

博士論文

ヤマトアシナガバチの社会構造：
優劣関係の分析を中心として

Social Structure of *Polistes japonicus* (Hymenoptera: Vespidae):
With a Focus on Analysis of Dominant-Subordinate Interactions

平成 23 年 9 月

三重大学大学院生物資源学研究科

石川 善大
Yoshihiro Ishikawa

目次

第1章 序論	1
第2章 共通の材料と方法	7
2.1. 飼育方法	7
2.1.1. 飼育環境	7
2.1.2. 創設メス (foundress) の捕獲と営巣の開始	8
2.2. 観察方法	8
2.2.1. セルマップの作成とマーキング	8
2.2.2. ワーカーの分類と営巣期の区別	9
2.2.3. ビデオ撮影	10
2.2.4. 行動の観察とその分類	11
2.2.5. 優劣順位の決定	13
第3章 観察コロニーの特徴	14
3.1. 営巣場所と巣の構造	14
3.2. 育房数	14
3.3. 早期オス (early male)	15
3.4. 創設クイーンの亡失	15
3.5. ワーカー数	16
第4章 クイーンとワーカーの間の優劣関係	17
4.1. はじめに	17
4.2. データ解析手順	18
4.3. 結果	20
4.3.1. クイーンとワーカーの間の優位行動	20
4.3.2. 尻振り行動	21
4.3.3. 産卵	23
4.4. 考察	23
第5章 ワーカー間の優劣関係	28
5.1. はじめに	28
5.2. データ解析手順	30
5.3. 結果	32
5.3.1. 体サイズと羽化順の関係	32
5.3.2. ワーカー間の優劣順位	32
5.3.3. 優位行動が向けられるワーカー	35

5.4. 考察	35
第6章 ワーカー間の労働配分	39
6.1. はじめに	39
6.2. データ解析手順	41
6.3. 結果	43
6.3.1. 外役と内役	43
6.3.2. 巣外で過ごした時間の割合	44
6.3.3. 肉質物採集頻度と肉質物採集個体数に対するワーカー1頭あたりの コロニー需要の影響	45
6.4. 考察	46
第7章 肉質物採集活動の制御	50
7.1. はじめに	50
7.2. データ解析手順	53
7.3. 結果	54
7.3.1. 優位行動によって外役活動頻度を制御している可能性	54
7.3.2. 肉質物採集の前と後に行われた行動	56
7.3.3. 育房点検後の肉質物採集の割合と5齢幼虫数の関係	56
7.3.4. 育房点検頻度と5齢幼虫数の関係	57
7.4. 考察	57
第8章 優位行動の役割	61
8.1. はじめに	61
8.2. データ解析手順	62
8.3. 結果	63
8.3.1. 優位行動前後の行動	63
8.3.2. 優位行動頻度が餌提供頻度と育房点検頻度に及ぼす影響	65
8.3.3. 優位行動頻度と巣内の各発育段階密度あるいは空房数との関係	65
8.4. 考察	66
第9章 総合考察	69
第10章 摘要 (Summary)	74
謝辞	82
引用文献	84
Tables	100
Figures	123

第 1 章 序論

社会性昆虫はコロニーを単位として集団生活をし(コロニーとは、同一の巣で生活する個体の集まりのこと)、コロニー内には、産卵をせず、育仔に従事する非繁殖個体が存在する。集団生活をおくるが、非繁殖個体が存在しないグループと区別するため、社会性昆虫は、しばしば真社会性昆虫と呼ばれる。厳密な真社会性の条件は(1)世代の重複、(2)共同育仔、(3)繁殖に関する分業である(Wilson, 1975)。真社会性は膜翅目 Hymenoptera の多くの種と等翅目 Isoptera でよく発達しているが、その他に半翅目 Hemiptera と総翅目 Thysanoptera の一部の種でも見つかっている(青木, 1984; Aoki, 1987; Crespi, 1992)。これらのなかには、アシナガバチのようにクイーンをワーカーから形態的に区別することが不可能で、繁殖に関する分業が不完全な原始的真社会性種から、ミツバチやアリののようにクイーンを形態的に区別することが可能で原則としてクイーン存在下ではクイーン以外は卵を産まない高次真社会性種まで含まれ、社会性の発達の程度は様々である(Jeanne, 2003)。

膜翅目に属す社会性昆虫のクイーンとワーカーは、(1)オスの父権、(2)次期繁殖虫の性比、(3)産卵をめぐる対立する(Ratnieks et al., 2006)。前者の2つの対立は、膜翅目にみられる半数倍数性の性決定様式(一倍体はオスに、二倍体はメスになる。ワーカーは、通常は未交尾だが一倍体のオス卵を産むことができる)によって起こる。クイーンが一回交尾の場合、ワーカーからみた自分自身の娘とクイーンの娘(つまりワーカーにとって姉妹)の血縁度は、それぞれ $1/2$, $3/4$ となる。一方、ワーカーからみた自分自身の息子とクイーンの息子(つまりワーカーから見て兄弟)の血縁度は、それぞれ $1/2$, $1/4$ となる。そのため、ワーカーはクイーンが娘を産むことには協力的になるが、息子の産卵に対しては非協力的で、自分の息

子を産もうとする。つまり、父権をめぐるクイーンとワーカー間の対立が生じる。また、上記のワーカーからみたクイーンの子の血縁度とクイーンからみた自分の子の血縁度との差は、望ましいクイーンの子の性比がワーカーにとっては、3:1（娘：息子）にあるのに対し、クイーンにとっては1:1となり（Trivers and Hare, 1976）、性比をめぐってもクイーンとワーカー間の対立が生じる。3つめの対立は、クイーンが複数回交尾している場合か、または産卵能力が低いときに生じやすいと考えられる（Reeve, 1991）。これらのテーマは、近年、社会性の発達を考える上で非常に重要であり、多くの研究者の関心を引き寄せている（e.g., Beekman et al., 2009; Brunner and Heinze, 2009; Koedam et al., 2005; Ratnieks et al., 2006; Tsuchida et al., 2003）。

また、ワーカー間の対立もある。つまり、クイーンがいなくなったとき誰がそれを継ぐかを巡って対立する。特に、ワーカー数が少ない種については、クイーンになる確率が高くなるためこの対立は顕著である（Bourke, 1999; Shreeves and Field, 2002）。外役行動は、非常に生理的に疲弊する行動であり（Cant and Field, 2001, 2005; Finkel and Holbrook, 2000; Heinsohn and Legge, 1999; Nilsson, 2002; O'Donnell, 1998a; O'Donnell and Jeanne, 1995; Williams et al., 2008）、その途中に捕食者の攻撃を受けやすい。そのため、クイーンの後継者となることを狙うワーカーは、外役に就きたがらないことが予想される（Cant and Field, 2001, 2005; Molina and O'Donnell, 2009）。そのため、誰が外役に就くかが問題となる。

上で述べた巣内の個体間のいろいろな対立を解決する一つの手段が順位性である。とくに、少数ワーカーよりなるコロニーでは、ほとんどの場合、順位性が見られる。これらのコロニーでは、通常、クイーンを含めた巣上の個体間（クイーンとそのワーカーたち）で

の頻繁な優位行動，すなわち突進，馬乗り（mounting，劣位個体の背面に優位個体が，前脚をのせ半分馬乗りになる），大顎での噛み付きのような攻撃的接触によって決まる直線的な順位制（この順位性を以降，社会的順位制と呼ぶ）を持つ（Breed and Gamboa, 1977; Jeanne, 2003; Moninn and Peeters, 1999; Pardi, 1948; Reeve, 1991）．一般に，社会的順位制は産卵者の決定の仕組みとして機能する（Bridge and Field, 2007; Jeanne, 1972; Litte, 1977; Pardi, 1948; West-Eberhard, 1978, 1981; Yamane, 1986; Yoshikawa, 1963）．優位な個体ほど多くの優位行動を行い（Spradbery, 1991; Wilson, 1974），その多くは自身の順位の直下の個体に対して向けられる（Cant et al., 2006; Dowing and Jeanne, 1985; Hughes and Strassmann, 1988; Miyano, 1986; Reeve and Gamboa, 1987）．社会的順位制を有する種におけるワーカー産卵は，クイーンの存在下では通常制限され，ワーカーによって産まれた卵は，しばしば，クイーンやその直下に順位付けられるワーカーによって食卵される（Peeters and Liebig, 2009; Wenseleers and Ratnieks, 2006）．

さらに，アシナガバチのコロニーにおけるワーカー間において，社会的順位制は様々な労働の配分を制御し，劣位ワーカーは外役活動，優位ワーカーは内役活動を行うか巣内でおとなしくしていると考えられてきた（Gamboa et al., 1990; Markiewicz and O'Donnell, 2001; Molina and O'Donnell, 2009; O'Donnell, 1998a; Röseler, 1991）．順位が最上位のワーカーは，通常，創設クイーンが亡失したときにコロニーを引き継ぐ（Bridge and Field, 2007; Jeanne, 1972; Litte, 1977; Pardi, 1948; West-Eberhard, 1978, 1981; Yamane, 1986; Yoshikawa, 1963）．つまり，優位なワーカーほど自身の子を直接産む機会に恵まれる．その結果，優位ワーカーは将来の繁殖に備えて重労働（例えば外役活動）を避けると考えられる（Cant and Field, 2001, 2005; Molina and O'Donnell, 2009）．

しかし，上述の社会的順位制のシステムの例外がインド，東南アジア，オーストラリアに分布するアシナガバチ *Ropalidia marginata* で発見された (Gadagkar, 2001). この種では，巣に見られるワーカー総数は最大でも 20 前後であるが，クイーンはおとなしく，社会的順位制において最上位とならないが，産卵を独占している (Chandrashekara and Gadagkar, 1991; Gadagkar, 1980, 2001, 2009). クイーンとワーカーの間の優劣関係の維持には，フェロモンが使われている可能性がある (Bhadra et al., 2007; Gadagkar, 2009). *R. marginata* では，創設クイーンが亡失するとすぐに，あるワーカー（最上位ではない）が，交代クイーンとなるために攻撃的にふるまう (Gadagkar, 2001; Premnath et al., 1996; Sumana and Gadagkar, 2001). そのような攻撃は 1 ヶ月以内に静まり，交代クイーンとワーカーの関係は，創設メスとワーカーのそれと同様になる (Gadagkar, 2001). この例外の発見は，創設クイーンとワーカーの間の優劣関係を確立するメカニズムが多様であることを示唆している.

順位制の研究は社会性種のうちの少数だけ，たとえばアシナガバチ亜科では，総計 943 種のうち 19 種だけ (Arévalo et al., 2004; Strassmann and Meyer, 1983; Tsuchida and Suzuki, 2006; Tsuji and Tsuji, 2005) に限定されている. 熱帯から温帯北部まで約 200 種を擁するアシナガバチ属 *Polistes* は 12 亜属に分類される (Arévalo et al., 2004) が，観察例はその 12 亜属のうちの，4 亜属だけである (*Polistes sensu stricto*, *Megapolistes*, *Fuscopolistes*, *Aphanilopterus*). 今後，多くの種における観察，特に過去に研究されていない亜属に分類される種の観察は，順位制に特徴づけられる社会性昆虫の社会構造をより深く理解するために必要とされる.

一方，アシナガバチを含むコロニーサイズの小さい社会性昆虫では，クイーンは，優位行動を使って外役頻度を制御すると考えられ

てきた (Bonabeau et al., 1997; Breed and Gamboa, 1977; Dew, 1983; Reeve and Gamboa, 1983, 1987; Strassmann, 1981). しかし, 最近のコロニーサイズの小さい社会性カリバチの研究は, この考えを支持しなかった. Jha et al. (2006) は, *Polistes instabilis* と *P. dominulus* において, コロニー活動は, クイーンでなくワーカーの行動がきっかけとなること, また, クイーンの除去は, コロニー活動の減少を示さないことを示した. O'Donnell (1998b) は, *P. instabilis* において, 水採集の外役に就いている個体を取り除いたとき, それまでときどき水採集をしていた個体が, その水採集専門の個体となったことを観察し, 水採集については, クイーンでなく, ワーカー自身が, 巣の水需要の評価をおこない, それにしたがって自分の行動を制御していることを示唆した. Jeanne (1999) は, 小規模コロニーの外役頻度は外役者自身が, コロニー需要を評価して制御しているはずであると予測した. それは, もし, 巣内のある個体が, その外役個体にコロニー需要の情報を伝える, あるいは採集物を受け取るとしたら, 小規模コロニーにおいては, 外役個体はその介在個体を探すのに時間がかかる, あるいは, 外役個体が多く帰還しているときは, 待ち時間が長くなり非効率になるためである (Anderson and Ratnieks, 1999). 一方, O'Donnell (2001, 2006) は, *Polybia occidentalis* においてワーカーによる噛みつきが外役を誘起することを示した. *R. marginata* においても, コロニー需要の大小がワーカー間の優位行動の頻度を左右することが見いだされた (Bruyndonckx et al., 2006; Lamba et al., 2008). これは, 優位行動が, 内役個体から外役個体にコロニー需要についての情報を伝達していること示す (Gadagkar, 2009). 外役制御の包括的理解のため, 今後, コロニーサイズの小さい多くの種で, 外役制御の機構の詳細な分析が望まれている.

アシナガバチ属 *Polistes* に属する 12 亜属のうち, 日本には 3 亜

属 *Polistes*, *Megapolistes*, *Polistella* が分布する。 *Polistella* は、日本ではヤマトアシナガバチ *Polistes japonicus* Saussure, キボシアシナガバチ *Polistes nipponensis*, コアシナガバチ *Polistes snelleni* の 3 種が分布しているが、本亜属に関する研究例は他の 2 亜属に比べて少なく、コアシナガバチについての生態学のおよび行動学的知見があるにすぎない (Yamane, 1969, 1971)。ヤマトアシナガバチは日本を北限とし、中国や台湾などに広く分布することが知られているが、基本的な生活史や社会構造については松浦 (1975) の断片的な観察例があるにすぎず、日本産のアシナガバチのなかで最稀種であるため、生態的知見は最も乏しい。

本研究の目的は、原始的真社会性アシナガバチであるヤマトアシナガバチの飼育コロニーを観察して優劣行動中心とした解析を行い、その社会構造を明らかにすることである。解析は、次の 5 項目について行った。(1) クイーンとワーカーとの関係。創設メスがどのようにして産卵を巡る優劣関係で最上位となるか、創設メス亡失時の交代クイーンは社会的順位制の最上位ワーカーなのか。(2) ワーカー間の社会的順位制。ワーカーの社会的優劣順位に対して羽化順や体サイズの影響はあるのか。(3) ワーカー間の労働配分。ワーカー間の労働配分に対して社会的順位制が影響しているのか。(4) 肉質物採集のための外役頻度を定める機構。外役頻度に優位行動の頻度は影響を与えるのか。(5) クイーンの優位行動の機能。(4) の解析においてクイーンとワーカーの優位行動による外役制御の可能性は否定された。そこで、クイーンの優位行動の機能を探る。これらの解析を通して、ヤマトアシナガバチの社会構造の解明に迫る。

第 2 章 共通の材料と方法

2.1. 飼育方法

2.1.1. 飼育環境

観察のための飼育は，2000，2002，2003，2004 年の各年 5～8 月にかけて，三重県津市栗真町屋町三重大学構内の野外網室で行った．網室の大きさは 3.2 x 3.4 x 1.9-3.7（高さ） m で，東北面はガラス室に接続して全面ガラス張りで，他の三面の鉄骨には 1 x 1 mm の塩化ビニール製メッシュがスギ材（3.0 x 1.0 cm）で内側から押しえられて貼り付けられた．天井には，同様にしてメッシュが貼り付けられた．その上に雨避けとして硬質塩化ビニール製の透明波板が被せられていた．網室内の床面は砂状土で，シロダモ，カクレミノ，クス，ヤマザクラ等の高さ 1～3 m の樹木が植えられ，これらの樹木とスギ材を，ハチが営巣場所や巣材として利用した．

網室は閉鎖環境であるため，人為的に餌を補給する必要から，給餌台を設けた．給餌台の脚 4 箇所からのアリの侵入を防ぐために，水道水を張った皿を 4 つ置き，それらの中央に脚を置いた．皿の水は，毎日交換した．給餌台の上には，炭水化物源，タンパク源，水源を区別して，シャーレを 3 つ設置した．炭水化物源としては，ハチミツの原液を用いた．タンパク源としては各種鱗翅目幼虫，バッタ，トンボ，セミを野外で採集し，これらを潰して筋肉を露出させた状態で用いた．タンパク源とする餌が不足したときは，別途飼育されているミツバチの巣盤から幼虫や蛹を引き抜いて与えた．水源には，水道水を用いた．これらは適時交換して新鮮に保ち，ハチが自由に給餌台に飛来して採餌できるようにした．また，網室内の植生を維持するために，毎日網室内に水を撒いた．

2.1.2. 創設メス (foundress) の捕獲と営巢の開始

2000年は、三重大学構内のツバキの枝に営巢中のコロニーを、最初のワーカー (worker) が羽化した当日に網室内に移して営巢を継続させた。2002, 2003, 2004年には、越冬から覚めた創設メスを野外で捕獲するため、4月に、三重大学構内の野外網室の近くにあったツバキの葉に、霧吹きを用いてハチミツ水溶液を散布して、そこに誘引された創設メスを捕虫網で捕獲した。創設メスは、通常、後にコロニーにおいてクイーン (foundress queen, 創設クイーン) となる個体である。捕らえた創設メスは、ハチミツ水溶液を与えながらケージ (11 x 15 x 8 cm) で飼育して、各年の5月上旬に網室内に放して営巢を開始させた。創設メスの単独営巢期には、巢の円滑な発達を促すことを目的に、2.1.1.で述べた昆虫類の肉団子をピンセットで直接創設メスに与えることも、給餌台への餌の供給と平行して行った。2000年は1コロニー (コロニーP), 2002年は2コロニー (コロニーA, B), 2003年は1コロニー (コロニーC), 2004年は1コロニー (コロニーD) の全部で5コロニーが飼育された。2002年はコロニーA, Bが網室内で同時に営巢する環境であったが、それ以外の年は観察コロニー単独の営巢であった。

2.2. 観察方法

2.2.1. セルマップの作成とマーキング

巢盤内における各発育態の分布と構成、育房の発達状況を知るために、新設育房、卵、幼虫の齢期 (1, 2, 3, 4, 5 齢), 繭, 空房を記録したセルマップを作成した。各コロニーにおいて最初のワーカー

ーが羽化した日から，それぞれのコロニーにおいて観察を終了するまでの期間にわたって，毎日夕刻に作成した．

ワーカーと繁殖メス（次世代）の区別は，羽化時期により判断した．すなわち，雄バチの羽化時点を繁殖個体の羽化の始まりと考え，それより前に羽化したメスをワーカー，後に羽化したメスを繁殖メスとした（Reeve, 1991）．新たに羽化したワーカーは，羽化当日に，巣上に静止している時に木製の細い棒を近づけ，その上にとまらせて静かにサンプル管に隔離した．二酸化炭素による麻酔を行い，体サイズの指標として頭部の最大幅（頭幅）をノギス（0.05mm）で計測した後，数字がプリントされた写真製の小片（直径 3mm 程度）を中胸背板上にマニキュアを用いて貼り付けて，個体識別のマーキングとした．写真製小片の数字は，羽化の順番と一致させた．

マーキングを施した個体は再びサンプル管に戻し，麻酔から覚めた後の動作が麻酔前と変わらないことを目視で確認すると共に，マニキュアが乾燥するまでそのまま静置した．マニキュアが乾燥したら，静かに元の巣に戻した．創設メスへのマーキングは行わなかった．これらの方法により巣に戻された個体は，他個体からの攻撃を受けることなく巣に受け入れられた．このようにして個体識別が可能となり，セルマップを作成する際に，巣上における存在の有無を記録した．

2.2.2. ワーカーの分類と営巣期の区別

各コロニーのワーカーは，羽化した時期によって第 1 ブルード（first brood）と第 2 ブルード（second brood）に分類した．第 1 ブルードはワーカー羽化初日から 8 日後までに羽化したワーカーで構成され，第 2 ブルードはワーカー羽化初日から 9 日以降に羽化したワーカーで構成されるものとした（Fig. 1）．

営巣期は、第1ブルード期 (first-brood period, 以降 F 期), 移行期 (transition period, 以降 T 期), 混合ブルード期 (mixed-brood period, 以降 M 期) の3つに分類した (Fig. 1). F 期は第1ブルード最終個体羽化から第2ブルード羽化開始前日までの期間 (通常は初期から7月中旬), T 期は第2ブルード羽化開始から第2ブルード最終個体羽化前日までの期間, M 期は第2ブルード最終個体羽化後の期間 (通常は7月下旬から8月下旬まで) とした.

2.2.3. ビデオ撮影

成虫の行動を観察するために、コロニー A, B, C, D の巣上の成虫の行動をビデオ録画した. 録画は、巣の育房が開口している側に向けてカメラ (SONY CCD-TRV96K) を設置して、そのカメラとビデオデッキ (SANYO VZ-H33G) を接続し、デッキにセットしたビデオテープ1本に対して6時間連続して行った. 撮影の開始時刻は、朝6時の日と昼12時の日があった. 前者の場合は、撮影開始から6時間後にテープを交換し、さらに6時間後の18時まで撮影を継続して、1日あたり12時間の観察時間とした. 後者の場合は18時まで録画して、1日あたり6時間の観察時間とした. 撮影は雨の日には行わず、8月下旬にオスが羽化する頃まで続けた. コロニー P の観察は、11時から14時までの3時間にわたって、目視と筆記によって行った.

各コロニーの録画日と録画時間は、コロニー A は 2002 年 7 月 1, 2, 3, 4, 5, 6 (F 期, 48 時間), 8, 9, 11, 12, 13, 14, 16, 18 (T 期, 66 時間), 20, 22, 24, 26 日 (M 期, 24 時間), コロニー B は 2002 年 7 月 17, 19, 21, 23, 25, 27 日 (F 期, 42 時間), コロニー C は 2003 年 7 月 20, 21 (F 期, 12 時間), 22, 24, 25, 26 (T 期, 36 時間), 27, 29, 30 日, 8 月 1, 2, 5, 7, 11 日 (M 期,

60 時間), コロニー D は 2004 年 7 月 9, 11 (F 期, 12 時間), 6 (T 期, 6 時間), 20, 24, 28 日, 8 月 1, 4, 8, 12, 15, 17, 20, 24 日 (M 期, 72 時間) となった. コロニー P の観察日と観察時間は, 2000 年 7 月 31 日, 8 月 2, 3, 4, 5 日 (M 期, 15 時間) であった.

2.2.4. 行動の観察とその分類

コロニー A, B, C, D の行動観察は, ハチの行動が録画されたビデオテープを再生して, それを見て行った. 創設クイーンと各ワーカーが行った行動を次に示すように分類した. まず, 外役活動 (巢外で行われる), 内役活動 (単独で, 巢内で行われる), 成虫間相互作用 (巢内で 2 個体間で行われる) の 3 種類に大きく分けた. さらに, 外役活動は肉質物採集 (*flesh-foraging*, 肉団子を巢に持ち帰る), 液状物採集 (*liquid-foraging*, 帰巢直後に腹部を伸縮させて液状物を吐き戻し, 他個体や幼虫に与えたり巢を冷却したりした場合, このカテゴリーに分類), 巢材料採集 (*collecting nest materials*, 植物繊維を巢に持ち帰る), 採集物不明 (*fruitless foraging*, 何も持ち帰らず, 帰巢直後に液状物を吐き戻さない) に分類した. 液状物を採集した場合, それがハチミツか水かの区別はできなかった. 内役活動は, 育房点検 (*checking cells*, 育房内を触角で探る, 幼虫との栄養交換も含まれる), 幼虫への肉質物の給餌 (*feeding larvae*, 大顎で咀嚼した肉質物を育房内の幼虫に与える), 育房建設 (*building cell walls*, 巢外から持ち帰った植物繊維を用いて育房壁を伸長したり育房を新設したりする) に分類した. 育房点検において, 育房内を触角で探る行動と幼虫との栄養交換を分けなかった理由は, ビデオの映像でそれらの行動の区別が困難であったからである. 成虫間相互作用は, 優位行動 (*dominance behavior*, ある個体が別の個体に対し突進したり, 大顎で噛み付いたりする攻撃的な行動で, 物

理的接触を伴う行動) と劣位行動 (subordinate behavior, 優位行動を受けて無抵抗に平伏する行動), 成虫間の栄養交換 (口器を合わせた状態で, 一方の個体が液状物を吐き戻し (provisioning liquid), もう一方の個体がそれを受け取る行動), 成虫間の肉質物交換 (ある個体が大顎で保持している肉質物の全部か一部を他個体へ提供し (provisioning flesh), それを別の個体が大顎で受け取る) に分類した. これらの分類とは別に, 成虫が腹部を左右に揺さぶる行動を尻振り行動 (abdominal wagging) に分類した (Reeve, 1991). この行動には, 腹部を左右に揺さぶりながら歩行や育房点検, 静止を繰り返す場合と, 巣の表面に静止した状態で, 巣全体が振動するほど激しく腹部を揺さぶる場合があったが, どちらの場合も, 腹部の下面の先のほうは巣表面に接触していた. ハチがこれらの行動を開始した時間と終了した時間を, 個体別に 1 秒単位で記録し, 各観察日ごとに各個体が行った各行動の 1 時間あたり頻度を算出した. その際, 内役活動と成虫間相互作用については, 各個体が巣に滞在した時間 (観察時間 - 外役活動に要した時間) 当たりの頻度を算出し, 外役活動の場合は観察時間当たりの頻度を算出した. これは, 観察日によって観察時間が 6 時間と 12 時間の違いがあることによる影響を補正する必要があるのと, 個体によって巣に滞在した時間が異なることによる影響を補正する為である. 成虫間相互作用については, 行動に関与した個体のペアを識別して記録した. コロニー P については, 上述の外役活動, 内役活動, 優位行動について, 個体別の頻度のみを調べた.

翅を震わせる, 劣位個体を刺す, 劣位個体の背面に優位個体が前脚をのせ半分馬乗りになる (mounting) といった, 他種でよく知られている優位個体の特徴的な行動は (Spradbery, 1991; Wilson, 1974), 見られなかった. クイーンとワーカーのどちらも, 幼虫への給餌や育房点検の前後に触角で育房を勢い良くたたく行動

(antennal drumming) は(Jeanne, 2009), 行わなかった.

2.2.5. 優劣順位の決定

各コロニーのビデオから得られた成虫 2 個体間における優位行動の累積頻度を比較して, 優位行動の累積頻度が多い方の個体を優位個体と判断した. この方法により, コロニー内の全ての個体の対戦組み合わせにおいて 2 個体間の優劣を決定し, 個体ごとに, その個体からみでの優位個体数と劣位個体数を求め, その数の差に基づいて優劣順位 (rank in the dominance hierarchy, 以降, 単に順位と書かれた場合は優劣順位を指す) を決定した (劣位個体数が一番多い個体が最上位). 創設メスが亡失したコロニー A, D では(第 3 章), 前述した観察期間の亡失前と亡失後それぞれの期間における順位を決定し, コロニー B, C では前述した観察期間それぞれで順位を決定した.

第3章 観察コロニーの特徴

3.1. 営巣場所と巣の構造

創設は単雌のみで行われた。コロニーA, Bはアカメガシワの枝, コロニーCはシロダモの枝, コロニーDはアカメガシワの葉裏に営巣し, コロニーPはツバキの枝に営巣した。これらの巣の高さは, 地表より1~2mであった。

網室内で用いられた巣材料は, 網室のメッシュを貼り付けているスギ板や, 生きたシロダモの表面の柔毛で, それらが大顎で削り取って集めていた。羽化した後に残された繭蓋や繭外縁部を成虫がかじり取ることがあったが, 巣材料として使われずに捨てられた。すでにある育房壁を巣材料として再利用することも無かった。

巣は無外被型単一巣盤で, 巣柄は巣盤の端に位置し, 育房は巣柄を起点として水平かつ扇状に増設された。繭は育房外縁部よりやや盛り上がり, 色は黄緑色をおびた灰白色をしていることが多かったが, 同一の巣において, 完全な灰白色の繭も見られた。こうした繭の色は終齢幼虫が営繭時にすでに着色されていたので, 幼虫に由来すると考えられる。成虫が羽化して空になった育房には産卵が行われ, 育仔に再利用された。再利用時には, 育房外縁部よりやや盛り上がった繭の殻は, 育房壁の一部として残された。セグロアシナガバチやキアシナガバチが属する *Megapolistes* 亜属で共通して見られるような (松浦, 1995), 営繭後の繭上の育房壁に再産卵して, 同一房で複数の育仔を行うことはなかった。

3.2. 育房数

各巣の最初のワーカーが羽化した日の育房数は, コロニーAは21,

コロニーBは20, コロニーCは32, コロニーDは25, コロニーPは28であった。各コロニーの観察終了時での育房数は, コロニーAは49, コロニーBは29, コロニーCは79, コロニーDは39, コロニーPは47であった。松浦(1995)は本種の最終育房数は40~80と述べたが, 観察巣の数は, コロニーBが29であったのを除けば, その範囲に収まった。また, Reeve(1991)は*Polistes*属の育房数は少ない種で56育房, 多い種で492育房, およそ平均135育房であると記述している。これらのことから判断すると, 比較的小規模な営巣をする*Polistes*属のなかでも, ヤマトアシナガバチは特に小規模と考えられる。

3.3. 早期オス (early male)

コロニーA, B, Dにおいて, それぞれ2, 1, 2頭の早期オスと呼ばれるオスが羽化した(Ono, 1989; Page et al., 1989; Strassmann, 1981; Suzuki, 1985, 1997)。Kasuya(1983)はフタモンアシナガバチ*Polistes chinensis antennalis*の早期オスはワーカーによって出生巣から追い出されることを報告している。本種においても早期オスはワーカーの行動を阻害する可能性があり, 野外では巣から離れると考えられるので, 本研究で羽化した早期オスは巣から取り除いた。

3.4. 創設クイーンの亡失

創設クイーンは, 網室内で単独で営巣を開始した。ワーカーが羽化する前は, クイーンは全ての種類の外役活動と内役活動を行い, ワーカー羽化後は, 巣材料採集を除いて外役活動は稀になったが, 内役活動は全ての種類を行った。コロニーB, Cの創設メスは, 観

察期間中を通して生存した。コロニーAの創設クイーンは、T期に相当する2002年7月15日に、餌台の上で死亡しているのが発見された。コロニーDの創設クイーンは、M期に相当する2004年8月12日以降、巣上および網室内で見かけなくなったので、死亡したと考えた。亡失した創設クイーンの死因は、2頭とも不明であった。亡失後のコロニーは、順位が最上位のワーカー（superseder, 交代クイーン）によって引き継がれた（第4章）。

3.5. ワーカー数

各巣で羽化したワーカーの数は、コロニーAは8頭、コロニーBは4頭、コロニーCは7頭、コロニーDは6頭、コロニーPは9頭であった。ただし、コロニーAの4番目に羽化したワーカーとコロニーPで3番目に羽化したワーカーは羽化後まもなく行方不明となったので、観察されたのはそれぞれ7頭と8頭であった。これらの数は、松浦（1995）の報告に一致し、本種のワーカー数は、*Polistella* 亜属のキボシアシナガバチと同様（松浦, 1995）、アシナガバチにおいてはかなり少ないと思われる。

第1ブルードと第2ブルードのワーカー数は、それぞれ、コロニーAは3頭と4頭、コロニーBは4頭と0頭、コロニーCは4頭と3頭、コロニーDは4頭と2頭、コロニーPは4頭と4頭であった（Table 1）。コロニーBでは、第2ブルードは羽化しなかった。

第4章 クイーンとワーカーの間の優劣関係

4.1. はじめに

序論で述べたように、社会性膜翅目のクイーンとワーカーは、オスを産むことや、繁殖虫の性比、繁殖個体の卵を産むことをめぐって対立する (Ratnieks et al., 2006). 少数ワーカーで構成されるコロニーをつくる社会性昆虫では、その対立を社会的順位制によって解決していると考えられている。一般に、クイーンを含めた巣上の個体間には直線状の社会的順位制が存在する (Breed and Gamboa, 1977; Jeanne, 2003; Moninn and Peeters, 1999; Pardi, 1948; Reeve, 1991). これらの社会的順位制の特徴として以下のことが知られている。(1) 優位行動は、より優位な個体で頻繁に行われる。(2) 優位行動は、順位の直ぐ下位の個体によく向けられる。また、多くの種において、より優位な個体は尻振り行動を頻繁に行う (クイーンに限られる場合もある) が (e.g., Brillet et al., 1999; Cummings et al., 1999; Molina and O'Donnell, 2009; O'Donnell, 1998b; Reeve, 1991), その機能の解明は不十分である (Brennan, 2007).

社会的順位制は、一般に、産卵者を決定し、そしてクイーン亡失時に最高位ワーカーによって女王位が継承される仕組みとして機能するが (Bridge and Field, 2007; Jeanne, 1972; Litte, 1977; Pardi, 1948; West-Eberhard, 1978, 1981; Yamane, 1986; Yoshikawa, 1963), *R. marginata* は例外で、異なるシステムをもつことが知られている。*R. marginata* のクイーンはおとなしく、一般に、社会的順位制において最上位ではないにもかかわらず、産卵を独占する (Chandrashekara and Gadagkar, 1991; Gadagkar, 1980, 2001, 2009). したがって、クイーンとワーカーの間の繁殖を巡る優劣関

係の維持には、フェロモンが使われている可能性がある (Bhadra et al., 2007; Gadagkar, 2009). 本種の創設クイーンが亡失するとすぐに、あるワーカー (最上位ではない) が、交代クイーンとなろうとして極端に攻撃的となる (Gadagkar, 2001; Premnath et al., 1996; Sumana and Gadagkar, 2001). 極端な攻撃は、一ヶ月内に静まり、交代クイーンとワーカーの関係は、創設メスとワーカーのそれと同様になる (Gadagkar, 2001). この例外は、創設クイーンとワーカーの間の繁殖を巡る優劣関係を確立するためのメカニズムは多様で、種によって異なる可能性を示唆している.

本章では、ヤマトアシナガバチのクイーンとワーカーの間の社会的順位制と繁殖を巡る優劣関係について述べる. 創設クイーンが産卵を独占し、社会的順位制の最上位となるか、そしてコロニー発達を通して創設クイーンはそれを維持するのか、さらに一部の巣では、創設クイーンが亡失したので、そのときにコロニーを引き継ぐ交代クイーンはワーカーの間の社会的順位制の最上位個体なのか、そして、その後どういった順位制が形成されるのかについても解明した.

4.2. データ解析手順

解析には、各観察期におけるコロニー A, B, C, D, P で行われた優位行動と尻振り行動に関するデータを解析に用いた (第 2 章). コロニー A の創設クイーンは 2002 年 7 月 15 日 (T 期途中) に、コロニー D の創設クイーンは 2004 年 8 月 12 日 (M 期途中) に、それぞれのコロニーから亡失した (第 3 章). 亡失前、亡失後のビデオ観察時間の合計は、それぞれ、コロニー A は 102, 36 時間、コロニー D は 60, 30 時間であった. コロニー B, C の創設クイーンは亡失せず、全観察日でその姿を確認することができた.

全ての統計解析は、ソフトウェアパッケージ **NCSS2007** で行った。創設クイーンによって行われた優位行動に関して、次に示す 3 項目を明らかにした。

1. 創設クイーンが最上位ワーカー（ワーカーの間での最上位）へ行った優位行動の頻度は、最上位ワーカーから創設クイーンへの優位行動頻度よりも高いのか。
2. 創設クイーンが最上位ワーカーへ行った優位行動の頻度は、それ以外の各ワーカーに対して行われる優位行動（通常は、第 2 ランクのワーカーに向けられる）と比較して高いのか。
3. 創設クイーンが各ワーカーへ行った優位行動の全頻度は、ワーカーのなかで最も多く優位行動を行った個体（通常は最上位ワーカー）の頻度よりも高いのか。

1 と 2 の項目は、2 項検定（**binominal** 検定）によって判定した。対象とする観察期間に含まれる各観察日の頻度を合計して 2 項検定に用いたが、これは各観察日で見られた傾向が等しかったからである。3 の項目は、各観察日の 1 時間あたり頻度を対になったデータの *t* 検定（**paired t** 検定）を用いて比較することで判定した。さらに、最上位ワーカーが創設クイーンから一度も優位行動を受けなかった場合、創設クイーンが全てのワーカーに対してランダムに優位行動を行うと仮定することで、そのような事例が起こる確率を直接算出した。

尻振り行動の平均持続時間と 1 時間あたり頻度は、*t* 検定（等分散性が満たされないときは **Aspin-Welch t** 検定）または **ANOVA**（必要に応じて **Tukey-Kramer** 多重比較を併用）を用いて、異なる観察期の間とコロニーの間で比較した。創設クイーンとワーカーの違い、そして創設クイーンと交代クイーンの違いも同様な方法で解析した。観察期間中、多くのワーカーは尻振り行動を一度も行わなかったの、そのようなワーカーは解析から除外した。尻振り頻度に対する

経過日数（コロニー発達）の影響は，尻振り頻度と第1ブルード最後のワーカー羽化以降の経過日数の相関を求めることで解析した．

4.3. 結果

4.3.1. クイーンとワーカーの間の優位行動

F期では，創設クイーンはワーカーから優位行動をほとんど受けず，コロニーA, B, Cではワーカーから優位行動を受けるよりも高い頻度の優位行動を各ワーカーに示した（Table 2, Fig. 2）．しかし，コロニーDの創設クイーンは，最上位ワーカーとの間で同程度の優位行動頻度を示し（観察期間中，創設クイーンから最上位ワーカーに対して1回，逆に最上位ワーカーから1回），また別の2頭のワーカーに対しては優位行動を全く示さなかった．さらに，コロニーCの創設クイーンは，最上位ワーカーに対して，2回だけ優位行動を行い（Table 2），そしてコロニーA, C, Dの創設クイーンは最上位ワーカーに対して，その他のワーカーに対して行うよりも有意に多くの優位行動を示さず（Table 2, Fig. 2），それらの創設クイーンが行った1時間あたり優位行動頻度は，コロニーの個体間において最も高い値ではなかった（Table 2, Fig. 3）．これらの結果は，創設クイーンは（特にコロニーC, Dでは），優位性を保つ目的で優位行動を使わなかったことを示唆する．例外は，コロニーBで，アシナガバチでよく見られる社会的順位制の特徴が3つとも見られた（Table 2）．コロニーBでは，優位行動が使われた観察期を前半（7月上旬-中旬）と後半（7月下旬）に分けて解析した場合でも，同様な結果がそれら2期の解析から得られた．

T期とM期では，F期と同様に，創設クイーンはどのワーカーか

らも優位行動をほとんど受けなかった (Fig. 2; T期の値はM期と同様だったので, ここではM期のみを示す). しかし, 創設クイーンは優位ワーカー (主として第2ブルード) に対して優位行動をほとんど示さなかった (Fig. 2). 最上位ワーカーは創設クイーンから優位行動を一度も受けず, 創設クイーンがワーカーに対してランダムに優位行動を示すと仮定すると, その確率は < 0.0001 となる. 優位行動の多くは, 劣位なワーカー (主として第1ブルード) に向けられた. そのため, 社会的順位制におけるクイーンの順位は不明瞭である. さらに, コロニーC, Dの創設クイーンがワーカーに対して行った1時間あたり優位行動頻度は, ワーカーによるその頻度と比較して有意差は無かったが, しかしコロニーPでは創設クイーンの頻度が高かった (Table 2, Fig. 3).

