

総論

クモの多様性： 系統と染色体

——最新の分類体系と性染色体構成の多様性

鶴崎 展巨 *Nobuo Tsurusaki*

鳥取大学 農学部 教授

谷川 明男 *Akio Tanikawa*

東京大学大学院 農学生命科学研究所 農学特定支援員

クモ（クモガタ綱・クモ目）は、種数が多く（世界で49,000種、日本には1,600種）、陸上のほぼすべての環境に生息すること、そして肉眼で認識しやすい大きさであること、などにより身近に親しまれている生き物である。昆虫に比べると研究者はずっと少ないが日本ではクモも古くからそれなりに研究されており、クモ同好者が集まる学会も早くからあった（1936年創立の東亜蜘蛛学会。現在は日本蜘蛛学会）。この学会は主に自然史系の研究の発表の場として機能してきたが、最近ではクモの分類研究でも分子系統解析を加えた研究が徐々に増えつつある。また、日本では、最近実現したクモ糸の実用化と連動してクモ糸遺伝子の研究が飛躍的に進展している。いっぽう、クモの発生を遺伝子発現レベルで追求する研究も世界をリードする形で進展している。本特集では、これまで日本語による一般向け紹介の乏しかったこれらの研究と関連の話題について、第一線で関わっておられる方々に、ご紹介いただく。

1 はじめに

本稿では、本号で特集した遺伝子・ゲノムに関わる最新の研究への入門編第1部として、まずは代表的なクモとその系統について簡単に紹介する。また、合わせてこれまで日本語による解説がなかったクモの染色体の研究（黎明期のゲノム研究ともいえる）についても概説する。

2 クモの系統と代表的分類群

近年のDNAの塩基配列に基づくクモ目内部の系統樹については谷川の総説¹⁾がある。図1はその後出た分子系統樹の決定版ともいえる Wheeler

ら²⁾の数ページにわたる系統樹から日本に産する主要な科を選び簡略的に示した系統樹である。図中に名前のある主要な分類群について簡単に説明しておこう。

中疣亜目：ハラフシグモ科のみで構成される群である。最も目立つ特徴は腹部の背面中央に体節の名残りである背板が縦列することだ（口絵写真1～2）。また1対の鉗角は前方に突出し鉗角も鉗角先端の牙も上下方向に動く。他の群のクモと異なり4対からなる糸疣（糸を出す出糸管があるいぼ状突起のこと）は腹部末端ではなく腹部腹面のやや前方よりにある（「中疣」はここに由来）。本科は東南アジア（ミャンマーからスマトラまで）から中国南部と日本にしか分布していない。6属約100種が既知で、日本にはキムラグモなど2属

