴体腹面の第Ⅰ脚付け根の中間に位置する生殖口（*genital opening*）から精液をあふれださせた。精液は顎体部下面を伝って口器の鉗角（*chelicera*）に達した。鉗角の可動指（*movable digit*）上には精子移送器官である担精指（*spermatodactyl*、写真8）があり、精液はこの中空の注射針状の器官を通して、雌の第Ⅲ脚基節後面に開口する左右一对の導精孔（*sperm induction pore*）の一方に注入された（写真4）。交尾中の雄を引き離し、生理食塩水とともにスライドにマウントし、生物顕微鏡で観察すると、可動指基部には非常に小型で薄い膜に包まれた精包が形成されているのが観察された。Krantz & Wernz（1979）によるとこの精包は*venter-to-venter position*になった後の顎体部のぜん動運動の間に、生殖口から分泌された精包物質が同じく生殖口から分泌された精子を包んだ形で固まって形成されたものなのだという。精包が付着している可動指基部には担精指内のcanalへとつながる開口部があり、これを通して精包から導精孔まで精液が流されるのであろう。媒精（*insemination*）が始まると雄は顎体部のぜん動運動をやめ、その後交尾の終了までほとんど動くことはなかった。雌は、脱皮直後の軟弱な時期でもあり、交尾の全プロセスを通してほとんど受動的であった。このような交尾方法を*podospermy*（脚に媒精するの意）と呼んでおり、これはワクモ亜目（*Dermanyssina*）だけに見られるものである（Krantz 1978, Krantz & Wernz 1979, Evans & Till 1979, Woolley 1988）。なお交尾方法の進化については終章（p.81）で論ずる。

雄の第Ⅱ脚腿節腹面の大きな親指状突起 (thumb-like spur) は脚を曲げたときに腿節より先の部分 (膝節・脛節・ふ節) と向かい合い、交尾に際してちょうどカマキリの捕獲脚 (前肢) のように、雌の第Ⅲ脚基部を固定するのに役立っており、明らかにそのための形態的適応であると考えられる。一方第Ⅳ脚の突起は交尾時およびガード中に雌の体に接触することはほとんどなく、交尾行動に直接寄与している証拠は得られなかった。雄間闘争の武器として、太く発達した第Ⅱ・Ⅳ脚が機能していることは明白であるが、そこに生えている突起がどの程度寄与しているかは不明である。R. B. Halliday博士の私信によると、ハエダニの同属種 *M. glaber* の個体間で、第Ⅱ脚の突起はサイズと形状の両方について非常に一様であるのに対し、第Ⅳ脚のものは個体間で変異が大きいという。また後述 (p.64) のヤドリダニでは交尾前ガード行動は見られず、性的二型は比較的軽微で、第Ⅱ・Ⅳ脚の発達は見られない。また、脚の突起に関しては第Ⅱ脚腿節、膝節、脛節の腹面に小型のものが見られるのみで、第Ⅳ脚には見られない。第Ⅱ脚のものはハエダニ同様交尾時に雌を固定するのに役立っているので、第Ⅱ脚の突起は交尾のために、第Ⅳ脚のものは雄間闘争のために、異なる選択圧のもとで進化している可能性がある。今後これらの形質を計測し、雄間闘争における勝敗との関係について詳しく分析することにより、これらの選択圧を独立に測定することが可能になるだろう。

交尾が終わると雄は雌から離れ、新たな配偶者を探索しはじめた。一時間に1頭の雄を5頭の雌と連続して交尾させようとしたことがあったが、5回目には交尾が起こらなかった。しかし3時間ほど摂食・休息させ、再び雌と同居させた場合には交尾が起こり、前4回と休息後の1回で交尾したいずれの雌も受精卵を産出した。また2回までで3回目の交尾ができない雄もいた。供試した全ての雄は未交尾の若い個体であるから、雄が連続して交尾できる限度はおおよそ3、4回程度であると考えられる。雄が触肢の接触によって雌を認知してから交尾姿勢が完成するまでの時間は非常に短く、ほとんど常に雌雄の最初の接触の直後 (平均 30.0 ± 3.7 秒後、 $n=12$) に交尾が起こった。127雄中101個体 (80%) は一方の導精孔を通してのみ媒精を行ったのに対し、残りの個体は交尾の最中に一方の導精孔から担精指をもう一方に移動し (このとき

雄のもう一方の第Ⅱ脚で雌のもう一方の第Ⅲ脚をつかむ形になる), つづけて媒精した。

雄は通常, 日齢の若い雌成虫(処女および非処女を含む)に出会った場合には, 彼女らに対して交尾を試みた。したがって本種の交尾は常に交尾前ガードに引き続く, 固定した行動連鎖として起こっているわけではない。また実験条件下では, 最初の交尾直後に新たな雄を導入することによって, 雌の複数回交尾を容易に起こさせることができた。ただし, 処女雌の交尾と非処女雌の再交尾では, その継続時間は有意に異なっていた(Cochran-Cox test, $P < 0.001$)。すなわち, 前者は平均521秒($n=64$, $SE=18.7$ 秒)で, 後者は平均60秒($n=63$, $SE=7.2$ 秒)であった。後者の場合, 雄は, たとえ雌の拒絶にあわなくても, 交尾を中止してしまった。多くの場合, 雄は年老いた雌(脱皮後約6日齢以上)に対してほとんど積極的な交尾行動を行わなかった。雌の日齢と交尾が起こる確率, 交尾継続時間と精子競争の関係については第2章で検討する。

第2章 交尾前ガード行動の適応的意義

2-1 雌の交尾可能期間

2-1-1 はじめに

交尾前ガード行動はこれまでにダニ類では, ハダニ科Tetranychidae(例えばナミハダニ *Tetranychus urticae* Koch)やホコリダニ科Tarsonemidae, カブリダニ科Phytoseiidaeなどの植物生息性ダニ類(例えばGadd 1946, Hoy & Smilanick 1979, Potter 1979)や, ツメダニ科Cheyletidae(Zaher & Soliman 1971)などにおいてしばしば報告されている。この行動はまた数種の高エダニ科, 例えば*Macrocheles robustulus*(Berlese)および*M. saceri* Costa(Costa 1966, 1967)や*M. boudreauxi* Krantz(Kinn & Witcosky 1977)などにおいても知られている。しかし, それらの適応的意義に関する議論は非常に乏しい。

交尾前ガードの進化について、Ridley (1983) は比較法を用いた研究から、この行動は雌が非常に短い、あらかじめ予測できる期間内にのみ交尾を受容できる種においてだけ進化したと結論した。彼の仮説は次のように要約される。もしなんらかの理由で交尾が可能な期間が非常に短ければ、雌雄の出会いの確率を高める特別な手段を持たない場合に、交尾が起こる確率は非常に低くなるであろう。したがって、交尾前ガードを行う雄は、この習性を欠く他の雄よりも頻繁に交尾可能な状態にある雌に出会うことができるわけである。例えば、淡水性甲殻類（端脚類Isopoda）の一種、ヨコエビ*Gammarus pulex* (L.) の雌は、脱皮後の時間経過とともに外骨格が硬化し、育房（brood pouch）のなかに精子を受け入れることが不可能になる。このような物理的・形態的制約によって、雌は各産卵サイクル（約34日間：甲殻類は昆虫やダニ類と異なり、成体になってからでも定期的に脱皮、繁殖を繰り返す）において、脱皮後の約12時間内にのみ媒精が可能である。約9日間にわたる交尾前ガードの結果として、ヨコエビの雄は雌の脱皮直後に交尾することができるのである（Birkhead & Pringle 1986）。

それではこのような雌の交尾可能期間を制限する物理的・形態的制約がハエダニにも存在しているのだろうか。この節では脱皮後の時間経過と雌の交尾確率について検討する。

2-1-2 方法

ハエダニは成虫化脱皮直後は写真4のように乳白色で扁平な体をしているが、餌がある場合すぐに摂食を始め、写真1のように体は膨大・硬化して赤褐色となり、19時間ほどで産卵を開始する（p.18参照）。しかし脱皮後継続的に絶食させている場合には、何日たっても乳白色・扁平で軟弱なままである。したがって上記のような物理的制約の存否を明らかにするためには、単に脱皮後の時間経過だけではなく雌の摂食条件をも考慮する必要がある。そこで雌を絶食させた実験区と摂食（産卵）させた実験区を設け、脱皮後の時間経過と交尾確率の関係を調べた。

絶食区：成虫化脱皮が間近になった老熟雌第2若虫を1頭ずつ、個別飼育容器（小）（p.12）に入れて脱皮させ、翌日処女雌成虫を得た。これらの雌を4グループに分け、それぞれ脱皮後

1日以内(0日齢), 1~2日(1日齢), 2~3日(2日齢), 3~4日(3日齢)に, 1頭の雄(3日齢・未交尾)と共に観察容器(図1)に入れ, 30分の連続観察期間内での交尾確率を求めた. 交尾後雌を1頭ずつ個別飼育容器(大)(p.17)に飼育培地とともに入れて産卵させ, 娘個体(受精卵)を産出するかどうかで交尾成功を確認した. また30分以内に交尾しなかった雌はさらに6頭の雄と共に個別飼育容器(小)内に18時間同居させた後, 同様の手順で採卵し, 交尾成功を確認した.

摂食区: 成虫化脱皮が間近になった老熟雌第2若虫を4グループに分け, 1頭ずつ飼育培地と共に個別飼育容器(大)に入れ, 処女のまま脱皮・摂食・産卵を行わせた. 第1グループは0日齢で, 第2グループは1日齢で, 第3グループは2日齢で, 第4グループは3日齢でそれぞれ培地から取り出し, 交尾を行わせた. 以後の実験操作は絶食区と同じである(この区では雌が交尾前に未受精卵の産卵を開始することを避けられない).

2-1-3 結果

実験結果は図6に示した. 各プロットは各日齢において交尾した雌の比率またはその後に受精卵を産出した雌の比率, 図中の数字はサンプル数, 上下の偏差は2項比率の95%信頼限界を示す(サンプル数が ∞ のとき偏差は0になる). なお, 図中プロットの左右のずれはエラーバーが重ならないようにする措置であり, 時間差を意味しない.

0日齢では, 絶食区では全ての雌が, 摂食区でも92%の雌が30分以内に交尾した. 交尾しなかった雌も6雄との18時間の同居中に交尾し, 結局全ての雌が受精卵を産出した. 1日齢では, 絶食雌は全て30分以内に交尾し, 受精卵を産出した. 一方, 摂食雌の交尾率は54%とかなり低くなったが, 6雄との同居後は結局全ての雌が受精に成功した. 絶食雌の交尾率は1日齢($P=0.045$, Fisherの正確確率検定: 両側)と2日齢($P=0.042$)において摂食雌よりも高かったが, 0日齢と3日齢では有意差が認められなかった. 受精率に関してはいずれの日齢でも絶食区と摂食区の間には有意差が認められなかったが, 摂食区では1日齢と2日齢の間で有意な低下が見

られた ($P=0.033$)。交尾率・受精率とも日齢の経過とともに低下する傾向は見られたが、この低下はゆるやかで、脱皮後3日を経ても最大50%に留まっていた。

摂食区では0日齢にして早くも雌は黄褐色に着色し、胴体が肥大していた（これは産卵開始後であることを示唆する）。絶食区0日齢以外では、雌は走り去ったり、腹面を基質にくっつけて雄のもぐり込みを防ぐことによって交尾を拒否することがあった。しかし雄が執拗に交尾を試みた場合には、結果的に交尾を許容した。たとえ胴体が肥大していても雌は交尾時には脚を伸ばして尻をあげるのので、雄にとって腹下にもぐり込みにくいということはなく交尾に支障はなかった。また交尾姿勢が完成し、雄が動かなくなっただけでしばらくして、雌が狂ったように暴れだし、仰向けになって脚をばたつかせて雄を振り飛ばしてしまったり、あるいは逆にそのまま雄が上、雌が下の体位のままで半ば強制的に交尾が継続されることがあった。しかしそのような場合でも結果的に受精卵が産出される例があり、また逆に交尾は別段異常なく終了していても受精には至らない場合もあった（図6で絶食区2、3日齢で受精率が交尾率よりも低いのはそのような状況の存在を示している）。

図6は、交尾の成立・不成立には雌自身の交尾能力と交尾意欲、および雄の交尾意欲の三者が関係していることを示している。30分間に交尾が成立しなかったからといって雌が交尾不可能になったとは限らず、雌が交尾を望まないあるいは雄がその雌に対して交尾をしたがらないだけなのかもしれない。そこで雄の交尾意欲の指標として、観察容器内で雄が雌に最初に接触してから最終的な交尾姿勢（venter-to-venter position）が完成するまでの時間を測定したのが表2である。

表2からは、通常の交尾時期である脱皮直後とほぼ同じ条件と考えることができる絶食区0日齢で最も雄の交尾活性（≒交尾意欲）が高く、加齢あるいは摂食（≒産卵）にともなって交尾活性が落ちることがわかる。しかしいずれの実験区・日齢においても1分以内に交尾する個体が存在した。全ての個体が1分以内に交尾したのは絶食区0日齢だけであった。最小値は摂食区0日齢での10秒、最大値は摂食区2日齢での2580秒であった。また、絶食区0日齢以外で

は雄が最初の接触でマウントした後1, 2度のもぐり込みを試みただけでそれ以上交尾行動が進まず, マウントしたままで30分が経過してしまうことがしばしば見られた. その様子は雌第2若虫に対する交尾前ガード行動と酷似していた(雄がガード中に雌第2若虫に対してもぐり込みを試みることもしばしば見られる).

2-1-4 考察

この実験の結果は, たしかに本種の雌には交尾に適切な時期が存在するが, それは決して雌の肉体の経時的変化だけの結果ではなく, 雌雄両性の交尾意欲・活性といったものの影響を受けているということを示唆している.

図6の4本の折れ線のうち, 雄の意欲の変化を最もよく表していると思われるのは摂食区・交尾率のものであろう. 摂食区では雌は既に産卵を開始しており, 図3に見るように最初の3日間に全産卵数の半数以上が産下されるため, 日齢とともに雄にとっての雌の配偶者としての価値は急激に低下することになる. 雄の交尾活性が低下するのはこの雌の価値の低下に反応しているものと考えられよう(この交尾活性の低下は表2からも認められる). しかも次節「精子競争」が示すとおり非処女雌は雄にとって配偶者として全く価値がなく, 脱皮後の時間が経過するほど任意の雌が処女である確率は低下するので, 雄が高齢の雌に興味を示さないのも不思議ではない. 他に交尾相手のいない条件下に隔離されてはじめて雄は交尾意欲を持つようになり, 摂食区1日齢のように30分間の交尾率は低いのに, 18時間隔離後の受精率は100%になるという結果になったのだと思われる.

本研究では雌の交尾活性について具体的にそれを示しうるデータを提出できなかった. 本種の雌は雄の交尾行動に対してほとんど目立った反応を示さず, 前述のような交尾拒否行動を示した場合にのみわずかにその交尾活性が垣間みられるに過ぎない. 雌は交尾をしなくても産雄単為生殖による繁殖が可能であるので, おそらくそれほど積極的に交尾を望みはしないと思われる(巖佐 1981). しかしハエに便乗して移動するのは雌だけなので, 雌は交尾をするなら分散前に済ませておく必要があると考えられるので, 望むとすれば脱皮後の早い時期となるであ

ろう。齢が進むと交尾拒否行動が見られるようになるのは、肉体的変化のみならずこのような交尾意欲の変化をも反映しているのかもしれない。

雌の意欲という要因の影響はどうしても除去できないが、図6の摂食区・受精率のデータが（18時間のattemptにもかかわらず交尾が成功しなかったのであるから）雄の意欲によるバイアスが最も小さく、それゆえ雌の交尾能力そのものの変化を最もよく表していると考えられる。この値は3日齢においても80%以上に保たれているが、この3日という期間は本種のlifespanに比較すれば十分に長いといえることができる（現実には3日目には死亡する雌が出始めている：図3）。したがって雌の交尾受容能力は日齢とともに多少減少するものの、長期間保たれていることが明らかとなった。また、本種の雌が交尾可能な期間が物理的・形態的な要因によって多少限定されているとしても、それ以外の生態的な要因（成虫期初期に集中する産卵パターン・後述の特異的な精子競争パターン・雌のみによる発生地からの分散）によって引き起こされるであろう雄間の雌の先取り競争によって、実際には雌はそれよりはるか以前に消費されつくしてしまっているものと考えられ、それが雄の老齢雌に対する交尾意欲を減衰させているものと考えられる。

ここまでのハエダニについての観察結果とRidley (1983) の説との整合性を考えてみると、全ての雌が交尾しつくすまでの期間を実現交尾期間と定義した場合に、この期間が短いときに交尾前ガードが進化していることになり、彼の説は本種にも適用することができるといえよう。ただしこの期間は雄のESS（進化的に安定な戦略）が決定してガードが進化し、雌が短期間で消費されてしまうことにより短くなったのだということに注意しなければならない。すなわち短い実現交尾期間もガードの進化も雄間競争の結果として同時に生じているのであって、実現交尾期間の短さが原因となってガードが進化したのではない。ハエダニにおいては、「実現交尾期間の短さ」とガードの進化は単なる相関関係にすぎず、この点で短い物理的交尾可能期間とガードの進化の間に因果関係が成立しうるヨコエビの場合と異なっているといえる（山村則男博士との議論より）。Ridley (1983) の分析は、文献上の情報をデータとして用いている

のであるから、もちろんそこで例証されたのは物理的交尾可能期間または実現交尾期間の長さ
と交尾前ガードの進化の相関関係なのである。彼は結論として「交尾前ガードは“交尾可能期
間”が短いときに進化する傾向がある」と相関関係以上のことは言っていないが、彼はガード
の進化を説明するにあたっては、前述 (p.25) のように短い交尾可能期間を因とし、ガードの進
化を果とした説明を行っただけだったので、筆者を含めて相関関係と因果関係を取り違える混
乱を招いたのである。比較法は相関関係を検出し因果関係の存在を示唆するが、それを証明す
ることはできない。これは比較法を用いて特定の生物現象の進化を論ずる場合に特に注意しな
なければならない点であろう。

2-2 精子競争 (精子優先度の測定)

2-2-1 はじめに

前節では雌の物理的交尾可能期間 (または実現交尾期間) が本種の交尾前ガード行動を進化
させた原因ではなく、雄間の雌の先取り競争を強めるような何か他の生態的要因がある可能性
について論じた。そこでその生態的要因を探索する手掛かりとして、トンボやフンバエのよう
な昆虫において見られる交尾後ガード行動 (postcopulatory mate guarding) について考えてみ
た (Parker 1970b, Alcock 1982)。

交尾後ガードとは雄が交尾後も雌のもとにとどまり、他の雄を追い払いながら産卵を見とど
けるという行動であり、その適応的意義は一般に雄間の精子競争の観点から説明されている。
これらの昆虫では前述 (p.5) のように、雌が産卵する前の最後の交尾相手が、雌の体内に蓄え
られている以前の雄の精子を自分のものと入れ替えてしまう行動 (精子置換) を行う。したがっ
て、雄が任意の雌の最後の配偶者になるためには、交尾後に彼女をガードすることが有利にな
るだろう (Thornhill & Alcock 1983, Gwynne 1984)。そこで筆者はこの交尾後ガードの進
化に関する説明の裏返しとして、交尾前ガードは精子競争において、任意の雌と最初に交尾し

た雄が優先的に卵を受精する種において進化したのではないかという作業仮説を立てた。この交尾前ガードと精子競争の関係については、交尾後ガードに比べて実験的な検討はほとんどなされていない (Birkhead & Pringle 1986)。

精子競争を検討するための共通の尺度は、Boorman & Parker (1976) によって提唱された精子優先度 (sperm precedence value, P_2 : 2匹の雄が1匹の雌と続けて交尾したとき、2番目の雄の精子が卵の受精に使われる割合) である。 P_2 値の測定には放射線照射による不妊化法が一般によく用いられている。これは放射線照射によって精子の胚発生能力をなくした雄と正常な雄とを雌に二重交尾させ、雌の産む卵の孵化率から P_2 を推定する方法である。しかし、この方法では肝心の精子の競争能力自体が放射線によってダメージを受ける場合が多く、様々な補正をおこなっても不正確な値しか得ることができないのが欠点である。また中気門ダニ類は昆虫とは異なり、卵殻に卵門 (micropyle) が存在せず、小さな卵細胞の時点で受精が起こり (Warren 1941, Alberti 1989)、その後栄養分が転流され、受精卵が大きく発達してから卵殻におおわれるという形で卵形成が起こるので、不妊化精子と受精した場合、卵形成がそこで止まってしまい、産卵が起こらない恐れがある。もしそうならば、産まれた卵の孵化率から精子優先度を推定することは不可能である。産卵数の減少をもって、不妊化精子が多く受精したと判定できるかもしれないが、産卵数が少なくなる理由は他にいくつか考えられる (産卵数や寿命の個体変異など)。そこで本研究ではこれらの問題を回避できる方法として、ポリアクリルアミドゲル電気泳動法によって検出されるエステラーゼの変異を用いてハエダニの P_2 値を測定した。

2-2-2 方法

供試虫：ここで用いたハエダニは、前述 (p.10) の京都系と那須系の二系統である。以下に示すとおり両系は明瞭に異なるエステラーゼ・アイソザイムパターン (ザイモグラム) を持つ。

電気泳動法：本研究では支持体としてポリアクリルアミドゲルを用い、Ornstein-Davisの不

連続緩衝液系を用いて電気泳動を行った。サンプル分離用ゲル (separatinggel) と濃縮用ゲル (stacking gel) 内のアクリルアミドの濃度はそれぞれ10.00%と2.50%、酵素活性保護のために加えた非イオン系界面活性剤Triton X-100の濃度はそれぞれ0.04%と0.19%であった。Tris-HCl緩衝液は分離ゲル内で0.38M pH8.9、濃縮ゲル内で0.06M pH6.7、両電極槽内で0.005M pH8.3に調整した。泳動時にはマーカー色素としてBromophenol blue (BPB) を用いた。電気泳動装置は、ATTO社製ラピダス・二連ミニスラブ電気泳動装置 (AE-6450型) を用いた。この装置はそれぞれ12サンプルをのせた2枚のゲルを同時に泳動できる。

ハエダニ成虫を1頭ずつガラス棒を用いて50%のグリセリンと0.1%のTriton X-100を含むTris-HCl緩衝液 (0.025M pH6.8) のなかですりつぶして試料とした。通電はサンプルが濃縮ゲル内にあるときは20mA 200Vを上限とし、分離ゲル内にあるときには27mA 275Vを上限として約2時間にわたって行った。通電後、ゲルスラブを酵素反応の基質として0.02% α -および β -naphthyl acetateを、染色剤として0.1% Fast Blue BB塩を溶かしたTris-HCl緩衝液 (0.05M pH6.8) 中に浸し、24°Cで5分間活性染色を行った。

遺伝様式の決定：電気泳動によって検出されたザイモグラムを遺伝マーカーとして使うためには、まずその遺伝様式を決定しておかねばならない。そこで系統間交雑のために、脱皮後0日齢の処女雌成虫1頭と活発な雄成虫 (脱皮後約3日目) 1頭をペアとして、観察容器内に導入し、交尾後、雌を1頭ずつ飼育培地を含む個別飼育容器 (大) (p.17) で飼育し、自由に産卵させた。雌を1日おきに新しい容器に移し、死亡するまでこれを繰り返した。これら系統間交雑から得られた F_1 成虫と戻し交雑から得られた B_1 成虫の表現型を電気泳動法で決定し、その遺伝子型を推定した。

二重交尾実験 I：ハエダニの核相は前述 (p.18) のように雄では半数体 (n)、雌では二倍体 ($2n$) である (Axtell 1969)。もし、ザイモグラムの遺伝について劣性ホモの遺伝子型をもつ

雌の卵が、優性の遺伝子型をもつ雄の精子によって受精されるならば、この雌はヘテロの遺伝子型をもつ娘を生み、もしこの雌の卵が劣性の遺伝子型をもつ雄の精子によって受精されるならば、劣性ホモの娘が生まれることになり、娘個体の表現型を調べることによって父親の判定が可能になる。

二重交尾実験 I は以下の手順で行った。まず遺伝様式の決定によって明らかになった劣性系統の処女雌成虫（脱皮後24時間以内）1頭とどちらか一方の系統の活発な未交尾雄成虫1頭（3日齢）を観察容器内で交尾させた。引きつづいて、この雄をもう一方の系統の雄1頭と置き換え、2回目の交尾を行わせた。二重交尾後、この雌の産んだ F_1 個体の飼育を行った。こうして得た F_1 雌の表現型を電気泳動によって調べることにより、その父親がどちらの雄であるかを決定し、 P_2 値を産出した。

2-2-3 結果

(1)アイソザイムパターン（ザイモグラム）

写真9は京都系および那須系ハエダニの特徴的なエステラーゼ・ザイモグラムである。電気泳動によって、エステラーゼは数本のバンドに分離した。そのうちBPBマーカに対する相対移動度（relative movility） $r_m=0.5$ の位置に現れるE-5バンドは京都系にのみ見いだされ、那須系には見られなかった。しかもE-5バンドの活性は、両系統に見いだされた他のどのバンドよりも、顕著であることがわかった。

(2)E-5バンドの遺伝様式

E-5バンドの遺伝様式を検討するに当たって、1遺伝子座上に2つの対立遺伝子が存在しているものと仮定した。すなわち、 E_5^+ はE-5バンドを出現させる酵素を生産する単一の優性遺伝子、 E_5^- はその劣性対立遺伝子でこの酵素を生産しないものとする。この仮定のもとでは、京都系および那須系の遺伝子型は、それぞれ雌では $E_5^+E_5^+$ 、 $E_5^-E_5^-$ 、雄では E_5^+ 、 E_5^- として表わされることになる。そして F_1 雑種の雌は、遺伝子型が $E_5^+E_5^-$ となり、E-5バンドを出現させる酵素を

生産することになる。二系統間の交配実験の結果は、この仮説を支持するものであった（表3）。雄は常に母親の遺伝子のみを受け継いでいた。これらによって、E-5バンドは本種の精子優先度測定に当たって、十分な信頼性のある遺伝的マーカーであることが明らかになった。表現型は常に明瞭に識別でき、近年他の動物（例えばノネズミの一種 *Microtus ochrogaster*）で問題になっている、同一個体内での生理的状态に起因した表現型の変動（physiological plasticity）はまったく検出されなかった。

(3) 二重交尾実験 I

表4は二重交尾実験 I の結果を示したものである。第2回目の交尾は第1回目終了後10分間以内に引きつづいて起こった。二重交尾の順序は、那須系処女雌に対して、最初に京都系の雄、次に那須系の雄を連続して交尾させた場合（ $[E_5^-E_5^- \text{♀} \times E_5^+ \text{♂}] \times E_5^- \text{♂}$ と表わす）と、その逆（ $[E_5^-E_5^- \text{♀} \times E_5^- \text{♂}] \times E_5^+ \text{♂}$ ）の二通りであった。両交尾順序において、 F_1 雌個体はほぼ完全に、その母親と最初に交尾した雄の精子に由来していた。合計410頭の F_1 雌個体のうち、後者の交尾順序において、ただ1雌のみが2番目に交尾した雄の精子に由来していた。各母親ごとの P_2 値を逆正弦変換して求めた平均 P_2 値は0.0001となった。この唯一の例外においては、母親は交尾後の6日間に57頭の雄と最初に交尾した雄に由来する32頭の雌を産出し、つづく4日間には13頭の雄を産出し、つづく2日間には2頭の雄と問題の雌を産出した。そして産卵終了2日後に母親は死亡した。二重交尾15例において、最初の交尾継続時間は 514.8 ± 35.2 （平均 \pm SE）秒、2度目のそれは 110 ± 23.1 秒であったのに対して、この例外においては、前者は比較的短く（296秒）、後者は比較的長かった（175秒）。

両交尾順序間で、 F_1 の産出数や性比（ \equiv 受精率）に有意差は認められなかった（表4：t検定 $t=0.140$ $P>0.05$ およびFisherの正確確率検定 $P=0.579$ ）。

図7は二重交尾15例における母親の日齢別 F_1 産出状況を示したものである。雌成虫は脱皮後

24時間以内に産卵を開始し、平均8日間にわたって64.4(雄37.1, 雌27.3)頭を産出した。最初の4日間で全産卵数の66%はすでに産下され、ほとんどの受精卵(F_1 雌)は最初の6日間に集中して産下された。母親は脱皮後平均9.47(範囲4~18)日で死亡した。

2-2-4 考察

まず、ここで用いた遺伝マーカーの有用性については、 F_1 の産出数や性比が両交尾順序間で有意な差を示さなかった(表4)ことから、京都系と那須系の間には研究上問題とすべき精子自体の競争能力や胚の生存率などに差が存在しないことがわかる。したがって、 E_5^+ と E_5^- は本種の(集団)遺伝学的研究においてもマーカーとして十分な利用価値があるものと思われる。本研究で用いた E_5^+ や E_5^- のような酵素多型に基づくマーカーは電気泳動によらなければ検出できないが、ナミハダニやキイロショウジョウバエのようには可視突然変異系統が得られない動物種においても適用が可能であるゆえ、より汎用性のある方法の一つであると考えられる。

本研究の結果から、ハエダニでは雌と最初に交尾する雄がほぼすべての卵を受精させること(first male sperm precedence)、および2回目の交尾はほとんど無効であることが証明された。すなわち本種では精子置換はほぼ完全に不可能だということである。またHelle(1967)とPotter & Wrensch(1978)はナミハダニにおいて野生型系統およびそれと生殖親和性のあるアルビノ系統を遺伝的マーカーとして用いて精子競争の研究を行った。ナミハダニにおいても最初に交尾した雄がほぼすべての卵を受精させ、2回目以降の交尾は無効であるという結果が得られている。これら2種のダニでは雄は自らのreproductive successのためにはどうしても処女雌と交尾しなければならない。したがってハダニやハエダニの雄にとって交尾前ガードを行うことは、配偶者として確実に処女雌を獲得することができるので、非常に効果的な戦略であるに違いない(脱皮前の雌はすべて未交尾である)。このように本種の交尾前ガード行動は独特の精子競争パターン(first male sperm precedence)に対応した父性確保のための行動的適応(behavioral adaptation)として理解することができる。そしてこの精子競争パターンは雄に

とっての配偶者を処女雌だけに限定するので、雄の処女雌の先取り競争がエスカレートした結果、脱皮以前から確保する戦略（交尾前ガード）と脱皮後の短期間で消費される処女雌（短い実現交尾期間）、雄の高齢の雌にたいする無関心という現象がセットで生じてきたものと結論できる。

本研究によって交尾後ガードのみならず交尾前ガードも父性確保のための適応として精子競争に密接に結びついていることが判明した。今後、特定の動物種において、交尾前ガードの進化を論じようとする研究者は、その種における精子競争を検討することが必要になろう。

2-3 精子競争（精子競争のメカニズム）

2-3-1 はじめに

前節ではハエダニの精子競争においてほぼ完全なfirst male sperm precedenceが存在することが明らかとなった。ではいったいどのような物理的・生理的メカニズムによって、雄はこのprecedenceを成し遂げているのであろうか。またあるいは雌の生殖器系に存在する何らかの形態的制約が必然的にこのようなprecedenceを導いているのであろうか。

first male sperm precedenceは一般に以下のような手段によって実現されていると考えられている。(1) 最初の雄が交尾プラグ（除去不可能なもの）のような物理的なbarrierによって以後の雄による媒精を防止する場合（Parker 1970a, Boorman & Parker 1976）。(2) 最初の雄が交尾時に特殊な化学物質を雌の受精嚢に送りこみ、後から入ってきた他の雄の精子を不活性化したり、あるいは雌の交尾活性を抑圧して再交尾を防止する場合（Craig 1967, Gromko et al. 1984, Silbergried et al. 1984）。(3) 交尾後ガードのような行動的手段によって雌の再交尾を防止する場合（Parker 1970a, 1984）。いずれにせよ雄は自分の配偶者が二度と交尾できなくなるか、たとえ交尾をしても無効になるようにしているわけである。ハエダニでは交尾終了後雄はすぐ立ち去るので(3)の可能性はなく、(1)と(2)が検討の対象となる。

この節では雌の生殖器官の形態的特徴を調べるとともに、新たな二重交尾実験（ⅡとⅢ）に

よってハエダニの精子競争を支配するメカニズムを明らかにすることを試みる。

2-3-2 方法

(1)形態的観察

全般的方法(4) (p.11)で述べた方法のほか、熱乳酸による透徹処理では溶けてしまう内臓を観察するために別の方法を用いた。これは生きた雌成虫をスライドグラス上に乗せ、生理食塩水の中で微針を用いて解剖し、すぐさまカバーグラスをかぶせて検鏡する方法である。この方法では永久プレパラートを作ることはできないので、特徴的なものが運よく見出された場合には写真に撮影した。

(2)交尾実験

交尾継続時間と卵の受精率の関係：本種の精子の経時的移送パターンを知るために、交尾継続時間と卵の受精率の関係を調べた。本種の精子はきわめて小さいもので精子受容器官に受け入れられた数を計数することは困難だったので、その代わりに本種が単数・倍数性であり、卵が受精されると雌になることを利用して、卵の受精率(子世代での雌性比)を移送精子数の指標として用いた。成虫化後0日齢の処女雌成虫1頭と3日齢の未交尾雄成虫1頭を観察容器に入れ、交尾させた。交尾開始後様々な時間(30秒から5分)で細筆を用いて交尾を中断させ、飼育培地を入れた個別飼育容器(大) (p.17)に1頭ずつ雌を移して産卵させ、 F_1 個体の飼育・回収、性比の測定を行った。

二重交尾実験 II：本種のfirst male sperm precedenceがどのような時間経過で成立するかを知るために、1回目の交尾を中断させた後、2回目を行わせる二重交尾実験IIを行った。成虫化後0日齢の那須系処女雌成虫1頭とどちらか一方の系統の未交尾雄成虫(3日齢)1頭を入れ、交尾させた。交尾開始後約1分(Aグループと呼ぶ)、3分(Bグループ)、5分(Cグループ)で両者を引き離し、すぐさまもう一方の系統の未交尾雄成虫(3日齢)1頭を導入し、2回目の交尾を行わせた。2回目は妨害することなく最後まで行わせた。産出された全ての

F₁雌個体を電気泳動にかけ、父性判定を行った。またこれらとは別により詳しい解析のためのデータを得るために、任意の経過時間で最初の交尾を中断させた二重交尾実験を行った。この場合はP₂値の測定は行わなかった。

二重交尾実験 III：既交尾雌が産卵を開始し、精子をある程度消費した後で再交尾した場合、2番目の雄の精子が受精に使われることがあるかどうかを検討した。0日齢の那須系処女雌成虫と3日齢の那須系未交尾雄成虫を観察容器中で妨害することなく交尾させ、雌を個別飼育容器（大）内で2日間産卵させた後、3日齢の京都系未交尾雄成虫と共に観察容器内に30分間同居させた。そして再交尾した雌に再び産卵させ、F₁雌個体の父性判定を行った。

2-3-3 結果

(1)生殖器官の形態

図8と写真11aは熱乳酸処理による透徹後に残った、ハエダニ雌雄の生殖器官のキチン化した部分である。また写真11bc, 19は生体解剖によって見出されたキチン化していない部分を含む雌の生殖器官である。そして生殖器系全体を模式的に示したのが図9（上）である（下半分はヤドリダニのそれであるがこれについては第5章で触れる）。ハエダニの雌はこれまでに他のワクモ亜目で報告されてきたのと同じく（Young 1968, Pound & Oliver 1976, Evans & Till 1979, Krantz & Wernz 1979, Alberti & Hänel 1986）、精子受容と貯蔵のためのシステム（sperm-access system）と卵形成と産卵のためのシステム（egg development and oviposition system）の2つの部分からなる生殖器系を持っていた。

sperm-access system：sperm-access systemはキチン化した部分で、キチン化していないegg development and oviposition systemとは発生上の由来が異なる器官であると考えられている（Alberti & Hänel 1986）。雌の第Ⅲ脚基節の付け根の後面には導精孔（sperm induction poreまたはsolenostome；図8d, 図9a）という陥入部があり、そこから細い導管（tubulus annulatus；図8e, 図9b）が体内にのびており、その先にハート型をした精子受容器官

(sacculus foemineusまたはMichael's organ ; 図8 f, 写真11a, 図9 c) が存在していた. 一時的な受け入れ器官 (昆虫の交尾囊bursa copulatoryxに相当) であるsacculus foemineusは中空で, 内部に精子は確認できなかった. 導精孔は (脚の付け根にあるのだから) 左右に一对あるが, そこからのびたtubulusは単一のsacculusに集合していた. sacculusの「ハートの尻」の部分からさらに一本の細い導管 (sperm duct ; 図8 g, 図9 d) がのびておりその先端は扇型に広がっていた. そしてこの先端部は受精囊 (spermatheca ; 図9 e) に接続していた.

egg development and oviposition system : ハエダニの卵巣 (ときに琴状器官lyrate organと呼ばれる) はV字型の器官であった (写真11b, 図9 f) . このV字の両腕部は多くの細胞が融合したsyncytium (多核体) でできており (写真12, 図9 g) , これが卵細胞に栄養を供給する部分 (nutrimentary part ; Alberti 1991) であると思われる. V字の股の背面には逆三角形の張り出しがあり, この部分が精子貯蔵器官である受精囊である (写真11c, 図9 e) . この受精囊の下部 (逆三角形の下の角) に前述のsperm ductの先端部が接続していた. 受精囊と卵巣とは薄い膜によって区切られているだけで広い面積で密着していた. V字の下端部 (ここが狭義の卵巣ovary properあるいはgerminative partと呼ばれる部分である ; Alberti 1991) には発達段階の異なる数個の卵細胞 (図9 i) が栄養索 (nutritive cord) によって吊り下がっており, 中型以上の卵細胞は薄い膜に包まれただけで体腔内に突出している. 写真6のように卵殻の形成された成熟卵を持っている個体においても, 成熟卵は栄養索によってこの部分から吊り下がっていた (図9 j) . したがってovary properから吊り下がっている卵は受精卵 (または単為発生が決定した未受精卵) であると推定できる. このovary properと受精囊の中間部分がcamera spermatis (図9 h) であり, 卵の受精はここで行われると類推できる. 受精囊や卵巣はsacculusのような中空の袋ではなく, 不定形の細胞 (Alberti & Hänel 1986のいう "inner cells") が結合したスポンジのような構造で, 精子は組織の細胞間隙をすり抜けてcamera

spermatisまで移動すると考えられる (Alberti 1991). 成熟卵は輸卵管 (図9k) を下って、生殖板 (epigynial shield) 直下の生殖口 (図9l) から産み落とされることになる。

しかし今回は精子そのものを確認することはできなかった。この細いspermductを通れるのだから精子のサイズは非常に小さいはずである。ダニ類の精子は雄から移送された段階では受精能力がなく、雌の体内で一定期間を経て違う形態に変形 (capacitationと呼ばれる) した後、受精可能になるといわれており、ワクモ亜目ではsacculus foemineusに受け入れられた段階では小型で粒子状のものが受精嚢内でcapacitateし、フィラメント状になる (Michael 1892, Alberti & Hänel 1986, Alberti 1991)。したがってハエダニの既交尾雌のsacculus内には粒子状の未熟精子が、受精嚢内にはフィラメント状の成熟精子が発見されることが期待される (なおダニ類の精子は鞭毛を持たない; Alberti 1991)。写真11bcでは生きた組織をそのまま見ているのだから受精嚢の細胞間隙に貯蔵されている精子が視野内に見えているはずであるが、どれがそのようなのか結局判断し兼ねた。したがって雌の体内に注入された精子の行方を追跡することはできなかった。

雄の鉸角 (図8a, 写真8) の可動指には注射器状の担精指 (spermatodactyl; 図8b, 写真8) が存在し、これは普段は後方に格納されているが、交尾時には起き上がり、先端部が雌の導精孔に挿入される。この担精指は雌の細くて長いtubulus annulatusの先に位置するsacculus foemineusから以前の雄の精子を置換するには短すぎ、また太すぎると判断される。

(2) 交尾継続時間と卵の受精率の関係

交尾を妨害しなかった対照区では交尾継続時間は292秒から717秒にわたった (n=20)。一方、ランダムに妨害した処理区では32秒から262秒の範囲となった (n=19, 図10)。

交尾の中断は雌の産卵数に影響を及ぼさず、処理区 (42.00 ± 6.51) と対照区 (59.85 ± 8.01) で産卵数に有意差は検出されなかった (t検定, $t=1.40$, $P>0.05$)。図10aにみられるとおりに産

卵数には雌間で非常に大きなバリエーション（範囲10～134個）があったが、これは両区における雌の寿命のバリエーション（範囲3～17日）に起因したものであった（両者の間には有意な正の相関があった $r=0.88$, $P<0.001$ ）。

一方、子世代における雌の比率（受精率）は交尾時間の増加とともに高まり、約300秒で0.5のプラトーに達した（図10b）。なお交尾を123秒以下で妨害された12頭のうち9頭の雌は受精卵を産出しなかった。子世代における雌比（Y）を交尾時間（X秒）に3次曲線回帰させた場合、回帰式は $\sin^{-1}\sqrt{Y} = -15.97 + 4.10 \times 10^{-1}X - 8.08 \times 10^{-4}X^2 + 4.73 \times 10^{-7}X^3$ となり、一方の変動の大部分（約71%）がもう一方の変動によって説明できた（ $r^2=0.714$, 図10b）。図10bは本種の精子移送（sperm transfer）は交尾時間の増加とともに徐々に行われ、雌は約300秒で種特異的な受精率（0.5前後）を実現するのに十分な量を受け取っていることを示している。

(3) 二重交尾実験 II

最初の交尾を短時間（1分）で中断させた場合には、2番目の雄も卵を受精することができた（表5, 図11a）。しかし、最初の交尾が3分を超えると、大部分の卵は最初の雄によって受精されていた（表6, 7, 図11b, c）。平均産卵数および子世代の平均性比の逆正弦変換値（ $\sin^{-1}\sqrt{}$ ）はABC 3グループの間で有意差がなかった（1-way ANOVA; それぞれ $F=0.14$ と 1.43 , $P>0.05$ ）。このように最初の雄が卵を受精する確率はその交尾継続時間に依存していた。またこれら3グループでは、全産卵期間にわたって最初の雄に由来する雌仔と2番目の雄に由来する雌仔が並行して（混ざって）生まれてくるので、いったん雌の体内に入った両雄の精子は完全に混合していることが示唆される（図11）。

図12は最初の交尾の継続時間と2回目の交尾の継続時間の関係を示す。これらには最初の交尾を中断した56例と中断しない48例を含んでいる。最初の交尾が長くなるにつれて、2回目は反比例的に短くなった。両者の負の相関は有意であった（Spearmanの順位相関係数 $r_s=0.65$, P

<0.001). 最初の交尾を中断しなかった場合, 最初の交尾継続時間は 509.8 ± 21.7 秒, 2回目のそれは 67.6 ± 9.2 秒であった ($n=48$, 図12の黒丸).

