

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 19 日現在

機関番号：34305

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2014

課題番号：23570037

研究課題名(和文) 円網性クモにおける色彩変異維持メカニズムと変異間の採餌生態の違い

研究課題名(英文) The mechanism to maintain body color variation and its relationship with foraging ecology in orb-web spider

研究代表者

中田 兼介 (Nakata, Kensuke)

京都女子大学・現代社会学部・准教授

研究者番号：80331031

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：ギンメッキゴミグモ腹部背面は黒色部と銀色部からなり、前者の面積比は個体間で20-100%と変異する。野外調査から春は銀色個体が優占し、夏にかけて黒色率の高い個体が増加し、秋にかけて再び減少する事、黒色個体は夏季に造網場所が制約される事、飼育実験から黒色率が遺伝形質である事、餌による選択実験から黒色率が高いと餌捕獲の点で有利な事が示された。被捕食率・網場所移動率と体色との関係は見られなかった。適応度指標の一つである肥満度は中程度の黒色率でピークを示した。これらから銀/黒色個体の相対的有利さが季節により変わる事が色彩変異が維持される理由だと示唆されるが、確かな結論を出すには今後も調査が必要である。

研究成果の概要(英文)：Dorsal abdomen of an orb-web spider, *Cyclosa argenteoalba*, consists of black and silver colorings. The ratio of black area to dorsal abdominal area ranges 20-100% among spiders. Field observation revealed that, while silvery spiders dominated in spring, darker spider increased in summer. In autumn, silvery spiders dominated again. Web location of darker spiders were restricted in shady habitat in summer, possibly to avoid heating. Nevertheless, darker spiders exhibited higher foraging efficiency than silvery spiders. Body color seemed heritable trait. We did not find any relationship between the spider body color and predation rate or web relocation rate. The ratio of abdomen width to abdomen length, a kind of fitness index, was the highest at individuals exhibiting the intermediate rate of the ratio of black area. These indicate that seasonal change in advantageous body color is the reason to maintain body color variation, although more research is necessary for strong conclusions.

研究分野：動物生態学

キーワード：種内多型 色彩変異 クモ 円網 季節性 採餌 遺伝形質

## 1. 研究開始当初の背景

生物の色や形といった視覚的特徴は、他個体の行動に影響を与える信号として機能し、動物社会や種間関係のあり方を規定する。このうち体色にはしばしば種内で変異がみられる。これまでのところ、個体群内に色彩変異が維持されている主な適応的理由としては、1) 少数派有利の頻度依存選択、2) 予測不可能な環境変動、3) 異なる淘汰圧間のトレードオフ、の3つがある。

円網性クモの視覚的特徴としては、白帯と呼ばれる紫外線を反射する網の装飾物についての研究が進められてきた。白帯の機能としては、対捕食者防御という説と、網を目立たせることによる餌昆虫誘引という説がある。一方近年は、クモ自身の体色も信号である可能性が示唆されるようになった。ジョロウグモやコガネグモのように、クモには目立つ体色を示すものがあるが、これが餌を誘引することを示す実験的証拠が提出されるようになってきたのである。

一方、クモには個体によって体色が大きく異なる種がしばしば見られる。例えば、ギンメッキゴミグモ(*Cyclosa argenteoalba*)では、腹部背面がほぼ銀一色な個体から、全体の8割程度に黒色斑が広がる個体までと、色彩に関して連続的な変異が見られる。平成20~22年度科費(課題番号20570025)による研究の中で、本種の採餌行動のビデオ撮影を行ったので、その結果を用い、体色と餌捕獲数の関係を予備的に解析してみたところ、人間の目にはあまり目立たない黒色個体の餌捕獲数が銀色個体より多いという、先行研究と矛盾して見える結果が得られた。

しかしながら、これはサンプル数も少なく、あくまで予備的な結果であって、人間とは異なる視覚系を持つ餌にとって黒色個体が目立っている可能性も否定できない。また、色彩変異の維持メカニズムや、体色と他の採餌生態上の特徴、特に造網行動との関係性も全くわかっていない。このため本格的な調査が必要である。

