アシナガバチの分類と生態

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	山根,爽一
発行元	養賢堂
巻/号	95巻4号
掲載ページ	p. 301-321
発行年月	2020年4月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

アシナガバチの分類と生態

山根爽一*

〔キーワード〕：アシナガバチ，分類，巣と巣材，生活史（コロニー・サイクル），カースト，分業，寒冷適応，捕食者，天敵，ヒメバチ

アシナガバチは里山や河原，人家の周り，畑地の周辺などに住む，私たちには馴染み深い昆虫である．巣を作って多数のハチが共同生活を行う社会性昆虫であるため，その社会組織や個体間の社会関係などが研究者の強い興味関心を集めてきた．昆虫の社会生活とその進化については，ホイーラーの「昆虫の社会生活」という有名な古典（Wheeler 1923）がある．その中で提起されている“栄養交換説”は，1960年代頃まで，昆虫社会の進化を説明する仮説として大きな地位を占めていた．

アシナガバチの社会行動についての本格的な研究は，1940年代に入ってイタリアのパルディによって始められた（Pardi 1948など）．彼は，ひとつの巣上で生活する複数の女王間に直線的な順位関係が存在することを初めて明らかにした．この記念碑的な研究を受けて，世界各地でハチの社会行動についての研究が進んだ．日本でも1950年代から，守本陸也が九州でフタモンアシナガバチの生活史や社会関係などを詳しく調べた（守本 1953，1954a，b，c，1960aなど）．また，吉川公雄は，主にセグロアシナガバチを用いて，生活史や社会行動を調べた（吉川 1959；Yoshikawa 1962，1963a，b，cなど）．その後，アシナガバチの寒冷適応（Yamane 1969；Yamane & Kawamichi 1975など），フタモンアシナガバチの個体群生態学的研究（Miyano 1980，1983など），巣材成分や蛋白成分の育児や巣建築への配分の研究（Kudo et al. 1998，2000など），アリに対する化学的防御の研究（Kojima 1983a，bなど），DNA解析による社会組織やオス生産の研究（Tsuchida et al. 2003）など，様々な視点からの研究が蓄積してきた．

イギリスのハミルトンは，ハチの社会進化を遺伝学的観点から説明する“血縁選択理論”という新たな仮説を，1960年代に提起していたが（Hamilton 1964），この論文は難解であり一般の社会性昆虫研究者に注目されるようになったのは，1970年代に入ってからである．この論文を初めて日本に紹介したのは，坂上（1975）である．やがて，ホイーラーからハミルトンへとパラダイム・シフトが起こり，研究の手法も大きく変わっていった．DNA解析の技術が急速に進歩しつつあったことと相まって，観察を中心とした従来型研究も大切だが，外から見える社会構造や個体の行動を，遺伝子解析から得られた血縁度というパラメーターによって裏付けたり考察したりするという，新しい手法が不可欠になりつつある．

アシナガバチは，このように昆虫社会学の視点から取り上げられてきたが，一方で，チョウやガの幼虫など，小昆虫を狩って自分の幼虫を育てるため，農業研究者からは応用昆虫学的視点からも関心をもたれてきた．守本と鈴木惟司は，フタモンアシナガバチが野菜畑の害虫であるモンシロチョウの幼虫をどの程度捕殺するかを調べ，コロニーが成長する夏にはかなりの数を捕殺し，害虫を生物学的に防除する天敵として重要な役割を果たしていることを明らかにした（守本 1960b，c，1961；山崎ほか 1980；Suzuki 1980，1981）．

本小文では，日本に生息するアシナガバチの分類と分布，巣作り，代表的な種の生活史（コロニー・サイクル），捕食者としての地位，アシナガバチの天敵などについて，日本で行われた研究を中心に紹介，解説する．

1．分類

1-1．アシナガバチ亜科

アシナガバチは，スズメバチ科（family Vespidae）を構成する5つの亜科の中で，アシナガバチ亜科（subfamily Polistinae）に属するカリバチ（狩り蜂，hunting wasps）（Carpenter 1991）の総称であり，スズメバチ亜科（Vespinae）とは姉妹群の関係にある．南米の一部の種は巣を泥で作るが（Richards 1978；

*茨城県生物多様性センター（Sôichi Yamane）

0369-5247/20/¥500/1 論文/JCOPY

Hozumi et al. 2009)，ほとんどは植物の繊維を素材とするため，英語ではペーパー・ワスプ（paper wasps）と呼ばれる．

Carpenter（1999）によると，アシナガバチ亜科は大きく4つのグループ(族，tribe)に分けられる．それらは，ヒメアシナガバチ族(tribe Mischocyttarini)とアシナガバチ族(tribe Polistini)，エピポナ族(tribe Epiponini)，チビアシナガバチ族（tribe Ropalidini）である．

このうち，ヒメアシナガバチ族とエピポナ族は，南北アメリカ大陸と中央アメリカの熱帯から暖温帯にかけて分布する．前者は *Mischocyttarus* 属のみからなり，単独（あるいは複数）の女王がコロニー（成虫と未成熟個体からなる組織体で，建築物は巣と言う）を創設する独立創設タイプ（後述）だが，後者は，*Polybia* 属など17属からなる大きなグループで，女王とワーカーの集団が新巣を作る巣分かれ創設を行う．特にエピポナ族は，スズメバチ類が分布しない南米大陸で適応放散し，著しい分化を遂げた．一方，チビアシナガバチ族はチビアシナガバチ属（*Ropalidia*），ホソアシナガバチ属（*Parapolybia*）など4属からなる旧世界のグループで，アフリカ，ユーラシア，オーストラリアの諸大陸とボルネオ島やスンダ列島，ニューギニア島など，熱帯から暖温帯にかけて分布する（Bequaert 1918；Vecht 1962, 1966）．最後に，本論で主に取り上げるアシナガバチ族は，単一のアシナガバチ属（*Polistes*）のみからなるが，200種を超える大きなグループで，南極以外の全大陸に分布する（Yoshikawa 1962；Akre 1982；Reeve 1991）．日本で普通アシナガバチと言えば，このグループを指すが，ここではチビアシナガバチ族のハチも含めてアシナガバチ類と称する（表1）．

1-2. 日本のアシナガバチ類

高見澤（2005）と寺山（2016）によると，日本にはアシナガバチ類は，アシナガバチ属が8種（うち3種は複数の地方亜種からなる）を始め，チビアシナガバチ属とホソアシナガバチ属がそれぞれ2種分布する（表1）．

アシナガバチ属は，日本では北海道から九州，南西諸島，対馬など，島嶼を含めたほとんど全ての地域に複数種が分布する．北海道に5種，本州・四国・九州に7種，南西諸島には5種が分布する．庭の植木や軒先などによく営巣する大型のセグロアシナガバチとキアシナガバチは *Gyrostoma* 亜属に，小型ないし中型のコアシナガバチ，キボシアシナガバチ，ヤマトアシナガバチ，タイワンアシナガバチは *Polistella* 亜属に，小型のフタモンアシナガバチとトガリフタモンアシナガバチは *Polistes* 亜属に属する．セグロアシナガバチとキアシナガバチは，従来は *Megapolistes* 亜属に含まれていたが，Kojima et al.（2011）が *Gyrostoma* 亜属に移した．これら2種は南西諸島では，それぞれ本土とは異なる2つの亜種を，またフタモンアシナガバチは沖縄諸島では本土よりも黄色味の強い別亜種（基亜種）が生息する．アシナガバチ属も本来，温暖な地域を主な分布域とするが，冷温帯から亜寒帯に属する北海道にも5種が生息する．中でもトガリフタモンアシナガバチは北海道（中央部～北部）を始め，少なくともロシア沿海州やサハリン(樺太)南部まで分布する(Yamane & Kawamichi 1975)．

チビアシナガバチ属は亜熱帯から熱帯地域に分布する．日本では，奄美群島以南の南西諸島にオキナワチビアシナガバチが生息する．硫黄島にはナンヨウチビアシナガバチが生息するが，これはインドネシアやマレー半島に生息する亜種で，硫黄島の個体群は米軍の荷物とともに侵入した疑いがある．外来生物法によって要注意外来生物に指定されており，小笠原群島への侵入が危惧される．ホソアシナガバチ属は，本州（東北地方北部を除く）から九州を経て南西諸島の一部，対馬，屋久島などに分布する．ムモンホソアシナガバチが大隅諸島までと対馬，ヒメホソアシナガバチはさらに奄美大島まで分布する（高見澤 2005；寺山 2016）．

2. 営巣習性

2-1. 営巣場所と巣の形態

アシナガバチは，日当たりのよい，地上から1.5m位までの低い場所に好んで巣を作る．木の枝を始め，常緑樹の葉の裏面，崖の岩の下，人の居住地では，雨を避けられる屋根の軒先や壁面などに作る．フタモンアシナガバチが墓地の墓石に営巣した事例もある（守本 1953）．オキナワチビアシナガバチは，日当たりのよい場所で，木の枝ではなくススキやサトウキビなど，丈夫な草本の葉裏に作ることが多い．

表1　日本に分布するアシナガバチ類.

チビアシナガバチ族（Tribe Ropalidiini）	
チビアシナガバチ属（Genus *Ropalidia*）	
(1) オキナワチビアシナガバチ	奄美群島以南の南西諸島
R. fasciata（Fabricius）	［国外］台湾，中国大陸，東南アジア
(2) ナンヨウチビアシナガバチ	硫黄島．人為的に導入された可能性あり．
R. marginata sundaica（van der Vecht）	［国外］南アジア，東南アジア
ホソアシナガバチ属（Genus *Parapolybia*）	
(3) ムモンホソアシナガバチ	本州，四国，九州，対馬，大隅諸島，伊豆諸島など
P. crocea Saito-Morooka, Ngyer & Kojima	［国外］朝鮮半島，台湾，中国大陸，タイ，ラオスなど 従来 *P. indica* とされていたが，Saito-Morooka et al.（2015）が別種として記載した．
(4) ヒメホソアシナガバチ	本州～九州，対馬，屋久島～奄美大島
P. varia（Fabricius）	［国外］台湾，中国大陸，東南アジアなど
アシナガバチ族（Tribe Polistini）	
アシナガバチ属（*Genus Polistes*）	
(5) セグロアシナガバチ	本州からトカラ列島にかけて
P. yokahamae yokahamae Radoszkowski	
オキナワセグロアシナガバチ	沖縄諸島，八重山諸島
P. yokahamae okinawensis Matsumura & Uchida	
アマミセグロアシナガバチ	奄美諸島
P. yokahamae subsp.	朝鮮半島，台湾，中国大陸にも，不明の亜種が分布する．
(6) キアシナガバチ	北海道，本州，四国，九州，対馬，奄美大島まで
P. rothneyi iwatai van der Vecht	
オキナワキアシナガバチ	沖縄諸島
P. rothneyi ingrami van der Vecht	
サキシマキアシナガバチ	宮古・八重山諸島
P. rothneyi yayeyamae Matsumura	［国外］台湾，中国大陸
(7) ヤマトアシナガバチ	本州，四国，九州，対馬，大隅諸島
P. japonicus de Saussure	［国外］朝鮮半島，台湾，中国大陸，ベトナムなど
(8) タイワンアシナガバチ	奄美諸島，沖縄諸島，宮古・八重山諸島，南大東島
P. formosanus Sonan	［国外］台湾
(9) キボシアシナガバチ	北海道，本州，四国，九州，伊豆諸島，対馬，大隅諸島
P. nipponensis Pérez	［国外］朝鮮半島，中国大陸
(10) コアシナガバチ	北海道，本州，四国，九州，対馬
P. snelleni de Saussure	［国外］朝鮮半島，中国大陸，ロシア東シベリア
(11) フタモンアシナガバチ	北海道，奥尻島，本州，佐渡島，四国，九州，対馬，屋久島
P. chinensis antennalis Pérez	
キイロフタモンアシナガバチ	沖縄諸島（沖縄島，伊是名島，久米島など）
P. chinensis chinensis（Fabricius）	［国外］台湾，朝鮮半島，中国大陸
(12) トガリフタモンアシナガバチ	北海道，本州（秋田県で採集記録あり：南部 1978）
P. riparius Yamane & Yamane	［国外］ロシア（沿海州，樺太南部，東シベリア）

学名・和名，および分布については，高見澤（2005），寺山（2015）などによった．

ホソアシナガバチは雑木林の中や林縁など，あまり日の当たらない場所で，木の枝や常緑樹の葉裏などに営巣する．

アシナガバチの巣は常に1層の巣盤（comb）からなり，それを囲む覆い（外被＝envelope）は作らない（図1左）．複数の巣盤を下方に何層も吊り下げ，全体が外被で覆われるスズメバチ類の巣（図1右）に比べるとはるかに単純である．ほとんどの種で，巣盤は水平あるいはやや傾斜した基質から1本の支柱（巣柄＝petiole）で吊り下げられる．

次に巣の形をみる．育児室（cell）が巣柄を中心にして同心円状に増築されるタイプには，セグロアシナガバチとキアシナガバチがある．巣が成長すると直径10～20 cmの，いわゆる蓮の実型になる．キ

図1　フタモンアシナガバチ（左：茨城県潮来市，1995年，工藤起来撮影）とキイロスズメバチ（右：茨城県土浦市，2019年8月，山根爽一撮影）の巣.

