

## 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

加藤 展朗<sup>†</sup>・山田 佳廣<sup>\*</sup>・松浦 誠・塚田 森生

三重大学大学院生物資源学研究科

Mating, Oviposition, and Prey Use by Larvae of *Hypsopygia postflava* (Lepidoptera: Pyralidae), a Moth Parasitic on Nests of the Paper Wasp, *Polistes jokahamae*. Nobuo KATO,<sup>††</sup> Yoshihiro Y. YAMADA,<sup>\*</sup> Makoto MATSUURA and Morio TSUKADA Graduate School of Bioresources, Mie University; Tsu, Mie 514-8507, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 51: 45-50 (2007)

**Abstract:** We investigated the mating, oviposition, and prey use by larvae of *Hypsopygia postflava*, a moth that is parasitic on nests of the paper wasp, *Polistes jokahamae*, in the laboratory under natural temperature, humidity, and day-length conditions, and in field cages. Mating occurred mainly from 2300 to 0600 hours, and copulation lasted a mean of 80.4 min. When adult wasps were absent from the nest, female adults of the moth laid eggs singly or in clumps of a few eggs, mainly on the walls of cells containing cocoons with live pupae or pupal exuviae. When adult wasps were present on the nest, wasp attacks prevented female moths from approaching the nest, and so they laid eggs singly or in clumps of several tens around the base of the nest pedicel. Female moths laid a mean of 133.9 eggs during their mean lifetime of 10.7 days. When first-instar larvae were released 10 cm from the base of the nest pedicel, 55% of them arrived in the nest with adult wasps. Moth larvae fed on wasp pupae first, and then on wasp larvae.

**Key words:** Fecundity; longevity; nest-parasitic moth; oviposition place; parasite dance

### 緒 言

アシナガバチ亜科 (Polistinae) のハチの巣に寄生する鱗翅類として、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 (Pyralidae) のウスムラサキシマメイガ *Hypsopygia postflava* (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 (Cosmopterygidae) のトガリホソガ *Anatrachyntis* sp. (Miyano, 1980) が知られている。これら巣寄生蛾の幼虫は巢内に潜んで、育房壁にトンネルを作りながら巢全体を食い荒らす (松浦, 1995)、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。加藤ら (未発表) は、ウスムラサキシマメイガが三重県、東京都、埼玉県では、年に通常 3 世代であるが、場合によっては年 1, 2 世代であることを明らかにした。また、室内飼育により、幼虫が巢材やアシナガバチの糞では育たず、ハチの蛹を餌として发育することを示した。しかし、ハチの幼虫を摂食するかどうかは調査されていない。もし幼虫も摂食するとすれば、巢内で蛹、幼

虫をどのように利用するのであろうか。また、成虫の交尾習性や産卵特性についての報告はこれまでない。日本には生息しないメイガ科の *Chalcoela iphitalis* (Nelson, 1968; Gillasp, 1973; Strassmann, 1981a, b) とヒロズコガ科 (Tineidae) の *Tinea latebricola* (Fitzgerald, 1938; Litte, 1981) は、メス成虫は夜間に活動し、巢盤表面に数卵ずつ産卵すると考えられている。しかし、実験的に確かめられてはいない。

この論文では、ウスムラサキシマメイガの交尾開始時刻と交尾継続 (連結) 時間、寿命、産卵数、産卵様式を調べた。さらに、巢外に産卵された卵から孵化した幼虫が、ハチの巢内へ侵入することが可能か実験的に調べた。また、巢内での幼虫の行動様式を観察し、何を食べているのか調べた。

### 材料および方法

#### 1. 供試虫

2001~2003 年に、三重県津市の三重大学構内と、東京都および埼玉県の複数の場所でウスムラサキシマメイガに寄

\* 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 7 月 22 日受領 (Received 22 July 2006)

2006 年 11 月 16 日登載決定 (Accepted 16 November 2006)

