

平成 30 年 6 月 6 日現在

機関番号：34305

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26440251

研究課題名(和文) 円網性クモにおける色彩変異の進化をもたらす生態的要因の解明

研究課題名(英文) Ecological factor that drives evolution of body color variation 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) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：動物の体色に見られる個体間変異を説明する仮説の一つに、異なる淘汰圧間のトレードオフがある。このトレードオフが生物の世代時間より長い周期を持つことで体色変異が進化し維持される、という仮説を検証した。近縁種間で体色変異の程度に違いがあるゴミグモ属4種の生態を比較したところ、世代時間の長さの変異の程度には負の関係が見られた。一方、体色と採餌効率、生理的コストの関係から、トレードオフパターンは季節変異により周期一年で変化すると考えられるので、このことと生涯交尾回数に関する観察結果を含み体色が遺伝することを仮定した個体群動態シミュレーションを行ったところ、仮説を支持する結果が得られた。

研究成果の概要(英文)：Trade-off between different selection pressure is a hypothesis to explain individual variation in animal body color. This study examined the possibility that, while trade-off pattern changes periodically, shorter generation time of the animal would help the evolution and the maintenance of body color variation. We examined the ecology of four species of orb-web spider genus *Cyclosa* which have monomorphic species and species with small and large body color variation. Results showed that the negative relationship between generation time and the magnitude of body color variation. We also examined the relationship between body color and foraging efficiency or web site selection, the lifetime mating number, and built a population dynamics model that incorporated these results and assumed that the body color was heritable trait. The results of simulation supported our hypothesis, i.e., shorter generation time increased the extent of body color variation.

研究分野：動物生態学

キーワード：体色 種内変異 造網 種間比較 円網 クモ 配偶頻度 シミュレーション

1. 研究開始当初の背景

動物の体色にはしばしば種内で個体間変異が見られる。この体色変異は多くの生物学者の興味を引き付け、変異の維持に関わる生態的特徴について多くの研究がなされてきた。その有力な仮説の一つが、異なる淘汰圧間のトレードオフである。体色変異を持つ種は、単型の体色を持つ種から進化したと考えられ、しばしば両者は共存する。もしトレードオフが体色変異を進化させ維持する要因なら、トレードオフに関する生態的特徴は変異を持つ種にのみ見られ、単型種では見られないと予想される。しかし、現在のところ両者の生態を詳細に比較した研究はほとんどない。

さて、体色が銀から黒へ連続的に変異するギンメッキゴミグモ (*Cyclosa argenteoalba*, 以下ギンメッキと呼ぶ) では体色が採餌成功およびクモが選ぶ造網場所の光環境と相関していることがわかり、両者にトレードオフ関係がある事、ギンメッキの体色変異の進化に伴い、採餌成功の個体間変異と利用可能な光環境ニッチが拡大したことが示唆された。

一方、ゴミグモ属には種内で体色が大きく変異する種と、単型または変異があっても小さい種が混在する。ギンナガゴミグモ (*Cyclosa ginnaga*, ギンナガと呼ぶ) はギンメッキと似た体色を持ち、その変異はギンメッキより小さい。また、ミナミノシマゴミグモ (*Cyclosa confusa*, ミナミノシマと呼ぶ) は赤-赤褐色-茶色に渡る体色変異を持つ一方、ゴミグモ (*Cyclosa octotuberculata*) は茶色の単型種である。これらクモは市街地から里山にかけて分布し、しばしば同一生息地で共存する。このため、上記の生態的特徴を、体色変異の大きな種とそうでない種と比較することで、体色変異の進化を解明することが期待できる。

2. 研究の目的

本研究の目的は「異なる淘汰圧間のトレードオフが世代時間より長い周期で変化することによって、体色変異が進化し維持される」という仮説の当否を、体色変異の大きさが異なる同属の円網性クモ種の生態を比較して検討する事である。具体的には次の4点を明らかにすることを目的とした。

(1) 体色に変異を持つ種と単型種の生態的特徴の違い

ギンナガ、ミナミノシマ、ゴミグモの世代時間と造網場所の光環境について野外調査を行い、またギンメッキの既存の知見も加えて、各種の体色の変異の大きさとその対応関係を明らかにする。また網形態も比較した。