図13は二重交尾実験49例における最初の交尾の継続時間と精子優先度 P_2 値の関係を示す(これらのうち最初の交尾を中断していない15例は2-2節のデータである). なお電気泳動で父性決定を行った雌仔数は合計1758頭であった. 図11で触れたとおり, 最初の交尾時間(X)が長くなるにつれて P_2 値(Y)は減少した. A・B・Cグループの34データから計算された1次回帰式は $\sin^{-1}\sqrt{Y} = 74.727 - 0.224X$ であった ($r^2=0.50$, $P<0.001$). さらにfirst male sperm precedenceが完成する交尾継続時間(約300秒; 図13)は受精率がプラトーに達する交尾継続時間(図10b)とよく一致していた. それゆえ P_2 値を決定するメカニズムは卵の受精率を(0~0.5の範囲で)決定するメカニズムと密接にかかわっているものと思われる.

(4)二重交尾実験 III

雌が産卵によって精子を消費した後での再交尾の有効性を調べた実験結果が表8である. 最初の2日間の産卵で生涯に産出する受精卵の半分近く(平均42.9%)を産出していた雌は再交尾後も, それによって得た新たな精子に由来する受精卵を産むことはなかった. この場合も2-1節(p.26)で示したのと同様に, 2番目の雄の産卵開始後2日齢の既交尾雌に対する交尾活性は低く, 供試した24ペア中30分の観察期間中に交尾したのは10ペアだけであった. 最初の交尾の継続時間は 511.7 ± 73.7 秒, 2番目のそれは 80.7 ± 18.6 秒 ($n=10$)であった. 交尾活性は低かったが, 産卵開始後2日齢の雌に対して交尾が起こった場合の継続時間は未産卵0日齢既交尾雌のもの(p.42)と有意差がなかった(t検定, $t=0.51$, $P>0.05$). なお図6に示したとおり, 2日間にわたって雄仔(未受精卵)を産出した後で処女雌に交尾の機会を与えた場合, 17例中10例は以後受精卵を産出するようになっているので, 表8の結果は雌が加齢によって交尾・受精が不可能になったことを示すものではない.

2-3-4 考察

本研究の結果を総合すると、ハエダニのfirst male sperm precedenceを引き起こしているメカニズムは交尾継続時間と相関する何らかの量的要因、なかでも移送された精液（精子および accessory gland substance）の量であると考えられる。また少なくとも導精孔やtubulus annulatusには交尾プラグは形成されていないと思われる。なぜならば、もしプラグが形成されるとすれば最初の雄が媒精を完了した後であるはずなので、二重交尾実験ⅡのCグループのように最初の交尾が完了する時点より平均210秒も前に中断された場合にはプラグは未完成のはずであり、それにもかかわらずfirst male precedenceが既にゆるぎないものとなっていることと矛盾しているからである。またもしプラグが関与しているのなら、最初の雄の交尾時間の増加にともなう P_2 値の減少パターンはプラグ形成の時点で急落するものになると予測されるが、実際には図13に見るような直線的で漸減的なものであった。その上、もしプラグを作るとすれば、最初の雄は左右の導精孔（あるいはtubulusの途中）の両方に作る必要がある（図9参照）。しかしながら1-3-2節（p.23）で述べたように、80%の雄は交尾に際して一方の導精孔しか利用していない。それゆえ本種のsperm precedenceはこのような浅い位置のプラグによるとは考え難い。上に述べたとおり、交尾継続時間が長くなるにつれて精子の移送が徐々に起こる（図10b）ので、交尾時間と相関する量的要因とは移送精液総量と解釈するべきである。

Walker (1980) は、「最初の媒精によって精子貯蔵器官が満杯になることは、精子置換の可能性を減殺する明らかな手段である。特に受精囊のダクトが非常に狭いために雄の交尾器が受精囊に入ることができず、また雌の貯蔵器官も再交尾に当たって前の雄の精子を追い出すことがないならばなおさらである」と述べている。彼が仮定したこのメカニズムはそのままそっくりハエダニの場合にあてはめることができる。本種においても雌のtubulus annulatus（図9b）はきわめて細く、長く、雄の担精指（図8b）が雌のsacculus foemineus（図9c）から以前の雄の精子を抜き取ることは全く不可能とみられたからである。最初の交尾が短期間で中断させら

れた場合には2回目の媒精のための余地がsacculus内に残されており、そしてもし2回目の交尾が起こるならば、2頭の雄の精液はsacculusのなかで混合し、その結果両者の相対比に相当する P_2 値が実現されることになるのであろう。

最初の雄の交尾継続時間と2番目の雄のそれとの間にみられる負の相関（図12）は、このような“filling up”メカニズムの産物であると理解することができる。もし任意の雄の交尾継続時間が、雌のsacculusが自分の精子で（雌が既に不十分に交尾している場合には前の雄の精子に加えて）満杯になるまでの時間として決定されているのならば、この負の相関は整合性を持っている。2番目の雄の交尾が短時間で終了するのは、その時点で雌のsacculusが満杯になってしまったために、雄は交尾を止めざるをえないのだと考えられる。特に、最初の交尾が妨害なしに完了した場合には、それに引き続く2回目の交尾を行った雄は約1分間媒精を試みるものの、全く精子を入れられないか、あるいは少量を注入することができたにしても最初の雄の大量の精子によって希釈され、受精成功に至らなかったと判断される。

一方、別の視点から見ると、図12は何らかの理由によって最初の雄の交尾が不十分なまま終わってしまった場合に、2番目の雄が自分の移送精子量を増加させることによって受精にありつく能力を持っていることを示している。例えばこのような交尾の中止は最初の雄の精子が交尾中に枯渇してしまったり、交尾の早い時期（300秒未満）に2番目の雄や天敵などの攻撃を受けた場合などで起こりうるであろう。実際に最初の雄が300秒未満（292秒）で終了し、2番目の雄が交尾時間を長くした（176秒）結果、卵1個だけ受精できた例があり（二重交尾実験Iにおける唯一の例外、p.34）、また雄が連続5回の交尾はできなかった例がある（p.23）。しかしこのような「落ち穂拾い」のごとき代替戦術の可能性が残されているにせよ、その成果は貧弱なものであり、交尾戦略としての交尾前ガード行動の有効性を減じることはないと思われる。

ところで、二重交尾実験IIIにおいて、精子をある程度消耗した雌の再交尾がやはり無効であったことは、上で想定したメカニズムからは若干理解し難い点を含んでいる。産卵にともなう精

子の消費によってsacculus foemineus内の精子は減少し、2度目の媒精のための余地が生じているはずである。そもそもsacculus foemineusは単なる精子受容器官にすぎず、産卵前期間内に精子は受精囊(図9e)に移動してcapacitateした後、貯蔵されると思われるので、2日後の再交尾の時点ではsacculus内には精子は存在しないはずである。ただし受精囊に移動するのは精液中の精子だけで、accessory gland substanceはそのままsacculus内に充満したままで、以後の雄の媒精を阻止しているのであれば、観察された全ての現象を説明することが可能であろう。この場合、プラグは導精孔やtubulus annulatus(図9b)の途中のような浅いところにあるのではなく、生殖器系のより深部に、機能的にそれと等価なものが形成されていることになる。

また二重交尾実験Ⅲのように、1日以上インターバルがある場合には、再交尾の時点で最初の雄の精子はcapacitationを済ませており、このタイムラグによって2番目の雄の精子の受精準備が整う前に速やかに全ての卵の受精が完了してしまうのかもしれない。本種の受精囊はキチン化した膜で精子を完全に隔離している昆虫のそれとは異なり、写真11・図9eのように卵巣から独立せずに融合している。したがって受精囊のinner cellsの間隙に入っている精子がcamera spermatis(図9h)に移動し、受精が起こるのを妨げる特別の障壁がなく、早い時点で受精が完了する条件がそろっている。そして同時に体内に形成される成熟卵は1個だけだから(写真6, 図9j)、それが産下されるまでは次の卵は図9iの段階で発生を止めて待機しているわけである。

以上をまとめると、本種のfirst male sperm precedenceは基本的に、精液(精子+accessory gland substance)による精子受容器官(sacculus foemineus)の“filling up”メカニズムによって実現されており、副次的・潜在的には雌生殖器系の構造的特殊性によって最初の交尾後速やかに受精が完了することが有効な再交尾の機会を制限しているのだと考えられる。ここで立てたメカニズムについての仮説を検証するためには、今後より高度な組織学・解剖学的手法によって、移送される精子の数量や雌体内での移動・変形・消費の細部を明らかにする必要があると

思われる。

第3章 交尾前ガードの生理的解発因

3-1 性フェロモンの存在

3-1-1 はじめに

前章ではハエダニの交尾前ガード行動は、処女雌と交尾した雄だけが卵を受精できることから、配偶者として処女雌を確保するための交尾戦略であることを示した。しかしながらこの行動の至近要因、すなわち生理的解発メカニズムについては未知のまま残されていた。

この節では3つの生物検定によって、交尾前ガード行動を解発する化学物質（すなわち性フェロモン）が雌第2若虫の体表に分泌されていることを示す。

3-1-2 方法

本節で供試したハエダニは京都系で、雄は脱皮後2日齢の未交尾のもの、雌第2若虫は飼育培地中で雄にガードされている状態で発見されたもの、すなわち明らかにガードの解発因を持っている個体であった。全ての雄個体は一度だけ生物検定に供試した。

(1)生物検定 I

まずはじめに、雌第2若虫が雄を誘引する匂い物質（sex attractant）を空気中に放出しているかどうかを検討した。図14はこの実験で用いた生物検定装置（olfactometer）である。底部に石膏炭末床（厚さ5 mm）を設けたポリエチレン製容器（直径12.5 cm, 深さ5 cm；図14a）を主室（main chamber）とし、その底面には細かいポリエステル製メッシュでカバーした2つの窓（図14e）を開けた。この窓には底部に石膏炭末床（厚さ2 mm）を設けたプラスチック製のサンプルホルダー（直径21 mm, 深さ11 mm；図14f）をプラスチックテープによって脱着することができる。ポリプロピレン製のふた（図14b）の中央に直径6 mmの穴を開け、ここから検

定に供する雄ダニを導入したり、排気用の塩化ビニール性のチューブ（図14c）を挿入することができる。このチューブの先端には細かいポリエステル製メッシュがついており、もう一端は使用時には真空ポンプに接続される。

検定に際して、一方のサンプルホルダーに15頭の生きた雌第2若虫を入れ、もう一方は空にしておいた。main chamberと両サンプルホルダー内の石膏炭末床は蒸留水で湿らせた。20頭の雄をふたの穴からmain chamber内に投入し、内部の空気を毎分0.02 l の速度で吸い出した。これは揮発性物質がmain chamber内に充満し、均一になることによって、定位行動や集合性が検出できなくなるのを防ぐための措置である。この状態では、両サンプルホルダー内の空気はmain chamber内に拡散し、塩ビ管に非常にゆっくりと吸い出されていくことが期待される（あらかじめ塩酸で湿らせた脱脂綿球とアンモニア水で湿らせた脱脂綿球をサンプルホルダー内に入れて空気を吸引し、綿球から沸き起こる塩化アンモニウムの白煙によってolfactometer内の空気の流れを確認した）。一方のサンプルホルダーから流れ込む空気は（もしそれがあれば）雌が発散する雄誘引物質を含んでいることが期待される。吸引速度は予備実験によって適当であると決められたものであり、この率では約30分間でmain chamber内の空気が全て入れ代わる計算となる。それぞれの検定において、雄を導入して30分後に両方の窓のメッシュ上に集まっていた雄の数を数えた。また次の検定に同じolfactometerを使用するにあたっては、このolfactometerを60°Cに調整した乾燥機に24時間入れ、揮発性物質を蒸発させた。

またこのolfactometerの有効性をテストする目的で、餌（飼育培地）の雄に対する誘引性を測定した。この場合、一方のサンプルホルダーには、雌第2若虫の代わりに、線虫を含んだ培地のかけら（約0.1 g）を入れた。

(2)生物検定Ⅱ

生物検定Ⅱ（および後述のⅢ）は、雌第2若虫が直接の接触によってのみ認識できるような不揮発性フェロモンを体表に分泌しているかどうかを調べるために行った。まず雌第2若虫を-

35°Cの冷凍庫に入れて凍死させた。そのうち半数はジエチルエーテルに10分間入れて体表物質を洗い落とした。1頭のエーテル洗浄雌と1頭の非洗浄雌を観察容器(図1)に入れて1頭の雄成虫を導入し、20分間の観察期間内で、この雄の両方の雌に対する最大接触持続時間を測定した。

(3)生物検定Ⅲ

約2ヶ月間をかけて、約500頭の雌第2若虫を集め、生きたまま冷凍し、エーテル抽出を行う日まで-35°Cの冷凍庫に保存した。これらの冷凍雌を2mmの小型ガラスバイアルに入れ、500 μ lのジエチルエーテルを加え、10分間抽出後、体表物質だけを含む粗抽出物を回収し、-35°Cの冷凍庫内に保存した。これらの抽出後の雌の死体は同時に生物検定の基質として用いられた。すなわちこれらエーテル洗浄済みの雌の死体に1~3 μ lの粗抽出物(約1~3雌当量, FE)またはエーテル(対照区)を塗布し、検定に用いる前にそのまま3分間放置し、過剰なエーテルを蒸発させた。生物検定Ⅱと同じ方法で雄成虫の両方の雌に対する最大接触持続時間を測定した。

3-1-3 結果

(1)生物検定Ⅰ

この検定からはわずか2, 3cmの距離にいる雄を誘引できる物質を雌が放出しているという証拠は得られなかった。この検定では、合計(サンプルとして)120頭の雌第2若虫と500頭の雄成虫を供試した。olfactometer底面の窓のメッシュに付着していた雄の平均数は、処理区(雌入り)で4.28頭(SE 0.46)頭、対照区(空)で4.36(0.57)頭であり、両者の間に有意差は認められなかった(Wilcoxonの符合化順位検定, $Z=0.057$, $P>0.05$, $n=25$)。

一方、餌線虫を含む飼育培地の匂いは明らかな誘引性を示した。この検定では合計200頭の雄成虫を供試した。餌側に誘引された雄の平均数(13.3 \pm 1.3, \pm SE)は対照側に誘引された雄

の平均数 (3.9 ± 0.89) よりも有意に多かった (小サンプルサイズと同一順位が多く発生したために対応二試料無作為化検定を用いた, $P < 0.001$, $n = 10$)。それゆえこの olfactometer は餌の匂い (そしておそらく雌の匂い) の誘引性を検出するのに十分な性能を持っていると判定された。

これらの結果は、雌第2若虫によって放出される誘引性フェロモンは存在しないということを示唆している。

(2) 生物検定 II

図15はエーテル洗浄雌 (EW) と非洗浄雌 (UW) に対する雄の最大接触持続時間の頻度分布を示す。雌の死体でさえ洗浄されていなければ (すなわち UW 雌) 雄のガード行動を解発することができた。また大部分の雄は UW 雌に対して12分以上接触したのに反して、EW 雌には長く留まらず、最大接触持続時間の平均値は14.3秒 (範囲 0 ~ 152秒, $n = 30$) にすぎなかった。両雌に対する反応には有意な差があった (Wilcoxon の符合化順位検定, $Z = 4.795$, $P < 0.001$, $n = 30$)。UW 雌に対する12分以上の積極的な反応は交尾前ガードと同じだと見なしうる。なお、UW 雌に対する最大接触持続時間の最小値は58秒であった。雄はあたかも生きて雌第2若虫をガードしているかのように (1-3-2節; p.21 参照), UW 雌を第II脚で保持し、触肢でせわしなく接触していた。UW 雌にマウントしている雄のなかにはマウント中ずっと雌の背板毛を鋏角で噛んで固定しているものがいた。なお供試した32頭の雄のうち2頭は、観察容器に導入するとEW 雌を食べはじめたので解析から除外した。

この検定の結果は、雌第2若虫の能動的反応は、雄の交尾前ガード行動を解発するのに不必要であること、およびこの行動を解発する主要因はエーテルで除去できるものであることを示している。

(3) 生物検定 III

図16はエーテル抽出物を塗布した雌 (ET) とエーテルを塗布した雌 (対照) に対する雄成

虫の最大接触持続時間の頻度分布を示す。雄の反応とエーテル抽出物の塗布量とは1～3 μ lの範囲内で無関係であると思われたため、これらのデータをプールして解析した。平均値はE T雌に対して205.4秒（範囲2～785秒）、対照雌に対して12.1秒（0～86秒）であった（ $n=31$ ）。両者の間には有意な差が認められた（Wilcoxonの符合化順位検定、 $Z=4.527$ 、 $P<0.001$ 、 $n=31$ ）。しかしこの差は生物検定Ⅱでみられたほど明瞭なものではなかった。生物検定ⅡでUW雌にマウントしていた雄とは異なり、E T雌に対して12分間以上接触し続ける雄はほとんどいなかった。しかしながら、少なくともその執着時には、E T雌上の雄は生物検定ⅡにおけるUW雌上の雄と同様の行動を示した。

この検定の結果は、雄の交尾前ガード行動は雌のエーテル抽出物に含まれている何らかの体表物質によって解発されることを示している。

3-1-4 考察

Sonenshine (1985) はダニ類における性フェロモンを以下の3つのタイプに分類した。すなわち、(1)未成熟雌によって分泌され、雄成虫の交尾前ガード行動を解発するarrestant sex pheromone、(2)雌成虫によって空気中に放出され、雄成虫を誘引するattractant sex pheromone、(3)雌成虫によって分泌され、雄成虫の交尾行動を解発するcontact sex pheromoneである。(2)と(3)はマダニ（後気門）目（Ixodida）だけに知られているようである。したがって、ハエダニの雌第2若虫が分泌する性フェロモンは彼の分類におけるarrestantタイプに相当する。このタイプは現在のところ、植物生息性のダニ類であるカブリダニ科（Phytoseiidae；例えばHoy & Smilanick 1979）とハダニ科（Tetranychidae；例えばCone et al. 1971）からのみ報告されている。

本種の性フェロモンがなぜ誘引物質（attractant）ではなく定着因子（arrestant）として機能するものなのかという理由は、彼らの生息環境、すなわち家畜堆肥や鳥獣糞という特殊な生息場所から理解することができるように思われる。ハエダニは堆肥中の孔隙内で生活・交尾し、そ

してこのなかでは空気の流れと揮発性物質の拡散パターンはおそらくひどく不安定である。その上、この孔隙内には雌によって放出される微量のsex attractantをマスクしかねない様々な刺激物（例えば堆肥の分解によって発生するアンモニアやスカトールなど）が充満しているのである。これらの要因は両性間の長距離にわたるフェロモンによるコミュニケーションを困難にするだろう。したがって雄のハエダニは、配偶者をランダム探索によって発見しているのではないかと思われる。雌が分泌するarrestant sex pheromoneの存在は雌雄の各々の偶然の出会いを交尾にまで導く確率を増加させるであろう。また雌が（単為生殖ではなく）両性生殖をすれば、短期間で資源が消費され尽くす堆肥や糞から新たな繁殖地へ移動する前に交尾を済ませておく必要があるので、このフェロモンの存在は雌の早期交尾に役立つであろう。

抽出されたフェロモンが微量であること、およびこの研究の目的が雌第2若虫の性フェロモンの存在を証明することであったことから、このフェロモンの化学構造は不明のまま残されている。もしこの性フェロモンが揮発性を持ち、しかしながら嗅覚刺激としては雄に認識されがたい物質であるならば、生物検定Ⅲで観察された検定時間の経過に伴うフェロモン活性の低下を説明することができるかもしれない。

3-2 雄の性フェロモン受容部位

3-2-1 はじめに

前節ではハエダニ雄成虫の交尾前ガード行動が雌第2若虫によって体表に分泌される性フェロモンによって解発されることを明らかにした。そこでこの行動の至近的メカニズムを理解するためには、引き続いて雄がどの感覚器官によってこのフェロモンを受容するのかということ明らかにする必要がある。ハエダニが属する中気門目ダニ類のメンバーは2つの主要な感覚器官を備えていると言われてきた。すなわち触肢（palp）と第I脚のふ節（tarsus）がそれである（Farish & Axtell 1966, Jaril & Rodriguez 1970, Coons & Axtell 1973, Woolley 1988）。本節では、これらの感覚器官の外科的切除が雄成虫の交尾前ガード行動および交尾成

功に及ぼす影響について調べた。

3-2-2 方法

本節で供試したハエダニは京都系で、雄は脱皮後2日齢の未交尾のもの、雌第2若虫は飼育培地中で雄にガードされている状態で発見されたもの、すなわち明らかにガードの解発因を持っている個体であった。全ての個体は一度だけ生物検定に供試した。手術は双眼実体顕微鏡（×10～×40）を用い、弱い蛍光灯照明下で25℃で行った。

雄成虫をCO₂で麻酔しながら、安全カミソリの小さな破片を用いて、第I脚のふ節と脛節の間（グループI）、触肢の膝節と腿節の間（グループII）、その両方（グループIII）を両対とも切除した。対照区Iとしては、化学受容機能を持たないと思われた第III脚のふ節と脛節の間を切除した。これは第I脚ふ節や触肢の切除と同じくらいの障害を対照区の雄に負わせるための措置である。また全く無傷の雄も検定に用いた（対照区II）。

まず最初に、雄の感覚器の切除が交尾前ガード行動に及ぼす影響を明らかにするために、これらのグループの雄1頭と雌第2若虫1頭を観察容器（図1）の中に入れ、30分の観察期間内において雄のマウンティング行動を記録した。ガード行動の成立の判定基準としては、前節で用いたのと同様に12分間以上継続するマウント行動をそれとみなした。

次に、雄の感覚器の切除が交尾成功に及ぼす影響を明らかにするために、これらのグループの雄1頭と雌第2若虫1頭を底部に石膏炭末床を設けたガラス小容器（約2ml）に餌なしで入れ、24時間後に脱皮した新雌成虫を餌線虫を含む飼育培地と共に個別飼育容器（大）（p.17）に移して産卵させた。それぞれのグループについて娘個体の産出をチェックし、交尾が成功裏に行われたことの指標とした。

3-2-3 結果および考察

表9と表10に実験の結果を示す。第I脚と第III脚のふ節の切除（グループIと対照区I）は雄成虫の雌認知とガード行動に影響を及ぼさなかったのに対して、触肢のふ節を欠く雄成虫

(グループⅡとⅢ)の大部分は雌第2若虫をガードしなかった、(表9)。さらに第Ⅰ脚と第Ⅲ脚のふ節を欠く雄(グループⅠと対照区Ⅰ)の大部分は無傷の雄(対照区Ⅱ)と同様に脱皮した雌と成功裏に交尾したのに対して、触肢を欠く雄(グループⅡとⅢ)の大部分はほとんど雌仔を作ることがなかった(表10)。

あたかも昆虫が触角を使うかのように、本種の雄は歩行中、第Ⅰ脚で基質を叩くことによって進む道を探っていた(中気門目のダニは眼を持たない)。第Ⅰ脚のふ節が他個体に触れたとき、ダニは触肢を伸ばしてそれに触れた。雄による配偶者の認識はこのような触肢の接触の際に成し遂げられているように思われる。ガード中には、雄は雌第2若虫をせわしなく触肢で触っていた。触肢を欠く雄が雌第2若虫に出会ったとき、雄は雌のその触肢の切り株で短時間探ってから立ち去った。脱皮後0日齢の未産卵雌成虫を与えた場合、触肢を欠く雄のなかの数頭は venter-to-venter position をとって交尾しようとしたが、雌の導精孔を探し当てられないようであった。

これらの結果は雌の性フェロモンを受容する化学受容器が主に触肢の先端部に存在することを示唆する。しかしながらグループⅡの触肢を欠く雄の中の約29%は雌をガードし、成功裏に交尾したので、第Ⅰ脚ふ節にも多少この受容機能がある可能性は否定できない(あるいはグループⅡの雄の中には触肢の切除が不完全なものが混じていたのかもしれない)。しかし第Ⅰ脚ふ節と触肢の両方を欠く雄(グループⅢ)は雌に対して全く積極的な反応を示さなかったので、雄の体の他の部分にはこの化学受容器は存在していないことが示唆される。

Farish & Axtell (1966) はこれらの感覚器官を切除した個体の数種の誘引物質や忌避物質に対する反応を調べ、ハエダニの嗅覚刺激の化学受容器は第Ⅰ脚ふ節に、触覚刺激の化学受容器は触肢に存在すると結論した。彼らの結論は本節と前節の結論とよく一致している。すなわちハエダニの性フェロモンは雌第2若虫の何らかの体表物質であり、雄はそれを物理的な接触によってのみ認識できるということである。それゆえ触肢という触覚器官の欠如は触覚刺激である性フェロモンに対する negative な反応という結果になったのである。しかしながら Coons &

Axtell (1973) は電子顕微鏡を用いてこれらの化学受容器を探索し、第 I 脚ふ節上には数本の感覚毛を発見したものの、触肢の末端には特に化学受容器らしきものを発見することができなかった。触肢の化学受容器を特定するためにはさらに調査する必要がある。

前節と本節の生物検定によって、ハエダニの交尾前ガード行動の解発プロセスは大筋において明らかになったものと思われる。すなわち、脱皮前の雌第 2 若虫が体表に arrestant として働く性フェロモンを分泌し、ランダム探索中の雄成虫がこのような雌と出会い、触肢の接触によってこのフェロモンを感知して、雌の脱皮までガード行動を遂行するというプロセスである。

第2部 ヤドリダニの配偶行動と精子競争

第4章 生活史

4-1 はじめに

第1部ではハエダニの交尾前配偶者ガード行動は、雄間の精子競争において処女雌と交尾した雄が受精を独占する (first male sperm precedence) ことから、脱皮直後の処女雌を獲得するための適応であることを示した。しかしもしこのように交尾前ガードの進化とfirst male sperm precedenceの間に密接な因果関係があるのならば、この行動が見られない動物では複数の雄が1雌の卵の受精に参加できる (multiple paternityが存在する) ことが期待できる。ヤドリダニ* ¹*Eugamasus fimetorum* (Berlese) は中気門目、ヤドリダニ亜目 (Parasitina)、ヤドリダニ科 (Parasitidae) に属する捕食性ダニ類の一種である。ヤドリダニ科の生態は分類学の未整備もあって、ハエダニ科以上に未知の領域が残されており、配偶行動などはほとんど明らかにされていない。本種はハエダニと同様家畜の堆厩肥中で自由生活を営み、線虫やトビムシ、ハエの卵などの小動物を捕食する。予備的な観察から本種には交尾前ガード行動は観察されず、したがってfirst male sperm precedenceも存在しないことが期待される。第4章ではまず本種的生活史の概略を記載する。

4-2 材料および方法 (全般)

ここではまずヤドリダニの研究全体に適用された一般的方法について述べ、個別の実験方法についてはそのつと詳述する。

* ¹本種はハエダニと異なり和名を持たないが、本論文では「ヤドリダニ」の表記で統一している

(1) 供試虫

本研究で供試したヤドリダニのコロニーは京都府立大学農学部附属農場（京都市左京区下鴨^{なからぎ}半木町）内の堆肥（屠殺牛の胃内容物が主成分）から、1989年3～4月に採集されたものである。このコロニー（以後元コロニーと表現）には特に育種的操作を加えておらず、本章ではこれをそのまま供試している。さらにこの元コロニーから、第5章で述べる精子競争の測定の際に遺伝マーカーとして利用できるように、ハエダニで行ったのと同様の育種的操作により、遺伝的に異なる2つのヤドリダニの系統を作成した。まずポリアクリルアミドゲル電気泳動法によって酵素エステラーゼの変異を調べたところ、元コロニーは非常に多型性に富んでおり、多くの遺伝的変異を含んでいるものと考えられた。元コロニー内からランダムに雌雄の第2若虫を抽出し、成虫化させて1回だけ交尾させ、産卵させた後、両親を電気泳動にかけてザイモグラムを得た。両親が偶然同一のバンドを共有していた場合のみその子孫を育ててコロニーを作らせた。コロニー内がそのバンドに関して単型になるまでこの操作を繰り返し、系統を確立した。結果的にF系とS系という2つの系統を確立することができたので、元コロニーを加えると3コロニーが存在することになる。両系統の表現型や遺伝様式に関しては第5章で述べる。

(2) 飼育方法

大量飼育法：まず直径12.5cm、深さ5cmのポリエチレン製容器に、コムギのふすまとイネのもみがらを1：1に混合し、水で湿らせた人工培地を入れた。ポリプロピレン製のふたの中央には4×5cmの通気孔を開け、ダニの脱出を防ぐためにポリエステル製の非常に細かいメッシュでカバーした。またビニールテープを貼ることによって通気孔の面積を変化させ、容器内の湿度を適当に保った。この培地に、ダニの餌として腐食性土壌線虫の一種*Diplogasteroides spengelii* DE MAN（Rhabditida目：Diplogasteridae科）を接種し、同時に十数～数十頭のダニを導入し、27±1°C（18L6D）に調整した恒温器内に設置した。この飼育方法では、人工培地を食べて線虫が増殖し、その線虫を食べてダニが増えるので、必要に応じて線虫とダニを含む

古い培地のかげらを新しい培地に植え継いでいだけで、個体群を安定して維持していくことができた。ヤドリダニは特に第2若虫期（分散ステージ）において歩行がきわめて速く、ポリエチレンの壁面をあっという間によじ登り、逃亡してしまうので、これを防ぐためにふたを開けるときには通気孔から小型ポンベでCO₂を吹き込み、ダニが麻酔されている間に内壁面の上部に市販の虫除けローション（商品名：ウナコーワ虫よけ）を塗布した。さらにふたを開けるときには必ず洗剤を混ぜた水を張ったバットに飼育容器を漬けてダニの脱出を防いだ。特に異なる系統の飼育容器は決して同時には開けず、必ず一方の操作ともう一方の操作の間に時間をあけ、また飼育容器から取り出したダニを二度と元にもどすことはせず、余った個体は殺すことを徹底してcontaminationを防いだ。

個別飼育などの際の餌用に、新鮮な培地に線虫だけを繁殖させたものを必要に応じて準備した。

(3) 観察方法

交尾行動の観察やフェロモン等の生物検定には特製の観察容器を用いた（図1）。これは顕微鏡用スライドガラスに直径7mmの穴をあけた厚さ2mmのプラスチック板をはりつけ、その穴のなかに厚さ約1mmの石膏炭末床（焼石膏と活性炭末を9：1に混合し水で練って流し込んだもの）を設けたものである。この円筒形の小空間（容積約38 μ l）にダニを導入し、弱い蛍光灯の照明下で、双眼実体顕微鏡（ $\times 10 \sim \times 40$ ）を用いて観察を行った。観察中はこの穴を顕微鏡用のカバーガラスで覆ってダニの逃亡を防ぎ、必要に応じて石膏炭末床に加水して湿気を保った。

交尾行動を記録・解析するために必要に応じてビデオカメラを双眼実体顕微鏡に接続し、ビデオテープレコーダー（VHS）に記録した。

ダニ個体の取り扱いに関しては、卵や幼虫のように軟弱な齢期のものは細筆に水を含ませ、その表面張力で付着させる方法を用い、より大型で頑丈な齢期のものにはピンセットにはい登

らせて移動させる方法で十分であった。

(4) 標本製作法

形態の観察などのため、プレパラート標本を製作することがあった。まずダニを75%エチルアルコールに投入して殺したのち、10%の乳酸中にいれて加熱し、透徹処理を行った。このようにしてキチン質以外の内臓を溶かし、また皮膚の脱色を行って検鏡に適する状態にした。その後、Hoyer氏液を用いてスライドガラス上にマウントした。場合によっては、この後50°C前後に調整した乾燥器中でさらに透徹処理を行った。

(5) 雌雄の識別

ヤドリダニはハエダニほどには性的二型が顕著でなく、特に幼生期での識別は困難である。一般にヤドリダニ科では雌雄共に第2若虫期に発育が停止し、この時期に自力または甲虫類に便乗しての移動・分散が行われることが知られている (Rapp 1959, 伊戸1978, Hunter & Rosario 1988)。またこのステージは絶食や乾燥に対する耐性を備えている (Rapp 1959, 伊戸1978, Hunter & Rosario 1988)。このように本種の生活史において第2若虫期は成虫期に劣らぬ重要な役割を果たしており、それを詳しく調べるためにはどうしても第2若虫期で雌雄を識別する方法が必要である。Ito (1973) はケプトヤドリダニ *Parasitus gregarius* Ito において、成虫化抑制状態で孵化後20日齢以上になると雄第2若虫の腹部に紅色の色素が集積するようになることを用いて、第2若虫期での性判定を可能にした。しかしながらこの方法は判定可能となるまでの時間が長く、本研究の目的からは有用とはいえない。そこで本研究では第2若虫期の外部形態を調べ、実体顕微鏡下で観察可能なレベルの性差の発見を試みた。第2若虫を生きたまま解剖すると、雄であれば後述 (p.65) の巨大な精子が観察できるのですぐさまその判定基準が正しいかどうか確認できた。

その結果、胴体部腹面の両方の第I脚の付け根の中間 (すなわち雄成虫の生殖孔のある位置) に老熟した雄第2若虫では白色半透明のひし形の部分 (写真13) が見られ、これにより性判定

が可能となった。これはアルコール漬け標本では保存されているが、透徹処理を行ったプレパラート標本では失われてしまう形質である。

4-3 結果および考察

4-3-1 生活史パラメータ

(1) 発育速度

ヤドリダニはハエダニや他の中気門類と同様に卵・幼虫・第一若虫・第2若虫をへて成虫に変態する。本種もきわめて発育が速く母親を培地に導入してから次世代の成虫が出現するまで3~4日程度しかかからない。したがって各齢期の期間は数時間から十数時間程度であり、個別飼育と短い間隔のチェックが必要であった。

方法：個別飼育容器（小）として直径18mm、長さ45mmのガラス製サンプル管を用いた。底には厚さ約15mmの石膏炭末床を設け、適宜水で湿らせた。軟質プラスチック製のキャップの中央に3×3mmの通気孔をあけ、細かいポリエステル製メッシュでカバーした。

