

ヒメグモのオス間闘争

池田 博明

Hiroyoshi IKEDA. The male combat of Japanese little orange cobweb spider with black stockings, *Achaearanea japonica* (Therididae)

要約 ABSTRACT

筆者は1990年7月13日から8月6日にかけて、神奈川県小田原市南町の小田原城内高等学校敷地内において、ヒメグモのオス間闘争に関する観察および実験を行ない、オス成体がメス亜成体の網に侵入し、同居し、メスの網に侵入する他のオスと脚を打ちあう等の闘争をしてメスをガードすることを確認した。また、オス間闘争においては、オスの先住効果はなく、サイズの大きいオスが勝者となること、勝ったオスは闘争後に必ずメスに求愛行動を行うことを発見した。野外で適当に採集したオス同士を戦わせた結果は、オスのサイズ差と闘争時間には有意な関係は見られなかったが、個々のオスの闘争の履歴が不明なため、詳しい考察はしなかった。

I. はじめに INTRODUCTION

メスを争うオスの闘争でよく知られているのは、ハエトリグモである (Crane 1949) が、造網性クモ類でもメスを争うオスの闘争が見られ、特にアメリカジョロウグモでは、性選択の観点からよく研究されていた (Christenson & Goist 1979)。また、生物のとり ESS (Evolutionarily Stable Strategy: 進化的安定戦略) やゲーム理論、精子競争の観点からも研究があった (Austad 1983, Austad 1984, Toft 1989, 粕谷 1990)。昆虫の繁殖戦略の総説も参考になる (Thornhill & Alcock 1983) が、この本は翻訳されていない。

日本産のクモでは、ハエトリグモで誇示行動の報文が若干あり (井伊 1972, 1973, 1976, 花井・川口 2008)、造網性クモ類ではクサグモやジョロウグモでの研究が知られている

(Masumoto 1991, Miyashita 1993, 1994)。他のクモでは、交尾前ガードやオス間闘争の短報はあるものの (中山ら 1991, 池田 1991b)、ほとんど報告されていなかった。1992年に筆者は当時のクモの配偶行動の研究に関する紹介文を書いたが (池田 1992)、その後、海外では交尾後のメスの“隠された”戦略の重要性 (Eberhard 1996) や、動物の信号の進化 (Maynard Smith & Harper 2003) といった刺激的な観点が議論され、交尾における雌雄の利害の対立が形態や行動を進化させる過程がホットな研究課題となっているが、日本産クモ類では、この方面のめばしい研究は発表されていないようだし、以下の本稿でも交尾後の戦略や信号の進化の観点は考慮していない。

筆者はヒメグモで、1990年にオス間闘争を集中的に調査した。ヒメグモ (またはニホンヒメグモ) *Achaearanea japonica* は、神奈川県小田原市では、成体オスが7月からメスの最終脱

皮直前の網に侵入し始める。ほぼ1ヶ月半ほどメスの網へのオスの同居が観察される。同居するオスはメスを他のオスからガードしていて、そのことは人為的に他のオスを侵入させることで、オス同士のはげしい闘争を観察できることから、明らかである。

このようなオスのメス亜成体の交尾前ガード、オス間闘争はジョロウグモで調査された結果と類似しているが、ヒメグモの利点は狭い範囲に多くの個体数が生息していることである。しかもクモが小さいので、データの収集に場所を取らない。今回の調査は学校の敷地内で、主に夜間行なったが、オスの闘争の実験は7月13日から18日に集中して行って、短時間で十分なデータを得ることができた。

これらの結果を筆者は、1990年に箱根で行なわれた日本蜘蛛学会第22回大会にて口頭発表した(池田 1991a)が、その後、論文発表をしていなかった。ここにその概要をまとめて報告する。

II. 方法 METHODS

調査地は神奈川県小田原市南町の神奈川県立小田原城内高等学校の敷地内である。1989年の調査地の状況は別報した(池田 1990)。1990年は1989年の調査地・サンゴジュの生垣のほか、裏門付近のウバメガシの生垣、グラウンドに面したマサキの生垣のヒメグモも調査した。なお、小田原城内高校はその後、小田原高校と統合され、2009年現在、この校舎は使用されていない。生垣もすべて取り払われてしまっている。

