

新潟市におけるセグロアシナガバチの創設期コロニーの生存率

Survival rate of pre-emergence colonies of *Polistes jokahamae* (Hymenoptera, Vespidae) in Niigata

長 沼 友里子¹⁾・工 藤 起 来²⁾

要 旨

アシナガバチ類は、雨風や太陽光に直接さらされる露出した環境にコロニーを創設する場合と、建物の軒先のような雨風にさらされにくい閉鎖された環境にコロニーを創設する場合がある。先行研究によれば、創設メスが単独で営巣しているコロニーでは、露出した環境の場合には子育てへの相対投資量が減少する一方で、巣の建築や維持への相対投資量が増加することが示されている。このような事実があるにもかかわらず、多くの創設メスが露出した環境下でコロニーを創設することから、露出した環境に営巣することの利益があると予想される。そのような利益として創設期のコロニーの生存率が考えられるが、これまでの研究では創設期のコロニーの生存率を露出した環境と閉鎖された環境の間で比較されてこなかった。セグロアシナガバチの創設期のコロニーの生存率を露出環境と閉鎖環境の間で比較したところ、それぞれ21.95%と18.99%で、これらの間に統計的に有意な差はなかった。しかし、コロニーの失敗要因を露出環境と閉鎖環境の間で比較すると、露出した環境に創設されたコロニーは、若齢幼虫期において創設メスの消失により多数失敗したが、閉鎖環境に営巣されたコロニーは、老齢幼虫期において主に鳥類のような捕食者によって多数失敗した。本研究から、露出環境と閉鎖環境に創設されたコロニーの間で主な死亡要因は異なっていたものの、営巣環境によってコロニーの生存が影響を受けないことが示された。

Key words : セグロアシナガバチ, 創設期, 生存率, 営巣環境

1. はじめに

独立創設型 (independent-founding) のアシナガバチ類 (Vespidae, Polistinae) は単独 (haplometrosis) もしくは複数の創設メスが集合して (pleometrosis) 新しいコロニーを創設する。最初のワーカーが出現するまでの期間は創設期 (founding phase) と呼ばれるが、創設期には創設メス自身が餌や巣材の採集中に捕食の危険にさらされる上、創設メスが不在中に

巣内の未成熟個体が捕食者や寄生者によって攻撃されるリスクが高い (Kasuya, 1980; Jeanne, 1975)。Miyano (1980) は、茨城県潮来市でフタモンアシナガバチ (*Polistes chinensis antennalis*) のコロニーの各発達段階において、個体やコロニーの生存率、さらにそれらの死亡要因について調査した。その結果、創設期の生存率は平均で57.4%である一方、ワーカーの生産に成功したコロニーについては次世代の成虫が出現するまでの生存率が平均で72%であった。また、Miyano (1980) は日本産アシナガバチ数種において行われた先行研究についても同様に検討し、創設期とワーカー出現後から次世代成虫が出現するまでの生存率はそれぞれ33.2%と56.7%で、コロニーサイクルの中で創設期の生存率が低いことを示した。

