

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 8 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2016

課題番号：25440217

研究課題名(和文)クモバチにおける原始社会性の起源：メス間の社会行動の特性とその進化的意義

研究課題名(英文)Origin of the primitively social behavior in spider wasps: characteristics of the female social behavior and their evolutionary significance

研究代表者

清水 晃 (Shimizu, Akira)

首都大学東京・理工学研究科・助教

研究者番号：10315749

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：クモバチ科の原始社会性の進化的起源を明らかにするため、キマダラズアカクモバチのメスの営巣・社会行動を調べた。その結果、複数メスが同一巣で営巣する(共巣性の)可能性があり、また、一部のメスは営巣期間中に巣を変えることがわかった。また、約100m離れた2営巣地で活動する個体間の遺伝的分化を解析した結果、メスは営巣地間で遺伝的に分化しているが、オスはあまり分化していないことがわかった。営巣地間の遺伝的交流はオスによって行われ得るものの、同じ営巣地の個体は遺伝的類縁性が高いと考えられる。本種の原始社会性の進化と維持には、巣場所への定着性(低移動性)による血縁集団の形成が関与している可能性がある。

研究成果の概要(英文)：In order to clarify the evolutionary origin of primitively social behavior in Pompilidae, female nesting and social behaviors of *Machaerotherix tsushimensis* were investigated. The results of the investigations are that two females each may make and provision their own cell(s) in a composite nest (communal) and that some of the females shift their own nests with time. Moreover, genetic differentiation between individuals at two nesting sites (about 100 m apart from each other) was analyzed. The results of the analyses are that 1) females are genetically much differentiated between the nesting sites; and 2) males are not so much differentiated between them. Although males may facilitate genetic interchange between the sites, genetic similarity of individuals at a site seems to be great. There is a possibility that the formation of a kin group associated with settled life or low migratory activity concerns the evolution and maintenance of primitive sociality in this species.

研究分野：生物学

キーワード：原始社会性 社会性進化 血縁度 クモバチ

1. 研究開始当初の背景

ハチ目では、その特殊な性決定様式（半数倍数性）によって姉妹間の血縁度が高まるため、多くの系統で社会性が独立に進化してきた。これまでの研究の多くは真社会性（不妊ワーカーの産生）の種について行われ、血縁淘汰がその進化に寄与していることが支持されている（Bourke, 1997）。一方、不妊個体は生み出さないものの、個体間の緩やかな共存関係（原始社会性）が成立している系統も見られる。しかし、原始社会性がどのように起源し、また維持されているのか、なぜ真社会性に到達しないのか、などについては、理解がほとんど進んでいない。真社会性の起源を探る上で、原始社会性がどのような条件で、どのように進化しているかの知識は必要である。ところが、原始社会性の種に関しては、わずかな観察例しかない。その理由として、これらの多くが孤独性に近い小集団で営巣するため、観察や実験が困難だったことが考えられる。そこで本研究では、長年の研究から営巣場所が特定でき、観察・実験が可能となっているクモバチを用いて、原始社会性の進化の問題に取り組む。

ハチ目クモバチ科は大部分が孤独性のカリバチである。ところが、原始社会性のハチが5種知られている（Shimizu 2004; Shimizu *et al.* 2010）。これらは資源的価値の高い泥巣を世代を越えて再利用するため、姉妹同士が母巣に共存する可能性がある。興味深いことに、これらの種のメス間では普段は競争が見られないが、獲物が巣に持ち込まれたときに奪い合いが起こる場合と起こらない場合とが知られている（Wcislo *et al.* 1988）。こうしたメス間の社会行動は、それぞれの種の社会性のあり方を決める重要な要因になると考えられ、社会性進化の起源を追求する上で重要である。

申請者らはクモバチ科に関わる社会性進化（孤独性 共巣性：同世代のメスによる同一巣での独立営巣）の主な要因をいくつか想定している。どの要因が重要であるかはそれぞれの種で異なると思われるが（たとえば熱帯、亜熱帯性の種では、捕食圧や寄生圧が重要）、集団メスの血縁度の増加や母巣の再利用はどの種にとっても基本的な要因であることが予想される。

研究対象のキマダラズアカクモバチ *Machaerotherix tsushimensis* はいくつかの行動的特徴を示す。巣はつぼ状の育房群と、それを被う外被とから成る。メスは狩猟に先立って、古巣を修繕して再利用する。すなわち、水を吐き戻しながら大腮で巣の表面（泥）をかじり取って泥玉にし、これを腹部先端の背面で塗りつけて育房をつくる。獲物はハエトリグモ科のクモである。メスはクモを狩った後、その歩脚の一部または全部を切断し、出糸突起をくわえて前進歩行して、育房内に