創設クイーンの亡失後は, 最上位ワーカーがコロニーを引き継いだ (Table 3). 交代クイーンと他のワーカーの間の社会的順位制は, 少数ワーカーよりなるコロニーで生活するアシナガバチに典型的なものであった (Table 2, Figs. 4, 5). すなわち, 優位行動の頻度は, 交代クイーンが他のワーカーに対して行う方が, その逆よりも高く (交代クイーンは, 他のワーカーから優位行動をほとんど受けなかった), 交代クイーンは, 主に直下のランクのワーカーに対して優位行動を行い, コロニーにおいて最も頻繁に優位行動を示した.

4.3.2. 尻振り行動

創設クイーンは巣上を歩行する間に尻振り行動を時々行い, 通常, 同時に育房上を腹部先端でこすった. 尻振り行動の持続時間は, コロニーCではコロニー発達とともに持続時間が増加し, ほかのコロニーではF期, T期, M期の間で差はなかったが (Table 4), しかし創設クイーンの間では有意に異なった (F期を対数変換した後に

ANOVA, $F_{3,690} = 40.8$, $P < 0.0001$). コロニーA, Dの交代クイーンの持続時間は、創設クイーンの持続時間と比較して有意に短かった (Aspin-Welch t 検定, それぞれ $P = 0.001$, $P < 0.001$). 創設クイーン亡失前の巣上において、最上位ワーカーが尻振り行動に費やした時間は、コロニーA(F期)では 2.5 ± 0.5 秒 (mean \pm SD, $n = 8$), コロニーBでは 2 秒 ($n = 1$), コロニーC(M期)では 14.7 ± 14.4 秒 ($n = 6$), コロニーDでは (M期) 5.7 ± 7.3 秒 ($n = 7$) であった. それらの値は、コロニーA, Dでは、創設クイーンと比較して有意に、あるいは有意に近い水準で短かったが (Aspin-Welch t 検定, それぞれ $P < 0.0001$, $P = 0.055$), しかしコロニーCでは創設クイーンと同程度であった (Aspin-Welch t 検定, $P = 0.564$).

1 時間あたり尻振り行動頻度は、ワーカーよりも創設クイーンが高く、F期ではワーカーの約半数は尻振り行動を一度も行わなかった (Fig. 6; T期の値はF期と同様だったので、ここではF期のみ示す). 創設クイーンの1時間あたり尻振り行動頻度は、持続時間と同様に、コロニー間で異なった (F期について ANOVA, $F_{3,12} = 3.94$, $P = 0.036$). 創設クイーンが亡失したコロニーA, Dでの1時間あたり頻度は、コロニー発達に伴って減少したが (Fig. 7; コロニーA, $r = -0.853$, $P < 0.001$; コロニーD, $r = -0.865$, $P = 0.003$), コロニーB, Cでは減少しなかった (コロニーB, $r = 0.742$, $P = 0.091$; コロニーC, $r = 0.270$, $P = 0.350$). 最上位ワーカー (交代クイーン) の1時間あたり頻度は、創設クイーン亡失後に増加したが (Fig. 8; Aspin-Welch t 検定, コロニーA, $P = 0.105$; コロニーD, $P = 0.010$), 亡失した創設クイーンの値よりも低かった (F期との比較, Aspin-Welch t 検定, コロニーA, $P < 0.001$; t 検定, コロニーD, $P < 0.0001$). 創設クイーン亡失後、コロニーDの最上位を除くワーカーの1時間あたり頻度も増加し、交代クイーンと同程度となった (Fig. 8). 一方、コロニーAでは交代クイーンによる尻振り行動が他のワ

ーカーよりも頻繁に行われた。

巣の外壁上で頭を上にして足をふんばり，巣が揺れるくらいに強く腹部を振る行動は，コロニーB, Cの創設クイーンによってのみ示され，その回数はそれぞれ，1回と3回であった。行動の持続時間は，コロニーBでは64秒（F期）で，コロニーCでは43秒（F期），84秒（F期），66秒（T期）であった。ワーカー（交代クイーンを含む）は一度も行わなかった。

4.3.3. 産卵

創設クイーンの存在下における産卵は，コロニーAでは22回，コロニーBでは4回，コロニーCでは21回，コロニーDでは9回，コロニーPでは1回観察された。コロニーCの1回を除き，全てが創設クイーンによる産卵であった。そのコロニーCでの1回は，M期にあたる8月5日に順位第3位ワーカーによって行われたが，その卵は3日後に育房から亡失した。これはおそらく，創設クイーンかワーカーによって食卵されたものと考えられる。コロニーA, Dでの創設クイーン亡失後は，交代クイーンは産卵を独占しなかった。コロニーAで観察された11回とコロニーDで観察された3回の産卵のうち，それぞれ7回と2回が交代クイーンによるものであった。コロニーAでは，順位第2位のワーカーが2回，第3位が1回，第6位が1回，コロニーDでは，順位第4位のワーカーが1回，それぞれ産卵を行った。

4.4. 考察

産卵の解析から，コロニー発達を通して，創設クイーンは繁殖を

巡る優劣関係で最上位を維持していることが明らかとなった。しかし、優位行動頻度の解析では、T期とM期で創設クイーンが社会的順位制で最上位ではないことを示した。また、F期でも、4コロニー中1コロニーの創設クイーンは社会的順位制で最上位ではなく、創設クイーンによって行われた優位行動の特徴は、アシナガバチで見られる社会的順位制の一般的な特徴（創設クイーンは、自身のランクの直下のワーカーに対して優位行動を主に示し、優位行動頻度を最も頻繁に示す。）とは異なる（ただし第2ブルードが羽化しなかったコロニーBを除く）。これらの結果は、本種のワーカー間での社会的順位制と産卵を巡る優劣関係との関係とは対照的で（第5章）、創設クイーンは繁殖を巡る優劣関係で最上位を維持するために優位行動を用いないことを示唆する。

繁殖を巡る優劣関係を維持するための仕組みとして考えられるのは、尻振り行動である。これは、創設クイーンが亡失したコロニーAとDのコロニー発達に伴って、尻振り行動の頻度が減少したことによって支持される。尻振り行動は、一般に、多くのアシナガバチにおける順位と密接に関係しているが、その理由と機能は研究されてこなかった。ひとつの考え方としては、尻振り行動は、ブルードとコミュニケーションをとる機能があるかもしれない（Brennan, 2007; Brillet et al., 1999）。この場合、他のメカニズムによって繁殖を巡る優劣関係の最上位を獲得したあと、尻振り行動が発生することになる（Brennan, 2007）。別の考えでは、尻振り行動は、それを行う個体の活力の正直なシグナル(honest signal)であるかもしれない（Keller and Noonacs, 1993; Peeters and Liebig, 2009; Sledge et al., 2001; Strauss et al., 2008）。*R. marginata*の創設クイーンは、優位行動を使わずに繁殖を巡る優劣関係の最上位を維持する。そのメカニズムの有力候補は、育房壁に塗布されるフェロモンの利用である（Bhadra et al., 2007; Gadagkar, 2009）。ヤマトア

シナガバチの創設クイーンは、尻振り行動時に、育房壁表面を腹部端で擦っていたので、*R. marginata*と同様に、フェロモンの利用が考えられる。最近、Jeanneの研究グループは、触角で育房をたたくことによって引き起こされる振動（antennal drumming）の頻度が、幼虫が将来ワーカーになるかクイーンになるかと関係していることを提唱した（Jeanne, 2009; Suryanarayanan et al., 2011）。*P. japonicus*の尻振り行動がそのようなカースト決定機能を持つかどうかは、本研究では明らかにできなかった。

創設クイーンが亡失した際には、最上位ワーカーがコロニーを引き継いだ。これは、社会的順位制が将来の産卵候補者を決めていることを意味する（Field and Cant, 2006; Field et al., 2006）。結果として、優位ワーカーは、将来の繁殖に備えて活力を温存するために、怠けることが予想される（Field and Cant, 2006; Field et al., 2006; Molina and O'Donnell, 2009）。優位ワーカーのそのような怠慢は、実際に、ヤマトアシナガバチで観察された（第6章）。興味深いことに、交代クイーンは社会的順位制の最上位を維持したが、尻振り行動の頻度はコロニー引継ぎ後に高くなるものの、創設クイーンのその頻度に遠く及ばなかった。これは、他のワーカーの産卵を抑制することに失敗していることと関係しているかもしれない。この事実は、尻振り行動が活力の正直なシグナルとして機能している状況証拠となるが、交代クイーンはなぜ尻を振らないのかを解明するには、さらに多くのサンプルと長期の観察が必要とされる。

ヤマトアシナガバチの繁殖を巡る優劣関係は、ワーカー数が少ないにも関わらず、*R. marginata*と似ていて、創設クイーンは優位行動ではない他のメカニズムを用いて繁殖を巡る優劣関係の最上位を維持している。しかし、この2種は2つの点で異なる。第一に、ヤマトアシナガバチのワーカー間の社会的順位制は、創設クイーン亡失前から交代クイーンの候補を決める機能があるのに対し、*R.*

marginata では、創設メスが亡失した後にだけ、優位行動によって決る順位制が機能的に働く (Chandrashekara and Gadagkar, 1992; Gadagkar, 2001). 第二に、ヤマトアシナガバチでは、創設クイーンは劣位ワーカーに対して多くの優位行動を示したが、これは *R. marginata* では見られない (Chandrashekara and Gadagkar, 1991; Gadagkar, 2001).

上述した第一の違いは、T期とM期に対して適用できるが、F期には当てはまらない。しかしF期でも、社会的順位制において予想される特徴（創設クイーンは、主に自身のランクの直下のワーカーに対して優位行動を示し、優位行動頻度を最も高く示す。）が、しばしば欠如している。F期において、ワーカーがコロニーを引き継ぐ可能性は、創設クイーンの活力が維持されているために非常に低いので、ワーカーはコロニーを引き継ぐことに興味が無いと考えられる。さらに、優位行動には、*R. marginata* で見られるような、外役活動の促進効果というメカニズムがあるのかもしれない (Bruyndonckx et al., 2006; Lamba et al., 2008; ただし、この考えは第7, 8章で否定される)。 *R. marginata* は熱帯種で、創設クイーンは越冬する必要が無く (Gadagkar, 2001), 活力を長期にわたって維持すると考えられ、それゆえワーカーは、創設クイーンの活力が低下するまで長期間にわたって待つ必要がある。さらに、ワーカーは、コロニーがスズメバチのような天敵によって突然襲われたり破壊されたりした後に、交代クイーンとなることが多いようである (Gadagkar, 2001). この場合、コロニーを引き継ぐのではなく、少数のワーカーを連れて新たな巣を創設する。そのような状況下では、優位ワーカーは、いつ創設クイーンが亡失するのか予測できないので、競争して高い順位を維持したり怠慢でいるよりも、コロニーのために協調して働くことで、より高い適応度を得ることになるだろう。したがって、優位行動は順位を決めるというよりも外役活動の

促進効果のため用いられるのかもしれない。

前述した第二の違いに関して、なぜ、ヤマトアシナガバチの創設クイーンは、優位行動によって、優位ワーカーを働かせないのだろうか？これらの優位ワーカーは怠慢で、劣位ワーカーと比べて、内役活動だけを行い、その頻度も低い（第 6 章）。一方、優位ワーカーは、なぜ、創設クイーンを追い出すために優位行動を示さないのだろうか？これらの疑問に対する説明として、優位行動のコストが高く、危険を伴うことが挙げられる。創設クイーンや優位ワーカーが優位行動を激しく示したなら、傷ついたり死亡したりする危険性が増加するだろう。さらに、後者の疑問に対する説明として、(1) ヤマトアシナガバチの創設クイーンが 1 回交尾だとすれば(それは、ほとんどのアシナガバチで見られる [Strassmann, 2001])、創設クイーンとそのワーカーの間の血縁度が高いことと、(2) ワーカーはメスの子を産むことができないことが挙げられる。それゆえ、優位ワーカーは、創設クイーンが活力を維持して多くの卵（特にメス卵）を産むあいだは、間接的な適応度を十分に得るだろう (Reeve, 1991)。したがって、優位ワーカーにとっての最適な戦略は、創設クイーンの活力が失われるのを待つことだと考えられる。

本章の結果は、少数ワーカーでコロニーを構成する原始的真社会性カリバチにおける、優位行動とは異なる方法によってクイーンがワーカー産卵を制御している、2 例目の報告である。このほかにも、ヤマトアシナガバチは、コロニー発達に伴ってワーカー間の社会的順位制が老齢優位から若齢優位へ転換するという特徴をもっている（第 5 章）。多くの真社会性昆虫種の社会構造に関心がもたれてきたが、多くの種が研究されないままである。今回のヤマトアシナガバチの調査は、以前に考えられていたよりも、アシナガバチの社会構造が大いに変化に富んでいることを示唆する。

第 5 章 ワーカー間の優劣関係

5.1. はじめに

序論で述べたように，*Polistini*, *Epiponini*, *Mischocyttarini*, *Ropalidiini* の 4 族で構成される *Polistinae* 亜科（アシナガバチ）では，他の社会性膜翅目種と同様に，ワーカー間に順位制が見られる（Higashi et al., 1994; van Honk et al., 1981; Michener, 1974; Monnin and Peeters, 1999）. アシナガバチの順位制は，ワーカー間における頻繁な攻撃的接触，すなわち突進，馬乗り（mounting），大顎での噛み付きのような優位行動を他個体に示すことによって決まる（Gadagkar, 1980; Gadagkar and Joshi, 1982; Pardi, 1948）. この順位制（社会的順位制）における順位は，一般に，個々のワーカーによって行われる労働の種類を決める．外役活動の頻度は劣位ワーカーで比較的高い．一方，優位ワーカーは巢に留まって内役活動を行うが，しばしば怠け者である（Gamboa et al., 1990; O'Donnell, 1998a）. その結果，優位ワーカーは長生きをするが，それは内役活動と比べて外役活動は危険で生理的負担も多いからである（Cant and Field, 2001, 2005; Finkel and Holbrook, 2000; Heinsohn and Legge, 1999; Nilsson, 2002; O'Donnell, 1998a; O'Donnell and Jeanne, 1995; Williams et al., 2008）. さらに，最上位ワーカーは，一般に，創設クイーン亡失時に交代クイーンとなるので（Bridge and Field, 2007; Jeanne, 1972; Litte, 1977; Pardi, 1948; West-Eberhard, 1978, 1981; Yamane, 1986; Yoshikawa, 1963），優位ワーカーほど自身の子を直接残す機会に恵まれる（Field and Cant, 2006; Field et al., 2006）.

原始的真社会性昆虫での社会的順位制を決定する主要因は体サイズではなく（Bridge and Field, 2007; Hughes and Strassmann,

1988; Pardi, 1948; Reeve, 1991; Strassmann and Meyer, 1983),
ワーカーの齢であると考えられてきた。温帯域では老齢ワーカーが
優位で (Dew and Michener, 1981; Hughes and Strassmann, 1988;
Iwahashi, 1989; Litte, 1979; Pardi, 1948; Reeve, 1991; Yoshikawa,
1956, 1963), 一方, 熱帯域では若齢ワーカーが優位となる
(Gadagkar, 1987; Jeanne, 1972; O'Donnell, 2001; West-Eberhard,
1969, 1978, 1981; Yamane, 1986;). しかし, *Parapolybia indica*
(Suzuki, 2003), *Polistes instabilis* (Hughes and Strassmann,
1988), *Ropalisia marginata* (Gadagkar, 1980), *Liostenogaster*
flavolineata (Bridge and Field, 2007) のような, 例外もある (注
意点として, Suzuki (2003) は優劣順位と羽化順を調べておらず,
P. indica は温帯種であるにもかかわらず, 創設クイーン亡失時に比
較的若いワーカーがコロニーを受け継ぐことを示したにすぎない).
最初の 2 種の例外の説明としては, それらの種の分布域が, 祖先種
の分布域から離れていることが考えられている。

近年, Tsuji and Tsuji (2005) は, 齢によって順位が決まる社会
的順位制は, ワーカーがコロニーを引き継いだときの, コロニーと
交代クイーンとの見込み寿命によって決定されるというモデルを作
った。温帯域では若いワーカーは, 創設クイーンと交代しても, 交
代後すぐにコロニーが終わってしまい, 産卵の機会が制限されるた
め, 低い適応度しか得られない。しかし, 熱帯域では, コロニーは
多くのワーカーによって構成され, それは年中途絶えることなく維
持されるので, 若いワーカーは, 産卵のための長い寿命と育児をす
る多くのワーカーを擁するコロニーを引き継ぐことで, 高い適応度
を得る。さらに, Tsuchida and Suzuki (2006) は若齢優位の社会的
順位制は, より大きなコロニーで, そして種が多年生を示すときに,
成り立ちやすいことを提案した。しかし, 社会的順位制に関する過
去の研究は, 順位が時間的に変化する可能性をほとんど無視してい

ることに注意すべきである。さらに，順位制の研究は社会性アシナガバチの 943 種のうち 19 種だけに限定されている (Arévalo et al., 2004; Strassmann and Meyer, 1983; Tsuchida and Suzuki, 2006; Tsuji and Tsuji, 2005)。Polistini 族 (*Polistes* 属単一で構成される) では，ほとんどのデータは 12 亜属のうちの，4 亜属だけに由来している (*Polistes sensu stricto*, *Megapolistes*, *Fuscopolistes*, *Aphanilopterus*)。順位制をより深く理解するためには，多くの種における観察，特に過去に研究されていない亜属に分類される種の観察が必要である。

本章では，*Polistella* 亜属のヤマトアシナガバチにおけるワーカー間の社会的順位制を明らかにすることを目的に，ワーカー間の社会的優劣順位に対する羽化順の影響と，体サイズの影響を検討する。本研究の手法は，2 つの点で今までにない新規性を持っている。1 つ目は，*Polistella* 亜属における社会的順位制の初報告であること，2 つ目は，順位の時間的な変化が起こる可能性を調べるため，第 2 章で述べたように観察期間を F 期と M 期に分けて解析したことである。この解析によって，結果に示されるように，順位決定のメカニズムが時間的に変化することが示された。

5.2. データ解析手順

解析には，コロニー A の F 期 12 時間と M 期 24 時間，コロニー B の F 期 42 時間，コロニー C の F 期 12 時間と M 期 60 時間，コロニー D の F 期 12 時間と M 期 72 時間の観察記録を用いた。各ワーカーの順位（社会的順位制における優劣順位を指して順位と記す，以降も同様）に影響すると予想される要因として，各観察日（ビデオ録画日）における各ワーカーの時間あたり優位行動頻度，各ワーカー

一の羽化順と頭幅（体サイズの指標）のデータを用いた。コロニー A, D の各創設メス亡失前に得たデータ解析の結果は、亡失後のデータを含む解析とほとんど同であったので、よりデータ量が多い後者の解析結果を示した。

全ての統計解析は、ソフトウェアパッケージ NCSS 2007 で行った。ワーカーの体サイズに対する羽化順の影響、順位に対する羽化順および体サイズの影響、優位行動頻度に対する順位の影響を解析するために ANCOVA を用いた。モデルには、次に記した 2 つの要因を組み込んだ。(1) 羽化順または順位または体サイズの順、(2) コロニー特性（すなわち、前者の要因におけるコロニー間の違い）。等分散に一致しないデータは対数変換を行ったうえで解析に用いた。先に述べた 2 要因の間（すなわち、(1)のいずれかと(2)の間）に交互作用が有意に認められたときには、各コロニーで個別に相関を調べた。さらに、順位、羽化順、体サイズの順に関して、羽化したワーカーの全数の影響を排除するために以下の値を使った。(ワーカーの順番 - 1) / (ワーカーの総数 - 1)。この結果、最上位あるいは最初に羽化したワーカーには 0、最下位あるいは最後に羽化したワーカーには 1 が宛がわれた。優位行動頻度と順位の間関係は、優位行動頻度が順位の影響とできるかどうかを調べるために、スピアマンの順位相関解析を用いても解析した。これまで、順位の高いワーカーほど優位行動を多く示すことがいくつかの種で報告されている (Spradbely, 1991; Wilson, 1974)。上述の解析の全ては、F 期と M 期ごとに行った。M 期の解析では、第 1 ブルードと第 2 ブルードのワーカーに分けても行った。

さらに、優位行動が他のワーカーに対してランダムに行われているのかどうかを解析した。もし対象のワーカーが他ワーカーに対して全優位行動をランダムに向けていると仮定したとき、観察された最高頻度あるいはそれより高い頻度が得られる確率を正確に計算し

て、他個体に対する優位行動頻度がランダム分布しているかどうかを解析した（すなわち，2項検定）．これは，良く知られているカイ2乗適合度検定を行うには，サンプル数が足りなかったために行った．

5.3. 結果

5.3.1. 体サイズと羽化順の関係

第1ブルードと第2ブルードを含む全ワーカーの解析では，早く羽化したワーカーほど小さかった ($F_{1,19} = 27.1, P < 0.001$; Fig. 9)．加えて，ワーカーの体サイズは，コロニー要因と有意な関連が認められたが ($F_{1,19} = 10.3, P < 0.001$)，羽化順とコロニーの間の交互作用は無かった ($F_{3,16} = 1.39, P = 0.28$)．しかし，第2ブルードに限定した解析をしたときは，羽化順あるいはコロニーがワーカーサイズに及ぼす影響は無くなった（羽化順， $F_{1,5} = 0.045, P = 0.84$ ；コロニー， $F_{2,5} = 0.888, P = 0.47$ ；交互作用， $F_{2,3} = 0.433, P = 0.68$)．第1ブルードに限定した解析をしたときは，ワーカーサイズと羽化順の関係はコロニー間で異なった（交互作用， $F_{3,7} = 4.64, P = 0.043$)：コロニーBとCでは，早期に羽化したワーカーほど有意に，または有意に近い水準で小さかったが（それぞれ $P = 0.010, P = 0.056$)，コロニーAとCではそうならなかった（それぞれ $P = 1.00, P = 0.23$)．

5.3.2. ワーカー間の優劣順位

F期では，老齢のワーカーほど優劣順位が上位になりやすかった

($F_{1,10} = 4.99$, $P = 0.050$; Table 5; Fig. 10). その傾向は, 全コロニーで同様だった. すなわち, コロニーによる影響は無く ($F_{3,10} < 0.001$, $P = 1.00$), 羽化順とコロニーの間の交互作用も無かった ($F_{3,7} = 0.245$, $P = 0.86$). しかし, 注意すべきは, 2コロニーにおいて最老齢ワーカーが最上位とはなっていないことである. 加えて, 小さいワーカーほど順位が上位になった (体サイズ, $F_{1,10} = 9.79$, $P = 0.011$; コロニー, $F_{3,10} < 0.001$, $P = 1.00$; 交互作用, $F_{3,7} = 0.282$, $P = 0.84$; Fig. 11), それは前述したように (Fig. 9), 多くの場合で, 老齢ワーカーほど小さかったからである.

コロニーBの7月中旬までの解析では, 老齢優位の順位制が示された ($r = 0.949$, $P = 0.051$). 7月下旬の解析では, 羽化順と順位の関係は有意では無くなったが ($r = 0.632$, $P = 0.37$), 最老齢ワーカーは最上位であった.

M期のあいだの全ワーカーを含めた解析では, 全コロニーにおいて, 若齢のワーカーほど順位が高かった (羽化順, $F_{1,16} = 11.0$, $P = 0.004$; コロニー, $F_{2,16} = 0.001$, $P = 1.00$; 交互作用, $F_{2,14} = 0.236$, $P = 0.79$; Table 5; Fig. 10; コロニーBは第2ブルードが羽化しなかったのので解析から除外). しかし, 最若齢ワーカーが最上位となったのは1コロニーだけであった. 第1ブルードと第2ブルードを分けた解析では, 全てのコロニーにおいて, 順位と羽化順の関係は有意ではないことが明らかとなった (第1ブルード: 羽化順, $F_{1,7} = 0.44$, $P = 0.53$; コロニー, $F_{2,7} < 0.001$, $P = 1.00$; 交互作用, $F_{2,5} = 0.91$, $P = 0.46$. 第2ブルード: 羽化順, $F_{1,5} = 0.079$, $P = 0.80$; コロニー, $F_{2,5} < 0.001$, $P = 1.00$; 交互作用, $F_{2,3} = 4.6$, $P = 0.12$.). それは, 若齢優位の順位制が, 第1ブルードと第2ブルードの間の平均的な順位の差に起因することを示す. F期では, 大きなワーカーほど順位が低く (体サイズ, $F_{1,10} = 9.79$, $P = 0.011$; コロニー, $F_{3,10} < 0.001$, $P = 1.00$; 交互作用, $F_{3,7} = 0.282$, $P = 0.84$; Fig. 4),

M 期では，大きなワーカーほど順位が高くなったが（体サイズ， $F_{1,16} = 17.4$, $P = 0.001$ ；コロニー， $F_{2,16} = 0.044$, $P = 0.96$ ；交互作用， $F_{2,14} = 0.159$, $P = 0.85$ ；Fig. 11），これは体サイズが羽化順と正の相関を示したからである（Fig. 9）．体サイズと羽化順どちらかの影響は，両者の強い関係に起因する可能性があり，それらのひとつは，順位とは無関係である可能性がある．第 2 ブルードに限定した解析をしたときは，体サイズの影響は有意に近かったが（ $F_{1,5} = 5.15$, $P = 0.073$ ）．上述したように，羽化順の影響は有意ではなかった（ $F_{1,5} = 0.079$, $P = 0.79$ ）．これは，第 2 ブルード内では，体サイズが順位を決める主要因である可能性を示唆している．

順位の高い数頭のワーカーによって，優位行動のほとんどが行われたことが，各コロニーにおいて観察された．一方，順位の低いワーカーは，F 期のあいだも M 期のあいだも，ほとんど優位行動を示さなかった（Fig. 12）．その結果，順位の高いワーカーほど，有意に高い頻度の優位行動を示した（F 期：順位， $F_{1,10} = 25.4$, $P = 0.001$ ；コロニー， $F_{3,10} = 2.47$, $P = 0.12$ ；交互作用， $F_{3,7} = 3.77$, $P = 0.067$ ；M 期：順位， $F_{1,16} = 51.2$, $P < 0.001$ ；コロニー， $F_{2,16} = 0.237$, $P = 0.79$ ；交互作用， $F_{2,14} = 0.592$, $P = 0.57$ ；Fig. 12）．特に，コロニー B 以外では，最も高い優位行動頻度を示したワーカーは最上位となった．コロニー B では，順位第 3 位の個体が，最も高い優位行動頻度（19 回）を示したが，最上位のワーカーもそれに近い頻度（17 回）を示した（Table 5）．順位と優位行動頻度の間のスピアマンの順位相関は，F 期と M 期ともに，全てのコロニーにおいて負の関係で，多くの場合で有意であった（Table 6）．これは，M 期を第 1 ブルードと第 2 ブルードに分けてスピアマンの順位相関解析した場合においても，同様であった．このことは，優位行動頻度が順位の良い指標となることを示唆している．

5.3.3. 優位行動が向けられるワーカー

F期とM期の両方で、特定のワーカーに対して、特に頻繁に優位行動が示された (Table 5; Fig. 13). M期では、ワーカーの優位行動は、主に自身の順位の直下のワーカーに向けられた。1時間あたりの優位行動頻度で解析した場合も、同様の結果であった。

5.4. 考察

順位は、F期では老齢ほど高く、M期では若齢ほど高かった。コロニー発達に伴って老齢優位から若齢優位の社会的順位制に変化することを示した報告は、原始的真社会性カリバチではこれまでに一度もなく、今回が最初である。サンプル数は少ないけれども、研究に用いた全コロニーで傾向が見つかり、その傾向は統計的に有意でもあったことは、ヤマトアシナガバチの一般的な特性であることを示唆している。さらに、M期での若齢優位の社会的順位制は、この章で示した4コロニー以下に、他の3コロニーでも見つかった。1つは、今回と同じ網室で2000年に目視観察されたコロニーであり、残り2つは野外で観察されたコロニーである。しかし、これらにおいては観察時間が短すぎて順位を正確に決定できなかった (Y. Ishikawa, unpubl.). *Polistes* 属のハチは主に温帯に分布するが、これは若齢優位の社会的順位制が祖先に由来しないことを示している。ヤマトアシナガバチの順位性を考える上で、以下の2点に注意が必要である：(1) F期の最老齢とM期の最若齢のワーカーは、しばしば、最上位となるのに失敗したが、これは *Polistes* の種でしばしば起こりうる (Strassmann and Mayer, 1983; Suzuki, 2003); (2) M期のあいだは、羽化順というよりは体サイズが順位を決め

ているかも知れない．というのは，大きなワーカーは第 2 ブルードにおいて順位が高くなる傾向があったが，第 2 ブルードにおいて羽化順は順位と関係なかったからである．しかし，多くのアシナガバチにおいて，ワーカーサイズは順位の決定に影響が少ないか (Hughes and Strassmann, 1988; Klahn, 1981; Strassmann and Mayer, 1983), 全く関係ない (Reeve, 1991) と考えられている．本研究のサンプルは，最終的な結論を出すには少なすぎるので，社会的順位制に対する体サイズの影響を確かめるために，さらなる研究が必要である．

Tsuji and Tsuji (2005) のモデルでも，Tsuchida and Suzuki (2006) の考えでも，*P. japonicus* において老齢優位からなぜ若齢優位に社会的順位制が変化したのかを説明できない．ヤマトアシナガバチにおける順位決定メカニズムの時間的変化を説明するため，ワーカーにとっての将来期待される適応度に注目し，以下の様な仮説を提唱する．ヤマトアシナガバチでは，創設メスの活力低下が早く (第 4 章)，ワーカーが少数であるため (Bourke, 1999; Shreeves and Field, 2002), ワーカーがコロニーを引き継ぐことによるワーカーの直接繁殖 (産卵) の可能性が高くなることで，M 期には若齢優位になる．実際に，4 コロニー中 2 コロニーの *P. japonicus* の創設メスがコロニー発達の終了前に亡失し，最上位ワーカーによって引き継がれ，そのワーカーは産卵した．創設メスは，野外での単独創設期においては，外役活動によって，今回の飼育された状態以上に，生理的に疲弊していることにより，一層活力を失うと思われる．そのような状況下で，少数ワーカーによってコロニーが形成される本種では，劣位な立場で外役を行うより，外役活動を控えて生理的活力を維持し，順位を上げて，創設メスと交代する見込みを増加させることによって，より高い適応度を得ることが考えられる (Field and Cant, 2006; Field et al., 2006), 結果的に，ワーカーによる順

位に対する関心は、F期よりもM期で高くなると予想される。それは、M期では、他の多くの社会性カリバチで見られるように (Cant et al., 2006; Dowing and Jeanne, 1985; Hughes and Strassmann, 1988; Miyano, 1986; Reeve and Gamboa, 1987), 優位行動が順位の直ぐ下の個体に向けられていたからである。若齢ワーカーほど順位を上げたいように思われる。それは老齢ワーカーほど体サイズが小さく、長時間の重労働によって生理的疲弊を受けているからである。そのうえ、老齢ワーカーは、高い順位をめぐる競争に関心が無いように思われる。それは、創設メスと交代したとしても、余命がすくないため若齢ワーカーよりも卵を少ししか生むことができないと考えられるからである。ここで、注意すべきは、コロニーの繁殖虫生産を高めるためには、M期に若齢ワーカーは外役活動を行うべきであることである。なぜなら、若齢ワーカーは体サイズが大きく、外役活動に有利だからである。しかし、各若齢ワーカーにとっては、創設メスと交代するチャンスを待つという選択肢が、創設メスの子を共同養育するという選択肢よりも適応度上好適なのである。

一方、F期では、老齢ワーカーの順位が高かったが、これは次のように説明できる。創設メスの活力は、M期に比べてF期では高いので、ワーカーがコロニーを受け継ぐ可能性はF期では少ないと考えられる。このような状況下では、全てのワーカーは、共同育仔によって、コロニーあたりの繁殖虫の数を増加させるという選択肢を選ぶと考えられる。実際に、F期における内役活動と外役活動は、順位と関係がなかった(第6章)。F期の老齢優位の社会的順位制は、経験上の小さな違いだけに基づいて確立されるか (Reeve, 1991), 優劣順位をめぐる競争にかかる潜在コストを回避するための単なる手段として、羽化順が用いられる (Hughes and Strassmann, 1988; Maynard Smith, 1982; Reeve, 1991) のかもしれない。

M期では、ワーカーは、主に直下の順位のワーカーに向けて優位

行動を示したが、F期ではそれとは異なった。これは、F期とM期のあいだで社会的順位制の機能に違いがあることを示唆している。M期での、その機能は、どのワーカーが自身の子を産むかを定めることと考えられる (Cant et al., 2006)。一方、F期の社会的順位制には、*R. marginata*で見られるように (Bruyndonckx et al., 2006)、効率的な外役活動を促進する機能があるのかもしれない (第7, 8章で示すように、この機能はなかった)。

上述した、順位決定メカニズムの時間的変化に対する仮説は、創設メスとワーカーの行動の詳細な観察と、多くのコロニーの創設メスの生理的变化を調べることによって立証される。F期に実験的に創設メスの活力を減退させたとき (see Reeve and Gamboa, 1983, 1987)、社会的順位制が変化するかどうかを調べることは、あるいはF期に創設メスを人為的に取り除いた後どのワーカーが後を引き継ぐかを調べることは有益である。M期の実験としては、第2ブルードを対象として、体サイズと順位の間には正の相関があるかどうかを、統計解析を行うのに十分なコロニー数を用いて調べることを計画すべきである。第1ブルードあるいは第2ブルードを取り除いた後に、ワーカー間に確立する社会的順位制の特徴を調べることも有益である。さらに、野外条件下で創設メス亡失の確率を調べる必要がある。

ワーカーにとって最適な選択は、他のアシナガバチ種や、他の社会性カリバチやハナバチ、そして特に、ワーカーの数が少ない種で、コロニー発達に伴って変化すると思われる。なぜなら、創設メスの活力はコロニー発達のあいだに低下すると予想でき、ワーカーは交代クイーンとなる可能性が高くなるからである。コロニー発達の前半と後半の間の社会的順位制の比較は、社会性カリバチやハナバチの社会構造を包括的に理解するために極めて有効と考えられる。

第 6 章 ワーカー間の労働配分

6.1. はじめに

序論でも述べたように，アシナガバチのワーカー間において，社会的順位制は，さまざまな労働の配分を制御し，劣位ワーカーは外役活動を行い，優位ワーカーは内役活動を行うか巢内でおとなしくしていると考えられてきた (Gamboa et al., 1990; Markiewicz and O'Donnell, 2001; Molina and O'Donnell, 2009; O'Donnell, 1998a; Röseler, 1991). 外役活動は，内役活動と比較して，危険かつ生理的な疲弊を伴うので (Cant and Field, 2001, 2005; Finkel and Holbrook, 2000; Heinsohn and Legge, 1999; Nilsson, 2002; O'Donnell, 1998a; Williams et al., 2008), 優位ワーカーは将来の繁殖に備えて重労働（例えば外役活動）を避けると考えられる (Cant and Field, 2001, 2005; Molina and O'Donnell, 2009).

一方，小規模コロニーでの，外役に従事する個体の数は，ワーカー1頭あたりのコロニー全体の必要栄養量（コロニー需要）に伴って変化すると考えられている．Dew and Michener (1981) は，*Polistes metricus* のコロニーから，活発な外役個体を取り除くか，その個体を不活発化したときに，またはコロニーの幼虫数が増加したときに，当初不活発であったワーカーや優位ワーカーが外役を開始することを報告した．Strassmann et al. (1984) は，*P. exclamans* の外役個体の死亡が，内役活動に従事していたワーカーの外役開始につながることを示唆した．同じような現象は，*P. instabilis* の活発な外役個体を除去したときにも引き起こされた (O'Donnell, 1998b).

