

[特集] クモ研究の現在—新たな技術と視点から—

## クモヒメバチによる寄主操作 —ハチがクモの造網様式を操る—

高須賀 圭三

強力な捕食者として認識されがちなクモ類にも天敵はいる。クモを専門に狩る天敵としてクモバチ科Pompilidae (旧称, ベッコウバチ科) が有名であるが, 寄生蜂類の中にもクモを利用するものがある。その中で, クモヒメバチというグループは, 幼虫がクモの体表に取りつき, クモを殺して蛹化する前にクモの造網行動を操作し, 網型を改変してしまう(網操作)。近年, 世界各地からその報告が相次ぎ, 各ハチ-クモ系ごとに実に多様な網操作様式が見出されており, いずれもハチの蛹の保護に寄与していることが明白である。この特異な行動が単一起源なのか独立進化なのかという疑問にはまだ明確な答えは出ておらず, またその至近要因も謎に包まれたままであるが, 現時点で判明している網操作の実態とその至近要因に関するいくつかの見解についても議論する。

キーワード: 飼い殺し寄生, 外部寄生, 寄生蜂, 休息網, 操作網

進化生物学者のリチャード・ドーキンスは, ある生物の遺伝子の発現効果が, その生物個体を超えて外部の生物あるいは非生物にまで延長されて及んでいる現象を「延長された表現型」と著した(Dawkins 1982)。巣の建造や血縁者への協力など多くの生物がその個体外に「延長された表現型」として発現効果を及ぼし, 体外に発現されたその表現型は総じて生殖や生存などに直接関与することが多い。たとえば, 鳥の巣はヒナをかくまうのに適していないと外敵に襲われるし, クモの網は獲物を捕えるのに適していないとクモは餓死してしまう。

「延長された表現型」の代表格として度々引用される生命現象に, 寄生者による寄主の操作が挙げられる(寄主とは寄生者が宿る相手の生物のことである)。たとえばハリガネムシは水中で孵化

した幼虫が, まず中間寄主としてトビケラやカゲロウなどの水生昆虫に吸収された後, カマキリやカマドウマなど陸生の終寄主に食べられてその体内に寄生するが, 交尾・産卵のために水中に戻る必要があり, 終寄主の行動を操作して入水自殺させることが知られている(Thomas *et al.* 2002, Thorne 1940)。幼少時代にカマキリを飼育していて, 突然その体内から針金のような生物が出てきて驚いた経験を持つ人もいるだろう。また, アリに宿り, 終寄主であるヒツジに移動する必要がある吸血のなかまは, 寄主アリを操作して草の上に登らせた後, 大顎で草を強く噛んだ状態で寄主アリの絶命させる(Carney 1969, Poulin 2010)。こうすることで自身の宿るアリごと草を食べるヒツジに食べられることができるのである。このように, 自身の有利になるように自分の遺伝情報の一部を異なる種の生物に強制的に発現させる寄主操作は, 延長された表現型の好例といえる。

先に述べたように, クモが捕虫のために作る網も「延長された表現型」である。クモはほぼ全種が動物食性であり, 昆虫を始めとする多様な生物を捕えるためにさまざまな形状の網が進化してきた。繊細で理に適ったその網は美しく芸術的でさ

Takasuka Keizo : Spider web manipulation-Parasitic wasp larva turns host spider into a slavish zombie-  
〒657 - 8501 神戸市灘区六甲台町1-1  
神戸大学大学院農学研究科  
昆虫多様性生態学研究室

E-mail : keizaf@gmail.com

えある<sup>1</sup>。この網を張るクモの体外に宿り、寄生したクモの行動を操作して、その網を自身に都合よく張り替えさせるクモヒメバチという驚くべき寄生者がいる。クモの延長された表現型をさらに操作するハチの延長された表現型である。

\*1 網の形状に関する一般向け書籍には、池田ら (2003) や新海 (2013) などの良書がある。

## 1. クモヒメバチとは

### 1.1 クモの体に寄生できるようになった稀有なハチ

ハチ目の中には幼虫が他の昆虫に寄生し、最終的に寄主を殺して成虫になる捕食寄生蜂類 (以下、寄生蜂) という一大グループがある。これらに寄生されない昆虫を探す方が難しいくらい寄生蜂は繁栄しており、単純に考えると寄主の対象となっている昆虫類の種数と同じ規模の多様性を持っていることになる。水中のトビケラや巣の中のアシナガバチ幼虫までその寄生蜂が知られ、また寄生蜂自身も高次寄生蜂によって寄生されることもある。

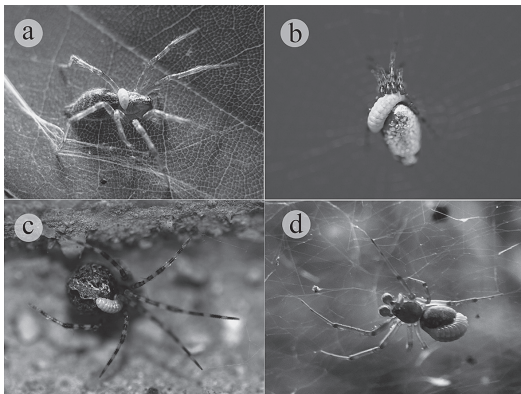


図1 各種のクモに寄生するクモヒメバチ各種の幼虫。ハチの種ごとに利用するクモ種が異なるし、ハチの系統が離れると利用されるクモの系統も大きく離れる傾向にある。

a クサグモ *Agelena silvatita* に寄生するニッコウクモヒメバチ *Brachyapus nikkoensis* b ギンメッキゴミグモ *Cyclosa argenteoalba* に寄生するニールセンクモヒメバチ *Reclinervellus nielseni* c コケヒメグモ *Yumohamella subadultus* に寄生するキハダクモヒメバチ (仮称) *Zatypota dendrobia* d クスミサラグモ *Neliena fusca* に寄生するナガアシクモヒメバチ *Longitibia* sp.

