

## 論文要旨

社会性昆虫は彼らの巣や幼虫、蛹、貯蔵されている食料を捕食者や外敵から守っている。トウヨウミツバチ (*Apis cerana*) は捕食性のスズメバチに熱蜂球行動により対抗する。熱蜂球行動は長い時間をかけ、捕食性スズメバチとトウヨウミツバチとの競争関係により獲得されたと考えられてきた。Arca *et al.* (2014) はセイヨウミツバチ (*A. mellifera*) により、外来種スズメバチであるツマアカスズメバチ (*Vespa velutina*) に対し蜂球行動を示したことを報告した。もし、セイヨウミツバチでもトウヨウミツバチで見られる熱蜂球行動が観察される場合、セイヨウミツバチは日本に定着する可能性がある。しかし、実際には小笠原諸島などのスズメバチのいない地域を除いた日本には定着していない。セイヨウミツバチ特有の性質が熱蜂球にあり、それが定着しない理由と考えられた。本研究はセイヨウミツバチによる熱蜂球の特性を3つのパートに分け解析した。

### 1. セイヨウミツバチによる熱蜂球形成

本研究では、はじめにセイヨウミツバチがキイロスズメバチ (*V. simillima xanthoptera*) とオオスズメバチ (*V. mandarinia japonica*) を熱蜂球によって熱殺するかを調査した。スズメバチの生理状態をモニターするために、その体温を測定した。ミツバチはスズメバチ両種を熱蜂球によって殺した。熱蜂球の温度は 44°C に達したが、スズメバチの致死温度よりもわずかに下回った。興味深かったことは、蜂球に捕らえられたスズメバチの体温が 46°C よりも高くなったことである。スズメバチは体温が高いミツバチに囲まれ、スズメバチ自身の体温が下げられずオーバーヒートした。巣門前にいる防衛ミツバチ個体“Bee-carpet”にスズメバチを提示した直後から、スズメバチはミツバチに捕らえられ、10 分程度で死亡した。ミツバチが刺針行動を示した一方で、死亡したスズメバチには刺し傷は観察されなかった。オオスズメバチは熱蜂球に包まれていた間、強力な大アゴで多数のミツバチを噛み殺した。スズメバチの死亡原因からミツバチの影響を排除するために、スズメバチ個体を温められた容器内に入れ、熱によって死亡したものとオーバーヒートを観察した。これらのことから、セイヨウミツバチはスズメバチを捉えることができれば、熱蜂球によってスズメバチを殺すことができると結論づけた。

### 2. 経験依存的な熱蜂球形成

セイヨウミツバチは防衛行動を環境ストレスに依存して調節することが知られている。そこで、本研究はミツバチの熱蜂球による防衛の開始とスズメバチの飛来頻度との関係性に注目した。5つのミツバチコロニーを用い、コロニーに対してはじめてスズメバチを提示したとき、すべてのコロニーは熱蜂球による防衛を行わずスズメバチを殺すことができなかった (図2)。5つすべてのコロニーは、2から3回のスズメバチ提示を受けたのち熱蜂球による防衛行動を開始した。また、熱蜂球に参加したミツバチ個体数は

スズメバチ提示とともに増加した。これらのことから、セイヨウミツバチの熱蜂球を引き起こすためにはスズメバチ飛来経験が必要であると結論づけた。




### 3. 熱蜂球形成のスズメバチ選択性

セイヨウミツバチによる熱蜂球行動はいくつかの刺激によって解発される。針金で固定されたキイロスズメバチの生体と死体 (L-Vsx と D-Vsx), アオドウガネ (*Anomala albopilosa*) の生体と死体 (L-Aa と D-Aa) をミツバチに提示し蜂球行動が開発されるのかを調査した。D-Aa を除いたすべての提示においてミツバチは熱蜂球を形成した (図 3)。これは熱蜂球を解発する刺激がスズメバチ特異的ではないことを示唆している。ミツバチは D-Vsx と D-Aa を区別していることから、熱蜂球を解発するために重要な役割がある刺激が D-Vsx から放たれていると考えられる。

