

学 位 論 文 題 名

Diapause and climatic adaptation in the house spider,

*Achaeearanea tepidariorum*

（オオヒメグモの休眠と季節適応）

学位論文内容の要旨

オオヒメグモ（*Achaeearanea tepidariorum*）の季節適応および気候適応の様式を明らかにするために、生活史、餌条件の季節的変動および生活史を調節する生理機構について解析をおこなった。

1 生活史

弘前大学構内で定期採集をおこなった結果、一年を通していつでも若齢幼生から成体までさまざまな発育段階の個体がみられることが明らかになった。本種の越冬態は特定の発育段階に限定されておらず、卵以外ならどの発育段階でも越冬可能だった。

本種の繁殖期を明らかにするために、卵のうの季節消長を調べた。成体は一年を通してみられるが、産卵活動には明瞭な季節性がみられた。3年間の調査から弘前における繁殖期は6月から10月まで5カ月間であることがしめされた。この比較的長い繁殖期は個々の雌親の繰り返し産卵に由来していた。冷温帯における本種的生活史はこのように越冬態のばらつきと比較的長い繁殖期に特徴づけられる。

比較のために日本各地の地理集団についても越冬態と繁殖期を調べた。越冬態の調査は新潟、東京、福岡、鹿児島、沖縄の5カ所でおこなった。越冬態には地理変異はみられず、どの地域においても冬季に若齢幼生から成体までさまざまな発育段階の個体がみられた。

繁殖期(産卵期)については実際の野外データと文献から得られた情報をもとに解析をおこなった（札幌、弘前、千葉、長崎）。繁殖期には明瞭な地理変異がみつかった。産卵は南の集団ほど早くはじまりまた早く終わっていた。

## 2 餌条件の季節変動

餌資源の季節的な存在様式は生物の生活史の進化において重要な役割を担っている。本種が野外で実際に直面している環境条件の季節変動を明らかにするために、2年間にわたり弘前大学構内にて捕食量の定量と餌動物の解析をおこなった。

本種の捕食活動は3月から11月まで9カ月にわたって観察され、2年間の調査で総計1490例の餌動物が集められた。本種の食性は多岐にわたっており15以上の分類群（目）が餌として記録された。記録された餌動物のうち半分以上はアリ、ダニおよびワラジムシといった飛ばない虫であった。このような特長は本種の網の構造およびその餌捕獲行動に由来していると考えられた。餌条件はクモ1日あたり捕食頻度から推定した。捕食頻度の季節変動は一山型で夏（7月下旬から8月上旬）に最も高くなり秋（9月以降）には急激に低下した。

比較のために、冬季の餌条件を日本各地（新潟、東京、福岡、鹿児島、沖縄）で定量した。弘前とは異なり、東京、福岡、沖縄の3カ所で捕食が観察された。とりわけ沖縄における捕食頻度（13.8%）は高く、それはちょうど弘前の初夏の値に相当していた。このことは、沖縄では冬季の餌条件がかなり好適なものであることを物語っている。

## 3 休眠と光周反応

本種の発育や繁殖に及ぼす環境要因の影響を飼育実験により明らかにし、本種の生活史調節機構の解析を試みた。

幼生の発育は光周期の影響を受け、明期が15時間より短い短日条件下では終齢期において発育が遅延した。この発育遅延は内分泌系の変化をともなった休眠であると考えられた。休眠の主要な誘導因子は光周期だったが、幼生の休眠齢期は温度や餌条件に影響された。すなわち同じ光周期条件下でも、温度が低いほどまた餌条件が劣悪なほど休眠はより若い齢期で誘導された。このような休眠齢期の可塑性のために、秋遅くに生まれた個体でも冬の到来前に休眠にはいることができる。

休眠が誘導されるタイミングは、温度や餌条件とは関係なく短日光周期にさらされた後一定の時間（約40日）が経過したところにあった。本種の休眠誘導には何らかの温度補償的な生理機構が存在している。

野外越冬幼生の光周期にたいする反応性は冬至の頃にはなくなっていた。このことは春の長日条件は本種の休眠の終結とは無関係であることを意味している。しかし越冬幼生が春に発生を再開すると同時に光周期にたいする反応性も回復した。したがって夏までに成熟できなかった個体

はもう一度幼生のまま休眠越冬することになる。この越冬明けの光周感受性の回復は結果として、越冬態のばらつきにかかわらず繁殖のタイミングを同調させる効果をもっていた。

幼生と同様に成体も短日光周期に反応して休眠にはいる。成体の休眠は繁殖休眠で産卵活動の停止と摂食活動の抑制に特徴づけられた。休眠が誘導されるタイミングは温度に関係なく短日光周期にさらされてから約40日後だった。幼生の場合とおなじく、成体の休眠誘導にも何らかの温度補償的な生理機構が含まれている。

幼生期に休眠にはいった個体もまた休眠にはいらなかった成体期の個体も短日条件下におかれると成体休眠にはいった。成体休眠の誘導について、幼生期の休眠経験および幼生期の光周条件は成体の休眠誘導に影響をおよぼさなかった。幼生休眠と成体休眠は各々独立した生理機構と考えられた。

#### 4 気候適応

本種の気候適応を明らかにするために温帯集団（弘前）と亜熱帯集団（那覇）の休眠性、光周反応および生活史の比較をおこなった。

温帯系統では休眠は卵を除くすべての発育段階でみられた。一方、亜熱帯系統では休眠は幼生の終齢期と成体に限定されていた。温帯集団の幼性休眠の誘導は時間依存的で、休眠は短日条件にさらされた後一定の時間経過したところで誘導された。亜熱帯集団の幼生休眠の誘導はステージ依存的で、休眠は短日条件にさらされた時間とは無関係に終齢幼生期でしか誘導されなかった。臨界日長は温帯系統が15.5時間、亜熱帯系統が12.5時間で約3時間の変異があった。温帯集団の長い臨界日長は当地の早い冬の到来と密接に関連している。

