

## ミツバチ属の分類と系統について (2)

### コミツバチ亜属の生態

高橋 純一

世界にミツバチ属 (*Apis*) は9種が現生しているが、そのうち最も祖先的なグループであるコミツバチ亜属 (*Micrapis*) では、下記の2種が東南アジア一帯に生息している。このグループはその名前のおとおり、ミツバチ属の中で体サイズが最も小さく、営巣規模も最小で、低木やツタなどの枝に1枚巣を営巣し熱帯に適応した習性を持っている。特にコミツバチは高温で乾燥した気候にも適応していて、時には50℃にもなり他のミツバチが生息できないような過酷な環境においても本種の生息が確認されている。セイヨウミツバチに比べればその生態に関する情報は少ないが、それでも近年アジアのミツバチ研究が盛んになってきたためこのグループ特有の生態もいくつか報告されている。今回はコミツバチ亜属でこれまで明らかになっている生態について解説する。

#### 分類

コミツバチ亜属の現生2種はコミツバチ *Apis florea* (Fabricius, 1787) とクロコミツバ

チ *A. andreniformis* (Smith, 1958) である (図1)。コミツバチのタイプ標本は、インドで採集された個体が、クロコミツバチはC. ダーウィンと共に自然選択の概念を提唱したA. R. ウォーレスがマレーシアのサラワクで採集した個体がタイプ標本になっている (Otis, 1996)。Wu and Kuang (1987) による形態形質の比較研究を皮切りに、交尾時刻、行動、巣構造、遺伝子などがコミツバチと比較され現在クロコミツバチは独立種とみなされている。これ以前のいくつかの論文ではクロコミツバチもコミツバチとして扱われているため注意が必要である (Sakagami and Yoshikawa, 1973 など)。

#### 分布

コミツバチの分布は、アジア大陸の東西に広く分布していて北限は中国、東限はベトナム、西限はペルシア湾周辺、南限はインドネシアおよびスーダンである (前号図1参照)。アンダマン諸島 (Dutta et al., 1983) およびケニアで本種の採集記録があるが、これらは誤同定

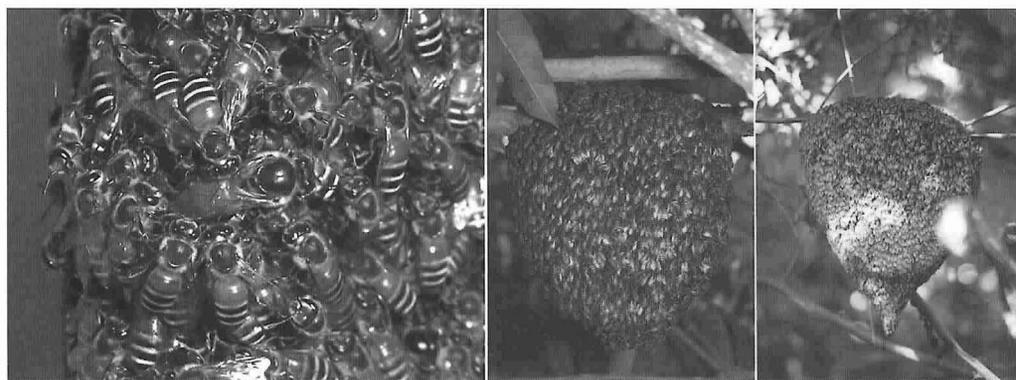


図1 コミツバチ亜属の2種。コミツバチの女王蜂を取り囲む働き蜂 (左、表紙写真参照)、コミツバチの巣 (中)、クロコミツバチの巣 (右) 写真提供左から：中村、小野、Wongsiri

であり現在まで分布は確認されていない (Otis, 1996). スーダンとジャワ島に分布している個体群は、人為的な持ち込みによるものであることがわかっている (Otis, 1996). スーダンの個体群は、パキスタンから持ち込まれた可能性が高く (Mogga and Ruttner, 1988), 1985 年にはじめてスーダンの Khartoum 郊外で営巣が見つかった以降、短期間のうちに分布を広げている (Lord and Nagi, 1987; Mogga and Ruttner, 1988).

クロコミツバチはコミツバチと比べて分布範囲は限られている。インドシナとスンダランド (Sundaland: 現在のタイのチャオプラヤ川がかつて作った沖積平野で、現在のマレーシアとインドネシアの一部を含んでいた大陸) の間に大きな分布の境界がある (図 2)。当初はボルネオ島が分布の東限だと考えられていたが、1991 年になってフィリピンのパラワン島から本種の分布が確認された (Otis, 1991; de Guzman et al., 1992)。これはおそらくボルネオ島とパラワン島が更新世 (今から約 200 万年前の氷期) の時代に今より海表面が低く陸続きになっていた時代に分布を広げたものであると推測されている (Otis, 1996; Oldroyd and Wongsiri, 2006)。西限であるインドでは、ネパールやブータンとの国境付近の北東部でのみ見つかっている。またタイやベトナムではミャンマーやカンボジアとの国境付近で本種が見つかっていることから、これらの国にも分布している可能性がある (Otis, 1996)。

