

ホソアシナガバチの飼育条件下の多雌巣における雌バチの行動*

笹井 隆 邦**・松 浦 誠

Behaviour of Foundresses in Polygynous Colonies of *Parapolybia indica* SAUSSURE (Hymenoptera, Vespidae) under Controlled Conditions

Takakuni SASAI and Makoto MATSUURA

ホソアシナガバチ *Parapolybia indica* SAUSSURE は低山地の山林内のみを生息地とし、近縁のアシナガバチ属 *Polistes* の多くの種にみられるような人家営巣性は殆どみられない。本種の生態に関しては SEKIJIMA et al.¹⁰, 杉浦ら¹⁰⁾によって、野外の自然巣の観察にもとづく生活史、営巣習性、巣の発達、コロニー内の分業などが報告され、アシナガバチ亜科の中でも特異な習性をもつことが明らかにされている。しかし、近年は生息環境である里山の自然は宅地化の進行や開発などによって急速に失われつつあるため、生息現場において安定した観察を継続することはしだいに困難になりつつある。

筆者らは、本種が森林生態系における高次捕食者としての機能をもつ点に注目し、野外における調査を進めるとともに、人為的条件における営巣の可能性についても模索してきた。その結果、本種の越冬直後の創設巣を野外より採集し、野外の大型網室内で飼育して、巣の創設から新女王の産出、さらには同場所内で越冬させて翌春に再び営巣させることに成功した。さらに、そうした閉鎖環境下の条件ではあるが、野外では単雌創設を行う本種が、ごく普通に多雌創設を行うことを発見した。本稿ではそれらの多雌巣における個体間の行動等について報告する。

方 法

1. 飼育条件

本研究は1982年5月7日～1983年7月31日の間、三重

昭和60年10月15日 受理

* 日本産アシナガバチ(亜科ハチ類)の生態学的研究, Ⅱ

** 現在滋賀高等学校 (広島県)

県津市上浜町の三重大学農学部構内で、ガラス室に隣接した野外網室(4×19.5 m², 2.6×3.0×3.0 m)で行った調査にもとづいている(図1)。この網室は北に面した壁はガラス板で、他面は天井も含めてサランネット網の上に透光のためゴース布が張られている。また、西面のガラス面と天井面には夏季は一面にヤブカラシを繁茂させ、

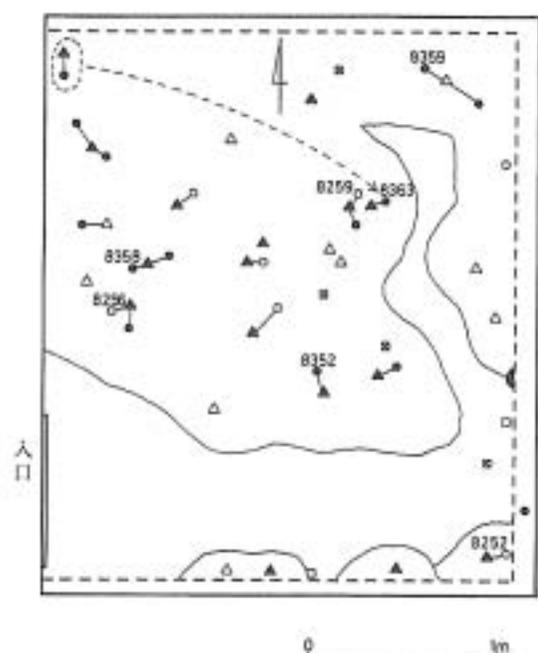


図1 飼育に用いた網室の概略図(数字は巣の番号を示す。)

- | | |
|-------------|------------|
| ○ 1982年営巣 | ☒ エサ場 |
| ● 1983年営巣 | □ 越冬巣 |
| ▲ シロガモ | ★ 巣巣後の集合場所 |
| △ シロガモ以外の樹木 | |

遮光とともに花蜜の供給源として利用した。南面には3m 隔てて約5m の高さのカキの木が接し、遮光に役立っている。

網室の内部は本種の生息地である津市大里川北町の山林の林床環境¹⁰⁾をモデルとして、営巣植物および巣材供給植物であるシロダモを中心にカクレミノ、アカメガシワ、アラカシ、タブ、ヤブニッケイ等の幼木を植えた。