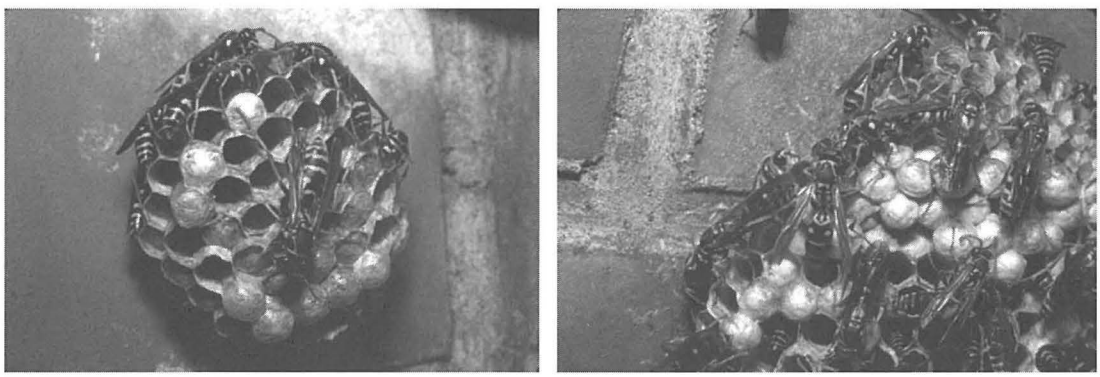

図2　レンガの壁に横向きに作ったフタモンアシナガバチの巣（茨城県潮来市）．左：ワーカーが羽化して間もない時期（6月中旬）．女王が正面に陣取り，ワーカーは上の方で静止している．右：繁殖個体が羽化したコロニー（8月中旬）．ほとんどが新女王だが、右上に顔面の黄色いオスもいる（潮来市，山根爽一撮影）.

アシナガバチの巣は中心部ほど育児室が深く，尖がり帽子のような形になる．フタモンアシナガバチとトガリフタモンアシナガバチも同心円に近い巣を作る．巣柄を水平ないし斜め下向きに作ることが多い（図2左）．建物の垂直の壁に横向きに作る場合，育児室は巣柄の下方に向かって増築される．巣柄を起点に，一方向に増築するタイプの典型はコアシナガバチで，成長すると湾曲した船形になる．同心円タイプとの中間型には，キボシアシナガバチ，ヤマトアシナガバチなどがある．松浦（1995）の「図説社会性カリバチの生態と進化」や高見澤（2005）の生態図鑑「日本の社会性ハチ」に，種毎の巣の形態が成長を追って写真で示されている．

日本のチビアシナガバチとホソアシナガバチの巣も，無蓋の単一巣盤を1本の巣柄で吊るす点において基本構造はアシナガバチと同じである．ヒメホソアシナガバチは巣柄を起点に下方に伸びる横向きの細長い巣を作る．台湾南部のヒメホソアシナガバチは，水平の木の枝に複数（時に10層以上）の巣盤を横に並べて作る（山根 1976；Yamane 1984）．東南アジアやオーストラリアに生息する巣分かれタイプのチビアシナガバチは，外被に覆われた大きな複巣盤巣を作る（Yamane & Itô 1995）．

2-2.　巣材と巣の成分

アシナガバチ類はスズメバチ類と同様，巣材として植物繊維を用いる．ハチは，大顎で樹木の皮，木材あるいは草本の茎の表面などから繊維を噛み取り，大顎で噛みながら口内分泌物と混ぜて“パルプ”を作る．小さな塊にして巣に持ち帰り，大顎で薄く延ばして巣柄や育児室の壁を作る．こうして，いくらか弾力性をもつカートン（粗雑な紙）の巣ができ

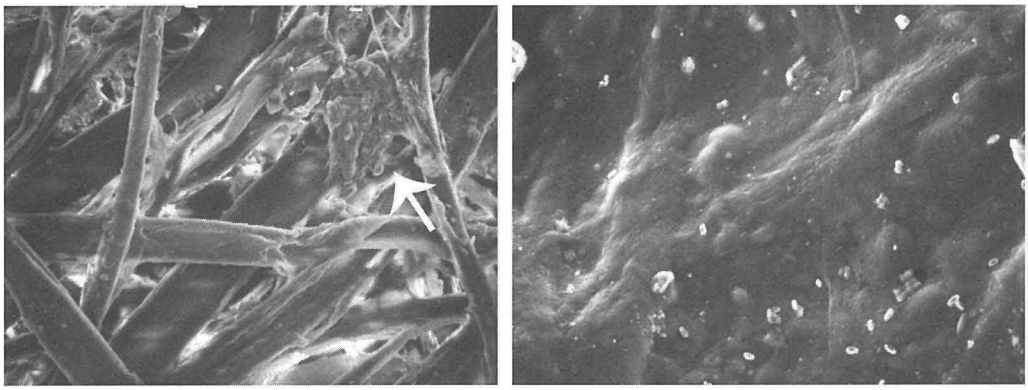

図 3　フタモンアシナガバチの巣（室壁）表面の走査電子顕微鏡像．左：植物繊維が口内分泌物（白矢印）で結合されている。右：雨のよく当たる場所に作った巣の表面で，口内分泌物が大量に塗られている（工藤 1999 より引用）．

る（図 3 左）．ハチは巣の劣化や雨水による破壊を防ぐため，毎日，屋根や巣柄の表面に口内分泌物を塗布して撥水機能や巣の機械的強度を高める．コアシナガバチは最初の細い巣柄は植物素材で作るが，その後の補強は全て分泌物の塗布による．巣柄の基質側の付け根部や巣柄の周りの屋根は分泌物を多用するため黒光りするようになる（図 1 左）．

このように，口内分泌物は巣材を結合したり強度を高めたりする糊剤であるが，1990 年代に入って，この中に含まれるアミノ酸の組成が，アシナガバチ類のいくつかの種で調べられてきた（Espelie & Himmelsbach 1990 ; Maschwitz et al. 1990 ; Singer et al. 1992 ; Kudô et al. 2000 など）．Kudô et al.（2000）は，フタモンアシナガバチの巣から分離した口内分泌物のアミノ酸組成をガスクロマトグラフィーによって調べた．20 種類以上のアミノ酸が検出されたが，調べた 8 巣すべてでグリシンとセリン，アラニン，バリン，プロリンの 5 種類が大きな値を示し，全アミノ酸量の 70%程度を占めた．この組成は巣のどの部分でも同じであり，ハチは全体に同じ成分の分泌物を塗布していることが分かる．主要成分の中で，プロリンは構造蛋白の構成成分であり，これが多く含まれることは，丈夫なカートンを作ることと関係するのかも知れない．今のところ，アミノ酸組成は判っているが，それから合成される蛋白質そのものの構造や性質は調べられていない．

また，巣には口内分泌物由来の蛋白成分が量的にもかなり多く含まれることも判った．Kudô et al.（1998）はフタモンアシナガバチの創設期のコロニーをケージで飼育し，作った巣を植物繊維と口内分泌物に分離して，口内分泌物量とそれに含まれる窒素量を調べた．その内容は，工藤（1999）で分かりやすく解説されている．それによると，巣の乾燥重量の半分以上を口内分泌物が占める．さらに，創設メスが与えた餌から取り込んだ窒素量と作られた巣に含まれる窒素量を測定し，蛋白資源の配分を推定した．その結果，取り込んだ蛋白資源量の約 85%は餌として幼虫に与えるが，14%は口内分泌物に再合成して巣作りに使うことも明らかになった（図 4）．自然状態ではハチは餌となるチョウやガの幼虫などを狩りによって得るが，10 回の狩りのうち，

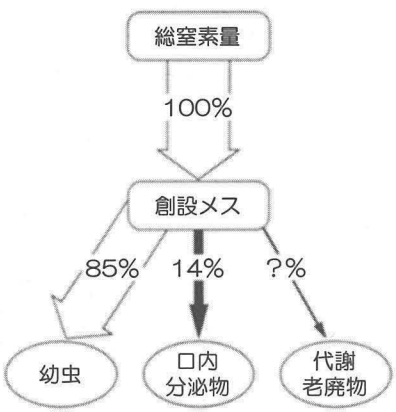

図 4　フタモンアシナガバチの創設メスによる，蛋白資源の配分図．
創設メスが狩りによって得た蛋白資源の大半は餌として幼虫に与えられるが，一部は巣の建築のため口内分泌物の生産に充てられる（工藤 1999 より引用）．

1～2 回分の獲物は巣作りに回していることが推定されたのである．従来，蜂が巣作りに費やす労働は，ほとんどが巣材の採取であると考えられてきたが，糊剤に用いる蛋白資源の獲得にもかなりのエネルギーを割くことが判った．植物繊維は近場の決まった場所で採取するので，採集コストは比較的低い．むしろ糊剤の素材になる獲物の狩りに，より多くのコストがかかると言える．

Kudô et al.（1998）はさらに興味深いことを述べている．創設期の 4～6 月における降雨量が著しく多かった 1995 年には，巣全体の重量に占める口内分泌物量の比率が平年値の 50%を大きく超えた．しかも，露出して雨の当たる場所に作られた巣では 66%と，覆われた場所の 58%よりもさらに大きな値を示した．つまり，雨の多くあたる場所では，巣を破壊から守るためより多くの口内分泌物を塗布したのである．実際，巣は全体が厚く塗布された分泌物（図 3 右）で表面が黒く変色していた．ハチは建築後も，巣表面，特に巣柄とその周りに口内分泌物を塗布するが，雨のあたる場所では，巣のメンテナンスにより大きなコストを払っている．創設メスによる営巣場所の選択は，メンテナンスのコストを左右し，それはコロニーの成長にも大きな影響を与えるので，極めて重要である．

3. 生活史と関連事象

3-1. コロニー・サイクル

アシナガバチ属のすべての種は，創設メスのみがコロニーを作る独立創設(independent founding)を行う．温帯や亜寒帯では 1 個体のメスによる単雌創設(haplometrosis)が原則だが，亜熱帯や熱帯では複数個体による多雌創設(pleometrosis)も行われる．亜寒帯から亜熱帯にかけては，年1回のサイクルをもつ．

Reeve（1991）は，コロニー・サイクルを（1）創設期(founding phase)，(2) ワーカー期(worker phase)，（3）繁殖期（reproductive phase），（4）中間期（intermediate phase）の 4 期に分けた．(1) から (3) までが営巣期間である．まずこの分類に沿って，季節性のある温帯地域における標準的なコロニー・サイクルをみる．(1) 春になると，越冬から覚めた創設メスは短い準備期間を経て，それぞれ自分の巣を創設する．(2) 夏の初めに娘が羽化すると，それらの娘はそのまま巣に留まり，ワーカーとして巣作り，採餌，防衛などを分担する一方，創設メス（以後は女王という）は仕事のためには外出せず，常に巣に留まって産卵に専念するようになる．ここで，女王とワーカーのカースト間で分業が成立する．異なる世代に属する女王とワーカーのカーストが協力して子育てを行うことは，真社会性（eusocial）の定義の最も重要な事項である．(3) 夏の終わりに近づくと，繁殖個体（オスとメス＝新女王）が羽化するが，繁殖個体の生産が始まるとワーカーの新たな生産は停止する．秋になると女王とワーカーは死滅するが，繁殖個体は晩秋になるまで母巣で過ごし，巣外あるいは巣上で交尾すると，やがて，すべてのハチが母巣を離れてコロニーは解散（崩壊）する．(4) オスは死に絶え，やがて受精した新女王のみが樹洞や枯葉の間などに移動して，翌春の創設まで越冬する（図 5 も参照）．日本のホソアシナガバチは，基本的にアシナガバチと同じコロニー・サイクルをも

