

フタモンアシナガバチにおける
産卵権維持機構と顔面模様の機能

三重大学大学院
生物資源学研究科 博士前期課程
資源循環学専攻 農業生物学講座
昆虫生態学研究室

重政 貴都
2018 年 3 月

目次

緒言	1
材料と方法	5
結果	12
1. 各コロニーの発達状況	12
2. 頭幅と生体重	13
3. 優劣順位の特徴	14
3-1. 優劣順位と羽化順との関係	14
3-2. 優位行動頻度と優劣順位の推定	14
3-3. 女王とその他の個体間の優位行動	15
3-4. 突進	15
4. 優劣順位と外役頻度との関係	16
4.1. 総外役頻度	16
4.2. 肉外役頻度	16

4.3. 巣材外役頻度	16
4.4. 液外役頻度	17
4.5. 不明外役頻度	17
5. 女王とワーカーの産卵	17
6. 横振動尻振りと腹部擦り付け頻度	18
7.横振動尻振り，腹部擦り付けと産卵頻度の経時変化	18
8. コロニー17002 における羽化順と脂質量の関係	19
9. 顔模様に関する分析	19
考察	22
摘要	27
謝辞	29
引用文献	30
表	36
図	41

緒言

アシナガバチは以下の条件を満たす、真社会性昆虫である：(1) 世代の重複、(2) 共同育児、(3) 繁殖に関する分業 (Wilson, 1971)。しかし、創設女王とワーカー間に形態的な違いがなく、繁殖に関する分業が不完全であることから、原始真社会性昆虫である (Jeanne, 2003)。原始真社会性種では、通常、創設女王を含むコロニーメンバー間に優劣順位が存在する (Reeve, 1991)。この順位は、優位行動と呼ばれる噛み付き、突っ込み、マウンティングなどの 2 個体間の攻撃的接触によって決定される (Reeve, 1991; Röseler, 1991)。独立創設するアシナガバチでは、優劣順位はだれが繁殖に従事するかを決めるメカニズムとして機能し (Röseler, 1991)、通常、最優位個体の優位行動頻度は最も高く (Pardi 1948; Spradbery, 1991; Wilson, 1971)、産卵を独占する。そして、女王は最優位個体となる。また、優位行動はすぐ下位の個体に集中して向けられる (Cant et al., 2005; Downing and Jeanne, 1985; Hughes and Strassmann, 1988; Miyano, 1986; Reeve and Gamboa, 1987)。

しかし、これらの特性は、多雌創設を行う越冬創設メス集団からなるコロニーにおいて観察されたものである。アシナガバチでは通常 1 回交配のため (Strassmann, 2001)、単雌創設種の創設メスとその娘から成るコロニーにおいては、コロニー内の個体間の血縁度は高いため、越冬創設メス集団から成るコロニーで見られた社会構造と異なるかも知れない。

私が知る限り、単雌創設コロニーのおける研究は、以下の 5 種に限られる。ナンヨウチビ

アシナガバチ *Ropalidia marginata* (Chandarshekara and Gadagkar, 1991; Gadagkar, 2001; Sumana and Gadagkar, 2003), ヤマトアシナガバチ (以降ヤマト) *Polistes japonicus* (Ishikawa et al., 2010, 2011), セグロアシナガバチ (以降セグロ) *Polistes jokohamae* (吉村, 2016), *Mischocyttarus cassununga* (Murakami and Shima, 2010), フタモンアシナガバチ (以降フタモン) *Polistes chinensis antennalis* (Pérez) (守本, 1961): ただし, ナンヨウチビアシナガバチでは, 単雌と多雌の場合があり (Shakarad & Gadagkar 1995), 観察はそれを区別せずに行っている。フタモンと *M. cassununga* においては, 女王が優劣順位の最上位に位置し, 産卵を独占あるいは優先的に行うが, 他の 3 種においては, 創設女王は優劣順位の最上位にはほとんどならず, 優位行動頻度が低いにもかかわらず, 産卵を独占する。ナンヨウチビアシナガバチでは最近フェロモンによって産卵権を保持していることが分かった (Saha et al., 2012)。それ以外の種でも, 腹部擦り付け行動に伴うフェロモン, 尻振り行動によって起こる振動, あるいは産卵自身などがシグナルとなり, 産卵権を保持している可能性がある。実際, ヤマトは腹部擦り付け行動が (Ishikawa et al., 2011), セグロでは横振動尻振り行動と腹部擦り付け (吉村, 2016) が観察されていて, 産卵権維持のために役立っている可能性がある。後述するようにフタモンでも腹部擦り付けが産卵権維持に関与している可能性がある (Kasuya, 1983a, 1983b)。また, 通常, 温帯生息性アシナガバチのワーカー間では老齢優位となり (Tsuji and Tsuji, 2005), セグロ (吉村, 2016) もフタモン (守本, 1961) も老齢優位である。しかし, ヤマトにおいては, コロニーの発

達に伴い、老齢優位から若齢優位に変化する(Ishikawa et al., 2010)。

また、通常、創設女王が何らかの理由で消失した場合、単雌、多雌に拘わらず、最優位個体が女王位継承個体となる(Bridge and Field, 2007; Ishikawa et al., 2011; Jeanne, 1975; Litte, 1977; Pardi, 1948; West-Eberhard, 1978; West-Eberhard, 1981; Yamane, 1986)。しかし、例外もあり、ナンヨウチビアシナガバチでは、創設女王在巢中は女王位継承個体を特定できない(Bang and Gadagkar, 2012)。

本研究の主目的は、フタモンにおける優劣順位の特性、とくに、女王権の獲得と維持にそれが役立っているかどうかを明らかにすることである。守本(1961)の観察によると、フタモンにおいては、観察時期によっては優劣順位の最上位を創設メスが常に占め、産卵権が優劣順位によって決まることが示唆される。しかし、観察時期によっては、創設メスは優位行動をほとんど示さず、その結果、創設メスの優劣順位は不明瞭となる時期もあった。また、どの観察時においても、創設メスの優位頻度がコロニー構成個体の中で最も高くなることは稀であった。腹部擦り付け (abdomen wagging) を創設女王は頻繁に行ったが、ワーカーが行うことは稀であった (Kasuya, 1983b)。また、女王消失のコロニーにおいて優位個体が腹部擦り付けを頻繁に行った(Kasuya, 1983a)。これらのことは、産卵権が優劣行動で決まる優劣順位だけで決まっていない可能性を示唆する。さらに、今回の観察で明らかにされた腹部横振動の行動はこれまで報告されていないが、それも産卵権維持に関与しているのかもしれない。面白いことに、ヤマトとセグロのように (Ishikawa et al.,

2011; 吉村, 2016), フタモンでも創設女王消失後, 優位個体の優位行動頻度が高まり, 優劣順の最上位が産卵権を獲得する (Miyano, 1986; Kasuya 1983a)。このように, 守本 (1961), Miyano (1981), Kasuya (1983a) の観察は示唆に富むが, 残念なことに, 守本 (1961) は 4 巢 (ただし 2 巢については, 観察は 7 月下旬から 8 月上旬に限られる) のみの観察, Miyano (1986) と Kasuya (1983) は女王消失後の 1 巢の観察から得た結果である。

本研究の第 2 の目的は, フタモンでの顔模様の実態とその機能の解明である。最近, アシナガバチの数種で, 顔面の模様に変異があり, それが, 個体の質, 優劣順位を示すステイタスバッジの役割をしていることが報告された (例えば Tannure-Nascimento et al., 2008; Tibbetts et al., 2015)。予備観察では, フタモンにも顔面に模様の変異があったので, 同じような役割を果たしているかもしれない。そこで, 私は, 優位行動から決まる優劣順位が, 産卵, 優位行動, 外役, 尻横振動, 腹部擦り付けの頻度へ及ぼす影響を調べるだけでなく, 優劣順位と顔面模様との関係をも調べる。また, 顔面模様と頭幅, 生体重, 肥満指数 (生体重/頭幅³) (Yamada and Yoshimura, 未発表) との関係調べ, 質のシグナルとしての機能も調べる。加えて, 国内でのオオスズメバチを用いた実験では, 通常の蛹期では 30℃前後であるが実験的に 22℃前後に曝した個体が, 腹部や胸部, 脚部など, 全身に多くの黄色い呈色を持って羽化する場合があることが示された (小野, 1997)。そこで, 気温の変化による模様の変異について実証するため, 色素沈着に最も影響がある期間であると考えられる, 羽化前の蛹の個体を 18℃に曝す実験を行った。

材料と方法

フタモンは、日本の都市近郊で普通に見られる (Kasuya,1985)。観察に用いる創設女王は 2016 年には愛知県扶桑町の住宅街と三重県津市の放棄農地から 9 匹採取し、2017 年は津市の住宅街から 4 匹採取した。巣は外役中の女王が帰るのを追跡することで発見した。採取した創設女王を段ボール製の飼育箱 (30x30x45cm, 半透明のビニールで窓を作り、中の様子を確認できるようにした) で飼育した。しかし、この大きさの巣箱ではフタモンには小さすぎ、作業に様々な支障をきたしたので、2017 年の飼育には 2 つの箱を連結させ、以下に記述する各所を改良したものを使用した。古巣または野外から採取した巣と共に入れ、それぞれのコロニーに 16001~16009, 17001~17004 の番号を振った。そのうちコロニーが発達した 16007 と 17002, 17004 について観察を行った (17004 の解析が間に合わなかったこの論文では取り上げない)。温度は 25℃一定、湿度は 40-50%, コロニーを窓の近くの室内に置き自然日長にて飼育を行った。コロニー16002, 16007, 16008, 16009, 17002, 17004 はワーカー羽化前の巣と創設女王の両方の採取に成功した。しかし 16002, 16008, 16009 は創設メスが観察開始前に死亡してしまったため、その時点で蛹の状態であったワーカーが羽化をして世話を始めるまで幼虫は絶食状態に置かれた。コロニー16001, 16003, 16004, 16005, 16006, 17001, 17003 は野外から創設女王のみを採取し、古巣を用いて営巣させたため、巣への定着までに時間がかかり、ワーカー羽化も遅くなった。飼育では、餌としてカイコ幼虫(5cm 程度)と蜂蜜 (原液)、水を十分与えた。巣材として濾紙を与えた。

蜂はこれを水と唾液で溶かして削り取り、巣へ持ち帰った。

セルマップを毎日記録し、各育房の個体の成長段階だけでなく、蜜の貯蔵量と貯蔵場所（修論では提示せず）についても記録した。羽化した個体は羽化日に巣から採取し、羽化順、生体重、頭幅、顔面模様及び腹部模様の写真（腹部模様にも変異があるかもしれないので）を記録し、ラッカー系塗料(寺西化学工業 ペイントマーカーSR)で胸部に個体識別、両翅にコロニー識別のためのマーキングを行った。顔面模様の写真撮影の際は、個体を発泡スチロール製の台に針で固定し、顔の正面（カメラ面を顔面に平行に位置させる）からスケールと併せて、できる限り近い距離でカメラ（Panasonic HDC-HS60）を使って接写した。

2016年の飼育では、巣箱の構造上、ふたを開けると複数の蜂が逃げ出すために、羽化個体を採取する度に動きを鈍らせるため、巣箱を10℃の低温室で冷却していたが、2017年の飼育では巣箱や採取方法の以下のような改良を行ったため1度も低温に曝さなかった。羽化した巣上の個体をピンセットで採取すると、他の個体が一斉に手に襲い掛かった。まずこれを解決するために、羽化個体の採取には1本の割り箸を用いた。割り箸の先端から約1cmのあたりで45度に折り曲げ、5cmのあたりで同じ方向に45度折り曲げる。この割り箸の角度の付いた先端部分に羽化個体をしがみつかせるようにして掬い取って採取した。この方法であれば巣上の個体を一切刺激することなく、巣盤の裏であってもスムーズに羽化個体を採取することができる。巣箱は側面が開くようになっていたが、飛び回る個体や蓋に張り付いていた個体が容易に逃げ出すため、巣箱の底面に手が入る程の大きさの穴をあけ

て、その上に穴よりも少し大きい段ボールを置いて蓋をし、箱の外から開閉できるようにした。2017 年では羽化個体の採取やセルマップ記録のための巣の取り出し作業をこの巣箱底部の穴から行うことで、脱走する個体が格段に減った。

行動観察は、主にビデオカメラ（Panasonic HC-V360M）によって撮影された動画に対して行った。各個体が巣上で行った行動の開始時間と終了時間を記録し、優位行動については対象の個体 ID も記録した。外役行動の場合は巣を飛び立った時間と戻ってきた時間を記録し、持ち帰った物体や帰巣後の行動から外役内容を判断した。優劣順位の決定は、優位指数を計算し(Premnath et al. 1990)、その指数を基に行った。この優位指数は、コロニー内にいるすべての個体に関して特定の 2 個体間の相互作用（主に噛み付き行動）における勝ち負け回数を基に計算される。撮影はコロニー16007, 17002, 17004 に対して行った。

2016 年の観察期間は、第 1 ブルード（創設女王だけが養育）羽化後、個体数の安定した 6 月 7 日, 9 日, 11 日, 13 日, 15 日, 17 日を期間 1 とした。第 2 ブルード（幼虫期を創設女王とワーカーが共同で養育、最初のオス羽化までに羽化した個体）が羽化を始めて約 10 日が経過した 7 月 1 日, 3 日, 5 日を期間 2 とし、女王死亡直前の 7 月 6 日, 7 日を期間 3, 女王死亡直後の 7 月 9 日, 11 日を期間 4 とした（表 1）。それぞれの観察日につき 6 時間の観察を行ったが、操作上のトラブルのため 6 月 17 日の観察時間は 3 時間、7 月 6 日は 5 時間であった。全期間で 75 時間の観察を行った。2017 年の観察期間は、第 1 ブルードと創設女王のみから構成された時期から 6 月 14 日, 16 日を期間 1 と選んだ（表 2）。第 1, 第 2

ブルードと創設女王から構成された時期で、個体数の安定した 6 月 23 日、25 日、27 日を期間 2 とした。オス羽化直後(新女王羽化開始)の 7 月 1 日、3 日、5 日を期間 3 とし、新女王羽化中の 7 月 11 日、13 日、15 日を期間 4 とした。観察時間はそれぞれ 6 時間で、7 月 3 日が 4 時間、7 月 13 日が 5 時間となっており、全期間で 63 時間の観察を行った。

本研究の動画解析にて確認された行動は以下の通り：肉外役、巣材外役、液外役、不明外役、優位行動(噛み付き、突進、マウンティング、追いかけ)、産卵、羽ばたき突進、横振動尻振り、腹部擦り付け。産卵は腹部を育房に入れ、中脚、後脚を大きく開いて固定する。

腹部を育房に挿入した直後に引き抜き、明らかに産卵していない場合は産卵として記録しなかった。また、今回の研究では産卵行動の時間とセルマップを照合し、産卵成功時間の推定を行わなかった。羽ばたき突進は翅を振動させながら体を左右に揺さぶり、俊敏に巣上を走り回る行動で、特定の個体によって始められ、徐々に巣上のワーカーに伝染して行き、最終的にコロニー全体が混乱状態に陥る場合があった。今回の解析では、羽ばたき突進の解析は行わなかった。横振動尻振り行動の継続時間は 1 秒未満であるが、1 度に始めると連続して数回行われた。2016 年の観察ではこの連続したひとまとまりの尻振りを 1 回として数えたが、2017 年の観察ではカウンターを使用し、腹部の振動を全て数えた。女王または少数のワーカーによって行われた腹部擦り付け行動は、尻振りの合間に行われることが多かった。また、育房だけでなく、自分以外の成虫に擦り付けることもあった。

肉団子の大きさにはばらつきがあり、1 ミリ程度の大きさのものから自分の胸部と同じくら

いの大きさのものがあつた。肉団子の大小にかかわらず、採ってきた個体は他の個体に渡すことが多かった。女王は他の個体が採ってきた巣材を奪い取ることがあつた（肉物質は自ら他の個体に渡すが、巣材は他の個体に渡さない。また、女王に奪い取られる際は頭を腹側に埋めて抵抗する様子が観察され、渡さなかった場合は女王から噛み付きを受けることがあつた）。この巣材の強奪は女王以外の個体には見られなかった。

優位行動は主に噛み付きと突進で、マウンティングや追いかけはめつたに見られなかった。マウンティングは相手の個体に馬乗りになり、必ず噛み付きを伴つたため、今回の解析では噛み付きとして扱つた。マウンティングは2016年の女王が個体番号1（羽化順1）に対して2回、15に対して1回行つた。追いかけは2017年の女王が羽化順7に対して1回行つた。

突進は頭突きのような行動であるが、相手に接触することは極めて稀であつた。そのため、巣上の活動が活発なときに蜂がこの行動を視界の外から受けると、突進をされたことに気が付かないことが多く、またされていることに気づいていながらも無視している可能性があつたため、今回は優劣順位を決めるときには用いなかった。突進は2017年のみ記録した。

優劣順と以下の各行動の頻度との関係を調べた：優位行動（噛み付き）、産卵、外役、尻振り行動、腹部擦り付け行動。また、優劣順位と顔面模様との関係も調べた。

顔模様の解析には画像解析ソフト ImageJ(Rasband,2012)を使用した。羽化時に撮影した顔面の写真に対して行い、頭盾の黄色い模様の面積を、黄色い模様と黒の模様の合計の面積

(フタモンの顔は黒く、画像から頭盾の境目を判断することができなかったため、上下の黄色模様の外側輪郭線と、黒色部分左右の境は上下黄色部分の左と右の最端部をそれぞれ結んだ線とした)で割ることによって、頭盾上の黄色い部分が占める割合を求めた(図 1)。

観察は 9 月まで行ったが、17002 はコロニーが大きく発達し観察が困難となったため、例外として 8 月 11 日に飼育を打ち切り全ての成虫を -20°C で保存し、卵巢と膨腹部の脂質量を測定した。個体番号が判別可能なメス個体に対して行った。次年度の創設女王となる個体は、越冬のために卵巢の発達を抑え、脂肪体を多く蓄えと考えられる。また、横振動尻振りあるいは腹部擦り付けが卵巢発育と関係があるかどうかを調べるために卵巢解剖を行った。卵巢解剖は 0.5ml の 99.5%エチルアルコール中で行った。第 2 腹板に虫ピンを刺して、第 3 腹板をピンセットで引っ張り、内臓を引き出した。取り出した卵巢を顕微鏡で撮影し、成熟卵の有無と未成熟卵の発達程度を調べた。卵巢指数は、3 が成熟卵、2+が大きい未成熟卵、2-が小さい未成熟卵、1 が卵なし、×は内臓の腐敗等の理由により卵巢の評価ができなかったものを示す。卵巢観察後、卵巢は脂質を抽出するため、乾燥機を用いて膨腹部と共に乾燥させた。脂質抽出前と後の重さの差を脂質量とした。脂質の抽出手順は以下の通り：解剖した膨腹部を 1.5ml エッペンチューブ(A)内で 3 日間乾燥させ、99.5%エチルアルコール中で磨砕、これを 24 時間乾燥させ、0.1 mgまで測定可能な電子天秤を使用して乾燥重量を測定した。次に 1ml のジエチルエーテルを加えてボルテックスミキサーで攪拌し、24 時間常温静置する。次に分間 3000 回転、常温で 5 分間遠心分離し、上澄みを

1.5ml エッペンチューブ(B)に移し、これを 24 時間乾燥する。また、エッペンチューブ(A)に 1ml の 2 回目のジエチルエーテルを加え、これを攪拌後、24 時間常温静置する。このエッペンチューブ(A)にエーテルを加え、遠心分離し、エッペンチューブ(B)に移す手順を 3 度行い、チューブ(A)(B)を 3 日間乾燥させ、重量を測定した。

気温変化による顔模様の変異を見るため、野外から採取した 5 巢の繭を破って蛹を取り出し（巢 1 : 4 個、巢 2 : 12 個、巢 3 : 2 個、巢 4 : 2 個、巢 5 : 73 個）、18℃一定の人工気象器を使って自然日長で個別飼育し、羽化日に顔模様および腹部の模様を記録した後-20℃で保存、低温の脂質量への影響の可能性を探るため脂質量の測定も行った。コントロール区として 25℃に曝す処理区を設けた。また、幼虫だけが残った巢は行動観察のためのコロニーと同様に 25℃の置き、新たに蛹化した 45 個体（巢 1 : 3 個、巢 2 : 16 個、巢 3 : 4 個、巢 4 : 10 個、巢 5 : 12 個）を 18℃と 25℃に交互に置いた。羽化日に顔模様の撮影と頭幅および生体重の測定を行い、-20℃で保存した後、脂質量の測定を行った。羽化した 29 個体（巢 1 : 1 個、巢 2 : 11 個、巢 3 : 3 個、巢 4 : 7 個、巢 5 : 7 個）について解析を行った。

結果

1. 各コロニーの発達状況

野外から採取したすべての巣は女王単独営巣期間中だった。飼育の結果、2016年には、コロニー16006と16007が新女王を産出した（表3）。16002、16008、16009では、飼育開始時創設女王がいなかったため、それまでに創設女王が産んだメス以外にメスを産出することはなかった。16007の女王はワーカーの噛み付きによって7月6日に翅を切断された。16007の創設女王は7月7日に巣を離れ（巣から落下、その後戻らなかった）、8日に巣外で死亡した。2017年の飼育では、17002、17004のコロニーが十分に発達し、新女王が羽化した。17001、17003は古巣に定着せず、観察に用いることができなかった（表4）。2016年のコロニーにおいて、最大育房数は創設女王が飼育開始時からいなかった16002の156個だった。2017年の17002の最大育房数は223個で、2016年のものを大きく上回った。

コロニー17004で右の複眼が小さい奇形の個体が1匹羽化した。観察終了時まで巣上で健在であった。

2. 頭幅と生体重

16007 の羽化順と頭幅の関係を図 2 に示した。羽化順 16 位までの頭幅の小さい羽化集団は、室内飼育開始日すでに蛹であり第 1 ブルードである。第 1 ブルードは発育期間のすべてを野外で過ごした。16007 において、発育期間のすべて、もしくは殆どを室内で過ごした個体は、後半に羽化した個体ほど頭幅が大きかったが、その後徐々に小さくなっていく傾向がみられた。ただし、他のコロニーではこの減少はないか (16006)、ほとんど大きさが変わらなかった (16001) (図 3, 4)。16007 の羽化順と生体重の関係を図 5 に示した。こちらでも頭幅と同じように第 1 ブルードの数値が比較的低かった、面白いことに、第 2, 3 ブルードでは、頭幅と異なり、羽化順が後になっても減少は見られず安定して高い数値となった。第 1, 2 ブルードとも頭幅の増加にともない体重は徐々に増加していったが第 3 ブルードではほとんど体重は頭幅が増えても増加しなかった (図 6)。ワーカー 1 頭に、ほかの個体の約 2 倍の体重を持つ個体が出現した (測り間違いを疑い、測定を 2 度やり直したが定かである ; これらは羽化に気付くのが遅れ、羽化後に餌をとった可能性がある)。しかし、そのワーカーは羽化日に離巢し、行動を解析することはできなかった。

17002 と羽化順と頭幅の関係は、2016 年の結果と異なり、第 1 ブルードでは羽化順の早いワーカーほど小さく、遅く羽化した個体は第 3 ブルードとほぼ同じ大きさを持った。第 3 ブルードは、羽化順の影響はなかった (図 7)。第 2 ブルードは 2 個体と少なく、第 1 ブルード

ードの遅い羽化個体と同じ大きさを持った。体重でも同様の傾向がみられた (図 8)。また、2016 年とは異なり、第 1, 2, 3 ブルードすべてにおいて頭幅と体重の間には正の相関がみられ (図 9)、第 1 ブルードの推定回帰直線の切片は、第 2, 3 ブルードより低かった

3. 優劣順位の特長

3-1. 優劣順位と羽化順との関係

解析した 16007 と 17002 の両コロニーで、16007 の期間 3, 4 を除いて、羽化順と優劣順位の間に関係はみられなかった (図 10, 11)。16007 の期間 3, 4 では、羽化順が遅いほど優劣順位が高かった。

3-2. 優位行動頻度と優劣順位の推定

2016 年のコロニー 16007 では期間 1, 2 においてそれぞれ、女王は優劣順 2 位、最優位であったが、死亡直前では大きく順位が下がった (図 12)。また、期間 3 において優劣順位が 1 つ上の個体 (個体番号 26) によって翅を切断された (図 10)。ただし、翅を切断した羽化順 26 の個体は最優位ではなかった。女王の優位行動頻度は在巢の観察期間において全て一番高かったが、女王放逐直前においては、ワーカーの中に女王に近い頻度を示す個体が表れた (図 12)。また、女王放逐後、多くの個体が高い頻度で優位行動を行った。これに対し

て、2017 年の女王は優位行動頻度が期間 4 を除きコロニーメンバー間で最高でなかった。

しかし、期間 1 を除き常に優劣順の最優位であった(図 13)。両コロニーの女王は営巣初期に最優位とならない点で共通していた。

3-3. 女王が他のコロニーメンバーに示した優位行動と彼らから受けた優位行動

2016 年、女王は全期間を通してより劣位な個体に特に多くの優位行動を示した(図 14)。女王は他個体からほとんど優位行動を受けなかったが、死亡の直前に特定の個体(個体番号 26, 32 から多くの優位行動を受けた(図 15)。これらの個体の優劣順位は 20 と 8 で高くはなかった。2016 年と同様、2017 年でも女王による噛み付きは劣位の個体に多くが向けられ(図 16)、自らはほとんど噛み付きを受けなかった(図 17)。

3-4. 突進

突進は 2017 年のみ記録を行ったが、噛み付きの様に女王から一方的に行われているのではなく、ワーカーなどから女王に対しても多く行われた(図 18)。女王が受ける、あるいは行った突進の回数は羽化順や優劣順位との関係は見られなかった(図 18,19,20)。期間 1, 2 で女王から最も多くの突進を受けた個体(個体番号 3, 8)はそれぞれ液外役の頻度が最も高かったが(図 28)、期間 3 で最も多くの突進を受けた個体(個体番号 13)は、外役頻度が高いことはなかったが(頻度 (h) : 肉 0.00, 巣材 0.00, 液 2.36, 不明 2.28, 総合 4.64)、優位

行動頻度が最も高かった(図 13)。しかし優位個体ではなかった。

4. 優劣順位と外役頻度との関係.