2012.11.12 受理

¹⁾ 新潟大学大学院教育学研究科

²⁾ 新潟大学教育学部

アシナガバチ類は、2種類の異なる環境下でコロニーを創設することが知られている：木の枝や草本植物のように直接雨風や太陽光にさらされる環境に営巣される場合には露出巣（Exposed Nests, 以下ENと省略）、建物の軒先のような雨風にさらされにくい環境に営巣する場合には閉鎖巣（Sheltered Nests, 以下SNと省略）。創設期の間、創設メスは巢外から得た餌由来の蛋白質資源を子育てばかりでなく、巣の建築や維持に使用する口内分泌物の生産にも利用するが（Kudô et al. 1998）、Kudô（2000）は新成虫が出現する直前のフタモンアシナガバチの巣を採集し、出現したワーカーや未成熟個体、脱皮殻、糞塊、繭や口内分泌物に含まれる窒素量をもとに、創設メスが子の養育と口内分泌物の生産にどのくらいの窒素量を分配していたかを推定した。その結果、ENの創設メスはSNの創設メスより子の養育に対して相対的に多くの投資を行っていたことが明らかになった。同様な方法で長沼（2012）は、セグロアシナガバチ（*Polistes jokahamae*）の創設メスによる子の養育と口内分泌物の生産への投資パターンをENとSNの間で比較したが有意な差はなかった。しかし、長沼（2012）によれば、採集した巣の乾燥重量に占める口内分泌物の割合はSNよりENの方が有意に高かった。これらの結果はアシナガバチ属の創設メスが単独でコロニーを創設すると、露出した環境の場合には子の養育への相対的な投資量が減少し、逆に巣への相対的な投資量が増加する可能性を示唆している。それにもかかわらず、多くの創設メスが露出した環境下でコロニーを創設することから、創設メスにとって露出した場所に営巣することは何らかの利益があると考えられる。一要因として、露出した環境に営巣したとき、何らかの理由で創設期のコロニーの生存率が高まることが考えられる。しかし、独立創設型のアシナガバチ類において創設期のコロニーの生存率が営巣環境によって異なるかを検討した研究はない。そこで本研究では、セグロアシナガバチの創設期のコロニーの生存率がENとSNの間で異なるかを検討した。

2. 材料と方法

創設メスのマーキングと巣の採集

2011年5月上旬から下旬にかけて、新潟県新潟市（37°52'N, 138°56'E）の新潟大学五十嵐キャンパス内やその周辺においてセグロアシナガバチの創

設されて間もない巣を創設メスと一緒に見つけた。ブルードが大きく成長した状態で発見したコロニーでは、乗っ取りにより巣上の成虫がその巣を創設した個体と代わっている可能性もあるため、本研究では、卵や若齢幼虫のみが存在するコロニーについて、全ての創設メスの胸部背面に個体を特定できるマーク（オパックカラー、Teranishi Chemical Industry）を施した。その後2-3日間隔で、日没後に創設メスが帰巢しているかを確認し、最初の成虫が出現する直前に巣を創設メスごと採集した。

3. 結果

3-1. 巣を採集後最初のワーカーが羽化するまでの日数

ワーカーが出現する直前の巣を合計33巣（EN：n=18, SN：n=15）採集した。閉鎖条件下で採集した1巣では、蛹が1個体しかいなかったが、この蛹が羽化しなかったため、最初の成虫が羽化するまでの日数の計算にこの巣を使用しなかった。さらに、残る32巣のうち11巣（EN：n=6, SN：n=5）については採集後に寄生蛾や寄生蜂によって寄生されていたことが判った。寄生されていた巣では、寄生されていなかった巣に比べ、巣を採集してから最初の成虫が羽化するまでの日数が長くなることが予測されたが、寄生されていた11巣と（ 3.54 ± 0.70 日）、寄生されていなかった21巣（ 3.62 ± 0.34 日）の間で有意な差はなかった（Wilcoxon's rank sum test, $Z = -0.24$, $p = 0.80$ ）。そこで、次に巣を採集してから最初の新成虫が羽化するまでの日数について検討するが、寄生されていた11巣も含めた32巣（EN：n=18, SN：n=14）を使用した。

巣を採集後最初の新成虫が羽化するまでの日数は 3.59 ± 0.63 日であった。巣を採集してから最初の新成虫が羽化するまでの日数をENとSNの間で比較したところ、ENでは 3.33 ± 0.40 日で、SNでは 3.93 ± 0.53 であった。ENとSNの間で巣を採集後最初の新成虫が羽化するまでの日数に有意な差はなかったことから（Wilcoxon's rank sum test, $Z = 0.80$, $p = 0.41$ ）、巣の採集日が以下で行う生存率に関するENとSNの間の比較に影響がなかったと考えられる。また、巣を採集後平均で3日程度で最初の新成虫が羽化したことから、以後セグロアシナガバチの創設期のコロニーの生存率について検討したことについては、大きな過大評価になっていないと言える。