膨大な種数に多様化したその寄生蜂類の中で、クモを利用する寄生蜂も少なからず知られている。その多くは糸でくるまれたクモの卵塊に産卵し寄生するが、クモの体そのものに寄生できるハチの一群があり、それがクモヒメバチ類である。クモヒメバチ類は22属からなる単系統群<sup>2</sup>で、世界から200種以上が記録されており、その全種がクモの体を寄主として利用する (図1) と考えられている。

クモヒメバチ類に系統的にもっとも近縁とされているグループは、先に出てきたクモの卵塊を利用するハチである。その進化史を予想すると、この近縁グループの中でクモ卵塊に産卵・寄生する方法が、過去にある一種でたまたまクモそのものに対して有効になり<sup>3</sup>最初のクモヒメバチが出現し、その習性獲得を引き金に次々と寄生対象のクモ種を変えながら適応放散してきたと考えられる (Townes 1969, Gauld & Dubois 2006)。これまでに報告されているクモヒメバチに寄生されるクモは、円網性クモでコガネグモ科、アシナガグモ科、ジョロウグモ科、非円網性クモでヒメグモ科、ハグモ科、サラグモ科、タナグモ科、フクログモ科、ツチフクログモ科の合わせて9科に及ぶ。正式記録はないものの、北米で徘徊性であるハエトリグモのなかまに寄生している可能性が Gauld & Dubois (2006) に指摘されており、また日本ではヤチグモ科寄生の未発表記録がある。今後これら以外のクモの科への寄生も見つかるだろうし、クモの全種数約45,000種 (Platnick 2014) を勘案すると、相当の未記載種が存在しているだろう。

強力な捕食者であるクモに産卵 (図2a) するには振り返りにあうリスクもあり、このクモに寄生する習性がクモヒメバチ一群でしか見られないことを考えると、寄生蜂類の中では簡単に進化できなかったのかも知れない<sup>4</sup>。クモに産卵するには網型を始めとするクモの捕食様式を攻略し、クモに襲われる前にクモを麻酔する必要がある、実際、報告のあるクモヒメバチの産卵行動からは、その種が利用するクモの網型にきわめて特化した多彩な戦術をうかがい知ることができる (Eberhard 2000a, Gonzaga & Sobczak 2007, Matsumoto 2009, Takasuka *et al.* 2009, Takasuka & Matsumoto 2011,

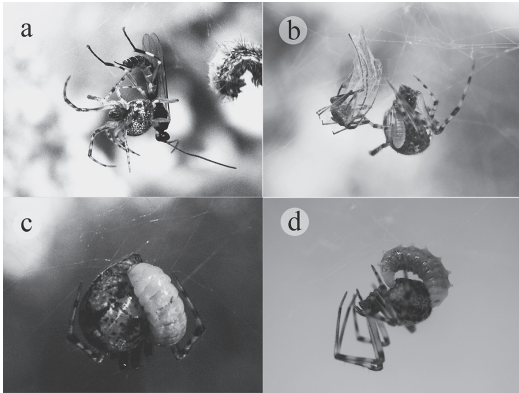


図2 クモヒメバチの基本的な生活史（オオヒメグモ *Parasteatoda tepidariorum* に寄生するマダラコブクモヒメバチ *Zatypota albicoxa* を例に）。  
 a メスバチがクモを襲い、麻酔して体表に産卵する b クモは覚醒し通常の生活を再開するが、体表でハチの若齢幼虫が体液を奪い始める c クモの腹部と同じくらいに肥大した老齢幼虫 d クモを食い殺し、背中  
 の刺毛突起でぶら下がる終齢幼虫

高須賀 2012)。

- \*2 同一の祖先種を持ち、系統的に独立した種群を意味する。
- \*3 このグループには卵塊を守る母グモを永続麻酔し、幼虫が卵塊と共にクモも食べる種が知られる。
- \*4 なお、狩りバチの中にはクモバチ科やアナバチのなかまにクモを利用するグループがあり、これらは基本的に仕留めたクモを他の場所に作った巣に運搬するので寄生蜂ではない。

## 1.2 クモヒメバチの生活史

メス成虫がクモの体表（主に腹部）に一卵を産みつけたのち（図2a）、クモは麻酔から覚め通常の生活に戻る。クモは今まで通り網も張るし捕食も可能で、ハチの卵が体表にある以外は何も変わらない。しかし、卵が孵化するとハチの幼虫は少しずつクモの体液を吸収し始める（図2b）。寄主クモを生かしたままというのがポイントで、そのおかげでクモはエサを捕り続けられるし、網の整備も随時行われ、ハチ自身の食物と安全を維持することができるのである。終齢の直前にまで成長したハチの幼虫は、寄主クモとほぼ同大にまで肥大し（図2c）、終齢へと脱皮する直前にクモの体

液を吸い尽くして殺す（図2d）。そして網の中でまゆを作り蛹化するが、無脚の幼虫はクモを殺す終齢時にだけ背部にマジックテープ様式の刺毛が密集した突起が生じ、それが網をつかむ手の役割を果たす（図2d）。

こうしてまたクモに産卵するクモヒメバチが羽化してくるわけだが、その蛹期を寄主クモのいなくなった網で過ごすのは殊のほか危険である。クモが生きていた今までは網の整備が行われていたが、クモが絶命し整備がなくなった網は、風雨に曝されると簡単に朽ちていくのである。それは、ハチの蛹が天敵に溢れた地面や植物上への落下を意味する。それを防ぐためハチの種によっては、幼虫がクモを殺す直前にクモの造網様式を操作し、自身の蛹期に壊れないよう丈夫なものに張り替えさせるのである。それはクモの網操作と呼ばれ、作り変えられたその産物は操作網（英語では Cocoon web）と呼ばれる。

## 2. 多様な網操作

### 2.1 クモヒメバチによる網操作の発見

クモヒメバチ幼虫が寄主クモの行動を操作して網を頑丈に変形させるという最初の報告が、科学雑誌 *Nature* に掲載されたのは2000年である（Eberhard 2000）。コスタリカのスミソニアン熱帯研究所に所属する William G. Eberhard は、アブラヤシ農園にいる *Leucauge argyra*（アシナ

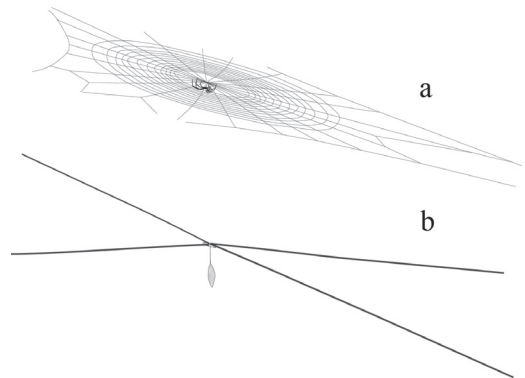


図3. a *Leucauge argyra* の水平円網 b クモヒメバチの一種 *Hymenoepimecis argyraphaga* によって操作された *L. argyra* の網（操作網）（Eberhard (2000) より著者が描写）。