産卵直後の卵を発見するために、産卵開始後の雌成虫を数頭、採卵用の小型容器内に導入した。この採卵容器は、直径36mm、深さ20mmのプラスチック製で、底に厚さ5mmの石膏炭末床を設け、この「身」の上に細かいポリエステル製メッシュをかけたのち、直径10mmの通気孔を設けたネジ式のふたをかぶせたものである。この容器内には餌として線虫の繁殖している新しい培地のかけらを約1cm角に切ったアルミホイルに載せて与えた。さらに粗くほぐした小さな脱脂綿を入れて産卵基質とした。採卵容器は恒温器内に設置し、数分おきに見回ることによって産下直後の卵を回収した。

このようにして得られた卵を、発見後すぐ個別飼育容器（小）の石膏炭末床上に移し、餌として線虫の繁殖している培地のかけらを与えた。この培地が石膏炭末床に水分を吸い取られて乾燥することを防ぐために、約8mm四方に切ったアルミホイルの上のせて、床との直接の接

触を防いだ。発育状態のチェックはすべての卵が第2若虫に達するまで1.5時間ごとに行い、必要に応じて培地の交換を行った。あるチェック時点で変態が確認された場合、前回のチェック時点との中間時点で脱皮が行われたものとみなした。したがって測定された各齢期間の最小単位は45分である（ただしチェック時点にちょうど脱皮の最中であった場合はその時点を記録しているためその限りではない）。第2若虫になって2日以上経っても成虫化しない場合、前述の変態抑制状態になったものと判断し、より長いインターバルのチェックに切り替えた。

結果および考察：表11と図17に実験結果を示した。ハエダニとは異なり、ヤドリダニでは成虫による食卵（共食い）がほとんど見られなかった。雌は石膏炭末床が固まるときに気泡が脱出することによってできた表面の小孔と脱脂綿の繊維上に好んで産卵した。したがって卵を発見することは比較的容易であった。雌は胴体部腹面中央にある生殖板を開け、1個の大きな卵（長径約0.47mm、短径約0.39mm）を絞り出し、それを両方の第II脚と触肢で受け取り、この小孔にぐっと押し込んだ。孔や脱脂綿ではなく石膏炭末床の表面に産下した場合には、母親は第II脚で周囲のゴミや石膏粉や炭末をかき寄せてそれを覆い隠す行動を示した。この行動はハエダニでも観察された（p.13）。また雌を脱皮後処女のまましておいた場合には産卵が起らなかったため、本種はハエダニのような（産雄）単為生殖ができないことは明らかであった。なお第5章（p.68）でアイソザイムマーカ―の遺伝実験によって明らかにするようにヤドリダニでは雌雄共に二倍体であり、おそらく性染色体によって性決定が行われると思われる。

幼虫期が不活発で摂食しないハエダニとは異なり、ヤドリダニの幼虫は活発に歩行して線虫を摂食し、第1若虫への脱皮直前には孵化直後のほぼ2倍の大きさになっていた。卵期から第2若虫期までは発育速度に個体差・性差ともほとんどなく、ハエダニのような卵期間の2型（表1）やprolonged egg retention現象（p.15）も見られなかった。しかしながら第2若虫期には明らかな2型があり、100時間未満で脱皮する個体と400時間以上経っても脱皮しない個体とははっきりと別れた（図17）。後者は変態抑制状態に入ったものと思われる。変態抑制個体

の大部分(72%)は結局成虫にならないまま死亡した。一方、変態したグループでは成虫化脱皮が近づくと飽食によって胴体部が膨張し、プラスチックのキャップの裏面や通気孔のメッシュ上で静止していることが多くなった(刺激されれば動くのでハダニ類の静止期quiescent stageとは異なる)。変態抑制個体でも胴体部は膨張しているものがあり、これらは外見上変態する個体と区別できなかった。試みに孵化後約900時間経過した変態抑制個体の雌(図17の右端の個体)と雄(図17の右から7番目の個体)を同じ個別飼育容器(小)に入れると翌日には雌は脱皮しており、雄は脱皮した後で死亡していた。

変態抑制個体と抑制しない個体に中間段階が見られなかったことは、本種の第2若虫に変態するかしないかの二者択一的な選択があることを示唆する。この選択を左右する要因については、同じ実験条件におかれながら、変態を抑制する個体としない個体に分かれたことから、かなり微妙なものであると推察される。Ito(1973)および伊戸(1978)はケブトヤドリダニにおいて、第2若虫が成虫化するためには良好な餌条件と異性個体との接触が決定的に重要であることを示した。すなわちこの種ではどんなに餌条件を良くしても単独飼育で成虫化した個体は2000頭中わずか13頭(0.65%)に過ぎず、雌雄の第2若虫1頭ずつをペアにしたところその後3日の間に95%もの脱皮率が得られたことを報告した。また、雄どうしでは55%、雌どうしでは5%であるとした。一方、本研究のヤドリダニでは52.2%の第2若虫が単独飼育下で成虫化しており、ケブトヤドリダニのような異性個体との接触が不可欠な条件ではない。しかしながら1ヶ月以上脱皮しなかった個体が異性と同居させた翌日に脱皮したという事実は、本種においても、異性との接触が十分に摂食した第2若虫を脱皮させる要因の1つとなっていることを示している。

そこで第2若虫の脱皮条件を調べた。幼虫期に1頭ずつ個別飼育容器(小)中に隔離し十分な餌条件のもとで飼育した第2若虫が、変態抑制状態(隔離後200時間以上経過)になったのを確認した後、(1)1雄+1雄:(2)1雌+1雌の2条件におき、その後の脱皮率を調べた。それで

もなお脱皮しなかった個体は(3) 1雄 + 1雌の条件においてその後の脱皮率を調べた。結果は以下の通りである。隔離飼育した幼虫62頭のうち55頭(雄27頭, 雌28頭)が第2若虫期にまで達した。このうち単独条件で成虫に脱皮した個体は雄7頭(25.9%), 雌13頭(46.4%)であった(合計36.4%)。死亡した個体を除くと, (1)の組み合わせでは供試した雄16頭のうち5頭(31.3%)が脱皮し, (2)の組み合わせでは供試した雌11頭のうち3頭(27.3%)が脱皮した。(1)と(2)の間には有意差が認められなかった(Fisherの正確確率検定, $P=1.000$)。 (3)の組み合わせでは供試した雄8頭, 雌8頭のうちの全てが脱皮した。(1)と(3)の雄のあいだの差と(2)と(3)の雌のあいだの差はともに有意であった(それぞれ $P=0.0035$, $P=0.0044$; Fisherの正確確率検定)。このように, やはり本種でも, ケプトヤドリダニほど厳密なものではないが, 同種他個体(特に異性個体)との接触が変態抑制状態の第2若虫の脱皮を促進する効果を持っていると判断された。

ところで, このような変態抑制は, 本種の第2若虫が絶食や乾燥に対する耐性を備えた分散ステージであり, 新たな生息環境に分散した後で繁殖が行われることと密接に結びついていると思われる。後述(p.63; p.72)のように成虫の寿命は雌雄ともに短く, ひとたび脱皮してしまえば二度と耐久ステージにはもどれないので, 今脱皮するか否かは彼らの繁殖成功にとって重要な選択肢となる。さらに本種は産雄単為生殖が可能なハエダニとは異なり, 脱皮後に必ず異性と出会って交尾しなければ繁殖が不可能であるため, 子世代が成長できる環境(良好な餌条件)と交尾相手の両方がそろったときに脱皮が促進されるのであろう。環境条件が良くなるとはじめて成虫に変態するわけだから, ハエダニで見られたような不適な環境での繁殖抑制戦術であるprolonged egg retentionも不必要なわけである。この現象と性決定メカニズム, 精子競争, mating system, 繁殖戦略の関連については終章で再び取り上げる。

(2) 雄の寿命

雌の寿命と産卵数については次章「精子競争」において議論上重要な役割を果たすので, デー

タの記述は後 (p.72) に譲り、ここでは雄の寿命のみを示す。

方法：集合飼育のヤドリダニ元コロニーから十分に成長した第2若虫を取り出して雌雄を鑑定し、雄のみ十数頭を新鮮な飼育培地を半分ほど入れたプラスチック製容器（直径58mm、深さ32mm）に導入し、線虫を接種して恒温器中に一晚保ち、翌日0日齢未交尾雄成虫を得た。これらの雄を個別飼育容器（小）に入れ、発育速度測定するとき (p.59) と同じ方法で線虫を繁殖させた培地のかけらを餌として与えた。この容器を27°Cの恒温器中に保ち、毎日1回、適宜餌を更新しながら、生死のチェックを行った。

結果および考察：図18に雄成虫の生存曲線を示す。雄の平均寿命は成虫化後8.54日で、最長16.5日、最短0.5日であった (n=28)。雄成虫は第2若虫や雌成虫に比べて皮膚が薄く軟弱で、体色も薄く、手荒に扱うとすぐに脚が取れてしまったり、死んでしまったりした（このような人為的障害・死亡個体は図18のデータには含まれていない）。また脚の端体 (ambulacrum) の吸着機能が弱く、ガラスやスチール製の机などの乾いた平面上に落とすと、ころげ回るだけで歩くことができなかった。雄は未交尾状態で加齢させたので、交尾に伴う消耗（コスト）が含まれておらず、この平均寿命は過大評価であるが、これはpotentialな値として、そのようなコストを測定するときの基準値になるものである。特に後述 (p.65) のようにヤドリダニの精子は大量の細胞質を含んだ巨大なものであるから、多くの雌と交尾する場合そのejaculate cost (Dewsbury 1982) が無視できないものであると考える。

4-3-2 交尾行動

ヤドリダニもハエダニや他の中気門類と同様に挿入器を持たず、媒精器官として機能する変形した鋏角を用いて交尾が行われる。ただその交尾方法はハエダニのpodospermyタイプ (p.22) とは大きく異なっている。本節ではヤドリダニの交尾行動について記述する。

方法：集合飼育のヤドリダニ元コロニーから十分に成長した第2若虫を取り出して雌雄を分離し、雄のみ十数頭、雌のみ十数頭をそれぞれ新鮮な飼育培地を半分ほど入れたプラスチック

製容器（直径58mm，深さ32mm）に導入し，線虫を接種して恒温器中に一晚保ち，翌日0日齢未交尾雄成虫と処女雌成虫を得た．1頭の雄と1頭の雌を観察容器（図1）内に入れ，双眼実体顕微鏡下で観察を行った．また交尾後すぐ雄を新たな雄と入れ替え，雌に二重交尾を行わせた．行動の記録・解析のためにVTR装置を活用した．

結果および考察：ヤドリダニは雌雄ともきわめて動きが速く，雌雄のコミュニケーションや交尾行動はいずれも瞬時に行われた．したがってビデオによる解析が非常に有効であった．ダニは観察容器の外周に沿ってぐるぐると走り回り，雌雄が正面で出会うとまず第I脚で互いに触れた．この時点で雌認知が行われたらしく，雄はジャンプして雌の胴体側面に飛びつき，片方の第II脚で雌の片方の第IV脚をつかみ，側面から雌の胴体下にもぐり込んだ．そしてもう一方の第II脚で雌のもう一方の第IV脚をつかみ，それぞれの付け根に第II脚を巻き付けて固定した．ハエダニと同様に雄の第II脚腿節・膝節・脛節の腹面にはそれぞれ一本の突起があり，これがカマキリの捕獲脚のように雌の第IV脚を固定するのに役立っている．ただしハエダニにおいては一方の第II脚で雌の一方の第III脚を固定するのに対して，ヤドリダニにおいては両方の第II脚で雌の両方の第IV脚を固定している．したがって交尾姿勢はハエダニの場合は両者の体軸が互いに真上から見て約45°の角度を成すのに対して，ヤドリダニの場合は両者の体軸が真上から見ると一致する形となる．このようなventer-to-venter position（写真14）において，雄は鉞角で雌の胴体腹面中央に位置する生殖口のふた（生殖板epigynial shield）をこじ開けた．続いて雄は胴体腹面の第I脚の付け根の中間に位置する生殖口から透明な液体（精子+精包物質）を雌の生殖口の中に射出した．このような交尾方法はtocospermy（膣に媒精するの意；Krantz 1978, Evans & Till 1979, Woolley 1988）と呼ばれ，Dermanyssina（ワクモ亜目）以外の中気門目，後気門目にみられる（Pound & Oliver 1976, Alberti 1991）．雄の鉞角の可動指にはspermatotremeと呼ばれる溝があり，精液はこれを伝わって雌の生殖口に流れ込む．生殖口の直下にはキチン化したサック（endogynial sacまたはspermatheca）があり，この中で

精包物質は精子を包んだ形で固まり、精包が形成された。精包射出の瞬間には雄は両方の第三脚を二、三度激しく開閉した。射精が終わると雌雄は離れ、再び活発に歩行を始めた。通常、雌雄の出会いからventer-to-venter positionの完成までは約5秒で、その後分離するまでは10秒ほどであった。交尾後に雌は興奮しており、雄を追いかけ回したり、顎体部で「頭突き」をしたりして雄を攻撃することがあった。雄個体によっては雌と接触した瞬間に生殖口から精液を分泌するものがあり、この場合、精液は交尾姿勢になる前に顎体部の下面に沿って流れ、鋏角の下に滴^{しずく}となって溜まった。このような場合その後venter-to-venter positionが完成し、雌に注入されたのがこの時の精液なのか、もう一度改めて射精が行われたのかは明らかでない。

交尾直後の雌を生理食塩水を垂らしたスライドグラス上に載せて解剖し、微針を用いてendogynial sacから精包を取り出して観察することができた(写真16a)。この精包の中には長さ60 μm に達する線虫様の巨大な精子が含まれていた(写真16b)。これは雄成虫を解剖したときに観察されるもの(写真17)と同じ形状であったので、精子であると結論することができた。一回に媒精される精子数(精包あたりの精子数)は、精包内から精子を無傷のまま取り出し、からみ合っている精子をほぐすことが困難だったので正確には数えられなかった。しかし、一部の精子を破損するのを前提として、精包をスライドグラス上に載せて生理食塩水のなかで、微針を用いて精包の外皮を切り開き、内部の精子を微針で広げて精子核を酢酸オルセインで赤く染色し、実体顕微鏡下で数えたところ、その数は平均 117.4 ± 21.16 個(\pm S E : 範囲67~192 : n=5)であった。したがって多く見積もって200個程度の精子が含まれていたと思われる。Witalinski博士(私信)によると、同じヤドリダニ亜目の*Pergamasus barbarus* Berlese (Pergamasidae科)においても、精包あたりの精子数は約200個と計測されている。

交尾終了後、新たな雄を導入すると、速やかに二度目の交尾が起こった。この後から交尾した雄を引き続き観察していると、やがて白色の粘性の高い物質を食べはじめるのが観察された(写真15)。この物質を雄から取り上げ、生物顕微鏡で観察すると前述の巨大精子が認められ、

この物質が精包であることが明らかとなった。

ところで、この2番目の雄が摂食していた精包は最初の雄のものか、それとも自分のものかが重要な問題となる。前述のようにヤドリダニの精包は雌の生殖板の直下の浅い位置に形成されているため、2番目の雄が操作することも可能だと思われる。もし2番目の雄が最初の雄の精包を抜き取って、自分の精包と入れ替え、交尾終了後のそれを食べているのであれば、これはトンボやフンバエなどの昆虫でみられる精子置換に相当する行動であり、それゆえ2番目以降の雄による受精が可能だということになる。この点は前述(2-2節)のハエダニのfirstmale sperm precedenceと交尾前ガード行動との関係で非常に重要であると考え、雄が処女雌と交尾した場合と既交尾雌と交尾した場合とで、この精包摂食行動の頻度が異なるかどうかを調べた。後者では最初の交尾直後に雌に再交尾を行わせた(表12)。まず、処女雌、すなわち体内に精子を持っていない雌と交尾した場合には精包摂食行動は見られず、既交尾雌との交尾の場合のみにこの行動が見られた。交尾継続時間(venter-to-venter positionの完成から分離までの時間)は処女雌との交尾の場合 9.42 ± 1.13 秒(平均 \pm SE, $n=7$)、既交尾雌との交尾の場合 10.64 ± 1.44 秒($n=14$)であった。また精包摂食行動が見られた場合は 9.56 ± 0.67 秒($n=9$)、見られなかった場合は 10.75 ± 1.73 秒であった。いずれの間にも有意差は認められなかった(t 検定またはCochran-Cox検定, $P>0.05$)。このように既交尾雌との交尾時のみに精包摂食行動が認められたことから、これが精子置換である可能性が高まった。この可能性は次章において検証される。

第5章 精子競争

5-1 はじめに

本章では4-3-2節で観察された雄の精包摂食行動が精子置換であるかどうかを確かめるため、

あるいはもっと広い意味でヤドリダニにおいてmultiple paternityが成立しているかどうかを調べるために、本種の精子優先度を実際に測定した。もし精子置換が行われているのならば、二重交尾をした雌はもっぱら2番目の雄の精子に由来する仔を産むであろう。すなわち精子優先度 P_2 はハエダニとは逆に高い値になることが期待される。 P_2 値の測定には、不妊化法にともなう欠点を回避するために、ここでも第1部と同様の遺伝マーカーを用いた。

5-2 方法 (全般)

(1) 供試虫

ここで用いたヤドリダニは、前述 (p.56) のF系とS系の二系統である。以下に示すとおり両系は明瞭に異なるエステラーゼ・アイソザイムパターン (ザイモグラム) を示す。

(2) 電気泳動法

本章では支持体としてポリアクリルアミドゲルを用い、Ornstein-Davisの不連続緩衝液系を用いて酵素エステラーゼの電気泳動を行った。緩衝液の組成、ゲルの濃度、サンプル・アプライの方法、通電条件、染色法など全ての手順は第1部 (p.31) と同じとした。全て個体1頭ずつについて、それぞれのザイモグラムを検出した。

5-3 結果および考察

5-3-1 アイソザイムパターン (ザイモグラム)

写真10にF系およびS系ヤドリダニのエステラーゼ・ザイモグラムを示す。F系は移動度のやや大きい位置に濃いバンド (Fバンド) を示した (表現型F) のに対し、S系ではそれよりやや遅れた位置に濃いバンド (Sバンド) を示した (表現型S)。F系にはSバンドは認められず、S系にはFバンドは認められなかった。正逆交雑どちらの場合でも、子世代 (F_1) ではF・S両バンドがやや薄く認められた (表現型F S)。また雄と雌のあいだで表現型の違いは

認められなかった。3つの表現型はいずれもきわめて明瞭で、その識別は容易であった。

5-3-2 ザイモグラムの遺伝様式

方法：電気泳動によって検出されたザイモグラムを遺伝マーカーとして使うためには、まずその遺伝様式を決定しておかねばならない。脱皮後0日齢の処女雌成虫1頭と活発な未交尾雄成虫（脱皮後約3日目）1頭をペアとして、観察容器内に導入して交尾を行わせ、交尾終了後、雌を1頭ずつ小型の採卵容器内に導入し、自由に産卵させた。この採卵容器は、直径36mm、深さ20mmのプラスチック製で、底に厚さ5mmの石膏炭末床を設け、この「身」の上に細かいポリエステル製メッシュをかけたのち、直径10mmの通気孔を設けたネジ式のふたをかぶせたものである。この容器内には餌として線虫の繁殖している新しい培地のかけらを約1cm角に切ったアルミホイルに載せて与えた。さらに粗くほぐした小さな脱脂綿を入れて産卵基質とした。雌は1日おきに新しい容器に移し、死亡するまでこれを繰り返した。この飼育法によって、両系統について、系統内の交配と正逆の系統間交雑（ F_2 まで）を行い、子孫の表現型を電気泳動法で決定し、その遺伝子型を推定した。

結果および考察：表13にF系とS系の交配結果を示す。系統内の交尾では、両系とも F_1 の表現型は両親と一致し、それぞれを支配する遺伝子座が固定されていることは明らかであった。系統間交雑では正逆交雑のどちらの場合でも F_1 の表現型はFSとなり、 F_2 においては3つの表現型に分離した。もしFバンドとなって検出される酵素を生産する遺伝子とSバンドとなって検出される酵素を生産する遺伝子が同一の遺伝子座上にあるならば（すなわちこの2つの酵素がアロザイムであるならば）、 F_2 における表現型分離比は $F : FS : S = 1 : 2 : 1$ になることが期待される。しかし、本交配における F_2 の合計192頭の分離比はこの期待値とは有意差が認められた（ $P=0.047$, χ^2 検定）。一方、Fバンドに関しては、それを生産する遺伝子と生産しない対立遺伝子が一つの遺伝子座上にあり、同じくSバンドに関しても、それを生産する遺伝子と生産しない対立遺伝子が別の（Fとは異なる）遺伝子座上にあると仮定するならば、

F_2 における表現型はF S : F : S : 両方なし = 9 : 3 : 3 : 1 となることが期待される。この場合さらに両方とも酵素がなくなってしまうと致死効果が発現すると仮定すると、F : F S : S = 1 : 3 : 1 となり、これは観察値と正確に一致する ($P=0.895$, χ^2 検定)。しかしながらもし後者の遺伝様式であるとするならば、F S 表現型個体のなかには一方の遺伝子座が優性ホモでもう一方はヘテロである個体が存在することになり、その場合前者のバンドは純系と同じ濃さを持ち後者のバンドは純系の半分の濃さとなっている個体が存在しなければならない。しかしそのような個体は観察されず、F S 表現型個体におけるFバンドとSバンドの濃さは、常にそれぞれF系・S系個体のものの半分ほどであった。そこで本研究ではヤドリダニのFバンドとSバンドは単純にアロザイムであると考えことにする。本実験は遺伝学を目的とするものではなく、精子競争を測定する手段としてアイソザイムを用いているのであるから、これ以上の探求は行わなかった。とにかく系統内で受精が起こった場合には F_1 は常に両親と同じ表現型となり、系統間で受精が起こった場合には常にF S となるのであるから、両バンドを遺伝マーカーとして用いることには全く問題がないと考える。

5-3-3 精子競争の測定

F系の処女雌をF系とS系の雄と連続して交尾させれば、前者の精子によって受精される場合、生まれてきた仔はF表現型を、後者の精子に由来する場合、F S 表現型を持つであろう。S系の雌を用いた場合にも同様に子世代の表現型から父親を決定することができる。

(1) 二重交尾実験 (Aグループ)

方法：Aグループでは2回目の交尾を1回目の直後に行わせた。まずF系またはS系の処女雌成虫(0日齢)1頭とどちらか一方の系統の活発な未交尾雄成虫1頭(3日齢)を観察容器内で交尾させた。引きつづいて、雄をもう一方の系統の1頭と置き換え、2回目の交尾を行わせた。二重交尾後、この雌から採卵し、5-3-2節と同じ方法で F_1 個体の飼育を行った。 F_1 雌の表現型を電気泳動によって調べることにより、その父親がどちらの雄であるかを決定し、 P_2 値を算出した。

結果および考察：図19にAグループにおける生存・繁殖スケジュールを示す。上3つのグラフ（図19abc）では供試した母親のなかから特徴的な3個体を選んでその各日齢ごとの産卵数を示し、最下段（図19d）は供試した母親9頭の平均を示した（以後同様）。他の個体がまだ生存し産卵している日齢において、死亡する個体がいるために、各日齢において生存している母親の平均産卵数にその日齢での生存率をかけて重み付けをしている。予想に反して、二重交尾をした母親から生まれたほとんどの仔は最初の雄の精子に由来していた。9頭の母親から生まれた合計179頭の仔を電気泳動で調べた結果、精子優先度 P_2 値（2番目の雄に由来する仔の比率）は0.027と測定された（範囲0~0.481）。最も P_2 値が高かった例（図19c）においても2番目の雄の仔は半数に満たなかった。したがってヤドリダニでは精子置換は行われておらず、2番目の雄が交尾後に食べていた精子は自分のものだと判断された。

当初予想した精子置換の可能性が、実験結果と整合しなかった理由は何に求めるべきであろうか。この問題を理解するために図9（下）にヤドリダニ科における媒精と受精のプロセス（tocospermy方式）を模式的に示す（Witalinski博士私信に基づいて描く）。endogynial sacに受け入れられた精子はやがて精包を出て輸卵管をさかのぼり、途中で管壁を貫通して体腔内に出、体液中を泳いで（あるいは流されて）卵巢に到達し、再び卵巢の上皮を貫通して卵巢内に入り、卵巢内の未熟卵細胞と受精することになる（Alberti 1989）。このendogynial sacは精包が1つはいるだけの容積しかないので、おそらく最初の雄の精包で満杯になっているために、2番目の雄は自分の精包を入れることができず、かといって射精したものは引っ込めることができないので、食べてしまうのだと考えられる。このようなメカニズムによって1回目の直後に2回目の交尾が行われた場合には2回目はほとんど無効になったことを説明できる。

Witalinski博士の私信によると、ヤドリダニ科のendogynial sacの入り口部分にはY字型のキチン質の突起があって、これが産卵時に輸卵管を下ってきた卵と一緒に精包が体外に出てしまうのを防止している可能性がある。この構造は結果的に精子置換を困難にすることにもつながっ

ていると思われる。

このように精子置換仮説は棄却された。そのためヤドリダニにおいて交尾前ガード行動が観察されない理由を精子競争との関連から説明するためには、この行動の有利性を減殺する multiple paternity が精子置換以外のプロセスによって実現されている可能性を検討しなければならない。図19を再検討してみると、母親は産卵開始第1日には平均15個ほどの卵を産んでいるものの、2日目以降には産卵数は激減し、まだまだ元気に生存しているにも関わらず、産卵しなくなってしまうことがわかる。その平均産卵数は 19.89 ± 4.14 個 (\pm SE) で、子世代での性比 (雌/雌+雄) は 0.54 であった ($n=9$)。一方、飼育個体群の増えかたから推定して、ここで観察された産卵数を生涯産卵数とするにはあまりに少なすぎると考え、雌の交尾回数と産卵数の間に何らかの因果関係がある可能性について検討した。

(2) 産卵数に及ぼす交尾回数の影響 (ヤドリダニの産卵数と雌の寿命)

方法：交尾回数と産卵数の関係を調べるために、雌を初日に1回だけ交尾させた実験区と死ぬまでのあいだ毎日1回の交尾を行わせた実験区を設けた。なお、全ての雄はただ一回の交尾実験に用いた。交配の方法、採卵の方法は前項と同じであった。

結果および考察：図20に両実験区における母親の生存・繁殖スケジュールを示す。初日に1回交尾しただけでは雌は初日二重交尾 (図19) の場合と同様に短期間で産卵を終了した (図20a) のに対して、毎日1回の交尾を行わせた場合には、産卵数は平均4.7倍 (19.46個から90.68個) に増え (図20b)、多回交尾が産卵数を増加させる効果を持っていることがわかった。このことはヤドリダニにおいて、1回の交尾で送り込まれた約200個の精子は約20個の産卵で消費されてしまい、後から交尾する雄によって精子が補充されることにより受精・産卵が継続される可能性を示すものである。そうであれば、精子置換以外の方法によって multiple paternity が実現されていることになり、多回交尾による産卵数の増加分は2番目以降の雄によって受精されていることが予想される。この点を以下の(3)(4)(5)でさらに詳しく検討した。

ここで以前 (p.62) に先送りしておいたヤドリダニの雌の生活史パラメータの計算結果を示した。すなわち1回交尾区 (n=13) では、産卵数は平均 19.46 ± 2.94 個 (\pm S E), 子世代における性比 (雌/雌+雄) は0.47, 雌成虫の平均寿命は5.96日, 純増殖率 R_0 は10.77, 平均世代時間 T_c は6.16日, 内的自然増加率 r は0.39/日と計算された。多回交尾区 (n=22) では、産卵数は平均 90.68 ± 9.66 個, 子世代における性比は0.52, 雌成虫の平均寿命は6.18日, 純増殖率 R_0 は46.18, 平均世代時間 T_c は8.34日, 内的自然増加率 r は0.50/日であった。なお1回交尾区は特殊な実験条件下におけるデータであるから、本種の野外での生活史をより正確に反映しているのは多回交尾区のデータである。本種の増殖力もハエダニと同様にきわめて高く、堆肥や鳥獣糞という短期的には栄養豊富であるが、すぐ資源が消費されてしまう環境に適応しているものと考えられる。興味深いことは、多回交尾区での産卵数の増加は雌の寿命に対して影響していなかった点であろう。ハエダニとは異なり、雌は成虫になった後に繁殖を抑制しても寿命を伸ばすことはできない。その代わりに先に述べた第2若虫期でこの戦略が実現されていると思われる。

(3)二重交尾実験 (Bグループ)

方法: Aグループのように2回連続ではなく、2つの交尾に適当な間隔を置くことによって、精子競争パターンがどのように変化するかを調べるために、Bグループでは処女雌に成虫化初日に1回、翌日にもう1回の交尾を行わせた。もちろん2頭の雄は異なった系統の未交尾のものを供試した。

結果および考察: 図21にBグループにおける生存・繁殖スケジュールを示す。5雌から生まれた418頭の仔について電気泳動を行った。このグループでは産卵は4日ほどで終了してしましたが、2番目の雄も半数近くの卵を受精することができた (平均 $P_2=0.427$, 範囲0~1)。平均産卵数は 83.60 ± 6.85 個, 子世代における性比は0.52であった (n=5)。連続交尾させたAグループとは異なり、2日目の再交尾の時点には雌のendogynial sacを塞いでいる最初の雄の精子

は既に卵巣に移動しており、新たな媒精のためのスペースが生じているためにこのような結果になったものと思われる。総産卵数が(2)の多回交尾区とあまり変わらないので、2回の交尾だけでもかなり産卵を促進する効果があるものと思われる。しかしこの実験ではまだ野外での交尾状況に近いと思われる多回交尾条件(図20bのような)での精子競争パターンを表すには至っていない。また図21aのように両雄の仔が混じり合って産出される例のほかに、図21b,cのように産卵促進効果は現れているものの受精はどちらかの一方の雄が独占している例も見られた。この現象は後の議論(p.77)で重要な意味を持ってくる。

(4)多回交尾実験(Cグループ)

方法：もし(2)で考察したように、雌が以前の交尾から得られた精子の枯渇を新たな交尾によって補充しているのであれば、つまり図20aの棒グラフが交尾回数だけ重なった結果、図20bのグラフができるのだとすれば、奇数回目と偶数回目に異なる系統の雄を用いることによって(例えばF♂, S♂, F♂, S♂, F♂, S♂...という交尾順序)、多回交尾における精子競争パターンを明らかにすることができると考えた。全ての雄はただ一度だけ交尾実験に用いた。交配の方法、採卵の方法はこれまでと同じであった。

結果および考察：図22にCグループにおける生存・繁殖スケジュールを示す。5雌から生まれた572頭の仔について電気泳動を行った。交互に異なる雄によって受精されたことが示されたのは図22aの一例だけで、その他は図22b,cのようにどちらか一方の系統が優先する受精パターンとなった。このようなデータを平均すると、全体としては図22dのように全産卵期間にわたって2系統の雄に由来する仔が混じりあう結果となった。平均産卵数は 114.4 ± 20.50 個、子世代における性比は0.50であった。偶数番目の雄が受精した割合(P_e 値)は平均0.311であった(範囲0.085~0.897; n=5)。

この奇数番目または偶数番目の雄が優先するパターンは奇数日または偶数日に、すなわち2日に1回受精が起こるという*ad hoc*な解釈をするよりは、多回交尾のなかでどれか1頭の雄が

優先していたと考えるほうが自然である。問題はそのような優先する雄が交尾順序に関連して決定されているかどうかなのである。現在利用できる遺伝マーカーはF系とS系の2つに限られているため、多回交尾の全ての雄を個別にマークすることは不可能である。しかし、交尾前ガードの進化というテーマにおいて問題になるのは、雄にとって処女雌と交尾する必要があるかどうか（first male sperm precedenceの有無）ということなのであるから、最初の雄によって受精される卵数をその他の雄の受精卵数と比較することができれば当面の目的を達することができよう。

(5)多回交尾実験（Dグループ・Eグループ）

方法：最初の雄によって受精される卵数を調べるために、初日の交尾だけが異なる系統で、以後は全て同じ系統の雄を用いた多回交尾実験を行った（Dグループ；例えばF♂, S♂, S♂, S♂, S♂...という交尾順序）。一方、2番目の雄によって受精される卵数を調べるために、2回目の交尾だけが異なる系統で、その他は全て同じ系統の雄を用いた多回交尾実験を行った（Eグループ；例えばS♂, F♂, S♂, S♂, S♂, S♂...という交尾順序）。全ての雄はただ一度だけ交尾実験に用いた。交配の方法、採卵の方法はこれまでと同じであった。

結果および考察：図23にDグループにおける生存・繁殖スケジュールを示す。12雌から生まれた1110頭の仔について電気泳動を行った。最初の雄の精子に由来する仔は産卵期間の経過とともに徐々に減少していった。最初の雄の受精した割合（ P_1 値）は平均0.273であった（範囲0~0.860；n=12）。平均産卵数は 92.50 ± 12.69 個、子世代における性比は0.49であった。

続いて図24にはEグループにおける生存・繁殖スケジュールを示す。10雌から生まれた886頭の仔について電気泳動を行った。2番目の雄の受精した割合（ P_2 値）は平均0.296であった（範囲0~0.566；n=10）。平均産卵数は 88.60 ± 13.85 個、子世代における性比は0.49であった。結局、最初の雄と2番目の雄の受精確率の間には有意差がなかった（Mann-WhitneyのU検定、 $Z=0.429$, $P=0.717$ ）。また最初の2雄によって60%ほど（ $0.273+0.296=0.569$ ）の卵が受精

され、残りの40%が3番目以降の雄によって受精された計算になる。

このようにしてヤドリダニには、ハエダニの雄を処女雌の先取り競争（早期交尾）に向かわせていた圧倒的なfirst male sperm precedenceが存在しないことが明らかになった。したがってヤドリダニの雄には特に処女雌と交尾しなければならない理由はなく、交尾前ガードを進化させる必要はなかったといえることができる。雌を探索する戦略とガードする戦略は雄個体の時間配分に関してトレードオフの関係にあり、一方に時間をかければもう一方にはかけられなくなる（なお時間配分の戦略についてはアプリアリにトレードオフを仮定できる；粕谷1990のp. 34）。交尾前であれ交尾後であれ、ガード戦略をとった場合には1回の交尾当たりに長時間を費やすことになるので、あまり1雌との交尾に時間をかけすぎると雄が生涯に交尾する雌の数（適応度に比例）はかえって減少してしまうことになる。したがって交尾前ガードの有利さのないヤドリダニでは、ガードに時間をかけずに雌成虫を探索したほうがより多くの雌と交尾することができるのだと考えられる。しかしながらこの予測は同じ個体群のなかで探索戦略をとる遺伝子型（個体）の適応度とガード戦略をとる遺伝子型（個体）の適応度を比較しなければ検証することはできず、現実にはガード戦略型は存在しないわけだから、実験データによって検証することは原理的に不可能である。したがって実証研究としてはこの研究をこれ以上進めることはできない。もしヤドリダニの進化上の過去にガード戦略が生じたことがあったとしても、本当に探索戦略者のほうが常に適応度が高いならば、戦略モデルの原理（粕谷1990）からして、現在までそれが集団中に維持されているわけではない。そして過去に一度もガード戦略型が生じたことがなかったならば、もちろん今日観察されることはありえないわけである。したがって進化的な文脈の上では、ここで言えることはヤドリダニにおいて、あるいはヤドリダニに至るmonophyleticな系統において、ガード戦略が生じたことが一度もなかったのではない限り、現在観察される探索戦略が現在の環境において最も進化的に安定した戦略（ESS）である（ガード戦略型は集団内に侵入しえなかった）ということだけである。

ところで、ヤドリダニにおいて特定の雄によるsperm precedenceが見られない理由は、図9

(下) に示した雌の生殖器系の構造と受精プロセスから理解することができるであろう。endogynial sacに受け入れられた精子は輸卵管をさかのぼる途中で体腔内に出て、血リンパ中を移動して卵巣に達し、受精が起こるので、後から交尾した雄はいったん体腔内に出た先行雄の精子を排除することはできないであろう。またハエダニのpodospermyタイプのような精子受容・貯蔵のためのシステムが発達していないので、精子が卵巣に移動する途中で別の器官の方に流されたり、雌の食細胞に攻撃されるなど何らかのアクシデントによって失われる可能性が高く、先に交尾したところで卵の受精を独占できる保証はない。このような雌の生殖器系の構造的制約がsperm precedenceの実現を妨げているのだろう。また次節で考察するように雌はできるだけ多数の雄による受精を望み、sperm precedenceの実現を妨害している可能性がある。

5-3-4 雌にとっての多回交尾

ここまでは主として2種の中気門ダニの雄の側からの交尾にかかわる様々な特性について検討してきた。多くの動物において、精子を大量生産することは卵を大量生産することよりもはるかに安上がりである。したがって雄は精子不足に陥る心配がなく、多くの雌と交尾すればするほど、多くの子供を残すことができる。しかし雌はどんなに交尾をしたところで自分が最大限生産できる卵数以上の子供をつくることはできない。雄が多回交尾をする(したがる)理由はこのことから容易に理解することができるが、多くの昆虫のように雌が1回の交尾から得た精子を体内に貯蔵することによって生涯にわたって受精卵を産むことが可能な動物において、雌が実際に多回交尾をしている理由を雌の側から説明することは難しい(Thornhill & Alcock 1983, 東ら 1987)。ヤドリダニの場合には、雄の多回交尾の適応的意義は前述の理由から理解できるし、雌にとっても産卵数を増加させる効果があるのだから多回交尾が利益をもたらしていることは間違いがない。しかしながら、このように雌雄ともに利益を得るのだからどちらも多回交尾を望むという説明は現在の個体群でpromiscuity(乱婚制)が維持されている理由を性選択のダイナミクスの上で説明するだけで、なぜこのようなmating systemが進化の結果となっ

たのかを説明しない。すなわちなぜヤドリダニでは、ハエダニでは可能になったように、1回交尾で全ての卵を産めるようにならなかったのかという疑問には答えていないのである。1回交尾で産卵が中断するにしても、これは雌が精子の不足などの何らかの制約によってやむをえず産卵を中断した結果なのか、それとも逆に雌が何らかの適応的理由のために積極的に産卵を中断しているからなのだろうか。

Thornhill & Alcock (1983) は、昆虫のpolyandry (一妻多夫制、ここでは雌の多回交尾の意) を以下の4つに分類した (詳しい実例については同書を参照のこと)。 (1)sperm-replenishment polyandry, (2)material-benefit polyandry, (3)genetic-benefit polyandry, (4)convenience polyandry. それではヤドリダニの場合がこれらのうちのどれにあたるのかについて検討してみたい。