## 2. 研究の目的

(1) 予備解析で得られたギンメッキゴミグモにおける個体の体色と餌捕獲率との関係を確認する。また、黒色個体が餌を多く捕獲するメカニズムとして、黒色が隠蔽色として働き餌の網回避行動を妨げている可能性と、人間には目立たない黒色個体が餌には目立って見える可能性の二つがある。両者の妥当性を検討する。

(2) 体色と他の生態的特徴、特に造網行動との関係の解明。色彩変異間に餌捕獲率の

異なる点とすると、個体群中に色彩変異が維持されるには、餌捕獲上有利な体色を持つ個体に何か採餌以外の点で不利な面がなければならぬ。ここでは、被捕食率、造網場所選択と体色との関係を調査し、色彩変異の維持に異なる淘汰圧間のトレードオフが関係している可能性について検討する。

(3) ギンメッキゴミグモ個体群における体色分布の季節変化の調査。本種は4月から11月まで連続的に成体が現われ、この間数世代が交代すると考えられる。ここでは異なる淘汰圧間のトレードオフが季節変化によって生じる可能性について、体色分布の季節変化から検討する。

(4) 体色の遺伝様式は、色彩変異と自然淘汰の関係を考える上で重要なので、これを推定する。

## 3. 研究の方法

(1) T字管の二つの出口に、大阪府北部の竹林から採集してきた異なる体色(黒色率)を持つギンメッキゴミグモを据え、T字管の入口からショウジョウバエ10個体を1個体ずつ導入し、黒色率の高いクモを配置した出口を何個体を選んだかを記録した(n=22ペア)。また、黒色個体の採餌効率の高さが、黒色に餌が誘引されているのか、それとも銀色を餌が忌避しているのかを確かめるため、片方の出口のみに様々な体色のクモを据え、もう片方には何もおかないT字管を用い、ショウジョウバエに出口を選択させる実験を行った。

(2) 東京都国分寺市東京経済大学キャンパス周辺において、早朝にギンメッキゴミグモの造網場所を記録し、各網の持ち主個体の写真を撮影してその体色を定量化した。そして夕方に再度網場所を訪れた。クモが捕食された場合、クモのいない網だけが残されるので、これにより被捕食率を推定する事ができ、体色と被捕食率の関係を調査した。また、造網場所において全天写真を撮影し、CanopOn2(<http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/>)を用いて、各場所での直射日光暴露時間を推定した。これにより体色と造網場所の光環境との関係を季節ごとに推定した。また、音叉を用いてクモに捕食者に攻撃されたと誤認させ、翌日網を移動させるかを調べ、体色との関係を解析した。さらに、造網場所選択にクモの空間学習能が関係している可能性を検討するため、同属のゴミグモを用いて網内で餌捕獲場所を操作した時に注意選択行動が変化するかを調べた。

(3) 東京経済大学キャンパス周辺で5月から11月まで月1回100個体程度、本種を採集し、背面から写真を撮影して画像解析によ

り黒色率の定量化、腹部長、幅、頭胸幅の計測を行った。また、体重を測定し、適応度の指標として、体重、体重に対する頭胸幅の回帰残差、腹部幅を腹部長で割ったもの（肥満率に相当）を算出して、体色との関係について解析を行った。

（４）円網性クモの飼育にはこれまで確立されたものが無かったためこれを開発した。具体的には、（Ａ）小ケースに個別飼育し人の手により給餌を行う方法、（Ｂ）大ケースに複数個体で飼育し人の手により給餌を行う方法、（Ｃ）複数個体を入れた大ケースを野外に設置しライトトラップで集めた餌を自動で給餌する方法、の三つである。東京ないし大阪で採集したギンメッキゴミグモの成体メスから得た卵を上記３番目の飼育方法により、成体まで育て上げる事に成功したので、親子間の体色の相関を調べる事で、遺伝率の推定を行った。

