

オオスズメバチの採餌戦略に対する ニホンミツバチの防衛戦略

小野 正人

オオスズメバチ (*Vespa mandarinia japonica*) は、他の社会性カリバチやハナバチに対して集団攻撃する習性を進化させた唯一のスズメバチとして知られている (Matsuura, 1984). 特に日本の養蜂においては、セイヨウミツバチに対しての加害が問題となり、最も重要な害虫として位置づけられている (岡田, 1961). Matsuura & Sakagami (1973) は、オオスズメバチのこの特異な採餌習性を単独捕食期、集団殺りく期、占領略奪期という連続する3段階に分けている。まず、ミツバチの巣を見つけた1頭の働き蜂が大顎で1頭のミツバチを捕らえて巣に運ぶ行動を繰り返す。やがて同じ巣の働き蜂が集まるとミツバチを噛み殺すことに終始するようになる (図1)。20~30頭のオオスズメバチの集団殺りくにより、20,000~30,000頭を擁するミツバチのコロニーが全滅するのにかかる時間は僅か3時間である。巣門の前には噛み殺されたミツバチの死体が山のように積み重ねられる。オオスズメバチはその後、巣内に入り込み中の幼虫と蛹を自分たちの巣に運び幼虫の餌とするのである。完全に食物の運搬が終了するまでの約1週間は夜間も数頭の見張り役が餌場を占有する。このようにオオスズメバチの集団攻撃は凄まじいものであり、セイヨウミツバチは人間の保護管理下におかれていないと生存できない (Matsuura, 1988)。そもそもセイヨウミツバチは約120年前に欧州から米国経由で日本に輸入された導入昆虫であり、オオスズメバチとは元来同所的には生息していなかった。そして、その原産地にはオオスズメバチのような採餌戦略をもつ天敵がいなかったのである。従ってセイヨウミツバチが自分たちを

守る術をもたないことには必然性があり、このことは日本においてオオスズメバチの分布域にセイヨウミツバチが帰化できない大きな理由と考えられる (その他の重要な天敵としてミツバチヘギイタダニも挙げられる)。では、もともと日本に生息しているニホンミツバチはどうしてオオスズメバチと共存できるのか。また、なぜオオスズメバチは集団攻撃という特異な採餌行動を進化させたのだろうか。

本報では、先に英国のネイチャー誌に公表した内容 (Ono et al, 1995) に若干の知見を加え、同所性の捕食者と被食者間の相互作用が原動力となって共進化したオオスズメバチの採餌戦略とニホンミツバチの防衛戦略についてその概略を述べたい。

1. オオスズメバチの集団攻撃の進化

セイヨウミツバチが日本に導入される以前、オオスズメバチは同所性のニホンミツバチや小型のキイロスズメバチなどの巣を攻撃して幼虫 (新女王蜂と雄蜂) の食物を確保していた。もちろん、現在もそれは変わらない。しかし、被食

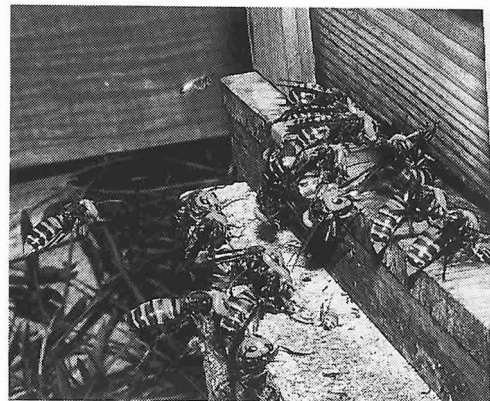


図1 セイヨウミツバチを集団で攻撃するオオスズメバチ (集団殺りく期)

