

クモ卵塊を利用する寄生バチ、クモフシヒメバチ



たかすか けいぞう
高須賀 圭三

(慶應義塾大学先端生命科学
研究所/特任助教)

Profile: 2011年愛媛大学大学院連合農
学研究科博士課程修了, 博士(農学)。
クモに寄生するクモヒメバチの寄生戦略
にまつわる生態学やオミクス科学など。

Ephialtine pseudo-parasitoids of spider egg mass
Keizo Takasuka
Institute for Advanced Biosciences, Keio University

Key words

【フシダカヒメバチ】, 【*Clistopyga*】
【*Tromatobia*】, 【*Zaglyptus*】

クモを餌資源としたハチ類

クモ類は昆虫よりも先に地球上に誕生し、その後昆虫を主食とする強力な捕食者として今日既知種5万に迫る繁栄を遂げているが、逆にクモを専食する狩りバチ・寄生バチも意外なほど多様であり、その事実だけでも生態系の厳しさ、複雑さ、そして面白さが集約されている。狩りバチも寄生バチも、ハチ成虫がクモを自身の餌として捕食するわけではなく、もっぱら仔の餌資源としてクモをハントする、あるいはクモそのものやクモ卵に寄生する。

狩りバチでは、クモバチ科全種とアナバチ科およびギングチバチ科のそれぞれ一部でクモ利用が知られ、クモを永続的に麻酔して育房として作った巣に運ぶ。寄生バチでは、クモを一時的に麻酔するものの体表に産卵後は飛び去り、麻酔から目覚めたクモの体表から体液を奪いつつ成長するクモヒメバチ類のほかは、多くがクモ卵塊を利用することが知られている。前者はヒメバチ科に属する単系統群であるが、後者は6科にまたがって分布する。なお、卵塊を利用することは“単寄生、多寄生を問わず寄主は常に1個体(1個体のハチ

が2個体以上の寄主を食べることはない)”という寄生バチの定義から外れるため、純粋な捕食者あるいは偽寄生バチとみなされている。しかしながら、仔のために寄主を探し、卵を産下して飛び去るという習性は共通しており、本稿ではこれらも寄生バチと定義して話を進める。また、タマゴクロバチ科には、クモ卵塊全体ではなく卵塊中の一卵につき一卵を産むという寄生様式が7属から知られており、これは真正の寄生バチと言える。

これらのクモを利用するハチ類については、高須賀¹⁴⁾によって総説されているのでそちらを参照されたい。クモ利用バチの中で、近年特に生態への注目度が高く比較的研究が盛んになっているクモヒメバチ類では、分類や生態についての基本的な情報¹³⁾、ハチ成虫がどのように寄主クモに麻酔・産卵するのか¹⁶⁾、そしてハチ幼虫が寄主クモの造網行動をあやつる網操作現象¹⁵⁾についていずれも日本語で総説が出ている。

クモ卵塊を利用するクモフシヒメバチ (ヒラタヒメバチ亜科フシダカヒメバチ族)

天敵ともなるクモ類を果敢に利用するという点だけにおいても、系統それぞれに実に巧妙な適応的行動が進化しており、いずれも紹介に値する魅力的な生態であるが、誌面の都合上ごく一部に絞らざるを得ない。本稿では、クモヒメバチ類の最も近縁な祖先群と見られているクモ卵塊利用クモフシヒメバチ類(いずれもヒメバチ科ヒラタヒメバチ *Pimplinae* 亜科フシダカヒメバチ *Ephialtini* 族)について取り上げたい。なお、クモフシヒメバチという和名は種和名に共通した部分を取り出したもので、本稿での便宜上の呼び方である。

ヒラタヒメバチ亜科フシダカヒメバチ族ではクモ利用が1回のみ、ないし2回(後述)しか起こっておらず、系統解析が盛んになる前から形態と現生種生態の系統的遷移を根拠にリーズナブルな進化史が考察され¹¹⁾、その後の系統解析によって支