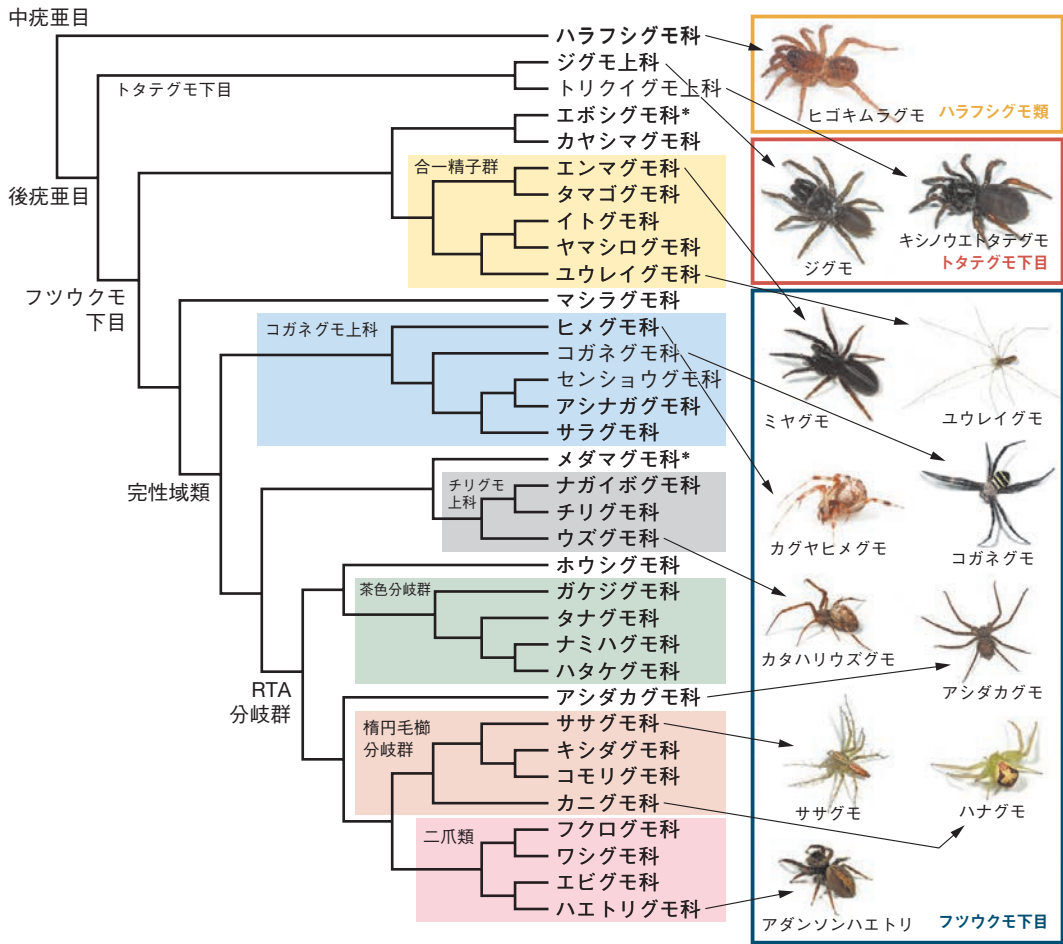


図1 クモ目内部の系統樹

Wheelerら²⁾を簡略化し、日本産の主要な科のみを選び表示した。

*は日本には産しない科。この図は分岐関係のみを示し、枝の長さは分岐年代の古さとは無関係であることに注意。

12種が相互にほぼ異所的（分布域を重ねないこと）に生息する。地中に入口付近だけ糸で裏打ちした穴をつくり中に潜む。巣穴入口にはハッチ式に開く扉がある。

後疣亜目：ハラフシグモ科をのぞくすべてのクモからなる。糸疣は腹部下面後端にある。以下の2群に分けられる。

トタテグモ下目 (原蛛下目)：ジグモやトタテグモ、オオツチグモ科 (通称タランチュラ) などが含まれる分類群である。ハラフシグモに似るが腹部背面に背板列はない。また糸疣は体の後端に位置する。地中に奥まで糸で裏打ちされた巣穴を掘

り、入口に扉をつけるものが多いが、入口から地上に伸びた管状住居をつくるもの (ジグモ)、地上にろうと状に網を張り出すもの (ジョウゴグモ)、巣穴や網をもたず徘徊性のもの (オオツチグモ科の一部) など生活様式は多岐に渡る。鋏角が上下に可動することなどハラフシグモ科に似た点もあるが、残りのクモ (フツウクモ類) と糸疣の位置のほか多くの派生形質を共有しており、フツウクモ類とともに後疣亜目に位置づけられている。トタテグモ下目内では、日本産ではジグモ科 (ジグモとワスレナグモ) とカネコトタテグモ科が入るジグモ上科とトタテグモ科、イボトグモ

科, ジョウゴグモ科が入るトリクイグモ上科 (Avicularoidea: Avicularidae トリクイグモ科は現在はオオツグモ科の亜科になっているが上科にはこの名が使われている) に分けられている。ジグモ上科の形態で目立つ特徴は、腹部背面前方に小さい背板が1個だけ残存することである。この下目には20科約3,000種、日本には5科16種が知られている。

フツウクモ下目 (新蛛下目): ハラフシグモ類とトタテグモ下目をのぞくすべてのクモが含まれる。ハラフシグモ類やトタテグモ下目と異なり鋏角は下方あるいは斜め下方に突出し、左右に動く。鋏角の牙も対向して左右に動く。1960年代頃までは本類を篩板^{しぼばん} (本特集の別稿³⁾を参照) をもつ篩板類 Cribellatae ともたない無篩板類 Ecribellatae に分かち分類体系が使われていたが (日本で出版されている図鑑やフィールドガイドには比較的最近のものでもこの二分に固執しているものが多く、注意が必要である), この二つの分類群は1960年代後半からなされた外部形態形質を用いた分岐分析でも、その後の分子系統解析でも単系統性が支持されていない。いっぽう、雌の受精嚢には交尾時の精子の受け入れ口 (受精管) と卵巣から出てきた卵の通路 (輸卵管) が分化した導管型と精子の受け入れ口と受精時の出口が分化していない単一盲嚢型があるが、導管型受精嚢をもつ種では生殖器が雌雄ともにキチン化が発達してしばしば種特異的に複雑な構造を示す。このタイプの生殖器をもつ群は単系統であることが支持されており、完性域類 Entelegynae とよばれている。完性域類以外のフツウクモ下目で単一盲嚢型なのは単性域類 Haplogynae だが、ハラフシグモ科やトタテグモ類も受精嚢は単一盲嚢型なので、これは共有派生形質ではなく祖先形質共有と考えられている。したがって、正式な分類群名としては使用されなくなっている。なお、雌の単一盲嚢型生殖器は完性域類の中でもアシナガグモ科など一部のクモで進化している。いっぽうエンマグモ科、イトグモ科、ユウレイグモ科など篩板をもたない「単性域