3-2. コロニーの生存率：ENとSN間の比較

ENとSNの間でコロニーの生存率を比較した（図1）。ENでは創設直後に82コロニーが発見され、これらのコロニーのうち採集時には18コロニーが生存していた（21.95%）。一方SNでは、創設直後に79コロニーが巣発見され、これらのコロニーのうち採集時には15コロニーが生存していた（18.99%）。ENとSNの間でコロニーの生存率を比較したが、有意差はなかった（Log - Rank test, $\chi^2=0.019$, $p=0.89$ ）（Klenbaum & Klein, 2005）。コロニーの生存率を各発達段階ごとに見ると、ENでは若齢幼虫期の開始時（卵期終了時）には80コロニーが生存しており（97.56%）、老齢幼虫期開始時（若齢幼虫期終了時）には57コロニーが生存し（69.51%）、蛹期開始時（老齢幼虫期終了時）には29コロニーが生存していた（35.37%）。一方SNでは、若齢幼虫期の開始時には73コロニーが生存（92.41%）しており、老齢幼虫期開始時には58コロニーが生存し（73.42%）、蛹期開始時には23コロニーが生存していた（29.11%）。ENとSNのどちらも、老齢幼虫期の間に最も多くのコロニーが失われた。これらの結果から、営巣場所がコロニーの生存には影響していないことが判った。

次にコロニーの失敗要因について検討した（表

1, 2）。コロニーの失敗要因については、残った巣の状態から次の5種類に分類した：①不明の捕食者：巣の一部がえぐられてなくなっていたり、巣が丸ごと基質である木の枝とともになくなった場合、鳥や哺乳動物による捕食と考えた。②アリとナメクジ：巣にアリが群がっていたり、巣上にナメクジが存在した場合。③創設メスの消失：巣には未成熟個体が残っているが何日か経っても創設メスが帰巣していない場合。④人為：ビニールハウス内のような鳥や哺乳動物が侵入してくる可能性が低い場所で、巣の一部がえぐられていたり、巣が丸ごと、もしくは柄だけ残してなくなっていた場合。⑤不明：創設メスや未成熟個体が存在せず巣だけが残っていて、創設メスの消失が直接的原因なのかアリやナメクジ、その他の捕食者による捕食が原因なのか判断できない場合。これら5種類のカテゴリーの死亡要因に加え、採集時にコロニーは正常であったが、後に実験室で巣の表面に複数の穴が空き、寄生蛾（EN：n=5, SN：n=4）や寄生蜂（EN：n=1, SN：n=1）が出現したコロニーも存在した。しかし、これらの巣からは採集後実験室において新成虫が出現したため、コロニーは創設期を成功できたと判断した。そこで本研究では、寄生蛾や寄生蜂については創設期におけるコロニーの失敗要因として含

