

## ミツバチ情報伝達システムの多様性

佐々木 正己

ミツバチは生殖虫の分化や働き蜂間の分業システムを発達させた真社会性昆虫の代表といっ  
てよい。その群（コロニー）は1匹の女王蜂と  
数万匹の働き蜂からなり、繁殖期にのみこれに  
雄が加わる。採餌活動の範囲は時に半径10km  
にも及ぶが、5kmとしても80km<sup>2</sup>、これを体  
重わずか100mg（ヒトの50万分の1）の働き  
蜂がカバーしているわけである。その中で見つ  
けた蜜や花粉源は、質、量などから総合評価し  
て仲間に教え、刻々変わる状況の中で常に「も

っとも効率よく採餌出来る場所」へと仲間を誘  
導する。

ここではミツバチ群内での音/振動コミュ  
ニケーションを中心に、その情報システムの特  
性を概観する。

### 多様な伝達様式とその分類

「個体から個体への一方通行」から「全構成員  
間での双方向」まで、情報伝達の諸型を整理し

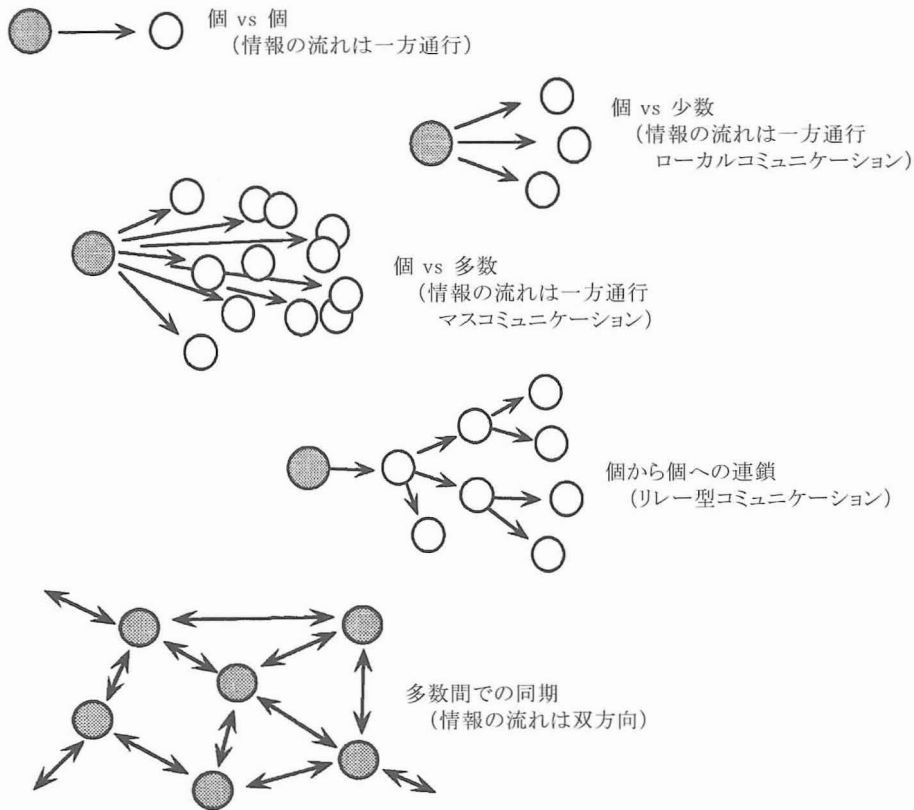


図1 ミツバチコロニー内での音/振動コミュニケーションにおける情報伝達様式の諸型とその分類

てみたのが図1である。

### (1) 個対個 (情報の流れは一方通行)

#### 1) begging signal (普遍性が高く原始的な段階)

触角で相手 (特定または不特定の1個体) の触角付近をタッピングすることで餌をねだる行動は、アリやスズメバチなどにも広く共通して見られる。この触角による接触は餌ねだりの意味だけに使われるとは考えにくいので、コンタクトのリズムとか強度など付加的な信号が加えられているかもしれない。またその結果行われる栄養交換 (trophalaxis) は、同巢の仲間であることの確認など、単に餌の授受以上の意味をもつ場合もありそうである。普遍的で原始的な情報交換の手段であってみれば、行動 (信号) パターンの定型化が進んでいないことはむしろ自然と考えるべきであろう。

