

## ミツバチ属の分類と系統について (3)

### オオミツバチ亜属の生態

高橋 純一

オオミツバチ亜属 (*Megapis*) には、オオミツバチ *Apis dorsata* (Fabricius, 1793) とヒマラヤオオミツバチ *A. laboriosa* (Smith, 1871) の2種があり、東南アジア一帯に生息している。このグループのミツバチは、ミツバチ属の中で体サイズが最も大きく、キロスズメバチほどの大きさがある。またその巣も大きく、樹高が数十mにもなる熱帯特有の高木の枝や断崖の崖などに巣房数1~4万前後で、差し渡しが1mを越す1枚巣を営巣する。また、これらの営巣場所には数個から数十個の群が集団で営巣している場合が多い。

働き蜂の防衛行動は、ミツバチだけでなくスズメバチなどと比べても非常に激しく、巣から1 km 以上離れても集団で執拗に追いかけて刺してくるため、社会性膜翅目の中で最も性質の荒い種類でもある。

東アジア各地の部族ごとにそれぞれ伝承されている伝統的な手法によりこのオオミツバチの

巣は狩猟の対象とされ、ハチミツや蜂児は古くから食糧として利用されてきた。しかしながら、その凶暴な性質により他のミツバチのように飼育や行動観察などが難しいため、生態に関する学術的な調査は進んでおらず、その情報は少ない。ようやく最近になって、花の開花時期や季節変化により、昆虫では珍しく、一定ルートを回帰移動していることがわかった。また、夜間に採餌行動を行っていたり、日没間際に交尾飛行を行うなど、通常、昼光性であるミツバチとは異なる特異な生態も明らかになってきている。今回はオオミツバチ亜属でこれまで明らかになった生態について解説する。

#### 分類

オオミツバチ亜属は、オオミツバチ *A. dorsata* (Fabricius, 1787) とヒマラヤオオミツバチ *A. laboriosa* (Smith, 1871) の2種が現生している (図1)。オオミツバチはインドで採集

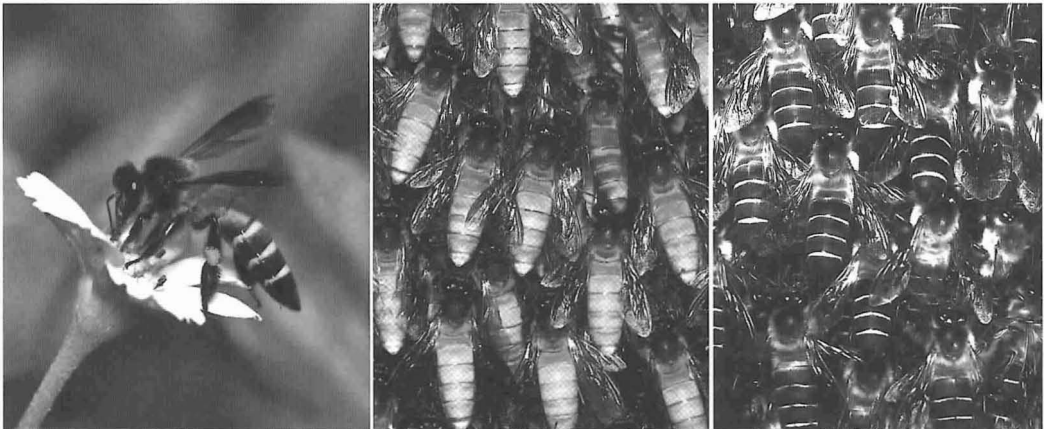


図1 オオミツバチ亜属の働き蜂。左2葉がオオミツバチ、右はヒマラヤオオミツバチ。オオミツバチの働き蜂は若いうちには腹部のバンドが不鮮明だが、花を訪れる頃には明瞭なバンドが見られる (左) 写真: 絵葉書集 "Asian Honeybees" より (オオミツバチ: 中村, ヒマラヤオオミツバチ: Underwood)

された個体が、ヒマラヤオオミツバチは、中国雲南で採集された個体がタイプ標本になっている (Maa, 1953; Otis, 1996).

オオミツバチ亜属は、Maa (1953) により示された分類体系までは1種3亜種とされてきたが、坂上昭一らによるヒマラヤでの調査において、東南アジア各地のオオミツバチとネパールに生息するオオミツバチの1亜種であった *A. dorsata laboriosa* の働き蜂における形態形質の比較解析により、ヒマラヤ亜種は形態的に異なることが示された (Sagkagami et al., 1980). その後、雄蜂の交尾飛行時刻、働き蜂による巣の防衛行動、生息範囲などが調べられた (Underwood 1990). さらに最近なり遺伝子 (Arisa and Sheppard, 2005) が比較され、これら一連の研究からヒマラヤオオミツバチは、オオミツバチ亜属の独立種とみなされている。

オオミツバチの亜種として、フィリピン島のソン島に生息する *A. dorsata breviligula* (Maa, 1953) とインドネシアのスラウェシ島とブタン島に生息する *A. dorsata binghami* (Cockerell, 1906) の2亜種がある。これらの2亜種は、地理的に大陸のオオミツバチとは隔離されているが、形態のおよび分子レベルでは大きな差がみられないことからオオミツバチの亜種として位置づけられている (Arisa and Sheppard, 2005). この他に最近になって、藤山によって日本の壱岐島から発掘された化石が、オオミツバチ亜属の化石種イキオオミツバチ *A. lithohermaea* (Engel 2005) として記載されている (Engel, 2005).

