

博士論文

盗み寄生者チリイソウロウグモの宿主適応に
基づく形質分化機構の解明

東京大学大学院 農学生命科学研究科
生圏システム学専攻 生物多様性科学研究室

馬場 友希

目次

1 章 序章	3
2 章 宿主利用と形質の地理的変異	8
2-1 はじめに	8
2-2 材料と方法	10
2-3 結果	16
2-4 考察	22
3 章 宿主利用に関連した形質変異の適応的意義	29
3-1 はじめに	29
3-2 材料と方法	30
3-3 結果	33
3-4 考察	34
4 章 mtDNA CO I 領域に基づく分子系統地理	37
4-1 はじめに	37
4-2 材料と方法	38
4-3 結果	41
4-4 考察	42
5 章 総合考察	46
摘要	50
引用文献	54
謝辞	63

表

図

1 章 序章

寄生生活を行う生物は、植食性昆虫や托卵鳥、捕食寄生者、ウイルス、線虫など様々な分類群に及び、その種数は地球上の生物の約半数以上を占めるともいわれる (Price 1980, Windsor 1998)。寄生者は宿主に棲み場所や餌を完全に依存しているため、宿主利用の変化は選択圧の改変を通して宿主特異的な形質の進化を促す。こうした宿主特異的な形質の進化は、他の宿主上での適応度の低下や時空間的な生殖隔離を介して種分化を促進する (Reviewed in Berlocher and Feder 2002, Drèz and Mallet 2002, Coyne and Orr 2004, Rundle and Nosil 2005)。そのため、宿主利用の変化は寄生者の多様化をもたらす要因として重要な役割を果たしていると考えられる (Thompson 1994, 2005)。

従来の宿主－寄生者系の研究では、宿主のもつ物理的特性や生理的特性が、寄生者の形質分化をもたらす選択圧の担い手として重要であることを明らかにしてきた。例えば、植物の果皮の厚さが植食者の産卵成功率や資源の獲得量に影響を及ぼしたり (e.g. Carroll and Boyd 1992, Groman and Pellmyr 2000, Toju and Sota 2006, Diegisser et al. 2007)、2 次代謝物質や化学的特性が寄生者の生存率や成長率に影響を及ぼすことが知られる (e.g. Carroll et al. 1998, Awmack and Leather 2002)。しかし、生物のもつ特性は、生物そのものの物理的特性や生理的特性に限定されず、遺伝子が外界に及ぼす全ての効果を含むと考えられる (Dawkins 1982)。例えば、生物が非生物的環境を改変して寄生者の利用可能な資源を直接的、間接的に改変する効果も表現型としてとらえることができる。こうした効果は「生態系エンジニアリング」 (Jones et al. 1994) と呼ばれ、近年では環境と生物のフィードバックの観点から生物の多様化を促す要因として進化

生態学でも注目されている (Jones et al. 1997, Laland et al. 1999, Odling-Smee et al. 2003, Wright and Jones 2006)。宿主適応における「生態系エンジニアリング」の効果は、宿主自身がもつ性質に加え、生息地の物理的構造や資源量や質の変化を引き起こす。そのため、様々なプロセスを介して寄生者の形質に選択がかかることが予想される。したがって、宿主の環境改変の効果に注目することは、従来の宿主—寄生者系では知られていない新たな宿主適応プロセスの発見につながる可能性がある。

イソウロウグモ—造網性クモ類の系は、宿主による環境改変の効果が重要な代表的な系であると考えられる。イソウロウグモは、他の造網性クモ類の網で寄生し、宿主の網にかかった餌などを盗んで生活するクモであり、その物理的生息環境と採餌環境を完全に宿主の網に依存している (Vollrath 1987, 宮下 2000)。そのため、宿主の網形質自体がイソウロウグモの形質進化を促す選択圧の源となりうる。その選択圧が生じる仕組みは、以下のように考えられる。イソウロウグモの餌獲得量はイソウロウグモにとって重要な適応度要素と考えられるため、この変化はイソウロウグモの餌盗みに関わる形質にかかる選択圧に影響すると考えられる。イソウロウグモの餌獲得量が決定される機構は、図 1-1 のように表現される。まずイソウロウグモの餌獲得量 (①) は、至近的には、網にかかる餌量 (②) とイソウロウグモの餌の盗み効率 (③) の 2 つ要因が関与している。このうち網にかかる餌量は、地域の潜在的な餌量(④)をベースにそれらがどのくらい網に捕獲されるかという捕獲効率によって決まっている。この捕獲効率は宿主の採餌行動と網形質による影響 (⑤) を受けると考えられる (e.g. Chacon & Eberhard 1980, Brown 1981, Craig 1989, Higgins & Buskirk 1992, Herberstein & Elgar 1994)。例えば、網サイズが大きいほど、より多くの餌が捕獲されることが知られる。

イソウロウグモの餌盗み行動は、餌の探索、餌へのアクセス、餌の運搬という一連

の行動プロセスから成り (図 1-1、⑥)、こうした餌盗み行動を介した餌盗みの成功は、宿主の採餌行動と網形質から影響を受けると考えられる (⑦、⑧)。イソウロウグモの餌盗みの効率に影響する宿主の採餌行動は、餌への反応性や餌の捕獲行動など様々な要素が関係する。例えば、宿主の獲物に対する反応性の高さは、同時にイソウロウグモの盗みに対する警戒性も高めるため、イソウロウグモの餌へのアクセスを難しくする可能性がある (e.g. Hénaut et al. 2005)。また、ある種の造網性クモでは、餌を網に吊るす行動が知られるが、こうした行動は宿主から離れた位置に餌を配置するため、結果としてイソウロウグモの餌へのアクセスを容易にする場合がある (Lubin 1980)。次に宿主の網形質であるが、これも糸の特性や網の形状、糸の密度など様々なものが存在し、イソウロウグモの餌盗みの効率に影響を及ぼすと考えられる (⑧)。例えば、糸の粘着性や絡まりやすさといった化学的、物理的性質は、イソウロウグモにとっての網上での歩行しやすさに影響を及ぼすことにより、餌盗み効率に影響する可能性がある (e.g. Whitehouse 1988)。また、造網性クモ類では立体的な網を張るものがあるが、こうした網では 3 次元的に糸が交錯するため、糸密度の高い網はイソウロウグモの歩行を困難にする可能性がある。

以上述べたように、宿主の形質は、イソウロウグモの餌盗み効率と網にかかる餌量への影響を介して、イソウロウグモの餌獲得量に大きく影響を及ぼすと考えられる。こうした餌獲得量の改変は、イソウロウグモの餌盗みに関わる形質にかかる選択圧を改変すると考えられる。例えば、宿主の形質がイソウロウグモの餌盗み効率を著しく低下させる場合、採餌に関わる形質に強い選択がかかり、その結果、各宿主の採餌行動や網形質に適応した採餌行動や形態形質が進化しうると考えられる。しかしながら、こうした一連の影響の仕組みを明らかにした研究はこれまでに存在しない。

イソウロウグモの一種、チリイソウロウグモ (*Argyrodes kumadai*) は、地域によって系統的に異なる宿主を利用している。本種はクサグモ (*Agelena silvatica*) とスズミグモ (*Cyrtophora mollucensis*) という宿主を利用しているが (新海 2007)、これらはその分布域が大きく異なる(図 1-2)。クサグモは主に中国、韓国、ロシア、日本本土といった温帯域・亜寒帯域に分布するのに対し (Tanikawa 2005, Platnick 2007)、スズミグモはニューギニアやマレーシア、台湾、沖縄地方など熱帯域・亜熱帯域に分布している (Platnick 2007)。そのため、チリイソウロウグモの宿主利用は、宿主の分布境界付近で急激に変化することが予想される。クサグモとスズミグモは、網構造、行動、体サイズなど様々な形質が異なるが、いくつかの状況証拠より、クサグモの採餌行動と網形質は、チリイソウロウグモの採餌行動を著しく制限することが予想される。スズミグモは一度捕獲した餌をシートの網に吊るすのに対し (Lubin 1980)、クサグモの網にはそれに連結した隠れ家があり、その中に餌を持ち帰るからである (Tanaka 1991)。そのため、クサグモ利用の個体群にとって宿主が捕らえた餌を盗むのは容易ではないと考えられる。こうした制限は、クサグモ利用個体群の採餌に関連する形質に強い選択圧をもたらす可能性がある。

本研究では、イソウロウグモの宿主適応プロセスの仕組みを明らかにするため、地域によって宿主利用が異なるチリイソウロウグモを対象に、宿主利用の変化に伴う採餌効率の変化と、それが形態形質に与える進化的帰結を探る。2 章では、まず宿主の網形質の違いがチリイソウロウグモの餌捕獲効率に与える影響を明らかにするため、宿主利用の異なる地域を対象に、宿主の網形質とチリイソウロウグモの採餌行動の比較を行った。次に、採餌環境の改変に伴う形質の分化の可能性を明らかにするため、宿主の異なる地域間で形質の比較を行い、さらに形質の遺伝的基盤を実験的に確かめ

た。3 章では、2 章で明らかにされた形質の違いの適応的意義を明らかにするため、宿主交替実験と採餌行動に基づくシミュレーションにより、個体群間の餌獲得効率の違いを明らかにした。4 章では、チリイソウロウグモの現在の宿主利用と形態形質の変異が生じた過程を明らかにするため、mtDNA COI の部分配列を用いて、個体群間の系統関係を明らかにした。以上の結果を受け、第 5 章ではイソウロウグモ類における宿主利用の変化にともなう選択圧の変化と、それによる形質分化の仕組みを推測し、従来の宿主一寄生者系との違いについて考察した。

2 章 宿主利用と形質の地理的変異

2-1 はじめに

チリイソウロウグモは、地域によって網構造や採餌様式の異なる宿主を利用している。そのため、宿主がイソウロウグモの餌盗み効率に与える影響と、それに伴う餌捕獲形質への選択圧の変化、およびその帰結を明らかにするうえで適した系である。チリイソウロウグモはクサグモとスズミグモの2種の宿主を利用しており(新海 2007)、これら宿主の分布は地理的に異なっている(図 1-2)。クサグモは温帯～亜寒帯域に分布するのに対し(Tanikawa 2005, Platnick 2007)、スズミグモは熱帯～亜熱帯域に分布している(Platnick 2007)。そのため、チリイソウロウグモの宿主利用は、両宿主の分布境界と考えられる屋久島と奄美大島付近で急激に変化することが予想される。

1 章で述べたように、造網性クモ類の採餌行動と網形質は、イソウロウグモの採餌行動と網にかかる餌量への影響を介して、餌盗み効率に影響すると考えられる。餌盗み効率への影響は、採餌に関わる形質にかかる選択圧を改変すると考えられる。チリイソウロウグモの宿主であるクサグモとスズミグモは、網構造、行動、体サイズなど様々な形質が異なるが、いくつかの状況証拠より、クサグモの採餌行動と網形質は、チリイソウロウグモの採餌行動を著しく制限すると考えられる。その理由として、スズミグモは一度捕獲した餌をシートの網に吊るすのに対し(Lubin 1980)、クサグモの網にはそれに連結した隠れ家があり、その中に餌を持ち帰るからである(Tanaka 1991)。そのため、クサグモ利用の個体群では宿主が捕らえた餌を盗むのが容易ではないと予想される。

こうした宿主の形質を介した餌獲得量の変化は、チリイソウロウグモの餌盗みに関わ

る形質に異なる選択圧を課すと思われる。その選択の対象となる形質として、脚長が考えられる。イソウロウグモは種間で著しい脚長変異が知られており、これらの変異は各種の採餌行動と関連することが示唆されている (Miyashita 2001)。歩脚は様々な機能をもつが、特に歩行能力と餌の探索能力は重要な機能である (Foelix 1996)。したがって、生息地の物理的環境に対応して、異なる脚長が進化する可能性がある。クサグモの網内のように餌を宿主から直接盗みにくい状況では、宿主が餌に気づくよりも早く餌にアプローチして盗むことが重要である。そのため、クサグモ利用個体群では餌に素早く反応するか、到着できるように、網の物理的構造に対応した脚長が進化している可能性がある。一方、脚長は宿主以外の様々な要因の影響を受けることも知られる。まず脚長は体サイズと強い相関があるため、体サイズの違いによって変異が生じうる。そのため、こうしたアロメトリックな影響を除去する必要がある。また宿主利用の異なるチリイソウロウグモは異所的に分布するため、地理的要因の影響を受けているだろう。特に気候適応に伴う生活史の違いは、成熟期間の違いや資源投資配分の変化を通じて、体サイズをはじめとする形態形質に地理的変異をもたらすことが様々な昆虫で知られる (e.g. Masaki 1978, 1979, Mousseau and Roff 1995, Sota et al. 2007)。そのため、生活史と形態の地理的変異を明らかにし、それらの効果を除いたうえで宿主の正味の効果を明らかにする必要がある。

本章ではチリイソウロウグモの宿主の形質の違いが、イソウロウグモの餌盗み効率を改変する効果と、その変化が脚長という採餌行動に関わる形質に及ぼす進化的影響を個体群間比較により明らかにする。手順は次の 4 つの段階に分けられる。1) チリイソウロウグモの宿主利用の地理的変異を明らかにする。2) 宿主の網形質がチリイソウロウグモの餌盗み効率に与える影響を明らかにするため、宿主利用の違いが確認されている

奄美大島（スズミグモ利用）と千葉県（クサグモ利用）の個体群間を対象に、宿主の形質（網サイズ、網構造、採餌行動）、網にかかる餌量、チリイソウロウグモの採餌行動の違いを明らかにする。その際、網にかかる餌組成に影響を及ぼしうる各地域の潜在的な飛翔昆虫類の利用可能性も評価する。3) 宿主による餌盗み効率の改変が形態形質に及ぼす進化的影響を明らかにするため、宿主利用の異なる地域間で体サイズと相対脚長（体サイズの効果を除去した脚長）の違いを明らかにする。一方、形態形質は、宿主利用の違いだけでなく、生活史の気候適応にともなう緯度による変異が生じうる。この影響を区別するため、生活史の違いと形態形質の地理的変異を明らかにし、気候要因と宿主利用が、それぞれ形態形質の地理的変異とどのように関わっているのかを明らかにする。4) 環境条件を一定にした室内飼育実験を行い、得られた形質の変異が遺伝的基盤に基づくものかどうかを確かめる。以上の野外調査と実験の結果をもとに、宿主間の形質の違いがチリイソウロウグモの餌獲得に及ぼす影響と、その進化的帰結について考察する。

2-2 材料と方法

2-2-1 研究材料

チリイソウロウグモは中国、台湾、日本から記録があり (Platnick 2007)、日本においては北海道およびその周辺の島々を除く各地で普遍的に見られる。メスの全長は 7-8mm、オスは 6mm ほどである (千国 1989)。本種は立体的な網を張る造網性クモ類に特異的に寄生することが知られており、主に宿主に無視された小さな餌を食べて生活している (Tanaka 1984)。日本においてはスズミグモとクサグモを主な宿主とする (新

海 2007)。クサグモは温帯から亜寒帯にかけて分布し、その分布は日本、韓国、中国、ロシアを含むアジアの北東部に分布が限定される (Tanikawa 2005)。日本では九州から北海道まで見られるが、南西諸島においては八重山地方の一部を除きその分布は確認されていない。一方、スズミグモはインド、インドネシア、オーストラリア北部、台湾など熱帯地域を中心に広く分布する円網性のクモである (Platnick 2007)。日本では亜熱帯に属する沖縄県や鹿児島県の島々に分布するが、近年その分布は本州にまで拡大している (新海 1999)。両宿主の網は粘着性のないシート網と、それを支える迷網によって構成されるが、詳細な網構造は宿主間で異なる。クサグモの捕獲網は平面状でそこに隠れ家を設けるが、スズミグモの捕獲網はドーム状で、隠れ家をもっていない(図 2-1)。両宿主の生息環境は人里近くで見られる点で共通しており、特に公園や農園、民家の生垣で多い。生活史については、クサグモは年 1 世代で 3 月下旬から 4 月上旬に卵囊から出現し、9 月中下旬頃までみられる (Tanaka 1992)。一方、スズミグモも少なくとも沖縄以北では年 1 世代であり、4 月の中旬から 10 月下旬までみられる (小笠原 1985)。

2-2-2 宿主の分布

2003 年の 6 月に沖縄本島、奄美大島、屋久島、鹿児島県薩摩半島、千葉県の 5 地域、2007 年の 7 月上旬に宝島と屋久島の 2 地域を対象に、計 6 箇所で宿主の分布とチリイソウロウグモの宿主利用の調査を行った (図 2-2)。各地域につき 3-7 個の潜在的な生息地を選定し、宿主の密度(個体数/m)を調べた。各生息地の調査区間は平均 $158 \pm 123\text{m}$ (平均値 \pm 標準偏差) であり、宿主の個体数と宿主の網につくチリイソウロウグモの個体数を記録した。

2-2-3 チリイソウロウグモの生活史

チリイソウロウグモの生活史の地理的変異を明らかにするため、千葉県、奄美大島、沖縄地方の3箇所でチリイソウロウグモのサイズおよび齢を記録した。千葉県と奄美大島に関しては、2004年の6月から9月にかけて継続的な調査を行った。各地域について5地点の調査地をもうけ、チリイソウロウグモの体サイズと成長段階（幼体、亜成体、成体）を記録した。沖縄地方については沖縄本島と久米島を対象に、1997-2006年にかけての断片的な採集記録をもとに各季節のサイズ構成を明らかにした。

2-2-4 宿主の形質

2-2-4-1 形態形質

宿主の体サイズ、網サイズを野外で計測した。スズミグモについては2003年の7月に奄美大島で、クサグモについては2004年の7月に千葉県で調べた（スズミグモ: $n=114$, クサグモ: $n=36$ ）。このうち一部の宿主を75%のエタノールで固定し、その乾燥重量を体サイズの指標とした。網サイズの指標としては網体積を用いた。網の体積は、宿主の網を底面が楕円の円錐に近似し、以下の式により算出した。体積 = $\frac{1}{12} \times a \times b \times h \times \pi$, a と b は、シート網における直交する直径を示し、 h は網の高さを示す（図 2-1）。

クサグモの迷網の糸の本数については、2006年の7月に千葉県の野外個体について計測を行った。スズミグモについては、2005年の9月に奄美大島で採集した個体を用

いて野外ケージに網を張らせてそこで計測を行った。焦点を固定した一眼レフカメラで迷網を撮影し、その画像を横断する糸の本数を計測した。1つの網につきx軸、y軸、z軸の3方向について3枚ずつ写真を撮影し、各方向について糸の本数の平均値を算出し、その値を掛け合わせたものを網の複雑性の指標として用いた。

2-2-4-2 行動形質

2005年の8月に網室内(300cm×300cm×180cm)で各宿主のメス成体の採餌行動を調べた。ヨーロッパイエコオロギの成体を宿主の網にかけ、その採餌行動を記録した(クサグモ, n=8, スズミグモ, n=11)。

2-2-5 潜在的な飛翔性昆虫類の量

2005年の7月中旬と8月上旬に千葉県房総半島と奄美大島の2地点で、宿主が利用可能な潜在的な飛翔性昆虫量を調べた(図2-2, 矢印)。各地域につき3地点の宿主の生息地を選定し、さらに各生息地につき5つの衝突型のトラップを設置した(直径23cm, 高さ45cm, サンケイ化学)。これらのトラップは、両宿主の平均的な造網位置である地上から1.5m–2mの高さに設置した。設置から9日–10日後にトラップに捕獲された昆虫を回収し、その数と体サイズを計測した。昆虫の重さは、体サイズと体重のアロメトリー式により推定した($W=0.305L^{2.62}$, Rogers et al. 1976)。ムカデ、ヤスデ、ダンゴムシなどの昆虫以外の節足動物類については、電子天秤を用いて乾燥重量を測定した。トラップによる餌の捕獲率は、1日あたりの昆虫数とそれらの平均重量の積とした。

2-2-6 クモの餌捕獲

2004 年の 7 月～8 月に千葉県房総半島と奄美大島にて宿主の餌捕獲の観察を行った。一回の観察で 20～30 匹の宿主の網を標識し、午前 9 時から午後 5 時までの少なくとも 5 時間以上の間、宿主およびチリイソウロウグモが餌を捕獲しているかどうかを 20 分おきに見回った。宿主やチリイソウロウグモの餌捕獲が観察された場合、餌の種類(目レベル)と餌の体長を記録した。チリイソウロウグモが餌捕獲を行っていた場合、その行動を以下に分けて記録した。1) 無視された餌を盗む、2) 宿主がラッピングした餌を盗む、3) 宿主と共に餌を食べる、4) 宿主の食べ残した餌を盗む。餌の捕獲率は 1 時間あたり、個体あたりの獲得餌数として算出した。餌重量は上述したアロメトリー式により算出した。餌獲得率は時間・個体あたりの重量にして算出した。ただし、多くの個体を観察したにも関わらず (奄美大島: $n=160$, 房総半島: $n=208$)、チリイソウロウグモの餌捕獲の観察数は少なかった ($n=42$)。そのためチリイソウロウグモの平均餌サイズは、寄生率調査の際に得たデータも加えた。

2-2-7 チリイソウロウグモの形態形質

1969 年～2007 年までに日本各地で集められたチリイソウロウグモの標本を用いて、イソウロウグモの頭胸部幅と第 1 脚から第 4 脚までの全ての脚長 (ふ節からたい節) を計測した ($\text{♂}=234$, $\text{♀}=315$)。サンプリングの地点は図 2-2 と表 2-1 に示す。

