

ハリナシバチの繁殖戦略と血縁認識に関する
行動生態学的研究

1998

須賀 丈

目次

第1章 序論	1
1-1 社会進化と血縁選択	1
1-2 血縁認識とその問題点	8
1-3 ハリナシバチの生態特性	14
1-3-1 系統関係、化石、分布	14
1-3-2 巣の素材と構造	16
1-3-3 分封と移封	16
1-3-4 個体の発育期間と齢間分業	17
1-3-5 給餌産卵過程	18
1-3-6 ワーカー産卵	21
1-3-7 この論文の構成	22
第2章 ハリナシバチの繁殖戦略	24
2-1 はじめに	24
2-2 材料と方法	25
2-3 結果	27
2-3-1 ワーカー産卵	27
2-3-2 天敵の影響	34
2-4 考察	36
第3章 ハリナシバチにおける巣仲間および血縁者の識別行動	44
3-1 はじめに	44
3-2 <i>Trigona minangkabau</i> における識別行動	50
3-2-1 材料と方法	50
3-2-2 結果	52
3-2-3 考察	59
3-3 <i>Trigona angustula</i> における識別行動	60
3-3-1 材料と方法	60
3-3-2 結果	62
3-3-3 考察	63
3-4 <i>Melipona panamica</i> における識別行動	63
3-4-1 材料と方法	64
3-4-2 結果	66
3-4-3 考察	70

3-5	<i>Scaptotrigona barrocoloradensis</i> における識別行動	74
3-5-1	材料と方法	74
3-5-2	結果	80
3-5-3	考察	88
3-6	種間比較	89
第4章	ハリナンバチの体表化学成分と血縁認識	93
4-1	はじめに	93
4-2	材料と方法および体表化学成分の同定	93
4-3	結果	99
4-3-1	体表化学成分の種間比較	99
4-3-2	体表化学成分のコロニー間差	103
4-3-3	「条件づけ」の効果	107
4-4	考察	112
第5章	社会性昆虫における血縁認識の集団遺伝学的モデル	116
5-1	はじめに	116
5-2	血縁認識の遺伝的基盤	116
5-3	標識遺伝子の頻度と識別の効率	121
5-3-1	体表化学成分の1遺伝子座支配仮説	121
5-3-2	二倍体に関するモデル	122
5-3-3	単倍数体に関するモデル	129
5-3-3-1	超姉妹の場合	129
5-3-3-2	半姉妹の場合	133
5-4	考察	136
第6章	総合考察	143
要約		148
謝辞		154
引用文献		156

第1章 序論

1-1 社会進化と血縁選択

生物の個体群において、一般にその個体間関係を社会行動へと組織だてるうえで中心的な役割を演じていると考えられるのが、性と血縁関係である。これらはいずれも、繁殖に直接かかわっている。この性と血縁関係の重要性は、しかしたとえば今から30年前には、多くの生態学者にとって、あたりまえなものでも理論的に十分な根拠のあるものでもなかった。基本的なアイデアは Darwin (1859) や Fisher (1930)、Haldane (1953) らによってすでに述べられていたとはいえ (Krebs & Davies, 1987)、このような考え方が広く定着するのは、おもに1960年代以降、進化生態学、行動生態学、社会生物学などよばれる分野（以下単に進化生態学とよぶ）が急速に発展するのにもなっていることである (Hamilton, 1964; Wilson, 1975; Dawkins, 1976, 1982; Pianka, 1978; Alexander, 1979; Trivers, 1985; Krebs & Davies, 1987, 1991)。現在では、地球上の生物の多様性をうみだしたプロセスをときあかすうえでさけてとおることのできない基本的な考え方の枠組みをこれらの考え方が提供している、と多くの生物学者たちがみとめるにいたっている。血縁選択説をとるこの分野に大きな前進をもたらした Hamilton (1964) の論文の引用された累積回数が年を経るにしたがって文字どおり指数的に増加しつづけてきたことが、このことをよく物語っている (Dawkins, 1989)。

これらの考え方が定説として広く通用するようになってしまったため、このような問題設定の出発点にあった疑問のもつ意味が、逆に今では、ともすればわすれられがちになっている。生物にとって、「種」とは、「個体群」とは、「社会」とは、何だろうか。それらの概念のあいだの相互関係を、一体どのように理解すべきなのだろうか。このような問題設定がもつ本来の意味をあらためて思いおこすために、われわれは、われわれ自身の「種」やその移ろいやすい「文化」に慣れ親しんだ考え方から離れて、生物にとって「社会」というものがはっきりした形をとって出現する以前の、たとえば30億年まえの原始の海の「有機物のスープ」のなかにたゞよう単細胞生物のような段階にま

で、概念をさかのぼらせるべきなのかもしれない。そのような世界では、個体と個体が互いにまだ均質な単位として存在し、それらは海中という比較的均一な空間の中をただよいながら、互いに近づいたり離れたりしていたことだろう。そのような生物の世界において、「種」とは、「個体群」とは、何だろうか。また、われわれが現在「社会」と呼んでいる生物個体間のさまざまな相互作用の総体は、そこからどのようにして生まれてきたのだろうか。さらに、われわれが実際に目にすることのできるそのような相互作用のひとつひとつは、どのような機構によって、今現実にあみだされつづけているのであろうか。

進化生態学が展開する以前にも、近代的な数理生態学や個体群生態学は、このような本質的な問いかけともむすびつきうるような仕方で、動物社会の研究をたいへんゆたかに発展させていた。たとえば梅棹(1949)は、動物における社会という概念を抽象化して理論的にあつかうことを意識的に表明し、動物の集合性ということばがふくむ内容を自明の前提とはせず、「集団と個体との関係というかたちではなくて、個体と個体との関係をまずつかみ、それから集団においてあらわれる現象をときほぐしてゆく」という立場をあきらかにした。そしてその立場から、時間をきりすてた空間における均質な個体間の干渉を量的に表現する方法を展開した。梅棹が検証のためにもちいた実験材料は、単細胞生物ではなくオタマジャクシや魚類であったが、そのモデルには性や血縁関係はくみこまれていなかった(梅棹, 1960)。Iwao(1968)や森下(1976)もまた、個体間の誘引性と反発性にもとづいて均質な個体群の空間分布を量的に判定する方法を大きく発展させた。

新しい進化生態学にもとづく生物社会の概念は、このようなアプローチと対立するものではない。むしろこのようなアプローチによってそのうえに仮説を展開すべき概念の前提条件をきびしい検証のもとにおいてきたのであり、また、それによっていっそう確かな土台をあたえられてきた、と考えることができる。たとえば梅棹は、動物が「なぜ」群れるのか、と問いかけることを意図的にさけたが、そのことによって、動物の社会的干渉を、われわれの主観的なイメージの投影としてではなく数学的なモデルとして再現することができたのである。しかし、われわれはいまや、この「なぜ」にたちもどらなければならない。このいわば目的論的な問いかけを、目的論としてではなく、歴史

的なプロセスを生みだすメカニズムの問題としてあつかううえで、進化生態学は、現在生物学における最も生産的なアプローチのひとつを提供しつづけているのである。

このアプローチを大きく前進させた前述の Hamilton(1964)は、自分自身の繁殖を犠牲にして他個体の繁殖をたすけるような一見「利他的」な行動が、血縁者に対してむけられるときに進化しうることを、また、このことが、自分の遺伝子をのこすという観点からは伝統的な意味での「自己犠牲」とはいえないかたちでおこるということ、理論的にあきらかにした。たとえば、二倍体の生物において、両親が共通な兄弟姉妹(full siblings)は、自分もっているのと同じ遺伝子を1/2の確率で共有している(この値を血縁度という)。したがって、もし自分自身の繁殖を犠牲にするような行動をとったとしても、そのことで、兄弟姉妹の繁殖を自分が犠牲にした分の2倍以上の割合で増大させることができるのであれば、そのような行動をおこさせる遺伝子は集団中に広がるだろう。血縁度は自分と相手とのあいだの血縁関係によって決まる値である。二倍体の生物においては、この値が、親子関係や兄弟姉妹で1/2、おば・おじ・姪・甥などで1/4、通常のいところでは1/8になる。「利他行動」をむける相手の血縁度が小さいときほど、その「利他行動」によって相手の利益を増大させなければならない割合は大きくなる。これは、一般的に言って、血縁度の小さい相手に対する「利他行動」は進化しにくいことを意味する。

以上のことを、より一般的に、次のような式のかたちで表現することができる。すなわち、相手の血縁度を r 、その相手に対する「利他行動」によって相手を得る適応度の増加分を b 、それによって自分自身が失う適応度を c とすると、その「利他行動」が進化しうる条件は、

$$b r - c > 0$$

がみたされることである。この式は、しばしば Hamilton の公式とよばれる。

「利他行動」の進化に関するこのような Hamilton の仮説は、血縁選択説とよばれ、生態学や動物行動学のその後の発展に大きな影響をおよぼした。それ以前には、種のためあるいは集団のための利益といった観点がしばしば強調され、遺伝子をいかに子孫につたえるかという生物の進化を考えるうえで決定的に重要な観点がみおとされることが少なくなかった。しかし、Hamilton の血縁選択説によって、このような進化生態学的な観

点の重要性が広く認識されるようになり、生態学や動物行動学における研究上の解釈の枠組みに、大きな変化が生じたのである (Dawkins, 1976, 1982; Alexander, 1979; Trivers, 1985; Krebs & Davies, 1987, 1991)。

ハチ、アリ、シロアリなどの社会性昆虫は、このようなアプローチをおしすすめるにあたって、たいへん興味ぶかい問題を数多く提供してきた。なかでもとりわけ目をひくのは、彼らが数多くの個体からなる「集団」をつくって生活することである。この「集団」があたかも統合されたひとつの有機体であるかのようにふるまう度合いは、生物界全体の中でもきわだっている。しかも、それらの社会の中には、注意ぶかくみると、形態においても行動においてもさまざまなバリエーションが存在することが知られている (坂上, 1970, 1975, 1992; 岩田, 1971; Wilson, 1971, 1975; Michener, 1974; Holldobler & Wilson, 1990; 松浦, 1995)。このような彼らの生活を生みだすにいたった進化的なメカニズムは、どのようなものだろうか。こうした問題を考えるとき、進化生態学的な観点、とりわけ生物の社会において性と血縁関係が重要であるという前述の観点は、果たしてどのような意味をもっているだろうか。このような問いかけは、本研究の課題と深いつながりをもっている。そこでこの観点にかかわる基本的な問題を整理しておこう。

まず第一に、社会性昆虫の「集団」は、基本的によく似た構造をもつ血縁集団である。その集団はコロニー (colony) とよばれ、多くの場合一か所に巣をつくって定住し、共同で採餌や育仔をおこなう。コロニーはしばしば少数の繁殖個体とその血縁者である多数のワーカーからなり、この二つのグループの分化の度合いは、連続的なものから形態的にはっきり異なるものまで、さまざまな段階のものがある。形態的に完全に分化したものでは、ワーカーは不妊であり、みずから子供を産むことがない。

また、社会性昆虫の中で大きな部分を占めるハチ目 (ハチとアリ) は単倍数性 (haplo-diploidy) の性決定様式をもち、未受精卵がオス、受精卵がメスになる。このことから、ひとつのコロニーを構成する個体のあいだの血縁度に性による非対称性が生じる。たとえば、メスからみて一般に兄弟よりも姉妹の血縁度の方が高くなる (第2章で詳述する)。また、このことと関連して、次世代を生み育てるためにおこなう投資を子供の性に応じてどのように配分するかといういわゆる性比の問題にも、通常の二倍体の生物とはちがった非対称性をはらんだ力学がそれらの個体のあいだに生じると考えられる。このこと

は膜翅目の社会性昆虫の行動や生態に実際に大きな影響をあたえている (Hamilton, 1964; Trivers & Hare, 1976; Alexander & Sherman, 1977; 辻, 1993)。

ところで、Hamilton の血縁選択説との関連で、当初から大きな関心をおこしてきたのが、ミツバチ、アリなど多くの社会性昆虫にみられる不妊のワーカーの存在とかれらの「利他的」な行動の進化をどのように説明するかという問題であった。この問題の解決にはじめて科学的に明確な表現をあたえたのが血縁選択説であったからである。

この問題に一番最初に筋道のとった進化学的な説明をあたえようと試みたのは、自然選択説の提唱者 Darwin である。最初、Darwin にとって、この現象は自分の学説全体に対して致命的なものであるようにおもわれた。不妊の個体は、子孫を直接のこすことができないからである。しかし、育種における人為選択の方法から類推して「選択が、個体に対してと同様に家族に対しても適用できる」ということからこの問題を解決できるだろう、という見通しを Darwin (1859) は述べている。Hamilton の血縁選択説では、このような着想の延長線上にあるアイデアが Darwin の想定できなかった今世紀の遺伝学の知識を前提としたかたちで定式化されている。すなわち、血縁個体は自分と共通の遺伝子を個体群全体の平均値よりも高い割合で共有している、という事実にもとづいて理論が組み立てられている。しかし、前掲の Darwin の言葉からも推測しうるように、この理論はただ社会性昆虫の不妊ワーカーの存在を説明するだけにとどまるものではない。個体を中心とした進化の従来尺度である適応度 (fitness) の概念をこえて、血縁度にもとづく遺伝子の包括適応度 (inclusive fitness) の概念を定式化することにより、一般に「利己性」と「利他性」の生物学として知られる動物の社会行動の進化に関する新しい研究のアプローチをひらいたのである。進化生態学のなかで特に動物の行動をおこす領域を行動生態学あるいは社会生物学とよぶが、包括適応度は、そのなかで最も重要な概念のひとつである。

「Hamilton の公式は、社会的行動の研究のための実践的な道具である。……それは、生物学的な本質をとらえているがゆえに、社会的行動のモデルとして比類のない視野の広さをそなえている。一時期、理論生物学者たちの間で、前述の仮定のひとつを崩したモデルを作り上げ、Hamilton の公式が正しくないことを証明してみせるのが流行のようになったことがあった。しかし現在では、社会的相互作用に関する Hamilton のモデルの

価値は、広く認識されている。」 Grafen (1991a) はこのように述べている。

Gadagkar (1996) は、チビアシナガバチの 1 種 (*Ropalidia marginata*) のコロニー内の血縁度を測定し、ワーカーが養っている個体の血縁度が、そのワーカーが自分で子どもを産んだ場合の血縁度よりも低いことをあきらかにした。この社会では、成長したメスはワーカーとなる以外に、交尾して自分のコロニーをつくることも、女王を追い出して自分が女王になることもできる。これは一見したところ、利他的な行動の進化にとって血縁関係が重要であるという上の論理と矛盾しているようにみえる。しかしここで注意しなければならないのは、Hamilton の公式 ($b r - c > 0$) に血縁度 (r) のほかに b と c という別のふたつの変数がふくまれていることである。つまり、このチビアシナガバチの場合、羽化したメスがそれぞれちがった選択肢をとったとき、繁殖上の利益 (b) と損失 (c) の期待値がどのように変わってくるかを判断に加えなければならない。実際、Gadagkar によれば、あるメスが女王ではなくワーカーになるという選択肢を選んだ場合に、それによる包括適応度への見返りは次のような理由で十分なものになると期待できるという。まず、すべての成長したメスが同じ産卵能力をもっているわけではなく、他個体の抑圧がなくても産卵できないメスや、産卵開始の時期が遅いメスが存在する。このような個体にとっては女王になることによる利益はまったくないか、あるいは他の個体の場合よりも少ない。また、単独で巣づくりをする女王はワーカーに比べて死亡率がはるかに高く、産んだ子どもを最後まで育てきれない場合が多い。つまり、単独創設メスになることには大きなリスクがともなう。さらに、多数のメスが共同生活を営んでいる巣の女王は、単独創設メスよりもずっと多くの子をのこすことができるので、ワーカーとして巣にのこり女王になるチャンスを待つことによる見返りは、十分に高いものとなりうる。このように、Hamilton の公式を現実のデータに適用したとき r 以外の変数が大きな意味をもつ場合もあることに留意する必要がある。

ところで、このアシナガバチとミツバチやハリナシバチとでは、その社会の成り立ちに基本的なちがいがあある。アシナガバチでは、普通、羽化したメスが女王になることもワーカーになることもできる。一方、ミツバチやハリナシバチでは、特定のメスが女王になるかワーカーになるかは羽化した時点ですでに決まっており、その後に変化することはまったくない。この両者のちがいは、昆虫の社会性の進化におけるふたつの大きな

段階をそれぞれ代表するものである。すなわち、繁殖と労働の個体間の分業が、成虫が羽化した段階で、前者では未分化であるのに対し、後者では形態的にも生理的にも完全に分化した段階に達している。前者のメスは原則として単独で巣づくりをはじめ女王になることができるが、後者ではそのようなことが不可能であり、繁殖は分封(巣分かれ: swarming) によるしかない。前者のコロニーは一年性など短期間で終わるものが多いのに対し、後者のコロニーはしばしば多年性になる。普通、前者のタイプの社会を「低次真社会性 (primitively eusocial)」、後者のタイプの社会を「高次真社会性 (highly eusocial)」とよんで区別する。ひとつの巣の個体数は、一般的な傾向として、前者よりも後者の方がはるかに多い。そのため、たとえばアシナガバチでは巣内の社会的関係が個体間認知にもとづく順位性によって決まるといわれているのに対し、ミツバチでは女王とワーカーの関係が化学的に認知されている。昆虫の社会には、このほかに、繁殖と労働の分業(低次真社会性) が成立するまでの途中の段階の共同生活の様式として、「亜社会性 (subsocial)」、「側社会性 (parasocial)」などの社会形態があるとされている (Michener, 1974; 坂上, 前田, 1986)。社会進化の問題として、社会以前から低次真社会性の成立までの推移と、高次真社会性の出現とは、分けて考える必要があるだろう。とりわけ血縁選択がその過程で果たしている役割は、両者において異なったものである可能性がある。

高次真社会性の社会においては女王とワーカーの関係が入れ替わることがない。ワーカーは交尾することがなく、通常は自分の労働を血縁者にふりむけることによって間接的に遺伝子をのこすしかない。しかしこのタイプの社会においても、比較的まれに、ワーカーが卵を産むことがある。ハリナシバチでは、このワーカーによる産卵の有無やその頻度が種によって大きく異なり、多いものではその頻度がミツバチの場合をはるかに上回る(詳細については後述する)。ただし、ワーカーが卵を産んでもそれは未受精卵であり、孵化してもオスにしかならない。そこで、自分の労働をどの個体にどのように配分するのかということが、ワーカーの繁殖戦略上重要な問題となる。それは次世代のオスとメスへの投資の配分の問題であると同時に、子どもの血縁度に応じた投資の配分の問題でもある。本研究があつかうのは、このような高次真社会性の社会におけるワーカーの繁殖戦略と、それに関わるワーカー間の血縁認識の問題である。

1-2 血縁認識とその問題点

動物の社会進化のモデルとしては、血縁選択説以外にいくつかのものが知られている。相互利他行動 (Trivers, 1971)、親による保護投資 (Trivers, 1972)、親による子の操作 (Alexander, 1974) などである (Wilson, 1975; Dawkins, 1989 も参照)。Dawkins (1976) は個体よりも遺伝子の観点から行動生態学の論理をみなおすことを強調し、そのなかで、親による保護投資は血縁選択説の枠組みのなかで理解できると論じた。

親による子の保護は生物界に広くみられる。しかし、親が保護し投資すべき自分の子供を常に正確に認識しているとは限らない。たとえば、Dawkins (1976) も指摘しているように、カッコウは他の鳥の巣に自分の卵を産みこみ、その鳥に自分の子供を育てさせる。托卵される側の鳥は、自分がつくった巣のなかにいる小さな鳥に投資するというルールにしたがっており、それが本当に自分の子供であるかどうかを認識してはいない。また、つがいで巣をつくる鳥のなかには、メスの「不倫」でできた子供をオスが育てるはめになるものがある (Dixon *et al.* 1994)。動物に血縁者を認識する能力があれば、こうした「誤り」をふせぐことができ、血縁選択をつうじてより効率的に自分の遺伝子をのこすことが可能になるだろう。このように、血縁認識 (kin recognition) は血縁選択 (kin selection) の必要条件ではないが、それをより強力に機能させる効果をもつと考えられる。

自然界には、血縁認識が有効に機能しうる状況として多くの研究者にみとめられているものが、これ以外にもうひとつある。交尾である。近親交配をさけることの有利さはよく知られているが、Bateson (1983) は、この近親交配による悪影響 (inbreeding depression) と生態的に異なった環境に適応し遺伝的に隔たりすぎた個体との交尾による悪影響 (outbreeding depression) の双方をさけて中間の交尾相手をえらぶという、最適外交配 (optimal outbreeding) 戦略の観点を提起した。

血縁認識の適応的意義としては、このほかにも、血縁者は自分とよく似た免疫システムをもっているため病気の感染をふせぐために血縁者との共食いを回避するという観点などが提起されている (Sherman *et al.*, 1997)。

以上のような観点から、1970 年代後半以来、動物を中心とする生物の血縁認識についての実証研究が、アメリカ、イギリスを中心にたいへん活発におこなわれるようになって

てきた (総説集として、Fletcher & Michener, 1987 および Hepper, 1991a)。これらの研究の多くは、血縁関係のわかっている個体を使った実験的な条件下での行動観察によるものである。その結果、1980 年代後半までに節足動物から哺乳類までの幅広い系統群で、動物が他個体との血縁関係を判定できるというデータがえられてきた。これらの研究では、あらかじめ隔離して育てられた他個体と出会ったときに、動物がその相手を血縁度に応じて識別することが示されている。

社会性昆虫では、現象自体は古くから知られていたコロニー間の防衛行動を中心に、ミツバチ、コハナバチの一種、アリ、アシナガバチなどであたらしいデータが活発に収集されてきた。略奪行動やなわばりの防衛などをめぐるコロニー間の闘争においては、巣仲間認識 (nestmate recognition) の能力が必要である。コロニーは血縁集団なので、この現象は血縁認識と深い関連があると考えられる。このような関心にもとづいておこなわれたあたらしい研究の多くが、社会性昆虫のワーカーが巣仲間とそうでない者を実際に識別できることを示している (総説として、Michener & Smith, 1987; Breed & Bennett, 1987; Jaisson, 1991; 井上, 1993 など)。さらにセイヨウミツバチ (*Apis mellifera*) では、コロニー間のレベルだけではなくコロニー内のより微妙な血縁度のちがいが識別されているかどうかについても数多くの研究がなされてきた。ミツバチでは女王が複数回交尾をおこなうため、ひとつのコロニー内に父親の異なる複数のグループが生ずることが知られている。したがって、ある個体 (特にワーカー) が父親が共通の超姉妹 (super sisters) と父親が異なる半姉妹 (half sisters) のちがいを識別できるかどうかによって、その個体の包括適応度には大きなちがいが生じる可能性がある。この仮説にもとづく一連の研究の結果は、肯定的なものと否定的なものに分かれている (総説として、Breed & Bennett, 1987; 井上, 1993)。

このような研究のながれに対して 1990 年の時点で包括的な批判をくわえたのが、Grafen の「動物はほんとうに血縁を認識しているのか？」と題する論文である。Grafen は前掲のように血縁選択説の強力な支持者だが (Grafen, 1984, 1991a など)、彼はこの論文の中でそれまでに得られた野外および実験室でのデータを批判的に検討し、これらのデータは必ずしも血縁認識を実証したものとはいえず、種の認識やグループの認識あるいは個体の認識の能力が実験的操作にともなう人為的な副産物としてあらわれており、

これがあたかも血縁認識の能力であるかのように解釈されているにすぎないともいえるのではないかと述べた。種やグループや個体の認識においても、遺伝的なマーカーが標識としてつかわれることがありうるので、遺伝的な差異にもとづいて個体を識別したからといって、必ずしも血縁関係を認識したことにはならないと論じたのである。

たとえば Blaustein *et al.* (1987a) が総説しているオタマジャクシの集合性に関する研究は、血縁認識ではなく種の認識のシステムと考えることができるという。これらの研究は血縁関係にある個体がより集合しやすいことを示しており、確かに遺伝的な基盤にもとづく認識がおこっている。しかしそれらのデータが統計的に有意であるのは、効果が大きいからではなくサンプル数が大きいからであった。また種間や種内の個体群間でこの能力に大きな変異が存在することも知られており (Blaustein *et al.*, 1987b)、このことも血縁認識でなく種の認識であるという説明を支持している。しかし、オタマジャクシに種の認識の能力があるという発見は、このような種がその進化の過程で血縁認識が重要となる局面をむかえたとき、こうした弱い認識の能力を前適応としてそれに改良を加えていくという道筋をとることができることを示しており、その意味でたいへん興味深い、という趣旨のことを Grafen は述べている。

社会性昆虫においては、血縁認識に関連する現象を、前述のようにコロニー間の認識とコロニー内の認識というふたつのレベルの認識に大別することができる。この双方の側面において、Grafen の提起した問題のもつ意味を検討してみよう。前者の側面、すなわちコロニーの防衛においては、巣仲間である血縁集団がそのまま互いに排他的なグループをなしている。かれらは血縁関係そのものを認識しているのだろうか？ それとも環境条件に由来する巣のにおいのようなグループの指標を認識しているのだろうか？ かれらが巣仲間を認識できるという事実だけでは、このちがいを分けることができない。巣仲間と血縁集団というこのふたつのカテゴリーを分離すること自体、このように考えると、概念的にも実験的にもそれほど容易なことではないことがわかる (Stuart, 1991; Grafen, 1991b)。一方、後者の側面、すなわちコロニー内での識別に関するミツバチの研究においては、このカテゴリーの分離の問題がひとまず自然に回避されているようにみえる。問題は超姉妹か半姉妹かという血縁度のちがいそのものであって、認識されるべき個体がともに巣仲間であるという条件はひとまず共通のものであると思われるから

である。しかしここでも、実験手法上の問題点が別なかたちで存在する (Carlin *et al.*, 1990)。たとえば、いくつかの研究で実際におこなわれていたように、姉妹と半姉妹を研究者がみ分けられるよう品種間で異なる体色のような遺伝マーカーを使って実験をおこなった場合、その遺伝マーカーが、血縁度ではなくもっと大きな系統間の指標としてハチたちにつかわれているかもしれない。

このように、Grafen の問題提起は、それまでの研究のアプローチのありかたに再考をせまるとともに、この分野の研究者にそれまで明瞭に意識されていなかった難題をあらためてはっきりと認識させる結果をもたらした。また、それと同時に、この問題提起はやや混乱した状態にあったこの分野の概念の枠組みをかなり明快に整理しなおした側面もある。

Grafen (1990) が述べたことのうち、今後の研究を進めるうえで重要な指針となる点は、大きくいってふたつある。ひとつは、種によってそれぞれ異なる固有の社会的・空間的状況において血縁認識の能力が進化する必然性（選択圧）があるかどうかを十分に考慮しなくてはならないということ、もうひとつは、血縁認識の進化を可能にする遺伝的なシステムの構造を考察するための枠組みを従来より明瞭に理解できるかたちに整理しなおさなければならないということである。特に、後者については Grafen 自身が基本的な枠組みと考えるものを提出しており、本研究でも主としてこの枠組みをもとに考察をすすめる。その骨子は、血縁認識に関与する個体や集団の遺伝的な基盤として、認識のための標識・認識における判断・判断にもとづく行動を支配する3つの遺伝子座を考えるべきであること、標識の遺伝子座と判断の遺伝子座は強く連鎖しないと予想されること、標識の遺伝子座では対立遺伝子が多型化しているべきであるということである。詳細については、これに対する最近の有力な反論 (Sherman *et al.*, 1997) もふくめて、本研究の当該箇所であらためてくわしく論ずることとする。前者の問題、すなわち血縁認識の進化をもたらす社会的な文脈については、社会性ハナバチ類を対象に、ここでさらに検討を加えておく。

本研究の対象であるハリナシバチは、ミツバチ同様、高次真社会性の社会を営んでいる。この社会には、女王・ワーカー・オスという3つのカテゴリーの間に、次のような個体間関係の組み合わせがある。(1) 女王と女王、(2) ワーカーとワーカー、(3)

オスとオス、(4)女王とワーカー、(5)女王とオス、(6)ワーカーとオスの6通りである。これらの関係の組み合わせに応じて、血縁認識が必要となる社会的文脈はそれぞれちがったものになると予想される。これらをひとつと見たとおき、本研究が対象とする問題をあきらかにしておこう。

(1)女王どうしの間には、羽化した未受精の個体の中からどれが新女王になるかという争いがある。この際に女王どうしの直接の血縁認識がどのような役割を演じているかはあきらかでない。(3)同様に、オスどうしの血縁認識についてもその役割や実体はわかっていない。

(5)女王とオスの間には、配偶者選択に関わる場面で、血縁認識が重要な役割を果たしている可能性がある。これは理論上、血縁選択ではなく、最適外交配に関わる問題である。社会性昆虫では、低次真社会性のカンサスコハナバチ(*Lasioglossum zephyrum*)やその近縁種(*L. malachurum*)において、オスがメスの血縁度を認識しているらしいことが知られている(Smith, 1983; Smith & Ayasse, 1987)。

ワーカーは、通常自分では卵を産まないで、認識される側よりも認識する側の個体としての立場にたったとき、血縁認識がより大きな意味をもってくると考えられる。実際、従来この領域でおこなわれてきた研究の大部分は、(4)ワーカーによる女王の認識と(2)ワーカー間の認識に関するものである。ワーカー間の認識は、巣の防衛のためにも重要である。

(4)ワーカーによる女王の認識については、前述のように、セイヨウミツバチにおいて女王が複数回交尾することから、女王育仔(Breed *et al.*, 1984; Page & Erickson, 1984, 1986a; Visscher, 1986; Page *et al.* 1989)、分封(Boch & Morse, 1974, 1979, 1981, 1982; Breed, 1981, Getz *et al.*, 1982)、王位継承(Page & Erickson, 1986b)といった過程において、研究がなされてきた。

(2)一方、巣の防衛に関わるワーカー間の認識(巣仲間認識)については、アリ、アシナガバチなど社会性昆虫のさまざまなグループで研究がおこなわれてきた。ハナバチ類では、セイヨウミツバチ(Breed, 1983; Breed *et al.*, 1985; Getz & Smith, 1983, 1986)、カンサスコハナバチ(Greenberg, 1979; Buckle & Greenberg, 1981)などのほか、ハリナシバチでも *Melipona* 属3種に関する報告がある(Breed & Page, 1991)。

ワーカーの関与する血縁認識としては、これらのほかに従来本格的な研究がなされていない領域がある。それは、ワーカーがオス(未受精卵)を産むときの血縁認識である。ここでも、ワーカーが巣の労働力をにう存在であることから、ワーカーが認識する側の個体となる状況が主要な問題となるであろうと予想される。すなわち、(2)ワーカー間の認識と(6)ワーカーによるオスの認識である。ワーカー間の認識は、前述の巣の防衛(巣仲間認識)とオスを産むときの巣の内部での血縁認識のふたつを分けて考えるべきことがここからわかる。本研究が対象とするのは、この問題である。本研究ではこのワーカー間の認識の問題をあつかい、ワーカーによるオスの直接の認識はあつかわない。しかし、ワーカーからみた次世代のオスの血縁度が、ワーカー間の血縁認識にもとづく判断にとって重要な変数となるであろう。

社会性昆虫の血縁認識の研究においては、前述のような行動の観察と同時に、認識にもちいられている化学信号の解明にも大きな関心もたれている。これは、Grafen (1990)のいう血縁認識にかかわる3種類の遺伝子座(認識のための標識・認識における判断・判断にもとづく行動)のうち、「認識のための標識」の表現型レベルでの解明という課題である。

一般に昆虫のコミュニケーションにおいては、さまざまな化学物質を広く利用し目的に応じてつかいわけることが知られている。たとえばチョウ目の性フェロモンでは、その物質が遠くまでとどくことが必要なため、適度な揮発性をもったものがつかわれる。一方、社会性昆虫の警報フェロモンには、有効時間も有効距離も短い揮発性の高い物質がつかわれる。しかし、多数の個体が密集して生活している社会性昆虫のコロニー内で侵入個体や巣仲間の血縁度を認識するためのものとしては、触角で直接相手のからだにさわって認知することのできる揮発性に乏しい物質が適していると考えられる。

近年、アリを中心とする社会性昆虫において、クチクラ上層部の体表に付着したワックスの化学組成(主成分は炭化水素)が種によって異なり、これが種の認識につかわれていることがわかってきた(Howard & Blomquist, 1982; 山岡, 1990, 1994)。サムライアリとそのドレイアリ、アリやシロアリとそれに労働寄生する昆虫などが、同じ体表炭化水素の組成をもっている例が多いこともあきらかになっている(Howard *et al.*, 1980; Vander Meer & Wojcik, 1982; 山岡, 1990, 1994)。これらは、労働寄生性の種による化学擬態であ

ると解釈されている。さらに、アリの巣仲間認識においても、こうした組成のちがいが利用されていることを示唆するデータが得られてきた (Morel *et al.*, 1988; 山岡, 1990, 1994)。コハナバチやミツバチにおいても、こうした側面に関する研究がおこなわれている (Smith & Wenzel, 1988; Getz *et al.*, 1988)。ミツバチのワーカーは、巣仲間のワーカーを、体表ワックスとナサノフ腺の分泌液で区別できるという (Getz *et al.*, 1988)。

社会性昆虫における血縁認識の全体像を理解するためには、以上のような側面の研究が不可欠である。血縁認識においては、こうした化学信号の組成がどのように表現型レベルの多様性をうみだしうるのかを理解することが、特に重要な課題であろう。本研究では、ハリナシバチでこのような側面へのアプローチを試みる。

1-3 ハリナシバチの生態特性

1-3-1 系統関係、化石、分布

ハリナシバチ亜科 (Meliponinae) は、ミツバチ亜科 (Apinae)・マルハナバチ亜科 (Bombinae)・シタバチ亜科 (Euglossinae)とともにミツバチ科 (Apidae) を構成する系統群である (Michener 1990)。これらの4つの亜科のうち、ハリナシバチ亜科とミツバチ亜科が高次真社会性の段階に達している。すなわちこの2つのグループは、女王とワーカーが形態的にも生理的にも完全に分化した段階に達しており、分封によって繁殖する多年性の巣をつくる。マルハナバチ亜科は低次真社会性であり、シタバチ亜科は単独性のものと側社会性のものをふくんでいる。側社会性とは、同一世代の成虫がひとつの巣で共存する状態である。ミツバチ亜科以外の3つの亜科は、以上のほかに寄生性の種をふくんでいる。

ミツバチ科に関する最近の系統学的な研究によると、まず最初にシタバチ亜科と他の3群の共通祖先が分化し、次いでマルハナバチ亜科がわかれ、最後にハリナシバチ亜科とミツバチ亜科にわかれたとされている (Chavarria & Carpenter, 1994)。この科の系統樹は従来さまざまなものがえがかれてきたが、この研究は、従来個別にあつかわれてきた mt

DNA、rRNA の分子レベルのデータと形態のデータをあわせて分岐図を作成したものである。この系統関係が正しいならば、ミツバチ科における高次真社会性の起源はひとつであると推測されることになる。

現在知られている最も古いハナバチの化石は、白亜紀後期、今から約 9600 万年から 7400 万年前のニュージャージー州の琥珀から発見されたハリナシバチである (Michener & Grimaldi, 1988a)。この化石の形態は現存種 *Trigona cilipes* に非常によく似ており、腹部の小さいメスであることから明らかにワーカーであり、花粉かごなどの体毛の生えかたなどから複雑な採餌行動をすでに発達させていたことがわかる (Michener & Grimaldi, 1988b)。この年代推定が正しいければ、ハナバチ類は白亜紀後期までにかかなりの適応放散をとげていたことになる。ハナバチ類の餌となる被子植物は、この時期までにすでに著しい適応放散をとげていた (加藤, 1993)。琥珀中のハナバチの化石でこれまでに記述されているものの多くは、今から約 4000 万年前、新生代始新世のころのものである (Poinar, 1994)。この時期は、被子植物が最も多様化したといわれている時期とかさなっている (戸部, 1994)。

ハリナシバチ亜科は、現在世界で 400 種以上が知られており、ミツバチ亜科の 8 種に比べてはるかに多い (Sakagami, 1982)。分布は、中南米・東南アジア・オーストラリア・アフリカの熱帯・亜熱帯を中心とする地域に限られている。ミツバチも本来熱帯を中心に繁栄するグループだが、セイヨウミツバチ (*Apis mellifera*) やアジアミツバチ (*A. cerana*) は温帯にも生息する。セイヨウミツバチは、養蜂用に家畜化されたものが人為的な移動をつうじてその分布を拡大してきた。現在アメリカ大陸やオーストラリアに分布するミツバチはこのようにして導入されたものである。逆に東南アジアとアフリカでは、ミツバチとハリナシバチが人為の介入以前からその生態的地位をわけあってきたことになる。ハリナシバチの種数が最も多いのは、本来ミツバチが生息していなかった中南米の熱帯地域であり、半数の約 200 種が分布する (Sakagami 1982)。ハリナシバチは熱帯林の送粉者として重要な存在であり、これらの地域の生物多様性をかたちづくる種間関係の網の目のなかでたいへん重要な位置を占めている (Inoue *et al.*, 1993)。

本研究では4種のハリナシバチをもちいる。このうち *Trigona minangkabau* は東南アジア、のこりの *T. angustula*、*Melipona panamica*、*Scaptotrigona barrocoloradensis* は新熱帯に

分布する。

1-3-2 巣の素材と構造

ハリナシバチの仲間は、多くが樹洞などの空洞に巣をつくる。しかし、木の枝の上、木の根元、土の中に巣をつくるもの、さらに、アリやシロアリがつくった巣の内部の空洞を利用するものもある (Michener, 1974)。

巣の内部構造は、野外の植物から集められた樹脂とワーカーが腹部から分泌したワックスの混合物であるプロポリスでできている。内壁はこれでぬりつぶされ、付属物のついたチューブ状の細い入口が外部に突き出ていることが多い。巣の中は、周辺部に蜜や花粉をためこんだ貯食壺、中心部に育房がつくられ、プロポリスの支柱で相互に固定されている。育房は一室一仔であり、ほとんどの種で育房の入口が上を向く。新しい育房は古い育房の上につくられる。幼虫が蛹化するとその材料は回収され、あたらしい育房づくりにつかわれる。種によって、多数の育房が横につながった巣盤 (カム) をつくるものと、個々の育房が不規則に配列されたクラスターをつくるものがある (Sakagami, 1982; Sakagami *et al.*, 1983b)。本研究でもちいる種のうち *T. minangkabau* は後者 (Sakagami *et al.*, 1983a; Sakagami & Inoue, 1985)、のこりの3種は前者のタイプである。

生息地の熱帯林地域で成虫のいなくなった巣を放置しておくとすぐにカビが生えるが、正常に活動している巣にはカビは生えない。南米には、感染症にかかったときハリナシバチの巣の蜜をなめるという民間療法があるという (須賀、未発表)。

1-3-3 分封と移封

ハリナシバチでは、分封 (swarming) に際して新女王が出巣し、ワーカーが新しい巣の場所へもとの巣から巣の材料を運搬する。この運搬が約1年にわたってつづいたという報告もある (Inoue *et al.*, 1984b)。この分封の様式は、同じ高次真社会性のミツバチと対照的である。ミツバチでは、新女王が誕生すると母親がワーカーをともなって出巣し、ふたつのコロニーのあいだの関係は母親が出巣した時点できれる。

ハリナシバチにみられるこの巣間のワーカーの往来は、血縁認識の観点からも興味深い。古い巣のワーカーは、新しい巣からもどってくるワーカーを血縁者として受け入れなければならない。このような運搬は、新しい巣の存続の可能性を高めるので、血縁関係にある古い巣のワーカーの包括適応度を高めることにも役立つ。しかし、もし侵入してくるのが血縁関係にない別の巣の個体ならば、そのような個体による資源の持ち出しはマイナスになるので、古い巣のワーカーはこれを排除しなければならない。新しい巣からもどってくる血縁者はすでに巣仲間ではないので、この区別は単なる巣仲間認識ではない。ここでは、異なる巣の個体の認識が、巣間の血縁関係の認識をともなうことで意味をもちうるのである。

ところで、営巣場所の環境条件が悪化したり、巣が捕食者や寄生者の侵入を受けたりしたとき、コロニー全体が他の場所に移ることがある。これを移封 (absconding) と呼んでいる (坂上, 1983)。移封は分封と異なり、新女王の生産をともなわない。ミツバチはこれをしばしば起こすことが知られている。ハリナシバチではこれが起こりにくいとされてきたが、現実に移封を起こし新しい場所への定着に成功した例も報告されている (Inoue *et al.*, 1984a)。

1-3-4 個体の発育期間と齢間分業

ハリナシバチのワーカーが発育し採餌に出るまでに要する期間は、一般に、セイヨウミツバチで知られているよりもはるかに長い (Salmah *et al.*, 1996)。この期間は、生まれた卵が羽化して成虫になるまでの発育期間 (incubation period) と、羽化した成虫が採餌のため外役に出るようになるまで前採餌期間とに分けられる。セイヨウミツバチでは、発育期間が約20日、前採餌期間が約20日の合計約40日であるのに対し、本研究でもちいる種のひとつ *T. minangkabau* では、発育期間が約42日、前採餌期間が約30日の合計約72日である。こうしたちがいは、コロニー単位の個体群の齢構造やその動態にちがいをもたらす要因となるであろう。利用できる餌の量が大きいときには、ミツバチの方がコロニーサイズを急速に大きくすることができると考えられる。

羽化した直後のハリナシバチは、体が白くやわらかい。その後数週間にわたって体色

が日を追ってしだいに黒化し (pigmentation)、体が硬くなる。種によって、この体色の変化の度合いを、羽化後の日齢の進行と対応づけることができる (Salmah *et al.*, 1984, 1987, 1996)。

ハリナシバチのワーカーでは、羽化後の日齢に応じて分担する仕事が変わっていく。その様子を、本研究でもちいる種のひとつ *M. panamica* の例で示す (図 1-1)。羽化後数日間のワーカーは、活発に動かず、巣盤の上でじっとしていることが多い。その後、羽化後 2 週間目の終わりぐらいまでは、育房づくりや育房への給餌など、育仔に直接関係する作業を分担する。ワーカー産卵がみられるのもこの時期である。ついで、羽化後 2 週間後から 3 週間あまり後にかけての時期に、巣内のパトロールや掃除をおこなう。さらに、羽化後 20 日目ぐらいから、巣の入口でのガードや採餌などの外役を分担するようになる。それぞれの仕事を分担する時期や長さは、種によっても季節や飼育条件などによっても異なり、また個体間でもばらつきが存在する (Inoue *et al.*, 1996)。しかし、仕事をかわっていく順序は基本的に共通である (Salmah, 1987)。

このことは、本研究で試みるようにワーカー間でおこなわれるクラスの認識を巣仲間認識と巣の内部での血縁認識とに分離しようとするとき、認識される側のワーカーの日齢に注目するべきであるということを示している。つまり、巣仲間認識は巣の防衛に関わるものであるから、認識の対象となるのは外役個体である。それに対し、巣の内部での血縁認識ではワーカーによる産卵が問題であるから、認識の対象となるのは羽化後の日齢があまり進んでいない個体である。

1-3-5 給餌産卵過程

ハリナシバチには、育房づくりや給餌・産卵の過程に、他の多くの真社会性昆虫にはみられない特徴があり、さらに、その細部に種間でさまざまな多様性がみられる

(Sakagami, 1982; Sakagami *et al.*, 1983c; Wittmann *et al.*, 1991; Drumond *et al.*, 1996)。この過程をまとめて、給餌産卵過程 (food provisioning and oviposition process: POP) とよんでいる。POP パターンは、系統群ごとに特徴的であり、ハリナシバチ亜科内の系統関係を理解するうえでも重要だとされている。

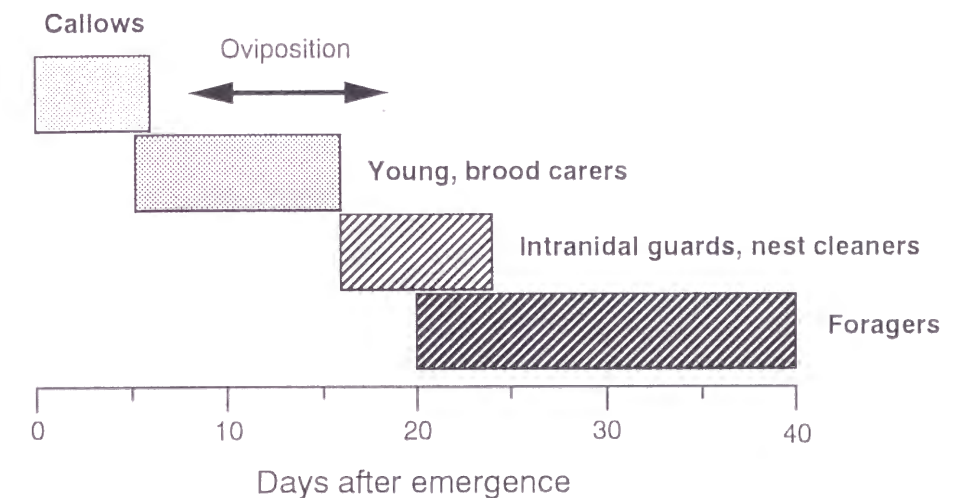


図 1-1. *Melipona panamica* のワーカーの齢間分業の平均的推移。それぞれの仕事を分担する時期や長さは、種や飼育条件などによって異なり、個体間でもばらつきがある。しかし、基本的な順序は共通である。本研究でもちいたワーカー産卵をおこなうもうひとつの種、*Scaptotrigona barrocoloradensis* でも、産卵の時期はほぼ同じである。

ミツバチ、マルハナバチ、スズメバチ、アリ、シロアリなど、多くの真社会性の昆虫は、卵から羽化した幼虫に少しずつ餌をあたえる。これを随時給餌 (progressive provisioning) とよんでいる。これに対しハリナシバチは、社会性がそれほど進化していない他のハナバチの仲間と同様、産卵前に餌を一度にあたえる一括給餌 (mass provisioning) をおこなう (坂上, 1970)。その結果、ミツバチとハリナシバチでは、給餌産卵過程全体の順序やパターンが大きく異なっている。

ミツバチでは、成虫が羽化するたびに同じ育房がくりかえしつかわれる。女王は中空の育房に卵を産み、卵は約3日後に孵化する。幼虫はその後約5日間にわたってワーカーによる給餌を受け、その後、育房のふたが閉じられる。これに対しハリナシバチでは、育房はそのつど新しいものがつくられる。ひとつの育房がつけられるのに最低2時間程度を要し、その後、ワーカーによる給餌・女王による産卵・ワーカーによる育房のふたがけというプロセスが、コロニー全体を興奮状態にまきこんで多くの種で10分以内という短時間のうちにおこなわれる。このようなきわだった時間の分節化は、ミツバチの給餌産卵過程にはみられない。給餌と産卵の順序が、ミツバチとハリナシバチでは逆転している。ひとつの育房への給餌が、ミツバチでは5日にわたっておこなわれるのに対し、ハリナシバチでは強い興奮状態のうちに1~2分で終わる。

後者では、これが、多数のワーカーが入れかわり立ちかわり育房の中からだをつっこみ、そこに餌を吐きもどすというかたちでおこなわれる。女王はその餌のうえに産卵し、そのあとワーカーは育房のふたを閉める。孵化した卵は育房内にとじこめられたままの状態での餌を食べて育つ。幼虫が蛹になると、育房の外壁のプロポリスをワーカーが外側からかじりとり、ほとんどまゆだけにつつまれた状態になる。産卵されて数週間後、成虫が育房を内側からやぶって羽化してくる。

女王は1日に何度も産卵する。必要な育房は、毎日育仔期のワーカーによってつくられている。種、あるいは系統群によって、多数の育房が同時に並行してつくられ、POPが多数の育房でほぼ一斉におこるものもあれば、ひとつひとつの育房が時間的に独立につくられていき、完成したところから随時POPがおこるものもある。また、育房づくりがはじめのうち時間的にばらばらに進み、しだいに同調して、最後にPOPが多数の育房でほぼ一斉におこるというタイプのものもある (よりこまかい分類やその説明について

は Sakagami, 1982 などを参照)。育房がつくられているあいだの女王の行動や女王とワーカーの相互作用、さらに、多数の育房にどのような順序で給餌するかといったことにも、種や系統群によってさまざまなタイプのものがある。

こういった多様性の意味は、いまだ十分には解明されていない。しかし、これらすべて外部の環境から遮断された高次真社会性の巣の中のできごとであり、それぞれの系統群の歴史と種に固有の社会構造、そしてそれにもとづく個体間 (遺伝子間) の相互作用といった観点からの解明が待たれているといえるだろう。

1-3-6 ワーカー産卵

このような観点と関連してとりわけ興味深いと思われるのが、ミツバチで非常に低い頻度におさえられている女王存在下でのワーカーによる産卵がハリナシバチでは広くみられること、しかもその内容が種間で大きく異なり多様なことである。そのなかには *Hypotrigona muelleri* のようにワーカーがまったく卵を産まないものもあれば (Sakagami & Zucchi, 1874)、*S. postica* のように2種類の卵を産み分けるものもある (Sakagami, 1982)。後者における2種類の卵とは、栄養卵 (trophic egg) と生殖卵 (reproductive egg) という形態的にも機能的にも異なった2種類の卵である。栄養卵は、生殖卵よりも体積が大きく、かたちがまるみをおび、核がない。これはできあがった育房のふちに生まれ、おもに産卵前の女王によって食われる。生殖卵は、栄養卵よりもずっと細長いかたちをしており、給餌された育房の内部に産まれる。これは未受精卵なので、成長するとオスになる。こうしたワーカー産卵の多様性とその意味については、この論文でも、当該箇所できわしくあつかう。

ワーカーによる生殖卵の産卵がおこると、コロニー内の血縁関係は変化する。これはコロニー内での血縁認識のありかたにも影響をあたえるだろう。Ratnieks (1988) は、女王の交尾回数にもとづくコロニー内の血縁関係がワーカー産卵のおこりやすさに影響すると論じている。こうした社会構造のちがいに応じた血縁認識の比較は、Grafen (1990) による前述の問題提起にこたえていくうえで、有効なアプローチとなりうるであろう。この意味で、ハリナシバチはたいへん興味深い材料である。ミツバチのような特定の種