この研究は蜂球行動がミツバチ属に広く共通していることを示唆している。おそらく、セイヨウミツバチとトウヨウミツバチの共通祖先は熱蜂球を獲得していたと考えられる。モンスズメバチ (*V. crabro*) やオリエントスズメバチ (*V. orientalis*) のような単独で狩りをするスズメバチが分布するヨーロッパやアフリカ地域に広がったグループがセイヨウミツバチとなり、フェロモンを用いた集団で狩りをするオオスズメバチなどが分布する地域にとどまったグループがトウヨウミツバチになったと考えられる。オオスズメバチが用いる餌場フェロモンをセイヨウミツバチは感知することができないため、セイヨウミツバチはオオスズメバチに対し効果的な防衛を行えない。本研究で報告した熱蜂球による防衛行動は単独で狩りをするキイロスズメバチのようなスズメバチには対抗することができる。おそらく、セイヨウミツバチがヨーロッパやアフリカ地域に分布を広げたのちも、モンスズメバチやオリエントスズメバチのような単独で狩りをするスズメバチ種からの捕食圧を受け続けてきた。そのため、熱蜂球による防衛行動は維持されてきたのではないだろうか。

平成 28 年度 博士 学位 論文 審査 票

玉川大学大学院農学研究科

論文題目	セイヨウミツバチによるコロニー防衛戦術 熱蜂球による外敵排除の行動学的解析		
氏名	細野 翔平		
審査要旨	<p>本論文は、真社会性ハナバチの代表格であるセイヨウミツバチ(<i>Apis mellifera</i>)の捕食性天敵であるスズメバチ属(<i>Vespa</i> spp.)に対する防衛行動に関するものである。欧州から導入されたセイヨウミツバチが、日本産のスズメバチに対して示す防衛行動を精査し、発熱を伴う蜂球行動の起源についてまで考察を与えている。本研究によって得られた知見とその意義を総括すれば、以下のものである。</p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1) 日本在来種のニホンミツバチ(<i>A. cerana japonica</i>)が、巣に飛来した同所性スズメバチを多数の働きバチからなる蜂球に包み込み、その内部が捕食者の上限致死温度(45℃)以上に至り熱殺させること、蜂球形成の過程で刺針行動が認められないこと、は知られている。本研究では、巣箱の前で集団陣営(bee carpet)をとる導入種セイヨウミツバチの働きバチに針金で固定したキイロスズメバチ(<i>V. simillima xanthoptera</i>)とオオスズメバチ(<i>V. mandarinia japonica</i>)を近づけると刺針行動を示しながらもニホンミツバチと類似した蜂球が形成され、蜂球内温度は 44℃程度に止まるものの捕食者の胸部内体温が 46℃以上に達していることを明らかにした。被食者が捕食者を包み込んでオーバーヒートさせ、熱殺しうることを発見した。</li> <li>2) スズメバチによる刺激を受けていないセイヨウミツバチのコロニーにその捕食者を近づけても熱蜂球による防衛は行われず、2, 3 回のスズメバチの提示経験を与えるとその行動発現がなされることを示した。セイヨウミツバチにとって、熱蜂球行動の誘起には、スズメバチの襲来と捕食という刺激が必要であり、その刺激を集団学習することによって引き出される行動である可能性が示された。</li> <li>3) セイヨウミツバチによる熱蜂球行動の解発因を調査するために、キイロスズメバチ(捕食者)とアオドウガネ(無関係)の各々生体と死体を前述の bee carpet に提示し、それらに対する反応を観察した。その結果、両種ともに生体に対しては、熱蜂球が形成され、動いているものに対してその行動が引き起こることが示された。一方、動きの無い死体については、キイロスズメバチには熱蜂球が形成されたのに対して、アオドウガネには無反応であり、捕食者に特有な匂いなどの解発因の存在が示唆された。</li> </ol> <p>以上の一連の研究は、スズメバチの捕食圧の低い欧州やアフリカ地域に広がって種分化したと考えられるセイヨウミツバチには、飛翔しているスズメバチを効果的に捕える能力、集団攻撃を行うオオスズメバチの餌場マークフェロモンを傍受する感覚などは、備わっていないものの熱蜂球自体はトウヨウミツバチ(ニホンミツバチはその一亜種)との共通祖先の段階で、獲得されていた行動形質であることを強く示唆するものである。ポリネーターとして自然生態系と農地生態系の両面で重要な機能を果たしている真社会性ハナバチであるミツバチ属の天敵に対する防衛行動の解析とそれを獲得してきた進化的背景の考究は、生物学と養蜂学の両面において大きく寄与するものである。よって、審査員一同、本論文が博士(農学)の学位論文として十分評価できるものと判断する。</p>		
審査委員	主査 小野 正人 		
	副査 佐々木 謙 	副査	印
	副査 久保 健 雄 	副査	印