1990年7月13日から7月24日まで行なったオス間闘争の調査では、闘争に使用したオスは管びんに入れ、CO₂で麻酔した後、双眼実体顕微鏡に設置した接眼マイクロメーターで、右第1脚の膝節と脛節を合わせた長さを測定した。この部分は麻酔されて脚を折り曲げた個体の上面に必ず来るので、外から迅速に正確に計測することができる。この長さは頭胸部幅(背甲幅)や左第1脚脛節長と強く相関しており(後述する)、この長さが長いほど闘争の勝者となった。ここでは仮にこれを「アーム・インデックス(Arm Index)」と呼んでおこう。測定を終えたオスは野外へ戻した。ただし、右第1脚のアーム・インデックスが、頭胸部幅や左脛節長と相関することを調査した個体は液浸標本とした。

III. 結果 RESULTS

(1) オスの威嚇誇示行動の段階 The sequences of male agonistic behavior

メス亜成体の網上でのオス間闘争は先住者(resident)と侵入者(intruder)の間で次のように進化した。

- i) 相手を認知し定位する(orientation)。
- ii) おたがいに接近(approach)しながらジャーキング(jerking: 手元の糸をぐいと引く行動)する。
- iii) 第1脚を振りながら上げる(leg extension with shaking)。その後、通常はすぐに次の打ち合わせる行動に進むが、直接打ち合わずに分かれる例があった。
- iv) 第1脚を直接打ち合わせる(beating)。
- v) 組み打ち(grappling)。

vi) 一方が逃走 (escape) して敗者 (loser) となり, 勝者 (winner) がメスの近くに残り決着する.

vii) 勝者はほとんど亜成体メスに求愛行動 (courtship) を行なう. しかし, メスは亜成体であるため, オスは拒否されて元の位置に戻る.

このようなオス同士の闘争は, コガネヒメグモやシロブチサラグモ, アシナガサラグモのオス同士でも観察できる (池田 1991b). また, アメリカジョロウグモで判明しているのと同様, 複数のオスが同居している場合, メスの近くにいる中心オスが闘争の勝者で, 離れたところに位置する周辺オスが敗者である. 3頭以上のオスが同居する場合は, 強い順番にメスに近い場所に位置する. 求愛と交尾については後述する.

(2) オスの闘争の勝者はサイズの大きい個体である The large male always win

7月13日から18日まで闘争実験に供した21組のうち, 勝者となったのが先住者か, 侵入者かをみると, 先住者9に対し, 侵入者12で差はなかった. さらにアーム・インデックスの大きさが勝敗にどう関わっているかどうかを分析したところ, 先住・侵入に関わらず, アーム・インデックスの大きいほうが勝つことが, 明らかになった (表1). 一例だけ先住の小形オスが勝った例があるが, この対ではオス同士は糸を引き合っただけで実際に脚の打ち合いなどの接触はしておらず, 侵入オスが相手の力量を誤って判断した結果であろう.

(3) オスのサイズ分布 The size variation of males in fields

実験に供したオスが特定のサイズに偏っていないかどうか, 7月20日に調査地内でランダムにサンプリングしたオスのサイズと比較した. その結果は, 実験オス個体群のサイズと自然オス個体群のサイズの平均と標準偏差はほぼ一致した. 実験オス個体群と自然オス個体群のサイズ差も統計的に有意ではなかった (U検定で $P > 0.05$).

実験に供したオスはサイズを測定した後で野外にもどしているため, 同じオスを繰り返し使っている可能性がある. 異なる日にそれ以前の日と同じサイズのオスを使った場合のデータを除いて補正すると, 実験補正オス個体群の平均は, やや高くなった. しかし, 検定すると, 実験オス個体群と実験補正オス個体群のサイズ差は有意ではなかった (U検定で $P > 0.05$).

