

クモの色彩と色素

アーサー・ホル （訳及び訳註 池田博明）

本稿は『クモの生態生理学 *Ecophysiology of Spiders*』（1987）に収録された Arthur Holl の *Coloration and Chromes* の翻訳及び訳註である。訳註は〔 〕で示した。クモの生理生態分野は、日本では視覚の研究を除くと、ほとんど例が無いので全文を紹介した。ただし、電子顕微鏡による組織標本写真はトレースして概観を示した。また、参考文献は巻全体で示されているが、本稿に関連するものを抜粋して末尾に挙げた。ホルの論文をもとにして書かれたものに池田博明「クモ界のカメレオン」「派手なクモ、地味なクモ」（『クモのはなしⅠ』技報堂出版、1989）がある。

日本では、動物の体色の意味をわかりやすく紹介した本に、日高敏隆『動物の体色』（東京大学出版会UPバイオロジー、1982）がある。動物の色素に関連する一般書としては藤井良三『色素細胞』（東京大学出版会UPバイオロジー、1976）、松野隆男『エビ・カニはなぜ赤い』（成文堂、2004）があり、総説として梅鉢幸重『動物の色素』（内田老鶴圃、2000）がある。訳註は主に梅鉢を参照して作成した。原論文を理解するために追加した図や写真があり、その旨を註記した。

1 序言

数限りない昆虫の体色の豊富さに比べて、鋏角類の色彩はほとんど多様化していないようである。そのなかでクモと特定のダニは例外的である。特にクモでは、体色の色素と特別なクチクラ構造に基づくその色彩は広範囲である（Millot 1926; Kaston 1948; Crome 1955; Levi and Levi 1968; Stern and Kullmann 1975）。さらに、色彩パターンは腸細胞に貯蔵される白色含有物グアニンで補強される（Millot 1926; Blanke 1972; Seitz 1972）。

クモの色は白、緑、黄色、赤、褐色、黒である。色彩は体全体（前体部、後体部、脚）に一色が分布したり、段階的な影になったり、トタテグモ垂目の多くの種類や普通クモ垂目のあるものでは特にパターンが無かったりする（Levi and Levi 1968）。しかし、大概のクモは主に腹部背面に特殊な色彩パターンを示すし、それは基本的な色彩とともに多少ともコントラストとなる（Kaston 1948; Crome 1955; Levi and Levi 1968）。ハエトリグモや二三の科の種には、虹色や金属光沢の色もある（Kaston 1948; Locket and Millidge 1951）。

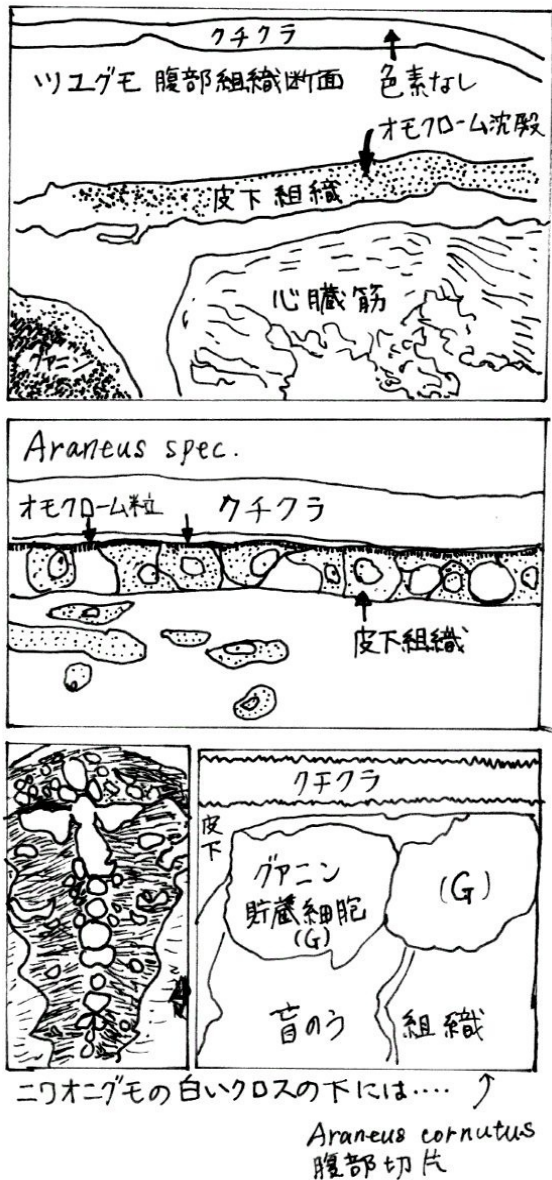
多くのクモ学者がクモの色彩の記載に取り組んできたが、色彩パターンの基礎となる色素の生化学や目の色素機能に属する研究は数えるほどしかなかった（Weigel 1941; Linzen 1967; Vuillaume 1969; Seligy 1969, 1972; Holl and Rudiger 1975; Holl 1986）。

特定の種類の系統学的・遺伝学的色彩変異の研究（Oxford 1976; Blanke 1982）は別として、外被とグアニンが幼体と亜成体の色彩に関連していて、一般に成体の色彩とは違っている（Moles 1916）。さらに、数多くの種類で、オスとメスはサイズや外観が著しく違う（性的二型）だけでなく、色彩も異なる（Gerhardt 1925; Norgaard 1941; Locket and Millidge 1951; Bristowe 1958; Stern and Kullmann 1975）。