#### ４．研究成果

（１）ショウジョウバエがランダムに出口を選んだとしている場合、より黒色率の高いクモのいる出口を選ぶショウジョウバエ個体の期待値は１クモペアあたり５個体となる。しかし実際は、５個体より有意に多くの個体が黒色率の高いクモのいる出口を選んだ（図１、Wilcoxon signed-rank test,  $z = 2.119$ ,  $p = 0.034$ ）。この事は、黒色率の高いクモがより多くのショウジョウバエを捕獲できる事を示しており、目立たないクモの体色が捕食に有利に働く事を示す初めての証拠である。

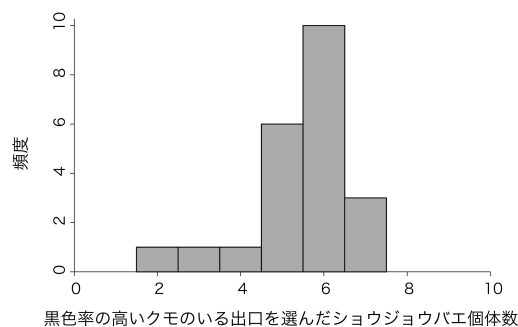


図１ 黒色率の高いクモのいる出口を選んだショウジョウバエ個体数の頻度分布

一方、片側の出口に何も設置しなかった場合、ショウジョウバエは有意に多くクモのいる出口を選択したが（Wilcoxon signed-rank test,  $z = 2.087$ ,  $p = 0.037$ ）選択率とクモの体色には有意な関係はなかった。このことから、黒色個体の有意差が餌を誘引しているのか、銀色個体が餌に忌避されているためかははっきりしなかった。

（２）被捕食が観察された件数は、４２０個体を８時間観察した中で２件のみであった。このため、被捕食率と体色との間の関係は明ら

かにはならなかった。一方、造網場所の光環境は夏季に体色と明瞭な関係を示し、黒色個体が直射日光のあまり当たらない環境のみ造網したのに対し、銀色が強くなると直射日光暴露時間に関して幅広い条件の場所で造網していた（図２、ANOVA,  $F_{2,98}=5.48$ ,  $p = 0.006$ ）。春と秋にはこのような関係は見られなかった。

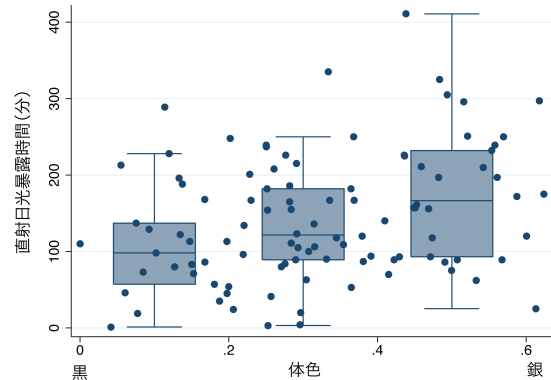
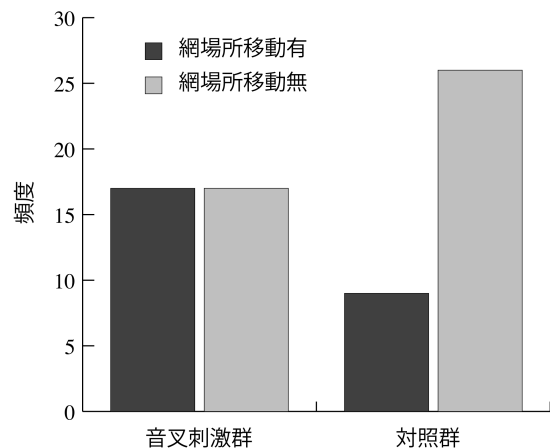


図２ ギンメッキゴミグモにおける体色と網場所の光環境との関係

音叉を用いて捕食者が接近してきたとクモに思わせたところ、網場所移動を誘発する事に成功した（図３、Wald test after GLMM,  $\chi^2 = 4.21$ ,  $p = 0.040$ ）が、移動に体色の影響



