

ハナバチ類の比較社会学—I. 集団制とカスト制の起源

Comparative Bee Sociology I. Origin of Communal and Caste Systems

坂 上 昭 一 (S. F. SAKAGAMI)

北海道大学理学部動物学教室

昭和43年1月8日 受領

アリ, シロアリ, スズメバチ, ミツバチによって代表されるいわゆる社会性昆虫は, その特異な生活様式によって, 古くから注目されてきた。動物の社会現象の研究と銘をうたれたいくたの本の中で, 彼等是一部のトリ, ケモノとともに常におおくのページをしめている。最近になって動物社会学の進路にはあたらしいきざしがみえはじめた。ひろく動物全体について, 個体同士がしめすさまざまな関係を解析していくという, より一般化された姿がうまれつつある。このあたらしい出発においては, 社会性昆虫のしめす極度に分化した集団生活は, きわめて特殊なテーマにすぎなくなるであろう。しかしこのことは, 彼等についての研究が不必要になったことを意味するとはおもわれぬ。そこからひきだされる諸結果は一般性を欠くかもしれない。しかし彼等は無脊椎動物のうみ出した能力のひとつの極をなしている。或は一般にみとめられる系統樹についていえば, Deuterostomia のいただきに立つ脊椎動物に対して, Prostomia の頂点を画しているといえよう。今後発展すべき比較動物社会学においても, 彼等の研究は重要な部分をしめることがゆるされるであろう。

社会性昆虫の分化した集団が示すもっとも特異な点はカスト分化¹⁾にある。すなわち彼等の集団は生殖能力をもつ少数個体と, 生殖力を欠き産卵以外の

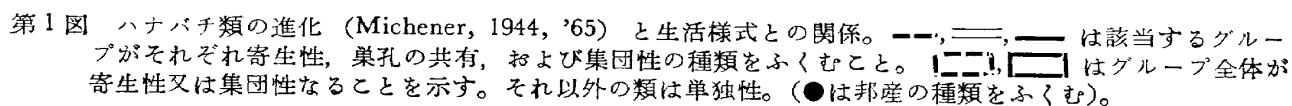
すべての仕事を分担する多数個体から構成される。このような分化が上記の4グループで独立に出現したことは注目に値する。この小文では, カスト分化の進化を中心におき, これと関連して発現した諸現象を, おもにミツバチを頂点とするハナバチ類について論ずる。紙数に制限があるため, 私自身の研究を中心にとりあげ, 他の研究者の業績も私の関心にしたがって配列した。二重に公正を欠くこの取扱いによって, この論文は綜説とはいえない。ただハナバチ類の集団構造に関して, いくつかの問題点を示す役割は果しうると信ずる。

1. ハナバチ類とその生活様式

まずハナバチ類について簡単に説明しておく。高等膜翅類は三つの優占的なグループ, アリ類 Formicoidea, スズメバチ類 Vespoidea, ジガバチ類 Sphecoidea をうみだした。アリは独自の進化をとげ, グループ全体として集団生活者となった。スズメバチ類からは, 集団生活者としてスズメバチ科 Vespidae が生じ, ジガバチ類は自身でこのような生活様式を発展させなかったが, ハナバチ類 Apoidea をうんで, そこからいくつかの集団生活者のグループが生じた。

ハナバチ類は形態的にジガバチ類にきわめて近い。両者をはっきりとわかつ特徴はむしろその生活様式にある。他の節足動物をとらえて, これを幼虫の餌にするジガバチ類に対して, ハナバチは花の蜜と花粉を利用する道をえらんだ。2万に達する種類数と, ほとんど全世界にまたがる分布域は, 彼等がその開拓した niche で成功したことをしめす。ハナバチ類は生活様式から単独性 Solitary, 寄生性 Para-

1) 社会性昆虫の研究には社会性をはじめとして女王, ハタラキバチ, カスト, 分封といった人間社会から借用された術語がおおくもちいられる。動物社会学に, おける術語体系がまだ確立していないため, '社会性' を集団性 communal におきかえた以外これらの術語をそのまま踏襲する。人間社会における類似現象との間にホモロジーが考えられているのではないことは勿論である。



sitic, 集団性 communal の三つのグループにわけられる。これら3群の系統樹上の分布を第1図に示した。大半の種類は単独性である。母バチが1匹で営巣し、蜜と花粉をあつめてそれに産卵し、仔の羽化以前に死ぬ(第2図上)。したがって単独生活といっても、すでに育仔という他の動物ではむしろ例外的な現象が生活の基本形式となっている。さらに膜翅目特有の未受精卵がオスになるという性決定の様式、およびオスが交尾以外にほとんど何等の役割も果さないという特徴が、次に来る集団生活に先立って存することも留意すべきであろう。