2-2-8 遺伝的背景

体サイズと脚長の遺伝的背景を明らかにするため、それらに影響を与えると考えられる気温、日長条件、餌条件を一定にした飼育実験を行った。また母性効果を除くため、実験に用いた個体の親も幼体から同一環境条件で飼育した。2006 年の 9 月に宿主利用が異なると考えられる千葉県と奄美大島でチリイソウロウグモの幼体を採集し、それらの F1 を実験に用いた (千葉県 4 ブルード、奄美大島 3 ブルード)。孵化して約 1 週間後に個別の容器に分け、室温 27℃、長日条件 (14L:10D) で、餌は約 3 日に 1 回コオロギの 7 齢個体を与えた。最終的に千葉県 33 個体、奄美大島の 19 個体が成体となった。

2-2-9 統計解析

飛翔昆虫の潜在的な餌量は、地域と季節を主効果とした 2 元分散分析により解析した。宿主の網にかかる餌量は、季節 (野外観察開始時からの日数) を共変量とした共分散分析によって比較した。チリイソウロウグモの餌サイズと餌捕獲数は、それぞれ t 検定とマンホイットニーの U 検定により比較した。餌については、等分散性と正規性を満たすための対数変換を行った。宿主の形態形質は t 検定で比較した。

チリイソウロウグモの採餌行動の個体群間の違いを明らかにするため、フィッシャーの正確確率検定を行った。採餌行動の違いによる餌サイズの比較には一元分散分析を用いた。宿主の網に捕らえられた餌サイズとチリイソウロウグモが捕らえた餌サイズを比較するため、宿主とチリイソウロウグモ個体群を主効果とした 2 元分散分析を行った。

形態形質については、脚長は第 1 脚から第 4 脚まで各々正の相関があったため、長さ

の指標として主成分分析による合成変数を求めた。個体群間の相対脚長は、体サイズの効果を共変量とした ANCOVA によって比較した。相対脚長の指標として、ANCOVA で得られた傾きをもとに、体サイズで補正した平均 (Size-adjusted mean) を用いた (Quinn and Keough 2002)。形態 (体サイズ, 相対脚長) の緯度間変異のパターンは、ノンパラメトリックな回帰である一般加法モデルにより解析した (Faraway 2006)。チリイソウワウグモの体サイズと脚長は、正規性と等分散性を満たすため、対数変換を行った。

体サイズや相対脚長の変異は、宿主利用の違いだけでなく、気候適応に伴う地理的変異により生じることが予想される。変異が生じる仕組みは2つ考えられる。1つは緯度勾配に沿って発育可能な期間が短くなることにより、形態形質が緯度に沿って連続的に変化していく可能性である。もう1つは、世代数の増加による発育可能な期間の減少が形態形質に影響する可能性である。世代数の影響は、野外パターンをもとに、生活環が大きく異なると考えられる沖縄以南の個体群を除くことにより除去した。緯度に沿った発育可能な期間が減少する効果は形態形質を目的変数、緯度と宿主利用を説明変数とした重回帰モデルにより分析することで、その影響を考慮した。形態に影響する要因は、AIC に基づいたモデル選択によって特定した。

室内飼育実験については、成体の標本の体サイズと脚長を計測し、個体群間で比較した。形質は個体群を主効果、ブルードをランダム効果とした混合モデルにより比較した。

2-3 結果

2-3-1 宿主利用の地理的変異

各宿主の密度は、宝島と屋久島の間で急激に変化した (図 2-3a) 。スズミグモは沖縄本島、奄美大島、宝島で発見されたが、屋久島では急激に密度が減少し、薩摩半島以北では全くみられなかった。逆にクサグモは屋久島以北の地域ではみられたが、奄美大島や沖縄本島ではみられなかった。2 種の宿主が混在する屋久島では、年によって宿主の密度が変化した。すなわち、2007 年では 2003 年に比べてスズミグモの密度が高かった (図 2-4a)。

宿主の密度を反映して、チリイソウロウグモの宿主も宝島と屋久島間で変化した (図 2-3b)。すなわち沖縄本島、奄美大島、宝島全ての個体がスズミグモ利用個体群を利用していたが、屋久島より北では全ての個体はクサグモを利用していた。一方、両宿主が混在する屋久島では宿主利用が年によって異なっていた (図 2-4b)。スズミグモの密度が高い 2007 年には寄生率が増えていることから、屋久島では宿主密度に応じてチリイソウロウグモの宿主利用が変化していると考えられた。

2-3-2 生活史の地理的変異

図 2-5 は、千葉県、奄美大島、沖縄地方 (本島と久米島) のチリイソウロウグモのサイズ構成の季節推移を表したものである。3 地域はそれぞれ異なる体サイズの季節推移を示した。まず、千葉県では 6 月は幼体が多く、7 月頃から成体が出現し、8 月にはほぼ成体で占められるという明瞭な季節性がみられた。体サイズのバラツキの小ささと、クサグモのフェノロジー(後述)から、年一化に間違いないと思われる。奄美大島では、外見から成長段階の判別が難しく、また直接採集していないことから、成長段階を正確に記録することができなかったが、6 月から 8 月までは千葉県と同様に、サイズ分布が

徐々に大きい方向に推移するという季節性が見られた。しかし 9 月には体サイズのピークが小さい方向へと若干シフトした。これは、新しい世代の加入を反映しているものと考えられる。沖縄地方は断片的な情報ではあるものの、季節を通じて幼体から成体までさまざまな成長段階の個体が見られた。このパターンは年 2 化以上の生活史を反映していると考えられる。

2-3-3 宿主の形質

体サイズ、網サイズともにスズミグモがクサグモよりも大きかった（体サイズ: $t_{49}=-3.84$, $p<0.001$, 網サイズ: $t_{148}=-9.12$, $p<0.001$; 表 2-2）。また迷網における糸密度についてはクサグモの方がスズミグモよりも高かった ($t=-7.42$, $p<0.001$, 表 2-2)。

宿主の採餌様式には、種間で各戦術の使用頻度に違いが見られた。クサグモとスズミグモについて、それぞれ 9 回と 11 回の餌捕獲行動を観察したところ、クサグモは獲物に突進して噛みつき、隠れ家に持ち帰る行動が見られた。それに対して、スズミグモはまず餌を糸でラッピングした後、網の中央に持ち帰り餌を食べていた。ただし 11 個体中 3 個体は餌を糸で吊るしたまま放置していた。

2-3-4 餌獲得量に関わるパラメーターの比較

2-3-4-1 潜在的な飛翔昆虫量

奄美大島と千葉県における潜在的な飛翔性昆虫量は図 2-6a に示す。2 元分散分析の結

果、昆虫のサイズについては、季節と地域の相互作用が有意であった（相互作用, $F_{1,8} = 5.06$, $p = 0.05$, 地域, $F_{1,8} = 0.33$, $p = 0.32$, 季節, $F_{1,8} = 0.15$, $p = 0.70$ ）。これは7月には昆虫のサイズに違いがないが、8月には房総半島の方が奄美大島よりも昆虫のサイズが大きいことを意味している（図 2-6a）。昆虫の数については季節と地域の相互作用は有意でなく（ $F_{1,8} = 0.45$, $p = 0.51$ ）、季節を通じて房総半島の方が奄美大島よりも多かった（ $F_{1,8} = 5.55$, $p = 0.04$, 図 2-6a）。昆虫の捕獲重量については、季節と地域の相互作用にわずかに有意であった（ $F_{1,8} = 4.7$, $p = 0.06$, 地域, $F_{1,8} = 4.86$, $p = 0.05$, 季節, $F_{1,8} = 0.67$, $p = 0.43$ 図 2-6a）。つまり7月の時点では両地域間で潜在的な餌量の差が小さいが、8月には房総半島の方が奄美大島よりも潜在的な餌量が高いことを示唆している。

2-3-4-2 宿主網上での餌捕獲量

宿主の網上における餌捕獲パラメーターを図 2-6 (b) に示す。共分散分析を行った結果、全てのパラメーターについて季節と宿主間の相互作用は有意ではなかった（餌サイズ; $F_{1,19} = 1.4$, $p = 0.26$, 餌捕獲数; $F_{1,19} = 0.34$, $p = 0.56$, 餌の捕獲率; $F_{1,19} = 0.20$, $p = 0.66$ ）。また宿主間の比較でも有意な違いはみられなかった（餌サイズ; $F_{1,20} = 0.72$, $p = 0.40$ 、餌数; $F_{1,20} = 0.011$, $p = 0.92$, 餌の捕獲率; $F_{1,21} = 0.98$, $p = 0.33$ ）。

2-3-4-3 チリイソウロウグモの採餌行動

チリイソウロウグモの各採餌行動の使用頻度の内訳は、個体群間で異なっていた（フィッシャーの正確確率検定: $p = 0.003$; 表 2-3）。少ないサンプル数にも関わらず、スズ

ミグモに寄生する個体群は、宿主がラッピングした餌を盗んだり、宿主の食べ残しを食べるなど多様な採餌行動がみられた。一方、クサグモに寄生する個体群では、宿主に無視された餌を盗む行動しかみられなかった (n=35)。

図 2-6 (c) は、チリイソウロウグモの餌獲得量についての個体群間での違いを示している。単位時間あたりにイソウロウグモが盗んだ餌数に違いはなかったが (U=22, $p=0.10$)、餌サイズは、スズミグモ利用個体群の方がクサグモ利用個体群よりも大きかった ($t_{93}=-6.84$, $p<0.001$)。この違いを反映して、スズミグモ利用個体群はクサグモ利用個体群よりも餌捕獲率が高かった。

表 2-4 はチリイソウロウグモの各個体群における採餌行動ごとの平均餌サイズを示している。スズミグモ利用個体群では、宿主が捕獲した大きな餌を利用することが可能であった (無視された餌 vs 宿主が捕獲した餌: $F_{1,43}=9.82$, $p<0.01$)。また、宿主の網にかかる餌とチリイソウロウグモが捕らえた餌のサイズの違いを、宿主とチリイソウロウグモ個体群を主効果とした 2 元分散分析によって解析した。その結果、交互作用に傾向がみられた (相互作用, $F_{1,92}=3.30$, $p=0.07$, 個体群, $F_{1,92}=15.33$, $p<0.001$, 宿主, $F_{1,92}=27.7$, $p<0.001$)。この結果は、スズミグモ利用個体群では、宿主の網にかかる餌とチリイソウロウグモが捕らえた餌サイズの差は小さいが (イソウロウグモの餌サイズ, $16.5\pm6.9\text{mg}$, スズミグモの網にかかった餌サイズ: $6.3\pm1.8\text{mg}$)、クサグモ利用個体群では、イソウロウグモが利用する餌サイズは宿主の網にかかる餌サイズに比べて明らかに小さいことを示唆している (イソウロウグモの餌: $0.35\pm0.11\text{ mg}$, クサグモの餌: $2.83\pm1.15\text{ mg}$)。

2-3-5 チリイソウロウグモの形態形質

脚長を用いて主成分分析を行ったところ、雌雄ともに第 1 主成分が脚の長さを表す指標として強い説明力 (99%) を持っていた。この脚長の指標を用いて、個体群ごとに脚長と体サイズの関係性を表したものが図 2-7 である。体サイズの効果を共変量として ANCOVA で個体群間の脚長の比較を行ったところ、雌雄ともに個体群間で傾きに違いは見られなかった (交互作用 ♀ $F_{22,268}=0.747$, $p=0.789$, ♂ $F_{12,175}=1.105$, $p=0.359$)。相互作用の項を除いて再び ANCOVA を行ったところ、個体群間の効果は雌雄共に有意であった (♀: $F_{23,290}=8.3493$, $p<0.001$, ♂: $F_{12,187}=10.31$, $p<0.001$)。

雌雄の体サイズと相対脚長の緯度間変異を示したのが図 2-8 (a) (b) である。一般加法モデルを用いて回帰を行ったところ、緯度勾配に沿った複雑な体サイズと相対脚長のラインが見られた。まず体サイズ (図 2-8 (a)) については、低緯度の沖縄本島と徳之島間 (27N 付近) および屋久島と鹿児島間 (30-31N) に大きなギャップがあり、それ以北では横ばいであった。オスについてもメスと同様のパターンが見られた。

相対脚長は雌雄間でその傾向は大きく異なっていた (図 2-8 (b))。まずメスについては、体サイズの変異と同様に中緯度付近で脚が長くなる傾向を示した。しかし、体サイズと異なり、奄美大島と屋久島間 (29-30N) でギャップが見られた。また南西諸島の一部の地域と本土の高緯度地域 (34N 以北) では、緯度に沿って相対脚長が短くなるという連続的なラインが繰り返し見られた。オスはメスと異なり、中緯度で明瞭な変異はみとめられなかったが、34N 以北で相対脚長が短くなっていく連続的なラインがみられた。

化性が明らかに年 2 世代以上と考えられる沖縄本島と久米島以南 (N28 以南) を除いて、緯度勾配と宿主利用 (両方の宿主が存在する屋久島は除く) を説明変数とした重回帰分析を行った。その結果、体サイズについては、雌雄ともに宿主利用の効果を含むモ

デルが選択された (表 2-5)。相対脚長では、オスとメスで傾向が異なった。メスでは緯度と宿主利用が共に効いているのに対し、オスでは緯度勾配の効果、あるいは何の変数も含まない Null model が上位モデルを占めた (表 2-5)。

2-3-6 形態形質の遺伝的背景

宿主利用の異なるチリイソウロウグモ個体群を同一条件下で飼育したところ、雌雄ともに成体サイズについては個体群間で違いがみられ、奄美個体群は千葉個体群よりも体サイズが大きかった (個体群, $F_{1,45}=10.56$, $p=0.002$, 図 2-9)。相対脚長は、メスでは奄美個体群は千葉個体群よりも脚が長かったが (ANCOVA, $F_{1,19}=15.82$, $p<0.001$, 図 2-10)、オスでは違いがみられなかった (ANCOVA, $F_{1,16}=2.58$, $p=0.13$, 図 2-10)。

2-4 考察

本章では、チリイソウロウグモ個体群間の宿主利用、生活史、餌獲得のプロセス、形態形質の違いを明らかにした (表 2-6)。まず、チリイソウロウグモの形態形質には複雑な地理的変異がみられ、気候の影響を少なからず受けることが示唆された。一方で、宿主利用の境界である屋久島付近では、気候の緯度勾配では説明できない不連続な形態変異がみられたが、これは宿主利用の違いを反映していると考えられた。この形質の分化を考える際、形質がどのような方向性で変化したのかを考えるのは重要である。チリイソウロウグモの宿主利用は、スズミグモからクサグモへと変化したと推測される。多くのイソウロウグモ類は熱帯起源であり、チリイソウロウグモの祖先種と考えられる

Argyrodes fissifrons もニューギニア、インドなど熱帯域を中心に広く分布している (Platnick 2007)。チリイソウロウグモの宿主であるクサグモは温帯、亜寒帯域に分布し、スズミグモは熱帯・亜熱帯域に分布していることから、分布拡大に伴い、スズミグモからクサグモへと宿主利用が変化したと考えられる。このシナリオに従うと、チリイソウロウグモは、宿主変遷に伴い体サイズと相対脚長が縮小化したと考えられる。以下、宿主利用の違いがチリイソウロウグモの餌獲得に及ぼす影響と、形態の地理的変異が生じる仕組みについて議論していく。

2-4-1 宿主の形質が餌獲得量に及ぼす影響

宿主の異なるチリイソウロウグモ個体群間で餌獲得量を比較したところ、スズミグモ利用個体群はクサグモ利用個体群よりも餌獲得量が多かった。この餌獲得量の違いは餌の捕獲数よりも、むしろ餌サイズの違いを反映していた。当初の仮説では、宿主の網に捕獲される餌とイソウロウグモの採餌行動の両方が関与していると考えられたが、結果は後者を支持していた。すなわち、チリイソウロウグモの採餌行動の違いが、餌サイズの違いをもたらしたと解釈される。以下になぜこうした違いが生じたかについて考察する。

宿主の網に捕獲される餌サイズの違いは、潜在的な餌の地域間での違いと宿主の採餌行動や網形質の違いを反映している可能性がある。しかし野外調査の結果から、いずれの要因も影響していないと考えられた。まず地域間で飛翔昆虫の餌サイズを比較したところ、房総半島の方が奄美大島よりもサイズが大きく、宿主の網にかかる餌サイズと傾向が一致していなかった。また網に捕獲される餌サイズは、宿主間で網サイズが異なる

にも関わらず有意な違いはみられなかった。ただし、平均値自体は少なからず異なっていたため (スズミグモの網にかかった餌、 $6.3 \pm 1.8 \text{ mg}$ (平均 \pm 標準誤差)、クサグモの網にかかった餌、 $2.83 \pm 1.15 \text{ mg}$ (平均 \pm 標準誤差))、サンプル数が少ないことによる第2種の過誤の可能性も考えられる。

チリイソウロウグモの採餌行動は個体群間で異なっていた。スズミグモ利用個体群は様々な採餌行動をみせたのに対して、クサグモ利用個体群は宿主から無視された餌しか盗んでいなかった (表 2-4)。この違いは、宿主の網構造や採餌行動が、チリイソウロウグモの採餌行動に影響を及ぼした結果だと解釈される。スズミグモは捕獲面で餌を食べ、時々餌を網に吊るす。そのため、チリイソウロウグモはスズミグモが捕らえた餌にアクセスしやすい。一方、クサグモは小さな筒状の隠れ家を持っており、餌は例外なくその中で食べる。そのため、チリイソウロウグモは宿主が捕らえた大きな餌を盗みにくいと考えられる。つまりスズミグモ利用個体群は、様々な採餌行動を介して宿主が捕らえた大きな餌を盗むことができるが、クサグモ利用個体群は採餌行動が著しく制約されており、宿主に無視された小さな餌しか利用できない。この結果は、宿主の網にかかる餌サイズとチリイソウロウグモの捕らえた餌サイズとの比較結果からも支持される。Lubin (1980) はスズミグモ類の餌を吊るす行動は、イソウロウグモ類の餌盗みを受けやすいという可能性を示唆していたが、上記の結果は、これを定量的に支持するものであった。

個体群間の採餌行動の変異は、宿主の網構造や行動による制約によってもたらされる受動的な行動変化 (可塑性) と、遺伝的基盤に基づいた適応的な行動の変異のいずれかを反映している。本研究からはこれらを区別できないが、イソウロウグモ類の盗み行動が、利用する宿主やイソウロウグモのコンディションに応じて状況依存的に使い分けら

れることを考えると (e.g. Tanaka 1984, Whitehouse 1988, Cangialosi 1997, Koh and Li 2003, Miyashita et al. 2004)、前者の可能性は十分に考えられる。例えば、Tanaka (1984) は、イソウロウグモの盗み行動を行うか、宿主食いを行うかといった採餌戦術の意思決定が、宿主と寄生者のサイズの大小関係に依存して決まると述べている。これは宿主の性質に応じて採餌戦術のシフトが起こる可能性を示唆するものである。

2-4-2 チリイソウロウグモの生活史と形態形質の地理的変異

チリイソウロウグモの生活史と宿主利用、そして地理的変異のパターンの概要を図 2-11 に示す。季節性については、低緯度に向かうに従い、徐々に世代数が増えていく地理的変異が推測された。まず千葉県では 6 月には幼体が多く 7 月頃から成体が出現し、8 月にはほぼ成体で占められるという明瞭な季節性がみられた (図 2-5)。正式な記述はないが、本土のチリイソウロウグモは成長段階のばらつきの少ないことと、9 月中旬には宿主であるクサグモがいなくなることから (Tanaka 1992)、一化性とみて間違いないだろう (図 2-11)。奄美大島では 6 月～8 月までは千葉県と同様にサイズ分布が徐々に増大するという季節性がみられたが、9 月には体サイズのピークが若干小さい方向へとシフトした (図 2-5)。奄美大島におけるチリイソウロウグモの卵のうは、7 月の中旬以降にみられることから (馬場 未発表)、これは早い段階で孵化した個体が 9 月後半に加入した結果と思われる。ただし、9 月後半はスズミグモの密度が著しく減少すること (小笠原 1985)、チリイソウロウグモの個体数が著しく減少することから、繁殖に加入できるのはごく一部の個体のみと推察される (図 2-11)。一方、沖縄地方 (久米島、沖縄本島) では季節を通して成体と幼体がみられ、6 月ですでに多数の成体と卵のうが確認された。

5 月以前のサイズ構成は不明であるが、成長段階のバラツキの大きさから判断すると、沖縄以南の個体群は 2 化以上の生活環をもつと推測される (図 2-11)。こうした緯度勾配による生活環の変異、陸上節足動物で普遍的に知られる (e.g. Masaki 1978)。その仕組みとして、低緯度地域に向かうにしたがい発育可能な期間が長くなるため世代数が増加し、また越冬ステージの制約が弱まるため発育段階のバラツキが大きくなることが考えられる。

体サイズは雌雄ともに同じ地理的変異を示した。すなわち沖縄地方と奄美群島間 (27°N 付近)、および屋久島と鹿児島 (31°N) 間で、急激な体サイズの変化がみられた (図 2-8a 矢印)。まず沖縄地方で体サイズが小さいのは、年あたりの世代数が多く、世代あたりの発育期間が短いからだと推測される。一方、屋久島ー鹿児島間の変異については、生活環は 1 化と考えられるため、宿主利用に関連した変異であると考えられる。この形態変異は、室内飼育実験により遺伝的基盤をもつことが明らかにされた。

クサグモ利用個体群がスズミグモ利用個体群に比べて小さい理由は、体サイズが成熟のタイミングに強く規定されており (Stearns 1992, Roff 2002)、それが発育可能な期間によって制限されたからだと考えられる。すなわち、クサグモ利用個体群は、スズミグモ利用個体群に比べて季節性が厳密でその出現期間も短いため (小笠原 1985, Tanaka 1992)、早い成熟と小型の成体サイズが選択されたと解釈される。