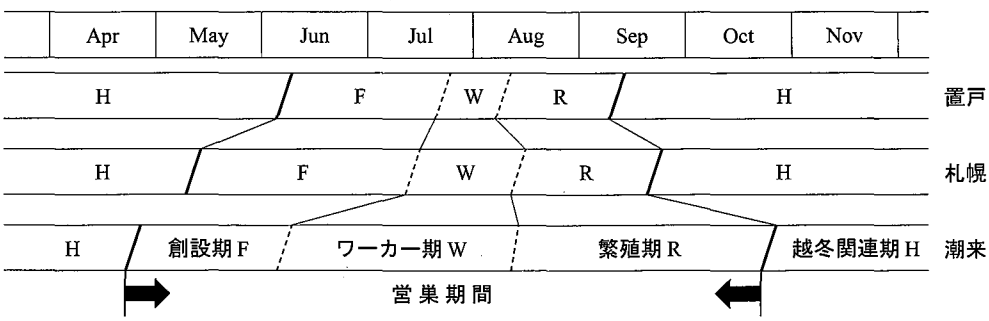

図 5　トガリフタモンアシナガバチ（北海道置戸町と札幌市）とフタモンアシナガバチ（茨城県潮来市）におけるコロニー・サイクルの比較．
観察期間の推定年平均気温は，置戸（標高約 500 m）で 2.7～3.8℃，札幌市は 6.2～7.3℃，潮来市はおよそ 14.5℃．各期間の説明は本文参照（Yamane 1969，1975；Miyano 1980 より作成）．

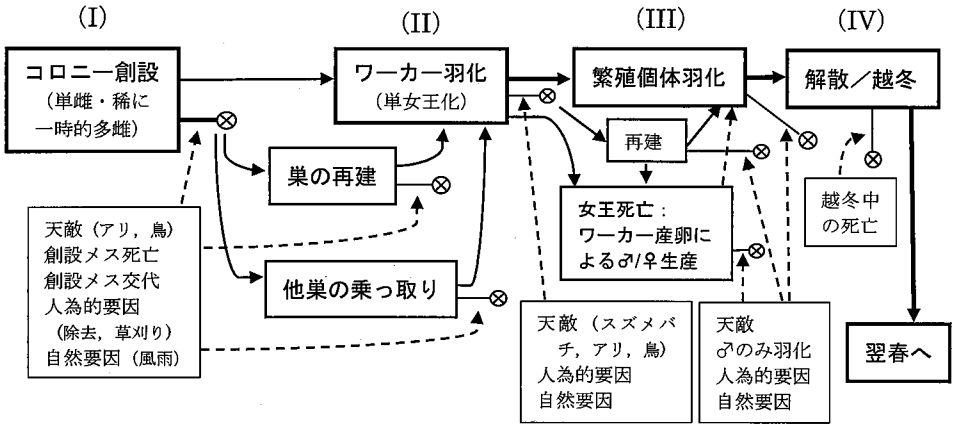

図6　温帯のアシナガバチにおける様々なコロニー・サイクルのルートと損失要因.
(I) 創設期，(II) ワーカー期，(III) 繁殖期，(IV) 越冬および関連期.
図では，ワーカー羽化後，間もなく女王が死亡し，ワーカー産卵によってオスまたはメス（あるいは両方）が生産されるケースも示すが，メスは新女王になる可能性が高い．オスのみの場合は損失とする（厳密には，オスも他コロニーの新女王と交尾して遺伝子は残せる）.

つ．やはり，単雌創設が原則で，秋に羽化した新女王は交尾してから越冬する．

温帯では単雌創設が原則だが，複数のメスが一時的に同居する一時的多雌（temporary polygyny）もセグロアシナガバチ（Yoshikawa 1957）などで知られているが，多くはワーカーの羽化までに単メス状態（monogyny）にもどる．極めて珍しいケースだが，Kasuya（1981）は，セグロアシナガバチで永続的な多雌性を観察した．2個体の創設メスの間には優劣順位があったが，劣位のメスも産卵し，優位メスによる選択的食卵はなかった．劣位メスはワーカーの羽化後も巣に留まり産卵した．さらにKasuya（1980）は，同時に近接した2つの巣を所有し，維持したフタモンアシナガバチのケースを報告している．後述するように，春に創設されたコロニーの大半は，創設メスの死亡，他巣の創設メスによる乗っ取り，天敵による攻撃や風雨，人為的要因などによって喪失する．崩壊したコロニーは，そのまま死滅することもあるが，別の場所に再建して生き延びることも多い．種によっては，女王を失ったコロニーの中には，優位なワーカーが未受精卵を産んでオスを生産し，あるいは早めに羽化したオスと交尾して受精卵を産み，それらが新女王になるケースも報告されている（Kasuya 1983a ; Suzuki 1985）．このように，標準コースから外れたライフサイクルを送るコロニーも多い．それらを図6にまとめておいた．

日本におけるアシナガバチ研究の草分けの一人，吉川公雄はアシナガバチの生活環を6段階に分けた（吉川 1959）．Reeve の“中間期”は，“越冬前期の段階”（新女王が母巣を離れてから越冬に入るまで），“越冬期の段階”，および“越冬後期の段階”（越冬から覚めてから営巣開始までの短い期間）の3つに細分してある．また，“ワーカー期”に“超個体制の段階”，“繁殖期”には“社会性の段階”という名称を与えていた．“超個体制”という用語は，今西（1951）が提唱したもので，女王もワーカーも単独では個体がなすべき本来の機能を果たすことができず，両カーストが共同することにより初めて1個体として振る舞うことができるという考え方に由来するが，近年の研究者はこの用語をほとんど使わない．創設期を pre-emergence period，ワーカー羽化後を post-emergence period と呼ぶ研究者も多い（Jeanne 1972）．

日本のアシナガバチの生活環やコロニーサイズなどについては，高見澤（2005）が生態図鑑の中で述べている．生活環はどの種にもほぼ共通だが，春のコロニー創設期や秋の終了の時期などは，種や地域（主に緯度や標高）によってかなり異なる．表2に，作られる育児室総数からみた種毎のコロニー規模をまとめてある．この中で，ヤマトアシナガバチ，タイワンアシナガバチ，キボシアシナガバチの3種は，総室数が80～200と少ない．一部の部屋は育児

表2　日本産アシナガバチ類における，建築される育児室の総数.

種名	地域[1)]	育児室総数（平均）	出典[2)]
オキナワチビアシナガバチ	沖縄	150～400	
ムモンホソアシナガバチ	本州	100～500	
ヒメホソアシナガバチ	本州	200～900	
セグロアシナガバチ	本州	50～500	
キアシナガバチ	本州	50～800	
同上	奥尻島	52～137（108）	Yamane（1972）
同上	渡島半島	58～258（143）	（佐山，私信）
ヤマトアシナガバチ	本州	50～200	
タイワンアシナガバチ	沖縄	40～80	
キボシアシナガバチ	本州	30～100	
コアシナガバチ	本州	50～500	
同上	札幌	47～98（75）	Yamane（1969）
同上	札幌	113～227（165）	Sayama & Takahashi（2005）
フタモンアシナガバチ	本州	200～1,100	
同上	奥尻島	23～99（59）	Yamane（1972）
トガリフタモンアシナガバチ	札幌	62～130（86）	Yamane（1969）

1）奥尻島，渡島半島，札幌は北海道.
2）注記のない種の数値は，高見澤（2005）を引用.

に2回使われるが，総羽化数は多くて150個体程度と推定される．最も規模が大きいのはフタモンアシナガバチで，1,000室を超える巣も記録されており，羽化総数も最大で1,000個体を超えるであろう．セグロアシナガバチやキアシナガバチも規模は大きく，最大で500～800室を数える．ホソアシナガバチとオキナワチビアシナガバチも同程度の規模をもつ．北海道では，フタモンアシナガバチを含めどの種も100～150室と小規模であるが，Sayama & Takahashi（2005）によれば，コアシナガバチのコロニーは近年規模が大きくなってきているという．営巣期間も小規模タイプの種（あるいは個体群）では3か月半から4か月と短いが，本州以南のフタモンアシナガバチでは6か月に達する（図5）．温暖な地域では創設時期が早く，秋は遅くまでコロニーが継続する．

熱帯地方では単雌創設とともに，多雌創設も見られる．また，熱帯では越冬期がないため季節性を欠き，いつでも創設が可能であり，どの時期にも異なるステージのコロニーが見られる（Yamane et al. 1989）．個々のコロニーの生活史は，中間期（越冬および関連期）を除いて，温帯と同じステージをたどるが，新女王が羽化後に雄と交尾してから，すぐ新コロニーを作るのか，あるいは創設まで一定の休眠期間をもつのかはよく知られていない．南西諸島や台湾の亜熱帯地域に生息するアシナガバチ類は季節性をもつ。オキナワチビアシナガバチのコロニーは，3月から5月に創設され，10月下旬から11月にかけて解散するので，はっきりした季節性がある．しかし，営巣期間が長いため，途中で天敵に攻撃されたり，台風によって巣が破壊されたりすることも多く，逃去移動（absconding）もかなり頻繁に行われる．また，沖縄では単雌創設もあるが，多雌創設の方が普通である．本種の生態や社会関係については，岩橋（1989）が詳細に述べている．

3-2. ワーカーと繁殖個体の生産

アシナガバチの全ての種では，原則として，創設メスは最初にワーカーになるべき一群の受精卵を産むが，ある時期になるとオスになる無精卵を産み始める．そのタイミングは，種や気候条件（営巣期間の長さ）などによって異なる．温暖な地方では，創設は早まるものの，ワーカー生産が長引くので，繁殖個体の生産は遅れる．関東地方のフタモンアシナガバチでは，8月中旬以降にオスが羽化するので，この時期の卵～蛹期間を約45日とすると，女王はワーカー出現以降の6月下旬から7月初旬に無精卵を産み始めることになる．一方，北海道のトガリフタモンアシナガバチとコアシナガバチでは，創設メスはワーカー羽化前の6月中旬頃にオス卵を産み始

める．従って，ワーカーがすでに羽化しているかいないかは，繁殖個体生産のタイミングを決める，少なくとも主要な要因ではないと思われる．

次に，オスと新女王の生産の順序をみる．コアシナガバチは一群のワーカーを作り終わると次にオスを作る．全てのオスが羽化してから最後に新女王が羽化する．コアシナガバチは育児室を1回しか使わず，しかもオスはワーカーと新女王よりも体サイズが小さいので，どの部屋からワーカー，オスあるいは新女王が羽化したかが，空の巣からでも推定できる（Yamane 1969）．同様の現象は，台湾南部のホソアシナガバチの一種でも見られる（山根 1976）．しかし，ほかの種は，特に中心部の部屋を子育てに2度使うので，秋に採集した空巣では，メコニウム（蛹化の直前に排出する袋入りの糞塊）数から全羽化数は推定できても性別の特定は難しい．アシナガバチではオスと新女王が同時に羽化する場合が多い．つまり，女王は無精卵と有精卵を同時に産むが，一旦オスが羽化し始めると，同時に羽化するメスはワーカーではなく新女王になるようである．ただ，オスと新女王をどのような比率で生産するかは，新女王とワーカー双方にとって重要な事柄であり，それは種やコロニー規模によって異なると考えられる．

新女王の羽化後どの時期に交尾するかもいくつかの種で調べられている．コアシナガバチでは，羽化してから5日位で交尾を始め，ほとんどは10日以内に受精を完了するが（Suzuki 1993），フタモンアシナガバチでは，羽化期よりも2か月ほど遅れて交尾が行われ，ほとんどの新女王が受精するには半月ほどかかる（Kojima & Suzuki 1986）．