単独生活からふたつの別の生活様式が生じた。ひとつは他のハナバチの巣に侵入し、その貯蔵食物を自分の仔のために利用する労働寄生である。第1図にみると、このタイプがこれほどおおく出現した動物群は他に例がないであろう。もうひとつが、以下の論述の対象となる集団生活者であり、第1図に太い線で示されたいくつかのグループから生じている。

ここで集団生活者とは次のように規定される：“非休眠期において成熟したメス成虫が複数個体同一巣内に共存することが、生活様式の主調になっている場合”。したがって集団生活は、ここでは単に gregarious という一般的な意味でなく、きわめて限定された意味にもちいられていることを明記しておく。なおこの意味での集団性と、上述の単独性の中間的な段階が存する。それは、何匹かの個体が、巣の入口のみを共有し、内部でそれぞれ独立した私有域をもつ場合で、第1図にダブルラインでしめしたグループで時に出現し、そのほかコハナバチ科やクマバチ族でもみられる。

社会性昆虫の集団構造とその進化とは、WHEELER (1923)によって一応まとめられた。しかしハナバチに関する章は、彼の著書のうちでもっとも不完全な部分である。これはアリ学者であった彼にとって、ハナバチが比較的関心の周辺にあったためであらうが、何よりも当時のハナバチに関する知見が不十分であったことにもとづく。その後約45年、集団性ハナバチの研究はいちじるしい進歩をとげた。ミツバチの研究は茫大な集積となり、WHEELER のほとんどふれていない、コハナバチについて次々と注目すべき研究がうみ出されている。熱帯圏に研究の手

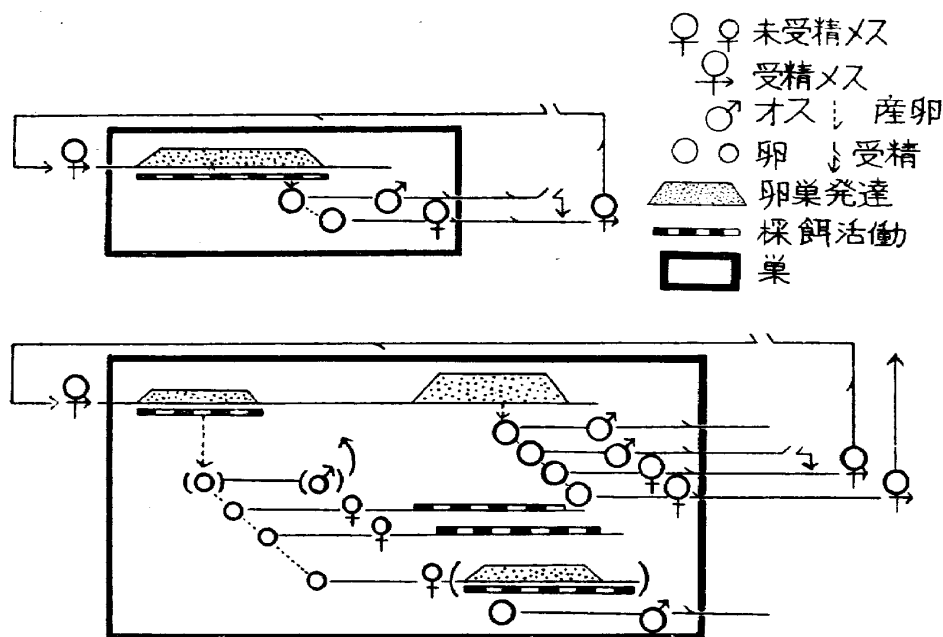
がのびるとともに、アリハナバチ(ツヤハナバチ族)ハリナシバチ、シタバチの生活が順次あかるみにではじめている。次章では、カスト分化の比較的初期段階をしめす例として、コハナバチの生活史を紹介したい。