#### 2) Shaking signal (TPOで多様な意味をもつ?)

情報は特定または不特定の1個体に向けて発信され、強い振動が直接相手に伝えられる。

Jerking danceあるいはvibration dance (Frisch, 1967) またはDVAV (dorso-ventral-abdominal-vibration) とも呼ばれてきたもので (Milum, 1966), 受け手の個体にマウントするように乗り、背腹方向に激しく体を揺らす。高速度撮影によると、shakingは約16Hzで1.2秒ほど続く。この動きはshakerとreceiverがきわめてはっきりわかるにもかかわらず、その意味を特定するのは難しい。最新のNiehの解析によれば、shakerの83%以上が採餌蜂であったこと、ダンス場でshakingを受けた蜂は巣門に向かわなくなる傾向が強いこと、餌環境が悪化すると始まることなどから、他の仕事への転向を促す意味があるのではないかという (Nieh, 1998)。Shakeされた蜂は活発にグルーミング、女王へのコート形成、栄養交換、換気、造巣、尻振りダンスなどをするようになるとの結果も出ており、何らかの行動に駆り立てる意味があることは間違いないものと思われる。むしろ特定の行動のみを解発するの

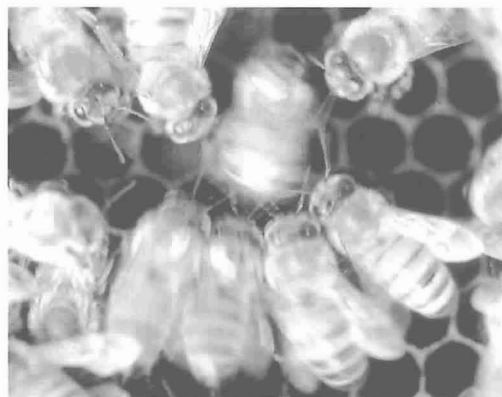


図2 よい蜜源を見つけて帰ったセイヨウミツバチが踊る採餌ダンス。ダンサーは250 Hzの信号音を出しながら、さらに尻振り動作を加えながら踊り、フォロアーは触角をかざすようにして情報を聞き取っている

ではないことが特徴とみられ、必ずしも原始的とは言えないかもしれない。

### (2) 個対少数 (情報の流れは一方通行)

#### 1) グルーミングダンス (grooming dance)

相手を特定しないで発信される「音/振動コミュニケーションの原型」と見られるものである。肢で基質である巣板にしっかりとつかまり、体全体をくねらすように左右に振る。するとこれに触角を接する程度に近くにいる仲間の1匹に、数秒後に特徴的な清掃行動が解発される。この行動はダニの駆除に役立つということで有名になった (Peng, et al., 1987)。もしかしたら発音を伴う場合があるのではないかと録音を試みたが、音は出していなかった。

#### 2) 採餌ダンス (tail-wagging dance)

採餌ダンスに代表されるもので、餌場までの距離と方位の情報を示す高度な情報伝達法はミツバチの「言葉」とさえ言われる1)。飛翔筋起源の250Hzの翅の微小振動からなる信号は定量性をもったコードとして発信され、空気を媒体として数cm以内の受容者の触角で感知されてデコーディングされる (Michelsen et al., 1986) (図2)。音の長さからなる距離情報が触角の第2節と3節の間のジョンストン氏器官で受容されるのはわかるが、方位の読みとり