4-1. 総外役頻度

コロニー16007 では、期間 3, 4 においてはより劣位な個体が多く行う傾向がみられた(図 21)。コロニー17002 では、期間 1 で優位個体が多く行い、劣位個体はめったに行わない傾向がみられたが、それ以外の期間では優位性との関係は見られなかった(図 22)。

4-2. 肉外役頻度

2016 年では、肉外役を行う個体数は少なかったが、老齢の個体が多く行う傾向がみられた(図 23)。2017 年で肉外役を行った個体数は 2016 年よりもさらに少なく、行う個体は羽化順 11 位までの老齢個体で、徐々に若齢個体に置き換わった(図 24)。また、頻度は 2016 年よりも高く、これはコロニー規模からなる肉需要の高さが影響していると考えられる。両年度において、肉外役頻度と優劣順との関係は見られなかった。

4-3. 巣材外役頻度

両年度ともに、少数の個体が巣材外役を行った。2016 年では、期間 1 においては老齢個体が多く行ったが、徐々に行わなくなり、最終的に老齢個体は全く行わなくなった(図 25)。

また、期間 2 を除きより劣位な個体が多く行う傾向がみられた。2017 年では同じような傾向が見られたが、老齢から若齢への移行は緩く、期間 4 でも老齢個体の多くが巣材外役を行った(図 26)。2017 年には巣材外役頻度と優劣順との関係は見られなかった。

4-4. 液外役頻度

2016 年では、期間 3, 4 においてより劣位な個体が多く行う傾向がみられた(図 27)。2017 年では 1 個体あたりの行動頻度が高く(図 28)、これは肉外役と同様にコロニーの規模による需要の高さに起因するものと考えられる。2016 年と異なり液外役頻度と優劣順との関係は見られなかった。

4-5. 不明外役頻度

女王の行った外役は、2016 年の期間 1 における液外役 1 回を除き、全て不明外役だった(図 29)。2017 年も同様に、女王が行った外役は全て不明外役であった(図 30)。また、2016 年には期間 3 で劣位個体がより多く行う傾向がみられたが、それ以外の期間そして 2017 年において、不明外役頻度と優劣順との関係は見られなかった。

5. 女王とワーカーの産卵

2016 年ではワーカー産卵は期間 1 で 2 個体によって少数行われたのみで、それ以降は女王

によって独占され、産卵を行うワーカーは確認されなかった(図 31)。また、女王消失直後にも産卵を行う個体はいなかった。女王による産卵頻度は女王放逐直前において、最も高かった。2017 年では全期間を通して、常に複数のワーカー産卵が確認された(図 32)。これらの個体は羽化順約 10 位までの老齢個体(第 1 ブルード)で、それより若い個体(第 2 ブルード)は全く産卵を行わなかった。また、常に女王が最も多くの産卵を行った。両年度のコロニーにおいて、女王が常に最も多くの産卵を行った点で一致していた。ワーカーの産卵はその優劣順に関係なく行われた。

6. 横振動尻振りと腹部擦り付け頻度

尻振り頻度の最も高かった創設女王が最も高い腹部擦り付け頻度を持った(図 33)。女王を除いたコロニーメンバーで見ると、尻振りを行った個体は同期間中に腹部擦り付けを行わず、一方で腹部擦り付けも羽化順 1 番と 11 番が行ったが、その期間中に尻振りは行わなかった(図 34)。

7. 横振動尻振り、腹部擦り付けと産卵頻度の経時変化

2016 年の産卵頻度は概ね経時的に上昇し、放逐(死亡)前に急激に高くなり、その直後低下した(図 35)。一方、尻振り頻度は徐々に低下した。腹部擦り付け頻度はあまり変化がな

かったが、放逐直前にほぼ 0 となった。2017 年は、観察期間中、産卵、尻振り、腹部擦り付けの頻度に増減の傾向は見られなかった(図 36)。また、2016 年と比較すると腹部擦り付けと産卵頻度が低かった。

8. コロニー17002 における羽化順と脂質量の関係

マーキングの脱落のため複数個体の特定が不可能だったため、個体番号の特定が可能な個体についてのみ取り上げた(図 37)。羽化順 12 位までの個体は全体的に脂質脂質量が極めて少なく、通常 2mg より低かった。それより遅い羽化順の個体は、多くの脂質を持つものと、中程度の脂質を持つグループに分かれた。羽化順の早いグループの中に、1 匹だけ多くの脂質を蓄えていた個体が存在したが(羽化順 4)、この個体は卵巣解剖から成熟卵を持っていたことが分かった(表 5)。また、この個体は期間 2 を除いた全期間で女王に次いで多くの尻振り行動を行った(図 38)。しかし、腹部擦り付け行動は行わなかった(表 5)。

尻振りを行った個体は、必ずしもその期間中に産卵するとは限らなかった。また、尻振り頻度の高い場合でも、産卵頻度は高くなかった(図 39)。尻振りを 1 度でも行った個体は少なくとも未成熟卵を保有していた(表 5)。また、腹部擦り付けを行った個体は産卵を行ったが、産卵頻度は最高ではなかった(図 40)。しかし、卵巣指数は最も高かった(表 5)。

9. 顔模様に関する分析

フタモンの成虫の頭盾の黄色い模様の形は個体によって変異があったが、これらの模様は、羽化後変化しなかった。2016年に野外から採取した9個体の創設女王の顔模様は、津市白塚町で採取された1個体(16001女王)のみ上下の黄色帯が頭盾の左右端まで伸びて繋がったが、ほかの8個体(16002~16009女王)は上下の黄色帯が繋がらなかった。11月に吉村氏が松坂市から採取した新女王と思われる雌(7匹)もまた全て上下の黄色帯が繋がらなかった。室内飼育で下の黄色帯がない個体は、奇形(脚の曲がり)により羽化前に巣から放り出されていた個体のみが有した。この模様を持った奇形は16004, 16005, 16006からそれぞれ1匹ずつ(合計3匹)生まれた。2017年に野外から採取した4個体の女王は、全て黄色帯が繋がっていなかった。上下の黄色い模様が左右端で接している個体は室内飼育では一切出現しなかった。また、2017年は、上下の黄色い模様が左右端で繋がっている個体は第1ブルードも含めて1個体も出現しなかった(コロニー発達時期が2016年より約2週間遅かったのとの関係があるかもしれない)。この黄色い模様は、室内飼育では頭幅、体重が大きくなるほど相対的に小さくなる傾向がみられた(図41~44)。しかし、羽化時の脂質量を予測する肥満指数(体重/頭幅³)との関係は16007では統計的に有意であったが(図45), 17002では有意でなかった(図46)。

2016, 2017年ともに、2017年の期間2($r=0.68$, $p<0.01$)以外に優劣順位との関係は見られなかった(図47,48)。

蛹期に低温に曝した結果、顔模様は頭幅、体重、脂質量と関係を持たなかった(図49)。

しかし、18℃で飼育した場合においてのみ、複眼の間の眉状の模様①、頬の模様②、大顎の模様③、頭盾の模様(下部)④、腹部の斑模様⑤の模様が消失した(黄色い模様がない)個体が複数出現した(図 50)。①③④が消失... 1 個体、③が消失...4 個体、⑤が消失... 1 個体、全て消失... 1 個体。25℃での飼育ではそういった模様の消失した個体は見られなかった。

考察

フタモンの創設女王は営巣初期、死亡直前には最優位個体とはならなかったが、その他の期間では最優位となり、産卵をほとんど独占あるいは優先的に行った。しかし、優位行動を優位個体ではなくむしろ劣位の個体に多く向けた。優位頻度もコロニー16007ではどの観察期間でも最も高かったが、コロニー17002では一番高くなるのは4つの観察期間の1観察期間のみであった。これらは従来観察された女王の優位行動の特性とは異なる（緒言参照）。

産卵を行うワーカーが存在した。ワーカーの産卵はこの種ではよく起こることが知られている（Miyano,1983）。また、行動観察の期間中に産卵を行った個体が羽化順11位までのワーカーに限られていたことから、営巣初期～中期には、フタモンの産卵権は日齢に基づいていると言えるかもしれないが、卵巢解剖を行った8月には若齢個体2頭も成熟卵を保有していた。

横振動尻振り行動はワーカーも行ったが、創設女王が最も多く行った。腹部擦り付け行動は創設女王以外の個体はほとんど行わなかった。腹部擦り付けはフェロモンの塗布の可能性がある。フタモンは振動あるいは女王フェロモンを塗布または散布し、産卵者の存在あるいは産卵能力を他のコロニーメンバーに示すことでワーカー産卵を抑制していたのかもしれない。つまり、フタモンでは優位行動とシグナルの両方で産卵権を維持していたと推察される。

これまでの研究で、本種は老齢優位の優劣順であるとされてきたが（守本，1961），本研究で羽化順と優劣順の間には関係がないか，観察時期によっては若齢優位となった。しかし，産卵する個体はほとんどが老齢個体であった。このことは，ワーカー間では優劣順は産卵権を巡る順位を表していないことを示す。狭い飼育ケースの中に必要な餌と巣材がすべて揃い，餌を巡る競争が少なかったため，優位行動で決まる優劣順がはっきり表れなかったのかもしれない。

女王が多く産卵を行った 2016 年では，ワーカー産卵が減多に起きなかったのに対し，比較的女王の産卵数が少なかった 2017 年では，全期間を通して複数のワーカー間で産卵が確認されただけでなく，卵巢解剖から多くの個体が卵巢を発達させていたことが分かった。横振動尻振りと腹部擦り付けの頻度も 2017 年より 2016 年のほうが高い。また，尻振りを行った個体はより発達した卵巢，成熟卵を持ち，腹部擦り付けを行った個体は成熟卵を保有していた(表 5)。これらのことから，横振動尻振りによって起こされる振動あるいは腹部擦り付けによって塗布されたと推定されるフェロモン量は，卵巢の活性状態をあらわすシグナルかもしれない。シグナルによってワーカーは女王の産卵能力を推定して，少ない場合は，自分自身が産卵する選択をとるのかもしれない。サンプル数が少ないため，今後の研究でサンプル数を増やし，各個体の腹部擦り付け頻度あるいは尻振り振動と産卵頻度の間に関係があるかどうかを調べる必要がある。さらに，フェロモン塗布を実際しているのかどうかを実験的に確かめる必要がある。あるいは腹部擦り付け後の育房あるいは体表から

化学成分を抽出しその成分の同定と量を確かめる必要がある。

突進行動は、受けた側がその後に噛み付きを行う場合や、行った側が直後に顔を逸らす場合があった。また、女王は他個体から突進を受けると尻振りをするのがしばしばあった。

突進を行うことで、相手の状態を確認しているのではないかと推察する。直接的な接触を伴わないが、体表から出る揮発性物質を通じて相手の産卵能力を探っているのかもしれない。

尻振りを女王に次いで多く行った個体（個体番号 4）が成熟卵を持ち、この個体と羽化順の近い他の個体と比べた時、突出して多くの脂質を蓄えていた点は興味深い(図 37, 表 5)。この個体は、その年の産卵者でありながら、脂質を蓄えて越冬に備えていたと考えられる。

羽化順 13 位までの個体は、生命維持に必要な最低限の脂質脂質量を保持し産卵の機会を窺っていたと思われる（図 37）。一方、それより遅い羽化順の個体は、多くが脂質を多く蓄えていたため、越冬の準備に入ったと思われるが、一部の個体の脂質量は低かった（図 37）。

これらの個体は餌を巡る競争に敗れていたため脂質量が少ないだけで、今後脂質量を増やすのかも知れない。あるいは年内に女王になるか、ワーカーになるかの選択肢を残しているのかもしれない。

顔模様の上下の黄色帯が左右端で接している個体は初期に羽化するワーカーか、一部の女王にしか見られず、ほとんどの女王、または室内飼育によって生まれた、大きさが女王と似通ったほとんどの個体は、上下の黄色帯が左右端で繋がらないことから、将来の女王と

ワーカーでは顔模様が異なっていると仮定される。また、上下の黄色帯が繋がらない個体は、繋がった個体よりも黄色の面積割合が小さく、この面積の割合は頭幅と体重、年によっては肥満度と有意な負の関係を持った。したがって、顔模様は女王候補とワーカーとの識別に加えて、体の大きさあるいは質を判断する材料となる。特に営巣初期においては、ある個体が創設女王かどうかを判別する一つの材料になり得る。また、セグロでは、羽化時の脂質量を大きさと肥満度から推定できることから（吉村 私信）、営巣後期においては、ワーカーは個体の質を判断して、質の良い個体に餌を多く与えるかもしれない。

本研究で顔面の上下の黄色帯が左右端で接した模様は、室内飼育で育った個体では一切見られず、発育期間の一部または全部を野外で過ごした個体のみで見られた。発育期間のほとんど、またはすべてを室内で過ごした全ての個体は、上下の黄色帯が繋がらなかった。そして、ほとんどの女王はその模様を持った。しかし、発育期間をすべて室内で過ごした、16001, 16004, 16005, 16006 の第1ブルードの全ての個体は上下の黄色帯が左右端で繋がらなかったため、顔模様の変化はブルードの違いによるものではないと考えられる。第1ブルードでも、室内では餌供給が十分で羽化時の脂質量が多いときは、黄色帯が繋がらないと思われる。

蛹を 18℃で飼育すると頭部と腹部に通常では見られない模様の個体が羽化することから、少なくとも蛹期の気温が羽化の際の色素沈着に影響を与えていることがわかった。幼虫期からの気温の操作や、25℃よりも高い気温の実験区を設けることで、温度による影響を解

明できると期待される。

摘要

1. フタモンアシナガバチの優劣順位の特性を調べ、それが産卵権の獲得、維持にどのような関与しているかを、ビデオカメラによって撮影された動画を基に解析を行った。同時に、腹部振動や腹部擦り付け行動は卵成熟信号なのか、顔模様はどのような機能を果たしているかを調べた。2016 年と 2017 年に室内飼育した 2 巣を観察した。2016 年ではオス羽化前に創設女王が死亡した。
2. 初期に羽化した個体は体長が小さく、後期に羽化した個体は女王と同じ大きさを持っていた。羽化順は優劣順位と関係がなかった。
3. 2016 年創設女王は常に最高頻度の優位行動を示し、産卵をほぼ独占したが、最優位個体とはならないことが多かった。2017 年創設女王は最初の観察期間を除きすべての観察期間で最優位となったが、優位行動頻度がコロニー内で最高になることは少なかったが、産卵を優先的に独占した。
4. 2 つのコロニーで産卵頻度は創設女王が一番高かったが、すべての観察期間にワーカーによる産卵が確認された。産卵は優劣順位とは関係がなかった。産卵を行った個体は女王のみによる育児を受けた第 1 ブルードの個体（老齢個体）で、それ以降の個体は全く産卵を行わなかった。
5. 2016, 2017 年とも創設女王は劣位個体に多くの優位行動を向ける傾向がみられた。また、創設女王は、優位行動を受けることはほとんどなかった。2016 年の創設女王は死亡直

前に特定の個体から極端に多くの優位行動を受け、またその最中に翅を切断された。

6. 外役頻度と優劣順位の間に関係は見られなかったが、肉外役と巣材外役は特定の個体によって多く行われ、特に肉外役については老齢個体が従事しやすい傾向がみられた。創設女王は営巣初期に1度のみ液外役を行い、それ以外全く外役に従事しなかった。

7. 尻振り行動、腹部擦り付け行動は創設女王が最も多く行った。尻振り行動はワーカーの多くが行ったが、その多くが産卵者であった。ワーカーは腹部擦り付けをほとんどしなかったが、行った個体は産卵者であり、成熟卵保有者であった（内1個体は内臓の腐敗により卵巣状態を確認できなかったが、成熟卵を保有していたと考えられる）。このことは、これらの行動は卵成熟の信号である可能性が高く、振動あるいはフェロモンによって他の個体に産卵能力を示し、女王権を維持に役立っていることが示唆される。

8. 顔面模様は優劣順位とはほとんどの観察期間で関係を持たなかったが、中央黄色模様の面積は頭幅と生体重と、そして2016年においては肥満度（生体重/頭幅³）とも関係があった。また、創設女王は、上下の黄色帯が左右端で繋がることはほとんどなかった。したがって、営巣初期においては、顔面模様の違いからある個体が創設女王かどうかを、後期においては質の良い新女王候補者をある程度識別できると考えられる。

謝辞

本論文を作成するにあたり，多大なるご指導を頂いた，三重大学生物資源学研究科昆虫生態学研究室の山田佳廣教授，塚田森生准教授に心より感謝致します。また，実験の指導やサンプル採取など様々な面でご協力いただいた吉村英翔先輩にはひとかたならぬお世話になりました。そして，ゼミでの議論を通じ多くの知識，示唆を頂いた昆虫生態学研究室の皆様には感謝の意を表します。

引用文献

- Bang A. and Gadagkar R. 2012. Reproductive queue without overt conflict in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*. PNAS. 109: 14494-14499.
- Bridge C. and Field J. 2007. Queuing for dominance: gerontocracy and queue-jumping in the hover wasp *Liostenogaster flavolineata*. Behav. Ecol. Soc. 61: 1253-1259.
- 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.
- Chandarshekara K. and Gadagkar R. 1991. Behavioural castes, dominance and division of labour in a Primitively Eusocial Wasp. Ethology 87: 269-283
- Gadagkar R. 2001. The Social Biology of *Ropalidia marginata*: Toward Understanding the Evolution of eusociality. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- 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.

Ishikawa Y., Yamada Y.Y., Matsuura M., Tsukada M. and Tsuchida K. 2010.

Dominance hierarchy among workers changes with colony development in *Polistes*

japonicus (Hymenoptera: Vespidae) paper wasp colonies with a small number of

workers. Insect. Soc. 57: 465-475.

Ishikawa Y., Yamada Y.Y., Matsuura M., Tsukada M. and Tsuchida K. 2011. *Polistes*

japonicus (Hymenoptera: Vespidae) queens monopolize ovipositing but are not the most

active aggression in dominant-subordinate interaction. Insect. Soc. 58: 519-529.

Jeanne R.L. 2003. Social Complexity in the Hymenoptera, with special attention to the wasps. In: Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects (Ed. by T. Kikuchi, N.

Azuma & S. Higashi), pp. 81–131. Sapporo: Hokkaido University Press.

Jeanne R. L. 1975. Social Biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*.

Bull. Mus. Comp. Zool. 144: 63-150.

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.

粕谷 英一. 1985. フタモンアシナガバチの行動生態学的研究. 名古屋大学博士学位論文

Little M. 1977. Behavioral Ecology of the Social Wasp, *Mischocyttarus mexicanus*.

Behav. Ecol. Soc. 2: 229–246.

Miyano S. 1986. Colony Development, Worker Behavior and Male Production in

Orphan Colonies of Japanese Paper Wasp *Polistes chinensis antennalis* Pérez

(Hymenoptera: Vespidae). Res. Popul. Ecol. 28:347–361.

Murakami A.S.N. and Shima S.N. 2010. Regulation of social hierarchy over time in

colonies of the primitive eusocial wasp *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga* Von

Ihering. 1903. (Hymenoptera, Vespidae). J. Kansas Entomol. Soc. 83, 163–171.

小野正人 1997. スズメバチの科学 海游舎

Pardi L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasp. Physiol. Zool. 21: 1–13.

Premnath S., Chandrashekara K., Chandran S. and Gadagkar R. 1990. Constructing

Dominance Hierarchies in a Primitively Eusocial Wasp. In: Social Insects and the

Environment. (Veeresh G. K., Millik B. and Viraktamath C. A., Eds.) Proc. XI Internati.

Congr. IUSSI Bangalore. Oxford and IBH Publishing Co. New Delhi

Rasband, W.S. 2012. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda,

Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.

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. 1987. Queen Regulation of Worker Foraging in Paper

Wasp: a Social Feedback Control System (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae).

Behaviour 102: 147–167.

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.

Saha P., Balasubramaniam K.N., Kalyani J.N., Supriya K., Padmanabhan A. and Gadagkar R. 2012. Clinging to royalty: *Ropalidia marginata* queens can employ both pheromone and aggression. Insect. Soc. 59: 41–44.

Shakarad M. and Gadagkar R. 1995. Colony founding in the primitively eusocial wasp, *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). Ecol. Entomol. 20: 273–282.

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. and Meyer D.C. 1983. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. Anim. Behav. 31: 431–438.

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

- Sumana A. and Gadagkar R. 2003. *Ropalidia marginata* - a primitively eusocial wasp society headed by behaviourally non-dominant queen. *Current Science* 84: 10.
- Tannure N., Nascimento F., and Zucchi R. 2008. The look of royalty: visual and odour signals of reproductive status in a paper wasp *Proc Biol Sci.* 275(1651): 2555–2561.
- Tibbets E., Forest T., Vernier C., Jinn J. and Madagame A. 2015. Socially selected ornaments and fitness: Signals of fighting ability in paper wasps are positively associated with survival, reproductive success, and rank. *Evolution* 69–11: 2917–2926
- 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
- West-Eberhard M.J. 1978. Temporary queens in *Metapolybia* wasps: non-reproductive helpers without altruism? *Science* 200: 441–443.
- West-Eberhard M.J. 1981. Intergroup selection and the evolution of insect societies. In: *Natural selection and social behavior: research and new theory*. Chirion Press, New York. pp 3–17.
- Wilson E.O. 1971. *The Insect Societies*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press.
- Yamane So. 1986. The colony cycle of the Sumatran paper wasp *Ropalidia (Icariora) variegata jacobsoni* (Buysson), with reference to the possible occurrence of serial

polygyny (Hymenoptera Vespidae). *Monitore Zool. Ital. (Ital. J. Zool.)* 20: 135–161.

吉村 英翔. 2016. セグロアシナガバチにおける女王在巢コロニーと消失後コロニー間の
社会構造の比較. 三重大学大学院生物資源学研究科博士論文

表 1. コロニー16007 の観察期間と構成個体

解析日	6/7	6/9	6/11	6/13	6/15	6/17	7/1	7/3	7/5	7/6	7/7	7/9	7/11
観察期間	1	1	1	1	1	1	2	2	2	3	3	4	4
解析時間	6	6	6	6	6	3	6	6	6	5	6	6	6
Q	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○		
W1	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W2	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W3	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W4	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W5	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W6	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W7	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W8	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W9	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W10	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W11	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W12	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W13	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W14	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W15	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W16	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W17							○	○	○	○	○	○	○
W18							○	○	○	○	○	○	○
W19							○	○	○	○	○	○	○
W20							○	○	○	○	○	○	○
W21							○	○	○	○	○	○	○
W22							○	○	○	○	○	○	○
W23							○	○	○	○	○	○	○
W24							○	○	○	○	○	○	○
W25							○	○	○	○	○	○	○
W26							○	○	○	○	○	○	○
W27							○	○	○	○	○	○	○
W28							○	○	○	○	○	○	○
W29							○	○	○	○	○	○	○
W30							○	○	○	○	○	○	○
W31							○	○	○	○	○	○	○
W32							○	○	○	○	○	○	○
W33							○	○	○	○	○	○	○
W34								○	○	○	○	○	○
W35								○	○	○	○	○	○
W36								○	○	○	○	○	○
W37								○	○	○	○	○	○
W38								○	○	○	○	○	○
W39								○	○	○	○	○	○
W40								○	○	○	○	○	○
W41								○	○	○	○	○	○
W42									○	○	○	○	○
W43									○	○	○	○	○
W44										○	○	○	○
W45											○	○	○
W46												○	○
W47													○
W48													○
W49													○
W50													○
W51													○
W52													○
W53													○

○は個体の在巢、Q は女王、W はワーカーを示す。

表 2. コロニー17002 の観察期間と構成個体

解析日	6/14	6/16	6/23	6/25	6/27	7/1	7/3	7/5	7/11	7/13	7/15	7/20	7/22
営業期間	1	1	2	2	2	3	3	3	4	4	4	5	5
解析時間	6	6	6	6	6	6	4	6	6	5	6	6	6
Q	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W1	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W2	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W3	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W4	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W5	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W6		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W7			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W8			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W9			○	○	○	○	○	○	○	○	○		
W10			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W11			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W12			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
W13						○	○	○	○				
W14						○	○	○	○	○	○	○	○
M15						○	○	○	○	○	○	○	○
W16								○	○	○	○	○	○
W17									○	○	○	○	○
W18									○	○	○	○	○
W19									○	○	○	○	○
W20									○	○	○	○	○
W21									○	○	○	○	○
W22									○	○	○	○	○
W23									○	○	○	○	○
W24									○	○	○	○	○
W25									○	○	○	○	○
W26									○	○	○	○	○
W27									○	○	○	○	○
W28									○	○	○	○	○
W29									○	○	○	○	○
W30										○	○	○	○
W31										○	○	○	○
W32											○	○	○
W33											○	○	○
W34												○	○
W35												○	○
W36												○	○
W37												○	○
W38												○	○
W39												○	○
W40												○	○
W41												○	○
W42												○	○
W43												○	○
W44												○	○
W45												○	○
W46												○	○
W47												○	○
W48												○	○
W49													○
W50													○
W51													○
W52													○

○は個体の在巢、Q は女王、W はワーカーを示す。

表 3. 2016 年度飼育結果

女王採取日	コロニー	総数			最終 育房数	第一ワーカー 羽化日	女王消失日
		ワーカー	新女王	オス			
5/13	16001	12	-	2	61[60]	7/19	9/16
5/18	16002	12	-	107	156	5/30	5/19
5/19	16003	-	-	-	62[62]	-	-
5/19	16004	4	-	-	57[57]	8/10	-
5/19	16005	7	-	-	75[74]	7/21	-
5/19	16006	12	14	6	63[60]	7/15	-
5/22	16007	61	14	29	100	5/25	7/8
5/22	16008	6	-	-	35	5/30	5/22
5/22	16009	11	-	32	45	6/3	5/22

[]は古巣の育房数

一は創設女王が巣に定着しなかったか、創設女王が早期に死亡したか、成虫の離巢により記録できなかった

表 4. 2017 年度飼育結果

女王採取日	コロニー	総数			最終 育房数	第一ワーカー 羽化日	女王消失日
		ワーカー	新女王	オス			
6/3	17001	-	-	-	-	-	-
6/9	17002	14	48	184	223	6/9	-
6/15	17003	-	-	-	-	-	-
6/14	17004	-	-	-	168	6/16	-

17004：一部画像データ紛失のためワーカー，新女王，オス数は不明

17002：8月11日に女王を含むすべての個体を解剖した

表 5. 17002 における卵巢発達と産卵頻度そして尻振り頻度と腹部擦り付け頻度および脂質量との関係

個体番号	カースト	卵巢指数	産卵頻度	尻振り頻度	擦り付け頻度	脂質量(mg)
0	Q	3	1.53	438.00	3.24	3.00
1	W	×	0.06	0.10	0.24	1.60
2	W	×	0.55	2.94	0	1.2
3	W	2+	0.24	0.49	0	1
4	W	3	0.28	1.77	0	12.5
5	W	2+	0.30	0	0	1.7
6	W	×	0.17	0.23	0	1.5
7	W	×	0	0.18	0	
8	W	3	0.07	0.52	0	2.1
9	W	2-	0.03	0	0	0.9
10	W	×	0	0.08	0	
11	W	3	0.13	0	0.13	0.7
12	W	2-	0	0.15	0	1.7
13	W	×	0	0.14	0	1.70
14	W	2-	0	0	0	1.7
16~25	G	×	0	0	0	
26	G	1	0	0	0	19
27	G	2-	0	0	0	13.9
28	G	2-	0	0	0	17.9
29	G	2-	0	0	0	14
30	G	2-	0	0	0	16.1
31	G	2-	0	0	0	17.2
32	G	2-	0	0	0	19.7
33	G	2-	0	0	0	16.7
34	G	2-				17.7
35	G	2-				6.5
36	G	2-				17
37	G	2-				3.5
38	G	×				
39	G	2-				16.3
40	G	×				
41	G	3				5.5
42	G	2-				17.7
43	G	2-				19.8
44	G	2-				18.7
45	G	×				
46	G	2-				16.8
47	G	2-				23.2
48	G	2-				19.3
49	G	2-				20
50	G	2+				17.1
51	G	2-				20.1
52	G	2+				9.1
53	G	2-				19.2
54	G	2-				20.6
59	G	1				4.2
60	G	3				5.7
61	G	2-				16.5
62	G	2-				15.2
67	G	2-				4.3
70	G	2-				16.3
77	G	2+				6.2
80	G	×				
83	G	×				
161	G	×				

