

## セグロアシナガバチの巣に寄生するウスムラサキシマメイガの生活環

加藤 展朗<sup>†</sup>・山田 佳廣\*・松浦 誠・塚田 森生

三重大学大学院生物資源学研究科

Life Cycle of *Hypsopygia postflava* (Lepidoptera, Pyralidae), a Moth Parasitic on Nests of the Paper Wasp *Polistes jokahamae*. Nobuo KATO,<sup>††</sup> Yoshihiro Y. YAMADA,\* Makoto MATSUURA and Morio TSUKADA Graduate School of Bioresources, Mie University; Tsu, Mie 514-8507, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 51: 115-120 (2007)

**Abstract:** The life cycle of *Hypsopygia postflava*, a moth parasitic on nests of the paper wasp *Polistes jokahamae*, was studied in Mie, Saitama and Tokyo in 2002 and 2003. The emergence of some overwintered-generation moths was extremely delayed, and some second-generation larvae overwintered without pupation; therefore, it is considered that this nest-parasitic moth typically completes three generations per year, with some completing only one or two generations. The proportion of male adults per nest was 56.4% on average, and ranged from 30.8% to 75.0%, but did not differ significantly with the nests. The head widths of overwintering moth larvae varied greatly between the nests and also within some of the nests. Larvae with a head width of <1.08 mm died during overwintering. Larvae provided with pupae of the paper wasp in glass vessels developed to adults, but those provided only with nest materials or the feces of paper wasps did not.

**Key words:** Life history; nest-parasitic moth; overwintering; paper wasp; starvation

## 緒 言

アシナガバチ類 (アシナガバチ亜科 (Polistinae)) はスズメバチ類と並んで刺傷被害の多い社会性カリバチである (松浦, 1995)。一方, アシナガバチ類は鱗翅目幼虫を多く捕食することから農業害虫の天敵とも位置づけられる (Nakasuji et al., 1976; Hirose and Takagi, 1980; Hoshikawa, 1981; Stamp and Bowers, 1988)。そして, 環境指標生物としても注目されている (奥谷, 1979)。このように, アシナガバチ類の応用的な重要性は高いにもかかわらず, それらの個体群動態に大きな影響を与える可能性のある天敵の生態についての研究は非常に少ない。

本研究では, アシナガバチ亜科 (Polistinae) に特異的な死亡要因として知られる巣寄生性鱗翅類の1種ウスムラサキシマメイガ *Hypsopygia postflava* (Lepidoptera, Pyralidae) の生活史の解明を目指す。巣寄生性鱗翅類は, 世界中からメイガ科 (Pyralidae) 4種, ヒロズコガ科 (Tineidae) 5種, カザリバガ科 (Cosmopterygidae) 2種, キバガ科 (Gelechiidae) 1種の計12種が知られている (牧野, 1983)。この

うち日本ではセグロアシナガバチ *Polistes jokahamae* の巣に寄生するメイガ科のウスムラサキシマメイガ *Hypsopygia postflava* (Hampson) (井上, 1982) とフタモンアシナガバチ *P. chinensis* の巣に寄生するカザリバガ科のトガリホソガ *Anatrachyntis* sp. (Miyano, 1980) が生息している。しかし, どの種についてもその基礎的な生態についてはほとんど解明されていない。生活環については, *Chalcoela iphitalis* (Rau, 1941; Nelson, 1968) とウスムラサキシマメイガ (中谷・山本, 1999) において, ハチの巣内で幼虫越冬することと成虫の羽化時期が明らかにされたが, 完全な生活環はまだ定かではない。食性については, 巣寄生性メイガ類はハチの幼虫や蛹を食べると考えられているが (Rau, 1941; 松浦, 1977; Strassmann, 1981), 実験的に確かめられたことはない。

本研究ではセグロアシナガバチの巣に寄生するウスムラサキシマメイガの生活環, 性比, 幼虫の食性を明らかにした。生活環を解明するため, 以下のことを調べた。(1) 定期的に採集した巣からの羽化状況, (2) 初冬期の越冬幼虫の発育進捗度, (3) 越冬幼虫の発育進捗度と越冬後の羽化

\* E-mail: yamada-y@bio.mie-u.ac.jp

<sup>†</sup>現在 天童市南町 2-4-20 サザンクロス 203<sup>††</sup>Present address: Southern Cross 203, 2-4-20 Minami-machi, Tendo, Yamagata 994-0049, Japan