についてはもう少し難解である。ダンスの追従者の中でも真後ろからついてまわっているものについては、信号音が発せられている間、自身もダンサーと同じ方向を向いているので、その時の体軸の重力場方向に対する傾きがダンサーと等しくなり、理解できる。しかし実際にはダンスを横の方からのぞき込むようにして聴いている追従者も多く、それらも真後ろから聴いているものと同程度の精度で餌場に到達できるという。翅から発せられる空気の波動には方向性があるから、理論的にはある種の変換を介してどんな向きからでもダンサーの体軸の傾きを読みとることはできるはずであるが、本当にそうしているのかについては疑問も残る。

### (3) 個対多数

前項では翅をたたんだままの微小な空気振動によるごく近傍の蜂への情報伝達手段をみた。しかしミツバチはさらに、同様の振動を胸をワックス製の巣板に当てて「基質の振動」という形で発信することにより、はるかに広域の多数の蜂に同時に伝える方法をも開発した。これが queen piping や worker piping といわれるもので、ヒトがこれを耳で聴くとピーピーときれいな響きに聴こえることからこの名がついた。蜂はこれを肢で感知しているらしく (Sandeman, 1996)、録音した音を空気を媒体として聴かせても反応はみられない。女王は羽化したときに鳴くことから自身の誕生を知らせ

る意味があるらしく、働き蜂はスズメバチの襲来時などに鳴くことから、こちらはアラーム信号の一種と考えられている (Ohtani and Kamada, 1980)。類似の振動信号を、片や多数の情報が混信しないようにローカルに使い、片や基質の振動という形にしてマスコミュニケーションとして使い分けている点は見事である (図3)。

なお、匂いによる情報伝達でも、イソアミルアセテートと2-ヘプタノンからなるアラームフェロモンの放出はこのカテゴリーに相当する。その場合、ヘプタノンは分子量を小さくして、イソアミルアセテートはエステルとすることで、いずれも情報分子の揮発性を高め、即効性をもたせるようにしている。

### (4) 個から個への連携 (リレー型)

Shimmering や abdomen shaking にみられるもので、いったん信号が発せられると、受容者が発信者となり、次々と連鎖反应的に情報が伝えられていく。信号は連携プレイとして外敵に向けられることもある。

#### 1) シマリング (shimmering)

ニホンミツバチにみられるシマリング (別称 hissing) は、翅を背面にたたんだまま正中線側へ引き寄せるように1回だけ動かすことで発音しており (発音メカニズムは不明)、これが蜂から蜂へと秒速25 cm の速度で伝えられてい

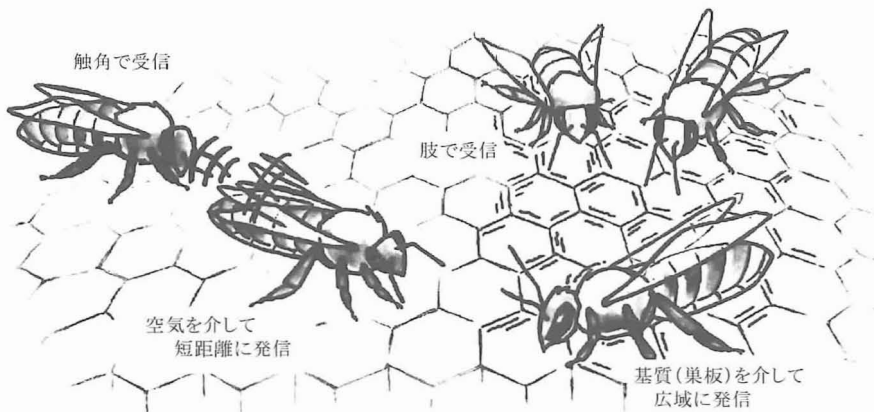


図3 振動を伝える媒体を変えることによるローカルコミュニケーションとマスコミュニケーションの使い分け 右側が worker piping で、胸を巣板に付けて発音する