持されている。それによると、フシダカヒメバチ族にはクモ利用が生じる以前からカレハガやミノガなど頑丈な繭を作る蛾類の蛹に寄生する属が存在し、繭糸(けんし)を手がかりに寄主探索していると見られ、その能力がクモ糸に転化してクモ卵囊を見つけ寄生する数属(クモフシヒメバチ類)が派生し、さらにそこからクモ自体を寄主とするクモヒメバチ類が誕生したということである。すなわち、クモヒメバチにまで発展したフシダカヒメバチ族内でのクモ利用の進化史において、クモ卵塊を利用するクモフシヒメバチ類の生態は昆虫(鱗翅類)利用からクモ利用へとシフトした大きな進化イベントを含んでおり、重要な示唆が多く含まれていると考えられる。ところが、このグループの基礎的な生態に関する研究は近年あまり盛んではなく、論文の数も少ない上に、その中でも重要な論文の多くが非英語で書かれているため、知見の集約ですら立ち遅れている。著者はその状況を打破すべく、本グループの生態学的論文をまとめた英文総説を現在執筆しており、本グループの研究が発展することを願ってここに日本語でも紹介したいと思う。

クモフシヒメバチには3属があり、各属(属和名はまだない)の種数は *Clistopyga* 66種(英語での発音はクリストパイガ)、*Tromatobia* 33種、*Zaglyptus* 26種で、いずれも日本に産する。*Tromatobia* では卵塊の産みの親である母グモを攻撃したという報告は一切なく、純粋な卵塊利用者である一方、他の2属は判明している全種で卵塊を保護する母グモを永続的に麻酔するという習性が報告されており、この“クモ自体に対する攻撃”がクモヒメバチというクモの外部寄生誕生のきっかけとなったと見られている。なお、Matsumoto⁹⁾によるクモヒメバチ類の分子系統解析では、3属のうち *Clistopyga* が前述の蛾の蛹利用の属よりも外側に来るという結果となり、クモ利用が *Clistopyga* とそれ以外(*Tromatobia* + *Zaglyptus* + クモヒメバチ類)の2群でそれぞれ独立に生じた可能性もあるという議論

がなされている。

本稿では、これら3属の生態について概観していこう。

Clistopyga

日本から3種が知られ(口絵図7a)、採集頻度は低い。オーストラリア区以外の全世界に分布しているが、中南米に多様性の中心があるようで、2016年以降に28種もが新熱帯区から記載されている。

本属の生態は3属中最も解明度が低い。確かな寄主記録によると、これまでクサグモ科(棚網)、フクログモ科(徘徊性)、ハエトリグモ科(徘徊性)、そしてエンマグモ科(穴居性)の産卵室から得られている。前者3科はRTA群と呼ばれる徘徊性あるいは接地網性の巨大単系統群に属し、エンマグモ科は単性域類と呼ばれるかなり祖先的な系統に属する。寄生の単複は、1卵塊につき1か2個体までが記録されている。

言及のあるすべての種で、卵塊の産みの親であるメスグモが永続的に麻酔された状態で産卵室に残っている。すなわち、ハチが卵塊を保護するメスグモを攻撃して永続的に麻酔していることになるが、いかにして麻酔に至るかまでのアプローチ行動は未だ観察されていない。卵塊に加えて、不動状態のメスグモがハチ幼虫の餌資源となっているかどうかはまだはっきりしておらず、フクログモ科から得られた *Clistopyga rufator* ではメスグモが喰われた様子はなかったが²⁾、ハエトリグモ科から得られた *C. manni* ではメスグモの腹に部分的に喰われたような形跡があったようだ⁴⁾。比較的最近の報告で、ハエトリグモ科を利用する本属の未記載種が麻酔と産卵を終えた後、クモの位置を調整(寄主を動かすという習性は寄生バチではほとんど記録がない)、侵入時にクモの産卵室に開けた穴を産卵管を使って縫い合わせるという奇っ怪な行動をとることが観察されている³⁾。当該論文に付されている動画に、その様子が記録さ

れている (https://www.youtube.com/watch?v=rwXm_MYZYqo)。

Tromatobia

すべての動物地理区に分布し、日本から6種が知られる(口絵図7b)。新たに種が記載されたのは1998年が最後で、近年生態に関わる研究もほとんどない。

上述の通り、メスバチはメスグモに攻撃することなく卵囊中の卵塊のみを寄主とし、その対象はコガネグモ科がほとんどであるが、稀にサラグモ科、アシナガグモ科、ヒメグモ科(以上、コガネグモ上科)、エビグモ科、フクログモ科(以上、RTA群)の卵塊も記録されている。寄生の単複は、1-27個体と非常に幅がある。メスグモが保護している卵囊が本属の種によって寄生されているケースも記録されており(クモはメスが卵囊を保護する種としない種がいる)、すなわちメスバチはメスグモに気付かれないように、あるいは気づかれても卵囊に産卵ができることを示唆しているが、それらのアプローチの行動はいまだに記録がない。

