

クモの進化<前篇>

池田博明

ブルネッタとクレイグの共著『Spider Silk (2010年)』が『クモはなぜ糸をつくるのか?』(丸善出版, 2013年6月)と題して翻訳されました。翻訳者は三井恵津子氏ですが、宮下直氏が監修者として名を連ねており、翻訳にもかなり関わっておられたようです。原著はクレイグの編著『Spiderwebs and Silk』を基本にしてはいるものの、クモの進化順に通読できるように構成されています。

クモの進化の概観を頭に入れてクモを見れば身近なクモの自然観察は進化の歴史のパノラマとなります。これは得難い経験ではないでしょうか。いったいクレイグらはどんなパノラマを展開してくれているのでしょうか。

私自身は『クモの巣と網の不思議』(文葉社, 2006年)をまとめたころ、クモの網と捕獲される虫の進化に関心がありました。クモ観察を始めた直後に、ムラクモヒシガタグモのX字型網とアリ捕獲に出会ったために、ヒメグモ科の不規則網の進化には特に興味がありました。ムラクモヒシガタグモの網の支持糸である上糸とトラップ・スレッドである下糸1本でできるY構造はオニグモの垂直円網のY構造と相同であり、X字型網は垂直円網をリダクション(簡略化)したものであるという仮説を立ててみたりしました。その後、オニグモのY構造の製作はムラクモほど単純な動作ではないことを新海明氏に教えられて、この仮説は否定されました。

また、昆虫のなかで最も進化したアリを特異的に捕獲するガム・フット(gum foot)をもつヒメグモ類はクモのなかでもかなり進化し

たグループではないかという仮説も立ててみました。この理屈が正しいとすればアリを専食するクモは進化した仲間ということになります。アリ専食グモはヒメグモ科のミジグモ類やカニグモ科のセマルトラフカニグモ、ワシグモ科のクモの一種などで見られます。

八木沼健夫氏の図鑑のクモの進化模式図ではヒメグモ科の不規則網は垂直円網の手前の位置に置かれていました(八木沼1986)。地中生活のクモを原始的として、クモは次第に空中に網を張り始め、不規則網を経て垂直円網で完成に向かうクモ。その一部は網を棄てて徘徊性となったという物語です。歩脚末端の爪の数も造網性は三本、徘徊性は二本とはっきりと分岐していて、徘徊性のクモはより進化的と考察されていました。そして、造網性と徘徊性の中間形質を示すクモとしてコモリグモの仲間が置かれています。コモリグモは徘徊性の種類ですが、一部に棚網を張る種類(ババコモリグモなど)がいて、爪は3本です。コガネグモ科の垂直円網を進化の頂点とする図式は進化をより適応的な発展、つまり進歩と同義として考える傾向に合致しているため、たいへん説得力のあるものでした。しかし、この適応万能の考え方は分子進化の証拠が出始めると反省を迫られることになります。代わって登場する進化の重要用語は「偶然」「中立」「確率的」です。

キムラグモはなぜ絶滅しないのか

あまりにも見事なクモの網のデザインを見て、その網や糸の特性を知れば知るほど、これほど生活に合致した道具が「偶然」や「確率的」に進化したはずがないと思ってしまうのは無理のない感覚です。私たちの社会では道具

は不断に改良されて、劣った道具は廃棄され、進歩発展を遂げていくのが当たり前なので、生き物の形質も同様に進歩発展しているような感覚を持ってしまうのです。

進化を表すアイコン（偶像的画像）として重要なものに系統樹があります。この系統樹を広めた19世紀の進化学者エルンスト・ヘッケルはヒトを最も進歩した生きものとして進化の頂点とする生物観を持っていました。これに対して、進化したものが生き残ったのではなく、たまたま絶滅を免れたものが生き残ったのだと主張したのがスティーヴン・J・グールドです。そして、ダーウィンの『種の起源』に収録されたただひとつの図は、ヘッケルの系統樹とは異なり、現生生物はいちばん上に一直線上に並べられています。他に途中で途切れているたくさんの系統があります。つまり、自然選択説の提唱者ダーウィンもまたグールド的でした。

