

スズメバチネジレバネの生態

牧野 俊一

スズメバチやミツバチなど社会性ハチ類の大きな巣では、たくさんのワーカーが常に外敵の侵入に目を光らせており、あたかも外敵にとって難攻不落の要塞のような趣さえある。しかし実際には、その警戒を巧妙にかいくぐって侵入し、中の住人に寄生したり捕食したりする天敵は決して少なくない。

スズメバチネジレバネ *Xenos moutoni* もスズメバチ類の天敵の一つとして、そうした侵入に長けた寄生性天敵の一つである。しかしネジレバネに寄生されたスズメバチを野外で見かける機会は非常に少なく、またハチを一見しただけでは寄生を見逃しやすいため、あまりなじみのある昆虫とは言い難い。スズメバチの巣を採集するとしばしば被寄生個体が見られるが、いずれにしる普通はそれほどお目にかかる生き物ではない。にもかかわらず、この寄生者はスズメバチの巣の運命に大きな影響を与える場合がある。

本稿では従来の知見をもとに、筆者が新たに得た多少の知見も交えて、このまことに奇妙な、しかし興味深い寄生昆虫を紹介したいと思う。

スズメバチネジレバネ

スズメバチネジレバネはネジレバネ目ハチネジレバネ科に属する寄生性昆虫で、中国、台湾、ベトナム、日本に分布し、スズメバチ属 (*Vespa*) の種を寄主とする (木船, 1992)。日本産スズメバチ属 7 種のうち、南西諸島にのみ生息するツマグロスズメバチ *Vespa affinis* を除く 6 種から寄生が知られている (松浦, 1995)。

ネジレバネ目はかつては鞘翅目と近縁と考えられたこともあるが、最近では DNA 解析などから双翅目との近縁性も提唱されており、決着はまだ着いていない (前田, 1998)。ネジレバネ目に属する種はすべて他の昆虫 (主要な寄主は半翅目、直視目および膜翅目) の内部寄生者である。

寄生バエや寄生バチなど、一般に「寄生性」昆虫と称されるものは正確には捕食者 (捕食寄生者) であり、寄主を最終的に食い殺してしまうのを原則とする。しかしネジレバネの場合、寄主から栄養を奪って成長するがそれを殺すことは基本的になく、本来の意味の寄生者である。むしろメスが寄生すると寄主を延命させることさえある。しかしスズメバチネジレバネに寄生されたハチは働かなくなったり、繁殖能力や営巣能力を失ったりするので、巣にとってみれば、労働個体や繁殖個体を失うという点では殺されるのと同じことと言えよう。

ネジレバネ類の成虫は雌雄で形態が全く異なり、別個の生物のようですらある。スズメバチネジレバネもオス成虫は有翅で、ハエか、ある種の甲虫のような形をしており、羽化後は自由生活するが (ただし成虫寿命はごく短い)、メス成虫にいたっては無翅無脚の、体先端の頭胸部だけがキチン化したウジ状で、とても昆虫の成虫とは思えない (図 1)。メスは羽化後も頭胸部のみ外部に出した状態で終生寄主の体内にとどまる。オスが羽化した後には、囲蛹殻が残るのでそれと分かる (図 2)。

それにしてもこの寄生者はどのように寄主であるハチに到達し、その体内に潜り込むのだろうか。

寄生経路

クヌギやコナラ、ヤナギなどの樹木は幹にできた傷口からたくさんの樹液を出す。樹液が微生物の働きで発酵すると、そのにおいに引かれたさまざまな昆虫が集まってくる。俗に「昆虫酒場」などと呼ばれ、よく知られた現象だが、スズメバチ類もその常連である。実はここに集まるハチに、ネジレバネに寄生された個体が混じっていることがある (Matsuura, 1969)。