類」は、精子形成時に複数の精子細胞が合一して一つの精子を形成するという特徴を共有するため合一精子群 Synspermiata という分類群名が最近提唱されている。合一精子群には単眼が6個しかないもの (クモではふつつ8個) が多い。

完性域類: 円網をもつコガネグモ科やアシナガグモ科、ウズグモ科、皿状の網をつくるサラグモ科、不規則網をつくるヒメグモ科、棚状の網をつくるクサグモ科など空中に目立つ網を張るクモのすべておよび徘徊性 (造網せず地表や草上、樹幹や家屋の壁面などを歩き回ることをいう) のクモとしてハエトリグモ科、カニグモ科、コモリグモ科など、野外で目立ち、種数も多い科のほとんどがこれに含まれる。

コガネグモ上科: ヒメグモ科、コガネグモ科、アシナガグモ科、サラグモ科等15科が含まれる。後疣に1個の鞭状腺 (粘着糸の本体の糸をつくる) と2個の集合腺 (粘着糸の粘液をつくる) の糸管のトリプレットをもつ。ジョロウグモ類 (ジョロウグモ属と東南アジアのケワイグモ属など) の位置はコガネグモ科とアシナガグモ科の間でゆらぎジョロウグモ科とされることもあったが、Wheeler ら¹²⁾ではコガネグモ科内の基部近くから出る分岐群として位置づけられた (ジョロウグモ亜科)。

RTA群: RTA (retrolateral tibial apophysis) は雄の触肢の脛節の外側面末端にある突起のことで、この群に特徴的に見られるので、この名がある。40科以上 (日本には約30科約800種) が含まれる大きな群であるが、いずれも徘徊性で、体型はどれも比較的似通っている。RTAには交尾時に雌の外雌器の後方にある胃外溝に差し込まれて触肢を外雌器に固定する役割があり、この形を含め、雌雄の生殖器の構造は種特異的に多様化している。

楕円毛櫛分岐群: 篩板をもつもの (日本産ではスオウグモ科のムロズミソレグモ) では第4脚の数列の毛からなる毛櫛が円形のパッチ状になることからこのように命名された群である。日本産ではスオウグモ科、シボグモ科、ササグモ科、キシダグモ科、サシアシグモ科、コモリグモ科、カニグ

モ科が含まれる（この中ではスオウグモ科にのみ篩板がある）。いずれも敏捷なハンターである。

二爪類：ヒトエグモ科，ウエムラグモ科，フクログモ科，イツツグモ科，ネコグモ科，ウラシマグモ科，ワシグモ科，ハチグモ科，アワセグモ科，ツチフクログモ科，コマチグモ科，エビグモ科，ハエトリグモ科など16科からなる。地表徘徊性種が多いが，糸で葉を巻いて住居をつくり中に潜む，あるいは樹皮下に糸をはりめぐらせた住居や産室をつくるものも多い。二爪類は歩脚末端の爪が2個（他のクモではハラフシグモ科，トタテグモ類を含めて通常3個）であることによるが，この群以外でもたとえばカニグモ科など2爪のクモはいるので，注意が必要である。

3 クモの染色体の研究史

クモで染色体を始めて観察したのはフランスのカルノワ (1885) である⁴⁾。材料はタナグモ科，コモリグモ科，フクログモ科の4種の雄の精巣だった。ただし染色体という用語が最初に提案されたのは1888年，減数分裂という現象が知られるようになったのもこの前後なので，この論文には染色体，体細胞分裂，減数分裂といった用語は出てこない。ただし，体細胞分裂中期，減数分裂第1中期と考えられる分裂像のスケッチは出ており染色体の概数はわかる。ちなみにカルノワは組織固定に用いられるカルノア液に名前を残している。紛らわしいがカルノア液にはメタノール，クロロフォルム，氷酢酸を6：3：1で混合したものと，メタノールと酢酸を3：1で混合したものの2種類があり，染色体観察で使用されるカルノア液は後者である。

