

Shawn M. Wilder, 2011. Spider Nutrition : An Integrative Perspective. IN Casas (ed.), Advances in Insect Physiology, vol.40. 87-136. ショーン・M・ワイルダー, 2011. クモの栄養学: 総合と展望
大意訳は池田博明。[]は訳註。ワイルダーはオーストラリアのシドニー大学, 生物科学科所属。
全訳ではない。参考文献も一部しか表示していない。

Abstract

クモは多様で広く生息し個体数も多い肉食動物である。クモの栄養生態学の研究は重要である。なぜならば, 餌捕獲の進化や生活史戦略, 特有のハビタットに生息するクモの個体数や種数を制御する要因, 害虫の生物的調節を含む節足動物群集動態におけるクモの役割などを理解することに貢献すると思われるからである。クモの捕食習性は長い間, 生物学者の注意を引いて来た。たくさんの種類の網があり, 観察も比較的容易である。それらに関する研究や多くの情報はたいへん有用なものだったが, 野外でクモが消化吸収する栄養素の質と量という観点からは情報不足だった。ようやく近年になってその類の研究がされるようになってきて, 情報は少ないながらも, 急速に研究は深まっている。それらを紹介してみたい。

1 Introduction

食物資源は動物の生活にとって重要である。食物の質と量は成長や繁殖, 生存に多大な影響を与えるし, 個体群生態学の観点としても重要である。近年の研究からは食物構成と mRNA の生産及び節足動物の成長 (Elser et al., 2000, 2006; Sterner and Elser, 2002) や, 代謝・植物食選択・植物群集の構成 (Hawlena and Schmitz, 2010; Schmits, 2003), さらに食物の値段・タンパク質含量・人間の肥満 (Brooks et al., 2010; Simpson and Raubenheimer, 2005, 2009) などの関連に関する驚くべき発見も明らかになった。しかしながら, 肉食動物の栄養生態学的研究は少ない。肉食動物の栄養をより完全に理解することと栄養的な相互作用への影響がどのようなものかは, 群集と生態系動態のモデルを構築することと, 侵入種や気候変化や絶滅で受ける群集における栄養的な相互作用の変化の生態的・進化的な結果を理解することが重要である。

1.1. Objectives 目的

クモの栄養学に関する先行するレビューがあり, クモの消化生理学や捕食行動が基本だった (Foelix, 1996; Nentwig, 1987; Riechert and Harp, 1987)。しかし, 栄養研究の最近の重要な進歩は, 食物と生理学と行動においてマクロ栄養素との統合ができるような厳密な実験的枠組みを導入したことである (Raubenheimer et al., 2009)。それに加えて, クモに与える特定の栄養素を操作する技術も進歩してきた。その結果, クモの栄養生態学の理解は急速に進んだのである。

将来の研究に向かったの案内ともなるように表 1 と表 2 にこれまでの研究をまとめた。クモの研究は他の節足動物や群集理解にも役立つものと思われる。[以下, 参考文献の表示はかなり省略した]

1.2. Why Spiders? なぜクモなのか

クモは世界中で 4 万種以上が記載されている最大の肉食動物であり, ほぼどこの陸上生態系でも見つけることができる。そしてまた植食動物と雑食動物への直接効果・間接効果によって生態的群集の構造

と機能に大きな影響を与えるものだ。クモの捕食者としての影響については、植食動物と比べてクモは餌を識別せずに何でも食べる多食者であるという信仰があったため、クモの栄養学には関心が持たれて来なかった。しかし、最近の研究で事情は変わった。クモは餌に影響し、餌はクモに影響を与えるのだ。

+++++

表1 クモの栄養学研究に当たって必要な重要な疑問のいくつか

+++++

クモの生理学に関する重要な観点

- なぜクモはその体に高窒素含量を有するのか Wise(1993), Fagan et al.(2002), Wilder and Eubanks(2010)
- クモにとって意味のあるのは栄養素の何のスケールか Greenstone(1979), Higin and Rankin(1999), Jensen et al.(2011a,b)
- クモにとって炭水化物や植物資源由来の食物はどれほど重要なのか Jackson et al.(2001), Meehan et al.(2009), Taylor and Pfannenstiek (2009), Chen et al. (2010)
- クモの栄養素をほかの肉食類と比較する方法は何か MacDonald et al. (1984), Zoran (2002) Mayntz et al. (2009)
- クモは窒素やタンパク質を体に保存しているのか、もしそうなら、どんな形態でか Nentwig (1987), Tefler and Kunkel (1991)

野外でのクモの食事

- クモは限定された食事なのか、限定された栄養素なのか、野外では一緒なのか Wise(1993), Fagan et al.(2002), Raubenheimer et al.((2009), Wilder and Eubanks(2010)
- 昆虫餌の養分含量を予測するのは何の要因か Fagan et al. (2002), Lease and Wolf (2011)
- すべての昆虫をテストせずに消化するクモにとって好適な昆虫の体のなかの栄養素は何かを見積る簡単な方法はないか Wilder et al. (2010)
- クモはその栄養素構成に基づいて餌を選択できるのか Greenstone (1979), Toft (1999), Mayntz et al. (2005)

栄養素とクモの性能

- クモの養分獲得に影響する種内要因は何か（例えば性や発育段階とか） Uhl et al. (2004), Raubenheimer et al.((2007)
- クモの養分獲得に影響する種間要因は何か（例えば造る網のタイプや活動レベル） Jensen et al., (2011a)
- 栄養素に対するクモの反応に遺伝的変異はあるか Uhl et al. (2004)
- 何がクモに影響を与える餌の毒を化学的に同定するのか、 Toft and Nielsen (1997),
- どれほどの頻度で餌に毒が見つかるのか Fisker and Toft (2004)
- どのようにして実験室で養分含量を操作された餌を野外の餌とを比較するのか Jensen et al., (2011a,b)

一般的な疑問

昆虫個体群や群集にとってクモの栄養摂取の結果は何か

クモの栄養摂取の原理を理解することは生物学的調節にどんな情報となるか

+++++

表2 クモのパフォーマンス(性能)に食事がどんな効果を及ぼすかの研究の要約

科名	種名	規準	(実験操作法)	効果	引用文献
----	----	----	---------	----	------

餌種に関して

サラグモ科 *Erigone atra* 消費と繁殖力について(実験1:異なる餌種を食べさせた場合。なかには専食の場合もあれば混ぜ食いもある) 餌処理に差 Marcussen et al.,(1999)

Atypena formosana 成長・生存・繁殖力(実験1) 混ぜ食いに利益 Sigsgaard et al. (2001)

コモリグモ科 *Schizocosa* sp. 成長・生存(実験1) 餌処理に差・ある種は有毒 Toft & Wise(1999)

Pardosa prativaga 消費・成長・生存(実験1) 餌処理に差・ある種は有毒 Fisker & Toft (2004)