こうした観察例や他種での報告などから、スズメバチネジレバネの寄生経路はどうやら次のようなものらしい。メスのネジレバネに寄生されたスズメバチが樹液の浸出部にやってくる。母親の体内で孵化した体長0.2mmほどのネジレバネ1齢幼虫(図1)はこのとき、母親の頭胸部にある細い隙間から這い出して樹幹に移り、別のスズメバチが樹液を吸いに来たときその体表にしがみつく。ネジレバネの1齢幼虫はシミのような形をしているが、尾端には長い剛毛を備え、これが跳躍による移動に役立つと考えられている。1齢幼虫にとりつかれたハチが自分の巣に戻ると、この1齢幼虫はハチの体表を離れ、巣内にいるスズメバチ幼虫の体に侵入するわけである。このようにスズメバチネジレバネの場合、樹液の浸出部がその伝染に重要な意味を持っていると考えられる。事実、こうした場所で樹液を吸っているハチの体表にたくさんの1齢幼虫が付着しているのが観察されている(松浦・山根, 1984)。

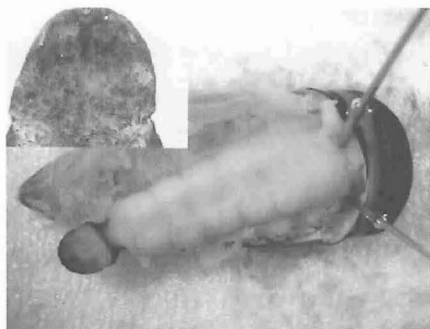


図1 コガタスズメバチ越冬明け女王に寄生したスズメバチネジレバネのメス成虫。ハチの背板は取り外してある。挿入写真は、メスの頭胸部の顕微鏡写真。内部の米粒状のものが1齢幼虫。

こうした迂遠な寄生経路から考えると、母親の体内から出た1齢幼虫が、運良くハチ巣内の寄主幼虫に侵入できるチャンスはとてつもなく小さいはずである。逆に言えば、母親はよほどたくさんの幼虫を産出ししない限り、自分の遺伝子を残せない。スズメバチネジレバネの1頭のメスからは2~3万頭の1齢幼虫が放出される(松浦・山根, 1984)が、こうした多産ぶりもそのためと考えられる。

成長と交尾

首尾良くスズメバチの巣にたどり着いたネジレバネの1齢幼虫は、育房内の寄主幼虫の体内にもぐりこむ。ネジレバネ幼虫は寄主体内で4度ほど脱皮し(ネジレバネ幼虫の2齢以降の脱皮殻は脱ぎ捨てられず、その下に新たな外皮ができる)、終齢になると寄主の腹部の節間から頭胸部を突出させる。その後オスは罌蛹殻を作って蛹化したのち羽化し、メスは成虫になった後も、終生寄主体内に残る。寄主の発育期間から推測すると、侵入から羽化までの期間は30~50日程度と思われる。

ネジレバネの交尾が寄主の巣内、巣外のどちらで行われるかははっきりしない。ハチの巣内で見つかるオスのネジレバネはほとんどが未羽化であり、その一方、後述する誘引トラップで得られた被寄生バチでは、ネジレバネのオスはほとんどが羽化した後である。こうした観察から考えると、ネジレバネのオスに寄生されたハチは、前者の羽化直前に離巢し、樹液浸出部の

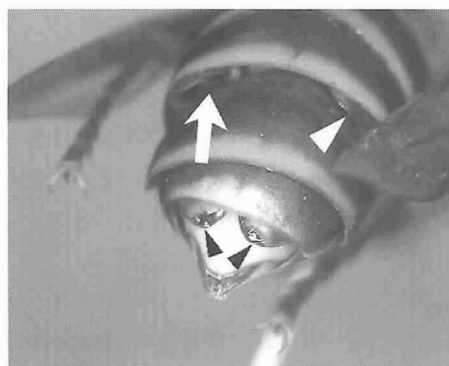


図2 コガタスズメバチのワーカーに寄生したスズメバチネジレバネのメス成虫(三角印)3個体とオスの罌蛹殻(白矢印)1個体

ような場所を訪れ、ここで羽化したネジレバネのオスが、たまたま同じ場所を訪れた処女メス（寄生したハチ）を探して交尾するのではなからうか。交尾はオスが寄主に着いたままのメスに交尾期を突き刺して行われる。ネジレバネのオス成虫は口器も退化し一般にごく短命で、クロスズメバチ *Vespula flaviceps* などに寄生するクロスズメバチネジレバネ *Xenos vespularum* では飼育下で4~12時間である (Kifune and Maeta, 1975)。

