

令和 2 年 7 月 15 日現在

機関番号：37301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07577

研究課題名(和文)メスの交尾可能回数の種間変異がオスの繁殖戦略に与える進化的影響

研究課題名(英文) Evolutionary effects of interspecific variation in female mating frequency on male mating strategy

研究代表者

繁宮 悠介 (SHIGEMIYA, Yusuke)

長崎総合科学大学・総合情報学部・准教授

研究者番号：00399213

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：交尾器破壊が起こらず多回交尾が可能なゴミグモでは、オスはメスの交尾歴に基づくメスの選択を行わず、交尾器破壊が起こり1回交尾と考えられるミナミノシマゴミグモでは、春世代に限れば未交尾のメスが選ばれやすかった。オスが糸を弾いて送る振動信号(求愛歌)は、種間の違いはあるものの、ミナミノシマでメスの1回交尾の機会を獲得するためにオスが行動を進化させている証拠は見つからなかった。どちらの種でも、メスの網に2匹のオスが同時に侵入した場合にもオス間の闘争は見られず、メスはどちらのオスとも交尾するなど、メスによる選択も起こらないようだ。

研究成果の学術的意義や社会的意義

メスの交尾器が破壊されることによる交尾回数の制限が、オスにどのような繁殖戦略を進化させているか検証した結果、1回交尾の種のオスは未交尾のメスを判別する能力があるものの、オス間闘争や求愛行動で有利となる進化は観察されず、1回しか交尾できないメスがオスを選択することなく配偶を行っていることが示唆された。メスの交尾器破壊という極端な女性確保が起こる種において、オスの繁殖成功がメスへの到着順序で決まることを示唆する結果は、動物の性選択のパターンとして特異な例と考えられる。

研究成果の概要(英文)：In *Cyclosa octotuberculata* which females are potentially able to copulate multiply, males did not choice females based on copulation background. On the other hand, in *C. confusa* which females are prevented from multiple copulation due to female genital mutilation, males choice virgin females in spring generation. Vibration signal (mating song) generated by males differed between species, but no evidence was found of males evolving their behavior to seize the opportunity for a single mating of *C. confusa* female. Two males entering a female's web did not seem to interfere with each other, and the female copulated with both males, suggesting females didn't choice males.

研究分野：動物生態学

キーワード：交尾器破壊 拒 ゴミグモ フェロモン 求愛歌 レーザードップラー振動計 オス間闘争 メスによる選

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

メスの交尾可能回数が制限されることは、オス間の配偶を巡る競争を激化させ、オスの繁殖戦略を進化させると考えられる。交尾の際にメスの交尾器(垂体)の破壊が起こり、それによりメスの再交尾が抑制される種が存在することが明らかになったゴミグモ類を研究対象とし、メスが一回しか交尾できない種と多回交尾ができる種との間でオスの行動を比較することで、他の生物では検証しにくい、メスの交尾可能回数がオスの繁殖戦略の進化に与える影響を明らかにする。

2. 研究の目的

交尾器破壊が起こらず多回交尾が可能と考えられるゴミグモ *Cyclosa octotuberculata* と、交尾器破壊が起こり1回交尾と考えられるミナミノシマゴミグモ *C. confusa* (以下、ミナミノシマと省略)を用いて、(1)オスはメスの繁殖上の価値(交尾可能かどうか)に基づいた選択をするか、(2)オスが糸を弾いてメスに伝える振動信号(求愛歌)の構造と機能に違いがあるか、(3)1匹のメスの網に2匹のオスが同時に侵入したときのオス間の干渉がどのように起こるか、の3点を明らかにする。

3. 研究の方法

ゴミグモは年一化性であるが、年二化で春世代と秋世代が現れるミナミノシマは世代ごとに解析を行う。ゴミグモは主に4月から5月にかけて、ミナミノシマについては、春世代を主に5月から6月、秋世代を主に8月から9月にかけて実験を行った。採集場所は長崎県の稲佐山で、雌雄共に亜成体の段階で採集し、未交尾の成熟個体に育てた後、以下の実験に使用した。