(2) ゴミグモ属二種の餌誘因能力の違い

ギンナガは、網に目立つ白帯をつけ視覚的餌誘引を行う。一方、ギンメッキも白帯を持つが、餌誘因を示す証拠は無い。この違いと体色変異の大きさとの関係を検討するための、網上にいる兩種個体への餌の反応を調査し、比較する。

(3) 体色の決定に表現型可塑性が与える影響

体色変異の進化の道筋を理解する上で重要な表現型可塑性が、遺伝的要因に加えて体色決定に与えている影響の程度を、ギンメッキ、ミナミノシマを用いて明らかにする。

(4) トレードオフ関係の季節変化と世代時間の短さが体色変異の維持に与える効果の理論的解明

異なる淘汰圧間にトレードオフがあるだけでは、適応度の個体差のため変異は維持されないと考えられる。しかしトレードオフ関係が、世代時間より長い周期で変動する場合、体色変異の維持に働く可能性がある。この可能性について数理モデルを用いて解明する。

3. 研究の方法

(1) ゴミグモ属3種の生態調査

京都市および長崎市周辺の山林で定期的にサンプリングを行い、ギンナガ、ミナミノシマの成長段階を調べて世代時間を推定し、また腹部背面の写真から体色変異のパターンについて調べた。ギンナガの体色はギンメッキと同様、銀色部に黒色部が混じる。そこで写真から黒色部の全体に対する比率(黒色率)を計測した。ミナミノシマはカラフルな体色を持つので、腹部背面の61点から決まった順序でRGB値を抽出し、個体ごとにその輝度を $0.299R+0.587G+0.108B$ として算出して61点で平均したものを個体の体色の明るさを示す指標とし、またRGB値を用いてクラスター解析で個体を分類した。またギンナガ、ミナミノシマ、ゴミグモについて造網場所の全天写真から、造網場所の光環境の特徴を示すものとして直射光透過時間を計測した。並行してミナミノシマで網形態の測定を行い網全体をビデオ撮影し単位時間あたりの餌衝突数と衝突場所の中心からの距離を計測し、クモの体色との関係を解析した。

(2) ゴミグモ属二種の餌誘引能力の調査

T字管の片側に、ギンメッキ、もう片側にギンナガを設置して餌がどちらを選ぶか観察した。また、ショウジョウバエの飛行経路を2台のビデオカメラで撮影することで立体的な動きを解析し、ギンメッキの体色が餌の網回避行動に与える影響を調べた。

(3) 体色決定における表現型可塑性の影響

ギンメッキ越冬、春、夏の各世代とミナミノシマのメス成体を野外で捕獲し飼育装置で産卵させた。そこから得られた娘を成体に

なるまで飼育し、ギンメッキでは娘のクラッチ平均黒色率を目的変数、母親の黒色率と世代を説明変数とした回帰分析を行った。また孵化個体を一部冷蔵庫で保管し別の時期に飼育して、親子間の相関にどのような影響が出たかを調べた。ミナミノシマでは1クラッチから4個体以上の子を成熟させることができた4クラッチ22個体を用い、母娘を混ぜてクラスター分析を行った。また、野外で採集したメスが何個体のオスと交尾していたかを推測するために、メスに複数のオスを与えて交尾が起こるかどうかを観察した。

(4) 数理モデルを用いた体色変異維持メカニズムの推定

体色変異を持った個体群で各体色タイプの頻度がどのように変化するかを予測するため、1) 日当たりのよい場所と悪い場所がランダムに混在し、2) 体色(0-10までの値をとる)の濃い個体ほど採餌効率が高く、3) 体色の濃い個体は日当たりのよい場所でもより大きな生理的コストを持つが、その大きさの程度が1年周期で季節によって変化し、4) 個体の大きさが閾値を超えると1回交尾して繁殖して死に、5) 体色は変異を伴って遺伝する、ことを仮定した個体群動態シミュレーションモデルを作成し、個体群内で体色分布がどう変動するか10000日間のシミュレーションを100試行を行い、その最後1000日分の日ごとの体色パラメータの分散を、世代時間が1年の場合と2ヶ月の場合で比較した。

4. 研究成果

(1) ギンナガについては、4-5月と7-8月にかけて成体が見られることから世代時間が三ヶ月で年二化であることが、ミナミノシマについては、5月末から7月にかけてと8-11月にかけて成体が見られるが、最短二ヶ月ほどで成熟することから考えると秋の終わりには3世代目が混ざっている可能性があり年三化であることが示唆された。ギンナガでは黒色部の比率は50-90%の範囲で個体間変異があった。これは20-100%の範囲で変異が見られるギンメッキより小さい。ミナミノシマはクラスター分析により3種の色・模様のタイプに分けられた(図1)。