本属で知られる興味深い生態的特徴として、寄生した卵囊から少数(時に多数)の仔グモが無事に出囊することが挙げられる。この特性はすべての種や寄生例に当てはまるわけではないようだが、クモ卵塊の卵数とそれに対するハチ卵数との関係にある程度依存するようである。例えば、Swezey¹⁰⁾は *Tromatobia rufopectus* の幼虫1個体ずつに50個に揃えたスジコガネグモ *Argiope trifasciata* の卵塊を与えたところ、いずれも5-8個のクモ卵が食べ残されており、1個体が消費できるクモ卵数に上限があることが示唆される。

本属における産卵行動は、共にメスグモが保護しないタイプの卵囊を利用する *T. ornata*⁹⁾ とクロムネクモフシヒメバチ *T. ovivora*¹⁾ の2種でしかわかっていないが、詳しく報告されている。共通する時系列要素として、1) 卵囊に向かって飛びつ

く、2) 触覚による卵囊の外側からの触診、3) 産卵は伴わない産卵管試挿入(口絵図8a)による卵囊の内診(時に数百回に及ぶ)、4) 産卵か拒絶かの判断、の4つが挙げられる(クロムネクモフシヒメバチでは2と3は順不同に繰り返される)。試挿入と産卵を伴う挿入(産卵刺針; 口絵図8b)は、メスバチの動きによって識別可能である。ニワオニグモ *Araneus diadematus* やヨーロッパアカオニグモ *Ara. quadricatus* の卵囊を利用するクロムネクモフシヒメバチ(口絵図8)は、羽化および交尾の翌日から産卵が可能で、1卵囊に対する産卵刺針数、すなわち産卵数は1-9回とばらつき、1回の刺針にかかる時間も5秒から17分と幅がとて広い¹⁾。ナガコガネグモ *Argiope bruennichi* 卵囊に対する *T. ornata* の産卵では、ハチ卵はクモ卵塊に触れるように置かれるのではなく、卵塊と卵囊外皮の間のクッション層に置かれることが観察されている^{8,9)}。

卵囊を寄主として受け入れるかどうかの判断基準として最も重要なことは、卵塊が孵化しておらず、かつ他個体ハチに寄生されていないことである。卵囊に覆われているせいで、ハチは卵塊を直接吟味することができないにもかかわらず、触診と内診(おそらく嗅覚も)によってかなり正確に卵塊のコンディションを判断することができる。クロムネクモフシヒメバチでは、卵塊が固化していたりカビていたり腐っていたりすると、数秒の触診のみによって拒絶することが観察されている。卵囊が6℃以下であったり、過湿状態であったりする時も、同様に早い段階で拒絶される。一方、孵化したクモや先住する寄生バチ幼虫に対しては、試挿入によってその存在を察知して拒絶に至ることができる。本種における過寄生が、先住者が卵であるか動きのあまりない若齢幼虫である時にしか起こらないことも確認されており、内診による不適要因検出のキューは対象物の動きから発せられる振動や音であることが示唆される¹⁾。 *Tromatobia ornata* でも、検査の末に孵化した仔グ



図 コマチグモかフクログモのなかまの卵室に寄生した *Zaglyptus* sp. メスグモが永続的に麻酔されている。

モのいる卵囊は拒否されている⁹⁾。

以上のような比較的悠長な卵囊査定と産卵行動の観察記録が、メスグモが卵囊に付き添わないタイプの寄主に対するものであることには注意が必要で、上述のように実際には常に卵囊に随伴するエビグモ類やフクログモ類も本属の寄主として記録されている。そのようなメスグモやその卵囊に対してメスバチがどのような行動を示すかは記録が一切ないが、必ずしも上記2種と同じように悠長に振る舞うとは限らないだろう。

Zaglyptus

すべての動物地理区に分布し、日本から3種が知られる(口絵図7c)。2010年代に2種が記載されているが、その前は1991年まで間が空く。行動まで踏み込んだ生態学的研究にいたっては、学術誌に発表された最も新しいものは1963年の *Iwata*⁵⁾ まで遡らなければならない。

これまで知られている寄主は、すべてRTA群に属し、産卵室を作るコマチグモ科、フクログモ科、ハエトリグモ科が記録されている。随伴するメスグモは必ず永続麻酔される(図)。寄生の単複は、1-9個体と単寄生と多寄生が混在している。

