

# 真正クモ類（クモ綱：クモ目）の性フェロモン，カイロモン，化学擬態および抗菌ペプチド

野口 大介

Sex pheromones, kairomones, chemical mimicry and antimicrobial peptides of spiders (Arachnida: Araneae)

Daisuke Noguchi

The present review focuses on the chemoecology of spiders (Arachnida: Araneae). All cases of spider sex pheromones, kairomones, defensive and offensive chemical mimics, and antimicrobial peptides reported previously in literature are described herein. Although ca. 49 thousand spider species are recognized globally, only 11 spider sex pheromones (contact or airborne) have only been identified from seven species. In addition, almost all the sex pheromones are released by females to attract males, while only one sex pheromone is released by males to appease females. To date, 17 spider species have been reported to have kairomones, which facilitate the searching and evaluation of prey. Chemical mimicry, which facilitates camouflage and protects against parasites in ant colonies, has also been observed among myrmecophile spiders. Additionally, aggressive chemical mimicry has been reported in bolas spiders, which attract moths using kairomones that mimic the sex pheromones of the targets. Four types of antimicrobial peptides that protect spiders from microorganisms have also been reported. Although some researchers have demonstrated the antimicrobial activities of spider web threads, the compounds responsible for the antimicrobial activity remain unclear. The chemoecology of spiders remains poorly understood considering their diversity; therefore, further studies are required in the future.

## 1. はじめに

真正クモ類（クモ綱 Arachnida クモ目 Araneae : spiders ; 以下クモと略す）は、2020年11月5日現在、世界で128科4,187属48,885種が知られており（World Spider Catalog 2020）、日本から記録されているのは、2018年5月31日時点で61科471属1,659種である（小野・緒方 2018）。クモは、1）クモ恐怖症、2）有毒生物、3）感染症媒介昆虫の天敵、などの視点から研究対象として重要である。クモ恐怖症は動物恐怖症のうち最も頻繁に認められ

(Jacobi et al. 2004), 恐怖, 嫌悪, 危険を強く感じる者が多い (Gerdes et al. 2009). クモはこうした不快な側面だけでなく, 一部には毒で人体に直接的な害を及ぼし, 例えばセアカゴケグモ *Latrodectus hasseltii* Thorell やカバキコマチグモ *Cheiracanthium japonicum* Bösenberg & Strand の刺咬症は重症となる (大利 1975). 一方で, クモは農業害虫を捕食する天敵として生態系において重要な役割を果たしている (Marc and Canard 1997; Michalko et al. 2019).

熱帯～温帯からの侵入種セアカゴケグモが国内で確認されるとクモに対する人々の関心が高まり, 保健所におけるクモの同定検査数は急増した (中嶋 2007). 幸いなことに, 現在までに国内で本種を含むゴケグモ属のクモによる咬傷事例で大きな被害は出ていない. しかし, その件数は増加しており, 悪条件が重なると被刺咬症者が深刻な事態に陥る可能性が指摘されている (清水ら 2014). このようにクモといえば有毒とのイメージが注目されがちであるが, 毒でヒトに危害を加えるクモは世界中で 100 種より少ないと見積もられている (Kuhn-Nentwig et al. 2011). よって, クモのうちヒトにとって毒性のあるもの以外の種が研究されないとすれば, クモ全体に対する深い理解をもたらす研究を進展させることは困難であろう. その点で, 生活史の様々なステージに利用される情報化学物質を対象とした基礎研究は, 防除等の応用分野での発展も期待される. 例えば, クモと同じくクモ綱に属するダニ亜綱 (Apulmonata; 以下ダニと略す) では, 長年にわたって多くの化学生態学的研究が行われてきた. それによって, ダニの集合, 繁殖, 天敵に対する防御, 宿主認識における情報化学物質の重要性が明らかになっており, それらの知見はダニ防除法の革新的な新技術の開発に用いられている (例えば小川ら 1992; Sonenshine 1985, 2004). しかし, クモの繁殖や採餌行動などを観察しつつ, それらを制御する基盤となる情報化学物質に注目した研究の歴史は浅く, クモの情報化学を扱った総説が初めて出版されたのは 21 世紀に入ってからである (Schulz 2004). 無気門亜目 (Astigmata; 現在はコナダニ団とされる) (安倍ら 2009) のダニ 10 科 61 種からフェロモンとして 88 種類の化合物が同定されており (Kuwahara 2004), 同じく無気門亜目のダニ 64 種から, 香り化合物 90 種類の化学構造が決定されている (桑原 2011). 一方, クモではわずか 7 種から 11 種類の性フェロモンが同定されているにとどまるなど (Fischer 2019), クモの化学生態学研究はダニに比べ遅れている. さらに, 本邦においてクモの情報化学物質に関する総説は, 管見の限り存在しない. これらを踏まえ, 本稿ではクモの化学生態学的な視点に立った研究の現状およびその将来的な意義について概説する.

## 2. 化学生態学および情報化学物質

### 2-1. 化学生態学と情報化学物質（セミオケミカル：semiochemical）の分類

生物間および生物と環境との相互作用を化学的に解明するのが「化学生態学」という学問である（鈴木ら 1973）。化学生態学は生物とりわけ昆虫を対象にして、生物どうしの相互作用に関わる情報化学物質を通じて生物の生態を解明するのに重要な役割を担ってきた。情報化学物質はセミオケミカルともよばれ、1つの生物個体が体外に排出するにおいや毒などの二次代謝産物のうち、生物間および生物と環境との情報のやり取りに使われる化学物質を指す。情報化学物質は、それが作用する対象が同種か異種か、利益を受ける方が発信者か受信者かの見地から分類される。すなわち、同種間で作用する情報化学物質がフェロモン（pheromone）、異種間で作用するものが他感物質（アレロケミカル：allelochemical）、そしてアレロケミカルのうち発信者に益があるものをアロモン（allomone）、受信者に益があるものをカイロモン（kairomone）と称する（例えば 高橋 1983; 古前ら 1996）。なお、アプニュモン（apneumone；非生物あるいは死亡生物由来、受信者に益）は認知度や使用頻度がきわめて低いものの、通常アプニュモンとして知られるプトレシン（putrescine）がコガネグモ科の一種である *Argiope keyserlingi* Karsch の網に存在するアロモンであると示唆した報告がある（Henneken et al. 2017）。

### 2-2. クモの情報化学物質

本稿では、クモの情報化学物質のうち、クモの性フェロモン、クモが用いるアレロケミカルについて、主に海外の重要な研究を紹介しつつ概説する。生物全体では、現在のところ、およそ 3,500 種類の情報化学物質が報告されるに至っている。しかし、これまでに化学構造が同定されたクモの情報化学物質は、わずか 20 種類ほどでしかない（El-Sayed 2020）。クモの情報化学物質を概説した総説はこれまでに 8 報ある（Schulz 2004; Gaskett 2007; Olsen et al. 2011; Schulz 2013; Trabalon 2013; Uhl 2013; Scott et al. 2018; Fischer 2019）。これらの総説からは、研究対象となった種数こそ少ないものの、クモは昆虫と同様に、情報化学物質を利用する生物だということが理解できる。これまでにクモの性フェロモンとして同定された化合物の名称、放出するクモの種類、誘起される雄（または雌）の行動、伝搬モードおよび出典をまとめた（表 1）。これらの情報化学物質に加えて、本稿では化学生態学において通常、情報化学物質としてはあまり認識されていない抗菌ペプチドについても、その重要性に鑑みて取り上げたい。

### 2-3. フェロモン

フェロモンのうち配偶行動に関係するものが性フェロモン（sex pheromone）

である。性フェロモンの存在は古代ギリシャ時代から知られており (Wyatt 2009), 近世ではファーブル昆虫記におけるクジャクヤママユ *Saturnia* spp. などでも知られている (Fabre 1913)。クジャクヤママユやカイコガ *Bombyx mori* (Linnaeus) をはじめとするガ (昆虫綱チョウ目に分類される昆虫のうち, チョウ, 具体的にはアゲハチョウ上科, セセリチョウ上科, シャクガモドキ上科を除いたもの) の多くは, 雌成虫が腹端の性フェロモン腺から性フェロモン物質を分泌し, 交尾対象となる雄成虫を誘引する。Butenandt et al. (1951; 1961a, b) によってカイコガから単離されたボンビコール (bombykol) が, 最初に分子構造が決定され, 合わせて機能性が確認された (= 同定された) 性フェロモンである。その後の研究の進展によって, ガでは 500 種以上から性フェロモン成分が同定されている (Ando and Yamamoto 2020)。

また, フェロモンには性フェロモン以外にも様々なものが, ハチ目・アリ上科・アリ科に属する昆虫であるアリなどで知られている (勝又・尾崎 2007)。例えば働きアリは餌を見つけて巣に運ぶときに, 他の同巣個体が容易に餌までたどり着けるように, 巣までの帰り道に揮発性有機化合物をつける。これにより, アリは餌と巣の間に行列をつくり, 人間の社会とは異なるやり方で効率的な採餌を行っている。このときに用いられる化合物を道しるべフェロモン (trail pheromone) と呼ぶ (Morgan 2009)。ガの配偶行動やアリの採餌行動のような, 情報化学物質を介した行動生態を人間がより深く理解するうえで, これまでに多くのフェロモン成分が化学的に明らかにされてきた。

### 3. クモの性フェロモン

#### 3-1. 性フェロモンを利用するクモ

クモの性フェロモンの成分や分泌腺に関する理解は昆虫などに比べて未だ乏しく (小野 2002; Schulz 2004), クモの配偶行動において, これまでに化学物質の関与が報告されたクモはわずか 7 種である (Fischer 2019)。この 7 種のクモから, 雌が放出する性フェロモンとして 10 種類, 雄が放出する性フェロモンとして 1 種類の計 11 種類の化合物が同定されている (表 1)。

これらのうち, サラグモ科の *Linyphia triangularis* (Clerck), シボグモ科の *Cupiennius salei* Keyserling, ユウレイグモ科の *Pholcus beijingensis* Zhu & Song, ゴケグモ属のセアカゴケグモ *Latrodectus hasseltii* Thorell およびツヤクロゴケグモ *Latrodectus hesperus* Chamberlin & Ivie の 5 種は, 雌成体が糸に性フェロモンを塗布する。交接対象となる雄は, この糸と接触することで雌の存在を認識して雌に定位し, 最終的に交接に至る (Schulz and Toft 1993; Papke et al. 2000; Xiao et al. 2009; Jerhot et al. 2010; Scott et al. 2015)。一方, タナグモ科の *Agelenopsis aperta* Gertsch とコガネグモ科のナガコガネグモ *Argiope bruennichi* (Scopoli) は, 雌成体が分泌する性フェロモンが空気中を漂い, 雄

成体がそれに誘引される (Riechert and Singer 1995; Chinta et al. 2010). 加えて, *P. beijingensis* では, 雌に対して求愛の容認を促す性フェロモンを雄が分泌することが知られている (Xiao et al. 2010). さらに最近になって, トタテグモ下目のクモに性フェロモンが存在することを初めて示唆した研究が報告されている (Copperi et al. 2019). その成分はいまだ化学的には同定されていないものの, 既報の総説には挙げられておらず今後の研究で重要だと考えられるため, あわせて取り上げる.

### 3-2. サラグモ科のクモの性フェロモン

クモの雌雄間ではたらく性フェロモンが初めて同定されたのは, サラグモ科の一種 *L. triangularis* である. 性フェロモンとしてはたらく成分は, 雌の網から同定された (*R*)-3-ヒドロキシ酪酸 ((*R*)-3-hydroxybutanoic acid) および (*R*)-3-((*R*)-3-ヒドロキシブタノイルオキシ)-酪酸 ((*R*)-3-((*R*)-3-hydroxybutanoyloxy)butanoic acid) である (図 1a, Schulz and Toft 1993).

