

参加者 安藤昭久・池田博明・市川武明・加藤輝代子・加藤むつみ・輿石紗代子
・新海明・須黒達巳・谷川明男・納谷典明・本多佳子
+++++

. Toft, S., 2013. Nutritional Aspects of Spider Feeding. IN Spider Ecophysiology, 373-384. 27章を池田報告。

27.1. イントロダクション

クモの餌は生命維持・成長・繁殖に必要なエネルギー・栄養分・水を供給するが、その養分獲得には捕獲・消化・代謝のコストを払っている。餌には不消化分画と毒も含まれるのでその扱いもコストになる。最近までは動物組織は栄養豊富でバランスも良いので、捕食者は高品質の栄養を消費しているというコンセンサスがあった (Slansky & Scriber 1985)。これら捕食者動物の食物ストレスは餌不足や飢えであり、最適採餌モデルがエネルギー取りこみを最適化するという概念が捕食者の行動を説明してきた。ここ二十年間の研究で、クモを含めて数種の無脊椎および脊椎動物がジェネラリスト捕食者であるという見方が否定された。クモの栄養状態はストレスが多いと思われていたが、飢餓だけがストレスではなかったのだ。餌が貧弱であれ豊富であれ、採れた餌はクモに必要な栄養成分と比較すると、バランスを欠いたものかもしれないし、主食としては適切でない毒や害を量的に含んでいる可能性もあった。個体にとってのみならず、相互作用でつながっている生物群集にも部分的に影響をもたらしていることだろう。長いこと Greenstone のパイオニア的な論文 (1979) だけが捕食者生態学の栄養原則を主張して屹立していた。最近の研究の進展を見てみよう。

27.2. 餌の栄養的な質

栄養素を欠いた餌や単一な食事を与えて対照と比較する実験を行って、餌の質の影響を評価する (クモのサイズ等を測定) という方法が通常取られる。その結果、高品質な餌ではクモの死亡率も低く、生活史をまっとうしたものの、中間品質な餌や低品質な餌では成長に影響が出たり、成熟前に発生停止したりという結果だった。低品質では統計的に有意な数が得られなかったり、毒餌を与えた群は飢餓群より早く死亡したりした。ある餌 (例えばアブラムシ) はトビムシや双翅類に比べて一貫して低品質だった。

化学的な分析は十分ではない。クモにとっては毒餌だが、ジェネラリスト捕食者の土壌性のダニにとっては高品質な餌だというトビムシ *Folsomia candida* の例がある。典型的な広食性のコモリグモでなされた多くの研究から、餌種のうちのマイノリティだけが高品質だった。この結果が示唆するのは野外の餌はクモにとって低品質だということである。

27.2.1 栄養不全と毒

クモの餌が生き餌であることが成分分析を難しくしている。餌の質や影響する要因のテストには二つのアプローチがある。異なる餌種で比較するか、同じ無毒餌を栄養学的に操作した群で比較するかである。栄養学的な操作は餌の育成培地に栄養を添加することで成された。添加された栄養はブロードスケールの場合 (マルチ栄養) もあり、単一栄養 (タンパク質, 脂質, ビタミンなど) の場合もあった。Mayntz and Toft (2001) は育成培地を介した餌への栄養添加が餌の腸内容物ではなく餌の生物量の成分を変換することを明らかにした。

毒や栄養素の欠乏は餌の質にどう貢献するのだろうか。欠乏餌の実験で示されたのは初めは高品質な餌を同量食べさせたときと一緒で、最初だけは正常に成長する: やがて負の効果が数週間して起こった。栄養素欠乏は「中間品質的」な結果だったが、より劣ったカテゴリーには当てはまらない。毒や害のあるものはすぐに捕食を止めるか、嫌がられた。低い消費と高い死亡率が関連し、低品質カテゴリー (「低品質」餌から「毒」餌) を裏付けた。弱毒と栄養素欠乏はパフォーマンス実験では分けることができなかった。混合食で高品質の餌のそばに毒の

食事を置いても、クモが毒を食べるのを抑制することは出来なかった。クモが野外で毒餌を避けているかどうかは分からない。

27.2.2. マルチ栄養素添加の効果

餌の飼育培地にドッグ・フードを添加してマルチ栄養添加実験を行った（ショウジョウバエ，イエバエ，コオオロギ，トビムシで成功）。栄養添加餌は捕食率を高めたほか，生存率，成長や発育に効果があった。餌の生物量を増やした他，オスの配偶行動を高め，メスの卵成熟を早め，共食い傾向を高めた。栄養素欠乏実験との結果と比較すると，これらはエネルギー不足とは関連せず，栄養素バランスの結果であった。