運び込む。そして、クモの腹部に産卵した後、泥で育房を閉じる。

2. 研究の目的

本研究は、原始的な社会をもつクモバチを用いて、‘社会性’の進化的起源を明らかにすることを目的とする。特にメス間の社会行動に注目して、行動観察と遺伝解析を総合した多面的研究により、社会性の適応的意義やその起源を探求する。本研究の成果は、ハチ目でなぜ（真社会性を含む）社会性が進化し得たか、という社会性進化の問題に関する重要な知見をもたらすと期待される。

3. 研究の方法

(1) 野外における雌雄個体の行動観察

キマダラズアカクモバチの複数メスは一つの巣（多房巣）で、ある期間共存し、メスの間に順位が見られる。優位のメスは通常の営巣活動を行うが、劣位メスは巣上で休息することが多く、狩りや産卵を行うことはごく稀である。一方、オスは日中の大部分を巣の入口付近で静止して過ごし、羽化メスとの交尾を試みる。クモバチ科の大部分のオスはランダムに飛び回ってメスと出会い、交尾するので、本種のようなオスの行動は特異である。このような個体間の相互作用を、個体識別とビデオ記録によって、詳細に記録した。特にメスの行動パターン [どの巣口に獲物や水（この水は造巣時や育房閉鎖時に使われる）を運び入れるかが重要] の経時的变化と社会行動に注目した。調査地はこれまで調査を続けてきた埼玉県秩父市吉田である。野外調査は本種の活動期（7月初旬～8月中旬）に毎年14日ほど行った。

(2) 集団の遺伝的構造の調査

個体群内の配偶様式、個体間の血縁関係、移動の性差を明らかにするため、遺伝マーカーを用いた集団遺伝解析を行った。個体群への影響を避けるため、繁殖期の後半に、巣に属するメスを採取し、腹部以外を99%エタノール中に保存した。次年度には、前年度のサンプリング個体と同じ巣穴を利用する個体を採取するように努めた。採集した個体からDNAを抽出し、AFLP法を用いて、個体ごとの遺伝子型を決定したが、集団内の多型がほとんど検出されなかったため、次世代シーケンサーを用いたRADseq法を用いて遺伝子型の決定をやり直した。GenAIExによる基本的な集団遺伝解析に加え、Colonyによる親子判定、Coancestryによる個体間の血縁度推定を行った。

4. 研究成果

野外におけるメスの行動

メスが獲物を巣口（石垣のすき間）のなかに運び込む行動を4年間でのべ148回（83個体）観察・記録した（巣自体は外か

らは見えない)。多くの場合、各メスは別々の巣口から獲物を運び込む。しかし、異なるメスが同じ巣口から獲物を搬入する場合もあった(表1)。本種では、営巣の初期段階で1巣に複数のメス(1~5個体)がいることが普通なので(Shimizu 2004)、この場合、複数メスが同一巣で営巣する(共巣

表1.異なるメスが同じ巣口から獲物を搬入した例

巣口 No.	個体 No. カッコ内は月/日
2013年	
巣口 10	21(7/19,26); 49(7/28,30,8/3,4,5)
巣口 24	2(7/18,19,26); 56(8/6)
巣口 2(=12)	3(7/18,19); 7(7/19); 18(7/27); 30(7/26,28); 54(8/4)
2014年	
巣口 47	1(7/25); 35(8/6)
巣口 10	2(7/23,24); 37(8/4)
巣口 2	2(7/25); 3(7/26)
巣口 30	11(7/24); 35(8/4)
巣口 13	20(7/24,25,25); 40(8/5)
巣口 19(=22)	23(7/26); 34(8/2,3); 43(8/13)
巣口 50(=41)	6(7/23); 26(8/2); 6(7/25)
巣口 38	36(8/5); 38(8/5)
2015年	
巣口 38(=1)	17(7/22); 28(7/31)
巣口 2(=12)	33(7/30); 11(8/7)
巣口 15(=59)	16(7/31); 43(8/8)
巣口 19(=22)	39(7/31); 7(8/7)
巣口 24	3(7/21); 36(8/1,6,8)
巣口 41(=50)	22(7/22); 41(8/6,7,8)

