

市野隆雄 (1996) 社会性の進化から群集構造の決定まで-ドロバチ類における天敵回避行動の重要性. In: 昆虫個体群生態学の展開 (久野英二編), pp. 390-412, 京都大学学術出版会, 京都

社会性の進化から群集構造の決定まで-ドロバチ類における天敵回避行動の重要性

香川大学農学部 市野隆雄

社会性と単独性の間のさまざまな中間段階の行動を示すドロバチ亜科. かれらの多様な行動 (亜社会性, 移動性など) は, 天敵の攻撃を避けるための適応として進化してきた. 個体群動態や地域群集の構造は, そのような行動の結果として形づくられたものにすぎない. 寄生や捕食を避けるためのさまざまな行動は, ハチ類における真社会性の進化へどのようにつながっていったのか, また, 天敵不在空間をめぐる競争は地域群集の構造をどのように決めているのだろうか. 天敵回避行動の重要性について, 社会生物学と生態学の両面から探る.

[1] はじめに

筆者が, 京都大学昆虫学研究室に院生として在籍していた 1981 年から 85 年当時は、巖俊一先生が亡くなられ、久野先生がその後を引き継いで研究室の一層の発展へと礎石を築こうとしておられた時期に当たる。久野さんは、巖さんの路線を継承し、学生の研究について、自由に研究テーマを設定させてくれた。少なくとも農学部関係ではこのような研究室はまれであった

し、またそのような自由な運営をすることについてまわりからの忠告や批判なども少なからずあっただろうが、とにかく私自身も、また友人の多くも、自分のやりたい研究をさせてもらえた。そのことを巖さんと久野さんにまず感謝したい。もちろん、生態学が厳密科学としての色彩を強めつつあるこの時代において、テーマは指導教官の研究内容に沿ったものにするほうが、はるかにアウトプットの効率も、資金的にも有利であろうが、それでもなお、自由にやれるというオプションを常に維持しておくことはやはり重要であるように思う。以下に述べる私のドロバチの野外研究は、久野研究室だからこそやれた。

ドロバチを研究材料に選んだのは、岩田久二雄氏と坂上昭一氏の影響である。岩田氏ばりの比較行動学という手法で [岩田 1971]、坂上氏が扱ったような社会進化の萌芽状態を [坂上 1970; 1975]、カリバチの系列で研究してみたい、というのが学部時代の私の発想であった。材料として最も適していると思われたハラボソバチ亜科を材料にしようと、学部3回生の時にボルネオで予備的な調査を行なった。ハラボソバチ類は、社会性カリバチ類の中で最も原始的な真社会性をもつグループである [山根 1994]。ただ、東南アジア熱帯だけにしか分布していないので、これを研究するには、熱帯に腰を据えてやる必要があった。そこで、インドネシアで研究を行なうつもりで準備をすすめていた。ところがもらえそうだったファンドが、急に変化によって白紙になり、その他の事情もあって結局このプランは断念せざるを得なくなった。次善の策として、ハラボソバチ亜科に最も近縁で、亜社会性種と単独性種を含むドロバチ亜科に材料をしばって、日本で研究を開始したというわけである。

研究の1年目は、ひたすら変わった社会性（亜社会性よりもすすんだもの）をもつカリバチをもとめて、10数種の生活を調べた。その過程でオスとメスが協同して子育てをするオオツヤ

クロジガバチの生活なども見ることはできたが、狙いをつけていた亜社会性のドロバチについては、文献でわかっていた以上の発見はなかった。先人の業績を甘くみてはいけない。見るべきところはすでにちゃんと観察されているのだ、ということがよくわかった。しかし、毎日フィールドに通ってみているうちに、今度はハチをめぐって起こっているまわりの生物とのさまざまな関係が面白くなってきた。どうして母バチはこんなに多種類の餌を狩ってくるのか？ハチの種ごとの餌メニューはだいぶ重なっているようだが、同じニッチを占める2種は共存できないはずではなかったか？母バチは餌については次々に集めてくるが、そのかわりいろんな寄生者が来て、ハチの巣内に産卵しているようだ。ハチにとっては餌を集めることよりも寄生者から逃れることのほうがより重要な問題かもしれない？だいたい、亜社会性が進化してきたのは、どんな淘汰圧によるのだろうか？ハミルトンの包括適応度による説明だけでは [Hamilton 1964]、なぜ膜翅目とシロアリ目だけに高度な社会性が生まれたのか理解できないのでは？

次々にわきおこるこれらの疑問をいだきつつ、カリバチ類の行動、個体群動態、そして群集構造について、野外研究を4年間おこなった。その結果、まず第一に、ドロバチ類の行動の進化と適応放散をもたらした主な淘汰圧として、寄生圧が重要であることが明らかになった。寄生を避けるために、一方では亜社会性行動を発達させた種がいること、またその一方では移動分散行動を発達させることによって寄生を事前に回避している種もいることがわかった。これ以外にもさまざまな方法で、カリバチ類は種ごとに特有の寄生回避行動をとっていた。第二にわかったことは、個々の種に特有の行動の結果として、それぞれの種の個体群動態のパターンが決まっていたということである。そして最後に、カリバチ群集全体としての構造も寄生圧に影響されており、ハチの種ごとの寄生回避行動の差異によって多種の共存が可能になっている

ことが示唆された。

自然界における捕食者、捕食寄生者、および寄生者（この小文では一括して寄生者とよぶ）の役割については、これまで寄主個体群への直接的な影響についての研究が主におこなわれてきた [Hassell and Pacala 1990 など]。日本でも、特に 1970 年代には、生命表を作ることによって死亡要因ごとの個体群動態への影響を把握する研究に力が注がれた。しかし、そこで得られた結果は、寄生者は必ずしも寄主個体群を調節してはいないというものであった [巖 1981]。むしろ、昆虫個体群の密度調節は、成虫の産卵過程でおこっており、具体的には、利用できる資源をめぐる個体間作用と、それに伴う移動によって密度が調節されているのであろうと巖 [1981] は述べている。実際に、Nakamura and Ohgushi [1981]や Ohgushi and Sawada [1985]は、草食性テントウムシ類を材料として、餌量に対する個体数の平衡が、成虫の移動分散と産卵抑制によって成り立っていることを実証した。また、Kuno [1987]はこれと関連して、過去の昆虫の個体群動態に関する野外研究を総覧し、寄生者による寄主個体群の調節が実際に検出されている例がほとんどないこと、また理論的にも寄生者による調節は、広食性寄生者による場合を除いて、ほとんどあり得ないことを示した。