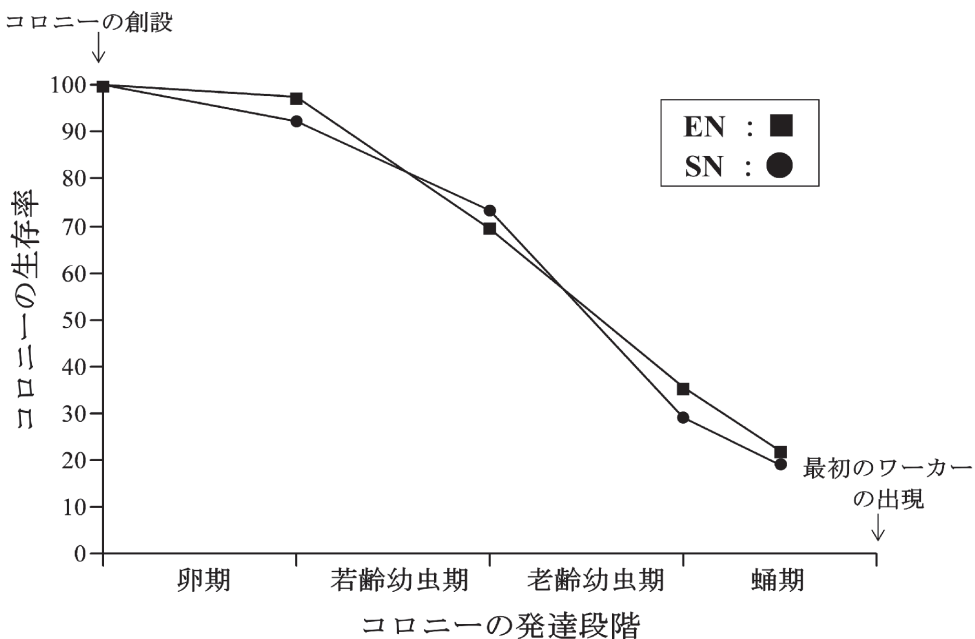


図1. コロニーの各発達段階ごとの生存率

めなかった。

ENとSNの間でコロニーの失敗要因を比較すると、不明の捕食者による捕食はENよりSNの方が多く、ENでは全82コロニーのうち21コロニー（25.61%）であったが、SNでは全79コロニーのうち39コロニー（49.37%）で、SNの方が不明の捕食者によってより多くのコロニーが失われたことが判った（Fisherの正確確率検定、 $p=0.002$ ）。SNでは特に老齢幼虫期に不明の捕食者による捕食が多く、全79コロニーのうち26コロニー（32.91%）を占め、ENにおける老齢幼虫期の不明の捕食者による捕食の17.07%を大きく超えていた。

ENでは創設メスの消失がコロニーの死亡要因として顕著で、全82コロニーのうち25コロニー（30.49%）を占めたが、SNでは全79コロニーのうち13コロニー（16.46%）だけで、これらの割合には有意な差があった（Fisherの正確確率検定、 $p=0.042$ ）。ENでは特に若齢幼虫期に創設メス

の消失が多く、全82コロニーのうち14コロニー（17.1%）を占め、SNにおける若齢幼虫期の創設メスの消失（6.3%）よりも高かった。さらにENでは、アリやナメクジの攻撃によるコロニーの失敗が全82コロニーのうち12コロニー（14.66%）を占めたがこれらの動物による捕食はSNでは見られなかった。

3-3. コロニーの生存率：全コロニー

ENとSNの間でコロニーの生存率に違いがなかったため、ENとSNを合わせ、生存率について検討した（図2）。コロニー創設直後のコロニーが161巢発見され、これらのコロニーのうち巢を採集した時には33コロニーが生存していた（20.50%）。コロニーの生存率を各段階ごとに見ると、若齢幼虫期の開始時には153コロニーが生存しており（95.03%）、老齢幼虫期の開始時には115コロニーが生存し（71.43%）、蛹期開始時には52コロニーが

表1. 創設期におけるコロニーの生命表（EN）

x	lx	dxF	dx	qx	lx'	dx'
卵期	82	創設メスの消失	2	2.5	100	2.5
		合計	2	2.5		2.5
若齢幼虫期	80	不明の捕食者による捕食	3	3.8		3.7
		創設メスの消失	14	17.5	97.56	17.1
		ナメクジ	3	3.8		3.7
		アリ	1	1.3		1.2
		不明	2	2.5		2.4
		合計	23	28.75		28.05
老齢幼虫期	57	不明の捕食者による捕食	14	24.56	69.51	17.07
		創設メスの消失	6	10.53		7.32
		ナメクジ	3	5.26		3.66
		アリ	4	7.02		4.88
		不明	1	1.75		1.22
		合計	28	49.1		34.15
蛹期	29	不明の捕食者による捕食	4	13.8	35.37	4.88
		創設メスの消失	3	10.3		3.66
		アリ	1	3.4		1.22
		不明	3	10.3		3.66
		合計	11	37.9		13.41
採集時	18				21.95	

使用したパラメーターを以下に示す。1) x: コロニーの各発達段階および採集時, 2) lx: それぞれの各発達段階の開始まで生存したコロニー数, 3) dxF: コロニーの失敗の要因, 4) dx: それぞれの発達段階で失敗したコロニー数, 5) qx: それぞれの発達段階を開始した創設メスを100としたときの失敗率, 6) lx': 創設されたコロニー数を100としたときにそれぞれの発達段階まで生き残ったコロニー数, 7) dx': 創設されたコロニー数を100としたときにそれぞれの発達段階で各要因により失敗したコロニー数。

