

学 位 論 文 題 名

コアシナガバチのコロニーおよび
個体の成長、生存、生産性に関する生態学的研究

学位論文内容の要旨

アシナガバチ属は社会性のカリバチで、メス成虫は鱗翅目昆虫の幼虫などを狩り、それを幼虫に餌として与える。このような採餌習性から、アシナガバチ属は農林業害虫の捕食性天敵としての役割を担っている。一方、アシナガバチ属のコロニーでは繁殖に関する分業がみられるが、カーストの分化は未発達である。また、極めて多様な社会行動が観察されることから、本属は真社会性進化の起源や維持を理解するうえで重要なグループと見なされている。これまで、アシナガバチ属に関する研究は、捕食性天敵としての採餌習性に注目したもの、行動生態学的視点に立つもの、真社会性の進化に関わるものが多いが、いずれも特定の個体群を長期間にわたって追跡調査した研究は少ない。本研究では、コアシナガバチの札幌近郊の個体群を対象とし、計9年に及ぶ長期継続調査に基づき、営巣習性、個体群統計、コロニーの生産性、性比変異、および創設メスによる他巣を利用した繁殖行動を量的に記述し、分析した。これに加え、本種で利他行動が維持されているメカニズムを血縁淘汰と生態学的要因を考慮して検証することを目的とした。

1. 営巣習性と個体群統計

日本産のアシナガバチ属の種は、基本的に創設メスが越冬後に単独で営巣を開始する。観察した合計959巣のうち2巣で2個体の創設メスによる多雌営巣が確認された。多雌コロニーでは、両方の創設メスが外役や産卵を行い、攻撃的な優位行動も見られなかったため、同世代でカーストが形成されることはなかった。単独で営巣が行われた場合、創設メスの体サイズと創設期の育室数の間の相関関係は弱く、体サイズによる営巣能力の差はないと推測された。創設期の育室数は平均で50に達し、創設メスによる初期投資量が多いことが明らかになった。産下卵はメス・オス・メスの順に切り替わり、春季のメス卵の多くがワーカー（働きバチ）に、夏季メス卵は繁殖メスになった。

創設期のコロニー生存率は約30%で、おもな失敗要因は創設メスの死亡と未成熟個体の被食であった。また、ワーカー羽化コロニーの64%（全体の19%）が、少なくとも1個体以上の繁殖成虫の生産に成功したが、解散期まで存続できたコロニーは全体の8%にすぎなかった。未成熟個体の平均生存率は5~6月産下個体では高かったが、7月産下個体では低下した。蛹の捕食寄生者であるハチノスヤドリコバチのコロニー寄生率は、創設期には平均18%であったが、共同営巣期には平均66%にも上った。ワーカー羽化後のコロニーでは、モンズズメバチとオオスズメバチによる未成熟個体の捕食が確認され、スズメバチの襲撃時期が早いほどコロニー生産性の損失が大きくなった。創設

メスのワーカー羽化後における平均生存日数は16~31日で、ワーカー羽化後も平均12日間は採餌活動を継続した。ワーカーの平均生存日数は21~37日で、羽化順序による差はみられなかったが、長命個体は平均生存日数の2倍ほど長く生存した。オスは平均12~20日ほど母巢にとどまった。

2. コロニーの生産性と性比変異

コロニーあたりのワーカー数は平均5~11個体で、初期のワーカーとともに7月上旬から中旬頃に羽化する「早期オス」がワーカー生産コロニーの平均5%で羽化した。正規のオスは平年7月下旬から羽化し、コロニーあたり平均7~18個体生産された。また、最初の正規オスと同時期（7月下旬頃）に羽化する「早期繁殖メス」が確認され、繁殖メス生産コロニーの平均83%で平均2~5個体生産された。正規の繁殖メスは平年8月中旬から羽化し、繁殖メス生産コロニーの平均62%で平均2~21個体生産された。ワーカー1個体あたりの生産性（繁殖成虫数）は平均4個体であり、ワーカー数の増加にともなう生産性の低下（繁殖効率効果）はみられなかった。