ところが、その一方で、欧米を舞台として 1980 年代に展開された競争論争の結果得られたコンセンサスは、このような巖、久野の結論と必ずしも一致していない。さまざまな動物の分類群で、種間競争がどれほど普遍的にみられるかについて詳しく検討された結果、脊椎動物などにおいては、競争が群集構造に重要な影響を与えているのに対し、植食性昆虫などにおいては、競争の重要性は低いという傾向が明らかになってきたのである [Begon et al. 1996 など]。

個体群動態の分析からでてきた久野らの結論と、群集構造の解析からでてきた結論がこのよ

うに食い違っているのはなぜだろうか？これから述べるドロバチ類について得られた結果は、この両者の矛盾の溝を埋める可能性がある。すなわち、たしかにハチの個体数調節は、久野らの予想通り、成虫の産卵過程で起こっていた。成虫の移動分散にともなって起こる産卵数のロスが個体数の調節につながっていたのである。しかし、この移動はけっして資源をめぐる競争の結果（もしくは事前回避）として起こったものではなく、むしろ、寄生者の空間的な集中を避けるためのものであることが明らかになった。ここで注意すべきことは、寄生による死亡そのものによって、個体数が直接的に調節されていたのではないという点である。そうではなく、天敵不在の空間(enemy-free space)をもとめる成虫の行動が、結果的に密度依存的な産卵数の減少をもたらし、個体群の調節につながっていた。このような、寄主個体群の動態への寄生者の間接的な影響、すなわち、寄生回避行動とその結果としての個体群動態、という視点は、従来ほとんど注目されてきていないが、少なくとも、昆虫個体群の動態を考える上では、キーとなる見方の一つであるように思われる。

本稿では、カリバチ類のとっているさまざまな寄生回避行動のうち、特に、移動分散行動と親による子の保護行動（亜社会性行動）の二つに注目して、まず、寄生者による淘汰圧がどのような過程を経てハチの行動を変化させていったのかについて述べる。次に、ハチの寄生回避行動が種間で違っていたことの結果として、どのような個体群動態がそれぞれの種にもたらされていたかを示し、最後に、カリバチ群集全体の構造を決定する上での、寄生回避行動の役割について論議する。

[2] 生活史

ドロバチ類は膜翅目スズメバチ科ドロバチ亜科に属するカリバチであり，日本には 54 種が分布している[Yamane 1990]. ほとんどの種が既存坑を利用して巣を作る借坑性のハチで，竹やイネ科植物の折れた茎の内部，樹木穿孔性昆虫の成虫脱出坑内部などの中空部に営巣する．母バチは巢内に 1 卵を産下後，麻痺させた鱗翅目幼虫を自分の子の餌として運び込む．多くの種では幼虫が卵からふ化する前に，母バチが餌を貯め終え，泥で仕切り壁を作ってその部屋を閉じてしまうが（単独性），亜社会性の種では幼虫がふ化した後も，しばらく母バチが餌を与え続ける [図 1] .

4 年間にわたってドロバチ類をふくむ 10 数種の単独性および亜社会性ハチ類の野外研究をおこなったが，特に詳しく調べたのは，オオカバフスジドロバチ（以下オオカバフと呼ぶ，亜社会性種）とオオフタオビドロバチ（以下オオフタオビ，単独性種）の 2 種である [Itino 1986; 1988; 1992; 市野 1986; 1992] . おもに二つのタイプの調査をおこなった．一つは，ドロバチの営巣場所での行動に関するものである．ハチに個体識別マークをつけ，産卵・保護行動，持ち帰る餌の種類や持ち帰ってくるまでの所要時間，寄生者の寄生行動などを，ハチ個体ごとにその一生涯を通じて，連続観察により調べた．ハチは営巣場所（竹筒の切り口内部など）を決めると，産卵－採餌－泥壁作り，という行動を繰り返して，数個の部屋を作る．一つの巣を作り終わると，そのすぐ近くで，またはそこから移動して別の場所で，次の巣を作る．こうして生涯に 5～30 の部屋を作った．一方，ハチに寄生する寄生者は種によってさまざまな寄生行動をとった．ハチが不在の間に巣の中に忍び込み産卵するもの，完成した巣の外側から産卵管を差し込んで産卵するもの，ハチ成虫が花を訪れたときにハチの体にとび乗って巣の中に運び

込まれ、巣内でハチの体から飛び降りて、ハチ幼虫の体内に侵入し、そのまま成長するものなどである。

もう一つ行った別のタイプの調査は、京都市北部の約 10km 四方に散在する約 150 カ所のハチの小生息場所を定期的に巡回して、4 年間にわたってハチとそれをめぐる生物群の群集動態を調べるというものである [図 2]。各小生息場所には、数 10～数 100 本の竹筒を、ハチ類が営巣できるように設置した。4 年間で合計 16 種以上のカリバチ類、ハナバチ類の営巣がみられた。このうちカリバチ類 9 種については生命表を作成し、合計 18 種類の死亡要因を検出した。死亡率のうち大きな部分を占めたのは、捕食寄生者によるものである [表 1]。ハチが狩ってくる餌昆虫に関する情報も、ハチの巣の内部を調べることにより得ることができた。オオカバフ、オオフタオビはそれぞれ 72 種および 27 種の鱗翅目の幼虫を採集しており、このうち 10 種が両方のドロバチに共通して狩られていた。オオフタオビの餌の半数以上は、この共通の 10 種に属しており、また餌サイズは、両ドロバチ種間で差がなかった。餌となる鱗翅目幼虫はいずれも広葉樹の葉を巻いて中に潜むハマキガ科やメイガ科であった。ハチの調査地域内での移動状況をおさえるための調査としては、すべての個体に識別マークをつけ、いつ、どの場所で、どの個体が巣を作っていたか、をすべておさえた。各ハチが作った巣をあとで解体することにより、餌メニューや被寄生パターンを個体ごとに分析することが可能となった。

[3] 寄生圧のかかり方

カリバチ類は巣の中の密閉された空間に産卵するので、寄生されることは少ないように思え

る。しかし、実際には相当の割合の幼虫（10数%～90%）が寄生されて死亡していた [表 1]。また、各ハチ種は同じような場所で営巣しているのだから、それぞれに寄生する寄生者の顔ぶれは似ているようにも思える。しかし、これも実際にはそうでもなく、各死亡要因による死亡率はハチの種ごとに相当異なっていた [表 1]。あとで述べるように、これはハチが種ごとにそれぞれ寄生を回避するための異なる方策をとっていることの結果である。しかし中には、ドロバチヤドリニクバエ (Amobia distorta) やノミバエ科の一種 (Megaselia sp.) のように、多くのカリバチ種にとって主要な死亡要因となっている寄生者もいた。

