

〈講座〉

昆虫社会学入門

田村 正人

東京農業大学

〒156-8502 東京都世田谷区桜ヶ丘 1-1-1

An Introduction to Insect Sociology

Masato TAMURA

Tokyo University of Agriculture, Sakuragaoka 1-1-1,

Setagaya-ku, Tokyo, 156-8502 Japan

摘要. 昆虫の社会とは、「同種の2個体以上の個体間で起こる、種を維持していくうえの協同的相互関係」と定義され、単独生活をするものも含めて、種はすべて社会をなしているとみなされる。したがって「真社会性」とは、①両親以外に子育てを手伝う個体がいる（共同育児）、②2世代以上が同居して一緒に暮している（世代の重なり）、③子を産む個体と産まない個体（不妊カスト）とがいる（繁殖に関する分業）の3つを完全に備えた「高度に発達した社会」を指す。ハチ（膜翅）目の、このような真社会性に至る道すじには2つのルートが想定される。その1つは、母娘による単一家族ルート（サブソシアル・ルート）で、まず母親が長期間子を世話することで世代の重複が起こり、次に成長した子が妹や弟の世話、巣の掃除や防衛などを分担するようになり、最終的には自分では繁殖しなくなって繁殖上の分業が成立する。もう1つは、複合家族による共同巣ルート（セミソシアル・ルート）である。まず繁殖メスが複数集まり近接して営巣することから始まって巣や子の防衛に共同で当たるようになり、次に最優位のメスがしだいに独占的に繁殖するようになって、最終的には繁殖の分業が成立するとともに世代の重複によって若いメスが完全にワーカー化するのである。

シロアリとミツバチの階級分化には違いがある。シロアリの階級分化は、内因説と外因説があり、前者は遺伝的、あるいは胚の時代に階級分化が決定されているとするもので、後者は卵からふ化した幼虫は、あらゆる階級に分化する能力をもっているが、コロニーの状態によってどの階級に分化されるかが決定される。その決定にはフェロモン、栄養、行動刺激が関係するという説である。一方ミツバチでは、未受精卵（染色体数 $n=16$ ）からは雄バチが、受精卵（ $2n=32$ ）からは雌バチが産まれる。さらに女王バチと働きバチの分化は、与えられる餌の質と量の違いにより幼虫期の前期に決定し、階級の維持には起動フェロモン（primer pheromone）が関与する。

キーワード: 集団, シロアリ, ミツバチ, 階級

Key words: group, termite, honey bee, caste

1. 昆虫の社会

アリ（蟻, ant）やミツバチ（蜜蜂, honey bee）やシロアリ（白蟻, termite）を一般に社会性昆虫（social insect）と呼んでいる。これらの社会性昆虫にみられる特徴を列記すると次のとおりである。

- ①少なくとも数十匹、多ければ数千万匹に達する集団（コロニー）を形成している。
- ②この集団は通常「巣」をつくり、生活の多くは巣の中で営まれる。

2004年6月25日受付 (Received 25 June 2004)

2004年9月22日受理 (Accepted 22 September 2004)

- ③集団の構成員は、1匹あるいは極く少数の生殖虫と、多数の非生殖虫がら成り立っている。
- ④集団形成の初期段階では、生殖虫である親が、それ以後は先に生まれた個体があとに生まれた個体を保育する。
- ⑤食物は集団で採集し、コロニーの構成員に分配される。また、採集した食物を貯蔵する。
- ⑥個体間のコミュニケーションには、フェロモン、音声、体の動きなどを使う。

Wilson (1975) は、「社会 (society) とは、同種に属し、共同によって組織化された個体のグループで、それを判断する基準は、性行動以外の共同的性質のコミュニケーションである」と定義した。この場合の「社会」は家族あるいは集団と同義語である。

一方、今西 (1951) は、「社会とは同種個体によってつくられるオーガニゼーションである」とし、単独生活をするものも含めて、種はすべてそれぞれ社会をなしているとみなし、「種社会 (species)」と呼んだ。ここで社会というのは、集団や局地的な個体群を指すのではなく、同種の動物の全個体を意味するので、社会は種と同一であるともいえる。今西の考えに従えば、アリやミツバチやシロアリの社会は、社会の様式のひとつにすぎず、「社会性」とは、それらのうちで特に高度に発達した社会を指し、その種のほとんどの個体が、共同によって組織されたグループの中で生活している。