メスグモへの攻撃も含む産卵行動は、主にハマキフクログモ *Clubiona japonicola* を寄主とし日本にも産するイワタクモフシヒメバチ *Zaglyptus iwatai* でのみ知られている⁹⁾ (学術誌ではないが、同種によるクリイロフクログモ *Clubiona riparia* に対するまったく同じ攻撃様式が報告されている¹²⁾)。ハマキフクログモは、単子葉草本を2回折り畳んでできる3枚の壁面を糸で綴じた密室の葉巻住居内で産卵する。これに対しイワタクモフシヒメバチは、*Iwata*⁵⁾ による飼育下の観察で、葉巻住居の上を歩き、外側から単子葉に産卵管を貫通させて巢内にいるクモを刺針、麻酔、そして産卵する。しかし、挿せば直ちに麻酔できるわけではなく、何度も素早く抜き挿ししたり、産卵管先端だけ内側にある状態でクモを待ち伏せるかのように動きを止めたり、一連の行動をした後に刺針する場所を変更したりするなど(一例では一つの巣に13ヶ所の刺し跡が確認されているが、中のクモは無傷だった)、麻酔するまで時間(1巣に対し少なくとも1時間)と工夫を要している。

麻酔されたメスグモがハチ幼虫の餌資源となるかどうかは、種によって異なる可能性がある。*Nielsen*⁷⁾ は、野外におけるミヤマクモフシヒメバチ *Z. varipes* の82例の寄生巣のうち、24例で寄主ク

モ (アカスジコマチグモ *Cheiracanthium erraticum*) が産卵前の妊娠段階で麻酔されており, 卵塊のない状態でハチも無事に育っている。一方, イワタクモフシヒメバチでは 13 例の寄生巣のうち, 卵塊を伴わなかったことはなく, 麻酔されたメスグモが部分的でも喰われたのは 4 例であった⁵⁾。クモフシヒメバチ類は孵化した卵塊を利用できない上に, イワタクモフシヒメバチでは妊娠個体を利用できないと考えると, 卵塊が新鮮な巣しか利用できないという时期的な強い制約がある。室内産卵実験では, 麻酔に成功した例のうち, 新鮮な卵塊と孵化間近の成熟卵塊が伴った場合は産卵し, すでに孵化した初齢幼体が含まれた場合は産卵せずに放棄したこと⁵⁾から, 本種はクモの麻酔後に孵化の有無は識別できるが, 卵塊の成熟度合いは識別できないことが示唆される。

クモ寄生における適応的行動の進化史

クモフシヒメバチ類で報告されている寄生習性などについて概観したが, いずれの属も研究が停滞しているのが実情である。今後のさらなる研究の発展を願うばかりであるが, 現在の知見だけでも各属の特徴はそれなりに見えており, 派生群であるクモヒメバチ類との比較生態学的な視点で見ても興味深い点は十分にある。

特に, クモヒメバチ類の直近の祖先群に含まれ, クモそのものを麻酔に陥れる *Zaglyptus* の攻撃行動は進化史的な示唆に富む。クモヒメバチ類の産卵行動とは, クモを視覚で捉えない点, クモに直接接触することがない点, クモがハチの攻撃を認識している点の 3 つの大きな違いがあるが, この属の攻撃様式はクモヒメバチが誕生するために必須のクモに対する攻撃行動の原型だったと言えるかもしれない。実際に, クモヒメバチ類は 2 つの単系統群に分かれ, 祖先的と見られる群は, もっぱら RTA 群のクモを利用すること⁶⁾もこの予想を支持し, さらにこの群に含まれ攻撃行動

がわかっているハラアカアシマダラクモヒメバチ *Schizopyga circulator* は, クレイロフクログモの産室に侵入しクモに気づかれた状態で攻撃を仕掛けることがわかっている¹²⁾。