オオカバフとオオフタオビについては、小生息場所ごと、年ごとに生命表を作った。また同時に、ハチ個体数の空間的、時間的な変動も調べたので、この両者の情報を重ね合わせれば、寄生による死亡が個体数の変動にどのような影響を及ぼしているかを知ることができる。オオカバフの4年間8世代にわたる個体数の年次変動をみると、変動の幅は1.2～2.1倍と小さく、また小生息場所ごとの年次変動パターンは互いに同調しており、ある場所でハチ数が多い年（世代）には他の場所でも多かった。変動の主要因は卵から成虫までの生存率だった。すなわち、寄生による死亡が、オオカバフの個体数を変化させる要因として最も大きく関与していた。一方、密度調節要因は成虫の実現産卵数であった。ハチの個体数が増えすぎた年（世代）には、何らかの理由で産卵数が減少したということになる。この、なぜ密度が上がると産卵数が減少するかの理由について、さまざまな角度から検討した [市野 1992]。まず、営巣場所（竹筒）の数は各小生息場所ごとに充分あり、不足して、産卵数が抑制されることはなかった。また、餌資源についても、餌の採集効率が密度依存的に悪化することはなかった [図 3]、密度依存的な産卵数減少とはむすびつけられない。泥資源についても同様であった。

これに対して、寄生率の空間的な密度依存性について調べたところ、カリバチ類のどの種においても、程度の差こそあれ、ハチの密度が高まるにつれ、寄生率が上がる傾向が認められた [市野 1992]。ドロバチヤドリニクバエについて、その寄主探索行動まで詳しく調べたところ、ハチの多い小生息場所にはこのハエがたしかに集中しており、その結果として寄生率が高まっていることがわかった [図 4]。寄生者のこのような空間的集中に対して、ハチの側としては、どのような対抗策がたてられるだろうか？次節では、ハチの寄生回避行動の中で、まず移動行動について述べる。

[4] 移動分散行動の進化

空間的に散在した小生息場所の間をハチはどのように移動しながら、営巣し、産卵していくのがよいのだろうか？これは、生息場所選択の問題であり、これについて考えるためには、ハチにとっての各場所の好適度をまずおさえておかななくてはならない。ある場所の好適度は、そこでハチが営巣した時に、次世代に残せる子孫の数で表すことができるだろう。これは、ハチの生涯産卵数に、卵から成虫までの生存率をかけたものである。つまり、ハチにとっては、早いスピードで産卵ができて、しかも寄生者による寄生を受けにくいような場所がもっとも好ましいということになる。このような場所をもとめて、ハチは移動分散をおこなっているのだろう。

図 5 に、ハチの生涯産卵（雌卵）数と卵から成虫までの生存率、そしてこの両者の積である次世代に残せる雌成虫個体数（純増殖率）について、これらがハチの密度の上昇にともなっ

てどのように変化するかを野外データをもとに示した。場所1～3は、周囲での餌の得やすさの条件が異なる3種類の小生息場所を想定している。この図5を作成する上で根拠としたデータについて、まず生涯産卵数からみていく。各場所での産卵数は、基本的にハチ成虫の餌獲得効率によって決まっていた。場所によってこの餌獲得効率がどのように違うかを示したのが図6である。周囲の広葉樹林(餌となる鱗翅目幼虫の生息場所)の面積があるレベル以下だと、餌の採集効率がきわめて悪くなった。このことから、餌条件のよい場所と悪い場所とがあることがわかる。また、図3に示したように、この餌獲得効率は、ハチ密度が上がってもまったく影響を受けていなかったため、産卵数も密度によって変化することはないと考えられる[図5]。

次に、卵から成虫までの生存率は、ハチの密度が上がるにつれて減少していたが、これは主に寄生者の密度依存的作用[図4]によるものであった。場所の餌条件がどのようなものであっても、このような生存率の密度依存性は共通して認められた。以上の生涯産卵数と生存率をかけあわせた次世代成虫数(純増殖率)は、ハチ密度の増加とともに下がっていくことがわかる[図5]。この値が1になる近傍では、各場所の個体数は増えも減りもしない状態になると考えられ、この時の密度を平衡密度(E)と考えることができる。各場所の餌条件の良し悪しによって、平衡密度のレベルは場所ごとに違っていることがわかる。野外の実態がこのモデルの予測を反映したものであるかどうかについて図7に示した。小生息場所ごとのハチの営巣数を、周囲の広葉樹林の面積に対してプロットしたところ、モデルの予測通り、餌条件の悪い場所ほど営巣数が少ないことがわかった。

では、以上のように、好適度の異なる小生息場所が空間的に散在している状況の中で、ハチの移動行動はどのように進化するだろうか?いま、あるハチが、場所1[図5]において営巣

を始めようとしている場面を想定してみよう。もし、すでにそこで営巣しているハチの数が平衡密度 (E1) を越えている場合、このハチはどうすべきだろうか？ もしこのハチが、周りの餌条件の良し悪しや、営巣しているハチの数 (もしくは寄生者の数) を認知でき、その結果、その時のハチの営巣数が E1 レベルを越えていることを評価できるとすれば、このハチはその場所から移動し、別の場所で営巣するだろう。自然選択はこのようなハチ個体に対して有利に働くにちがいない。実際の野外でハチがどこまで厳密にこのような生息場所の評価をしているかはわからないが、個体群データからはっきりしているのは、かれらが生息場所の好適度の密度依存的悪化に対応して、密度依存的な移動をおこなっているということである。前節で述べた成虫の産卵過程における個体数調節の実態は、このような寄生者の集中を避けるためのハチ成虫の移動分散であると考えられる。

寄主密度の高い場所に寄生者が集中してくるという現象は、さまざまな昆虫で広範にみられる [Stiling 1987; Walde and Murdoch 1988]。しかし、このような密度依存的な寄生圧が、寄主の密度依存的な移動分散行動を進化させているという指摘は、少なくとも昆虫類に関してはこれまでほとんどなされていない。カリバチ類以外の昆虫についても、このような機構によって移動分散行動をおこなっている種が存在する可能性は十分にある。

ハチ類の寄生回避行動については、従来から多くの報告がされている [Rosenheim 1990]。このことはハチ類に対する寄生者による淘汰圧がきわめて高いことを示唆するものであろう。この研究でも、移出行動以外に、カリバチ類は寄生回避のためのさまざまな行動をとっていることが明らかになった。オオカバフヤカバフドロバチの親による子の保護行動 (亜社会性行動)、オオツヤクロジガバチの雄による巣の防衛、カバオビドロバチやチビドロバチの極めて迅速な

