Hindawi Publishing Corporation

Psyche

Volume 2012, Article ID 151989, 23 pages

*総説*

**クモとアリの共生：クモにおけるアリ擬態，好蟻性，およびアリ食いの更新された総説**

**ポーラ E. カッシング**

*Department of Zoology, Denver Museum of Nature & Science, 2001 Colorado Boulevard, Denver, CO 80205, USA*

Received 3 October 2011; Accepted 18 December 2011

**要旨**

この論文は，最近の様々なクモとアリの共生の適応的重要性を試験した，広範な理論的および経験的な研究のまとめを提供する。何百種類ものクモの種がアリと密接な関係を築いており，これは，形態的アリ擬態（myrmecomorphs），好蟻性（myrmecophiles），またはアリ食（myrmecophages）として分類される。形態的アリ擬態はベイツ型擬態である。それらのクモのアリへの密接な形態学的および行動的類似性は，視覚的に捕獲する捕食者に対する強い生存上のベネフィットを与える。いくつかのクモ種は，好蟻性または共生動物としてアリの社会に溶け込んでいる。これらの好蟻性クモは，かれら自身に対する捕食者からの保護を得て，安定した気候の環境に住み，典型的には豊富な食糧資源に囲まれている。この共生によって可能になる適応についてはほとんど知られていないが，ほとんどの好蟻性クモは化学擬態をしており，一部は寄主に対する片利共生でさえあるという仮説が立てられている。考察されている第3のタイプのクモとアリの共生は，アリ食い――あるいはアリに対する捕食的な専門化である。クモの生物学，および捕食戦略に関する情報として，既知のクモのアリ食いの一覧を提供する。アリ食いはこれらの捕食者に本質的に無制限な食糧供給を提供し，さらにクモへ，他の保護を与えさえするかもしれない。

**1.導入**

クモの大部分は孤立性で昆虫一般を捕食する[1]。ほとんどのクモ類は，ほとんどの節足動物の捕食者と同様に，アリの捕食を嫌う。アリは一般的に攻撃的で，いくつかの種は有毒であり，ほとんどが様々な理由で単純に侵害性であるからである[2]。それにもかかわらず，数百種の節足動物の種は，あるレベルで近接したり，アリと共生したりして生息している[3-5]。本論文は，私が1997年に出版した総説[5]を補足し，アリと関連して見いだされるクモの生物学を特定し，記述する。以前の論文で私がまとめたのは，アリに擬態しているか，アリに擬態して近接して生息するか，好蟻性として知られるアリのコロニーの中に生息するようなクモの生物学および同定について当時何が知られていたかである。その総説には，既知のクモのアリ擬態および好蟻性を列挙した表が含まれていた。本稿の目的は，1997年の論文に含まれている情報を複製するのではなく，近年，クモとアリの共生の適応的重要性を試験した広範な理論的・経験的研究の概要を提供することである。さらに，私は異なる種類のクモ-アリ共生の例を要約する。その例は，捕食者と獲物の関係，あるいはアリ食いである。そして，アリを餌にしたアリに特化した既知のクモの種の一覧表を提供する。

**2.クモのアリ擬態**

*2.1. 形態および行動的適応.* アリに類似の擬態を与える形態的適応は，色彩パターン類似性，およびクモが2つ以上の体節を持つという錯覚を与えるような，腹部の収縮および/または頭胸部の狭窄のような，より劇的な形態的変化を含む[5-7] （図1（a），（b））。最近の論文の1つが示唆していることは，これらの形態学的適応のいくつかが系統の共有形質に属するかもしれないことであり，アリ擬態に関連する形態学的適応の少なくともいくつかは系統的制約下にある可能性がある。いくつかのクモのアリ擬態に見られるさらなる形態学的適応には，鋏角の肥大化，または触肢，または第1脚に関連する肥大化，または他の適応が含まれる。例えば，アリグモ属のハエトリグモのいくつかの種のオスは，前側に伸びている大きく肥大化した鋏角を有する（図1（c））。これらの大きな鋏角は性淘汰によって進化したと考えられている[10]。最近の研究によると，肥大化した鋏角を有するチュウゴケ目のオスのアリグモは，アリ（下アゴでモノを運ぶ働きアリ）の動きを邪魔したことが示された[11,12]。ネコグモ科のPranburia mahannopi Deeleman-Reinholdにおけるアリ擬態では，オスの第1歩脚の対は，大きな脚の遠位部分の周囲に剛毛の太い毛を有している。クモが撹乱されるか警戒されると，毛は腿節（五つの節で構成される足の，胴体から3番目の節）と一緒にまとまって，アリの頭のように錯覚させる（すなわち，クモは行動的かつ形態学的に第3の体節を獲得する[13]）。

クモのアリ擬態は，さまざまな程度の正確さでモデル〔訳注：擬態される側〕のアリに似せる。いくつかのアリ擬態は，少なくともヒトの観察者には，ほぼ完全な擬態である。他のものは概してアリに似ているが，クモの近くにいる特異的なモデル種を特定することはできない。後者は「不完全」または「不正確」擬態と呼ばれている[14,15]。アリ擬態クモのいくつかの種は，生息地で見いだされた複数のアリの種を擬態する多型擬態である（[5，表1]および[9,16－20]参照）。ハエトリグモ（Salticidae）の一種であるMyrmarachne bakeri Banksは色彩のパターンが多型であり，個々のクモは成熟するまで脱皮した後でさえ，生活の過程でパターンを変えることさえも可能である[20]。個体は，一定の環境条件および捕食領域のもとでも，パターンを変えることができる[20]。他のアリ擬態は，異なる発達段階の間に，異なる種のアリを擬態する形質転換擬態である（[5，表1]および[9,16-18,21参照]）。



図1：クモのアリ擬態。（a）モデルアリPseudomyrmex simplex（Smith）およびその擬態，（b）Synemosyna petrunkevitchi（Chapin）（Salticidae）。写真はLyn Athertonの許可により使用。 （c）Myrmarachne formicaria（De Geer）（Salticidae）は，オスの肥大化した鋏角を示している。写真はJay Cossey / PhotographsFromNature.comの許可により使用。スケールバー= 1mm。

アリに対する形態学的類似性に加えて，ほとんどのクモのアリ擬態は行動的擬態である（[5]の引用を参照）。この行動的擬態には，不規則な動きを含み，クモの動きよりもはるかにアリの動きに似ており，触角擬態として環境中を移動するときに第1または第2歩脚対を持ち上げる[22]。 アリ擬態ハエトリグモは，ほとんどの非擬態ハエトリグモでよく見られるように餌食に跳躍するのではなく，餌食を叩きつけたり，時々タップしたりして，獲物を狩る[11,22-24]。言い換えれば，これらのクモは，捕食をしているときでさえもアリとの類似を維持する。

*2.2. アリ擬態の一般的適応意義.* アリ擬態は長い間，ベイツ型擬態の例であると仮定されてきた。この擬態は，先天的あるいは後天的にアリへの嫌悪感を持つ視覚的に捕食をする節足動物の捕食者に対して適応的なベネフィットを与える。擬態していなければクモを容易に捕食するであろう視覚的捕食者によって，アリ擬態クモが，獲物として選択されにくいことを，いくつかの研究が示しており，この仮説に対する強力な支持を提供している[25-32]。これらの研究のいくつかでは，使用された捕食者はナイーブであり，以前にアリに遭遇したことはなく，少なくともいくつかの節足動物の捕食者では，アリに対する嫌悪が学習されたものではなく，本能的であることを示している[27,28,30]。アリ擬態のためには，擬態に適応的なベネフィットを提供するため，擬態者はモデルの近くに存在しなければならない[33-38]。さらに，擬態者はモデルよりも希少でなければならない[15,34,36,39,40]。

しかし，アリ擬態クモ，特にアリグモ属のハエトリグモは，しばしば特定の地域内に高密度で生息している。例えば，Myrmarachne melanotarsa WesolowskaおよびSalmは，彼らの糸でできた巣の複合体がモデルアリであるシリアゲアリの一種の巣と密接に関連している集団で生息している[24]。アリはしばしば非常に大きなコロニーに生息しているので，アリ擬態クモは，集団群に住むことで，モデルのコロニーの様相を擬態している「集合的擬態」の一例であるという仮説が立てられている。擬態群は，捕食者によって，生息地で見られる単一の個体よりも嫌悪感を覚えるかもしれない[24，29]。この仮説に対立するものとは，擬態者が，それゆえ生息地の小区域のモデルよりも多くなるかもしれず，捕食者が味のよい擬態者のパターンを習得し，ベイツ型擬態をあまり効果的にしない可能性が高いことである[34]。ハチPison xanthopus（Brulle）（Sphecidae）のような視覚的に捕食をするクモの捕食者においては，個体は，アリ擬態クモのためのイメージ探索を発達させ，泥の巣穴において，もしもその環境においてハチが無作為に捕食をしていた場合に期待されるよりも，擬態者をその量に比例して貯蔵する[41]。したがって，一部の捕食者は，アリ擬態者の探索を学ぶことができる。しかし，ドロバチSceliphron spirifex（L.）の研究では，Jocquéはアリグモ種が生息地でよく見られているにもかかわらず，泥の巣穴から取り除かれた約600種のクモの中にアリグモ種を見つけることができなかった。これは，アリ擬態者は，少なくともこのハチについては，視覚的な捕食者から，保護の恩恵を被っていることを示唆している[42]。

しかし，特定の条件が存在する場合，擬態者がモデルよりも豊富であるにもかかわらず，擬態者が捕食者に対し，保護されうることが指摘されている：（1）モデルが非常に有害である場合。捕食者はモデルと擬態者の相対的な割合にかかわらず，良く擬態したものを避けるだろう。（2）擬態者の栄養価が低く，それゆえ追求する価値がない場合。（3）非常に有益な代替となる獲物が存在する場合。捕食者は，それぞれの相対的な豊富さにかかわらず，モデルと擬態者の両方を避ける。（4）豊富さの相対的な認識が異なる場合。例えば，捕食者がモデルを擬態者よりも豊富であると見なす場合（おそらくモデルの活動レベルが高いため）[37]。

*2.3. 多型擬態の進化.* 近年，研究者らは，多型擬態が起こる可能性のある適応的な基盤，および条件を探究してきた。理論的には，擬態種は，特にそのモデルを避けることを学ぶ捕食者にとって，その生息地で見られる単一のモデル種の類似擬態に収束すべきである[37]。しかし，クモのアリ擬態の間で多型擬態の例が多く報告されている（2.1節の引用を参照）。多型擬態の存在を説明するためのいくつかの仮説が提案されている。例えば，CeccarelliとCrozier [43]は，ハエトリグモ類のMyrmarachneとその推定モデルの異なる形態間の進化速度は異なると示唆している[43]。これらの著者は，擬態者の形態が急速に放散され，より多量の多型に至り，可能な同所的に起こる証拠を提供することを示した。アリグモMyrmarachne plataleoides（O. P.- Cambridge）は，ハキリアリOecophylla smaragdina（Fabricius）を擬態する。Borgesら[19]は，M. plataleoidesの異なる色彩の形態はO. smaragdina以外の生息地の異なるモデルを擬態しているかもしれないことを示した。それぞれの色彩形態のオスは，自分の色彩形態のメスの糸の隠れ家に最大の関心を示した。分断選択〔訳注：進化における生物集団の選択で，集団中の中間的個体が淘汰され，両極端の個体が選択される様式。たとえば性の二型性など。〕は，この集団における多型を維持している可能性がある[19]。さらに，多型擬態は，本質的に，嫌悪すべき獲物を避けることを学ぶ視覚的捕食者の間で，テンプレート学習のための「動く標的」を提供することが提案されている[44]。 Nelson [44]はアリ擬態種における多型はモデルごとの見かけの数を減らすということを提案した。したがって，捕食者の特性は絶えず変化しているため，捕食者は美味しくない擬態者を簡単には区別できない。新しい擬態様式は稀であるので有利であるが，この形態が生息域内で頻繁に増加すると，擬似的保護を喪失し，[37]に対して選択される可能性がある。この選択プロセス自体は，新しい形態の選択を生じさせるかもしれない[37]。

　性的二型は一種の多型と考えることができる。性的二形性のクモのアリ擬態の多くの場合，ネコグモ科のジガバチグモ属およびタマゴグモ科のAntoonops（アリタマゴグモ）属の種のように，オスはメスよりも擬態的である[13,45]。このような性的二型は，生態学において雌雄が異なる場合に適応性があり，したがって異なる捕食圧と選択力にさらされる[46]。Joron [46]は，擬態種間の性的二型の進化と選択におけるこの様式を支持するモデルを提供している。擬態は有害種と類似していることで保護を得るが，しばしば隠蔽色を進化させた関連種よりも，カラー・マーキングにおいて，より目立つ。したがって，目立つことは，ベイツ型の擬態のコストとみなすことができる[47]。味のよい種は進化学的に最小のコスト（目立つ点で）にとってその保護レベルを最大にするかもしれない。そしてこの進化的なバランスを取る作用は，性的二型――より活発な性（クモの中では，典型的にはオスである）は擬態を有害なモデルに類似させるよう進化させるのに対して，他の性は，行動的に形態学的に隠され，偽装されたままである――を導くかもしれない[47]。ハエトリグモ類のアリグモ属のいくつかの種では，オスとメスの両方が擬態しているが，オスは非常に長い鋏角を持っている。この性的擬態は，下アゴで物体を運ぶアリを擬態している[11,12]。オスの大きな鋏角は性選択によって進化したと考えられている[10]。これらの大きな鋏角は，獲物を捕獲する間は，オスにとって邪魔である;しかし，大きな鋏角は，他のクモの糸でできた隠れ家に侵入し，卵や幼体を食べる際には，メスよりもオスをはるかに効率的にする[10]。したがって，性的二型のこのケースでは，両性ともモデルへ擬態した類似性を維持しているものの，オスはわずかに異なるモデルのアリ（擬態された蟻）を擬態している。二型性に起因するいかなるコストであっても，オス（食卵）にとって異なる栄養的ニッチを拓く際のベネフィットに，よりまさるかもしれない。