また、日高ら (1996) は、動物の社会を「同種の2個体以上の個体間で起こる、種を維持していくうえの協同的相互関係」と定義し、単独生活をするものも含めて、種はすべて本質的に社会的存在であり、社会をなしていると考えている。つまり、昆虫個体間の相互作用はすべて社会的関係とみなされ、しかも、社会をもつ昆虫ともたない昆虫の区別はなく、一見、他の個体とは何の交渉ももたないで暮しているように見える昆虫でも、繁殖 (有性生殖) のときには必ず他個体と相互作用を行う。また、集団で移動するもの、越冬期に群がるものなどがあり、「社会」は下等なものから高等なものまで多様である、といえる。したがって昆虫社会学は、①社会のしくみ、②生存価、③発達および④進化に関する科学である。

2. 社会の種類と発達

1) 集合と分散

社会を統一的に理解するうえで最も基本的な要素は、個体間の間隔がどれくらい離れて暮らしているか、という分布様式 (distribution pattern) である。

個体間に引つけ合いがあり、個体間相互の間隔を狭める働き (集合性, aggregation) によってもたらされる分布様式は「集中分布 (clustered distribution)」となり、「社会性」の芽ばえと考えられる。個体群中の遺伝子プールを大きくすることに貢献しており、多くの昆虫が含まれる。ミツバチやシロアリは集合傾向が極度に達したものとみなされる。

一方、個体間に避け合いがあり、個体相互の間隔を広げる働き (分散, dispersal) によってもたらされる分布様式は「一様分布 (regular distribution) または排列分布 (spaced distribution)」といい、コストが利益を上回るような群れの形成を阻止する働きがある。これは「なわばり (territory)」の芽ばえと考えられ、昆虫社会に不必要なトラブルを減らす役割を果たしている。

また、個体間相互に、誘引性や反発性などの特殊な関係が存在しない場合の分布様式は「ランダム分布 (random distribution)」となる。ランダム分布は「機会分布」ともいい、集中分布でも一様分布 (排列分布) でもない分布型であり、バリエーション (variance) と平均値が等しいときに成り立つ、という統計学上の性質 (理論) に基づいている。

2) 昆虫社会の進化

Michener (1969) は、孤独性昆虫から社会性昆虫に至る進化系列を次の3つの性質、すなわち、①同種の複数個体が共同して子供を育てる、②生殖のみを行う個体(階級)と生殖を行わない個体(階級)がいる、③親世代と子世代が共存している、などを基準にして次の6つのカテゴリーに分類した。

- a) 孤独性 (solitary): 上記の3つの性質のいずれももっていない。多くの昆虫が含まれ、独居性ともいう。
- b) 亜社会性 (subsocial): ある期間彼ら自身の子どもを育てる。給餌を伴わない育児を「保護または防衛 (defense or protection)」ともいう。
- c) 共同巢性 (communal): 同世代の個体が共同して造巢するが、保育は共同して行わない。
- d) 擬似社会性 (quasisocial): 同世代の個体が同じ巣を用い、子どもを共同して保育する。共同育児、あるいは準社会性ともいう。
- e) 半社会性 (semisocial): 同世代の個体が子どもを共同して保育するが、個体間の繁殖においては分業している。つまり、ある個体は子を産むが、他個体は産まず育児のみを行う。同世代カースト制ともいう。
- f) 真社会性 (eusocial): 上記の3つ性質①~③のすべてもっており、最も進化した昆虫社会である。低次、高次の段階がある。真社会性昆虫は、ハチ目 (Hymenoptera) とシロアリ目 (Isoptera) だけであったが、新たにカメムシ目 (Hemiptera) のアブラムシ (Aphid) が加わった (青木, 1977)。

b~e を前社会性 (presocial または infrasocial) ともいい、ハチ目、コウチュウ目 (Coleoptera) のハネカクシ・シデムシ・キクイムシ・フナムシ、バッタ目 (Orthoptera) のコオロギ、アザミウマ目 (Thysanoptera)、ハサミムシ目 (Dermaptera)、カメムシ目のアブラムシ・カメムシ・コオイムシ・タガメ・ツノゼミなど、多くの種で知られている。

