

## アリガタバチ類の系統分類：研究略史及び現行の分類

寺 山 守

TERAYAMA, Mamoru: Systematics of Bethylidae (Hymenoptera, Aculeata):  
Historical Review and Current Systems

### はじめに

アリガタバチ科はセイボウ上科 (Chrysoidea) に属する体長1-20mm程のハチで、熱帯からスカンジナビア半島北部の寒冷地帯まで世界中に分布する。1995年12月までに83属約1810種 (化石種を除く) が記載されており、これまでに生態の知られている種の全てが昆虫へ外部寄生を行う。中でも鱗翅目や鞘翅目の幼虫に寄生するものが多く、天敵としての利用が各国で試みられている。その一方で、家屋内で雌の発達した毒腺によって刺される被害が大きな問題となっており、益虫と衛生害虫と言う両側面を持つハチである。

行動様式や生態的知見から、本科はアリやスズメバチ、ハナバチ類が含まれる有剣膜翅類の中で最も原始的なグループとされてきた。近年、他の有剣類では行動、生態、あるいは社会性の進化を論じるための有効な情報を引き出す必要から、さらには有剣類の進化過程そのものを探る目的から、各群で系統解析が盛んに行われつつある。しかしながら、本科においては系統分類大系の構築を目指した本格的な研究はまさに始まったばかりと言え、よって亜科や族、あるいは属レベルで系統関係を背景とした分類学的な整理もほとんどなされていない状況にある。

本報は、アリガタバチ科の系統分類の歴史を概観し、分類の現状を要約することを目的としている。

### 分類, 系統の研究史

#### 1) 分類

アリガタバチ科の分類の研究史は19世紀初頭、Panzer (1801) による *Bethylus cenoptera* (= *Tiphia cenoptera*) と *B. hemiptera* (= *Tiphia hemiptera*) の記載に始まる。翌年、Latreille (1802) は *Bethylus* 属を設け、後にこれが亜科の名称になった。ただし *Bethylus* 属の属模式 (基準) 種は ICIN Opinion 153 (1944) により *Bethylus fuscicornis* (= *Omalus fuscicornis* Jurine, 1807) に指定されている。1809年に Latreille は本属を Oxyures 群の Proctotrupii 科に位置づけた。1850年までに *Pristocera* Klug 1808, *Epyris* Westwood 1832, *Calyzoa* Westwood 1837, *Cephalonomia* Westwood 1833 の4属が加えられた。さらに19世紀末年の1900年までには、現在シノニムとして処理されている属や他の科に移されたものを除いて、*Sierola* Cameron 1881, *Eupsenella* Westwood 1874, *Sclerodermus* Latreille 1890, *Ateleopterus* Foerster 1856, *Laelius* Ashmead 1893, *Mesitius* Spinola 1851, *Heterocoelia* Dahlbom 1854, *Dicrogenium* Stadelmann 1894, *Apenesia* Westwood 1874, *Dissomphalus* Ashmead 1893 の10属が加わり合計15属が存在している。ただし、これらの属の

Epyrini, Sclerodermini, Cephalonomiiniの3族が置かれている。さらにEvansは、1978年にBethyloidea亜科にBethylini族とSierolini族の2族を設定した。

近年, Nagy (1974) はフィリピン産の個体をもとに新亜科Galodoxinaeを創設した。さらに1988年には, Argaman (=Nagy) がAfgoioigfaとParasclerodermaの2属から構成される新亜科Afgoioigfinaeを創設した。

Gordh & Móczár (1990) はこれまでに記載されたアリガタバチ科に含まれる種の総目録を発表し、ここに6亜科91属1794種(化石種を除く)が掲載された。この目録においてGordh & MóczárはArgamanの設定したAfgoioigfinaeを亜科として認めず、それ故、Afgoioigfa属とParascleroderma属をPristocerinae亜科に位置づけた。さらに、Finnamore & Brothers (1993) ではGalodoxinaeとAfgoioigfinaeのいずれの亜科も認めない取り扱いを行っている。

以上のことから、アリガタバチ科の高次分類には現在4亜科 (Evans, 1964; Finnamore & Brothers, 1993), 5亜科 (Gordh & Móczár, 1990), そして6亜科 (Nagy, 1974; Argaman, 1988) を設定する3つの分類仮説が存在することになる (表1)。

表1 Kieffer (1914) 以降のアリガタバチ科の高次分類の変遷。  
(化石による記録を除く)

	Kieffer (1914)	Berland (1928)	Evans (1964)	Benoit (1963) + Evans (1978)
Superfamily	Proctotrupeoidea	Bethyloidea	Bethyloidea	Bethyloidea
Family	Bethyloidea	Bethyloidea	Bethyloidea	Bethyloidea
Subfamily & Tribe	1. Bethyloidea 1) Pristocerini 2) Epyrini 3) Sclerodermini 4) Mesitiini 5) Bethylini	1. Pristocerinae 2. Epyrinae 3. Scleroderminae 4. Mesitiinae 5. Bethyloidea	1. Pristocerinae 2. Epyrinae 1) Epyrini 2) Sclerodermini 3) Cephalonomiini 3. Mesitiinae 4. Bethyloidea	1. Pristocerinae 1) Dicrogeniini 2) Pristocerini 3) Usakosiini 2. Epyrini 1) Epyrini 2) Sclerodermini 3) Cephalonomiini 3. Mesitiinae 4. Bethyloidea 1) Bethylini 2) Sierolini
	Nagy (1974) + Argaman (1988)	Gordh & Móczár (1990)	Finnamore & Brothers (1993)	Terayama (1995a)
	Bethyloidea Bethyloidea	Chrysoidea*) Bethyloidea	Chrysoidea*) Bethyloidea	Chrysoidea*) Bethyloidea
	1. Galodoxinae 2. Afgoioigfinae 3. Pristocerinae 4. Epyrinae 5. Mesitiinae 6. Bethyloidea	1. Galodoxinae 2. Pristocerinae 3. Epyrinae 4. Mesitiinae 5. Bethyloidea	1. Pristocerinae 2. Epyrinae 3. Mesitiinae 4. Bethyloidea	1. Pristocerinae 2. Epyrinae 1) Epyrini 2) Sclerodermini 3) Cephalonomiini 3. Mesitiinae 4. Galodoxinae 5. Bethyloidea 6. Unnamed subfamily

\*) 上科名Bethyloideaに対して、命名規約上先取権を持つと判断されるChrysoideaを適用した (Day, 1977; Brown, 1982; Gauld & Bolton, 1988)。

Gordh & Móczár (1990) 以降の属レベルでの変更は以下のものがある。

- 1) *Pristocerinae* 亜科に *Caloapenesia* 属と *Neoapenesia* 属が創設された (Terayama, 1995b)。
- 2) *Pristocerinae* 亜科の *Neusakosia* 属が *Prosapenesia* 属の、*Psilobethylus* 属が *Dissomphalus* 属のそれぞれシノニムと見なされた (Terayama, 1995b)。
- 3) *Epyrinae* 亜科に *Alongatepyris* が創設された (Azevedo, 1992)。
- 4) *Epyrinae* 亜科の *Calyzoa*, *Paracalyzoa*, *Pseudocalyzoa*, *Calyzella* の 4 属が *Epyris* 属の新参シノニムとされた (Krombein, 1992)。また *Nesepyrus* 属は *Allobethylus* 属の新参シノニムとされた (Terayama, 1995c)。
- 5) 亜科の所属が不明であった *Bethylopsis* 属は *Epyrinae* 亜科の *Sclerodermini* 族に位置づけられることが判明した (Terayama, 1995c)。
- 6) *Proscleroderma* 属は *Sierolomorphidae* 科へ移された (Argaman, 1992)。
- 7) *Bethylinae* 亜科に *Acephalonomia* 属が創設された (Strejček, 1990)。
- 8) *Trissomalus* 属が *Odontepyrus* 属の、*Anoxus* 属が *Bethylus* 属のそれぞれシノニムとみなされた (Polaszek & Krombein, 1994)。
- 9) *Pristocera* 属 (*Pristocerinae* 亜科) の *Acropyris* 亜属が独立属へ昇格された (Terayama, 1996)。