生存していた（32.30%）。全コロニーでみても、老齢幼虫期の間に最も多くのコロニーが失われたことが判った。

次にコロニーの失敗要因について検討した（表3）。不明の捕食者による捕食は、161コロニーのうち60コロニー（37.27%）であり、アリやナメクジによる捕食は161コロニーのうち12コロニー（7.45%）であった。従って、161コロニーのうち72コロニー（44.72%）が鳥や哺乳動物、アリやナメクジといった捕食者によって失敗したことが判った。捕食者によるコロニーの失敗は特に老齢幼虫期に多く、161コロニーのうち47コロニー（29.18%）を占めていた。創設メスの消失は、161コロニーのうち38コロニー（23.60%）であった。創設メスの消失は特に若齢幼虫期に多く、161コロニーのうち19コロニー（11.8%）を占めた。

4. 考 察

セグロアシナガバチの創設期のコロニーの生存率をENとSNの間で比較したが、差はなかった。このことは、少なくとも調査を行った年については営巣環境がコロニーの生存に影響しなかったことを示している。しかし、本研究からENでは特に若齢幼虫期に創設メスの消失によって多くのコロニーが失敗していたことが判った。創設メスの消失には、創設メスがコロニーの営巣活動を途中で放棄する場合と創設メス自身が外役中に死亡する場合の2通りが考えられる。Miyano（1980）は、フタモンアシナガバチの初期巣において創設メスが巣を放棄したり、創設メス自身が死亡する要因として捕食圧や餌不足、悪天候などを挙げている。ENはSNに比べて直接雨風にさらされるため、若齢幼虫期という初期段階に営巣活動を放棄した創設メスがいたのではない

表2. 創設期におけるコロニーの生命表（SN）

x	lx	dxF	dx	qx	lx'	dx'
卵期	79	創設メスの消失	5	6.3	100	6.3
		不明	1	1.3		1.3
		合計	6	7.6		7.6
若齢幼虫期	73	不明の捕食者による捕食	6	8.2		7.6
		創設メスの消失	5	6.8	92.41	6.3
		人為	2	2.7		2.53
		不明	2	2.7		2.53
		合計	15	20.55		18.99
老齢幼虫期	58	不明の捕食者による捕食	26	44.83	73.42	32.91
		創設メスの消失	3	5.17		3.80
		人為	3	5.17		3.80
		不明	3	5.17		3.80
		合計	35	60.3		44.30
蛹期	23	不明の捕食者による捕食	7	30.4	29.11	8.86
		人為	1	4.3		1.27
		合計	8	34.8		10.13
採集時	15				19.0	

使用したパラメーターを以下に示す。1) x: コロニーの各発達段階および採集時, 2) lx: それぞれの各発達段階の開始まで生存したコロニー数, 3) dxF: コロニーの失敗の要因, 4) dx: それぞれの発達段階で失敗したコロニー数, 5) qx: それぞれの発達段階を開始した創設メスを100としたときの失敗率, 6) lx': 創設されたコロニー数を100としたときにそれぞれの発達段階まで生き残ったコロニー数, 7) dx': 創設されたコロニー数を100としたときにそれぞれの発達段階で各要因により失敗したコロニー数。

かと推測される。一方、露出していた環境に営巣していた創設メスが閉鎖していた環境に営巣していた創設メスと比べて若齢幼虫期に頻繁に外出し、死亡したかは不明である。

ENでは、創設メスの消失により若齢幼虫期に比較的多くのコロニーが失敗したが、一方でSNでは老齢幼虫期において、不明の捕食者による捕食によってコロニーが多数失敗した。SNはビニールハウスや民家の軒下に営巣されることが大半で、その捕食者は主に鳥類によるものであったと考えられる。これらの捕食者はENをより頻繁に見つけ、捕食するように思えるが、ENの多くは植物が生い茂っている草むらに創設されていた。そのため、ENはSNに比べてよくカモフラージュされており、視覚に依存した鳥のような捕食者からは発見されにくく、捕食の影響を受けにくかったのかもしれない。一方、SNは老齢幼虫期の間に視覚に依存した鳥のような捕食者によって多数捕食されたが、捕食者にとってはこの時期の巣内の成長した未成熟個体を捕食することができたことは魅力的だったに違いない。このように、ENとSNではコロニーの死亡要因については異なっていたものの、生存率については大きな違いは生じなかった。

