

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 6 月 3 日現在

機関番号：34305

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17K07576

研究課題名(和文) 円網性クモの交尾器破壊を用いたメスの再交尾抑制とその進化

研究課題名(英文) Monandry by female genital mutilation and its evolution in orb-web spiders

研究代表者

中田 兼介 (Nakata, Kensuke)

京都女子大学・現代社会学部・教授

研究者番号：80331031

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、クモのオスによるメス交尾器破壊の進化について、ギンメッキゴミグモを用いて詳細を解明し、同属のクモで同様の現象が起こっているか調査した。その結果、ギンメッキゴミグモでは3回精子を受け取ったメスの孵化卵数が多くなること、オスによる左右両側の触肢を使った精子の受け渡しに交尾器破壊を引き起こすことがわかった。また既交尾オスは周辺に他のメスがいても3割程度しかメスと出会わず、メスにとって複数オスとの交尾機会は多くない可能性が示唆された。また他のクモでは交尾器破壊がメスの複数回交尾を抑制する効果はギンメッキほど大きくないことがわかり、交尾器破壊の父性確保機能が普遍的でない可能性を示唆した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

クモのオスが交尾の際にメスの交尾器を破壊する現象は、メスの交尾回数を巡るオスメスの利益が必ずしも一致しておらず、片方の性が相手の性の利益を損ないながら自己の利益を実現する性的対立の1事例であり、オスが優位に立つ働きを持つものとして進化してきたと考えられている。本研究の成果では、性的対立存在の条件である複数回交尾がメスに与える利益を確認したものの、メスが複数オスと交尾する機会そのものが少ないことが示唆された。また同属他種では交尾器破壊は父性確保の機能が小さいことがわかった。このことは、性的対立が特異な繁殖行動の進化に与える影響について更なる調査が必要であることを示唆している。

研究成果の概要(英文)：Details of External Female Genital Mutilation (EFGM) in orb web spiders were examined in *Cyclosa argenteoalba*. We found that females which received three palpal insertions had more viable eggs than females receiving two insertions, contralateral palpal insertions were necessary for successful EFGM, and the rate for a male which had mated with a female to encounter an additional female was ca. 30%. We also examined whether EFGM occurred and functioned to secure paternity in three congenus spiders, i.e., *Cyclosa ginnaga*, *C. confusa*, and *C. octotuberculata*. EFGM was found in the former two spiders. However, unexpectedly, the function of EFGM to secure paternity was not so significant as it was observed in *C. argenteoalba*. Additionally, EFGM was not found in *C. octotuberculata*, but the half of mated females failed the second mating. From these results, we consider that further investigation should be made to examine the hypothesis that EFGM evolved to secure paternity.

研究分野：動物生態学

キーワード：クモ 交尾器 性的対立 父性確保 繁殖 性選択 円網

1. 研究開始当初の背景

有性生殖する生物では、オスとメスの繁殖に関する利益は一致しないことが多い。その一つがメスの交尾相手の数で、オスはメスが他のオスと交尾しないためのメカニズムを、メスはそれをおこなうための方法を進化させる。円網性クモのギンメッキゴミグモ（以下ギンメッキと呼ぶ）では、交尾時に90%程度の頻度でオスがメスの交尾器を破壊し、他のオスとの再交尾を抑制していることが発見された。類似の現象は、系統的に離れたキタコガネグモダマシでも確認されており、交尾器破壊による再交尾抑制は独立に進化したと考えられる。これは、この現象がクモで広く生じている可能性を示唆する。実際、交尾器が壊れたメスが見つかる種がこれまでに80種ほど報告されており、これらで再交尾抑制が起こっているかどうか調べる事は急務である。多くの動物でメスはオスへの対抗策を備えているのに、なぜクモのメスは交尾器破壊を受け入れているように見えるのか？また、ギンメッキのメスはどのオスが求愛してきても、それに応え交尾を試みるが、交尾器破壊のために生涯で一度しか交尾できないはずのメスが、その貴重な繁殖機会になぜ良い繁殖相手を選ばないのか？そしてメスはなぜ自分の交尾器が破壊されたことを認識できないのか？このように、交尾器破壊を行うクモの繁殖生態には、他の動物の性淘汰・性的対立研究から得られた旧来の知見ではうまく説明できない進化的な謎がいくつも存在する。