動物色素と排出機能との関連は広く解明されてきた（Linzen 1967; Needham 1974, 1978）とはいっても、動物がなぜそんな色をしているのかを進化的に明らかにすることはほとんどできていない。考察が必要な、クモの色彩が関連している分野は、昆虫同様、体温制御、紫外線防御、隠蔽

的擬態や警告的擬態などであろう。

2 色素



ニワオングモの白いクロスの下には…… ↑
Araneus cornutus
腹部切片

他の節足動物、特に昆虫に関しては、既に多くの動物色素化合物の分類が提案されている (Needham 1974, 1978) が、クモの場合、色彩との関連が報告されている化合物は、オモクローム類とビリジン類、グアニン (プリン化合物) だけである (Millot 1926; Seligy 1969, 1972; Seitz 1972; Holl and Rudiger 1975; Holl 1986)。グアニン貯蔵細胞を除き、殻皮下に特別な“色素”細胞は無い。クチクラ、特に後体部 (腹部) のそれはもっとも色彩の淡いところで、クチクラ下の色彩パターンが透して見られる (Cutler and Richardson 1972)。特定の種類の前体部 (頭胸部) の褐色ないし黒色の外観はおそらくクチクラ内皮の殻皮下に含まれる物質 (たぶんベンゾキノン) によるものである。

2の1 オモクローム類

オモクローム類は、何人もの研究者 (Stamm-Mendez and Galarza Basanta 1961; Linzen 1967; Seligy 1969; Vuillaume 1969) が報告しているように蜘蛛綱に一般的な色素である。オモクローム類は、フェノキサジンと考えられるが、その構造と性質のちがいでオマチン、オミジン、オミンに分けられる (Linzen 1967)。

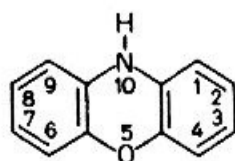
[オマチンはアルカリに弱い低分子で、キサントマチン、ロドマチンなどが知られている。オミン

は高分子化合物で、安定である (藤井 1976)]。

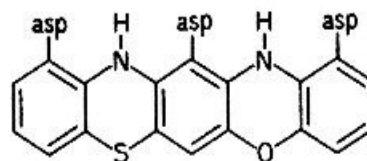
中性の有機溶媒にやや溶解することを別にすれば、オモクローム特有の性質は黄色っぽい酸化型よりも赤色の還元型がより深色性であるということだ。化合物はたいていタンパク質に結合し、膜に被われた粒として細胞内に貯蔵される。通常の技術を基本にして、オモクローム類は 24 種すべて (14 種は普通クモ亜目に所属するクモ) で発見された。特にオレンジ色、赤色、淡褐色の殻皮下の色彩パターンはオマチン類、ほぼキサントマチンの色と関連すると考えられる。暗褐色や黒のパターンはキサントマチンとオミン (未同定) で、特に後者がより優勢であろう。黄色はキヌレニンと 3-ヒドロキシキヌレニンによるものである。すべての化合物は殻皮下細胞の粒状含有物から発見されている (図 A)。驚いたことにメラニンのような色素は無く、これらの種の殻

皮下パターンにはカロテノイドとプテリンがあった。

A



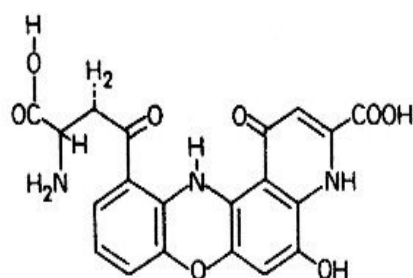
I Phenoxazine



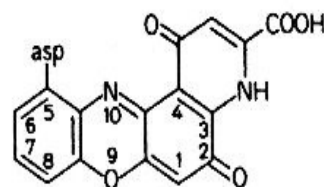
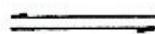
III Ommin A

これはツググモの成体オスでの発見と一致する。ツググモの前体部ははっきりした赤と黄色を持つ。この例では、赤色の皮下パターンは還元型キサントマチンと未同定のオミン。黄色パターンは酸化型キサントマチンとキヌレニン、3-ヒドロキシキヌレニンである (Holl 1986)。

[図は還元型キサントマチンと酸化型キサントマチン]。



IV Di-H-xanthommatin



II Xanthommatin
(Butenandt's numbering)

