

〈特別寄稿〉

多様なクモ網を打破した クモヒメバチの多彩な産卵行動戦術

高須賀圭三

慶應義塾大学先端生命科学研究所
〒997-0052 山形県鶴岡市覚岸寺字水上246-2

Diverse spider-webs and various behavioural tactics of ichneumonid spider-ectoparasitoid for oviposition

Keizo TAKASUKA

Institute for Advanced Biosciences, Keio University,
403-1, Daihouji, Tsuruoka 997-0017, Japan

Jpn. J. Ent. (N.S.), 22(1): 11–23, 2019

Abstract. Oviposition upon active predatory spiders is an arduous undertaking for spider-parasitoids (Ichneumonidae, the *Polysphincta* group of genera) in comparison with that towards phytophagous or saprophagous insect hosts, e.g., caterpillars, maggots or aphids. Here, various offensive oviposition behaviours of polysphinctines against spiders are reviewed. Although there are merely eight species behaviour of which are unravelled, they seem to be highly and uniquely adapted to spider-webs of each host spider. Several tactics, i.e., abrupt plunge, aggressive mimicry, pure ambush and creeping-up, have been recognized as a whole. There is a commonality among these tactics whereby the polysphinctines conservatively adopt careful ways to approach so that the spiders do not escape from the wasp (not being recognized as an enemy), rather than avoiding becoming prey to the spiders.

Key words: abrupt plunge, aggressive mimicry, ambush, creeping-up, offensive oviposition behaviour, the *Polysphincta* group of genera.

たくさんの生物種を類縁関係の順に並べて俯瞰すると、近縁グループとはまるで違う生態的形質を突如獲得したことをきっかけとして、そこから多種への分化が駆動されたであろう例が多数散見される。昆虫の例で言えば、水棲生活様式を獲得したゲンゴロウ類や水上生活へシフトしたアメンボ類などは、元々陸上で生活していた祖先系統から飛躍的に水界環境への進出に成功し、その後に分化した子孫種もみなその生活様式を保持していることがよくわかる。このような一回の生態的形質の飛躍的進化とその後の多様化が、系統規模の大小を問わず多数存在していることから、新たなニッチの獲得がいかに系統の多様化に有利に働くのかがうかがい知れる。これはいわゆる鍵革新key innovationの一例といえる。

本稿ではクモヒメバチというクモの寄生蜂を題材に、寄生蜂がクモ網という新たなニッチをいかに攻略しえたのか、その攻撃的産卵行動について概説する。

クモヒメバチの生活様式と進化的背景

ハチ目には他種に捕食寄生する寄生蜂類が存在し、その圧倒的多様性によって陸上生態系で幅を利かせている。その寄生対象はすべてと言ってよいほど昆虫類であるが、ごくわずかの系統で綱をまたいだクモ類を利用するものが存在する。ただし、寄主として利用するステージのほとんどが卵であることから(1卵塊に対し1個体から複数個体が寄生する場合と、1卵に対し1個体が寄生する場合がある)(高須賀,

2015a), 生理的特質が昆虫類とは異なるクモの体そのものにはなかなかシフトできなかったようである(ただし有剣狩蜂類にはクモを狩る大きな系統がいくつかある)。その中で、クモの体を寄主として利用できるようになった寄生蜂がクモヒメバチ属群the *Polysphincta* group of genera (ヒメバチ科ヒラタヒメバチ亜科)である。

クモヒメバチ類の生活史の大筋は全種に共通している。すなわち、ハチ成虫は特定のクモ種の幼体や稀に亜成体あるいは成体に攻撃を仕掛け、一時麻酔におとされたあと1卵を体表に産下する(単寄生 *solitary parasitism*)。クモはわずか10分程度で覚醒し、何事もなく元の生活を再開するが、もはや死が運命づけられている。孵化した幼虫は、クモの体表で10日から2週間程度をかけてクモが死なない程度に体液を吸って徐々に成長する(本号巻頭グラビア4, 5)。しかし、蛹化の前日に一晩でクモ体液を吸い尽くして殺し(グラビア6)、網の上あるいは中でまゆを作る(グラビア7)。寄生されていることをクモが認識しているか否かは不明だが、結果としてクモはハチ幼虫に安全および資源として体液を提供し、時が来れば抵抗することもなく殺されてしまうのである(高須賀, 2015c)。

クモヒメバチ属群は現在25属258種が知られており(Yu *et al.*, 2016)、形態形質による系統推定から単系統性が提唱されたのち(Gauld & Dubois, 2006)、近年の分子系統解析によってより強く支持されている(Klopfstein, 2018; Matsumoto, 2016)。クモヒメバチに最も近縁なグループはクモの卵塊を寄主としており、元々はクモの卵塊利用者だった祖先種の中にクモそのものに攻撃を加える種が生まれ、クモの体に直接産卵し、寄主資源として利用するクモヒメバチへと進化したのだらうと考えられている。その後、他の寄生蜂と競合しないクモの体への寄生という生態的特性を推進力にして多くの種に放散している。飛躍的な生態シフト(クモの体の利用)が鍵革新となり、属・種レベルの多様化を促した一例といえる。

個々に生態を見ていくと、ハチと寄主クモそれぞれの系統の間にかなり特異的な関係があることがわかる。クモヒメバチ属群が利用するクモの科は、コガネグモ科、ジョロウグモ科(Kuntner *et al.* (2018)により科に昇格)、ヒメグモ科、アシナガグモ科、サラグモ科、ハグモ科、タナグモ科、フクログモ科、ツチフクログモ科、ワシグモ科、ハエトリグモ科(未確定)の11科に及び、全体として広い寄主範囲を示すが、それぞれの種においてはほぼ1種対1種の寄主-寄主関係が成立している。さらに、ハチ各属が利用するクモの科や、場合によっては属が決まっている。すなわち、あるハチが元々利用していたクモと近縁の別種にシフトすることで集団が生殖的に分離され(そのメカニズムは不明)、寄主クモを離れた近縁別種へと分化することで多様化したことが、その寄主記録から見てとれる。

なお、クモは4億年前の古生代から存在していたと考えられているが、クモヒメバチ属群が所属するヒラタヒメバチ型のヒメバチ類Pimpliformesは第三紀開始前後(K/Pg境界)に現れて、短期間のうちに多数の系統に急速に分化したことが示唆されている(Klopfstein, 2018)。つまり、クモの多様化にハチが追隨して徐々に分化したわけではなく、すでに多様化していたクモ類を追ってハチが急速に寄生範囲を広げていったと考えるのが良さそうである。