しかし，Cant and Field (2001, 2005) は，外役個体の数は，ワーカー1頭あたりのコロニー需要だけでなく，複数の要因で決まる

ことをモデルで示した。そのモデルでは、ワーカーはコロニーを引き継ぐことができ、各ワーカーは将来得る適応度を最大化する戦略を選択すると仮定した。そのとき、各ワーカーの選択肢は2つある。

(1) 包括適応度を高めるためにブルードを育仔する (Field and Cant, 2006; Kokko et al., 2001; Wiley and Rabenold, 1984). (2) 将来直接繁殖する可能性を高めるために生理的活力を維持する。各ワーカーにとっての最適な選択は、コロニーを引き継ぐ可能性、ワーカー1頭あたりのコロニー需要、コロニーサイズ、コロニーを引き継いだ後に生産可能な自分の子の予想数など、多くの要因に依存する。したがって、ある一定の、ワーカー1頭あたりのコロニー需要によって、常に同数の外役個体が導かれるわけではない。例えば、コロニー発達の後期は前期と比較すると、創設クイーンの生理的活力が衰えているので、多くのワーカーが成長したコロニーを引き継ぐことに関心を示し、そのために怠慢になったり、外役活動を控えたりするワーカーが増える可能性がある。

また、Bourke (1999) は、社会性昆虫におけるコロニーサイズが、社会的複雑さとヘルパーの繁殖の可能性を決定する鍵であり、コロニーを引き継ぐ可能性は、ワーカー間の繁殖監視 (worker policing) やカースト多型性が発達している大きなコロニーほど低いことを指摘した。さらに、Jeanson et al. (2007) は、分業は、実際の労働要求/利用可能な労働力比 (通常、形態上の差がワーカー間にない小規模コロニー種においては、この値は、ワーカー1頭あたりのコロニー需要 (コロニーが必要とする餌量) に等しいと考えられる) が低いことと労働の種類が多いこととの両方 (それらはコロニーの大型化で生じやすい) によって促進されることを示した。

本章では、ヤマトアシナガバチの異なる労働に対するワーカーの労働配分を調べることを目的とした。はじめに、労働配分に対して社会的優劣順位が影響しているかどうかを、異なるコロニー発達段

階 F 期と M 期で調べた。結果で示されるように，F 期と M 期の間では，労働配分に違いが認められ，ワーカー数とコロニーを引き継ぐ可能性の影響を反映している可能性があった。M 期のワーカー数の増加は，ワーカー 1 頭あたりのコロニー需要を減少させるかも知れない。さらに，結果で示されるように，ワーカー 1 頭あたりの日あたりコロニー需要の増加に伴って，日あたり外役頻度が増加したので，この増加が，各外役個体の外役頻度の増加によるのか，それとも外役個体数の増加によるのかも解析した。

6.2. データ解析手順

解析には，各観察期でコロニー A, B, C, D の各ワーカーが行った外役活動と内役活動の各頻度データと（第 2 章），第 5 章での解析から得たワーカーの間の社会的優劣順位（以降は順位と記す），そしてセルマップの記録から得た 5 齢幼虫数を用いた（第 2 章）。

全ての解析はソフトウェアパッケージ NCSS2007 で行った。各行動の発生頻度に対する順位の影響を ANCOVA で解析した。モデルには，順位とコロニー（コロニー間で順位の影響が異なるかどうか）の 2 要因を組み込んだ。各個体の外役活動頻度は，観察 1 時間あたりの頻度に換算し，内役活動の頻度は各個体が巣の中に滞在した時間の 1 時間あたり頻度に換算した。データの正規性が保障されないときは，対数変換して解析に用いた。対数変換をしても正規性が得られないときと，順位とコロニーの各要因の間に有意な交互作用が認められたとき（コロニー間で順位の影響が異なるとき）は，各コロニー別に相関分析を行った。順位は，各コロニーのワーカー数の違いの影響を排除するために，相対順位に換算した（0 は最上位，1 は最下位を示す；第 5 章）。さらに，各コロニーの各観察日における

行動頻度の個体間の違いを調べるために、個体を固定要因、観察日をランダム要因とした ANOVA をコロニー別に行った。さらに、各ワーカーが巣上に滞在した時間の割合（優位なワーカーの外役頻度が低いとすれば、その割合は順位と密接に関係している [see Bridge and Field, 2007]) に違いがあるかどうかを調べるために、Tukey-Kramer 多重比較を用いたが、データの等分散が満たされないときは連続 Bonferroni 補正 (Rice, 1989) を考慮した Aspin-Welch t 検定を用いた。解析は、F 期と M 期に分けて行った (第 2 章)。

ANCOVA を用い、観察日の違いを要因、相対順位 (全観察日を通して決定した) を共変量として、観察日と相対順位が各行動の頻度に及ぼす影響を調べることも行った。しかし、この解析では、M 期のコロニー C での幼虫への肉質物給餌を除いて、観察日と相対順位の間には有意な交互作用は認められなかった (結果には未掲載)。唯一、影響があったコロニー C においても、観察日に拘わらず相対順位に対する行動頻度の回帰係数が正ではあるが、その大きさが観察日によって異なることから生じていた。つまり、観察日に関わりなく、順位が高い個体ほど行動頻度が高いことには変わりがない。したがって、上の段落で述べた解析には、観察日間の違いの影響が含まれていないが、そのことは、各行動頻度に対する順位の影響を解析するのに問題を生じさせない。

一般に、昆虫は終齢幼虫の期間において、全発育期間にわたって摂食する餌の 50% より多くを摂食するので (Waldbauer, 1968)、各観察日に在巣していた 5 齢幼虫数から、コロニーが必要とする餌量 (以降コロニー需要) を推定した。まず、肉質物採集頻度に対するコロニー需要の影響を調べるために、コロニー需要を共変量、コロニーを要因とした ANCOVA を行った。次に、各観察日におけるワーカー 1 頭あたりのコロニー需要を算出し、それが肉質物採集頻度

に及ぼす影響を解析した。その結果が有意であったため（結果を参照），各観察日におけるワーカー1頭あたりのコロニー需要が，肉質物採集をした個体の数あるいはワーカーそれぞれによる肉質物採頻度（少なくとも1回の採集をした個体についてのみ，通常は第1ブルードに属する）のどちら（あるいは両方）に影響を及ぼしているかを解析した。これらの解析は，説明変数がワーカー数のときはコロニー需要を共変量としコロニーと観察時期（F，M期）を要因として，GLM解析をおこなった。説明変数がワーカーそれぞれの外役頻度のときは，個体と観察時期（F，T，M期）を要因としてコロニーごとにGLM解析を行った。この結果，有意な観察期の違いは認められなかったので，観察時期の影響を除いてGLMの結果（つまり，ANCOVAの結果）を示した。さらに，各コロニーのF期とM期のワーカー1頭あたりのコロニー需要の平均値を算出し，F期よりM期で低かったかどうかを，*t*検定を用いて調べた。この検定によって，ワーカー1頭あたりのコロニー需要の違いが，F期とM期の間の労働配分の違いを引き起こしているかどうかを調べることができる。

6.3. 結果

6.3.1. 外役と内役

F期では，外役と内役の各頻度は，順位と関係していなかった（Table 7, Fig. 14）。幼虫への肉質物給餌の頻度は，コロニー間で差があった（Table 7）。しかし，肉質物採集，液状物採集，育房点検，育房建設，他個体への肉質物提供の各頻度は，4コロニー中3コロニーで，ワーカー間に有意差があった（Table 8）。コロニーA，Cで

は、ワーカーは巣材料の採集と育房建設のどちらも行わなかった。コロニーBの観察期を前半と後半に分けて解析した場合、後半の肉質物採集の頻度と順位の間には有意な相関が認められ ($P = 0.012$)、劣位なワーカーほどその採集頻度が高かったが、その他の内役と外役の各頻度は順位と有意な関係を示さなかった。

M期で見られた行動の種類数は、F期のそれと同じであった。M期では、劣位なワーカーほど肉質物や液状物の採集頻度が高く (Table 7, Fig. 15)、一方、巣材料採集は順位とは独立して、全てのワーカーか、数頭のワーカーによって行われた (ANOVA: コロニーA, $F_{5,23} = 9.33$, $P < 0.001$; コロニーC, $F_{6,55} = 1.64$, $P = 0.16$; コロニーD, $F_{5,65} = 2.15$, $P = 0.075$)。これら全ての外役活動の頻度は、コロニーの要因の影響と順位とコロニーの間の交互作用の影響のどちらも受けていなかった (Table 7)。内役活動では、劣位なワーカーほど育房点検、幼虫への肉質物給餌、他個体への肉質物提供の各頻度が高く、また、育房点検と幼虫への肉質物給餌の各頻度はコロニー間で有意差があった (Table 7, Fig. 15)。他個体への液状物提供の頻度は、コロニー別に回帰分析を行った結果、有意であったのはコロニーCのみであるが、3コロニー全てで正の傾向が認められた (Table 7)。つまり、劣位なワーカーほど液状物提供頻度が高いことを示している。全てのワーカーは、順位と関係なく育房建設に関わった (ANOVA: コロニーA, $F_{5,23} = 2.38$, $P = 0.088$; コロニーC, $F_{6,55} = 2.09$, $P = 0.075$; コロニーD, $F_{5,65} = 1.32$, $P = 0.27$)。

6.3.2. 巣外で過ごした時間の割合

F期では、巣外で過ごした時間の割合は、コロニーAを除き、ワーカー間で有意差はなかった (Fig. 16)。コロニーAでの有意差は順位第2位のワーカーによる外役が有意に多かったためと考えられる

(Fig. 14). M期では, ワーカー間での有意差は, 全コロニーで認められた (Fig. 16). これは, 第2ブルードつまり優位ワーカーが, ほとんど全ての時間を巣上で過ごしたためである.

6.3.3. 肉質物採集頻度と肉質物採集個体数に対するワーカー1頭あたりのコロニー需要の影響

肉質物採集頻度とコロニーに存在する5齢幼虫数の関係を ANCOVA で解析した結果は, コロニー間で異なることを示したので (交互作用, $F_{3,44} = 3.3$, $P = 0.029$), コロニー別に回帰分析を行ったところ, コロニーBを除いて, 5齢幼虫数が増加するにつれて肉質物採集頻度も有意に増加した (Colony A, $r = 0.78$, $P < 0.001$; Colony B, $r = 0.36$, $P = 0.49$; Colony C, $r = 0.80$, $P = 0.001$; Colony D, $r = 0.72$, $P = 0.004$; Fig. 17). また, 肉質物採集頻度とワーカー1頭あたりの5齢幼虫数の関係を同様に解析したところ, 正の関係があった (ANCOVA: ワーカー1頭あたりの5齢幼虫数, $F_{1,47} = 48.4$, $P < 0.001$; コロニー, $F_{3,47} = 6.5$, $P = 0.001$; 交互作用, $F_{3,44} = 0.66$, $P = 0.58$; Fig. 17). 肉質物採集個体数とワーカー1頭あたりの5齢幼虫数の関係を ANCOVA で解析した結果, ワーカー1頭あたりの5齢幼虫数の増加に伴って有意に近い水準で肉質物採集個体数が増加したことが示された (ワーカー1頭あたりの5齢幼虫数, $F_{1,47} = 3.5$, $P = 0.067$; コロニー, $F_{3,47} = 0.28$, $P = 0.84$; 交互作用, $F_{3,44} = 1.7$, $P = 0.16$; Fig. 18). また, 注目すべきことは, 肉質物採集個体が3頭を超えたことはなかったことである. 各個体の採集頻度に関しては, コロニーDを除いて, コロニーA, B, Cでは, ワーカー1頭あたりの5齢幼虫数が増加したとき, 劣位である第1ブルードワーカーは頻繁に採集を行った (Table 9, Fig. 19). コロニーDでは, 個体の反応が異なり, 1頭のみが5齢幼虫の増加に伴い外役頻度を増

やした (Fig. 19). まとめると, ワーカー1頭あたりのコロニー需要の増加は採集頻度を増加させたが, それは3コロニーでは複数の劣位ワーカーが採集頻度を増加させたことによって (その結果採集個体も増加した), 残り1コロニーでは1頭の劣位ワーカーだけが採集頻度を増加させることによって成し遂げられた. ただし, 第2ブルードのワーカーは, 肉質物採集をほとんど行わなかった.

ワーカー1頭あたりの5齢幼虫数の平均値は, コロニーによってはM期よりもF期で低かった (Table 10). その傾向は, コロニーDでは有意で, コロニーCとコロニーB (観察期を前半と後半に分けて比較した場合) では, 有意ではなかった. 一方, コロニーAでは逆の傾向を示した. これらの結果は, ワーカー1頭あたりの栄養要求が低いことが, M期での優位ワーカーの怠慢の理由ではないことを示している.

6.4. 考察

M期では, 劣位ワーカー (主に第1ブルード) が全ての労働を高い頻度で行った. 一方, 優位ワーカー (主に第2ブルード) は外役活動だけでなく, 内役活動の多くもほとんど行わなかった. つまり, ヤマトアシナガバチの優位ワーカーは, *P. exclamans* (Strassmann, 1985; Strassmann et al., 1984), *P. jokahamae* (Tsuchida, 1991), *Ropalidia marginata* と *R. cyathiformis* (Gadagkar and Joshi, 1983, 1984) などの他の多くのアシナガバチで報告されているように, 怠慢であった. 第2ブルードワーカーは優位で (第5章), 将来コロニーを引き継いで繁殖機会を得るときに備えて (第4章), 生理的活力を維持することを目指していると考えられる. これは, 優位個体ほど液状物を受けるとことが多いことによっても支持され

る (Y. Ishikawa, unpublished; 同様の現象は多くの社会性カリバチやハナバチでも報告されている [Contrera et al., 2010; Röseler, 1991]). 一方, 第 1 ブルードワーカーは, 包括適応度を増すために創設クイーンの子を養育する. この選択は, 第 1 ブルードにとって高い利益となる. なぜなら, 第 1 ブルードの体サイズは第 2 ブルードよりも小さく (第 5 章), 第 1 ブルードは F 期での外役活動によって生理的に消耗しているため, 優劣順位競争で勝って自身の子を残す可能性が低いと考えられるからである.

F 期での労働量あるいは仕事の種類は, 順位とは関係なかったが, 解析に用いた 4 コロニーのうち 3 コロニーにおいて, いくらかのワーカーは他のワーカーよりも, いくつかの種類の外役活動と内役活動においてその頻度が高かった. さらに, M 期では, 各ワーカーは自身の順位の直下の個体に対して直接的な優位行動を示したが, F 期ではそうでなかった (第 5 章). これらの観察は, F 期と M 期の間で社会的順位制の機能に違いがあることを示唆している (第 5 章), *R. marginata* (Bruyndonckx et al., 2006) で見られるように, F 期では外役活動を促すことが目的となっているかもしれないが, 第 7, 8 章の結果から, これは否定される. 第 1 ブルードの各ワーカーは, M 期で行ったのと同様に, F 期でも包括適応度を増加させる戦略を採っていると考えられる. これは, F 期において, 創設クイーンは生理的活力を維持するために, 第 1 ブルードワーカーが交代クイーンとなる見込みが低いためであろう. さらに, F 期の個体の多くが交代クイーンとなることを望んで外役活動を控えれば, コロニーの成長は制限され, たとえコロニーを引き継ぐとしても, 繁殖個体の生産は少なくなってしまうことが考えられる. さらに重要なのは, 小さなコロニーほど, 同種の侵入者や, 捕食者, 巢寄生性の蛾の攻撃を受けやすいと考えられる (Field and Cant, 2006; Gadagkar, 1991; Kato et al., 2007a, b). そのため, 第 1 ブルードの個体は包

括適応度を増加させるためにワーカーとして働くしか選択がないと思われる。

多くのワーカーの存在で、ワーカー1頭あたりのコロニー需要が低くなることを通じて分業が促進されるという考えは (Jeanson et al., 2007), ヤマトアシナガバチには当てはまらない。なぜなら、ワーカー数の増加は、ワーカー1頭あたりのコロニー需要の減少を必ずしも導かなかったからである (ワーカー1頭あたりの5齢幼虫数は、F期よりもM期で低いとは限らなかった)。さらに、M期でワーカー数が増えるが、労働の種類数の増加も引き起こさなかった。Jeanne (1999) は、ワーカー数が50前後を境にして、ワーカー1個体が、コロニー需要に関する情報を収集しそれに基づいて外役をする状態から、それぞれの仕事を別個体がする状態に移ることを予想した。ワーカー数の増加に伴う分業の促進は、ワーカーの数がかなり多い種にだけ適用できると考えられる。

ワーカー1頭あたりのコロニー栄養需要の増加に対する反応において、多くの第1ブルードワーカーは肉質物採集頻度を増加させ、さらに複数コロニーで採集個体数が増加した。しかし、肉質物採集個体数の最大値は、通常3頭で、M期の第2ブルードは採集活動を避けた。これは、第2ブルードのワーカーは、創設クイーンの子を養育することで間接的に適応度を増加させるよりも、通常は、創設クイーンの死亡を待って自身の卵を産むことでより高い適応度を得ることが示唆される。しかし、もしワーカー1頭あたりのコロニー栄養需要が観察された値よりも高いとき (それはM期に第1ブルードを取り除くことで実験的に実現される [Strassmann et al., 1984]), 第2ブルードワーカーが外役活動を開始するかどうかは、今後調べる価値がある。第2ブルードが羽化しなかったコロニーBでは、観察後期に優位なワーカーほど外役を減じたが、全ワーカーが観察期を通して外役活動を継続した。このため、もしM期に第1

ブルードを取り除いたとしたら，第 2ブルードの全ワーカーが外役を開始することが推察される．しかし，コロニー B のワーカーは全て第 1ブルードであり，M 期においては生理的にかなり活性を失っていると思われる．したがって，もし第 1ブルードが巣から取り除かれるなら，1 頭ないし数頭の個体が，生理的活力を維持するために，巣に滞在することかもしれない．さらに，第 2ブルードの反応は，第 1ブルードの取り除きが M 期の早晩のどちらに起こるかによって異なることが予想される．第 2ブルードのワーカーが外役を開始する確率は，第 1ブルードの取り除き時期が早いときに高くなると思われる．

創設クイーンがなぜ怠慢で利己的な第 2ブルードをなぜ生産するか，そして第 1ブルードが，その生産に協力するのかという疑問に対する説明は少なくとも 2 つ考えられる．(1) 第 2ブルードの個体は，同種の侵略者や，捕食者，巢寄生性の蛾から巣を守ることに有効である (Field and Cant, 2006; Gadagkar, 1991; Kato et al., 2007a, b)．(2) ヤマトアシナガバチの創設クイーンは，生理的活力を消耗しやすく，産卵数が少なく，しばしば死亡する．後者の説明は，特に，野外で当てはまる．野外では，網室内よりも創設クイーンによる外役活動によって生理的に消耗する．そのような状況ではクイーン交代がよく起こり，交代クイーンによる産卵は創設クイーンと第 1ブルードにとって間接的な適応度の増加につながる．しかし，第 1ブルードのいくらかの個体の生理的活力が維持されたとしたら，その個体は交代クイーンとなるために闘争するかもしれない．なぜなら，それらの個体の姉妹の子との血縁度は，自身の子との血縁度よりも低いからである．実際に，コロニー D の第 1ブルードワーカーの 1 頭は，創設クイーン亡失後に産卵に成功した (第 4 章)．野外における創設クイーンの生存率を明らかにするための観察が今後の研究で必要である．

第 7 章 肉物質採集活動の制御

7.1. はじめに

社会性昆虫の社会組織は、コロニーサイズによって変化するとここ数十年考えられてきた (Alexander et al., 1991; Bourke, 1999; Wilson, 1971). 第 4 章で述べたように、小規模コロニーの種のクイーンは、コロニーの他個体に対して物理的に圧力をかけことによって、一方、大規模コロニーをもつ種では、クイーンはフェロモンを用いてワーカー繁殖を抑制し、そして通常ワーカーは他のワーカーの繁殖を行動的に抑制する。コロニーサイズの影響は、ワーカー間の分業（特に、生理的に消耗する外役活動）の制御方法に対しても見られる。小規模コロニー種のクイーンは優位行動によって外役活動頻度を強制的に制御する (Bonabeau et al., 1997; Breed and Gamboa, 1977; Dew, 1983; Strassmann, 1981; Reeve and Gamboa, 1983, 1987). 一方、大規模コロニー種では、それぞれのワーカーが異なる専門化された労働に従事していて、巣あたりの外役活動頻度は自己組織化システムによって制御されると考えられている (Anderson and McShea, 2001; Cole and Trampus, 1999; Herman et al., 2000; Jeanne, 2003; O'Donnell and Jeanne, 1990). そのシステムでは、コロニー全体の需要を把握する個体はおらず、環境あるいはコロニーの他個体によって局所的に出される刺激に反応する。

しかし、近年、小規模コロニーをもつ原始的真社会性カリバチにおいて、ワーカーの労働に対するクイーン制御の考え方を否定する根拠がいくつか示された。Jha et al. (2006) は、*Polistes instabilis* と *P. dominulus* のコロニーから、それぞれのクイーンを除去したときにコロニー活動が低下しなかったことから、コロニー活動はクイーンではなくワーカーによって開始されることを指摘した。

O'Donnell (1998b) は, *P. instabilis* の水採集に従事する個体を取り除いたときに, それまで稀にしか水を採集してこなかったワーカーが, その取り除かれた個体と交代することを発見し, 水採集はクイーンによって制御されるのではなく, ワーカーがコロニー需要を直接評価することによって制御されることを示唆した. Jeanne (1999) は, 小規模コロニーにおける外役頻度は, コロニー需要を直接把握する外役個体自身によって制御されていると予想した. その理由は, 小規模コロニーでは, ワーカーがコロニー需要を把握してその情報を外役個体へ伝えたり, 外役個体から採集物を受け取ったりする役割に特化すれば, 外役個体や採集物を仲介するワーカーは, 多くの場合, 情報をもらう相手あるいは採集物を受け渡す相手を待ったり探したりする必要があるからである (Anderson and Ratnieks, 1999). 一方, *Polybia occidentalis* では, ワーカーによる嘯み付きによって外役が誘起される (O'Donnell, 2001, 2006). さらに, *Ropalidia marginata* では, ワーカーの間での優劣行動頻度は, 餌需要の増減に伴って増減する (Bruyndonckx, et al., 2006; Lamba et al., 2008). このことは, ワーカー間の優位行動はコロニー需要を内役ワーカーから外役ワーカーへ伝える機能があることを示唆し, 外役活動は自己組織化システムによる制御を可能にする (Gadagkar, 2009). ただし, *R. marginata* のクイーンはおとなしく, 通常, 社会的順位制において最上位ではないにもかかわらず, 産卵を独占していることに注意しなければならない (Chandrashekara and Gadagkar, 1991; Gadagkar, 1980, 2001, 2009). 本種のクイーンとワーカーの間の繁殖を巡る優劣関係の維持にはフェロモンが使われている可能性がある (Bhadra et al., 2007; Gadagkar, 2009).

ヤマトアシナガバチのクイーンは, *R. marginata* のように, 穏健であるにもかかわらず, 産卵を独占する (第 4 章). それはおそらく, 尻振り行動, あるいはその行動時に放出されるフェロモンによ

って成し遂げられる。一方，ワーカー間では優位行動によって繁殖を巡る優劣関係が維持される（第 5 章）。コロニー発達初期における分業は不明瞭だが，発達後期では優位ワーカーは劣位ワーカーよりも巣上で過ごす時間が多く，内役活動だけに従事するが，その頻度は低い（第 6 章）。また，巣あたりの肉質物採集頻度は，5 齢幼虫数と正の関係がある（第 6 章）。

本章では，クイーンと各ワーカーによって行われる行動の解析によって，上述したコロニー需要に依存して変化する肉物質採集頻度のメカニズムを明らかにする。特に，肉質物採集頻度を誰が制御しているかに注目した。始めに，外役活動に対するワーカーとクイーンによる優位行動の影響があるのか，優位行動はコロニー需要を外役個体へ正確に伝達するのか，つまり，優位行動頻度は 5 齢幼虫数と関連しているのかについて確認した。次に，外役活動を行う前と，その後に行われた各ワーカーの行動の種類を調べた。クイーンかワーカーが外役個体に対して巣から飛び立つことを強制しているのなら，外役個体はその前にクイーンかワーカーから優位行動を受けていることが期待される。結果に記したように，この解析は，肉質物採集の外役前に，外役個体は，時々，クイーンやワーカーから優位行動を受けることはあるが，多くは外役個体自身によって育房点検が行われていることを明らかにした。そして，点検後肉採集に行く割合と 5 齢幼虫数との関係を調べた。これによって，ワーカー自身がコロニー需要に関する情報を独自に取得して，それに基づいて肉質物採集のための外役活動を行うかどうか決定していることが検証できる。さらに，育房点検頻度は 5 齢幼虫数に関係しているかどうかも確かめた。

7.2. データ解析手順

各観察期（F期，T期，M期）における各観察日に，コロニーA，B，C，Dの各個体が行った外役活動，内役活動，個体間相互作用に分類した各行動の1時間あたり頻度と，各観察日に作成したセルマップから得た5齢幼虫数を解析に用いた（第2章）。

検定は，ソフトウェアパッケージ NCSS2007 と GenStat v.13 で行った。はじめに，肉質物採集頻度は，クイーンまたはワーカーによる優位行動頻度と関連しているか，そして，クイーンまたはワーカーによる優位行動頻度が5齢幼虫数と関連しているかを，それぞれ ANCOVA で調べた。優位行動は空腹度のシグナルと考えられているので（Lamba et al., 2008），ハチミツ採集頻度と優位行動頻度の関係も解析したかったが，この研究では，ハチミツ採集と水採集の区別はできなかつたので（第2章），両者を併せた液状物採取頻度との関係を調べた。さらに，クイーンあるいはワーカーが劣位ワーカーを外役に行かせるため優位行動を行い，そしてその外役個体は，優位行動を受けたとき得た情報あるいは他の情報に基づいて外役の種類を決定している可能性もあるため，全ての外役活動頻度（肉質物，液状物，巣材，目的不明の各外役頻度をあわせた頻度）と優位行動頻度の関係も ANCOVA で解析した。

ANCOVA はコロニーごとに行い，その解析には2要因を組み込んだ。（1）優位行動頻度，（2）コロニー発達段階（サンプル数が少なかったため F期と T期は併せて解析）。コロニーA，Dでは，創設クイーンが亡失した（第3章）。その影響を考慮するために，コロニーDでは M期を創設クイーン生存時と亡失時に分けた。また，コロニーAの創設クイーンは T期に亡失した。その T期で亡失期間に観察したのは2日間であったため，サンプル数が小さく，その2日間のデータは解析から除いた。外役活動のほぼ全てが第1ブルードに

よって行われ（第 6 章），また，クイーンの優位行動はほとんどが第 1 ブルードに対して行われたので（第 4 章），第 1 ブルードが受けた優位行動頻度と第 1 ブルードが行った外役活動頻度を解析に用いた．

次に，外役活動の直前の行動とその前の行動，外役活動の直後に行われた行動の種類を調べ，その種類ごとにその頻度を算出した．頻度は多くなかったが，外役活動の前 10 分間，あるいは後 10 分間に歩行以外に何もしなかった場合は，機能的行動無しと分類した．一番多く行われる行動の頻度が全体の 50% よりも多くを占めるかどうかを統計的に 2 項分布検定で調べた．

最後に，第 1 ブルードワーカーは，5 齢幼虫数が多いときほど，育房点検の後に肉質物採集のための外役活動を行う可能性が高いかどうかを，2 つの説明変数，（1）5 齢幼虫数と（2）コロニー発達段階を組み入れたロジスティック回帰モデル分析（logistic regression model analysis）で解析した．この解析によって，5 齢幼虫数の増加に伴って，点検後にワーカーが外役活動を行う割合が高くなることが明らかになった（結果参照）．そこで，5 齢幼虫数の増加に伴って育房点検頻度が増加するかどうかも ANCOVA で解析した．

7.3. 結果

7.3.1. 優位行動によって外役活動頻度を制御している可能性

優位行動がクイーンかワーカーのどちらによって行われたのかに拘わらず，肉質物採集頻度は，優位行動頻度と有意な正の関係はなかった（Table 11; Fig. 20）．しかし，興味深いことに，コロニー A

の F と T 期，コロニー C の M 期，コロニー D のコロニー発達全期間にクイーンによって行われた優位行動に関して，そしてコロニー A と C のコロニー発達全期間にワーカーによる優位行動に関して，肉質物採集頻度は，優位行動頻度と有意あるいは有意に近い水準で負の関係を持った．優位行動頻度と 5 齢幼虫数の間の関係でも，両者の間に有意な正の関係はなかった (Table 12; Fig. 21)．しかし，肉質物採集頻度と優位行動頻度との関係によく似て，コロニー A の F と T 期，コロニー D のコロニー発達全期間にクイーンによって行われた優位行動に関して，そしてコロニー C のコロニー発達全期間にワーカーによって行われた優位行動は，5 齢幼虫数と，有意，あるいは有意に近い負の関係があった．

全ての外役活動の頻度とクイーンによる優位行動頻度の間には有意な関係はなかった．一方，ワーカーによる優位行動頻度の場合は，コロニー C で有意な負の相関が，コロニー D で有意な正の相関があった (Table 13)．しかし，コロニー D で肉質物採集頻度と 5 齢幼虫数の間に有意な関係を生じさせた 1 ワーカー個体について (第 6 章) 分析すると，つまり，そのワーカーが行った全外役頻度とそのワーカーが他のワーカーから受けた優位行動頻度との関係を調べてみると，有意な正の相関は得られなかった (ANCOVA; 交互作用, $F_{2,8} = 6.14$, $P = 0.024$; 回帰分析; F+T 期, $r = 0.983$, $P = 0.12$; 創設クイーンを擁する M 期, $r = 0.070$, $P = 0.90$; 創設クイーン亡失後の M 期, $r = -0.027$, $P = 0.97$)．これらは，クイーンまたはワーカーによる肉質物採集活動の制御の可能性を否定する．

液状物採集頻度は，コロニー D でのワーカーによる優位行動頻度 (正の関係) を除いて，クイーンまたはワーカーのどちらによる優位行動とも関係がなかった (Table 14)．

結論として，優位行動は，肉質物採集を制御していないと考えられた．液状物採集についても同様と推定される結果であったが，液

状物にはハチミツと水が含まれていて、それらを分けて解析できなかったことには注意が必要である。

7.3.2. 肉質物採集の前と後に行われた行動

育房点検は、外役活動の直前に、すべての第1ブルドワーカーで最も頻繁に生じていて、たびたび50%を超える頻度を占めた (Fig. 22)。劣位行動も、多くのワーカーにおいて起こっていたが、全てのワーカーではなく、30%頻度を越えたのは1個体のみ (30.16%) であった。

外役活動の直後で頻繁に起こっていたのは、他のワーカーへの肉質物提供で、その次に幼虫への肉質物給餌であった。観察によると、外役個体は最初、クイーンかワーカーへ餌を提供しようとするが、誰も受け取らないときに幼虫へ給餌した。

外役行動の2つ前の行動では、多くの個体で餌の提供が最も高頻度生じ、たびたび50%を超えた。個体によっては、育房点検あるいは、幼虫への肉質物質給餌が最も頻繁に起こった。これら3つの頻度の合計は50%を超えた。結果として、ワーカーが外役に従事するときは、通常、育房点検、外役、他個体へ餌を提供（あるいは幼虫へ給餌）の順で行うと考えられる。

7.3.3. 育房点検後の肉質物採集の割合と5齢幼虫数の関係

育房点検の後に行われた肉質物採集の割合と5齢幼虫数の関係は、コロニーA, Cで、有意な正の関係があった (Table 15; Fig. 23)。コロニーDでは交互作用が有意に認められたので、コロニー発達段階ごとに分けて回帰分析を行ったところ、創設クイーン亡失後のM期以外で、有意な正の相関があった。クイーンの亡失は、外役制御

のメカニズムに対して影響していると考えられた。コロニーBでは、上記の解析を行うには、5 齢幼虫数の分布範囲が狭すぎた (Fig. 23)。これらの解析結果は、ワーカーは、通常、育房点検をしたときに得た情報に基づいて外役活動を行うか否かを定めることを示唆する。

7.3.4. 育房点検頻度と 5 齢幼虫数の関係

育房点検頻度は 5 齢幼虫数と関係していなかった (Table 16)。これは、ワーカーは 5 齢幼虫数に基づいて育房点検頻度を変えないことを示唆する。

7.4. 考察

クイーンまたはワーカーによって肉質物採集頻度が制御されている証拠はなかった。外役活動頻度は、クイーンまたはワーカーによる優位行動頻度と一般に関係がなく、そして、優位行動はコロニー需要（幼虫の餌需要）を正確に伝達もしなかった。一方、外役個体は、育房点検、肉質物採集、その採集物を他個体へ提供すること（またはそれを幼虫へ給餌すること）をこの順に行った。さらに、ワーカーは 5 齢幼虫数が多いほど、育房点検後に肉採集頻度活動を多く行った。これらのことは、肉採集活動は、採集するワーカー自身によって制御されていることを示している。つまり、採集ワーカーは、自身でコロニー需要を評価し、それに基づいて肉質物採集の頻度を制御している。ただし、育房点検頻度は、5 齢幼虫数と関係なかったことに注意が必要である。これは、5 齢幼虫数の増加（コロニー需要の増加）は、育房点検頻度が増加することを通して外役頻度を増加させるという考えを否定する。肉採集で見られたワーカー個体

別独立制御は、ハチミツと水の採集活動にも当てはまるように思われた。というのは、コロニーDのワーカーによる優位行動を除き、それらの採集頻度がクイーンまたはワーカーによる優位行動頻度と関係していなかったからである。

本章で示したデータは、小規模コロニーでは外役活動は外役個体自身によって制御されているという *Jeanne (1999)* の予測を強く支持した。筆者の知る限りでは、この予測を支持する研究は *O'Donnell (1998b)* のみである。しかし、その予測を否定する研究はなく、また予測が提言されて以来、それを実際に確かめるために行われた研究もない。小規模コロニーをもつ多くの種を研究することで、外役個体による個別独立制御された外役活動を発見することが期待される。また、ヤマトアシナガバチでは、肉質物、ハチミツ、水の採集に加えて、巣材料採集のための外役活動でも、外役個体自身によってその活動が制御されている可能性がある。というのは、巣材料採集とクイーンまたはワーカーによる優位行動頻度の間に関係がなかったからである (ANCOVA による解析; ここには提示せず)。さらに、巣材料収集はクイーンと特定のワーカーに限定されていて、採集個体自身がその材料を使って巣の建設を行うからである (第 6 章)。これらのことは、ヤマトアシナガバチの外役活動は、その採集物の種類に拘わらず、外役個体自身によって個別に独立して制御されていることを示唆する。

優位行動は、肉質物採集のための外役活動を制御していなかったが、優位行動は、空腹度を伝えている可能性がある (*Lamba et al., 2008*)。クイーンの優位行動頻度は、5 齢幼虫 (栄養交換を通して餌を得ることが可能) の数と負の関係を示していたので、その可能性が考えられる。実際、次章で述べるように、クイーンの優位行動があった後、外役頻度が高まった。外役個体は、幼虫の餌要求を主に外役頻度を定めるがクイーンの優位行動もある程度考慮しているこ

とが考えられる．第 2 ブルードワーカーは，通常，巣内に滞在し，怠慢で，次世代の養育に対して消極的なので（第 6 章），働き手としての重要性は低い．したがって，外役個体が第 2 ブルードから優位行動を受けたとき，それ（空腹信号としての優位行動）を無視するほうが適応的と思われる．実際，次章で述べるように，外役個体が，他のワーカーから優位行動を受けても，外役頻度が高くなることはなかった．餌供給が極端に過剰か過少な場合（Bruyndonckx et al., 2006; Lamba et al., 2008 を参照），巣内の幼虫と成虫ともに満腹か空腹かになり，クイーンとワーカーからの優位行動頻度は，幼虫からの餌要求と正の関係を示す可能性がある．その結果，外役頻度は優位行動によって制御されているように見える可能性があるが，それは，見かけ上である．今後の研究では，外役個体は，巣にいる成虫か幼虫かどちらの要求に基づいて外役を決定しているかを判断することが肝要である．

本章の結果では，肉質物採集個体は，多くの場合で，採集前に育房点検を行った．そして，育房点検後に肉物質採集が行われた割合は，5 齢幼虫数と正の関係があった．その関係は，これまで他種では確かめられたことはない．今後，外役の制御メカニズムを研究する際に，外役個体が外役を開始する前に何をしているのか，そして育房点検後に肉物質採集が行われた割合と 5 齢幼虫数との関係がどうなっているのかを確かめることは，非常に有効な手段であろう．

Jeanne (1999) は，社会性昆虫における外役制御メカニズムは 2 種類あり，それはコロニーサイズに依存して転換すると予測した．すなわち，小規模コロニーでは，外役活動は，外役個体自身によって制御され，一方，大規模コロニーでは，外役個体と，コロニー需要の情報を集める個体や採集物を受け取る個体との連携によって制御される．Jeanne (1999) は，その転換は，両者のメカニズムの効率に基づき，約 50 頭のワーカー数を境におこると予測した．しか

し、これはまだ立証されていない。独立創設を行うアシナガバチのワーカー数が 50 頭を超えることは稀で、多くの種では多くても 30 頭を超えるくらいである（松浦，1995；Jeanne，2003；山根，2001）。一方、独立創設を行うスズメバチのワーカー数は、一般に、100 頭を超える（Matsuura and Yamane，1983；Matsuura，1984；松浦，1995；Jeanne，2003）。これらのスズメバチや大規模なコロニーをもつアシナガバチでのコロニー発達に伴い、外役活動制御のメカニズムがどのように変化するのは大変興味深く、今後の研究が待たれる。