## 分布

オオミツバチの分布は、前回紹介したコミツバチと似ていてアジア大陸の東西に広く分布している。北限はインド、ネパール、中国のヒマラヤ山脈の低地帯、東限はインドネシアのカイ諸島、西限はインドとパキスタンの国境周辺、南限はインドネシアである (図2)。また驚くべきことに、日本の川崎でオオミツバチの群が採集されている (松浦, 1983). しかしながら、本種は以後一度も見つかっていないため、自然

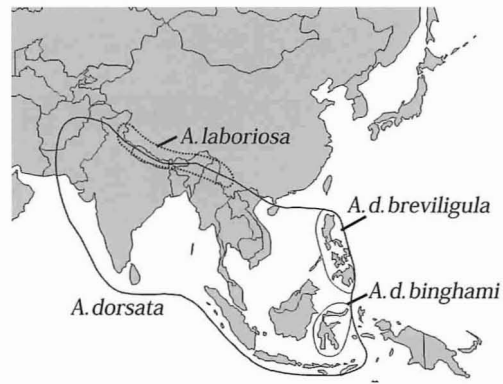


図2 オオミツバチ亜属 (2種2亜種) の分布図 (Oldroyd and Wongsiri, 2006 を改変)

分布ではなく人為的に船などの木材輸入とともに偶発的に持ち込まれた可能性が高い。また、分布に関する情報が少ないため、今後も分布の境界線が変わる可能性がある。特にマレーシア、インドネシアおよびフィリピンなど東南アジア各地の島嶼から本種が見つかる可能性は高い。

ヒマラヤオオミツバチはオオミツバチと比べて分布範囲は限られている。その分布はヒマラヤ山脈一帯の高地で、オオミツバチとは標高1500 m 付近を境として両種の間で分布境界がある (図2) (Oldroyd and Wongsiri, 2006). ベトナムでは中国との国境付近の高地で季節的に本種が営巣することが見ついている (図2). そのため、ヒマラヤ山脈から続く高地帯を持つパキスタン、アフガニスタンなどの国々にも季節的に分布している可能性がある。

## 個体群の系統関係

オオミツバチ亜属の働き蜂における形態形質の比較解析によると、オオミツバチは3つの亜種に分けられている。基亜種であるオオミツバチ *A. dorsata dorsata* は、インドとパキスタン国境周辺から中国の海南島、旧大陸のサンダランドおよびインドネシアのカイ諸島までの広域に分布しているグループである。ウォーレス線を境にして別亜種の *A. dorsata binghami* がスラウェシ島とブタン島周辺に生息している。また、フィリピンではパラワン島を境とするメルル線から東にあるルソン島、セブ島、ミンダナオ島などの島嶼に分布しているのが *A. dorsata brevil-*

*igula* である (Maa, 1953; Sakagami et al., 1980).

ミトコンドリア DNA による比較解析の結果によると、これら 3 亜種は遺伝的に異なる集団を形成し、形態解析の結果を支持していた。これらの集団間の遺伝子変異は、現在の地理的な隔離状況から見ても支持することができる結果である。また、これらオオミツバチ 3 亜種とヒマラヤオオミツバチとの間では、遺伝的変異が大きく両種を別種と見なすことができる程度の変異を持っていた。形態および遺伝子の置換率からみても両者は別のタクサであることが支持されている (Arias and Sheppard, 2005)。また、私たちの行った核およびミトコンドリア DNA の解析結果からも同様の結果が得られている。さらに東南アジア大陸とボルネオ島およびパラワン島の集団は別系統を形成していた。

これらの集団間の塩基置換率から分子時計により推定した分岐年代はおおよそ 130 万年前後を示していた。この時期はちょうど更新世の氷期が終わりボルネオ島とパラワン島がサンダランドと分断した地質年代と一致していた。つまりオオミツバチの祖先集団は、それ以前はサンダランド一帯で 1 つの集団を形成していたことを示した。これらの結果はクロコミツバチの結果と同様のものであった。またオオミツバチのインド集団とヒマラヤオオミツバチのネパール集団が系統的に最も近いことが示され、両種の分布境界周辺であるヒマラヤ山脈帯で種分化をした可能性が示唆されている (高橋ら, 未発表)。