文献

- 1) Crome W. (1959) Beobachtungen an dem Kreuzspinnen-Kokon-Parasiten *Tromatobia ovivora* (Boheman) (Hymenoptera, Pimplinae). Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Zoologisches Museum und Institut für Spezielle Zoologie (Berlin) 35: 249-273.
- 2) Fitton M.G., Shaw M.R. & Austin A.D. (1987) The Hymenoptera associated with spiders in Europe. Zoological Journal of the Linnean Society 90: 65-93.
- 3) Fritzen N.R. & Sääksjärvi I.E. (2016) Spider silk felting - functional morphology of the ovipositor tip of *Clistopyga* sp. (Ichneumonidae) reveals a novel use of the hymenopteran ovipositor. Biology Letters 12: 20160350.
- 4) Gauld I.D. (1991) The Ichneumonidae of Costa Rica, 1. Introduction, keys to subfamilies, and keys to the species of the lower pimpliform subfamilies Rhyssinae, Pimplinae, Poemeniinae, Acaenitinae and Cylocerinae. Memoirs of the American Entomological Institute 47: 1-589.
- 5) Iwata K. (1963) Biology of an ectoparasitoid of *Clubiona japonicola* Boesenberg et Strand, *Zaglyptus iwatai* Uchida. Plant Protection Bulletin 5: 147-155.
- 6) Matsumoto R. (2016) Molecular phylogeny and systematics of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). Systematic Entomology 41: 854-864.
- 7) Nielsen E. (1935) A third supplementary note upon the life histories of polysphinctas (Hym. Ichneum.). Entomologiske Meddelelser 19: 191-215.
- 8) Rollard C. (1985) Sur le développement et la biologie d'un hyménoptère *Tromatobia ornata* consommateur des œufs de l'araignée *Argiope bruennichi*. Bulletin de la Société scientifique de Bretagne 57: 143-148.
- 9) Rollard C. (1990) Approche éco-biologique de l'interaction araignée/insecte arachnophage à travers l'exemple d'*Argiope bruennichi* (Ar., Argiopidae)/*Tromatobia ornata* (Hym., Ichneumonidae). Bulletin de la Société Zoologique de France 115: 379-385.
- 10) Swezey O.H. (1933) Notes on *Tromatobia rufopectus* (Cress.), a recent immigrant in Hawaii (Hymenoptera). Proceedings of the Hawaiian Entomological Society 8: 305-306.
- 11) Townes H. (1969) The Genera of Ichneumonidae, Part 1. Memoirs of the American Entomological Institute 11: 1-300.
- 12) 松本吏樹郎 (2004) ヤガタフクログモをめぐるヒメバチ 2 種の季節消長と寄生習性に関する研究. 2004 年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術研究奨励補助制度報告書 1-11.
- 13) 松本吏樹郎 (2014) クモヒメバチ属群 (*Polysphincta* group of genera) の自然史. Acta Arachnologica 63: 41-53.
- 14) 高須賀圭三 (2015a) クモと天敵. In: 宮下直 [編] (eds.), クモの科学最前線: 進化から環境まで. pp. 61-81. 北隆館, 東京.
- 15) 高須賀圭三 (2015b) クモヒメバチによる寄生操作 — ハチがクモの造網様式を操る —. 生物科学 66: 89-100.
- 16) 高須賀圭三 (2019) 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. 昆虫ニューシリーズ 22: 11-23.

寄生バチと狩りバチをめぐる多彩な面々
Various organisms associated with parasitic wasps and hunting wasps

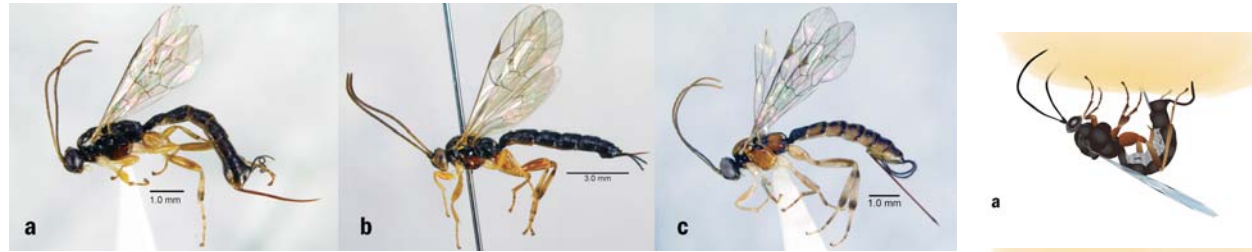


図7(左上) 日本産クモフシメバチ3属の全形。a キモンクモフシメバチ *Clistopyga arctica*, b モンクモフシメバチ *Tromatobia maculata*, c ムネアカクモフシメバチ *Zaglyptus semirufus*。

図8(右上下) クロムネクモフシメバチ *Tromatobia ovivora* の刺針姿勢。a 試挿入, b 産卵刺針。試挿入時は触角を強く曲げて先端で卵囊に触れて、翅は閉じた状態で上下にわずかに振動する。一方で、産卵刺針時は触角が卵囊に触れることなく、前に突き伸ばされて、翅はまったく動かない。Crone (1959)より描画。(図7撮影: 小西 和彦 p.9~13参照)



図9 ホソバシャチホコ幼虫を巣(竹筒)に運び入れるミカドジガバチ (撮影: 辻井 美咲 p.2~3参照)



図10 労働寄生者ミドリセイボウ(左図)は、ヤマトルジガバチ(右図)の巣に侵入し、蓄えられた獲物(クモ)を横領する。(撮影: 牧野 俊一 p.14~18参照)



図11 営巣する茅を探すジガバチモドキ属の1種 (*Trypoxylon* sp.)