Pardosa lugubris 繁殖力(実験1) 混ぜ食い利益なし・餌処理に差・ある種は有毒 Rickers

Pardosa lugubris 成長・生存(実験1) 混ぜ食い効果は変異あり・ある種は有毒 Oelbermann

Pardosa lugubris 安定同位体強化(実験1) 同位体強化は餌消費に依存して変異 Oelbermann

Hogna helluo 成長・生存(実験1) 混ぜ食い利益 Uetz et al. (1992)

Hogna sp. 成長・生存(実験1) 混ぜ食い利益 Uetz et al. (1992)

イトグモ科 *Loxosceles laeta* 成長・生存(実験1) 餌種が広いほど大きく成長し寿命も延びた

Lowrie

コモリグモ科 *Pardosa prativaga* 成長・生存(実験1) Jespersen and Toft (2003)

実験室での初期の食事にストレスを与えたにもかかわらず,どのクモも最終サイズは同じだった

ハエトリグモ科 *Portia fimbriata* 成長・生存(実験1) Li and Jackson (1997)

クモのみの食事でポルティアはベストなパフォーマンスだった

コモリグモ科 *Pardosa prativaga* 酵素活性(実験1) Nielsen and Toft (2000)

毒餌を含む食事で解毒酵素活性が高まった

ハウシグモ科 *Zodarion rubidum* 成長・生存(実験2:アリの体の異なる部分,つまり全身・前部だけ・腹部だけを食べて比較) Pekar et al. (2010)

アリの前部を食べるほどクモは大きく成長し寿命も延びた

ハエトリグモ科 *Phidippus audax* 消費・成長(実験1) Strohmeyer et al. (1998)

ミールワームを食べたとき,より消費し,より体重が増えた

ハウシグモ科 *Zodarion atlanticum* & *Z. germanicum* 成長・生存(実験1) Pekar and Toft(2009)

一般的な栄養素操作

コモリグモ科 *Pardosa milvina* メスの集合(実験3:キイロショウジョウバエを食べさせた。栄養素の低い培地やドッグフードを補強した培地で育てた場合など) ドッグフードを補った培地で育て

たハエを食べさせたとき，高率に集合 Wilder and Rypstra (2008 b)

Pardosa prativaga 消費（実験 3） 高品質の食事の後で低品質の餌の消費が増加
Mayntz and Toft (2000)

Pardosa amentata 成長・生存（実験 4：キイロショウジョウバエを食べさせた。栄養素の低い培地に異なる栄養素を足した（アミノ酸や脂肪酸，ビタミンなど） 食事にアミノ酸・脂肪酸・ドッグフードを添加すると，クモは大きくなる Mayntz and Toft (2000)

Pardosa prativaga 求愛・交尾・雄の競争（実験 3） 高品質の食事のオスは求愛強度が強く繁殖成功が高まる Lomborg and Toft (2009)

コガネグモ科 *Zygiella x-notata* 成長（実験 3） 餌の品質・量と捕食者の性の相互効果
Mayntz et al. (2003)

コモリグモ科 *Pardosa prativaga* 成長・生存・共食い（実験 3） Mayntz and Toft (2006)
高品質の餌でクモは大きくなり共食いも多くなる

Pardosa lugubris 体の消費（実験 5：異なる餌で育てた甲虫を食べさせた（菌や葉，グラム陽性細菌，グラム陰性細菌など）） クモの脂肪酸割合には餌が反映される Pollierer

コガネグモ科 ニワオニグモ 生存・網生産（実験 6：花粉または胞子をリサイクルされるときに網に付けた） 花粉を補うと幼体は長生きになり網もよく張った Smith and Mommsen (1984)

ツチフクログモ科 *Cheiracanthium inclusum* 成長・生存・繁殖（実験 7：ネクターあり，またはなしの鱗翅類の卵） Taylor and Pfannenstiel
ネクター（蜜）を与えるとクモはよく成長し寿命が延び卵を多く生産した

コモリグモ科 *Pardosa prativaga* 生存・Ace 酵素活性（実験 3） 昆虫食のクモの反応
における飢餓と餌養分の相乗効果 Pedersen et al. (2002)

カニグモ科 *Thomisus onustus* 生存（実験 8：花粉か砂糖かキイロショウジョウバエを与えて比較）花粉と砂糖液は寿命を延ばす Vogeley & Greissl

餌の栄養素

コモリグモ科 *Pardosa prativaga* 成長・代謝率・体消費（実験 9：キイロショウジョウバエかイエバエを食べさせたが，最低培地にさまざまな濃度で養分を添加） Jensen et al. (2010)

高タンパク食で大きく成長，高脂質食で寿命が延びる

Pardosa prativaga 消費（実験 9） 過去の食事と反対の栄養素の餌をより消費する
Mayntz et al. (2005)

イワガネグモ科 *Stegodyphus lineatus* 消費（実験 9） 先に低タンパク質食の場合
餌からの選択的な窒素の抽出 Mayntz et al. (2005)

Stegodyphus lineatus 成長・消費（実験 10：コオロギを食べさせた。培地の高タンパク質はカゼインで，高脂質化はバターで） 脂質を補ったクモのコロニーはよりよくメス成体になったし，メスは大きくなった。成体メスは幼体より餌から脂質を多く抽出 Salomon et al. (2008)

カニグモ科 *Misumenoides formosipes* 消費・生存（実験 11：砂糖を含む水を飲ませる） 雄グモは砂糖を含む水を好み長生きになった。水だけと比べて。 Pollard et al. (1995)

ツチフクログモ科 *Cheiracanthium mildei* 成長・生存・活動性（実験 11） 蜜と砂糖を与えられ

ると水と比べてクモはよりよく脱皮し生存率が高まり，活発になった。Taylor and Bradley
 イツツグモ科 *Hibana velox* 成長・生存・活動性(実験 11) 上記同様 Taylor and Bradley(2009)
 ハエトリグモ科 *Portia quei* 消費・成長・体消費(実験 9) 高タンパク餌を食べたクモは
 餌量の多かったクモと同量の体重になったが体内脂質は少なかった。Toft et al. (2010)
 カニグモ科 *Thomisus onustus* 生存(実験 11) 砂糖液は寿命を延ばす Vogeley & Greissl(1989)
 コガネグモ科 *Argiope keyserlingi* 体調と網構造(実験 9) 高エネルギーのハエを食べたクモは
 体調がよくなるが短い隠れ帯を作る。 Blamires et al. (2009)
Argiope keyserlingi 繁殖力(実験 9) 高エネルギーのハエを食べたクモは卵がエネルギー
 高密度になるがハエのタイプは産卵数には効果がなかった。 Blamires (2010)
 コモリグモ科 *Pardosa amentata* 成長・成長率・幼体期間(実験 9) 高タンパク餌を食べた
 クモは成長率が高まる。 Jensen et al.(2011a,b)
 アシナガグモ科 アメリカジョロウグモ 網の性質(実験 12: グルコースとビテリンを含む液体を
 飲ませる。それにグリシンとコリンを入れたり入れなかったり) 貧食だと網のコリンが低下
 Higgins and Rankin (1999)

