

フタモンアシナガバチの行動生態学的研究

粕谷 英一



報告番号	2	第	2838	号
------	---	---	------	---

目次

	頁
I. 緒言	1
II. 材料および方法	8
1. 生活史	8
2. 調査地	10
3. マーキング法	11
4. 行動の調査	11
III. 結果と考察	16
1. 創設期	16
A. 行動カタログ	16
B. 巣外行動	22
(1) 行動圏と採餌域	22
(2) 採餌行動	26
(3) 採蜜行動	35
(4) 採水行動	35
(5) パルプ採集	59
C. 巣間の関係	67
D. エングラムの分析	79
E. 日周活動	111

2. 共同営巣期	116
A. 行動カタログ	116
B. 巣外行動	126
(1) 行動圏と採餌域	126
(2) 採餌行動	126
(3) 採餌行動についての網室 実験	135
(4) その他の外役	152
C. エングラムの分析	155
D. 巣間関係	166
IV. 総合考察	170
1. 創設期の社会構造と創設メスの 意志決定	170
2. コロニー内の分業とフタモンの 社会性	180
3. フタモンの社会性のレベルと 社会性進化	188
4. 社会性昆虫の行動研究の方法 論について	193
V. 要約	196

VI. 謝辭 206

VII. 引用文獻 208

I. 緒言

動物行動の進化に関する研究は、近年、行動生態学 (behavioral ecology) または社会生物学 (sociobiology) と呼ばれる分野として新たな発展をみせている (Wilson, 1975; Krebs and Davies, 1981)。その内容は行動の適応的意義の数量的な評価を中心としている。従来、動物行動の進化に関する研究は、複数の種において同じ型の行動を比較してその行動の系統発生について考察するもの (たとえば Lorenz, 1941) がほとんどであり、特定の行動が自然選択のなかでどういう意義を持つか、言い替えると適応戦略としての意義はどのようなものであるかということにはほとんど注意がはらわれてこなかった (Alexander, 1975)。行動生態学は、行動の適応的意義を研究の主題にとりこむことによって、動物行動の研究に新しい面を切り開き、動物行動の進化に関する研究の新しいアプローチとなったと考えられる。

行動生態学の中かで、社会性昆虫は独特の位置を占める（ここで社会性昆虫とは、アリ、シロアリ、ミツバチ、スズメバチなどにみられるような、おもに繁殖にたずさわるカストと労働カストが分化している昆虫をさす）。すなわち社会性昆虫には不妊の労働カストである働きバチ（または働きアリ；以下ワーカーと総称する）が存在するが、この事實は、子供を残せないという性質がなぜ次世代に伝わり現在も存在しているのか、という進化論上の問題を投げかけている。社会性昆虫におけるワーカーの存在についての理論的な研究は Hamilton (1964 a, b) によって新しい段階へと進められた。これは①近親の個体は祖先を共有するため血縁の濃さの度合に応じた一定の確率で遺伝子を共有すること（この確率を血縁度； coefficient of relationship と呼び、記号 r であらわす）、②社会性昆虫の大部分が属する膜翅目（ハチ・アリ）では、受精卵が二倍体でメスとなり、未受精卵が半数体でオスに

なるという、半倍数性 (haplodiploidy) と呼ばれる独特の性決定様式がみられることを基礎として、社会性昆虫におけるワーカーの進化を説明した。その後、多くの修正が加えられたが (粕谷, 1981, 1982; Kasuya, 1982 参照), 基本的な点では現在の理論も Hamilton のものと同様である。

しかし、現在これらの理論的な研究は一つの壁に直面している。その原因は、①理論にくらべて野外データによる検証が著しく遅れていること、②理論モデルに含まれている仮定が正しいかどうか不明であることなどである。とくに②については Hamilton (1964 a, b) などの女王が1頭のオスのみと交尾するという仮定およびこれらのモデルのなかで用いられている生活史に関する仮定 (粕谷, 1982) が妥当であるか否かが問題である。モデルのなかで用いられている生活史とはすなわち進化途上の個体群の生活史であるから、直接的に野外のデータで検証することはほとんど不可

能である。そこで現存のさまざまな種的生活史を検討してモデルのなかの生活史の妥当性を調べることになるが、そこでは社会性進化の頂点にあると考えられる種よりも社会性進化の中間段階にあると考えられる種の研究の方が参考になるだろう。また、社会性が中間段階にある種の研究は、上記のような社会性進化の理論の仮定の正しさの検討に役立つのみでなく、「なぜさまざまな社会性の段階の種が存在するのか？」という問題に答えていくうえでも不可欠である。

狩りバチ類 (wasp ; 膜翅目細腰亜目有剣類のうちハチバチ上科とアリ上科を除く基本的に肉食のハチを指す) にはジガバチのような単独性の種からスズメバチのように社会性の一つの頂点にあると考えられている種まで社会性のさまざまな段階を示す種がある (社会進化の全段階が見られるともいわれる)。社会性の狩りバチの一つであるアシナガバチ (*Polistes* 属) は、社会性狩りバチのうちで最も

よく研究された分類群であり、巣を創設したメスが女王であり、その最初に産んだ娘たちがワーカーとして女王の子の養育に協力する点で真社会性といえる。しかし、女王とワーカーのあいだの形態的な差は見られないがごくわずかであるなどの点ではスズメバチなどとくらべて社会性の段階が低いと考えられてきた (Wilson, 1971; Evans and Eberhard, 1970; Jeanne, 1980)。日本産の代表的な種であるセグロアシナガバチ (*P. jadvigae*; 以下, セグロと略す) でも (Yamanaka, 1928), フタモンアシナガバチ (*P. chinensis antennalis*; 以下, フタモンと略す) でも (Miyano, 1980), 女王の存在する巣でさえワーカーの産卵が見られることが報告されている。Hamilton (1964 a, b) 以来の社会性進化のモデルにおいてはワーカーが産んだ卵が成虫となり (半倍数性によりオスとなると考えられる) 交尾に参加することは重大な問題である (Iwasa, 1981; Kasuya, 1982, また, そのようなことは起こらないと

仮定しているモデルも多い)。この点で、少なくとも日本産アシナガバチのあるものは、社会性進化において中間段階にあることになる。

一方、こうした社会性進化の中間段階にあると考えられる種の、野外での社会や行動を研究するためには、行動の包括的かつ定量的な記載が特に必要であろう。一部の行動や目立った行動のみの記載、特定の行動の頻度抜きでの記載では、その種の実社会性の段階を誤って結論づける可能性があるからである。Altmann

(1965) はアカゲザル *Macaca mulatta* の120の行動タイプをそれらの頻度とともに記載し、諸行動の連鎖を分析した。しかし、社会性昆虫においては頻度を伴った行動の記載としては Wilson らのアリの1種 *Leptothorax curvispinosus* (Wilson and Fagen, 1974) や別のアリの1種 *Pheidole dentata* (Wilson, 1976) などアリについての報告があるのみであり、また行動の連鎖まで記載したものはこれまでないと考えられる。

本研究では個体識別による追跡観察によつて野外におけるフタモンアシナガバチ *P. chinensis antennalis* の行動を定量的に記載し、それによつて本種の社会について分析することを試みた。そして、このデータを解析することにより本種の進化的位置を考察するとともに、社会性昆虫の行動研究の方法論にも検討を加えた。

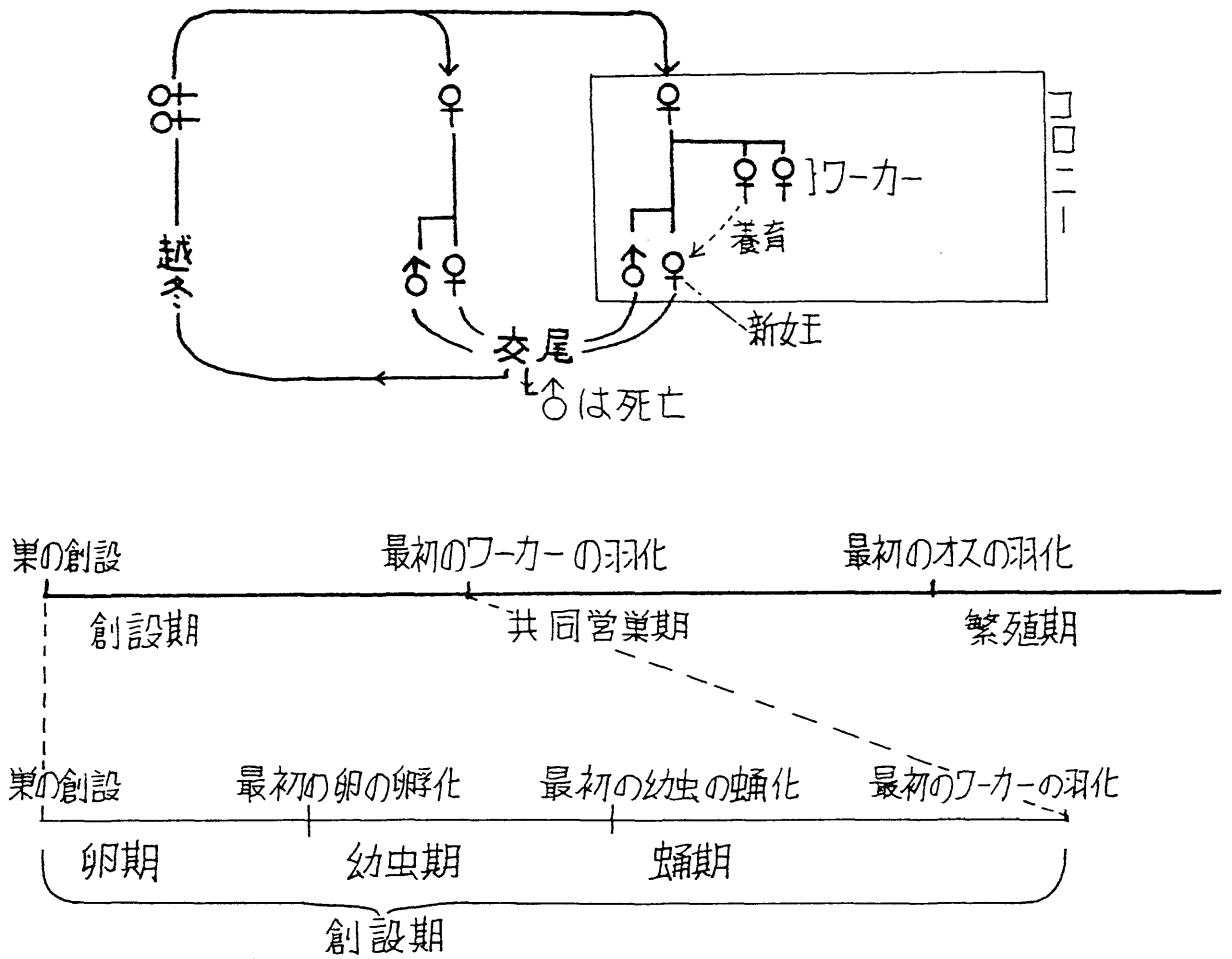
なお、本研究で展開した行動連鎖などの解析方法は、社会性昆虫に限らず、種々の害虫や天敵の行動の量的研究に役立つものと思われる（アシナガバチ類は鱗翅目の害虫などの天敵である（Rabb and Lawson, 1957; 山崎ら, 1978）, 本研究自体が、もちろん、天敵の行動の研究に貢献していると思われる）。

II. 材料および方法

1. 生活史

本研究で用いたフタモンアシナガバチは日本の都市近郊で普通に見られる種である。調査地内ではフタモンの他にセグロアシナガバチ、ヤマトアシナガバチ (*P. japonicus*)、キアシナガバチ (*P. rothneyi*) が見られた。

フタモンの生活史は1年サイクルである(松浦、1977)。基本的な生活史を第1図に示した(なお、ここで基本的な生活史と呼ぶのは、繁殖カストとなる個体の産出まで生存した巣が普通経過する生活史である)。3月下旬から5月上旬にかけて、越冬からさめた創設メスが1頭ずつで巣を作り始める。5月下旬ころには初めての蛹ができ、6月には創設メスの最初の子が羽化する。以後8月上旬までに羽化する個体は原則としてすべてメスである。これらの個体は羽化後巣に留まり創設メスとともに営巣活動を行うワーカーである。早い場合では7月下旬、通常は8月上旬から



第1図 フタモンアシナガバチの基本的な生活環とステージの区分.

新女王およびオスの羽化が始まる。女王およびワーカーは秋までに死に、新女王とオスは巣を離れて交尾を行う。交尾後オスは死に、新女王のみが越冬して翌年の創設メスとなる。(この生活史はあくまで基本的なものである。例外的と見られる生活史については、Hoshikawa, 1979; Kasuya, 1980, 1981a,b, 1982b を参照)。

以下、巣の創設から最初のワーカーの羽化までを創設期 (founding stage)、最初のワーカーの羽化から最初のオスの羽化までを共同営巣期 (ergonomic stage)、その後コロニーの解散までを繁殖期 (reproductive stage) と呼ぶことにする。また創設期をさらに3つに分け、巣の創設から最初の卵の孵化までを卵期 (egg substage)、最初の孵化から最初の幼虫の蛹化までを幼虫期 (larval substage)、その後最初のワーカーの羽化までを蛹期 (pupal substage) とする (この区分は Oster and Wilson, 1978 および Jeanne, 1972 に基く)。

2. 調査地

調査地は名古屋大学農学部構内の温室と光

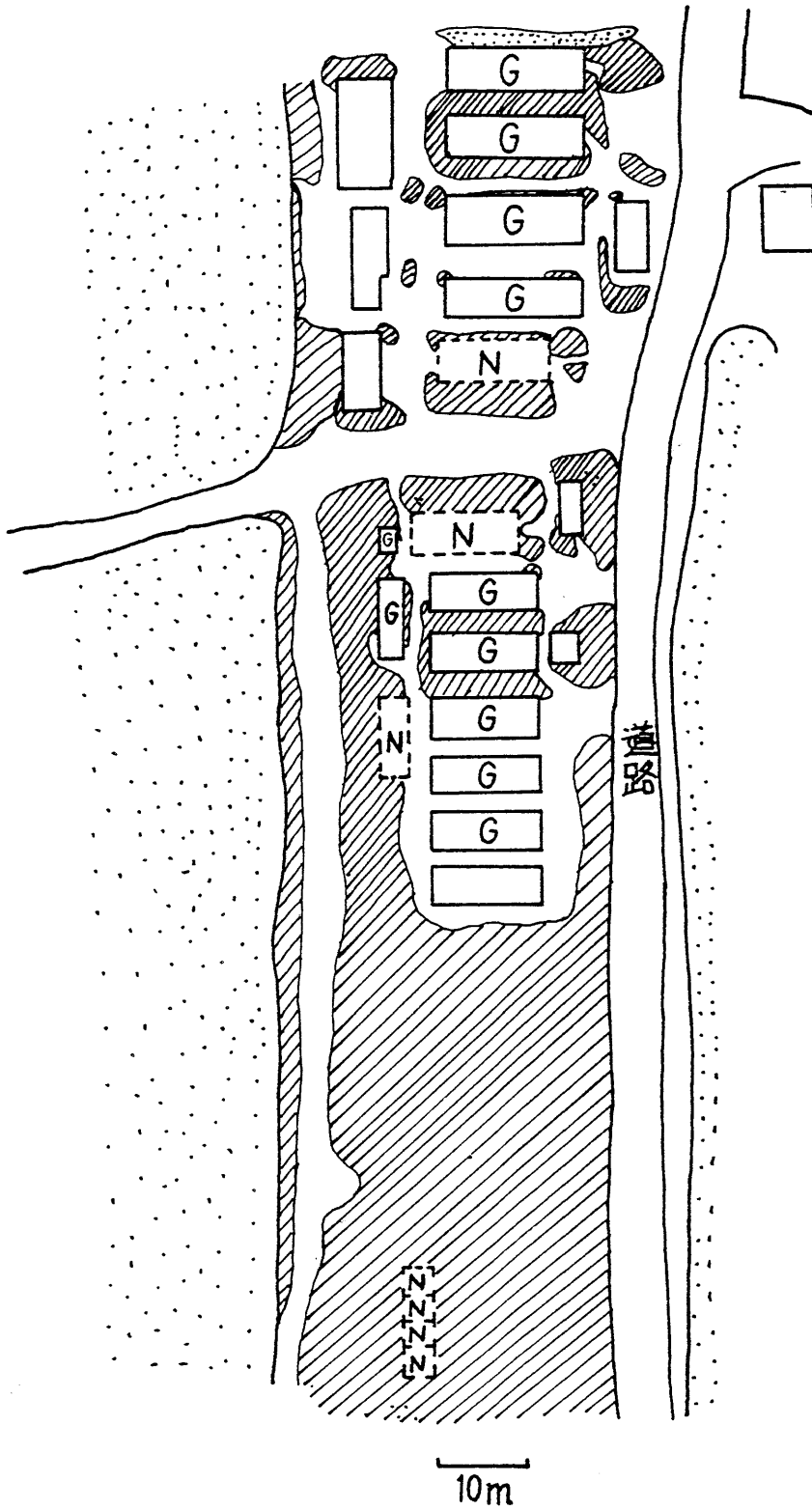
の周辺の圃場である（第2図）。面積は約3ヘクタールであった。調査地内のフタモンの巢数は1979年から1981年の3年間で62巢であった。

3. マーキング法

個体識別のためには子の中胸背板付近にペイント（もしくはプラスチック・モデル用の塗料）で4点もしくは5点のマーキングを行なった（第3図）。マーキングは個体を捕えたのち、炭酸ガスにより麻酔してもしくは無麻酔で行なった。1979年5月に創設メスに対して行なったマーキングの影響の予備調査の結果を第1表に示した。フタモンではマーキングによる巢の放棄は見られず、近縁種であるセグロでもマーキングの有無による放棄率の差は有意でなかった。

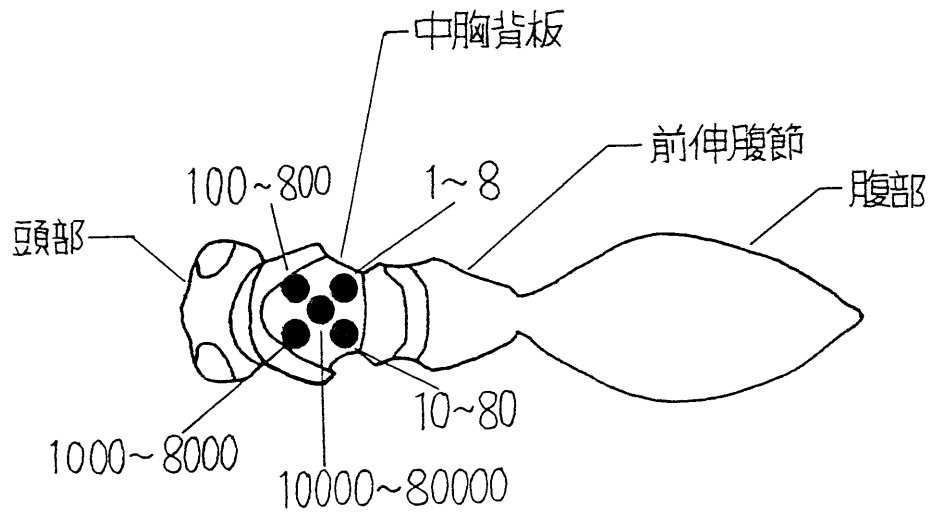
4. 行動の調査

個体の行動は、連続的に観察を行いながら子中の行動を筆記もしくはテープ・レコーダーに録音することにより記録した。おもな方



第2図 調査地.

▨: 雑草・畑・かん木, ▤: 雑木林, N: 網室 (破線)
 実線で囲まれた方形などは建物を示す。G: 温室



第3図 個体識別マーク

●: マーク

第1表 マーキングの悪影響の予備調査

		放棄せず	放棄	放棄率
セグロ	対照 (非マク)	32	6	15.8%
	マク虫	23	5	17.9%
フタモン	マク虫	10	0	0%

} χ^2 検定, $0.9 > P > 0.8$
($\chi^2 = 0.05$, 自由度 = 1)

1) 1979年5月に行なった。

2) 放棄したか否かはマク後3日目に判定した。

きは、ある1個体の行動を巢上、巢外を問わず追跡して記録するやり方であり、以下この方法によった場合には特にことわらない。また、共同営巣期にはハチの巢上の行動のみの記録（観察者は巢の前に静止したまま）も必要に応じて行なった。いずれの方法でも時間はストップ・ウォッチを用いて計った。

以上の記録とは別に、調査地巡回中にマリー虫を発見したときは30秒以上追跡し、個体番号、時間、場所、ハチが何をしていたかを記録した。

上記の行動の調査以外に、創設期には週1回ないしそれ以上の頻度で発見した全巣をチェックし、総房数、卵数、幼虫数と幼虫の齡、蛹数をセル・マップとして記録した。ワーカーの羽化後は同様の間隔で蛹数と総房数のみを記録した。

Ⅲ. 結果と考察

1. 創設期

A. 行動カタログ

創設期のコロニーの観察はのべ101時間行なった。調査の時間は朝8時から16時に至る8時間のなかから任意に選んだ。101時間のうち56時間は、8時から16時までの8時間連続観察を7回行なったものである（以下、これらの8時間連続観察を‘終日観察’と呼ぶ）。

以下、まず各行動タイプを記載する；

S_t ：巣上での静止；巣の上で静止している状態。触角のみが動いているときも含む。

W_0 ：巣上での歩行；巣上を歩いている状態。

巣房内に頭部を入れる動きは除く。

C_c ：巣房の点検；巣房内への頭部のよう入。

巣房内で何をしているかは問わず、おそらく栄養交換も含む。

G_r ：自己清掃（セルフ・グルーミング）；脚による体各部の清掃。

F_2 ：扇風；翅により巣房に風を送る。

Ufc: 採餌失敗; 餌 (ここでは鱗翅目幼虫や直翅目若虫などの肉) を採りに巣外へ行き、何も持たずに帰巢する (外役の目的は、個体の巣外での行動を追跡して観察することにより判定できる)。

Pf: 警戒飛行; 巣のまわりをほとんど着地せずに飛ぶ。

Wc: 採水; 水の採集の外役。

Wf: 給水; 巣房・幼虫への給水。

Nf: 蜜採集; 花蜜やアブラムシの甘露などの採集。

Ta: 他種の動物への反応; 他種の動物に反応してこれを威かくするすべての動き。

Sf: らせん飛翔; 同種他個体が巣に接近したとき追いつくため空中で行うらせん状の飛翔。

Pc: パルプ採集; 巣材にするためのパルプ採集の外役。

Pa: パルプもみほぐし; 持ち帰ったパルプを口でもみほぐす。

Ps : パルプ付着点さがし ; パルプの球を口にくわえ, 巣のどこにパルプをつけるか捜しながら巣上を歩行する。

Ce : 巣壁増高 ; すでにある房の壁の高さを増す。

Ci : 巣房新設 ; 新しい房を作る。

Sfc : 採餌成功 ; 肉を巣に持ち帰る。

Fd : 肉のもみほぐし ; 口器を使って巣上で肉をもみほぐす (餌を捕えた地点もしくはその付近でもある程度もみほぐしを行うため、吉川 (1973) はこれを '第2次もみほぐし' と呼んだ)。

Fg : 肉の給餌 ; 幼虫に肉を給餌する。

Se : 自食 ; 創設メスが肉を食べる。

Ov : 産卵 ; 腹部を房内に入れ産卵する。

Cs : 唾液ぬり ; 巣背に唾液をぬりつける。

Tc : 同種への反応 ; 同種他個体への反応、ただし巣を離れない。

Nrst : 巣のまわりで静止。

Wor : 巣のまわりで歩行。

Grr : 巢のまわりで自己清掃。

Upc : パルプ採集失敗; パルプ採集予定地点に他の個体がいいたため何も持たずに帰巢。

DI : 自巢の幼虫処理; 傷ついた自巢の幼虫を引き抜くかもみほぐす。

Fda : 自巢の幼虫をくわえた異常興奮; 傷ついた自巢の幼虫を口器でくわえながら扇風して巢上を走り回る。

AL : アリの除去; 巢上のアリを口でくわえて巢外に出す。

EdL : 自巢幼虫処理の外投; 傷ついた自巢の幼虫を巢外に運び出し, 何も持たずに帰巢する。

Ue : 目的不明の外出; 外出して金属のさびをなめるなど。

行動カタログ (観察されたすべての行動タイプと各タイプごとの行動の観察回数とともに示したものの, 観察された行動タイプをレパートリー, 観察された行動タイプ総数をレパートリー・サイズと呼ぶ) を第2表に示した。

レポートリー・サイズは34, 行動の総観察数は4656であった。そのうち外役は10種類であった。

Fagen and Goldmann (1977) は, 行動タイプあたりの行動の観察回数の頻度分布が対数正規ポアソン分布 (log normal Poisson distribution) に従うという仮定のもとに, 本来のレポートリー・サイズを推定してそれを実際に観察されたレポートリー・サイズと比較することにより, 観察がどの程度に十分なものであるかを判定しようとした [次ページ注]。この方法を第2表のデータにあてはめたところ推定された完全なレポートリーのサイズは35.3であり, 95.8%の行動タイプが観察されていることになる。しかし χ^2 検定の結果 ($\chi^2 = 18.9$, $df = 5$, $P < 0.05$), 理論分布と観察された分布のあいだには有意な差があった。第2表のデータが対数正規ポアソン分布には適合しなかったため,

Fagen and Goldmann の方法による行動カタログのパラメーターの計算と其の検討は行われなかった。

*Fagen and Goldmann (1977) は Bulmer (1974) の 0 項の切れた対数正規ポアソン分布の式,

$$P_{(r)} = \frac{(2\pi V)}{r!} \int_0^{\infty} \lambda^{r-1} e^{-\lambda} e^{-(\log \lambda - M)^2 / 2V} d\lambda$$

(ただし, $r = 0, 1, 2, 3, \dots, \infty, M, V$ は分布の母数, λ は積分変数) を用いて簡便法により M, V を求める方法を示した。ここでは簡便法で求めた M, V の値を初期値として, 対数尤度

$$\log L = \sum_{(r)} P_{(r)}$$

の最大値を M および V の値を変化させて逐次計算により求めた。求められた理論分布と実際の分布の適合度は χ^2 検定 (自由度 = 区画数 - 3) により検定した。

第2表 創設メスの行動カタログ

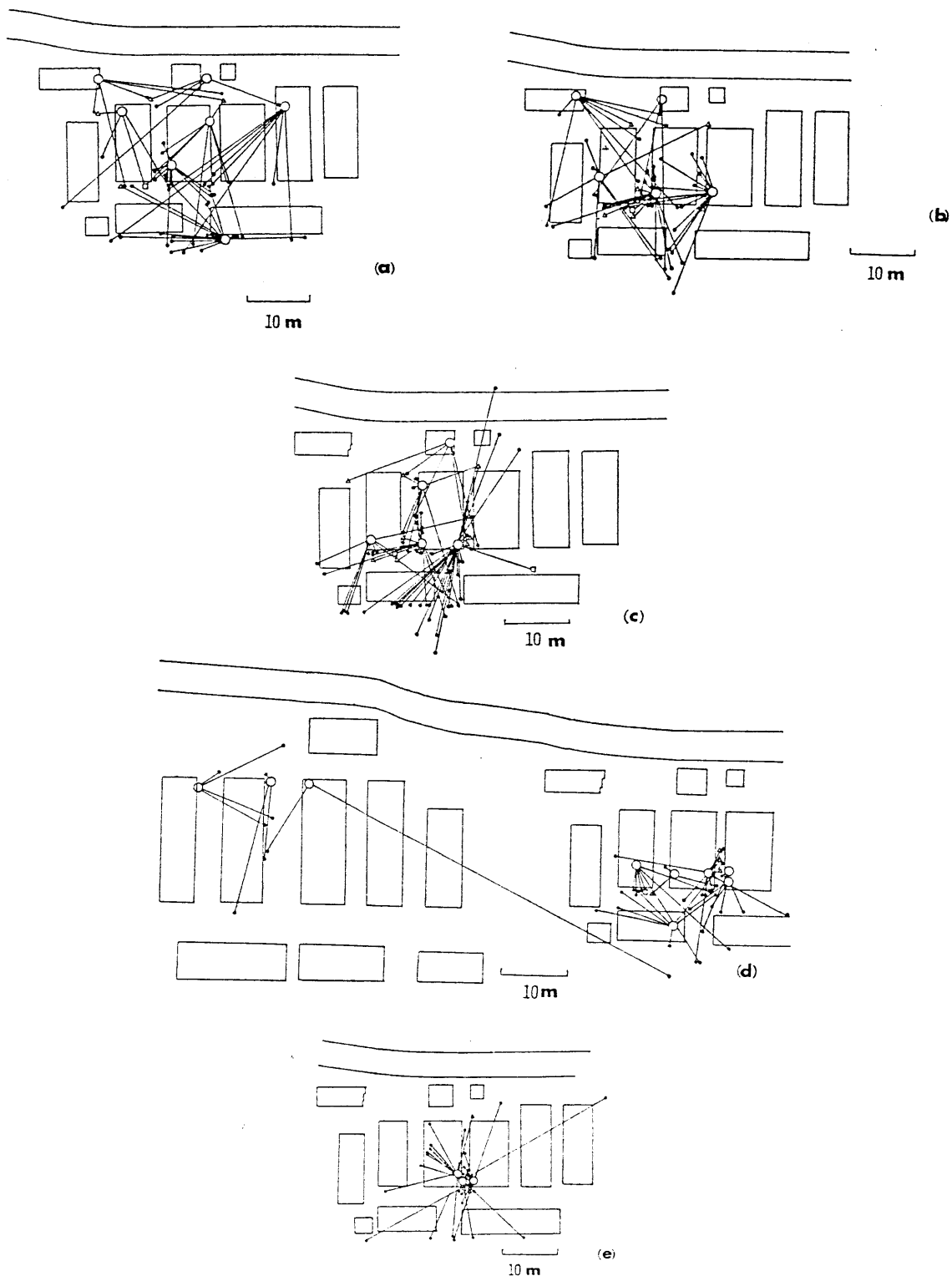
タイプ°	観察回数 (%)	時間, %
St	1070 (23.0)	42.8
Cc	1055 (22.7)	12.9
Gr	858 (18.4)	9.1
Wo	516 (11.1)	2.4
Fa	241 (5.2)	0.5
Ufc	209 (4.9)	7.4
Pf	117 (2.5)	0.3
Wc	76 (1.6)	0.8
Wf	75 (1.6)	0.8
Nf	59 (1.3)	8.7
Ta	51 (1.1)	0.1
Sf	46 (0.9)	0.2
Pc	41 (0.9)	2.4
Ps	40 (0.9)	0.5
Ce	34 (0.7)	1.9
Sfc	29 (0.6)	3.1
Ff	28 (0.6)	0.5
Fd	24 (0.5)	0.6
Pd	17 (0.4)	0.1
Cs	14 (0.3)	1.7
Tc	9 (0.2)	0.0
Nrst	9 (0.2)	2.2
Wor	6 (0.1)	0.1
Pm	5 (0.1)	0.3
Grr	5 (0.1)	0.1
Dl	4 (0.1)	0.0
Ci	3 (0.1)	1.1
Ov	3 (0.1)	0.1
Se	3 (0.1)	0.2
Upc	3 (0.1)	0.1
Fda	3 (0.1)	0.0
Al	1 (0.0)	0.0
Ue	1 (0.0)	0.0
Edl	1 (0.0)	0.0
合計	4656 (100.0)	(100.0)

B. 巣外行動

(1) 行動圏と採餌域

巣外での行動を明らかにすることはとくに本種がどのように環境を利用しているのかを明らかにするうえで欠かせない。第4図は創設期に巣外行動の行われた場所を巣と対応させて示したものである。第4図の巣外行動の場所には、創設メスの外役を巣から追跡して観察した際の外役が最も集中した地点、および調査地内でマーク虫を発見して外役の種類とともに記録したものの両方が含まれている。以後、採餌と餌の探索が見られた場所すべてを含む地域を採餌域 (foraging area)、採餌に限らずすべての行動が見られた場所を行動圏 (home range) と呼ぶことにする。

第4図から、創設期においては隣接した巣のあいだで行動圏および採餌域がかなり重複していることがわかる。外役によつて採集される資源は、肉、パール、木、蜜の4種類であるが(第2表)、直接観察によればこちら

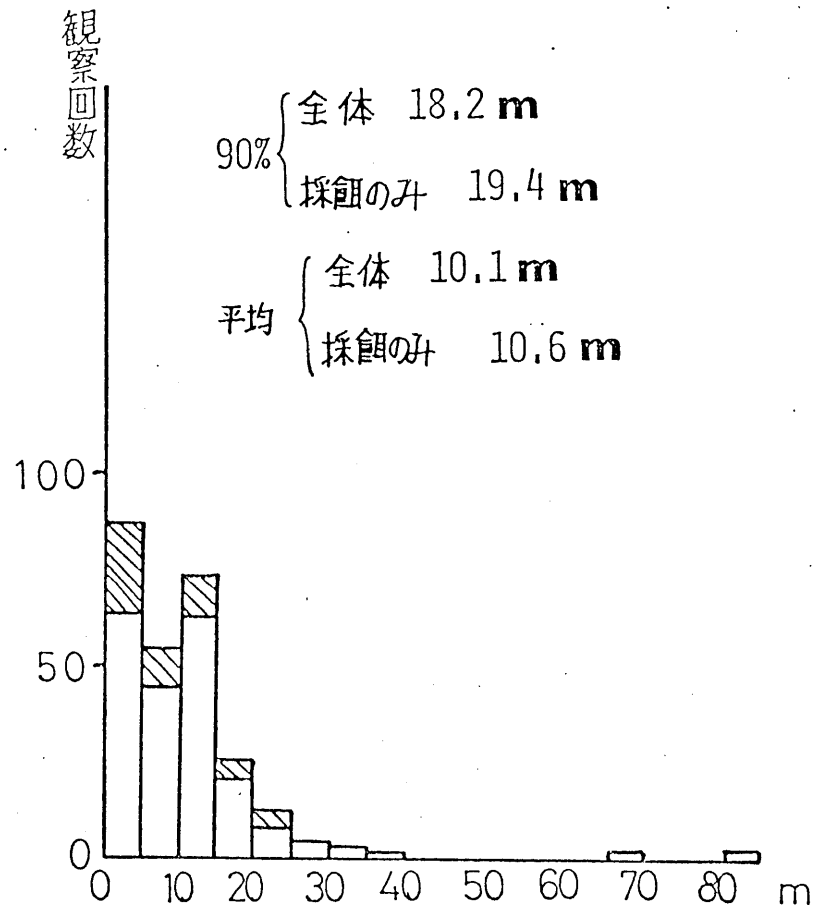


第4図 創設期の巣外行動.