性フェロモンの同定に至った背景を理解するため, まずは *L. triangularis* の配偶行動を解説する. *Linyphia triangularis* の雄は, 個体密度に応じて2種類の配偶行動をとる. 1つ目は, 雌のそばに雄が生息している場合に見られるもので, 亜終齢(2回脱皮すると成体になる幼体)の雌を雄が最終脱皮までガードし, そのまま交接する. 2つ目は, 雌のそばに雄がいない場合に見られるもので, 成体になった未交接雌の網に雄がやって来て, 活動的に網の周辺を歩きまわり, 網の縁から数 cm の部分にジグザグのパターンで自身の糸を加えたのちに, 網を切って丸め (web reduction behavior すなわち網縮小行動), その後, 交接に至る (Schulz and Toft 1993).

交接に至る前にわざわざ雄が未交接雌の網縮小行動に出る理由は, 他の雄が誘引されるのを防ぐためだと推測される. もしも雄が誘引された後に, 未交接雌の網がそのままになっていると, 網から空气中に揮発して漂う性フェロモンにより, 後から他の雄も誘引されてしまう. 最初にやって来た雄と後からやって来た雄とに雌を巡る競合が起きれば, 最初にやって来た雄は, 雌との交接の機会を逃してしまう. したがって最初の雄は, フェロモン源を除去することで有利に交接ができる. 実際, 交接を終えた雌が作った網はもはや雄を誘引することはないことも観察されており, 未交接雌のみが網に雄を誘引する性フェロモンを塗布することが報告されている (Watson 1986).

上記の仮説を検証した実験は次の通りである. まず亜終齢の *L. triangularis* の雌を野外で採集し, 一辺 10 cm の立方体に入れて飼育したところ, 雌は網を作った (この間に脱皮し成体になったものと思われる). そして雌を網から取り除き, 野外採集した雄を網に個別に置いた. 雄の導入後 5 分以内に雄による網縮小行動が見られた場合, その網にはフェロモンが塗布されているとカウントした (彼らの 5 分基準は, 雄が実験的操作による攪乱から回復す

る時間を考慮して選択された). 雄は未交接雌の網を活発に切って丸めたが, 既交接雌の網を切って丸めることはなかった.

次に, 未交接雌の網をヘキサン, 塩化メチレン, メタノール, または水に浸して, それぞれの溶媒に対する抽出物を得た, 塩化メチレン, メタノール, または水の抽出物をスプレーして網に塗布した場合, これらは全て雄による網縮小行動を引き起こした. これに対し, ヘキサン抽出物を網にスプレーしても雄は網縮小行動を起こさなかった. 雄に対して網縮小行動を起こした抽出物を GC/MS (ガスクロマトグラフ質量分析計) にて分析したところ, 未交接雌の網に塗布されていた成分は (R)-3-ヒドロキシ酪酸および (R)-3-((R)-3-ヒドロキシブタノイルオキシ)-酪酸であると同定された (Schulz and Toft 1993).

(R)-3-ヒドロキシ酪酸は, 全ての動物において脂肪酸を生合成する経路に存在する中間生成物であり, 酵素の存在下で, マロニル-CoA とアセチル基 (タンパク質に結合) から二酸化炭素が脱離して生成される. この (R)-3-ヒドロキシ酪酸が補酵素 A と結合した 3-ヒドロキシブチリル CoA からは, 3-ヒドロキシ酪酸が多数縮合重合して生成する生分解性のポリエステルである「ポリ[(R)-3-ヒドロキシ酪酸] (PHB)」が生合成される. この化合物は様々な細菌や古細菌が炭素およびエネルギーを貯蔵する目的で産生し, ほかに利用可能な炭素源がなければ代謝により (R)-3-ヒドロキシ酪酸へと分解される (Reddy et al. 2003). Schulz (2013) は, *L. triangularis* における (R)-3-ヒドロキシ酪酸および (R)-3-((R)-3-ヒドロキシブチリルオキシ)-酪酸の生合成経路に関し, 「クモ (*L. triangularis*) の性フェロモン生合成に共生菌による PHB→(R)-3-((R)-3-ヒドロキシブチリルオキシ)-酪酸の生合成が関与しているのではないか」というユニークな仮説を立てている. 真相は依然として不明であるが, もしそうであれば, *L. triangularis* の雌グモは亜終齢に成熟したあとに, 何らかのクモ共生菌による PHB→性フェロモンの反応経路を選択的にオンにし, 交接した後には再びオフにするためのユニークな機構を備えているかもしれない.

### 3-3. シボグモ科のクモの性フェロモン

*Linyphia triangularis* の性フェロモンは網から揮発して空気中を伝わるのに対し, 熱帯の徘徊性種であるシボグモ科の *C. salei* のしおり糸 (クモが歩くときに出して, 来た道に戻ったり命綱として使ったりする糸) から得られた性フェロモンは, 接触を通じて情報伝達が行われる. *C. salei* の雄は雌のしおり糸に接触するとき, どのようにして性フェロモンを検知しているのだろうか.

*Cupiennius salei* の雄の求愛行動は, 雌のしおり糸に遭遇したときに触肢を使って糸を調べるところから始まる. すなわち, 雄は雌のしおり糸が引かれ

ていた基部からしおり糸を持ち上げてしばしば元の位置からずらし、自らの触肢の背側表面にしおり糸を接触させる。そして糸に性フェロモンが付着している場合は雌が性的に成熟していると判断して体を振動させ、振動を雌に伝える求愛行動を開始する。振動を感知した雌は振動で反応し返すため、雄は雌を見つけることができる (Barth 1993)。これらの求愛行動の観察から、雌のしおり糸に付着している性フェロモンは接触性であると推測された。

その後、*C. salei* の性フェロモンが (S)-3-ヒドロキシ-5-メトキシ-3-(メトキシカルボニル)-5-オキソ吉草酸 (キュピラー ; cupilure) であると同定された (Papke et al. 2000) (図 1b)。*Cupiennius salei* の雌は、しおり糸を出すときにキュピラーをしおり糸表面に付着させる (しおり糸 1 mm<sup>2</sup>あたり 6×10<sup>6</sup> 個のキュピラー分子が表面に付着している)。雌のしおり糸に付着したキュピラーは雄触肢背側のフェロモン受容感覚細胞で受容される。工業的に合成されたキュピラーを含浸させたろ紙を雄の触肢にある感覚子の先端に接触させると、性成熟した雌が出したしおり糸に触れたときと同様の活動電位を示すことが一連の電気生理学的測定によって明らかとなっている (Tichy et al. 2001)。

### 3-4. タナグモ科のクモの性フェロモン

前述のキュピラーは糸との接触を通じて情報が伝達される接触性性フェロモンであるが、米国南部～中米 (中央アメリカ) の乾燥地帯に生息するタナグモ科の *A. aperta* は 3-2. で述べた *L. triangularis* のような揮発性性フェロモンを配偶行動に利用している。ただしその成分は糸から揮発するのではなく体から放出されている (分泌腺は特定されていない)。この種の性成熟した未交尾雌から、揮発性性フェロモンとして 8-メチルノナン-2-オンがヘッドスペース-GC/MS 分析により同定された (図 1c)。*Agelenopsis aperta* の雌から空气中に放出された 8-メチルノナン-2-オンは、雄を引き付けて求愛行動 (触肢によるドラミング (触肢で繰り返し雌をたたく ; pedipalp drumming) と腹部をうねらせる ; abdomen waggle) を誘発する。この揮発性の性フェロモンは、わずか 0.5 ng で、フェロモン源から数 cm 離れた雄を誘引することが明らかになっている (Papke et al. 2001)。

### 3-5. ユウレイグモ科のクモの性フェロモン

これまでに紹介した例は、全て 1 化合物が単独で性フェロモンの役割を果たしていた。しかし、性フェロモンの研究が進んでいるガでは、大部分の種で性フェロモンが複数物質の混合物であり、その混合比が異性の誘引に重要な役割を果たすことが知られている (Tamaki et al. 1971, Ando and Yamamoto 2020)。クモの性フェロモンにおいても、ガと同じく複数物質が揃うことではじめて性フェロモンとなるもの (複数成分系フェロモン) が、中国産の洞

窟から採取されたユウレイグモ科のクモの一種から見つかっている(図 1d) (Xiao et al. 2009; 2010). ここでユウレイグモ科のクモとは, 性フェロモンが同定されている唯一の単性域類, すなわち外性器の構造が単純で, はるかに複雑な構造を持つ完性域類のクモと区別されるものである (Schulz 2013).

酢酸ヘキサデシルと酢酸(2*E*,6*E*)-3,7,11-トリメチルドデカ-2,6,10-トリエン-1-イル(酢酸(2*E*,6*E*)-ファルネシル)の2化合物は, とともに *P. beijingensis* 未交尾雌の網からジクロロメタンで抽出され GC/MS 分析により同定された. 雄はこれら2化合物のうちのどちらか一方だけでは誘引されなかったが, 両化合物の2:1混合物には誘引活性を示した. この結果から, これら2成分は両者が揃うことではじめてフェロモンとしてはたらくことが示唆された (Xiao et al. 2009).

複数成分フェロモンが雌から見つかった *P. beijingensis* の雄からは, クモでは唯一の雄性フェロモンも発見されている. *Pholcus beijingensis* 雄のジクロロメタン抽出物に含まれる化合物群が網羅的に同定され, そのうち雄成体のみから発見された物質の一つである (*Z*)-トリコス-9-エン ((*Z*)-9-トリコセン)が, 配偶行動においてシグナルの役割を果たすことが明らかとされた. 本種の雌は, やってきた雄を受け入れる場合, 雄に対して攻撃せずに静止する. 一方, 性的に未成熟の雌や既交尾雌はやって来た雄を攻撃する. (*Z*)-9-トリコセンにさらされた雌はさらされなかった雌に比べて雄の接近に対して攻撃的にならず受容的な行動をとり, 雄による配偶を許容した. 一方で, (*Z*)-9-トリコセンが性成熟した雌の個体を誘引するかどうかを検証されたが, (*Z*)-9-トリコセンには雌を誘引するはたらきはなかった. これらのことから, (*Z*)-9-トリコセンは雄が求愛の容認を雌に促すシグナルと見なされた (Xiao et al. 2010).

先述した酢酸ヘキサデシルは, 多くのガの性フェロモン物質と同様, アセチル基を除いたアルキル基の炭素数が16であるという共通骨格を有する. ただしガのフェロモンでは, 対応する炭化水素基に二重結合が1か所ないし2か所含まれる酢酸(*Z*)-11-ヘキサデセニルや酢酸(10*E*,12*Z*)-ヘキサデカ-10,12-ジエン-1-イルのような化合物がよく使われ, 酢酸ヘキサデシルのような飽和炭化水素基を有する物質は, ガのフェロモンとしてはメジャーではなく (El-Sayed 2020), ガにおいては, 飽和炭化水素基を有する化合物がフェロモン活性を示す例は, ほんの数例しか知られていない (Veire and Dirinck 1986; Löfstedt et al. 1986). 一方, 酢酸(2*E*,6*E*)-ファルネシルはコメツキムシの一種 *Agriotes sputator* (Linnaeus) の性フェロモンとして同定されている (Yatsynin et al. 1996). また, (*Z*)-9-トリコセンは, 多くの昆虫の体表の一般的な構成要素であるとともに, イエバエ *Musca domestica* Linnaeus (Carlson et al. 1971), またはハナバチの一種 *Andrena nigroaenea* (Kirby) (Schiestl et al. 2000) のようないくつかの昆虫のフェロモンでもあり, これらの昆虫は, *P.*



*beijingensis* の潜在的な餌である (Schulz 2013).