ガグモ科, シロカネグモ属) という日本のシロカネグモによく似たクモと, それに寄生する *Hymenoepimecis argyraphaga* というクモヒメバチに着目した. このクモはシロカネグモ同様水平に美しい円網を張るが (図3a), それはあまりにも繊細でハチの蛹期を支えるには脆弱すぎる. そこでハチ幼虫はクモの造網行動を改変し, 元の円網の水平面を維持したまま数本の糸を何度も繰り返し張らせることで単純で丈夫な網とさせることを発見した (図3b). 操作されたクモは円網時と位置の変わらないその中心に戻って絶命し, クモを食べつくしたハチの幼虫はそこでまゆを形成する. 操作網を造網する際に繰り返される造網行動の一回一回は, 通常円網を造網する時の初期段階の土台作りの行動と酷似しており, この行動サブルーチンだけを発現させ繰り返させていると Eberhard は考察している. とはいえその形状には若干の多型があり, もっとも単純なもので左右にわずか1本の糸 (中心を境に2本と数えられる) が渡されただけであったり, 一方もっとも複雑なものでその水平面の上下にメッシュ状の防壁網を張らせていることもあった. 水平面に渡された放射状の縦糸 (radius) の数は, 39個の操作網の平均で  $3.8 \pm 1.4$  本, 本数の範囲は2-8本だった (Eberhard 2000).

この研究で Eberhard は, 操作が起こる前に幼虫をクモから取り外す実験を試みている. 早い段階で幼虫を外してもクモの行動には何も変化がなかったが, 操作が始まる頃に外すと, 幼虫がないにもかかわらず, クモは操作されたときと同じような行動をとり操作網を張ったのである. つまり, クモの体内には幼虫から注入された持続的効果を持つ化学物質が存在していることを意味し, ハチによる操作は物理的刺激によるものではなく, 即効的かつ持続的な効果を併せ持つ化学的な誘発物質によって引き起こされていると推測した (Eberhard 2000, 2001).

ハチ幼虫がクモの造網行動の特定の部分だけを誘発していることから, クモの一連の造網行動はそれぞれ独立した複数の単位で構成されていることが示される. さらに幼虫を外したクモは, その操作誘導物質の遅効性によって操作網を張った後

に, 徐々に通常の円網に回復していくが, その段階で通常でも被操作中でも見られない数パターンの奇妙な網を張ることがあった. これは, 操作網の造網に利用されたひと塊の造網行動単位もさらに細かい行動単位によって構成されていることを示唆する (Eberhard 2001) (細かな行動単位の一部だけが発現し, 不完全な網が張られたということ). クモの造網行動のプログラムが, 寄生蜂を通して垣間見えるとは興味深いことである.

## 2.2 円網性クモに対する網操作

Eberhard による網操作現象の発見に端を発し, その後, さまざまなハチ-クモ系で網操作の報告が相次いでいる.

ブラジルに生息する先と同じく *Leucauge* 属の *L. roseosignata* (アシナガグモ科, シロカネグモ属) も水平円網を張り, これに寄生する *Hymenoepimecis japi* に操作されるとその二次元を維持したまま3本の丈夫な糸でできた操作網となり, ハチの幼虫はその中心でまゆを作る (Sobczak *et al.* 2009). ハチ・クモ共に上記のコスタリカのハチ-クモ系と属が同じで, 著者らは両者の操作網が非常に似通っていると言及している.

日本を始め東アジアに分布し垂直な円網 (図4a) を張るゴミグモ *Cyclosa octotuberculata* (コガネグモ科, ゴミグモ属) には, コブクモヒメバチ *Reclinervellus tuberculatus* (図4b 差込図左) とマスマトクモヒメバチ *R. masumotoi* (図4b 差込図右) という同属のクモヒメバチ二種が寄生し, 両種とも円網の二次元を維持したまま数本の縦糸が放射する単純で丈夫な操作網を張らせる (図4b) (Matsumoto & Konishi 2007). 上述の新大陸のシロカネグモ類に対する *Hymenoepimecis* 属二種の操作網との違いは, 枠糸が回収されずはっきりと維持されるという点と放射する縦糸の内角が割と安定して均等である点である. また, ゴミグモの円網にはクモが自身を隠蔽するためのゴミリボン (detritus stabilimenta) が中心を縦走することが多いが (Gan *et al.* 2010), 操作されてもリボンは残され, ハチのまゆもその中で作られることから, まゆはその隠蔽効果も享受しているか

もしれない。同属のニールセンクモヒメバチ *R. nielsenii* (図1b) もゴミグモと同属でリボンを作らないギンメッキゴミグモ *Cyclosa argenteoalba* に寄生し、同様に垂直円網 (図4c) を二次元と枠糸を維持しながら縦糸の張り方がやや複雑な操作網 (図4d) を張らせる (Matsumoto & Konishi 2007)。ニールセンクモヒメバチによる網操作の全過程を50倍速に編集した動画が、高須賀 (2013) で観ることができる。

コスタリカに分布し、ゴミグモと近縁で同じく垂直円網 (図5a) を張るゴミグモドキ (仮称) *Alloccyclosa bifurca* (コガネグモ科, ゴミグモドキ属) に寄生する *Polysphincta gutfreundi* も先の *Reclinervellus* 属と同様に、二次元と枠糸を維持した単純な操作網を張らせる (図5b) (Eberhard 2010a)。寄主クモも近縁で操作様式も非常によく似ているが、寄生者側の *Reclinervellus* 属と *Polysphincta* 属はクモヒメバチ属群内でとりわけ近縁というわけではないため (Gauld & Dubois 2006)、その似通った操作様式の機構が単一起源なのか収斂進化なのかは現段階では不明である。

二種のクモヒメバチ *Hymenoepimecis bicolor* (ブラジル) と *H. robertsae* (コスタリカ) は、中南米に広く生息する *Nephila clavipes* (ジョロウグモ科ジョロウグモ属) を利用し、現在のところ唯一ジョロウグモ科のクモに寄生できるクモヒメバチである。ジョロウグモ類は、中心から下部が大きく広がった多数の横糸からなる馬の蹄のような網を張り (蹄形円網と呼ばれ、中心より上はほとんど横糸がない)、*N. clavipes* でも時に80以上ものスパイラルが見られる。さらに円網の前後両方あるいはどちらかに防壁網 (barrier web) という不規則で頑丈な糸が引き渡され、これは円網の安定化や外敵からの保護、外敵襲来の警告装置などの役割を担っていると考えられている (Baba & Miyashita 2006)。Gonzaga *et al.* (2010) は、このクモが *H. bicolor* や *H. robertsae* に寄生され操作されると、ハチに殺される数日前から円網の横糸の数が徐々に減っていき、最後にはまったくなくなって、縮小した枠糸の内側に入り組んだ縦糸と中心のこしき状ディスクだけになり、ハチはディスク上にまゆを作ることを発見した。円網の前後