### 個体群の系統関係

コ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、コミツバチは大きく 2 つの系統に分かれていた。インドから中東にかけての集団と東南アジアの集団である (Hepburn et al., 2005)。私たちが行ったミトコンドリア DNA による系統解析の結果 (高橋ら, 未発表) を図 3 に示した。コミツバチとクロコミツバチの系統は大きく 2 つの系統に分けられ、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た。さらにコミツバチの集団

はインドと東南アジアの 2 つの系統に分かれた。これ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。クロコミツバチは、東南アジア大陸とボルネオ島およびパラワン島の集団間が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 150 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スンダランドと分断した地質年代と一致する。つまりクロコミツバチの祖先集団は、それ以前はスンダランド一帯で 1 つの集団を形成していたことを示している。またコミツバチのインドの集団とクロコミツバチが系統的に最も近いことが示され、東南アジアで同所的に分布している地域ではなく両種の分布境界周辺であるインド東北部で種分化をした可能性が示唆される。

### 営巣習性

両種ともに低木やツル状の比較的小さな枝に営巣する。まれにヤシやバナナなどの葉に営巣することもある。営巣場所の高さは 30 cm から 10 m 位までさまざまである。コミツバチはクロコミツバチと比較して営巣場所に関する選好性の範囲が広いため都市部の人工物などでも営巣が見られる (Oldroyd and Wongsiri, 2006)。

コミツバチの巣は一般的に標高 500 m 付近でよく見つかっている (Ruttner, 1988)。ただし特定の地域では夏の間だけ通常よりも高地での営巣が確認されている。例えば、イラン (Ruttner et al., 1995) やオマーン (Whitcombe, 1984) では 1,900 m 付近で、南インドでは 1,830 m で、ベトナムでは 2,000 m での営巣例がある (Otis, 1996)。タイでは 1,000 m 以下でよく営巣するが、乾期 (2 か月) と雨期 (5 か月) の間は 1,600 m 以上の高地での営巣例がある。これらの状況から本種は、その地域の気候に合わせて定期的な季節移動を行っている と推測されている (Ruttner et al., 1995; Wongsiri et al., 1997)。

クロコミツバチの巣は一般的に低地での営

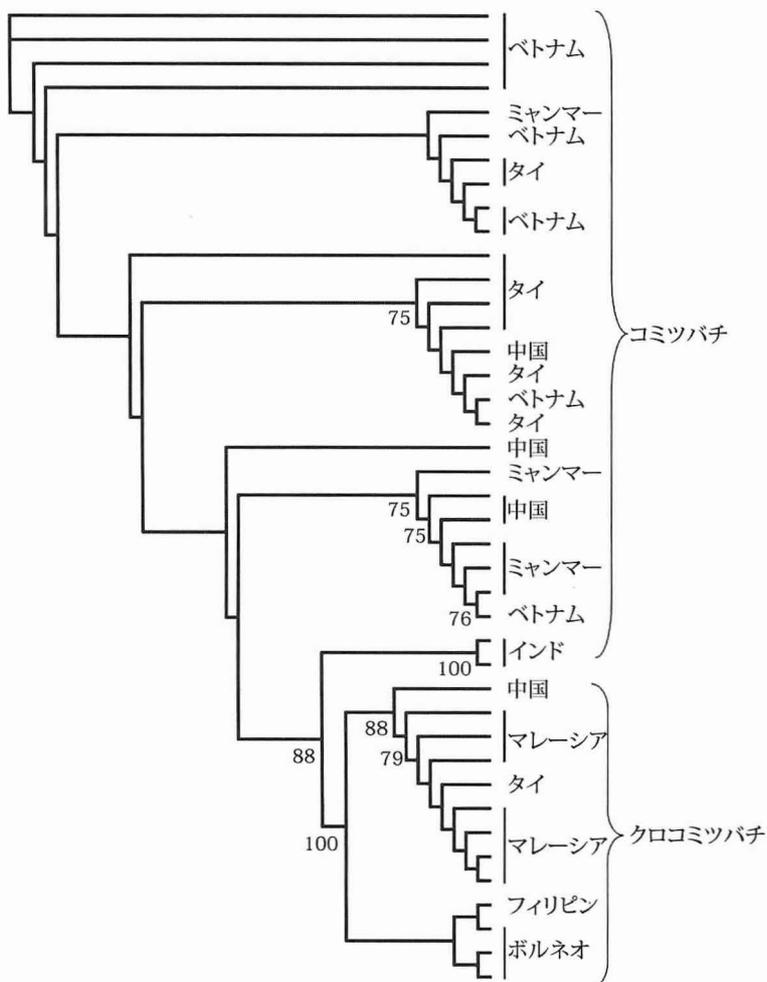


図3 コミツバチ亜属におけるミトコンドリア DNA のチトクロームオキシダーゼサブユニット I の部分塩基配列をもとに作製した集団間の系統樹  
高橋ら未発表データ