○：巣，●：採餌，△：パルプ採集，□：採水，
実線でかこまれたわくは建物を示す。

の資源をめぐる創設メス間の争いはごくまれ
であった。すなわち、肉、水、蜜については
直接的な争いは見られず、パルプに関しては
パルプ採集地点に他個体がすでにいたために
採集せずに帰巢した例が3例あったのみで（
第2表のUpC）、この場合でも創設メス間に物
理的接触はなかった。

第5図は、巢外行動を行なった場所と巢の
あいだの距離（直線距離）のヒストグラムで
ある。ここからほとんどの巢外行動が巢を中
心として半径約20mの比較的狭い範囲で行わ
れていくことおよび水・パルプの採集が採餌
にくらべて巢の近くで行われていることがわ
かる。このヒストグラムに基づく採餌域や行動
圏の広さの推定には、観察された巢外行動が
ランダム抽出されたサンプルといえるかどうか
かという問題がある。しかし、巢外行動の追
跡失敗が少なかつたことから、おおよその目安
としては用いることができればよい。



第5図 巣外行動の行われた場所と巣のあいだの距離のヒストグラム (創設期)

斜線部：パルプ・水，白い部分：採餌，平均：平均値，90%：それ以下の部分に観察回数の90%を含む値，

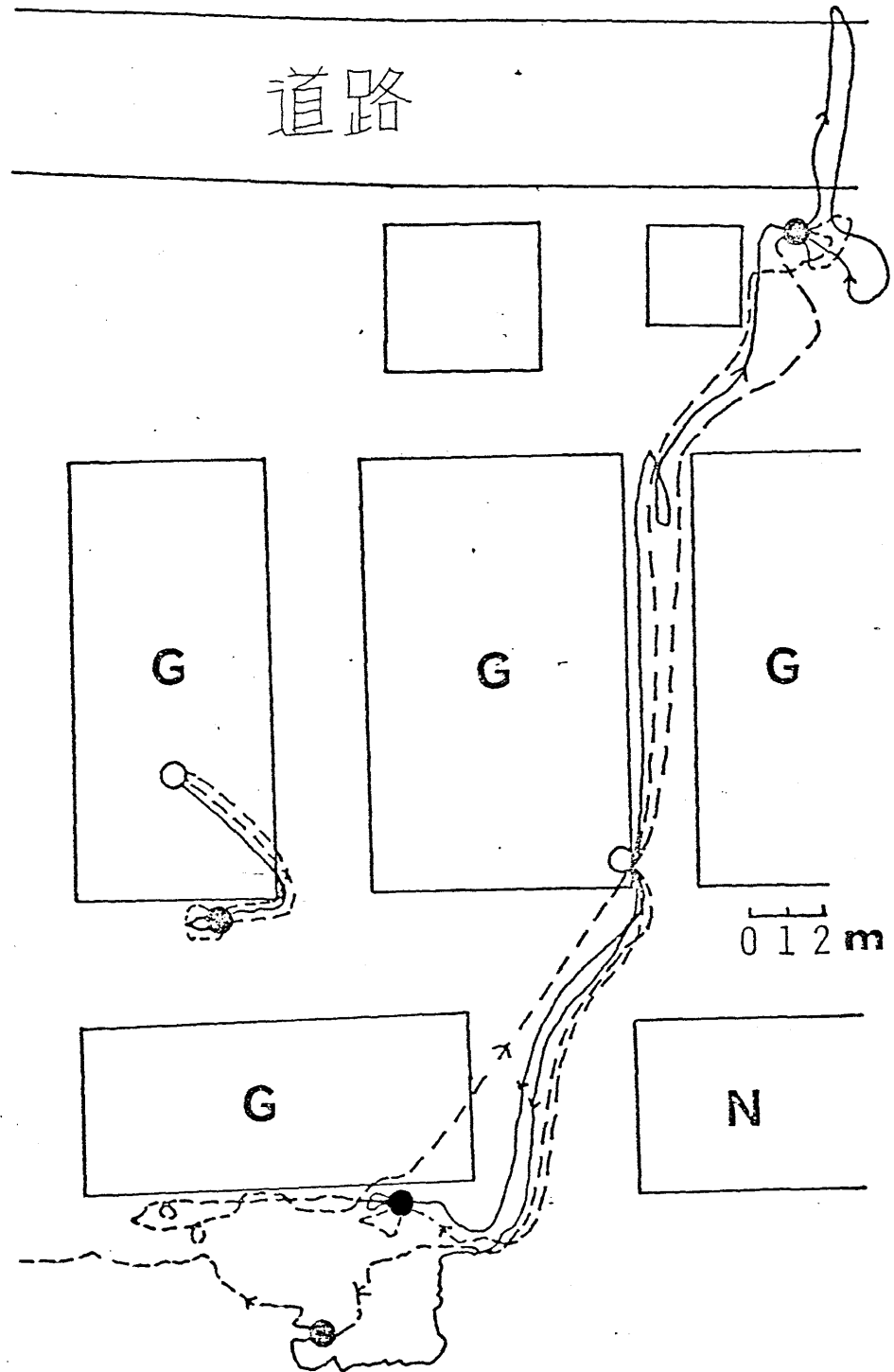
(2) 採餌行動

第6図は採餌行動中の創設トスの軌跡である。採餌成功前はかなりジグザグに飛ぶのに対して、一度餌がとれた後は、餌をとった場所もしくはその近くで餌をもみほぐし（吉川、1973はこれを第一次もみほぐしと呼んだ）肉塊を巣に持ち帰り、残肉がなくとも少なくとも一回は餌をとった場所を再び訪れた。

創設期の観察では、餌が大きいため複数の肉塊に分割して巣に持ち帰るケースはなく、すべての例で一頭の餌を一つの肉塊として巣へ運んだ。そこで第6図に示したような採餌前後での行動の変化によって単位時間あたり餌発見効率に差があるか否かを検討できる。すべての採餌行動を①採餌成功の直後と②それ以外に分け、次式で効率を算出した；

$$\text{餌発見効率} = \frac{\text{捕獲餌数}}{\text{出巢から餌発見もしくは帰巢までの時間の合計}}$$

すなわち、この効率は単位時間あたり捕獲餌

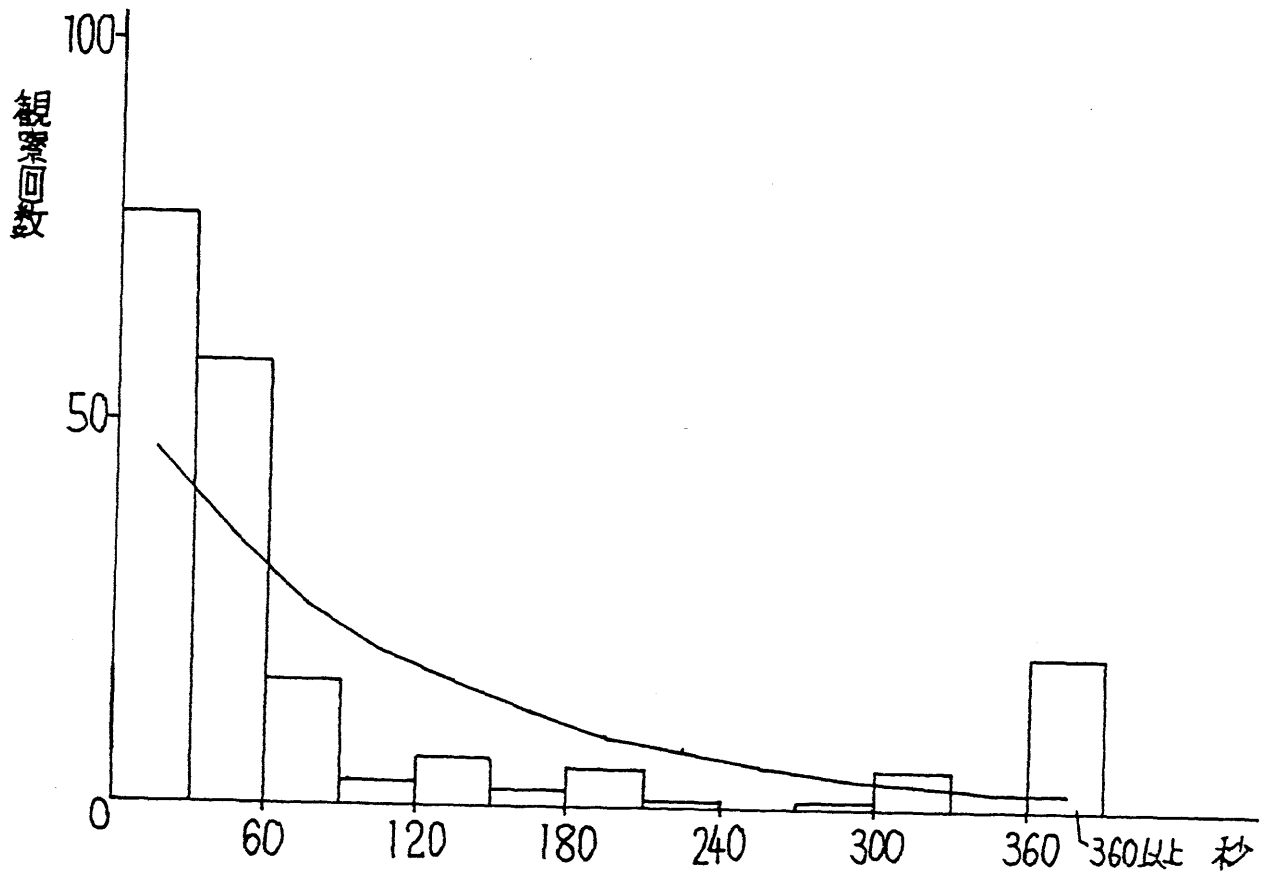


第6図 採餌行動の軌跡（創設期）

●：餌をとった場所，—：餌発見時，--：すべての肉を巣に持ち帰った直後，G：ガラス室，N：網室。

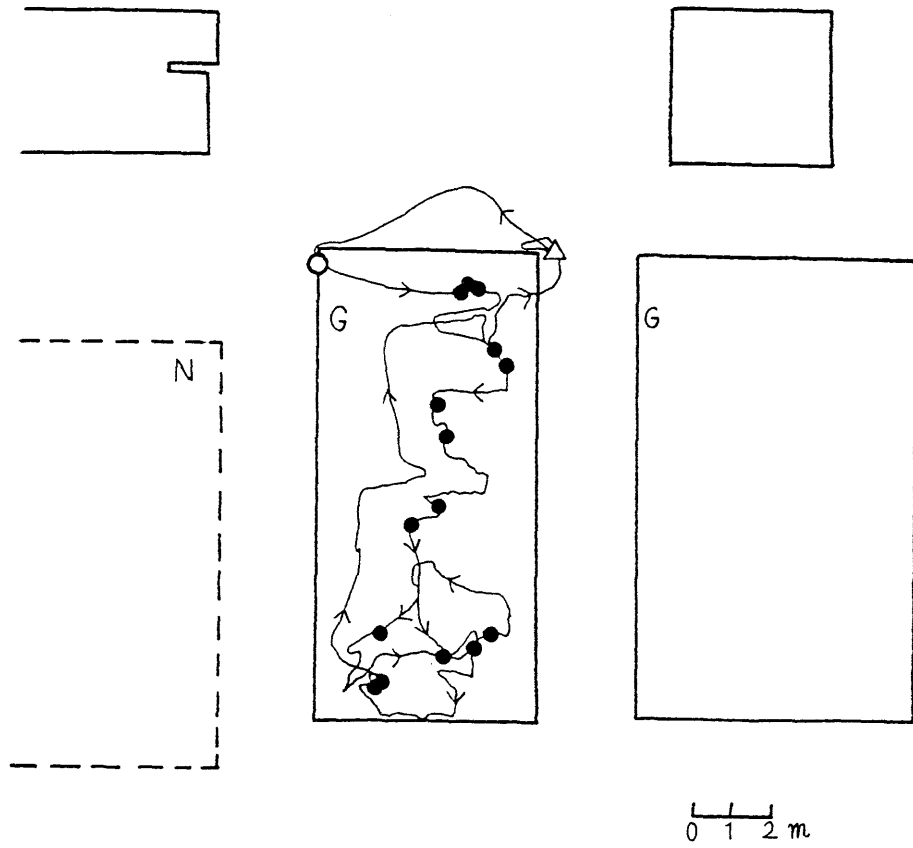
数である。採餌成功の直後では0.136個/分、それ以外では0.034個/分であった。採餌成功の直後ではそれ以外にくらべて約4倍採餌効率が高くなっていた。

採餌行動は、第2表にも示したように餌を持ち帰ったケース (Sfc) と何も持ち帰らなかったケース (Ufc) に分けられる。第7図に何も持ち帰らなかったケース (Ufc) の1回あたりの時間 (出巢から帰巢まで) のヒストグラムを示した。ただし、ここでは第8図に示したような外役の途中で目的の転換がおこった例は除いた (外役の目的の転換は、ハチの行動の変化から判定できた)。外役途中で目的の転換とは、たとえば餌を探索していた個体が外役中に採水に転じて巣には水を持ち帰るなどのケースである。採餌行動の時間的なパターンを見るうえでは、成功した場合 (Sfc) はもみほぐしの時間 (餌によって異なる) を含むため、失敗した場合 (Ufc) のヒストグラムを作る方がよい (第7図)。最長のもの



第7図 創設メスのUfc 1回あたりの時間のヒストグラム

折れ線は負の指数分布(ランダム分布)の期待値を示す。



第8図 外役中の目的の転換の例

●: 採餌のための歩行, Δ: パルプ採集
 ○: 巣

他の記号の説明は第2図参照.

は16分30秒であった。Ufcの1回あたりの時間は、純粋に採餌のための動機づけ (motivation) が持続している時間を表わしていると考えられる。もしこの動機づけが単位時間あたり一定の率で低下していく単純なパターンならば、時間のヒストグラムは負の指数分布 be^{-bx} (b は母数) で表わされる (Delius, 1969)。そこで最尤法によりヒストグラムから母数 b を推定し負の指数分布をあてはめてみた (負の指数分布の母数 b の最尤推定値はサンプルの平均値の逆数である)。あてはめた結果は第7図のヒストグラムのなかに示した。 χ^2 検定の結果、観察されたヒストグラムと負の指数分布 (ランダム分布) のあいだには有意な差があり ($\chi^2 = 107.7$, $df = 10$, $P < 0.001$)、Ufcの分布は負の指数分布に適合していなかった。観察されたヒストグラムは、負の指数分布にくらべて両端の頻度が高く中間部分の頻度が高いこと、すなわち集中分布であることがわかる。このことからUfcの1回あたりの

分布がランダムに決まっているのではないことが示された。

次に巣外で採餌中の創設トスが、どの程度の時間実際に採餌しているかを検討した。つまり、採餌の外役中、創設トスは終始一貫して餌を探しているとは限らない。ここでは完全に静止している場合およびセルフ・グルーミングしている場合、他種の個体（多くはアリ）との相互干渉が見られた場合を採餌していないとみなした。それぞれの頻度は第3表に示した。採餌の外役中の約99%までは実際に採餌していることになる。

アツナガバ子類の採餌行動については、これまで Rabb and Lawson (1957) や山崎ら (1978) などにより、一度餌をとると再び同じ場所を訪れることが報告されている。この“くり返し再飛来” (山崎ら, 1978) には、餌が大きく何度にも分けて巣へ運ぶ場合 (残肉あり) と餌をすべて巣へ運んだ後にもう一度飛来する場合 (残肉なし) がある。前者と後者の適応

第3表 採餌の外役中の時間配分（創設メス）

実際に採餌	98.63 %
休止・グルーミング	1.37 %
他種との干渉	0 %

的意義は別のものである。前者は個体の運搬能力を越えた餌をとったときには当然行われると考えられその意義も明らかである。一方、後者は、鳥などで見られる "area-restricted searching" (Tinbergen et al., 1967) もしくは "area-concentrated searching" (Smith, 1974) と類似した行動であり、餌が集中分布していることへの適応と考えられるがその意義は明らかとはいえない。こういう行動の変化が採餌効率に与える影響が野外で測られた例はほとんどない。フタモンでは先に述べたように約4倍に採餌効率が上昇していた。

このような行動の変化がなぜ採餌効率上昇につながるのかは、本研究においても調査地内の餌の分布を調査していないので明らかでない。しかし、直接観察によると一度餌をとると採餌行動中の歩行の頻度が著しく上昇していた。このことから考えると餌の集中分布と餌の探索方法の変化が見つけ出し効率上昇につながっている可能性が強い。しかし、採餌効

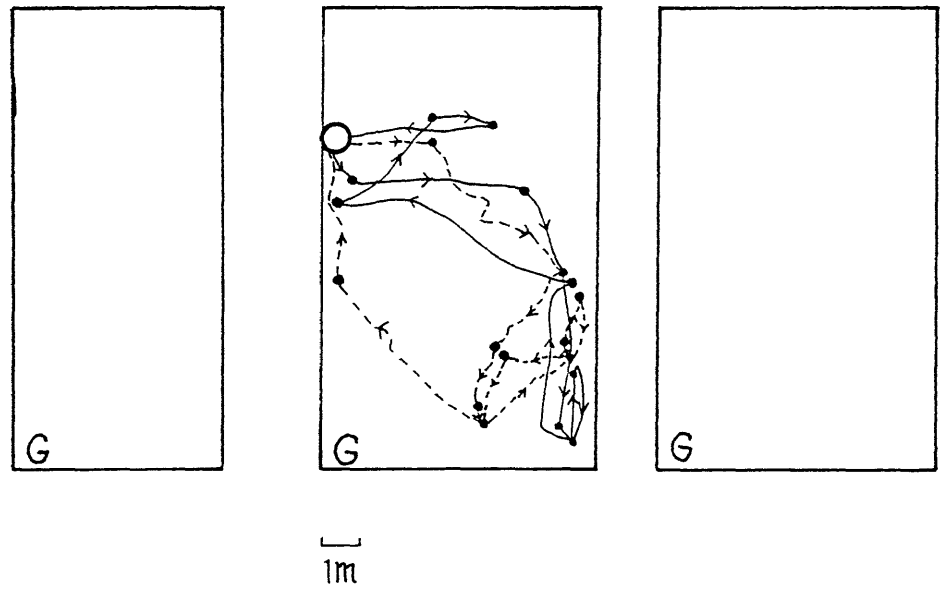
率上昇の機構はケージなどでの野外実験により明らかにされるべきであろう。

採餌行動と他の外役との関係については、1Dの項で述べる。

(3) 採蜜行動

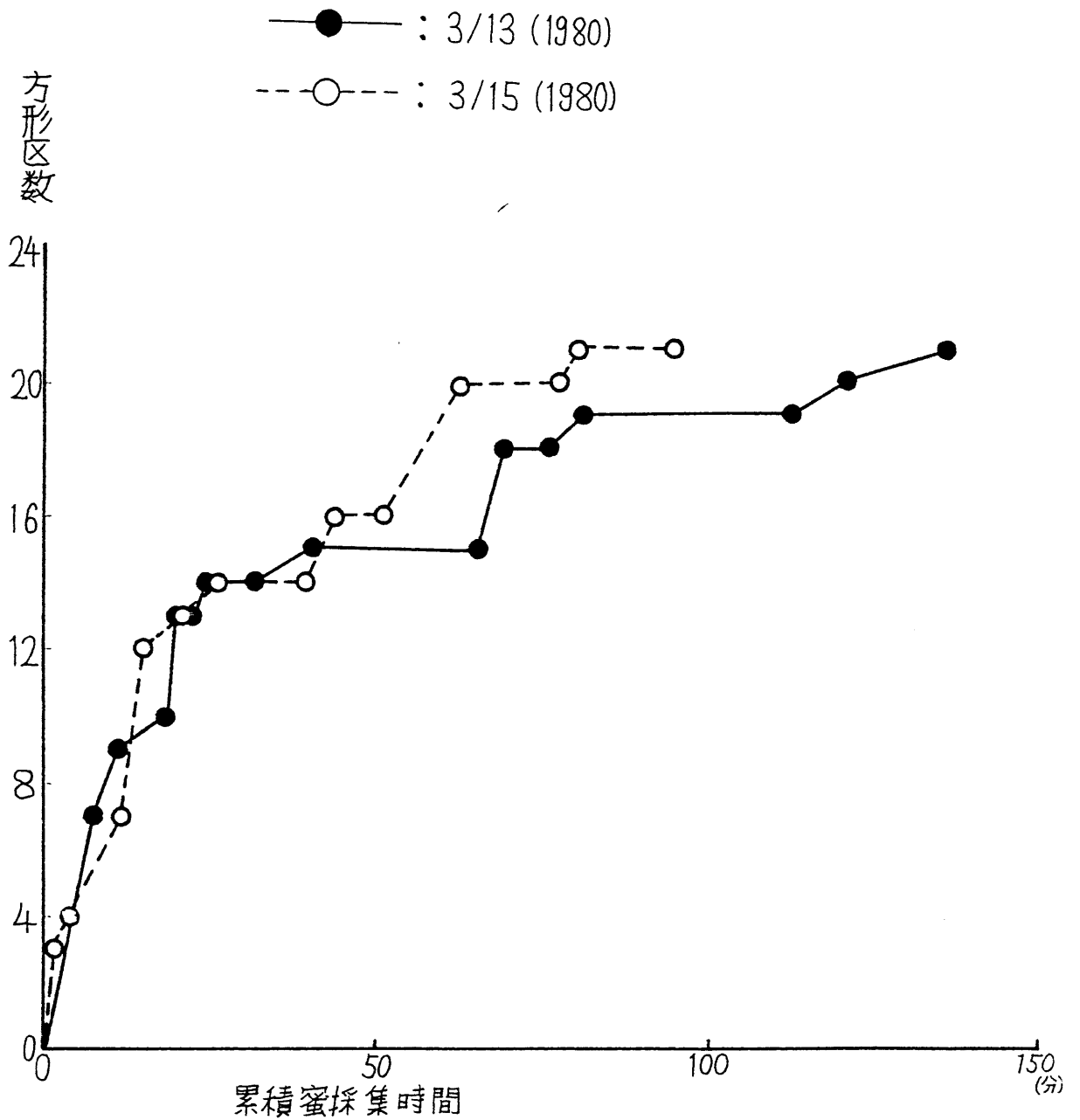
とくに卵期には採蜜行動が多く観察された。第9図に採蜜中のハチの軌跡の例を示した。また第10図、第11図には1980年の一つの巣における1日の内での累積採蜜時間と訪れた面積の関係 (observation-area curve) , および採蜜の外役1回あたりの時間と訪問した面積の関係を示した。面積の単位は $2\text{ m} \times 1.8\text{ m}$ の方形区である。 observation-area curve は飽和型曲線となり、1日に採蜜のために訪れる面積は21方形区と推定されこれは半径約5mの円に相当する。採蜜の外役1回あたりの時間と訪れた面積のあいだには正の相関があった。

(4) 採水行動



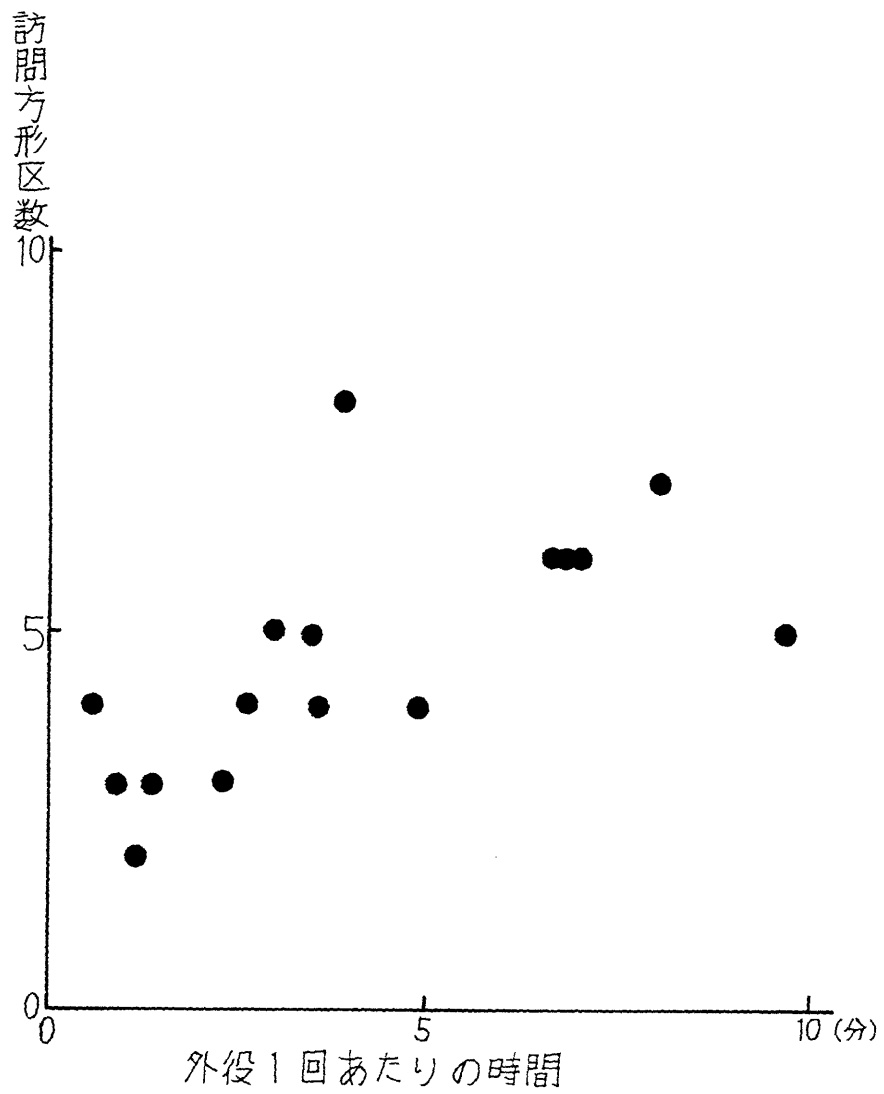
第9図 採蜜 (No. 9) 中の創設メスの軌跡

○ : 巣, • : 採蜜した場所, G : ガラス室
破線と実線は別の外役を示す。



第10図 採蜜の外役中の時間と訪問面積の関係

いずれも卵期のデータ, 1方形区は $1.8 \times 2.0m$ 。



第11図 蜜採集の外役における時間と訪問方形区数
 いずれも卵期のデータ, 1方形区は $1.8 \times 2.0m$ 。

ハチによって巣外から採集された水は、幼虫への給水、巣房への貯水などに用いられる。第12図は、採水行動中の創設メスの軌跡であり、巣と採水場所を直線的に往復していることがわかる。第13図は、特別な例として1回の外役中に採水とパルプ採集を両方とも行ったときの軌跡である。このときはパルプ採集場所にハチが水を吐き出していることが観察された。

第14図に示したのは、採水の外役 (W_c) の1回あたりの時間の分布である。すべて3分以内であった。

さて、採水のための外役 (W_c) 1回あたりの時間は3つに分けることができる；

T_1 = 巣から採水場所までの時間 (往路)

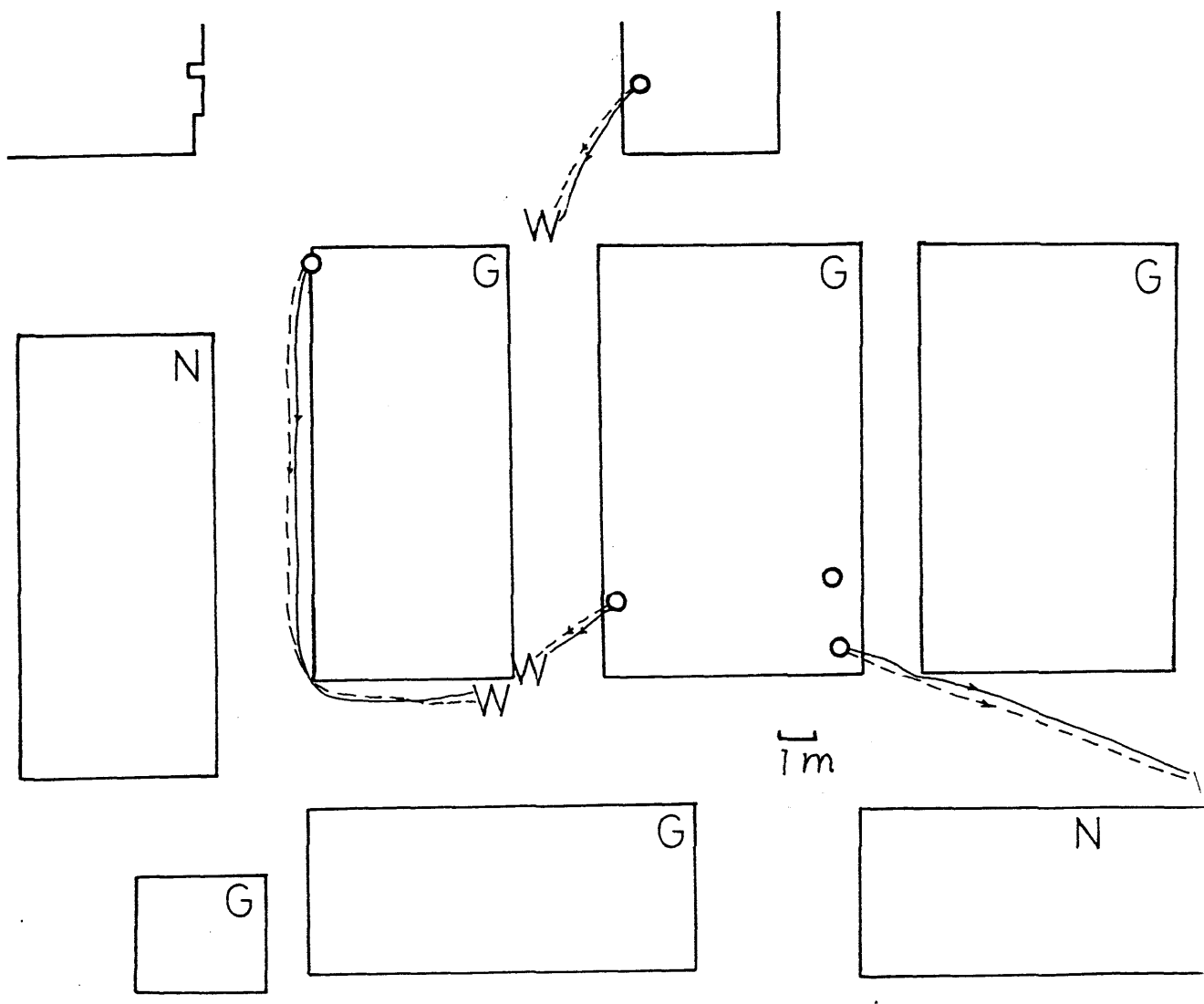
T_2 = 採水場所から巣までの時間 (復路)

T_h = 吸水時間 (採水場所にいる時間)

また以下のように T_c , T_s を定義する；

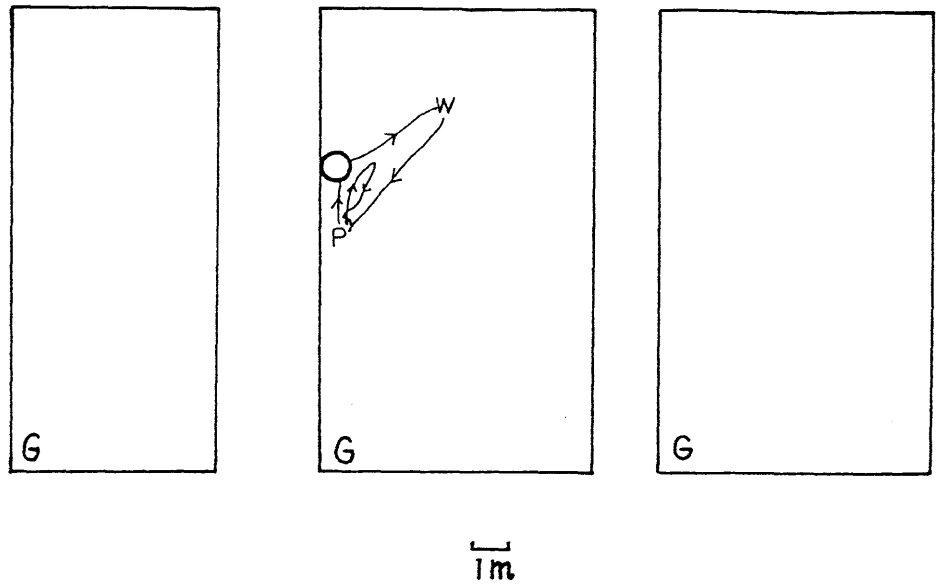
$$T_c = T_1 + T_2$$

$$T_s = T_c + T_h = T_1 + T_2 + T_h$$



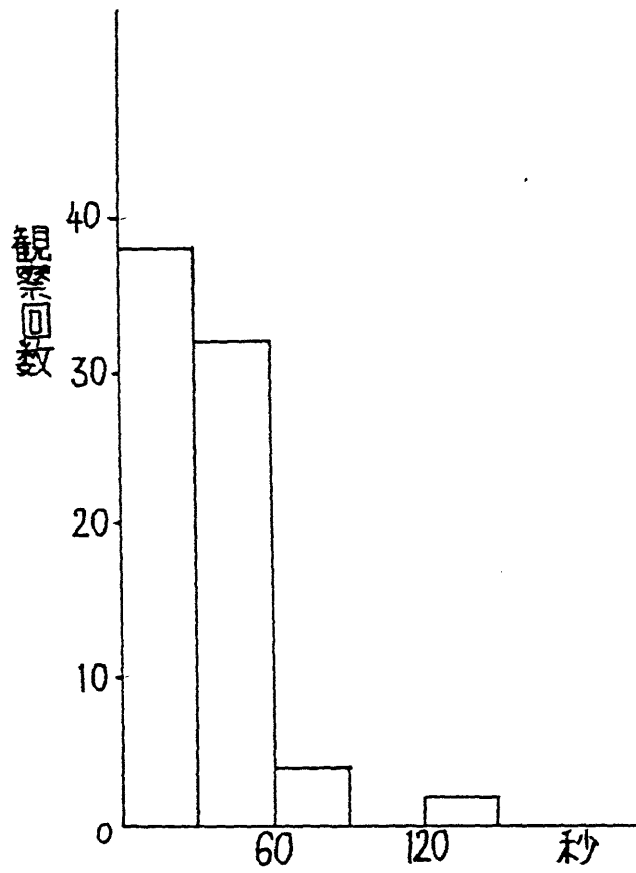
第12図 水の採集の外役の軌跡 (復路は省略)

W : 水, O : 巣, G : ガラス室, N : 網室
破線 : 実線の次の水の採集。



第13図 採水ののちパルプ採集を行なった外役 (1980.3.15)

G : ガラス室, O : 巣, W : 水, P : パルプ。



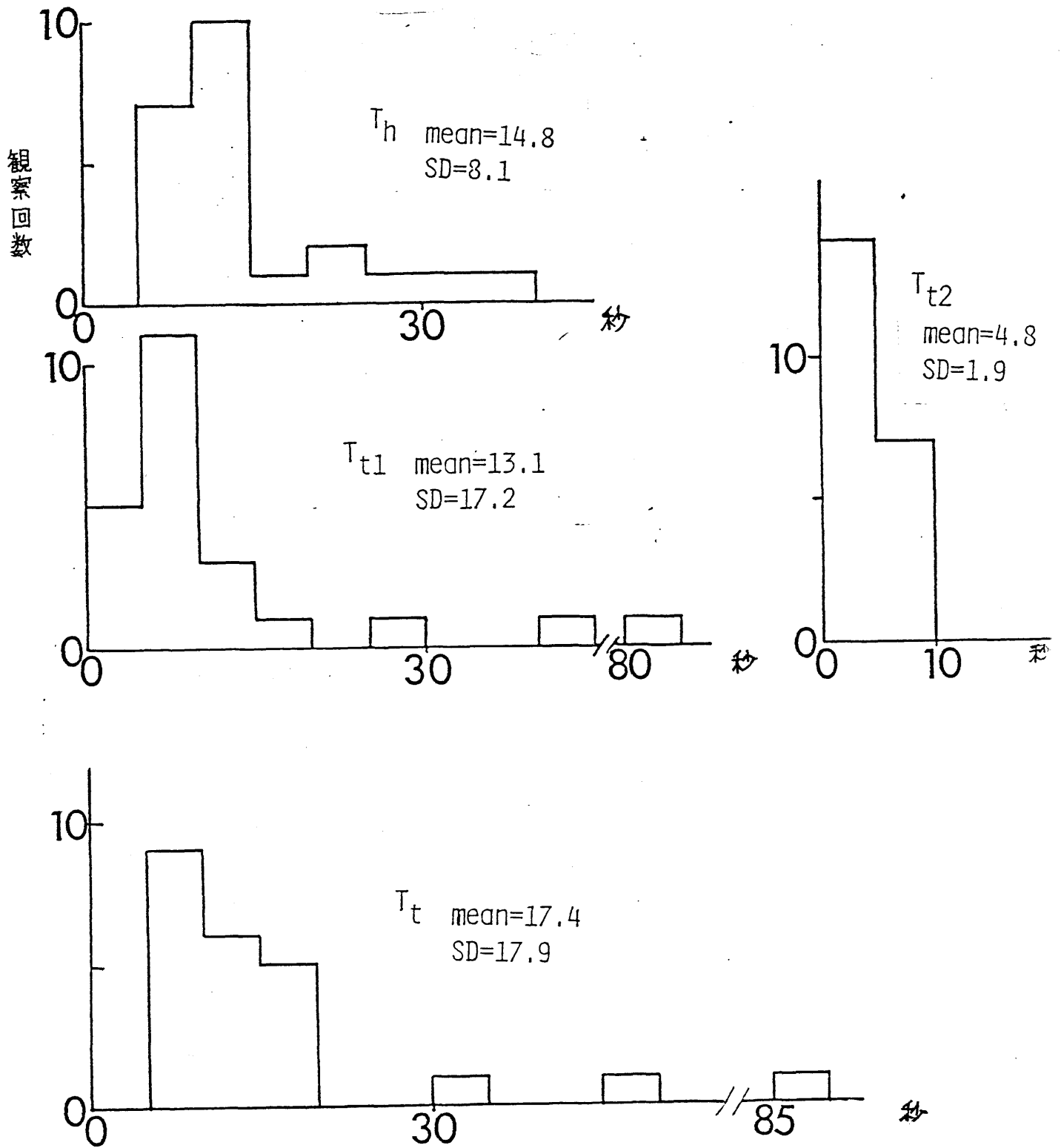
第14図 創設期の W_c 1回あたりの時間のヒストグラム.

23回の採水の外役 (W_c) において, T_{e1} , T_{e2} , T_h を計ることができた。そこで T_{e1} や T_{e2} , T_h という採水行動の構成要素がどういう関係にあるのかを調べるため回帰分析とバリアンスの分析を行なった (第4表, 第15図)。まず, T_h と T_s , T_e と T_s , T_e と T_h のあいだにはそれぞれ正の相関があるから, 一つの外役のなかでは往復時間と吸水時間はともに増大もしくはは減少する傾向にあることがわかる。次に T_e に対する, T_e の二つの成分 T_{e1} と T_{e2} の寄与を見る。 T_{e1} と T_e のあいだには正の相関があり, T_{e2} と T_e のあいだには相関がなかった。また, T_{e1} と T_e の回帰をみると傾きは1にごく近く決定係数 r^2 も1に近いから, T_e の変動の大部分が T_{e1} の変動によることがわかる。そしてこのことは以下の二点からも裏づけられる。まず, 第一に T_{e1} と T_e の回帰式の切片の値 (T_{e1} と T_e のあいだに直線関係があるときの $T_{e1} = 0$ における T_e の値) の95%信頼区間は $[3.68 \sim 5.16]$, 一方, T_{e2} の95%信頼区間は $[3.98 \sim 5.08]$ で

第4表 採水(W_c)の構成要素の回帰分析
(直線回帰, 標本数23)

独立変数	従属変数	傾き	切片	決定係数(r ²)
T _h	T _s	2.44	-3.36	0.69**
T _t	T _s	1.29	10.31	0.93***
T _{t1}	T _{t2}	0.03	4.42	0.07
T _{t1}	T _t	1.03	4.42	0.99***
T _{t2}	T _t	3.39	1.66	0.13
T _h	T _t	1.42	-3.22	0.43**
T _h	T _{t1}	1.34	-6.79	0.40**
T _h	T _{t2}	0.08	3.57	0.13

星印1つ: 5%水準, 2つ: 1%水準,
3つ: 0.1%水準でそれぞれ有意.



第15図 採水の各構成要素の1回あたりの時間のヒストグラム(秒)

ほぼ重なっている。第二に T_1 のバリアンスは T_2 のそれにくらべて有意に大きい ($F = 85.1$, $df = 22, 22$, $P < 0.01$)。

また, T_1 と T_2 のあいだに相関がないこと, そして T_1 と T_n のあいだに正の相関があり T_2 と T_n のあいだには相関がないことから, T_1 と T_n のあいだの相関は実は T_1 と T_2 のあいだの正の相関によっていることがわかる。このことは, T_1 と T_n のあいだの決定係数 (r^2) の値が T_1 と T_2 のあいだのそれと大差ないことからも支持される。以上のことから,

(i) 往復時間のなかでは, 往路の時間の変動は復路の時間の変動より大きく, 往復時間の全体の変動はほぼ往路の変動のみで説明される,

(ii) 往路の時間が長くなると, 吸水時間も長くなる,

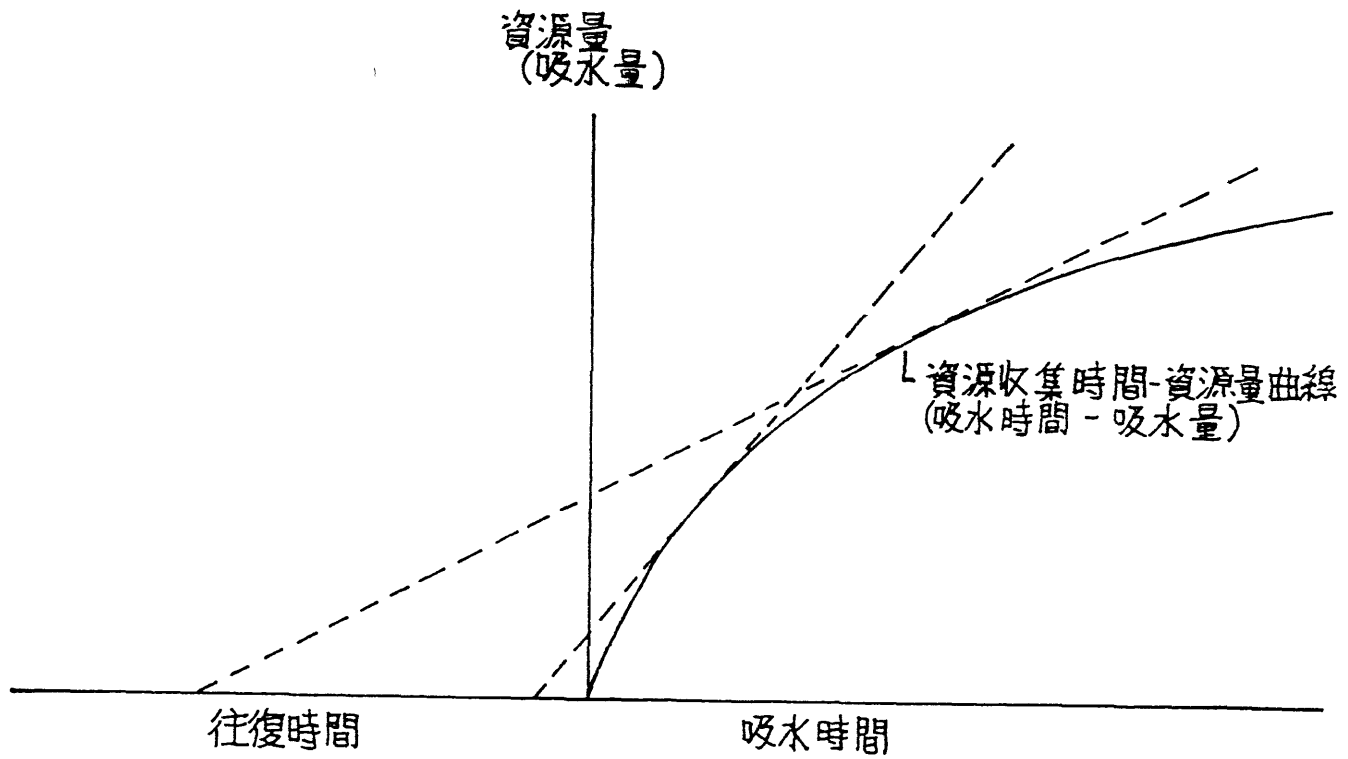
(iii) 復路の時間は, 往路の時間や吸水時間とは独立に決まっている, ことがわかった。

さて、往路の時間と吸水時間のあいだの正の相関は自明のものではない。一般に、二つの変数間の相関関係から因果関係を推測することは困難だが、この場合については、少なくとも吸水時間が原因、往路の時間が結果となっているのではないことがわかる。なぜ、両者のあいだに正の相関が見られるのだろうか？

近年、動物が餌を中心とした資源の採集行動において適応度（もしくはその代替の指標としての単位時間あたり資源採集量）を最大化するような自然選択をうけてきた、という前提から出発した最適採餌理論（optimal foraging theory）が發展している（Pyke et al., 1977; 椿, 1978の総説参照）。とくに Orians and Pearson (1979) の central place foraging の理論は餌を巣に持ち帰る捕食者について考えられたものであり、フタモンの創設トスの採水行動に適用しうる。

一般に採餌行動は何段階もの意志決定（ここで意志決定ということばには動物が何かを

実際に考えているという内容を含まない，
 McFarland (1977) 参照) を積み重ねて行うものと
 考えられる。しかし，フタモンの創設メスの
 採水行動の場合は，(i) 同じ採水場所をくり返
 して利用するためいわゆるパッチの選択とい
 う意志決定を含まない，(ii) 採水場所へ飛来す
 るれば必ず吸水するのでパッチ内での餌選択に
 類似した意志決定をも含まないことから，先
 に挙げた3つの構成要素への時間配分に限っ
 て単純かつ厳密にその最適性を検証できる。
 第16図はこの場合（最も単純なケース）に
 Orians and Pearson のモデルを適用して最適時間配
 分を見つけたものである。最適性の指標とし
 ては単位時間あたり採水量すなわち1回の外
 役における採水効率をとる。具体的には採水
 効率 = (1回の外役での吸水量) / (その外役
 の T_s) である。第16図の横軸は時間であり，
 原点より右は吸水時間 (T_h)，原点より左は
 往復時間 ($T_r = T_{r1} + T_{r2}$) である。図中の曲線
 は吸水時間と吸水量の関係を示したものであ



第16図 Orians and Pearson (1979) のモデル (Orians and Pearson (1979) を改変).