2006年6月21日受領 (Received 21 June 2006)

2007年1月23日登載決定 (Accepted 23 January 2007)

DOI: 10.1303/jjaez.2007.115

成功の関係、(4) 個別飼育による卵、幼虫、蛹の発育期間と休眠、性比の解明では、巣ごとの性比を調べた。また、幼虫の食性の解明では、個別飼育の幼虫に、餌になる可能性のあるものを与えて発育の有無を調べた。

本文に入るに先立ち、東京都と埼玉県で巣の採集をしてくださった小池賢治氏（三鷹市）に深い感謝の意を表す。

## 材料および方法

### 1. 羽化消長と性比

2002, 2003 年の 4~11 月に、三重大学構内（三重県津市、北緯 34° 東経 136°）および鈴鹿市白子地区で、数週間おきにウスムラサキシマメイガに寄生されたセグロアシナガバチの巣を採集した。2002 年に計 9 個、2003 年に計 8 個を採取した。これらの巣を虫かご（8×11×15 cm）に入れ、雨のかからない屋外ベランダに放置し、原則として毎日巣ごとのメイガ成虫の羽化数を雌雄別に数えた。また、東京都北区、埼玉県羽生市、東松山市、桶川市で、2001 年に計 2 巣、2002 年に計 3 巣、2003 年に 1 巣を採集し同様な調査を行ったが、採集時期は不定期となった。性比の解析には、2001 年に、三重大、埼玉県加須市、岐阜県土岐市、東京都北区それぞれで採集した各 1 巣のデータを加えた。

### 2. 越冬幼虫の発育進捗度

本種はアシナガバチの巣内で幼虫越冬することが知られているが（中谷・山本, 1999）、その発育進捗度までは特定されていない。そこで、大学構内で寄生巣を、2001 年 12 月 18 日、2002 年 1 月 15 日、2003 年 1 月 9 日に各 1 巣、2004 年 1 月 3 日に 2 巣採集した。巣内で発見された幼虫はすべて 80% エタノールで液浸標本にし、実体顕微鏡に取り付けた接眼マイクロメーター（×50）で頭幅を測定した。

### 3. 越冬幼虫の越冬後発育

越冬幼虫の頭幅サイズは個体間で大きな変異がある（後述）。越冬前に老熟した幼虫は翌春に蛹化すると予想されるが、老熟前に冬を迎えた幼虫が翌春に発育し蛹化することができるかどうかは、本種は肉食性である（後述）ことを考えると、疑わしい。そこで、2002 年の 10 月に大学構内で 2 個、埼玉県東松山市で 1 個の寄生巣を採集し、虫かご（8×11×15 cm）に入れて屋外ベランダに放置した。これらの巣から 2003 年の 5 月 24~30 日に計 48 頭の幼虫を採取し、頭幅と体長を接眼マイクロメーター（×50, ×7）で測定し、30 ml のサンプル管に 1 頭ずつ入れて屋外ベランダで蛹化と羽化の有無を確認した。自然状態においては、越冬後の幼虫が本来の餌であるハチの蛹（後述）の代替餌として巣材を食べて発育する可能性が考えられたため、サンプル管の中には 1 cm 四方に切った巣材を入れた。

### 4. 幼虫の食性

2002 年 5~8 月に大学構内でセグロアシナガバチの巣を 5 個採集した。それらの巣から、メイガ幼虫に供試する餌として、1 cm 四方に切った巣材、ハチの幼虫 1 頭分の糞塊、蛹化直後のハチの蛹を取り出した。次に、大学の室内で、大学構内の寄生巣から羽化したメイガ成虫をゴース布製の円柱形の網かご（直径 40 cm×高さ 44 cm）内で交尾させ、メス成虫 5~10 頭にアシナガバチの巣を与えて産卵させた。孵化した 1 齢幼虫を個々に 30 ml のサンプル管に入れ、巣材で 18 頭、幼虫の糞塊で 17 頭、ハチの蛹で 18 頭を屋外ベランダで飼育し、それぞれの発育状況を観察した。サンプル管内で、ハチ幼虫の吐く液状物によりメイガ幼虫が溺死する可能性があるため、ハチ幼虫を供試することは控えた。