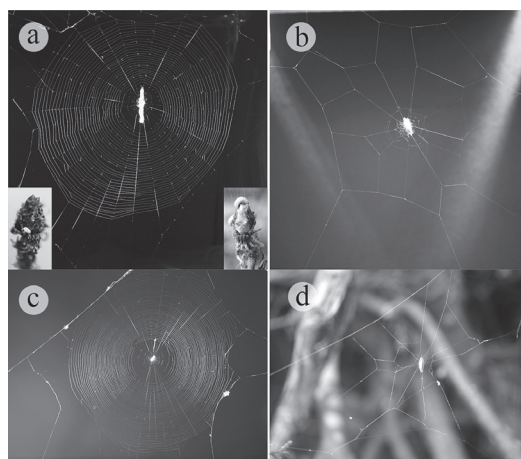


図4. a ゴミグモ *Cyclosa octotuberculata* のゴミリボンつき垂直円網と寄生するコブクモヒメバチ *Reclinervellus tuberculatus* (差込図左)、マスマトクモヒメバチ *Reclinervellus masumotoi* (差込図右) b マスマトクモヒメバチに操作されたゴミグモが張った操作網 c ギンメッキゴミグモ *Cyclosa argenteoalba* の垂直円網 d ニールセンクモヒメバチに操作されたギンメッキゴミグモが張った操作網 (ゴミグモの円網は中田兼介氏提供)。



図5. a ゴミグモドキ *Alloccyclosa bifurca* の垂直円網 b *Polysphincta gutfreundi* に操作されたゴミグモドキが張った操作網 (Smithsonian Science の電子記事 John Barrat (2010) Drugged spiders' web spinning may hold keys to understanding animal behavior より転載, 引用承諾済© 2010 Smithsonian Institution <http://smithsonianscience.org/2010/01/drugged-spiders-web-spinning-may-hold-keys-to-determining-how-animal-behavior-is-controlled/>).

に張られていた防壁網 (操作されたクモによって強化されているかは不明) も残っており、今度はハチのまゆを保護する役目を担う。野外で二例見られた *H. robertsae* の操作網は防壁網が見られな

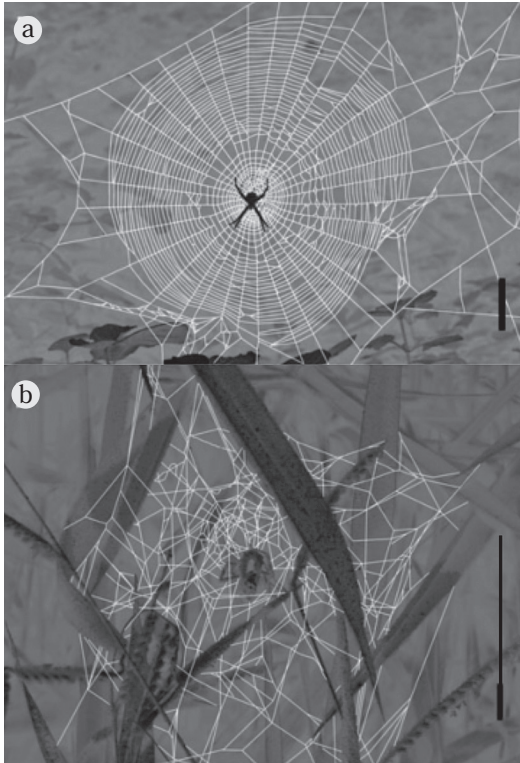


図6. a *Argiope argentata* の垂直円網 b *Acrotaphus chedelae* に操作された *A. argentata* が張った操作網 (Copyright Clearance Center, Inc. を通し, Gonzaga & Sobczak 2011 より転載, ©2011 The Entomological Society of Japan スケールは5cm).

かったことから、行動を操作されたクモが既存の網を完全に回収したか、網から遠くへ移動した可能性が考えられる。しかし、室内飼育で形成された操作網には防壁網があり、この種でも防壁網が利用されることは確かである。*Nephila clavipes* は脱皮の前に、横糸がなく複雑に張られた防壁網と数本の放射状縦糸からなる休息網（英語では resting web, 脱皮網ともいう）と呼ばれる丈夫な網を張ることが知られており、この構造が操作網とよく似ていることから著者らはクモヒメバチが休息網の造網習性を誘導しているのではないかと推測している。円網性の *Argiope trifasciata* (コガネグモ科, コガネグモ属) を利用し、コスタリカに生息する *Acrotaphus tibialis* も、先の *N. clavipes* に対する操作網と同様に、密な防

壁網と中心ディスクからなる操作網を張らせる (Eberhard 2013)。

円網を張るクモを対象として操作を行う場合、その二次元構造が維持されるばかりではない。ブラジルに生息するギンコガネグモ *Argiope argentata* (コガネグモ科, コガネグモ属) は日本のコガネグモと同様垂直な円網 (図6a) を張るが、*Acrotaphus chedelae* に寄生され操作されると三次元構造の不規則な網となる (図6b) (Gonzaga & Sobczak 2011)。しかし、三次元になるものの、周囲の構造物とたくさんの点でつながることや捕虫用の横糸を欠くことなどから、著者らはこの網操作様式がこの属と姉妹群の *Hymenoepimecis* 属の操作様式と類似すると考察している。

チェコ共和国やスロヴァキア共和国、イタリアで調査された3種のクモヒメバチ、*Polysphincta boops*, *P. tuberosa*, *Sinarachna pallipes* は、共通して *Araniella* 属 (コガネグモ科, ムツボシオニグモ属) のクモ (*A. opisthographa*, *A. cucurbitina*, *A. displicata*) を種をまたいで利用するが (*P. boops* は *A. opisthographa* のみ)、いずれも円網の原形をとどめない立体構造の操作網を張らせる (Korenko *et al.* 2013)。しかし *Polysphincta* 属による操作網は密な一方まゆの表面が粗く、*S. pallipes* による操作網は粗雑な作りである一方、まゆの表面が密であるという傾向があり、これはハチの幼虫がクモに密な操作網を張らせるか、あるいは操作はそこそこにまゆを強靱に紡ぐかのいずれかに投資が偏るトレードオフであると著者らは指摘している。

### 2.3 不規則網性クモに対する網操作

ここまで円網を張るクモに対する網操作を紹介してきたが、少数ながらヒメグモ科やタナグモ科など不規則な形の網を張るクモに対する網操作も知られている。

コスタリカに分布する *Zatypota petronae* は、ヒメグモの一種である *Theridion evexum* (ヒメグモ科, セアカヒメグモ属) に寄生する。このクモは、自力で二つ折りにした生きた葉の中に隠れる。円錐状に折られた葉の下方に開いた口からは粘着性のない粗いメッシュ状の網が張られ、さら

にその糸から粘球のついた多数の粘着性の糸が周りの葉へ伸びている (Barrantes & Weng 2007). シェルターの中もその上部におそらくクモの足場としてメッシュが張られ、シェルターに使われる葉は生きてまま維持される. このクモが *Z. petronae* に寄生され操作されると、非粘着の太い糸でできた面状の網を葉シェルターの開口部や内側の中間部に張り、さらに葉の折り目に糸を追加してより強く葉が開かないようにする. 葉シェルターの内部に張られた糸は、メッシュというより密なシート状となる場合も観察されている. ハチは葉シェルターの最深部にまゆを作り、外界と最深部の間に張られた糸と開かないよう強化された葉によって保護される (Weng & Barrantes 2007).