亜熱帯系統の休眠ステージは特定の発育段階（終齢幼生と成体）に限定されていたが、その越冬集団には若齢幼生から成体までさまざまな発育段階の個体が含まれていた。このことは沖縄では冬季に休眠個体と非休眠個体の両方が存在していることを意味している。冬季の気温および餌条件の解析より、沖縄においては非休眠個体の越冬も可能であることが示唆された。

さまざまな温度条件のもとで卵のふ化率を比較したところ、15℃ではふ化率が10%に満たなかった。このことから沖縄の冬季の気温（平均16℃）は卵の発育には不適であると考えられた。

本種の発育と繁殖はその生活史のほぼ全般を通して光周期によって調節されている。そこで光周反応の解析から逆に沖縄での生活史の再構築を試みた。それらの結果を解析した結果、沖縄における休眠の役割は自らの越冬生存率を高めるというよりも、冬季の繁殖活動を抑制し産卵を好適な季節にあわせる点にあると結論づけられた。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 森 須  
副 査 教 授 高 木 貞 夫  
副 査 助 教 授 阿 部 永

本論文は本文58頁の他に、図30、表8を含み、英文で書かれている。

節足動物の生活史において休眠の意義は、(1)高温、低温、乾燥などに対して生理的な耐性を高める機構と、(2)その種(species)の活動相を好適な季節に同調させる生活環の時間的制御機構をもつものと考えられている。これまで昆虫の休眠や季節適応については温帯あるいは冷寒帯に生息する材料を中心に研究されてきた。しかし多くの昆虫が熱帯起源といわれている以上、熱帯や亜熱帯での休眠性を明らかにしなければ休眠の起源や進化の道筋をたどることは困難であろう。

熱帯起源とされるオオヒメグモ(*Achaearanea tepidariorum*)は、熱帯から冷温帯まで広く分布する汎世界種であって、休眠性の種内比較が可能のため、生活史や季節適応様式の解析を通して季節適応の進化を考察するのに有効な材料であった。

オオヒメグモの温帯(弘前)での生活史をみると、若齢幼生から成虫までさまざまな発育段階で越冬していた。成虫は一年中みられるにかかわらず、産卵は6月下旬から10月下旬までに限られていて、成虫の繁殖活動には季節性がみられた。これらの事実は、本種の生活史において繁殖期をそろえるなんらかの調節機構が存在していることが示唆された。

一般に温帯にすむ昆虫やクモの生活史は、日長や温度といった環境要因によって調節されていることが知られている。本研究ではオオヒメグモの発育や繁殖活動に及ぼす環境要因の影響を飼育実験により解析し、生活史調節機構の解明を試みた。光周反応の解析の結果、幼生も成虫も休眠性をもつことが判明した。休眠誘導因子は光周期が主要な因子だが、温度と餌条件も幼生の休眠齢期の決定に影響することを明らかにした。低温・貧餌条件はより若い齢期で幼生休眠を誘導する。この反応は結果として、秋遅く生まれた個体が冬が来る前に確実に休眠にはいることを保証している。

本種の地理的集団間(札幌から沖縄まで6地域の個体群を供試した)で越冬態の比較を行ったところ、北海道から沖縄までどこでも若齢幼生から成虫までみられ、地理的変異はなかった。ところが休眠ステージについては明瞭な地理的変異が認められた。すなわち、弘前では若齢幼生か

ら成虫まで、卵以外のすべての発育段階で休眠がみられたのにかかわらず、沖縄では幼生の終齢期と成虫でしか休眠がみられなかった。更に休眠誘導機構にも地理的変異が見出された。弘前の系統では短日光周期にさらされると休眠は齢期に関係なく誘導されるのにたいして、沖縄の系統では遺伝的に決まったステージである終齢期になるまで休眠が誘導されなかった。この違いは両地域間の気候条件、特に冬季の気温と発育可能な季節の長さの違いによるものと考えられた。

沖縄では冬季には若齢幼生から成虫までさまざまな発育段階の個体がみられること。および、沖縄系統の休眠は終齢幼生期と成体に限定されていることを前述した。すなわち沖縄では冬季に休眠個体と非休眠個体の両方が存在しているわけである。このことは休眠にはいること自体が直接その個体の冬季生存率を高めるわけでないことを意味している。実際、沖縄の最寒月の平均気温は16℃であり、幼生の発育には十分な温量であった。しかも沖縄では冬季にも餌となる昆虫が活動しているので飢餓の心配がない。

オオヒメグモの沖縄における休眠の意義は何であろうか？ 沖縄系統の卵のふ化率に及ぼす温度条件を実験すると、15℃ではわずか10%しかふ化しなかった。沖縄の冬季の平均気温は約16℃であるから、卵の発育にとって冬は不適な季節と言える。したがって沖縄における休眠の適応的意義は、冬季の生存率を高めるというよりは、成熟および繁殖のタイミングを卵の発育に好適な季節に同調させることにあると結論した。

農生態系の重要な構成員であるにかかわらず、クモ類の生活史と適応に関する研究はすくない。本研究はオオヒメグモの休眠の地理的変異と季節適応を明らかにした業績であって、応用動物学上大きく貢献している。

よって審査員一同は最終試験の結果と合わせて、本論文の提出者田中一裕は博士（農学）の学位をうけるのに十分な資格があるものと認定した。