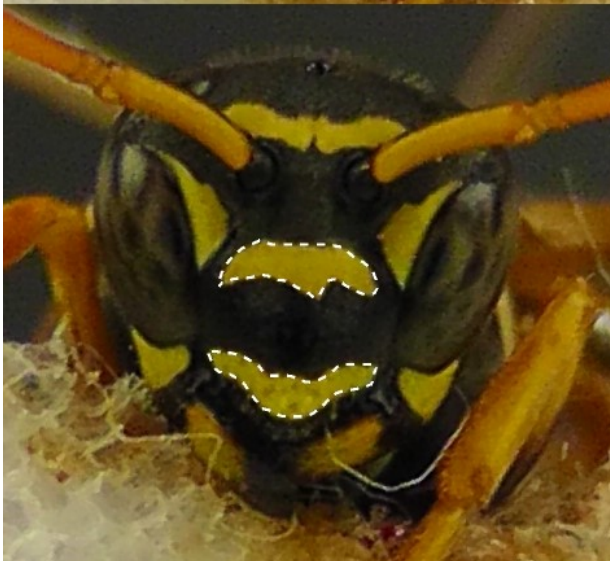
個体番号は羽化順に対応し、カーストの Q は創設女王、W はワーカー、G は新女王を示し、卵巢指数は 1 が未成熟卵を含む卵なし、2-が小さい未成熟卵を保有、2+が複数の未成熟卵を保有、3 が成熟卵の保有を示す。×は個体判別ができなかったか、卵巢が腐敗していたため、卵巢の評価ができなかった。



頭盾部分



本研究で頭盾全体の面積として扱った部分



頭盾にある黄色い模様として扱った部分

図1 顔模様の測定部位

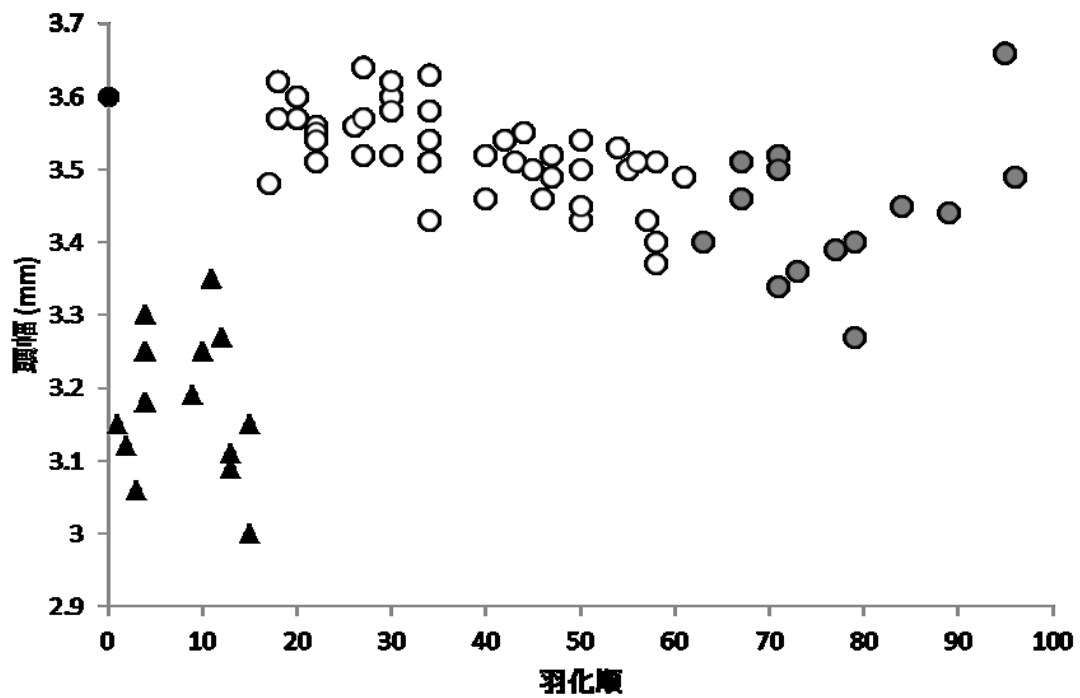


図2 16007 羽化順と頭幅の関係 黒丸は女王、黒三角は第1ブルード、白丸は第2ブルード、灰色丸は第3ブルードを示す。

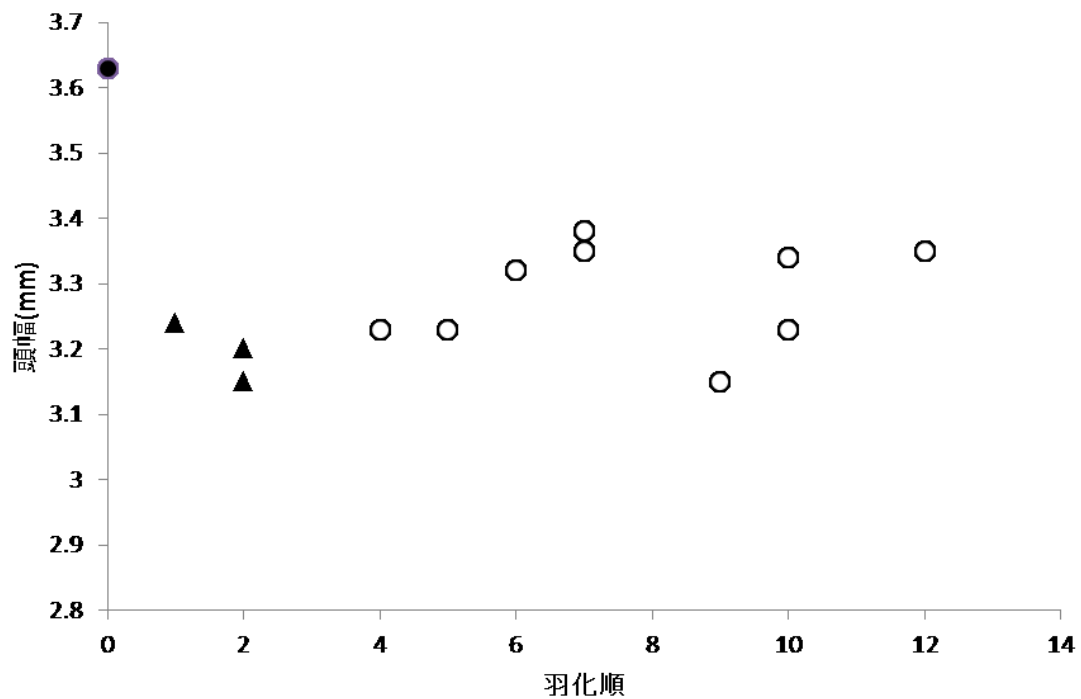


図3 16001 羽化順と頭幅の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第1ブルード、白丸は第2ブルードを示す。

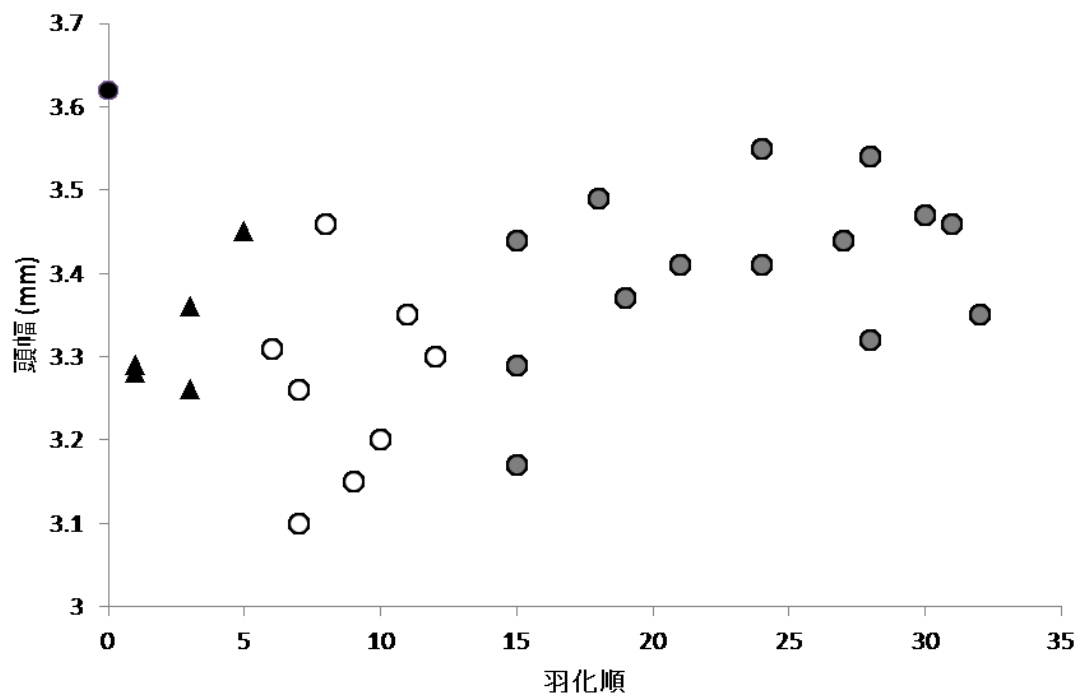


図 4 16006 羽化順と頭幅の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す。

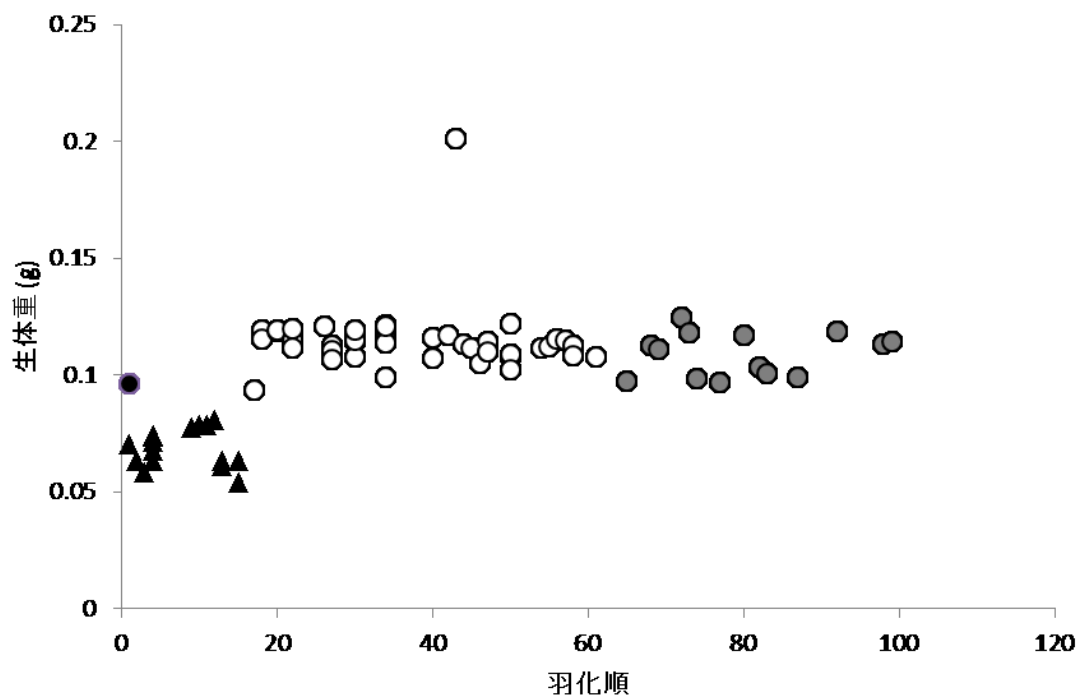


図 5 16007 羽化順と生体重の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す。

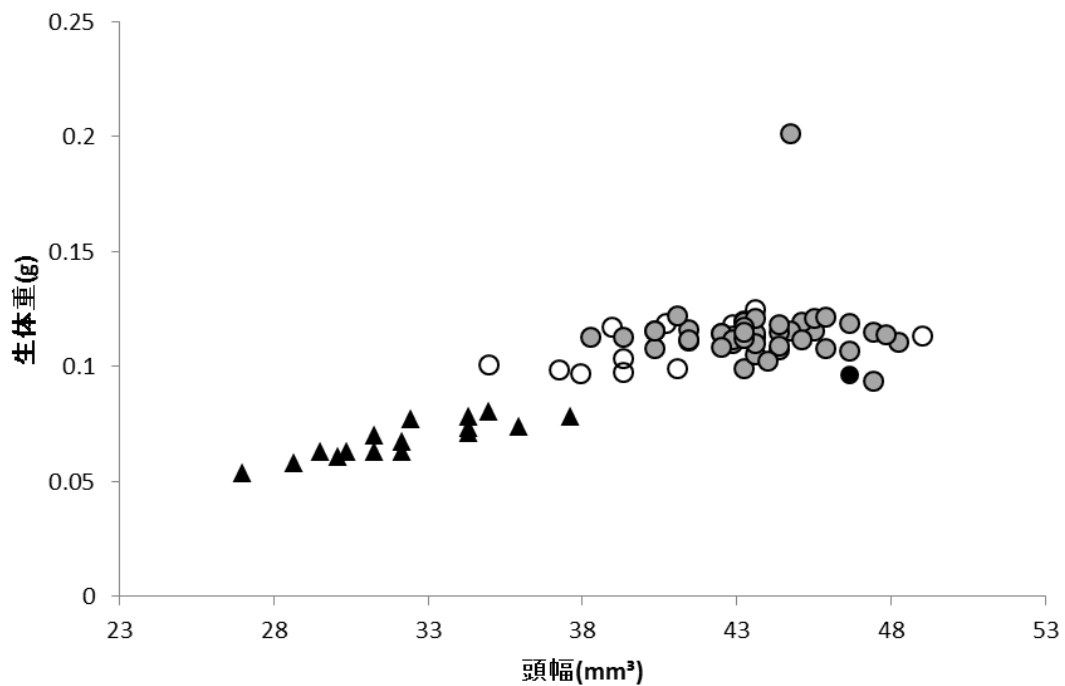


図 6 16007 頭幅と生体重の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す。生体重は個体の体積に比例すると仮定されるので、ヨコ軸を頭幅³とした。

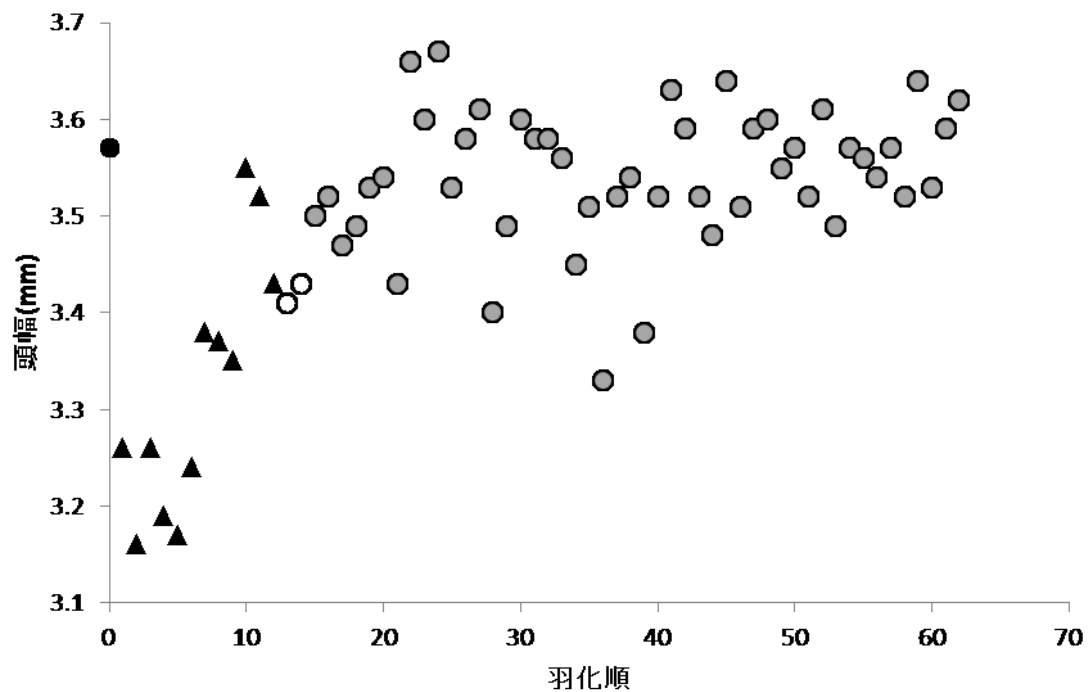


図 7 17002 羽化順と頭幅の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す。

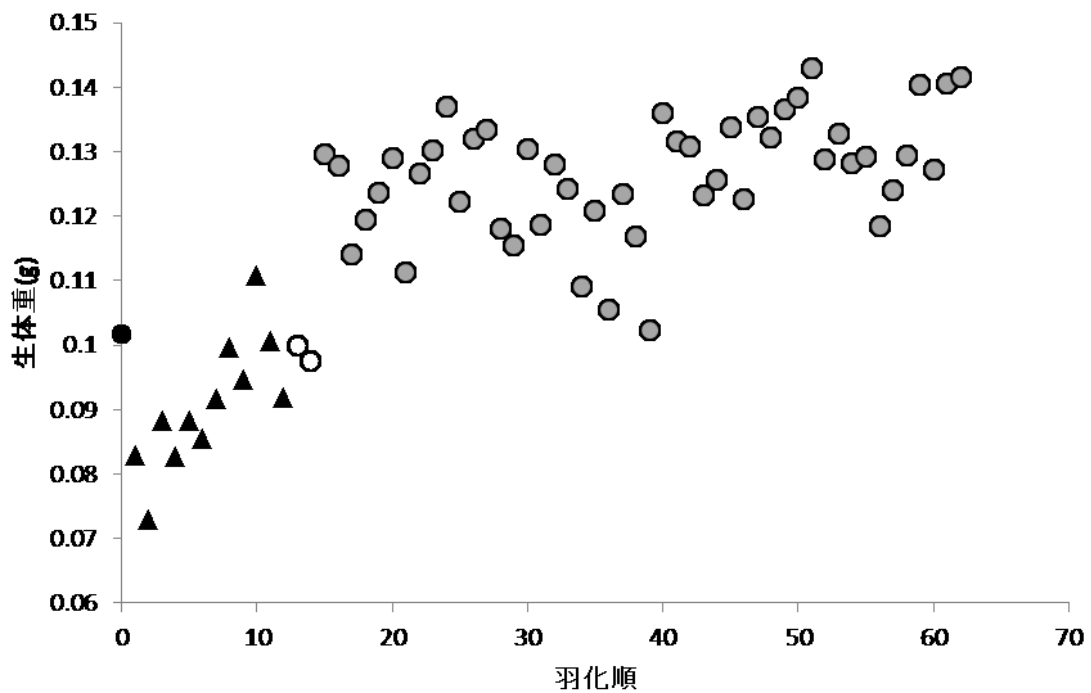


図 8 17002 羽化順と生体重の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す。

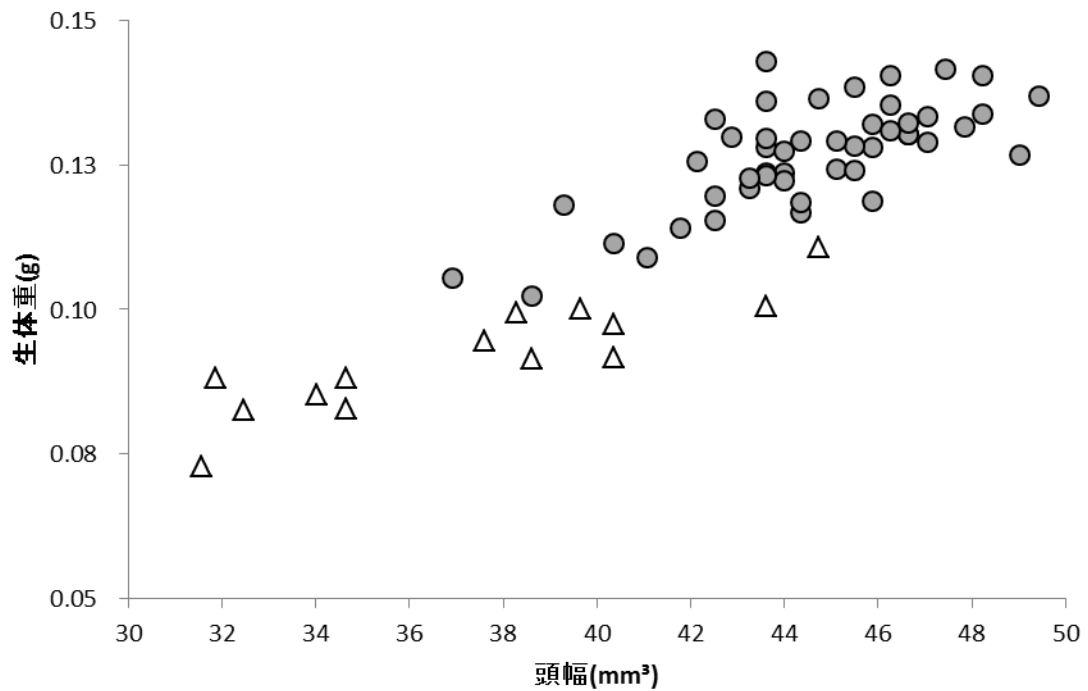
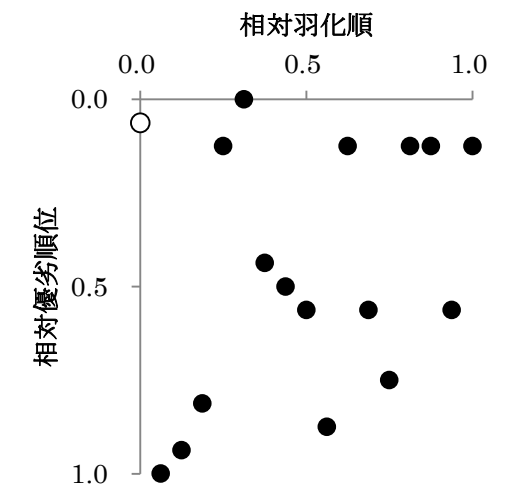
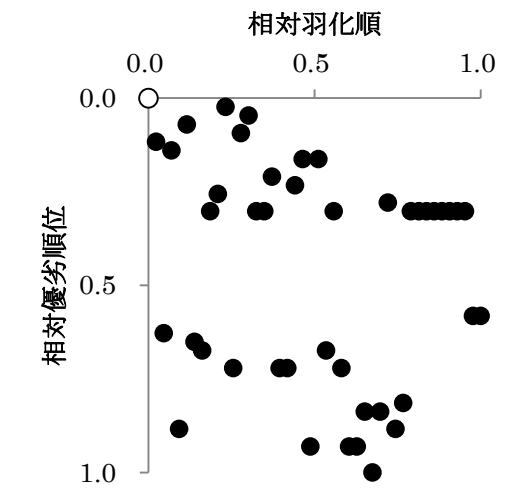


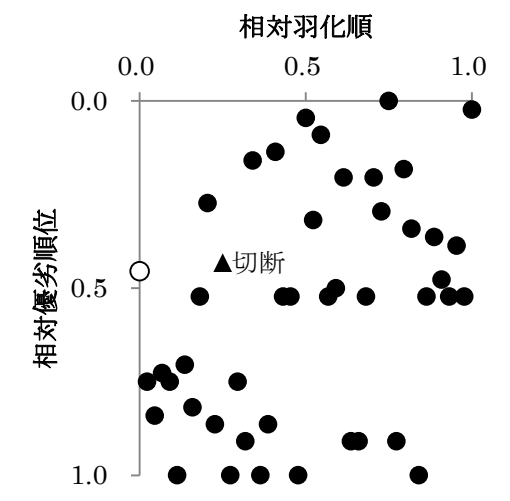
図 9 17002 頭幅と生体重の関係 白三角はワーカー、灰色丸は新女王を示す。生体重は個体の体積に比例すると仮定されるので、横軸を頭幅³とした。生体重は頭幅 ($p < 0.01$) とブルード ($p < 0.01$) の影響を有意に受けた。



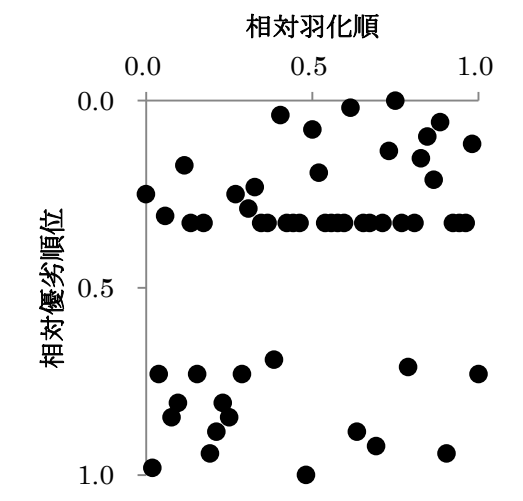
期間 1 ($r=0.25$, $p=0.32$)



期間 2 ($r=0.21$, $p=0.16$)

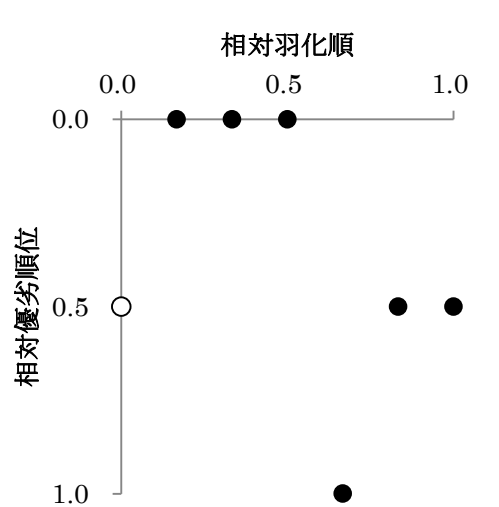


期間 3 ($r=-0.37$, $p=0.02$)

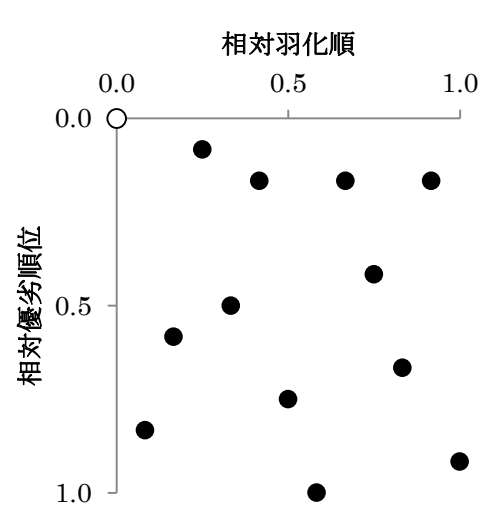


期間 4 (女王消失後)($r=-0.31$, $p=0.02$)

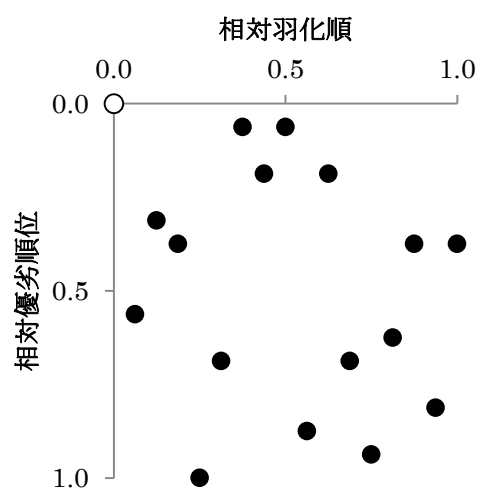
図 10 16007 羽化順と優劣順位の関係 白丸は創設女王、黒丸はその他の個体、黒三角は女王の翅を切断した個体を示す。