2. コハナバチの生活——カスト分化の初期段階

ミツバチのもつような高度に分化したカストになれた眼では、カスト分化の初期段階をすることが困難である。この点については、コハナバチがもっとも適当な例を提供する。ここでは私自身がもっともくわしくしらべた *Lasioglossum duplex* (SAKAGAMI AND HAYASHIDA, 1958, '60, '61 及び坂上, 未発表) をとりあげる。この種類は札幌において、次のような生活史をもつ。

4月下旬、越冬をおえたメスが単独で地中に営巣し、5月一杯かかって平均5~6の巣室をつくり、それぞれに幼虫の食餌をはこび産卵する。5月下旬—6月にかけて巣は内側からとぎされるが、他の単独性ハナバチとちがって母バチは生存しつづけ、7月上旬上述の第1回の仔の羽化とともに巣はふたたび開かれる。これらの個体の90%以上はメスで、平均して母バチより小型、原則として未受精、卵巣は発達せず、そのまま巣にのこって、採餌活動その他に従事する。一方母バチはもはや外出せず産卵に専念する。その結果7月一杯の活動期中に平均15(最高40)の巣室がつくられ、第2回の次代個体(第3代でない)がそだてられる。8月下旬からこれらの個体が羽化しはじめ、今度は性比が1:1又はオスがやや多く、メスは母バチと同じ大きさをもつ。秋これらの個体の交尾後、母バチ、夏の娘バチ、およびオスは死滅し、受精した秋の娘バチのみが越冬し、翌春母バチと同じあゆみをくりかえす。

以上の生活史を単独性ハナバチの場合とならべて第2図に模式的に示した。*L. duplex* では、同一の母バチからうまれた娘バチが、初期と後期でことなつた機能を果たすことがしれる。両者の差異が更に拡大されれば夏娘→ハタラキバチ、秋娘(=翌春の母バチ)→女王というカスト分化がでてくるであろう。数千に達する種をふくむコハナバチ亜科ではこの方向にむかう一連の段階が、さまざまな種類によって示される。秋娘と夏娘の形態差がさらにいち



第2図 単独性ハナバチ (上)と *Lasioglossum duplex* (下)の生活環。後者は、母バチ (= 秋娘) は大型、夏娘は小型記号でしめしてある。

じるしくなり、前者の産卵数が増加し、それにとともに娘バチの連続的な産卵がおこなわれるような場合が、数百のメンバーをふくむマルハナバチの集団である。そのみならず、第2図はアリおよび(両性の等能性を考えれば)シロアリの巨大な集団に対しても、原則的には適用することができる。

以上カスト分化の進展への道はひらけたので、方向を転じて、*L. duplex* の生活史の未分化な面にふれてみよう。本種の生活史は前述のごとく、原則として次のコースをたどる。

$$m \rightarrow M \rightarrow m \rightarrow Mddd \rightarrow /m$$

(*M*, 母バチ, 卵巣発達; *m*, 同, 卵巣未発達; *d*, 娘バチ, 未受精, 卵巣未発達; */*, 世代のかわり目。なお以下娘バチについて、次の記号をつかう。*D*, 未受精, 卵巣発達; *f*, 受精, 卵巣未発達; *F*, 受精, 卵巣発達)。このうち夏の活動期をとりあげると、ライトモチーフたる *Mddd* をみだす次のようなさまざまな場合がしられている。(以下娘バチはひとつの巣に3匹いるとする)。

A : *MMddd*. 2 *M* の共存。Pleometrosis

B : *Mddf*. 一部の娘バチの受精。

C : *MddD*. 一部の娘バチの卵巣発達 (第2図に括弧でしめした)。

D : *MddF*. 一部の娘バチの受精および卵巣発達さらにB~Dのさまざまなコンビネーションがある。

E : (*M*). 母バチが巣を去ってもう一度単独営巣。

F : (*D*) および(*F*)。一部の娘バチが母巣を去り(未受精又は受精した状態で)単独営巣。

G : *Mddd(d)*. 一部の娘バチが他の巣から入りこむ(その上で $d \rightarrow D$, $f \rightarrow F$ となることもありうる)。