そのほか、Finnamore & Gauld (1996) は *Apenesia* 属を *Pristocera* 属の新参シノニムと見なしているが、論文中にはシノニム表示のみで論拠が全く示されておらず、かつムカシアリガタバチ亜科の系統解析の結果 (Terayama, 1996) からこの取り扱いが支持されない。

Gordh & Móczár (1990) 以降、いくつかの新種の記載や種レベルでの整理があり、1995年12月時点で、記載されているアリガタバチ科は 4 から 6 亜科 83 属 1811 種 (化石を除く) となる。

## 2) 系 統

アリガタバチ科の系統に関する研究は非常に少なく、亜科レベルの高次系統分類を扱ったものは現在のところ Evans (1964) のみである。Evans の系統仮説では、取り扱った新世界の 3 亜科の関係を (*Bethylinae* + (*Pristocerinae* + *Epyrinae*)) とした。また本論文では、各亜科に含まれる新大陸産の属間の系統も推定している。ただし、これらの系統関係を構築するにあたって、系統解析に用いた、あるいは系統を反映するものと評価した形質等は論文中に述べられていない。その他、Evans (1963) では新大陸の *Pristocerinae* 亜科内での属間の系統および *Apenesia* 属内の種群間の系統を推定している。本論文は、進化分類学的立場に立脚して系統関係を述べたもので、*Apenesia* 属を *Pristocerinae* 亜科の基本群ととらえ、そこから他の各属が派生したという考えに立脚している。

Nagy (1974) は、自身が創設した *Galodoxinae* 亜科が化石亜科の *Protopristocerinae* 亜科に最も近縁であるとした。また Argaman (1988) は *Afgoioigfinae* 亜科が *Pristocerinae* 亜科に系統的に最も近いところに位置づけられる事を述べている。

1994年に Polaszek & Krombein は、変形分岐分類学的手法を用いて *Bethylinae* 亜科の 7 属の系統関係を推定している。

## 3) 化石種

アリガタバチ科のものとして、23属41種が化石から報告されている。これらの大部分はパ

ルト琥珀（古第三紀漸新世）からのもので、一部が古第三紀中新世（ピルマ琥珀）と中世代白亜紀後期からのものである。記録された23属中11属が化石でのみ知られる属で、特に白亜紀からのものに*Archaeopyris minutus*と*Celonophamia taimyria*の2属2種があげられ、カナダとシベリア産の琥珀からそれぞれ記載されている。

化石のみの亜科としてNagy (1974) によるProtopristocerinaeがあり、これまでのところ5属からなる。ただし、それらの属の特徴を比較、吟味すると、これらが単系統群を構成しているとは見なし難いと言える。また、化石属の*Palaeobethylus*属と*Uromesitius*属は特に腹部の形態から、アリガタバチ科よりもむしろセイボウ科に近縁であることが推測される。

## 現行の系統分類

### 1) アリガタバチ科の系統的位置

亜科間、属間の系統関係を取り扱う前に、セイボウ上科 (Chrysoidea) 内でのアリガタバチ科の系統関係についての知見をまとめておきたい。

セイボウ上科は現在アリガタバチ科の他、セイボウ科 (Chrysoidea), シロアリモドキヤドリバチ科 (Sclerogibbidae), アリモドキバチ科 (Embolemidae), カマバチ科 (Dryinidae), クビナガバチ科 (仮称; Scolebytidae), フサヒゲバチ科 (仮称; Plumariidae) の合計7科から構成されている。これらの科間の系統関係を推定した研究はBrothers (1975), Königsmann (1978), Rasnitsyn (1980, 1988), Carpenter (1986) があり、最近のものでは、それまでの形態及び系統研究を総括した上で再度系統解析を行ったBrothers & Carpenter (1993) がある。Brothers (1975) の論文は系統樹の形式で初めて科間の系統関係が示されたもので、その結果は後のKönigsmann (1978) やRasnitsyn (1980) の研究にも影響を与えている。Carpenter (1986) では、系統関係を初めて分岐分類学の手法によって解析し、さらにBrothers & Carpenter (1993) では変形分岐分類学の理論枠に添った系統解析を行っている。図2にそれぞれの系統仮説を系統樹の形で示した。

22形質あるいは形質群を用いたCarpenter (1986) の解析結果では、アリガタバチ科はセイボウ科に最も近縁であることが示された。また、Rasnitsyn (1980, 1988) の結論もCarpenterと同様にセイボウ科との近縁性を示している。ただし、Rasnitsynは分岐分類学的手法を取り入れてはいない。Rasnitsynの用いた形質を最節約法で分岐分析すると、図2-Dとは多少異なった結果が得られる (Brothers & Carpenter, 1993)。ただし、アリガタバチ科+セイボウ科の分岐群が形成される点においては変わらない。

219形質を用いたBrothers & Carpenter (1993) の綿密な解析結果は、最終的にCarpenter (1986) と同一の系統樹が得られ、よってアリガタバチ科に最も近縁な科はセイボウ科であることが示された。現段階では、(Plumariidae + (Scolebytidae + (Bethylidae + Chysididae) + (Sclerogibbidae + (Dryinidae + Embolemidae)))) とした系統仮説 (図2-E) が最も支持されるものであろう。

### 2) 亜科の系統

前述のとおりアリガタバチ科には、亜科レベルの分類として4亜科、5亜科、そして6亜科に区分する仮説が存在する (表1)。その一方で、亜科レベルの系統解析を行った研究はこれまでに3亜科を扱ったEvans (1964) のもののみが存在する。近年、著者がおこなった変形分

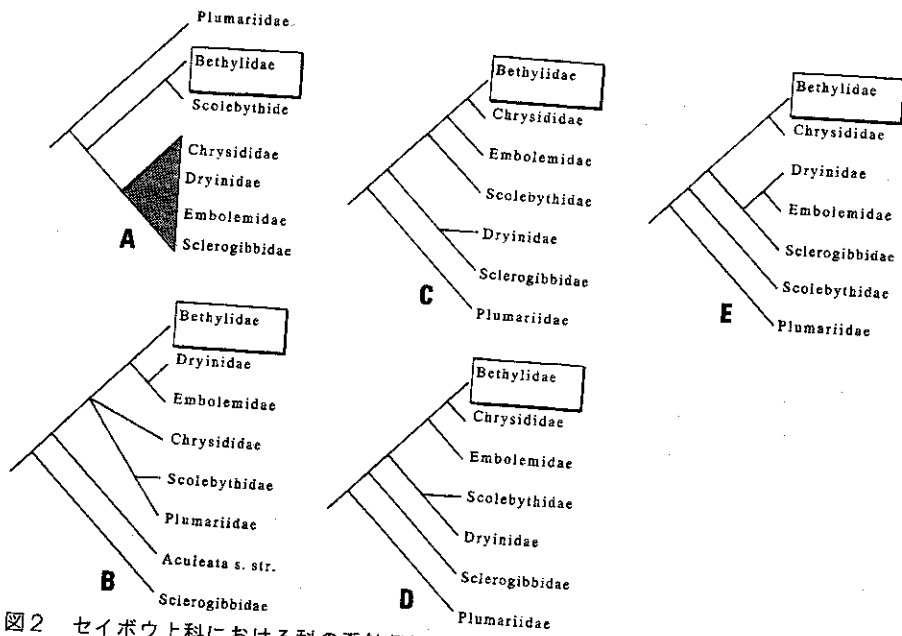


図2 セイボウ上科における科の系統仮説。  
 A : Brothers (1975). B : Königsmann (1978). C : Rasnitsyn (1980).  
 D : Rasnitsyn (1988). E : Carpenter (1986). Brothers & Carpenter (1993).