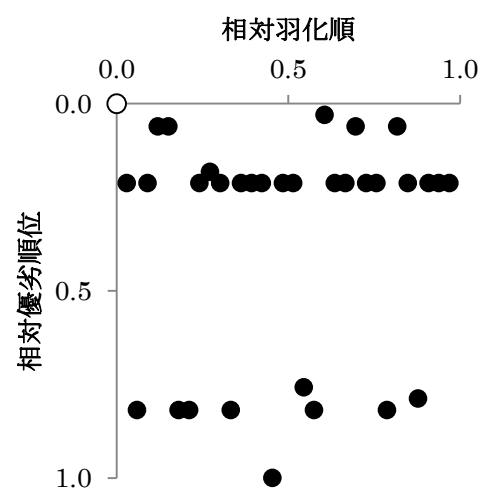
期間 1 ($r=0.4$, $p=0.36$)



期間 2 ($r=0.23$, $p=0.45$)



期間 3 ($r=0.27$, $p=0.29$)



期間 4 ($r=0.06$, $p=0.73$)

図 11 17002 羽化順と優劣順位の関係 白丸は創設女王、黒丸はその他の個体を示す。

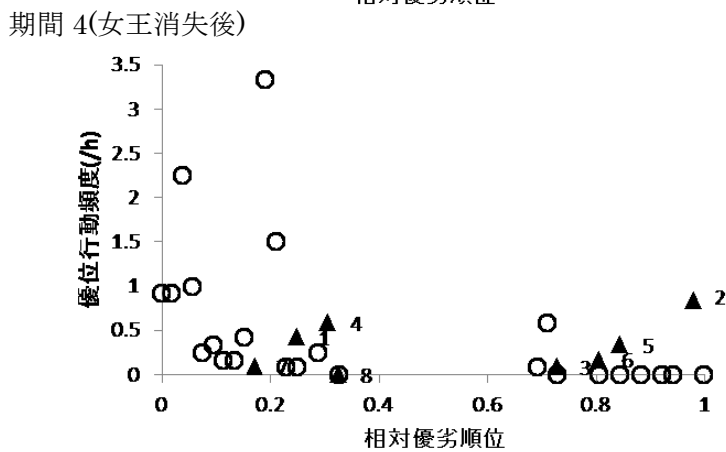
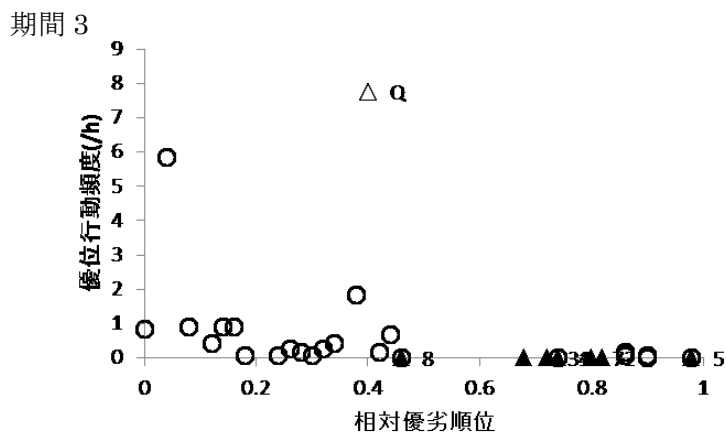
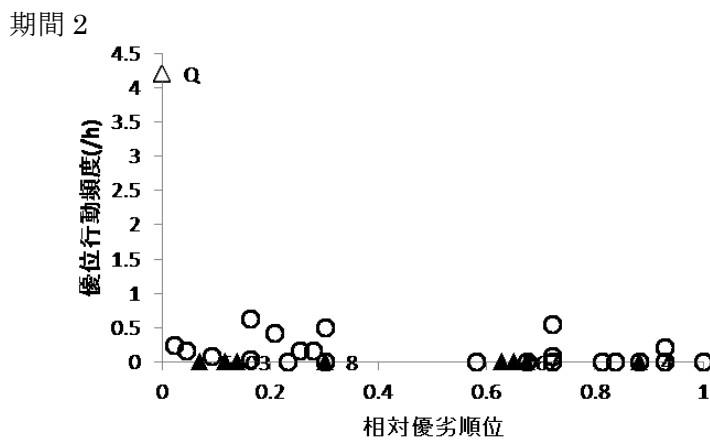
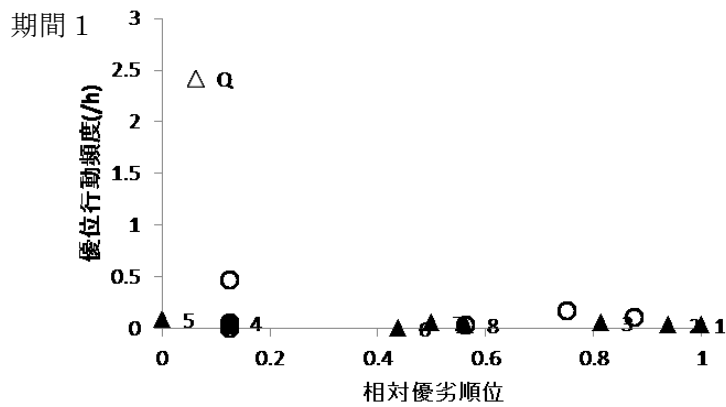


図 12 16007 優劣順位と各個体が示した優位行動頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

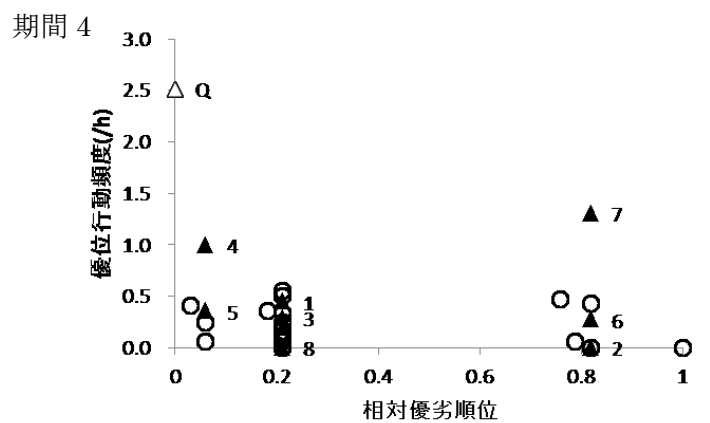
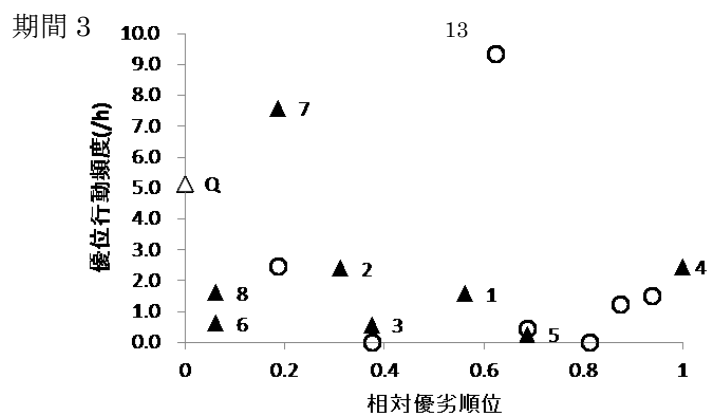
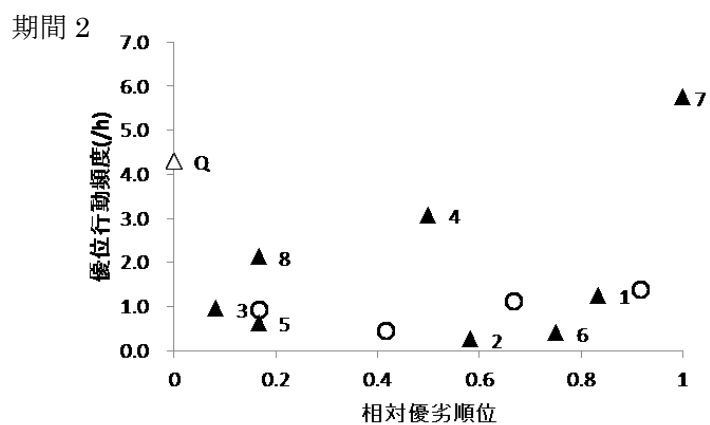
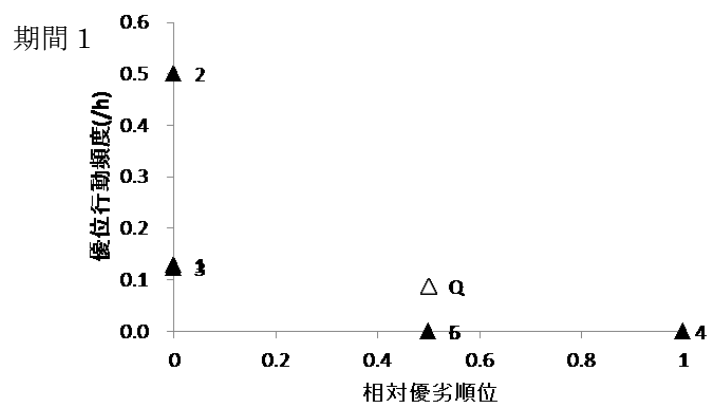


図 13 17002 優劣順位と各個体が示した優位行動頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

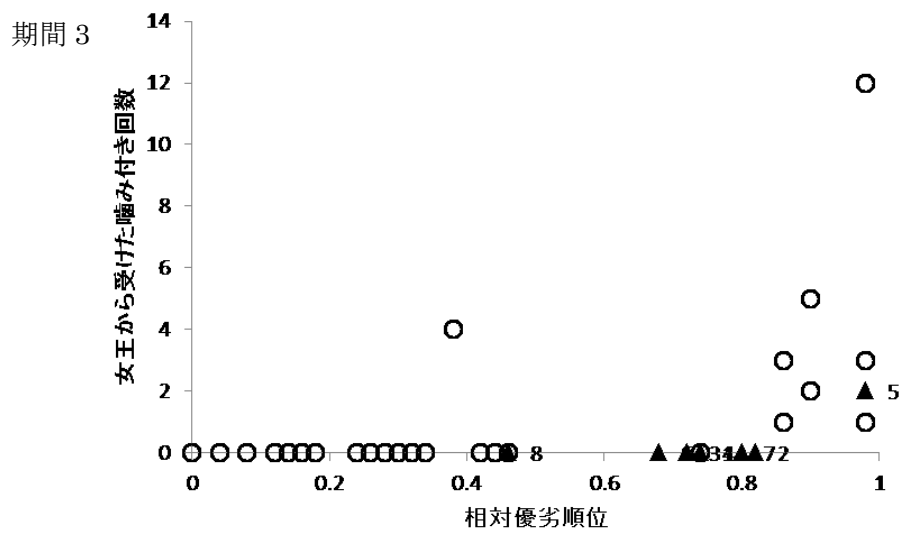
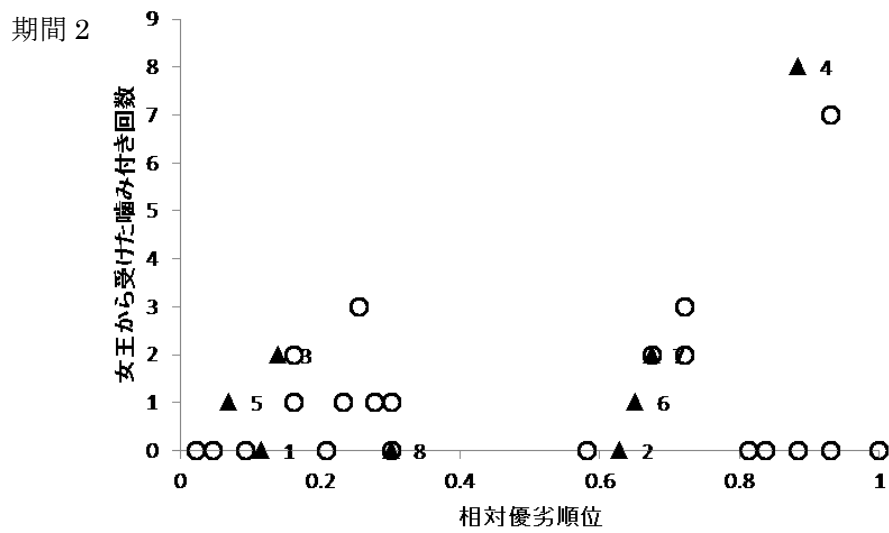
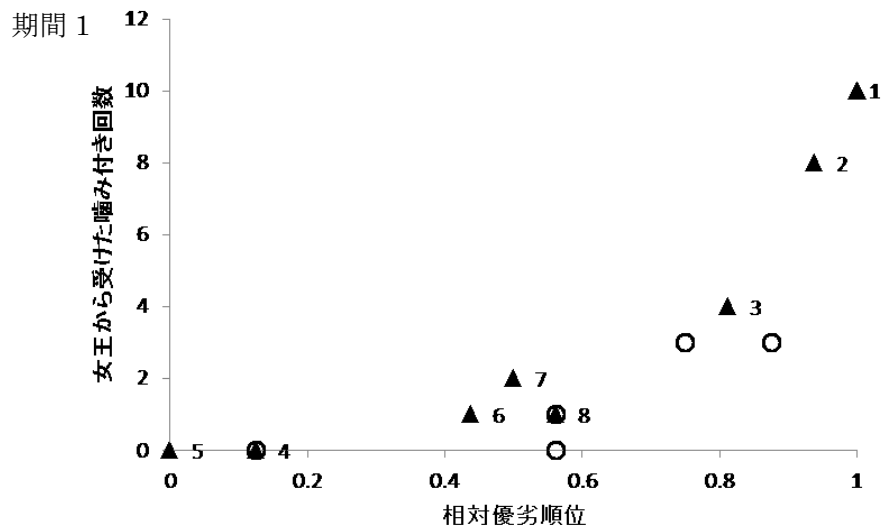


図 14 16007 優劣順位と女王から受けた噛み付き回数の関係 黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

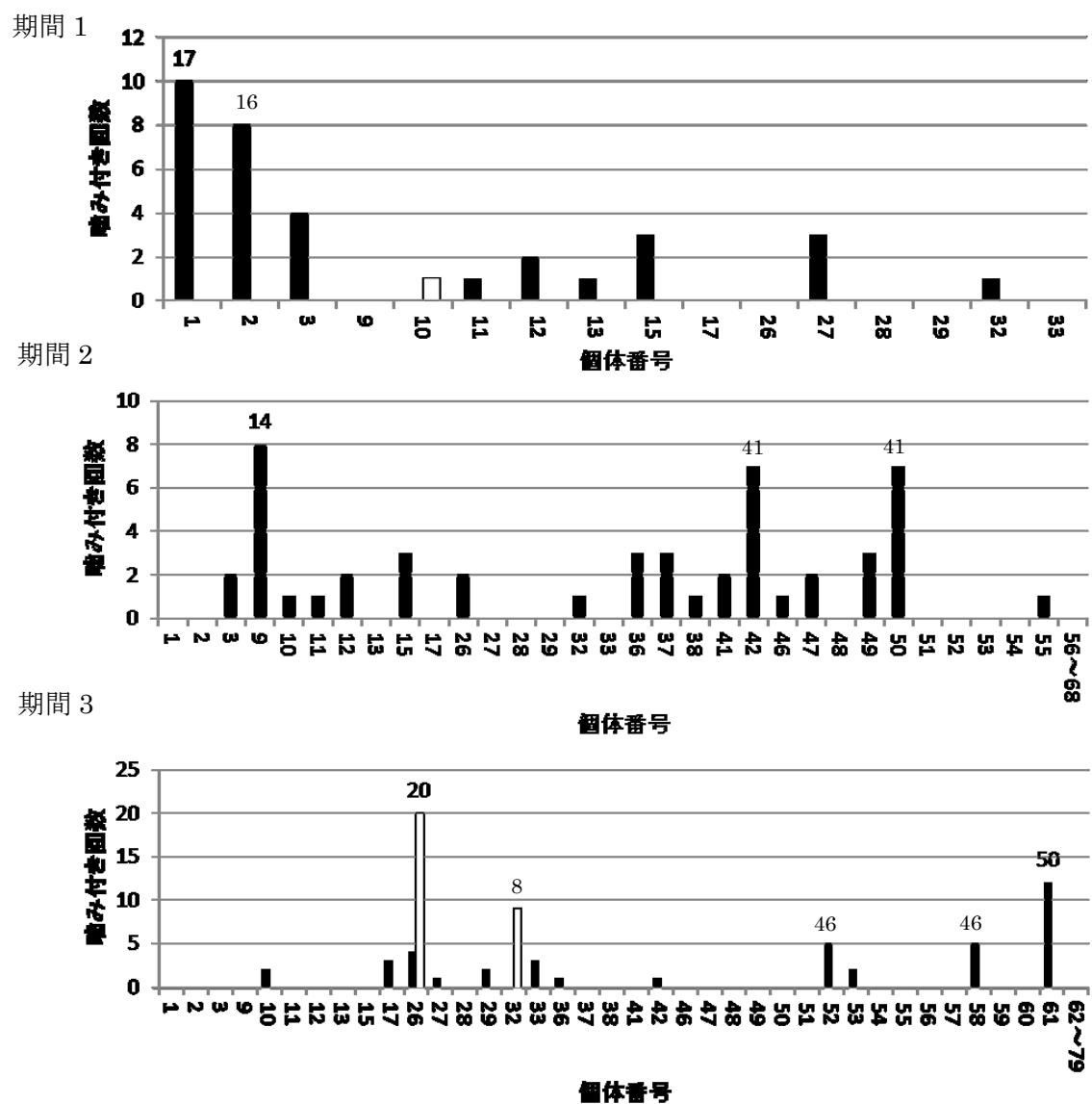
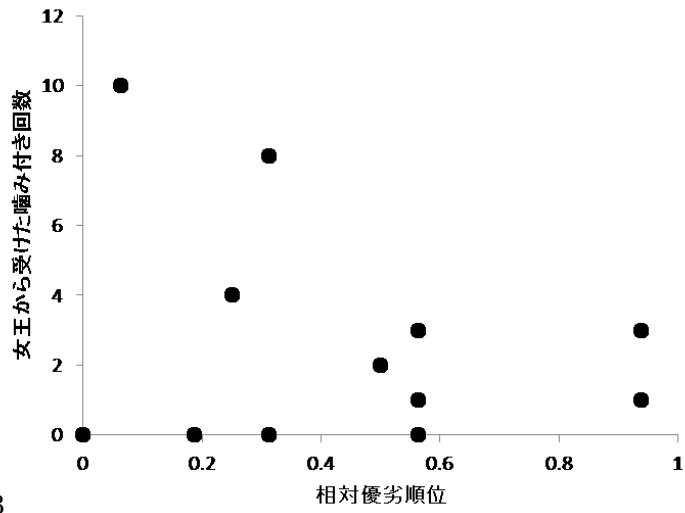
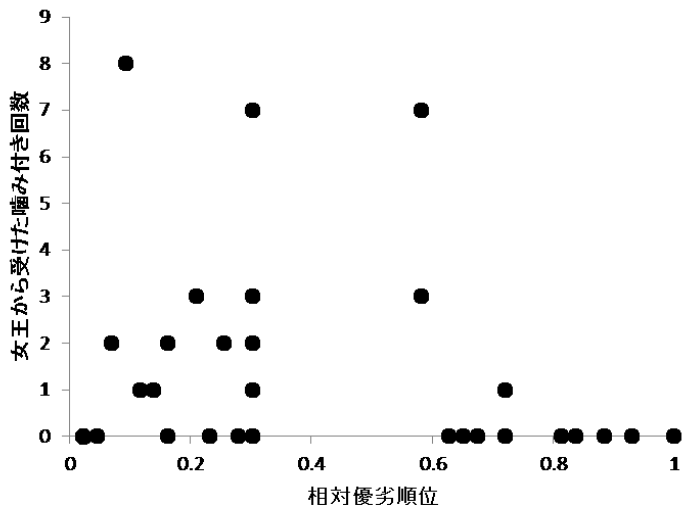


図 15 16007 創設女王と各個体間で行われた噛み付きの回数 黒いバーが創設女王から受けた噛み付きの回数、白いバーが創設女王に向けて行われた噛み付きの回数を示す。回数 5 以上のバー上部の数値に優劣順位を示す。

期間 2



期間 3



期間 4

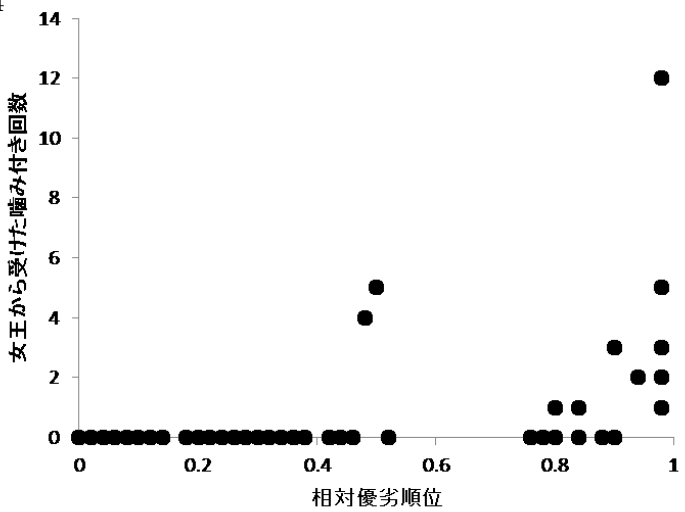


図 16 17002 優劣順位と女王から受けた噛み付き回数の関係
女王は期間 1 では噛み付きを行わなかった。

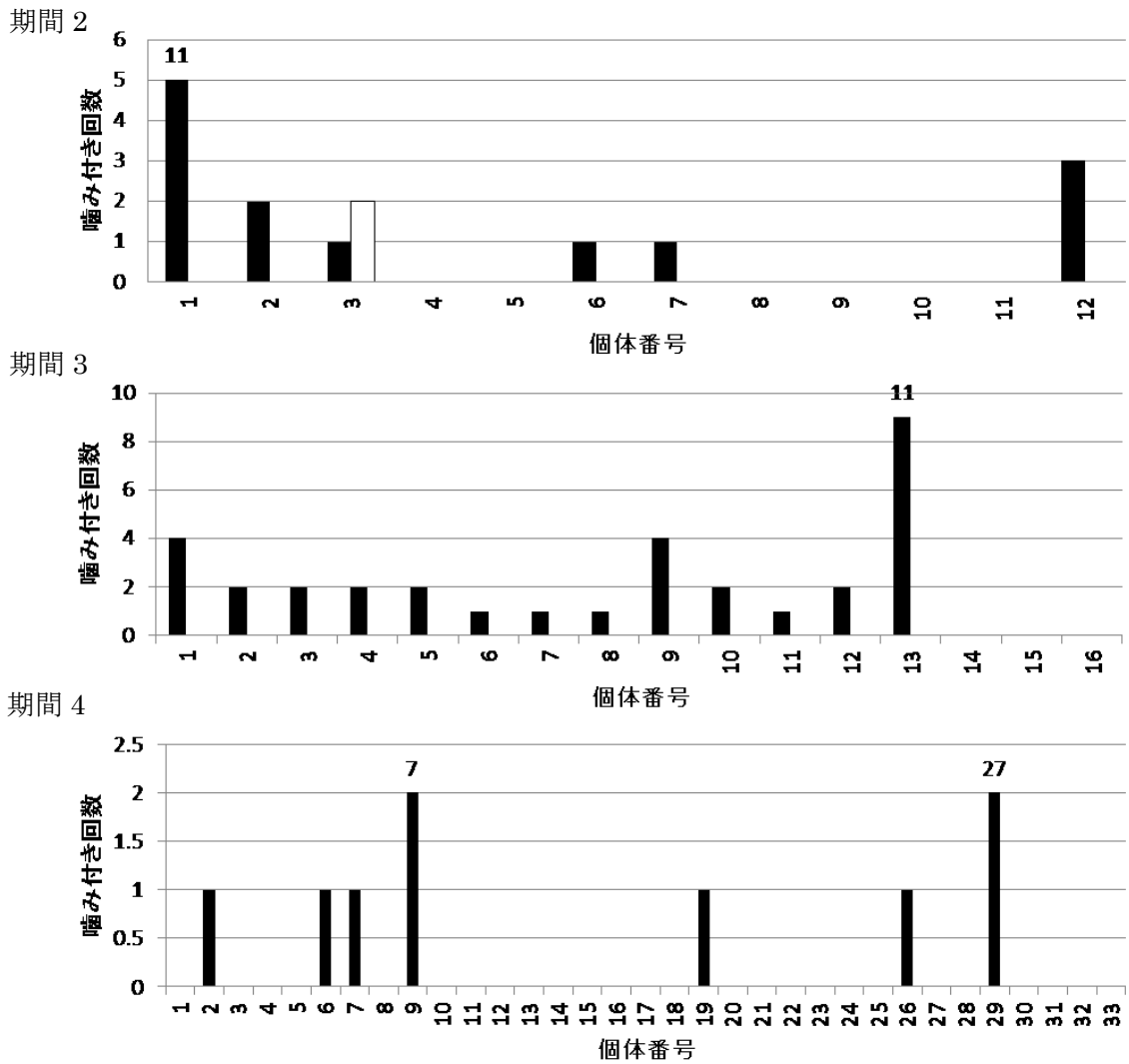


図 17 17002 創設女王と各個体間で行われた嘔み付きの回数 黒いバーが創設女王から受けた嘔み付きの回数、白いバーが創設女王に向けて行われた嘔み付きの回数を示す。最も回数の多いバー上部に優劣順位を示す。