(1) メスの交尾歴に基づくオスによる選択

オスがメスの交尾歴に基づいて求愛対象を選んでいるかどうかを調べるために、1匹のオスに2匹のメスの情報を提示する。提示する2匹のメスの組み合わせは、①未交尾メス×既交尾メス、②既交尾メス×亜成体メス、③未交尾メス×亜成体メスの3通りである。未交尾メスと既交尾メスの比較だけでなく、亜成体メスも加えることで、選ばれるメスがオスを誘引しているのか、選ばれないメスがオスに忌避行動を起こさせているのかを区別できる。

メスの情報として、メスが作った網と、メス個体の匂いの2つをオスに提示する。オスは採集してから実験実施までにメスに接触した経験が無く、1個体につき1回の選択実験にのみ使用される。網に対する選択の実験では、2つの枠に張られたそれぞれの網から一本ずつ枠糸を引っ張り、1本の棒の先端にV字になるよう取り付け、オスは棒の先端で2つの網のどちらに進むかを選択できるようにした。1実験は約40分行い、観察とビデオにより、網に進む際に2本の枠糸を触っていたか、網の上でオスがどのような行動をしたかをデータ化し比較した。メス個体の匂いに対する選択の実験では、ガラス製のY字管の二つの枝の先にメスを入れたケースを接続し、ケースからY字管内にポンプを使って空気を送ることで、オスはメスの匂いを選択できるようにした。1実験につき約40分のビデオ撮影を行い、Y字管の分岐点から先の枝に居た時間を累積したものを比較した。

(2) オスによる振動信号(求愛歌)の構造と機能

レーザードップラー振動計 PDV-100 (Polytech・ドイツ)を使用し、メスの網に起こる振動速度を可視化した。消音用スポンジを貼り付けた板で背面を覆ったテーブルに、メスのいる網を設置し、その前面にカメラとレーザードップラー振動計を配置した。網の中心付近には、網の振動を検出するための1mm四方の反射板を貼り付けた。使用したカメラは、同期撮影可能な EX-100PRO (Casio・日本)を2台、マクロ撮影が可能な TG-860 と TG-5 (OLYMPUS・日本)を1台ずつ使用した。行動とドップラー波形の対応関係を調べるために、複数のカメラで撮影した動画を1つの動画に編集する。動画編集には Apple 製動画編集ソフト Final Cut Pro X を使用した。

(3) メス網上におけるオス間干渉

メスのいる網に2個体のオスを導入し、観察記録とビデオ録画を行った。オスのメスに対する行動、オス間の行動、メスがどちらのオスと交尾するか、などをデータ化し、出現する行動の種類と頻度を比較した。

4. 研究成果

(1) メスの交尾歴に基づくオスの選択

網を提示されたオスは、分岐点では2本の糸を2本の脚で触ったり引っ張ったりする行動も見られたが、1本の糸しか触らず網に進入する場合も見られた。網に進入したオスは、メスがいない網において交尾糸を張り求愛に進むことも確認されたが、枠糸上で静止する場合や、網を壊しながら網の中心に進み留まる行動など、いくつかのパターンが見られた。

ゴミグモでは網の選択実験を41例、匂いの選択実験を48例行った(図1)。オスの行動を決定した結果は、網に対する選択(二項検定)においても、匂いに対する選択(paired t-test)においても、3通りのいずれの組み合わせにおいても有意では無かった。ゴミグモのオスは既交尾か未交尾かを区別して、交尾可能なメスを区別していないことが示唆された。一方で、網進入後の求愛発生率は、成熟個体(0.50)と亜成体(0.15)では差があり(Fisherの正確検定, $p < 0.05$)、メスのいない網であっても、その網が成熟個体の張った網であることをオスは認識しているようだ。しかし、成熟個体でも既交尾個体(0.54)と未交尾個体(0.47)の網の間で求愛率に差は