に関する詳細な研究のデータを正当に意味づけていく上でも、このような比較は不可欠であろう。

しかし、ハリナシバチは、そのほとんど種の分布が熱帯や亜熱帯の地域に限られていることもあり、その社会行動にはいまだ十分に知られていない点も多い。なかでも血縁認識については、ミツバチにくらべると、限られた量の研究しかおこなわれていない (Inoue & Roubik, 1990; Breed & Page, 1991)。

1-3-7 この論文の構成

本研究では、ハリナシバチの以上のような特性をいかして、その血縁認識のシステムの種間比較を中心とした体系的な研究を試みた。すなわち、ワーカー産卵の有無とそのタイプの異なる4種のハリナシバチ（東南アジア産の *Trigona minangkabau*、新熱帯産の *T. angustula*、*Melipona panamica*、*Scaptotrigona barrocoloradensis*）をもちいて、血縁認識にかかわる行動とそのため標識となる物質の両面から比較をおこない、以下に述べるような角度から検討をくわえた。

第2章では、4種のハリナシバチの繁殖戦略について、特にワーカー産卵に注目して観察した結果を記述し、またその意味を包括適応度の概念にもとづいて考察した。第3章では、血縁者および巣仲間の認識とそれにもとづく識別行動について、4種のハリナシバチをもちいておこなった実験とその結果を述べた。そして、ワーカー産卵の有無にもとづく種間比較という単純な方法によって、グループの認識と血縁認識の区別という Grafen (1990) が提起した問題にあたらしい角度から光をあてることができることを示した。第4章では、血縁や巣仲間の認識のための標識としてもちいられていると考えられている個体ごとの体表化学成分の組成について、ガスクロマトグラフィーと多変量解析を組み合わせて種間・コロニー間での比較・分析をおこない、また羽化後の環境条件がこれらの物質の組成にどのような影響をあたえるかを調べた。そして標識となる物質のコロニー内での個体変異とコロニーレベルでの斉一性という矛盾するふたつの必要性のバランスの問題がどのように解決されているかを検討した。第5章では、Grafen の問題提起にもとづいて、血縁認識の進化を成り立たせる遺伝的なシステムについての考え方

の枠組みを整理し、単純な集団遺伝学的モデルをつかってその論点の意味するところを確かめた。このなかで、血縁者の識別が遺伝的な標識をもちいておこなわれるためには、標識を支配する遺伝子が大きな種内変異をもっていなければならないことをあきらかにした。最後に、第6章では、ハチ目の社会性昆虫における血縁認識および巣仲間認識の進化のプロセスについて一般的とおもわれる見取り図を示し、社会性昆虫における個体レベルの選択とコロニーレベルの選択の関係について、遺伝子間の相互作用という観点からの総括を試みた。

第2章 ハリナシバチの繁殖戦略

2-1 はじめに

ミツバチ、アリなどの社会性昆虫は、その組織だった社会によって古くからひとの目をひいてきた。プラトンやアリストテレスをはじめとする古代の知識人も、それぞれの知識にもとづいてミツバチの社会について論じている（渡辺, 1994）。ダーウィン以来、その進化についてはコロニーレベルの選択を強調するみかたが一般的であった。しかしこのみかたは、近年の社会生物学の発展にともない、個体または遺伝子レベルの選択が強調されるようになったことにより、大きく変化した（Seeley, 1985; Moritz & Southwick, 1992）。

Hamilton の血縁選択説は、ワーカーの「自己犠牲」が遺伝子の観点からみると伝統的な意味での「自己犠牲」とはいえないことをあきらかにした。また Trivers & Hare (1976) は、コロニー内の性比が女王よりもワーカーの利益にしたがうかたちで調節されていることを示唆して、社会性昆虫の性比に関する女王とワーカーの葛藤という問題を提起し、最近までつづく活気にみちた論争の導火線となった（Boomsma, 1989; Boomsma & Grafen, 1990; 辻, 1993）。整然たる秩序のもとに活動しているように見えるコロニーも、そのなかには個体間のはげしい葛藤、別のことばでいえば、進化的な時間のなかでの遺伝子と遺伝子のあいだのはげしいせめぎあいがうずまいている（Dawkins, 1976, 1982, 1986; Trivers, 1985）。

ミツバチのワーカーは、「働きバチ」ということばのつかわれかたにあらわれているように、勤勉と自己犠牲の象徴とされてきた。このイメージはしかし、必ずしも実際の観察結果とは一致しない（坂上, 1983）。しかも近年の知見によれば、彼女らは女王存在下で「ひとの目をぬすんで」自分自身の卵を産むことがあるばかりではなく（Visscher, 1989）、通常その頻度が非常に低くおさえられているのは、コロニーのなかでそれぞれのワーカーが自分の繁殖上の利益を最大限に確保しようとした結果、ワーカーが相互監視（worker policing）しあって女王に産卵を集約するのが一番いいという結果にたどりつ

たためだ、というみかたさえうまれている（Ratnicks, 1988）。

ハチ目では、受精卵がメス、未受精卵がオスになるため、交尾したメスだけがメスを産むことができる。社会性ハチ目のワーカーは交尾をしていないため、普通自分で女王やワーカーを産むことができず、産んだ卵は孵化するとすべてオスになる。たとえばミツバチでは、何らかの事故によってコロニーが女王を失い、あたらしい女王をつくりだすことができない場合、一部のワーカーがそれまで女王物質によってその成熟をおさえられていた卵巣を発達させて女王的にふるまい、未受精卵を産みはじめる（Sakagami, 1954）。このような場合には、コロニーを成熟させて分封するという通常の方法で繁殖するのぞみが断たれているので、自己の遺伝子を直接自分の息子につたえるのが理にかなっている。しかし、女王存在下でも、ワーカーは産卵することがある。

ハリナシバチでは、このような女王存在下でのワーカー産卵が広くみられ、種によってはその割合が非常に大きいことが報告されている。Sakagami (1982) によると、*Scaptotrigona postica* では、ワーカーによってオス卵（生殖卵）の産まれる育房の割合が5～21%にも達するという。しかもこのワーカーの産む卵には栄養卵と生殖卵という形のちがったふたつのタイプのものがあり、栄養卵は無核でもつばら女王が産卵するまえに女王によって食われるためにのみ産まれる。同じハリナシバチでも、*Trigona minangkabau* では卵巣が退化しておりワーカー産卵はみられない（Sakagami *et al.*, 1983c）。ミツバチでは、女王が健全なコロニーでもワーカーによるオス卵の産卵が0.12%の割合でみられることがわかっている。このような現象をどう理解したらいいのだろうか。

本章では、まずハリナシバチ4種の繁殖戦略について、ワーカー産卵を中心に、1988年から1992年にかけておこなった観察の方法とその結果をまとめる。考察では、Hamilton の包括適応度の概念をもちいてワーカー産卵の意味を遺伝子の観点から整理したのち、ワーカーの相互監視やコロニーの性比、あるいはコロニーサイズなどの問題と関連づけて、それぞれの種にみられるパターンの繁殖戦略上の意味を考える。

2-2 材料と方法

観察にはすべて、野外で巣ごと採集し、観察用の巣箱に導入したコロニーをもちいた。

観察の一部は採集された国でおこない、残りの観察は日本に空輸した巣でおこなった。

Trigona minangkabau の巣は、1988年3月にインドネシア、スマトラのパダン市近郊で巣箱に導入され、同6月に日本の松江へ航空便でもちこまれた。そして同年7月から8月にかけて、島根大学構内の施設で観察をおこなった。*Trigona angustula* はパナマで巣箱に導入され、1989年4月に松江に空輸された。そして同年6月に、上と同様に島根大学で観察をおこなった。*Melipona panamica* は1988年にパナマで巣箱に導入され、そこで観察がおこなわれた。*Scaptotrigona barrocoloradensis* の一部の巣は1988年から89年にかけての時期にパナマで巣箱に導入された。そのうちの一部は1989年3月から4月にパナマで観察され、一部は1989年6月に松江に空輸された。後者の観察を、1989年の9月から10月にかけて前述と同様に島根大学でおこなった。この種ののこりの巣は1992年にパナマで巣箱に導入し、同年2月から5月までパナマのパロコロラド島で観察をおこなった。パロコロラド島は、パナマ運河の人造湖に残された熱帯雨林におおわれた島である。この地域では1月から4月までが乾季、5月から12月までが雨季である (Dietrich *et al.*, 1982)。

なお、*Melipona panamica* は、以前 *Melipona fasciata* および *Melipona rufiventris paraensis* の双方の名でよばれていた。現在では、*M. fasciata* はメキシコ、*M. rufiventris paraensis* は南米に分布がかぎられていることがわかっている。また、*Melipona panamica* は、以前 *Melipona eburnea fuscopilosa* とよばれていたアマゾン流域の種類をふくんでいる (Roubik, 私信)。

巣箱は木の板でつくった矩形の箱で、上面にはガラスのふたをかぶせる。側面に穴をあけ、プラスチックチューブをつなぎ、巣の出入り口とする。これとは別の側面にも穴をあけておく。これは、第3章で述べる血縁認識などの実験の際に、外から巣のなかへハチを人為的に導入するためのものである。この穴は通常、脱脂綿などで外からふさいでおく。

野外の巣から巣箱に導入したコロニーは、すべての出入り口をふさぎ、ガラスぶたの上に光をさえぎる黒い覆いをかぶせ、導入後数日間以上室内に静置した。このあいだにコロニーは導入作業にともなう攪乱から回復した。この後、巣箱を観察場所へ静かに移動し、巣の出入り口をあけてワーカーが外にとびたって採餌できるようにした。

実験にもちいたコロニーは、種にかかわらず、すべて、ワーカーが花から採餌できる条件に置いた。日本では、島根大学の構内にある25～30℃に保たれた恒温室に巣箱を置き、巣の出入り口を屋外またはグリーンハウス内の空間に接続した。ワーカーは、恒温室の周囲に用意した花々や自然の花、またはグリーンハウス内の花から採餌した。パナマでは、巣箱を屋外に置き、ワーカーは熱帯林の自然の花から採餌した。産卵行動の観察は、第3章で述べる血縁認識の実験と同時期に並行しておこなった。

T. minangkabau 以外の3種には、育房域の周囲をプロポリスの被膜で覆う習性がある。観察中にはこれを適宜とりのぞいて、コロニーの活動に支障をきたさない範囲でできるだけ巣内の様子を広く観察できるようにした。

2-3 結果

2-3-1 ワーカー産卵

まず *T. minangkabau* のふたつの巣で、1988年7月26日から8月21日のあいだ、それぞれ1日に2時間から3時間、合計56時間ずつ観察をおこなった。このあいだ女王による産卵は1日に数十個という頻度でみられたが、ワーカーによる産卵はまったく観察されなかった。この時期、同じ巣をつかって島根大学の手塚俊行氏がワーカーの日齢による分業の観察をおこなっていたが、やはりワーカーによる産卵は観察されていない (手塚ほか, 1991)。これは原産地のスマトラにおける観察でも同様である (Sakagami *et al.*, 1983c)。女王を失ったコロニーでも産卵はみられないという (手塚, 私信)。

T. angustula においては、1989年6月10日から6月29日のあいだ、ふたつの巣のそれぞれで1日に1時間から3時間、合計27時間ずつ観察をおこなった。このあいだ女王による産卵は1日に数十個という頻度でみられたが、ワーカーによる産卵はまったく観察されなかった。1992年にパナマのパロコロラド島に滞在したときには、屋外にからの巣箱を置いておいたところ、*T. angustula* のコロニーが営巣をはじめた。まもなく女王が産卵をはじめ、コロニーは成長をはじめたが、ワーカーによる産卵はみられなかった。

Melipona panamica では、1988年から89年にかけての時期に、2つの巣をつかって合計

300 時間の観察がおこなわれた。その結果、育房のなかの吐きもどされた餌の表面に、ワーカーが自分の卵を産みつける行動がみられた。しかし、これらの卵の大部分は女王によって食われた。女王は、産卵にやってきてワーカーの産んだ卵を見つけるとこれを食べ、そのあとに自分の卵を産む。女王の産卵がすむと育房はワーカーによって閉じられるので、孵化してくるのは女王の産んだ卵である。ところが、ワーカーのなかには、自分で卵を産んだあと、すぐに育房を閉じはじめて自分の卵をのこそうとする個体がいる。女王は、触角をつかってそのワーカーをたたき行動を、攻撃的な様子でおこなう。しかし、観察された 200 個の育房のうち 2 つの育房で、ワーカーが自分の卵をのこすことに成功するのが確認された。女王によって食われる卵とワーカーが育房のなかにのこす卵とのあいだには、形態的なちがいがなく、産みつけられる場所も同じである。この点で、次にのべる *Scaptotrigona barrocoloradensis* とは異なっている。

S. barrocoloradensis の観察は、まず 1989 年の 3 月から 4 月にかけての時期に、パナマでおこなわれた。ワーカーは女王存在下で 2 種類の卵を産む。一方は、餌の吐きもどしのおこなわれた育房のふちに生まれ、女王によって食われる。もう一方は、吐きもどされた餌の上に生まれ、そのまま育房のふたで閉ざされる。これに対する女王による妨害はみられない。両者は形もちがっており、前者が球形に近いのに対し、後者は細長い(図 2-1)。そこで以下、女王によって食われる卵を栄養卵、ワーカーが息子をのこすための卵を生殖卵とよぶことにする。このような 2 つのタイプの産み分けは、*S. postica* のワーカー産卵でもみられる (Sakagami, 1982)。前述の *M. panamica* の場合のように、卵の種類を形態的に区別できず、女王によって食われるかどうかという結果でしか判断できない場合でも、便宜的にこれらのことばをもちいることにする。*S. barrocoloradensis* のこのときの観察では、ワーカーが生殖卵をのこした育房は、つくられていく育房のうち 10% ~ 25% の割合を占めた。*M. panamica* では、前述のように、この割合が 2/200、すなわち 1% であった。

S. barrocoloradensis においては、ついで、島根大学に導入された 2 つの巣で、1989 年の 9 月 17 日から 21 日にかけてと 27 日から 30 日にかけての計 9 日間、観察をおこなった。しかし、前の観察とは対照的に、どの巣でも女王存在下でワーカーによる生殖卵の産卵は観察されなかった。



図 2-1. *Scaptotrigona barrocoloradensis* のワーカーが産むふたつのタイプの卵。

さらに、同じ種について、1992年2月から5月にかけて、パナマのバロコロラド島で6つの巣を観察した。しかしこのときは後述するように天敵の攻撃をうけるなどの原因で4つの巣がダメージを受け、健全な状態で継続して観察できた巣は2つであった。健全な巣での観察は、最初のパナマでの観察と同じ3月から4月にかけての時期に集中しておこなった。しかし、やはり最初の観察とは対照的に、どの巣でも女王存在下でワーカーによる生殖卵の産卵は観察されなかった。たとえばS5と名づけた健全なコロニーにおける1992年4月24日の観察では、8時15分から25分までと、12時10分から15分まで、16時00分から04分までの3回にわたって女王による産卵(POP)がみられた。女王によって産卵された育房はそれぞれ22個、21個、18個であり、ワーカーによる栄養卵はそれぞれ4個、0個、1個であった。しかし栄養卵はすべて女王に食われ、ワーカーによる生殖卵の産卵はなかった。また、S2と名づけたもうひとつの健全なコロニーでは、4月25日の15時51分から57分までの女王の産卵時において、女王が産んだ卵が26個、ワーカーの産んだ栄養卵が16個で、ワーカーの産んだ生殖卵は確認できなかった。それぞれのPOPで産卵される育房は、ワーカーによってつくられていくその形態からあらかじめ特定できるので、見落としはあっても少ないはずで、初回の観察時にみられたような10%から25%という値に達することは考えられない(図2-2、図2-3)。まれに、生殖卵型の細長い卵が、栄養卵のように育房のふちに産まれることがあったが、すべて女王かワーカーに食われた。

S. barrocoloradensis で、ワーカーによる生殖卵の産卵があった巣となかった巣のあいだにみられたほかの大きな違いは、コロニーサイズと女王の時間あたり産卵数である(表2-1)。ワーカーが生殖卵を産んだコロニーは、この種のコロニーとしては成熟したかなり大型のもので、女王の産卵はおよそ2時間おきにみられ、1回の女王の産卵数は100をこえていた。一方、ワーカーが生殖卵を産まなかったコロニーは、いずれも小型もしくは中程度のものであり、2回目のパナマでの健全な巣での観察では、女王による産卵の間隔がおよそ3時間から8時間、1回の女王の産卵数は平均すると20から30程度であった。この種の十分成長したコロニーには8000頭程度のワーカーが存在するが(Roubik, 1983)、島根大学での観察にもちいた2つの巣のワーカー数は500から700頭で、観察のおわりごろには、秋の寒さのためか、300頭程度にまで減少していた。

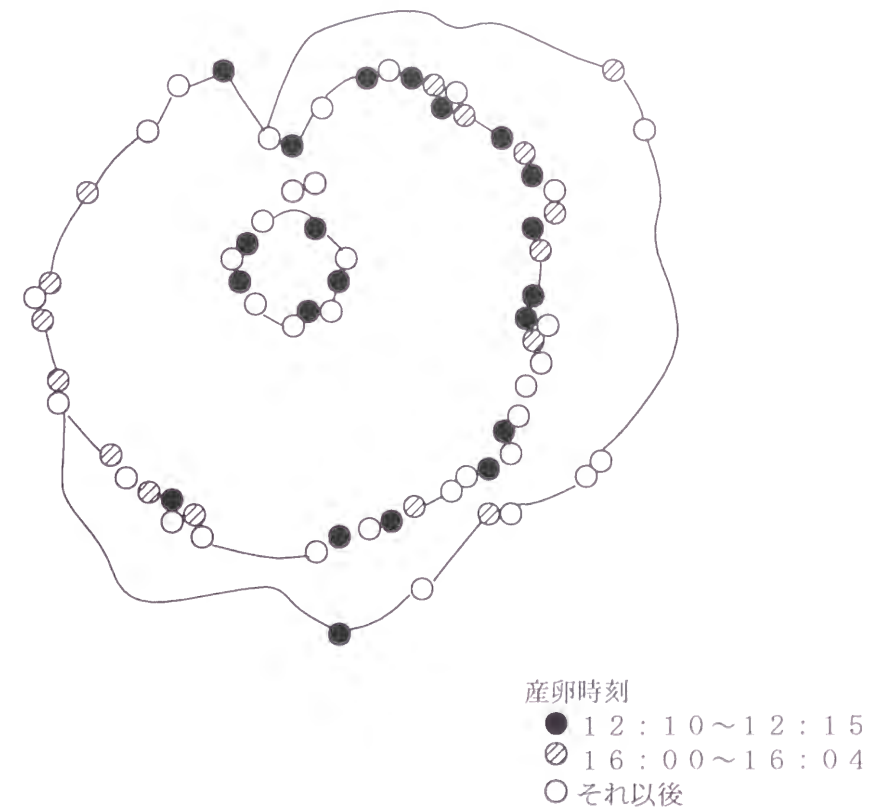


図2-2. *S. barrocoloradensis* のコロニーS5において女王が産卵した育房の分布(1992年4月24日)。巣盤の外縁にそってあたらしい育房がつくられていき、女王は短時間に集中して卵を産む。

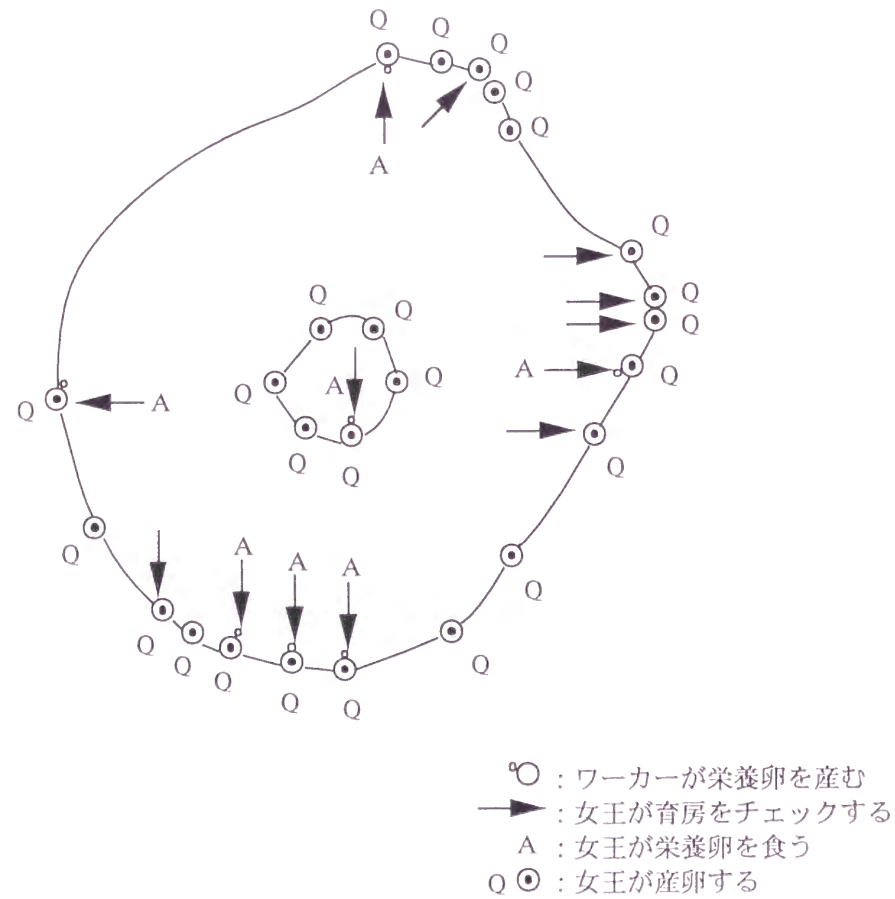


図2-3. *S. barrocoloradensis* の女王による産卵行動の一例。コロニーS2で、1992年4月11日、午前9:45~9:55に観察されたもの。

表2-1. *Scaptotrigona barrocoloradensis* のコロニーサイズがコロニーの生産性とワーカーによる生殖卵の産卵におよぼす効果。大型のコロニーは1989年の3月から4月、小型のコロニーは1992年の3月から4月に、それぞれいずれもパナマで観察をおこなった。

Colony size	Intervals of queen's oviposition	No. of eggs laid per POP*	No. of eggs laid per day	% of brood cells that recieved worker eggs
Large	2 hrs.	> 100	> 1200	10 ~ 25 %
Small	3 ~ 8 hrs.	20 ~ 30	120 ~ 400	0 %

*: The food provisioning and oviposition process (POP) of *Scaptotrigona barrocoloradensis* has a distinct temporal structure (see text).

パナマで観察した巣のうちのひとつでS 1と名づけたコロニーでは、途中から女王の姿がみえなくなり、そのあとワーカーによる生殖卵の産卵がみられた。この巣は2月7日に巣箱への導入をおこなった。その後、3月の中旬までに多数のワーカーの羽化があったが、女王の姿は確認できず、新女王も産み出されなかった。3月下旬にワーカーによる産卵がはじまった。このときの給餌産卵過程 (POP) は、女王存在下でのPOPとかなり異なっていた。女王存在下では、この種のPOPは前述のように5分前後のあいだに約20以上の育房で集中しておこった。それに対し、女王を失ったこの巣では、産卵のためにつくられる育房の数そのものがすくなく、それにつづくPOPも、統一性を欠き時間的にも長くひきのばされたかたちでおこった。3月30日の観察によると、午前11時40分過ぎから、そのとき完成していた8つの育房で10分以内のあいだに集中して給餌がおこったが、そのあとにワーカーが産んだ卵は大部分が食われ、育房はすぐには閉じられなかった。このときにワーカーが産んだ卵は、まるい栄養卵と細長い生殖卵の2種類であった。栄養卵は女王存在時と同様育房のふちに生まれ、生殖卵は育房のふちに産まれるものと育房のなかに産まれるものとがあった。生殖卵はどちらに産まれたものもすぐにワーカーに食われたが、まるい栄養卵は食われるまでの時間が長く、産卵後10分以上そのまま放置されているものもあった。閉じられた育房がふたたびかじりあけられることも多く、同じ育房がくりかえして閉じられたりかじりあけられたりした。最初の給餌から1時間30分あまり経過した時点で、閉じていた育房は8つのうち2つだけであった。この間に18個の生殖卵と4個の栄養卵を確認した。この日の観察のあとワーカーの羽化がみられない期間がしばらくつづき、コロニーの個体数がかなり減少したあと、4月下旬からオスの羽化がはじまり、5月10日ごろまでつづいた。もともと小型のコロニーであったが、最後には個体数がいちじるしく減少し、やがて自然消滅した。

2-3-2 天敵の影響

2回目のパナマでの調査時における *S. barrocoloradensis* の6つのコロニーのうち、4つは巣箱に移したときの大きさが中型、2つは小型のものであった。このうち小型のもの

2つをふくむ全部で4つが、途中でヌスミハリナシバチ *Lestrimclitta* やノミバエ *Pseudohyppocera* の攻撃をうけるなどして衰退し、消滅した (図2-4)。コロニーを野外の巣から観察巣箱に移した直後はノミバエの発生がおこりやすく、6つのうち4つの巣で発生がおこった。夜間などに吸虫管でとりのぞくことで発生をおさえたが、中型のコロニーのうちのひとつ (S 4) では、急激な増殖をおさえきれず、コロニーを人為的につぶした。

この巣は4月12日に巣箱への導入をおこなった。導入時のダメージが大きかったのか、巣箱を外に出した15日の時点でかなりワーカー数が減少しており、羽化直後の色のうすい個体以外ほとんどみあたらなかった。その翌日にも、貯食壺がこわれ蜜がこぼれだして修復されないままの状態になっていた。17日にはノミバエの成虫を200頭以上とりのぞいた。侵入しようとするノミバエが多く、巣に接近するミツバチの姿もみられたので、ふたたび室内に避難させた。18日になると、ノミバエの幼虫が巣箱の中に大量に発生しており、ガラスぶたの内側や貯色壺の表面のかなりの部分がうじ虫におおわれるような状態になっていた。このような状態になると、巣内の正常な活動が営まれず、女王も産卵しない。そこで、ほかの巣への悪影響も考慮して、この巣を廃棄した。

もうひとつの中型のコロニー (S 1) は、無女王状態になったあと、前述のようにワーカーがオスを産み、やがて消滅した。小型のコロニーのうちのひとつ (S 3) は、無女王状態になって個体数が減少したところにヌスミハリナシバチの攻撃をうけた。もうひとつの小型のコロニー (S 6) は、巣箱へ導入して1週間後に天敵の攻撃をうけたとみられ、巣の入口付近にワーカーの死体が多数落ちており、これで巣内の個体数が激減した。観察巣箱はすべて同じ場所に巣の入口の向きだけをかえてならべておいたが、中型のコロニーの2つ (S 2、S 5) は、調査終了時まで健全な状態が保たれた。

パナマでの1回目および島根大学での観察時には、ノミバエの発生などによる打撃はなかった。

2-4 考察

ハチ目 (Hymenoptera) の昆虫は、受精卵がメスになり受精されずに産まれた卵がオスに

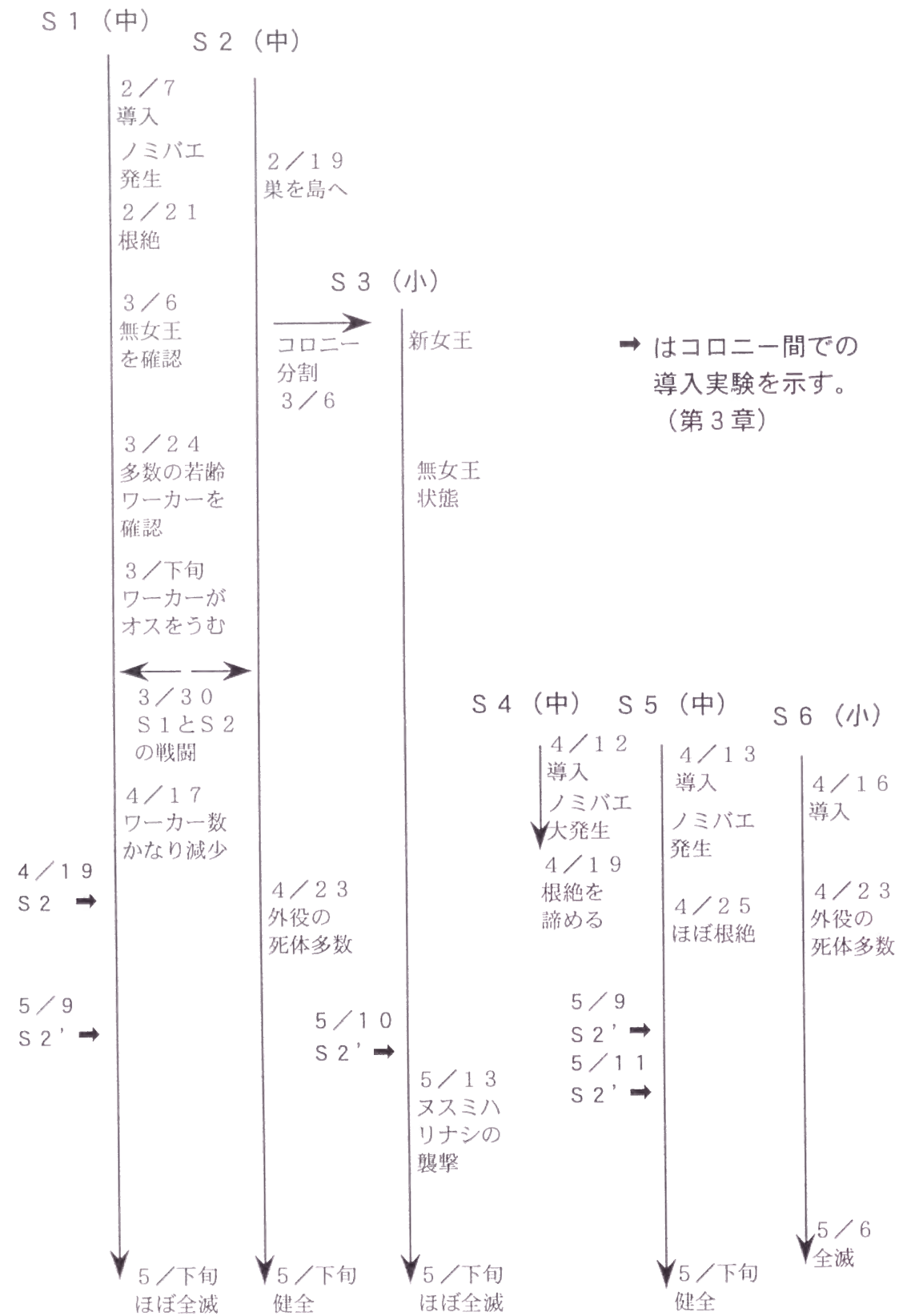


図2-4. パナマで観察、実験にもちいた *S. barrocoloradensis* のコロニー。小から中サイズの巣6つのうち4つがほぼ全滅。そのすべてがノミバエ、ヌスミハリナシ、同種の他巣の攻撃を受けた。巣の防衛に対する選択圧の強さをうかがわせる。

なるという単倍数性 (haplo-diploidy) の性決定様式をもつ。このため、母親が1頭のオスとしか交尾していないとき、姉妹間の血縁度が0.75となり、母親と娘のあいだの血縁度0.5を上回る。つまり、こどもを自分で産んで育てるよりも姉妹の繁殖をたすける方が進化的に有利になりやすい。このことがハチ目で真社会性が何度も進化した理由であると Hamilton は考えた。血縁度の計算方法にはいくつかの種類があるが、ここでは最近広く受けいられている Hamilton (1970, 1972) の回帰による血縁度を持ちいる (Grafen, 1991a も参照)。この場合、オスからみた姉妹の回帰血縁度は0.25で、オスによる利他行動は進化しにくい。実際に、ハチ目の社会にあらわれたワーカーはすべてメスである。これらの点について、近年ではさまざまなモデルをつかったより詳細な検証がおこなわれているが、議論の大筋はみとめられている (伊藤ほか, 1992)。しかし母親の交尾相手のオスが1頭ではないとすると、姉妹間の血縁度は低くなり、話はもっと複雑になる。

母親が同じだが父親は同じではない姉妹 (半姉妹: half sisters) のあいだの血縁度は、単倍数体の場合、0.25になる。これは、単倍数体で両親が同じ姉妹 (超姉妹: super sisters) のあいだの血縁度0.75の1/3にすぎず、母親と娘のあいだの血縁度0.5よりも低い。ミツバチでは実際に女王が複数回交尾をおこなっている。これには、コロニーの遺伝的多様性が高まりコロニーの活力が大きくなるという理由で、女王にとって繁殖上十分な利益があるのだろう (Seeley, 1985)。ワーカーからみても、巣仲間の血縁度が低いことがただちに利他行動をおこなわないという結果にむすびつくわけではない。利他的な社会行動の進化の条件が、遺伝子の包括適応度によって決まるからで、血縁度の大小のみによって決まるわけではないからである。

包括適応度はつぎのように定義されている (伊藤ほか, 1992の記号を改変)。

$$I_f = W - c + \sum b r$$

I_f は個体 A の包括適応度、 W は他個体と社会関係がないときの適応度、 c は他個体への社会行動をつうじて失う適応度、 b は A の社会行動をつうじて他個体 B が得る適応度の増加分、 r は A の B に対する血縁度で、 \sum は A の社会行動が向けられる血縁者について和をとることを示す。

利他行動が進化する条件は、 $c > 0$ 、 $b > 0$ のもとで $I_f > W$ となることである。

したがって、ある特定の個体に対して利他行動を向けることが進化的に有利になる条

件は、 $1f - W > 0$ より、

$$br - c > 0$$

となる。これが、第1章でのベタ Hamilton の公式である。さらに変形すれば

$$r > c/b$$

となる。

c と b がそれぞれあらわすのは、利他行動をおこなった場合とおこなわなかった場合の行為者 (c) と受け手 (b) における子孫の数の差である。

ここで、真社会性のハチにおけるワーカーの立場から、次世代のオスの生産について考えてみよう。ワーカーは交尾しないので、ワーカーが産む卵は孵化してもオスにしかならない。このようにして生まれてくる息子の回帰血縁度は、ワーカーからみて1である。卵細胞の遺伝子は、すべて母親由来のものだからである。ワーカーが巣の中のほかのメスがオスを産むのをたすけたとき、このようにして生まれてくるオスの回帰血縁度は、ワーカーからみて、そのオスを産んだメスの血縁度に1をかけたものになる。すなわち、超姉妹の産んだオスが0.75、母親の産んだオスが0.5、半姉妹の産んだオスが0.25となる。したがって、単純に血縁度だけで優先順位を考えるなら、ワーカーは自分でオスを産むのが一番よく、ついで超姉妹、母親、半姉妹の順にオスを産むのをたすけるのがよいことになる。問題は、母親の交尾回数によって結果が異なることである。

母親の交尾が1回ならば、ワーカーにとっては、母親（女王）にオスを産ませるよりも姉妹（ワーカーまたは女王）にオスを産ませるほうが包括適応度が高くなりやすい。母親の交尾回数が増えるにしたがって、姉妹に対する血縁度の平均値は低くなり、母親にオスを産ませることを優先した方がよくなるだろう。Ratnieks (1988) は、このようなことから、女王が1回交尾のときワーカー産卵がおこりやすく、複数回交尾のときおさえられると考えた。ミツバチでワーカー産卵が0.12%という非常に低い頻度におさえられているのは、これでうまく説明できる。しかしこれは、第3章であつかう血縁認識の問題ともかかわっている。ハチのワーカーは巣内の「血縁度の平均値」を認識できるのだろうか。それとも超姉妹と半姉妹をも識別できるのだろうか。後者の場合、遺伝子間のもっと複雑な相互作用がはたらくことも考えられる。

本研究では、女王の交尾回数の測定はおこなわなかった。DNAフィンガープリント

法などでハリナシバチの交尾回数を実際に測定することにより、今後、Ratnieks の仮説を検証することができるだろう。すなわち、この仮説によれば、女王存在下でワーカーが産卵しない *T. minangkabau* や *T. angustula* で女王の交尾が複数回であり、ワーカーが高い頻度で生殖卵を産む *S. postica* や *S. barrocoloradensis* で女王の交尾が1回であると予測できる。結果がこのとおりならば、仮説は支持されることになる。*M. panamica* における1%という値を、相互監視によってワーカー産卵がおさえられた結果とみるか否かは微妙なところであろう。この値はミツバチにおける0.12%よりも高い。なお、この種で女王がワーカーの産卵を妨害しようとする現象は、包括適応度の観点から説明できる。女王にとっては、たとえ血縁者であっても他個体が卵を産むのよりも自分が直接卵を産むほうが有利だからである。しかし、ワーカーによる生殖卵の産卵の有無自体がコロニーによって異なる *S. barrocoloradensis* の場合、このような変異が生ずる原因として考えられるものを検討しておかなければならない。今のところ、すくなくとも3つの可能性が考えられる。（なお、このような原因によってほかの種にもワーカー産卵の種内変異が存在するという可能性もないとはいえない。）

第1の可能性は、コロニーによって女王の交尾回数がちがうという可能性である。これは、女王が1回しか交尾していない巣ではワーカーが生殖卵を産み、女王が複数回交尾のときワーカーが生殖卵を産まないという Ratnieks (1988) の仮説を種内変異に適用するものである。この場合、ワーカーは女王の交尾回数、したがってすくなくとも巣内の血縁度の大小かばらつきを、相対的にでも認識できなければならない。

第2の可能性は、ワーカー産卵が、ワーカーによる性比制御の機構としてはたらいっているという可能性である。辻 (1993) は、個々のコロニーにとっての最適性比が個体群の平衡性比と一致しない場合についての議論をまとめている。アリの性比の分布は二山型になることが少なくないという。

第3の可能性は、コロニーサイズによってワーカー産卵のパターンが変化するという可能性である。結果でみたように、ワーカーが生殖卵を産んだ巣は、コロニーサイズが大きく女王の時間あたり産卵数も多かった。逆にワーカーが生殖卵を産まなかった巣は、コロニーサイズが小さく女王の時間あたり産卵数も少なかった。

現時点ではどの可能性も否定できない。しかし、第1と第2の可能性がワーカー産卵

にコロニー間変異があるという事実のみにもとづくものであるのに対し、第3の可能性はコロニーサイズのちがいという実際の観察との対応にもとづくものなので、よりくわしく検討しておくべきだろう。

これは、(1) 成熟して大きくなったコロニーにおいてのみワーカーが次世代の繁殖個体に大きな投資をおこなうことへの見返りが大きくなる、(2) 大きくなったコロニーでは女王によるワーカー産卵の抑制が機能しにくくなる、という2つの観点から考えることができる。この2つは必ずしも両立不可能なものではない。

まず第1の観点に関連して、観察されたようなコロニーサイズのちがいは単なるコロニー間変異であるばかりではなく、熱帯林の雨季と乾季に応じた1年間のライフサイクルを反映したものである可能性がある。ワーカーがオスを産んでも、繁殖シーズンからはずれていれば、つまりその交尾相手がいなければ、結局遺伝子をのこすことはできない。Roubik (1989) によると、パナマ中央部では、ミツバチの分封の頻度に季節に応じた大きな変動がみられる。また、南米のハリナシバチ *M. favosa* では、コロニーの育仔数の変動がその時点で利用できる花粉の量の変動によく一致することが知られている。島根大学で観察したコロニーでは個体数がかなり減少していたが、これは飼育条件がコロニーの健全な成長に適していなかったためかもしれない。しかし、パナマでの観察は、1回目のものも2回目のものも、同じ3月から4月にかけての時期におこなっており、ワーカーによる生殖卵の産卵が前者でみられ後者でみられなかったのは、たまたまその時点でのコロニーの成熟の度合いが違っていたためだと思われる。

コロニーがある程度大きくなっていなければ、仮に分封してもあたらしい巣が十分な大きさをもつことができない。飼育した巣では、小さい巣の方があきらかにヌスミハリナシバチなどの天敵の攻撃を受けやすく、それによるダメージも大きい。したがって、分封するにはコロニーがある程度以上大きくなっていることが必要であり、分封後も、コロニーが十分大きくなるまではワーカー数を増やして巣の防衛力を高めることが個々のワーカーにとっても死活の問題であろうと予測される。ミツバチでは、ワーカーの個体数が増えると、ワーカー1頭あたりの防衛反応が強くなるようになる (Moritz & Southwick, 1992)。ワーカー数が増えると、コロニー全体の生産力も高まる。女王の産卵間隔が短くなり1回の産卵数が増えるということは、それだけ育房づくりも速くおこな

われるということである。さらには、採餌にはじまるコロニーの活動全体をささえるエネルギーのフローも大きいということだろう。このような状況は、熱帯林内で利用できる花粉の量を介して、個体群内のほかの巣ともある程度定期的に同調したかたちであらわれやすいにちがいない。ワーカーが次世代の繁殖個体に直接投資することの見返りは、このような条件ではじめて大きくなると考えられる。ワーカーにとって、生殖卵の産卵が次世代のオスを直接産むことであるのに対し、栄養卵は女王への投資であり、どちらかといえばコロニー全体の生産力に投資しようとするものだろう。前述の Hamilton の公式 ($br - c > 0$) にあてはめるならば、小さな巣では巣仲間と協力することによる利益 (br) が他個体へ投資することによる自分自身の直接の適応度の損失 (c) に比して相対的に大きいのに対し、大きな巣では自分でオスを産む利益が大きくなり、この関係が逆になりやすい、と解釈できる。以上のような見方を確かめるには、今後、さらに多くの巣をつかって現地で少なくとも1年をとおした観察をおこなわなければならない。なお、無女王状態になった巣では、そのときに新女王が育てられていないかぎり、分封によって繁殖する見込みがないので、ワーカーは自分でオスを産む以外に遺伝子をのこす方法はない。

第2の観点、すなわち女王によるワーカー産卵の抑制についてはどうだろうか。ミツバチ (*Apis mellifera*) では典型的なコロニーで約3万のワーカーがいるが、女王物質によってワーカー産卵は事実上ほとんどゼロに近い頻度におさえられている (Seeley, 1985)。このような場合には、ワーカー数の増加によって女王による産卵抑制が機能しなくなるとは考えにくい。一方、研究にもちいたもう1種のハリナシバチ *M. panamica* では、女王がワーカー産卵を直接妨害しようとふるまうのが観察された。ワーカー産卵の抑制がこのような直接の行動のみによっておこなわれているなら、ワーカー数の増加によって抑制が機能しきれなくなることも考えられる。*S. barrocoloradensis* では、女王による直接の妨害行動は確認できなかった。もし仮に女王がなんらかの抑制手段をとろうとしているとしても、ワーカーは第1の観点で述べたような自分自身の利益に合致するかぎりにおいてこれにしたがっていると推察される。なお、無女王になった巣でワーカー産卵がおこることは、女王による抑制仮説と矛盾しない。

表2-2に、社会性ハチ目のいくつかの種でワーカー産卵があるかどうか、あるとす

表2-2. ハリナシバチにみられるさまざまなタイプのワーカー産卵。

Species	Queenright colony			Queenless colony	Reference
	Types of eggs	Trophic eggs	Reproductive eggs	Oviposition	
<i>Trigona minangkabau</i> *	none	none	none	no	Suka & Inoue (1993)
<i>T. angustula</i> *	none	none	none	—	Suka et al. (unpub.)
<i>Hypotrigona muelleri</i>	none	none	none	yes	Sakagami & Zucchi (1974)
<i>Melipona panamica</i> *	1	on food	on food (1%**)	—	Inoue et al. (unpub.)
<i>Tetragona dorsalis</i>	1	on cell margin	none	no	Inoue et al. (unpub.)
<i>Scaptotrigona postica</i>	2	on cell margin	on food (5~21%)	yes	Sakagami (1982)
<i>S. barrocoloradensis</i> *	2	on cell margin	on food (0~25%**)	yes	Suka et al. (unpub.)
<i>Apis mellifera</i>	1	none	rare(0.12%)	yes	Visscher (1989)

*: Species observed in this study.