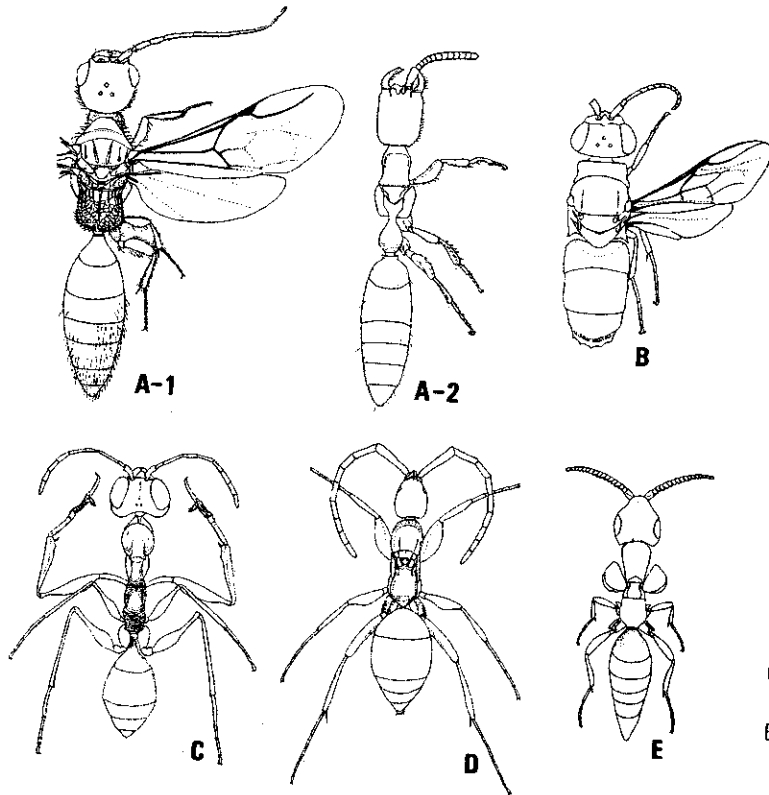


図3 セイボウ上科における各科。  
 (日本に生息する5科を示した)  
 A : アリガタバチ科 Bethylidae (図は *Acropyris* 属に含まれる同種の雄 (A-1) と雌 (A-2) ; ムカシアリガタバチ亜科 (Pristocerinae)).  
 B : セイボウ科 Chrysididae.  
 C : カマバチ科 Dryinidae.  
 D : アリモドキバチ科 Embolemidae.  
 E : シロアリモドキヤドリバチ科 Sclerogibbidae.

岐分類学的手法を用いての系統解析の結果 (Terayama, 1995a) を図 4 に示した。本解析は、アリガタバチ科の今日点検可能であった74属の形態形質を用いてのものである。結論のみ述べてと、1) 6亜科が認められ、それらの系統関係は (Pristocerinae+Unnamed new subfamily) + (Bethylinae+(Epyrinae+Mesitiinae+Galodoxinae)) であった。2) Argaman (1988) が創設したAfgoiogfinaeは亜科としての価値は認められず、Pristocerinaeに統合させる必要がある。3) *Parapenesia*属は特徴的な形態を多く有し、本属からなる新亜科を創設する必要が示された。4) Galodoxinaeは時に亜科としての独立性に疑問が持たれ、Epyrinae亜科に統合させる見解があるが、今回の解析結果では亜科としての独立性が示され、かつ本亜科はEpyrinae亜科、Mesitiinae亜科と姉妹群関係にあることが判明した。5) Epyrinae亜科においては亜科内に3つの族、つまりEpyrini, Scleroderminin, Cephalomomiiniを設けるEvans (1964) の取り扱いに異論はない。族間の系統関係は (Epyrini+(Sclerodermini+Cephalonomiini)) であった。

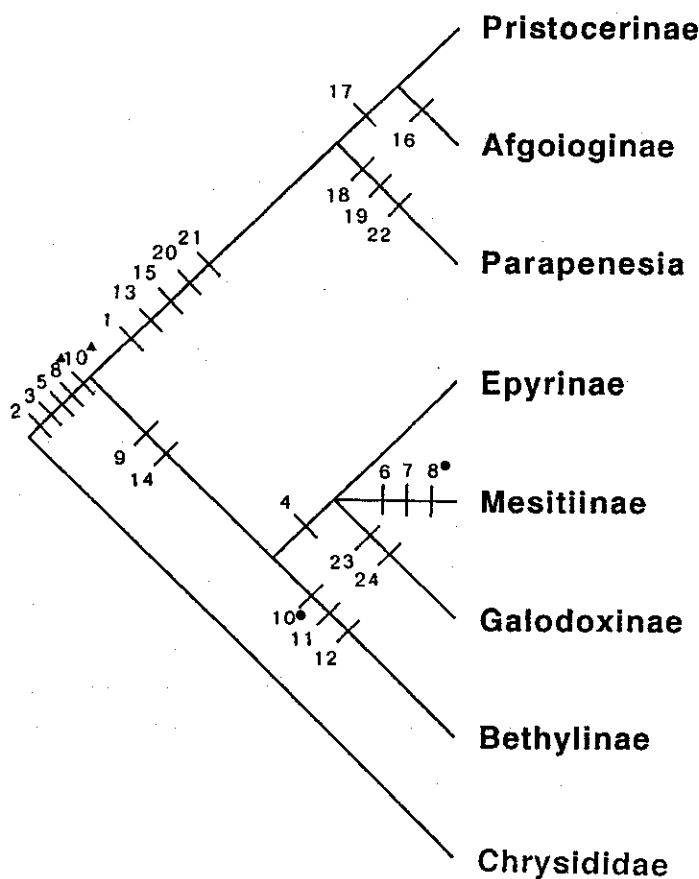


図4 アリガタバチ科 (Bethyridae) の亜科間の系統関係 (Terayama, 1995a).  
外群 (outgroup) をセイボウ科 (Chrysididae) としたもの。

### 3) 亜科の概説

以下に未命名のものを除く5亜科の概要を示す。

#### (1) ムカシアリガタバチ亜科 (Pristocerinae)

本亜科のものとして、現在20属が認められる。Benoit (1963) は本亜科を、Pristocerini, Usakosini, Dicrogeniiniの3族に区分したが、17属を用いた変形分岐分類学的手法での系統解析の結果では、属間の形質の類似性は連続的で、本亜科内に族段階の分類階級を設定することは不可能であった (Terayama, 1996; 図5)。Argaman (1988) によるAfgoioginae亜科を構成していた*Parascleroderma*と*Afgoiogfa*は本亜科内に位置づけられ、*Prosapenesia*属と姉妹群関係を示した。また*Apenesia*属は*Pristocera*属のシノニムであると言う (Finnamore & Gauld, 1995) の取り扱いが支持されない。