性の)可能性がある。ただし、各メスの獲物搬入日が数日以上ずれていることが多いため、共巣性と断定することはできない。

3と7(2013年7月19日の巣口2)および36と38(2014年8月5日の巣口38)は、同じ日に同じ巣口から獲物を搬入しており、この場合は共巣性の可能性が十分に考えられる。

同一メスが日を違えて異なる巣口から獲物を搬入する場合は12メスで見られた(表2)。このことは、メスが営巣期間中、獲物を搬入する巣を変えることを示唆する。

表2.同一メスが獲物を搬入する巣口を変えた例

個体 No.	獲物を搬入した巣口. カッコ内は月/日
2013年	
21	巣口 10(7/19); 巣口 2(7/26)
44	巣口 41(7/27); 巣口 37'(7/286)
2014年	
6	巣口 9(7/23); 巣口 50(7/25)
14	巣口 51(7/26); 巣口 37(8/4)
23	巣口 19(7/26); 巣口 6(8/5)
35	巣口 30(8/4); 巣口 47(8/6)
42	巣口 24(8/3,3,5); 巣口 58(8/6)

2015年

- 1 巣口 10(7/14); 巣口 28(7/14,15)
- 11 巣口 7(7/21,22); 巣口 48(=15.4)(7/30,8/1); 巣口 2(8/7)
- 16 巣口 30'(7/23); 巣口 59(7/31)
- 22 巣口 41(7/22); 巣口 58(7/23)

2016年

- 6 巣口 22(=15.3)(7/29,30,31); 巣口 10(8/5,6)

さらに、1メスの獲物を他のメスが奪って、自分の巣に運び込む場合が3例観察された(表3)。同じ巣場所で営巣するメスの間で、ときには獲物の奪い合いが生じることは間違いない。

表3.他のメスの獲物を奪って、自分の巣に運び込んだ例

年月日	メスの行動(時刻)
2013年8月4日	32が運んでいたクモを54が奪い(13:05)、巣口12の中へ運んだ(13:28)。その後54は巣口12(=2)を何度も出入りした。
2016年7月29日	13が運んでいたクモを10が奪い(12:38)、巣口61の中へ運んだ(12:51)。その後巣口61から出てきた10はその巣口の中と水場を何度も行き来した。
2016年8月4日	15がクモを巣口12の中へ運んだ(15:38)。その後巣口12の中から出てきた10はその巣口の中と水場を何度も行き来し、一方、15はそのような行動をとらなかった。

社会性進化の観点から見ると、本種は共巣性に達しているということは難しい。なぜなら、劣位個体はある期間、一つの巣で優位個体と共存し、外敵の防御や育房づくり・育房の閉鎖に関与することはあっても、獲物を巣に運ぶことはまれだからである(劣位個体の産卵行動は未確認。獲物が優位個体に奪われることもある)。それにもかかわらず、同世代の複数のメスが、優劣行動によって闘争を避けながら(ときには獲物をめぐって競争的になる)、互いに接近して営巣することは確かである。また、一部のメスは時の経過とともに巣を移動する。すなわち、第1巣の近くの既存巣を再利用して第2巣とし、そこに獲物を運び込むのである。したがって、同じ巣口を利用するメスの間の関係はかなり複雑であることが予想される。

集団の遺伝的構造の調査:

2か所の営巣地から8年間(2009~2016)にわたって得られた全77個体(営巣地1:28雌,24雄;営巣地2:8雌,17雄)について、イルミナHi-Seqを用いたRADseqランを2回行い、合計467524本の固有な塩基配列データ(コンティグ)を得た。個体あたりのコンティグは、1675~24443本であった。これらの配列から、Stacksを用いて遺伝子座と対立遺伝子のデータに変換したところ、366遺

伝子座が得られた。さらに、雄個体の遺伝子型（ハプロイドのため、ヘテロ接合にはならない）に注目してさらに絞り込みを行ったところ、ノイズを含まない解析に適したデータとして最終的に 21 遺伝子座が得られた。以下の解析は、この 21 遺伝子座に基づいて行った。

集団の遺伝構造や個体間の血縁関係を左右する要因として、個体の移動がある。移動が少なれば集団内の遺伝子流動は滞り、遺伝的近縁度の高い分集団（血縁集団）が形成されやすいと予測される。そこで、約 100 m 離れた 2 か所の営巣地の間で分子分散分析（AMOVA）を行ったところ、営巣地間で有意な遺伝的分化が検出された。雌では全分散のうち 9%が営巣地間の遺伝分化に割り当てられたが（ $P=0.002$ ）、雄では 5%に留まった（ $P=0.003$ ）。これらの結果は、100 m しか離れていない営巣地の間でも個体の移動が制限されていることと、雄より雌の方がより営巣地に留まりやすい傾向があることを示している。