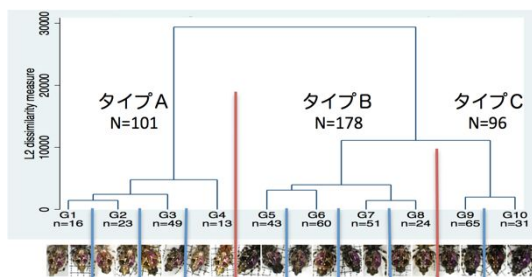


図1 ミナミノシマに見られる色彩変異。タイプAが明るい個体、タイプCが暗い個体で、タイプBはその中間。

また個体の明るさは20-130の範囲で変異があった。この数値はギンメッキ、ギンナガの値と直接比較できるものではないが、明るさの値は0-255までの範囲をとりうることから考えれば、変異幅はギンナガと同程度といえ、これに色の変異を加えるとギンナガよりも大きな体色変異を持つと考えられた。ゴミグモは単型種で年一化であり、ギンメッキがミナミノシマと同じように年に3世代が生じることがあることを考えると、種内の体色変異の大きさと世代時間の短さとの間に対応があることが示唆された(表1)。

表1 ゴミグモ属4種に見られる、世代時間と体色変異の大きさとの関係

	ギンメッキ	ミナミノシマ	ギンナガ	ゴミグモ
世代時間	2ヶ月	2ヶ月	3ヶ月	1年
体色変異	大	大	小	無

造網場所の直射光透過時間はゴミグモでもっとも変異が大きく(Bartlett' test, $p < 0.001$)、体色変異を示す種の間では8月でギンメッキが他二種よりやや変異が大きかった(Bartlett' test, $p = 0.08$)(図2)。

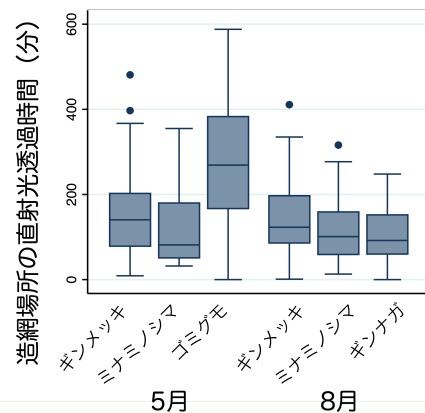


図2 ゴミグモ属4種の造網場所の直射光透過時間

また、ミナミノシマでは個体の体色の明るさと造網場所の直射光透過時間には負の相関が見られた(図3)。ギンナガでは両者に相関は見られなかった。

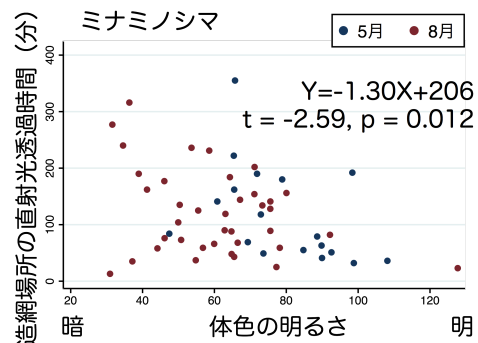


図3 ミナミノシマにおける個体の明るさと造網場所の光環境との関係

ミナミノシマではギンメッキと同じく、体色が暗い個体ほど多くの餌を採っていた (Poisson 回帰、 $p = 0.016$ 、 $n = 52$ 、図 4)。

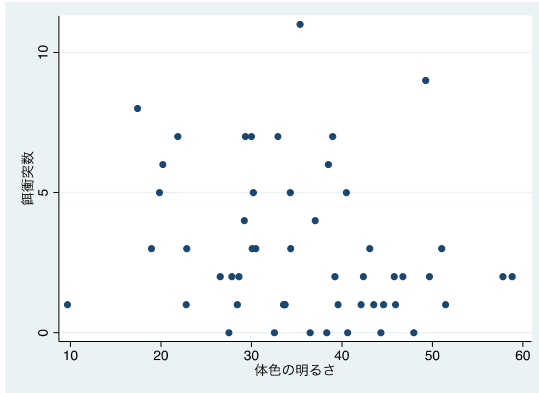


図 4 ミナミノシマにおける体色と採餌効率との関係 (体色の明るさは、数値が大きいほど明るいことを示す)

