

## クモの配偶行動と糸

池田博明

多様な網があるように、クモの行動も多様であり、その行動には糸が大きく関与している。ただし、生活史やその行動生態が調べられた種は一部に限られており、身近な種でも残された課題がたくさんある。造網と捕食はクモの生活史上のあらゆる局面に影響を及ぼすが、本稿ではそれとの関係にはふれず、とくに近年の求愛、交尾、雄間闘争、性選択といった配偶行動に関する話題を中心に、糸との関連で解説した。

### はじめに

ハエトリグモの一種アリグモは、アリのたいへんよく似ているが、見分け方は簡単である。葉から落下するときにはアリグモは必ず糸を引く。

クモは生活史上のさまざまな側面で糸を利用している。卵は糸製の卵囊のうに包まれて保護され、卵囊から出た子グモは糸を引いて集団（まどい）を作る。独立生活を始めるときも、糸を利用して他の場所へ移動する。あるいは、大空へ糸を流し、その浮力を使って空中飛行をする。このような糸を利用したクモの飛行は、外国ではバルーンング、山形県では「雪迎え」と呼ばれて昔から知られていた。

分散したクモは網を張って餌を捕獲する。糸製の住居を作って住む。網を張らない徘徊性はいかいの種類も、移動のときに命綱としてしおり糸を引く。脱皮するときの足場を糸で作る。成体になると雄は精網を作ったり、糸を利用して雌に求愛信号を送ったりする。

このように、クモにとって糸は生活の必需品であるが、本稿では配偶行動に関連した糸利用を中心に、いくつかの具体的な話題を設定して解説をした。

### 1. 求愛行動の形式を分類する

1971年にアメリカのPlatnickは、求愛特性からクモの科の系統関係を大胆に推定した<sup>1)</sup>。彼は雄の求愛誇示を解発する最初の刺激に注目した。雌との直接接触（接触刺激）が解発因となる場合をレベルI、糸の走化性物質（化学刺激）の場合をレベルII、雌の姿（視覚刺激）の場合をレベルIIIとし、レベルIIIをいちばん進化した段階と考えた。たとえば、イトグモ科はレベルI、コモリグモ科やアシナガグモ科はレベルIやII、ヒメグモ科やコガネグモ科はレベルII、ハエトリグモ科はレベルIIIであった（図1）。この大まかな分類だけでは各科の間の系統分析には役立たず、比較検討に使われた種ごとの求愛行動の記載に精粗のバラツキが大きかったこともあって、誰にも納得のいくような説明としては不十分であった。しかし、行動の形質で系統を論じた試みとして注目された。