H : *ddD*, *ddf*, *ddF*. 母バチを失った巣で、娘バチに卵巣発達および受精がおこる (Orphanage)。

このようにさまざまな場合が生ずるのは、本種の生活史がまだ十分固定されていないことをしめす。個々の場合の出現率を算出するにはまだ十分な資料がえられていないが、Cがもっとも多く、Hがこれにつぎ、他は比較的少い。ことにAは500例以上でただ一度しかみられなかった。

比較社会学的にもっとも重要なのはGとDである。前者は、閉鎖社会の典型的な例とされる昆虫のカスト制集団にも例外の存することを示し、後者は、夏の娘バチが、ハタラキバチ的であるとともに、受精し、かつ卵巣が発達することにより (*F*)、次代にメス個体をおくりこむという女王的な機能をもちうることを示す。ただし、*F* の出現は夏娘とともに少数産出される夏オスに依存しており、他のより分化した種類、たとえば *L. malachurum* (Noll, 1931; BONELLI, 1948) では、すでにオスが夏うまれず、従って生活史はより固定化されてくる。

F の出現率は、母バチ M がいる巣ではごく低い
が、Orphanageでは増加し、さらに人為的に母バチを
のぞいた巣ではきわめて高い比率となる(第1表)。

第1表

夏の娘バチの受精および卵巣発達率と母バチの
存否との関係

	娘バチの各タイプの比重				観察数 個体数
	d	f	D	F	
正 常 巣	69.2	3.8	26.4	0.6	154
自 然 無 母 巣	59.4	7.4	29.5	3.7	54
母バチ除去巣	25.0	9.6	15.4	50.0	52

この結果は明かに母バチの存在が、娘バチの受精
ならびに卵巣発達を抑制していることをしめす。ミ
ツバチの女王によるハタラキバチの卵巣発達の抑制
の研究は、近年長足の進歩をとげ、その原因となる
物質の化学的性質も次第に解明されつつある (PA-
IN, 1961)。この抑制現象のきざしが、*L. duplex*
のまだ分化のきわめてあさいカストシステムですで
にあらわれているのである。

コハナバチは完全な単独生活から、マルハナバチ
に接続する段階までのさまざまな種類をふくみ、ソ
シアルスペクトルの豊富さにおいて、他の動物に比
をみない。ここではこれらの種類の比較検討には入
らず、ただひとつだけ例をつけくわえておく。

昆虫のカスト集団の分化程度はさまざまな尺度で
測りうる。カスト分化のつよさはもっとも重要な示
標のひとつといえるが、その他にも、集団のふくむ
個体数、巣の構造の分化、採餌、防禦能力、最広義
のコミュニケーションとしての個体間の関係なども
示標となりうる。これらの性質はほぼ平行して次第
に分化の度合を高めるが、相互の相関は必ずしも厳
密なものではない。一例として *Lasioglossum ma-*
rginatum (PLATEAUX-OUENU, 1959) があげられ
る。本種は他のコハナバチとことなり、集団は多年
性をしめす。最初の年は M のみが単独で採餌産卵
をおこなう。その結果生ずる3~4匹の次代個体は
すべてメスで、その年は何もせず M とともに越冬
し、翌年 *L. duplex* の夏の活動期同様 $Mddd$ の

型で活動がおこなわれる。これらの d たちはその年
死ぬが、産出された娘バチは M とともに冬をこす。
これが5~6年くりかえされるため、最終年には巢
室数は500をこえ、この時はじめてメス、オスがほ
ぼ同数産出され、集団は崩壊し、受精した娘バチの
みが越冬して、翌年単独生活をはじめる。

このような多年性と、大きな個体数にもかかわら
ず、 M , d , 間には大きさその他で何等の差異もみ
られない。そのみならず最終年にうまれ、翌年
 M となるべき娘バチを、より若い巣に入れれば、
翌年 d として活動する。逆に若い巣のメスを最終年
の巣に入れれば、 M になる。つまりこの場合カス
トは特定個体について決定されているのではなく、全
くその個体のすむ環境によって生じてくるのであ
る。

カスト集団の進化の示標となる各種の性質は、従
来恣意的に混合されて論ぜられた傾向があった。今
後の研究では個々の面を一応独立に追究し、その上
であらためて相互の関連を求めるべきであろう。