餌が衝突した場所までの平均距離は網面積が大きくなるほど、また明るい体色タイプの個体ほど大きくなった (ANOVA、網面積 $p < 0.05$ 、体色タイプ $p < 0.05$ 、交互作用 $p = 0.051$ 、図 5)。これは明るい個体が餌昆虫に回避されやすいことを示唆している。

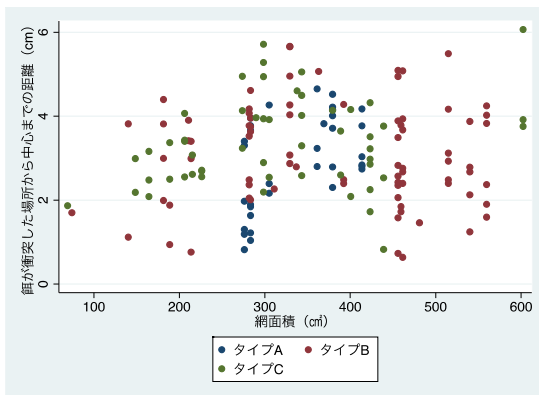


図 5 ミナミノシマにおける、体色タイプ間に見られる餌衝突場所の中心からの距離の違い

また、網形態については、4 種の網の上下非対称性が重力の影響を受けて生じていることを明らかにした。

(2) T 字管を用いた選択実験では、ショウジョウバエはギンメッキとギンナガのいずれかを選好することはなかった (Wilcoxon signed rank test, $p = 0.435$ 、 $n = 10$)。一方、ギンメッキの網に衝突するショウジョウバエの飛行経路を、2 台のカメラで撮影し三次元化した結果 (図 6)、衝突の 0.1~0.2 秒前に大きく進路変更し、その後はほぼ直線的に網に衝突することが分かった。しかし、クモの体色との明確な関係は見られなかった。

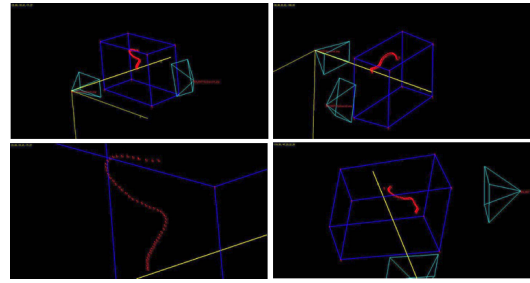


図 6 ショウジョウバエの衝突過程の一例。緑のフレームは二台のカメラ位置、青の立方体は網を内部に含む枠、赤の曲線がショウジョウバエの飛行経路を示す。

(3) ギンメッキにおいて、回帰分析の結果は有意であった ($N = 58$ 、 $F_{3,54} = 3.84$ 、 $p = 0.015$)。娘の黒色率の母親の黒色率に対する回帰係数は 0.191 で $t = 1.98$ 、 $p = 0.053$ と、統計的には有意ではなかったものの、両者の間に関係が見られた。また季節の影響として、春世代と越冬世代 ($F_{1,54} = 9.55$ 、Holm adjusted $p = 0.009$) 夏世代と越冬世代 ($F_{1,54} = 5.73$ 、Holm adjusted $p = 0.040$) の間に娘の黒色率に差が見られた。これらのことは、ギンメッキの体色には遺伝的要因と季節の違いから生じる表現型可塑性の要因の両方が影響していることを示唆している。

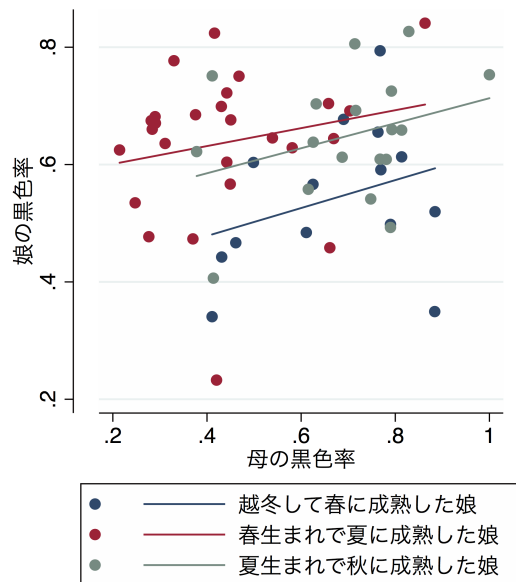


図 7 母娘の体色の世代毎の散布図と回帰直線

一方、同クラッチの孵化個体を一部冷蔵し季節を変えて飼育する実験を行ったところ、成体まで育て上げることに成功したのは 1 ペアに留まった。このペアの体色はほぼ同じだったが、1 例だけの結果であり、ここから表現型可塑性について確かな結論を導き出すことは困難であった (図 8)