クモを例にとりますと、たとえばキムラグモは体節の痕を腹背に遺しているため、あきらかに原始的と考えられます。網も作りませんし、住居の内側を糸で裏打ちすることもしない。卵を保護する糸も不十分ですし、糸腺の種類も少数です。しかし、こんなに「劣った」キムラグモがどうして他の地中性のクモもいる環境で生き残っていられるのでしょうか。

以前はキムラグモだって他のトタテグモに負けない能力があるからだ、なにか隠された能力があるはずだと考えていました。現代の進化学の答えは違います。それは「偶然」だ、たまたまだったと答えるのです。ただし偶然がすべての形質にあてはまるわけではありませんが。

ともかくこの「偶然」という答えは<脱力する切り札>ですね。なんにでも、どこにでも使えます。ちょっと使ってみましょうか。

問「ゴミグモの隠れ帯は太くて目立つのにヨツデゴミグモの隠れ帯が線状なのはなぜですか」

答「偶然です」

問「なぜコガネグモの網には粘球があるのにサラグモの網には粘球がないのでしょうか」

答「偶然です」

問「篩板はなぜ一枚だったり、二枚だったりするのでしょうか？」

答「偶然です」

問「チリグモには篩板があるのにヒラタグモにないのはなぜですか」

答「偶然です」

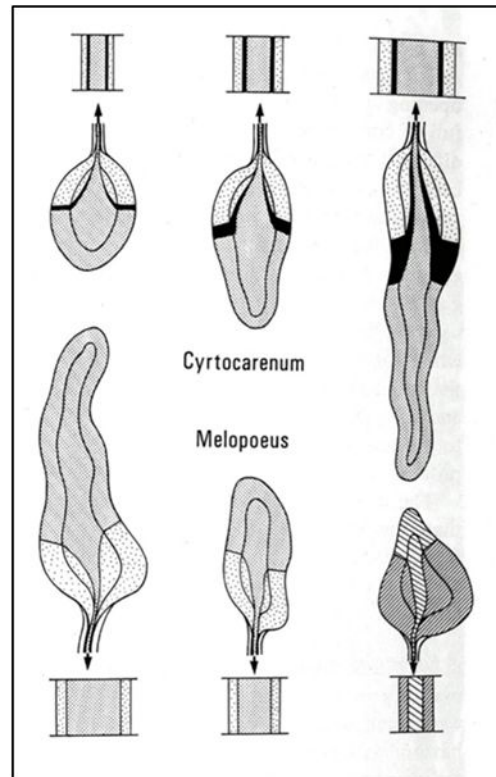
質問者に「ふざけるな！」と怒られそうですね。これでは何もわかったことになりません。しかし、それが真実に近いというのが現代の進化学の見解です。「偶然」で突然変異した個体が生残するためにはニッチに空きが必要ですが、生物群集はジグソーパズルのようなすき間のない世界ではなく、特に植食昆虫群集やクモ群集ではニッチにだいぶ余裕があるというのが近年の生態学の非平衡説の見解です。生物の形質の進化的解説にはこのように「偶然」の結果と適応的な「自然選択」の結果が入り混じっているため、なんだか怪しく聞こえてしまいます。そこで勘のいい人は「進化説は誤りだ」「ダーウィンの自然選択説は進化を説明できない」「最適者生存はトートロジー（同義反復）だ」「やはりラマルクは正しかった」と結論を急いでしまいます。しかし、それほど結論を急いでしまうと、真実を見失ってしまうこととなります。クモの場合は糸と糸腺の進化に注目してみましょう。