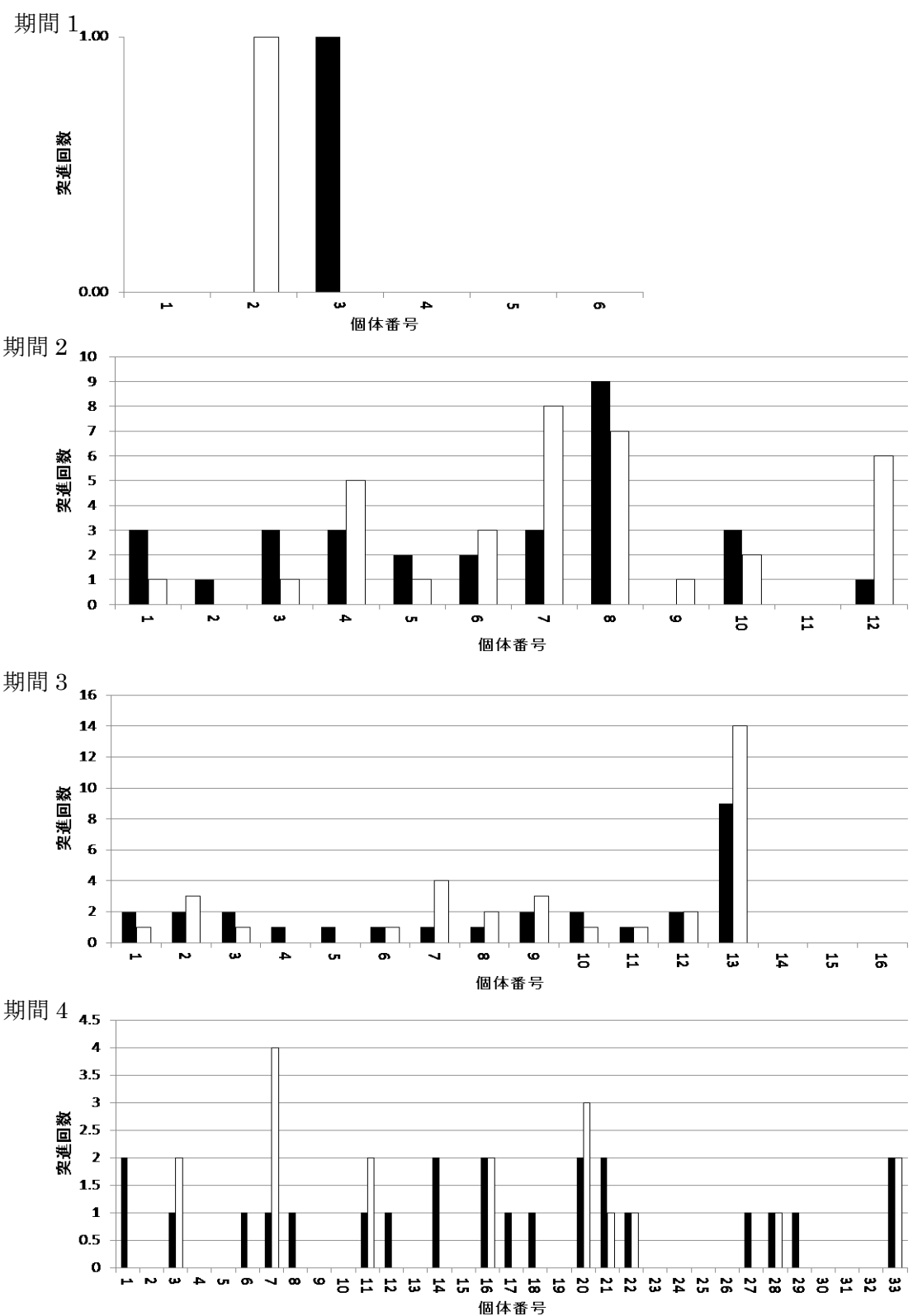


図 18 17002 創設女王と各個体間で行われた突進の回数 黒いバーが創設女王から受けた突進の回数、白いバーが創設女王に向けて行われた突進の回数を示す。

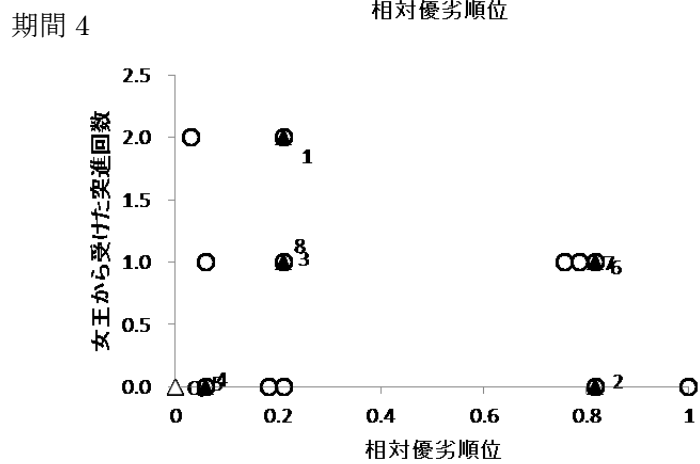
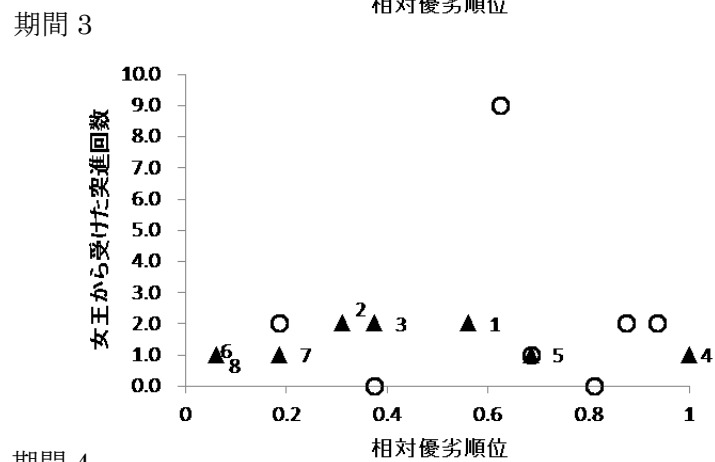
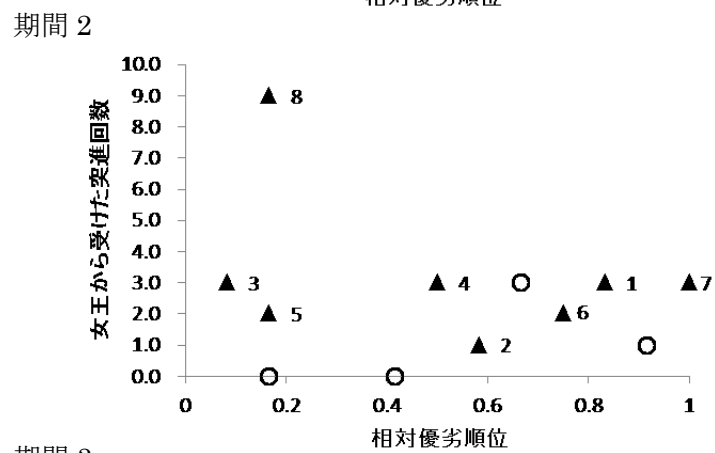
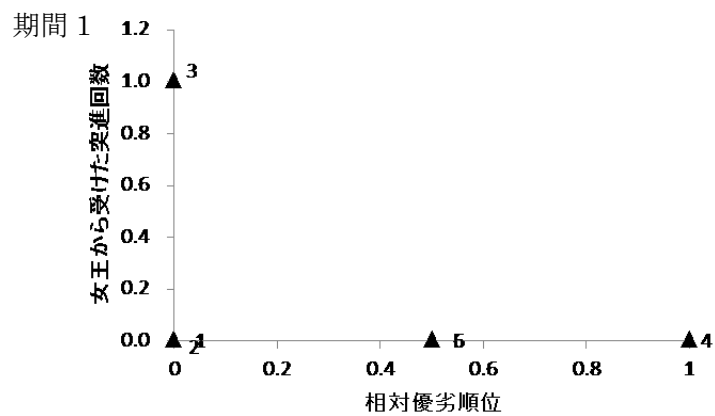


図 19 17002 優劣順位と女王から受けた突進回数の関係 黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

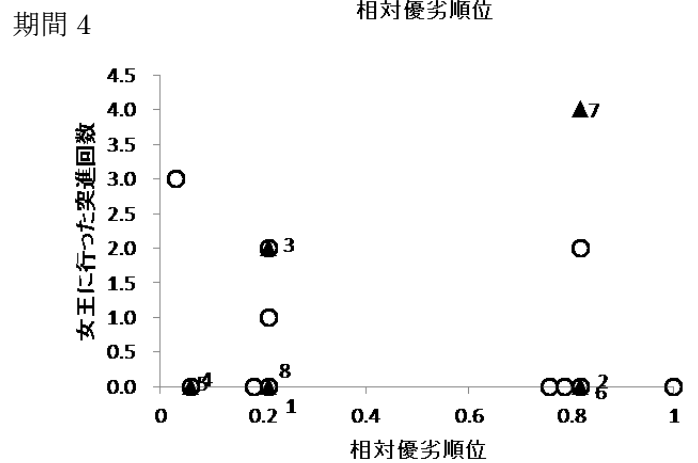
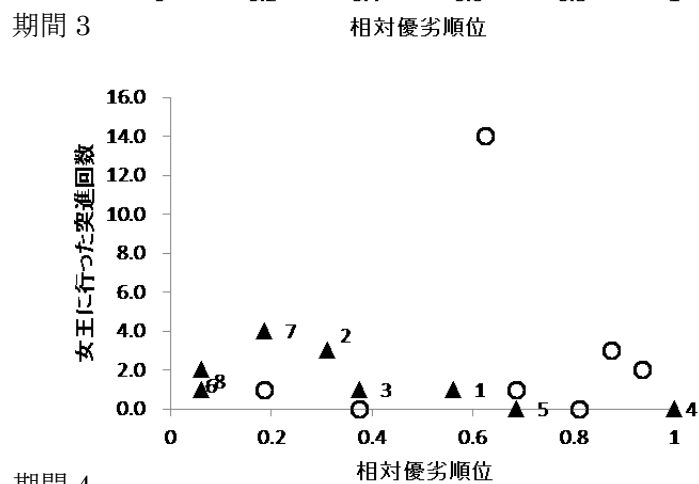
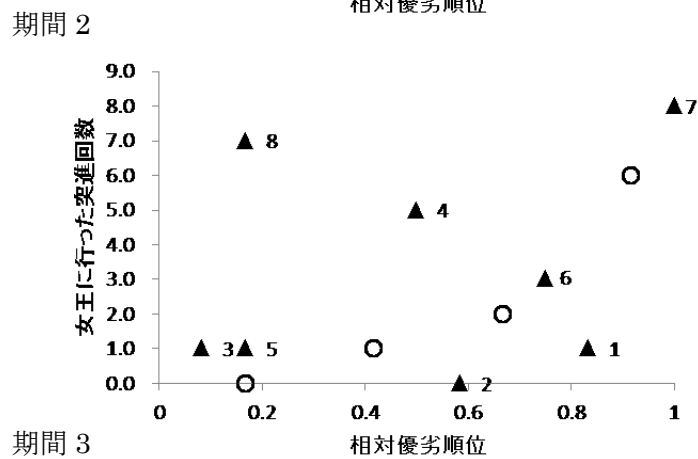
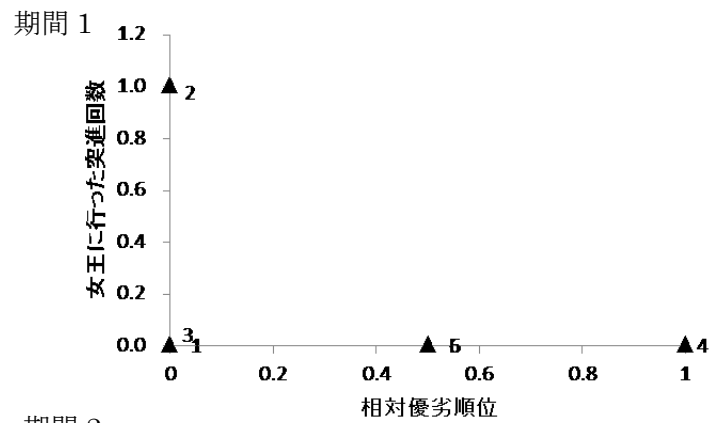


図 20 17002 優劣順位と女王に対して行った突進回数の関係
黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

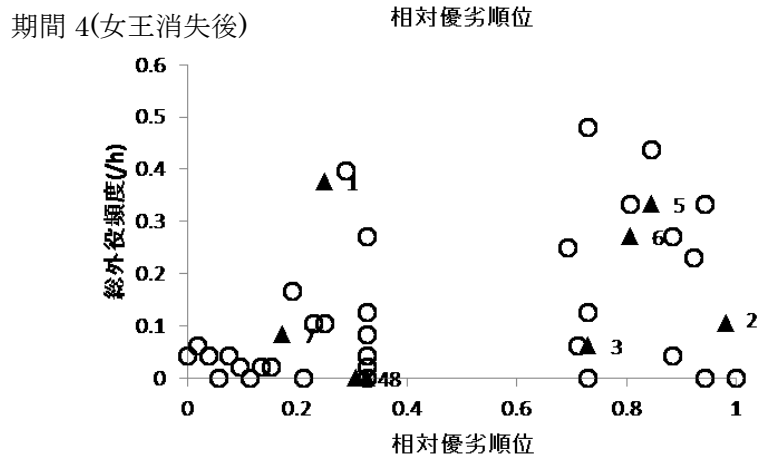
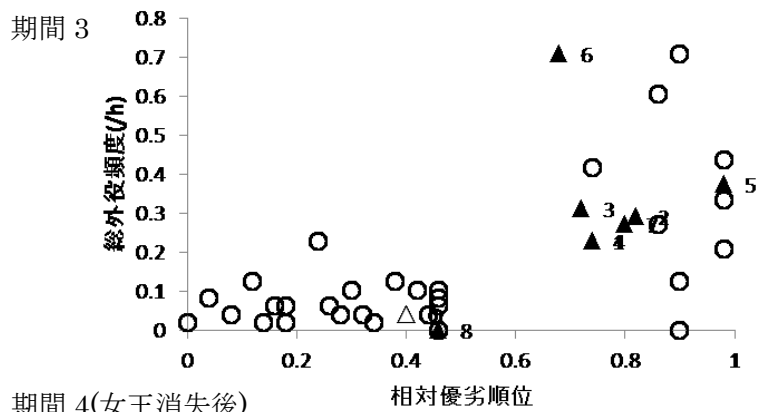
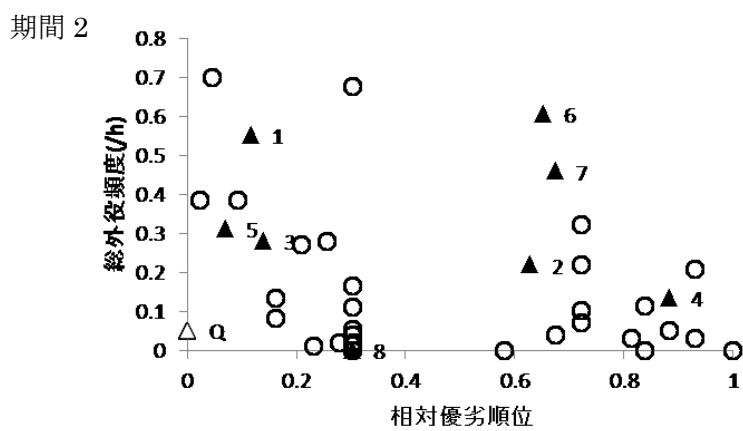
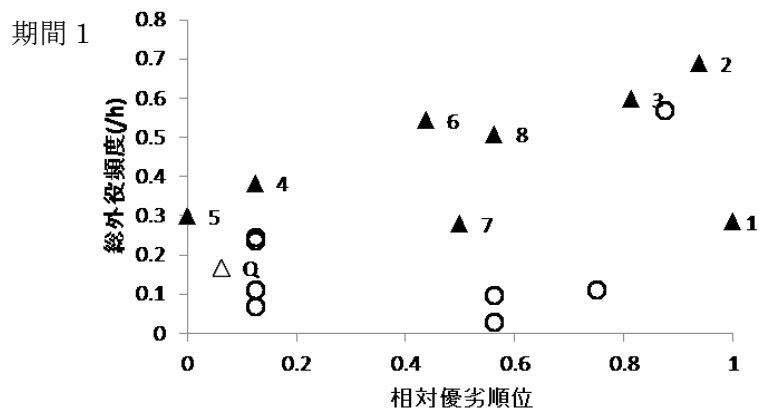


図 21 16007 優劣順位と総外役頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

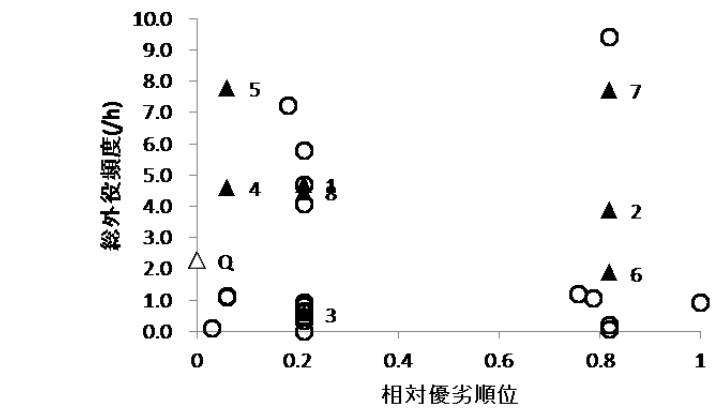
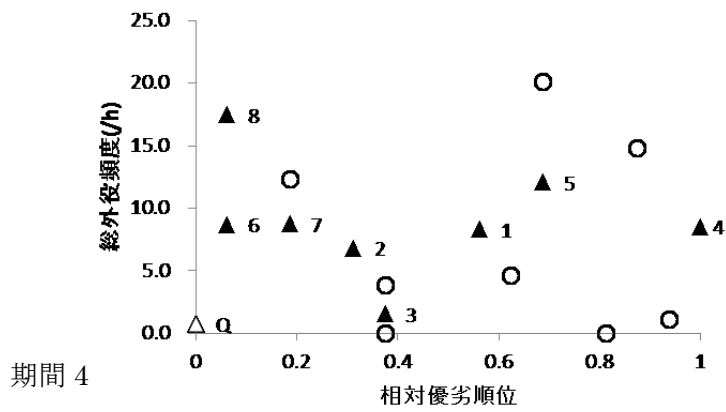
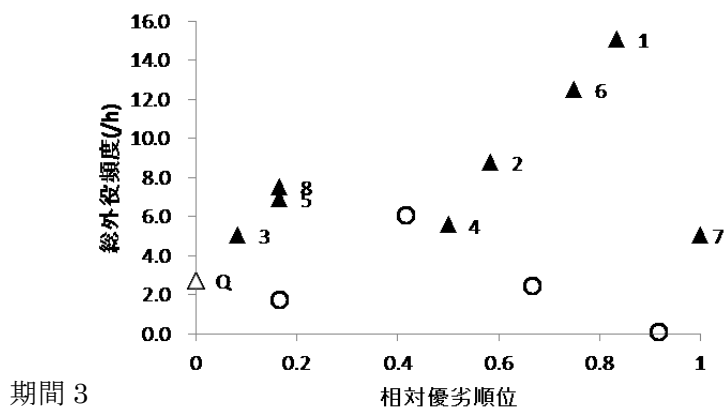
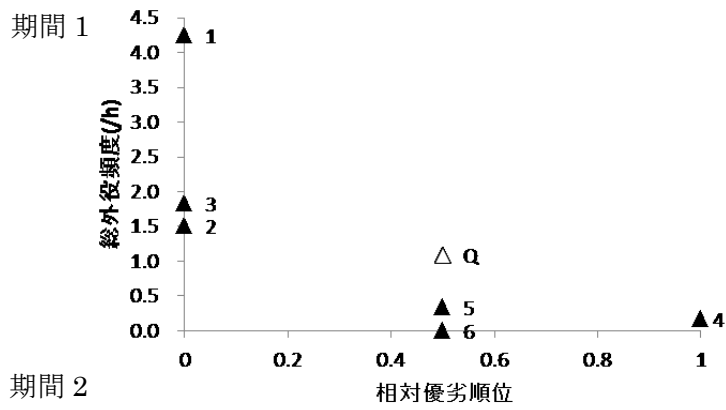


図 22 17002 優劣順位と総外役頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

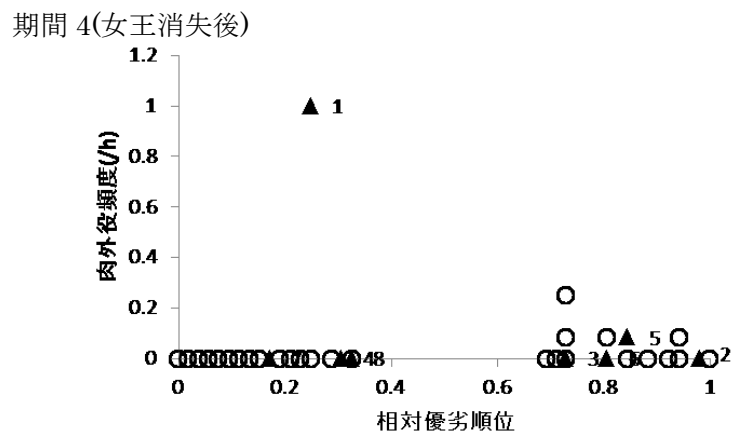
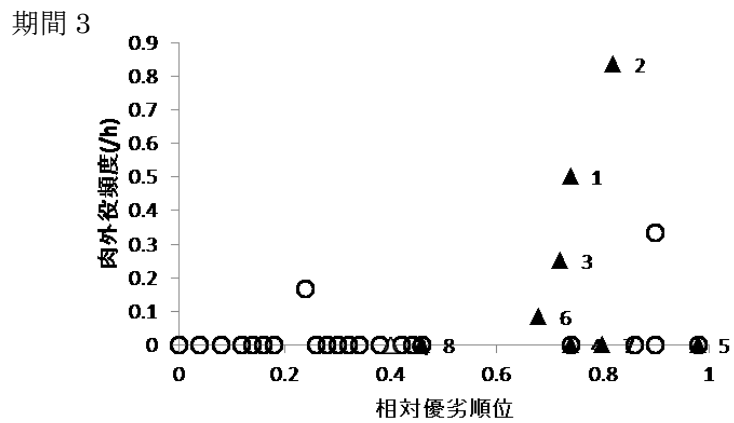
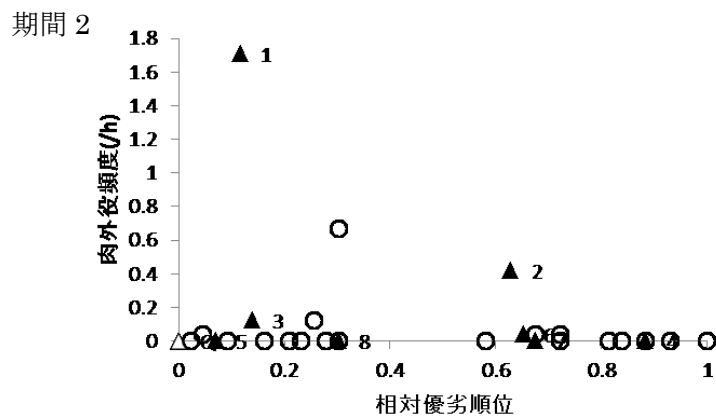
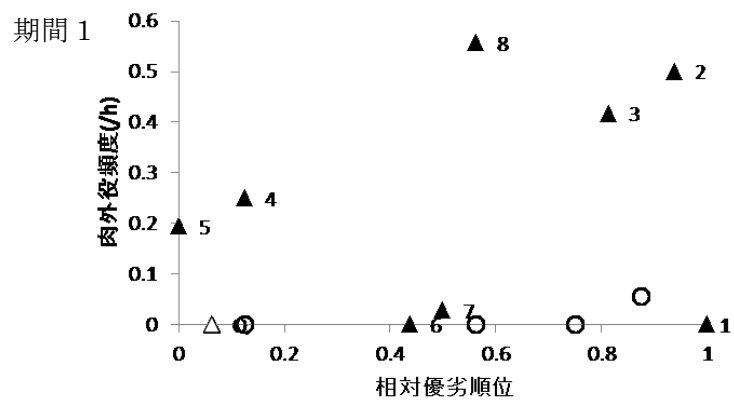


図 23 16007 優劣順位と肉外役頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

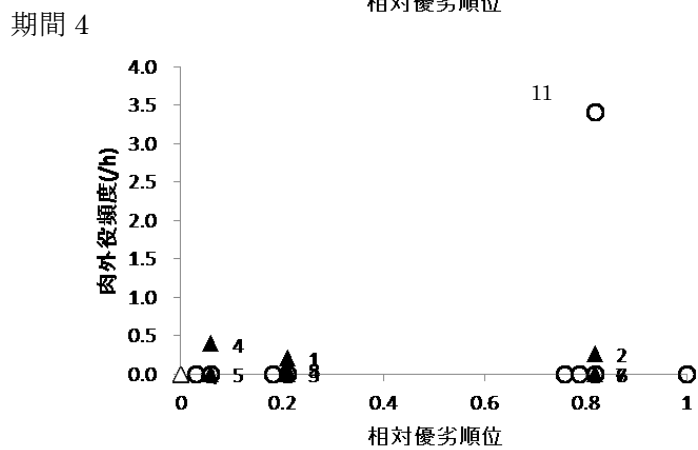
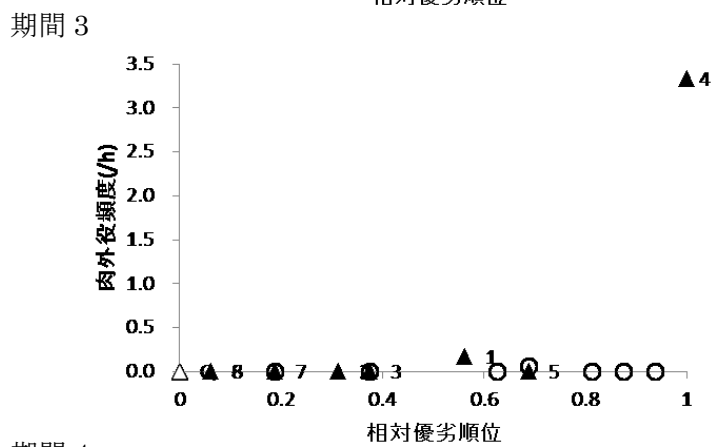
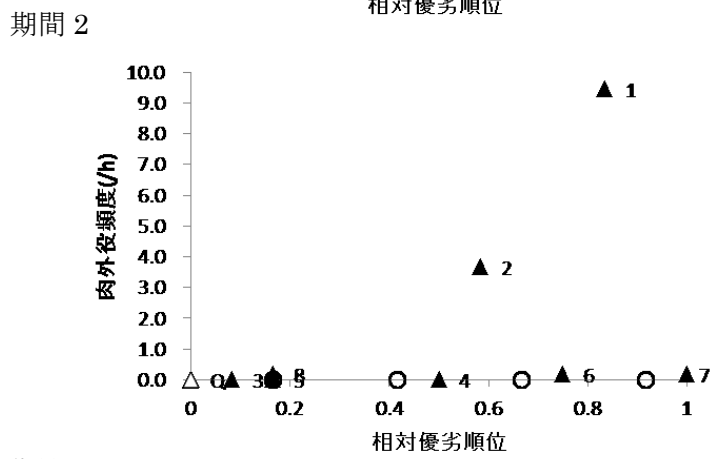
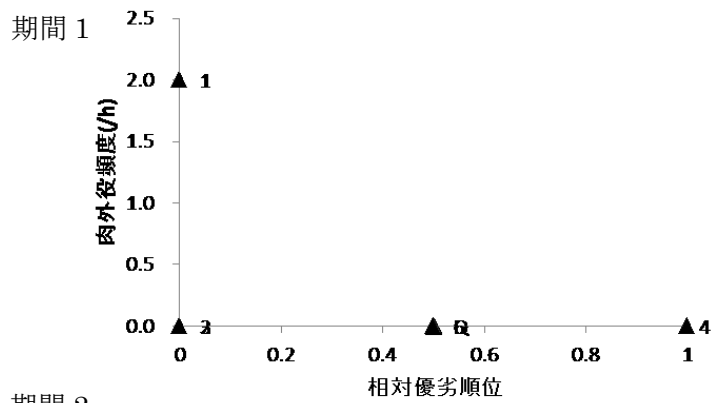