DOI: 10.1303/jjaez.2007.45

生されたセグロアシナガバチの巣を採集した。これらの巣を虫かご (8×11×15 cm) に入れ、屋外ベランダに放置してメイガ成虫を羽化させた。これらの成虫を用いて交尾習性と産卵特性を調べた。また、交尾後のメス成虫にセグロアシナガバチの巣を与えて産卵させ、その卵より孵化した幼虫を用いて、餌利用様式を調べた。

## 2. 交尾

交尾行動の観察は、2001年は7月8, 9, 10日, 8月4日の4回, 2002年は5月26, 30, 31日, 7月5, 6, 17日, 8月5日の7回行った。まず、寄生巣から羽化したメイガ成虫20~40頭をゴース布製の網かご (高さ44, 直径40 cmの円柱型) または虫かご (24×27×39 cm) に放した。本種は巣寄生蛾 *C. iphitalis* と同様に夜行性と考えられたので (Nelson, 1968; Strassmann, 1981a), 各観察日とも20:00~8:00に連続して行動観察を行った。交尾行動を開始したペアをガラス製の円柱管 (直径3, 高さ12 cm) に移し、連結開始時刻を確認後、連結継続時間を5分おきに調べた。これとは別に、日中の交尾の有無を確認するため、それ以外の時間にも随時観察した。観察は、三重大学生物資源学部校舎内の部屋で行った。この部屋の窓は開けられ、空調も入れなかったため、室温は野外とほぼ等しいと考えられた。

## 3. 産卵

ハチ成虫を除去したハチの巣を毎日メイガに提供して、日当たり産卵数と寿命、同時に産卵部位と卵塊サイズを調べた。2001, 2002年5~8月の間に、卵, 1~5齢幼虫, 蛹の各発育ステージが多数混在するセグロアシナガバチの巣を大学構内で採集し、虫かご (8×11×15 cm または 13×13×22 cm) の天井部に取り付けた。これらの虫かご内に、観察開始日の前日に交尾したメイガのメス成虫1頭を放飼して、15:00~9:00の間に自由に産卵させた。そして、産卵が集中する20:00~6:00に産卵行動を観察した。メス成虫が死亡するまで毎日、9:00~15:00の間に虫かごから巣を取り出し、ハチの各発育ステージの育房数を記録し、実体顕微鏡下で産卵場所、卵塊数、1卵塊を構成する卵数を調べた。メイガの卵は除去せず、ハチの巣を15:00に虫かごに戻した。メス成虫には死亡するまでハチミツを水で1:3の割合で薄めたものを与えた。10頭について行ったが、選好性については5頭について解析可能な結果が得られた (詳細後述)。また、生涯産卵数はこれに2頭 (日当たり産卵数不明) のデータを加えて計12頭、卵塊サイズは1頭 (産卵数不明) を加えて計11頭で解析した。実験は、交尾行動を調べたのと同じ部屋で行った。

メス成虫がハチの巣の育房内に産卵する際の選好性を以下のように解析した。異なる内容物を持った育房がすべて一つの巣に存在することはまれである。そこで、育房を1) 空 (産卵前) または卵, 2) 1~3齢幼虫, 3) 4または5齢

幼虫, 4) 繭 (蛹内在か羽化済みで繭殻のみ) の4タイプに類別し、この4タイプの内容物がすべて存在した日のデータ、すなわち成虫5頭から得たのべ27日のデータを解析に用いた。各日のデータをもとに、各タイプごとに育房当たりの平均卵塊数を計算し、それが多いものからこの各タイプに順位をつけ、その順位を基に、ハチのどの発育ステージの育房を選好するかを一般線形モデル (GLM) を使い分析した。内容物 (4タイプ) を固定要因、羽化後日数を共変量、産卵メス個体をランダム要因とした。また、多重比較にはTukey-Kramer法を用いた。卵数についても卵塊数と同様の順位付けと解析を行った。