*Polistes*種において創設期におけるコロニーの失敗要因を報告した論文としてMiyano (1980) が知

られている。Miyano (1980) は、フタモンアシナガバチの創設期における主要な死亡要因は創設メスの消失で、失敗した全コロニーの71%であったと報告した。発達段階ごとに見ると、特に卵期に創設メスの消失が多く、失敗した全コロニーの43.4%がこの期間に失われていた。これに対して本研究では、創設メスの消失は失敗した全コロニーのおよそ29.6%で、若齢幼虫期に最も高かった。一方フタモンアシナガバチでは、捕食によるコロニーの死亡は創設メスの消失より少なく、失敗した全コロニーのおよそ20.2%であった。発達段階ごとに見ると、特に蛹期に多くのコロニーが捕食され、失敗した全コロニーの14.4%がこの期間に捕食により失われていた。これに対して本研究では、捕食によるコロニーの死亡は創設メスの消失より多く、失敗したコロニーの56.2%で、老齢幼虫期に最も高かった。Miyano (1980) に比べ本研究では、創設メスの消失が比較的少なく、卵期ではなく若齢幼虫期において頻繁に見られた。創設メスの消失についてはすでに述べたように、創設メスによる巣の放棄と創設メス自身の死亡という2種類が考えられる。卵期には危険をとまなう巣外での採餌活動が少ないため、フタモンアシナガバチでは創設メスが巣外での活動中に死亡することよりはむしろ、創設メス自らが巣を放棄した可能性が高い。一方、本研究のセグロアシ

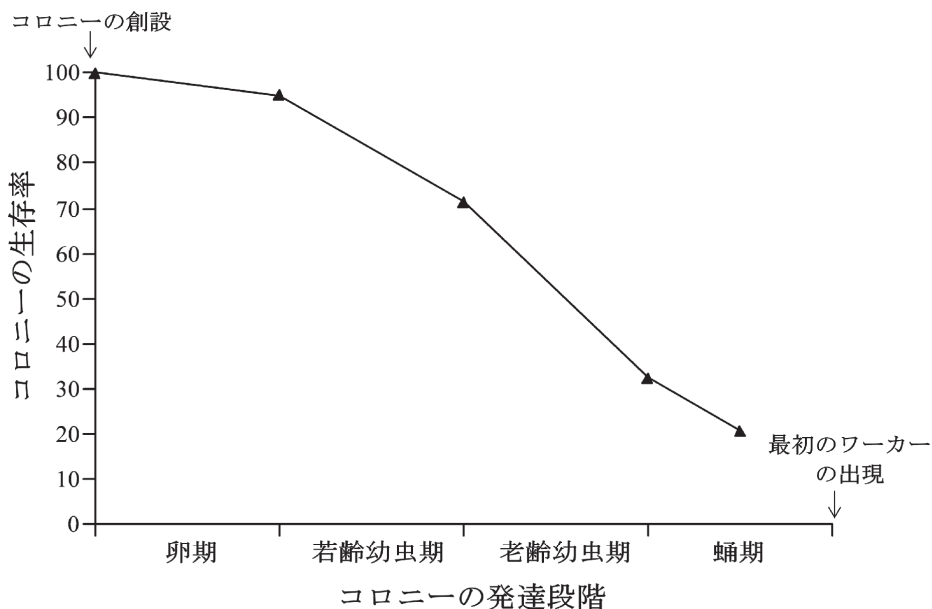


図2. コロニーの各発達段階ごとの生存率 (ENとSNを合わせた全コロニー)

ナガバチでは、若齢幼虫期において創設メスの消失が頻繁に起こったが、創設メスは幼虫の出現した巣を放棄しなくなる傾向があるため、外役中に多くの創設メスが捕食により死亡したと考えられる。

Miyano (1980) はフタモンアシナガバチの創設期のコロニーが捕食者にあまり攻撃されなかった理由として、当時の潮来市は水田を開拓した場所であったため新しい環境に捕食者が多く存在しなかったのではないかと述べている。本研究では、鳥類と思われる捕食が多かったが、カラス (*Corvus* spp.) は新潟大学五十嵐キャンパス内やその近辺に多数おり、成長したコロニーを頻繁に攻撃した最も可能性の高い捕食者である。セグロアシナガバチの巣はフ