寄主に与える影響

寄生されたハチはどうなるのだろうか。モンズメバチでの観察では、寄生されたワーカーは労働することなく、ほとんどの時間を巣内で静止して過ごすという (松浦・山根, 1984)。ネジレバネの観点からは、自分の寄主であるワーカーに外役などされると、不慮の事故で寄主もろとも死んでしまう危険があるから、じっとしてもらったほうがありがたい。むしろ、そうさせていると考えるべきだろう。いったん離巢したワーカーは再び戻ることはない。寄生されたワーカーはこのように、「労働者」ならぬ「怠け者」になるが、特に営巣末期に寄生されたワーカーにはこれ以外にも奇妙な振る舞いが見られる。これについては後述する。

一方、秋に巣から生産される新女王や雄が寄生された場合、繁殖個体としての価値はなくなる。寄生された新女王も正常の新女王と同じく越冬するが、越冬からさめても、いつまでも樹液浸出部などでぶらぶらしているのみである (松浦・山根, 1984)。こうした被寄生の越冬明け女王を解剖してみると、卵巣は糸状で全く発達していない。したがって産卵は全くできないし、おそらく巣の創設も行わないと思われる。また被寄生オスは、交尾行動を起こさない (松浦・山根, 1984)。

なお、こうした影響の他にスズメバチネジレバネに寄生されると、体色の淡色化や体毛の減少など外部形態の変化を伴うことがある。ただしこの影響はほとんど目立たない場合もあり、その程度は様々である。

誘引トラップによる寄生調査

ネジレバネに寄生された個体を野外で見かけることは冒頭に述べたように稀である。従来スズメバチネジレバネに関する報告は、おもに採集した巣に基づいて行われてきた。ところが、誘引餌でスズメバチを捕獲すると、かなりの数の寄生個体が得られることがわかった。ここからは、主にその方法で得られた結果 (Makino and Yamashita, 1998) を紹介したい。

スズメバチの誘引捕獲は、ハチによる刺傷事故や、ミツバチ、果樹等への被害を軽減することを目的に広く行われている。事故や被害の減少における有効性は必ずしも明らかではないが、少なくとも誘引捕獲はスズメバチの年間消長や発生量を把握する役には立つ。筆者もそれを目的に、宮崎県高岡の国有林で誘引捕獲を行った。用いたトラップは、2L入りペットボトルの上部に約3cm四方の穴を開け、この中にオレンジジュースと焼酎を1:1の割合で混ぜて作った誘引餌を3分目ほど入れたものである。誘引されたハチは穴から入り、誘引餌で溺死する。このトラップを合計80個、スギ人工林、常緑広葉樹林などに配置した。トラップは4月に設置し12月に撤収した。

この誘引剤は数日経つとジュースが発酵し、樹液が発酵したのと似た臭いがしてくる。上に述べたように、樹液の浸出場所はネジレバネの伝染場所であるため、寄生されたハチは通常のハチにもましてこうした場所を好んで訪れる可能性が高い。

宮崎ではこのトラップで1997年に4種 (オオスズメバチ *Vespa mandarinia*, コガタスズメバチ *V. analis*, ヒメスズメバチ *V. ducalis*, およびキロスズメバチ *V. simillima*) 合計約3500個体のスズメバチ属が捕獲された。これらのうち、約6%の個体がスズメバチネジレバネに寄生されていたが、寄生率はハチの種によって異なり、最も高かったのがコガタスズメバチで約10%、以下オオスズメバチ、ヒメスズメバチ、キロスズメバチの順だった (図3)。これらの被寄生個体について、詳しく見てみた