また、前社会性昆虫における育児以前の原初的な親(母メス)の配慮には次の5つのステップが区別される。

- ①メス親が卵を、その種が正常に生活できる環境中にまきちらして産卵する(バッタ目)。
- ②新生孵化幼虫が直ちに摂食できるよう食物の上に産卵する(食葉性のチョウ目 Lepidoptera)。
- ③卵を何らかの防衛物質でおおう(カマキリ目 Mantodea)。
- ④親が卵や若齢幼虫のところにとどまり、それらを積極的に敵から防衛する(カメムシ目)。
- ⑤卵を安全な場所とか、特別に準備したところ(巣)に産み、幼虫の孵化後すぐ摂食できるように、あらかじめ食物を用意しておく。これは一括給食 (mass provisioning) とみなされ、コウチュウ目のフン虫や、ハチ目のハナバチ類にみられる。

3) 真社会性への道筋

シロアリは1億年以前からカストが分化していたことが化石によって確かめられており、現生シロアリは1回だけ生じた真社会性シロアリからしだいに分化したものの子孫だと考えられている。一方、アリでは1~2回、ミツバチでは少なくとも8回、独立に進化したものと考えられており、下等なものから高等なものまで多様である。

生物は生き残る子の数を最大限にするよう淘汰されてきたのだから、不妊カストの存在は一見矛盾しているように思われる。こうした昆虫が進化するには一定の生態的制限要因と遺伝的要因とが共にはたっているものと考えられる。ハチ目の孤独性(独居性)が真社会性に至るまでの道筋には、サブソシアル (subsocial) ルートとセミソシアル (semisocial) ルートの2つが想定されている。

前者は、単一家族から成る母娘ルートとも呼ばれる。まず母親が長期間子どもを世話することで

世代の重複が起こり、次に成長した子どもが妹や弟の世話、巣の掃除や防衛などを分担するようになり、最終的には繁殖上の分業が成立する。この場合、真社会性を発達させる生態的要因は、巣に適切な場所が少ないか、巣作りにたいへん労力がかかるために巣の再利用が効果的であることや、寄生者など巣への侵入者を撃退することの重要性が考えられ、遺伝的要因としては、両親と同じくする場合には自分の兄弟姉妹を育てることが子を育てることと等価であるという理由による。

後者は、複合家族から成る共同巣ルートとも呼ばれる。まず繁殖メスが複数集まり近接して営巣することから始まって、巣や子の防衛に共同であたるようになり、次に最優位のメスが次第に独占的に繁殖するようになって、最終的には繁殖の分業が成立することともに世代の重複によって若いメスが完全にワーカー化するのである(日高ら, 1969)。

3. 群れの構造と機能

1) 集団の分類

社会性の特徴の1つである昆虫の集団は、その成立原因によって次の3つに分類できる。

- ①かたまり：物理的に各個体が1か所に集められてできる、統合性のない集団(例、モンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* Bcisdual の産卵)。
- ②集まり：各個体が、場所の条件にそれぞれ独立に反応して集まる、統一性の低い集団(例、キチョウ *Eurema kecabe mandarina* de l'Orza)。
- ③群れ：個体間の誘引性に基づく、統合性の高い集団。例、アリ類(図1)など。