=====

実験操作の註：実験 1,異なる餌種を食べさせた，なかには専食の場合もあれば混ぜ食いもある； 実験 2,
 アリの体の異なる部分，つまり全身・前部だけ・腹部だけ； 実験 3,キイロショウジョウバエを食べさせ
 た。栄養素の低い培地やドッグフードを補強した培地で育てた場合など； 実験 4, キイロショウジョウバ
 エを食べさせた。栄養素の低い培地に異なる栄養素を足した(アミノ酸や脂肪酸，ビタミンなど)； 実
 験 5,異なる餌で育てた甲虫を食べさせた(菌や葉，グラム陽性細菌，グラム陰性細菌など)； 実験 6，
 花粉または孢子をリサイクルされるときに網に付けた； 実験 7,ネクターあり，またはなしの鱗翅類の卵；
 実験 8,花粉か砂糖かキイロショウジョウバエ； 実験 9,ハエを食べさせた(キイロショウジョウバエかイエ
 バエ)が，最低培地にさまざまな濃度で養分を添加(炭水化物は砂糖，タンパク質はカゼイン)； 実験
 10,コオロギを食べさせた，培地の高タンパク質はカゼインで，高脂質化はバターで； 実験 11,砂糖を含
 む水を飲ませる； 実験 12, グルコースとビテリンを含む液体を飲ませる。それにグリシンとコリンを入
 れたり入れなかったり。

+++++

2. Important aspects of spider physiology クモの生理学における重要な観点

クモの生理学にとって重要な観点に，まずは焦点を当ててみよう。

2.1. Canivory 肉食性

肉食動物の食事にとってもっとも豊富なマクロ栄養素はタンパク質である。植食動物にとってはタン
 パク質よりも炭水化物であるのに比べて。高タンパクな(相対的に低脂質・低炭水化物な)食事は，ク
 モがアミノ酸の異化作用と糖新生(エネルギーの割合を有意に供給するため)に依存していることを意
 味する。植食性および雑食性節足動物では高タンパク質食は有害な結果をもたらす，特に寿命や生存に
 において(Lee et al., 2008 ほか)。しかし，肉食動物は長い進化の歴史の結果，高タンパク質食に適応して
 きた。アミノ酸からエネルギーを得るための異化作用に強いクモの能力は，食事の順応性と，限定的な

エネルギー獲得のための高タンパク質餌を超消化する能力に依っている (Jensen et al. 2011a,b)。しかしながら、エネルギーのためにアミノ酸を異化作用する能力はエネルギー源としての脂質の重要性を除外するものではない。特にエネルギー密度が高い場合には (Horowitz, 2002)。

ほかの肉食獣と比べてネコでは炭水化物の消化と利用が割合よく研究されている (Buddington et al., 1991 ほか)。ネコはカロリーをとりすぎないように、あるレベル以下にきっちり炭水化物量を調節している (Hewson-Hughes et al., 2011)。ネコは他の哺乳類に比べて炭水化物を消化する能力が低く、高炭水化物食を取って肥満になると、インスリン感受性を減らし、腸のアシドーシス血症になる (Hewson 前記)。ネコは甘味の感覚がなく甘い物を食べない。クモの炭水化物代謝はほとんど知られていないが、ある種のクモでは有意な量の炭水化物を消化でき有益であるらしい。特に数種のクモで示された最近の研究では、活発に徘徊するクモでは炭水化物を探索・消化し、これら炭水化物資源はクモの成長・繁殖・生存を高める (Chen et al., 2010 ほか)。植物 (例えば花外蜜腺) から直接に炭水化物を消化するクモもいるし、多くのクモでは大量の炭水化物をもつ餌昆虫からじゅうぶんな量の炭水化物消化吸収しているはずである。

肉食動物は食物中の特定の栄養素を生合成する経路も植食動物とはちがっている。例えばネコは植食獣と比べて多くの化合物 (例えばタウリン、アルギニン、メチオニン、システイン) を合成する酵素を欠くか、能力が低い (Eisert, 2011 ほか)。肉食動物における生合成経路の進化的欠失や退化は、植物と比べて動物組織内の化合物の存在の違いによるものと考えられる。植物食性の動物が生合成可能な化合物なら、餌にあることになるから肉食性の動物が生合成する必要は低くなる。このことから示唆されることは肉食動物にとって食事の栄養素 (例えばアミノ酸や脂肪酸) は重要であるということである。残念ながら、クモにとって特定のアミノ酸や脂肪酸の重要性までは分かっていない。

2.2. Digestion 消化吸収

クモは口外消化(extraoral digestion)で食べる。餌に消化酵素を注入し、酵素作用を待って餌の栄養素を吸い出す。コモリグモの一種、*Pardosa prativaga* では食事中 (20 時間) の代謝率の増加は餌種のエネルギー量の 21%と算出されている。それは、消費・消化・栄養素の吸収のエネルギー・コストを含む (Jensen et al., 2010)。口外消化は昆虫の食べられない部分から可食可能な栄養素を分離し、養分吸収を最大化しながら大形昆虫の非食部の消化を最少化するには効率が良い。クモは口器に刺毛やじょうぶな構造を持っていて、食事中に小さな特別な物質としてこし取る (Foelix, 1996)。口外消化は他の食べ方と異なり、クモによる最初の大きな投資 (例えばタンパク質豊富な酵素の注入) を含んでいる。このような大きな投資のために、クモが捕獲した餌のえり好みをするような選択がありえる。

口外消化には、ふたつのちがったやりかたがある。造網性クモ類の数種は、外骨格にほとんどダメージを与えずに餌の液化した栄養素を吸収する。ほかの例ではクモは餌をかみくだいてミートボール状にしてしまう。餌のかみくだきはコモリグモやハエトリグモなどの徘徊性のクモでよく使われるし、造網性でもとても空腹だったときに行われる (Foelix, 1996)。餌のかみくだきは餌から養分量をより多く抽出する方法らしい。テストされているわけではないのだが。

口外消化は栄養素の摂取にとっては重要な観点である。節足動物餌の体から抽出される栄養素の率は生き餌がもつ全体の割合とは異なっている。

2.3. Nutrient Storage 栄養分の貯蔵

クモは体内に脂質を十分に貯蔵する。脂質貯蔵はクモの食事と強く関連している。高脂質食をとるほど貯蔵脂質は多くなる (Jensen *et al.*, 2010 ほか)。例えば、コモリグモの一種、*Pardosa amentata* の脂質量は餌の乾重の 10~30% の両端に近い。脂質は餌捕獲に必要な液体燃料エネルギーとして貯蔵されている。どのクモも脂質をたくさん持っているわけではない。雄のクモは体が小さく、養分の貯蔵を避けている。別のコモリグモ *Hogna helluo* のオスはたった 7% の脂質含量だ。昆虫や幼体の平均が 20% だから、これに比べるとずいぶん少ない。クモの体の脂質含量は養分獲得に影響を与える点で重要である (すなわち、低脂質のクモは高脂質の餌を消費する必要がある) し、ギルド内捕食やクモの共食いの栄養学的利益に影響するのである (低脂質のオスはより高脂質のクモ幼体や昆虫と比べた)。