クモを利用するために生じたユニークな進化

クモヒメバチがクモを利用するために必要とした新たな性質、すなわちクモの体以外の寄主(昆虫やクモ卵)を利用する寄生蜂にはない新規形質が多数ある。卵や幼虫は動き回るクモの体表に取り付き続けなければならないので、サドルという特殊な体外器官を作り出し、クモの表皮と自身を架橋している。また、脚のない幼虫は終齢時にクモを殺し、自力で体を網につなぎ留めるための微細フックが密集した背部突起を発達させている(グラビア6)。さらに変態を前に蛹期の安全確保のために寄主クモの造網行動を操作する例がよく知られている(Eberhard, 2000b; Takasuka *et al.*, 2015; 高須賀, 2015b)。これらはいずれも、クモの飼育殺し外部寄生を成功させるために進化したユニークな形質である。こうした障壁を乗り越えた成虫にも、最後に重大なイベントが控えている。それは寄主クモへの攻撃的産卵行動である。

捕食者として名高いクモは、非捕食性の寄主と比べると産卵対象としての難度が高い。寄主に逃げられ

る失敗に加え、餌として捕食される恐れもあるからだ。とは言え、クモは腹部が柔らかく、その腹部に糸の原料となるタンパク質をたくさん溜め込んでおり、実は脊椎・無脊椎動物を問わず捕食者からとても好まれている（高須賀，2015a）。人の世界でも、昆虫と同じように採集食文化として食べられている地域もあるほどである（Jongema, 2017）。中でも狩蜂類は、クモを好む無脊椎動物の代表格である。彼女らもクモを狩るという厄介な仕事をこなさなければならない。しかしながら、ジガバチ類（アナバチ科）やジガバチモドキ類（ギングチバチ科）などの狩蜂類は、1卵に対し複数個体のクモを与えるため、必然的に狩りの対象は自分の体より小さなクモでよい。一方、クモヒメバチ（とクモバチ科）は必ず1卵に対しクモが1個体であるため、寄主クモのサイズは自身と同大にせざるを得ない。競合する寄生蜂がきわめて少ないという点ではクモは資源として有望だが、自分と同じ大きさの捕食者とやり合うことを考えると、クモを利用するために必要な代償は小さくないだろう。

クモと聞いてまず想起する特徴といえば、8本脚であることと並んで網（あるいは糸）が挙げられるであろう。この網がクモヒメバチの産卵にとって重大な障壁となる。クモの網と云えばらせんを描く円網が代名詞的だが、実際には造網性のクモは系統によって様々な形状の網を張り、多様な網によって獲物を捕らえるのと同時に自分を外敵から守っている。クモヒメバチは発見した寄主クモに産卵するために、その捕食と防御に特化した網を攻略して、麻酔攻撃を仕掛けなければならない。クモヒメバチによる網の発見から産卵に至るまでの一連の行動過程を、本稿では攻撃的産卵行動と呼ぶ。あえて“攻撃的”という形容詞をつけているのは、卵を産下するまでにハチが行う、クモに対する様々な積極的なアプローチ行動に注目したいからである。

クモヒメバチの攻撃的産卵行動

クモヒメバチ類は既知種だけで250種を超えており、それと同数以上の寄主クモ種に対する攻撃的産卵行動の様式が存在するはずであるが、攻撃的産卵行動が観察されているクモヒメバチは多くない。強調しておきたいのは、ハチがクモに組み付いた状態（最もわかりやすく目立つ瞬間）というのは、すでに重要なアプローチ段階を過ぎているため、攻撃的産卵行動の観察としては成立しないということである。寄生対象となるクモの網の様式を熟知した上で、どのような過程でハチがその網を攻略し、クモへの攻撃を可能にしているのかを観察しなければ、攻撃的産卵行動を解明することはできない。

本稿では、攻撃的産卵行動が詳細に観察されている下記の4属8種について、その特徴を解説すると共に比較してみたい。なお、ハチの種数や分布の情報は（Yu *et al.*, 2016）に拠った。

(1) *Hymenoepimecis* ナンベイクモヒメバチ属（新称）

中南米からのみ記録される大型のクモヒメバチで、14種が記録されている。14種中9種が南米大陸固有なのでこの和名とする。これまでジョロウグモ科やコガネグモ科、アシナガグモ科の寄主記録があり、共に円網性種ではあるがクモヒメバチの属としては寄主範囲が広いと言える。ただし、1種の寄主範囲はそれほど広くなさそうである。攻撃的産卵行動が知られるのは2種のみであるが、それぞれがアシナガグモ科とコガネグモ科を利用する。

Hymenoepimecis argyraphaga Gauld（寄主：*Leucauge argyra* (Walckenaer), アシナガグモ科）（コスタリカ）

シロカネグモ属 *Leucauge* は日本にも普通に分布する属で、水平で繊細な円網を張る。*Hymenoepimecis argyraphaga* は、*L. argyra* の水平円網の上側をホバリングし、狙いが定まったら仰向けに定位するクモの腹側へ突進し、麻酔攻撃を果たす（Eberhard, 2000a; 図1）。クモに逃避行動や警戒行動が観察されていないことから、クモは突進されるまでハチの存在に気づいていないと思われる。なお、造網性のクモの視覚はかなり退化しており、眼でハチの存在は認識できないものと考えられる。

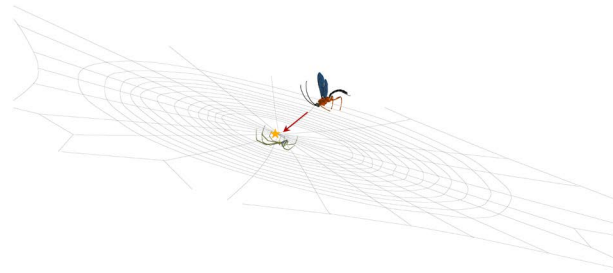


図1. *Leucauge argyra* の水平円網の上方から突進して攻撃を仕掛ける *Hymenoepimecis argyraphaga* (星マークは攻撃が起こる場所, 以下同じ). Eberhard (2000) から描写.