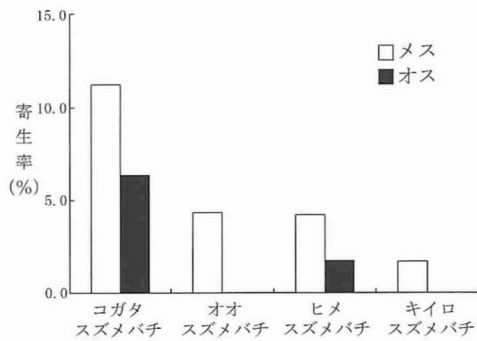


図3 誘引トラップで得られたスズメバチ類におけるネジレバネ寄生率(宮崎)

い。ただしキイロスズメバチの寄生率は非常に低かったので以下では省略する。

寄生率の推移とワーカーの越冬

コガタスズメバチ、オオスズメバチおよびヒメスズメバチの月間捕獲数と、月間寄生率の推移を図4に示した。5~7月に誘引捕殺された個体のほとんどは、越冬から覚めたメスである。通常、こうした越冬明けのメスはすべて、前年に生産され越冬した新女王のはずである。ところが、こうした新女王に混じって、非常に小さな、明らかにワーカーと思われる個体がこの時期に捕獲されることがある。そして新女王の一部、そしてワーカーらしき個体のすべてにネジレバネのメスが寄生している。

すなわち、メスのスズメバチが前年の秋にメスのネジレバネに寄生されると、新女王ばかりでなくワーカーまで越冬するというのである。これは従来より知られているが(松浦・山根, 1984), ネジレバネの観点から考えるとその利益にかなった、たいへん興味深い現象である。営巣期が終わりに近づくにつれて、ネジレバネの1齢幼虫が寄生すべきスズメバチの幼虫は個体群中でどんどん減っていく。したがって、交尾したネジレバネのメスは1齢幼虫をすぐに放出するよりも、翌春、新たな巣が創設され幼虫が出現する時期まで待た方がよいはずである。そこで寄主を生理的に操作して(方法は未知だが)強制的に延命させ、越冬させるのであろう。

宮崎のコガタスズメバチ、オオスズメバチ、

ヒメスズメバチの場合、誘殺された越冬明けメスのうちそれぞれ19%, 5%, 5%が寄生されていた。そしてこれら被寄生個体のうち、それぞれ24%, 33%, 44%が越冬ワーカー、他は新女王と推定された。このように、越冬から覚めた被寄生メスのかなりの割合がワーカーであることがわかる。コガタスズメバチでの同様な現象は名古屋(山内, 私信)や茨城(牧野, 未発表)でも見られており、普遍性は高い。こうした被寄生メスは巣を作らずにぶらぶらしているためか、7月後半以降になっても捕獲されることがある。

しかし7月後半以降に誘殺される個体の大半は当年生まれたワーカーであり、10月以降になるとこれにオスが加わった。これらワーカーの寄生率は8~9月に比較的高いが、10月以降はほとんど見られなくなる。8月以降の全期間通したワーカーの寄生率は8~10%だった。

