

学 位 論 文 題 名

Functional envelope of paper wasp nests
(Hymenoptera, Vespidae, *Polistes*) as an adaptation
to cold climates

(アシナガバチの巣に見られる機能外被の役割：寒冷地適応説の検証)

学位論文内容の要旨

北海道以北の寒冷地に生息するトガリフタモンアシナガバチ（以下、トガリ）は、それより南方に生息するフタモンアシナガバチ（フタモン）と比べて、巣室の数が多く、個々の巣室が長い大型の初期巣を作る。また、この両種は、いずれも巣室数や巣室の長さが高緯度地になるほど増加する傾向がある。Yamane & Kawamichi (1975) は、この大型の巣では巣周辺の巣室や巣室上部の空間が一体となって巣を取り囲む空気室として働き、スズメバチの巣の外被のように巣内の温度環境を改善する機能を持つと解釈し、これを「機能外被」と名付けた。一方、Lorenzi & Turillazzi (1986) はヨーロッパアルプスに生息するアシナガバチの1種の巣に同様な構造が存在することを報告し、この構造は雨や雹による巣の破壊を防ぐための「屋根」としてはたらくと考えた。しかしながら、いずれの研究においても、増築された巣室の機能についての具体的な検証は行われていない。本研究では、日本に生息するトガリとフタモンの巣に見られる「機能外被」が寒冷な気候に対する適応であるという上記の仮説の検証を主目的とし、様々な角度から検討を行った。

本学位論文は5章からなる。第1章では社会性カリバチにおける巣の温度調節についてこれまでの知見をまとめた。また、「機能外被」寒冷地適応説およびそれに関連した問題を整理し、アシナガバチ類の生活史および営巣習性について概説した。

第2章では、日本列島の各地で採集したトガリ（3地点）およびフタモン（11地点）の単独営巣末期の巣に関して、巣室の長さ、数、巣の容積など、巣のサイズを示す5つの指標を測定した。フタモンの巣では、ほとんどの指標は緯度とともに有意に増加した。また、いくつかの巣の指標は採集地における創設期間の日最高気温および年平均気温の低下とともに増加し、この二つの気温指標と巣のサイズの間には有意な負の相関が認められた。一方、巣のサイズと降雨量および雹の記録数の間には有意な正の相関は見られなかった。以上の結果は、「寒冷地適応」説とは矛盾しないが、「屋根」説とは整合しない。一方、北海道内の3地点から採集されたトガリの巣のサイズと周囲の気候との間に有意な関係は検出されなかった。

第3章では周囲の気温が巣の増築行動に及ぼす影響を調べるために、トガリの創設メスを異なる温度条件（寒冷：20℃、温暖：26℃）で継続飼育し、創設期間（巣作り開始から最初のハタラキバチの羽化まで）に作られた巣の大きさを比較した。また、この間の創設メスの行動を観察し、巣内の未成熟個体（卵・幼虫・蛹）の分布状況とその変動を記録した。その結果、寒冷条件では有意に長い巣室が作成され、その結果として寒冷条件下の巣のほうが容積も大きかった。創設メスが示した行動の種類およびそれぞれの行動に割いた時間には、二つの温度条件で有意な違いはなかったが、寒冷条件下の創設

メスは長時間の増築行動を少ない頻度で行うのに対して、温暖条件下の創設メスは短時間の増築行動を高い頻度で行う傾向があった。二つの温度条件の巣と、同時期に野外で採集された同じ发育段階の巣を比較すると、野外（調査年次の創設期における日平均気温の平均値は17.2℃）、寒冷（20℃）、温暖（26℃）の順に大きく、創設期に作られるトガリの巣のサイズは気温の影響を受けることが示唆された。未成熟個体の发育速度は温度によって大きく影響を受けた。今回の実験結果と以前の報告から、トガリの卵はフタモンの卵よりも短い期間で发育することが示された。このことは、トガリがフタモンよりも寒冷気候下の生活に適応していることを示唆している。