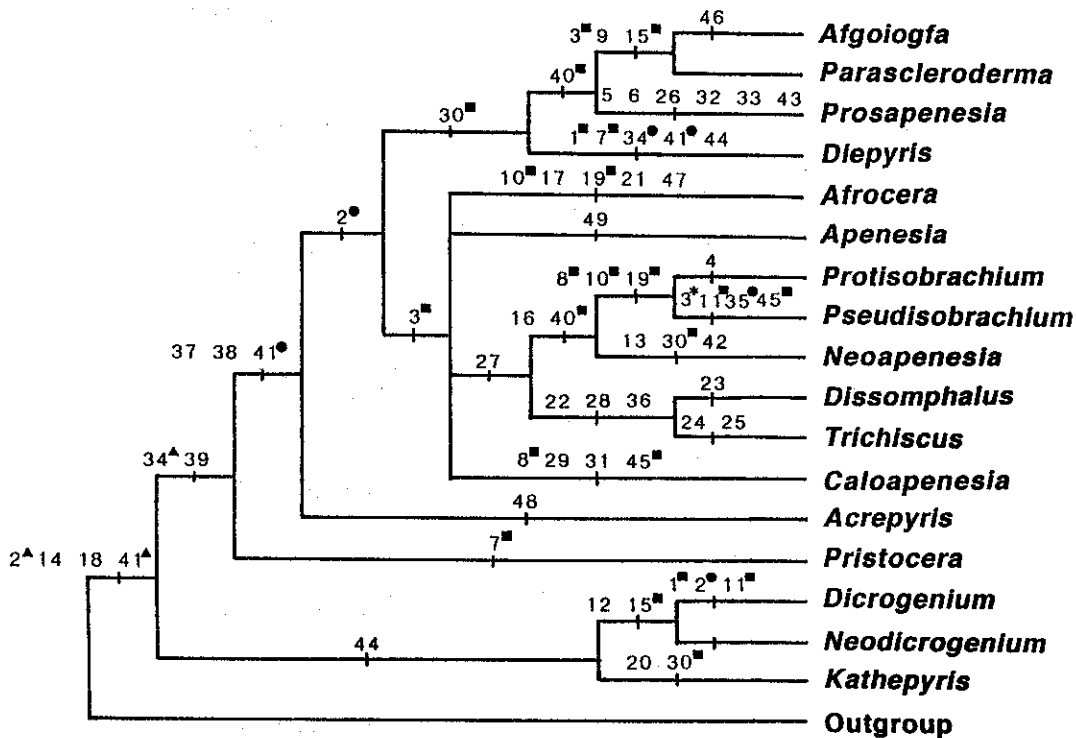


図5 ムカシアリガタバチ亜科 (Pristocerinae) の属間の系統関係 (Terayama, 1996).

#### (2) ヒメアリガタバチ亜科 (Epyrinae)

本亜科には3族42属が存在する。ただし、標本が現存せず、よって形態的特徴が判然としないことから確認を必要としている属も多い。

Epyrini族は25属から構成されている。Kurian (1955) の創設した*Neodisepyris*は基準標本が失われているが、記載や図から判断して*Holoepyrus*属であろう。Kieffer (1913) の*Xenepyrus*も

基準標本が失われているが、*Epyris*属のシノニムになる可能性が高い。また、*Lytepyris*属は*Disepyris*属の、*Homoglenus*属は*Epyris*属のシノニムであろう。その他、Perkins (1976) は*Allepyris*属を暫定的に*Laelius*属のシノニムとみなしている。

Sclerodermini族は12属が存在する。属間の系統解析がTerayama (1995c) によってなされている (図6)。

Cephalonomiini族は5属が認められる。Richards (1952) の*Isaelius*属は当初Sclerodermini族のものとして記載されたが、Cephalonomiiniに位置づけるのが適当である。

(3) トゲアリガタバチ亜科 (Mesitiinae)

本亜科は12属からなる。Pristocerinae, Epyrinae, Bethylinaeの各亜科が世界の全動物地理区に分布するのに対して、本亜科は旧北区、エチオピア区、東洋区のみ分布し、新世界とオーストラリア区には見られない。また、他の亜科では熱帯や亜熱帯地域で多くの属が見られるが、本亜科では、旧北区で属レベルの多様性が最も高いことも特徴的である。

なお、亜科名はしばしば“Mesitiinae”と表記されるが国際動物命名規約(ICZN)のArticles 32 (b), (c), (d) によりMesitiinaeを用いるのが正しい。

(4) トゲバラアリガタバチ亜科 (Galodoxinae)

本亜科はフィリピンから1974年に記載された*Galadoxa trquata* Nagy 1種からのみで構成される。Nagy (1974) は、本亜科が化石亜科のProtopristocerinae亜科に最も近縁である旨を述べているが、むしろ本亜科は派生的な形質を多

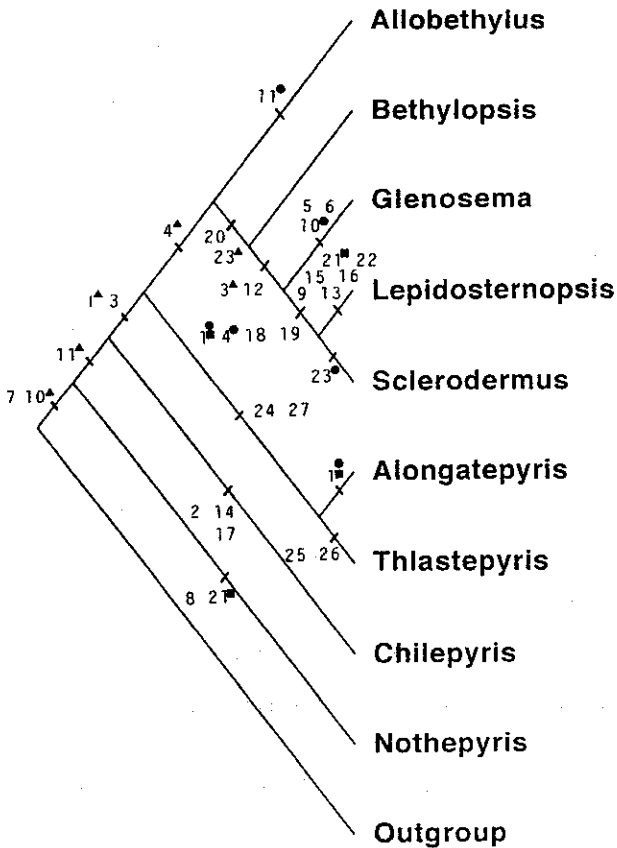


図6 ヒメアリガタバチ亜科 (Epyrinae) のホソアリガタバチ族 (Sclerodermini) の属間の系統関係 (Terayama, 1995c).