クモは相対的に窒素含量が高い (11.7%)。植物食の動物では 9.5%、雑食の動物では 10.8% である。この理由ははっきりしない。クモの高窒素含量はたぶん糸と関連しているのだろう。色彩に関してはグルタミン [グルタミンは塩基性アミノ酸の一種である] と関連する例も知られている (Oxford and Gillespie, 1998)。グアニン [窒素化合物で塩基の一種である] がグアノ結晶を作る場合もある [グアノ結晶はアシナガグモ科やコガネグモ科のクモの腹部の白銀色のもとになっている]。

2.4. Silk 糸

生態学的にはクモは造網性と徘徊性に分類される。徘徊性のクモの糸の機能は住居作り・卵嚢・しおり糸である。しおり糸は落下防止のための命綱である。造網性クモは虫を捕獲する網を作る。糸を少量しか使わない種もいれば網をリサイクルする種、多量の糸を出しながらも網をリサイクルしない種 (クサグモなど) がいる。ニワオニグモは新しい網に 0.1mg 投資する程度だが、クサグモはその 100 倍、10mg を投資する。糸の量はタンパク質の獲得に影響する。

タンパク質がクモの糸の主成分である。そのアミノ酸組成はクモの種によって異なるだけでなく、糸腺のちがいによっても異なっている。クモ糸の大部分は 5 種類の非特異的なアミノ酸からできていて、それらはアラニン、グリシン、プロリン、グルタミン酸、セリンである。カイコガの糸はその 86% が 3 種類のアミノ酸 (グリシン、アラニン、セリン) からできている。クモ糸の特異的なアミノ酸は 5% 以下である。食事に特異的なアミノ酸が糸の生産を限定する可能性に関しては他のアミノ酸から合成できることもあり、必ずしも食事に高濃度にそれらが含まれている必要はない。

クモには常に糸の生産が必要である。徘徊性のクモは常にしおり糸を引いているし、造網性のクモは損傷を受けた網を補修する必要がある。クモの糸腺は空になると常に補充され続けているが、体から糸作りまでアミノ酸を配列しなおす際に糸線を先行するようなフィードバックがあるのかもしれない。クモは飢えていても、体重の半分を失っても糸腺の内容物を充填する (Witt, 1963)。糸生産にはタンパク質のコストがかかるので、クモはこのコストを緩和するしくみを進化させた。第一は糸使用や網生産における可塑性である。中程度の飢えでは、クモは大きな網作りに投資して獲得餌を増量しようとする (Sherman, 1994)。しかし、食物遮断や糸欠失などのレベルが甚だしい場合には、クモは網のサイズをリダクションしたり、糸製の巣のような他の糸投資を減らしたりする (Eberhard, 1988; Walker *et al.*, 1999)。クモはまた網作りと他の栄養獲得のための活動の間の配分決定 (アロケーション・デシジョン) を行う。たとえば造網性クモの一種、*Larinioides cornutus* では、飽食メスは網サイズを小さくし、卵作りにタンパク質配分をシフトさせる。食事を制限されたメスは卵への投資を抑えて網を大きくする

(Sherman, 1994) 網のリサイクルも造網性クモ類の糸生産コストを下げる重要なしくみである(Opell, 1998)。リサイクルはたいへん効果的で、網を消化して 30 分もすれば新しい網に再使用できる。放射性同位元素でラベルした研究によれば 92-96% がリサイクルされた (Peakall, 1971)。リサイクルの際に小さな虫や花粉も資源として回収できる。イソウロウグモにとってはホストの網も重要な餌資源である。栄養的な戦略としては効果的な網のリサイクルはコガネグモ科には見られるものの、他の円網上科のクモには見られない。なぜこのような違いが起こったのかは今後の研究課題である。

糸に関しては、「粘球」に触れないわけにはいかない。より「原始的な」クモは篩板から出るこまかいメッシュ状の糸を持っていた。それが進化の過程で粘球に置き換わったのである。クモの網の粘球は餌を効率良く捕獲しくむことで、クモの進化や適応放散を後押しした。ある造網性クモ類の網の重量の約半分は粘球に関係する非糸的な成分である。非糸的な成分の 80% は水である。粘球の粘着特性を保持したり、横糸の弾性には水が重要なのだ。残りは化学的な物質、無機塩類 (硝酸カリウムや亜リン酸カリウムなど)、糖タンパク、低分子物質 (グリシン, アラニン, N-アセチルタウリン, プトレシン, ギャバミド, グリシン・ベタイン, コリン) である。これらの化学物質のあるもの、特にコリンは食事中にある。粘球含有物はクモの食事に影響されている可能性がある。粘球の成分がその効果とどう関係するのかといったことや粘球成分の変化などはほとんどわかっていない。

2.5. Metabolic Rate 代謝率

クモは休息時の代謝率 (基礎代謝率) がたいへん低い動物である。クモのそれは他の変温性の節足動物の 70% である。クモの低い基礎代謝率は、付属肢を延ばすための流体静力学的な圧力の使用 (すなわち、肢の筋肉は一義的に屈曲のために使われている) の事実や、それらの肢の筋肉系の代わりにわずかな筋肉を定常的な流体静力学的な圧力を使って定常的な姿勢を維持できることに依るようだ (Anderson and Prestwich, 1975; Nentwig, 1987; Tanaka and Ito, 1982 など)。クモの低い基礎代謝率は生態学的には重要である。なぜなら食物供給の予想もつかない変異を許容できることになるからである。栄養学的にもクモのエネルギー利用の効率性が理解できる。

食物なしで長生きできるクモにとって低い基礎代謝率は重要な要因である。食物資源が限られていて基礎代謝率より低レベルにある場合にはクモは代謝をぐんと下げることさえ出来る (Anderson, 1974; Ito, 1964; Miyashita, 1969; Stoltz et al., 2010; Tanaka and Ito, 1982)。たった 2, 3 日飢えさせると、基礎代謝率は 16% も低下した (Ito, 1964)。研究された多くのクモでコンスタントに餌を与えられた後の最初の二週間の飢餓で次第に基礎代謝率は漸減していき (Anderson, 1974; Ito, 1964; Miyashita, 1969; Stoltz et al., 2010; Tanaka and Ito, 1982), 飽食時の半分になった。この能力は、ときには 200 日から 300 日も餌なしで生きるクモの能力を説明できる。