### 3-6. コガネグモ科のクモ・ゴケグモ属のクモの性フェロモン

Chinta et al. (2010) は、コガネグモ科のクモとしては最初となるナガコガネグモ *A. bruennichi* の性フェロモン 2-ヒドロキシブタン-1,2,3-トリカルボン酸(2*R*,3*S*)-トリメチル ((2*R*,3*S*)-メチルクエン酸トリメチル) (図 1e) の抽出と合成を報告している. この化合物は雌のうち、亜成体、未交接、および交接済み個体から得られた抽出物の比較により発見され、野外において同種の雄に対して誘引活性を持つことから、本種の性フェロモンであると結論づけられた. クエン酸誘導体を性フェロモンとして用いる例は、前述した *C. salei* でも言及されている (Tichy et al. 2001). なお現在までに、これら 2 種以外には、クエン酸誘導体をフェロモンに用いている生物は知られていない (Uhl 2013).

ヒトに対する毒性の強い外来種であるゴケグモ属のクモでは、セリン誘導体および酪酸が性フェロモンとして機能する. Jerhot et al. (2010) は 2-メチル酪酸(*S*)-(*S*)-3-メトキシ-2-(3-メチルブタンアミド)-3-オキソプロピル (*N*-3-メチルブチリル-*O*-2-(*S*)-メチルブチリル-*L*-セリンのメチルエステル) がセアカゴケグモの性フェロモンであることを、さらに Bryan et al. (2018) は酪酸が性フェロモンとして機能することを示した (図 1f). Scott et al. (2015) は、セリン誘導体の低分子量同族体である 3-メトキシ-2-(3-メチル-*N*-プロピオニルブタンアミド)プロピオン酸(*S*)-メチル(*N*-3-メチルブタノイル-*O*-メチルプロパノイル-*L*-セリンのメチルエステル) (図 1g) が、セアカゴケグモと同属のツヤクロゴケグモ *Latrodectus hesperus* Chamberlin & Ivie で、性フェロモンの成分の一つであることを示した.

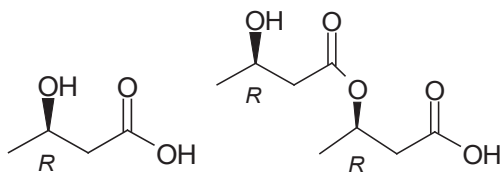
### 3-7. トタテグモ下目のクモの性フェロモン

トタテグモ下目のクモには、タランチュラといわれるオオツチグモ科や、ジグモ科、トタテグモ科などの地中生活を送る原始的なクモが多く含まれる. Copperi et al. (2019) は、トタテグモ下目の *Acanthogonatus centralis* Goloboff において、雌が接触性の性フェロモンを糸に塗布し (体表に存在したり空气中を漂うわけではない)、雄を誘引していることを報告している. 雄のクモが、交接済み雌よりも、未交接雌を選び好んだことも示されており、トタテグモ下目における性フェロモンの存在を確認した初めての成果である. なお、性フェロモン成分の化学構造は、残念ながらまだ特定されていない.

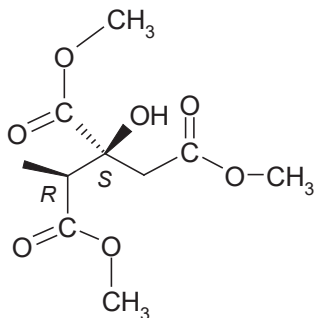
表 1. クモの性フェロモン.

化合物	クモの種	雄の行動	伝搬モード	文献
• (R)-3-ヒドロキシ酪酸	<i>Linyphia triangularis</i>	誘引と網縮小	糸への接触	Schulz & Toft (1993)
• (R)-3-((R)-3-ヒドロキシブタノイルオキシ)酪酸	<i>Cupiennius salei</i>	誘引と求愛	糸への接触	Papke et al. (2000)
• (S)-3-ヒドロキシ-5-メトキシ-3-(メトキシカルボニル)-5-オキソ吉草酸 別名: クエン酸(S)-1,1'-ジメチル; キュピラー cupilure	<i>Agelenopsis aperta</i>	誘引と求愛	風媒	Papke et al. (2001)
• 8-メチルノナン-2-オン	<i>Pholcus beijingensis</i>	誘引	糸への接触	Xiao et al. (2009)
• 酢酸へキサデシル		求愛の受容 (雌の行動)	風媒	Xiao et al. (2010)
• 酢酸(2E,6E)-3,7,11-トリメチルドデカ-2,6,10-トリエン-1-イル 別名: 酢酸(2E,6E)-フアルネシル	ナガコガネグモ <i>Argiope bruennichi</i>	雄の捕獲	風媒	Chinta et al. (2010)
• (Z)-トリコス-9-エン	セアコケグモ <i>Latrodectus hasselti</i>	誘引	糸への接触	Jerhot et al. (2010)
• 2-メチル酪酸(S)-3-メトキシ-2-(3-メチルブタンアミド)-3-オキソプロピル	誘引	誘引	風媒	Bryan et al. (2018)
• ピル		誘引	風媒	Scott et al. (2015)
• 別名: (N)-3-メチルブチル-O-2-(S)-メチルブチル-L-セリンメチルエステル	<i>Latrodectus hesperus</i>	誘引	糸への接触	Scott et al. (2015)
• 酪酸				
• 3-メトキシ-2-(3-メチル-N-プロピオニルブタンアミド)プロピオン酸 (S)-メチル 別名: N-3-メチルブタノイル-O-メチルプロパノイル-L-セリンメチル エステル				

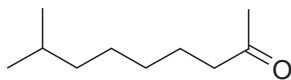
(a)



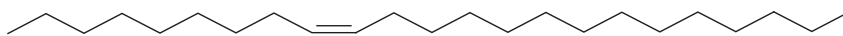
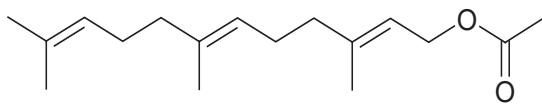
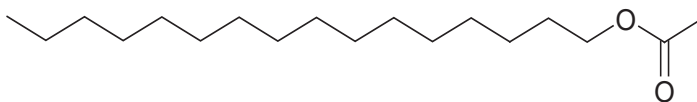
(b)



(c)



(d)



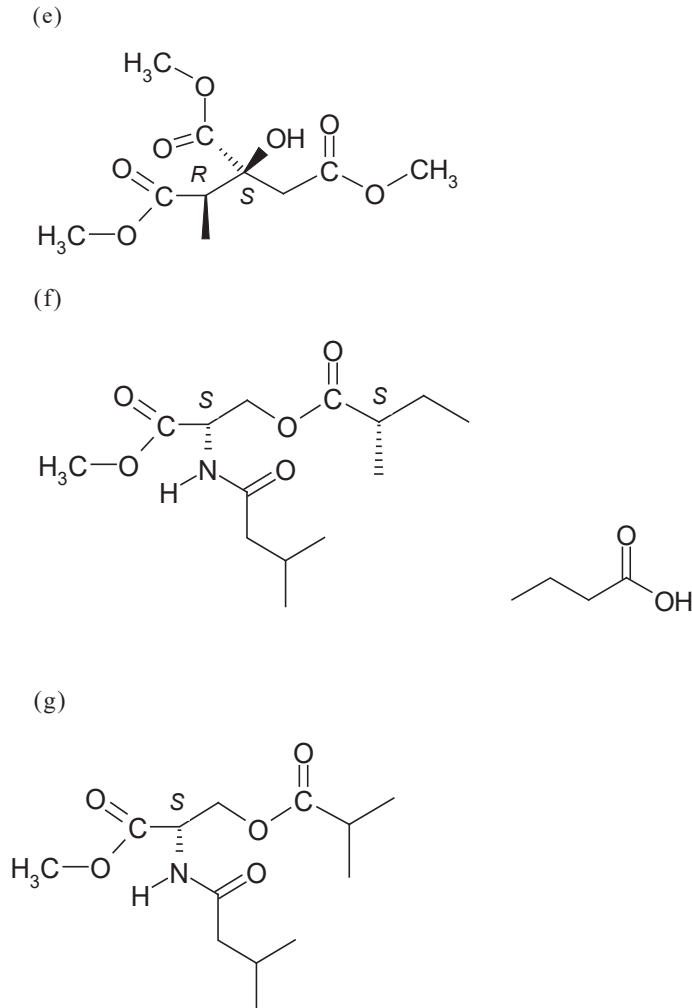


図 1. 性フェロモン. (a) *Linyphia triangularis*: (*R*)-3-ヒドロキシ酪酸 (左), (*R*)-3-((*R*)-3-ヒドロキシブタノイルオキシ)酪酸 (右); (b) *Cupiennius salei*: (*S*)-3-ヒドロキシ-5-メトキシ-3-(メトキシカルボニル)-5-オキシ吉草酸 (キュピラー *cupilure*); (c) *Agelenopsis aperta*: 8-メチルノナン-2-オン; (d) 雌の *Pholcus beijingensis*: 酢酸ヘキサデシル (上段) および酢酸(2*E*,6*E*)-3,7,11-トリメチルドデカ-2,6,10-トリエン-1-イル(酢酸(2*E*,6*E*)-ファルネシル) (酢酸ヘキサデシルと酢酸(2*E*,6*E*)-ファルネシルの 2:1 混合物が活性を示す); 雄の *P. beijingensis*: (*Z*)-トリコス-9-エン (雌による求愛の受容を促進する) (下段); (e) *Argiope bruennichi*: (2*R*,3*S*)-2-ヒドロキシブタン-1,2,3-トリカルボン酸トリメチル ((2*R*,3*S*)-メチルクエン酸トリメチル); (f) *Latrodectus hasselti*: 2-メチル酪酸(*S*)-(*S*)-3-メトキシ-2-(3-メチルブタンアミド)-3-オキソプロピル ((*N*-3-メチルブチリル-*O*-2-(*S*)-メチルブチリル-*L*-セリンメチルエステル)) (左) および酪酸 (右); (g) *Latrodectus hesperus*: 3-メトキシ-2-(3-メチル-*N*-プロピオニルブタンアミド)プロピオン酸(*S*)-メチル (*N*-3-メチルブタノイル-*O*-メチルプロパノイル-*L*-セリンメチルエステル).