第4章では、アシナガバチの巣と同じ基本構造を持ち、育児室数（7, 19, 37, 61）と育児室長（10, 20, 30, 40, 50 mm）が異なる合計20種類の模型巣を作成し、育児室の数や長さが巣内部の温度にもたらす影響を測定した。模型巣はアシナガバチの巣の主材料と同じパルプ（ティッシュペーパー）を用いて作成した。最初に、トガリの巣（N67L40；N：巣室数、L：巣室長、mm）とそれに近い巣室数および長さを持つ模型巣（N61L40）の温度特性を比較した。これらの巣を自然状態と同様に巣面が垂直になるように設置し、赤外線ランプを用いて加熱したうえで、最上部の巣室から底部の巣室までの垂直的な温度分布を測定した。その結果、模型巣とトガリの巣は良く似た温度分布を示し、特に巣の中心の巣室（中心巣室）の温度はほぼ同じ変化を示した。以上の結果から、模型巣は自然巣の代替物として温度測定実験に使用しうるとみなし、以下の実験を行った。まず、巣室の長さや数が中心巣室に与える温度特性を調べるため、様々な数および長さの巣室を持つ模型巣を加熱し、無風条件で中心巣室の温度を測定した。巣室の最高温度は巣室の数よりも長さによって大きく影響され、長い巣室の巣ほど温度が高くなった。上方から加熱した場合、温度は上方の巣室ほど高くなるが、巣室数の多い巣ほど、熱源から同じ距離にある巣室の温度は高くなった。一方、三段階の風速を用いた風洞実験では、より巣室の数が多い巣ほど、風の影響による中心巣室の温度低下が小さいことが明らかになった。巣の温度がトガリとフタモンの創設期を通してどのように変化するかを推定するため、札幌のトガリと潮来のフタモンの創設期各发育段階の巣を模した模型巣を用い、それぞれの時期の巣における各育児室の日平均温度を概算した：（トガリ、卵期：N37L20、幼虫期：N61L30、蛹期：N61L40；フタモン、N19L10、N37L20、N37L20）。その結果、トガリの巣は創設期を通してフタモンの巣よりも高い相対温度（外気温と巣内温度の差）を得ていることが示された。

野外において、模型巣の中心巣室の数と長さの組み合わせを変えて温度を測定したところ、巣室が長いほど巣室内部の温度は高く、また、巣室数の多い巣では風の影響が小さいなど、室内での測定と同様の結果が得られた。また、24時間の温度測定の結果、巣室の多いあるいは長い模型巣ほど、昼夜を通して高い温度を示した。

以上の実験において、巣室による「断熱」効果は、夜間など温度変動の小さな時間帯に確認されたが、その効果は小さい。実際、実験室で加熱したときや、野外で日射を受けたとき、模型巣内の温度は急激に上昇し、熱源が無くなると温度は急激に下降した。

第5章では、これらの結果に基づき、「機能外被」の役割について総括的な議論を行った。結論として、本研究の結果は、フタモン、トガリの巣に見られる「機能外被」が寒冷気候に対する適応であるというYamane & Kawamichiの仮説を支持したが、「機能外被」の断熱効果はそれほど大きくはない。むしろ、巣を大きくすることには、日射を受けたときに速やかに巣内温度を上昇させる効果と、風の影響を弱める効果があることが強く示唆された。また、巣室の増加と巣室の伸長は巣内温度に対して異なった効果を持ち、前者は風の影響の低下、後者は温度の速やかな上昇に効果があり、また、両者が複合してある程度の保温性を保つものと考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 片 倉 晴 雄

副 査 教 授 馬 渡 駿 介

副 査 教 授 山 根 爽 一 (茨城大学大学院教育学研究科)

学 位 論 文 題 名

Functional envelope of paper wasp nests (Hymenoptera, Vespidae, *Polistes*) as an adaptation to cold climates

(アシナガバチの巣に見られる機能外被の役割：寒冷地適応説の検証)

寒冷地に生息するアシナガバチ類の中には、温暖な地域に生息する同類と較べて巣室の数が多く、個々の巣室の長い大型の初期巣を作るものがある。Yamane & Kawamichi (1975) は、これらの巣では巣周辺の巣室や巣室上部の空間が一体となって巣を取り囲む空気室として働き、スズメバチ類の巣の外被のように巣内の温度環境を改善する機能を持つと考え、これを「機能外被」と名付けた。しかし、この構造の適応的意味を明らかにするための実証的な研究は行われていなかった。本論文は、機能外被を持つ日本産の2種のアシナガバチ、トガリフタモンアシナガバチ（渡島半島を除く北海道およびそれより北に分布）とフタモンアシナガバチ（北海道南部、本州およびそれ以南に分布）を材料として、巣の大型化が実際に寒冷な地域への適応であるかどうかを、実験的な手法も交えて様々な視点から検討した。