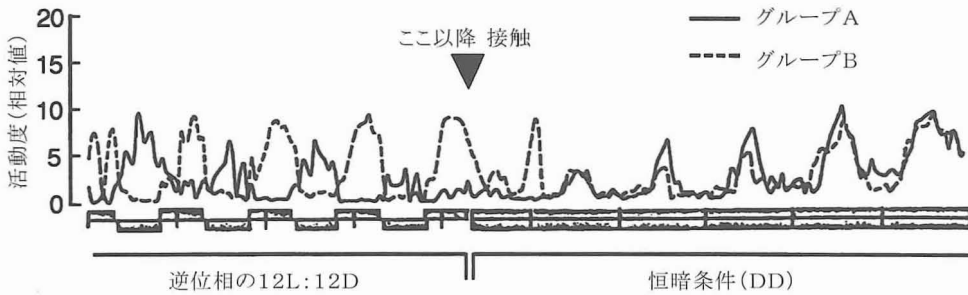


図4 サークアディアンリズムのグループ間での社会的同調を示す実験 40匹の働き蜂からなる小グループAとBを網製のケージに入れて、互いに逆位相となる明暗周期に条件づけておき、途中から恒暗条件にすると同時に、2グループを網ごしに接触できるようにした。結果は接触後2日以内にグループBのリズムが反転してAのリズムに同期している (Sasaki, 1992より)

くことで「シュワッ」という音を作り出す (Fuchs and Koeniger, 1974)。これが起こるのは巣板に振動が与えられた時などびっくりした場合で、ある1匹が行動を起こすとそれがきっかけとなって巣板上をウェーブが走る。激しい場合にはこの波が約2秒間隔でリズムに繰り返される。その意味では一つには自分達に対するアラーム信号と考えられるが、もう一つの解釈としては、これがヘビなどの威嚇音と似ていることから、外敵であるクマなどの哺乳類に対する威嚇信号であるとも考えられる (Sasaki et al., 1995)。

## 2) Abdomen shaking

スズメバチの襲来などの視覚的刺激に対して起こる連鎖反応で、熱帯の高木に単板の巨大な巣を作るオオミツバチで顕著にみられる。個々の蜂の行動としては、腹部を背腹方向に大きく1回振るもので、この動きが巣の表面をカーテンのように被う数万匹の蜂の間をまるで波紋が広がるように同心円状に広がる。的を絞らせなくするか、距離感をもたせにくくする幻惑効果を狙っているものと考えられる。ニホンミツバチでは腹部を振る方向が横方向となり、数回がセットとなっている。ニホンミツバチは木のうろなどの閉鎖空間に営巣するため、この行動がみられるのは普段は巣門付近に限られる。

なお、ここでもフェロモンについて付言すると、女王物質の伝搬やナサノフ (集合) フェロモンの放出がこのカテゴリーに属する。女王物

質は、1) 働き蜂の不妊化、2) 王台形成の阻止、3) 雄に対する強い性誘引作用、などの多様な機能をもつフェロモンで、女王の大あご腺から分泌される。主成分は9-oxo-2-decenoic acidで、揮発性ではあるが高くない。放射性同位元素によるトレース解析から、一部は巣板を介して広がるが、大半は働き蜂から働き蜂へと口吻や触角によって伝えられていることが確かめられている (Winston and Slessor, 1992)。ナサノフ (集合) フェロモンは中程度の揮発性をもつ複数の化学物質の混合物で、これを放出する時には蜂は独特の姿勢をとる。すなわち腹部を高く差し上げ、その末端付近にある腺を露出させ、必ず扇風行動を伴う。扇風は揮発を促し、フェロモンを気流に載せて情報に方向性をもたせる意味をもつ。分蜂蜂が新しい営巣地に到着した時など、巣内に着地した蜂は次々にこの信号を後続の蜂に送りながら順次巣内に入って行く。