は見られなかった。

図３ 音叉刺激が網場所移動に与える影響

（３）２０１１-２０１３年の５月から１１月までのギンメッキゴミグモの黒色率頻度分布を図４に示す。すべての年で、春から夏にかけて黒色個体が増え、秋にかけて減ると言う変化を示した。また、２０１２年に採集した個体における黒色率と腹部幅を腹部長で割った肥満度との関係を図５に示す。両者の関係は上に凸の関係で、肥満度は中程度の黒色率の時に最大になる事が明らかになった。体重、もしくは体重に対する頭胸幅の回帰残差と黒色率との間では、肥満度との間に見られたような関係は見られなかった。

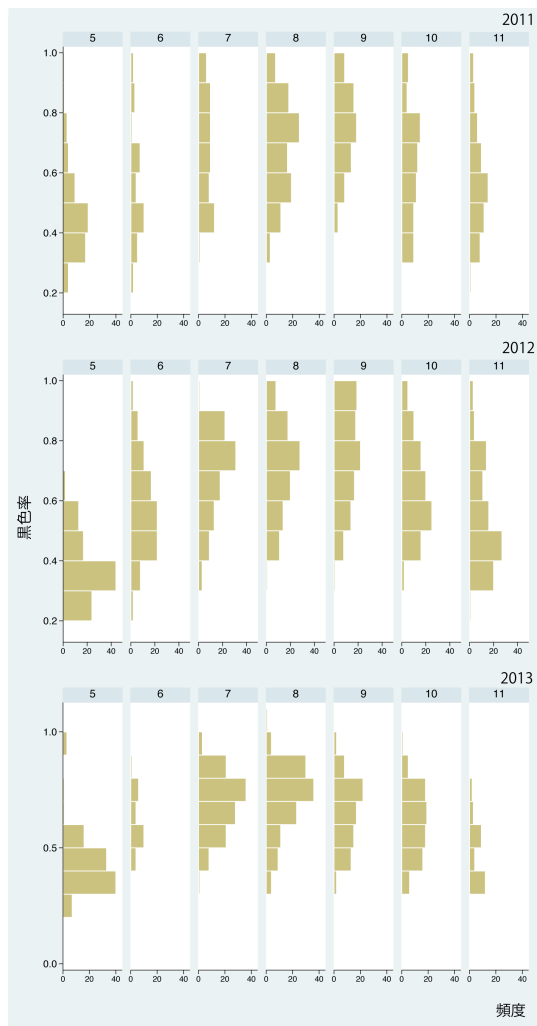


図4 2011-2013年における黒色率頻度分布の季節変化

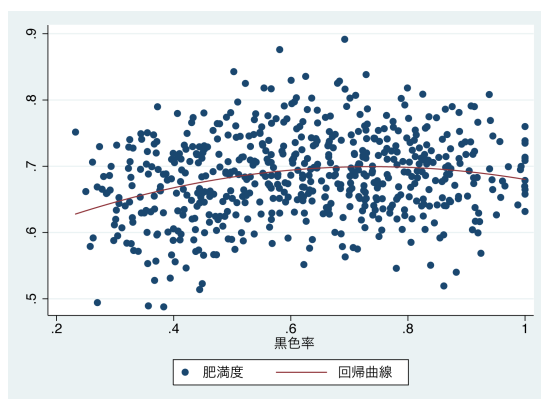


図5 体色と肥満度の関係

(4) 3通り試した飼育方法のうち、方法(A)(B)では、幼体の段階ですべての飼育個体が死亡したが、方法(C)を用いることで、卵から成体にまで育て上げる事に成功した。図6に方法(C)で用いた飼育装置を示す。しかしながら、一卵塊から得られた次世代成虫の個体数は数個体であることがほとんどであり、飼育方法をさらに改善することで歩留まりを高める必要があると考えられた。