表1 勝ちオスの特徴

	大形	小形
侵入	12	0
先住	8	1

表2 オスのサイズ分布

	アーム・インデックス (平均 \pm 標準偏差, mm)	個体数	調査日
実験	1.32 \pm 0.176	51	7月13~18日
自然	1.32 \pm 0.218	33	7月20日
実験補正	1.37 \pm 0.110	33	7月13~18日

アーム・インデックスがヒメグモの体のほかの部分のサイズと相関しているかどうかを、7月20日に野外個体群で調査した ($n = 20$)。オス 20 頭の右第 1 脚アーム・インデックス、左第 1 脚脛節長、頭胸部幅をそれぞれ測定し、エクセル関数により相関分析を行なったところ、アーム・インデックスと脛節、アーム・インデックスと頭胸部幅ともに高い相関が得られた。決定係数はそれぞれ 0.92 および 0.86、誤差分散が 0.021 および 0.027 であった。回帰直線の回帰式は、アーム・インデックスを X (mm)、脛節長を Y_L (mm)、頭胸部幅を Y_W (mm) とすると、 $Y_L = 0.671 X - 0.0014$ 、及び $Y_W = 0.554 X + 0.0954$ と算出された。この回帰式を用いて実験補正群のオスのアーム・インデックスの平均から背甲幅を求めると、0.85 mm となる。

(4) 闘争するオスのサイズ差と闘争時間 The combat time of the male

サラグモの一種 *Frontinella pyramitela* の場合には、オスのサイズ差が小さいほど闘争のレベルは進み、闘争時間は長引く結果が得られている (Austad 1983: 粕谷 (1990) に略述されている)。ヒメグモの場合はどうだろうか。サイズ差が著しく大きい場合には、双方がジャークした段階で、小さいオスが退散した (アーム・インデックスが 1.47 mm 対 1.10 mm そして 1.37 mm 対 0.81 mm の二例)。一例だけサイズの大きいオスが退散したことがあったが、その際にはこの糸引き段階だった (1.42 mm 対 1.67 mm)。

ここで闘争時間として測定しているのはクモが脚を振り始めてから打ち合わせて組み打ちになり、離れるまでの時間 (秒数) である。組み打ちになることはそれほど例がないので、ほとんどが脚を振り、打ち合わせている時間である。

実験開始時刻は、平日の場合は勤務を終えてから 20 時ごろ、土曜日は 14 時 30 分、日曜日は 10 時だった。実験開始前のオスの闘争履歴は、不明である。オスに負けグセがつくことを考慮すると、実際の闘争時間は過少評価になっている可能性がある。また調査対象としたオスがガードしているメスはすべて亜成体であった。結果は表 3 に示した。

結果は、平均値と標準偏差をみれば明らかなように、闘争時間にはかなりバラつきが大きかった。サイズ差と闘争時間の間にも有意な関連は無かった。平均値を比較すると、サイズが平均より大きいオスが敗者となったときの闘争時間の 17.9 秒が目立って短いように見える。しかし敗者の二つの群の間には、U 検定で有意な差はなかった ($P > 0.05$)。

それぞれのオスの闘争履歴がわからない状態で、これ以上の考察は無益である。結果を報ずるにとどめたい。

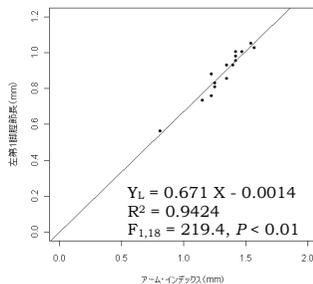


図 1 アーム・インデックスと脛節長の関係

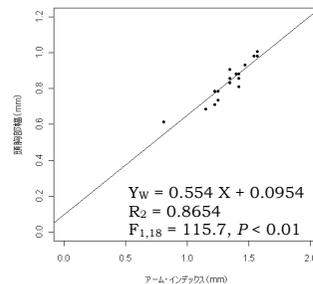


図 2 アーム・インデックスと頭胸部幅の関係

表3 オスのサイズと闘争時間

グループ	闘争時間		実験数
	(平均 ± 標準偏差, 秒)		
全頭	30.1 ± 21.6		19 ー
A: 平均より上の勝者オス	30.0 ± 19.4		12 AとBの闘争時間に
B: 平均以下の勝者オス	30.4 ± 29.6		7 有意差なし ($P > 0.05$)
C: 平均より上の敗者オス	17.9 ± 21.0		4 CとDの闘争時間に
D: 平均以下の敗者オス	33.4 ± 22.3		15 有意差なし ($P > 0.05$)