その後、種ごとの配偶行動がさまざまな観点から研究されるようになって、求愛の形式についても見方が変化した。たとえばハエトリグモである。

### 2. ハエトリグモの求愛における糸利用

ハエトリグモ（以下ハエトリとする）の雄は、雌の前で、前脚を振り上げ、左右にジグザグに動いて

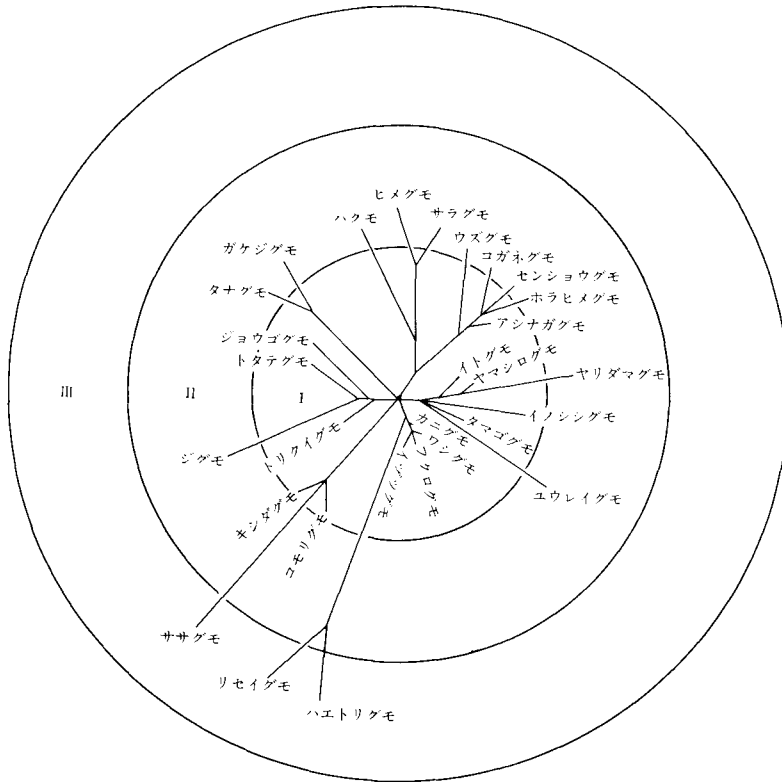


図1 求愛特性から考えられたクモの科の系統関係<sup>1)</sup>。

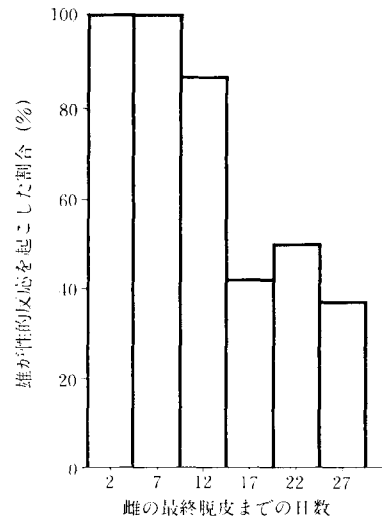


図2 あるハエトリグモが亜成体雌の住居に性的に反応した割合<sup>2)</sup>。雌の最終脱皮に近い住居ほど雄は性的反応をする。住居内の雌は追い出して実験した。

求愛する。このような求愛誘示行動は視覚的なもの (visual display) で、「求愛ダンス」として有名であった (Crane, 1949)。しかし次第に、野外でハエトリの雄はさほど「求愛ダンス」をしていない可能性が出てきたのである。

アメリカの Jackson (現在はニュージーランド) は薄暗い所に造巣するハエトリに注目した。そして、この種では、雄が雌の最終脱皮前に雌の住居のそばに同居し、雌の脱皮直後に糸製の住居を通して求愛信号を送り、交尾してしまうことを発見した。つまり、糸を利用した振動的な求愛方法 (vibratory display) である。大事なことはこのハエトリは求愛ダンスもできるということだ。つまり、雄は状況に応じて求愛方法を変換できる (versality) ののである (Jackson, 1977)<sup>2)</sup>。

Jackson はつぎつぎにいろいろなハエトリで実験

や観察をし、薄暗い所に造巣するハエトリばかりでなく、ほとんどのハエトリが求愛方法を変換できることを示した。それだけではない。たいていのハエトリの雄は同種の亜成体雌の住居を認識でき、雌の脱皮の近いことがわかることを示した (図2)。物質として特定されてはいないものの、何らかのフェロモンがあるのだろうと考えられている<sup>3, 4)</sup>。

脱皮直後の雌は無抵抗である。だとすれば、野外で実際に行なわれているハエトリの求愛は意外にも糸を介した化学的・振動的なもので、成体雌のほとんどは交尾済みなのではないか。もっとも、このことを調べた研究はまだない。