巣が普通である。かつてのスダランドー帯であるマレーシアやインドネシアでは標高 0 ~ 500 m 付近でよく見つかる。中央スマトラでは、標高 200 ~ 500 m 付近でよく営巣が見られるが、1,000 m 以上で営巣することはほとんどない。まれにスマトラのランプラングで 1,400 m、ベトナムで 1,200 m、マレーシアのサラワクで 1,220 m、キャメロン高地で 1,590 m といった営巣例がある (Otis, 1996)。タイでは、1 月から 6 月までは東南部のチャンタブリで本種の営巣が見られるが、それ以外の時期に見つけることは難しい。また北部のチェンマイでは 3 月と 4 月の間の特定期間でのみ営巣を見ることができるが、6 ~ 10 月の (雨

期)の間は見ることができない。これらの状況から本種もコミツバチと同様に季節移動を行っている可能性が高い (Wongsiri et al., 1997) が、環境がよければ 10 年以上同じ場所に営巣している例もあることから、オオミツバチのようにはっきりとした季節移動ではなく、蜜源の枯渇や天敵などに襲われた場合に移動するようである (Soman and Chawda, 1996)。また場所によっては、オオミツバチのように一か所に集中して営巣している場合もある (Dutton and Simpson, 1977; Rinderer et al., 2002)。

### 成虫の外部形態

この亜属の特徴として雄蜂の体サイズが相

表1 コミツバチとクロコミツバチの形質比較

形質	コミツバチ <i>A. florea</i>	クロコミツバチ <i>A. andreniformis</i>
<b>働き蜂</b>		
体長 (mm)	7-10	8-9
体色	赤茶色	黒色
口吻 (舌) の長さ (mm)	3.1-3.37*1,2	2.797-2.798*6
前翅長 (mm)	6.17-6.74*1,2,3	6.43-4.49*6
前翅幅 (mm)	2.12-2.32*1,2	2.17-2.21*6
Cubital vein A (mm)	0.49 ± 0.04*2	0.51-0.52*6
Cubital vein B (mm)	0.18 ± 0.03*2	0.09-0.08*6
Cubital index (a/b)	2.86-3.50*1,2,3	6.28-6.38*6
後翅長 (mm)	3.17-4.83*2,3	3.22-3.23*6
後翅幅 (mm)	1.36 ± 0.04*2	1.25-1.28*6
翅鈎数	10.5-13.2*1,2	10.38-10.88*6
<b>雄蜂</b>		
重量 (mg)	77.6 ± 2.6*7	70.8 ± 3.0*7
後脚の捕握器の長さ	長い*4	短い*4
<b>女王蜂</b>		
重量 (mg)	86*7	112*7
<b>巣の特徴</b>		
長さ (cm)	12.0 ± 3.3*5	10.0 ± 3.3*5
幅 (cm)	16.9 ± 5.3*5	12.2 ± 3.6*5
枝の直径 (cm)	0.8 ± 0.07*5	1.7 ± 1.7*5
<b>働き蜂巣房の特徴</b>		
巣房の深さ (cm)	0.93 ± 0.07	0.76 ± 0.02
10 巣房分の幅 (cm)	2.98 ± 0.15	2.78 ± 0.23
<b>雄巣房の特徴</b>		
巣房の深さ (cm)	1.33 ± 0.07	1.45 ± 0.71
10 巣房分の幅 (cm)	4.88 ± 0.21	4.18 ± 0.24
<b>女王蜂巣房の特徴</b>		
巣房の深さ (cm)	1.41 ± 0.15	1.24 ± 0.26
巣房の内径 (cm)	0.47 ± 0.09	0.54 ± 0.08

Oldroyd and Wongsiri (2006) を一部改変.

数値はすべて平均値.

\*1. Ruttner (1988). イラン, オマーン, スリランカ, インドのサンプル

\*2. Rinderer et al. (1995). タイのサンプル (n=42 コロニー)

\*3. Ruttner et al. (1995). イラン, スリランカ, オマーンのサンプル (n=3 ~ 6 コロニー)

\*4. Wu and Kuang (1987). 図1 参照.

\*5. Rinderer et al. (1996) と Wongsiri et al. (1996). タイのクロコミツバチ (n=15 ~ 19 コロニーのうち4 ~ 6 コロニーのオス巣房を除いてある). タイのコミツバチ (n=38 ~ 42 コロニーのうち5 ~ 10 コロニーの女王とオス巣房を除いてある).

\*6. Rinderer et al. (1995). タイ (n=36 コロニー) とフィリピン (n=4 コロニー)

\*7. Koeniger and Koeniger (2000). コミツバチは未交尾女王

対的に働き蜂と比べて大きいことがあげられる。コミツバチの場合, 女王蜂は 86 mg, 雄蜂は 80 mg 前後, 働き蜂は 25.5 mg であり, 他のミツバチと比べて繁殖カスト (雄蜂) と働き蜂の間で体サイズに大きな違いが見られる (Koeniger et al., 1989).