図8 同一クラッチだが生育時期が違う個体の体色

ギンメッキメスを複数オスと交尾させようとしたところ、1オス目との交尾時にメスの交尾器が90%程度の頻度で破壊され、破壊されたメスは二個体目のオスと交尾できないことがわかった(図9)。このことから、ギンメッキメスのほとんどは生涯に1オスとしか交尾していないことが示唆された。

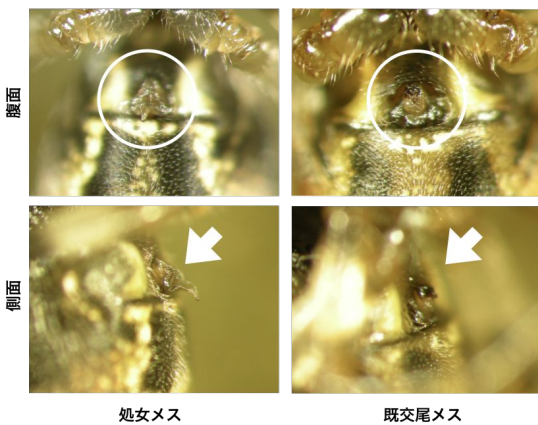


図9 ギンメッキのメス交尾器。処女メスにある突起(丸および矢印で示した)が既交尾メスで失われている。

ミナミノシマを用いたクラスター解析では、母娘が同一の枝を形成することが無く(図10)、遺伝的影響は確認できなかった。

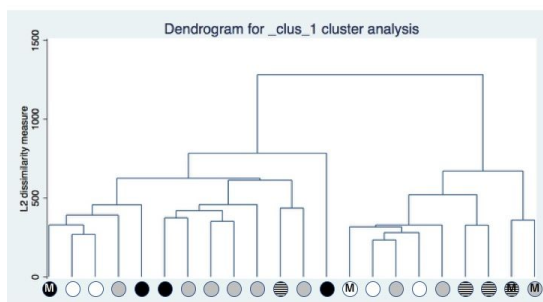


図10 ミナミノシマの4クラッチの子とその親を含めたクラスター分析の結果。同一クラッチを同色で、親をMで表している

(4) 世代時間が2ヶ月の場合と1年の場合で、各個体群の平均個体数は前者でわずかに大きかった(2ヶ月: 562.0 ± 5.4 、1年: 540.4 ± 3.3 , S.D.、t-test, $t = 34.2$, $p < 0.001$)。また、体色の分散を平均した値も前者で大きかった(2ヶ月: 3.6 ± 1.0 、1年:

2.5 ± 0.6 , S.D.、Wilcoxon signed-rank test, $Z = 8.47$, $p < 0.001$ 、図11)。このことは、体色にかかる異なる淘汰圧間のトレードオフが時間とともに変化する時、世代時間がその変化の周期より短いことが、個体間の体色の変異をより大きくする効果を持つことを示している。