ヒマラヤオオミツバチにおける集団の変異に関する研究は今のところまったく行われていな

い。これは本種の分布域が限られており、営巣場所も崖などが多く採集困難なためである。

### 営巣習性

オオミツバチは、通常は樹高の高く枝の少ない緩やかな (斜度として  $25 \sim 35^\circ$ ) 程度に上向きに反れた直径  $5 \sim 100$  cm の枝に営巣する (図 3)。営巣場所の高さは 6 m から数十 m までさまざまである。オオミツバチはヒマラヤオオミツバチと比較して低地に生息するため、農村および都市部の建築物などの軒下や貯水槽などでも営巣が見られる (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。一般的に標高 1500 m 以下でよく見つかっているが、ただし特定の地域では夏の間だけ、あるいは開花が少ない乾期の時期に通常よりも高地での営巣が確認されている。例えば、ネパールのオオミツバチは 4 月～6 月の間だけ高地で営巣する。この時期にはヒマラヤオオミツバチと同じ標高で営巣している場合がある。ただし雨季になる 7 月以降は平地へと戻る。このような乾期と雨期に合わせた季節的な移動習性が本グループの特徴でもある。スリランカでは、 $100 \sim 200$  km も移動と推測されている。

オオミツバチの営巣場所に関する研究は、井上民二によるスマトラでの調査が一番詳しい (井上, 2003)。それによると営巣場所は、大きく 4 つに分類できることを指摘している。一つは、高さ  $30 \sim 60$  m に達する大木で、巣は丈夫の直径  $20 \sim 40$  cm の枝の目立つところに営巣するタイプである。このような大木の種類はさまざまであるが共通の特徴として、木の



図 3 オオミツバチ亜属における集団営巣。左がオオミツバチ。右はヒマラヤオオミツバチ

肌がサルスベリのようにすべすべしているらしい。タイではマメ科の *Kompassia alaccensis* によく営巣するといわれる (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。井上の観察によると、大木の上部では風の影響を受けるため、風が当たりにくいような木を選択しているそうである。また、このような大木には、多数の群が営巣しているのがよく見られ、スマトラでは1~13巣ほど、ネパールやタイでは70巣前後の集団営巣がよく知られていて、さらに最大では200かそれ以上の巣が集団営巣をしている記録がある (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。2つめは、藪の中の1~5 m程度の本木類に10~15 cm程度の太さの小枝に単独で営巣しているタイプである。3つめは、100 mを越す岩壁の中間にオーバークラフトした岩の下である。このような場所では、数個から数十個の巣が集団で営巣している。4つめのタイプは、ビルなどの大きな建物の軒下や貯水槽などの部分に単独から数十個の巣が集団で営巣している場合がある。また、私たちのマレーシアでの調査では、同じ営巣場所でも雨季か乾季かでは、集団で営巣するか単独になるのかが異なっているようで、これは周辺の花蜜量に関係があると思われる。

ヒマラヤオオミツバチは標高2000 m前後の崖に集団で営巣している (図4)。ネパールでは夏期と冬期で営巣場所を変えていて、夏期には最高3510 m付近まで営巣していることが確認されている。冬期には越冬をするため、通常よりも標高が低い1200~2000 m付近まで移動してくる。このときには巣はつくらず蜂球の状態ですべて越冬をしている。また、オオミツバチとは営巣場所の選好性が異なっていて、決して本木類に営巣せず、崖のオーバークラフトした雨が完全にあたらない場所に集団で営巣をする。ただし、移動中は木にとまることがある。また崖の中でも日射量が多く、風の少ない場所を選んで営巣しているようで、ほとんど北向きの場所には営巣することはない (Underwood, 1990)。ネパールでの調査では、1か所の崖で平均すると23巣、最大76種が営巣していた (Joshi et al., 2004)。

## オオミツバチの集団営巣と回帰移動

オオミツバチのグループは、本木類の枝や崖など1か所に集まって集団営巣する習性を持っている。この習性は他のミツバチでは見られない特徴で、おそらく、オオミツバチの巣が大きく、捕食者にとってハチミツと蜂児が魅力的な炭水化物およびタンパク質源であるため、特に熱帯での激しい捕食圧に対する適応であると考えられている。このオオミツバチの集団営巣における巣間の血縁関係が調べられている。タイでの調査によると、非血縁関係にある群が1本の木に集まり集団営巣をしていることが明らかになった (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。

また、オオミツバチは季節によって営巣場所を移動する性質がある。ただし集団営巣するような木には、毎年おおよそ決まった時期に集まってくる。このような場所があるのが以前から各地で知られているが、インドおよびマレーシアにおいて、これらの集団営巣する場所の巣の遺伝子型を複数年に渡って調べたところ、毎年(6~18か月の間隔で)同じ群が戻ってきていることが明らかになった。渡り鳥のツバメなどは毎年同じ場所に営巣することが知られている。また、魚類のサケなどが母川回帰移動することもよく知られている。昆虫では、チョウのオオカバマダラやトンボのアキアカネが長距離移動をしながら同じ地域に戻ってくることは知られているが、毎年のように同じ場所に戻って営巣し、回帰移動することがはっきりとわかった昆虫は、オオミツバチが初めてである (Neumann et al., 2000; Oldroyd and Wongsiri, 2006)。また、これまで知られている動物では同じ個体が回帰移動しているが、オオミツバチの働き蜂の寿命はおおよそ3か月程度であるので、どのようなシステムで回帰移動しているのか興味深い。