Hymenoepimecis veranii Loffredo & Pentead-Dias (寄主: *Araneus omnicolor* (Keyserling), コガネグモ科) (ブラジル)

オニグモ属 *Araneus* は日本にも普通に分布する属で、垂直な円網を張ることが大きな特徴であるが、*A. omnicolor* は少し変わった垂直円網を張る (図2)。円網の中心に定位せず、少し離れたところでその中心と受信糸でつながった枯葉シェルターの中に隠れており、シェルターがある側はシェルターを吊るしたり外敵の侵入を防いだりするために非粘着の糸が不規則に張り巡らされている (防壁網 barrier web)。獲物の振動を受信糸が伝え、感知したクモはシェルターから飛び出して円網上で捕食に至る。捕食までにワンステップ増えるという犠牲を払い、より外敵からの防御に投資した網である。この網に対し *H. veranii* は、防壁網に着地し長時間に渡って円網に獲物がかかるのを待つ。記録では35分待ち続け、獲物がかかった瞬間に受信糸を渡り始めたクモに対し飛びつき、麻酔攻撃を果たしている (Gonzaga & Sobczak, 2007)。35分でもかなり長いですが、獲物が来なければ恐らくもっと長く待ち続けるだろう。

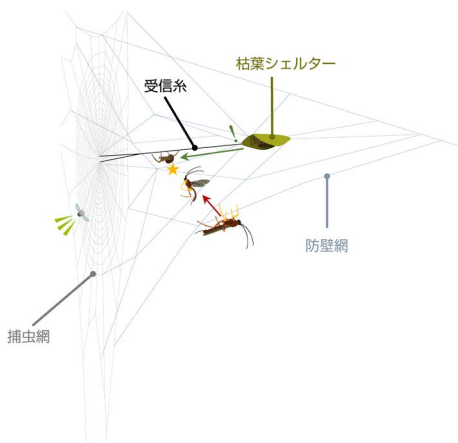


図2. *Araneus omnicolor* の網の防壁網に着地して待ち伏せ、クモが捕食のためにシェルターから出てきたところを飛びかかる *Hymenoepimecis veranii*. Gonzaga & Sobczak (2007) から描写.

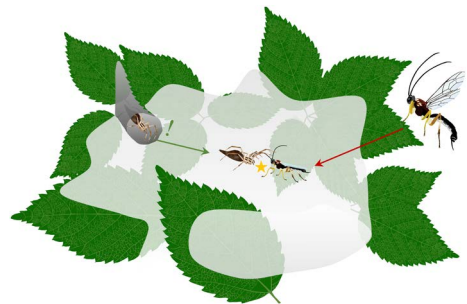


図3. クサグモ *Agelena silvatica* のシート網に飛び降り、捕食に来たクモに攻撃を仕掛けるニッコウクモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis*. Iwata (1942), Matsumoto (2009) から描写.

(2) *Polysphincta* ナミクモヒメバチ属 (新称)

全北区、台湾および中南米から記録のある属で、分布や生態に属固有の特徴はないが、クモヒメバチ属群名の由来属 (属群の前身である *Polysphinctini* 族のタイプ属) であるためナミクモヒメバチとした。27種

が知られ、特異的にコガネグモ科を寄主とする。

***Polysphincta* sp. nr. *purcelli* Gauld (寄主: *Cyclosa fililineata* Hingston, コガネグモ科) および *P. janzeni* Gauld (寄主: *C. morretes* Levi, コガネグモ科) (ともにブラジル)**

ゴミグモ属 *Cyclosa* は日本にも普通に分布する属で、垂直な円網を張ることと、網の中心部にゴミでできた主に垂直のリボンを吊るすことが特徴で、クモの体もゴミと判別できないような色と形態を呈していて、リボンによって自身を隠蔽していると考えられている (Gan *et al.*, 2010)。

この同属2種のハチは同属別種のクモを利用するので、形質の差分を検出する理想的な系であるが、残念ながら攻撃的産卵行動は区別できないほど似ている。2種とも、夜間に網の中心付近に大胆に着地し、その振動によって驚いたクモは牽引糸を使って飛び降りるか、網の端へと逃げる。その後、ハチは同じ場所でもクモが戻ってくるのを待ち続け、ハチは飛び去ったと思いついたクモが戻ってきたところに麻酔攻撃を仕掛ける (Kloss *et al.*, 2016)。このハチの待つ時間が尋常ではなく、最短でも30分で、最長では14時間に及んだと記録されている (この例はハチが根負けして飛び去っている)。クモも天敵が来たことを認識しているものの、視覚に乏しいため静止するハチが飛び去ったかどうかを確認できないため、一旦逃げてから戻るまでの時間が軍拡競争的にどんどん長い方向へ進化したのかもしれない。しかしながら、天敵が消えたかどうか判別する術はなく、長時間待たされたという情報だけを根拠に戻らなければならない。一方で、ハチも1頭のクモを仕留めるために要する時間コストが相当大きいことがうかがい知れる。また、最初の追い出し攻撃が始まって数時間単位で動きがない膠着状態になってから、両者の接触が起こるまで観察し続ける観察者にも相当な忍耐力が要求される。

なお、日本には上記2種と同様にゴミグモ属を専門とする *Reclinervellus* ゴミグモヒメバチ属 (新称) が分布しており、その中のゴミグモヒメバチ *R. tuberculatus* (Uchida 1932) が寄主とするゴミグモ *C. octotuberculata* Karsch 1879 に麻酔を仕掛ける様子をグラビア3で見ることができる。

(3) *Brachyzapus* タナグモヒメバチ属 (新称)

日本を含む東アジア、台湾、ベトナムおよびトルコから記録され、9種が知られている。寄主が知られているのはニッコウクモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida 1928) のみであるが、この種はクサグモ *Agelena silvatica* Oligier 1983 (タナグモ科) を主たる寄主としており、同属他種も近縁のクモを利用していると予想されている。この属は、Matsumoto (2016) による分子系統解析で、*Schizopyga* フクログモヒメバチ属 (新称) サブグループに含まれる。このサブグループは、クモ卵塊を寄主とする外群との生態や形態の共通性から、クモヒメバチの中でも祖先的な一群と考えられている (Takasuka *et al.*, 2018)。派生的なサブグループが空中に網を張るコガネグモ上科の各種をもっぱら利用するのに対し、このサブグループが利用する寄主クモはタナグモ科やフクログモ科など、接地網か徘徊性のクモであるという大きな違いがある。これらのクモ類は、オスの触肢に共有派生形質として Retrolateral Tibial Apophysis (RTA) と呼ばれる特徴的な突起を持つことから“RTA群”と定義された大きな単系統群を形成し、種数ではコガネグモ上科を遥かにしのぐ (Wheeler *et al.*, 2017)。

ニッコウクモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis* (寄主: クサグモ *Agelena silvatica*, コクサグモ *Allagelena opulenta*, タナグモ科) (日本)

この属でただ1種だけ観察されているニッコウクモヒメバチの攻撃的産卵行動は、サブグループの中でも唯一の知見となっている。寄主であるクサグモやコクサグモは漏斗状のシート網を低い場所に張り、漏斗の収束部にはトンネルを作り、その中で落ちてくる獲物を待っている。庭木などにも多数網を張り、人が最も普通に目にするクモの代表である。この網に対し、ニッコウクモヒメバチはシート網に飛び込んで着地し、獲物と見なして飛びかかってきたクモを麻酔する (図3, Iwata, 1942; Matsumoto, 2009; 高須賀, 2013b)。ときには、トンネル付近まで大胆に攻め込むこともある (Matsumoto, 2009, グラビア2)。

(4) *Zatypota* ヒメグモヒメバチ属 (新称)

極地を除く全大陸に50種が分布し、攻撃的産卵行動の多様性について私が最も着目している属でもある。主たる寄主は、他のクモヒメバチではあまり記録のないヒメグモ科であり、立体網を張るヒメグモ類を攻略できたことで多様化したと推察される。ヒメグモ科の網は非造網の系統を除き、立体網という共有形質を持つが、同じ立体網でも実に様々な形状が系統ごとに進化している (Eberhard *et al.*, 2008)。これに対し、ヒメグモヒメバチの攻撃的産卵行動は、寄主ヒメグモの網の形状の変化に対応するように特異的に適応進化している。

Zatypota petronae Gauld (寄主: *Theridion evexum* Keyserling, ヒメグモ科) (コスタリカ)

Theridion evexum は生きた葉をカール状に巻いてシェルターにし、そこから垂糸と呼ばれる全体に粘球を帯びた長い糸を近隣の葉に向けて多数張り渡す。シェルターの入口付近は不規則な糸を張り巡らせて防壁網とするが (図4a)、シェルターがあるからかそれほど密ではない。この網に対し、*Z. petronae* はシェル

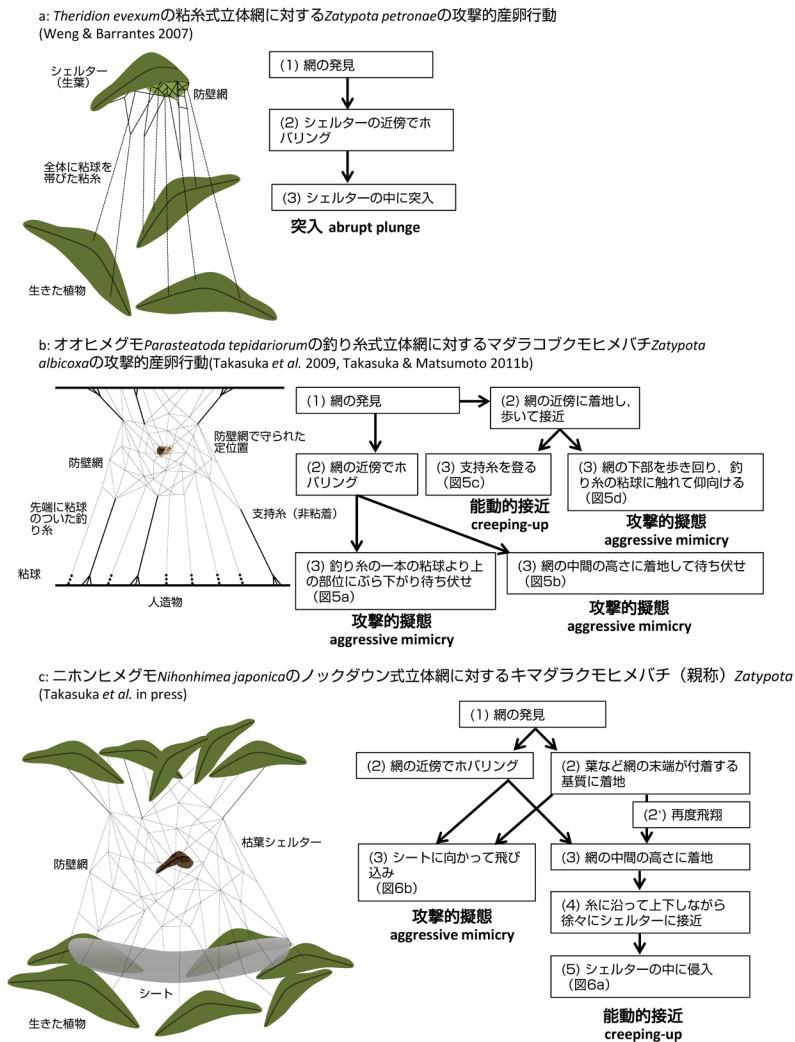


図4. ヒメグモヒメバチ属3種の利用するヒメグモ類3種の網の形状とそれらに対する攻撃的産卵行動のプログラム。Takasuka *et al.* (in press) を改変。

ターの入口付近をホバリングし、突如その中に飛び込むことでクモへの麻酔攻撃を果たす。

マダラコブクモヒメバチ *Zatypota albicoxa* (Walker) (寄主: オオヒメグモ *Parasteatoda tepidariorum* (L. Koch), ヒメグモ科) (日本)

オオヒメグモは好屋内性の普通種であるが、その網型と捕食様式はあまり知られてない。機会があればぜひ観察して頂きたいのだが、立体網から下方や側方へ直線の特徴的な釣り糸を無数に張り巡らせ、その先端には粘球がつけられている (図4b)。アリや甲虫など徘徊中の昆虫がこの釣り糸に気づかずに通過しようとして粘球に当たると、接触部で糸が切れ、張力が開放されて獲物が上方へ引っ張られる (高須賀, 2013a)。軽い獲物ならそれだけで宙吊りになるし、振動を察知したクモが上方からすぐさま降りてきてさらに張力をかけることで宙吊りにする。飛翔性の餌が捕食されることもあるが、主として徘徊性の餌動物に特化した捕食様式であることがわかる。クモは立体網の中心に定位置し、シェルターは滅多に使わないが、その周りは密な防壁網で囲まれていて、それによって対捕食者防御も行われている。

