

クモの多型について (I) 研究史

池田博明*

神奈川県立小田原城内高等学校

Study on the Polymorphism of Spider Species (I)

Hiroyoshi IKEDA

KANAGAWA PREFECTURAL ODAWARA HIGH SCHOOL

はじめに

同一種の個体群で形質が不連続な変異を示す場合に、これを多型性 (polymorphism) という。雄と雌で形態の違う性的二型 (sexual dimorphism) は、生物界には広く見られるが、同性の個体群でも多型を示す例がクモには多く、分類や同定を困難にしている。しかし、近年は分類学的な整理も進み、いくつかの種においては多型の実態が明らかになってきている。

多型は進化や系統の問題の手がかりを与えてくれるものだが、残念ながら日本ではクモの多型に関連した遺伝学的・生態学的・行動学的な研究は充分ではない。

多型の調査・研究には大きな機器を必要としないので、教育現場でも充分導入できるものと思う。小学校でナミテントウムシを材料に効果を上げた例もある⁸⁾

本論文では、これまでのクモの多型の研究史を振り返ってみることにする。私自身の研究は継続中であり、順次発表する予定である。

1. 生態学的研究

多型を示すクモでは、英国の *Enoplognatha ouatum* についての研究が最も進んでいる。この種

には和名がないが、本論文ではオウシュウタマヒメグモと仮称する。同属のクモは日本では4種が記録されている。八木沼健夫¹⁹⁾によると、カレハヒメグモ、ヤマトコノハグモ、セマダラコノハグモ、シロタマヒメグモである。これらはオウシュウタマヒメグモとは色彩も斑紋も異なっている。また、シロタマヒメグモの成体の体色はオウシュウタマヒメグモの黄色型 (後述する) に似ているのだが、シロタマヒメグモの幼体は黒色をしている¹⁵⁾ など、相違点もある。

この種の生態については主に英国の OXFORD¹¹⁾ に準拠して記していくことにする。

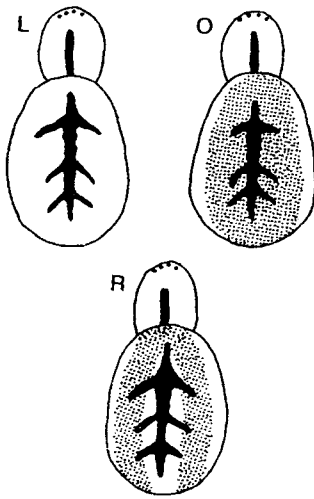
オウシュウタマヒメグモでは雌雄とも腹部背面の色彩パターンに3種の多型が見られる。黄色型 (以下L型)、側線型 (以下R型)、赤色型 (以下O型) である (第1図)。これらの変異は不連続で、それぞれをはっきり区別することができる。中にはR型とO型の中間と見える個体もあるが、これは交配実験の結果、遺伝的にはO型で、表現が不十分な個体であることが判明した。

さて、これら3型に注目し、各型の出現頻度を調査したのは OXFORD が初めてではない。“The World of Spiders” の著者 BRISTOWE も調べていた²⁾。それは、英国のイングランド、ウェールズ、アイルランドの13ヶ所で調べた4225頭をまとめたものであった。その結果は下記のような割合を示していた。

L型2714頭 (64.24%)、R型1316頭 (31.15%)、

1989年6月20日受理。

*現在、神奈川県立青少年センター



第1図 オウシュウタマヒメグモの三型 (OXFORD, 1976より描く)。L型：黄色型，R型：側線型，O型：赤色型，腹背の黒い紋は心臓斑である。

O型195頭 (4.61%)。

この調査をもとにGEYER⁴⁾やTWEEDIE¹⁷⁾は、二つの対立遺伝子による不完全優性の遺伝機構を仮定したのであった。その仮説および仮説に基づく論証は下記の通りである。