コスタリカに分布する *Zatypota* nr. *solanoi*<sup>5</sup> は、*Anelosimus* nr. *studiosus* と *A. octavius* (ヒメグモ科、アシプトヒメグモ属) を利用する. 二種のクモは区別できないほど類似した網を張り、その網の形は下方に凹型のシート網があり、その上を不規則に防壁網が張り巡らされている. シートより上に位置する網の中心部には枯れ葉などでできたシェルターが吊るされ、クモはその下に隠れてシートに落ち込む獲物を待つ. この二種のクモが *Z.* nr. *solanoi* に操作されると、いずれの種もお椀状のシート網が上方に拡張され、最終的に網全体を覆うように完全に閉じる (Eberhard 2010b). この構造は寄生されていないクモには見られない. 操作されるクモは、上のシートを下から張り、下のシートは上から張る. つまりクモは操作網を張り始めると、閉じた構造の外に出ることはない. シートの内側では、水平の糸が中心から放射し、ハチのまゆはその中心からぶら下がる. 吊り下げられたシェルターはハチには利用されないようである. 操作されたクモが張るこの延長されたシート網は、張る方向を除けば本来のシート網造網行動と変わらないため、クモに元々ある造網行動をハチが引き起こしているのだと著者は推論している. 一方で網の中心部で作られる放射状の水平糸は、通常網では見られないことを指摘している.

東アジアに分布するクサグモ *Agelena silvatica* (タナグモ科、クサグモ属) は、日本でニッコウ

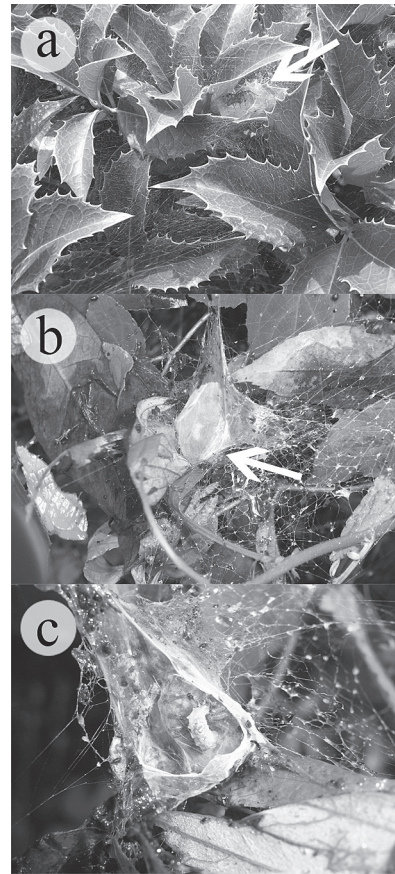


図7. a クサグモ *Agelena silvatica* のトンネルつきシート状網 b ニッコウクモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis* の操作によってペールで閉じられたトンネル c ペールを人為的に開けたところ.

クモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis* (図1a) に寄生され操作される. クサグモは庭木などの植物上に棚網と呼ばれるシート状の網を張り、その奥に作られた管状住居 (トンネル) に隠れてシートに落ちてくる獲物を待つ (図7a). このトンネルは、シート方向だけでなく反対方向の先端も開口しており、シートの反対方向に出ることもできるようになっている. このクモが操作されると、この両方のトンネル開口部が薄く密な膜状網 (ペール) によって覆われて閉じられ (図7b, c), 電子顕微鏡でペールの微細構造を観察すると捕虫に使われているシートのそれと酷似していることがわかった (Matsumoto 2009). 著者はこの操作

網を野外に置いた状態で、人為的にベールを取り除く実験を行った。その結果、ベールが閉じたままの個体はほぼすべてが無事に羽化した。一方、処理された個体は、多くが寄主クモの死体と共にトンネルから消失するということがわかった。これはアリによる捕食であることが推測され、実際一部ではハチの幼虫やクモの死体がヒメアリ *Monomorium intrudens* によって捕食されているところが観察されている。これは操作網が捕食者からの保護機能を担っていることを示唆し、網操作が捕食者という特定の要因に対する防御であることを示した初めての例である。

\*5 nr. は near の略で、*Zatypota solanoi* に酷似するが、別種とするに十分な特徴があるという意味。

## 2.4 一種のクモに二種のハチが寄生し操作する場合

いくつものハチ-クモ系で多様な網操作様式が進化していることがわかるが、クモヒメバチと寄主クモの種間関係は必ずしも1対1ではない。一種のクモを複数種のハチが利用する場合も起こりうる。その場合の網操作を見てみよう。

先述の中で、ゴミグモは *Reclinervellus* 属二種に利用されていたし (Matsumoto & Konishi 2007)、ムツボシオニグモの仲間 *A. opisthographa* は属をまたいで3種のハチに利用されている例もあった (Korenko *et al.* 2013)。前者では操作網の形状に顕著な違いはなかったが、後者ではハチの属が異なると操作網やまゆの粗密が逆転するということがあった。このことから見ても、網操作の機構は属レベルでは共通していても、ハチの属が異なれば同じクモでも違う網操作が行われ、属によってその機構が異なっている可能性が考えられる。

もう一つそれを顕著に示す例がある。中南米に分布する *Leucauge mariana* (アシナガグモ科、シロカネグモ属) は、コスタリカで *Hymenoepimecis tedfordi* と *Eruga ca. gutfreundi* \*6 という二属のクモヒメバチに利用される。このクモが *H. tedfordi* に寄生され操作されると、先の同属のクモヒメバチ二種 *H. argyraphaga* や *H. japi* による *Leucauge* 属への