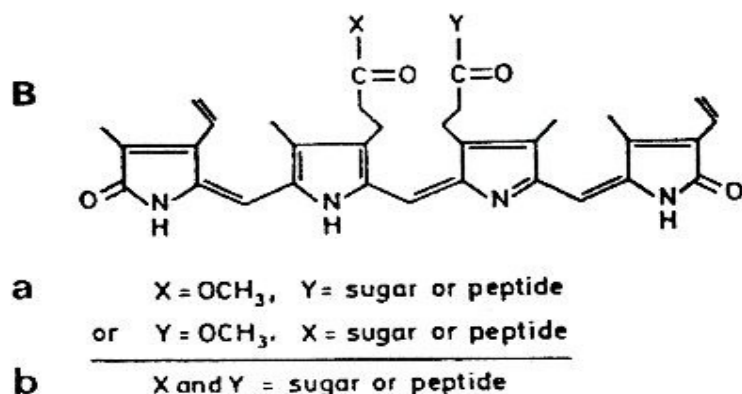
2の2 ビリン類

ビリルン類はピロール系の動物色素で、開環構造は線状のテトラピロールで表される。ポルフィリンと比べると、ビリルン類の反応活性は著しく、多くが可逆的である。一般的には構造がよく知られた無脊椎動物の胆汁化合物はプロトポルフィリン-IX由来と考えられていて、これも後者の分解生産物である (Rudiger 1970)。ビリベルジンIX α型の化合物は緑色か青色に見える。ビリルン類は大抵タンパク質に結合していて、あるものは液体である。

[ポルフィリンはクロロフィルなどの植物色素やヘモグロビンのヘム部分に見られる構造で、ピロール環が四つ結合し、環状になった化合物]

多くの昆虫や甲殻類では一般的だが、胆汁化合物は 1975 年以前は鉈角類では報告されたことがなかった。二つの緑色のビリルン類が同定され、ツググモ *Micromata virescens* のメスの緑色になっていた (Holl and Rudiger 1975)。非加水性分解と化合物の極性の差によって、ビリルンの一種は二重結合が1個、もう1種は二重結合が2個のビリベルジンであることがわかった (図 B)。このような化合物はヒトの胆汁のビルリビンで記述されているだけだった。ミクロマタビリルンは殻皮下と殻皮下組織にあるばかりでなく、血液や卵黄にもあった。卵黄に含まれるミクロマタビ

リンの著しい特徴は温度依存性で可逆的に淡い緑色（29℃以下）から青緑色（29℃以上）にす早く色を変えることで、ビリベルジン色素胞と卵黄タンパク質との特殊な結合に依るものと思われ



た (Holl 1982)。

〔ツググモのオスの色彩と色素を表した図は『クモのはなしⅠ』より。昆虫の体液や皮膚にはビリリン系色素が広く分布している。魚類や鳥類にも見られる〕

2の3 プリン類：グアニン

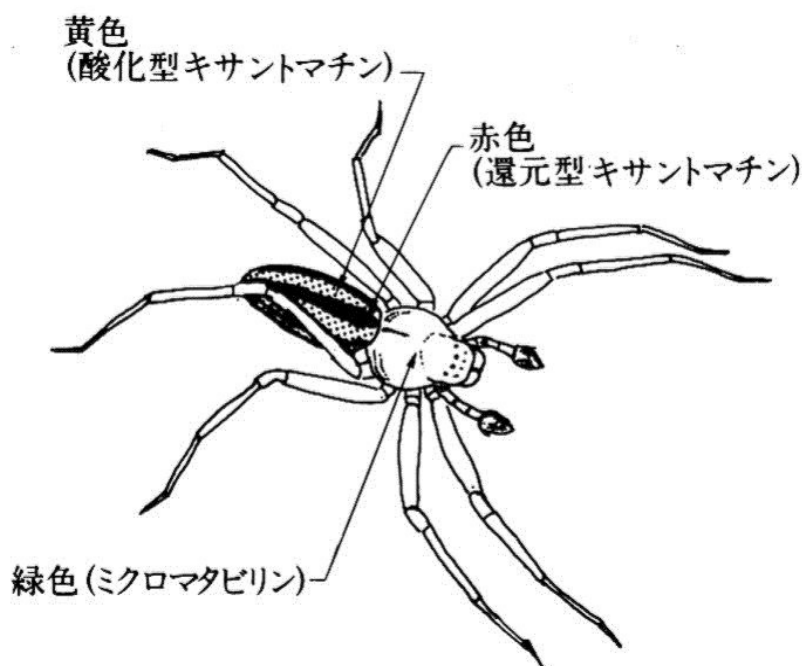


図-3 ツググモ（オス）の体色と色素

ある種のプリン類は生物色素とされている。というのは多くの動物ではそれらは白色構造物となっているからである。結晶性の化合物の沈殿が反射することで白色となる。クロマトグラフィーでは UV（紫外線）に強い吸収帯が知られている。クモではグアニンが腸盲嚢の特殊な細胞に貯蔵されている。これらの盲嚢のグアノサイトは殻皮のすぐ下にある。例えばコガネグモのようなある種では、グアニン結晶の白色物質は殻皮を通して腹部など

に見えるものの、それ自身に色彩があるわけではない (Blanke 1972)。よく知られた例はニワオニグモの腹部の白いクロス模様で、これは殻皮下のグアニンの塊である (Seitz 1972; Foelix 1979)。

全体を見渡しても、殻皮下の色素を欠いたカニグモ科のヒメハナグモ *Misumena vatia* の個体のごとく、均一の白色物はおもっぱら腸内のグアニン沈殿物に依るものと思わざるを得ない。加えて、体色は透して見える腸内のグアノサイトの白い塊で輝いている (Blanke 1972)。しかし、暗褐色や黒色の種は、グアニンの体色への影響は無い。