** : % of cells in which worker's reproductive eggs were laid.

ればどのようなパターンになっているかをまとめた。このように、ワーカー産卵の有無にはじまって、産む卵の種類、産む場所にいたるまで、さまざまなタイプのものがみられる。現時点では、このようなパターンのすべてを一貫した論理で説明することはできない。そのためには、将来より多くの種で、上にのべたようなさまざまな仮説を、それぞれの系統関係もふまえたうえで検証していかななくてはならない。だが、本研究では次に、ワーカー産卵のこうしたさまざまなタイプの存在が、それぞれのコロニー内の社会構造を変化させることをつうじて巣仲間認識や血縁認識にどのような影響をおよぼすかに注目して、研究を進めることにした。

第3章 ハリナシバチにおける巣仲間および血縁者の識別行動

3-1 はじめに

社会性昆虫が巣仲間や遺伝的に近い個体をほかの個体から識別できることが、近年、ミツバチ、コハナバチ、アリ、アシナガバチなどをあつかった数多くの研究によって示されてきた (Michener & Smith, 1987; Breed & Bennett, 1987; Jaisson, 1991; 井上, 1993)。観察される識別行動の基盤には、巣仲間や血縁個体を神経系のレベルで認識する能力が存在すると考えられている。しかし、グループの認識と真の血縁認識を実験的に区別することは必ずしも容易ではなく、社会性昆虫においてはコロニーを構成するメンバーがグループであると同時に一般に血縁集団でもあるという二重の性格をもっているため、真の血縁認識を純粹にとりだすのはむずかしいとされてきた (Grafen, 1990, 1991b; Stuart, 1991)。認識のための手がかり (cues) として、たとえば環境に由来しひとつの巣で共有されるにおいの成分のようなものもちいられていれば、これはグループの認識といえる。これに対して、個体の表現型にあらわれる遺伝的な差異にもとづいて血縁度のちがいを認識するのが、せまい意味での血縁認識である (図3-1)。したがって、ハチが巣仲間とそうでない個体を識別してふるまうのが観察されても、それだけで単純に血縁認識の能力があるとはいえない。また、個体が血縁認識の能力をもっている、包括適応度からみて適切な条件に置かれていなければ、それが識別行動のかたちで外にあらわれてこない可能性がある。なお、「血縁認識 (kin recognition)」ということばは、社会性昆虫で広くみられる「巣仲間認識 (nestmate recognition)」などをふくんだ広い意味でもちいられることもあり (たとえば, Hepper, 1991b; Pfennig & Sherman, 1995; Sherman *et al.*, 1997)、それには十分な理由があるが、本章では、概念を区別するため、Grafen が「真の血縁認識 (true kin recognition)」とよんだせまい意味に限定してつかうことにする。

ここで「識別」および「認識」ということばの定義をおこなっておく。「識別」は discrimination の訳語としてつかい、行動レベルで観察できる個体の反応が対象の属するクラスによって異なることをさす。それに対して「認識」は recognition の訳語としてつ

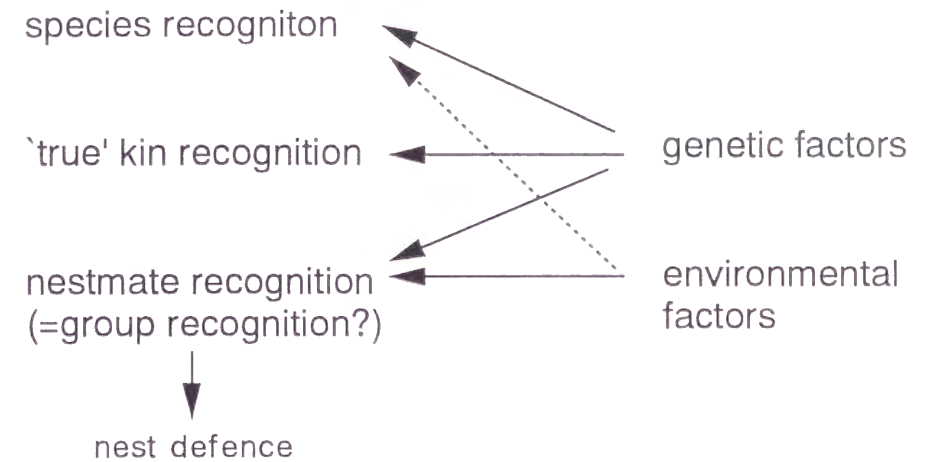


図3-1. 狭義の血縁認識と巣仲間認識や種の認識との関係。

かい、個体が神経系のレベルで対象を特定のクラスに属するものとしてとらえることをさす。しかし、どのような「認識」がおこっているかを「識別」行動の観察から単純に決定することはできない。逆にまた、特定の「認識」がつねに「識別」行動にむすびつくとも限らない。

Grafen の議論にしたがえば、血縁認識が血縁選択と直接むすびつき血縁選択を強めるものとして機能するためには、以下のことが必要である。すなわち、認識する個体が認識の対象となる個体のあいだの表現型レベルの差異を「認識」し、その差異が血縁度のちがいにもつづく遺伝的な差異を反映したものであること、またその直接の結果として「識別」行動をとともなうことである。この条件がみたされた場合に、血縁認識は、認識される個体の遺伝子の存在頻度をその血縁度に応じて左右することができる(図3-2)。

高次真社会性のハチ目の昆虫では、2頭の個体が出会う場面のカーストの組み合わせが6通り考えられる。(1)女王と女王、(2)ワーカーとワーカー、(3)オスとオス、(4)女王とワーカー、(5)女王とオス、(6)ワーカーとオス。この6種類である。このうち、ハリナシバチで血縁認識が実際に関係すると考えられる状況は、第1章で述べたように、(1)と(3)以外の4つの場合である。

(5)新女王が交尾するとき、新女王とオスはたがいに相手を血縁度に応じて識別しようとするかもしれない(ハリナシバチやミツバチでは新女王は結婚飛行をおこない、同じ巣の中にいるオスと交尾することはない)。(4)ワーカーは、女王育仔や分封時、王位継承時に、女王をその血縁度に応じてえらぼうとするかもしれない。(2)多量の餌が貯蔵されている巣を防衛することは、天敵に対するものとしてばかりではなく、同種の略奪者に対するものとしても必要になる場合があり、その場合には巣仲間をほかの個体と識別するだろう。また、巣の中にさまざまな血縁関係にある個体がいるとき、より血縁度の高い個体を識別して優先的にその繁殖をたすけるようにすれば、包括適応度を高めるのに役立つだろう。これは、(6)ワーカーによる次世代のオスへの投資の場面での選択に関わっている。

本章では、ハリナシバチにおいて、(6)の問題との関連に注目しつつ(2)の点に関する種間比較をおこなう。第2章でのべたように、ハリナシバチではワーカー産卵に種によって異なるさまざまなタイプのものがみられる。そのため、巣内の血縁認識がそ

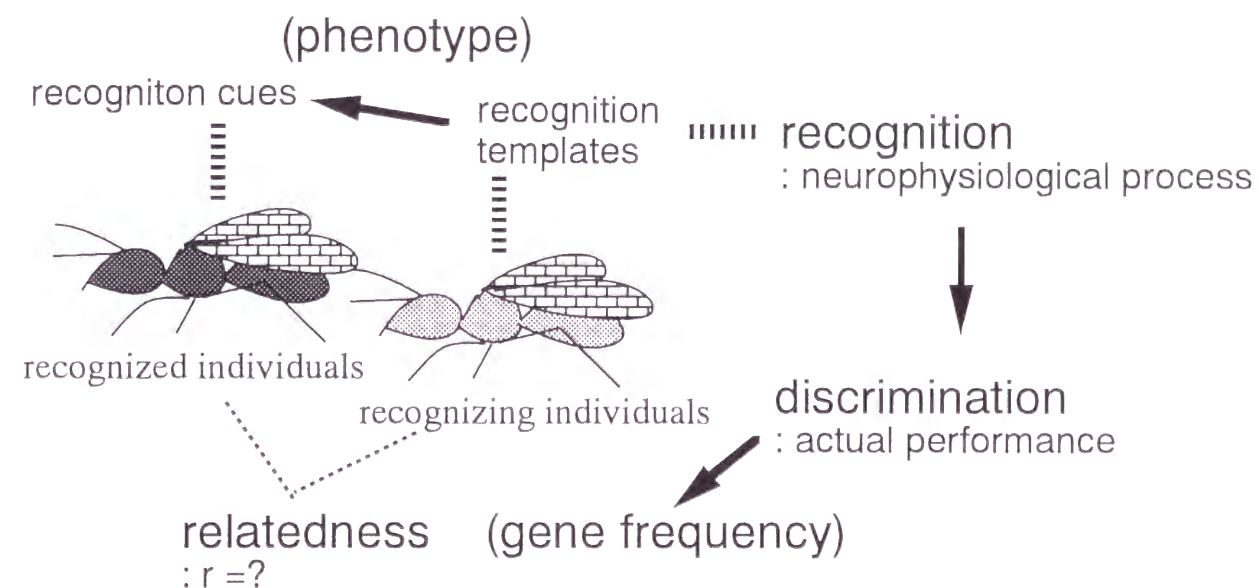


図3-2. 認識と識別、および認識する側とされる側の関係。

れに応じてちがったパターンをとる可能性がある。*Trigona minangkabau* や *T. angustula* のように女王存在下でワーカー産卵のない種の場合、巣の防衛のための巣仲間認識は必要だが、同巣内のワーカー間で血縁度に応じた識別をする必要はない。問題となるのは繁殖個体の血縁度であり、同じ巣に別のワーカーが存在することによる利益がその血縁度によって変化することはない。一方、*Melipona panamica* や *Scaptotrigona postica* のように女王存在下でワーカーが生殖卵を産む種の場合、ワーカーは、巣仲間のうち血縁度の高いワーカーを受け入れ血縁度の低いワーカーを排除することで包括適応度を高めることができる可能性がある。さらに、*S. barrocoloradensis* のようにワーカーが生殖卵を産むかどうか巣の状態によって異なる種の場合にどうなるかも、単純なかたちでは予測できないとはいえ、興味深い問題である。本章では、このうち *S. postica* 以外の4種について、第2章であつかったのと同じ巣をつかって、ワーカー間の巣仲間認識と血縁認識の行動観察をおこなった。*M. panamica* と *S. barrocoloradensis* では、認識される側の個体の血縁度のほか、その個体が羽化後しばらく過ごす環境や羽化後の日齢などを段階的に操作して、環境由来の要因がどのように影響するかを明らかにしようと試みた。

種間比較をおこなうため4種でおこなった実験に共通する方法上の枠組みについて、ここでのべておく。それぞれの種でおこなったより詳細な実験の手順については、あとで結果もふくめて順次のべる。

まず、別々の場所で採集され互いに血縁関係にないと考えられる2つの巣を、それぞれの種で用意する(図3-3)。仮に2つのコロニーの一方をM (motherの頭文字)、他方をA (alienの頭文字)と名づける。これらをそれぞれ、第2章でのべた観察巣箱に導入する。次に、それぞれの巣を分割し、蛹が入った巣盤の一部をもとの巣から移してサブコロニー M' および A' をつくる。(種によっては、育仔期のワーカーと花粉や蜜の入った貯食壺の一部をサブコロニーと一緒に移した場合もある。)女王はコロニー M および A にのこしておく。M と A は、巣の活動を健全に保つため、外役蜂が飛び立って花から採餌できるようにしておき、M' と A' は、巣のにおいが分割したときからできるだけ変化しないように、巣箱の入口をとじておく。

やがてサブコロニー M' と A' からワーカーの蛹が多数羽化してくる。これらの個体を、コロニー M に導入する。導入する個体には、個体識別できるようにマーキングをほどこ

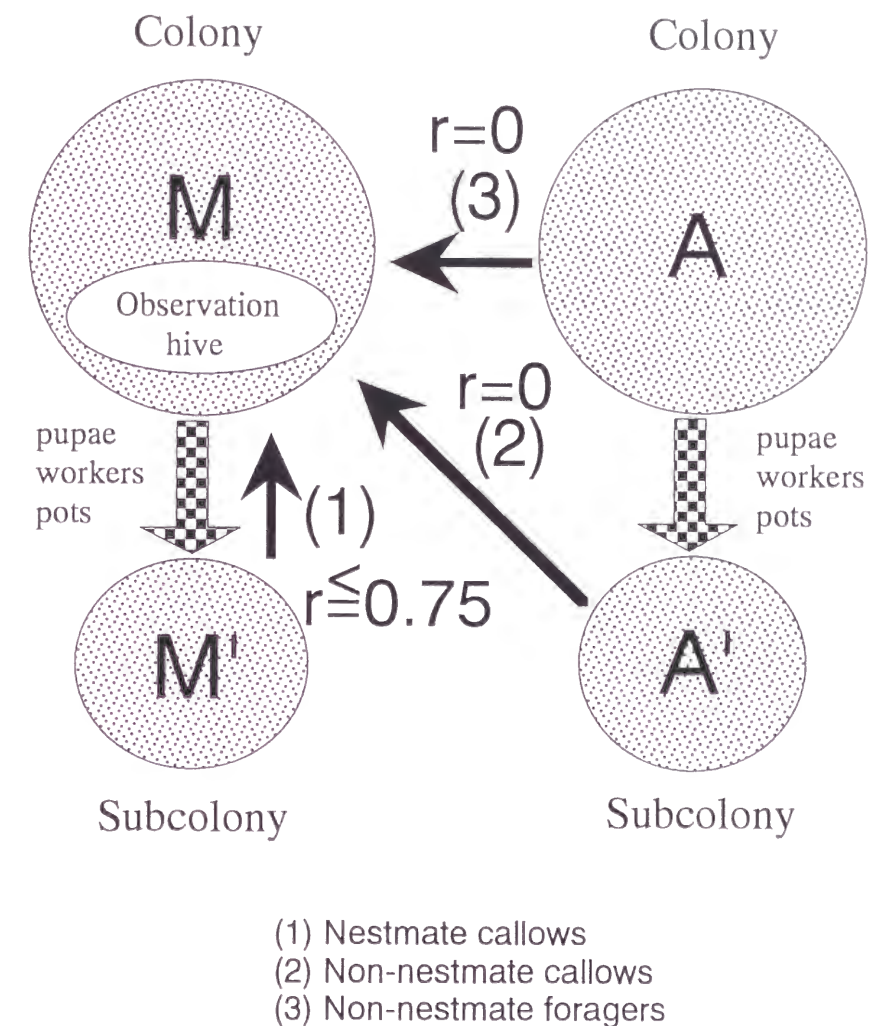


図3-3. 外役または羽化後まもない個体を導入する実験のシエマ。4種のハリナシバチすべてでこのタイプの実験をおこなった。

しておき、マーカが十分に乾燥してから導入する。M' から導入する羽化直後のワーカーは、M のワーカーにとって母親を同じくする姉妹である。実験の操作による影響がなければ、巣仲間が通常の状態では羽化してくるのと同じである。これに対し、A' から導入する羽化直後のワーカーは、M のワーカーにとって非血縁個体である。羽化後7日までの内役がはじまる前の時期のワーカーについて、4種すべてでこのようなサブコロニーからの導入をおこない、M のワーカーの反応を記録した。

コロニー A から、外役個体にマーキングをほどこし、コロニー M に導入する。これは、巣の防衛行動を確認するためである。これらは非血縁者という点でサブコロニー A' からの導入個体と同じだが、羽化後の日齢がちがっている。

包括適応度の観点から、羽化直後に導入するワーカーに関して、M' からの個体がどの種の場合でも受け入れられると予測されるのに対し、A' からの個体はワーカー産卵のある場合に識別がきびしくなると予測される。A からの外役個体は、略奪者として排除されると予測される。

こうした外からの導入をおこなわない通常の状態でも、コロニー内のワーカーは、出会ったときに相手のからだの表面に触角で短くふれる行動 (antennation) や、口うつしにえさをあたえる栄養交換 (trophallaxis) などの行動を、たがいにおこなっている。このような行動と同じ行動、あるいは異なった行動が、導入個体に対してどのように、またどのような頻度でみられるかに注目して観察をおこなった。

3-2 *Trigona minangkabau* における識別行動

3-2-1 材料と方法

実験にもちいたのは *Trigona minangkabau* の4つの巣で、1998年3月にインドネシア、スマトラ・パラット州のパダン市近郊で採集され、同年6月に巣箱に入った状態で航空便で日本にもちこまれたものである。巣箱本体を島根大学農学部構内の恒温室に置き、恒温室を25~30℃に保った。そして巣の出入り口をグリーンハウス内の空間に接続した。ワーカーは巣の出入り口から飛び立って、ハウス内の花から採餌した。

1頭の女王が正常に産卵をつづけるコロニー2つをえらんで、それぞれコロニー M、A と名づけた。各コロニーのワーカー数は、700から800であった。本種の成熟したコロニーのワーカー数は2000から3000なので (Sakagami *et al.*, 1983a)、これらはその約1/3のサイズである。第2章でも述べたように、ワーカー産卵はみられなかったが、これは原産地での観察でも同様である (Sakagami *et al.*, 1983c)。

ほかの種の外役個体を導入したときの反応をしらべるため、*Trigona angustula* の巣のワーカーをもちいた。これらはブラジル、サンパウロ州のリベラン・プレト市から空輸されたものである。これらの巣箱も *T. minangkabau* と同様の方法で維持した。この種でもワーカー産卵はみられない (第2章)。ワーカーのサイズが *T. minangkabau* とほぼ同じで、これはハリナシバチのなかでは小さい方に属する。

実験1 同種および他種の外役個体の導入

本種では、非血縁者の外役個体の導入を、M と A 以外の2つのコロニーから M と A の双方におこなった。これらの別のコロニーを B、C と名づける。B は女王が存在するコロニーであり、C は女王のいないコロニーである。導入前にこれらの外役個体にペイントをほどこし、数時間別の箱に隔離しておいた。*T. angustula* はすぐに見分けがつくのでマーキングをおこなわなかった。

1988年8月2日、3日、14日から17日の計6日間導入をおこなった。ひとつの巣に導入したのは1日に1頭か2頭で、2頭の場合は15分以上間隔をあけた。個体の導入は、コロニーを不必要に攪乱しないよう、観察巣箱の側面にあらかじめあけておいた小さな穴から静かにおこなった。その後30分から2時間にわたって、導入された巣のワーカーの導入個体に対する反応を記録した。

実験2 同種の同巣および他巣由来の羽化直後の個体の導入

1988年7月25日、コロニー M、A からそれぞれ育房域の一部 (羽化直前の蛹を100頭程度ふくむ部分) をとりだして別の容器 (M' および A') に入れた。翌日以降、羽化してくるワーカーの胸部背板に、複数の色のペイントマーカを組み合わせて個体識別できるマーキングをほどこした。マーキングした個体は、数時間別の箱に隔離したのち

M または A に導入した。M' 由来のもの、A' 由来のもの、いずれも同数ずつ M と A の双方に導入した。1 日に 1 頭から 10 頭までのワーカーを、7 月 26 日から 8 月 14 日までのあいだのうちの 15 日間導入した。ワーカーの体色は、羽化直後はうすく、日齢を追うにつれて黒くなっていく (Salmah *et al.*, 1984)。

7 月 26 日から 8 月 21 日までの毎日、2 つのコロニーをそれぞれ 2 時間から 3 時間、合計でそれぞれ 56 時間ずつ観察して、導入したワーカーが導入された巣のワーカーにどのようにあつかわれるかを観察した。マークされた導入個体を発見するたびに、その個体番号を確認し、見失うまでのあいだにほかのワーカーからうけた反応の種類と回数を記録した。また、その個体を追跡できた時間の長さを 1 回ごとに秒単位で記録した。1 個体の 1 回の観察は 5 分間でうちきり、その後、別の個体の追跡にきりかえた。

3-2-2 結果

実験 1 同種および他種の外役個体の導入

コロニー M および A のワーカーは、同種他巣由来の外役個体を、女王がいるコロニー B からのもの (n = 6) も、女王がいないコロニー C からのもの (n = 6) も、いずれも完全に排除した。また、他種 *T. angustula* の外役個体も排除した (n = 2)。これらの導入された外役個体は、すべて、1 日以内に導入された巣から姿を消した。導入された巣のワーカーの反応は、導入した 3 つのカテゴリーの外役個体いずれに対しても、基本的に同じであった (図 3-4)。外役個体を導入するとすぐに、何個体かがそのまわりをとりかこみ、そのうち一部は脚や翅にかみつきの、ほかの個体はからだのいろいろな部分をせわしげに触角でさわりはじめた。この触角による接触は、通常巣仲間どうしが出会ったときにおこなわれるものよりも攻撃的で長くつづいた。導入された外役個体はまわりをとりかこむワーカーから逃げようと試み、しばしばそれを防ごうとするかのようにまわりのワーカーのうち 1 個体か 2 個体かがその上に馬乗りになった。導入された外役個体が逃げだすと、導入された巣のワーカーはそれを追いかけた。導入された外役個体が反撃した場合、相手の個体と腹部をきつくかみあった状態になり、このまま双方とも死んだ。この場合に限らず、死体は常にほかのワーカーによって巣の外に捨てら

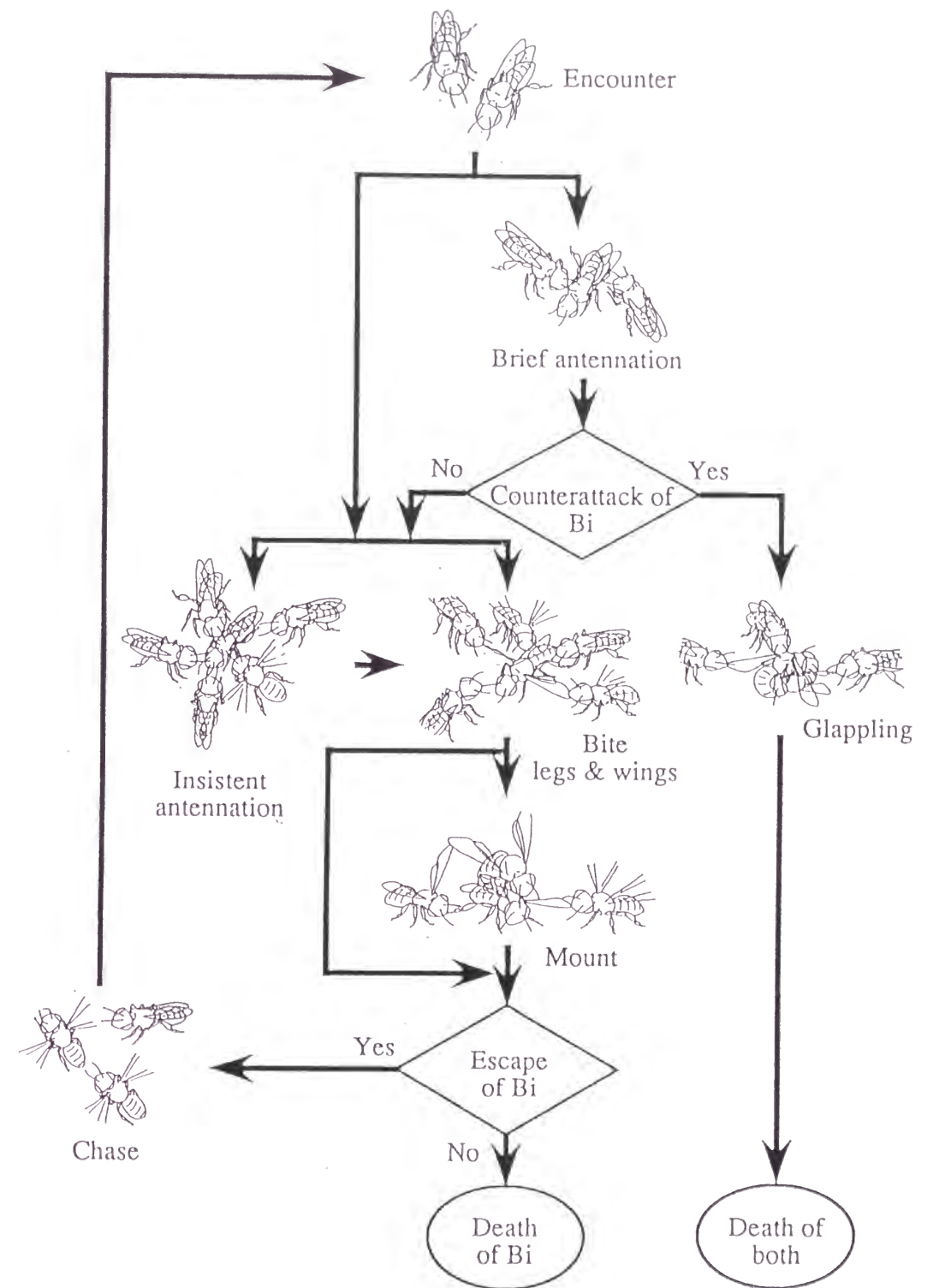


図 3-4. *Trigona minangkabau* のガード個体が他巣由来の外役個体と出会ったときの行動の連鎖。導入された外役個体がガード個体に反撃すると、「とっくみあい」がおこり、互いに胴体をきつくかみあって死にいたる。

れた。

以下の記述では、導入された個体に反応したワーカーをガード個体とよぶことにする。これはおおむね、羽化後20日以上経過した個体だともわれる (Inoue *et al.*, 1996)。

実験2 同種の同巣および他巣由来の羽化直後の個体の導入

同巣由来であるか他巣由来であるかにかかわらず、羽化直後の同種のワーカーを、ガード個体はほとんどすべて受け入れた (図3-5)。羽化直後に導入された個体に出会うと、そのからだをガード個体は触角で短くふれた。この出会いの反応は巣仲間どうしが通常出会ったときにおこなう反応と区別できなかった。そのあと、ガード個体はそのまま立ち去る場合もあれば、導入された個体を調べつづける場合もあった。後者の場合しばしば、触角で短くふれる行動をガード個体はくりかえした。たまに、導入された個体の上にガード個体が馬乗りになることがあった。この場合、ガード個体はいくぶん攻撃的で、そのからだをしきりに触角でさわって調べているようにみえた。導入された個体は反撃しなかった。このような反応のあと、両者のあいだでときどき栄養交換がおこなわれた。観察された限り、いつも最後には、相手のそばからガード個体は立ち去った。羽化直後に導入された個体がこのようにして1日以上生き残った割合は、同巣由来のものすなわち血縁者で92% (n = 65)、他巣由来のものすなわち非血縁者で98% (n = 64)であった。

血縁者か非血縁者かを問わず、ガード個体の触角による接触は、導入直後に頻繁にみられ、その後有意に減少した (図3-6)。図の羽化後1~4日、5~11日、12~20日は、Salmah *et al.* (1984) による本種の羽化後の体色変化 (pigmentation) のステージ区分 I、II、IIIにそれぞれ対応する。コロニーMの1~4日とコロニーAの5~20日においては、非血縁者の方が有意に高頻度で触角でさわられたことがわかった。血縁者の方が有意に高頻度でさわられることはなかった。馬乗り行動は、どちらのコロニーでも非血縁者に対して有意に高頻度でみられた (図3-7)。栄養交換は、どちらのコロニーでも有意差がなかった (図3-8)。

ほかの個体から馬乗り行動をうけるのが2回以上観察された個体は、羽化直後に導入された全部で129個体のワーカーのうちの8個体であった。導入された個体でほかの個

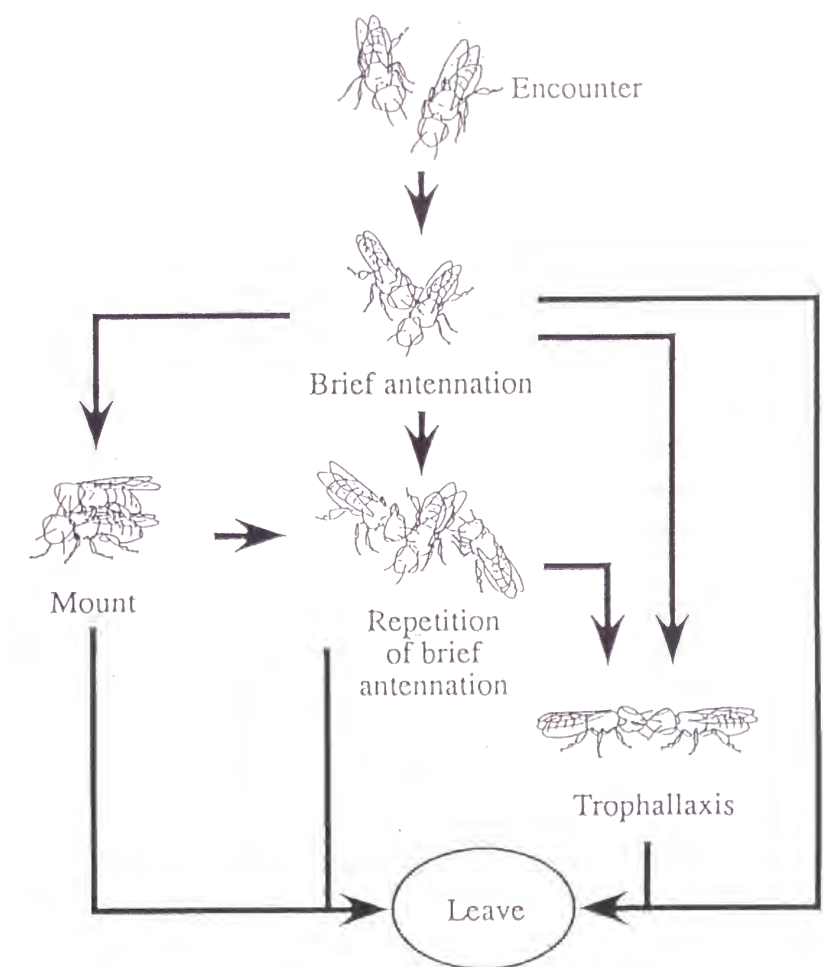


図3-5. *T. minangkabau* のガード個体が同巣または他巣由来の羽化直後のワーカーと出会ったときの行動の連鎖。

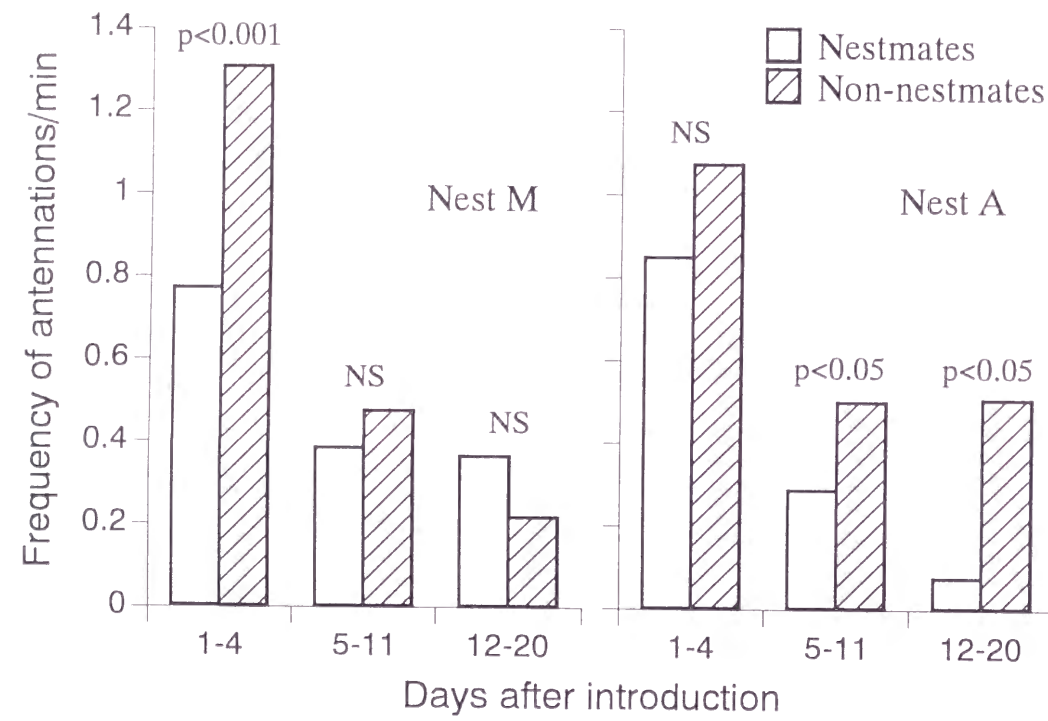


図3-6. *T. minangkabau* のガード個体が導入された羽化直後の個体に対しておこなった触角による接触の1分間あたりの頻度 (同巣と他巣のあいだの差の検定には Mann-Whitney U test をもちいた)。

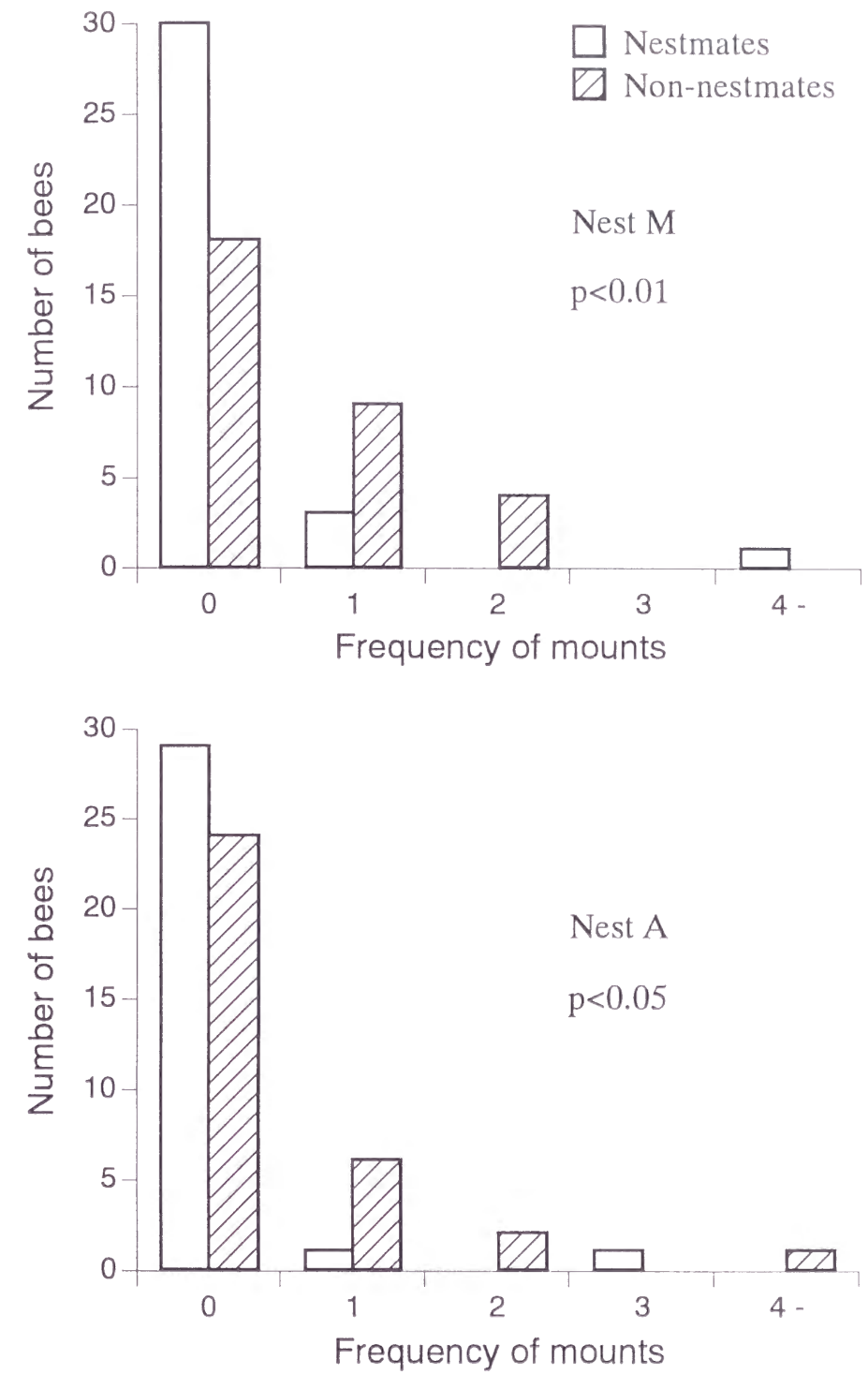


図3-7. *T. minangkabau* のガード個体が導入された羽化直後の個体に対しておこなった馬のり行動の頻度分布 (同巣と他巣のあいだの差の検定には Mann-Whitney U test をもちいた)。

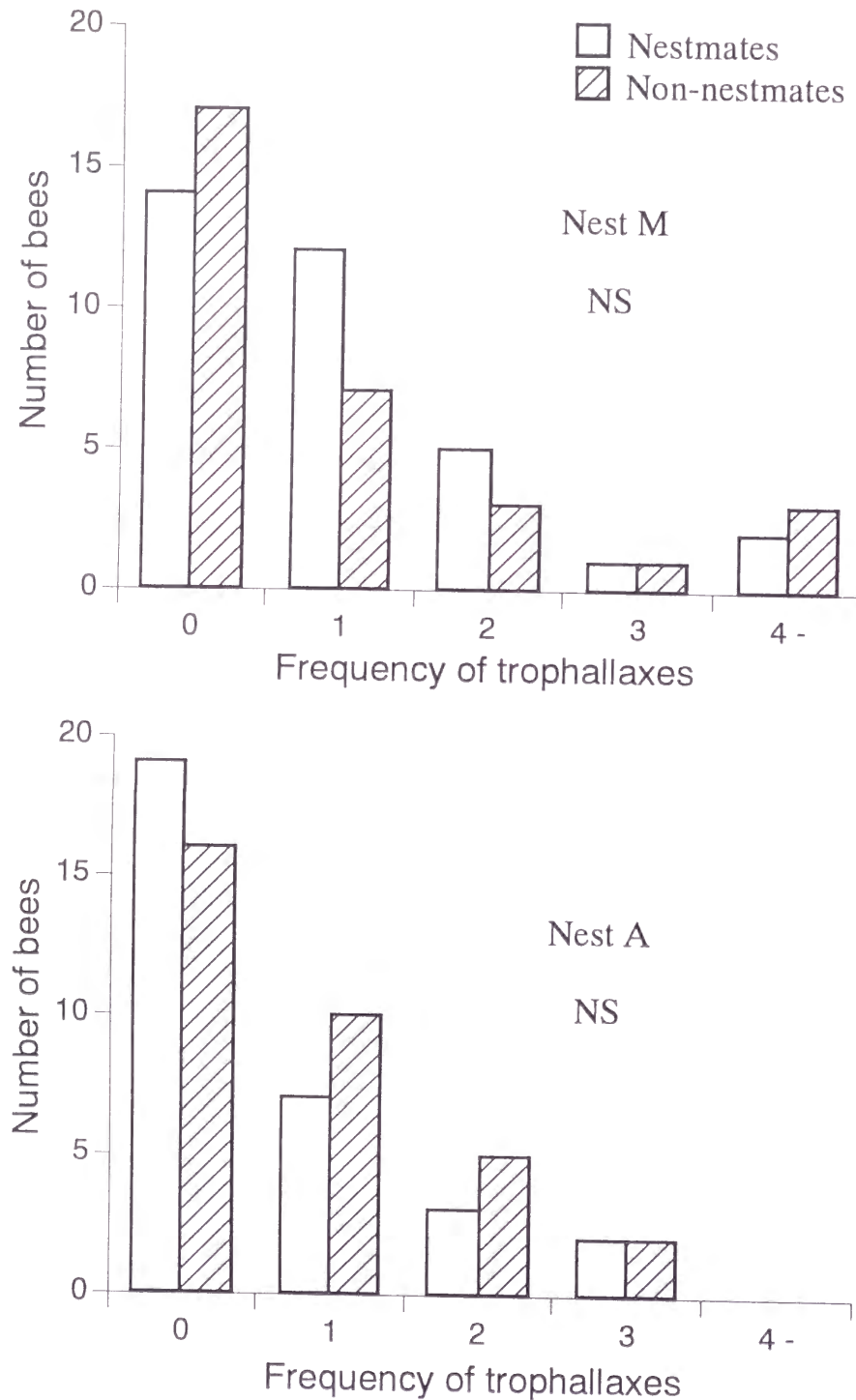


図3-8. *T. minangkabau* のガード個体が導入された羽化直後の個体に対しておこなった栄養交換の頻度分布（同巣と他巣のあいだの差の検定には Mann-Whitney U test をもちいた）。

体に馬乗りになるのが観察された個体は、4 個体であった。たとえば B'11 と番号をつけられた個体は、サブコロニー M' からコロニー A に導入された非血縁者で、ほかの個体から馬乗り行動をうけるのが 8 回観察された。このうちの 1 回は B'24 という番号をつけられた個体によるもので、この B'24 は、やはりサブコロニー M' からコロニー A に導入された非血縁者で B'11 とは姉妹関係にある個体であった。導入された非血縁者がこのように自分の姉妹に馬乗りになる例が、ほかにも一度観察された。

3-2-3 考察

T. minangkabau のガード個体は、他種の外役個体および同種他巣由来の外役個体を識別し、排除した（実験 1）。このような識別能力は、自然条件下で、巣内にたくわえられたえさや巣の建築材料を略奪者から守るためのものとして必要なものである。

これに対し、同種他巣由来の羽化直後の個体を、ガード個体は羽化直後の血縁者と同様に受け入れた（実験 2）。しかしこれは、必ずしも両者の由来（血縁度）のちがいを認識していないということを意味しない。なぜならば、触角での接触や馬乗り行動の頻度は他巣由来のものに対して有意に高頻度でみられたからである（図 3-6、3-7）。ガード個体は両者の由来のちがいにもとづく何らかの差異を認識したにもかかわらず、羽化直後の非血縁者を受け入れたと考えられる。羽化直後の個体が略奪行動をおこなうことはないので、これが巣の防衛にとって欠陥となることはない。略奪者として機能しうるのは、外役個体だけである。

本種において、巣仲間認識の手がかりとしてもちいられている表現型上の標識 (cues) としては、遺伝的なもの、環境由来のもの双方が考えられる。しかしいずれにせよ、その個体レベルでの発達のプロセスは、同種他巣からの略奪者を排除するのに十分役立つものとなっている。羽化直後の導入個体をガード個体がチェックする頻度が、前者が他巣由来ものか同巣由来のものかで量的にちがっていること（図 3-6、3-7）から、認識のための標識の一部が羽化前の要因で決まっていることがわかる。羽化前の要因としては、遺伝的なものと幼虫のえさのような環境要因の双方が考えられる。羽化直後に導入されたワーカーのうちごく一部の個体だけがくりかえし馬乗り行動をうけたの

をみると(図3-7)、標識の個体間変異を無視しえないかもしれない。

導入されたのが他巣由来の個体であってもそれが羽化直後の個体(実験2)か外役個体(実験1)かでガード個体の反応が異なることから、標識の一部が羽化後に変化し、日齢が進むにつれてしだいに巣間で差が大きくなることがわかる。しかし一方、これに一見相反するかのよう、羽化直後に導入された個体に対する触角による接触の頻度が日がたつにつれて減少する傾向もみられた(図3-6)。これには2通りの理由が考えられる。ひとつの可能性は、羽化直後に導入された個体の遺伝的に決められた標識にガード個体が慣れた(他巣由来の羽化直後の個体をとった巣と外役個体をとった巣は別のものである)というものであり、もうひとつの可能性は、羽化直後に導入され受け入れられた個体の標識が導入先の巣のにおいとまざりあって差がなくなったというものである。現時点ではどちらとも決めがたい。巣仲間認識のための標識に遺伝的な要因と環境要因の双方がかかわっている例はミツバチ(*Apis mellifera*)でも知られている(Breed, 1983; Getz, 1991)。導入されて受け入れられた非血縁者(B'24)が同じように導入された自分の姉妹(B'11)を攻撃したことは、識別する側の基準(templates)が羽化後の周囲の環境条件から(すくなくとも部分的には)学習されることを示している。このしくみは、巣仲間認識を効率的に機能させるのに役立つはずである。

ワーカー産卵がある場合には、たとえ羽化直後の個体であっても、その血縁度に応じた識別をおこなう方が、包括適応度を高める上で有利になることがありうる。しかし、本種ではワーカー産卵がみられないので、羽化直後のワーカーを血縁度に応じて(おそらくある程度認識はしているにもかかわらず)識別しないことが、ガード個体にとって不利にならない。むしろワーカーが少しでも増えることで、コロニーの活動にとってプラスになるだろう(Suka & Inoue, 1993)。

3-3 *Trigona angustula* における識別行動

3-3-1 材料と方法

パナマで採集され、1989年4月に巣箱に入った状態で航空便で日本にもちこまれた

Trigona angustula の2つのコロニー(MとA)を実験にもちいた。巣箱本体を島根大学農学部構内の恒温室に置き、恒温室を25~30℃に保った。そして巣の出入り口をグリーンハウス内の空間に接続した。ワーカーは巣の出入り口から飛び立って、ハウス内の花から採餌した。どちらの巣も1頭の女王が正常に産卵をつづけていた。

ほかの種の外役個体を導入したときの反応を調べるため、*Nannotrigona testaceicornis* の巣のワーカーをもちいた。この種も、恒温室で*T. angustula*と同様の方法で維持されていたものである。

実験1 同種および他種の外役個体の導入

非血縁者の外役個体の導入を、AからMへおこなった。導入前にこれらの外役個体にペイントをほどこし、数時間別の箱に隔離しておいた。*N. testaceicornis* はMとA双方に導入した。これは見分けがつかないのでマーキングをおこなわなかった。

非血縁個体の導入を1989年6月20日と21日におこなった。1日に導入したのは1頭か2頭で、2頭の場合は2時間以上間隔をあけた。導入は、観察巣箱の側面にあらかじめあけておいた小さな穴から静かにおこなった。*N. testaceicornis* の導入は、6月7日、20日に1頭または2頭ずつおこなった。

実験2 同種の同巣および他巣由来の羽化直後の個体の導入

1989年6月6日に、コロニーM、Aからそれぞれ育房域の一部(羽化直前の蛹を多数ふくむ部分)をとりだして別の容器(M'およびA')に入れた。翌日以降、ペイントマーカーをつかって、羽化してくるワーカーの胸部背板に個体識別できるマーキングをほどこした。マーキングした個体は、数時間別の箱に隔離したのち、MまたはAに導入した。M'由来のもの、A'由来のもの、いずれも同数ずつMとAの双方に導入した。ひとつの巣あたり1日に5頭から25頭までの数のワーカーを、6月8日から17日までのあいだのうちの8日間導入した。

6月10日から29日までの、22日をのぞく毎日、2つのコロニーをそれぞれ1時間から3時間、合計でそれぞれ30時間ずつ観察して、導入したワーカーが導入された巣のワーカーにどのようにあつかわれるかを観察した。マークされた導入個体を発見するた

びに、その個体番号を確認し、見失うまでのあいだにほかのワーカーからうけた反応の種類と回数を記録した。また、その個体を追跡できた時間の長さを1回ごとに秒単位で記録した。1個体の1回の観察が5分間つづいた場合には、その時点で別の個体の追跡にきりかえた。

3-3-2 結果

実験1 同種および他種の外役個体の導入

コロニーMのガード個体は、同種の他巣由来の外役個体(n=3)を攻撃し排除した。導入された外役個体は、すべて1日以内に導入された巣から姿を消した。また、MとAいずれのガード個体も、他種の*N. testaceicornis*の外役個体(n=5)をはげしく攻撃してすべて殺した。

導入された巣のワーカーの反応は、導入したのが同種の非血縁者であるか他種であるかでちがっていた。同種の非血縁者の外役個体を導入すると、何個体でそのまわりをとりかこみ触角でせわしげにさわる・脚や翅にかみつく・馬乗りになってその場におさえこむ、などの行動がみられた。死体はほかのワーカーによって巣の外に捨てられた。*N. testaceicornis*の外役個体を導入したときは、コロニー全体がはげしい興奮状態になり、攻撃も徹底していた。導入した直後にまわりからガード個体が殺到してその場におさえこもうと試み、ひとたびつかまえるとヤニ状の褐色の物質でその場所にだんご状にぬりかためてしまった。

実験2 同種の同巣および他巣由来の羽化直後の個体の導入

羽化直後の個体に対する反応は、*T. minangkabau*のものとよく似ていた。同巣由来であるか他巣由来であるかにかかわらず、ガード個体はこれらをほとんどすべて受け入れた。導入されたこれらの個体に出会うと、そのからだをガード個体は触角で短くふれた。そのあと、ガード個体はそのまま立ち去る場合もあれば、導入された個体を調べつづける場合もあった。後者の場合、しばしば、触角で短くふれる行動をガード個体はくりか

えした。導入された個体は反撃しなかった。このような反応があったあと、両者のあいだでときどき栄養交換がおこなわれた。観察した限り、いつも最後には、相手のそばからガード個体は立ち去った。羽化直後に導入された個体がこのようにして1日以上生き残った割合は、同巣由来の血縁者で83%(n=96)、他巣由来の非血縁者で84%(n=100)であった。

3-3-3 考察

本種における結果は、基本的に*T. minangkabau*のものと同じである。すなわち、略奪者となりうるような他種および同種の他巣由来の外役個体を排除したのに対し、同種の羽化直後の個体はその由来にかかわらず受け入れた。巣の防衛はおこなうが、羽化直後のワーカーを血縁度に応じて識別することはしないのである。本種でも、ワーカー産卵がみられないので、結果は予測どおりといえる。

他巣由来の導入個体が羽化直後のものか外役個体かでガード個体の反応が異なることから、標識の少なくとも一部が、羽化後に変化することがわかる。巣仲間認識の標識の個体における発達のしかたが、(やはり*T. minangkabau*のものとおなじく)巣の防衛には十分役立つようなしくみになっている。しかし、標識を決める遺伝的要因と環境要因のどちらがどの程度重要なのかは、この実験からはわからない。

*T. minangkabau*とのちがいとして目立ったのは、他種に対する攻撃のしかたである。同種の他巣から外役個体を導入したときよりもその攻撃は激しく、ヤニ状の分泌物で固めてしまうという同種に対してはもちいない攻撃手段をもちいた。*T. minangkabau*が東南アジアに生息するのに対し、本種*T. angustula*の生息場所は新熱帯である。新熱帯にはヌスミハリナシバチ*Lestrimelitta*が生息し、しばしばハリナシバチの巣をおそう(Roubik, 1989)。このような生息場所に応じた天敵による選択圧のちがいが、他種への攻撃手段を異なったかたちに進化させたのかもしれない。

3-4 *Melipona panamica* における識別行動

本種の実験は 1988 年から 89 年にかけてパナマ市でおこなわれた。実験にはパナマ国内のさまざまな場所で採集され観察巣箱に導入された複数のコロニーをもちいた。巣の入口を屋外に接続し、ワーカーが野外の花から採餌できるようにした。本種では女王存在下でワーカーによる生殖卵の産卵がみられたので（第 2 章）、コロニー内での血縁認識が存在すると予測され、種間比較の対象として興味深い。

個体のサイズはミツバチ (*Apis mellifera*) と同程度で、上述の 2 種よりはかなり大きい。

実験 1 血縁度の異なるワーカーの導入

血縁関係の異なる *Melipona panamica* のコロニーを 3 つ用意した。すなわち、女王が互いに母親と娘の関係にあるふたつのコロニーと、血縁関係のないコロニーひとつである（図 3-9）。まず、別々の場所で採集した 2 つのコロニー（M と A）を 1989 年 2 月にそれぞれ観察巣箱に移し、ワーカーが野外の花から採餌できるようにした。娘のコロニー D をつくるため、3 月 19 日に M をほぼ等しく分割した。女王（母親）は M にのこした。D の女王（娘）を M でも A でもない別の巣からのオスと交尾させるため、コロニー D を 20 km はなれた場所にしばらくのあいだ移しておいた。4 月 5 日には D の女王の産卵が確認されたので、D をもとの場所にもどした。

導入個体の羽化後の生息環境による標識 (cue) の変化とその結果としてのガード個体の識別行動の変化をしらべるために、M、D、A のそれぞれからサブコロニー M'、D'、A' をつくった。羽化後まもない個体・蛹の入った育房・貯食壺をそれぞれサブコロニーに移したが、未成熟な女王は入れなかった。サブコロニーから羽化したワーカーは、個体識別できるようマークして、最高 3 週間までサブコロニーに入れておいたあと 5 月 2 日と 12 日、6 月 5 日にコロニー M に導入した（図 3-9）。羽化は毎日おこるので、羽化直後からのさまざまな日齢のワーカーを導入したことになる。一部のワーカーは、それ自身の出自とは別のサブコロニーに移されたのち、導入された。6 月 5 日に導入されたものの一部は、コロニー D の新女王によって産卵され羽化してきたもので、M のワーカーにとっては姪にあたる。これらの「条件づけ」したワーカーを、M の内部に注

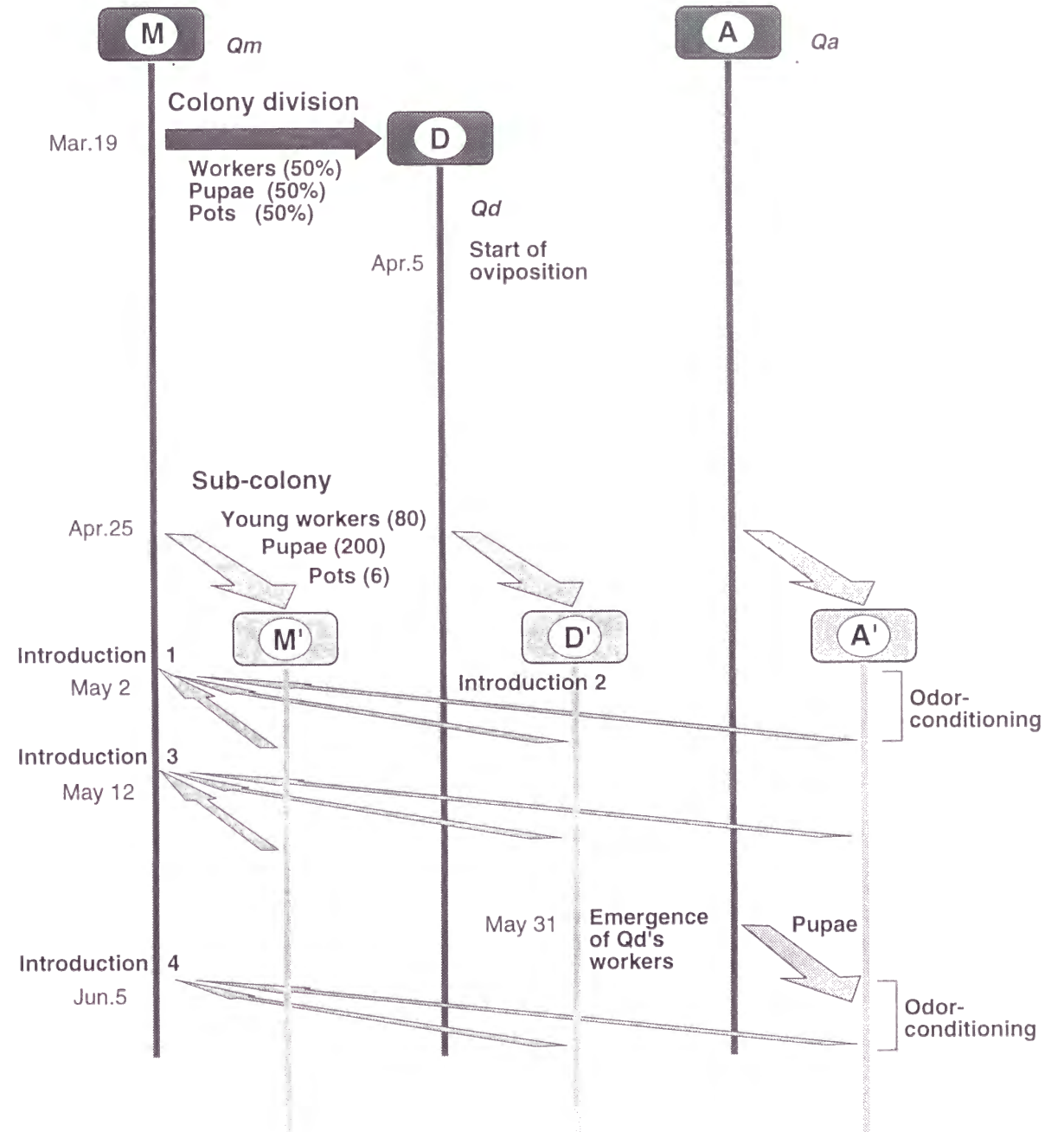


図 3-9. *Melipona panamica* における血縁者および巣仲間の識別行動をあきらかにする実験の概要（詳細は本文）。

意ぶかく導入した。

実験2 コロニーへの攪乱をつづけることによる影響

コロニーへの天敵の攻撃による影響をシミュレートするため、人為的にコロニーの攪乱をおこなった。もちいたコロニーは、上の実験1でつかったものとは別のものである。1988年の10月から12月にかけて、毎日ひとつの巣箱の上のガラスぶたをあけて育房域のまわりを覆っている被膜をとりのぞいた。このコロニーに由来する羽化直後のワーカーにマーキングをほどこして導入し、どの時点で導入した個体がどれだけ生きのこるかを記録した。