ハチ成虫が在巣する巣に対する産卵行動については以下のように調べた。大学構内で採集したセグロアシナガバチの巣の巣柄を割り箸で挟んで、野外網室 (縦200×横90×高さ200 cm) 内の木材に針金で取り付けた。2003年7月16, 17日の観察では、育房数31で女王を含むメス成虫を4頭在巣させた巣を使用し、8月25~27日の観察では、育房数72で女王を含むメス成虫を7頭在巣させた巣を使用した。観察開始日の12:00~15:00の間に、メイガの既交尾メス10頭を網室内に放し、日没直後の19:00から産卵行動が見られなくなった3:00まで2回または3回観察を行い、その後メイガを回収した。

## 4. 1齢幼虫の巣への到達率

巣柄近辺に産卵された卵から孵化した幼虫の巣内までの到達率を調べる実験を、2003年に大学構内で採集したセグロアシナガバチの巣を用い2回行った。1回目は6月12日にハチ成虫を除去した巣 (育房数未記録) を虫かご (24×30×36 cm) の天井部に取り付けた。虫かごは、交尾行動を調べたのと同じ部屋に置いた。2回目は7月26日に、育房数43でハチ成虫 (女王) を1頭在巣させた巣を野外網室内 (200×200×90 cm) の木材に取り付けた。ハチ成虫には、鱗翅類幼虫とハチミツを水で1:1の割合で薄めたものを与え、育児活動を継続させた。次に、孵化直後のメイガの1齢幼虫20頭を、設置した巣の巣柄の基部から10 cmの距離に午前9時前後に放飼した。その後、6月12日放飼では10日後、7月26日放飼では9日後に巣を解体し、巣内に存在したメイガ幼虫を数えた。

## 5. 1齢幼虫の餌選好

ハチの巣内へ侵入したメイガの1齢幼虫の選好性を以下の方法により調べた。

実験は、2002年7月19日と2003年7月22日に1回ずつ行った。大学構内でさまざまな発育ステージの育房 (卵, 1~5齢幼虫, 蛹) からなるセグロアシナガバチの巣を採集して、虫かご (24×30×36 cm) の天井部に取り付けた。次に、一度ハチ成虫をすべて巣から除去し、孵化直後のメイガの1齢幼虫20頭を、巣の外縁にある育房のうち卵が存在する育房または空房に放飼した。その後、ハチ成虫を巣

に戻し、上記の実験と同様にして育児活動を継続させた。メイガ幼虫を放飼してから6日(2002年)と7日(2003年)が経過した後、巣内の育房をすべて切り開いて、幼虫が存在する育房を調べた。

メイガ幼虫の育房の選好性と分布集中度をそれぞれ二項検定およびランダム分布への $\chi^2$ 適合度検定により調べた。

## 6. 2 齢以降の幼虫の餌選好

2 齢以降のメイガ幼虫の餌選好性を解明するために、野外の寄生巣における被害経過を観察した。

2002年4月に、大学構内の畜舎の軒下にそれぞれ越冬メス1頭によって創設されたセグロアシナガバチの巣9個を5月上旬から6月中旬まで毎日観察し、セルマップ(巣盤構成図)を作成した。その中でメイガの寄生被害が確認された1巣について、寄生被害の広がりが終了するまで観察を続けた。

## 結 果

### 1. 交 尾

成虫はほとんどの場合、深夜から翌日の明け方(23:00~6:00)に交尾を開始した(Fig. 1)。日中の交尾はまれであったが、3度確認された。平均交尾(連結)継続時間( $\pm$ SD)は $80.4 \pm 29.5$ 分( $n=23$ )であった。

### 2. 産 卵

ハチ成虫を除去した巣において、メイガのメス成虫は23:00~5:00の間にハチの巣に飛来し、育房表面を産卵管で探った後に産卵を開始した。卵は、おもにハチの繭と育房壁が接する箇所やハチの幼虫がいる場合は外から5mm前後入った育房壁に、1個ずつか数個の卵塊で産下された(Fig. 2)。平均卵塊(1個の場合も卵塊とする)サイズ( $\pm$ SD)は $3.4 \pm 1.2$ 卵( $n=473$ )であった。