飼育に供したホソアシナガバチの創設雌は、1982年の場合、4月26、29日に津市上浜町の山林のコナラの樹孔内で越冬した個体が飛び出したところを捕獲した。これらの個体を金網カゴに収容し、暗黒の室内でハチミツを与えながら飼育したのち、野外で造巣活動の始まった5月7・8日に、それぞれ5頭と17頭を上述の網室内に放した。1983年の場合、前年に同網室で羽化し越冬させた2頭(個体記号83A, 83B)のほか、4月18日に津市大里川北町の山林内のアラカシの樹孔より得た3頭、同所で4月25、27日に飛翔中を採集した2頭および7頭、さらに4月27日に津市上浜町の山林内で飛翔中を得た1頭を加え計13頭となっている。この年の供試個体には、放飼前の餌として、ハチミツのほかにカイコ幼虫をつぶして与えている。網室へは5月2日に放虫したが、当日は同場所で越冬していた1雌(83A)がすでに造巣を始めており5育房からなっていた。

網室内へ放虫後は、同年共、餌としてハチミツのほかにアブ、ガガンボ、バクバクなどの小昆虫、鱗翅目の幼虫や蛹を与えた。これらの餌はアリを防ぐため発泡スチロール製餌台を天井から針金でつるした。

なお、1982年の場合、網室内の越冬場所として、孟宗竹(直径約11cm)を130cmに切断し、各節ごとに2-3cmの幅の穴をあけたもの、および野外から採集したコウモリガ幼虫の潜入孔をもつ直径8cmのアカメガシワの幹を与えている。

2. 調査方法

個体識別のため、1982年には営巣確認後の5月18・19日、1983年には網室に放虫前の5月1日に、すべての雌の前胸背板上にカラーペイントでマーキングを行った。また、各巣は発見順に番号を付し、各育房内の发育態を区別して、毎日一定時にセルマップを作成した。巣の発達段階は杉浦ら¹⁰⁾により働きバチの羽化までを3段階、すなわち第I期: 創巣から最初の幼虫孵化まで、第II期: その後、最初の営巣まで、第III期: その後、最初の働きバチの羽化まで、に区分した。

結 果

1. 多雌巣の成立過程

1982、1983年ともに、網室内に放飼した越冬後の雌は野外ではこれまで発見されていない多雌巣を形成した(図9-11)。それらの巣は初めは1頭の雌によって創設されたが、その後数頭の雌が営巣活動に加わるもので、一時的多雌(巣8359)→多雌状態が不安定で働きバチの羽化まで継続しない→一定時多雌(巣8252, 巣8256, 巣8259, 巣8352)→多雌状態が働きバチの羽化直前まで続く→に区別できた。このほか、働きバチの羽化前のごく初期の段階で事故などによって多雌状態が解消する例(巣8264等)もみられている。また、単雌巣は1982年には観察されなかったが、1983年には巣8359など6巣がみられている。

多雌巣の成立過程を巣8264と巣8352についてみると次のようになっている。

巣8264はキタ科植物の1種の葉裏につくられ、発見時の1982年5月19日には82H, 82I, 82Lの3個体からなる多雌巣であったが創設個体は不明であった。5月21日に育房数は12(卵10, 空2)であったが、当日夜にイトウガ1種の幼虫により巣の付着葉が食べられて巣は放棄された。その後、3頭のうち82Iは5月23日に巣8256へ、82Hは5月22日に巣8259へそれぞれ移動した。この時、すでに両巣ともそれぞれ他に2雌を有する多雌巣であった(表1)。82Lは他巣へ移動する様子がみられず5月24日に網室外へ放した。

巣8352の場合、創設雌83Fが1983年5月7日にシロダモの葉裏に造巣を始めた。当日の夕刻は83Lがその巣に一時的にとどまっていたが、翌日からは83Fのみの単雌状態が続いた。5月11日には83Aが加わり、2頭の雌の共存が続いたが、5月18日には83Gも加わり3頭からなる多雌巣となった(図9)。さらに5月29日には83Jが頻繁に巣を訪れるようになったが83Aの攻撃を受け続け、5月31日には殺されてしまった。この間83Fは離巣して巣8358に移動し再びもどることはなかった。

これらの観察では、多雌巣も初めは1頭の創設雌によって作られ、後に他の雌が加わるものと考えられる。単雌巣へ他の巣から雌が移動して共存する原因は明らかにできなかったが、自巣の亡失、食物不足、他巣の雌による食卵などが引き金となっているようである。

多雌巣の構成員の血縁関係についてみると、たとえば

表1 1982年における多巣巣の成立と構成個体

日付	8251	8252	8253	8254	8255	8256	8257	8258	8259	8260	8261	8262	8263	8264	8265
5.11	1(?)														
12															
13		1(?)	5(?)	2(?)	1(?)	1(?)	1(?)								
14															
15		2(?)													
16								2(?)	1(?)	2(?)					
17												1(?)	1(?)		
18														1(?)	
19		A,D				B,J,C,F			E					G	I,L,H 1(?)
20		A,D,F			G	B,C			E,C			G			
21		A,D													
22									E,C,H						
23						I,J,C									
24															
25						B,I									
26						B,I,J									
27															
28		A,D,B													
29		A,D													
6.10															
12									E,C						
17															
18		D													
19															
20															