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。コミツバチの腹部は黄色で明るい色をしている。それに対してクロコ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。体サイズもクロコミツバチの方が小さい傾向がある。翅脈形質の中では肘脈指数 cubital index (a/b) 値が両種で大きく異なっている。クロコミツバチではこの値が平均 6.07 を示すのに対してコミツバチでは平均 2.78 である (Wongsiri et al., 1990)。また, 口吻の長さが両種で大きく異なっている (表1)。針の形態も両種の間で違いが見られる (Jayasvasti and Wongsiri, 1993)。働き蜂の針は1本の刺針軸を2つの刺針鞘が包み込む構造になっている。針には返し鈎がついていて, 刺針軸と刺針鞘の返し鈎の数はそれぞれ10本と4~5本で両種の間では差がない。ただし針の先端から刺針鞘での最初の返し鈎のまでの距離を見てみると, クロコミツバチの 17.93 μm に対してコミツバチは 25.39 μm で長くなっている (表1)。

雄蜂の脚および交尾器の形態は, 両種を明瞭に識別することができる。雄蜂後脚の第3附節には捕握器と呼ばれる二股の親指のような特徴的な形態を備えている (図5)。この部分には筋肉などの組織はなく殻状のキチン質からなり内側は湾曲状で巻き毛が密集している。実際に交尾中の様子は観察されていないが, この構造は交尾をするときに女王を捕まえる機能があると推測されている (Ruttner, 1988)。この特殊な形態は, 他のミツバチではみられないため, コミツバチ亜属の特徴でもあり, クロコミツバチよりもコミツバチで発達している (Wu and Kuang, 1986; Ruttner, 1988; Wongsiri et al., 1990)。雄蜂の交尾器の構造は, 基部の部分は太く先端部分は狭くなっていてオレンジ色の粘着物質で覆われている。この特徴は他種と同じであるがそれ以外の交尾器の構造が大きく異なっている (Koeniger and

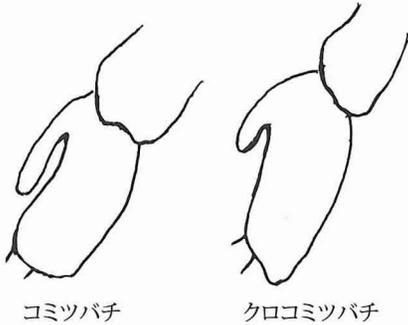


図5 コミツバチ亜種における雄蜂後脚の第3附節の捕握構造 (Wongsiri et al., 1990 を改変). コミツバチの方が発達している。

Koeniger, 2000). 特に交尾器を外反させるときに角形をした囊状の突起 (bursal cornua) を2対持っているが、この形態はクロコミツバチでは外側に向かって曲がっているのに対してコミツバチでは折れ曲がって内向きになっている (図6).

女王蜂の形態は、両種ともに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。コミツバチの女王蜂の腹部は黄色からオレンジ色であるのに対してクロコミツバチでは腹部は黒色から褐色であるため容易に識別することができる。

### 巣の構造と営巣場所

基本的に両種共に小さな木本類や灌木などの枝に1枚巢板による営巣をしているが、都

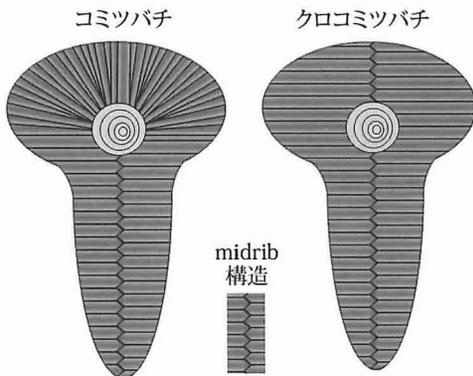


図7 コミツバチ亜属の巣構造 (Rinderer et al., 1996 を改変). 巣房は底の部分で互い組み合わせさせた構造 (midrib) をしている。コミツバチの巣は蜂児圏だけでクロコミツバチは頂上部まで見られる。



図6 コミツバチ亜属における雄蜂の交尾器構造 (Wu and Kuang 1987 を改変). 2対の角形をした囊状の突起構造 (矢印) が2種の間で異なっている。

市部ではビルなどの人工物の軒下や小さな横穴などのような場所にも営巣する。オマーンなどでは営巣に適当な木本類が少なく岩壁に営巣している場合もある。タイではヤシやバナナなどの葉にも営巣するが、クロコミツバチはこのような場所に営巣することはないようである (Oldroyd and Wongsiri, 2006). 巣の構造は両種で大きく異なっている (表1, 図1および図7). 巣全体の大きさはクロコミツバチよりもコミツバチの方が大きく、巣房も同じように25%程度コミツバチの方が大きい (Rinderer et al., 1996). また巣の頂上部の貯蜜圏はコミツバチの場合上を向いているのに対して、クロコミツバチは横向きのままである (図7). これは両種の巣を見分ける明瞭な特徴で、巣房と巣房が底を互いに寄せて作る構造 (midrib 構造と呼ぶ) がクロコミツバチでは巣全体で見られるのに対してコミツバチでは育児圏のみでしかみられない。最初の巣房は支持する枝の部分につくる (Akratanakul, 1977). 育児圏は支持している枝の下側に作られ、新女王は分蜂前に一番下の部分でセイヨウミツバチなどと同じように形成される王台で育つ。雄蜂は育児圏の下部で作られている。コミツバチでは、巣房数はおおよそ1,100から1,600程度である (Muttoo, 1956). タイでは働き蜂数は平均6,271頭であるが、最高で3万頭のコロニーの報告がある (Tirgari, 1971). 公表されているクロコミツバチのデータはほとんどないが、私たちがマレー半島で採集したコロニーの働き蜂数は平均5,985頭であった (高橋ら, 未発表).