営巣行動などはその一例である。以上のハチたちは、小生息場所への定着性が高く、移動性が低いという傾向を共通してもっていた。これに対して、オオフタオビとフタスジスズバチでは移動性がより高く、頻繁に小生息場所を変更していた。このようにハチの種によって移動性の程度に違いがみられたのは興味深い。これは、移動をあまりしなくても、それ以外の寄生回避行動によってある程度天敵を避けることができる種と、移動によってしか天敵を避けられない種が存在するからであろう。しかし、もっと詳しくみると、もともと頻繁に移動しない種でも、密度が非常に上がって寄生者による悪影響が増大すれば移動していた。これらのことをまとめると、さまざまな寄生回避行動の中でも、移動行動はどのハチ種にも利用される普遍的な行動であるが、ただ、種によって移動行動が誘発される臨界密度が異なっているというふう理解できる。

このようなハチにおける移動行動の重要性から素直に考えると、究極的には移動をしない限り、ハチは天敵の攻撃から逃れられないようにも思える。しかし、このような天敵の桎梏から、別の方法で逃れることのできたハチのグループがある。真社会性のハチたちである。彼らは、多数個体で巣を防衛するため、寄生を回避するために移動する必要性が低くなっていると考えられる。彼らの個体数は、むしろ資源をめぐる競争によって調節されている可能性のほうが高い[Inoue et al. 1990]。彼らが社会性の発達によって寄生者の桎梏から逃れることに成功したとすれば、社会行動は移動行動に対置されるべき、寄生回避のための適応の一方の極を示しているといえるだろう。そこで、次節では、亜社会性の進化に対して、寄生圧が与えた影響について検討する。

[5] 亜社会性の進化

ハチ類における真社会性の進化は、単独性から同世代のメス同士の協力の段階（半社会性）を経て、不妊のワーカーをもつ真社会性がもたらされたとする説（半社会性経由仮説）と、雌成虫とその子世代との出会い（亜社会性）、および協力の段階を経て進化してきたという説（亜社会性経由仮説）の少なくとも二つの仮説がある [Seiger 1991]。半社会性経由仮説においては、天敵からの巣の防衛の必要性、および集団営巣個体間の血縁度の高さによって、利他的行動の進化がもたらされたとされている [Lin and Michener 1972; West-Eberhard 1978]。一方、亜社会性経由仮説では、おもにハチ類の単倍数性と血縁淘汰が組み合わさって、完全に不妊のワーカーが進化したという説明が一般的であるが [Hamilton 1964]、この場合においても、社会性進化の初期段階においては、天敵の圧力が重要な役割を果たしたとされている [Evans 1977]。このように社会性進化と天敵圧の関係に関するアプリアリな論議は、これまでなされているが、しかし、その一方で、社会行動が外敵に対する防衛効果をたしかに有していることを実証的に示した研究例は少ない [岩橋・山根 1989 など]。

筆者は、オオカバフとオオフトオビの生命表を比較することにより、亜社会性行動が、実際に寄生回避に有効に働いているかどうかについて検討した [Itino 1986]。その結果、亜社会性種では、寄生者による寄生が有意に軽減されていることがわかった。亜社会性種、単独性種に共通の死亡要因が6つ認められたが、その中で、ノミバエの一種の捕食による死亡率は、単独性ドロバチ(15.8%)よりも亜社会性ドロバチ(1.4%)の方がはるかに低かった。このハエの雌成虫は、ハチがいないすきに巣内に入り込み、ハチがその部屋を泥壁で閉じてしまってから産卵を

開始する。亜社会性ドロバチでは、母バチが巣内の点検を頻繁に行うため、このハエの成虫が発見されるのであろう。また、ドロバチヤドリニクバエの捕食寄生率も単独性ドロバチ(23.8%)よりも亜社会性ドロバチ(8.1%)の方が低かった。このハエは、母バチが採餌に出かけた直後をねらって、巣内に侵入し、産卵する。ハエ幼虫はすぐに卵から出て、部屋内に貯えられた鱗翅目幼虫の間に隠れるが、亜社会性の母バチはこれを発見し、かみつぶす [岩田 1975]。

これら2種のハエによる寄生は、ドロバチ類全般に対して強い淘汰圧をかけているものと考えられ、それに対抗するために、亜社会性ドロバチではハチの子育て期間の延長化がおこったのであろう。しかし、なぜオオカバフだけにおいて亜社会性が進化したのか？考えられる理由が二つある。一つは、オオカバフの小生息場所における寄生圧が、オオフタオビの小生息場所よりも高いため、子を保護する必要性が生じたのであろう、というものである。なぜオオカバフの小生息場所では寄生圧が高いのか？これにはかれらの巣作りの方法が関係している。オオカバフの場合、泥で巣を築造するため [図 1]，巣の作成に数日を要する。この巣作りの時間を節約するために、オオカバフは自分の生まれでた古い巣を再利用したり、他個体がつくった巣を乗っ取ったり、あるいは他の巣に使ってある泥を盗んできてそれを利用して自分の巣を作るといった行動が頻繁にみられた。この結果、オオカバフは他の小生息場所へ移動して出ていく頻度が減り、1カ所での営巣個体数が増えていく。それともなって寄生者が空間的に集中してくる。しかも、オオカバフは何世代もの間、同じ場所を再利用するため、寄生者が時間的にも累積してくる。こうして生じてくる高い寄生圧を避けるために、オオカバフは、亜社会性行動を発達させたのであろう。

オオカバフに亜社会性が発達した理由として、もう一つ考えられるのは、オオカバフは巣

作りへの初期投資が大きいため、そのことが直接保護行動につながったというものである。このことを単純に言うと、最初に手間をかけて産んだ子どもは、その後、ほったらかしにしておくよりも、時間をかけてなるべく死なないように育てあげの方が母バチの生涯繁殖成功度が高まるということである。このことを市野[1986 ; 1992]は簡単なグラフモデルを用いて示した。まず、何日くらい保護をすれば、どれくらいの子の生存率が得られるかを野外の生命表のデータから算出し、x軸に保護日数を、y軸に子の生存率をとってプロットした。このプロットされた点を結んだ保護日数-生存率曲線は、右上がりの凸型になった。巣を作るのにほとんど時間を要しないオオフタオビの場合、原点から、この曲線に向かってひいた直線の傾き（子の生存率/親の投資日数）が、1日あたりにこの親が生産できる次世代成虫数（繁殖成功度）を表すことになる。この傾きが最大になる時、すなわちこの直線が曲線に接するとき、最大の繁殖成功度が期待できる。この時の接点のx座標が最適な保護日数である。

オオフタオビの場合は、巣の作成に日数を要さないで、原点から直線をひいた。一方、オオカバフの場合は巣の作成に1卵あたり平均1.8日を要したので、x軸上の-1.8日の点から接線をひいた。この結果、曲線が凸型であることが影響して、接点のx座標はオオカバフの場合、オオフタオビよりも右へ移動した。すなわち、巣作りに時間をかけるオオカバフの方が最適保護日数が長くなり、亜社会性が進化しやすいという結果になったのである。