Colony を用いた親子解析により、6 世代間 32 個体の雌について、両親個体とその遺伝子型の推定を行った。前年に行動を観察し、個体をサンプリングした個体が親として推定された例は、雄で 4 例 3 個体、雌では 0 例だった。よって、観察（サンプリング）個体以外の繁殖への寄与が非常に高いことが明らかになると共に、今回のデータでは親の行動と繁殖成功との関連を解析することは難しいことが示された。また、親あたりの子の数を雌雄でそれぞれ求めたところ、雄では 1.37 ± 0.25 個体、雌では 1.25 ± 0.23 個体であり、雄の方がやや高い傾向が見られた。これは、繁殖の偏り（繁殖の独占）が雄でより強いことを示唆するが、統計的には有意でなかった。また、上記の値はサンプリングした子の個体数に依存するため、野外集団における推定値ではないことに注意が必要である。

Coancestry による雌間の血縁度の推定の結果、同じ営巣地を利用する雌の間では比較的高い血縁度が見られた。これは、前述の分子分散分析の結果と整合的である。この結果は、本種の原始社会性の進化と維持には、巣場所への定着性（低移動性）による血縁集団の形成が関与している可能性がある。

引用文献

Bourke AFG (1997) Sociality and kin selection in insects. In: Krebs & Davies (eds) Behavioural Ecology, An Evolutionary Approach
Shimizu A (2004) Natural history and behavior of a Japanese parasocial spider wasp, *Machaerotherix tsushimensis* (Hymenoptera: Pompilidae). J. Kans. Ent. Soc. 77: 383–401.
Shimizu A, Wasbauer M & Takami Y (2010) Phylogeny and the evolution of nesting behaviour in the tribe Ateniellini (Insecta:

Hymenoptera: Pompilidae). Zool. J. Linnean Soc. 160: 88–117.

Wcislo WT, West-Eberhard MJ, Eberhard WG. (1988) Natural history and behavior of a primitively social wasp, *Auplopus semialatus*, and its parasite, *Irenangelus eberhardi* (Hymenoptera: Pompilidae). J. Insect Behav. 1: 247–260.

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計 55 件）

Kurushima H, Yoshimura J, Kim Je, Kim Jo, Nishimoto Y, Sayama K, Kato M, Watanabe K, Hasegawa, E, Roff DA, Shimizu A. 2016. Co-occurrence of ecologically equivalent cryptic species of spider wasps. Royal Society Open Science 3, 160119: 1–10. 査読有り . DOI:10.1098/rsos.160119

Shimizu A, Wahis R, Harris AC, Pitts JP. 2016. An extraordinary new genus and species of spider wasps (Insecta: Hymenoptera: Pompilidae) from Southeast Asia. Journal of Natural History 50: 1–11. 査読あり . DOI:10.1080/00222933.2016.11557813.6

Sugawara T, Watanabe K, Takaso T, Tabata M, Shimizu A. 2016. Incompatibility and pollination of distylous *Psychotria serpens* (Rubiaceae) in the Ryukyu Islands, Japan. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 67: 37–45. 査読有り . https://www.jstage.jst.go.jp/article/apg/67/1/67_KJ00010238485/_pdf

Sugawara T, Hiroki S, Shirai T, Nakaji M, Oguri E, Sueyoshi M, Shimizu A. 2016. Morphological change of trapping flower *Trichomes* and flowering phenology associated with pollination of *Aristolochia debilis* (Aristolochiaceae) in Central Japan. Journal of the Japanese Botany 91: 88–96. 査読有り . http://www.jjbotany.com/pdf/JJB_091_88_96_abstract.pdf

Takami Y, Osawa T. 2016. Ecological differentiation and habitat unsuitability maintaining a ground beetle hybrid zone. Ecology and Evolution, 6: 113–124. 査読有り . DOI:10.1002/ece3.1814

Uchida K, Shinohara T, Takahashi S, Nakahama N, Takami Y, Ushimaru A. 2016. Rediscovery of *Celes akitanus* (Orthoptera, Acrididae) from semi-natural grasslands in Japan. Entomological Science 19: 89–96. 査読有り . DOI:10.1111/ens.12175

Ito H, Katsumata Y, Hasegawa E, Yoshimura J. 2016. What is true halving in the payoff matrix of game theory?, PLoS ONE11: 1–10. 査読有り .