クモは食物探索や網生産, 産卵, 求愛などの活動の間は代謝率を高めるらしい。しかし、これら活動性を高めたときであっても、呼吸や代謝率の増加は他の動物に比べて低い (例えば基礎代謝の 2 から 6 倍である)。呼吸率が低いことの説明は、クモはその筋肉を燃やすのにかなり嫌気性呼吸に依存していることである。クモの肢の筋肉はバッタの跳躍後肢と同様で、他の昆虫の肢よりも筋肉中にミトコンドリアがわずかしかない。それに、クモの筋肉がバッタと比較可能な理由は、その短期的な急速な収縮と速い疲労である。クモの急速な疲労は多くのクモにとっては、造網性であれ徘徊性であれ、活動が待ち伏せ型なので、たいした問題とはならない。たとえばコモリグモの一種, *Pardosa amentata* では一日の運

動に関わるエネルギー消費量は一日全体のエネルギーのたった1%でしかない。造網性クモ類の造網時のエネルギーは休息時の10-20倍に増えるが、網生産のエネルギー・コストは糸タンパクのコストに比べれば相対的に小さい。網生産にかかる時間は短いし、糸はリサイクルしているしといった理由で、糸生産のコストを減らしているのである (Ford, 1977a,b; Tanaka, 1989 など)。

繁殖に関わる活動は代謝率においても重要度が大きい。これらのコストには性差がある。例えば、コモリグモの一種、*Pardosa lugubris* では、メスは摂取エネルギーの73%を呼吸に投資し、26%を繁殖に投資するが、オスは摂取エネルギーの81%を呼吸に、16%を繁殖に投資する (Edgar, 1971)。メスの繁殖への投資量の多さは卵の脂質への投資量が大きいことによるものである。オスは精子に投資しているに過ぎない。呼吸率でオスが大きいのはオスどうしの戦いやメスへの求愛のためにエネルギーを投資しているからである。繁殖時期や性差による栄養影響や異なる食事による行動のちがいは重要な課題である。

3. The food of spiders in nature 野外のクモの食物

クモの栄養生態学理解の第一段階は野外でクモが消化している栄養物の種類と量を調べることである。クモの食事をより深く理解するために、重要なのは複数のスケールでの研究の統合である。例えば、クモが捕獲する餌の分類の範囲を考慮した生態学的展望から始まって、それらの餌の生化学的組成を考慮した生理学的レベルまでに広がる戦術、そしてクモが実際に消化する栄養分は何か。この節で私が考察した野外のクモの食物に関する観点は三つである。ひとつめは大変多様で、かつしばしば限定的なクモの餌の適性と栄養学的重要性を証拠に基づいて論ずること。ふたつめは、野外でクモが捕獲した餌のタイプと吸収した栄養分の記録をレビューすること。そして最後に、餌選択と栄養分選択がクモの最適養分摂取にどう貢献しているのかを明らかにすることである。

3.1. Food limitation and Variability 食物の限定と多様さ

クモは一般に肉食であり、野外では限られた食物であるとずっと考えられてきた。クモの食物の限定は Riechert and Harp(1987), Nentwig (1987), Wise(1993, 2006)にレビューされている。とはいえ、私はクモの栄養学に関する食物の限定を全般にわたって論議する前にこの類の証拠をざっと概観しておかなければならない。

広範囲にわたる証拠が支持する原則は、クモに好適な餌量は野外では限定されるということである。野外の観察データは餌の捕獲率が低いことを示している (Edgar, 1969; Nyfeller and Breen, 1990)。実験室でよく捕食するクモよりもずっと低い (Anderson, 1974 ほか)。さらに野外で適当な餌を追加すると、成長・繁殖・生残率が増加することがコガネグモ科、イワガネグモ科、サラグモ科、コモリグモ科。キシダグモ科で見られた。集合や個体群密度の増加も見られた。新技術を用いて、Bilde and Toft(1998)は野外でクモの飢餓度を見積もった。二種のクモで野外の飢餓度は飢餓一週間相当だった。にもかかわらず、豊富な証拠が示唆するのは、いたるところで食物を限定することがクモにはしょっちゅう観察されることである。

野外でクモが頻繁に餌を限定する場合には、たくさんの餌が見られる場所で時間の周期がある。小スケールでは、ある種の虫は大きすぎて、体外消化というしくみを発展させたといえども、クモには一度に消化することができない (Rypstra and Tiley, 1991)。クモにとっての時間的・空間的な餌の量は季節

性や昆虫個体群の活動性，生息場所選択によって大きな変異がある。たとえば，数週間から数ヶ月のスケールで間欠的に起こる水生昆虫の羽化は，クモにとって好適な餌昆虫の増加を可能にしており，30-60 m離れた溪流地の場所で比較したところ餌量は2.6から22.9倍になった（Henschel et al., 2001）。脈動的な食物や大型餌はめったにないが，それらはクモの成長，生存，繁殖にたいへんに重要である。

クモの栄養学的研究で，もっとも大切なゴールは餌の栄養素の濃度がどの程度，クモの性能に影響するのか，そして性能を最大化する最適濃度があるのかどうかである。クモにとって適した食物の全般の量は野外のクモの栄養学の重要性を調査する将来の研究をガイドするのに重要である。全般にわたって有効な食物が限定されたとき，餌ごとの栄養量はクモの性能に大きな効果がある。個体は選択の機会がほとんどない特殊な食事を強いられている（Mayntz et al., 2003）。このことが示唆するのは，餌が限られているとき，栄養学的な研究は最適濃度の栄養と比べて特別な食事を強いられたクモがどのようにふるまうかに焦点を当てる。それに比べて，餌が過剰なときには，クモは食事を選択する機会があることになる（Riechert, 1991）。こういった状況では，クモが最適濃度の栄養素を選択しているかどうか，どの程度かといった研究が重要である。クモはどの動物を食べるかといった個々のレベルから主要な分類群に至るまで色々なスケールで，食事を選択しているに違いない（Mayntz et al., 2005）。

3.2. Composition 構成

クモの食事の研究からいくつか一般的なパターンが得られた。全体的に，クモに消費されている共通の分類群はDiptera（双翅類，ハエ類）とHymenoptera（膜翅類，ハチやアリ）である。Hymenopteraはクモの餌の有意な割合の10-14%と見積もられた。しかしHymenopteraの消費頻度やその種類はクモによって大きく異なっていた。Lepidoptera（鱗翅類）は稀にしかクモの餌になっていなかったが，その理由は捕獲を抑制する鱗粉にある。いったん捕えられても逃げてしまうのだ。Coleoptera（鞘翅類）もめったに消費されないが，それは高度にクチクラ化したエリトラに守られているためであり，倒しにくい虫なのだ。