ヒマラヤオオミツバチは、私たちのネパールでの調査により1か所の崖ではあるが、非血縁関係の巣が集団で営巣していることが明らかになっている。ヒマラヤオオミツバチも季節移動するが、オオミツバチのように回帰移動をする可能性も高いと思われる。

## 成虫の外部形態

この亜属の特徴としては、他のミツバチと比較してカスト間の体サイズにほとんど差がないという特徴を持っている。オオミツバチの体長は、女王蜂は 20 mm、雄蜂は 16 mm 前後、働き蜂は 17 mm であり、他のミツバチと比べて繁殖カストと働き蜂の間で体サイズに大きな違いが見られない。

両種における働き蜂の形態は、腹部の体色で識別することができる。オオミツバチの腹部は黄色で明るい色をしている。それに対してヒマラヤオオミツバチの腹部末端は黒色と灰色でバンド模様のはっきりして全体的に褐色である。ただし、*A. dorsata binghami* と *A. dorsata breviligula* の両亜種は、体色が黒色で灰色のバンド模様があり、基亜種とは体色が大きく異なっているが、働き蜂の形態形質には差異がみられない (Sakagami et al., 1980; Ruttner, 1989)。働き蜂の形態形質について表 1 に示した。これを見ると、全体的にオオミツバチよりもヒマラヤオオミツバチの方が大きいことがわかる。例えば、働き蜂の体サイズはヒマラヤオオミツバチの方が 10% 程度大きい。口吻の長さは、オオミツバチでは 4.5～6.7 mm であるのに対して、ヒマラヤオオミツバチの方が 6.1～7.1 mm と長く、両種の間で異なっている。前翅長もオオミツバチでは 9.75～13.2 mm であるのに対して、ヒマラヤオオミツバチの方が 13.0～14.5 mm と長い。翅脈形質では Cubital index が、オオミツバチでは 5.28～8.38 の値を示すのに対してヒマラヤオオミツバチでは 8.49～9.82 である。針の長さも両種の間で違いが

見られ、オオミツバチが平均 0.76 mm であるのに対してヒマラヤオオミツバチは 1.0 mm である。

雄蜂の脚および交尾器の形態により両種を識別することは難しい。亜属間では大きく異なっているため、亜属間の交配は起きる可能性はないと考えられている。雄蜂の交尾器の構造は、他種と比べて大きい特徴を持つ。特に交尾器を外反させたときに角形をした囊状の突起 (bursal cornua) が 2 対みられるが、この形態が他のミツバチ亜属と比較して非常に長く細いのが本グループの特徴である。また、Bulbus は、セイヨウミツバチやトウヨウミツバチと比べて小さく細い特徴が見られている (Koeniger and Koeniger, 2000)。

オオミツバチ女王蜂の形態は、同種の働き蜂や雄蜂よりも体サイズは大きく、働き蜂とは形態的に異なり花粉かごなどの形質を持っていない。ヒマラヤオオミツバチの女王蜂はよくわかっていない。

## 巣の構造と群サイズ

両種ともに巣の構造は基本的に違いはみられない (表 1)。通常、1つの蜂群は縦横 1.5×1 m

表 1 オオミツバチとヒマラヤオオミツバチの形質比較

形質	オオミツバチ <i>A. dorsata</i>	ヒマラヤオオミツバチ <i>A. laboriosa</i>
働き蜂		
口吻 (舌) の長さ (mm)	4.5-6.7	6.7-7.1
前翅長 (mm)	9.75-13.2	13.0-14.5
前翅幅 (mm)	4.1-4.6	4.2-4.4
Cubital vein A (mm)	1.14 ± 0.06	1.30 ± 0.06
Cubital vein B (mm)	1.80 ± 0.05	1.96 ± 0.07
Cubital index (a/b)	5.28-8.38	8.49-9.82
後翅長 (mm)	7.8-9.84	9.20
後翅幅 (mm)	2.49 ± 2.77	2.54
翅鉤数	22.55-26.35	22.61
巣の特徴		
長さ (cm)	51.2-88.0	25-110
幅 (cm)	40.4-68.9	30-80
働き蜂巣房の特徴		
巣房の深さ (cm)	1.6-1.9	1.8-2.0
10 巣房分の幅 (cm)	5.3-5.9	6.0-6.3

Oldroyd and Wongsiri (2006) を一部改変  
数値は平均値±標準偏差または範囲

程度の大きさの1枚の舌状の巣を開放空間に作る。巣全体の大きさは、オオミツバチよりもヒマラヤオオミツバチの方が大きい、巣間で大きさにばらつきがあるため平均するとオオミツバチの方が大きくなる。巣房の大きさはヒマラヤオオミツバチの方がおおよそ14%ほど大きい。

育児圏と貯蜜圏の構成が他亜属と大きく異なっており、特徴的である。貯蜜圏は巣の片側(枝などでは上方)によった形で作られている。また育児圏では、働き蜂と雄蜂の育児場所の区分が明瞭でなく、繁殖期には働き蜂と雄蜂が不規則に並んでいて、巣房大きさにも雌雄差が見られない。また花粉を貯める巣房と育児巣房には大きな違いがなく、巣の状態により両方を使い分けている。