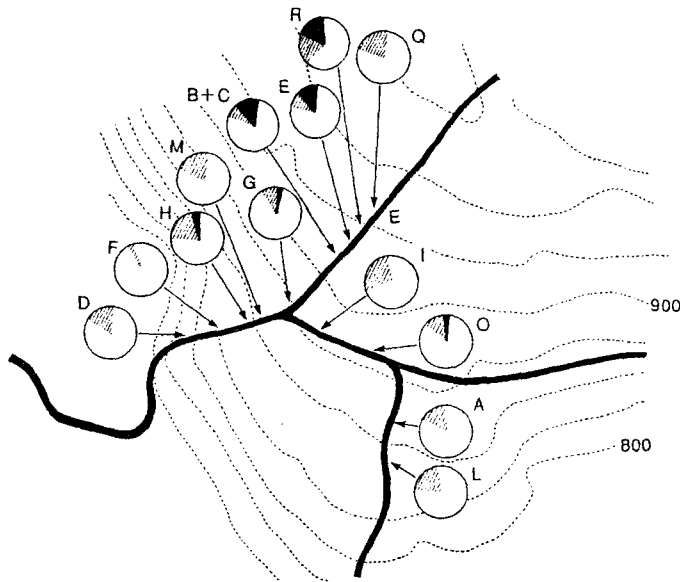
いま、L型の遺伝子型を yy ，R型を yr ，O型を rr と仮定すると， y 遺伝子の頻度 p は $(2714 \times 2 + 1316) / (4225 \times 2)$ で求められ，約0.798である。これに対して r 遺伝子の頻度 q は約0.202である。

ハーディ・ワインベルグの法則が成り立つとすると，遺伝子頻度は一定だから，L型 (yy) の期待値は $p^2 \times N$ で， $0.798 \times 0.798 \times 4225 = 2690.5$ となる。R型 (yr) の期待値 $2pq \times N$ は $2 \times 0.798 \times 0.202 \times 4225 = 1362.1$ ，O型 (rr) の期待値 $q^2 \times N$ は $0.202 \times 0.202 \times 4225 = 172.4$ である。これらの期待値は観測値に近い。

これでこの種の遺伝機構は明らかであるかのように見えた。ところが，そうではなかったのである。

OXFORD¹¹⁾は英国のある地区で，道に沿って18ポイントを選定し，そこに生息するクモを数え，型を調査した。このクモの成体雌は葉を巻いて産卵室を作り，産卵後は産卵室の中で卵のうを守っているので，移動することもなく，調べやすいのである。調査期間には雄はほとんど死亡していたので，型の頻度は成体雌のものである。その結果は第2図のようになった。

各ポイントを2ないし4，または8個のセクションに分け，各型の出現頻度が同じポイント内ではむらのないことを統計的方法で検定している。



第2図 イギリスのある地域でオウシュウタマヒメグモの三型の頻度 (OXFORD, 1976を改変，一部を示したもの)。円グラフの黒部がO型，斜線部がR型，白部がL型の頻度を示す。

ところで、この調査結果を不完全優性仮説で分析してみると、観測値と期待値が著しくズレてしまうポイントがあることがわかった。

たとえば、B区である。L型1317頭、R型159頭、O型261頭、この結果から不完全優性仮説で y 遺伝子の頻度を求めると0.804、 r 遺伝子の頻度は0.196となる。すると、各型の期待値はL型1122.8、R型547.5、O型66.7となり、観察値と比べると明らかにR型が多く、O型が少ない。この結果をどのように説明できるだろうか。

まず、B区ではO型の適応度が高く、それに比較してL型やR型の適応度が低いのだと考えることが可能である。O型の相対適応度 (relative fitness) を1と仮定すると、観測値よりR型の相対適応度は0.074、L型の相対適応度は0.300となる。

相対適応度の算出方法はLEWONTIN and COCKE-RHAM⁹⁾ならって下記のようにする。R型 $159 \div (261 / 66.7 \times 547.5) = 0.074$ 、L型 $1317 \div (261 / 66.7 \times 1128.8) = 0.300$ 。

なお、選択係数 (selective coefficient) は、1から相対適応度を差し引いて算出し、L型は0、R型は0.926、O型は0.700となる。このようなR型やO型に対する高い選択圧はどのような要因によるものであろうか。また、選択係数はこの地区でほぼ一定だろうか。

別のJb区では、まったく異なった選択係数が得られた。ここではL型503頭、R型227頭、O型0頭である。不完全優性仮説では y の頻度0.845、 r の頻度0.155で、各型の期待値、相対適応度、選択係数はそれぞれ、L型520.64、0.816、0.184、R型119.7、1、0、O型17.64、0、1と算出された。Jb区ではO型に高い選択圧がかかったことになる。