2の4 疑問のある、あるいは未同定の色素

若干、疑問のある色素の例がある。まずは体色変化するヒメハナグモ *Misumena vatia* やアズチグモ *Thomisus onustus* の例である。Weigel (1941) によれば、ヒメハナグモ *Misumena* メスの黄色は殻皮下のカロテノイドを含む液体によるもので、沈殿すると白色やピンク色の個体を黄色にするという。しかし、Seligy (1972) はヒメハナグモ *Misumena* の黄色は殻皮下のキヌレニンと 3-ヒドロキシキヌレニンの粒状貯蔵に関連することが証明されたという。アズチグモの白色、緑黄色、ピンク色の体色が基板の色と一致することは実験によって証明されたわけではない (Heckel 1891; Levy 1970)。



クモのクチクラの特別な色が生み出す色の性質についてはほとんどわかっていないのだ。たとえばギョウジャグモ *Diaea dorsata* や アシナガカニグモの一種 *Heriaeus hirtus* の緑色は、主にクチクラに沈殿する未定の色素による緑がかった色調に基づいている。例えば、イワガネグモ *Eresus niger* (Norgaard 1941) やタイリクハエトリ *Philaeus chrysops* (Bonnet 1933) の成体オスの色彩に関連してみると、腹部の赤色はクチクラの毛に蓄積した未知の性質でオレンジ色から赤色の色素によるものだ。

[ヒメハナグモ、ギョウジャグモ、タイリクハエトリ、イワガネグモの写真はヒルヤード『SPIDERS』(スミソニアン, 2006) より]



暗褐色や黒色は多くのクモに普通だが、散乱する褐色のクチクラ外物質だったり (*Plectreurys*)、トゲグモ *Gasteracantha* やコモリグモ *Lycosa*、ケムリグモ *Zelotes* などの属では、クチクラ外茶色物質と殻皮の色素の共同産物だったりする (Cutler and Richardson 1972)。粒状の黒色色

素もいくつかの種では報告されていて、メラニン様と仮定されている (Milot 1926, 1949; Weigel 1941) が、一部はオモクロームである。なぜなら、クモでは真のメラニンの所在は明らかでないからだ。色彩に影響を及ぼす未知の色素はすべて、その化合物は既知の生物色素の仲間の一種に所属するだろう。

3 構造的色彩

ハエトリグモやフクログモで主に見られる虹色ないし金属光沢の色彩は、クチクラ隆起の回折格子によるものというよりは、クチクラが変形した刺毛によるスーパーインポーズされた板の効果によるものである (Cutler and Richardson 1972)。色素に基づく真の体色は虹色のパターンで修飾されていると思われる。それに加えて、ある種では全光を反射することによって白い「毛」を備えている (コガネグモの前体部の例)。散乱反射光と屈折による白さ、腸内グアニン結晶によるものも、この文脈で考察されなければならない (Seitz, 本巻参照)。

4 色彩の変異性

クモ色彩の深さとパターンは同種の標本間でも大きな変異を見るのだが、通常はすべてが基本的なデザインと一致する (Locket and Millidge 1951; Crome 1955)。色彩の変異性は系統的あるいは遺伝的な違いによるものと考えられ (Oxford 1976; Blanket 1982)、数少ないが分析された例がある。

ニワオニグモ *Araneus diadematus* の暗色型 *A. diadematus stellatus* についての色彩変異は生態的表現型であることが証明された。つまり、環境の明度の変化に対する適応の結果であった (Blanke 1982)。サラグモの一種 *Pityohyphantes phrygianus* では、明色型、中間型、黒色型まで変異ある色彩が亜成体と成体の両個体群で記録された (Gunnarson 1985)。黒色型はおそらく平衡のある選択因子によって支えられている。非常に興味深い表現型の色彩多型の例がアシプトヒメグモの一種 *Anelosimus jucundus* で、同じ個体の一腹卵に見られる (Nentwig and Christenson 1986)。

多型でよく知られているのはオウシュウタマヒメグモ *Enoplognatha ovata* で、複数の型が記録されている (Locket and Millidge 1953; Hiooa and Oksala 1979; Oxford 1976)。飼育実験の結果が示唆するところでは、オウシュウタマヒメグモの多型は一遺伝子座のしくみによって遺伝的に制御されていた (Oxford 1983)。

[オウシュウタマヒメグモ=シロタマヒメグモの近縁種の図は、『クモのはなし I』より。これら腹部の表現型に関連する複対立遺伝子は、赤色を表す O 型遺伝子が優性で、淡黄色の L 型遺伝子が劣性、R 型遺伝子は O 型に対しては劣性、L 型に対しては優性の関係にあった]。

多くの色彩多型が知られているクモに、クロゴケグモ *Latrodectus mactans* があり (Kaston 1978; Maretic 1965)、オレンジから赤色の装飾をほとんどなくしたり、まったく欠くものまである。しかし、それらの変異個体はすべてが部分的に起こっているものであって、型では無い。

