

今回の演者は、日本学術振興会特別研究員で神戸大学大学院の高須賀圭三さん。各種クモヒメバチの生態について動画も交えてご講演いただきました。

クモを巧みに利用する寄生蜂、クモヒメバチの生態にせまる

高須賀 圭三

(日本学術振興会 特別研究員, PD, 神戸大学大学院農学研究科)

タイトルバック：釣り糸の一本をつかんでクモをおびき寄せるマダラコブクモヒメバチ。



ペルーの密林でクモをピーティング (筆者)。

生まれも育ちも愛媛県松山市、実家から自転車で通えるという理由で愛媛大学農学部に進学。そこで、カミキリムシの大家で今は大学を退職され神奈川県に住まわれている、大林延夫教授に師事し、昆虫学に足を踏み入れる。学部からクモヒメバチというクモに寄生するハチの生態研究に没頭し、ついには愛媛大学大学院博士課程まで進んで、今では昆虫学でポスドクをする研究者。虫屋といえるほどの幅広い知識はないけれど、生物の行動をつぶさに観察することで研究を続けてきた。今回の例会は、クモヒメバチが属するヒメバチ科の分類学を専門にし、長い付き合いのある渡辺恭平氏(神奈川県立博)からのご依頼があり、会員でない私が発表させていただくことになった。

私の研究対象は、クモヒメバチというクモに寄生するハチの生態である。本発表では、クモヒメバチ



図1. 成長を完了し、アケビコノハの幼虫から脱出する多寄生蜂の終齢幼虫(グロイ)。



図2. 材の中の寄主に産卵するために長い産卵管をそなえるホシセダカヤセバチ (渡辺恭平氏同定)。

の産卵にまつわる諸戦略、生きたクモの外部に寄生する幼虫の付着様式、蛹化に先んじてクモを殺す直前に幼虫がクモの行動を操作し、丈夫な網に張り替えさせる網操作、などのトピックを紹介したが、紙面の関係上ここでは産卵にまつわる諸戦略に主眼をおいて綴りたい。

クモヒメバチ、もとい寄生蜂とは？

本業を持ち、趣味で昆虫を扱われる方に、寄生蜂をその対象としている方はごく少数だろうと思う。寄生蜂は、蜂という漢字が含まれる通り、よくご存じのスズメバチやミツバチ、アリなどと同じハチ目のなかまである。なじみのあるこれらのハチ(有剣類と呼ばれる)は寄生蜂の一系統から派生した一群であり、目の中では先輩後輩関係にある。寄生蜂の方が起源が古く、圧倒的に多くの種数を抱えている。

寄生蜂とは、名の通り他の生物に寄生し、産みつけられた卵から孵った幼虫が宿った相手を食べ、最後はそれを殺めて大人になるという、映画エイリアンと同じ生態を持つグループである(図1)。完全変態昆虫の幼虫や蛹、不完全変態昆虫の卵などが寄生の対象(=寄主)として一般的であり、1個体の寄主に対して1頭が寄生する単寄生か、2頭以上あるいは図1のように非常にたくさんの個体が寄生する多寄生という大きく分けて二通りの様式があって、それは種や系統群によってほぼ決まっている。有剣類は、かつて産卵に利用していた腹部先端の管を今では産卵に用いずに(産卵管の付け根から直に出る)、人にとっても恐ろしい攻撃用の毒針として使用する(有剣と呼ばれる所以)が、祖先的な寄生蜂はその管が寄主への産卵用シリンジとして活躍する(図2)。作り上げた巣の中に卵を産むだけの有剣類に対し、寄生蜂が時には動き回り反撃される寄主昆虫に巧みに卵を産み込むには、器用に動く産卵管が不可欠なのだ。

寄生蜂類は、特定の生物に寄生するという生態を武器に、誕生以来次々に寄主を変えながら多様化し、今日膨大な種数を抱えている。例えば、ヒメバチ科だけで60,000種がいると言われている。特定の生物に寄生するというのが重要で、それにより特定の生物が暴走するにはびこることを防ぐ役割を担っていたり(暴走してしまうときもあるが)、農業や侵略的外来種を駆逐するために導入されるなど、有用昆虫としての側面もある。