者側が一方的にやられていたのでは同所性は保持できない。被食者でありながらも現存種として、日本の風土でオオスズメバチと共存していること自体が、彼らに効果的な防衛戦略が進化していることを強く示唆する。捕食者にとっても彼らの巣を攻撃することは、当然“効果的な”反撃を受けることになるのでリスクが高いと言えよう。なぜ、オオスズメバチは、自身にとっても危険な道を選択しなげばならなかったのか。筆者はオオスズメバチの生活史にその秘密が隠されていると考えている。オオスズメバチの集団攻撃が、認められるのは9月初旬から10月下旬の約1か月半である。それ以前は、主にコガネムシなどの甲虫類、チョウやガの幼虫など動きが鈍く反撃力の低い昆虫を捕らえ食物としている。ところがそれらの昆虫類は、オオスズメバチの巣内で新女王蜂と雄蜂の養育が開始され大量の食物が必要となる秋には急激に姿を消す。筆者が熊本県荒尾市で調べた結果によれば、1つの巣当りで育てられる新女王蜂と雄蜂の総数は500~700頭以上で、新女王蜂の終齢幼虫1頭当りの体重は5gにも達する(小野, 未発表)。これらの生殖個体を育て上げるためには、良質のタンパク質を集中的にしかも大量に確保しなければならない。そのプレッシャーが、危険を冒してでもターゲットを他の蜂のコロニーへ向けさせ、同時に巣仲間が協力して狩りをする特異な採餌行動の進化の究極要因となったと考えられるのである。

2. 集団攻撃のメカニズム

彼らの攻撃パターンは、前にも述べた Matsuura and Sakagami (1973) の克明な記載のように大きく分けて連続して生じる3段階からなる。その後に筆者らが行った観察により、単独捕食期と集団殺りく期に“巣仲間誘引期”が加えられた(Ono et al. 1995)。このステージは大胆な彼らの捕食行動の中にあっては目立たぬ小さなものであるが、その存在はオオスズメバチの生存そのものを支える大きな意味をもつ。

その行動を見つけるきっかけとなった調査を振り返りながらオオスズメバチの集団攻撃がど

のようなメカニズムで駆動しているのかを解析しよう。1990年9月22日、当時学生であった大野英史君と筆者はオオスズメバチの採餌行動の一部始終を観察すべく夜明け前からセイヨミツバチの蜂場に陣取り、最初の1頭の飛来を待った。5:19最初のオオスズメバチが巣箱に飛来。捕食者の襲来を察知して巣門の前に出てきたミツバチを大顎で捕らえて肉だんごとし、単独捕食期が始まった。やがて、この個体が巣箱の直ぐ脇に茂ったエゴノキの葉に止まり、その箇所がゆさゆさと揺れているのに気づいた。近くのコナラの枯れ木にも同様に止まり、今度は腹部を左右に振っているのがはっきり確認できた。さらに、巣箱の上に組んである垂木の上で起きた同じ行動を目にした時、腹部からの分泌物を塗っているらしいことが分かった(図2)。その個体が擦りつけていた部位は、膨腹部末端節の腹板にある van der Vecht 腺と呼ばれる外分泌腺の1種で、アシナガバチ類では天敵であるアリ類の忌避物質が分泌されていると報告されている(Jeanne, 1970, Kojima, 1993)。しかしながら、スズメバチ類においてはその分泌腺の果たす役割を明確に実証する報告はなかった。最初の匂いつけ行動が観察されてから約1時間後、3頭のオオスズメバチがその巣箱に集まると、行動パターンが急変し抵抗するミツバチを噛み殺すだけとなり集団殺りく期へと移行した。セイヨウミツバチは次々と単独でオオスズメバチに飛び掛かるが、巨大な大顎の一噛みで勝負はついてしまう。集合したオオスズメバチはお互いに触覚で叩いたり口器を

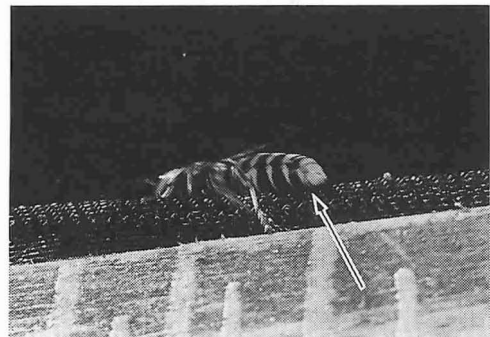


図2 オオスズメバチの匂いつけ行動(矢印: van der Vecht 腺)

