

博士（農 学） 外 山 晶 敏

学 位 論 文 題 名

Study on reproductive behaviors of the foliage spider,
Chiracanthium japonicum

(カバキコマチグモの繁殖行動に関する研究)

学 位 論 文 内 容 の 要 旨

フクログモの一種であるカバキコマチグモ *Chiracanthium japonicum* は日本全国に広く分布し、ススキやヨシの葉をちまき状に捲いた産室を作るなど特異的な繁殖行動を示すことで知られている。しかしながら、その生態に関する研究はこれまでほとんどなかった。本研究では、本種の雌および雄の繁殖行動について、その全容を明らかにするとともに、詳細な行動生態学的研究を行った。

本種雌の繁殖活動は産室における子への随伴行動とマトリファージ（子グモによる母親食い行動）によって特徴付けることが出来る。本研究では、これら一連の行動が「雌親による子グモの保護行動である」という作業仮説のもとに、その適応的意義について精査した。その結果、本種雌の保護行動は「閉鎖された産室内における雌親随伴による卵および幼体の捕食圧の軽減」、「孵化した子グモの出囊（卵のうからの脱出）帮助」および「マトリファージによる子グモへの給餌」の3要素から構成されていた。

野外における雌親の除去実験から、本種の卵および幼体は潜在的に高い捕食圧の下にあり、産室での雌親の随伴が、被捕食のリスクを大幅に軽減する防衛機能を有していることが判明した。このことから、本種を始めとしたフクログモ科のクモにおいても、多くの生物種で指摘されているように、親の随伴行動の進化要因の1つが潜在的な捕食の危険であることが示された。また、子グモが孵化後、出囊する際に、親の存在が不可欠であり、孵化直後の子グモには卵囊を破る能力がないことも明らかとなった。このことは、雌親が子グモの出囊を帮助していることを示すと同時に、子の生存において雌親の同伴が必要不可欠な前提となっていることを示していた。

マトリファージは無脊椎動物全般においても少数の種にしかみられない特異的な行動である。その意味については諸説あるが、本種においては、親による子の保護の視点から評価されるべきものであり、その機能が分散時の子グモの状態と強い相関を持つことが明らかとなった。つまり、本種のマトリファージは単に餌として子グモの体重を増やすのみならず、子グモの通常より1つ進んだ齢期への脱皮促進つまり分散齢期の遅延（一般にクモは2齢で分散する）、クラッチ内共食いの抑制といった効果を有していた。本種の3齢個体が、体サイズに比して相対的に長い脚を持つなど、形態的に2齢とは明

らかに異なる特徴を有していることは、マトリファージが単独徘徊生活により高度に適応した形態で子グモを分散させる機能を持つことを示していた。また、雌親の子への投資パターンについて、資源量との関係から調べたところ、雌親の産卵直前の重量、つまり資源蓄積量と、産卵数および卵への総投資量の間には、それぞれアイソメトリックな関係がみられ、結果として卵黄とマトリファージとを介した1子当たりへの投資総量(=分散時の子グモサイズ)、および両投資機会間に配分される資源の比率は、雌親の資源量から独立に保たれていた。このことは、雌親が自らの資源量に応じて産卵数を調整することで、1子当たりへの投資を一定に保っていることを示していた。つまり、本種におけるマトリファージは、季節的に繁殖機会が年に一回(1化性)に制限される条件の下で、雌親が子を通じて最大の適応度をあげられるように、「雌親による子の保護行動の一環」として進化してきたものと考えられた。

一方、本種の雄は雄精子囊の構造に伴う最初の交尾雄の優先性と雌の1回繁殖という特性をもつ。このことから、雄の繁殖成功が、処女雌との交尾機会の獲得にかかっているという作業仮説が成立する。そこで、自然個体群を対象に、個体識別法による交尾活動調査および雄の繁殖行動を観察した。その結果、本種の雄は多回交尾が可能であり、成熟前の雌に対して交尾前配偶者ガードを行うことが明らかとなり、また予想通り雄間に成熟直後の雌との交尾をめぐる激しい競争があることがわかった。更に、人為的に成熟雄を対峙させると、誇示行動から激しい闘争までの段階的な相互反応が観察され、野外調査においても、しばしばガードしている雄の交代が認められた。こうした直接的相互作用において、交尾前配偶者ガードをめぐる雄間競争の勝敗は、雄の体サイズに依存していた。これらのデータをもとに、選択勾配分析を行った結果、雄の成熟時体サイズに正の淘汰圧が働いていることが明らかになった。一方、多くのクモ類に成熟雌雄間に形態上の違いがみられ、雄に際だった特長は、このような雄間競争を通じて性選択されたものだとされている。今回の行動観察では、本種雄に特有な長い脚や大きい上顎は、競合雄間の誇示行動や闘争において、威嚇手段や武器としてつかわれていた。しかし、勾配分析では、これらの形質に対する明瞭な淘汰圧は検出されなかった。これは、雄の体サイズの変異が闘争の勝敗を一義的に決めてしまうほど大きく、そのために、闘争に関わる諸形質の大小が勝敗にあまり関わらないことに一因があると考えられる。形態における性的二型性の意味に関しては、今後更なる検討が必要であろう。

野外データから、成熟時体サイズ、成熟日について季節を追って分析したところ、雄の体サイズには年や場所により、大きな変動がみられ、本種の成長が強く環境に依存し、制限されていることが明らかとなった。これに対し、成熟準備雌の出現に先行して、雄の成熟がコンスタントに起こっていることから、本種の雄が自らの成長状況に応じて、成熟タイミングの調整を行っていること、すなわち、「成熟タイミングが成熟齢期の可塑性によって調整されている」という可能性が示唆された。野外における雄の成熟時体サイズと成熟日の頻度分布が、しばしば2つのピークを示すことは、上記の仮説を支持するものと考えられた。さらに、雄の成熟時体サイズと成熟日の間には正の相関が見られ、他のクモ類が一般に負の相関を示す事実と対照となっていた。雄の交尾成功度に関