相対脚長の地理的変異は雌雄間で異なった。まずメスの相対脚長は不連続的な変異と連続的な変異が組み合わさったものであった。つまり、沖縄本島と徳之島間 (27°N)、および奄美大島と屋久島間 (29°N) の 2 箇所では不連続な相対脚長の変異がみられた。また西表島ー沖縄本島間と鹿児島以北では、それぞれ高緯度にいくほど相対脚長が短くなる傾向がみられた。こうした複雑な相対脚長の緯度間変異は過去に報告がないが、考え

られうる仕組みとして脚長への資源投資配分の変異が挙げられる。資源量の少ない環境下では、適応度への寄与率が少ない形質への投資配分を減らして、その分を繁殖投資にまわす方がより適応的と考えられる (e.g. Demary and Lewis 2007)。高緯度地域や世代数が多い地域では、世代あたりに成長できる期間が短く獲得できる資源量が少ない。そのため、沖縄地域や高緯度地域で脚長が短いのは、脚長への投資量が減少した結果だと考えられる。

一方、宿主の分布境界である奄美大島－屋久島間の変異は、化性の違いや気候の緯度的勾配では説明できないため、宿主利用の違いが関与している可能性が高い。飼育実験により、この相対脚長の違いは遺伝的基盤をもつことが示唆された。宿主変化の方向性を考慮すると、チリイソウロウグモの相対脚長は短小化したと考えられるが、この仕組みとして2つの可能性がある。1つは餌獲得量の減少により、脚長への投資配分を適応的に減少させたこと、もう1つは宿主の網構造に対する形態形質の適応によりもたらされたことである。クサグモの網内では、宿主が捕獲した餌を直接盗むのが困難であるため、餌をすばやく盗めるように採餌形質に強い選択がかかると考えられる。イソウロウグモの脚長は、宿主網上での歩行能力や餌のラッピング、餌の探索行動との関係が示唆されているが (Whitehouse 1986)、多くの機能については脚が長い方が有利と考えられる。例えば、捕獲可能な餌サイズは脚長によって制限されるため (Murakami 1983)、長い脚は大きな餌の捕獲を可能にする。また餌の探索能力についても、脚を長くすることで餌の探索範囲を広げることができる。一方、歩行能力については脚長に依存して歩行能力が変化するため、長い脚は必ずしも有利にならない。例えば、長い脚は一步あたりに進める距離が大きく、強い推進力による瞬間的な歩行速度の上昇につながるが (Losos 1990b, Choi et al. 2003)、脚の占める重量が大きいため、脚をくりだす頻度が低下

する可能性がある (Sukhanov 1968)。そのため、小回りの利いた動きが苦手となる。逆に短い脚は、瞬間的な歩行速度は遅いものの、脚を繰り出す頻度が高まることにより、小回りの利いた動きが可能となる。クサグモ利用個体群で短い脚長が進化したのは、クサグモの網内はスズミグモの網内に比べて、糸密度が高く複雑であることから (表 2-2)、障害となる糸を避けるような小回りが利いた動きが要求されるからだと推測される。この可能性を明らかにするため、次章では宿主利用の異なる個体群由来の個体を用いて、各宿主網内での歩行能力の違いを実験的に明らかにする。

一方、オスの相対脚長は、メスと異なり宿主利用の異なる地域間で違いがみられなかった。飼育実験も同様の結果をえたことから、オスの相対脚長については個体群間で違いがないと結論づけられた。その理由として、オス成体はメス成体に比べて歩行速度にかかる選択が弱いことが考えられる。オスは卵を産まないためメスに比べて成熟後のエネルギーの要求量が低く、採餌行動のアクティビティーが下がることが知られている (Cangialosi 1990, Kerr 2005)。チリイソウロウグモも例外ではなく、オス成体は宿主から直接餌を盗む行動は少なく、むしろ同種他個体から餌を盗むような行動の変化がみられる。そのため、オスの採餌形態にかかる選択は弱いのかかもしれない。

3 章 宿主利用に関連した形質変異の適応的意義

3-1 はじめに

2 章では宿主利用の異なるチリイソウロウグモ個体群間を対象に、宿主の網形質や採餌行動がチリイソウロウグモの餌獲得と形態形質の違いを明らかにした。その結果、チリイソウロウグモの餌獲得量は、クサグモ網内ではスズミグモ網内に比べて著しく少なかった。これはクサグモの網構造と採餌行動が、チリイソウロウグモの採餌行動を強く制約するためだと考えられた。またスズミグモ利用個体群は、クサグモ利用個体群に比べて相対脚長（体サイズの効果を除いた脚長）が長かった。チリイソウロウグモの宿主利用はスズミグモからクサグモへと変化したと考えられるため、チリイソウロウグモは宿主変遷に伴い相対脚長が短小化したと考えられる。

脚長の短小化は、クサグモの網をうまく歩くための形態的適応によって生じた可能性がある。その理由として、(1) クサグモの網内では宿主が捕獲した餌を盗めないため、餌に早く到達できるよう歩行速度に強い選択圧がかかりうること、(2) 脚長は歩行能力と密接に関係し、生息地の物理的環境での歩行に適した形態が進化しうること (e.g. トカゲ類、Pianka 1969, Losos 1990, Vitt et al. 1997)、が挙げられる。脚長が短くなる仕組みとして、脚長に応じた歩行能力の変化が関与している。相対的に長い脚は一步あたりに進む距離が長く、強い推進力により瞬間的な歩行速度が高くなるが (Losos 1990b)、脚の占める相対的な重量が大きいため、一步を繰り返す頻度が下がる。そのため、長い脚は小回りの利いた動きが苦手と考えられる。逆に相対的に短い脚長は、瞬間的な走行能力は低い、小回りが利いた動きが可能となる。クサグモの網はスズミグモの網に比

べて迷網の糸密度が高く複雑であるため、瞬間的な速さよりもむしろ障害となる糸を避けるような小回りの利いた動きが要求される。したがって、クサグモ利用個体群で相対的に短い脚が進化した可能性がある。

本章では上記の脚長変異の適応的意義を明らかにするため、形態形質の異なる奄美大島、千葉県房総半島のチリイソウロウグモ個体群を対象に (図 3-1)、以下の室内実験を行った。まず、歩行速度の個体群間での違いを明らかにするため、各宿主の網の糸密度を反映した網にチリイソウロウグモを導入し、歩行速度を個体群間で比較した。一方、歩行速度の上昇が、宿主の網上で餌獲得量を高める可能性については、実験が困難であったため、クサグモとチリイソウロウグモの行動に基づいたシミュレーションにより歩行速度の違いが餌盗み成功に与える影響を評価した。実験が困難な理由として、室内ではクサグモに正常な網を張らせるのが難しく、また、野外ではクサグモの餌に対するモチベーションを制御するのが難しいため、条件を揃えた実験が困難であったからである。

3-2 材料と方法

3-2-1 室内実験

室内実験は 2006 年の 8 月と 9 月に行った。実験内容は、チリイソウロウグモの成体を糸密度の複雑な網と単純な網に導入し、餌に到達するまでの歩行速度を記録するというものである。糸密度の異なる網は、スズミグモの網を用いて作成した。作成方法として、スズミグモが狭い容器の中で複雑な網を作ることを利用して、網の糸密度が各宿主の野外での網密度と近い値になるように、ハサミを用いて加工した (複雑な網 $n=7, 14.6$

±3.1 (糸の本数/cm³) (平均±標準誤差)、単純な網 n=5、2.1±0.6 (糸の本数/cm³) (平均±標準誤差))。実験に用いる個体については、スズミグモ利用個体群は 2006 年の 2 月に奄美で採集したものを、クサグモ利用個体群は 4 月に千葉県で採集したものをを用いた。これらの個体は孵化して間もない幼体であったため、室内同一条件 (27°C, 14L:10D) の個別飼育により成体まで育てた。また実験に用いる個体は、体サイズの違いが歩行速度に影響する可能性を除去するため、個体群間で体サイズ (頭胸部幅) のレンジができるだけ重なるように選定した。また、採餌へのモチベーションは、空腹の度合いに依存するため、実験には少なくとも 4 日以上絶食させた個体を用いた。実験の手順として、まず宿主を除去した網にイソウロウグモを導入し、10 分ほど網に慣らした。その後、餌として 7 齢のヨーロッパイエコオロギを導入し、ハンディカムビデオを用いてイソウロウグモが餌を採りにいくまでの一部始終を記録した。画像から、チリイソウロウグモの出発地点から餌までの距離と、餌に到達するまでの時間を測定し、これらの値から歩行速度を算出した。なお 30 分以上経っても餌に反応しない個体については、解析から除外した。個体群間での歩行速度は、網の複雑性 (単純、複雑) と個体群 (奄美個体群、本土個体群) を主効果とした 2 元分散分析により比較した。

3-2-2 野外実験

クサグモの餌に対する反応確率をモデル化するために、2007 年 8 月に千葉県房総半島にて、クサグモ個体群を対象に野外実験を行った。実験方法として、餌となるヨーロッパイエコオロギをクサグモの網にかけて、クサグモがコオロギに反応するまでの時間を記録した。餌のサイズと、餌との距離に対するクサグモの餌の反応性の変化を明らか

にするため、3段階のクモと餌間の距離 (0, 15, 30cm) と3段階の餌サイズ (3mm, 6mm, 10mm) を組み合わせて実験を行った。この実験結果をもとに、宿主が餌に反応するか否かを餌サイズ、宿主と餌との距離、時間の3つの関数として、多重ロジスティック回帰式により解析した。

3-2-3 採餌成功のシミュレーションによる評価

コンピューターシミュレーションにより歩行速度の違いが餌盗み成功に与える影響を個体群間で比較した。プログラミングには R ver 2.51 を用いた。アルゴリズムは図 3-2 に示す。まず宿主の網サイズ、餌サイズ、捕獲位置を設定し、それを基にチリイソウロウグモが餌に到達するまでの時間、到達までに宿主が餌に気づく確率を算出した。チリイソウロウグモは、宿主に気づかれないように巧みに餌を処理するため、餌に到達できた時点で餌盗みが成功したものとみなした。餌盗み成功の指標として、1回あたりの餌盗み成功率と盗めた餌サイズ、そして10日間分の餌獲得量を算出した。この試行を1000回繰り返し、それぞれスズミグモ利用個体群とクサグモ利用個体群の歩行速度を用いて、餌盗み成功と餌獲得量を比較した。詳細な仮定については以下に示す。

宿主の網サイズは、底面が楕円型の円錐を仮定した (図 3-3)。捕獲面楕円の長辺 a 、短辺 b 、および網の高さ h は、前章の野外調査で測定したデータセットからの無作為抽出により決定した。チリイソウロウグモ、宿主、餌の位置関係は、捕獲面の中心を原点 $(0, 0, 0)$ とする3次元座標によって表現した。チリイソウロウグモは、野外において網の中央の迷網部に頻繁にみられるため、 $(0, 0, h/2)$ に固定した。クサグモでは周辺部の隠れ家に潜むため、その位置は捕獲面の長辺末端 $(a/2, 0, 0)$ に固定した。餌は迷網の部

分に衝突し、捕獲面に落ちるため、餌が捕獲される位置は捕獲面上に限定した。捕獲面上で餌が落ちる位置は偏りがないと仮定したため、その座標値は捕獲楕円上でとりうる (x, y) の範囲から一様分布を仮定して決定した。

餌サイズは、前章の野外調査で得られた餌のサイズ分布から無作為に抽出することにより決定した (図 3-3)。本シミュレーションは、宿主およびイソウロウグモの成長段階を成体と仮定しているため、分布データは成体が出現する 7 月以降のものを用いた。10 日間に宿主の網に餌が衝突する回数についても、野外での各宿主網上での観察時間あたりの餌捕獲回数をもとに 10 日分の餌捕獲数の頻度分布をシミュレーションで作成し、その中から無作為に選んだ。

チリイソウロウグモの歩行速度は、室内実験で得られた各個体群の各糸密度における網上での歩行速度の値を用いた。歩行速度は実験から得られた標準偏差を用いて正規分布を仮定し、1 回の餌盗みごとにランダムに選んだ。餌に到達するまでの時間は、餌とチリイソウロウグモとの距離と歩行速度により算出した。チリイソウロウグモは餌が捕獲された時点で、すぐに餌に反応するものと仮定した。イソウロウグモが餌に到着するまでにクサグモが餌に気付く確率は、3-2-2 の項目で得られたロジスティック回帰のモデルに、宿主と餌までの距離、餌サイズ、イソウロウグモが餌に到達するまでの時間の 3 変数を代入することにより決定した。

3-3 結果

3-3-1 網導入実験

宿主の網上における歩行速度は図 3-4 に示す。2 元分散分析の結果、個体群と宿主の網の相互作用は有意であった ($F_{1,31}=3.78$, $p=0.04$)。これは、糸密度の低い網内では両個体群で歩行速度に違いがみられないが、糸密度の高い網では、クサグモ利用個体群がスズミグモ利用個体群よりも、速く歩行できることを意味している。

3-3-2 宿主の反応実験

宿主が餌に反応する確率は、 $R = (1/(1+(\exp(-0.838 + 0.138 \times X_1 - 0.535 \times X_2 - 0.002 \times X_3))))$ で表された。ここで X_1 は宿主と餌までの距離、 X_2 は餌サイズ、 X_3 はチリイソウロウグモが餌に到達するまでの時間である。

3-3-3 シミュレーション

1000 回のシミュレーションを行い、各個体群の 1 回あたりの餌盗み成功と 10 日間分の総餌獲得量を算出した。まず 1 回あたりの餌盗み成功率を比較したところ、スズミグモ利用個体群は 41.8%、クサグモ利用個体群は 52.1%とクサグモ利用個体群の捕獲成功率が 10%以上高かった (図 3-5a)。また、クサグモ利用個体群の方が平均餌サイズもわずかに大きかった (0.57 mg vs 0.65 mg, 図 3-5a)。この違いを反映して、10 日間分の餌獲得量はクサグモ利用個体群では 12.9mg、スズミグモ利用個体群では 8.85mg と、クサグモ利用個体群はスズミグモ利用個体群に比べ 1.5 倍近く多かった (図 3-5b)。

3-4 考察

室内実験の結果、スズミグモの網を模した糸密度の低い網内では、歩行速度に違いがみられなかった。しかし、糸密度の高い複雑な網内では、クサグモ利用個体群がスズミグモ利用個体群よりも速く歩行できた。これは、クサグモの網を利用する個体群では歩行速度に強い選択がかかるという当初の予想を支持している。また、クサグモ網内での歩行速度の上昇が、餌盗みを向上させるという可能性も、シミュレーションの結果から支持された。本実験で用いた個体は幼体から個別飼育しているため、本来の宿主の網をほとんど経験していない。そのため、網構造に対する慣れといった行動の変化が、実験結果に影響している可能性は低いと考えられる。したがって、歩行速度の違いは、ある程度、遺伝的背景に基づく行動の違いを反映していると考えられる。この違いをもたらす要因として、個体群間の餌盗みに対する活動性の違いや、歩行能力に関わる相対脚長の違いなどが考えられる。一方、餌盗みに対する内的な活動性の違いでは説明できない。その理由は、複雑性の低い網において両個体群の歩行速度に違いがみられなかったからである。仮に、個体群間で餌盗みに対する活動性に違いがあるならば、複雑性の低い網においても同様の違いが見られるはずである。注目すべきは、複雑でない網と複雑な網での歩行速度を比較した時、スズミグモ利用個体群の歩行速度が複雑な網で急激に低下するのに対して、クサグモ利用個体群では歩行速度が変化していない点である。これは相対脚長の違いでうまく説明できると考えられる。すなわち、相対的に長い脚をもつ個体は小回りが利かないため (Sukanov 1968)、糸密度の複雑な網上で歩行しにくいのに対し、相対的に短い脚を持つ個体は小回りが利くため、糸密度が密な網上において素早い動きを可能にしたと解釈される。

スズミグモ利用個体群では、宿主が捕獲した餌も利用可能であるため、歩行速度を高

める選択が働かないと考えられる。では、スズミグモ利用個体群ではなぜ長い脚が維持されているのだろうか？ 仮にスズミグモ個体群で脚長に選択が働いていなければ、相対脚長のばらつきが大きくなり、相対的に短い脚を持つ個体が存在するはずである。おそらく、スズミグモ利用個体群の脚長には、歩行能力以外の餌の探索能力や餌捕獲能力に対して選択が働いているからと考えられる。イソウロウグモは脚を伸ばして餌を探索することが知られており (Whitehouse 1986)、脚長が長いことで餌の探索範囲が広くなると思われる。また、脚長は捕獲可能な餌サイズの上限を制限するため (Murakami 1983)、長い脚は大きな餌を捕獲するうえで適している。スズミグモの網は、クサグモの網に比べて網サイズも大きく餌サイズも大きいいため、餌の探索能力や捕獲能力を高める方向に選択がかかり、その結果、長い脚長が維持されているのかもしれない。

本章の結果は、チリイソウロウグモの宿主変化に伴う脚長の短小化が、クサグモの複雑な網の物理的構造に対する形態的適応であることを示唆した。脚長の変異は、節足動物をはじめ様々な生物で知られるが、行動との機能的なリンクを明らかにした研究は決して多くなく (e.g. Losos 1990ab, Sinervo and Losos 1991, Pontzer 2007)、クモにおいては知られていない。イソウロウグモ類でも種間で著しい相対脚長の変異が知られているが (Miyashita 2001)、こうした変異も宿主適応によって生じたのかもしれない。

4 章 mtDNA CO I 領域に基づく分子系統地理

4-1 はじめに

系統地理学は、生物の分布が形成された過程を個体群の系統関係と地史的背景から明らかにする分野である (Avice 2000)。系統地理学において、分子マーカーを用いた集団遺伝学的な解析手法は生物の起源や集団の遺伝構造の形成に関わる要因を特定する有効な手段であり、特に近年では空間構造を考慮した手法が急速に発達している (Templeton et al. 1995, Templeton 1998, Avice 2000)。こうした解析手法は、寄生者の宿主変化の方向性、宿主適応に伴う集団分化など寄生者の宿主適応プロセスの解明に大きく貢献している (e.g. Funk et al. 1995, Brown et al. 1996, Diegisser et al. 2006)。

2 章では、チリイソウロウグモの個体群比較により、体サイズと相対脚長に地理的変異が生じていることを明らかにした。これらの変異の少なくとも一部は宿主適応と関連するものと考えられた。3 章ではこの適応的な意義を明らかにするため、室内実験とシミュレーションによりチリイソウロウグモの相対脚長変異の適応的意義を明らかにした。その結果、相対脚長の違いは、宿主の網内の物理的環境に対する適応的な変異であることが示唆された。

イソウロウグモ類は多くが熱帯起源であることから (Platnick 2007)、チリイソウロウグモの分布は北へと拡大しその結果、宿主利用はスズミグモからクサグモへと変遷したと考えられる。すなわち、形質の遺伝的分化はクサグモに対する宿主適応の結果起こったものと考えられる。このチリイソウロウグモの分布拡大が起きた方向性や時期の詳細については、分子マーカーを用いた遺伝的構造の解析によって明らかにできる可能性が

ある。まず分布拡大の方向性については、仮にチリイソウロウグモが南方起源である場合、南の個体群は北の個体群に比べてより祖先的であるという系統関係が得られるだろう。また分布拡大の時期については、分布拡大が比較的新しい時代に起きた場合、地域間で遺伝的な分化が浅いことが予想される。一方、本土への分布拡大が地史的に古い時代に起きた場合、個体群間で著しい遺伝的な分化が生じることが予想される。想定される一つの結果として、宿主適応の過程を反映して宿主利用の異なる地域間で遺伝的ギャップがみられる可能性がある。ただし宿主の分布境界は様々な生物の分布や遺伝子流動の障壁として働くトカラ海峡と一致していることから (e.g. Hikida et al. 2000, Motokawa 2000, Maekawa et al. 2001, 八木 2001)、遺伝的な分化が地理的隔離により生じたのか、宿主適応の結果生じたのかは、厳密に区別できない。

本章では、チリイソウロウグモの宿主利用の変遷に伴う宿主適応の過程を明らかにするため、mitochondrial DNA cytochrome oxidase subunit I (mtDNA CO I) 領域を用いた分子系統解析により現在の集団構造と、その構造が形成されたプロセスを明らかにする。mtDNA は母系遺伝で組み換えもなく進化速度も速いため、種内の遺伝的構造を明らかにするうえで適した分子マーカーである (Avice et al. 1979)。ここでは系統解析と空間構造を考慮した集団遺伝学的解析手法 (階層的 AMOVA ; Excoffier et al. 1992, 階層クレード分析 ; Templeton 1998) を用いて、次の2つの可能性を検証した。1) スズミグモ利用個体群からクサグモ利用個体群が派生しているか？ 2) チリイソウロウグモは各宿主の分布境界を境に遺伝的に分化しているか？

4-2 材料と方法

4-2-1 サンプルリング、PCR、シーケンス

2005 年の 7 月から 2007 年の 2 月にかけて、埼玉から台湾にかけての 19 箇所でサンプルリングをおこなった。サンプル地点と各地におけるサンプル数は図 4-1 と表 4-1 に示す。標本は 99.5%のエタノールで固定し、0℃で保管した。DNA の抽出は QIAGEN 社の DNeasy Tissue kit を用いて行った。PCR 法を用いた mtDNA CO I 領域の増幅には LCO-J-1490: 5'-GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TAT TGG-3' と HCO-N-2198 5'-TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAA TCA-3'のプライマーセット (Folmer et al.1995) を用いた。PCR 反応条件は 95℃、47℃、72℃を 40 サイクル繰り返し、最終伸長反応として 72℃で 5 分間維持した。PCR 産物は Exo-SAP IT を用いて精製した後、PCR 用プライマーと BigDye Terminator Cycle sequencing Kit (Ver 3.1, Applied Biosystems) を用いてシーケンシング反応を行った。反応液の調整および反応条件はプロトコルに従った。塩基配列の決定は Applied Biosystems 社のキャピラリー DNA シーケンサー 3100 を用いて行った。