27.2.3. 特別な栄養素の添加の効果

タンパク質と脂質が捕食行動や生活史にもたらす効果について考察してみよう。ショウジョウバエを飼育する培地に複数のアミノ酸を添加し，単一のアミノ酸メチオニン，あるいは脂肪酸＋コレステロールを添加した場合にそれぞれがコモリグモの一種 *Pardosa amentata* の生存や成長を高めた。複数のビタミンは効果が無かった。円網のコガネグモの一種 *Argiope keyserlingi* はタンパク質の添加で成長とかくれ帯に増加が見られた (Blamires et al. 2009)。脂質とタンパク質の割合を変えた実験では，タンパク質量と成長に正の相関がみられた (Jensen et al. 2011)。Salmon et al. (2008, 2011)は脂質が（タンパク質無添加），ムレイワガネグモの一種 *Stegodyphus lineatus* が成体になる発育を促進することを発見した。タンパク質の添加はムレイワガネグモの母食いで幼体生存を高めた。

27.3. クモの栄養バランス

栄養素欠乏が行動的・生理的にもたらす負の効果は栄養素自己選択の進化を進める淘汰圧になる。最適採餌の栄養仮説では，いわゆる「geometric framework」が公式化されている (Simpson et al. 2004)。T は目標となる栄養総量 (Total) である。予め高脂質な餌 HL (High-Lipid) を与えられた捕食者は，高タンパクな餌 HP (High-Protein) に向う傾向がある。また高タンパクな餌 HP を与えられた捕食者は高脂質な餌 HL に向う。コモリグモの一種 *Pardosa prativaga* で見られた。不足な栄養素を補償するメカニズムは，クモの長期間にわたるバランスの欠いた食事を成分的に十分に調節できるものではない。体の成分の付随的变化が起こる。コモリグモの一種の場合，L:P 比が最適なのは 0.25 付近（脂質が 0.25，タンパク質が 0.75）で，そこから離れると成長減退が起こる。特に高脂質では頭胸部長が小さくなるので食事量が同じだと高脂質食のクモは肥満になる。行動的・生理的影響も顕著である。

27.3.1. 栄養バランスと生活史

クモの生活史は，ある種は他より早く成長するが，別の種は同調的に発育し，固定したサイクルを示す。また別の種は生活史間隔をフレキシブルにしている。個体群はさまざまな段階の幼体から構成されている。このような差異は種の栄養要求に影響する。幼体の成長はタンパク質を高獲得したことを意味する。餌が取れるかどうかが発育を決める。Jensen ら (2011) は成長速度の異なるコモリグモの 2 種を比較した。その結果，ゆっくり成長しフレキシブルな生活史をもつ *P.prativaga* が，早く成長し固定した生活史をもつ *P.amentata* よりも L:P 比を調節することができること，L:P 比が消費餌の比にほぼ一致することを明らかにした。固定された生活史は栄養素依存の成長に関係があり，高タンパク食で促進されたのに対し，フレキシブルな生活史の種の成長は餌の栄養素に依存しないことも分かった

27.3.2. 飢餓と栄養不全の効果

飢餓と栄養素不全はクモのストレスフルな状態である。行動や網構造など多様な観点からの実験がなされてきた。タイリクキレアミグモでは円網サイズが食事制限下では増大し，低品質の餌では縦糸が減少することが知られている (Mayntz et al. 2009)。生活史変数にも影響する（発育期間が長引く，成体重量が減るなど）。栄養バランスを欠いたクモはアブラムシのような毒餌も見過ごさない傾向になり，飢えたクモでは必ず捕食した。驚い

たことに、すべての研究はこれら二つの要因には相互作用の証拠がないことを示している。つまり飢餓と栄養不全の効果は独立なのだ。

体状態指標 (BCI=body condition index。 <この計算方法は書かれていない>) が動物の食事状態の特性、特に脂質貯蔵を表すために考案された。コモリグモで BCI は栄養バランスの悪さに影響されないことが分かった。体重を減少させることなくクモの体の成分を変更させるのだ。BCI は栄養不全ではなく餌不足を表すのに適していると結論できる (Lomborg & Toft, 2009)。捕食者の体の状態が BCI と正の相関があるときは食事のバランスがとれたものであり、負の相関があるときにはバランスが悪く、動物は肥満する <BCI の定義が分からないのでどうということか分からない>。不幸なことに、私たちは野外の個体が栄養的にバランスの悪い状態なのかどうかを表現する簡単な方法を持たない。