## (5) 多数個体間での同期

### (情報の流れは双方向)

#### 1) 時刻 (外囲環境) 情報の伝達と調整

群構成員の生体時計の同期にみられるもので、個々の構成員では周期が違うのにグループとしてこれらの中で同期が図られる (Sasaki, 1992) (図4)。この相互調整がいかなる情報を媒体として行われているかはまだわかっていないが、音 / 振動による可能性は高いものと思われる。木のうろの中などに巣を作るミツバチの

営巣環境は昼間でも暗いことから、仲間からも外界の時刻情報が得られるように進化したものと思われる。この社会的同調機構に意味をもたせるもう一つの理由に、構成員間のサーカディアン周期 ( $\pi=22\sim 25$  時間で遺伝的に異なる) がバラバラであることも挙げられよう。この多

## 2) 巣仲間の識別指標となる体表ワックスのミキシング

ミツバチは体表ワックス(炭化水素や脂肪酸など)からなる組成が種としての大枠内で異父姉妹ごとに微妙に異なる)の違いを触角で読みとり、これが群構成員間の頻繁な体の接触によりミキシングされ、一定のパターンを共有するようになる。つまり前項のサーカディアンリズムの固有周期同様、女王の多回交尾性により遺伝的に多様になっている働き蜂達が、相互調整により自分(ひいては群)のIDとなる情報を仲間間で揃えているといえる。ここでは彼らの巣の造巣材料が体表ワックスと同じワックス(特に大量に合成される)であることも効いている。なぜなら巣板はワックス組成スペクトルを異にする多くの蜂がその材料を持ち寄り、共同作業として(つまりミキシングしながら)作られ、その結果ワックス組成は平均値的なものとなるからである。巣板は蜂がその上で常に生活する基質であり、安定した群のラベルとして、またプールとして機能している(Breed, 1998)。

## 情報の調節

### (1) 情報伝達の間を設けることによる効率化

閉鎖空間に営巣するセイヨウミツバチでは、外勤蜂が花から集め、蜜胃(タンク)に入れて持ち帰った蜜を貯蜜係(内勤蜂)へ受け渡す場が巣門近くに用意されている。そこが同時に蜜源情報を未稼働の外勤蜂へ伝える情報伝達の間ともなっている。これにより外出のスタンバイ状態で情報を待ち受けている蜂が多くいる中で、ダンスによる情報が発信されることになり効率化が図られる(Seeley, 1995)。一方、同じダンスでも内勤蜂を含めた群の全員に「引越し」することを動機づけるための absconding dance の情報は、通常の採餌のための情報伝達の間に限らず、巣内のあらゆる場所でランダムに発信される(Sasaki, 1990)。

### (2) 発信持続時間を変えることによる調節

2の(2)で述べた採餌ダンスによる情報表現では、2つの場面で情報の「発信時間」が重要な意味をもっている。第1は餌場までの距離(通常100mから5km程度)をダンスの1回転ごとに発信される音の長さ(0.5-4秒程度)で情報表現する点、第2は蜜源の善し悪し(蜜の糖濃度、量、巣箱からの距離)を、ダンスを何回転踊るか(何回発信音を繰り返すか=どのくらい長く踊るか)という形で表現する点である。つ

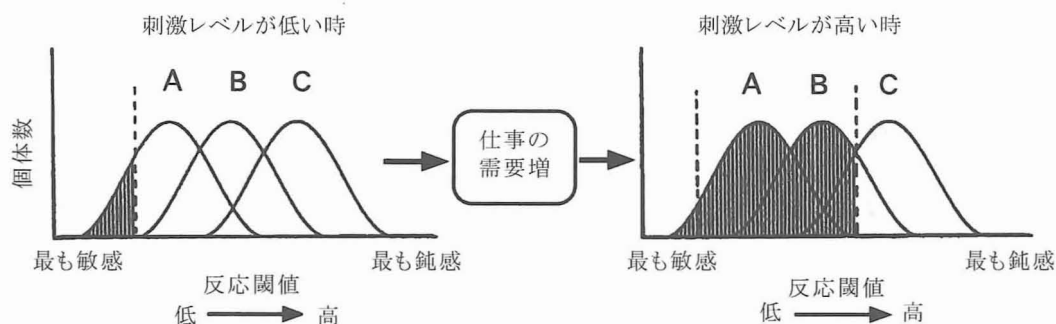


図5 状況が変わったときの群の中の異父姉妹グループ(subfamily)間でのある仕事への従事率の違いを示す反応閾値モデル(Robinson and Page, 1989より一部改変)