3-4-2 結果

実験1 血縁度の異なるワーカーの導入

コロニーMのガード個体は、導入された個体に出会うと、最初そのからだに触角でふれ、ときには、さらに口器の部分で腸内の物質か分泌腺の由来の物質をチェックした。このとき、導入個体は大顎(mandibles)をあけて静止し、分泌物のチェックをうけいれた。このあと、特に、相手が非血縁者のとき、あるいは日齢の進んだ個体のとき、そのからだにガード個体がかみつくことが多かった。このとき、ほかのガード個体も、からだの別の部分をかんだりやわらかいやニの小さなかたまりを相手の胴体になすりつけることによってこの攻撃に加勢した。導入された個体が受け入れられるか排除される(殺される)かは、大抵導入後1日以内で決まった。一度受け入れられれば、たとえ非血縁者(Aからの個体)であっても、巣仲間と同じようにあつかわれた(図3-10、図3-11)。

さまざまなレベルの反応の割合でみると、ガード個体は、導入された個体をその条件づけのさまざまなカテゴリー(日齢、血縁度など)に応じて識別したことがわかった。なかでも1日以内に殺された個体の割合は、たとえ導入されたのが姉妹(Mに由来する個体)であっても、羽化後まもない個体(羽化後6日以内)で7%であったのに対し20日後に導入されたものでは45%と、日齢が進むにつれて大きく上昇した(図3-12)。

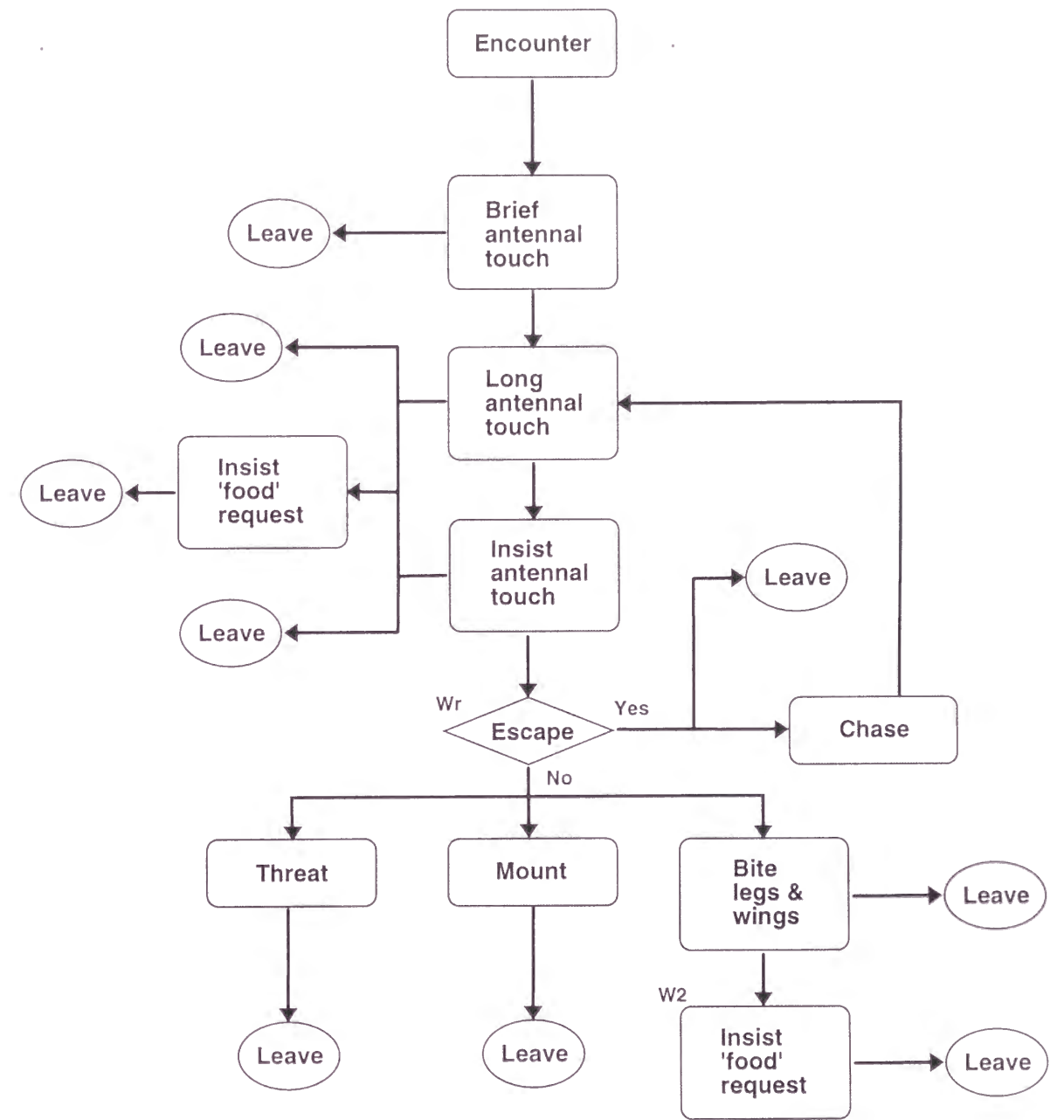


図3-10. *M. panamica* のガード個体が導入個体(w r)に出会って相手を受け入れる場合の行動の連鎖。

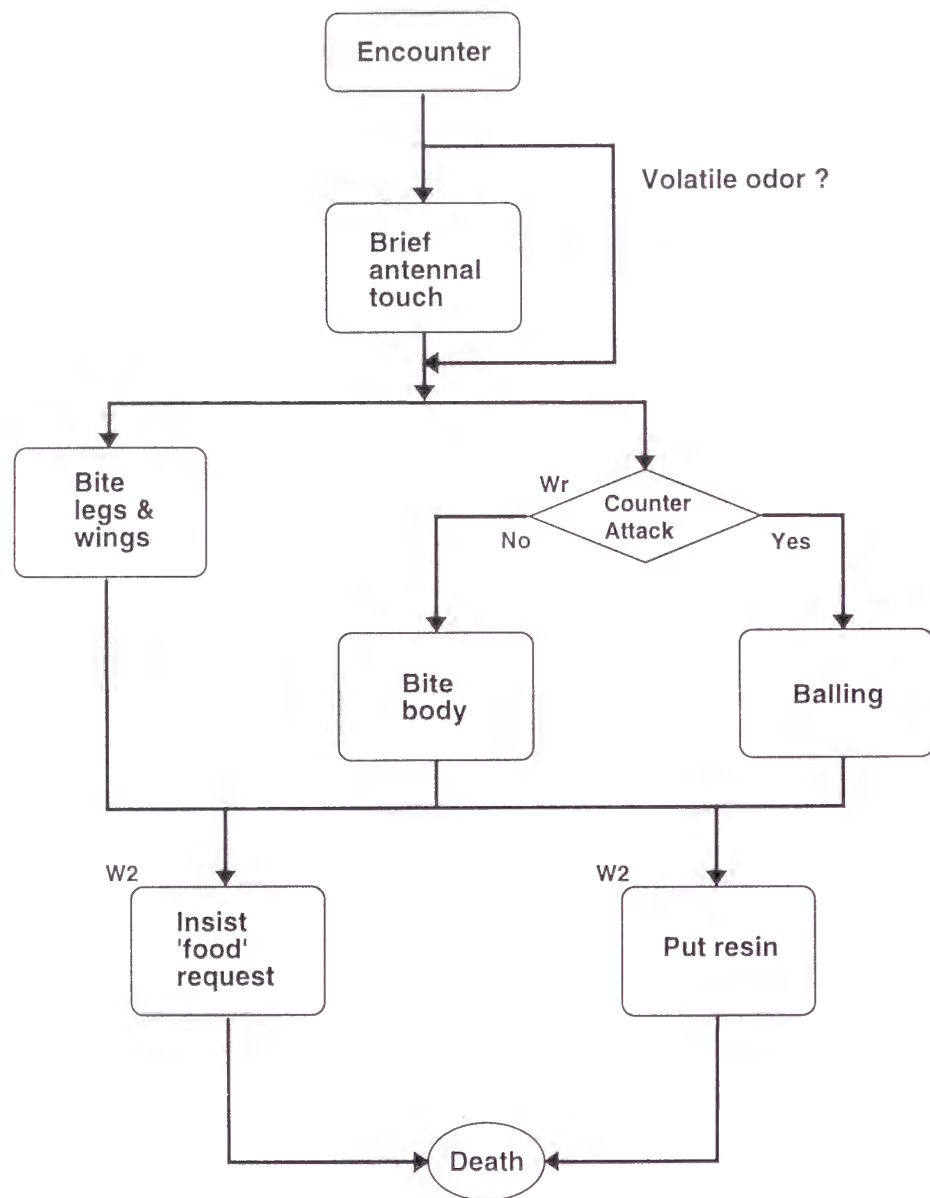


図3-11. *M. panamica* のガード個体が導入個体 (W_r) に出会って相手を殺す場合の行動の連鎖。

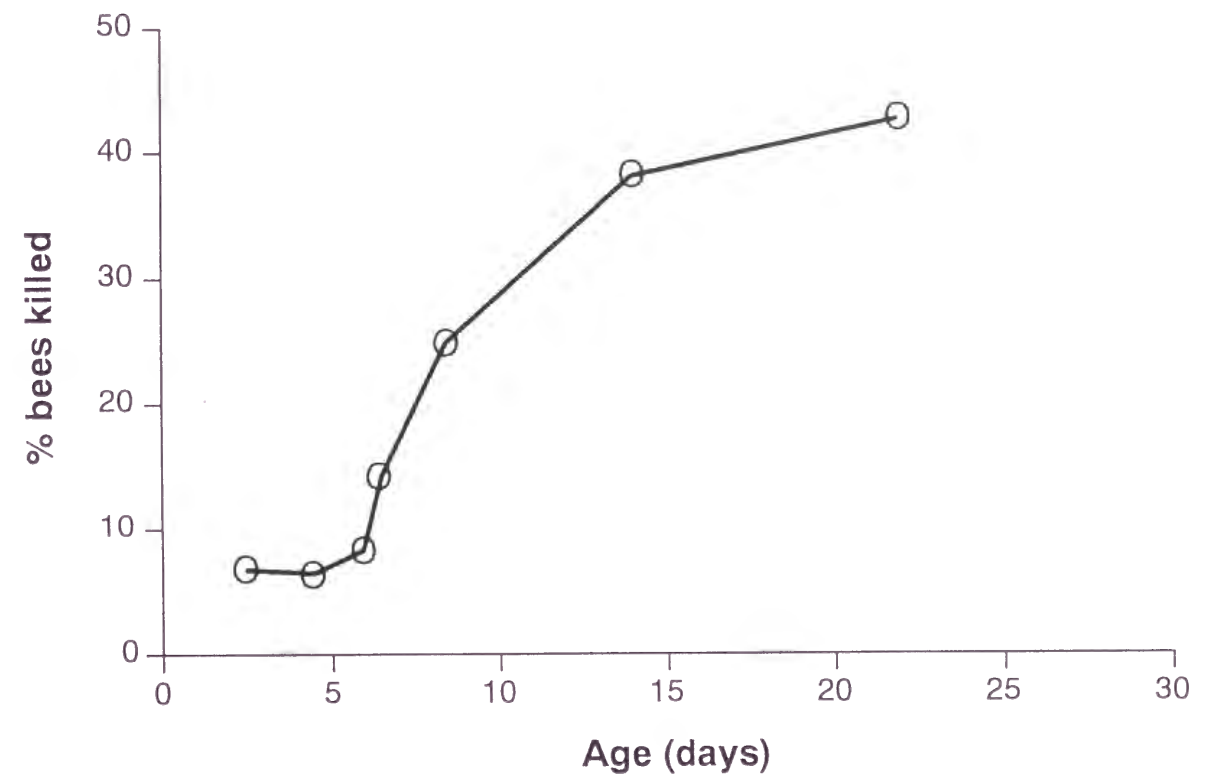


図3-12. *M. panamica* の導入個体の日齢とガード個体に殺される割合の関係。羽化後6日目を過ぎると殺される割合が急に高くなる。

非血縁者 (Aに由来する個体) が1日以内に殺される割合は、羽化後まもない個体で46%、わかい個体 (羽化後7~16日後) で68%、より日齢のすすんだ個体では100%だった。姪 (Dに由来し、あたらしく羽化した個体) を導入した実験では、この割合が同じ条件における非血縁者の値 (97%) よりも小さく (78%)、よく似た条件における姉妹の値 (50%) よりも大きかった。このように、ガード個体は、ほかの要因が等しければ、血縁度を識別できた (図3-13)。

羽化後まもない個体において、最終的な導入先のMに似た環境のサブコロニーで非血縁者を前もって「条件づけ」しておくことMで1日以内に殺される割合は9%にさがったが、Aに似た環境のサブコロニーで姉妹を「条件づけ」しておいても悪影響はなかった。より日齢をへた姉妹 (羽化後7~16日) では、Aに似た環境の中に置いておいたことでこの割合が57%に上昇した。このように、より日齢をへた個体に対しては識別がきびしくなった。

受け入れられたA'由来の非血縁者は、ガード個体の日齢に達すると、あとで導入された自分にとって本来姉妹である個体を攻撃した。

実験2 コロニーへの攪乱をつづけることによる影響

実験をはじめたとき、羽化直後に導入される個体が1日以内に殺される割合は、実験1の羽化後まもない姉妹 (7%) と等しかった。1か月にわたって毎日巣箱を攪乱すると、この割合は50%に上昇した (図3-14)。

3-4-3 考察

Melipona panamica のガード個体は、同種他巣由来の外役個体を識別し、排除した (実験1)。このような識別能力は、自然条件下で、巣の防衛に必要なものである (Roubik, 1989)。

また、ガード個体は、同種の羽化直後の個体をその血縁度に応じて識別した (実験1)。羽化直後の個体が略奪行動をおこなうことはないが、本種ではワーカーが生殖卵を産むので、これは包括適応度からの予測と一致する (ただし、羽化直後の個体も分封にはく

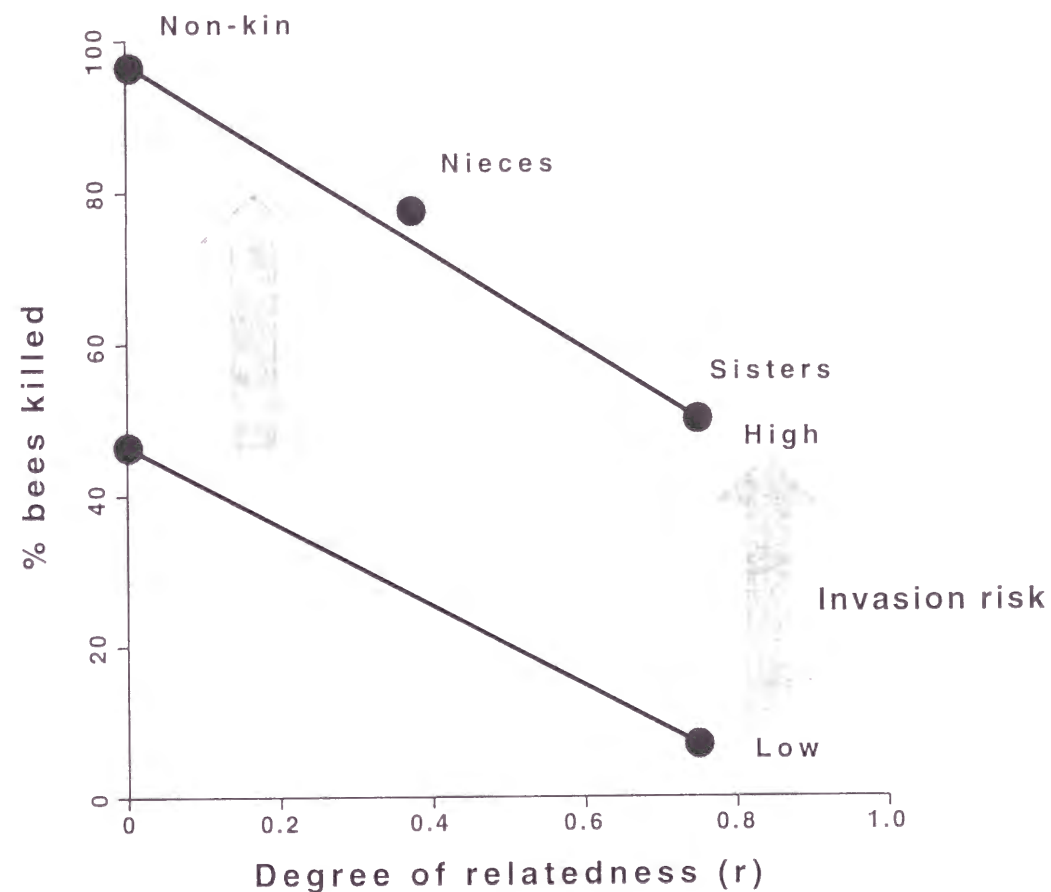


図3-13. *M. panamica* の羽化直後の導入個体に対する血縁認識。ワーカー産卵のあるこの種では、非血縁者を羽化直後であっても識別する。コロニーの攪乱がつづくと、殺される割合は全体に高くなる。姪の受け入れ率は、姉妹と非血縁者の中間になる。

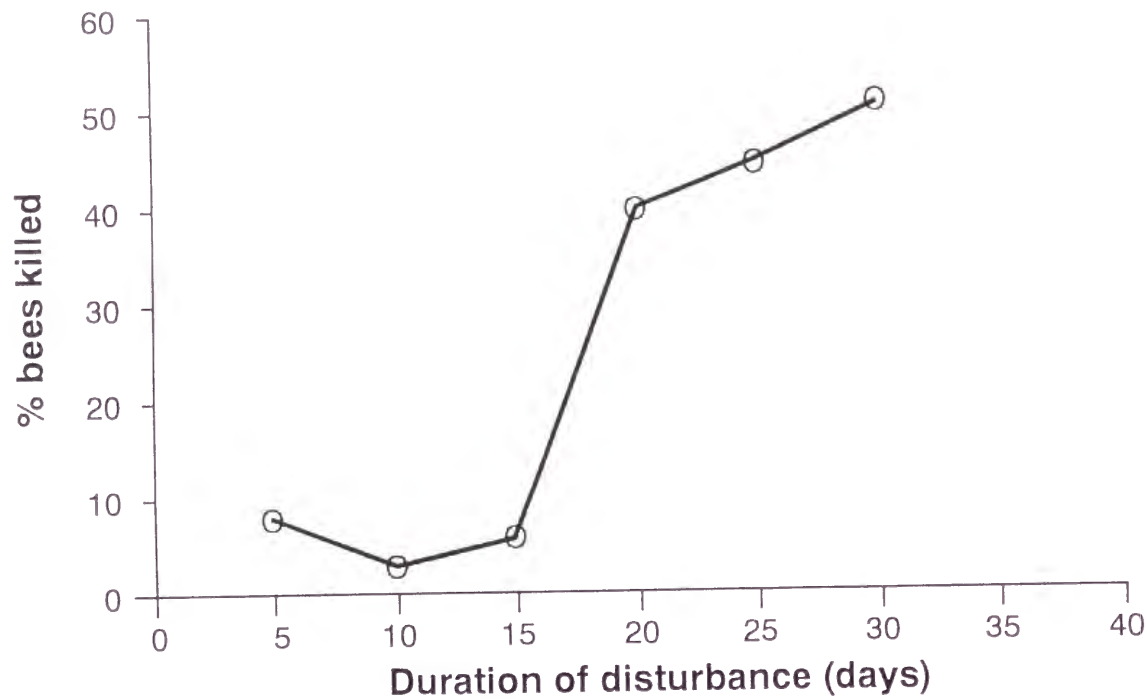


図3-14. *M. panamica* のガード個体が羽化直後の血縁者を殺す割合とコロニーの攪乱のつづく期間との関係。コロニーの攪乱がつづくとき、血縁者であっても殺される割合は高くなる。

わわるので飛べないわけではない)。育仔にはコロニー内の有限な資源とエネルギーがもちいられるので、その投資に際しては、血縁度に応じた識別をおこなった方が包括適応度を高める上で有利になることがありうる。これに対し、前述の2種のようにワーカー産卵のない種では、羽化直後のワーカーを識別しないことがガード個体にとってむしろプラスになると予測され、実際にも識別をおこなっていなかった。ワーカー産卵の有無に応じて種によってこのように異なる結果が得られたことは、全体として、包括適応度にもとづく仮説の枠組みを支持している。

サブコロニーにおける「条件づけ」によって受け入れられる割合が変化したこと（実験1）から、認識のための標識を決める要因として、羽化後の環境条件もかなり重要であることがわかる。導入時の日齢が受け入れ率に大きく影響することも、これに関連しているかもしれない。しかし日齢がすすむにつれて遺伝的な要因が発現してくることも考えられ、また識別する側の基準が相手の日齢によって変化する可能性もある。本種においては、巣仲間認識と巣内での血縁認識の両方が存在するため、日齢に応じた標識の発達や基準の変化が、双方を両立させるようなかたちで成り立っている予想される。

受け入れられた非血縁者があとで導入された自分の姉妹を攻撃したことは、識別する側の基準が羽化後の周囲の環境条件から（すくなくとも部分的には）学習されることを示すものかもしれない。これは巣仲間認識を効率的に機能させるのに役立つしくみであり、*T. minngkabau* でもこれと同じことがみられた。ただし純粋に遺伝的に決まった標識によって認識している場合でも、姉妹を攻撃することはありうる（第5章）。

コロニーの攪乱をおこなっていない状態でも、羽化直後の姉妹を導入すると、7%の個体が殺された。この種では、マーキングなどの実験操作をおこなっていない羽化直後の個体に対する攻撃も観察されている。したがって、姉妹殺しは実験の悪影響によるものだけに起因するとはいえない。しかし、攪乱をくりかえすとこの割合は50%に達した（実験2）。このことは、識別の生存にかかわる価値 (Crozier, 1987) が、巣への侵略の危険に反応して変化したことを示しているとおもわれる。この仮説では、コロニーの危険が小さいとき、ガード個体は巣仲間に非血縁者が加わることをある程度ゆるしてでも姉妹への「不慮の」攻撃を最小化しようとするが、危険が大きくなると、たとえ姉妹を殺すという「誤り」をおかしてでも非血縁者の侵略を最小化しようすることになる。

実験1において、最初の導入から約1か月後の6月5日におこなった導入では、ガード個体が姪と非血縁者を識別したが、受け入れ率はどちらもかなり低かった。これは、実験上の操作によって攪乱がくりかえされ、ガード個体の攻撃性が高まった時点で導入がおこなわれたためと解釈できる(図3-13)。このときは、羽化後6日目までの非血縁者の97%が1日以内に殺された。

3-5 *Scaptotrigona barrocoloradensis* における識別行動

3-5-1 材料と方法

Scaptotrigona barrocoloradensis は、女王存在下でワーカーが形のはっきり異なった生殖卵と栄養卵の2つのタイプの卵を産み、生殖卵の産卵の有無がコロニーによって異なる種である(第2章)。

本研究では、1989年に日本、1992年にパナマで、本種の識別行動を観察する実験をおこなった。日本では、ほかの3種と共通する実験(図3-3)のほか、飼育上の4つの条件を操作していくつかの異なったカテゴリーのワーカーをつくり、それらをひとつのコロニーに導入して、それぞれがガード個体からうける反応を比較した。操作した条件は、(1)羽化前に決まる条件(遺伝的要因と羽化前の環境要因をあわせたもの)、(2)羽化後に接触するサブコロニーの他個体、(3)羽化後に摂食するサブコロニーのえさ、(4)羽化後導入までにサブコロニーで過ごす期間4つである。パナマでは、天敵のいない日本でコロニーを維持した条件が結果に影響していないことを確かめるため、種間比較に必要なデータの追試を中心に、いくつかの確認のための実験をおこなった。実験にもちいたどの巣でも、女王存在下でワーカーによる生殖卵の産卵は観察されなかった(第2章のパナマでの1989年の観察でワーカーが生殖卵を産んだコロニーでは本章の実験をおこなわなかった)。

実験1 導入前の個体の発育条件による影響

1989年6月にパナマで採集され巣箱に導入された状態で日本に空輸された2つのコロニー(MとA)を実験にもちいた。巣箱本体を島根大学農学部構内の恒温室に静置し、恒温室を25~30℃に保った。巣の出入り口を野外に接続した。ワーカーは巣の出入り口から飛び立って恒温室の周囲に用意した花や野の花から採餌した。2つのコロニーのうち比較的小さく観察しやすい方をM、もう一方をAとした。どちらの巣も1頭の女王が正常に産卵をつづけていた。第2章で述べたように、この種の十分成長したコロニーには8000頭程度のワーカーが存在するが(Roubik, 1983)、観察にもちいた2つの巣のワーカー数は500から700頭で、観察のおわりごろには秋の寒さのためか300頭程度にまで減少していた。またこの種は原産地においてはコロニーを攪乱すると強い刺激臭を発生して皮膚や髪にかみつく攻撃的な性質をもっているが、日本で飼育をつづけるうちにその性質は弱まった。

予備調査として、前述の3種同様、他巣由来の外役個体の導入を、MからA、AからMへと相互におこなった。また別種の外役個体を導入したときの反応をしらべるため、恒温室で同様の方法で維持されていた *Nannotrigona testaceicornis* と *Plebeia droryana* のコロニーのワーカーをもちいた。

羽化直後の個体については、以下のような実験をおこなった。

1989年9月9日にコロニーAを、10日にコロニーMをそれぞれ分割して、合計4つのサブコロニーをつくった(図3-15)。そのなかみは次のとおりである。(1)サブコロニーmm: 蛹・ワーカー・貯食壺をいずれもMからとった。(2)サブコロニーma: ワーカーをMから貯食壺をAからとった。(3)サブコロニーam: ワーカーをAから貯食壺をMからとった。(4)サブコロニーaa: 蛹・ワーカー・貯食壺をいずれもAからとった。各サブコロニーの大きさは、蛹約300・ワーカー約60・貯食壺の量はもとのコロニーのそれぞれ1/3~1/5になるようにした。MとAはコロニーの大きさがちがっていたが、サブコロニーはほぼ同じ大きさになるようにした。サブコロニーに移したワーカーには、すべてその日のうちに胸部背板にペイントマーカーでマークした。

9月11日以降、mmとaaで羽化してくるワーカーに個体識別できるマークをほどこした。マークであらわされる番号は、最後にコロニーMに導入するときのワーカーのカ

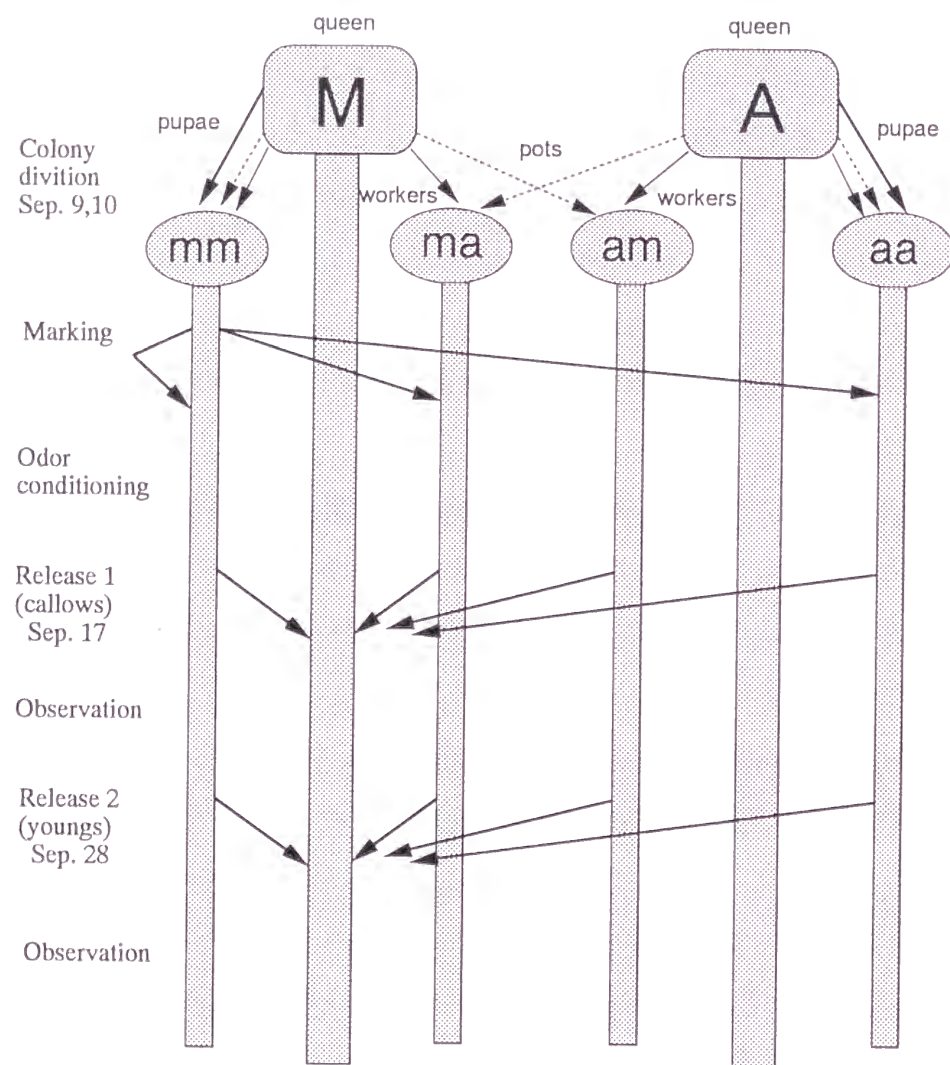


図3-15. *Scaptotrigona barrocoloradensis* における血縁者および巣仲間の識別行動をあきらかにする実験の概要 (詳細は本文)。

テゴリーごとのまとまりに対応しないようにし、観察中は各個体の経歴がわからないようにした。これは主観的判断が入るのを防ぐためである。マーキングした個体は、数時間別の容器に隔離したのち、それぞれの巣に由来するものをおのおの3つのサブコロニーに分けて導入した。すなわち、mm から羽化した個体は mm・ma・aa に、aa から羽化した個体は mm・am・aa に導入した。このマーキングとサブコロニーへの再導入の作業は、9月11日、13日、15日、19日、20日の計5回おこなった。この操作によって、遺伝的にはそれぞれのコロニーの女王に由来する2つの系統のワーカーが、羽化後に接触するワーカーとえさの組み合わせによって異なるそれぞれ3種類の環境条件で「条件づけ」されるようにした(表3-1)。

これらのワーカーを、9月17日と28日の2回、コロニーMに導入して、それに対するガード個体の反応を観察した。マーキングした日付が異なるワーカーを2回にまとめて導入したので、導入個体の日齢の影響を分析することができる。17日に導入したワーカーの日齢は羽化後2~7日、28日に導入したワーカーの日齢は羽化後8~18日である。4つのサブコロニーを最初につくったときに貯食壺と一緒にMまたはAから直接移したワーカーも、2回の導入時に一緒にMに導入した。これらのワーカーの日齢は、サブコロニーで羽化したワーカーの日齢(2~7日または8~18日)よりも高かった。本種でも、ワーカーの体色は羽化直後に白く、日齢を追ってしだいに黒くなるのがみられた。

このような導入個体のカテゴリーを、その個体が羽化した巣箱をあらわす記号とMへの導入前に「条件づけ」したサブコロニーをあらわす記号の組み合わせで、表現することにする(表3-1)。羽化した巣箱はM、A、mm、aaのいずれかなので、これらをそれぞれM、A、m、aという記号であらわす。一方、「条件づけ」したサブコロニーにはその記号mm、ma、am、aaをそのままもちいる。そして両者をハイフンでむすんで、それぞれの導入個体が属するカテゴリーを表現する。たとえば、m-aaはmmで羽化しaaで「条件づけ」された個体ないしその集合であり、A-amはAで羽化しamで「条件づけ」された個体ないしその集合である。

観察は導入当日をふくめて5日間おこなった。5日目の観察終了後、巣箱をひらいてマーク個体を回収し、個体ごとに冷凍保存して、第4章で述べる体表化学成分の分析に

表 3-1. *Scaptotrigona barrocoloradensis* における導入個体に対する「条件づけ」。コロニーMとAは、互いに血縁関係のない女王の存在するコロニー。mmは蛹・ワーカー・貯食壺をMからとってつくったサブコロニー。aaは蛹・ワーカー・貯食壺をAからとってつくったサブコロニー。maはワーカーをMから、貯食壺をAから、またamはワーカーをAから、貯食壺をMからとってつくったサブコロニー。

Age classes	Symbols	Colony in which worker emerged	Colony in which worker stayed before experiment
Callowes	m-mm	mm	mm
	m-ma	mm	ma
	m-aa	mm	aa
	a-mm	aa	mm
	a-am	aa	am
	a-aa	aa	aa
Brood carers	M-mm	M	mm
	M-ma	M	ma
	A-am	A	am
	A-aa	A	aa

もちいた。

実験2 生息地における識別行動

1992年2月から5月まで、パナマ運河のガツン湖にうかぶパロコロラド島で6つの巣箱を飼い、このうち4つをつかって実験をおこなった(図2-4)。4つのうちの1つは人工的に巣を分割してつくったものであり、のこりは、実験につかわなかった2つもふくめて、野外で採集し巣箱に移したものである。巣の出入り口からワーカーは自由に飛び立って野外の花から採餌した。6つの巣のうち実験につかわなかった2つは、第2章で述べたように天敵の襲撃を受け、健全な状態で維持できなかったものである。

まず、巣仲間認識が自然状態で意味をもつことを確かめるため、3月30日の昼間、すぐそばに置いた2つの巣箱のふたをあけて人為的にコロニー間の戦闘状態をつくりだしてみた。もちいたコロニーはS1およびS2と名づけたもので、それぞれ別々に野外から採集されたものである。実験時にはS1は無女王になっていたが、まだワーカー数はそれほど減少していなかった。S2は健全な状態で活動していたコロニーである。

次に、他巣由来の羽化直後のワーカーを導入する実験を、4月下旬と5月上旬に、上述の健全なコロニーS2からほかの3つのコロニーに対しておこなった。導入先の3つのコロニーは、上述の無女王のコロニーS1、S2を分割してつくった無女王のコロニーS3、女王が存在する健全なコロニーS5である(図2-4)。S2からの導入個体は、S1とS5のガード個体にとっては非血縁者、S3のガード個体にとっては血縁者である。女王のいるコロニー(S2、S5)ではワーカーは栄養卵しか産まなかったが、無女王のコロニー(S1)ではワーカーがオスを産んでいるのが確認された(第2章)。S3でのワーカー産卵は不明である。導入個体は、S2から体色のうすい個体を直接とったものか、S2の一部を移してつくったサブコロニー(S2')から羽化してきたものかのどちらかをもちいた。羽化直後の個体は、体色がうすいだけでなく、腹部が老齢の個体に比べてふくらんでおり、巣盤の上に密集してじっとしていることが多いので、S2のように健全に活動しているコロニーでは、これを容易に見分けられる。これらの個体に、ペイントマーカーで個体識別できるマークをほどこして、ペイントが乾燥してから観察巣箱に導入し、その後5日間観察してどの程度生きのこるかをしらべた。

3-5-2 結果

実験1 導入前の個体の発育条件による影響

同種他巣由来の外役個体を導入すると、ガード個体はこれを完全に排除した。導入個体の周囲をとりかこみ、触角ではげしくたたき、馬乗りになる、かみつく、ひっぱるなどの攻撃をおこない、導入個体は導入後1時間以内にすべて殺された。別種のハリナシバチ *N. testaccicornis* と *P. droryana* の外役個体を導入したときにも同じような反応がおこり、導入個体はすべて殺された。

サブコロニーで「条件づけ」してから導入したわかいマーク個体は、激しい反応にさらされるものもあれば、通常とかわらない触角による接触のみで受け入れられるものもあった。導入個体に対してガード個体がとった反応を以下のように区分して、それぞれの反応をうけた回数を導入個体ごとに記録した。触角による接触は、その時間の長さによって *ba* (brief antennal touch)、*la* (long antennal touch)、*ia* (insist antennal touch) の3段階に分けた。より攻撃的な反応として、*cr* (charge: 突進する)、*mo* (mount: 馬乗りになる)、*ifr* (insist food request: 強制的にえさをはきださせる)、*bt* (bite: かみつく) を記録した。反応の内容は、導入当日がもっとも激しく、2日目以降はいちじるしく鎮静化して攻撃的な反応がほとんどみられなくなった (図3-16)。

表3-2、表3-3に、各カテゴリーの個体の生存率と生存日数を示す。導入当日に殺された個体の割合は、カテゴリー間で有意差がみられなかった。どのカテゴリーでも、1回目の導入 (日齢2~7日) ではほとんどの個体が受け入れられ、2回目の導入 (日齢8~18日) になると殺される個体が約20%まで増加した (図3-17)。2回目の導入で「条件づけ」の内容をMにそろえた個体 (*m-mm*) とAにそろえた個体 (*a-aa*) のあいだには、生存率に有意な差がみられた。観察をつづけた5日間にコロニーから消失した個体の割合をみると、全体にその割合は増えるものの、基本的には導入当日だけみたのと同じような結果になった。サブコロニーをつくるときにAから成虫の状態ですばコロニー *am* および *aa* に移した日齢の進んだ個体 (*A-am* および *A-aa*) に限っては、殺される割合が25~88%といちじるしく高かった (表3-2、表3-3)。

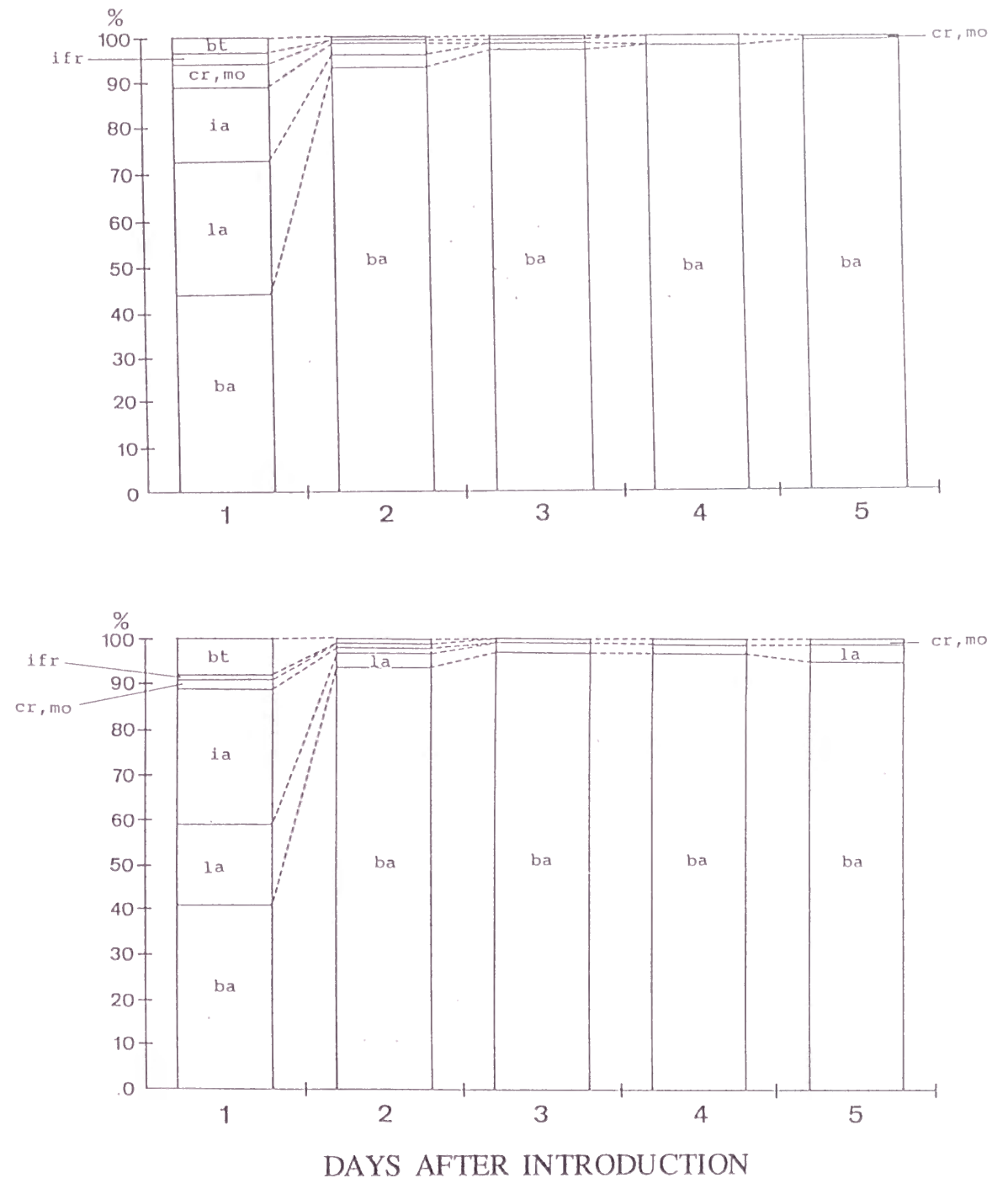


図3-16. *S. barrocoloradensis*におけるガード個体の導入個体に対する反応の経時変化。上段：導入個体がガード個体の妹の場合 (*m-mm*, *m-ma*, *m-aa*)。下段：導入個体がガード個体にとって非血縁者の場合。

表3-2. *Scaptotrigona barrocoloradensis* の各カテゴリーの導入個体の数とその生存率 (1回目の導入)。

Worker categories	Marking dates	Age at release	Survival periods (days)						Total	% of bees killed
			1	2	3	4	5	≥6		
M-mm	Sep. 10	≥7	1	0	0	0	1	6	8	12.5
M-ma	10	≥7	0	0	0	0	1	7	0	0
m-mm	11	6	0	0	0	0	0	12	12	0
	13	4-5	1	1	0	0	0	12	14	7.1
	15	2-3	0	0	0	0	1	13	14	0
	Subtotal		1	1	0	0	1	37	40	2.5
m-ma	11	6	0	0	0	0	1	13	14	0
	13	4-5	0	0	0	1	0	12	13	0
	15	2-3	0	0	1	1	1	10	12	0
	Subtotal		0	0	1	2	1	35	39	0
m-aa	11	6	0	2	0	0	0	11	13	0
	13	4-5	0	0	1	0	0	12	13	0
	15	2-3	0	0	0	0	2	11	13	0
	Subtotal		0	2	1	0	2	34	39	0
a-mm	11	6	1	0	0	0	1	12	14	7.1
	13	4-5	0	0	1	0	0	13	14	0
	15	2-3	0	0	0	0	0	13	13	0
	Subtotal		1	0	1	0	1	38	41	2.4
a-am	11	6	0	1	0	1	0	12	14	0
	13	4-5	0	0	1	0	0	11	12	0
	15	2-3	0	0	1	0	0	12	13	0
	Subtotal		0	1	2	1	0	35	39	0
a-aa	11	6	0	0	0	0	3	10	13	0
	13	4-5	1	0	0	0	0	12	13	7.7
	15	2-3	0	0	0	0	0	14	14	0
	Subtotal		1	0	0	0	3	36	40	2.5
A-am	9	≥8	2	0	3	1	0	2	8	25.2
A-aa	9	≥8	3	1	2	1	1	0	8	37.5

* : % of bees killed or disappeared from the introduced colony within 1 day.

表3-3. *Scaptotrigona barrocoloradensis* の各カテゴリーの導入個体の数とその生存率 (2回目の導入)。

Worker categories	Marking dates	Age at release	Survival periods (days)						Total	% of bees killed*
			1	2	3	4	5	≥6		
M-mm	Sep. 10	≥18	0	0	1	0	0	8	9	0
M-ma	10	≥18	2	0	0	0	2	5	9	22.2
m-mm	11-15	13-17	0	0	0	1	1	12	14	0
	20	8-12	0	0	0	0	2	10	12	0
	Subtotal		0	0	0	1	3	22	26	0
m-ma	11-15	13-17	0	0	0	0	2	13	15	0
	20	8-12	3	0	0	1	0	9	13	23.1
	Subtotal		3	0	0	1	2	22	28	10.7
m-aa	11-15	13-17	0	0	0	1	3	11	15	0
	20	8-12	1	0	0	0	2	11	14	7.1
	Subtotal		1	0	0	1	5	22	29	3.4
a-mm	11-15	13-18	3	0	0	0	2	7	12	25.0
	19	9-12	0	0	0	0	4	6	10	0
	Subtotal		3	0	0	0	6	13	22	13.6
a-am	11-15	13-18	1	0	0	0	3	10	14	7.1
	19	9-12	1	0	0	0	2	7	10	10.0
	Subtotal		2	0	0	0	5	17	24	8.3
a-aa	11-15	13-18	3	0	0	5	2	3	13	7.1
	19	9-12	2	0	0	1	4	4	11	18.1
	Subtotal		5	0	0	6	5	7	24	20.8
A-am	9	≥19	4	0	0	0	1	3	8	50.0
A-aa	9	≥19	7	0	0	1	0	0	8	87.5

* : % of bees killed or disappeared from the introduced colony within 1 day.