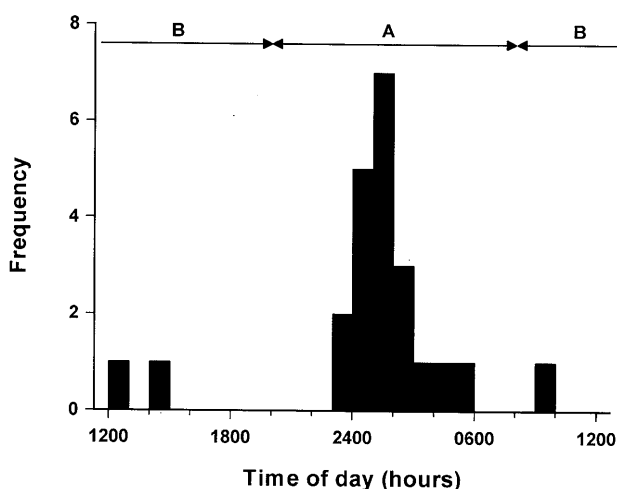


Fig. 1. Distribution of hourly mating frequency in *Hypsopygia postflava*. A, Continuous observation; B, Arbitrary observation.

卵塊数と卵数を基に解析した産卵場所の選好解析は同様の結果を得た。すなわち、メス成虫は育房面にランダムに産卵するのではなく、ハチの繭上に好んで産卵した(Fig. 3; 平均卵数についてのグラフは同様な結果なため提示せず)。産卵選好性の個体間や産卵日による違いは見られず、常に繭(羽化後の繭を含む)の育房への選好性が見られた(GLM, 卵塊  $p < 0.001$ , 卵  $p < 0.01$ ; Tukey-Kramer 多重比較, 卵塊, 卵とも  $p < 0.01$ )。他の3タイプの内容物に対する選好性には有意な違いは見られなかった。蛹のある繭と羽化後の繭が同時に存在し、その片方あるいは両者に産卵された場合は14回見られたが、蛹のある繭と羽化後の繭の間で好みに差はなかった(二項検定, 卵塊, 卵とも,  $p > 0.1$ )。

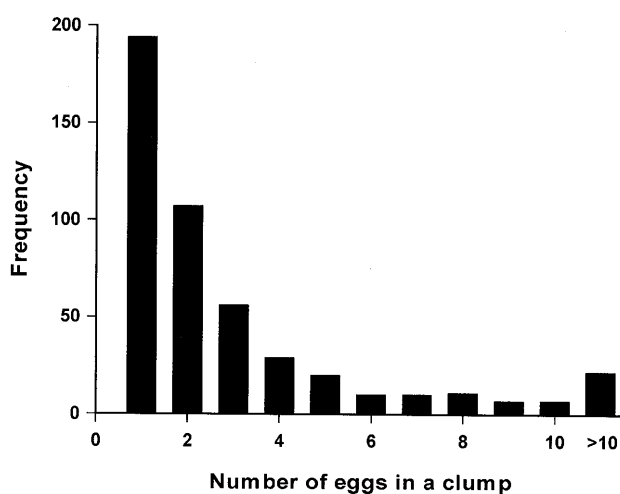


Fig. 2. Frequency distribution of the number of eggs in clumps deposited by *H. postflava* females on *Polistes jokahamae* nests without adult wasps.

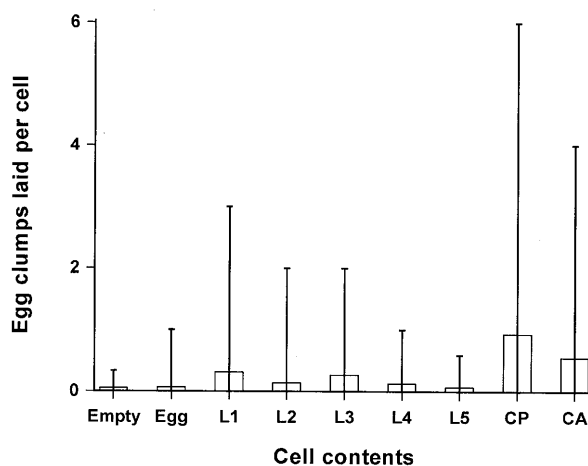


Fig. 3. Numbers of egg clumps deposited by *H. postflava* females in cells with different immature stages of *P. jokahamae* when adult wasps of *P. jokahamae* were absent. Means and ranges are shown. L1-L5, larvae at first-fifth instars; CP, cocoons with pupae; CA, cocoons from which adult wasps had already emerged.