無く (Fisher の正確検定)、交尾歴までは区別できないようだ。これらのことから、網には成熟度を示す何らかの情報が含まれており、それは網への進入には影響を与えず、求愛の発生には影響を与えることが分かる。

ミナミノシマの春世代では、網の選択実験を 56 例、匂いの選択実験を 58 例行った (図 2)。網の選択では、未交尾と既交尾の間での選択においてのみ有意な差が見られ、未交尾メスが多く選ばれる傾向があった (二項検定、 $p=0.011$)。メス個体の匂いに対する選択でも、未交尾と既交尾の間での選択においてのみ有意な差が見られ、未交尾メス側の枝に長時間の滞在が起こった (paired t-test, $t=3.10$, $p=0.0058$)。網と匂いで同じ傾向が見られ、既交尾メスに比べ未交尾メスが選ばれることが分かったが、亜成体との比較では差は無く、未交尾個体が魅力的な信号を出しているのか、既交尾個体が忌避される信号を出しているのかは不明である。網に侵入した後には求愛が起こる確率は、成熟個体 (0.381) と亜成体 (0.429) で差は無く、既交尾個体 (0.33) と未交尾個体 (0.40) でも差は無かった (Fisher の正確検定)。

これらのことから、ミナミノシマゴミグモの春世代ではメスの交尾歴を区別できると言える。そうでありながら、亜成体と成熟個体の区別ができず、求愛も同じ率で起こることは不可解である。

ミナミノシマの秋世代では、網の選択実験を 57 例、匂いの選択実験を 57 例行った (図 3)。網の選択では、亜成体と既交尾の間での選択においてのみ有意な差が見られ、既交尾メスが選ばれる傾向があった (二項検定、 $p=0.031$)。メス個体の匂いに対する選択では、未交尾と亜成体の間での選択においてのみ有意な差が見られ、未交尾メス側の枝に長時間の滞在が起こった (paired t-test, $t=2.24$, $df=19$, $p=0.037$)。網に侵入した後には求愛が起こる確率は、成熟個体 (0.63) の網で亜成体 (0.18) より高頻度の求愛が起こっていた (Fisher の正確検定、 $p=0.0032$)。未交尾個体 (0.79) と既交尾個体 (0.48) では有意では無いものの未交尾で多く起こる傾向が見られた (Fisher の正確検定、 $p=0.055$)。

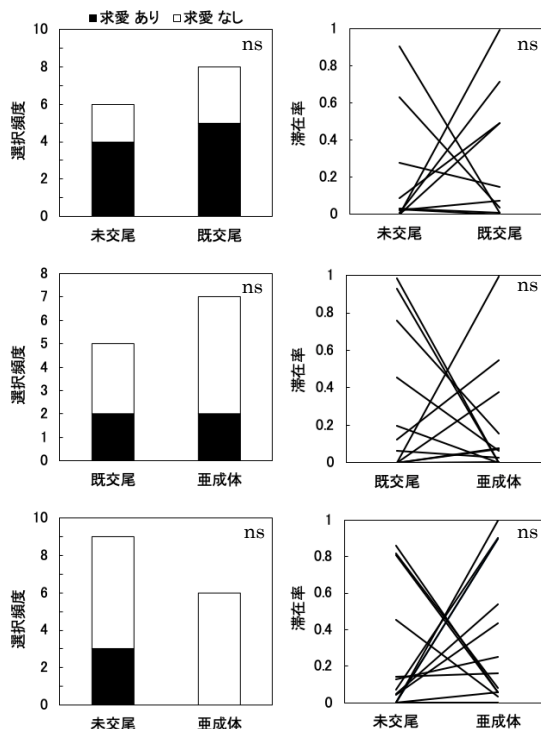


図 1. ゴミグモの網に対する選択 (左) とメス個体のおいに対する選択 (右)

