

コクサグモにおける餌条件と密度の相互関係

宮 下 直*

Interrelationship between Feeding Condition and Density of the Grass Spider, *Agelena opulenta*

Tadashi MIYASHITA*

は じ め に

動物の個体群密度や群集構造を制限している要因について、栄養段階別に論じた HAIRSTON ら (1960) の「食植者は predator limited であり、捕食者は food limited である」という主張に対してこれまでに多くの議論がなされてきた (たとえば, MURDOCH 1966, EHRLICH and BIRCH 1967, STRONG 1984)。捕食性の節足動物の場合、個体レベルで food limited であるという報告はこれまでに数多いが (たとえば, クモ; ANDERSON 1974, カマキリ; EISENBERG 1977, トンボ; LAWTON 1971, ハンミョウ; HORI 1981, オサムシ; SOTA 1985), 個体群に対してどの程度の制限要因になっているかについて調べられた例は少ない (WISE 1976, BAARS *et al.* 1984, LENSKI 1985)。個体レベルでは food limited であっても環境収容力による制限や捕食などが強く働けば、集団レベルでは必ずしも food limited であるとは限らない。また、集団レベルで food limited である場合、それが密度に依存した regulating factor なのか、それとも依存しない controlling factor なのかは餌条件が個体群に与える影響を評価する際に重要である。前者の場合には特に餌をめぐる種内競争の果たす役割が大きいに違いない。

コクサグモ (*Agelena opulenta* L. KOCH) は都市部から低山帯まで広く分布する中型の造網性のクモで、低木などに棚状の巣をつくる。本種は平面的な足場でも造網するため、個体数の把握や操作、餌の付け加えが比較的容易である。本論文では、餌条件の重要性を評価するために、コクサグモを用いて以下の項目について検証するための室内飼育、および野外実験を行った。

1) 野外の個体の成長は餌条件によって制限されているか? 2) 餌条件の向上は、移出入を含んだ生存率を高めるか? 3) 高密度下で餌をめぐる競争は存在するか?

なお本研究で用いたキロシウジョウバエを快く譲ってくださった東京大学理学部物理学科堀田凱樹教授および調査地の使用に際して便宜を図っていただいた東京大学農学部附属田無試験地の八木喜徳郎講師に深謝する。

また本研究の一部は財団法人守谷育英会の研究助成金を得て行ったものである。

材 料 と 方 法

調査対象としたコクサグモは、関東地方では5月上旬から中旬にかけて卵囊から脱出し、単独生活を始める。その後、成長・発育を続け、9月に成体になり、10月中旬から11月中旬に産卵を

* 東京大学農学部森林動物学教室

Laboratory of Forest Zoology, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

行う。

飼育実験は、1987年の6月16日～26日と8月9日～9月5日の2期に分けて行った。東京大学農学部キャンパス内で捕獲したコクサグモを2グループに分け、一方には十分量のキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) あるいはミールワームを餌として与え、他方は水以外何も与えなかった。各実験期間の終わりに飼育個体及び新たに野外より採集した個体について背甲幅と体重を測定した。

野外実験は1987年と1988年の2年間行った。1987年は東京大学農学部キャンパス内に植栽されていた直径約45 cmのイブキ (*Juniperus chinensis*) に造網していたコクサグモ個体群を用いた。生息密度の高かった2本の木と、低かった3本の木にそれぞれキイロショウジョウバエを与えることにより人為的に餌条件を向上させ、その後の個体数の変化を調べた。一方、別の高密度の木2本と、低密度の木3本については、自然状態のままで観察を行った。餌の付け加えは6月16日から7月22日まで行った。自然状態でのコクサグモは、見回りにより1日平均約2時間餌を摂食していると推定されたので、キイロショウジョウバエ1匹当りの餌の処理時間から推定して、餌の付け加え区(以下、付加区)のクモは放置区より平均約1.6倍の餌を得ていたと考えられる。1988年には東京大学農学部附属田無試験地において同様な実験を行った。5月31日に直径約95 cmのイブキに生息しているコクサグモの個体数を調査し、高密度区、低密度区それぞれ4本ずつになるように人為的にクモを付け加えた。各区における密度は、前年のデータとプールして繰り返しのある検定ができるように前年の密度と同程度にした。6月13日から高密度区、低密度区それぞれ2本ずつにキイロショウジョウバエを付け加えて餌条件を向上させ、他はそのまま放置した。上述と同様の方法により、餌の付加区のクモは放置区より平均約1.4倍の餌を得