合わせたりして巣仲間であることを確認しており、時折追い払われる個体も観察された。多分異なる巣の個体であろう。この集団プレーにより、いかに巨大なオオスズメバチといえども1頭では攻略できない社会性ハチ類のコロニーを全滅に追い込み大量のタンパク質を獲得することが可能になったのである。攻撃に参加するオオスズメバチの数は徐々に増加していき、30頭に達する頃には反撃するミツバチも見当たらないほどになっていた。その後、大顎で木製の巣箱をかじって巣門を広げて内部に侵入し、幼虫と蛹を巣に運び始めた。この占領略奪期に入ると巣箱に近づく観察者に対しても攻撃的となり極めて危険な状況となった。

以上のように、世界で約24種の記載のあるスズメバチ属において、オオスズメバチに種特異的に進化した集団攻撃を駆動する近接要因は、van der Vecht腺から分泌される餌場マークフェロモンと体表を覆う巣仲間認識物質という情報化学物質であることが示唆された。

3. ニホンミツバチの逆適応

次に、強力で組織だったオオスズメバチの採餌戦略に対抗する防衛戦略として同所性の被食者であるニホンミツバチが進化させた“離れ業”について紹介したい。

彼らは、セイヨウミツバチと異なり決して単独でオオスズメバチに立ち向かうことをしない。オオスズメバチが巣の周辺に飛来するとニホンミツバチの働き蜂は全て巣内に引き籠もってしまうのである(図3)。この引き籠もり行動は、単独捕食型のキイロスズメバチの場合には

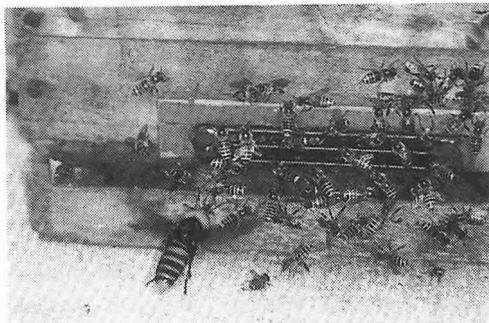


図3 オオスズメバチの襲来に対してナサノフ腺を露出しながら徘徊するニホンミツバチ

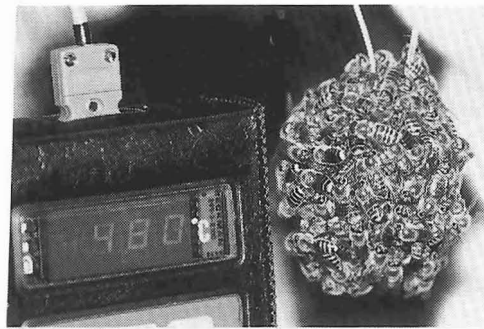


図4 48℃に達した蜂球の温度

観察されず、ニホンミツバチは明らかにオオスズメバチを他の捕食者と識別していることが示唆された。オオスズメバチが、遠ざかると100頭以上の働き蜂がぞろぞろ出てきて巣の周辺を徘徊し、再来すると腹部を振り上げてナサノフ腺を開口しながら巣内に撤退するという行動を繰り返す。それが繰り返されるごとに徘徊するミツバチの数は増加していき、500頭以上に達することもある。多数のミツバチが素早く動くので、オオスズメバチは容易に捕獲できない。オオスズメバチが飛来して撤退した巣内では、興奮した1,000頭以上の働き蜂が巣板を離れ、巣門の内側でじっと待機している。もし、そのオオスズメバチが巣内に侵入を試みると、彼らは一斉に飛び掛かって巨大な蜂球に封じ込めてしまう。その際、刺針行動が認められないのは際立つ特徴である。一方、蜂球内の温度は急激に48℃にも達した(図4)。実験室内での調査によれば、オオスズメバチの上限致死温度は44~46℃であるのに対し、ニホンミツバチは48~50℃まで耐えられた。蜂球の継続時間も捕食者を倒すのに十分であった。すなわち、オオスズメバチを熱殺していたのである。変温動物である筈の昆虫類における発熱防衛行動の進化は対キイロスズメバチを例に報告したが(Ono et al, 1987)、筆者はこの見事な戦略の進化の原動力はオオスズメバチの強力な捕食圧であったと考えている。2次元センサ型超高感度赤外線熱画像装置(TVS-8100, 日本アビオニクス株式会社)により、蜂球の温度を可視化することにも成功した(表紙写真)。さらに、その装置を用いて巣門周辺を徘徊する個々の働き