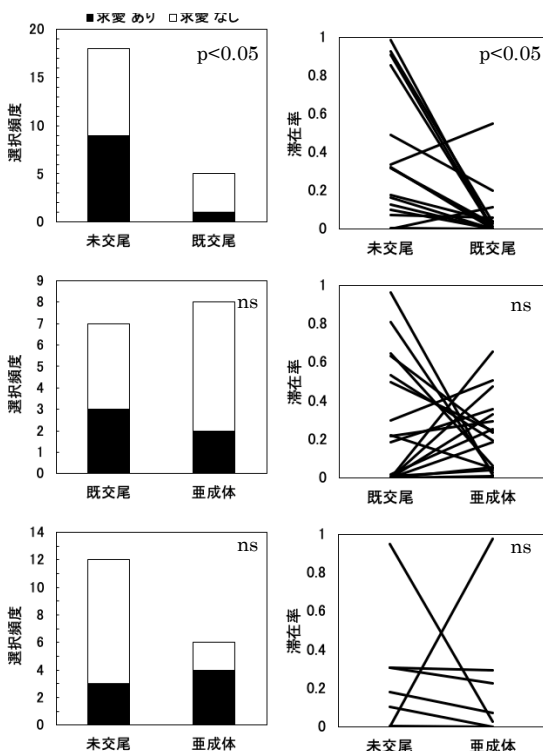


図 2. ミナミノシマ春世代の網に対する選択 (左) とメス個体のおいに対する選択 (右)

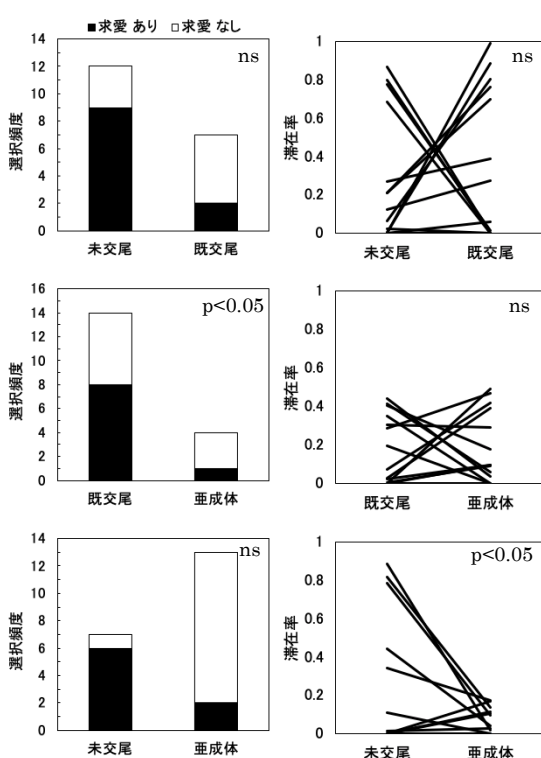


図 3. ミナミノシマ秋世代の網に対する選択 (左) とメス個体のおいに対する選択 (右)

秋世代の結果は、春世代と異なる傾向であった。成熟個体間では交尾歴で区別されず、亜成体との選択では成熟個体が選ばれやすい点である。自然状態での秋世代個体群を考えると、春世代に比べメンバーの成熟段階にばらつきが大きく、成熟個体と亜成体が混在している。このことが、春世代と異なる選択傾向を生じさせ、またこの傾向が適応的なものなのかそうでないのかは不明である。

未交尾のメスが既交尾のメスより好まれるのはいくつかのクモで知られていることであるが、垂体が破壊されないゴミグモにおいて選好性は見られず、垂体が破壊されるミナミノシマで見られなくなることを明らかにできた。また、ミナミノシマゴミグモにおいても成熟時期が異なる世代間で傾向が異なることは予想しない結果であった。どちらの種においても、成熟個体の間で選択するときと、亜成体と成熟個体の間で選択するときでは、傾向が違うように思われる。ゴミグモでは成熟個体同士の選択では求愛率が上がり、ミナミノシマでは春世代で未交尾が選好され、秋世代では亜成体との選択において成熟個体が選好された。成熟個体が多くいる環境とそうで無い環境で、オスの行動が変化する可能性があり、検証にはさらなる実験が必要である。