この網に対し、マダラコブクモヒメバチはわかっている限り4つの産卵戦術を進化させている。①網に飛来し、釣り糸の一本にぶら下がることで獲物を装い、捕食しに来たクモを仕留める (図5a, 高須賀, 2009a), ②網に飛来し、網の中間の高さの防壁網に着地して静止し (グラビア1), クモが捕食に来るか近くを通りかかったところを仕留める (図5b, 高須賀, 2009b, c), ③歩いて網に近づき、釣り糸の中に混ざった丈夫で非粘着の支持糸 (屋台骨として機能) を探し出して登り、中央部へ入り込んで襲う (図5c,

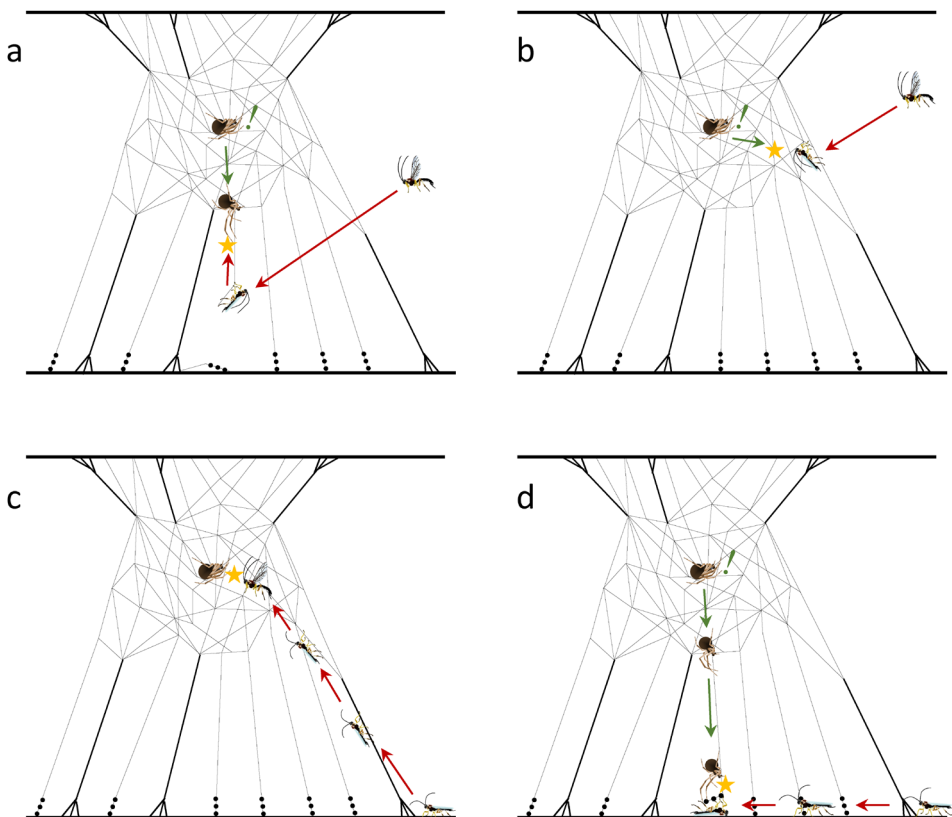


図5. オオヒメグモ *Parasteatoda tepidariorum* の釣り糸式立体網に対し、4種類の戦術 (本文参照) によってクモへの攻撃を果たすマダラコブクモヒメバチ *Zatypota albicoxa*. Takasuka & Matsumoto (2011b) を改変.

①–③はTakasuka *et al.*, 2009), ④歩いて釣り糸の真下に侵入し, そのうちの一本につけられた粘球を触れた上で仰向けになってもがき, クモが捕食に来たところを仕留める (図5d, Takasuka & Matsumoto, 2011; 高須賀, 2011a, b, c, d). このように, オオヒメグモの一見よくできた防衛系に対し, 多彩な戦術を使ってクモに逃げられないように攻撃していることがわかる. また, ①や④などは, 明らかにクモの釣り糸を逆手に取った戦術であり興味深い.

キマダラクモヒメバチ (親称) *Zatypota maculata* Matsumoto & Takasuka (寄主: ニホンヒメグモ *Nihonhimea japonica* (Bösenberg & Strand), ヒメグモ科) (日本)

ニホンヒメグモの網と捕食様式も, オオヒメグモに劣らず風変わりである. 植物上を好んで立体網を張り, その下方に釣り糸ではなく非常に密なシート網を張り, 自身は中央にぶら下げた枯葉シェルターに隠れる (図4c). 粘球は一切使わない. 飛翔性昆虫が防壁網に衝突すると四方が糸に囲まれてしまい, 自然とシート網に落ち込む. その瞬間, クモがシェルターから急落下し, シートを貫通して下側へ一瞬で移動し, 下からシート越しに獲物に粘球を投げつけて捕食する (高須賀, 2013c). これはノックダウン式と呼ばれる捕虫様式で (Benjamin & Zschokke, 2003; 池田, 2003), 同じ立体網でもオオヒメグモとは獲物も捕食戦術もまったく異なるのが面白い.

この網に対し, キマダラクモヒメバチも複数の戦術をもちいて攻略している (Takasuka *et al.*, in press).