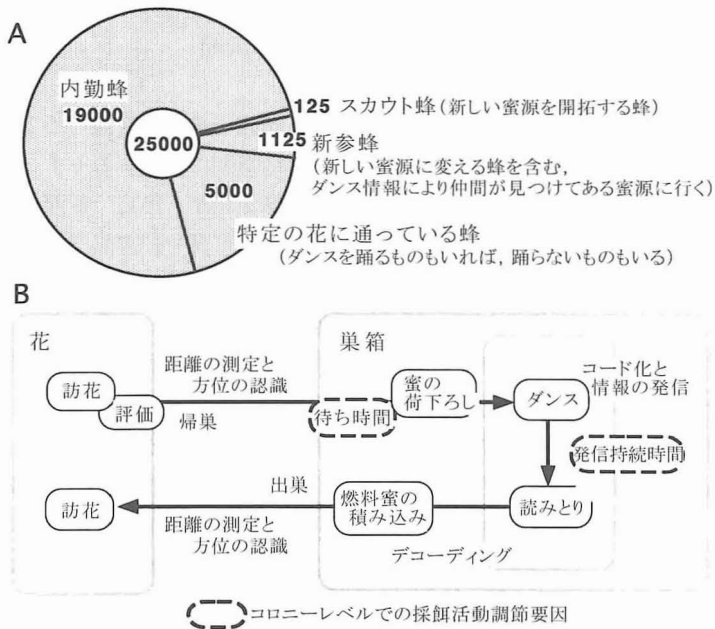


図6 典型的な群内の採餌に従事する蜂の割合(A)と採餌活動の調節メカニズム(B) 25%程度が外勤蜂として採餌に当たる。その大部分は既知の蜜源に通い、ごくわずかが新しい蜜(花粉)源を開拓する。内勤から新しく外勤蜂になったものや今まで通っていた花に蜜がなくなったものはいい蜜源のニュースに反応する(AはSeeley, 1995より作図)

まり花で蜜を集めて帰巢しても必ず踊るというものではなく、蜜源の評価が低ければ自身で何回か通うだけで「宣伝」はしない。それが総合評価が高ければ5分間以上も踊り続けることになり、そうすればその情報に従ってリクルートされた蜂達が、また同じ蜜源を宣伝して次々に踊り始め、短時間のうちに情報量は雪だるま式に増える。そのようにして時空間的に刻々と移り変わる良質の蜜源への群レベルでの集中訪花が可能になる(Seeley, 1995)。

### (3) 反応閾値に多様性をもたせることによる調節と予備群の意義

ミツバチの群内で、たとえば巣の補修が必要になった場合、「巣が傷ついている」という一種の情報が存在することになる。このような仕事の必要性を示す各種の情報に対し、個々の蜂は様々な感度でそれに反応する。それにより仕事の必要度に応じて、まず敏感なものから、それで足りなければもう少し鈍感なものまで従事す

るとい調節(効率化)が可能となる(図5)。その感度の違いを産む主な要因は2種で、一つが加齢に伴う生理状態の違い、もう一つが2の(5)の1)で述べた働き蜂達の遺伝的違いである。死体の処理やグルーミングなどに長時間専門に携わるスペシャリストの存在も知られているが、その成因にも遺伝的な面が強く関わっているようである。ここでは、働かず、従って無駄なエネルギーの消費を抑えてじっとしている“予備群”にあたる多くの蜂の存在も重要な意味をもってくる。