図 24 17002 優劣順位と肉外役頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

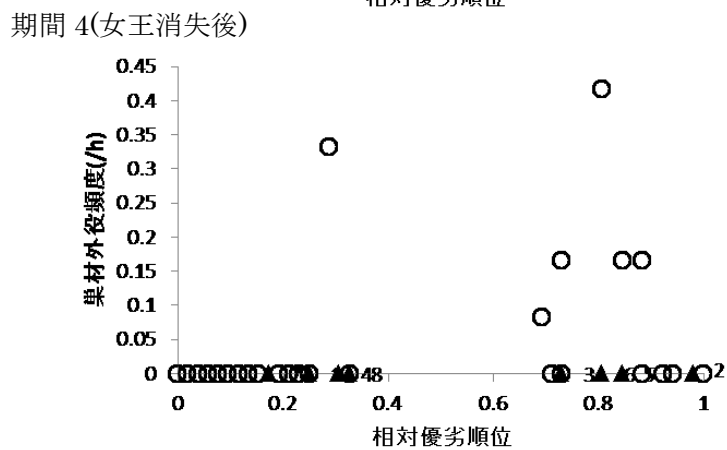
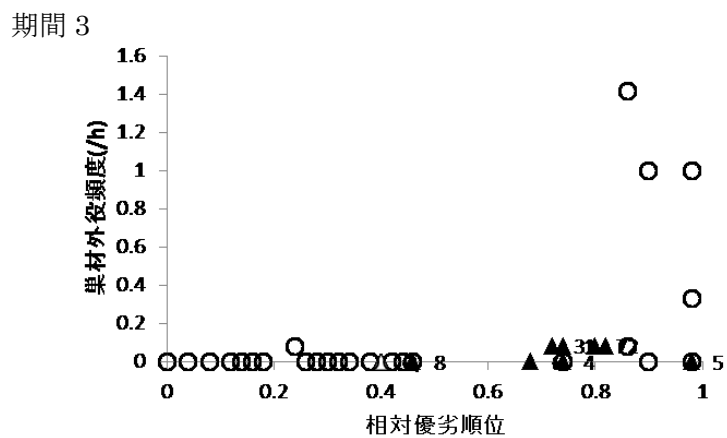
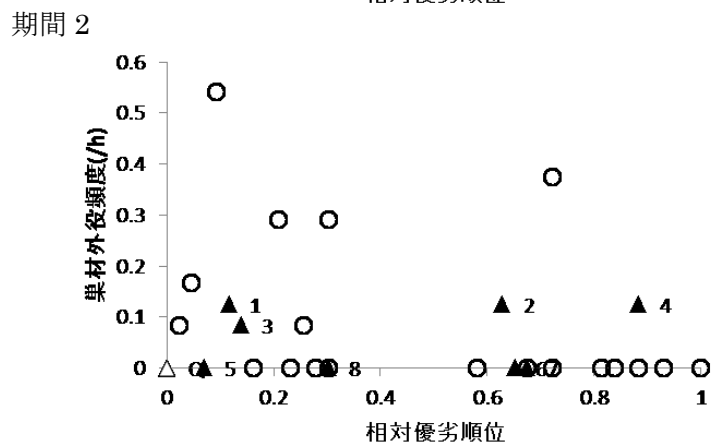
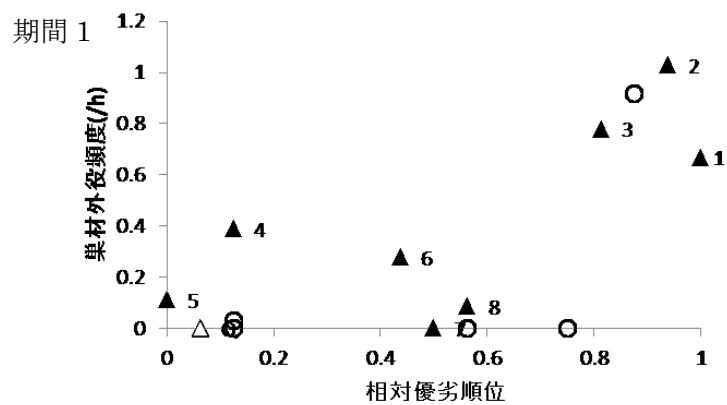


図 25 16007 優劣順位と巣材外役頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

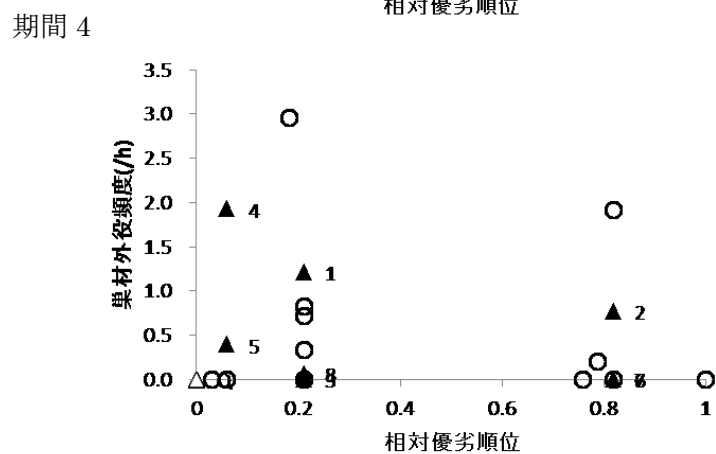
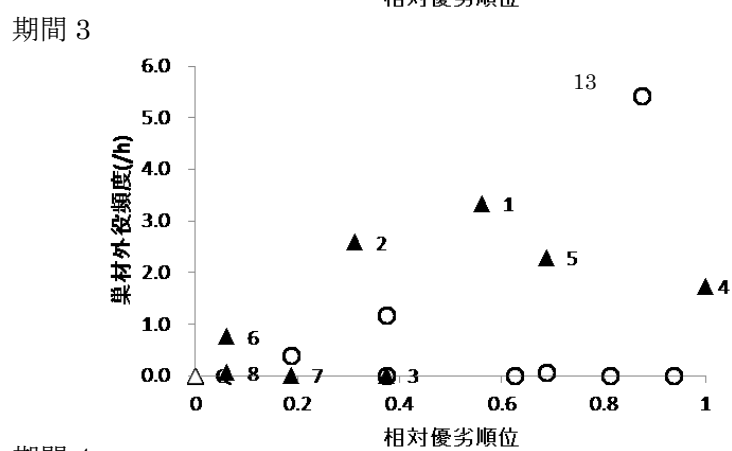
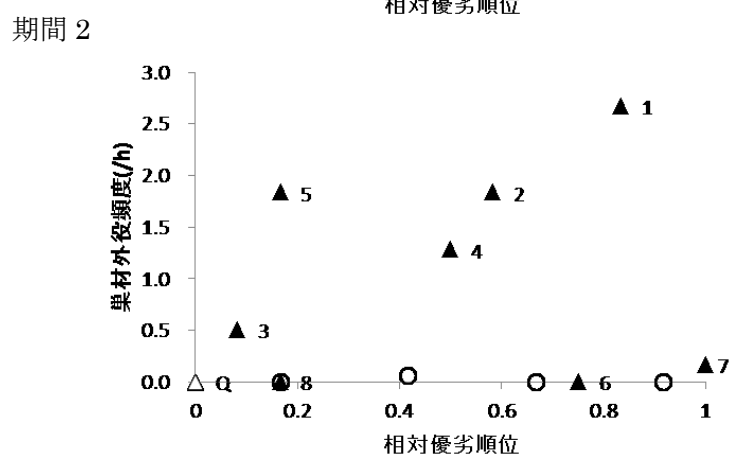
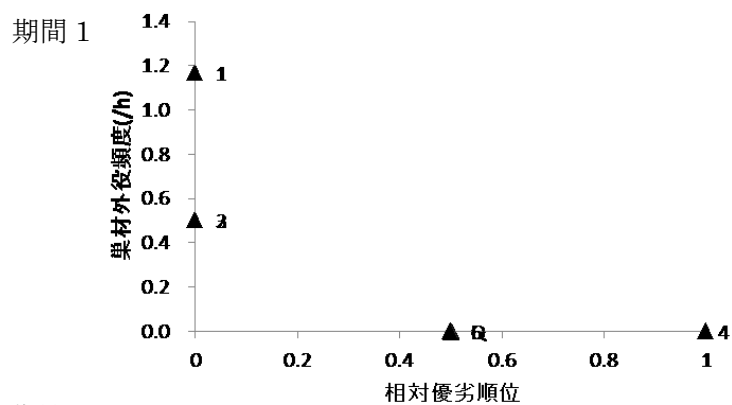


図 26 17002 優劣順位と巣材外役頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

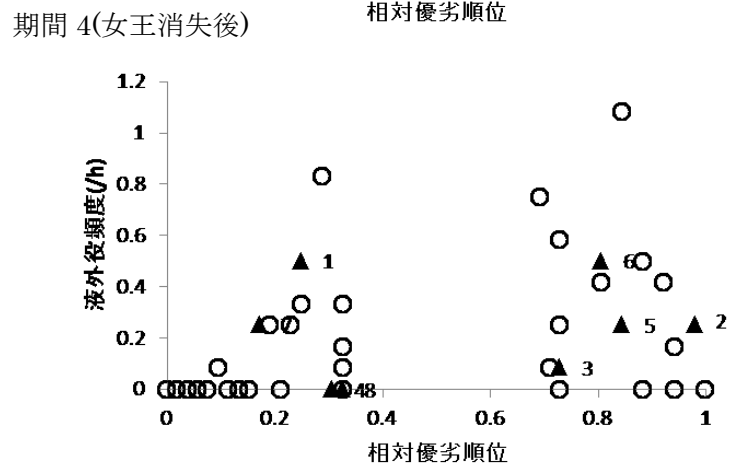
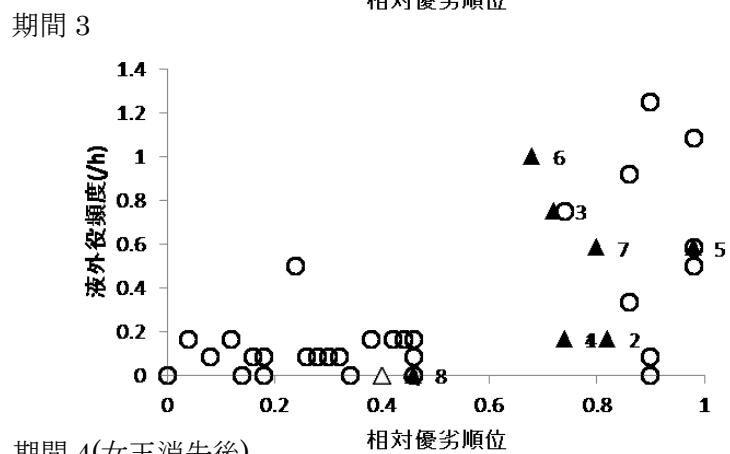
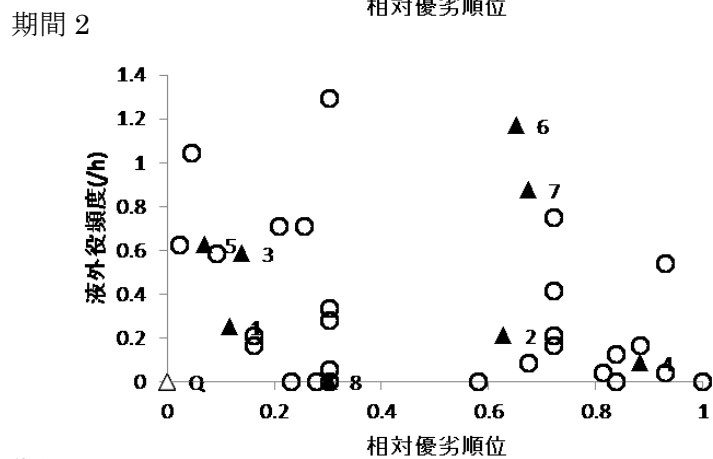
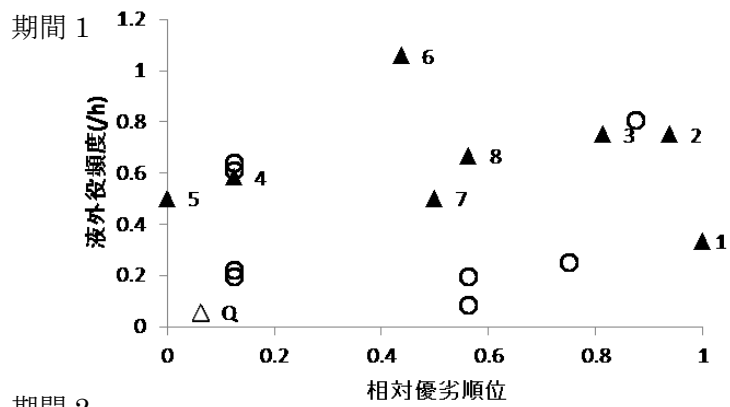


図 27 16007 優劣順位と液外役頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

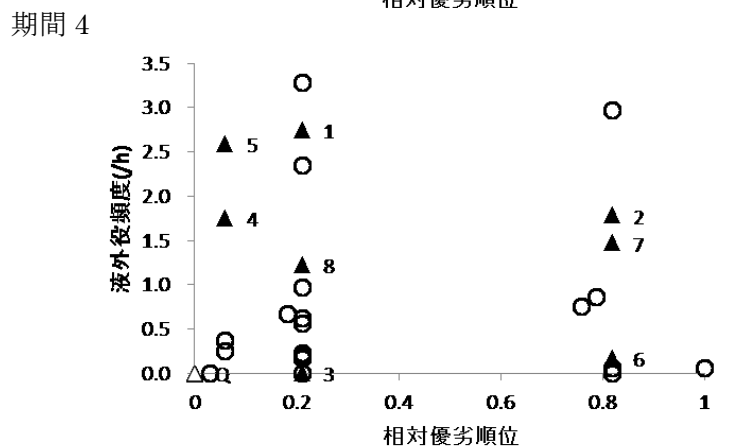
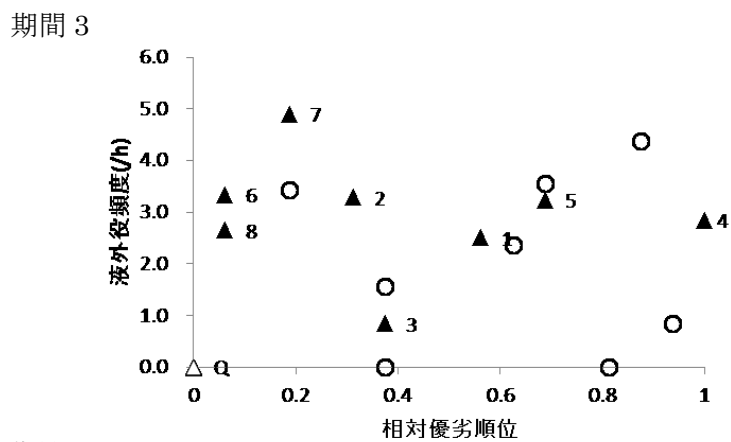
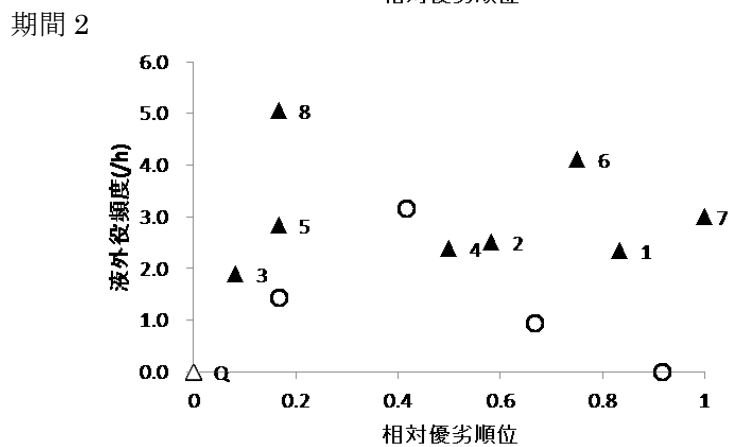
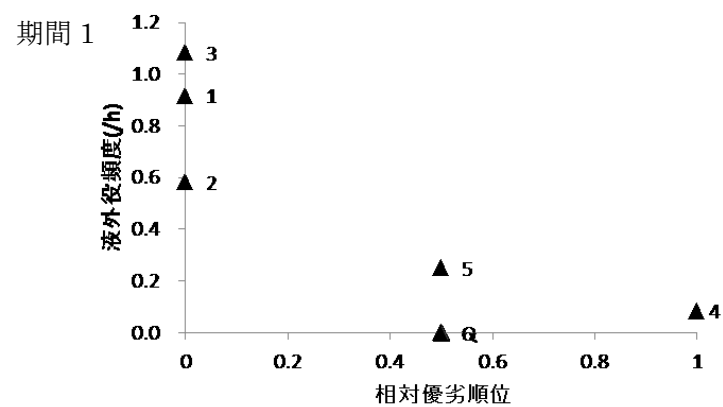


図 28 17002 優劣順位と液外役頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

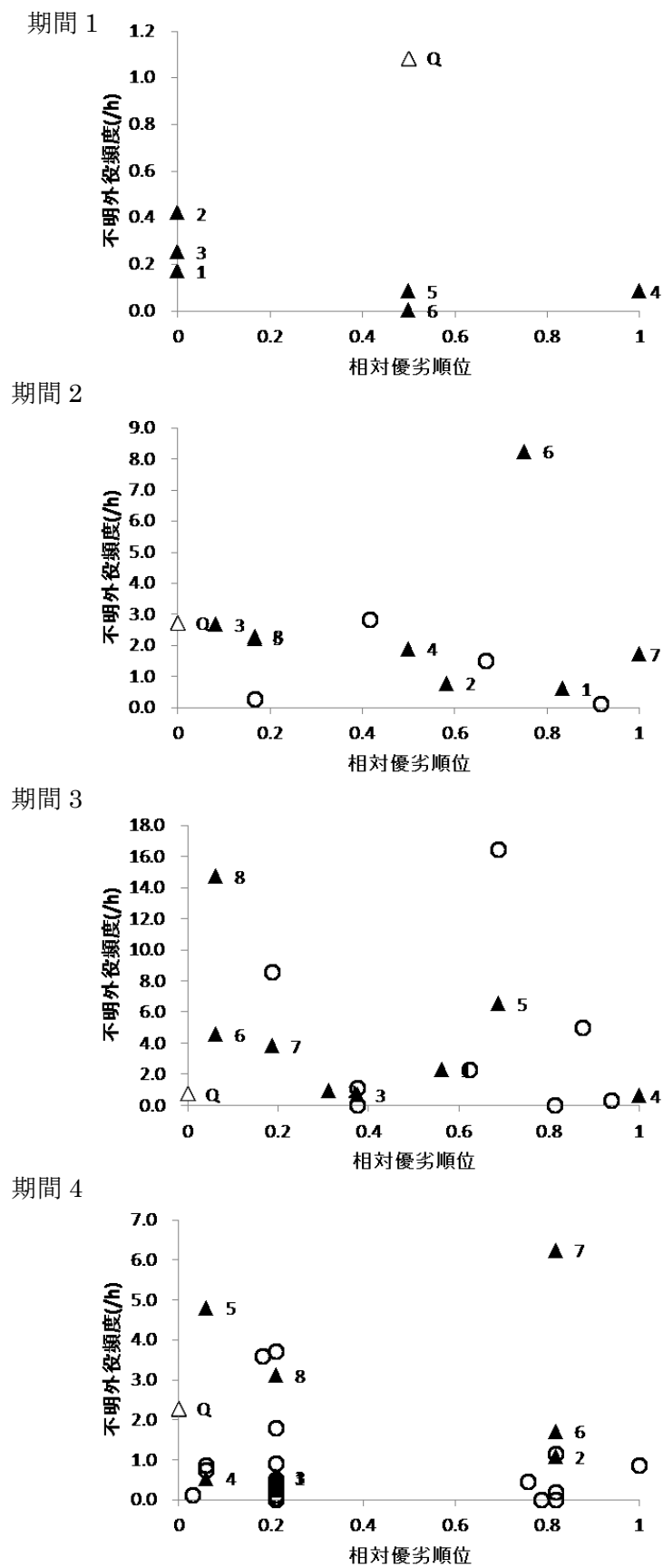


図 30 17002 優劣順位と不明外役頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

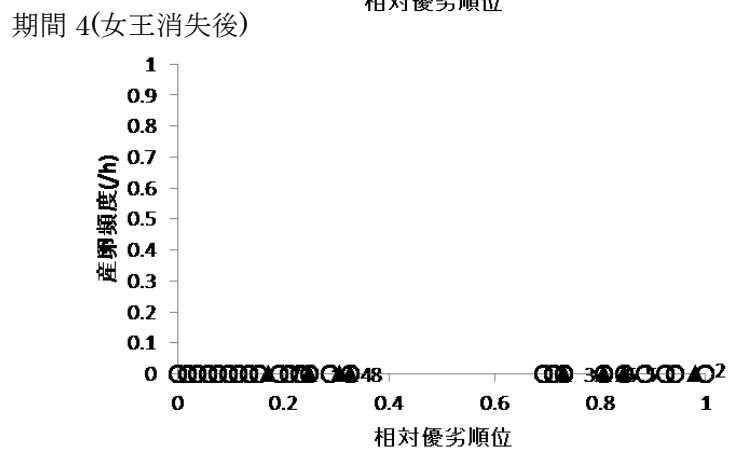
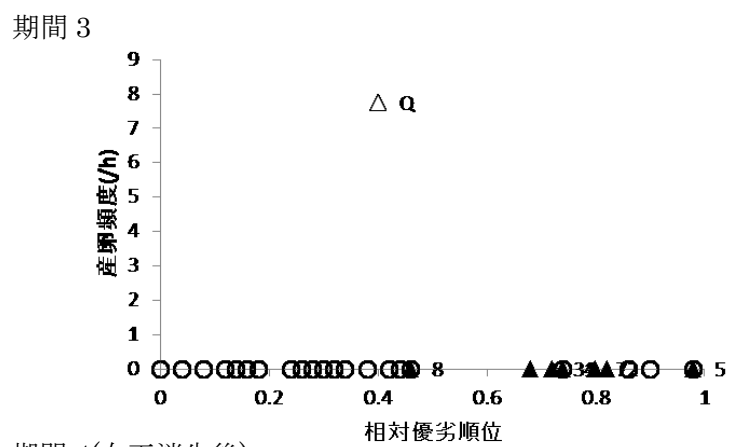
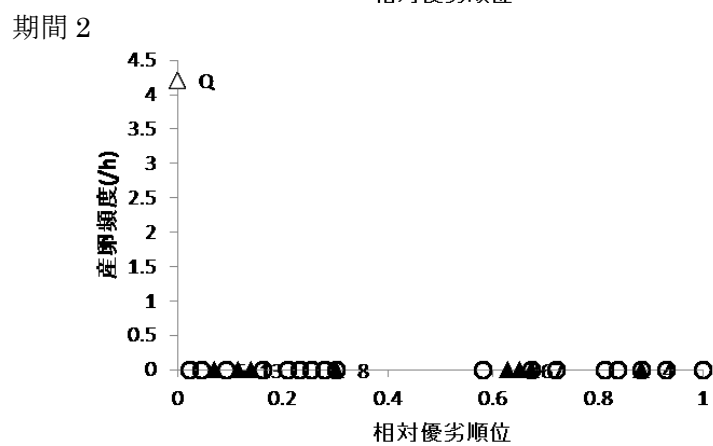
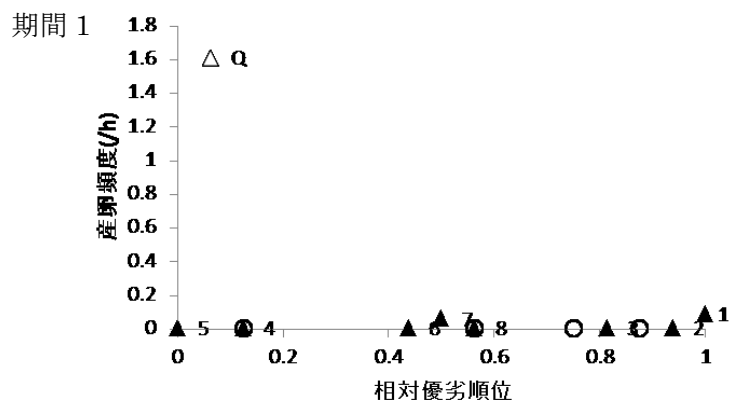


図 31 16007 優劣順位と産卵頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

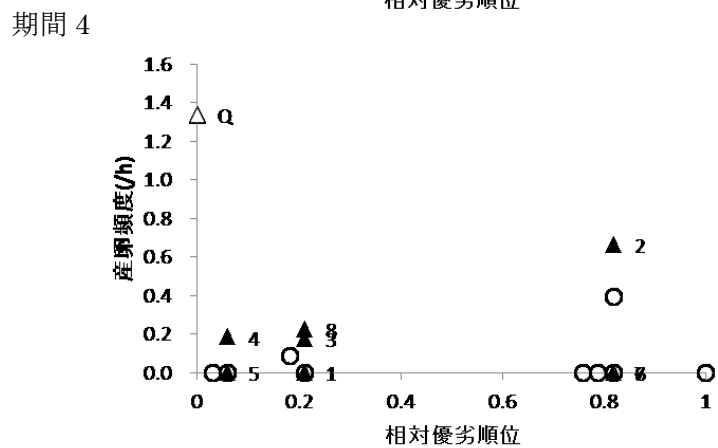
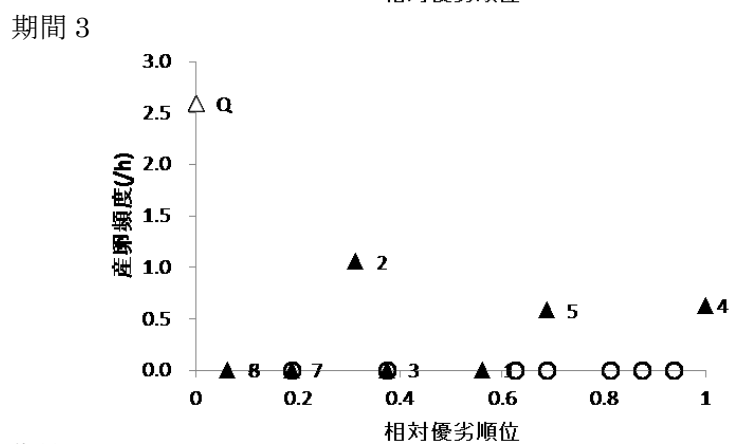
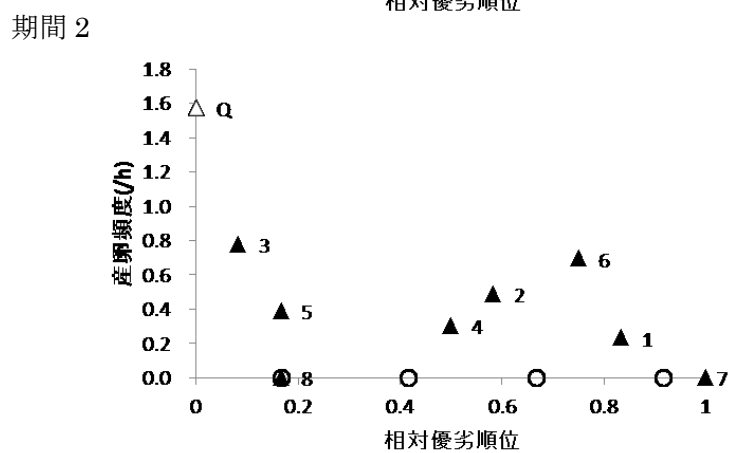
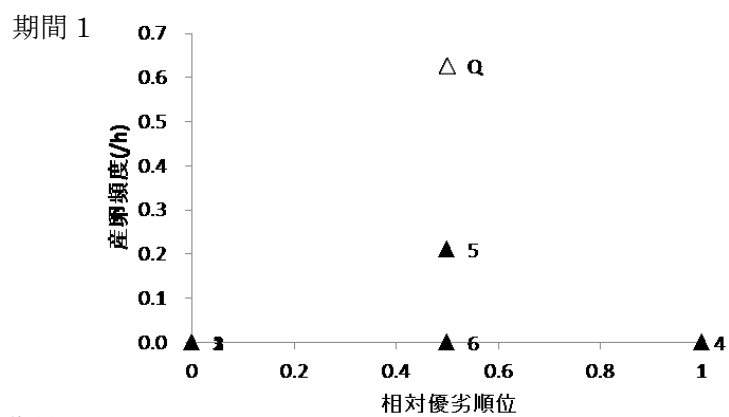