第 8 章 クイーンの優位行動の機能

8.1. はじめに

コロニーサイズの小さな社会性昆虫では、クイーンは、優位行動を繁殖を巡る優劣関係の確立維持に使うことが知られてきたが (Breed and Gamboa, 1977; Moninn and Peeters, 1999; Pardi, 1948; Reeve, 1991), ヤマトアシナガバチでは、第 4 章の解析により、そういった機能はないことが明らかになった。また、第 7 章においては、クイーンの優位行動はワーカーの肉採集を制御する働きもないことが示された。ただ、第 7 章で、優位頻度と 5 齢幼虫数との間に負の関係がしばしば見られることが分かった。このことは、優位行動は、空腹度のシグナルとして働いているのかも知れないこと (Lamba et al., 2008) を暗示する。というのは、クイーンを含む成虫は 5 齢から栄養交換を通して餌をたくさんもらっているからである。あるいは、どんな行動であってもいいから、とにかくワーカーが何かの行動を起こすことを促すためのシグナルであるかも知れない。その場合は、ワーカーは外役あるいはその巣内の状況を知るため育房点検を行うかも知れない。前章での解析では、ハチミツと水との採集を区別できなかったため、両方込みにした解析から、それらについてのクイーンの制御について否定的な証拠しか得られなかったが、ハチミツ採集については、その制御をクイーンが行っている可能性はある。あるいは、クイーンは、ワーカー産卵を阻止するため優位行動を使っているかもしれない。その場合は、空房あるいは卵数が多いとき、クイーンの優位行動頻度が高いかも知れない。

この章では、クイーンの優位行動の意味を探るため、まず、優位行動の前後でワーカーの行動にどんな変化が起こっているかを調べた。次に、優位行動頻度が育房点検頻度あるいはワーカーのクイー

ンへの液状物あるいは肉物質提供の頻度へ影響を及ぼしているかどうかを調べた。最後に、巣内の卵あるいは幼虫の各発育段階数あるいは空き育房（空房）数が優位行動頻度に及ぼす影響を調べることによって、クイーンの優位行動がいつ起こりやすいかを探り、その機能の解明に迫った。

8.2. データ解析手順

コロニーA, B, C, D のビデオ解析データと、セルマップから得た各発育態数および育房数のデータを解析に用いた（第2章）。

まず、第1ブルードワーカーが、優位行動をクイーンから受けたとき、その前後で何を行っているかを調べるため、前後それぞれにおいて、コロニーごとに、個体別、観察時期別に行動の種類別の頻度分布を作成した。育房点検、液状物提供、肉物質提供、全外役（全ての種類の外役行動を含む）、肉質物採集、液状物採集、巣材料採集、収穫のない外役については、優位行動の前後の頻度に差があるかどうかをロジスティック回帰モデル分析（従属変数、優位行動後の対象行動の相対頻度（優位行動の中でその後に対象行動が見られた場合の割合）；変数1、優位行動（優位行動の中でその前に対象行動が見られた場合の割合との比較）；変数2、個体差）を用いて各コロニーで観察期間ごとに解析した。ただし、サンプル数が不足のため上記解析ができないときは、個体の要因を入れずに Fisher の直接確率検定（Fisher's exact test）を行った。比較のため、優位行動をワーカーから受けたときについても上記と同じことを行った。分析対象を第1ブルードワーカーだけに限ったのは、クイーンは、第2ブルードに対しては、ほとんど優位行動を示さないためである（第4章）。

次に，第 1 ブルドワーカーの育房点検頻度に対する，クイーンの優位行動頻度の影響を ANCOVA（従属変数，点検頻度；要因，観察時期；共変量，優位頻度）を使い，コロニーごとに調べた．同じことを，第 1 ブルドワーカーからクイーンへの液状物提供頻度および肉物質提供頻度に対しても行い，それらに対するクイーンの優位行動頻度の影響を調べた．比較のため，クイーンの優位行動頻度の代わりに，ワーカーが第 1 ブルドワーカー対して行われた優位行動頻度を用いて，上記と同じ分析を行い，ワーカーの優位行動の影響をも調べた．

最後に，空房数，卵数，若齢（1，2 齢）虫数，中齢（3，4 齢）虫数，終齢（5 齢）虫数それぞれとクイーンが第 1 ブルドワーカーに行って優位行動頻度との関係をコロニーごとに ANCOVA（従属変数，優位行動頻度；要因，観察時期；共変量，各発育段階あるいは空房の数）で調べた．サンプル数が多くないので，全ての発育段階数と空房数を入れたモデルを用いて，それらの変数を 1 つずつ減らしていき，そのうちのどれが有意な変数であるかを調べる（GLM 分析法）ことはしなかった．

8.3. 結果

8.3.1. 優位行動前後の行動

クイーンが優位行動を行う前にワーカーが行っていた行動で一番多い行動は，ほとんどの個体において，観察時期に拘わらずに育房点検であった（Fig. 24）．個体によっては，外役あるいは劣位行動が，一番頻度が高い場合もあった．これらは，ワーカーが行った優位行動にもあてはまった（Fig. 25）．育房点検頻度に関しては，優

位行動がクイーンによって行われた場合でも，ワーカーによって行われた場合でも，優位行動の後で頻度がほとんどの場合変わることはなく，優位行動の影響は有意ではなかった (Table 17). 一方，全外役行動については，クイーンからの優位行動については，コロニーDのF，T，創設クイーン亡失後のM期以外で，その影響は有意か，有意に近く (Table 18)，ワーカーを外役に導く効果があった。しかし，注意すべきことは，優位行動を受けても必ずしも外役に従事するというのではなく，実際外役に従事した割合は数割であった (Fig. 24). これとは対照的に，ワーカーによる優位行動は，コロニーDの創設クイーン亡失後の時期を除いて，ワーカーを外役に導く効果はなかった (Table 18). コロニーDでクイーン亡失後に，クイーンからの優位行動の影響は有意でなく，ワーカーからの優位行動の影響は有意であった。これは，亡失前のM期あるいは他のコロニーとは反対の結果となった。しかし，そういった傾向は，創設クイーン亡失が起ったもう一つのコロニーであるコロニーAでは見られなかった。

外役を，それを構成する，肉質物採集，液状物採集，巣材料採集，収穫物なし採集に分けて解析した結果は，以下の通りである。肉質物採集では，コロニーAのT，M期とコロニーCのT期にクイーンの影響の有意な影響が見られ，液採集物では，コロニーAの全コロニー発育期間で，そして，コロニーCのT，M期において有意か，それに有意に近い影響が見られた (Table 18). しかし，巣材料採集と収穫物なし採集では，ほとんどのコロニーで，クイーンの影響はなかった。巣材料と収穫物なし採集の統計検定の結果のP値はいずれも大きく，全外役行動がクイーンの影響の後増加したのは，肉質物採集と液状物採集が増えたためと考えられる。一方，ワーカーから優位行動については，コロニーDの創設クイーン亡失後を除き，採集物のあるなし，そして採集物の種類に拘わら

ず，優位行動の影響はなかった (Table 18).

8.3.2. 優位行動頻度が餌提供頻度と育房点検頻度に及ぼす影響

液状物提供，肉質物提供の頻度は，優位行動が起こった後も非常に低く（通常 20% 未満；Fig. 24），優位行動がクイーンによって行われた場合でも，ワーカーによって行われた場合でも，優位行動の頻度の増加に伴って，これらの提供行動が多くなることはなかった (Table 19). むしろ，コロニーによっては減少した.

優位行動の頻度が育房点検頻度に及ぼす影響は，クイーンからの優位行動については，コロニー C で全発育期間を通して，ワーカーからの優位行動においては，コロニー C と D で全期間を通して有意であった (Table 20). しかし，その他の場合は，影響は見られなかった.

8.3.3. 優位行動頻度と巣内の各発育段階密度あるいは空房数との関係

クイーンの優位行動頻度は，コロニー A の F と T 期，コロニー C の M 期で，卵数と有意に近い正の関係を持った (Table 21, Fig. 26). コロニー A では全コロニー発育期間を通して，3, 4 齢期とも正の関係を持った. 1, 2 齢幼虫数および空房数は，クイーンの優位行動頻度と有意な関係はなかった. 一方，ワーカーの優位行動頻度は，コロニー A の全発育期間を通して卵数と負の関係，コロニー C の全コロニー発育期間を通して卵数と正の関係を持った (Table 21, Fig. 26). それ以外に有意な関係は見られなかった.

8.4. 考察

ほとんどの場合，クイーンによるワーカーへの優位行動が起った後，ワーカーが外役に従事することが多くなったことから，その優位行動には，ワーカーの外役行動を促す効果があることが分かる．そして，そのワーカーは外役の中でも液状物採集と肉質物採集に主に従事した．しかし，その優位行動を受けても，ワーカーは外役を必ず行うわけではなく，行う割合は通常数十％である．また，優位行動を受けても，餌を提供するわけでもない．そのため，クイーンは餌を直接ねだるため優位行動をしているのではなく，現在の空腹度を知らせている可能性が高い (Lamba et al., 2008)．前章において，クイーンの優位行動頻度と巣内5齢幼虫数との間には正の関係はなく，むしろしばしば負の関係が見られたことを鑑みると，クイーンは，幼虫の餌要求を伝えるのではなく，自分の空腹度のみを伝えていると考えられる．優位行動を受けたワーカーは，育房点検によって得た幼虫の餌要求状況とクイーンから得た情報の両方を基に，外役に出るかどうかを判断していると考えられる．ただし，優位行動頻度は，合計外役頻度，肉質物採集頻度，液状物採集頻度のどれとも関係はなかったため（第7章），外役決定の主要因は，幼虫の餌要求状況であり，クイーンからの優位行動は副要因であると考えられる．前章で触れたように，極端に巣全体の餌状況が良くなるかあるいは悪くなると，幼虫の餌要求程度とクイーンの餌要求程度は一致する可能性が高いため，外役頻度はクイーンの優位頻度と正の関係を持つ可能性がある (Bruyndonckx et al., 2006; Lamba et al., 2008 を参照)．その場合，外役は，一見，クイーンによって制御されているように見えるので，注意が必要である．

一方，ワーカーからの優位行動はほとんどの場合無視された．これは，優位行動を受けたワーカーは，優位行動を行った個体がクイ

ーンかワーカーであるかを識別できることを意味している。ワーカーからの優位行動とワーカーからの優位行動に対して異なった反応を示すことが明らかにされたのは、私の知る限り、社会性カリバチにおいては初めてのことである。この識別は、クイーンが尻振り行動で出すかも知れない匂い、あるいは体表の炭水化物組成の違いによるのかも知れない (Matthew et al., 2001)。あるいは、ワーカーの行う優位行動とクイーンの実行する優位行動に行動上の違いがある可能性があり、それをワーカーは見分けているのかも知れない。というのは、ワーカーは優位行動を、順位制の確立維持のために行うのに対して、クイーンは空腹度を伝えるためであるからである。今回の観察では、その違いを見いだせなかったが、今後の詳しい観察は、それを明らかにするかも知れない。

外役をするかどうかの判断材料として、クイーンの実行する優位行動には従うが、ワーカーからの優位行動には従わないという判断は、優位行動を行う個体が通常第2ブルードである T, M 期では (第5章)、優位行動を受けたワーカーにとって適応的であると考えられる。なぜなら、ワーカーからの優位行動は順位制の確立維持のためのもので、空腹度を示すものではないからである。そして、仮に、空腹度を示すとしても、適応的である。と言うのは、第2ブルードは、将来産卵を狙っている個体でほとんど労働をしないため (第6章)、コロニーの生産性にはほとんど寄与しないから第2ブルードに積極的に餌をやる意味はほとんどない。そして、創設クイーンが活着している間は、第2ブルードが産卵するより、創設クイーンに卵を産んでもらった方が外役個体にとっては適応度上の利益が大きいからである (第1章)。しかし、F 期においては、ワーカーはすべて第1ブルードであり、優位行動は順位制確立維持のためには使われてなさそうである (第5章)。しかし、優位行動を受けても外役あるいは餌供給の頻度が変わらないところを見ると、幼虫の空腹度を、あるいは

は、自分の空腹度も伝えていないようである。現時点では、F期のワーカーの優位行動の機能は不明である。

クイーンの優位行動頻度の増加は、一部のコロニー（コロニーC）によっては、育房点検の頻度を増加させた。クイーンの優位行動は、状況によっては、外役ではなく育房点検を促す効果があるのかも知れないが、優位行動の前後において育房点検の頻度に変化はないため、育房点検頻度の増加が、優位行動頻度の増加に直接反応したわけではなさそうである。また、クイーンの優位行動頻度は、コロニーによっては、5齢幼虫が増えると減り、卵数が増えると増加した。これは、優位行動が空腹度を表していることの状況証拠となるが、全てのコロニーにおいて観察時期全てでいつもそのようになったのではない。それは、空腹度には、ワーカーからの餌供給と他の齢期の数も影響しているからであろう。クイーンの優位行動が具体的にどういうとき起こるか、例えば、1時間当たりの給餌受け入れ回数が何回以下になったとき優位行動が起こるかの解明は、今後の興味ある研究課題である。クイーンの行動の詳しい観察とその解析が必要とされる。

第9章 総合考察

ヤマトアシナガバチの創設クイーンは、優位行動に頼らずに産卵を独占した。創設クイーンが採った方法として、尻振り行動時に育房壁に塗布されるかもしれないフェロモンの利用が考えられた。これまでに、アシナガバチ類では、クイーンは優位行動によって順位制を確立し、産卵を独占することが知られてきた。優位行動によらない方法で産卵独占を行う種の報告は、*Ropalidia marginata* ついで2例目である (Chandrashekara and Gadagkar, 1991; Gadagkar, 1980, 2001, 2009)。また、ヤマトアシナガバチで見られた尻振り行動は、クイーンの活力を示すシグナルの働きがあることが示唆された。こういった報告は少なくともアシナガバチ類では初めてである。そして、クイーンは優位行動を、自分の空腹度をワーカーに伝える手段として利用していることが示唆された。

一方、ワーカーの社会的順位制は産卵候補者を決めた。F期においては、老齢優位であったが、M期には若齢優位となった。温帯アシナガバチでは通常老齢優位であり、稀な例となった。また、コロニーの発達に伴って老齢優位から若齢優位に変化するこることが示されたことは初めてである。この変化は、ワーカー各個体の将来期待される適応度を最大する戦略、つまり生活史戦略を考えることで説明できた (Field and Cant, 2006; Field et al., 2006)。つまり、M期では、若いワーカーは、クイーンの後継者になることを狙って活力を温存するためにほとんど外役も内役もしなかった。そして、社会的順位制の上位になろうとした。一方、老齢ワーカーは、これまでの外役のため生理的活性が既に落ちているため、後継者になることをあきらめ外役と内役に従事して包括適応度を高める戦略を採ったと考えられる。一方、F期においては、クイーンの活力が高く、その後継者になる可能性が低いため、社会的順位制はあるが緩く、

全ての個体が、クイーンの子の育仔のため内役と外役両方に従事し、分業は不明瞭であった。

餌採集行動に関しては、ワーカーは、自らが育房検査で調べた未成熟個体の状況（特に5齢数）とクイーンからの優位行動による空腹度の伝達によって得た情報を基に、採集に行くかどうかを決めていることが分かった。その結果、5齢幼虫の増加に伴って肉質物採集頻度が増加した。ワーカーからの優位行動は、クイーンからの優位行動とは異なり、シグナルとしての役割、あるいは外役を誘起する役割はなかった。このように、ワーカーそれぞれが、独立して餌採集の決定を示していることが示されたことは、O'Donnell (1998b) 以外なかった。特に、定量的に示されことはこの研究が初めてである。

このように、ヤマトアシナガバチの社会構造は、これまで調べられた種とは異なり、極めてユニークであった。しかし、コロニー発達にともなう順位性決定機構の変化、餌採集のワーカーによる個別独立制御、活力を示すシグナルとしてのクイーンの尻振り行動、ワーカーとクイーンの優位行動の役割の違いについては、これまでそういったことに注目して観察あるいは解析が行われてこなかったためである可能性もある。今後、こういった点に着目した詳しい観察あるいは分析をすることによって、多くの種で同様の発見があるかも知れない。

第2ブルードがクイーンの後継者狙いのため怠惰になることは、ワーカー数が非常に少ないことが関係していると考えられる (Bourke, 1999; Shreeves and Field, 2002; 第5章)。そうであるならば、少数のワーカーを持った種においては、同様な現象が期待される。また、ワーカー数が平均20個体以上の種においても、しばしば、ワーカー数の少ない巣が観察される。そういった場合は、ワーカー数が多いときの社会構造とは異なるかも知れない。ワーカー

数が多い場合は、通常の温帯アシナガバチのように老齢優位であるが、ワーカー数が少ない場合は、後継者狙いのため怠惰になり若齢優位になる可能性がある。これらは、今後の興味ある課題である。特に、同じ亜属のキボシアシナガバチ *Polistes nipponensis* は、ヤマトアシナガバチと同じようにワーカー数が多い巣でも 10 数頭で少ない（松浦, 1995）。この種がヤマトアシナガバチと同じような社会構造を持っているかどうかは興味深い。ただし、ヤマトアシナガバチの成虫が極めておとなしいのに対して、キボシアシナガバチは攻撃であることが知られていて（松浦, 私信）、社会構造は異なっている可能性もある。

ワーカー産卵は、今回の観察では 1 度観察されたただけであった。そして、その産まれた卵は、多分食卵によって消失した。しかし、第 2 ブルードは、単に創設クイーンの死をただ待っているだけでなく、チャンスがあれば頻繁に産卵している可能性は十分ある。今後の研究では、次世代繁殖虫の卵と成虫の遺伝子分析、あるいは詳細な観察によって、ワーカー産卵の頻度、食卵の頻度、そして誰が食卵を行っているかの解析が望まれる。また、コロニー発達のいろいろな時点における全てのワーカーの成熟卵発達の程度を調べることも、ワーカー産卵の可能性を考える上で有用である。

ヤマトアシナガバチのワーカー数が少ないことは、社会構造を決める大きな要因であるが、なぜ、ワーカー数がこんなに少ないのかを問うことは興味深いし、現在のヤマトアシナガバチの社会構造を考える上でも価値あることである。考えられる理由の一つは、捕食を回避する一つの戦略としてワーカー数が少ない、である。あるいは、このハチがいる環境は、捕食圧が高いのかも知れない。ワーカー数が多いことは、次世代繁殖虫を多く産出できる可能性がある反面、外役頻度が増加することと巣が大きくなるため、目立ちやすくなることを意味する。ワーカー数を少なくすることによって、目立

たなくすることによって、巣の生存率を高め、1 巣が産出する次世代繁殖虫数は減少しても、平均的には多くの次世代繁殖虫を残せるのかもしれない。第2ブルードが外役をしないのは、この理由とも関連があるのかもしれない。この解明のためには、野外でヤマトアシナガバチの生命表を調べるのが欠かせない。また、これによって野外での創設クイーンの死亡率も分かる。創設クイーンの高い死亡率は、第2ブルードが怠惰になる一つの原因であり（第5章）、生命表の解明は、ヤマトアシナガバチの社会構造解明にとって極めて重要である。

観察した4巣中3巣で早期オスが羽化した。もし、これらが、第2ブルードと交尾するなら（Ono, 1989; Page et al., 1989; Strassmann, 1981; Suzuki, 1985, 1997）、第2ブルードは、オスだけでなくメスを産むことができる。そのため、場合によっては、第2ブルードは越冬に入る選択を採るかもしれない（Reeve et al., 1998）。また、第2ブルードは、創設クイーンが死ぬまで、創設クイーンに挑戦的な行動をすることはなかったが、もし、交尾したらならば、熱帯のアシナガバチである *Mischocyttarus drewseni* (Jeanne, 1972) とジャコブソンチビアシナガバチ *Ropalidia (Icariola) variegata jacobsoni* (Yamane, 1986) で見られたように、母バチである産卵メスを暴力的に追い出すかもしれない。と言うのは、これらの熱帯2種においては、オスが常に周囲に存在して、追い出す娘は交尾しているからである。しかし、温帯種であるヤマトアシナガバチでは、コロニーの発達期間に制限があるため、創設クイーンを追い出しても、ワーカーを産んで巣を大きくする選択肢はない。また、第2ブルードにとって、創設クイーンの産んだ子（つまり姉妹）との血縁度は3/4であるのに対し、自分の娘との血縁度は1/2である。そのため、次世代繁殖メスの産出は、創設クイーンの産卵数が減少しない限り、創設クイーンに任した方が適応的であり、創設クイ

ンが元気なうちは追い出すことは起こらない可能性も高い。ただし、早期オスを考える上で注意すべきことは、それらが二倍体オス（不妊）である可能性もあることである（Tsuchida et al., 2002）。特に、個体群密度が低くなると、近親交配が起こりやすくなるため、その可能性が高い（Takahashi et al., 2008）。ヤマトアシナガバチの野外密度は低いので、二倍体オスが出やすいかも知れない。これらを確かめるためにも、野外観察と早期オスのゲノム分析が是非必要である。

今回のヤマトアシナガバチの研究によって、少数ワーカーでコロニーを構成する原始的真社会性カリバチの社会組織に対する多くの貴重な知見を得た。社会組織およびそれを構成する各個体の行動の理解のためには、各個体の詳細な観察とその分析の重要性、そして、各ワーカーにとっての将来期待される適応度に着目することの重要性が浮かび上がった。また、本研究によって、以前に考えられていたよりも、アシナガバチの社会組織が大いに変化に富んでいることが示唆された。今後、多くの真社会性昆虫種の社会組織が、今回の研究で使われた解析方法を用いて解明されるなら、アシナガバチ類における社会性の発達に関する理解がより深まることが期待される。

第 10 章 摘要 (Summary)

ヤマトアシナガバチの社会構造の解明を行うため，計 5 コロニーを野外網室で飼育し，ワーカー羽化から繁殖階級羽化まで，巣上の各個体の行動をビデオカメラで記録し（1 コロニーは目視観察のみ），行動の解析を行った．また，巣の発達状況も記録した．各コロニーのワーカーは 4～8 頭で，1 コロニーを除き第 1 ブルード（ワーカー羽化初日から 8 日後までに羽化）と第 2 ブルード（ワーカー羽化初日 9 日以降羽化）に分けた．観察期は F 期（第 1 ブルード最終個体羽化から第 2 ブルード羽化開始前日まで），T 期（第 2 ブルード羽化開始から第 2 ブルード最終個体羽化前日まで），M 期（第 2 ブルード最終個体羽化後）に分け，観察期ごとに解析し（ワーカー間の分業の解析は主に F 期と M 期に限る），観察期の違いの影響も調べた．

- 1 産卵は創設クイーンが全観察期間を通して独占し，ワーカーから優位行動をほとんど受けず，また尻振り行動の頻度がワーカーに比べ極めて多かった．しかし，独立創設のアシナガバチで一般的に見られる社会的順位制におけるクイーンの特徴（クイーンは，全ての個体に対して優位である．クイーンはどのワーカーよりも優位行動を最も頻繁に行う．クイーンは優位行動をワーカーの中で最も優位な個体に最も高い頻度で向ける）を，創設クイーンは，F 期では部分的，M 期では全く持っていなかった．また，M 期では，創設クイーンは優位行動を優位ワーカー群（主に第 2 ブルード）に対してほとんど行わず，劣位ワーカー群（主に第 1 ブルード）に対し頻繁に行った．
- 2 2 つのコロニーで創設クイーンが亡失した．その後，最上位ワーカーが最上位を維持し，一番多く産卵をしたが，一部のワーカーの産卵を許した．創設クイーン亡失がなかったコロ

ニーでは創設クイーンが高い頻度での尻振りを最後まで変わらず維持したのに対し、亡失した 2 頭の亡失前の尻振り頻度は、コロニー発達にともない減った。これは尻振り頻度が活力シグナルとなることを示唆する。クイーンを引き継いだワーカー（交代クイーン）の尻振りの頻度は、交代後少し増えたが、創設クイーンに比べて著しく少なかった。

- 3 ワーカー間の優位行動の頻度に基づき、社会的順位制を調べた。F 期は老齢優位、M 期は若齢優位の傾向を示した。しかし、F 期の最老齢と M 期の最若齢のワーカーが最上位になるとは限らず、また、M 期での社会的順位制は、齢よりも体サイズの影響を強く受けることが示された。F 期、M 期とも優劣順位の上位個体ほど優位行動を頻繁に行った。M 期の大部分のワーカーは、直下の順位のワーカーに対して最も頻繁に優位行動を示したが、F 期ではその傾向は見られなかった。
- 4 ワーカー間の労働配分に関して、F 期では、幼虫への肉質物給餌と成虫間の液状物提供以外の労働では、4 コロニー中 3 コロニーでワーカー間に労働頻度の差があったが、その頻度は優劣順位とは関係がなかった。M 期の劣位ワーカー群（主に第 1 ブルード）は内役と外役の全ての労働に従事し、優位ワーカー（第 2 ブルードの大部分の個体）は通常は内役だけを行ったが、内役の多くの労働の頻度は、劣位ワーカー群より低かった。
- 5 コロニー発達にともない老齢優位から若齢優位に転換することを説明するため、各ワーカーの生活史戦略を基に以下の仮説を提出した。コロニー発達初期は、創設クイーンの生理活性が高く後継者になる機会がほとんどないため、ワーカーは、包括適応度を高めるためクイーンの子の養育に全員が協力する。その結果、各個体が社会的順位制の上位になることにあ

まり関心なく，各個体のちょっとした経験の差に基づいて優劣順位が決るか，あるいは優劣順位決定に多くのコストがかかるのを避けるための一つの手段として羽化順を利用してため，老齢優位となる．しかし，コロニー発達が進むにつれ創設クイーンが弱り，ワーカーが後継者となる確率が増す．その結果，若齢ワーカーは，クイーンの子を養育するより，将来クイーンを継承し自身の子を産むという戦略を採るため，育仔に非協力となり優位になることに精力を傾ける．一方，老齢ワーカーは，育児活動で疲労して産卵能力も優劣順位を巡る競争能力も落ちているため，創設クイーンの子の養育を通じて包括適応度を高めることをコロニー発達初期と同様に続ける．そのため，若齢優位となる．

- 6 1日あたりのコロニー肉質物採集頻度は，5齢幼虫数の増加とともに増加したが，クイーンおよびワーカーの優位行動頻度と肉質物採集頻度との間に正の関係はなかった．つまり，クイーンやワーカーの優位行動は，肉質物採集の頻度を制御していなかった．ワーカーは，肉質物採集前に育房点検をすることが多かった．また，育房点検の後，肉質物採集に出る確率は，5齢幼虫数が多いとき高くなった．これは，ワーカー自身が育房点検によって幼虫の餌要求量を知り，それに基づいた自己制御によって肉質物採集頻度を決めていることを示唆した．
- 7 ワーカーはクイーンから優位行動を受けてもその後，餌を提供しやすくなることはなかった．しかし，クイーンによるワーカーへの優位行動があると，その後ワーカーが外役（特に，液状物採取と肉質物採集頻度）に従事することが多くなった．これらは，クイーンの優位行動がワーカーの外役が促していることを示した．しかし，その優位行動によって必ず外役に

従事するのではなく、通常は数十%の率で外役に出た。さらに、女王の優位行動の頻度は、巣内の5齢幼虫数とは関係がなかったし、ワーカーの外役頻度とも関係がなかった。また、他のワーカーによる優位行動を受けてもワーカーは反応しなかった（これは、ワーカーは、優位行動をクイーンが行ったのかワーカーが行ったのかを識別できることを示す）。これらは、ワーカーの外役決定を左右する主要因は自ら集めた、幼虫の餌要求を含むコロニー需要に関する情報で、クイーンの優位行動は副要因と考えられた。クイーンは、優位行動によって単に自分の空腹度を伝えているだけであると考えられる。

Summary

In order to elucidate the social structure of the paper wasp *Polistes japonicus*, five colonies were observed in a netted cage located outdoors. Video recording of four colonies and observations directly by eye of the fifth colony were generally performed every few days before reproductives emerged. The number of workers in each colony ranged from four to eight. In four of the colonies the workers were divided into first and second broods: the first brood comprised workers that emerged first or within 8 days of the first emerging day, while the second brood comprised workers that emerged more than 8 days after the day on which workers first emerged and before reproductives emerged. Most of the analyses were performed separately for two periods: during the first-brood period from the emergence of the last worker of the first brood to the emergence of the first worker of the second brood, and during the mixed-brood period from the emergence of the last worker of the second brood to the emergence of reproductives. The influences of differences between the two periods were also analyzed.

1. Abdominal wagging and ovipositing were performed almost exclusively by the foundress throughout colony development. However, an analysis of aggressive encounters indicated that although the foundress hardly received dominance behaviors (aggression) from workers, she lacked either partially or completely the following characteristics of the queen that are usually seen in paper-wasp colonies with independent founding queens (except in one colony that produced no second brood): being socially dominant over all workers (the foundress had more wins than losses in one-on-one dominance contests with any worker), exhibiting the highest frequency of dominance behaviors, and directing dominance behaviors primarily toward the worker with the highest rank in the social hierarchy. In particular, during the mixed-brood

period the foundress hardly exhibited dominance behaviors toward socially dominant workers (mainly second brood) but frequently directed dominance behaviors toward socially subordinate workers (mainly first brood).

2. The foundress disappeared in two colonies before the reproductives emerged; in these colonies the worker with the highest rank in the social hierarchy inherited the colony and laid many eggs. The frequency of abdominal wagging by these two foundresses decreased during colony development, while it did not in two other colonies (there were no data for abdominal wagging in the fifth colony, which was observed by eye). This suggests that abdominal wagging provides information about the vigor of the performer. The superseder was socially dominant over all other workers, but spent little time wagging her abdomen and allowed some workers to lay eggs.

3. The rank in the dominance hierarchy among workers was determined based on results of one-on-one dominance contests between all pairs of workers. Older workers were likely to be more dominant (producing a hierarchy with older dominants) during the first-brood period, while younger workers were likely to be more dominant (producing a hierarchy with younger dominants) during the mixed-brood period. However, the oldest and youngest workers were not always the top-ranked workers in the dominance hierarchy during the first- and mixed-brood periods, respectively, and during the mixed-brood period the dominance hierarchy was influenced more by body size than by the emergence order. Most workers displayed dominance behaviors primarily toward the worker ranked immediately below them in the dominance hierarchy during the mixed-brood period but not during the first-brood period.

4. During the first-brood period, different workers performed a certain task (with the exceptions of feeding larvae and provisioning liquid to other nest mates) at different frequencies in three of the four analyzed colonies, but the rank in the dominance hierarchy was not related to the frequency for any particular task. During the

mixed-brood period, subordinate workers performed all kinds of intranidal and extranidal tasks, while dominant workers spent most of their time on the nest and usually only performed intranidal tasks, but their frequencies of performing many intranidal tasks were lower than those of subordinate workers.

5. To explain the temporal change from older dominants to younger dominants in the dominance hierarchy, the following hypothesis was proposed based on the life-history strategies of individual workers: The probability of a worker inheriting the colony is much lower during the first-brood period due to the foundress maintaining a high vigor. Under these conditions, all workers aim to increase the total number of reproductive progeny per colony through cooperative rearing, and they are not interested in increasing their ranks in the social hierarchy. Consequently, a hierarchy with older dominants is established during the first-brood period probably due to there being only small differences in the amount of experience, or the emergence order may be used only as a cue to avoid potentially costly dominance contests. Meanwhile, the vigor of the foundress gradually decreases as the colony develops, while the probability of a worker inheriting the colony increases; consequently, younger workers are more likely to adopt strategies that increase their likelihood of becoming the superseder to lay their own eggs rather than rearing the offspring of the foundress. Therefore, younger workers do not contribute to rearing, instead being more interested in increasing their ranks in the social hierarchy. On the other hand, older workers are likely to spend most of their time rearing the offspring of the foundress because their longer working experience has reduced their abilities to reproduce and to compete for socially higher ranks. Consequently, a hierarchy with younger dominants is established during the mixed-brood period.

6. The daily frequency of foraging for flesh per colony increased with the number of fifth-instar larvae per colony, but the foraging frequency was not positively related to

that of dominance behaviors performed by the queen (including the superseder) or workers. This suggests that dominance behavior of the queen or workers did not regulate the frequency of foraging for flesh. Workers often checked cells just before foraging for flesh, and the probability of foraging after checking cells increased with the number of fifth-instar larvae in the nest. This observation suggests that the decision of foragers to forage was based on information they collected about the larval demand for food by checking cells themselves.

7. Workers that received dominance behaviors from the foundress were more likely to be involved in extranidal tasks (mainly foraging for flesh or liquid), although they were unlikely to provision food to the foundress. This suggests that the foundress induced workers to forage using dominance behavior. However, workers usually performed extranidal tasks at probabilities of only up to about 40% after they received a dominance behavior from the foundress. Moreover, the frequency of dominance behaviors performed by the foundress was related neither to the number of fifth-instar larvae nor to the frequency of extranidal tasks performed by workers. In addition, workers were not likely to change their behavior after receiving a dominance behavior from other workers, which suggests that workers were able to distinguish between the foundress and other workers. These observations, together with that described in item 6, suggest that workers regulated the frequencies of their extranidal tasks primarily based on the information about the colony demands that they collected by themselves (mainly including that on the larval demand for food), and secondarily based on the frequencies of dominance behaviors performed by the foundress. The foundress is therefore considered to convey her own hunger level to workers through dominance behavior.

謝辞

本研究を進めるにあたり，多大なご指導とご助言を頂いた三重大学大学院生物資源学研究科昆虫生態学研究室の故 松浦 誠名誉教授，山田 佳廣教授，ならびに塚田 森生准教授に厚く御礼申し上げます．さらに，本論文を執筆するにあたり，有益なご助言を頂いた岐阜大学応用生物科学部昆虫生態学研究室の土田 浩治教授に感謝の意を表します．

また，研究に際して何かとお世話になった，当研究室事務職員をされていた渡辺 奈津子氏，当研究室卒業生の田中 雄一氏，当研究室在籍時に協力してアシナガバチに関わる研究に励んだ卒業生の服部 康孝氏，加藤 展朗氏，佐々木 晃氏，松尾 悠司氏，ならびに当研究室専攻生の山田 純一氏に深く感謝いたします．

そして，日頃から助言や協力を惜しまれなかった当研究室卒業生の小出 哲哉氏，伊藤 恵実博士，中尾 幸一氏，北代 殖大氏，西岡 由紀子氏，須賀浦 一馬氏，浅井 勝直氏，田中 布美氏，古川 尚幸氏，日比野 明日香氏，梅山 涼子氏，加藤 友梨氏，趙 金涛氏，岡本 茂靖氏，田中 大輔氏，伊東 加奈子氏，林 保宏氏，永野 達也氏，劉 娜麗氏，大橋 祐佳氏，乾 未来氏，上山 文子氏，篠田 智子氏，川島 一洋氏，武内 暁氏，竜田 和輝氏，矢嶋 隆善氏，森川 総一郎氏，佐原 寛美氏，西岡 幹矢氏，増田 実氏，眞鍋 亨治氏，勝山 瞳氏，大河内 晃氏，杉本 健太郎氏，橋本 真帆氏，加藤 啓佑氏，ならびに当研究室専攻生の竹内 久男氏，尾崎 智哉氏，今井 良輔氏，長澤 恵介氏，大仲 桂太氏，中山 留惟子氏，野田 詩織氏，川竹 友志氏，長谷川 聡氏にも深謝いたします．

さらに，現在，筆者が所属している環境機器株式会社の片山 美智子会長，片山 淳一郎社長，そして菅野 格朗氏をはじめとする皆様方には，本論文の執筆に対してご理解を賜りました．ここに厚くお

礼申し上げます。

最後に，研究活動を陰ながら応援してくれた友人達と両親に感謝
します。

引用文献

- Alexander R.D., Noonan K.M. and Crespi B.J. 1991. The evolution of eusociality. In: *The biology of the naked mole-rat* (Sherman P.W., Jarvis J.U.M. and Alexander R.D., Eds), Princeton University Press, Princeton, New Jersey. pp 3-44
- 青木重幸 1984. 兵隊を持ったアブラムシ. どうぶつ社, 東京. 198 pp
- Aoki S. 1987. Evolution of sterile soldiers in aphids. In: *Animal Societies: Theories and facts* (Itô Y., Brown J.L. and Kikkawa J., Eds), Japan Sci. Soc. Press, Tokyo. 292 pp
- Arévalo E., Zhu Y., Carpenter J.M. and Strassmann J.E. 2004. The phylogeny of the social wasp subfamily Polistinae: evidence from microsatellite flanking sequences, mitochondrial COI sequence, and morphological characters. *BMC Evol. Biol.* 4: 8
- Anderson C. and McShea D.W. 2001. Intermediate-level parts in insect societies: adaptive structures that ants build away from the nest. *Insect. soc.* 48: 291-301
- Anderson C. and Ratnieks F.L.W. 1999. Task partitioning in foraging: general principles, efficiency and information reliability of queueing delays. In: *Information processing in social insects* (Detrain C., Deneubourg J.L. and Pasteels J.M., Eds), Birkhäuser Verlag, Basel. pp 31-50
- Beekman M., Allsopp M.H., Jordan L.A., Lim J. and Oldroyd B.P.