B区 (海拔275m) とJb区 (海拔314m) は直線距離で約800mしか離れておらず、植生からしても、このような型の差による選択圧の大きな違いを説明できる要因は考えられないのである。

また、継続調査の結果から各型の出現頻度が安定していることもわかった。特異的な選択が働く場合には、各型の頻度は徐々に増加または減少するはずであり³⁾、このことも不完全優性仮説に矛盾するのである。

さらに、決定的な証拠があがってきた。O型 (rr と仮定) の雌が時にL型 (yy と仮定) の子孫をもつことが観察されたのである。これは明らかに不完全

優性仮説と矛盾するものであった。

そこで、OXFORDは不完全優性仮説を棄却したのである。

では、どのような遺伝機構が多型をもたらしているのだろうか。その証拠を得るためには、異なった型同士で交配実験を試みる必要がある。

2. 交配実験

多型の遺伝様式の探究を目的として行われた交配実験は大変少ない。中平清によるイオウイロハシリグモ¹⁰⁾、BLANKE and MERKLINGER¹¹⁾によるニワオニグモほか1種、OXFORD¹²⁾によるオウシュウタマヒメグモ、GLUNNARSSON⁵⁾によるサラグモの一種などである。

本論文ではオウシュウタマヒメグモ、サラグモの一種、イオウイロハシリグモの順に紹介する。BLANKE他の論文は入手していないので紹介できない。

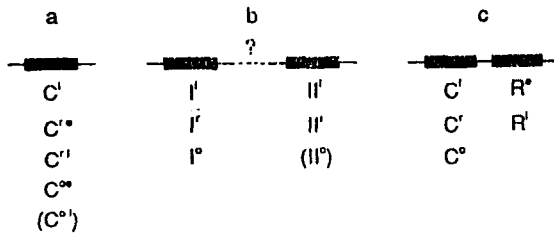
1) オウシュウタマヒメグモ¹²⁾

ふ化直後はすべて黄色 (L型様) である。脱皮を繰り返して成長し、3齢か4齢の時期になって初めて赤色素が沈着し、R型やO型になる個体が出現してくる。しかし、全部の個体はその型を表現するわけではなく、最終脱皮を経てようやくR型やO型の表現を示す個体もある。3齢か4齢で色素が沈着する型を早成 (early) 型、最終齢 (通常は6齢) で沈着する型を晩成 (late) 型として区別する。

けっきょく、オウシュウタマヒメグモの対立形質はその色彩パターンに発現時期を合わせると、L型、早成R型、早成O型、晩成R型、晩成O型の5種類があることになる。このうち、晩成O型は英国本土では知られておらず、大陸で発見されている。また、晩成R型の側線部が赤色ではなく、オレンジ色の型も発見されている。

OXFORDは70例の親子関係を説明できる遺伝様式として(a)~(c)の三つの仮説を検討し、(c)の仮説を最も可能性の高いものと評価している (第3図)。そこで、この(c)の仮説に沿って結果を説明してみよう。

色彩パターンに関係する遺伝子座 (locus) は二つあり、ひとつは色彩 (colour) 型を決定する遺伝子座Cであり、もうひとつは型の発現時期を調節 (regulate) する遺伝子座Rである。これら二つの遺伝



第3図 オウシュウタマヒメグモの三型の遺伝様式を示す仮説 (OXFORD, 1983より)。aは色素発現の型と時期を同時に支配する単一の遺伝子による複対立遺伝子モデル。bは、Iは早成型を、IIは晩成型のパターンを指示する遺伝子モデル。cは、斑紋の型と発現の時期を支配する遺伝子は異なった遺伝子座にあって、連鎖しているというモデル。

子座は常染色体上で連鎖している。

C上の対立遺伝子には C^O (O型遺伝子)、 C^I (R型遺伝子)、 C^L (L型遺伝子)があり、 C^O が最優性、 C^L が最劣性である。

R上の対立遺伝子には R^e (早成型遺伝子)、 R^l (晩成型遺伝子)があり、 R^e は R^l に対して優性である。

以上の関係から次のような交配結果を得た。

①子孫がすべて早成型である場合の結果は複対立遺伝子による期待値と一致した。

たとえば、早成O型(L型と異型接合)雌 [$C^O R^e / C^L R^e$] と早成R型(L型と異型接合)雄 [$C^I R^e / C^L R^e$] の次代は、早成O型 [$C^O R^e / C^I R^e$] : 早成R型 [$C^I R^e / C^L R^e$] : L型 [$C^L R^e / C^L R^e$] = 2 : 1 : 1となる。