私は、こんな興味深い寄生蜂類の中で、クモに寄生するクモヒメバチという一群に着目し、その生態を研究してきた。クモヒメバチとは、先にも述べたようにヒメバチ科に属する一群で、細かな分類群ではヒラタヒメバチ亜科フシダカヒメバチ族 *Sericopimpla* 属群の中にある下位属群として、クモヒメバチ属群 *the Polysphincta genus group* を形成する。今日23属240種が世界から知られ、明確な単系統群であると同時に所属する全種が、クモを生かしたままクモの体の外側に一個体の幼虫が寄生するという生態を有すると考えられている(図3)。幼虫が動きまわるクモの外部に取りついて寄生できる背景には、幼虫が卵から孵化する前後にクモを出血させて血栓を作り、自身の卵殻をクモ体表面に鋦打ちするという特別な戦略があるようで、現在追究中である。

クモの体を寄主とすることを軸に繁栄する寄生蜂は、意外なことにクモヒメバチ類しかいない(系統的脈絡なしに単発的に利用する種はある)。ここで注意が必要なのは、クモを利用する有剣類、すなわちクモバチ科(旧ベッコウバチ科)やアナバチ類(ド



ナガアシクモヒメバチ *Longitibia* sp. 寄主: クスマサragモ *Neolinyphia fusca*

コブクモヒメバチ *Reclinervellus tuberculatus* 寄主: ゴミグモ *Cyclosa octotuberculata*

Zatyptota dendrobia 寄主: コケヒメグモ *Yunohamella subadulta*

マダラコブクモヒメバチ *Zatyptota albicoxa* 寄主: オオヒメグモ *Parasteatoda tepidariorum*

図3. さまざまなクモに寄生する各種クモヒメバチ幼虫。ハチの種が異なれば、クモの種も違う。

ロジガバチ亜科のなかまやジガバチモドキ族)もいるということである。これらのハチも優秀なクモハンターとして知られるが、れっきとした有剣類であり系統的にもクモヒメバチ類とは遠縁で、捕えたクモを巣に運ぶという習性も寄生蜂のそれとは根本が異なる(寄生蜂は産みっぱなし)。

クモヒメバチにはクモに寄生するという生態の他に、研究のカギとなる特徴として寄主範囲がある。属群全体として10科(タナゴモ科、フクログモ科、ワシグモ科、ハエトリグモ科(未確定)、サラグモ科、アシナガグモ科、ジョロウグモ科、コガネグモ科、ヒメグモ科、ハグモ科)ものクモを利用する一方で、ある属はもっぱら特定の科のクモを利用するといった感じで、系統群や属レベルでの寄主選択には明瞭な傾向がある。くわえて個々の寄主特異性は極めて高く(スペシャリスト)、ハチの種が異なれば寄生するクモの種を違えるのが普通である(図3)。この傾向から、クモヒメバチ類が、本来の寄主クモと習性のよく似た他種のクモに寄生対象を変えながら多様化してきたと考えることができる。よく似た他種というのがカギで、逆説的に考えると、生態が大きく異なる遠縁のクモに突然シフトすることは困難であるということの意味し、そこにクモヒメバチの進化史に関わるさまざまなヒントが隠れていそうである。

クモヒメバチの産卵行動にせまる

クモはいわずと知れた優秀な昆虫ハンターである。効率的に設計され時に芸術的でもある網を張つ

て昆虫を捕える造網タイプと、徘徊性や穴居待ち伏せ型などの網を張らないタイプの二通りがあるが、多くのクモヒメバチは造網性のクモを寄主として利用することがわかっている。つまり、ハチ自身がトラップされるかもしれない網によって守られたクモを寄生の対象としているのだ。クモの体に産卵するにはこの網を攻略し、クモを陥れなければならない。