野外で測定された個体群投資性比は、年によりオスに偏ったりメスに偏ったりした。冷夏の1993年を除いて、繁殖成虫を多く生産できたコロニーほど投資性比はメスに偏った。個体群投資性比に影響を与える要因として、営巣シーズン終了の遅早や夏季メス卵の産下数の多寡が挙げられた。投資性比がメスに偏る傾向は、ワーカーによるコントロールの結果ではなく、性淘汰によりオスが先に羽化する繁殖スケジュールの進化に付随した、創設メスによるコントロールの結果と解釈するのが妥当と考えられた。カーストの可塑性も、投資性比の年次変動やコロニー間変異を生み出す要因と推測された。

3. 代替繁殖行動としての他巣利用

計102例の創設メスの置き替わりが85巣で記録され、その多くが創設期後期（蛹亜期）に生じた。前歴の判明した交替メスは、以前に営巣活動を行っていたが、巣または未成熟個体の多くを失った個体であった。乗っ取りに成功した交替メスと元の所有メスの体サイズには有意な差はなかった。置き替わりが生じた巣では、ワーカーは働き手として利用され、繁殖個体に成長する卵や幼虫は選択的に殺された。巣の除去実験の結果、巣の再建は営巣開始後約2週間に限られ、それ以降に再発見された個体は他巣を獲得して繁殖を継続していた。再建巣ではワーカーの羽化が遅れ、その生産数も減少した。したがって、巣の再建は時間的な制約を受けていることが判明した。また、巣再建から他巣利用への繁殖行動の転換が、産卵スケジュールの変化にほぼ一致していたため、本種の場合には繁殖（産卵）スケジュールが巣再建の制約となり、他巣利用への転換が生じると考えられた。

4. ワーカーと独立営巣メスにおける生存確率および生産性の推定と異世代間利他行動の維持

異世代間の利他行動が維持されるメカニズムを検証するために、成虫の生存確率を、ワーカーとして振る舞う場合と羽化当年に独立して営巣する場合のそれぞれについて推定した。その結果、他の条件が同じならば、生存確率の差は、血縁度の効果よりも利他行動の維持に大きく寄与していた。これにより、成虫の生存確率が利他行動の進化において重要な役割を果たすとする生命保険仮説は、本種本個体群でも支持された。一方、羽化成虫の除去実験により、成虫の生産性（1個体あたりの繁殖成虫数）を推定したところ、ワーカーの生産性は独立して繁殖するメスの約3分の1と推定された。したがって、適応度を構成する生存確率と生産性の間には相反する関係が存在し、それぞれの非対称性は血縁度のそれよりも大きいことが判明した。さらに、本種特有の繁殖スケジュールを考

慮しても、利他行動の進化条件式は満たされていることが示され、血縁淘汰による異世代間利他行動の維持が検証された。

学位論文審査の要旨

主 査 助 教 授 秋 元 信 一
副 査 教 授 諏 訪 正 明
副 査 教 授 齋 藤 裕
副 査 助 教 授 長谷川 英 祐

学 位 論 文 題 名

コアシナガバチのコロニーおよび 個体の成長、生存、生産性に関する生態学的研究

本論文は、図53、表51、引用文献304編からなる総頁103頁の和文論文である。参考論文7編が添えられている。

アシナガバチ属は社会性のカリバチで、メス成虫は鱗翅目昆虫の幼虫などを狩り、それを幼虫に餌として与える。このような採餌習性から、アシナガバチ属は農林業害虫の捕食性天敵としての役割を担っている。一方、アシナガバチ属のコロニーでは繁殖に関する分業がみられるが、カーストの分化は未発達である。また、極めて多様な社会行動が観察されることから、本属は真社会性進化の起源や維持を理解するうえで重要なグループと見なされている。これまで、アシナガバチ属に関する研究は数多く行われてきたが、特定の個体群を長期間にわたって追跡調査した研究は少ない。本研究では、コアシナガバチの札幌近郊の個体群を対象とし、計9年に及ぶ長期継続調査に基づき、営巣習性、個体群統計、コロニーの生産性、性比変異、および創設メスによる他巣を利用した繁殖行動を量的に記述し、分析した。これに加え、本種で利他行動が維持されているメカニズムを血縁淘汰と生態学的要因を考慮して検証することを目的とした。