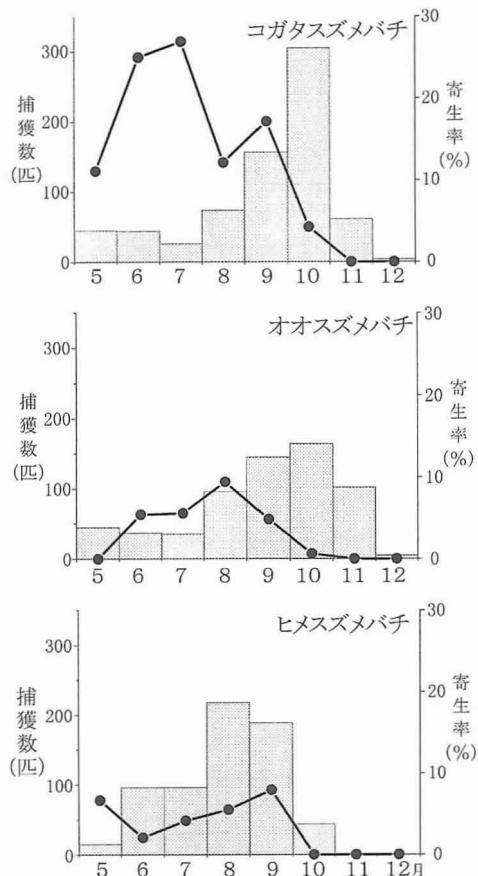


図4 3種のスズメバチ類における月別誘殺数とネジレバネ寄生率(Makino and Yamashita, 1998より)

オスバチの寄生はコガタズメバチとヒメズメバチで見られ、寄生率はそれぞれ6%、2%だった。

寄生者の数と性

被寄生個体の80%ほどは、1頭のネジレバネだけに寄生されていた。とくに越冬明けの女王の場合、メスが1頭だけ寄生しているケースがほとんどであり、ごく稀に2~3頭のメスの多寄生が見られるが、オスの寄生は全く見られない。オスが寄生するとそのハチは越冬できないのかもしれない。ドロバチ類に寄生するズメバチネジレバネ *Pseudoxenos iwatai* では、オスが羽化すると、空の囲蛹殻が空洞として残り、ここから外気が侵入するため寄主が短命化するとの報告がある(前田, 1963)。これがズメバチネジレバネにも当てはまるとすれば、越冬明けメスにオスの寄生がないのは、オスに寄生された寄主が越冬せずに死んでしまうせいかもしれない。

一方、7月以降、新しいワーカーやオスバチでは、多寄生(宮崎の例では最大5頭)が比較的普通になってくるとともに、オスネジレバネの寄生もよく見られるようになる。ただしオスはほとんどの場合、既に羽化しており囲蛹殻のみが残っている。

ところで、ネジレバネは上記のように最終的に寄主体表に体の一部を突出させるが、ネジレバネの性によって突出位置が異なる(図2)。雌雄とも、ズメバチの膨腹部(いわゆる腹部)の背板(背中側)の間から突出するが、メスの場合は第5と第6背板の間から突出し、それ以

外に位置することはまれである。対してオスの場合は第3と第4背板の間、もしくは第4と第5背板の間から突出することがほとんどである。つまりメスの方がオスよりも常に後方から突出する。これは単寄生多寄生を問わず当てはまるし、寄主の性が違っても同様である。たとえ1頭の寄主に雌雄のネジレバネが寄生したとしても、突出する箇所は確実に異なる。こうした性による突出場所の違いは、他のネジレバネの種でも見られる。理由はよく分からないが、単にメス成虫の方がオスの蛹よりもとと長いと、より後ろの方に突出するのかもしれない(木船・前田, 1990)。

寄主に与える影響

ネジレバネは成虫になるまでの間を(メスの場合はそれ以降も)寄主の体内で過ごす。それゆえ、寄主の生理状態や栄養状態がネジレバネに何の影響も与えないとは考えにくい。いちばん考えやすいのがネジレバネのサイズが寄主のサイズに依存する可能性である。そこで、寄主の頭幅と、メスネジレバネの頭胸部(体の先端のキッチン化した部分)の幅の相関を取ってみた(図5)。予想されるように、寄主が大きいほどネジレバネも大きくなる傾向がある。同種の寄主でもワーカーに寄生するより新女王に寄生した方が一般に大きくなり、またコガタズメバチよりオオズメバチに寄生した方が一般に大きい。さらに、一頭の寄主に複数のネジレバネが寄生すると、一匹だけが寄生したときより平均的に小さくなる。こうした傾向は Maeta et al. (1998) の報告にも見られる。