一般的なパターンにもかかわらず，クモの消費する分類群は多様であり，餌の（空間的かつ時間的な）相対的な多様さや，生息地利用の多様さと狩り戦略，餌捕獲の確率に依存するように思える。異なる分類群の頻度の多様さに付け加えて，クモの食事への餌の相対的な貢献度も幅広いし，餌種のサイズの変異もひどく大きい。例えば，ギンコガネグモは小形の膜翅類（1匹当り15mg）が餌種の62%を占めるが，これを生物量にすると17%でしかない。トンボのような大形餌は餌種の11%でしかないが，餌量では55%を占める。クモの捕獲する餌の広範な変異をクモの食事一般化することは困難である。

捕獲される餌種が一定だったり変異があったりするのにも関わらず，餌の分類学が栄養内容の信頼できる予言となっているかどうかは，はっきりしないままである。特定の餌種の栄養内容物には一般的には差異があるらしい。たとえば系統学は昆虫の脂質内容物を予知することができる（Lease and Wolf, 2011）し，ある特定の餌種が他の昆虫群よりも有毒であるということはある（Silva and Trigo, 2002）。加えて，多くの研究が見出したことは，窒素の生化学的な配分（例えばキューティクルの効果 vs タンパク質）は知られていないにもかかわらず，肉食性昆虫が植食性昆虫より窒素含有量が高いことである（Denno and Fagan, 2003; Fagan and Denno, 2004; Fagan et al., 2002; Matsumura et al., 2004; Wilder and Eubanks, 2010）。とはいえ，他の証拠は単一種の餌の窒素含量には連続的な変異があると示唆している。例えば，飼育で単一種の餌による食事の窒素含量を変えることはその餌を消化

するクモの成長・繁殖・生存に大きな効果を持つ(表2; 4節に詳細な考察がある)。それに加えて、単一種の餌はクモが餌の捕食レベルや性、発生段階に依存して消化するに当たって好適な脂質量とタンパク質量を変える(Wilder *et al.*, 2010)。この窒素含量の種内変異は実際にはかなり有意であるし、種間の脂質量やタンパク量の変異と同じくらいに大きい(Wilder *et al.*, 2010)。将来の研究ではスケール(種内・属内・科内の個体)を変えた調査の必要がある。クモが野外で消化するマクロな栄養分を高濃度を含む餌の捕獲を結びつけるために不可欠なものは、窒素含量の変化する餌である。餌の窒素含量が小さなスケールで変異すること(同種内の個体変異)は野外でのクモの栄養研究を妨げるものではないが、研究をより困難にするものだ。

3.3. Prey Choice 餌選択

栄養生態学研究の主要テーマは、動物が最適な成長を獲得する特別にマクロな栄養分があるということだ。選択の機会が与えられれば、動物はしばしば必要とするものを摂取できる養分の濃い食事を選択する(Lee *et al.*, 2008; Maklakov *et al.*, 2008; Simpson and Raubenheimer, 1993, 1995; Simpson *et al.*, 2004)。しかし、クモが餌をどれほど選択しているのかは不明確である。何人かの著者は、クモはいきあたりばったりであると主張するが、他の著者(Toft, 1999; Wise, 2006)はあきらかに選択していると主張する。餌の栄養量には広く変異があり、クモの性能(表2)における餌養分の大きな効果が示唆することは、クモは養分に基づいて餌を選択することから利益を得ていることである。クモの餌選択と養分から3つの疑問がある。(1)クモはその養分含量に基づいて餌を選択するのか?(2)どのようにして(あるいはどのスケールで)クモは餌や養分を選択するのか?(3)節足動物群集から餌を選択する結果は何か?

いくつかの証拠が示唆することは、クモはその栄養分含量に基づいて餌を選択しているようだということである。コモリグモの一種 *H. helluo* で、一週間飢餓状態においたメスは性的共食いをためらい、オスと同じ大きさのコオロギを消化する(Wilder and Rypstra, 2010)。オスの共食いをためらうことはオスの体内には脂質が少ない(5%)からだろう。同じサイズのコオロギの脂質含量は20%だし、昆虫の平均は24%である。メスは卵を作るのに脂質が必要だ(25%脂質。Wilder and Rypstra, 2010)。餌選択についてもっとコントロールされた実験がある。Jackson *et al.*(2005)はハエトリグモの一種 *Evarcha culicivora* が、砂糖液を食べたばかりの蚊よりも血を吸ったメスの蚊のほうを好むことを示した。単一種の餌の含量(血液 vs 糖)を操作して、ジャクソンらは餌種の状態をコントロールし、クモが餌の体内の養分によって選択していることを示した。将来の研究で必要なことは、クモがどのレベルで識別しているのかである。養分のちがいのなのか、量のちがいのなのか、脂質かタンパク質かを見分けているのか。

特別な餌種を選択することを付け加えて、クモは単一の餌種のスケールで選別を行なっているのだろう。昆虫の体の特別な部分は高度に脂質(腹部の脂質)や高濃度のタンパク質(脚や胸部の筋肉)を含む。特にアリ捕食のハウシグモ, *Zodarion rubidium* はアリの前部を好んで攻撃する。二匹のアリの前部だけ2個を食べたクモのほうが、腹部2個とか1匹の前部と腹部や、それぞれどちらかだけを食べたクモよりも早く成長した(Pekar *et al.*, 2010)。クモは餌の体で成長に好適な栄養分をもっとも含む部分を選択していた。造網性のクモ, *Stegodyphus lineatus* は餌個体から抽出した養分を選択して、餌種の脂質量をより多く抽出することができる。クモは高タンパクの餌を維持する選択も逆もできる(Mayntz *et al.*, 2005)。コモリグモは餌個体から養分を摂取する量を制御できる。しかし、餌を咀嚼するコモリグ

モといえども、平均養分含量の異なる餌の異なる場所を消化することによって養分消化を制御しているようだ (Jensen *et al.*, 2011b; Mayntz *et al.*, 2005)。捕食するモード (例えば餌の外骨格の小孔や咀嚼された餌を餌の養分を吸い取る) は、クモが餌の養分を選択的に抽出する能力を調べる際の、重要な考察点である。餌個体の特別な養分を選択できるクモの能力は識別に重要である。クモが特別な餌種を選択的に殺さないことで食事を制御していることを示すからだ。

クモの餌選択は野外及び農場景観における節足動物群集の動態にとって重要な意味を持っている。特に、クモの養分の研究は、個体生理学から群集動態までの生物学の幅広いスケールを統合するための理想的な枠組みを与える。クモの養分獲得は餌の種類に影響し、群集の節足動物の構成に影響する。個体生理学と群集構成の間のダイナミックなフィードバックがあったにちがいない。例えば、高脂質の餌の高い有効性の環境では、タンパク質を制限されたクモになる (高率の共食いをするか他のクモの間でギルド内捕食をする、そして低脂質と高タンパク含量となる)。