亜社会性進化を促す要因について二つの側面から見たが、このどちらのシナリオにおいても、出発点は、「巣作りにコストを要すること」であることに気づく。とすれば、もっと広くハチ類全般を見た場合、巣作りに手間のかからないオオフタオビのような借坑性のハチ（自分で巣を用意するのではなく、既存の坑などを利用して営巣する）よりも、巣作りに手間をかけるオオ

カバフのような築造性のハチの方が、より亜社会性が進化しやすいだろうということが予測される。そこで、カリバチ類の中で、現在亜社会性の種を含む科について、亜科ごと、および巣の作成様式ごとに亜社会性の種の割合を比較した [表 2, 岩田 1971 より作成]。表中の掘坑性とは、地面や朽ち木の中に巣穴を掘って、そこで営巣する性質で、やはり巣の作成にある程度の時間を要する。この表をみると、たしかに築造性や掘坑性のハチの方が、借坑性のハチよりも亜社会性種の比率が高くなっており、巣作りコストがかかる種ほど亜社会性が発達しやすいという傾向がうかがえる。

しかし、それと同時に、築造性や掘坑性のハチの中でも、亜社会性を発達させていない種がたくさんいることも事実である。この理由としては、二つの要因が考えられる。一つはハチの種ごとがおかれている生態的な条件の違いである。たとえば、たとえ巣作りにコストがかかるハチでも、その生息環境での寄生圧が低ければ、最適保護日数は短くなり、単独性のままでいる方が有利であろう。しかし、より決定的な要因は、ハチの分類群ごとの系統的な制約だと思われる。たとえば、表 2 には入っていないが、ベッコウバチ科では、多くのハチが掘坑性や築造性であるが、すべて単独性のハチであり、亜社会性の種は 1 種もない [岩田 1971]。なんらかの系統的な制約が、ベッコウバチにおける亜社会性の進化を阻んでいるのであろう。

これと関連して筆者は、オオカバフの巣獲得にいたる意志決定プロセスが、**Brockmann and Dawkins [1979]**の調べたアナバチ科のハチにおけるそれよりもはるかに可塑性に富んでいることを明らかにした上で、行動の可塑性にかかわる系統的な制約が社会性の進化に及ぼした影響について言及した [市野 1992]。オオカバフは巣を獲得するにあたって、以下の三つの方法のうちどれか一つを採用していた。すなわち、①煙突状の入り口がついている巣（おもに他個

体が営巣中の巣)へ入り込む方法, ②煙突がついていない巣(おもに空き巣)へ入り込む方法, および③自分で巣を築造する方法, の三つである. ハチの繁殖成功率は②, ①, ③の順に高かったので, オオカバフの意志決定プロセスとしては, まず②の方法を一定時間試み, それでうまく巣が得られなければ, ①, ③の順に次善の策をとるやり方がよいと考えられる. オオカバフの154回の巣獲得行動について解析したところ, 実際にこのような条件付き戦略によってかれらが巣の獲得方法を選択していることがわかった. オオカバフは, 試行錯誤することによって, まわりの状況を把握しながら, 行動の意志決定を柔軟におこなっていたといえよう. これに対して Brockmann and Dawkins [1979]の調べたキンモウアナバチ(アナバチ科)では, 巣の獲得法として, 自分で巣穴を掘る方法と, 既存の巣穴に入り込む方法の2種類をもっていたが, このうちどちらの方法を使うかについては, 「各個体とも巣穴を掘る方法と入り込む方法を3:7の割合で採用せよ」というプログラムに忠実にしたがっていた. これは, オオカバフに比べて, 融通のきかない, より定型的な意志決定機構であるといえるだろう. アナバチ科の場合, 真社会性にまで進化した種はごく少数であるのに対し, ドロバチ亜科が属するスズメバチ科では, 真社会性種が膨大に適応放散している.

系統の制約が社会性の進化にあたる影響を考えると, もっとも注目すべきは, 上記のような「行動の可塑性」ではないだろうか? たとえば, 行動の可塑性の幅の狭い系統群の種において, かりに長雨によって餌採集ができない日が続いて保護日数が延長するようなことがたまたまあっても, その種が行動に多数のオプションをもっていなければ, 寄生者の多様な攻撃に対処して子の生存率を上げることはできず, 結局亜社会性の発達は望めないと予想される. すなわち, 亜社会性が発達するための外的な条件が整っていても, 個体の内的な形質(行動の可塑

性)の制約によって亜社会性への進化が阻まれることになる。これと関連して、ハナバチ系列では真社会性が独立に8回以上進化しているが[坂上 1975]、すべて特定の系統群に集中して起こっている。このことも、系統間で行動の可塑性の程度が異なっている結果として理解できるかもしれない。

では、この行動の可塑性の進化にかかわった最も大きな要因は何であろうか？現在のところ類推でしかないが、巣の周囲の環境を把握し、時間的、空間的に変化する餌資源の分布状態を記憶しながら採餌する能力を発達させる必要があったことが、ハチ類において、高い行動の可塑性が発達するきっかけになったのではないだろうか？また、カリバチ系列でも、ハナバチ系列でも、餌メニューが多様化している(広食性の傾向が強い)系統群ほど、単独性種に対する原始的社会性種の割合が高い傾向がある(ドロバチ亜科やコハナバチ科など)。これも、より多様な情報を記憶し、処理する能力を備えたグループにおいて行動の可塑性が発達し、社会性の出現につながったという上の仮説に対する一つの状況証拠であろう。

[6] 結果としての個体群動態

前節までで、ハチの行動が、寄生者による淘汰圧に対してどのように進化してきたかについて述べてきた。それでは、ハチ個体数の時間的、空間的な変動は、このような寄生回避行動とどのような関連性をもっているのだろうか？

表3にオオカバフとオオフタオビの行動および個体群の特性を比較した。この2種が近縁であり、ほとんど同じ生息場所で生活している同形同大のハチであることを考慮すると、このよ

うに行動および個体群のパラメーターが両種間で異なっているのは、ある意味では驚きである。しかし、逆にいえば、生態的にほとんど同じ条件の下で生活している近縁種でも、巣の獲得方法が、築造法と借坑法という違いをもっているというだけで、多産—少産、移動—定着というような行動パラメータの変化が容易に起こりうることを示しているともいえる。また、行動パラメーターの相違の結果として、ドロバチ2種の個体群パラメータは通常予測されるように、少産種で個体数の変動幅が小さく、多産種では寄生圧による攪乱を受け、変動幅が大きかった。このような個体群パラメータの相違は、繁殖や移動行動の差のみによるものであり、個体群自体に働く生態的な諸要因の作用過程は、基本的に両種に共通であった。