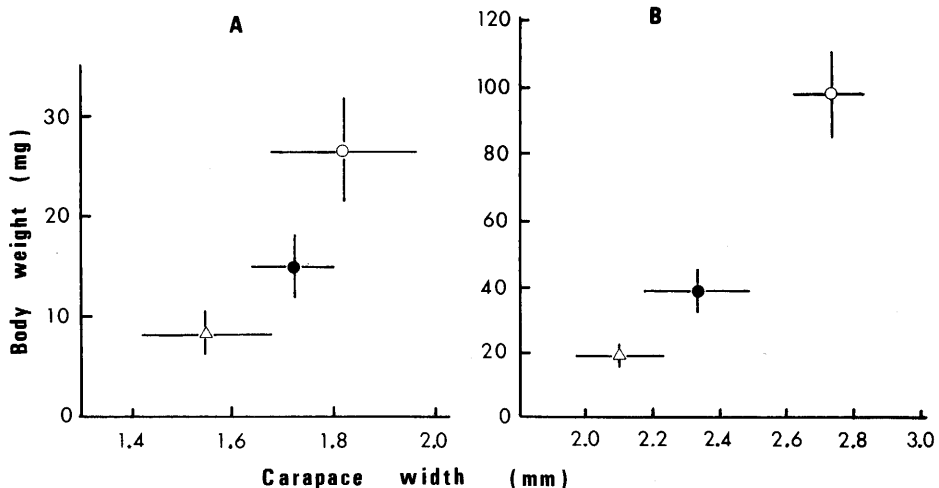


図-1 飽食状態(○)と絶食状態(△)で飼育したクモと、野外で採集したクモ(●)の背甲幅と体長の平均及び95%信頼限界。AとBはそれぞれ6月16日～26日及び8月9日～9月5日の飼育期間の結果を示す。

Fig. 1. Mean carapace width and body weight of spiders at the end of the experiment reared under starvation (△), satiation (○), and collected from a natural population (●). A and B represent rearing periods conducted from June 16 to 26 and from August 9 to September 5, respectively. Vertical and horizontal bars are 95% confidence limit.

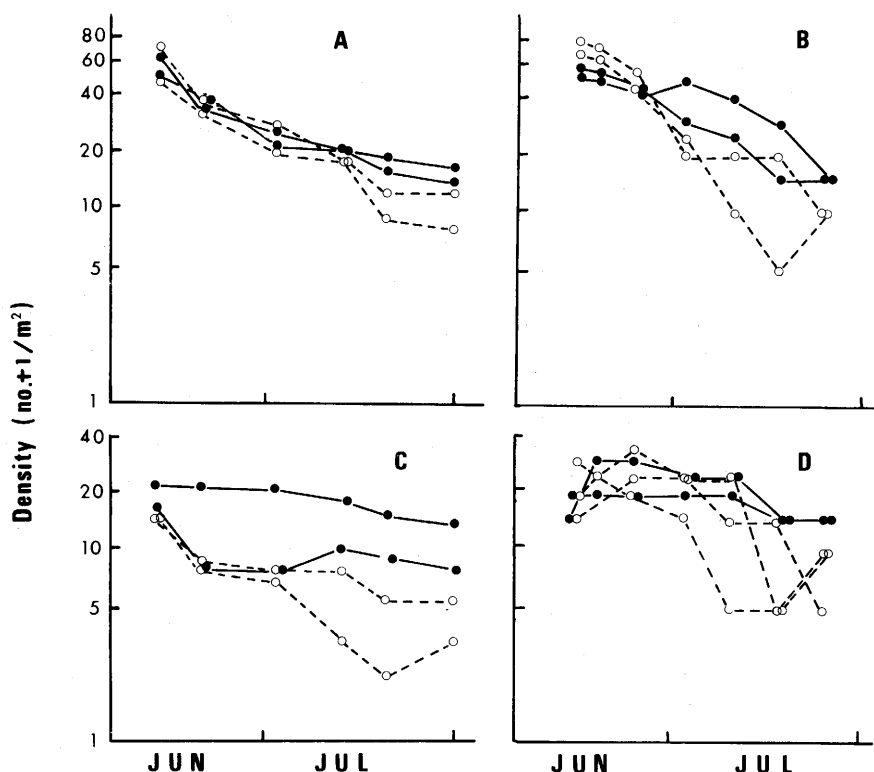


図-2 異なる餌条件及び初期密度下における密度の変化。A, 1988年高密度区; B, 1987年高密度区; C, 1988年低密度区; D, 1987年低密度区。●, 餌付加区; ○, 放置区。