(1)の「精子の補給」説は、体内に貯蔵している精子が枯渇または劣化したのでこれを補給するために再交尾する。あるいは大量の精子を貯蔵するには維持コストがかかるため、貯蔵量は最小にして必要に応じて再交尾するというものである。これはp.71で、本種において精子置換以外のメカニズムでmultiple paternityが成立している可能性としてあげたものであり、いちおうもっともらしく見える。さらに精子が雌の体腔内を移動している間のアクシデントによって精子不足が生じることもありうる。しかしながら図23と図24のデータをグループの平均値としてではなく、個別の例を検討してみると、必ずしも精子が枯渇したために産卵できなくなったとはいえないことが分かる。例えば図23aの母親が産んだ総数141卵のうち83個を最初の雄が、図24aの母親が産んだ総数176卵のうち77個を2番目の雄が受精している。また図21bとcにも2回交尾のなかの1雄が50個以上の卵を受精している例がみられる。つまり多回交尾のなかの1回として交尾した場合には、雄が多数の卵を受精させる場合があるのにもかかわらず、1回交尾の場合では全て少数 (最大でも39個) で産卵が停止してしまうのである (図20a)。このことは雌が単に精子の枯渇を補給するためではなくて、もっと別の理由で積極的に多数の雄との交尾

を望んでいることを示唆している。

(2)の「物質的利益」説は、雄が交尾時に雌に卵生産や体の維持に役立つ栄養物を与えてくれるため何度も交尾する。あるいは1雄と交尾していたほうが、その雄にガードされることによってしつこく求愛してくる他の雄に摂食や産卵を妨害されないなどの利益から何度も交尾するというものである。この説については、本種の精子が写真16・写真17のように巨大で、細胞質を豊富に含んでいる点からもありそうなことと見える。しかしながら多回交尾と一回交尾で雌の寿命に差がない(図20)ことから、精子または精包の栄養分が雌の生存力に対して効果を持つとは考えにくい。またいかに精子が大きいといっても卵のサイズよりはるかに小さく、約200個の精子を含む精包も卵に比べれば数十~百数十分の一の体積しかないので、たとえ1回の交尾で送り込まれた精子をすべて卵生産の栄養にすることができたとしても1個の卵も形成できない可能性が高く、繁殖に対する物質的寄与があるとも思えない。精包(または精子)が濃縮された栄養物であるという可能性も否定できないが、考えてみれば卵もまた栄養の塊なのであり、小さな精包が大きな卵より多くの栄養を含んでいるということは考えがたい。また精包が雌にとって必須な微量物質を含んでいる可能性もあるが、もしそうならばどうして雌は自分でそれを生産せずに雄に依存しているのだろうか。多回交尾できなければ満足に産卵できないという危険を犯すぐらいなら雌は自分でそれを生産すべきであろう。

(4)の「便宜的な交尾」説は、しつこく求愛してくる雄をいちいちしりぞけるコストを節約するために、しかたなく交尾に応じるというものである。しかしこの説は1回交尾と多回交尾で産卵数が異なる理由をなんら説明し得ない。ただし産卵期間の後半などのほとんど受精(産卵)に結びつかない交尾やハエダニ雌の再交尾などはこの説によって説明することができるかもしれない。雄を振り切って逃げるのが困難な観察容器中では、(交尾時間はヤドリダニで約10秒、ハエダニの再交尾で約60秒程度であるから)しつこくつきまとわれるよりは交尾に応じたほうがコストがかからないのかもしれない。

残るは(3)「遺伝的利益」説である。遺伝的利益はさらに“good genes”説, “genetic diversity”説の2つに分けられる。“good genes”とは、以前に交尾した雄よりも遺伝的により優れた形質を持つ雄と再交尾し、精子置換を行わせることによって、子孫に優れた遺伝子(good genes)を選択的に受け継がせるという考え方である。“genetic diversity”とは、異なる遺伝子を持った複数の雄の精子によって受精することによって、子孫の遺伝的多様性を高め、予測できない環境の変動に対処するというものである。後者はまた“genetic bet-hedging”とも呼ばれ、これは不規則に変動する環境のなかで、次世代においてどのような遺伝子型が有利になるか予測できないときに、複数の遺伝子型の雄と交尾することによって、雌が得られる適応度のバリエーションを減少させるというものである。例えばbet-hedging(両賭け)ではルーレットの「赤」と「黒」に持ち金を半分ずつ賭けるわけだから、どちらか一方に全額を賭けるのに比べて、賞金の平均値はプレイヤー間で等しくなるが、プレイヤーの獲得賞金のバリエーションはより小さくなるのが期待できる。つまり1回交尾戦略と多回交尾戦略とでは適応度の平均値(期待値)は等しくなるが、個体群サイズが小さく、常にfounder effectsが働きうる生物においては、適応度のバリエーションを小さくできる多回交尾戦略のほうが遺伝子の消失率が小さくなるのである(Parker 1984)。

さて具体的にはヤドリダニの雌が多回交尾から期待できる遺伝的利益とはどのようなものであろうか。もし“good genes”を持った「良い」雄による受精を望んでいるのであれば、雌はそのような雄に最初に出会った場合1回交尾でも多数の卵を産むべきである。しかし、実際には1回交尾では常に産卵はストップしてしまう。また雌は「良い」雄には(精子置換などを行わせて)受精を独占させるべきであるが、本種では特定の雄によるsperm precedenceは実現されていない。したがって“good genes”を選択的に取り込む手段としては、雌の受精・産卵パターンはあまり有効に機能していないと考えられる。一方、多回交尾とmultiple paternityは必然的に子世代の遺伝的多様性を増加させる結果になるから“genetic diversity”説はかなりの信

憑性を持っている。特に劣性有害遺伝子や不和合因子によるinbreeding depressionやcross incompatibilityの危険がある動物では、潜在的に複数の雌に子供を産ませうる雄にとっては、1雌との交尾が死産という結果になっても大した損害ではないのに対して、自分の卵だけが全てである雌にとっては、不適當な雄に全ての卵の受精を許すのは非常に危険なことになる。雌雄とも2倍体生物であるヤドリダニでは、単数・倍数性のハエダニより多くの劣性有害遺伝子を蓄積していることが想像される。そこで雌が外見からそのような“bad genes”を持った雄を識別し交尾を拒否することができない場合には、複数の雄に受精を割り振る多回交尾戦略のほうが、bet-hedgingの効果によって遺伝子を確実に子孫に伝達することができるであろう。本種は堆肥内で爆発的に増殖した後、少数ずつ新たな堆肥へ分散するために個体群サイズの振幅が大きく、founder effectsが働きうるので、bet-hedgingが有効な戦略になりうるのである。

子世代の遺伝的多様性を高めるためにmultiple paternityを欲する雌と自分だけで受精を独占しようとする雄との間にはおのずから利害の対立が生じることになる。Parker (1984)は、多くの場合雌が“genetic diversity”や“bet-hedging”から得る利益よりも、雄がpaternity assuranceから得る利益の方がずっと大きいために、これらの遺伝的利益によって雌の多回交尾が進化することは疑わしいと主張した。Williams (1975)は有性生殖の進化に関連して、一般に予測困難な変動する環境で生活する場合やsib-competitionを回避しなければならない場合には、遺伝的多様性の確保が有利になると考えた。Parker (1984)はこのような条件に加えて、雄によるpaternity assuranceが不完全な場合には、雌の多回交尾が1回交尾よりも有利になるだろうと述べている。ヤドリダニの生息環境はハエダニと同じであり、一方では遺伝的多様性をもたらす多回交尾が進化し、もう一方では実質上の1回交尾が進化しているのだから、この相違を環境条件に帰することはあまり説得力を持たない。おそらく両種の遺伝システムの違いに起因するbet-hedgingの必要性の差および生殖器系の構造の違いに起因する精子競争上の相違が、交尾回数をめぐる雌雄の対立に正反対の決着をつけたのではないかと思われる。ハエダニでは

単数・倍数性ゆえに劣性有害遺伝子が蓄積しにくいので、雌はそれほどbet-hedgingを必要としていない。また図9（上）に見るような完成した精子受容・貯蔵システム（特にsacculus foemineus）の存在が1雄によるsperm precedenceを可能にしたために、結果的に雌の多回交尾戦略は進化しなかったのであろう。一方、ヤドリダニでは倍数・倍数性ゆえにbet-hedgingの必要性が大きく、また図9（下）に見るような未発達な媒精システムがsperm precedenceの進化を不可能にしたために、雌の多回交尾戦略の進化を許したのだと考えられる。自然選択や性選択は無計画・無方向に起こる突然変異から短期的な目先の最適点に形質の進化を導くため、生物はいたるところで袋小路に陥っていると考えられる。生殖器系は極めて重要な機能を持っており、その全体のデザインを変更するような突然変異がダイレクトに繁殖能力の激減につながる形質であるから、mating systemの進化に対してきわめて強固なconstraintsになっていると思われる。それゆえ雄のpaternity assuranceのための選択圧程度では容易には動かすことができないと考えられる。

本節ではThornhill & Alcock (1983) の4つの仮説についてヤドリダニ（あるいはハエダニ）との整合性を検討した。当然ながらこれらの仮説はたがいに背反するものではなく、程度の差はあっても雌がこのそれぞれから利益を受けていることもありうるが、たとえ物質的利益ゆえに雌が多回交尾を行っているとしても、multiple paternityが存在する以上、遺伝的多様性を通じて生まれる利益は雌にもたらされているはずである。今後野外個体群において劣性有害遺伝子や不和合因子の存在を調査することが望まれる。

終章 総合考察

中気門類における精子競争とmating systemの系統進化

第1部・第2部を通じて、ハエダニとヤドリダニという2種類の中気門ダニが同じ堆肥中の捕食者としてほとんど同じ生態的地位を占めながら、まったく異なった様相を持った精子競争

とmating systemを進化させていることを明らかにしてきた。そして両種のmating systemはそれぞれの種における精子競争の様相に適合するような形で決定されていた。すなわちハエダニでは完全なfirst male sperm precedenceとpolygyny（一夫多妻制）が、一方ヤドリダニではmultiple paternityとpromiscuity（乱婚制）が共に進化していた。個体レベルの選択を前提とした「多回交尾を望む雄」を念頭に置くなれば、これらはそれぞれの種におけるmating systemの唯一可能な選択肢であったと思われる。そして筆者はこのような精子競争の相違は基本的に両種の雌生殖器系（female reproductive system）の構造上の相違に起因するものであると考えた。行動は非常に可塑性に富んだ形質であるのに対して、生殖器系全体のデザインはきわめて動かしがたい形質であるから、生殖器系→精子競争→mating systemの方向で因果関係を類推することは必ずしも*ad hoc*な見解ではないだろう。

それでは中気門ダニ類における精子競争とmating systemの進化は、ハエダニのタイプからヤドリダニのタイプに進んだのだろうか、それともその逆であろうか。その答えは現生の2種類の生態の調査から得られるものではなく、系統分類学の技術によって類推されるべきものである。本章では主としてAlberti（1984, 1989, 1991）に基づいてこの問題を検討する。進化の歴史を扱う問題である以上、かなり大胆な推論を展開せざるをえないが、あえてそれを行うことで今後の研究の指針としたい。

中気門目の分類体系

Woolley（1988）によると、ダニ類は蛛形綱（Class Arachnida）の1亜綱（Subclass Acari）と位置づけられ、そのなかに7目を含む。中気門目（ヤドリダニ類：Order Gamasida）は背気門目（アシナガダニ類：Order Opilioacarida）・四気門目（カタダニ類：Order Holothyrida）・後気門目（マダニ類：Order Ixodida）と共に単毛類（Cohort Parasitiformes）としてまとめられている。Woolley（1988）に基づいて作成した中気門目の分

類体系*¹を示す図25にみるように、中気門目は11亜目・74科からなり、そのうちの21科と33科はそれぞれムシノリダニ亜目 (Antennophorina) とワクモ亜目 (Dermanyssina) に含まれている。現段階では、ワクモ亜目は中気門目中でも最もdiverseしたグループで、ハエダニ科もそのひとつである。ワクモ亜目の中ではワクモ上科 (Dermanyssoidea) だけが脊椎・無脊椎動物の外部寄生者であり、その他の4上科はいずれも堆肥・落葉中、植物上、キクイムシの坑道中など様々な環境で自由生活を営んでいる。ヤドリダニ亜目は1上科2科を含み、落葉や堆肥・獣糞中、キノコ上などで自由生活をしている。ムシノリダニ亜目・Cercomegistina亜目・クロツヤムシダニ亜目 (Diarthrophallina) ・Heterozerconina亜目は昆虫・多足類その他の節足動物付着性である。

図25中には、これまでに明らかになっている交尾方法、すなわちtocospermyとpodospermyの分布を記入した。このようにpodospermy (図25のP) はハエダニ科を含むワクモ亜目のみに存在し、tocospermy (図25のT) はヤドリダニ亜目を含むその他のグループに存在している。なお、このデータはPound & Oliver (1976) の一覧表に、Alberti (1991) ・Evans & Till (1979) ・Johnston (1982) などに基づいてその後の知見を加え、誤りを訂正したものである。しかしながらこの分類体系には単系統性が保証されていない亜目も含まれていると思われるので、ここから進化の方向を正確に読み取るには無理がある。

中気門目の系統発生

Alberti (1984, 1989, 1991) は精子細胞の微細構造を電子顕微鏡によって観察し、単毛類に属するダニ類には複毛類のものとは全く構造の異なる2つのタイプの精子が進化していることを発見した。その一つはvacuolated spermatozoaと呼ばれるもので、調査された種のうちで単毛

*¹ヤドリダニ亜目 (Parasitina) とワクモ亜目 (Dermanyssina) 以外は簡略化して表示している。

類のほとんどすべての構成員，すなわち背気門目・四気門目・後気門目とヤドリダニ亜目・ワクモ亜目以外の中気門目に属する種は例外なくこのタイプの精子を持っている。一方ヤドリダニ亜目とワクモ亜目は例外なく，もう一つのタイプであるribbon spermatozoaを持っている。図25でVの字を付けてあるタクサにおいてvacuolated typeが，Rの字を付けてあるタクサにおいてribbon typeがそれぞれ確認されている。さらにribbon spermatozoaのなかでも，ヤドリダニ亜目のものはfusiform type，ワクモ亜目のものはirregular typeと区別されている。fusiform ribbon spermatozoaは外形ではvacuolated typeに似ているが，内部構造ではirregular ribbon spermatozoaにより近い形態を持ち，ちょうど両者の中間的な段階にある。そして単毛類全体に広く分布するvacuolated typeが先に進化し，そのなかから新たなタイプであるribbon typeが派生したと結論された（Alberti 1984, 1989, 1991）。Albertiはこのような精子の微細構造のほか，さらに雌雄の生殖器系の構造や交尾方法の比較分析から，ヤドリダニ亜目とワクモ亜目の系統的位置を推定した。図26はAlberti（1991）による単毛類における生殖器系と精子の進化的変化の模式図（一種の分岐図cladogram）である。この図によって中気門目の系統発生をたどってみよう。

まず単毛類の生殖器系の基本形が左下のBoxに記入されている。雌の内部生殖器は管状（tubular）の卵巢と一对の輸卵管から成っている。卵巢は脂肪体（fat body）から卵黄前駆体（yolk precursors）の供給を受ける。雄はvacuolated typeの精子を持ち，生殖口は雌雄共に胴体腹面中央に1つある。また雄の鉗角は媒精器官としては特に変形していない（性的2型が小さい）。媒精は雄が生殖口から射出した精包を鉗角を用いて雌の生殖口に挿入することによって行われる（すなわちtocospermy）。精子は輸卵管をそのままさかのぼって卵巢に到達し，受精が行われる。このタイプの生殖器系は後気門目とヤドリダニ亜目・ワクモ亜目以外の中気門目で報告されており，データは少ないが背気門目・四気門目でも基本的に同じであると考えられている。したがってこの段階が，中気門目のなかでヤドリダニ亜目・ワクモ亜目が進化して

きた初期状態に相当するわけである。

この初期状態の次の段階では、雌の卵巢が塊状 (massive, solid type) になり、卵細胞の形成部 (germinative part) と栄養供給部 (nutrimentary part) の2つに分化し、各卵細胞毎に nutritive cord によって直接卵黄を供給する構造に変化する。また輸卵管も一本になる。雄の生殖口は首の付け根 (胸板sternal shieldの前縁) に移動し、精子はribbon typeとなる。交尾方法は未だtocospermyのままであるが、卵巢がオープンな管状のものから閉じて塊状になったために、雌の生殖口に受け入れられた精子がそのまま輸卵管をさかのぼることができず、途中で管壁を貫通し、体腔内を移動して卵巢に到達し、受精が行われるようになる。ribbon構造は精子の構造強度を高め、雌の組織の貫通を容易にしている (Alberti 1991)。この段階にあるのがヤドリダニ亜目であり、fusiform typeのribbon spermatozoaを持っている。雄の鋏角は媒精器官として変形しspermatotremeが形成されている。

その次の段階でpodospermyが進化してくる。雌の精子取入れ口は第Ⅲまたは第Ⅳ脚基部の導精孔に移動し、生殖口は産卵のためだけに機能する。雄は鋏角に新たに生じた担精指を用いて精液を雌の導精孔に注入する。精子はirregular typeのribbon spermatozoaとなる。この段階にあるのがワクモ亜目である。podospermyにはさらに2つのsubtypeがあり、カブリダニ科とマヨイダニ科、Otopheidomenidae科に見られるphytoseiid typeとその他のワクモ亜目全体に広く見られるlaelapid typeがそれである。laelapid typeでは、2つの導精孔から長いtubulus annulatusが内部に伸び、その先端は単一のsacculus foemineusに合流する。sacculusからは1本のsperm ductが出て卵巢につながる。精子はsperm ductの先端までは管の中を移動し、そこから卵細胞までは卵巢組織の細胞間隙をすり抜けて移動する。ハエダニはこのタイプである (p.38, 図8, 図20上)。もう一方のphytoseiid typeでは、2つの導精孔から短い導管 (major duct) が内部に伸び、それぞれの先端にsacculus (あるいはvesicleまたはspermatheca) が1つ

ずつ存在する。そしてこのsacculusとmajor ductの結合部から新たにより細い導管 (minor duct) が出ている。minor ductの先は卵巣の方向へ向かっているが、卵巣からはるか手前で消失してしまい、先端が卵巣と結合しているかどうかは確認されていない (Amano & Chant 1978a, Alberti 1989)。

tocospermyからpodospermyへの進化の過程については、ヤドリダニ型tocospermyの段階では、雌の生殖口に注入された精子が自力で輸卵管を貫通して体腔内を移動していたのが、雄が第III脚 (または第IV脚) 基部にあった基節腺 (coxal gland) や腎管 (nephridium) のような既存の開口部を利用して、直接体腔内に射精するようになり (トコジラミやハナカメムシで見られる血体腔媒精traumatic inseminationと類似; Thornhill & Alcock 1983), やがてこの穴が導精孔として固定し、さらに深く陥入してtubulusやsacculus, sperm ductなどが生じ、その先端が直接卵巣に連結するというstep-by-stepで進化が起こったと考えられている (Alberti & Hänel 1986)。発生学的にみると卵巣や輸卵管といった卵形成・産卵のためのシステムはキチン化した上皮を持たない中胚葉由来の組織であるのに対して、tubulusやsacculus, sperm ductといった精子受容・貯蔵のためのシステムはキチン化した上皮を持つ外胚葉由来の組織であることから、後者が皮膚が体内に陥入して生じた器官であるということを裏付けている。

後気門目 (マダニ類) の精子競争

さて上記のように交尾方法の進化がtocospermyからpodospermyへと進んだと仮定して、図26の順序に沿って現生種の精子競争のパターンをならべてみた。現在までに単毛類では本研究のハエダニとヤドリダニのほかには、後気門目の*Ixodesdammini* (シカ類から吸血する外部寄生虫; マダニ科Ixodidae; Yuval & Spielman 1990) と*Argas persicus* (ニワトリから吸血する外部寄生虫; ヒメダニ科Argasidae; Sternberg & Galun 1973) の2種について精子競争に関

連した実験が行われている。図26のシエマでは後気門目は単毛類の基本形（左下のBox）に属するので、この2種における精子競争のパターンは次の段階であるヤドリダニにおけるパターンが進化する上での初期条件だと考えられる。

それではマダニ類での精子競争はどのようなものであろうか。この2種では、雌を放射線照射による不妊化雄多数および正常雄多数と同居させ、雄間に精子競争を行わせた。一般にマダニ科では、雌が寄主に取りつく前（未吸血時）に地面や植物の上で交尾する場合（preprandial copulation）と寄主に取りついて吸血する間に雄がやってきて交尾する場合（perprandial copulation）の二通りがあるのに対して、ヒメダニ科では交尾はpreprandialでだけ起こるため、実験のデザインが結果に大きく影響してくる。まず、*I. dammini*では1回目は雌を未吸血時に多数の不妊雄（または正常雄）と同居させてpreprandialで交尾させ、2回目は吸血中に多数の正常雄（または不妊雄）と同居させてperprandialで交尾させ、飽血落下後に採卵した結果、後の雄が優先的に受精していた（last male sperm precedence）。これはpreprandial copulationとperprandial copulationの間に2週間以上のintervalがあったために、より新鮮で活性の高い後者の精子が優先した結果だと考えられる。マダニ類では雌成虫の吸血によって卵形成が開始されるため（Diehl et al. 1982）、preprandialの交尾後すぐに吸血が起こらなければ受精すべき卵はまだ存在しないのである。また雌を吸血中に（perprandialで）複数の不妊雄および正常雄と同居させた場合には、卵の孵化率は0または1に二分した。交尾順序や回数が確認されていない粗い実験であるために確定できないが、これは後か先かどちらかの雄が優先していることを示唆する。このグループ（マダニ科）では雌が飽血落下するまで雄が交尾姿勢を続けるという行動（prolonged copulationないしは交尾後ガード）が観察されていることから（Thomas & Zeh 1984）、last male sperm precedenceが見られる可能性が高い。

一方、*A. persicus*では、雌を未吸血時に多数の不妊雄および正常雄と同居させ、preprandialで交尾させ、吸血後に採卵した結果、孵化率は0から1まで均等に分布し、複数の雄が混じり

合って受精している (multiple paternity) ことを示唆した。これはpreprandialの多重交尾から産卵開始まで5~12日のintervalがあったために雌の子宮 (uterus) 内でsperm mixingが起こった結果だと解釈できる。

したがってlast male sperm precedenceまたはmultiple paternityが後気門亜目の基本的な精子競争パターンであると考えられる。これは系統関係から期待できるとおり、ハエダニよりヤドリダニに近いパターンである。またマダニ類においても雌が産卵数を最大化するためにはヤドリダニのように多回交尾を必要とするようである (Aeschlimann & Grandjean 1973)。マダニ類では子宮が数個から数十個の精包を受け入れられるほど大きく、構造的にsperm mixingが起こりうる。またキララマダニ亜科 (Amblyomminae) のように輸卵管の途中に盲嚢状の受精嚢を持っている種があり、このような種では後から入った精子が以前の精子を受精確率が低い盲嚢の奥に押しこむlast-in first-outの原理によってlast male precedenceが期待できる (Thomas & Zeh 1984)。

精子競争とmating systemの系統進化

以上の情報を総合すると、単毛類においては、基本形のマダニ類において「核相は雌雄とも二倍体、交尾方法はtocospermy、精子競争パターンはlast male precedence (またはmultiple paternity)、交尾後ガードあり (またはガードなし)」であったものが、中間段階のヤドリダニ亜目では「雌雄とも二倍体、tocospermy, multiplepaternity, ガード行動なし」となり、最終段階でのワクモ亜目では「単数・倍数体, podospermy, first male precedence, 交尾前ガードあり」に変化してきたことが概観できる。そしてこのような変化は雌生殖器系の構造の変化と並行して起こっているのである。Alberti (1991) によれば、単毛類では脂肪体から体液を通じて卵黄前駆体 (vitellogenin) を供給される管状の卵巢から, germinative partとnutritive partに二分し、各卵細胞毎にnutritive cordによって直接卵黄を供給する塊状の卵巢に変化することに

よって、卵形成の速度を加速することが可能になったのだという。そしてこれは高等昆虫において端栄養型卵巣小管 (telotrophic ovariole) が進化したのと類似した状況であるという。

このような卵巣の変化は雌の卵生産の効率を高めたが、卵巣が閉じてしまったために輸卵管をさかのぼる方法では精子が卵に到達することが不可能となり、それゆえ精子は自力で輸卵管壁を貫通して体腔内を移動する新たなルートを取るようになった (ヤドリダニ亜目)。しかしこの方法ではこれまでは輸卵管のなかだけで行われてきた (それゆえ last-in first-out のような mating-order effect が働いていた) 精子競争が体腔内でも行われるようになり、雄は精子をできるだけ早く卵巣に到達させるために、雌の皮膚を貫通して直接体腔内に射精するようになった。しかしこの方法では卵巣到達以前に精子が失われる危険性が高く、精子の長期保存にも適さず、精子供給方法としては効率が悪かったので、やがて tubulus annulatus や sacculus foemineus のような精子受容・貯蔵のためのシステムが新たに生じ (podospermy の進化)、ハエダニのような 1 回の交尾ですべての受精卵を産むことができる、効率的で確実な精子供給が可能になったのだと思われる。しかしその反面この変化は雄にとって処女雌と交尾しなければならない必要性を生みだし、交尾前ガードの進化を促したのだと思われる。

また、新たな生息地に分散するとき、イトダニ亜目やヤドリダニ亜目では雌雄の第 2 若虫がどちらも分散し、定着先で脱皮し交尾するという方法をとるが、ワクモ亜目では発生地で雌雄とも成虫になり交尾後の雌だけが分散するようになる。彼らの生息地である堆肥や鳥獣糞 (イトダニ・ヤドリダニ)、寄主動物 (イエダニ・ワクモ)、餌動物がいる植物 (カブリダニ) などは空間的に局在しているので、分散先で異性個体と出会って交尾する必要があるイトダニ亜目・ヤドリダニ亜目の方式よりは 1 回の交尾で単独分散できるワクモ亜目の方式のほうが進化的に有利になる局面があったのだと思われる。

今後の展開・予測

このようなシエマは、現段階でまだ調べられていない他の単毛類のメンバーの精子競争や

mating systemに関するいくつかの予測を導く。今後の展開としては、4つの媒精システム、すなわちtocospermy（基本形）・tocospermy（ヤドリダニ型）・podospermy（laelapid type）・podospermy（phytoseiid type）のそれぞれにおいて、さらに多くの種について精子競争を調べることで、およびこれらをつなぐ進化の中間段階（connecting links）を現生種のなかに発見することが焦点となる。

connecting linksとして特に重要なのは、tocospermyとpodospermyの中間段階である。この部分で最も大きな（1ステップでは到底変わりえない）生殖器系全体の構造変化が起こっている。今のところ、Alberti & Hänel（1986）がpodospermyの萌芽として想定したような、雌の第Ⅲ脚または第Ⅳ脚基部に基節腺や腎管を持ち、雄がこの部分から体腔内に射精する種は発見されていない。しかし、カブリダニに知られている、sacculusから卵巣の方向に向かうminor ductが卵巣に到達せずに途中で終わっている（Alberti 1989）という観察が事実であると確認されれば、このグループがpodospermyシステムの進化途上の姿である可能性が高まる。この場合sacculusのなかでcapacitationを終え、minor ductの先端まで移動してきた精子はそこから体腔内に泳ぎだし卵巣に到達することになる。

実際にカブリダニ科は、生殖器系の構造以外でもいろいろな点で他のワクモ亜目と異なっており、ヤドリダニ亜目とその他のワクモ亜目の中間的特質を持っている。例えばカブリダニ科に見られる特異な遺伝システム（pseudo-haplo-diploidyまたはpseudo-arrhenotoky）は単毛類基本形からヤドリダニ亜目までのdiplo-diploidyと他のワクモ亜目のhaplo-diploidyの中間段階である。またある種のカブリダニ（*Amblyseius andersoni*など；Amano & Chant 1978b）では、雌は産卵数を最大化するためにヤドリダニのように多回交尾を要する。これは精子が体腔内を移動する不確実な精子供給方法に起因する精子不足が原因なのかもしれない。ただしこの議論は現生の他のワクモ亜目のメンバーがカブリダニ科から進化したと主張しているのではない。カブリダニ科と他のワクモ亜目はpodospermyの萌芽の時点で分岐した異なる系統の末裔な

のかもしれないのである。図26による議論は全てそのような性質のものである。我々が見ているのは各系統の末端に位置する現生種であって、分岐点の種なのではない。

このように特異的な媒精システム (podosperryのphytoseiid type) を持つカブリダニ科・マヨイダニ科・Othopheidomenidae科では他とは異なる精子競争パターンが期待され、大きな興味を持たれる。予測としては、カブリダニ科ではハエダニ同様の交尾前ガード行動が普通に見られる (Amano & Chant 1978a) ことから、first male advantageが観察される可能性が高い。また同時にヤドリダニに近い産卵特性が見られることから、2番目以降の雄が部分的に受精する可能性も残されている。多回交尾による産卵数の増加はヤドリダニ (図20) に比べるとはるかに小さいものである (*A. andersoni*で約23%の増加; Amano & Chant 1978b) から、この増加分の受精を2番目以降の雄に譲るとしても最初の雄の優位は動かず、交尾前ガードはやはり適応的である...というようなシエマを描くことができよう。もしそうならばカブリダニでは個体群中に交尾前ガード戦術とその代替戦術としての探索戦術 (受精可能な既交尾雌を探す) が両立できることになり、「体の小さい雄 (ガード戦術では勝てない) がmaking the best of a bad job (粕谷 1990のp.45) として探索戦術をとる」というような興味深い現象を検出することができるかもしれない。

また脊椎動物の寄生者として特殊化したワクモ上科 (Dermanyssoidea) にはワクモ *Dermanyssus gallinae* (Pound & Oliver 1976) や *Haemogamasus reidi* (Young 1967) のように、sacculus foemineusが本来の精子受容器官としての機能のほかに、吸血によって大量に体内にとりこまれる水分を貯蔵し、また体内の浸透圧を調節する器官として機能するために巨大化している (Young 1967)。したがって少々の精子量では満杯にならないと考えられ、このような種について精子競争のパターンと交尾前ガードの関係を調べることによって、2-3節で仮説づけたハエダニの精子優先メカニズムの一般性を検証することができるであろう。ハエダニにおいてこの仮説を検証するために、精子受容器官の組織学的調査を行うことも重要で

ある。

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。主な内容は以下の通り。

1. ハエダニは発育速度がきわめて速く、孵化後60時間程度で成虫に達した。しかし卵期間には通常の18時間程度のものと、産卵直後に孵化するものの二型があり、後者の場合胚発生は母親の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70個ほどの卵を産出し、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)を持ち、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3倍程度(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 (precopulatory mate guarding) を行うことがわかった。雄の第II脚と第IV脚には雄間闘争や交尾行動に役立つと思われる形態が見られた。雌の脱皮直後に、ガードしていた雄は交尾を行った。交尾方法は雄の口器(鋏角)に存在する注射器状の移精器官(担精指)を用いて雌の第III脚基部の導精孔に精液を注入するpodospermyと呼ばれる方法であった。処女雌との交尾継続時間は約9分間で、既交尾雌とは約1分間であった。

3. 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, Ridley (1983)の仮説に従い, ハエダニ雌成虫の交尾可能期間を測定した. その結果, 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半数以上が交尾し, 受精卵を産出した. このデータには雌の交尾能力のみならず, 雌雄の交尾意欲も反映されていると考えられるので, 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は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. 遺伝マーカーとして, ポリアクリルアミドゲル電気泳動法で検出できる酵素エステラーゼの変異を持った2つの系統(京都系および那須系)を固定した. この遺伝マーカー(E-5バンド)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; 1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. P_2 値は0.0001と測定され, 圧倒的に最初に交尾する雄が有利であることがわかった. このように雄は繁殖成功のためにはどうしても処女雌と交尾しなければならず, 脱皮前から雌を確保してい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, 雄が複数の雌と交尾して仔をつくることに対して, 雌は実質的に1回交尾であることがわかったので, 本種のmating systemは基本的に一夫多妻性(polygyny)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(first male sperm precedence)のはどのようなメカニズムによって実現されているのかを調べた. 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強制的に中断させ, 生まれてくる子世代の雌性比(受精率)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わかった. 1回目の交尾を様々な時間で強制的に中断させ, 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(sacculus foemineus)が満杯になり, 以後の雄の精子が入らないことが原因となって本種のfirst male

sperm precedence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、誘引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（arrestant sex pheromone）が雄成虫のガード行動を解発することが示唆された。

また雄成虫の感覚器官（第1脚ふ節・触肢）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、雄の性フェロモン受容器は主に触肢先端に存在することがわかった。

7. ヤドリダニもハエダニと同様に発育が速く、孵化後60時間程度で第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、1ヶ月近く生存した。孵化後各個体を個別隔離飼育した場合、良好な餌条件においても約半数の個体は変態抑制状態になり、このような個体の脱皮は他個体（特に異性個体）との接触によって促進された。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20個ほどの卵しか産下せず、毎日1回の交尾行わせることで産卵数を約4.5倍（90個ほど）に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）を持ち、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生息環境に分散する。

8. ヤドリダニの雄には交尾前ガード行動は見られなかった。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。交尾方法は雄が雌の生殖口（産卵口）に精包を挿入するtocospermyと呼ばれる方法であった。交尾時間は処女雌でも既交尾雌でも変わらず、約10秒間であった。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ハエダニと同様に雄間の精子競争との関連から追求した。遺伝マーカーとして、ポリアクリルアミドゲル電気泳動法で検出できる酵素エステラーゼの変異を持った2つの系統（F系およびS系）を固定した。この遺伝マーカー（FバンドとSバンド）の遺伝様式を交配実験によって確認した後、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番目の雄に見られる精包摂食行動は、精子置換（sperm displacement）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（endogynial sac）に入らなかった自己の精包を摂食することによって回収しているに過ぎないと考えられた。毎日1回の交尾で産卵数が増えるという現象に着目し、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（それぞれ全受精卵数の27%と30%）、本種にはハエダニに見られたようなfirst male sperm precedenceは存在しないことがわかった。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mating systemは基本的にpromiscuity（乱婚性）であると考えられた。

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持つかを、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、中気門目における精子競争とmating systemの進化の道すじを推定した。

引用文献

- Aeschlimann, A. & O. Grandjean (1973) Observations on fecundity in *Ornithodoros moubata*, Murray (Ixodoidea: Argasidae). Relationships between mating and oviposition. *Acarologia* 15: 206-217.
- Alberti, G. (1984) The contribution of comparative spermatology to problems of acarine systematics. In: D. A. Griffiths & C. E. Bowman (eds.) *Acarology* VI, vol.1, pp.479-490.
- Alberti, G. (1989) Genital system of Gamasida and its bearing on phylogeny. In: G. P. Channabasavanna & C. A. Viraktamath (eds.) *Progress in Acarology*, vol.1, pp.197-204. Oxford & Ibh Publishing, New Delhi.
- Alberti, G. (1991) Spermatology in the Acari: Systematic and functional implications. In: R. Schuster & P. W. Murphy (eds.) *The Acari - Reproduction, development and life-history strategies*. pp.77-105. Chapman & Hall, London.
- Alberti, G. & H. Hänel (1986) Fine structure of the genital system in the bee parasite, *Varroa jacobsoni* (Gamasida: Dermanyssina) with remarks on spermiogenesis, spermatozoa and capacitation. *Exp. Appl. Acarol.* 2: 63-104.
- Alcock, J. (1982) Post-copulatory mate guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Anim. Behav.* 30: 99-107.
- Amano, H. & D. A. Chant (1978a) Mating behaviour and reproductive mechanisms of two species of predacious mites, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot and *Amblyseius andersoni* (Chant) (Acarina: Phytoseiidae). *Acarologia* 20: 196-213.
- Amano, H. & D. A. Chant (1978b) Some factors affecting reproduction and sex ratios in

- two species of predacious mites, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot and *Amblyseius andersoni* (Chant) (Acarina: Phytoseiidae). *Can. J. Zool.* 56: 1593-1607.
- Axtell, R. C. (1969) Macrochelidae (Acarina: Mesostigmata) as biological control agents for synanthropic flies. In: G. O. Evans (ed.) *Proc. 2nd Intern. Congr. Acarology, 1967*. pp.401-416. Académiai Kiadó, Budapest.
- Barker, P. S. (1968) Bionomics of *Androlaelaps casalis* (Berlese) (Acarina: Laelapidae) a predator of mite pests of stored cereals. *Can. J. Zool.* 46: 1099-1102.
- Birkhead, T. R. & S. Pringle (1986) Multiple mating and paternity in *Gammarus pulex*. *Anim. Behav.* 34: 611-613.
- Birkhead, T. R. (1987) Sperm competition in birds. *Trend. Ecol. Evol.* 2: 268-272.
- Birkhead, T. R. & F. M. Hunter (1990) Mechanisms of sperm competition. *Trend. Ecol. Evol.* 5: 48-52.
- Boorman, E. & G. A. Parker (1976) Sperm (ejaculate) competition in *Drosophila melanogaster*, and the reproductive value of females to males in relation to female age and mating status. *Ecol. Entomol.* 1: 145-155.
- Cone, W. W., L. M. McDonough, J. C. Maitlen & S. Burdajewicz (1971) Pheromone studies of the twospotted spider mite. 1. Evidence of a sex pheromone. *J. Econ. Entomol.* 64: 355-358.
- Coons, L. B. & R. C. Axtell (1973) Sensory setae of the first tarsi and palps of the mite *Macrocheles muscaedomesticae*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 66: 539-544.
- Costa, M. (1966) Notes on macrochelids associated with manure and coprid beetles in

- Israel, I. *Macrocheles robustulus* (Berlese, 1904), development and biology. *Acarologia* 8: 532-548.
- Craig, G. B. Jr. (1967) Mosquitoes: female monogamy induced by male accessory gland substance. *Science* 156: 1499-1501.
- Dewsbury, D. A. (1982) Ejaculate cost and male choice. *Am. Nat.* 119: 601-610.
- Dewsbury, D. A. (1984) Sperm competition in muroid rodents. In: R. L. Smith (ed.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. pp.547-571. Academic Press, New York.
- Diehl, P. A., A. Aeschlimann & F. D. Obenchain (1982) Tick reproduction: Oogenesis and oviposition. In: F. D. Obenchain & R. Galun (eds.) *Physiology of Ticks*. pp.277-350. Pergamon Press, Oxford.
- Evans, G. O. & W. M. Till (1979) Mesostigmatic mites of Britain and Ireland (Chelicerata: Acari-Parasitiformes). An introduction to their external morphology and classification. *Trans. zool. Soc. Lond.* 35: 139-270.
- Farish, D. J. & R. C. Axtell (1966) Sensory function of the palps and first tarsi of *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae), a predator of the house fly. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 59: 165-170.
- Filipponi, A. & G. Francaviglia (1963) Oviparità e larviparità in *Macrocheles peniculatus* Berl. (Acari: Mesostigmata) regolate da fattori ecologici. *Riv. Parass.* 24: 81-104.
- Filipponi, A. & G. Francaviglia (1964) Larviparità facoltativa in alcuni macrochelidi (Acari: Mesostigmata) associati a muscidi di interesse sanitario. *Parasitologia*

6: 99-113.