### 3. 野外の交尾時期を調べる

ハエトリに限らず、クモでは野外で雌雄の交尾時期を生活史や個体群動態と関連させた研究は少なか

った。近年になって、精子競争理論やゲーム理論の観点から、国外で注目すべき仕事が出ている<sup>5, 6)</sup>し、国内でも筆者や宮下 直によって研究され始めている。ただし、これらの対象は造網性のサラグモやヒメグモ、ジョロウグモであって、徘徊性の種は含まれていない。また、どの種も雄が雌よりも先に成体になるオス先熟で、雄は亜成体雌の網に侵入して、雌の最終脱皮を待つ。このような雄の行動は「交尾前ガード precopulatory guarding」とみなされる。徘徊性でも同様のガードの事例は数多く<sup>7)</sup>、ここしばらくは、野外での雄の成体出現期と配偶行動、性比に焦点を当てた研究が重要であろう<sup>8)</sup>。また、タナグモ科のクサグモやメガネヤチグモでは脱皮直後の雌は雄を受け入れないことが多いので、これらの種では交尾前ガードとは違った交尾戦略が考えられる<sup>9, 10)</sup>。

ハエトリでも交尾前ガードが一般的で、雄は脱皮直後の処女雌と交尾してしまうとしたら、雌が雄を選ぶことはできない。Darwinの『人間の由来』

(1871)以来、性選択の好例としてあげられてきたハエトリの行動<sup>11)</sup>にも新しい見方が必要かもしれない。

#### 4. 雄間威嚇誇示行動

性選択には「性間選択(雌の選好性)」のほかに「性内選択(雄間闘争)」がある。たとえば、交尾前ガードをしている雄のところに、ほかの雄が侵入してくると闘争が起こる。闘争の程度は雄が雌の価値をどう評価しているかによって異なるし、先住雄が侵入雄かという立場の違いによっても変わるだろう。雌が雄を受け入れる時期や回数によっても雄の戦略は影響を受けるはずである。Austadがサラグモの一種で行なったゲーム理論を検証する見事な実験は、行動生態学の教科書によく引用されている<sup>12, 13)</sup>。

このような雄間闘争(雄間威嚇誇示行動)でも糸は重要な働きをする。ヒメグモの場合、亜成体雌の網上で雄がほかの雄に気がつくのは糸の振動によって、向かい合った雄同士はまず糸の引き合いを

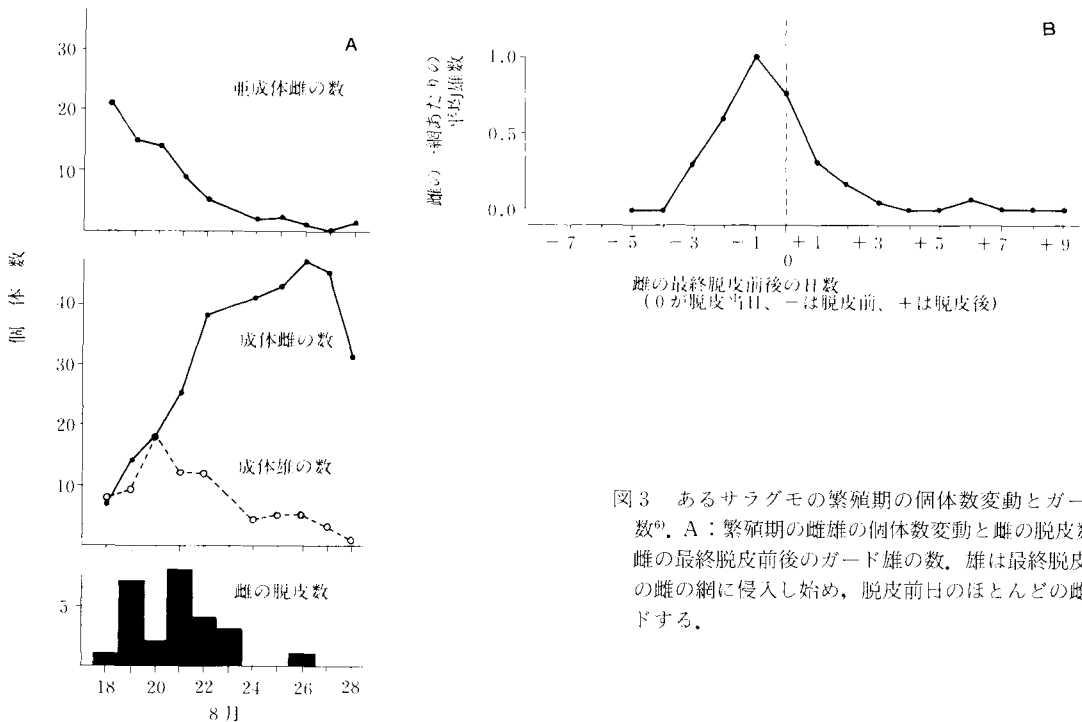
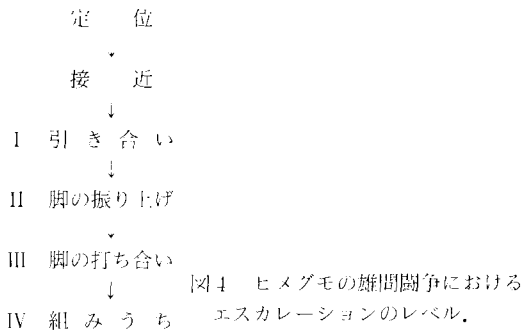