糸腺の種類はしだいに増えていく

虫を捕獲する道具として糸を使う生き物はクモだけです。そのおかげで昆虫の大繁栄に伴ってクモも適応放散を遂げて繁栄してきました。「適応放散」を英語では「ダイバーシティ diversity」と言います。このダイバーシティという用語は「多様化」と訳されることもあり、ある種がいろいろな方向に進化していく様子を表す用語としてはたいへん優れたものです。ちなみに英語には適応していくという意味はありません。したがって、ダイバーシティ化＝多様化する進化の理由は別に考察しなければなりません。それが「自然選択」と「偶然」なのです。

クモの糸や網が多様化する＝進化する様子を考察するうえで、注目すべきものとして糸の種類と糸腺の種類の研究は避けて通れない基本中の基本と考えてよいでしょう。この課題＜糸腺の進化＞を考察するキイ・ワードは「複雑化」です。キムラグモのようなハラフシグモ科の糸腺は吉倉真によるとほぼ1種類で（形態的には3種類としている）、使い道も限られていました。糸腺の系統を考察するのに参考にした文献はジャクリーヌ・コヴァ（1987年）のレビューです。コヴァは1970年以降の糸腺の組織化学的研究を概観して比較しました。トタテグモではブドウ状腺が見られ形態的な種類が増えるだけでなく、糸腺の奥の細胞で糸の芯部を作り入口付近で糸のコート部を作ることで多様な太さの糸が生産できるようになります（Kovoor の図参照）。トリクイグモも同様です。

この方式で糸の使い道もぐっと拡大します。ひとつの糸腺で糸の太さを変える画期的な仕



組みを知ると、あらためてクモの糸腺の素晴らしさに目が開かれます。トタテグモが急に偉く思えてきました。トタテグモってクモの糸使いのパイオニアでもあったんですね。

ハラフシグモでは腹部中央にあった糸いぼもトタテグモでは腹端に移動して動かしやすくなっています。

そして、顎が左右に開かず上下に動く古蛛類（orthognatha）に対し、フツウクモ類（labidognatha）は顎が左右に動くようになります（『Spider Silk』より図参照）。この左

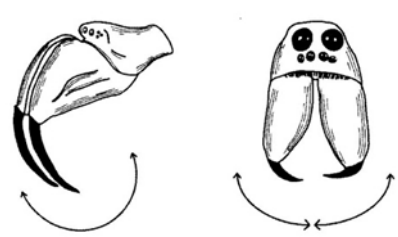


図16 缺角。正顎缺角（左）とピンセットのような缺角（右）（Peter Loftus による作図）

右に動く顎の特徴はより進化的と考察されます。これに異を唱える人はいないでしょう。顎が左右に動けば獲物にかみつやすくなるからです。より小形の虫を取り逃がさず捕獲できるようになります。

ところでフツウクモ類のオニグモなどの糸腺は形態と糸疣への連絡の状態から7種類に分化しています。ブドウ状腺、梨状腺、管状腺、大瓶状腺、小瓶状腺、鞭状腺、集合腺です。これらの腺の進化の順序はどうなっているのでしょうか。それを考察するのに適当な中間形質を持つのがエボシグモです。エボシグモの顎はV字型に開きます。また、書肺は2対あり（トタテグモは2対でフツウクモは1対）、網型はクモの周囲に壁のように網を立てるランプ・シェード型です（日本では烏帽子型と呼ぶ）。さらにエボシグモは一枚の篩板をもち、カヤシマグモとともに旧篩板類と言われています。

残念ながらエボシグモは日本にはいませんが、エボシグモやカヤシマグモの糸腺の解剖学的研究はグラッツ（1972年）が詳しく行っていました。ドイツ人らしい詳細な形態研究です。グラッツによるとガーチエボシグモ *Hypochilus gertschi* では次の腺があります。