り、縦軸は吸水量である。ある往復時間に対して最も効率の高い吸水時間は、原点より左の横軸に往復時間をとリ、その点から吸水時間—吸水量曲線に接線をひいたときの接点であらわされる。なぜなら往復時間（ T_r ）が与えられているときある吸水時間だけ吸水したときの効率は（吸水量） / （往復時間 + 吸水時間）すなわち第16図上では往復時間に対応する原点より左の横軸上の点と吸水時間に対応する吸水量—吸水時間曲線上の点を結んだ直線の傾きに等しいが、この傾きは上記の接線のとき最大となるからである。

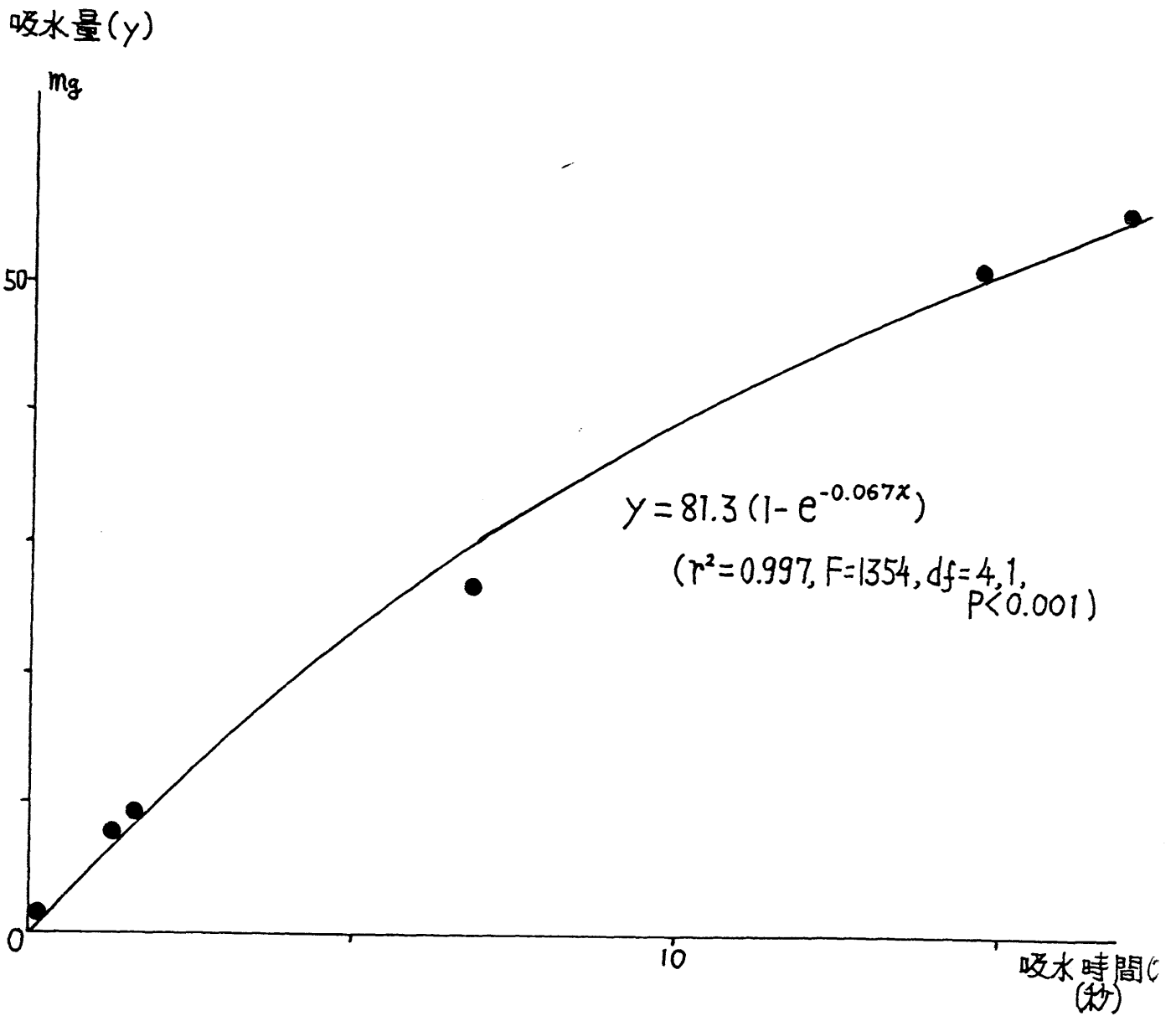
第16図のモデルからは、往復時間が長くなると吸水時間も長くなることが期待できる。しかしこのモデルとフタモン創設メスの採水行動のあいだの適合を検討する前に、まず吸水時間—吸水量曲線が第16図のような形であることを確かめる必要がある。

吸水時間—吸水量曲線に関する実験は以下の手順により1981年5月に行なった。調査地

内に直径約 25 cm のアルミニウムの盆を置き、これに水を入れた。創設メスが飛来し吸水している時間を計った。吸水後の創設メスを直ちにピンセットで捕え、あらかじめ重量を計ったあるバイアルに入れ炭酸ガスで麻醉して水を吐き戻させ、この水の重量をマイクロ・バランスで測定した。この実験はすべて晴天で風の弱い日に行なった。結果を第 17 図に示した。吸水時間と吸水量の関係は (i) 吸水時間が長くなれば吸水量も増加, (ii) しかし吸水時間の増加の比率に比べて吸水量のそれは小さいことがわかる。ここから飽和型の曲線があてはまると予測される。そこで吸水時間を x 、吸水量を y として以上の式をあてはめた;

$$y = a (1 - e^{-bx})$$

(ただし, a, b は定数)。非線形最小二乗法により最も適合がよいときの a, b の値を求めたところ $a = 81.3$, $b = 0.067$ であった。また決定係数 r^2 は 0.997 であり、 F 検定したところ有意であった ($F = 1354.2$, $P < 0.00$)



第14図 吸水時間と吸水量の関係

1)。そこで次式を吸水時間—吸水量曲線として用いることにする；

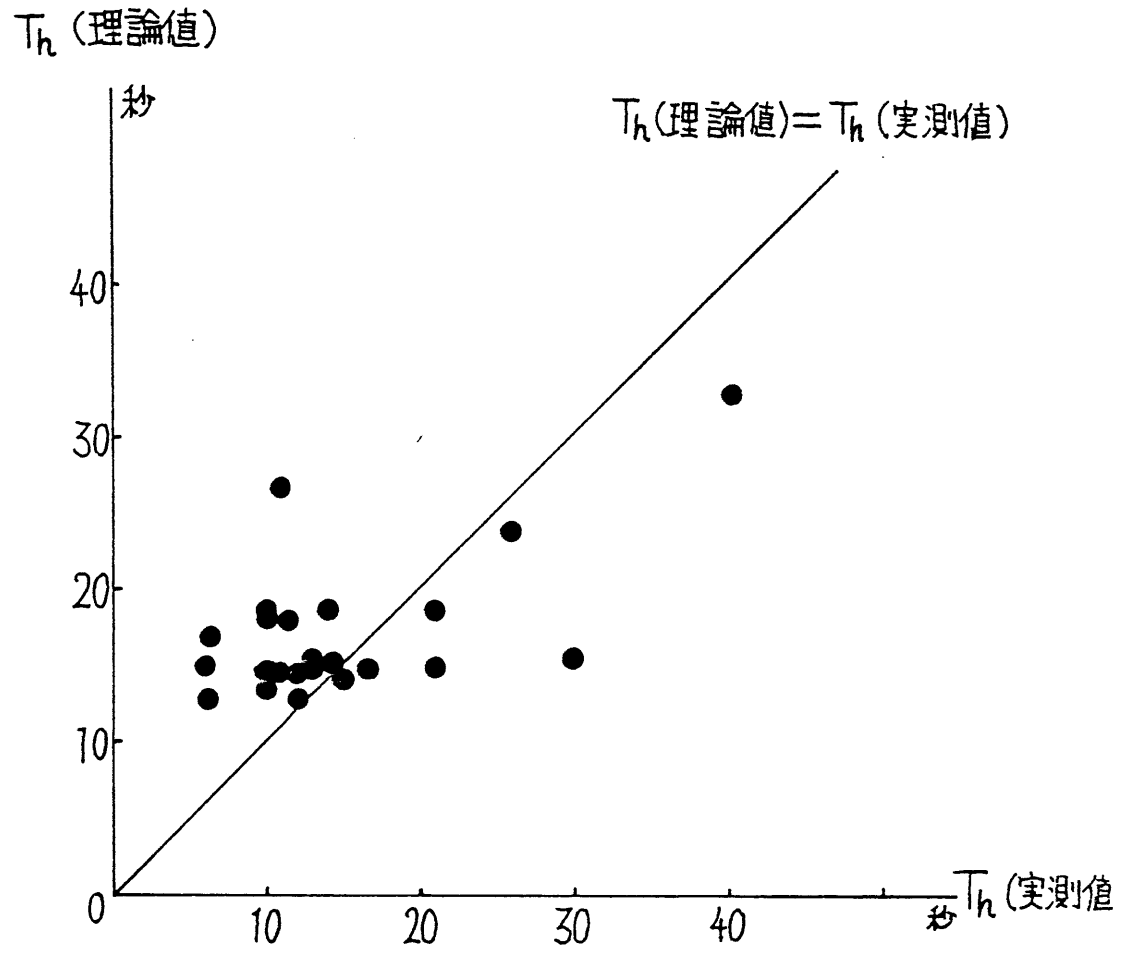
$$y = 81.3 (1 - e^{-0.067x})$$

吸水時間—吸水量曲線は Orians and Pearson のモデルで仮定されていたものと同じ形をしていた。しかし、これだけではこのモデルがここでのデータにあてはまるとはいえない。そこで以下の手順によりモデルの適合を検証する；

(i) 吸水時間—吸水量曲線および T_h の実測値から T_h の最適値（理論値）を求める，

(ii) T_h の実測値と上の (i) で求めた T_h の理論値をくらべる。比較は、 T_h の実測値の変動を T_h の理論値がどれだけ説明できるかを分散分析により検討する。

ここで注意すべきことは、 T_h の理論値の計算にはいかなる形でも T_h の実測値を用いていないため循環論証に陥ることが避けられている点である。 T_h の実測値と T_h の理論値の比較を第18図、分散分析の結果を第5表に示した。これらにより7タモシの創設と下の採水行動



第18図 T_h の理論値と実測値の比較

第5表 T_h の実測値の分散分析 (秒)

変動源	平方和	自由度	平均平方	F
モデル	414.18	1	414.18	8.33*
残差	1043.13	21	49.67	(*0.05>P>0.02)
全変動	1457.31	22		

がモデルに適合していることが示されている。

以上のことから、フタモン創設メスの採水行動では、往路の時間に応じて吸水時間を決める方法により採水効率が最大化されていることがわかった（最適採餌モデルは、ここでは時間配分のパターンに関しての予測をするものであった。このモデルはいかなる解発因によってこのような時間配分を行うのかには関係がない。しかし、上記の結果は、いかなる至近的手段によるかにかかわらず、実際の時間配分のパターンが採水効率という指標では最適であることを示している）。このような方法によって最適な行動をとりえたのは、復路の時間（ T_2 ）のバリエーションが小さく予測可能であることによる。それでは、なぜ T_1 と T_2 のバリエーションには差があるのだろうか。第4表に示した T_1 と T_2 の回帰の結果から両者のあいだには相関がないこと、すなわち、 T_1 の大きなバリエーションの原因は往路、復路に共通の要因ではないことがわかる。だから、

たとえば巣と採水場所のあいだの距離は V_H のバリエーションの原因としては考えにくい。直接観察によると、採水行動の前にはしばしば水面上での施回（ホバリング）が見られた。また吸水時に着水に失敗して働モバチが溺死したことも2例観察されている。溺死せず完全に吸水するためのホバリングが V_H の変動の要因である可能性がある。このことは V_H の平均値が V_H より大きいことからも支持される。

最適採餌モデルの野外での検証はいくつもの種において行われているが定量的なものはごく少ない (Pyke et al., 1977; Krebs, 1978)。また餌をある中心点に持ち帰る動物 (Central Place Forager;

CPF と呼ぶ) についてこのモデルを野外で定量的に検証したのは本研究が最初だと思われる。最適採餌モデルの検証において必ずしも定量的に支持する結果が得られていないのはモデルの仮定と現実の不一致 (井上, 1979) 以外に、とくに野外での検証においては多くの意志決定の過程を同時に観察することにな

る点が原因となっていると思われる。このフタモンの創設トスの採水行動においては、モデルの設定が満たされていることとともに、先に述べたように単純な意思決定の過程を取り出すのに成功したことが上記の結果を与えたのであろう。

さて、水は、フタモンの創設トスにとってどの程度に重要な資源だろうか。直接的な重要性を知りうるようなデータは得られていない。しかし、水の機能の一つに巢の温度の低下があるから、未成熟個体への高温の影響を検討することにより、ある程度の評価ができればよい。1981年6月に岐阜県関市の津保川河川敷で採集したフタモンの巢から脱皮後2~5日の5齢幼虫を取り出し1頭ずつ試料ビン内に入れ、20℃、25℃、30℃、35℃、40℃の五つの温度区で各5頭ずつ用いて実験を行なった。実験開始時に水を充分与え、その後は一切、給水も給餌もしなかった。実験開始から1日以内は3時間間隔で、その後は12時間間

隔で幼虫の生存・死亡を判定した(第6表)。高温区では生存日数が短くなっており、温度による生存日数の差は有意だった(Kruskal-Wallisの順位分散分析, $H = 22.01$, $df = 4$, $P < 0.001$)。ここで示した5歳幼虫の生存日数の他に、宮野(1981)は35℃ではそれ以下の温度に比して卵の孵化率が著しく低下することを報告している。これらのことから、水が未成熟個体の生存にとって重要なことが示唆される。

この節の結果から、フタモンの創設メスの採水行動については最適性の観点から一応の説明が与えられた。しかし残されている問題もある。とくに重要なものとしては、 T_h の実測値の変動のうち、 T_h の理論値によって説明されない部分の原因(第18図参照)がある。これについてはこの節の内容からは明らかにできなかった。

(5) パルプ採集

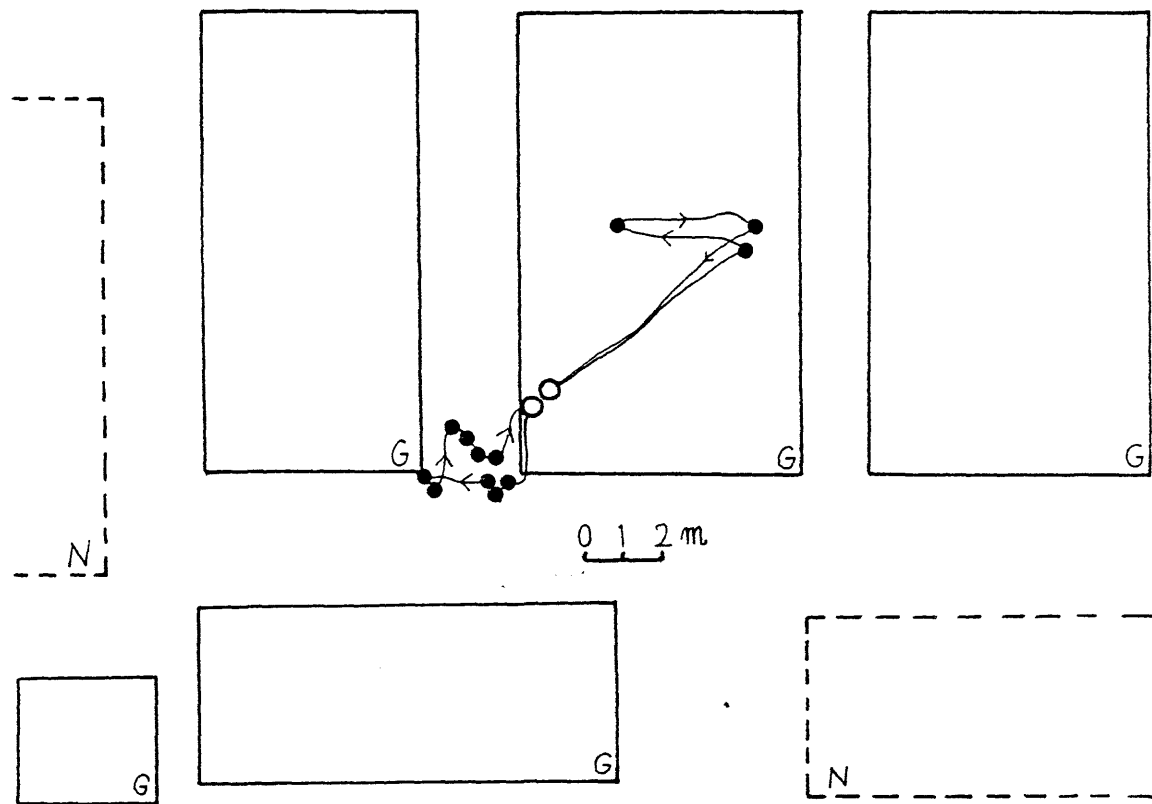
ハチによって採集されたパルプは、巣壁の

第6表 5齡幼虫の温度別生存日数(平均±SD, 標本数は各5)

温度	生存日数
40°C	0.35±0.16
35°C	3.30±0.97
30°C	2.30±0.45
25°C	5.60±0.89
20°C	10.30±2.68

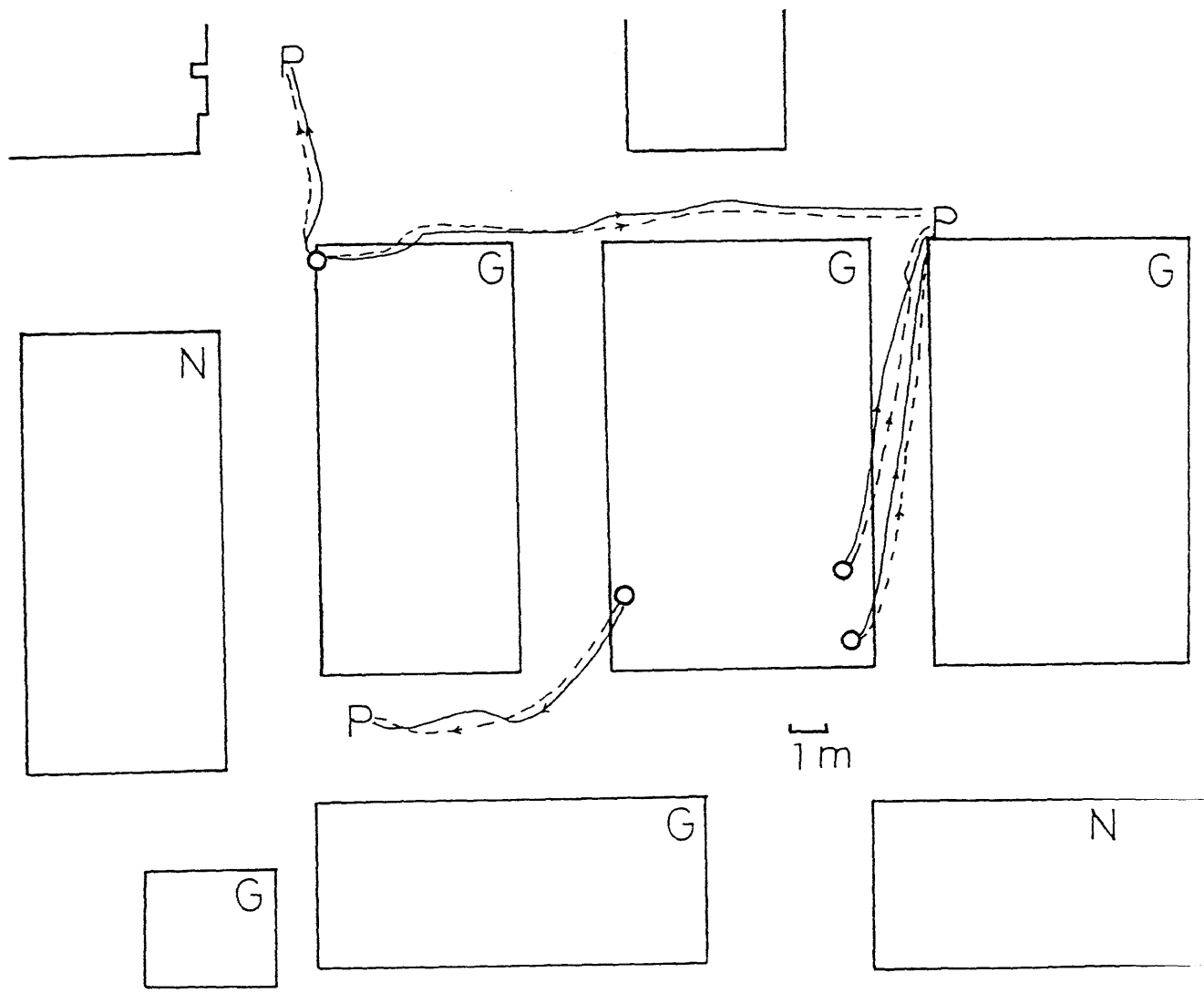
材料として用いられる。第19図と第20図はそれぞれ造巢の初期（巢の総房数が5以下）とそれ以外の時期におけるパルプ採集の外役中の創設メスの軌跡である。造巢初期には1回の外役中にいくつもの地点を訪ねているが、後には1回の外役中には一つの場所のみでパルプを採集していることがわかる。そして1回の外役中に1ヶ所からパルプを採集するときには往復の軌跡は直線的であった。1回の外役中に何ヶ所からパルプを採集するかを、巢房数が5以下のときと10以上のときに分けて示したのが第21図である。巢房数が多くなると、ほとんどの場合1回の外役中1ヶ所からパルプを採集していることがわかる。巢房数5以下と10以上のときではパルプ採集場所数に有意な差があった（Fisherのならばかえ検定、 $P = 3.5 \times 10^{-4}$ ）。

パルプを1ヶ所から採集している場合について採水のときと同じような構成要素の回帰分析を行うことができる（第7表）。用い



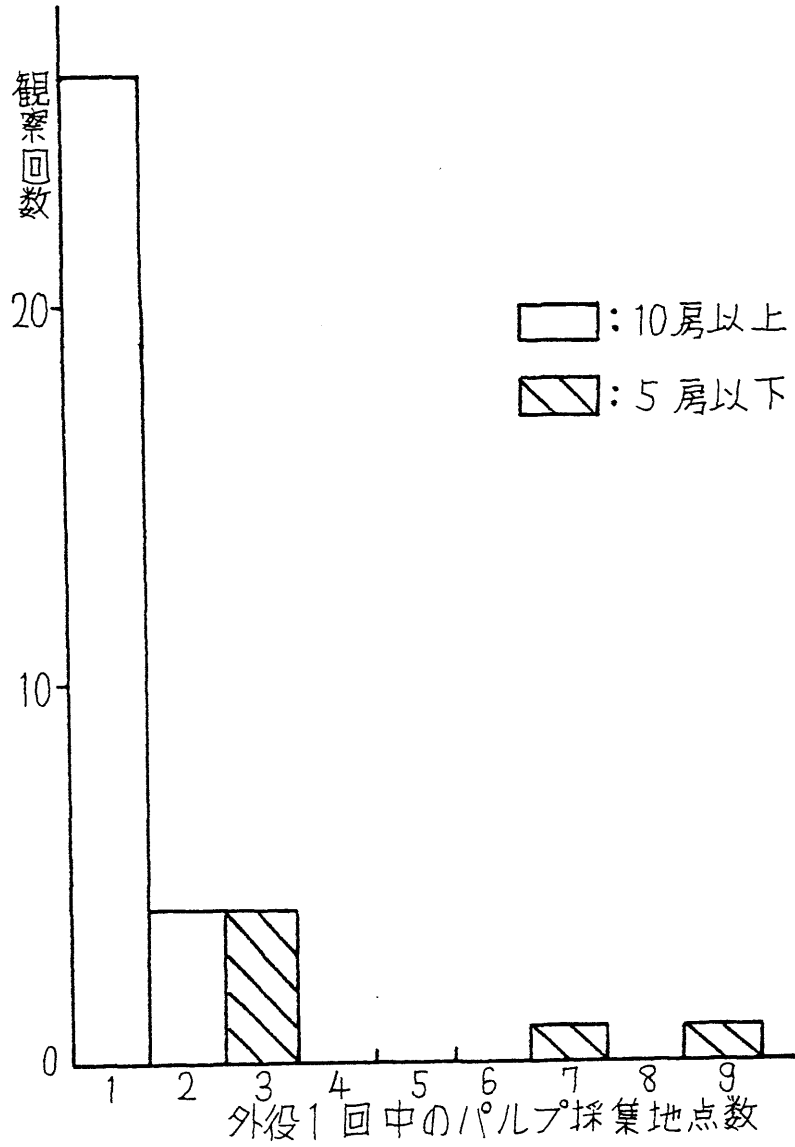
第19図 巣創設直後のパルプ採集の外役の軌跡 (1980)

○: 巣, ●: パルプ採集地点
 他の記号の説明は第2図参照.



第20図 パルプ採集の外役の軌跡(復路は省略)

P: パルプ, O: 罌, G: ガラス室, N: 網室,
 破線: 実線の次のパルプ採集の軌跡。



第2図 外役1回中のパルプ採集地点数のヒストグラム

第7表 パルプ採集(P_c)の構成要素の回帰分析
(直線回帰, 標本数26)

独立変数	従属変数	傾き	切片	決定係数(r^2)
T_h	T_s	0.86	43.75	0.46**
T_t	T_s	0.85	94.60	0.40**
T_{t1}	T_{t2}	0.31	3.47	0.30**
T_h	T_t	-0.14	43.75	0.02
T_{t1}	T_t	1.97	11.63	0.64**
T_{t2}	T_t	1.31	3.47	0.88***
T_h	T_{t1}	0.04	6.52	0.01
T_h	T_{t2}	-0.18	37.23	0.07

星印の説明は第4表参照.

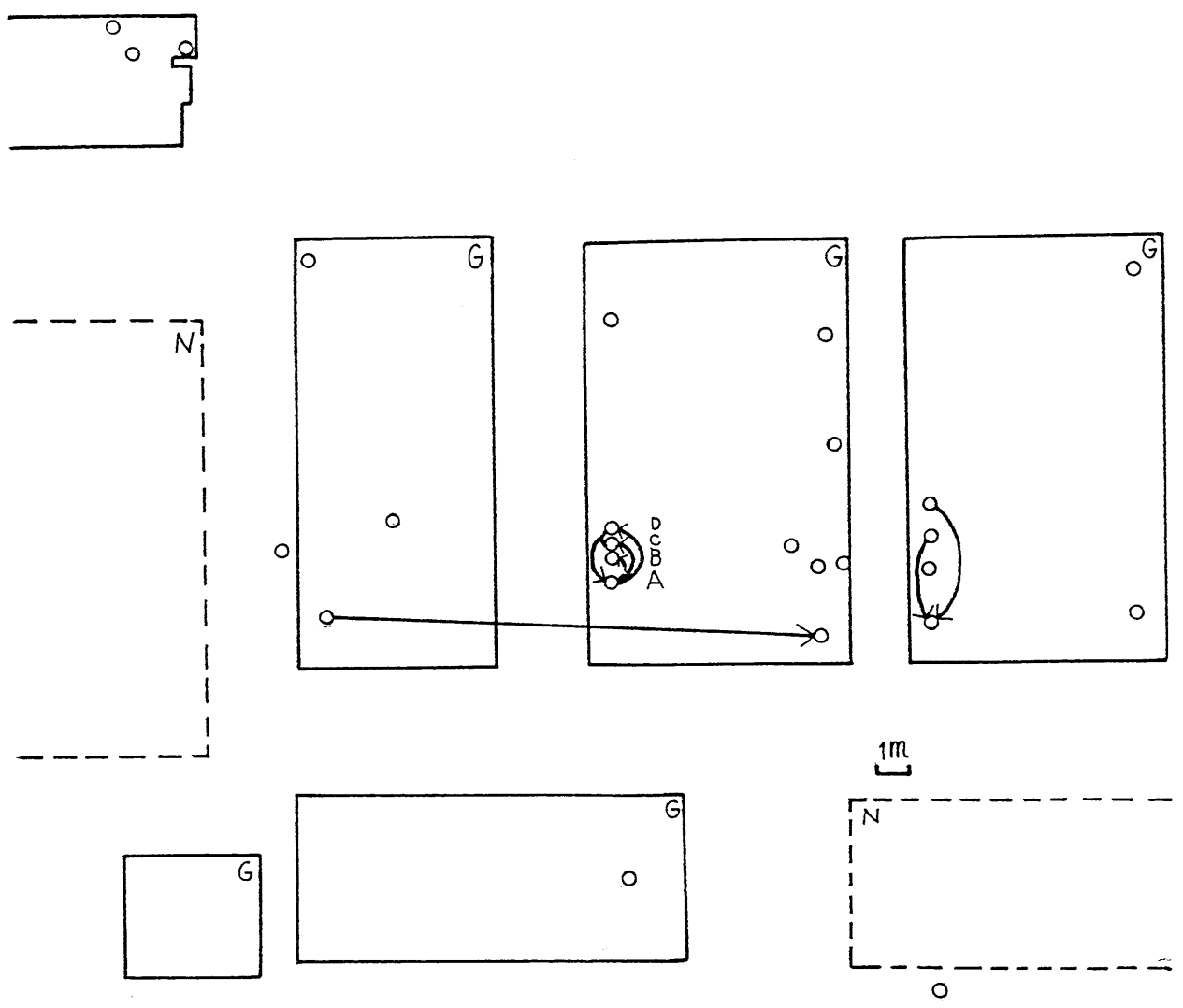
	平均値	標準偏差
T_s	121.35	46.42
T_h	89.88	36.27
T_{t1}	21.38	24.87
T_{t2}	10.08	14.06
T_t	31.46	34.62

た記号は採水のとまと同じである。T_nはここではパルプをかみとっている時間である。パルプの場合、採水の場合と異なつてT_nとT_e、T_nとT_{e1}のあいだには相関はなかつた。T_{e1}とT_{e2}のあいだには有意な正の相関があつた。このことからパルプ採集においては、T_{e1}とT_{e2}は共通の要因、おそらくは巣からの距離、により決定され、T_nはこれらとは独立に決まつてゐると考えられる。パルプ採集において、採水行動において見られたような最適性が見られるかどうかは、パルプかみとり時間—パルプかみとり量曲線が得られていないためわからない。この曲線は、採水のとまとは異なつてパルプ源の性状（硬さ、湿度など）の影響を強くうけると考えられる。

C. 巢間の関係

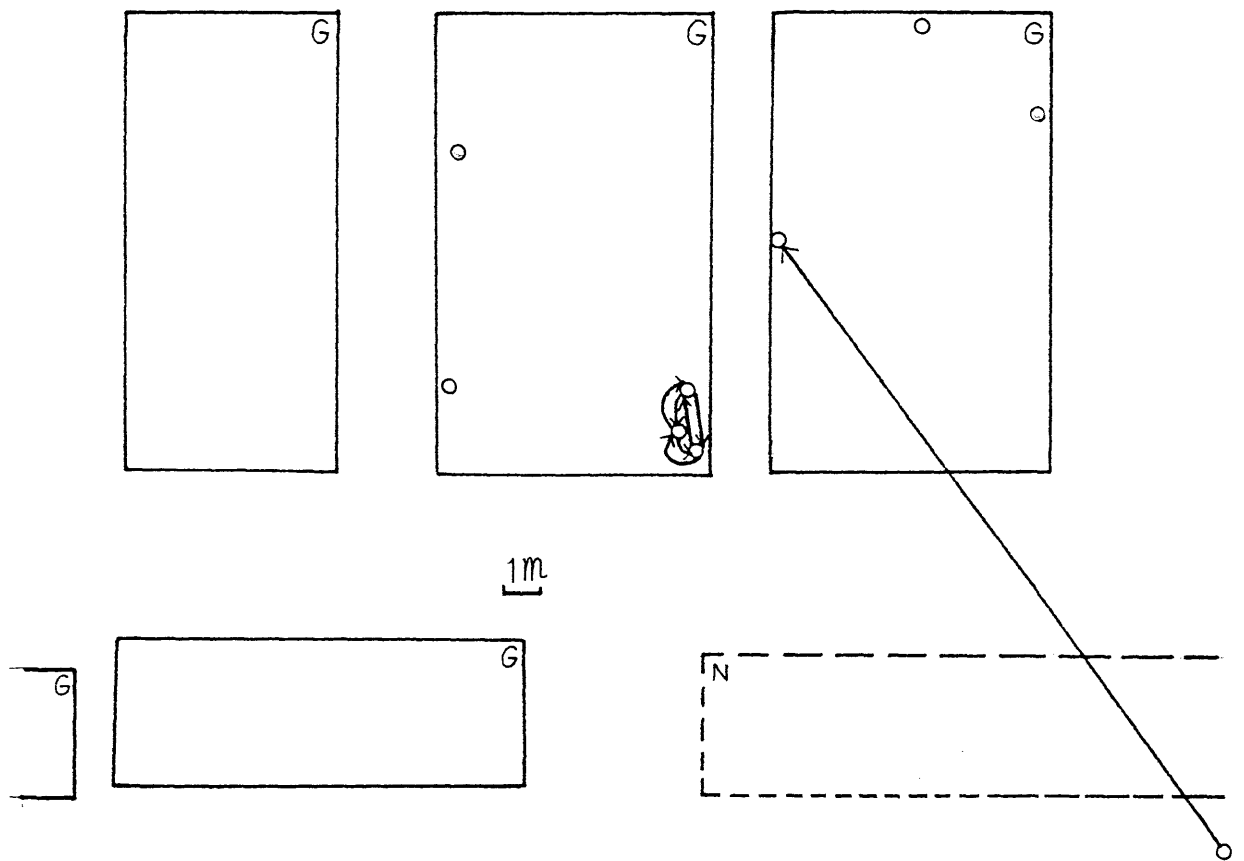
社会性狩りバチにおいては同一巢内の個体間関係は、それが働きバチカストの進化という観点から重要だと考えられてきたため良くしらべられてきた。しかし、同一種の異なる巢のあいだの関係はほとんど調べられていない。これは、アメリカ・ヨーロッパでも、また社会性昆虫のコロニーは集団というよりは普通の動物の「個体」と同じレベルと考えるべきであるという議論（吉川，1973）が行われてきた日本でも同様であった。しかし、巢間関係の記載は社会性狩りバチの社会の実態を知る上で不可欠のものである。

フタモンにおける特徴的な巢間関係は、①巢間共食い (intercolonial cannibalism) と②らせん飛翔にみられる攻撃的な関係である。ここで巢間共食いとは、同種他巢の幼虫など未成熟個体を食することである。1979, 80, 81年度に観察した巢間関係の例を第22, 23, 24図に示した。共食いは近くの巢のあいだに見られる



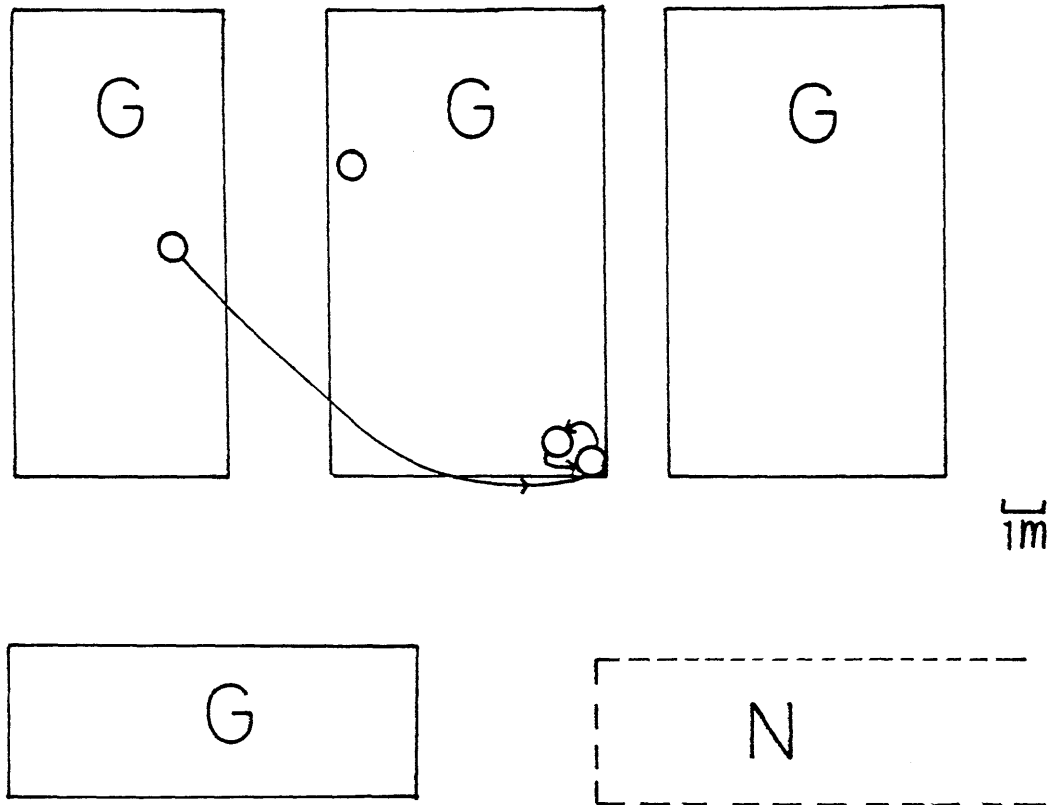
第22図 創設期の巣間関係 (1979年度)

→: 他巣の幼虫の共食い (失敗も含む), A~D: 巣の記号, 他の記号の説明は第2図参照。



第23図 創設期の巣間関係 (1980年度)

記号は第22図と同じ。



第4図 創設期の巣間関係（1981年度）

記号の説明は第22図参照。

ことが多いが10 m以上離れた巣に共食いに行
 っている創設メスがいたことが注目される。
 また、これらの現象がかなりの頻度で起こっ
 ていることも注目されるが、ある創設メスに
 ついてこれらの現象が見られるかどうかは観
 察時間の長短による。だから第22～24図のみ
 では頻度はわからない。そこでこれらの現象
 の頻度の評価は、ID、エソグラム¹の分析の項
 で行うこととし、ここでは共食い²のときの創
 設メスの行動の記録（1979年5月21日、第22
 図A巣の創設メス α の行動の記録）を示すこ
 とにする；

行動記録

10 : 45 ' 34 " A 巣を 出 発

10 : 45 ' 59 " B 巣 に 到 着 。 B 巣 の 創 設 メ ス
 は 不 在 。 α は 房 内 を さ ぐ り 壁
 を 触 角 で た た く 。 B 巣 に は 未
 成 熟 個 体 皆 無 。