注 A-Jは各個体を示し(?)はマーキング前で個体識別をしていない。

巣8352は3個体(83F, 83A, 83G)であるが、83Aは前年に当該巣で羽化した個体、83F, 83Gは越冬後に津市大里川北町で採集した個体なので、明らかに同じ巣から羽化したものではない。

飼室内で観察された多巣巣のうち、働きバチの羽化後も営巣の続いた5巣(1982年3巣、1983年2巣)についてみると、以下のようにいずれも働きバチの羽化前に1個体の働きバチが残って単巣状態となっている。

巣8252の場合、82A, 82Dの2巣のうち、働きバチの

羽化する3日前(6月18日)に、82Aが離巣している。

巣8256は82B, 82I, 82Jの3巣のうち、働きバチの羽化の5日前(6月17日)に82Iが巣の直下で翅や脚の一部を失って静止しているのが発見された。巣上では82Bが巣へとまろうとする82Jに対して激しく威嚇したり、飛びながら体当たりをするなどの攻撃を加え、巣に戻ることを妨害しているのが観察された。翌日、人為的に82Iを巣に載せたところ、82Bが激しく攻撃し地上に落下して互いに毒針を用いて利しあう闘争となった(図10)。

そのためか3日後には82Bも死亡した。結局、この巣8256では負傷して巣から離れていた82Jが生き残り巣を引き継いでいる。

巣8259の場合、創設雌は82Eと推測されたが、5月22日には82E、82C、82Hの3頭で構成された多雌巣となった。しかし、働きバチの羽化する9日前(6月11日)に82Hが、また働きバチの羽化当日には82Cが巣上に見られず、82Eが残って女王となっている。

巣8352の場合、創設雌は83Fで、以後83A、83G、83Jが5月11日、同18日、同29日に参入した。このうち、83Jは当初から83Aよりたえず攻撃をうけ5月31日には刺されて死亡している。同日には83Fも姿を消して巣8358へ移動している。6月10日には83Aの攻撃によって83Gも正常な活動が不可能となっている。その後、この巣は83Aの単雌巣となり6月19日には最初の働きバチが羽化している。

これらの多雌巣の経過をみると、働きバチの羽化前には雌間の闘争、とくに優位雌による他個体への攻撃が頻繁となり、死亡したり離巣する雌があいついで、結局、1個体が巣に残って単雌化し安定状態に達するものと考えられる。

2. 多雌巣における雌個体間の優劣行動

一般にアシナガバチ亜科の多雌巣には、雌間に優劣関係が存在し、優位雌は他の個体を攻撃することによって力関係を維持している¹⁰⁾¹¹⁾。

巣8259の場合、5月25日～6月10日の3雌(82C、82E、82H)の間では時間当たりの優位行動の頻度は

優位 劣位	82E	82H	82C
82E	—	0	0
82H	0.16	—	0
82C	0.70	0.16	—

となっており、82E>82H>82Cの関係がみられた。ただし、82Eと82H、82Hと82Cの間ではそれぞれ2回ずつしか優劣行動は観察されず、82E>82Cの関係以外は明確なものではない。この巣では6月14～17日の82E、82Cの2雌期でも、次のように82E>82Cの関係が続い

優位 劣位	82E	82C
82E	—	0.59
82C	2.28	—

ていた。したがって、この巣では82Eが最優位個体とみ

なされる。

巣8352の場合、多雌期の5月11日～6月9日の全期間を通じて83Aが最優位個体となっているが、5月29日の4雌期(83A、83F、83G、83J)の期間当たりの優位行動は次のようになっている。

優位 劣位	83A	83F	83G	83J
83A	—	0	0	0
83F	1.43	—	0	0
83G	0.48	0	—	0
83J	3.33	0	0.95	—

両巣とも最優位個体が他個体に対して、1)相手に直接触れずに突きかかっていく、2)大顎を相手の体にぶつける、3)大顎でかんだり、毒針で刺そうとする、などの行動を示すが、2位以下の個体間ではこうした攻撃または優位行動の頻度は少なく、順位関係も明らかにするのは困難であった。

3. 諸活動と個体関係

多雌巣における巣内外の諸活動と個体関係についてみると以下のようであった。

巣外活動: 巣外活動には営巣活動に必要な資材の採集(巣材、肉質物、蜜、水など)、幼虫の糞捨て及び不明などがある¹⁰⁾。

巣8259の多雌期における各個体の1日の外役に費した時間をみると、すべての外役で82Eが最も短く、82H、82Cの順に長くなっている(表2)。82Cの場合、巣外で過す時間が他の2個体より著しく長いのは、帰巣しようとしても在巣している2個体の攻撃を受けて巣へ戻ることができず、付近の巣上で静止していることが多いためである。