(2) オスによる振動信号の構造と機能

ゴミグモで14例、ミナミノシマで18例の測定を行った。波形データとともに、その波形が生じる際のクモの動きをビデオ撮影し、動画編集により2つから4つの動画を同期させ、画面を分割した1つの動画に編集することで、行動解析を行いやすくした(図4)。

行動と波形を分類した結果(図5~7)、オスの行動にはプラッキング(糸はじき)とバウンシング(体揺らし)が見られ、交尾糸上でプラッキングを開始し、バウンシング中にメスはオスへの移動を開始することが大半であった。メスの行動は主に震動源を定位置を確認するためのものと思われるが、定位置から体を動かさないまま脚一本ずつでかすかに網を引っ張る動きと、発信源に頭を向け、前方4本の脚で強く引っ張る動きが確認された。これらはゴミグモ、ミナミノシマの両種で共通して見られたが、事例ごとの種内変異が大きく、種間の違いを明確に把握することはできなかった。ミナミノシマよりゴミグモでメスが網を揺らす行動が頻繁に行われるようであった。

ミナミノシマでは2オス同時求愛の波形も取得できた(図7の下段左の波形)。メスが片方のオスの交尾糸に移動している間に、もう片方のオスが長時間(20~60秒)のバウンシングを行ったが、その機能が別のオスの交尾妨害なのか、メスの反応が無いためにバウンシングが延長しているだけなのかは判別できなかった。

今回の調査からは、オスの求愛信号におけるメスの交尾可能回数と関連した明確な種間差は見つけられなかった。今後の研究により、メスの応答行動の違いや、2オス同時侵入時の振動、種内変異、個体ごとの変異を詳細に分析することができるだろう。