*2.4. 不完全あるいは不正確な擬態の進化.* 多くの擬態はモデルと類似した擬態において不完全であることが，よく知られている。これらの種は概して推定モデルに似ているが，正確な擬態者ではない[14,31,37,47,48]。何人かの著者は，貧弱な擬態者は完全性への進化の途上にあると提案している。この仮説はEdmunds [49]とGilbert [37]によって議論されている。Gilbert [37]はこの仮説を否定しており，次のような理由から，以下のように述べている。「私の考えではこう推測するのが望ましいでしょう。不断の一方向的な選択によって完成する過程であるというよりは，貧弱な擬態パターンは平衡状態に進化したのではないでしょうか。」その理由とは，不完全な擬態が完璧へと向かう途中で擬態しているという，実験的あるいは理論的支持がないということである。

最近，著者らは，この現象を「進行中の進化」として説明するのではなく，不完全または不正確な擬態を選択する様々な進化シナリオを，代わりに提案した。多くの論文が指摘していることは，モデルが非常に不味く，有害であるか，捕獲が困難であるならば，不完全な擬態であっても，このモデルに対する一般的な類似性から強い選択的ベネフィットが得られ，より正確な擬態の類似性のための選択的なベネフィットまたは圧力は存在しない可能性があるということである[34,37,39,47,50]。実際，近接形態学的類似性（2.5節参照）の適合コストは，正確な擬態に反する選択をするかもしれず，捕食者からの逃避に関してほぼ同じ選択的優位性を与えるならば，不完全な擬態を選択する可能性がある。DuncanとSheppardの研究では[50]，モデルが非常に有害である場合，不完全な擬態者でさえ保護を得ることが実験的に証明されている。しかし，モデルが適度に不味いものでしかない場合，選択はより正確な擬態を有利にする。彼らが示したことは，美味しい擬態者だと誤解されているので不味いモデルを攻撃してしまうミスを犯すコストが高い場合は，捕食者はより多くの擬態者を拒絶するため，より正確な擬態への選択がほとんどないということである。間違うときのペナルティが低い場合，擬態類似性のごくわずかな改善が擬態者に選択的ベネフィットを与え，より正確な擬態をもたらす[50]。SpeedとRuxtonによる研究では[47]，著者らが提案するのは，選択的作用主（捕食者）によるジェネラリゼーションの幅が狭い場合，正確な擬態に向けた選択が予測されるということである。捕食者によるジェネラリゼーションが比較的幅広い（例えば，特に有害なモデルの場合）場合，正確な擬態と不正確な擬態の両方について擬態形態のバリエーションが選択されるかもしれない。最後に，捕食者によるジェネラリゼーションが中間的である場合，正確な擬態を選択する進化の速度は遅くなり，多型擬態形態は安定するだろう。

モデルが稀になるか弱く忌避される状況において，（捕食者によって）モデルを攻撃し採集するようなインセンティブが高い場合，近接した擬態者は実際に選択されるかもしれない。擬態集団の間の血縁選択は，弱い擁護モデル[15,34,37]と擬態的に似ている，あまり正確でない擬態を選択するだろう。不正確な擬態は，隣接する擬態者が，関連する分散が制限され，高レベルで局所的に豊富な種においても好まれる可能性がある（すなわち，血縁選別である）[15]。

KikuchiとPfennig [39]による研究は，正確な擬態の進化は徐々に進行し，モデルの相対的存在量に依存するという仮説を実験的に支持した。この研究で著者らが見出したのは，モデルが豊富な地域では，捕食者は，隠蔽擬態（またはカモフラージュ），正確な擬態，同じ低頻度の中間的（または不完全な）擬態者を攻撃したということである。言い換えれば，モデルが豊富な地域では，捕食者はジェネラリスト捕食者になり，不完全な擬態者は，より正確な擬態者と同じ相対的保護を得る。モデル集団の生息密度が低い地域では，不完全な擬態者よりもカモフラージュした種および擬態者がより大きな保護を達成した。したがって，著者らは，ベイツ型擬態が，条件および文脈（特に，生息地におけるモデルの豊富さ）に応じて，より正確な擬態に向けて徐々に進展することを示した[39]。この研究はまた，擬態者が，隠蔽しカモフラージュした祖先から進化した可能性があることも示唆している。

　擬態類似性の正確さは，それを選択者の視力に大きく依存する可能性がある。鋭敏な視覚を持つ捕食者が主要な選択者としてはたらく場合，これらの捕食者はより正確な擬態を選択することができる[34]。そして再び，擬態は見る者の目に入るかもしれない。ヒトが貧弱な擬態者だと見なす節足動物は，実験的なテストでは，ハトでは非常に良い擬態者であると知覚された[14]。Dittrichら[14]はまた，擬態者の形態のわずかな変化は，選択者の視点から，知覚される擬態類似性において，ときに劇的な改善を導くことを示した。彼らはさらに，良い擬態と貧弱な擬態との間の区別は，単一の特徴ではなく，複数の特徴（例えば，色，形態，サイズ）を介して生じることを指摘した[14]。他の著者らは，よりよい擬態類似性がますます向上する選択は，実際には，一方向的選択によって徐々に進行しうることを示唆している[50,51]。

擬態精度は選択者の視力に依存するという仮説に関連し，不正確なベイツ型擬態が，ある種の捕食者からの選択力の結果として進化することを，多食者仮説が示唆している[52]。例えば，モデル回避型捕食者は，特定の生息地で，より正確な形態学的擬態者を選択する一方で，モデルについての専門捕食者（例えば，アリ捕食者またはアリ食い）は，擬態者において，不正確な擬態，あるいは二次的防御を選択する[52]。二次的防御には，擬態者による迅速な回避行動（行動擬態のすべての見せかけをすばやくやめる）や，その真の特性を伝達するような方法での捕食者へのシグナリングが含まれるかもしれない[52]。両方の種類の捕食者が生息地に存在する場合，不正確な擬態者または多型擬態者の選択が存在する可能性がある[52]。

近年，いくつかの勢いを増してきた不完全なベイツ型擬態を説明する1つの仮説は，マルチモデル仮説である。与えられた生息地で多くの潜在的なモデル種（例えば多くの異なるアリ種）が生息しているならば，擬態種にとって，特定のモデルと種特異的に形態的類似を進化させるよりも，それらのモデル種すべてとの，一般的で不完全な類似性―ゲシュタルト類似性―を進化させることのほうが適応的なのかもしれない[33,37,49]。例えば，そのような生息地の一般的なクモのアリ擬態種は，潜在的なモデルの1種にしか似ていないクモよりもはるかに広い擬態範囲を持つことができる。それが正確な擬態であるならば，その範囲は効果的なベイツ型擬態であるためには，その1つの種の範囲に限定される。ある研究では，正確なアリ擬態者のいくつかの種が，単一のモデル（クモが見つかったところで採集された最も近いアリとして測定された）と関連して見出されたことが，著者らによって見出された。いくつかの不完全な擬態者（ヒトの基準による）が複数の種のアリに近接して採集され，マルチモデル仮説をいくらか支持した[33]。しかしながら，この同じ研究において，著者はまた，正確な擬態者と不正確な擬態者が予測されたモデルとは共生していなかった生息地もまた見出した。

*2.5. アリ擬態の進化に影響を与えるトレードオフ.* アリに近い形態学的類似性は，アリ捕食者あるいはアリ食いに対し，アリ擬態をより魅力的にする。このように，アリ擬態は，進化論的トレードオフに直面している。すなわち，アリ擬態は，一般節足動物の捕食者からの保護を得る。しかし，まったく異なる捕食者群からの危険はある（[11,12,53]および多捕食者仮説が議論されている上記の引用文献）。多くのアリ擬態クモは，それらの行動的擬態を完全にやめることによって，アリ食者からの脅威に直面する。これらのクモは，不規則なアリのような動きを止めて逃げ出し，糸網の上に落ちたり，捕食者にクモ特有のやりかたで信号を送るか，あるいはさもなければ，真の特性を捕食者に伝える[11,52,54]。この戦略は，クモがアリ食いから（またはアリ食いに直面するかもしれないアリから）逃げることを可能にするのに効果的である[11,24,54]。

アリ擬態は，健康に影響する可能性のある他のコストに直面し，次のようなものを含む。（1）擬態の概日リズムの制約。なぜなら，モデルへの類似が適応的であるように，一日の同じ時刻に活動的でなければならならない。（2）モデルと同じ生息地に生息している獲物しか捕食できないための，アリ擬態の栄養ニッチに課される制限。（3）交配または繁殖に対し，有害，あるいはコストがかかる影響を及ぼす可能性。なぜなら多くのアリ擬態は保護されていない場所で配偶しなければならず，その場所では，アリ擬態がとるアリとは異なる行動は，「せっかくのチャンスを逃し」たりはしないだろう。あるいは，同じ理由で，非擬態性の仲間の種よりも短期間で交配するかもしれない。（4）アリ擬態にしばしば伴う腹腔狭窄あるいは締め付けに伴う生殖能力の低下。結果として，メスが産むことができる卵の数が減少する[37,55]。メスグモの狭い腹部は，非擬態性の仲間の種と比較して，産生される卵の数を制限することが報告されている[9,18,56-61]。さらに，獲物捕獲行動の変化に関連したコスト，例えば，アリ擬態ハエトリグモに見られるような，自分の獲物に跳躍するのではなく，むしろ突進するものがあり，これははるかに効果的な獲物捕獲戦略である可能性がある。

それにもかかわらず，主要な捕食者が，学習されたのではなく，もしも先天的にアリへの嫌悪感を示すならば，アリ擬態者の概日リズムは大きな影響を受けず，一日のうちいつでも活動的になるかもしれない。栄養的ニッチの制限は，一般的なアリ擬態者には適用されないかもしれない。なぜなら，これらのクモは，マルチモデル仮説に従って，潜在的に広範囲の生息地全体にわたって存在する可能性があるからである。ほとんどのアリ擬態クモは，それらのモデルと同じ生息地を共有し，一日の同じ時刻に活動しているように見える。コモリグモの種（コモリグモ科）はアリ擬態者として報告されていない，なぜなら，ほとんどのコモリグモ類が夜行性であり，視覚的に捕獲する節足動物捕食者が最も活発であるときには活動的ではないためである，と指摘されている[4]。不正確なアリ擬態であるLiophrurillus flavitarsis（Lucas），Phrurolithus festivus (C. L. Koch)（ともにネコグモ科），そしてMicaria sociabilis Kulczynski（ワシグモ科）を調査している研究者らが見出したことは，これらの種の最も近い仲間の種と比較して，それぞれの栄養学的ニッチは，アリへの類似性を強いられていたということである。なぜなら，彼らはモデルと同じ生息地で見つかった小さな無脊椎動物のみを捕獲することに，獲物を限定されていたためである。これらのアリ擬態者の概日リズムもまた，変更を強いられていた。なぜなら，アリ擬態者は（モデルと同様）すべて昼間性であったが，最も近い仲間の種は夜行性であったためである。しかし，不正確な擬態者の産卵率は，変更を強いられてはいなかった。なぜなら，不正確な擬態者の産卵量は，非擬態性の仲間の種の産卵量とほぼ同じであり，アリ擬態者は樹皮上で開放的につがい，交配するときそれらの行動的擬態率は，落ち込まなかった[55]。

近接した形態学的，および行動的なアリ擬態の進化はコストがかかるものであり，これらのコストは適合成分として測定されるべきである[37]。さらに，より多くの研究が試みるべきことは，これらの選択者の視力は（もしそれらが同定され得るならば）類似性の正確さに影響を及ぼすかもしれないので，擬態的類似性を選択する作用者または選択者を同定することである。アリ擬態の適応的有意性をテストしたり，モデリングするときは，これらのコスト，トレードオフ，および制約をすべて考慮するべきである。擬態の類似性のコストとベネフィットの相対的な測定は，類似性の正確さに重大な影響を及ぼすかもしれない。特定の種について，もしもより少ない産卵量のために近接した擬態類似度の適合コストがベネフィットを大きく上回る場合，不完全または不正確な擬態が選択される可能性がある。例えば，主要な選択者が，視力が弱い捕食者であるような生息地では，擬態精度が高くなると，捕食から逃れるよりも，産卵量のコストがより高くなるかもしれない。程度の高い擬態の類似性がメスの腹部の狭小化のために劇的に低い産卵量をもたらすであろうクモの小さな種では，二型擬態が選択され，オスはメスよりも程度の高い擬態類似性を示すかもしれない。擬似的類似性の適合コスト，およびこのようなトレードオフが，不完全で，多型的で，変形的な，二型擬態の進化に及ぼす相対的な影響を考慮しているモデルはほとんどない。