一方、個体別の外役頻度でみると、巣外回数は最優位の82Eが最も多く、とくに巣材の採集では他の2倍以上となっている。しかし、肉質物に関しては、82Hと82Cの両個体がより多く行っている(図2)。

巣8352についても個体別の外役頻度をみると、最優位個体の83Aは5月18～28日には他個体よりも多いが、それ以後は減少している(図3)。

巣内活動: 造巣、育児、点検、アリに対する忌避物質の塗布、産卵、食卵、警戒などがここに含まれる。

造巣材料には巣外で採集される植物毛のほか、育児槽の土層をかじりとりて再利用する場合がある。いずれの場合も巣材は個体間で受け渡しが行われたり分配され

表2 巣8259における各個体の外役内容

個体記号	巣材		肉質物		液状物		不明	
	回数	時間	回数	時間	回数	時間	回数	時間
82C	4	10:2 ± 13:34	9	4:06 ± 1:30	3	6:05 ± 7:11	8	27:21 ± 49:55
82E	24	1:11 ± 0:50	0	2:06 ± 1:09	3	0:45 ± 0:13	13	0:30 ± 0:17
82H	4	1:20 ± 0:44	6	3:46 ± 2:07	3	2:18 ± 0:35	6	1:38 ± 1:52

注. 時間は平均時間を分; 秒±標準偏差で示す。

ることは少ないが、スズメバチ類のように自分の採集した巣材はすべて自分で造巣に使う²⁾ までにはいたっていない(図4)。

巣8259の場合、82Eは巣へもち帰った巣材のうち、3回に1回は82Hに一部を分配したが、82Cでは採集してきた巣材のすべてを82Hへ渡す例もしばしばみられている。また、82Cは82Hには巣材を渡したが、82Eに対しては要求があっても渡すことはなかった。

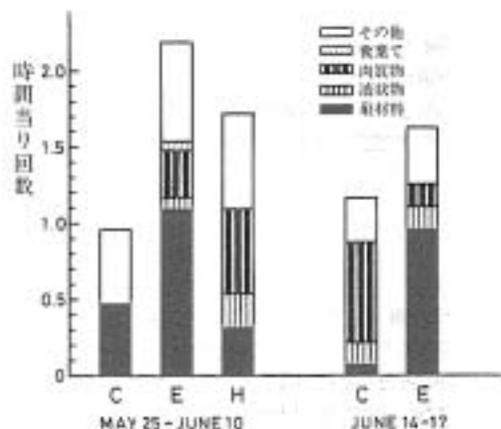


図2 巣8259における個体別の外役頻度 (C, E, H はそれぞれ 82C, 82E, 82H を示す。)

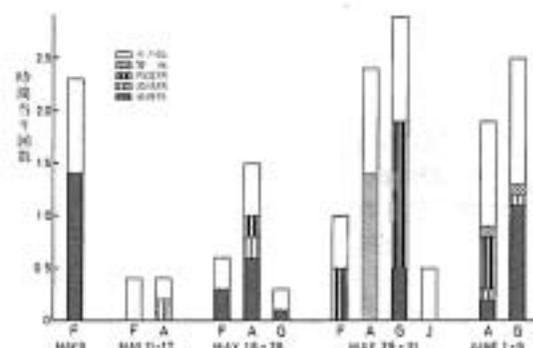


図3 巣8352における個体別の外役頻度 (A~J はそれぞれ 83A~83J を示す。)

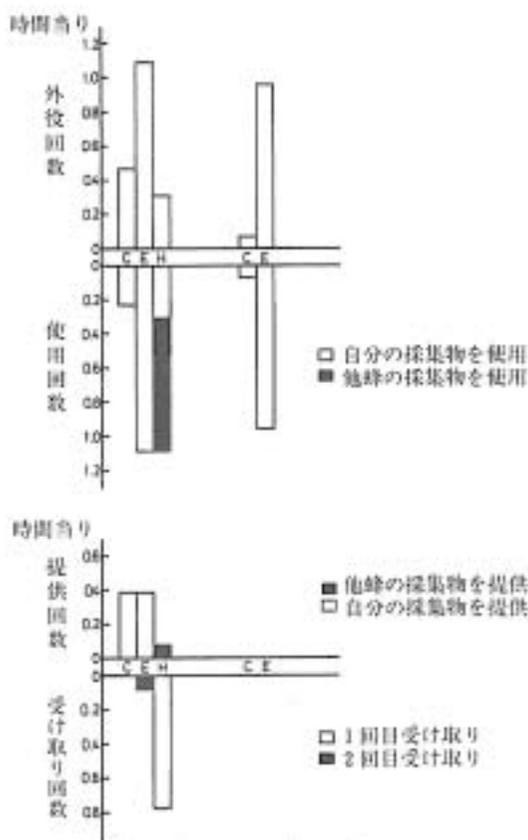


図4 巣8259における個体間の巣材の取受関係と頻度 (C, E, H は図2を参照)