10 : 46 ' 30 " B 巣 を 出 発 。

10 : 46 ' 59 " B 巣 に 到 着 。

10 : 47' 09" B 巢を出発。

D 巢近くのガラスに到着。

10 : 47' 29" 歩いて D 巢に到着。D 巢の創設メスは不在。

10 : 47' 54" D 巢上で休息。

10 : 48' 04" D 巢上を歩行。

10 : 48' 59" D 巢の幼虫を引き抜き自分で食べる。

10 : 49' 34" D 巢を出発

10 : 49' 56" C 巢に到着。C 巢の創設メスは不在。幼虫を引き抜いてモミ、肉塊を作る。

10 : 50' 04" 肉塊をくわえて C 巢を出発。

10 : 50' 39" D 巢より約 50 cm のガラスに着陸。運んできた幼虫を食べる。

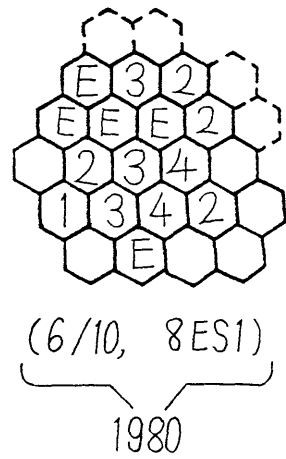
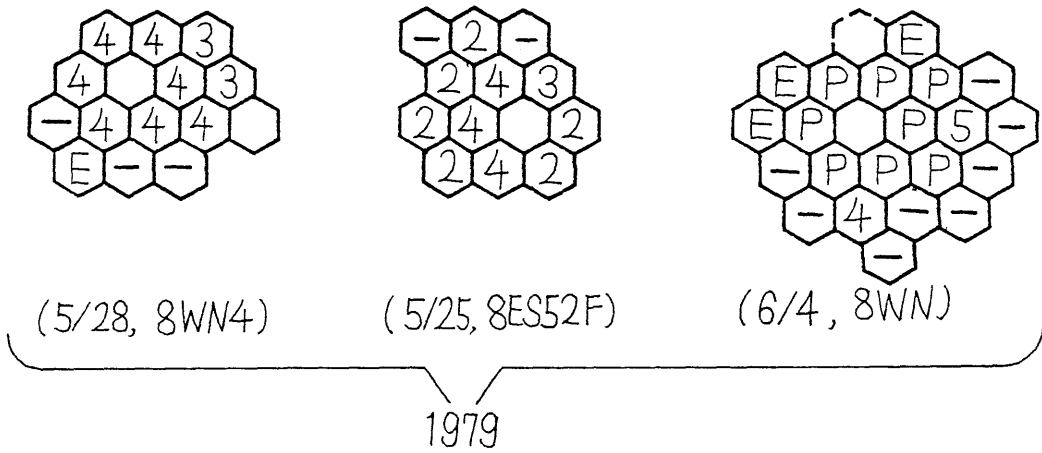
10 : 51' 40" 幼虫を食べ終わり出発（その後他巢の幼虫を捕食せず）。

10 : 58' 40" A 巢に戻る。

これは他巢の幼虫を創設メスが自分で食。た
例だが、1980, 81年度には他巢から引き抜い

た幼虫をのみほぐして自巢の幼虫に給餌した例も観察された。そして、状況証拠ではあるが、創設期に中心部の個体の発育段階が周辺部のそれにくらべて遅れている巢（外側の巢房に老齢幼虫や蛹があり、それに囲まれて中心部に卵や空房が見られるもの；創設期には本来見られない）が見られた（第25図）ことも、共食いの頻度の高さを示唆している。

共食いは、その巢の創設メスが不在のときには成功した。では、創設メス（巢の持ち主）が、在巢していたときにはどうなるだろうか。巢の持ち主が在巢していたときには、①他巢にや、てまた創設メス（侵入者）は様子を見かねてのみで帰巢する場合と②巢の持ち主が反応し2頭が空中でらせん飛行を行う場合とが見られた。またらせん飛行は侵入者が巢上で巢房の探索や幼虫の引き抜きをしている最中に巢の持ち主が帰巢したときにも起こった。らせん飛行における‘勝負’（巢から追い払われた個体を‘敗’とする）を第8表に、ま



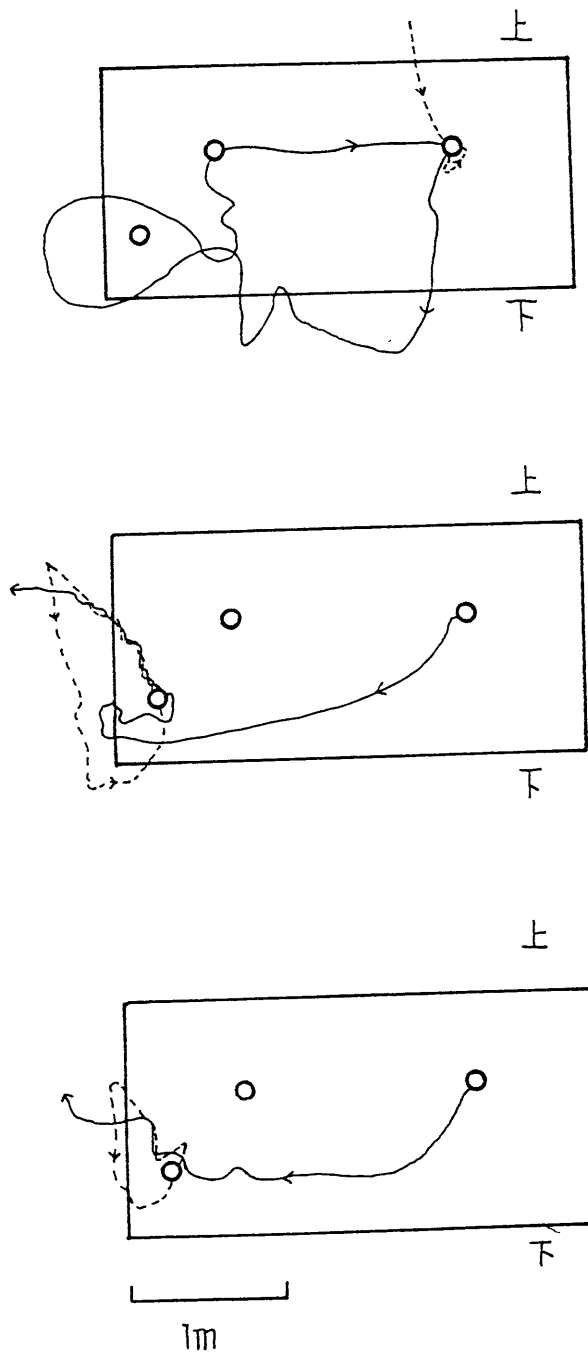
第25図 創設期のセル・マップのうち中心部に空房や若い個体のいる房が見られた例

数字：幼虫の齢，E：卵，P：蛹，-：欠測，カッコ内は調査日・巣のコード。

第8表 5せん飛翔の結果

		勝利者*	
		持ち主	侵入者
先に いた 個 体	持ち主	58	0
	侵入者	2	0

* 勝利の定義は本文参照.

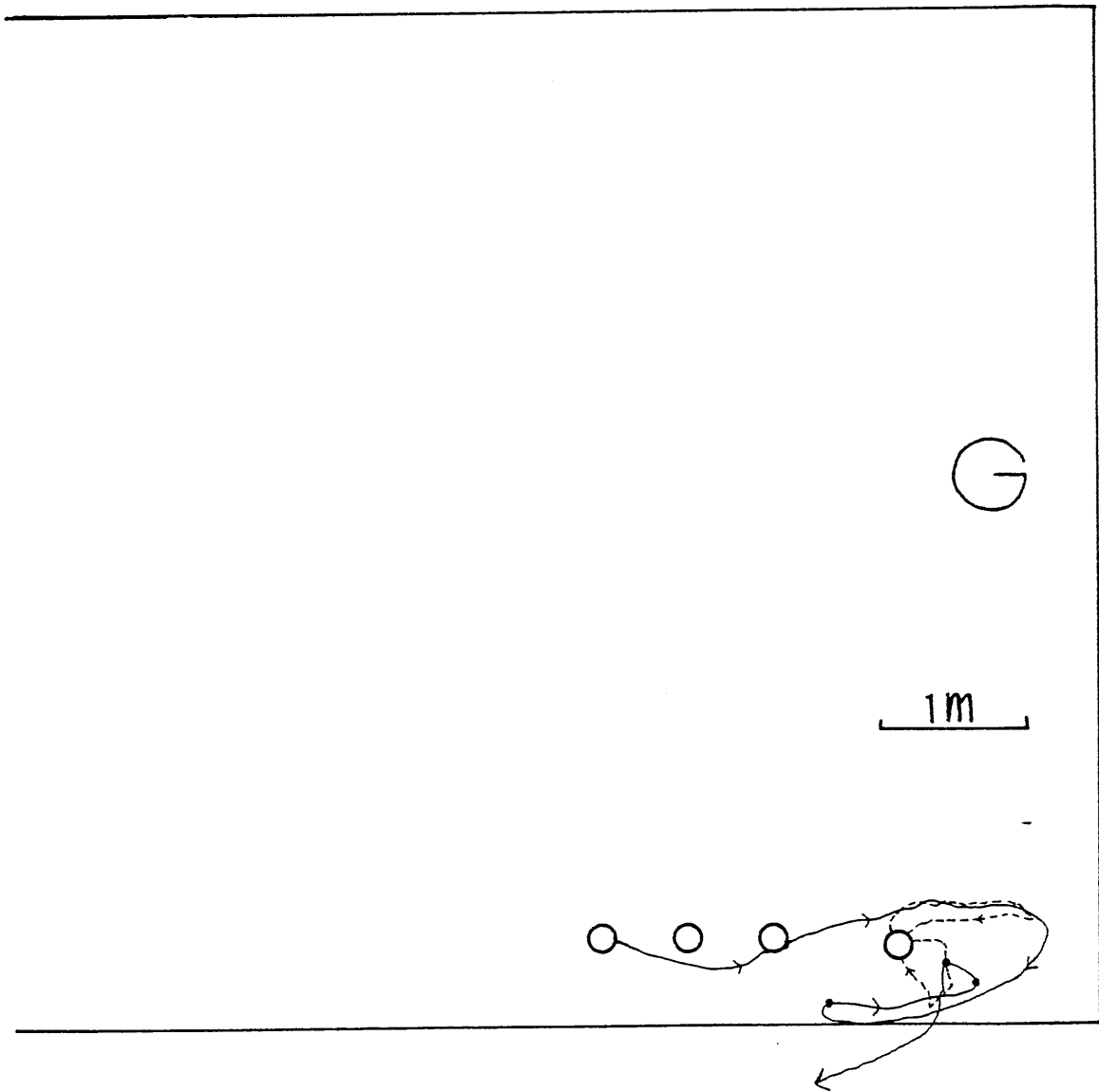


第26図 らせん飛行時の創設メスの軌跡.

○：巣，実線：侵入者，破線：巣の持ち主

たらせん飛翔時の創設メスの軌跡を第26図に示した。第8表で侵入者が先に巢上にいた2例はいずれも個体間に物理的接触があった。第26図の軌跡から創設メスは他の巢を狙って比較的直線的にや、てきていることがわかる。第8表の結果は、侵入者が先に巢上にいるか否かにかかわらず、たらせん飛翔の結果勝つのは巢の持ち主であることを示している（二項検定法、 $P = (1/2)^{60} < 10^{-17}$ ）。また、一度追いかかれた侵入者が巢の近くにとどまる例（第27図）も見られた。

このような攻撃的な巢間関係がかなりの頻度で見られるという報告は社会性狩りバチの個体群ではまれであり、とりわけ、たらせん飛翔という一種の儀式化された闘争で幼虫をめぐる争いに決着をつけている例は少なくとも社会性狩りバチでは初めて報告されたものと思われる。共食いやたらせん飛翔の適応的意義については結論の項で議論する。



第21図 らせん飛翔後，侵入者が巣のそばで待つ場合の軌跡(1979.5.21)

○：巣，実線：侵入者，破線：巣の持ち主，・：侵入者が停止した場所，G：ガラス室。

D. エソグラムの分析

本節では行動の量的な記載であるエソグラムの作成とその分析を行う。なお、ここではエソグラムとは①各行動タイプの頻度を伴う記載である行動カタログ、②隣接2行動間の推移の関係を示す推移行列 (transition matrix)、③各行動の1回あたりの時間の頻度分布の三つを総称するものである (Oster and Wilson, 1978 の定義による)。このうち①についてはすでにIAで示した。

第9表は創設メスの隣接2行動間の推移行列である。連続的な観察を行なっているためあるタイプから同じタイプへの推移 (auto-transition) は当然存在しない。推移行列中の一つ一つの推移の観察数が、ランダムに推移が起こったときの期待値より大きいか小さいかを検討したのが第10表である。期待値は次式によった；

$$\text{期待値} = \frac{\text{行の合計 (S_c)} \cdot \text{列の合計 (S_r)}}{\text{総合計}}$$

第9表 創設期の行動間の推移行列 (表中の数字は前の行動タイプから後の行動タイプへの推移の回数, 各タイプの説明は1 A参照)

後の行動

	St	Cc	Gr	Wo	Fa	Ufc	Pf	Wc	Wf	Nf	Ta	Sf	Pc	Ps	Ce	Ff	Sfc	Fd	Pd	Cs	Nrst	Tc	Wor	Grr	Pm	Dl	Cl	Ov	Se	Upc	Fda	Edl	Al	Ue	合計	
St	-	417	124	271	53	49	38	11	1	4	28	24	5	0	0	0	5	0	0	1	0	9	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1042	
Cc	317	-	313	58	110	89	43	23	0	24	2	11	12	0	0	0	11	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	1024	
Gr	287	325	-	103	50	25	16	9	11	7	7	2	4	0	0	0	3	0	0	3	2	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	857	
Wo	234	51	88	-	15	35	12	17	0	22	13	4	10	0	0	0	7	1	0	3	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	516	
Fa	53	89	47	24	-	8	5	12	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	241	
Ufc	41	59	99	7	2	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	209	
Pf	29	39	24	14	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	107	
Wc	1	0	11	1	1	0	0	-	62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	76	
Wf	12	15	17	4	6	2	1	3	-	1	0	2	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	73	
Nf	0	7	50	1	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	58	
Ta	29	1	6	14	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51	
Sf	16	11	9	11	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	48	
Pc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	24	0	0	0	0	16	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	41	
Ps	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	33	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	40	
Ce	3	5	23	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34	
Ff	2	1	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	27	
Sfc	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	-	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	29	
Fd	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	
Pd	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	
Cs	1	3	6	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	
Nrst	0	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Tc	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	
Wor	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Grr	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
Pm	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	
Dl	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	3	1	0	0	0	4	
Cl	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	3	
Ov	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	3	
Se	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	3	
Upc	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	3	
Fda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	-	0	0	0	3	
Edl	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	1	
Al	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	
Ue	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
合計	1036	1029	857	515	241	208	117	75	74	58	51	45	41	40	33	28	27	23	16	13	8	9	6	4	5	4	3	3	3	3	1	1	1	1	4581	

第10表 創設期の行動間の推移行列の検定結果

後の行動

	S _t	C _c	G _r	W _o	F _a	U _f	P _f	W _c	W _f	N _f	T _a	S _f	P _s	P _c	C _e	F _f	S _c	F _d	P _d	C _s	N _{rst}	T _c	W _{or}	G _{rr}	P _m	D _i	C _i	O _v	S _e	U _{pc}	F _{da}	E _{di}	A _i	U _e				
前の行動	S _t	+ ³	- ³	+ ³	-	+ ⁰	-	- ³	- ¹	+ ³	+ ³	-					-				+ ³	-																
	C _c	+ ²	+ ³	- ³	+ ³	+ ³	+ ²	+		+ ³	- ²	+ ³	+																									
	G _r	+ ³	+ ³		+	- ¹	-	-	-	-	- ¹	-																										
	W _o	+ ³	- ³	+	-	+ ¹	+ ¹			+ ³	+ ²	- ¹																										
	F _a	+ ¹	+ ³	+	-	-	-	+ ³									+ ¹	+ ⁰	-																			
	U _f	+ ⁰	+	+ ³	- ³	- ²																																
	P _f	+	+ ¹	+	+																																	
	W _c	- ³		-	- ³	-				+ ³																												
	W _f	-	-	+	-	+	-	+			+	+	+ ³																								+ ⁰	
	N _f		-	+ ³	- ¹																																	
	T _a	+ ³	- ²	-	+ ²																																	
	S _f	+	+ ¹	+ ¹	+ ¹																																	
	P _c																																					
	P _s																																					
	C _e	-	-	+ ³	-	-																																
	F _f	-	- ²	+ ³																																		
	S _{sc}				-																																	
	F _d				-																																	
	P _d																																					
	C _s	-	-	+ ⁰	+ ¹	+																																
	N _{rst}			-	+ ¹	+																																
	T _c	+ ³																																				
	W _{or}			-																																		
	G _{rr}	+																																				
	P _m	+		+ ⁰																																		
	D _i																																					
	C _i	+	+																																			
	O _v	+	+	+																																		
	S _e																																					
	U _{pc}	+																																				
	F _{da}																																					
	E _{di}																																					
	A _i	+																																				
	U _e																																					

+: 正の推移, -: 負の推移, ±: ランダムな推移, 0, 1, 2, 3: それぞれ 10%, 5%, 1%, 0.1% で有意, 空らん: 推移観察数 0 のため検定せず。

また期待値からの偏りが統計的に有意か否かは次の 2×2 分割表によつて χ^2 検定を行なつた；

ある推移の観察数 (x)	$S_c - x$
$S_r - x$	総合計 - $S_c - S_r + x$

Fagen and Mankovich (1980) によればこの $2 \times$

2 分割表による方法は検出力は落ちるが方法上の問題が少ない。ただし、推移の観察数が 0 だったところについては検定しなかつた。これは推移がみられなかつたという事象が重要だからである。以下、期待値より観察値の方が大きい推移を正、逆の場合を負と呼ぶ。

さて、推移の内容を見ると、まず巢上での特に意義の明確でない動きである S_t (静止), W_o (歩行), G_r (自己清掃), C_c (巢房点検) の4つの行動の相互間については, $S_t \rightarrow G_r$, $C_c \rightarrow W_o$, $W_o \rightarrow C_c$ の三つが有意に負であることを除けば, いずれも正であり強い連関がある。 $S_t \rightarrow G_r$ が負であることは静止後ただちに自己清掃 (セルフ・グルーミング) を行うことが

少ないことを示している。

次にこれら4タイプの行動と他のタイプの行動のあいだの推移をみる。まず、他のタイプ→4タイプという推移では、Grに推移するものが全体として多いことがわかる。とくに肉塊を扱ったあとであるF_f（給餌）→GrやSe（自食）→Gr、蜜を扱ったあとのM（採蜜）→Gr、パルプを扱ったあとのCe（巣壁増高）→GrやP_m（巣柄補強）→Grはいずれも頻度が高い。一方、GrではなくStもしくはWoへの推移が高頻度でおこっているものとしてTa（他種への反応）、Tc（同種への反応）、Sf（らせん飛翔）がある。これらはいずれも巣に外敵が接近したことへの反応である。

4タイプ→他のタイプという推移ではGrからの推移はごく少ない。また外敵への反応（Sf、Ta、Tc）を除くとStからの反応もごく少ない。

4タイプ以外のタイプ同士の推移はごく限られている（870の推移のうち0でないもの

は46であり5.3%にすぎない) : まず巣へのパルプ搬入とそれに続く一連の行動のように行動間に明らかな機能的関係のあるものを列挙する,

① パルプ (第11表)

P_c (パルプ採集) $\rightarrow P_s$ (パルプ付着点さがし), $P_c \rightarrow P_d$ (パルプもみほぐし), $P_c \rightarrow P_m$ (巣柄補強), $P_s \rightarrow C_e$ (巣壁増高), $P_s \rightarrow C_i$ (巣房新設), $P_s \rightarrow P_m$, $P_d \rightarrow P_s$.

② 水

W_c (採水) $\rightarrow W_f$ (給水)。

③ 肉 (第11表)

Sfc (採餌成功) $\rightarrow F_f$ (肉の給餌), $Sfc \rightarrow F_d$ (肉のもみほぐし), $Sfc \rightarrow Se$ (自食), $F_d \rightarrow F_f$ 。

④ 自巣の幼虫が傷つけられた異常状態

Dl (自巣の幼虫の処理) $\rightarrow Fda$ (異常興奮), $Dl \rightarrow Edl$ (自巣の幼虫の処理の外役), $Fda \rightarrow F_f$, $Fda \rightarrow Dl$ 。

次に創設トスが巣のそばにいるときの行動間

第11表 パルプ・肉の採集とその後の行動連鎖

パルプ

Pc→Pd→Ps→Ce	13
Pc→Pd→Ps→Ci	3
Pc→Ps→Ce	20
Pc→Ps→Pm	4
Pc→Pm	1

肉

Sfc→Fd→Ff	20
Sfc→Se	3
Sfc→Ff	4
Sfc→Fd→Fa→Fd→Fa→Ff	1
Sfc→Wo→Fd→Ff	1

の推移をあげる、

⑤ $Nrst$ (静止) \rightarrow Wor (歩行), $Nrst \rightarrow Grr$ (自己清掃), $Wor \rightarrow Nrst$, $Grr \rightarrow Nrst$, $Grr \rightarrow Wor$ である。

こうすると、残ったものは正の有意な推移として Fu (扇風) $\rightarrow Wc$, $Wf \rightarrow Pc$, $Grr \rightarrow Pc$, $Wor \rightarrow Pf$, $Wf \rightarrow Upc$ (パルプ採集失敗) であった。これらは三つのグループに分けることができる。第一は $Wf \rightarrow Pc$ と $Wf \rightarrow Upc$ でいずれも給水後にパルプの採集に出発するというものである。これを先に述べた一つの外役中に採水を行ひひきつづきパルプ採集を行う例と合わせて考えると、採水からパルプ採集という推移に機能的な意義のあることが示唆される。第二は $Fu \rightarrow Wc$ である。扇風と採水の機能は温度を下げることにありと考えられるから、高温時にこの二つの行動が通常より高い頻度で見られるためこの二つの行動のあいだに有意な正の推移が検出されたことが示唆される。第三のものは $Wor \rightarrow Pf$ と $Grr \rightarrow Pc$ でこれらはい

いずれも創設メスが巢のそばにいた状態から外役に出たものである。

以上のことから、フタモン創設メスの行動の基本的なパターンは、①St, Wo, Cc, Grという巢上での四つの行動により、②機能がはっきりしている行動連鎖がつながれているというものであることがわかる。だからより高次のレベルの行動のパターンを検討するためには②の機能がはっきりしている行動連鎖を一つの単位として分析していけばよい。これらの行動連鎖の起点となっている行動の多くは外役である。外役の分析については後に詳しく行う。

第12表は創設メスの各行動タイプの1回あたりの時間を示したものである。分布はおおむね1山型であったがより詳しくランダム分布との適合について検討する。この場合、ランダム分布とはある行動を終えて別の何らかの行動に移る確率がその時点までのある行動の持続時間にかかわらず一定である場合の分

第12表 創設メスの各行動タイプ1回あたりの時間の分布(秒)

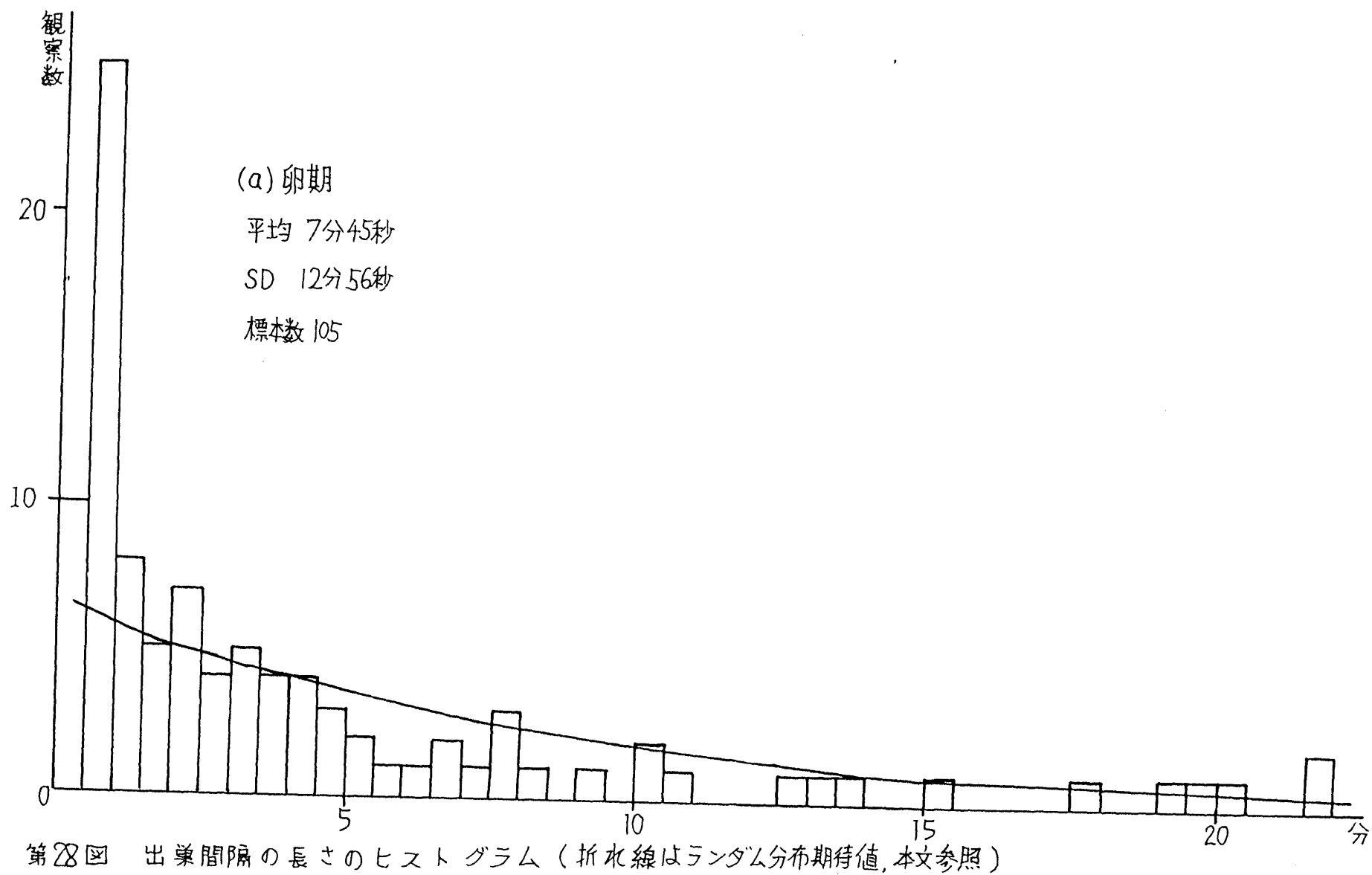
タイプ°	平均	SD	標本数	最頻値	分散比*	分布型**
St	120.1	206.2	864	0-30	2.94	C
Cc	36.8	41.4	1019	0-30	1.27	C
Gr	31.8	34.0	772	0-30	1.14	C
Wo	14.1	11.7	461	0-30	0.69	U
Fa	6.7	6.5	58	0-30	0.94	R
Ufc	111.2	185.8	194	0-30	2.79	C
Pf	6.9	3.3	116	0-30	0.23	U
Wc	32.4	16.9	71	0-30	0.27	U
Wf	32.5	18.9	68	30-60	0.34	U
Nf	443.8	787.4	58	180-210	3.15	C
Ta	6.7	6.0	50	0-30	0.80	R
Sf	10.3	10.7	43	0-30	1.08	R
Pc	168.9	204.9	41	60-90	1.47	R
Ps	39.0	26.0	38	30-60	0.44	U
Ce	168.9	56.6	33	150-180	0.11	U
Sfc	358.7	286.6	28	120-150	0.64	R
Ff	57.1	53.6	25	0-30	0.88	R
Fd	75.0	55.2	19	30-60	0.54	U
Pd	17.0	10.8	16	0-30	0.40	U
Cs	372.9	287.1	13	300-330	0.59	R
Tc	5.1	2.9	8	0-30	0.32	U
Nrst	717.7	895.9	7	—	1.56	R
Wor	36.5	38.6	6	0-30	1.12	R
Pm	169.8	103.2	5	90-120	0.37	R
Grr	29.6	20.7	5	0-30	0.70	R
Dl	28.5	23.5	4	0-30	—	—
Ci	113.7	62.4	3	—	—	—
Ov	141.0	48.0	3	—	—	—
Se	178	—	1	—	—	—
Upc	47.0	9.5	3	30-60	—	—
Fda	30.3	24.4	3	0-30	—	—
Al	17	—	1	—	—	—
Ue	90	—	1	—	—	—
Edl	32	—	1	—	—	—

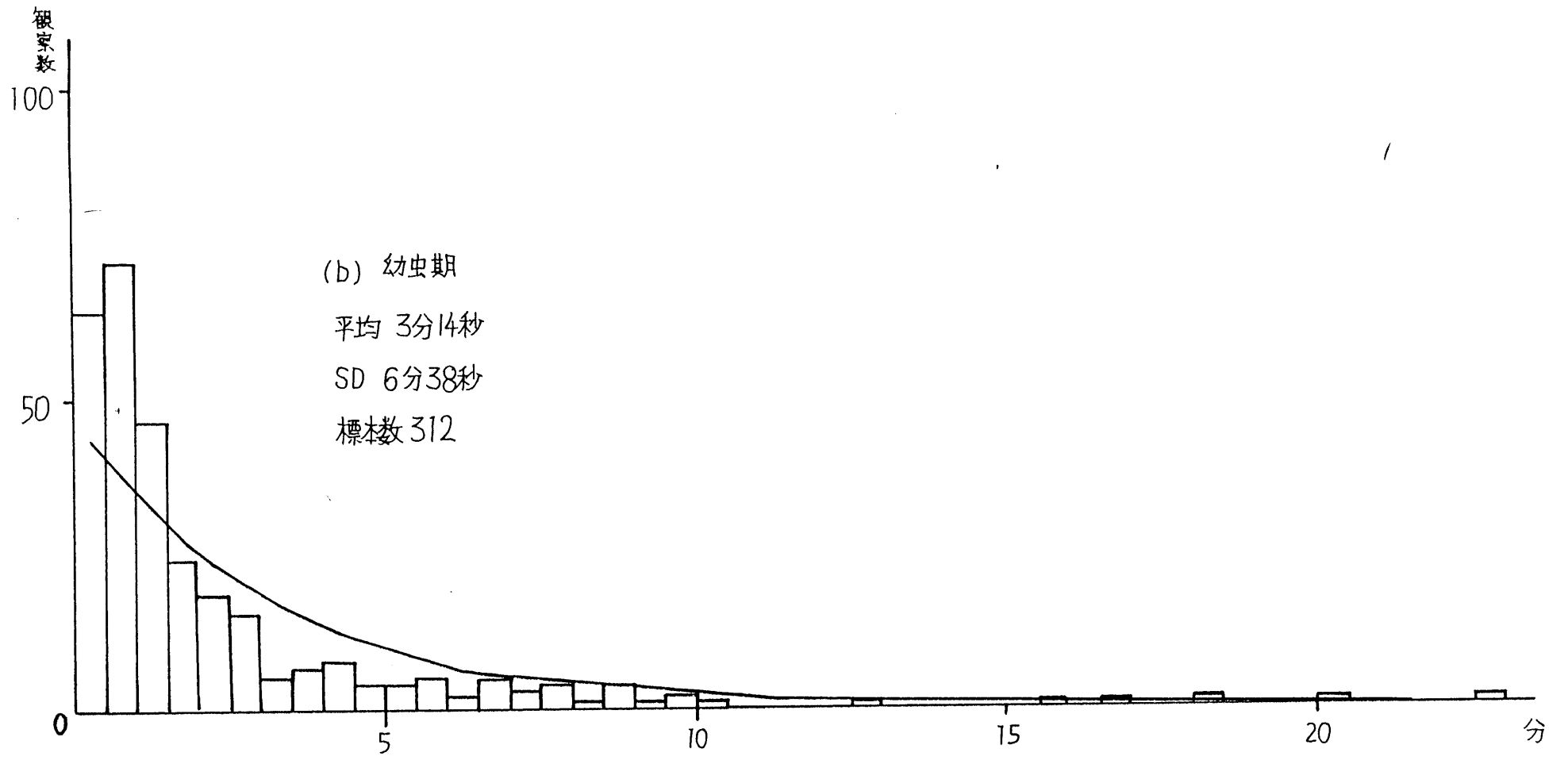
* 分散比は (観察された分布の分散)/(ランダム分布の分散), 計算法は本文参照。

** C:集中分布, R:ランダム分布, U:一様分布, 標本数5以下は検定せず。

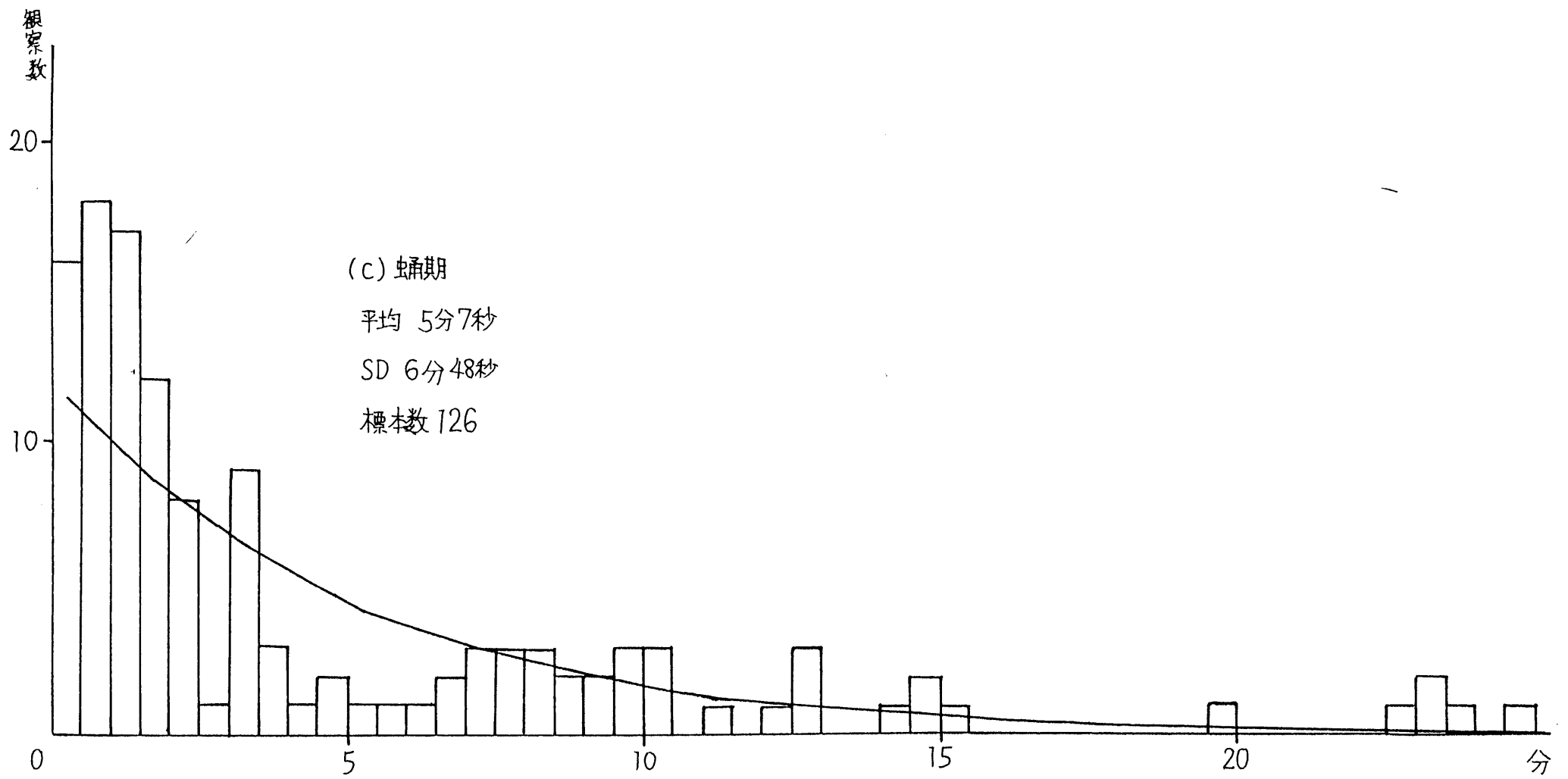
布である。31ページにも述べたように、これは負の指数分布となる。負の指数分布の母数推定は最尤法（31ページ参照）によった。検定はデータの分散と推定した母数から求めたランダム分布の分散のあいだの分散比を用いて自由度 = (標本数 - 1, 無限大) のF検定によった（第12表）。標本数以上の25タイプについては集中分布5タイプ、ランダム分布11タイプ、一様分布9タイプであった。行動の内容と分布型のあいだには明らかな関係は認められない。分布が集中的であったタイプについては、一つのタイプに入れられた行動が長さの異なる二つ以上のものから成っている可能性もある。

次に、先に述べた外役についての分析を行う。まず外役のあいだに巢にいる時間である出巢間隔のヒストグラムを三つのサブ・ステージについて作成した（第28図）。三つのサブ・ステージのどれでも、分布は30秒～60秒のところにピークを持つ山型になっている。





第28図



第28図

分布型は負の指数分布（ランダム分布）にくらべていずれも有意に集中的であった（F検定、分散比は、卵期：2.78，幼虫期：2.05，蛹期：1.77， $d_f = \text{標本数} - 1, \infty, P < 0.05$ ）。また平均値は幼虫期が最も小さく、次に蛹期、卵期であった。幼虫期と蛹期の平均値のあいだと幼虫期と卵期の平均値のあいだにはそれぞれ有意な差があった（Cochran-Cox の χ^2 検定、幼虫期 - 蛹期では $\chi^2 = 2.64$ ，幼虫期 - 卵期では $\chi^2 = 3.43$ ，いずれも $P < 0.05$ ）。幼虫期には、蛹期・卵期にくらべて出巢間隔が短くなっているといえる。

次に外役間の推移行列をサブ・ステージ別に作成して検討する（第13表）。ランダムな推移とのちがいはすでに述べた2行動間の行列と同様の χ^2 検定によった。ただし、この外役間の行列においてはある外役から同じ外役への推移（auto-transition）も当然存在する。推移が見られなかった場合は検定しなかった。検定結果は第14表に示した。

第13表 創設メスの外役間の推移行列 (数字は、前の外役から後の外役への推移の観察回数)

後の外役

(a) 卵期

	Nf	Pc	Wc	Upc	Sf	Pf	Sfc
Nf	36	1	13	0	1	0	1
Pc	11	6	3	0	0	0	0
Wc	5	10	4	1	0	0	0
Upc	0	1	0	0	0	0	0
Sf	1	0	0	0	5	1	0
Pf	0	0	0	0	1	1	0
Sfc	1	0	0	0	0	0	0

(b) 幼虫期

前の外役	Pf	Ufc	Sfc	Wc	Pc	Sf	Edl	Nf	Upc
Pf	33	41	2	5	3	5	0	0	0
Ufc	41	88	2	3	5	11	1	1	0
Sfc	1	3	8	1	1	0	0	0	0
Wc	5	3	1	1	1	1	0	0	0
Pc	0	6	0	1	6	1	0	0	1
Sf	10	8	0	1	0	7	0	0	0
Edl	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Nf	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Upc	0	1	0	0	0	0	0	0	0

(c) 蛹期

	Sf	Wc	Pf	Ufc	Sfc	Pc
Sf	1	5	4	1	0	0
Wc	5	18	6	10	1	2
Pf	3	11	5	5	0	0
Ufc	2	9	7	21	5	0
Sfc	0	0	0	8	3	0
Pc	0	0	0	1	1	0

第14表 創設メスの外役間の推移行列の検定結果

(a) 卵期

	後の外役						
	Nf	Pc	Wc	Upc	Sf	Pf	Sfc
Nf	+ ³	- ³	+	/	- ¹	/	+
Pc	+	+	-	/	/	/	/
Wc	- ¹	+ ³	± ⁰	+ ¹	/	/	/
Upc	/	+ ¹	/	/	/	/	/
Sf	- ¹	/	/	/	+ ³	+ ¹	/
Pf	/	/	/	/	+ ¹	+ ³	/
Sfc	+	/	/	/	/	/	/