27.4. クモの栄養と生態網

栄養要求はクモの群集生態学の観点と密接な関係がある。特に食物網と餌個体群の野外調節の点において。クモは豊富にある低品質の餌に対して特別な嫌悪を発達させている様だ (Toft & Wise 1999) が、餌メニューからこれら低品質な餌が完全になくなるわけではないだろうし、それに対する嫌悪も長続きしない。

クモは広く多様な餌リストを維持している。栄養的に不適切な餌だからといって、代替できるものではないからだ。クモも含めて捕食者は植物食者よりも窒素量が多い。化学量論からは、野外の捕食者は窒素によって制限されており、共食いの頻度や捕食者間のギルド内捕食は、高い窒素要求に対する応答の結果、進化したと考察されている。この仮説を直接検討することは出来ない。一般に適した証拠としては、高タンパク餌を与えられたクモのふるまい (パフォーマンス) が高まることだろう。しかし、幾何枠組理論は L : P 比が中間的なときに最適なピークであると予想している。

食事中のタンパク質量があまり多いと、ふるまい (performance) が低下するのだ。このことはオサムシでも分かっていたが、クモも同様であると予想されている。高タンパクのハエを補償的に過剰に消化するとそのことが示される。性的共喰いの間のオスからの栄養素抽出を、高タンパク質のハエを補償的に過剰に消化させて、正常なコオロギ餌 (高脂質の餌) の場合とを比べると (Wilder & Rypstra 2009), 低く限定されたように思われた。餌の栄養素成分はクモ自身の栄養バランスへの影響を通して、クモの振る舞いに影響する。特に栄養バランスが脂質に偏ると、バランスの悪い餌を消費する能力も低下する。コモリグモとショウジョウバエの関係で、Bressendorff & Toft (2011) が発見したことは、餌が最適栄養成分に近い時、正常型 2 の関数的反応 (a normal type 2 functional response。 <どういう反応かが分からない>) だった。餌のバランスが悪い場合には、これはドーム型の反応になった (すなわち、高い餌密度は殺虫率 (killing rate) を減らした)。興味深いことに、春のテストではドーム型の反応が見られた、春はハエの L : P 比は高い。晩秋には L : P 比は低くなる。これは休眠前のクモの高脂質要求を反映している。繁殖前は高タンパク要求である。餌種の個体数を減少させる能力は餌の栄養バランスが悪くなると低下する。

多くの実験室飼育の餌は最適培地で飼われていたとしても、不完全であることに注意が必要である。実験室から得られた餌の質の情報は重要な食物網への捕食者の関わりを予想するのにどの程度貢献するものなのだろうか。私たちが期待するのは、他のすべてが等しくても、高品質な餌が低品質な餌よりも積極的に狩られるほど、クモの高品質な餌へのインパクトが強まるということである。

Wise (2004) はコモリグモ *Schizocosa* の個体数を操作してトビムシの一群がクモの除去に対して正の反応をすることを発見した <クモ除去で数が増えるということ>。これらのトビムシは *Schizocosa* の餌として栄養的に完全であった。対照的に、捕食者は効果的な化学防衛を備えて殺虫率の低い餌種に対してはプアな制御者だと考察されている。しかしながら、いくつかの研究が示すところでは、クモを含むジェネラリストな捕食者はアブラムシに対してしばしば効果的である。たとえ餌が低品質な食物であっても餌個体数の減少が有効な可能性があ

る。

[コメント] Shawn M. Wilder, 2011. Spider Nutrition を東京クモゼミ 211 号に報告している。また, Greenstone 1979 は東京クモゼミ 18 号に報告していた。小原嘉明『入門・動物の行動』(岩波書店)に栄養が最適化するように摂食するクモもいることが記されていた。グリーンストーンの論文の要約を 18 号から再掲しよう。