く備えており、かつEpyrinae亜科に最も近縁であろうと考えている。

(5) アリガタバチ亜科 (Bethylinae)

本亜科には7属が含まれる。Evans (1976) は本亜科に2族を設けたが、近年の系統解析の結果では、形態的にもコンパクトにまとまった本亜科内に族を設定することは支持されない。Polaszek & Krombein (1994) とTerayama (1995d) の外部形態による系統解析はほぼ一致した結果を示した。ただし、Polaszek & Krombeinの解析では*Sierola*属を*Bethylus*属の姉妹群とし



て位置づけたのに対して、Terayamaでは本属の系統的位置づけを保留する形となって示された(図7)。

その他所属亜科の不明な属として*Foenobethylus* Kieffer 1913があげられる。アリガタバチ科の現在の属のリストを本論文末尾の表2に示した。

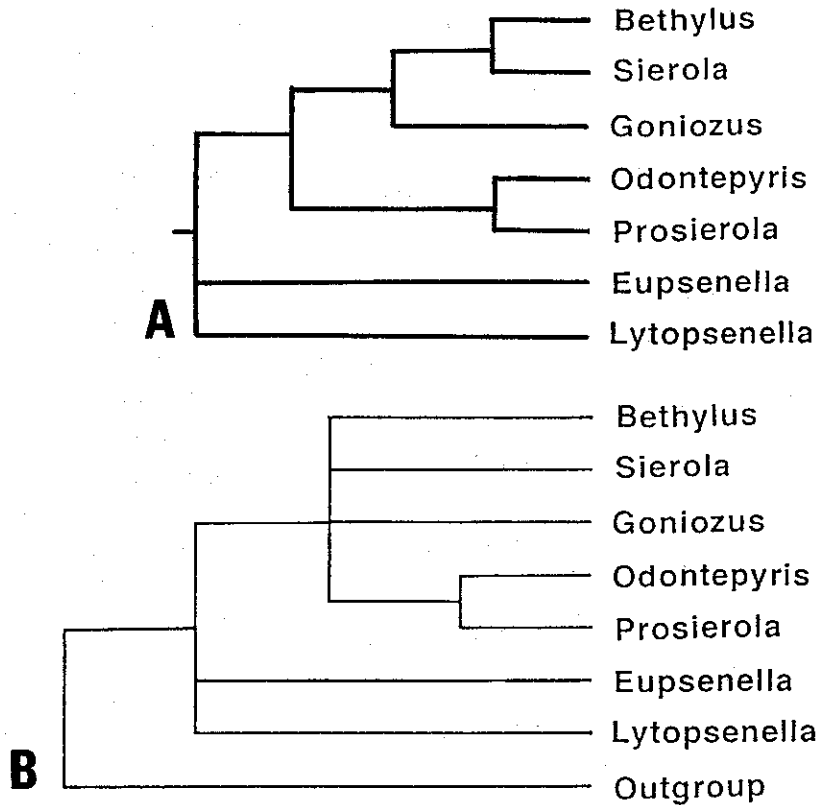


図7 アリガタバチ亜科 (Bethylinae) の属間の系統仮説。  
A : Polaszek & Krombein (1994). B : Terayama (1995d).

#### 4) 地域ファウナの解明

南北アメリカとヨーロッパ地域では、アリガタバチ相が比較的よく解明されている。しかし、アジア、アフリカ、オーストラリア地域では研究は進展していない。

北米全体では20属199種が分布し、それらの内カナダでは8属22種が記録されている (Evans, 1978; Finnamore & Brothers, 1993)。また、南米ではEvans (1964) により25属123種がまとめられたが、その後も記録が加えられ、現在26属278種が報告されている。ただし、これまでの南米での調査は北米での調査レベルに比べると明らかに不十分で、実際には現在記録されている種数の数倍の種が生息しているものと考えられる。その他、西インド諸島から12属70種が報告されており (Evans, 1970)、コスタリカにおいては未記載種を中心に約150種が生息して

いる (Gaston, Gauld & Hanson, 1996)。

ヨーロッパで地域ファウナとしてまとめられた報告として、フランス15属54種 (Berland, 1928)、英国9属20種 (Perkins, 1976; Kolet & Hinks, 1978)、フィンランド11種 (Hellen, 1953; Vikberg, 1986)、スウェーデン12属20種 (Hedqvist, 1975)、ノルウェー7属11種 (Hansen, 1995)、ロシアのヨーロッパ地域18属60種 (Trapitsyn, 1978, 1988) があげられる。その他ヨーロッパ全域で222種、イタリアから80種と言う数字が示されている (Olmi, 1996)。ヨーロッパ内でも、より高緯度に位置する英国やフィンランド、スウェーデン、ノルウェーでの所産種数が少ないことが示されている。

旧北区の地域を除いたアジアからの記録をまとめてみると、37属252種となるが (Terayama, 1993)、この数字は実際のアジアのアリガタバチ相のごく一部を示しているにすぎないと考えられる。種数の記録の多い国はインド20属88種、フィリピン18属72種、そしてスリランカが20属66種である (Krombein (1996) は未記載種を含めて約153種を確認している)。それ以外の国々では全て20種以下の記録しかない。中米のコスタリカの例で示されるように、本格的な調査が行われれば、いずれの国でも100種以上のアリガタバチの生息が確認されるであろう。

日本では現在、16属81種が区別されている (Terayama, in prep.)。これらの内、屋久島以北の本土を中心とした地域から16属58種が得られており、トカラ列島以南の琉球列島からは11属35種が得られている。特に琉球列島では、未調査の部分を多く残しており、所産種数はさらに多くなるものと判断される。

#### 5) 基準標本の所在

本亜科の系統解析を進めるために、博物館を中心とした世界の約40の標本所蔵機関と連絡を取り、標本の借用や情報の入手を行ってきたが、その様な研究過程でかなりの数のアリガタバチの基準標本が現在所在不明で、その多くは失われている可能性が高いことが判明した。特に問題となるのは、属模式 (基準) 標本はおろかその属を構成する種の模式標本が全くなく、かつ参照標本も存在しないケースが多いことである。アリガタバチの場合、種が記載された後、その種の追加個体が採集されない場合が多く (収集された標本の分類整理がなされず、それ故、追加個体の存在が示されないだけかもしれないが)、よって標本が失われると貧弱な原記載からでは種はおろか、属の定義すら判然とせず、実質上、正体不明属となってしまうものが少なからず存在する。所在不明なもの多くは20世紀初頭に多くの属の設定と種の記載を進めたKiefferによるもので、標本をあちこちの小さな研究機関に分散させた (らしい) ことと、模式標本の保管場所が記載論文に記されていないことが間接的な要因となっている。そのような状況において、ヨーロッパが二度の世界大戦にまみれた結果、失われたものが大部分のようである。表2に示す通り属模式標本の所在が不明で、かつ現在その属に含まれる種の標本すら存在しない属数はPristocerinae亜科で3属 (15%)、Epyrinae亜科で7属 (17%)、Mesitiinae亜科で1属 (8%) である。所属亜科不明のFoenobethylus属も加えたアリガタバチ科全体で12属、つまり14%もの属が属模式標本を含んだ模式標本の全てが所在不明の状態にある。Kimsey & Bohart (1990) によると、アリガタバチ科に系統的に最も近いセイボウ科でも、既記載種全体の5%の模式標本は所在不明で、恐らくは現存しないとの事である。今後、生物の多様性の解明と言った地球規模での研究課題を受けて、日本にも多くの模式標本が蓄積されて行くものと思われる。しかし、このような人類全体の財産となる模式標本の保管については、過去もそし

て現在も、様々な点から判断して規模の小さな博物館や研究機関ではその保管能力を越えており、よって、強い経済的背景を持って支えることの出来る国家レベルでの対応が是非とも必要であると考えている。