## 4. クモが利用するアロモンおよびカイロモン

### 4-1. アレロケミカル（アロモンおよびカイロモン）

前述のような、同種間で作用するフェロモンに加えて、異種間で作用する情報化学物質としてアレロケミカル（アロモンおよびカイロモン）が知られている。アロモンは発信者が利益を得るアレロケミカルで、例えばカメムシ類で知られる。カメムシ類の多くは危険を察知すると、天敵としてのアリ類の警報フェロモンに擬態した臭気物質（主にアルデヒド）を分泌して、アリを排除することが知られている（Aldrich 1988; 榊原 2016）。クモのアロモンは、天敵であるアリから身を守ったり、餌となるガを誘引したりする化学擬態において利用される（Fischer 2019）。

逆に、カイロモンは受信者が利益を得るアレロケミカルである。クモは捕食者であり、捕食対象となる昆虫等から放出される化学的な手がかり（キュー）は嗅覚で知覚されるカイロモンとして、捕食対象の存在やその位置を知るために非常に重要である（Uhl 2013）。クモによるカイロモンの利用は、オオツチグモ科の *Brachypelma vagans* (Ausserer), シボグモ科の *C. salei*, コモリグモ科の *Pardosa milvina* (Hentz), ヤマシログモ科の *Scytodes pallida* Doleschall, ハエトリグモ科の *Portia fimbriata* (Doleschall), *Naphrys pulex* (Hentz), *Evarcha culicivora* Wesolowska & Jackson, カニグモ科の *Xysticus ferox* (Hentz), *Xysticus* sp., *Thomisus spectabilis* Doleschall, *Thomisus* sp., ホウシグモ科の *Zodarion rubidum* Simon, *Habronestes bradleyi* (O. P-Cambridge), ヒメグモ科のツヤクロゴケグモ, *Phylloneta impressa* (Koch), タナグモ科の *A. aperta*, サラグモ科の *Frontinella pyramitela* (Walckenaer) の 17 種で知られている（Fischer 2019）。そのうち、*N. pulex*, *E. culicivora*, *X. ferox*, *Thomisus* sp., *Z. rubidum* では化学物質が同定されている（図 2）。

### 4-2. 餌を化学的キューで探すクモ

クモが採餌時に化学的キューを使用することは、1980 年代まではほとんど知られていなかった。しかしながら、1990 年代になると、餌となる生物が放出する化学的キューが、捕食者であるクモの採餌行動にどう影響するかを明らかにした事例が報告されるようになった（Persons and Uetz 1996）。

最初に、1997 年に報告されている、クモが餌となる生物を化学的キューで探していることを示した研究（Punzo and Kukoyi 1997）を紹介する。調査対象となったのは、コモリグモの一種 *Trochosa parthenus* と、ササグモの一種 *Oxyopes salticus* である。これら 2 種類のクモの成体雌で、餌となる生物のにおいがクモの滞在場所とその滞在時間にどう影響するかが調査された。クモは 4 方向（餌のにおいを含む区画と含まない対照区画がある）に移動できる場所に置かれた。野外で採集されたクモは、自然環境下で餌としている生物

のにおいを含む区画に対しては、そうでない場所に比べて、より長い時間留まることが明らかとなった。これに対し、実験室で飼育されたクモは、餌となる生物に接触したことがない場合には、特定のにおいにより好みを示すことはなく、餌となる生物のにおいであってもなくても、場所ごとの滞在時間には差がなかった。よって、こうした餌のにおいに対する挙動の違いは、生得的にプログラムされた行動ではなく、捕食経験の学習効果であることが示された (Punzo and Kukoyi 1997)。

引き続き、雌のツヤクロゴケグモで同様の研究が行われ、クモが餌となる生物のにおいを化学的キューとして知覚して探している証拠がさらに積み重ねられることとなった。ツヤクロゴケグモは捕食対象となる餌であるコオロギ (*Acheta* sp.) がいた岩 (平均直径は 25.5 cm) と、コオロギの滞在履歴がない岩を与えられると、コオロギのにおいを手がかりにしてコオロギがいた岩を優先して選んだ (Johnson et al. 2011)。

性フェロモンが見いだされたことを先述したシボグモ科の *C. salei* もまた、遠くから餌を見つけるのに嗅覚を使う。そして興味深いことに、*C. salei* は、自身の毒腺内に残っている毒の量によって提示された餌種のにおいをもとに、好みの方を選択する (venom-optimization すなわち毒の最適化)。毒腺が空のときには、クモの毒液に対する感受性が高く少量の毒でも麻痺するヨーロッパイエコオロギ *Acheta domesticus* (Linnaeus) のにおいを、毒液に対する感受性が低いハイロゴキブリ *Nauphoeta cinerea* (Olivier) よりも好む一方、毒腺が毒液で満たされていると、餌の種類による好みはなかった (Hostettler and Nentwig 2006)。

#### 4-3. アリ食性クモの捕食活動

餌資源を特定の生物分類群に依存しているクモでは、捕食対象種が用いるフェロモンなどの情報化学物質を利用して捕食活動を行っていることが知られている (Stowe et al. 1995)。たとえば、アリ食のハエトリグモの一種である *N. pulex* や同じくアリ食のハウシグモ科の一種である *H. bradleyi* は、餌であるヒメアリ属の *Monomorium antarctium* White やハヤルリアリ属の *Iridomyrmex purpureus* (Smith) を見つけるため、アリから放出される警報フェロモン (負傷したか、巣の攪乱を受けたアリによって生産される) である 6-メチルヘプタ-5-エン-2-オン (サルカトン) を傍受するいわば化学的スパイ活動を行うことが知られている (図 2a)。雄および雌成体の *N. pulex* を Y 字型の通路の付け根に配置し、一方の流路から *N. pulex* に対してアリに由来する化学的キュー (サルカトン) を含む空気を流す。そうすると、*N. pulex* はアリのにおいがしない方向に比べてにおいがする通路側へとより頻繁に移動する。ハエトリグモは視覚によって餌を見つけ左右 4 対の眼のうちの 1 対である主眼と呼ばれる眼で餌までの距離を見積もり、跳躍して餌を捕らえる

という、高度に視覚に依存した捕食を得意とする（例えば Nagata et al. 2012; 永田ら 2013）。しかしこれらの報告は、ハエトリグモが（そしておそらくホウシグモ科のクモも）視覚的キューのみならず餌から放出される化学的キューをも補助的に組み合わせて活用し、より効率的な捕食活動を行うことを示している（Allan et al. 1996; Clark et al. 2000）。

ホウシグモ科のクモの一種である *Z. rubidum* はアリを専食することで知られる。*Zodarion rubidum* がアリから放出される揮発性の化学的キューを利用するかを確かめるため、オオアリ属の *Camponotus ligniperda* (Latreille), ケアリ属の *Lasius platythorax* Seifert, ヤマアリ属の *Formica rufibarbis* Fabricius, クロナガアリ属の *Messor structor* (Latreille), クシケアリ属の *Myrmica scabrinodis* Nylander, シワアリ属のトビイロシワアリ (*Tetramorium caespitum* (Linnaeus)) の 6 種を用いた生物検定を行ったところ、*Z. rubidum* は、*F. rufibarbis* および *L. platythorax* の 2 種のみを引き付けられた。両種は共にヤマアリ亜科のアリで、互いに近縁である。化学的キューの放出源はおそらくアリの腹部にあるデュフォー腺(疎水性化合物を分泌する)であり、*Z. rubidum* はアリの集合フェロモンあるいは道しるべフェロモンをカイロモンとして利用していると推測された。アリのうちこの 2 属の化学的キューのみしか認識しないことから、*Z. rubidum* は捕食において高い選択性を有すると推測されている（Cárdenas et al. 2012）。

以下では、クモの情報化学物質のうちアロモン（発信者に益）に分類されるものについて、クモとアリおよびクモとガの二つのトピックスについて述べる。

#### 4-4. 好蟻性クモの化学擬態

クモの中には、アリと深く関わる生活史を持つものがおり、特定の宿主アリに寄生ないし共生する生態（好蟻性）を示すクモは好蟻性クモと総称される。Cushing (2012) は、アリの巣内で発見された好蟻性クモが 10 種にのぼるとしている。アリという強力な捕食者のコロニーやその周辺に生息し、アリに寄生する好蟻性生物は、アリと同じにおい物質を分泌したりアリの体表から炭化水素を奪って身にまとったりする化学擬態で身を守る。こうした好蟻性生物で広く知られている生態の例に漏れず、好蟻性クモも化学擬態でア리를騙すことが報告されている。

例えば、ハエトリグモ類の *Cosmophasis bitaeniata* (Keyserling) は、ツムギアリ *Oecophylla smaragdina* Fabricius の巣の中に住み、宿主アリの幼虫を食べることが知られている。ツムギアリの働きアリは、幼虫によって生産された糸と葉を結合することにより巣をつくる。成熟したコロニーには、100,000～500,000 個体の働きアリが含まれる場合があり（Hölldobler and Wilson 1978）、12 本の木に 150 もの巣を構築した例も報告されている（Way 1954）。

主要な働きアリは他の種の、または近隣のコロニーからの同種の侵入者からコロニーを積極的に守る (Hölldobler 1983; Dejean 1990; Keegans et al. 1991) が、*C. bitaeniata* は、これら働きアリから検知されることなくアリの巣に入ることができる。社会性昆虫であるアリは、敵を味方から区別するため体表炭化水素を同巢個体の認識に用いていることが研究により明らかにされてきた (例えば Ozaki et al. 2005 ; 尾崎・西田 2007) が、*C. bitaeniata* はこれを欺く方法を巧みに用いた生態を持つ。*Cosmophasis bitaeniata* の体表はモノアルカンおよびジメチルアルカンで覆われており、これらの化合物群はツムギアリが同巢個体の認識に用いると考えられている体表炭化水素の組成に酷似していた。実際、クモの体表から抽出された炭化水素を働きアリに認識させてもアリは攻撃的な反応を示さなかったことから、*C. bitaeniata* は前述の化合物群を用いた化学擬態によってツムギア리를欺いていると考えられた (Allan et al. 2002)。*Cosmophasis bitaeniata* の体表を覆う体表炭化水素は、情報化学物質のうち、発信者 (*C. bitaeniata*) に益があるアロモンとみなされる。なお *C. bitaeniata* がこれらの化合物群を得る手段は、成体のツムギアリへの物理的な接触ではなく、幼虫のツムギアリの捕食であることが分かっている (Elgar and Allan 2004)。*Cosmophasis bitaeniata* が幼虫のツムギア리를捕食する際には、幼虫を持ち歩いている働きアリの触角と頭部に前脚で触れて、働きアリが幼虫を放すように働きア리를刺激する。一方、捕食する時以外には、働きアリとの直接的な接触を避けている (Elgar and Allan 2006)。

好蟻性クモの起源に関する興味深い観察例がある。ハシリハリアリの一種 *Leptogenys processionalis* (Jerdon) と一緒に見つかったタマゴグモ科の一種 *Gamasomorpha maschwitzi* Wunderlich は、アリの背中に乗って、宿主の下アゴから直接食物を奪い取る労働寄生者と考えられている。タマゴグモ科やサラグモ科には、非常に小さなクモ (通常 5 mm 未満) が含まれ、アリの巣の中にこっそりと忍び込むことができる。いくつかの種のタマゴグモ類は、他のクモの網において、昆虫のかすを食べて掃除する可能性が指摘されている (Witte et al. 1999)。また、アリによる攻撃から身を守ることができる、腹部を覆う硬い盾板などの形態学的適応を有している。これらの行動的および生態学的特徴は、アリのコロニー内での好蟻性生活様式を獲得する上での前適応として重要だった可能性がある (Cushing 2012)。

#### 4-5. 化学的防御および攻撃的的化学擬態

造網性クモには、網にアロモンを塗ることにより、アリに対し化学的防御を行うものが存在する。ジョロウグモ属のマダラジョロウグモ *Triconophila antipodiana* (Walckenaer) の成体および大型の幼体は、アリの侵入から網を保護するため、網の糸にピロリジン-2-オン (2-ピロリジノン) (図 3a) を付着させる。2-ピロリジノンはフタフシアリ亜科シリアゲアリ属の一種



*Crematogaster gerstaeckeri sjostedti* Mayr が顎下腺（多くのアリ種で警報フェロモンを分泌する）から分泌する警報フェロモンである．これに対して，マダラジョロウグモの小型の幼体の網からは 2-ピロリジノン は検出されなかった．小型の幼体の場合に 2-ピロリジノン が塗られていなかった理由として，網はアリが侵入するにはあまりに小さいためではないかと推測されている．これらのことから，2-ピロリジノンは糸の成分のうちの単純な副産物であるというわけではなく，天敵（アリ）の脅威に対する適応反応であることが示唆される（Zhang et al. 2012）．さらに最近になって，アメリカジョロウグモ *Triconophila clavipes* (Linnaeus) の網もアリに対する忌避作用を持っているとの報告もなされている（ただし物質の同定には至っていない）（Knowlton and Kamath 2018）．