3. 集団制とカスト制の起源 I

前章においてカスト分化のごく初期的な場合を紹介
した。しかしこのような段階でも、これが単独生
活から一きょに出現したとは考えられない。当然ま
づカストなき集団生活、つまり受精し、かつ卵巣の
発達した、もしくは少なくとも発達しうる等能個体
の集団の存在が中間段階として推定される。

興味あることに、このような等能個体の集団の実
例はきわめて乏しい。このような段階はグループ全
体として集団制に転じてしまったアリとシロアリ
に求めるわけにはいかない(オーストラリアのハリ
アリ, *Diacamma* には女王がないとされている)。
ハナバチ類については、コハナバチとシタバチで、
主に単独性の種類で、時として2匹以上のメスが共
存している例がいくつか知られている。しかし共存
が生活の主調をなす例はまだしられず、一見そのよ
うにみられる例は、巢孔のみを共有し、その中で各
個体が互いに独立に生活しているのがほとんどであ
る。ブラジルのコハナバチ *Augochloropsis spars-*
ilis は、等能個体の共存が生活の主調となる数少い
例のひとつだが、すでに15~20%の比率で未受精・
卵巣未発達の個体がでてくる(大きさの差はない。

MICHENER and LANGE, 1958a)。オーストラリアのアリハナバチ, *Exoneura* にもやや類似した場合があらわれる (MICHENER, 1965)。結局カストなき等能共存の例としては、ハナバチではインドの, *Nomia* (BATRA, 1966), スズメバチ類では東南アジアの *Stenogaster* (吉川・大串・坂上, 未発表) とアフリカの *Belonogaster* (ROUBAUD, 1916) がかりうじてあげられる。ただし *Nomia* の場合は観察例数がまだ少く, *Belonogaster* の例は両検討を要する。単独生活をする有剣膜翅類の種類はきわめておおいし, カスト分化が明かな種類もかなりの数に達する。しかるにその中間段階の例がすくないこと, そして等能共存が生活の主調になるかならないかのうちに, すでにカスト分化のきざしがみられること——この事実は次のふたつの可能性のいずれかにもとづくと考えられる。1) 等能共存は昆虫の, 少なくとも膜翅目の集団生活において, 不安定な, すみやかに通過されるべきフェーズであった。2) 等能共存の成立自体が, 潜在的なカスト分化へのきざしを前提条件としておこなわれた。

第一の場合には集団制とカスト制の起源が独立に解明されねばならない。第二の場合には, 両者はある程度, 同じ原因によって説明されうるであろう。いずれの場合でも, 出現の経過と主因とが明かにされねばならず, このふたつはすべてのグループで同じだったとはかぎらない。研究の現状は残念ながらこのような解明にまではいたっていない。以下の論述は, この錯綜した問題の今後の進展のために, いくつかの問題点を整理したにすぎない。

集団性およびカスト制の起源の説明として, もっともよく知られているのは ROUBAUD-WHEELER による栄養交換説 Trophallactic theory であろう。WHEELER の論旨は時期によって強調点がことなるが, 要約すると次のようになる。1) 母親が子を養育する際, 食餌を一度に与える一括給餌 Mass provisioning から, 少しずつ与える随時給餌 Progressive Provisioning への転換が生じ, これによって親子の接触が増大する。2) 母親は給餌に際して子をなめさらに仔の分泌する唾液を好んで摂取する。こうして親子の間に栄養交換 Trophallaxis が成立し, 母親はよりおおくの仔をそだてて, 唾液摂取量を増大しようとする。3) その結果 1 匹の仔あたりの食

餌量は減少し, 唾液の大量分泌とともにこれが栄養低下→卵巣の發育不全をおこし, カスト分化がおこる。WHEELER はさらにこれとならんで, 母親の寿命が延長して, 仔の羽化後まで生存するようになるため, 成虫母娘の接触がおこり, その際幼虫時における頻繁な接触と, 娘の生殖機能の退化が, 両者の共存を容易にし, 後者は母巢にとどまるようになると考えた。