コアシナガバチ（札幌）の6巣とのフタモンアシナガバチ（茨城県潮来市）の2巣における，成虫個体の生産数を表3に示す．コアシナガバチでは，建築された育室総数は平均75室，総羽化数は平均52個体で，ワーカーは8.6個体（5巣），オス13.0（ワーカー当たり平均1.47個体），新女王29.0（同2.05個体）であった．わずか6個体のワーカーが新女王30個体を生産した効率のよいコロニーもあった（Yamane 1969）．フタモンアシナガバチでは，育室総数285と575室（ワーカー1個体当たり5.83と6.32室），ワーカー数は49と91個体，オス数31，133個体（ワーカー1個体当たり0.63と1.46個体），新女王数100, 104（2.04, 1.14）であった（Miyano 1983）．2つのコロニーはサイズがかなり異なるが，繁殖個体の生産パターンも大きく異なる．新女王の生産数は両者でほぼ同じだったが，オスの生産数は大コロニーの方が圧倒的に多かった．ワーカー1個体当たりの生産数で比べると，新女王数は小コロニーの方が大きく，オスの方は逆だった．大コロニーにおけるオスの大きな羽化数は，本種で見られるワーカー産卵のためと思われる．

多くの種で，オスは女王の産む卵に由来すると考えられている．札幌のコアシナガバチでは，女王が巣先端部の産卵域を頻繁に見回り，ワーカーによる産卵を厳しく監視（policing）していた．ワーカーは先端部には近づけず，近づくと女王に排除される．このように，女王によるワーカーのコントロールはほぼ完全であり，女王の活力低下などの事情がない限りワーカー産卵はなく，オスも事実上すべてが女王の産む卵に由来すると推測された．しかし，本州以南のセグロアシナガバチやキアシナガバチを始

表3　コアシナガバチとフタモンアシナガバチのコロニーにおける成虫の羽化数と作られた育児室数．

巣番号	A. ワーカー数	B. オス数（B/A）	C. 新女王数（C/A）	D. 育児室数（D/A）
コアシナガバチ（札幌）				
6217	14	12(0.86)	40(2.86)	87 (6.21)
6225	11	12(1.09)	23(2.09)	66 (6.00)
6807	7	13(1.86)	29(4.14)	75(10.71)
6828	6	16(2.67)	30(5.00)	78(13.00)
6842	5	10(2.00)	7(1.40)	47 (9.40)
6844	>2	15	45	98
フタモンアシナガバチ（潮来）				
No.7709	91	133(1.46)	104(1.14)	575 (6.32)
No.7749	49	31(0.63)	100(2.04)	285 (5.83)

数値：コアシナガバチはYamane（1969），フタモンアシナガバチはMiyano（1983）より引用．

め，コアシナガバチでも，女王が健在の初期のコロニーでは女王による抑止が効くが，ワーカー数が増加する繁殖期の後期には，監視が行き届かなくなってワーカー産卵が起こる可能性は高い．

ところが，フタモンアシナガバチでは，健全な女王の存在下でも1個体あるいは数個体のワーカーが，女王の妨害なしに産卵する現象が見られ，実際にワーカー卵の一部からオスが生まれる．Miyano (1983) によると，フタモンのコロニーでは，女王あるいはワーカーによる選別的食卵は観察されなかった．つまり，食卵そのものは見られるのだが，女王がワーカーの，あるいはワーカーが女王またはライバル・ワーカーの卵を選択的に食うという現象は見られなかったのである．そのため，2つのコロニーでは，ワーカーの産んだ卵から，かなりの数のオスが生産された．ワーカーもオスの生産を通じて自己の遺伝子を残しているのである．Tsuchida et al. (2003) は，遺伝子解析によって，フタモンアシナガバチのコロニーにおける，オスの生産をめぐる女王とワーカーの対立について調べた．女王の健在なコロニーでは，オス数の全繁殖虫数に対する比率は0.47で，オスのおよそ39%はワーカーの産んだ卵に由来することが分かった．女王が健在でもワーカーが産卵して，オスの生産にかなり関与している事実は宮野の研究とも整合する．また，コロニーサイズが大きいほどワーカー産卵の頻度は増加するが，ワーカー由来のオスの数はそれほど増加しなかった．このことは，女王が健在なコロニーでは，女王がオスと新女王への投資配分を支配していることを推測させる．女王は確かにワーカーの産卵を許すが，ワーカーによって産まれた卵は，女王あるいは仲間のワーカーによって監視されており，かなりの部分は除去されているものと推測した．

3-3. 生命表

ある集団において，出生した一群の個体が，時間の経過に伴ってどのように減少してゆくかを記載したものが生命表 (life table) である．ハチのコロニーに当てはめると，春に創設メスが作った一群のコロニーが，その後いかなる原因でどのように減少してゆくかを記載した表がコロニーの生命表となる．

Miyano (1980) は，潮来でフタモンアシナガバチの162コロニーを対象とし，コロニー・サイクルのフェイズごとに，生存数と死亡数を数えるとともに死亡の要因も調べた．人や動物などで用いられる年齢階級には，コロニーの成長段階によって次の5つのフェイズを充てた．Ⅰ～Ⅲ：創設期（Ⅰ：巣の発見～幼虫の出現まで；Ⅱ：～繭の出現まで；Ⅲ：～ワーカー出現まで)，Ⅳ：ワーカー期，ワーカー出現～繁殖個体の出現まで；Ⅴ：繁殖期，繁殖個体の出現～コロニーの解散まで．Ⅴは時期によってさらに4つのフェイズに細分した．その結果，創設期に69巣 (42.6%) が失われ，ワーカー期の初めには93巣 (57.4%) が生き残った．その死亡要因の71%は不明であったが，判明したもののうち最も多かったのはアリの侵入 (20.3%) であり，キバガ科のトガリホソガの一種と人為的要因（それぞれ 4.3%）が続いた．フェイズⅠに失われた30コロニーの全ての失敗要因は原因不明であった．その中には，創設メスの外出時に，鳥に捕食される，あるいはクモの網に掛かるなど，何らかの理由で死亡したケースが含まれるであろう．繁殖個体の出現まで生き残ったのは67巣（当初の41.4%）で，ワーカー期の損失は28%になる．この期の死亡要因の中には，オスを生産しなかった8巣 (8.6%) が含まれており，それは，最終的に新女王も作ることができなかった．つまり，コロニーはあったが，次世代生産には失敗したので損失に計上してある．他には，人為的要因，不明，アリ，雨などが挙げられている．

潮来では，全コロニーの半分近くが創設期のあいだに損失を被った．他の研究者の観察によると，この時期のコロニー損失率は，フタモンアシナガバチ（本州）で47～84%（松浦 1977)，トガリフタモンアシナガバチ（置戸）で74%（Yamane & kawamichi 1975)，コアシナガバチ(札幌)は84%(Yamane 1969) の値が得られている．アシナガバチのコロニー・サイクルの中では創設期が最も損失率の高い時期であることが分かる．ワーカーが羽化すると，損失率はかなり低下するが，それでも生き残ったコロニーの3分の1近くが失われた．潮来のフタモンアシナガバチでは，上記のように，繁殖個体を生産したのは当初の41.4%であるが，津市のフタモンではわずか 9.6%（松浦 1977)，札幌のコアシナガバチでは7.9%に過ぎなかった．潮来個体群の成功率は他に比べてかなり高いと言える．その理由ははっきりしな

いが，潮来では土地所有者による観察への配慮もあり，営巣地が人為的干渉から守られていたこともあるかも知れない．

3-4. コロニーの乗っ取りと子殺し

前節では，多くのコロニーがワーカーを産出する前に失われることが判った．Miyano（1980）の生命表には書かれていないが，創設期，特にその初期における損失要因の一つに，同種の創設メスによるコロニーの乗っ取りがある．創設メスが自分の巣を失った場合，そのメスには採り得るいくつかの選択肢がある（図 6 も参照）．ひとつは，同じあるいは別の場所での巣の再建である．他のコロニーがいくらか成長した時期に，突然，卵だけもつ小さな巣が見つかることがあるが，それは巣を失った創設メスによる再建であることが多い．2 つ目は何らかの原因で持ち主を失い，空になったか，あるいは卵・幼虫などの残っている巣の再利用である．空になっていることが予め観察された場合を除くと，創設メスにマークを付けておかないと判らない．3 つ目は，創設メスがいる別の巣を力づくで乗っ取るケースである．これもメスにマークをつけて経過を観なければ判らない．これらの事例は決して稀ではないと推測されるが，実際には，マーキングによってコロニーを長期間観察しないと確かなデータは得られない．集中して観察できるコロニー数には限りがあり，地域内のその他のコロニーの動きまで目が届かないという難点がある．

巣瀬（1995）は，こうした難しさの中で，コアシナガバチにおける創設メスの乗っ取りを埼玉県で詳しく観察した．前年の秋に，この観察地で羽化した新女王にマーキングしておいたが，翌年の春にここで営巣を始めた創設メスの 90%は別の地域から移入してきた個体であった．それらの無マークの個体にもマークをつけて観察したところ，創設メスの交代がかなり見つかった．それらは，捨てられた巣への入りこみ（上のケース 2）と，創設メスの健在する巣の乗っ取り（ケース 3）である．巣瀬によると，喪失したメスによる自力の再建は，創設期のごく初期（5 月中旬まで）に限られという．時期が遅くなってからでは，再建してもコロニーの成長が遅れ，繁殖個体の生産に間に合わなくなるためと考えられる．そのため，後期になると他巣の乗っ取りが増える．異例とも言える交代劇のケースを引用する．

6 月の初めにある巣で観た乗っ取り騒動は極めて激しく，しかも複雑な経過をたどった．この巣ではすでに繭ができており，間もなくワーカーが出現する段階にあった．飛来して乗っ取りを試みる創設メスと持ち主の間で激しい闘いが行われ，2 個体とも落下し，持ち主は巣にもどらず死亡，侵入者も飛び去って戻らなかった．夕方になると，もう 1 個体の別のメスがこの巣に飛来して巣を点検し巣に居ついたが，不運にも多数のアリの侵入を受けて巣を放棄した．その後間もなく第 4 のメス（最初の創設メスと争った侵入者？）が飛来し，アリを追い払って巣は崩壊を免れた．このコロニーは第 4 のメスの産んだ卵から，30 個体のオスと 6 個体の新女王を産出した．ワーカーの羽化直前に乗っ取りに遭ったもう 1 つの巣では，最初の乗っ取りメス，第 2 の乗っ取りメスと羽化したワーカーの間でさらに複雑な関係が繰り広げられた．結果として産卵個体は，創設メス→第 2 のメス→第 3 のメス→ワーカー（W）2 →W3→W6 の順に入れ替わった．

このような出来事は，時々の観察では知ることができない．営巣後期に繁殖個体を無事に羽化させた“順調な”コロニーでも，実は巣瀬が観察したようなヒストリーをもつものが，特にコロニーの密度が高い営巣地ではかなりあると推測される．巣瀬によると，乗っ取り後はよく“子殺し”が行われる．乗っ取ったメスは卵と，7 月以降は若齢の幼虫も食ってしまうが，3～5 齢の個体はそのまま残す．交代メスにしてみれば，卵や若齢の幼虫は羽化すると自分の遺伝子を引き継がない繁殖虫になる可能性があるが，老齢の幼虫や繭はワーカーになる可能性が高いので，羽化させて労働力として活用するのではないかと推測している．

4. アシナガバチの寒冷適応

4-1. 北海道での生活史

アシナガバチは本来，暖かい地域に生息するが，東アジアでは，亜寒帯に位置する北海道，さらに北に位置するロシアの沿海州や樺太南部にも分布する．道南の渡島半島南部と奥尻島には，キアシナガバチとフタモンアシナガバチ，コアシナガバチ、キボシアシナガバチの 4 種が生息し（Munakata & Yamane 1970；佐山・伊東 2013），札幌などの道央

地域には，トガリフタモンアシナガバチとコアシナガバチ，キボシアシナガバチの3種が生息する．近年，フタモンアシナガバチが道央の江別市でも発見され，定着が確認されているが，その飛び地的分布から見て人為的に本州から持ち込まれた可能性が高い（佐山，私信）．トガリフタモンアシナガバチは道央の旭川周辺や，道東の置戸町などにも生息する．なお，トガリフタモンアシナガバチは当時，*Polistes biglumis* と同定されていたが，後に *P. riparius* の名で記載された（Yamane & Yamane 1987）．