(b) 幼虫期

前の外役									
	Pf	Ufc	Sfc	Wc	Pc	Sf	Edl	Nf	Upc
Pf	+ ⁰	-	-	+	-	-	/	/	/
Ufc	-	+ ²	- ¹	- ⁰	-	-	+	+	/
Sfc	- ⁰	- ¹	+ ³	+	+	/	/	/	/
Wc	+	- ⁰	+	+	+	± ¹	/	/	/
Pc	/	-	/	+	+ ³	-	/	/	+ ³
Sf	+	- ¹	/	± ⁰	/	+ ²	/	/	/
Edl	+	/	/	/	/	/	/	/	/
Nf	/	+	/	/	/	/	/	/	/
Upc	/	+	/	/	/	/	/	/	/

(c) 蛹期

	Sf	Wc	Pf	Ufc	Sfc	Pc
Sf	± ⁰	+	+ ⁰	- ⁰	/	/
Wc	+	+ ⁰	-	- ⁰	-	+ ¹
Pf	+	+	+	-	/	/
Ufc	-	- ⁰	± ¹	+ ¹	+	/
Sfc	/	/	/	+ ¹	+ ¹	/
Pc	/	/	/	+	+	/

+: 実測値 > 期待値

-: 実測値 < 期待値

±: 実測値 = 期待値

0: 0.1 > P > 0.05

1: 0.05 > P > 0.01

2: 0.01 > P > 0.001

3: 0.001 > P

/: 推移なし

まず卵期については N_f (採蜜), P_c (パルプ採集), W_c (採水) の三つが外役の大部分を占めている。有意な正の推移は $N_f \rightarrow N_f$, $W_c \rightarrow P_c$, $W_c \rightarrow U_{pc}$, $U_{pc} \rightarrow P_c$, $S_f \rightarrow S_f$, $S_f \rightarrow P_f$, $P_f \rightarrow S_f$, $P_f \rightarrow P_f$ の8つであった。これらは① $N_f \rightarrow N_f$, ② $W_c \rightarrow P_c$ および $W_c \rightarrow U_{pc}$, ③ $U_{pc} \rightarrow P_c$, ④ $S_f \rightarrow S_f$, $S_f \rightarrow P_f$, $P_f \rightarrow P_f$, $P_f \rightarrow S_f$ の4つのグループに分けられる。第二のグループに属する推移の意義はすでに述べたようにパルプ採集場所に水を吐いてパルプをとりやすくすることにあると思われる。また、第四のグループの推移の意義は外敵(同種他個体)の接近に対応する警戒の強化であろう。第三のグループの推移は、パルプ採集の失敗を次のパルプ採集で補償する意味を持つと考えられる。一方、第一の $N_f \rightarrow N_f$ という推移の機能的意義は明らかでない。後述する日周活動の影響による可能性もある。なお、有意な正の推移がみられたのは8つであり、一つでも推移が観察されたもの(19)の42%であった。

幼虫期に入ると、 U_{fc} や S_{fc} などの採餌活動の占める頻度が高くなる。このステージでの有意な正の推移は一つでも推移がみられたもののうち14% (5/37) の項でみられた。有意な負の推移は三つ (8%) であり、ランダムに近い項が多いことがわかる。有意な正の推移は① $U_{fc} \rightarrow U_{fc}$, $S_{fc} \rightarrow S_{fc}$, ② $P_c \rightarrow P_c$, $P_c \rightarrow U_{pc}$, ③ $S_f \rightarrow S_f$ の三つのグループに分けられる。幼虫期の第三のグループの意義は卵期 (④) にもみられたように外敵の接近に対応する防衛の強化であると考えられる。第一のグループの推移は、 $U_{fc} \rightarrow S_{fc}$ および $S_{fc} \rightarrow U_{fc}$ という推移が弱いながらも負であることを考えると日周性などによる可能性はごく少ない。これについては後に詳しく検討する。第二のグループについては、その機能的な意味は明らかでないが幼虫期のパルプ採集が特定の時間帯に見られること (日周活動の項参照) を考え合わせると、これは日周性の影響である可能性が大きい。

蛹期には① $W_c \rightarrow P_c$, ② $U_{fc} \rightarrow U_{fc}$, $S_{fc} \rightarrow S_{fc}$, $S_{fc} \rightarrow U_{fc}$ の二つのグループ、四つの正の有意な推移がみられた。これは一つでも推移がみられた項の17% (4/23) である。第一のグループの機能的な意義については卵期(②)でも述べた。第二のグループについては、 $S_{fc} \rightarrow U_{fc}$ が正の有意な推移であるところが幼虫期とは異なっている。しかし、 S_{fc} と U_{fc} のあいだの四つの推移について Yule の連関係数 Q を計算すると、幼虫期では0.98、蛹期では0.22でいずれも正であり、同じ傾向が両方のサブ・ステージについてあるといえよう。

以上で三つのサブ・ステージについて推移全体を概観したが、次にそのうちの特徴的なものについてさらに検討を加えることとする。まず、 S_f (らせん飛翔) と P_f (警戒飛行) についてである。第15表は S_f の次の各外殻の分布をそれ以外の場合とくらべたものである。幼虫期・蛹期とも両者のあいだに有意な差が

第15表 らせん飛翔 (S_f) の後の推移

(a) 幼虫期 後の外役

	P_f	U_{sc}	S_{sc}	W_c	P_c	S_f	合計
S_f	10	8	0	1	0	7	26
S_f 以外	80	141	13	11	16	18	279

(b) 蛹期

	S_f	W_c	P_f	U_{sc}	S_{sc}	P_c	合計
S_f	1	5	4	1	0	0	11
S_f 以外	70	38	18	45	10	2	123

あり、幼虫期には S_f のあとには P_f と S_f のおきる頻度が高くなっており、蛹期には S_f のあとには S_f 、 P_f 、 W_c のおきる頻度が高くなっていることがわかる。一方、 P_f のあとでは、幼虫期 ($\chi^2 = 4.36$ 、 $df = 2$ 、 $P > 0.05$)、蛹期 ($\chi^2 = 3.99$ 、 $df = 3$ 、 $P > 0.05$) とともに有意な差はなかった。だから、幼虫期・蛹期とも S_f のあとでは、巣を防衛する行動である S_f や P_f の頻度が高くなっているといえる。また、ある巣が同種他個体により襲撃された間隔は、蛹期が 2572 ± 1490 秒 ($n = 9$ 、平均 ± 標準偏差、分散比 = 0.34、 $P < 0.05$ 、一様分布)、幼虫期は 1641 ± 1836 秒 ($n = 22$ 、分散比 = 1.25、 $P > 0.05$ 、ランダム分布) であった。

次に採餌行動 (U_{fc} と S_{fc}) のあいだの推移について検討する。第16表の U_{fc} と S_{fc} のあいだの推移をみると S_{fc} のあとには S_{fc} の頻度が高く、 U_{fc} のあとには U_{fc} の頻度が高いことがわかる (χ^2 検定、 $\chi^2 = 31.5$ 、 $df = 1$ 、 $P < 0.001$)。すなわち採餌成功の直後には

第16表 採餌の外役相互間の推移

		後の外役	
		Ufc	Sfc
先 の 外 役	Ufc	109	7
	Sfc	11	11

採餌成功の率が高いのである。

さらに U_{fc} と S_{fc} の直後の外役の分布をくらべてみると(第17表)、 S_{fc} の直後には採餌(S_{fc} および U_{fc}) の頻度が有意に高いことがわかる($\chi^2 = 7.8$, $df = 1$, $P < 0.01$)。また、 S_{fc} の直後とそれ以外の外役の直後の U_{fc} の1回あたりの時間をくらべると(第18表)、 S_{fc} の直後の U_{fc} は平均値で約2倍長く有意な差があった。

以上は外役間の推移行列の検討であった。次に外役のあいだの在巢時間である出巢間隔について検討する。出巢間隔は前後二つの外役にはさまれている。出巢間隔の長さは前の外役が何であるかによって決まるのかそれとも後の外役が何であるかにより決まるのか。第19表は前後の外役のタイプが出巢間隔の長さにも及ぼす影響の分散分析の結果である。幼虫期、蛹期には出巢間隔の長さは後の外役でなく前の外役のタイプに依存していた。一方、卵期には前後両方の外役のタイプに依存して

第17表 採餌の外役の直後の外役

		後の外役 採餌($S_{fc}+U_{fc}$)	その他
先 の 外 役	S_{fc}	22	3
	U_{fc}	116	80

第18表 S_{fc} とその他の外役の後での採餌の外役(U_{fc}) 1回の長さ(秒, 平均±SD)

S _{fc} のあと	253±185	(標本数=11)
その他	103±183	(標本数=183)

第19表 出巢間隔の長さの前後の外役のタイプへの依存性の分散分析(秒)

(a) 卵期

(前の外役, 含 S_f)

変動源	平方和	df(自由度)	平均平方	F
外役間	16305303	4	4076326	13.46***
残差	28460842	94	302775	
全変動	44766145	98		

(前の外役, 除 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	2823241	3	941080	4.11***
残差	20171823	88	229225	
全変動	22995064	91		

(後の外役, 含 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	16399604	4	4099901	13.59***
残差	28366541	94	301772	
全変動	44766145	98		

(後の外役, 除 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	1779417	3	593139	2.40
残差	21777237	88	247469	
全変動	23556664	91		

(b) 幼虫期

(前の外役, 含 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	9928729	5	1985746	16.70***
残差	35563269	299	118941	
全変動	45491998	304		

(前の外役, 除 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	1972531	4	493133	10.13***
残差	13331954	274	48657	
全変動	15304485	278		

(後の外役, 含 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	1580103	5	316021	2.15
残差	43911895	299	146863	
全変動	45491998	304		

(後の外役, 除 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	344205	4	86051	0.75
残差	31392431	275	114154	
全変動	31736636	279		

(C) 蛹期

(前の外役, 含 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	7048803	5	1409761	15.14***
残差	11920807	128	93131	
全変動	18969604	133		

(前の外役, 除 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	2565211	4	641302	10.92***
残差	6928826	118	58719	
全変動	9494037	122		

(後の外役, 含 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	1092065	5	218413	1.56
残差	17877539	128	139668	
全変動	18969604	133		

(後の外役, 除 S_f)

変動源	平方和	df	平均平方	F
外役間	916708	4	229177	1.55
残差	17481013	118	148144	
全変動	18397721	122		

いた。しかし卵期においては S_f （らせん飛翔）は、一つの観察でしか見られず、かつ後の外役の影響はこの S_f の影響が大きかったので、改めて S_f を除いて全サブ・ステージについて分散分析を行なった（第19表）。その結果、すべてのサブ・ステージで出巢間隔の長さは前の外役のタイプに依存していることがわかった。

前の外役が何であるかにより出巢間隔の平均値がどう変わるかを示したのが第20表である。一見して S_f の後の出巢間隔が長いことがわかる。この差は統計的にも有意であった（卵期： $t = 3.16$ ， $P < 0.01$ ，幼虫期： $t = 3.11$ ， $P < 0.01$ ，蛹期： $t = 3.10$ ， $P < 0.01$ ）。また、 S_{fc} のあとの出巢間隔は U_{fc} のあとにくらべて幼虫期，蛹期とも約200秒長いが、これは肉塊の処理時間（ $F_d + F_f$ の平均値は132秒）を反映していると思われる。そして、 P_f のあとの出巢間隔は幼虫期（約50%），蛹期（約44%）といずれも平均値の約半に短縮さ

第20表 各外役後の出巢間隔の平均値 (秒)

	卵期	幼虫期	蛹期
Ufc	-	120	272
Sfc	-	320	474
Pc	269	443	-
Wc	53	111	141
Nf	421	-	-
Sf	1755	717	897
Pf	-	97	135

れている。これは P_f のあとには時間を短縮できない外役である W_c が比較的多いこと（第13表）を考えると、外役前に巢のまわりの点検を行うという機能を持つと考えられる。

S_f のあとでは外役の分布が変化することは先に述べたが、興味深いことに S_f のあとではある種の外役の1回あたりの長さも変化する。 U_{fc} の1回あたりの長さは S_f のあとでは 38.7 ± 46.6 秒（平均値 \pm SD），その他の場合では 117.3 ± 184.2 秒であり，両者のあいだには統計的に有意な差があった（Cochran-Cox の χ^2 検定、 $\chi^2 = 3.79$ ， $P < 0.001$ ）。

以上のことから、らせん飛翔（ S_f ）の影響は、①次の出巢を延期する，②次の外役としては P_f および S_f （蛹期には W_c も）の頻度が高くなる，③次の外役が U_{fc} であるときはその1回あたりの時間が短くなる，の3つにまとめられ，また採餌成功のそれとしては①次の外役として採餌（ U_{fc} と S_{fc} ）を行う頻度が高くなる，②採餌1回あたりの時間が長くな

る, ③採餌の成功の率が高くなる, の三つに
要約できる。

E. 日周活動

調査期間中に終日観察（16ページ参照）を7回（卵期4回，幼虫期2回，蛹期1回）行なった。その結果を日周活動の検討のため1時間（たとえば8:00～9:00）ごとに区切って第21表に示した。

卵期には外役に費される時間のピークは11時台に見られ、ピーク時においては40%の時間を外役に費していた。外役の中ではN_f（採蜜）に費される時間が大部分を占めており、そのピークも11時台であった。また、P_cとW_cは午前中に集中しており、S_fやP_fはごく少ない。

幼虫期には外役時間のピークは11時台，外役数のピークは10時台に見られた。外役時間に費される時間の割合はピーク時には30%を越えていた。外役中に占める時間の比率のうちではW_cやS_fcが大きく，回数の上ではS_fやP_fが多い。またS_fやP_fの回数は卵期にくらべかなり増加している。

第21表 創設メスの日周活動（平均±SDを秒で示した。カッコ内は外役回数）

(a) 卵期

時間帯	外役全体	Pc	Wc	Nf	Ufc	Sfc	Sf	Pf	Sf+Pf
8-9	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
9-10	642.3±814.1 (3.3±4.9)	167.0±334.0 (0.6±1.3)	53.5±107.0 (0.8±1.5)	394.3±378.9 (1.4±1.8)	0 (0)	0 (0)	13.0±26.0 (0.3±0.5)	0 (0)	13.0±26.0 (0.3±0.5)
10-11	774.3±756.9 (6.3±5.7)	219.0±183.3 (2.3±2.3)	41.5±70.3 (1.5±2.4)	473.8±600.6 (1.8±2.1)	35.8±71.5 (0.3±0.5)	0 (0)	4.3±8.5 (0.5±1.0)	0 (0)	4.3±8.5 (0.5±1.0)
11-12	1406.5±1077.0 (7.9±5.7)	123.5±124.1 (1.1±1.3)	62.3±78.8 (2.3±2.6)	1197.0±1105.0 (3.5±3.5)	0 (0)	0 (0)	17.0±34.0 (0.5±1.0)	6.8±13.5 (0.5±1.0)	23.8±47.5 (1.0±2.0)
12-13	861.5±635.8 (3.5±2.4)	98.5±197.0 (0.5±1.0)	18.0±36.0 (0.5±1.0)	733.5±654.6 (2.0±2.2)	0 (0)	0 (0)	11.5±23.0 (0.5±1.0)	0 (0)	11.5±23.0 (0.5±1.0)
13-14	810.0±815.9 (2.9±3.5)	0 (0)	0 (0)	735.0±881.6 (2.6±3.6)	0 (0)	75.0±150.0 (0.3±0.5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
14-15	625.5±635.9 (1.6±1.5)	0 (0)	0 (0)	625.5±635.9 (1.6±1.5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
15-16	401.8±464.7 (0.9±1.4)	0 (0)	0 (0)	401.8±464.7 (0.9±1.4)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)

(b) 幼虫期

時間帯	外役全体	Wc	Ufc	Sfc	Ufc+Sfc	Pf	Sf	Pf+Sf
8-9	72.0+17.0 (3.5+2.1)	0 (0)	60.5+33.2 (1.5+0.7)	0 (0)	60.5+33.2 (1.5+0.7)	11.5+16.3 (2.0+2.8)	0 (0)	11.5+16.3 (2.0+2.8)
9-10	403.0+394.6 (18.5+12.2)	20.5+29.0 (0.5+0.7)	341.5+419.3 (10.5+10.6)	0 (0)	341.5+419.3 (10.5+10.6)	25.0+26.9 (5.0+5.7)	0 (0)	25.0+26.9 (5.0+5.7)
10-11	912.0+749.5 (23.0+9.9)	29.5+41.7 (0.5+0.7)	773.5+617.3 (16.5+12.0)	78.0+110.3 (0.5+0.7)	851.5+727.6 (17.0+12.7)	23.5+9.2 (4.0+1.4)	7.5+10.6 (1.5+2.1)	31.0+19.8 (5.5+3.5)
11-12	1161.5+659.7 (14.5+7.8)	20.0+28.3 (0.5+0.7)	586.5+67.2 (7.5+3.5)	538.5+761.6 (3.5+5.0)	1125.0+694.4 (11.0+8.5)	8.5+5.0 (2.0+1.4)	8.0+11.3 (1.0+1.4)	16.5+6.4 (3.0+0.0)
12-13	880.0+61.5 (16.5+2.1)	61.5+37.5 (2.0+1.4)	626.0+260.2 (7.5+0.7)	170.5+241.1 (1.5+2.1)	796.5+19.1 (9.0+1.4)	21.5+5.0 (5.0+1.4)	0 (0)	21.5+5.0 (5.0+1.4)
13-14	274.5+181.7 (12.0+7.1)	16.0+22.6 (0.5+0.7)	197.5+218.5 (5.0+4.2)	0 (0)	197.5+218.5 (5.0+4.2)	16.5+13.4 (4.0+2.8)	28.5+5.0 (2.0+1.4)	45.0+8.5 (6.0+4.2)
14-15	313.5+156.3 (18.5+17.7)	0 (0)	266.5+118.1 (9.5+10.6)	0 (0)	266.5+118.1 (9.5+10.6)	30.5+23.3 (6.5+5.0)	16.5+14.9 (2.5+2.1)	47.0+38.2 (9.0+7.1)
15-16	342.5+470.2 (22.5+29.0)	0 (0)	264.5+374.1 (10.5+14.9)	0 (0)	264.5+374.1 (10.5+14.9)	68.0+89.1 (10.5+13.4)	10.0+7.1 (1.5+0.7)	78.0+96.2 (12.0+14.1)

(C) 蛹期

時間#	外役全体	Wc	Ufc	Sfc	Ufc+Sfc	Sf	Pf	Pf+Sf
8-9	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
9-10	159 (9)	100 (3)	49 (2)	0 (0)	49 (2)	10 (2)	0 (0)	10 (2)
10-11	100 (7)	70 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	5 (1)	25 (4)	30 (5)
11-12	628 (18)	247 (9)	64 (2)	279 (1)	343 (3)	10 (1)	28 (5)	38 (6)
12-13	129 (11)	33 (1)	71 (5)	0 (0)	71 (5)	11 (2)	14 (3)	25 (5)
13-14	183 (11)	152 (6)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	14 (1)	17 (4)	31 (5)
14-15	215 (13)	148 (6)	47 (3)	0 (0)	47 (3)	4 (1)	16 (3)	20 (4)
15-16	189 (7)	0 (0)	182 (5)	0 (0)	182 (5)	3 (1)	4 (1)	7 (2)

蛹期には外役に費される時間がかなり減少し、ピークの11時台でも20%を下回っている。回数・時間のうえで、 U_{fc} と S_{fc} 、 W_c 、 P_c と S_f が多い。幼虫期にくらべて蛹期には出巢が減少している。日周活動の影響を消すため同じ時間帯を対応させると、総外役時間、採餌時間ともに幼虫期にくらべて蛹期には有意に減少している（対応2試料t検定、総出巢時間： $t = 3.17$ ， $df = 7$ ， $P < 0.05$ ，採餌時間： $t = 4.23$ ， $df = 7$ ， $P < 0.05$ ）。

2. 共同営巣期

A. 行動カタログ

共同営巣期における女王とワーカーの行動カタログを第22, 23表に示した。まず新しい行動タイプを記載する。下記のカッコ内の記号Qは女王、Wはワーカーでそれぞれその行動が観察されたことを示す。

Dom : 優位行動 (Q, W) ; 劣位個体を触角でたたき、触角や翅、胸部をかむなどの行動。

Sub : 劣位行動 (Q, W)

Ds : 優劣のはっきりしない順位行動 (Q, W)。

Wag : しり振り行動 (Q, W) ; 巣上で巢面に平行に腹部を振る。

Ft : 巣上での肉塊のうけわたし (Q, W)。

Df : 肉塊の分割 (Q, W) ; 巣上で2個体が肉塊を分ける。

Dp : パルプの分割 (W) ; 巣上で2個体がパルプの球を分割する。

第22表 女王の行動カタログ (共同営巣期)

タイプ	観察回数	(%)	時間,%
Wo	1065	(24.9)	6.2
St	1015	(23.7)	41.1
Cc	657	(15.4)	18.4
Gr	496	(11.6)	10.8
Fa	361	(8.4)	1.8
Wag	261	(6.1)	0.9
Dom	88	(2.1)	0.5
Fd	70	(1.6)	3.8
Ff	67	(1.6)	2.1
Tc	43	(1.0)	0.2
Wf	27	(0.6)	0.8
Wc	25	(0.6)	1.3
Ft	20	(0.5)	0.2
Ta	18	(0.4)	0.1
Ufc	12	(0.3)	8.0
Ov	10	(0.2)	1.0
Cs	9	(0.2)	1.1
Df	9	(0.2)	0.3
Dov	5	(0.1)	0.0
Sfc	4	(0.1)	1.0
Bt	4	(0.1)	0.0
Pf	3	(0.1)	0.0
Sub	3	(0.1)	0.0
Ds	1	(0.0)	0.0
Sf	1	(0.0)	0.0
Pc	1	(0.0)	0.1
Pd	1	(0.0)	0.0
Ps	1	(0.0)	0.0
Ce	1	(0.0)	0.2
合計	4278		

第B表 ワーカーの行動カタログ（共同営巣期）

タイプ	観察回数	(%)	時間,%
Wo	1745	(35.0)	4.2
St	1410	(28.3)	30.7
Cc	583	(11.7)	5.5
Gr	574	(11.5)	3.9
Sub	113	(2.3)	0.3
Dom	83	(1.7)	0.3
Ufc	59	(1.2)	42.8
Fd	43	(0.9)	0.6
Tc	40	(0.8)	0.1
Ds	32	(0.6)	1.1
Ff	28	(0.6)	0.5
Ft	27	(0.5)	0.1
Ta	27	(0.5)	0.0
Sfc	25	(0.5)	7.2
Fa	23	(0.5)	0.1
Wag	23	(0.5)	0.0
Cs	21	(0.4)	0.3
Ps	19	(0.4)	0.2
Pc	17	(0.3)	1.1
Ce	16	(0.3)	0.8
Wf	13	(0.3)	0.1
Wc	10	(0.2)	0.1
Pd	10	(0.2)	0.0
Wor	10	(0.2)	0.0
Df	10	(0.2)	0.1
Bt	5	(0.1)	0.0
Ov	5	(0.1)	0.2
Rg	5	(0.1)	0.0
Dov	4	(0.1)	0.0
Ar	4	(0.1)	0.1
Nrst	2	(0.0)	0.1
Ci	2	(0.0)	0.1
Pf	1	(0.0)	0.0
Dp	1	(0.0)	0.1
Sf	1	(0.0)	0.0
Oo	1	(0.0)	0.0
合計	4992		

- Rg : 吐き戻し (W) ; 巣上で成虫が他個体に液状物を吐き戻す。
- Ar : 腹部こすりつけ (W) ; 腹部を巣柄にこすりつける。
- Bt : 噛みつき (Q, W) ; 巣上で他個体の腹部を強く噛む。
- Do_v : 擬産卵 (Q, W) ; 腹部を巣房にこすり入すが産卵しない。
- O_o : 食卵 (W) 。

創設期の行動カタログ (第2表) にくらべて12の新しいタイプがみられているが、逆に創設期に見られた10のタイプが共同営巣期には観察されなかった。共同営巣期の12の新しいタイプのうち8つ (Do_m, Sub, D_s, D_f, F_t, B_t, D_p, R_g) は巣上での2個体間の相互作用を含むものであり創設期に見られなかったのは当然である。また新しい外役は一つも見られていない。

上記の創設期と共同営巣期のエソグラムの比較に関連して特に問題となるのは Ar と Wag

である。Arは *Mischocyttarus drewseni* (ホソアシナガバチ族の社会性狩りバチ) においてアリに対しての忌避物質をぬりつけるという機能を持つ行動であることが知られており (Jeanne, 1972), アシナガバチ族でも同様の機能を持つことが *P. gallicus* (Tullirazzi and Pardi, 1979) などで確かめられている。しかし、これらの種では創設期にもArが観察されており、フタモンではなぜ創設期にArが見られなかったのかは明らかでない。一つの可能性はサンプリング・エラーであり、もう一つの可能性は創設期には何らかの機能的な要因によりArは行わないという場合である。次にWagであるがこれは順位確認の意義を持つと考えられている (Jeanne, 1980)。しかし、*P. exclamans* (Hermann et al., 1975) で創設期にもWagが見られている他に、牧野(私信)によればフタモンにごく近縁のトガリフタモンアシナガバチ *P. biglumis* (最近の分類学的検討によるとこの学名は妥当でないとのことであるが[牧野, 私信], 新しい

種名が与えられていないため便宜上この種名を用いた)でも創設期に Wag が見られたという。一般に, 成虫個体間の相互作用を含まないある行動がなぜ共同営巣期には見られ創設期には見られないのかは興味ある問題であり, 近縁種間での比較も含めて検討する必要がある。

次に女王とワーカーの行動カタログの比較を行う。まず, 女王の全行動タイプがワーカーのそれに含まれていた。すなわち女王のみが行う行動タイプはなかったことが特徴的である。

外役の頻度については回数でワーカーが2.3%, 女王が1.1%であり, 有意にワーカーの方が高かった(第24表a)。また外役に費す時間(第25表)で見るとワーカーは女王の約5倍も外役に従事している。また外役のタイプも異なっており, 女王では Wc (採水) や S_f と P_f (外敵への反応) が多く, ワーカーでは P_c (パルプ採集) や S_fc と U_fc (採餌) が

第24表 ワーカーと女王の行動カタログの比較 (数字は観察回数)

a.		外役	内役			
	ワーカー	113	4879	$\chi^2=19.3$ (df=1, P<0.001)		
	女王	46	4232			
b.		Sfc+Ufc	Wc	Pc	Sf+Pf	$\chi^2=47.8$ (df=3, P<0.001)
	ワーカー	84	10	17	2	
	女王	16	25	1	4	
c.		Ov	それ以外			$\chi^2=2.55$ (df=1, P>0.05)
	ワーカー	5	4987			
	女王	10	4268			
d.		Ov	Dov			$\chi^2=0.3$ (df=1, P>0.05)
	ワーカー	5	4			
	女王	10	5			
e.		Dom	Ds	Sub		$\chi^2=92.5$ (df=2, P<0.001)
	ワーカー	83	32	113		
	女王	88	1	3		
f.		Wag	それ以外			$\chi^2=246.8$ (df=1, P<0.001)
	ワーカー	23	4969			
	女王	261	4017			

第25表 ワーカーと女王の時間配分 (%) *

	ワーカー	女王
Ufc	42.8 (83.2) [*]	8.0 (76.3)
Sfc	7.2 (14.1)	1.0 (9.4)
小計 (Sfc+Ufc)	50.1	9.0
Pc	1.1 (2.1)	0.1 (1.2)
Wc	0.3 (0.6)	1.3 (12.7)
Pf	0.0 (0.0)	0.0 (0.2)
Sf	0.0 (0.0)	0.0 (0.1)
合計	51.5	10.4

* カッコ内は外役全体を100%としたとき。

多い（第24表b）。

次に産卵であるが，回数を経標とすると女王1頭とワーカー1頭のあいだに有意な差はない（第24表c）。また O_v と Dov の比（これは産卵能力の一つの指標と考えられる）は女王が2.0，ワーカーは1.3で，女王の方がやや大きいがこれも有意でない（第24表d）。しかし，最も重要な指標である産卵率（単位時間あたり産卵数）は女王が0.37個/時間，ワーカーが0.06個/時間であって，女王がワーカーの約6倍であった。

順位行動については，その頻度は回数で見ても（ $\chi^2 = 40.4$ 、 $df = 1$ 、 $P < 0.001$ ），時間で見ても（女王：0.5%，ワーカー：1.7%）ワーカーの方が高い。また3つの順位行動（ Dom ， Sub ， Ds ）の分布をくらべると女王は Dom が多く，ワーカーは Sub が多い（第24表e）。また Wag の頻度は女王の方が高かった（第24表f）。

巣上での四つのタイプ（ St ， Cc ， Gr ， Wo ）

については、それに費される時間は女王が77%、ワーカーで44%であり女王の方がかなり頻度が高い。一方、存巢時間に占める4タイプの割合は、女王が86%、ワーカーは92%であった。

女王とワーカーの行動レパートリーの比較について要約すると、両者に質的な違いはなく単に量的な差があるのみである。とくに繁殖分業の指標である産卵率では、女王の産卵率はワーカー1頭の6倍にすぎなかった。

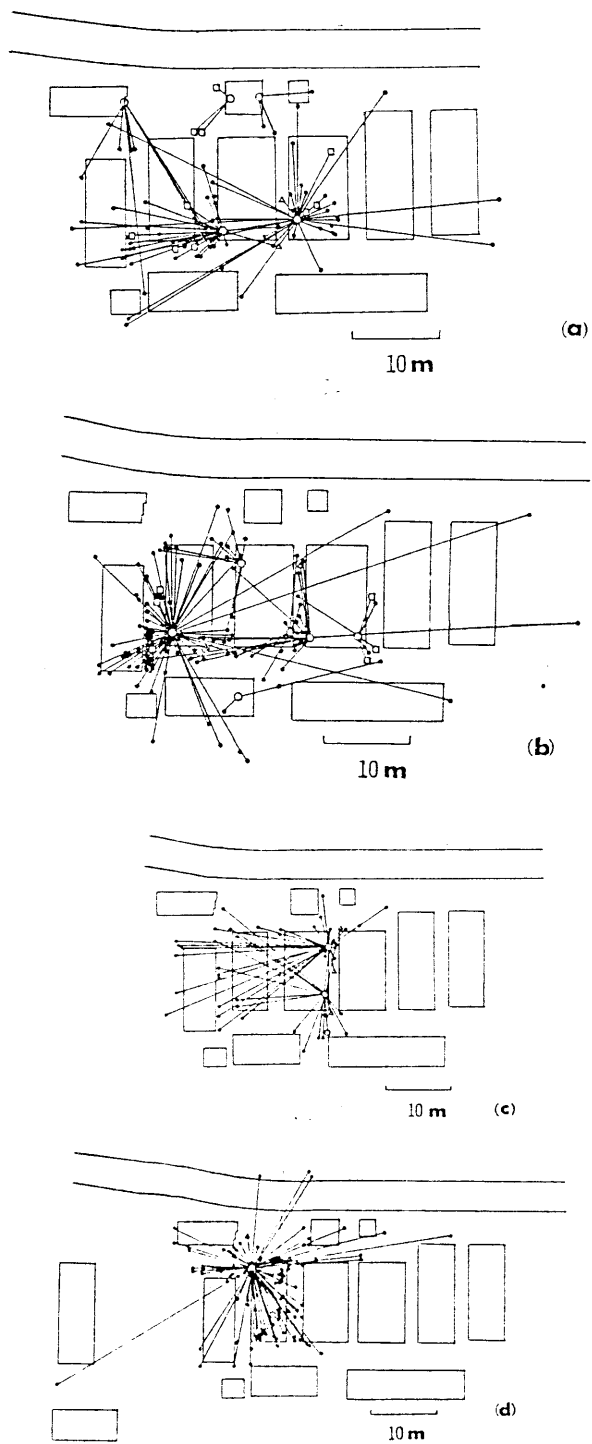
B、巢外行動

(1) 行動圏と採餌域

共同営巣期に巢外行動が見られた場所を巢との関係で第29図に示した。創設期と同様に隣り合った巢のあいだで行動圏や採餌域がかなりオーバーラップしていた。また、第30図に巢外行動が行われた場所と巢のあいだの距離のヒストグラムを示した。パルプや木の採集が採餌にくらべて巢に近い所で行われている傾向は創設期(第4図)と同じであった。創設期にくらべて巢の近い所で巢外行動が行われていること(平均値で見ると採餌のみでは創設期 10.6 m; 共同営巣期 8.7 m, 全体では創設期 10.1 m; 共同営巣期 8.4 m)がわかる。

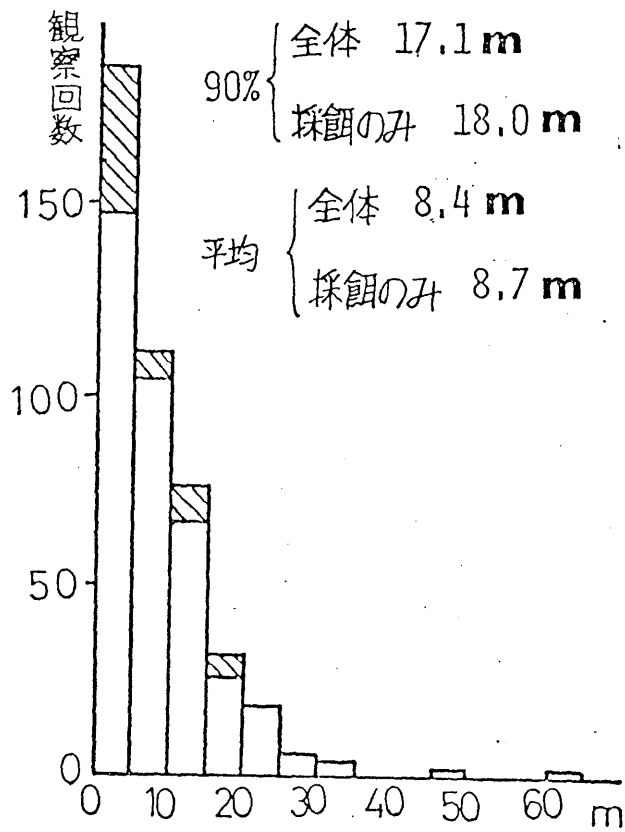
(2) 採餌行動

まず、採餌するワーカー1頭ずつの行動について述べる。第31図は採餌中のワーカーの軌跡である。一度餌をとると肉塊をすべて巢に搬入したのちもう一度その場所を訪れる点



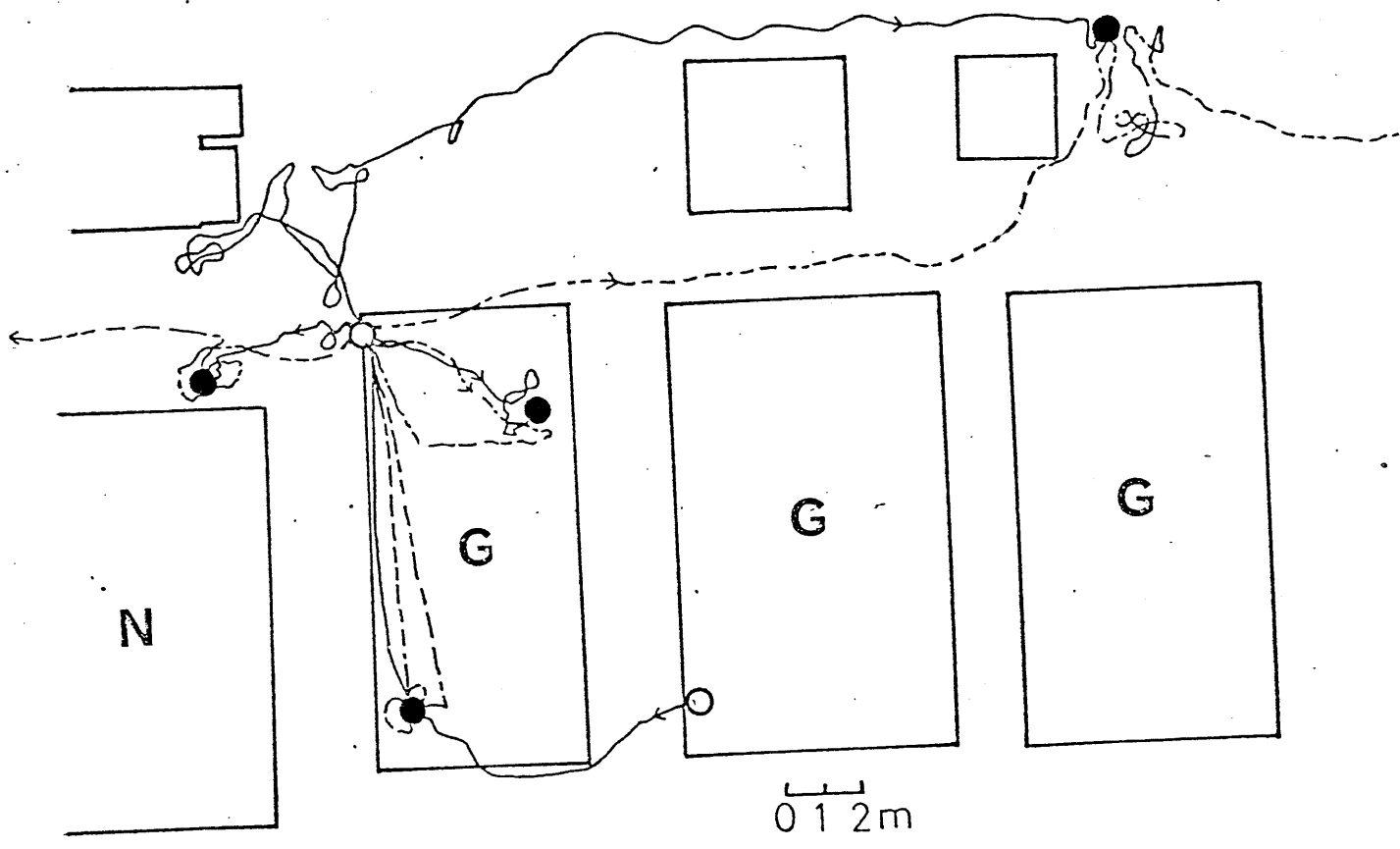
第29図 共同営巣期の巣外行動.