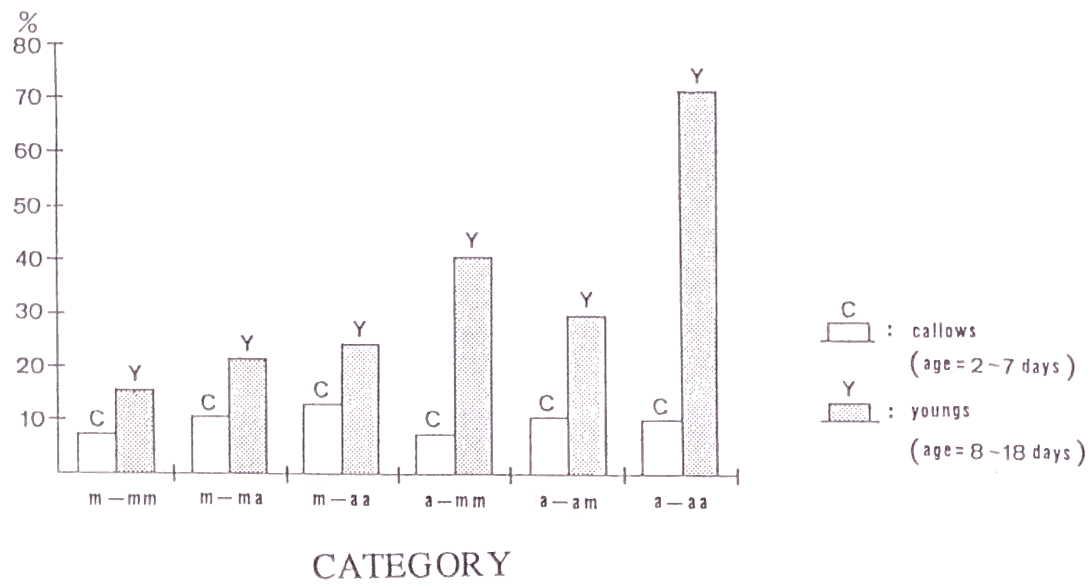
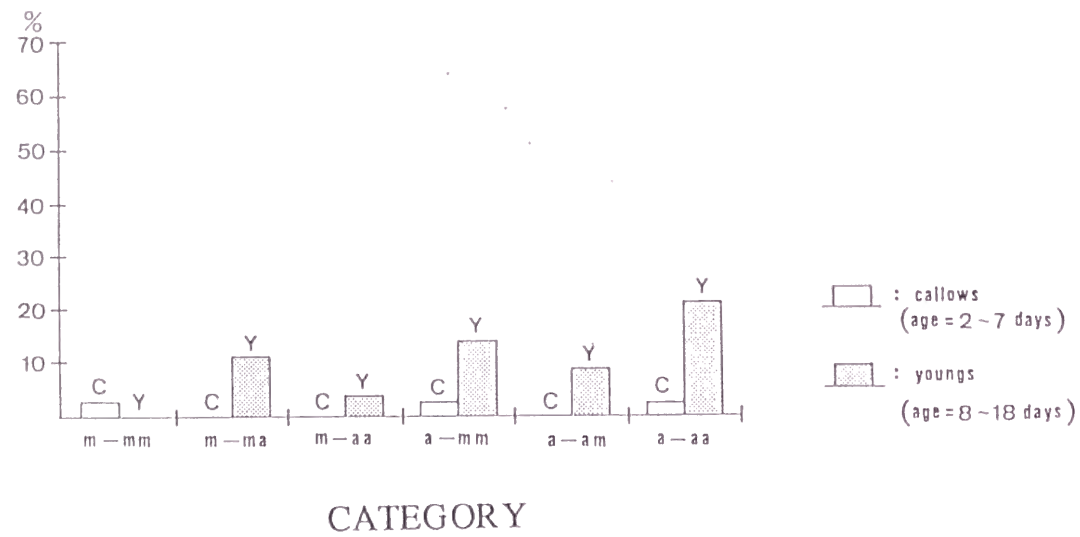


図3-17. *S. barrocoloradensis*において、導入個体がガード個体によって殺された割合。
上段：導入後1日以内。下段：導入後5日以内。

各カテゴリーの導入個体に対する反応の差異をより詳細にみるため、導入当日の反応のうちわけの頻度分布をしらべた(図3-18)。その結果、羽化後のサブコロニーが共通の m-aa と a-aa のあいだに有意差がみられ、羽化前の要因も認識のための標識に影響をあたえることが示唆された。一方、遺伝的に共通なものどうしのあいだでも羽化後のサブコロニーが -mm・-ma (-am)・-aa とかわるにつれて後者ほど攻撃的な反応にさらされやすくなること、また、羽化後のサブコロニーが共通の m-mm と a-mm で非常によく似た頻度分布を示すことなどから、羽化後の環境条件(「条件づけ」)もワーカーのもつ認識のための標識を変化させることがわかった。さらに、環境条件として、羽化後に接触するワーカーとえさの双方が影響をあたえていることがわかった。

実験2 生息地における識別行動

3月30日の13時40分ごろ、S1とS2を覆っているガラスぶたをあけると、ただちに両者のワーカーのあいだで激しい戦闘がおこった。攻撃に参加したワーカーの数は、巣の内部に実験的に1頭ずつ外役個体を導入したときとは比較にならないほど多かった。2つのコロニーから飛び立ったおびただしい数の個体が興奮した様子であたり飛びまわり、地面の上で、何頭もの個体が1頭をとりかこんでかみついたり、馬乗りになったり、触角ではげしくたたいたりする様子や、2頭がたがいに腹部をきつくかみあって死んでいく様子が観察された。すぐにガラスぶたを閉めたが戦闘はおさまらず、300~400個体が外で夜を越して、翌日の昼近くまでつづいた。30日の19時30分までにひろいあつめることのできた死体の数だけで280個体をかぞえ、そのうちわけは、2個体がかみあった状態で死んでいるのが92、頭や腹などをかみやぶられて死んでいるものが13、外見上は損傷なく死んでいるのが165であった。

一方、羽化直後の個体を別の巣に導入した結果は、日本での飼育条件で得られた実験結果を支持するものであった。表3-4に示すように、血縁関係にない無女王の巣(S1)、血縁関係にある無女王の巣(S3)、血縁関係にない女王のいる巣(S5)、いずれにおいても、導入個体の生存率は90%を越えていた。

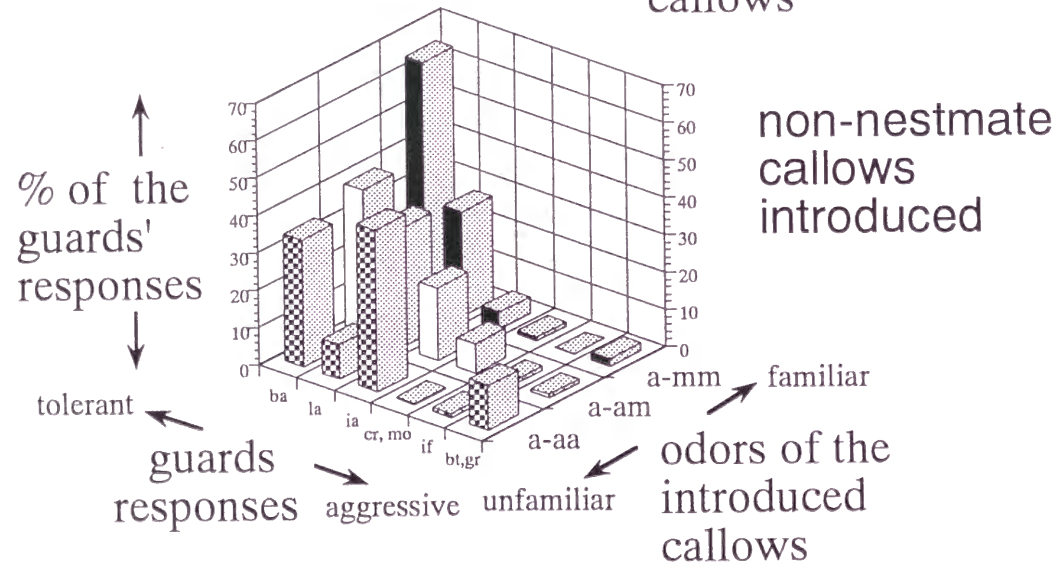
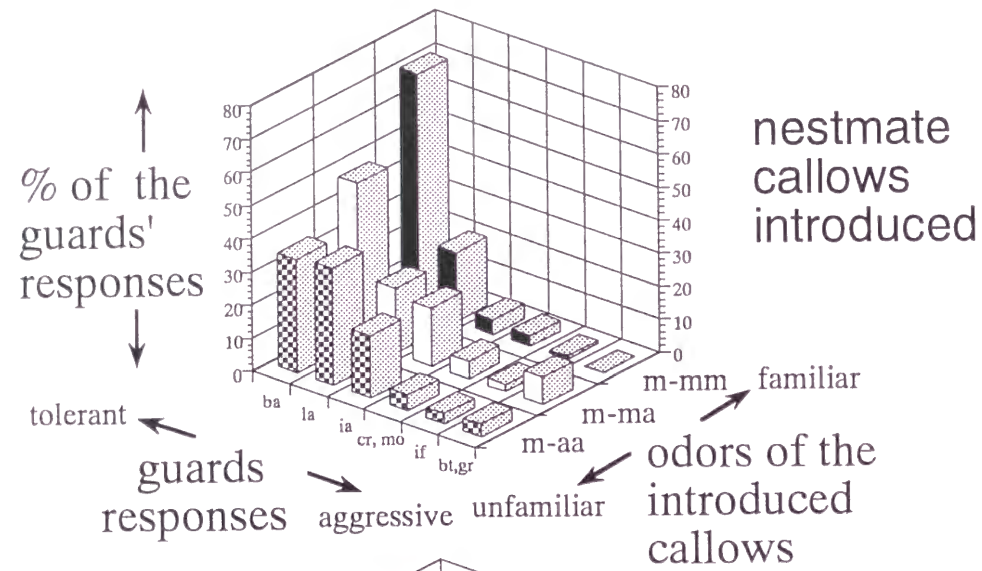


図3-18. *S. barrocoloradensis* のガード個体が、同巢および他巢由来の羽化後まもない個体に対して示した反応。羽化後まもない個体の受け入れやすさは、環境由来の成分を人為的に操作することによってかえることができた。

表3-4. パナマでおこなった若齢ワーカーの導入実験。*は無女王の巣。S3とS2'は、いずれもS2を分割してつくったもので、ワーカーは互いに姉妹関係にあると推測される。

Mother colony	Colony to which introduced	Day of release	Relatedness	No. of workers introduced	No. of workers survived \geq 1 day	Survival rate (%)
S2	S1*	4/19	0	12	11	92
S2'	S1*	5/09	0	10	10	100
S2'	S3*	5/10	0.75	7	7	100
S2'	S5	5/09	0	27	25	93
S2'	S5	5/11	0	10	10	100

本種においても、巣の防衛のために必要な識別行動は明瞭にみられた。すなわち、他種および同種の外役個体を巣の中に導入すると完全に排除したこと、また、巣間の戦闘をひきおこした実験により、野外において同種の異なる巣のあいだに潜在的な緊張関係が存在していることを確認できた。他巣由来のわかい個体の受け入れ率が羽化後の日齢が進むにつれて低くなること、また羽化後の環境要因で認識にもちいられる標識が変化することは、コロニー間の排他的な識別を効率化するのに役立っているとおもわれる。

一方、同種の羽化直後の個体をガード個体は識別（排除）しなかった。ただし、攻撃的な反応の頻度には有意差がみられることから（図3-18）、*T. minangkabau* と同様（3-2）、表現型にあらわれる何らかの差異を「認識」しているとおもわれる。羽化直後の個体が略奪行動をおこなうことはなく、実験にもちいたコロニーでは女王存在下でワーカーが生殖卵を産まなかったため、これは一応包括適応度からの予測にもとづくこれまでの解釈と矛盾しない。しかし、1989年にパナマで観察されたような女王存在下でワーカーによる生殖卵の産卵がみられるコロニー（第2章）においても今後実験をおこなった上でなければ、この種について明確な判断を下すことはできない。もし、そのような巣で *M. panamica* とおなじように羽化直後の個体に対する血縁度の識別があるとしたら、これまでの解釈の図式どおり、ワーカーは自分の巣で巣仲間が生殖卵を産んでいのかどうかに応じて識別の基準をきりかえていると考えられる。一方、逆にもしそのような巣で羽化直後の個体に対する血縁度の識別がないとしたら、これまでの解釈とは別の理由を考えなければならない。そのような理由として検討に値するのが、女王の交尾回数である。

女王が1回しか交尾していなければ、巣仲間のワーカーは、女王の交替したときをのぞけば超姉妹 (super sisters) どうし（血縁度 0.75）となり、血縁度のばらつきがなくなる。女王が複数回交尾したとき、巣仲間どうしが超姉妹と半姉妹 (half sisters) とに分かれ、識別しあうことが意味をもってくると考えられる (Morel *et al.*, 1988)。この考えかたによれば、巣仲間どうしの識別のない *S. barrocoloradensis* は女王が1回交尾であり、巣仲間どうしの識別のある *M. panamica* は女王が複数回交尾であるということになる。これは検

証可能な仮説である。

女王の交尾回数と関連して興味深いのが、Ratnieks (1988) による「ワーカーの相互監視」 (worker policing) の仮説（第2章）である。これによれば、女王が1回交尾ならワーカー産卵（ここでは生殖卵の産卵の意味でつかう）がおこりやすく、逆に複数回交尾ならワーカーが互いに産卵をさまたげあって女王にオスの生産を集中させることになる。このワーカー産卵のさまたげあいは、ワーカーが卵を産むのを直接さまたげる、ワーカーが産んだ卵をとりのぞく、卵巣の発達したワーカーを攻撃する、栄養交換で差別する、といったかたちでおこると考えられている。*S. barrocoloradensis* でワーカー産卵がみられるときその割合が産卵される育房の10~25%に達すること、これに対して *M. panamica* のワーカー産卵が産卵される育房の1%を占めるのにすぎないこと（第2章）は、このシナリオに一致しているようにもみえる。*M. panamica* ではワーカー産卵を直接妨害する行動みられたが、この妨害は他のワーカーではなく女王によるものである。この仮説のひとつの難点は、*T. minangkabau* や *T. angustula* のようにワーカー産卵がみられず巣仲間どうしでの血縁度の識別もみられない種の位置づけがむずかしいことである。また、*S. barrocoloradensis* には栄養卵もみられるが、このように形態的に異なった2種類の卵を産む種はこれまで *Scaptotrigona* 属でかたまってみつかっており、系統の制約のような他の要因をも十分に考慮しなければならない。本実験では、他巣由来のわかい個体のうけ入れ率が、羽化後の日齢が8~18日とある程度進んだ段階で低くなっているが（図3-17）、これはちょうどワーカー産卵をおこなえる時期と重なっている。このことは、この種でも条件によってはワーカーの相互監視が作用していることを示唆するものかもしれない。第2章で検討したようにコロニーサイズがワーカー産卵の有無と関連しているとしたら、このような可能性も十分にありうることを考えなければならないだろう。

3-6 種間比較

以上のようにワーカーの繁殖戦略の異なるハリナシバチ4種で巣仲間認識および血縁認識の比較をおこなった結果、ガード個体の行動は包括適応度の理論にもとづく予測と

ほぼ一致することがあきらかになった。すなわち、ワーカー間の識別のルールはその種の繁殖戦略に応じて異なり、それぞれの個体はその包括適応度を高めるのにふさわしいやり方で識別をおこなっているという仮定にもとづいて、実際の識別行動のパターンをおおむね説明できた。

4つの種で共通におこなった実験の結果を図3-19にまとめた。すなわち、他巣由来の外役個体を巣の中に導入すると、どの種でもすべてガード個体に攻撃されて殺された。これは社会性昆虫で広くみられる巣の防衛行動（巣仲間認識）である。外役個体は巣の材料やえさの略奪をおこなう可能性があるため、血縁者でない限り、これを排除しなければならない。また、ワーカー産卵のない種 *T. minangkabau* と *T. angustula* では、羽化直後のワーカーを他巣由来のものであっても血縁者同様に受け入れるのに対し、約1%の割合でワーカー産卵がみられる *M. panamica* では、羽化直後の非血縁者のワーカーの約50%が殺された。ワーカー産卵の有無が巣によって異なる *S. barrocoloradensis* の場合、実験につかったワーカー産卵のなかったコロニーの条件下では、羽化直後のワーカーを他巣由来のものであっても血縁者同様に受け入れた。

ワーカーが生殖卵を産むときには、あたらしく羽化してくるワーカーをその血縁度に応じて識別することが、ガード個体にとって自分自身の包括適応度を高めるうえで有利になりうる。しかし、ワーカーが卵を産まなければ、そのような識別は必要ではない。後者の場合、むしろあたらしいワーカーをできるだけ受け入れた方が、コロニーのメンバーを増やし労働力を増大させることをつうじて包括適応度を高めることができるだろう。羽化直後の非血縁者に対する4種のハリナシバチのガード個体の反応は、このような予測と一致している。羽化直後の個体を識別した *M. panamica* は、巣仲間認識のほかに、コロニー内で巣仲間の血縁度を識別する能力をもっているものと推測される。しかし、本章の実験方法では、蛹がはいっていた育房や産卵前にあたえられたえさのような羽化前の環境要因の影響を排除できていない。したがって、得られたのは比較にもとづく状況証拠であり、血縁度のちがいにとづく遺伝的な差異を認識したという証明はなされていない。

羽化直後の非血縁者を血縁者同様に受け入れた *T. minangkabau* や *S. barrocoloradensis* においても、それらの導入個体に対する反応の内容をくわしくみると、触角でさわる、

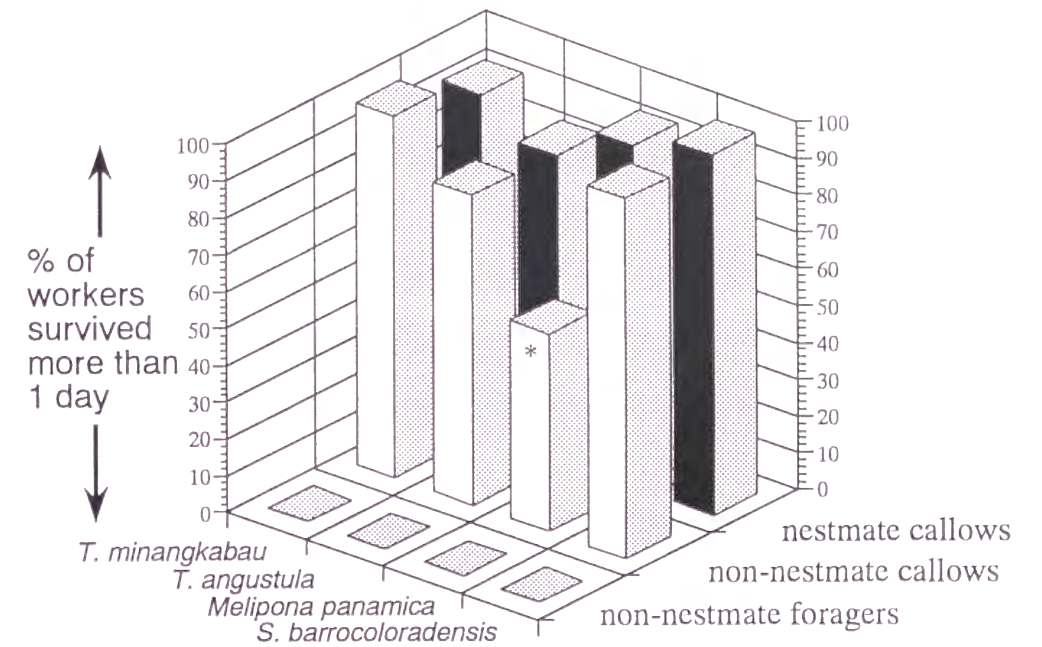


図3-19. ハリナシバチ4種の同巣および血縁度の識別の比較。どの種のガード個体も、外役個体は完全に排除した。ワーカー産卵のない *Trigona minangkabau* と *T. angustula* では、羽化後まもない個体を、同巣由来/他巣由来にかかわらず同じように受け入れた。ワーカー産卵率が1%の *M. panamica* では、他巣由来の羽化後まもない個体を識別して50%近くを殺した。観察にもちいた *S. barrocoloradensis* のコロニーはいずれも比較的小さく、ワーカー産卵はおこっていなかった。この場合、ガード個体は、羽化後まもない個体を、同巣由来/他巣由来にかかわらず同じように受け入れた。

馬乗りになるなどの行動は、血縁者よりも非血縁者に対して有意に高頻度で観察された。これらの種では、ガード個体は相手が羽化直後の個体であってもある程度そのちがいを認識しているが、それにもかかわらず非血縁者を攻撃しないものと解釈できる。つまりこの場合、「認識」はあるがそれが「識別」には結びつかないものである。

M. panamica と *S. barrocoloradensis* においては、導入するワーカーをあらかじめ導入先の巣に似た環境で「条件づけ」しておく、他巣由来のものでも受け入れられやすくなり、逆に他の巣に似た環境で「条件づけ」しておく、同巣のものでも受け入れられにくくなった。これは、羽化後の接触で個体の標識が互いにまぜあわされており、巣仲間認識の効率を高めるメカニズムとして機能しているものとして解釈できる。

さらに、他巣由来の個体を導入したときの受け入れ率は、どの種でも外役個体と羽化直後の個体とでちがっていた。このことは、巣仲間認識につかわれる標識が羽化後の日齢によって変化するか、あるいは識別する側の基準が相手の日齢によって異なることを示している。

ガード個体による識別の基準がコロニーのおかれた社会環境によってどのように変化するかは、今後の重要なテーマであるとおもわれる。*M. panamica* では、コロニーへの攪乱をつづけることによって導入個体の受け入れ率が大きく変化した。*S. barrocoloradensis* では、ワーカーが生殖卵を産むような巣で羽化直後の個体に対する識別がどうなるか、という課題が残されている。女王の交尾回数がこういった識別のパターンとどのように対応しているかも、今後に残された大変重要な研究課題である。

一般に、生態学において近縁種間の種間比較をおこなうことは、血縁選択説のような特定の選択圧に関する仮説を検証するための良い方法であり、そのような実例は数多く知られている。本研究では、巣仲間認識および血縁認識の問題にこの方法をあてはめ、ほぼ予測どおりの結果を得た。しかし、種間比較の方法そのものに関する問題点ものこされている。種間比較は系統関係をふまえた上でのものでなければならないという指摘が近年あらためてなされている（粕谷, 1995）。ハリナシバチの血縁認識に関する研究においても、将来より多くの種での比較を進め、系統関係に関する情報に十分な考慮を加えることで、このような問題提起にこたえていかなくてはならない。

第4章 ハリナシバチの体表化学成分と血縁認識

4-1 はじめに

ハリナシバチの血縁認識においては、相手の体表への触角による接触が重要な役割を果たしていることが、第3章の行動観察から示された。したがって、識別の手がかりとなるのは何らかの化学成分で、それはハリナシバチの体表に存在しているものと推察される。一般に、昆虫による環境の認知においては、嗅覚が重要な役割を果たしている。しかし、フェロモンや花のにおいのような揮発性物質は、血縁認識には適していない。たくさんの個体が密集する巣のなかで、出会った1頭1頭の個体の特徴を認識しなければならぬからである。

本章では、まずこれまでの観察にもちいたハリナシバチ4種 *Trigona minangkabau*、*Trigona angustula*、*Melipona panamica*、*Scaptotrigona barrocoloradensis* のワックスを中心とした体表化学成分を分析し、種間差があるかどうかをしらべた。次に、*M. panamica* と *S. barrocoloradensis* をもちいて、同種内のコロニー間に体表化学成分のちがいがあるかどうかを調査した。さらに、この2種において、第3章で述べたような「条件づけ」が体表成分をどのように変化させているかについての分析もおこなった。

第3章であつかったのが認識する側の行動であつたのに対し、本章であつかうのは、そのための標識としてもちいられると考えられる認識される側の表現型の差異である。この両方の側面がどのように対応しあっているかについても、結果にもとづいて考察を加える。

4-2 材料と方法および体表化学成分の同定

M. panamica においては、分析に用いるサンプルを採集するコロニーとして、第3章の実験でつかわれたコロニーをもちいた。すなわち、3つのコロニー M、A、D を用意し、それぞれのサブコロニー M'、A'、D' をつくった。M と D は女王が母娘の関係にある。

サブコロニーは元のコロニーから蛹・ワーカー（成虫）・貯食壺を移し、そのなかですぐワーカーが「条件づけ」されるようにした。「条件づけ」されたワーカーのグループとして、X、Yを分析した。Xはサブコロニー A'で羽化し、そのまま A'で「条件づけ」され、その後 Mに導入されて5日間以上生きのこった個体のグループ、Yは A'で羽化し、M'で「条件づけ」され、その後 Mに導入されて5日間以上生きのこったグループである。分析にもちいた標本は、パナマでの一連の実験が終了したのち冷凍して日本にもちこまれた。

S. barrocoloradensis は第3章の日本での実験にもちいたコロニー M、Aをそのままもちいた。また、「条件づけ」の効果をみるため、マークキングをほどこして導入し観察後回収した個体のうちから、3つのカテゴリーを分析の対象としてえらんだ。すなわち、a-aa：サブコロニー aaで羽化し、aaで「条件づけ」され、Mに導入されたグループ、同様に、a-mmならびに m-mmである（第3章参照）。以下の分析では a-aaを単にグループ B、a-mmをグループ C、m-mmをグループ Dとよぶ。

T. minangkabau、*T. angustula* は、第3章の日本での実験にもちいたコロニーもしくは同時期におなじ場所でおなじ条件で飼育されていたコロニーの個体をもちいた。

分析に用いたワーカーは、コロニーから1個体ずつ採集して生きてままプラスチック容器に入れ、すぐに冷凍して保存した。分析直前に冷凍庫から取り出した標本をしばらく常温に置き、解凍後、1個体ずつ約1 mlのヘキサンに5分間浸した。この抽出液1サンプルごとに、内標として nC22の0.1 μg/μl 溶液を30 μl ずつ入れた。すなわち、1サンプルの抽出液に対し3 μgの nC22を入れた。このサンプルをキャピラリー・ガスクロマトグラフィー（GC）で分析した。サッカードであらかじめヘキサンを吸引して濃縮しておき1個体のサンプルの1%（200 μl 中2 μl）を注入した。温度設定は80℃に1分間保ったのち、毎分16℃の割合で300℃まで昇温させ、その後15分間300℃に保った。リテンション・タイムのずれを補正する（後述）ために、分析を行った日ごとに nC24～nC36のスタンダード・データをとった。記録計には各ピークのリテンション・タイムと面積、サンプルに占める組成比が自動的に出力される。

シリカゲルカラムクロマトグラフィーおよび薄層クロマトグラフィーにより、分析にもちいたヘキサン抽出液の大半（70～95%以上）が炭化水素であることがわかった。ガ

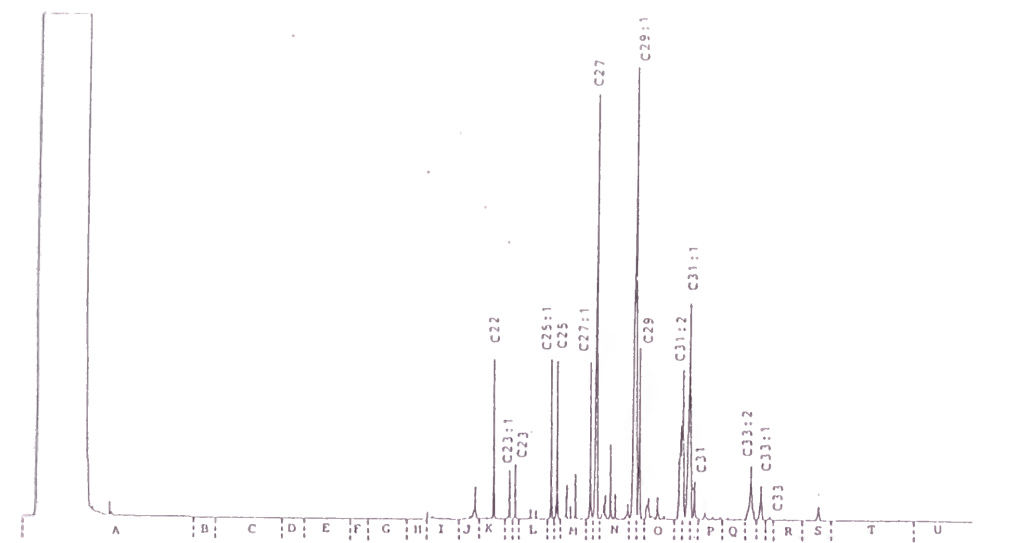
スクロマトグラフィー質量分析（GC-MS）により、炭化水素の内容は、*M. panamica* および *S. barrocoloradensis* の場合、直鎖の飽和炭化水素（n-alkane）もしくは同じ炭素数で二重結合を1個か2個もつものが大部分を占めていた（図4-1）。そのうちいくつかは、二種間で同じ物質を共有していることがわかった。リテンション・タイムの補正照合により、分析にもちいた他の2種 *T. minangkabau*、*T. angustula* においても同じ炭化水素を1部共有していることが推測された。しかしキャピラリーGCのプロフィールは種ごとに特徴的であり、保有する炭化水素の種類や量の組み合わせが種によって異なっていた（図4-2）。

多数の標本を統計的に処理するため、アルカン（n-alkane）のスタンダード（nC24、nC28、nC30、nC32、nC34、nC36ならびに内標のnC22）のリテンション・タイムと各サンプルの内容物のリテンション・タイムを比較して、各物資のアルカンの炭素量当量（Equivalent chain length: 以下、ECLとよぶ）を求めた。たとえば、ある日の標準のリテンション・タイムが nC24で13.558分、nC26で14.592分であるとき、個体のサンプルのあるピークのリテンション・タイムが14.058分であったとすると、その物質の炭素当量（ECL）を

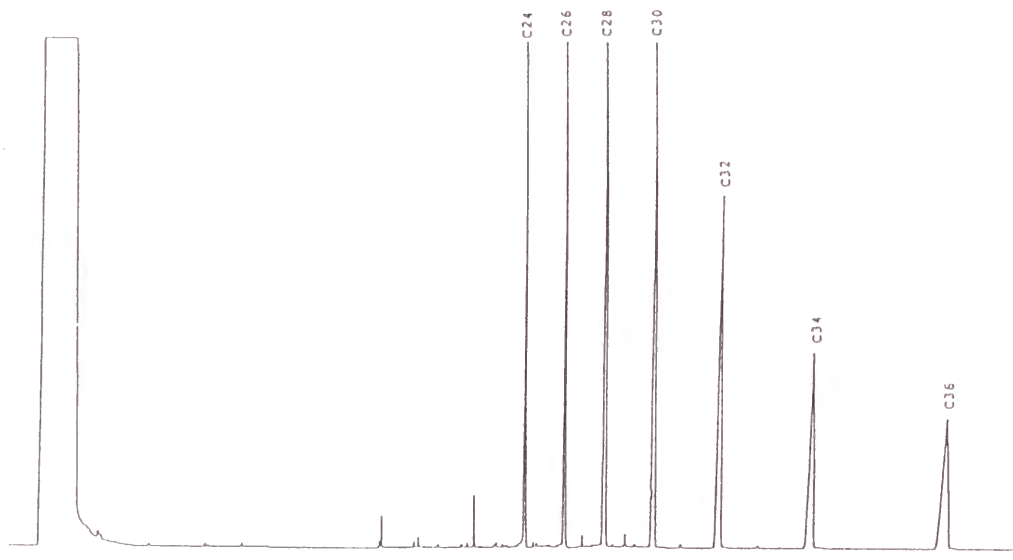
$$ECL = 24 + (14.058 - 13.558) / (14.592 - 13.558) \times (26 - 24) = 24.967$$

と推定した。このようにして求めたECLの値をもちいて、サンプル中のすべてのピークを以下のように整理した。すなわち、区画ごとにECLの下限値と上限値を定め、その区画内にあらわれたピーク的面積の合計をその区画の総量として扱った。各区画の下限値と上限値は実際のデータの最小値、最大値から求めた（表4-1）。含有する炭化水素の構造のわかった *M. panamica* を基準にして炭化水素のECLの範囲を定め、それ以外の領域は、4種ハリナシバチのデータを広くみわたして特徴的なピークがひろいだせるように分割し、A～Uと名づけた（図4-1）。日ごとのスタンダードのリテンション・タイムのばらつきはわずかで、また化学構造が特定されているアルカンの下限値と上限値の幅は狭くとったので（表4-1）、誤分類はおこらなかった。また、各標本には内標として nC22が3 μgふくまれているので、このピークの面積で各区画の総面積を割って物質の絶対量（μg）を求めた。

ECLで20以下の物質は *S. barrocoloradensis* で多くみられ、シリカゲルカラムクロマト

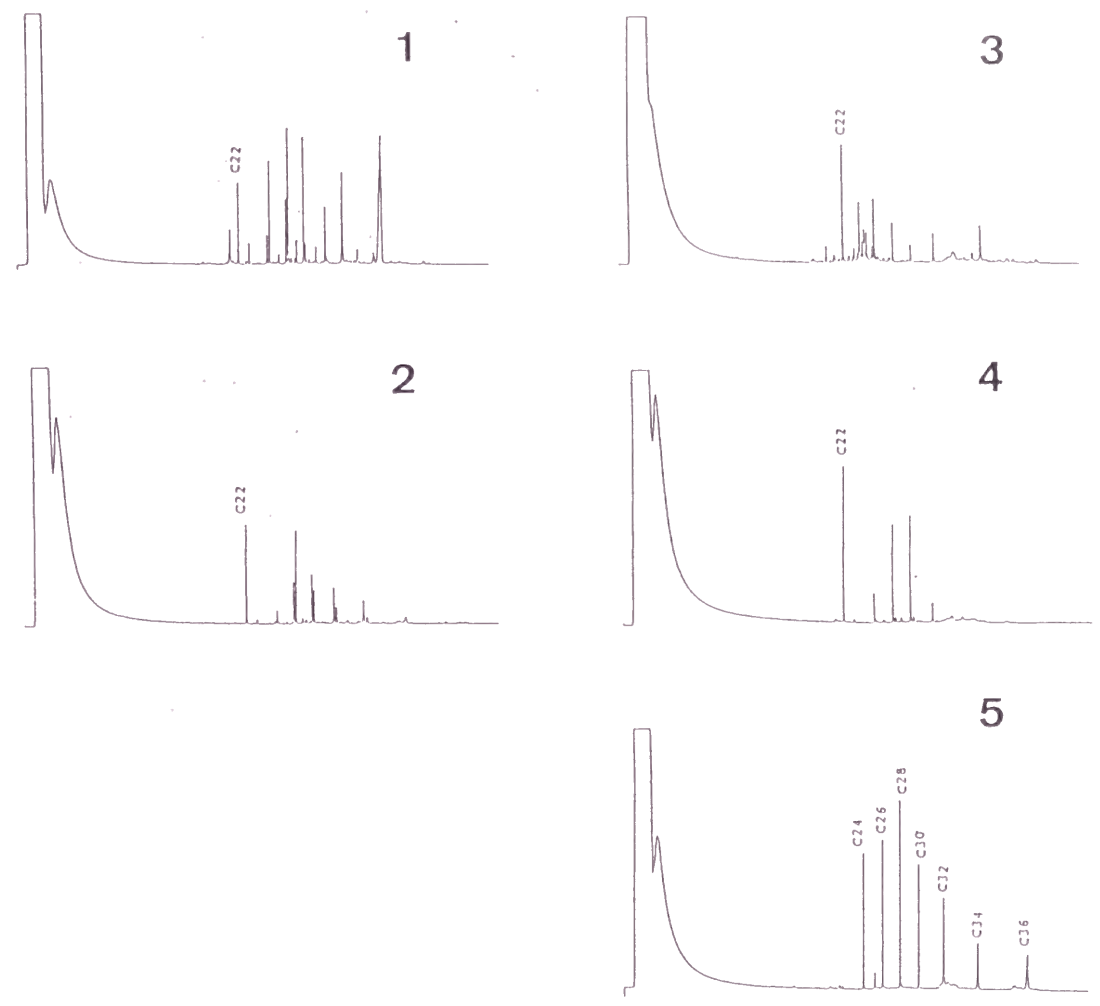


RETENTION TIME



RETENTION TIME

図4-1. 上段: *Melipona panamica* のワーカー1個体のガスクロマトグラフィー (GC) の出力例とその成分の炭化水素。A~Uは、統計処理のために定めた未同定物質の分画。下段: nC24~nC36 標品のGCデータ。



RETENTION TIME

図4-2. ハリナシバチ4種のワーカーの代表的なGCの例。1: *Melipona panamica*、2: *Scaptotrigona barrocoloradensis*、3: *Trigona angustula*、4: *Trigona minangkabau*、5: nC24~nC36標品のGCデータ。

表4-1. ハリナシバチのヘキサン抽出液にふくまれる成分を統計処理するために定めた各分画の n-alkane の炭素数推定値 (詳細は本文)。

Variable No.	Component	Carbon number	Equivalent chain length		
			Median	Lower limit	Upper limit
1	A		4.050	0.000	8.099
2	B		8.600	8.100	9.099
3	C		10.700	9.100	12.299
4	D		12.800	12.300	13.299
5	E		14.300	13.300	15.299
6	F		15.800	15.300	16.299
7	G		17.150	16.300	17.999
8	H		18.500	18.000	18.999
9	I		19.750	19.000	20.499
10	J		20.900	20.500	21.299
11	K		21.970	21.300	22.639
12	C23:1	23	22.760	22.640	22.879
13	C23	23	23.040	22.880	23.199
14	L		23.915	23.200	24.629
15	C25:1	25	24.750	24.630	24.869
16	C25	25	25.035	24.870	25.199
17	M		25.915	25.200	26.629
18	C27:1	27	26.755	26.630	26.879
19	C27	27	27.040	26.880	27.199
20	N		27.850	27.200	28.499
21	C29:1	29	28.658	28.500	28.815
22	C29	29	29.058	28.816	29.229
23	O		29.800	29.300	30.299
24	C31:2	31	30.430	30.300	30.559
25	C31:1	31	30.675	30.560	30.789
26	C31	31	30.945	30.790	31.099
27	P		31.450	31.100	31.799
28	Q		32.050	31.800	32.299
29	C33:2	33	32.430	32.300	32.559
30	C33:1	33	32.675	32.560	32.789
31	C33	33	32.945	32.790	33.099
32	R		33.450	33.100	33.799
33	S		34.250	33.800	34.699
34	T		35.000	34.700	35.299
35	U		—	35.300	—

Equivalent chain length were computed from retention times, which were compared to those of n-alkane standards.

グラフィーならびに薄層クロマトグラフィーを用いた分析から、これらは炭化水素でないことがわかった。これはこの種に特徴的な刺激臭 (警報フェロモン) に関与するものと推測される。また、分画 J および Q、S も炭化水素以外の物質が多く、とりわけ *M. panamica* では、個体によって Q、S の含有量のかなり大きいもの (30%) がしばしばみられた。*M. panamica* のプロポリス (樹脂とワックスが混合された巣の材料) の分析結果から、この Q、S は植物由来の樹脂と推測された。

4-3 結果

4-3-1 体表化学成分の種間比較

キャピラリーGCのプロフィールは、種ごとに異なっていた (図4-2、図4-3)。しかし、同じ種でも個体によって組成比や保有する各成分の絶対量に大きなばらつきがみられた。そこで4種合計 171 個体すべてのデータを多変量解析にかけて、統計的に有意な種間変異が検出できるかどうかを主成分分析でしらべた。

分画した 35 の区画 (構造決定された炭化水素並びに A~U) すべての絶対量を変数としておこなった主成分分析の結果、以下の点があきらかになった。すなわち、まず、種間で重なる部分はあるものの、全体には種ごとの特徴を反映して、それぞれが一定の範囲にまとまるような分布を示した (図4-4)。ただし、第1主成分 (PRIN1) で全分散の 20%、第2主成分で 12% しか説明されておらず、これは体表成分の変異が大きいことを示している。くわしくみると、内容物の J、C27、N、O、Q、C33:2、C33、S の多い標本で第1主成分 (PRIN1) の値が大きくなり (*M. panamica*)、C、B、F、H の多い標本で第1主成分の値が小さくなった (*S. barrocoloradensis*)。また、I、K、L、C25、M の多いもので第2主成分 (PRIN2) の値が大きくなった (*T. angustula*)。

同じデータを変数とした正準判別分析の結果、種間差がより明瞭となった (図4-5)。全分散のうち、第1判別変数 (CAN1) で 77%、第2判別変数 (CAN2) で 19%、つまりこれら2変数で全分散の 96% が説明できた。内容物の I、J、C25、C27、C31:1 などの多いもので、第1判別変数 (CAN1) の値が大きくなり (*M. panamica*)、B、C23、L、

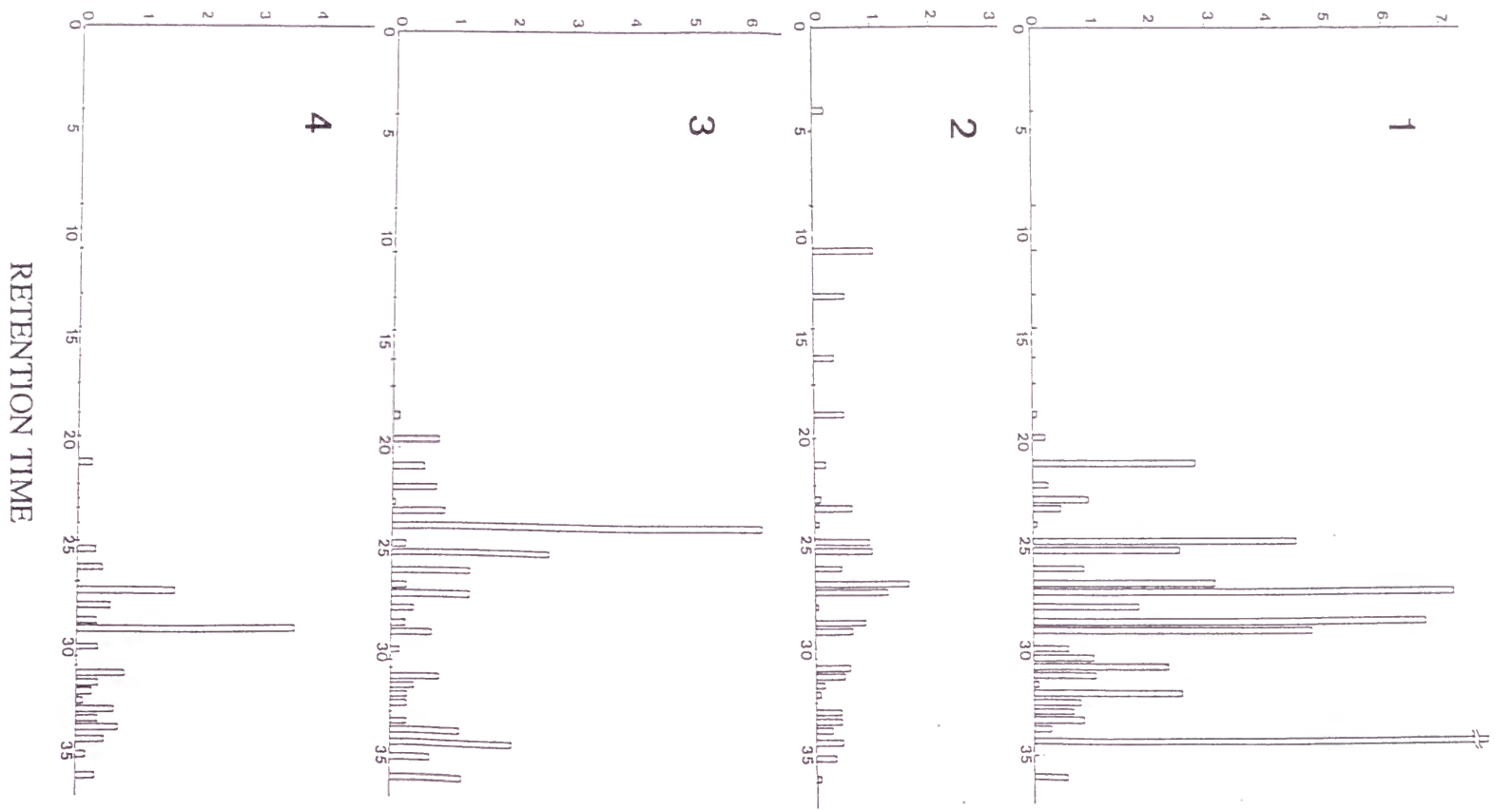


図4-3. ハリナシバチ4種のローカーがふくむ体表ワックスの各成分の平均値(μg)。1: *Melipona panamica*, 2: *Scaptotrigona barrocoloradensis*, 3: *Trigona angustula*, 4: *Trigona minangkabau*。

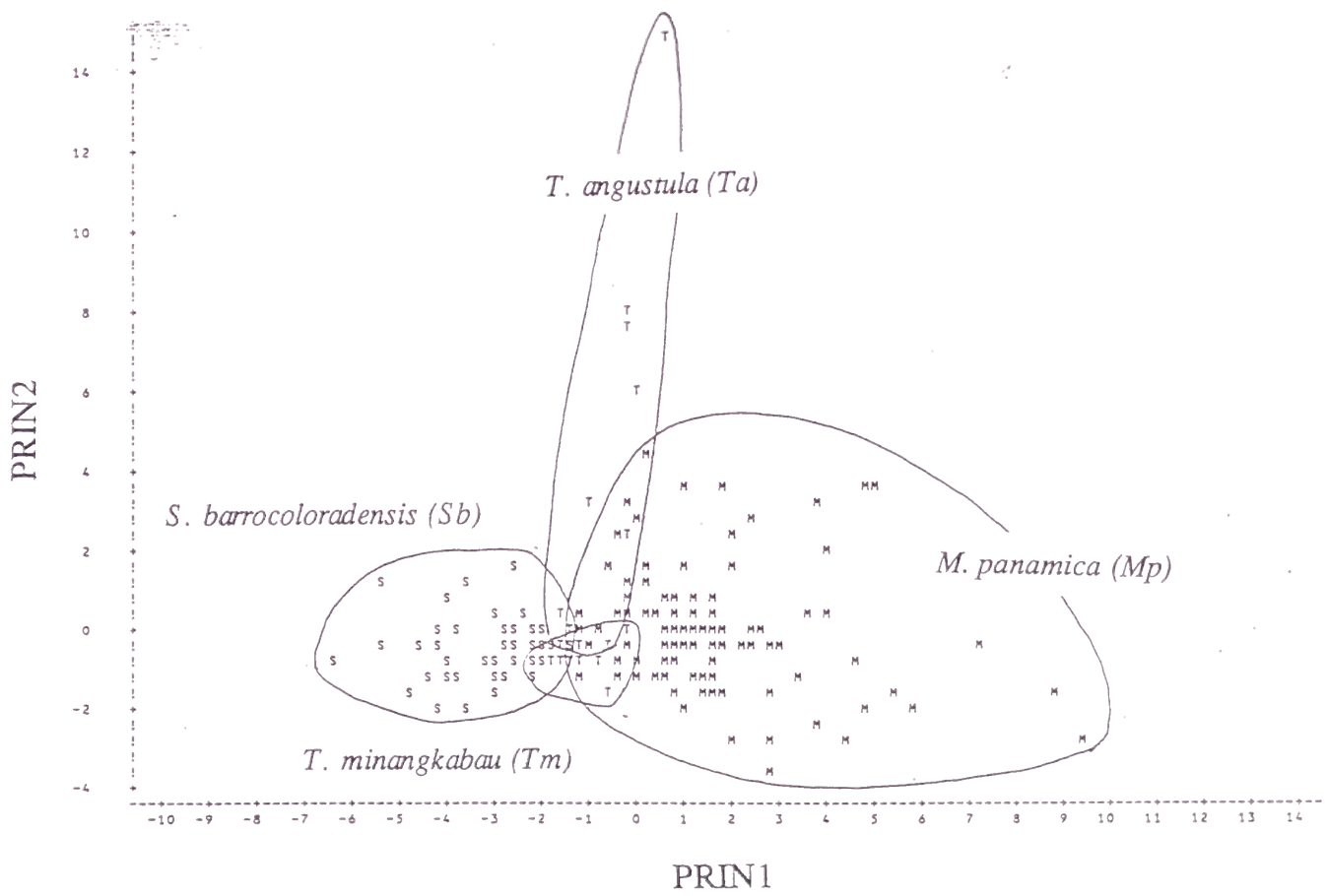


図4-4. ハリナシバチ4種の体表ワックス成分の種間変異の主成分分析。主成分2 (PRIN2) を主成分1 (PRIN1) に対してプロットした。

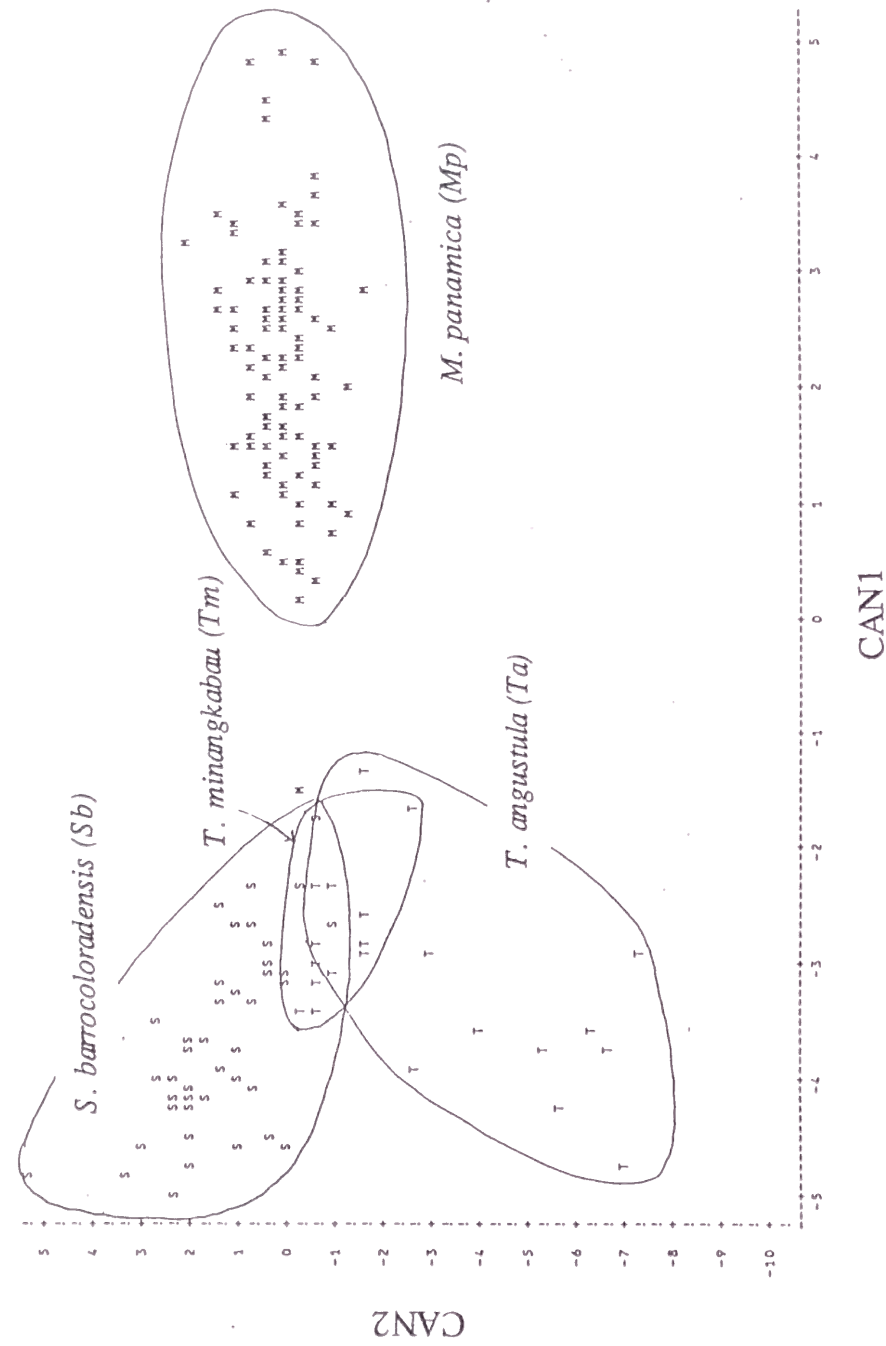


図4-5. ハリナシバチ4種の体表ワックス各成分の種間変異の正準判別分析。第2正準判別変数(CAN2)を第1正準判別変数1(CAN1)に対してプロットした。

Oなどの多いもので第1判別変数の値が小さくなった。また、B、C23:1、C23、C31:1、C33の多いもので第2判別変数(CAN2)の値が大きくなり(*S. barrocoloradensis*)、L、C25:1、C25、Rの多いもので第2判別変数が小さくなった(*T. angustula*)。

主成分分析においても正準判別分析においても、*T. minangkabau*は他の3種に比べて種内でよくまとまり変異の幅が小さかったが、これは、個体を採集したコロニーが他の種では2つ以上だったのに対し、*T. minangkabau*では1つであったためとおもわれる。

4-3-2 体表化学成分のコロニー間差

巣仲間の認識に体表成分がもちいられているとすれば、同種のコロニー間になんらかのかたちで体表成分の差が存在するはずである。そこで、同種内における個体間のばらつきがコロニー間のちがいとして説明できるかどうかを調べるため、*M. panamica*と*S. barrocoloradensis*で正準判別分析をおこなった。ここでは*M. panamica*のみの結果を示し、*S. barrocoloradensis*の結果は次節にまとめて示す。

35の全区画の絶対量を用いた分析の結果を図4-6に示した。MとDは母親が母娘の関係にあり、AはM、Dにとって血縁関係のないコロニーである。N(M')、E(D')、B(A')は、それぞれM、D、Aのサブコロニーである。第1判別変数(CAN1)で59%、第2判別変数(CAN2)で31%が説明できる。図にみられるようにコロニー間差がはっきりとあらわれており、全体にM、DのグループとAのグループに大きく分かれている。C25:1、C25、C31:1の多い個体で第1判別変数が大きくなり、C23、C27、C31:2の多い個体で第1判別変数が小さくなる(図4-7)。これは、コロニーM、Dのワーカーは2重結合を1個持った炭化水素を相対的に多く持っており、コロニーAのワーカーはこれらが少なく、逆に直鎖と2重結合を2個もつ炭化水素をより多く持っていることを意味する。N、E(M、Dのサブコロニー)を特徴づけるのは区画R、Sが少ないことで、とりわけSは植物の樹脂に関係があると推測されたことから(前述)、これはコロニー全体の活動のあり方にも影響を受けていると考えられる。