表2 コミツバチ亜属における雄蜂の交尾飛行時刻

種名	地域		
	スリランカ	タイ	ボルネオ
コミツバチ	12:30 - 14:30	14:00 - 16:45	
クロコミツバチ		12:15 - 13:45	12:00 - 13:45

Keniger and Koeniger (2000) を改変

表3 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)	女王蜂の交尾回数		働き蜂間の血縁度
			観察値	有効値	
コミツバチ	105 万 (15)	43 万	11.6 ± 5.0	7.9 ± 3.3	0.31
クロコミツバチ	78 万 (7)	13 万	13.5 ± 4.5	10.5 ± 1.9	0.30

高橋ら未発表データ

## 交尾行動

ミツバチは繁殖期になると種ごとに特定の時刻に特定の空間に集まり、そこで女王蜂と複数の雄蜂が交尾をすることが知られている。そのような雄蜂が集まる特定の場所を (DCA ; Drone congregation area) と言うが、いまだに両種ともに不明である。ただし女王蜂と雄蜂が巣を出て交尾飛行にでる時間が調べられている (表2)。タイでの調査によれば、コミツバチの雄蜂は 14 時から 16 時 45 分の間に交尾飛行にでていた。そして女王蜂が交尾に成功した時間帯は、14 時 4 分と 14 時 25 分であったことから 14 時から 15 時当たりが適時だと考えられている (Koeniger et al., 1989)。クロコミツバチの雄蜂は 12 時から 13 時の時間帯に交尾飛行に出ていた。ボルネオではクロコミツバチ女王蜂が 12 時 33 分と 12 時 50 分に飛行を行っていたことから 12 時から 13 時の日中が交尾時刻であると思われる。タイでは同所的に分布していることから、はっきりと交尾飛行時刻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ている (Koeniger and Koeniger, 2000)。

雄蜂 1 頭あたりが持っている精子数は、クロコミツバチでは平均すると 13 万、コミツバチは平均 43 万となりコミツバチの方が多いが、それでも他のミツバチに比べると 1/10 程度と少ない (Koeniger and Koeniger, 2000)。また交尾済女王蜂の受精嚢内に蓄えている精子数に関しても同様で、クロコミツバチでは平均 78

万、コミツバチでは平均 105 万であり他のミツバチと比べると少ない特徴がある (表3)。

セイヨウミツバチの女王蜂は複数の雄蜂と交尾することが知られているが、コミツバチ亜属も同様に多回交尾をしていることがマイクロサテライト DNA マーカーを使って調べられている。タイのコミツバチの女王蜂の交尾回数は平均 12 回であり (Oldroyd et al., 1995; Palmer et al., 2001)、クロコミツバチは平均 14 回であり (Oldroyd et al., 1997)、両種とも 10 頭以上の雄蜂と交尾している (表3)。私たちがマレーシアのクロコミツバチを調べた結果では平均 12 回であった (高橋ら, 未発表)。

## 尻振りダンス

セイヨウミツバチが腹部を振るわせた 8 の字ダンスをすることは有名であるが、コミツバチ

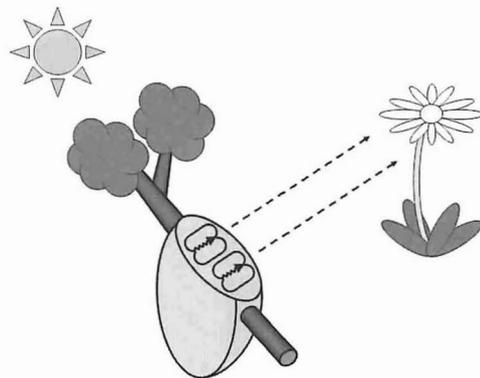


図8 コミツバチの尻振りダンスと餌場の関係 (Oldroyd and Wongsiri 2006 を改変)。餌場の方向かって巣の頂上部でダンスをする。太陽は位置の補正に使う。

表4 コミツバチにおけるカースト別の発育日数

カースト	成長段階 (単位は日)		
	卵	幼虫	蛹
働き蜂	3	6.3	11.2
雄蜂	3	6.7	12.8
女王蜂	3	6.8	7.7

Sandhu and Singh (1960) を改変

亜属の働き蜂も同じように尻振りダンスにより仲間在花蜜や水の間を教えている。ダンスは両種ともに巣の頂上部で行うことが特徴的である。巣の頂上部は平らになっているので、太陽の位置に関係なく直接餌場の方向に向かって尻振りダンスをして距離を教えているらしい (図8)。