**3.クモの好蟻性**

*3.1. クモの好蟻性の追加記録.* 好蟻性は，アリ種と密接な関係を持つ進化を遂げたアリ寄主の節足動物として定義され，多くの場合，アリのそば，またはアリのコロニーに生息している[2,3,5,62]。これらの好蟻性種のうちのいくつかは，多くはないが，アリ擬態でもある。最近の研究（以下に引用）により，クモの好蟻性種のうち，いくつかはアリ食いでもあることが見出された。

クモの好蟻性種の広範な一覧表は，Cushing [5]によって提示された。表1は，以前の表を補足し，以前の表に含まれていないクモの好蟻牲種の記録を提供する。クモのアリ擬態およびアリ食で行われたようには，クモの好蟻牲の自然史，適応，または進化の重要性を探究するほど多くの研究が行われているわけでなはい。それにもかかわらず，主に自由生活性で，孤立性の捕食者を含む節足動物群で，このユニークなライフスタイルがどのように進化したのかに関する，これらの興味深い共生の生物学に対するわれわれの理解を深めるようないくつかの研究が，最近になって行われた。

表1：蟻の巣に共生するかその中で発見されたクモの好蟻牲種。この表は，Cushing [5]に見られるクモの好蟻性の表を補うためのものである。 Platnickによるクモ分類法は[63]に，アリの分類法はhttp://antbase.org/による。

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| Spider myrmecophile  クモの好蟻性種 | Ant host  アリ寄主 | Notes on biology  生物学的注釈 | References  参考文献 |
|  | | | |
| Linyphiidae  サラグモ科 |  |  |  |
| Diastanillus pecuarius (Simon) | Formica cf. fusca L. and F. lemani Bondroit | Found under stone near ants.  蟻の近くの石の下で見つかった。 | [[64](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B64), [65](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B65)] |
| Pseudomaro aenigmaticus Denis | Lasius flavus (Fabricius) | Associated with nests.  巣に寄生していた。 | [[65](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B65)] |
| Syedra myrmicarum (Kulczynski) | Manica rubida (Latreille) and Formica sp. | Found under stone near ants.  蟻の近くの石の下に見つかった。 | [[64](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B64), [65](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B65)] |
|  | | | |
| Oonopidae  タマゴグモ科 |  |  |  |
| Dysderina principalis (Keyserling) | Labidus praedator (Smith) (publ. as Eciton praedator) | Found inside nests.  巣の中で見つかった。 | [[66](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B66)] |
| Gamasomorpha maschwitzi Wunderlich | Leptogenys processionalis distinguenda (Emery) (publ. as L. distinguenda) | Found inside nests. Chemical mimic. Phoretic. Follows emigration trails of hosts. Builds webs inside nest.  巣の中で見つかった。化学擬態。片利共生。寄主の移動臭跡に従う。 | [[65](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B65), [67](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B67)–[69](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B69)] |
| Gamasomorpha wasmanniae Mello-Leitão | Eciton sp. | Found inside nests.  巣の中で見つかった。 | [[70](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B70)] |
| Xestaspis loricata (L. Koch) (publ. as G. loricata) | Myrmecia dispar (Clark) | Found inside nests.  巣の中で見つかった。 | [[71](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B71)] |
|  | | | |
| Salticidae  ハエトリグモ科 |  |  |  |
| Cosmophasis bitaeniata (Keyserling) | Oecophylla smaragdina (Fabricius) | Lives inside nest. Is chemical mimic of ant. Feeds on ant larvae by using tactile mimicry.  巣の中に生息する。アリの化学蟻態者である。触角擬態を用いてアリの幼虫を食べる。 | [[72](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B72)–[76](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B76)] |
| Phintella piatensis Barrion and Litsinger | O. smaragdina | Lives in proximity to ants.  アリの近くに生息する。 | [[77](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B77)] |
|  | | | |
| Theridiidae  ヒメグモ科 |  |  |  |
| Eidmannella pallida (Emerton) | Atta sexdens (L.) | Lives in old fungus chambers of nest.  巣の古い真菌の部屋に生息する。 | [[78](https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/151989/#B78)] |

*3.2. 好蟻性種の適応的意義.* HölldoblerとWilsonによって指摘されているように[2]，アリのコロニーは，孤立した生態系と考えることができる。アリ寄主と共生する節足動物は，通常，安定した微気候，豊富な食物（他の共生生物，寄主自身，または寄主によってコロニーに持ち込まれた他の資源のいずれかの形態で），および，自身の捕食者や寄生虫からの保護を経験する[5,68,77]。コロニーへの一体化の程度は種によって大きく異なっており，緩やかなものに過ぎない帰属あるいは共生から，アリの巣の中で一生を過ごし，この生息地から取り除かれたときには繁殖できない寄生種まである[5,79]。これらの共生者は，その自然史に依存して寄主コロニーに中立的，積極的または消極的な影響を及ぼし得る。寄主に対する好蟻性種の効果がコスト的に十分に高ければ，寄主がこれらの寄生者を認識し，攻撃したり，巣から取り除いたりする選択が行われるはずである[69]。例えば，好蟻性種Masoncus pogonophilus Cushing（サラグモ科）は，クロナガアリのPogonomyrmex badius（Latreille）[80]（図2）のコロニーに見いだされたトビムシ目や他の共生生物を餌にしている。したがって，このクモは，これらのアリのコロニーにわずかにマイナスの影響を与えるかもしれない。なぜなら，クモの一次的な餌食であるトビムシ目は，巣の部屋，特に種子の貯蔵所の中で見つかる真菌の胞子を食べ[80]，したがって真菌の進入を低く抑えるからである。しかし，これらのクモの個体数は，所与のコロニー内では非常に小さく，寄主の成功への正味の影響はおそらく無視できる程度であろう[79,80]。いくつかの証拠によれば，寄主はこれらの共生動物，特に近隣の巣から導入されたものを認識して攻撃するであろうと示唆されている[81,Cushing pers. obs.]。好蟻性種のクモGamasomorpha maschwitzi（Wunderlich）（タマゴグモ科）は，軍隊アリのLeptogenys distinguenda（Emery）の巣の中に見つかり，寄主が捕獲した昆虫を食べているようである。したがって，この好蟻性種は，寄主の餌食の上の労働寄生としての寄主の適合性に，負の影響を及ぼす。しかし，M. pogonophilusと同様に，所与のコロニー内のクモの数は非常に少なく，その負の影響はごくわずかであり，これらのクモの寄生種は無視できるか，非常に低いレベルの侵入としてしか扱われない[67,68]。時にはクモは寄主のアリによっても整理される[69]。クモAttacobius attarum（Roewer）（ネコグモ科）（もともとclubionid Myrmecques attarumとして公表されている）は，アリの幼虫と蛹に給餌するAtta sexdens（L.）と一緒に生息しているため，寄主のコロニーにも悪影響を及ぼす。寄主はクモを触診することが知られているが，これらの好蟻性種に対する攻撃性は示されていない[82]。



図2：クモの好蟻性種（a）寄主アリPogonomyrmex badius（Latreille）は巣の入り口にいる。 （b）好蟻性クモ，Masoncus pogonophilus Cushing は表面にいて，寄主アリの移動臭跡に沿って歩いている。スケールバー（a）= 8mm，スケールバー（b）= 1mm。写真©著者。

特定の種類のアリコロニーは，他のものよりも，好蟻性種の侵入に対してより開放的であることが特筆されている。好蟻性種による侵入に最も開放的な寄主コロニーの特徴には，複数の女王（一夫多妻性コロニー）を有するコロニー，複数の営巣地を有するコロニー（多巣性コロニーで，一夫多妻性であることも多いコロニー），および非常に大きなコロニーが含まれる。これらの社会は，単独性のコロニーよりも，より「緩やかで柔軟性があり，動的である」傾向があり，社会的結合力が弱く，好蟻性種の侵入に対する脆弱性が増す傾向がある[83]。一般に，好蟻性種の個体数は，以下の異なったパターンの1つで起こる傾向がある：（1）好蟻性種は，寄主種の範囲内の特定の場所において多くのコロニーで見出されるが，他の場所では見られない（すなわち，高寄生性だが低伝播性である），（2）寄主の範囲全体に好蟻性種が見出されるが，所与の地域のいくつかのコロニー内にのみ存在する（すなわち，低寄生性だが高伝播性である），または（3）いずれかの一地域の少数のコロニーにみつかり，寄主の範囲全体ではない（すなわち，低寄生性で低伝播性である）[83]。好蟻性種の個体数サイズは，コロニー内でしばしばかなり少ないが，これは好蟻性種のタイプに依存する。どんな深さでも研究されているようなクモの好蟻性種は，一般に，コロニー内に少ししか個体数を持たない傾向がある[67,68,79]。コロニー内へのクモの好蟻性種内における侵略が報告されており[69]，個体数を少なく保つための1つの要因であるかもしれない。

*3.3. コロニーへの一体化を促進する一般的な適応.* アリコロニー内の密接な一体化は，サラグモ科やタマゴグモ科などの特定の科で，より一般的であると思われる[5]。これらのクモは，いくつかの特徴（形態学的および行動的な）を有し，アリの巣の中で共生する生活様式の前適応として活用することができる [67]。たとえば，両方の科には非常に小さなクモ（通常5mm未満）が含まれている。その種は，しばしば，葉のごみのような湿った微生物の生息地，岩や丸太の下，樹皮の下に見られる。これらの科（特にタマゴグモ類）の多くの種は，寄主アリによる攻撃に対して何らかの保護を提供することができる腹部を覆う硬い硬化性盾板などの形態学的適応を有する。Witteらは，いくつかの種のタマゴグモ類が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あると指摘している[67]。これらの行動的および生態学的特徴はすべて，アリのコロニー内での好蟻性生活様式にクモを前適応させる可能性がある。体のサイズを小さくすることで，クモの好蟻性種は，巣の中に「忍び込んで」一体化することができる。保護的盾板（および小さなサイズ）は，寄主からの攻撃に対して何らかの保護を提供するかもしれない。食べかすを拾って食べるスカベンジャーのライフスタイルは，働きアリの食糧（昆虫およびアリの卵や幼虫）を盗む前適応として考えられるかもしれない。地下のアリの巣の一定の温度および湿度は，そうでなければ同様の温度および湿度の領域に制限される種にとっては，魅力的な環境となり得る。

コロニーに一体化されると，クモの好蟻性種はたしかに劇的な寄主特異的な適応の進化をして，寄主のライフサイクルのさまざまな側面にさらに一体化できるようになった。これらの適応は，順番に，これらの棲み込み共生生物またはアリの寄生種の地理的分布に厳しい制約を課し，共生生物はその寄主種の範囲に限定されている[83]。これが説明するかもしれないことは，なぜそのような棲み込み共生生物が非常に局在化されているか，あるいはまれであり，頻繁に絶滅の対象となるのかという疑問への答えであろう[83]。好蟻性種に共通する適応には，行動的，および形態学的な構造，または寄主を鎮静化するためや寄主を擬態するために使用される化学的信号，硬化性クチクラ「シールド」やプレートのような保護形態学的構造物などの回避的な装置（化学的手がかり，触覚手がかり，または聴覚手がかりさえをも介して寄主と通信するメカニズム）が含まれる。[83]。

*3.4. 化学的擬態.* クモの好蟻性種の間でも，上記の前適応に加えて，寄主のクチクラの炭化水素のコロニー臭を吸収し，生合成し，または擬態する能力の多くが進化してきた。寄主コロニーの中で生き残るためには，寄主は寄主の同巣種とみなされなければならず，それゆえ，鍵となる化合物の生合成や化学的手がかりを受動的に獲得することによって寄主の化学物質の臭いを何とか獲得しなければならない[84]。いままでのところは，クモの好蟻性種が化合物を生合成するのに使用するかもしれない腺分泌物を明確に記録した研究はない。もしそのような腺が記録されている場合，寄主と好蟻性種との共生は古代からの共生であり，好蟻性種と寄主は共進化している可能性が高い[85,86]。しかし，もし生合成される化合物が既に存在する化学的経路を共用することによって容易に製造できる場合，またはもし寄生種が既に存在する化合物を再利用することができる場合には，生合成は好蟻性種において急速に進化する可能性がある[86]。

アリコロニーの化学的サインは，経時的に変化する可能性がある[2]。したがって，コロニーへの侵入者（寄生者）は，検知と攻撃を避けるため，常に彼らの化学的組成を更新できなければならない。好蟻性種の化学的組成が寄主のものと十分には似ていない場合，その化学的組成を更新するために寄生者が寄主に接近し，コロニーへの社会的一体化を「バランスの取れた，潜在的に脆弱なシステム」にするのがより難しくなる[69]。好蟻性種は，寄主のアリに擦り付けたり，巣の材料と共生したり，アリの幼体（幼虫や蛹）を食べることでコロニーの臭いを得ることができる[84]。これらの機構は全て，クモの好蟻性種で見られる。これらの好蟻性種は寄主の炭化水素の化学的組成との正確な化学的一致を得る必要はないが，寄主による巣の認識と受容において生物学的に重要な鍵となる物質のみを1つ，または2つ必要とする[86]。