4-2-2 データ解析

ハプロタイプ間の系統樹は、PAUP4b10 (Swofford 2001)を用いて近隣結合法により作成した。各クレードのブートストラップ値は、1000 回の繰り返しにより算出した。各個体群におけるハプロタイプ多様度と塩基多様度は、Arlequinn 3.00 を用いて算出した。ミトコンドリア DNA を用いた個体群構造の空間解析については、解析の段階であらかじめ分集団を指定する必要がある。本研究では、空間遺伝学的方法を用いて個体群構造の解析を行った。その方法として Delaunay triangulation networks を構築し、ネットワー

ク内に存在する遺伝的連続性を Monmonier アルゴリズムを用いて検出する方法を行った (Manni and Guerard 2004)。遺伝的異質性の評価には、隣接する個体群間のペアワイズの固定指数を用い、不連続境界の検出にはプログラム Barrier 2.2 (Manni et al. 2004) を用いた。それらの不連続な境界をもとに地域を区切り、固定指数に F_{st} を用いた階層的 AMOVA により遺伝的な違いを明らかにした。サンプル数が少ないことによるハプロタイプ頻度のバイアスを避けるため、解析はサンプルサイズが 5 以上の 12 個体群 (宮古島、久米島、沖縄島、徳之島、奄美大島、宝島、屋久島、種子島、鹿児島、福岡、大阪、神奈川)、139 個体について行った (表 4-1)。

4-2-3 階層クレード分析 (Nested Clade Analysis)

ハプロタイプの地理的なパターンを生み出す機構 (例えば遺伝子流動、分断化、分布域の拡大) を明らかにするため、階層クレード分析 (NCA) を行なった (Templeton et al. 1995, Templeton 1998)。まずハプロタイプネットワークを TCS version 1.21 (Clement et al. 2000) で作成した。階層クレード内距離 (D_c)、階層クレード間距離 (D_n) を評価するために、GEODIS2.0 (Posada et al. 2000) を用いた。 D_c とは、ある特定の階層クレードに属するハプロタイプをもつ個体が、どのくらいの範囲に分布するかを表す指標である。一方、 D_n はある特定の階層クレードの分布中心地が、同じ階層の全てのクレードを含む上位の階層クレードの分布の中心地からどのくらい離れた場所に位置するかを表す指標である。個体群間の地理的距離は緯度、経度の値を用いて算出した。NCA の距離と末端クレード (tip: 1 つの枝だけつながるクレード) と内側クレード (interior: 2 つ以上の枝だけつながるクレード) 間の距離の有意性は、GEODIS2.0 をもちいて、1000 回

の並べ替え検定 (permutation test) によって作成した帰無分布と比較することにより確かめた。それらの地理的距離に有意性が認められた場合、Templeton (2004)の「推論の鍵」 (Inference key) を用いて遺伝的構造をもたらす要因を特定した。

4-3 結果

4-3-1 ハプロタイプの多様性と遺伝的構造

解析の結果、計 160 個体から 511bp の塩基配列が得られた。その塩基配列において配列の挿入や欠失は見られなかった。近隣結合法による系統樹を図 4-2 に示す。塩基配列の変異から合計 31 個のハプロタイプが確認され、それらは 3 つのクレードに分類された。クレード 2 とクレード 3 を関係づける枝のブートストラップ値は 70 と低かった。ハプロタイプの地理的分布を図 4-3 に示す。各クレードの分布は地理的に偏っており、クレード 3 に属するハプロタイプは宝島以南の南西諸島で主にみられ、クレード 1 に属するハプロタイプは屋久島以北の本土で見られた。ただし、トカラ海峡の周辺部 (屋久島、宝島、鹿児島) では、両方のクレードに属するハプロタイプが同所的にみとめられた。クレード 2 に属するハプロタイプは屋久島、佐賀、大阪でのみみられた。各地域のハプロタイプ多様度と塩基多様度を表 4-1 に示す。トカラ海峡周辺では複数のクレードが同所的に存在するため、塩基多様度が他の地域に比べて高かった (宝島 1.1%、鹿児島 1.6%、屋久島 1.4%)。

Monmonier アルゴリズムによって Delaunay triangulation networks 上で検出された遺伝的な不連続性は、屋久島とそれ以南で分かれていた。階層的 AMOVA を用いてその屋久

島―宝島を境界とする地域間で遺伝的な組成を比較したところ、有意な違いがあった(表 4-2)。

4-3-2 階層クレード分析 (Nested Clade Analysis)

ハプロタイプネットワークと階層クレードは図 4-4 に示す。階層クレード分析により、4 つの階層クレードにおいて有意な地理的な構造が検出された(表 4-3)。南西諸島の個体群で構成されるクレード 2-1 については、サンプリングデザインが不完全で距離による隔離か長距離の移動か区別できなかった。本土の個体で構成されるクレード 2-3 については、クレード 1-9(屋久島、種子島、宝島) とクレード 1-8(九州、本州) との間に距離による隔離が検出された。一方、本土のクレードと南西諸島のクレードを含む 3-1 と最上位の階層クレードについては決定的な結論が得られなかった。

4-4 考察

階層 AMOVA により、チリイソウロウグモは屋久島と宝島間で遺伝的組成が異なることが明らかにされた。つまり南西諸島では主にクレード 3 に属する個体で占められ、屋久島以北では主にクレード 1 が優占していた。この結果はトカラ海峡がチリイソウロウグモの移動分散を妨げる障壁として重要な役割を果たしていることを示唆している。一方で、両地域に優占するクレードが同所的に見られる地域も存在していた。それはトカラ海峡付近の屋久島、鹿児島、宝島であり、これらの地域では複数の系統が混在していた(図 4-3)。この結果は、チリイソウロウグモが潜在的に高い移動分散能力をもってお

り、互いに海峡を越えている可能性を示唆している。

階層クレード分析により、遺伝的な構造はトカラ海峡間だけでなく、本土の中でも存在することが示唆された。それは、階層クレード 2-3 の屋久島、種子島を含む九州南部の島々（階層クレード 1-9）と本土（階層クレード 1-8）との間における距離による隔離（Isolation by distance）である（図 4-4、表 4-3）。この結果は、屋久島ー本土間の海峡も地理的な障壁として作用している可能性を示唆している。

ハプロタイプネットワークの形は、クレード 1 と 3 で特定のハプロタイプが優占していた（図 4-2）。これはいわゆる花火型の放散であり（Avice 2000）、南と北の各地域に優占するクレードが長期的に存続せず、比較的最近分布拡大したことを示唆している。この特定のハプロタイプが優占する理由として、それぞれのクレードがボトルネックを経験した可能性が考えられる。個体群の縮小化を招く有力な地史的イベントとして、最終氷期における気候変動が考えられる。氷期における気温の低下は、生息適地の分断化や縮小化を引き起こし、様々な生物の個体群サイズを著しく減少させたと考えられる（Hewitt 1999, 2000）。日本も例外ではなく、本土では大部分が不適な亜寒帯地域になったため、温帯域に生息する多くの生物の分布は南九州や屋久島に局限されたと考えられる（Tsukada 1983, 1985）。一方、南西諸島では乾燥化や季節性が生じることで、熱帯林が著しく縮小、分断化したと推測されている（Morley 2000, Woodruff 2003）。チリイソウロウグモの場合、分布の制限要因は気温といった気候条件のみならず、宿主の分布も関係しているため、気候変動に伴う宿主の分布域の縮小化も、複合的にチリイソウロウグモの個体群サイズの減少を引き起こしたのかもしれない。

当初の仮説では、クサグモ利用個体群はスズミグモ利用個体群から派生したものと考えられた。しかしながら、系統解析ではクレード間を束ねる枝の信頼性が低いため、ど

これらの個体群が祖先的であるかは特定できなかった (図 4-2)。また個体群の存続性を反映すると考えられるハプロタイプの多様度についても、南北間では違いがみられなかった。これは、上述したボトルネックによるハプロタイプの多様性の喪失が原因だと考えられる。ただし、イソウロウグモ類の多くが熱帯域に分布の中心をもつこと (Platnick 2007)、また多くの日本の生物は本土から南西諸島への分布拡大はほとんど知られていないことから (Ota et al. 1994)、チリイソウロウグモは南の個体群が祖先的と考えるのが妥当である。このシナリオが正しいとすると、分布拡大の経路は琉球列島沿いに本土に北上する経路と、中国大陸を経由して琉球と本土に別のルートで移入した経路が考えられる。本土には 2 つのチリイソウロウグモの系統 (クレード 1、クレード 2) が存在するため、チリイソウロウグモの本土への移入は一度ではなく、移入時期や移入経路を違って 2 回以上起きた可能性がある。

本章では、チリイソウロウグモの遺伝構造とその系統関係を明らかにした。その結果、宿主利用の異なる地域間で、遺伝的に大きなギャップが存在することが明らかになった。この結果は、チリイソウロウグモの形態変異が、もともと形態の異なる系統が本土と琉球列島に別々に定着したことに由来するという宿主適応を仮定しないシナリオによっても説明できる。しかし、筆者は現在の形態変異の形成に少なからず適応プロセスが関与していると考えている。それは、系統の違いが必ずしも形態の違いを反映しないからである。例えば、沖縄地方と奄美地方の間では mtDNA の組成はほぼ同じにも関わらず、著しい形態の変異が生じている。この変異はおそらく急速な気候的条件への適応により生じたものと考えられる (2 章)。これに関連して宿主適応を考えるうえで興味深いのは宝島、屋久島、鹿児島などの宿主の分布境界である。これらの地域では同系統のハプロタイプが存在するにも関わらず、相対脚長には明確な差異が生じている。したがって、

急速な宿主適応が生じた可能性が考えられるためである。ただし DNA の遺伝的解析と形態データで用いたサンプルは異なるため、別系統の一時的な移入や浸透交雑の可能性も否定できない。これを示すためにも、今後ハプロタイプと形態との対応や、核マーカーによる遺伝構造の解明が不可欠である。

5 章 総合考察

本研究では、地域によって宿主利用が異なるチリイソウログモを用いて、宿主の行動形質と網形質が、寄生者の形質の分化をもたらす可能性を探った。本章では、まず2～4章までの結果を統合することで、宿主が形質分化をもたらす一連のプロセスを推測し、それをもとに本研究の意義について述べる。

宿主の採餌行動と迷網の糸密度は、それぞれチリイソウログモの採餌行動のレパトリーと、歩行速度に影響することが野外実験と室内実験により明らかにされた。クサグモは餌を隠れ家に持ち帰る習性があり、また網の糸密度が高い。そのため、チリイソウログモにとって餌盗みの機会が少なく、また歩行しにくいため、盗み効率も低い宿主であると推測された。餌獲得量は、クサグモ利用個体群でスズミグモ利用個体群よりも少なかったが、これはクサグモ網内での餌の盗みにくさを反映していると考えられた(2章)。ここで注意すべきは、餌獲得量の違いは野外観察に基づいていることである。そのため、宿主の形質の違いによる受動的な餌獲得量の違いだけでなく、宿主適応に伴う個体群間の採餌能力の遺伝的違いも反映している可能性がある。仮に、後者も関与していれば、クサグモの網上での餌獲得成功は、採餌適応がない場合よりも改善されているはずである。それにも関わらず、クサグモ利用個体群とスズミグモ利用個体群の間で、餌獲得量の差は著しく大きかった(2章)。クサグモ利用個体群では、採餌行動の適応では補きれないほど、餌獲得への制約が大きいのかもしれない。

クサグモ網内では盗める餌が著しく制限されるため、餌盗み成功を改善する方向にイソウログモの採餌行動や、それに関わる形態に選択がかかると考えられる。本研究では、歩行能力に関わる形質である相対脚長に注目した結果、クサグモ利用個体群はスズ

ミグモ利用個体群よりも相対脚長が短いことがわかった (2 章)。室内実験により、相対的に短い脚は、糸密度が高い複雑な網上での素早い動きを可能にすることが推測された。さらにシミュレーションの結果より、この歩行速度の上昇がクサグモ網内での餌獲得量を高めることが明らかになった (3 章)。これらの結果より、クサグモ利用個体群の脚の短小化は、クサグモの複雑な網に対する形態的適応であると考えられた。ただし、短い脚で歩行速度が高くなる具体的なメカニズムは調べていない。今後、歩脚の長さや脚の動かし方との関係を明らかにする詳細な実験も必要である。今回の餌盗みのシミュレーションは、観察結果に基づいて、宿主から餌を直接盗めないという仮定のもとで行った。したがって、歩脚の進化には、網の物理構造による直接的な選択だけでなく、餌の盗み機会を著しく減らすという宿主の採餌行動の効果も、歩行速度に選択が働く背景要因として重要であると考えられる。

本研究では選択のかかる対象として、相対脚長に焦点をあてたが、餌の獲得量を高める方法はそれだけに限定されない。例えば、採餌の活動性を高めたり、糸の振動に対する感受性を高めることで餌への反応性を高めるなど、様々な適応のシナリオが考えられる。既に述べたとおり、2 章の野外観察で明らかになった採餌行動のレパトリの違いは可塑性だけではなく、遺伝的基盤に基づく違いも関与しているかもしれない。こうした仮説は、宿主の相互交替実験によるイソウロウグモの餌に対する反応と盗み成功宿主からの被食率の比較により検証できると考えられる。

今回注目したイソウロウグモの形質の変異は、宿主適応によるものだけでなく、それ以外の要因によっても生じている点は注意すべきことである (2 章)。沖縄地方では、奄美大島と同じくスズミグモを宿主としているが、イソウロウグモの体サイズや脚長は明らかに小さかった。この変化は、気候適応に伴う世代数の増加が、発育期間の短縮と

それによる体サイズの小型化を招いた結果と解釈された。この解釈が正しければ、チリイソウロウグモの形質分化において、宿主シフトの効果は気候適応の効果よりも、相対的重要性が低いものといえる。

本研究では、チリイソウロウグモの宿主適応のプロセスを解釈するうえで、スズミグモからクサグモへの宿主利用の変遷を仮定して話を進めてきた。しかし、4章の系統関係からは、その宿主変遷の方向性を明確に示すことはできなかった。その解決法としては、今回解析に含めなかった中国南部や台湾の個体群、そして近縁種である *A. fissifrons* も含めた、包括的な系統樹の構築することが挙げられる。また宿主適応プロセスに関わる課題はもう1つある。それは、宿主利用の異なる個体群間で系統が大きく分かれていたことである。これは、形態の異なる系統が宿主利用とは無関係に本土と南西諸島に別個に定着したという代替シナリオも成り立つことを示唆している。これを解決するには、同一系統内での宿主利用に伴う形質分化を示す必要がある。宿主の分布境界である屋久島や鹿児島、宝島では、同一の系統に属するハプロタイプが宿主利用の異なる地域にまたがって存在する。そのため、同一系統内での形態比較を可能にし、宿主適応による分化を示すことができるかもしれない。

本研究は、イソウロウグモ造網性クモ類という系で、宿主適応のプロセスの一端を初めて明らかにした。その特徴は、宿主の行動的特性と網という物理的特性が複合的に選択圧を決定している点にある。本研究で注目したクモの網は、生態系エンジニアリングの最も分かりやすい例であるが、環境改変効果自体は決して珍しい現象ではないと思われる。例えば、好蟻性昆虫の棲み場所を創出するアリや、穴を掘って貝類の棲み場所を提供するアナジャコなど、様々な生物でみとめられる (Reviewed in Dawkins 1982, Odling-Smee et al. 2003)。しかし、生態系エンジニアリングによる進化的影響は、扱い

やすいモデル生物が少ないため、他の要因の影響との分離が難しいことが多い。本研究は、これまで注目されることの少なかった形質分化の機構解明にチャレンジした事例としてその価値は高いと思われる。

摘要

寄生生活を営む生物はウイルスから脊椎動物に至るまで様々な分類群でみられ、その種数は全生物の半数以上を占めると言われている。こうした多様性は、宿主に対する生態的な特殊化や宿主との相互作用を通じた共進化により形成されたと考えられ、その仕組みを明らかにすることは生物多様性の創出機構の理解に大きく貢献する。本研究ではその数多い宿主―寄生者系の中でもとりわけユニークな宿主適応をみせるイソウロウグモ類の形質分化の機構に注目した。イソウロウグモは他の造網性クモの網に侵入して餌を盗んで生活するグループであり、餌盗み行動や外部形態、生活史形質が著しく分化している。イソウロウグモは餌と棲み場所を宿主の網に依存していることから、物理的構造物としての網が選択圧の担い手として重要な役割を果たしている可能性がある。その仕組みとして、宿主の網構造はイソウロウグモの餌獲得量に影響を及ぼし、それが餌盗みに関わる様々な形質にかかる選択圧を改変すると考えられる。本研究では、チリイソウロウグモ(*Argyrodes kumadai*)という地域によって異なる宿主を利用する種の個体群比較を通して宿主適応に伴う形質分化の仕組みを明らかにする。

2章では、個体群比較により、宿主による採餌環境の改変効果を明らかにし、その変化が採餌に関わる形質の遺伝的分化をもたらす可能性を明らかにした。まず宿主によるチリイソウロウグモの採餌環境の改変効果を明らかにするため、宿主利用の異なる奄美大島と房総半島で宿主の形質とチリイソウロウグモの採餌行動の違いを明らかにした。その結果、スズミグモとクサグモの間では網構造と採餌行動に様々な違いがみられた。チリイソウロウグモも個体群間で採餌行動が大きく異なった。すなわちスズミグモ利用個体群は宿主が捕獲した餌を盗めるのに対して、クサグモ利用個体群は宿主から無視さ

れた餌しか盗めなかった。これに伴い、チリイソウロウグモの餌獲得量も大きく異なり、スズミグモ利用個体群の方がクサグモ利用個体群よりも餌獲得量が多かった。この餌獲得量の違いは宿主網内における隠れ家の有無が採餌行動に影響を与えた結果だと解釈された。クサグモの網内の隠れ家の存在は、チリイソウロウグモが宿主から直接餌を盗むことを困難にするからである。

宿主の網形質および採餌行動を介した採餌環境の変化は、チリイソウロウグモの採餌形質にかかる選択圧を改変し、形質の分化を招く可能性がある。この可能性を明らかにするため、餌捕獲能力に重要な役割を果たすと考えられる相対脚長(体サイズの効果を除去した脚長)の地理的変異を明らかにした。その結果、相対脚長は、不連続的な変異と連続的な変異が組み合わさった不規則な地理的変異を示した。この地理的変異の一部は気候適応に伴う生活史の違いにより生じていると考えられるが、宿主利用の違いも関与していることが推測された。この脚長の変異は室内飼育実験により遺伝的基盤を持っていることが明らかになった。イソウロウグモ類の起源は熱帯であることから、チリイソウロウグモは北への分布拡大に伴い、スズミグモからクサグモへと宿主利用が変化すると推測された。そのため、宿主変化に伴いチリイソウロウグモの相対脚長が短小化したものと解釈された。

3章では相対脚長の短小化の適応的意義を明らかにするための実験とシミュレーションを行った。脚の短小化はクサグモの網構造を歩行するための形態的適応だと考えられる。その理由は以下の通りである。まずクサグモの網では宿主から餌を直接盗めないため、宿主よりも早く餌に到着できるよう歩行速度に強い選択がかかる可能性がある。生体力学的な観点から、短い脚は小回りの利く動きが可能であることから、糸密度が高いクサグモの網を歩行するのに適している可能性が考えられる。これを検証するため、宿

主利用の異なる奄美大島個体群 (スズミグモ利用個体群) と房総半島個体群 (クサグモ利用個体群) の個体を用いて、宿主の網の糸密度を反映した網に各個体群のクモを導入し、歩行速度を比較した。またその適応的意義を明らかにするため、クサグモの網における歩行速度の違いが餌盗み成功に及ぼす影響をシミュレーションにより明らかにした。室内実験を行った結果、糸密度が低い網では両個体群の歩行速度に違いがみられなかったが、複雑な網においては違いがみられた。すなわち、奄美大島個体群の歩行速度が著しく減少したのに対して、房総半島の個体群は歩行速度を維持できることが明らかにされた。またシミュレーションの結果、クサグモ網内における歩行速度の上昇は餌盗み成功を高めることがわかった。これらの結果は上記の仮説を支持するものであった。

4 章では、チリイソウロウグモの宿主利用の変異とそれに伴う形質変異が生じた地史的な背景を明らかにするため、分子マーカーを用いて個体群間の系統関係を明らかにした。その結果、計 31 個のハプロタイプが見つかり、2 つのメジャーなクレードと 1 つのマイナーなクレードに分かれることが明らかにされた。このメジャーな 2 つのクレードの地理的な分布は宿主利用とほぼ一致しているため、宿主利用の異なる個体群間では遺伝的に分化していると考えられた。一方、系統解析の結果、クレード間の関係を決定する枝の信頼性が低かった。そのため、どちらの個体群がより祖先的であるかは明らかにできなかった。

以上の結果より、宿主の行動的特性と網という物理的特性が複合的に、チリの採餌形質にかかる選択圧を改変していることが示唆された。その仕組みとして、1) 宿主の採餌行動と迷網の糸密度は、それぞれチリの採餌行動のレパートリーと、歩行速度に影響し、これは餌獲得量に影響を及ぼしている。2) クサグモ網内では盗める餌が著しく制限されるため、餌盗み成功を改善する方向にチリの採餌行動や、それに関わる形態に選択がかかっている。