記号の説明は第4図参照。



第30図 巣外行動の行われた場所と巣のあいだの距離のヒストグラム（共同営巣期）

斜線部：パルプ・水，白い部分：採餌，
その他の記号については第5図参照。



第31図 採餌行動の軌跡 (共同営巣期)

G: ガラス室, N: 網室, その他の記号の説明は第6図参照。

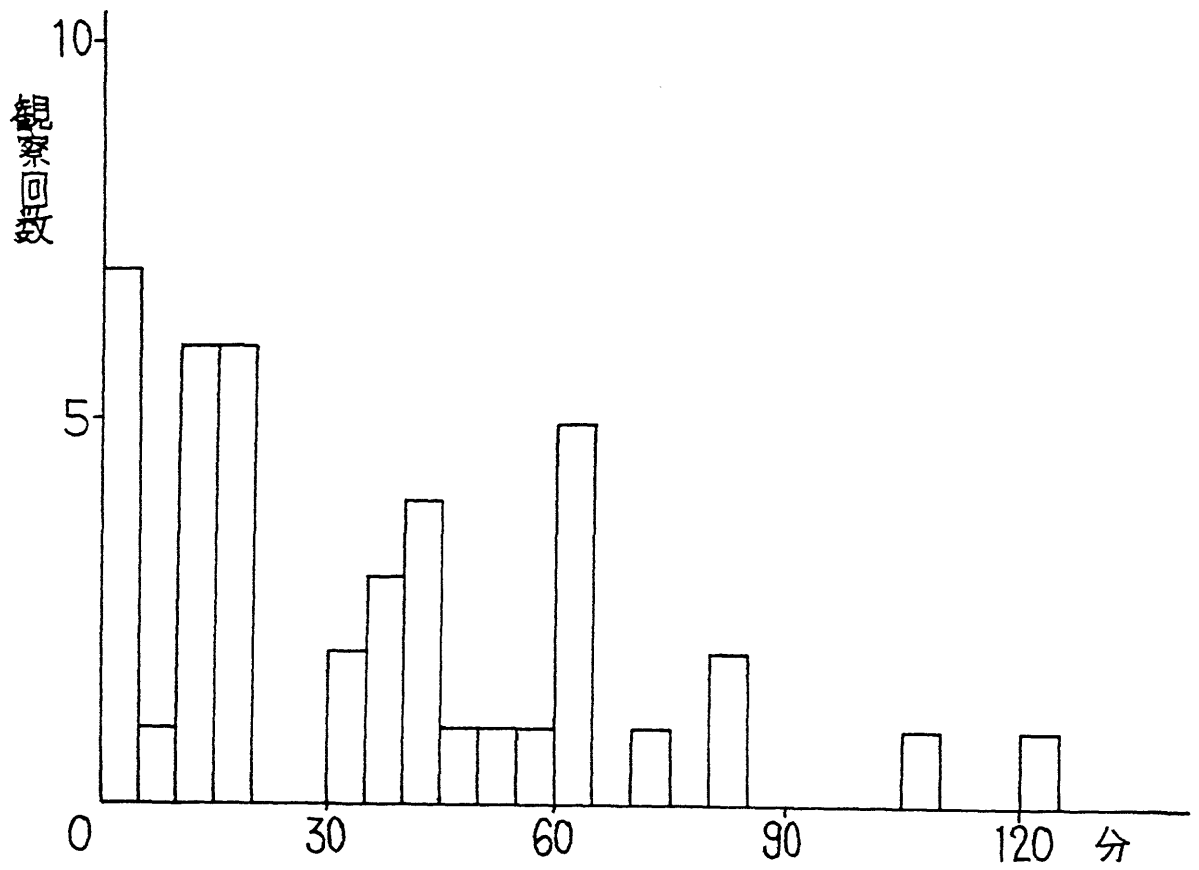
は創設期と同様である。一方、採餌失敗 (U_{fc}) の、1回あたりの時間は平均21.23秒で創設期の約19倍と著しく長く、分布型は弱い一様分布であった(第32図)。創設期と共同営巣期の U_{fc} の1回あたりの長さには有意な差があった(Cochran-Cox の χ^2 検定、 $\chi^2 = 7.26$, $P < 0.001$)。実際の採餌の時間の率は89.9%だった。

次にコロニー内の協同について述べる。社会性狩りバチでの採餌におけるコロニー内の協同については以下のようなものが考えられる。

① 動員 (リクルートメント) : 餌場の存在を何らかの方法で同巣の他個体に知らせ、餌場に向かわせること ; 社会性狩りバチではクロスズメバチ属の *Vespula germanica* と *V.*

vulgaris (Maschwitz et al., 1974) のみで知られている。

② 社会的促進 : 巣への餌の搬入が同巣の他のワーカーの出巣を刺激すること ; 社会性狩りバチではホリアシナガバチの1種



第32図 ワーカーの U_{gc} 1回あたりの時間のヒストグラム

Protopolybia pumila (Naumann, 1970: Spradbery, 1973 より引

用)などで知られている。

- ③ 採餌地域の分割：同巢に属するワーカーがそれぞれ別の場所で採餌すること；社会性狩りバ干では実証されていない。

第31図を含めて直接の観察から動員がないことは明らかだった。第26表は肉塊搬入前後での出巢個体数を対応させて比較したものである（肉塊搬入以外の、出巢個体数に影響を与える要因の影響を除去するため、特定の肉塊搬入の前後を対応させて比較する）。ここからは一見、社会的促進があるようにも見えるが、搬入後の出巢の増加は実は肉塊を搬入した個体自身が出巢することによるのであり、肉塊搬入個体を除くと搬入後の出巢の増加のないことがわかる。また動員があれば当然搬入後の出巢数が増加するから、動員もないことになる。さらに肉塊を搬入したときとそうでないときの次の出巢までの出巢間隔を比べると（第33図）、肉塊搬入後は早く出巢して

第26表 肉塊搬入前後での出巢個体数の変化

(a)平均出巢個体数

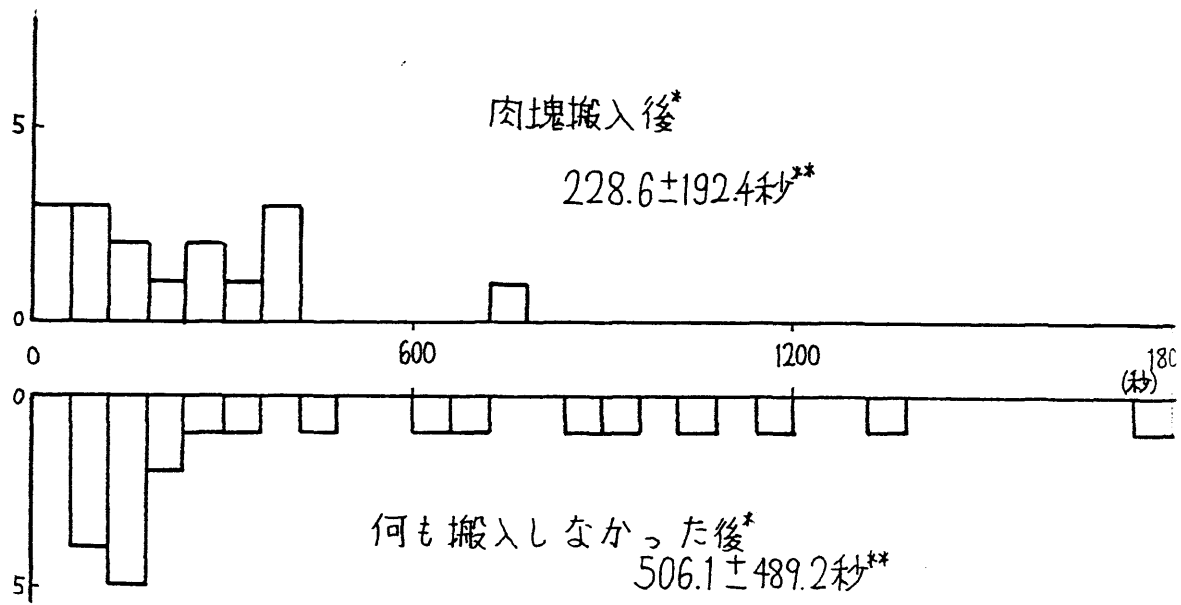
	含. I ^o	除. I ^o
{ 前 1 分	0.06	0.06
{ 後 1 分	0.12	0
{ 前 2 分	0.06	0.06
{ 後 2 分	0.41	0.06
{ 前 5 分	0.25*	0.25
{ 後 5 分	0.82	0.50

(標本数 = 17, * 標本数 = 16)

(b) Wilcoxon 符号化順位検定の結果

	除. I ^o	含. I ^o
1 分	前 > 後 (0.30 < P < 0.32)	前 < 後 (0.58 < P < 0.60)
2 分	前 = 後	前 < 後 (P < 0.05)
5 分	前 < 後 (0.44 < P < 0.48)	前 < 後 (P < 0.05)

‘I^o’: 肉塊を搬入した個体



第33図 肉塊搬入とワーカーの出巢間隔

* Mann-Whitney U検定, 5%水準で有意差あり (P=0.041)

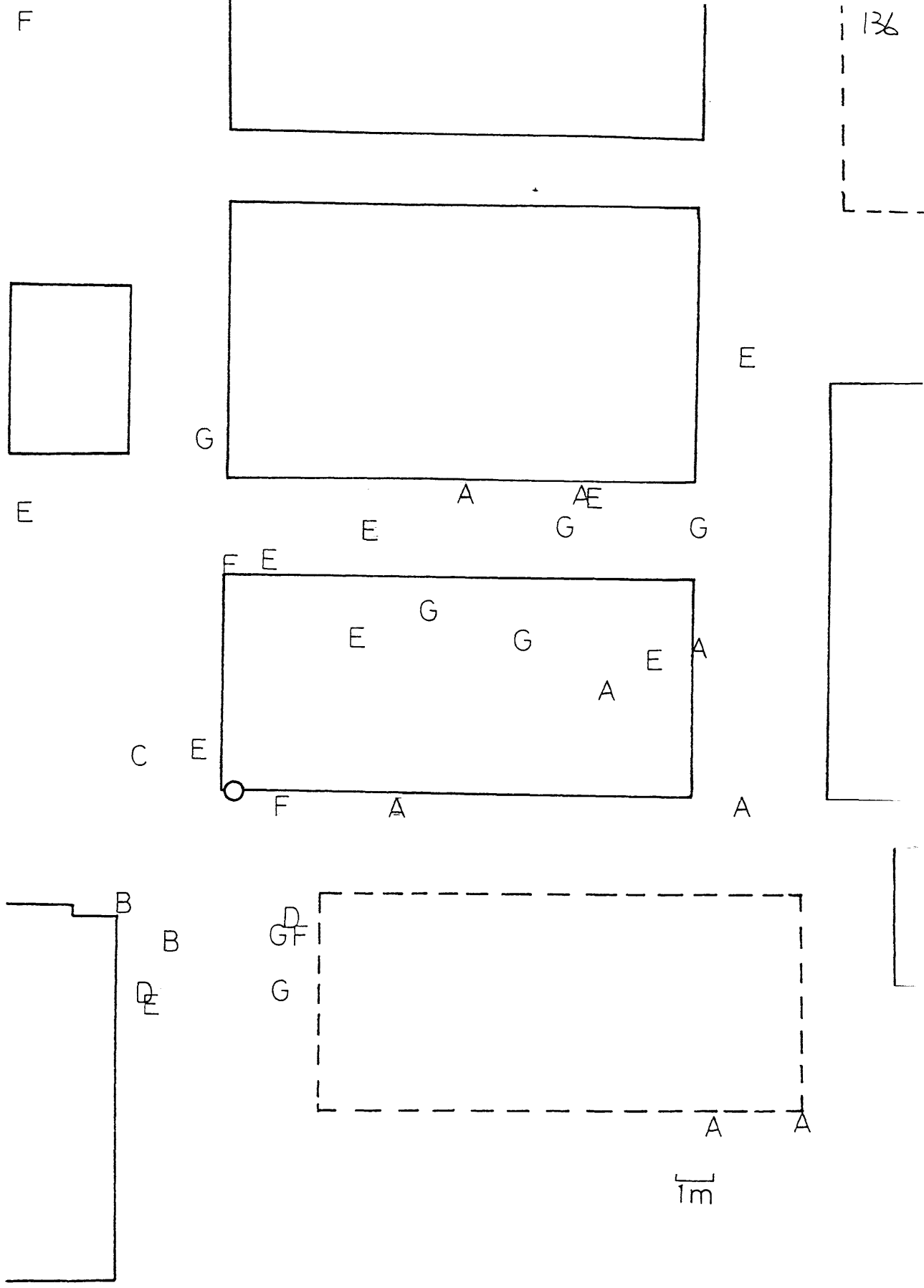
** 平均値 ± S.D.

いることがわかる。

次に採餌地域の分割について検討する。第34図はあるコロニーに属するワーカーの採餌場所の分布を示したものである。標本数が少ないため統計的な検定はできないが、少なくとも地域分割があるとはいえない。地域分割について詳しく検討するためには、一つの時点で複数のワーカーの所在のデータをとることが必要なため個体の追跡という方法では不可能である。そこで網室内での実験により、地域分割と餌の分布型へのワーカーの反応を調べた。

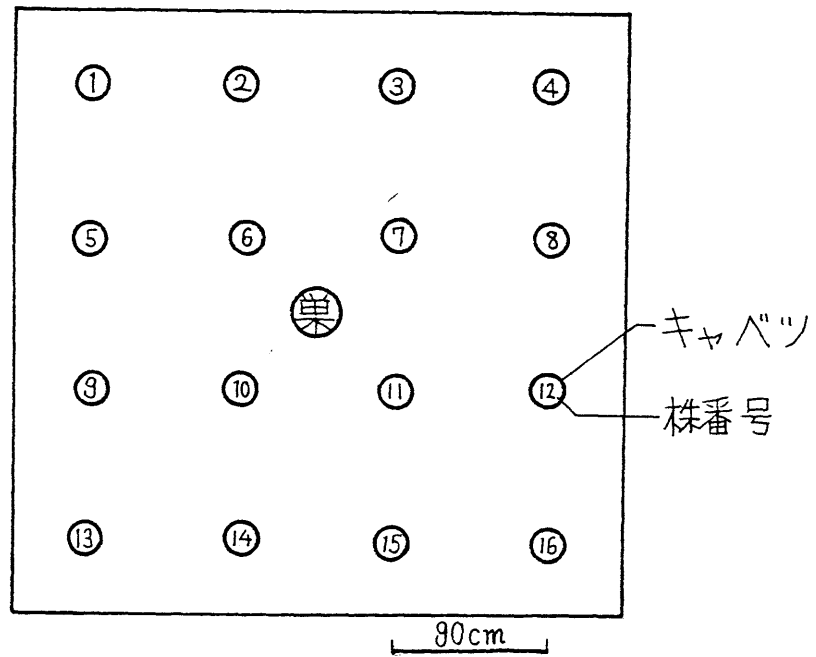
(3) 採餌行動についての網室実験

実験は名古屋大学農学部構内の野外網室（ $3.6\text{ m} \times 3.6\text{ m}$ ；高さ 2.7 m ）で行なった。実験のデザインと網室内の配置を第35図で示した。網室内にキャベツを 90 cm 間隔で 16 株（ 4×4 ）配置した。予備実験の7日前に網室内を除草し人為的に配置したものの以外の餌を除去するためDDVP 800 倍液約 8 l を撒布

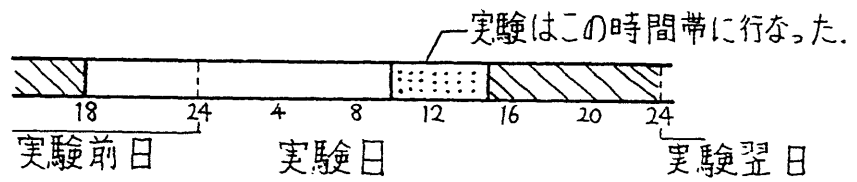


第34図 1コロニー内での採餌場所の分布(1979.7.6~7.10)
 O: 巣, A~G: ワーカーの採餌場所 (同じ文字は同じワーカー).

(a) 網室内のキャベツの配置



(b) 実験スケジュール



▨: 巢の直下に大量の餌を配置.

□: 餌を与えない.

第35図 採餌実験のデザイン

した。予備実験ではモンシロチョウ幼虫（生体重25～45 mg）を用いて、ハ干が正常に採餌するかどうかを調べた。予備実験の結果、ハ干が網室内でも正常に採餌していることが確認されたので本実験に進んだ。

実験に使用したフタモンのコロニーは名古屋大学農学部構内で採集したもので女王は健在であった。採集は、まず全成虫を捕虫網で捕えその後巣をとった。網室内への設置は、まず巣を網室中央の木製の台（第35図）にとりつけ、炭酸ガスで軽く麻酔した成虫を巣上にはなした。非マーク虫はすべてこのときマークした。本実験中は常時、外役可能なワーカー（羽化後日齢3日以上）が20頭～30頭いた。羽化してきた新成虫には順次マークを施した。

本実験に用いた餌は生体重25～35 mgのオニグバツタ若虫である。これは名古屋大学農学部構内で採集したもので、実験直前に秤量した。バツタは脚の先端にペーパーバンドを少

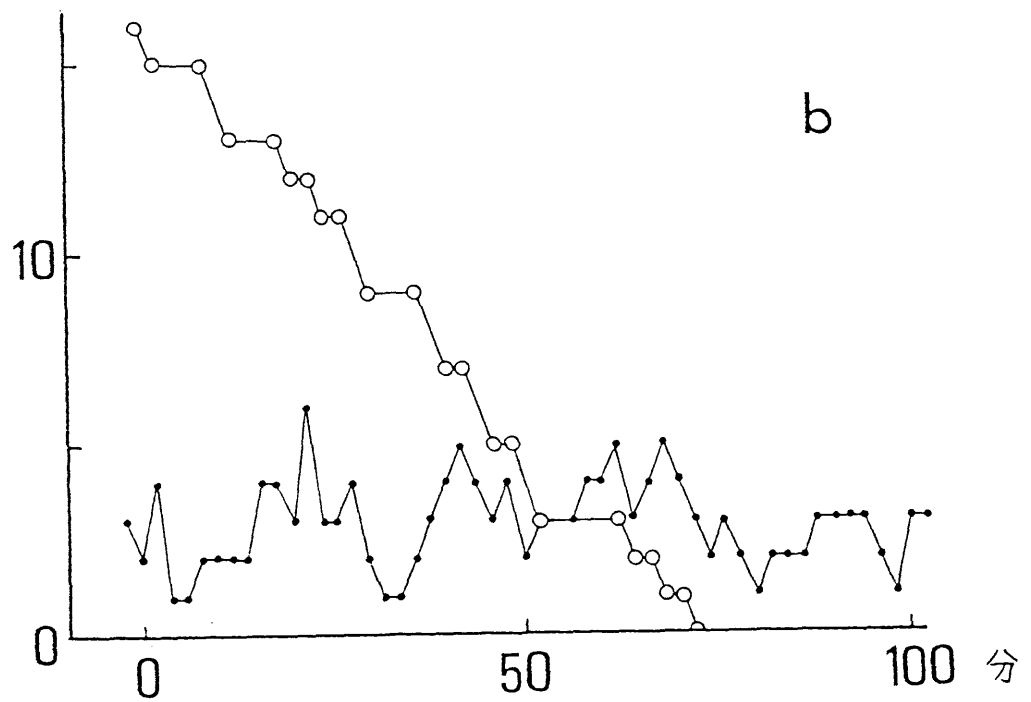
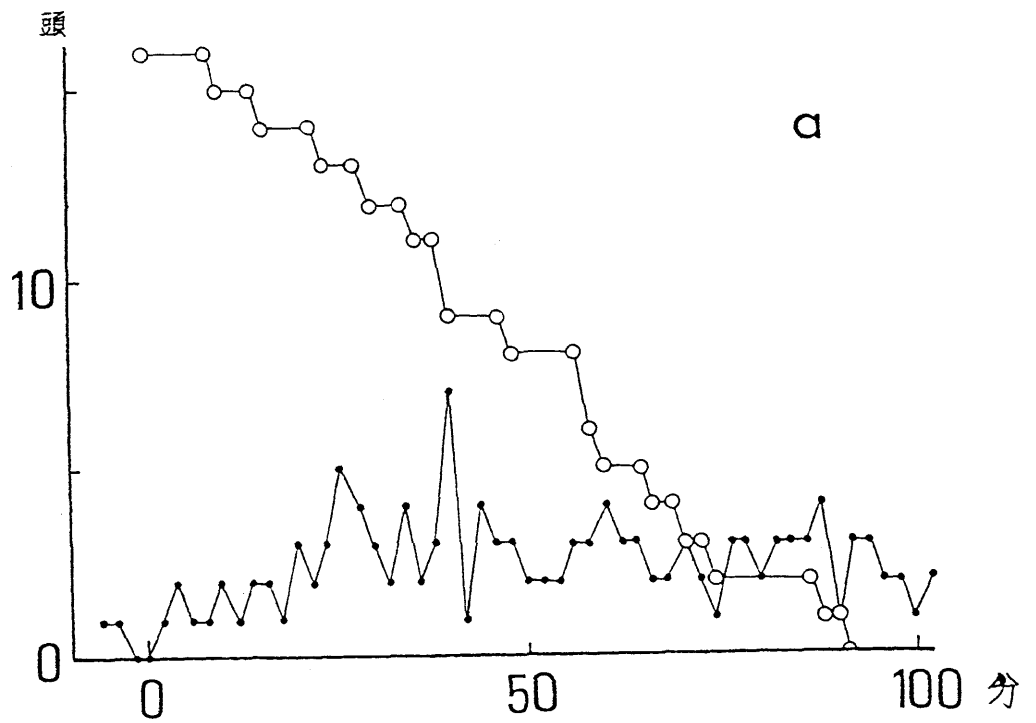
量つけてキャベツの葉裏に固定した(ペーパーボンドが採餌行動に影響しないことは予備実験で確認した)。以下、餌の配置時を0分とする。ハ干は通常は1頭のバツタを1回で運搬できたが、脚などが残ることもあるため、ハ干が肉塊を運んだのち直ちに残肉を除去した。予備実験・本実験を通じて巢の直下にパルプ(水で湿したペーパー・タオル)と水を置いた。第35図にあるように餌を巢の直下に大量においた時期を設定したのは、絶食期間をほぼ同じにして実験条件をそろえるためと、餌をキャベツの株に配置するとハ干が特定の餌の分布型を経験しその結果が実験に影響を与える可能性があるのでこれを防ぐためである。

調査は2分間隔で行い、各株にいたハ干の個体番号とバツタの生存数を記録した。パルプ・水を採集した個体は記録しなかった。餌の分布としては二つの型を使った。一つは一様分布で16株のキャベツにバツタを1頭ずつ

配置した。もう一つは集中分布で1, 4, 13, 16番の4株にバツタを4頭ずつ配置した。1980年7月23, 25日に一様分布, 26, 27日に集中分布で実験した。

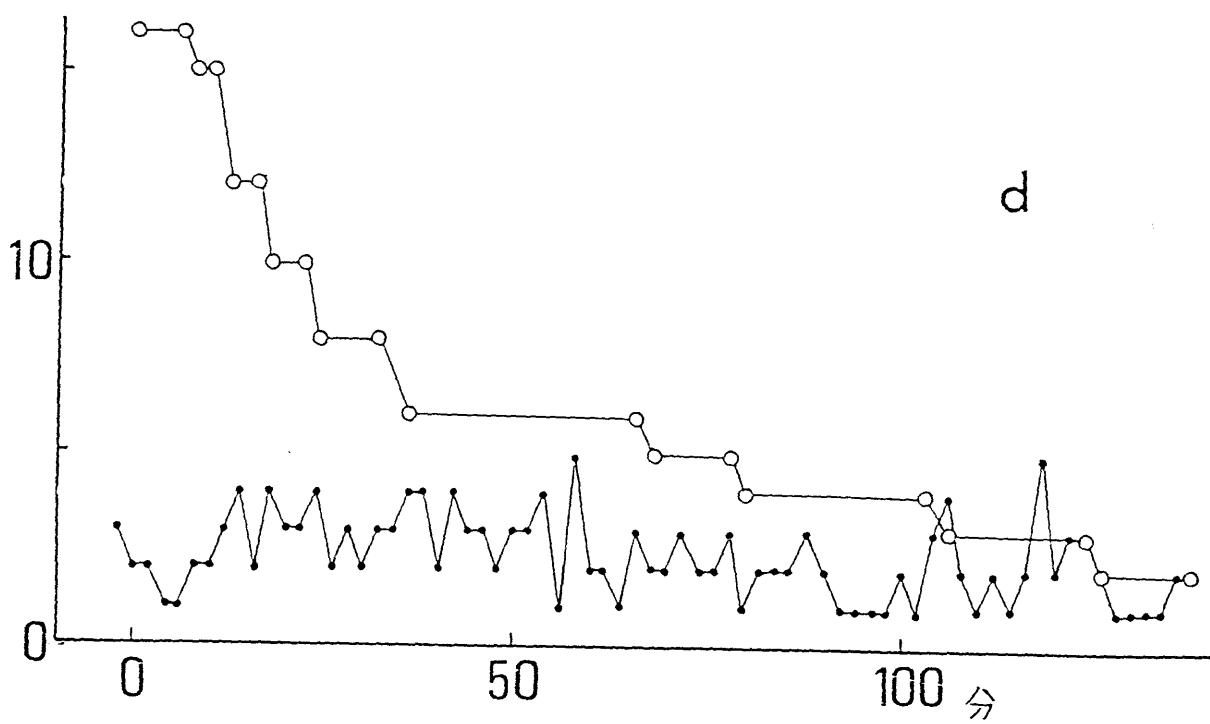
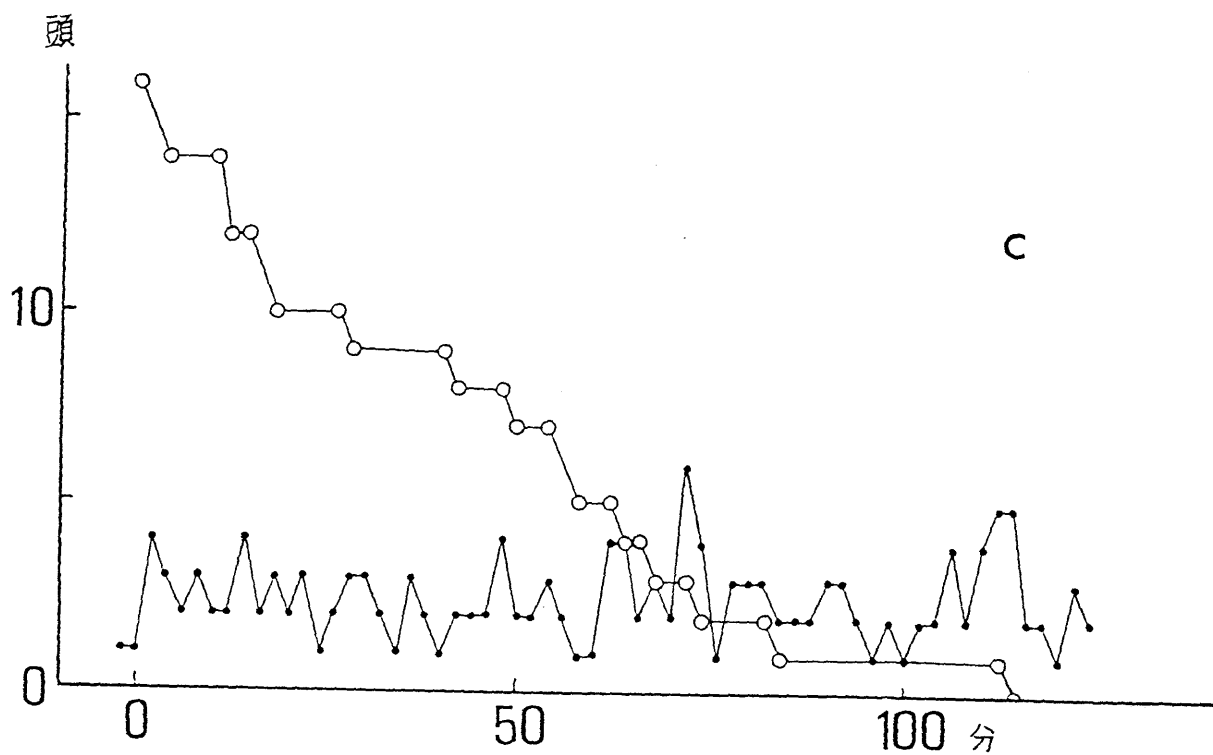
第36図は各実験における採餌ハチ数と生存バツタ数の経時的変化を示したものである。先に述べたように時間0分が餌配置時である。平均採餌ハチ数は4回の実験ともほぼ同じであった。生存バツタ数については、一様分布の2回の実験ではほぼ直線的に減少しているのに対して、集中分布のときには餌密度の低下とともに減少率が小さくなって下に凸の形になっており、7月27日には実験開始後138分たっても生存バツタ数が0にならなかったため実験を打ち切った。

ある株にハチが何頭きたかを調べることにより採餌中のハチの分布型がわかる。ある時点までにある株を訪れたハチの数(1頭が同じ株を複数回訪れても1頭としか数えない)から、株を単位として平均(m)と平均こみ



第36図 採餌ハチ数と生存バッタ数の経時的变化

- : ハチ数, o : バッタ数
- a : 一様分布 (1980.7.23)
- b : 一様分布 (1980.7.25)
- c : 集中分布 (1980.7.26)
- d : 集中分布 (1980.7.27)

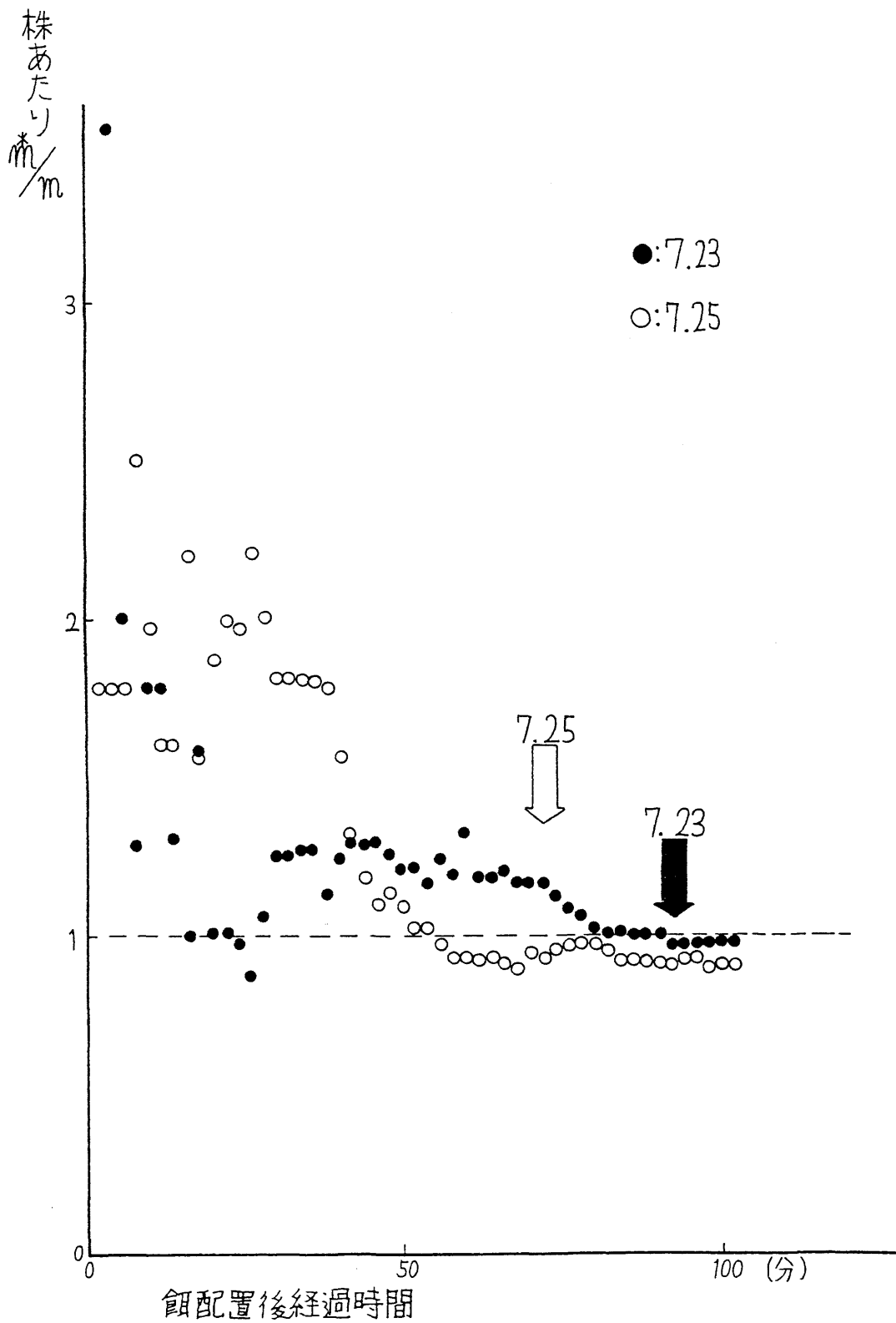


第36圖

あい度 (λ) (Iwao, 1968 参照) を求め λ / m を指標として分布の経時的変化を調べたのが第37図である。四つの実験の分布型の経時的変化はほぼ同じパターンであり、初めは λ / m の値が大きくハチが株を単位として集中分布しているがしだいに λ / m の値は1に近づいた。 λ / m の値は餌を食いつくした時点 (7月27日については実験終了時点) では、一様分布の場合は1よりやや小さく、集中分布の場合は1よりやや大きかったが、大きな差はなかった。

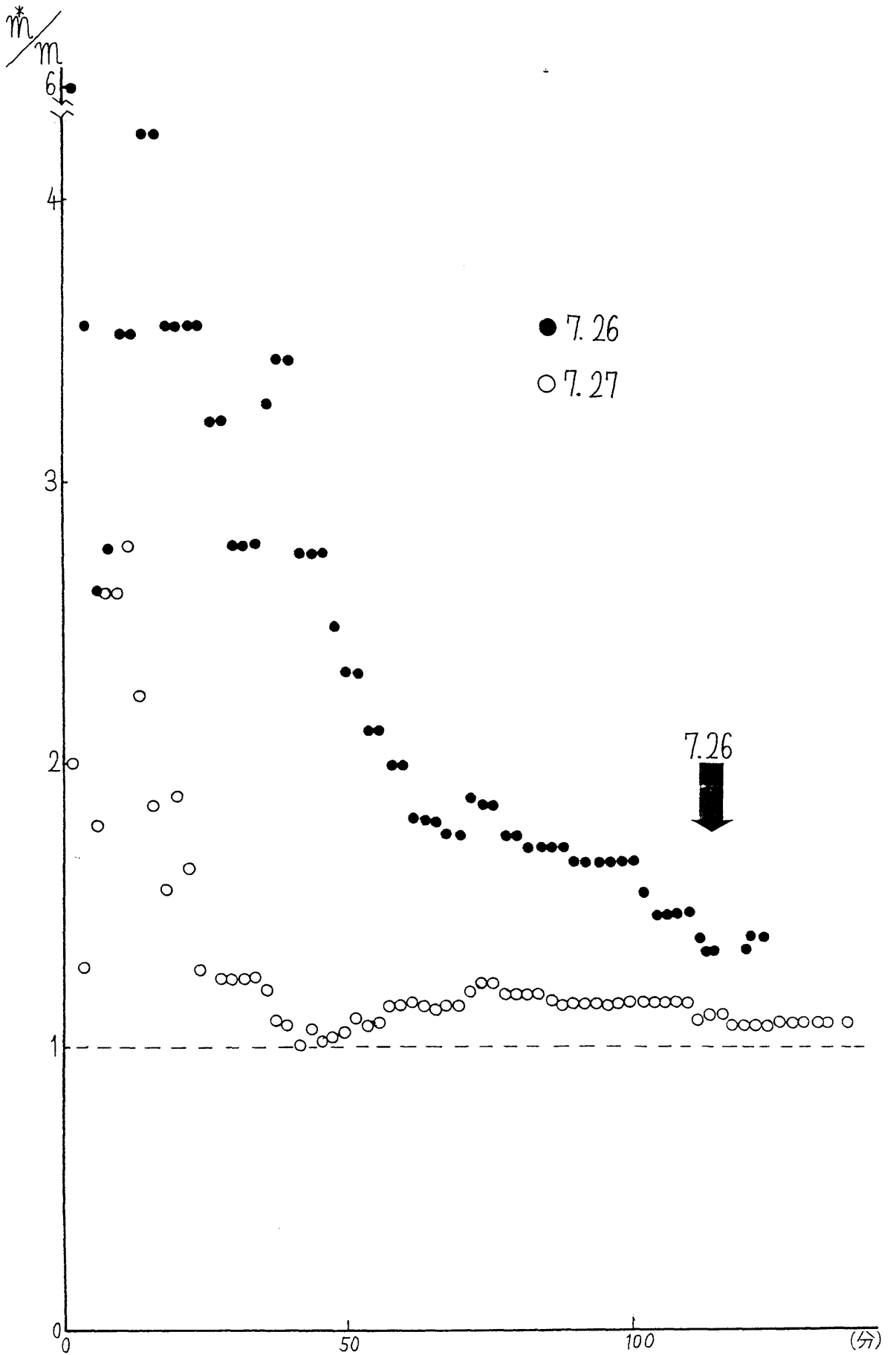
実験中に2頭以上のハチが同じ株にくると反発する行動が時々観察されたが (第38図)、らせん飛翔のような攻撃的なものではなかった。2頭以上のハチが同一の株で出会っても反発行動が見られないこともかなりあり、1頭の餌を2頭以上のハチが分割した例も観察された。

生存バツタ数の経時的変化についてさらに詳しく検討するため、ある時点での残存餌数

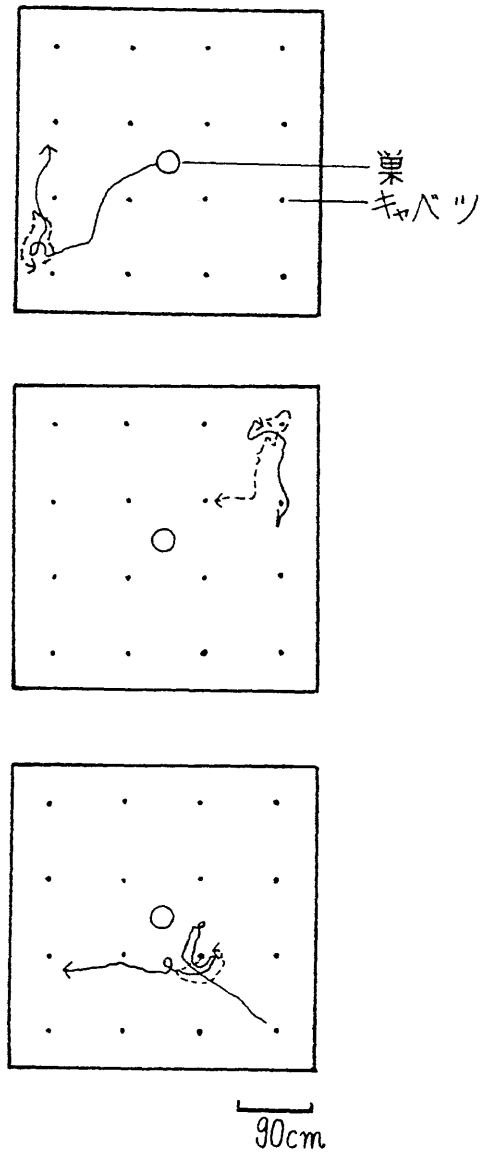


第37図 ハチの分布の経時的変化 (a) 一様分布
(本文の説明参照)

矢印: 餌のくいつくし.