次に、同定された炭化水素(14種類)のみをもちい、同じく正準判別分析をおこなった(図4-8)。第1判別変数で73%、第2判別変数で19%が説明できる。全体の

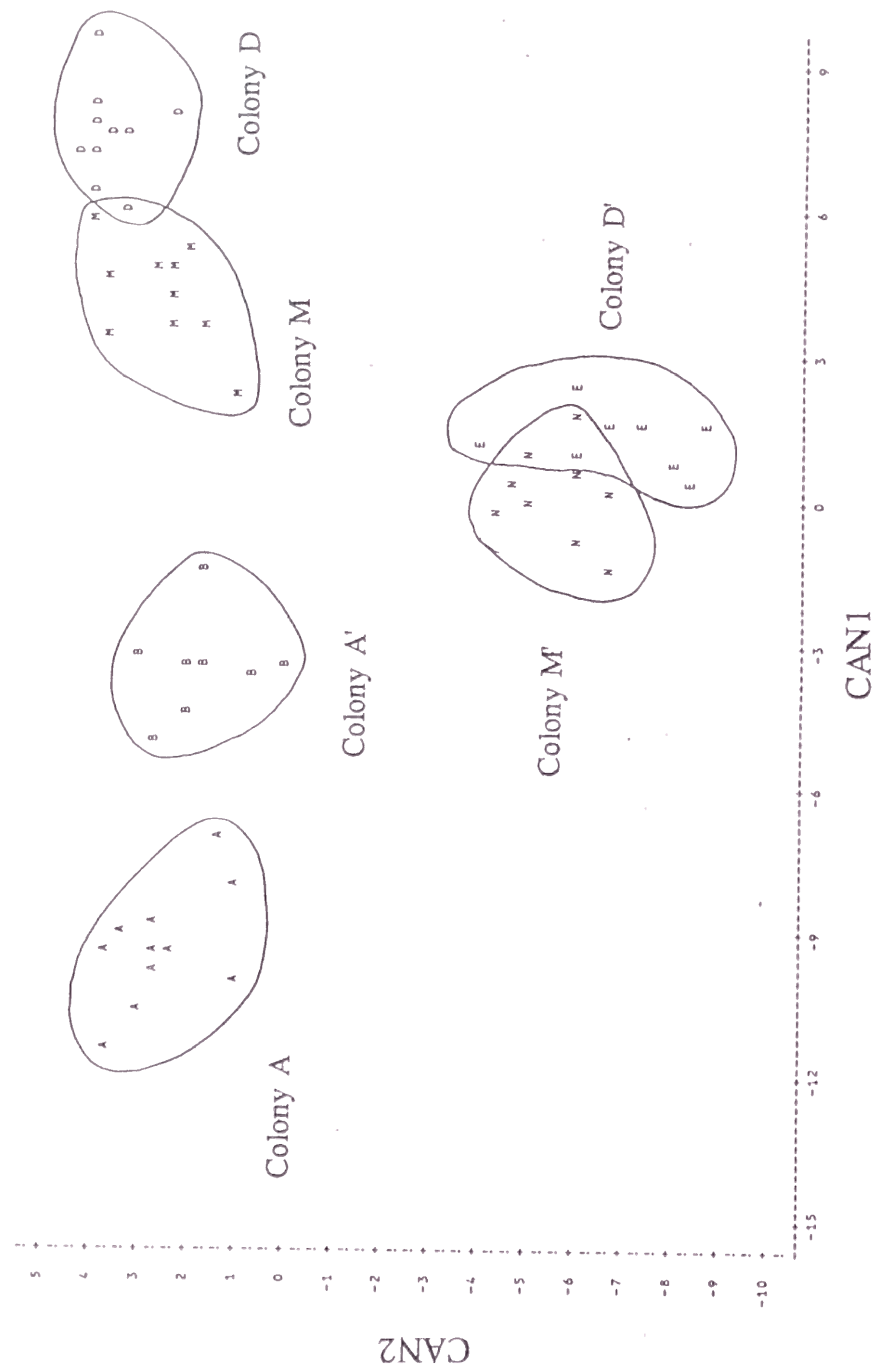


図4-6. *Melipona panamica* の体表ワックス成分のコロニー間差の正準判別分析。
コロニーのコードの詳細は本文参照。

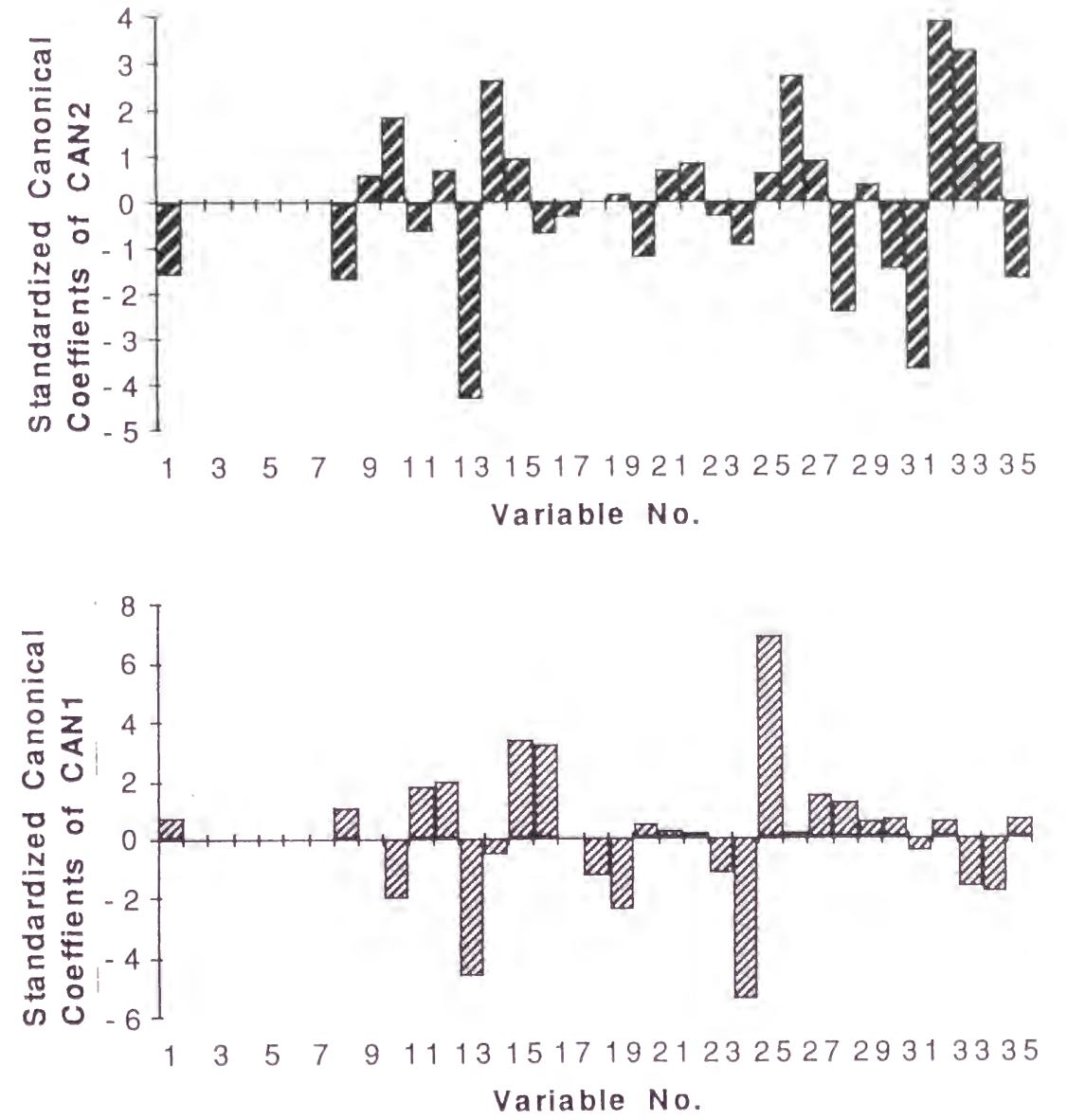


図4-7. *Melipona panamica* の体表ワックス成分のコロニー間差における
第1正準判別変数(下)への各成分の寄与率を示す標準化判別係数
(Standardied Canonical Coefficients)。各成分はそのコード(1~35)で示
されている(対応は、表4-1を参照)。上は第2正準判別変数について
示す。

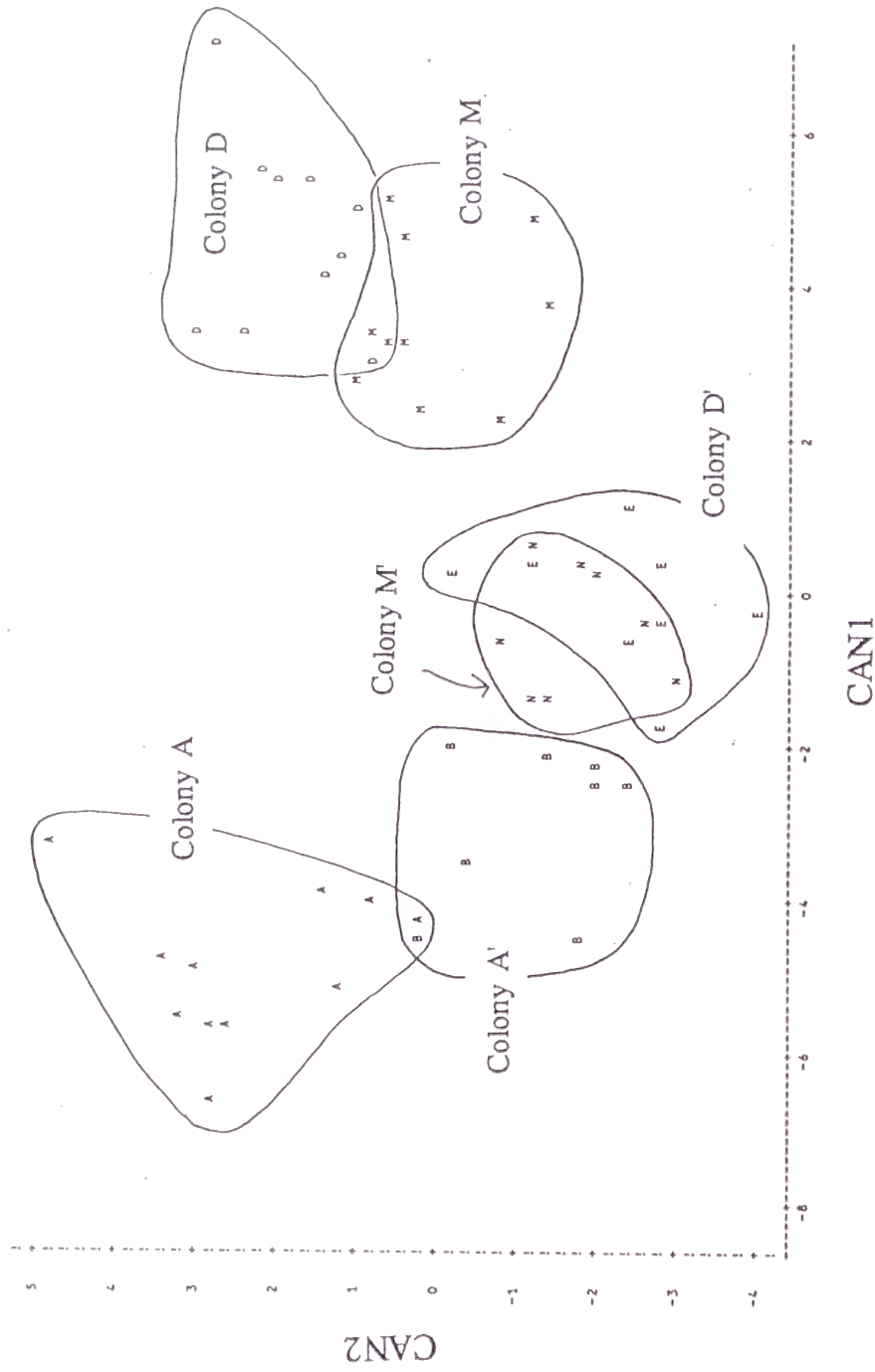


図4-8. *Melipona panamica* の構造決定された炭化水素成分のみを変数にもちいたコロニー間差の正準判別分析。コロニーのコードの詳細は本文参照。

傾向は上の全区画の場合とよく似ている。M、DにC25:1、C25、C31:1が多く、AにはC23、C27、C31:2が多いことがあらためて確認された。

4-3-3 「条件づけ」の効果

第3章で示したように、羽化直後のワーカーをサブコロニーに導入し人為的に操作された環境であらかじめ「条件づけ」しておく、正常に活動しているコロニーに導入されたとき、ガード個体がひきおこす反応に差が生じた。このような「条件づけ」の効果が体表化学成分の差として存在するかどうかをしらべるために、*M. panamica* と *S. barrocoloradensis* で正準判別分析をおこなった。

M. panamica において35の全区画の絶対量を用いた分析の結果を図4-9に示す。M、D、A、N、E、Bはさきほどと同じコロニーおよびサブコロニーをあらわす。グループX、Yは、AおよびB(=A')と姉妹の関係にあり、それぞれB、N(=M')で「条件づけ」された後、Mに導入されて5日以上生きのこった個体である。第1判別変数(CAN1)で63%、第2判別変数(CAN2)で16%が説明できる。X、Yが入ることによって、M、D、A、N、E、Bの位置は図4-6と比べて多少変化するが、全体の配置は大きくは変わらない。グループX、YはMとAのあいだに位置している。しかし、受け入れられるからといってMやNと重なってしまうわけではなく、むしろこれらはAに近い位置にあるといえる。このことは、「条件づけ」によって体表成分が完全に変わるわけではなく、遺伝的要因もしくは羽化前の環境要因が重要であることを示している。それぞれのコロニーとグループに属するサンプルの組成の平均値を図4-10に示した。M、Dの個体を特徴づけるのはC25:1、C25およびC31:1であり、Aの個体を特徴づけるのはC27であること、A由来の若い個体のグループXとYはこれらの特徴的なピークをまだ十分にもっていないことがわかる(図4-11も参照)。

次に *S. barrocoloradensis* におけるコロニー間差ならびに「条件づけ」の効果をまとめてしらべた。構造決定された14種類の炭化水素のみを変数としてもちいた結果を図4-12に示す。コロニーM、Aは第3章で用いたものと同じものであり、グループB、C、Dはそれぞれ「条件づけ」のカテゴリーa-aa、a-mm、m-mmをあらわす。第1判

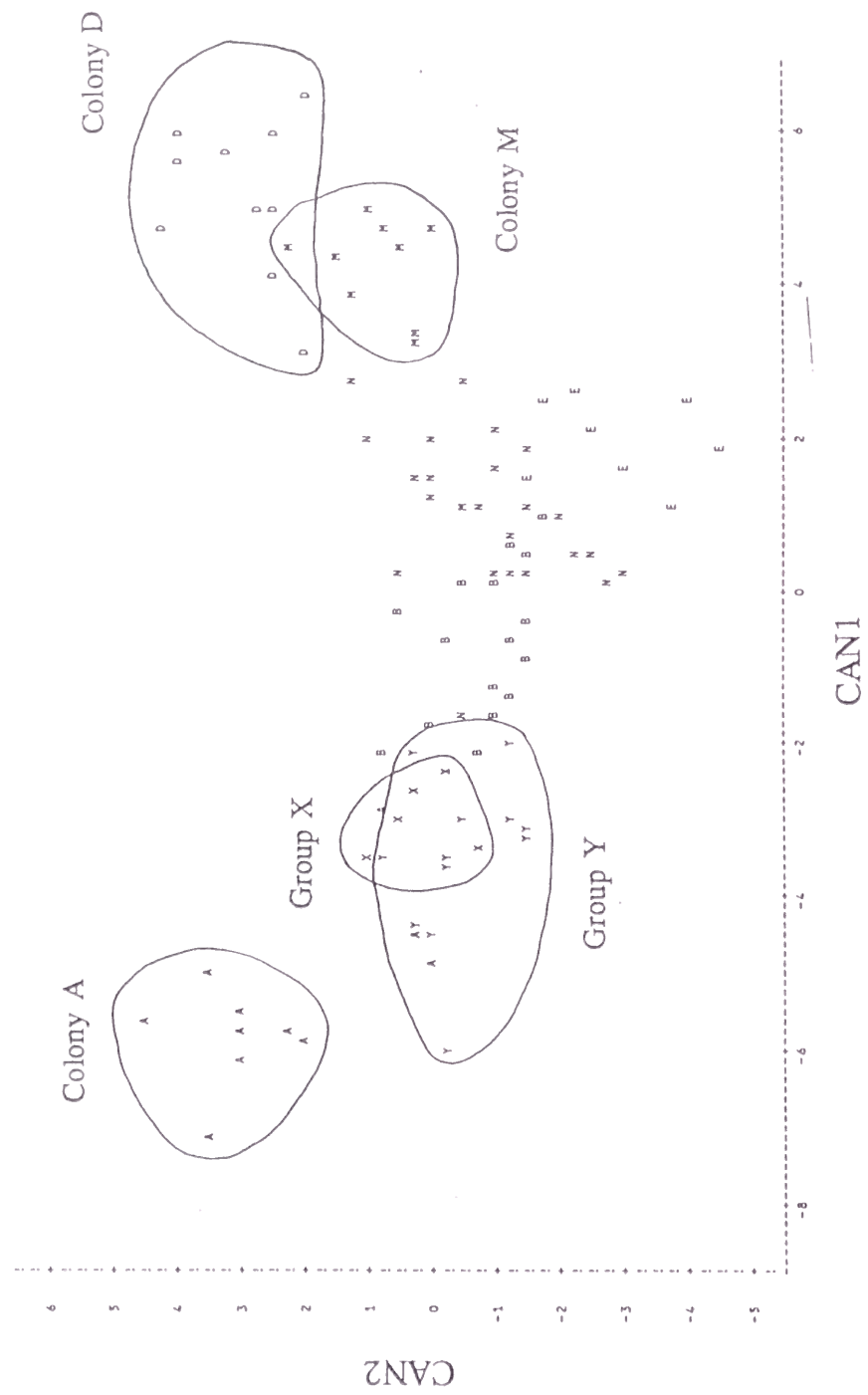


図4-9. *Melipona panamica* の体表ワックス成分の「条件づけ」にともなう変化を正準判別分析をもちいて解析した結果。詳細は本文参照。

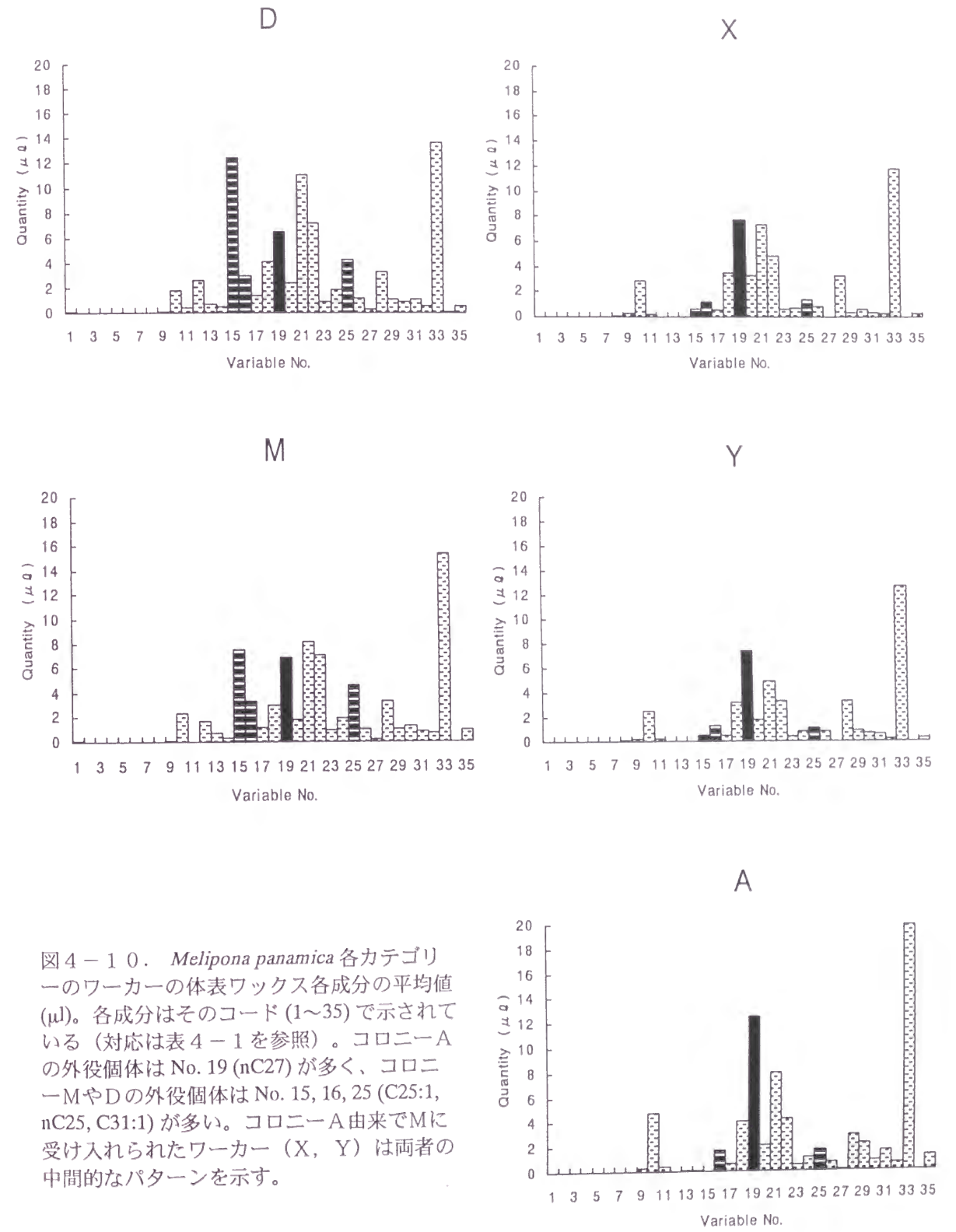


図4-10. *Melipona panamica* 各カテゴリーのワーカーの体表ワックス各成分の平均値(μg)。各成分はそのコード(1~35)で示されている(対応は表4-1を参照)。コロニーAの外役個体はNo. 19 (nC27)が多く、コロニーMやDの外役個体はNo. 15, 16, 25 (C25:1, nC25, C31:1)が多い。コロニーA由来でMに受け入れられたワーカー(X, Y)は両者の中間的なパターンを示す。

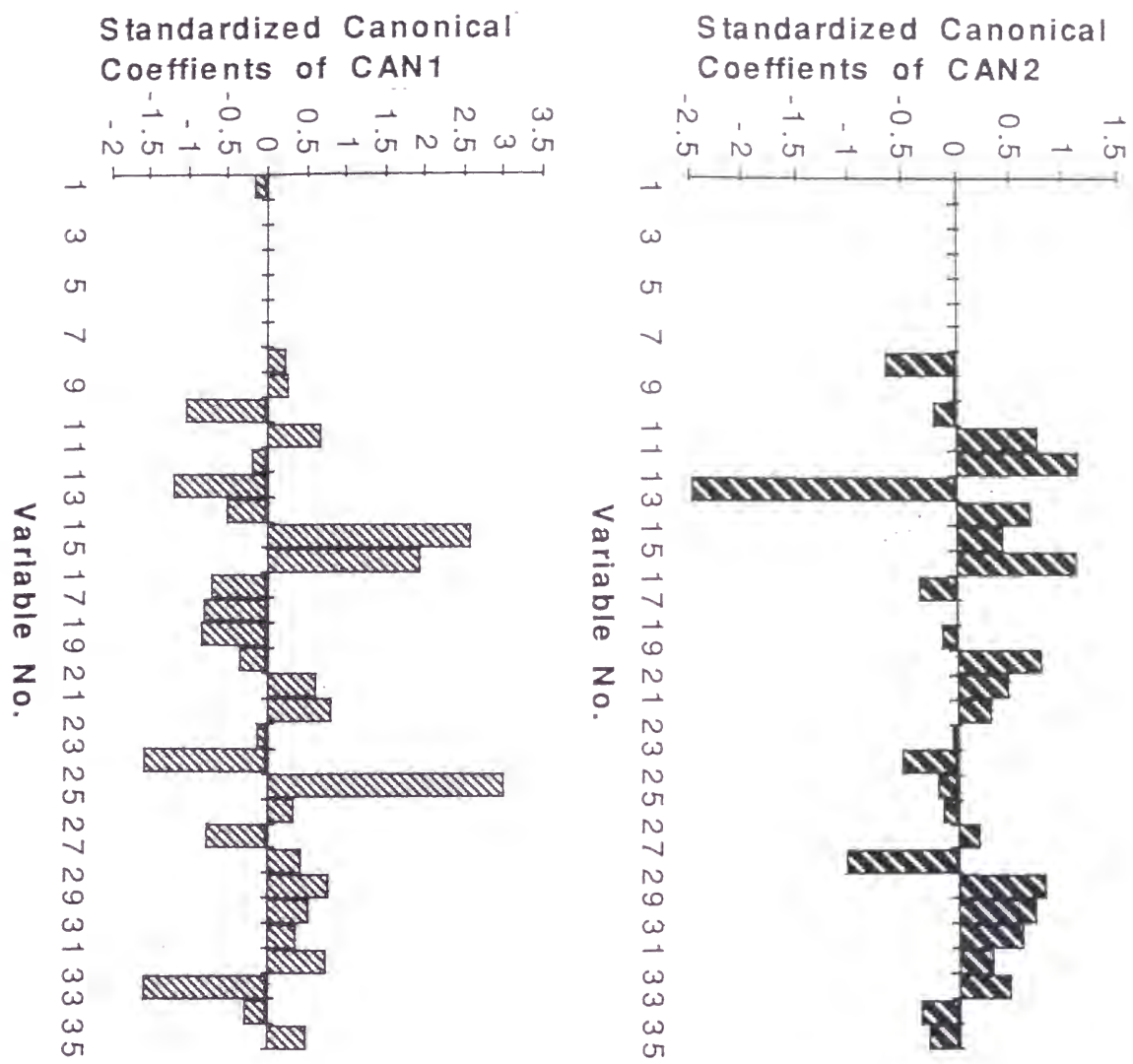


図4-11. *Meipona panamica* における「条件づけ」の効果をしらべた正準判別分析における第1(下)および第2(上)正準判別変数への各成分の寄与率。

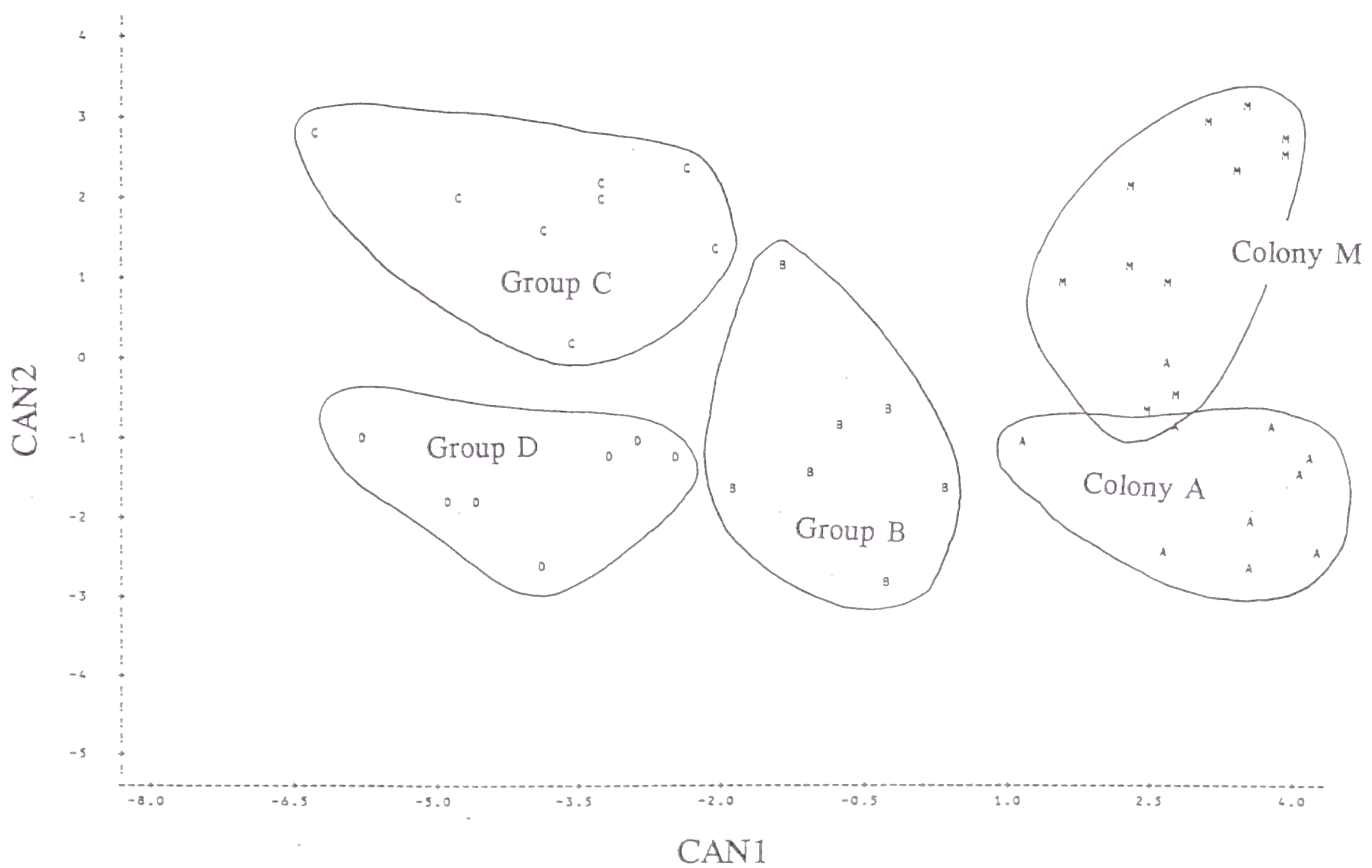


図4-12. *Scaptotrigona barrocoloradensis* のコロニー間差と「条件づけ」にともなう変化を、構造決定された炭化水素成分のみを変数として正準判別分析で解析した結果。詳細は本文参照。

別変数 (CAN1) で 68%、第 2 判別変数 (CAN2) で 17% が説明できる。おのおののコロニー、グループの個体がそれぞれはっきりとしたまとまりをもって分かれたことから、コロニーのちがいや「条件づけ」の操作によって体表の炭化水素の組成が大きく影響をうけることがわかる。C33:1、C33 の多いもので第 1 判別変数の値が大きくなり (M、A)、C29:1、C29、C31:1 の多いもので第 1 判別変数の値が小さくなった (B、C、D)。また、C25:1、C25、C29、C33 の多いもので第 2 判別変数の値が大きくなり (M、C)、C23、C31 の多いもので第 2 判別変数の値が小さくなった (M、C)。第 1 判別変数で大きく分離されるのが、*M. panamica* ではコロニー間の血縁度に対応する個体間差であったが、*S. barrocoloradensis* では羽化後の日齢に対応する個体間差であった。

ハリナシバチの個体の体表ワックスの成分組成が、その由来したコロニーや「条件づけ」に対応してこのようにそれぞれひとまとまりのものとして分離できたことは、各カテゴリーの個体が導入されたときのガード個体の識別行動がそれぞれに対して微妙に異なっていたこと (第 3 章) とよく対応している。

4-4 考察

以上の化学成分の分析から、ハリナシバチの各個体は、実際に種間あるいは種内におけるコロニー間のちがいを識別するのに十分なだけの化学成分組成の多様性を体表に保持していることがあきらかになった。*M. panamica* では、コロニー間で比較したとき、コロニーの女王が母と娘の関係にあれば外役個体の体表成分も互によく似ており、非血縁者であれば互いに大きく異なっていた (図 4-6)。これは、通常他巣由来の外役個体が侵入すれば巣の防衛のため排除すること (第 3 章)、しかし分封時には娘女王のコロニーが誕生したあとも母親のコロニーとのあいだにワーカーの往来がつづくこと (Inoue et al., 1984b) と関連があるのではないかとおもわれる。

また、サブコロニーでの「条件づけ」によって体表化学成分の組成は羽化後に変化することがわかった。しかし、「条件づけ」の操作のみで非血縁個体を血縁個体とまったく同じものに変えることはできなかった (図 4-9、図 4-12)。すなわち、遺伝的要因や羽化前の環境要因も重要であることがわかった。これらの結果も、第 3 章の行動

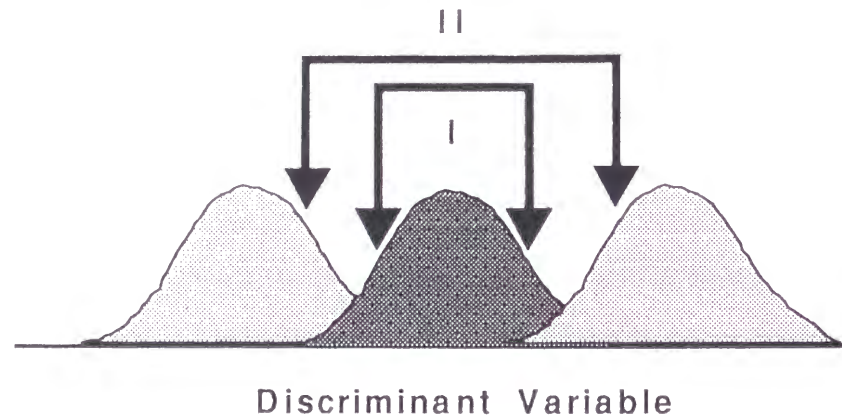
観察が示すところとよく一致する。

M. panamica と *S. barrocoloradensis* の「条件づけ」の結果をくらべると、前者では羽化前の要因が相対的に大きかったのに対し (図 4-9)、後者では羽化後の要因の方が大きかった (図 4-12)。これは、他巣由来の羽化直後の個体を排除する行動が、前者ではみられ後者ではみられなかったこと (第 3 章) とよく対応している。

S. barrocoloradensis において第 2 判別変数で分離された外役個体のコロニー間差を、ガード個体は識別できる (第 3 章)。この種ではコロニー内の日齢による差が第 1 判別変数で分離されていることを考えあわせると、ガード個体は相手の日齢を認識しており、それに応じて識別の基準を変えているのかもしれない。この日齢のちがいは、外見上も肉眼で容易に区別ほどははっきりしている。羽化直後の個体は、からだの着色がうすくてやわらかく動きもにぶい。女王ほどではないとはいえ、腹部もふくらんでいる。日齢が進むにつれて身体は黒く硬くなり、外役個体になると腹部がかなり小さく縮んだ形になってしまう。いうまでもなく、個体は血縁関係や巣仲間だけを「認識」して生きているわけではない。その社会生活には、文脈に応じてさまざまな種類の「認識」が関与しているはずである。このような個体の発達過程や社会生活全体にかかわる各種の「認識」システムの中にどのように血縁認識や巣仲間認識を位置づけるかは、今後の大きな課題である (Hepper, 1991b)。しかしここでは、体表成分と識別行動の関係にしばって、もうすこし考察をふかめてみることにしよう。

上述のような化学組成の大きな変異を、実際の識別行動に結びつけるどのようなメカニズムが考えられるだろうか。すなわち、識別しようとしているワーカーがこのような化学組成の個体変異を利用できるとした場合に、相手を受け入れるかどうかを一体どのような基準で決めるのがよいのだろうか。たとえば図 4-9 において、コロニー M の個体は、コロニー A の個体を必ず排除したが、グループ X やグループ Y の個体は受け入れた。ここで、化学成分組成を共有する度合いにもとづく識別のための閾値が存在すると考えてみよう (図 4-13)。受け入れるべき巣仲間のあいだにも、その組成には個体によってばらつきがある。他のコロニーの個体とのあいだに化学成分組成の重なりがまったくなければ、受け入れの閾値の幅を広くして巣仲間を完全に受け入れ、他のコロニーの個体を完全に排除することが可能である (図 4-13 下段)。しかし、コロニー

Discriminant threshold	Percentages of acceptance	
	Nestmates	Non-nestmates
I (narrow)	50 %	0 %
II (wide)	100 %	50 %



Discriminant threshold	Percentages of acceptance	
	Nestmates	Non-nestmates
I	100 %	0 %

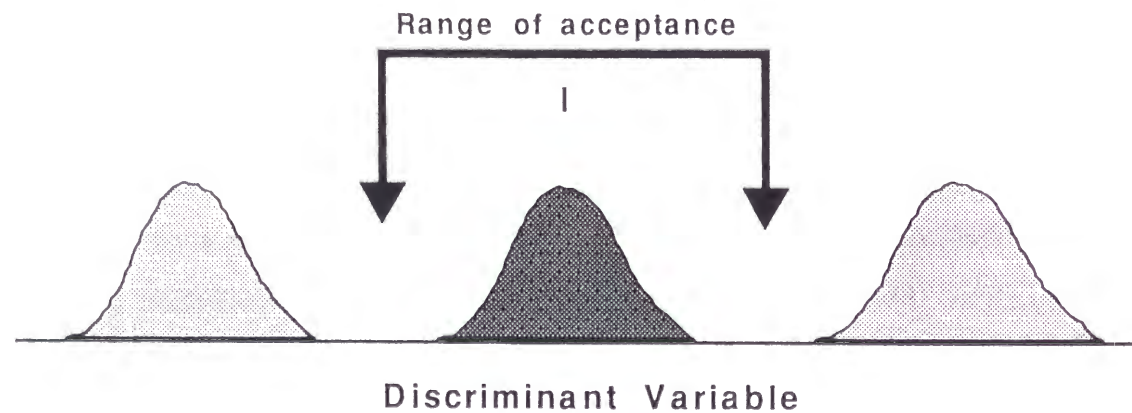


図4-13. 判別基準の幅と受け入れ率の関係を示すシエマ。横軸は仮想的な判別変数（ここでは1次元としたが、実際は多次元であってもかまわない）。縦軸は認識される各クラス（たとえばコロニー）ごとの個体の頻度分布に占める割合。詳細は本文参照。

間でその組成が似ている場合には、他のコロニーの個体を完全に排除しようとするれば閾値の幅を狭くせざるを得ず、その結果、巣仲間の一部も誤って排除してしまうことになる（図4-13上段のI）。逆に巣仲間をすべて受け入れようとするれば、閾値の幅は広がりすぎ、巣仲間でないもの一部も受け入れてしまうことになる（図4-13上段のII）。このどちらをえらぶべきかは、その時の条件、すなわち識別する側の個体にとっての繁殖上の得失に依存して決まるであろう。

ハリナシバチの分封時のように、娘女王のコロニーが誕生したあと母親のコロニーとの間にワーカーの往来がつづくような場合を考えてみよう。分封直後は、双方のコロニーのワーカーが互いに姉妹であり、識別信号である化学成分組成がよく似ているので、母親のコロニーは娘のコロニーからの個体を受け入れるだろう（図4-13、上段のII）。しかしその後、新巣であたらしいワーカーが生まれると、これはもとの巣のワーカーからみて姪という関係になる。このように、時間が経過するとコロニー間の血縁度が低くなるうえ、環境条件のちがいにともづく要因も加わるので、識別信号の化学組成が時とともにへだたっていき、最後には新巣からの個体を受け入れなくなる（図4-13下段）と考えられる。

逆に、サブコロニーでの「条件づけ」によって他巣由来のワーカーが受け入れられやすくなるといった現象は、このような「条件づけ」の操作によって識別信号の化学組成を受け入れ先のコロニーに近づけている（図4-13下段から上段へ）と考えることができる。このとき、「条件づけ」された他巣由来のワーカーを受け入れるべきか否か（図4-13上段のIまたはIIのどちらをえらぶべきか）は、おそらく先に述べたワーカーによるオスの産出などともかかわって、その種の習性やコロニーの置かれた状況などによって決まるであろう。

ここでの議論は、モデルを簡単にするために識別信号を1次元の変数としてあらわしたが、体表ワックス成分の組み合わせのような多変量を考えるためには、モデルを多次元に拡張すればよく、本質的な差は存在しない。この問題については、次の第5章でも別の角度から考察する。

第5章 社会性昆虫における血縁認識の集団遺伝学的モデル

5-1 はじめに

血縁認識はみかけよりもはるかに複雑な現象である。そこでは、認識する側とされる側、遺伝子型と表現型、巣仲間と血縁者社会の状態などといった、互いに対立したり重なりあったりする現象がいくつもからみあっている（第3章）。血縁認識の進化を考えると、それに影響をあたえそうな間接的な外部要因を無視してテーマそれ自身だけを手にとって考えようとしても、翼や角の長さや特定の捕食行動などの単一の形質の進化の場合のような具合にはいかない。それは、何かをする側とされる側の単純な相互作用系の進化ではない。ここでは、認識する側が同時に認識される側でもあり、識別するときの基準（どういう相手に対してどうふるまうか）とそのための標識（たとえば体表の化学成分）という2つの異なる表現型がそれぞれの個体に発現しつつ、個体をこえた相互作用をつうじて、社会システムとして統合されながら共進化しているのである。

血縁認識の進化、特にその遺伝的な基盤についての実証的な研究がはじまったのは、比較的最近のことである (Boyse et al., 1991; Brown & Eklund, 1994)。したがって、将来その全体像をわれわれが手にとってながめることができるようにするため、現時点でできるだけそれに関連する概念を整理し、今後の研究の方向づけに役立つような思考実験をおこなっておくことは、有益なことであるばかりでなく必要なことでもであろう。

本章では、血縁認識の従来の実験の解釈の枠組みに関する Grafen (1990) の問題提起にもとづいて血縁認識を可能にする遺伝的な基盤についての概念を整理したのち、簡単な集団遺伝学的モデルをもちいて、血縁認識の手がかりとなる体表化学成分のような標識が大きな種内変異をもつべきことを示す。

5-2 血縁認識の遺伝的基盤

Grafen (1990) は、これまで血縁認識の証拠としてだされたデータのほとんどは「真の

血縁認識」を実証するものとはいえず、単にさまざまな種類の「識別」行動のデータがみかけ上あたかも血縁認識の結果であるかのように解釈されているにすぎないのではないかと論じた。普通、個体の脳が認識できるのは表現型レベルの差異である。その差異は部分的に遺伝子型の差異を反映している。一般に遺伝子型の差異には、個体・血縁度・地域個体群・亜種・種・属などさまざまなレベルに対応するものがあるだろう。たとえ観察中の個体が対象の遺伝的な差異にもとづく表現型の差異を認識して識別行動をとったとしても、その差異が血縁度のちがいに応じた遺伝子型の差異に対応したものでなければ（たとえば種や亜種などのレベルの差異にもとづくなら）、「真の血縁認識」とはいえない。種の認識やグループの認識の能力があれば、血縁認識の能力がなくても、はじめて出会った別の個体を遺伝的な差異にもとづいて認識することが可能である。

たとえば、1980年代には、ミツバチ (*Apis mellifera*) で、コルドバンという淡色の系統と暗色のダークという系統をもちいた人工受精をおこない、1つの巣の中に父親の異なる2つの系統をつくってそのあいだの識別行動を観察するという実験がいくつもおこなわれ、その結果が血縁認識の証拠として論じられた (Getz et al., 1982; Getz & Smith, 1983; Frumhoff & Schneider, 1987など)。しかし、こうした体色そのもの、あるいは体色のちがいをもたらず遺伝子と連鎖したほかの遺伝子群から発現した表現型の差異をミツバチが認識しているとしたら、それは血縁認識ではなく、もっと大きなレベルの差異の認識であろう。たとえそれが実験条件下で血縁認識と同じ効果をもつとしても、これだけでは自然条件下で血縁認識がおこっているという証拠にはならない。

Grafen によれば、真の血縁認識のシステムが進化するかどうかは次の3つの遺伝子座に依存している。すなわち、(1) 表現型の照合、(2) その判断、(3) その判断の結果の使用にそれぞれかわる遺伝子座である (図5-1)。これらは表現型レベルで、(1) 認識にもちいられる (体表化学成分のような) 標識、(2) 識別をおこなうときの基準、(3) その結果としてとる協力や排除の行動に、それぞれ対応づけることができるだろう。本研究では、第2章から第4章までで、ハリナシバチのこの3つの側面をすべてとりあげた。判断と行動を支配する遺伝子座は、標識を支配する遺伝子座と強く連鎖せず、また標識を支配する遺伝子座が多型になることが真の血縁認識にとって本質的な条件だと Grafen は論じている。

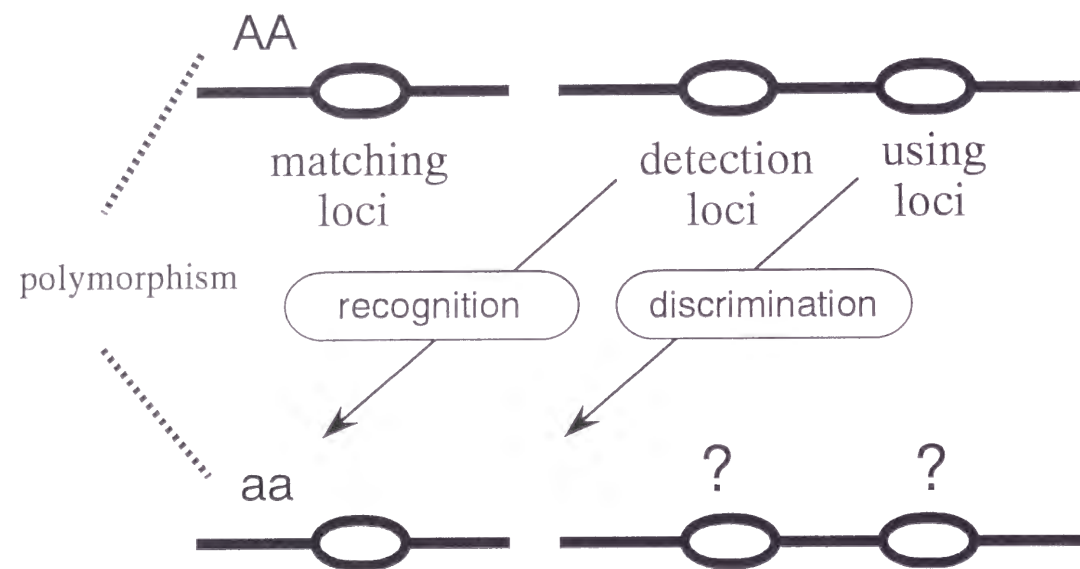


図5-1. 血縁認識にかかわる3種類の遺伝子座の関係。

仮に標識の遺伝子とその判断や行動の遺伝子が強く連鎖しているとした場合、これは、Dawkins (1976) が最初にその名を提案し、それにもとづいてしばしば緑髭遺伝子 (green-bared alleles) と呼ばれているモデルであらわされるものになる (Crozier, 1987)。緑髭遺伝子は、緑色の髭のような特徴的な表現型と、その表現型を認識する能力、そして自分も持っているのと同じ表現型 (緑の髭) をもった他個体に利他行動をおこなうという性質を、3つとも同時にコードしているという仮想的な遺伝子である (Hamilton, 1964)。Dawkins が言うように、このような遺伝子が集団中で長期間維持されることは、通常は不可能である。なぜならば、緑の髭という表現型をもちながら利他行動をおこなわないという遺伝子が突然変異で出現した場合、その集団はこの遺伝子をもつものにたちまち乗っ取られてしまうと予想されるからである。集団選択が強く作用するという特殊な条件のもとでしか、緑髭遺伝子のようなものは進化することができない。緑髭遺伝子は、血縁認識にふさわしいモデルではない。

血縁選択は、血縁者のみが自分と同じ遺伝子を集団の平均値よりも高い確率で共有しているという事実にもとづいている (Grafen, 1991a)。こうした血縁者を正確に認識するためには、認識の能力やその結果としてとる行動と遺伝的に強く連鎖しておらず、しかも集団中において希少な形質を、標識としてもちいなければならない。それはたとえば、第4章の体表化学成分のような、多くの種類の物質からなる成分の複合体かも知れない。

Grafen (1990) は、「真の血縁認識」を示す唯一の研究例として、Grosberg & Quinn (1986) による固着性の群体を形成するホヤ類の1種 *Botryllus schlosseri* の研究をあげている。この種のプランクトン性の幼体が固着するとき、兄弟姉妹どうしは集合する傾向があるのに対し、非血縁者どうしは集合せずランダムに分布するという。固着した個体どうしが融合すると、血管を共有するようになる。融合するかどうかは、組織適合性 (histocompatibility) を支配する遺伝子座で決まり、たとえ兄弟姉妹であっても偶然同じ対立遺伝子を共有していなかった個体どうしは集合せず、非血縁者であっても同じ対立遺伝子を共有していれば集合する。個体どうしが集合して大きな群体を形成することは、さまざまな理由で繁殖に有利である。しかし、もし非血縁者と融合することが頻繁におこると、自分自身の繁殖のために非血縁者の投資を利用するという「裏切り」が進化しやすくなる。しかし実際には、組織適合性を支配する遺伝子が多型になっているため、

対立遺伝子を共有する個体は、ほとんどの場合血縁者であり、そのような「裏切り」をふせぐことが事実上可能になっている。非血縁者が同じ対立遺伝子をもっていることは、このホヤの場合、めったにないのである。

第1章で述べたように、血縁認識は、利他行動をより確実に血縁者にむけておこなうためのしくみとして機能しうると同時に、近親交配を回避するためのしくみとしても機能しうる。近親交配がおこると、集団中において希少な劣性の致死遺伝子がホモになりやすくなる。それゆえ近親交配は回避されなければならない。これは、集団中において希少な遺伝子を近縁者だけが高い確率でもっているという事実にもとづいている。この意味で、近親交配を回避する理由と血縁認識を可能にする遺伝的なしくみとのあいだにはある種の共通の構造があるともいえそうである。このように、血縁認識を可能にしていくシステムの全体像をとらえるには、表現型レベルにあらわれる現象だけではなく、集団の遺伝的な構造をも視野におさめなければならない。

一方、Shermen *et al.* (1997) は Grafen の考え方 (図5-1) を批判して、血縁認識にもちいられる標識は必ずしも遺伝的なものである必要はなく、個体の表現型以外のものを標識としていてもかまわないと論じている。これは血縁認識を広義に解釈する立場である。Shermen *et al.* によれば、血縁認識とは、認識を支配する対立遺伝子 (Grafen の3つの遺伝子座の2番目に位置するもの) が他個体のなかに存在する自分自身のコピーをふやすための戦略である。しかしその対立遺伝子が他個体のなかにある自分自身のコピーを直接みることはできない。そこで、その対立遺伝子は、自分自身のコピーが存在することをしめすなんらかの標識を手がかりとすることでその目的をとげる。必要なのは、その標識と自分自身のコピーの存在とのあいだに統計的に正の関係があることである。そうした統計的なむすびつきが「間接的」なものであることは、標識が遺伝的なものであってもそうでなくても同じである。