2) 集合性の分類

A. 集合性(aggregation behaviour)を集合のつくり方で分類すると次のとおりである。

- ①幼虫が自分たちで吐いた糸でつくった巣網の中で生活している(例、アメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* Drury, オビカレハ *Malacosoma neustria testacea* Motschulsky など)。
- ②巣網をつくらずに幼虫が互いに体を接触し合っている種類(例、カイコ *Bombyx mori* L., クスサン *Dictyoploca japonica* Butler, チャドクガ *Euproctis pseudoconspersa* Strand, ニカメイガ *Chilo suppressalis* Butler, マツノキハバチ *Neodiprion sertifer* Geoffroy など)。
- ③幼虫は互いに触角の先端が触れ合う程度の等間隔で「間おき集合(spacing)を行っている種類(例、クロゴキブリ *Periplaneta fuliginosa* Serville など)。
- ④種特有の匂い物資(臭気)を発して集合を維持している種類(例、ホオズキカメムシ *Acanthocoris sordidus* Thunberg など多数の種が知られている)。
- ⑤巣網をつくらずに、体を接触しているものと幼虫が少しずつ互いに距離をへだてているものとが混在している種類(例、28ホシテントウ *Epilachna sparsa* Dieke, オオ28ホシテントウ *E. vigintioctomaculata* Motchulsky など)。

B. 集合性を、集合の持続性から分類すると

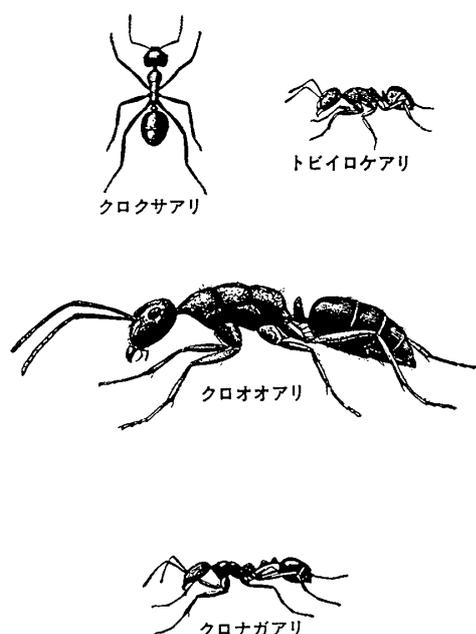


図1 アリ類4種(久保田, 1979)

次のとおりである。

- ① 孵化から終齢近くまで集合生活をし、幼虫期の全部または大部分を集合状態で過ごす種 (例、アメリカシロヒトリ、チャドクガ、マツノキハバチなど)。
- ② 若齢期には集合生活をしているが、中齢期にかかると徐々に集合は崩壊し、その後は単独生活に移行するもので、幼虫期の約半分を集合状態で過ごす種類 (例、オビカレハ、クスサン、ニカメイガなど多数の種が含まれる)。
- ③ 卵から孵化した幼虫は一齢期のごく初めだけ集合生活をしているが、集合生活をする期間はごく短くて幼虫期の大部分を単独生活する種 (例、オオ 28 ホシテントウなど)。

3) 群れの機能

① 集合の生物学的意義

幼虫前期の集合は、餌や気象条件に対する若齢幼虫の物理的な弱みに関連して発達し、幼虫後期の集合は、死亡に対する防御ということに関連して進化したものと考えられる。

集合は、直接の集合行動をひき起こすことで初齢幼虫の餌への食いつきを容易にし、また硬い不適な餌を集合することにより湿潤にして各個体が食いつきやすくするようにし、幼虫の生存価を高めることができる。また、発育特に若齢期の発育期間を短縮して環境要因の影響を最小限に食い止めることにも寄与している。

② グループ効果とマス効果

グループ効果 (group effect) とは、少数の個体間の行動によって起こる相互作用により、感覚器官-神経-ホルモン中枢を通じての直接的な刺激が個体にプラスに働き、マス効果 (mass effect) は、多数個体の集合による環境の生物的条件づけを通しての個体間の間接的な相互作用である。ゴキブリやナガメ *Eurydema rugosa* Motschulsky の集合効果はグループ効果である。クスサンに熟度の進んだ極端に乾燥した硬い餌を与えると集合の小さい場合には著しく生存率が低下するのでマス効果と考えられる。

アワヨトウ *Cirphis unipuncta* Haworth は、柔らかい食草では分散して単独状態で摂食するが、著しく硬い葉を与えると集合して摂食する傾向がある。チャドクガでは、1頭ずつ隔離してしまうと餌にまったく食いつけずに全個体が生存できないが、人為的に餌を傷つけてやると単独でも食いつくことができる。