### (4) モードの設定による行動出力の調節

前項の反応閾値の違いによる応答の有無や強弱が、群構成員の大多数に効いているような場合は、群として特定のモードに設定されると解すことが出来る。繁殖期のみ雄を生産している時、分蜂や逃居の準備状態にある時、スズメバチの攻撃に対し防戦体勢をしいている時、などである。ニホンミツバチがオオスズメバチの攻撃に防戦しているモードでは、周囲に花がた

くさん咲いていても採餌を中止したり、「熱殺」の準備態勢として体温を上げたプレヒートの状態で待ちかまえていたりする (Ono et al., 1995). 同じアラームフェロモンの信号に対して異なる行動出力がプログラムされている場合もある. また, 群としてあるモードに設定されるといっても, それを決めているのは個々の蜂の脳内の状態であり, 稀には群内で意見が割れ, 一時的に2つのモードが共存する場合もある.

## 情報の保存 —学習と記憶—

コロニー機構を論じる上で記憶と学習の関与はきわめて重要である. その証拠にこれらの機能を司ると考えられている脳のキノコ体の発達は社会性昆虫で著しい. これまで花の色や形, 匂いなどを識別, 記憶することはよく解析されてきたが, その他の場面に対しての解析はほとんど進んでいない. ここでは情報の保存システムという観点から2つの例を挙げる.

### (1) 時刻学習

ミツバチが採餌を効率化する方法の一つとして時刻学習ができることは古く Beling (1929) により明らかにされた. ある花の開花, 流蜜時刻に合わせて一日のある時間帯が来ると時刻記憶が働き, その花のところへ飛んでゆく. その時間帯を過ぎると翌日までもうそのことは思い出さないシステムであり, 花側との共進化の見事な例でもある. これは配偶行動時刻が遺伝的に決められるのとは全く異なる時計の使い方である (Sasaki, 1990).

### (2) 巣仲間識別における記憶の役割

ミツバチは巣仲間の識別に自分の巣内環境臭 (蜂の体表にも吸着をし, また常時発散もしている) や, 蜂の体表ワックスの化学組成情報を記憶し, これを脳内のテンプレートとして持っていて, それと照合する形で同巣の仲間か侵入者かを見分けていると考えられる. これらの認識指標として使われる情報, とくに環境臭は季

節の進行などに伴ってダイナミックに変容している. 従ってここでは「刷り込み」のような恒久的な記憶ではなく, 常に新しい記憶内容に塗り替え, 消去 (またはマスク) できるタイプの情報の保持メカニズムが働いているはずである. これも情報システムにおける重要な構成要素であろう.

## 単純な原理によるシステム全体の制御

最後に, それのみで現実に群が制御されているとは言えないまでも, 単純な原理が群全体の制御効率を上げているととれる見方を2例挙げておく.

第1は Camazine (1991) が考えた花粉の利用に関するものである. セイヨウミツバチの巣は巣板が何枚も並んで立体的な構造になっていて, その中央部が育児圏として使われる. 幼虫の栄養源となる花粉は以前からこの育児圏の廻りを取り囲むように貯蔵されると考えられてきた. しかし Camazine によれば, 花粉を採ってきた外勤蜂はランダムにこれを貯蔵し, 育児を担当する若い蜂が幼虫のいるエリアから一番近いところから貯蔵花粉を消費するために独特のパターンとなるという. 「一番手近かなところから花粉を使う」という単純な行動が効いていたとの解釈である. これは空いたところへ女王が卵を産むことにより, 温度 ( $35 \pm 1^\circ\text{C}$ ) など恒常性が要求される育児圏をコア部分に維持する効果もあると考えられる.