Fig. 2. Changes in the density of spiders under different feeding conditions and initial density. A, High density in 1988; B, High density in 1987; C, Low density in 1988; D, Low density in 1987. ●, Food supplemented; ○, No food supplemented.

ていたと推定された。餌の付加は7月29日まで行い、各区において個体数や体長、齢の査定を行った。体長はクモの背面から定距離で撮影したフィルムを万能投影機で拡大して測定した。また齢については絶対齢が不明確であったので、実験開始時の最小齢を1齢とした相対齢で査定した。相対齢は体表の色彩や模様及び体のプロポーションで識別したが、曖昧な個体は解析の対象から除外した。次に、高密度により個体当りの餌摂取量が低下するかどうかを調べるため、餌を付加しない高密度区と低密度区で捕食頻度（餌を摂食している個体の場合、MIYASHITA 1986）を10～30匹の個体の見回りにより調査した。

結 果

1. 野外での餌条件

飼育個体と野外個体の背甲幅と体重の関係を図-1に示した。野外の個体は絶食させた個体よりは大型であるが、飽食させた個体に比べるとかなり小型である。したがって野外の個体の成長は餌条件によって制限されているのは明らかである。またこの傾向は、体重においてより顕著に現れている。背甲幅は同一齢中には栄養条件などによって通常変化しないので本実験のような比

表-1 餌の付け加えと初期密度が生存率に及ぼす影響の検定結果。3元分割表を作成し、G検定を行うことにより要因間の有意性を検定した。

Table 1. Effects of food supply and initial density on survival of spiders during the field experiment. Statistical significances of interactions among factors were tested by G-test, constructing a three-way contingency table.

Factor	G-value	Significance
Food × Survival	6.52	0.01 $< p < 0.05$
Density × Survival	10.36	0.005 $< p < 0.01$
Food × Density	4.16	NS ($p = 0.1$)
Food × Density × Survival	1.20	NS

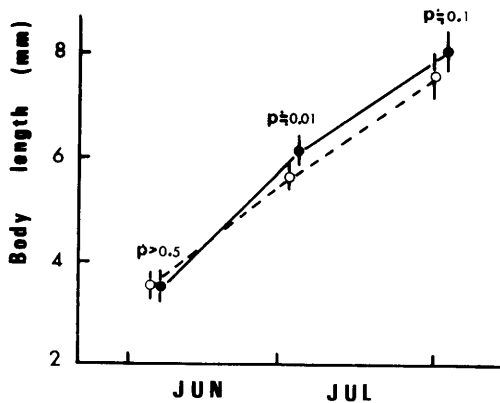


図-3 餌付加区(●)と放置区(○)におけるクモの体長の変化。

Fig. 3. Changes in the mean body length of spiders of food supplemented (●) and non-supplemented (○) treatments. Numerals above the plots indicate significance level between the treatments by *t*-test and vertical lines are 95% confidence limit.

た。これはおそらく、日数の経過と共に放置区に対する餌の付加量の比が減少したことが関係しているものと思われる。

発育の経時変化については図-4に示した。ここで示した齢はクモの絶対的な齢ではなく、6月20日に存在した最小齢を基準にした相対的なものである。いずれの時点でも付加区と放置区では有意な差はみられなかったが、日数の経過とともに付加区で齢が大きくなる傾向がみられた。

