

学位論文題名

アマギエビスグモにおける卵保護行動に関する  
進化生態学的研究

学位論文内容の要旨

1. クモ類は害虫捕食者として農業上注目されており、本分類群に対する生態学的な基礎情報の蓄積が求められている。一方、クモ類は多彩な繁殖戦略を示し、行動学的な側面からも注目されている。親による卵や幼虫への保護行動は、クモ目を含む多くの動物群で独立に進化してきた繁殖戦略であるが、その進化的経路の解明はまだ十分に行われていない。本研究では、北海道の落葉広葉樹林に普通に見られるアマギエビスグモを材料とし、メスの保護行動と繁殖戦略の包括的な解明を目的とした。

2. アマギエビスグモのメスは、葉を折り畳んだ内部に卵嚢を貼り付け、葉巻内で卵嚢に付き添い、天敵に対する防衛を行う。卵嚢内の卵は産卵後約 15 日で孵化し、さらに 15 日ほどで 2 齢幼虫へと脱皮する。脱皮後、数日で幼虫は卵嚢から出て分散する。幼虫の分散が終わるまでの約 40 日間、メスは、卵嚢の防衛、葉巻の修復、卵嚢の修復等の保護行動を示す。本種に見られる卵保護行動の適応的意義を明らかにするため、メスを実験的に卵嚢から引き離し、卵嚢の生存率を調べた。その結果、保護されなかった卵嚢は、保護された卵嚢よりも有意に高い割合で他の節足動物に捕食された。卵嚢に対する高い捕食圧が、メスの保護行動を維持する要因となっていた。

3. 親による保護行動は、現在の子により多くの資源を投資する戦略であり、保護を続けることによって一般に将来の繁殖を犠牲にする。アマギエビスグモは普通 1 回産卵であるが、卵を保護することで 2 回目の繁殖の機会を失っている可能性が考えられる。そこで、本種のメスは 2 回目の産卵が可能かどうかを明らかにするため、保護中のメスと保護をさせずに給餌したメスを用いて、体重変化と卵巣の状態を調べた。保護中、メスの体重は徐々に減少し、保護終了時には産卵直後の体重の約 30% が失われた。また、産卵直後のメスの卵巣は未発達であるが、保護 15 日目には一時的に発達し、さらに保護を続けると、保護終了時には再び卵巣が収縮していた。一方、産卵後、保護をさせずに給餌したメスは産卵直後の体重を維持し、卵巣を大きく成長させた。したがって、メスは保護をしなければ 2 回目の産卵が可能であった。保護中の一時的な卵巣の発達は、メスが保護中も 2 回目の産卵に備えていることを示唆する。そこで、1 回目の卵塊をいつまで保護すると、メスは 2 回目の産卵能力を失うのかを調べるため、1 回目の卵塊への保護を段階的に時間を変えて打ち切らせ、再びメスへの給餌を行った。この実験の結果、産卵直後のメスと 15 日間卵を保護したメスは高い 2 回目産卵能力を維持していることが明らかになった。しかし、それ以上保護を継続したメスの産卵能力は低下し、保護を終えたメスでは産卵能力がほとんど失

われていた。したがって、本種のメスは、1 回目の卵塊を完全に保護することで 2 回目の産卵の機会を失うと結論できる。産卵直後のメスでは、内分泌系の変化によって卵巣発達が抑制されている可能性が考えられた。

野外調査によって、本種のメスは野外で 2 回目の産卵を行っていることが示された。野外での産卵のピークは 2 回あり、大部分のメスは 6 月に産卵したが、少数のメスが 7 月下旬以降に産卵することが観察された。7 月下旬以降の産卵は、産卵数から見て、1 回目の保護に失敗し、卵を失ったメスによる 2 回目の産卵であることが示唆された。野外では、6 月に産卵したメスの 13.6 ~17.6% が捕食によって卵塊を失う。1 回産卵の種にとって、保護中の卵塊の喪失は完全な繁殖の失敗を意味する。このため、アマギエビスグモの再産卵能力は、卵塊を失った場合の補償戦略として集団中に維持されていると考えられた。