すなわち、クサグモ利用個体群では、短い脚が進化しており、これはクサグモの複雑な網を巧く歩くための形態的適応だと考えられた。また、この歩脚の進化には、網の物理構造による直接的な選択だけでなく、餌の盗み機会を減らすという宿主の採餌行動の効果も、歩行速度に選択が働く背景要因として重要であると考えられた。本研究は宿主の物理的環境改変効果を介した寄生者の宿主適応プロセスの一端を明らかにしたという点で、その独自性は高いものと考えられる。

引用文献

- Avice JC 2000. Phylogeography -the history and formation of species-.Harvard Univ. Press.
- Avice JC, Lansman RA and Shade RO 1979. The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. I. Population structure and evolution in the genus *Peromyscus*. Genetics. 92. 279-295.
- Awmack CS and Leather SR 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. Annual Review of Entomology, 47, 817-844.
- Berlocher SH and Feder JL. 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? Annual Review of Entomology. 47. 773-815.
- Brown KM 1981. Foraging ecology and niche partitioning in orb-weaving spiders. Oecologia 50. 380-385.
- Brown JM, Abrahamson WG and Way PA 1996. Mitochondrial DNA phylogeography of host races of the goldenrod ball gallmaker, *Eurosta solicaginis* (Diptera: Tephritidae). Evolution. 50. 777-786.
- Cangialosi. KR 1990. Life cycle and behaviour of the kleptoparasitic spider, *Argyrodes ululans* (Araneae, Theridiidae). Journal of Arachnology. 18. 347-358.
- Cangialosi KR, 1997. Foraging versatility and the influence of host availability in *Argyrodes trigonum* (Araneae, Theridiidae). Journal of Arachnology. 25. 182-193.
- Carroll SP and Boyd C. 1992. Host race radiation in the soapberry bug: Natural history with the history. Evolution 46. 1052-1069.
- Carroll SP, Klassen SP and Dingle H. 1998. Rapidly evolving adaptations to host ecology and

- nutrition in the soapberry bug. *Evolutionary Ecology*.12. 955-968.
- Chacon P and Eberhard WG 1980. Factors affecting numbers and kinds of prey caught in artificial spider webs, with considerations of how orb webs trap prey. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 5. 29-38.
- Chikuni Y 1989. Pictorial encyclopedia of spiders in Japan. Kaiseisha, Tokyo.
- Choi I, Shim JH and Ricklefs RE. 2003. Morphometric relationships of take-off speed in anuran amphibians. *Journal of Experimental Zoology*. 299. 99-102.
- 千国安之輔. 1989. 写真日本クモ類大図鑑. 偕成社.
- Clement M, Posada D and Crandall K. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9. 1657-1660.
- Coyne JA and Orr HA 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Craig CL. 1989. Alternative foraging modes of orb web weaving spiders *Biotropica* 21, 257-264.
- Dawkins R. 1982. *The Extended Phenotype*. Oxford: Freeman.
- Demary KC and Lewis SM 2007. Male reproductive allocation in fireflies (*Photinus spp.*). *Invertebrate Biology*.126.74-80.
- Diegisser T, Seitz A and Johannesen J. 2006. Phylogeographic patterns of host-race evolution in *Tephritis conura* (Diptera: Tephritidae). *Molecular Ecology*15. 681-694.
- Diegisser T, Seitz A and Johannesen J. 2007. Morphological adaptation in host races of *Tephritis conura*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 122.155-164.
- Drèz M and Mallet J 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*,

Series B, 357, 471-492.

Excoffier L, Smouse PE and Quattro JM 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes –Application to human mitochondrial-DNA restriction data. *Genetics*, 131. 479-491.

Faraway JJ. 2005. Extending the linear model with R. Chapman & Hall/CRC

Foelix RF. 1996. Biology of spider 2nd edition. Oxford University. Press, New York.

Folmer O, Black M. Hoeh W, Lutz R and Vrijenhoek R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome oxidase subunit from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3, 294-299.

Funk DJ, Futuyma DJ, Orti G and Meyer A 1995. A history of host associations and evolutionary diversification for *Orphraella* (Coleoptera: Chrysomelidae): new evidence from mitochondrial DNA. *Evolution*. 49. 1008-1017.

Groman J.D. and Pellmyr O. 2000. Rapid evolution and specialization following host colonization in a yucca moth. *Journal of Evolutionary Biology* 13. 223-236.
281-289.

Hénaut Y, Delme J, Legal L and Williams T 2005. Host selection by a kleptobiotic spider. *Naturwissenschaften*. 92. 95-99.

Herberstein ME and Elgar MA. 1994. Foraging strategies of *Eriophora transmarina* and *Nephila plumipes* (Araneae: Araneoidea): nocturnal and diurnal orb-weaving spiders. *Australian Journal of Ecology* 19, 451-457.

Hewitt GM 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*. 68, 87-112.

- Hewitt GM 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405. 907-913.
- Higgins LE and Buskirk RE 1992. A trap-building predator exhibits different tactics or different aspects of foraging behaviour. *Animal Behaviour* 44. 485-499.
- Hikida T, Ota H and Toyama 1992. Herpetofauna of an encounter zone of oriental and Palearctic elements: Amphibians and reptiles of the Tokara Group and adjacent islands in the northern Ryukyus, Japan. *Biological Magazine Okinawa*, 30, 29-43.
- Jones CG, Lawton JH and Shachak M 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69. 373-386.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*. 78. 1946-1957.
- Kerr AM. 2005. Behavior of web-invading spiders *Argyrodes argentatus* (Theridiidae) in *Argiope appensa* (Araneidae) host webs in guam. *Journal of Arachnology*. 1-6.
- Koh TH and Li D. 2003. State-dependent prey type preferences of a kleptoparasitic spider *Argyrodes flavescens* (Araneae: Theridiidae). 260. 227-233.
- Laland KN, Odling-smee FJ and Feldman MW. 1999. Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 96. 10242-10247.
- Losos JB. 1990a. Ecomorphology, performance capability, and scaling of west Indian Anolis lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs* 60. 369-388.
- Losos JB. 1990b. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in west Indian Anolis lizards. *Evolution*. 44. 1189-1203.
- Lubin YD. 1980. The predatory behavior of *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). *Journal of*

- Arachnology.8. 159-185.
- Maekawa K, Lo N, Kitade O, Miura T and Matsumoto T. 1999. Molecular phylogeny and geographic distribution of wood-feeding cockroaches in east asian islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*.13.360-376.
- Manni F. and Guerard E. 2004. BARRIER. Version 2.2. Manual of the User. Population genetics team, Museum of Mankind (Musee de l'Homme), Paris (publication distributed by the authors).
- Masaki S. 1978. Climatic adaptation and species status in the lawn ground cricket II. Body size. *Oecologia* 35.343-356.
- Masaki S. 1979. Climatic adaptation and species status in the lawn ground cricket III. Ovipositor length. *Oecologia*. 43. 207-219.
- 宮下 直(編) 2000. クモの生物学. 東京大学出版会.
- Miyashita T, 2001. Ecological and behavioral characteristics of the Japanese *Argyrodes* species and their evolutionary significance. Abstracts of the 15th international congress of Arachnology. Badplaas South Africa 26-30. March 2001.
- Miyashita T, Maezono Y and Shimazaki A 2004. Silk feeding as an alternative foraging tactic in a kleptoparasitic spider under seasonally changing environments. *Journal of Zoology*. 262, 225-229.
- Morely RJ 2000. Origin and evolution of tropical rain forests. John Wiley and Sons Press, Chichester, UK
- Motokawa M 2000, Biogeography of living mammals in the Ryukyu Islands. *Tropics*, 10, 63-71.

- Mousseau TA and Roff DA. 1995. Genetic and environmental contributions to geographic variation in the ovipositor length of a cricket. *Ecology*. 76. 1473-1482.
- Murakami Y. 1983. Factors determining the prey size of the orb-web spider, *Argiope amoena* (L. Koch)(Araneidae). *Oecologia* 57. 72-77.
- Odling-Smee FJ, Laland KN and Feldman MW. 2003. Niche construction: the neglected process in evolution. Princeton Univ. Press.
- 小笠原 潤 1985. 沖縄島、末吉公園におけるスズミグモ(*Cyrtophora moluccensis*) (Araneae: Araneidae)の生活史. 琉球大学理学部生物学科修士論文.
- Ota H, Toyama M, Chigira Y and Hikida T. 1994. Systematics, biogeography and conservation of the herpetofauna of the Tokara Grou, Ryukyu Arcipelago: New data and review of recent publications. *WWFJ Sci. Rep.*, 2: 163-177.
- Pianka ER 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology*. 50. 1012-1030.
- Platnick NI. 2007. The world spider catalog, version 5.5.
<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/INTRO1.html>
- Pontzer H 2007. Effective limb length and the scaling of locomotor cost in terrestrial animals. *Journal of Experimental Biology*. 210.1752-1761
- Posada D, Crandall KA and Templeton AR 2000 GEODIS: a program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes. *Molecular Ecology*. 9. 487-488.
- Price PW 1980. Evolutionary biology of parasites. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Quinn GP and Keough MJ 2002. Experimental design and data analysis for biologists.

- Cambridge. Univ. Press.
- Roff. D. 2002. Life History Evolution. Sinauer Press.
- Rogers LE, Hinds WT and Buschbom RI 1976, A general weight vs length relationship or insects. *Annals of the Entomological Society of America*. 69. 387-389.
- Rundle, H.D., and Nosil, P. 2005. Ecological speciation. *Ecology Letters*. 8. 336-352
- 新海 明 1999. スズミグモの分布拡大の記録. *Kishidaia* 80. 50-56.
- 新海 明 2007. イソウロウグモのホスト一覧. *Kishidaia* 91. 21-33.
- Sinervo B and Losos JB. 1991. Walking the tight rope: arboreal sprint performance among *Sceloporus occidentalis* lizard populations. *Ecology*. 72. 1225-1233.
- Sota T, Hayashi M and Yagi T. 2007. Geographic variation in body and ovipositor sizes in the leaf beetle *Plateumaris constricticollis* (Coleoptera: Chrysomelidae) and its association with climatic conditions and host plants. *European Journal of Entomology*. 104. 165-172.
- Stearns SC. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press. Oxford.
- Sukhanov VB. 1968. General system of symmetrical locomotion of terrestrial vertebrates and some features of movement of lower tetrapods. Nauka Pub.
- Swofford DL. 2001. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Tanaka K 1984. Rate of predation by a kleptoparasitic spider, *Argyrodes fissifrons*, upon a large host spider, *Agelena limbata*, *Journal of Arachnology* 12 363-367.
- Tanaka K 1989. Energetic cost of web construction and its effect on web relocation in the web-building spider *Agelena limbata*. *Oecologia*. 81. 459-464.

- Tanaka 1991. Food consumption and diet composition of the web-building spider *Agelena limbata* in two habitats. 86. 8-15.
- Tanaka K 1992. Life history of the funnel-web spider *Agelena limbata*: web site, growth, and reproduction. Acta Arachnologica. 41. 91-102.
- Tanikawa A 2005. Japanese spiders of the genus *Agelena* (Araneae: Agelenidae). Acta Arachnologica. 54. 23-30.
- Templeton AR, Routman E and Phillips CA 1995. Separating population structure from population history-A cladistic- analysis of the geographical-distribution of mitochondrial-DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. Genetics 140. 767-782.
- Templeton AR 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. Molecular Ecology. 7. 381-397.
- Templeton AR 2004. Statistical phylogeography: methods of evaluating and minimizing inference errors. Molecular Ecology. 13. 789-810.
- Thompson JN 1994. Coevolutionary Process. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Thompson JN 2005. The geographic mosaic of coevolution. University of Chicago Press, Chicago Illinois.
- Toju H and Sota T 2006. Imbalance of predator and prey armament: geographic lines in phenotypic interface and natural selection. American Naturalist. 167. 105-117.
- Tsukada M 1982. Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan. Quaternary Research 19. 212-235.
- Tsukada M 1985. Map of vegetation during the last glacial maximum in Japan. Quaternary

Research 23.369-381.

Vitt LJ, Caldwell JP, Zani PA and Titus TA. 1997. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 94. 3828-3832.

Vollrath F. 1987. Kleptobiosis in spiders. In : Nentwig W (ed) Ecophysiology of spiders. Springer, Berlin Heidelberg new York, pp 274-286.

Whitehouse MEA 1986. The foraging behaviours of *Argyroides antipodiana* (Theridiidae), a kleptoparasitic spider from New Zealand. New Zealand Journal of Zoology. 13. 151-168.

Whitehouse MEA 1988. Factors influencing specificity and choice of host in *Argyroides antipodiana* (Theridiidae: Araneae). Journal of Arachnology. 16, 349- 355.

Whitehouse M, Agnarsson I, Miyashita T, Smith D, Cangialosi K, Masumoto T. et al. 2002. *Argyroides*: phylogeny, sociality and interspecific interactions- a report on the *Argyroides* symposium, Badplaas 2001. Journal of Arachnology, 30, 238-245.

Windsor DA. 1998. Most of the species on Earth are parasites. International Journal for Parasitology 28. 1939-1941.

Woodruff DS 2003. Neogene marine transgressions, paleogeography and biogeographic transitions on the Tai-Malay Peninsula. Journal of Biogeography 30, 551-567.

Wright JP and Jones CG. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. Bioscience. 56. 203-209.

八木 孝司. 2001. ミトコンドリア DNA から知る琉球列島のアゲハチョウ類の分布成立と地史. 昆虫と自然. 36. 37-41.

謝辞

本研究をまとめるにあたっては、数多くの方々のご協力を頂いた。東京大学大学院農学生命科学研究科の宮下 直准教授には指導教官として、本研究の構想から実験計画、統計解析、本稿の作成に至るまであらゆる面においてサポートをいただいた。東京大学大学院農学生命科学研究科の樋口 広芳教授、藤田 剛助教、高槻 成紀教授（現麻布大学）には、演習の場において様々なご助言やご指摘を頂いた。東京大学森林動物学研究室の久保田 耕平准教授、京都大学生態学研究センターの椿 宜高教授、鳥取大学地域学部の鶴崎 展巨教授には博士論文の審査を引き受けていただいた。ここに厚く御礼申し上げます。

東京大学生物多様性科学研究室の学部生・院生の方々やPDの方にはゼミや日常の場を通して、研究に関する様々な意見や援助をいただいた。谷川明男氏には、野外実験の補助から、形態測定用標本の提供、クモの飼育、DNA 実験の補助に至るまで、本研究のあらゆる場面で協力をいただいた。PDの吉尾政信氏には、DNAの実験技術から集団遺伝学的な解析手法に至るまで有益なご助言を頂いた。Richard John Walters氏（現ポツダム大学）は共同研究者として2004年における奄美大島での野外調査全般を手伝っていただいた。小林 頼太氏、高田 まゆら氏（現・保全生態学研究室）、亘 悠哉氏には研究に関する相談に乗っていただいた。また、亘氏に関しては、奄美大島でのトラップ回収や実験用のクモの採集など野外調査にも協力していただいた。改めて、ここに御礼申し上げます。

その他の大学関係者にも多くの協力を頂いた。東京大学農学部応用昆虫学研究室の星崎 杉彦助教と保全生態学研究室の角谷 拓氏には、予備審査会の場で建設的な意見をい

いただいた。東京大学森園管理学研究室の内山 憲太郎氏、および井出 雄二教授には DNA の実験の場を提供していただくとともに、キャピラリーシーケンサーの使用方法についてもご教授いただいた。九州大学津屋崎水産実験所の中島 淳氏には DNA の実験プロトコルに関して助言をいただいた。

野外調査やサンプリングにおいても多くの方々のご協力をいただいた。形態測定用、DNA 解析用のチリイソウロウグモのサンプリングに関しては、井原 庸氏、入江 照雄氏、緒方 清人氏、加村 隆英氏、島田 展人氏、Tso IM 准教授 など多くの方々の協力をいただいた。また、前園 泰徳氏 (京都大学)、前園 美樹氏には実験用のクモを送っていただいた。加藤 輝代子氏、佐々木 健志氏、田中 幸一氏、榊元 敏也氏、八幡 明彦氏をはじめとする日本蜘蛛学会の方々からは大会やゼミを通して、クモの生態について有益な情報をいただいた。奄美野生生物保護センター、京都大学の霊長類研究センター、琉球大学演習林のスタッフの方々には、それぞれ奄美大島、屋久島、沖縄本島での野外調査の際、快適な宿泊施設を提供していただいた。東京大学田無試験地のスタッフの方々には実験用のスペースを提供していただくとともに、クモを飼育するための網室の作成も手伝っていただいた。ここに感謝の意を表す。

最後に、研究を行う機会を提供し、暖かく支援していただいた両親に心から感謝する。

表2-1. 形態測定に使用したチリイソウログモの採集場所とサンプル数。

地名	緯度 N	経度 E	サンプル数	
			メス	オス
1. 埼玉	36.08	139.37	25	12
2. 東京	35.73	139.22	4	—
3. 千葉	35.22	140.03	37	37
4. 神奈川	35.36	139.59	26	17
5. 静岡	34.61	138.84	5	
6. 愛知	34.93	137.19	12	8
7. 三重	34.91	136.57	9	—
8. 岐阜	35.43	136.78	3	—
9. 大阪	34.87	135.54	13	11
10. 兵庫	35.66	134.82	10	—
11. 岡山	34.66	133.95	6	—
12. 広島	34.59	132.65	10	10
13. 福岡	33.62	130.3	13	—
14. 佐賀	33.37	130.2	14	—
15. 熊本	32.89	130.81	14	
16. 鹿児島	31.6	130.55	14	17
17. 屋久島	30.24	130.47	15	16
18. 宝島	29.15	129.21	21	24
19. 奄美大島	28.25	129.41	42	21
20. 徳之島	27.89	128.97	16	12
21. 沖縄本島	26.51	128.15	11	5
22. 久米島	26.31	126.48	10	11
23. 西表島	24.34	123.93	13	11
			343	212

表2-2. スズミグモとクサグモの形質の比較（平均±標準誤差）。

形質	スズミグモ	クサグモ	<i>t</i>	<i>p</i>
網の体積 (cm ³)	89000 ± 7000	20000 ± 2000	-9.12	< 0.001
体サイズ (mg)	154 ± 16	87 ± 12	-3.84	< 0.001
迷網の糸密度 (糸の本数/cm ³)	1.15 ± 1.41	13.25 ± 1.36	-7.42	< 0.001

表2-3. チリイソウロウグモの各個体群における採餌戦術の使用頻度。採餌戦術は、宿主に無視された餌を盗む(無視された餌)、ラッピングされた餌を盗む(ラップされた餌)、宿主の食べ残しを食べる(食べ残し)の3つに分類される。観察対象となったチリイソウロウグモの個体数はスズミグモ個体群で160匹、クサグモ個体群で208匹である。

	個体群	
	スズミグモ利用	クサグモ利用
無視された餌	4	35
ラップされた餌	1	0
食べ残し	2	0

表2-4. チリイソウロウグモの各個体群における採餌行動ごとの餌の平均サイズ。採餌行動は、宿主に無視された餌を盗む(無視された餌)、ラップされた餌を盗む(ラップされた餌)、宿主の餌の食べ残しを食べる(食べ残し)、宿主と一緒に食べる(FWH)の4つに分類される。カッコ内の数字はサンプル数を示す。

個体群	無視された餌	ラップされた餌	食べ残し	FWH
スズミグモ利用	3.8±1.1 (32)	43.2±28.7 (6)	108±104 (5)	147±171 (3)
クサグモ利用	0.4±0.1 (50)	—	—	—

表2-5. モデル選択の結果。Lは緯度、Hは宿主利用を表す。

体サイズ
メス

<i>Model</i>	<i>AIC</i>	ΔAIC	<i>Wi</i>	<i>Cum Wi</i>
H	-95.781	0	0.6044	0.6044
L+H	-94.213	1.5681	0.276	0.8804
L+H+L*H	-92.474	3.308	0.1156	0.996
L	-85.737	10.0442	0.004	0.9999
Null	-59.206	36.5755	0	1

オス

<i>Model</i>	<i>AIC</i>	ΔAIC	<i>Wi</i>	<i>Cum Wi</i>
H	-54.6506	0	0.6054	0.6054
L+H	-53.1379	1.5126	0.2842	0.8896
L+H+L*H	-51.1486	3.5021	0.1051	0.9947
L	-45.2004	9.4503	0.0054	0.9999
Null	-26.2921	28.3585	0	0

相対脚長
メス

<i>Model</i>	<i>AIC</i>	ΔAIC	<i>Wi</i>	<i>Cum Wi</i>
L+H+L*H	7.847	0	0.5363	0.5363
L+H	9.057	1.2099	0.2928	0.8291
L	10.252	2.4066	0.161	0.9901
H	15.832	7.9854	0.01	0.9999
Null	32.05	24.203	0	1

オス

<i>Model</i>	<i>AIC</i>	ΔAIC	<i>Wi</i>	<i>Cum Wi</i>
L	12.327	0	0.4457	0.4457
Null	13.1712	0.8442	0.2922	0.7379
H	14.8606	2.5336	0.1256	0.8635
L+H	15.3267	3	0.1	0.9635
L+H+L*H	17.3007	4.9738	0.0371	1

表2-6. チリイソウロウグモの採餌に関わる変数と行動形質，形態形質の個体群間での比較。

	個体群	
	スズミグモ利用	クサグモ利用
餌捕獲		
網にかかる餌量	＝	
イソウロウグモの餌捕獲量	>	
行動形質		
採餌行動のレパートリーの数	>	
形態形質		
頭胸部幅	>	
相対脚長	>	