ハチ成虫が在巢する巣における産卵実験では、7月16、17日の20:00~22:00の間に計11頭のメス成虫がハチの巣に歩行して接近し、巣柄近辺を旋回するのが観察された。このうちの2頭が巣柄を伝って巢内へ侵入しかけたが、ハチに噛み付かれて退却した。また、巣に飛来して着巢しようとしたメス成虫も3頭見られたが、これらも同様にハチに撃退された。ハチはメイガを撃退した後も、約10~30分間翅を広げて震わせるなどして警戒反応を示した。結果、どの個体も巢内へ侵入することができず、数頭のメス成虫が巣柄を挟んだ割り箸とそれを針金でくくりつけた木材との隙間に6卵塊を産卵して飛び去った。それらの卵塊サイズは102, 68, 36, 18, 26, 35卵で、それぞれ巣柄から5, 350, 380, 400, 550, 660mmの距離にあった。ただし、102卵の卵塊は、複数のメス成虫による産卵の可能性がある。また、8月25~27日の観察でも、メス成虫は育房面への産卵はほとんどできず、巣柄から19~121mmの木材の隙間に10卵を産卵したが、すべて1卵ずつの産卵であった。しかし、8月25日の観察中に、メス成虫2頭が、ハチが止まっていない巣の育房面に飛来して着巢し、繭上に1個ずつまたは8卵からなる卵塊を1個産卵した。

### 3. 寿命と生涯産卵数

12頭の平均生涯産卵数(±SD)は133.9±58.5卵、平均寿命(±SD)は10.7±5.0日であった。10頭中7頭は、交尾の翌晩から産卵を始め、日当たり産卵数のピークは交尾後2日にあった(Fig. 4)。

### 4. 1 齢幼虫の巣への到達率

巣への到着成功率は1回目(ハチ存在せず)85%、2回目(ハチ1頭在巢)55%であった。ハチの存在は到達率を有意に下げた(Fisherの正確確率検定, 片側検定,  $p < 0.05$ )。

### 5. 1 齢幼虫の餌選好

選好性に関しては2002と2003年の2回の実験はほぼ同じ結果となった。巣へ放飼した20頭の幼虫を2002年は18、2003年は11頭、育房で発見できた。そして、これらの幼虫はすべて蛹が存在する育房(羽化後の空房を含む)で2~3齢まで発育した状態で確認された(Fig. 5)。すなわち、メイガ幼虫は、繭(羽化後の繭を含む)育房を選好した(二項検定, 両年とも,  $p < 0.001$ )。また、繭育房間でのメイガ幼虫の分布も、ランダム分布(二項分布)より有意に特定の育房に集中していた( $\chi^2$ 検定, 両年とも,  $p < 0.001$ )。幼虫が選好した育房は、蛹化間もない白色の蛹が存在する育房あるいはその隣の羽化後の育房であった。また、メイガ幼虫を確認した時点では巣内における蛹以外の発育ステージのハチは無傷なままであった。

### 6. 2 齢以降の幼虫の餌選好

メイガの吐糸は、初め巣内の空房において発見された(6月8日, Fig. 6)、その後、空房に隣接する蛹が存在する

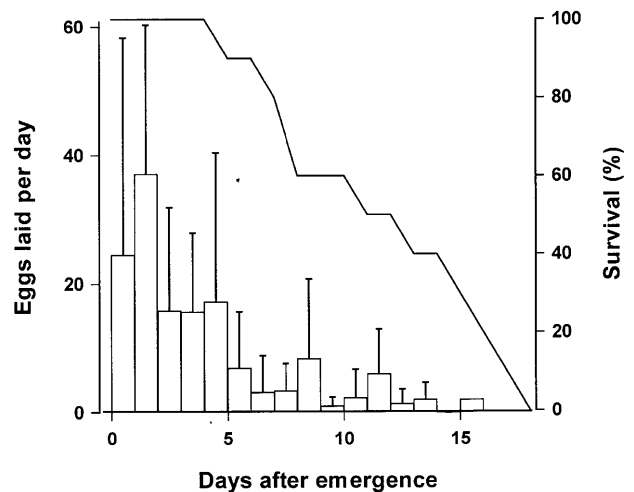


Fig. 4. Age-related changes in the daily fecundity (histogram) and survival (line) of female adults of *H. postflava* ( $n=10$ ). Means and SDs are shown.