この説ではまず等能共存, ついでカスト化という順序が含蓄的に認められているが, WHEELER 自身特にこの点を明示してはいない。この説は出現の経過と主因の指示をとともにふくんでいる点で, 説明としては形がととのっているし, アリやスズメバチ類の集団進化に関しては, 今後も顧慮されるべき点をふくんでいるであろう。しかしながら, この説はハナバチ類に適用されるとその弱点があきらかとなる。ハナバチでは, アリハナバチをのぞき, 親成虫が口移しに仔に給餌する例がない。コハナバチのような, 比較的分化のあさい集団をつくる類のみならず, 高度に分化したハリナシバチが一括給餌を採用して親子の接触がみられないこと, 随時給餌をとるミツバチでも, 餌は幼虫に口移しに与えられるのでなく, 巢室の壁に滴下されること, さらにスズメバチ類やアリで頻繁にみられる成虫同志の餌のやりあいが, ミツバチ, ハリナシバチにいたって始めて出現すること, これらの事実は, 少なくともハナバチ類の集団進化が, 栄養交換説では説明されないことをしめす。さらに WHEELER の準拠したグループのひとつ, スズメバチ類でも, 必ずしも彼の主張を満さない結果が存する。BRIAN AND BRIAN (1952) は *Vespula silvestris* で, 幼虫の唾液は栄養にとんでいるとは考えられず, 成虫の唾液摂取はむしろ幼虫の衛生上の対策と考えられる点があることを報じた。もとより栄養上の価値はなくても嗜好の問題は考えられるし, 又起源論につきものの, “今は意義がなくても, もとは……” という論証しにくい面はのこる。しかし“栄養交換”の事実そのものの客観的な検討がなされるべき時期がきていることは明らかである。

WHEELER の説がハナバチ類のおおくに適用しがたいことから, MICHENER (1958, MICHENER and LANGE, 1958b も参照) は, 親子の接触を経て集団

化がおこる場合を subsocial なケースとよび、ハナバチ類のおおく（クマバチ亜科をのぞく）では、かかる接触なしに次のような semisocial な諸段階をへて集団化がおこったととえた。1) 一定地域に密集して巣がつくられる。2) 何匹かのメスが巣を共有し、その中でそれぞれが自分自身の巣室をつくってその中に給餌産卵する。3) このようなメスの間に協調と分業がおこってくる。4) カスト分化がおこる。

この説の特徴は、従来家族 (A) の変型した延長と考えられるカスト集団 (A') とは、別のレベルにあると考えられる巣の集合 (ΣA) に、A' 出現のための重要な意味をあたえている点にある。これによって“栄養交換”に対応する集団化の主因がとくに指定されていないにもかかわらず、個体間の許容 Tolerance が前提とされていることになる。やはり正面に出されてはいないが、この説にはもうひとつ留意すべき点がある。WHEELER その他の説では、母娘関係 Matrifilial relationship が重視された。MICHENER のしめす諸段階は、むしろほぼ同一世代の個体間の関係——おおくは姉妹間の関係によって成立している。従来母娘関係が強調されたため、見のがされがちだったが、カスト分化は母娘間におこるのではなく、必ず姉妹間に生じ、これが母バチの抑制作用によって賦活されるのである。(第2図, *L. chuplex* の夏娘——秋娘を参照)。MICHENER の説はこの点への再考をうながすが、これが又同時にこの説の弱点にもなりうる。それは、カスト分化は姉妹間に生じても、それが機能化されるのは、おおくは母娘間であり、ただ母バチの寿命延長がおこらない、ごく初期段階の集団においてか、もしくは逆に高度に分化した多年性集団において二次的に姉妹間にはたらくにすぎない。

この説での第一段階、巣の集合の出現が、集団化に必ず先行したかどうかについては、疑問がないでもないが、現在これを検討すべき十分な資料がない。他の点では、MICHENER の説は現在しられている集団性ハナバチのおおくによく妥当する。しかしこれは対象をハナバチに限定し、さらに集団化の主因についてほとんどふれていないという。消極的な性格にもとづくもので、妥当性はあってもまだ満足すべき説明とはいえない。ただ WHEELER の

栄養交換が、主因としての普遍妥当性を失った現在この説に暗にふくまれている個体間の許容という、やや漠然とした条件をさらに追究すべきであろう。現在栄養交換説を支持する人々は、これを WHEELER よりも広義に解する。たとえば SCHNEIRLA (1946) は、これに物質の交換以外の特定刺激伝達までふくめている。こうなるとあらゆる生体の反応は結局何等かの刺激にもとづくのだから、上記の許容性同様、妥当性はあってもあまり満足すべき説明ではなくってしまうおそれがある。