Gadd, C. H. (1946) Observations on the yellow tea-mite *Hemitarsonemus latus* (Banks)

Ewing. *Bull. Entomol. Res.* 37: 157-162.

Ginsberg, J. R. & U. W. Huck (1989) Sperm competition in mammals. *Trend. Ecol.*

Evol. 4: 74-79.

Goma, L. K. H. (1963) Tests for multiple insemination in *Anopheles gambiae* Giles.

Nature 197: 99-100.

Gromko, M. H., D. G. Gilbert & R. C. Richmond (1984) Sperm transfer and use in the

multiple mating system of *Drosophila*. In: R. L. Smith (ed.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. pp.371-426.

Academic Press, New York.

Gromko, M. H. & D. W. Pyle (1978) Sperm competition, male fitness, and repeated

mating by female *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 32: 588-593.

Gwynne, D. T. (1984) Male mating effort, confidence of paternity, and insect sperm

competition. In: R. L. Smith (ed.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. pp.117-149. Academic Press, New York.

Helle, W. (1967) Fertilization in the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*: Acari).

Entomol. Exp. Appl. 10: 103-110.

東和敬, 生方秀紀 & 椿宣高 (1987) トンボの繁殖システムと社会構造. 東海大学出版会 東京.

318pp.

Holman, L. J. (1973) Continuous insemination in *Eutrombicula splendens* (Acarina:

Trombiculidae). In: M. Daniel & B. Rosický (eds.) *Proc. 3rd Intern. Cong.*

- Acarology*, 1971. pp.723-725. Academia, Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague.
- Holzmann, C. (1969) Die familie Parasitidae Oudemans 1901. (Eine systematische Studie aus dem Jahre 1955). *Acarologie* 13: 1-55. plate 1-23.
- Hoy, M. A. & J. M. Smilanick (1979) A sex pheromone produced by immature and adult females of the predatory mite, *Metaseiulus occidentalis*, Acarina: Phytoseiidae. *Ent. Exp. & Appl.* 26: 291-300.
- Hunter, P. E. & R. M. T. Rosario (1988) Associations of mesostigmata with other arthropods. *Ann. Rev. Entomol.* 33: 393-417.
- Hunter-Jones, P. (1960) Fertilization of eggs of the desert locust by spermatozoa from successive copulations. *Nature* 185: 336.
- Ito, Y. (1973) Effect of isolation on the moult of *Parasitus* sp. deutonymphs (Acarina: Mesostigmata). *Appl. Entomol. Zool.* 8: 1-7.
- 伊戸泰博 (1978) ヤドリダニ類の生態と害虫捕食能に関する研究. 農技研報H 51: 1-93.
- 伊藤嘉昭, 山村則男 & 嶋田正和 (1992) 動物生態学. 蒼樹書房 東京. 507pp.
- 巖佐 庸 (1981) 生物の適応戦略 ソシオバイオロジー的視点からの数理生物学. サイエンス社 東京. 229pp.
- Jalil, M. & J. G. Rodriguez (1970) Studies of Behavior of *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae) with emphasis on its attraction to the house fly. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 738-744.
- Johnston, D. E. (1982) Parasitiformes. In: S. Parker (ed.) Synopsis and Classification of Living Organisms. pp.111-117. McGraw-Hill, New York.

粕谷英一 (1990) 行動生態学入門. 東海大学出版会 東京. 316pp.

Krantz, G. W. (1978) *A Manual of Acarology*. 2nd ed. Oregon State Univ. Book Stores, Corvallis 509pp.

Krantz, G. W. & J. G. Wernz (1979) Sperm transfer in *Glyphtholaspis americana*. In: J. G. Rodriguez (ed.) *Recent Advances in Acarology*, vol.2, pp.441-446. Academic Press, New York.

Krebs, J. R. & N. B. Davies (ed.) (1991) *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 3rd ed. Blackwell, Oxford London. 482pp.

Laing, J. E. (1969) Life history and life table of *Metaseiulus occidentalis*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 62: 978-982.

Matsumoto, K. (1987) Mating patterns of a sphragis-bearing butterfly, *Luehdorfia japonica* Leech (Lepidoptera: Papilionidae), with descriptions of mating behavior. *Res. Popul. Ecol.* 29: 97-110.

McGovern, M. & C. R. Tracy (1981) Phenotypic variation in electromorphs previously considered to be genetic markers in *Microtus ochrogaster*. *Oecologia (Berl.)* 51: 276-280.

McGovern, M. & C. R. Tracy (1985) Physiological plasticity in electromorphs of blood proteins in free-ranging *Microtus ochrogaster*. *Ecology* 66: 396-403.

McKinley, D. J. (1963) The morphology and biology of *Haemolaelaps casalis* Berlese (Acarina: Mesostigmata). *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6: 65-76.

Michael, A. D. (1892) On the variations in the internal anatomy of the Gamasinae, especially in that of the genital organs, and on their mode of coition. *Trans.*

Linn. Soc. Lond. 5: 281-324. pl. 32-35.

大村清之助 (1939) 蚕に於ける選択受精. 遺伝学雑誌 15: 29-35.

Parker, G. A. (1970a) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.

Parker, G. A. (1970b) Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration in the fly *Scatophaga stercoraria*. *J. Insect Physiol.* 16: 1301-1328.

Parker, G. A. (1984) Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In: R. L. Smith (ed.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. pp.1-60. Academic Press, New York.

Potter, D. A. (1979) Reproductive behavior and sexual selection in tetranychine mites. In: J. G. Rodriguez (ed.) *Recent Advances in Acarology, vol.1*, 137-145. Academic Press, New York.

Potter, D. A. & D. L. Wrensch (1978) Interrupted matings and the effectiveness of second inseminations in the twospotted spider mite. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71: 882-885.

Pound, J. M. & J. H. Oliver Jr. (1976) Reproductive morphology and spermatogenesis in *Dermanyssus gallinae* (DeGeer) (Acari: Dermanyssidae). *J. Morph.* 150: 825-842.

Proverbs, M. & J. R. Newton (1962) Some effects of gamma radiation on the reproductive potential of the codling moth, *Carpocapsa pomonella* (L.) (Lepidoptera: Olethreutidae). *Can. Ent.* 94: 1162-1170.

Radovsky, F. J. (1960) Biological studies on *Haemogamasus liponyssoides* Ewing (Acarina:

- Haemogamasidae). *J. Parasitol.* 46: 410-417.
- Radwan, J. (1991) Sperm competition in the mite *Caloglyphus berlesei*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 291-296.
- Rapp, A. (1959) Zur Biologie und Ethologie der Käfermilbe *Parasitus coleoptratorum* L. 1758. (Ein Beitrag zum Phoresie-Problem). *Zool. Jahrb. Abt. f. Syst.* 86: 303-366.
- Ridley, M. (1983) *The explanation of organic diversity. The comparative method and adaptation for mating.* Clarendon Press, Oxford. 272pp.
- Saitoh, T. (1990) Lifetime reproductive success in reproductively suppressed female voles. *Res. Popul. Ecol.* 32: 391-406.
- Sanderson, J. P. & J. A. McMurtry (1984) Life history studies of the predaceous mite *Phytoseius hawaiiensis*. *Entomol. Exp. Appl.* 35: 227-234.
- Schlager, G. (1960) Sperm precedence in the fertilization of eggs in *Tribolium castaneum*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 53: 557-560.
- Silbergried, R. E., J. G. Shepherd & J. L. Dickinson (1984) Eunuchs: The role of apyrene sperm in Lepidoptera? *Am. Nat.* 123: 255-265.
- Smith, R. L.(ed.) (1984) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems.* Academic Press, New York. 687pp.
- Sonenshine, D. E. (1985) Pheromones and other semiochemicals of the Acari. *Ann. Rev. Entomol.* 30: 1-28.
- Sternberg, S., B. A. Peleg & R. Galun (1973) Effect of irradiation on mating competitiveness of the male tick *Argas persicus* (Oken). *J. Med. Ent.* 10: 137-

- Thomas, R. H. & D. W. Zeh (1984) Sperm transfer and utilization strategies in arachnids: ecological and morphological constraints. In: R. L. Smith (ed.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. pp.179-221. Academic Press, New York.
- Thornhill, R. & J. Alcock (1983) *The evolution of insect mating systems*. Harvard Univ. Press, Cambridge. 547pp.
- Waage, J. K. (1979) Dual function of the damselfly penis: Sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918.
- Waage, J. K. (1984) Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. In: R. L. Smith (ed.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. pp.251-290. Academic Press, New York.
- Wade, C. F. & J. G. Rodriguez (1961) Life history of *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae), a predator of the house fly. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 54: 776-781.
- Walker, W. F. (1980) Sperm utilization strategies in nonsocial insects. *Am. Nat.* 115: 780-799.
- Williams, G. C. (1975) *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Woolley, T. A. (1988) *Acarology: Mites and Human Welfare*. Wiley-Interscience, New York. 484pp.
- Young, J. H. (1968) The morphology of *Haemogamasus ambulans*. II. Reproductive system (Acarina: Haemogamasidae). *J. Kans. Entmol. Soc.* 41: 532-543.

Yuval, B. & A. Spielman (1990) Sperm precedence in the deer tick *Ixodes dammini*.

Physiol. Entomol. 15: 123-128.

Zaher, M. A. & Z. R. Soliman (1971) The life-history of the predatory mite, *Cheyletus*

malaccensis Oudemans. (Acarina: Cheyletidae). *Bulletin de la Société*

Entomologique d'Egypte 55: 49-53.

表1 ハエダニの發育速度 (単位: 時間)

個体No.	性	卵	幼虫	第1若虫	第2若虫	合計
890428(1)	♂	17.08	5.72	15.00	17.25	55.05
890428(3)	♂	15.87	5.85	17.28	19.45	58.45
890428(5)	♂	15.10	6.00	14.28	17.95	53.33
890606(1)	♂	0.75	6.00	16.50	16.75	40.00
890606(3)	♂	0.75	6.00	16.50	19.50	42.75
890428(4)	♂	0.72	6.08	16.67	18.63	42.10
890605(2)	♂	0.33	7.08	16.64	18.11	42.16
890427(3)	♀	18.38	4.80	15.80	24.00	62.98
890427(4)	♀	15.72	4.80	15.80	24.00	60.32
890606(2)	♀	0.75	6.00	19.50	25.50	51.75
890605(1)	♀	0.48	5.91	19.48	24.00	49.87
♂平均±SE(n)		16.0±0.58 [*] (3)	6.1±0.17(7)	16.1±0.40(7)	18.2±0.39(3)	56.5±1.50(3) [*]
		0.64±0.10 ^{**} (4)				41.8±0.60(4) ^{**}
♀平均±SE(n)		17.1±1.33 [*] (2)	5.4±0.33(4)	17.6±1.07(4)	24.4±0.38(4)	64.4±1.33(2) [*]
		0.61±0.14 ^{**} (2)				50.8±0.94(2) ^{**}

* 長卵期間型のみの値を示す ** 短卵期間型のみの値を示す

表2 雌雄の最初の接触から交尾姿勢完成までの時間 (秒; 平均±SE)

	0日齢	1日齢	2日齢	3日齢
摂食区	223.3±102.8 (n=4)	575.6±261.7 (n=8)	871.0±379.2 (n=8)	195.0±57.5 (n=8)
絶食区	30.0±3.7 (n=12)	111.0±29.7 (n=10)	240.0±79.3 (n=11)	181.1±54.9 (n=12)

表3 京都系ハエダニと那須系ハエダニの交配の結果

交尾組合せ (遺伝子型)	n	検定仔数	子世代における分離比 (期待値) *1					
			♀			♂		
			$E_5^+E_5^+$	$E_5^+E_5^-$	$E_5^-E_5^-$	E_5^+	E_5^-	
系統内交尾								
京都 ♀ ($E_5^+E_5^+$) × 京都 ♂ (E_5^+)	13	60♀60♂	60 (60)	0 (0)		60 (60)	0 (0)	
那須 ♀ ($E_5^-E_5^-$) × 那須 ♂ (E_5^-)	13	60♀60♂	0 (0)	60 (60)		0 (0)	60 (60)	
単為生殖								
京都 処女♀ ($E_5^+E_5^+$)	13	60♂	-	-		60 (60)	0 (0)	
那須 処女♀ ($E_5^-E_5^-$)	13	60♂	-	-		0 (0)	60 (60)	
系統間交雑								
京都 ♀ ($E_5^+E_5^+$) × 那須 ♂ (E_5^-)	13	60♀60♂	60 (60)	0 (0)		60 (60)	0 (0)	
那須 ♀ ($E_5^-E_5^-$) × 京都 ♂ (E_5^+)	13	60♀60♂	60 (60)	0 (0)		0 (0)	60 (60)	
戻し交雑								
F ₁ ♀ ($E_5^+E_5^-$) × 京都 ♂ (E_5^+)	13	60♀	60 (60)	0 (0)		-	-	
F ₁ ♀ ($E_5^+E_5^-$) × 那須 ♂ (E_5^-)	13	60♀	33 (30)	27 (30) **2		-	-	

*1 表現型 : E-5 バンド出現 ($E_5^+E_5^+$, $E_5^+E_5^-$, E_5^+) ; E-5 バンドなし ($E_5^-E_5^-$, E_5^-)
 **2 観察値と期待値の間で有意差なし (χ^2 検定, $P > 0.05$).

表4 ハエダニの二重交尾実験 I (交尾中断なし) の結果

両親の遺伝子型			n	子世代における各遺伝子型の個体数 (平均±SE)			合計	性比 (♀/♀+♂)	精子優先度 P_2	
雌	第1雄	第2雄		♀		♂				
			$E_5^+E_5^-$	$E_5^-E_5^-$	合計	E_5^-				
$E_5^-E_5^-$	E_5^+	E_5^-	8	210	0	210 (26.25±2.92)	296 (37.00±11.15)	506 (63.25±12.50)	49.0 %	0
$E_5^-E_5^-$	E_5^-	E_5^+	7	1	199	200 (28.57±5.71)	260 (37.14± 9.48)	460 (65.71±12.19)	45.0 %	0.0006
合計			15			410 (27.33±3.10)	556 (37.07± 7.41)	966 (64.40± 8.77)	47.2 %	0.0001

表5 ハエダニの二重交尾実験II (Aグループ: 1回目の交尾を開始後約1分で中断)の結果

両親の遺伝子型			n	子世代における各遺伝子型の個体数 (平均±SE)			合計	性比 (♀/♀+♂)	精子優先度 P ₂	
雌	第1雄	第2雄		♀		♂				
			E _s ⁺ E _s ⁻	E _s ⁻ E _s ⁻	合計	E _s ⁻				
E _s ⁻ E _s ⁻	E _s ⁺	E _s ⁻	5	53	132	185 (37.00±2.95)	160 (32.00±12.88)	345 (69.00±11.92)	61.2%	0.73
E _s ⁻ E _s ⁻	E _s ⁻	E _s ⁺	5	187	54	241 (48.20±10.03)	170 (34.00±15.49)	411 (82.20±19.69)	65.9%	0.77
合計			10			426 (42.60±5.27)	330 (33.00±9.50)	756 (75.60±11.07)	63.6%	0.75

表6 ハエダニの二重交尾実験II (Bグループ: 1回目の交尾を開始後約3分で中断)の結果

両親の遺伝子型			n	子世代における各遺伝子型の個体数 (平均±SE)			合計	性比 (♀/♀+♂)	精子優先度 P ₂	
雌	第1雄	第2雄		♀		♂				
			E _s ⁺ E _s ⁻	E _s ⁻ E _s ⁻	合計	E _s ⁻				
E _s ⁻ E _s ⁻	E _s ⁺	E _s ⁻	7	130	112	242 (34.57±7.20)	239 (34.14±6.21)	481 (68.71±9.23)	49.6%	0.37
E _s ⁻ E _s ⁻	E _s ⁻	E _s ⁺	7	79	186	265 (37.86±7.67)	241 (34.43±6.02)	506 (72.29±10.99)	50.1%	0.27
合計			14			507 (36.21±5.07)	480 (34.29±4.16)	987 (70.50±6.91)	49.9%	0.32

表7 ハエダニの二重交尾実験II (Cグループ: 1回目の交尾を開始後約5分で中断)の結果

両親の遺伝子型			n	子世代における各遺伝子型の個体数 (平均±SE)			合計	性比 (♀/♀+♂)	精子優先度 P ₂	
雌	第1雄	第2雄		♀		♂				
			E _s ⁺ E _s ⁻	E _s ⁻ E _s ⁻	合計	E _s ⁻				
E _s ⁻ E _s ⁻	E _s ⁺	E _s ⁻	6	232	29	261 (43.50±5.59)	165 (27.50±4.74)	426 (71.00±9.07)	62.0%	0.03
E _s ⁻ E _s ⁻	E _s ⁻	E _s ⁺	4	0	154	154 (38.50±9.72)	117 (29.25±7.40)	271 (67.75±10.05)	55.2%	0.00
合計			10			415 (41.50±4.87)	282 (28.20±3.86)	697 (69.70±6.42)	59.3%	0.01

表8 ハエダニの二重交尾実験III (精子消耗後の再交尾の有効性) の結果

	仔の数 (平均±SE)		
	♀	♂	Total
再交尾前の2日間に生まれた仔	173 (17.30±0.54)	75 (7.50±0.57)	248 (24.80±1.10)
再交尾後に生まれた仔	255 (25.50±5.49)	187 (18.70±2.91)	442 (44.20±8.13)
最初の雄に由来	255	-	
2番目の雄に由来	0	-	
合計	428 (42.80±4.99)	262 (26.20±2.60)	690 (69.00±7.25)

表9 ハエダニ雄の感覚器官の切除が交尾前ガードに及ぼす影響

グループ	切除部位	ガードした雄数(%)	ガードしなかった雄数(%)	合計 *
グループI	第I脚ふ節	20 (95.2)	1 (4.8)	21
グループII	触肢先端	6 (28.6)	15 (71.4)	21
グループIII	第I脚ふ節と触肢先端	0 (0.0)	21 (100.0)	21
対照区I	第III脚ふ節	20 (95.2)	1 (4.8)	21
合計		46	38	84

* 高度に有意な独立性あり (multi-sample χ^2 -test, $\chi^2=59.0$, $P \div 0$).

表10 ハエダニ雄の感覚器官の切除が交尾成功に及ぼす影響

グループ	切除部位	雌仔を設けた雄数(%)	雄仔のみ設けた雄数(%)	合計 *
グループI	第I脚ふ節	17 (70.8)	7 (29.2)	24
グループII	触肢先端	7 (29.2)	17 (70.8)	24
グループIII	第I脚ふ節と触肢先端	0 (0.0)	24 (100.0)	24
対照区I	第III脚ふ節	19 (86.4)	3 (13.6)	22
対照区II	なし	21 (84.0)	4 (16.0)	25
合計		64	55	119

* 高度に有意な独立性あり (multi-sample χ^2 -test, $\chi^2=55.2$, $P \div 0$).

表11 ヤドリダニの發育速度 (単位: 時間)

性	卵	幼虫	第1若虫	第2若虫	合計
♂	22.26±0.27 (n=10)	17.85±0.54 (n=10)	20.52±0.54 (n=10)	56.26±7.64 (n=5)	118.97±7.17 (n=5)
♀	21.87±0.69 (n=13)	17.37±0.24 (n=13)	20.26±0.60 (n=13)	70.05±11.54 (n=7)	129.24±11.70 (n=7)
pooled	22.04±0.40 (n=23)	17.83±0.29 (n=23)	20.38±0.30 (n=23)	64.31±7.44 (n=12)	124.96±7.32 (n=12)
変態抑制個体 (脱皮または死亡までの時間)					
			♂	713.12±70.33 (n=5)	771.68±70.41 (n=5)
			♀	671.48±72.04 (n=6)	732.37±72.14 (n=6)
			pooled	690.40±48.55 (n=11)	750.24±48.57 (n=11)

表12 ヤドリダニの精包摂食行動

	精包除去せず	除去して摂食	除去のみ (摂食せず)
処女雌 (0~4日齢)	7	0	0
既交尾雌	5	8	1

P=0.0136, Fisherの正確確率検定 (「除去摂食」と「除去のみ」は組み合わせて検定)

表13 F系ヤドリダニとS系ヤドリダニの交配の結果

交尾組合せ (遺伝子型)	n	検定仔数	子世代における遺伝子型と分離比 *1 *2					
			♀			♂		
			F	FS	S	F	FS	S
系統内交尾								
F♀(FF) × F♂(FF)	9	33♀33♂	33	0	0	33	0	0
S♀(SS) × S♂(SS)	8	33♀33♂	0	0	33	0	0	33
系統間交雑(正)								
F♀(FF) × S♂(SS)	7	24♀24♂	0	24	0	0	24	0
F ₁ ♀(FS) × F ₁ ♂(FS)	14	48♀48♂	9	30	9	9	27	12
系統間交雑(逆)								
S♂(SS) × F♀(FF)	10	24♀24♂	0	24	0	0	24	0
F ₁ ♀(FS) × F ₁ ♂(FS)	27	48♀48♂	13	26	9	10	30	8

*1 表現型(遺伝子型) : Fバンド出現(FF) ; Fバンド・Sバンド出現(FS) ; Sバンド出現(SS)

*2 F₂合計における分離比 :

観察値	F : FS : S = 41 : 113 : 38
分離比 1 : 3 : 1 での期待値	F : FS : S = 38.4 : 115.2 : 38.4 $\chi^2 = 0.22$ (P = 0.895)
分離比 1 : 2 : 1 での期待値	F : FS : S = 45.25 : 90.5 : 45.25 $\chi^2 = 6.11$ (P = 0.047)

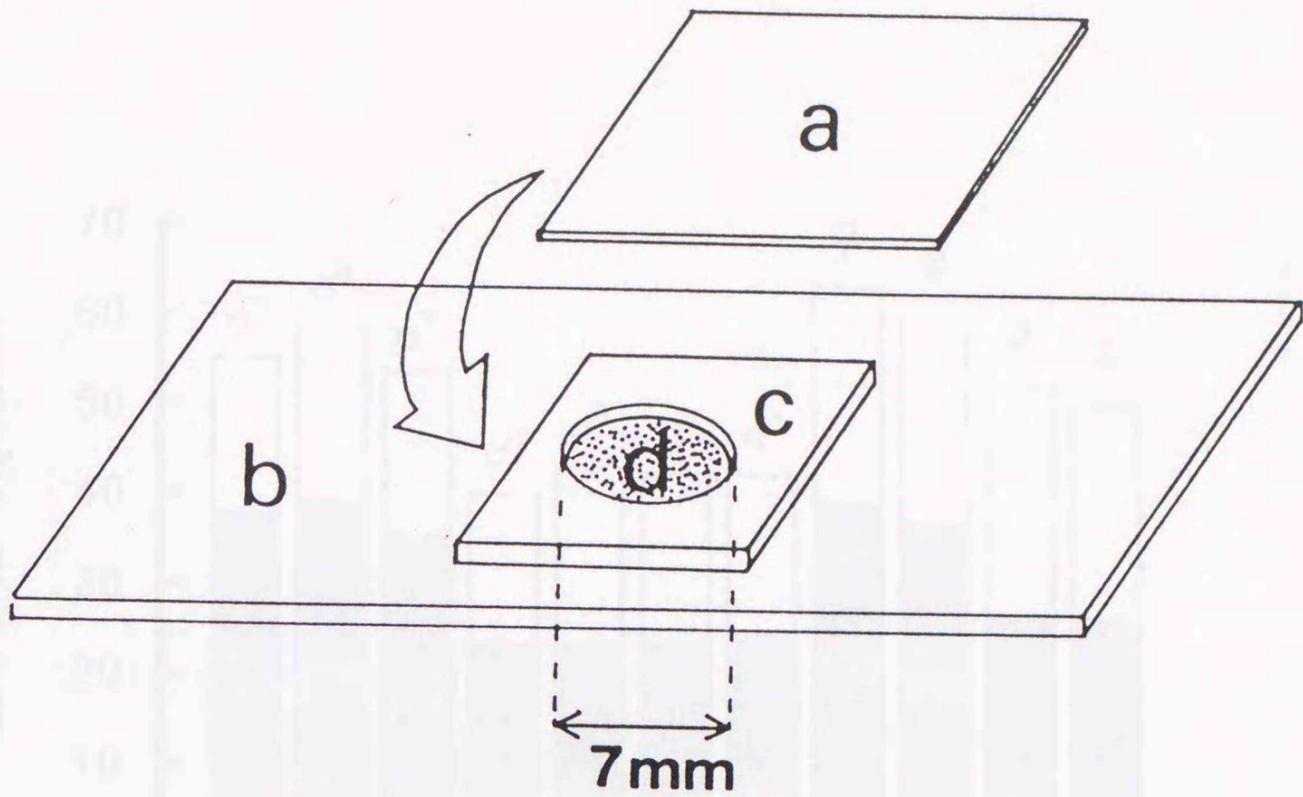


図1 行動観察容器

- a : カバーガラス. b : スライドガラス. c : プラスティック板 (厚さ2mm)
d : 石膏炭末床つき観察空間 (容積約 $38\mu\text{l}$)

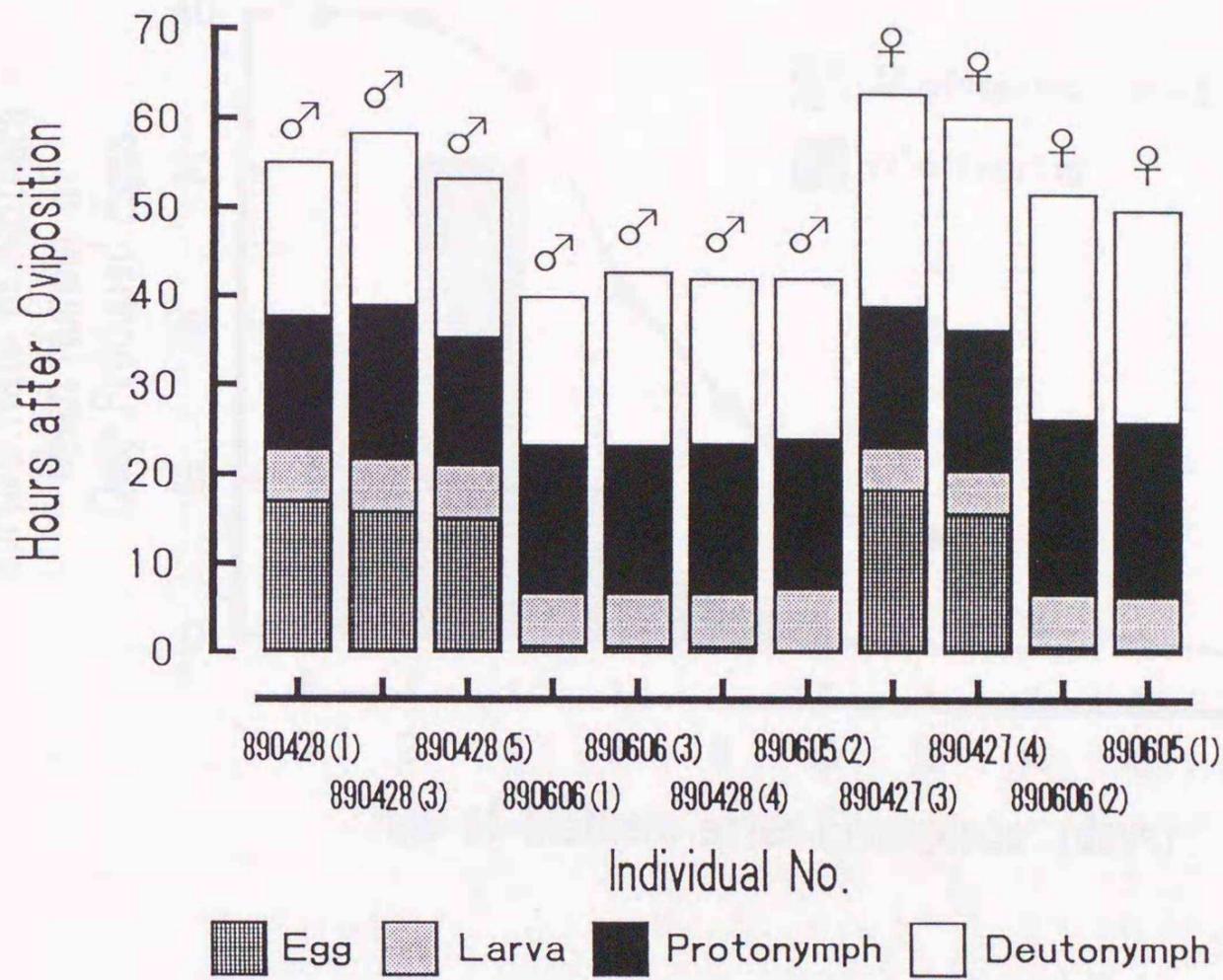


図2 ハエダニの発育速度
各バーはそれぞれ1個体の発育経過を示す

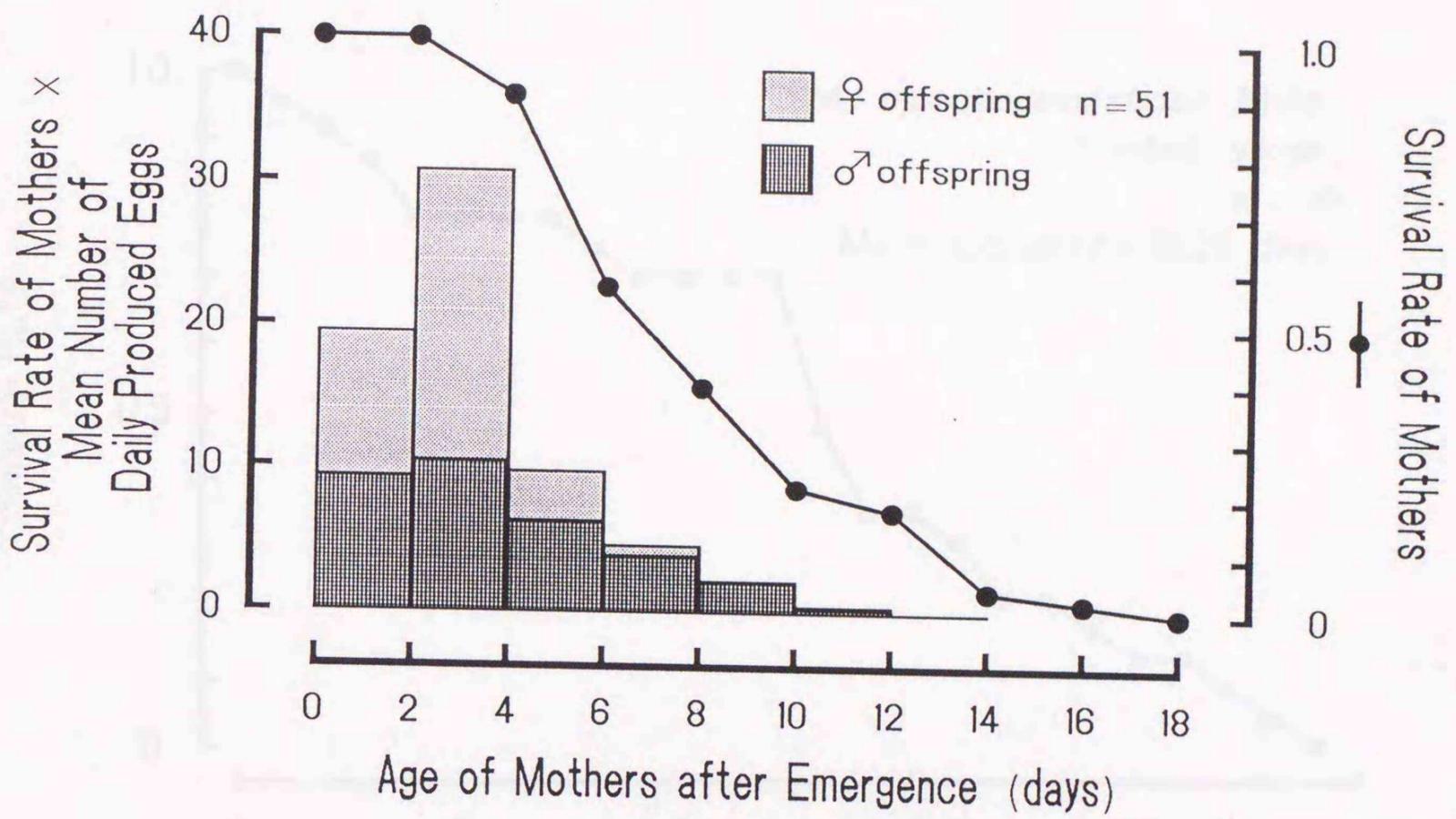


図3 ハエダニ雌の繁殖・生存スケジュール

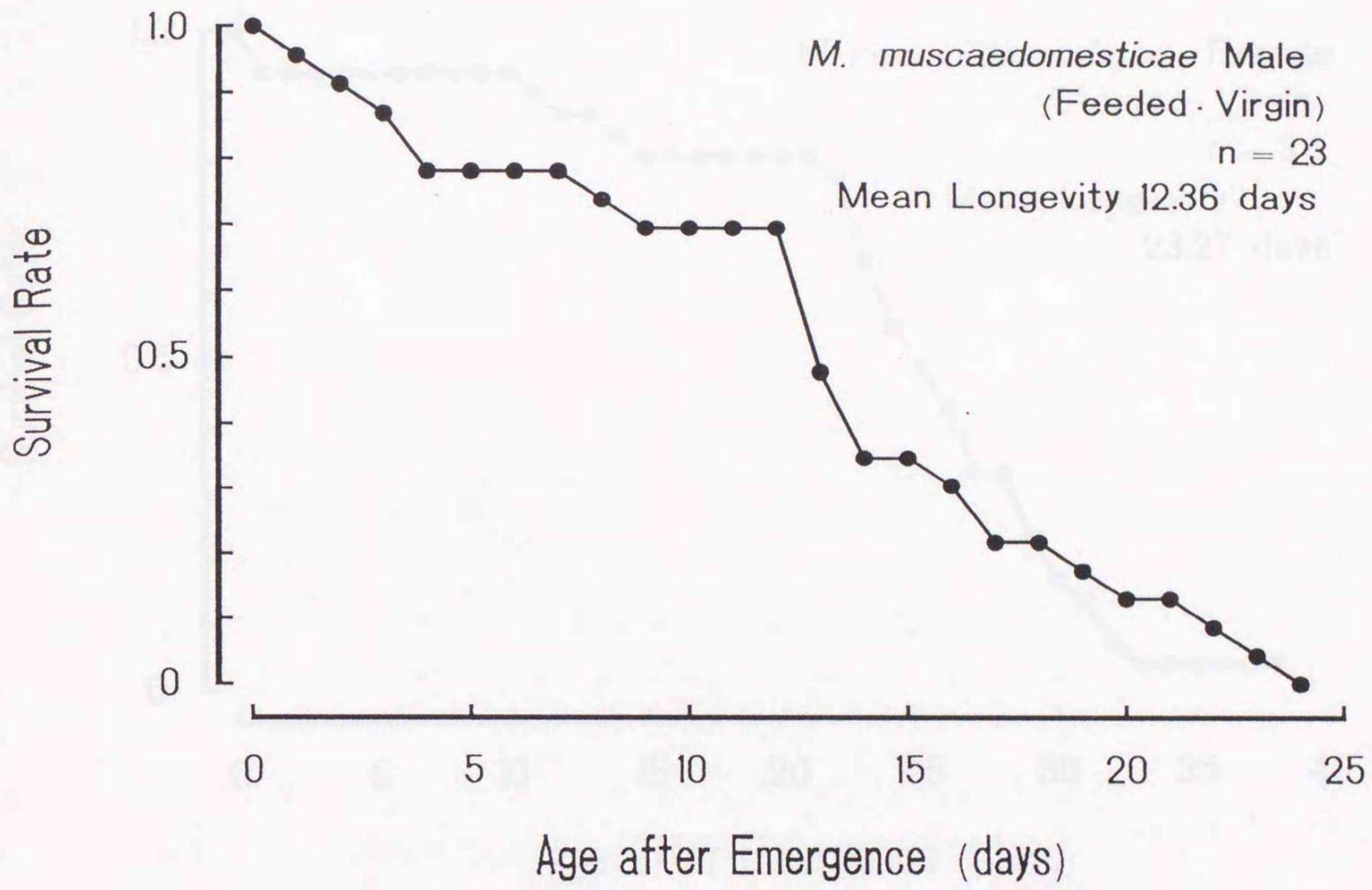


図4 ハエダニ雄の生存曲線 (給餌・未交尾)