Yamane（1969）は，厳しい気候環境の下でアシナガバチの生活史がどのような歪を受けるか調べるために，トガリフタモンアシナガバチとコアシナガバチの生活史を北海道の札幌市で観察した．その結果，温暖な本州との違いは，(1) 営巣期間の著しい短縮と (2) ワーカー数や繁殖個体数の減少であった．トガリとコアシの2種では，札幌では5月中旬に新巣が作られ，6月中～下旬にワーカーが羽化する．8月上旬から繁殖個体が羽化し，9月中旬にはコロニーは解散する．営巣期間は約4か月弱である．さらに気候条件の厳しい北海道の置戸では，営巣期間は3か月半に満たなかった（Yamane & Kawamichi 1975）（図5）．近縁のフタモンアシナガバチの茨城県潮来市での営巣期間が，4月下旬から10月中～下旬までの約6か月にわたる（Miyano 1980）のと比べて約3分の2と短い．コアシナガバチでも，本州中部（高見澤 2005）に比べ約3分の2と短い．特に，ワーカー期は1～3週間で，繁殖期も1か月に満たなかった．潮来では，それぞれ2か月と2か月強だった．越冬期間は当然ながら北海道の方が長い．

ワーカーはどのコロニーでも羽化したが，トガリフタモンでは約10個体（n=6），コアシでは5～14個体（n=6）であった．潮来市のフタモンアシナガバチにおける，ワーカー数（50～90個体，Miyano 1983）と比べると著しく少ない（表3）．重要なのは，北海道の厳しい気候条件下でもワーカーが生産されて，社会生活が維持されていることである．ぎりぎりの条件でも単独性には戻らないのではないかと思われた．

ところが，Fucini et al.（2009）はヨーロッパに生息する *P. biglumis* の生活史を調べ，寒冷で生活環の著しく短い地域では，創設メスが新女王のような大きめの娘を作ることを発見した．厳しい寒冷気候の下では体の小さいワーカーを作らず，これら大きめの娘が新女王となる可能性を指摘した．その場合，女王（創設メス）と娘（ワーカー）の共同営巣期が省略されて，独居生活に逆戻りすることを意味する．女王とワーカーが形態的にもかなり明確に分化したアシナガバチにおいて，独居生活にもどることがあれば極めて興味深い現象である．

4-2. 機能外被による巣の保温

Deleurance（1957）は，アシナガバチの創設メスによる部屋の新築と室壁の伸長について，それらの行動が解発される要因を分析した．それによると，創設メスは，既存の部屋が卵，あるいは幼虫・繭で満たされ，産卵すべき空き部屋がない時のみ部屋を新築する（La régle des cellules libres）．さらに，室壁の建築行動は，健康な幼虫（couvain actif）の存在によって解発され，壁は幼虫の成長に合わせて伸ばされる．そのため，部屋は大きな幼虫のいる巣柄の周りで深く，周辺に向かうほど浅くなる．コアシナガバチやセグロアシナガバチなどで見られる現象である．

ところが，トガリフタモンアシナガバチでは，創設期におけるメスの建築行動に，Deleurance の規則に合わない奇妙な現象が見られる．Yamane & Kawamichi（1975）は，トガリフタモンと奥尻島のフタモンの創設メスが，産卵とは無関係に巣の周縁部を取り巻くように多数の空き部屋を作る上，幼虫のサイズにかかわりなく部屋を長く伸ばしてゆくことに気づいた．つまり，育児圏の周りを深い空の部屋で囲むのである．札幌の個体群では，周縁部の空き部屋数は最初の幼虫が出現する時期に最大の21室前後となる．この時，卵・幼虫の室数もほぼ同数である（表4）．その後，空室は徐々に減少し，成虫が出現する頃にはほぼ見られなくなる．それは，創設メスが新築を止めて，周辺の空き部屋に産卵するようになるためである．札幌より寒冷な道北の置戸では，卵・幼虫の室数は変わらないが，空室数は札幌より多い30室近くに達した．なお，調査年（1969, 1970年）の両地域の推定年平均気温は，6.2～7.3 vs. 2.7～3.8℃であった．また，育児圏の部屋の深さは札幌の29～44 mmに対して，置戸では31～47 mmと若干深めだった．近似種のフタモンアシナガバチの奥尻島個体群でも，トガリフタモンアシナガバチ

表4　トガリフタモンアシナガバチとフタモンアシナガバにおける，巣周縁部の空室数と中央部の部屋の深さの地域間比較．

	空室数		未成熟個体のいる室数		部屋の深さ（mm）	
	$\bar{x}\pm ts\bar{x}$	N	$\bar{x}\pm ts\bar{x}$	N	平均	範囲
トガリフタモンアシナガバチ						
	P<0.05		P<0.05			
置戸	29.7±9.4	6	21.2±3.0	6	40	31-47
札幌	22.3±5.3	17	21.0±1.5	17	36	29-44
フタモンアシナガバチ						
	P<0.05		P<0.05			
奥尻島（北海道）	15.0±2.8	23	22.2±2.1	23	30	20-36
和歌山（本州）	6.7±1.9	26	21.2±2.2	26	19	16-24

Yamane & Kawamichi（1975）から引用．

ほど顕著ではないが空き部屋と深い部屋が観察された（Yamane 1972）．さらに，和歌山と奥尻の個体群を比較すると，卵・幼虫の室数は両地ともトガリフタモン同様，21～22室だが，空室数の方は和歌山の6室に対して，奥尻では15室だった．室の深さは和歌山が16～24 mm，奥尻は20～36 mmと深かった．

周縁部の空室と育児圏の部屋の深さは，寒冷な地域の方が大きな値をとることから，Yamane & Kawamichi（1975）は，育児圏の部屋を深く伸ばし，多くの空室で取り囲むことによって空気室を作り，保温機能を高めると考察した．スズメバチ類は巣盤を外被で覆って巣内の温度環境を保つが，外被を作らないアシナガバチにあって，このグループは育児圏の周囲に空気層を作り，あたかも外被のような働きを持たせたと考え，この構造を“機能外被”（functional envelope）と呼んだ．なお，トガリフタモンアシナガバチは繭の頭を口内分泌物で黒く着色するが，これも太陽熱を吸収して巣内温度を高めるためと推測される．

その後，Hozumi & Yamane（2001），穂積（2008）は，アシナガバチの巣を模した様々なサイズの紙模型を作って室内の温度を測定し，室数が多く深い（巣の容積が大きい）模型ほど保温効果が高いことを明らかにした．周囲を空室で取り巻くことによって外気と育児圏の間に空気層ができるが，室を深くするほど，温まった室内の空気の流出が妨げられる．Hozumi et al.（2015）は，フタモンアシナガバチの創設期における“機能外被指数”（IFE値：最初の1群の未成熟個体当たりの巣の容積）を，奥尻島から福岡までの11の異なる緯度で比較した．その結果，最初に羽化する一群の未成熟個体の数は地域による差はなかったが，IFE値は緯度の高い寒冷な地域ほど高くなった．つまり，より多くの空室を作り，壁を長く伸ばすのである．この結果はYamane & Kawamichi（1975）の機能外被仮説を支持する．

機能外被を作るのは，今のところ*Polistes*亜属のトガリフタモンアシナガバチとフタモンアシナガバチでのみ知られる．*Polistes*亜属（Richards 1973）には少なくとも9種が知られるが，ユーラシア大陸から東アジアの北部に多い．ロシアの沿海州や樺太，北ヨーロッパ，スカンディナビア半島など，アシナガバチ属の中ではもっとも高い緯度にまで分布を広げている．北欧やサハリン，沿海州に生息するトガリフタモンアシナガバチ以外の種も機能外被を作るかどうかは大変興味深い．もしも，日本と同様の現象が見られるなら，その行動上の特性は，この亜属の祖先が北方に分布を広げる過程で獲得した可能性もある．

5. 捕食者としてのアシナガバチ

5-1. 蛋白源としての餌メニュー

アシナガバチやスズメバチなどの狩り蜂は，幼虫の餌として他の昆虫類を狩る．アシナガバチは主にチョウ・ガ類の幼虫など，比較的小型であまり動きのない昆虫を狩るが，スズメバチ類は，チョウやガ類の幼虫の他，バッタ，セミなどより大型で行動力のある昆虫も狩る（松浦・山根 1984）．アシナガバチが狩る獲物は，生息環境によって異なるが，畑作地帯や人里周辺では，野菜畑のキャベツなどの葉菜類や大根の葉を食うモンシロチョウの幼虫（アオムシ）やヨトウガ類（ハスモンヨトウなど）の幼虫，

柑橘の葉を食べるアゲハの幼虫など，チョウ・ガ類の幼虫が重要な餌資源となる（守本 1960b，c，1961；Nakasuji et al. 1976；山崎ほか 1980；Gould & Jeanne 1984）．しかし，アシナガバチの獲物のメニューは環境条件によって異なり，その幅はかなり広い．アブラムシ，バッタ類の幼虫，ユスリカなどの他，スギナハバチの幼虫も狩ることが判っている（Kudô 1998）．また，フタモンアシナガバチの複数の創設メスが，巣創設前の時期に，イネ科雑草の茎の間に巣を作ったキザハシオニグモ（コガネグモ科）の2 mmに満たない小さな幼生を繰り返し狩るのも観察されたKudô（1999）．この獲物は卵や口内分泌物の生産に使われたものと考えられる．

Kudô（1998）は，霞ヶ浦（北浦）の湖岸にある約1,000 m^2の空き地で，フタモンアシナガバチの創設メスによる狩りを5個の創設期のコロニーで観察した．創設メスが狩る獲物は，スギナを食するハバチ（*Dolerus subfasciatus* and/or *D. gessneri*）の幼虫，アカムシユスリカ（*Orthocladius akamusi*）と数種のユスリカ類の成虫，チョウ目の幼虫，及び同定不能の小動物の4つに分類された．これら獲物のメニューの中で，コロニーの若齢幼虫期，老熟幼虫期，及び繭期のいずれの時期にも，最も依存していたのはハバチの幼虫であり，特に，老熟幼虫期には，巣に搬入された獲物の個体数に占める割合は72%に達した．ユスリカと合わせると，82～95%を占めた．狩りの成功率（狩りのために出巣した回数に対する成功した回数の割合）の全期間を通した平均値は57.6%であった．別の研究よると，フタモンアシナガの創設メスの狩りにおける成功率は10%台（Kasuya 1983b）から20%台（Suzuki 1978）であったが，ワーカーの成功率は50～76%と高かった（Suzuki 1978）．Suzukiは，両者の成功率の大きな違いについて，単独営巣期の創設メスは防衛上，長時間巣から離れるわけに行かず，獲物が見つからなくとも巣に戻らなければならないことをあげた．一方，潮来における創設期の高い成功率は，若干特殊な状況下で実現したものと考えられる．観察したのは荒廃した空き地で，スギナが大量に繁茂したため，スギナを食草とするハバチが大量に発生した．そのため，創設メスはハバチの幼虫が増え始めると，狩りの対象をユスリカやチョウ類の幼虫から切り替えた．

5-2. 生物防除への活用

次に，野菜畑におけるモンシロチョウ幼虫など，チョウ・ガ類幼虫の捕食についての研究を紹介する．守本（1960b）は，フタモンアシナガバチのコロニーに餌の塊が運び込まれる回数から，獲物の捕殺数を推定した．営巣開始間もなくの間，創設メスはアブラムシ類やカイガラムシ類の若虫を捕食するが，それは主に自分の栄養のためであり，捕殺数も少なく害虫駆除の役割は果たさない．本格的に蛋白資源が必要となるのは幼虫の出現後である．幼虫が出現してからは，創設メスは1日当たり5～7回，肉塊を持ち帰るので，ワーカー羽化までの搬入数をおよそ152回と推定した．ワーカー羽化後の搬入数は2,016回であり，創設期と合わせると2,168回になる．なお，アシナガバチは獲物を捕獲するとその場で肉団子を作り，多くは1回で持ち帰る．そのため，搬入回数はほぼ捕殺個体数に等しいと考えられるので，総捕殺数は約2,170個体となる．ただ，創設期の捕殺数は全体の7%に過ぎず，害虫駆除に効力を発揮するのはワーカー羽化後の6月下旬以降となる．守本は，7月から8月にかけては，生物的防除の観点から，無視できない力をもつと期待している．さらに守本（1960c）は，フタモンアシナガバチを害虫の天敵として役立てるため，営巣場所を圃場に接近させて設置し，ワーカー羽化前の巣を移殖した．実験の一つでは，キャベツを196株植えた広さ65 m^2の圃場に，ワーカー数1～9個体のコロニーを5巣置いた．ハチによって捕殺された圃場全体のモンシロチョウ幼虫は1日当たり182個体と推定された．モンシロチョウ幼虫の消失は，ほとんどがアシナガバチの捕殺によるものであることが判った．別の実験では，圃場のキャベツについた青虫の密度を不均一にし，密度そのものも下げたが，ハチによる捕殺は大きな効果をあげた．オープンな圃場での実験では，近隣にある他のコロニーからのハチによる捕食もあるので，さらに網室を作ってより精密に測定したところ，ほぼ同じ効果を得られたという（守本 1961）．