②子孫がすべて晩成型であるような結果は、晩成R型とL型の交配でみられた。このとき、雌のR型:L型=1:1で、雄ではR型が発現しなかった。

晩成R型 (L型と異型接合) 雌 [$C^I R^l / C^L R^l$] とL型雄 [$C^L R^l / C^L R^l$] の子孫でR型遺伝子を持った雄 [$C^I R^l / C^L R^l$] はR型を発現しないものと考えられる。また、遺伝子がシス作用を示す場合には、晩成R型の雌の遺伝子型が [$C^I R^l / C^L R^e$] であっても、結果は同じになる。

③子孫に早成型と晩成型が出現する交配もある。たとえば、早成O型 (L型と異型接合) 雌 [$C^O R^e / C^L R^l$] と晩成R型(L型と異型接合)雄 [$C^I R^l / C^L R^l$] の交配で得た子孫のうち、雌では [$C^I R^l / C^L R^l$] は晩成R型、 [$C^I R^l / C^L R^l$] はL型とな

り、雄ではどちらもL型となる。 $C^O R^e$ を持てば雌雄とも早成O型となる。

以上が遺伝様式のまとめである。クモでここまで遺伝様式が考察できた例は他にない。

2) サラゲモの一種⁵⁾

GUNNARSSONはスウェーデンのサラゲモの一種 (*Pityophantes phrygianus*) の多型を研究した。この種の斑紋は黒い部分の少ない個体から多い個体まであり、その変異は連続的である。

このような連続的な変異を量的に表現する方法として、GUNNARSSONはクモの腹部側面を紙にスケッチし、黒色部分を切り出して紙の質量を測定、腹部全体に対する暗化の割合を求めた。また、腹部の暗化の割合と第1脚腿節の暗化の割合は相関していた。

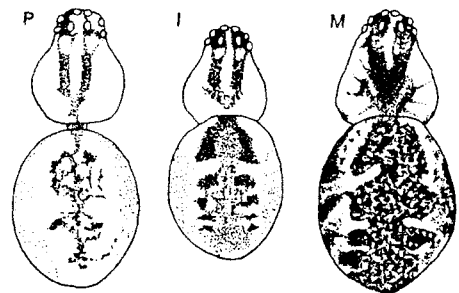
暗化の割合により、明色 (pale) 型 (暗化が10~29%)、中間 (intermediate) 型 (30~69%)、暗色 (melanic) 型 (70~100%) と分類された (第4図)。幼体でも成体と同じ型になる。

この型の間で交配した結果は、そのふ化率だけが報告されている。たとえば、明色型雌と暗色型雄 (その暗化の割合の差が70%) の交配でも、その43卵中33卵がふ化した (ふ化率76.7%) ので、これらは同種とみなされる。GUNNARSSONは出のうした子グモを数日して70%エタノールに漬けてしまっているが、型が判明するまで育てる努力をしなかったのが惜まれる。

野外個体群で各型の頻度を観察したデータもある。明色型が多く、中間型がそれに次ぎ、暗色型は少ない。遺伝学的分析をするにはデータ不足である。

3) イオウイロハシリグモ¹⁰⁾

日本のハシリグモ属 (*Dolomedes*) としては、1977



第4図 サラゲモの一種の連続的な変異 (GUNNARSSON, 1983より描く)。P: 明色型、I: 中間型、M: 暗色型である。

年当時には13種が記載され¹⁸⁾、そのうち次の6種はそれぞれ別種として記載されていた。イオウイロハシリグモ (*D. sulfreus* L. KOCH, 1878), スジボケハシリグモ (*D. hercules* BOES. et STR., 1906), ホシモノハシリグモ (*D. japonicus* BOES. et STR., 1906), スジプトハシリグモ (*D. pallitarsis* DOEN. et STR., 1960), コハシリグモ (*D. annulatus* KISHIDA, 1936), オオスジチャハシリグモ (*D. ohsuditia* KISHIDA, 1936)。