一方，化学物質を採餌に利用するクモも少なからず存在する．その代表は北米に広く分布するナゲナワグモ類で，雌のナゲナワグモ *Mastophora hutchinsoni* Gertsch は粘着性の糸（投げ縄）でイラクサギンウワバ *Trichoplusia ni* (Hübner) などの限られた種のガの雄のみを採るが，このとき，ガの雄は自らクモに寄ってくるということが知られている（例えば Eberhard 1977）．これは，雌の *M. hutchinsoni* が雄のガの性フェロモンと同じ化合物を放出することで雄のガが誘引されるためであり，それらの化合物はアロモンとして機能している．これまで本種では，酢酸(Z)-テトラデカ-9-エン-1-イル（酢酸(Z)-9-テトラデセニル）など4種類のアロモンが同定された(図 3b) (Gemeno et al. 2000)．

ナゲナワグモの場合，多くのガが共通して性フェロモンに用いる化合物を生合成して放出することで，様々なガの雄を誘引して捕食することが明らかとなっている（例えば Olsen et al. 2011）．Stowe et al. (1987) は，アメリカ産の成体雌ナゲナワグモ *Mastophora cornigera* (Hentz) において，クモは餌となるガの性フェロモンに化学擬態した物質，すなわち酢酸(Z)-9-テトラデセニル（図 3b），(Z)-テトラデカ-9-エナール（(Z)-9-テトラデセナール），および (Z)-ヘキサデカ-11-エナール（(Z)-11-ヘキサデセナール）（図 3c）を分泌して，調査期間中に8種のガの雄のみを誘引して捕食したことを報告している．捕食者が被食者を捕らえるための擬態をペッカム型擬態と呼び，ナゲナワグモは餌となるガを騙しておびき寄せるペッカム型の化学擬態を会得した．しかし，ナゲナワグモが特定のガのみを餌にした場合，餌となるガの発生周期や個体密度によっては長期間の飢餓状態を強いられることになる．ナゲナワグモが巧妙なのは，特定のガの性フェロモンを完全に模倣するのではなく，多くのガが共通して性フェロモン成分に用いる化合物群を適当に混合して分泌することで，餌が特定の種に偏ることで起こる飢餓を回避していることである（Haynes et al. 2002）．日本にもナゲナワグモの近縁種が生息しているが，化学生態学的な側面はどこまで明らかにされているのだろうか．

本邦においては，アメリカのナゲナワグモと似た投げ網行動を示すムツト

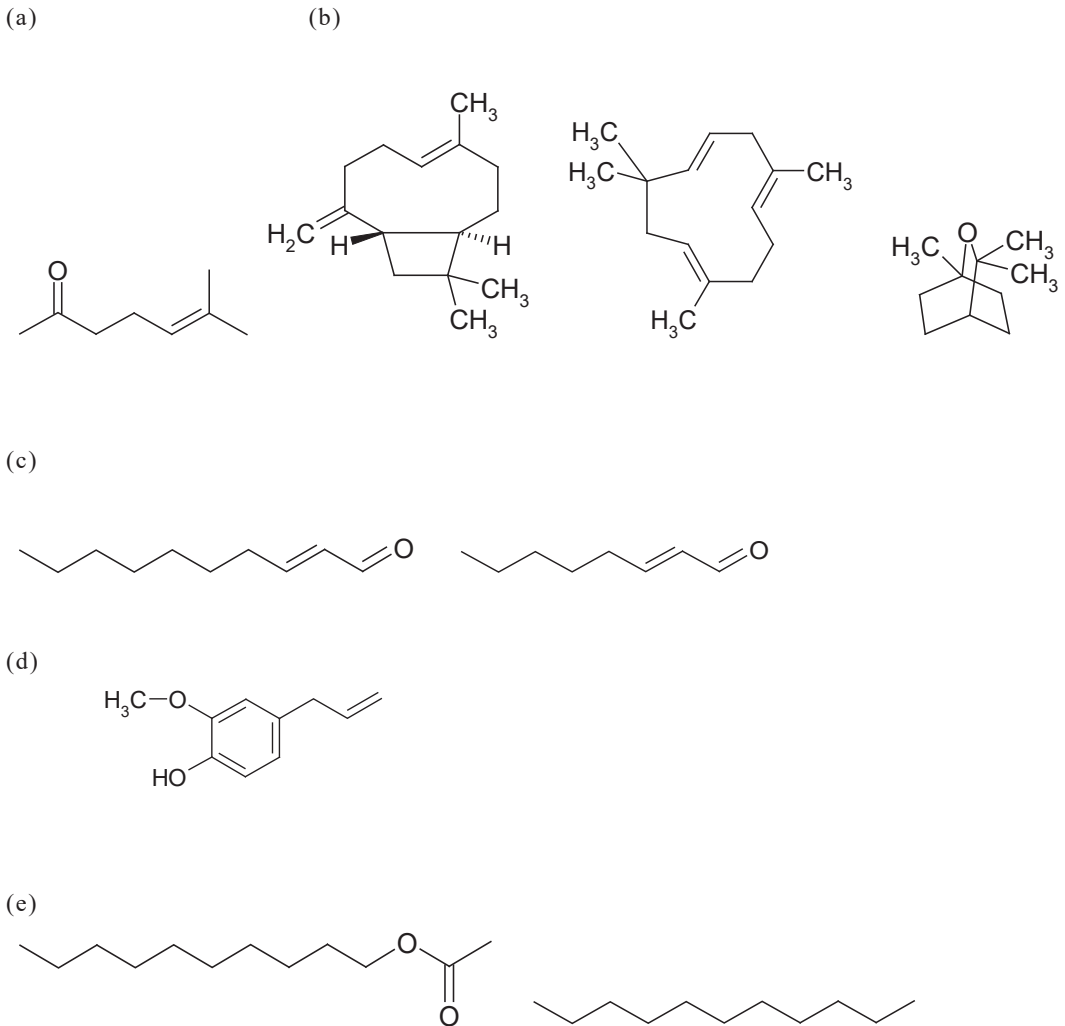
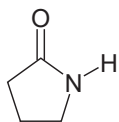
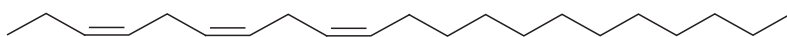
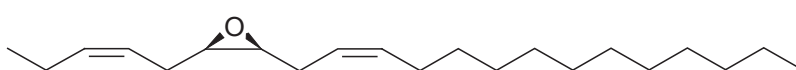
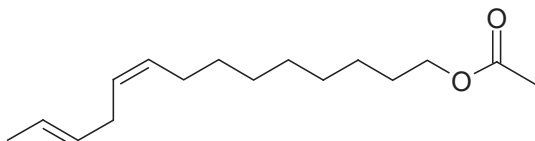
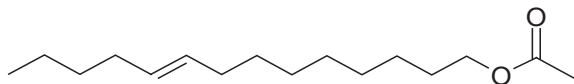


図 2. カイロモン. (a) *Naphrys pulex* および *Habronestes bradleyi*: 6-メチルヘプト-5-エン-2-オン (サルカトン Sulcatone); (b) *Evarcha culicivora*: (1*R*, 9*S*,*E*)-4,11,11-トリメチル-8-メチレンビスクロ[7.2.0]ウンデカ-4-エン ((*E*)- $\beta$ -カリオフィレン) (左), (1*E*,4*E*,8*E*)-2,6,6,9-テトラメチルシクロウンデカ-1,4,8-トリエン ( $\alpha$ -フムレン), 1,3,3-トリメチル-2-オキサビスクロ [2.2.2]オクタン (1,8-シネオール) (右); (c) *Xysticus ferox*: (*E*)-デカ-2-エナール (左) および (*E*)-オクト-2-エナール (右); (d) *Thomisus* sp.: 4-アリル-2-メトキシフェノール (オイゲノール); (e) *Zodarion rubidum*: 酢酸デシル (左) および ウンデカン (右).

(a)



(b)



(c)

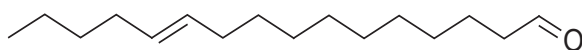
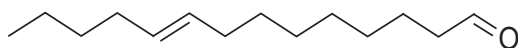


図 3. アロモン. (a) *Triconephila antipodiana* (アリを抑制する): ピロリジン-2-オン; (b) *Mastophora hutchinsoni* および *Mastophora cornigera* (ガを誘引する): 酢酸(Z)-テトラデカ-9-エン-1-イル (上段), 酢酸(9Z,12E)-テトラデカ-9,12-ジエン-1-イル, (2R,3S)-2-((Z)-ペンタ-2-エン-1-イル)-3-((Z)-テトラデカ-2-エン-1-イル)オキシラン, および (3Z,6Z,9Z)-ヘニコサ-3,6,9-トリエン (下段); (c) *Mastophora cornigera* (ガを誘引する): (Z)-テトラデカ-9-エナール ((Z)-9-テトラデセナール) (上段), (Z)-ヘキサデカ-11-エナール ((Z)-11-ヘキサデセナール) (下段).

ゲイセキグモ *Ordgarius sexspinosus* (Thorell) が 5 種類の雄のガを捕獲することが報告されている。また捕食されたガの種類から成分の推定が試みられており、日本のムツトゲイセキグモはアメリカのナゲナワグモと同じ成分（酢酸(Z)-9-テトラデセニル）を含む混合物を使っている可能性が指摘されている（吉田 2012）。今後、ムツトゲイセキグモがガの雄を誘引する成分の同定がなされることを大いに期待したい。

## 5. クモの免疫と抗菌ペプチド

クモの免疫系は他のすべての節足動物と同様に解放血管系であり、体液はリンパ管と体腔の間を自由に動く（Wirkner and Huckstorf 2013）。クモの体液からは、ディフェンシン、グリシンリッチ・ペプチド、小型オープンエンド環状ペプチド、およびヘモシアニン断片の 4 種類の抗菌ペプチドが知られている（Kuhn-Nentwig and Nentwig 2013）。クモに近縁なカブトガニ *Tachypleus tridentatus* (Leach) では抗菌活性を持ついくつかの化合物が見ついているものの（Iwanaga and Lee 2005）、クモについてはこれまでにわずかな物質しか記録されていない（Silva et al. 2000; Lorenzini et al. 2003; Baumann et al. 2010a, b）。

### 5-1. 抗菌ペプチドの現在

抗菌ペプチドは多細胞生物において自然免疫反応の一種として機能し、病原性微生物の活動を抑制し宿主を守ることで知られる、その名の通り抗菌活性を有するペプチドである。抗菌ペプチドは従来の抗生物質に代わる治療薬としての期待が高く、これまでに発見された抗菌ペプチドの種数は優に 4 桁となるとされる（例えば 岩室 2009; Phoenix et al. 2012; Bahar and Ren 2013）。しかし今のところ、クモの抗菌ペプチドを日本語で解説した記事は見当たらない。クモの抗菌ペプチドには抗菌性を示す対象微生物種が異なる複数の抗菌ペプチドが見出されている（例えば Kuhn-Nentwig and Nentwig 2013）。加えて体内のみならず網の糸に存在する可能性を示唆する興味深い研究もある。

### 5-2. クモの体液に含まれる抗菌ペプチド類

クモの体液由来の抗菌ペプチドについて、以下、簡単に紹介する。

ディフェンシン (defensin) は小型の両親媒性ペプチドで、システインに富み分子内ジスルフィド結合によって安定化する抗菌ペプチドである。主にグラム陽性菌に対して有効で微生物に対する生体防御分子として広く知られている（例えば 富田・長瀬 2001; 山内ら 2010）。クモのディフェンシンは 37 アミノ酸残基で構成され、無脊椎動物のディフェンシンの祖先集団の一

部に位置づけられている (Froy and Gurewitz 2003). ディフェンシンはこれまでにコガネグモ科, アシナガグモ科, タナグモ科, アシダカグモ科, シボグモ科から知られているが, (タランチュラともいわれるクモを含む) トタテグモ下目のクモからは見出されていない (Kuhn-Nentwig and Nentwig 2013).