4) 群れの経済学

群れることの利益としては、探知網が拡大され a) 餌を発見し獲得するうえで有利である。b) 敵から身を守るうえで有利である (希釈効果)。c) 繁殖するうえで配偶者の獲得率を高めることができる。

一方、群れで暮らすことの不利益 (コスト) としては、a) 餌となる動物に気づかれたり、餌不足を起こす (採餌干渉)。b) 敵に発見されやすくなる。c) 大きな集団になると、個体間隔が狭まり、病気や寄生虫が蔓延 (伝染) しやすくなる。

4. なわばり

1) なわばりの定義

なわばり (縄張り) とは、勢力圏のことで領分またはテリトリー (territory) ともいい、行動圏 (home range) の一部に定住し、攻撃や威嚇によって排他的に占有・防衛する地域をいう。

したがって、なわばりは、反発性に基づく社会関係の 1 つであり、「干渉」を通じての 1 つの競争の型であると考えられる。競争 (competition) は競合ともいい、同じ栄養段階の生物 (昆虫) 相互間

の作用であり、「1 個体以上の昆虫が同じ環境資源をめぐる同時の要求」と定義され、しかも、その要求物の量が不足する場合に起こる奪い合いの関係で、典型的な密度依存的 (density dependent) 要因である。なお、相互作用の結果、双方に利益があり、共存できる場合を協同 (cooperation) という。

防衛には、身振り、音声、化学物質などが用いられ、定住性は、帰家行動 (homing) すなわち特定の場所の記憶と結びついており、巣をつくるグループにおいて特に発達している。

2) なわばりの機能

なわばりの機能は次のように分けられる。

①採食なわばり

採食なわばり (feeding territory) では広範囲にわたってテリトリーを防衛する。採食なわばりが成立し、発展するためには、食物資源は防衛できるものでなければならない。そのうえ、食べ物が少なく、生活場所にはほぼ一様に分布し、それが予測可能な状況にあることが重要である。すなわち、食物の防衛が経済的に成り立つことが必要なのである。一定空間から得られる食物量を予測してそこを防衛するのが、なわばりのコストであり、一定空間から得られる食物量が利益である。経済の法則は利益とコストの差をもって表される。なわばりは広いほど、その中に含まれる資源は多くなるが、自分が食べきれないほどの餌があっても利用不可能なので広いなわばりを守ることの利益はある程度で頭打ちとなる。一方、なわばりを守るための出費 (コスト) は広ければ広いほど大きくなる。この利益と出費との差が最大になるようななわばりの広さが「最適なわばりサイズ」である。

②配偶なわばり

配偶なわばり (mating territory) とは、オスが生殖のためにのみ、なわばりを防衛するもので、そのためには雌雄の識別が必要である。アブ (虻) 類の滞飛 (hovering)、トンボ類の警戒飛行 (patrol)、鳴く虫 (バッタ目) のおどし鳴き (fighting or rival song) などがある。

トンボ目 (Odonata) のなわばり行動の目的は、もっぱら交尾だけに限られる。なわばり行動には、飛翔型 (なわばりを飛びながら防衛すること) と、静止型 (水ぎわの植物や水面から出ている棒の先などに止まって、他の雄が近づくと飛び立って追い払い、戻ってきてはまた静止する) とがある。飛翔型には、ヤンマ科、トンボ科など多くの種が含まれ、静止型にはイトトンボ科、カワトンボ科、シオカラトンボなどが含まれる。なわばりの範囲は大きいもので 10 m 内外、小さいものは 1~2 m である (図 2)。

スズムシ *Homoeogryllus japonicus* de Haan の雄は、リーン・リーンと、鈴の音のような澄んだ美声で涼しげに鳴く。夜温が 20°C 以上でよく鳴き、18°C 位になると鳴き方が少なくなる。雄の左の翅には摩擦片と共鳴鏡があり、右の翅にはヤスリがある。鳴くときには翅を 90 度立てて、左右の翅をこすり合わせて音を出す。雌の翅には摩擦片も共鳴鏡もヤスリもないから鳴くことはできない。聴覚器 (耳) は雌雄の脛節 (tibia) にある。鳴き方には、ひとり鳴き (call song)、くどき鳴き (love song) のほか、テリトリー内に雄が侵入すると、おどし鳴きによってライバルを追い払う。