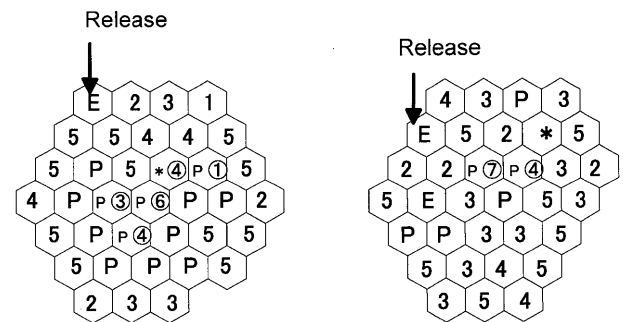


Fig. 5. Food preference by the first-instar larvae of *H. postflava* in *P. jokahamae* nests. Values in the circles indicate the number of *H. postflava* larvae present in cells at 6 (left) and 7 (right) days after the release of hatchlings. Experiments were carried out in 2002 (left) and 2003 (right). Developmental stages of *P. jokahamae* in the cells are indicated as follows: E, egg; P, pupa; 1-5, larvae at first-fifth instars; \*, cocoon from which adults had emerged.

育房に広がった(9~11日)。蛹の育房に吐糸する場合、メイガ幼虫はハチの蛹を捕食しながら、育房表面のハチの繭を食い破って糸を吐いた。これは羽化する際の脱出口を確保するためなのかもしれない。また、ハチ成虫が羽化した後の育房はすぐに吐糸で満たされ(15日)、その後もハチの蛹は次々と捕食された(18日)。18日の巣内に存在したハチの蛹4頭、5齢幼虫5頭が、20日にはすべて無くなったため、メイガ幼虫はハチの蛹と同様に5齢幼虫を捕食したと思われる。しかし、5齢幼虫がいた5育房のうち4育房には吐糸が見られなかった。隣接の育房から頭部だけを出して幼虫を捕食したためだと思われるが、ハチ成虫による共食いの可能性を完全には否定できない。