表4-1. サンプル採集地、サンプル数、ハプロタイプ多様度 (h)、塩基多様度(π) (平均 \pm SD)の表。

	地域	緯度	経度	<i>n</i>	h	π
1	Taiwan	22° 02'N	121° 33'N	2	1.000 \pm 0.500	0.006 \pm 0.007
2	Iriomotejima Is.	22° 17'N	123° 52'N	3	0	0
3	Miyakojima Is.	24° 44'N	125° 19'N	7	0.286 \pm 0.196	0.001 \pm 0.001
4	Kumejima Is.	26° 20'N	125° 46'N	10	0.533 \pm 0.180	0.002 \pm 0.001
5	Okinawajima Is.	26° 43'N	128° 10'N	20	0.195 \pm 0.115	0
6	Tokunoshima Is.	27° 53'N	128° 58'N	14	0.539 \pm 0.115	0.001 \pm 0.001
7	Amamioshima Is.	28° 18'N	129° 23'N	7	0.524 \pm 0.209	0.001 \pm 0.001
8	Takarajima Is.	29° 08'N	129° 12'N	6	0.333 \pm 0.215	0.011 \pm 0.007
9	Yakushima Is.	30° 16'N	130° 27'N	16	0.783 \pm 0.072	0.013 \pm 0.007
10	Tanegashima Is.	30° 43'N	130° 59'N	11	0.709 \pm 0.099	0.001 \pm 0.001
11	Kagoshima Pref.	31° 34'N	130° 32'N	20	0.658 \pm 0.065	0.016 \pm 0.009
12	Saga Pref.	33° 21'N	130° 12'N	3	0.667 \pm 0.314	0.003 \pm 0.003
13	Fukuoka Pref.	33° 37'N	130° 18'N	6	0	0
14	Hiroshima Pref.	34° 21'N	132° 52'N	4	0.500 \pm 0.265	0.002 \pm 0.002
15	Hyogo Pref.	35° 38'N	134° 48'N	3	0	0
16	Osaka Pref.	34° 45'N	135° 36'N	10	0.867 \pm 0.085	0.009 \pm 0.005
17	Aichi Pref.	34° 57'N	137° 09'N	3	1.000 \pm 0.272	0.003 \pm 0.003
18	Kanagawa Pref.	35° 22'N	139° 27'N	13	0.692 \pm 0.119	0.006 \pm 0.004
19	Saitama Pref.	36° 08'N	139° 15'N	2	1.000 \pm 0.500	0.002 \pm 0.003
	Total no. of samples			160		

表 4-2. ミトコンドリアのハプロタイプ頻度に基づいたAMOVAの結果。

Source of Variation	d.f	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation	P value
Among groups	1	13.295	0.17931	36.42	<0.001
Among populations within groups	10	7.412	0.04165	8.46	<0.001
Within population	128	34.736	0.27138	55.12	<0.001

表 4-3. 階層クレード分析の結果。

Nested clade	Haplotype/Clade	Position	Dc	Dn
clade2-1	clade1-1	tip	0	744.211
	clade1-2	interior	300.45s	302.61s
	clade1-3	tip	111.25	167.11
	clade1-4	interior	0	118.92
	clade1-5	tip	0	655.49
	I-T		275.871	-274.8097s
clade2-3	clade1-8	interior	336.68s	352.99
	clade1-9	tip	61.68s	539.64
	clade1-10	tip	300.96	304.28
	clade1-11	interior	0	168.03
	clade1-12	tip	0	512.93
	I-T		273.111	-193.5517s
clade3-1	clade2-1	tip	340.25s	346.83s
	clade2-2	tip	151.7	757.09
Total Cladogram	clade3-1	tip	399.89s	574.19
	clade3-2	tip	367.64s	526.19

地理的構造がみられたクレードについて、Dc、Dn、interior vs. tip clades (I-T) の値を示す。クレードの名前は図4-4と対応している。各値について、期待値よりも有意に(P<0.05 太字) 大きな値を示すものについては (l) を、小さい値を示すものは (s) を付記している。

表 4-4. 階層クレード分析における推論の鍵 (Inference key) をもとにした、遺伝的構造をもたらす要因の推定。

Clade	Chain of inference	Inference
2-1	2-3-5-6-7-8-No	Sampling design inadequate to discriminate between isolation by distance versus long distance dispersal
2-3	2-3-4-No	Restricted gene flow with isolation by distance
3-1	1-2-No	Inconclusive outcomes
Total cladogram	1-2-No	Inconclusive outcomes

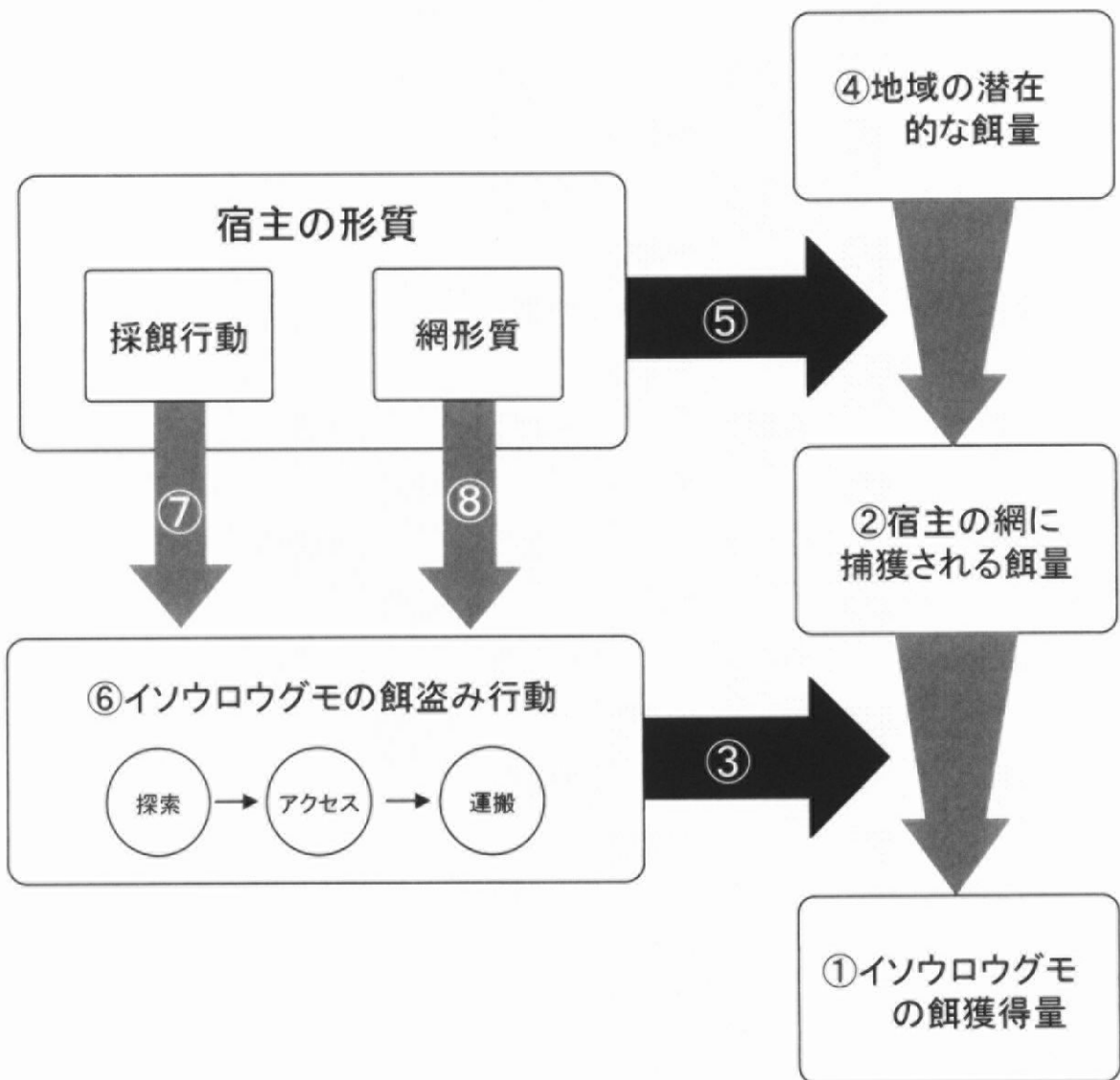
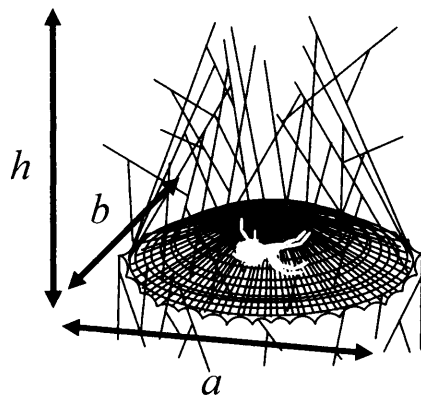


図1-1. 宿主の形質がイソウロウグモの餌獲得量に与える影響



図1-2. クモ類の容姿。(a) チリイソウロウグモ、(b) スズミグモ、
(c) クサグモ。

(A)



(B)

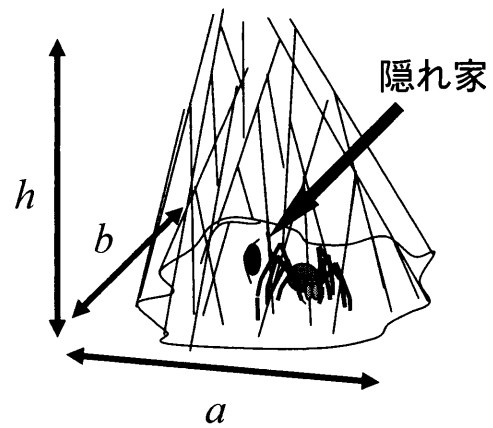


図2-1. チリイソウロウグモの宿主の網の外観。(A) スズミグモ、(B) クサグモ。 a 、 b は互いに直交する捕獲網の直径を表し、 h は網の高さを表す。

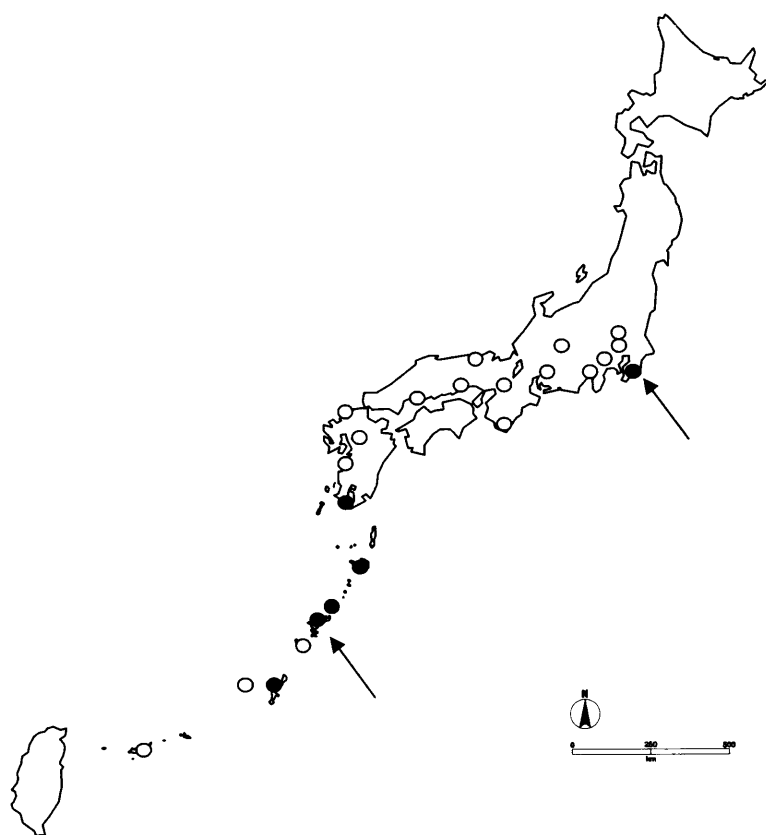
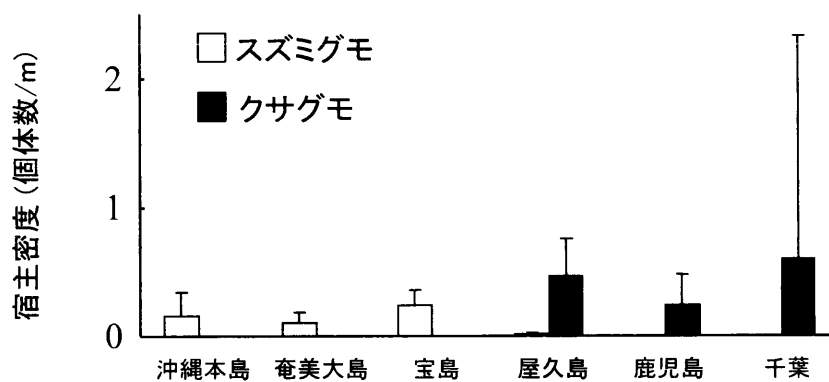


図2-2. 調査地の位置を示す地図。白抜きの丸はクモのサンプリング場所を示す。黒塗りの丸はクモのサンプリングと宿主密度の調査を行った場所を示す。矢印は採餌行動の観察をおこなった奄美大島と房総半島を示す。

a)



b)

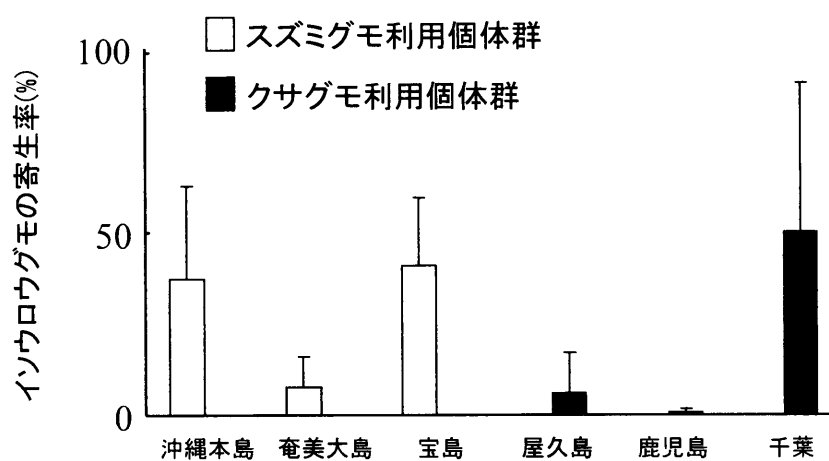
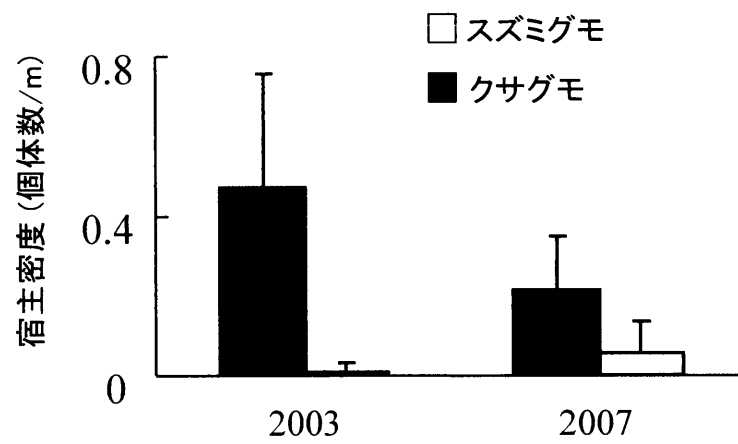


図2-3. a) 6地域における宿主の密度 (個体数 /m) と、b) チリイソウグモの寄生率。バーは95%信頼区間を意味する。

a)



b)

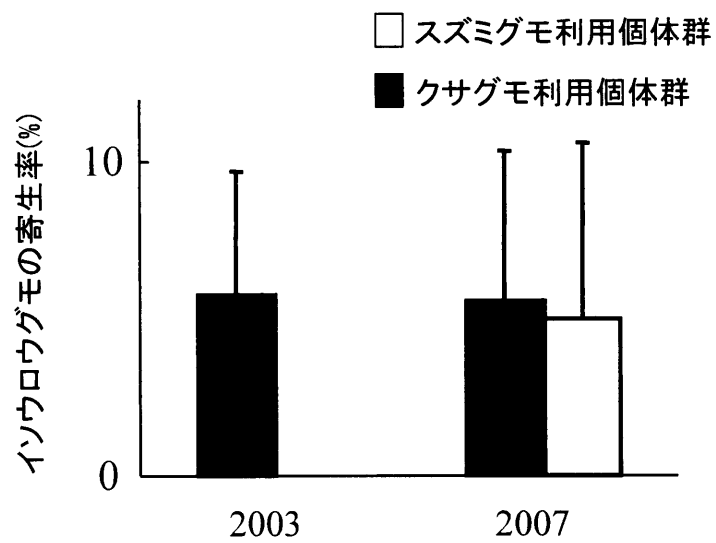
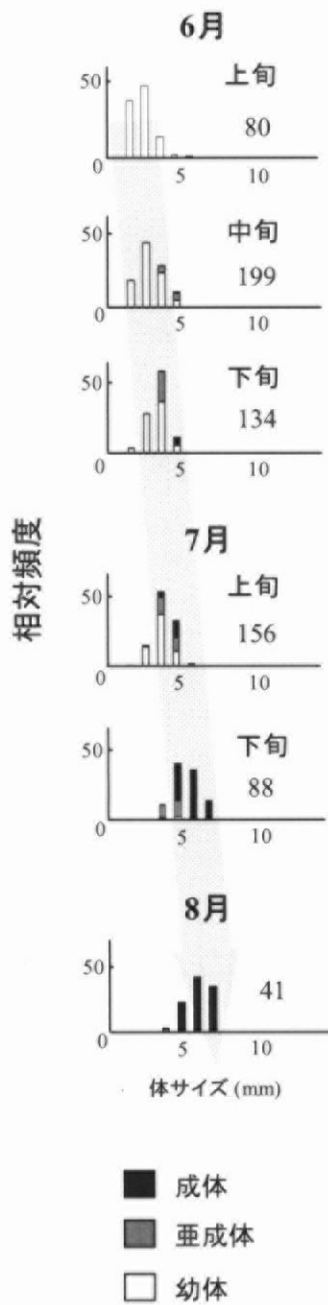
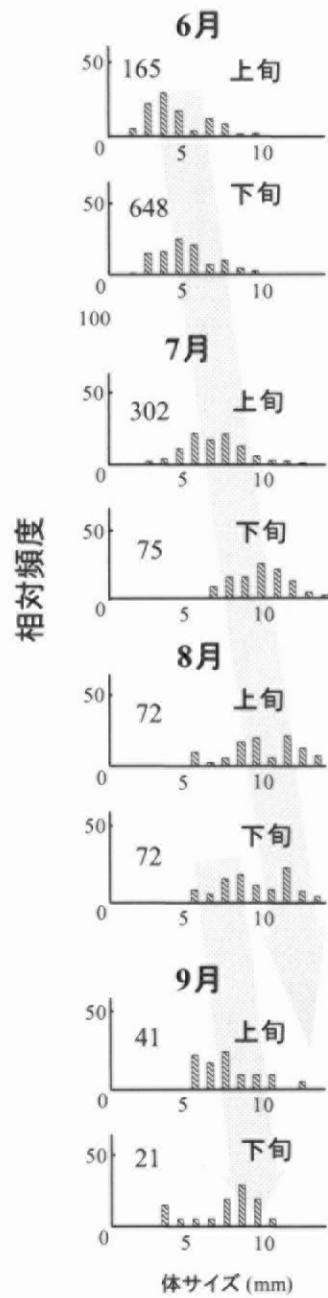