### 5. 卵、幼虫、蛹期間と休眠

2002, 2003 年の 4~11 月に大学構内、東京都、埼玉県で寄生巣を採集し、メイガ成虫を羽化させた。それらの成虫を室内の網かご（直径 40 cm×高さ 44 cm）の円柱型内で交尾させ、5~10 頭のメス成虫にアシナガバチの巣を与えて産卵させた。2002 年は 5 月 30 日~6 月 7 日、6 月 25 日~7 月 16 日、8 月 3~23 日、2003 年は 6 月 8~20 日、7 月 17~21 日、8 月 28 日~9 月 3 日の間に産卵させた。これらの卵の孵化までの日数を調べた後、孵化直後の 1 齢幼虫をハチの蛹を餌として（後述）個別に飼育した。そして、幼虫の休眠の有無と、蛹化した場合は幼虫・蛹期間を調べた。卵期間は、2001 年 5 月 17~29 日と 7 月 7~11 日に産卵された個体についても調べた。さらに、2002 年 4 月 2, 6 日に、大学構内、東京都北区で寄生巣を採集し、越冬世代幼虫の蛹期間を調べた。飼育はすべて未成熟個体を個別に 30 ml サンプル管に入れ、屋外ベランダで行った。

## 結 果

### 1. 羽化消長と性比

三重県（大学構内と鈴鹿市）において、前年の 9 月から当年の 6 月 1 日までの間に採集した越冬巣 6 巣（2002 年 1 巣、2003 年 5 巣）から羽化した成虫（越冬世代）の内、多くは 5 月下旬~6 月中旬に羽化した。しかし、2003 年採集の 1 巣においては羽化成虫 4 頭中 2 頭が非常に遅れて 7 月 8 日に羽化した（Fig. 1）。6 月 19 日~7 月 6 日に採集した 4 巣（2002 年 3 巣、2003 年 1 巣）からは 6 月下旬~7 月中旬に成虫が羽化した（第 1 世代）。7 月 31 日~8 月 18 日に採集した 5 巣（2002 年 1 巣、2003 年 4 巣）からは 8 月上旬~9 月上旬に成虫が羽化した（第 2 世代）。9 月 2 日以降に採集した 6 巣（2002 年 4 巣、2003 年 2 巣）からは羽化は見られず、幼虫のままであった。このように、成虫の羽化は年に 3 回観察され、最大 3 世代の経過が可能であることが示された。年によって羽化時期に多少の変化が見られ、

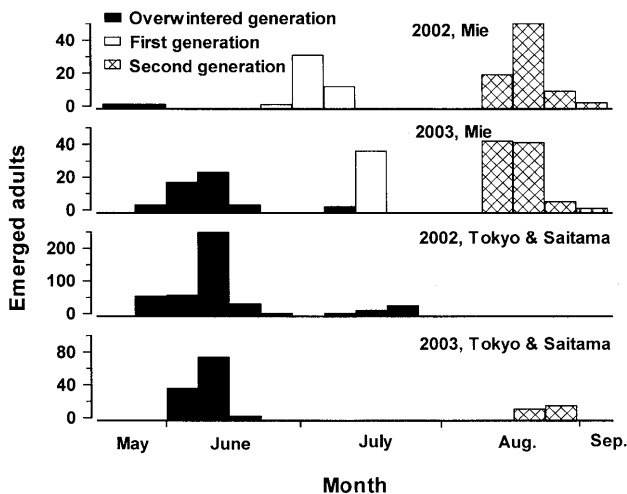


Fig. 1. Seasonal changes in adults emerging from host nests collected regularly in the northern part of Mie and infrequently in the central part of the Kanto region (Tokyo and Saitama).

2003年の越冬、第1世代の羽化は2002年に比べて遅れた。関東で採集した巣からの羽化消長もほぼ同じ傾向が見られた。上述したように、三重県採集の越冬巣の内1巣で一部の個体の羽化が遅れる二山羽化が見られたが、同じ現象が関東産の巣においても見られた。2002年に採集した越冬巣3巣中1巣からは302頭が羽化したが、その内、264頭が6月7~19日に羽化したのに対して、残り38頭は7月7日以降に羽化した。2003年には越冬巣を2巣採集したが、このような二山羽化は見られなかった。

1巣から羽化した成虫の性比(雄率, mean±SD)は $56.4 \pm 11.7\%$  ( $n=23$ )であった。30.8~75.0%と巣によってばらついたが、巣による有意な差はなかった(ロジスティック回帰分析,  $p>0.5$ )。