較的短期の飼育では差が出にくいからであろう。

2. 餌の付加が密度変化に及ぼす影響

異なる餌条件下におけるコクサグモの密度変化を図-2に示した。全体的に餌の付加区で密度の減少が放置区よりも鈍い傾向がうかがえる。また、餌条件の同じ区どうしを比べた場合、高密度区の方が低密度区よりも減少率が大きい傾向がみられる。そこで、餌条件と初期密度が、移出入を含んだ生存率に対して有意な影響があるかどうかを知るために、3元分割表を作成し、G検定を行った(SOKAL and ROHLF 1978)。この際、2元分散分析ではなく3元分割表を用いたのは、初期個体数の違いにより生じる生存率の値の重みの違いを生かすために、生存率として初期個体数と最終個体数をそのまま用いたからである。その結果、1988年および1987年それぞれ単独では有意差は検出されなかったが、両年を込みにした場合は、餌条件、初期密度ともに生存率に対して有意な影響を与えていた(表-1)。餌条件と初期密度の交互作用は有意ではなかったが、比較的大きな値を示した($p < 0.1$)。このことは、低密度の場合の方が餌条件の向上に対して生存率の増加する程度が大きい傾向があることを意味している(図-2)。

3. 餌の付加が成長・発育に及ぼす影響

餌の付加区と放置区におけるクモの体長の変化を図-3に示した。実験開始後約19日の7月2日には付加区で有意に体長が大きくなった。実験終了2日後の7月31日にも付加区で体長が大きい傾向は認められたが、有意性はなかった。

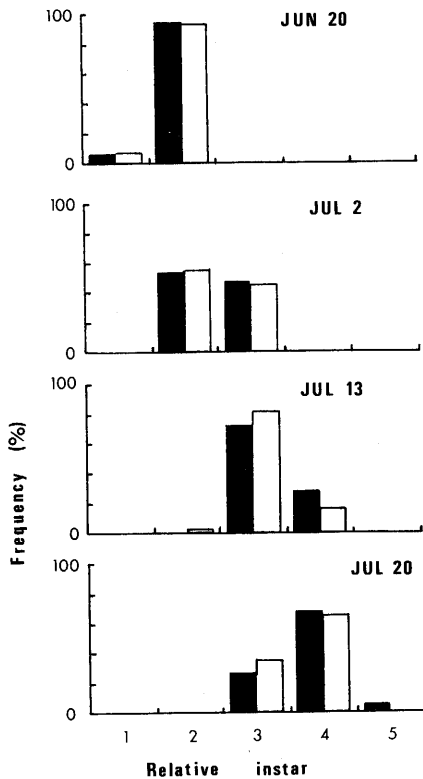


図-4 餌付加区(■)と放置区(□)におけるクモの相対齢の頻度分布。

Fig. 4. Frequency distributions of the relative instar of spiders of food supplemented (■) and non-supplemented (□) treatments.

4. 密度が餌条件に与える影響

餌を付加しないで自然状態のまま放置区した高密度区と低密度区で捕食頻度の経時変化を調べた(図-5)。両区ともに類似した変化のパターンを示しており、区間での値に差は認められなかった(Wilcoxonの符号順位検定, $p > 0.5$)。このことは、混みあいにより1個体当りの摂食量は低下しないことを示している。

考 察

本研究の結果、餌密度の増加によってクモの移出入を含んだ生存率の増加が認められた。本種の場合、マーキングによる攪乱が大きいので個体識別ができなかった。しかし、図-1から分かるように、野外では絶食状態にあるほど餌不足に置かれている個体は稀であると考えられるので、餌の付加により真の生存率が上がったとは考えにくい。おそらく餌条件の向上により、個体の定着率が高まった結果であると思われる。餌条件のよいマイクロハビタットで定着率が上がることは他のクモでも確かめられている(たとえば, GILLESPIE 1981, OLIVE 1982)。餌量の増加に対する反応が初期密度に依存するかどうかは餌条件と混み合いの関係を論じる上で重要である。本研究の結果からは統計的な有意性は得られなかったが、低密度の方で餌付加による生存率の向上の程度が大きくなる傾向がみ

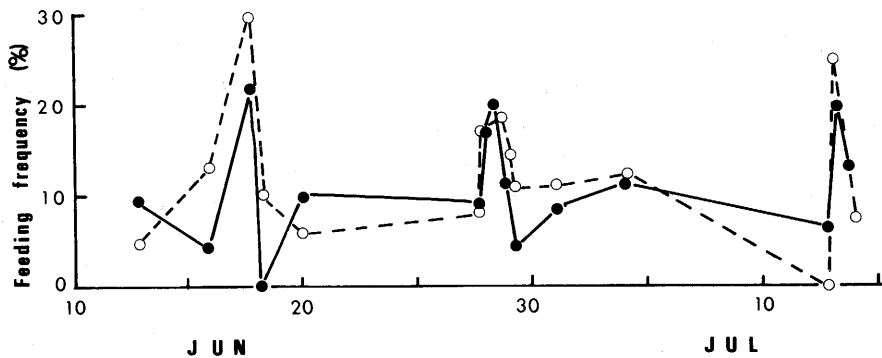


図-5 高密度区(●)と低密度区(○)における捕食頻度の変化。

Fig. 5. Changes in the feeding frequency of spiders of high (●) and low density (○) treatments.