図2-4. a) 屋久島における年ごとの2種の宿主の密度 (個体数/m) と、
b) 各宿主におけるチリイソウロウグモの寄生率。

房総半島



奄美大島



沖縄地方

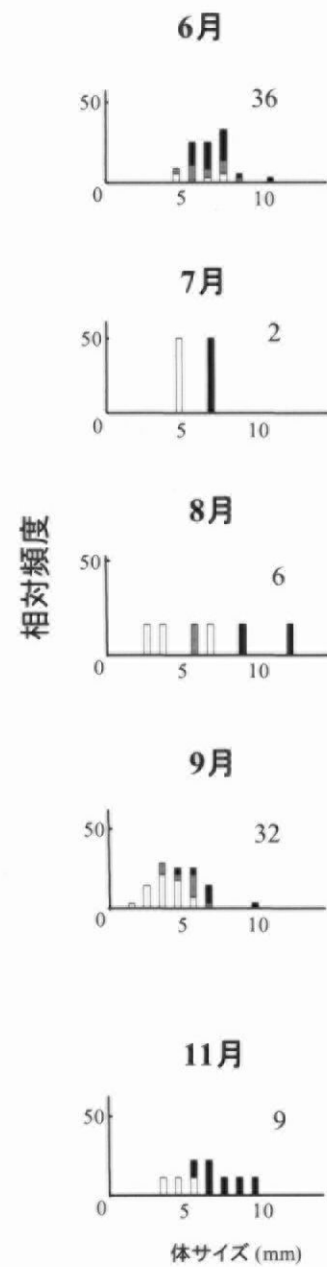


図2-5. 3地域におけるチリイソウロウグモの体サイズ分布の季節推移。
なお、奄美大島では個体の成熟段階を確認できていない。

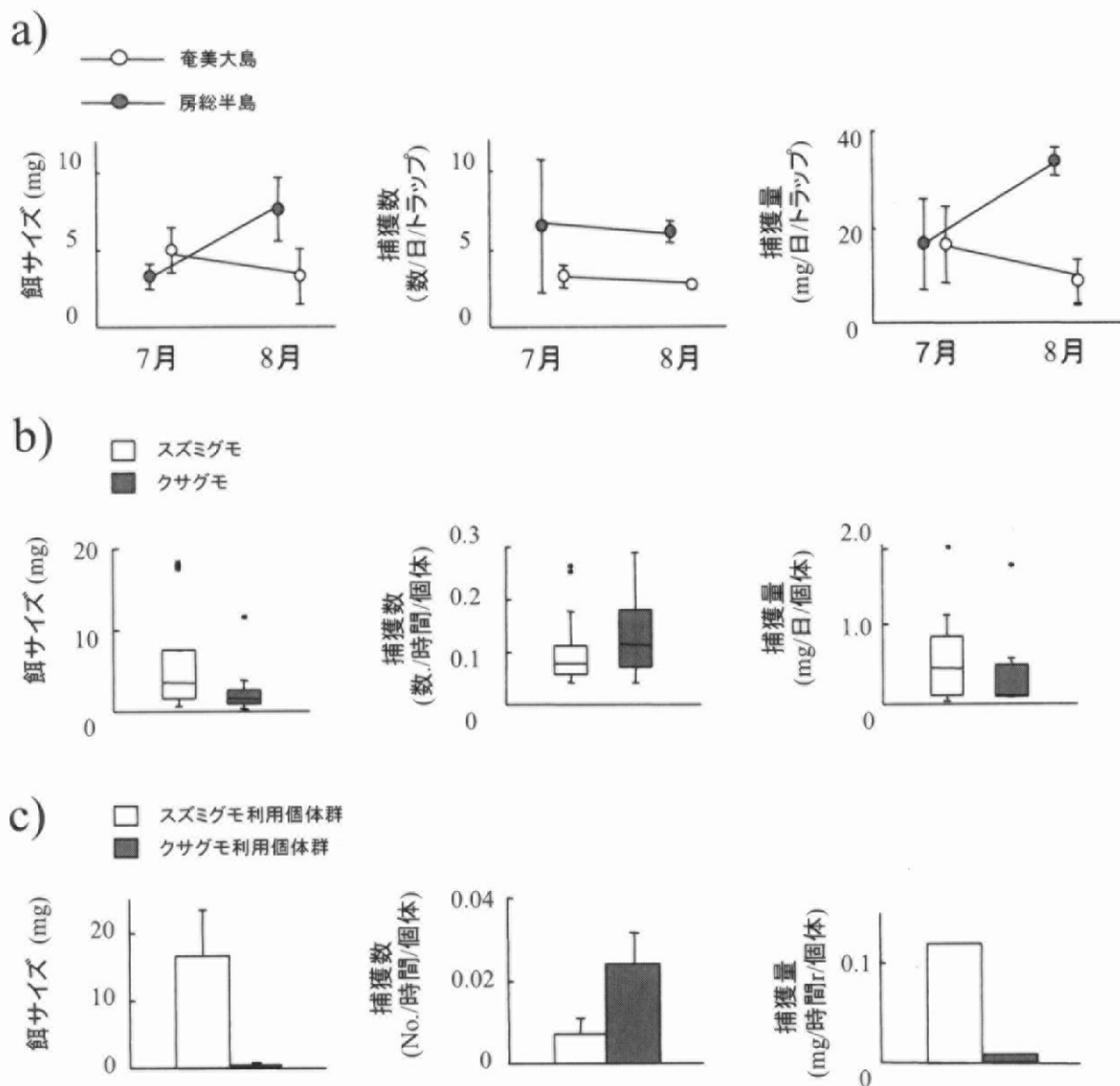


図2-6. 奄美大島と房総半島でのチリイソウロウグモの採餌に関わる変数 (餌サイズ、時間あたりの餌捕獲数、餌捕獲量) の比較。
a) 各地域の飛行昆虫の利用可能性、b) 宿主の網に捕獲される餌、
c) チリイソウロウグモに捕獲される餌。

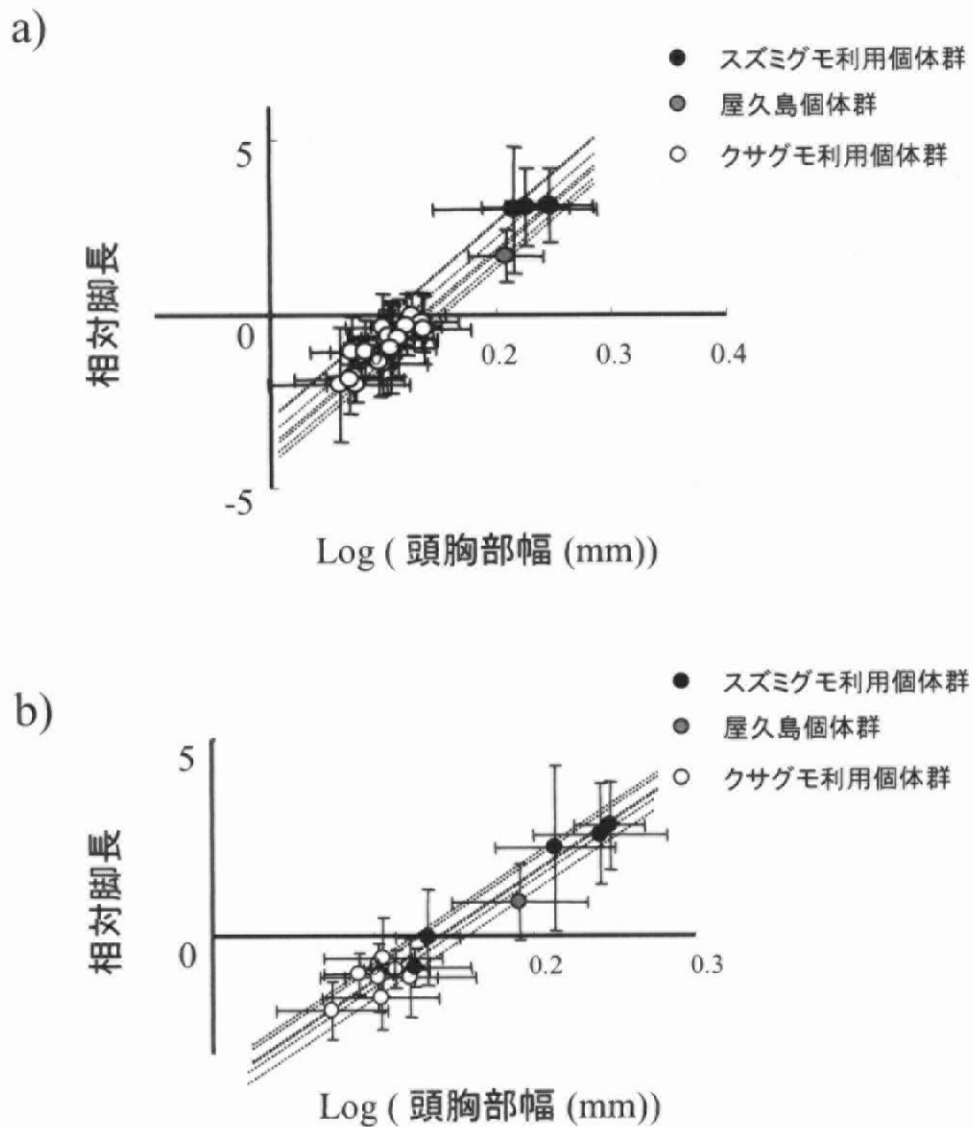


図2-7. 各個体群の平均体サイズと平均相対脚長をプロットした散布図。
a) メス、b) オス。点線は各個体群内の体サイズと相対脚長のア
ロメトリーを示しており、この傾きの係数は共分散分析で得られ
た共通の傾きを用いている。

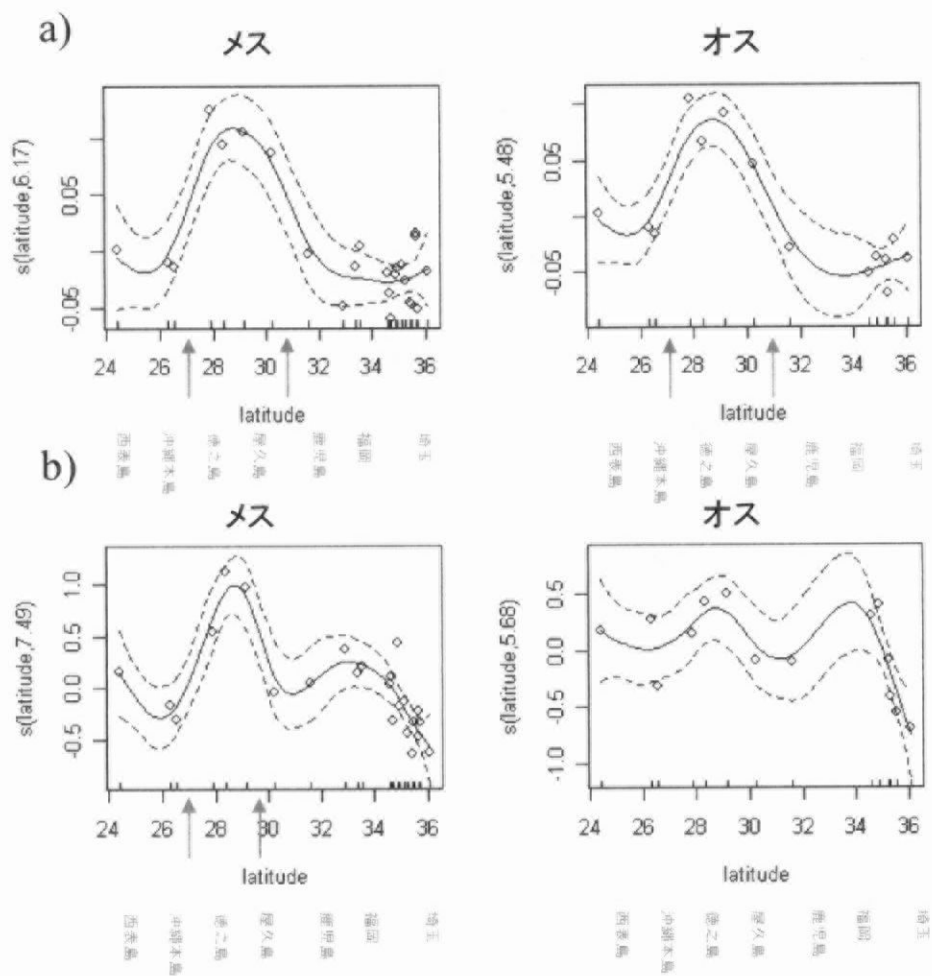


図 2-8. チリイソウロウグモの形態の地理的変異。(a) 体サイズ
(b) 相対脚長 (体サイズで補正した歩脚長)。実線と破線は
それぞれ一般加法モデルによる予測値と、95%信頼区間を
示す。矢印は不連続な変異を示す。

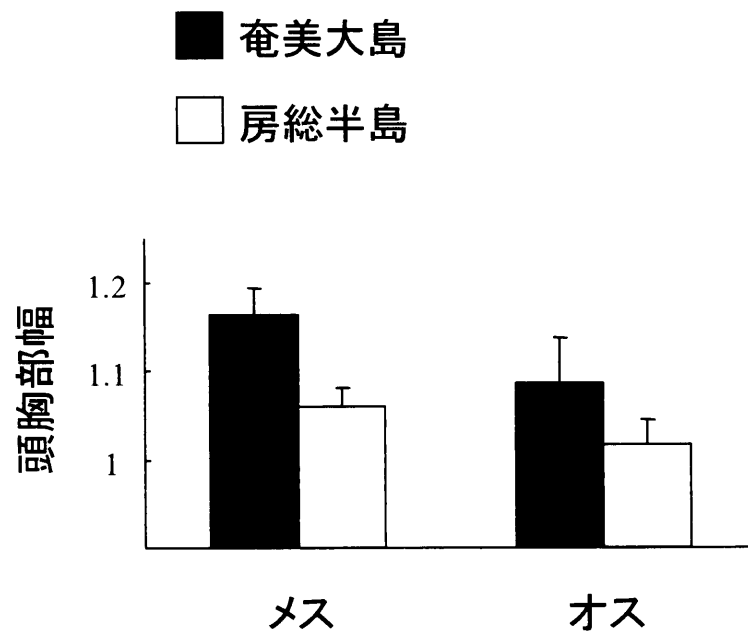
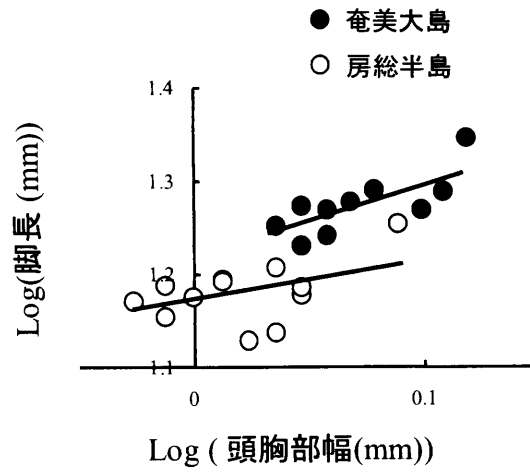