巣8352の場合、巣材は採集個体が独占することが多かったが、最優位の83Aだけは他個体から巣材を受けとって育房創設に利用している(図5)。

育房の新設は産卵行動に先立って行われるが、両者は密接な連鎖関係にある。巣8259の場合、82E, 82C, 82Hのいずれも育房の新設を行っており、育房壁の拡張や支柱の補強の頻度も個体間にはっきりした差は認められない(図6)。

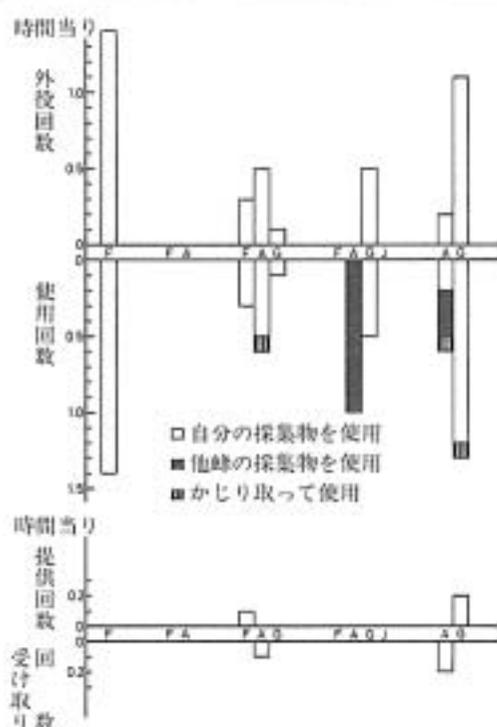


図5 巣8352における個体間の果材の收受関係と頻度 (A~Jは図3を参照)

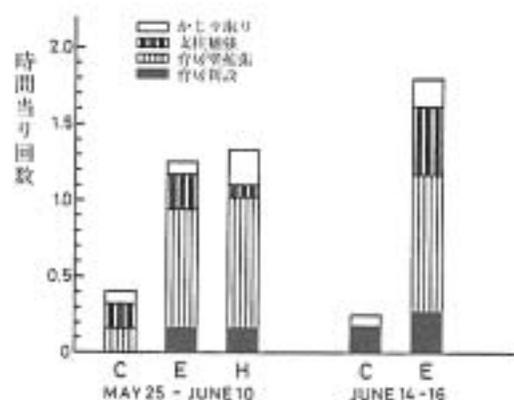


図6 巣8259における個体間の造巣活動の頻度 (C, E, Hは図2を参照)

産卵行動に関する観察例は、巣8259で11回 (82C:5卵, 82E:4卵, 82H:2卵)、巣8352で16回 (83F:2卵, 83A:9卵, 83G:5卵)で、両巣とも多産巣を構成する全個体にみられている。また、各個体は産卵中の他個体を見つけても妨害することは少なかった (図11)。しかし、相手の産卵直後または自身の産卵前に、他個体の産

んだ卵を食べる行動が頻繁にみられ、優劣順位に関係なく各個体がおこなっている。食卵行動の観察頻度は22回で、巣8259で7回 (82C:4回, 82E:3回)、巣8352で15回 (83F:3回, 83A:5回, 83G:7回)となっている。

各個体が各種の仕事に費やした時間の割合をみると、巣8259の場合、82C、82E、82Hの3頭が多産期において、最も顕著な差のみられるのは巣内の滞在時間である (図7-a, b, c)。82Eは観察時間の96.5%を巣上で過ごしたの 비해、82C:68.3%, 82H:88.4%となっている。一方、外役頻度をみると、82Eが最も多いが、1回の外役に費やす時間は他の2個体に比べて短くなっている (図2, 表2)。

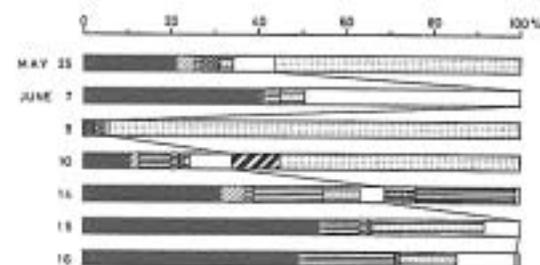


図7-a 巣8259における巣の各種の仕事時間の割合 (82C個体)