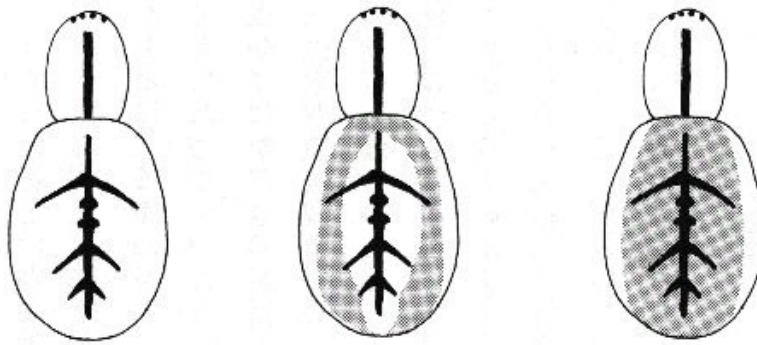


図-6 シロタマヒメグモの近縁種 左からL型, R型, O型。L型は淡黄色で, O型は腹背中央部が赤色, R型は中間型〔オックスフォード, 1976より変写〕

5 色彩変化

環境条件の変化や変態などに伴って、しばしばそのクモの生涯の間に著しい色彩変化が起こる場合がある。それらは動物の体内のしくみと関連して起こる (Buckmann 1974)。複数のクモでは色彩変化の現象は「形態学的」「発生的」「生理学的」に起こる。

5の1 形態学的色彩変化

ヒメハナグモは成体メスが可逆的に起こす (オスや幼体では起こらない) 色彩変化が多く、研究者の関心を引いてきた (Packard 1905; Gadeau de Kerville 1970; Rabaud 1923; Gabritschewsky 1927; Weigel 1941)。大抵メスは白色か黄色だが、発見されたときの花の色と一致している。白色個体を背景が黄色の花の上に置くと二三日で黄色に変化し、もとの白い花の上に戻すと白くなる。黄色の色彩は殻皮下の色素の蓄積によって生じるもの (オモクローム類参照) だが、黄色い背景が白色物質に置き換えられると消失してしまう。そして体全体に腸内グアニンだけによる白さが残されるのだ。目を隠した個体では環境の色彩の変化に反応しなくなる (Weigel 1941)。アズチグモの体色変化もヒメハナグモ同様と考えられており (Heckel 1891; Bristowe 1958)、カニグモ類にはこの種の色彩変化があるのだろう。

カニグモのほかには、形態的色彩変化が報告されているのはスズミグモの一種 *Cyrtophora citricola* である (Kullman 1959c; Blanke 1982)。その亜成体メスとオスは腹部の色彩の明度を環境の色彩の強度の変化に同調させて可逆的に変化させることができる。しかし、暗色の成体メスは背景の色彩に応じて反応することができない (Blanke 1972)。

置かれた板の色彩と関連する、“緩慢な”色彩変化がミドリササグモ *Peucetia viridis* や (Neck 1977) ツググモの亜成体で (Holl and Rudiger 1975) 観察されている。どちらも色彩変化の可逆性は実験的に証明されていない。

[その後、アズチグモの体色変化は、背景の紫外線反射量に同調したものであることが佐藤有恒の研究で判明した。この結果は英文になっていないため、外国ではあまり知られていない]

5の2 発生学的色彩変化

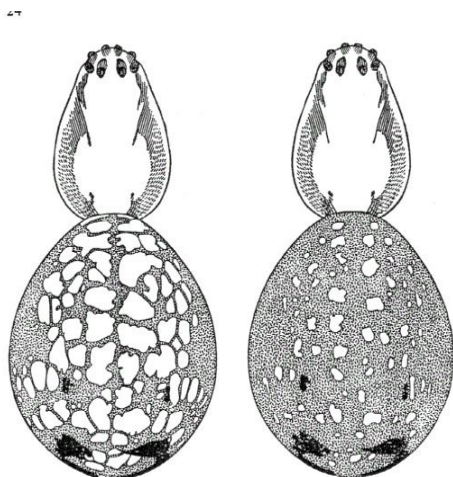
発生学的色彩変化には発生上の意義があり、変わった色彩は可逆的ではない。節足動物では変態や脱皮に関連して起こる。大変多くのクモが発生上で色彩変化を示す。特にオスでは最終脱皮に伴う変化が大きい。メスでは大抵の場合、幼体の色彩が保持されているにも関わらず。

たとえばイワガネグモの成熟前のオスはメスに似た色調（ほとんど黒色）だが、最終脱皮でガラッと変わってしまう。白い毛に縁取られた朱色の腹部に黒い点である（Norgaard 1941; Bristowe 1958）。タイリクハエトリのオスも最終脱皮後に赤い腹部に黒い線と、同様な変化である（Bonnet 1933）。

それと比べると、ツユグモのオスは最終脱皮が完了するまでは幼形の干草様か緑色の色彩を保持している。脱皮後、数日で赤と黄色の腹部パターンが成立する（Homann 1946; Holl 1986）。成熟前の緑色のメスは成熟段階でもその色彩を維持している。しかし、最終脱皮後、数日で変換する。

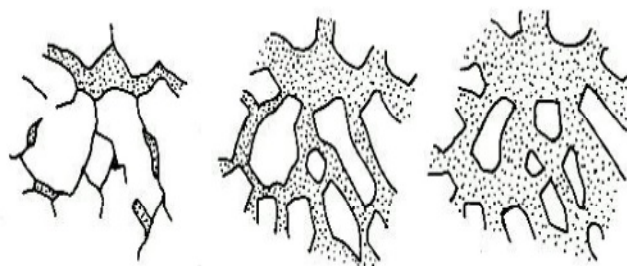
これらすべての例では、色彩変化は最終脱皮の経過の生理学的変遷および生殖腺の成熟と関連していると仮定されている。イベント制御の体内機構はクモではほとんど研究されていない。