タモンアシナガバチの巣よりも大きいため、カラスに巣が発見されやすい上、ブルードのサイズが大きいので栄養価が高いため、捕食者から格好の対象にされたのだと考えられる。カラスと思われる捕食によってセグロアシナガバチの発達した初期コロニーが失敗したケースは別の年にも多数観察されていることから(長沼, 未発表), 今後ビデオカメラを使用し、カラスによる捕食があるかを注意深く観察する必要がある。

本研究から、創設期を通してセグロアシナガバチのコロニーの生存率はわずか20%程度であることが判った。日本産アシナガバチ属における先行研究によれば、本研究を除くコロニーの生存率の平均は

表3. 創設期におけるコロニーの生命表 (ENとSNを合わせた全コロニー)

x	lx	dxF	dx	qx	lx'	dx'
卵期	161	創設メスの消失	7	4.3	100	4.3
		不明	1	0.6		0.6
		合計	7	5.0		5.0
若齢幼虫期	153	不明の捕食者による捕食	9	5.9		5.6
		創設メスの消失	19	12.4	95.03	11.8
		人為	2	1.3		1.2
		ナメクジ	3	2.0		1.9
		アリ	1	0.7		0.6
		不明	4	2.6		2.5
		合計	38	24.84		23.60
老齢幼虫期	115	不明の捕食者による捕食	40	34.78	71.43	24.84
		創設メスの消失	9	7.83		5.59
		人為	3	2.61		1.86
		ナメクジ	3	2.61		1.86
		アリ	4	3.48		2.48
		不明	4	3.48		2.48
		合計	63	54.8		39.13
蛹期	52	不明の捕食者による捕食	11	21.2	32.30	6.83
		創設メスの消失	3	5.8		1.86
		人為	1	1.9		0.62
		アリ	1	1.9		0.62
		不明	3	5.8		1.86
		合計	19	36.5		11.80
採集時	33				20.50	

使用したパラメーターを以下に示す。1) x: コロニーの各発達段階および採集時, 2) lx: それぞれの各発達段階の開始まで生存したコロニー数, 3) dxF: コロニーの失敗の要因, 4) dx: それぞれの発達段階で失敗したコロニー数, 5) qx: それぞれの発達段階を開始した創設メスを100としたときの失敗率, 6) lx': 創設されたコロニー数を100としたときにそれぞれの発達段階まで生き残ったコロニー数, 7) dx': 創設されたコロニー数を100としたときにそれぞれの発達段階で各要因により失敗したコロニー数。

32.4% (15.8–57.4%) であることから (表4), 本研究で得られた20.5%というコロニーの生存率は, これら先行研究よりむしろ低かったと言える (1 試料 t 検定, $t_{11}=2.737$, $p=0.021$)。日本産アシナガバチ属において創設期コロニーの生存率が低い要因は, 主に創設メスが単独で巣を創設することと関係していると考えられる。新熱帯地区に生息するアシナガバチの創設メスは, 単独でコロニーを創設するだけでなく複数の創設メスでコロニーを創設することがある。Oliveira et al. (2009) は, 新熱帯に生息する *Polistes versicolor* において, 単独の創設メスによって創設されたコロニーと複数の創設メスによって創設されたコロニーの創設期における生存率を比較した。その結果, 複数の創設メスによって創設されたコロニーの創設期の生存率が51.5%だったのに対し, 単独の創設メスによって創設されたコロニーの生存率は9.4%であった。複数の創設メスによるコロニーの営巣活動は, 巣の防衛のような内役と, 採餌や巣材の採集のような外役を両立することができる。さらに複数の創設メスが採餌活動や巣材採集を行うことによって, ブルドに与える蛋白質性の食料が増加し, 巣の修復や補強が素早く可能となるため, 創設期を短縮することができると考えられる。しかし, 複数メスによるコロニーの創設が創設期のコロニーの生存にとって有利であるにもかかわらず, 多雌によるコロニー創設は, 新潟市におけるセグロアシナガバチの調査では, 197コロニー中1コロニーのみであった。日本産アシナガバチ属では単