例えば，軍隊アリのL. distinguendaと一緒に見つかったタマゴグモ類のG. maschwitziは，寄主アリの化学的組成にも見られる化合物のみを含むクチクラ炭化水素の化学的組成を有するが，その組成は寄主の化学的組成に見られる化合物のすべてであるというわけではない [69]。これらのクモは，寄主の化学臭を取得するための適応として，寄主のクチクラを介して活発に脚を動かして働きアリの上を這う[68，69，78]。好蟻性クモの炭化水素の化学的組成は寄主のものと高度に一致する。しかし，コロニー特異的に一致するかどうかは明らかではなかった[69]。それにもかかわらず，異なるコロニー由来のL.dentendaのアリは，高レベルのコロニー間の侵略を示さなかった。したがって，好蟻性種の化学的組成には，これらのコロニー特異的な化合物が欠けているが，これは問題ではないかもしれないが，その種のゲシュタルト的な臭いとは一般的にほぼ一致する（すなわち，その臭いをアリおよび同種のメンバーとして同定する鍵となる化学物質をもつ）[68, 69]。研究はまた，G. maschwitziによって示されたphoresyが，労働寄生を介してクモが食物（アリの幼虫，蛹，または働きアリによって運ばれる昆虫）を獲得するための行動的なメカニズムとしても機能し得ることをも示した[68]。アリの背中に乗っているクモは，寄主の下アゴから直接食物を奪い取る。実際，これらのクモは自分自身で獲物を狩ることは観察されていない[67]ので，この労働寄生者の生活様式は，これらのアリとの共生生活に関連する極端な適応のもう一つの例かもしれない。

ハエトリグモ類のCosmophasis bitaeniata（Keyserling）は，ハキリアリのOecophylla smaragdina（Fabricius）のコロニーの中に住み，寄主アリの幼虫を食べる[72-75]。クモは多くの幼虫がいる古い巣の中や，周囲に発見されることが多い[72]。クモは，前脚を持つ働きアリの触覚と頭に触れ，働きアリが持ち歩いている幼虫を放すように働きアリを刺激する[72]。クモは，そうでなければ，働きアリとの直接接触を避ける[72,75]。クモは寄主の化学的擬態者である[73-76]。クモはアリの幼虫を処理して食べることでコロニー特異的な炭化水素の化学的組成を獲得することが示されている[74,76]。クモの炭化水素の化学的組成はコロニー特異的であるが，兵アリの化学的組成とは一致しない[75]。異なるコロニー由来の幼虫は，寄主から積極的な反応を引き出すことはない。したがって，働きアリよりむしろ幼虫の炭化水素の化学的組成をまねるクモは，自分の寄主だけでなく，近隣のコロニーの寄主によっても容易に受け入れられるかもしれない[76]。

ハキリアリのAtta sexdens（L.）の巣の中に生息するクモAttacobius attarumは，働きアリや有翅型アリの背中に乗る[78,82,87]。クモは，有翅型アリを介して新しいコロニーに分散する可能性がある[78,82,87]。Attacobius attarumは，G.maschwitziおよびC.beaeniataのように，労働寄生者である。クモはアリの幼虫と蛹に餌を与え，働きアリの下アゴから直接幼体を盗むことができる[82]。アリは，クモを触角で触れ，クモは歩脚でアリに「触肢で触れる」ことによって往復運動し，擬態的に触覚の合図を提供する可能性がある[82]。これらの労働寄生者に対する攻撃は報告されていない[82]。ヒメグモ類のクモであるEidmannella pallida（Emerton）（Eidmannella attaeとして発表）は，A. sexdensと一緒に生息しており，アリがゴミや死んだアリを蓄えるために使用する未使用の真菌類の部屋で発見された[78]。同様に，サラグモ類のM. pogonophilusは，クロナガアリP. badius（P. pogonophilus）の種子室および空き部屋に生息している[79,80]。これらのクモの好蟻性種は，巣の材料を介して受動的にコロニー臭を獲得する可能性がある。どちらも，片利共生者として，労働寄生者として，あるいは寄主，またはそれらの仲間の捕食者としては，報告されていない。したがって，受動的な一体化とコロニー臭気の獲得は，これらの共生体にとって，可能性が高い。

*3.5. 寄主の化学的手掛かりに従う能力.* Cosmophasis bitaeniataは，同巣種と異巣種間の兵アリを区別することができ，巣に閉じ込められたときに逃げようとする傾向が少ないことが示されており，これらの好蟻性種は化学的擬態者であるだけでなく，寄主によって提供される化学的合図をも解釈することができる[74]。データによると，寄主の化学的シグナルを解釈する能力が，アリコロニーに密接に一体化されたクモの好蟻性種細胞の一般的な特徴であり得ることが示唆される。M. pogonophilusとG. maschwitziに関する研究では，クモがアリに餌付けられた道しるべフェロモンに従うことができることが示された[67,68,79,80]。対照実験では，Witteらが，G. maschwitziは自然につけられた高濃度のアリの道しるべフェロモンに感受性があることを発見した[67]。寄主が新しい巣の場所に移住したとき，P. badiusの移動臭跡にM. pogonophilusを発見した[79,80]（図2（b））。

クモの好蟻性種は，新しいコロニーに分散する手段として，アリ道しるべフェロモンを使用することがある。所与の生息地では，たとえ寄主が一夫多妻制あるいは多巣性でもなくても，特定の寄主のすべてまたはほぼすべての巣の中にクモの好蟻性種を見出すことが珍しいことではない[68,79]。したがって，少なくともこれらの場合には，新しいコロニーへの分散が起こっているに違いない。特定の生息地（すなわち，掘削された12か所のうち10か所のコロニー）においてP. badiusのほぼすべてに近いコロニーに見出された，好蟻性クモであるM. pogonophilusの個体群構造を調べようと試みる研究が1つだけあった[79]。Pogonomyrmex badiusのコロニーは，少なくとも15年間生存することができる単一の受精された女王によって樹立される[89]。私は，クモの個体群はメタ個体群[90]だと考えられるかもしれないという仮説を立てた。その仮説とは，孤立性ディーム〔訳注：1つの個体群をなすメンデル集団〕，またはローカル個体群で構成されており，個体群間で世代間における移動率が非常に低く，結果として，集団内（すなわち，アリ巣内の好蟻性種）の個体間の遺伝的多様性が低く，遺伝的浮動のために集団間（すなわち，異なるコロニーで見られるクモの個体群間）でより高い遺伝的異質性が生じるというものである[79]。その代わりに，個体群内（コロニー内）の個々のクモの個体間の遺伝的多様性は，近隣のアリの個体群間の遺伝的多様性よりも大きいことがわかった。そのことは，クモは新しい巣にしばしば分散し，高い個体群内の差と低い個体群間の差を維持するのに十分である。[79]。道しるべフェロモン（自然に跡付けされたものと人工的に跡付けられたもの）を辿るクモの能力は確かではなかったが，私はさらに，道しるべフェロモンを追うことによって新しい巣を見つけることができたという仮説を立てた。彼らは寄主とともに新しい巣の場所に移住することが判明したため（上記参照），移住中に近隣のP. badiusのコロニーの餌食の道しるべへと「横道にそれる」可能性がある[79]。

*3.6. クモの好蟻性種のライフサイクル.* いかなるクモの好蟻性種のライフサイクルについてもほとんど知られていない。最も研究された種のひとつであっても，移住ルートや巣の中で幼体のクモは検知されていない[67，Volker Witte，個人的やり取り]。Masoncus pogonophilusは，巣の中に獲物を捕獲する巣を作り，メスは部屋の壁にある窪みに最大7個の卵を入れる小さな糸の卵嚢を置く[80]。ハエトリグモ類のC. bitaeniataはまた，O. smaragdinaの巣の部屋の中にその卵嚢を預ける[72]。腹部に大きな卵1個と小さな卵5個を持つG. maschwitziのメスが採集された[67]。M. pogonophilusとC. bitaeniataの両方とも，メスに偏った性比をもつ[72，80]。

*3.7. 将来の方向性.* クモの好蟻性種の基本的な生物学を理解するためには，さらに多くの研究が必要である。

（i）クモの好蟻性種と寄主アリとはどの程度緊密に一体化されているか？

（ii）これらのクモはどのようにしてアリのコロニー内で繁殖するのか，あるいは繁殖は巣の外で起こるのか？

（iii）彼らは他の巣のコロニーに移るためにどのようにして分散するのか？

（iv）クモの好蟻性種では，化学的一体化は一般的な現象なのか？

（v）いかなるクモの共生者でも，寄主をなだめる，あるいは擬態するために作用する化学物質を生合成できるのか？

（vi）クモの好蟻性種は，一般的に彼らの寄主の化学的シグナルを遮断することができるのか？

（vii）共生者と寄主との間には，共進化の関係性の証拠があるのか？

（viii）クモの好蟻性種はコロニーとどれくらい密接に関連しているか，これらの関連性のパターンは，いくつかのクモ種において見られるメスに偏った性比を説明するのか？

**4.クモのアリ食**

*4.1. 種の記録.* 一般的にクモは他の節足動物の捕食者と同様に，アリの餌食を避ける。しかし，100種類以上のクモの食餌の一部として，アリが報告されている（表1）。クモの好蟻性種の化石の証拠は3000-5000万年前のバルト海沿岸の琥珀の標本にまでさかのぼり，１つは餌として捕食されたアリがついたクモの糸のインクルージョンを含んでいるものであり，そしてもう一つはその鋏角にアリをはさんだクモを表すものである[91]。アリ食のクモは，広食性から狭食性の捕食者まで連続して存在する[92]。

Huseynovらは，5種類のクモのアリ食いを提案している[92]：（1）アリを受け入れないもの（クモ種の大部分）。 （2）アリを餌食にするが，他の獲物を好む，嫌々受け入れるもの。 （3）アリと他の獲物に対し無差別に餌として捕食する，同程度受け入れるもの。 （4）他の獲物よりもアリを好む通性のアリ選好者。 （5）アリのみを食べる義務的なアリ選好者（厳しく食べ物が奪われない限り）。表2において，文献に記載されているさまざまなクモのアリ食いは，それらの生物学に関する情報に基づいて，以下，（R）嫌々受け入れ，（I）無差別受け入れ，（F）通性のアリ選好者，または（O）義務的アリ選好者，に分類され，記載されている。特定の種がアリを食べるがクモの捕食行動あるいは餌食の好みについて他の情報を提供していないことのみを，研究者が文献に記載した場合，その種は不明（Unk）として分類されている。しかし，これらのUnkのクモは，食事においてアリの嫌々な，または無差別的な受け入れのいずれかになる可能性が高い。クモのアリ食いの捕食生物学的な詳細も，表に含まれている。

*4.2. アリ食いの進化的コストとベネフィット.*クモのアリ食いは危険度の高い捕食戦略である。アリ食いのリスクには，獲物による攻撃，危険な獲物に接近して生息すること，交配時に攻撃されること，巣を作ることや産卵がアリの巣の近くで起こる場合に餌食が攻撃し，卵を破壊することが含まれる[58,143,175]。しかし，アリの防御と攻撃に打ち勝つための戦略を進化させるクモは，ほぼ無制限の食糧資源に対する競争には比較的ほとんど直面しない（図3（a））。

1つの研究が実証したことは，アリ食いクモが実際に自らの獲物からの攻撃に対する保護を受けることができるということである。すなわち，クモ食い，好蟻性，アリ擬態，およびアリと非共生性のハエトリグモがアリに捕獲されたとき，クモ食いクモはアリ擬態および好蟻性種に次いで最も高い生存率を示した。このことが示すのは，アリとの共生が，これらのクモへの攻撃をほとんど示さないようにアリにシグナルを伝えているかもしれないということである[176]。このように，アリ食いのクモは，特殊な食餌によって栄養豊富で無制限の食糧を得るだけでなく，好蟻性およびアリ擬態のようなクモと同じように，アリからの保護も得ているだろう。

クモのアリ食いがアリの化学擬態であることは示唆されていないが，クモの好蟻性で実証されているように，特定の種のアリ食いは，潜在的な獲物をなだめる化学物質を放出しているか，アリによって放出された化学的手がかりを「読みとる」ことはできるかもしれないことは，いくつかの証拠から確かである。例えば，Lubinは，カニグモ類のTmarus stoltzmanni Keyserlingは，アリの化学的または触覚的な手がかりを検出するために，その第1歩脚および第2歩脚の対を使用するかもしれないと示唆した[148]。Habronestes bradleyi（OP-Cambridge）（ホウシグモ科）は，捕食のときに前足を振り回し，脚が切断されると，クモが餌食のアリを見つけるのが難しくなるため，クモの前脚にはアリからの化学的な手がかりを検知していることが示唆される。[152,153]。これらのクモがアリによって放出された化学的な手がかりを検知すると，獲物の捕獲姿勢および行動をとる[153]。ホウシグモ属のホウシグモは，第1歩脚の背側末梢先端に大きな脚と呼ばれる構造を有する（図3（b））。器官はクチクラ[171]の下に分泌細胞を持つ特殊な剛毛に囲まれた細孔からなる。大きな脚は，クモが捕食する（剛毛は分泌物の分散を促進するかもしれない）アリをいくぶん食い止める化学物質を放出するかもしれないという仮説が立てられている[171]。Zodarion rubidum Simon（およびその属のその他の種）は，周囲に移動しながら前方の脚を動かしていて，アリ擬態の触覚擬態に似せている。クモは，おそらく（おそらく大きな脚を介した）脚を使って，クモが遭遇するかもしれないアリおよび同種についての手がかりを検知するように見える[166]。PekárとJiroš[177]による最近の研究では，1種のアリ食いであるZodarion alacre（Simon）を含む様々な種のアリ擬態者が，アリの化学的擬態者でもあるかどうかをテストした。彼らは，クモとアリの化学的組成にほとんど重複がないことを発見した。アリ食いについては化学的組成の弱い類似性しか見られなかった。著者らは，ホウシグモの大きな脚が類似性の原因となる化合物の合成に使用される可能性があるとの仮説を立てた。