スリランカとタイのコミツバチでダンスの時間と距離の関係が調べられているが (Lindauer, 1956; Dyer and Seeley, 1991a), 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わけではないようである。ただし、ミツバチの採餌範囲は体サイズとの関係がみられる。コミツバチの場合は平均すると 269 m であり、働き蜂のダンスから推定すると 95 % が 1.5 km 以内であった (Dyer and Seeley 1991a)。飛行速度はインドとタイのコミツバチで調べられていて、4.8 m/s ~ 6.1 m/s (Towne, 1985; Dyer and Seeley 1987) でセイヨウミツバチの 7.4 m/s (Wenner, 1963) と比べると遅い。

これまでミツバチでダンスするのは働き蜂のみであると思われていたが、クロコミツバチの雄蜂は交尾飛行を行う前にダンスをするらしいことがわかってきた。Oldroyd and Wongsiri (2006) によると交尾飛行時刻の 1 時間ほど前に 5, 6 頭のオスが巣の頂上部に集まりその中の数頭の雄蜂が他の雄蜂に向かって働き蜂と同じように尻振りダンスをする。やがて交尾飛行時刻になって、ダンスをしていた雄蜂の 1 頭が交尾飛行に飛び立つと、集まっていた雄蜂たちはそれに追従して飛行にでかけることが観察されている。このような雄蜂のダンス行動は他のミツバチでは観察されていないため大変興味深いとその理由は不明である。

## 発育期間と日齢行動

コミツバチの卵は、カーストに関係なく平均 3 日で孵化をする。幼虫期間は 6 ~ 7 日である。蛹期は働き蜂が 11 日、雄蜂は 12 日、女王蜂が 8 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、後で述べる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)。コミツバチやクロコミツバチの新女王蜂は、羽化するとクイーンパイピングと呼ばれる発音行動をする。そして他種のミツバチと同じように新女王蜂が他に羽化した個体がいなか巢のパトロールをして、もし羽化前の王台があれば中の蛹を殺し、すでに羽化していればコロニーの継承をかけて殺し合いを行い、生き残った女王蜂がコロニーを引き継ぐ (Wongsiri et al., 1997; Otis et al., 1995)。

コミツバチの女王蜂は 3 日齢になると巣の頂上部で歩きまわるようになり、理由は不明だが働き蜂に対して体を振動させる行動をとる (Koeniger et al., 1989; Oldroyd et al., 1994)。6 日齢になった女王蜂は 2 分程度のオリエンテーション飛行を行い、その後 6 日から 8 日齢で交尾飛行にでかける。飛行に要する時間は 15 分から 30 分程度である (Koniegr et al., 1989)。働き蜂は 18 日齢あたりから外勤活動を行うようになり成虫の寿命は約 50 日程度である (Dyer and Seeley, 1987; 1991b)。

## フェロモン

セイヨウミツバチの女王蜂の大顎腺から 9-ODA(9-keto-(E)2-decenoic acid) が同定されている (Callow and Johnson, 1960)。この物質を DCA で誘引剤として使用すると雄蜂が集まってくることから女王蜂物質であると考えられている。コミツバチ亜属において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少ないことがわかった (Plettner et al., 1997)。また雄蜂の触角には 9-ODA のレセプターが少なく誘引活性が低いことから、コミツバチ亜属では女王蜂物質としての機能を持たないこと

が示唆されている (Brockmann and Brückner, 2001). また, 警報フェロモンや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.

### 働き蜂の寄生行動

通常ミツバチのコロニーでは繁殖分業が成立していて, 女王蜂が産卵を行うため働き蜂の卵巣は未発達である. ただし女王蜂が死んだ時に一部の働き蜂が卵巣を発達させ未受精卵を産むことがある. 有王時では仮に働き蜂の産んだ卵があっても他の働き蜂により除去されてしまう (Halling et al., 2001). コミツバチ亜属も同じように通常は働き蜂による産卵は抑制されているが, 女王蜂が不在のコロニーでは働き蜂による産卵が起こる (Sakagami and Yoshikawa 1973; Woyke and Wongsiri, 1992; Oldroyd and Wongsiri, 2006). コミツバチでは女王の死亡後, 4日程度で1~2%の働き蜂が卵巣を発達させるが, それ以後は卵巣を発達させる個体はみられなくなる (Nanork et al., 2005). 最近コミツバチで女王蜂の不在コロニーに他の巣から侵入した働き蜂による寄生が明らかになった. 女王蜂がいなくなったコロニーでは, 数日以内に一部の働き蜂が逃去してしまい, 残った働き蜂は雌の幼虫がいた場合に変性王台を作る. この時に巣仲間認識がゆるくなるようで他巣の働き蜂の侵入を許してしまうらしい. 遺伝子解析を行うと産卵働き蜂のうち5%が非血縁者であり, 30%の雄が寄生者の子であることが明らかになった. ミツバチのような高次の真社会性種で雄蜂しか産むことができない働き蜂が寄生行動することは, 進化学的に大変興味深い性質である (Nanork et al., 2005).