この議論は、標識を支配する遺伝子座と認識を支配する遺伝子座が連鎖しているべきではないという Grafen の議論をふまえている。また、Grafen によって「真の」血縁認識ではないとされた多くの研究例が、この立場によれば血縁認識とみなされることになる。たとえば、社会性昆虫で巣の材料などに由来する成分を標識として巣仲間認識をおこなう場合も、巣仲間が血縁者であるかぎり、血縁認識であるということになる。

しかし、社会性昆虫には、巣仲間認識以外に巣内での (狭義の) 血縁認識が存在する可能性がある。Shermen *et al.* (1997) の立場にたつとしても、この両者を分離するという課題は依然としてこされている。巣仲間のうちに存在する血縁度の差異を環境由来の成分のみを標識として認識するというしくみは考えにくい。したがって、標識が遺伝的なものである場合について考える意味は失われていない。また、その場合に、標識を支配する遺伝子座と認識を支配する遺伝子座が連鎖していないにもかかわらず対立遺伝子のレベルでいかにして統計的に正のむすびつきをもちうるのかということも、これまでの議論だけでは必ずしもあきらかとはいえない。

そこで、このような問題をもうすこしはっきりと考えることができるようにするため、できるだけ単純なモデルをつかって Grafen の基本的な論点を確かめてみることにしよう。認識の手がかりとしてもちいられる標識を支配する遺伝子に、どの程度の多型があれば、どの程度有効に血縁者を認識することができるのだろうか。また、識別するときの判断の基準が変われば、そのことでどういう結果が生ずるのだろうか。さらに、ハチやアリのような単倍数体の生物と普通の二倍体の生物とでは、狭義の血縁認識のありかたに、どのようなちがいが存在すると予測されるのだろうか。そして、社会性昆虫の巣内でおこると考えられる狭義の血縁認識には、そのしくみにおいて巣仲間認識とどのようなちがいがあのだろうか。

5-3 標識遺伝子の頻度と識別の効率

5-3-1 体表化学成分の1遺伝子座支配仮説

Sasagawa *et al.* (1994) は、ミツバチの体表化学成分のパターンが1遺伝子座支配で決まっているのではないかという仮説を述べている。それによると、第4章の図4-1のような体表成分のパターンをミツバチの1つのコロニーで多数の個体をつかって調べ、よく似たプロフィールをもつものどうしをまとめると、メスが数種類以上のグループに分かれるのに対し、オスは2つのグループにまとまってしまうという。ミツバチは、女王が複数回交尾する。この女王の遺伝子型をABとし、交尾するオスの遺伝子型をC、D、

E、……などとすると、これらの組み合わせから生まれてくる個体の遺伝子型が、メスの場合AC、AD、AE、……、およびBC、BD、BE、……などとなるのに対し、オスでは（未受精卵から生まれるので）AとBのみとなる。このように、体表成分のパターンが個体ごとに1遺伝子座支配で決まっていると仮定すると、そのコロニー内の変異をうまく説明できるというのである。

複雑な量的形質ではなく、このような単純なしくみで決まっている表現型を手がかりとすることで、血縁認識を果たして有効におこなうのだろうか。このことは直感的には理解しがたい。しかし、理論上こうしたことは可能である。そこで、どのようにしてこのことが可能となるのかを示すために、ここでは、血縁認識の手がかりとしてつかわれる標識が、あえて1遺伝子座支配で決まっているものと仮定して、集団遺伝学的モデルにもとづいて検討してみることにしよう。こうした単純化は、Grafenのいう「真の血縁認識」という概念が何を意味しているのかをあきらかにするのに役立つとおもわれるし、血縁認識の遺伝的な基盤を解明するために今後どのような方向で研究を進めていけばよいかを考える際にも役立つからである。

以下で記述するモデルに類似したモデルは、ハチ目の社会性昆虫における巣仲間認識に関するモデルというかたちでCrozier & Dix (1979)によってすでに分析がなされている。しかし、Sasagawaらが分析したミツバチにおいても本研究のハリナシバチにおいても、巣仲間認識だけでなく、巣内の個体間での狭義の血縁認識が同時に関心の対象となっている。そこで、ここでは巣仲間認識を一旦わきに置いて、個体間の狭義の血縁認識を考える。体表化学成分などの標識が個体間でまぜあわされるプロセスはないものと仮定する。Crozier & Dixのモデルでは、標識を支配する遺伝子座の数をさまざまに変えた分析がおこなわれており、その点も以下で記述するモデルと異なっているが、こうした点に関しては、モデルの意味づけにかかわる他の問題と同様、あとでまとめて議論することにする。

5-3-2 二倍体に関するモデル

認識のための標識を支配する遺伝子について、二倍体の生物の1遺伝子座モデルを考

えよう。AAの遺伝子型をもつ個体が、AA、Aa、aaという遺伝子型をもつ相手を識別するとする。aという遺伝子はAと異なる対立遺伝子であって、集団中にはB、C、D、……などの多型が存在し、これらをまとめてaと表現すると考えてもよい。

Aの遺伝子頻度をqとすると、Hardy-Weinberg平衡が成り立つとき、集団中にふくまれる各遺伝子型の頻度は、よく知られているように、

遺伝子型	遺伝子型頻度
AA	q^2
Aa	$2q(1-q)$
aa	$(1-q)^2$

である。

それでは、AAの個体にとって両親が共通の兄弟姉妹 (full siblings) の遺伝子頻度はどうなるだろうか。ここで、遺伝子がAであるかaであるかわからない場合、これを「*」とあらわすことにする。「*」がAである確率はq、aである確率は $1-q$ である。AAの両親の遺伝子型は、ともに「A*」とあらわすことができる (Grafen, 1991a)。この両親から生まれてくる兄弟姉妹の遺伝子型は、「AA」:「A*」:「**」=1:2:1であるから、それぞれの頻度は、「AA」=1/4、「A*」=1/2、「**」=1/4である。このうち「A*」が実際にAA、Aaである確率は、それぞれq、 $1-q$ である。また「**」が実際にAA、Aa、aaである確率は、それぞれ q^2 、 $2q(1-q)$ 、 $(1-q)^2$ である。したがって、兄弟姉妹が実際にAAである確率は、

$$\begin{aligned} & 1 \times \text{「AA」} + q \times \text{「A*」} + q^2 \times \text{「**」} \\ &= 1 \times 1/4 + q \times 1/2 + q^2 \times 1/4 \\ &= (1+q)^2/4 \end{aligned}$$

と計算できる。同様に、Aa、aaである確率は、それぞれ

$$\begin{aligned} & (1-q) \times \text{「A*」} + 2q(1-q) \times \text{「**」} \\ &= (1-q) \times 1/2 + 2q(1-q) \times 1/4 \\ &= (1+q)(1-q)/2 \end{aligned}$$

および

$$(1-q)^2 \times \text{「**」}$$

$$= (1 - q)^2 \times 1/4$$

$$= (1 - q)^2 / 4$$

である。結果だけをまとめると、次のようになる。

遺伝子型	遺伝子型頻度
AA	$(1 + q)^2 / 4$
Aa	$(1 + q)(1 - q) / 2$
aa	$(1 - q)^2 / 4$

認識する側の個体がホモ接合体 (AA) ではなくヘテロ接合体 (AB) であっても、A と B の遺伝子頻度がともに q で等しいと仮定すれば、認識される側の個体の遺伝子型と照合したときの一致の度合いに関して、上の場合に対応した同じ確率がそれぞれ得られる。つまり、A でも B でもない遺伝子を x とするとき、AB の兄弟姉妹が AB : (Ax + Bx) : xx となる確率は、上の場合の AA : Aa : aa に等しい。集団全体の遺伝子型頻度についても、同じことがいえる。したがって以下の考察では、認識する側の個体の遺伝子型を AA で代表させることにする。

本章のモデルでは、標識をコードする遺伝子座の遺伝子型のちがいが、表現型レベルの標識ちがいにそのまま対応するものと仮定する。この仮定は、前述の Crozier & Dix (1979) のモデルとも共通するものである。

血縁者を正しく認識するためには q が小さいほうが良いということは、ここで簡単な数値を代入してみるだけでも直感的によくわかる。たとえば q = 0.01 のとき、AA の遺伝子型をもつ個体が、集団全体では 0.0001 の割合を占めるにすぎないのに対し、兄弟姉妹では約 0.26 の割合を占める。これに似た現象は免疫反応においてみられる。

白血病などの患者に骨髓液を提供できるのは、HLA とよばれる連鎖した遺伝子の複合体が適合する人だけである。この遺伝子の領域は、移植の成否を決める組織適合反応に関与している (Crow, 1983)。この HLA が適合する人がみつかるとの割合は、家族では 2 ~ 3 割、非血縁者では 1/500 ~ 1/10000 だという (朝日新聞, 1995)。ここでは、ひとつの遺伝子座ではなく複数の遺伝子座が関与している。しかし、集団中で一致することのまれな遺伝子型が血縁者で一致しやすいという原理は、このように、組織適合性のような免疫反応と血縁認識において共通する側面をもっている。血縁認識の研究者が免疫

反応に大きな関心をもっているのは、このためである (Crozier, 1987; Boyse et al., 1991; Brown & Eklund, 1994)。しかし、今は血縁認識にしばってさらに考察を進めてみよう。

認識される側がもっている標識と、識別する側の基準とは、分けて考えなければならぬ。識別する側のルールに、次のような 3 つのタイプがあるものとしよう。(1) 寛容型: 相手が自分と同じ対立遺伝子を 1 つでも共有していたら受け入れる。(2) 中間型: 相手が自分と同じ対立遺伝子を共有する確率に比例して受け入れる。(3) 排他型: 相手が自分と異なる対立遺伝子を 1 つでももっていたら排除する。識別される側の各遺伝子型に対するそれぞれの識別ルールにもとづく受け入れ率を、表 5-1 にまとめた。

これらのルールはいずれも、相手の標識を自分自身の標識と比較することによって判断がなされるという仮定にもとづいている。しかし、社会性昆虫の巣仲間認識に関する研究では、相手を認識する際の比較の基準 (templates) をあらかじめ周囲の個体の標識から学習する可能性が指摘されており、これを支持するデータも多い (Michener & Smith, 1987; Breed & Bennett, 1987)。血縁認識一般に関する議論においても、こうした可能性は指摘されている (Crozier, 1987)。けれどもここでは、狭義の血縁認識を単純化した形なるべく厳密に理解することが目的なので、自分自身の標識を基準として判断するものと仮定する。実際、女王が複数回交尾するミツバチのような種において、巣内での狭義の血縁認識が機能しうるためには、巣仲間の標識を平均的に学習するのではなく、自分自身の遺伝子型にもとづく標識を基準として巣仲間の血縁度を認識し分けなければならないはずである。その能力が実際に存在することを示すデータもえられている (Getz & Smith, 1986; Getz, 1991)。

次に、それぞれの識別ルールにもとづいた集団平均または兄弟姉妹平均の受け入れ率をもとめる。それには、各遺伝子型の頻度に表 5-1 の受け入れ率をかけて、各遺伝子型の合計をとればよい。式であらわすと、次のようになる。

$$\text{平均受け入れ率} = \sum (\text{各遺伝子型の頻度} \times \text{各遺伝子型の受け入れ率})$$

たとえば、中間型の識別ルールをとった場合、集団平均の受け入れ率 (P とする) は、

$$P = q^2 \times 1 + 2q(1 - q) \times 1/2 = q$$

同様に、兄弟姉妹平均の受け入れ率 (R とする) は、

$$R = (1 + q)^2 / 4 \times 1 + (1 - q)(1 + q) / 2 \times 1/2$$

表5-1. 1遺伝子座支配の標識遺伝子を認識すると仮定したモデルにおける3種類の識別ルールにもとづく各遺伝子型の受け入れ率。AAの個体が相手を識別するとする。

Genotype of the matching locus	Acceptance rate		
	Tolerant	Medium	Exclusive
AA	1	1	1
Aa	1	0.5	0
aa	0	0	0

$$= (1+q) / 2$$

となる。さらに、識別の正確さの指標として、上のPをRで割ったもの（誤認率：Fとする）をもとめることにしよう。この値は、集団の任意の個体を受け入れる確率を兄弟姉妹を受け入れる確率で割ったものであるから、兄弟姉妹として受け入れた個体の中に「誤って」非血縁者がまぎれこんでいる確率を示す指標と一応考えることができる。

今の中間型の識別ルールでは、

$$F = P/R = 2q / (1+q)$$

である。Fの値が小さいほど、兄弟姉妹として受け入れた個体の中に非血縁者がまぎれこんでいる確率が小さい。

以上のP、R、Fを、それぞれの識別ルールにしたがって計算することができる。PとRの結果のみを示すと、次のようになる。

$$\text{寛容型} \quad P = 2q - q^2 \quad R = (1+q)(3-q) / 4$$

$$\text{中間型} \quad P = q \quad R = (1+q) / 2$$

$$\text{排他型} \quad P = q^2 \quad R = (1+q)^2 / 4$$

これらはいずれもqの関数なので、適当な数値を代入することにより、その遺伝子頻度に対応したおのおのの平均受け入れ率（P、R）と誤認率（F）をもとめることができる。いくつかの数値を代入した計算結果を図5-2に示す。

図からあきらかなように、集団中の標識遺伝子の頻度が小さければ小さいほど、血縁者を効率よく識別することができる。つまり、認識の手がかりとしてつかわれる標識が1遺伝子座支配であるという条件のもとでも、その遺伝子座の対立遺伝子の頻度が十分に小さければ、血縁認識を有効におこなうことができる。もし、集団中の大部分の個体がこのような方法で血縁認識をしているとしたら、この遺伝子座には、A以外にB、C、D、E、F、……などのさまざまな種類の対立遺伝子が存在するはずである。血縁認識は、それにもとづく識別行動自体をつうじて、標識遺伝子を選択するからである。遺伝子頻度の小さいものほど有利に選択されるのだから、血縁認識は、結果としてこの遺伝子座の多型化を促進する(Grafen, 1990)。遺伝子頻度が一定という条件のもとでは、識別のルールを寛容なものから排他的なものに変えることで、誤認率を小さくすることができる。しかし、そうすることで、血縁者を排除してしまう確率も同時に高くなる。

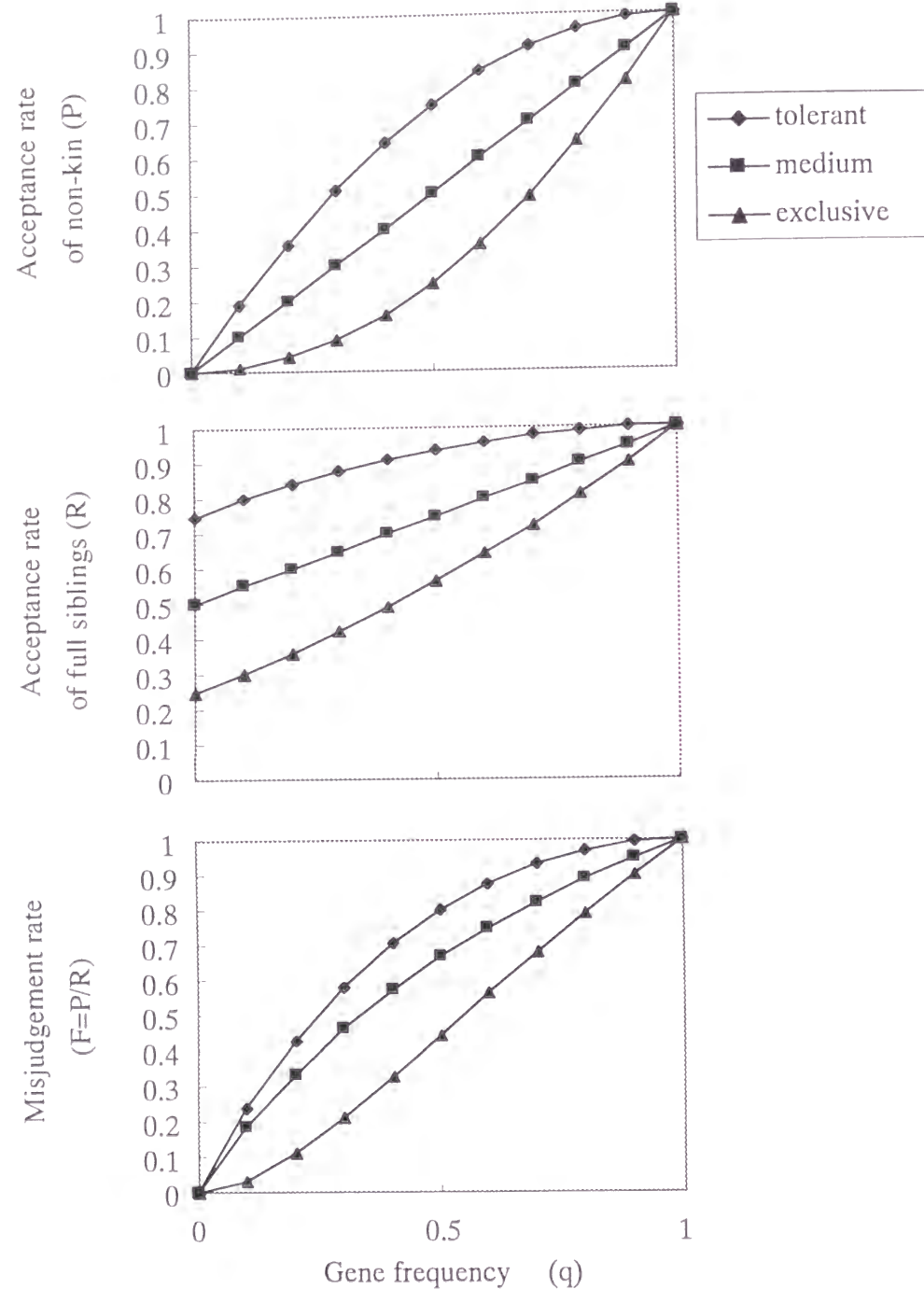


図5-2. 二倍体の生物で、1遺伝子座支配の標識遺伝子をもちいて血縁度を認識すると仮定した場合における標識の遺伝子頻度 (q) に応じた個体群平均 (非血縁者) の受け入れ率 (P: 上)、兄弟姉妹の受け入れ率 (R: 中) とその誤認率 (F: 下)。遺伝子頻度が低いほど、また排他的なルールほど、非血縁者を効率よく排除できる。そのかわり、兄弟姉妹の受け入れ率もさがる。

第3章の *Melipona panamica* は、コロニーへの攪乱をつづけると識別の基準がきびしくなり、羽化直後の血縁者と非血縁者を殺す割合がともに高くなった (図3-13)。図5-2の計算結果は、一見このようなパターンをうまく説明しているようにおもわれる。しかし、この計算結果は、二倍体の生物という仮定にもとづいていた。そこで今度は、同じような計算を単倍数体の仮定にもとづいておこなってみよう。

5-3-3 単倍数体に関するモデル

5-3-3-1 超姉妹の場合

ハチやアリのような単倍数体の生物で、メスどうしの認識がどうなるかを考えよう。識別のための標識を支配する遺伝子について、やはり1遺伝子座のモデルを仮定する。メスは受精卵から生まれるので、二倍体のときと同様に、AAの遺伝子型をもつ個体がAA、Aa、aaという遺伝子型をもつ相手を識別するものとしよう。aという遺伝子は、Aと異なる対立遺伝子 (=B、C、D、……) をまとめて表現するものとする。集団中の遺伝子型頻度をメスとオスに分けて表現しよう。遺伝子頻度は共通だが、考えやすくするために、これもメスとオスに分けて表現することにする。Aの遺伝子頻度をqとして、メスとオスの遺伝子型の初期頻度を次のように仮定する。

メス	遺伝子型	遺伝子型頻度
	AA	q^2
	Aa	$2q(1-q)$
	aa	$(1-q)^2$
オス	遺伝子型	遺伝子型頻度
	A	q
	a	$(1-q)$

メスの遺伝子型頻度は Hardy-Weinberg 平衡における遺伝子型頻度と同じ、オスの遺伝子型頻度は遺伝子頻度と同じ形になっている。この初期集団から、ランダム交配による1回交尾でオスとメスが同数ずつ産まれるとすると、この遺伝子型頻度が毎世代変化する

ることなく維持される。

次に、AA の個体からみて、両親が共通の姉妹 (超姉妹 : super sisters) の遺伝子頻度がどうなるかを考えよう。二倍体のときと同じように、遺伝子が A であるか a であるかわからない場合、これを「*」とあらわすことにすると、母親と父親の遺伝子型はそれぞれ「A*」、「A」とあらわせる。この両親から生まれてくる超姉妹の遺伝子型は、「AA」:「A*」= 1 : 1 であり、それぞれの頻度は「AA」= 1/2、「A*」= 1/2 である。このうち「A*」が AA、Aa である確率は、それぞれ q、1 - q である。したがって、超姉妹が AA である確率は、

$$\begin{aligned} & 1 \times \text{「AA」} + q \times \text{「A*」} \\ &= 1/2 + q \times 1/2 \\ &= (1 + q) / 2 \end{aligned}$$

である。同様に、Aa、aa である確率は、それぞれ

$$\begin{aligned} & (1 - q) \times \text{「A*」} \\ &= (1 - q) \times 1/2 \\ &= (1 - q) / 2 \end{aligned}$$

および

$$\begin{aligned} & 0 \times \text{「**」} \\ &= 0 \end{aligned}$$

である。結果をまとめると次のようになる。

遺伝子型	遺伝子型頻度
AA	$(1 + q) / 2$
Aa	$(1 - q) / 2$
aa	0

認識する側の個体がホモ接合体 (AA) ではなくヘテロ接合体 (AB) であっても、A と B の遺伝子頻度がともに q で等しいとすれば、二倍体のときと同様に、認識される側の個体の遺伝子型と照合したときの一致の度合いに関して、上の場合と同じ確率がそれぞれ得られる。したがって、以下の考察では認識する側の個体の遺伝子型を、AA で代表させることにする。

識別のルールも、さきの二倍体のときと同じ寛容型、中間型、排他型の 3 つのタイプがあるものとして (表 5 - 1)。

さらに、集団全体の個体に関する平均受け入れ率 P、姉妹の平均受け入れ率 R、誤認率 F を、それぞれの識別ルールにもとづいてもとめなければならない。識別の対象をメスだけに限定して考えることにすると、集団の遺伝子型頻度が二倍体のときと同じになるから、P の値は二倍体のとき (図 5 - 2) と等しくなる。R の値は、遺伝子型頻度がちがうので、計算方法が同じでも異なった結果になる。R に関してさきほどと同様に中間型の場合の計算方法を示すと、

$$\text{平均受け入れ率} = \sum (\text{各遺伝子型の頻度} \times \text{各遺伝子型の受け入れ率})$$

の定義により、

$$\begin{aligned} R &= (1 + q) / 2 \times 1 + (1 - q) / 2 \times 1/2 \\ &= (2 + 2q + 1 - q) / 4 \\ &= (3 - q) / 4 \end{aligned}$$

となる。他の識別ルールについても同様の方法で計算し、それらの結果をまとめると、次のようになる。

寛容型	$P = 2q - q^2$	$R = 1$
中間型	$P = q$	$R = (3 + q) / 4$
排他型	$P = q^2$	$R = (1 + q) / 2$

遺伝子頻度 q にさきほどの二倍体の場合と同じ数値を代入した計算結果を図 5 - 3 に示す。

図からあきらかなように、集団中の遺伝子頻度が小さければ小さいほど血縁者を効率よく識別することができる。遺伝子頻度が一定ならば、識別のルールを寛容なものから排他的なものに変えることで誤認率を小さくすることができるが、そうすることで血縁者を排除してしまう確率も同時に高くなる。これらの傾向は、二倍体のときと同じである。

注目すべきことは、図 5 - 2 と図 5 - 3 の絶対値のちがいである。二倍体の場合と単倍数体の場合をくらべると、単倍数体の超姉妹の認識の方が、同じ遺伝子頻度における姉妹の受け入れ率が高く、誤認率がわずかながら低いことがわかる。ハチのような単倍

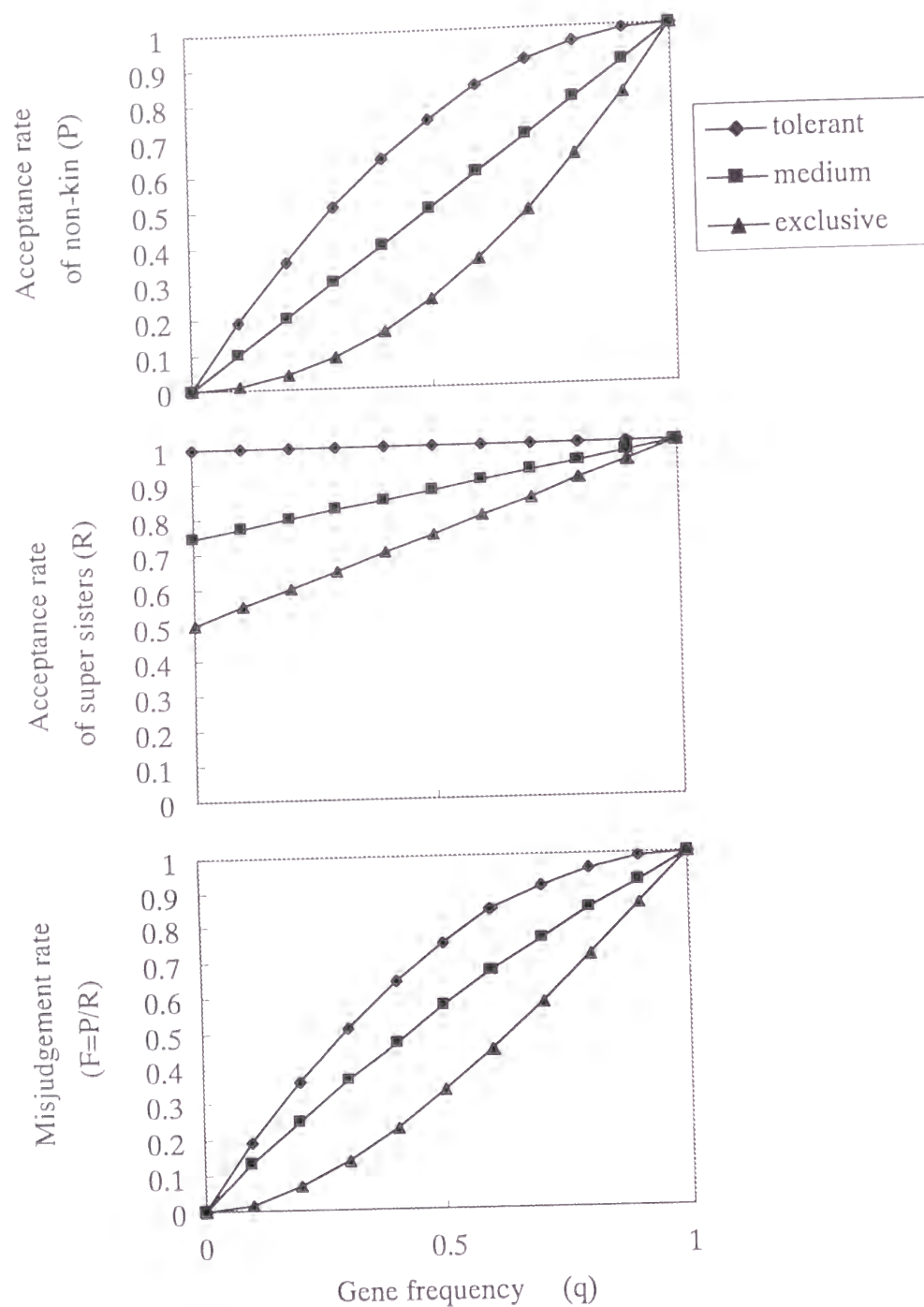


図5-3. 単倍数体の生物で、1遺伝子座支配の標識遺伝子を持ち、血縁度を認識すると仮定した場合における標識の遺伝子頻度 (q) に応じた個体群平均 (非血縁者) の受け入れ率 (P:上)、超姉妹 (super sisters) の受け入れ率 (R:中) とその誤認率 (F:下)。遺伝子頻度が低いほど、また排他的なルールほど、非血縁者を効率よく排除できる。そのかわり、超姉妹の受け入れ率もさがる。

数体の生物においては、見かけ上単一とみなせる遺伝子座に支配される標識をもちいた姉妹間の認識システムが、二倍体の場合よりも有効に機能しやすいということをこれは意味している。

注目すべきもうひとつの点は、単倍数体の超姉妹に寛容型の識別ルールを適用すると、標識遺伝子の頻度が低くても受け入れ率が1になることである。このようなことは二倍体ではおこらない。第3章で、ハリナシバチのガード個体は (*M. panamica* で巣の攪乱をつづけた場合をのぞき)、いずれも羽化直後の巣仲間を100%近く受け入れたが、このような受け入れが、この方法で可能であることがわかる。

5-3-3-2 半姉妹の場合

これまでのモデルでは、母親と父親がともに共通であることを仮定してきた。しかし、ミツバチ、ハリナシバチのような社会性昆虫の血縁認識では、女王の複数回交尾がしばしば問題になる。そこで、母親が同じで父親が異なる姉妹 (半姉妹: half sisters) について、上と同じ計算をおこなって比較してみよう。

遺伝子が A であるか a であるかわからない場合、やはりこれを「*」とあらわすことにする。半姉妹の母親と父親の遺伝子型は、それぞれ「A*」、「*」である。ここでは母親が女王であることを仮定しているため、母親は認識する側の個体 (AA) の母親と同じでなくてはならない。この組み合わせから生まれてくる半姉妹の遺伝子型の頻度は「A*」= 1/2、「**」= 1/2 である。このうち「A*」が実際に AA、Aa である確率はそれぞれ q、1-q であり、「**」が実際に AA、Aa、aa である確率はそれぞれ q²、2q(1-q)、(1-q)² である。したがって、半姉妹が AA である確率は、

$$\begin{aligned}
 & q \times \text{「A*」} + q^2 \times \text{「**」} \\
 &= q \times 1/2 + q^2 \times 1/2 \\
 &= q(1+q) / 2
 \end{aligned}$$

である。同様に、Aa、aa である確率は、それぞれ

$$(1-q) \times \text{「A*」} + 2q(1-q) \times \text{「**」}$$

$$= (1-q) \times 1/2 + 2q(1-q) \times 1/2$$

$$= (1-q)(1+2q)/2$$

および

$$(1-q)^2 \times \text{「**」}$$

$$= (1-q)^2 \times 1/2$$

$$= (1-q)^2 / 2$$

である。結果をまとめると次のようになる。

遺伝子型	遺伝子型頻度
AA	$q(1+q)/2$
Aa	$(1-q)(1+2q)/2$
aa	$(1-q)^2/2$

ちなみに、女王が2回交尾し双方の父親の精子が同数ずつ使われると仮定すると、巢仲間全体の遺伝子型頻度は、上の超姉妹と半姉妹の遺伝子型頻度の平均になる。この値は、二倍体のときの兄弟姉妹（両親が共通の full siblings）の遺伝子型頻度（5-3-2）の場合と同じになる。女王の交尾回数が増えれば、それとともに、巢仲間の遺伝子型頻度は、集団全体の遺伝子型頻度にしだいに近づいていくはずである。

これまでと同じ方法で、半姉妹の平均受け入れ率 R と、誤認率 F をもとめることができる。集団全体（ただしメスのみ）の平均受け入れ率 P は、上の2つの場合と同じである。Fの値は P/R なので、ここではRの結果のみを示しておく。

寛容型 $R = (1+2q-q^2)/2$

中間型 $R = (1+3q)/4$

排他型 $R = q(1+q)/2$

遺伝子頻度 q にこれまでの場合と同じ数値を代入した計算結果を、図5-4に示す。識別の効率と遺伝子頻度、識別のルールのきびしさと誤認率や血縁者を排除してしまう確率に関する全体の傾向は、これまでと同じである。

これらの R や F の値を超姉妹の場合（図5-3）と比較すると、半姉妹の場合の方が、同じ遺伝子頻度における受け入れ率が低く、誤認率が高いことがわかる。これは、超姉妹・半姉妹・非血縁者の受け入れ率がクラインをなしており、遺伝的に固定された

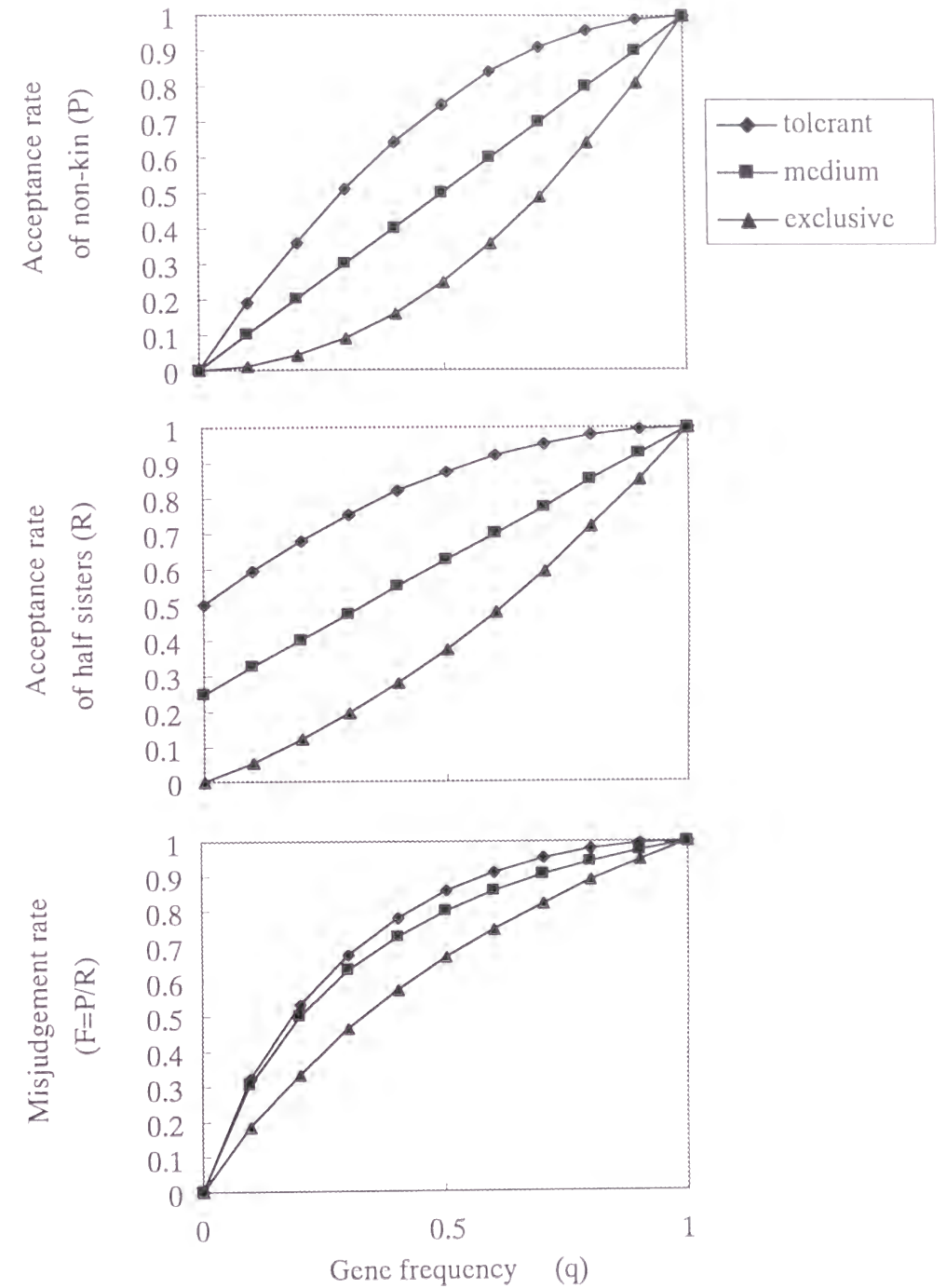


図5-4. 単倍数体の生物で、1遺伝子座支配の標識遺伝子をもちいて血縁度を認識すると仮定した場合における標識の遺伝子頻度 (q) に応じた個体群平均（非血縁者）の受け入れ率 (P: 上)、半姉妹 (half sisters) の受け入れ率 (R: 中) とその誤認率 (F: 下)。遺伝子頻度が低いほど、また排他的なルールほど、非血縁者を効率よく排除できる。そのかわり、半姉妹の受け入れ率もさがる。

標識にもとづく単一の認識システムで、巣仲間認識と巣内での血縁認識の双方を処理することがある程度可能なことを意味している。このことをわかりやすく示すために、図5-3のRの値、図5-4のRの値、図5-4のPの値を、共通のグラフの上にプロットしてみよう。これらは、超姉妹・半姉妹・非血縁者の受け入れ率をそれぞれあらわしている。標識遺伝子の頻度によって数値が異なるので、 $q=0.1$ と $q=0.5$ の2つの場合に分けて示そう。結果は図5-5のようになる。

$q=0.1$ の場合の方が、あきらかにグラフの傾きが大きい。この場合には、非血縁者を効率よく排除でき、超姉妹と半姉妹の受け入れ率にも差をつけることができる。しかも、識別のルールを変えることで、半姉妹をどの程度受け入れるかを調節することができる。ただし、識別のルールをきびしくすると、超姉妹を排除してしまう割合も高くなる。一方、 $q=0.5$ の場合は、どの識別のルールをとったときにもかなり高い割合で非血縁者を受け入れてしまい、血縁認識や巣仲間認識には役立ちそうにない。

第3章の *Melipona panamica* において識別の強さが変化したときの実験結果のパターン(図3-13)を、上の $q=0.1$ の場合のグラフは全体としてかなりうまく説明している。単倍数体のメスどうしの認識では、標識を支配する遺伝子の頻度が集団全体の1/10程度であれば、これだけの精度で、巣仲間認識と狭義の血縁認識を、ともにこなうことができるのである。

5-4 考察

さまざまな「利他行動」を支配する遺伝子群を、現実には社会性昆虫のひとつの種を構成するほとんどの個体が共有している場合が多いだろう。それなのになぜ、それ自体と連鎖していない希少な標識遺伝子をもつもののみを標的として、その「利他行動」が向けられるようにしなければならないのだろうか。つまり結局のところ、なぜ血縁認識が必要なのだろうか。

それは、野外では突然変異が生ずる可能性つねにがあり、その「利他行動」の遺伝子をもたない個体が集団中に侵入してくる危険が、いつでも存在するからである。非血縁者は「裏切る」可能性がある。希少な標識遺伝子を共有しているということは、相手が

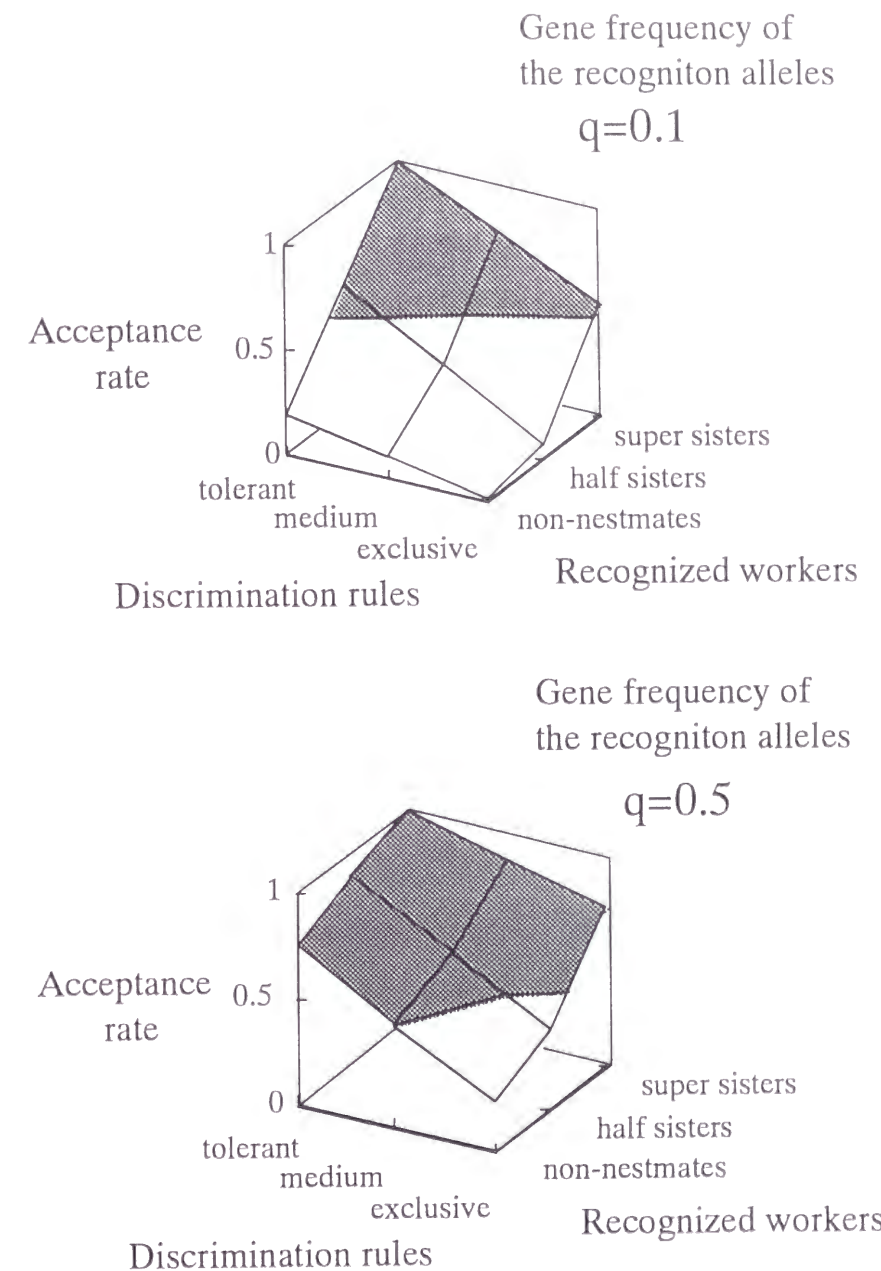


図5-5. 単倍数体の社会性昆虫のワーカーが、1遺伝子座の標識遺伝子をもちいて血縁認識をおこなうとしたときの、標識遺伝子の頻度による識別の効率の差。数値は、図5-3、図5-4に示したR (super sisters、half sisters) およびP (non-nestmates) の計算結果にもとづく。黒塗りの部分は受け入れ率が50%以上であることを示す。遺伝子頻度が小さい方が(上段)、あきらかに血縁者を効率よく識別できる。識別のルールを排他的にするほど、非血縁者の侵入を減らせるが、血縁者を排除してしまう確率も高くなる。

かなり高い確率で血縁者であるということ、それゆえ「利他行動」の遺伝子を集団全体の平均値よりも高いある程度以上の確からしきで共有しているということを意味している。血縁認識の進化は、単なる「利他行動」の進化ではない。それは、複数の異なる遺伝子座のあいだでおこる共進化なのである（図5-1）。

認識にもちいられる標識が1つの遺伝子座できまるという仮定にもとづいた本章の集団遺伝学モデルにより、Sasagawa *et al.* (1994) が示唆したように体表化学成分が1つの遺伝子座で決まっていると仮定しても、それをもちいて血縁認識をおこなうことが可能であることが示された。だが、これはあくまでも論理的な可能性であって、実証的に解明された事実ではない。体表化学成分の組成は、実際にはこれとは別の遺伝的機構にもとづいて決まっているかも知れず、たとえばそれは、もっと多くの遺伝子座が関与した量的なものかも知れない。そのような量的な形質が血縁認識の標識であつてもかまわないだろう。もしかしら、それは体表化学成分の全体的なプロフィールとは別の何かかも知れない。こうした実証を要する問題の解明はすべて今後の課題である。しかしここでは、そうした実証的な問題へのアプローチの糸口をつかむためにも、モデルから得られた結果にもとづいて、もう少し考察をすすめておくことにしよう。

たとえば、標識が1遺伝子座支配であることで血縁認識がかえってうまく機能しうると意味づけられるような積極的な理由が何か考えられるだろうか。

二倍体の生物で、これまで血縁認識の研究の大部分がおこなわれているのは、哺乳類などのせきつい動物である。こうした大型の動物と対比するかたちで、単倍数体の社会性昆虫におけるこのような可能性を考えてみよう。

哺乳類などに比べると、昆虫の脳ははるかに小さい。単純な認識のルールで繁殖上の得失に関わる判断がうまく機能するならば、進化的にはその方が有利になるだろう。標識の1遺伝子座モデルでは、認識する側の個体は3種類の遺伝子型をもつ相手を区別するだけでいい。すなわち、自分と比較して対立遺伝子が2つとも同じもの・1つだけ同じもの・どちらも異なるもの、この3種類である。前述のように、女王の交尾回数が1回であれば、寛容型の識別ルールをとることで、姉妹を100%受け入れることができる。この場合には、羽化してくる巣仲間の標識(AAとAa)を記憶してこれらをすべて受け入れ、それ以外のもの(aa)を排除するというルールにしたがうだけで、巣仲

間認識が機能しうる。しかもこれは、「真の血縁認識」(Grafen, 1990)である。

しかしこうしたことは、かなり特別な仮定が組合わさった条件のもとでしか成り立たない。本章のモデルでは、狭義の血縁認識のみをあつかい、巣仲間どうしの標識のまぜあわせを考慮していない。標識のまぜあわせがおこると、一般に、巣仲間認識の効率がよくなる一方、巣内での狭義の血縁認識はむずかしくなるだろう。

前述のように、巣仲間認識に関するモデルは、Crozier & Dix (1979) によってすでに分析がなされている。Crozier & Dix は、単倍数体の社会性昆虫で女王の交尾が1回という仮定のもとで、メスのワーカー間の巣仲間認識に関して、Individualistic model と Gestalt model という2つのタイプのモデルを提案した。そして、それぞれのモデルにおいて、標識を支配する遺伝子座の数を変えた場合に、各遺伝子座あたりどの程度の数の対立遺伝子があれば巣仲間認識が有効に機能しうるのかを調べた。異なる対立遺伝子の頻度は、それぞれ等しいと仮定された。Individualistic model においては、個体の標識がまぜあわされることがなく、個体どうしは、各遺伝子座の対立遺伝子の少なくとも一方を共有していれば互いに相手を受け入れる。これは、本章のモデルにおける寛容型の受け入れルールと同じである。したがって、これは狭義の血縁認識の基準をみたしている。これに対し Gestalt model においては、個体の遺伝子型によって決まる標識がコロニー内でまぜあわされて平均化され、個々の対立遺伝子に対応するそれらの成分の相対濃度が一致していなければ相手を巣仲間として受け入れない。解析の結果は、次のようなものであった。(1) Individualistic model よりも Gestalt model による方が巣仲間認識がずっと効率よく(少ない遺伝子座や対立遺伝子の数でもうまく)機能する。(2) どちらのモデルでも遺伝子座の数が多い方が遺伝子座あたりの対立遺伝子の数は少なくてもよい。(3) Individualistic model で遺伝子座の数が少ないときには必要な対立遺伝子の数が非常に多くなる。Crozier & Dix は、このような結果とそれまでに知られていた実験的な証拠から、巣仲間認識には Gestalt model の方がよいと結論づけている。Individualistic model では女王が複数回交尾の場合にコロニーの分裂が不可避となることも、その理由として述べられている。

標識をコードする遺伝子座の数が多いほど遺伝子座あたりの対立遺伝子の数が少なくてよいという傾向は、巣仲間認識だけでなく狭義の血縁認識にも共通したものであろう。

Individualistic model でもこの傾向が確認されていることが、このことを強く示唆している。しかし、実際にどの程度の数の遺伝子座が標識に関与しているかは、実証を要する問題である。実際 Crozier & Dix モデルにおいても、対立遺伝子の頻度が非常に小さければ、Individualistic model で遺伝子座が1つという条件下でも巣仲間認識が機能しうることが示されている。これは、本章で記述した狭義の血縁認識に関するモデルからみちびかれた結論と一致している。しかしこれは、前述のように、巣仲間認識と狭義の血縁認識が一致するかなり特殊な条件である。仮定を少し変えれば、このふたつの認識が両立不可能になる条件を、すぐにつくりだすことができる。

Crozier & Dix のモデルでは、Individualistic model において寛容型の識別ルールを仮定していた（それに対し Gestalt model では排他型に似たルールになっている）。これは、彼らのモデルでは認識する側の識別ルールがそれ自体分析の対象として主題化されていないためでもあるが、それ以上に、これらのルール以外ではコロニー内での仲間割れを防ぐことができないと彼らが考えたためであろうと思われる。実際、寛容型の識別ルールは、巣仲間以外の個体の侵入を防ぐのには最も効率の悪い方法だが、標識のまぜあわせがなく自分自身を認識の際の比較の基準にするという厳密な意味での狭義の血縁認識の定義をみだす基準のもとでは、これ以外に巣の分裂を防ぐ方法がない（図5-3）。しかもこれは、Crozier & Dix も指摘しているように、女王の交尾が1回という条件のもとでのみ成り立つことであり、複数回交尾のもとでは、狭義の血縁認識は、どのような識別ルールであっても必然的に巣仲間どうしの排除をもたらす（図5-4）。

こうしたコロニーの分裂を回避するための方法は3つある。ひとつは Crozier & Dix がいうように標識をまぜあわせるという方法、もうひとつは餌のような外部の環境由来の成分をとりこんで共通の標識としてつかうという方法、3つめは巣仲間の標識を学習しそれを無条件に認識時における比較の基準 (templates) にもちいて自分自身の標識を比較の基準にはしないという方法である。女王が複数回交尾して巣仲間認識が円滑に機能しているものでは、これらのうち少なくともどれかひとつを必ず採用しているはずである。1番目と2番目の方法は、その由来に遺伝的なものか環境由来のものかという違いがあるが、どちらも標識自体を平均化するというものである。それに対し3番目の方法は、認識する能力自体を機能させる仕方にかかわっている。セイヨウミツバチ (*Apis mellifera*)

では、巣仲間認識の標識として餌などの環境由来の成分が少なくとも部分的につかわれていることが知られている (Breed, 1983)。本研究のハリナシバチでも、「条件づけ」によって標識の一部が変化することが示された（第3章、第4章）。コハナバチの一種 (*Lasioglossum zephyrum*) では、巣仲間認識の比較の基準 (templates) として羽化後に学習した巣仲間の標識をもちいることが知られている (Buckle & Greenberg, 1981)。