する野外調査では、先行して成熟した小さい雄は、大きい雄が出現する前に、わずかながら交尾機会を得ており、本種雄には、成長状況に応じた代替戦略、すなわち「小さく早く成熟」と「遅れても大きく成熟」が存在する可能性が示唆された。

学位論文審査の要旨

主　查　教　授　齋　藤　　裕
副　查　教　授　諫　訪　正　明
副　查　教　授　前　川　光　司
副　查　助教授　綿　貫　　豊
副　查　助教授　秋　元　信　一

学　位　論　文　題　名

Study on reproductive behaviors of the foliage spider, *Chiracanthium japonicum*

(カバキコマチグモの繁殖行動に関する研究)

本論文は、図表を含め 134 ページからなり、引用文献 104 を含み、英文で書かれている。他に、参考論文 3 編が添えられている。

フクログモの一種で、強い毒をもつカバキコマチグモ *Chiracanthium japonicum* は日本全国に広く分布し、ススキやヨシの葉をちまき状に捲いた産室を作るなど特異的な繁殖行動を示すことで知られている。本研究では、本種の雌および雄の繁殖行動について、その全容を明らかにするとともに、行動生態学的分析を行った。

本種の繁殖活動は、”雄どうしの未交尾雌をめぐる競争”、”雌親の産室における子への随伴行動”、および”子グモが母親を捕食する行動（マトリファージ）”の 3 つによって特徴付けることが出来る。本研究では、まず、雌親の子への随伴とマトリファージが「雌親による子グモの保護行動である」という仮説のもとに、その適応的意義について精査した。

その結果、本種雌の保護行動は「閉鎖された産室内における雌親隨伴による卵および幼体の捕食圧の軽減」、「孵化した子グモの卵のうからの脱出帮助」および「マトリファージによる子グモへの給餌」の 3 要素から構成されており、いずれの段階も子グモの生存率を効果的に上げる働きをもつことが明らかとなった。特に、マトリファージは動物界において、ごくまれにみられる特異的な行動であり、その意味はよくわかつていなかつた。本種においては、その機能が分散時までに子グモを安全かつ十分に成育させるための、”親による子への給餌”にあたることが実証された。つまり、本種のマトリファージは単に餌として子グモの体重を増やすのみならず、子グモの通常より 1 つ進んだ齢期への脱皮促進つまり分散齢期の遅延、クラッチ内共食いの抑制といった効果を有していた。

また、雌親が子へどのように資源を投資するかについて、卵黄とマトリファージとを介した1子当たりへの投資総量、および資源の配分比率を測定した結果、雌親が自らの資源量に応じて産卵数を調整することで、1子当たりの投資量を一定に保っていることがわかった。つまり、本種におけるマトリファージは、季節的に繁殖機会が年に一度に限定される条件の下で、雌親が子を通じて最大の適応度をあげられるように、「雌親による子の保護行動の一環」として進化してきたものだと考察された。

一方、繁殖期における”雄どうしの未交尾雌をめぐる競争”は、雄の精子囊の構造に伴う最初の交尾雄の優先性と、マトリファージから必然的に生じた”雌の1回繁殖”という特性に関連している。このような条件下では、雄の繁殖成功が、未交尾雌との交尾機会の獲得にかかっているために、激しい競争が予想される。そこで、自然個体群を対象に、個体識別法による交尾活動調査および雄の繁殖行動を観察した結果、本種の雄は多回交尾が可能であり、成熟前の雌に対して交尾前配偶者ガードを行うことが明らかとなつた。また予想通り雄間に成熟直後の雌との交尾をめぐる激しい競争があり、この競争の勝敗は、雄の体サイズに依存していることが判明した。これらのデータをもとに、自然選択の強さを測る数理的手法である選択勾配分析を行った結果、雄の成熟時体サイズに正の淘汰圧が働いていることが明らかになった。

野外データから、成熟時体サイズ、成熟日について季節を追って分析したところ、雄の体サイズには年や場所により、大きな変動がみられ、本種の成長が強く環境に依存し、制限されていることが明らかとなつた。これに対し、成熟準備雌の出現に先行して、雄の成熟がコントラクトに起こっていることから、本種の雄が自らの成長状況に応じて、成熟タイミングの調整を行っていること、すなわち、「成熟タイミングが成熟齢期の可塑性によって調整されている」ということが示唆された。野外における雄の成熟時体サイズと成熟日の頻度分布が、しばしば2つのピークを示すことは、上記の仮説を支持している。さらに、雄の成熟時体サイズと成熟日の間には正の相関が見られ、他のクモ類が一般に負の相関を示す事実と対照をなしていた。雄の交尾成功度に関する野外調査では、先行して成熟した小さい雄は、大きい雄が出現する前に、わずかながら交尾する機会を得ており、本種雄は、「小さい体でも早く成熟する」と「遅れても大きい体で成熟する」という、自身の成長状況と雌の出現状態に応じた代替戦略をもつことが強く示唆された。

本研究は、「子による母食い」という動物界でまれにみる習性をもつカバキコマチグモの繁殖生態を、野外および実験室において克明に観察し、本種が亜社会性のクモであることを明らかにしたばかりか、統計数理的手法を用いて、形態に対して働く自然選択の存在とその方向性を明らかにしている。これらは、クモ類のみならず、捕食性動物全般に共通する多くの疑問に答えを与えるものであり、生態学・行動学上高く評価される。

よって、審査員一同は、外山晶敏が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。