図 32 17002 優劣順位と産卵頻度の関係 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

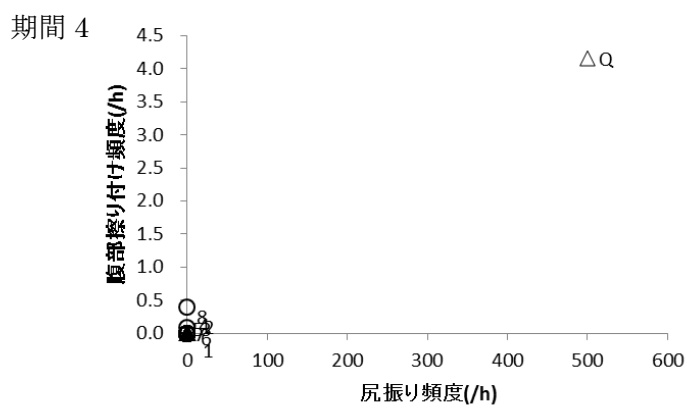
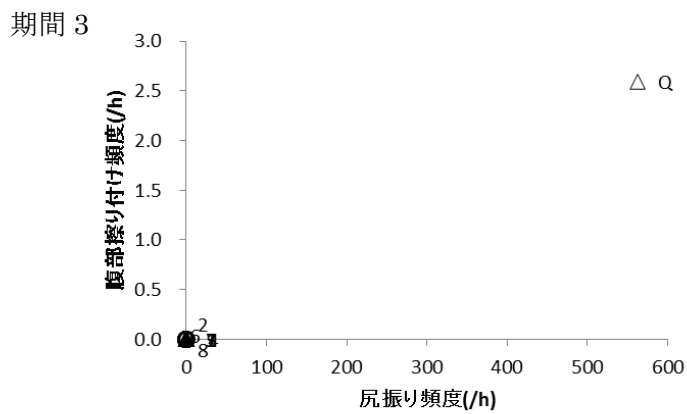
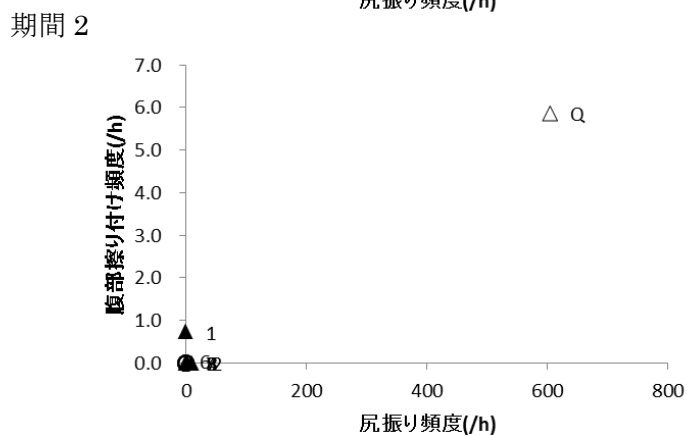
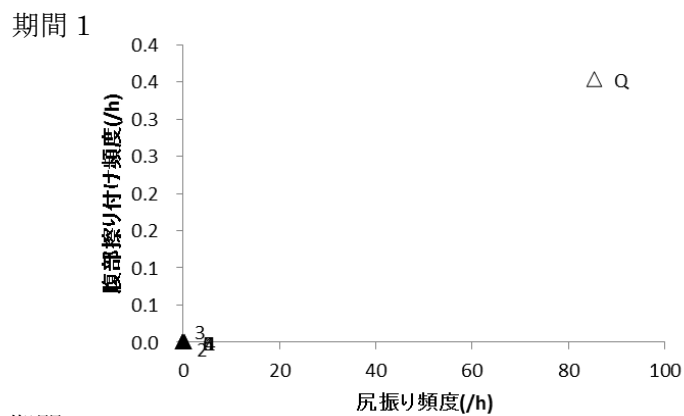


図 33 17002 尻振り頻度と腹部擦り付け頻度 白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

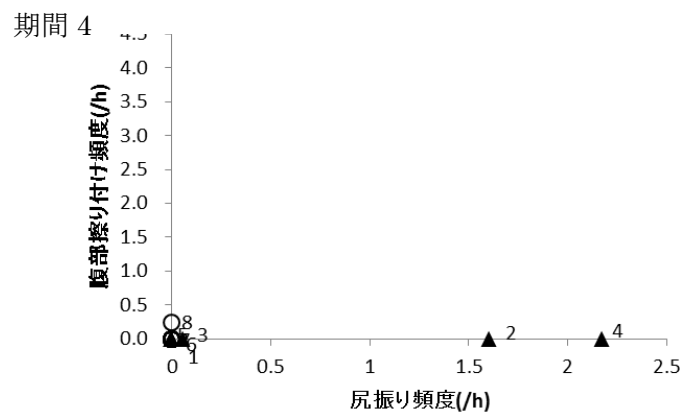
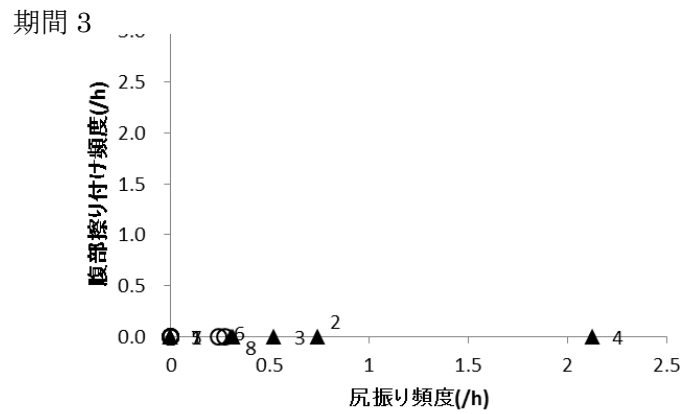
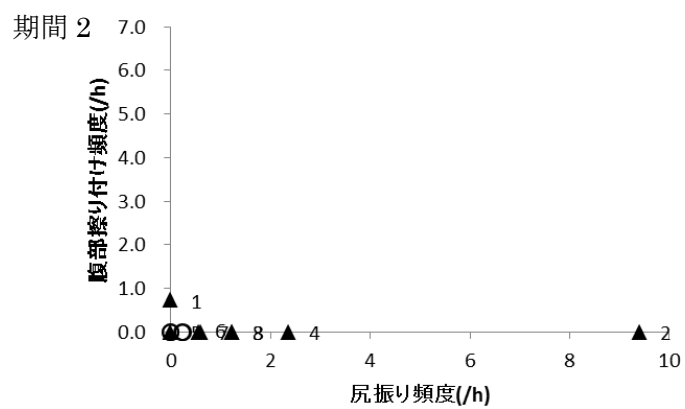
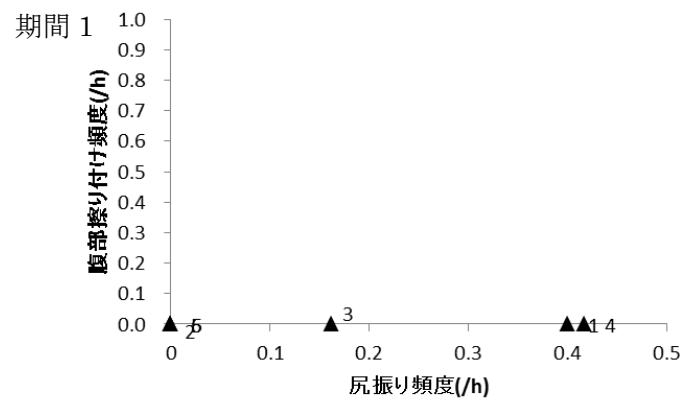


図 34 17002 創設女王を除いた尻振り頻度と腹部擦り付け頻度
白三角が創設女王、黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

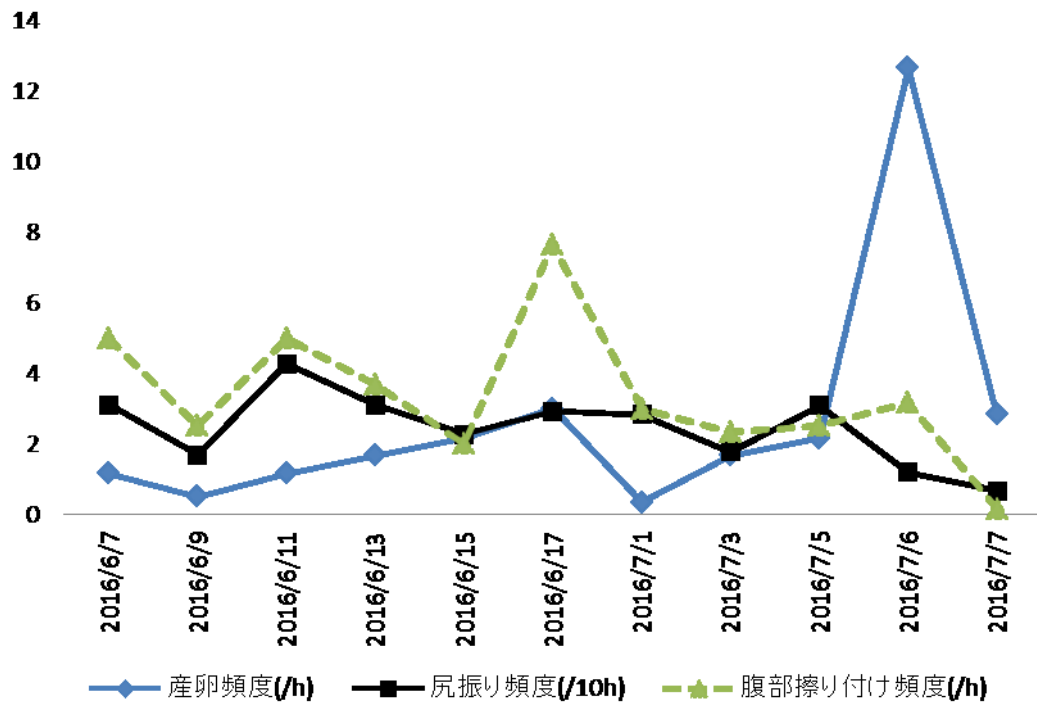


図 35 16007 創設女王の尻振り、腹部擦り付け、産卵頻度の経時変化

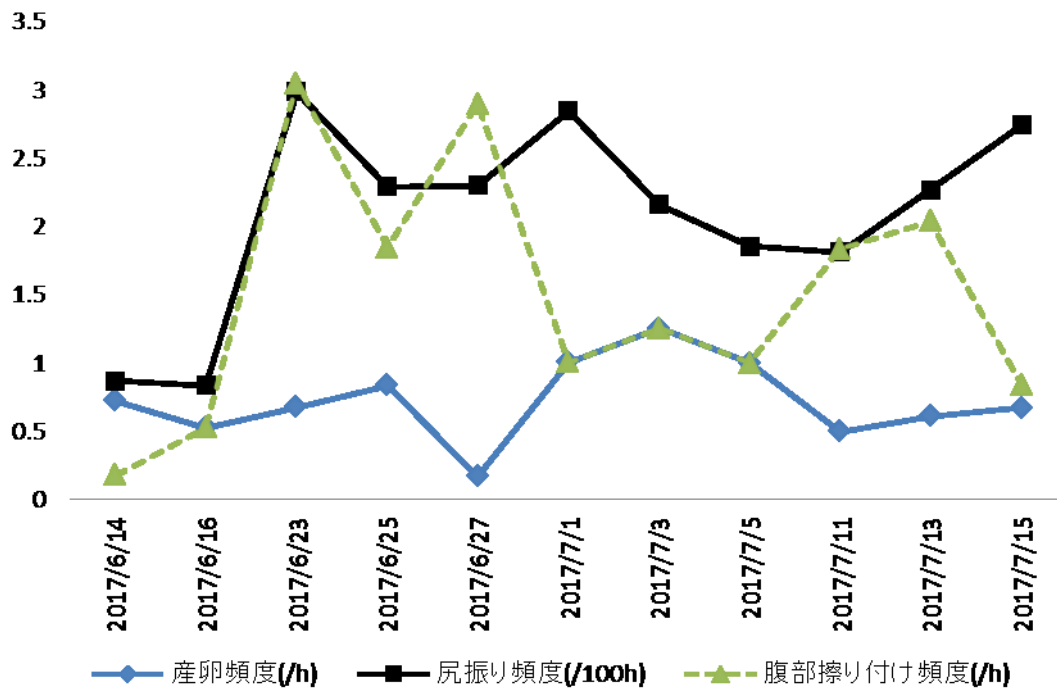


図 36 17002 創設女王の尻振り、腹部擦り付け、産卵頻度の経時変化

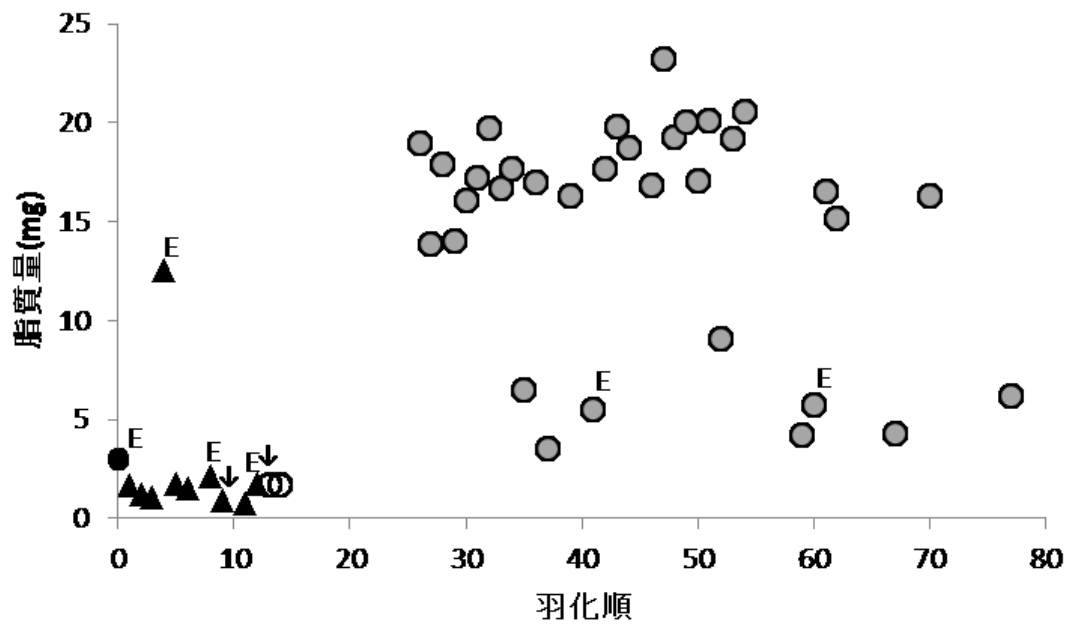


図 37 17002 羽化順と脂質量の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルード、数値右上の E は成熟卵保有者を示す。産卵を行ったのは黒三角の第 1 ブルードに限られたが、矢印の付いている個体(7,10,12)は観察期間中 1 度も産卵を行わなかった。

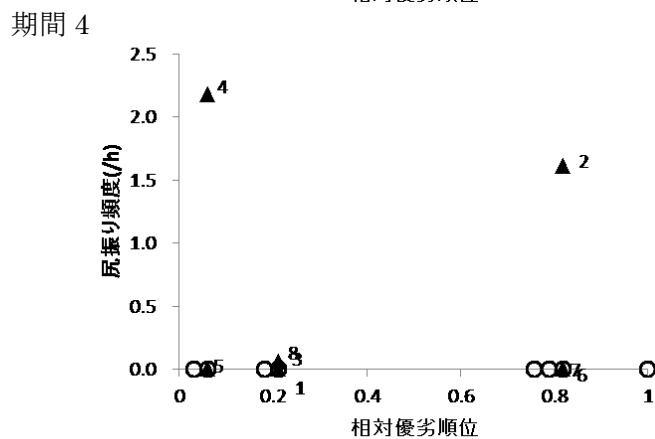
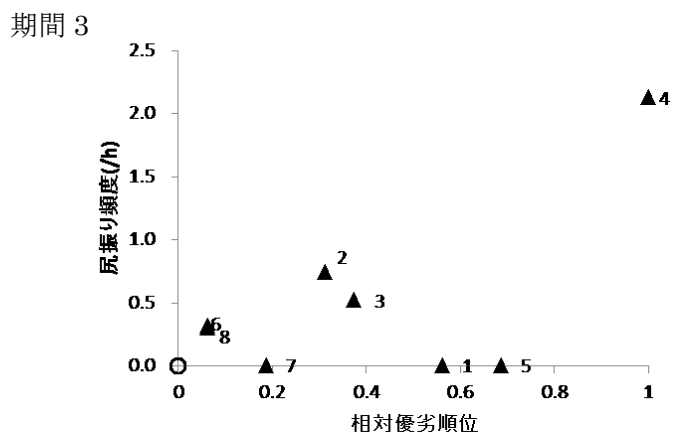
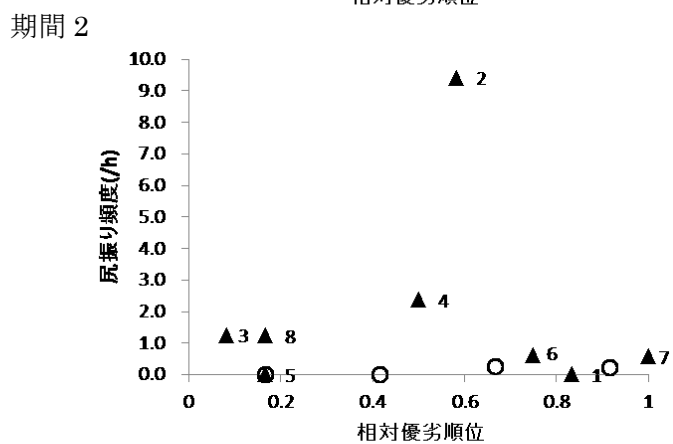
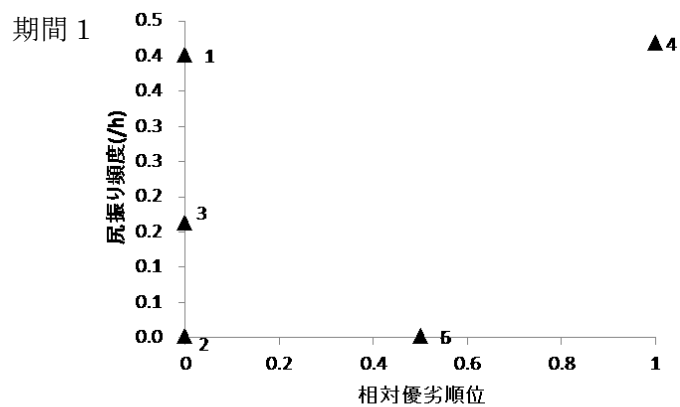


図 38 17002 女王を除いた優劣順位と尻振り頻度の関係 黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

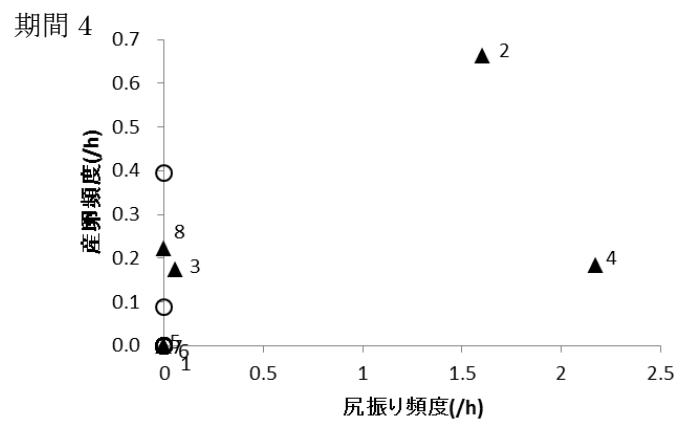
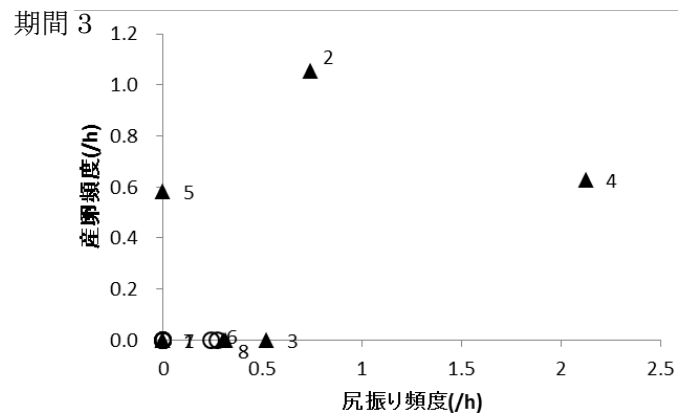
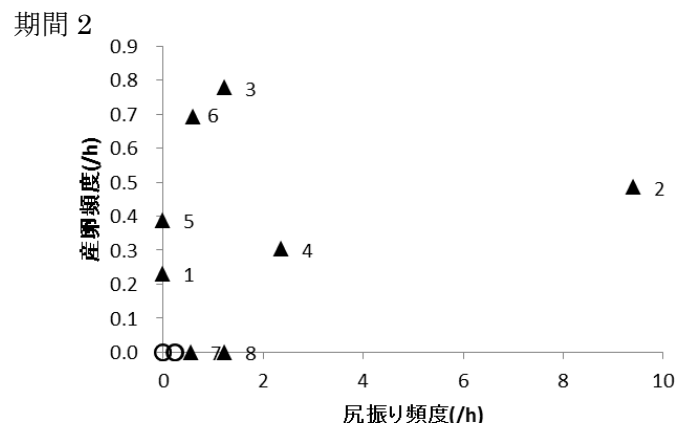
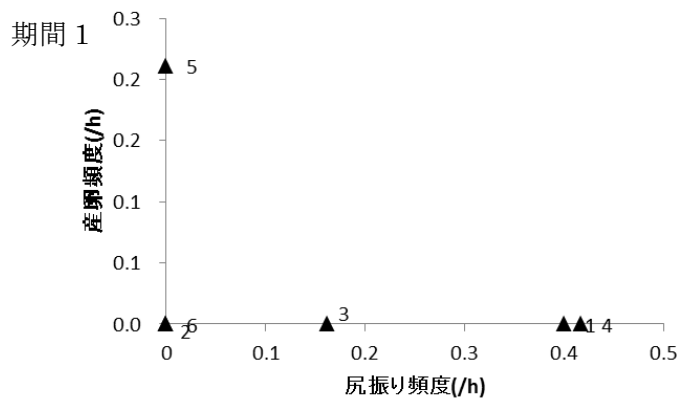


図 39 17002 女王を除いた尻振り頻度と産卵頻度 黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

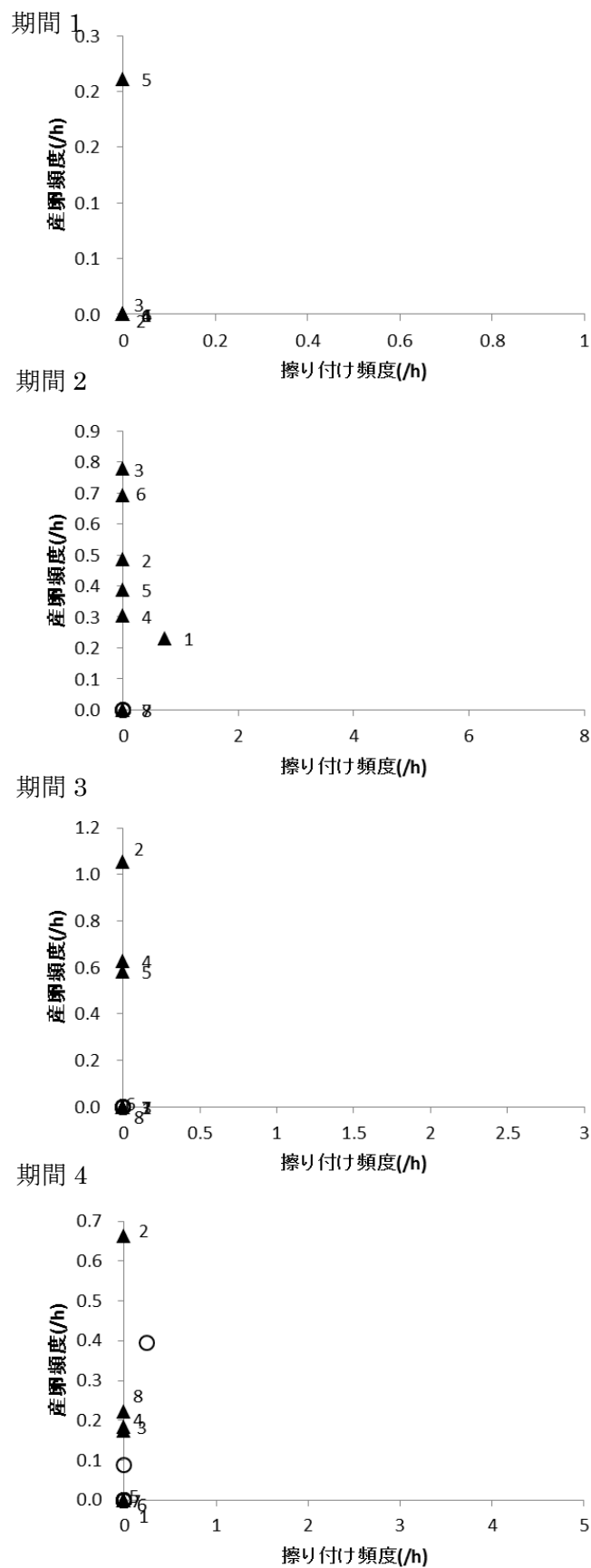


図 40 17002 女王を除いた擦り付け頻度と産卵頻度 黒三角が羽化順 8 位までの個体、白丸が羽化順 8 位以降の個体を示す。

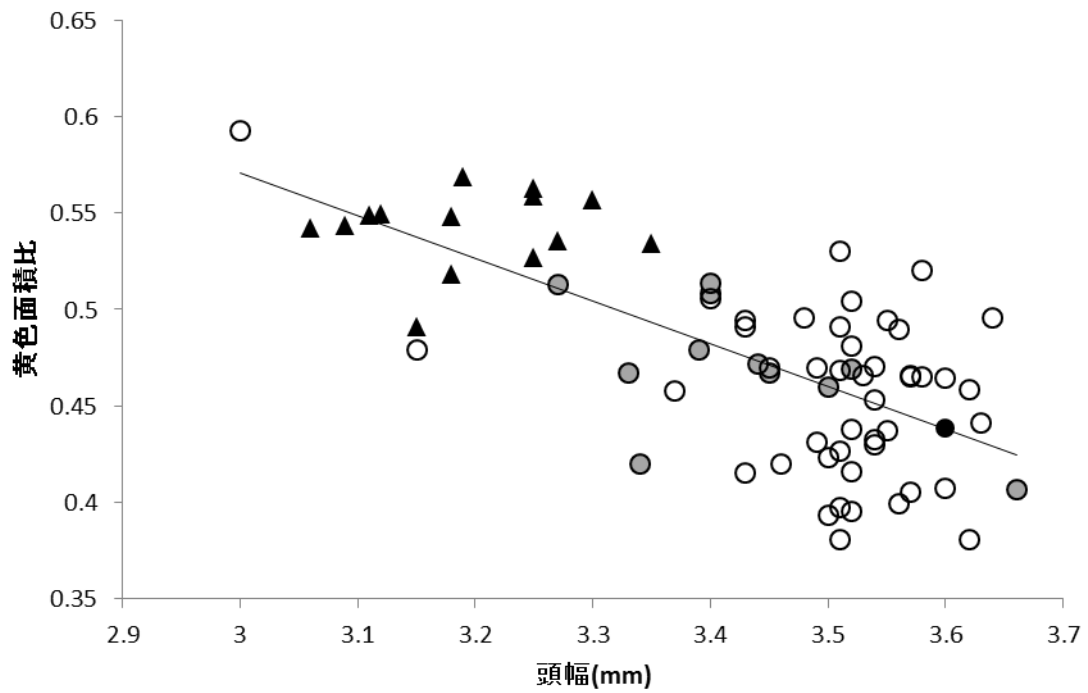


図 41 16007 頭幅と頭盾模様の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す($r=0.69$, $p<0.01$)。