5の3 生理学的色彩変化



環境条件に基づく応答で、生理学的色彩変化は、細胞内の色素含有物の移動や色素細胞の形態変化による、急速で可逆的な過程である。このタイプの色彩変化が最初に観察されたのは、オーストラリアの *Phonognatha wagneri* だった（Roberts 1936）。網を壊すと、このクモは落下し擬死状態になり、突然に腹部がクリーム色の斑状から汚い褐色に変化する。もとの色に戻るのはクモが網に戻ってから数分してのことである。

これと同様の可逆的な色彩変化はオオシロカネグモやコガネヒメグモ（Uyemura 1957）、ハナサラグモ *Floronia bucculenta*（Bristowe 1975b. 図を参照）、*Gea heptagon*（Sabath 1969）、*Cyrtophora cicatrosa*（Blanke 1975b）でも見られた。いずれの場合も、腹部がかなり黒くなる。



Blanke (1975b) によれば、スズミグモの一種の色彩変化はグアナノサイトの腸内領域の突然の減少あるいは縮退の結果、腸の灰黒色や殻皮下の黒いパターンが残ったものであるという。このような基礎の殻皮下の色彩は色彩変化の経路には影響されない。「応答」の急速さは、クモの場合、反応が体内の機械的受容器に支配され、神経的に制御されているからと仮定されている。

『クモのはなしⅠ』では、植村のコガネヒメグモの例を示した。また、培風館のエドマンズ『動

物の防衛戦略』に色素胞が収縮する様子が図解されていたので、それも示した。]

6 色彩の機能

昆虫や甲殻類同様に、クモの色彩は視覚的な効果という機能において役割を果たしているだけではなく、体温制御や放射熱対抗戦略としても機能している (Humphreys, 本巻)。この章では隠避色と警告色に注意を向けてみよう。

隠蔽色に関しては多様な科のクモが背景にその色彩やパターンを似せている。背景との一致は捕食者からの逃走や捕食回避に役立っている。実験的な解明が期待される。

背景との一致で驚くべき例が樹皮上に住むムレサラグモ *Drapetisca socialis* と他のクモである。ムレサラグモは灰色斑状の腹部を持ち、樹幹に生息し、ほとんど動かないため、見つけにくい (Bristowe 1958)。迷いやすく意識されない色彩は独自の待ち伏せ姿勢と関連していて、生息する植物の土台の要素に似ている。またオウシュウオウギグモ *Hyptiotes paradoxus* は剪定された枝の枯れた蕾そっくりである (Reukauf 1931; Stern and Kullmann 1975)。枯葉や枯枝によく似た隠避形 (色) はサソリオヒグモ *Arachnura scorpionides* や (Stern and Kullmann 1975)、メダマグモの一種 *Dinopis spinosus* でも (Zahl 1971) 知られている。さらにアシナガグモやエビグモでも草の茎にそって脚を伸ばした姿勢や枯草に似せた色彩は鳥の捕食に対する防御と考えられている (Steiniger 1934)。

目立つけれども、ミドリハグモ *Heterodictyna waeckenaeri* [現在は *Nigma* 属]、リセイハエトリの一種 *Lyssomanes brachyspillus*、ミドリササグモ *Peucetia viridis*、ツユグモ、ハナオニグモ *Aranella cucurbitina* (すべて緑色) の派手な色彩や多くのカニグモの色彩 (白、緑、黄色、ピンク) には、自然界でその生活場所、緑葉、草、花の上にいるときに、だましの機能 (攻撃するときや防御するときの利益) が十分にあると考えられる (Heckel 1891; Weigel 1941; Crane 1949; Bristowe 1958; Levy 1970; Neck 1977)。ヒントンによれば (Hinton 1976)、赤いパッチをもつ白色か黄色のヒメハナグモは色彩が一致する花で餌を待つのだが、赤色が見えずスペクトルの紫外部が見える昆虫には隠蔽的であるという。しかし、赤いパッチは赤色を追視できる捕食者である鳥には警告色として働く可能性がある。

警告やシグナルという観点では、セマシスは目立つ、コントラストのある色彩は特に警告や目を引くものを向かせる、適応的な意義がある。効果の強い毒をもつクロゴケグモのような少数のクモには黄色や赤色のような鮮やかな警告色が見られる。コガネグモ属の色彩パターン (黄色と黒色の帯) は狩りパチと同様であるが、警告の機能というよりもむしろ生息地では分断色として働いているのだろう (Stern and Kullmann 1975)。ハエトリグモの成体オスの派手な色彩は種内の求愛誇示や威嚇誇示行動に役立つ性質である (Peckham 1909; L.M.Forster 1982; Jackson 1982a)。

最初にクモの色彩パターンが擬態であるという情報をもたらしたのはペッカム夫妻とポコックであった (Peckham and Peckham 1892; Pocock 1909)。衝撃的な例はカタツムリに似たトリノフン