Suzuki（1980，1981）は，蛋白資源としての餌の取り込みについて，フタモンアシナガバチで研究した．創設期のうち幼虫出現からワーカー羽化までの獲物の捕獲量は，乾燥重量にして350～500 mgと推定されたが，これは100～150個体の獲物に相当す

る．この値は守本（1960b）の 152 個体と比べて少なめではあるが，それは前提の違いによるものかも知れない．守本は 1 個体の捕獲ごとに肉塊を 1 回搬入したとしたが，Suzuki は，搬入回数の 10%は，前回の捕獲の残りを持ち帰ったものとして計算した．次に，平均的コロニー（育児室数 260 程度）が，その全営巣期間中に取り込む獲物の乾燥重量は 9.35 g と推定された．創設期に 500 mg とすると，ワーカー羽化後の取り込み量はおよそ 8.85 g となる．搬入 1 回当たり重量を 3.3 mg とすると，2,680 回搬入されたことになる．これを 19%が前回の捕獲物の残余を搬入したものとして補正すると，獲物の数は 2,170 個体となる．なお，全搬入量の 51%はワーカーに，49%が繁殖個体の生産に宛てられたと推定した．ここでは，口内分泌物の生産については考慮されていない．また，繁殖個体の生物量（biomass）は，ワーカーの羽化数と正の相関をもつが，ワーカー当たりの繁殖個体重量は，ワーカー数と負の相関をもつという．つまり，大きなコロニーほど，繁殖個体の数は増えるが，生産効率は低下することを示唆する．

山崎ほか（1980）は，温州ミカンの葉を食べるアゲハ幼虫に対するセグロアシナガバチの捕食について観察した．アゲハの 2 齢以上の幼虫は 6 月初めから 11 月初旬まで見られたが，セグロアシナガバチによる捕食は 7 月中旬から 9 月下旬まで，とりわけ 7～8 月にかけて行われた．一方で，スズメによる 4～5 齢幼虫の捕食も盛んであり両者の競合が推測された．この圃場では，セグロの他に，フタモンアシナガバチもよく飛来しアゲハ幼虫を捕食していた．この他，キアシナガバチとヤマトアシナガバチの飛来もあった．また，セグロアシナガバチがミカン葉上に置いたアゲハの 5 齢幼虫を捕食すると，その後，繰り返し同一場所に戻ってくるのが観察された（山崎ほか 1978）．圃場への再飛来数は，一度幼虫を捕獲した個体の方が，未捕獲個体よりも有意に多かった．また再飛来する際に，この場所を周りの景観など，視覚的に記憶していることが推測された（Takagi et al. 1980）．Hirose & Takagi（1980）によると，セグロアシナガとフタモンアシナガは，傷つけられたアゲハの幼虫によく惹きつけられるのを観察し，傷から発する臭いによるもとの推測した．

上の 3 つの研究からみたように，野菜や果樹栽培の観点から見ると，アシナガバチは，葉菜類を食害するモンシロチョウ幼虫やミカンの葉を食するアゲハ幼虫などのコントロールに少なからず貢献すると評価できる．但し，創設期の捕獲量は全期間の 5～7%に過ぎないので，捕殺の効力を発揮するのはワーカーが出現してコロニーが成長する 7 月～9 月にかけてである．アシナガバチは，スズメバチとは異なり巣から数十 m 以内の比較的近場で狩りをするので，害虫の捕殺に役立てるには，ハチが畑の周囲に営巣する必要がある．比較的小規模な畑地が，人家や雑木林，草地などの間にモザイク状に存在するような環境では効果が期待できる．手間は掛かるが，巣を畑の周囲，あるいは面積が大きい場合は畑地内に巣を適切に配置すれば，捕殺効果も高まると思われる．ハチ類は農薬に弱いので，頻繁に散布すると場合によってはコロニー全体が死滅する可能性もある．アシナガバチを活用するには，農薬の使用方法も含めて全体のシステムを設計する必要があろう．

6. 天敵と防御行動

6-1. コロニーの発展とともに変化する天敵の種類

アシナガバチの巣には，たくさんの卵や幼虫，蛹が存在するが，巣は基質に固定されているので，天敵に襲われても逃げることができない．それはアシナガバチに限らず，巣を作って社会生活をする，スズメバチやミツバチにも共通する特性である．これらのコロニーは，捕食者にとっては極めて魅力的な餌資源と言える．社会性蜂類はその攻撃からコロニーを守るため，コロニーの発達の段階に応じた様々な防御策を進化させた．

アシナガバチのコロニーに打撃を与える天敵の種類は，単独営巣期とそれ以降で異なる．温帯では，巣は単独の創設メスによって作られることが多いが，最初のワーカーが羽化するまでは防御能力がかなり低い．すべての仕事を創設メスが行うので，特に，採餌や巣材採取のために外出する時，巣は無防備状態となる．そのため，アリなどの天敵によって，かなりのコロニーがこの時期に失われる（Miyano 1980）．ワーカーが羽化するとアリなど，歩行性捕食者に対する防御力は高まるが，コロニーの成長とともに幼虫や蛹の存在量が増えるので，スズメバチや鳥，哺乳類など大型の捕食者のターゲットになる．

6-2. 創設期

この時期のコロニーの主要な天敵はアリである．アリは餌の存在しそうな場所を絶えず巡回し，見つかれば仲間をリクルートして獲物を捕らえる．アリの攻撃を防ぐには2つの方法がある．まず，ハチが巣にいる時は，威嚇や攻撃によって接近するアリの侵入を阻止し，または巣から排除する．アリは最初から大群で押し寄せることはないので，創設メスが在巣すれば1個体でも対応できる場合が多い．

問題は創設メスが巣から離れる時で，2つめの対策が大きな役割を果たす．それは，Jeanne (1970) がヒメアシナガバチ属の一種，*Mischocyttarus drewseni* で明らかにした化学的防御（chemical defense）である．ハチは巣を離れる直前に，腹部末端節に開口する分泌腺（van der Vecht organ）からアリ忌避物質を分泌し，巣柄やその付け根に腹をこすって分泌物を塗りつける．この腹こすり行動によって忌避物質を塗布し“化学の鍵”を掛けるのである．この物質はハチが巣を不在にする60分程度その効果を維持する．実際に観察すると，ハチが腹こすりを行ってから巣を離れた場合，接近するアリは巣柄に近づいてもそれ以上は進まない．明らかに忌避効果があると推測される．Jeanne の発表後，Turillazzi & Ugolini (1979) はイタリアのアシナガバチ *Polistes nympha* などで，また，Kojima (1983a, b) は，オキナワチビアシナガバチ，ムモンホソアシナガバチでも，同様の腹こすり行動を観察した．

アリのような歩行性の天敵の侵入を防ぐには，侵入経路を1か所に絞るのが有効である．ヒメアシナガバチ属やアシナガバチ属を始め，独立創設タイプのグループは1本の細い巣柄で巣盤を吊り下げる．独立創設するスズメバチ類（スズメバチ亜科の種）も，最初の巣盤は1本の巣柄で吊り下げる（松浦・山根 1984）．社会性狩り蜂における巣柄の建築は，歩行性捕食者の侵入を防ぐために進化したと考えられている（Jeanne 1975；山根 2001）．原始的な社会生活を営むハラボソバチ亜科のハチは巣柄を作らないが，アリの侵入しにくい植物の細い根の先に巣を作る種も多い（山根 1993, 2001）．忌避物質による防衛は，単一の巣柄が作られるようになった後に，歩行性捕食者の侵入阻止効果をさらに高めるために進化したと考えられる．忌避物質の生産にはコストがかかるので，塗布する面積は少ないほどよいであろう．そのためには，巣柄を1本に限るだけでなく，できるだけ細くする必要がある．ハチは巣柄の表面に口内分泌物を多く塗布して，細くすることによる強度の低下を防いでいる．コアシナガバチは，最初は巣柄を植物素材で作るが，その後は口内分泌物のみで補強する．

後述するように，ヒメバチなどの寄生も見られるが，創設期にはそれほど頻度は高くないと思われる．Miyano (1980) は，キバガ科のトガリホソガ（*Anatrachyntis* 属）の一種がフタモンアシナガバチの6月の巣に産卵し，その幼虫がメコニウムや巣材を食害した上，直接証拠はないが，蛹や前蛹も食べたと述べている．創設期はまだ巣が小さくて，大型の捕食者にとってはあまり魅力のある対象ではないが，著者は，台湾でヒメスズメバチ（*Vespa ducalis*）の創設女王がキアシナガバチの単独営巣期の巣を襲ったケースを観察した（図7左）．

7-3. ワーカー羽化後

コロニーを崩壊させる要因としては，ヒメスズメバチを中心とするスズメバチ類や，鳥や哺乳類などの大型の捕食者が中心になる．アリに侵入されることもあるが比較的稀である．中でもヒメスズメバチは，アシナガバチなどの社会性カリバチのコロニーをほぼ専門に捕食する種である．アシナガバチのコロニーは，ワーカー期から繁殖期にかけて成長し，たくさんの幼虫や蛹を抱えるようになるので，彼らの格好のターゲットになる．ヒメスズメバチのワーカーは，獲物の巣がありそうな場所を探索飛翔し，見つけると直ちに巣に飛び移って幼虫や蛹を巣から引き出す．その場で噛み砕いて飲み込んでから飛び立ち，自分の巣に戻ると半ゲル状の餌を吐き戻して幼虫に与える．ハチは巣が空になるまで何度も飛来し，すべての幼虫と蛹を持ち出すので，アシナガバチのコロニーは崩壊する．ヒメスズメバチの攻撃を受けたアシナガバチは威嚇をするものの，間もなく巣から逃げてしまい，無抵抗のまま幼虫や蛹は餌食となる．台湾にはトビイロアシナガバチ（*P. gigas*）（図7右）という，アシナガバチ属でもっとも大きな種が生息するが，著者はこのハチの大きなコロニーがヒメスズメバチの攻撃に抵抗し，しばしば略奪を阻止するのを観察した．最大のサイズをもつオオスズメバチ（*Vespa mandarinia*）も稀にアシナガバ

図 7　左：キアシナガバチの創設巣を襲うヒメスズメバチ（台湾南投県関刀溪，1973 年 5 月），右：アシナガバチ属中，最も体の大きいトビイロアシナガバチ．スズメバチを撃退することがある（台湾屏東県墾丁公園，1972 年 11 月，いずれも山根爽一撮影）．

チのコロニーを襲うことがある．

鳥や哺乳類（キツネなど）が襲うこともあるが，ヒメスズメバチに比べると頻度は低いと思われる．社会性ハチ類のコロニーを主に捕食するハチクマという猛禽類がいるが，この鳥は大きなコロニーを作り餌資源として価値のあるスズメバチやミツバチの巣を襲うことで知られる（松浦・山根 1984）．しかし，坂本ほか（2012）は，愛知県西三河地域に位置する標高 350～550 m の丘陵地とその周辺でハチクマが巣に搬入した獲物を調べ，種まで同定できた 6 種のうち 3 種がアシナガバチ類（キアシナガバチとヒメホソアシナガバチ，ムモンホソアシナガバチ）であり，搬入数はアシナガバチ類が最も多かったという．阿部（2005）も山梨県でアシナガバチ類の搬入を記録している．著者は北海道の置戸で，観察中のトガリフタモンアシナガバチの巣がキツネと思われる動物に大量に食われた経験がある．