生物界全体をみわたせば、少産—多産それぞれの性質が、ある特定の生態的環境のもとで発達しているように見えることは事実である [伊藤 1978]。しかし、近縁種の比較においては、環境要因よりも、むしろ各種のとっている生活様式の微細な相違点が少産—多産を決めているのであろう。個体群動態における種間差は、このような行動の差によってもたらされた単なる結果にすぎないということを強調しておきたい。

[7] 群集構造を規定する要因—資源をめぐる競争か？寄生回避か？

ハチの行動はさまざまな局面において寄生圧の影響を大きく受けており、個体群の動態もそのような行動の結果としてとらえられた。このことからすると、カリバチ群集全体としての構造も、寄生圧に大きく影響されているのではないかと予想される。捕食、寄生圧によって、ある群集の個体数レベルが環境収容力よりもずっと下に抑えられている場合、そのことによって

種間競争が緩和され、多種の共存が可能になっている場合があることが知られている [Paine 1966; Strong 1982] . カリバチ類の群集構造も、このような資源をめぐる種間競争からの解放によって生じたものなのであろうか？

今回の調査結果は、一見すると、この仮説を支持しないように見える。もし寄生圧によって個体数が低いレベルに抑えられ、餌をめぐる競争がほとんどおこっていないとすれば、同じような餌メニューをもつハチが何種類も共存してよいはずである。しかし実際には、単独性のオオフタオビと亜社会性のオオカバフが餌メニューにおいて類似していたのが唯一の例外で、それ以外のドロバチ種同士は、主にハチの体サイズの相違に対応して餌のサイズを違えたり、メニューを違えていた [Itino 1992 ; 市野 1992] . この現象だけをみると、彼らの群集構造は、餌をめぐる種間競争と、それにとまなつておこるニッチ分割によって決まっているようにも思われる。

近縁種間でニッチが異なっている場合、1970年代まではこれを種間競争の結果として解釈することが一般的であった。しかし、現在では、競争がない状況下でも種間にニッチの相違が認められる場合のあることが指摘されている。種間のニッチが異なっている理由としては、以下のような場合があげられる [Lawton 1986].

1. 種間競争を避けるためにニッチ分割がおこっている。
2. 種間の独立な進化的歴史の結果、偶然ニッチが異なっている。
3. 種間交雑を避けるためにニッチを違えている。
4. 天敵によってニッチの相違が引き起こされている。

ここでは、ハチの行動と個体群動態に重要な影響を与えていたのが寄生圧であったことから、

このうち 4 の可能性について検討したい。これは、先に述べた「天敵圧による資源競争からの解放」という概念とは異なり、「天敵不在空間をめぐる競争」仮説と呼ばれるものである。この仮説の概念自体は 1960 年代からあったが、これを群集構造を形成する要因として位置づけ、理論化しようとする試みはまだ始まったばかりである [Holt and Lawton 1993]。この仮説はアイデアとしては、広食性寄生者 1 種に対して、その寄主となる A 種と B 種がいる場合に、この 2 種がともに存続していくためには、お互いのニッチを違える必要があるというものである。いま、ある場所に A 種のみがいる場合、ここへそれよりも広食性寄生者の攻撃を受けにくい B 種が侵入すると、他の条件が両種で同じであれば、必ず B 種が寄生者の攻撃から効率よく逃れ、A 種を「競争排除」してその場所を「乗っ取る」ことになる。ここで前提となっているのは、寄生者が密度依存的攻撃をするということである。すなわち、B 種が侵入してくると、寄生者は餌量が(A+B)と増えるため、空間的にも時間的にも A、B 両種がいる場所でその個体数を増加させ、その結果、より寄生回避能力の低い A 種が絶滅するというわけである。そこで A 種としては、B 種とは異なるニッチを開拓して、この「みかけの競争 (apparent competition)」を避ける必要が生じ、その結果 A 種と B 種の間ニッチ分割が起こる。Lawton [1986] は昆虫類における寄生回避のためのニッチの分け方のパターンとして、以下の 4 つを挙げた。

1. 時間的、空間的に異なる生息場所を占める
2. 天敵に認知されないための独特の行動を発達させる
3. 認知されたときに逃避する能力を高める
4. 攻撃に耐える

私としては、これに加えて、

5. 社会性や協力行動を発達させる
6. 寄生者の処理能力を上回る高い産卵率を実現する

を挙げたい。

いずれにしても、このような寄生回避のためのニッチ分割は、理論のみでなく、野外における多数の実例が知られている。たとえば南米のドクチョウ類が、種ごとに異なる食草を利用することで共通の寄生者の攻撃から逃れている例 [Gilbert 1984] や、リンゴミバエの同所的ホストレース間の遺伝的な異質性を維持している機構が、ホスト（リンゴとサンザシ）間での寄生圧の違いであったという発見 [Feder 1995]、そしてシロチョウ属 3 種の寄生防御法の相違 [Ohsaki and Sato 1994]などはその一例であろう。

ここで、カリバチ類群集に戻ってみる。かれらの種間にみられたニッチ分割も上記の例と同様に、広食性寄生者による淘汰圧によって引き起こされたものといえるだろうか？寄生回避行動のハチ種ごとの多様性、そして寄生者相のハチ種間での比較などから検討した結果、このカリバチ類群集においては、寄生回避によるニッチ分割がおこっている可能性が高いことが判明した。以下に、寄生圧に対してニッチを分割することによって複数のハチ種が共存できていると考えられた例を六つあげる (①~⑥)。まず、表 1 で各ハチ種の寄生者相を比較すると、カリバチ類の中でまったく独特の寄生者相をもっている種がいることに気づく。①ヤマトハムシドロバチは、広食性の寄生バエであるノミバエの 1 種(Megaselia sp.)やドロバチヤドリニクバエ(Amobia distorta)の攻撃からは完全に逃れていたが、その一方で種特異的な 2 種の寄生者によってひどく寄生されていた。これは、他のほとんどのハチが 6 月以降に営巣するのに対し、このハチは活動時期が春だけであり、時期的に異なった寄生回避ニッチを占めているために独特