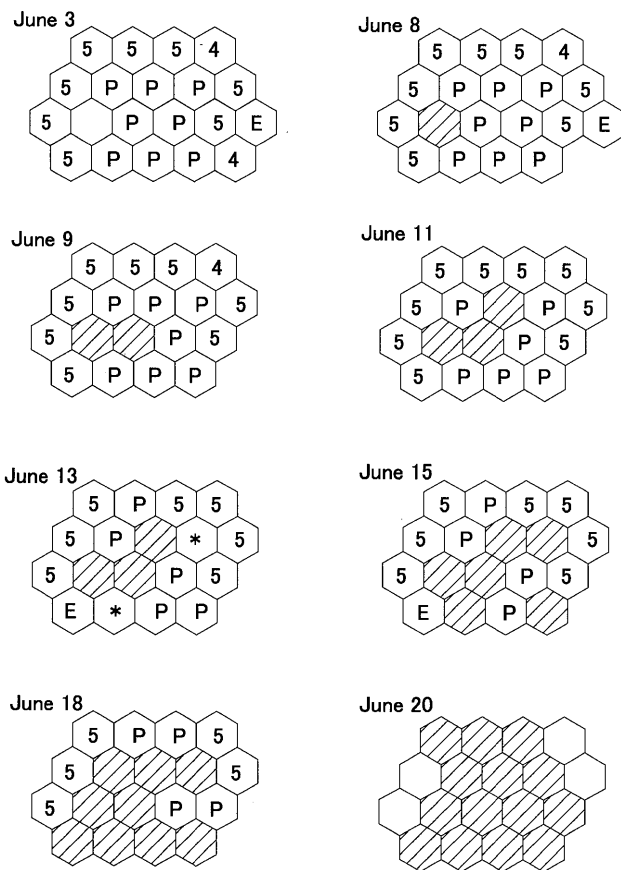


Fig. 6. Changes in the distribution of cells full of silk spun by *H. postflava* larvae. Empty cells indicate cells with no *P. jokahamae* immatures; hatched, cells full of silk spun by *H. postflava* larvae. Two cells were clipped off by the queen between June 3 and 9.

考 察

ハチが巣にいない場合、ウスムラサキシマメイガのメス成虫は、ハチの巣内へ侵入し、育房面の繭や繭殻を選好して1から数卵ずつ産卵した。しかし、ハチがいる場合、メス成虫はハチに接近、または接触して撃退されたため、歩行による侵入は極めて困難であると思われる。また、メイガはホバリングができず、機敏な飛翔が不可能なため、多数のワーカーに覆われた巣の育房面に直接飛来して産卵することも困難であると思われる。今回の実験では、ハチが在巣するにもかかわらず、ハチの巣に飛来して繭上に産卵した個体を確認したが、これはメス成虫がハチのいない巣表面に運良く着巣できたためで、まれなことだと思われる。

メス成虫はハチに撃退された後も再度巣内への侵入を試みたが、ハチは一度メイガと遭遇すると警戒反応を示し、10~30分間翅を広げて震わせながら巣上を走り回った。このような行動はパラサイトダンス (parasite dance) と呼ば

れ (West-Eberhard, 1969), 他のハチ個体も連鎖反応を起こして同様な行動を示すため、メス成虫の侵入はいつそう困難となる。アシナガバチの一種 *P. exclamans* は、巣上や巣の近辺でメイガ科の *Chalcoela iphitalis* を発見すると少なくとも10時間はこのダンスを続けるという (Strassmann, 1981a)。また、アシナガバチの巣に寄生するヒメバチ (*Ichneumonidae*) の1種では、数時間を費やしても巣に到達することができないこともあり、さらに到達しても産卵に至らず、アシナガバチに撃退されることの方が多いという (牧野, 1983)。このように、メイガより機敏と考えられるヒメバチなどの寄生者でも、ハチの巣に直接産卵することは極めて困難である。

巣上への直接産卵に失敗したメイガは、巣柄近辺を産卵管で探った後に産卵した。こうして巣外で産下された卵より孵化した1齢幼虫の多くは、歩行して巣内へ到達した。メス成虫の巣への産卵の困難さを考慮すると、自然状態ではほとんどのメス成虫が巣上ではなく、巣柄近辺に産卵していると考えられる。アシナガバチ亜科の寄生者の中でも、鱗翅類の寄生率が高いことが知られている。例えば、ウスムラサキシマメイガで10~30% (加藤ら, 未発表), *C. iphitalis* で20~70% (Nelson, 1968; Strassmann, 1981a), トガリホソガで90%以上 (Miyano, 1980) である。これは、必ず巣上に産卵するヒメバチなど (牧野, 1983; 松浦, 1995) とは異なり、巣外に産卵された卵より孵化した1齢幼虫が歩行により巣内へ侵入することができるためかもしれない。しかし、メイガより体サイズが小さく、機敏に飛翔、歩行できるヒロズコガ類、カザリバガ類については、ハチの巣に直接産卵している可能性もある。

メス成虫の寿命は1~2週間で、生涯に100~200卵を産卵した。産卵数が100を下回る個体があったが、これは今回の実験では産卵された卵を除去することなく同じ巣を与え続けたため、高密度の卵の付着した巣への産卵を忌避したためかもしれない。また、産卵数の多少は体サイズにも関係すると考えられるが、本研究では体サイズの測定はしなかった。卵塊サイズは、ハチ成虫を除去した場合は1から数卵であったのに対し、ハチ成虫が在巣する場合は、しばしば数十卵と多かった。ハチがいない場合は、時間を掛けて育房面を徘徊し1または数卵ずつ産卵することができるが、ハチがいる場合は、産卵場所が巣外の特定の場所に制限されるために、一カ所に多数の卵を産卵したと考えられる。