③営巣なわばり

営巣なわばり (nesting territory) とは、自分

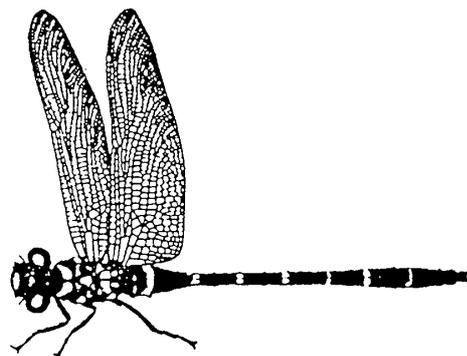


図 2 オニヤンマ (朝比奈, 1959)

の巣と、それにごく接近した地域のみを防衛することをいう。社会性昆虫のシロアリやハチ類やアリ類などの巣をつくる種に普通にみられる。防衛の任に当たるのはシロアリとアリ類では兵アリ(soldier)と呼ばれる不妊の非生殖階級である。シロアリの兵アリはオスとメスから成るが、アリではメスのみである。

ミツバチの働きバチ(worker)は、羽化後の日齢の経過に伴い、(I)巣の清掃、(II)育児、(III)巣の補修、(IV)巣の防衛、(V)訪花へと変化していくが、巣の防衛の任に当たる番兵は不妊のメスで、門番は内勤としての最後の仕事である。2本の前脚を上げ、4本の中・後脚で立ち、触角を前方に突き出して外から来るハチを1匹1匹念入りにチェックする。チェック時間は1~3秒で、仲間であるかどうかは臭いで判断する。

④多目的なわばり

多目的なわばり(all-purpose territory)とは、上記2つ以上の目的をもった場合をいう。

なわばりを占有した個体は、侵入者よりも小さくとも防衛に成功することが多い。このように、なわばりをめぐる闘争で先住者の方が有利であることを「先住効果(effect of prior residence)」と称し、昆虫社会に不必要なトラブルを減らす役割を果たしているものと考えられる。

なお、社会性のハチにおける「なわばり防衛」は、ほとんど巣の周辺に限られ、多くのアリ類にみられるような広い地域の防衛は認められないのは、アリが平面生活者であって、一定の空間を占有することが行動的にも容易であることと、ハチの食糧(花蜜や昆虫)の空間的・時間的分布が一定面積を防衛しても生存価と結びつかないという理由によるものと推察される(伊藤, 1978)。

5. 社会性昆虫

シロアリやミツバチは高度に発達した社会をつくって生活しており、「超個体的個体(super-organism)」あるいは「超家族組織(superfamily system)」などと呼ばれている。

1) シロアリの社会

ヤマトシロアリ *Reticulitermes speratus* (Kolbe) のコロニーは、1~3万匹からなり、基本的には生殖階級、労働階級および兵隊階級の3つの階級と、未成熟個体で構成されている。生殖階級は、第一生殖虫(primary reproductive)と呼ばれる1匹の女王(queen)と、1匹の王(king)である。生殖能力を持っていないのは多数の兵アリ(soldier)と90%以上を占める働きアリ(worker)である。兵アリと働きアリにはいずれも両性(雌雄)が存在する。女王は精液を貯えることができないので常に王と生活している。第一生殖虫が死亡すると、若虫(nymph)から直接生じた副王または副女王と呼ばれる第二生殖虫(secondary reproductive)、補充生殖虫(supplement reproductive)あるいは置換生殖虫(replacement reproductive)がとって代わる。つまり、完全な成虫型といえるものは女王、王および成虫型の副女王・副王のみであって、ほかの階級はすべて発育不全な状態すなわち幼虫型(兵アリと働きアリ)あるいは幼態を残した成虫(neotenic)なのである(図3)。