図6 ギンメッキゴミグモの飼育装置

図7に、飼育により得られた親子の間の黒色率の関係を示した。回帰分析により両者の間には、有意な関係が示された(図7、 $R^2=0.550$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0.01$ )。このことは、体色が遺伝形質であることを示唆している。

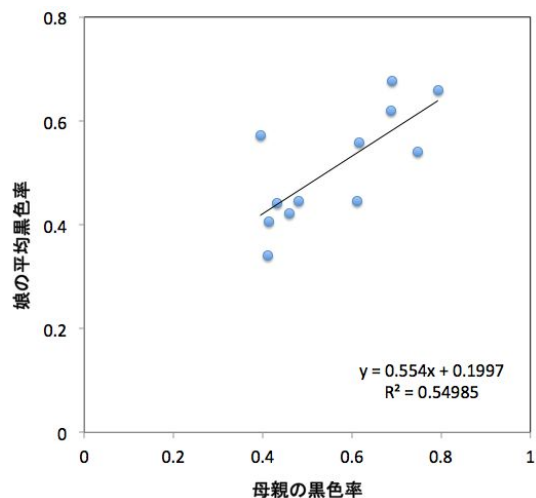


図7 母娘間の体色の相関

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計4件)

中田兼介、食う食われるの中でのクモの「見た目」、生物科学、査読有、vol.66、2015、pp. 79-88

Kensuke Nakata and Atushi Ushimaru, The effect of predation risk on spider's decisions on web-site relocation, Behaviour, 査読有, vol.150. 2013, pp.103-114

DOI: 10.1163/1568539X-00003039

Kensuke Nakata, Spatial learning affects thread tension control in orb-web spiders, Biology Letters, 査読有, vol.9, 2013

DOI: 10.1098/rsbl.2013.005

Kensuke Nakata, Plasticity in an extended phenotype and reversed up-down asymmetry of spider orb webs, *Animal Behaviour*, 査読有, vol.83, 2012, pp. 821-826  
DOI: 10.1016/j.anbehav.2011.12.030

〔学会発表〕(計 9 件)

中田兼介, 円網性クモに見られる体色変異と捕食成功の関係、日本生態学会第 61 回大会、広島、2014 年 3 月

繁宮悠介, ギンメッキゴミグモの行動・生態と関係する多型的体色の遺伝性、日本生態学会第 61 回大会、広島、2014 年 3 月

中田兼介, 円網性クモの空間学習、日本動物行動学会第 32 回大会、西条、2013 年 11 月

繁宮悠介・中田兼介, ギンメッキゴミグモの飼育方法と親子間の体色の相関について、第 45 回日本蜘蛛学会大会、高知、2013 年 8 月

中田兼介, 昆虫にとってのクモの網: デストラップとしての建築物、日本生態学会第 60 回大会、静岡、2013 年 3 月

中田兼介・丑丸敦史, 捕食者との遭遇経験が円網性クモの網場所移動に与える影響、日本動物行動学会第 31 回大会、奈良、2012 年 11 月

中田兼介・繁宮悠介, ギンメッキゴミグモにおける体色と肥満度および産卵数との関係、第 44 回日本蜘蛛学会大会、山形、2012 年 8 月

中田兼介, 円網性クモの体色変異の季節性について、日本生態学会第 59 回大会、大津、2012 年 3 月

中田兼介, 黒いギンメッキゴミグモがいる理由 -体色変異と餌誘因の関係-, 第 43 回日本蜘蛛学会大会、鳥取、2011 年 8 月

〔図書〕(計 1 件)

1 中田兼介, 現代社会を読み解く (第 20 章「生物に見られる種内変異の維持機構」を担当) 晃洋書房、2015、286 (252-261)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中田 兼介 (NAKATA KENSUKE)  
京都女子大学・現代社会学部・准教授  
研究者番号: 80331031

(2) 研究分担者

繁宮 悠介 (SHIGEMIYA YUSUKE)  
長崎総合科学大学・建築・環境学部・講師  
研究者番号: 00399213