論文は5章からなり、第1章でアシナガバチの生態と機能外被に関する従来の研究の概要とその機能に関する仮説について述べた後に、第2章から第4章で研究結果をまとめ、第5章で総括的な議論を行っている。第2～4章の主要な成果は以下の通り。

1) 第2章では、日本列島各地でトガリ（3地点）およびフタモン（11地点）の単独営巣末期の巣を採集し、巣のサイズと容積を示す指標を測定した。北方に分布するトガリの方が南方に分布するフタモンより相対的に巣室が長く、巣室が多く、容積の大きい巣を作ることが明らかになった。また、北海道から九州に至るサンプルを調べたフタモンの巣では、巣サイズにかかわるほとんどの指標は緯度とともに有意に増加し、巣室の数と巣の容積は採集地における創設期間の平均日最高気温と有意な負の相関を示した。

2) 第3章では、周囲の気温と巣の増築行動の関係を調べるために、トガリの創設メスを異なる温度条件（寒冷：20℃、温暖：26℃）で継続飼育し、単独営巣末期に達成された巣の大きさを比較した。寒冷条件下では有意に長い巣室が作成され、その結果とし

て寒冷条件の巣のほうが容積も大きかった。

3) 第4章ではアシナガバチの巣と同じ基本構造を持つパルプ製の模型巣を作成し、それらを用いて巣室の数や長さが巣内部の温度にもたらす影響を調査した。事前に、トガリの巣とそれに近い巣室数および長さを持つ模型巣の温度特性を比較し、模型巣が自然巣の代替物として温度測定実験に使用しうることを確認した上で以下の実験を行った。

A) 巣室の長さや数が中心巣室に与える温度特性を調べるため、様々な数および長さの巣室を持つ模型巣を加熱し、無風条件で中心巣室の温度を測定した。巣室の最高温度は巣室の数よりも長さによって大きく影響され、長い巣室の巣ほど温度が高くなった。上方から加熱した場合、温度は上方の巣室ほど高くなるが、巣室数の多い巣ほど、熱源から同じ距離にある巣室の温度は高くなった。

B) 三段階の風速を用いた風洞実験では、より巣室の数が多い巣ほど、風の影響による中心巣室の温度低下が小さかった。

C) 野外において、巣室の数と長さの組み合わせを変えて中心巣室の温度を測定したところ、巣室が長いほど巣室内の温度は高く、また、巣室数の多い巣では風の影響が小さいなど、室内での測定を裏付ける結果が得られた。また、24時間継続して温度を測定した結果、巣室の多いあるいは長い模型巣ほど、昼夜を通して高い温度を示した。以上の実験において、巣室による断熱効果は、夜間など温度変動の小さな時間帯に確認されたが、その効果は小さかった。

以上の結果は、寒冷な地域に生息するトガリがより温暖な地域に住むフタモンに較べて大型の巣を作ること、両種とも、寒冷な条件下ではより大型の巣を作ること、および、大型の巣は巣室内の温度を高く保つことができることを示しており、結論として、本研究はフタモン、トガリの巣に見られる「機能外被」が寒冷気候に対する適応であるという Yamane & Kawamichi の仮説を支持した。ただし、「機能外被」の断熱効果はそれほど大きくはなく、むしろ、日射条件下で相対的に高い巣室温度を達成する効果と、風の影響を弱める効果が巣を大きくすることの利点であると考えられる。

このように本学位論文は、アシナガバチ類の巣の構造と温度環境の関係を初めて具体的に示すことに成功した。特に、巣室の数と巣室の深さが巣内温度に対して異なった効果を持つ事を明らかにしたことは大きな功績である。アシナガバチ類による巣内温度の制御機構については実証的な研究が極めて限られており、本研究はこの分野の研究の進展への著しい貢献である。よって申請者は北海道大学博士（理学）の学位を授与される資格あるものと認める。