2) ミツバチの社会

セイヨウミツバチ *Apis mellifera* L. のコロニーは、原則として1匹の女王(queen)と数千~数万匹の働きバチ(worker)、4~9月の繁殖期に現れる2,000~3,000匹の雄バチ(drone bee)とから成る。女王は体重250~300mgで最大、1回の交尾飛行で1~数匹の雄バチと数日間に延べ3~7回の交尾を行い、貯精のうに500~700万個もの精子を貯える。もっぱら産卵に終始し、雌性の受精卵(染色体数 $2n=32$)と雄性の無精卵($n=16$)を産みわけける。

3) 階級分化

シロアリの階級分化には内因説と外因説があり、前者は、遺伝的、あるいは胚の時代に階級分化

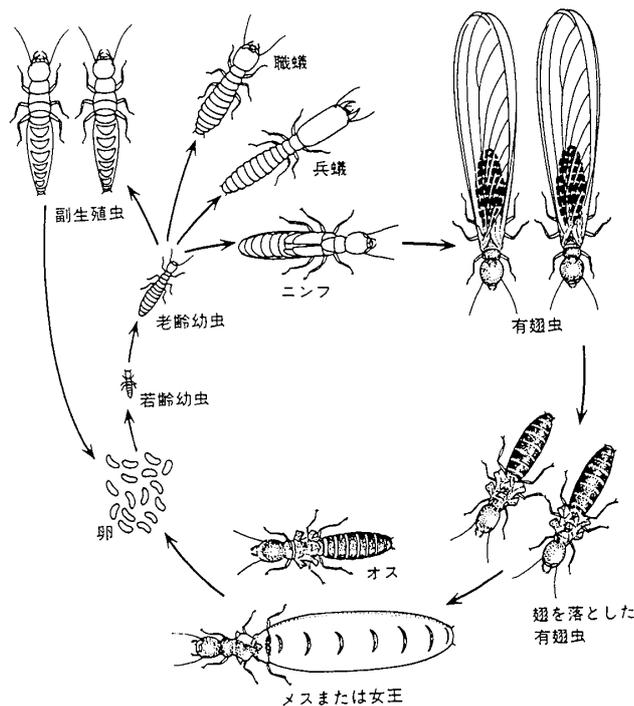


図3 ヤマトシロアリの階級分化 (Kofoid, 1934)

が決定されているとするもので、後者は卵からふ(孵)化した幼虫は、あらゆる階級に分化する能力をもっているが、コロニーの状態によってどの階級に分化するかが決定される。その決定にはフェロモン、栄養、行動刺激が関係すると考えられている。

ミツバチの女王バチと働きバチは、ともに雌性で、まったく同じ受精卵 ($2n=32$) から生まれるのであるが、女王バチと働きバチの分化は、生育する巣べや (cell) の違いと、与えられる餌の質と量の違いにより、幼虫期の前半期に決定されるのである。女王バチの幼虫は、王台 (queen cell) とよばれる専門の巣べやにすみ、若い働きバチから常に多量の王乳 (royal jelly) を受け、逆に働きバチは女王バチから女王物質 (9-ケト-(E)-2-デセン酸) を受けることによって、女王バチと働きバチの分化と維持がなされるのである。このように、社会性昆虫の階級分化と維持に關与する化学物質を「起動フェロモン (primer pheromone)」といい、引き金フェロモン、導火線フェロモンなどということもある (湯嶋, 1976)。また、働きバチ幼虫に与えられる餌は、幼虫期約6日間の前半は王乳に類似の働きバチ乳であるが、後半は蜂蜜と花粉が主体となる。

4) 包括適応度

社会性昆虫のワーカーの行動は利他的であり、自分では子を産まない。このような利他的な個体は進化しないと考えられるが、現実には進化がみられるのである。ハミルトン (William Donald Hamilton) の包括適応度 (inclusive fitness) や血縁淘汰説 (kin selection) は、社会性昆虫の進化を集団遺伝学の側から説明した理論として注目されている。彼は、自然淘汰によって選ばれるのは、個体ではなくて「遺伝子型」であることに注目したのである。要約すれば、劣性遺伝子も環境に適合すれば個体群中でしだいに増えていく。また、みずからは子を産まなくても、面倒をみた大勢の妹たちの中には、自分と同じ遺伝子をもった子どもを産んでくれるものがある。つまり、家族 (血縁者) を通じての自然淘汰によって自分と同じ遺伝子型が次世代に残されるというのである。