グリシンリッチ・ペプチドはカチオン性であり構成アミノ酸全体のうち 71~73%がグリシン残基である. クモから見いだされたグリシンリッチ・ペプチドとしては, 原始的な地中性生活を営むトタテグモ下目のクモであるブラジル産の *Acanthoscurria gomesiana* Mello-Leitão から単離されたアcantosクリン (acanthoscurrin) (Lorenzini et al. 2003; Remuzgo et al. 2006; 2008) とシボグモ科の (フェロモンやカイロモンで先述した) *C. salei* から単離されたクテニジン (ctenidin) (Baumann et al. 2010a) の 2 種類が知られている. アcantosクリンには 2 種類の構造類縁体を得られており, それぞれ 130 および 132 アミノ酸残基からなる. アcantosクリンはグラム陰性細菌および酵母に対する抗菌活性があるが, グラム陽性細菌に対する活性は認められない (Fukuzawa et al. 2008). クテニジンは 3 種類の構造類縁体を得られており, それぞれ 109, 119 および 120 アミノ酸残基からなる. クテニジンはアcantosクリンと対照的に, グラム陽性細菌ではなくグラム陰性細菌に対する抗菌活性が確認されている (Baumann et al. 2010b).

小型オープンエンド環状ペプチドであるゴメシン (gomesin) は, アcantosクリンが単離された *A. gomesiana* の血球から単離された小型の抗菌ペプチドであり, クモから単離された最初の抗菌ペプチドでもある. ゴメシンは 18 アミノ酸残基からなり, N 末端にピログルタミン酸, C 末端にアルギニン  $\alpha$ -アミドを有するとともに, 2 つのジスルフィド結合を形成する 4 つのシステイン残基も含む (Silva et al. 2000; Mandard et al. 2002). ゴメシンには多くのグラム陽性菌とグラム陰性菌に対し強い抗菌性がある. 加えて, 抗腫瘍性があることもものに報告されている (Rodrigues et al. 2008).

ロンドニン (rondonin) は抗真菌活性を有するヘモシアニン断片ペプチドで, オオツチグモ科のクモである *Acanthoscurria rondoniae* Mello-Leitão のヘモリンパから単離された. 真菌に対してのみ活性を有するとされる (Riciluca et al. 2012).

### 5-3. クモ網の抗菌性

最近になって, まだ少数の事例にすぎないものの, クモの網にも抗菌性があることが明らかとなりつつある. 例えばイエタナグモ *Tegenaria domestica* (Clerck) の網の糸には, グラム陽性菌の増殖を抑制する抗菌物質であるタンパク質の一種が存在することが明らかになっている (Wright and Goodacre 2012). イエタナグモの網から様々な溶媒で抗菌物質の抽出を試みたところ, 水もしくはエタノールの抽出物には抗菌活性がなかったものの, アセトン抽

出物には抗菌活性が認められた (Al-Kalifawi and Kadem 2017). また, イエユレイグモ *Pholcus Phalangioides* Füssli の網 (Roozbahani et al. 2014) や, 社会性クモであるイワガネグモ類の *Stegodyphus dumicola* Pocock の網 (Keiser et al. 2015) にも, 抗菌性物質が存在する可能性が示されている (Keiser et al. 2019).

抗菌ペプチドの多くは水溶性であるとされるため (岩室 2009), イエタナグモやイワガネグモ類のクモの糸に含まれる抗菌物質は抗菌ペプチドではないかもしれない. クモの網の糸から新たな抗菌物質が見つかりつつあることは, クモはまだまだ多くの未知の抗菌物質を利用していることを示唆する興味深い知見ではないだろうか.

## 6. クモ毒の化学

クモが生合成し分泌する重要な化学物質として, 種々のクモ毒がある. クモ毒に関する研究は, 60年近くにわたり国内外で多く行われており, 英文・和文ともに多くの総説がある (例えば 大利・池田 1996a, b; Schulz 1997; 吉岡 1997; Ori and Ikeda 1998; 中嶋 2000; Escoubas et al. 2000; Rash and Hodgson 2002; King 2004; Vassilevski et al. 2009; 池田 2009; Olsen et al. 2011; Nentwig and Kuhn-Nentwig 2013; King and Hardy 2013; Gopalakrishnakone et al. 2016). 本稿ではクモの性フェロモン, アレロケミカルおよび抗菌ペプチドの話題に焦点を絞るため, クモ毒に関する話題は極力扱わなかったが, クモが餌を捕食するときに毒を用いるかどうかを選択する「毒の最適化」については上記の総説で扱われていないため, 簡単に紹介した. クモ毒液への興味から研究を進めていた筆者は, 以前, ジグモ *Atypus karschii* Dönitz 毒液の化学分析を試みたが (野口 2019), それまで本種の毒液に対する化学分析は報告されていなかった. このように, 身近なクモの毒についても生化学的研究はまだ進んでおらず, 今後のさらなる研究が必要である.

## 7. おわりに

冒頭で述べたように, クモはヒトに嫌われる生物の筆頭でもあるが, クモの生態・行動に関する情報化学物質の研究は, 例えばダニに比べ大きく遅れており, これまでに同定されたクモの情報化学物質は, わずか 20 種類ほどしかない. クモが見せる様々な行動の陰には, クモ間, あるいはクモと他の生物間, あるいは環境との間で, さまざまな情報をやり取りする情報化学物質が, 目には見えないながら介在していることが, 海外での研究から徐々に明らかとなってきた. しかし, 日本国内のクモを用いた研究報告は, 残念ながらほとんどないのが現状である. そうした中, 筆者はジョロウグモ

*Triconophila clavata* (Koch) がチャバネアオカメムシ *Plautia stali* Scott の死骸から放出されるにおいを利用した採餌を行っている可能性を化学生態学的に考察した (野口 2020)。このような新規のカイロモンや先述したムツトゲイセキグモのアロモン, トタテグモ下目の性フェロモンに関する研究は今後国内でも発展性がある研究分野と思われる。トタテグモ下目のクモには, タランチュラといわれるオオツチグモ科のクモが含まれていることを先述した。タランチュラ類はペットとして国内に多くの種が持ち込まれてもいるが, 一部に強力な毒を有する種が知られており, また針状の毛によるアレルギーなども報告されている。したがって, トタテグモ下目のクモは興味深い研究対象種となるだろう。こうしたトタテグモ下目のクモで性フェロモンの存在がごく最近になって初めて確認されたことは, 今後, さらに近縁なクモの交接行動の観察などから性フェロモンの探索が進められることを期待させる。クモの性フェロモンおよびクモ糸の研究は最近になって国内でも注目を浴びており (鈴木 2019; 小林 2020), クモの交信攪乱を使った防除法開発への発展, あるいはクモ糸の抗菌性を生物工学的に応用した研究などが進められる可能性があるかもしれない。

今後, クモの種数の増大と合わせ, 未だ発見されていないクモの情報化学物質が次々に発見されていくとすれば, これは, 困難を伴いながらも挑戦しがいのある研究テーマとなるだろう。クモを研究対象とする人々が化学生態学的手法研究に興味をもち, その知見や手法を共有することで, これからの将来にわたって, クモの化学生態学的研究がさらに進展することが大いに期待される。

## 謝辞

長崎総合科学大学 繁宮悠介博士をはじめとする数名の方々による草稿への丁寧かつ建設的示唆に富んだコメント, 広島大学 大村尚博士, 兵庫県立大学・兵庫県立人と自然の博物館 山崎健史博士, および茨城大学大学院 荒川貴浩氏による文献調査へのご協力, アブストラクト草稿英文に対する Editage ([www.editage.com](http://www.editage.com)) による校閲作業, そして化合物名に対する長崎大学 本九町卓博士によるご教示に対し, 衷心より感謝申し上げます。

## 文献

- 安倍 弘・青木淳一・後藤哲雄・黒佐和義・岡部貴美子・芝 実・島野智之・高久 元  
2009. ダニ亜綱の高次分類群に対する和名の提案. 日本ダニ学会誌, 18: 99–104.
- Aldrich, J. R. 1988. Chemical ecology of the Heteroptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 3: 211–238.
- Al-kalifawi, E. J. and Kadem, Y. J. 2017. The antimicrobial activity of Al-Ankabut's home (Spider's web) extract. *Mesopo. Environ. j.*, Special Issue C: 54–63.
- Allan, R. A., Capon, R. J., Brown, W. V. and Elgar, M. A. 2002. Mimicry of host cuticular

- hydrocarbons by salticid spider *Cosmophasis bitaeniata* that preys on larvae of tree ants *Oecophylla smaragdina*. *J. Chem. Ecol.*, 28: 835–848.
- Allan, R. A., Elgar, M. A. and Capon, R. J. 1996. Exploitation of an ant chemical alarm signal by the zodariid spider *Habronestes bradleyi* Walckenaer. *Proc. R. Soc. London B*, 263: 69–73.
- Ando, T. and Yamamoto, M. 2020. The List of Pheromones and Attractants. [accessed on November 5, 2020]. [https://lepipheromone.sakura.ne.jp/lepi\\_phero\\_list.html](https://lepipheromone.sakura.ne.jp/lepi_phero_list.html)
- Bahar, A. A. and Ren, D. 2013. Antimicrobial Peptides. *Pharmaceuticals*, 6: 1543–1575.
- Barth, F. G. 1993. Sensory guidance in spider pre-copulatory behavior. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.*, 104: 717–733.
- Baumann, T., Kämpfer, U., Schürch, S., Schaller, J., Largiadèr, C., Nentwig, W. and Kuhn-Nentwig, L. 2010a. Ctenidins: antimicrobial glycine-rich peptides from the hemocytes of the spider *Cupiennius salei*. *Cell Mol. Life Sci.*, 67: 2787–2798.
- Baumann, T., Kuhn-Nentwig, L., Largiadèr, C. and Nentwig, W. 2010b. Expression of defensins in noninfected araneomorph spiders. *Cell Mol. Life Sci.*, 67: 2643–2651.
- Bryan, S. A., Vink, C. J., Barratt, B. I. P., Seddon, P. J. and van Heezik, Y. 2018. Investigation of two new putative pheromone components of the invasive Australian redback spider, *Latrodectus hasseltii*, with potential applications for control. *N. Z. J. Zool.*, 46: 189–200.
- Butenandt, A., Beckmann, R. and Hecker, E. 1961a. Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners, I. Der biologische Test und die Isolierung des reinen Sexuallockstoffes Bombykol. *Hoppe-Seyler's Z. physiolog. Chemie*, 324: 71–83.
- Butenandt, A., Beckmann, R. and Stamm, D. 1961b. Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners, II Konstitution und Konfiguration des Bombykols. *Hoppe-Seyler's Z. physiology. Chemie*, 324: 84–87.
- Butenandt, A., Beckmann, R., Stamm, D. and Hecker, E. 1959. Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners. *Bombyx mori*: Reindarstellung und Konstitution. *Z. Naturforsch.*, 14: 283–284.
- Cárdenas, M., Jiroš, P. and Pekár, S., 2012. Selective olfactory attention of a specialised predator to intraspecific chemical signals of its prey. *Naturwissen.*, 99: 597–605.
- Carlson, D. A., Mayer, M. S., Silhacek, D. L., James, D. J., Beroza, M., and Bierl, B. A. 1971. Sex attractant pheromone of the housefly: Isolation, identification and synthesis. *Science*, 174: 76–78.
- Chinta, S. P., Goller, S., Lux, J., Funke, S., Uhl, G. and Schulz, S. 2010. The Sex Pheromone of the Wasp Spider *Argiope bruennichi*. *Angew. Chem. Int. Ed.*, 49: 2033–2036.
- Clark, R.J., Jackson, R.R. and Cutler, B. 2000. Chemical cues from ants influence predatory behavior in *Habrocestum pulex*, an ant-eating Jumping Spider (Araneae, Salticidae). *J. Arachnol.*, 28: 309–318.
- Copperi, M. S., Ferretti, N., Peretti, A. 2019. The role of silk in courtship and communication in mygalomorph spiders: Do males regulate their courtship in response