‘オスが触肢で精子をわたすクモでは通常「交尾」だが、他種との機能的同一性の点からここでは「交尾」の語を用いる。

2. 研究の目的

本研究の目的は、ギンメッキの繁殖生態の詳細と、それ以外のクモにおける交尾器破壊の機能を明らかにする事で、交尾器破壊の進化の謎を解く事にある。具体的には、以下の5つを目的とした。

- (1) 交尾器破壊が性的対立と関連した現象であるための前提条件である、メスによる複数オスとの交尾の適応度上の利益、について確認する。
- (2) 10%ほど生じる交尾器破壊失敗の原因が、オスメス側のどちらにあるのかを解明する。
- (3) メスが交尾器破壊を受け入れ、交尾の際にオスを選び好みしない、という現象が進化した理由について、「オスとメスとの出会い頻度が低い」という仮説について検討する。
- (4) 申請当初は目的としていなかったが、ギンメッキでは複数回交尾の際に最後のオスの精子が使われているか、を調べることも追加で目的とした。この目的は、最後のオスの精子の優位性（優先的に受精に使われること）が交尾器破壊の進化を促す1つの要因である、という理論研究 (Mouginot et al., 2017) の結果を受けてのものである。
- (5) ゴミグモ属の他の種、具体的には、ギンナガゴミグモ、ミナミノシマゴミグモ、ゴミグモでの交尾器破壊と再交尾抑制の関係を調べる。

3. 研究の方法

- (1) ギンメッキは1回の交尾で左右の触肢（オス交尾器）を用いた2回の精子の受け渡しを行い、これが完了することで交尾器破壊が生じる。これを用いて、1オスから2回精子を受け取ったメス、2オスから1回ずつ計2回精子を受け取ったメス、1オス目の交尾を1回精子を受け渡した段階で中断させ、2オス目を導入して2回精子を受け渡させることで、2オスから計3回精子を受け取ったメスを作り、飼育下の産卵数と孵化卵数を比較した。追加的に、1オスから1回精子を受け取ったメスと2回精子を受け取ったメスの間での比較も行った。
- (2) 最初に左右両側の触肢の使用が交尾器破壊を引き起こすことを、実験的に片側の触肢を取り除いたオス2個体と1メスを使って、左右両側で受け渡しが起こる場合と左右のどちらかで2回受け渡しが起こる場合を作り、破壊率を比較することで検討した。そのあと、通常の1オスが2回精子の受け渡しを行う交尾の観察を繰り返し、オスメスの体重および最終脱皮日からの日数が交尾器破壊成功に影響しているかどうかを検討した。
- (3) 約2m x 10mの空間に造網用の足場を多数設置して、ギンメッキの未交尾メスを5個体放して造網させた。そのうち1個体の網に未交尾オスを1個体放し、1週間メスを自由に訪問させた。1週間後にメスを回収し、交尾器の状態を観察することで交尾したかどうかを推定した。ギンメッキでは、成熟した未交尾メスの網に進入したオスはほとんどの場合交尾に成功するので、5個体のメスのうち何個体が交尾したかを見ることでオスメスの出会い頻度を推定する。
- (4) (1) で作成した、2オスから1回ずつ計2回精子を受け取ったメス（1個体）と2オスから計3回精子を受け取ったメス（2個体）の子グモのゲノムから父性解析を行った。
- (5) 3種の亜成体メスを採集し飼育下で成体に脱皮させることで未交尾メスを作成し、造網させた。メスが成熟したのちにオスを網に放して交尾させ、交尾器が破壊されているかどうかを調べた。既交尾メスには交尾器破壊の有無にかかわらず、さらに2個体目のオスを網に放し、2度目の交尾が生じるかどうかを観察した。

4. 研究成果

(1) 1 オスから 2 回精子を受け取ったメスは 18 個体、2 オスから 2 回精子を受け取ったメスは 17 個体、2 オスから 3 回精子を受け取ったメスは 14 個体が産卵した。飼育は野外に置いたケースの中にライトトラップを用いて集めたエサを自動で導入する形で行っており、ケース内にダニが進入し、産み落とされた卵を捕食したケースがしばしば見られた。これを除いて、3 種類のメスで、平均産卵数及び平均孵化卵数を産卵回毎に示したものが図 1 である。