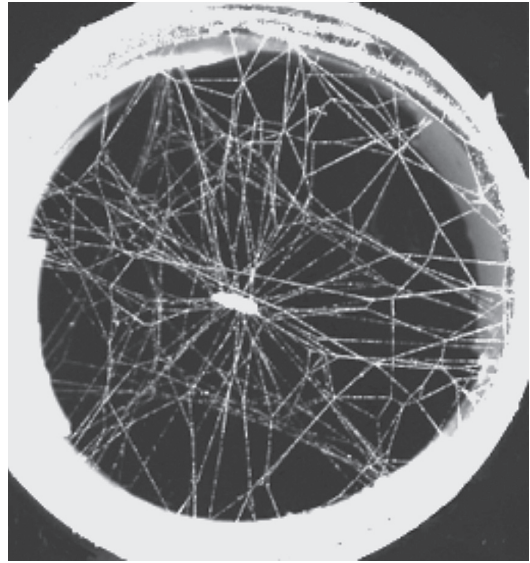


図8. *Eruga ca. gutfreundi* に操作された *Leucauge mariana* が張った操作網 (Copyright Clearance Center, Inc. を通し、Eberhard (2013) より転載、© 2013 Entomological Society of America、*L. mariana* の通常円網は *L. argyra* のもの (図3a) と酷似すると思われる)。

操作 (図3, Eberhard 2000, Sobczak *et al.* 2009) と同様の数本の水平な縦糸でできた操作網を張るが、*E. ca. gutfreundi* に操作されると、同じくまゆが形成される中心部から放射状に縦糸が伸びるものの、その数が明らかに多く、しかも水平方向ではなくいくらか上方あるいは下方に向かって伸びる立体的な操作網となる (図8) (Eberhard 2013)。 *Hymenoepimecis tedfordi* による操作網には、*L. mariana* のメス成体に見られる水平円網下方の防壁網も見られたことから、この操作は *L. mariana* が本来持つ造網行動の一部に由来すると推測する一方で、*E. ca. gutfreundi* の操作網はいかなるクモの網の形状とも類似性が見いだせないことから、この操作網はハチとクモ両種が持つ特質が相まって本来クモが持たない造網行動がハチによって引き起こされたのだと考察している。このことから、ハチの属が異なると操作され引き起こされるクモの造網行動が異なることがうかがい知れる。

\*6 ca. とは circa (=だいたい) の略で、ここ



では断定はできないがおそらくこの種だろうという意味。

## 2.5 一種のハチが二種のクモに寄生し操作する場合

次は逆に一種のハチが複数種のクモを利用し、生み出される操作網の形状が異なる例を見てみよう。先に紹介したアシプトヒメグモ属二種への同種ハチ *Zatypota* nr. *solanoni* による操作ではその操作網の形状に違いはなかったが、同種のハチがクモの属をまたいで操作を行う場合、違いが生じる例がある。

北半球に広く分布する *Zatypota percontatoria* は、チェコ共和国で調査され、同国では属の異なる二種 *Neottiura bimaculata* (ヒメグモ科, チクニヒメグモ属) と *Theridion varians* (ヒメグモ科, セアカヒメグモ属) を利用することがわかった。共にヒメグモ科特有の立体的な不規則網を張るが、これらが *Z. percontatoria* に寄生され操作されると、*N. bimaculata* では通常の網よりも明らかに密な構造になり、一方 *T. varians* では不規則網の中心に完全に閉じた中空で球状の構造が現れる。寄生されていない健全な個体を飼育したところ、*N. bimaculata* は越冬条件下 (低温短日) と産卵する時に密な網を張り、*T. varians* は越冬条件下でのみ球状の構造を作った。これらから *Z. percontatoria* は、寄主クモが先天的に持つ造網行動形質を種特異的にそれぞれ引き起こし、自身の安全に寄与する構造を作らせていると考えられる (Korenko & Pekár 2011)。

## 3. 網操作の起源：単一起源か独立収斂か

クモの造網様式を改変する網操作は、寄生蜂類の中でクモに寄生できるクモヒメバチが派生的に獲得した習性である。これまで概観してきたように、さまざまなハチクモ系で多様な網操作が行われているが、クモヒメバチによるこれらの操作の習性が過去に一度だけ生じてそれぞれの系で多様に変化した単一起源由来なのか、各系で独立に何度も進化した収斂なのかについては、まだはっきりした結論は得られていない。理に適った結論を得るには、網操作に関する基礎的な知見の集積

が欠かせない。

網操作研究に携わる研究者らの、この問題に対する現時点での意見を網羅してみたい。上に引用した研究からわかるように、網操作を研究する主立ったグループは特定の地域のいくつかに限られている。網操作研究の第一人者でもある Eberhard (コスタリカ)、Gonzaga を中心とした南米のグループ、Korenko を中心とした中欧のグループ、そして松本吏樹郎と本稿の著者による日本のグループである。

Eberhard は、*T. evexum* (セアカヒメグモ属) の葉シェルターを強化する *Z. petronae* の操作網 (Weng & Barrantes 2007) と、*Anelosimus* (アシプトヒメグモ属) 二種のシートつき不規則網をシートで全体を覆う *Z. nr. solanoi* の操作網 (Eberhard 2010b) を比較し、寄生者も寄主も近縁な両系の操作網の形状がまったく異なることから、網操作現象が系統的な背景に準じているわけではなく、それぞれの寄主クモの生活史に対して適応した結果であると主張している (Eberhard 2010b)。その意見は、異なる網の操作様式が系統的制約を受けず、各系で網操作現象として収斂的に生じると読み取れる。その後発表された *Z. percontatoria* による *N. bimaculata* (チクニヒメグモ属) と *T. varians* (セアカヒメグモ属) の操作網 (Korenko & Pekár 2011) も、同じ *Zatypota* 属-ヒメグモ科の系でありながら、これら4つの操作網の形状が類似しているとは言いにくく、Eberhard の主張が支持される。この論文の中で Korenko らも同様に、操作網の形状の多様性を例に挙げ、網操作現象がハチそれぞれの系統で独立に進化したと予想している。Gonzaga らは、クモヒメバチ属群内で互いの類縁性と関係なくさまざまな属において網操作現象が生じていることを例に挙げ、その起源の独立性を主張している (Gonzaga & Sobczak 2011)。一方で松本は、クサグモのトンネルをバールで閉じるニッコウクモヒメバチの操作網が一見特異な行動操作に見えても、これは本来の柵網の造網様式を転用した結果であり、寄主クモが本来持つ行動形質を誘導するという点では多くのクモヒメバチで共通することから、同様の操作機構が共有されているのではな