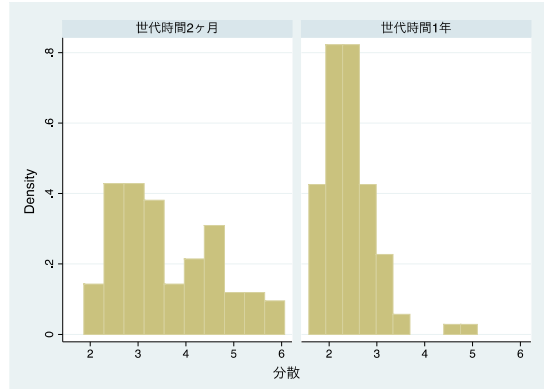


図11 10000ステップの体色分布動態シミュレーション100試行における、体色値の分散を最後1000ステップで平均したものの頻度分布

以上の結果は、本研究で対象としたゴミグモ属4種について、世代時間の短さと体色の個体間変異の程度の大きさの相関について示した野外調査の結果と整合的であった。また、ミナミノシマとギンメッキでは体色と採餌効率との関係についてほぼ同様であり、生涯で1回しか交尾しないというシミュレーションの仮定も現実と合致していた。一方、ギンメッキに見られた、体色に与える表現型可塑性の影響はシミュレーションでは反映されていない。この表現型可塑性は、夏に不利になるはずの黒色になるという形で現れており、その適応的理由は不明だが、このような点から考えると、この要素をシミュレーションに組み入れたとしても、その影響は結果がより強調される方向へ現れると考えられ、結果の質的側面は変わらないと考えられる。ミナミノシマにおける体色の遺伝性が確認できなかったこと、および個体の体色と造網場所の光環境との関係が種によって異なる理由が不明であること、という課題が残っているものの、本研究の結果は「異なる淘汰圧間のトレードオフが世代時間より長い周期で変化することによって、体色変異が進化し維持される」という仮説をおおむね支持するものと考えられる。

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6件)

繁宮悠介, クモの網に衝突するショウジョウバエの飛行経路推定. 創見創新(長崎総合科学大学新技術創成 研究所・紀要), 査読無, 2018, 印刷中

Kensuke Nakata and Yoshihisa Mori, Cost of complex behaviour and its implications in antipredator defence in orb-web spiders. *Animal Behaviour*, 査読有, vol.120, pp.115-121, 2016, DOI:10.1016/j.anbehav.2016.07.034

Kensuke Nakata, Female genital mutilation in an orb-web spider, *Biology Letters*, 査読有, vol.12, 2016, DOI: 10.1098/rsbl.2015.0912

Samuel Zschokke and Kensuke Nakata, Vertical asymmetries in orb webs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 査読有, vol.114. 2015, pp.659-672, DOI: 10.1111/bij.12456

Kensuke Nakata and Yusuke Shigemiya, Body-colour variation in an orb-web spider and its effect on predation success. *Biological Journal of the Linnean Society*, 査読有, vol.116. 2015, pp.954-663, DOI: 10.1111/bij.12640

Yusuke Shigemiya and Kensuke Nakata, Method for rearing the orb-web spider, *Cyclosa argenteoalba*. *Acta Arahnologica*, 査読有, vol.64, 2015, pp. 75-81

〔学会発表〕(計 11 件)

繁宮悠介・中田兼介, クモの網が揺れるとき～ミナミノシマゴミグモの網形態および体色と捕獲成功率との関係～, 日本生態学会第 64 回大会, 2017 年

中田兼介, ギンナガゴミグモの配偶行動と垂体切除, 第 48 回日本蜘蛛学会大会, 2016 年

中田兼介・繁宮悠介, ギンメッキゴミグモのメスはなぜ配偶相手を選ばないか?, 日本生態学会第 63 回大会, 2016 年

中田兼介, 「2」は孤独な数字 – ギンメッキゴミグモの交尾器切除はいつ起こるか? –, 日本動物行動学会第 34 回大会, 2015 年

繁宮悠介・中田兼介, ギンメッキゴミグモの飼育装置の改良と体色遺伝性の検証, 第 47 回日本蜘蛛学会大会, 2015 年

中田兼介, ギンメッキゴミグモにおける垂体脱落の機能と脱落が生じる条件, 第 47 回日本蜘蛛学会大会, 2015 年

Kensuke Nakata, Female genital mutilation and monandry in a spider, *Cyclosa argenteoalba*. *Behaviour* 2015, 2015

繁宮悠介・中田兼介, ミナミノシマゴミグモの体色変異とその季節間変動, 日本生態学会第 62 回大会, 2015 年

中田兼介・繁宮悠介, ゴミグモ属における体色変異と造網場所の光環境との関係, 日本生態学会第 62 回大会, 2015 年

中田兼介, ギンメッキゴミグモに見られ

る交尾器切除によるメスの去勢, 日本動物行動学会第 33 回大会, 2014 年

中田兼介, ギンメッキゴミグモの配偶行動と垂体の脱落について, 第 46 回日本蜘蛛学会大会, 2014 年

〔図書〕(計 1 件)

中田兼介, まちぶせるクモ: 網上の 10 秒間の攻防, 共立出版, 136pp, 2017 年

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・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・総合情報学部・准教授
研究者番号: 00399213