### 防衛行動

巣に対する防衛行動は両種の間で大きく異なっている. コミツバチは非常に温和で巣に近づいても刺されることは稀である. それに対してクロコミツバチは巣から1, 2m程度まで近づくと刺針行動をとり刺されることがある. また両種の働き蜂は, 集団で振身行動 (シマリング) をとることが知られている (Butler, 1974; Seeley et al., 1982; Wongsiri et al., 1997). この行動は腹部を高く背側に上げて左右に大きく振ることで音とともにあたかも巣の表面は波うつような状態になる. これは鳥やスズメバチなどの捕食者に対する防衛効果があると考えられている (Koeniger and Fuchs, 1975). 働き蜂は翅を振動させることにより385 Hz程の高いピッチの警戒音を出して鳥などの襲来を知らせている (Sen Sarma et al., 2002). 他にも熱帯ではアリの捕食圧が非常に高い. このため両種ともに植物からヤニ状の粘着性物質を集めてきて, これを巣を支えている枝に塗布して侵入防止帯を作り, アリによる捕食を防いでいる (Sen Sarma et al., 2000).

### 天敵

熱帯におけるコミツバチ亜属の天敵には, ダニ, 鳥, スズメバチ, アリそれに哺乳類も重要な捕食者となっている (Morse and Flottum, 1997; Oldroyd and Wongsiri, 2006). タイでは7種の鳥類がセイヨウミツバチやトウヨウミツバチを蜂場で捕食していることが観察されている (Thirakhupt, 1989). コミツバチ亜属での観察例はないが, 捕食されている可能性は高いと思われる. スズメバチによる捕食は

表5 コミツバチ亜属にみられるダニ類

種名	寄生タイプ	宿主
Ameroseiidae 科		
<i>Neocypholaelaps apicola</i>	花粉食	コミツバチ
Suidasiidae 科		
<i>Suidasia pontifica</i>	巣内で花粉や菌食	コミツバチ
Varroidae 科		
<i>Euvarroa sinhai</i>	外部寄生で体液を吸う	コミツバチ
<i>Euvarroa wongsirii</i>	外部寄生で体液を吸う	クロコミツバチ

ネットアイズズメバチ *Vespa tropica* での観察例がある (Burgett and Akwatanakul, 1982; Seeley et al., 1982) が、恐らくはほとんどの種類が捕食を行っているものと考えられる。その他の昆虫類ではコミツバチの巣にハチノスツヅリガがよく寄生することが報告されている。そして逃去の原因の1つに本種の寄生があげられている (Akwatanakui, 1977)。またタイでの調査によると、ツムギアリ *Oecophylla smaragdina* によりコミツバチの76巣のうち37%が巣の発見時に攻撃を受けていた (Seeley et al., 1982)。哺乳類ではアカゲザル *Macaca mulata* やコモンツパイ *Tupaia glis* がコミツバチの巣を捕食しているところが観察されている (Seeley et al., 1982)。現在でもアジアでは、昆虫は重要なタンパク質源として利用されている。タイではミツバチの巣が年間4から5万個程度が市場取引されていると推定されている (Chen et al., 1998)。当然ながらコミツバチ亜属も含まれていることからヒトによる採集も大きな捕食圧になっていると思われる (Akwatanakul, 1976)。オマーンでは、岩場に営巣したコミツバチの巣をハニーハンターが採集している (Dutton and Simpson, 1977)。

寄生性の主要な天敵としてはダニ類がいる。コ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る (Needham et al., 2001; Oldroyd and Wongsiri, 2006)。コミツバチの体からは非寄生性のダニ *Neocypholaelaps indica* が見つかる。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。またトウヨウミツバチやオオミツバチなどからも見つかる。またコミツバチの巣からはもう一種非寄生性のダニ *Suidasia pontifica* が見つかる。本種は巣内の花粉や死んだ菌体などを食べていると思われる。やはりこれと同種のダニがトウヨウミツバチの巣からも見つかる。外部寄生性である *Euvarroa* 属のダニはコミツバチグループ特有の寄生者である。コミツバチからは *Euvarroa sinhai* Delfinado and Baker (1974) が、クロコミツバチから

は *E. wongsirii* Lekprayoon and Tangkanasing (1991) がそれぞれ種特異的に見つかる (表5)。両種は後端部の長毛数 (前者は39-40本、後者は47-54本) で識別することが可能である (Lekprayoon and Tangkanasing, 1991; Leyprayoon and Tanglanasing, 1993; Morin and Otis, 1993)。このグループのダニはセイヨウミツバチやトウヨウミツバチに寄生するミツバチヘギイタダニ *Varroa destructor* と同じような生活史を送っていると考えられている。

この他にコミツバチから Black Queen Cell Virus (BQCV) と Thai Sacbrood Virus (TSBV) のウイルス2種が見つかる (Allen and Ball, 1996; Morse and Flottum, 1997)。BQCVは女王蜂の蜂児から見つかったことからこの名がついたがコミツバチでは深刻なダメージにはならない。またTSBVは、トウヨウミツバチなどでは90%以上の死亡率を示すが、コミツバチに感染した場合にどの程度の影響があるかはわかっていない。コミツバチグループからは、細菌、真菌、原虫などは見つからないが、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十分にあると思われる。