- to female mating status? *Behav. Processes*, 167: 103939.
- Cushing, P. E. 2012. Spider-Ant Associations: An Updated Review of Myrmecomorphy, Myrmecophily, and Myrmecophagy in Spiders. *Psyche*, 2012: 1–23.
- Dejean, A. 1990. Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation to territoriality and predatory behaviour. *Physiol. Entomol.*, 15: 393–403.
- Eberhard, W. G. 1977. Aggressive chemical mimicry by a bolas spider. *Science*, 198: 1173–1175.
- Elgar, M. A. and Allan, R. A. 2004. Predatory spider mimics acquire colony-specific cuticular hydrocarbons from their ant model prey. *Naturwissen.*, 91: 143–147.
- Elgar, M. A. and Allan, R. A. 2006. Chemical mimicry of the ant *Oecophylla smaragdina* by the myrmecophilous spider *Cosmophasis bitaeniata*: Is it colony-specific? *J. Ethol.*, 24: 239–246.
- El-Sayed, A. M. 2020. The Pherobase: Database of Pheromones and Semiochemicals. [accessed on November 5, 2020]. <http://www.pherobase.com>
- Escoubas, P., Diochot, S. and Corzo, V. 2000. Structure and pharmacology of spider venom neurotoxins. *Biochimie*, 82: 893–907.
- Fabre, T. D. 1913. The great peacock moth. In: *The Insect World of J. Henri Fabre*. (ed. Kamble, V. B.), pp. 64–78, Vigyan Prasar, New Delhi.
- Fischer, A. 2019. Chemical communication in spiders – a methodological review. *J. Arachnol.*, 47: 1–27.
- Froy, O. and Gurewitz, M. 2003. Arthropod and mollusk defensins-evolution by exon-shuffling. *Trends Genet.*, 19: 684–687.
- Fukuzawa, A. H., Vellutini, B. C., Lorenzini, D. M., Silva, P. I. Jr., Mortara, R. A., da Silva, J. M. C. and Daffre, S. 2008. The role of hemocytes in the immunity of the spider *Acanthoscurria gomesiana*. *Dev. Comp. Immunol.*, 32: 716–725.
- 古前 恒 (監修)・林 七雄・本田計一・矢野克己・内尾康人 1996. 化学生態学への招待. 253 pp., 三共出版, 東京.
- Gaskett, A. C. 2007. Spider sex pheromones: emission, reception, structures, and functions. *Biol. Rev.*, 82: 27–48.
- Gemeno, C., Yeargan, K. V. and Haynes, K. F. 2000. Aggressive Chemical Mimicry by the Bolas Spider *Mastophora hutchinsoni*: Identification and Quantification of a Major Prey's Sex Pheromone Components in the Spider's Volatile Emissions. *J. Chem. Ecol.*, 26: 1235–1243.
- Gerdes, A. B. M., Uhl, G. and Alpers, G. W. 2009. Spiders are special: Fear and disgust evoked by pictures of arthropods. *Evol. Hum. Behav.*, 30: 66–73.
- Gopalakrishnakone, P., Corzo, G., de Lima, M.E. and Diego-García, E. (eds.) 2016. *Spider Venoms*. xxv+450 pp., Springer, Berlin.
- Haynes, K. F., Gemeno, C., Yeargan, K. V., Millar, J. G. and Johnson, K. M. 2002. Aggressive chemical mimicry of moth pheromones by a bolas spider: how does this specialist predator attract more than one species of prey? *Chemoecol.*, 12: 99–105.
- Henneken, J., Goodger, J. Q. D., Jones, T. M. and Elgar, M. A. 2017. The potential role

- of web-based putrescine as a prey-attracting allomone. *Anim. Behav.*, 129: 205-210.
- Hölldobler, B. 1983. Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica*, 15: 241-250.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O. 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longioda* (Lareille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3: 19-60.
- Hostettler, S. and Nentwig, W. 2006. Olfactory information saves venom during prey-capture of the hunting spider *Cupiennius salei* (Araneae: Ctenidae). *Funct. Ecol.*, 20: 369-375.
- 池田博明 2009. クモの毒を科学する. *Biophilia*, 5: 1-5.
- 岩室祥一 2009. 抗菌ペプチドによる先天的生体防御機構と内分泌系の接点を探る. *比較内分泌学*, 35: 71-92.
- Iwanaga, S. and Lee, B. L. 2005. Recent advances in the innate immunity of invertebrate animals. *J. Biochem. Mol. Biol.*, 38: 128-150.
- Jacobi, F., Wittchen, H. -U., Hölting, C., Höfler, M., Pfister, H., Müller, N. and Lieb, R. 2004. Prevalence, co-morbidity and correlates of mental disorders in the general population: Results from the German Health Interview and Examination Survey (GHS). *Psychol. Med.*, 34: 597-611.
- Jerhot, E., Stoltz, J. A., Andrade, M. C. and Schulz, S. 2010. Acylated serine derivatives: a unique class of arthropod pheromones of the Australian redback spider, *Latrodectus hasselti*. *Angew. Chem. Int. Ed.*, 49: 2037-2040.
- Johnson, A., Revis, O. and Johnson, J. C. 2011. Chemical prey cues influence the urban microhabitat preferences of Western black widow spiders, *Latrodectus hesperus*. *J. Arachnol.*, 39: 449-453.
- 勝又綾子・尾崎まみこ 2007. アリのケミカルコミュニケーション. *比較生理生化学*, 24(1): 3-17.
- Keegans, S. J., Billen, J. and Morgan, E. D. 1991. Volatile secretions of the green tree ant *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 100B: 681-685.
- Keiser, C. N., DeMarco, A. E., Shearer, T. A., Robertson, J. A. and Pruitt, J. N. 2015. Putative microbial defenses in a social spider: immune variation and antibacterial properties of colony silk. *J. Arachnol.*, 43: 394-399.
- Keiser, C. N., Hammer, T. J. and Pruitt, J. N. 2019. Social spider webs harbour largely consistent bacterial communities across broad spatial scales. *Biol. Lett.*, 15: 20190436.
- King, G. F. 2004. The wonderful world of spiders: preface to the special Toxicon issue on spider venoms. *Toxicon*, 43: 471-475.
- King, G. F. and Hardy, M. C. 2013. Spider-Venom Peptides: Structure, Pharmacology, and Potential for Control of Insect Pests. *Annu. Rev. Entomol.*, 58: 475-496.
- Knowlton, E. D. and Kamath, A. 2018. Ants Do Not Traverse the Silk of Adult Female *Nephila clavipes* (Linnaeus) Webs. *Neotrop. Entomol.*, 47: 780-785.
- 小林貴浩 2020. 造網性クモ類の性フェロモン：その放出源と物質は何か. 公益財

- 団法人藤原ナチュラルヒストリー振興財団研究成果報告書（第27回学術研究助成），3 pp. [accessed on November 5, 2020]. [http://fujiwara-nh.or.jp/archives/fuji\\_gakujyutsu\\_hokoku-2018-10.pdf](http://fujiwara-nh.or.jp/archives/fuji_gakujyutsu_hokoku-2018-10.pdf)
- Kuhn-Nentwig, L. and Nentwig, W. 2013. The Immune System of Spiders. In: Spider Ecophysiology (ed. Nentwig, W.), pp. 81–91, Springer, Heidelberg.
- Kuhn-Nentwig, L., Stöcklin, R. and Nentwig, W. 2011. Venom composition and strategies in spiders: Is everything possible? In: Advances in Insect Physiology (ed. Casas, J.), pp. 1–86, Academic Press Inc., London.
- Kuwahara, Y. 2004. Chemical ecology of astigmatid mites. In: Advances in Insect Chemical Ecology (ed. Cardé, R.T. and Millar, J.G.), pp. 76–109, Cambridge University Press, New York.
- 桑原保正 2011. 無気門亜目ダニ分泌物の化学生態学. 環動昆, 22: 163–176.
- Löfstedt, C., Herrebut, W. M. and Du, J. -W. 1986. Evolution of the ermine moth pheromone tetradecyl acetate. Nature, 323: 621–623.
- Lorenzini, D. M., da Silva, P. I., Fogaça, A. C. Jr., Bulet, P. and Daffre, S. 2003. Acanthoscurrin: a novel glycine-rich antimicrobial peptide constitutively expressed in the hemocytes of the spider *Acanthoscurria gomesiana*. Dev. Comp. Immunol., 27: 781–791.
- Mandard, N., Bulet, P., Caille, A., Daffre, S. and Vovelle, F. 2002. The solution structure of gomesin, an antimicrobial cysteine-rich peptide from the spider. Eur. J. Biochem., 269: 1190–1198.
- Marc, P. and Canard, A. 1997. Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool in pest control. Agr. Ecosyst. Environ., 62: 229–235.
- Michalko, R., Pekár, S. and Entling, M. H. 2019. An updated perspective on spiders as generalist predators in biological control. Oecologia, 189: 21–36.
- Morgan, E. D. 2009. Trail pheromones of ants. Physiol. Entomol., 34: 1–17.
- Nagata, T., Koyanagi, M., Tsukamoto, H., Saeki, S., Isono, K., Shichida, Y., Tokunaga, F., Kinoshita, M., Arikawa, K. and Terakita, A. 2012. Depth Perception from Image Defocus in a Jumping Spider. Science, 335: 469–471.
- 永田 崇・蟻川謙太郎・寺北明久 2013. ハエトリグモの奥行き知覚はピンぼけ像を利用する. 生物物理, 53: 109–110.
- 中嶋暉躬 2000. クモ毒と系統. クモの生物学（宮下 直編），pp. 72–92. 東京大学出版会，東京.
- 中嶋智子 2007. 衛生動物の重要度の時間的・空間的変動. 環動昆, 18: 103–114.
- Nentwig, W. and Kuhn-Nentwig, L. 2013. Main Components of Spider Venoms. In: Spider Ecophysiology (ed. Nentwig, W.), pp. 191–202, Springer, Heidelberg.
- 野口大介 2019. 長崎市で採集された雌ジグモ毒液の GC/MS 測定とワスレナグモ（クモ目：ジグモ科）住居の発見. 長崎県生物学会誌, (85): 39–41.
- 野口大介 2020. ジョロウグモによるカメムシの捕食およびその死骸が設置された網の化学生態学的一考察. 長崎県生物学会誌, (86): 20–23.
- 小川欽也・山本 昭・手塚晴也・福本毅彦 1992. 性フェロモンによる害虫防除. 日