(5) オスの求愛行動は猪突猛進型である The Direct Courtship

オス同士の闘争の結果、勝者となったオスはメスに求愛するので、求愛行動を観察するのは容易である。ヒメグモ類やサラグモ類の求愛行動はオスがやみくもにメスに糸を引きながら接近し、脚などに触わりながら体を寄せていくタイプが多く、ヒメグモもその例にもれない。求愛行動および交尾行動は既に報じた(池田 1989)。野外だけでなく、実験室内の管びん内でも求愛や交尾行動を観察することができる。管びん内で1990年7月18日に最終脱皮をした処女メスの網に、8月2日10時、外からオスを入れたところ、2度挿入交尾し、その後、オスはメスの網に同居した。さらに10時15分に3度めの挿入、続いて4度めの挿入も行なった。

既交尾メスに対する求愛と交尾も既に報じた(池田 1989)が、1990年に成体メスが2頭同居する網で交尾を確認したので報じる。1990年7月28日10時、網の中央に葉を吊り、卵のうを2個持った成体メスの網に中心オスと周辺メス(成体)が同居していた。そこへ別の網の成体オスを侵入させたところ、このオスは周辺メスに2、3度求愛し、拒否された後、挿入交尾に成功した。その後、侵入オスはメスの周囲で活発に動いたものの、卵のうを守るメスと中心オスはまったく反応しなかった。なお筆者はクモに交接行動という特殊な用語を使用するのは不相当と考えているので、交尾行動と表現している。

IV. 考察 DISCUSSION

ヒメグモの神奈川県における生活史は2003年以降の調査で、ほぼ明らかになった(石本ら 2005, 石本ら 2008)。千国(1941)にある、ヒメグモは年1化で夏に繁殖し、出のう分散し、幼体で越冬する。ヒメグモが卵で越冬し4月に孵化するという判断は誤りで、千国自身が後に正しく訂正している(千国 1983)。越冬した幼体は4月まで成長しない。

ヒメグモは5月から造網・捕食して成長し、オスは6月末から7月にメスよりも早く成熟する。成熟したオスは網を張らずにメスの網に同居し、メスの最終脱皮を待つ。成体オスは7月上旬はメスの網に一様分布するが、その後、ランダム分布を経て7月下旬には集中分布をするようになり、8月中旬にはほぼ消失する。メスの産卵は早い個体では7月から観察されるがピークは8月中旬である。ヒメグモのメスは通常複数個の卵のうを作るが、各卵のうの子供と父親の関係は研究されていない。

出のうした幼体は母親が取った餌を食べて育つ。Ito(1985)が報じた母親が子グモに食べられる例は、閉鎖空間での例外的な現象である(石本ら 2005)。約一週間の親と同居の後、子グモは分散していく。分散直前に脱皮するかどうかははっきりしない。脱皮殻を観察できないし、

分散直前と直後の幼体サイズが変わらないのだ。卵のうが複数ある場合の2個め、3個めの出のう幼体に対する母親の世話、貢献度は未調査である。

オスのサイズにはパラつきがあり、メス亜成体の網上での闘争では大型オスが勝者となり、闘争後はメスに求愛することが多く、網の中心近くに位置する。メスの最終脱皮直後に、中心オスは求愛し交尾する。小型オスは敗者となり、網の周辺に位置するが、敗者の同居期間は約1日である(石本ら 2005)。敗者オスのスニーキング行動やメスの後オスとの交尾に関しては、そのような行動の有無も含めて実態は不明である。交尾実験から、メスの複数回交尾は可能と思われる。アメリカジョロウグモでは、最終脱皮後、時間がたつほどオスの交尾が困難となるが、ヒメグモでは未調査である。

池田は1989年7月23日の結果から亜成体メスとガードするオスの間にサイズに関する同系交配(size assortative mating)はないと結論した(池田 1989)。ジョロウグモでも全繁殖期間にわたって同様であった(Miyashita 1994)。ただし、ヒメグモでもジョロウグモでも交尾するペアを直接調査したわけではない。しかし、オスはサイズと無関係に、ランダムにメス亜成体の網に入ってガードしているとしても、野外のオス個体群のサイズが7月より8月に小さいことを考慮すると、繁殖時期の初期と後期の違いというかたちで、サイズ同系交配が起こっている可能性があった。ヒメグモでは、この点を比較できる8月の亜成体メス個体群のサイズ調査をしていなかった。また、メスのサイズと卵サイズ・産卵数の関係や、オスの寿命は未調査である。ヒメグモ類の受精のうは多くの真正クモ類同様、conduit型であり、メスが多回交尾した場合には、オスの精子は混合すると考えられる(Austad 1984)。