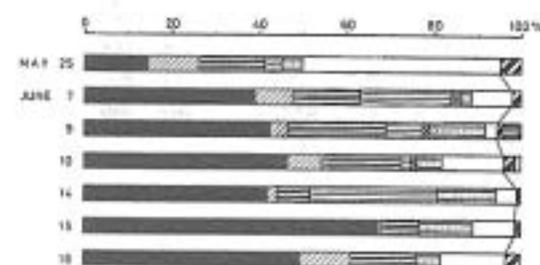


図7-b 同 (82E個体)

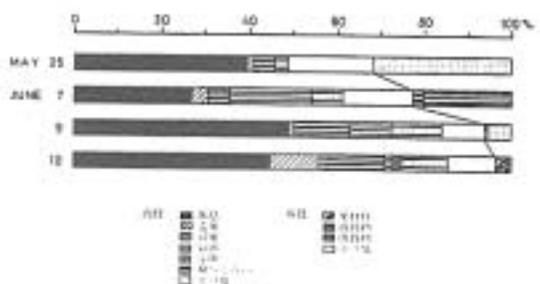


図7-c 同 (82H個体)

4. 多雌巣の巣の発達経過

1982年に観察された多雌巣のうち、繁殖階級の生産を行った巣8250, 巣8256, 巣8252の3巣について、営巣完了までの各発育態の消長及び育房の増加数を見ると、図8-a, b, cのようにになっている。

これら3巣の働きバチ羽化までに作られた育房数は平均64.7房で、野外の単雌巣の平均43.8房²⁾と比べ約1.5

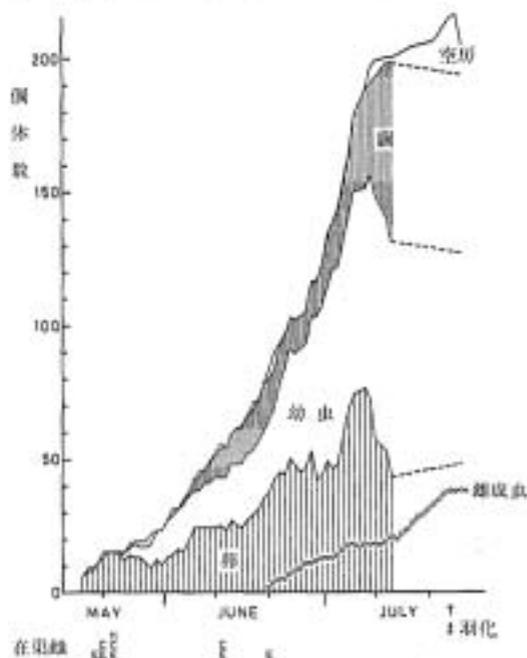


図8-a 多雌巣における巣の発達経過 (巣8259)

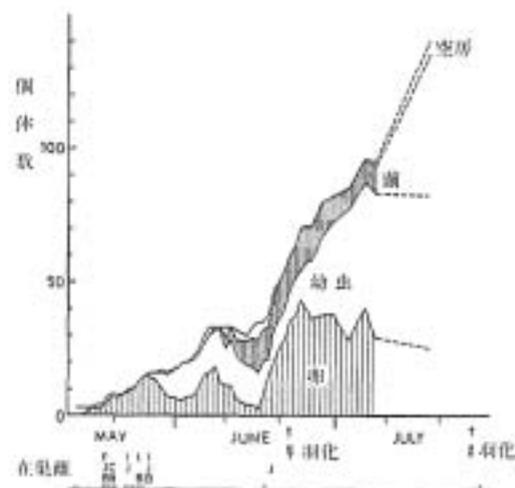


図8-b 同 (巣8256)

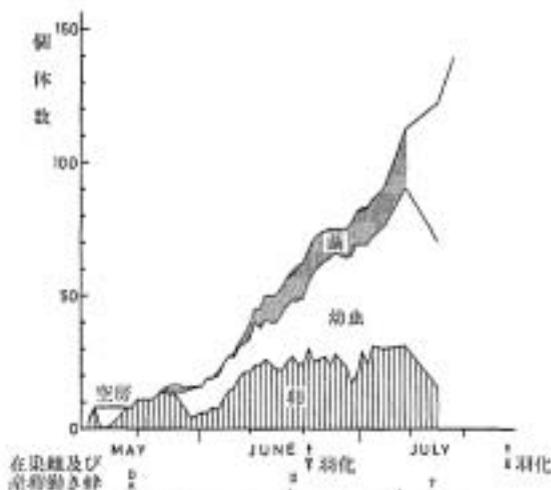


図8-c 同 (巣8252)