X染色体はHenkingによりXO型の性決定をもつカメムシで他と異なる行動を示す染色体として1891年に初めて命名された。X染色体は，その形から（そのように誤解している人は多い）ではなく，謎の人物をミスターXというのと同じく，

謎の染色体という意味での命名である。これが性決定に関わることはバッタで同様の染色体を研究したMaClungにより1902年に明らかにされた。クモでの性染色体の最初の報告は1905年にクサグモの1種がXXO型だと報告したWallace⁵⁾である。もう少し早ければ性染色体初確認の荣誉を担ったのはクモだったかもしれない。

その後，フィンランドのHackmanはフツウクモ下目の17科69種で染色体数を報告し⁶⁾，既知報告を含め，クモの染色体数(2n, ♂)が16から44の間で変異すること，性染色体構成はXO, XXO, XXXOの3型があることを報告した。XO, XXO, XXXOは雄の性染色体構成を示しており，Oは相同対がないことを示す(Oはゼロ noughtの略で，英字のOの代わりに数字で0と書くこともある)。詳しく表記すると，それぞれXO(♂)-XX(♀)，X₁X₂O(♂)-X₁X₁X₂X₂(♀)，X₁X₂X₃O(♂)-X₁X₁X₂X₂X₃X₃(♀)であり，染色体数(2n)は雌雄でXO型なら1本，XXO型なら2本，XXXO型なら3本異なることになる。

1900年代でクモの染色体数と性染色体構成に関しておそらく最も大きい貢献をしたのは故鈴木正将博士(1914-2011, 広島大学名誉教授, 図2)による1954年の論文⁷⁾である。本論文(図2)は日本におけるザトウムシ分類の草分けだった故鈴木博士が北海道大学に提出した学位論文である(主査は牧野佐二郎博士)。本論文はハラフシグモ科のヒゴキムラグモ(論文にはキムラグモの名で出ているが材料の採集地が熊本県の熊本市と芦北町湯浦なので鹿児島県がタイプ産地のキムラグモではなく，のちに別種として記載された本種と考えられる)とトタテグモ下目のジグモを含む17科57種での染色体報告(自らの既報ずみの種を含めると21科90種)にそれまでに世界で報告されていた種を合わせた190種の染色体情報を表にまとめ，染色体数や性決定システムの進化を論じた。この時点でまとめられたクモ染色体数の概要は次のようであった：①染色体数(雄の2n)は7(エンマグモ科のミヤグモ。口絵写真5)からヒ

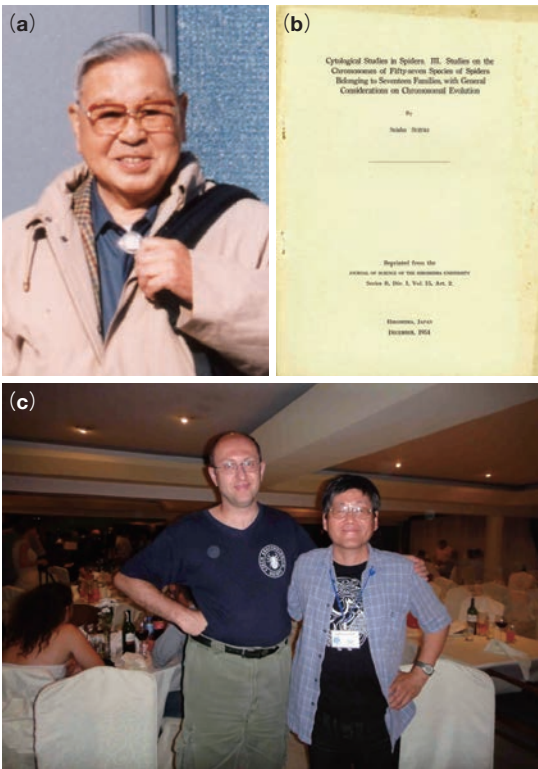


図2 クモ染色体の研究者

- (a) 故鈴木正将博士（83才のとき。鳥取市にて。1997.11.8）。
- (b) 鈴木博士による1954年の論文印刷の表紙⁷⁾。
- (c) Jiri Král博士（左）と鶴崎。ポーランドのシェードルチェで開催された第18回国際クモ学会議にて（2010.7.15）。