の寄生者相をもつようになったものと考えられる。これは、上記の「1. 時間的、空間的に異なる生息場所を占める」にあたるだろう。

次に、それ以外のハチ類の寄生者相をみると、どれも多少とも共通した寄生者によって寄生されていた。しかし、ハチの種ごとに、各寄生者による寄生率を比較してみると、かなり大きな相違が見られることがわかる。この相違をすべて合理的に説明することは難しいがいくつかの要因を指摘することはできる。たとえば、②オオカバフ、カバフドロバチ、およびフタスジスズバチでは亜社会性をもっていることが寄生率の低下につながっていた（上記の「5. 社会性や協力行動を発達させる」）。また、③上記の亜社会性3種の間でも寄生者相が異なっていたが、これは体サイズの相違とそれに関連した行動パターンの違いによって、寄生者にとっての寄生対象としての好適度がハチ種間で違っていることがその理由と考えられた（上記の「2. 天敵に認知されないための独特の行動を発達させる」）。一方、④オオツヤクロジガバチも上記3種と同様に寄生率が低かったが、これはこのハチの雌成虫が採餌している間、雄成虫が巣にとどまって防衛していることによる効果であった（上記の5）。⑤ルリジガバチは他のハチとかなり寄生者相が異なっていたが、これはこのハチがクモという独特の餌を狩ること、行動が敏捷であることなどが関係しているものと予想される（上記の「3. 認知されたときに逃避する能力を高める」と関係?）。最後に、⑥オオフタオビとチビドロバチの間では寄生者ごとの寄生率の傾向は類似していたが、チビドロバチのほうが圧倒的に寄生率が高かった。オオフタオビは前述のとおり、頻繁に移動しながら営巣していたが、チビドロバチは1カ所で営巣を始めると、その場所で継続的、集中的に営巣する傾向があった。このため、寄生者が集中し、寄生率が上がったものであろう。ただし、このハチは、営巣速度が非常に速く、1日で2~3卵

を産み、餌を貯えた。表1には含まれていないが、カバオビドロバチなどもこのような営巣速度の速いハチであり、高い寄生率を産卵数の多さで補っていた（上記の「6. 寄生者の処理能力を上回る高い産卵率を実現する」）。

以上のような相違点以外にも、各種のカリバチは移動性、餌選択性、広範囲でみたときの営巣場所の空間分布など、さまざまな点で異なっており、これらが総合的に種間の寄生回避のためのニッチ分割につながっているとみることができた。

[8] 「天敵回避の生態学」の確立にむけて

当初研究を始めた時の、「社会性進化の初期段階をとらえる」という目標は、研究を進めていく中でよりふくらみをもったテーマへと発展していった。すなわち、「行動と群集の多様性の進化を、天敵回避のための適応放散という視点から探る」である。現在、筆者の研究対象はドロバチ類からアリ類にシフトしているが、上記のテーマ自体に変わりはない。この小文を終えるにあたって、今後この分野の発展につながると考えられる研究プログラムを呈示しておきたい。

ある行動が、天敵回避のために進化してきたことを確かめる方法として、天敵圧の異なるいくつかの環境下において、種内の行動の変異を検出するというやり方が考えられる。集団間で天敵圧が異なっているとき、天敵回避のための別々の行動パターンが淘汰され、集団の遺伝的な構成自体も変化する場合があると予測される。天敵圧が、単に種間のニッチ分割を促進するだけでなく、分断淘汰をつうじて種分化そのものを引き起こすという仮説である。筆者らが現

在取り組んでいる、熱帯産マカランガ属植物の近縁約 10 種上に生息する植食性昆虫類は、このような、異なる天敵圧のもとでの種間のニッチ分割および種内の遺伝的分化を研究するための有効な研究材料である。

マカランガの植物体内には、マカランガの種ごとに種特異的なアリ種がいて、それぞれ巣を作って棲んでいる。アリは、植物上にやってくる植食性昆虫を攻撃排除することでマカランガと共生関係をむすんでいる [Itino et al. 1996]。このアリ（天敵）の攻撃を逃れるために、マカランガを食べる植食性昆虫類はさまざまな行動を発達させている。たとえば、マカランガの葉を食べるシジミチョウの幼虫は、攻撃してくるアリをてなずけるために、体表面から分泌物を出している。しかし、このチョウの分泌物は特定のアリ種に対してのみ有効らしい。別のマカランガ種の葉の上にチョウ幼虫を移してやると、そこにいるアリ（別種のアリ）の攻撃をひどく受けるからである。アリ（天敵）の種が植物種ごとに違っているのに対応して、このチョウもマカランガの種ごとにべつべつの種が寄食している。これと似たパターンが、やはりマカランガに寄食するタマバチ類数種についても見られる。

このように、ごく近縁のチョウやタマバチの複数種が寄主植物への種特異性を発達させるようになったのはなぜだろう？上記の予備実験の結果や、アリの攻撃力の強さから考えると、天敵不在空間をめぐる植食性昆虫同士の競争によってニッチ分割が起こった可能性が高い。また、このマカランガの系の場合、アリの攻撃という淘汰圧によって植食性昆虫の側で同所的に種分化がおこった可能性もある。というのも、マカランガ属植物は、きわめて近縁の 10 種近くが同所的に生育し、その植物上に、形態的にはほとんど区別のつかないくらい近縁のアリ数種が寄主特異的に棲みこんでいる。しかも、マカランガ食の昆虫もごく近縁のものがチョウと

タマバチで独立に数種ずつ適応放散している。以上のことから考えて、この系ではごく最近に種分化がおこったか、または現在種分化が進行しつつある可能性が高い。今後、分子遺伝学的な手法と生態学的な手法をともに用いることによって、植食性昆虫の適応放散に果たしたアリ(天敵)の役割を解明することができると考えている。

昆虫の生態を扱っているものなら誰でも、昆虫の生活の中で、「食われないこと、寄生されないこと」が非常に重要な部分を占めていることを認めるであろう。しかし、そのような天敵回避のための行動が、かれらの群集構造まで規定しているという可能性については、従来ほとんど指摘されることも追求されることもなかった。この問題についての探求はまだ始まったばかりである。今後、「天敵不在空間をめぐる競争」という新たな視点で自然界をみわたすことによって、従来の自然生態系に対する理解が大きく塗り替えられる可能性は十分にあるだろう。より多くの生態学者がこの問題に取り組んでいくことを期待したい。

引用文献

Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend (1996) Ecology: individuals, populations and communities 3rd ed. Blackwell Sci. Publ. 1098 pp.

Brockmann, H. J. and R. Dawkins (1979) Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life. Behaviour. 71: 203-245.

Evans, H. E. (1977) Extrinsic versus intrinsic factors in the evolution of insect sociality. Bioscience 27: 613-617.