倍となっている。これは働きバチ羽化後の最終育房数の34.0%を占めている。

1日当たりの育房増加数を営巣段階別にみると、第Ⅰ期: 1.19房, 第Ⅱ期: 1.46房, 第Ⅲ期: 2.26房となり、蛹が出現したのち働きバチが羽化するまでの期間に急速な発達がみられている。

考 察

アシナガバチ亜科の多くの種は単雌創設であるが、中南米や北米の *Polistes* 属の中には多雌創設を常態としている種も報告されている¹¹⁾。また、同種でも分布域によって単雌創設と多雌創設のいずれかが普通となる場合も知られている²⁾。

多雌巣が豊富に観察されている *Polistes* 属の場合、多雌社会の特色として次の点あげられる。すなわち、1) 多雌巣を構成する雌間にほぼ直線的な順位関係がある、2) 優位個体ほど多くの食物を他個体から受けとるか、奪う、3) 優位個体ほど卵巣が発達している、4) 仕事の質、量と順位の間に関係がある、5) 働きバチの羽化後に最優位個体を残し雌果または追放される。

ホソアシナガバチの今回の観察では、上記の *Polistes* の例と比較すると、最も顕著な相違点は多雌巣を形成している全雌が産卵に参加していることであるが、一方で他個体の産んだ卵を食べる現象も顕著にみられている。この食卵行動が、他個体の卵を食べることによって自己の遺伝子を残す確率を高めるためのものか、蛋白質等の欠乏等による単なる食物補給のものかは明らかでないが、

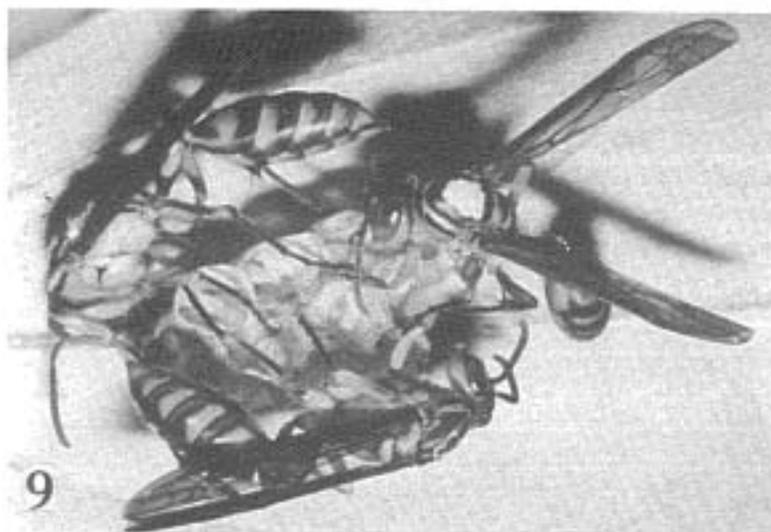


図9 多雌状態の巣(巣8252)。
最優位個体は 83A (下)