小形腺 h（後いぼに開く腺）、
小形腺 m（中いぼに複数開く腺）、
小形腺 v（前いぼに複数開く腺）
管状腺 h（後いぼに複数開く腺）、
管状腺 v（前いぼに複数開く腺）、
大瓶状腺（前いぼに1対開く腺）、
篩板糸腺（篩板に開く多数の腺）。

これがカヤシマグモの一種 *Filistata insidiatrix* になるとさらに糸腺の形態が分化して、

ブドウ状腺（後いぼに複数開く）、

大瓶状腺（中いぼに開く）、
梨状腺（前いぼに複数開く）、
管状腺（後いぼに複数開く）、
小瓶状腺（前いぼに複数開く）、
大瓶状腺（前いぼに1対開く）、
篩板糸腺（篩板に開く多数の腺）となります。

位置関係からエボシグモの糸腺を考察すると、小形腺 h はブドウ状腺、小形腺 m は大瓶状腺、小形腺 v は梨状腺、管状腺 h が管状腺、管状腺 v が小瓶状腺に相当するとみてよいでしょう。つまりフツウクモ類の糸腺は鞭状腺と集合腺以外はカヤシマグモの段階で出そろったことになるのです。ただし、その後ユウレイグモ科で梨状腺と管状腺が消失するとか、ワシグモ科ではブドウ状腺が退化する、ハエトリグモ科やフクログモ科は糸製住居内に産卵するためメスであっても卵嚢を作る管状腺はないといった特殊化が起っています。

糸腺の多様化と特殊化は糸の機能やクモの生態と不可分です。網を空中に張り始めたエボシグモの段階でもっとも重要な糸腺は大瓶状腺でした。

大瓶状腺による発展

キムラグモなどハラフシグモ類、地中性のトタテグモ類、エボシグモなど旧篩板類という進化順はおそらく正しいものと思われます。また、外部形態や気管の発達、糸腺の分化から見て、この結論は多くの賛同を得ることだろうと思われれます。ただし、トタテグモがハラフシグモの直接の祖先ではありません。トタテグモはハラフシグモと共通祖先から進化したと考察されています。

次の段階のクモの進化を考察するうえで重要なものが大瓶状腺の糸です。エボシグモでは前いぼに一对開く大きな瓶状の糸腺として発達しています。この糸腺はクモが歩くとき常に引かれているしおり糸を出します。また、糸を交差させてランプ・シェード型の網をつくります。これは枠糸の始まりです。

『クモはなぜ糸をつくるのか?』第5章「薄い空気を征服」では大瓶状腺糸の広範囲な活用が概観されています。古生代末の二畳紀の大絶滅の前後に大瓶状腺糸が出現し、酸素濃度の増加が昆虫を増やしてクモの活動の増大も可能になりました。篩板糸はこの直後に出現します。また、空中分散の際の遊糸にも大瓶状腺糸が使われるようになり、分散能力が飛躍的に高まります。大瓶状腺糸のすぐれた能力が多くの子孫の多様な環境への進出＝適応放散を促し、徘徊性クモ類の繁栄を後押ししたのかもしれませんが、クレイグの本の系統樹では旧篩板類の後に徘徊性のクモが置かれています。しかし、徘徊性のクモの進化については既に述べたように円網グモの後に置く見解もありました。徘徊性クモの進化に関する論議は後篇に譲り、ここでは次に円網グモの進化について紹介しましょう。