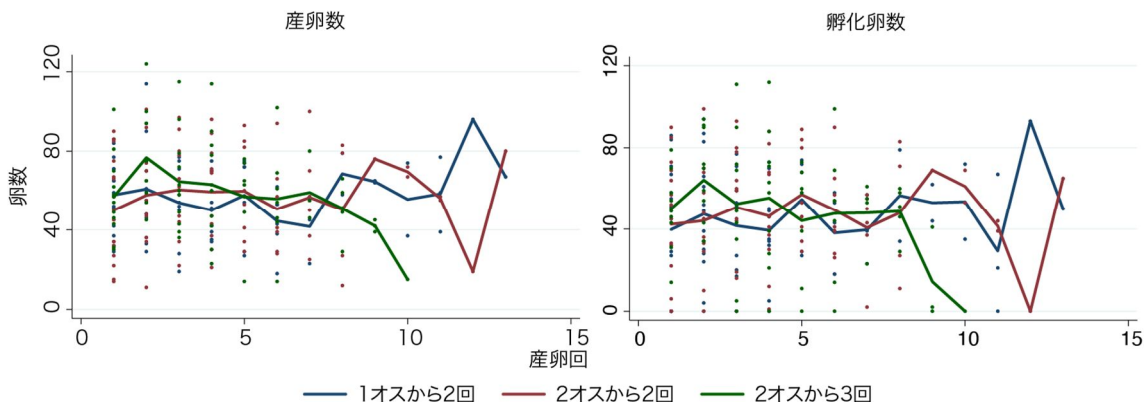


図 1 メスの交尾相手数および精子の受け渡し数と産卵数・孵化卵数との関係

個体あたりの産卵回数は最高 13 回だったが、これは飼育下で十分にエサを獲ることができた環境下のもので、野外ではこれほどの速さでは産卵していない可能性が高い。この結果をパネルデータとみなして負の 2 項回帰モデルを用いて解析を行ったところ、孵化卵数において、2 オスから 3 回挿入を受けたメスが、他の 2 タイプのメスと比べて有意に切片が高く ($p = 0.043$) 傾きが小さい ($p = 0.008$) という結果を得た。これは 3 回精子を受け渡されると、早い回の産卵では孵化個体数が大きくなる事を意味しており、複数回交尾に適応度上の利益がある事を支持するデータである。一方、精子の受け渡し数が 2 回の場合は 1 オスから受け取ったメスと 2 オスから受け取ったメスの間で差が見られなかったことから交尾相手数は適応度に影響しないと考えられる。同様の解析を 1 オスから 1 回精子を受け取ったメスと 2 回精子を受け取ったメスの間でおこなったところ、早い回の産卵では前者の総産卵数が多いという結果を得た。交尾器の破壊が起こっていない前者で産卵数が多いことは、交尾器破壊にコストがあることを示しているのかもしれない。

(2) 交尾器破壊は左右いずれかの片側から 2 回精子を受け渡された時は 17 例中 4 例でしか起こらなかったのに対して、両側から渡された場合は 15 例中 10 例で起こり、後者で破壊率が有意に高かった ($p = 0.031$)。このことが、通常の交尾で 2 回の精子を受け渡された後に交尾器が破壊されるメカニズムとして機能していると考えられる。一方、オスとメスの体重および最終脱皮日からの日数と破壊率との関係はいずれも見られなかった。

(3) 実験は 12 回行い、実験開始時にオスを導入したメスを除く 48 個体のうち、終了時に回収に成功したのは 37 個体であった。そのうち交尾器が破壊され、オスと遭遇したと考えられるメスは 10 個体であった。しかし残り 27 個体の中には、交尾したものの交尾器が破壊されなかったメスが混じっていると考えられる。先行研究から交尾器破壊の成功率はおよそ 90% であることがわかっているので、真の既交尾メス数は $10/0.9=11.1$ 個体であると考えられる。

(4) 調査した 4 万あまりの遺伝子座のうち、クラッチ内の全個体で配列が推定でき、かつ遺伝的多型が確認できたのは、3 クラッチでそれぞれ 260、29、565 例であった。どのクラッチでも、1 つの遺伝子座において、メス由来と推定される 2 つの対立遺伝子以外に、オス由来の対立遺伝子が 3 つ以上確認されることから、2 個体のオスの精子が受精に使われたと推測される。3 回精子を受け取ったメスでは片側の受精嚢には最初のオスの精子と後から交尾したオスの精子が入っており、もう 1 つの受精嚢には後から交尾したオスの精子のみが入っている。このことから、受精の際の精子使用に最後のオスの完全な優位性があるとすると、1 個体のオスの精子のみが使われると推測される。つまり、本研究の結果からは、少なくとも最後のオスの完全な優位性はギンメッキでは見られないと言える。