雌創設がほとんどであることは以前の研究から知られていたが, 単雌創設コロニーの創設期の生存率が低いにもかかわらず, この方法が続く理由については依然として不明である。

5. 謝 辞

野外調査には, 新潟大学教育学部昆虫生態学研究室の小柳津渉さんをはじめとする研究室のメンバーにご協力をいただいた。また, 金沢大学大学地域連携推進センターの小路晋作博士からはコロニーの生存率の比較法についてご教示いただいた。

6. 引用文献

- de Oliveira, S.A., de Castro.M.M.& Prezoto, F. (2010) Foundation pattern, productivity and colony success of the paper wasp, *Polistes versicolor*, Journal of Insect Science, 10 : 1–10.
- Jeanne, R.L. (1975) The adaptiveness of social wasp nest architecture. The Quarterly Review of Biology, 50 : 267–287.
- Kasuya, E. (1980) Behavioral ecology of Japanese paper wasps *Polistes* spp. (Hymenoptera: Vespidae) I. Extranidal activities of *Polistes chinensis antennalis*. Researches on Population Ecology, 22 : 242–254.
- Kudô, K., Yamane, S. & Yamamoto, H. (1998)

表4. 日本産アシナガバチ属 (*Polistes*) コロニーにおける創設期の生存率

種	調査場所	創設期コロニーの生存率	文献
<i>P. jokahamae</i>	新潟市 (37°52'N, 138°56'E)	20.5	本研究
	和歌山市 (34°13'N, 135°10'E)	46.7	Matsuura(1977)
<i>P. chinensis</i>	新潟市 (37°52'N, 138°56'E)	25.0	草間(2011)
	潮来市 (35°57'N, 140°35'E)	57.4	Miyano(1980)
	金沢市 (36°34'N, 136°40'E)	32.4	Miyano(1980)
	船橋市 (35°47'N, 140°3'E)	35.5	Miyano(1980)
	津市 (34°43'N, 136°31'E)	53.0	Matsuura(1977)
	津市 (34°43'N, 136°31'E)	19.1	Matsuura(1977)
	池田市 (34°43'N, 136°31'E)	15.8	Yoshikawa(1954)
<i>P. riparius</i>	置戸町 (43°40'N, 141°22'E)	30.0	Yamane & Kawamichi(1975)
	札幌市 (43°3'N, 141°14'E)	26.1	Yamane & Kawamichi(1975)
<i>P. snelleni</i>	札幌市 (八剣山) (42°57'N, 141°14'E)	15.8	Yamane(1969)

- Physiological ecology of nest construction and protein flow in pre-emergence colonies of *Polistes chinensis* (Hymenoptera Vespidae) : effects of rainfall and microclimates. *Ethology Ecology & Evolution*, 10 : 171-183.
- Kudô, K. (2000) Variable investments in nests and worker production by the foundresses of *Polistes chinensis* (Hymenoptera: Vespidae) . *Journal of Ethology*, 18 : 37-41.
- 草間淑之 (2011) フタモンアシナガバチの創設メスの体サイズが営巣活動に及ぼす影響. 新潟大学大学院教育学研究科修士論文, 202 pp.
- 松浦誠 (1977) アシナガバチの生活. *自然*, 32 : 26-36.
- Miyano, S. (1980) Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*, in central Japan (Hymenoptera : Vespidae) . *Researches on Population Ecology*, 22 : 69-88.
- 長沼友里子 (2012) セグロアシナガバチの創設メスによる蛋白質資源の分配戦略. 新潟大学教育学部卒業論文, 69 pp.
- Yamane, S. (1969) Preliminary observations on the life history of two polistine wasp, *Polistes snelleni* and *P. biglumis* in Sapporo, northern Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, series VI, Zoology*, 17 : 78-105.
- Yamane, S. & Kawamichi, T. (1975) Bionomic comparison of *Polistes biglumis* (Hymenoptera, Vespidae) at two different localities in Hokkaido, northern Japan, with reference to its probable adaptation to cold climate. *Kontyû*, 43 : 214-232.
- Yoshikawa, K. (1954) Ecological studies of *Polistes* wasps. I. On the nest evacuation. *Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University, series D*, 5 : 9-17.