巣内へ侵入したウスムラサキシマメイガの1齢幼虫は、1頭のハチの蛹を集団で捕食し始めた。1齢幼虫が群がった蛹は、様々な発育ステージの中でも蛹化間もない白色の蛹であった。おそらく1齢幼虫は大顎の発達が十分でないため、こうした柔らかい蛹を好んで捕食すると思われる。蛹を完食した後のメイガ幼虫は育房壁を食い破って巣内を

縦横に移動し、別の蛹を捕食し始めた。おそらく3~4歳まで発育し、大顎を発達させたメイガ幼虫はハチの幼虫の捕食も開始する。ただし、ハチ幼虫の捕食については、飼育実験による確認が必要である。このような過程で、メイガ幼虫は蛹化に至るまでの間に多数のハチの蛹と幼虫を食い荒らす。しかし、寄主であるハチの巣内に蛹が存在しない場合、メイガの1齢幼虫がどういった反応を示すかが今後の課題として残った。また、サンプル管内におけるメイガ幼虫の個別飼育では、通常1頭のハチの蛹を食べて蛹化したため(加藤ら、未発表)、1頭のウスムラサキシマメイガが蛹化に至るまでに必要な餌量は、およそ1頭のアシナガバチの蛹であると考えられる。しかし、今回の産卵実験では、餌量を上回る卵が1巣に産卵されることが多かった。野外での産卵状況の解明が今後の課題として残る。特に、メイガ成虫が既に巣に産まれた卵の密度に応じて産卵を抑制するかどうかの解明が待たれる。

### 要 約

室内実験によって、セグロアシナガバチ *Polistes jakahamae* の巣に寄生するウスムラサキシマメイガ *Hypsopygia postflava* の交尾習性と産卵特性、幼虫の寄主利用の行動を明らかにした。成虫はおもに23:00~6:00の間に交尾を開始し、平均交尾継続時間は80.4分であった。交尾後のメス成虫は、ハチ成虫を除去した巣ではおもにハチの繭上に1または数卵ずつ産卵した。しかし、ハチ成虫が在巢する場合は、ハチの攻撃を受け、ほとんどの個体が巣内へ侵入することができず、巣柄近辺に1個ずつあるいは数十卵からなる卵塊を産卵した。メス成虫の寿命は平均10.7日で、その間に平均133.9卵を産んだ。また、メイガの1齢幼虫をハチ成虫がいる巣の巣柄から10cmの距離に放飼したところ、55%の個体が巣内へ到達した。巣内へ侵入した1齢幼虫は、ハチの蛹の捕食を開始した。蛹を食べて発育した後

ハチの幼虫を捕食した。

### 引用文献

- Fitzgerald, D. V. (1938) Social wasps (Hym.: Vespidae) from Trinidad, with a note on the genus *Trypoxylon* Latreille. *Trans. R. Entomol. Soc. London* 87: 181-191.
- Gillaspy, J. E. (1973) Behavioral observations on paper-nest wasps (genus *Polistes*; family Vespidae; order Hymenoptera). *Am. Mid. Nat.* 90: 1-12.
- 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 編著). 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 eds.). Kodansha, Tokyo, pp. 307-404.]
- Litte, M. (1981) Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest. *Smith. Cont. Zool.* 327: 1-27.
- 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 (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.]
- 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.
- Nelson, J. M. (1968) Parasites and symbionts of nests of *Polistes* wasps. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 61: 1528-1539.
- Strassmann, J. E. (1981a) Parasitoids, predators and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans*. *Ecology* 62: 1225-1233.
- Strassmann, J. E. (1981b) Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 55-64.
- West-Eberhard, M. J. (1969) The social biology of polistine wasps. *Univ. Mich. Mus. Zool. Misc. Publ.* 140: 1-101.