オオミツバチのグループは、巣を採取するとほとんどが逃げってしまうため、巣の働き蜂などの個体数などの正確な調査例は少ない。最大で働き蜂の個体数は5万頭程で、平均3万頭前後と見積もられている。スマトラで井上らが採集したオオミツバチの最大巣の例では、巣の長さは1.2 m、幅が58 cm、厚さが6 cm、蜂ろうの重量は0.2 kg、育房数4万個、働き蜂の成虫4万頭、卵、幼虫、蛹は合計8000頭、雄蜂の成虫は100頭、女王蜂は1頭、蛹・蜜・花粉などの総重量は6.5 kgであった(井上, 2003)。驚くべきことに蜂ろうの重量に対して、巣房に貯蔵されている重量だけで6.5 kgもあり、いかに効率的に巣材を節約して作っているかわかる。このような性質は、本種の高い移動性からもたらされた適応であると考えられている。

ヒマラヤオオミツバチの2つの分蜂群を採集した例では、働き蜂の個体数は3183頭と21312頭であった(Underwood 1990)。また越冬群は平均してすべて1万頭以下で5000頭前後である。これらの結果から、通常、働き蜂の

個体数は2万頭前後であると推測することができる。

## 交尾行動

ミツバチの雄蜂が集まる特定の場所をDCA(Drone congregation area)というが、ボルネオ島のオオミツバチで詳しく調べられている。熱帯や亜熱帯多雨林では森林が階層構造をなしているが、このうち周辺の樹冠が30 m場所で、それよりも樹高が高い高木樹がありその樹冠の下となっている(Koeniger and Koeniger, 2000)。時刻はタイ、ボルネオ、スリランカ、マレーシア半島、スラウェシ島で共通の日没直前の薄暗くなってきた時間帯(18時以降)である(Oldroyd and Wongsiri, 2006)。これらの地域では同所的に他種ミツバチが分布していることから、はっきりと交尾飛行時刻および場所を分けることで生殖隔離を成立させていることが推測される(Koeniger and Koeniger, 2000)。

ヒマラヤオオミツバチのDCAは不明である。ただし雄蜂が巣を出て交尾飛行にでる時間が調べられている。ネパールでの観察によれば、雄蜂は12時30分から14時30分の間に交尾飛行にでていた(Underwood, 1990)。ただし、オオミツバチの雄蜂も定位飛行や排泄のために昼間に飛行することがある。ヒマラヤオオミツバチでは昼間の飛行が交尾飛行ではなかった可能性もあるため、交尾飛行時刻に関しては再調査が必要かも知れない。

雄蜂1頭あたりが持っている精子数は、オオミツバチでは平均すると246万である。この量はセイヨウミツバチを除く他のミツバチに比べると1桁程度も多い(Koeniger and Koeniger, 2000)。また交尾済女王蜂の受精嚢内で蓄えている精子数に関しても同様で、オオミツバチは平均394万となり、やはりセイヨウミツ

表2 受精嚢および貯精嚢内精子数と交尾頻度と血縁度

種名	受精嚢内の精子数 (n)	貯精嚢内の精子数 (n)	女王の交尾回数		働き蜂間の血縁度
			観察値	有効値	
オオミツバチ	394万 (8)	246万	54.9 ± 31.5	44.2 ± 27.1	0.26
ヒマラヤオオミツバチ			34.4 ± 10.3	19.9 ± 5.5	0.28

Oldroyd and Wongsiri(2006)を一部改変

バチを除いた他の種と比べると多い特徴がある(表2)。ヒマラヤオオミツバチに関してこの点はまったく不明である。

オオミツバチおよびヒマラヤオオミツバチの女王蜂が複数の雄蜂と交尾することは、マイクロサテライトDNA マーカーを用いた解析から明らかになっている。ボルネオ島とタイのオオミツバチの女王蜂の交尾回数は平均59回であった。また、ネパールのヒマラヤオオミツバチの女王蜂は平均34.4回であり(Oldroyd and Wongsiri, 2006), 両種ともミツバチ属の中では際立って多数の雄蜂と交尾していることが明らかになった(表2)。

### 尻振りダンス

オオミツバチの働き蜂は、他のミツバチとは異なり夜間でも飛行する特徴を持っている。ボルネオ島の熱帯雨林では、フタバガキ科のリユウノウジュの花粉を媒介していることが確認されている。この花は日の出のおおよそ1時間前くらいから咲き始め、オオミツバチは開花後30分前後で採餌を終えてしまう(井上, 2003)。このときにも同じように尻振りダンスにより仲間に場所を教えられていると考えられてい