最も特殊化した（狭食性の）アリ食いを含む科はホウシグモ科である（表2）。この科の相似形態の代表的な種であるLachesana insensibilisJocquéとPax islamita（Simon）は多食であるが，アリを食べ，他の獲物とは異なるやり方でアリを狩る[155]。このように，ホウシグモにおけるこれらの相似形態代表種は，アリの捕食に対する行動的前適応を有する[155]。 Pekárの仮説では，Zodariidae内では，義務的なアリ食いは誘導された行動であると仮定した。それは，より最近の分類群にのみ見られるためである。この科の原始的な代表種は多食性のようである[98]。

表2：クモのアリ食。 \*カテゴリー（本文で定義）にはR：嫌々アリ食; I：無差別受け入れ； F：通性的アリ捕食者；O：義務的なアリ捕食者；Unk：文献中に示されている生物学に関する情報から決定できない（これらはRまたはIアリ食である可能性が高い）。クモの分類法はPlatnick [63]による；アリの分類法はhttp://antbase.org/による。

（紙幅のため省略）



図3：クモのアリ食い（a）Zodarion rubidum Simonはアリを食べる。（b）Z. rubidum上の大きな脚。 大きな脚の2つの専門化した剛毛間のキチンにおける孔開口部に注目。スケールバー（a）= 1mm，スケールバー（b）=10μm。クモの写真は著者，大きな脚のSEM写真はCatherine Tuellの許可により使用。

*4.3. クモのアリ食いの特殊なハンティング行動.* クモ食に消極的または無関心な大部分の種は，食餌中のアリを受け入れはするが，典型的にはこれらの潜在的に危険な捕食者のための特殊な捕食行動を示さない。一方，通性および義務的なアリ食いの大半は，彼らへの最小限のリスクでアリを抑える特殊なハンティング戦略を進化させた。「*捕食者が危険な獲物に対して用いるための獲物特異的捕獲行動を進化させるとき，これらの危険な獲物に対する別個の好みを進化させる傾向がある*」と指摘されている[114，178]。危険ではあるが豊富かつ/または高品質の獲物を捕食することは，捕食行動において行動的可塑性を選択するようである[105]。このような行動的柔軟性や，獲物の性格や状況に応じて異なる捕食戦略を用いることは，アリ食いのクモとクモ食のクモの両方に共通する[11,105,179]。

多くのアリ食いのクモ，特に通性または義務的な捕食者は，アリのコロニーに近接して生息し，しばしば巣の入り口や餌を食べる巣の上に造網したり，巣の近くに隠れ家を構築する[44,93,122,124,126,127,130,131,134,136-138,140,​​143,147,158,160,161,180]。獲物に近接して生息することに加え，これらのクモはまた，危険な獲物を狩っている狭食性の捕食者のために予測されるような，特別な捕食行動を示す。造網性アリ食い（主にヒメグモ科，表2を参照）は，しばしば足場まで粘球糸を張ったアリの道しるべ跡を越える網を直接的につくる。アリが粘着性の線に接触すると，アリは空気中に，そしてクモが待つ網の地上部分に捕まえられる[4,93,124,127,136-138,140]。その後，クモは典型的には1回以上アリに噛み付き，そのたびにアリが麻痺または瀕死になるまで退く[93,130,131]。その後，クモは，典型的には餌を捕食するために孤立的な隠れ家にアリを運ぶか，または列に落とすことさえあり得る（93,124,130,131,136-138）（おそらく，捕獲されたアリによって放出された警報フェロモンに引き付けられるかもしれない働きアリからの検知を避けるため）。アリでない獲物を捕まえるときは，ヒメグモ類および他の造網性クモは，典型的には獲物に噛み付いた後に退くことはなく，麻痺した獲物を網の異なる部分に運んでも運ばなくてもよい。

ホウシグモ類やハエトリグモ類（アリ食種の数が多い他の科）などの造網性でないクモは，アリを攻撃するときに同様の特殊な捕食行動を示す。例えば，ホウシグモ類は，典型的には，アリの後部から迅速に攻撃し，脚を刺し，後退し，アリが麻痺するまでこの連続を何度か繰り返すことがある。その後，クモは瀕死のアリを持ち上げ，捕食するために離れた場所に運ぶ（表2および[98,158,162,167,168]）。麻痺したアリは，ホウシグモ類をアリの攻撃から保護するための盾および囮として用いられることが示唆されている。麻痺したアリは，通過する好奇心旺盛な働きアリにフェロモンの手掛かりを与え，触覚的な手がかりも与えることができるかもしれない[163,166,167]。追加的な触覚的な手がかりがホウシグモ類によって与えられており，それは触覚のように体の前に第1歩脚を保持させ波打たせる[163]。カニグモのAphantochilus rogersi O. P.-Cambridge（Thomisidae）はまた，麻痺したアリを盾として使用し，おそらく自身をアリの攻撃から保護している[142,143]。

数多くのハエトリグモは，餌食に対してジャンプするのではなく突進し，すぐに噛みつき，解放し，再び噛み付き，それぞれの回で退く。たとえ非アリ食いのアリを食べるハエトリグモでさえ，突進によってアリを狩る。これは，アリでない餌食に示されている通常のそっと忍び寄ることや跳ね行動とはまったく異なる。アリ食いのハエトリグモ類は，アリへの接近にははるかに注意深く，獲物に噛みつく場所でもはるかに慎重である。一部はほぼ常にアリの前に位置し，腹柄節または胸郭を噛む[92,105,106,108,109,114]。別のものはほとんど常に後部からアリを攻撃し，膨腹部（付属肢ではない）に突進しているが，常に持ち去る前にアリが静止するまで退いて待っている[99,106,109,110]。多くのハエトリグモ類はアリの下アゴから離れ，アリを攻撃するときに前足を地面から引き離している[108,113]。ハエトリグモは，アリでない獲物を狩るとき，これらの行動を示さない。ハエトリグモのZenodorus durvillei（Walckenaer），Z. metallescens（L. Koch），およびZ. orbiculatus（Keyserling）は，すべて他のクモの網に捕獲されたアリを捕食する通性アリ食いであるが，これらの獲物を捕獲する安全な方法がある場合に限ってのことである[106]。Zenodorusのこれらの種は，捕獲されたアリへのデトリタスの列を横切って歩くか，アリの上で逆さまにぶら下がってさえいるか，網で捕獲された獲物に突進するだろう[106]。いくつかのクモのアリ食い，特にCallilepis nocturna（L）（Gnaphosidae），およびOecobius（Oecobiidae）の種は，ほとんどすべての他の種のアリ食いに見られるように，ハンティングし，退き，待っているときに，アリの触覚を目標にしている[96,97,100]。

*4.4. アリ食と狭食性食餌の栄養価.* 最近，少なくともいくつかの義務的なアリ食いは，アリに乏しい食生活では生き残れないことが実証された；アリ以外の獲物を狩るものよりもいくらかのアリ食いには，むしろ飢えるものもいる[173]。したがって，義務的アリ食いは，行動上の制限（すなわち，クモはアリ以外の獲物を狩ることに消極的である）および栄養上の制限（すなわち，アリ以外の餌は生存に必要な栄養素を提供しない）の両方を示す[173]。実際，生き残るのに必要な栄養素を得るために，これらのクモはアリの餌食の体の特定の部分を選択的に摂取し，これが示すことは「専門的捕食者は，異なる餌の体の部位の選択的摂取による栄養摂取量のバランスをとるための行動戦略を使用できる。」ということである[174]。これらの著者は，例えば，Zodarion rubidumが，脂質がより高いが，ギ酸のような毒素を含む可能性のある膨腹部よりも，タンパク質が豊富なアリの体の前部を優先的に摂取したことを見出した。これらの義務的なアリ食いは，主に1つまたは2つのタイプの好ましい獲物を主に食べることによって，その専門化をさらに進めることができる。Zodarion rubidumが，脂質がより高いが，ギ酸のような毒素を含む可能性のある膨腹部よりも，タンパク質が豊富なアリの体の前部を優先的に摂取したことを見出した。これらの義務的なアリ食いは，主に1つまたは2つのタイプの好ましい獲物を主に食べることによって，その専門化をさらに進めることができる。例えば，ホウシグモ類は，フタフシアリよりはむしろトビイロケアリのような，アリの特定のグループに対してより効果的な毒液を有する[151,157,170]。Zodarion germanicum（C. L. Koch）は，成長および生存の点で，フタフシアリに限定された食餌よりも好ましいトビイロケアリを含む食餌に，よりよい反応を示す[172]。

**5. 考察**

クモのアリ擬態についての研究は，これらのクモがベイツ型擬態であり，擬態がそれらの生存に強い適応性のベネフィットを与えることを明白に示している。いくつかの研究では，多型的で不完全な擬態がどのように，そしてなぜ進化したのかも試験されている。アリ擬態したクモについての今後の研究は，コスト，トレードオフ，アリへの近い形態的（そして行動的）類似性の進化への固有の制約に，焦点を当てるべきである。これらの要素は，類似性の正確さに重大な影響を与える可能性がある。このタイプの擬態類似性に関連する選択者を同定することも重要である。なぜなら選択者の特徴（例えば，選択者の視力および複数の演じ手が一連の流れに存在するかどうか）は，多型および不完全な擬態の現象を説明するかもしれないからである。

クモの好蟻性種の研究は，最初の総説以来，長年にわたり，広範ではなかった。それにもかかわらず，特にGamasomorpha maschwitziやCosmophasis bitaeniata種について行われた研究は魅力的であり，これらの共生クモの生物学は，寄主アリの生活様式や生物学と密接に関連していることを実証している。私の以前の総説[5]と表1から，より多くの種の好蟻性種のクモが研究され，その生物学の詳細が調査されていることは明らかである。クモの好蟻性種のセクションで，私が示唆したのは，次のような将来の方向性である；コロニーにおける一体化にはどのような適応が関係しているのか？好蟻性種はどのようにして近隣のコロニーに分散するのか？すべてのクモの好蟻性種はコロニーの臭いを擬態するのか？好蟻性種は寄主によって放出された化学的手がかりをどの程度まで解釈できるのか？クモの好蟻性種の個体群構造は何か（すなわち，相互関係の親密なものからなる単一の巣内のクモ個体群なのか）？

私はまた，クモのアリ食いについて知られていることの概要を提供し，文献からのクモのアリ食いのすべての記録（私が望む）を網羅した一覧表を提示する。これらの専門捕食者に関する最近の研究は，この狭食者の食べ物の進化的コストおよびベネフィットを明らかにした。また，このような危険な獲物に特化したクモの進化をもたらした，普通でない形態学的および行動的適応を強調してきた。

クモとアリは，所与のアリのテリトリーの攻撃性と，クモの孤立的なライフスタイルを，共同で進化させるパートナーではないように思われるが，何百ものクモの種がアリと密接な関係を築いてきたことは明らかである。本論文に含まれているクモのアリ擬態種，好蟻性種，およびアリ食種に関する情報は，1997年の総説[5]に示されている情報を補足するものである。本論文は，アリ食いクモについての広範な研究の初めての包括的な要約を含む。さらに，1997年以来実践されてきた研究の概要を示し，さまざまなクモ-アリ共生の進化的コストとベネフィットを検討している。私の主な目標の1つは，これらの魅力的な節足動物の関係についての研究の，新しい，あるいは拡大された道筋のためのアイデアを提供することだった。

**謝辞**

この論文の引用を追跡する彼女の特別な努力と才能のために，Kathy Hondaに心から感謝します。この論文は彼女の助けなしには可能ではなかったでしょう。Julie Whitman-Zaiと2人の匿名の査読者が論文を改善するための有益な提案をしてくれたことにも感謝しています。

**参考文献**

[1] R. F. Foelix, Biology of Spiders, Oxford University Press, 3rd edition, 2010.

[2] B.H¨olldobler and E. O.Wilson, The Ants, HarvardUniversity Press, Cambridge, Mass, USA, 1990.

[3] J. D. McIver and G. Stonedahl, “Myrmecomorphy: morphological and behavioral mimicry of ants,” Annual Review of Entomology, vol. 38, pp. 351–379, 1993.

[4] M. A. Elgar, “Inter-specific associations involving spiders: kleptoparasitism, mimicry and mutualism,” Memoirs. Queensland Museum, vol. 33, no. 2, pp. 411–430, 1993.