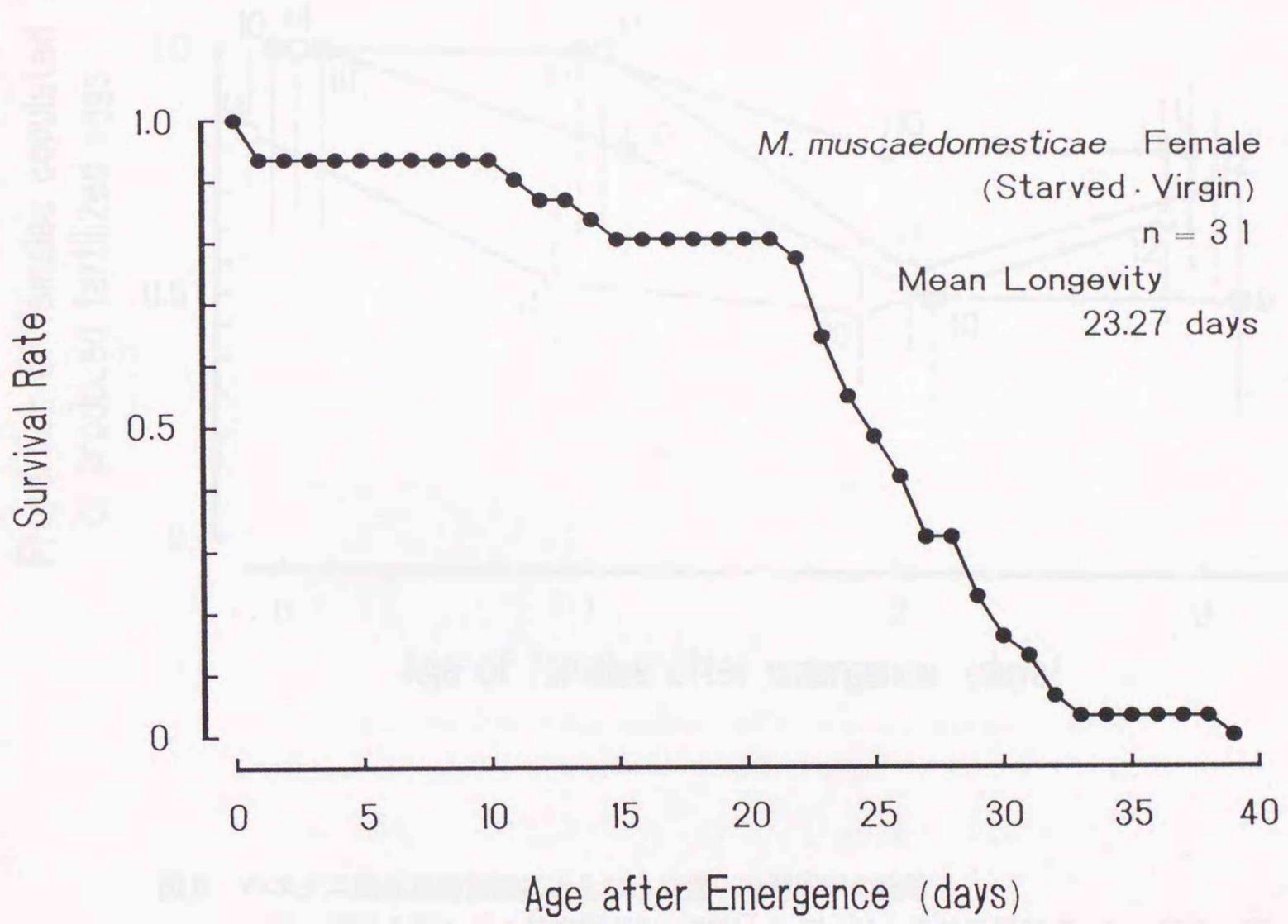


図5 ハエダニ雌の生存曲線 (絶食・未交尾)

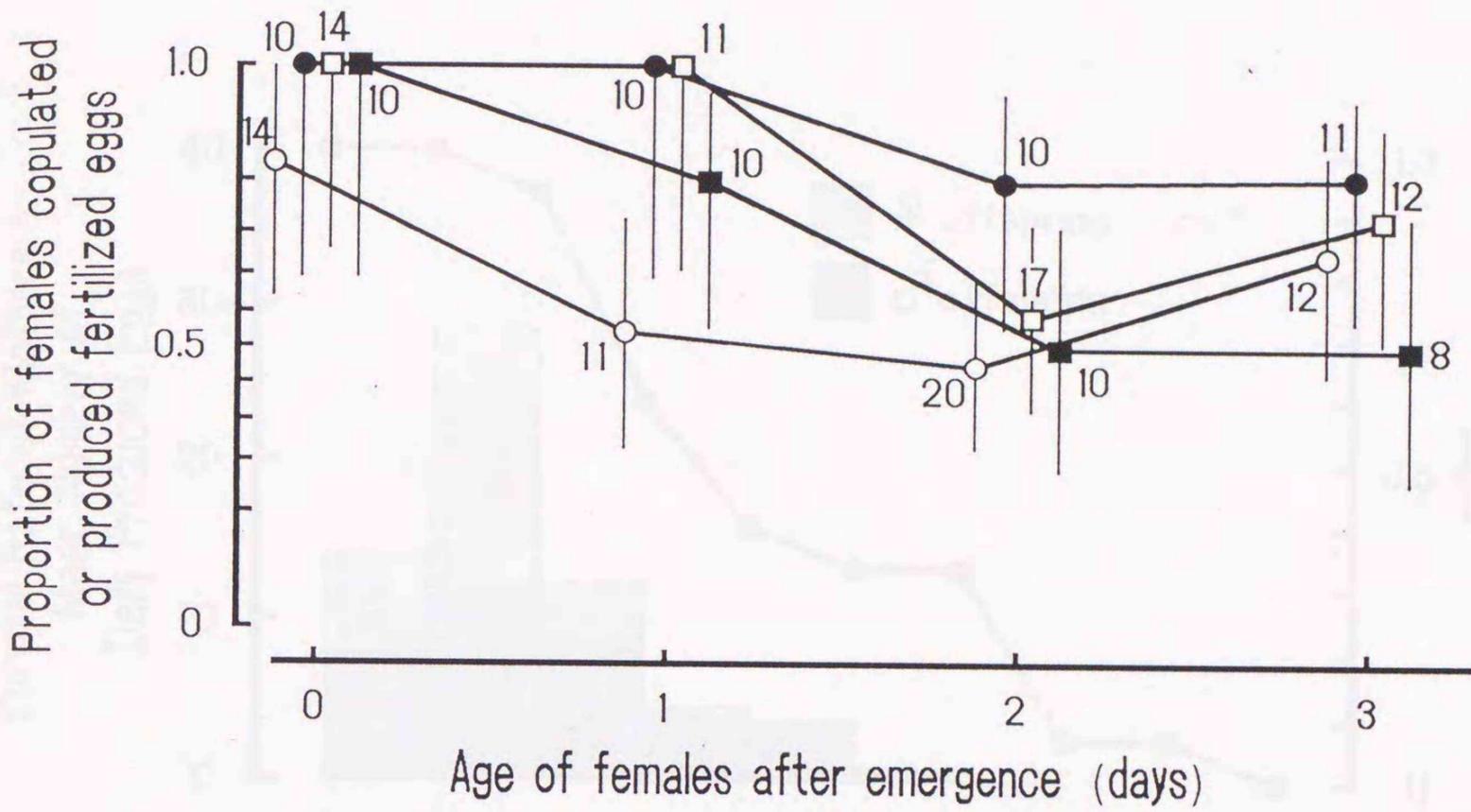


図6 ハエダニ雌成虫の加齢にともなう交尾・受精確率の推移
 ○：雄導入後30分の観察期間内に交尾した摂食区（未受精卵産卵中）の雌の比率
 ●：雄導入後30分の観察期間内に交尾した絶食区（産卵前）の雌の比率
 □：交尾確認または18時間の雄との同居後に受精卵を産出した摂食区の雌の比率
 ■：交尾確認または18時間の雄との同居後に受精卵を産出した絶食区の雌の比率

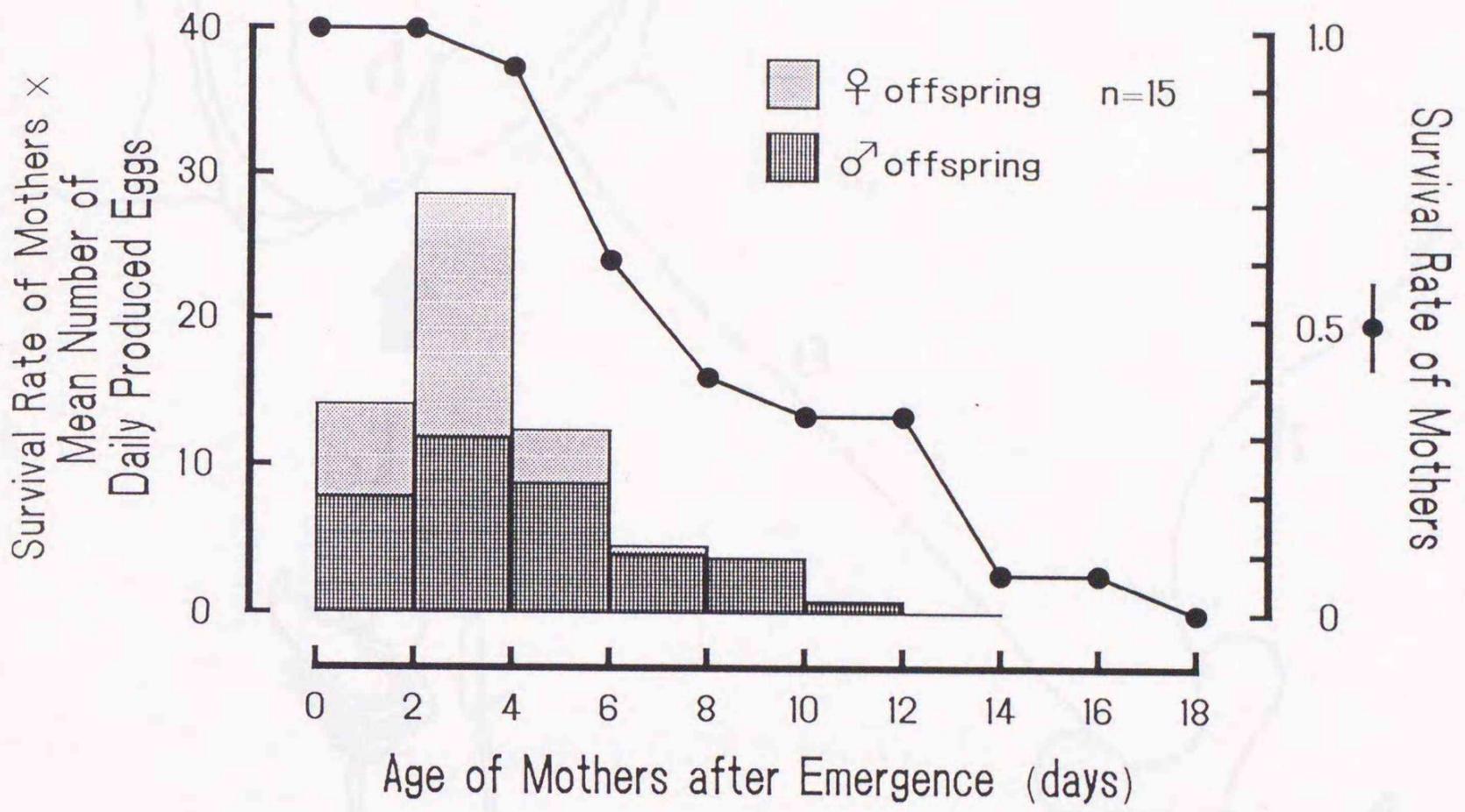


図7 二重交尾実験 I における雌の繁殖・生存スケジュール

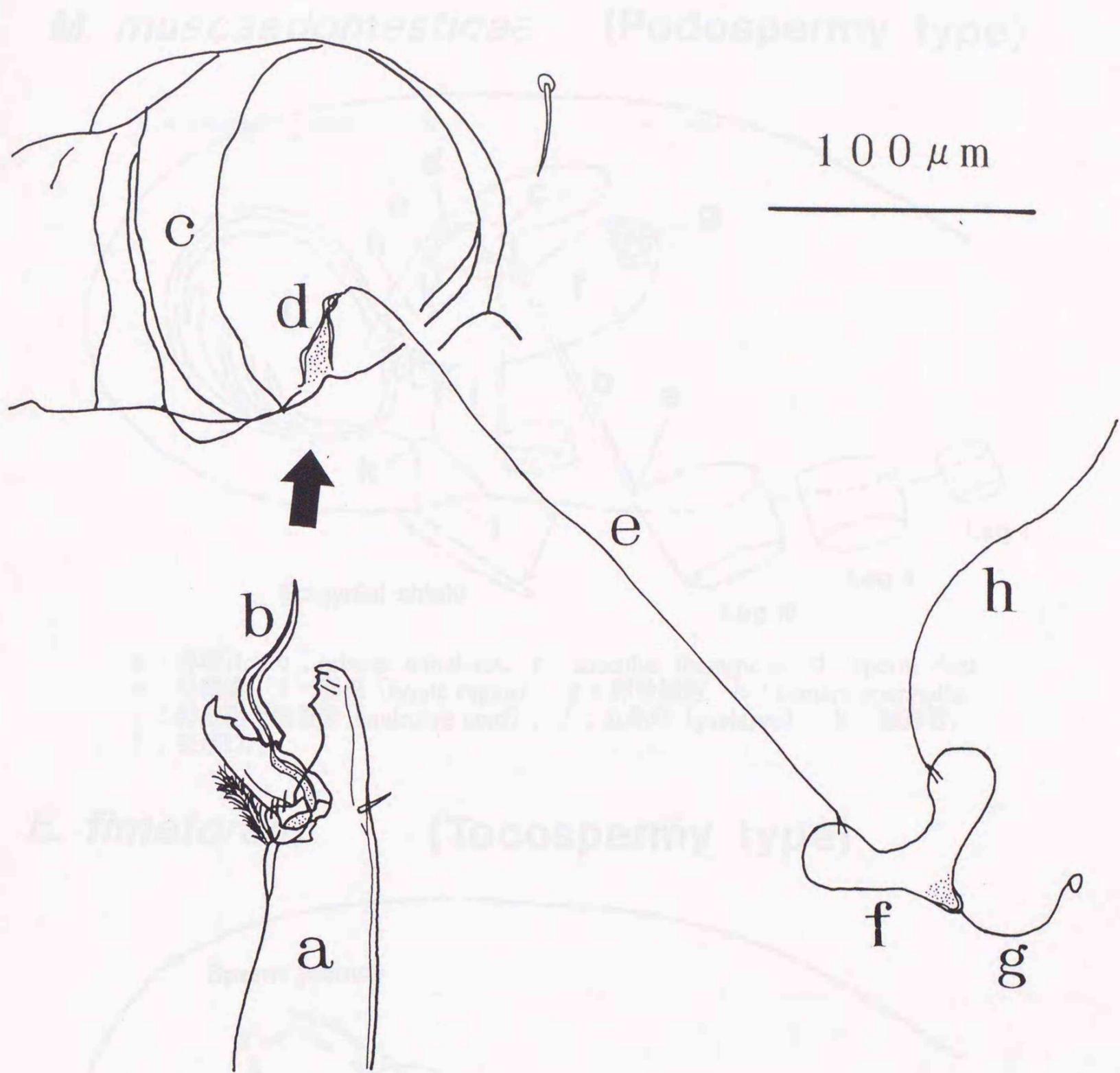
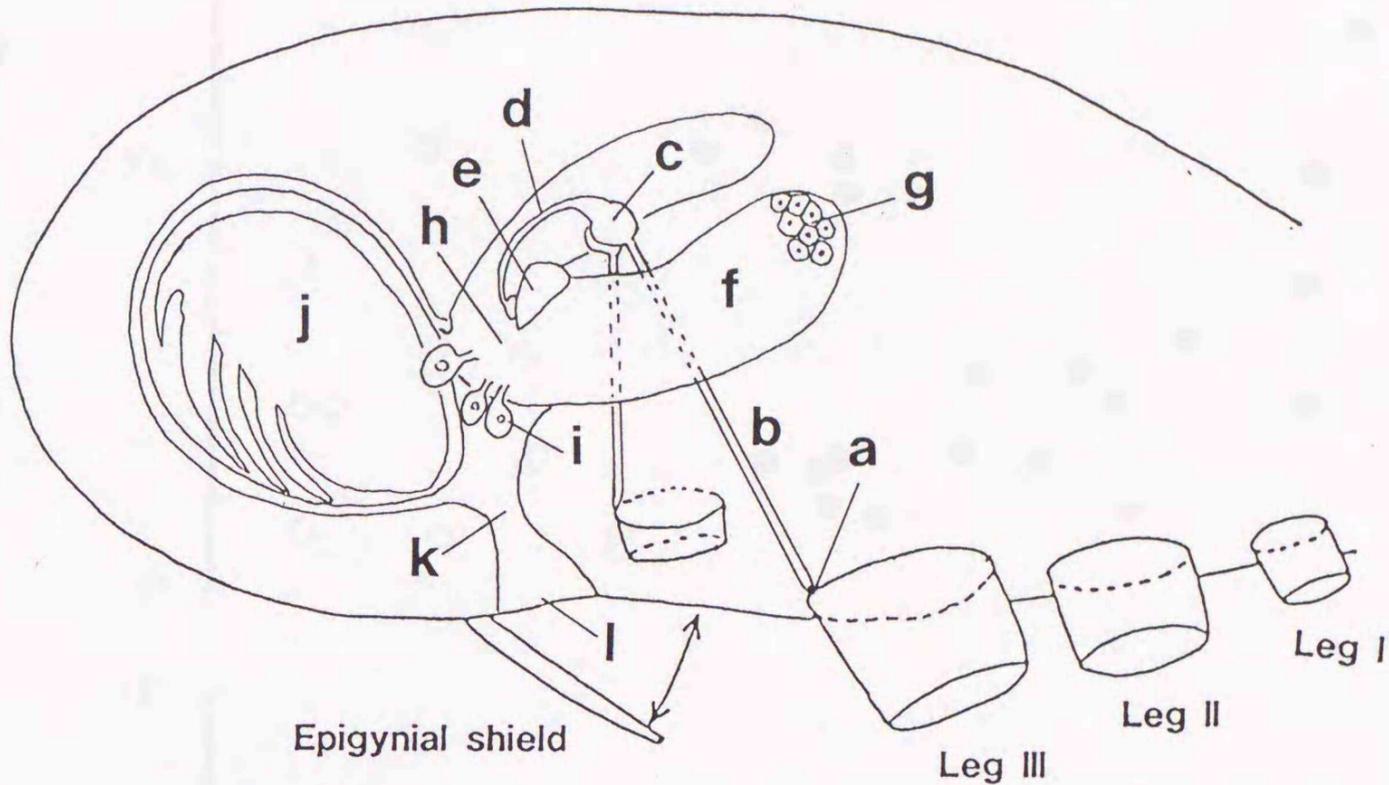


図8 ハエダニ雌雄の生殖器官

- a : 雄の鈇角. b : 担精指. c : 雌の第Ⅲ脚基節. d : 導精孔
 e : tubulus annulatus. f : sacculus foemineus
 g : sperm duct. h : もう一方の第Ⅲ脚からのtubulus annulatus

M. muscaedomesticae (Podospermy type)



a : 導精孔. b : tubulus annulatus. c : sacculus foemineus. d : sperm duct.
 e : 受精囊. f : 卵巢 (lyrate organ). g : 卵母細胞. h : camera spermatis.
 i : 卵細胞と栄養索 (nutritive cord). j : 成熟卵 (prelarva). k : 輸卵管.
 l : 生殖口.

E. fimetorum (Tocospermy type)

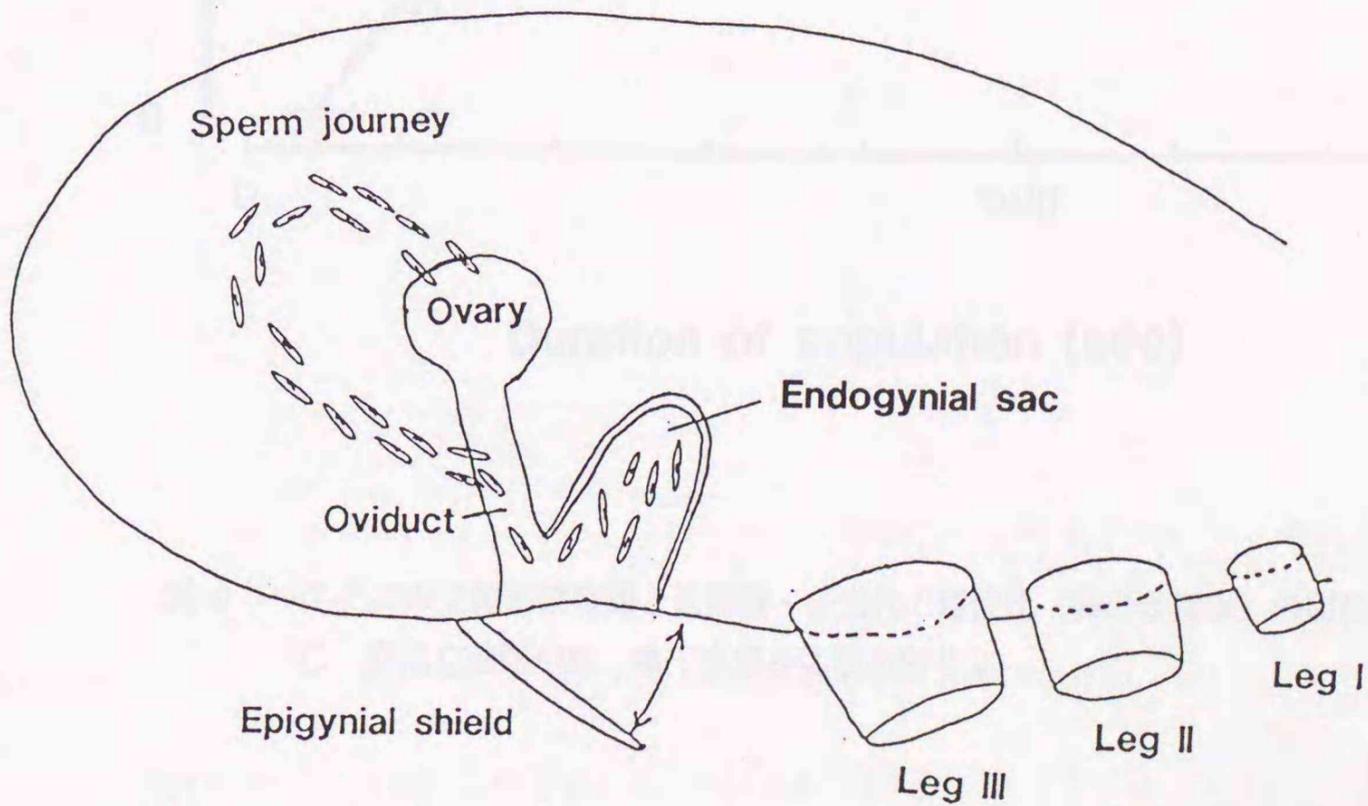


図9 ハエダニ (上) とヤドリダニ (下) の雌生殖器系の模式図

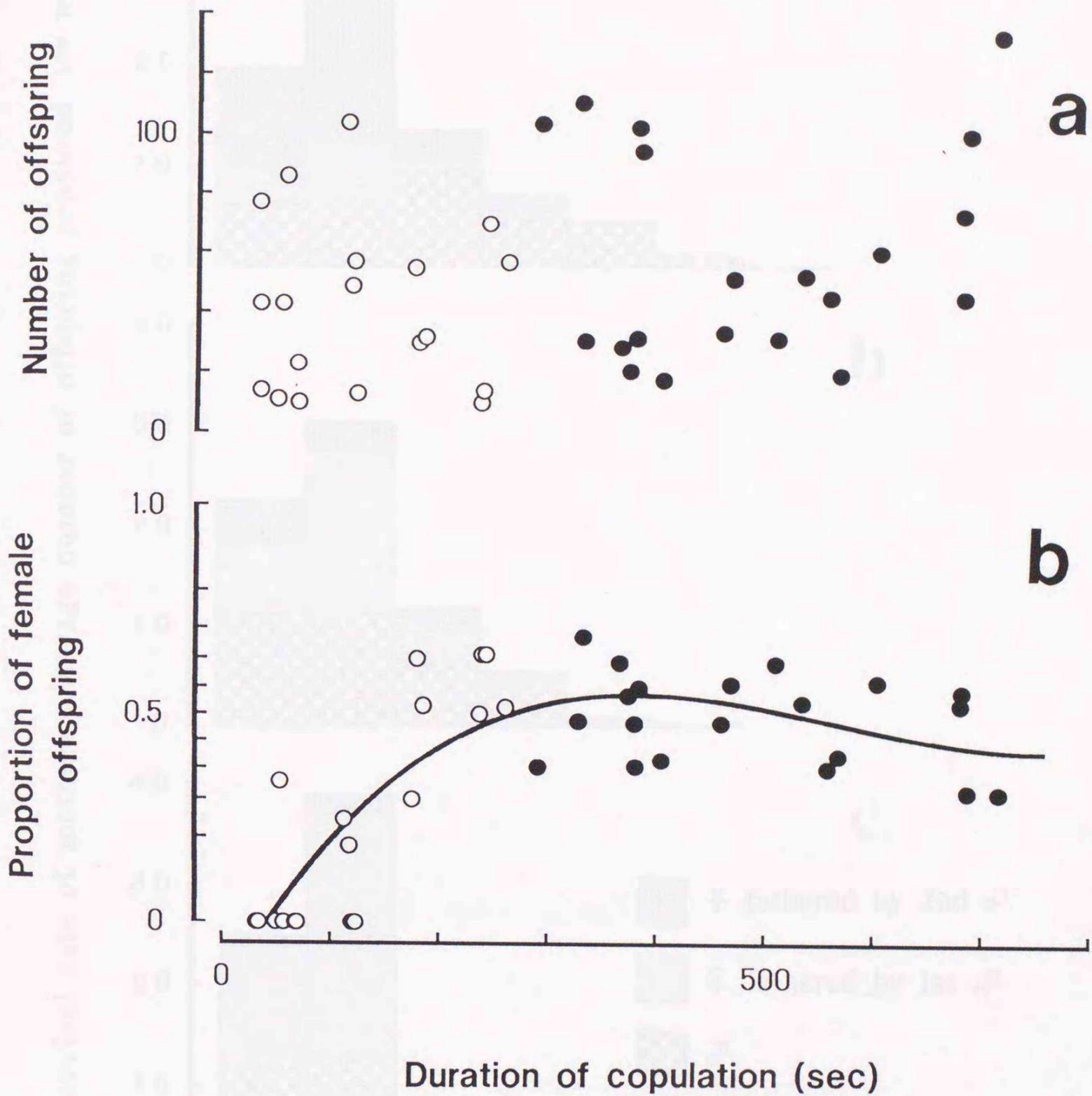


図10 ハエダニの交尾継続時間と産卵数・子世代の雌性比（卵の受精率）の関係
 ○：交尾を強制中断。 ●：交尾を強制中断せず。

Survival rate of mothers • Average number of offspring produced per mother

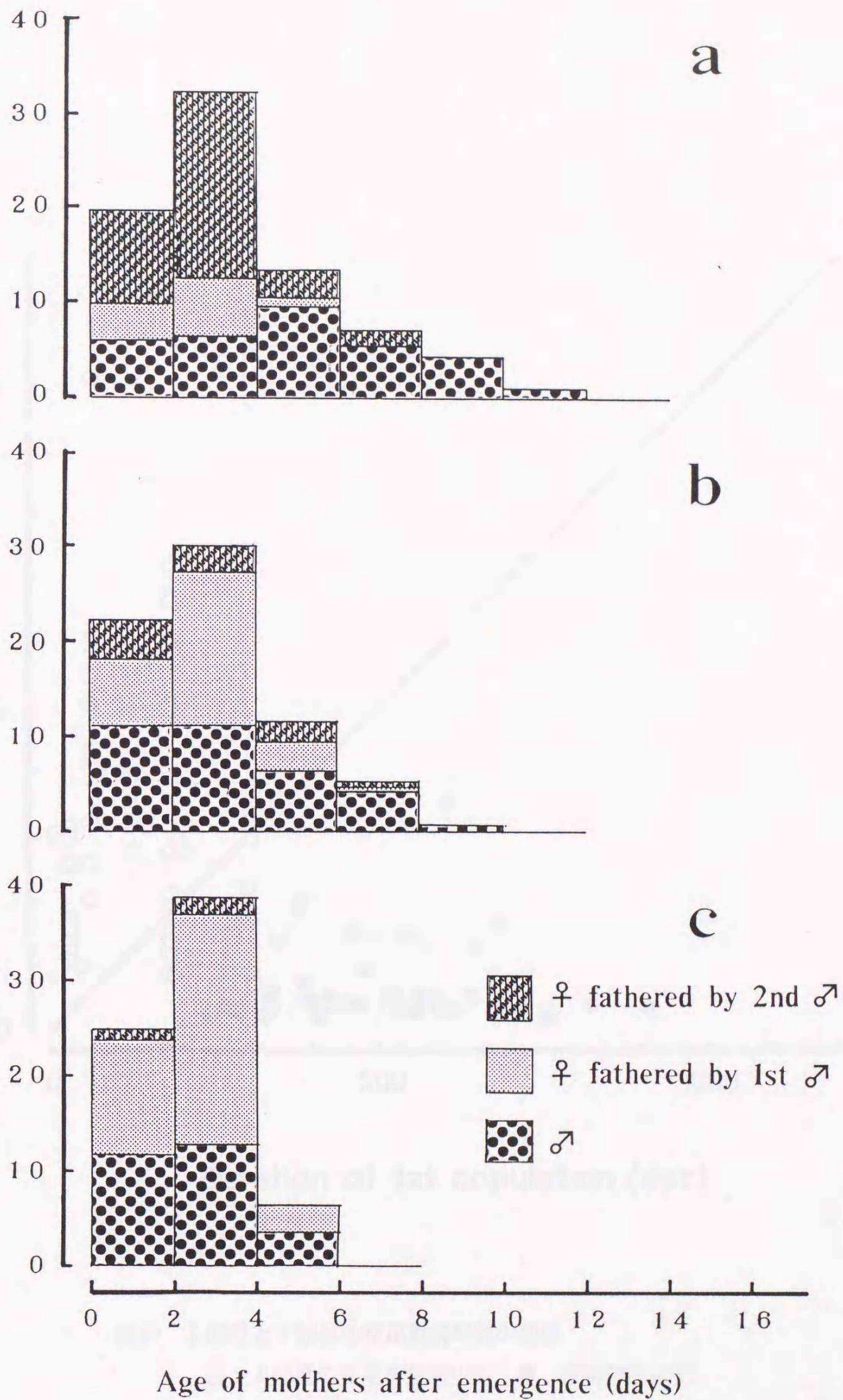


図11 ハエダニの二重交尾実験Ⅱにおける雌の繁殖・生存スケジュール

- a : 最初の交尾を約1分間で強制中断 (Aグループ)
 b : " 3 " (Bグループ)
 c : " 5 " (Cグループ)

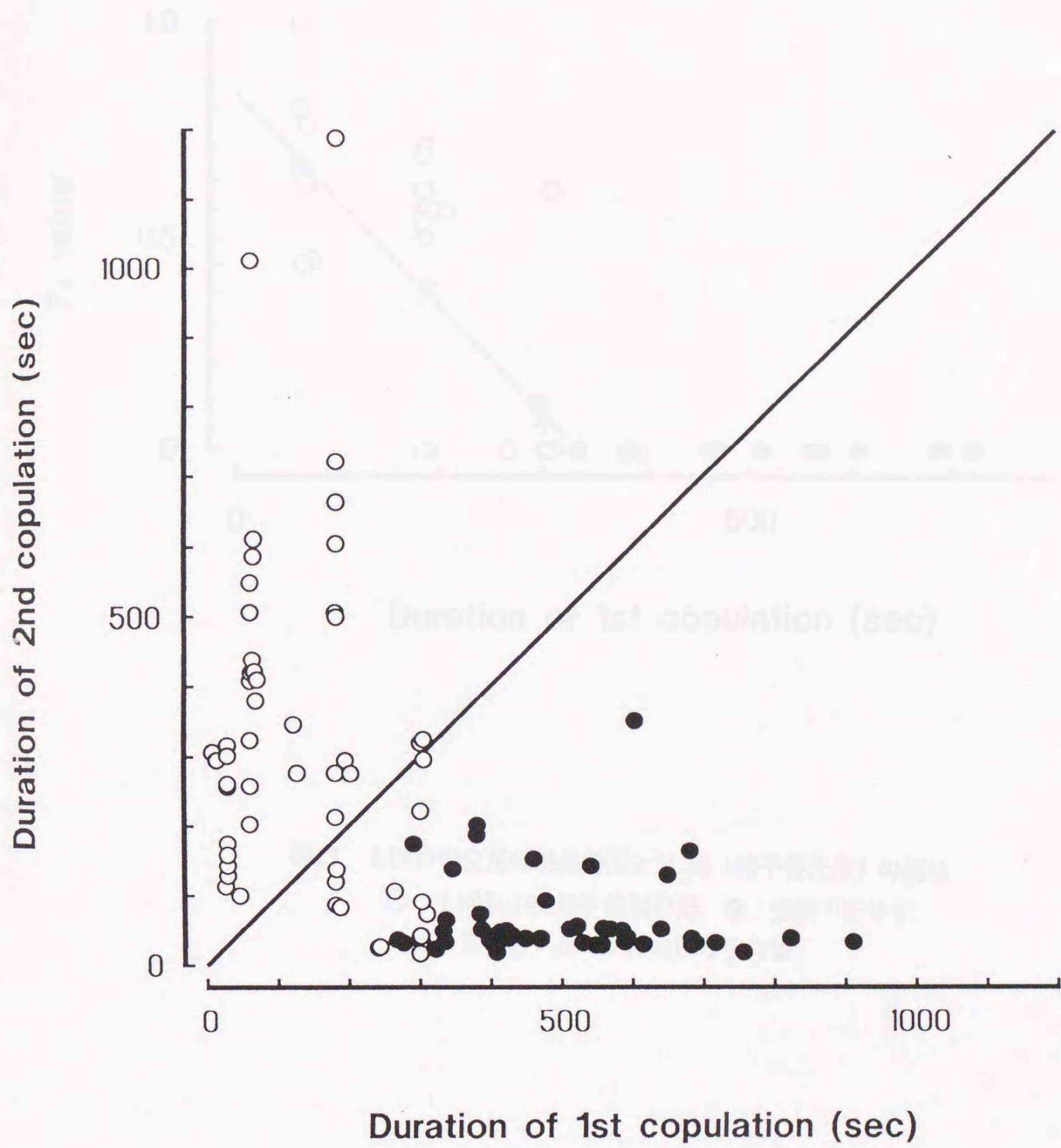


図12 1回目と2回目の交尾継続時間の関係
 ○ : 1回目の交尾を強制中断. ● : 強制中断せず.

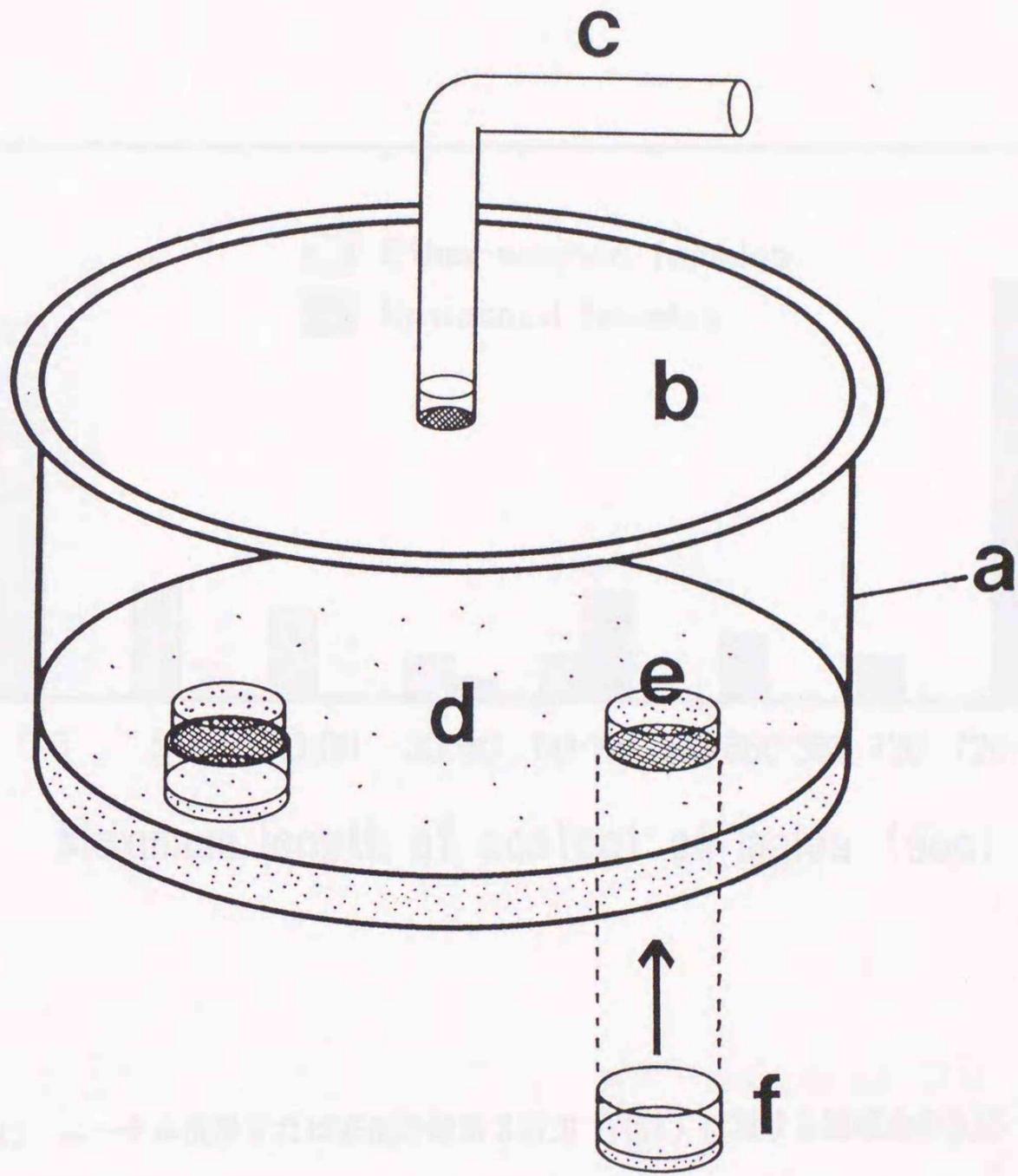


図14 誘引物質検出用生物検定容器 (olfactometer)

- a : ポリエチレン製main chamber. b : ポリプロピレン製のふた.
- c : 排気用塩ビ管. d : 石膏炭末床. e : 細かいメッシュをはった窓.
- f : 着脱式サンプルホルダー (石膏炭末床つき).