## 2. 越冬幼虫の发育進捗度

採集した巣を解体したところ、巣内は食い荒らされて育房壁が貫通しており、メイガ幼虫の糞と糸で満たされていた。大半のメイガ幼虫はこれらの糞中で越冬していた。巣1では老熟前の小さな頭幅の個体のみが存在した(Fig. 2)。対照的に巣5では老熟幼虫と思われる個体のみが存在した。一方、巣2, 3, 4では同じ巣内で、さまざまな頭幅の個体が混在した。ただし、巣2, 3では老熟幼虫が多かったが、巣4では老熟幼虫はわずかであった。

## 3. 越冬幼虫の越冬後发育

蛹化率と頭幅の関係において採集した3巣間で差はなく、頭幅の大きさは蛹化率に有意な影響を与えた(Fig. 3)(ロジスティック回帰モデル分析; 頭幅(連続変数),  $p<0.0001$ ; 巣間  $p>0.9$ ; 交互作用  $p>0.9$ )。どの巣においても、頭幅1.04 mm未滿の越冬幼虫はすべて蛹化できずに死亡した。1.04 mmの蛹化個体3頭中1頭は、蛹化はしたが羽化しなかった。頭幅1.08 mmの個体では、体長の大きい

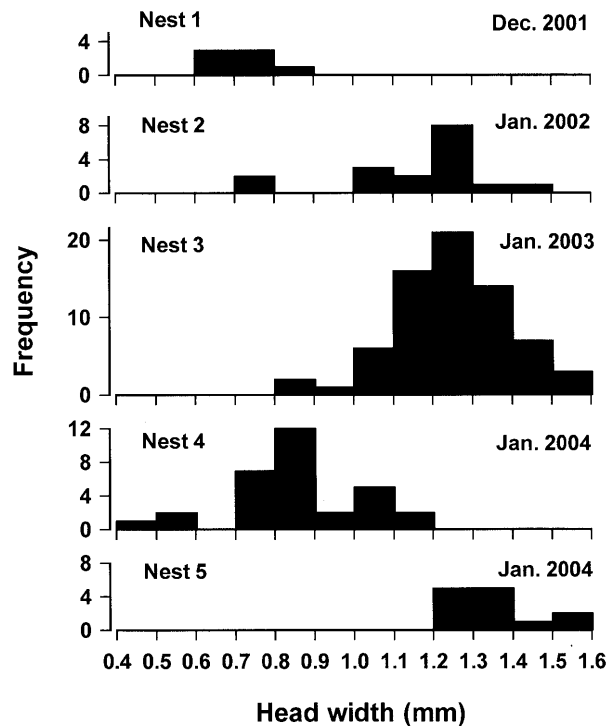


Fig. 2. Frequency of head widths of larvae in five nests collected from mid-December to mid-January in Tsu, Mie.

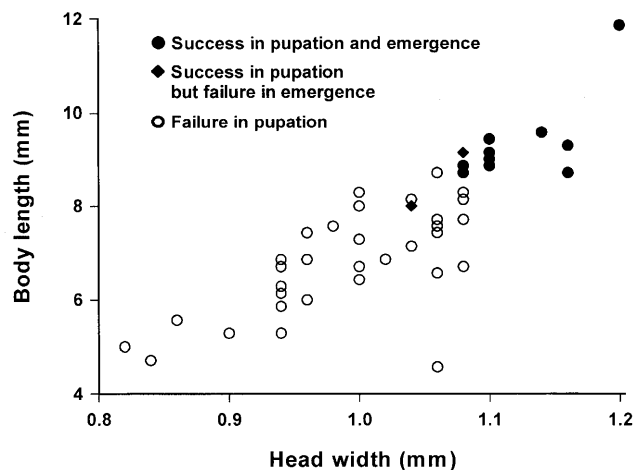


Fig. 3. Effects of body length and head width of larvae on success in pupation and emergence.