[5] P. E. Cushing, “Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: a review,” Florida Entomologist, vol. 80, no. 2, pp. 165–193, 1997.

[6] J. Reiskind, “Morphological adaptation for ant-mimicry in spiders,” in Proceedings of the 5th International Congress of Arachnology, vol. 1971, pp. 221–226, Brno, Czech Republic, 1972.

[7] J. Reiskind, “Ant-mimicry in Panamanian clubionid and salticid spiders (Araneae: Clubionidae, Salticidae),” Biotropica, vol. 9, no. 1, pp. 1–8, 1977.

[8] S. P. Benjamin, “Taxonomic revision and phylogenetic hypothesis for the jumping spider subfamily Ballinae (Araneae, Salticidae),” Zoological Journal of the Linnean Society, vol. 142, no. 1, pp. 1–82, 2004.

[9] F. S. Ceccarelli, “New species of ant-mimicking jumping spiders of the genus Myrmarachne MacLeay, 1839 (Araneae: Salticidae) from north Queensland, Australia,” Australian Journal of Entomology, vol. 49, pp. 245–255, 2010.

[10] R. R. Jackson and M. B.Willey, “The comparative study of the predatory behaviour of Myrmarachne, ant-like jumping spiders (Araneae: Salticidae),” Zoological Journal of the Linnean Society, vol. 110, no. 1, pp. 77–102, 1994.

[11] R. R. Jackson and S. D. Pollard, “Predatory behavior of jumping spiders,” Annual Review of Entomology, vol. 41, pp. 287–308, 1996.

[12] X. J. Nelson and R. R. Jackson, “Compound mimicry and trading predators by the males of sexually dimorphic Batesian mimics,” Proceedings of the Royal Society B, vol. 273, no. 1584, pp. 367–372, 2006.

[13] C. L. Deeleman-Reinhold, “A new spider genus from Thailand with a unique ant mimicking device,” The Natural History Bulletin of the Siam Society, vol. 40, no. 2, pp. 167–184, 1993.

[14] W. Dittrich, F. Gilbert, P. Green, P. Mcgregor, and D. Grewcock, “Imperfect mimicry: a pigeon’s perspective,” Proceedings of the Royal Society B, vol. 251, pp. 195–200, 1993.

[15] R. A. Johnstone, “The evolution of inaccurate mimics,” Nature, vol. 418, pp. 524–526, 2002.

[16] A. Collart, “Quelques notes sur les Myrmarachne araign´ees oecophylliformes,” Bulletin du Cercle Zoologique Congolais, vol. 5, pp. 117–118, 1929.

[17] A. Collart, “Quelques observations sur une ara´ıgn´ee m´ımetique,” Revue de Zoologie et de Botanique Africaines, vol. 18, pp. 147–161, 1929.

[18] A. Collart, “Notes Compl´ementares sur Myrmarachne foenisex Simon ara´ıgn´ee myrm´ecomorphe du Congo Belge,” Bulletin du Mus´ee Royal d’Histoire Naturelle de Belgique, vol. 17, pp. 1–11, 1941.

[19] R.M. Borges, S. Ahmed, and C. V. Prabhu, “Male ant-mimicking salticid spiders discriminate between retreat silks of sympatric females: implications for pre-mating reproductive isolation,” Journal of Insect Behavior, vol. 20, no. 4, pp. 389–402, 2007.

[20] X. J. Nelson, “Visual cues used by ant-like jumping spiders to distinguish conspecifics fromtheir models,” Journal of Arachnology, vol. 38, no. 1, pp. 27–34, 2010.

[21] M. G. Rix, “A new genus and species of ant-mimicking jumping spider (Araneae: Salticidae) from Southeast Queensland, with notes on its biology,” Memoirs of the Queensland Museum, vol. 43, no. 2, pp. 827–832, 1999.

[22] F. S. Ceccarelli, “Behavioral mimicry inMyrmarachne species (Araneae, Salticidae) from North Queensland, Australia,” Journal of Arachnology, vol. 36, no. 2, pp. 344–351, 2008.

[23] R. R. Jackson, “The biology of ant-like jumping spiders (Araneae, Salticidae): prey and predatory behaviour of Myrmarachne with particular attention to M. lupata from Queensland,” Zoological Journal of the Linnean Society, vol. 88, no. 2, pp. 179–190, 1986.

[24] R. R. Jackson, X. J. Nelson, and K. Salm, “The natural history of Myrmarachne melanotarsa , a social ant-mimicking jumping spider,” New Zealand Journal of Zoology, vol. 35, no. 3, pp. 225–235, 2008.

[25] W. Engelhardt, “Gestalt und Lebensweise der ”Ameisenspinne” Synageles venator (Lucas) Zugleich ein Beitrag zur Ameisenmimikryforschung,” Zoologischer Anzeiger, vol. 185, no. 5-6, pp. 317–334, 1970.

[26] B. Cutler, “Reduced predation on the antlike jumping spider Synageles occidentalis (Araneae: Salticidae),” Journal of Insect Behavior, vol. 4, no. 3, pp. 401–407, 1991.

[27] X. J. Nelson and R. R. Jackson, “Vision-based innate aversion to ants and ant mimics,” Behavioral Ecology, vol. 17, no. 4, pp. 676–681, 2006.

[28] X. J. Nelson, R. R. Jackson, D. Li, A. T. Barrion, and G. B. Edwards, “Innate aversion to ants (Hymenoptera: Formicidae) and ant mimics: experimental findings from mantises (Mantodea),” Biological Journal of the Linnean Society, vol. 88, no. 1, pp. 23–32, 2006.

[29] X. J. Nelson and R. R. Jackson, “Collective Batesian mimicry of ant groups by aggregating spiders,” Animal Behaviour, vol. 78, pp. 123–129, 2009.

[30] J.-N. Huang, R.-C. Cheng, D. Li, and I.-M. Tso, “Salticid predation as one potential driving force of ant mimicry in jumping spiders,” Proceedings of the Royal Society B, vol. 278, pp. 1356–1364, 2011.

[31] C. A. Durkee, M. R. Weiss, and D. B. Uma, “Ant mimicry lessens predation on a North American jumping spider by larger salticid spiders,” Environmental Entomology, vol. 40, no. 5, pp. 1223–1231, 2011.

[32] X. J. Nelson, “A predator’s perspective of the accuracy of ant mimicry in spiders,” Psyche, vol. 2012, Article ID 168549, 5 pages, 2012.

[33] M. Edmunds, “Do Malaysian Myrmarachne associate with particular species of ant?” Biological Journal of the Linnean Society, vol. 88, no. 4, pp. 645–653, 2006.

[34] O. H. Holen and R. A. Johnstone, “The evolution of mimicry under constraints,” American Naturalist, vol. 164, no. 5, pp. 598–613, 2004.

[35] O. H. Holen and R. A. Johnstone, “Context-dependent discrimination and the evolution of mimicry,” American Naturalist, vol. 167, no. 3, pp. 377–389, 2006.

[36] X. J.Nelson, R. R. Jackson, G. B. Edwards, and A. T. Barrion, “Living with the enemy: jumping spiders that mimic weaver ants,” Journal of Arachnology, vol. 33, no. 3, pp. 813–819, 2005.

[37] F. Gilbert, “The evolution of imperfect mimicry,” in Insect Evolutionary Ecology, M. D. E. Fellowes, G. J. Holloway, and J. Rolff, Eds., pp. 231–288, CABI, Wallingford, Wash, USA,

2005.

[38] G. B. Edwards and S. P. Benjamin, “A first look at the phylogeny of the Myrmarachninae, with rediscovery and redescription of the type species of Myrmarachne (Araneae: Salticidae),” Zootaxa, vol. 2309, pp. 1–29, 2009.

[39] D. W. Kikuchi and D. W. Pfennig, “High-model abundance may permit the gradual evolution of Batesian mimicry: an experimental test,” Proceedings of the Royal Society B, vol. 277, pp. 1041–1048, 2010.

[40] S. Pek´ar and M. Jarab, “Assessment of color and behavioral resemblance to models by inaccurate myrmecomorphic spiders (Araneae),” Invertebrate Biology, vol. 130, no. 1, pp. 83–90, 2011.

[41] M. Edmunds, “Does mimicry of ants reduce predation by wasps on salticid spiders?” Memoirs - Queensland Museum, vol. 33, no. 2, pp. 507–512, 1993.

[42] R. Jocqu´e, “The prey of the mud-dauber wasp, Scelephron spirifex (Linneaeus), in Central Africa,” Newsletter of the British Arachnological Society, vol. 51, p. 7, 1988.

[43] F. S. Ceccarelli and R. H. Crozier, “Dynamics of the evolution of Batesian mimicry: molecular phylogenetic analysis of antmimicking Myrmarachne (Araneae: Salticidae) species and their ant models,” Journal of Evolutionary Biology, vol. 20, no. 1, pp. 286–295, 2007.

[44] X. J. Nelson, “Polymorphism in an ant mimicking jumping spider,” Journal of Arachnology, vol. 38, no. 1, pp. 139–141, 2010.

[45] W. Fannes and R. Jocqu´e, “Ultrastructure of Antoonops, a new ant-mimicking genus of afrotropical Oonopidae (Araneae) with complex internal genitalia,” American Museum Novitates, vol. 3614, pp. 1–30, 2008.

[46] M. Joron, “Polymorphic mimicry, microhabitat use, and sexspecific behaviour,” Journal of Evolutionary Biology, vol. 18, pp. 547–556, 2005.

[47] M. P. Speed and G. D. Ruxton, “Imperfect Batesian mimicry and the conspicuousness costs of mimetic resemblance,” American Naturalist, vol. 176, no. 1, pp. E1–E14, 2010.

[48] T. N. Sherratt, “The evolution of imperfect mimicry,” Behavioral Ecology, vol. 13, no. 6, pp. 821–826, 2002. [49] M. Edmunds, “Why are there good and poor mimics?” Biological Journal of the Linnean Society, vol. 70, no. 3, pp. 459–466, 2000.

[50] C. J. Duncan and P. M. Sheppard, “Sensory discrimination and its role in the evolution of Batesian mimicry,” Behaviour, vol. 24, no. 3, pp. 269–282, 1965.

[51] J. Mappes and R. V. Alatalo, “Batesian mimicry and signal accuracy,” Evolution, vol. 51, no. 6, pp. 2050–2053, 1997.

[52] S. Pek´ar, M. Jarab, L. Fromhage, and M. E. Herberstein, “Is the evolution of inaccurate mimicry a result of selection by a suite of predators? A case study using myrmecomorphic spiders,” American Naturalist, vol. 178, no. 1, pp. 124–134, 2011.

[53] X. J. Nelson, D. Li, and R. R. Jackson, “Out of the frying pan and into the fire: a novel trade-off for Batesianmimics,” Ethology, vol. 112, no. 3, pp. 270–277, 2006.

[54] X. J. Nelson, R. R. Jackson, and D. Li, “Conditional use of honest signaling by a Batesian mimic,” Behavioral Ecology, vol. 17, no. 4, pp. 575–580, 2006.

[55] S. Pek´ar and M. Jarab, “Life-history constraints in inaccurate Batesian myrmecomorphic spiders (Araneae: Corinnidae, Gnaphosidae),” European Journal of Entomology, vol. 108, no. 2, pp. 255–260, 2011.

[56] W. S. Bristowe, The Comity of Spiders I, Ray Society, London, UK, 1939.

[57] W. S. Bristowe, The Comity of Spiders II, Ray Society, London, UK, 1941.

[58] M. Edmunds, “On the association between Myrmarachne spp. (Salticidae) and ants,” Bulletin of the British Arachnological Society, vol. 4, pp. 149–160, 1978.

[59] F. R. Wanless, “A revision of the spider genera Belippo and Myrmarachne (Araneae: Salticidae) in the Ethiopian region,” Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoological Series, vol. 33, pp. 1–139, 1978.

[60] B. L. Bradoo, “A new ant-like spider of the genus Myrmarachne (Salticidae) from India,” Current Science, vol. 49, no. 10, pp. 387–388, 1980.

[61] J.-L. Boev´e, “Association of some spiders with ants,” Revue Suisse de Zoologie, vol. 99, pp. 81–85, 1992.

[62] H. Donisthorpe, The Guests of British Ants, Their Habits and Life Histories, Routledge and Sons, London, UK, 1927.

[63] N. Platnick, “The world spider catalog, version 12.0,” American Museum of Natural History, http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog.

[64] K. Thaler, A. Kofler, and E. Meyer, “Fragmenta faunistica Tirolensia–IX,” Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck, vol. 77, pp. 225–243, 1990.

[65] J. Wunderlich, “Beschreibung bisher unbekannter Spinnenarten und Gattungen aus Malaysia und Indonesien (Arachnida: Araneae: Oonopidae, Tetrablemidae, Telemidae und Dictynidae),” Beitraege zur Araneologie, vol. 4, pp. 559–580, 1994.

[66] L. Fage, “Quelques Arachnides provenant de fourmili`eres ou de termiti`eres du Costa Rica,” Bulletin Museum National d’Histoire Naturelle, vol. 4, pp. 369–376, 1938.