群集動態の場合の個体の行動と生理を関連させる近年の関心を考えると、クモの栄養生態学がたいへん有望な研究分野であることは明らかだろう。

3.4. Conclusion: What do spiders eat? 結論：クモは何を食べるか

私たちはクモが捕獲し捕食する餌の割合やタイプについては多くのことを知っているが、クモが消化吸収する養分の濃度についてはほとんど知らない。クモが消費する餌の同定は重要である、なぜなら、クモが取る生餌にはいろいろな形質が含まれているからだ。養分や形態的ないしは化学的な防御物質、毒や行動。しかしながら、パッケージされたにもかかわらず、すべての餌は究極の栄養袋であり、餌から除かれた養分は、クモの体のメンテナンスや成長・繁殖に使われる。クモが得る養分の種類と量を特定することが栄養生態学を理解する最初のゴールである。

4. Nutrition and spider performance 養分とクモの性能

野外でクモが取り込む栄養に関するデータからは、クモの性能 (行動、発育時間、発生率、成体サイズ、繁殖と生存) への影響がどれほどのものかという疑問が起こっていた。このセクションでは餌の種類、栄養操作のちがいを、餌の栄養分の3つに分類してそれらの研究をレビューしてみたい。

4.1. Prey Species 餌の種類

クモが食べた節足動物の種類がクモの性能に強く影響したことについてはたくさんの記録がある (表 2)。特別な餌を食べたクモは他の餌を食べたクモよりも寿命が長く、成長や繁殖も良い。このことは生態学的観点からは重要である。野外でクモが消費する餌の型が多様であることがクモの適応度にとって重要であることを示すからである (2.2. Composition 参照)。しかし、この節で考察しようとするのは、クモの養分がどのようにクモの性能に影響するか、である。

二種類の異なった餌を食べたクモの性能の違いは、1種かそれ以上の栄養素や毒の濃度の差によるものだった (Matsumura *et al.*, 2004)。分類上は同じ餌でさえ異なる性能を示した。例えばトビムシ類を食べるクモの性能は劇的に変わった (Marcussen *et al.*, 2004; Toft and Wise, 1999)。コモリグモ類 (*Pardosa* spp) は、*Folsomia* 属のトビムシを食べるとしばしば早死したり、成長が悪くなったりする。*Tomocerus* 属のトビムシでは成長も早く寿命も長いのだが (Rickers *et al.*, 2006; Toft and Wise, 1999)。

クモはまた *Isotoma anglicana* を食べたときは寿命も延びるのに、同属の *Isotoma trispinata* を食べる
と飢えさせたときよりも早く死んでしまう (Marcussen et al., 1999; Toft and Wise, 1999)。餌の化学成分が測定されているが、疑問は解決されていない。

単一な餌と混合餌のちがいによる性能の違いが調べられている。ミックス餌のほうが良かったり、同じだったり、悪かったりの結果が出ている。単一のベストな餌よりもミックス食のほうが高い性能を示すといった混合食の相乗効果が示唆するのは、補足し合わない餌それ自体では不十分であるということだ。他の餌では欠けてしまう必須な栄養素を異なった食事が含む場合にはそれらの餌は相補的である。また、餌は栄養素の割合が組み合わせた餌によってクモの必要度を満たす場合には相補的である (例えば、ある餌が高脂質食で別の餌が高タンパク食であれば、クモはバランスよく脂質とタンパク質を取れる)。混合食を取ったクモの性能は、単一のベストな餌を取ったクモと同様だった例もある。このような例が示唆することは、この場合には単一の餌はクモの成長などに必要な栄養素をすべて持つということである。単一食よりも混合食のほうが低い性能になった場合は、食事のなかの毒物を摂取したからだろう。混合食の際の低い性能の例はクモ食いのクモに見られる。ポルティアハエトリでは、クモだけを食べた場合よりも、昆虫も食べた場合のほうが寿命や成長が悪い (Li and Jackson, 1997)。しかし、この件についてはもっと注意深い実験が必要である。

餌のなかに毒がある場合には成長が遅れたり死亡率が高まったりする。クモには毒のある餌と無い餌を識別することができない。昆虫餌のなかの毒性化学物についてはほとんどわかっていない。毒は呼吸率を高めたり、吸収効率を低下させたりするようだ。

4.2. General Nutrient Manipulations 一般的な栄養素の操作

クモの性能にとって栄養素の重要性が高まるにつれて、餌の種類とは別にクモの食事を操作する研究が行われるようになってきた。クモに食べさせる餌の種類を変えずに、餌資源に付加することで栄養素の濃度を変える操作がまず挙げられる。ネクター (糖液) や他の炭水化物の多い液体を食べさせる。徘徊性クモ類では、少なくとも四科 (イゾツグモ科、ツチフクログモ科、カニグモ科、ササグモ科) のクモは自然でも常にネクターを食べている。特にそれらのクモの 25~40% の成体の消化管内にはネクターの残存物が認められる (Taylor and Pfannenstiel, 2008)。ネクターやシュクロースのような特殊な炭水化物を食べるほど、炭水化物だけを与えたり補助的に節足動物の餌を与えたときよりも幼体の生残は高まる (Taylor and Pfannenstiel, 2009 ほか)。Taylor and Pfannenstiel (2009) はコマチグモの一種で集中的に非エサ食 non-prey food の比較実験を行った。ネクター添加が成長を早め寿命を延ばし、卵生産を増やすことを示した。自然界では non-prey food はほとんどないため結果は限定的であるが。

単一餌の栄養素の割合と質を操作する実験も行われている。Mayntz and Toft (2000, 2001) はキイロシヨウジョウバエの低栄養培地 (ポテト・フレークス) にいろいろな栄養素を添加して実験を行った。同じテクニックはイエバエやイモムシ、トビムシでも可能であった。

Mayntz and Toft (2001) は高栄養培地で育てられたハエはクモの寿命を延ばし成長を早めることを発見した。培地にドッグフードを添加しても効果がある。

4.3. Prey Nutrients 餌の栄養分

キイロシヨウジョウバエを使ったモデル・システムで餌中の栄養素の影響が評価できるようになった。

研究の結果は脂質やタンパク質のようなマクロな栄養素が成長に最も重要で、ビタミンのようなミクロな栄養素の影響は小さいことを示した。Jensenら(2011)は脂質とタンパク質の割合を変えてコモリグモで広範囲に実験を行った。また、網作りや繁殖にもマクロな栄養素が重要であった。高タンパク食ではカイザーリングコガネグモの白帯の長さは二倍になる。タンパク質は成長や網作りに重要で、脂質は卵生産に重要であるようだ。クモ卵の脂質含量(乾重で25%)は昆虫のそれ(24%)とほぼ同じである。脂質の重要性はSalomonら(2008)の社会性のドミニカイワガネグモでも高脂質餌を食べたメスの繁殖率が高タンパク餌のコロニーのメスより高く、体重が重いことが示されていた。