個体は蛹化することができ、小さい個体はできなかった(頭幅1.08 mm個体のみについて蛹化した個体と蛹化できなかった個体の体長をMann-Whitney  $U$ 検定で比較,  $p<0.05$ )。しかし、蛹化個体のうち1頭が未羽化であった。1.1 mm以上の個体はすべて蛹化、羽化した。蛹化成功個体、失敗個体ともに巣材を摂食して糞をした。このうち脱皮をする個体もいたが、体サイズの増加は見られなかった。

蛹化は5月29日~8月2日に起こり、羽化は6月14日~8月7日に起こった(蛹化個体12頭中2頭は未羽化)。

蛹化, 羽化期間が伸びたのは未羽化の2頭を含む5頭の蛹化が遅れたためであった。それらを除くと蛹化は6月9日で, 羽化は6月20日で終了した。7月以降に羽化した3頭中2頭は三重大採集個体で, 1頭は東松山市採集個体であった。いずれもメスでその頭幅は, 1.08~1.16mmで6月に羽化したメス個体(東松山産の1個体のみ)の頭幅1.2mmより小さかった。

4. 幼虫の食性

1齢幼虫は, 巣材では2齢以降に発育することができなかった。ハチ幼虫の糞塊では2頭が2齢まで発育し, そのうちの1頭が3齢まで発育したが, それ以上の発育は観察されなかった。一方, ハチの蛹では1齢幼虫18頭中12頭が4または5回の脱皮後蛹化し, 11頭が羽化した。

5. 卵, 幼虫, 蛹期間と休眠

越冬世代幼虫は4月下旬より蛹化を始め, およそ3週間余りの蛹期間を経て羽化に至った (Table 1)。2002年の第1世代の卵, 幼虫, 蛹期間は, それぞれ8.1, 23.6, 11.4日であったが, 2003年は幼虫期間が5.9日伸びたのに対し, 蛹期間は1.2日短くなった。第2世代は, 両年とも幼虫, 蛹期間ともに第1世代より概ね数日短くなった。しかし, 2003年は, 飼育した9頭の幼虫の内2頭が年内に羽化した

が, 残り7頭は越冬に入った。これら7頭の頭幅は1.26~1.42mmであり, 上述した頭幅の大きさと生存率の関係から判断すると翌年羽化すると考えられた。両年とも, 第2世代成虫が産卵した卵より孵化した幼虫のすべてが (2002, n=8; 2003, n=8), 越冬に入った。

考 察

本研究から明らかになったウスムラサキシマメイガの生活史を, 寄主のセグロアシナガバチの生活史 (吉川, 1959) と比較した (Fig. 4)。メイガはハチの巣内で幼虫越冬し, ハチの越冬女王が巣の創設を開始する4月下旬~5月上旬にかけて蛹化する。5月下旬よりこれらの越冬世代が羽化を開始し, 数週間以内に交尾と産卵を終える (加藤ら, 2007)。このころは, アシナガバチの巣内では, 女王の単独営巣期~ワーカー羽化期の初期にあたる。ただし, 越冬世代の一部は羽化が非常に遅れ, 第1世代成虫の羽化と同時期に羽化する。メイガの卵は約1週間で孵化し, 幼虫 (第1世代) は, 巣内へ侵入してハチの蛹や幼虫を食べて (加藤ら, 2007) 発育し蛹化する。これらの個体は, 6月下旬~7月上旬のワーカー羽化期に羽化し, 第2世代を産出する。第2世代幼虫の多くは, 8月上旬のアシナガバチの

Table 1. Developmental periods (days, mean±SD (n)) of the immature stages of nest-parasitic moths reared individually in the open air from 2001 to 2003

Generation	Egg		Larva		Pupa	
	2001	2002	2002	2003	2002	2003
Overwintered	—	—	—	—	23.4±2.4 (7)	—
First	7.8±0.5 (4)	8.1±0.8 (9)	23.6±1.8 (5)	29.5±5.9 (10)	11.4±0.9 (5)	10.2±0.8 (10)
Second	6.3±0.5 (6)	—	20.3±4.5 (11)	25.5±6.4 (2)	9.1±1.0 (10)	10.0±1.4 (2)