図3 あるサラグモの繁殖期の個体数変動とガード雄の数<sup>6)</sup>。A：繁殖期の雌雄の個体数変動と雌の脱皮数，B：雌の最終脱皮前後のガード雄の数。雄は最終脱皮数日前の雌の網に侵入し始め、脱皮前日のほとんどの雌をガードする。



して相手を威嚇する。もし双方が譲り合わなければ、闘争はつぎの段階に進む。前脚の先端を激しく振る。接近して脚を打ち合わせる。四つに組むといった順序で闘争は次第にエスカレートする (図4)。

ごく普通の場所に生息しているヒメグモで、このような雄間の激しい闘争が起こっていることは、筆者の調査以前には知られていなかった。どんなに注意深く観察していても、自然に雄間の闘争に出会うことは稀である。しかし、人為的に雄を他の網に移して複数の雄を同居させる実験をすることで、闘争を再現することができる。野外で何らかの操作をする、いわば野外実験行動学は、観察しているだけではみえてこない多くの隠された真実を明らかにしてくれる。雄間の闘争ばかりではない。雌間あるいは幼体間の闘争についても再現することができ、ユノハマサラグモ、コシロブチサラグモ、コガネヒメグモで確認しているが、ほかにも多くのクモでたやすく観察できるはずで、教材としての利用効果も大きいと考えられる。

### 5. 闘争直後の求愛と雄のスニーカー

筆者は、ヒメグモの闘争を調べているうちに、いくつ面白いことに気がついた。まず、闘争に勝った雄は、闘争直後に網の中心でじっとしている雌に必ず求愛することである。ヒメグモの求愛行動はいわば猪突猛進型で、雌に向かって糸を手繰りながら、ただ接近していくものだ。このとき雌はまだ垂

成体なので、当然雄の求愛を拒否する。この拒否行動も糸を利用した特別なもので、雄につながる糸を前脚で「グイと引く jerking」動作である。拒否された雄は雌から離れていく。しかし、この雄が別の雄と闘うと、雄は勝負に勝った途端、再び雌に求愛するのである。このような定形的な闘争直後の求愛の例は筆者の知る限り初めてであった。

もう一つは二頭の雄が同居する網に別の雄を侵入させてやったときに、侵入雄と闘う雄が決まっていることである。先の二頭のうち、一方はじっとしたままで、他の雄が闘争している間まったく動かない。この雄のサイズを調べると、闘う雄よりも小さいことがわかった。勝負がほとんど体のサイズで決まることからすると、この動かない雄はそれ以前の闘争で負けた方であるらしい (図5)。この雄はなぜ同居したままなのだろうか。勝者の雄のすきをねらって雌と交尾してしまおうという、いわゆる「スニーカー」なのかもしれない。もっともクモでは精子競争について調べられたすべての例で先雄優先なので、スニーカーが首尾よく目的を遂げる確率はたいへん