ミツバチの女王バチと働きバチは母娘あるいは姉妹であり、利他行動 (自分の適応度を下げて他の個体の適応度 = 産子数 \times 生存率を高めるような行動) をする個体と、それを受ける個体が血縁関係にある。ハミルトンが利他行動が進化する条件を示した「包括適応度」とは、 $W_0 - C + rB$ という

式で定義される。この式の W_0 は利他行動などの社会的相互作用を一切行わなかった場合の適応度、 C は相互作用をすることによってこうむる適応度の減少、 B は相互作用を受ける個体の適応度の増加、 r は血縁度を表している。

血縁個体と相互作用をする行動が進化する条件は、相互作用をしない場合の適応度 W_0 より相互作用する場合の包括適応度が大きいことである ($W_0 - C - rB > W_0$)。すなわち $rB - C > 0$ ($r > C/B$) である。これをハミルトンのルールと呼ぶ。

あとがき

一般に共同の場を占めて生活する動物の集団を日本語では「群(ぐん、むれ)」というが、英語では、動物の種に応じて crowd または pack (哺乳類), herd (うし、うま), flock (小鳥、ひつじ), school (魚類), swarm (昆虫) などの使い分けをしている。けれど共通語としては group がよいと思われる。特に大きな集団には colony を用いられることもしばしばみられる。自然(生物)科学としての昆虫社会学は「社会生物学」(sociobiology)の一部に位置づけられ、個体群生態学 (population ecology) や行動学 (ethology) とも境界を接している。

文 献

- 青木重幸, 1984. 兵隊を持ったアブラムシ, どうぶつ社.
- Hamilton, W. D., 1964. The genetical evolution of social behavior I and II. *Tour Theor. Biol.* 7: 1-52.
- 日高敏隆, 1977. 動物にとって社会とはなにか, 講談社.
- 日高敏隆, 1983. 群れとなわばりの経済学, 岩波書店.
- 日高敏隆, 1996. 動物の行動と社会, 156 pp. (財)放送大学教育振興会.
- Higashi, K., 1969. Territory and dispersal in the population of dragonfly, *Crocothemis servilia* Drury (Odonata: Anisoptera). *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. (Biol.)* 5: 95-113.
- Kofoid, C. D. and others, 1946. Termite and Termite Control, University of California.
- 今西錦司, 1951. 人間以前の社会, 岩波書店.
- 伊藤正春, 1973. 動物はなぜ集まるか, 講談社.
- 伊藤嘉昭, 1978. 比較生態学・第2版, 421 pp. 岩波書店.
- 松本忠夫, 1983. 社会性昆虫の生態—シロアリとアリの生物学, 257 pp. 培風館.
- Michener, C. D., 1969. Comparative social behavior of bees. *Annu. Rev. Ent.* 14: 299-342.
- Morimoto, K., 1975. Biology of termites in the Far East. *REV. lant Prot. Res.* 8: 29-40.
- 森下正明, 1961. 動物の社会 (生態講座第19巻), 共立出版.
- 日本しろあり対策協会, 2000) シロアリと防除対策, p. 76, 白橋印刷所.
- 坂上昭一, 1970. ミツバチのたどった道. 進化の比較社会学, 327 pp. 思索社.
- 田村正人, 1993. 役に立つ昆虫の話, 137 pp. 東京農業大学出版会.
- 田村正人, 1998. 昆虫の行動学, 144 pp. 東京農業大学出版会.
- Wheeler, W. M., 1923. Social life Among the insects, Harcourt & Brance Co.
- Wilson, E. O., 1971. The insecties, Oxford Univ. Press, London.
- 吉川公雄, 1973. 社会性昆虫—とくにカリバチを中心として (生態学講座第21巻), 132 pp. 共立出版.