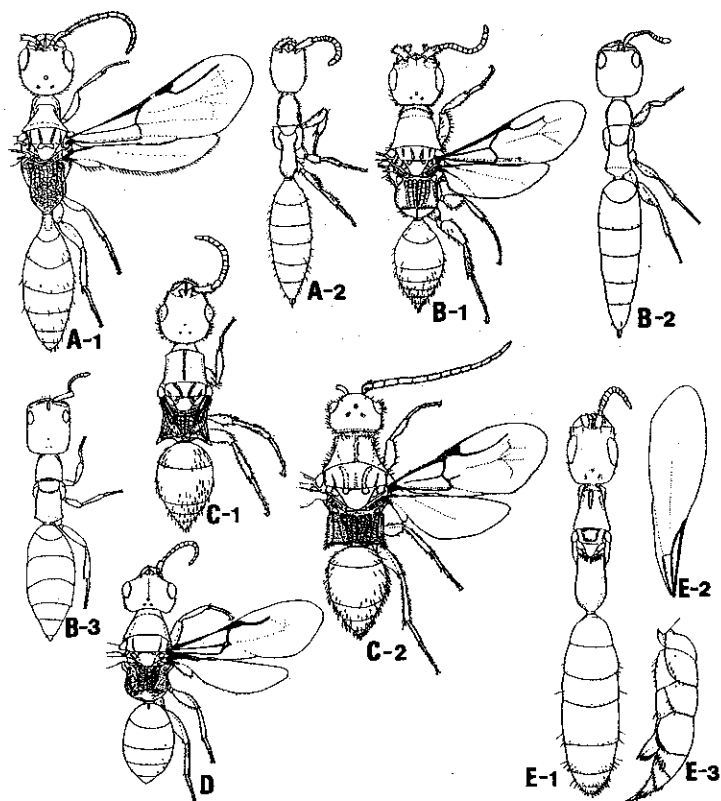


図8 アリガタバチ科の各亜科。

A、ムカシアリガタバチ亜科Pristocerinae；*Apenesia*属の雄（A-1）および雌（A-2）。B、ヒメアリガタバチ亜科Epyrinae；ヒメアリガタバチ族Epyrini（B-1）、ホソアリガタバチ族Sclerodermini（B-2）、コナアリガタバチ族Cephalonomiini（B-3）。C、トゲアリガタバチ亜科Mesitiinae；短翅型種（C-1）、通常翅型種（C-2）。D、アリガタバチ亜科Bethylinae。E、トゲバラアリガタバチ亜科Galadoxinae；*Galadoxa trquata* Nagy, 1974, holotype標本（Zoological Museum, Copenhagen）を描画、フィリピン産；E-1、全形、背面；E-2、左前翅；E-3、腹部、側面。

#### 謝辞

本稿執筆の機会を与えて下さった、長野生物研究所所長石塚勝己氏に厚くお礼申し上げます。

#### Summary

A historical review of the taxonomic and systematic studies of Bethyliidae is provided. About

1810 species of 83 genera in 4 to 6 subfamilies are recognized up to the cut-off date of 31 Dec. 1995. The phylogenetic hypotheses, the family level relationships within the Chrysoidea and genus level relationships within each subfamily of Bethyloidea, are introduced. The present status of faunal surveys are also treated.

#### 参考文献

- Argaman, Q. , 1988. A new subfamily of Bethyloidea allied to Pristocerinae (Hymenoptera). *Boll. Soc. Ent. Ital.* , 120: 139--152.
- 1990. Generic synopsis of Sierolomorphidae (Hymenoptera). *Israel. Jour. Ent.* , 24: 29--33.
- Ashmead, W. H. , 1902. Classification of the fossorial, prodaceous and parasitic wasps, or the Superfamily Vespoidea. No. 9. Bethyloidea. *Can. Ent.* , 34: 268--273.
- Azevedo, C. O. , 1992. Sobre os Sclerodermini (Hymenoptera, Bethyloidea, Epyrinae) de regio de São Carlos, São Paulo, Brasil. *Revta. Bras. Ent.* , 36: 561--567.
- Benoit, P. L. G. , 1963. Monographie des Bethyloidea d' Afrique noire (Hymenoptera). I. Sous-famille Pristocerinae Tribu dicrogeniini Tribu Pristocerini, Gen. *Pristocera* Klug. *Ann. Mus. Royal Afr. Cent. Ter. Sci. Zool.* , Ser, 8, (119): 1--95.
- Berland, L. , 1928. Hyménoptères Vespiformes II. In "Faune de France 19". Ed. by Office Central de Faunistique. Paul Lechevalier, Paris, 232 pp.
- Brothers, J. D. , 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *Univ. Kansas Sci. Bull.* , 50: 483--648.
- & J. M. Carpenter, 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Jour. Hym. Res.* , 2: 227--304.
- Brown, R. E. , 1906. A catalogue of Philippine Hymenoptera, with descriptions of new species. *Philippine Jour. Sci.* , 1: 683--695.
- Brown, W. L. , Jr. , 1982. Hymenoptera. In "Synopsis and Classification of Living Organisms 2". Ed. S. P. Parker, 652--680. New York.
- Cameron, P. , 1883. Descriptions of new genera and species of Hymenoptera. *Trans. Royal. Ent. Soc. London*, 1883(2): 187--197.
- Carpenter, J. M. , 1986. Cladistics of the Chrysoidea (Hymenoptera). *Jour. New York Ent. Soc.* , 94: 303--330.
- 1990a. Rasnitsyn on Chrysoidea, or what is a cladist really? *Sphecos*, 19: 7--9.
- 1990b. On Brother's (sic.) aculeate phylogeny. *Sphecos*, 19: 9--10.
- Dara Torre, C. G. De, 1898. Chalcididae et Proctotrupidae. In "Catalogus Hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus, 5". Chalcididae et Proctotrupidae. Suptibus Guilelmi Engelmann, Leipsiae, 598 pp.
- Day, M. C. , 1977. A new genus of Plumariidae from Southern Africa with notes on Scolebythidae. *Cimbebasia*, (A)4: 171--177.
- Evans, H. E. , 1963. A revision of the genus *Apenesia* in the Americas (Hymenoptera, Bethyloidea). *Bull. Mus. Comp. Zool.* , 130: 251--359.
- 1964. A synopsis of the American Bethyloidea (Hymenoptera, Aculeata). *Bull. Mus. Comp.*

Zool. 132: 1–222.