図2-9. 同一温度条件、日長条件、餌条件下で飼育したチリイソウロウグモ成体の平均頭胸部幅 (±標準誤差) の比較。

メス



オス

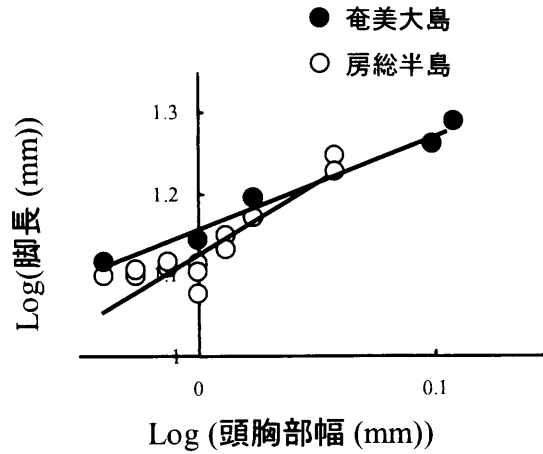


図 2-10. 同一餌条件、日長条件、飼育条件で育てたチリイソウロウグモの体サイズと脚長の関係性。

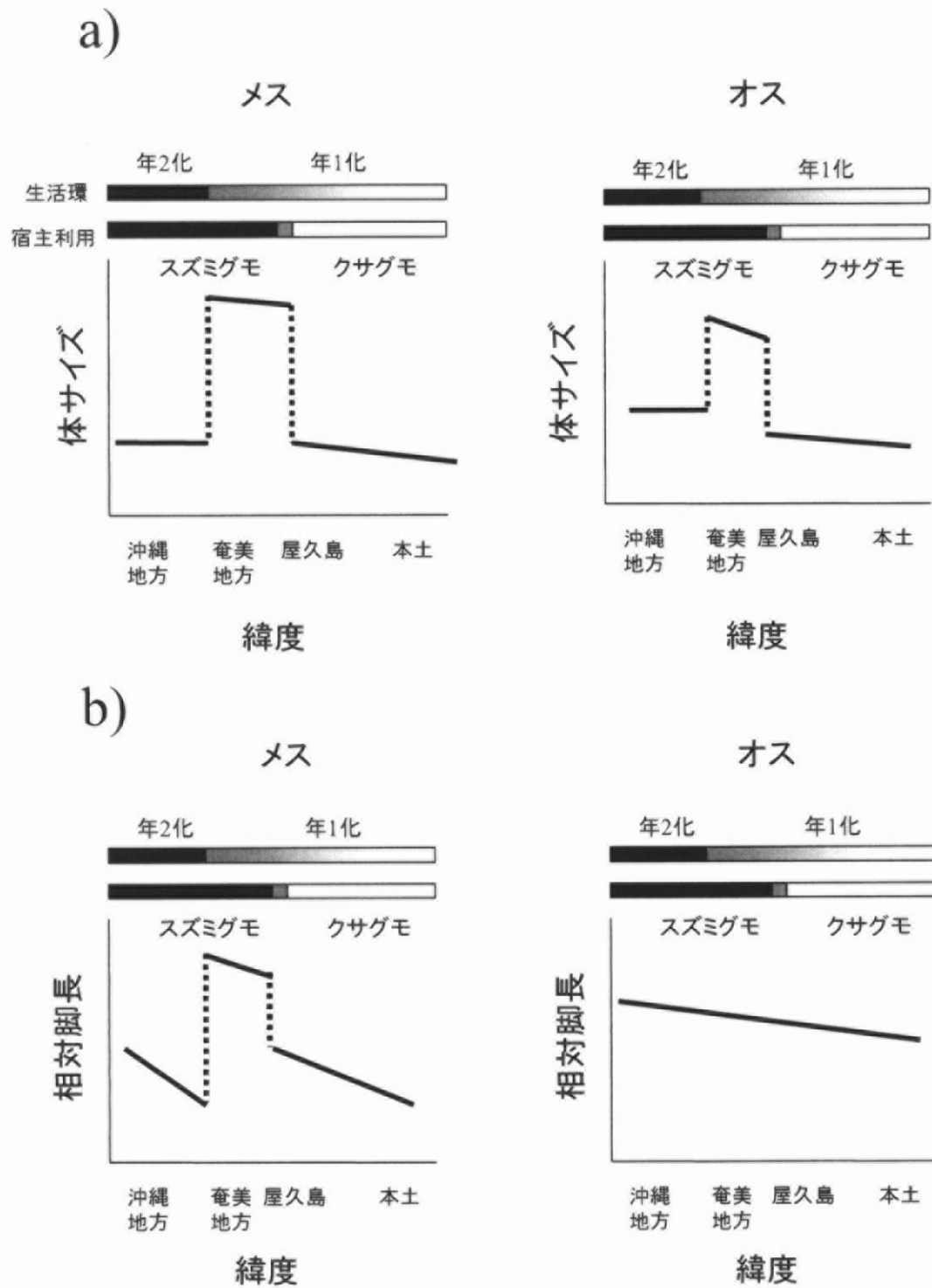


図 2-11. チリイソウロウグモの生活環、宿主利用、形態形質の地理的変異のパターンの概要。 a) 体サイズ、 b) 相対脚長。

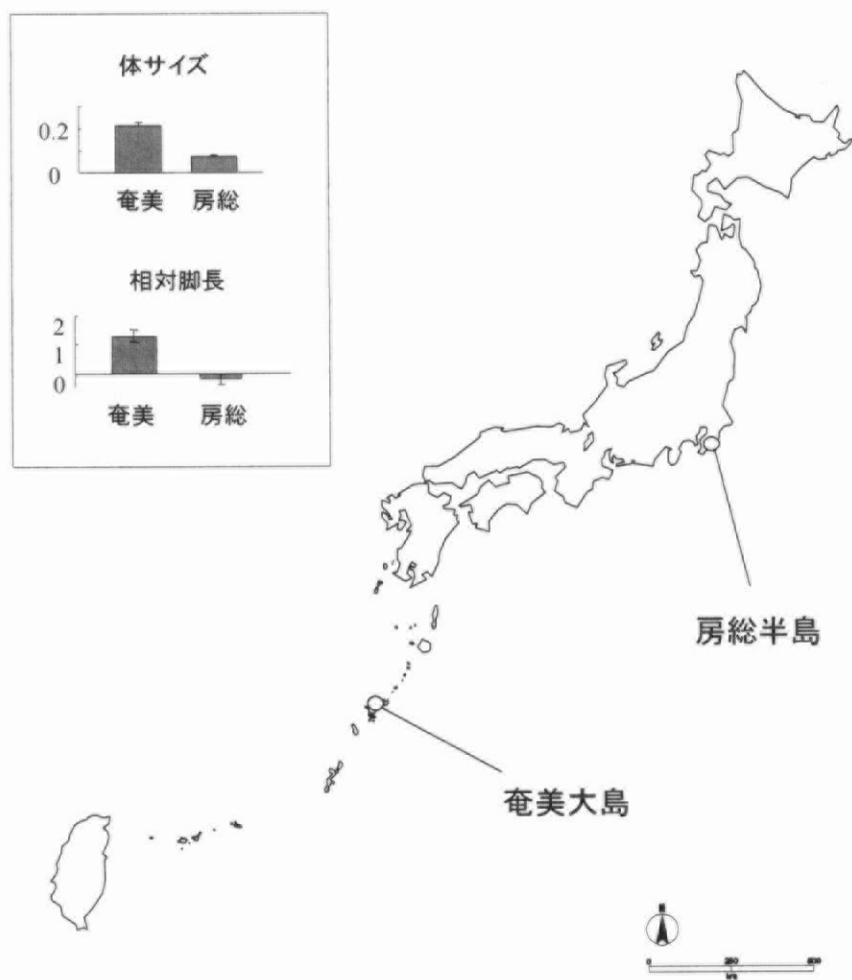


図 3-1. 実験対象とした個体群。

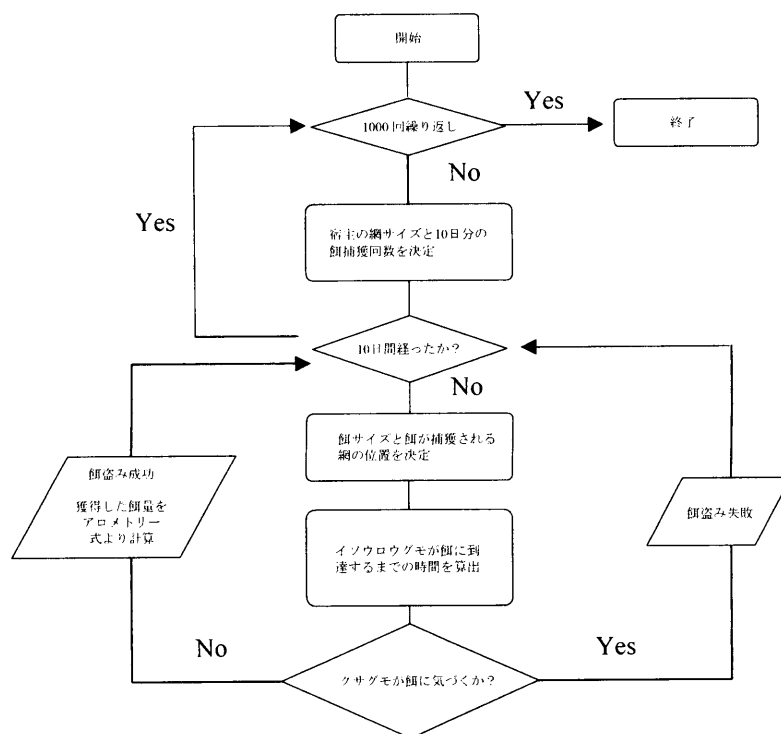


図 3-2. 餌盗みシミュレーションのフローチャート。

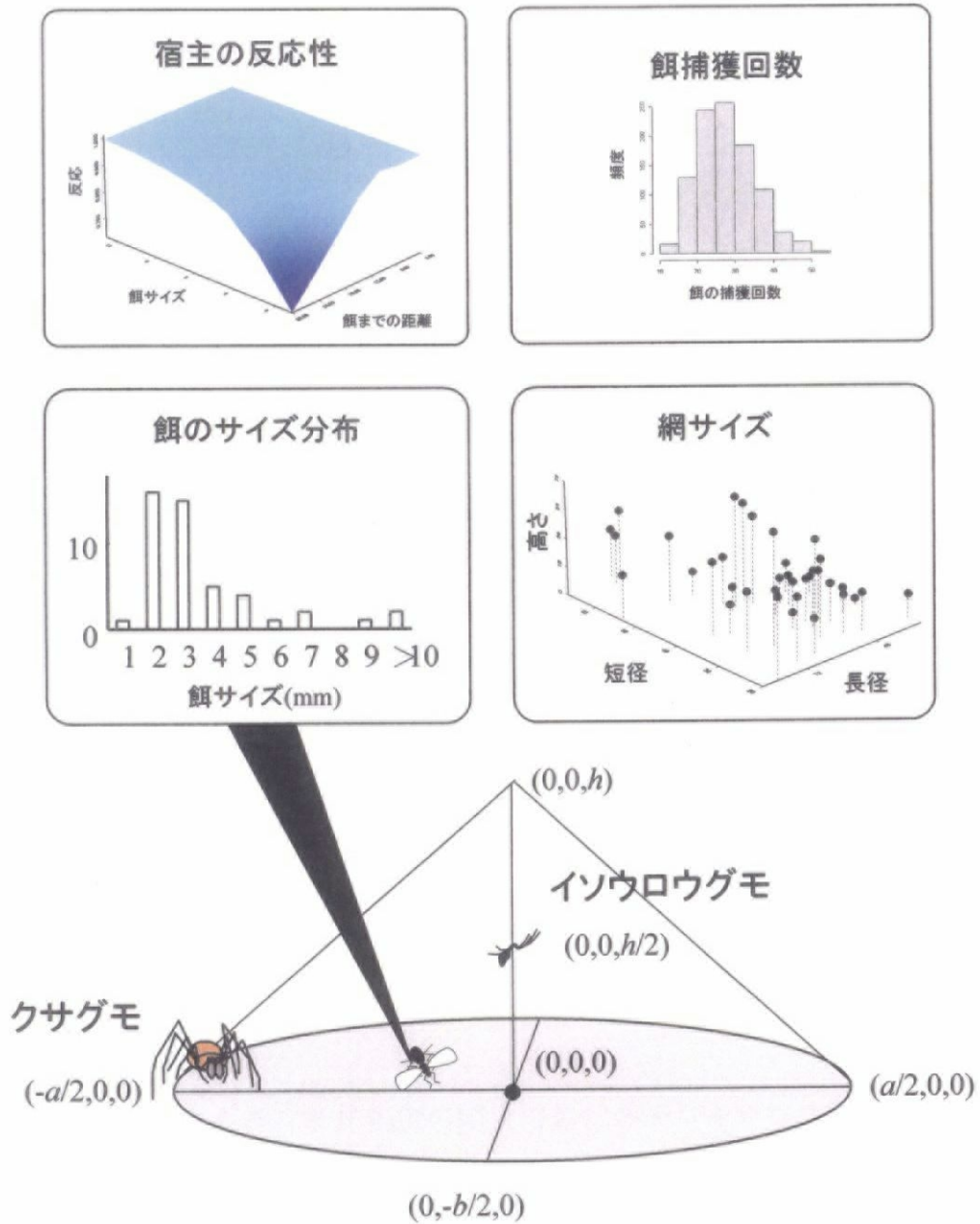


図 3-3. 仮想のクサグモの網と、シミュレーションで用いる各パラメータの概要。

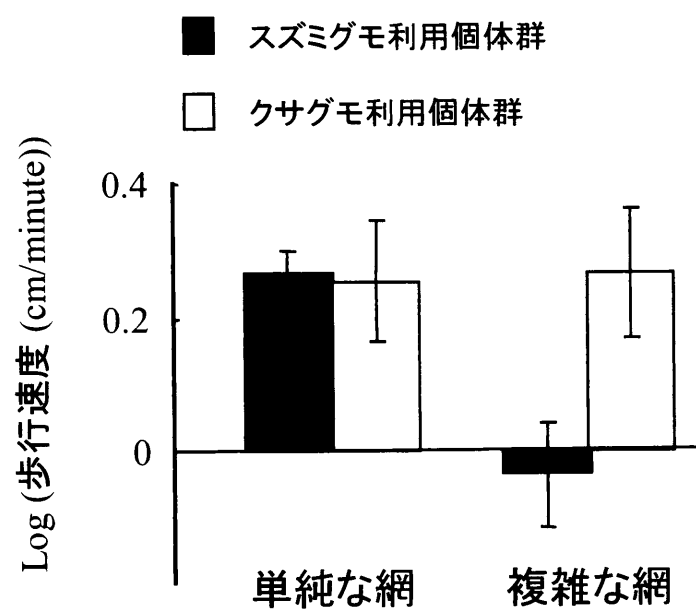
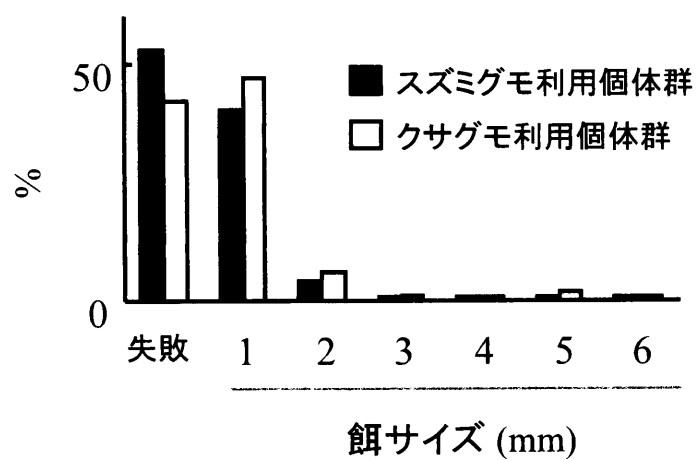


図 3-4. 異なる糸密度の網上におけるチリイソウロウグモの歩行速度。

a)



b)

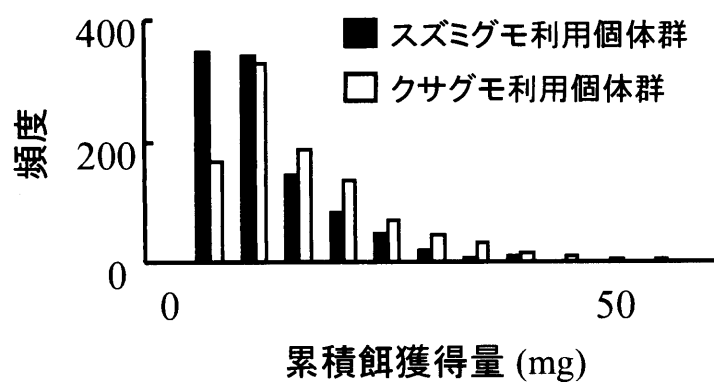


図 3-5. 餌盗みシミュレーションの結果。
(a) 1試行あたりの餌盗み成功率、(b)10日間の累積餌獲得量。

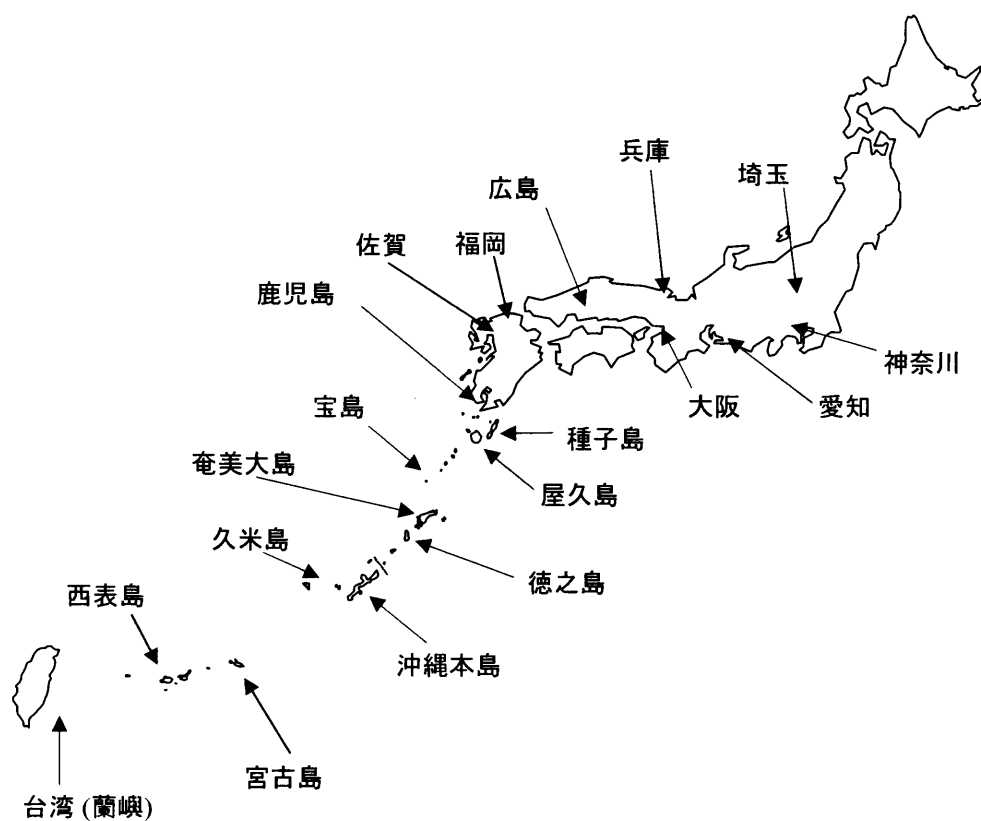


図 4-1. DNA解析用個体のサンプリング地点。

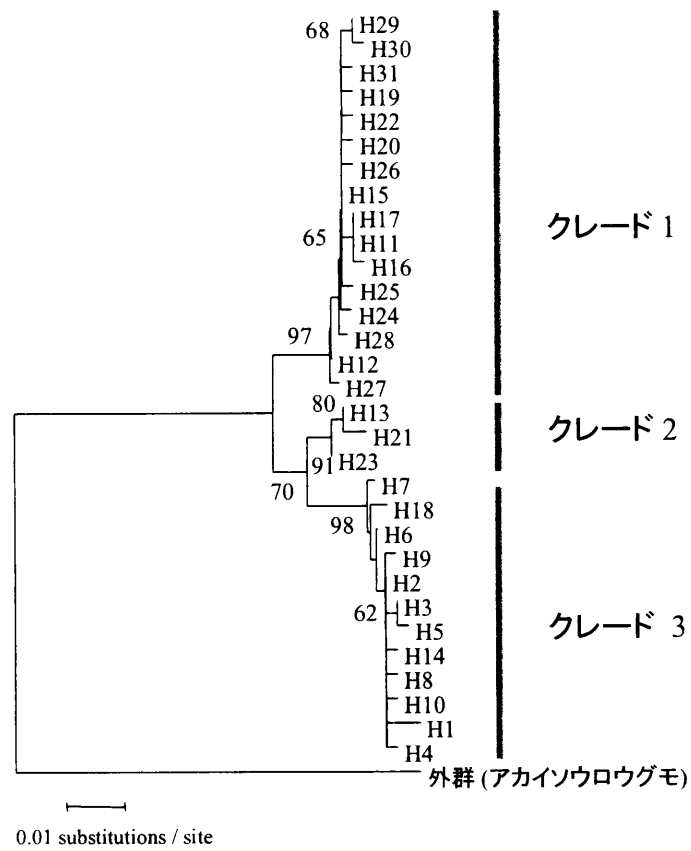


図 4-2. 近隣結合法によるチリイソウロウグモにおけるミトコンドリアCO1領域のハプロタイプの系統樹。数値は1000回の繰り返しによって得られたブートストラップ値を示す。

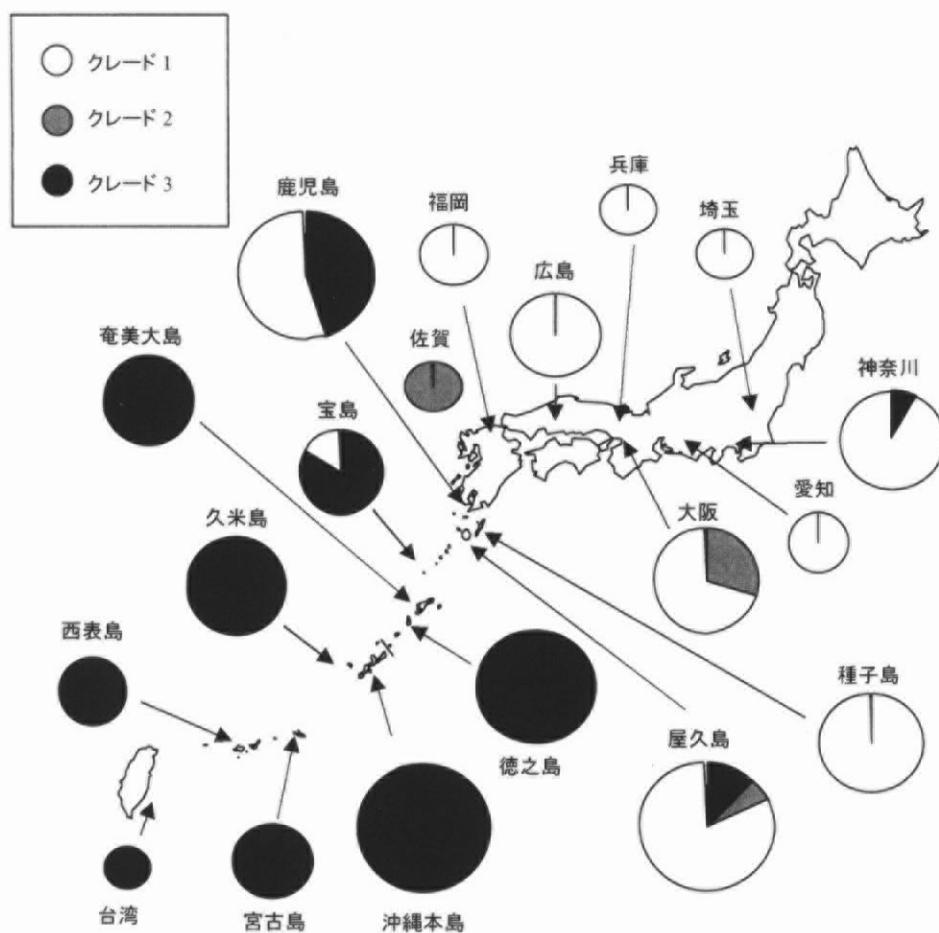


図 4-3. 各地におけるチリイソウロウグモのミトコンドリアDNA系統群の頻度分布。円グラフの大きさはサンプル数の大小を表す。

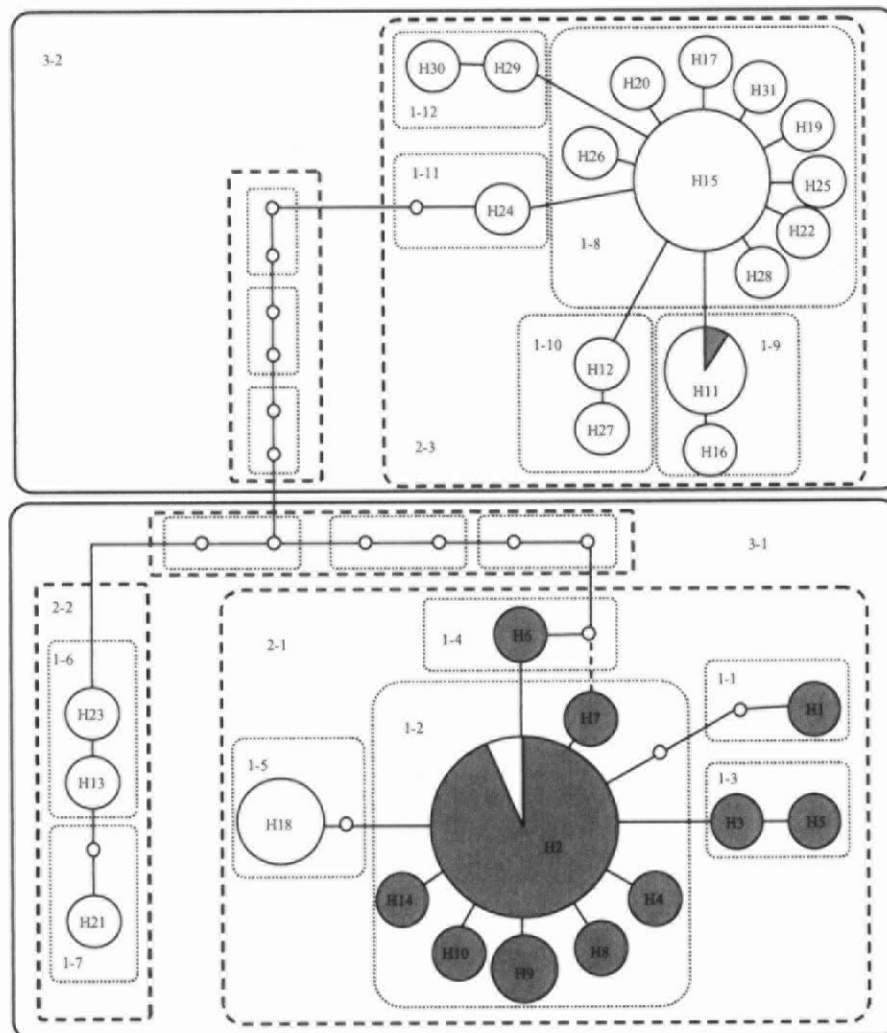


図 4-4. ミトコンドリアDNA COI領域のハプロタイプのネットワーク図。2つのハプロタイプを結ぶ線は1塩基置換を表す。白い円はクサグモ利用個体群に属するハプロタイプを表す。灰色の円はスズミグモ利用個体群に属するハプロタイプを表す。ハプロタイプが2つの個体群にまたがって見られた場合、その比率を反映するように色づけしている。破線は代替的なハプロタイプ間の関係を示すものであるが、これは階層クレード分析では使用していない。

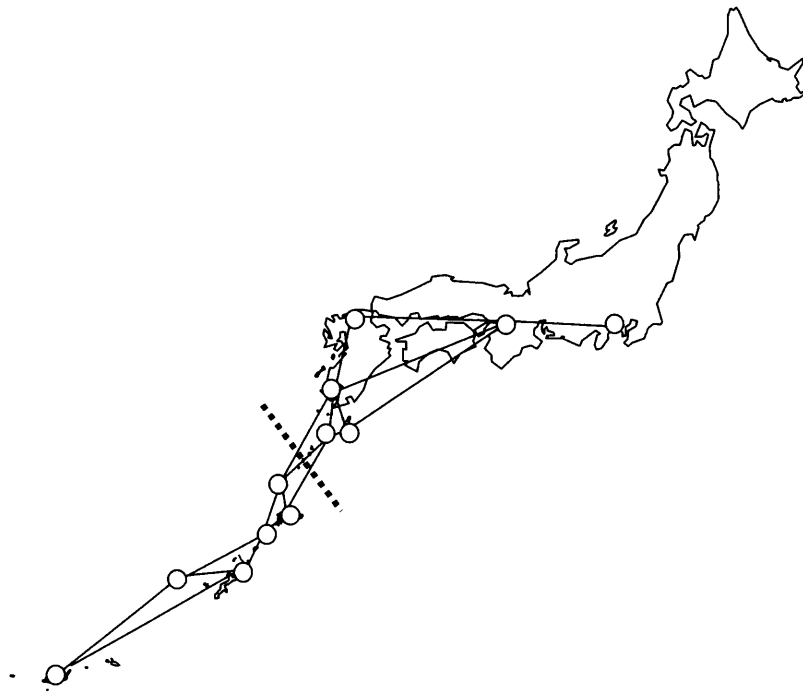


図 4-5. Delaunay triangulation ネットワーク上において、
Monmonier アルゴリズムで推定された集団の遺
伝的構造。