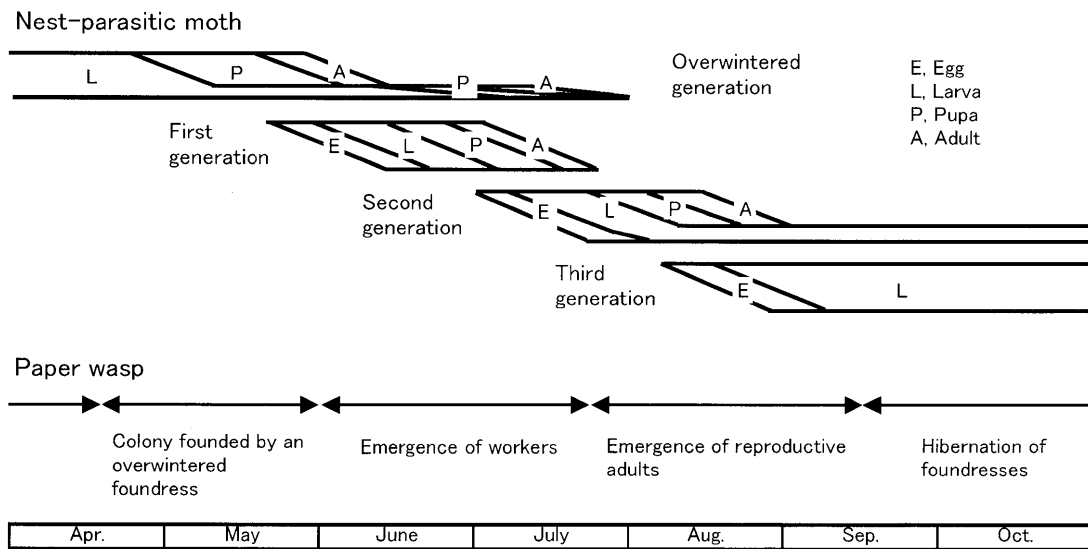


Fig. 4. Life cycles of the nest-parasitic moth *Hypsopygia postflava* and the paper wasp *Polistes jokahamae*.

繁殖成虫羽化期に羽化するが、年によっては一部の幼虫は越冬に入る。第3世代幼虫は8月中旬以降に出現し、全てが巣内で冬を迎える。ただし、越冬前に頭幅が1.08 mmに達することができなかった個体は、翌年羽化することはできない。

幼虫飼育において、2002年には第2世代幼虫の全てが年内に羽化したが、2003年には大部分の第2世代幼虫が越冬に入った。これは、2003年の第1世代の羽化が2002年に比べて、2週間ほど遅れたことが関係していると考えられる (Fig. 1)。つまり、他の多くの昆虫と同じように、日長によって休眠が誘起されている可能性が高い。

越冬世代の一部の羽化に遅延が見られた。こういった、同じ越冬集団でも羽化期が同一年に2つに分かれる現象は他のいくつかの昆虫で知られている (Danks, 1987, 1994)。この二山羽化の原因として、予測不可能な環境変化に対処するためのベットのヘッジ戦略 (Danks, 1987; Hopper, 1999; Menu and Desouhant, 2002) あるいは混合 ESS (Maynard-Smith, 1982; Soula and Menu, 2003) のような適応的な意味があるのかもしれないが、別の場所で適応した2つの遺伝子型が成虫の移動分散の結果交じり合って生じただけかもしれない (Bradford and Roff, 1997)。あるいは、越冬幼虫のなかに栄養不良の個体が含まれていて、越冬前に老熟した幼虫は越冬後すぐに蛹化するが、栄養状態の悪い個体は蛹化、羽化が遅れているのかもしれない。

初冬に採集した寄生巣の中には、羽化不可能と思われる老熟前の小型のメイガ幼虫を含むものが多くあった。この原因として、低温と餌不足の両方が考えられる。しかし、低温は、親成虫の羽化が遅くとも9月上旬であること (Fig. 1) と幼虫期間 (Table 1) を鑑みると通常理由にはなりにくい。セグロアシナガバチは、7月中旬~9月上旬に羽化する繁殖成虫 (オス, 新女王) を育てた後は育児活動を終了する (松浦, 1995)。つまり、8月に入ると巣内のブルード (卵, 幼虫, 蛹) は減少する一方である。これは、8月以降に孵化するこれら越冬世代の餌量が減少することを意味し、餌不足が一部の個体の発育を阻害したと考えられる。

越冬幼虫を個別飼育すると、頭幅1.08 mm未満の個体は翌春に蛹化できなかった。しかし、本種は肉食性であるため、自然状態では越冬後に幼虫同士の共食いが生じるか、あるいは発育不十分な越冬個体の一部はすでに蛹化した他個体を捕食して、蛹化する可能性が考えられる。貯穀害虫であるゴミムシダマシ科の甲虫数種において、蛹が幼虫に食べられることが報告されている (Chapman, 1928; Park et al., 1965; Tschinkel, 1978; Jillson and Costantino, 1980; Teleky, 1980)。今後実験的に集団飼育することによって、こういった共食いの可能性について確かめてみる必要がある。