- 1978. The Bethylidae of America North of Mexico. *Mem. Amer. Ent. Inst.*, 27: 1–332.
- 1979. Additions to knowledge of the bethylid fauna of Hispaniola (Hymenoptera: Bethylidae). *Proc. Ent. Soc. Washington*, 81: 456–459.
- Finnamore, A. T. & D. J. Brothers, 1993. Superfamily Chrysoidea. In "Hymenoptera of the world: An identification guide to families". Eds. by Goulet, H. and J. T. Huber. Agriculture Canada, pp. 130–160.
- & I. D. Gauld, 1995. Chrysoidea. In "The Hymenoptera of Costa Rica". Eds. by Hanson, P. E. & I. D. Gauld. Oxford University Press, pp. 470–479.
- Foerster, A., 1856. Hymenopterologische Studien II: Chalcidiae und Proctotrupii. *Aachen. Ernst ter Meer*, 2, 152 pp.
- Gaston, K. J., I. D. Gauld & P. Hanson, 1996. The size and composition of the hymenopteran fauna of Costa Rica. *Jour. Biogeogr.*, 23: 105–113.
- Gauld, I. & B. Bolton, (Ed.), 1988. The Hymenoptera. Oxford Univ. Press, 332 pp.
- Gordh, G. & Móczár, L., 1990. A catalog of the world Bethylidae (Hymenoptera: Aculeata). *Mem. Amer. Ent. Inst.*, 46: 1–364.
- Haliday, A. H., 1839. Hymenoptera Britannica, Part 1. Oxyura. Addendum to Volume 1, Hymenopterorum synopsis ad methodum fallenii ut plurimum accommodata. Hippolytus Bailliere, London.
- Hansen, L. O., 1995. Aculeata of Norway. 1. Bethylidae (Hym., Apocrita). *Fauna Norv.*, Ser. B42: 43–48.
- Hedqvist, K. J., 1975. Notes on Embolemyidae and Bethylidae in Sweden with description of a new genus and species (Hym., Bethyloidea). *Ent. Tidskr.*, 96: 121–132.
- Hellen, W. 1953. Übersicht über die Bethyliden und Dryiniden Finnlands. *Notulae Ent.*, 33: 88–102.
- Hemming F. (Ed.), 1944. Opinion 153. On the status of the names *Bethylus* Latreille, (1802–1803), and *Dryinun* Latreille (1804) (Class Insecta, Order Hymenoptera). *Opinions and Declarations Rendered by ICZN*, 2(23): 199–206.
- Kieffer, J. J., 1908. Bethylidae. In "Genera Insectorum, Fasc. 76". Ed by Wytzman, P., pp. 1–50.
- 1914. Bethylinae. In "Das Tierreich, 41". R. Friedländer und Sohn, Berlin, pp. 228–595.
- Kloet, G. S. & Hinks, W. D., 1978. A check list of British insects. *Handbooks for the identification of British Insects*, 11(4): 1–159.
- Königsmann, E., 1978. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Ent. Zeit. (N. F.)*, 25: 365–435.
- Krombein, K. V., 1992. Systematics of the genus *Epyris* with ramose male antennae (Hymenoptera: Bethylidae). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 94: 345–360.
- 1996. Biosystematic studies of Ceylonese wasps, XXI: A revision of the Bethylinae and Epyrinae (Cephalonomiini and Sclerodermini) (Hymenoptera: Bethylidae). *Smith. Cont. Zool.*, (579): 1–29.
- Kurian, C., 1954. Catalogue of Oriental Bethyloidea. *Agra Univ. Jour. Res. Sci.*, 3: 253–288.
- Latreille, P. A., 1802. Histoire Naturelle des Crustacés et Insectes. Vol. 3. Dufort, Paris.
- 1809. Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias

- desposita, iconibus exemplisque plurimis explicata. Vol. 4, Parisiis et Argentorati, Amand Konig, Paris, 399 pp.
- Olmi, M., 1995. Bethylidae, Dryinidae, Sclerogibbidae, Embolemidae. In "Checklist della specie della fauna italiana". Eds. by Mineli, A., S. Ruffo & S. La Posta. Calderini, Bologna, Fasc. 100, 8pp.
- Nagy, C. G. , 1974. A new bethylid subfamily allied to Protopristocerinae. (Hymenoptera Bethylidae). *Mar. Res. Inst. , Agigea, Romania*, 106: 126–129.
- Panzer, G. W. , 1801. Faunae Insectorum Germanicae initia. Oder Deutschlands Insecten. Regens, Nurnberg.
- Perkins, J. F. , 1976. Handbook for the identification of British insects. Hymenoptera Bethyloidea (Excluding Chrysididae). *Handbook, Royal Ent. Soc. Lond. , 6(3a): 1–38.*
- Polaszek, A. & K. V. Krombein, 1994. The genera of Bethylineae (Hymenoptera: Bethylidae). *Jour. Hym. , Res. , 3: 91–105.*
- Rasnitsyn, A. P. , 1980. Origin and evolution of hymenopterous insects. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiyi Nauk SSSR*, 174: 1–191. (In Russian)
- 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Ins. , 22: 115–145.*
- Richards, O. W. , 1952. A new species of Bethylidae (Hymenoptera) from Palestine. *Ann. Mag. Nat. Hist. , Ser. 12, 5: 409–410.*
- Strejček, J. 1990. Beschreibung einer neuen Gattung und Art der Famili Bethylidae aus der Tschechoslowakei: *Acephalonomia cisidophaga* gen. et sp. n. *Reichenbachia Stalishes Museum für Tierkunde Doresden*, 28: 47–50.
- Terayama, M. , 1993. 東洋区および旧北区東南部産アリガタバチ科目録. *桐朋学園女子部研究紀要*, (8): 1–32.
- 1995a. Phylogenetic systematics of Bethylidae (Hymenoptera: Chrysoidea), with a taxonomic revision of the Japanese species and descriptions of new taxa from Asia, Australia, South America and Africa. Doctor Thesis. University of Tokyo, 692 pp.
- 1995b. *Caloapenesia* and *Neoapenesia*, new genera of the family Bethylidae (Hymenoptera, Chrysoidea) from the Oriental region, with proposals of two new synonymies of genera. *Jpn. J. Ent. , 63: 881–891.*
- 1995c. The phylogeny of the bethylid wasp tribe Sclerodermini (Hymenoptera, Bethylidae). *Proc. Japan. Soc. Syst. Zool. , 54: 65–73.*
- 1995d. Phylogeny and distribution of the subfamily Bethylineae (Hymenoptera: Chrysoidea: Bethylidae). *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*, 50: 1–9.
- 1996 The phylogeny of the bethylid wasp subfamily Pristocerinae (Hymenoptera, Bethylidae). *Jpn. J. Ent. , 64: 587–601.*
- Tyapitsyn, V. A. , 1978. Family Bethylidae. In "Keys to the Insects of the European Part of the USSR, Vol. III Hymenoptera Part II". Ed. G. S. Medvedev, 3–19. (In Russian, English edition in 1988)
- Vikberg, V., 1986. A checklist of aculeate Hymenoptera of Finland (Hymenoptera, Apocrita Aculeata). *Notulae Ent.*, 66: 65–85.

表2 アリガタバチ科の属のシノニミックリスト、化石属を除く。

# : 属模式標本を含む属内の全ての模式標本の所在不明なもの。

Family Bethyloidea

Subfamily Pristocerinae = Subfamily Afgoiofinae

*Afgoiofia* Argaman 1988  
*Afrocera* Benoit 1983  
*Anisobranchium* Kieffer 1905#  
*Apenesia* Westwood 1874 = *Propristocera* Kieffer 1905 = *Aeluroides* Tullgren 1904 = *Cleistepyris* Kieffer 1910 =  
*Dipristocera* Kieffer 1914 = *Neopristocera* Benoit 1957  
*Apristocera* Kieffer 1914#  
*Caloapenesia* Terayama 1995  
*Dicrogenium* Stadelmann 1894 = *Nomineia* Kieffer 1911  
*Diepyris* Benoit 1957  
*Dissomphalus* Ashmead 1893 = *Ecitopria* Wasmann 1899 = *Thaumatopyris* Kieffer 1910 = *Glenobethylus* Kieffer 1910 =  
*Parecitopria* Ogloblin 1930 = *Psilobethylus* Kieffer 1906  
*Kathepyris* Kieffer 1907  
*Neodicrogenium* Benoit 1957  
*Neoapenesia* Terayama 1995  
*Parascleroderma* Kieffer 1904 = *Ceratepyris* Kieffer 1905  
*Pristocera* Klug 1808 = *Mangesia* Kieffer 1911 = *Trichelobranchium* Kieffer 1914  
*Acrepyris* Kieffer 1905 = *Neopristocera* Yasumatsu 1955  
*Pseudisobranchium* Kieffer 1904 = *Monepyris* Kieffer 1905 = *Xestobethylus* Cameron 1909 = *Plutobethylus* Kieffer 1910 =  
*Lyssepyris* Kieffer 1913 = *Afrisobranchium* Benoit 1957 = *Xantepyris* Kieffer 1913 = *Xanthepyris* Kieffer 1914  
(Emendation) = *Parisobranchium* Kieffer 1914 = *Pseudoisobranchium* Ogloblin 1925 (Unjustified emendation) =  
*Edapholigon* Ogloblin 1963  
*Prosapenesia* Kieffer 1910 = *Neusakosia* Benoit 1981  
*Protisobranchium* Benoit 1957  
*Trichiscus* Benoit 1956  
*Usakosia* Kieffer 1914#