ところが、高知県の中平清はイオウイロハシリグモに混じて生息するスジプトハシリグモに似たクモを見つけ、イオウイロハシリグモと生殖器が似ていることから、これをイオウイロハシリグモの色彩変異個体ではないかとの疑いを持った。そこで仮にスジプト型と名づけて、1975年からこのクモの卵のを育てたところ、出のうした子グモはイオウイロハシリグモの幼体にそっくりであった。さらに飼育を続けると、ちょうど5回目の脱皮を終えたとき、スジプト型のクモとイオウイロ型のクモに分かれたのである。

このようにして育てたスジプト型の雄と野外のイオウイロ型の雌を交配しても次代ができた。繁殖力のある子孫ができるのであるから、これらは完全に同種である。

中平は交配と飼育を続け、イオウイロハシリグモは色彩および斑紋の多形種であることを明らかにした。一応、スジプト型系、スジボケ型系、イオウイロ型系に分けているが、中間的な斑紋の個体も多い。八木沼健夫がこれら斑紋変異個体とそれまでの記載を検討し、上記6種はスジプトハシリグモを除

いて、すべてイオウイロハシリグモの変異個体によって記載されたものと判断したのである。スジプトハシリグモはスジプト型イオウイロハシリグモとは別種であるが、混同されていたものもある。上記6種の他、キハシリグモ (*D. xanthum* SAITO, 1959) もイオウイロハシリグモの色彩変異である可能性が強い^{13,19)}。

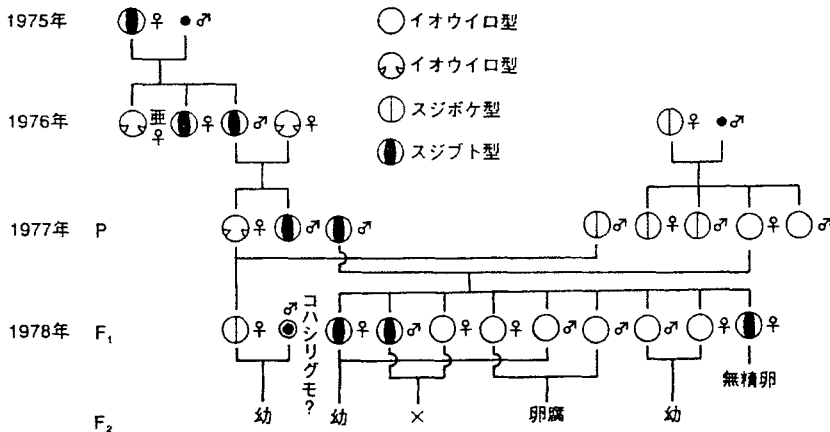
中平による交配結果をみると(第5図)、型変異についての遺伝的な法則が示唆される。

たとえば、イオウイロ型とスジプト型の子は雌雄に関係なく親の表現型同様に分離するようである(1975年のスジプト型雌の子、1976年のスジプト型雄とイオウイロ型雌の交配、1977年のスジプト型雄とイオウイロ型雌の交配)し、イオウイロ型とスジボケ型の交配は雌雄に関係なく、親の表現型同様に分離するようである(1979年のイオウイロ型雌の子、1977年のイオウイロ型雌とスジボケ型雄の交配)。

スジプト型が異型接合(ヘテロ)で、イオウイロ型は同型接合(ホモ)であり、スジボケ型は遺伝的にはスジプト型と遺伝子を一部共有しているとすると、交配結果を説明できる。あるいは逆で、スジプト型がホモでイオウイロ型がヘテロかもしれないが、決め手がない。スジプト型同士の交配も必要であろう。

3. 日本の多型種について

現在、日本に生息する種で多型が知られているのは、十数種である。このうち、斑紋の変異を示す種



第5図 イオウイロハシリグモの斑紋変異型の遺伝子様式(中平, 1978より描く)。

はイオウイロハシリグモの他、ヤマシロオニグモやカラフトオニグモ、アズマキシダグモがある。アズマキシダグモには腹背の黒点の数や位置にも変異がある¹⁶⁾。ヨリメグモにも色彩変化、斑紋変化が知られているが、これらの種ではまだ型の記載が充分でなく、どの程度不連続なのか、またどの程度安定な形質なのかはわかっていない。