第37图 (b) 集中分布



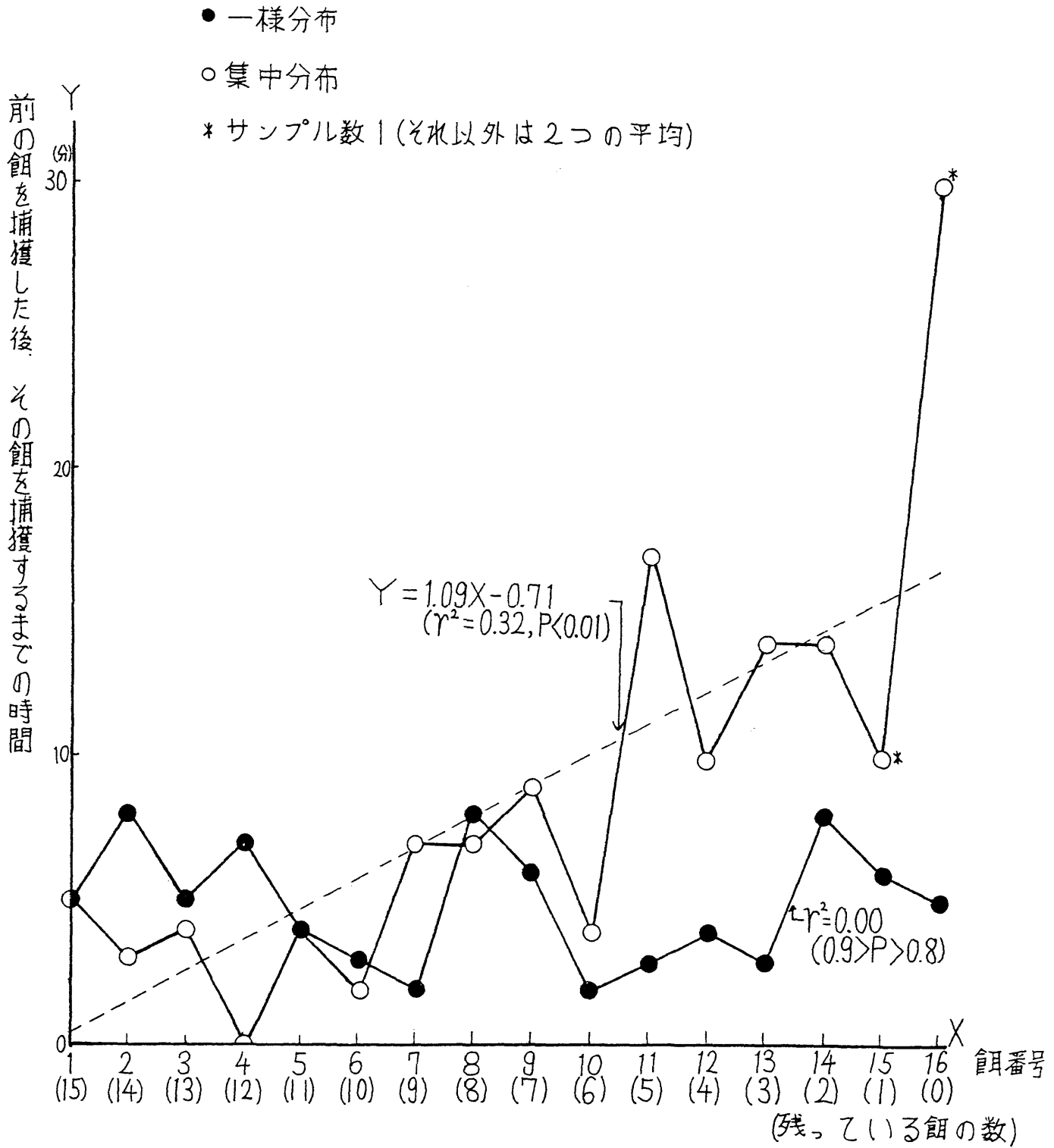
第38図 採餌実験中の個体間の反発

実線と破線はそれぞれ別の個体の軌跡を示す。

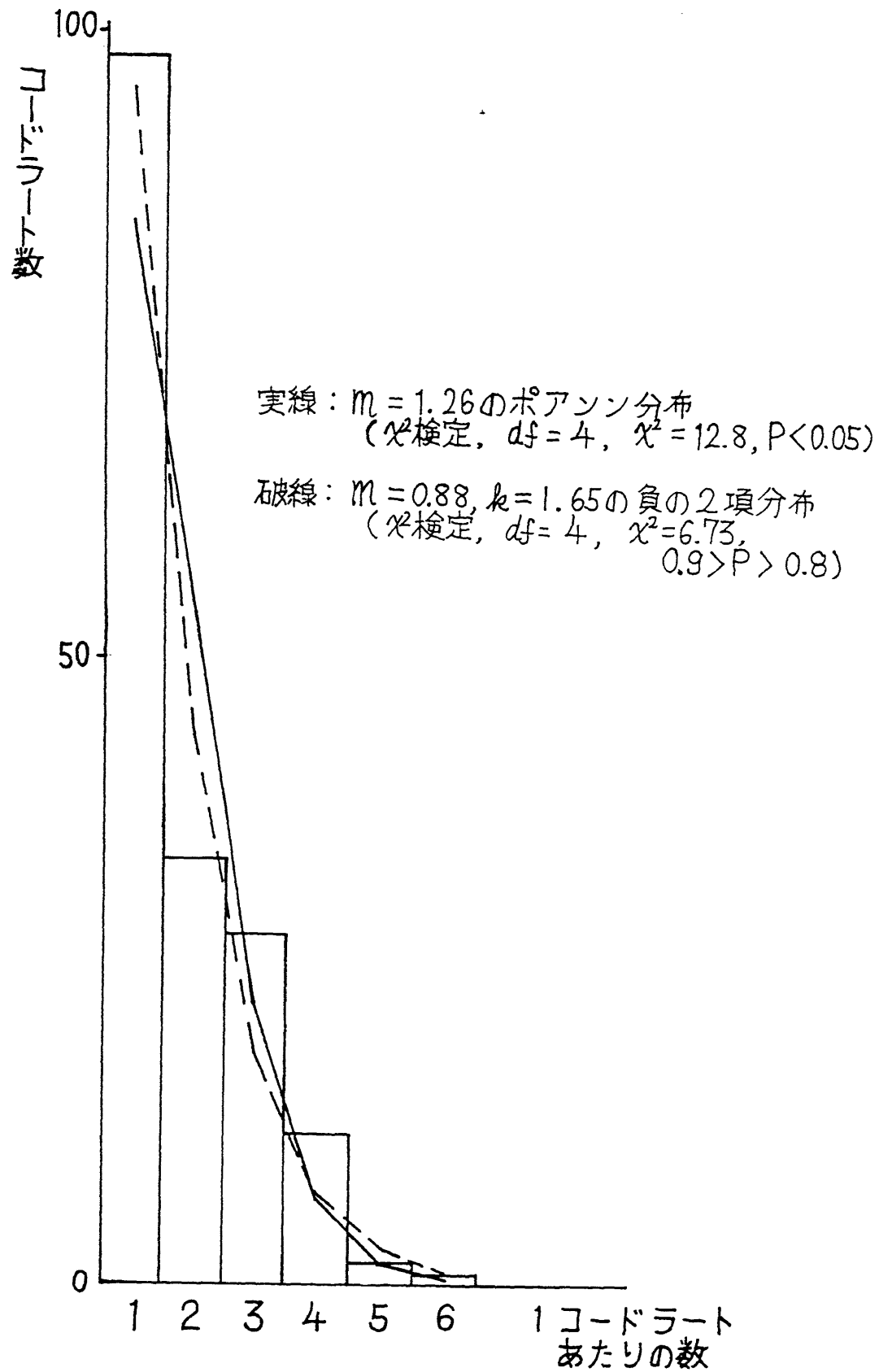
(餌密度) に対して、餌を捕獲した時間間隔の長さ(前に餌が捕獲されてからある餌が捕獲されるまでの時間)をプロットしたのが第39図である。初めから6頭目くらいまでの餌をとるまでは集中分布の方が一様分布より間隔が短い、9頭目以降は逆転して一様分布の方が間隔が短くなることかわかる。集中分布では餌密度と間隔のあいだに負の相関があり餌密度低下とともに餌をとる間隔が長くなっているのに対して、一様分布では相関はなく餌密度の低下にもかかわらず間隔はほぼ一定であった。

実験の結果(第37図)からワーカー間の採餌地域分割は存在しないことかわかる。Suzuki (1978) は同じフタモンアシナガバチについての野外でのワーカー道跡のデータを報告しているが、このデータを用いて上と同様な検討を行なった結果(第40図)もこの結論を支持している。

さて、第39図に示したような餌の分布型に



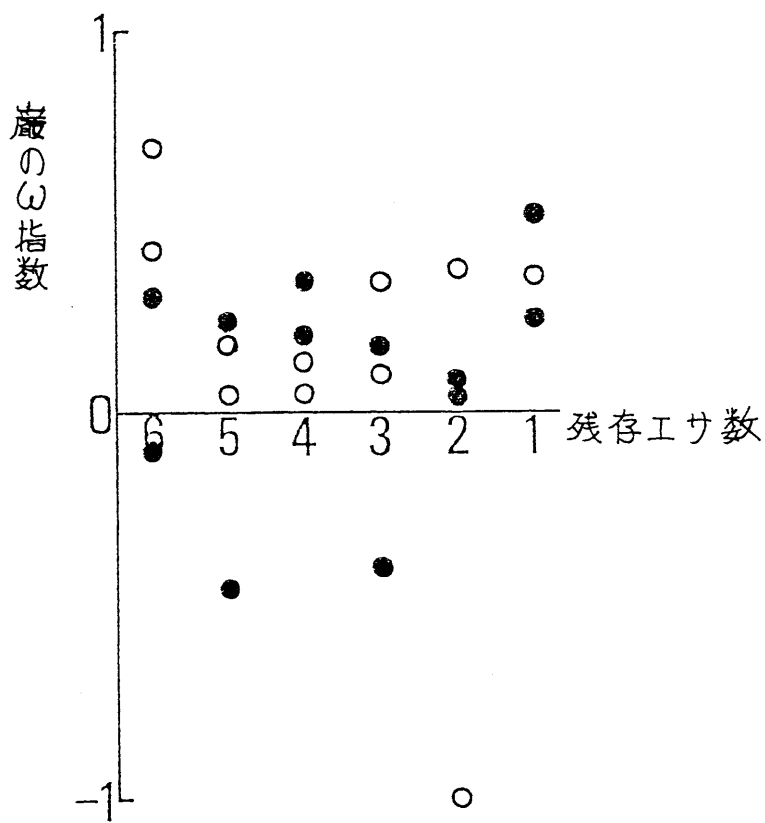
第39図 生存餌数と餌をとるのに必要な時間



第40図 Suzuki (1978) のデータによるワーカーの分布型

よる餌の減少の仕方のちがいは、これまでによく知られているアシナガバチ類の採餌行動における習性：“一度ある場所で採餌に成功すると再びそこを訪れる” (Rabb and Lawson, 1957;

Suzuki, 1978; 山崎ら, 1978; 本研究の1.B.(2), 2.B.(2)も参照) からみると逆説的である。この習性からは①実験開始直後の餌密度の高いときには全株に餌のある一様分布の方が餌の減少が速い, ②餌が減少していった低密度になると前の採餌場所への固執のため集中分布の方が餌の減少が速い, ことが予測される。しかし結果は第39図が示すようにまったく逆であった。この餌の分布による採餌の率のちがいは、採餌しているハチの数(第36図)や採餌しているハチの分布(第37図)によっているのではない。一つの可能性として餌が低密度のときには集中分布の場合餌の分布に対して採餌しているハチの分布が対応していないのではないかと考えた, Iwao (1977) の ω 示数を用いて検討したのが第41図である(ω は所



第41図 餌とハチの分布の連関

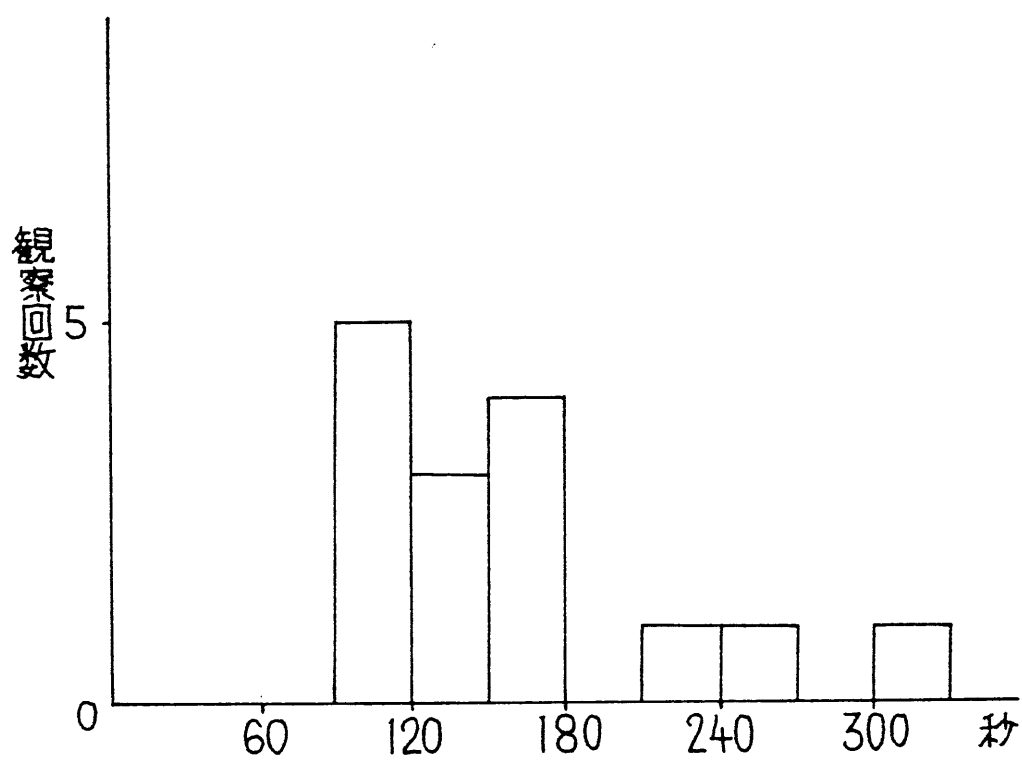
○ : 集中分布
● : 一様分布

着の分布が完全に一致したときナリ、完全に反応しているとき一である)。餌の分布型による W の値の差はほとんど見られない。

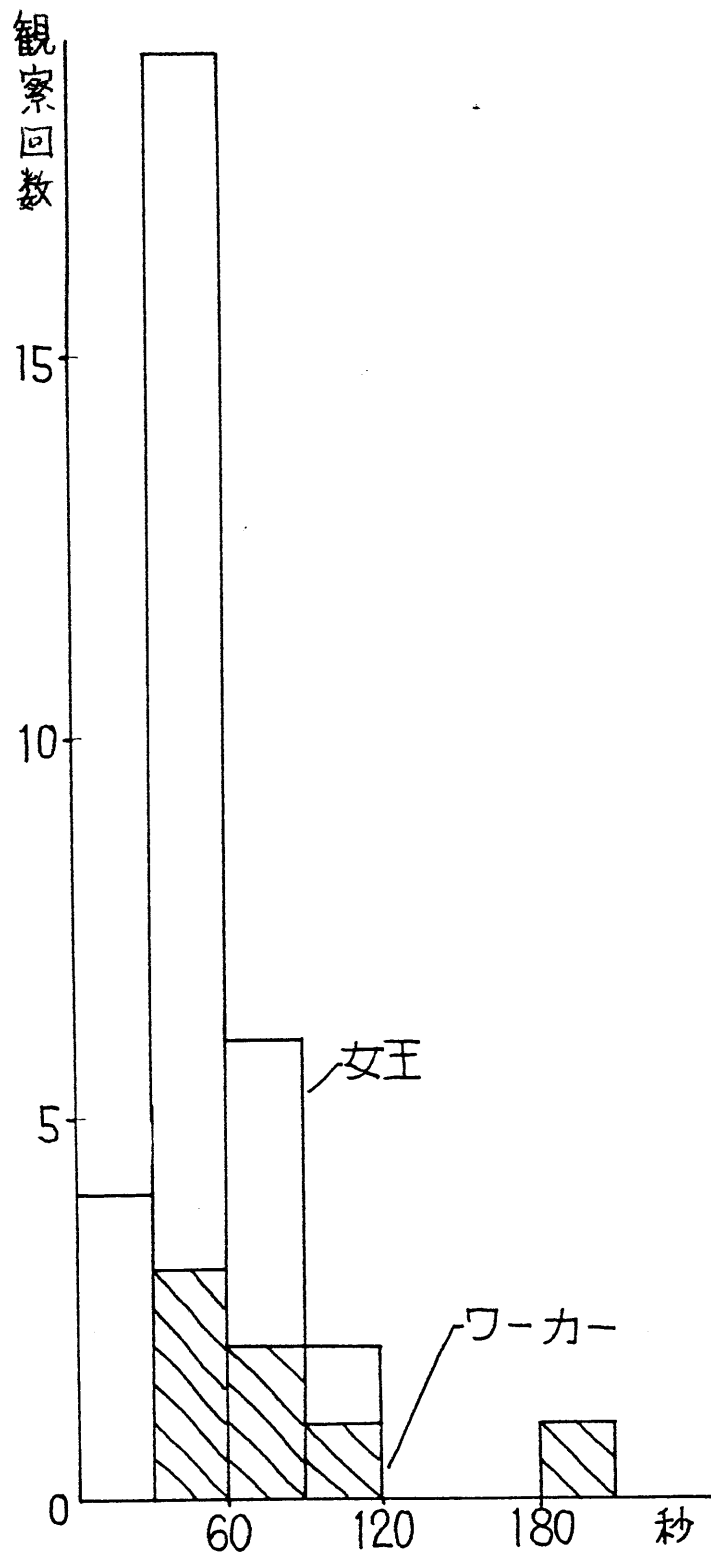
なぜ餌の分布型により採餌効率と餌密度の関係が変わるのかは明らかでない。問題はむしろなぜ一様分布のときには餌密度低下にもかかわらず採餌効率がほぼ一定であったかである。これについては現在のところ明らかでないが、アシナガバチの採餌行動が単純に餌が集中分布していることへの適応であるとはいえないことを示唆している。

(4) その他の外役

パルプ・水の採集については創設期と同様であったため、1回あたりの時間のヒストグラム(第42, 43図)のみを示した。



第42回 ワーカーの P_1 1回あたりの時間のヒストグラム



第43図 ワーカーと女王のWcの1回あたりの時間のヒストグラム

C. エソグラムの分析

第27, 28表にワーカーと女王の2行動間の推移行列を示した。創設期と同様な方法(79ページ参照)で各項のランダムな推移からの偏りを検定した結果が第29, 30表である。有意な正の推移は次の三つのカテゴリーに分けることができる;

- ① 巢上での意義の明確でない四つの行動 (W_0 , St , Cc , Gr) と順位行動 (Dom , Ds , Sub , Wag) のあいだの推移 (女王では16の推移, ワーカーでは17の推移),
 - ② ①にあげた8タイプと他の行動タイプのあいだの推移 (女王では20, ワーカーでは26の推移),
 - ③ 機能的意味のはっきりした行動連鎖中の推移 (女王では11, ワーカーでは19), これはさらに四つのグループに分けられる;
- α. 採水; 女王では $Wc \rightarrow Ws$, ワーカーでは $Wc \rightarrow Ws$,
- β. 採餌; 女王では $S_{jc} \rightarrow Fd$, $S_{jc} \rightarrow Df$, Df

第27表 女王（共同営巣期）の隣接2行動の推移行列（表中の数字は推移観察数）

		後の行動																												
		Wo	St	Cc	Gr	Fa	Wag	Dom	Fd	FE	Tc	WF	Wc	Ft	Ta	Ufc	Ov	Cs	Df	Dov	Sfc	Bt	PF	Sub	Ds	Sf	Pc	Pd	Ps	Ce
先 の 行 動	Wo	-	490	181	108	90	99	37	0	1	3	4	14	9	1	6	1	5	1	1	2	2	2	1	0	0	1	0	0	
	St	558	-	81	98	139	38	11	0	0	20	0	3	2	13	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	
	Cc	113	135	-	171	69	90	27	0	0	7	0	5	3	4	3	8	3	1	3	1	1	1	1	0	0	1	1	0	
	Gr	124	151	130	-	49	15	4	0	0	4	6	1	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
	Fa	81	158	164	39	-	11	4	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Wag	79	18	138	10	10	-	3	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Dom	45	4	23	12	1	2	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Fd	0	0	0	1	1	0	0	-	64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	FE	0	0	2	26	0	0	0	37	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Tc	19	15	3	1	0	1	1	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	WF	2	6	7	10	1	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Wc	4	0	0	4	0	1	1	0	0	0	15	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Ft	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Ta	5	10	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Ufc	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
	Ov	3	0	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Cs	2	1	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Df	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Dov	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Sfc	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Bt	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	
	PF	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	
	Sub	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	
	Ds	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	
	Sf	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	
	Pc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	
	Pd	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	
Ps	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-		
Ce	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		

第28表 ワーカー（共同営巣期）の隣接2行動の推移行列

後の行動

先の行動

	Wo	St	Cc	Gr	Sub	Dom	Ufc	Fd	Tc	Ds	Ff	Ft	Ta	Sfc	Fa	Wag	Cs	Ps	Pc	Ce	Wf	Wc	Pd	Wor	Df	Bt	Ov	Rg	Dov	Ar	Hrst	Ci	Pf	Dp	Sf	Oo		
Wo	-	994	300	207	42	39	30	0	3	12	0	4	4	13	16	9	11	0	13	0	2	8	0	6	2	3	0	3	0	3	0	0	1	0	0	0		
St	1093	-	81	111	19	10	3	0	26	3	0	0	18	0	4	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Cc	210	144	-	129	24	16	7	0	6	10	0	1	1	1	3	6	3	0	1	0	0	0	0	0	2	0	5	1	4	0	0	0	0	0	0	1		
Gr	207	194	109	-	17	11	0	1	4	4	0	2	4	1	0	3	5	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
Sub	56	7	23	23	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Dom	42	4	20	14	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ufc	15	0	4	17	4	2	-	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Fd	0	0	0	0	1	1	0	-	0	0	26	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tc	28	7	0	1	1	2	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ds	15	0	7	9	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ff	0	0	1	17	1	0	0	8	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ft	2	0	1	16	0	1	0	7	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ta	4	17	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sfc	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	8	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Fa	16	5	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Wag	6	5	9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Cs	9	1	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		
Ps	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	14	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0		
Pc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	-	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		
Ce	0	0	2	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Wf	6	0	4	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Wc	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Pd	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Wor	6	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0		
Df	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Bt	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Ov	1	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Rg	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Dov	0	10	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0		
Ar	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0		
Hrst	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0		
Ci	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0		
Pf	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0		
Dp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0		
Sf	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0		
Oo	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-		

第27表 女王の推移行列検定結果

後の行動

	Wo	St	Cc	Gr	Fa	Wag	Dom	Fd	Ff	Tc	Wf	Wc	Ft	Ta	Ufc	Ov	Cs	Df	Dov	Sfc	Bt	Pf	Sub	Ds	Sf	Pc	Pd	Ps	Ce
Wo	/	1 ³	0 ⁰	0 ⁰	-	1 ³	0 ⁰	/	3 ³	2 ²	-	1 ³	2 ²	0 ⁰	1 ¹	-	1 ¹	-	±	+	+	+	+	/	/	+	/	/	/
St	1 ³	/	3 ³	0 ⁰	1 ³	3 ³	1 ¹	/	/	1 ³	/	-	-	1 ³	-	/	-	/	/	+	/	/	/	+	/	/	/	/	/
Cc	3 ³	0 ⁰	/	1 ³	1 ¹	2 ²	1 ¹	/	/	+	/	+	+	+	+	1 ³	+	-	1 ¹	+	+	+	/	/	+	+	/	/	/
Gr	+	1 ³	1 ³	/	+	2 ²	1 ¹	/	/	-	0 ⁰	-	±	/	/	/	/	+	/	/	/	/	1 ¹	/	/	/	/	/	/
Fa	-	1 ³	+	-	/	1 ¹	-	1 ¹	/	-	/	/	±	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Wag	1 ¹	3 ³	1 ³	1 ¹	2 ²	/	-	/	-	/	/	/	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Dom	1 ¹	3 ³	2 ²	+	1 ¹	-	/	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Fd	/	/	/	2 ²	1 ¹	/	/	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Ff	/	/	2 ²	2 ²	/	/	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Tc	2 ²	1 ¹	-	0 ⁰	/	±	+	/	/	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Wf	1 ¹	-	+	1 ³	-	-	+	/	/	/	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Wc	-	/	/	+	/	-	+	/	/	/	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Ft	/	/	/	/	/	/	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Ta	+	2 ²	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Ufc	/	/	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	1 ³	/	/	/	/
Ov	+	/	/	-	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Cs	-	-	1 ¹	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Df	/	/	/	/	/	/	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Dov	-	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Sfc	+	/	/	/	/	/	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Bt	1 ³	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Pf	/	+	+	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Sub	+	/	0 ⁰	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Ds	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Sf	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Pc	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	1 ³	/	/
Pd	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	1 ³	/
Ps	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	1 ³	/
Ce	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

先の行動

+: 正の推移, -: 負の推移, ±: ランダムな推移

- 3: P < 0.001
- 2: 0.001 < P < 0.01
- 1: 0.01 < P < 0.05
- 0: 0.05 < P < 0.1

第30表 ワーカーの推移行列検定結果 (記号の説明は第29表参照)

後の行動

先の行動

	Wo	St	Cc	Gr	Sub	Dom	Ufc	Fd	Tc	Ds	Ff	Ft	Ta	Sfc	Fa	Wag	Cs	Ps	Pc	Ce	Wf	Wc	Pd	Wor	Df	Bt	Ov	Rg	Dov	Ar	Nrst	Ci	Pf	Dp	Sf	Oo		
Wo	/	¹ 3	¹ 3	+	+	¹ 1	¹ 3	/	³ +	/	³ +	³ +	³ +	¹ 3	¹ 3	+	⁰ 0	/	¹ 3	/	-	¹ 3	/	+	-	+	/	+	/	⁰ 0	/	/	+	/	/	/		
St	¹ 3	/	³ 3	³ 3	² 2	³ 3	² 2	/	¹ 3	¹ 1	/	/	¹ 3	/	-	¹ 1	⁰ 0	/	/	/	/	/	/	/	-	-	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Cc	+	⁰ 0	/	¹ 3	¹ 2	¹ 1	+	/	+	¹ 3	/	-	-	-	+	¹ 1	+	/	-	/	/	/	/	/	+	/	¹ 3	+	¹ 3	/	/	/	/	/	/	+	/	
Gr	+	¹ 3	¹ 3	/	+	+	/	¹ 1	-	+	/	-	+	-	/	+	⁰ 0	/	-	/	/	/	/	/	/	/	+	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	
Sub	⁰ 0	¹ 3	¹ 2	¹ 2	/	/	/	/	/	/	+	+	+	/	/	/	+	/	/	/	¹ 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Dom	¹ 2	¹ 3	¹ 3	+	/	/	/	/	/	/	+	/	/	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Ufc	-	/	-	¹ 3	¹ 2	+	/	/	/	/	¹ 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Fd	/	/	/	¹ 3	+	+	/	/	/	/	/	¹ 3	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Tc	¹ 3	-	/	⁰ 0	+	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	⁰ 0	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Ds	+	/	⁰ 0	⁰ 0	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Ff	/	/	-	+	/	/	/	/	/	/	¹ 3	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Ft	¹ 2	/	-	¹ 3	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Ta	¹ 1	¹ 3	-	⁰ 0	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Sfc	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	/	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Fa	¹ 3	-	-	+	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Wag	-	-	¹ 3	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	⁰ 0	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Cs	+	¹ 1	⁰ 0	⁰ 0	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Ps	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 1	/	/	/	/	
Pc	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	/	/	/	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 2	/	/	/	
Ce	/	/	+	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Wf	+	/	¹ 1	+	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Wc	-	/	/	/	/	/	/	/	/	⁰ 0	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Pd	/	/	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Wor	+	/	/	-	/	/	⁰ 0	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	/	/	/	/	
Df	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Bt	¹ 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Ov	-	/	¹ 1	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Rg	+	/	¹ 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Dov	/	/	⁰ 0	/	¹ 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Ar	¹ 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Nrst	/	/	/	/	/	/	/	¹ 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
Ci	/	/	+	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Pf	/	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Dp	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	¹ 2	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Sf	/	/	/	/	¹ 1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	
Oo	/	/	/	+	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	

$\rightarrow Fd$, $Ft \rightarrow Fd$, $Fd \rightarrow Ff$, $Fd \rightarrow Df$, $Ff \rightarrow Fd$,
 の 7 つ, ワーカーでは $Sfc \rightarrow Fd$, $Sfc \rightarrow$
 Ft , $Df \rightarrow Fd$, $Ft \rightarrow Fd$, $Fd \rightarrow Ff$, $Fd \rightarrow Ft$,
 $Fd \rightarrow Df$, $Ff \rightarrow Fd$ の 8 つ,

r. パルプ採集; 女王では $Pc \rightarrow Pd$, $Pd \rightarrow Ps$,
 $Ps \rightarrow Ce$ の 3 つ, ワーカーでは $Pc \rightarrow Ps$, Pc
 $\rightarrow Pd$, $Pc \rightarrow Dp$, $Pd \rightarrow Ps$, $Ps \rightarrow Ce$, $Ps \rightarrow Pd$,
 $Ps \rightarrow Ci$, $Dp \rightarrow Pd$ の 8 つ,

s. 巢のまわりの行動; ワーカーの $Wor \rightarrow Nr$
 st , $Nrst \rightarrow Wor$ の 2 つ。

他の有意な正の推移は $Ufc \rightarrow Sf$ (女王) と
 $Ta \rightarrow Wor$, $Cs \rightarrow Ar$ (ワーカー) の 3 つのみで
 あった。カテゴリ①の 8 つのもの以外の行
 動タイプ相互のあいだでは, ほとんどの推移
 がカテゴリ③のみで説明されている。
 だから要約すると, 共同営巣期の女王とワ
 ーカーの行動の推移の基本的なパターンは次の
 二つの要素のくり返しである; ① 巢上での意
 義の不明な行動や順位行動, ② は, きりした
 機能を持つ行動連鎖。このパターンは順位行

動が介在していることを除けば創設メスのそれ（87ページ）と同様である。

しかし、女王とワーカーの推移のあいだには微妙な差もある。たとえば、はっきりした機能を持つ行動連鎖をみてみよう。採水は一つの連鎖が二つの行動だけ（ W_c と W_f ）から構成されること、パルプ採集は女王の標本数が少ないこと、から検討の対象とはしにくい。その点、採餌と肉塊処理の連鎖は検討の対象となりうる。女王が S_{fc} や F_d のあとで肉塊のうけわたしをする（ F_e ）ことがごく少ないのに対してワーカーは頻繁にうけわたしする点（第27, 28, 29, 30表）は明らかにちがっている。一方、肉塊の分割（ D_f ）のあとの推移には女王とワーカーのあいだでの大きな差はない。上記のような女王とワーカー（や創設メス）のあいだでの推移のちがいや、肉塊やパルプ球に関する推移のちがい（たとえば D_f にくらべ D_p の頻度はごく小さい）も興味ある問題である。しかし、この問題の検討のため

には順位も考慮に入れねばならないから、ここで得られたものよりかなり大量のデータを必要とする。そのため、推移の微細なちがいにはこれ以上は言及しない。

次に女王とワーカーの各行動タイプの1回あたりの時間の分布(第31, 32表)を検討する。まず同じ行動タイプの時間の平均値についてであるがほとんどのものでは女王とワーカーのあいだに有意差がなく、差がみられたのは29タイプ中5タイプ(第31表)のみで、5タイプのすべてでワーカーの方が平均値が長かった。5タイプ中4タイプではワーカーと女王の平均値の比は1から2であったが、b/cのみは3をこえていた。各行動タイプの1回あたりの時間の分布型は31ページでも述べたように負の指数分布と比較したものである。ワーカーと女王のあいだの分布型のちがいとしては、Wag と Dom が女王では一様分布であるのにワーカーでは集中分布となっていることがあげられる。両者とも順位行動であ

第3表 女王の行動タイプ1回あたりの時間の分布(共同営巣期)

タイプ	平均(秒)	SD(秒)	標本数	最頻値	分散比*	分布型†	ワーカーとの比較**
Wo	5.5	7.5	1059	0-30	1.86	C	S
St	38.1	78.0	976	0-30	4.19	C	S
Cc	26.3	35.2	646	0-30	1.79	C	-
Gr	20.5	27.0	491	0-30	1.73	C	-
Fa	4.6	5.9	361	0-30	1.28	C	-
Wag	3.3	2.3	261	0-30	0.49	U	-
Dom	5.2	4.4	88	0-30	0.72	U	S
Fd	50.6	69.8	70	0-30	1.90	C	-
Ff	30.1	23.8	66	0-30	0.63	U	S
Tc	4.1	2.9	43	0-30	0.50	U	-
WE	27.9	14.7	27	0-30	0.28	U	-
Wc	50.2	21.2	25	30-60	0.18	U	-
Ft	8.7	5.8	19	0-30	0.44	U	-
Ta	4.2	3.6	18	0-30	0.73	R	-
Ufc	624.7	738.0	9	-	1.40	R	S
Ov	98.1	28.5	10	-	0.08	U	-
Cs	115.2	165.7	9	0-30	2.07	R	-
Df	27.1	41.3	9	0-30	2.32	R	-
Dov	4.6	2.8	5	0-30	0.37	U	-
Sfc	230.5	72.8	4	150-180	—————	—	—
Bt	9.0	5.5	4	0-30	—————	—	—
Pf	6.0	1.4	3	0-30	—————	—	—
Sub	4.0	1.0	3	0-30	—————	—	—
Ds	3	-	1	-	—————	—	—
Sf	7	-	1	-	—————	—	—
Pc	120	-	1	-	—————	—	—
Pd	31	-	1	-	—————	—	—
Ps	3	-	1	-	—————	—	—
Ce	175	-	1	-	—————	—	—

* 記号などの説明は第12表参照。

** Sはワーカーにくらべて平均値が有意に短いことを示す
(Cochran-Coxのt検定, 5%水準)。

第32表 ワーカーの行動タイプ1回あたりの時間の分布(共同営業期)

タイプ	平均(秒)	SD(秒)	標本数	長頻値	分散比*	分布型*
Wo	7.1	9.4	1679	0-30	1.75	C
St	63.6	128.8	1312	0-30	4.10	C
Cc	27.8	30.1	554	0-30	1.17	C
Gr	20.0	22.6	554	0-30	1.28	C
Sub	7.7	10.3	113	0-30	1.79	C
Dom	8.7	11.4	81	0-30	1.72	C
Ufc	2123.0	1793.4	42	720-750	0.71	R
Fd	43.8	48.3	42	0-30	1.22	R
Tc	5.3	3.6	39	0-30	0.46	U
Ds	9.4	9.9	32	0-30	1.11	R
Ff	49.4	43.4	26	0-30	0.77	R
Ft	10.4	6.8	25	0-30	0.43	U
Ta	4.6	3.8	27	0-30	0.68	R
Sfc	847.3	599.6	14	-	0.50	U
Fa	6.1	19.9	23	0-30	10.64	C
Wag	5.1	8.2	19	0-30	2.60	C
Cs	47.3	111.5	20	0-30	5.56	C
Ps	30.8	13.9	18	30-60	0.20	U
Pc	188.1	56.9	15	150-180	0.09	U
Ce	154.4	41.3	14	150-180	0.07	U
Wf	30.7	17.6	12	0-30	0.33	U
Wc	88.7	56.0	7	30-60	0.40	U
Pd	9.0	8.9	10	0-30	0.98	R
Wor	8.5	12.9	10	0-30	2.30	R
Df	18.7	10.8	9	0-30	0.33	U
Bt	9.4	6.3	5	0-30	0.45	R
Ov	100.6	22.4	5	90-120	0.05	U
Rg	10.8	4.5	5	0-30	0.17	U
Dov	11.8	10.1	4	0-30	—————	—————
Ar	3.8	1.7	4	0-30	—————	—————
Nrst	87.5	47.4	2	-	—————	—————
Ci	155	-	1	-	—————	—————
Pf	4	-	1	-	—————	—————
Dp	19	-	1	-	—————	—————
Sf	12	-	1	-	—————	—————
Oo	19	-	1	-	—————	—————

*記号などの説明は第12表参照。

るが、このちがいの原因は現在のところ明らかでない。

D. 巢間関係

共同営巣期には創設期と異なり共食いやらせん飛翔で特徴づけられるような攻撃的な巢間関係は見られなかった。巢間共食いはまったく見られず、らせん飛翔の頻度も低かった（第22, 23表）。ここでは巢にワーカーが近づいたときのその巢上にいる成虫の反応を検討する。反応を‘拒否’（巢に近づいてきた成虫は空中で追いかられるか着巢しても他個体に強くかまれ巢から追われる）と‘受容’（巢に近づいてきた成虫は着巢でき個体間に攻撃的關係は見られない）の二つに分ける。第33表はその結果をまとめたものである。何も持たずに帰巢したときには他巢のワーカーは有意に高い率で拒否されている（第34表）。一方、他巢のワーカーも何かを持って帰巢すれば受容される率が高い（第34表）。何かを持って帰巢した場合、他巢のワーカーと自巢のワーカーの拒否される率のあいだに有意な差はない（Fisher の正確確率検定, $P < 0.05$ ）。

第33表 着巢しようとするワーカーへの巣上の成虫の反応

搬入物	自巣		他巣	
	受容	拒否	受容	拒否
なし	122	3	3	7
水	60	0	3	1
パルプ	33	0	2	0
肉	74	0	6	0

第34表 着巢しようとするワーカーへの巣上の成虫の反応の比較

		受容	拒否	
搬入なし	自巣	122	3	Fisherの正確確率検定 $P = 1.05 \times 10^{-7}$
	他巣	3	7	
他巣	搬入あり	11	1	Fisherの正確確率検定 $P = 0.0046$
	搬入なし	3	7	

要約すると、①不完全ながら他巢のワーカーと自巢のワーカーを識別できること、②何らかの資源を巢に搬入すれば受容率が高くなること が示された。

IV. 総合考察

以上の章でフタモンアシナガバチ（フタモン）の行動についての量的な記載を一応終えたので、このデータに基づいて以下に本種の社会の構造および行動連鎖について、そして意志決定（McFarland, 1977に従って、経験や環境条件に反応した行動の変化を意志決定とよぶ）の適応的意義について考察する。

1. 創設期の社会構造と創設メスの意志決定

まず創設期について考察する。本研究で明らかになったフタモンの創設期の社会構造は、他巢の幼虫を捕食することをめぐる創設メス間の争いが頻繁に見られ、この攻撃的な巢間関係が行動決定に重要な役割を果たしているという点で社会性狩りバチではほとんど例のないものであった。おぼかな例外として Gamboa (1978) の報告がある。それは、北米の *P. metricus* において他巢ののっとりが頻繁に見ら

れ、この種で普通な多雌創設はそれに対抗して進化したと考えられるというものである。

共食いという行動は採餌戦略の観点からみれば明らかに有利である。採餌効率 η は探索時間 t_s と餌の処理時間 t_h の和に反比例する (Charnov 1976) が、フタモンの巣は通常の餌である鱗翅目の幼虫や直翅目の若虫にくらべて発見しやすいと考えられるし、共食いしたときは巣上での第2次もみほぐし (FD) が省略されるのが普通であるから、探索時間も処理時間も共食いのときは通常のとみにくらべて短く採餌効率は高いであろう。

フタモンにおいて重要な点は、共食いが決して例外的な現象ではない点である。このことは行動カタログのデータからもわかるが、共食いに対抗してせん飛翔という定型的な行動が進化していることも共食いが例外的ではなかったことを支持している (巣間共食いが従来みられていなかった土米の *Polistes* 属でも、最近、*P. metricus* で観察例がある、Klahn,

私信)。アシナガバチの共食いの例は従来も報告されているが(たとえばセグロアシナガバチについて, Sakagami and Fukusima, 1957がある), これまでは頻度の低い例外的なものと考えられてきた(たとえば Wilson, 1971), 共食いとそれへの対抗的な行動が大きな比重を占めるような社会構造は知られていなかった。しかし, 共食いはここで報告したフタモンのほかにセグロアシナガバチでも再び見つかった(Kasuya et al., 1980), 社会性狩りバチの社会構造においてこうした攻撃的巢間関係が果たす役割はもっと注目されるべきである。

フタモンの創設期におけるこのような攻撃的な巢間関係はどのように進化したのであろうか。共食いが採餌効率の面で有利であることはすでに述べた。この点のみを考えると共食いの頻度は幼虫を食いつくすまで上昇すると期待される。逆に共食いの頻度があるレベルにとどめる歯止めとなっているのは, 巢の持ち主が必ず勝つというらせん飛翔における

規則性と在巢時間を増加させるような創設メスの一連の行動の変化の二つであった。後者は、共食いの頻度の上昇を抑制するうえで攻撃者側の攻撃の抑制よりも被攻撃者側の防衛の強化が重要であることを示している。このことは、種内攻撃性の低さは個体群レベルに働く群選択によるという Lorenz (1963) の見解や、攻撃者-被攻撃者間の血縁度が高いため血縁選択によって共食いの頻度が抑圧されるという仮説 (Kasuya et al., 1980) がともに成り立ちにくいことを示している。なぜなら、上記のような群選択や血縁選択が頻度を下げているなら、攻撃者側の攻撃の頻度の上昇は攻撃者にとって選択上不利であるから、被攻撃者の防衛の強化ではなく攻撃者の攻撃の抑制がみられるはずだからである。

フタモンの共食いの頻度の上昇を抑制している一つの要因が、攻撃された後の在巢時間の増加という個体のレベルでの時間配分の変化であるということは、フタモンの創設期の

社会構造が創設メスの各個体の適応度をより大きくするような自然選択の産物であるという考えを支持するものである。それでは共食いの頻度の上昇のもう一つの抑制要因である。らせん飛翔で必ず巢の持ち主が勝つという規則性はどうか。 Maynard Smith (1974) や