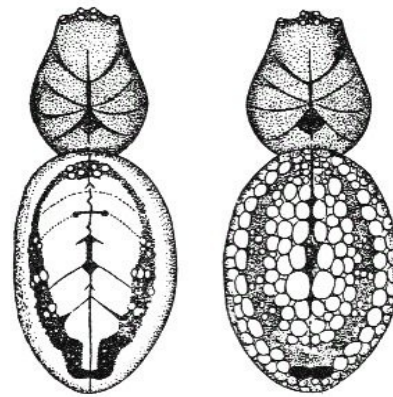


図-1 キラシロカネグモの体色変化 左は正常状態で斑紋が拡大している。右は斑紋が収縮分離して鱗状となっている [植村利夫, 1957]

ダマシ *Cyrtarachne conica* や、テントウムシに似たクモ *Araneus coccinella*、ツシマトリノフンダマシの一種 *Paraplectana thorntoni* や *P. walleri*、そしてアリやアリバチに似たクモである(100種類)。主にワシグモ、フクログモ、ハエトリグモなど。Nentwig 1985f)。イワガネグモ成体オスのテントウムシ擬態はゲルハルトが示唆してはいるが(Gerhardt 1928a)、証明はまだである。アリ擬態のクモ類の可能性については、ここでは考察しなかった。

原著の参考文献 (ドイツ文字の一部は英語的に表示した)

- Blanke, R., 1972. Untersuchungen zur Okophysiologie und Oöethologie von *Cyrtophora citricola* Forsk. (Araneae, Araneidae) in Andalusien. *Forma Functio*, 5:125-206.
- Blanke, R., 1975b. Die Bedeutung der Guanocyten für den physiologischen Farbwechsel bei *Cyrtophora cicatrosa* (Arachnida: Araneidae). *Entomol. Germ.*, 2:1-6.
- Blanke, R., 1982. Die Variabilität von Zeichnungsmustern und Helligkeit des Abdomens bei *Araneus diadematus* Clerck und *Araneus marmoreus* Clerck (Arachnida: Araneae). *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 20:63-75.
- Bonnet, P., 1933. Cycle vital de *Philaeus chrysops* Poda. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 71:129-144.
- Bristowe, W.S., 1958. *The world of spiders*. Collins, London.
- Buckman, D., 1974. Die hormonale Steuerung der Pigmentierung und des morphologischen Farbwechsels bei den Insekten. *Fortschr. Zool.*, 22:1-22.
- Crane, J., 1949. Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela, part IV. An analysis of display. *Zoologica*, 34:159-215.
- Crome, W., 1955. Die Beziehungen zwischen dem dorsalen Zeichnungsmuster und der Metamerie des Spinnenabdomens (II). *Zool. Jahrb. Syst.*, 83:541-638.
- Cutler, B. and A.G. Richards, 1972. Sclerotization and localization of brown and black colors in chelicerates (Arthropoda). *Zool. Jahrb. Anat.*, 89:404-421.
- Forster, L.M., 1982. Visual communication in jumping spiders (Salticidae). IN: Wit and Rovner, *Spider Communication*. Princeton Univ. Press. pp.161-212.
- Gabritschewsky, 1927. Experiments on the color changes and regeneration in the crab spider, *Misumena vatia* (Cl.). *J. Exp. Zool.*, 47:251-267.
- Gadeau de Kerville, 1907. Sur l'homochromie protectrice des femelles de *Misumena vatia* Clerck. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 1907:145-146.
- Gerhardt, U., 1925. Neue sexualbiologische Spinnenstudien. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 3:567-618.
- Gerhardt, U., 1928a. Biologische Studien an griechischen, korsischen und deutschen Spinnen. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 10:576-675.
- Gunnarson, B., 1985. Phenotypic variation in dark coloration in *Pityohyphantes phrygianus* (C.L. Koch) (Araneae: Linyphiidae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, 6:369-374.
- Heckel, E., 1891. Sur le mimétisme de *Thomisus onustus*. *Bull. Sci. Fr. Berg.*, 23:347-354.
- Hinton, H.E., 1976. Possible significance of the red patches of the female crab-spider, *Misumena vatia*. *J. Zool. (London)*, 180:35-39.

Hippa, H., and I.Oxala, 1979. Color polymorphism of *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Araneae: Theridiidae) in western Europe. *Hereditas.*, 90:203-212.

Holl, A.,1986. Reifefarbung und Hypodermispigmente mannlicher *Micromata rosea* Clerk (Arachnida, Sparassidae).

Holl, A. and W.Rudiger, 1975. Micromatabilin,, a new biliverdin conjugate in the spider, *Micromata rosea* (Sparassidae). *J.Comp.Physiol.*, 98:189-191.

Homann, H.,1946. Uber die Jugendform von *Micromata viridissima* (Deg.) (Araneae). *Biol.Zentralbl.*, 65:82-83.

Jackson, R.R., 1982a. The behavior of communicating in jumping spiders (Salticidae). IN: Wit and Rovber, Spider Communication. Princeton Univ.Press.pp.213-247.

Kaston, B.J., 1948. Spiders of Conneticut. Peiper Press, Wallingford.

Kulmann, E.,1959c. Beobachtungen an der Raumnetzspinnen *Cyrtophora citricola* Forskal auf Sardinien (Araneae, Araneidae). *Dtsch Entomol.Z.NS.*, 6:65-81.