(5) ギンナガゴミグモでは 50 個体の未交尾メスの交尾を観察したところ (図 2) そのうち 21 例で交尾器破壊が見られた (42.0%)。既交尾メスのうち交尾器が破壊されたメス 16 個体、破壊されなかったメス 22 個体の網に 2 個体目のオスを導入したところ、すべてのメスが求愛す

るオスを攻撃した。攻撃されたオスは前者で 13 例、後者で 17 例が求愛をやめたため 2 回目の交尾が生じなかった。一方、前者で 3 例、後者で 5 例が攻撃後も求愛を続け、メスは最終的に求愛を受け入れる姿勢を取ったが、前者では交尾に失敗し、後者はすべて 2 回目の交尾に成功した。すなわち 2 回目の交尾に失敗した 33 例のうち、メスの交尾器が破壊されたことが原因であるのは 9% (=3/33) であった。

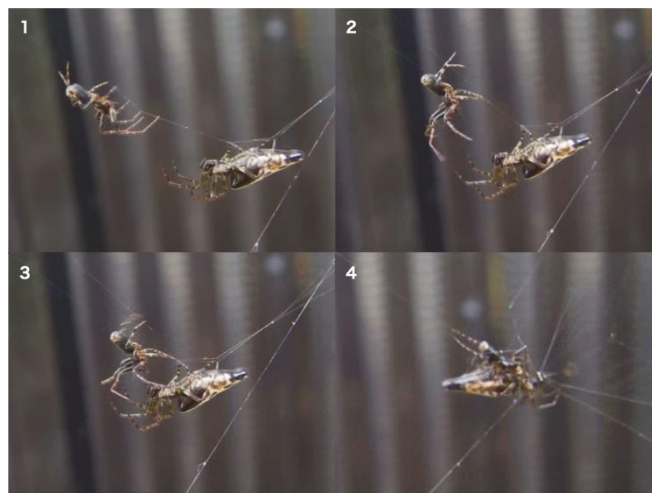


図2 ギンナガゴミグモの交尾。左がオスで右がメス。

ミナミノシマゴミグモでは 89 個体の未交尾メスの交尾を観察したところ、交尾器破壊は 53 例で見られた (59.6%)。既交尾メス網に 2 个体目のオスを導入し、交尾器が破壊されたメス 17 個体、破壊されなかったメス 10 個体への求愛の結果を観察したところ、交尾が成功したのは 2 例のみで、残りの 25 例では再交尾が行われなかった。交尾が成功しなかった原因としては、メスが交尾姿勢を取るがオスが密着前に落下し、そのまま密着することなく交尾を終えたものが 5 例、メスの攻撃的行動 (メスが求愛するオスに突進する、交尾姿勢のメスが近づくオスを捕まえようとする) によるものが 7 例であった。交尾失敗のうち、メスもオスも交尾に積極的であるにも関わらず、触肢が生殖孔に挿入できないと思われるものが 13 例で、そのうち 12 例が交尾器破壊によるものであった。すなわち、2 回目の交尾に失敗した例の中で、メスの交尾器が破壊されたことが原因であるのは 48.0% (=12/25) であった。

ゴミグモでは 35 個体の未交尾メスの交尾を観察したところ、交尾器破壊は一例も見られなかった。このうち 27 個体のメスの網に 2 个体目のオスを導入したところ、交尾に成功したのは 11 例に留まった。残りの 16 例でなぜ交尾が生じなかったのかははっきりしなかった。

表 1 にギンメッキの既知の結果も加えて、ゴミグモ属 4 種の交尾器破壊とその再交尾抑制効果についてまとめた。ゴミグモ属では交尾器破壊の頻度と、再交尾抑制における交尾器破壊の重要性について種間で大きな違いがあることが明らかになった。

	交尾器破壊率	オスへの攻撃	垂体残存個体の再交尾率	再交尾抑制メカニズム
ギンメッキ*	90.0%	無	80% (=4/5)	交尾器破壊
ギンナガ	42.0%	有	20% (=3/15)	オスに対する攻撃的排除
ミナミノシマ	59.6%	有	20% (=2/10)	交尾器破壊と攻撃的排除
ゴミグモ	0%	無	40.7% (=11/27)	?