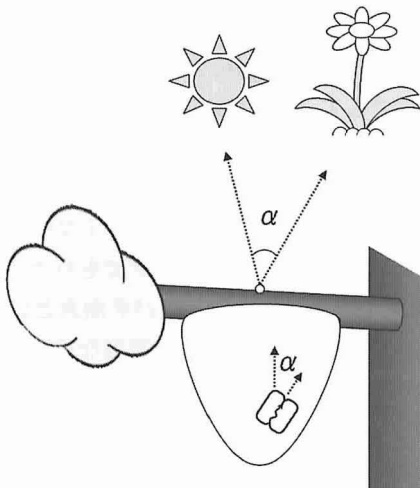


図4 コミツバチの尻振りダンスと餌場の関係 (Oldroyd and Wongsiri, 2006 を改変)。太陽の位置と餌場の角度を示すために、尻振り方向と真上の垂直方向との間の角度で餌場の向きとダンスの時間で距離を教えている。

る。オオミツバチは雄蜂と女王蜂が日没後に交尾を行う性質からも夜間飛行を行うことができる。また、本種は夜間でも太陽の位置がわかることが示唆されている(Dyer, 1985)。

ダンスは巣の下層部の中央付近で行うことが特徴的である。ダンスにおいては、太陽を垂直上方とし、尻振り走行時に示す方向が作る角度で、太陽と餌場の向きが作る角度を、また尻振り走行の時間で距離を教えているらしい(図4)。このダンス情報をもとにした採餌圏解析がスリランカとタイのオオミツバチで行われているが(Dyer and Seeley, 1991), 生息地の環境や遺伝的変異により影響を受けていて、種ごとに決まっているというわけではないようである。オオミツバチの場合は平均すると864 mであり、働き蜂のダンスから推定すると95%が4 km以内であった(Dyer and Seeley, 1991)。ただし、採餌範囲は体サイズとの関係がみられ、オオミツバチの採餌範囲は、ミツバチ属の中で最も広い。

飛行速度はインドとタイのオオミツバチで調べられていて、7.2 m/sec. ~ 7.6 m/sec. でセイヨウミツバチの7.4 m/sec. と同程度である。

### 発育期間と日齢行動

オオミツバチの卵は、働き蜂と雄蜂のいずれも平均2.9日で孵化している。これは同じ巣房を利用しているためであると思われる。女王蜂巣房の卵はそれよりも早く平均2日で孵化をする。幼虫期間は4から5日である。蛹期は働き蜂が11日、雄蜂は14日、女王蜂が7日で他のミツバチとほぼ同じである(表4)。女王蜂の羽化日数が短いのは、女王蜂同士の殺し合いによる選択圧が作用していると考えられている(deGrandi-Hoffman et al., 1998)が、オオミツバチでの観察例はない。また働き蜂の

表3 オオミツバチにおけるカスト別の発育日数

	卵	幼虫	蛹
働き蜂	2.9	4.6	10.9
雄蜂	2.9	4.6	14.3
女王蜂	2	4.5	7

Ruttner (1989) を一部改変

寿命は3か月程度であると推定されているが、雄蜂および女王蜂ではわかっていない。

### フェロモン

ミツバチの大顎腺から分泌されている9-ODA(9-keto-(E)2-decenoic acid)は、女王蜂物質であると考えられているが、オオミツバチの女王蜂の大顎腺を分析するとこの物質の含有量が極めて多く、働き蜂ではほとんど存在しないことがわかった (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。また雄蜂の触角のジョンストン器官には、9-ODAのレセプターが存在していることから、オオミツバチでは女王蜂物質としての機能を持っていることが示唆されている。セイヨウミツバチの警報フェロモンとして知られている酢酸イソアミルがオオミツバチの刺針器官に多量に存在していることから、同じように警報フェロモンとしての機能を持つことが示唆されている。ただし、ヒマラヤオオミツバチでは存在していない。また、巣仲間認識に使われている体表物質の化学成分などはわかっていない。

### 防衛行動

巣に対する防衛行動は、オオミツバチのグループと他のミツバチとの間で大きく異なっている。両種の防衛行動は、社会性膜翅目の中でも最も執拗で激しいことが知られている (松浦, 1988)。オオミツバチの巣に数m程度まで近づくと刺されることがある。また、巣を刺激すると400から800頭の働き蜂がすぐさま集団で刺してくる。これらの働き蜂は巣から数km以上離れても、執拗に追いかけてくることが知られている。

また、両種の働き蜂は集団で腹部を高く背側に上げて左右に大きく振るって音とともに巣の表面に波紋状の大きな模様を作る振身行動 (シマリング) をとることが知られている。これは鳥やスズメバチなどの捕食者に対するの視覚的防衛効果があると考えられている (Moose and Flottum, 1997)。