図10 多雌巣の後期における雌
間の闘争(巣8256)。

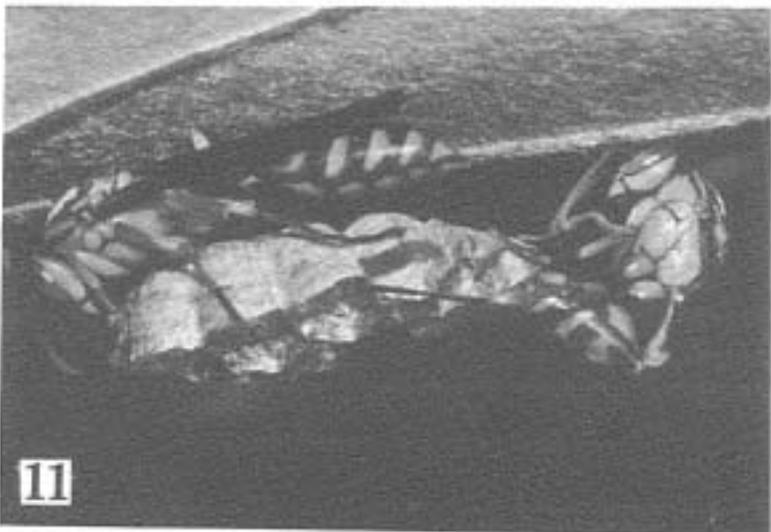


図11 多雌巣8352における優位
雌(83A)の産卵(右)。
副設雌の 83F は無関心。

前者とすれば直縁選択説²⁰との関連から興味深い現象とみなされる。

本稿で述べた多雌巣は閉鎖環境下で人為的条件という制約があるが、その成立は社会性ハチ類の社会進化という点から示唆すべき点を含んでいる。YAMANE¹²⁾は台湾における同属種の *Parapolybia varia* の多雌巣を観察し、その起源は熱帯から亜熱帯に特有の強力なアリの捕食圧に対する適応とみなしている。しかし、今回報告したホソアシナガバチの場合、野外ではつねに単雌巣であることや温帯におけるアリの捕食圧は熱帯ほどに強くないことから他に原因があるとみなされる。おそらく、限られた空間に放飼された越冬後の雌の個体数密度が高かったため営巣活動に必要な資源が不足し、雌個体間に競争が起こった結果、多雌状態が出現したものと考えられる。その場合、スズメバチ類のように一般に排他性の強い種類では複数個体の共存は許容されないため多雌巣は形成されず、雌間の競争に発展し、優位個体のみが単独で巣築して密度調節を行うとみなされる²¹⁾。しかし、本種の場合、雌間の排他性は営巣初期の段階では比較的弱いので、多雌状態を形成することによって閉鎖環境下における巣の密度調節を行っているのではなかろうか。その結果、複数個体の産卵や、単雌巣に比べて高い育房増加率によって営巣効率をたかめる機能をもったものと考えられる。

本研究はホソアシナガバチを人為的条件下で巣築させることを当初の目的としていたが、多雌巣という予期しない創巣にまで発展したため、今後は実験的手法を加えつつ様々な条件下における社会構造の解析を行い得る可能性が示唆されたことになろう。

摘 要

本稿はホソアシナガバチの越冬雌を春季に採集し、野外観察という閉鎖環境下で人為的に営巣させた場合にみられた多雌創巣について述べた。

1982-83年に観察された多雌巣は、最初は1頭の創設雌によって始まり、のちに数雌が加わったが、すべての例において働きバチの羽化までに単雌巣となった。多雌巣の雌個体間には優劣行動がみられたが、産卵はいずれの個体も行った。しかし、食卵行動が頻発し、他雌の産んだ卵を食べる例が多くみられた。最優位雌は他個体よりも外役活動に従事する頻度が高かったが、1回当たりの外役時間は短かった。

引用文献

- 1) GAMBOA, G. T., B. D. HEACOCK, and S. L. WILTIER. *J. Kans. ent. Soc.* 51: 343-352, 1978.
- 2) GAMBOA, G. T. and J. A. DROPPIN. *Can. Ent.* 11: 919-926, 1979.
- 3) HAMILTON, W. D. *Theoret. Biol.* 7: 1-52, 1964.
- 4) JEANNE, R. L. Q. *Rev. Biol.* 50: 267-287, 1975.
- 5) MATSUURA, M. *Kontyu*, 42: 333-350, 1974.
- 6) 松浦 誠・山根正気, スズメバチ類の比較行動学, 北海道大学図書刊行会, xvi+428 pp., 1984.
- 7) PARDI, L. *Physiol. Zool.* 21 (1): 1-13, 1984.
- 8) SEKIJIMA, M., M. SUGIURA, and M. MATSUURA. *Bull. Fac. Agric. Mie Univ.* 61: 11-23, 1980.
- 9) 杉浦正昭・関高正憲・松浦 誠, 三重大学農学報, 66: 11-25, 1983.
- 10) 杉浦正昭・関高正憲・松浦 誠, 三重大学農学報, 66: 27-43, 1983.
- 11) WEST EBERHARD, M. T. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 140: 1-101, 1969.
- 12) YAMANE, S. *Zool. Jb. Syst.* 111: 119-141, 1984.

Summary

This paper describes the division of labour and dominance interactions among foundresses in some polygynous colonies of *Parapolybia indica* SAUSSURE under controlled conditions. Spring queens were collected and maintained in a field-rearing cage during 1982-1983. Single- and multiple-foundress colonies were observed from the nest foundation until the emergence of the first workers. In the latter case, colonies were founded by a true foundress, and several joiners (additional foundresses) later joined the colony. These associate foundresses dispersed gradually and the colony became a true monogyny when the first workers emerged. Dominance-subordination behaviour such as that described by PARDI (1948) was observed between the queen and the foundresses. The status of the queen at the highest rank in a colony was stable. In all cases, the queen and co-foundresses all contributed to egg-laying. Oophagy occurred frequently among them, and an oophagic individual avoided eating her own eggs by eating only newly laid eggs. The queen tends to forage more frequently than each subordinate, but time taken for a single trip by the queen was shorter than by subordinates.