2009. A quantitative study of worker reproduction in queenright colonies of the cape honey bee, *Apis mellifera capensis*. *Molec. Ecol.* 18: 2722-2727
- Bhadra A., Iyera P.L., Sumanaa A., Deshpandea S.A., Ghosha S. and Gadagkara R. 2007. How do workers of the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* detect the presence of their queens? *J. Theor. Biol.* 246: 574-582
- Bonabeau E., Theraulaz G., Deneubourg J.-L., Aron S. and Camazine S. 1997. Self-organization in social insects. *TREE* 12: 188-193
- Bourk A.F.G. 1999. Colony size, social complexity and reproductive conflict in social insects. *J. Evol. Biol.* 12: 245-257
- Breed M.D. and Gamboa G.J. 1977. Behavioral control of workers by queens in primitively eusocial bees. *Science* 195: 694-696
- Brennan B.J. 2007. Abdominal wagging in the social paper wasp *Polistes dominulus*: behavior and substrate vibrations. *Ethology* 113: 692-702
- Bridge C. and Field J. 2007. Queuing for dominance: gerontocracy and queue-jumping in the hover wasp *Liostenogaster flavolineata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 1253-1259
- Brillet C., Tian-Chansky S.S. and Le Conte Y. 1999. Abdominal waggings and variation of their rate of occurrence in the social wasp, *Polistes dominulus* (Christ) I. Quantitative analysis. *J. Insect Behav.* 12: 665-686
- Brunner E. and Heinze J. 2009. Worker dominance and

- policing in the ant *Temnothorax unifasciatus*. *Insect. Soc.* 56: 397-404
- Bruyndonckx N., Kardile S.P. and Gadagkar R. 2006. Dominance behaviour and regulation of foraging in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). *Behavioural Processes* 72: 100-103
- Cant M.A. and Field J. 2001. Helping effort and future fitness in cooperative animal societies. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1959-1964
- Cant M.A. and Field J. 2005. Helping effort in a dominance hierarchy. *Behav. Ecol.* 16: 708-715
- Cant M.A., Llop J.B. and Field J. 2006. Individual variation in social aggression and the probability of inheritance: theory and a field test. *Am. Nat.* 167: 837-852
- Chandrashekara K. and Gadagkar R. 1991. Behavioural castes, dominance and division of labour in a primitively eusocial wasp. *Ethology* 87: 269-283
- Chandrashekara K. and Gadagkar R. 1992. Queen succession in the primitively eusocial tropical wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). *J. Insect Behav.* 5: 193-209
- Cole B.J. and Trampus F.I. 1999. Activity cycles in ant colonies: worker interactions and decentralized control. In: *Information processing in social Insects* (Detrain C., Deneubourg J.L. and Pasteels J.M., Eds), Birkhauser Verlag, Basel. pp 289-308
- Contrera F.A.L., Imperatriz-Fonseca V.L. and Koedam D. 2010.

- Trophallaxis and reproductive conflicts in social bees.
Insect. Soc. 57: 125-132
- Crespi B.J. 1992. Eusociality in Australian gall thrips.
Nature 359: 724-726
- Cummings D.L.D., Gamboa G.J. and Harding B.J. 1999.
Lateral vibrations by social wasps signal larvae to
withhold salivary secretions (*Polistes fuscatus*
Hymenoptera: Vespidae). *J. Insect Behav.* 12: 465-473
- Dew H.E. 1983. Division of labor and queen influence in
laboratory colonies of *Polistes metricus* (Hymenoptera;
Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 61: 127-140
- Dew H.E. and Michener C.D. 1981. Division of labor among
workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae):
Laboratory foraging activities. *Insect. Soc.* 28: 87-101
- Downing H.A. and Jeanne R.L. 1985. Communication of status
in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera:
Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 67: 78-96
- Field J. and Cant M. 2006. Helping effort in primitively
eusocial wasps. *Ann. Zool. Fennici* 43: 481-487
- Field J., Cronin A. and Bridge C. 2006. Future fitness and
helping in social queues. *Nature* 441: 214-217
- Finkel T. and Holbrook N.J. 2000. Oxidants, oxidative stress
and the biology of ageing. *Nature* 408: 239-247
- Gadagkar R. 1980. Dominance hierarchy and division of
labour in the social wasp *Ropalidia marginata*
(Lep.)(Hymenoptera: Vespidae). *Curr. Sci.* 49: 772-775
- Gadakar R. 1987. Social structure and the determinants of
queen status in the primitively eusocial wasp *Ropalidia*

- cyathiformis*. In: *Chemistry and biology of social insects* (Eder J. and Rembold H., Eds), Verlag J. Peperny, München. pp 377-378
- Gadagkar R. 1991. Demographic predisposition to the evolution of eusociality: A hierarchy of models. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 10993-10997
- Gadagkar R. 2001. The social biology of *Ropalidia marginata*: toward understanding the evolution of eusociality. Harvard University Press, Cambridge. pp 3-329
- Gadagkar R. 2009. Interrogating an insect society. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 10407-10414
- Gadagkar R. and Joshi N.V. 1982. Behaviour of the Indian social wasp *Ropalidia cyathiformis* on a nest of separate combs (Hymenoptera: Vespidae). *J. Zool. London* 198: 27-37
- Gadagkar R. and Joshi N.V. 1983. Quantitative ethology of social wasps: timeactivity budgets and caste differentiation in *Ropalidia marginata* (Lep.)(Hymenoptera: Vespidae). *Anim. Behav.* 31: 26-31
- Gadagkar R. and Joshi N.V. 1984. Social organization in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 64: 15-32
- Gamboa G.J., Wacker T.L., Scope J.A., Cornell T.J. and Shellman-Reeve J. 1990. The mechanism of queen regurgitation of foraging by workers in paper wasps (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). *Ethology* 85: 335-343
- Heinsohn R. and Legge S. 1999. The cost of helping. *Trends Ecol. Evol.* 14: 53-57

- Herman R.A., Queller D.C. and Strassmann J.E. 2000. The role of queens in colonies of the swarm-founding wasp *Parachartergus colobopterus*. *Anim.Behav.* 59: 841-848
- Higashi S., Ito F., Sugiura N. and Ohkawara K. 1994. Worker's age regulates the linear dominance hierarchy in the queenless ponerine ant, *Pachycondyla sublaevis* (Hymenoptera: Formicidae). *Anim. Behav.* 47: 179-184
- van Honk C.G.J., Röseler P.-F., Velthuis H.H.W. and Hoogeveen J.C. 1981. Factors influencing the egg laying of workers in a captive *Bombus terrestris* colony. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 9-14
- Hughes C.R. and Strassmann J.E. 1988. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. *Behaviour* 107: 1-15
- Iwahashi O. 1989. Society of *Ropalidia fasciata*. In: *Society of Ropalidia wasp* (Iwahashi O. and Yamane S., Eds), Tôkai University Press, Tokyo. pp 3-209 (in Japanese)
- Jeanne R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 144: 63-150
- Jeanne R.L. 1999. Group size, productivity, and information flow in social wasps. In: *Information processing in social insects* (Detrain C., Deneubourg J.L. and Pasteels J.M., Eds), Birkhäuser Verlag, Basel. pp 3-30
- Jeanne R.L. 2003. Social complexity in the Hymenoptera, with special attention to the wasps. In: *Genes, behaviors and evolution of social insects* (Kikuchi T., Azuma N. and

- Higashi S., Eds), Hokkaido University Press. pp 81-130
- Jeanne R.L. 2009. Vibrational signals in social wasps: a role in caste determination? In: *Organization of insect societies: from genome to sociocomplexity* (Gadau J. and Fewell J., Eds), Harvard University Press, Cambridge. pp 243-265
- Jeanson R., Fewell J.H., Gorelick R. and Bertram S.M. 2007. Emergence of increased division of labor as a function of group size. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 289-298
- Jha S., Casey-Ford R.G., Pedersen J.S., Platt T.G., Cervo R., Queller D.C. and Strassmann J.E. 2006. The queen is not a pacemaker in the small-colony wasps *Polistes instabilis* and *P. dominulus*. *Anim. Behav.* 71: 1197-1203
- Kasuya E. 1983. Social behavior of early emerging males of a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera: Vespidae). *Res. Popul. Ecol.* 25: 143-149
- Kato N., Yamada Y.Y., Matsuura M. and Tsukada M. 2007a. 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. Entmol. Zool.* 51: 45-50. In Japanese with English summary, tables and figures
- Kato N., Yamada Y.Y., Matsuura M. and Tsukada M. 2007b. Life cycle of *Hypsopygia postflava* (Lepidoptera, Pyralidae), a moth parasitic on nests of the paper wasp *Polistes jokahamae*. *Jpn. J. Appl. Entmol. Zool.* 51: 115-120. In Japanese with English summary, tables and figures

- Klahn J.E. 1981. Alternative reproductive tactics of single foundresses of a social wasp, *Polistes fuscatus*. PhD thesis, University of Iowa
- Keller L. and Nonacs P. 1993. The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? *Anim. Behav.* 45: 787-794
- Koedam D., Contrera F.A.L., Fidalgo A.O. and Imperatriz-Fonseca V.L. 2005. How queen and workers share in male production in the stingless bee *Melipona subnitida* Ducke (Apidae, Meliponini). *Insect. Soc.* 52: 114-121
- Kokko H., Johnstone R.A. and Clutton-Brock T.H. 2001. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 187-196
- Lamba S., Chandrasekhar K. and Gadagkar R. 2008. Signaling hunger through aggression-the regulation of foraging in a primitively eusocial wasp. *Naturwissenschaften* 95: 677-680
- Litte M. 1977. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 229-246
- Litte M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. *Z. Tierpsychol.* 50: 282-312
- Markiewicz D.A. and O'Donnell S. 2001. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. *J. Comp. Physiol. A* 187: 327-333

- Matthew F.S., Boscaro F. and Turillazzi S. 2001. Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 401-409
- 松浦誠 1975. 成虫の形態及び造巣習性によるアシナガバチ属の見分け方. *植物防疫.* 29: 81-99
- Matsuura M. 1984. Comparative biology of the five Japanese species of the genus *Vespa* (Hymenoptera, Vespidae). *Bull. Fac. Agri., Mie Univ.* 69: 1-131
- 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. pp 14-353
- Matsuura M. and Yamane Sk. 1983. *Biology of the vespine wasps*. Hokkaido University Press, Sapporo. 323 pp
- Maynard Smith J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge. 224 pp
- Michener C.D. 1974. *The social behavior of the bees*. Harvard University Press, Cambridge. 404 pp
- Miyano S. 1986. Colony development, worker behavior and male production in orphan colonies of a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera: Vespidae). *Res. Popul. Ecol.* 28: 347-361
- Molina Y. and O'Donnell S. 2009. Worker reproductive competition affects division of labor in a primitively social paperwasp (*Polistes instabilis*). *Insect. Soc.* 56: 14-20
- Monnin T. and Peeters C. 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behav. Ecol.* 10: 323-332
- Nilsson J.-Å. 2002. Metabolic consequences of hard work.

Proc. R. Soc. Lond. B. 269: 1735-1739

- O'Donnell S. 1998a. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43: 327-331
- O'Donnell S. 1998b. Effects of experimental forager removals on division of labour in the primitively eusocial wasp *Polistes instabilis* (Hymenoptera: Vespidae). *Behaviour* 135: 173-193
- O'Donnell S. 2001. Worker age, ovary development, and temporal polyethism in the swarm-founding wasp *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Insect Behav.* 14: 201-213
- O'Donnell S. 2006. *Polybia* wasp biting interactions recruit foragers following experimental worker removals. *Anim. Behav.* 71: 709-715.
- O'Donnell S. and Jeanne R.L. 1990. Forager specialization and the control of nest repair in *Polybia occidentalis* Olivier (Hymenoptera: Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 359-364
- O'Donnell S. and Jeanne R.L. 1995. Worker lipid stores decrease with outside-nest task performance in wasps: Implications for the evolution of age polyethism. *Experientia* 51: 749-752
- Ono M. 1989. Multiple-comb nest foundation by a single inseminated worker of the temperate paper wasp, *Polistes snelleni* Saussure (Hymenoptera, Vespidae). *J. Ethol.* 7: 57-58

- Page R.E., Post D.C. and Metcalf R.A. 1989. Satellite nests, early males, and plasticity of reproductive behavior in a paper wasp. *Am. Nat.* 134: 731-748
- Pardi L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasp. *Physiol. Zool.* 21: 1-13
- Peeters C. and Liebig J. 2009. Fertility signaling as a general mechanism of regulating reproductive division of labor in ants. In: *Organization of insect societies: from genome to sociocomplexity* (Gadau J. and Fewell J., Eds), Harvard University Press, Cambridge. pp 220-242
- Premnath S., Sinha A. and Gadagkar R. 1996. Dominance relationship in the establishment of reproductive division of labour in a primitively eusocial wasp (*Ropalidia marginata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 125-132
- Ratnieks F.L.W., Foster K.R. and Wenseleers T. 2006. Conflict resolution in insect societies. *Annu. Rev. Entomol.* 51: 581-608
- Reeve H.K. 1991. *Polistes*. In: *The social biology of wasps* (Ross K.G. and Matthews R.W., Eds), Comstock Publishing Associates, A division of Cornell University Press, London. pp 99-148
- Reeve H.K. and Gamboa G.J. 1983. Colony activity integration in primitively eusocial wasps: the role of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 63-74
- Reeve H.K. and Gamboa G.J. 1987. Queen regulation of worker foraging in paper wasps: a social feedback control system (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae).

Behaviour 102: 147-167

Reeve H.K., Peters J.M., Nonacs P. and Starks P.T. 1998.

Dispersal of first "workers" in social wasps: Causes and implications an alternative reproductive strategy. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 13737-13742

Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests.

Evolution 43: 223-225

Röseler P.-F. 1991. Reproductive competition during colony establishment. In: *The social biology of wasps* (Ross K.G. and Matthews R.W., Eds), Comstock Publishing Associates, A division of Cornell University Press, London. pp 309-335

Shreeves G. and Field J. 2002. Group size and direct fitness in social queues. *Am. Nat.* 159: 81-95

Sledge M.F., Boscaro F. and Turillazzi S. 2001. Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 401-409

Spradbery J.P. 1991. Evolution of queen number and queen control. In: *The social biology of wasps* (Ross K.G. and Matthews R.W., Eds), Comstock Publishing Associates, A division of Cornell University Press, London. pp 336-388

Strassmann J.E. 1981. Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 55-64

Strassmann J.E. 1985. Worker mortality and the evolution of castes in the social wasp *Polistes exclamans*. *Insect. Soc.* 32: 275-285

Strassmann J.E. 2001. The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. *Insect. Soc.* 48: 1-13

- Strassmann J.E. and Meyer D.C. 1983. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Anim. Behav.* 31: 431-438
- Strassmann J.E., Meyer D.C. and Matlock R.L. 1984. Behavioral castes in the social wasp, *Polistes exclamans* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 8: 211-224
- Strauss K., Scharpenberg H., Crewe R.M., Glahn F., Foth H. and Moritz R.F.A. 2008. The role of the queen mandibular gland pheromone in honeybees (*Apis mellifera*): honest signal or suppressive agent? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 1523-1531
- Sumana A. and Gadagkar R. 2001. The structure of dominance hierarchies in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*. *Ethol. Ecol. Evol.* 13: 273-281
- Suryanarayanan S., Hantschel A.E., Torres C.G. and Jeanne R.L. 2011. Change in the temporal pattern of antennal drumming behavior across the *Polistes fuscatus* colony cycle (Hymenoptera, Vespidae). *Insect. Soc.* 58: 97-106
- Suzuki T. 1985. Mating and laying of female-producing eggs by orphaned workers of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera, Vespidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 736-739
- Suzuki T. 1997. Worker mating in queen-right colonies of a temperate paper wasp. *Naturwissenschaften* 84: 304-305
- Suzuki T. 2003. Queen replacement without gerontocracy in the paper wasp *Parapolybia indica* in temperate Japan. *Ethol. Ecol. Evol.* 15: 191-196
- Takahashi J., Ayabe T., Mitsuhashi M., Shimizu I. and Ono M.

2008. Diploid male production in a rare and locally distributed bumblebee, *Bombus florilegus* (Hymenoptera, Apidae). *Insect. Soc.* 55: 43-50
- Trivers R.T. and Hare H. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191: 249-263
- Tsuchida K. 1991. Temporal behavioral variation and division of labor among workers in the primitively wasp, *Polistes jadwigae* Dalla Torre. *J. Ethol.* 9: 129-134
- Tsuchida K., Nagata N. and Kojima J. 2002. Diploid males and sex determination in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera, Vespidae). *Insect. soc.* 49: 120-124
- Tsuchida K., Saigo T., Nagata N., Tsujita S., Takeuchi K. and Miyano S. 2003. Queen-worker conflicts over male production and sex allocation in a primitively eusocial wasp. *Evolution* 57: 2365-2373
- Tsuchida K. and Suzuki T. 2006. Conflict over sex ratio and male production in paper wasps. *Ann. Zool. Fennici* 43: 468-480
- Tsuji K. and Tsuji N. 2005. Why is dominance hierarchy age-related in social insects? The relative longevity hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58: 517-526
- Waldbauer G.P. 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Advances in Insect Physiol.* 5: 229-288
- Wenseleers T. and Ratnieks F.L.W. 2006. Comparative analysis of worker reproduction and policing in eusocial Hymenoptera supports relatedness theory. *Am. Nat.* 168: E163-E179

- West-Eberhard M.J. 1969. The social biology of polistine wasp.
Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. 140: 1-140
- West-Eberhard M.J. 1978. Temporary queens in *Metapolybia*
wasps: non-reproductive helpers without altruism?
Science 200: 441-443
- West-Eberhard M.J. 1981. Intragroup selection and the
evolution of insect societies. In: *Natural selection and
social behavior: research and new theory*. Chirion Press,
New York. pp 3-17
- Wiley R.H. and Rabenold K.N. 1984. The evolution of
cooperative breeding by delayed reciprocity and queueing
for favorable social positions. *Evolution* 38: 609-621
- Williams J.B., Roberts S.P. and Elekonich M.M. 2008. Age and
natural metabolically-intensive behavior affect oxidative
stress and antioxidant mechanisms. *Exp. Gerontol.* 43:
538-549
- Wilson E.O. 1974. Group effects and the control of nestmates.
In: *Insect societies*. Harvard University Press, Cambridge.
pp 296-305
- Yamane So. 1969. Preliminary observations on the life history
of two polistine wasps, *Polistes snelleni* and *P. biglumis* in
Sapporo, northern Japan. *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ.,
Ser. VI, Zool.* 17: 78-105
- Yamane So. 1971. Daily activities of the founding queens of
two *Polistes* wasps, *P. snelleni* and *P. biglumis* in the
solitary stage (Hymenoptera: Vespidae). *Kontyu* 39:
203-217
- Yamane So. 1986. The colony life cycle of the Sumatran paper

wasp *Ropalidia (Icariola) variegata jacobsoni* (Buysson).

With reference to the possible occurrence of serial polygyny (Hymenoptera: Vespidae). *Monit. Zool. Ital.* 20: 135-161

山根 爽一 2001. アシナガバチ一億年のドラマ - カリバチの社会はいかに進化したか. 北海道大学図書刊行会, 札幌. 268 pp

Yoshikawa K. 1956. Compound nest experiments in *Polistes fadwigae* dalla Torre. Ecological studies of *Polistes* wasp IV. *J. Insect Polytech. Osaka City Univ.* 7(15): 229-243

Yoshikawa K. 1963. Introductory studies on the life economy of polistine wasp II. Super individual stage 2. Division of labor among workers. *Jpn. J. Ecol.* 13: 53-57

Table 1 Emergence days of individual workers (expressed in days after the first emergence of workers).

Colony	Emergence order of individual workers								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
A	0(F) ^a	2(F)	3(F)	-	10(S)	11(S)	14(S)	22(S)	-
B	0(F)	1(F)	2(F)	3(F)	-	-	-	-	-
C	0(F)	2(F)	5(F)	7(F)	10(S)	14(S)	15(S)	-	-
D	0(F)	4(F)	6(F)	8(F)	14(S)	18(S)	-	-	-
P	0(F)	0(F)	-	8(F)	8(F)	13(s)	25(S)	26(S)	27(S)

^a Letters within parentheses indicate the brood type: F, first; S, second.

Table 2 Checking results for characteristics of dominance behavior of the queen.

Kind of queen	Period	Colony	Queen vs top-ranked worker ^a	Worker with highest frequency of dominance behaviors ^b	Total frequencies ^c
Foundress	First brood	A	Pos. (< 0.0001, 49)	Pos. (0.461, 90)	Neg. (0.248, 6)
		B	Pos. (< 0.0001, 54)	Pos. (0.021, 84)	Pos. (< 0.001, 6)
		C	Pos. (0.5, 2)	Neg. (0.013, 14)	Neg. (0.323, 2)
		D	No (1.0, 2)	Neg. (0.375, 5)	Neg. (0.234, 2)
	Transition	A	Neg. (0.25, 3)	Neg. (< 0.0001, 32)	Neg. (0.215, 6)
		C	No (1.0, 2)	Neg. (< 0.0001, 50)	Pos. (0.623, 4)
		D	– (–, 0)	Neg. (< 0.001, 11)	Pos. (–, 1)
	Mixed brood	C	– (–, 0)	Neg. (< 0.0001, 40)	Pos. (0.444, 8)
		D	– (–, 0)	Neg. (< 0.001, 14)	Neg. (0.822, 6)
		P	– (–, 0)	Neg. (< 0.0001, 34)	Pos. (0.003, 5)
Supersede	Transition	A	Pos. (< 0.0001, 84)	Pos. (0.118, 148)	Pos. (0.049, 2)
	Mixed brood	A	Pos. (< 0.0001, 179)	Pos. (< 0.0001, 261)	Pos. (0.018, 4)
		D	Pos. (< 0.0001, 42)	Pos. (< 0.01, 62)	Pos. (0.045, 5)

Values in parentheses indicate the *P* value for statistical tests (left) and the sample size (right). Binomial tests were performed for columns 4 and 5, and paired *t*-tests for column 6. Pos., positive trend; Neg., negative trend; No, no trend. *P* values of <0.05 associated with “Pos.” and “Neg.” indicate significant positive and negative trends, respectively.

^a Whether the frequency of dominance behaviors was higher for those directed by the queen toward the highest-ranked worker than vice versa.

^b Whether the queen directed dominance behaviors primarily toward the highest-ranked worker. Comparison of the frequencies of dominance behaviors that the foundress directed toward the highest-ranked worker and toward the worker (usually the second ranked) who received dominance behaviors most frequently from the foundress among all workers other than the highest-ranked worker.

^c Whether the queen exhibited the highest frequency of dominance behaviors. The total frequency of dominance behaviors was compared between those exhibited by the queen and those exhibited by the worker that exhibited dominance behaviors most frequently among all workers.

Table 3 Results of dominance contests between wasps in colonies A and D before the foundress disappeared.

Colony	Individual ID	Individual ID ^a								Score ^b	Social rank
		Foundress	w1	w2	w3	w4	w5	w6	w7		
A	Foundress	-	69-0	81-0	29-1 ^c	-	0-3	1-0	0-0	4-1	2
	w1	0-69	-	13-25	15-7	-	0-4	0-0	0-0	1-3	5
	w2	0-81	25-13	-	121-1	-	0-3	0-1	0-0	2-3	4
	w3	1-29	7-15	1-121	-	-	0-6	1-4	0-0	0-5	7
	w5 ^d	3-0	4-0	3-0	6-0	-	-	107-0	92-0	6-0	1
	w6	0-1	0-0	1-0	4-1	-	0-107	-	57-0	3-2	3
	w7	0-0	0-0	0-0	0-0	-	0-92	0-57	-	0-2	6
D	Foundress	-	3-1	18-0	8-0	5-0	1-0	0-0	-	5-0	1=
	w1	1-3	-	11-0	10-0	3-2	0-0	0-1	-	3-2	3
	w2	0-18	0-11	-	1-1	0-3	0-1	0-1	-	0-5	7
	w3	0-8	0-10	1-1	-	0-4	0-0	0-3	-	0-4	6
	w4	0-5	2-3	3-0	4-0	-	0-10	0-1	-	2-4	5
	w5	0-1	0-0	1-0	0-0	10-0	-	2-28	-	2-2	4
	w6 ^d	0-0	1-0	1-0	3-0	1-0	28-2	-	-	5-0	1=

^a w, worker, where the number following “w” indicates the emergence order.

^b The numbers of subordinate (left) and dominant (right) individuals for a target wasp. The social rank was determined based on the difference between the two numbers.

^c The queen directed dominance behavior toward worker 3 and received it from worker 3 with frequencies of 29 and 1, respectively, before the foundress disappeared. In this case the foundress was considered dominant over the worker 3.

^dSuperseder.

Table 4 Time spent for an episode of abdominal wagging.

Colony	Foundress (F) or superseder (S)	Period ^a	Time ^b (s, mean \pm SE)	<i>n</i>	Hours observed
A	F	F	5.7 \pm 0.4 a	369	48
	F	T	5.3 \pm 0.7 a	110	54
	S	T	3.9 \pm 1.0	8	12
	S	M	3.1 \pm 0.6	9	24
B	F	F	4.1 \pm 0.3	184	42
	F	First half of F	3.8 \pm 0.5 a	63	18
	F	Last half of F	4.2 \pm 0.4 a	121	24
C	F	F	8.1 \pm 0.8 a	53	12
	F	T	9.2 \pm 0.6 ab	119	36
	F	M	11.0 \pm 0.8 b	241	60
D	F	F	13.4 \pm 1.2 a	88	12
	F	T	11.7 \pm 2.3 a	39	6
	F	M	12.5 \pm 1.5 a	108	42
	S	M	5.4 \pm 1.4	14	30

^a F, First-brood period; T, Transition period; M, Mixed-brood period.

^b Results of comparison between different periods for each foundress; means followed by the same letters are not significantly different ($P > 0.05$; Aspin-Welch *t* test with sequential Bonferroni correction [Rice, 1989]).

Table 5 Results of dominance contests for all pairs of workers in colonies.

Colony	Worker ID	Worker ID ^a								Score ^b	Rank	Comparison with binominal distribution (<i>P</i>) ^c
		F1	F2	F3	F4	S5	S6	S7	S8			
First-brood period												
A	F1	-	13-25 ^d	15-5	-	-	-	-	-	1-1	2	0.851
	F2	25-13	-	110-0	-	-	-	-	-	2-0	1	<0.001
	F3	5-15	0-110	-	-	-	-	-	-	0-2	3	0.063
B	F1	-	1-0	10-0	6-0	-	-	-	-	3-0	1	0.055
	F2	0-1	-	1-0	6-0	-	-	-	-	2-1	2	0.014
	F3	0-10	0-1	-	19-0	-	-	-	-	1-2	3	<0.001
	F4	0-6	0-6	0-19	-	-	-	-	-	0-3	4	-
C	F1	-	5-0	0-6	10-0	-	-	-	-	2-1	2	0.017
	F2	0-5	-	0-15	5-0	-	-	-	-	1-2	3	0.008
	F3	6-0	15-0	-	7-0	-	-	-	-	3-0	1	0.043
	F4	0-10	0-4	0-7	-	-	-	-	-	0-3	4	-
D	F1	-	9-0	6-0	2-1	-	-	-	-	3-0	1	0.151
	F2	0-9	-	1-0	0-3	-	-	-	-	1-2	3	0.667
	F3	0-6	0-1	-	0-4	-	-	-	-	0-3	4	-
	F4	1-2	3-0	4-0	-	-	-	-	-	2-1	2	0.517
Mixed-brood period												
A	F1	-	1-0	0-0	-	0-82	0-4	0-1	0-0	1-3	5	0.333
	F2	0-1	-	0-0	-	1-81	0-4	0-0	0-0	0-3	6	0.333
	F3	0-0	0-0	-	-	0-79	0-5	0-3	0-1	0-4	7	-
	S5 ^e	82-0	81-1	79-0	-	-	179-0	68-0	16-0	6-0	1	<0.001
	S6	4-0	4-0	5-0	-	0-179	-	17-0	14-0	5-1	2	0.001
	S7	1-0	0-0	3-0	-	0-68	0-17	-	0-0	2-2	3	0.032
	S8	0-0	0-0	1-0	-	0-16	0-14	0-0	-	1-2	4	0.333
	C	F1	-	1-0	0-0	3-0	1-1	0-3	0-3	-	2-2	4
F2		0-1	-	1-8	2-0	0-2	0-3	0-2	-	1-5	6	0.148
F3		0-0	8-1	-	10-0	70-0	1-27	1-11	-	3-2	3	<0.001
F4		0-3	0-2	0-10	-	0-4	0-0	0-0	-	0-4	7	-
S5		1-1	2-0	0-70	4-0	-	0-13	1-7	-	2-3	5	0.061
S6		3-0	3-0	27-1	0-0	13-0	-	28-2	-	5-0	1	<0.001
S7		3-0	2-0	11-1	0-0	7-1	2-28	-	-	4-1	2	0.002
D	F1	-	12-0	5-0	1-6	1-2	0-15	-	-	2-3	4	<0.001
	F2	0-12	-	0-1	0-4	0-6	0-9	-	-	0-5	6	-
	F3	0-5	1-0	-	0-7	0-0	0-13	-	-	1-3	5	0.400
	F4	6-1	4-0	7-0	-	0-28	0-21	-	-	3-2	3	0.075
	S5	2-1	6-0	0-0	28-0	-	2-70	-	-	3-1	2	<0.001
	S6 ^e	15-0	9-0	13-0	21-0	70-2	-	-	-	5-0	1	<0.001

^a Letter indicates the brood type (F, first; S, second), and the number indicates the emergence order.

^b Score for the dominance contest, which indicates the numbers of subordinate (left) and dominant (right) individuals for a target wasp. The dominance rank was determined based on the difference between the two numbers.

^c Value of P indicates the probability that the observed highest frequency or a frequency higher than that is expected to occur if the target worker displays all dominance behaviours toward the other workers at random.

^d Worker F1 displayed dominance behaviour toward worker F2 and received dominance behaviour from worker F2 with frequencies of 13 and 25, respectively.

^e Superseder.

Table 6 Results of Spearman rank correlation analysis of the relationship between the rank in the dominance hierarchy and the frequency of dominance behaviour.

Observation period	Brood	Colony	<i>r</i>	<i>P</i>
First brood	First	A	-1.000	<0.001
		B	-0.400	0.600
		C	-1.000	<0.001
		D	-1.000	<0.001
Mixed brood	First and second	A	-0.857	0.014
		C	-0.893	0.007
		D	-0.928	0.008
	First	A	- ^a	-
		C	-1.000	<0.001
		D	-0.738	0.262
	Second	A	-1.000	<0.001
		C	-1.000	<0.001
D		-1.000	<0.001	

^a Analysis was impossible because two of the three workers were ranked the same.

Table 7 Results of ANCOVA for the influence of the rank in the dominance hierarchy and the colony factor on frequencies of extranidal and intranidal tasks among workers.

Task	Relative rank				Colony				Interaction			
	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
First-brood period												
Flesh foraging ^a	1	10	0.465	0.511	3	10	0.281	0.838	3	7	1.269	0.356
Liquid foraging	1	10	0.583	0.463	3	10	0.903	0.473	3	7	0.675	0.595
Collecting nest materials ^b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Checking cells	1	10	2.811	0.125	3	10	2.819	0.093	3	7	1.105	0.409
Feeding larvae	1	10	0.517	0.489	3	10	6.898	0.009	3	7	0.512	0.687
Building cell walls ^b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Provisioning flesh ^a	1	10	1.249	0.290	3	10	0.779	0.532	3	7	0.163	0.918
Provisioning liquid ^a	1	10	0.002	0.966	3	10	2.346	0.134	3	7	0.004	0.100
Mixed-brood period												
flesh foraging	1	15	11.416	0.004	2	15	0.379	0.691	2	13	0.116	0.892
Liquid foraging ^a	1	15	24.811	0.002	2	15	0.066	0.936	2	13	1.818	0.201
Collecting nest materials	1	15	0.084	0.776	2	15	1.908	0.183	2	13	0.605	0.561
Checking cells	1	15	5.727	0.030	2	15	4.257	0.034	2	13	0.381	0.690
Feeding larvae	1	15	14.848	0.002	2	15	4.467	0.030	2	13	1.338	0.296
Building cell walls	1	15	0.167	0.689	2	15	2.433	0.122	2	13	0.079	0.925
Provisioning flesh	1	15	10.711	0.005	2	15	1.391	0.279	2	13	1.151	0.347
Provisioning liquid ^c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

^a Log transformation [$\log_{10}(x + 0.01)$] was applied to all data to satisfy the normality assumption before ANCOVA was performed.

^b The normality assumption was rejected. When correlation analysis was performed separately for each colony, no relationship with $P < 0.1$ was found. Collecting nest materials: $r = 0.26$, $P = 0.74$ for colony B; $r = -0.64$, $P = 0.36$ for colony D. Building cell walls: $r = 0.26$, $P = 0.74$ for colony B; $r = -0.73$, $P = 0.27$ for colony D. The correlation analysis was not performed for colonies A and C because no workers performed the given task.

^c The normality assumption was rejected. When correlation analysis was performed separately for each colony, a relationship with $P < 0.1$ was found in one colony: $r = 0.87$, $P = 0.011$ for colony C; $r = 0.72$, $P = 0.11$ for colony A; $r = 0.38$, $P = 0.45$ for colony D.

Table 8 Results of ANOVA for differences between individual workers in the hourly frequency of particular tasks during a given day.

Task	Colony											
	A			B			C			D		
	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>
Flesh-foraging	2	5.98	0.012	3	1.87	0.167	3	49.00	0.001	3	441.00	<0.001
Liquid-foraging	2	13.00	0.001	3	0.56	0.648	3	0.73	0.584	3	15.13	0.012
Collecting nest materials ^a	-	-	-	3	1.00	0.413	-	-	-	3	5.53	0.066
Checking cells	2	12.00	0.001	3	1.71	0.198	3	2.85	0.169	3	16.12	0.011
Feeding larvae	2	0.28	0.757	3	1.07	0.383	3	1.72	0.300	3	3.21	0.145
Building cell walls ^a	-	-	-	3	1.00	0.413	-	-	-	3	8.35	0.034
Provisioning flesh	2	3.03	0.093	3	0.74	0.543	3	292.49	<0.001	3	3.80	0.151
Provisioning liquid	2	1.74	0.224	3	0.60	0.623	3	1.83	0.316	3	0.54	0.686

^a ANOVA was not performed in colonies A and C because no workers performed the given task.

Table 9 Results of ANCOVA for the influence of the number of fifth-instar larvae per worker on the hourly frequencies of foraging for flesh by individual workers.

Colony	Number of fifth-instar larvae per worker				Worker				Interaction			
	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
A ^a	1	69	10.868	0.002	4	69	11.642	<0.001	4	65	0.841	0.504
B ^a	1	14	2.314	0.151	2	14	0.430	0.659	2	12	0.725	0.504
C ^b	1	38	9.143	0.005	2	38	5.576	0.008	2	36	2.124	0.134
D ^{a, c}	-	-	-	-	-	-	-	-	3	48	3.201	0.031

^a Log transform [$\log_{10}(x + 0.01)$] was applied to all data to satisfy the normality assumption before ANCOVA was performed.

^b Log transform [$\log_{10}(x + 1/6)$] was applied to all data to satisfy the normality assumption before ANCOVA was performed.

^c When correlation analysis was performed separately for individual workers: $r = 0.85$, $P = 0.0001$ for F1; $r = -0.064$, $P = 0.83$ for F2; $r = -0.23$, $P = 0.43$ for F3; $r = -0.13$, $P = 0.65$ for F4 (where 'F' indicates the first brood and the number indicates the emergence order).

Table 10 Mean number of fifth-instar larvae per worker for the two main observation periods.

Colony	Observation period						Comparison between two periods: <i>P</i> value for <i>t</i> test
	First brood			Mixed brood			
	Mean	SD	<i>n</i>	Mean	SD	<i>n</i>	
A	0.38	0.25	6	1.21	0.34	4	0.002
B ^a	1.17	0.38	3	1.17	0.14	3	1.000
C	0.63	0.18	2	1.59	1.09	8	0.267
D	2.25	0.35	2	0.95	0.43	11	0.002

^a Since the first brood was not produced, means were calculated for the period of early and mid-July (first brood) and that of late July (mixed brood).

Table 11 Results of ANCOVA for the influence of the hourly frequency of dominance behavior performed by the queen or workers and observation periods on the hourly frequency of flesh-foraging performed by the first brood.

Performer of dominance behavior	Colony	Frequency of dominance behavior				Observation period				Interaction			
		df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
		Queen	A ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	1	12
	B	1	3	0.116	0.756	1	3	0.346	0.598	1	2	0.211	0.691
	C ^b	-	-	-	-	-	-	-	-	1	10	14.374	0.004
	D	1	10	12.508	0.005	2	10	1.002	0.401	2	8	1.717	0.240
Workers	A ^c	1	13	3.598	0.080	1	23	5.893	0.031	1	12	0.379	0.550
	B	1	3	0.384	0.579	1	3	0.642	0.482	1	2	<0.001	0.986
	C ^c	1	11	14.585	0.003	1	11	0.510	0.490	1	10	1.118	0.315
	D	1	10	0.008	0.931	2	10	0.310	0.740	2	8	2.602	0.135

^a Correlation analysis was performed separately for each colony-development period: $r = -0.541$, $P = 0.070$ for the first-brood and transition periods combined, in which the foundress was present; $r = 0.679$, $P = 0.321$ for the mixed-brood period without the foundress.

^b Correlation analysis was performed separately for each colony development period: $r = 0.687$, $P = 0.132$ for the first- and transition periods combined; $r = -0.710$, $P = 0.017$ for the mixed-brood period.

^c Log transformation was applied to all data to satisfy the normality assumption before ANCOVA was performed.

Table 12 Results of ANCOVA for the influence of the number of fifth instars larvae and observation periods on the hourly frequency of dominance behavior performed by the queen or workers.