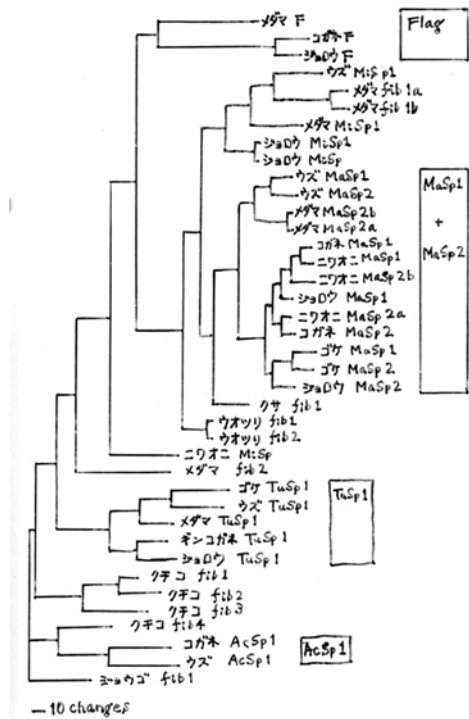
円網の起源をどう説明するのか

コガネグモ科の垂直円網は形態も機能もみごとにあります。しかし、円網を張るクモはコガネグモ科だけではなく、ウズグモ科にもあります。オニグモ（コガネグモ科）の垂直円網とウズグモの水平円網は円網という点では似ていますが、横糸にある餌の捕獲装置がちがっています。オニグモの横糸にあるのは粘球ですが、ウズグモの横糸には篩板糸（疏糸）が

あります。粘球は乾燥すると接着力が落ちますが、篩板糸はそれほどではありません。乾燥するほど篩板糸の接着力は上がると考えられたこともあります。篩板糸の研究者ブレント・オペル（2013年）の実験によると篩板糸の接着機構は複数あって、総合的に湿度は接着力を上げているそうです。その機構とは、①昆虫の毛が極微繊維にからまることだけではなく、②ファン・デル・ワールス力や③糸が水分を吸収し糸と接触面の間に毛管現象が起こり貼りつく現象だそうです。

接着機構の違いに注目してコガネグモ上科の粘球型の垂直円網とメダマグモ上科の篩板糸型の水平円網は収斂進化によって似た相似形であるとする多起源説（または円網収斂進化説）と、どちらの円網も起源は共通であるとする単一起源説が唱えられました。多起源説は『コネティカット州のクモ』のカーストンや生態研究で著名なウィリアム・エバーハードが主張、それに対して単一起源説はコーディントンやグリズワルドが主張しました。『クモはなぜ糸をつくるのか』第8章「より広い空間へ」や、ブラックレッジの「円網の進化」レビュー（2011年）に「横糸を作る鞭状腺の遺伝子がメダマグモ上科のクモにも存在していた」という研究が紹介されていました。カリフォルニア大学のジェシカ・ガーブラが行った研究（2006年）です。ちなみに共同研究者は全員女性。

さっそくこれを読んでみると、コガネグモ上科で発見されていた大瓶状腺・小瓶状腺・鞭状腺の各糸タンパク質の遺伝子をメダマグモ上科のトゲメダマグモ *Deinopsis spinosa* とフツウウズグモ *Uloborus diversus* で cDNA を用いて探ったという研究でした。探索の結果、枠糸と縦糸を作る大瓶状腺タンパク質である



MaSp1と MaSp2, 足場糸を作る小瓶状腺タンパク質であるMiSp, 横糸を作る鞭状腺タンパク質Flagのいずれの遺伝子もメダマグモにもあることが分かったのです。ウズグモではMaSp1, MaSp2, MiSp1 は発見されたのですが, Flag 遺伝子は見つかりませんでした。上の図は糸タンパク質スピドロインSpの系統図です。

Acはブドウ状腺, fib はフィブロイン, Flag は鞭状腺タンパク質, Maは大瓶状腺, Miは小瓶状腺, Tu は管状腺。分析対象は(アオグロ)ウオツリグモ, (フツウ)ウズグモ, ギンコガネグモ, (ヒナタ)クチコグモ, クサグモ, (シマニワ)コガネグモ, (ツヤクロ)ゴケグモ, ジョウゴグモ, (アメリカ)ジョロウグモ, ニワオニグモ, (トゲ)メダマグモ。