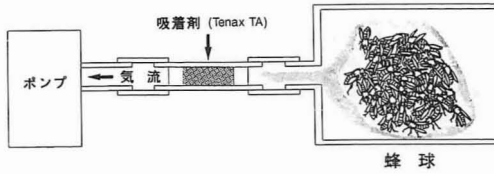


図5 蜂球から発散される化学物質の捕集装置

蜂の胸部温度が既に約48℃に達していたことも分かり、蜂球の急激な温度上昇の謎も解けた。このようにして、ニホンミツバチは最初の1頭のオオスズメバチを撃退し、巣を防御することができるのである。しかしなぜニホンミツバチはオオスズメバチの襲来を感知できるのだろうか。筆者らは、オオスズメバチの van der Vecht 腺のエーテル抽出物(3頭当量)をテフロン製のディスクに塗布して、ニホンミツバチの巣に近づけた。するとその巣から50~100頭のニホンミツバチが出てきて辺りを徘徊し、そのディスクをかじる行動が引き起こされた。その状況は、実物のオオスズメバチが飛来した時に起こる行動と極似していた。同様の処理をセイヨウミツバチに対して行ったが、何の変化も起きなかった。この実験は、ニホンミツバチがオオスズメバチの餌場マークフェロモンを傍受し、オオスズメバチ襲来を知るカイロモンとして読み替えていることを強く示唆するものである。

もう一つの疑問、なぜミツバチたちはオオスズメバチを捕らえた場所に瞬時に定位できるのだろうか。オオスズメバチに飛びつきしがみついた蜂から発せられる音が役立っている可能性もあるが、図5に示した簡単な装置を作製して、熱い蜂球の表面から立ち上る化学物質の捕集とその分析を試みた。その結果、主成分としてイソアミルアセレートが検出された。我々の鼻にはバナナの香りのように感じられるその化学物質は、ミツバチの警報フェロモンとして同定され、刺針行動のリリーサーとして機能すると報告されている (Free, 1987)。極めて興味深く重要な点は、ヒトやクマなどの天敵が巣を物理的に刺激した時に発散させられた場合には激しい刺針行動を引き起こすイソアミルアセ

レートが、対オオスズメバチ防衛モードの際には刺針行動を誘起せずその発生源への素早い集合のシグナルとして作用し、見事な適応的行動が発現されているということである。

4. なぜ捕食者と被食者が共存できるのか

ニホンミツバチの対オオスズメバチ防衛戦略は決してパーフェクトではない。もし、最初の1頭のリクルート・スズメバチを倒す前に加勢が到着すれば、オオスズメバチ側に軍配が上がる。その様なケースは、ニホンミツバチのコロニーサイズが小さかったり、両種の巣の距離が近い場合に生じやすい。しかし、例えオオスズメバチの集団攻撃が開始されてもニホンミツバチは決して無駄死にはせず、巣は明け渡してしまうものの逃去して命を繋ぐのである。

捕食者と被食者の見事な共進化の1例を垣間見てきたが、両者ともにパーフェクトな戦略をもっていないという点が、共存を可能にしているのである。彼らは、我々の時間的感覚をはるかに越えた昔からお互いを磨き合いながら、生命の糸を現在へと繋いできたと言えよう。

(〒194 町田市玉川学園6-1-1 玉川大学)

主な引用文献

- Free, J. B. 1987. *Pheromones of Social Bees* Chapman & Hall, London. pp. 218.
- Jeanne, R. L. 1970. *Science* 168:1465-1466.
- Matsuura, M. 1984. *Bull. Fac. Mie Univ.* 69:1-131.
- Matsuura, M. and S. F. Sakagami. 1973. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.* 19:125-162.
- 岡田一次. 1961. *玉川大学農研報.* 2:73-89.
- Ono et al. 1987. *Experientia* 43:1031-1032.
- Ono et al. 1995. *Nature* 377:334-336.
- MASATO, ONO. Prey-predator interaction between Japanese honeybee, *Apis cerana japonica* and giant hornet, *Vespa mandarinia japonica*. *Honeybee Science* (1996) 17 (1):27-30. Fac. Agric. Tamagawa Univ. Machida-shi, Tokyo, 194 Japan.
- Proximate and ultimate factors of coevolution between foraging strategy of giant hornet, *Vespa mandarinia japonica* and defensive strategy of Japanese honeybee, *Apis cerana japonica* are described.