4. メスが保護を継続する至近要因を明らかにするために、実験室で処理実験を行った。アマギエビスグモのメスは、卵が孵化するまでは卵嚢膜に反応して保護を続け、幼虫の孵化後は幼虫の存在を認識して保護を続けることが示唆された。一方、卵嚢内の幼虫が死亡したり、幼虫の分散が完了した場合には、メスは保護を打ち切った。さらに、産卵後約 15 日を過ぎても幼虫が孵化しなければ、メスは卵嚢を放棄した。卵が孵化する時期は、メスの 2 回目産卵能力が高い状態にあり、この時期に子の死亡が確認された場合には、メスは保護を放棄して再産卵に備えることが有利な戦略だと考えられる。メスが幼虫や卵嚢膜の何を認識しているのかについてはさらに研究が必要だが、1 齢幼虫の発する震動や卵嚢膜の構造、接触性フェロモンが関与している可能性がある。

5. 本種の卵サイズと卵数には負の表現型相関が認められ、生理的なトレードオフの存在が示唆された。卵数や卵サイズは産卵時期によって変化し、繁殖シーズンの初期に産卵したメスは小型の卵を多く産み、後期に産卵したメスは大型の卵を少数産んだ。卵数は子の生存率に影響しなかったが、卵サイズが大きいほど分散までの子の生存率は上昇した。大型の卵には、遅く生まれた子の成長率低下を補償する可能性と、早く孵化した幼虫による捕食を回避する効果が想定された。

野外調査により、アマギエビスグモの産卵は時間的・空間的に集中する傾向が認められた。空間的な群れの効果は認められなかったが、産卵日の同調は卵嚢の生存率を高めた。産卵の同調が起こる原因として、捕食圧の希釈効果が得られる可能性や、孵化幼虫による共食いを避けるために早く産卵する個体が選択された可能性が考えられた。

6. 以上の結果から、1) どのくらいの期間卵嚢を保護することが有利か、2) 繁殖シーズンのいつ産卵することが有利か、の 2 つを明らかにするため、適応度を推定した。その結果、保護を全期間続けた個体が顕著に高い適応度を示した。2 回目の産卵ができないことによる総産卵数の減少よりも、幼虫生存率が上昇する効果が非常に高いことが、本種の保護行動を維持する要因と考えられた。さらに、繁殖シーズンのいつ産卵することが有利なのかを推定したところ、シーズン初期の産卵は最も産卵数が多いため、最も高い適応度を示した。しかし、野外での本種の産卵はシーズン中期に集中していた。シーズン中期に産卵した個体が最も高い適応度を得るためには、それ以外の時期よりも生存率が 0.4% 高くなればよいことが示された。産卵の同調や環境要因などによって卵嚢生存率が少しでも高まれば、本種のような集中的な産卵が生じる可能性が想定できる。

本種の生活史戦略における一つの転機は、卵の孵化であると考えられる。メスは産卵後一定期間を経たときに卵が孵化したかどうかでその後の行動を変化させる。卵が孵化すれば保護を継続し、孵化に失敗すれば卵嚢を放棄して、再び産卵を行うのが適応的な戦略と考えられた。今後は、これらの生活史形質を本州の他集団や近縁種と比較し、系統関係を考慮した比較研究を行う必要がある。

# 学位論文審査の要旨

主 査 助 教 授 秋 元 信 一  
副 査 教 授 諏 訪 正 明  
副 査 教 授 齋 藤 裕  
副 査 助 教 授 長 谷 川 英 介

学 位 論 文 題 名

## アマギエビスグモにおける卵保護行動に関する 進化生態学的研究

本論文は図 22, 表 8, 付表 1 を含む総頁数 138 の日本語論文であり, 他に参考論文 2 編が添えられている。

クモ類は害虫捕食者として農業上注目されており, 本分類群に対する生態学的な基礎情報の蓄積が求められている。クモ目に広く見られる「親による卵や幼虫への保護行動」は, 多くの動物群で独立に進化してきた繁殖戦略であるが, その進化的経路の解明はまだ十分に行われていない。本研究では, 北海道の落葉広葉樹林に普通に見られるアマギエビスグモを材料とし, メスの保護行動と繁殖戦略の包括的な解明を目的とした。