ゴキムラグモの約94まで変異するが、一つの科内での変異は小さい（たとえばヒメグモ科ではほとんどが22、サラグモ科やアシナガグモ科ではほとんどが24）。②染色体はほとんどが端部動原体型または次端部動原体型で、中部動原体型染色体はほとんど見られない。③性決定はXXO型がヒゴキムラグモやトタテグモ下目の2種を含め、フツウクモ下目でも最も普遍的だが、XO型はミヤグモ（エンマグモ科）、カニグモ科、ササグモ科で、XXXO型がアシダカグモ、イエタナグモで見られる。これらは、同じクモガタ綱のザトウムシ目の核型がほとんど中部動原体型または次中部動原体型で構成されていること、性染色体構成がほとんどの種でXY型（XY♂-XX♀）であること⁸⁾⁹⁾、と好対照である。

鈴木博士によるこの論文はクモ染色体研究の一里塚としてその後のクモの染色体研究ではほぼ必ず引用されたので、クモガタ類でこれまで日本人が書いた論文の中ではおそらく引用回数最多の論文だと思われる。ヒゴキムラグモでのクモの最多染色体数の記録は後述のように塗り替えられたが、ミヤグモでの最小染色体数記録はいまも有効である。さて、クモの染色体研究は一時インドが活発だったが、現在活発に研究がなされているのはブラジルとチェコである。現在では、ブラジルの研究者によりクモの染色体数や性決定の記録を網羅したデータベースがWeb公開され年に2回更新されている¹⁰⁾。図4はそこで報告されている染色体数と性決定システムの概要をクモの系統樹に記したものである。以下はこれまでに集積された情報に基づく、クモの染色体の概要である。

4 クモの染色体数

鈴木博士は染色体数に関しては、外部形態形質で最も祖先的と考えられていたキムラグモの約94が最多で、トタテグモ下目の2種がそれに次いで44ほど、フツウクモ下目のほとんどの種は26-28以下であったことから、染色体数はクモ目内部では減少する方向に進化したと推測した⁷⁾。一方、先ごろ不幸な事故で亡くなられたNorman Platnick博士（1951-2020）は、現在最も支持されているクモの系統関係の礎を築いた記念碑的論文¹¹⁾において、クモに系統的に近いと考えられているウデムシ目の1種で報告されている染色体数が半数（n）で24であることから、ハラフシグモの染色体数±94はむしろ派生形質だと判断している。この指摘は的を射ていたが、話はそれほど簡単ではなかった。

Suzuki⁷⁾の時点ではトタテグモ下目で染色体が研究されたのはわずかに2種であったが、2006年からクモの染色体進化で重要な分類群を中心に精力的に研究しているチェコのKral博士〔図2

(c)]によりトタテグモ下目の染色体情報が飛躍的に増えたからである。その結果、トタテグモ下目の染色体数は最小のヨーロッパ産のジグモ *Atypus affinis* (ジグモ科) や *Ischnothele caudata* (Ischnothelidae 和名仮称ホソイボグモ科) の $2n$ (♂) = 14 から、*Paratropis* sp. (ヘリタカジグモ科) の $2n$ (♂) = 115 まで広範囲にわたることが判明した¹²⁾。また、オオツチグモ科のインド産種 *Poecilotheria formosa* の $2n$ (♂) = 110 や、ジョウゴグモ科の日本産種であるヤエヤマジョウゴグモの $2n$ (♂) = 77 やオオクロケブカジョウゴグモの $2n$ (♂) = 85 など、多めの染色体数を示す種が少なくなかった。かように染色体数の最高記録の座はヒゴキムラグモ $2n$ (♂) = 約94 から *Paratropis* sp. (ヘリタカジグモ科) の $2n$ (♂) = 115 に移った。

トタテグモ下目の染色体の多様性は数のみでなく性染色体にも見られた。性染色体はXXO型のみならず、多くの種は3本以上のX染色体をもち、オオクロケブカジョウゴグモでは $2n$ (♂) = 85 で $X_1X_2X_3X_4X_5X_6X_7X_8X_9X_{10}X_{11}X_{12}X_{13}$ というX染色体が13個にまで増えた核型をもつことがわかった。雌ではこれら13個のX染色体が2個ずつあるので、 $2n$ (♀) = 98 となるわけである。ちなみにクモで最大染色体数を示す上記 *Paratropis* sp. は $2n$ (♂) = 115 ($X_1X_2X_3X_4X_5X_6X_7O$) なので、雌では $2n = 122$ である。