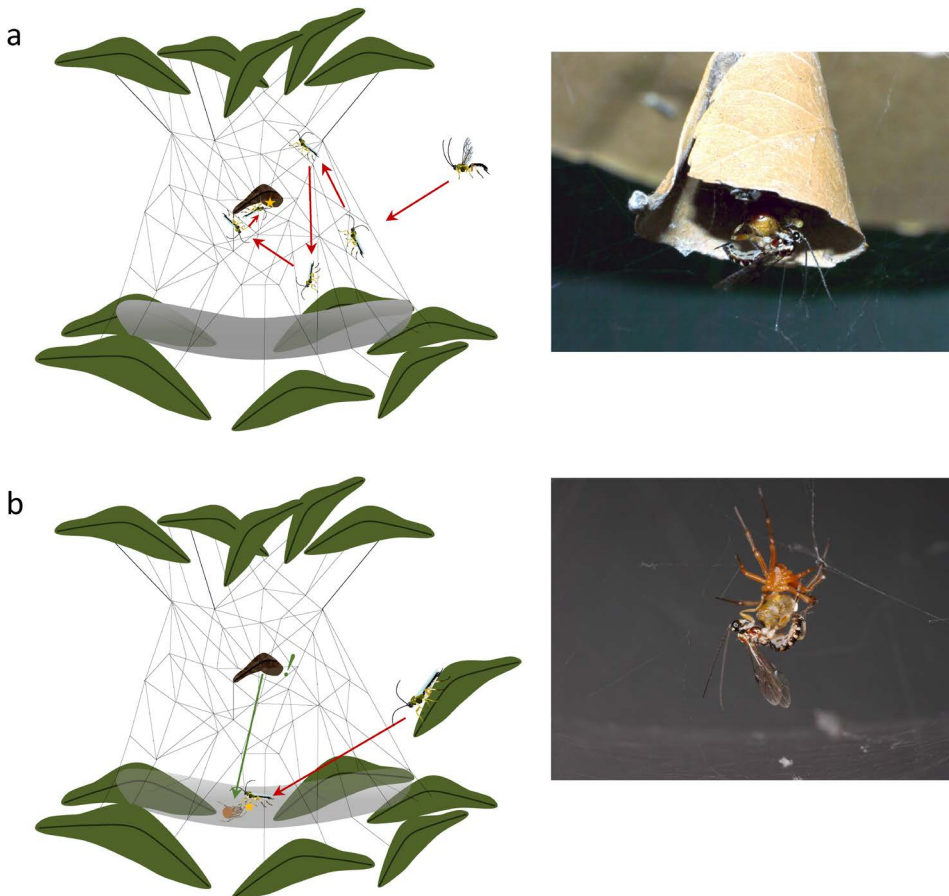


図6. ニホンヒメグモ *Nihonhimea japonica* のノックダウン式立体網に対し, 2種類の戦術 (本文参照) によってクモへの攻撃を果たすキマダラクモヒメバチ *Zatypota maculata*. Takasuka *et al.* (in press) から描写.

①シートより上の防壁網に着地し、非常にゆっくりと何度も上下往来をして、中心のシェルターに向かって徐々に近づいていく。網に強い振動は与えられないようで、クモは網外に逃げることはなくシェルターの中に隠れ続ける（ハチを認識しているかは不明）。ハチは数十分をかけて最終的にシェルターの入り口に到達し、中に侵入して麻酔攻撃を果たす（図6a）。②網に近接する葉などの基質に着地するか網の近傍でホバリングし、そこから突如シートへ飛び込む。するとクモはシェルターから落下し、シートの下側からハチを捕食しようとするが、ハチはそれを利用してクモを仕留める（図6b）。

いずれの戦術も明らかにシートを認識（避けるか逆手に取るか）した行動であり、ノックダウン式の網に合わせて進化したものと考えられる。また、これらの戦術は可塑的なものであり、同じハチが複数の戦術を使うことも観察されているが、状況による使い分けがなされているか否かは分かっていない。

図4に、本属3種の攻撃的産卵行動の流れを示した。マダラコブクモヒメバチの支持糸登り(3)とキマダラクモヒメバチの防壁網侵入(1)は、共にクモに気付かれぬように能動的に接近する（creeping-up）という点でよく似ている。この戦術は立体網を張るヒメグモに接触するのに有効な行動であり、属内の幅広い種で共通して使われているのではないかと予想している。その一方で、マダラコブクモヒメバチとキマダラクモヒメバチは、それぞれの網の捕食様式を逆手に取った特異的な疑似餌行動を進化させている。これは攻撃的擬態（Aggressive mimicry）と呼ばれる攻撃を目的とした擬態のことで、行動の特異性を考えると、能動的接近型が基本としてあり、その後攻撃的擬態型が進化したのではないかと考えている。他方の *Z. petronae* は、寄主クモの網に対して能動的接近も攻撃的擬態も使えないのか、他のヒメグモに比べて入り口の防壁網が疎なシェルターに直接突入するという最適解に到達しているが、この行動に至るシナリオは今のところ描けない。

わずかに3種のハチの行動様式からでも立体網に対して多様かつユニークな適応進化を遂げていることが垣間見えるが、残念ながらまだまだ知見が少なく、説得力のある進化史を描ける段階にはない。

攻撃的産卵行動の共通点

ここまで4属8種の多彩な攻撃的産卵行動を概観してきた。引用している動画もぜひ参照してほしい。

本稿に登場したハチとクモの情報を Table 1 にまとめた。これまでに観察されている戦術を分類すると、能動的接近型、突入型、攻撃的擬態型、待ち伏せ型の大きく4つにまとめることが出来そうである。種内で異なる戦術が可塑的に使われていたり、種をまたいで同様の戦術が利用されていたりと、やや複雑ではあるが、いずれの戦術にも共通していることがある。それは、すべてクモに気付かれぬように、あるいは敵として認識されないように、非常に慎重に接触を試みようとしている点である。特に攻撃的擬態の様相から、クモヒメバチはクモに捕食される危険性より、クモに逃げられることの方により注意を払っていることがわかる。クモは造網性、徘徊性を問わず警戒心が強く、こと造網性のクモは網を伝わってくる振動の種類を敏感に感じ分けることで、獲物と敵（通常は捕食者）とを区別している。そのため、ハチはクモに敵と認識された時点で、クモに逃げられてしまい産卵ができないのである。中には一頭のクモを仕留めるために長時間待ち続けるなど、クモに気づかれずに攻撃を仕掛けるのに十分な間合いに持つために、とても大きな時間コストを要していることがわかる。

これに対し、同じくクモを子のために狩猟するクモバチ科やアナバチ科 *Sceliphron* 属（キゴシジガバチなど）、ギングチバチ科 *Miscophus* 属では獲物のクモを追い立てた後、逃げ惑うクモを追いかけて仕留めるといった行動が報告されている（Blackledge & Pickett, 2000; Coville, 1986; Eberhard, 1970; Preston-Mafham, 1991; Shimizu, 1989）。一方、クモを狩る有剣類にも攻撃的擬態の報告はあり（Blackledge & Pickett, 2000; Uma & Weiss, 2012）、種やグループによってまちまちなかもしれない。いずれにせよ、クモヒメバチが一貫して慎重な行動過程を経て、攻撃・産卵に及んでいることは、有剣類と比べて興味深い。これは想像になるが、有剣類が地面を逃げ回るクモを執拗に追跡するために適した体の作り（例えば翅や飛翔筋、走行に関わる骨格筋など）を持つのに対して、ヒメバチなどの寄生蜂にはそれを実現できない体制上の制約

Table 1. クモヒメバチにおける既知の攻撃的産卵行動および戦術の分類.