Feder, J. L. (1995) The effects of parasitoids on sympatric host races of Rhagoletis pomonella (Diptera:

- Tephritidae). Ecology. 76: 801-813.
- Gilbert, L. E. (1984) The biology of butterfly communities. 41-54. In R. I. Vane-Wright and P. R. Ackery (ed.) The biology of butterflies. Academic Press, London.
- Hamilton, W. D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. J. Theor. Biol. 7: 1-52.
- Hassell, M. P. and S. W. Pacala (1990) Heterogeneity and the dynamics of host-parasitoid interactions. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 330: 203-220.
- Holt, R. D. and J. H. Lawton (1993) Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. Amer. Natur. 142: 623-645.
- Inoue, T., Adri and S. Salmah (1990) Nest site selection and reproductive ecology of the Asian honey bee, Apis cerana indica in central Sumatra. In S. F. Sakagami, R. Ohgushi and D. W. Roubik (ed.) Natural history of social wasps and bees in equatorial Sumatra. Hokkaido University Press, Sapporo.
- Itino, T. (1986) Comparison of life tables between the solitary eumenid wasp Anterhynchium flavomarginatum and the subsocial eumenid wasp Orancistrocerus drewseni to evaluate the adaptive significance of maternal care. Researches on Population Ecology. 28: 185-199.
- 市野隆雄 (1986) ドロバチ類の生態. [自然学研究]. 1: 85-94.
- Itino, T. (1988) The spatial patterns of parasitism of eumenid wasps, Anterhynchium flavomarginatum and Orancistrocerus drewseni by the miltogrammine fly Amobia distorta. Researches on Population Ecology. 30: 1-12.
- 市野隆雄 (1992) ドロバチ類の個体群動態に関する比較生態学的研究. [京都大学博士論文]. 1-324.

Itino, T. (1992) Differential diet breadths and species coexistence in leafroller-hunting eumenid wasps.

Researches on Population Ecology. 34: 203-211.

Itino, T., T. Itioka, S. Yamane, Y. Fan, A. Hatada, Y. Chang and J. Cheong (1996) Species-specificity in

the plant-ant symbiosis between Macaranga spp. and Crematogaster spp. in a Bornean rain forest.

61-73. In T. Yumoto and T. Inoue (ed.), Bornean Tropical Rainforest, International Field Biology

Course (IFBC) Series 1. The International Network for Diversitas in Western Pacific and Asia,

Kyoto.

伊藤嘉昭 (1978) [比較生態学, 第2版]. 岩波書店. 421pp.

伊藤嘉昭 (1987) [カリバチの社会進化—協同的多雌性仮説の提唱]. 東海大学出版会. 205pp.

岩橋統・山根爽一 (1989) [チビアシナガバチの社会]. 東海大学出版会. 307pp.

巖俊一 (1981) 個体群の時間的・空間的動態. 186-205. In 石井象二郎 (編) [昆虫学最近の

進歩]. 東京大学出版会.

岩田久二雄 (1971) [本能の進化—蜂の比較習性学的研究]. 真野書店. 503pp.

岩田久二雄 (1975) [自然観察者の手記—昆虫とともに50年]. 朝日新聞社, 東京. 565pp.

Kuno, E. (1987) Principles of predator-prey interaction in theoretical, experimental, and natural

population systems. Adv. Ecol. Res. 16: 249-337.

Lawton, J. H. (1986) The effect of parasitoids on phytophagous insect communities. 265-289. In J.

Waage and D. Greathead (ed.) Insect parasitoids. Academic Press, London.

Lin, N. and C. D. Michener (1972) Evolution and selection in social insects. Quart. Rev. Biol.

47:131-159.

- Nakamura, K. and T. Ohgushi (1981) Studies on the population dynamics of a thistle-feeding lady beetle, Henosepilachna pustulosa in a cool temperate climax forest II. Life tables, key-factor analysis, and detection of regulatory mechanisms. Researches on Population Ecology. 23: 210-231.
- Ohgushi, T. and H. Sawada (1985) Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, Henosepilachna niponica. Journal of Animal Ecology. 54: 781-796.
- Ohsaki, N. and Y. Sato (1994) Food plant choice of Pieris butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. Ecology. 75: 59-68.
- Paine, R. T. (1966) Food web complexity and species diversity. Amer. Natur. 100: 65-75.
- Rosenheim, J. A. (1990) Density dependent parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. Ann. Entomol. Soc. Am. 83: 277-286.
- 坂上昭一 (1970) [ミツバチのたどったみち] . 思索社. 328pp.
- 坂上昭一 (1975) [私のブラジルとそのハチたち] . 思索社. 328pp.
- Seger, J. (1991) Cooperation and conflict in social insects. 338-373. In J. R. Krebs and N. B. Davies (ed.) Behavioural ecology: an evolutionary approach, 3rd ed. Blackwell Sci. Publ.
- Stiling, P. D. (1987) The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. Ecology. 68: 844-856.
- Strong, D. R. (1982) Harmonious coexistence of hispine beetles on Heliconia in experimental and natural communities. Ecology. 63: 1039-1049.
- Walde, S. J. and W. W. Murdoch (1988) Spatial density dependence in parasitoids. Ann. Rev. Entomol.

33: 441-466.

West-Eberhard, M. J. (1978) Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. J. Kans. ent. Soc.

51: 832-856.

Yamane, Sk. (1990) A revision of the Japanese Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea). Insecta

Matsumurana new series, 43: 1-189.

山根爽一 (1994) ハラボソバチの巣構造と社会の進化. 267-327. In 井上民二・山根爽一 (編)

[昆虫社会の進化—ハチの比較社会学]. 博品社.

図表のキャプション

表 1 各種カリバチ類における, 死亡要因別の死亡率.

表 2 亜社会性種を含んでいるカリバチ類の科において, 習性既知種の中で亜社会性種の占め

る割合 (亜社会性種/単独性種+亜社会性種). [岩田 1971 より]

表 3 ドロバチ 2 種の行動および個体群特性の比較.

図 1 オオカバフスジドロバチ(A)およびオオフトオビドロバチ(B)の巣の構造.

図 2 調査地域の概略. ●, x, ★は調査地点 (ハチ類の小生息場所) をあらわす.

図 3 各小生息場所において, オオカバフスジドロバチが 1 個体の餌を獲得するのに要する時

間と, その場所における営巣個体数の関係. □: 営巣場所 (竹筒) が十分存在する小生息

場所, ■: 営巣場所が不足している小生息場所. 直線でむすんだ点は, 同一小生息場所

における季節的なパラメーターの変化を示している.

図 4 小生息場所あたりのドロバチ営巣個体数と, (a) 5 分間の観察でドロバチヤドリニクバエ

が確認された確率，および(b) ドロバチヤドリニクバエの存在個体数の頻度分布，との関係．

図 5 餌条件の異なる 3 種類の場所における，ハチの営巣個体数と，産卵数，生存率，および純増殖率との関係．詳細は本文．

図 6 オオカバフスジドロバチが各小生息場所において，餌を 1 個体獲得するのに要する時間と，半径 200 m 以内の広葉樹林面積（アール）との関係．

図 7 小生息場所ごとのオオカバフスジドロバチの営巣完了竹数と，半径 200 m 以内の広葉樹林面積（アール）との関係．