5 クモの性決定システム

クモの性決定は雄ヘテロの X_1X_2O またはX染色体数の増減によるその変形が優占している。1950年代までは $X_1X_2X_3O$ 型までしか見つかっていなかったが、その後、上述のようにトタテグモ下目内には XO 、 X_1X_2O 、 $X_1X_2X_3O$ に加えて $X_1X_2X_3X_4O$ から $X_1X_2X_3X_4X_5X_6X_7X_8X_9X_{10}X_{11}X_{12}X_{13}O$ まですべてのタイプが見つかっている。また、フツウクモ下目では X_1X_2O 型が普遍的であるのは変わらないが、 XO や $X_1X_2X_3O$ 型 $X_1X_2X_3X_4O$ 型がいろいろな科で

見つかっており、 X_1X_2O 型から $X_1X_2X_3O$ 型、あるいは XO 型への進化がいろいろな分類群で起こったようである。

Y染色体はハエトリグモ科の *Pellenes* 属の数種で $X_1X_2X_3Y$ 型として報告された¹³⁾のを皮切りに、ジグモ科、カヤシマグモ科、イトグモ科、アシダカグモ科などいろいろな分類群で見つかっており ($X_1X_2X_3Y$ 型のみでなく XY 型や $X_1X_2X_3X_4Y$ 型も含む)、これらはX染色体が常染色体に末端融合で転座することで生じたことが示されている [$XO + AA \rightarrow \text{neo}X(A + X) + \text{neo}Y(A)$]。しかし、Y染色体をともなう性染色体構成はクモでは少数派である。Y染色体は一般に進化の過程で小型化する傾向があり、消失すれば、 XY 型から XO 型に変化する可能性もあるわけだが、クモでその方向の進化が起こったかどうかは未確認である。

イノシグモ上科 (イノシグモ科とエンマグモ科) では分散動原体型染色体 (動原体部位が染色体上の1点のみでなく、全長に及ぶので体細胞分裂中期像で動原体部位のくびれが見えない) が見つかっている¹⁴⁾。

さて、新たに生じた染色体再配列が集団中に固定されるには通常、移動分散力が低いなど近親交配を促進するような集団構造や社会システムが必要といわれている。染色体再配列を起こした染色体をもつ個体がそれを起こしていない個体と交配すると子はその再配列に関してヘテロ接合となるが、そのとき必ず適応度が下がるためだ。その点で、より開けた環境に生息しバルーニングが一般的なフツウクモ類では、トタテグモ類よりも圧倒的に多数の種で染色体報告があるにも関わらず、染色体数の変異幅も性染色体構成の変異幅も概して小さいという事実は予測どおりで興味深い。空中へ張り出した網を作成し、バルーニングも活発と思われるコガネグモ上科のヒメグモでは多くの種が $2n = 22$ (XXO)、コガネグモ科+センショウグモ科+アシナガグモ科+サラグモ科では多くの種が $2n = 24$ (XXO) でとりわけ変化が乏しい (図3)。これらは、地中生活者が多く、通常バルー