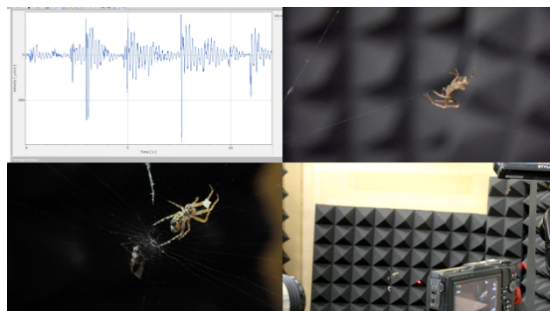


図4. ミナミノシマのあるペアでの交尾行動映像を同期して1つの動画にまとめた例。

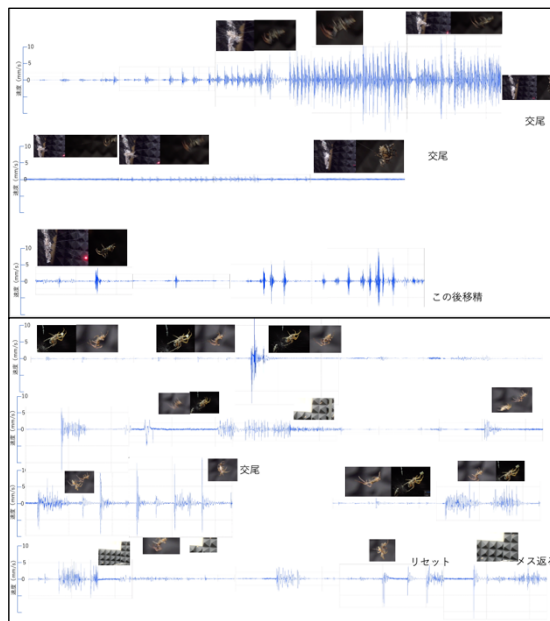


図5. ゴミグモ(上)とミナミノシマ(下)のあるペアの求愛中に見られた網の振動の時間的変化。

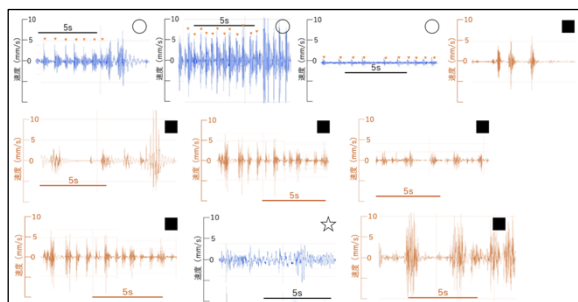


図6. ゴミグモの求愛に見られた、オスのプラッキング(○)とバウンシング(☆)、メスの網引き寄せ(■)で起こる振動。

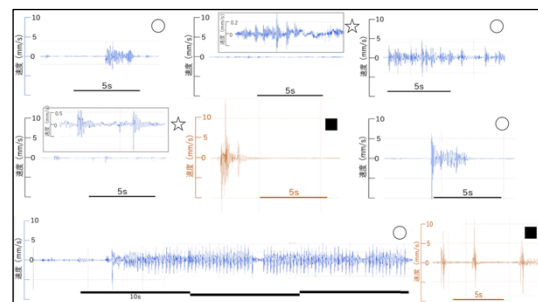


図7. ミナミノシマの求愛に見られた、オスのプラッキング(○)とバウンシング(☆)、メスの網引き寄せ(■)で起こる振動。

(3) メス網上におけるオス間干渉

メス1個体の網にオス2個体が同時に進入することを想定した実験を行い、メスの交尾回数が限られる種において、オス間の干渉が起こるかどうかを調べた。ゴミグモで8例、ミナミノシマで23例(図8)のデータを取得した。データ数の多いミナミノシマゴミグモでは、2オスの間で闘争と思われる行動は観察されなかった。しかし2例では、2オス同士の接触により片方が落下することが観察された。接触でない干渉として、求愛中の振動の激しさが増したり一回目の挿入から2回目の求愛に移る時間が少ないなどの変化があるように感じられ、今後検証していく。

一方で、メスがオスを選択しているならば、2匹の内1匹のオスとのみ交尾すると考えられるが、2匹に求愛されれば多くが2匹と交尾姿勢を取り、2匹との交尾(7例)と1匹との交尾(7例)は同じ値であることから、1回目の挿入の後の交尾相手はランダムに選んでいると考えられる。交尾したオスの平均体重(4.07mg±7.78SD)と、求愛したが交尾できなかったオスの平均体重(4.18mg±8.37SD)においても差は無く、体が大きなオスを選択していることも確認されなかった(t検定、t=0.42, p=0.67)。

(2)の結果も合わせて考えると、振動信号に見られた種間の違いは、同種のオスであることをメスに知らせるだけの信号であり、オスの質を伝える信号では無い可能性が示唆される。

実験数	求愛したオスの数	交尾姿勢まで進んだオスの数	2オスの接触による1オスの落下	交尾したオスの数	メスによるオス捕食	実験後の垂体	
⑳例	2オス求愛㉒	2オスと交尾姿勢㉑		2オスと交尾㉑	なし⑥	切除⑤	
					捕食	残	
			あり	1オスと交尾㉑	なし⑥	切除⑤	
					捕食	不明	
			あり	交尾せず⑥	なし④	切除	
					捕食	残②	
					不明	不明	
					残②	残②	
			1オス②	1オス	1オス	なし	残
			1オス	1オス	0	なし	残
		1オス	なし	切除			

図8. ミナミノシマで2オスをメスの網に導入した場合の交尾の内容

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 繁宮悠介	4. 巻 15
2. 論文標題 マルチカメラ撮影したクモの求愛行動映像の同期多画面化	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 創見創新（長崎総合科学大学大学院新技術創成研究所所報）	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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 -

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Yusuke Shigemiyu
2. 発表標題 Female genital mutilation in Cyclosa comfusa
3. 学会等名 21st International Congress of Arachnology（国際学会）
4. 発表年 2019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 日本蜘蛛学会第50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
連携 研究者	中田 兼介 (Nakata Kensuke) (80331031)	京都女子大学・現代社会学部・教授 (34305)	