[67] V.Witte, H. H¨anel, A.Weissflog, H. Rosli, and U.Maschwitz, “Social integration of the myrmecophilic spider Gamasomorpha maschwitzi (Araneae: Oonopidae) in colonies of the South East Asian army ant, Leptogenys distinguenda (Formicidae: Ponerinae),” Sociobiology, vol. 34, pp. 145–159, 1999.

[68] V.Witte, A. Leing¨artner, L. Sabab, R. Hashim, and S. Foitzik, “Symbiont microcosm in an ant society and the diversity of interspecific interactions,” Animal Behaviour, vol. 76, pp. 1477–1486, 2008.

[69] V. Witte, S. Foitzik, R. Hashim, U. Maschwitz, and S. Schulz, “Fine tuning of social integration by two myrmecophiles of the ponerine army ant, Leptogenys distinguenda,” Journal of Chemical Ecology, vol. 35, no. 3, pp. 355–367, 2009.

[70] M. Birab´en, “Nuevas ”Gamasomorphinae” de la Argentina,” Notas del Museo, Universidad Nacional de Eva Per´on, vol. 17, no. 152, pp. 181–212, 1954.

[71] B. Gray, “Notes on the biology of the ant species Myrmecia dispar (Clark) (Hymenoptera: Formicidæ),” Insectes Sociaux, vol. 18, no. 2, pp. 71–109, 1971.

[72] R. A. Allan and M. A. Elgar, “Exploitation of the green tree ant, Oecophylla smaragdina, by the salticid spider Cosmophasis bitaeniata,” Australian Journal of Zoology, vol. 49, no. 2, pp. 129–137, 2001.

[73] R. A. Allan, R. J. Capon, W. V. Brown, and M. A. Elgar, “Mimicry of host cuticular hydrocarbons by salticid spider Cosmophasis bitaeniata that preys on larvae of tree ants Oecophylla smaragdina,” Journal of Chemical Ecology, vol. 28, no. 4, pp. 835–848, 2002.

[74] M. A. Elgar and R. A. Allan, “Predatory spider mimics acquire colony-specific cuticular hydrocarbons from their ant model prey,” Naturwissenschaften, vol. 91, no. 3, pp. 143–147, 2004.

[75] M. A. Elgar and R. A. Allan, “Chemical mimicry of the ant Oecophylla smaragdina by the myrmecophilous spider Cosmophasis bitaeniata is it colony-specific?” Journal of Ethology, vol. 24, no. 3, pp. 239–246, 2006.

[76] R. H. Crozier, P. S. Newey, E. A. Schl¨uns, and S. K. A. Robson, “A masterpiece of evolution—Oecophylla weaver ants (Hymenoptera: Formicidae),” Myrmecological News, vol. 13, pp. 57–71, 2010.

[77] X. J. Nelson and R. R. Jackson, “The influence of ants on themating strategy of amyrmecophilic jumping spider (Araneae, Salticidae),” Journal of Natural History, vol. 43, no. 11-12, pp. 713–735, 2009.

[78] C. F. Roewer, “Zwei myrmecophile Spinnen-Arten Brasiliens,” Ver¨offentlichungen Deutschen Kolon, UeberseeMuseum, Bremen, vol. 1, pp. 193–197, 1935.

[79] P. E. Cushing, “Population structure of the ant nest symbiont Masoncus pogonophilus (Araneae: Linyphiidae),” Annals of the Entomological Society of America, vol. 91, no. 5, pp. 626–631, 1998.

[80] P. E. Cushing, “Description of the spider Masoncus pogonophilus (Araneae, Linyphiidae), a harvester ant myrmecophile,” Journal of Arachnology, vol. 23, pp. 55–59, 1995.

[81] S. D. Porter, “Masoncus spider: a miniature predator of Collembola in harvester ant colonies,” Psyche, vol. 92, no. 1, pp. 145–150, 1985.

[82] M. Erthal Jr. and A. Tonhasca Jr., “Attacobius attarum spiders (Corinnidae):myrmecophilous predators of immature forms of the leaf-cutting ant Atta sexdens (Formicidae),” Biotropica, vol. 33, no. 2, pp. 374–376, 2001.

[83] J. A. Thomas, K. Sch¨onrogge, and G. W. Elmes, “17. Specializations and host associations of social parasites of ants,” in Insect Evolutionary Ecology, M. D. E. Fellowes,G. J.Holloway, and J. Rolff, Eds., pp. 479–518, Royal Entomological Society, CABI Publishing, UK, 2005.

[84] A. Lenoir, P. D’Ettorre, C. Errard, and A. Hefetz, “Chemical ecology and social parasitism in ants,” Annual Review of Entomology, vol. 46, pp. 573–599, 2001.

[85] R. W. Howard, R. D. Akre, and W. B. Garnett, “Chemical mimicry of an obligate predator of carpenter ants (Hymenoptera: Formicidae),” Annals of the Entomological Society of America, vol. 83, pp. 607–616, 1990.

[86] K. Dettner and C. Liepert, “Chemical mimicry and camouflage,” Annual Review of Entomology, vol. 39, pp. 129–154, 1994.

[87] N. I. Platnick and R. L. C. Baptista, “On the spider genus Attacobius (Araneae, Dionycha),” American Museum Novitates, vol. 3120, pp. 1–9, 1995.

[88] A. C. Cole Jr., Pogonomyrmex harvester ants: a study of the Genus in North America, The University of Tennessee Press, Knoxville, Tenn, USA, 1968.

[89] J. B. Gentry, “Response to predation by colonies of the Florida harvester ant, Pogonomyrmex badius,” Ecology, vol. 55, pp. 1328–1338, 1974.

[90] J. Antonovics, “Ecological genetics of metapopulations: the Silene-Ustilago plant-pathogen system,” in Ecological Genetics, L. A. Real, Ed., pp. 3–17, Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1994.

[91] J. Wunderlich, “Ober ”Ameisenspinnen” in Mitteleuropa (Arachnida: Araneae),” Beitrage Araneologie, vol. 4, pp. 447–470, 1994.

[92] E. F. Huseynov, R. R. Jackson, and F. R. Cross, “The meaning of predatory specialization as illustrated by Aelurillus m-nigrum, an ant-eating jumping spider (Araneae: Salticidae) from Azerbaijan,” Behavioural Processes, vol. 77, no. 3, pp. 389–399, 2008.

[93] W. P.MacKay, “The effect of predation of western widow spiders (Araneae: Theridiidae) on harvester ants (Hymenoptera: Formicidae),” Oecologia, vol. 53, pp. 406–411, 1982.

[94] A. D. Austin and A. D. Blest, “The biology of two Australian species of dinopid spider,” Journal of Zoology, vol. 189, pp. 145–156, 1979.

[95] A. S. Dippenaar-Schoeman, “A revision of the African genus Seothyra Purcell (Araneae: Eresidae),” Cymbebasia, vol. 12, pp. 35–160, 1991.

[96] G. Heller, Zur Biologie der ameisenfressenden Spinne Callilepis nocturna Linnaeus 1758 (Araneae, Drassodidae), Dissertation, Johannes Gutenberg-Universit¨at, Mainz, Germany, 1974.

[97] G. Heller, “Zum Beutefangverhalten der ameisenfressenden Spinne Callilepis nocturna (Arachnida: Araneae: Drassodidae),”Entomolgische Germanica, vol. 3, pp. 100–103, 1976.

[98] S. Pek´ar, “Predatory behavior of two European ant-eating spiders (Araneae, Zodariidae),” Journal of Arachnology, vol. 32, no. 1, pp. 31–41, 2004.

[99] K.Wing, “Tutelina similis (Araneae: Salticidae): an ant mimic that feeds on ants,” Journal of the Kansas Entomological Society, vol. 56, no. 1, pp. 55–58, 1983.

[100] L. Glatz, “Zur Biologie und Morphologie von Oecobius annulipes Lucas (Araneae, Oecobiidae),” Zoomorphology, vol.61, no. 2, pp. 185–214, 1967.

[101] N. A. Weber, “Fungus-growing ants and their fungi: Cyphomyrmex costatus,” Ecology, vol. 38, pp. 480–494, 1957.

[102] E. F. O. Huseynov, “The prey of the lynx spider Oxyopes globifer (Araneae, Oxyopidae) associated with a semidesert dwarf shrub in Azerbaijan,” Journal of Arachnology, vol. 34, no. 2, pp. 422–426, 2006.

[103] M. Nyffeler, D. A. Dean, and W. L. Sterling, “Diets, feeding specialization, and predatory role of two lynx spiders, Oxyopes salticus and Peucetia viridans (Araneae: Oxyopidae) , in a Texas cotton agroecosystem,” Environmental Entomology, vol.21, pp. 1457–1465, 1992.

[104] W. P. MacKay and S. B. Vinson, “Evaluation of the spider Steatoda triangulosa (Araneae: Theridiidae) as a predator of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae),” Journal of the New York Entomological Society, vol. 97, no. 2, pp. 232–233, 1989.

[105] D. Li, R. R. Jackson, and D. P. Harland, “Prey-capture techniques and prey preferences of Aelurillus aeruginosus, A. cognatus, and A. kochi, ant-eating jumping spiders (Araneae: Salticidae) from Israel,” Israel Journal of Zoology, vol. 45, pp. 341–359, 1999.

[106] R. R. Jackson and D. Li, “Prey-capture techniques and prey preferences of Zenodorus durvillei, Z. metallescens and Z. orbiculatus, tropical ant-eating jumping spiders (Araneae: Salticidae) from Australia,” New Zealand Journal of Zoology, vol. 28, pp. 299–341, 2001.

[107] G. B. Edwards, J. F. Carroll, and W. H. Whitcomb, “Stoidis aurata (Araneae: Salticidae), a spider predator of ants,” The Florida Entomologist, vol. 57, no. 4, pp. 337–346, 1975.

[108] R. R. Jackson and A. van Olphen, “Prey-capture techniques and prey preferences of Corythalia canosa and Pystira orbiculata, ant-eating jumping spiders (Araneae, Salticidae),” Journal of Zoology, London, vol. 223, pp. 577–591, 1991.

[109] R. R. Jackson, D. Li, A. T. Barron, and G. B. Edwards, “Preycapture techniques and prey preferences of nine species of ant-eating jumping spiders (Araneae: Salticidae) from the Philippines,” New Zealand Journal of Zoology, vol. 25, pp.249–272, 1998.

[110] R. R. Jackson and A. van Olphen, “Prey-capture techniques and prey preferences of Chrysilla, Natta and Siler, ant-eating jumping spiders (Araneae, Salticidae) from Kenya and Sri Lanka,” Journal of Zoology, London, vol. 227, pp. 163–170,1992.

[111] N. Ii, “Observations on a strange plundering behaviour in salticid spiders,” Acta Arachnologica, vol. 27, pp. 209–212, 1977 (Japanese).

[112] H. S. Fitch, “Spiders of the University of Kansas Natural History Reservation and Rockefeller Experimental Tract,” Miscellaneous Publications of the University of Kansas Museum of Natural History, vol. 33, pp. 1–202, 1963.

[113] B. Cutler, “Ant predation by Habrocestum pulex (Hentz) (Araneae: Salticidae),” Zoologischer Anzeiger, vol. 204, no. 1-2, pp. 97–101, 1980.

[114] D. Li, R. R. Jackson, and B. Cutler, “Prey-capture techniques and prey preferences of Habrocestum pulex, an ant-eating jumping spider (Araneae, Salticidae) from North America,” Journal of Zoology, London, vol. 240, pp. 551–562, 1996.

[115] J. L. Cloudsley-Thompson, “Notes on Arachnida 12. Mating habits of Hasarius adansoni Say,” Entomologist’s Monthly Magazine, vol. 85, pp. 211–212, 1949.

[116] R. R. Jackson, “Prey of the jumping spider, Phidippus johnsoni (Araneae: Salticidae),” Journal of Arachnology, vol. 5, no. 2, pp. 145–149, 1977.

[117] K. Nakahira, “Observations on a jumping spider Silerella vittata that attacks ants (2),” Atypus, vol. 9, p. 1, 1955 (Japanese).

[118] S. Jo, “Observations on jumping spider that carries off ant larva,” Atypus, vol. 32, p. 11, 1964 (Japanese).

[119] K. Nakahira, “Ants on which jumping spider Silerella vittata preys,” Atypus, vol. 61, p. 15, 1973 (Japanese).

[120] Y. Touyama, Y. Ihara, and F. Ito, “Argentine ant infestation affects the abundance of the native myrmecophagic jumping spider Siler cupreus Simon in Japan,” Insectes Sociaux, vol. 55, no. 2, pp. 144–146, 2008.

[121] B. J. Kaston, “Spiders of Connecticut,” State of Connecticut Geological and Natural History Survey Bulletin, vol. 70, pp. 1–374, 1981.

[122] B. H¨olldobler, “Steatoda fulva (Theridiidae), a spider that feeds on harvester ants,” Psyche, vol. 77, no. 2, pp. 202–208,1970.

[123] J. T. Moggridge, Harvesting ants and trapdoor spiders with notes and observations on their habits and dwellings, London, UK, 1873.

[124] E. Nørgaard, “Environment and behavior of Theridion saxatile,” Oikos, vol. 7, pp. 159–192, 1956.