営巣開始後、創設メスの産下卵はメス・オス・メスの順に切り替わり、春季メス卵の多くがワーカー（働きバチ）に、夏季メス卵は繁殖メスになった。創設期のコロニー生存率は約30%で、おもな失敗要因は創設メスの死亡と未成熟個体の被食であった。また、ワーカー羽化コロニーの64%（全体の19%）が、少なくとも1個体以上の繁殖成虫の生産に成功したが、解散期まで存続できたコロニーは全体の8%にすぎなかった。未成熟個体の平均生存率は5～6月産下個体では高かったが、7月産下個体では低下した。蛹の捕食寄生者であるハチノスヤドリコバチのコロニー寄生率は、創設期には平均18%であったが、共同営巣期には平均66%にも上った。ワーカー羽化後のコロニーでは、スズメバチ2種による未成熟個体の捕食が確認され、スズメバチの襲撃時期が早いほどコロニー生産性の損失が大きくなった。創設メスのワーカー羽化後におけ

る平均生存日数は16～31日で、ワーカー羽化後も平均12日間は採餌活動を継続した。ワーカーの平均生存日数は21～37日で、羽化順序による差はみられなかったが、長命個体は平均生存日数の2倍ほど長く生存した。オスは平均12～20日ほど母巢にとどまった。

ワーカー1個体あたりの生産性（繁殖個体数）は平均4個体であり、ワーカー数の増加にともなう生産性の低下はみられなかった。野外で測定された個体群投資性比は、年によりオスに偏ったりメスに偏ったりした。基本的に、繁殖成虫を多く生産できたコロニーほど投資性比はメスに偏った。個体群投資性比に影響を与える要因として、営巣シーズン終了の遅早や夏季メス卵の産下数の多寡が挙げられた。投資性比がメスに偏る傾向は、オスが先に羽化する繁殖スケジュールの進化に付随した、創設メスによる操作の結果と解釈するのが妥当と考えられた。カーストの可塑性も、投資性比の年次変動やコロニー間変異を生み出す要因と推測された。

計102例の創設メスの置き替わりが85巣で記録され、その多くが創設期後期（蛹亜期）に生じた。前歴の判明した交替メスは、以前に営巣活動を行っていたが、巣または未成熟個体の多くを失った個体であった。置き替わりが生じた巣では、ワーカーは働き手として利用され、繁殖個体に成長する卵や幼虫は選択的に殺された。巣の除去実験の結果、巣の再建は営巣開始後約2週間に限られ、それ以降に再発見された個体は他巣を獲得して繁殖を継続していた。再建巣ではワーカーの羽化が遅れ、その生産数も減少した。巣再建から他巣利用への繁殖行動の転換が、産卵スケジュールの変化にほぼ一致したため、本種の場合には繁殖（産卵）スケジュールが巣再建の制約となり、他巣利用への転換が生じると考えられた。

異世代間の利他行動が維持されるメカニズムを検証するために、成虫の生存確率を、ワーカーとして振る舞う場合と羽化当年に独立して営巣する場合のそれぞれについて推定した。その結果、他の条件が同じならば、生存確率の差は、血縁度の効果よりも利他行動の維持に大きく寄与していた。これにより、生命保険仮説は本種本個体群でも支持された。一方、羽化成虫の除去実験により、成虫の生産性を推定したところ、ワーカーの生産性は独立して繁殖するメスの約3分の1と推定された。したがって、適応度を構成する生存確率と生産性の間には相反する関係が存在し、それぞれの非対称性は血縁度のそれよりも大きいことが判明した。さらに、本種特有の繁殖スケジュールを考慮しても、利他行動の進化条件式は満たされていることが示され、血縁淘汰による異世代間利他行動の維持が検証された。

本研究は、長年にわたってアシナガバチコロニーを観察し、個体群パラメータや社会生物学的パラメーターをきわめて詳細に調べ上げたもので、海外にも例のない重厚な研究である。この成果は、関連学会等においても高く評価されている。よって、審査員一同は、佐山勝彦が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。