クモヒメバチ	寄主クモ	網型	行動様式	戦術	典拠
<i>Hymenoepimecis argyraphaga</i>	<i>Leucage argyra</i> (アシナガグモ科)	水平円網 (図1)	上方から突入 (図1)	突入	Eberhard (2000)
<i>Hymenoepimecis veranii</i>	<i>Araneus omnicolor</i> (コガネグモ科)	垂直円網, 網外シエルトー, 防壁網 (図2)	クモがシエルトーから出る瞬間を待ち伏せて防壁網から突入 (図2)	非擬態の待ち伏せおよび突入	Gonzaga & Sobczak (2007)
<i>Polysphincta</i> sp. nr. <i>purcelli</i>	<i>Cyclosa fililineata</i> (コガネグモ科)	垂直円網	意図的にクモを網から追いや出し, 網の中央に戻ってくるのを待つ	非擬態の待ち伏せ	Kloss <i>et al.</i> (2016)
<i>Polysphincta janzeni</i>	<i>C. morretes</i> (コガネグモ科)				
ニッコウクモヒメバチ <i>Braconyza pus nikkoensis</i>	クサグモ <i>Agelena silvatica</i> (タナグモ科)	トンネル付きシート網 (図3)	シートへ飛び込み (図3)	攻撃的擬態	Iwata (1942), Matsumoto (2009)
<i>Zatypota petronae</i>	<i>Theridion evexum</i> (ヒメグモ科)	長い粘糸による立体網 (図4a)	飛翔してシエルトーの入り口から侵入	突入	Weng & Barrantes (2007)
マダラコブクモヒメバチ <i>Zatypota albicoxa</i>	オオヒメグモ <i>Parasteatoda tepidariorum</i> (ヒメグモ科)	立体網と先端に粘球のついた釣り糸 (図4b)	1) 釣り糸にぶら下がり 2) 防壁網に着地 3) 支持糸登り 4) 粘球に触れて仰向け	攻撃的擬態 攻撃的擬態 能動的接近 攻撃的擬態	Takasuka <i>et al.</i> (2009), Takasuka & Matsumoto (2011b)
キマダラクモヒメバチ <i>Zatypota maculata</i>	ニホンヒメグモ <i>Nihonhimea japonica</i> (ヒメグモ科)	ノックダウン式立体網 (図4c)	1) 防壁網をたどって忍び寄り (図6) 2) シートへ飛び込み (図6)	能動的接近 攻撃的擬態	Takasuka <i>et al.</i> (in press)

があるのかもしれない。そのような発生的制約の仮定と、きわめて多様だが共通して用心深い攻撃的産卵行動の進化の間に矛盾はない。

多くのクモヒメバチの生活ははまだ謎に包まれたままであり、観察的知見の集積が当面の課題である。野外で、クモやその網に何か仕掛けようとしている成虫のクモヒメバチに遭遇されたら、撮影も含めて行動をぜひ仔細に記録し、ご一報いただくと幸甚である。ただし、膠着状態が長いことが多く、とても時間を要する観察になりやすい。なお、行動からわかる有剣類との明確な識別点として、麻酔後にクモを運んでいた場合は、それは必ず有剣類である。

要 約

クモの飼育殺し外部寄生というユニークな生態を獲得したクモヒメバチのクモに対する特異的な攻撃的産卵行動を概説した。いずれの種も、それぞれの寄主クモが作る網型に極めて特化した適応的行動（戦術）を有することが報告されている。クモヒメバチ全体で見ると非常に多彩な戦術が進化しているが、いずれもクモに気づかれぬように（能動的接近型、突入型、待ち伏せ型）、あるいは敵として認識されないように（攻撃的擬態型）行動しており、クモを狩る有剣類に見られるようなクモを追い立てて追跡するという戦術は知られていない。

謝 辞

前藤薫博士（神戸大学）には、本稿を精読していただき有益なコメントを多数いただいた。松本吏樹郎博士（大阪自然史博）は、本稿の基となる原著論文の共著者として平素から多大なるご協力をいただいている。佐伯真二郎氏（NPO法人食用昆虫科学研究会）には、文献情報において有益な助言をいただいた。阿部芳久博士ならびに館卓司博士（ともに九州大学）には本稿執筆の機会を与えてくださった。この場を借りて厚く御礼申しあげる。

引用文献

- Benjamin SP, Zschokke S (2003) Webs of theridiid spiders: construction, structure and evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, **78**: 293–305.
- Blackledge TA, Pickett KM (2000) Predatory interactions between mud-dauber wasps (Hymenoptera, Sphecidae) and *Argiope* (Araneae, Araneidae) in captivity. *Journal of Arachnology*, **28**: 211–216.
- Coville RE (1986) Spider-Hunting Sphecid Wasps. In: Nentwig W (ed.) *Ecophysiology of Spiders*. pp. 309–318. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Eberhard WG (1970) The predatory behavior of two wasps, *Agonoideus humilis* (Pompilidae) and *Sceliphron caementarium* (Sphecidae), on the orb weaving spider *Araneus cornutus* (Araneidae). *Psyche: A Journal of Entomology*, **77**: 243–251.
- Eberhard WG (2000a) The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a parasitoid of *Plesiometa argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Hymenoptera Research*, **9**: 220–240.
- Eberhard WG (2000b) Spider manipulation by a wasp larva. *Nature*, **406**: 255–256.
- Eberhard WG, Agnarsson I, Levi HW (2008) Web forms and the phylogeny of theridiid spiders (Araneae: Theridiidae): chaos from order. *Systematics and Biodiversity*, **6**: 415–475.
- Gan WJ, Liu FX, Zhang ZT, Li DQ (2010) Predator perception of detritus and eggsac decorations spun by orb-web spiders *Cyclosa octotuberculata*: do they function to camouflage the spiders? *Current Zoology*, **56**: 379–387.
- Gauld ID, Dubois J (2006) Phylogeny of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. *Systematic Entomology*, **31**: 529–564.
- Gonzaga MO, Sobczak JF (2007) Parasitoid-induced mortality of *Araneus omnicolor* (Araneae, Araneidae) by *Hy-*