られた(図-2, 表-1)。これは高密度下においては個体間の干渉的相互作用が強いために餌付加の影響が打ち消されてしまったのではないかと思われる。

一方、餌量に関係なく、初期密度の高い方が生存率が有意に低くなったが(表-1)、これにはいくつかの理由が考えられる。まず餌をめぐる競争の結果でないことは確かであるがこれは後述する。密度依存的な捕食による可能性も考えられるが、捕食者除去の状態でも密度の均一化がみられたので(宮下, 未発表)、クモの行動に起因したものであろう。これには場所をめぐる個体間の干渉と密度に依存しない個体レベルでの採餌行動の両方が考えられるが、どちらが主な要因かは今のところ不明である。

野外のコクサグモは成長が餌によって制限されていることは飼育と自然個体群への餌の付加により確かめられた。餌の付加は天候や網の破損等により量的に十分行えなかったため、体長への影響は実験終了時には小さくなった。餌付加の頻度を更に増やせば、成長はもとより生存に対する影響もより増大したものであると思われる。一般に体長と産卵数には正の相関がみられるが、本種の場合も例外ではない(宮下, 未発表)。したがって、餌の増加によりサイズが増大し、その結果、産卵数も増えることは容易に想像される。以上のことから、本研究における餌条件の向上の程度でさえも Aggregative numerical response と Reproductive numerical response の両方がみられると考えられる。

密度が個体当りの餌量に対して負の影響を与えているという証拠は得られなかった(図-5)。高密度区においては互いに網が接する個体も少なからず存在したので、野外での一般的な高密度の状態であったと見て良いと思われる(実際、1987年の実験では、自然状態での「高密度区」を使用している)。本研究の実験開始は子グモが脱囊後1ヶ月余り経過した時点であった。これより以前のデータはないが、別の調査地で6月に高密度区と低密度区で体長を調べた結果でも高密度区で体長が小さくなることはなかった(宮下, 未発表)。また実験期間以後、すなわち8月以後は密度が希薄になり個体間で網が接することもほとんどなかったので、混み合いによる餌量の減少は考え難い。以上のことから、本種では通常餌をめぐる競争は重要でないと考えられる。これは WISE (1975) がシロブチサラグモ (*Lyniphia marginata*) で、密度と成長の間に相関がみられなかったという報告や、MIYASHITA (1986) のジョロウグモ (*Nephila clavata*) の結果(ただし、これは実験個体群ではないが)とも一致する。Food limited であっても餌をめぐる競争がないというのは一見矛盾するように思えるが、WISE (1975) や PIELOU (1974) の言うように、各個体の獲得できる餌が利用可能な餌量のごく一部に過ぎないなら、餌資源の枯渇は起こらない。造網性のクモのように待ち伏せ型の捕食者であり、しかも転換率が早いと思われる飛翔昆虫を餌としている動物では、餌をめぐる競争が起こりにくいのも決して不思議ではない。このことは造網性クモの種内・種間関係を議論する際に重要な意味を持つに違いない。

以上のことから、餌条件はコクサグモ個体群の密度に対して controlling factor とはなり得るが、regulating factor とはなり得ないと考えられる。

要 旨

造網性のクモであるコクサグモについて餌条件の重要性を評価するために、室内飼育と野外実験を行った。室内飼育ではクモを飽食と絶食の2つのグループに分けて飼育し、野外で採集したクモの背甲長および体重と比較した。その結果、野外のクモの成長は餌条件によって制限されて