Unnamed New Subfamily

*Parapenesia* Kieffer 1910

Subfamily Epyrinae

Tribe Epyrini

*Anisepyris* Kieffer 1905 = *Lophepyris* Evans 1959  
*Aspidepyris* Evans 1964  
*Bakeriella* Kieffer 1910  
*Bradepyris* Kieffer 1905  
*Calyozina* Enderlein 1912  
*Disepyris* Kieffer 1905  
*Epyris* Westwood 1832 = *Muellerella* Saussure 1892 = *Parepyris* Kieffer 1913 = *Psilepyris* Kieffer 1913 = *Dolus*  
Motschulsky 1863 = *Calyoza* Westwood 1837 = *Paracalyoza* Cameron 1909 = *Artiepyris* Kieffer 1913 = *Calyozella*  
Enderlein 1920 = *Callioza* Agassiz 1846 (Unjustified Emendation) = *Pseudocalyoza* Turner 1915  
*Holepyris* Kieffer 1905 = *Rysepyris* Kieffer 1906 = *Misepyris* Kieffer 1913 = *Parepyris* Brethes 1913

*Homoglenus* Kieffer 1904  
*Isobrachium* Foerster 1856  
*Laelius* Ashmead 1893 = *Allepyris* 1905 (Provisional) = *Paralaelius* Kieffer 1905  
*Leptepyris* Kieffer 1914\*  
*Lytepyris* Kieffer 1913  
*Neodisepyris* Kurian 1955\*  
*Planepyris* Kieffer 1905\*  
*Procalyzoa* Kieffer 1905  
*Prolaelius* Kieffer 1905  
*Neurepyris* Kieffer 1905  
*Melanepyris* Kieffer 1913\*  
*Pristepyris* Kieffer 1905\*  
*Rhabdepyris* Kieffer 1904  
    Subgenus *Rhabdepyris* s. str. Kieffer 1904  
    Subgenus *Trichotepyris* Kieffer 1906  
    Subgenus *Chlorepyris* Kieffer 1913  
*Trachepyris* Kieffer 1905 = *Pristobethylus* Kieffer 1905 = *Acanthepyris* Kieffer 1912  
*Triglenus* Marshall 1905\*  
*Trissepyris* Kieffer 1905\*  
*Xenepyris* Kieffer 1913\*

Tribe Sclerodermini

*Allobethylus* Kieffer 1905 = *Nesepyris* Bridwell 1920  
*Alongatepyris* Azevedo 1992  
*Ateleopterus* Foerster 1856\*  
*Bethylopsis* Fouts 1939  
*Chilepyris* Evans 1964  
*Discleroderma* Kieffer 1904  
*Glenosema* Kieffer 1905 = *Arysepyris* Kieffer 1905  
*Lepidosternopsis* Ogloblin 1954  
*Nothepyris* Evans 1973  
*Sclerodermus* Latreille 1809 = *Scleroderma* Oken 1817 (Unjustified emendation) = *Sclerochroa* Foerster 1850 =  
    *Neoscleroderma* Kieffer 1905  
*Scaphepyris* Kieffer 1905  
*Thlastepyris* Evans 1973

Tribe Cephalonomiini

*Acephalonomia* Strejček 1990  
*Cephalonomia* Westwood 1833 = *Holopedina* Foerster 1850 = *Cephaloderma* Hoffer 1936 = *Cephalomia* Kirchner 1867  
    (Unjustified Emendation)  
*Israelius* Richards 1952  
*Plastanoxus* Kieffer 1905 = *Snappania* Hedqvist 1975  
*Prorops* Waterston 1923

Subfamily Mesitiinae = Subfamily Mesitinae (Unjustified Emendation)

*Anaylax* Móczár 1970  
*Clytrovorus* Nagy 1972  
*Codorcas* Nagy 1972  
*Heterocoelia* Dahlbom 1854



*Incertosulcus* Móczár 1970  
*Mesitius* Spinola 1851  
*Metrionotus* Móczár 1970  
*Pilomesitius* Móczár 1970  
*Parvoculus* Móczár 1970  
*Pseudomesitius* Duchaussoy 1916#  
*Pycnomesitius* Móczár 1971  
*Sulcomesitius* Móczár 1970 = *Topcobius* Nagy 1972

Subfamily Galodoxinae

*Galodoxa* Nagy 1974

Subfamily Bethylinae

*Bethylus* Latreille 1802 = *Perisemus* Foerster 1856 = *Episemus* Thomson 1862 = *Anoxus* Thomson 1862 = *Anoxys* Dalla Torre 1898 (Unjustified Emendation) = *Digoniozus* Kieffer 1905  
*Eupsenella* Westwood 1874  
*Goniozus* Foerster 1856 = *Parasierola* Cameron 1883 = *Progoniozus* Kieffer 1905 = *Perisierola* Kieffer 1914  
*Lytopsenella* Kieffer 1911  
*Odontepyris* Kieffer 1904 = *Trissomalus* Kieffer 1905  
*Prosierola* Kieffer 1905  
*Sierola* Cameron 1881

Subfamily incertae sedis

*Foenobethylus* Kieffer 1913#

Genera transferred to the Tiphiidae

*Bruesiella* Mann 1914 [Evans 1964]  
*Dryinopsis* Brues 1910 [Reid 1941, Evans 1964]

Genera transferred to the Rhopalosomatidae

*Saphobethylus* Kieffer 1911 [Turner & Waterston 1917]  
*Algoella* Kieffer 1914 [= *Algoa* Brues 1910, nec Castelnau 1961; Brues 1922]  
*Harpagocryptus* Perkins 1908 [Brues 1922, Reid 1941]

Genera transferred to the Chrysididae

*Godfrinia* Kieffer 1911 [Reid 1941]  
*Promesitius* Kieffer 1905 [Reid 1941]  
*Lustrina* Kurian 1955 [Kimsey & Bohart 1990]  
*Lacomerista* Cameron 1910 [Evans 1910, Kimsey & Bohart 1990]

Genus transferred to the Scolebytidae

*Clytopsenella* Kieffer 1911 [Evans 1963]

Genus transferred to the Scelionidae

*Mantibaria* Kirby 1900 [Masner 1976]

Genus transferred to the Sierolomorphidae

*Proscleroderma* Kieffer 1905 [Nagy 1990]

Genus transferred to the Formicidae  
*Neoclystopenella* Kurian 1955 [Brown 1987]

Genera which cannot be recognized  
*Omaloderus* Walker 1843=*Homaloderus* (Iaspus) Dalla Torre 1898 [Evans 1964; This is not a bethylid wasp.]

#### 補追

Gorbatovsky (1995) は以下の論文でEpyrinae亜科の新属*Pararhabdepyris*を含めて極東ロシア産アリガタバチ13属16種を報じている。新属の記載論文において、他属との関係には触れていないが、本属はCephalonomiini族に含まれるものと思われる。その他、本論文に出てくる*Parasierola*属は現在*Goniozus*属のシノニムとされており、*Scleroderma*属は*Sclerodermus*が正しいつづりである。また*Prosierola*属の種は明らかに*Odontepyris*属のものである。

Gorbatovsky, V. V., 1995. Bethylidae. In "Key to the insects of Russian Far East in six volumes. Vol. 4. Neuroptera, Mecoptera, Hymenoptera". Ed. by Lehr, P. A. St. Petersburg, 179-190. (In Russian)

(東京大学農学部)