Maynard Smith and Parker (1976) は、種内の闘争 (contest) がいかなる形で決着がつけられると進化的に安定であるかを個体の適応的利害を指標として検討した。その重要な結論の一つは、非対称な決着のつけ方（たとえば先住者が必ず勝つ）が進化的に安定であるという点である。この結論は Davies (1978) によるジャノメ子ウの一種のオスの尻尾なわばりをめぐってのらせん飛翔の研究でも支持されている。フタモンの創設メスのらせん飛翔の場合は巢の持ち主が勝つという非対称な形で決着がついていた。

さて、アシナガバ子類においては、いくつかの種でらせん飛翔（個体間にほとんど物理

的接触がない)にくらべてよりエスカレートした形態の争いも観察されている。たとえば刺針を使っ
ての創設メスの殺し合いは P.

metricus (Gamboa and Dropkin, 1979) やセグロアシナガバチ (Kasuya , 未発表) で知られている。フタモンのらせん飛翔は非対称な方法による争いの結着のつけ方であり, Maynard Smith らの
このような進化的安定性を持つ可能性は大きい
が, それのみではなぜ他のアシナガバチ類では個体の死に至るような闘争がみられフタモンでは
そうでないのかには答えられず, 説明としては不充
分である。今までの報告による限り殺し合いが見られたのは巣の持ち主の地位もしくは
は巣の創設メス群中の最上位を争ったケースであった。これらの地位を占めることはその
巣からの繁殖能力をすべて独占すること
を意味すると考えられるから(たとえば Wilson, 1971) , フタモン創設メスの争いの対象がた
ん白蟻としての幼虫一頭であるのとは大きく異なっている。このような争いの対象

の価値のちがいが争いがエスカレートするかどうかを決めているのであろう。

次にフタモン創設メスの意志決定について考察する[ここでは McFarland (1977) に従い、意志決定という語を動物が実際に思考することとは無関係に用いる]。意志決定のパターンは次の五つに要約される；

- ① らせん飛翔 (S_f) のあとの出巢延期。
- ② S_f 後の S_f や警戒飛行 (F_f) の頻度の上昇。
- ③ S_f 後の採餌の外役1回あたりの時間の短縮。
- ④ 採餌成功 (S_{fc}) 後の採餌の頻度の上昇。
- ⑤ S_{fc} 後の採餌の外役1回あたりの時間の延長。

そしてこれらのパターンの適応的意義を考えるうえでは以下の条件を考慮に入れておく必要がある；

- (a) 創設メスは在巢中はらせん飛翔により他の創設メスの攻撃を撃退できる。
- (b) 採餌の成功率 (12%) は採水の成功率 (100%) やパルプ採集の成功率 (93%) にく

らべて低い。

(r) 採餌成功 (Sfc) のあとでは単位時間あたりの採餌の成功率が上昇する (28 ページ参照)。

これらの条件下での先の意志決定のパターンの適応的意義を“より早くより多くのワーカーを羽化させることが有利”という指標で判断してみよう。意志決定のうち、①、②、③、は条件 (a) に対応して在巢時間をのばし幼虫の引き抜きを避ける反応とみることができ。幼虫が引き抜かれればワーカーの数の減少と羽化日の遅れにつながるから、これらの反応は先の指標に照らして有利であるといえる。④、⑤は入手の率が低い肉塊の発見率が特別に大きくなったとき [条件 (b), (r)] には採餌への時間配分を大きくするという反応であり、これは肉塊の入手効率を高め、ワーカーの羽化日を早めることになるであろう。

重要な点は、創設メスが肉塊の入手やらせん飛翔という現在の行動ないしその結果によ

って将来の時間配分を変化させていることである。フタモンは単雌創設であるから、創設期には、ただ1頭で巣を防衛しながら巣のまわりの環境から資源を集めている。そして実際に創設メス1頭で対抗しうる天敵は、創設期に観察された天敵であるスズメバチ、アリ、同種他個体のうち、同種他個体のみである（アリ、スズメバチについては創設メスが巣上についても巣を防衛できないことが観察により判明している）。フタモンの創設メスは、創設期には巢外行動と巣の防衛という相反する要求のあいだのジレンマに直面して、これを単純な一定の比率での時間配分でなく、らせん飛翔や肉塊入手を情報とした意志決定（すなわち時間配分の変化）により切り切っていると考えられる。巣の防衛と外役への時間配分のジレンマは、造巢性の動物では多かれ少なかれ見られるものである。その際、時間配分を具体的に決めるのは資源の需要や外敵の攻撃頻度とともに、どの程度防衛が外役に

対して有効かということであろう。そしてフタモンの場合、対抗しうる外敵は同種の他個体なのであった。

時間配分の変化は社会性狩りバチにおいてもまだほとんど研究されていない分野であり、比較しうるデータはない。しかし、外役などでの時間配分については Metcalf and Whitt (1977) の

P. metricus についてのデータがある。かれらは多雌創設巣上の個体を上位メス (α メス) と下位メス (β メス) に分け、またこれに比較のため単独メスも含めて、時間配分のデータを得ている。 α メスは巣上休息42%、内役37%、外役21%でありフタモンの43%、33%、24%にごく近い。一方、 β メスの0%、4%、9%や単独メスの16%、34%、50%はフタモンとはかなり異なっている。*P. metricus* につ

いては行動カタログが得られていないので充分にはわからないが、単独メスでなく α メスとフタモン創設メスの時間配分が近いことは興味深い。他の動物での観察としては北米の

ミソサザイの1種で、巣を天敵に攻撃されたときには出巢を延期し1回の出巢時間を短くするというものがある (Fleed, 私信)。

2. コロニー内の分業とフタモンの社会性

まず、フタモンの共同営巣期のコロニーでの、女王とワーカーのあいだの分業について検討する。第22, 23表に示したように女王の行動レパートリーはすべてワーカーのそれに含まれていた。高度な真社会性の種(スズメバチ、ミツバチなど)では産卵(Ov)は女王のみが行うのが普通であり、またアツチガバチのなかでは *P. fuscatus* で女王のみが巣房の新設(Ci)を行うことが知られている (West-Eberhard, 1969)。これらと異なつてフタモンではワーカーと女王の行動のあいだに質的な差はない。社会性進化の程度を示すものとして重要な繁殖分業をとつても、女王の産卵率はワーカー1頭の約6倍(このワーカーの産卵率は創設メスの約2倍)にすぎなかつた。す

なわち、フタモンでは全行動をとっても、繁殖だけを見ても、女王とワーカーのあいだのちがいは質的なものでなく、量的な差にすぎなかったのである。

この点を内役の時間配分という面からみよ。内役を三つの部分；①巣上での意義の明確でない四つの行動、Wo：歩行、St：静止、Cc：巣房点検、Gr：自己清掃、②順位行動、③その他に分けると、創設メスの時間配分は（①87%、②0%、③13%）、女王は（①85%、②2%、③13%）、ワーカーでは（①91%、②4%、③5%）である（ワーカーではさらに③のうちの2%が産卵（Ov）に費せられている）。③その他のところに費せられた時間を内役におけるコロニーに対する実働時間と考えると、フタモンの女王はワーカー羽化後は内役の頻度は増加しているが巣内での実働時間の比率は変化していない。先の産卵率の検討結果も合わせると、女王は巣内の労働に専念しているわけでも産卵に専念して

いるわけでもないといえる [ちなみに在巢しているときの単位時間あたり産卵数(産卵率)は、創設メス0.04個/時間、女王0.40個/時間、ワーカー0.12個/時間である]。

以上のように、本種においては女王とワーカーのあいだの分業は決定的なものではなく量的な差にすぎない。次に外役についての興味あるデータ、巢外での餌探索行動と記録されているが実際には探索していない時間の比率をみてみよう。女王についてはデータが少ないので不明であるが、ワーカーでは10.1%、創設メスでは1.4%であるからワーカーは創設メスにくらべて探索中に休んでいる率が約7倍も高いことになる。そして、この餌探索中の休息時間はワーカー全体の時間配分の中で4.3%を占める無視しえないものである(たとえばワーカーの巢内での実働時間は全体の2.5%である)。

フタモンのコロニー内の分業が繁殖に関しても不十分であり、またコロニーから産出す

る繁殖カストの数を最大化する方向でコロニー全体が統合されていないことは以上から明らかであろう。ワーカーが外役中に休んでいる時間が巣内での実働時間より長いというデータは、これまで他のアシナガバチでは見られていない。

もう一つ注意しておくべき点として順位制の機能がある。内役における実働時間と順位行動に費す時間の比は女王で6.5 : 1, ワーカーでは1.3 : 1で、順位行動にかなりの時間を費していることがわかる。もし、コロニーから産出される繁殖カストの数を最大化するようなコロニー・レベルの選択圧をうけてコロニー内の個体の行動が進化したのならば、繁殖カスト産出に直接には寄与しない順位行動に実働時間に匹敵するほどの時間を費すのはなぜだろうか。一つの可能性として順位行動が直接には繁殖カスト産出には寄与しなくても、何らかの他の機能を持つことにより間接的に寄与しているという考えを検

討してみよう。順位行動は個体間の相互作用の一つであるから、他の機能としてはコミュニケーションを考へるのが妥当であろう。しかし採餌行動の項で述べたようにフタモンでは採餌についての巣上でのコミュニケーションはいまのところ発見されてないし、順位行動がそれ以外のコミュニケーション機能を持つという報告もない。それならば繁殖力と生産に寄与するとは考へられない順位行動は、なぜかなりの頻度で見られるのだろうか。

これまで順位行動は動物の集団を統合するものとして考へられてきた(伊藤、1978参照)。多雌創設の巣上でアシナガバネの創設メス間に順位制があることは Pardi (1948) 以来よく知られ、節足動物の野外集団で実際に観察されたものとしては数少ない事例の一つである。しかし、Pardi の栄養去勢に関する研究が早くから示唆し、Gamboa (1978) ののっりの研究も示すように、アシナガバネの創設メス間の順位制は協調的というよりは攻撃的

である。そうすると共同営巢期の順位制が母娘間の協調的なものであるとはいいい切れなくなってくる。共同営巢期の順位行動がいかなる機能を持つのかについては今後実験的な研究が必要である。しかし現段階でも次のことはいえよう。コロニーからの繁殖コスト産出数を最大化するようなコロニー・レベルの選抜圧がかかっているなら、順位行動が未知の何らかの機能によって繁殖コスト産出にかなり寄与していない限り、観察された順位行動の高い頻度は説明できないこと、創設トス間の順位制は攻撃的なことの二点から考えて、フタモンの共同営巢期の順位行動がコロニー統合のためのもの(コロニー・レベルの選抜圧の産物と考えられる)とはいえないことが示唆される。

フタモンの共同営巢期における同一コロニー内のトス間関係は、コロニー内の全個体が一致して、コロニーからの(もしくは女王の子である)繁殖コストの産出数の最大化をは

かる戦略だという見方では説明しにくい。むしろコロニー内の各メンバーのあいだに適応的な利害の不一致があることに注目して、初めてよく説明できるであろう。 Trivers and Hare

(1976) は血縁選択理論の理論的帰結の一つとして、女王とワーカーのあいだには適応的な利害の不一致があることを示した(これは女王の1回交尾とワーカーの不産卵を仮定したが、この二つの仮定が成り立たねば不一致はさらに大きくなる)。7月モンではワーカーの産卵は常態であり (Miyano, 1980), 女王とワーカーのあいだの利害の不一致は大きい。先にも述べたようないくつかの行動上の特徴も女王とワーカーのあいだに適応的な利害の不一致による行動の差があらわれたと考えれば解釈できる。7月モンのワーカーは他巣への移動 (Kasuya, 1981b) や独立しての営巣 (Kasuya, 1981a) も選択肢としてとりうる(これらの行動に適応的意義があるかどうかではなく、行動上の変異は存在する)。

ワーカーの巢外労働における休息頻度の高さ（これらに相当するデータは他の種では報告されていない）やワーカーの産卵は、ワーカーが自らの繁殖成功度をより大きくする戦略をとっており、コロニーからの繁殖コストの産出数の最大化という戦略をとっていないことのあらわれであろう。そして、順位行動もコロニー内の他のメンバーに対して有利な繁殖上の地位を確保するための行動と解釈できる。

上に述べたような観点からすると、コロニーは母と娘が協同的に子世代を養育する場というよりは血縁という条件に限定された利害の対立の場としてとらえられる。すると娘個体がワーカーになるという社会性膜翅目の性質も子の利他性（Hamilton, 1964）という観点からだけでなく子の社会寄生（Charnov, 1978）という観点からも考えることが必要であろう。

現在のところいいうるのは、フタモンの共

同営巢期におけるコロニー内の分業が、コロニーの全個体が繁殖コストの産出数最大化という戦略を等しく採用しているという観点からは説明できないことである。だがそれではたとえば、フタモンのコロニー内の個体間関係が、各個体それぞれが包括適応度を最大化するような選択の産物であるかどうかということの立証は、今後の問題として残されている〔フタモンはこの問題の検証にもよい材料である。繁殖コストの性比には各個体の適応的な利害の不一致が鋭くあらわれるが（

Trivers and Hare, 1976) , フタモンは, Oster et al.

(1977) が理論的に予測したメス(女王の子)1:オス(ワーカーの子)1という特殊な安定性比をもつ可能性がある〕。

3. フタモンの社会性のレベルと社会性進化

フタモンの社会性のレベルは、アシナガバチ類について従来いわれたもた典型的な1年性の真社会性昆虫とはかなりかけ離れたもの

である。社会性のレベルをあらわすパラメーターはいくつかあるが、もっとも重要な繁殖分業の指標である Iwasa (1981) の N_2 (繁殖カスト内の女王の子) / N_0 (繁殖カスト内のワーカーの子) 比とみると、Miyano (1980) や本研究の結果からフタモンでは N_2 / N_0 が $\frac{1}{2}$ と $\frac{3}{2}$ のあいだである可能性が強い (Iwasa の昆虫社会進化理論では $\frac{1}{2} < N_2 / N_0 < \frac{3}{2}$ の範囲を第2フェーズと呼ぶ)。この第2フェーズの段階は、社会性の段階として、ワーカーの子がほとんどいない第3フェーズとは明らかに異なる。今後は一つの個体群全体について N_2 / N_0 を推定する試みが必要である。

よんでフタモンはなぜ、他の温帯のアシタババキと社会性のレベルが異なるのだろうか。他のアシタババキでもワーカー由来のオス数などの量的評価がとれているものは、

P. metricus (Metcalf and Whitt, 1977) などごく

わずかなので再検討を要するが。現在のデータではこの問題に充分には答えられない。

ただ今後の社会性昆虫の研究においては社会性進化の条件である Hamilton (1964) の式 $B > C$ の三つのパラメーターのうち B (ワーカー1頭の繁殖カスト産出数への寄与) と C (ワーカーが独立して営巣したときの繁殖カスト産出数) の実測にもっと注意を払うべきであろう。社会性進化がおこる際の閾値は社会性のレベルとともに上がり、社会性は進化しにくくなるという Iwasa (1981) の理論的な示唆を念頭におくと、現在の7月モンの状態は $B < C$ の値が閾値以上に上がらないための一種の安定状態であるとも考えられる。 B , C の実測値が得られればこの可能性を検討しよう。

膜翅目における高度に発達した真社会性(繁殖に関するワーカー・女王間の完全な分業)の進化の途上で、

- ① 第1ブルード(女王が初めに産する子)がすべてメスになる、
- ② 第1ブルードのメスが母巢にとどまる、
- ③ 第1ブルードのメスが完全に不妊になる、

の三つのできごとが必ずおこった（順序にはさまざまなケースがあろう）と考えられる。この三つは亜社会性から高度の真社会性への進化の途上でおこったのでなければならない。アシナガバチ属（*Polistes* 属）は①が完全でなくオスが早期に羽化するもの（たとえば

P. exclamans, Strassmann, 1981) や③がおこっていないもの（たとえばマモン）を含んでいる。①～③のできごとは、①と③は親の操作によるもの、②は子の利他性もしくは子の社会寄生性によるものと考えられる。親の操作（真社会性を、親が自らの繁殖出力をより大きくするため、子の一部を不妊のワーカーたすように操作したものとする考え — Alexander, 1974;

Michener and Brothers, 1974) は1970年代後半にはあまりかえりみられなかった（論争の紹介については粕谷, 1982参照）。その一つの理由に、子にかかる自然選択による親の操作に対する対抗的な進化があるはずであるという理論的な根拠がある。しかし、創設期においては

王（親）とワーカー（子）の間の関係は成虫—未成熟個体の関係であるため、子は親の操作に対する強い対抗手段を持っていないと考えられる。フタモンのような一年生の種では創設期に育てられる子の比率が高いし、またフタモンでは受精の有無や給餌の量と思われる手段を通じて第1ブルードの性比（Kasuya, 1983）と子の体の大きさ（Miyano, 私信）に女王が操作を加えられることは明らかであるから、親の操作と子の利他性（もしくは社会寄生性）の相互作用の研究は社会進化に新たな光を投げかける可能性がある。

本研究で、フタモンが、真社会性とはいえ、ワーカーの産卵が普遍的に見られる中間的な社会性の段階にある種だということが明らかになった。しかし、ではなぜ中間段階にとどまったのかという究極要因に関する問題には答えていない。この問題に答えるためには、包括適応度を野外で実測すること、上に述べた α , B , C などのパラメーターの値を実測

あることが必要である。しかし、現在のところ、これらの値の推定の試みは、Metcalf and Whitt (1977) などごくわずかしかない。

4. 社会性昆虫の行動研究の方法論について
本研究ではまず行動の量的・包括的な記載を行なった、そのデータを用いて行動の適応的な意義や社会構造を検討した。用いた方法はいずれも比較的単純で初歩的なものであった。本研究のやり方は、まず包括的な記載を行い、そこから解析していくという点で帰納的なものである。すでに緒言でも述べたようにある種の社会性のレベルを確定するうえではこの包括的記載は不可欠である。ある現象がその種における例外か典型かを求めるのは本質的にはその現象の頻度のみだからである。行動の包括的記載の上に立った社会性のレベルの決定を多くの種について行っていくことは、なぜ様々のレベルの社会性の種があるのかという疑問に答えるための一つの近道であ

らう。

次に、意志決定の研究においては行動の包括的・量的記載が不可欠である。なせなら、研究者にとって重要と思われる要因を主観的に抽出したのでは本来は重要な要因をおとす可能性がある。まずすべての要因を記載しないならば、抽出した個々の要因への適応は検討できるかもしれないが、複数の要因への反応を取り扱う意志決定の研究はできない。本研究では管巢性の動物においては普遍的に見られると考えられる巢の防衛と資源採集をめぐる意志決定を扱った。他の動物でも興味ある意志決定の例が今後発見されるであろうが、その際は行動の包括的記載が先行する必要がある。

本研究で用いた統計的方法はいずれも簡単なものであった。今後は、行動の量的・包括的記載の上に立って、霊長類（たとえば

Altmann, 1965）、鳥類（たとえば Slater and Ollason, 1972）、等脚目（たとえば Dingle, 1969）、ワモ

(Aspey and Blakenship, 1977) などのコミュニケーションやディスプレイの研究で用いられた個体差や個体の過去の履歴，個体間の相互作用などを組み込みうる多変量解析に基づく方法を，再検討しつつ適用していくことが必要であろう。

本研究で明らかにしたことのひとつは，下等といわれる昆虫においてさえも，その行動はそれに先立つ行動との関連において変容するという事実であった。近年，フェロモンの利用，不妊虫放飼法など昆虫の行動と密接に結びついた害虫防除法が登場し，また鳥獣害防止が大きな問題となるなかで，行動研究，とくに行動連鎖の量的研究の重要性が増大しているが，ここでは本研究で新たに昆虫行動学に導入し，あるいは発展させた行動解析法が広く適用できると思われる。

V. 要約

個体識別マークを施した個体の行動の記録をおもな方法として、7月モンアシナガバチ (*Polistes chinensis antennalis* Pérez) の行動を調査した。営巣期間を創設期(巣の創設から最初の働きバチ[ワーカー]の羽化まで)、共同営巣期(最初のワーカーの羽化から最初のオスの羽化まで)、繁殖期(最初のオスの羽化からコロニーの解散まで)の三つに分けた。また創設期をさらに、卵期(巣の創設から最初の卵の孵化まで)、幼虫期(最初の孵化から最初の幼虫の蛹化まで)、蛹期(最初の蛹化から最初のワーカーの羽化まで)の三つに分けた。

おもな結果は以下の通りである。

1. 創設メスについての観察の結果、34の行動タイプ、4656回の行動がみられた。外役は10タイプであった。連続した2行動間の推移のほとんどは、①機能の明確な行動連鎖(その多くは外役から始まる連

鎖)と、②巣上での機能のは、まじりしない行動の二つで説明された。説明されないものとして給水→パルプ採集など5組の推移がみられた。各行動タイプの1回あたりの継続時間の分布型は、標本数5以上の25タイプについてみると、ランダム分布(負の指数分布)11タイプ、一様分布9タイプ、集中分布5タイプであった。

2. 各創設メスの行動圏は巣を中心とした半径19mの円内にほぼおさまっており、隣接巣間の行動圏はかなり重複していた。

パルプ(巢材)と水は肉塊(幼虫の餌)にくらべて近い所で採集されていた。

3. 創設メスは採餌に成功すると肉塊をすべて巣に搬入したのち、少なくとも1回は採餌した場所を再び訪れた。採餌成功直後の採餌効率(0.136個/分)はそれ以外の場合(0.034個/分)の約4倍であった。採餌の外役の1回あたりの時間の

分布はランダム分布（負の指数分布）に
くらべて集中的であった。採餌の外役中
に創設メスは必ずしもつねに餌を探して
はいない，このような実際に餌を探索し
ていない時間の採餌外役時間に対する比
率は1.4%であった。

4. 卵期には採蜜行動が多く観察された。採
蜜の外役1回の時間とその外役中に訪れ
た場所（この場合1.8 m × 2 m の方形区）
の数のあいだには正の相関があった。ま
た卵期の1日に採蜜のために訪れる方形
区数は21程度と推定された。

5. 1回あたりの採水行動の時間は3分以内
であった。採水行動は往路、吸水、復路
の三つの要素よりなるが，回帰分析など
の結果、①往路の時間の変動は復路の時
間のそれより大きい，②往路の時間と吸
水時間のあいだには正の相関がある、③
復路の時間と往路のそれや吸水時間のあ
いだには相関はない，の3点が明らかに

なった。これらの時間配分のパターンが
 Orians and Pearson (1979) の Central Place Forager の最
 適採餌モデルと適合するかどうかを検証
 するため、吸水時間 (x) と吸水量 (y)
 のあいだの関係を野外実験により求めた
 ところ、 $y = 81.3(1 - e^{-0.067x})$ という式
 によりあらわすことができた。吸水時間
 の理論最適値と実測値とを分散分析によ
 って比べたところ両者はよく一致してい
 た。また、資源としての水の重要性につ
 いて室内実験を行い、5 齢幼虫は水不足
 だと高温条件下では生存日数が短くなる
 ことが示された。

6. 創設メスは造巢の初期には1回の外役中
 にいくつかの場所からパルプを集めてお
 り、巣房数5以下のときには、巣房数10
 以上のときにくらべて、外役1回あたりの
 採集場所数が多かった。パルプ採集場
 所が1ヶ所するときについて、往路、パル
 プかみとり、復路の三つの構成要素の時

間について回帰分析を行なった。その結果、往路と復路の時間のあいだに正の相関があること、プルプがみとり時間と往路や復路の時間のあいだに相関がないことがわかった。

7. 創設メス間（すなわち巢間）には、他巢の幼虫を捕食する巢間共食いがかなりの頻度で見られた。巢間共食いのときに攻撃された巢の創設メスが在巢していると2頭の創設メスのあいだでらせん飛翔がおこった。らせん飛翔の結果、つねに、攻撃された創設メスが攻撃した創設メスを追い払った。
8. 創設メスの出巢間隔（外役と外役のあいだの時間）の長さは、幼虫期のそれにくらべて卵期・蛹期の方が長く、またいずれもランダム分布にくらべて集中的であった。出巢間隔の長さの変動は、前に行われた外役のタイプに依存しており、後にくる外役のタイプには依存していなか

った。らせん飛翔のあとでは、卵期・幼虫期・蛹期のすべてで、他の外役のあとよりも出巢間隔が長かった。

9. 創設メスの連続した2外役間の推移を検討したところ、①らせん飛翔のあとではらせん飛翔や巢のまわりの警戒飛行の頻度が高かった、②採餌成功のあとでは採餌失敗のあとにくらべて採餌の外役にさいしての成功の比率が高かった、③採餌成功のあとでは他の外役にくらべて採餌の外役の頻度が高かった。
10. 創設メスの日周活動を卵期・幼虫期・蛹期について調査した。外役の時間の比率はどの時期でも11時台が最も高く、卵期39%、幼虫期32%、蛹期17%であった。蛹期には、幼虫期にくらべて、全外役時間および採餌時間の比率が高かった。
11. 共同営巣期には、女王29タイプ、4278回の行動、ワーカー36タイプ、4992回の行動が観察された。女王で観察された行動

タイプはいずれもワーカーでも観察されたものであった。創設期に見られなかったのは12タイプであり、そのうち8タイプは巣上での2個体間の相互作用であった。連続した2行動間の推移は①機能の明確な行動連鎖（その多くは外役から始まる連鎖）、②巣上での機能のはっきりしない行動および③順位行動で説明された。説明されないものはワーカーで二つ、女王で一つの計三つであった。女王とワーカーの各行動タイプの1回の継続時間の平均値は、5タイプではワーカーの方が長く他の24タイプでは差はなかった。また継続時間の分布型は2タイプのみで差が見られた。

女王とワーカーをくらべると、①外役の頻度はワーカーの方が高かった、②女王は外役では採水や外敵への反応の頻度が高く、ワーカーはパルプ採集や採餌が多かった、③産卵率は女王が0.36個/時

間、ワーカー1頭が0.06個/時間であった、④順位行動の頻度はワーカーの方が高く、ワーカーは劣位行動が多く優位行動が少なかった。

12. 共同営巣期の行動圏は創設期と同様に隣接巣間でかなり重複していた。巣外行動の90%は巣を中心とした半径17mの円内で行われており、パルプ・水の採集は採餌にくらべ巣に近い所で行われていた。
13. 共同営巣期においても、ワーカーおよび女王は採餌に成功して全肉塊を巣に搬入したのち、少なくとももう一度採餌した場所を訪ねることが観察された。しかし、採餌の1回の時間は創設期の約19倍であった。餌への同巣の個体の動員、ワーカー間の採餌場所の分割、同巣の個体の採餌の外役への社会的促進は見られなかった。肉塊を搬入した個体はそうでない個体にくらべ早く出巣する傾向があった。
14. 野外網室(3.6 m × 3.6 m)を用いて共

同営巢期の採餌行動について実験を行なった。網室内にはキャベツ16株を4×4の格子状に配置し中央にフタモンアシガバ干の巢を設置した。餌としてオンブバッタ16頭を一様にキャベツ株に配置したときには、同数の餌を集中的に配置したときにくらべて、餌密度が高いときには採餌効率が低く餌密度が低いときには採餌効率が高かった。餌の分布が一様分布と集中分布であるときのあいだで採餌個体数や餌とハチの空間分布の連関の度合に差はなかった。

15. 共同営巢期に採水およびパルプ採集行動に費す時間およびその軌跡は創設期のそれと同様であった。

16. ワーカーが着巢するときに巢上にいる他の個体により追い払われる率は、巢に何も搬入しないときは同巢の個体より他巢の方が高かった。一方、他巢の個体は何らかの資源を巢に搬入するときにはあま

り追い払われなかった。

以上の結果に基づいて、本種の創設期における攻撃的な巢間関係の存在と其の進化的安定性、創設メスの意志決定と其の適応的意義、女王とワーカーのあいだの分業が量的なものにすぎないこと、本種においてはコロニーは血縁関係の制約の下での個体間の適応的利害対立の場と考えた方がデータとよく合うことなどを推論した。これから社会性のレベルは Iwasa (1981) の第2フェーズにあたると考えられる。

本研究では昆虫の行動の量的解析法を新たに適用し、あるいは独自に発展させた。これらの方法は害虫防除や鳥獣害防止のさいの行動研究に広く適用できるものである。

VI. 謝辞

本研究を行う上で伊藤嘉昭助教授、斎藤哲夫教授、穂積和夫教授、宮田正博士、椿宜高博士に御指導・御批判をいただいた。また、田中幸一氏をはじめ名古屋大学農学部害虫学教室の諸兄姉と新潟大学教育学部生物学教室のみを様には御援助をいただいた。

以下の方々には御討論・御批判いただいた：
 牧野俊一氏、秋元信一氏、青木重幸博士、山根正気氏、河田雅圭氏、坂上昭一教授（北海道大学）、山根爽一博士、小島純一氏（茨城大学）、鈴木惟司博士（東京都立大学）、岸由二氏（慶応大学）、宮野伸也氏（岐阜県博物館）、松浦誠博士（三重大学）、藤田和幸博士、日比野由敬氏（名古屋大学）、大崎直太氏、井上民二博士、山口陽子氏、鈴木孝人博士、巖佐庸博士（京都大学）、星川哲夫氏、高木正見博士、広瀬義躬博士、大野和朗氏（九州大学）、大谷剛氏（長崎県）、遠藤彰博士（立命館大学）、川崎広吉博士（同志社大

学), J. E. Strassmann 博士 (Rice 大学), J. E. Klahn
博士 (Iowa 大学), R. L. Jeanne 博士, D. C. Post 氏
(Wisconsin 大学), H. R. Hermann 教授, C. Starr 博士
(Georgia 大学), R. Gadagkar 博士 (Centre for
theoretical studies, Bangalore), J. R. Krebs 博士 (Oxford
大学), G. H. Orians 教授 (Washington 大学) (所属
はいずれも当時)。

結果の整理を熊木徹氏に手伝っていただいた。

Ⅷ. 引用文献

- Alexander, R. D. (1974) The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:325-383.
- Alexander, R. D. (1975) The search for a general theory of behavior. *Behav. Sci.* 20:77-100.
- Altmann, S. A. (1965) Sociobiology of rhesus monkeys II. *J. theor. Biol.* 8:490-522.
- Aspey, W. P. and J. E. Blankenship (1977) Spiders and snails and statistical tales. In: *Quantitative methods in the study of animal behavior* (B. Hazlett, ed.). Academic Press, New York. pp.75-120.
- Charnov, E. (1976) Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9:129-136.
- Charnov, E. L. (1978) Evolution of eusocial behavior: offspring choice or parental parasitism? *J. theor. Biol.* 75:451-466.
- Davies, N. B. (1978) Territorial defence in the speckled wood butterfly, the resident always wins. *Anim. Behav.* 26:138-147.
- Delius, J. (1969) A stochastic analysis of the maintenance behaviour of skylark. *Behaviour*, 33:137-178.
- Dingle, H. (1969) A statistical and information analysis of aggressive communication in the mantis shrimp *Gonodactylus bredini*. *Anim. Behav.* 17:561-575.
- Evans, H. E. and M. J. W. Eberhard (1970) *The wasps*. 265p. Univ. Michigan Press, Ann Arbor.
- Fagen, R. M. and R.N. Goldmann (1977) Behavioural catalogue analysis methods. *Anim. Behav.* 25:261-274.

- Fagen, R. M. and N. J. Mankovich (1980) Two-act transitions, partitioned contingency tables, and the 'significant cell' problem. *Anim. Behav.* 28:1017-1023.
- Gamboa, G. J. (1978) Intraspecific defence: advantage of social cooperation among paper wasp foundresses. *Science*, 199:1463-1465.
- Gamboa, G. J. and J. A. Dropkin (1979) Comparisons of behaviors in early vs. late foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus*. *Can. Ent.* 110:919-926.
- Hamilton, W. D. (1964a) The genetical evolution of social behaviour. I. *J. theor. Biol.* 7:1-16.
- Hamilton, W. D. (1964b) the genetical evolution of social behaviour. II. *J. theor. Biol.* 7:17-52.
- Hermann, H. R., R. Barron and L. Dalton (1975) Spring behavior of *Polistes exclamans*. *Entomol. News*, 86: 173-178.
- Hoshikawa, T. (1979) Observations on the polygynous nests of *Polistes chinensis antennalis* Perez in Japan. *Kontyu*, 47:239-243.
- 井上民二 (1979) 動物の捕食行動とその最適性に関する生態学的研究. 京都大学農学部博士論文. 304p.
- 伊藤嘉昭 (1978) 比較生態学 第2版. 岩波書店. 421p.
- Iwao, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern in animal populations. *Res. Popul. Ecol.* 10:1-20.

- Iwao, S. (1977) analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. Res. Popul. Ecol. 18:243-260.
- Iwasa, Y. (1981) Role of sex ratio in the evolution of eusociality in haplodiploid social insects. J. theor. Biol. 93:125-142.
- Jeanne, R. L. (1972) Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ. 144:63-150.
- Jeanne, R. L. (1980) Evolution of social behavior in the Vespidae. Ann. Rev. Entomol. 25:371-396.
- Kasuya, E. (1980) Simultaneous maintenance of two nests by a single foundress of the Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*. Appl. Ent. Zool. 15:188-189.
- Kasuya, E. (1981a) Nest foundation by a single worker of the Japanese paper wasp *Polistes chinensis antennalis*. Insect. Soc. 28:341-342.
- Kasuya, E. (1981b) Internidal drifting of workers in the Japanese paper wasp *Polistes chinensis antennalis*. Insect. Soc. 28:343-346.
- 粕谷英一 (1981) 社会性昆虫はなぜ進化したか. I. 生物科学, 33:209-217.
- Kasuya, E. (1982a) Factors governing the evolution of eusociality through kin selection. Res. Popul. Ecol. 24:174-192.

- Kasuya, E. (1982b) Take-over of nests in a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*.
Appl. Ent. Zool. 17:427-431.
- 粕谷英一 (1982) 社会性昆虫はなぜ進化したか. II. 生物科学, 34:7-14.
- Kasuya, E. (印刷中) Social behavior of early emerging males of a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*. Res. Popul. Ecol.
- Kasuya, E., Hibino, Y. and Y. Itô (1980) On "intercolonial" cannibalism in Japanese paper wasps, *Polistes chinensis antennalis* and *P. jadwigae*. Res. Popul. Ecol. 22:255-262.
- Krebs, J. R. (1978) Optimal foraging: decision rules for predators. In: Behavioural ecology: an evolutionary approach (J. R. Krebs and N. B. Davies eds.). Blackwell, Oxford, pp.23-63.
- Krebs, J. R. and N. B. Davies (1981) An introduction to behavioural ecology. 292p. Blackwell, Oxford.
- Lorenz, K. (1941) Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden. J. Ornithol. 79:194-293.
- Lorenz, K. (1963) Das sogenannte Böse, zur Naturgeschichte der Aggression. Dr. G. Borotha-Schoeler Verlag, Wien. 日高敏隆・久保和彦訳. 攻撃 悪の自然誌. 1970 みすず書房.
- Maschwitz, U., W. Beier, I. Dietrich and W. Keidel (1974) Futterverständigung bei Wespen der Gattung *Paravespula*. Naturwissenschaften, 61:506.

松浦 誠 (1977) アシナガバチの生活. 自然, 32(2):26-36.

Maynard Smith, J. (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. J. theor. Biol. 47: 209-221.

Maynard Smith, J. and G. A. Parker (1976) The logic of asymmetric contests. Anim. Behav. 24:159-175.

McFarland, D. J. (1977) Decision making in animals. Nature, 269:15-21.

Metcalf, R. A. and G. S. Whitt (1977) Relative inclusive fitness in the social wasp *Polistes metricus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 2:353-360.

Michener, C. D. and D. J. Brothers (1974) Were workers of eusocial Hymenoptera initially altruistic or opposed? Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71:671-674.

Miyano, S. (1980) Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*, in central Japan. Res. Popul. Ecol. 22:69-88.

宮野伸也 (1981) フタモンアシナガバチの未成熟期の発育. I. 岐阜県博物館調査研究報告, 2:75-83.

Orians, G. H. and N. E. Pearson (1979) On the theory of central place foraging. In: Analysis of ecological systems (D. J. Horn, R. D. Mitchell and G. R. Stairs eds.). Ohio Univ. Press, Columbus. pp.155-177.

Oster, G. F., I. Eshel and D. Cohen (1977) Worker-queen conflicts and the evolution of social castes. Theor. Popul. Biol. 12:49-85.

- Oster, G. F. and E. O. Wilson (1978) Caste and ecology in the social insects. Princeton Univ. Press, Princeton. 352p.
- Pardi, L. (1948) Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.* 21:1-13.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam and E. L. Charnov (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* 52:137-154.
- Rabb, R. L. and F. R. Lawson (1957) Some factors influencing the predation of *Polistes* wasps on the tobacco hornworm. *J. Econ. Ent.* 50:778-784.
- Sakagami, S. F. and K. Fukushima (1957) Reciprocal thieving found in *Polistes fadwigae*. *J. Kans. Entomol. Soc.* 30:140.
- Slater, P. J. B. and J. C. Ollason (1972) The temporal patterns of behaviour in isolated male zebra finches: transition analysis. *Behaviour*, 42:248-269.
- Smith, J. N. M. (1974) The food searching behavior of two European thrushes. II. *Behaviour*, 59:1-61.
- Spradbery, J. P. (1973) Wasps. 408p. Sidgwick and Jackson, London.
- Strassmann, J. E. (1981) Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. *Behav. Ecol, Sociobiol.* 8:55-64.

- Suzuki, T. (1978) Area, efficiency and time of foraging in *Polistes chinensis antennalis*. Jap. J. Ecol. 28:179-189.
- Tinbergen, N., M. Impeken and D. Franck (1967) An experimental analysis on spacing-out as a defence against predation. Behaviour, 28:307-321.
- Trivers, R. L. and H. Hare (1976) Haplodiploidy and the evolution of the social insects. Science, 191: 249-263.
- 椿宜高 (1978) *Optimal foraging theory* の紹介. 个体群生態学会会報, 30:1-14
- Tullirazzi, S. and A. Ugoloni (1979) Rubbing behaviour in some European *Polistes*. Monit. Zool. Ital. (N.S.) 13:129-142.
- West-Eberhard, M. J. (1969) The social biology of polistine wasps. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 141:1-101.
- Wilson, E. O. (1971) The insect societies. 548p. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass..
- Wilson, E. O. (1975) Sociobiology: the new synthesis. 697p. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass..
- Wilson, E. O. (1976) Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. Behav. Ecol. Sociobiol. 1:141-154.

Wilson, E. O. and R. Fagen (1974) On the estimation of total behavioral repertoires in ants. J. N. Y. Entomol. Soc. 82:106-112.

Yamanaka, M. (1928) On the male of a paper wasp, *Polistes fadwigae*. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. ser. 4,3: 265-269.

山崎正敏・広瀬義躬・高木正見 (1978) セグロアシナガバチの餌の捕獲場所へのくり返し飛来. 応動昆, 22: 51-55.

吉川公雄 (1973) 社会性昆虫. 共立出版. 130p.

主論文(要約)の印刷公表の方法および時期

1. Kasuya, E. (1980)

Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. I. Extranidal activities of *Polistes chinensis antennalis*.
Res. Popul. Ecol. 22:242-254.

2. Kasuya, E. (1982)

Central place water collection in a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*.
Anim. Behav. 30:1010-1014.

3. Kasuya, E. (1983)

Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. II. Ethogram and internidal relationship in *P. chinensis antennalis* in the founding stage.
Z. Tierpsychol. 63:303-317.

4. Kasuya, E. (1983)

Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. III. Decision making by *P. chinensis antennalis* foundresses at the departure from nests.
J. Ethol. 1:15-21.

5. Kasuya, E. (1983)

Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. IV. Comparison of ethograms between queens and workers of *P. chinensis antennalis* in the ergonomic stage.
J. Ethol. 1:34-45.

6. Kasuya, E. (1984)

Pulp collection behavior of foundress of the Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*.
Appl. Ent. Zool. 19:252-253.

7. Kasuya, E. (印刷中)

Absence of social facilitation in foraging of workers of the Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*.
J. Ethol.

8. Kasuya, E. (準備中)

An experimental analysis of the foraging behavior of the Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*