Performer of dominance behavior	Colony	The number of fifth instars				Observation period				Interaction			
		df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
Queen	A ^{a,b}	-	-	-	-	-	-	-	-	1	12	5.746	0.034
	B	1	3	0.033	0.867	1	3	0.602	0.494	1	2	0.737	0.481
	C ^a	1	11	5.390	0.062	1	11	0.525	0.484	1	10	0.603	0.456
	D	1	10	5.390	0.043	2	10	3.752	0.061	2	8	0.241	0.792
Workers	A ^a	1	13	3.492	0.084	1	13	4.117	0.063	1	12	3.600	0.082
	B	1	3	1.290	0.339	1	3	4.518	0.124	1	2	0.751	0.478
	C	1	11	4.080	0.069	1	11	1.871	0.199	1	10	2.771	0.127
	D	1	10	0.813	0.389	2	10	3.743	0.061	2	8	0.111	0.897

^a Log transformation was applied to all data to satisfy the normality assumption before ANCOVA was performed.

^b Correlation analysis was performed separately for each colony development period: $r = -0.555$, $P = 0.061$ for the first-brood and transition periods combined, in which the foundress was present; $r = 0.398$, $P = 0.602$ for the mixed-brood period without the foundress.

Table 13 Results of ANCOVA for the influence of the hourly frequency of dominance behavior performed by the queen or workers and observation periods on the hourly frequency of all foraging events performed by the first brood.

Performer of dominance behavior	Colony	Frequency of dominance behavior				Observation period				Interaction			
		df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
Queen	A ^a	1	13	0.111	0.744	1	13	2.685	0.125	1	12	0.907	0.360
	B	1	3	0.052	0.834	1	3	0.082	0.794	1	2	0.290	0.644
	C	1	11	0.934	0.355	1	11	1.988	0.186	1	10	1.677	0.224
	D	1	10	0.037	0.852	2	10	0.656	0.540	2	8	0.250	0.785
Workers	A	1	13	1.282	0.278	1	13	5.373	0.037	1	12	0.824	0.382
	B	1	3	0.300	0.622	1	3	0.008	0.933	1	2	0.018	0.905
	C	1	11	9.219	0.011	1	11	0.222	0.647	1	10	0.869	0.373
	D	1	10	9.166	0.013	2	10	4.722	0.036	2	8	0.028	0.973

^a Log transformation was applied to all data to satisfy the normality assumption before ANCOVA was performed.

Table 14 Results of ANCOVA for the influence of the hourly frequency of dominance behavior performed by the queen or workers and observation periods on the hourly frequency of liquid- foraging performed by the first brood.

Performer of dominance behavior	Colony	Frequency of dominance behavior				Observation period				Interaction			
		df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
Queen	A	1	13	1.376	0.262	1	13	0.912	0.357	1	12	0.93	0.354
	B	1	3	2.217	0.233	1	3	44.443	0.007	1	2	5.667	0.140
	C	1	11	2.500	0.142	1	11	13.547	0.004	1	10	2.117	0.176
	D	1	10	0.664	0.434	2	10	0.606	0.565	2	8	0.907	0.441
Workers	A	1	13	2.657	0.127	1	13	0.072	0.793	1	12	0.135	0.719
	B ^a	1	3	3.170	0.173	1	3	26.055	0.015	1	2	0.575	0.527
	C	1	11	0.167	0.691	1	11	7.163	0.022	1	10	4.351	0.064
	D	1	10	6.439	0.030	2	10	2.388	0.142	2	8	1.141	0.366

^a Log transformation was applied to all data to satisfy the normality assumption before ANCOVA was performed.

Table 15 Results of logistic regression model analysis for the influence of the number of fifth instars larvae and observation periods on proportion of cell-checking events followed by flesh-foraging.

Colony	The number of fifth instars			Observation period			Interaction		
	df	χ^2	<i>P</i>	df	χ^2	<i>P</i>	df	χ^2	<i>P</i>
A	1	11.564	<0.001	1	0.154	0.695	1	0.868	0.352
B	1	2.615	0.918	1	2.935	0.300	1	0.995	0.319
C	1	56.458	<0.001	1	1.531	0.364	1	0.081	0.776
D	-	28.347	<0.001	2	5.380	0.068	2	0.742	0.690

Table 16 Results of ANCOVA for the influence of the number of fifth instars larvae and observation periods on the hourly frequency of cell-checking performed by the first brood.

Colony	The number of fifth instars				Observation period				Interaction			
	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
A	1	13	0.185	0.674	1	13	0.524	0.482	1	12	1.106	0.314
B	1	3	6.532	0.084	1	3	3.453	0.160	1	2	0.725	0.484
C	1	11	0.262	0.262	1	11	0.701	0.420	1	10	0.098	0.760
D ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	2	8	1.786	0.228

^a The normality assumption was rejected. When correlation analysis was performed separately for each observation period: $r = 0.81$, $P = 0.396$ for the first-brood and transition periods combined; $r = -0.13$, $P = 0.812$ for the mixed-brood period with foundress; $r = -0.62$, $P = 0.264$ for the mixed-brood period without foundress.

Table 17 Results of logistic regression model analysis for comparison between the frequencies of cell-checking behavior before and after dominance behavior performed by the queen or workers.

Performer of dominance behavior	Colony	Observation period	<i>P</i> -value for each factor			
			Dominance behavior	Individual difference	Interaction	
Queen	A	F	0.546	0.373	0.286	
		T	0.447	0.410	0.442	
		M ^a	0.009	0.823	0.751	
	B	F ^b	0.573	0.188	0.196	
		F ^c	0.859	0.713	0.341	
		F	0.500 ^F	-	-	
	C	T	0.344 ^F	-	-	
		M	0.423	0.209	0.867	
	D	F	1.000 ^F	-	-	
		T	0.733 ^F	-	-	
		M	0.770 ^F	-	-	
		M ^a	0.554 ^F	-	-	
	Workers	A	F	0.016	<0.001	0.266
			T	0.156	0.240	0.929
M ^a			0.167	0.476	0.983	
B		F ^a	0.597	0.734	0.812	
		F ^b	0.648 ^F	-	-	
C		F	0.548 ^F	-	-	
		T	0.777	0.513	0.209	
		M	0.305 ^F	-	-	
D		F	0.569 ^F	-	-	
		T	0.738 ^F	-	-	
		M	0.116 ^F	-	-	
		M ^a	0.078	0.704	0.065	

^a Foundress was lost.

^b First half of the first-brood period.

^c Last half of the first-brood period.

^F Fisher's exact test was performed.

Table 18 Fisher's exact test results for comparison between the frequencies of foraging before and after dominance behavior performed by the queen or workers.

Performer of dominance behavior	Colony	Observation period	<i>P</i> -value				
			All foraging events	Flesh- foraging	Liquid- foraging	Nest- materials foraging	Fruitless foraging
Queen	A	F	0.023	1.000	0.002	-a	0.687
		T	<0.001	0.002	0.018	-a	0.782
		M ^b	<0.001	0.033	0.068	1.000	0.033
	B	F ^c	0.207	-a	0.496	-a	0.619
		F ^d	0.054	0.169	0.365	1.000	1.000
	C	F	0.104	1.000	1.000	-a	0.486
		T	0.020	0.142	0.060	1.000	1.000
		M	0.001	1.000	0.007	1.000	0.497
	D	F	-a	-a	-a	-a	-a
		T	1.000	-a	1.000	-a	-a
		M	0.024	0.491	0.491	1.000	1.000
		M ^b	0.618	1.000	0.243	-a	-a
Workers	A	F	0.502	-a	-a	-a	0.502
		T	0.202	1.000	0.116	-a	1.000
		M ^b	1.000	-a	1.000	-a	1.000
	B	F ^c	1.000	-a	-a	-a	1.000
		F ^d	1.000	-a	1.000	-a	-a
	C	F	1.000	1.000	-a	-a	1.000
		T	1.000	-a	0.121	1.000	0.212
		M	0.131	0.497	1.000	1.000	0.497
	D	F	1.000	-a	1.000	-a	1.000
		T	0.603	-a	1.000	-a	1.000
		M	1.000	-a	1.000	0.490	-a
		M ^b	0.002	0.028	0.028	1.000	-a

^a Zero frequencies before and after dominance behavior.

^b Foundress was lost

^c First half of the first-brood period.

^d Last half of the first-brood period.

Table 19 Results of ANCOVA for the influence of the frequency of dominance behavior directed to first-brood workers and observation periods on the hourly frequencies of flesh- and liquid-provisioning performed by the workers.

Performer of dominance behavior	Colony	Frequency of dominance behavior				Observation period				Interaction			
		df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
Queen	Flesh-provisioning												
	A	1	13	2.482	0.139	1	13	1.884	0.193	1	12	2.464	0.142
	B	1	3	0.676	0.471	1	3	0.112	0.760	1	2	0.176	0.715
	C	1	11	5.118	0.045 ^a	1	11	0.649	0.438	1	10	4.529	0.059
	D	1	10	6.259	0.031 ^a	2	10	3.733	0.062	2	8	1.902	0.211
	Liquid-provisioning												
	A	1	13	1.583	0.231	1	13	2.384	0.147	1	12	0.660	0.433
	B	1	3	0.992	0.393	1	3	0.981	0.395	1	2	0.108	0.774
C	-	-	-	- ^b	-	-	-	-	1	10	23.691	0.001	
D	-	-	-	- ^c	-	-	-	-	2	8	6.288	0.023	
Workers	Flesh-provisioning												
	A	1	13	2.632	0.129	1	13	3.036	0.105	1	12	1.537	0.239
	B	1	3	1.557	0.301	1	3	3.262	0.169	1	2	0.466	0.565
	C	1	11	2.367	0.152	1	11	5.251	0.043	1	10	0.531	0.483
	D	-	-	-	- ^d	-	-	-	-	2	8	7.570	0.014
	Liquid-provisioning												
	A	1	13	4.595	0.052 ^a	1	13	4.555	0.052	1	12	0.002	0.966
	B	1	3	0.946	0.403	1	3	3.540	0.157	1	2	0.009	0.933
C	1	11	2.114	0.174	1	11	2.118	0.174	1	10	3.620	0.086	
D	1	10	0.038	0.849	2	10	0.978	0.410	2	8	2.228	0.170	

^a Negative association.

^b Correlation analysis was performed separately for each observation period: $r = -0.758$, $P = 0.081$ for the first-brood and transition periods combined; $r = 0.861$, $P = 0.006$ for the mixed-brood period.

^c Correlation analysis was performed separately for each observation period: $r = 0.958$, $P = 0.186$ for the first-brood and transition periods combined; $r = 0.270$, $P = 0.605$ for the mixed-brood period with the foundress; $r = -0.008$, $P = 0.990$ for the mixed-brood period without the foundress.

^d Correlation analysis was performed separately for each observation period: $r = -0.908$, $P = 0.276$ for the first-brood and transition periods combined; $r = -0.774$, $P = 0.071$ for the mixed-brood period with the foundress; $r = -0.2458$, $P = 0.690$ for the mixed-brood period without the foundress.

Table 20 Results of ANCOVA for the influence of the frequency of dominance behavior directed to first-brood workers and observation periods on the hourly frequency of cell-checking performed by the workers.

Performer of dominance behavior	Colony	Frequency of dominance behavior				Observation period				Interaction			
		df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
		Queen	A	1	13	0.012	0.916	1	13	2.032	0.178	1	12
	B	1	3	0.006	0.945	1	3	0.851	0.424	1	2	0.133	0.751
	C	1	11	40.662	<0.001 ^a	1	11	13.244	0.004	1	10	2.346	0.157
	D	1	10	0.049	0.829 ^b	2	10	4.001	0.053	2	8	0.677	0.535
Workers	A	1	13	0.012	0.916	1	13	2.032	0.178	1	12	2.700	0.126
	B	1	3	0.006	0.945	1	3	0.851	0.424	1	2	0.133	0.751
	C	1	11	7.354	0.020 ^a	1	11	3.455	0.090	1	10	0.625	0.448
	D	1	10	6.333	0.031 ^a	2	10	7.134	0.012	2	8	0.560	0.592

^a Positive association.

^b Log transformation was applied to all data to satisfy the normality assumption before ANCOVA was performed.

Table 21 Results of ANCOVA for the influence of the number of cells with immatures of individual developmental stages and observation periods on the hourly frequency of dominance behavior performed by the queen or workers.

Performer of dominance behavior	Colony	The number of cells				Observation period				Interaction			
		df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>	df ₁	df ₂	<i>F</i>	<i>P</i>
Eggs													
Queen	A ^{a,b}	1	13	0.175	0.682	1	13	40.669	<0.001	1	12	4.744	0.050
	B	1	3	1.085	0.374	1	3	1.755	0.277	1	2	0.859	0.452
	C ^c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	D	1	10	0.029	0.868	2	10	1.075	0.378	2	8	2.663	0.130
Workers	A	1	13	5.374	0.037 ^d	1	13	0.324	0.579	1	12	3.476	0.087
	B	1	3	4.952	0.113	1	3	0.629	0.486	1	2	0.264	0.658
	C	1	11	12.919	0.004 ^e	1	11	11.581	0.006	1	10	0.004	0.951
	D	1	10	1.155	0.308	2	10	3.965	0.054	2	8	0.356	0.711
First and second instars													
Queen	A ^f	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	B	1	2	5.114	0.109	1	3	0.919	0.409	1	2	0.302	0.638
	C ^a	1	11	0.162	0.695	1	11	2.636	0.133	1	10	3.648	0.085
	D	1	10	1.461	0.255	2	10	1.92	0.197	2	8	0.717	0.517
Workers	A	1	13	2.741	0.122	1	13	1.295	0.276	1	12	2.530	0.138
	B	1	3	6.936	0.078 ^d	1	3	12.637	0.038	1	2	0.138	0.746
	C	1	11	2.784	0.123	1	11	9.989	0.009	1	10	0.204	0.661
	D	1	10	0.024	0.881	2	10	3.057	0.092	2	8	0.093	0.912
Third and fourth instars													
Queen	A ^g	-	-	-	-	-	-	-	-	1	12	64.158	<0.001
	B	1	3	<0.001	1.000	1	3	<0.001	1.000	1	2	<0.001	1.000
	C ^h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	D	1	10	0.020	0.891	2	10	1.671	0.236	2	8	0.447	0.655
Workers	A ^a	1	13	0.409	0.534	1	13	0.137	0.717	1	12	0.445	0.517
	B	1	3	<0.001	1.000	1	3	<0.001	1.000	1	2	<0.001	1.000
	C	1	10	3.579	0.088 ^d	1	10	0.359	0.562	1	10	0.147	0.709
	D	1	10	0.842	0.380	2	10	3.461	0.072	2	8	0.052	0.949
No immatures													
Queen	A	1	13	0.008	0.929	1	13	21.121	0.001	1	12	0.408	0.535
	B	1	3	0.743	0.452	1	3	0.149	0.726	1	2	<0.001	1.000
	C ^a	1	11	1.569	0.236	1	11	2.575	0.137	1	10	0.078	0.786
	D ^a	1	10	0.720	0.416	2	10	2.732	0.113	2	8	0.181	0.838
Workers	A	1	13	1.023	0.330	1	13	0.001	0.973	1	12	0.135	0.720
	B	1	3	1.464	0.313	1	3	6.153	0.089	1	2	<0.001	1.000
	C	1	11	3.700	0.081 ^d	1	11	4.700	0.053	1	10	3.147	0.107
	D	1	10	0.435	0.525	2	10	3.434	0.073	2	8	0.009	0.991

^a Log transformation was applied to all data to satisfy the normality assumption before ANCOVA was performed.

^b The normality assumption was rejected. Correlation analysis was performed separately for each observation period: $r = 0.550$, $P = 0.064$ for the first-brood and transition periods combined; $r = -0.477$, $P = 0.523$ for the mixed-brood period without the foundress.

^c The normality assumption was rejected. Correlation analysis was performed separately for each observation period: $r = -0.332$, $P = 0.520$ for the first-brood and transition periods combined; $r = 0.695$, $P = 0.056$ for the mixed-brood period.

^d Negative association.

^e Positive association.

^f The normality assumption was rejected. Correlation analysis was performed separately for each observation period: $r = -0.345$, $P = 0.272$ for the first-brood and transition periods combined; $r = -0.046$, $P = 0.954$ for the mixed-brood period without the foundress.

^g Correlation analysis was performed separately for each observation period: $r = -0.679$, $P = 0.015$ for the first-brood and transition periods combined; $r = 0.986$, $P = 0.014$ for the mixed-brood period without the foundress.

^h The normality assumption was rejected. Correlation analysis was performed separately for each observation period: $r = 0.328$, $P = 0.526$ for the first-brood and transition periods combined; $r = -0.526$, $P = 0.180$ for the mixed-brood period.

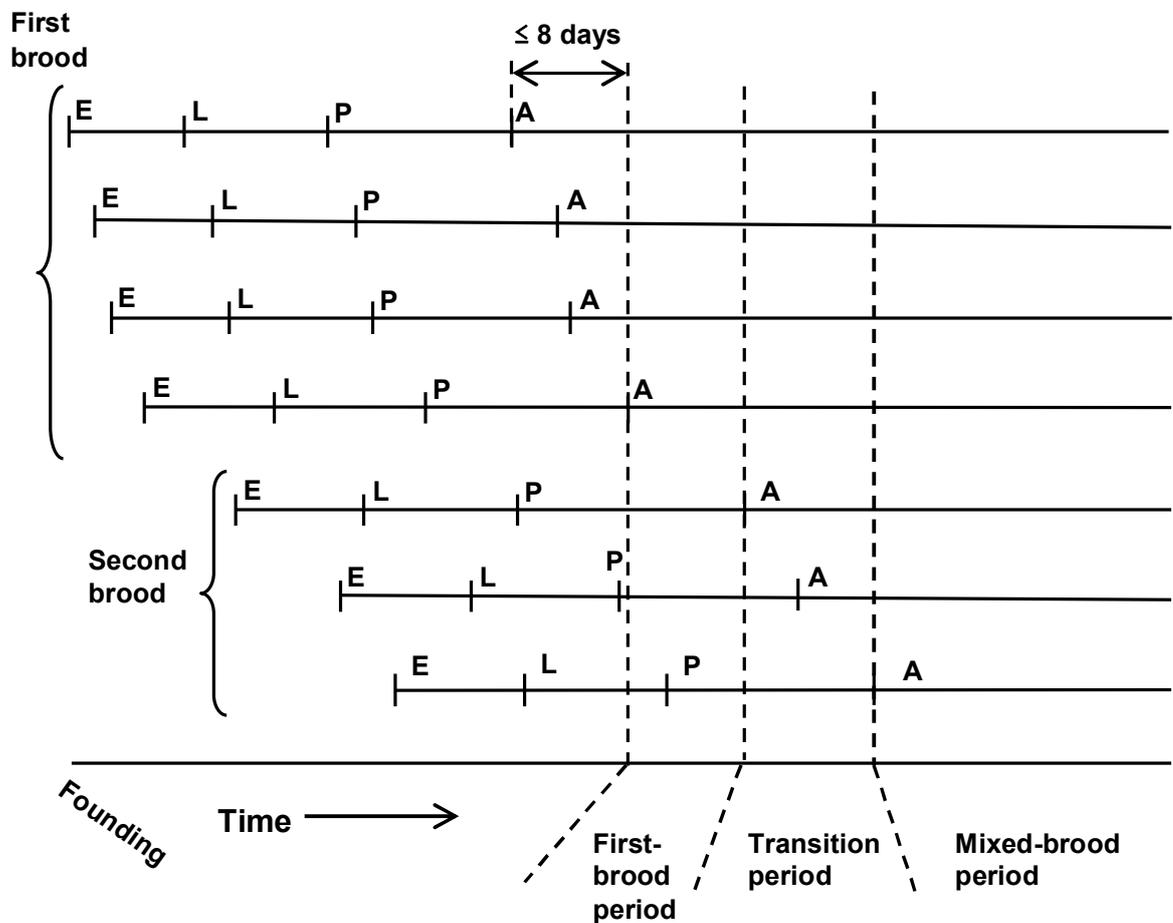


Fig. 1 Schema for discriminating the first-brood, mixed-brood, and transition periods. The numbers of workers belonging to the first and second broods vary in the different colonies. Each line represents the development of each offspring: E, egg; L, larva; P, pupa; A, adult.

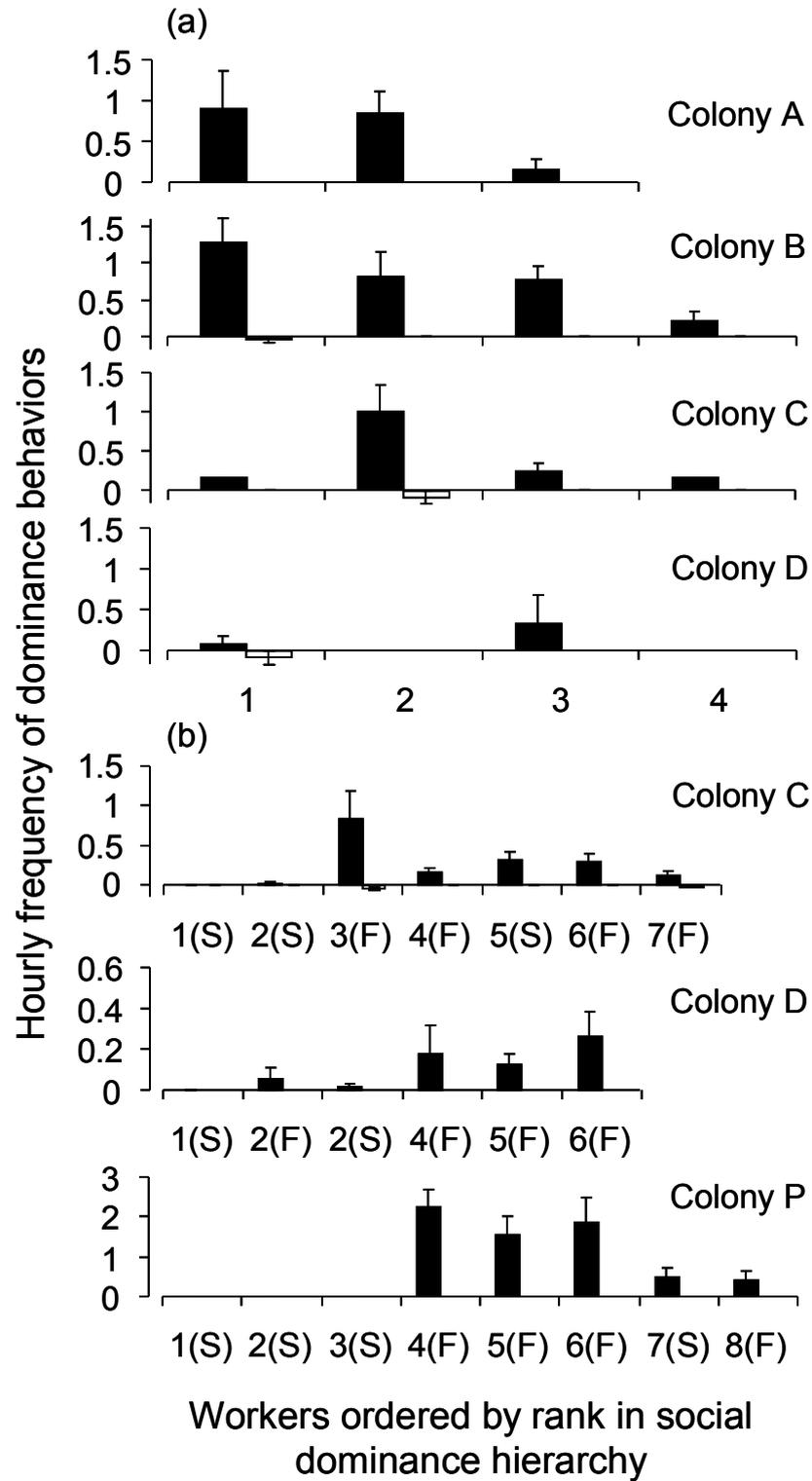


Fig. 2 Hourly frequencies (mean and SE values) of dominance behaviors that the foundress directed toward (above) and received from (below) individual workers. (a) First-brood period, (b) mixed-brood period. F, first-brood worker; S, second-brood worker.

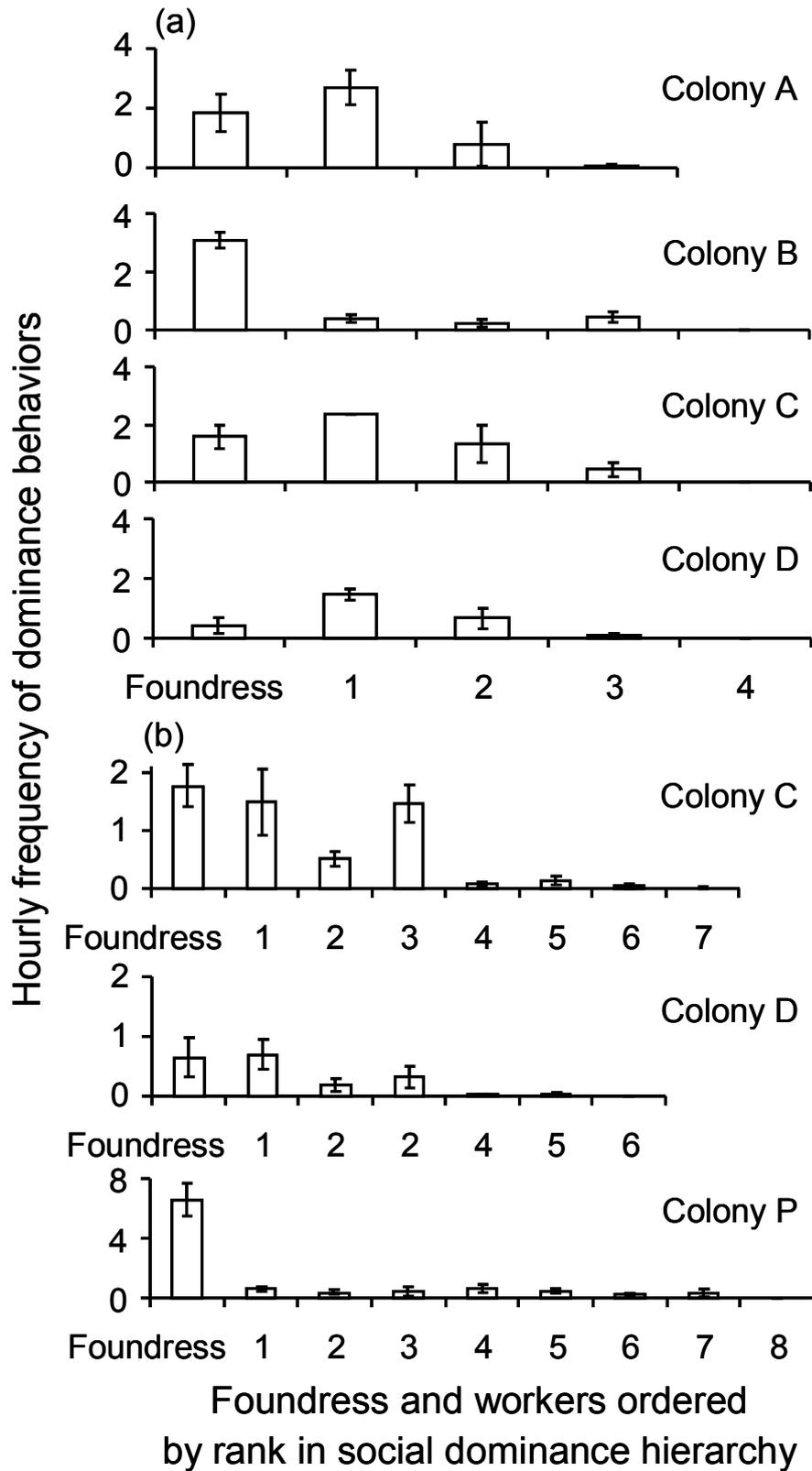


Fig. 3 Hourly frequencies (mean and SE values) of dominance behaviors exhibited by individuals on the nest with the foundress. (a) First-brood period, (b) mixed-brood period.



Fig. 4 Hourly frequencies (mean and SE values) of dominance behaviors that the superseder directed toward (above) and received from (below) individual workers after the foundress disappeared. Note that the superseder received dominance behavior only once during the transition period, and never during the mixed-brood period. (a) Transition period, (b) mixed-brood period. F, first-brood worker; S, second-brood worker.

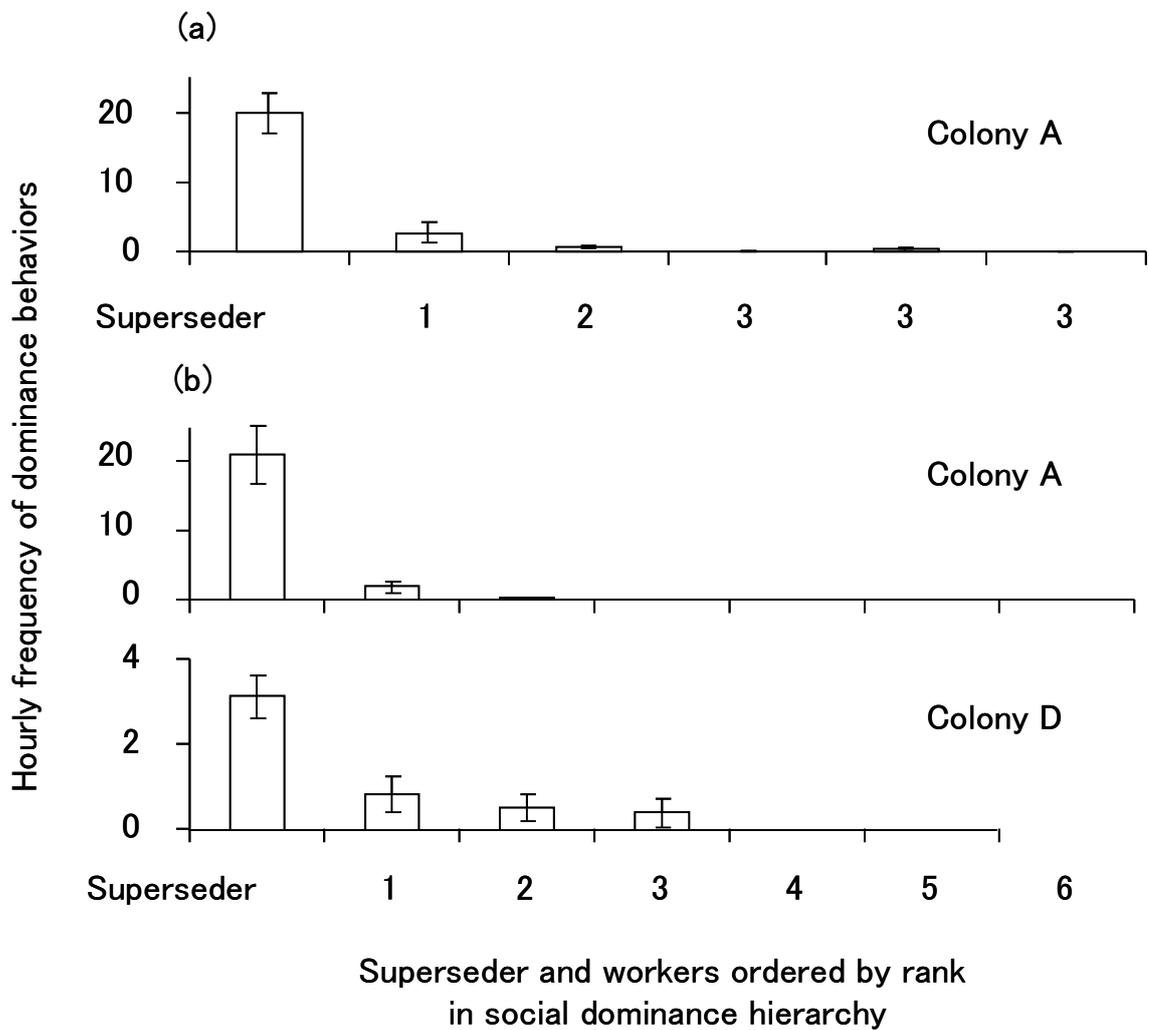


Fig. 5 Hourly frequencies (mean and SE values) of dominance behaviors exhibited by individuals on the nest after the foundress disappeared. (a) Transition period, (b) mixed-brood period.

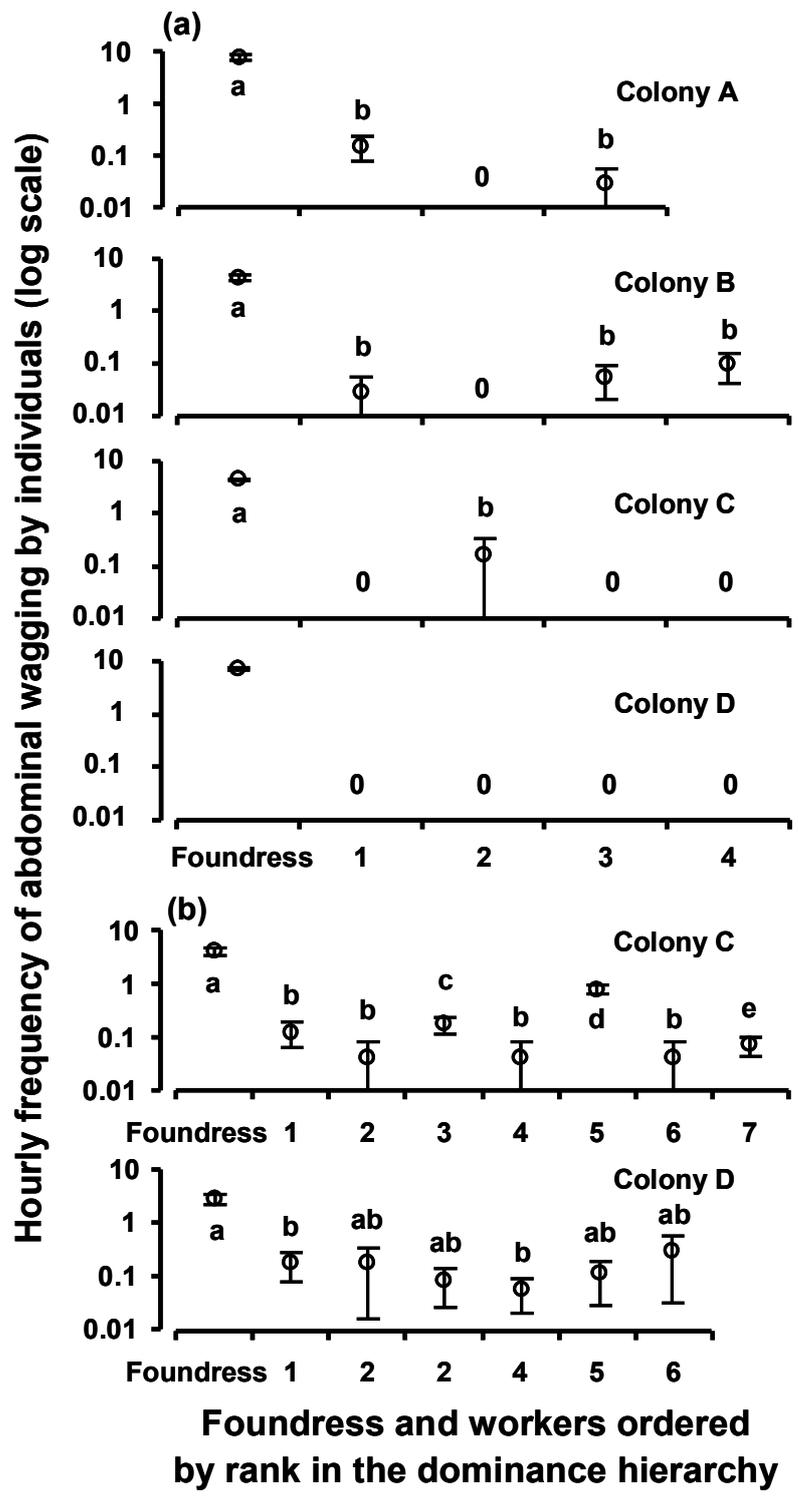


Fig. 6 Hourly frequencies (mean and SE values) of abdominal wagging performed by individuals on the nest. Data points labeled with the same letters are not significantly different (Tukey-Kramer multiple-comparison test or t-test for individuals that performed abdominal wagging). (a) First-brood period, (b) mixed-brood period.