[125] Y. Umeda, A. Shinkai, and T. Miyashita, “Prey composition of three Dipoena spp. (Araneae: Theridiidae) specializing on ants,” Acta Arachnologica, vol. 45, no. 1, pp. 95–99, 1996.

[126] H. C. McCook, The Natural History of the Agricultural Ant of Texas. A Monograph of the Habits, Architecture and Structure of Pogonomyrmex barbatus, Lippincott and Co., Philadelphia, PA, USA, 1880.

[127] S. D. Porter and D. A. Eastmond, “Euryopis coki (Theridiidae), a spider that preys on Pogonomyrmex ants,” Journal of Arachnology, vol. 10, no. 3, pp. 275–277, 1982.

[128] L. Berland, “Contribution a l’´etude de la biologie des arachnides,” Archives de Zoologie Exp´erimentale et G´en´erale, vol. 76, no. 1, pp. 1–23, 1933.

[129] W. H. Clark and P.E. Blom, “Notes on spider (Theridiidae, Salticidae) predation of the harvester ant, Pogonomyrmex salinus Olsen (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae), and a possible parasitoid fly (Chloropidae),” Great Basin Naturalist, vol. 52, pp. 385–386, 1992.

[130] A. F. Archer, “The Theridiidae or comb-footed spiders of Alabama,” Museum Papers of the Alabama Museum of Natural History, vol. 22, pp.5–67, 1946.

[131] J. E. Carico, “Predatory behavior of Euryopis funeris (Hentz) (Araneae: Theridiidae) and the evolutionary significance of web reduction,” Symposium of the Zoological Society of London, vol. 42, pp. 51–58, 1978.

[132] H. W. Levi, “Spiders of the genus Euryopis from North and Central America,” AmericanMuseum Novitates, vol. 1666, pp.1–48, 1954.

[133] W. J. Gertsch, American Spiders, Van Nostrand Reinhold, New York, NY, USA, 2nd edition, 1979.

[134] J.W. Abalos, “Las ara˜nas del g´enero Latrodectus en la Argentina,”Obra del Centenario del Museo de La Plata, vol. 6, pp.29–51, 1980.

[135] M. Nyffeler, D. A. Dean, and W. L. Sterling, “The southernblack widow spider Latrodectus mactans (Araneae, Theridiidae), as a predator of the red imported fire ant, Solenopsis invicta (Hymenoptera, Formicidae), in Texas cotton fields,” Journal of Applied Entomology, vol. 106, pp. 52–57, 1988.

[136] A. Shulov and A. Weissman, “Notes on the life habitats and potency of the venom of the three Latrodectus spider species in Israel,” Ecology, vol. 40, pp. 515–518, 1939.

[137] A. Shulov, “On the biology of two Latrodectus spiders in Palestine,” in Proceedings of the Linnean Society, London, vol. 152, pp. 309–328, 1940.

[138] A. Shulov, “Biology and ecology of venomous animals in Israel,” Mem´orias do Instituto Butantan, vol. 33, pp. 93–99, 1966.

[139] H. W. Levi, “The spider genera Crustulina and Steatoda in North America, Central America, and the West Indies (Araneae, Theridiidae),” Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, vol. 117, no. 3, pp. 367–424, 1957.

[140] D. Cooper, A. Williamson, and C. Williamson, “Deadly deception,” Geo: Australia’s Geographical Magazine, vol. 12, no. 1, pp. 86–95, 1990.

[141] S. de T. Piza, “Novas esp´ecies de aranhas myrmecomorphas do Brazil e considerac¸ ˜oes sobre o seu mimetismo,” Revista do Museu Paulista, vol. 23, pp. 307–319, 1937.

[142] P. S. Oliveira and I. Sazima, “The adaptive bases of ant-mimicry in a neotropical aphantochilid spider (Araneae: Aphantochilidae),” Biological Journal of the Linnean Society, vol. 22, pp. 145–155, 1984.

[143] L. M. Castanho and P. S. Oliveira, “Biology and behavior of the neotropical ant-mimicking spider Aphantochilus rogersi (Araneae: Aphantochilidae): nesting, maternal care and ontogeny of ant-hunting techniques,” Journal of Zoology, London, vol. 242, pp. 643–650, 1997.

[144] B.H¨olldobler, “The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera: Formicidae: Pogonomyrmex),” Behavioral Ecology and Sociobiology, vol. 1, pp. 405–423, 1976.

[145] Q. R. Romero and J. Vasconcellos-Neto, “Natural history of Misumenops argenteus (Thomisidae): seasonality and diet on Trichogoniopsis adenantha (Asteraceae),” Journal of Arachnology, vol. 31, no. 2, pp. 297–304, 2003.

[146] E. F. Huseynov, “Natural prey of the crab spider Thomisus onustus (Araneae: Thomisidae), an extremely powerful predator of insects,” Journal of Natural History, vol. 41, no. 37-40, pp. 2341–2349, 2007.

[147] K. C. McKeown, Australian Spiders: Their Lives and Habits, Angus & Robertson, Sydney, Australia, 1952.

[148] Y. D. Lubin, “An ant eating crab spider from the Galapagos,” Noticias de Galapagos, vol. 37, pp. 18–19, 1983.

[149] R. Mascord, Spiders of Australia, A. H. and A.W. Reed Pty. Ltd., Sydney, Australia, 1980.

[150] E. F.O. Guseinov, “The prey of a lithophilous crab spider Xysticus loeffleri (Araneae, Thomisidae),” Journal of Arachnology, vol. 34, no. 1, pp. 37–45, 2006.

[151] S. Pek´ar, “Capture efficiency of an ant-eating spider, Zodariellum asiaticum (Araneae: Zodariidae), from Kazakhstan,” Journal of Arachnology, vol. 37, no. 3, pp. 388–391, 2009.

[152] R. A. Allan, M. A. Elgar, and R. J. Capon, “Exploitation of an ant chemical alarm signal by the zodariid spider Habronestes bradleyi Walckenaer,” Proceedings of the Royal Society B, vol. 263, no. 1366, pp. 69–73, 1996.

[153] R. J. Clark, R. R. Jackson, and B. Cutler, “Chemical cues from ants influence predatory behavior in Habrocestum pulex, an ant-eating jumping spider (Araneae, Salticidae),” Journal of Arachnology, vol. 28, no. 3, pp. 309–318, 2000.

[154] H. Gibb, “Dominant meat ants affect only their specialist predator in an epigaeic arthropod community,” Oecologia, vol. 136, no. 4, pp. 609–615, 2003.

[155] S. Pek´ar and Y. Lubin, “Prey and predatory behavior of two zodariid species (Araneae, Zodariidae),” Journal of Arachnology, vol. 37, no. 1, pp. 118–121, 2009.

[156] S. L. Zonstein and S. V. Ovtschinnikov, “A new Central Asian species of the spider genus Lachesana Strand, 1932 (Araneae, Zodariidae: Lachesaninae),” TETHYS Entomological Research, vol. 1, pp. 59–62, 1999.

[157] S. Pek´ar, J. Kr´al, and Y. Lubin, “Natural history and karyotype of some ant-eating zodariid spiders (Araneae, Zodariidae) from Israel,” Journal of Arachnology, vol. 33, no. 1, pp. 50–62, 2005.

[158] R. D. Harkness, “Further observations on the relation between an ant, Cataglyphis bicolor (F.) (Hymenoptera, Formicidae) and a spider, Zodarium frenatum (Simon) (Araneae, Zodariidae),” Entomologist’s Monthly Magazine, vol. 112, pp. 111–121, 1977.

[159] S. Pek´ar, M. Hruˇskov´a, and Y. Lubin, “Can solitary spiders (Araneae) cooperate in prey capture?” Journal of Animal Ecology, vol. 74, no. 1, pp. 63–70, 2005.

[160] R. D. Harkness, “The relation between an ant, Cataglyphis bicolor (F.) (Hymenoptera, Formicidae) and a spider, Zodarium frenatum (Simon) (Araneae, Zodariidae),” Entomologist’s

Monthly Magazine, vol. 111, pp. 141–146, 1976.

[161] M. L. R. Harkness and R. D. Harkness, “Predation of an ant (Cataglyphis bicolor (F.) Hymenoptera, Formicidae) by a spider (Zodarion frenatum (Simon) Araneae, Zodariidae) in Greece,” Entomologist’s Monthly Magazine, vol. 128, pp. 147–156, 1992.

[162] P. Schneider, “Ameisenjagende Spinnen (Zodariidae) an Cataglyphis—Nestern in Afghanistan,” Zoologischer Anzeiger, Leipzig, vol. 187, no. 3-4, pp. 199–201, 1971.

[163] S. Pek´ar and J. Kr´al, “Mimicry complex in two central European zodariid spiders (Araneae: Zodariidae): how Zodarion deceives ants,” Biological Journal of the Linnean Society, vol. 75, no. 4, pp. 517–532, 2002.

[164] M. Martiˇsov´a, T. Bilde, and S. Pek´ar, “Sex-specific kleptoparasitic foraging in ant-eating spiders,” Animal Behaviour, vol. 78, no. 5, pp. 1115–1118, 2009.

[165] S. Pek´ar, M. Martiˇsov´a, and T. Bilde, “Intersexual trophic niche partitioning in an ant-eating spider (Araneae: Zodariidae),” PLoS ONE, vol. 6, no. 1, pp. 1–7, 2011.

[166] J. M. Couvreur, “Le comportement d’presentation d’un leurre’ chez Zodarion rubidium (Araneae, Zodariidae),” in Proceedings of the 12th European Colloquium of Arachnology, Paris, M. L. C´el´erier, J. Heurtault, and C. Rollard, Eds., vol. 1, pp. 75–79, Bulletin de la Soci´ete Europ´ıene Arachnologique,

Paris, France, 1990.

[167] J. M. Couvreur, “Quelques aspects de la biologie de Zodarion rubidium, Simon, 1914,,” Nieuwsbrief van de Belgische Arachnologische Vereniging, vol. 7, pp. 7–15, 1990.

[168] P. E. Cushing and R. G. Santangelo, “Notes on the natural history and hunting behavior of an ant eating zodariid spider (Arachnida, Araneae) in Colorado,” Journal of Arachnology, vol. 30, no. 3, pp. 618–621, 2002.

[169] R. Jocqu´e and J. Billen, “The femoral organ of the Zodariinae (Araneae, Zodariidae),” Revue de Zoologie Africaine, vol. 101, pp. 165–170, 1987.

[170] S. Pek´ar, J. Kr´al, A. Malten, and C. Komposch, “Comparison of natural histories and karyotypes of two closely related anteating spiders, Zodarion hamatum and Z. italicum (Araneae, Zodariidae),” Journal of Natural History, vol. 39, no. 19, pp. 1583–1596, 2005.

[171] S. Pek´ar and J. ˇSobotn´ık, “Comparative study of the femoral organ in Zodarion spiders (Araneae: Zodariidae),” Arthropod Structure and Development, vol. 36, pp. 105–112, 2007.

[172] S. Pek´ar, S. Toft, M. Hruˇskov´a, and D. Mayntz, “Dietary and prey-capture adaptations by which Zodarion germanicum, an ant-eating spider (Araneae: Zodariidae), specializes on the Formicinae,” Naturwissenschaften, vol. 95, no. 3, pp. 233–239, 2008.

[173] S. Pek´ar and S. Toft, “Can ant-eating Zodarion spiders (Araneae: Zodariidae) develop on a diet optimal for euryphagous arthropod predators?” Physiological Entomology, vol. 34, pp. 195–201, 2009.

[174] S. Pek´ar, D. Mayntz, T. Ribeiro, and M. E. Herberstein, “Specialist ant-eating spiders selectively feed on different body parts to balance nutrient intake,” Animal Behaviour, vol. 79,

no. 6, pp. 1301–1306, 2010.

[175] A. P. Mathew, “Observations on the habits of the two spider mimics of the red ant Oecophylla smaragdina (Fabr.),” Journal of the Bombay Natural History Society,, vol. 52, pp. 249–263, 1954.

[176] X. J. Nelson, R. R. Jackson, S. D. Pollard, G. B. Edwards, and A. T. Barrion, “Predation by ants on jumping spiders (Araneae: Salticidae) in the Philippines,” New Zealand Journal of Zoology, vol. 31, no. 1, pp. 45–56, 2004.

[177] S. Pek´ar and P. Jiroˇs, “Do ant mimics imitate cuticular hydrocarbons of their models?” Animal Behaviour , vol. 82, no. 5, pp. 1193–1199, 2011.

[178] D. Li and R. R. Jackson, “Prey-specific capture behaviour and prey preferences of myrmecophagic and araneophagic jumping spiders,” Revue Suisse de Zoologie Hors Serie, pp. 423–436,1996.

[179] D. B. Richman and R. R. Jackson, “A review of the ethology of jumping spiders (Araneae: Salticidae),” Bulletin of the British Arachnological Society, vol. 9, pp. 33–37, 1992.

[180] W. H. Clark, “Predation on the harvester ant, Pogonomyrmex tenuispina Forel (Hymenoptera: Formicidae), by the spider, Steatoda fulva (Keyserling) (Araneae: Theridiidae) in Baja California Sur, M´exico,” Southwestern Entomologist, Scientific Note, vol. 21, no. 2, pp. 213–217, 1996.