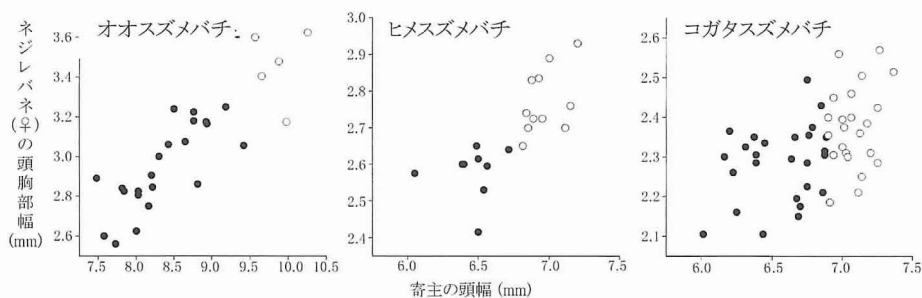


図5 スズメバチ類3種のメスの頭幅と、それに寄生したズメバチネジレバネのメス頭胸部の幅との関係(黒丸はワーカー、白丸は女王(Makino and Yamashita, 1998より))

ネジレバネのメスの体内には卵が充満している。卵はそのまま体内で孵化し、一齢幼虫として放出される。卵の総数はメスの大きさに強く依存するから (Maeta et al., 1998), 結局大きな寄主に寄生したメスほど多くの幼虫を放出でき、自分の子をハチの巣内に送り込める可能性も大きくなるわけである。

寄主巢の生産性に対する影響

以上で見たようにネジレバネの数奇な生活史はそれ自体興味を誘うが、生態学的な観点からは、この寄生昆虫がスズメバチの繁殖に対してどれほどのダメージを与えるかを知ることが重要である。それを知るには誘引トラップによる調査では不可能で、個々の巣を採集し内部の被寄生個体の数をもとに推定しなければならない。

社会性昆虫の巣は一種の工場である。工場と同様、その能力は製品の生産性で測られる。ハチの巣の場合、製品に相当するのは繁殖個体、すなわち新女王とオスであるから、これらを最終的に何個体作り出したかがすなわち巣の生産性となる。働きバチは遺伝子を伝えないので生産性にはカウントされない。最初に述べたようにスズメバチネジレバネは寄主を直接殺すことはないが、繁殖個体に寄生した場合は繁殖能力を失わせる。したがって、繁殖個体のうち寄生された個体の割合が生産性の損失となる。これは寄生の直接的な影響である。

一方ワーカーが寄生されると働かなくなり、巣の労働力が減る。繁殖個体を育てるのはワーカーなので、労働力が減れば生産される繁殖個体も減少するはずであり、これが寄生の間接的な影響である。

事例で見てみよう。茨城県つくば市周辺で1998～1999年の8、9月に得られたコガタスズメバチの13巣のうち、ネジレバネが見られた巣は8巣(62%)だった(牧野, 未発表)。寄生率はかなり高い。13巣のうち既に繁殖個体が羽化していた巣は6巣だが、繁殖個体のうち13～80%が寄生されていた。この数字はネジレバネが寄主の繁殖に対してかなりの損失を与

えることを示している。ただしこれらの巣には成虫の他に多数の幼虫や蛹が含まれていた。ネジレバネ寄生はハチが羽化しないと外見からはわからないので、より正確な推定を行うには、幼虫や蛹をすべて解剖して寄生の有無を確かめる必要がある。またネジレバネの寄生は、ハチの育房になんの痕跡も残さないから、過去に羽化してすでに死亡したり離巢したハチの寄生率は知りようがない。

ワーカーの損失による間接的影響は評価がとて難しい。上記の被寄生巣にいたワーカーは30～186個体、寄生率は4～35%だったが、そのために繁殖個体がどれだけ減じたかはもちろんこの数字からはわからない。当然、過去に受けた寄生も繁殖個体数に影響するはずだが、過去の寄生率は上記の理由から不明である。したがってここでは次のような大まかな推測を述べるにとどめておく。