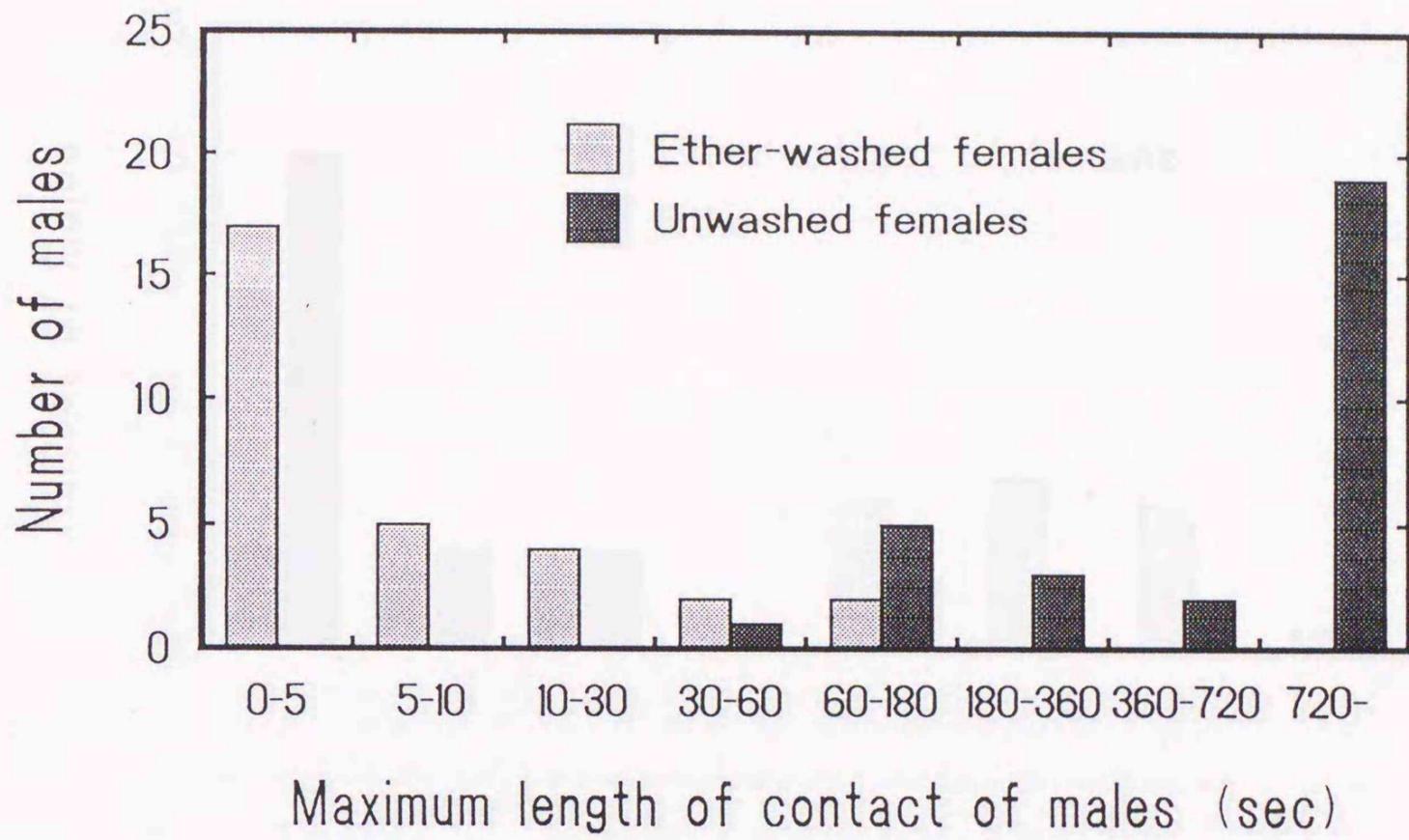


図15 エーテル洗浄または非洗浄雌第2若虫（死体）に対する雄成虫の反応

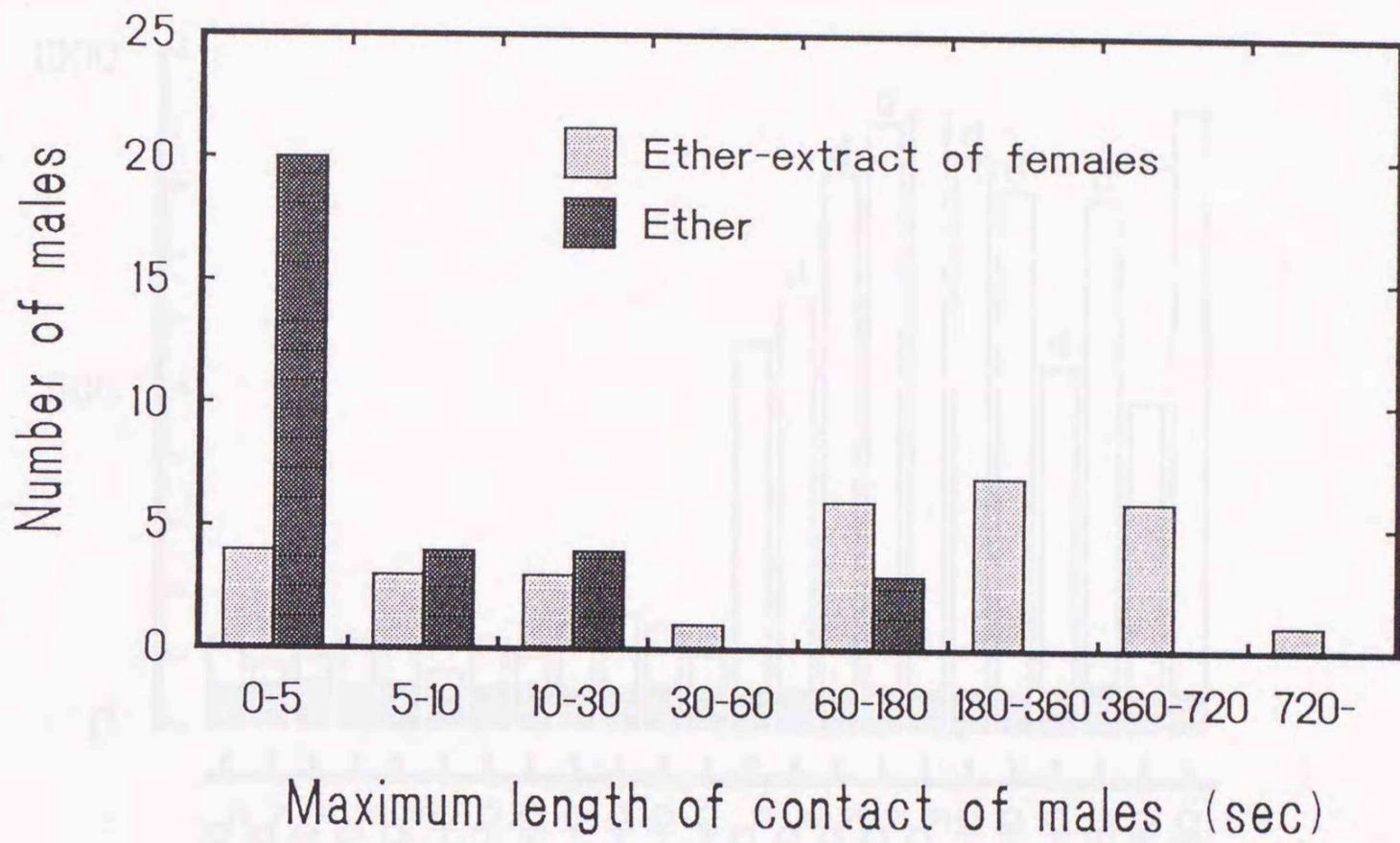


図16 雌第2若虫のエーテル抽出物とエーテル（対照）に対する雄成虫の反応

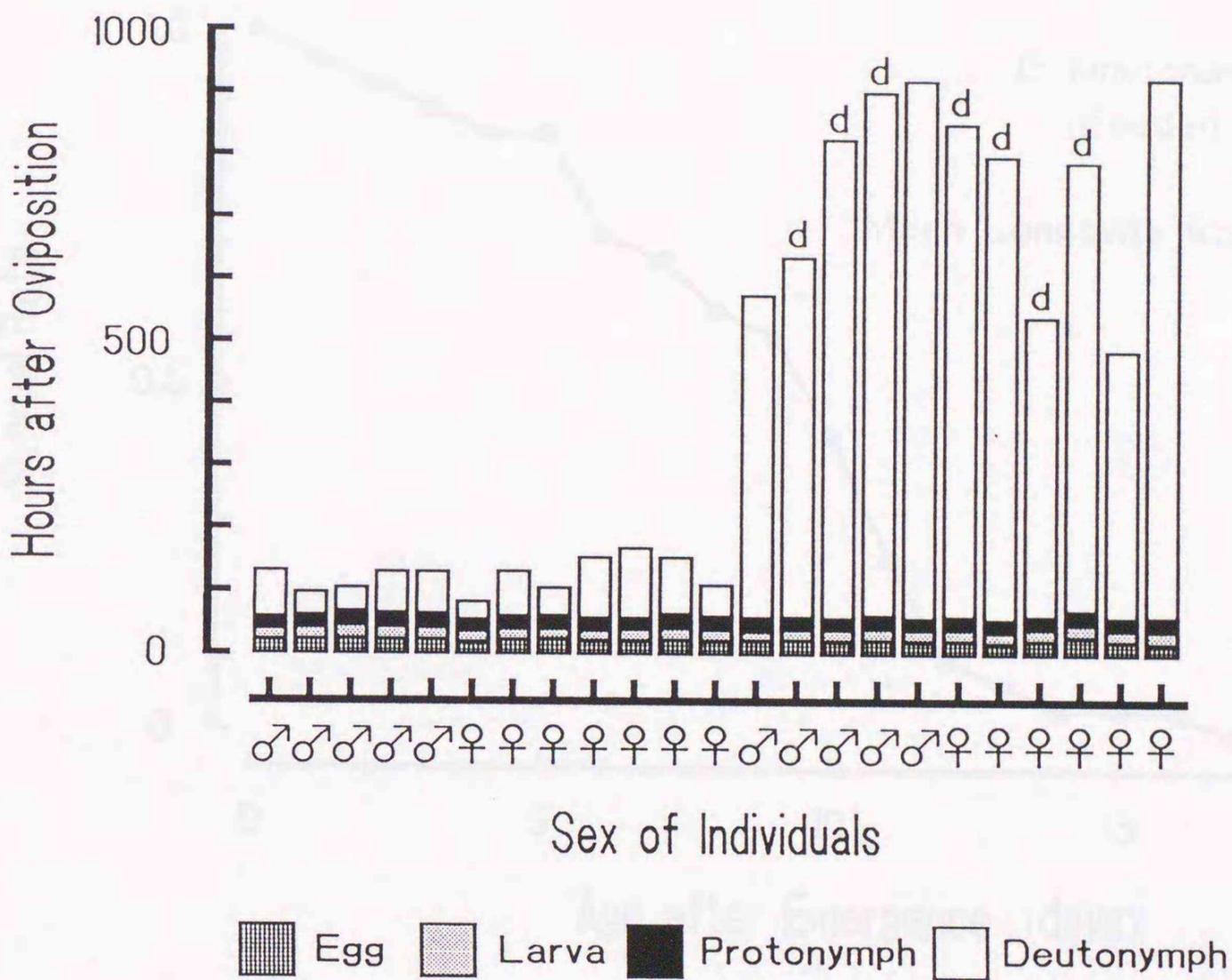


図17 ヤドリダニの发育速度

各バーはそれぞれ1個体の发育経過を示す

「d」は脱皮せずに死亡したことを示す

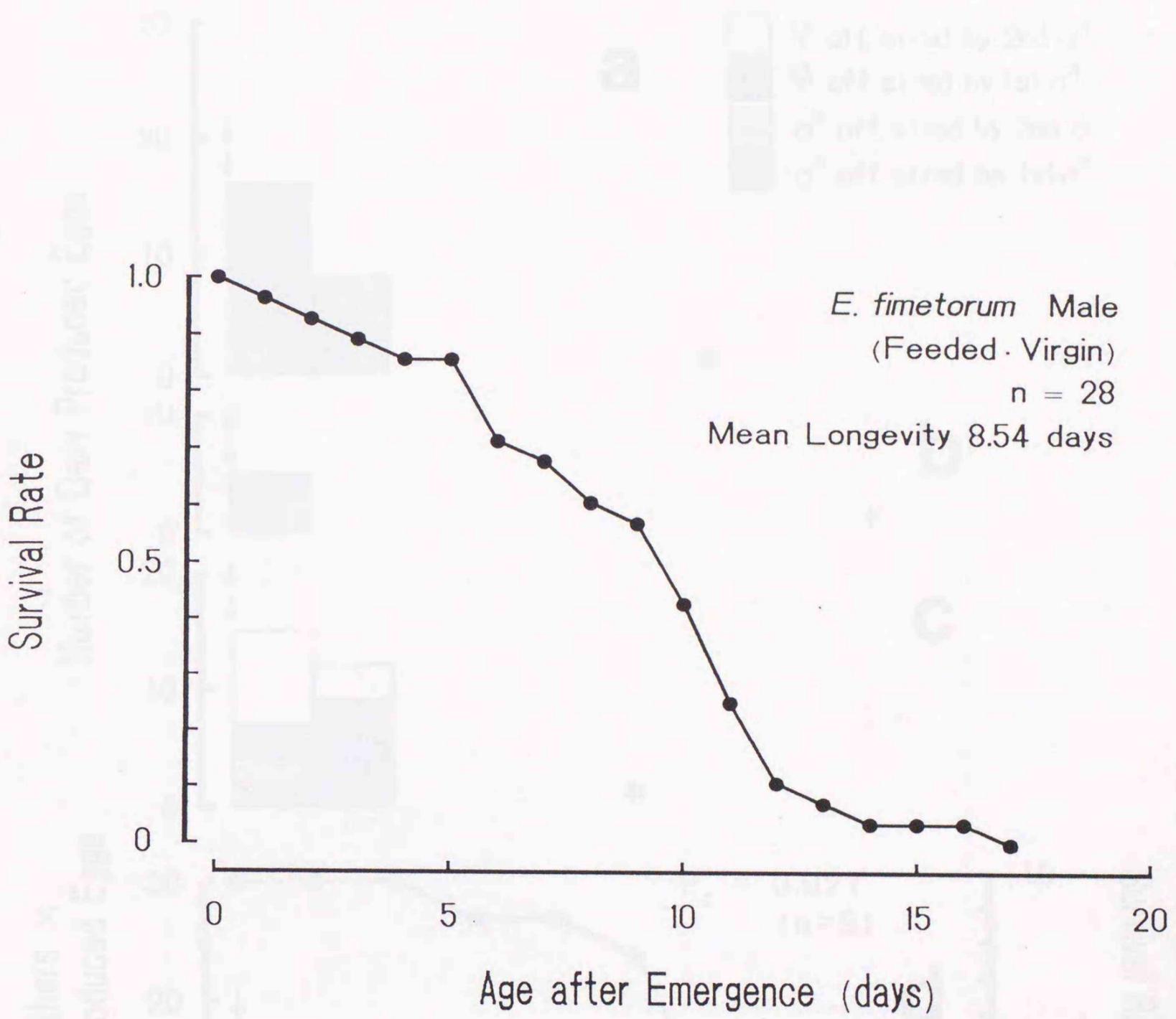


図18 ヤドリダニ雄成虫の生存曲線 (給餌・未交尾)

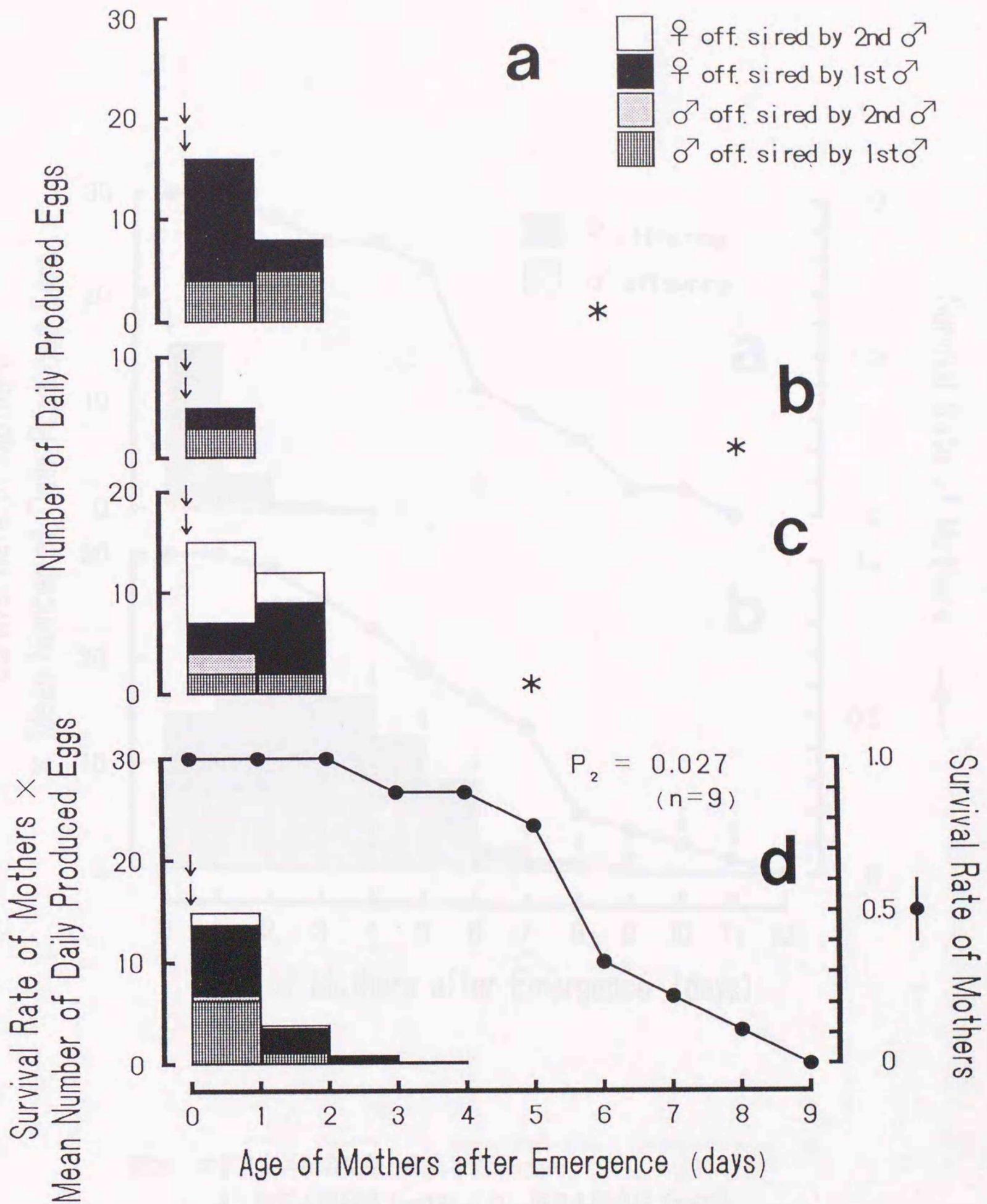


図19 ヤドリダニの精子競争 (Aグループ)

母親は成虫化初日に2回連続交尾. a~cは特徴的な母親3個体の例を,
dは供試9個体の平均を示す. 図中の矢印は1回の交尾を,
*は母親の死亡日をあらわす. (以下同様)

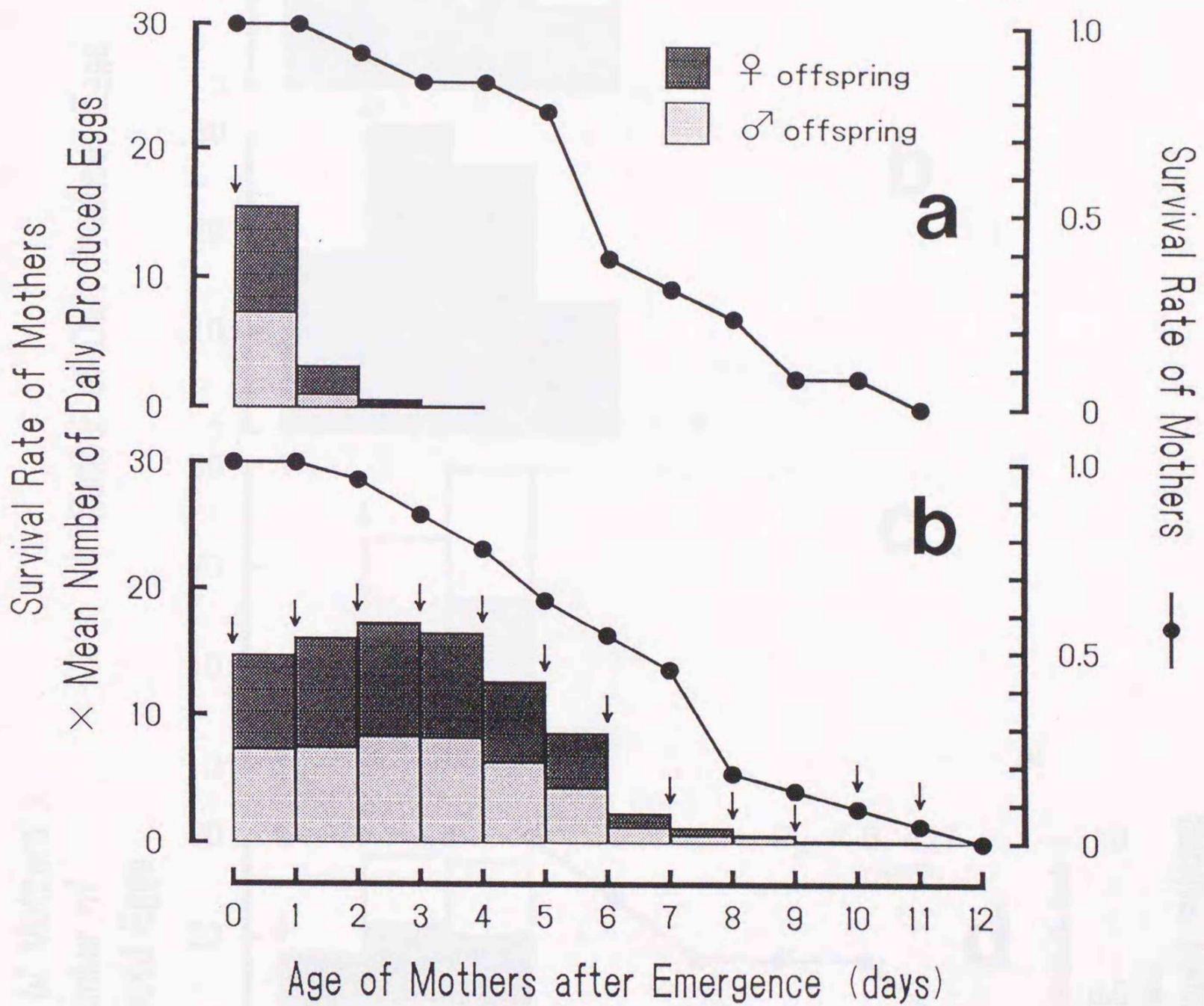


図20 ヤドリダニ雌の生存・繁殖スケジュール

a : 初日1回交尾 (n=13) . b : 毎日1回交尾 (n=22) .

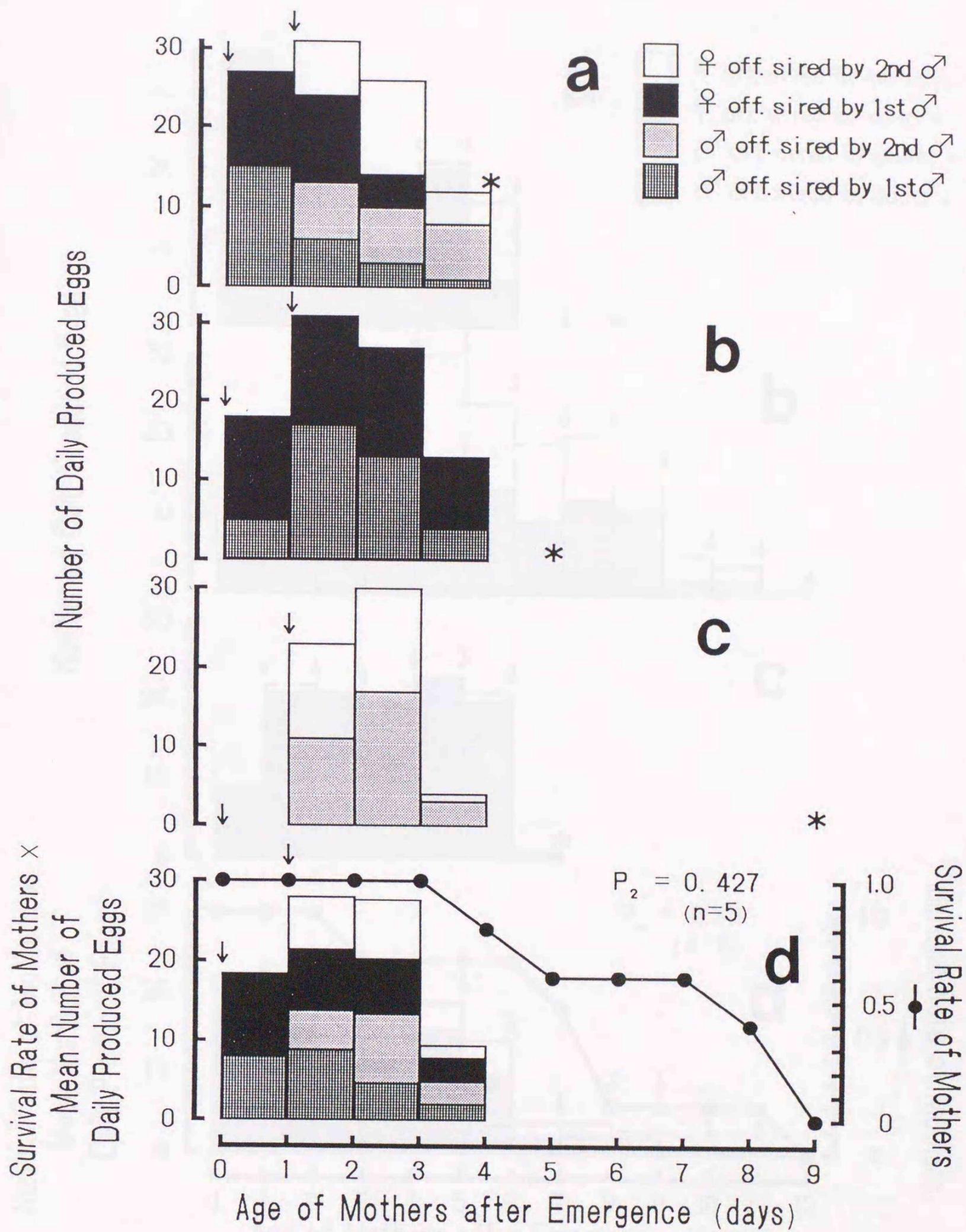


図21 ヤドリダニの精子競争 (Bグループ)
母親は成虫化初日と2日目に各1回交尾.

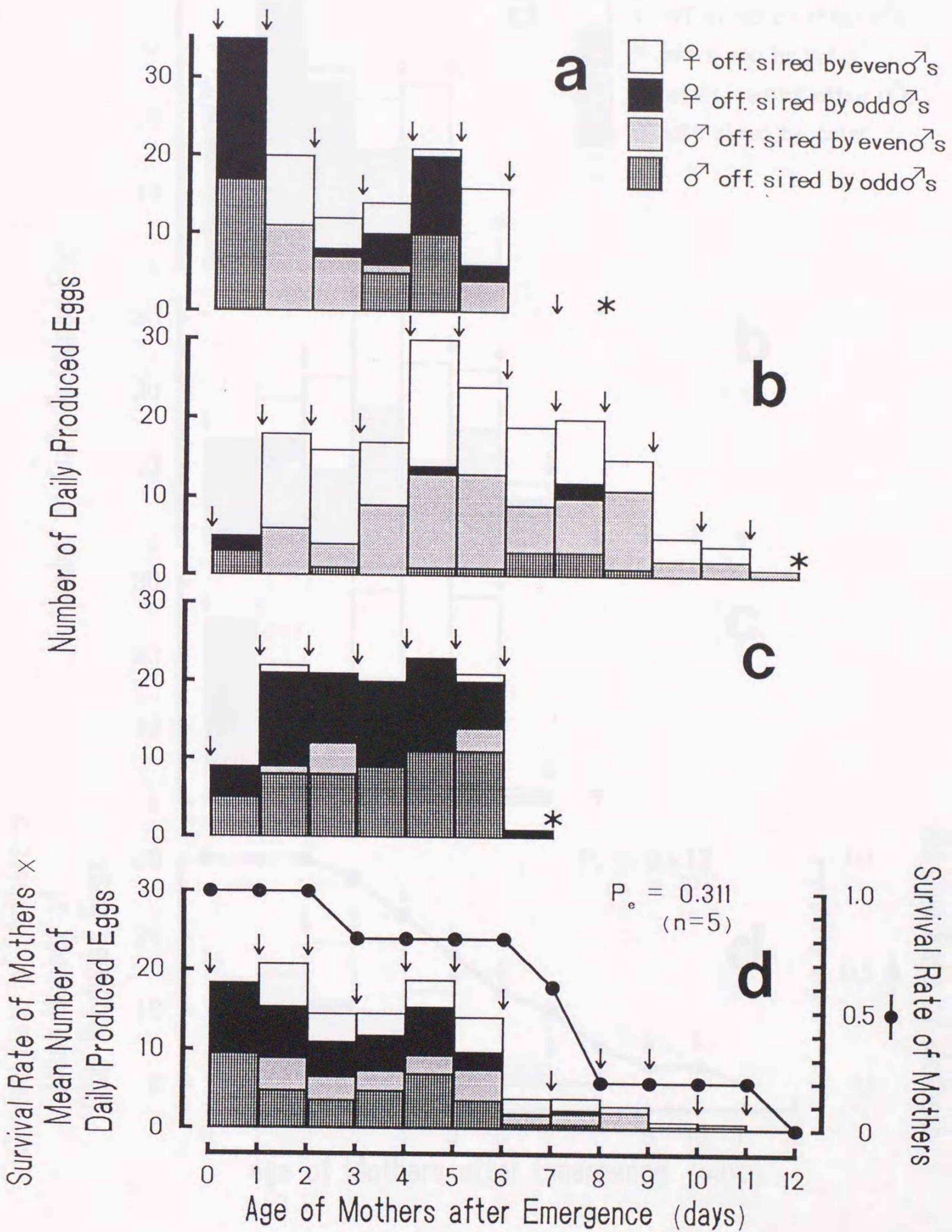


図22 ヤドリダニの精子競争 (Cグループ)

母親は毎日1回交尾 (奇数回目と偶数回目に異なる系統の雄を供試)。

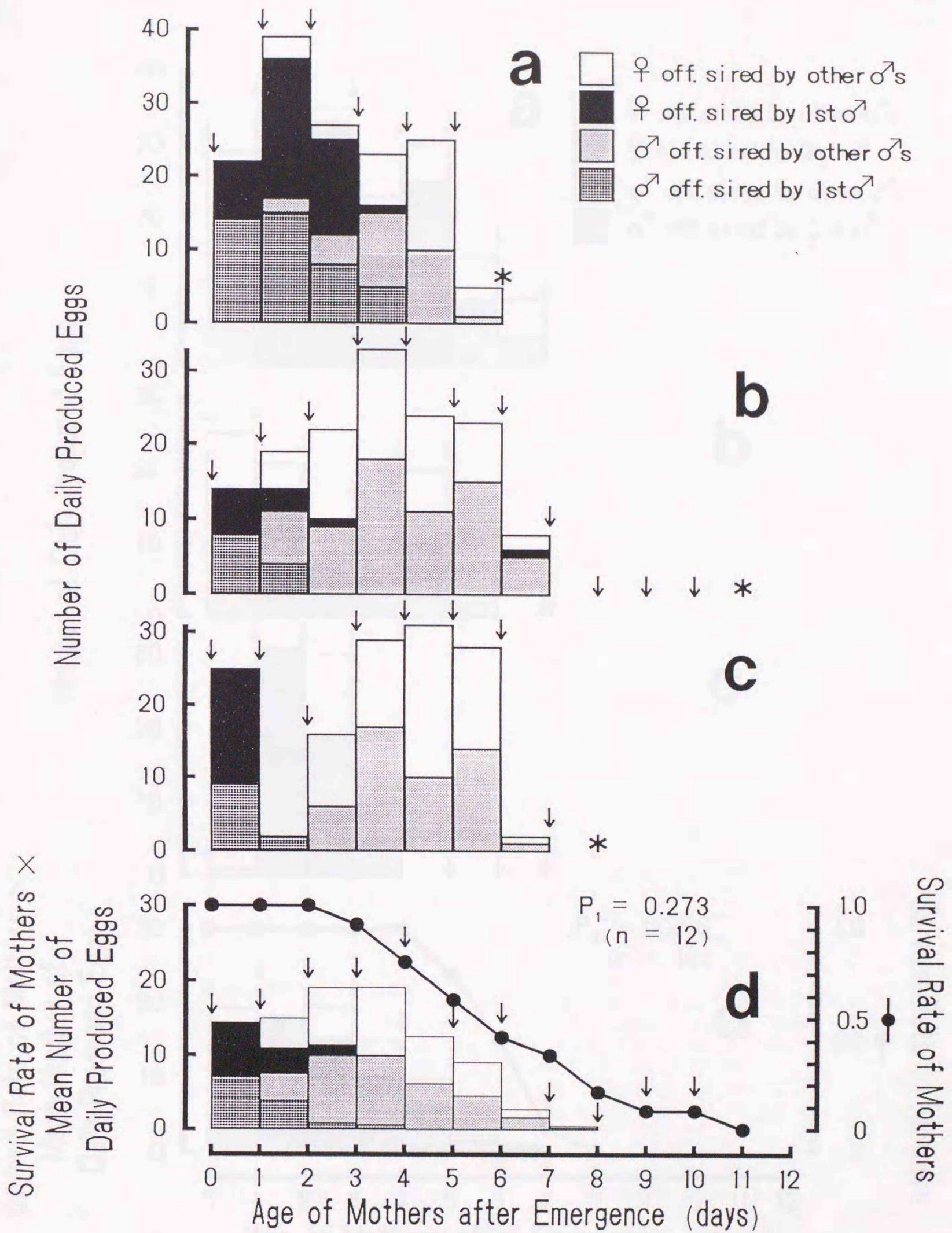


図23 ヤドリダニの精子競争 (Dグループ)

母親は毎日1回交尾 (最初の雄だけが異なる系統)。

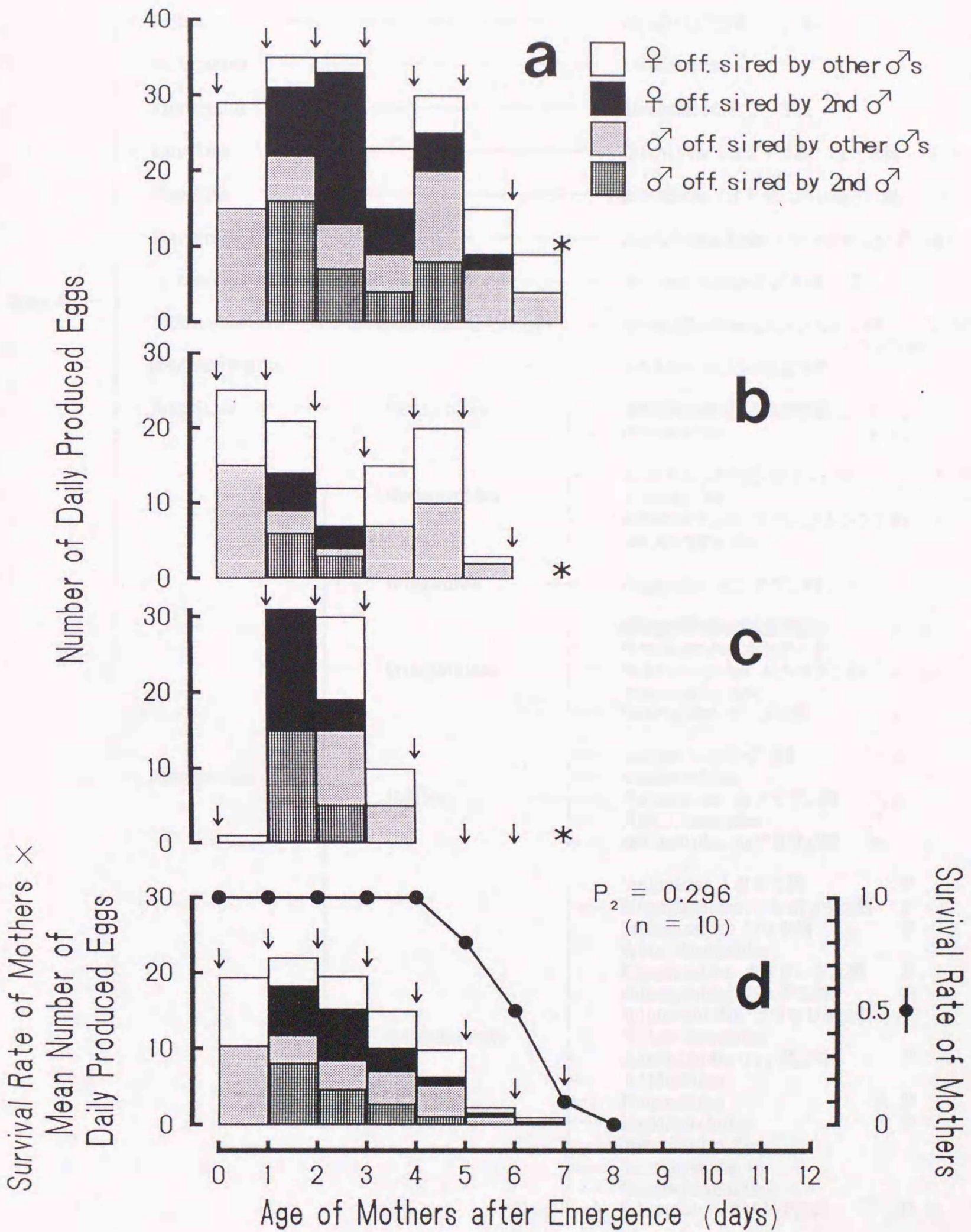


図24 ヤドリダニの精子競争 (Eグループ)

母親は毎日1回交尾(2番目の雄だけが異なる系統)。

Order	Suborder	Superfamily	Family		
Gamasida	Sejina		Sejidaeなど3科	T V	
	Arctacarina		Arctacaridae		
	Microgynina		Microgyniidae	T	
	Epicriina		Epicriidae (ユメダニ科) など2科	T V	
	Uropodina		Uropodidae (イトダニ科) など6科	T V	
	Diarthrophallina		Diarthrophallidae (クロツヤムシダニ科)		
	Cercomegistina		Cercomegistidaeなど4科	T	
	Antennophorina	Antenophoroideaなど6上科	Antennophoridae(ムシノリダニ科)	T V	
	Heterozerconina		Heterozerconidaeなど2科	など21科	
	Parasitina	Parasitoidea	Parasitidae	ヤドリダニ科	T R
			Pergamasidae		T R
	Rhodacaroidea	Rhodacaroidea	Rhodacaridae	コシボソダニ科	P R
			Ologamasidae		P R
			Digamasellidae	ヨコスジムシダニ科	P
			Laelaptonyssidae		
Veigaiioidea	Veigaiioidea	Veigaiidae	キツネダニ科	P	
Eviphidioidea	Eviphidioidea	Macrochelidae	ハエダニ科	P R	
		Parholaspidae	ホコダニ科		
		Pachylaelapidae	ダルマダニ科	P R	
		Megalolaelapidae			
Eviphididae		ヤリダニ科	P		
Ascoidea	Ascoidea	Ascidae	マヨイダニ科	P R	
		Antennoseiidae			
		Phytoseiidae	カブリダニ科	P R	
		Otopheidomenidae		P	
		Ameroseiidae	カザリダニ科	P	
Dermanyssina	Dermanyssina	Laelapidae	トゲダニ科	P	
		Haemogamasidae	アシボソダニ科	P	
		Dermanyssidae	ワクモ科	P	
		Hystriphonyssidae			
		Macronyssidae	オオサシダニ科	P	
		Rhinyssidae	ハナダニ科	P	
		Spinturnicidae	コウモリダニ科		
		Spelaeorhynchidae			
		Halarachnidae	ハイダニ科	P	
		Raillietidae			
		Entonyssidae		P	
		Ixodorhynchidae		P	
		Omentolaelapidae			
		Dasyponyssidae			
Manitherionyssidae					
Varroidae	ヘギイタダニ科	P R			

図25 中気門目 (Gamasida) の分類体系 (Woolley 1988による)
 交尾方法: T; tocospermy, P; podospermy. 精子: V; vacuolated type, R; ribbon type.