- 本農芸化学会誌, 66: 1449–1456.
- Olsen, C. A., Kristensen, A. S. and Strømgaard, K. 2011. Small Molecules from Spiders Used as Chemical Probes. *Angew. Chem. Int. Ed.*, 50: 11296–11311.
- 小野展嗣 2002. クモ学 摩訶不思議な八本足の世界. 224 pp., 東海大学出版会, 東京.
- 小野展嗣・緒方清人 2018. 日本産クモ類生態図鑑 自然史と多様性. xiii+713 pp., 東海大学出版, 平塚.
- 大利昌久 1975. クモ刺咬症の 10 例について. *衛生動物*, 26: 83–87.
- 大利昌久・池田博明 1996a. 毒グモとその毒 (1) —日本に生息する毒グモ—. *現代化学*, 301: 54–60.
- 大利昌久・池田博明 1996b. 毒グモとその毒 (2) —代表的毒グモとその作用機序—. *現代化学*, 302: 30–36.
- Ori, M. and Ikeda, H. 1998. Spider Venoms and Spider Toxins. *J. Toxi. Toxin Rev.*, 17: 405–426.
- 尾崎まみこ・西田 健 2007. アリの嗅覚・新たな側面—社会性をもたらすケミカル識別. *バイオメカニズム学会誌*, 31: 119–122.
- Ozaki, M., Wada-Katsumata, A., Fujikawa, K., Iwasaki, M., Yokohari, F., Satoji, Y., Nisimura, T. and Yamaoka, R. 2005. Ant Nestmate and Non-Nestmate Discrimination by a Chemosensory Sensillum. *Science*, 309: 311–314.
- Papke, M. D., Riechert, S. E. and Schulz, S. 2001. An airborne female pheromone associated with male attraction and courtship in a desert spider. *Anim. Behav.*, 61: 877–886.
- Papke, M., Schulz, S., Tichy, H., Gingl, E. and Ehn, R. 2000. Identification of a New Sex Pheromone from the Silk Dragline of the Tropical Wandering Spider *Cupiennius salei*. *Angew. Chem. Int. Ed.*, 39: 4339–4341.
- Persons, M. and Uetz, G. 1996. Wolf Spiders Vary Patch Residence Time in the Presence of Chemical Cues from Prey (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.*, 24: 76–79.
- Phoenix, D. A., Dennison, S. R. and Harris, F. 2012. Antimicrobial Peptides. XV+231 pp., WILY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim.
- Punzo, F. and Kukoyi, O. 1997. The effects of prey chemical cues on patch residence time in the wolf spider *Trochosa parthenus* (Chamberlin) (Lycosidae) and the lynx spider *Oxyopes salticus* Hentz (Oxyopidae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, 10: 323–326.
- Rash, L. D. and Hodgson, W. C. 2002. Pharmacology and biochemistry of spider venoms. *Toxicon*, 40: 225–254.
- Reddy, C. S. K., Ghai, R., Rashmi and Kalia, V. C. 2003. Polyhydroxyalkanoates: An overview. *Bioresour. Technol.*, 87: 137–146.
- Remuzgo, C., Andrade, G. F. S., Temperini, M. L. A., Daffre, S. and Miranda, M. T. M. 2006. The C-Terminal Fragment of Acanthoscurrin is a Difficult Sequence. *In: Understanding Biology Using Peptides Proceedings of the Nineteenth American Peptide Symposium* (ed. Blondelle, S. E.), pp. 86–87, Springer, Berlin.
- Remuzgo, C., Andrade, G. F. S., Temperini, M. L. A. and Miranda, M. T. M. 2008.

- Acanthoscurrin fragment 101–132: Total synthesis at 60°C of a novel difficult sequence. *Biopolymers (Pept. Sci.)*, 92: 65–75.
- Riciluca, K. C. T., Sayegh, R. S. R., Melo, R. L. and Silva Jr., P. I. 2012. Rondonin an antifungal peptide from spider (*Acanthoscurria rondoniae*) haemolymph. *Results Immunol.*, 2: 66–71.
- Riechert, S. E., Singer, F. D. 1995. Investigation of potential male mate choice in a monogamous spider. *Anim. Behav.*, 49: 719–723.
- Rodrigues, E. G., Dobroff, A. S., Cavarsan, C. F., Paschoalin, T., Nimrichter, L., Mortara, R. A., Santos, E. L., Fazio, M. A., Miranda, A., Daffre, S. and Travassos, L. R. 2008. Effective topical treatment of subcutaneous murine B16F10-Nex2 melanoma by the antimicrobial peptide gomesin. *Neoplasia*, 10: 61–68.
- Roozbahani, H., Asmar, M. and Issazadeh, K. 2014. Evaluation of Antimicrobial Activity of Spider Silk *Pholcus Phalangioides* Against Two Bacterial Pathogens in Food Borne. *Int. J. Adv. Biol. Biom. Res.*, 2: 2197–2199.
- 榑原充隆 2016. 〔特別講演〕カメムシ学入門. 北日本病虫研報, 67: 1–23.
- Scott, C.E., Anderson, A.G. and Andrade, M. C. B. 2018. A review of the mechanisms and functional roles of male silk use in spider courtship and mating. *J. Arachnol.*, 46: 173–206.
- Scott, C., McCann, S., Gries, R., Khaskin, G. and Gries, G. 2015. *N*-3-Methylbutanoyl-*O*-methylpropanoyl-*L*-serine Methyl Ester – Pheromone Component of Western Black Widow Females. *J. Chem. Ecol.*, 41: 465–472.
- Schiestl, F. P., Ayasse, M., Paulus, H. F., Löfstedt, C., Hansson, B. S., Ibarra, F. and Francke, W. 2000. Sex pheromone mimicry in the early spider orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. *J. Comp. Physiol. A.*, 186: 567–574.
- Schulz, S. 1997. The Chemistry of Spider Toxins and Spider Silk. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.*, 36: 314–326.
- Schulz, S. 2004. Semiochemistry of spiders. In: *Advances in Insect Chemical Ecology* (ed. Cardé, R.T. and Millar, J.G.), pp. 110–150, Cambridge University Press, New York.
- Schulz, S. 2013. Spider Pheromones – a Structural Perspective. *J. Chem. Ecol.*, 39: 1–14.
- Schulz, S. and Toft, S. 1993. Identification of a Sex Pheromone from a Spider. *Science*, 260: 1635–1637.
- 清水裕行・金沢 至・西川喜朗 2014. 日本のゴケグモ類 5 種の分布状況とセアカゴケグモの分散方法に関する考察. 大阪市立自然史博物館研究, 68: 41–51.
- Silva, P. I. Jr., Daffre, S. and Bulet, P. 2000. Isolation and characterization of gomesin, an 18-residue cysteine-rich defense peptide from the spider *Acanthoscurria gomesiana* hemocytes with sequence similarities to horseshoe crab antimicrobial peptides of the tachyplesin family. *J. Biol. Chem.*, 275: 33464–33470.
- Sonenshine, D. E. 1985. Pheromones and Other Semiochemicals of the Acari. *Ann. Rev. Entomol.*, 30: 1–28.
- Sonenshine, D. E. 2004. Pheromones and other semiochemicals of ticks and their use in

- tick control. *Parasitology*, 129: S405–S425.
- Stowe, M. K., Tumlinson, J. H. and Heath, R. R. 1987. Chemical Mimicry: Bolas Spiders Emit Components of Moth Prey Species Sex Pheromones. *Science*, 236: 964–967.
- Stowe, M. K., Turlings, T. C., Loughrin, J. H., Lewis, W. J. and Tumlinson, J. H. 1995. The chemistry of eavesdropping, alarm, and deceit. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 23–28.
- 鈴木周一・千畑一郎・外村健三・原 一郎・見里朝正・日本化学会（編） 1973. 化学生態学の展望（化学総説 No.2）. ii+223 pp., 東京大学出版会, 東京.
- 鈴木佑弥 2019. 日本蜘蛛学会第 51 回大会印象記. *遊絲*, (45): 1–9.
- Tamaki, Y., Noguchi, H., Yushima, T., Hirano C. 1971. Two Sex Pheromones of the Smaller Tea Tortrix : Isolation, Identification, and Synthesis. *App. Entomol. Zool.*, 6: 139–141.
- 高橋正三 1983. 昆虫のケミカルコミュニケーション. *生物物理*, 23: 19–28.
- Tichy, H., Gingl, E., Ehn, R., Papke, M. and Schulz, S. 2001. Female sex pheromone of a wandering spider (*Cupiennius salei*): identification and sensory reception. *J. Comp. Physiol. A*, 187: 75–78.
- 富田哲治・長瀬隆英 2001. 生体防御機構としてのディフェンシン. *日本老年医学会雑誌*, 38: 440–443.
- Trabalon, M. 2013. Chemical Communication and Contact Cuticular Compounds in Spiders. In: *Spider Ecophysiology* (ed. Nentwig, W.), pp. 125–140, Springer, Heidelberg.
- Uhl, G. 2013. Spider Olfaction: Attracting, Detecting, Luring and Avoiding. In: *Spider Ecophysiology* (ed. Nentwig, W.), pp. 141–157, Springer, Heidelberg.
- Vassilevski, A. A., Kozlov, S. A. and Grishin, E. V. 2009. Molecular diversity of spider venom. *Biochemistry (Moscow)*, 74: 1505–1534.
- Veire, M. van de and Dirinck, P. 1986. Sex pheromone components of the cabbage armyworm, *Mamestra brassicae*: Isolation, identification and field experiments. *Entomol. Exp. Appl.*, 41: 153–155.
- Watson, P. J. 1986. Transmission of a female sex pheromone thwarted by males in the spider *Linyphia litigiosa* (Linyphiidae). *Science*, 233: 219–221.
- Way, M. J. 1954. Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bull. Entomol. Res.*, 45: 93–112.
- Witte, V., Hänel, H., Weissflog, A., Rosli, H. and Maschwitz, U. 1999. Social integration of the myrmecophilic spider *Gamasomorpha maschwitzi* (Araneae: Oonopidae) in colonies of the South East Asian army ant, *Leptogenys distinguenda* (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology*, 34: 145–159.
- Wirkner, C. S. and Huckstorf, K. 2013. The circulatory system of spiders. In: *Spider Ecophysiology* (ed. Nentwig, W.), pp. 15–28, Springer, Heidelberg.
- World Spider Catalog. 2020. World Spider Catalog. Version 21.5. Natural History Museum Bern [accessed on November 5, 2020]. <http://wsc.nmbe.ch>
- Wright, S. and Goodacre, S. L. 2012. Evidence for antimicrobial activity associated with

- common house spider silk. BMC Res. Notes, 5: 326.
- Wyatt, T. D. 2009. Fifty years of pheromones. Nature, 457: 262–263.
- 山内英男・前原紀敏・高梨琢磨・中島忠一 2010. 微生物に対する生体防御分子としてのディフェンシン: 節足動物, 軟体動物及び菌類に由来するディフェンシンの特性. 森林総合研究所研究報告, 9: 1–18.
- Yatsynin, V. G., Rubanova, E. V., and Okhrimenko, N. V. 1996. Identification of female-produced sex pheromones and their geographical differences in pheromone gland extract composition from click beetles (Col., Elateridae). J. Appl. Entomol., 120: 463–466.
- Xiao, Y. -H., Zhang, J. -X. and Li, S. -Q. 2009. A two-component female-produced pheromone of the spider *Pholcus beijingensis*. J. Chem. Ecol., 35: 769–78.
- Xiao, Y. -H., Zhang, J. -X. and Li, S. -Q. 2010. Male-specific (*Z*)-9-tricosene stimulates female mating behaviour in the spider *Pholcus beijingensis*. Proc. R. Soc. B Biol. Sci., 277: 3009–3018.
- 吉田嗣郎 2012. ムツトゲイセキグモ 主に多産地での観察・成体・蛾の同定・フェロモン. Kishidaia, 100: 72–79.
- 吉岡正則 1997. ジョロウグモトキシンの多様性. 薬学雑誌, 117: 700–714.
- Zhang, S., Koh, T. H. K., Seah, W. K., Lai, Y. H., Elgar, M. A. and Li, D. 2012. A novel property of spider silk: chemical defence against ants. Proc. R. Soc. B., 279: 1824–1830.