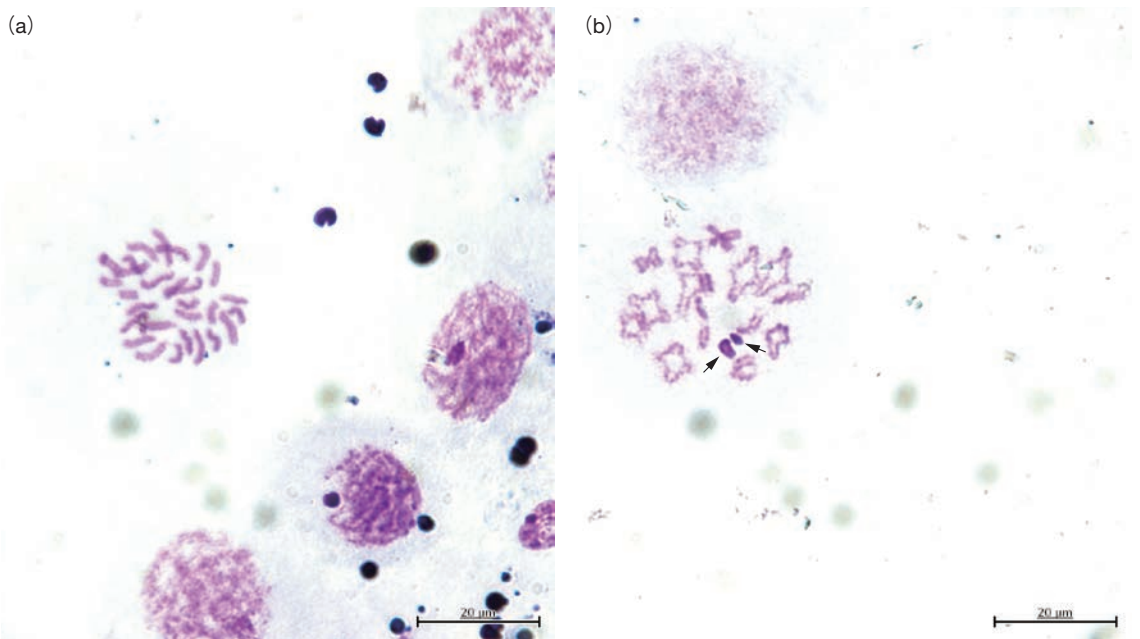


図4 キクメハシリグモ (キシダグモ科) の雄の染色体

(a) 精原細胞の体細胞分裂中期 ($2n=28$)。

(b) 減数第一分裂中期 ($n=13+XX=15$)。矢印をつけた濃染された染色体が2本のX染色体。

きる (図4)。解剖に不安がある場合は、卵のう内の初期発生中の卵での観察¹⁶⁾も推奨できる。オオヒメグモ ($2n\sigma=24$, $2n\text{♀}=26$) の卵のうは、学校校内の窓枠の下などで容易に得られる。卵のうを割いて、歩脚の原基ができている頃の胚を使うとよい。卵をホールスライドグラスにとり、オリーブ油を1滴落すと卵表面が透明になり中の発育状態を確認できる。プレパラート作製には乳酸酢酸混合液による細胞解離を伴う空気乾燥法のほか、 $0.5\ \mu\text{L}$ のマイクロチューブ用の遠心分離機 (簡易なものでよい) が使える場合には、30%酢酸で細胞を解離してマイクロピペットでスライドグラス上に細胞懸濁カルノワ液を垂らして乾燥させる方法¹⁷⁾も失敗が少ない。初期発生胚では体細胞分裂しか観察できないが、XXO型の種では染色体数の2本の違いで雄に育つ胚と雌に育つ胚を識別できる。

前述のように日本産のクモの染色体数はSuzuki⁷⁾では90種、その後の数人の追加報告により約100種で既報告だが、染色体が未知の種が

多数残っている (どの種で既報告かはAraujoらのデータベース¹⁰⁾で容易に調べられる)。また、Suzuki⁷⁾で用いられた研究手法は第1世代の染色体観察法であるパラフィンセクション法である (第2世代が酢酸オルセンによる押しつぶし法、第3世代が空気乾燥法)。したがって、染色体数はわかっていても詳細な核型分析にまではいたっていないものが多い。また、染色体数が多い種では染色体数が確定にいたっていないものが多い (たとえばヒゴキムラグモでは $2n=\pm 94$ 、ジグモでは $=\pm 44$ と報告されるにとどまっている)。クサグモは $2n(\sigma)=44$ と報告されていたが、空気乾燥法による再検査では $2n(\sigma)=42$ だとわかった¹⁸⁾。パラフィンセクション法が染色体観察の主流だったころには、細胞質や染色体を膨潤させて染色体間の隙間を広げる低張処理 (1%クエン酸ナトリウム水溶液または $0.075\ \text{M}$ の塩化カリウムの水溶液にコルヒチンを混ぜた液に組織を15分浸すこと) というステップはまだ考案されていなかったため染色体どうしの間隔が狭く染色体数の正確

な計数が困難だったのである。またこの方法では一部の染色体が別の切片に入ることによる計数ミスも起こりえた。この事情は、ヒトの染色体数が $2n = 46$ だと確定したのは1956年で、DNAの二重らせんモデルが発表された1953年よりもあとだという事実を思い浮かべていただくとわかりやすいであろう。

クモの染色体数は、このように既報告種でも再検査して結果を報告する価値が高い。性染色体構成の高い多様性を見ると、近縁種間でもX染色体数が異なる性決定の種、あるいはXXY, XXXYなどの集団が見つかる可能性もあり、うまくそのような材料にあたりと研究の興奮や手応えも味わえるであろう。興味をもたれた方は一度挑戦されてみてはいかがだろうか。

[文献]