ワクモ亜目 (Dermanyssina)

その他のワクモ亜目 (laelapid type)

♀: sacculus foemineus
は中央に一つ
♂: irregular type
ribbon spermatozoa

カブリダニ科などの3科 (phytoseiid type)

♀: sacculus (spermatheca)
は左右の導精孔下に
一つずつ
♂: irregular type
ribbon spermatozoa

ヤドリダニ亜目 (Parasitina)

♀: tocospermy
♂: 鋏角に spermatotreme
が進化
fusiform type ribbon
spermatozoa

Podospermyの進化

♀: 精子取入れ口は第IIIま
たは第IV脚基部に移動
(導精孔の進化)
導精孔に精液を注入
精子受容システムが完成
♂: 鋏角に担精指
(spermatodactyl)が進化

背気門目 (Opilioacarida)

四気門目 (Holothyrida)

後気門目 (Ixodida)

ヤドリダニ亜目とワクモ亜

目以外の中気門目 (Gamasida)

♀: 塊状で、栄養供給部と卵細胞形
成部に二分した卵巢
輸卵管は一本
tocospermy
精子は♀の組織を貫通し、体
腔中を移動して卵巢に到達
♂: ribbon type spermatozoa
生殖口は首の付け根に移動

♀: 管状で、脂肪体から卵黄前駆体を
供給される卵巢
輸卵管は一对
媒精は胴体腹面中央の生殖口に精包
を挿入 (tocospermy)
精子は輸卵管をさかのぼって卵巢
に到達
♂: vacuolated type spermatozoa
生殖口は胴体腹面中央
鋏角は交尾のために変形せず

図26 単毛類における生殖器系と精子の進化的変化
(Alberti 1991による)



写真1 土壤線虫を捕食するハエダニ雌成虫



写真2 雌第2若虫（右）をガードするハエダニ雄成虫（左）



写真3 脱皮する雌第2若虫（下）と待機する雄成虫（上）



写真4 ハエダニの交尾（podospermy方式）
雄は脱皮直後の雌の腹下にもぐり込む



写真5 ハエダニ雌成虫のプレパレート標本



写真6 雌成虫体内の卵 (prelarva)
内部に六本足の幼虫 (頭が下) が見える

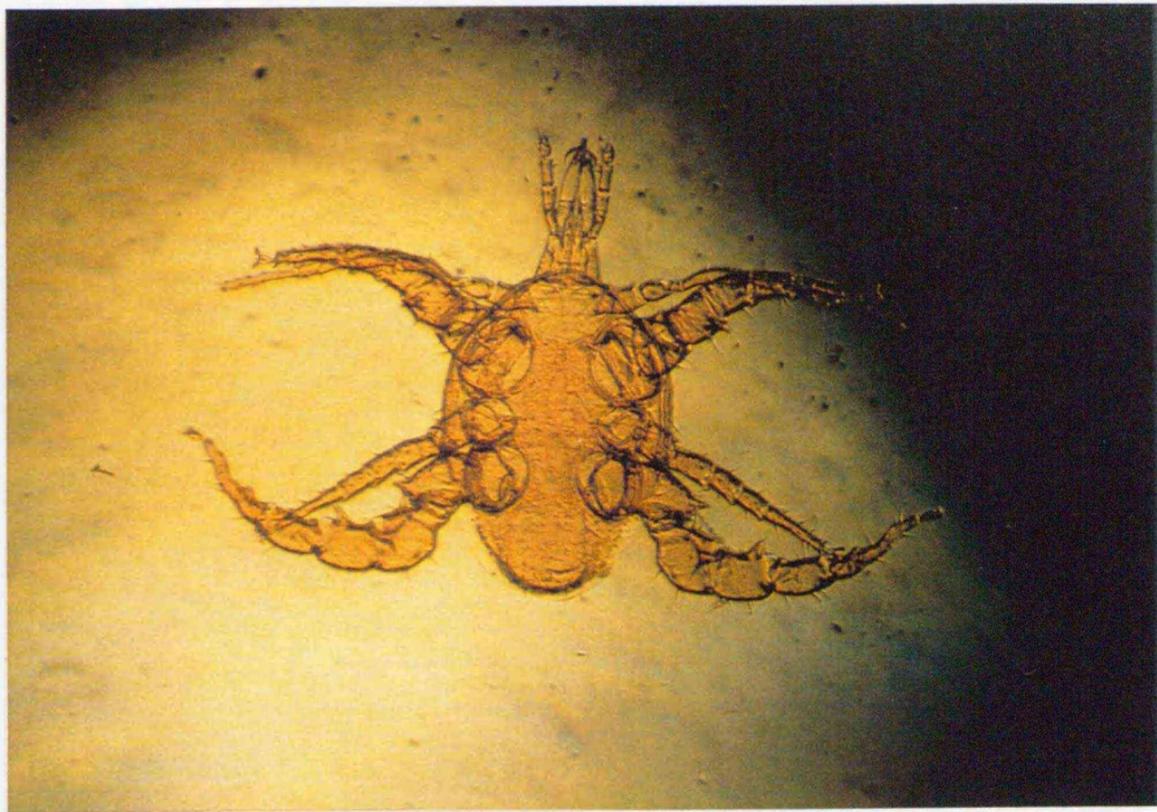


写真7 ハエダニ雄成虫のプレパレート標本



写真8 雄の鉗角と担精指（矢印）

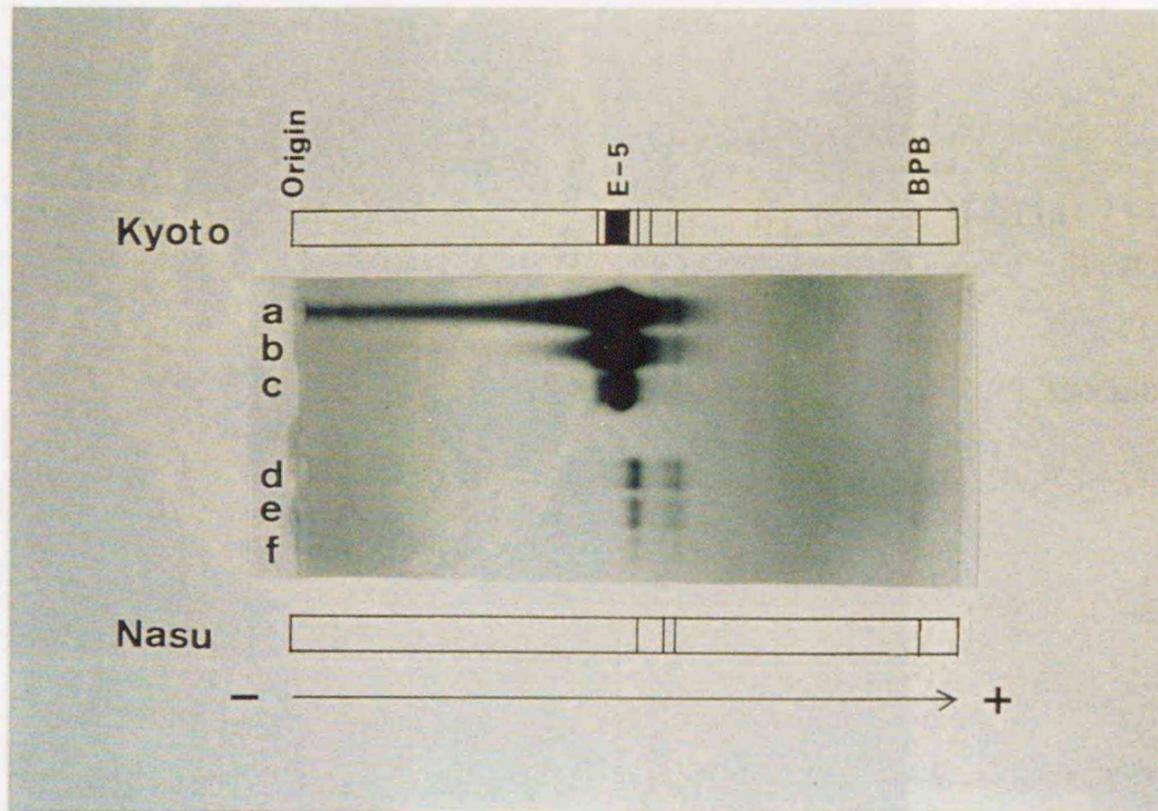


写真9 ハエダニ京都系・那須系のエステラーゼ・ザイモグラム

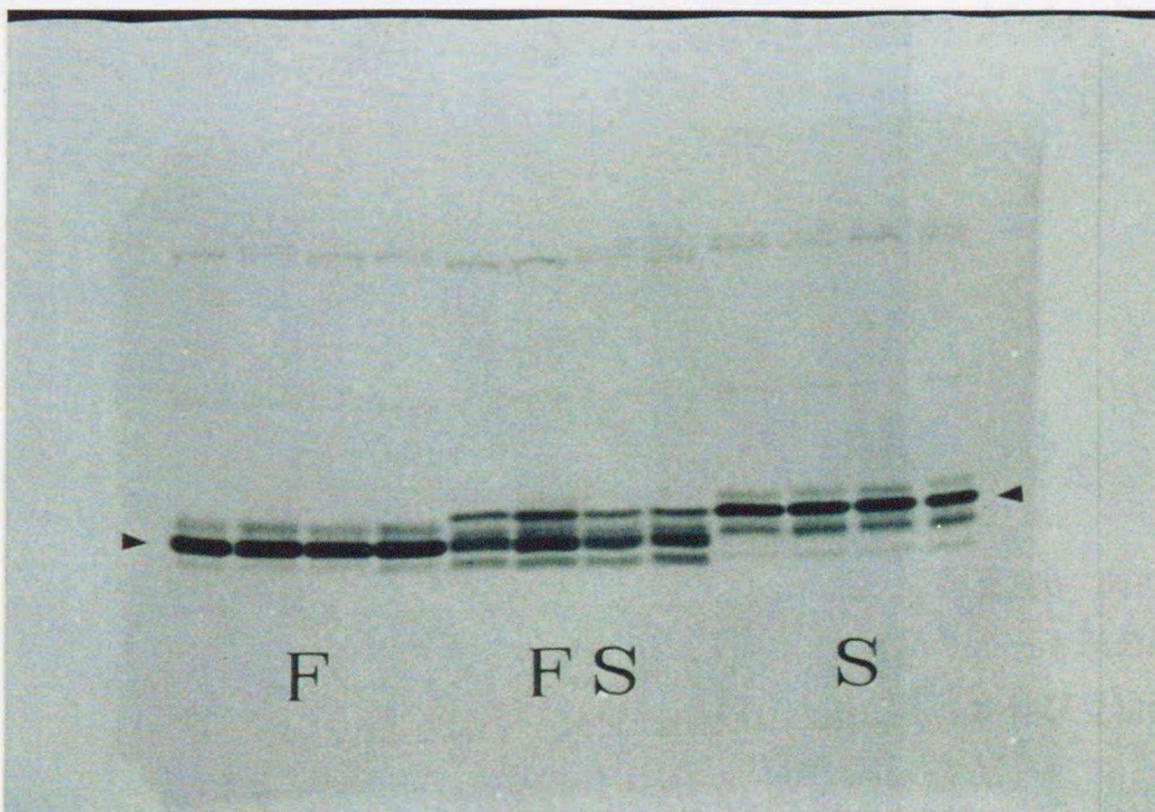


写真10 ヤドリダニF系(左)・S系(右)・ F_1 雑種(中央)のエステラーゼ・ザイモグラム
左右の三角印で示したのがそれぞれF, Sバンド

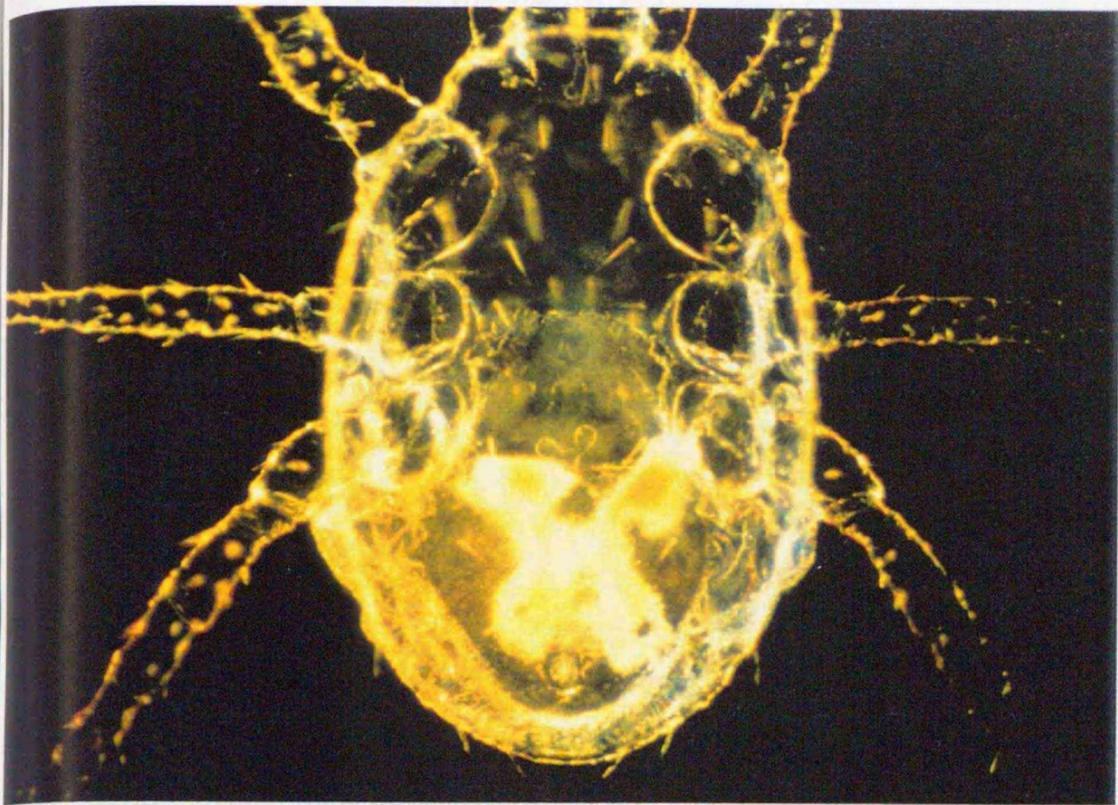


写真11a ハエダニ雌の生殖器官
(透徹処理後)
中央のハート形が
sacculus foemineus



写真11b ハエダニの生殖器官
(生体解剖写真)
V字型の卵巣 (lyrate organ)
V字の股部に受精囊
その手前にsacculus foemineus
V字の下部に未熟卵細胞
が見える

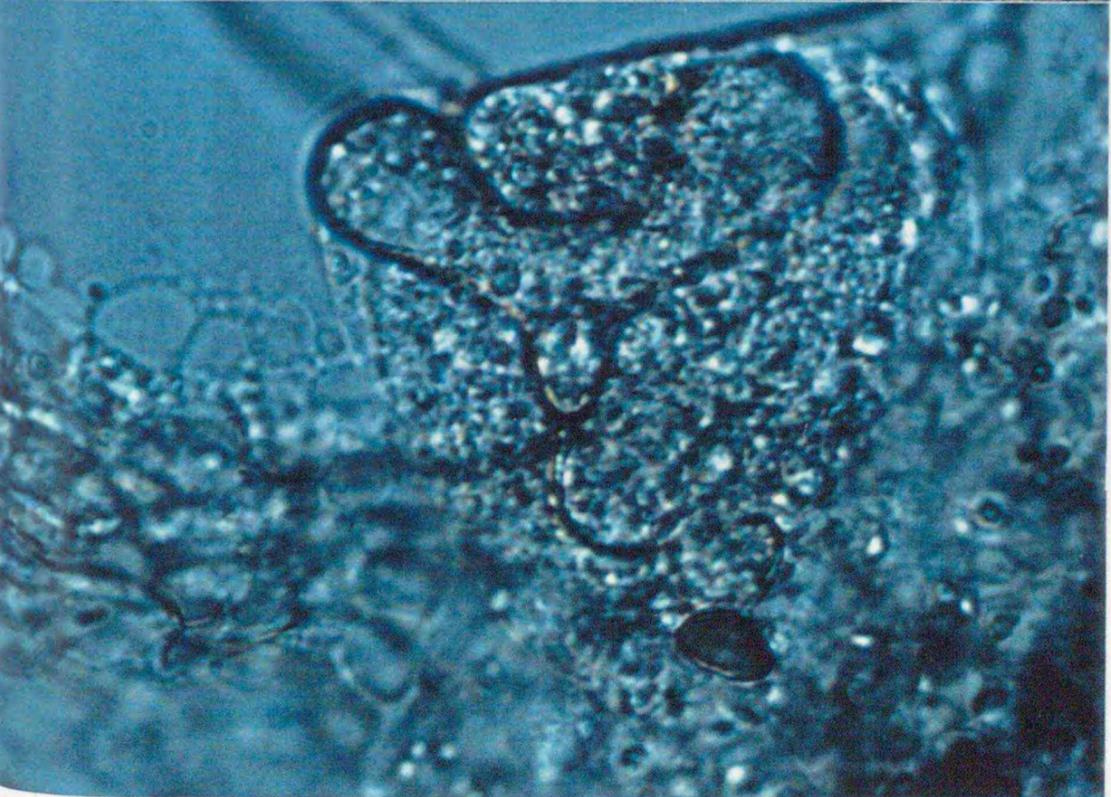


写真11c 同拡大
ハート形の尻部からsperm duct
が伸び受精囊の下部に接続する

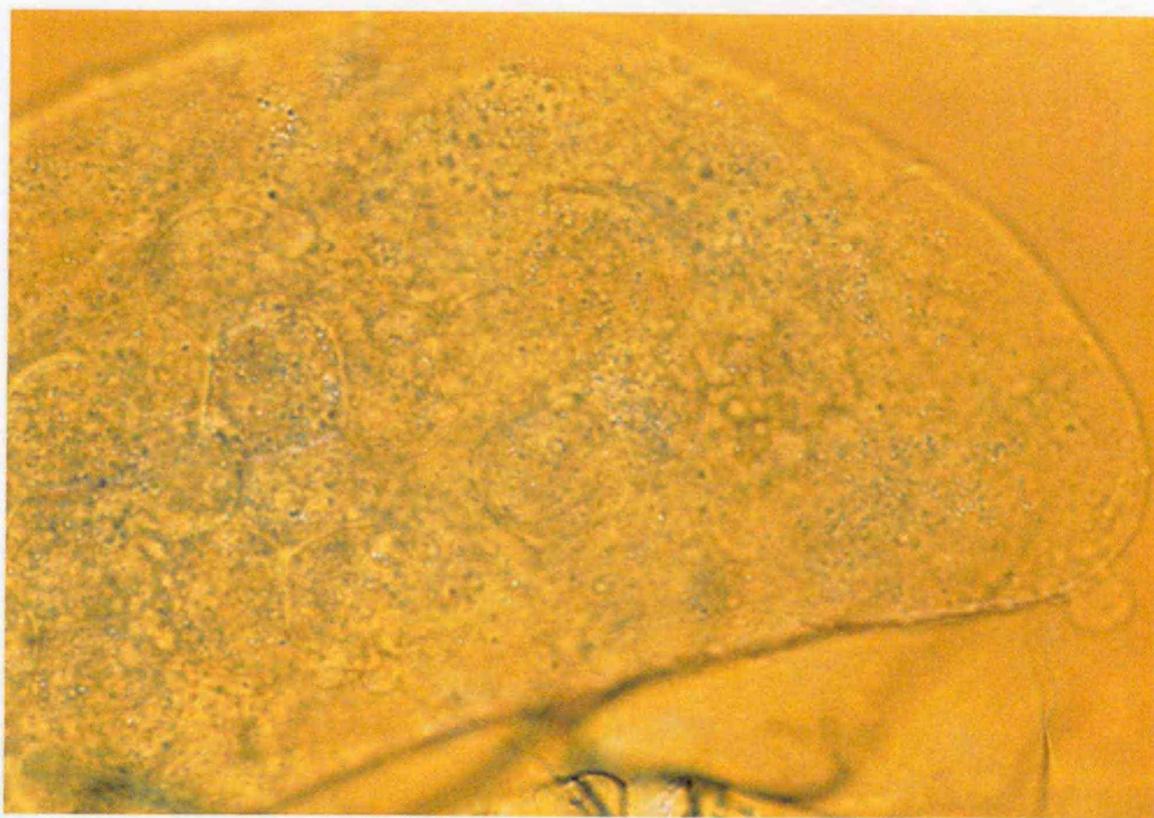


写真12 ハエダニ卵巢のnutrimentary part
syncytium (多角体) と卵母細胞が見える

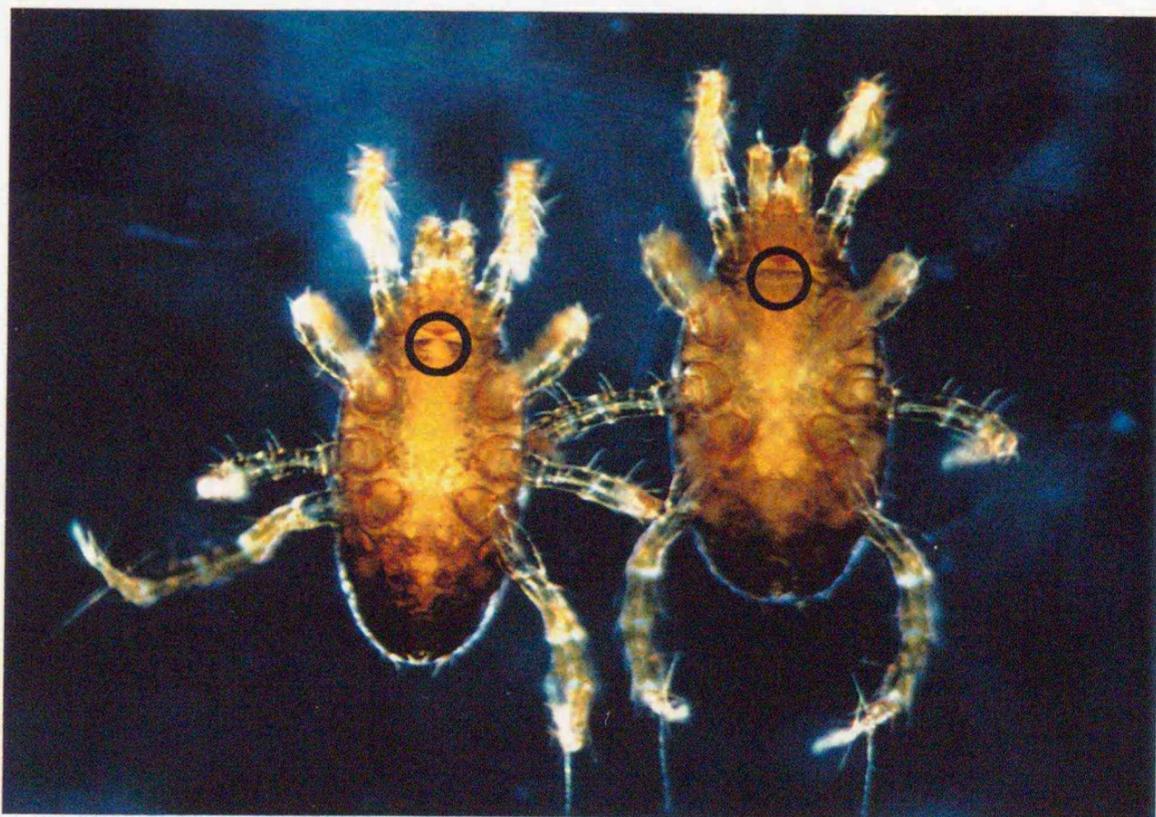


写真13 ヤドリダニの第2若虫期における性差 (左が雄, 右が雌)
円内に濃色の三角形にはさまれた淡色部が見られるのが雄



写真14 ヤドリダニの交尾 (tocospermy方式)
上が雌, 下が雄



写真15 ヤドリダニの精包摂食行動
右上が雄, 首のところに白い精包が見える

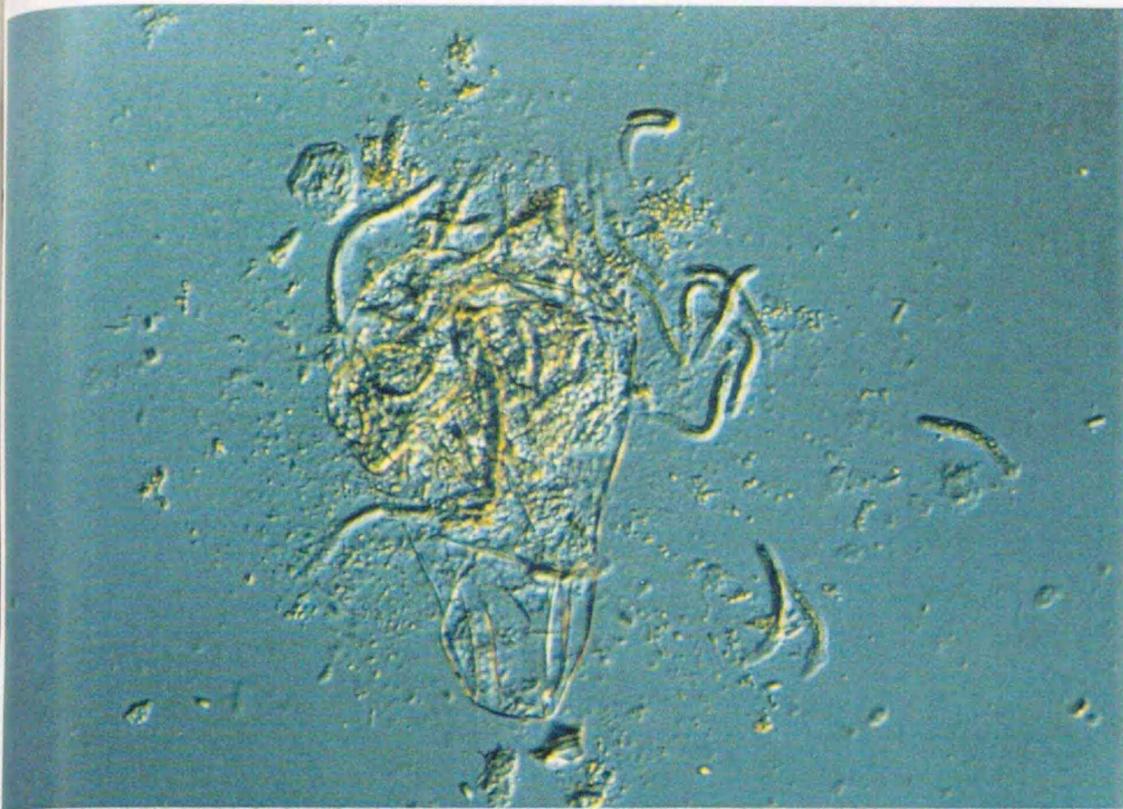


写真16a ヤドリダニの精包
雌のendogynial sacから
取りだしたもの
精包はendogynial sacと
同形・同大
線虫状の精子が飛びだしている

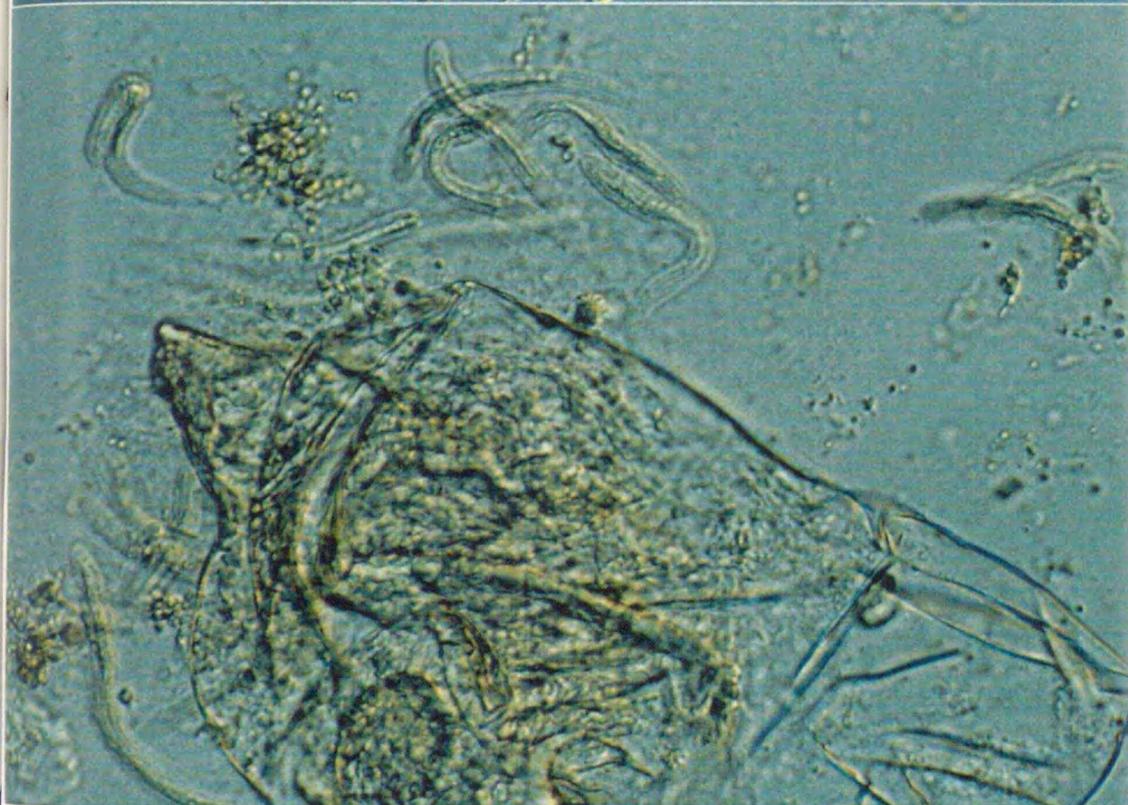


写真16b 同拡大

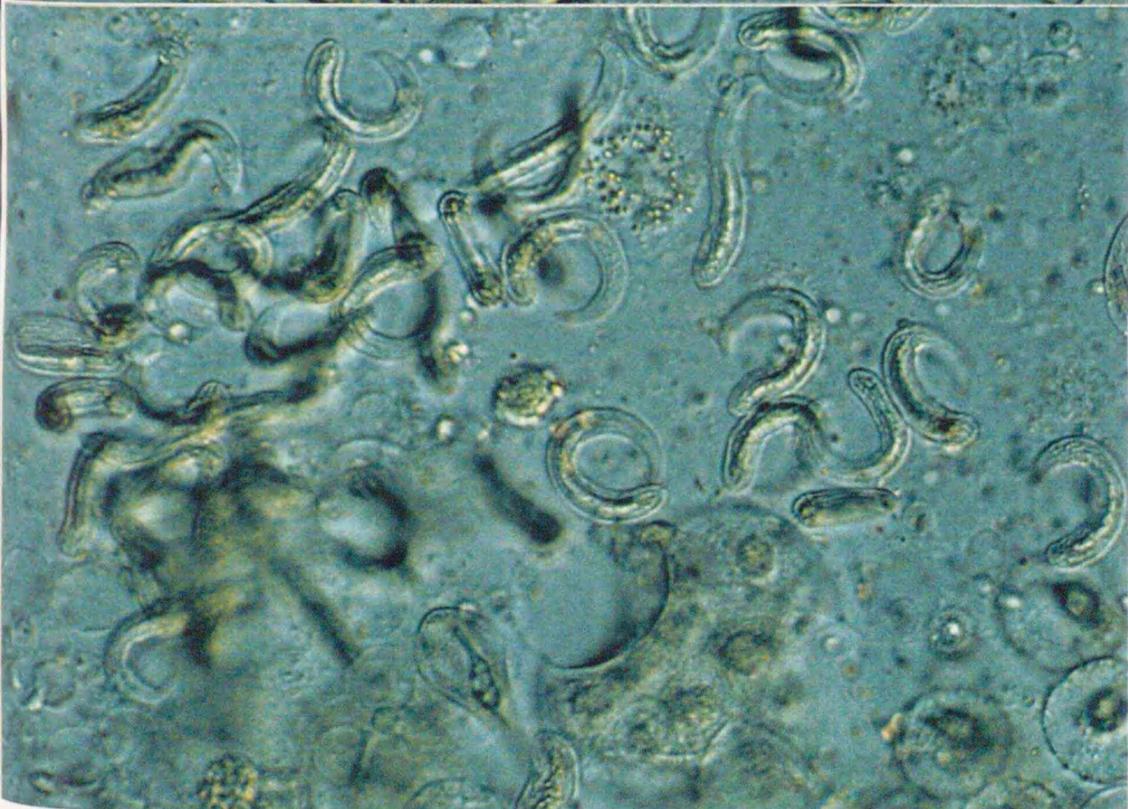
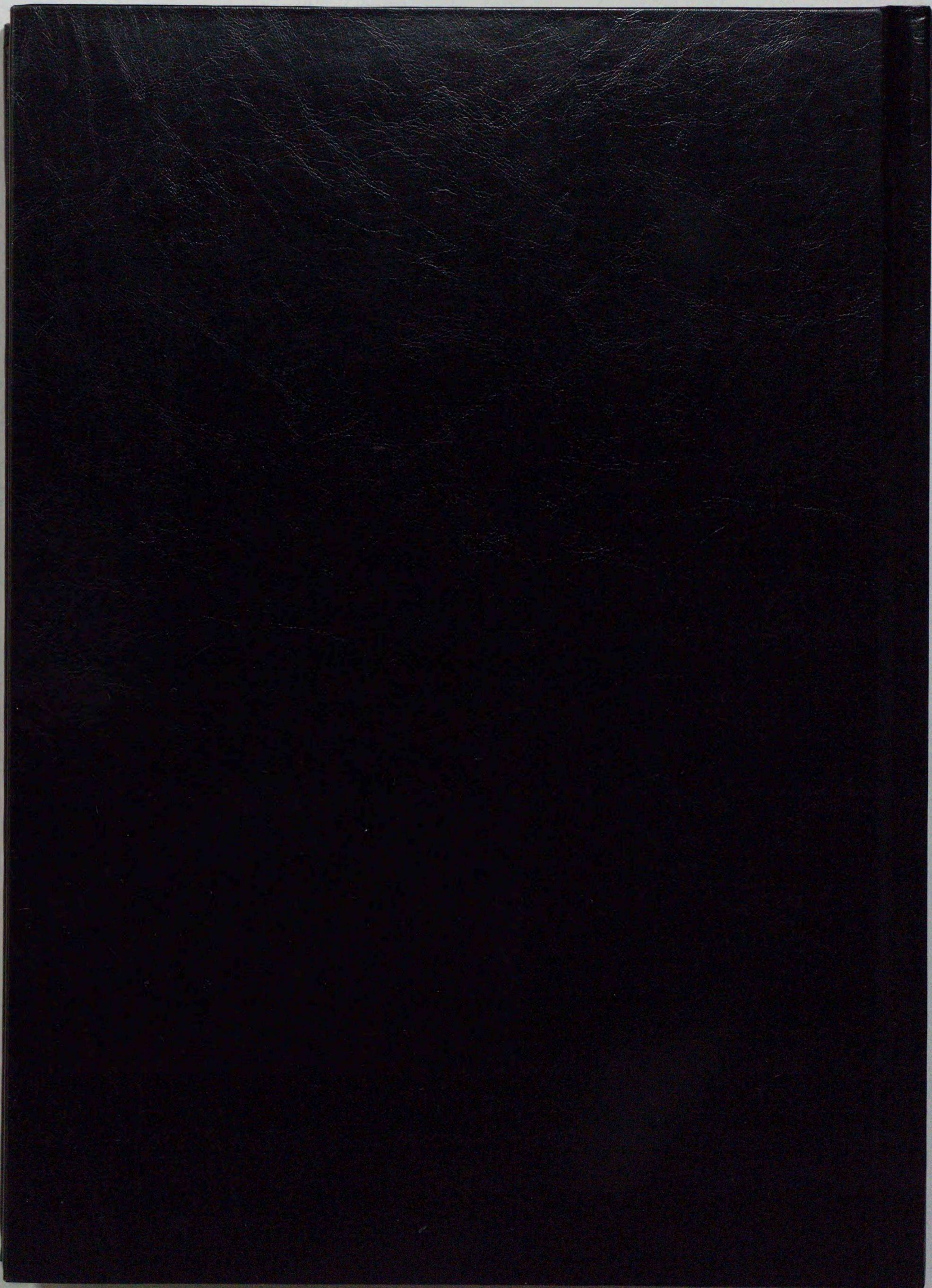


写真17 ヤドリダニ雄体内の精子



Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak



Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