アマギエビスグモのメスは, 葉を折り畳んで葉巻を作り, その内部に生み付けた卵囊に付きそい, 保護を行う。卵は産卵後約 15 日で孵化し, さらに約 15 日後に 2 齢幼虫へと脱皮する。脱皮後, 数日で幼虫は卵囊から出て分散する。幼虫が分散するまでの約 40 日間, メスは, 天敵からの防衛, 葉巻・卵囊の修復等の保護行動を示す。本種に見られる卵保護行動の適応的意義を明らかにするため, メスを実験的に卵囊から引き離し, 卵囊の生存率を調べた。その結果, 保護されなかった卵囊は, 保護された卵囊よりも有意に高い割合で他の節足動物に捕食された。卵囊に対する高い捕食圧が, メスの保護行動を維持する要因となっていた。

親による保護行動は, 一般に将来の繁殖を犠牲にする。本種は普通 1 回産卵であるが, 卵を保護することで 2 回目の繁殖の機会を失っている可能性が考えられる。そこで, 本種のメスは 2 回目の産卵が可能かどうかを飼育実験によって調べた。その結果, メスに卵保護をさせずに, 給餌を行うと 2 回目の産卵が可能であることが明らかになった。さらに, 保護中のメスは, 2 回目の産卵に備えて卵巣を成長させていた。2 回目の産卵能力は産卵後 15 日目までは高いが, それ以上保護を続けると徐々に低下し, 保護を終えたメスでは卵巣を再吸収しており, 産卵能力がほとんど

ど失われた。したがって、本種のメスは、1回目の卵塊を完全に保護することで2回目の産卵の機会を失うと結論できる。また産卵直後のメスでは、内分泌系の変化によって卵巣発達が抑制されている可能性が考えられた。

野外調査では、1回目の卵塊の保護に失敗し、卵を失ったメスが2回目の産卵を行っていることが示唆された。野外では、産卵メスの13.6~17.6%が捕食によって卵塊を失う。本種の2回目産卵能力は、卵塊を失った場合の補償戦略として集団中に維持されていると考えられた。本研究によって、卵保護中のメスは、捕食などにより卵を失うことに備えて、生み直しのための準備をしていることを初めて明らかにできた。

メスが保護を継続する至近要因を明らかにするために、実験室で処理実験を行った。本種のメスは、卵が孵化するまでは卵囊膜を、幼虫の孵化後は幼虫の存在を認識して保護を続けることが示唆された。一方、産卵後約15日を過ぎても幼虫が孵化しなければ、メスは卵囊を放棄した。卵が孵化する時期はメスの2回目産卵能力が高い状態にあり、この時期に子の死亡が確認された場合には、メスは保護を放棄して再産卵に備えることが有利な戦略だと考えられる。

本種の卵サイズと卵数には、生理的なトレードオフの存在が確認された。卵数や卵サイズは産卵時期によって変化し、繁殖シーズンの後期に産卵したメスほど大型の卵を少数産んだ。卵数は子の生存率に影響しなかったが、卵サイズが大きいほど分散までの子の生存率は上昇した。大型の卵には、遅く生まれた子の成長率低下を補償する効果と、早く孵化した幼虫による捕食を回避する効果が想定された。

野外調査により、本種では、産卵が同調することで卵囊の生存率が上昇することが明らかになった。産卵の同調が起こる原因として、捕食圧の希釈効果が得られる可能性や、孵化幼虫による共食いを避けるために早く産卵する個体が選択された可能性が考えられた。

以上の結果から、異なる保護期間とそれに伴う2回目産卵能力を持つ戦略の適応度を推定したところ、1回だけ産卵し、保護を全期間続ける戦略が顕著に高い適応度を示した。2回目の産卵ができないことによる総産卵数の減少よりも、幼虫生存率が上昇する効果が非常に高いことが、本種の保護行動を維持する要因と考えられた。しかし、本種のメスは、産卵後一定期間を経たときに卵が孵化したかどうかでその後の行動を変化させる。卵が孵化すれば保護を継続し、大多数の卵が孵化に失敗すれば卵囊を放棄して、再び産卵を行うのが適応的な戦略と考えられた。

以上のように、本研究は日本の森林に広く分布するアマギエビスグモの繁殖生態と適応度要素を詳細に明らかにしており、その成果は学術的に高く評価される。よって審査員一同は二見恭子が博士(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。