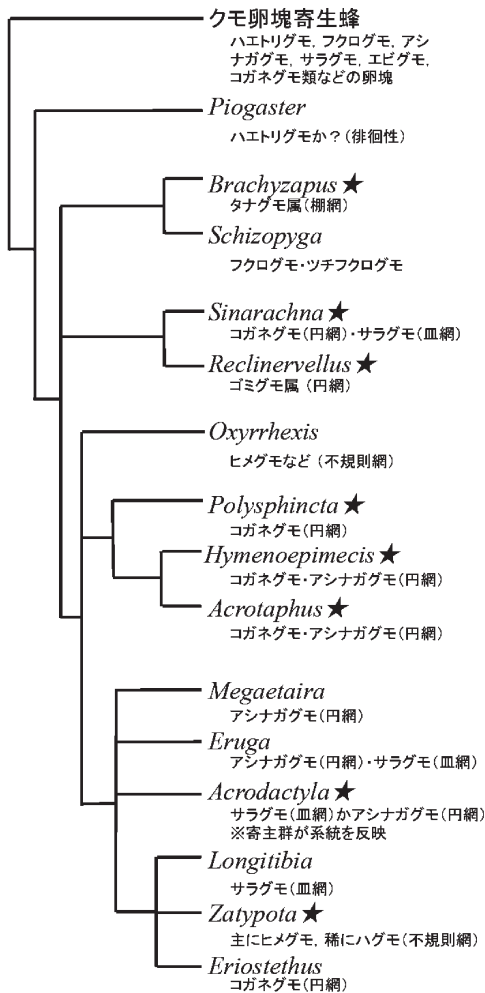


図9. クモヒメバチの属間の形態系統仮説 (Gauld & Dubois (2006) を簡素化) に各属に利用される主な寄主クモと網型, 操作が報告あるいは著者の知る未発表事例のある属 (★) をマッピングしてある.

いかと考察している (Matsumoto 2009).

図9は, Gauld & Dubois (2006) が提唱したクモヒメバチ属群の形態比較に基づいた系統樹に, 各属に寄生される主なクモのグループとその網型, および操作が報告あるいは著者の知る未発表事例のある属をマッピングしてある. 図9からは, 系統に関係なくさまざまな属で網操作が行われ(生じ)ているように見える. ここで考えるシナリオを挙げてみたい.

過去に, あるクモヒメバチが新しい寄主クモ

にシフトした際に, その直後は操作を行えず手の加わっていない網の中で蛹期を過ごしたと仮定すると, 網の脆弱性に起因する強力な淘汰圧がハチの蛹にかかることが予想される. それにより, クモを操って少しでも網を事前に強化できる個体を選択されていき, 網操作様式が次第に洗練されていくことは大いにあり得る. この寄主への適応がさまざまな系統で生じた結果, 図9のパターンが実現された可能性がある.

しかし, これだけで網操作が収斂進化であると結論づけることはできない. その根拠となるのが, クモヒメバチ類が明確な単系統群であることと (Gauld & Dubois 2006), 網操作が始まるそのタイミングである. これまでの報告では, 寄生の初期段階で操作が行われた例はなく, いずれもクモを殺す直前, すなわち自身が終齢へと変態する直前に劇的に造網様式の変化が起こる (やや長い期間ハチによる効果がみられる系もあるが (Gonzaga et al. 2010), 終齢前であることは共通している). これは, 特定のタイミングで操作を誘導する物質を打ち込むという一連の流れが共通であり, 進化の初期に獲得されたであろうこの様式が, その後さまざまな系に適用されたと考えることも可能にする.

一見すると相反する二つのシナリオだが, 操作が行われていない系もあることを考えると, 網操作を発動する共通のシステムはどのハチにも備わっていて, 各種が利用するクモの寄生されていない状態での網の強度によってハチに淘汰圧がかかった場合に操作が生じるということも考えられる (元の網が十分強ければ, 操作システムは発動しない). この説明は収斂進化説を否定する根拠とはならないが, クモの造網行動を操ることができる物質が操作の必要を迫られる度に簡単に進化できるのか, という疑問を否定する意見を与える (操作は行わなくてもそのポテンシャルはみな持つ). いずれにせよ一体どのような歴史で網操作が生まれてきたのか, その答えを知るには, 基礎的な知見に加えて至近要因の解明がカギとなる.

#### 4. 謎に包まれた網操作の至近要因

寄生者による寄主操作は, 自然淘汰の生み出し

た究極の適応進化の一つである一方、*in vivo*で起こるその機構の解明は困難を極め、進化生物学におけるブラックボックスの一つともいえる。クモヒメバチによる網操作の至近要因も例にもれずいまだ謎に包まれているが、その解明に最も近づいているといえるのがEberhardである。

先に述べたようにEberhardは、操作の起こっている複数の段階でクモからハチ幼虫を取り外しクモの反応を見る実験を行っている唯一の研究者である。*Allocyclosa bifurca* (ゴミグモモドキ属)に寄生する*P. gutfreundii*の研究では、この除去実験によってさまざまな示唆を得ている。操作途中段階で幼虫を除去すると、網は操作された順と逆の順に通常の円網へと徐々に回復していくが、操作の際に真っ先に減少する縦糸や横糸は、回復時には現れるのがもっとも遅い。また、幼虫を除去するタイミングが遅いほどクモの回復が遅かった。これらは、ハチによる操作誘導物質の効果が容量や濃度に依存していることを示唆する(Eberhard 2010a) (縦糸や横糸の発現は物質に低濃度で敏感に反応するということ)。

ここで重要になってくるのは、操作を引き起こす物質が一つなのか複数なのかという点である。この点についてもはっきりとした答えは出ていないがEberhard (2010a)は、幼虫の除去によってクモが操作された順と逆で回復することから、複数の物質が複数の行動プログラムのサブルーチンを独立に操っている可能性は低い(その場合、回復順に一貫性が生じない)と結論づけている。しかし、一つの物質が操作網全体を引き起こすという対極の仮説は、その物質の濃度の違いが異なる行動を引き起こすのであれば逆順の回復を説明できるとも推測している。ただし、クモの生理機構がハチに操作されるために進化しているわけではないため、ミツバチがオクトパミンという単一物質によってあらゆる行動を制御するよう進化したような機構をここに当てはめることはできないとしており、ハチ側にクモの生理機構を制御する何らかの戦略が講じられていることが予想される。当然、これは複数物質仮説を否定するものではなく、その答えはまだ出ていない。