## 終わりに

コミツバチとクロコミツバチ2種の生態について、これまでの研究結果を簡単にまとめてみた。コミツバチ亜属はミツバチ属の中で最も祖先的なグループであり、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な生態を持っている。季節移動、雄蜂跗節の形態、未確認のDCA、雄蜂のダンス、未確認の女王物質、働き蜂による寄生行動といった特異な形質はミツバチの進化を考える上でも重要である。また熱帯特有の生態も本亜属の特徴である。

セイヨウミツバチやトウヨウミツバチに比べると研究は少ないが、それでもミツバチについての多くの新しい知見を与えてくれている。今後研究が進めばさらに私たちに驚かせてくれるような生態が見つかることが期待される。

## 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および大野まり菜の両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)

## 主な引用文献

- Halling, L.A., B.P. Oldroyd, W. Wattanachaiyingchareon, A.B. Barron, P. Nanork. and S. Wongsiri. 2001. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 509-513.
- Hepburn, H.R., S.E. Radloff, G.W. Otis, S. Fuchs, L. R. Verma, Tan Ken, T. Chaiyawong, G. Tahmasebi, R. Ebadi and S. Wongsiri. 2005. *Apidologie* 36: 359-376.
- Jayasvasti, S. and S. Wongsiri. 1993. *ミツバチ科学* 14: 105-109.
- Koeniger, N. and G. Koeniger. 2000. *Apidologie* 31: 313-339.
- Nanork, P., J. Paar, N.C. Chapman, S. Wongsiri. and B.P. Oldroyd. 2005. *Nature* 437: 829.
- Oldroyd, B.P. and S. Wongsiri. 2006. *Asian honey bees*. Harvard Univ., Press, U.S.A. 340 pp.
- Otis, G.W., K. Patton and S. Tingek. 1995. *Apidologie* 26: 61-65.
- Otis, G.W. 1996. *J. Kansas. Entomol. Soc.* 69: 311-333.
- Palmer, K.A. and B.P. Oldroyd. 2001. *Insect. Soc.* 48: 40-43.
- Rinderer, T.E., B.P. Oldroyd, L.I. de Guzman, W. Wattanachaiyingchareon and S. Wongsiri. 2002. *Apidologie* 33: 539-543.
- Ruttner, F. 1988. *Biogeography and taxonomy of honeybees*. Springer Verlag, Berlin. 284 pp.
- Sen Sarma, M., S. Fuchs. and J. Tautz. 2000. *Naturwissenschaften* 87: 241-243.
- Sen Sarma, M., S. Fuchs, C. Werber. and J. Tautz. 2002. *Zoology* 105: 215-223.
- Smith, F. 1858. *Catalogue of the Hymenopterous insects collected as Sarawak, Borneo; Mount Ophir, Malakka; and at Singapore*, Wallace AR. J. *Proc. Linn. Soc. London. Zool.* 2: 42-130.
- JUN-ICHI TAKAHASHI. Ecology of the dwarf honeybee *Apis florea* and *A. andreniformis*. *Honeybee Science* (2006) 27(1): 23-32. Honeybee Science Research Center, Tamagawa University, Machida, Tokyo, 194-8610 Japan.

The purpose of this review is to assimilate existing knowledge about the present dwarf honeybees. *Apis florea* Fabricius 1787 and *A. andreniformis* Smith 1858 are both names for dwarf honeybees. This group, *Micrapis* (Ashmead 1904) is most peculiar honeybees in genus *Apis* and is recognized as a valid species in morphological character and molecular data. The dwarf honeybees are the most common over most of tropical Asia. *A. florea* is an extremely widespread species, distributing from Vietnam to Middle East (Iraq and Oman), with intentional introduction in Java and Sudan. The distribution of *A. andreniformis* is largely restricted to Indochina and Sundaland (Malaysia and part of Indonesia at present).

These honeybees have several adaptive features to the tropical environment such as small nests, small body sizes, and seasonal migration. In both species nests are consisted of single comb hanging from a small twig of tree, shrub, or creeper in dense bushes. The nest structures of both species are quite different in the midribs in the honey storage area. The dwarf honeybees queens and drones are about three times the size of workers. Genitalia and hind leg of drones and workers body color are diagnostic characters for a clear distinction between both species. The number of mating in *A. florea* and *A. andreniformis* queens were about 12 and 14 times, respectively which were found to be polyandry. The *A. florea* forager dances on a horizontal plane (top of the nest) and they point directly in the direction of food and water sources. Nest defensive behavior shows a strong defensive response on *A. andreniformis* workers, whereas an *A. florea* workers is a gentle nature. The dwarf honeybee queenright colonies are inhibited worker reproduction by worker policing. The queenless *A. florea* colony is found to be reproductive parasitism by foreign workers from other nest. The natural enemy of dwarf honeybees is known predator and parasite such as hornets, ants, wax moths, mites, birds and mammals including human. The parasitic mites *Euvarroa sinhai* and *E. wongsirii* are specifically associated with *A. florea* and *A. andreniformis*, respectively.