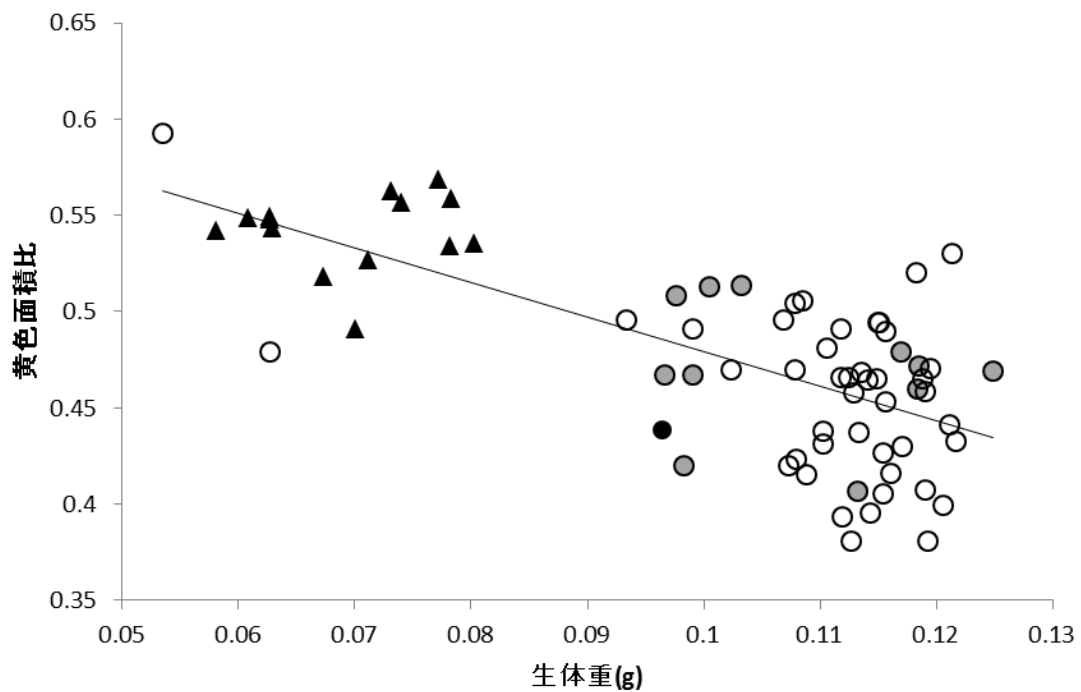


図 42 16007 生体重と頭盾模様の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す($r=0.69$, $p<0.01$)。

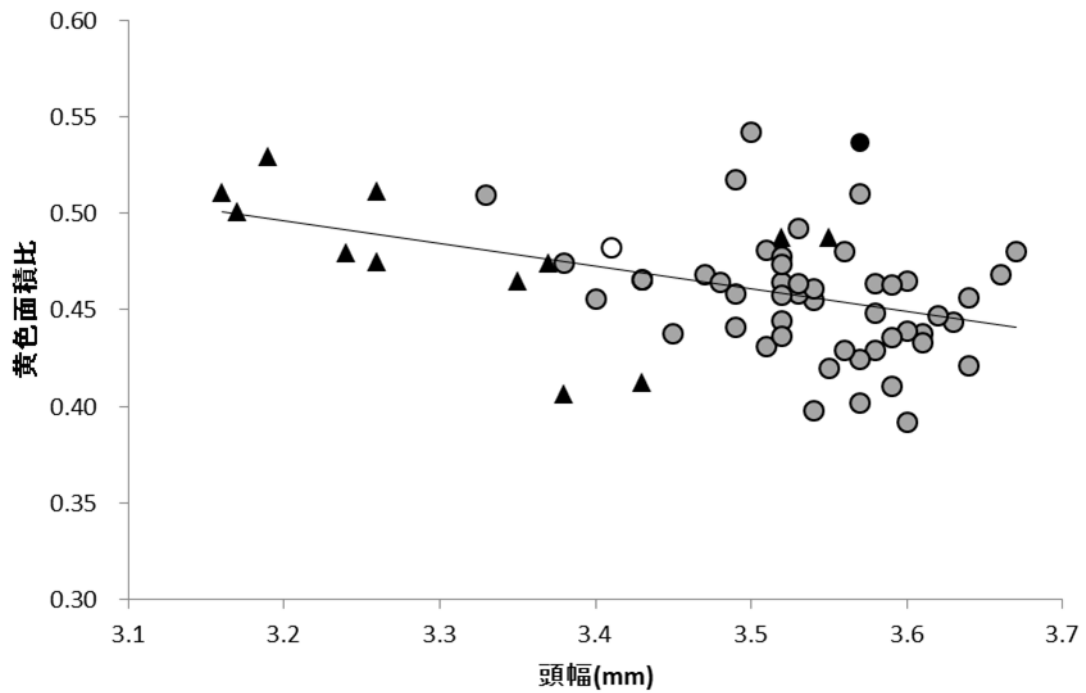


図 43 17002 頭幅と頭盾模様の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す($r=0.42$, $p<0.01$)。

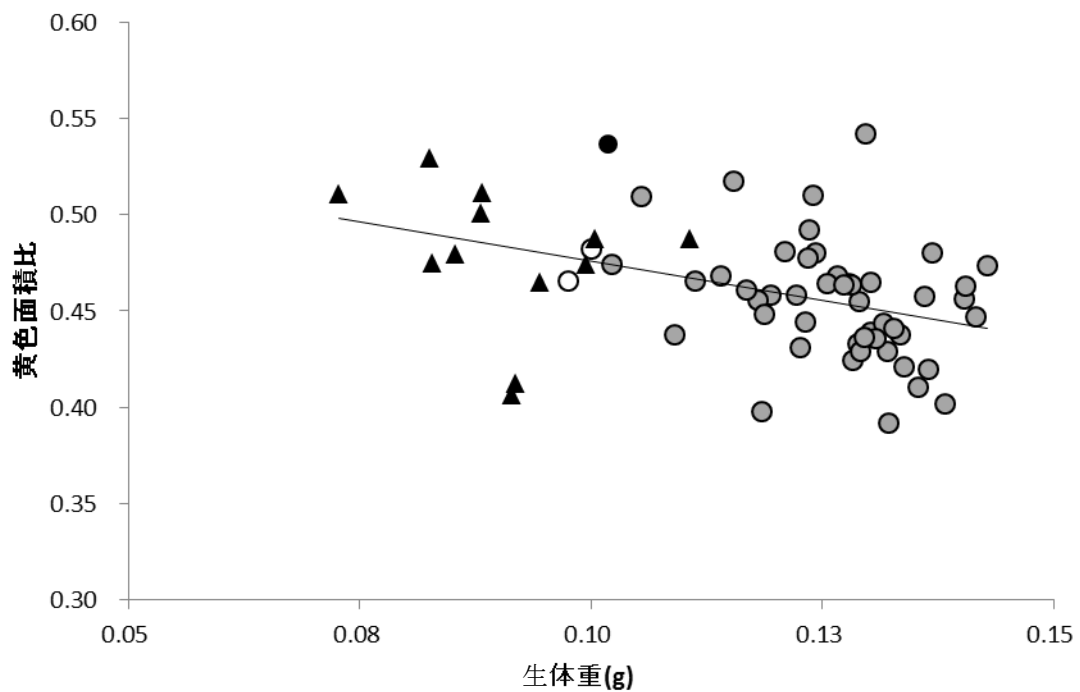


図 44 17002 生体重と頭盾模様の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す($r=0.4$, $p<0.01$)。

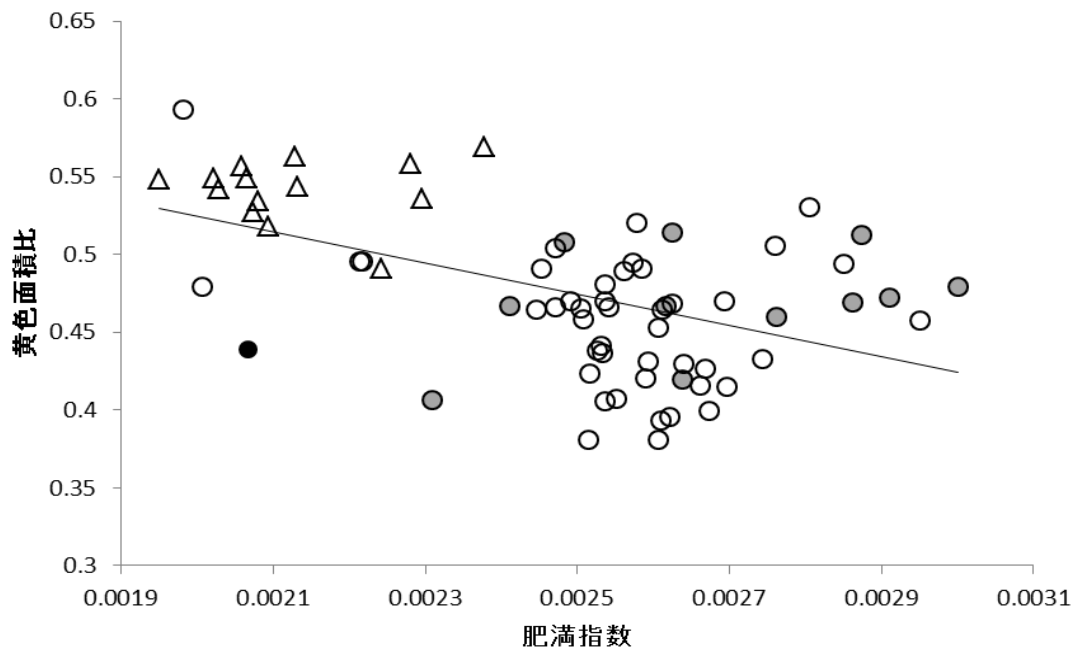


図 45 16007 肥満指数と頭盾模様の関係 黒丸は創設女王、白三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す。($r=0.48$, $p<0.01$)。

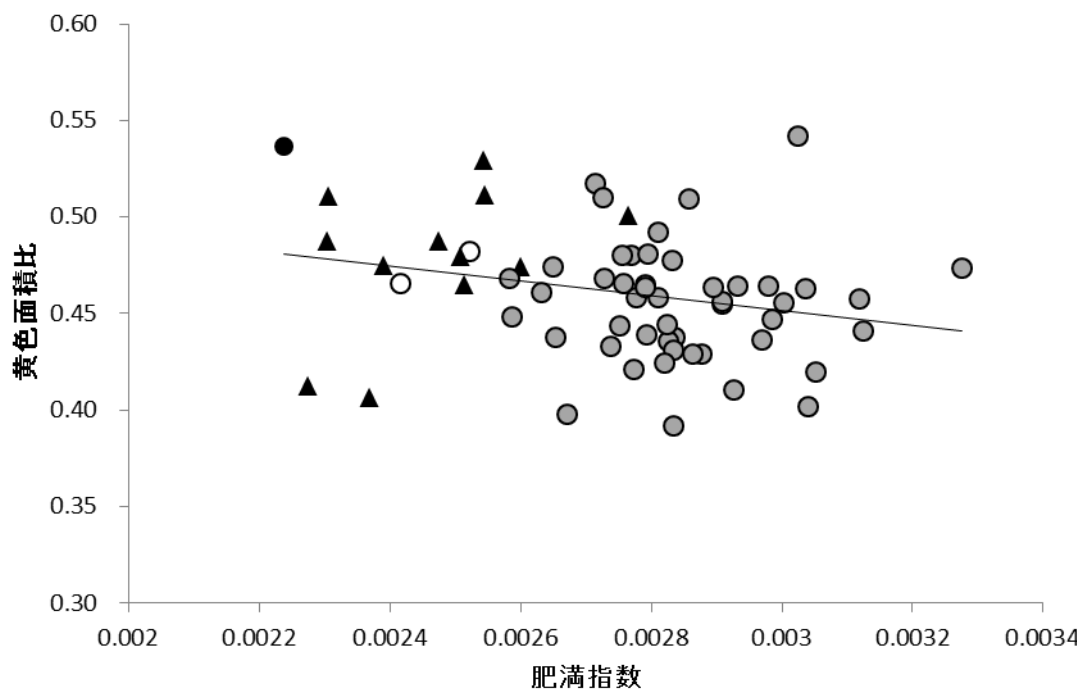


図 46 17002 肥満指数と頭盾模様の関係 黒丸は創設女王、黒三角は第 1 ブルード、白丸は第 2 ブルード、灰色丸は第 3 ブルードを示す($r=0.18$, $p=0.14$)。

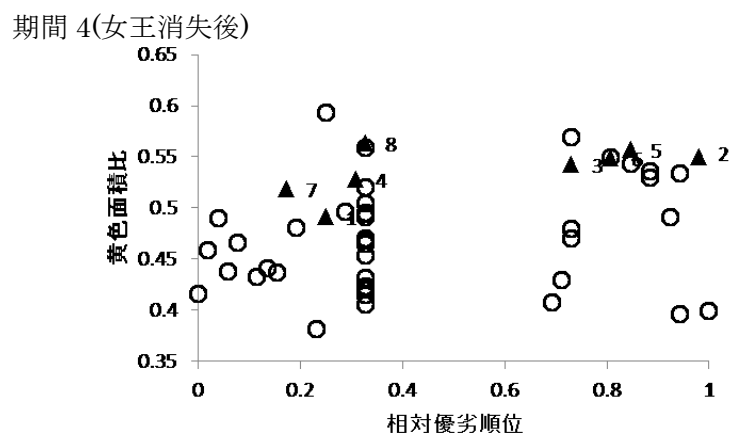
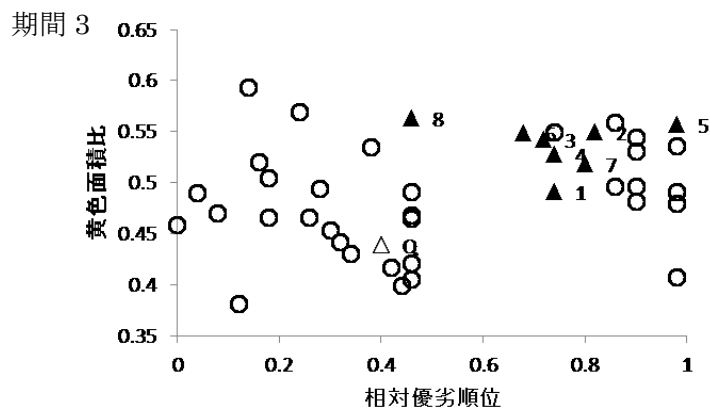
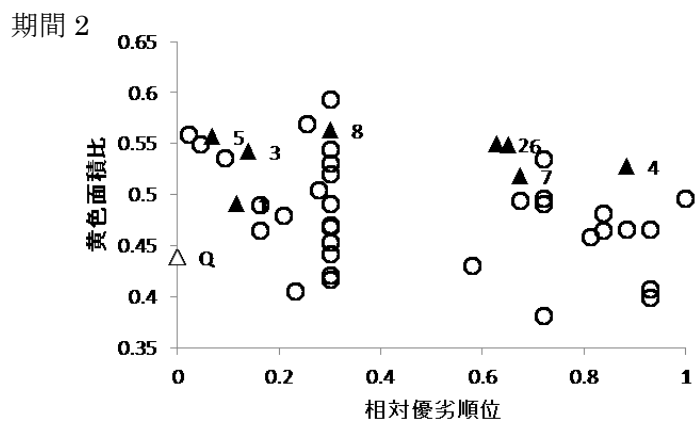
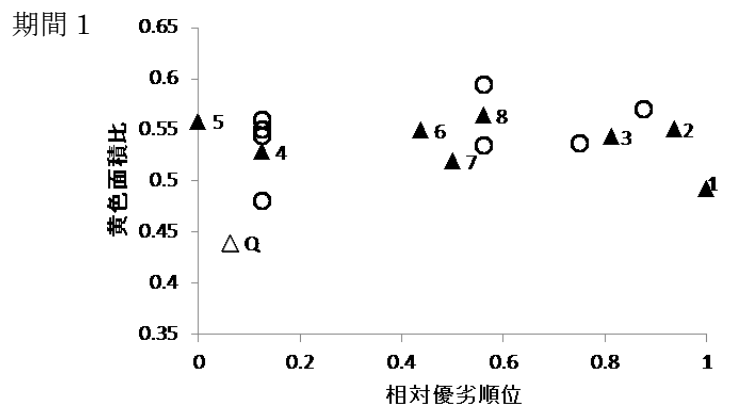


図 47 16007 優劣順位と頭盾模様の関係 白三角が創設女王、黒三角が第1ブルード、白丸が第2ブルードを示す。

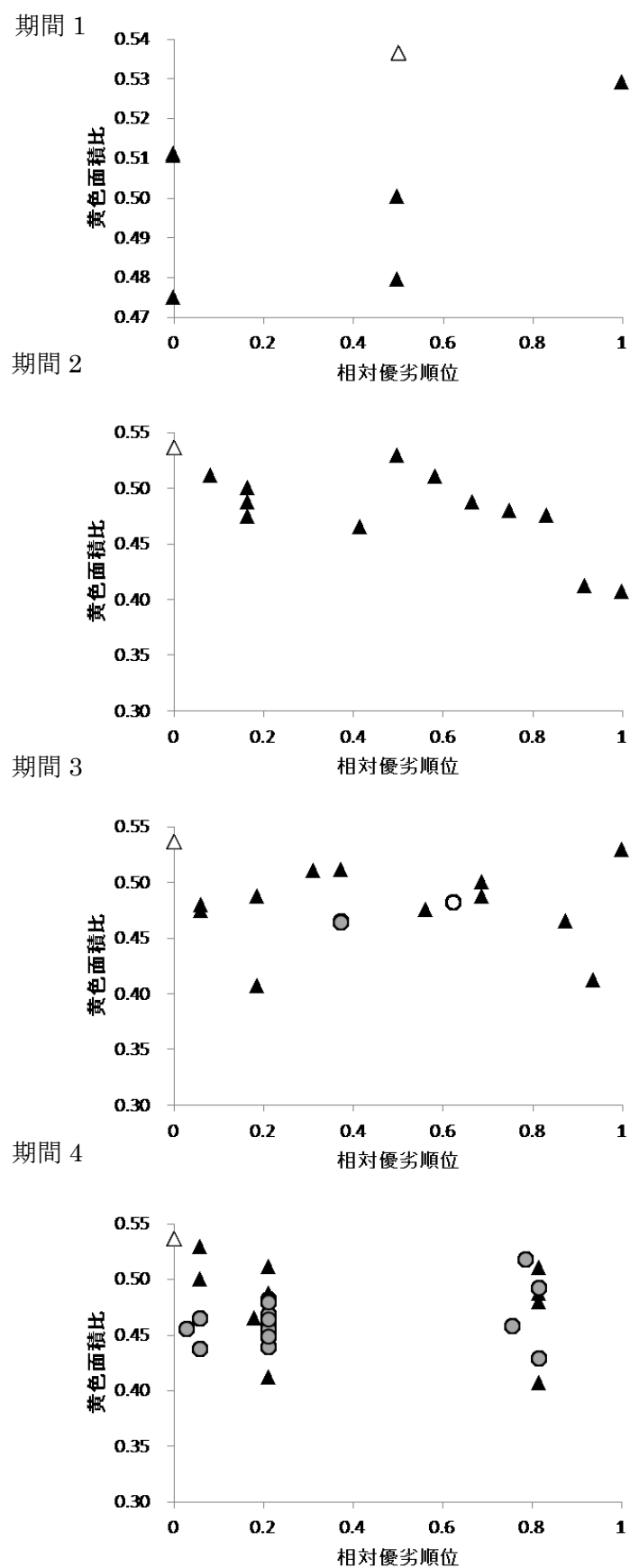


図 48 17002 優劣順位と頭盾模様の関係 白三角が創設女王、黒三角が第1ブルード、白丸が第2ブルード、灰色丸が第3ブルードを示す。

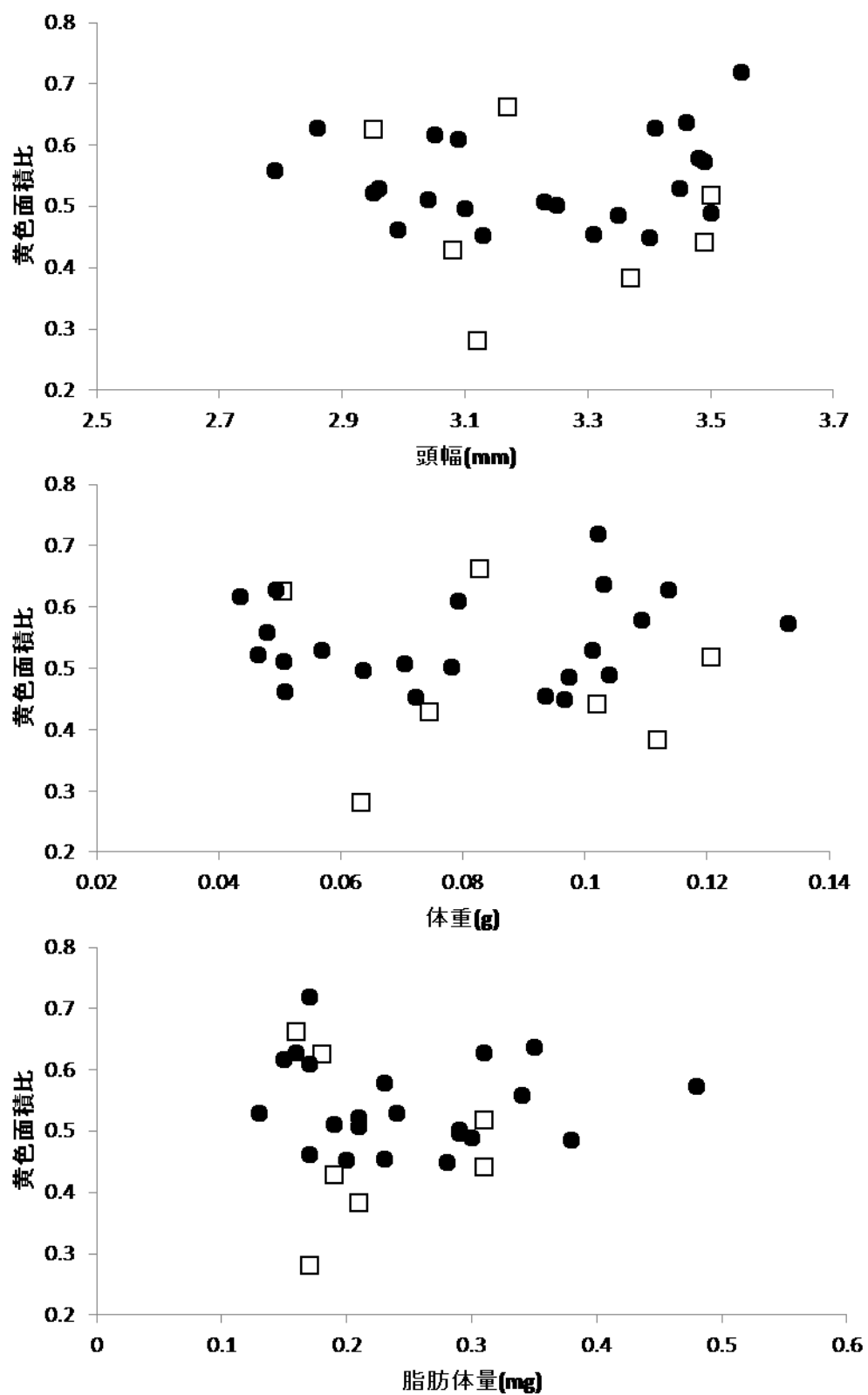


図 49 蛹期に異なる温度で飼育した個体の頭盾模様の面積比と頭幅、生体重、脂質量の関係 白四角が 18℃実験区、黒丸が 25℃コントロール区を示す。

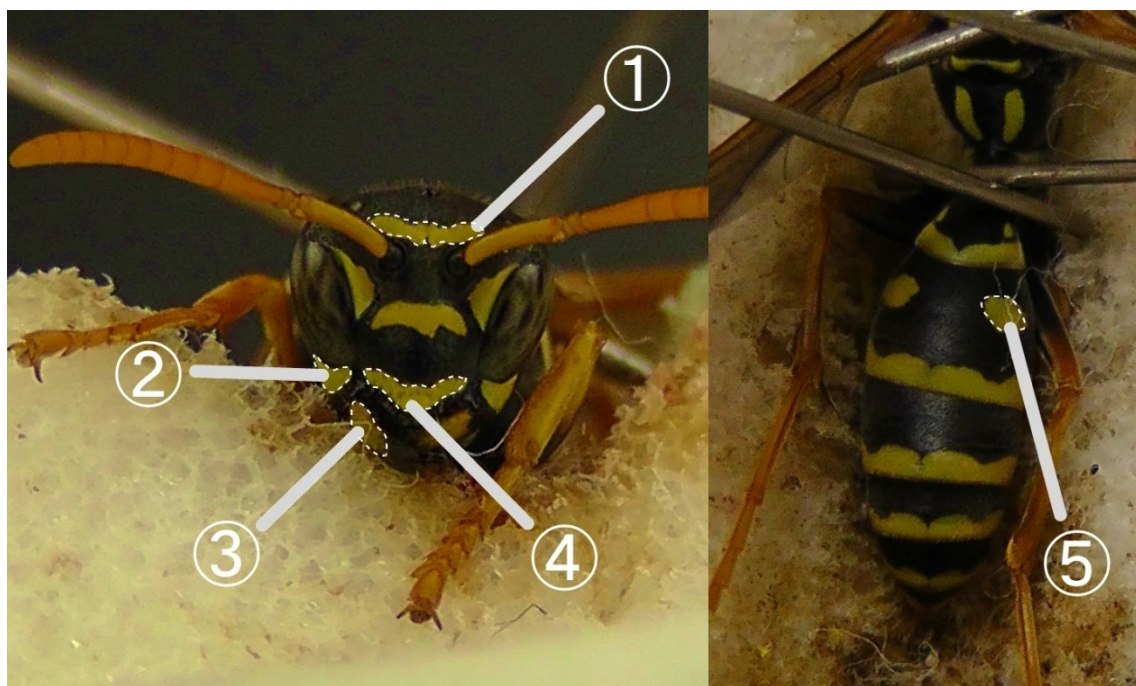


図 50 低温処理によって消失した模様部位