女王が巣を単独で創設する温帯のスズメバチの場合、女王は最初に10～20個体程度のワーカーを自力で育てる。このワーカーはシーズン後期のワーカーとくらべて小型だが、数が少ないために非常に貴重な存在である。この初期ワーカーが寄生を受けると、その後の巣の発達や生産性に多少なりとも影響が生じ、場合によっては巣の廃絶や著しい矮小化がもたらされると思われる。事実、やはり真社会性ハチであるアシナガバチの1種では、こうした初期ワーカーの多くが寄生バチのために失われると、その後の巣の発達に影響することが知られている(Makino, 1983)。一方、巣の規模が増大しワーカーの絶対数が増加すると、寄生率がかなり高くても生産性にさほどの影響は及ぼさないのであろう。社会性ハチ類では一般に、ワーカー数が増加すると、生産性に対する一匹あたりの寄与は減る傾向にあるからだ。言い換えればワーカー1匹あたりの労働力の価値が減少する。つまり同じ数のワーカーが寄生を受けても、初期の巣と後期の巣では、生産性への影響が異なると考えられる。同じように、ヒメスズメバチのように平均的な巣の規模が小さい種のほうが、キイロスズメバチのように巨大な規模を持つも

のにくらべて、影響を受けやすいであろう。いずれにせよネジレバネが寄主の生産性へ及ぼす影響の評価については、今後より詳細な研究が必要である。

おわりに

綱渡り的な方法を駆使してハチの巣に侵入する小さな寄生者や捕食者の生態には、さしずめ嚴重な警戒をかいくぐって潜入するスパイか泥棒の映画でも見るようなおもしろさがある。ネジレバネの生活史もそうだ。しかし、コガタズメバチの越冬明けメスに見られる寄生率の高さや、被寄生個体を宿す巣の率の高さから考えると、ズメバチネジレバネはこうした博物学的な興味の対象としてばかりでなく、寄主の個体群動態に対して影響を与えうる要因としてとらえていいのかもしれない。

(〒305-8687 茨城県稲敷郡茎崎町の里1
森林総合研究所昆虫生態研究室)

引用文献

- 木船悌嗣. 1992. 越佐昆虫同好会々報. 74:55-71
木船悌嗣・前田泰生. 1990. インセクタリウム. 27: 240-247.
Kifune, T. and Y. Maeta, 1975. Kontyū 43:446-455.
前田泰生. 1963. 昆虫 31:113-126.
前田泰生. 1998. ネジレバネ類. 日本動物大百科第10巻. pp. 85-87. 平凡社, 東京.
Maeta, Y., K. Takahashi, and N. Shimada. 1998. Int.J.Insect Morphol. & Embryol. 27:27-37.
Makino, S. 1983 Kontyū 51:426-434.
Makino, S. and Y. Yamashita. 1998. Entomol. Sci. 1:537-543.
Matsuura, M. 1969. Jpn. J. Ecol. 19:196-203.
松浦誠. 1995. 図説社会性カリバチの生態と進化. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
松浦誠・山根正気. 1984. スズメバチ類の比較行動学. 北海道大学図書刊行会, 札幌.

SHUN'ICHI MAKINO. Biology of *Xenos moutoni*, a stepsipteron parasitic on the Japanese hornets. *Honeybee Science* (2001) 22(3): 106-112. Insect Ecology Laboratory, Forestry and Forest Products Research Institute, Matsunosato 1, Kukizaki, Ibaraki, 305-8687 Japan

The parasite *Xenos moutoni* is recorded from six of the seven hornet (*Vespa*) species occurring in Japan. It causes host insects to refrain from working or from reproducing, thus potentially reducing reproductive output of host colonies. Parasitized hornets are often found in specimens collected with traps containing juice and liquor as an attractant. The species composition of parasitized hornets, seasonal changes in the percent parasitism and the number and positions of parasites on single hosts, and correlations between sizes of hosts and parasites are described based on those samples. Possible adverse effects of parasitism on colonial reproductive output are discussed.