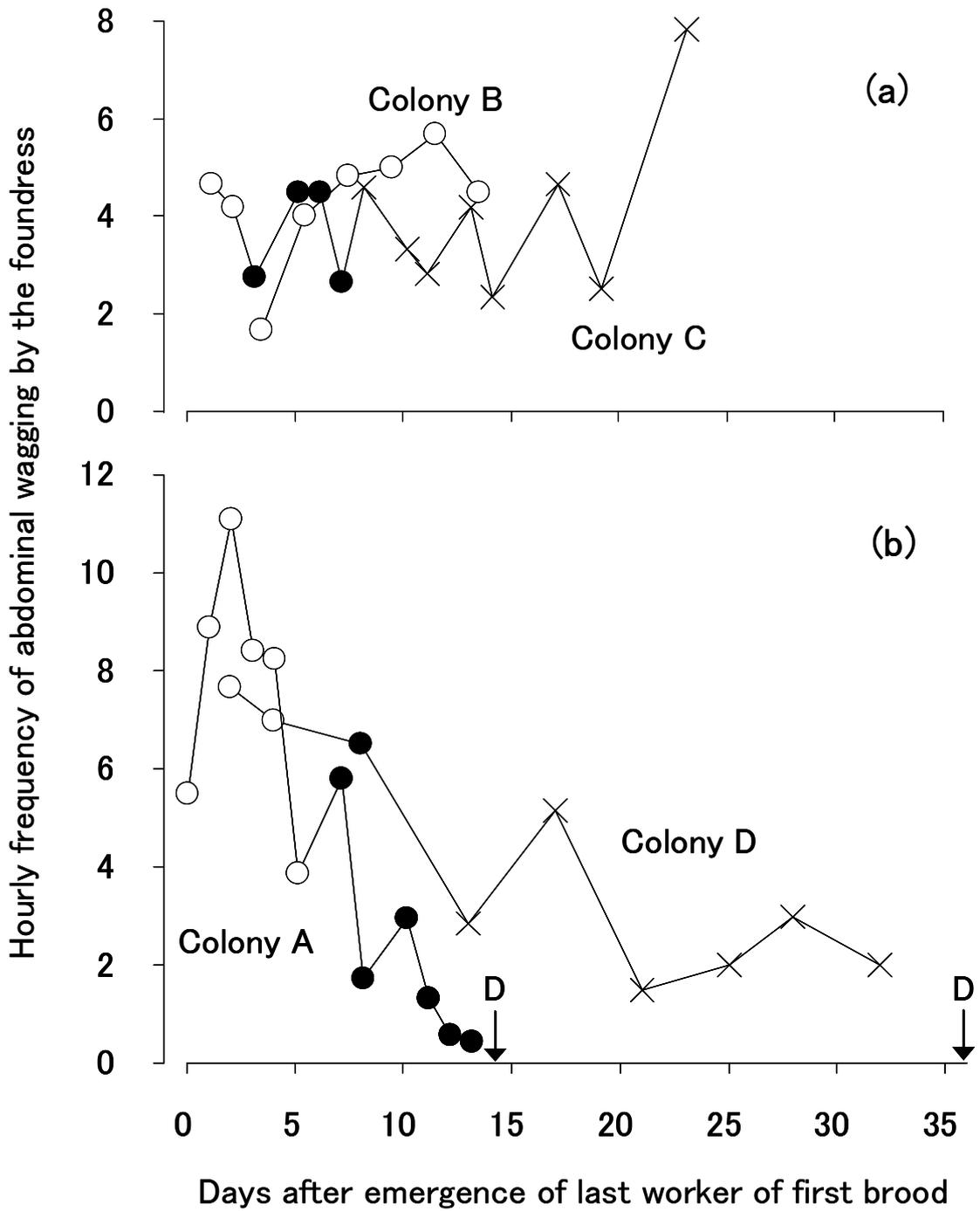


Fig. 7 Temporal changes in the frequencies of abdominal wagging performed by the foundress. (a) Colonies where the foundress was present throughout colony development, (b) colonies where the foundress disappeared. Open circles, first-brood period; solid circles, transition period; crosses, mixed-brood period. "D" indicates the disappearance of the foundress.

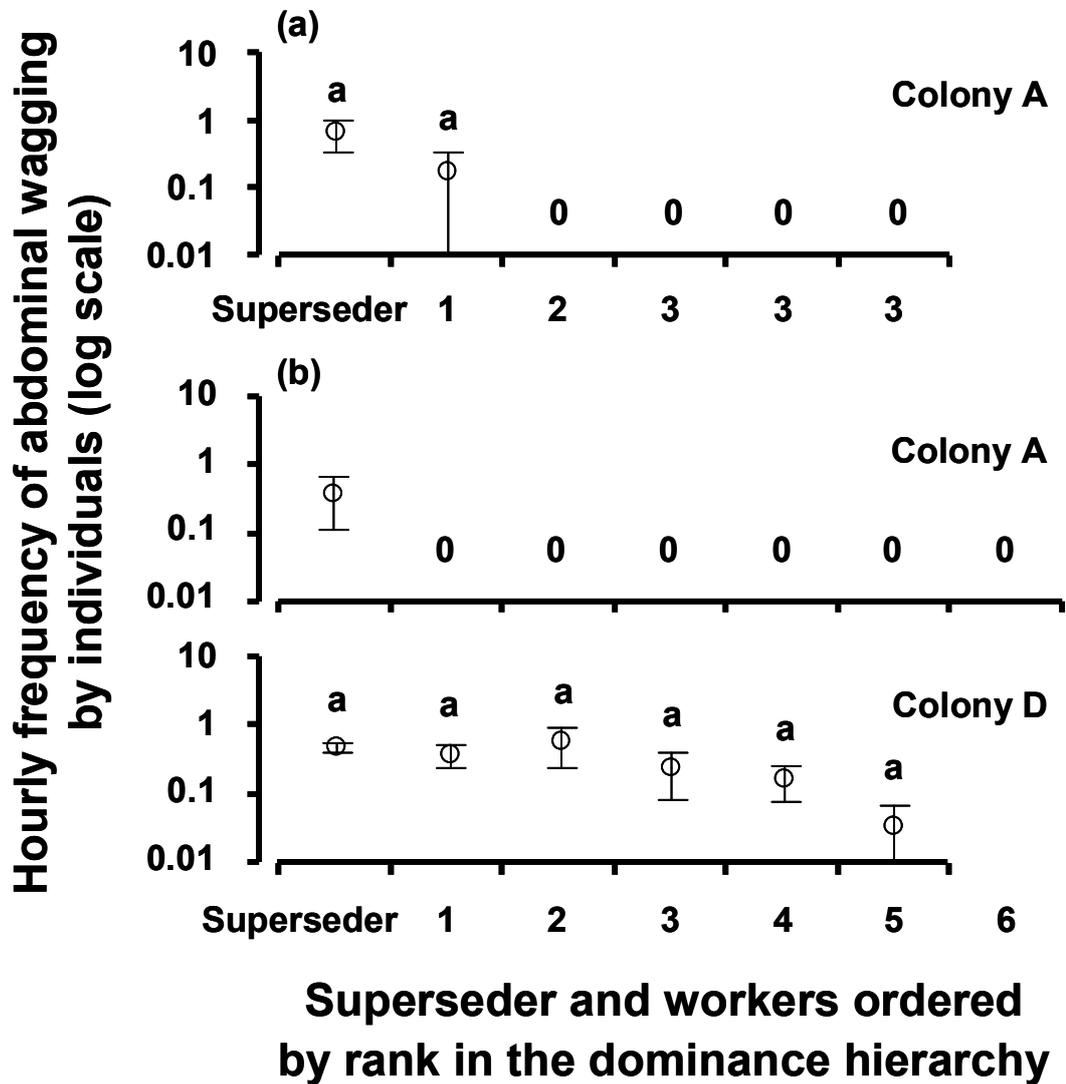


Fig. 8 Hourly frequencies (mean and SE values) of abdominal wagging performed by individuals on the nest after the foundress disappeared. Data points labeled with the same letters are not significantly different (Tukey-Kramer multiple-comparison test or *t*-test for individuals that performed abdominal wagging). (a) Transition period, (b) mixed-brood period.

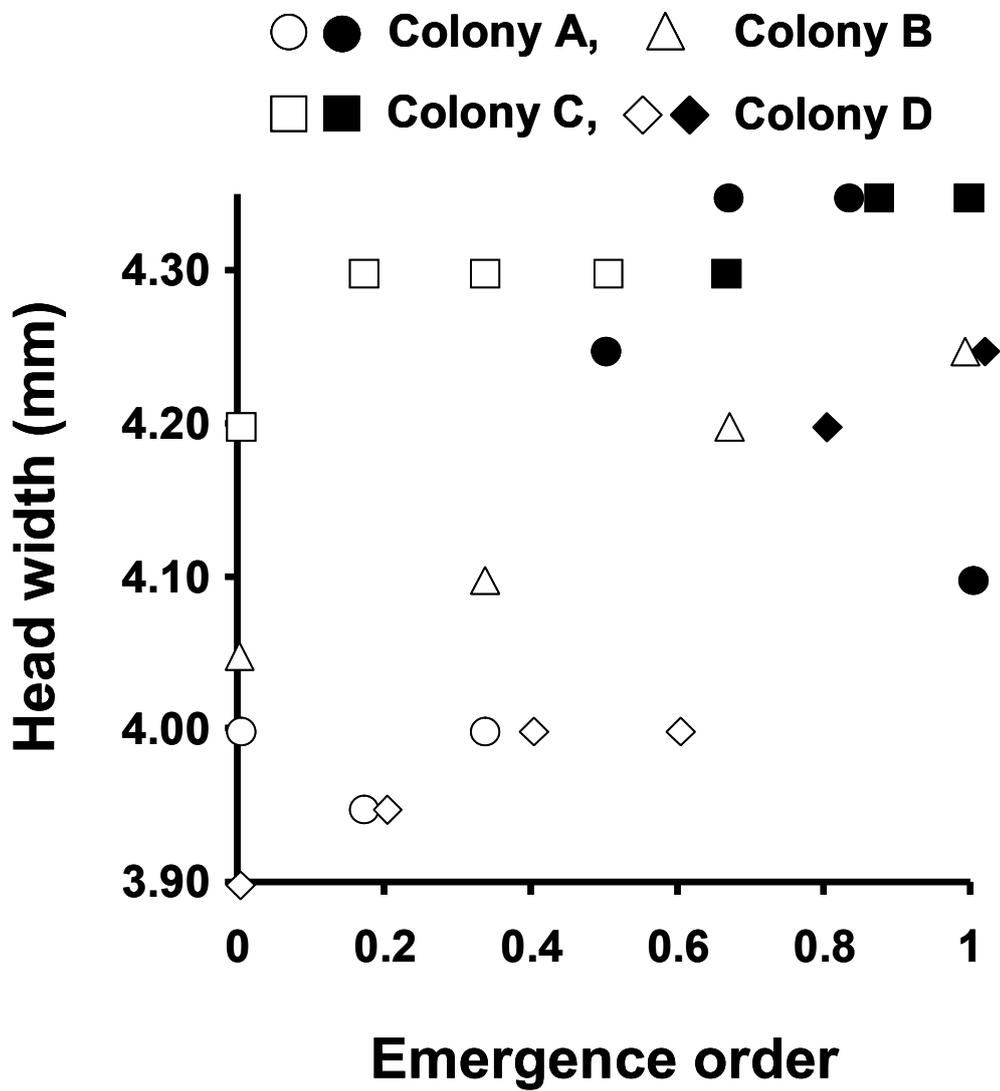


Fig. 9 Relationship between body size and emergence order (0, first; 1, last) among *P. japonicus* workers. Open and solid data points are for the first and second broods, respectively.

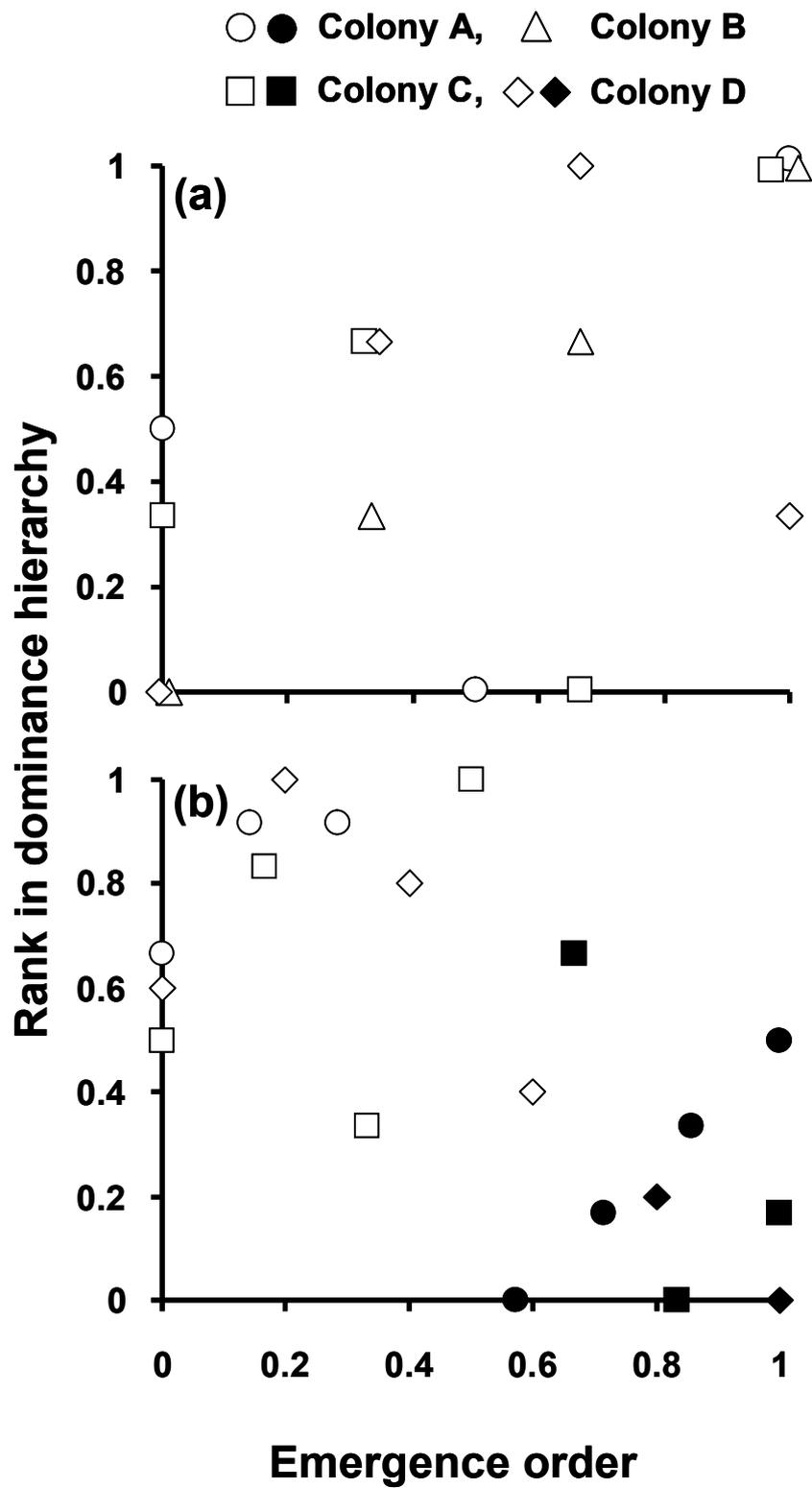


Fig. 10 Relationship between rank (0, top; 1, bottom) in the dominance hierarchy and emergence order among workers during the first-brood (a) and mixed-brood (b) periods.

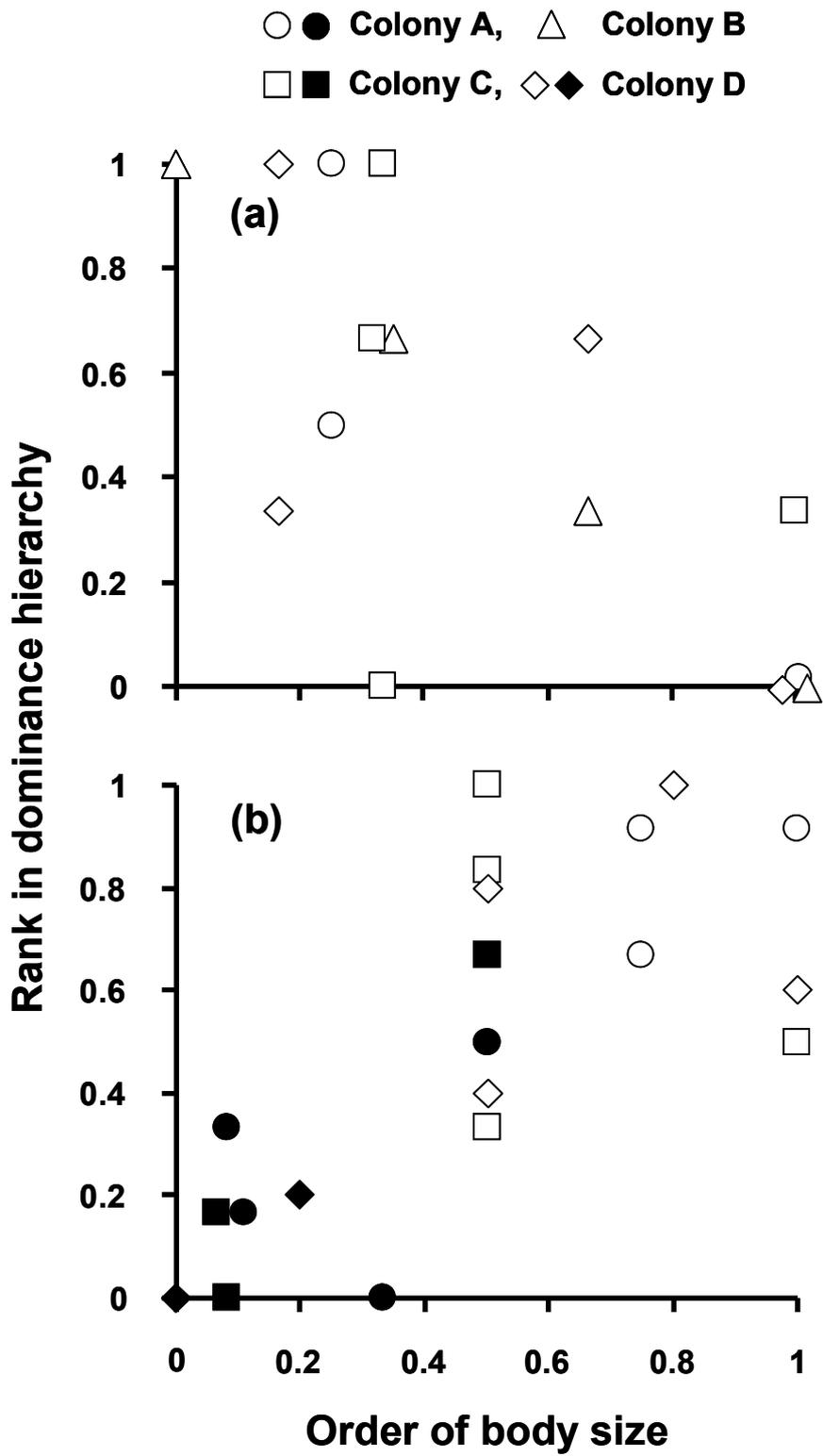


Fig. 11 Relationship between rank in the dominance hierarchy and order of body size (0, largest; 1, smallest) during the first-brood (a) and mixed-brood (b) periods.

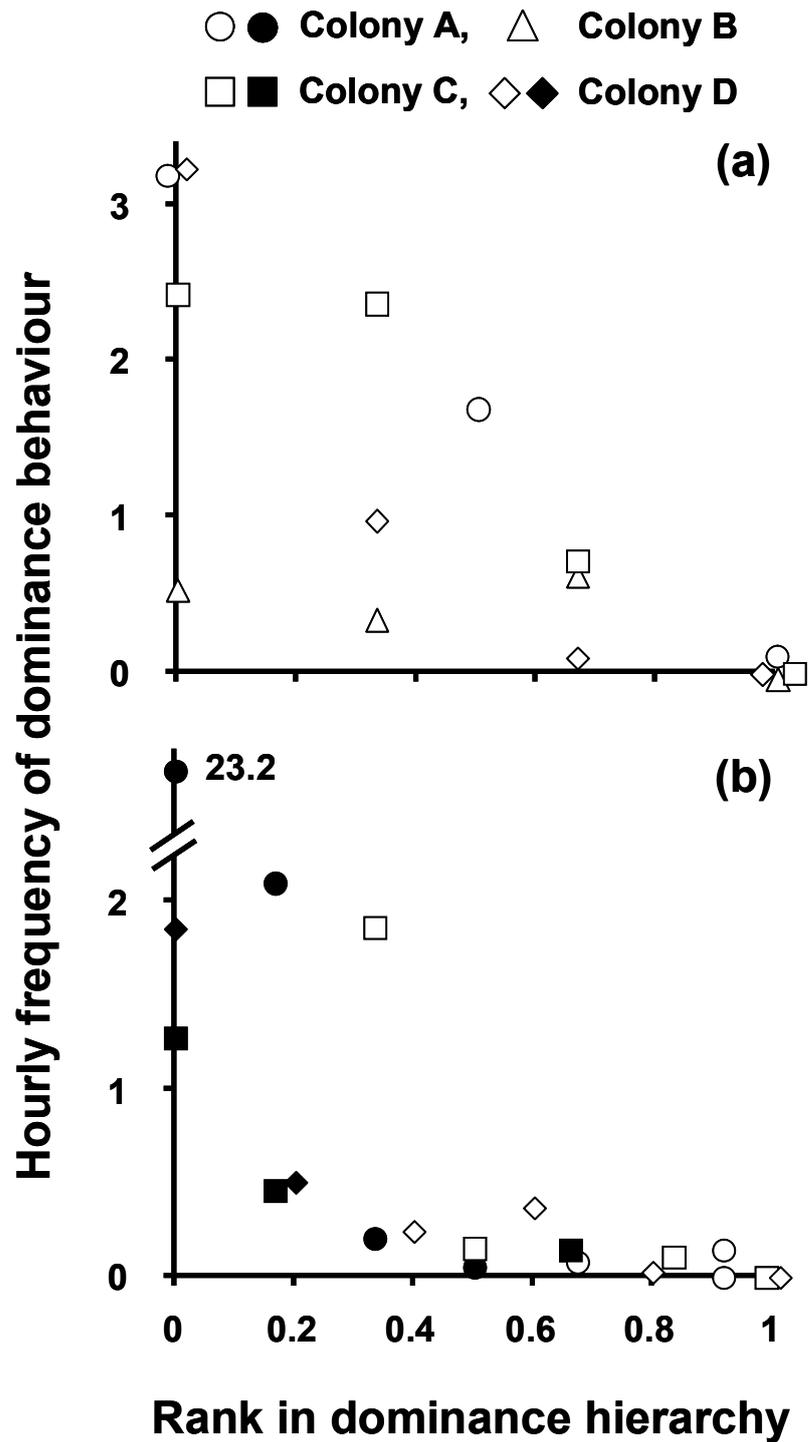


Fig. 12 Relationship between hourly frequency of dominance behaviour (frequency divided by hours spent on the nest by each individual) and rank in the dominance hierarchy during the first-brood (a) and mixed-brood (b) periods.

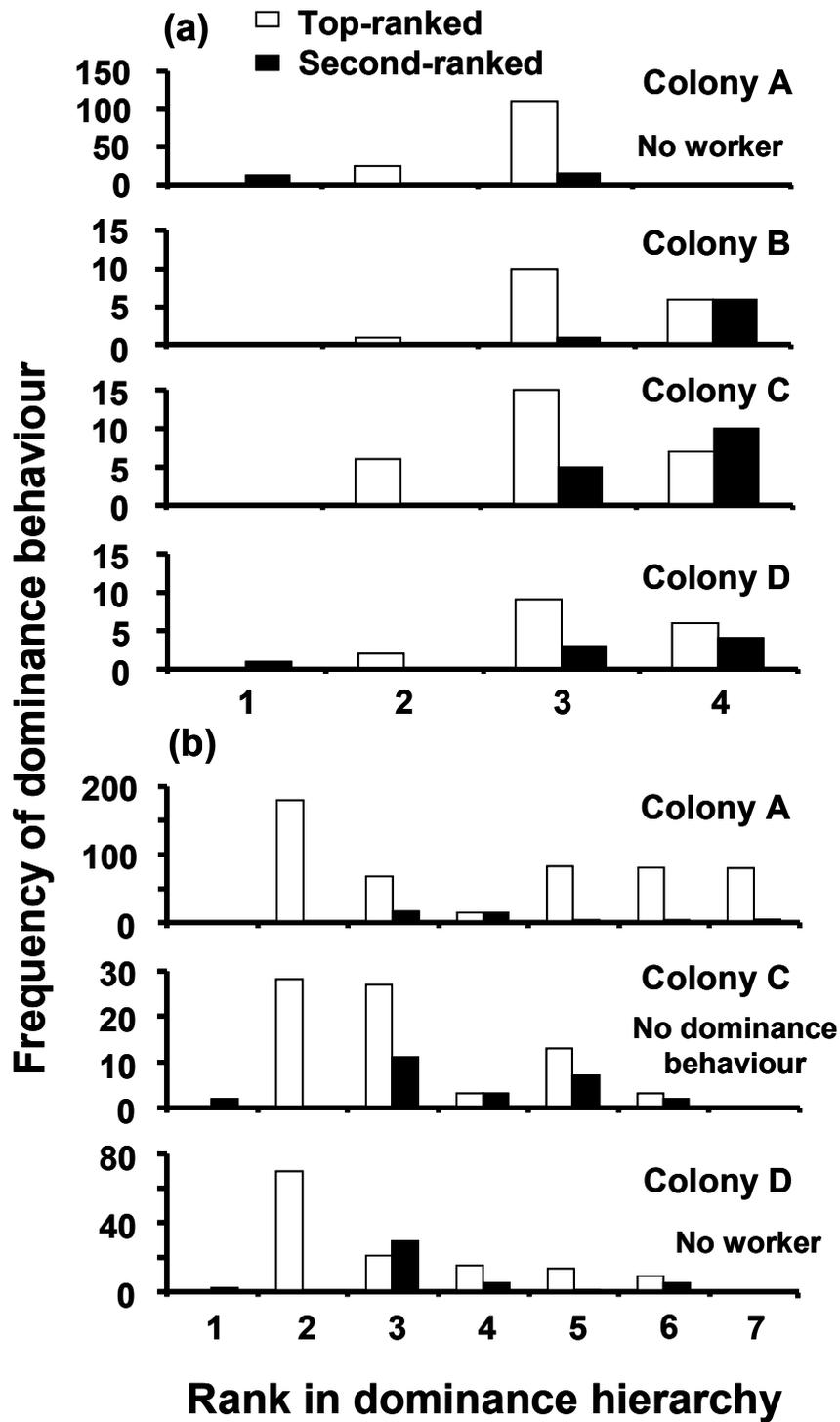


Fig. 13 Frequencies with which top-ranked and second-ranked workers displayed dominance behaviour toward other workers during the first-brood (a) and mixed-brood (b) periods.

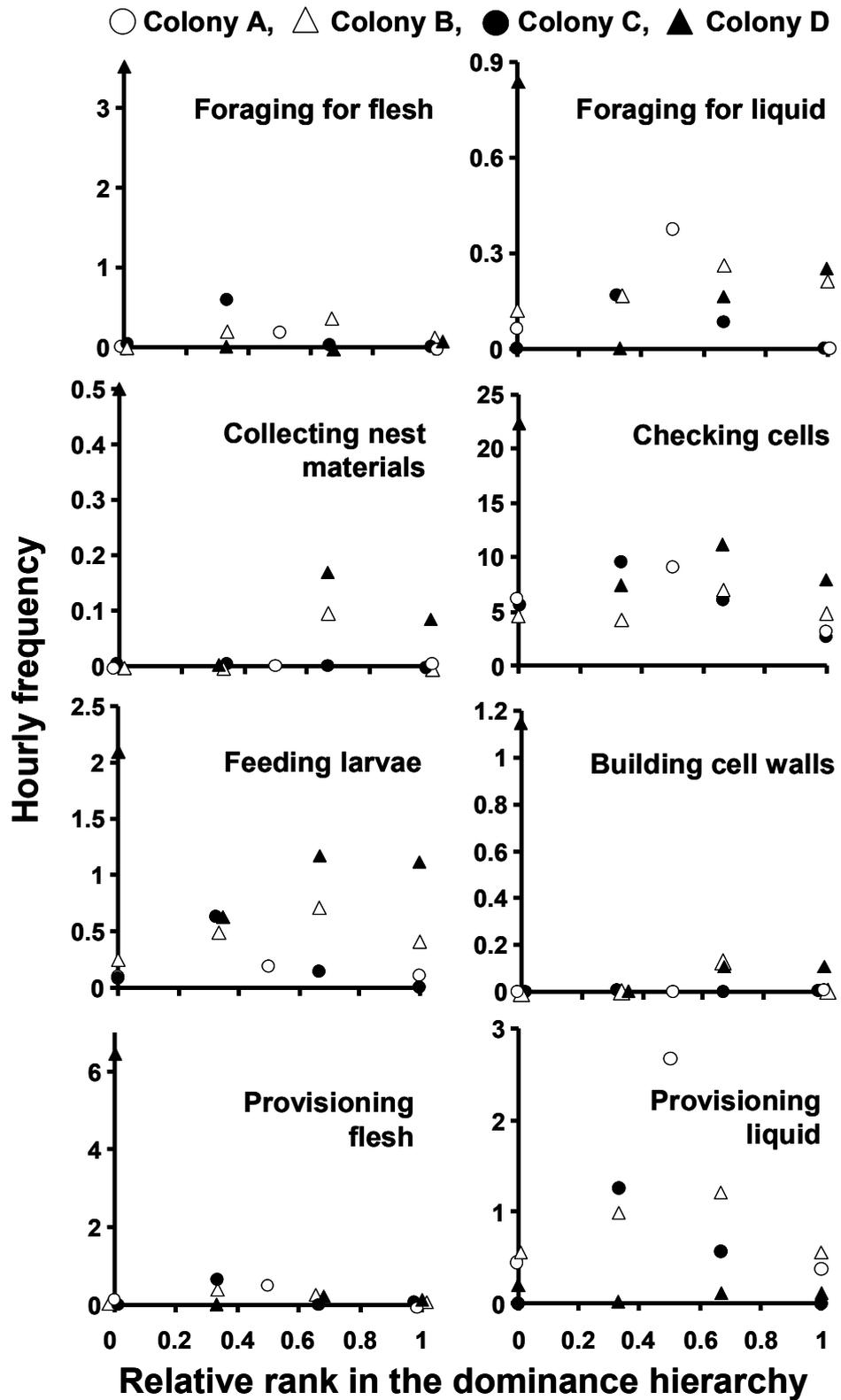


Fig. 14 Relationship between frequencies of individual tasks and relative rank of workers during the first-brood period.

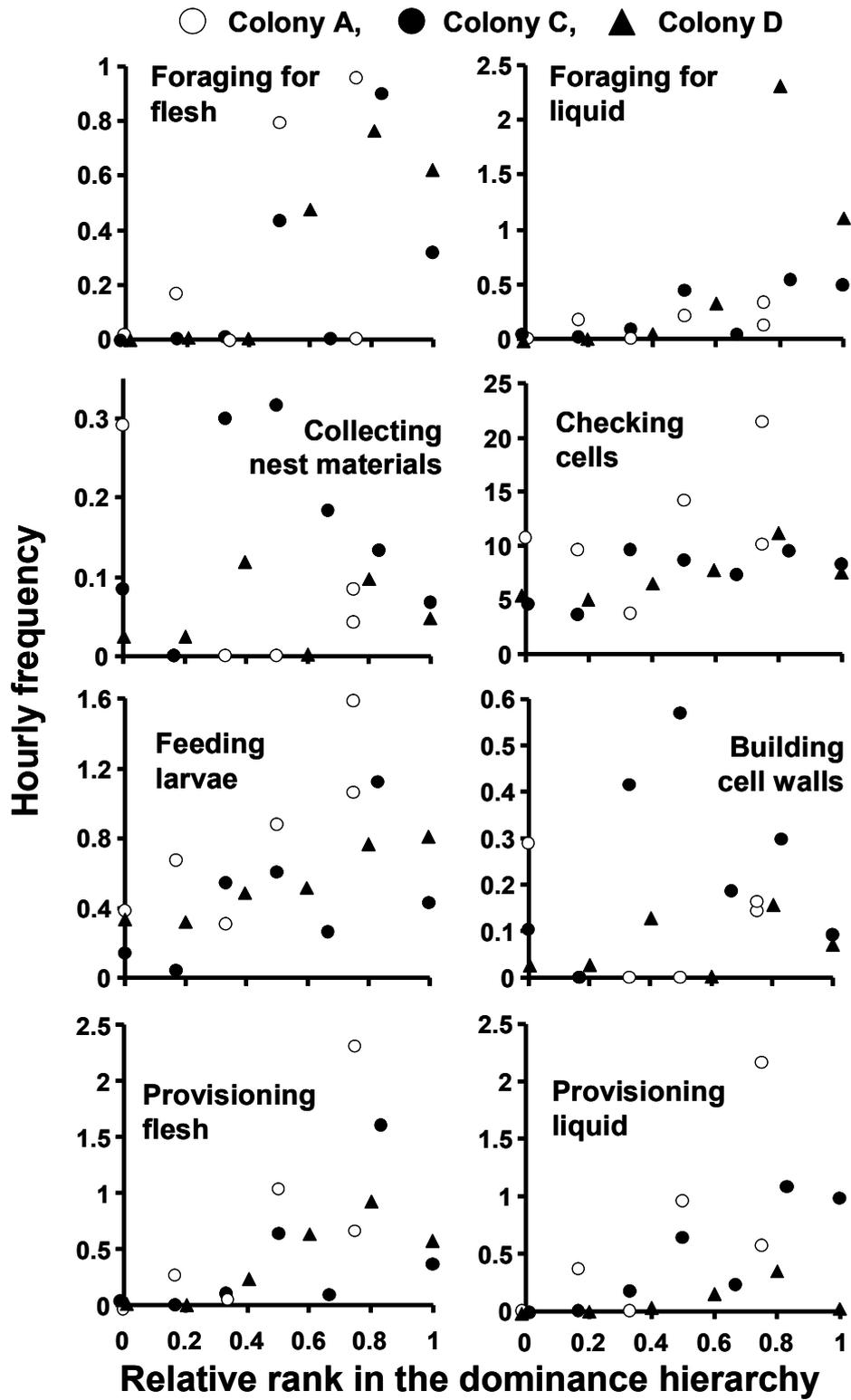


Fig. 15 Relationship between frequencies of individual tasks and relative rank of workers during the mixed-brood period.

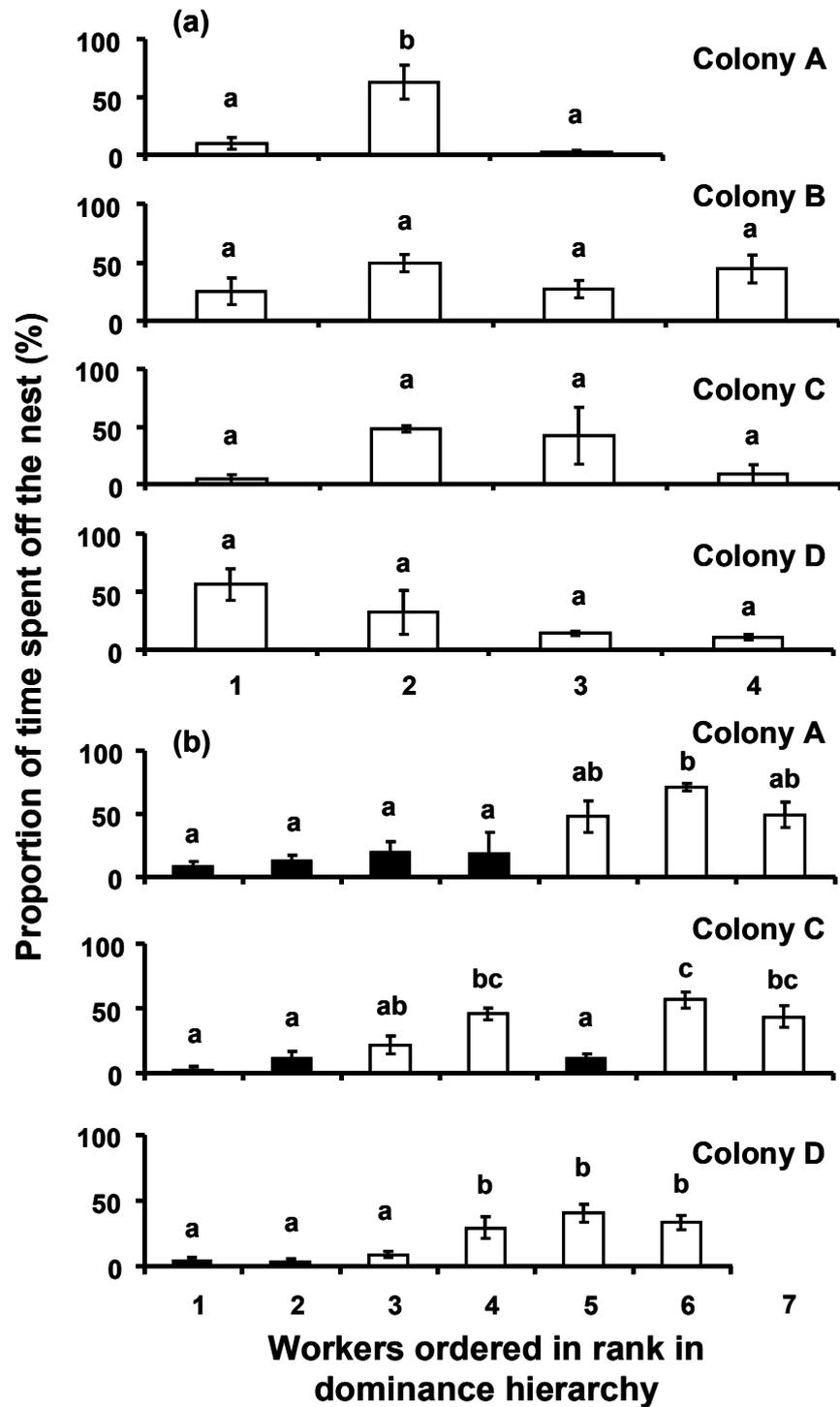


Fig. 16 Proportion (mean and SE values) of time spent off the nest by individual workers during a given day. (a) First-brood period, (b) mixed-brood period. Bars labeled with the same letters did not differ significantly [$P > 0.05$, Tukey-Kramer multiple comparison test or Aspin-Welch t -test with sequential Bonferroni correction (Rice, 1989)]. Open bar, first-brood worker; solid bar, second-brood worker.