- 1) 谷川明男. クモの系統と多様性. pp.8-29. In: 宮下直 (編) クモの科学最前線. 北隆館, pp.252 (2015).
- 2) Wheeler, W. C. *et al.* The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics* **2017**, 514-616 (2017).
- 3) 新海明, 谷川明男, 鶴崎展巨. クモの多様性: 糸腺と網. 生物の科学遺伝, **74(6)**, 653-662 (2020).
- 4) Carnoy, J. B. La cytotidérèse chez les Arthropodes. *La Cellule* **1**, 189-440 (1885).
- 5) Wallace, L. B., The spermatogenesis of the spider. *Biol. Bull.* **8**, 169-187 (1905).
- 6) Hackman, W. Chromosomenstudien an Araneen mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. *Acta Zoologica Fennica* **54**, 1-87. 13 plates. (1948).
- 7) Suzuki, S. Cytological studies in spiders. III. Studies on the chromosomes of fifty-seven species of spiders belonging to seventeen families, with general considerations on chromosomal evolution. *J. Sci. Hiroshima Univ. (B-1)* **15**, 23-136, pls. 1-15 (1954).
- 8) Tsurusaki, N. Chapter 6. Cytogenetics. pp.266-279. In: Pinto da Rocha, R., Machad, G and Giribet, G. (eds.) *Biology of Opiliones*. Harvard University Press, pp.597 (2007).
- 9) Tsurusaki, N., Svojanovská, H., Schöenhofer, A. & Šíahlavský, F. The harvestmen cytogenetic database. <http://www.arthropodacytogenetics.bio.br/harvestmendatabase/index.html> (2020).
- 10) Araujo, D. Schneider, M. C., Paula-Neto, E. & Maria Cella, D. The spider cytogenetic database <http://www.arthropodacytogenetics.bio.br/spiderdatabase/> (2020).
- 11) Platnick, N. I. & Gertsch, W. J. The suborders of spiders, a cladistic analysis (Arachnida, Araneae). *American Museum Novitates* **2607**, 1-15 (1976).
- 12) Král, J. *et al.* Evolution of karyotype, sex chromosomes, and meiosis in mygalomorph spiders (Araneae: Mygalomorphae). *Biological Journal of the Linnean Society* **109**, 377-408 (2013).
- 13) Maddison, W. P. XXXY sex chromosomes in males of the jumping spider genus *Pellenes* (Araneae: Salticidae). *Chromosoma (Berl.)* **85**, 23-37 (1982).
- 14) Kořínková, T. & Král, J. Karyotypes, sex chromosomes, and meiotic division in spiders. pp.156-171. In: Nentwig, W. (ed.) *Spider Ecophysiology* pp.529 (Springer, Heidelberg, 2013).
- 15) 鈴木正将, 國本洗紀. クモの染色体簡易永久プレパラート作製報. 採集と飼育 **40**, 484-487. (1978).
- 16) Matsumoto, S. An observation of somatic chromosomes from spider embryo cells. *Acta Arachnologica* **27**, 167-172 (1977).
- 17) Tsurusaki, N. Methods for chromosome preparation. pp.511-516. In: Pinto da Rocha, R., Machad, G. and Giribet, G. (eds.) *Biology of Opiliones*. pp.597 (Harvard University Press., 2007).
- 18) Tsurusaki, N., Ihara, Y., & Arita, T. Chromosomes of the funnel web spider *Agelena limbata* (Araneae, Agelenidae). *Acta Arachnologica* **42**, 43-46 (1993).



鶴崎 展巨 Nobuo Tsurusaki

鳥取大学 農学部 教授

1978年広島大学理学部卒業。1983年北海道大学理学研究科博士課程単位取得退学。理学博士。1987年鳥取大学教育学部助手、助教授、教育地域科学部教授などを経て2017年より現職。日本蜘蛛学会会長(2006-2012)。日本分類学会連合代表(2012-2013)。専門は動物分類学(おもにザトウムシ類)、集団細胞遺伝学。日本動物分類学会賞(2020)など受賞。主著書にクモの生物学(分担、東京大学出版会、2002)、B Chromosomes in the Eukaryote Genome(分担、Karger, Basel, 2004)、The Harvestmen: The Biology of Opiliones(分担、Harvard University Press, 2007)など。



谷川 明男 Akio Tanikawa

東京大学大学院 農学生命科学研究科 農学特定支援員

1979年筑波大学第2学群生物学類卒業。神奈川県立高校教諭を経て、2004年より現職、2010年より東京環境工科専門学校講師。理学博士。1991年より日本蜘蛛学会編集幹事、評議員。専門は動物分類学。主な著書は、日本産クモ類(分担、東海大学出版会、2009)。クモの巣園鑑(共著、偕成社、2013)、クモハンドブック(共著、文一総合出版、2015)、クモの科学最前線(分担、北隆館、2015)など。