謝 辞

文献に関して宮下直氏にお世話になった。原稿に関して東京クモゼミで谷川明男・馬場友希・加藤輝代子氏にご助言いただいた。記して感謝する。

参考文献

- Austad S.N. 1983. A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider, *Frontinella pyramitela*. *Animal Behaviour*, 31: 59-73.
- Austad S.N. Evolution of Sperm Priority Patterns in Spiders. IN Smith R.L. (ed.) 1984. *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press.
- 千国安之輔 1941. 日本アルプス山系の蜘蛛. 信濃教育会南安曇野部会.
- 千国安之輔 1983. クモの一生. 偕成社.
- Christenson T.E. and Goist K.C. 1979. Costs and benefits of male-male competition in the orb-weaving spider, *Nephila clavipes*. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 5: 87-92.
- Crane J. 1949. Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part IV. An analysis of display. *Zoologica*, (34): 159-215.
- Eberhard W.G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press.
- 花井正実・川口美咲 2008. ハエトリグモのオス同士の威嚇誇示行動. IN 神奈川大学広報委員会(編) 未来の科学者との対話 VI. 日刊工業新聞社.
- 井伊伸夫 1972. ハエトリグモの誇示行動(1). アダンソンハエトリ雄の threat display. *Atypus*, 59: 20-25.
- 井伊伸夫 1973. ハエトリグモの誇示行動(2). アダンソンハエトリ雄の mating behavior. *Atypus*, 61: 1-6.
- 井伊伸夫 1976. ハエトリグモの誇示行動(3). アオオビハエトリの種内行動. *Atypus*, (66): 25-29.

- 池田博明 1989. ヒメグモの配偶行動. *Heptathela*, 4(1): 45-50.
- 池田博明 1990. ヒメグモの生活史覚え書き. *Hertathela*, 4(2): 11-16.
- 池田博明 1991a. 日本蜘蛛学会箱根大会に Riechart 教授らを迎えて. 理科部会会報, 25: 46-47.
- 池田博明 1991b. コガネヒメグモのオス間闘争. *Kishidaia*, 61: 1-3.
- 池田博明 1992. クモの配偶行動と糸. 遺伝, 46(8): 32-37.
- 石本 舞・金田愛美・池田博明 2005. ヒメグモの生活史を探る (1) 母親食いは無かった. *Kishidaia*, 88: 35-47.
- 石本 舞・金田愛美・池田博明 2008. ヒメグモの生活史を探る (2) 母親の世話の意義. *Kishidaia*, 93: 27-36.
- Ito C. 1985. Brood-care behavior in *Theridion Japonicum* observed at a laboratory. *Acta arachnologica*, 34: 23-30
- 粕谷英一 1990. 行動生態学入門. 東海大学出版会.
- Masumoto T. 1991. Male's visit to female's webs and female mating receptivity in the spider, *Agelena limbata* (Araneae: Agelenidae). *Journal of Ethology*, 9: 1-7.
- Maynard Smith J. and Harper D. 2003. *Animal Signals*. Oxford Univ. Press.
- Miyashita T. 1993. Male-male competition and mating success in the orb-web spider *Nephila clavata* with reference to temporal factors. *Ecological Research*, 8: 93-102.
- Miyashita T. 1994. Size-related mating and mate guarding in the orb-web spider *Nephila clavata*. *Journal of Insect Behaviour*, 7: 289-296.
- 中山美和・池田博明・稲葉茂代 1991. メガネヤチグモの求愛行動と交尾後ガードの観察. *Atypus*, (98/99): 27-32.
- Thornhill R. and Alcock J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press.
- Toft S. 1989. Mate guarding in two Linyphia species (Araneae: Linyphiidae). *Bulletin of British Arachnological Society*, 8: 33-37.
- 山村則男 1986. 繁殖戦略の数理モデル. 東海大学出版会.
- 米澤勝衛・佐々木義之・今西 茂・藤井宏一 1988. *生物統計学*. 朝倉書店.