上で述べたように、近縁のハチは生態の似通った近縁のクモを利用し、遠縁のクモを突然利用することはないようである。この意味するところは何か。クモの系統が大きく異なると、それに伴って大きく変わるものがその網型である。私は、各種のクモヒメバチが高い寄主特異性を持ち、かつ系統ごとに利用するクモに傾向がある理由に、クモとその網に対する特殊な産卵行動があると考えた。クモヒメバチに利用されるクモの科だけを見ても、垂直円網(コガネグモ科, ジョロウグモ科), 水平円網(アシナガグモ科), 立体不規則網(ヒメグモ科, ハグモ科), 皿型シート付き不規則網(サラグモ科), 漏斗型棚網(タナグモ科), 葉巻住居(フクログモ科・網なし), 徘徊性(ハエトリグモ科, ワシグモ科・網なし)と、それぞれに網型が全然異なるのである。このことから、一種のハチが異なる網型の複数のクモを利用できないことも感覚的にわかる。そこには特殊な産卵行動がきつとあるはずだ。

ところが、飼育がほとんどできないクモヒメバチのいつ起こるかかわからない産卵行動を解明することは簡単ではない。私が着目し解明できた種以外のハチの産卵行動も、実際のところ過去に解明されたものは5種にも満たない。ちなみに、産卵行動と表記しているが、重要なのは産卵に至るまでのクモへのアプローチ段階の行動であり、言うなれば産卵前行動ということになるが、感覚的に伝わりにくいのでひっくり返って産卵行動と呼んでいる。野外で張られた網とそこにいるクモを注意深く見ていれば、網の中でクモを麻酔し、すでに産卵体勢に入っているハチを見つけることができるかもしれない。しかし、すでにこの過程にあつては、アプローチ段階で何があつたのか観察することはできず、時すでに遅しと言わざるを得ない。実際に私も、今から紹介するある種の産卵前行動を追いかけている時に、この段階で発見されるという経験があり地団駄を踏んだ。

マダラコブクモヒメバチの巧みな産卵行動

水平円網の中心にいるアシナガグモに飛びながら

図4. オオヒメグモの釣り上げ式不規則網。無数の釣り糸が下方や側方に伸びているのがわかる。この先端には粘球がつけられている。

近づいて、気づかれないよう網の上(クモが腹側を向ける円網の裏側に当たる)から飛びかかったり、棚網の中に着地して奥にいるクサグモに獲物と思わせておびき寄せて攻撃をするなどの先行研究があつたが、私が着目したのは立体的な不規則網を張るヒメグモのなかまを利用する *Zatypota* 属のクモヒメバチだつた。この属の中で、特にくわしく行動を解明できたのが、オオヒメグモに寄生するマダラコブクモヒメバチである。

オオヒメグモは、世界中さまざまな場所で見ることができヒメグモ科を代表する普通種で、発生生物学のモデル生物になるほどである。しかしその網型は少し変わっていて、なじみが薄い。ヒメグモ科なので立体的な不規則網を張るが、クモが定位する付近は密な網なのに対し、下方あるいは側方に向かって直線の釣り糸が無数に伸びている(図4)。この釣り糸が基質につながる直前、すなわち釣り糸の末端部には粘球と呼ばれるネバネバの球がつけられていて、この基質の上を歩くアリやワラジムシなどの生物が粘球にぶつかると、その獲物に粘球がついたまま張力のかかった釣り糸が獲物を釣り上げるのである。この網のおかげで、クモは円網のように体が外界にむき出すことはなく、かつ安全な空中に浮いた状態で獲物を捕えることができるのだ。生物の進化は、こんな理に適った捕食様式も生み出した。ところがその上を行くのがマダラコブクモヒメバチである。