カリフォルニアはソノマ・カントリーのペタルマ沼地では, 小形(50mg 以下)のコモリグモ *Pardosa ramulosa* (McCook) の日常の<食料>の 80%は 3 種の水辺の昆虫, つまり *Ephydora riparia* (ミギワバ工科の一種), *Trichocorixa reticulata* (ミズムシ科の一種), *Aedes dorsalis* (セスジヤブカ) で占められている。この 3 種をある組み合わせで混ぜ食いつているのか, それともただ無関係に(それぞれ独立に)食べているのか, クモの胃内容を免疫学的方法により分析した。クモは 1 頭づつ 3 種の餌それぞれを食べているか食べていないかによって 2×2×2 分割表の 8 ワクのひとつに割り当てられた。独立性の検定の為の統計的方法はソーカル&ロルフ『生物統計学』(共立出版) 368 ページから引用した。結果は大部分のサンプルの「T×E(ミズムシとミギワバ工)」異種混食であった。これらのデータは「混ぜ食い dietary mixing」を示していた。クモと 3 種の餌の必須アミノ酸を調べて, 異なった日時, 場所の個体群で胃内容を調べた 13 のサンプルの平均食事各々と最適状態の間の等しさの度合をベクトルの点乗積(dot product)で表し, シータ値の大きさを比較する。すると 3 種の餌を採った方が, より最適状態に近いことが示された。「当時のコメント」餌の発消長との関連はどうか(加藤輝)。著者の別論文では, そのデータもある。それによると, 餌は 3 種とも豊富であった(池田)。繁殖している種ではそれ自体が適応の結果であるから, 採餌の結果が最適状態に近いことはむしろ自然なことである(加藤輝)。この場合はサンプルがメス成体だが, 幼体ではクモの体の組成は異なるだろう(板倉)。このようなアプローチのアイデアは栄養学の理論を外挿したのだろう。クモの栄養学のことを言えば, 産卵のために必要な物質は存在すると思う。ジョロウグモが成長すると出す黄色の糸は虫の誘引物であると言われるが, クモ自身の体内の条件もあろう(加藤輝)。花粉食いの話でも花粉だけでは脱皮しない(新海明)。餌の量を主に扱っている人からいわせれば, 量をじゅうぶん取ればバランスがとれているというだろう(加藤輝)。シカのナトリウム・カリウム摂取で同様の例がある(佐藤幸子)。シカの例は『入門・動物の行動』にも出ていた(池田)。

+++++

Korenko, S., K. Hamouzova and S. Pekar, 2014. Trophic niche and predatory behavior of the goblin spider *Triaeris stenaspis* (Oonopidae); a springtail specialist? *Journal of Arachnology*, 42:74-78. 池田報告。ゴブリン(小鬼)タマゴグモはヨーロッパの温室に移入したクモである。私たちは本種の栄養段階ニッチと捕獲行動を調査した。温室内ではトビムシ, アブラムシ, 他のクモが餌となりそうであったので, 実験室で 10 種を餌として与えたところ, 3 種のみ捕獲した。第一はトビムシだった。稀に採るのはシロアリとコオロギ。完全に拒否する虫は甲虫, 蟻, アブラムシ, アザミウマ, ハエ, クモ, ダニだった。クモは網を張らずつかみ取りをする。餌捕獲効率はトビムシのサイズとともに低下した。大きなトビムシを捕獲するときは 3 回以上かみついた。大きなトビムシは背中にクモが接触すると跳躍によって身を守ろうとする。私たちの研究はコオニタマゴグモがトビムシに特殊化した捕食者であるという仮説を支持した。

+++++

日経サイエンス編集部, 2014. 愛するか, それとも食うか。一部のコモリグモのメスは交尾よりも食事を優先する。日経サイエンス, 2014 年 6 月号: 22-23. 池田報告。なぜ性的共食いが起こるのか? メスが求愛オスをすべて食べてしまったら, 子孫が残せない。それなのになぜ性的共食いのようなりスキーな行動を取るのだろうか。一つの仮説はメスは条件の良いオスを選択するというもの。別の仮説は「攻撃性スピルオーバー仮説」で, 捕食本能が強いメスではそれが求愛相手に対するスピルオーバー(飛び火)になるというもの。この仮説では交尾相手に適したオスも食べてしまう結果となる。スペインの乾燥地試験場の研究チームのラバナダ=ブエノらは

ヒスパニックコモリグモ *Lycosa hispanica* を用いて、まず飽食条件で育てたメス幼体で成体になる早さに違いが生じることを確認した。個体によって餌に対する貪欲さが異なった。次に成体メスにオスを接近させる実験を行った。オスを捕食したメスには別のオスを与える。その<結果>大半は質の良いオスと交尾し、悪いオスを食べてしまったが、与えられたオスをつねに食い殺してしまう攻撃的なメスが少数なからずいた。非常に攻撃的なメスは大きくて健康的なオスも貧弱なオスもともに殺してしまう。成長も特に早く、餌に対してももっとも攻撃的なメスだった。「餌への貪欲さとオスに対する攻撃性は相関していた」。この結果はメスが交尾相手のオスを食べるかどうかはメスの個性によることを示す証拠となる。

[コメント] この日経サイエンスの「STAP 細胞は存在するのか」の解説文は秀逸(池田)