コロニーを崩壊に追いやることはないが，幼虫に寄生あるいは捕食したり，巣材や排泄物を食べたりする様々な昆虫がある．アシナガバチ亜科の天敵昆虫については，牧野（1983）が詳しくまとめている．ハチ目では，カギバラバチ科（Trigonalidae），ヒメバチ科（Ichneumonidae），ヒメコバチ科（Eulophidae），アシブトコバチ科（Chalcididae），オナガコバチ科（Torymidae），アリバチ科（Mutilidae）の 6 科が，ハエ目では，ヤドリバエ科（Tachinidae），ニクバエ科（Sarcophagidae），ノミバエ科（Phoridae）の 3 科，アミメカゲロウ目はカマキリモドキ科（Mantispidae）の 1 科が知られている．

牧野によると，カギバラバチとカマキリモドキは，若齢の幼虫がワーカーの体に付着して巣に運ばれ，巣内の幼虫を捕食して成長する．ヒメバチ類やハエ類は，成虫が巣に侵入して幼虫や室壁に産卵するものが多い．アシナガバチヤドリヒメバチ（*Latibulus nigrinotum*）がセグロアシナガバチやヤマトアシナガバチ（金井ほか，2001），*Latibulus hokkaidensis*（従来 *L. argiolus* と同定されていたが，Wook & Ho 2006 が新種として記載した）がトガリフタモンアシナガバチとコアシナガバチ（牧野 1983），キマダラアシナガバチヤドリトガリヒメバチ（*Arthula flavofasciata*）がキボシアシナガバチ（渡辺ほか，2016）の，それぞれ幼虫あるいは蛹に寄生することが知られている．*L. hokkaidensis* のメスは，巣の近くの植物の上で静止し（図 8），侵入の機会をうかが

図 8　トガリフタモンアシナガバチの繁殖期の巣の近くの植物に静止して、侵入の機会をうかがうヒメバチの一種（*Latibulus hokkaidensis*，白丸の囲み）（1980 年，札幌市簾舞，牧野俊一撮影）．

う．ハチは静止していた植物から歩いて巣に移動し，幼虫のいる育児室の壁あるいは幼虫の頭部，時には繭の上に産卵する．幼虫を食べて成長したヒメバチの幼虫は，室内で繭を作る．6月初旬から7月初旬かけてに作られる繭は軟らかいソフト・タイプで，7月下旬以降は硬い殻をもつハード・タイプである（図9，Makino 1983）．

アシナガバチの幼虫が蛹化直前に，排出するメコニウムは栄養に富む有機物であり，メイガなど，ガ類幼虫のよい餌資源となる．これらのガが侵入するのは，秋以降でワーカーによる防衛が手薄になってから，あるいはコロニーが解散してからが多く，初夏から夏にかけての最盛期にはあまり見られない．侵入されると巣は食い荒らされてぼろぼろになる．ガ類では，メイガ科（Pyralidae），ヒロズコガ科（Tineidae），カザリバガ科（Cosmopterygidae），キバガ科（Gelechiidae）が知られるが，キバガ類やメイガ類が普通である．なお，ウスムラサキシマメイガ（*Hypsopygia postflava*）はセグロアシナガバチの巣に寄生するが，実験的に巣材やメコニウムを与えても発育せず，幼虫や蛹を食害する捕食者と言える（加藤ほか 2007）．

以上紹介した天敵は，アシナガバチの生活に様々な程度の影響を与える．アリのような歩行性の侵入者に対しては化学的防御という，かなり積極的な対策をとるが，ヒメスズメバチの攻撃に対しては，見つかってしまえばほぼ無力であり，見つかりにくい隠蔽的な場所に営巣するという消極的な対策に頼る以外ない．侵入を試みるヒメバチに対してとる警戒行動は一定の阻止効果をもつ．しかし，天敵に対してそれぞれ対策はとるものの，完全に防ぐことはできないのが現実である．アゲハチョウの幼虫は，若齢の時は鳥の糞に擬態し，成長すると緑色に変わってミカンの葉にとけこむのに加え，頭部と胸部の間の背側に悪臭を発する黄色の臭角を備える．対策はかなり完璧に見えても，鳥やスズメバチによる捕食は完全には防げない．天敵の方も学習によって獲物発見の能力を磨いているからである．ならば擬態や隠蔽，あるいは臭いや毒が無駄かと言えばそうではない．食う者と食われる者の間では，相手を欺きそれを打ち破る永遠の闘いが続いているのである．それはある側面における進化の原動力となっている．

むすび

日本産アシナガバチ類の分類を始め，営巣習性，コロニー・サイクル，寒冷適応，捕食者としての地位，天敵と防衛について，日本の研究者による研究を中心にまとめた．

アシナガバチは人里や畑地，その周辺部に普通に見られ，農業や園芸関係者にとっても馴染み深い生き物である．社会生活をするため，昆虫学や生態学，あるいは昆虫社会学の視点からの研究が国内外で数多く積み上げられてきた．社会生活が独居生活からいかに進化したのかという，ダーウィン以来の課題を解く上でも大きな役割を果たしている．

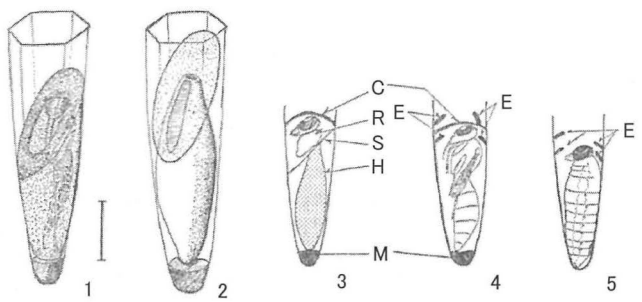

図9　アシナガバチヤドリヒメバチの近縁種（*Latibulus hokkaidensis*）に寄生されたトガリフタモンアシナガバチの育児室．
（1）ソフトタイプの繭が作られた育児室の断面．ソフトタイプは6月下旬～7月初旬に作られ，8月初旬には成虫が羽化する（スケールは5 mm）．（2）ハードタイプの繭を含む部屋の断面．7月下旬以降に作られ，中の蛹は越冬する．（3）寄主の繭のキャップが残る部屋の断面．C：繭のキャップ，R：寄主の残骸，S：シルクのシート（ヒメバチ），H：ハードタイプの繭，M：寄主の排出したメコニウム．（4）寄主の蛹とヒメバチの卵（E），（5）寄主の幼虫とヒメバチの卵（Makino 1983より引用）．

一方で，ハチの中には人間と深いつながりをもつものが多い．その代表格はミツバチである．蜂蜜という嗜好品を提供するとともに，果実をつけるトマトなどの野菜や果物の授粉に大きな役割を果たしている．ミツバチなくして世界の農業と園芸は成り立たないであろう．また，寄生性のハチ類には害虫の生物的防除に活用されているものも多い．アシナガバチは捕食者としての能力を害虫防除に利用できる可能性を秘めている．しかし，それを活用するためには，まず，彼らがどのような生活をしているかをよく知る必要がある．そのための基礎知識を提供できれば幸いである．

謝辞

本文をまとめるにあたり，宮野伸也博士（千葉中央博物館），牧野俊一博士（森林研究・整備機構 森林総合研究所），工藤起来博士（新潟大学），穂積訓博士（茨城キリスト教大学），佐山勝彦博士（森林研究・整備機構 森林総合研究所九州支所）から，様々な資料を提供していただくとともに，有益なコメントをいただいた．ここに厚く謝意を表する．また，当誌編集長からは，本小文執筆の機会をいただいた．厚くお礼申し上げる．

文献

阿部　學．2005．ハチクマの繁殖生態と雛への給餌動物．日本鳥学会 2005 年度大会，講演要旨集，p.34.

Akre, R.D. 1982. Social wasps. In Hermann, H.R. (ed.) "Social insects, vol.4", pp.1-105, Academic Press, New York.

Bequaert, J. 1918. A revision of the Vespidae of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo expedition, with a list of Ethiopian diplopterous wasps. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 39: 1-384.

Carpenter, J.M. 1991. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In Ross, K.G. & Matthews, R.W. (eds.) "The social biology of wasps", pp.7-32, Comstock Publishing Assoicates, Ithaca and London.

Carpenter, J.M. 1999. Taxonomic notes on paper wasps (Hymenoptera: Vespidae ; Polistinae). Amer. Mus. Novit., (3259): 1-44.

Deleurance, E.P. 1957. Contributon à l' étude biologique de *Polistes* (Hyménoptères, Vespidés). I. L'activité de construction. Ann. Sci. nat. Zool. Biol., Anim., 19: 91-222.

Espelie K.E. & Himmelsbach, D.S. 1990. Characterization of pedicel, paper, and larval silk from nest of *Polistes annuralis* (L.). J. Chem. Ecol., 16: 3467-3477.

Fucini, S., Di Bona, V., Mola, F., Piccaluga, C. & Lorenzi, M.C. 2009. Social wasps without workers: geographic variation of caste expression in the paper wasp *Polistes biglumis*. Ins. Soc., 56: 347-358.

Gould, W.P. & Jeanne, R.L. 1984. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agents for lepidopteran cabbage pests. Environ. Entomol., 13: 150-156.

Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I & II. J. Theor. Biol., 7: 1-16, 17-52.

Hirose, Y. & Takagi, M. 1980. Attraction of two species of *Polistes* wasps to prey wounded by them. Appl. Entomol. Zool., 15: 108-110.

穂積　訓．2008．温度環境を改善する巣の建築方法とアシナガバチ類の気候適応．昆虫と自然，43（10）：20-24.

Hozumi, S. & Yamane Sô. 2001. Incubation ability of the functional envelope in paper wasp nests (Hymenoptera, Vespidae, *Polistes*): I. Field measurements of nest temperature using paper models. J. Ethol., 19: 39-46.

Hozumi, S., Kudô, K., Katakura, H. & Yamane Sô. 2015. Ambient temperature influences geographic changes in nest and colony size of *Polsites chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera: Vespidae). Sociobilogy, 62: 88-91.

Hozumi, S., Yamane, Sô. & Mateus, S. 2009. Thermal characteristics of the mud nests of the social wasp *Polybia spinifex* (Hymenoptera ; Vespidae). Sociobiology, 53: 89-100.

今西錦司．1951．人間以前の社会．190 pp.，岩波新書.

岩橋　統．1989．第Ⅰ部　オキナワキアシナガバチの社会．岩橋・山根『動物　その適応戦略と社会：チビアシナガバチの社会』，pp.1-207．東海大学出版会.

Jeanne, R.L. 1970. Chemical defense of brood by a social wasp. Science, 168: 1465-1466.

Jeanne, R.L. 1972. Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. Bull. Mus. comp. Zool., Harvard Univ., 144: 63-150.

Jeanne, R.L. 1975. The adaptiveness of social wasp nest architecture. Quart. Rev. Biol., 50: 267-287.

金井節博・山根爽一・櫛下町鉦敏．2001．アシナガバチヤドリヒメバチ（新称），*Latibulus nigrinotum*（Hymenoptera, Ichneumonidae）の寄主の新記録．茨城県自然博物館研究報告，（4）：97-100.

Kasuya, E. 1980. Simultaneous maintenance of two nests by a single foundress of the Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera: Vespidae). Appl. Entomol. Zool., 15: 188-189.

Kasuya, E. 1981. Polygyny in the Japanese paper wasp, *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae). Kontyû, Tokyo, 49: 306-313.

Kasuya, E. 1983a. Social behavior of early emerging males of a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera: Vespidae). Res. Popul. Ecol., 25: 143-149.

Kasuya, E. 1983b. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. (Hymenoptera: Vespidae) II. Ethogram and internidal relationship in *P. chinensis antennalis* in the founding stage. Zeitschr. Tierpsychol., 63: 303-317.

加藤展朗・山田佳廣・松浦　誠・塚田森生．2007．セグロアシナガバチの巣に寄生するウスムラサキシマメイガの生活環．応用動物昆虫学会誌，51：115-120.

Kojima, J. 1983a. Defense of the pre-emergence colony against ants by means of a chemical barrier in *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera, Vespidae). Jpn. J. Ecol., 33: 213-223.

Kojima, J. 1983b. Occurrence of the rubbing behavior in a

paper wasp, *Parapolybia indica* (Hymenoptera, Vespidae). Kontyû, Tokyo, 51: 502-508.