Levi, H.W., and L.R.Levi, 1968. Spiders and their kin. Golden books.

Levy, G., 1970. The life cycle of *Thomisus onustus* (Thomisidae: Araneae) and outlines for the classification of the life histories of spiders. *J.Zool(London).*, 160:523-526.

Linzen, B.,1967. Zur Biochemie der Ommochrome. *Naturwissenschaften*, 54:259-267.

Locket, G.H., and A.F.Millidge, 1951. British spiders, vol.1. Ray Soc., London.

Maretic, Z., 1965. Latrodectus und Latrodectism. *Nat.Mus.*, 95:124-132.

Millot, J., 1926. Contribution a l'histophysiologie des araneides. *Bull.Biol.Fr.Belg.Suppl.*, 8:1-328.

Millot,J.,1949.Orde des araneides (Araneae). IN: Grasse, P.P., (ed), *Traite de zoologie*, vol.VI., Masson, paris, pp.589-743.

Moles, M.L., 1916. The growth and color patterns in spiders. *J.Entmol.Zool.*, 8:129-158.

Neck, R.W., 1977. Reddish coloration in a green spider: evolutionary origin and subsequent adaptation. *J.Zool.(London).*, 184:267-269.

Needham, A.E., 1974. The significance of zoochromes. *Zoophysiology and ecology*. Vol.3. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Needham, A.E., 1978. Insect biochromes: their chemistry and role. IN: Rockstein, M., (ed), *Biochemistry of insects*. Academic Press, London, New York. pp.233-305.

Nentwig,W., 1985c. Social spiders catch larger prey: a study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theriididae). *Behav.Ecol.Sociobiol.*, 17:79-85.

Nentwig, W., and T.E.Christenson, 1986. Natural history of the nonsolitary sheetweaving spider *Anelosimus jucundus* (Araneae: Theriididae). *Zool.J.Linn.Soc.*, 87:27-35.

Norgarrd, E., 1941. On the biology of *Eresus niger* Pet.(Aran.). *Entmol.Med.*, 22:150-179.

Oxford, G.S., 1976. The color polymorphism in *Enoplognatha ovatum* (Clerck) (Araneae: Theriididae) – temporal stability and spatial variability. *Heredity*, 36:369-381.

Oxford, G.S., 1983. Genetics of color and its regulation during development in the spider *Enoplognatha ovatum* (Clerck) (Araneae: Theriididae). *Heredity*, 51:621-634.

Packard, A.S., 1905. Change of color and protective coloration in a flower-spider (*Misumena*

vatia Thorell). J.NY.Entmol.Soc., 13:85-96.

Peckham, G.W., and E.G.Peckham, 1892. Ant-like spiders of the fam. Attidae. Occas.Pap.Nat.Hist.Soc.Wis., 2:1-84.

Peckham, G.W., and E.G.Peckham, 1909. Revision of the Attidae of North America. Trans.Wis.Acad.Sci., Arts and letters., vol.XVI, No.5:355-646.

Pocock, R.I., 1909. Mimicry in spiders. J.Linn.Soc., 30:256-270.

Rabaud, E., 1923. Recherches sur la variation chromatique et l'homochromie des arthropodes terrestres. Bull.Biol.Fr.Belg., 57:1-59.

Reukauf, R., 1931. Zur Biologie von *Hyptiotes paradoxus*. Z.Morph.Okol.Tiere., 21:691-701.

Roberts, N.L., 1936. Color change in the leaf-curling spider (*Araneus wagneri*). Proc.R.Zool.Soc.NSW., 28-29.

Rudiger, W., 1970. Gallenfarbstoffe bei wirbellosen Tieren. Naturwissenschaften, 57:331-337.

Sabath, L.E., 1969. Color change and life history observations in the spider *Gea heptagon* (Araneae: Araneidae). Psyche, 76:367-374.

Seitz, K.E., 1972. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Guaninspeicherzellen von *Araneus diadematus* Clerck (Araneae: Araneidae). Z.Morphol.Tiere, 72:385-397.

Seligy, V.L., 1969. Biochemical aspects of pigment variation in the spider *Enoplognathus ovata* (Clerck) (Araneae: Theridiidae). Can.J.Zool., 47:1103-1105.

Seligy, V.L., 1972. Ommochrome pigments of spiders. Comp.Biochem.Physiol., 42A:699-709.

Stamm-Mendez, M.D., and A.M.G.Basanta, 1961. Bioquímica de los ommocromos. An Real Acad. Farm., 2:115-140.

Steininger, F., 1934. Über visuelle Anpassung bei Spinnen. Verh.Dtsch.Zool.Ges., 210-218.

Stern, H., and E.Kullmann, 1975. Leben am seidenen Faden. Bertelsmann, München.

Uyemura, T., 1957. Colour change of two species of Japanese spiders. Acta arachnol., 15:1-10.

Vuillaume, M., 1969. Les ommochromes: Les pigments des invertébrés, Monogr 10. Masson, Paris, pp.73-88.

Weigel, G., 1941. Färbung und Farbwechsel der Krabbenspinne *Misumena vatia* (L.). Z.Vergl.Physiol., 29:195-248.

Zahl, P.A., 1971. What's so special about spiders? National Geographic, 140(2):190-219.