- DOI:10.1371/journal.pone.0159670
Harayama H, Ishida A, Yoshimura J. 2016. Overwintering evergreen oaks reverse typical relationships between leaf traits in a species spectrum. *Royal Society Open Science* 3: 160276, 1–9. 査読有り .
DOI:10.1098/rsos.160276
- Okabe T, Yoshimura J. 2016. Optimal hash arrangement of tentacles in jellyfish. *Scientific Reports* 6, 27347: 1–5. 査読有り .
DOI: 10.1038/srep27347
- Shimizu A, Lelej A, Loktionov, VM. 2015. Revision of the Palaearctic brood parasitic genus *Nipponodipogon*, Ishikawa, 1965 of spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae: Pepsinae). *Zootaxa* 3948: 497–520. 査読有り .
DOI:http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3948
- Ito H, Kakishima S, Uehara T, Morita S, Koyama T, Sota T, Cooley JR, Yoshimura J. 2015. Evolution of periodicity in periodical cicadas. *Scientific Reports* 5: 14094, 1–10. DOI:10.1038/srep14094.
- Togashi T, Horinouchi Y, Sasaki H, Yoshimura J. 2015. Evidence for equal size cell divisions during gametogenesis in a marine green alga *Monostroma angicava*. *Scientific Reports* 5: 13672, 1–7. 査読有り .
DOI:10.1038/srep13672.
- Ito H, Yoshimura J. 2015. Social penalty promotes cooperation in a cooperative society. *Scientific Reports* 5: 12797, 1–7. 査読有り . DOI: 10.1038/srep12797
- Shimizu A, Dohzono I, Nakaji M, Roff DA, Miller III DG, Osato S, Yajima T, Niitsu S, Utsugi N, Sugawara T, Yoshimura J. 2014. Fine-tuned Bee-Flower Coevolutionary State Hidden within Multiple Pollination Interactions. *Scientific Reports* |4: 3988, 1–11. 査読有り . DOI: 10.1038/srep03988
- Watanabe K, Shimizu A, Sugawara T. 2014. Dioecy derived from distyly and pollination in *Psychotria rubra* (Rubiaceae) occurring in the Ryukyu Islands, Japan. *Plant Species Biology* 29: 181–191. 査読有り .
DOI:10.1111/1442-1984.12013
- Tsutsui Y, Maeto K, Hamaguchi K, Isaki Y, Takami Y, Naito T, Miura K. 2014. Apomictic parthenogenesis in a parasitoid wasp *Meteorus pulchricornis*, uncommon in the haplodiploid order Hymenoptera. *Bulletin of Entomological Research* 104: 307–313. 査読有り .
DOI:10.1017/S0007485314000017
- Hayashi N, Takami Y. 2014. Inhibition of female mating by male accessory gland substances in the ground beetle *Leptocarabus procerulus*. *Physiological Entomology* 39: 12–18. 査読有り .
- DOI:10.1111/phen.12042
Inoue H, Yoshimura J, Iwabuchi K. 2014. Gene Expression of Protein-Coding and Non-Coding RNAs Related to Polyembryogenesis in the Parasitic Wasp, *Copidosoma floridanum*. *PLoS ONE* 9: e114372, 1–19. 査読有り .
DOI:10.1371/journal.pone.0114372
- Asanuma H, Kakishima S, Ito H, Kobayashi K, Hasegawa E, Asami T, Matsuura K, Roff DA, Yoshimura J. 2014. Evolutionary optimality in sex differences of longevity and athletic performances. *Scientific Reports* 4 : 5425, 1–5. 査読有り .
DOI:10.1038/srep05425
- Togashi T, Sasaki H, Yoshimura J. 2014. A geometrical approach explains Lake Ball (Marimo) formations in the green alga, *Aegagropila linnaei*. *Scientific Reports* |4: 3761, 1–5. 査読有り .
DOI:10.1038/srep03761
- ②Shimizu A, Wahis R. 2013. Systematic studies on the Pompilidae occurring in Japan: Genus *Platydialepis* Haupt (Hymenoptera: Pompilidae: Pepsinae). *Entomological Science* 16: 316–325. 査読有り .
DOI:10.1111/ens.12013
- ②Kobayashi Y, Niikura K, Oosawa Y, Takami Y. 2013. Embryonic development of *Carabus insulicola* (Insecta, Coleoptera, Carabidae) with special reference to external morphology and tangible evidence for the subcoxal theory. *Journal of Morphology*, 274: 1323–1352. 査読有り .
DOI:10.1002/jmor.20181
- ③Yamamoto J, Uchida K, Takami Y. 2013. Colonization and persistence of urban ant populations as revealed by joint estimation of kinship and population genetic parameters. *Journal of Heredity*, 104: 639–648. 査読有り . DOI:10.1093/jhered/est041
- ④Kubota K, Miyazaki K, Ebihara S, Takami Y. 2013. Mechanical reproductive isolation via divergent genital morphology between *Carabus insulicola* and *C. esakii* with implications in species coexistence. *Population Ecology*, 55: 35–42. 査読有り .
DOI:10.1007/s10144-012-0335-4
- ⑤Tubay JM, Ito H, Uehara T, Kakishima S, Morita S, Togashi T, Tainaka K, Niraula MP, Casareto BE, Suzuki Y, Yoshimura J. 2013. The paradox of enrichment in hytoplankton by induced competitive interactions. *Scientific Reports* 3:2835, 1–8. 査読有り .
DOI:10.1038/srep02835
- ⑥Kobayashi K, Hasegawa E, Yamamoto Y, Kawatsu K, Vargo EL, Yoshimura J, Matsuura K. 2013. Sex ratio biases in termites provide evidence for kin selection. *Nature Communications* 4: 2048, 1–7. 査読有り .