ウスムラサキシマメイガの幼虫は、セグロアシナガバチ

の蛹を食べて発育する絶対捕食者 (obligatory predator) であることが明らかになった。また、ハチの幼虫も捕食する (加藤ら, 2007)。Rau (1941) と Strassmann (1981) は *Chalcoela iphitalis* と *C. pegasalis* もアシナガバチの絶対捕食者である可能性を指摘したが、これらのメイガによる高い寄生率とその寄生様式を見ると (Ballow, 1919, 1934; Nelson, 1968), その可能性が高い。一方、ヒロズコガ類, トガリホソガ類は巣材やハチの幼虫の糞塊を食べると考えられている (Nelson, 1968; Miyano, 1980; 松浦, 1995)。しかし、実験的に確かめられたことはなく、今後の研究が待たれる。

## 摘 要

2002, 2003年に、三重県および東京都、埼玉県で、セグロアシナガバチ *Polistes jokahamae* の巣に寄生するウスムラサキシマメイガ *Hypsopygia postflava* の羽化消長を明らかにした。成虫の羽化は年に3回観察されたが、越冬世代の一部の羽化は非常に遅れ、世代が重複することがあった。また、第2世代幼虫の一部は、その年に羽化せず越冬に入った。そのため、この巣寄生蛾は典型的には年に3世代で、一部1または2世代であると考えられた。1巣から羽化した成虫の雄率は平均56.4%であり、巣によって30.8~75.0%とばらついたが、巣間で有意な差はなかった。越冬態は幼虫であったが、越冬幼虫の頭幅サイズは巣間で大きなばらつきがあり、多くの巣では巣内でも大きなばらつきが見られた。頭幅が1.08 mm未満の越冬個体は翌年羽化できなかった。メイガ幼虫をサンプル管内で個別飼育したところ、ハチの蛹を与えたときは羽化したが、巣材やハチの糞では発育できなかった。

## 引用文献

- Ballow, H. A. (1919) Report by the entomologist on a visit to the northern islands (St. Kitts-Nevis, Antigua, Montserrat). *Rev. Appl. Ent.* A7: 414-415.
- Ballow, H. A. (1934) Notes on some insect pests in the Lesser Antilles. *Trop. Agr.* 11(8): 210-212.
- Bradford, M. J. and D. A. Roff (1997) An empirical model of diapause strategies of the cricket *Allonemobius socius*. *Ecology* 78: 442-451.
- Chapman, R. N. (1928) The quantitative analysis of environmental factors. *Ecology* 9: 111-122.
- Danks, H. V. (1987) *Insect Dormancy: An Ecological Perspective*. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Ottawa. 439 pp.
- Danks, H. V. (1994) Diversity and integration of life-cycle controls in insects. In *Insect Life-Cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control* (H.V. Danks ed.). Kluwer, Boston, pp. 5-40.
- Hirose, Y. and M. Takagi (1980) Attraction of two species of *Polistes*, to prey wounded by them. *Appl. Entomol. Zool.* 15: 108-110.