表 1 ゴミグモ属 4 種の交尾行動の詳細と交尾器破壊の再交尾抑制効果。*:Nakata (2016) <引用文献>

Mouginot, P., Uhl, G., & Fromhage, L. (2017). Evolution of external female genital mutilation: why do males harm their mates? *Royal Society Open Science*.

<https://doi.org/dx.doi.org/10.1098/rsos.171195>

Nakata, K. (2016). Female genital mutilation and monandry in an orb-web spider.
Biology Letters. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0912>

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Nakata Kensuke	4. 巻 127
2. 論文標題 Association between external female genital mutilation and securing paternity in a spider	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ethology	6. 最初と最後の頁 366 ~ 371
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/eth.13136	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nakata Kensuke	4. 巻 4
2. 論文標題 The timing of female genital mutilation and the role of contralateral palpal insertions in the spider <i>Cyclosa argenteoalba</i>	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 170860 ~ 170860
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1098/rsos.170860	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計17件（うち招待講演 1件/うち国際学会 3件）

1. 発表者名 中田兼介・繁宮悠介
2. 発表標題 クモの交接における挿入回数が孵化卵数に与える影響
3. 学会等名 第39回日本動物行動学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中田兼介・繁宮悠介
2. 発表標題 造網性クモにおける複数オスとの交接がメスにもたらす利益
3. 学会等名 日本蜘蛛学会第51回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kensuke Nakata
2. 発表標題 Female genital mutilation and its role in remating inhibition in spiders
3. 学会等名 第35回個体群生態学会大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中田兼介・繁宮悠介
2. 発表標題 メスの交尾器破壊と複数回交尾の利益
3. 学会等名 日本動物行動学会第38回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中田兼介・繁宮悠介
2. 発表標題 ゲンメッキゴミグモのメスはなぜ交尾器破壊を受け入れるのか？
3. 学会等名 日本生態学会第67回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中田兼介
2. 発表標題 ギンナガゴミグモのメスによる配偶者選択と交尾経験との関係
3. 学会等名 第50回日本蜘蛛学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中田兼介
2. 発表標題 交尾器破壊がメスの繁殖回数決定に果たす役割
3. 学会等名 第50回日本蜘蛛学会大会シンポジウム「交尾器から見えてくる進化と生態」
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中田兼介・繁宮悠介
2. 発表標題 交尾器破壊によるメスの一回交尾は普遍的か
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kensuke Nakata
2. 発表標題 Female genital mutilation and the rejection of second males in <i>Cyclosa ginnaga</i>
3. 学会等名 21th International Congress of Arachnology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中田兼介・繁宮悠介
2. 発表標題 交尾器破壊によるゴミグモ属メスの一回交尾は普遍的か？
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yusuke Shigemiya
2. 発表標題 Female genital mutilation in <i>Cyclosa comfusa</i>
3. 学会等名 21th International Congress of Arachnology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 繁宮悠介
2. 発表標題 ミナミノシマゴミグモの交尾における回転行動の意味
3. 学会等名 第50回日本蜘蛛学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kensuke Nakata
2. 発表標題 Timing control mechanism for female genital mutilation in a spider, <i>Cyclosa argenteoalba</i>
3. 学会等名 Behaviour2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 中田兼介
2. 発表標題 メスの交尾器切除が見られるギンナガゴミグモにおける、メスによる複数回交尾の拒絶
3. 学会等名 KOUDOU2017 (動物行動学関連学会合同大会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 中田兼介
2. 発表標題 なぜギンメッキゴミグモは垂体切除に失敗することがあるのか？
3. 学会等名 第49回日本蜘蛛学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 中田兼介
2. 発表標題 ギンメッキゴミグモの交尾器破壊に見られる個体差と経験の影響
3. 学会等名 日本生態学会第65回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 繁宮悠介
2. 発表標題 ミナミノシマゴミグモにおける交尾行動とオスによるメス選択
3. 学会等名 第49回日本蜘蛛学会大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	繁宮 悠介 (Shigemiya Yusuke) (00399213)	長崎総合科学大学・総合情報学部・准教授 (37301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------