Korenko & Pekár (2011)は、*Z. percontatoria*

が寄主クモにクモ本来が持つ造網行動を誘導している事実から、ハチがクモの特定の行動カスケード(操作網に使われた越冬用防御的網構造)を司るシグナル伝達機構のスイッチをオンにする一つのシグナル分子、すなわちホルモン様物質を生成しているという仮説を立てている。また、このような内分泌系に作用する間接的な干渉による操作の他に、神経系に直接作用する神経修飾物質(neuromodulator)をハチが生成し操作に利用するという可能性もあり得るが、生成に要するコストを勘案するとホルモン様物質の方が起こりやすいと予想している。この系では、一種のハチが二種のクモに形状の違う操作網をそれぞれ張らせているが、いずれもクモの保護に関わる同様の機能を担うものであることから、それぞれの発現機構は互いに類似しており、結果的に同じ操作誘導機構(あるいは物質)がそれら異なる行動カスケードをオンにしているのだろうと考察している。

同一の操作誘導物質が複数種のクモで異なる操作網を引き起こすことが可能であるとすれば、その物質は彼らの主張するように比較的単純であることを示唆する。たとえば、もし複数の引き金で一種のクモの行動を緻密に操り、操作網を張らせているのなら、そのような複雑な機構が生理システムの異なる別種のクモにそのまま適用されるとは考えにくいからである。また、越冬時の網を作る行動を引き起こす例に加え、先述のように操作網の形状が休息網(健全クモが脱皮前などに張る単純で丈夫な網)とよく似ている例もいくつか知られ、ハチが休息網の行動カスケードを引き起こしている可能性は高く、操作誘導物質がエクダysonなど変態ホルモンに似たものであるという予想は理に適っている。

一方、同一のハチークモ系であっても、発現される操作網の形状に多型があることも多数の報告で言及されており、明瞭な傾向を得たい研究者にとってあまり好ましいことではなく、網操作研究の難しさの一つとなっている。しかし、この多型現象も至近要因解明に近づくヒントも与えてくれる。Eberhard (2013)は、*H. tibialis*による*A. trifasciata*の操作網にいくつかの多型が見られ、場合によっては一見まゆの保護に効いてなさそう

な形状のものもあったことに関し、ハチによる造網行動の操作は存外に難しいのかもしれないと予想している。多型による不出来な操作網が今日でも淘汰されず頻出していることに関しては、操作された際の行動変異が幼虫の操作様式の種内多型によるものではなく、クモ側の行動の種内多型によるものであると考察している。つまり、不出来な操作網しか張らせられないハチはたちまち淘汰されるだろうが、クモのせいでは出来なくなった場合はハチは不運だけで選択圧はかからず、淘汰で取り除けないということである。

まだまだ想像の域を出ない網操作現象の至近要因であるが、近年の事例研究の蓄積によって徐々に理に適った仮説が出つつある。クモヒメバチによる網操作系は、クモの造網様式に外部から干渉し元々ある行動の発現を短期間で解発・改変しており、十分に機構の解明とその操作誘導物質を特定しうる系である。今後さらなる知見の蓄積に加えて、生理学的、生化学的なアプローチから、操作誘導物質の分離とそれを用いたバイオアッセイ系の開発が期待される。幸いなことにクモヒメバチは外部寄生である。これまでの研究から、ハチが操作誘導物質を口からクモの体内へ注入することで化学的に操作を行っていることはほぼ間違いなく、幼虫を取り外すことによってその物質を分離することができるかもしれない。網操作誘導物質の特定は、いまだほとんどが謎に包まれた一見複雑なクモの造網システムを司る遺伝的プログラムを分子レベルで解明する糸口となるはずである。

#### 引用文献

- Baba, Y. & Miyashita, T. 2006 *J. Ethol.* **24** : 75-78.
- Barantes, G. & Weng, J. L. 2007 *Bull. Br. Arachnol. Soc.* **14** : 61-65.
- Carney, W. P. 1969 *Am. Midl. Nat.* **82** : 605-611.
- Dawkins, R. 1982 *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene*. Oxford University Press.
- Eberhard, W. G. 2000 *Nature* **406** : 255-256.
- Eberhard, W. G. 2001 *J. Arachnol.* **29** : 354-366.
- Eberhard, W. G. 2010a *Anim. Behav.* **79** : 375-383.
- Eberhard, W. G. 2010b *Psyche* Article ID : 950614
- Eberhard, W. G. 2013 *Ann. Entomol. Soc. Am.* **106** : 652-660.
- Gauld, I. D. & Dubois, J. 2006 *Sys. Entomol.* **31** : 529-564.
- Gan, W. *et al.* 2010 *Curr. Zool.* **56** : 379-387.
- Gonzaga, M. O. *et al.* 2010 *Ethol. Ecol. Evol.* **22** : 151-165.
- Gonzaga, M. O. & Sobczak, J. F. 2007 *Naturwissenschaften* **94** : 223-227.
- Gonzaga, M. O. & Sobczak, J. F. 2011 *Entomol. Sci.* **14** : 220-223.
- 池田博明ら 2003 『クモの巣と網の不思議 多様な網とクモの面白い生活』, 夢工房, 222pp.
- Korenko, S. & Pekár, S. 2011 *PLoS ONE* **6** : e24628
- Korenko, S. *et al.* 2013 *Ecol. Entomol.* **39** : 30-38.
- Matsumoto, R. 2009 *J. Ins. Behav.* **22** : 39-48.
- Matsumoto, R. & Konishi, K. 2007 *Entomol. Sci.* **10** : 267-278.
- Nielsen, E. 1923 *Entomol. Medd.* **14** : 137-205.
- Platnick, N. I. 2014 *World Spider Catalog. Version 14.5*. American Museum of Natural History, USA. <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/INTRO1.html> (accessed 21 May 2014).
- Poulin, R. 2010 *Adv. Stud. Behav.* **41** : 151-186.
- 新海明 2013 『クモの巣図鑑 巣を見れば、クモの種類がわかる』, 偕成社, 119pp.
- Sobczak, J. F. *et al.* 2009 *J. Nat. His.* **43** : 2691-2699.
- Takasuka, K. *et al.* 2009 *Entomol. Sci.* **12** : 232-237.
- Takasuka, K. & Matsumoto, R. 2011 *J. Ethol.* **29** : 203-207.
- 高須賀圭三 2012 どうぶつと動物園 平成24年冬号 : 20-25.
- 高須賀圭三 2013 MOMO : 動物行動の映像データベース. <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo130617rn01b>
- Thomas, F. *et al.* 2002 *J. Evol. Biol.* **15** : 356-361.
- Thorne, G. 1940 *J. W. Acad. Sci.* **30** : 219-231.
- Townes, H. 1969 *The Genera of Ichneumonidae I*. American Entomological Institute.
- Weng, J. L. & Barantes, G. 2007 *J. Hym. Res.* **16** : 326-335.