集団制とカスト制の起源には、まだ言及すべき問題が二三のこっている。次章でこれらの問題を取りあつかうことにする。

4. 集団制とカスト制の起源—II

まだカスト分化のない等能な個体の共存の一例として、前にあげたアフリカのズメバチ類, *Belonogaster* がある。この類では羽化した娘バチはしばらく巣にとどまって、母バチをたすけ、やがて卵巣が成熟してくると産卵をはじめるという (ROUBAUD, 1916)。このような等能共存の出現に今西 (1951) は危機説とでもいうべき説明を与えた。元来母巣を去るはずの娘バチが、気候条件がわるかったりして栄養不足の状態におかれたため、不妊性となる。このような娘バチは独立して営巣できないからとの古巣にかえる。母バチは娘バチの同居を、その不妊性のゆえに許す。やがて条件が好転して娘バチが不妊でなくなっても、母娘はすでに共存になれており、そのまま同居がつづく。

この説の特徴は、まず等能個体の共存、ついでこれがカスト分化をおこすという、今までのべた考えとちがい、カスト分化の重要な要点である不妊性の故に、共存が成立するとしている点にある。つまり不妊性は等能共存の前提であり、ただ前者が一時的なものであるため、あとで後者に移行しうることになる。この考えは、栄養交換をとくにもち出さずに等能共存を説明しうるし、さらに集団制とカスト制の起源に共通主因をあたえうる。もしこの説が正しければ、前章のはじめにのべた、集団制が生活の主調となるかならぬかのうちに、すでにカスト制がおこってくるという現象をも説明しうる。すなわち共存の前提となった娘バチの不妊性が、母バチ

の抑制作用などによってそのままつづけば、カスト分化が出現すると考えることができる。

この仮説が成立するためには、次の事実の普遍性が証明されねばならない。『等能共存のおこる場合娘バチもしくは姉妹のある個体の卵巣発達が、単独生活者のそれにくらべて遅延すること』。この証明はきわめて困難である。ハナバチ類（スズメバチ類も）の卵巣は羽化直後は未発達であり、相当量の花粉を摂取してはじめて発達する。したがって、ある巣に卵巣の未発達な個体がいたとしても、その個体の将来の生活を推定することは必ずしも容易でない。しかも等能共存の実例自体が、前にのべた如くきわめて稀であり、その大半が温帯地方の研究室からとおい環境で偶発的にみつかるにすぎない。

しかしながら現在しられている乏しい例から判断すると、この仮説の普遍性は問題であるようにおもわれる。再検討を要する ROUBAUD の *Belonogaster* の例をのぞくと、他の場合ではおおくが最初に不妊性であることを条件とせずに、等能共存が成立しているようにおもわれる。今西の考えは“無脊椎動物では、各個体が互いにかかわりをもたずに生活する個体本位の単独性が生活の主調をなす”という彼のより一般的な理論にもとづく。ここから“等能共存は、不妊性によって対等の資格を欠く場合に生じた”という推論がでてくる。しかし事実は“対等の資格をもつ個体の共存がおこりうる”ようでありそのくわしい分析が、今後の困難な問題としてのこっている。

ところで“対等”という言葉はきわめて漠然としている。これにある程度の中をもたせると、“ほぼ対等”の個体間にみられる関係として、脊椎動物のほとんど、一部の節足動物にその存在が確認されている社会的順位の問題にぶつかる。集団制が成立し、“ほぼ等能の個体”が共存した時、ハチでは順位制が成立しなかっただろうか。順位“制”の確認は、PARDI (1942—'52) 以来、アシナガバチでの研究がもっともよくしられている。この場合順位は食物の摂取と卵巣の発達に関連し、優位個体が産卵劣位個体が他の仕事という第1次の分業と関連するとされる。しかし直線的な順位はむしろ数匹の女王が共存する多雌性 Pleometrotic な初期の巣ではっきりとみられ、女王とハタラキバチの間では、前者

の絶対的優位が確立して、後者間では順位が不明瞭になる型に移行する傾向が存在する。アシナガバチの多雌性巣におとらず明瞭な直線的順位が、最近マラヤの *Parischnogaster* sp. で観察された（吉川・大串・坂上、未発表）。しかしこの種類は *Stenogaster* s.lat の一員として、カストなき共存の数少ない例のひとつである。