+++++

Hiroki Oguri, Tomohiro Yoshida, Akihiro Nakamura, Masashi Soga and Noki Hijii, 2014. Vertical Stratification of spider assemblages in two conifer plantations in central Japan. J. Arachnology, 42:34-43. 池田報告。日本中部(愛知県)の二種(スギ林, カラマツ林)の針葉樹林におけるクモ群集の垂直階層構造(林冠の上層と下層, 林床)。林冠の上層と下層のクモ群集はどちらの森林でも有意に異なっていた。林冠と林床の間の群集は二種の森林の間で有意に異なっていた。徘徊性と円網種はスギの林冠に優占し, 林床には space-web builders(空間造網性クモ)が優占した。カラマツ林では, 徘徊性クモが林冠と林床の両方で優占していた。スギ林のような常緑林とカラマツのような落葉林でのクモ群集の違いは資源の質の違いといった要因に依るものと思われる。

[コメント] 造網性がスギ林冠にいてカラマツ林にいないのは, スギ枝は堅牢だが, カラマツ枝は脆弱であるからだろう。ヒノキ林はカラマツ林に近い(安藤)。付表を見ると, コミナミツヤハエトリがスギ林冠の上層と下層でかなりの数が採集されている(池田)。space-web builders(空間造網性クモ)とはあまり聞かない分類だが, 論文の付表を見ると, 不規則網を張るヒメグモ, タナグモ, ハグモ, サラグモなどが分類されている。ヒメグモ科でもイソウロウグモやミジグモなどは徘徊性として扱われている(池田)。

+++++

谷川明男, 2014. アフリカの砂漠に住むアシダカグモの生態. 谷川報告。イエガー氏がアシダカグモを記載した論文に砂漠の地面に縦穴を掘って住む種や, 戸蓋を作る種, 地中巣を作る種, 前転回転をして逃走する種などがあつた。

+++++

須黒達巳, 2014. 最近気になっているハエトリ。須黒報告。通常ヨダンハエトリのオスは触肢背面に白い毛を持つが, 韓国産・愛知県産・佐渡島産のヨダンは黒い。キレワハエトリの鹿児島産は腹部背面に金色の毛を多く持つが, つくば産は金色が少ない。

+++++

Ana L. Llandres, Florent Figon, Jean-Philippe Christides, Nicole Mandon and Jerome Casa. 2013. Environmental and hormonal factors controlling reversible color change in crab spiders. J. Exp. Biol., 216: 3886-3895. 本多報告。ヨーロッパアズチグモ *Thomisus onustus* は白色から黄色へ腹部体色を変化させるクモである。体色変化に脱皮ホルモンがどう関わっているかを検証した。実験にあたっては色を標準化する必要がある。波長 400nm 以上で反射率が高まる白色系, 500nm 以上で高まる黄色系と分けることが出来, さらに波長に伴う反射率から色指数を決めることが出来, その色指数を用いて体色変化の程度を表すことが出来る。飼育で白化したクモを黄色い背景に置くと太陽光線下では黄色に, 白い背景では白色に変わる。しかし, 人工照明下では白いままであつた。しかし, 脱皮ホルモンを注射するとやや黄色に変化した。ただし, この黄変は 3 日目までしか続かず, 6 日目には白に戻つた。体色変化には昆虫と同様, 脱皮ホルモンは無関係ではないが, ホルモンの効果は

永続的なものではないと考えられた。

[コメント] 材料はどこ国のアズチグモだろうか(池田)。スペインの種(本多)。ヨーロッパのアズチグモはUV反射が体色に影響しないという。UV反射に影響するのは日本、インド、オーストラリアの種類。この実験は可視光領域で行われているが、太陽光がないと黄変しないことからみると、UVの影響も無視できないのかもしれない(池田)。

+++++

輿石紗代子, 2014. 渡良瀬遊水地で採集したクモ。輿石報告。大菩薩峠で石の下で卵をガードしていたフクログモは林俊夫氏によるとミギワフクログモやトビイロフクログモに類似の別種のメス。このメスはガードしていた卵を食べてしまった。

+++++

安藤昭久, 2014, ハタケグモいろいろ。安藤報告。未記載および不明確な種が4種ある。タロウヤマハタケグモはヨーロッパの *Hahnianova* に同定されている。オスの触肢膝節の突起に変異がある。この突起は観察しにくい位置にあり、触肢を壊さないと観察できないが微小なため他の箇所も壊してしまう危険度が大きい。

ヒトツブハタケグモ *Hahnianova laodiana* は卵囊1個に卵1個。体長1.1~1.2mm。大木直下の林床に生息。八王子市上川, 伊豆大島, 水戸で採集。

目に色素がないため目なしに見えるムジナ? ハタケグモ。北海道知内川でメスのみ採集。

他に伊豆大島, 横浜都築中央公園にて 3 1 を採集した照葉樹林の林床に住む未記載種がいる。