スウェーデンのサラグモの一種のような明色型から暗色型まで連続的な変異を示す種にキヒメグモがある⁷⁾。

スングロサラグモにも黒色変異があるが、採集時に肌色だった個体が、翌日には赤褐色に変化し、食餌や周囲の砂土の色を代えても肌色化しなかった。その子孫も赤褐色だったという記録がある¹⁴⁾。

そのほか、ジョロウグモでは第一脚が黄色と黒のまだらの型と真黒な型があり、福岡県や宮崎県の日南ではまだらの型ばかり、沖縄県の名護では真黒な型ばかりが観察され、鹿児島県の指宿(いぶすき)や屋久島では中間型も含めて混在している(加藤輝代子、私信)。

ホシミドリヒメグモも連続的な色彩変異種かもしれない。

このほか、ギボシヒメグモ、ヒメグモ、ヤミイロオニグモ、ハラビロミドリオニグモ、チブサトゲグモなどに色彩や斑紋の多型が知られているが、詳細ははっきりしない。

カワトンボでは形態的二型のみならず、行動的二型が知られているが⁶⁾、クモではこれらの多型がどのように行動と関わっているかは知られていない。今後の研究に待つところが多い。

謝 辞

本稿をまとめるにあたり、文献について東海大学医学部の長戸康和氏と中平清氏にご助力を、日本クモ学会の佐藤幸子氏、加藤輝代子氏、新海明氏、東京大学農学部宮下直氏には貴重な助言をいただいた。記して感謝申し上げる。

摘 要

Enoplognatha ovatum, *Pityophantes phrygianus*, イオウイロハシリグモの多型について行われた生態的研究、交配実験を紹介し、日本のクモの中で

多型を示す種を紹介した。

引用文献

- 1) *BLANKE, R. and MERKLINGER, F. 1982. Die Variabilität von Zeichnungsmuster und Hellingkeit des Abdomens bei Araneus diadematus CLERCK und Araneus marmoreus CLERCK (Arachnida: Araneae). Z. zool. Syst. Evolut. -forsch., 20, 63-75.
- 2) BRISTOWE, W. S. 1958. The World of Spiders. Collins, London.
- 3) クロー. 1976. 遺伝学概説(第7版). 培風館(訳書1978).
- 4) *GEYER, T. 1967. Polymorphism in the spider. *Theridion ovatum*. Nature Lond., 213, 314.
- 5) GUNNARSSON, B. 1985. Phenotypic variation in dark coloration in *Pityohyphantes phrygianus* (C. L. KOCH) (Araneae: Linyphiidae). Bull. Br. arachnol. Soc., 6(9), 369-374.
- 6) 東 和敬・生方秀紀・椿 宜高. 1987. トンボの繁殖システムと社会構造. 東海大学出版会.
- 7) 池田博明. 1988. クモ生理生態事典. 著者自刊.
- 8) 古出俊子. 1975. テントムシの誕生. 学習研究社.
- 9) *LEWONTIN, D. C. and COCKERHAM, C. C. 1959. The goodness-of-fit test for detecting natural selection in random mating populations. Evolution, 13, 561-564.
- 10) 中平 清. 1978. イオウイロハシリグモとスジボケハシリグモの生態学的検討. Atypus, 73, 24-28.
- 11) OXFORD, D. S. 1976. The colour polymorphism in *Enoplognatha ovatum* (CLERCK) (Araneae: Theridiidae)-Temporal stability and spatial variability. Heredity, 36(3), 369-381.
- 12) OXFORD, G. S. 1983. Genetics of colour and its regulation during development in the spider *Enoplognatha ovatum* (CLERCK) (Araneae Theridiidae). Heredity, 51(3), 621-634.
- 13) 斎藤三郎. 1959. 原色蜘蛛類図説. 北隆館.
- 14) 佐藤幸子. 1984. スングロサラグモの生活史. Atypus, 84, 35-44.
- 15) 新海栄一・高野伸二. 1984. クモ. 東海大学出版会.
- 16) ————. 1986. クモ基本50. 森林書房
- 17) *TWEEDIE, M. W. F. 1970. A case of balanced polymorphism in a spider. Entomologists' Gazette, 21, 50.
- 18) 八木沼健夫. 1977. 日本産真正蜘蛛類目録. Acta arachnol 27 special No. 367-406.
- 19) ————. 1986. 原色日本クモ類図鑑. 保育社. (*印は直接参照していない)