- Hopper, K. R. (1999) Risk-spreading and bet-hedging in insect population biology. *Ann. Rev. Entomol.* 44: 535–560.
- Hoshikawa, T. (1981) Some colony factors influencing the hunting activity of *Polistes chinensis antennalis* Perez (Hymenoptera, Vespidae). *Appl. Entomol. Zool.* 16: 395–405.
- 井上 寛 (1982) メイガ科. 日本産蛾類大図鑑1 (井上 寛・杉繁郎・黒子 浩・森内 茂・川辺 湛・大和田守). 講談社, 東京, pp. 307–404. [Inoue, H. (1982) Pyralidae. In *Moths of Japan 1* (H. Inoue, S. Sugi, H. Kuroko, S. Moriuchi, A. Kawabe and M. Owada). Kodansha, Tokyo, pp. 307–404.]
- Jillson, D. A. and R. F. Costantino (1980) Growth, distribution, and competition of *Tribolium castaneum* and *Tribolium brevicornis* in fine-grained habitats. *Am. Nat.* 116: 206–219.
- 加藤展朗・山田佳廣・松浦 誠・塚田森生 (2007) セグロアシナガバチの巣に寄生するウスムラサキシマメイガの交尾・産卵と幼虫の餌利用. 応動昆 51: 45–50. [Kato, N., Y. Y. Yamada, M. Matsuura and M. Tsukada (2007) Mating, oviposition, and prey use by larvae of *Hypsopygia postflava* (Lepidoptera, Pyralidae), a moth parasitic on nests of the paper wasp *Polistes jokahamae*. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 51: 45–50.]
- 牧野俊一 (1983) 寄主としてのアシナガバチ. 個体群生態学会会報 37: 53–66. [Makino, S. (1983) Paper wasps as hosts. *Bull. Popul. Ecol.* 37: 53–66.]
- 松浦 誠 (1977) アシナガバチの生活. 自然 32 (1): 26–36. [Matsuura, M. (1977) Life of paper wasps. *Shizen* 32 (1): 26–36.]
- 松浦 誠 (1995) 図説社会性カリバチの生態と進化. 北海道大学図書刊行会, 札幌. 353 pp. [Matsuura, M. (1995) *Social Wasps of Japan in Color*. Hokkaido University Press, Sapporo. 353 pp.]
- Maynard-Smith, J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge. 224 pp.
- Menu, F. and E. Desouhant (2002) Bet-hedging for variability in life cycle duration: bigger and later-emerging chestnut weevils have increased probability of a prolonged diapause. *Oecologia* 132: 167–174.
- Miyano, S. (1980) Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*, in central Japan (Hymenoptera: Vespidae). *Res. Popul. Ecol.* 22: 69–88.
- Nakasuji, F., H. Yamanaka and K. Kiritani (1976) Predation of larvae of the tobacco cutworm *Spodoptera litura* (Lepidoptera, Noctuidae) by *Polistes* wasps. *Kontyu* 44: 205–213.
- 中谷憲一・山本博子 (1999) セグロアシナガバチの巣に寄生するウスムラサキシマメイガの化性と越冬態. 蛾類通信 205: 85–87. [Nakatani, K. and H. Yamamoto (1999) Life-cycle and hibernation of *Hypsopygia postflava* (Hampson) (Pyralidae, Pyralinae), parasitic to the nest of *Polistes jadvigae* Dalla Torre (Vespidae). *Japan Heterocerists' J.* 205: 85–87.]
- Nelson, J. M. (1968) Parasites and symbionts of nests of *Polistes* wasps. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 61: 1528–1539.
- 奥谷禎一 (1979) 18. アシナガバチ. 図説 環境汚染と指標生物 (松中昭一 編). 朝倉書店, 東京, pp. 56–57. [Okutani, T. (1979) 18. Paper wasp. In *Environmental Pollution and Indicator Species* (S. Matsunaka ed.). Asakura Publishing, Tokyo, pp. 56–57.]
- Park, T., D. B. Mertz, W. Grodzinski and T. Prus (1965) Cannibalistic predation in populations of flour beetles. *Physiol. Zool.* 38: 289–321.
- Rau, P. (1941) Observations on certain lepidopterous and hymenopterous parasites of *Polistes* wasps. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 34: 355–366.
- Soula, B. and F. Menu (2003) Variability in diapause duration in the chestnut weevil: mixed ESS, genetic polymorphism or bet-hedging? *Oikos* 100: 574–580.
- Stamp, N. E. and M. D. Bowers (1988) Direct and indirect effects of predatory wasps (*Polistes* sp.: Vespidae) on gregarious caterpillars (*Hemileuca lucina*: Saturniidae). *Oecologia* 75: 619–624.
- Strassmann, J. E. (1981) Parasitoids, predators and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans*. *Ecology* 62: 1225–1233.
- Teleky, S. B. (1980) Egg cannibalism in *Tribolium* as a model of interference competition. *Res. Popul. Ecol.* 21: 217–227.
- Tschinkel, W. (1978) Dispersal behavior of the larval tenebrionid beetle *Zophobas rugipes*. *Physiol. Zool.* 51: 300–313.
- 吉川公雄 (1959) アシナガバチの超個体制. 動物の社会と個体 (今西錦司 編). 岩波書店, 東京, pp. 78–99. [Yoshikawa, K. (1959) Superorganism system in paper wasps. In *Society and Individual of Animals* (K. Imanishi ed.). Iwanami-shoten, Tokyo, pp. 78–99.]