しかし、これらのしくみはいずれも、狭義の血縁認識を機能させるのには適していない。つまり、巣仲間認識と狭義の血縁認識には、原理的にそれぞれ互いに背反する要求がふくまれている。女王が複数回交尾するもので巣仲間認識が完全に機能しているものでは、巣仲間認識と血縁認識が同じ標識と同じ認識方法にもとづいているかぎり、狭義の血縁認識が純粋に維持されていることはありえないであろう。このふたつのタイプの認識が同時に機能するには、たとえば相手の羽化後の日齢に応じて標識や認識方法を変えろといったしくみが必要であろう。本研究であつかったハリナシバチ *Melipona panamica* では、ワーカー産卵をおこなう羽化後まもない個体に対しては遺伝的な要因にもとづく標識をもちいて狭義の血縁認識をおこない、外役個体に対しては巣仲間どうしの標識のまぜあわせやそれらの標識の学習をつうじて巣仲間認識をおこなっている可能性がある。相手の発育程度に応じたこうした認識の基準のきりかえは、鳥類や哺乳類でも知られている (Sherman *et al.*, 1997)。

Sherman *et al.* (1997) は、生物の認識システムに関するより一般的な議論のなかで、認識をともなう反応をもたらす適応上のコスト・ベネフィットがそのためにもちいられる標識の種類とどのような関係にあるかを整理している。その議論のなかで Sherman *et al.* は、'D-present' cues と 'U-absent' cues という2つのタイプの標識の類型を対比させている。前者は受け入れたい相手のほとんどと受け入れたくない相手の一部がもっている標識である。後者は受け入れたい相手の一部がもっており受け入れたくない相手のほとんどがもっていない標識である。前者には受け入れたくない相手の一部を受け入れてしまうというリスクがあり、逆に後者には受け入れたい相手の一部を排除してしまうというリスクがある。本章のモデルで寛容型の識別ルールを採用した場合には前者、排他型の識別ルールを採用した場合には後者のタイプの標識を使ったのとそれぞれ同じことになる。Sherman *et al.* によると、'D-present' cues をもちいることが有利になるのは、(1) 相互

作用する相手の大部分が受け入れたい相手であり、(2) 受け入れたい相手を受け入れたときの適応度の利得が大きく、(3) 受け入れたくない相手を(誤って)受け入れたときの適応度の損失が小さい場合である。一方、`U-absent' cues をもちいることが有利になるのは、これら3つの条件が逆であるときである。本研究であつかった内容にこれらの条件を対応させると、通常の巣仲間認識では`D-present' cues、*Melipona panamica* で観察された巣内での血縁認識やコロニーをくりかえし攪乱したときの巣仲間認識(3-4)では`U-absent' cues をもちいることがそれぞれ相対的に有利になりやすいと考えられる。このことは、本章でおこなってきた考察の内容とよく一致する。

社会性昆虫の巣仲間認識や血縁認識における標識(cues)そのものの進化について、今後あきらかにすべきことを、大きく2つの側面から考えることができる。ひとつの側面は、標識となるべき形質の表現型レベルでの多様性の推定である。単一のコロニー内のオスの体表化学成分のパターンが、さまざまな種で、またその中のさまざまなコロニーでどうなっているか。女王の交尾回数のわかっているコロニーでのメスの体表化学成分のパターンはどうなっているか。あるいは、人工受精などにより系統関係のわかっている個体どうしでこれを比較するとどうなるか。さらにまた、体表成分の中にふくまれる特定の物質で、血縁認識や巣仲間認識に適した大きな種内変異をもつものがあるかどうか。そして、遺伝的な要因と環境要因を分離するため、そうした形質を量的遺伝学の方法で解析することも必要であろう。もうひとつの側面は、そのような多様性をもつ標識の発現を可能にする分子生物学的な機構の解明である。ここではむしろ、せきつい動物でおこなわれているMHCなどの免疫機構との関連性をさぐる研究などを参考にしながら、これに対応するようなメカニズムのありかたをさぐっていくべきであるかもしれない。Sasagawa *et al.* (1994) が示唆したように血縁認識のための標識が1遺伝子座支配で決まっているとしても、その分子生物学的な機構の解明は、たいへん興味深い課題であるというべきだろう。

そして、このような方法で標識の多様性の度合いとそれをうみだすしくみがあきらかなれば、その知見は、その標識をもちいた血縁認識による適応上のコスト・ベネフィットがどのようなものであるかをあきらかにするのに役立つであろう。

第6章 総合考察

ハリナシバチの繁殖戦略と血縁認識に関する本研究の内容から得られた結果を、本章ではハチ目(Hymenoptera)の社会性昆虫の進化というひとまわり大きな展望のもとで考える。ハチ目の社会性昆虫において、巣仲間認識をふくむ血縁認識の研究は、これまで、ミツバチ(*Apis mellifera*)、コハナバチ(*Lasioglossum* 属)、アシナガバチ(*Polistes* 属)、アリ類(Formicidae)を中心におこなわれてきた(Gamboia *et al.*, 1986; Michener & Smith, 1987; Breed & Bennett, 1987; Jaisson, 1991; Getz, 1991)。このなかでコハナバチは、単独性のもことから *Lasioglossum zephyrum* のような低次真社会性のもまでのさまざまな段階の種をふくみ、ミツバチやハリナシバチをふくむ社会性ハナバチ類の進化を考えるうえで重要なグループである(Michener, 1974; 坂上, 1970; 1992)。

血縁認識にかかわるコハナバチの研究は、*L. zephyrum* を中心に、おもに配偶行動と巣仲間認識に集中しておこなわれてきた(Michener & Smith, 1987; Smith & Ayasse, 1987)。*L. zephyrum* における巣仲間認識のしくみをミツバチやハリナシバチにおける巣仲間認識や血縁認識のそれと比較することは、巣仲間認識や血縁認識一般の進化を考えるうえでも興味深い。本種におけるよく知られた研究によれば、巣仲間認識において、認識される側の個体の標識(cues)は遺伝的な要因でほぼ決まっているが、認識する側の比較の基準(templates)は巣仲間の標識を学習することによって羽化後に習得される(Greenberg, 1979; Buckle & Greenberg, 1981)。

あとの点、すなわち認識の基準(templates)を羽化後に習得することは、これまでに研究がなされた他の社会性昆虫においても共通しているようにおもわれる(Breed & Bennett, 1987)。本研究のハリナシバチでも、*Trigona minagkabau* と *Melipona panamica* で、観察巣箱に導入し受け入れられた非血縁者があとで導入された自分の妹を攻撃するのが観察された(第3章)。社会性昆虫は、自然状態では血縁者によって営まれる巣の中に羽化してくるので、それらの巣仲間の標識を学習して認識の基準にもちいるのが、巣仲間認識を構成するメカニズムの一部として有効であり、またそれが広い意味での血縁認識としても機能することだろう。しかし、*M. panamica* でみられたように羽化直後の巣仲間に対する血縁度の識別が同時に存在するためには、巣仲間の標識を平均的に学習するよう

なくみだけでは不十分で、自分自身が保持している標識との照合（表現型をつうじた血縁度の「測定」）が何らかのかたちでおこなわれていなければならない。こうした認識する側の基準が個体の生涯の中でどのように発達し変化していくかという問題に関しては、今後研究をおしすすめていくべき未知の領域が大きいのこされている。

これに対して前者、すなわち認識される側の標識 (cues) をかたちづくる要因については、社会性昆虫のグループによって異なり、低次真社会性のコハナバチでは遺伝的な要因が大きく、高次真社会性のアリ類やミツバチでは羽化後の環境条件によって変化する要因が相対的に大きいとされている（低次真社会性のアシナガバチでは、環境要因が重要とされる一方で、遺伝的要因も重要である可能性があるとされている）(Michener & Smith, 1987; Breed & Bennett, 1987)。本研究の結果から、ハリナシバチも、巣仲間との接触や餌による標識の変化というほかの高次真社会性のものと共通のパターンをとることが強く示唆された（第3章、第4章）。こうした大まかなパターンからとはいえ、社会性の進化の度合いと巣仲間認識をふくむ血縁認識の進化の道筋の関係について、ここで、今後検証をおこなう土台となるべき仮説を示しておくことができるようにおもわれる。

昆虫における社会性の進化の道筋については、これまでもさまざまなシナリオが示されてきているが（たとえば Michener, 1974; 坂上、前田, 1986）、基本的にはいずれも、巣の中で子育てを娘が手伝う・創設メスが協同で巣づくりをおこなうといった、コハナバチ、アシナガバチなどにみられる比較的少数の個体からなる未分化な段階の社会から、繁殖カーストと労働カーストの形態的な分化をとまなうミツバチ、ハリナシバチ、アリ類などにみられるタイプの社会への進化を考えてきた。このことと同時に、巣仲間認識のための標識が低次真社会性のものにおいて遺伝的な比重が大きく高次真社会性のものにおいて巣に共通な環境要因（餌、巣仲間の標識）で変化する部分の比重が大きいことを考えあわせると、それぞれのタイプの社会において個体に作用する自然選択の性格のちがいについて、次のような考察にみちびかれる。

個体数の少ない未分化な社会においては、個体に対する自然選択がよりダイレクトに作用し、個体がグループに「溶かし込まれる」以前の、相対的にせまい意味での血縁認識が重要であると考えられる。たとえば、あたらしく羽化してくる個体とその巣にのこって子育てを手伝うヘルパーになるかそれとも独立して創設メスになるかという選択肢

をもつ場合、あるいは、別の個体と協同であたらしい巣の創設メスになるという場合、個々の個体は、巣仲間認識以前の血縁認識の能力をもつかどうかによってその包括適応度を大きく左右されるであろう。そのような能力をもつことは、巣の防衛に必要な巣仲間認識を機能させることにも有効に作用し、結果として社会性の進化をおしすすめるのにも役立つであろう。しかし個体の選択肢が大きい条件のもとでは、血縁認識が巣仲間認識に完全にのみこまれてしまうことはないと予想される。

一方、カーストが形態的に分化し、分封でしか繁殖できないタイプの社会に達すると、ワーカーが血縁者への一見利他的な行動をつうじて結果的に自分の遺伝子をのこしていることにはかわりないとはいえ、その成功の度合いは、コロニー全体の防衛力や生産力といった間接的な要素に大きく依存することになる（第2章）。そのため、ワーカーにとっては、せまい意味での血縁認識よりも、その変形したものとしての巣仲間認識の能力を高める方が、自身の包括適応度を大きくするのに役立つ機会が多くなるだろう。奴隷狩りをするアリのような労働寄生性のものなかには、労働寄生する相手の巣の標識に自分の標識を一致させるものや、奴隷となる種のわかい個体に自分の標識を学習させてしまうものが存在することが知られている (Breed & Bennett, 1987)。こうした戦略は、巣仲間とひとつの標識を共有するという本来巣の防衛を効率化するためのものであった機構を逆手にとって、むしろそこから搾取することを可能にするべく進化してきたものであると理解することができる。個体ごとに異なった遺伝的な標識のちがいを認識するコハナバチのようなタイプの社会に対してこうした方法をとることは、非常にむずかしいにちがいない。高次真社会性のハナバチを代表するセイヨウミツバチ (*Apis mellifera*) のように、女王が複数回交尾するため巣仲間どうしのあいだで狭義の血縁認識が存在する可能性に注目して数多くの研究がおこなわれてきた昆虫においてさえ、そうした個体レベルの認識はあまり重要な役割をはたしていないという議論が近年ではなされるようになってきている (Moritz, 1991)。それによると、ワーカーが姉妹・半姉妹・非血縁者を識別する行動をミツバチの系統間で比較するとその遺伝分散が大きいことから、この能力をつよめる方向にはあまり大きな選択圧がかかっておらず、むしろコロニーレベルの選択によっておさえられているのではないかという。ミツバチが狭義の血縁認識の研究に向いているという従来の期待が裏切られつづけてきたのは、個体だけに作用する自然選択

に焦点をあわせることができず、いろいろなレベルに作用する選択を分離することがむずかしいからだ、と Moritz は論じている。

Moritz & Southwick (1992) は、ここからさらにすすんで、このような生物に複数のレベルで拮抗的にはたらく自然選択の実態を理解しやすくするため、superorganisms (超個体) という用語を復活することを提案している。これは古いグループ選択説の復活ではなく、血縁選択説などにもとづく最近の研究の成果をふまえて、これらをいわばことばの上で理解しやすくするためのものとして提案されているものである。その説明によれば、超個体は、それ自体個体のあつまりであるが、胚の成長と似た仕方成長し、もうひとつの超個体をつくりだすことによって繁殖する。ミツバチやハリナシバチのコロニーは「超個体」である。つまり、このようなハチのコロニーは、個体が成長して次の世代の個体を産むように、次の「世代」のコロニーを生む。「超個体」の繁殖競争は、コロニーサイズやコロニーの生産力といったそれ自身のレベルに固有な形質に対する選択をつうじて、「超個体」を構成する個体の遺伝子頻度に影響をあたえるだろう。ただし、普通の個体が成長するとき、その個体をかたちづくる細胞間の「血縁度」はすべて受精卵のクローンなので1であるのに対し、ハチのコロニーの場合、コロニーをかたちづくる個体間の血縁度は平均してつねに1より小さい。

したがって、「超個体」間の認識である巣仲間認識は、個体間の認識である免疫現象などにくらべて一段階複雑な構造をもっている。「超個体」では、コロニーを構成する個体のあいだにまず血縁度のばらつきがあり、それにくわえてコロニー間の血縁度のより大きなばらつきがある。こうしたコロニー内の個体間相互の認識とコロニー間の個体の認識である巣仲間認識の双方が、結果としてシステム全体をかたちづけている。そのため、個体間の差異の論理としての血縁認識と、同質的な集団の論理としてのコロニー間の認識とが、異なるベクトルをもつ選択圧にそれぞれ反応することにより、微妙な関係をはらみながらも互いに拮抗しあうことになる。事実、*M. panamica* では、巣仲間認識があると同時に、羽化直後の個体に対して血縁度に応じた識別行動がみられた(第3章)。これは、ワーカー産卵があるために高次真社会性でありながらシステムが全面的に巣仲間認識へと流れてはしまわず、認識する側の個体の利益にもとづいて羽化直後の個体を識別できる程度に、遺伝的な差異を認識するしくみが維持されてきたものと推測

することができる。ただし、本研究の実験方法では、羽化前の環境条件(育房、餌)が標識におよぼす影響を分離できていないので、遺伝的な差異を認識しているという証明はできていない。したがって、Grafen (1990) による「真の血縁認識」の基準をみたしているとはいえない。しかし、その可能性を否定する証拠も、現時点では得られていない。

超個体のみかたでは、コロニーの成長を、個体の成長に似たものとしてみる。したがって、個体と同様に、コロニーにも成長のステージと繁殖のステージがあり、そのあいだのきりかえの時期があると予測することができる。植物の成長と繁殖のきりかえをめぐる最適戦略のモデルに似た考えかたを、ハチのコロニーにもつかえるだろう。しかしもっとくわしくみれば、血縁度のちがいや羽化した時期のちがいにもとづく個体間の利害の「ずれ」が、繁殖へのきりかえの時期の決定にも関与しているはずである。これが変数に入ることによって、繁殖時期の決定の過程は、植物のような普通の個体におけるものよりもずっと複雑なものになっているはずである。しかしこのような方向で考えなければ、たとえば *S. barrocoloradansis* のワーカー産卵の有無や、これに関連した血縁認識のシステムの全体像を、十分に理解できるようにはならないだろう。

ハリナシバチの巣仲間認識と血縁認識は、高次真社会性に達したグループに共通するとおもわれる性格をもつ一方で、その繁殖戦略の多様性にもとづくさまざまな特徴をもち、今後の解明に待つべき各種の問題をなげかけている。その背後からみえかくれするのは、自然界に遍在するとおもわれる「遺伝子間」の相互作用が、それぞれの個体のなかで、また個体を越えてそれぞれのコロニーのなかで、さらにコロニーを越えてそれぞれの種の他のコロニーや他の種の個体とのあいだで、ときには拮抗しあいながら、さまざまにせめぎあう姿である。こうした動きつづけてやまない地球上の大きな進化の流れのなかでこそ、生物はその血縁認識の能力を生みだしてきた。遺伝的な基盤をふくめた血縁認識に関する広範囲の比較研究を、このような展望のなかでおしすすめることで、今後、生物界のさらなる未知の側面を、ときあかすことができるにちがいない。

要約

動物の個体群において、繁殖に直接かかわる性と血縁関係は、個体間の社会的関係を生みだす進化的な要因として、重要な役割を果たしている。このような観点から近年、動物の社会行動の進化生態学的な研究、すなわち行動生態学的な研究が、急速な発展をとげてきた。血縁選択をつうじたハチ目 (Hymenoptera) の社会進化は、そのなかでも中心的なテーマのひとつである。

ハリナシバチ亜科 (Meliponinae) は、ミツバチ亜科 (Apinae) に近縁な高次真社会性のミツバチ科 (Apidae) のハナバチ類で、熱帯地域の植物の送粉者として重要な生態的地位を占めている。全世界での種数がミツバチの 8 種に対して約 400 種と多く、その社会行動も多様である。本研究では、ハリナシバチのワーカーの繁殖戦略と血縁認識の関係を種間比較を中心とする方法によってあきらかにすることを試みた。

社会性昆虫が巣仲間を認識し、それによって巣の防衛をおこなうことはよく知られている。しかし、これまでにさまざまな社会性昆虫を対象とした数多くの研究で、巣仲間の認識には環境由来のにおいの成分もつかわれており、グループの認識とも解釈できる場合のあることがわかっている。また一方で、遺伝的な要因にもとづく認識がただちに「真の血縁認識」を意味するとはかぎらないということも指摘されている。そのため、適切なレベルの遺伝的要因にもとづく狭義の血縁認識の能力を巣仲間認識から分離することが必要である。ハリナシバチは、その社会行動の多様性のゆえに、種間比較を通じてこうした問題にアプローチするのに適している。

ハリナシバチでは、ワーカーによる繁殖への寄与のしかたに、種によって異なるさまざまなタイプのものがみられる。そのなかには、女王存在下でのワーカー産卵（未受精卵からオスがうまれる）が高い頻度で見られるものから、蛹期に卵巣が完全に退化して女王死亡時でもワーカーが産卵しないものまでがふくまれる。こうしたちがいは、巣内での狭義の血縁認識の有無のちがいを生みだす可能性がある。ワーカーが直接オス卵を産まない場合、分封時をのぞけば、巣仲間認識があればよく、巣内での狭義の血縁認識をつうじた識別行動はなくてもよい。反対に、ワーカーがオス卵を産む場合には、この能力をもつことが進化的に有利になる。このことは、包括適応度の理論から予測できる。

従来血縁認識の研究が数多くおこなわれてきたミツバチでは、ワーカーによる産卵行動が、女王物質によって非常に低い頻度におさえられている。本研究では、4 種類のハリナシバチをもちいて、ワーカーの繁殖戦略と巣仲間および血縁者の識別行動を比較した。東南アジア産の *Trigona minangkabau* と、新熱帯に分布する *T. angustula*、*Melipona panamica*、*Scaptotrigona barrocoloradensis*、以上の 4 種である。（第 1 章）

観察したハリナシバチのワーカーの繁殖戦略には、3 つのタイプのものがふくまれていた。*T. minangkabau* と *T. angustula* では、ワーカー産卵はまったくみられなかった。*M. panamica* では、給餌された育房のなかにワーカーがオス卵を産んだ。しかしこの産卵はしばしば女王に妨害され、ワーカーの産んだ卵の半分は女王に食われた。ワーカーがオス卵をのこすことのできた育房は全体の 1% であった。*S. barrocoloradensis* の場合、ワーカーは女王に食わせる栄養卵とオスを産むための生殖卵とを産み分けた。このふたつのタイプの卵は形も異なり、生殖卵が育房のなかに産まれたのに対し、栄養卵は育房のふちに産まれた。小型のコロニーでは栄養卵しか産まなかったが、大型のコロニーでは両方のタイプの卵を産み、後者の場合ワーカーが生殖卵をのこした育房が全体の 10~25% に達した。ワーカーにとって、栄養卵は女王をつうじたコロニー全体への投資だが、生殖卵はより利己的な次世代への投資である。小型のコロニーでは、巣全体のエネルギーのフローが小さく天敵に対する防御など巣の生存の条件もよくない。また個体群全体が繁殖シーズンにはいっていないければ、オスを産んでもそれがほかの巣の新女王と交尾できる見込みは少ない。逆に大型のコロニーでは、巣全体のエネルギーのフローが大きく巣の生存の条件もよい。このような条件のときには、オスが交尾できる見込みも大きいだらう。このように、*S. barrocoloradensis* のワーカーはコロニーサイズに応じて次世代への投資を切り替えているのではないかと推測される。これらのハリナシバチのワーカーには羽化後の日齢に応じた分業があり、卵を産むのはわかい内役個体で、巣の略奪をおこなえるような外役個体は卵を産まなかった。（第 2 章）

次に、このようなワーカー産卵の有無に注目しつつ、この 4 種における巣仲間および血縁者の識別行動を比較する実験をおこなった。ただし、*S. barrocoloradensis* の実験には、

ワーカーによる生殖卵の産卵のない小型のコロニーのみをもちいた。

結果は、おおむね包括適度の理論から予測されるとおりのものであった。すなわち、まず、他巣由来の外役個体を巣のなかに導入すると、どの種でも、すべて攻撃されて殺された。これは社会性昆虫で広くみられる巣の防衛行動（巣仲間認識）と解釈できる。また、ワーカー産卵のない種 *T. minangkabau* と *T. angustula* では、羽化直後のワーカーを他巣由来のものであってもほとんどすべて受け入れるのに対し、約1%の育房にワーカーが卵をのこした *M. panamica* では、羽化直後の非血縁者のワーカーの約50%が殺された。ワーカー産卵の有無がコロニーサイズによって異なる *S. barrocoloradensis* の場合、実験につかたワーカー産卵のない小さなコロニーでは、羽化直後のワーカーを他巣由来のものであってもほとんどすべて受け入れた。つまり、巣仲間認識はどの種でもみられたが、羽化直後の個体に対する巣内での血縁度の識別は、ワーカーがオス卵を産むときにのみみられた。

M. panamica 以外の種でも、羽化直後の導入個体に対する反応をくわしくみると、触角でさわるなどの行動は、非血縁者に対して有意に高頻度でみられた。つまり、これらの種では、羽化直後のちがいを認識していたが、非血縁者を排除するという識別行動をとらなかった。

また、導入前の個体に、導入先の巣に似た環境で「条件づけ」しておく、他巣由来のもので受け入れられやすくなり、逆に他巣に似た環境で「条件づけ」しておく、同巣のもので受け入れられにくくなった。これは、羽化後に同じ環境条件におかれたことや個体間が互いに接触したことなどによって、認識にもちいられる個体の標識が互いにまぜあわされた結果と解釈できる。このようなプロセスは、自然条件下で巣仲間認識の効率を高めるのに役立つだろう。（第3章）

こうした識別行動には、かならず触角で相手のからだにさわる行動がともなう。そのため、認識のための標識として体表の化学成分がもちいられていると推定された。そこで、これらの成分を、ガスクロマトグラフィーやGC-MSなどをもちいて分析した。その結果、体表化学成分のほとんどはさまざまな炭化水素であることがわかった。炭化水素としては、炭素数23から33までの奇数のもので、直鎖または二重結合がひとつ

かふたつのものが多かった。個体ごとの多数の資料を正準判別分析すると、上記のハリナシバチ4種で、その組成に種間差があることがわかった。さらに種内でもコロニー間差があるほか、コロニー内でも個体によるばらつきがあった。これは羽化後の日齢によって変化し、人為的に他巣に似た環境で「条件づけ」をおこなうことによっても部分的に変化した。つまりこれらの成分は、血縁認識の標識として十分な表現型レベルの多様性をもっており、またその個体発生のパターンは、羽化後の接触で互いの標識がまざるという識別行動の観察にもとづいて推測されたプロセスとも一致する。（第4章）

次に、血縁認識のための標識としてつかわれる体表成分を決める対立遺伝子の頻度が、識別の効率とどのようにかわるかについて、簡単な遺伝学的モデルをつかって考察をくわえた。この場合、認識の基準としてもちいられる標識と、それにもとづく認識やその結果としての識別行動を、区別して考えなければならない。認識にかかわる遺伝子や識別行動をするための遺伝子と、標識を発現させるための遺伝子は、強く連鎖しないかたちで進化すると考えられている。血縁者をほかの個体から見分けるためには、血縁者が、自分によく似た特徴で非血縁者とは違った模倣しにくい特徴をもっていなければならない。これは、自分も持っている希少な遺伝子を、血縁者だけが高い確率で共有しているということを意味する。したがって、標識を支配する対立遺伝子の頻度が小さいほど、血縁者識別の効率は高くなる傾向があり、その結果、集団全体ではこの遺伝子座が多型化するだろう。また、識別の基準をきびしくすると、血縁者を殺してしまう確率も高くなる。さらに、二倍体の生物よりもハチのような単倍数体の生物の方が、認識のための標識が1遺伝子座支配で決まるというような単純な仮定のもとでも、より効率よく血縁認識をおこなうことができる。これらの予測によって、実験から得られたデータのパターンをよく説明することができた。血縁認識システムの遺伝的な基盤を実証的に解明することが、この分野にのこされた今後の大きな課題であろう。（第5章）

ミツバチやハリナシバチなどの高次真社会性は、より単純な社会性の段階から進化してきたと考えられている。おそらく社会進化の初期の段階から、狭義の血縁認識と巣仲間認識の双方が血縁選択に有利にはたらいたであろう。そして社会進化がすすみ、コロ

ニーサイズが大きくなるにつれて、巣の防衛の重要性が増し、巣仲間認識の比重が大きくなってきたのであろう。狭義の血縁認識をもたらす遺伝的な基盤があったことも、巣仲間認識の精度を高めるのに役だったであろう。そしてワーカーが生殖卵をうむような種では、狭義の血縁認識が維持され、巣仲間認識と併存しながらより巧妙なかたちに進化してきたのではないだろうか。しかし、こうした推測を確かめるには、今後いっそう多くの種で比較研究を進めなければならない。その際に考慮すべき問題点を、第6章において論じた。

謝辞

本研究をおこない完成させるにあたって、非常に多くの方が、さまざまな面から力強くささえてくださいました。こうしたご支援がなければ、本研究を完成させることはできませんでした。みなさんに、深く感謝の言葉をもうしあげます。

京都大学生態学研究センター（元農学部昆虫学研究室）の故・井上民二教授には、本研究の構成上欠かすことのできない第2章および第3章の *Melipona panamica* のデータと第2章の *Scaptotrigona barrocoloradensis* のデータの一部を快く提供していただいたうえに、研究上のあらゆる面にわたって、考えうる限りの懇切なご指導、ご支援を賜りました。1997年9月にサラワクでの突然の飛行機事故で亡くなるすこし前、電話でこの論文の原稿についてコメントをいただいたのが最後の会話になりました。このとき、それまで幾度にもわたってご指導をいただき、それにしたがって修正をくりかえしたこの論文の原稿に関して、修正すべき箇所はもうない、というお言葉をいただいたのでした。

京都大学農学部昆虫学研究室の久野英二教授からは、研究のはじめからおわりまで、たえず有益なご指導とあたたかいお言葉を賜りました。

高藤晃雄教授、大崎直太博士、西田隆義博士、矢野修一博士をはじめとする同研究室のみなさんからも、さまざまな面からのご助言とご協力をいただきました。

スミソニアン熱帯研究所の D. W. Roubik 博士は、1992年のパナマでの滞在と調査にあたって、うけいれに尽力してくださったばかりでなく、熱帯におけるハナバチの生態学的研究に関して、実地に、さまざまな角度から、懇切に、指導してくださいました。同研究所のスタッフのみなさんからも、バロコロラド島での4か月間の滞在と調査のためにさまざまなご支援をいただきました。さらに、バロコロラド島に滞在した期間中、ともに学生としておなじ時間をわかちあった Marielos Pena Claros, Marcelo Nivert Schlindwein, Denise Thorin, Matt Gompper, Suzanne Kelley をはじめとするたくさんの仲間たちから、惜しみない友情と協力をうけました。

インドネシア、スマトラ州アンダラス大学の Siti Salmah 教授は、実験に必要なハリナシバチの巣を提供してくださいました。

島根大学農学部の前田泰生教授、手塚俊行博士、石田一博さん、そのほかのみなさん

は、ハリナシバチの日本での困難な飼育、管理に力をつくしてくださり、また研究上の有益なご助言、ご協力を数多く賜りました。

京都大学農学部農薬研究施設の高橋正三教授、福井昌夫博士、武川恒博士は、体表化学成分分析の技術修得のために多大な労力をさいていただきました。

京都工芸繊維大学繊維学部山岡亮平助教授は、体表炭化水素の構造決定をしてください、また化学的な分析のためのあらゆる有益なご指導とご助言を賜りました。実験手順を懇切におしえてくださった久保はるみさんをはじめ、同研究室のそのほかのみなさんにも、化学分析の手法を修得し実験を進める上で、たいへんお世話になりました。

オックスフォード大学のW. D. Hamilton 教授には、1990年にインドでひらかれた国際社会性昆虫学会での発表時と、1994年にイギリスを訪問した折りに、研究内容に関して貴重なコメントをいただきました。インド生態学研究センターのR. Gadagkar 博士からは、1990年にインド、1994年にフランスでひらかれた国際社会性昆虫学会で、有益なコメントと得がたいはげましのお言葉をいただきました。

このほか、すべてのみなさんのお名前をあげることはできませんが、坂上昭一博士、L. R. Bego博士、V. L. Imperatriz-Fonseca博士、M. J. Sommeijer博士、佐々木正己博士、小野正人博士、吉田忠晴博士、笹川浩美博士、伊藤嘉昭博士、長谷川英祐博士、辻和希博士、伊藤文紀博士、中村浩二博士、加藤真博士、曾田貞滋博士、市野隆雄博士、大澤直哉博士、角谷岳彦博士、巖圭介博士、市岡孝朗博士、長坂幸吉博士、五箇公一博士、塚田森生博士、M. Boots博士、小川秀司博士、日高敏隆博士、山田勇博士、福井勝義博士、市川光雄博士、塙狼星氏、黒田真氏、大和清氏など、さまざまなみなさんから、折りにふれてあたたかいご教示やはげましをいただきました。

宮脇昭所長をはじめとする長野県自然保護研究所のスタッフのみなさんにも、論文の完成にあたってさまざまなご支援をいただきました。中でも、堀田昌伸博士、井田秀行博士、陸齊氏にはパソコンの使用に関して便宜をはかっていただき、田所恭子氏は第4章の文章の入力の一部を手伝っていただきました。生活環境部をはじめとする長野県職員のみなさんからも有形無形のさまざまなご助力をいただきました。

ここにお名前をあげることでできなかった方々もふくめ、みなさんに、こころからお礼もうしあげます。

最後に、研究の生活をつづけたいというわたしの気持ちを理解し、物心両面にわたる援助を惜しみなくそそいでくれた両親、敬一・美和と、妹、令子に深く感謝します。

引用文献

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- Alexander, R. D. 1979. *Darwinism and Human Affairs*. University of Washington Press, Seattle.
- Alexander, R. D. & P. W. Sherman 1977. Local mate competition and parental investment in social insects. *Science* 196: 494-500.
- 朝日新聞「天声人語」. 1995年2月2日.
- Bateson, P. 1983. Optimal outbreeding. In: P. Bateson (ed.) *Mate choice*. pp. 257-277. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Blaustein, A. R., M. Bekoff & T. J. Daniels 1987a. Kin recognition in vertebrates (excluding primates): empirical evidence. In: D. J. C. Fletcher & C. D. Michener (eds.) *Kin Recognition in Animals*. pp. 287-331. John Wiley & Sons, New York.
- Blaustein, A. R., M. Bekoff & T. J. Daniels 1987b. Kin recognition in vertebrates (excluding primates): mechanisms, functions and future research. In: D. J. C. Fletcher & C. D. Michener (eds.) *Kin Recognition in Animals*. pp. 333-357. John Wiley & Sons, New York.
- Boch, R. & R. A. Morse 1974. Discrimination of familiar and foreign queens by honey bee swarms. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 67: 709-711.
- Boch, R. & R. A. Morse 1979. Individual recognition of queens by honey bee swarms. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72: 51-53.
- Boch, R. & R. A. Morse 1981. Effects of artificial odors and pheromones on queen discrimination by honey bees (*Apis mellifera* L.). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 74: 66-67.
- Boch, R. & R. A. Morse 1982. Genetic factor in queen recognition odors of honey bees. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 75: 654-656.
- Boomsma, J. J. 1989. Sex-investment ratios in ants: has female bias been systematically overestimated? *Am. Nat.* 133: 517-532.
- Boomsma, J. J. & A. Grafen 1990. Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution* 44: 1026-1034.

- Boyse, E. A., G. K. Beauchamp, K. Yamazaki & J. Bard 1991. Genetic components of kin recognition in mammals. In: Hepper, P. G. (ed.) *Kin Recognition*. pp. 148-161. Cambridge Univ. Press., Cambridge, UK.
- Breed, M. D. 1981. Individual recognition and learning of queen odors by worker honey bees. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 2635-2637.
- Breed, M. D. 1983. Nestmate recognition in honey bees. *Anim. Behav.* 31: 86-91.
- Breed, M. D. & B. Bennett 1987. Kin recognition in highly eusocial insects. In: D. J. C. Fletcher & C. D. Michener (eds.) *Kin Recognition in Animals*. pp. 243-285. John Wiley & Sons, New York.
- Breed, M. D., L. Butler & T. M. Stiller 1985. Kin discrimination by worker honey bees in genetically mixed groups. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82: 3058-3061.
- Breed, M. D. & R. E. Page, Jr. 1991. Intra- and interspecific nestmate recognition in *Melipona* workers (Hymenoptera: Apidae). *J. Insect Behav.* 4: 463-469.
- Breed, M. D., H. H. W. Velthuis & G. E. Robinson 1984. Do worker honey bees discriminate among unrelated larval phenotypes? *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 737-739.
- Brown, J. L. & A. Eklund 1994. Kin recognition and the major histocompatibility complex: An integrative review. *Am. Nat.* 143: 435-461.
- Buckle, G. R. & L. Greenberg 1981. Nestmate recognition in sweat bees (*Lasioglossum zephyrum*): Does an individual recognize its own odour or only odours of its nestmates? *Anim. Behav.* 29: 802-809.
- Carlin, N. F. & P. C. Frumhoff 1990. Nepotism in the honey bee. *Nature* 346: 706-708.
- Chavarría, G. & J. M. Carpenter 1994. "Total evidence" and the evolution of highly social bees. *Cladistics* 10: 229-258.
- Craw, J. F. 1983. *Genetic notes* (8th edition). Burgess Publishing, Minneapolis.
- Crozier, R. H. 1987. Genetic aspects of kin recognition: concepts, models, and synthesis. In: D. J. C. Fletcher & C. D. Michener (eds.) *Kin Recognition in Animals*. pp. 55-73. John Wiley & Sons, New York.
- Crozier, R. H. & M. W. Dix 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of

- colony odor in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4: 217-224.
- Darwin, C. 1859. *The Origin of Species*. John Murray, London. (1985. Penguin Books, London.)
- Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Dawkins, R. 1982. *The Extended Phenotype*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Dawkins, R. 1989. *The Selfish Gene*. (New edition) Oxford Univ. Press, Oxford.
- Dietrich, W. E., D. M. Windsor & T. Dunne 1982. Geology, climate, and hydrology of Barro Colorado Island. In: E. G. Leigh, Jr., A. S. Land & D. M. Windsor (eds.) *The ecology of a tropical forest*. pp. 21-46. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Dixon, A., D. Ross, S. L. C. O'Malley & T. Burke 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371: 698-700.
- Drumond, P. M., R. Zucchi, S. Mateus, L. R. Bego, S. Yamane & S. F. Sakagami 1996. Oviposition behavior of the stingless bees, XVII. *Plebeia (Plebeia) droryana* and an ethological comparison with other Meliponine taxa (Hymenoptera, Apidae). *Jpn. J. Ent.* 64: 385-400.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Fletcher, D. J. C. & C. D. Michener (eds.) 1987. *Kin Recognition in Animals*. John Wiley & Sons, New York.
- Gadagkar, R. 1996. Evolution of an insect society [2] -The data. (社会性昆虫の進化 [2] チビアシナガバチの社会) . *インセクタリウム* 1996.04: 110-115.
- Getz, W. M. 1991. The honey bee as a model kin recognition system. In: Hepper, P. G. (ed.) *Kin Recognition*. pp. 358-412. Cambridge Univ. Press., Cambridge, UK.
- Getz, W. M., D. Bruckner & T. R. Parisian 1982. Kin structure and the swarming behavior of the honey bee *Apis mellifera*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 265-270.
- Getz, W. M., D. Bruckner & K. B. Smith 1988. Variability of chemosensory stimuli within honeybee (*Apis mellifera*) colonies: differential conditioning assay for discrimination cues. *J. Chem. Ecol.* 14: 253-264.
- Getz, W. M. & K. B. Smith 1983. Genetic kin recognition: honey bees discriminate between full and half sisters. *Nature* 302: 147-148.

- Getz, W. M. & K. B. Smith 1986. Honey bee kin recognition: learning self and nestmate phenotypes. *Anim. Behav.* 34: 1617-1626.
- Grafen, A. 1984. Natural selection, kin selection, and group selection. In: J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.) *Behavioural ecology*. (2nd ed.) pp. 62-84. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Grafen, A. 1990. Do animals really recognize kin? *Anim. Behav.* 39: 42-54.
- Grafen, A. 1991a. Modelling in behavioural ecology. In: J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.) *Behavioural ecology*. (3rd ed.) pp. 5-31. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Grafen, A. 1991b. Kin vision?: a reply to Stuart. *Anim. Behav.* 41: 1095-1096.
- Greenberg, L. 1979. Genetic component of bee odor in kin recognition. *Science* 206: 1095-1097.
- Haldane, J. B. S. 1953. *Animal populations and their regulations*. Penguin Modern Biology 15: 9-24.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour (I & II). *J. Theor. Biol.* 7: 1-16; 17-52.
- Hamilton, W.D. 1970. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature* 228: 1218-1220.
- Hamilton, W.D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 193-232.
- Hepper, P. G. (ed.) 1991a. *Kin Recognition*. Cambridge Univ. Press., Cambridge, UK.
- Hepper, P. G. 1991b. Recognizing kin: ontogeny and classification. In: Hepper, P. G. (ed.) *Kin Recognition*. pp. 259-288. Cambridge Univ. Press., Cambridge, UK.
- Holldobler, B. & E. O. Wilson 1990. *The Ants*. Springer, Berlin.
- Howard, R. W. & G. J. Blomquist 1982. Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. *Ann. Rev. Entomol.* 27: 149-172.
- Howard, R. W., C. A. McDaniel & G. J. Blomquist 1980. Chemical mimicry as an integrating mechanism: cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science* 210: 431-433.
- 井上民二 1993. 社会性昆虫における血縁認識. 井上民二、山根爽一編『昆虫社会の進化』 pp. 147-206. 博品社, 東京.

- Inoue, T., K. Nakamura, S. Salmah & I. Abbas 1993. Population dynamics of animals in unpredictably-changing tropical environments. *J. Biosci.* 18: 425-455.
- Inoue, T. & D. W. Roubik 1990. Kin recognition of stingless bee, *Melipona fasciata*. In: G. K. Veeresh, B. Mallik & C. A. Viraktamath (eds.) *Social Insects and the Environment*. pp. 517-518. Oxford & IBH, New Delhi.
- Inoue, T., S. F. Sakagami, S. Salmah & N. Nukmal 1984a. Discovery of successful absconding in the stingless bee *Trigona (Tetragonula) laeviceps*. *J. apic. Res.* 23: 136-142.
- Inoue, T., S. F. Sakagami, S. Salmah & S. Yamane 1984b. The process of colony multiplication in the Sumatran stingless bee *Trigona (Tetragonula) laeviceps*. *Biotropica* 16: 100-111.
- Inoue, T., S. Salmah & S. F. Sakagami 1996. Individual variations in worker polyethism of the Sumatran stingless bee, *Trigona (Tetragonula) minangkabau* (Apidae, Meliponinae). *Jpn. J. Ent.* 64: 641-668.
- 伊藤嘉昭、山村則男、嶋田正和 1992. 『動物生態学』 507pp. 蒼樹書房, 東京.
- Iwao, S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern in animal populations. *Res. Popul. Ecol.* 10: 1-20.
- 岩田久二雄 1971. 『本能の進化—蜂の比較習性学的研究』 503pp. サイエンス社, 東京.
- Jaisson, P. 1991. Kinship and fellowship in ants and social wasps. In: Hepper, P. G. (ed.) *Kin Recognition*. Cambridge Univ. Press. pp.60-93. Cambridge, U.K.
- 粕谷英一 1995. 最近の比較生態学の方法の発展—種間比較には系統関係が必要である—。日本生態学会誌. 45: 277-288.
- 加藤真 1993. 送粉者の出現とハナバチの進化. 井上民二、加藤真編『花に引き寄せられる動物』 pp. 33-78. 平凡社, 東京.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies 1987. *An Introduction to Behavioral Ecology* (2nd ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies (eds.) 1991. *Behavioural ecology*. (3rd ed.) Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- 松浦誠 1995. 『図説社会性カリバチの生態と進化』 353pp. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Michener, C. D. 1974. *The social behavior of the bees: A comparative study*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Michener, C. D. 1990. Classification of the Apidae (Hymenoptera). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 54: 75-164.
- Michener, C. D. & D. A. Grimaldi 1988a. A *Trigona* from Late Cretaceous amber of New Jersey (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *Am. Mus. Novit.* 2917: 1-10.
- Michener, C. D. & D. A. Grimaldi 1988b. The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85: 6424-6426.
- Michener, C. D. & B. H. Smith 1987. Kin recognition in primitively eusocial insects. In: D. J. C. Fletcher & C. D. Michener (eds.) *Kin Recognition in Animals*. pp. 209-242. John Wiley & Sons, New York.
- Morel, L., R. K. Vander Meer & B. K. Lavine 1988. Ontogeny of nestmate recognition cues in the red carpenter ant (*Camponotus floridanus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 175-183.
- 森下正明 1976. 『動物の社会』生態学講座19. 190pp. 共立出版, 東京
- Moritz, R. F. A. 1991. Kin recognition in honeybees: experimental artefact or biological reality? In: L. J. Goodman & R. C. Fisher (eds.) *The Behaviour and Physiology of Bees*. pp. 48-59. C · A · B International, Wallingford, U.K.
- Moritz, R. F. A. & E. Hillesheim 1990. Trophallaxis and genetic variance of kin recognition in honey bees, *Apis mellifera* L. *Anim. Behav.* 40: 641-647.
- Moritz, R. F. A. & E. E. Southwick 1992. *Bees as superorganisms: an evolutionary reality*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Page, R. E., M. D. Breed & W. M. Getz 1990. Nepotism in the honey bee. *Nature* 346: 706-708.
- Page, R. E. & E. H. Erickson 1984. Selective rearing of queens by worker honey bees: kin or nestmate recognition. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 578-580.
- Page, R. E. & E. H. Erickson 1986a. Kin recognition during emergency queen rearing by worker honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 460-467.

Page, R. E. & E. H. Erickson 1986b. Kin recognition and virgin queen acceptance by worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Anim. Behav.* 34: 1061-1069.

Page, R. E., G. E. Robinson & M. K. Fondrk 1989. Genetic specialists, kin recognition and nepotism in honey-bee colonies. *Nature* 338: 576-579.

Pfennig, D. W. & P. W. Sherman 1995. *Kin recognition.* *Sci. Am.* 272 (6): 98-103.

Pianka, E. R. 1978. *Evolutionary Ecology.* (2nd ed.) Harper & Row, New York.

Poinar, G., Jr 1994. Bees in fossilized resin. *Bee World* 75: 71-77.

Ratnieks, F. L. W. 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial hymenoptera. *Am. Nat.* 132: 217-236.

Roubik, D. W. 1983. Nest and colony characteristics of stingless bees from Panama (Hymenoptera: Apidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 56: 327-355.

Roubik, D. W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees.* Cambridge University Press. Cambridge.

坂上昭一 1970. 『ミツバチのたどったみち』 328pp. 思索社, 東京.

坂上昭一 1975. 『私のブラジルとそのハチたち』 328pp. 思索社, 東京.

坂上昭一 1983. 『ミツバチの世界』 221pp. 岩波書店, 東京.

坂上昭一 1992. 『ハチの家族と社会』 210pp. 中央公論社, 東京.

坂上昭一、前田泰生 1986. 『独居から不平等へーツヤハナバチとその仲間の生活ー』 264pp. 東海大学出版会, 東京.

Sakagami, S. F. 1954. Occurrence of an aggressive behaviour in queenless hives, with considerations on the social organization of honeybee. *Ins. Soc.* 1: 331-343.

Sakagami, S. F. 1982. Stingless bees. In: Hermann (ed.) *Social Insects. III* : pp. 361-423. Academic Press, New York.

Sakagami, S. F. & T. Inoue 1985. Taxonomic notes on three bicolorous *Tetragonula* stingless bees in Southeast Asia. *Kontyu* 53: 174-189.

Sakagami, S. F., T. Inoue, S. Yamane & S. Salmah 1983a. Nest architecture and colony composition of the Sumatran stingless bee *Trigona (Tetragonula) laeviceps*. *Kontyu* 51: 100-111.

Sakagami, S. F., S. Yamane & G. G. Hambali 1983b. Nests of some Southeast Asian stingless bees. *Bull. Fac. Educ., Ibaraki Univ. (Nat. Sci.)* 32: 1-21.

Sakagami, S. F., S. Yamane & T. Inoue 1983c. Oviposition behavior of two Southeast Asian stingless bees, *Trigona (Tetragonula) laeviceps* and *T. (T.) pagdeni*. *Kontyu* 51: 441-457.

Sakagami, S. F. & R. Zucchi 1974. Oviposition behavior of two dwarf stingless bees, *Hypotrigona (Leurotrigona) muelleri* and *H. (Trigonisca) duckei*, with notes on the temporal articulation of oviposition process in stingless bees. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Zool.* 19: 163-189.

Salmah, S. 1987. *Postembryonic development and division of labor in three species of Sumatran stingless bees.* Ph. D. thesis, Hokkaido University, Japan.

Salmah, S., T. Inoue, P. Mardius & S. F. Sakagami 1987. Incubation period and post-emergence pigmentation in the Sumatran stingless bee, *Trigona (Trigonella) moorei*. *Kontyu* 55: 383-390.

Salmah, S., T. Inoue & S. F. Sakagami 1984. Relationship between age sequence and pigmentation in the stingless bee *Trigona (Tetragonula) laeviceps*. *J. Apic. Res.* 23: 55-58.

Salmah, S., T. Inoue & S. F. Sakagami 1996. Incubation period and post-emergence pigmentation in the Sumatran stingless bee *Trigona (Heterotrigona) itama* (Apidae, Meliponinae). *Jpn. J. Ent.* 64: 401-411.

Sasagawa, H., Y. Kizawa, T. Suzuki & R. Yamaoka 1994. Nest mate recognition of workers and their hydrocarbon profiles in Japanese, Asian and European honeybee. In: A. Lenoir, G. Arnold & M. Lepage (eds.) *Les insectes sociaux.* Universite Paris Nord, Paris.

Seeley, T. D. 1985. *Honeybee ecology: a study of adaptaion in social life.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Sherman, P.W., H. K. Reeve & D. W. Pfennig 1997. Recognition systems. In: J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.) *Behavioural ecology.* (4th ed.) pp. 69-96. Blackwell Scientific Ltd, Oxford.

Smith, B. H. 1983. Recognition of female kin by male bees through olfactory signals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 80: 4551-4553.

- Smith, B. H. & M. Ayasse 1987. Kin-based male mating preferences in two species of halictine bee. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 313-318.
- Smith, B. H. & J. W. Wenzel 1988. Pheromonal covariation and kinship in social bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae). *J. Chem. Ecol.* 14: 87-94.
- Suka, T. & T. Inoue 1993. Nestmate recognition of the stingless bee *Trigona (Tetragonula) minangkabau* (Apidae: Meliponinae). *J. Ethol.* 11: 141-147.
- Stuart, R. J. 1991. Kin recognition as a functional concept. *Anim. Behav.* 41: 1093-1094.
- 手塚俊行、前田泰生、井上民二 1991. スマトラ産ミナンカバウハリナシバチ *Trigona minangkabau* Sakagami et Inoue のワーカーの寿命と齢間分業. 日本動物行動学会第9回大会発表要旨集. pp. 38.
- 戸部博 1994. 『植物自然史』 188pp. 朝倉書店, 東京.
- Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quart. Rev. Biol.* 46: 35-57.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: B. Campbell (ed.). *Sexual selection and the descent of Man.* pp. 136-179. Aldine, Chicago.
- Trivers, R. L. 1985. *Social Evolution.* The Benjamin/Cummings Publishing Company. Menlo Park, California.
- Trivers, R. L. & H. Hare 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191: 249-263.
- 辻 和希 1993. 社会性膜翅目の性比の理論. 松本忠夫、東正剛共編『社会性昆虫の進化生態学』 pp. 146-205. 海游舎, 東京.
- 梅棹忠夫 1949. 個体間の社会的干渉—その概念と実験. 生物科学. 1: 19-29.
- 梅棹忠夫 1960. 動物の社会的干渉についての実験的ならびに理論的研究. (京都大学理学部博士論文.) 梅棹忠夫著作集第3巻『生態学研究』1991. pp.216-353. 中央公論社, 東京.
- Vander Meer, R. K. & D. P. Wojcik 1982. Chemical mimicry in the Myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science* 218: 806-808.
- Visscher, P. K. 1986. Kinship discrimination in queen rearing by honey bees (*Apis mellifera*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 453-460.

- Visscher, P. K. 1989. A quantitative study of worker reproduction in honey bee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 247-254.
- 渡辺孝 1994. 『ミツバチの文化史』 254pp. 筑摩書房, 東京.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies.* Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis.* Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Wittmann, D., L. R. Bego, R. Zucchi & S. F. Sakagami 1991. Oviposition behavior and related aspects of the stingless bees. XIV. *Plebeia (Mourella) caerulea*, with comparative notes on the evolution of the oviposition patterns (Apidae, Meliponinae). *Jpn. J. Ent.* 59: 793-809.
- 山岡亮平 1990. 昆虫の性、種、血族(同巢)認識機構解明への化学的アプローチ. 生物物理. 30: 68-73.
- 山岡亮平 1994. 社会性昆虫の多様性と化学情報物質連鎖—体表炭化水素の多様性とケミカルシグナルとしての重要性—. 日本生態学会誌. 44: 201-210.