彼女らの研究以前にはMiSpと Flag はコガネグモ上科で発見されていただけだったし,

MaSp2は非円網種では発見されていませんでした。瓶状腺は大小を問わず非円網種にもあるので, MiSpと MaSp1はコガネグモ上科とメダマグモ上科にとって祖先形質であると解釈されます。しかし, MaSp2の使用によってこのふたつの上科はまとめられます。さらにFlag によってコガネグモ科とメダマグモ科は鞭状腺の吐糸管をもつ唯一のクモであることがはっきりしました。フツウウズグモに鞭状腺の糸タンパク質遺伝子が発見されない理由は分かりませんが, Flag は (spacer) (GPQGGGG) 40という短いペプチド鎖の繰り返しであることが関係しているのかもしれませんが, ペプチド鎖の四角内はトゲメダマグモの擬鞭状腺のFlagで示しました。アミノ酸の略号のGはグリシン, Pはプロリン, Qはグルタミンです。Flag は他に(シマニワ)コガネグモ*Argiope trifasciata*と(アメリカ)ジョロウグモ*Nephila clavipes*で分析されています。

メダマグモ上科でコガネグモ上科とほぼ共通の糸の遺伝子が発見されたということは, 円網種の単系統性の強い証拠になります。

垂直円網から派生した網

トリノフンダマシの網は足場糸を張らない点で垂直円網とは大きく異なりますし, ムツトゲイセキグモの投げ縄も垂直円網よりはトリノフンダマシの造網行動に近いものです。これらのクモは現在はコガネグモ科に所属させられていますが, コガネグモ科とするよりもナゲナワグモ科とすべきというのが, 新海栄一氏の提案です(2009年)。円網から派生した網と考えられるクモには, 無こしきの傘状の網を張

るカラカラグモや、球状円網を張るナンブコツブグモ、鳴子網を張るナルコグモ、浮遊網を張るヨリメグモなどがあります。これらはその特異なクモの形態と網の特徴により、それぞれカラカラグモ科、コツブグモ科、ヨリメグモ科と分類されていますから、ナゲナワグモ科が認められるのもそれほど遠いことではないでしょう。

出版社の倒産によって入手不能だった『クモの巣と網の不思議』の復刻増補版（2013年11月）には、これら円網から派生したクモの造網行動について、新海明氏が新しい部を書き足して解説しています。

ヒメグモ科とサラグモ科の網

コガネグモ上科のなかで円網を張らないばかりか、粘球の活用法もちがうヒメグモ科の網や、粘球のないハンモック網やドーム網を張るサラグモの網は糸と網の進化史上どのように扱ったらよいものでしょうか。

これらのクモの網は円網を特殊化し、大胆にリダクション（簡略化）したものであると解釈するのが妥当でしょう。オニグモで粘球を作る集合腺に代わってヒメグモには葉状腺という特殊化した腺があり（コムストックの『Spider



Fig. 179.
A LOBED GLAND

Book』より図参照）、この糸腺で獲物に投げつける粘球糸を作ります。ガムフットが付いたトラップ・スレッドは鞭状腺ではなく大瓶状腺で作られています（Townley and Tillinghast, 2013）。

ヒメグモ科のクモは体のサイズを小さくすることによって成長期間を短縮し、繁殖サイクルを短縮することによって適応度を高める戦略を選択しました。いわゆるI戦略です。そのおかげで森林が縮小し都市化が進む荒れた環境でも、しっかり子孫を残すことに成功しています。ヒメグモ科のクモはクモ食いになったり、居候生活になったり、アリを専食したりと特殊化を極めて繁栄しています。乾燥が著しい都市的な野外環境が広がるにつれ、コガネグモ科のクモが減ってヒメグモ科のクモが増えて来る傾向があります（大和市のクモ相調査より。池田・谷川1996）。