### 天敵

熱帯におけるオオミツバチ亜属の天敵には、

ダニ、鳥、スズメバチ、クマ、ヒト、トラなどが捕食者となっている (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。中でも多数の鳥類によりオオミツバチやヒマラヤオオミツバチの巣が捕食されている。山岳地域において、ミドリハチクイ *Merops orientalis* がオオミツバチやヒマラヤオオミツバチを捕食している。早朝、まだ気温が10℃以下と低く働き蜂の活動が鈍い時に、100羽以上が集まってきて数羽が共同で巣を襲い捕食する。地上に落下した巣は、スズメの仲間であるヒメオウチュウ *Dicrurus aeneus* やシキチョウ *Copsychus saularis* などが食べている。オオミツバチの巣の捕食に特化しているアオムネハチクイ *Nyctornis athertoni* やハチクマ *Pernis ptilorhynchus* が主に蜂児やハチミツを捕食していることも観察されている。これら鳥類の捕食は両種ともに巣を放棄する原因にもなりえる。またヒマラヤオオミツバチの越冬集団も捕食を受けている (Underwood, 1990)。アジアに生息しているマレーグマ *Helarctos malayanus*、ナマケグマ *Melursus ursinus*、ツキノワグマ *Ursus thibetanus* がミツバチの巣を襲うことが知られている。また、バンガラディシュにおいてベンガルトラ *Panthera tigris* がマングローブなどの低い場所に営巣したオオミツバチの巣を襲っているのが観察されている (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。

現在でもアジアでは、昆虫は重要な蛋白質源として利用されるためヒトもオオミツバチグループには重大な影響を与えている。特にインドではハチミツの約80%がオオミツバチから採集されている。インドネシアでもハチミツの90%以上がやはりオオミツバチ由来といわれる。古来からオオミツバチは重要な狩猟採集の対象となっている。タイでは年間4~5万個程度のミツバチの巣が市場取引されていて、そのほとんどがオオミツバチの巣であると推定されている (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。これらのことから、ヒトによる採集活動が大きな捕食圧になっていると思われる。ネパールでは、岩場に営巣したヒマラヤオオミツバチの巣をその地域の部族が採集している。



スズメバチによる捕食の観察例はないが、おそらく大型の種により捕食されていると考えられる。その他の昆虫類ではオオミツバチの巣をハチノスツブリガが食害することが報告されている。また、ボルネオ島ではメンガタスズメの1種が夜間に蜜を吸いにきているのが観察されている。ヒマラヤオオミツバチではこれらの種の寄生は見つかっていない。一方で、ネパールではヒマラヤオオミツバチに寄生性のミツバチシラミバエ科の *Megabroula onerosa* と *M. antecessor* の2種が高い頻度で寄生していることが報告されている。このミバエ科の寄生は、これまで他のアジア産ミツバチでは見つかっていない。また、ボルネオ島においてメバエ科の寄生バエ *Physocephala parralleliventris* がオオミツバチに寄生することが報告されている (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。

寄生性の主要な天敵としては他にダニ類がいる。オオミツバチグループの巣内には非寄生性のダニと外部寄生性のダニが見つかっている (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。オオミツバチの体からは非寄生性のダニ *Neocypholaelaps indica* が見つかっている。本種はミツバチに付着することにより花間を移動して花粉を食べていると思われる。またコミツバチやトヨウミツバチやなどからも見つかっている。Tarsonemidae 科の *Acarapis woodi* は気管に入って血液を吸う寄生性のダニでオオミツバチに寄生している。

オオミツバチおよびヒマラヤオオミツバチからは、2種の Laelapidae 科のダニが見つかっている。両種ともにトゲダニ *Tropilaelaps* 属のダニで、それぞれミツバチトゲダニ *Tropilaelaps clareae* (Delfinado and Baker, 1961) とオオミ

ツバチトゲダニ *T. koenigerum* (Delfinado and Baker, 1982) がオオミツバチ亜属に特異的に見つかっている (表4)。このうちミツバチトゲダニの一部の系統がセイヨウミツバチにも寄生するようになった。

この他にオオミツバチからは Thai Sacbrood Virus (TSBV) が見つかっている (Morse and Flottum, 1997)。オオミツバチグループからは、細菌、真菌、原虫などは見つかっていないが、今後調査が進めば、これらを含めた新規の寄生者や病原体が発見される可能性は充分にある。

### 終わりに

オオミツバチとヒマラヤオオミツバチ2種の系統と生態について、これまでの研究結果を簡単ではあるがまとめてみた。オオミツバチはミツバチ属の中で最も熱帯に適応した種であり、一方のヒマラヤオオミツバチはヒマラヤ山脈地帯という寒冷地に進出したミツバチである。この両種は、セイヨウミツバチなど普段私たちがよく目にするミツバチには見られない特有生態を持っている。両種の生息域は異なるが、資源に合わせた効率的な夜間採餌、回帰移動、集団営巣、簡素な巣構造といった営巣習性や昆虫では稀に見る集団防衛行動などの特異な習性は、ミツバチの進化を考える上でも重要な特性である。また、極端な多回交尾も本亜属の特徴である。

最近、ネパールにおけるヒマラヤオオミツバチの営巣状況についての調査が行われた結果、今から20から30年前と比較してすべての調査地で巣の数が減少していることが明らかになった。減少規模は少ないところで2分の1、多いところでは4分の1となっていた (Joshi et