- menoepimecis* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae) in southeastern Brazil. *Naturwissenschaften*, **94**: 223–227.
- Iwata K (1942) Biology of some Japanese *Polysphincta*. *Mushi*, **14**: 98–102.
- Jongema Y (2017) Worldwide list of recorded edible insects (April 1, 2017). Wageningen University & Research. available from: <https://www.wur.nl/en/Research-Results/Chair-groups/Plant-Sciences/Laboratory-of-Entomology/Edible-insects/Worldwide-species-list.htm> (accessed on 15 February 2019).
- Klopfstein S (2018) Hybrid capture data unravel a rapid radiation of pimpliform parasitoid wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimpliformes). *Systematic Entomology*.
- Kloss TG, Gonzaga MO, Roxinol JaM, Sperber CF (2016) Attack behavior of two wasp species of the *Polysphincta* genus group (Hymenoptera, Ichneumonidae) on their orb-weaver spider hosts (Araneae, Araneidae). *Journal of Insect Behavior*, **29**: 315–324.
- Kuntner M, Hamilton CA, Cheng RC, Gregoric M, Lupsch N, Lokovsek T, *et al.* (2018) Golden orbweavers ignore biological rules: phylogenomic and comparative analyses unravel a complex evolution of sexual size dimorphism. *Systematic Biology*.
- Matsumoto R (2009) “Veils” against predators: modified web structure of a host spider induced by an ichneumonid parasitoid, *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida) (Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior*, **22**: 39–48.
- Matsumoto R (2016) Molecular phylogeny and systematics of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Systematic Entomology*, **41**: 854–864.
- Preston-Mafham R (1991) *Spiders: An Illustrated Guide*, Quatro Publishing plc, London, U.K.
- Shimizu A (1989) An ethological study of *Agenioideus ishikawai* (Hymenoptera, Pompilidae). *Japanese Journal of Entomology*, **57**: 654–662.
- Takasuka K, Fritzen NR, Tanaka Y, Matsumoto R, Maeto K, Shaw MR (2018) The changing use of the ovipositor in host shifts by ichneumonid ectoparasitoids of spiders (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Parasite*, **25**: 17.
- Takasuka K, Matsumoto R (2011) Lying on the dorsum: unique host-attacking behaviour of *Zatyptota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Journal of Ethology*, **29**: 203–207.
- Takasuka K, Matsumoto R, Maeto K (in press) Highly adaptive oviposition behaviour by a spider-ectoparasitoid *Zatyptota maculata* exploits specialised prey capture technique of host spider *Nihonhimea japonica*. *Journal of Zoology*
- Takasuka K, Matsumoto R, Ohbayashi N (2009) Oviposition behavior of *Zatyptota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae), an ectoparasitoid of *Achaearanea tepidariorum* (Araneae, Theridiidae). *Entomological Science*, **12**: 232–237.
- Takasuka K, Yasui T, Ishigami T, Nakata K, Matsumoto R, Ikeda K, *et al.* (2015) Host manipulation by an ichneumonid spider-ectoparasitoid that takes advantage of preprogrammed web-building behaviours for pupal protection. *Journal of Experimental Biology*, **218**: 2326–2332.
- Uma DB, Weiss MR (2012) Flee or fight: ontogenetic changes in the behavior of cobweb spiders in encounters with spider-hunting wasps. *Environmental Entomology*, **41**: 1474–1480.
- Wheeler WC, Coddington JA, Crowley LM, Dimitrov D, Goloboff PA, Griswold CE, *et al.* (2017) The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics*, **33**: 574–616.
- Yu DS, Van Achterberg K, Horstmann K (2016) Taxapad 2016, World Ichneunoidea 2015. Database on flash-drive. Ottawa, Ontario, Canada.
- 池田博明 (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, 神奈川.
- 高須賀圭三 (2009a) 寄主であるオオヒメグモをおびき寄せるマダラコブクモヒメバチ. MOMO: 動物行動の映像データベース Data No.: momo090727za01a. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo090727za01a>
- 高須賀圭三 (2009b) 室内環境下でオオヒメグモにアタックするマダラコブクモヒメバチ1. MOMO: 動物行動の映像データベース Data No.: momo090727za02a. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo090727za02a>
- 高須賀圭三 (2009c) 室内環境下でオオヒメグモにアタックするマダラコブクモヒメバチ2. MOMO: 動物行動の映像データベース Data No.: momo090727za03a. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo090727za03a>
- 高須賀圭三 (2011a) リクライニング型によってオオヒメグモを攻撃するマダラコブクモヒメバチ. MOMO: 動物行動の映像データベース Data No.: momo100416za02a. Online at <http://www.momo-p.com/>

- com/index.php?movieid=momo100416za02a
- 高須賀圭三 (2011b) 仰向けになってオオヒメグモをおびき寄せるマダラコブクモヒメバチ 1. *MOMO: 動物行動の映像データベース* Data No.: momo100415za01a. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo100415za01a>
- 高須賀圭三 (2011c) 仰向けになってオオヒメグモをおびき寄せるマダラコブクモヒメバチ 2. *MOMO: 動物行動の映像データベース* Data No.: momo100416za01a. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo100416za01a>
- 高須賀圭三 (2011d) 縦糸を探し当てるためにオオヒメグモの網の下を徘徊するマダラコブクモヒメバチ. *MOMO: 動物行動の映像データベース* Data No.: momo100416za03a. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo100416za03a>
- 高須賀圭三 (2013a) オオヒメグモの釣り上げ式不規則網による捕食様式. *MOMO: 動物行動の映像データベース* Data No.: momo131021pt01b. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo131021pt01b>
- 高須賀圭三 (2013b) コクサグモにアタックするニッコウクモヒメバチ. *MOMO: 動物行動の映像データベース* Data No.: momo130717bn01b. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo130717bn01b>
- 高須賀圭三 (2013c) ニホンヒメグモのシート式不規則網による捕食様式. *MOMO: 動物行動の映像データベース* Data No.: momo131018pj01b. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo131018pj01b>
- 高須賀圭三 (2015a) クモと天敵. In: 宮下直 [編] (ed.) *クモの科学最前線: 進化から環境まで*. pp. 61–81. 北隆館, 東京.
- 高須賀圭三 (2015b) 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—. *生物科学*, **66**: 89–100.
- 高須賀圭三 (2015c) 寄主であるギンメッキゴミグモを殺して網の上でまゆを織るニールセンクモヒメバチ. *MOMO: 動物行動の映像データベース* Data No.: momo150716rn01b. Online at <http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo150716rn01b>

(2018年12月27日受領, 2019年1月10日受理)
(Received December 27, 2018; Accepted January 10, 2019)