サラグモ科のクモはヒメグモ科のクモ以上に小型化を進めました。サラグモやヒメグモの造網行動がコガネグモ科の造網行動の短縮形と考えられることを提唱したスレッシュ・ベンジャミンらの研究（2004年）があります。アササラグモ *Linyphia hortensis* とオウシュウシロブチサラグモ *Linyphia triangularis* を飼育し、造網行動を赤外線ビデオ撮影と直接観察で記録し、3Dで分析を行ったものです。事前にこれらのサラグモ科の網が粘糸のない構造であることを確認しています（2002年）。円網種の造網動作は①探査及び支持構造作成、②枠糸とタテ糸張り、③足場糸張り、④ヨコ糸張り、⑤ハブ作りですが、分析の結果、サラグモは①と④だけでこれをくり返していることが分かりました。ヒメグモ科では①の後、粘性のない支持糸張り、ガムフット作りとなり、これ

をくり返します。

やはりヒメグモ科は円網グモから派生したグループでした。

つまり、いま学校の庭内でジグモ、ネコハグモ、ジョロウグモ、ヒメグモ、ユノハマサラグモ等が観察されたとすると、これらのクモで網の進化が概観できることになるのです。

参考文献

Benjamin, S. P., M. Duggelin and S. Zschokke 2002. Fine structure of sheet-webs of *Linyphia triangularis* (Clerck) and *Microlinyphia pusilla* (Sundevall), with remarks on the presence of viscid silk. *Acta Zoologica* (Stockholm) 83: 49-59. 東京クモゼミ215号に紹介

Benjamin, S. P. and S. Zschokke 2004. Homology, behaviour and spider webs: web construction behaviour of *Linyphia hortensis* (Araneae: Linyphiidae) and its evolutionary significance. *J. Evol. Biol.* 17: 120-130. 東京クモゼミ215号に紹介

Blackledge, T. A., M. Kuntner and I. Agnarsson 2011. The Form and Function of Spider Orb Webs: Evolution from Silk to Ecosystem. IN J. Casas (ed.), *Advances in Insect Physiology, Spider Physiology and Behaviour*. Academic Press. pp. 175-262. 東京クモゼミ209号に紹介

Brunetta, L. and C. Craig 2010. *Spider Silk*. Yale University Press. p. 248. 訳書は「クモはなぜ糸をつくるのか」(丸善出版・2013) 東京クモゼミ207号と221号に紹介

介

Craig, C. L. 2003. *Spider webs and Silk*. Oxford University Press. p.204.

Garb, J. E., T. DiMauro, V. Vo and C. Y. Hayashi 2006. Silk genes support the single origin of orb webs. *Science*, 312: 1762. 東京クモゼミ210号に紹介. 及び『クモはなぜ糸をつくるのか?』第8章にあり.

Glatz, L. 1972. Der Spinnapparat haplogyner Spinnen (Arachnida, Araneae). *Z. Morph. Tiere.*, 72: 1-25. 東京クモゼミ210号に紹介

Kovoor, J. 1987. Comparative Structure and Histochemistry of Silk-Producing organs in Arachnids. IN W. Nentwig (ed.), *Ecophysiology of Spiders*. Springer-Verlag. 160-186. 東京クモゼミ210号に紹介

Opell, B. 2013. Cribellar thread. IN *Spider Ecophysiology*. 東京クモゼミ220号に紹介

Townley, M. A. and E. K. Tillinghast 2013. Aggregate Silk Gland Secretions of Araneoid Spiders. IN W. Nentwig (ed.), *Spider Ecophysiology*. Springer.

池田博明・谷川明男1996. 真正クモ類. IN 大和市史8巻(上)別篇自然. 248-257.

池田博明・谷川明男・新海 明 2013. クモの巣と網の不思議・復刻増補版. 夢工房. 東京蜘蛛談話会ホームページに購入案内があります

遠藤知二2012. クモと糸. IN 糸の博物誌, 海遊舎, 1-40. 東京クモゼミ報告216号に紹介

新海栄一2006. 日本のクモ. 文一総合出版. p.335.