4.4. Conclusions: What do spiders need? 結論：何がクモに必要なか

クモの栄養素に関する情報はコモリグモ科の *Pardosa* 属で多く得られている。ただその結果をどれほど一般化してよいのかはほとんど分かっていない。*Pardosa* 属でも同じ餌操作をしても異なる種では応答が違ったりする。

生化学的な操作を施された研究はほとんどない。これまでの研究は餌の種類や一般的な栄養素群を操作するものだった。最近ようやく脂質やタンパク質といった特別な養分を操作する研究が始められた。著者たちはアミノ酸やリノレン酸のような脂肪酸といった食事内の特別な栄養素がクモの性能を限定する可能性を考え続けてきた。「栄養素はクモの性能に影響するか?」といった課題を問う研究を超える動きがある。特別なマクロ栄養素がどのようにクモの性能や生態学に影響するのかといったより特殊な質問が問われ始める時代でもある。より小さな栄養素を研究することは難しいものの、意外な結果を招くこともある。たとえばメチオニンがキイロシヨウジョウバエの寿命と繁殖に与える効果などの例がある。

つまり、クモの栄養素の研究はいろいろなスケール(餌の種類、一般的な栄養素、特別な栄養素)に広がってきており、統合が難しくなってきた。統合は大きなスケール「餌の種類はどのようにクモの性能に影響するか」から小さなスケール「クモの性能に影響する栄養素は何か」までそれぞれで起こる。餌の毒の研究は餌の種類によって持つ毒の研究と毒がクモの生理に与える影響が研究されたことで統合に近づいてきた。しかし、この研究の集積はまだ理想的なものではない。研究者はまだ毒の生化学的な成分をつきとめていないからである。餌の生化学とクモの生理学と餌の種類の統合が必須なのだ。

野外の例と実験室での結果の統合も必要である。

5. Conclusions: Integration and Connections 結論：統合と連関

5.1. Scales of Spider Nutrition クモの栄養素のスケール

ひとつの研究ですべてのスケールを満足させることはできない。図1にクモの栄養素を研究するに当たっての異なったスケールを表してみた。各栄養素の変異の影響もわかっているとはいえない。例えば節足動物の餌には10種類の必須アミノ酸が含まれているが、これらの各アミノ酸を操作した例はほとんどない。ただこのうち二種のアミノ酸は餌種によって有意に変異しており、このアミノ酸に焦点を当てた操作が期待される。クモの栄養学的研究は少なく、どのレベルで研究するのがいいのかを考察するのも困難である。

5.2. Frameworks for Studying Spider Nutrition クモの栄養を研究するための枠組み

図2にクモの生活史における栄養素の効果の枠組みを作ったもの(Boggs,2009)が役立つ。「構造需

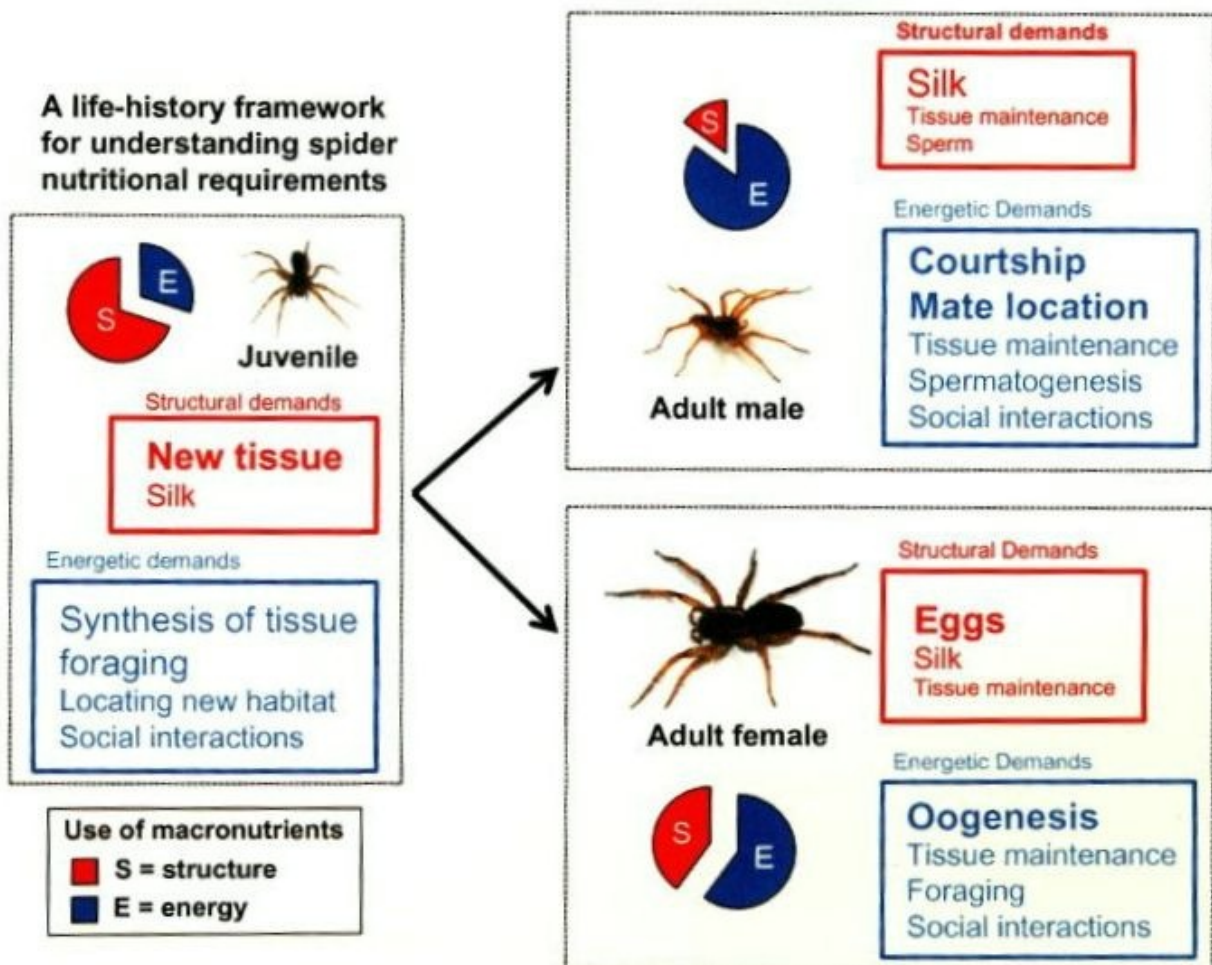


PLATE 1 Hypothesized relationships between life history characteristics and the nutritional requirements of spiders. Major energetic and nutritional demands of the different sexes and life stages are listed with font sizes proportional to the relative requirements of those activities. “Structural demands” refer to the use of nutrients to synthesize new molecules in the body, while “energetic demands” refer to the catabolism of nutrients to fuel metabolic activities. (For b/w version, see page 123 in the volume.)

参考文献は膨大なので省略した。関心のある方は池田へ依頼して下さい。