その産卵行動の発見に至るまでにさまざまな経緯があつたのだが、ここでは割愛して単刀直入に説明したい。結論から言うと、マダラコブクモヒメバチ

は、このトリッキーな網に対し、複数の戦術を用いて攻撃していることがわかつた。

一つ目は、飛んできてこの釣り糸の中間(粘球より上の部分)にぶら下がり、獲物を装うタイプ(図5a; 動画1)。これは、私が野外で初めて産卵行動を発見した時に見られた戦術で、何分もこの体勢のままこう着状態が続いていたので、最初はこのハチ本当に健全なのか? と疑つたほどである。しかし、動画1でわかる通りぶら下がった状態で脚を微妙に動かしており、紛れもなくクモに獲物がかかつたことを伝えている。この後、クモはハチのかかつた釣り糸を巻き取って捕食しようとするが、その瞬間を待ちに待ったハチに麻酔され、あえなく産卵されてしまう(図5b)。このハチはクモが獲物を釣るための糸を使って、逆にクモを釣っていたのだ。

網に直接着地するこの戦術は、必ずしも釣り糸に限ったものではないらしく、網の中間部に密集してクモを保護する不粘着の枠糸に着地し待ち伏せるものもいた(図5c; 動画2, 3)。釣り糸の先端部以外や枠糸には粘球がないことをわかっているかのような戦術である。

さらに手の込んだ別の戦術がある。飛んで網に着地するだけでなく、歩脚を生かした作戦だ。オオヒメグモが平らな地面に近い場所に造網した場合、釣り糸の接地先は地面に集中することを容易に想像していただけたと思う。この場合でもぶら下がり戦術は有効そうだが、このハチはもっと適した戦術を編み出した。網の近くに着地したハチは、アリのように徘徊し、あろうことか粘球の密林(といっても肉眼では見逃がすほど繊細な糸の森)と化した網の真



図5. マダラコブクモヒメバチの産卵行動様式。a, 釣り糸の一本にぶら下がるメスバチ; b, クモをしとめたメスバチ; c, 網の中間の高さにとまってクモを狙うメスバチ; d, 釣り糸の先端にある粘球を触りながら釣り糸を引っ張るメスバチ。

下に潜り込む(動画4)。そして、粘球を自分の前脚で直接接触して獲物がかかつたふりをするのだ(図5d; タイトル写真; 動画5, 6)。獲物と勘違いしたクモは、やはりハチの餌食となる(動画7)。この戦術は、獲物を装うという点は共通するが、飛行を用いない、粘球を直に触るという点で決定的に異なる。

この行動の多型の意味するところはなんだろうか? 一つに考えられることは、オオヒメグモの網も多型が著しく、釣り上げ式は共通していても、個体によって場所や形状が大きく異なることが普通であり、そういった場合によりやりやすい戦術を可塑的に選択しているという予想である。また、よく質問されるのが、この複数の戦術と個体の違いに対応があるのか、つまり戦術に遺伝的基盤があるのかということ。少なくとも両方の戦術を同一個体が持っていることは確認されている。しかしながら、飼育と実験に手間がかかるため例数が稼げず、まだまだはっきりしたことは言えない。継代飼育が可能であれば、集団遺伝学的観点から行動とその多型の進化について議論ができそうなのだが、いかんせんハチが飼育下で全く交尾をしてくれないため、今のところ実現には至っていない。交尾できても、ハチの産卵とクモの飼育を継続するのは大変そうだ。出張や



調査に行けなくなる。

クモヒメバチ産卵行動研究のこれから

マダラコブクモヒメバチは、釣り糸を駆使するオオヒメグモの網型に明らかに適応した行動を見せた。これだけ特殊化した行動が必要だから、産卵行動と網型のマッチングが寄主範囲に強く効いているのであり、その範囲が狭くなるのも当然だと考えられる。

Zatypota 属がもつぱら利用するヒメグモ科は、共通して不規則網を張ることは先に述べたが、その捕食様式は必ずしも釣り糸による釣り上げ方式だけではない。不規則網の中にシートを張ったり、二次元に近い構造で基質にべったりと張ったりするものもある。そして、それぞれの網型に対し、種の異なるハチが特殊化した行動でクモに産卵しているはずである。その行動を解明することは簡単ではないが、網型ごとに異なる行動を詳細に比較し、種間の系統樹と共に考察すれば、過去にハチが寄主シフトをして、複数の集団や新たな種へと分化した歴史を垣間見ることができるとも思われる。標本をじっくり眺め続ける御仁も多いと思うが、生きた昆虫の行動も面白いものである。たまにはフィールドで腰を据えて観察してみてもいいだろう。