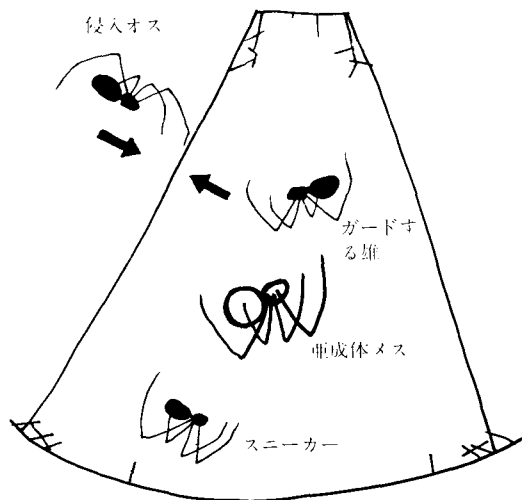


図5 ヒメグモの雌の網に同居する複数雄の関係。外から侵入した雄と闘う雄は決まっており、もう一方の雄 (スニーカー) より大きいことがわかった。小さい雄と雌は闘争の間、じっと動かない。

小さいと思われるが。

闘争中にじっと動かないのは雌も同じである。これらの動かない行動を選択する意志決定の要因には、糸の振動が大きくかかわっているのだろう。

## 6. 求愛信号と攻撃的擬態

クモでは振動による求愛信号の例が多く知られてきた。造網性種の雄は、雌との間に交尾糸を作り、その糸を介して振動を送ったり(図6)、網の面を触肢や前脚、腹部などでリズムカルにたたいて信号を送る。このような求愛信号は種特異的なパターンをもっており、同じ所に住むガケジグモの仲間でも種が異なれば振動が異なっている例などが知られてきた<sup>2)</sup>。その特異的な求愛信号を悪用してしまうのが、センショウグモというクモ食いのクモである。

センショウグモはドヨウグモの雄を追い払った後で、雄の作った交尾糸に乗り、糸をはじいて雌に3時間も求愛信号を送り、交尾糸上に出てきたドヨウグモの雌を捕食してしまったという(Czajka, 1963)。ドヨウグモの求愛信号を行動的に擬態した例として有名で、Platnickも求愛行動の進化の文脈で取りあげている<sup>1)</sup>。

しかし、ポルティアハエトリをはじめとして、捕食に糸を使うハエトリや、餌の動きを擬態した振動で造網性のクモを捕獲するルーア・フィッシングの



図6 ムラクモヒシガタグモの雌に求愛信号を送る雄。雌雄は交尾糸上にある。左の雄は糸を弾いて、右の雌は捕食中。

ような攻撃的擬態の例が増えてくると<sup>11)</sup>、このセンショウグモの例もそう特殊なものとは思えなくなってくる。センショウグモはドヨウグモに限らず、多くの種類のクモの網に侵入し、網の主を捕食するのだが、網への侵入はいつもゆっくりで、虫がかかったときの振動とは異なる振動を作って相手を糸上に誘い出す。

センショウグモにしる、ほかのクモ食いのクモにしる、種特異的な振動を擬態しているのではなく、もっと別の多くのクモに広く採用されている振動を利用しているのではないだろうか。センショウグモが相手を糸上におびき出す振動について、小松敏宏はコガネグモ科やタナグモ科の同種間の網の争奪戦でみられる行動に類似するようだと書いている<sup>14)</sup>。この指摘は長い間忘れられたままだったが、メガネヤチグモの生態観察で示された小松の先見性を考えると<sup>11)</sup>、無視できないものがある。多くの種で糸を介した求愛誘示や威嚇誘示の例が記載されると、一見目的の違った行動の背景にある意外な共通点が浮かびあがってくるかもしれない。

## 7. 糸の重要性について——おわりに代えて

最近になって Jackson は、徘徊性のクモの代表格であるハエトリが、住居の糸を利用して餌捕獲をしている可能性を指摘している。クモの生活にとって、糸はますますその重要性を高めてきているといえよう。