第2はすでに述べた採餌活動の調節における「待ち時間」の意義である (図6). 良い蜜源から帰った蜂は興奮状態で, その場所をダンスで宣伝しようとする. しかしダンスの前に採取してきた蜜を貯蜜系の蜂に渡すプロセスがある. 蜜が巣内に不足している状態では貯蜜系はすぐに仕事が済んで待ちかまえているので, 帰巣蜂は興奮状態のまま踊って宣伝することができ, 採餌が進む. 一方貯蜜が十分にあると空き巣房に限られ, 貯蜜系がそれを探し出すのに時間がかかる. そういう状態では帰巣蜂は長く待たされ, そのうちに宣伝意欲が低下していつて



しまう。このようにして巣内の貯蜜状態が採餌の情報処理過程にフィードバックし、蜜の必要な状態では採餌を盛んにし、貯蜜が十分な時には採餌を抑制して無駄なエネルギーの消費を省く系が成り立っていると考えられる。

(〒194-8610 町田市玉川学園 6-1-1 玉川大学)

#### 参考文献

- Breed, M. D. 1998. IN *Pheromone Communication in Social Insects* (Eds. Meer, R. K. et al). pp. 57-78
- Camazine, S. 1991. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 61-76.
- Frisch, K. von. 1967 *The Dance Language and Orientation of Bees*. Harvard Univ Press, Cambridge.
- Fuchs, S. and N. Koeniger. 1974. *Apidologie* 5: 271-287.
- Michelsen, A, W. H. Kirchner and M. Lindauer. 1986. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 207-212.
- Milum, U. 1995. *Am. Bee J.* 95: 97-104.
- Nieh, J. C. 1998. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42: 23-36.
- Ohtani, T. and T. Kamada. 1980. *J. Apic. Res.* 19: 154-163.
- Ono, M, T. Igarashi, E. Ohno and M. Sasaki. 1995. *Nature* 377: 334-336.
- Peng, Y.-S., Y. Fang, S. Xu and L. Ge. 1987. *J. Invertebr. Pathol.* 49:54-60.
- Sandeman, D. C., J. Tautz and m. Lindauer. 1996. *J. Exp. Biol.* 199: 2585-2594.
- Sasaki, M. 1990. IN *Social Insectrs and the Environment* (Eds. Veeresh, G. K. et al.). pp. 125-126.
- Sasaki, M. 1990. *Adv. Invert. Reprod.* 5: 503-508.
- Sasaki, M. 1992. IN *Circadian Clocks from Cell to Human* (Eds. Hisoshige, T. and T. Homma). pp. 189-199.
- Sasaki, M. M. Ono and T. Yoshida. 1995. IN *The Asiatic Hive Bee* (Ed. Kevan, P.). pp. 59-78.
- Seeley, T. 1995. *The Wisdom of the Hive*. Harvard Univ Press. 295 pp.
- Winston, M. L. and K. N. Slessor. 1992. *Am. Scientist* (1992): 374-385.

#### 編集部より

本記事は財団法人マイクロマシンセンターの許諾を得て、「平成9年度マイクロマシンの基礎技術の研究(本編)」に掲載された「昆虫の社会構造維持のための情報伝達の諸相」をミツバチ科学用にアレンジして転載したものである。

SASAKI, MASAMI. Diversity of information-delivery systems in honeybees. *Honeybee Science* (1999) 20(2): 119-126. Faculty of Agriculture, Tamagawa University, Machida, Tokyo, 194-8610 Japan.

Information-delivery systems evolved in honeybee colonies were classified into five categories. They are: 1) one-way flow of signal transmission between two individuals, represented by begging or shaking signal, 2) one-way flow from one to few individuals, represented by grooming or tail-wagging dance, 3) one-way from one to many, represented by queen piping, 4) relay-mannered dispersion, represented by shimmering or abdomen shaking in *Apis cerana*, and 5) two or multi-way transmission among many, represented by social synchronization of the clock phase or mixing of informative body surface wax.

Features in the regulation of information related to establishment of field for the emission, duration of the emission, response threshold, social modes, storage or memory were also discussed.