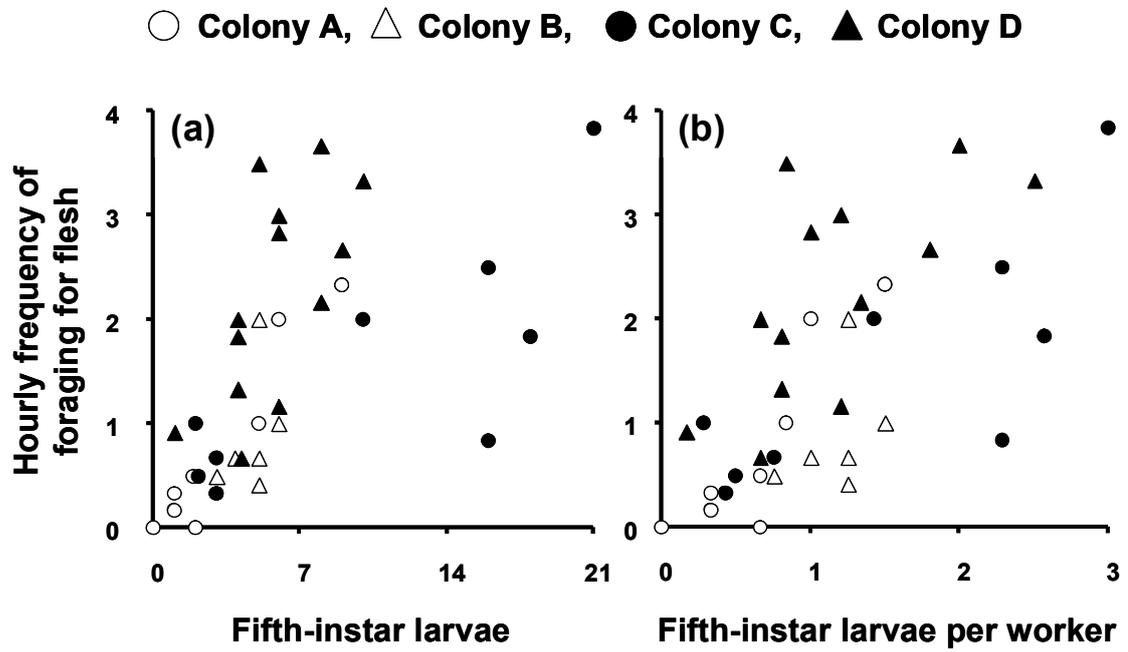


Fig. 17 Effects of the number of fifth-instar larvae and the number of fifth-instar larvae per worker on the hourly frequency of foraging for flesh.

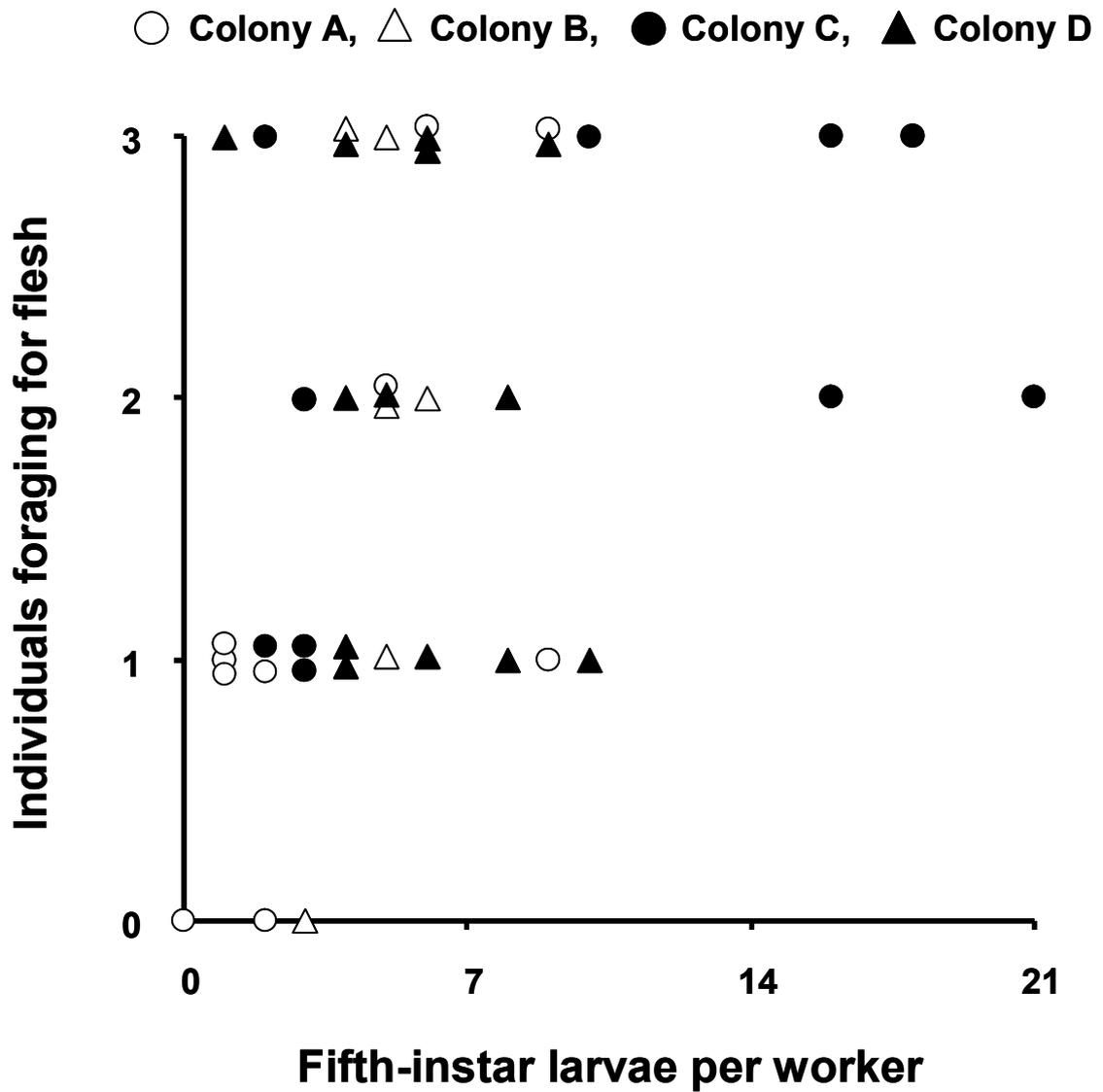


Fig. 18 Relationship between the number of individuals foraging for flesh for a colony during a given day and the number of fifth-instar larvae per worker.

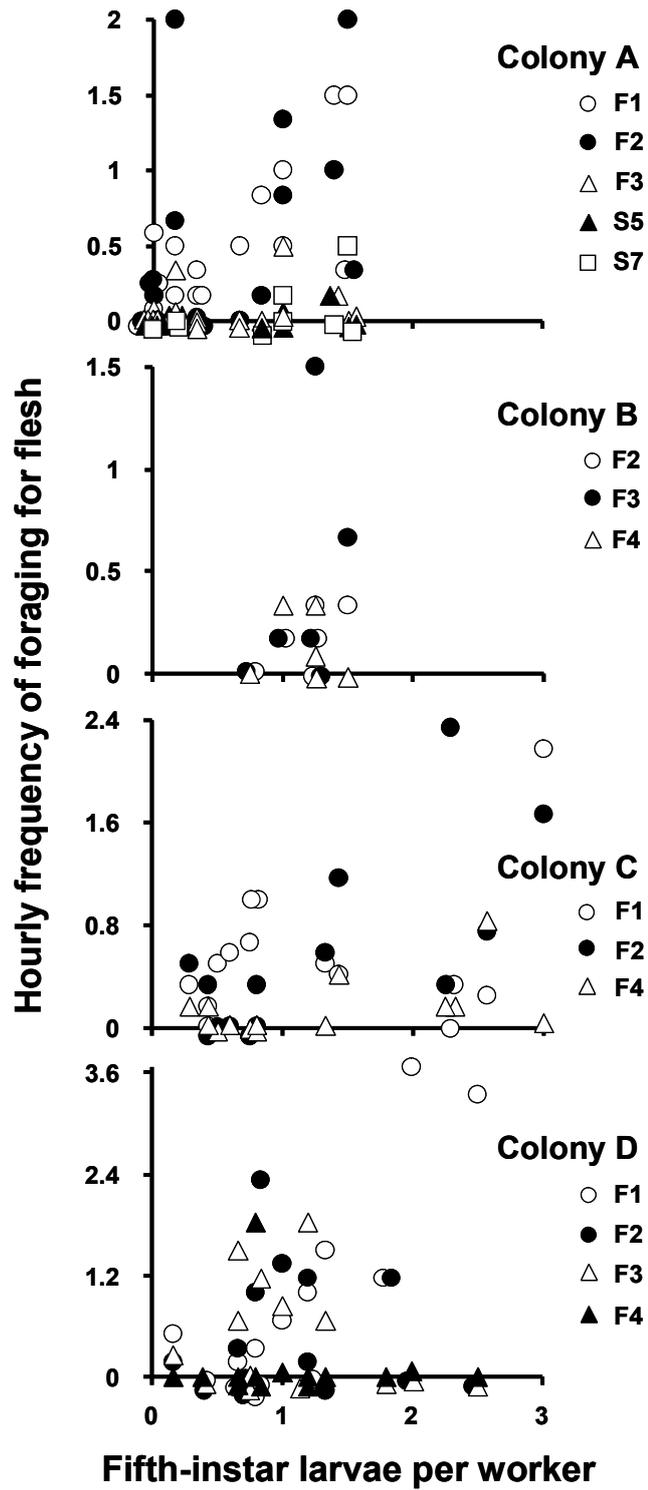


Fig. 19 Relationship between hourly frequencies with which individual workers foraged for flesh during a given day and the number of fifth-instar larvae per worker. F, first brood; S, second brood. Number after F or S indicates the emergence order.

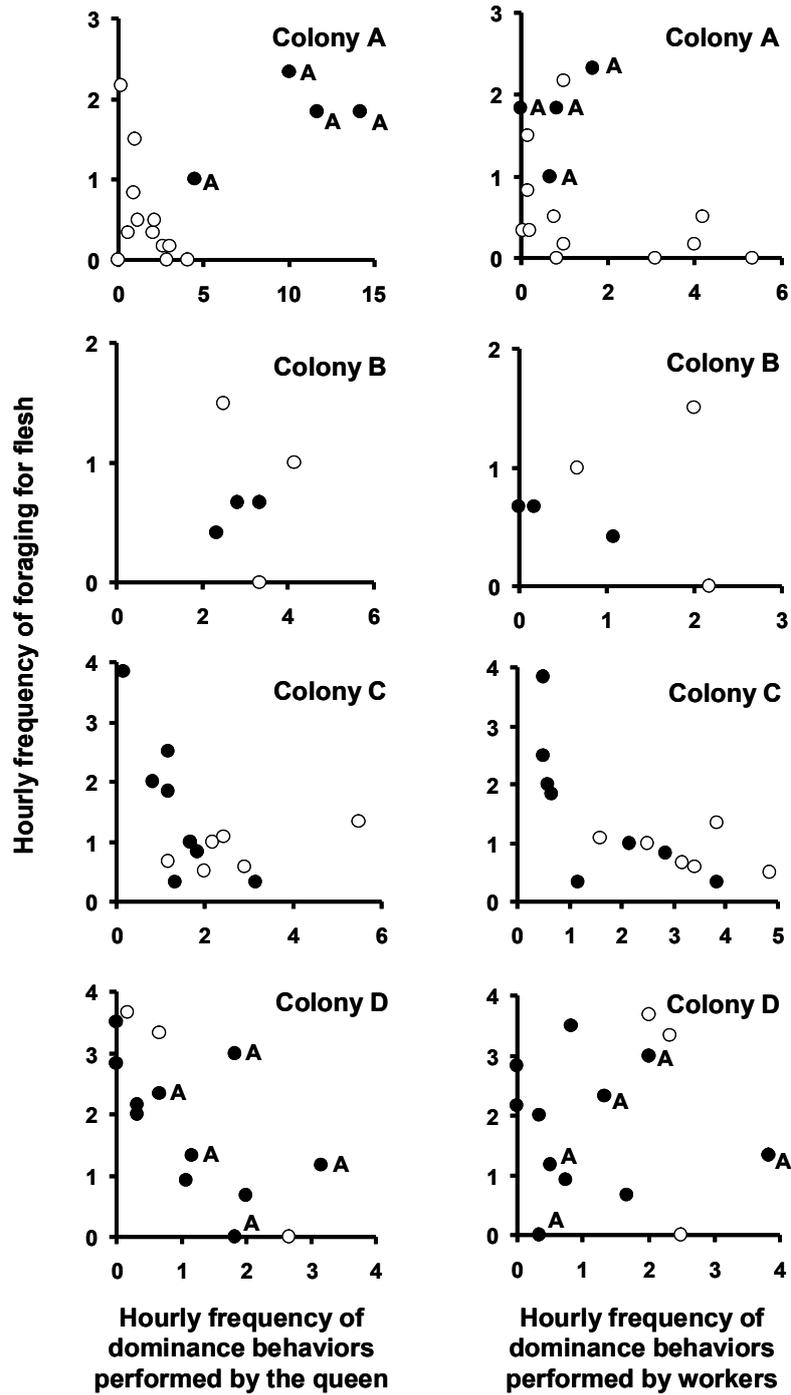


Fig. 20 Relationship between the frequency of flesh-foraging performed by first-brood workers and the frequency of dominance behaviors performed by the queen or workers toward them. Data points tagged with "A" indicate nests after the foundress disappeared. ○, the first-brood and transition periods combined (first half of the first-brood period for colony B). ●, the mixed-brood period (last half of the first-brood period for colony B).

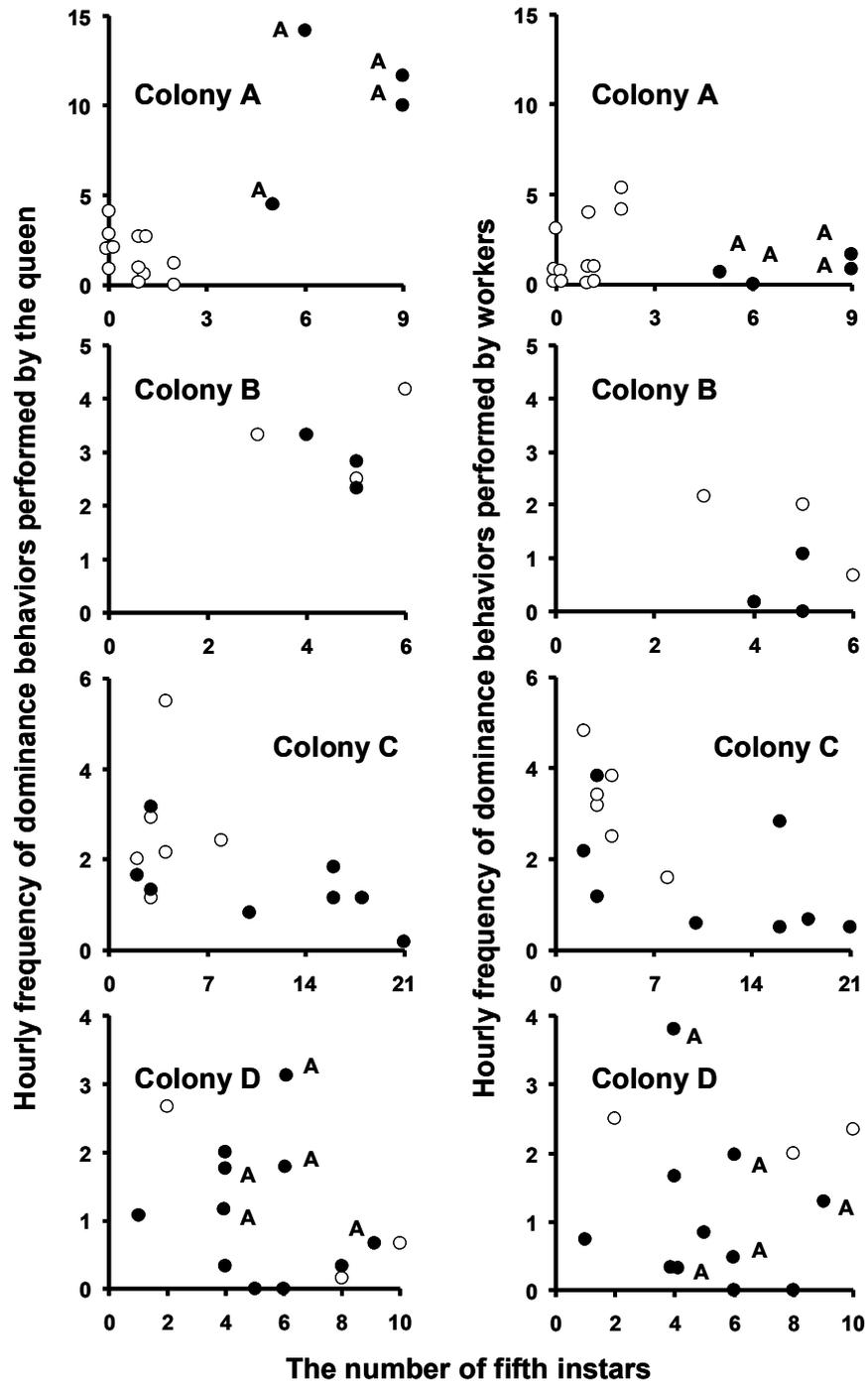


Fig. 21 Relationship between the frequency of dominance behaviors performed by the queen or workers toward first-brood workers and the number of fifth instars. Data points tagged with "A" indicate nests after the foundress disappeared. ○, the first-brood and transition periods combined (first half of the first-brood period for colony B). ●, the mixed-brood period (last half of the first-brood period for colony B).

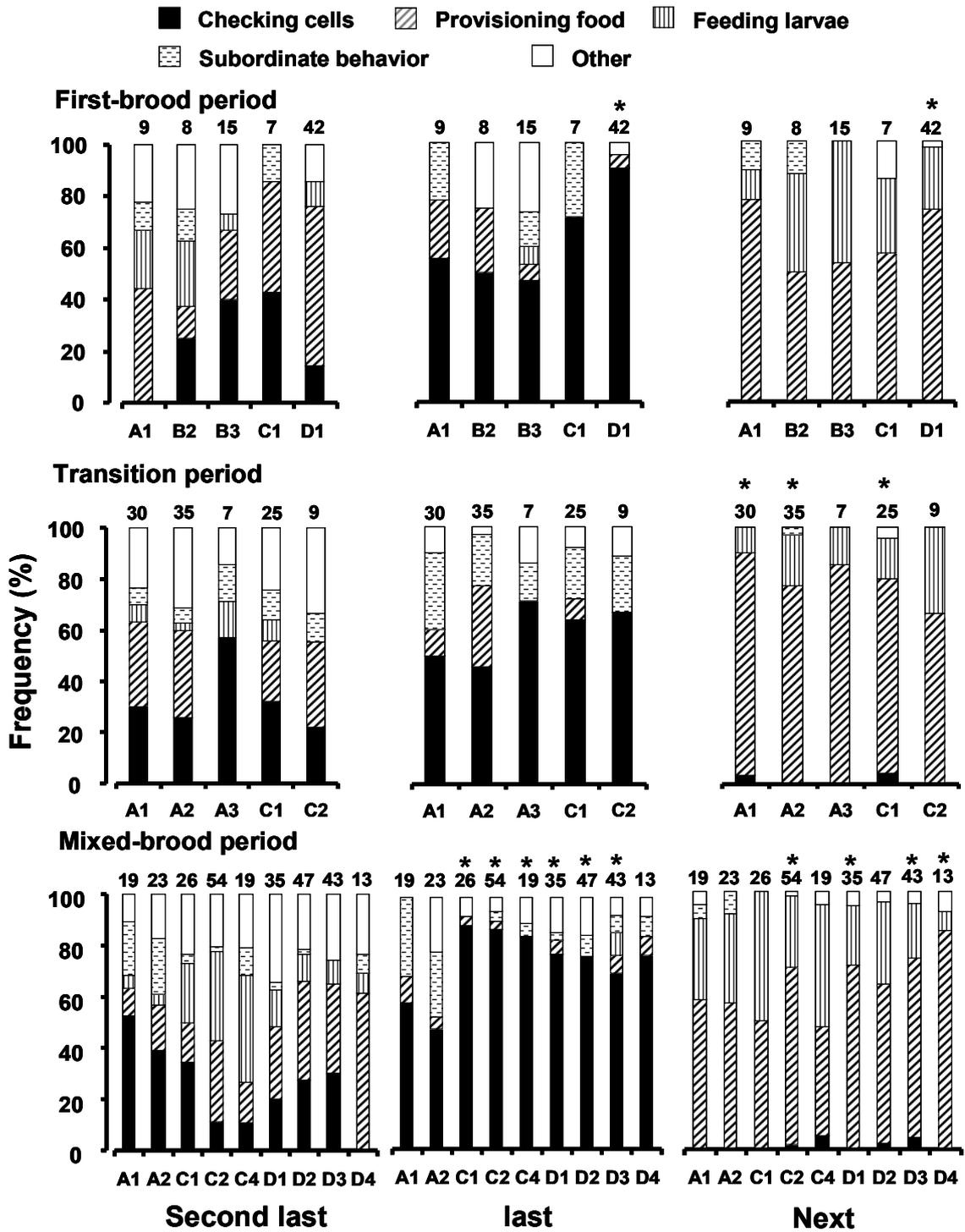


Fig. 22 Frequency (%) of individual tasks performed by first-brood workers before and after foraging for flesh. Worker ID is expressed with colony ID and emergence order. * Frequency of the behavior with the highest frequency was significantly higher than 50% (binominal test).

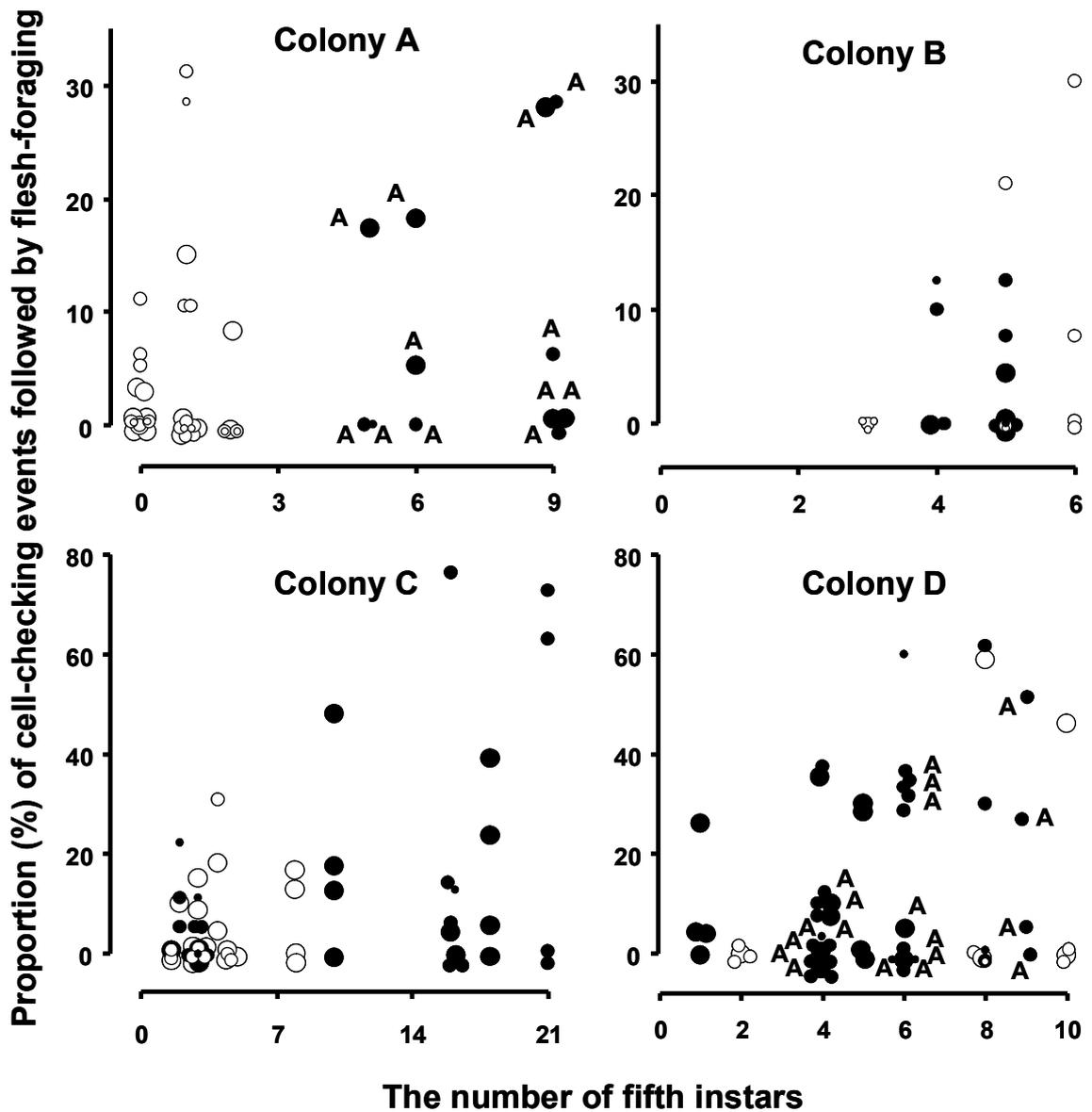


Fig. 23 Relationship between the proportion of cell-checking events followed by flesh-foraging and the number of fifth instars. The size of data points indicates sample size: large, $n \geq 20$; middle, $20 > n \geq 10$; small, $n < 10$. Data points tagged with "A" indicate nests after the foundress disappeared. ○, the first-brood and transition periods combined (first half of the first-brood period for colony B). ●, the mixed-brood period (last half of the first-brood period for colony B).

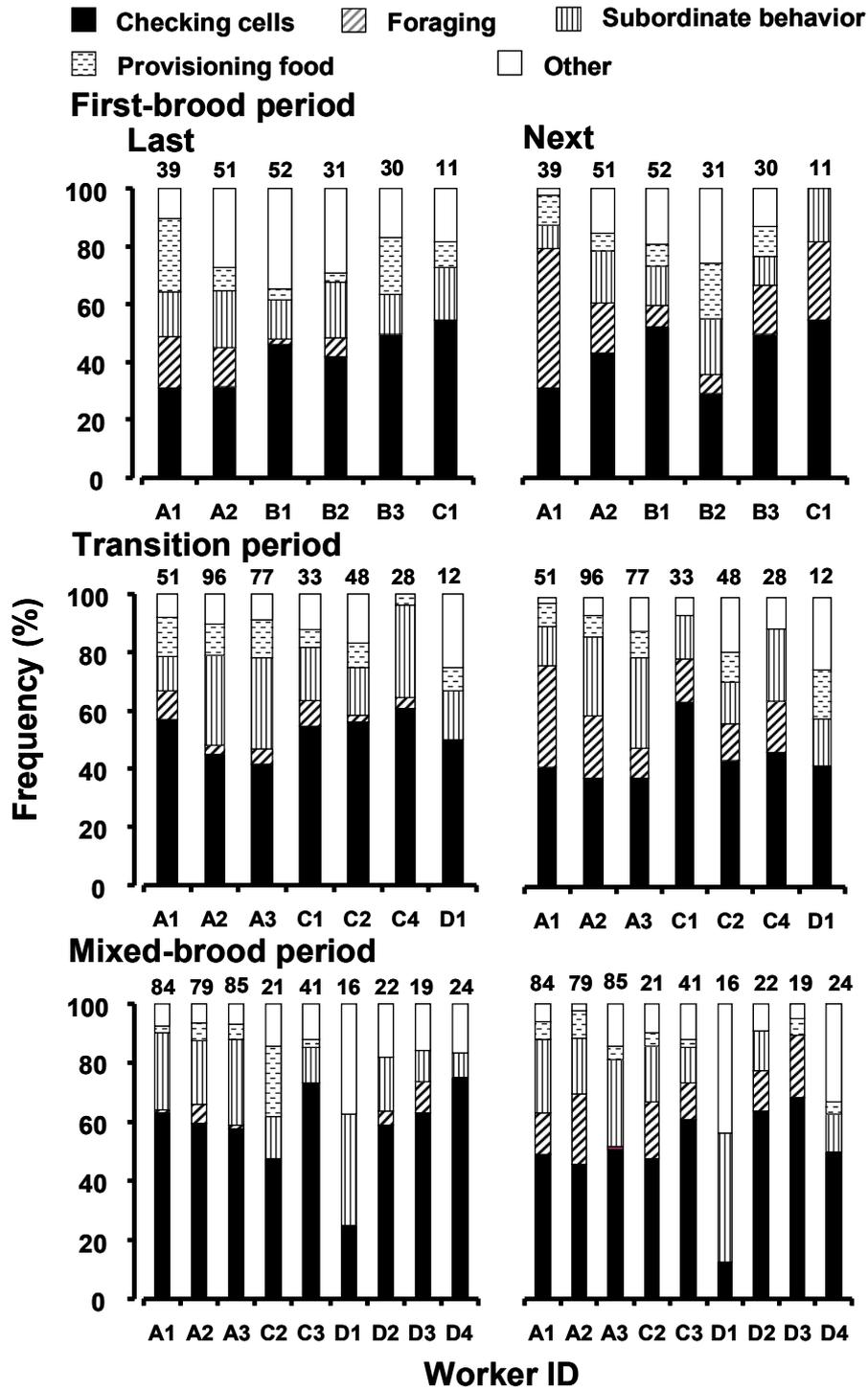


Fig. 24 Frequency (%) of individual tasks performed by individual first-brood workers before and after receiving dominance behavior from the queen. Worker ID is expressed with colony ID and emergence order. First-brood workers that received dominance behavior more than 10 times were taken up.

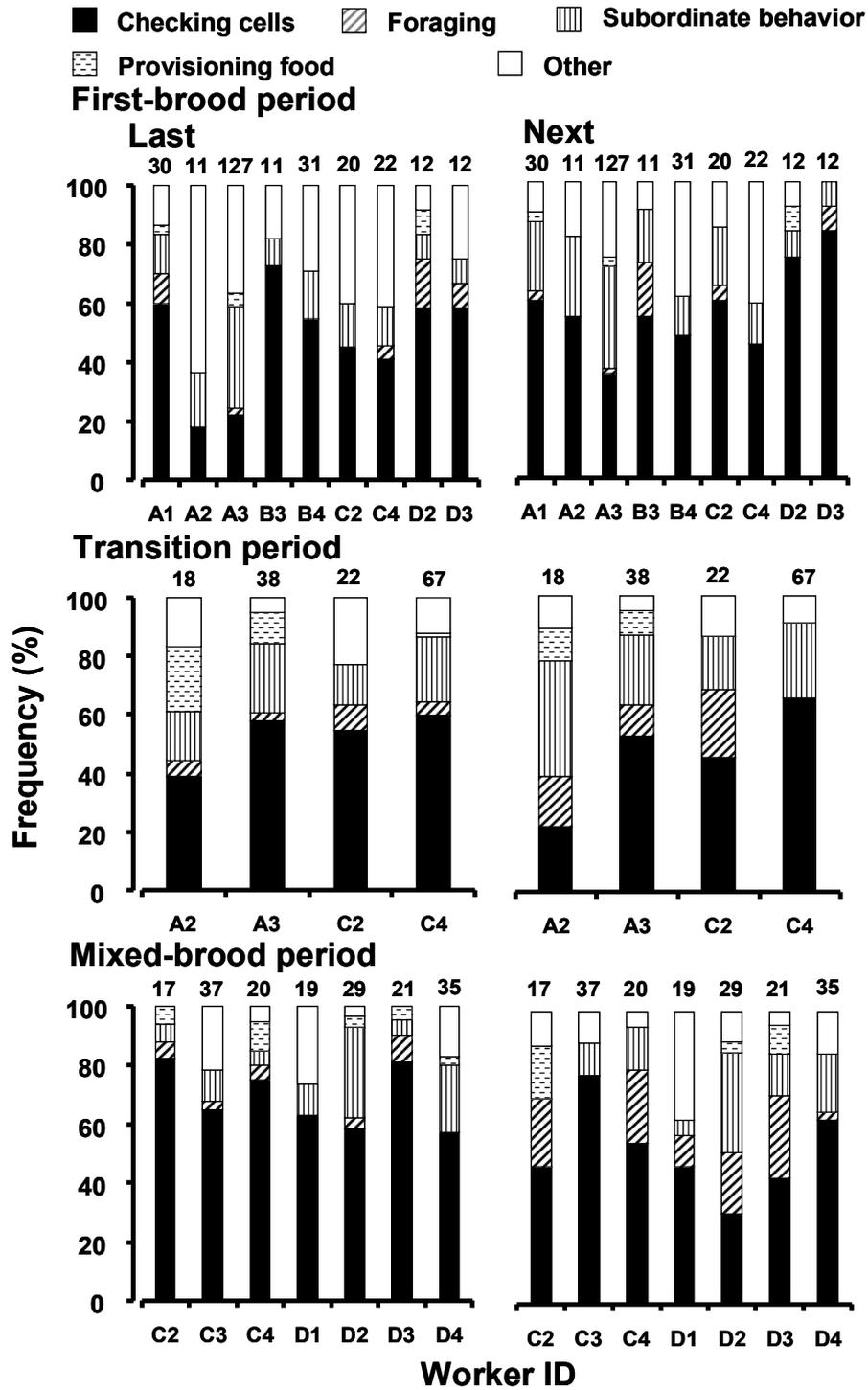


Fig. 25 Frequency (%) of individual tasks performed by individual first-brood workers before and after receiving dominance behavior from workers. Worker ID is expressed with colony ID and emergence order. First-brood workers that received dominance behavior more than 10 times were taken up.

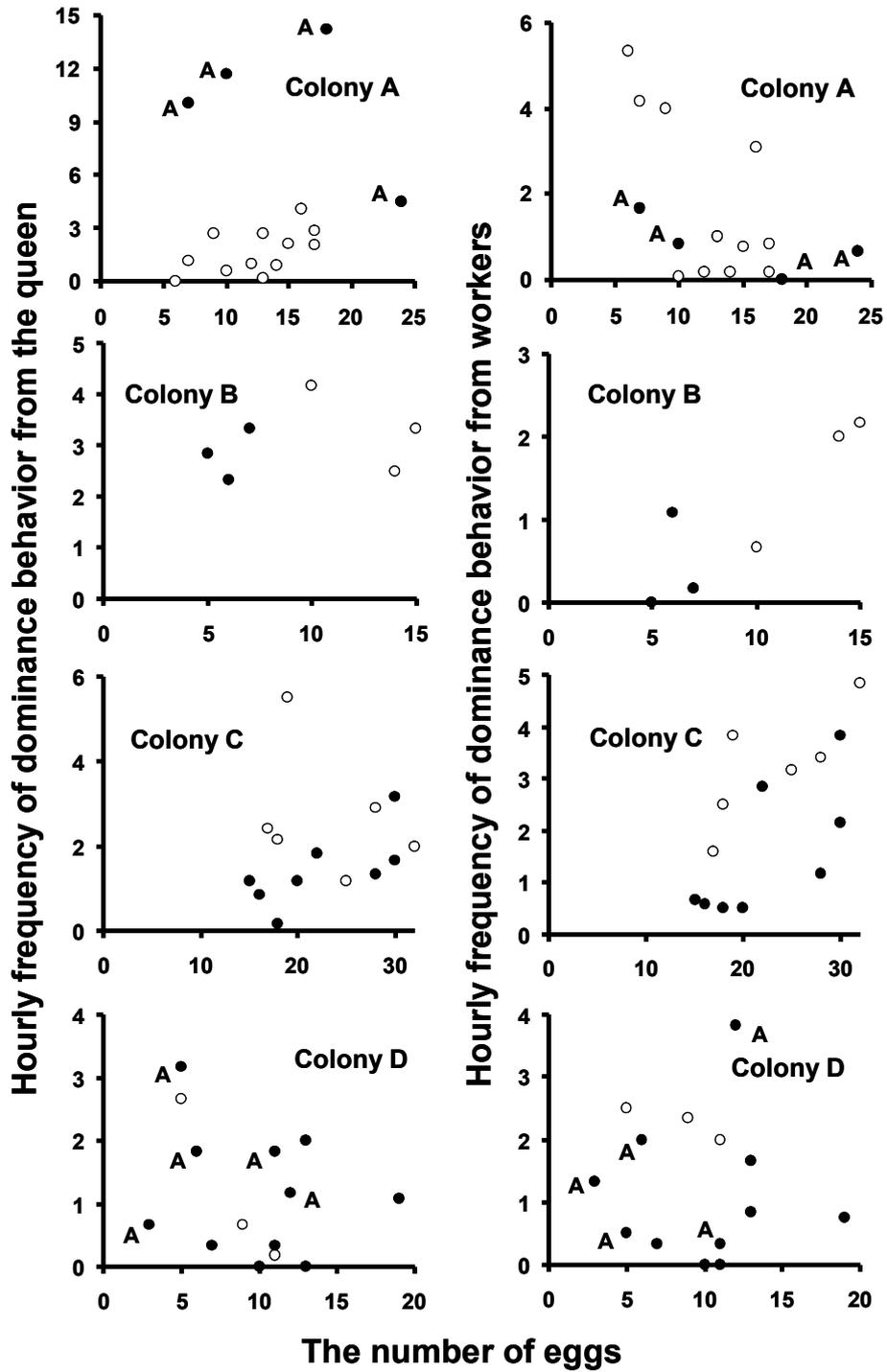


Fig. 26 Relationship between the hourly frequency of dominance behavior performed by the queen and the number of eggs in the nest. Data points tagged with "A" indicate nests after the foundress disappeared. ○, first-brood and transition periods combined (first half of the first-brood period for colony B). ●, mixed-brood period (last half of the first-brood period for colony B).