日本にも子育て行動をする亜社会性のクモがいることがわかってきているが<sup>11)</sup>、クモの社会性と糸の関係も重要性を増してきており、欧米では至近要因や究極要因を探る研究が活発である。系統的にはクモに近いものの、繁殖システムの異なる造巣性のハダニとの比較も面白い<sup>15)</sup>。

筆者は日本産のクモの生態報告を種別に整理し直したことがある<sup>16)</sup>。そのとき、驚いたことが二つあった。一つは、ごく普通にいるクモの生態がきちんと

調べられていないことだった。もう一つは、生物学的に重要な事実の発見（たとえば鈴木勝浩によるセスジガケジグモの子育て習性の発見）が、同好会誌の数行の記事として記されており、研究者の注意をまったく引いていないことだった。最近、ガケジグモの習性はフランスで注目を集め、研究が進んでいるが、この件に関して日本の研究者の貢献は皆無である。

材料は身近にたくさんいて、研究課題は多様にある。しかも研究に高価な施設設備が不要で、研究技術は確立されている。にもかかわらず、研究者の層が薄く、研究は大幅な遅れをとっているというのが、現在の日本のクモの生態学、行動学の現状である。

一人でも多くの方が研究に参入して下さればと願っている。

### 参考文献

- 1) Platnick, N.: The evolution of courtship behaviour in spiders. *Bull. Brit. Arach. Soc.*, **2**(3), 40-47 (1971).
- 2) Witt, P. N. and J. S. Rovner (eds.): *Spider Communication*. Princeton Univ. Press (1982).
- 3) Jackson, R. R.: Use of pheromones by males of *Phidippus johnsoni* (Araneae, Salticidae) to detect subadult females that are about to molt. *J. Arachnol.*, **14**, 137-139 (1986).
- 4) Jackson, R. R.: Comparative study of releaser pheromones associated with the silk of jumping spiders (Araneae, Salticidae). *New Zealand J. Zool.*, **14**, 1-10 (1987).
- 5) Austad, S. N.: A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider, *Frontinella pyramitela*. *Anim. Behav.*, **31**, 59-73 (1983).
- 6) Toft, S.: Mate guarding in two *Linyphia* species (Araneae: Linyphiidae). *Bull. Br. arachnol. Soc.*, **8**, 33-37 (1989).
- 7) Jackson, R. R.: Cohabitation of males and juve-

- nile females: a prevalent mating tactic of spiders. *J. Natr. Hist.*, **20**, 1193-1210 (1986).
- 8) 池田博明: クモの性比. *Atypus*, **100**, 32-35 (1992).
- 9) Masumoto, T.: Male's visit to female's webs and female mating receptivity in the spider, *Agelena limbaui* (Araneae: Agelenidae). *J. Ethol.*, **9**, 1-7 (1991).
- 10) 中山美和・池田博明・稲葉茂代: 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 (1991).
- 11) 梅谷猷二・加藤輝代子(編): クモのはなし (I) (II). 技報堂出版 (1989).
- 12) 粕谷英一: 行動生態学入門. 東海大学出版会 (1990).
- 13) クレプス, J. R.・N. B. デイビス: 行動生態学 (第2版). 蒼樹書房 (1990).
- 14) 小松敏宏: センショウグモの習性. *紀州動植物*, **3** (1), 24-26 (1936).
- 15) 斎藤 裕: ハダニの亜社会性. 動物社会における共同と攻撃, 伊藤嘉昭 編, 東海大学出版会 (1992).
- 16) 池田博明: クモ生理生態事典. 著者自刊 (1988).

(いけだひろよし, 神奈川県立青少年センター)

\* \* \*

### 〈訂 正〉

本誌7月号13頁3頁『炭化水素資化性酵母におけるβ酸化系酵素の免疫電子顕微鏡像』において誤りがありました。

図中の略語, ②のOおよび③のE, fは不必要でありましたことを, おわびいたします。

(筆者・編集部)