なお、文中に引用した通り、本研究で明らかになった行動を解説文つきのオンライン動画（動物行動の映像データベース）で観ることができる。以下に記すデータ番号をそのまま Google 検索していただければ該当ページに辿り着けるので、興味のある方はぜひご覧あれ。

[オンライン動画]

- 動画 1: momo090727za01a
- 動画 2: momo090727za02a
- 動画 3: momo090727za03a
- 動画 4: momo100416za03a
- 動画 5: momo100415za01a
- 動画 6: momo100416za01a
- 動画 7: momo100416za02a

重要

「神奈川虫報」掲載報文は 8 印刷頁を越えるとページチャージ（著者負担の超過料）が発生します。



Olympus TG-3 Tough の深度合成機能を試してみた

● 撮影台・ディフューズフードも自作

吉田篤人
(神奈川昆虫談話会)

Olympus TG-3 Tough (上図) というカメラをご存知だろうか。ここ数年で非常に一般化した多重深度合成（複数のピントが異なる写真を撮影し、ピントのあった部分のみを合成して被写体全体にピントがあった状態とする）写真を気軽に撮影できるカメラであり、既に手にしている会員もいると思う。筆者もたまたまこのカメラを入手することになり、例年に持参してみたところ、M氏は既に本気のユーザーであり、いろいろと教えてもらった。それを見ていた本誌のもう一人の編集者から、「…じゃ、このカメラでの標本撮影に関して花蝶風月に記事を書いてね♪」と、図らずも原稿依頼を受けることになってしまった。

さて、お題をもらってしまったので、いろいろと試してみたのだが、M氏からのアドバイスにもあったように、一番大きな問題が「手ブレ」であることを再認識できた。コンパクトなこのカメラも撮影倍率が高くなると非常に手ブレを起こしやすくなる。特に多重深度撮影の際は、短い時間とはいえ、一気に 10 枚程度の写真を撮影するので、その間、完全にカメラを固定している必要がある。カメラを固定する道具といえば三脚だが、三脚はかさばるので、せつかくのコンデジならではの機動性が損なわれる。例会などに持ち出して、その場で標本撮影できると便利であろう。そのためにはコンパクトである必要があると思われた。そこで、まず小さな撮影台（コピースタンドの縮小版のようなもの）を作成することにした。期限もあるので、自宅にあったものや 100 均ショップで入手できるもので自作してみた。最終的に出来上がったものは、ホームセンターで購入した端材のセット、自撮棒、ミニボール雲台、クリップライト 2 器を組み合わせたものである（図 1）。自撮棒は、握りのところにカメラネジが切っただけだったので、台座とはカメラネジで接続する。

撮影台ができたので早速撮影してみたが、ライトの光が直接あたるとギラついてしまう。光をディフューズできるように、タッパーの内側にレジ袋を

貼ったディフューズフードを作成した（図 2-3）。しかし、これでも未だ満足できるレベルではない。このフードはタトウの標本なども撮影できるようにしたものだが、マウントされた標本なら、フィルムケースのような半透明の筒に入れて撮影してもよいのかもしれない。純正品にマクロ撮影用のリングライトがあり、これを使用するとリング状の写り込みが出たりするが、お手軽なのでこれでもよいのかもしれない。なお、このデジカメは、お手軽に多重深度合成ができるのはよいが、マニュアル露出とマニュアルフォーカスができないのが欠点である。

最後になるが、作例を掲げておく（図 4-5）。いずれも多重深度合成モードで撮影したものである。跗節の部分が少々厳しいが、かなり体高のあるゾウムシである割には、前胸、鞘翅の微毛などもきっちり撮れていると思う。なお、もっとお手軽でよい方法があれば、是非本誌で紹介していただきたい。

[atsuto@amber.plala.or.jp]



図 1. 自作した撮影台。



図 2. ディフューズフード。



図 3. 撮影風景。



4



5