表4 オオミツバチ亜属にみられるダニ類

科名	種名	寄生タイプ	宿主
Ameroseiidae	<i>Neocypholaelaps apicola</i>	花粉食	オオミツバチ
Tarsonemidae	<i>Acarapis woodi</i>	内部寄生で体液を吸う	オオミツバチ
Laelapidae	<i>Tropilaelaps clareae</i>	外部寄生で体液を吸う	オオミツバチ亜属
	<i>Tropilaelaps koenigerum</i>	外部寄生で体液を吸う	オオミツバチ亜属

al., 2004). この減少原因として、近年起こっている地球規模の温暖化による生息地での植生変化やヒトによる捕食圧の拡大などによると考えられている。このようなヒマラヤ山脈の秘境とよばれる地域に生息する種であっても、私たち人間活動による影響を受けてしまっている。これまで述べてきたように、適応的な特性をここまで身につけているミツバチであっても、想定外の生息環境の悪化による個体群の減少が進むことは推測される。そのため、今後はミツバチを含めた生態系や景観の保全的な研究を進める必要があるだろう。

### 謝辞

この論文を書く機会を与えていただいたミツバチ科学研究施設の中村純博士に感謝を申し上げます。マレーシアの調査では岡本明久修士および高木利幸修士に協力していただいた。また図を作成するにあたり今野英生氏に協力していただいたのでこの場を借りてお礼を申し上げます。

(194-8610 町田市玉川学園 6-1-1

玉川大学ミツバチ科学研究施設)

### 引用文献

- Arias, M. C. and W. S. Sheppard. 2005. *Mol. Phylog. Evol.* 37: 25-35.
- deGrandi-Hoffman, G., J. C. Watkins, A. M. Collins, G. M. Loper, J. H. Martin, M. C. Arais and W. S. Sheppard. 1998. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 52-58.
- Dutta, T. R., R. Ahmed and S. R. Abbas. 1983. *Bee World* 64: 158-163.
- Dyer, F. C. and T. D. Seeley. 1987. *J. Exp. Biol.* 127: 1-26.
- Dyer, F. C. and T. D. Seeley. 1991. *Ecology* 72: 156-170.
- 井上民二. 2001. 熱帯雨林の生態学—生物多様性の世界を探る—. 八坂書房, 東京. 347 pp.
- Engel, M. S. 2005. *ミツバチ科学* 26(4): 141-144.
- Joshi, S. R., Ahmad, F., M. B. Gurung. 2004. *J. Apic. Res.* 43: 176-180.
- Koeniger, N. and G. Koeniger. 2000. *Apidologie* 31: 313-339.
- Maa, T. 1953. *Treubia*. 21: 525-640.
- 松浦誠. 1988. 社会性ハチの不思議な社会. どうぶつ社, 東京. 261pp.
- Morse, A. and K. Flottum. 1997. Honey bee pests, predators, and diseases. *Root, Medina*. 718 pp.
- Oldroyd, B. P. and S. Wongisiri. 2006. Asian honey bees. *Harvard Univ., Cambridge*. 340 pp.
- Otis, G. W. 1996. *J. Kansas. Entomol. Soc.* 69: 311-333.
- Sakagami, F. S., Matsumura, T. and K. Ito. (1980) *Insecta Mat.* 19: 47-77.
- Ruttner, F. 1988. *Biogeography and taxonomy of honeybees*. Springer Verlag. Berlin. 284 pp.
- Underwood, B. 1990. MS thesis. Cornell Univ., 146 pp.
- JUN-ICHI TAKAHASHI. Ecology of the giant honeybees *Apis dorsata* and *A. laboriosa*. *Honeybee Science* (2006) 27(2): 83-92. Honeybee Science Research Center, Tamagawa University, Machida, Tokyo, 194-8610 Japan

The purpose of this review is to assimilate existing knowledge about the present giant honeybees. *Apis dorsata* Fabricius, 1787 and *Apis laboriosa* Smith 1871 are both names for giant honeybees. This group, *Migapis* (Ashmead 1904) is most peculiar honeybees (genus *Apis*) and is recognized as a valid species in morphological character and molecular data. The giant honeybee is the most common over most of tropical Asia. *A. dorsata* is an extremely widespread species, occurring from India west to Indonesia east, with temporary introduction population in Japan. The distribution of *A. laboriosa* is locality restricted to Himalayan region. These honeybees have character highland or tropical adaptation such as large nests, large body size, and seasonal migration for survival. The nest is built the single comb around a tall tree branch and a stratum of dense bushes. The nest structures of both species are very resemble. The *A. laboriosa* are large the size of workers and nest than the *A. dorsata*. Genitalia of males are not diagnostic characters for a clear distinction between both species. The number of mating in *A. dorsata* and *A. laboriosa* queens were about 54 and 34 times, respectively which were found to be polyandry. The *A. dorsata* from their DCAs (drone congregation areas) after sunset under the spreading limbs of tall trees that emerge high above the major canopy of the forest. The location of the DCAs of *A. laboriosa* is unknown. Nest defensive behavior shows a strong defensive response on *A. dorsata* workers. The natural enemy of giant honeybees is known predator and parasite such as wax moth, mites, tiger, bear, birds and human. The parasitic mites *Tropilaelaps clareae* and *Tropilaelaps koenigerum* is associated with *A. dorsata*.