DOI:10.1038/ncomms3048

②Uka D, Takahashi-Nakaguchi A, Yoshimura J, Iwabuchi K. 2013. Male soldiers are functional in the Japanese strain of a polyembryonic wasp. *Scientific Reports* 3: 2312, 1-4. 査読有り . DOI:10.1038/srep02312

〔学会発表〕(計7件)

Shimizu A., Kurushima K, Brood parasitism in spider wasps, with special reference to its behavior of a species (Hymenoptera: Pompilidae). 第25回国際昆虫学会議, 2016年9月29日, オランダ, フロリダ, 米国.

Kurushima H., Shimizu A. Discovery of multiple cryptic species of the *Auplopus carbonarius* species-complex (Hymenoptera: Pompilidae). 第25回国際昆虫学会議, 2016年9月30日, オランダ, フロリダ, 米国.

清水晃, 「東南アジアで発見された新属新種の特異なクモバチ(ベッコウバチ)の正体とは?」, 日本昆虫学会第75回大会, 2015年9月20日, 九州大学(福岡県, 福岡市).

久留島宏明・清水晃「ナミヒメクモバチ複合種群(クモバチ科)の形態及び生態の比較」日本昆虫学会第75回大会(福岡), 2015年9月20日, 九州大学(福岡県, 福岡市).

西本裕・清水晃・遠藤知二, 「兵庫県宝塚市に於けるシロオビヒゲクモバチ *Dipogon sperconsus* (クモバチ科・ヒゲクモバチ属)の生活史」, 日本昆虫学会第76回大会, 大阪府立大学(大阪府, 大阪市), 2015年3月28日.

久留島宏明, 清水晃, 西本裕, 佐山勝彦, 松本和馬, 加藤学, 渡邊謙太, KimJeong-Kyu, 「ナミヒメクモバチ複合種群(クモバチ科)における隠蔽種の探索」, 日本昆虫学会第74回大会, 2014年9月16日, 広島大学(広島県広島市).

清水晃, 西本裕, 遠藤知二, 牧野俊一, 岡部貴美子, 佐山勝彦, 松本和馬, 「竹筒トラップ法を用いたクモバチ(ベッコウバチ)科の托卵寄生種の探索」, 日本昆虫学会第73回大会, 2013年9月15日, 北海道大学(札幌).

〔図書〕(計1件)

清水晃・寺山守, 東海大学出版部, 日本産有剣八千類図鑑, 178-247

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

名称:
発明者:

権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

取得状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

清水晃 (SHIMIZU AKIRA)
首都大学東京・理工学研究科・助教
研究者番号: 10315749

(2) 研究分担者

高見泰興 (TAKAMI YASUOKI)
神戸大学・人間発達環境学研究科・准教授
研究者番号: 60432358

(3) 連携研究者

吉村仁 (YOSHIMURA JIN)
静岡大学・創造科学技術大学院・教授
研究者番号: 10291957

(4) 研究協力者

()