いることが判明した。野外実験では、餌となるショウジョウバエを与えて餌条件を向上させた区と自然状態のまま放置した区についてそれぞれ高密度区と低密度区の2種類を設けて個体数および体長の経時変化を調査した。その結果、餌の付加区では生存率（移出入を含む）が有意に向上した。また、餌の付加区の個体はサイズが大きくなる傾向があった。一方、餌を付加しない高密度区と低密度区で餌の摂食頻度を調査したところ、両者の間には差がみられず、餌をめぐる種内競争は検出し得なかった。以上の結果から、コクサグモ個体群において餌条件は controlling factor ではあるが、regulating factor とはなりえないと考えられる。

キーワード: コクサグモ, 餌条件, 個体群密度, 餌をめぐる競争

引用文献

- ANDERSON, J. F. (1974): Responses to starvation in the spider, *Lycosa lenta* (Hentz). *Ecology* **55**: 576-585.
- BAARS, M. A. and T. S. van DIJK (1984): Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch Heathland. II Egg production and survival in relation to density. *J. Anim. Ecol.* **53**: 389-400.
- EHRlich, P. R. and L. C. BIRCH (1967): The "Balance of nature" and "Population control". *Amer. Natur.* **101**: 97-107.
- EISENBERG, R. M., L. E. HURD and J. A. BARTLEY (1977): Ecological consequences of food limitation for adult mantids (*Tenodera aridifolia sinensis* Saussure). *Amer. Midl. Nat.* **106**: 209-218.
- GILLESPIE, R. G. (1981): The quest for prey by the web building spider *Amaurobius similis* (Blackwell). *Anim. Behav.* **29**: 953-954.
- HAIRSTON, N. G., F. E. SMITH and L. B. SLOBODKIN (1960): Community structure, population control, and competition. *Amer. Natur.* **94**: 421-425.
- HORI, M. (1982): The biology and population dynamics of the tiger beetle, *Cicindela japonica* (Thunberg). *Physiol. Ecol.* **19**: 77-212.
- LAWTON, J. H. (1971): Maximum and actual feeding-rates in larvae of the damselfly, *Pyrrosoma nymphula* (Sulzer) (Odonata: Zygoptera). *Freshwater Biology* **1**: 99-111.
- LENSKI, R. E. (1984): Food limitation and competition: A field experiment with two *Carabus* species. *J. Anim. Ecol.* **53**: 203-214.
- MIYASHITA, T. (1986) Growth, egg production and population density of the spider, *Nephila clavata*, in relation to food conditions in the field. *Res. Popul. Ecol.* **28**: 135-149.
- MURDOCH, W. W. (1966): Community structure, population control and competition—a critique. *Amer. Natur.* **100**: 219-226.
- OLIVE, C. W. (1982): Behavioral response of a sit-and-wait predator to spatial variation in foraging gain. *Ecology* **63**: 912-920.
- PIELOU, E. C. (1974): Population and community ecology. Gordon and Breach, New York.
- SOKAL, R. R. and F. J. ROHLF (1981): Biometry, Freeman, New York.
- SOTA, T. (1985): Limitation of reproduction by feeding condition in a carabid beetle, *Carabus yaconinus*. *Res. Popul. Ecol.* **27**: 171-184.
- STRONG, D. R., D. SIMBERLOFF, L. G. ABLE and A. B. THISTLE (1984): Ecological communities, Princeton University Press, New Jersey.
- WISE, D. H. (1975): Food limitation of the spider *Linyphia marginata*; experimental field studies. *Ecology* **56**: 637-646.

(1989年10月30日受理)

Summary

Field experiment and laboratory rearing were conducted to evaluate the importance of feeding conditions on the population of the grass spider, *Agelena opulenta*. In laboratory, spiders were reared under two levels of food supply, satiation and starvation. The carapace

width and body weight were measured at the end of the rearings, which were compared with those of field-collected specimens. It was found that the growth of spiders in the field was limited by food. In the field experiment, four types of subpopulations were established by manipulating the density and adding food for spiders. Each of them differed in initial density and/or food level. Survival rate (including immigration and emigration) was significantly improved and body size tended to be larger at the food supplemented subpopulations. Feeding frequency of spiders obtained by sight-count method revealed that it did not differ significantly between high and low density subpopulations which received no additional food, indicating that competition for food was absent. These results suggest that food is indeed a controlling factor but not a regulating factor for this spider population.

Key words: grass spider, food limitation, population density, competition for food