Kojima, J., Saito, F. & Nguyen, Lien T. P. 2011. On the species-group taxa of Taiwanese social wasps (Hymenoptera: Vespidae) described and/or treated by J. Sonan. Zootaxa, 2920: 42-64.

Kojima, J. & Suzuki, T. 1986. Timing of mating in five Japanese polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae): Anatomy of fall females. J. Kansas Entomol. Sci., 59: 401-404.

Kudô, K. 1998. High efficiency of prey foraging achieved by frequent foraging for sawfly larvae by the foundresses of *Polistes chinensis* (Hymenoptera: Vespidae). Entomol. Sci., 1: 341-345.

Kudô, K. 1999. Immature spiders of *Araneus abscissus*, as a prey for the pre-founding foundresses of the paper wasp, *Polistes chinensis* (Hymenoptera: Vespidae). Entomol. Sci., 2: 195-196.

工藤起来. 1999. 巣づくりと子育てとーアシナガバチの労働力配分. インセクタリウム, 36 (5) : 128-133.

Kudô, K., Yamamoto, H. & Yamane, Sô. 2000. Amino acid composition of the protein in pre-emergence nests of a paper wasp, *Polistes chinensis* (Hymenoptera Vespidae). Ins. Soc., 47: 1-5.

Kudô, K., Yamane, Sô. & Yamamoto, H. 1998. Physiological ecology of nest construction and protein flow in pre-emergence colonies of *Polistes chinensis* (Hymenoptera Vespidae): effects of rainfall and microclimates. Ethol., Ecol. & Evolut. (Firenze), 10: 171-183.

牧野俊一. 1983. 寄主としてのアシナガバチ. 個体群生態学会会報, 37 : 53-66.

Makino, S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera, Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera, Vespidae). Kontyû, Tokyo, 51: 426-434.

Maschwitz, U., Dorow, W.H.O. & Botz, T. 1990. Chemical composition of the nest walls, and nesting behavior, of *Ropalidia* (*Icarielia*) *opifex* van der Vecht, 1962 (Hymenoptera: Vespidae), a Southeast Asian social wasp with translucent nest. J. Nat. Hist., 24: 1311-1319.

松浦 誠, 1977. アシナガバチの生活. 自然, 32 (1) : 26-36.

松浦 誠, 1995. 図説 社会性カリバチの生態と進化. 353 pp., 北海道大学図書刊行会.

松浦 誠・山根正気. 1984. スズメバチ類の比較行動学. 428 pp., 北海道大学図書刊行会.

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

Miyano, S. 1983. Number of offspring and seasonal changes of their body weight in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera: Vespidae), with reference to male production by workers. Res. Popul. Ecol., 25: 198-209.

守本陸也. 1953. フタモンアシナガバチの造巣場所について (日本産社会性蜂類の研究. I). 九州大学農学部学芸雑誌, 18 : 235-245.

守本陸也. 1954a,b,c. フタモンアシナガバチの巣の発展 (日本産社会性蜂類の研究. III～V). 九州大学農学部学芸雑誌, 14 : 337-353, 511-522, 523-533.

守本陸也. 1960a. フタモンアシナガバチに於ける社会的協同について (日本産社会性蜂類の研究. IX). Kontyû, 28 : 198-206.

守本陸也. 1960b,c,1961. アシナガバチ類についての応用昆虫学的研究 I ～III (日本産社会性蜂類の研究. X～XII). 九州大学農学部学芸雑誌, 18 : 109-116, 117-132, 243-252.

Munakata, M. & Yamane, Sô. 1970. Social vespid wasps from the southern part of the Oshima Peninsula and the Okushiri Island, northern Japan. Kontyû, Tokyo, 38: 281-291.

Nakasuji, F., Yamanaka, H. & Kiritani, K. 1976. Predation of larvae of the tobacco cutworm *Spodoptera litura* (Lepidoptera, Noctuidae) by *Polistes* wasps. Kontyû, Tokyo, 44:205-213.

南部敏明. 1978. トガリフタモンアシナガバチを秋田県で採集. 昆虫と自然, 13 (8) : 33.

Pardi, L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. Physiol. Zool., 21:1-13.

Reeve, H.K. 1991. 4. *Polistes*. In Ross, K.G. & Matthews, R.W. (eds.) "The social biology of wasps", pp.99-148, Comstock Publishing Assoicates, Ithaca and London.

Richards, O.W. 1973. The subgenera of *Polistes* Latreille (Hymenoptera, Vespidae). Rev. Bras. Entomol., 17: 85-104.

Richards, O.W. 1978. The social wasps of the Americas excluding the Vespinae. 580 pp. + 4 pls., British Museum (Natural History), London.

Saito-Morooka, F., Nguyen, Lien T.P. & Kojima, J. 2015. Review of the paper wasps of the *Parapolybia indica* species-group (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) in eastern parts of Asia. Zootaxa, 3947: 215-235

坂上昭一. 1975. ハチ類におけるカスト制の進化—子孫を伝えない性質を, いかにして子孫に伝えたか. 科学, 45 : 138-144.

坂本泰隆・井上 学・藤田一作・吉田賢吾・柳澤紀夫. 2012. 愛知県西三河地域におけるハチクマの巣への搬入動物. 環境動物昆虫学会誌, 23 : 157-161.

佐山勝彦・伊東拓也, 2013. 北海道におけるキボシアシナガバチの営巣記録. つねきばち, (23) : 39-40.

Sayama, K. & Takahashi, J. 2005. Mating structure and genetic relatedness among gynes in the primitively eusocial wasp *Polistes snelleni* (Hymenoptera: Vespidae). Entomol. Sci., 8: 27-31.

Singer, T.L., Espelie, K.E. & Himmelsbach, D.S. 1992. Ultrastructural and chemical examination of paper and pedicel from laboratory and field nests of the social wasp *Polistes metricus* Say. J. Chem. Ecol., 18: 77-86.

巣瀬 司. 1995. コアシナガバチの観察. インセクタリウム, 32 : 4-9.

Suzuki, T. 1978. Area, efficiency and time of foraging in *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera: Vespidae). Jap. J. Ecol., 28: 179-189.

Suzuki, T. 1980. Flesh intake and production of offspring in colonies of *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera, Vespidae) I. Flesh intake and worker production by solitary foundresses. Kontyû, Tokyo, 48: 149-159.

Suzuki, T. 1981. Flesh intake and production of offspring in colonies of *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera, Vespidae) II. Flesh intake and production of reproductives.

Kontyû, Tokyo, 49: 283-301.

Suzuki, T. 1985. Mating and laying of female-producing eggs by orphaned workers of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera: Vespidae). Ann. Entomol. Soc. America, 78: 736-739.

Suzuki, T. 1993. Timing of insemination in terms of age of new reproductive females of a temperate-zone polistine wasp, *Polistes senlleni* (Hymenoptera: Vespidae). Ins. Soc., 40: 341-343.

Takagi, M., Hirose, Y. & Yamasaki, M. 1980. Prey-location learning in *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae): Field experiments on orientation. Kontyû, Tokyo, 48: 53-58.

高見澤今朝雄. 2005. 日本の真社会性ハチ　全種・全亜種生態図鑑. 262 pp., 信濃毎日新聞社.

寺山　守. 2016. アシナガバチ亜科. 寺山・須田編著『日本産有剣ハチ類図鑑』, pp.320-324, 東海大学出版部.

Turillazzi, S. & Ugolini, A. 1979. Rubbing behaviour in some European *Polistes* (Hymenoptera Vespidae). Monit. Zool. Ital. (N.S.), 13: 129-142.

Tsuchida, K., Saigo, T., Nagata, N., Tsujita, S., Takeuchi, K. & Miyano, S. 2003. Queen-worker conflicts over male production and sex allocation in a primitively eusocial wasp. Evolution, 57: 2365-2373.

Vecht, J. van der. 1962. The Indo-Australian species of the genus *Ropalidia* (*Icaria*) (Hymenoptera, Vespidae) (2nd part). Zool. Verhand. (Leiden), 57: 1-72.

Vecht, J. van der. 1966. The east Asiatic and Indo-Australian species of *Polybioides* Buysson and *Parapolybia* Saussure (Hymenoptera, Vespidae). Zool. Verhand. (Leiden), 82: 1-42.

渡辺恭平・駒形 森・鈴木　裕. 2016. 鈴木裕寄生蜂コレクション標本目録. Bull. Kanagawa Prefect. Mus. (Nat. Sci.), (45) : 101-109.

Wheeler, W.M. 1923. Social life among the insects. Harcourt, Brace & World, Inc.（邦訳：渋谷寿夫訳，松本忠夫・山根正気・増子恵一. 解説・注, 1986. 紀伊國屋書店）.

Wook, L.J. & Oh, S.H. 2006. Taxonomic study on the genus *Latibulus* Gistel (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae) in Japan with the description of a new species. J. Asia-Pacific Entomol., 9: 235-241.

Yamane, Sk. & Yamane, Sô. 1987. A new species and new synonymy in the subgenus *Polistes* of eastern Asia (Hymenoptera, Vespidae). Kontyû, Tokyo, 55: 215-219.

Yamane, Sô. 1969. Preliminary observations on the life history of two polistine wasp. *Polistes senlleni* and *P. biglumis* in Sapporo, northern Japan. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI. Zool., 17: 78-105.

Yamane, Sô. 1972. Life cycle and nest architecture of *Polistes* wasps in the Okushiri Island, northern Japan (Hymenotera, Vespidae). J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI. Zool., 18: 440-459.

山根爽一. 1976. 台湾にホソアシナガバチを追って. インセクタリウム, 13: 206-212.

Yamane, Sô. 1984. Nest architecture of two Oriental paper wasps, *Parapolybia varia* and *P. nodosa*, with notes on its adaptive significance (Vespidae, Polistinae). Zool. Jb. Syst. (DDR), 111: 119-141.

山根爽一. 1993. ハラボソバチの巣構造と社会進化. 井上・山根編『昆虫社会の進化』, pp.267-327. 博品社.

山根爽一. 2001. アシナガバチ 1 億年のドラマ：カリバチの社会はいかに進化したのか. 268 pp. + 13 pp., 北海道大学図書刊行会.

Yamane, Sô. & Itô, Y. 1995. Nest architecture of the Australian paper wasp *Ropalidia romandi*, with a note on its developmental process (Hymenoptera, Vespidae). Psyche, 101: 145-158.

Yamane, Sô. & Kawamichi, T. 1975. Bionomic comparison of *Polistes biglumis* (Hymenoptera, Vespidae) at two different localities in Hokkaido, northern Japan, with reference to its probable adaptation to cold climate. Kontyû, Tokyo, 43: 214-232.

Yamane, Sô., Matsuura, M. & Abbas, N.D. 1989. Nest architecture of three species of genus *Polistes* with biological notes on *P. tenebricosus hoplites* in Sumatera Barat (Hymenoptera, Vespidae). Bull. Fac. Educ., Ibaraki Univ. (Nat. Sci.), (38): 69-83.

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. 応用動物昆虫学会誌, 22 : 51-55.

山崎正敏・山口勝幸・伊賀幹夫. 1980. アゲハ幼虫に対するアシナガバチ類の捕食と主要種セグロアシナガバチの巣の発展の関係. 応用動物昆虫学会誌, 24 : 28-30.

Yoshikawa, K. 1957. A brief note on the temporary polygyny in *Polistes fadwigae* Dalla Torre, the first discovery in Japan. Ecological studies of polistine wasps III. Mushi, 30:37-39.

吉川公雄. 1959. アシナガバチの超個体制. 今西錦司編『動物の社会と個体』, pp.78-89, 岩波書店.

Yoshikawa, K. 1962. Introductory studies on the life economy of polistine wasps. VI. Geographical distribution and its ecological significances. J. Biol., Osaka City Univ., 13: 19-44.

Yoshikawa, K. 1963a. Introductory studies on the life economy of polistine wasps. II. Superindividual stage, 3. Dominance order and territory. J. Biol., Osaka City Univ., 14: 55-61.

Yoshikawa, K. 1963b. Introductory studies on the life economy of polistine wasps. III. Social stage. J. Biol., Osaka City Univ., 14: 63-66.

Yoshikawa, K. 1963c. Introductory studies on the life economy of polistine wasps. IV. Social organization. J. Biol., Osaka City Univ., 14: 67-85.