図12 茅につくられたハチの巣



図13 かやぶき屋根に営巣するハチたち。写真はサイジョウハムシドロバチ(上), ヤマトルジガバチ(中), ツツハナバチ(下)の巣。いずれも京都府南丹市美山町のかやぶき民家の軒下に設置したヨシ筒トラップに営巣したもの。(図11~13撮影: 遠藤 知二 p.19~24参照)

寄生バチと狩りバチをめぐる多彩な面々

Various organisms associated with parasitic wasps and hunting wasps

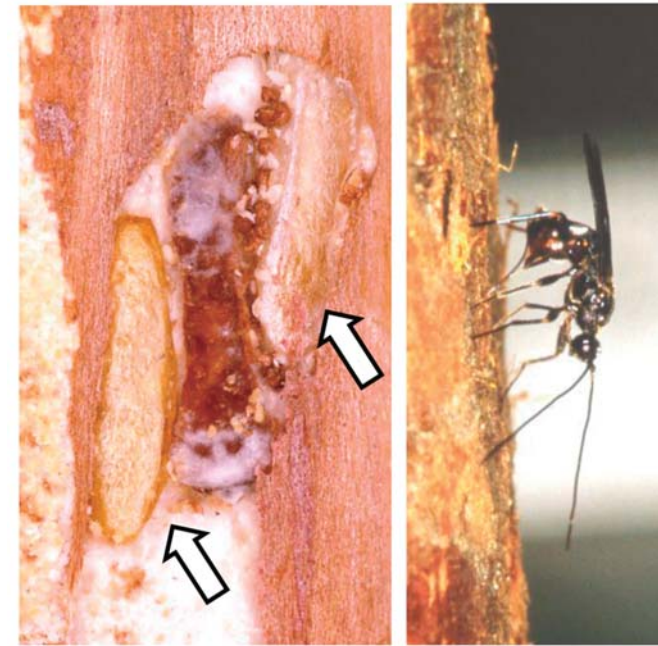


図1 スギカミキリの幼虫に産卵するヨゴオナガコマユバチ(右)およびスギ樹皮下に造られたコマユバチの繭(矢印)とカミキリ幼虫の屍(左) (撮影: 前藤 薫 p.2~3参照)



図2 マイマイガ幼虫を攻撃するギンケハラボウコマユバチ (撮影: 杉浦 真治 p.2~3参照)



図3 モクレンに産卵するクロヒラアシキバチ *Tremex apicalis* の雌 (図3, 4撮影: 藏満 司夢 p.4~8参照)



図4 クロヒラアシキバチの加害木に産卵管を挿し込むニホンヒラタタマバチ *Ibalia japonica* の雌

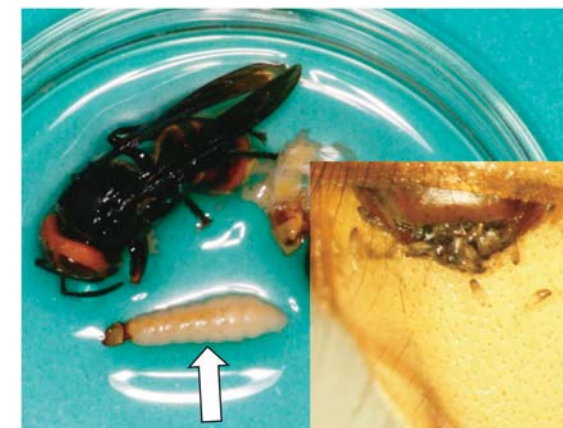


図5 コガタズメバチから抽出したズメバチネジレバネのメス成虫(矢印)と、メス成虫から脱出する一齢幼虫(挿入図)



図6 コアシナガバチの警戒をかいくぐって巣に飛び移ったハチノスヤドリコバチ(矢印)。(図5, 6撮影: 牧野 俊一 p.14~18参照)