ハナバチではマルハナバチで女王をのぞくとある程度の直線的順位“現象”がみられている（FREE 1955）。しかし女王がいるかぎり、彼女は他のすべてのハタラキバチに対して、優位にあり、後者の間には明瞭な順位がみられない（SAKAGAMI UND ZUCCHI, 1965）。地中営巣のコハナバチでは残念ながらこの問題についての研究はまだ行われていない。カスト分化は女王とハタラキバチの間に質的な差をもたらし、さらに後者を不妊状態におくことによって、個体間の攻撃性をへらし、その数を増加させることで相互の個体認知を困難にさせる（SAKAGAMI, 1954）。こうして“ほぼ同一水準における個体差にもとづき、相互認知の可能な程度の個体数をもつ集団に成立する”順位制は、集団制のもとで十分定着する前にカスト制に移行してしまうと考えることができよう。

しかしある意味で順位制はカスト分化に道をひらいたととれる点がないでもない。順位制を広く解すれば、前にふれた母バチの娘バチに対する抑制作用も、その一種のあらわれとみなすことができないだろうか。そう考えれば等能共存の不安定性がもたらした個体間の優劣が抑制作用によって個体の間の差をふかめ、この結果がもつ生存価が選択されてカスト制が次第に強化されるとの説がでてくる。勿論これはまだ仮説にすぎないが、今後検討されるべき意味はもっているであろう。

結論として現在までの知見からは、個体間の許容にもとづく、等能個体の非恒常的な共存がまず出現したと考えられる。今3匹のメス M_1 , M_2 , M_3 がある巣に生じたとして、 M_1 , M_2 が母巣にのこって共存生活をいとなみ、一方 M_3 は、あらたに独力で営巣するとする。このような状態がつづけば、この種類には単独性と共存性の巣が一定の割合で見出されるであろう。この段階においてカスト分化がすでに生ずるとすれば、カスト分化なき等能共存の例が

極めて少ないという事実を説明することができる。カストという時、我々はミツバチにみられるような極度に分化した場合を連想しがちである。前にコハナバチにおいて、ごく初期的なカストの存在にふれた。集団制の中にハトラキバチが生じたのではなく、まずメスの一部にハトラキバチ的な傾向たとえば独立すれば完全妊性をもつが、共存すれば抑制作用により不妊となるといった状態が生じたと解すべきであろう。カスト制の起源がどのようなものであったにせよ、多少とも発達した集団制をとる膜翅目で常にこのシステムがとられたこと、および系統的に全く連関のないシロアリにもみごとな平行現象がみられることは、このシステムが、その有意性によって選択されたことをしめす。この選択が極めて特異なものであることは、強調されねばならない。この場合、選択されたのは、通常疑問の余地なしに子孫の排除をもたらす不妊性という性質である。選択が個体に対してでなく、集団に対して作用し、生存価は個体から集団へと位置をかえる。集団性昆虫のもつさまざまな特性は、この事実をもとにしなくては説明されがたい。

最後にカスト分化の起源でなく、現存するカスト

制におけるカストの決定機構に言及しておく。この問題にも未解決な点がおおいが、現在までの知見はいくつかの綜説にまとめられているので詳細はさしひかえる。(BRIAN, 1957, 1965)。簡単にいえばカストは遺伝的に決定されているか、後天的にきまるかである。(genetic or epigenetic)。後者はさらに胚子期決定 blastogenic かそれ以後の栄養による決定 trophogenic かである。ほとんどの集団性昆虫で決定は幼虫期の栄養によって大きく支配されることがしており遺伝的決定はオオハリナシバチ *Melipona* で、胚子期決定は一部のアリで報ぜられているにすぎない。逆の極限として、カストが成虫にいたるまで決定されていない例を、前に *Lasioglossum marginatum* について示した。そして一部の他のコハナバチは、娘バチが女王の又はハトラキバチ的のいずれにもなりうる点で、幼虫期決定と成虫期決定の中間段階をしめすといえる。

以上比較的未分化な段階における集団制とカスト制の起源について、現在までの知見にもとづいて略述してみた。次稿ではより分化のすすんだカスト集団の構造についてのべることにする。(続)