

オオスズメバチの配偶行動に関する研究

誌名	玉川大学農学部研究報告 = Bulletin of the Faculty of Agriculture, Tamagawa University
ISSN	0082156X
著者名	小野, 正人
発行元	玉川大学農学部
巻/号	28号
巻号補足	
掲載ページ	p. 97-142
発行年月	1988年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



オオスズメバチの配偶行動に関する研究

小 野 正 人

Studies on the mating system in the giant hornet, *Vespa mandarinia japonica* Radoszkowski (Hymenoptera: Vespidae)

Masato Ono

目 次

第1章 緒 論	98
第2章 材料および方法	101
1. 日本産オオスズメバチの分類学的位置	101
2. オオスズメバチの生活史の概略	103
3. 配偶行動の野外観察	105
4. 材料の採集と生物検定	105
5. 配偶行動のシミュレーション実験	109
第3章 野外における配偶行動	109
1. 配偶行動の記載	109
2. 配偶行動の認められる場所, 時期, 時刻	111
3. 交尾の回数と時間	114
4. 同巣内での新女王蜂と雄蜂の交尾の回避	116
第4章 配偶行動のリリーサーとなる要因	117
1. 集合フェロモン	117
(1) 働き蜂の抽出物に雄蜂が誘引される時期と被誘引雄蜂の行動	117
(2) カースト非特異性	119
(3) 生産される発育段階	120
(4) 種 特 異 性	120
2. 性フェロモン	121
(1) カースト特異性	121
(2) 生産される発育段階と存在部位	121
(3) 2種類の性フェロモンの存在とその捕集	121
(4) 種間交差活性	124

3. クチクラの表面構造	126
第5章 配偶行動のシミュレーション実験	129
第6章 総 合 考 察	131
1. 全カーストが集合フェロモンをもつことの適応的意義	131
2. 集合フェロモンの種特異性とオオスズメバチの生態的地位	131
3. 性フェロモンの種間交差活性と生殖隔離機構	133
4. オオスズメバチの Mating system の特徴	133
第7章 摘 要	136
第8章 引 用 文 献	138
第9章 Summary	141

第1章 緒 論

スズメバチ属(膜翅目:スズメバチ科)は、昆虫類の中でも最も高度な社会生活を進化させたグループの1つで、その特異な生活様式は近年多くの研究者の注目を浴びてきている。本属の生態学・系統分類学的研究については既に幾つかの詳細な研究もなされ、多くの種で生活史の大筋は明らかとなり、分類学的な整理も徐々に体系づけられつつある(Edwards 1980, 松浦・山根 1984)。松浦・山根(1984)によれば、本属には全世界から23種の記載があり、その分布は van der Vecht (1957) が本属の発祥の地と考える東アジアと近隣の島々に集中している。本邦からは、同所性の6種(図1 A~F): オオスズメバチ (*Vespa mandarinia*), コガタスズメバチ (*V. analis*), モンスズメバチ (*V. crabro*), チャイロスズメバチ (*V. dybowskii*), キイロスズメバチ (*V. similima*), ヒメスズメバチ (*V. tropica*)そして、沖縄地方だけに局地的に分布しているツマグロスズメバチ (*V. affinis*)の合計7種の生息が確認されている。

本研究で取り上げる同属内の世界最大種オオスズメバチは、養蜂上の最重要害虫とされ、昆虫学者による専門的な立場と養蜂家によるアマチュア的な立場の両面から注意深く観察され、極めて興味深い行動学上の特徴が多く発見されている種である。また養蜂上ばかりでなく、近年ではヒトへの被害も問題化し、他のスズメバチ類と共に日本では毎年数十名の犠牲者が出ている。現在までに公表された論文や記載からスズメバチ属内で本種に種特異的と見なされる主な習性を列記すると、1) 他の社会性ハチ類に対する集団攻撃(岡田 1956, Matsuura 1984), 2) 餌場の占有行動(Matsuura 1984), 3) 抱き合い: 巣外における働き蜂間の栄養交換(岡田 1961, Matsuura 1984), 4) 同種の死体に対する他個体の誘引(中島 1950, 岡田 1961), 5) 共食い(岡田 1961), 6) 働き蜂を焼くと雄蜂が飛来(岡田 1961), 7) 働き蜂が雄蜂の誘引物質をもつ(吉江 1978, 持田 1980, 溝上 1983), 8) 営巣場所の周辺での交尾(Matsuura 1984, Ono *et al.* 1985)が挙げられる。以上の行動はいずれも、同種あるいは異種の個体間の相互作用と見なすことができるが、化学生態学的な見地からすればこれらの作用には何らかの行動制御物質が関与する可能性が高い。それにもかかわらず、その点に関する証明は Ono *et al.* (1985, 1987)により、本種の配偶行動が2種のフェロモンにより制御されていると指摘されるまでは全くなされていなかった。広く世界に目を向けても、スズメバチ属と行動制御物質との関係を示す知見は極めて少なく、構造

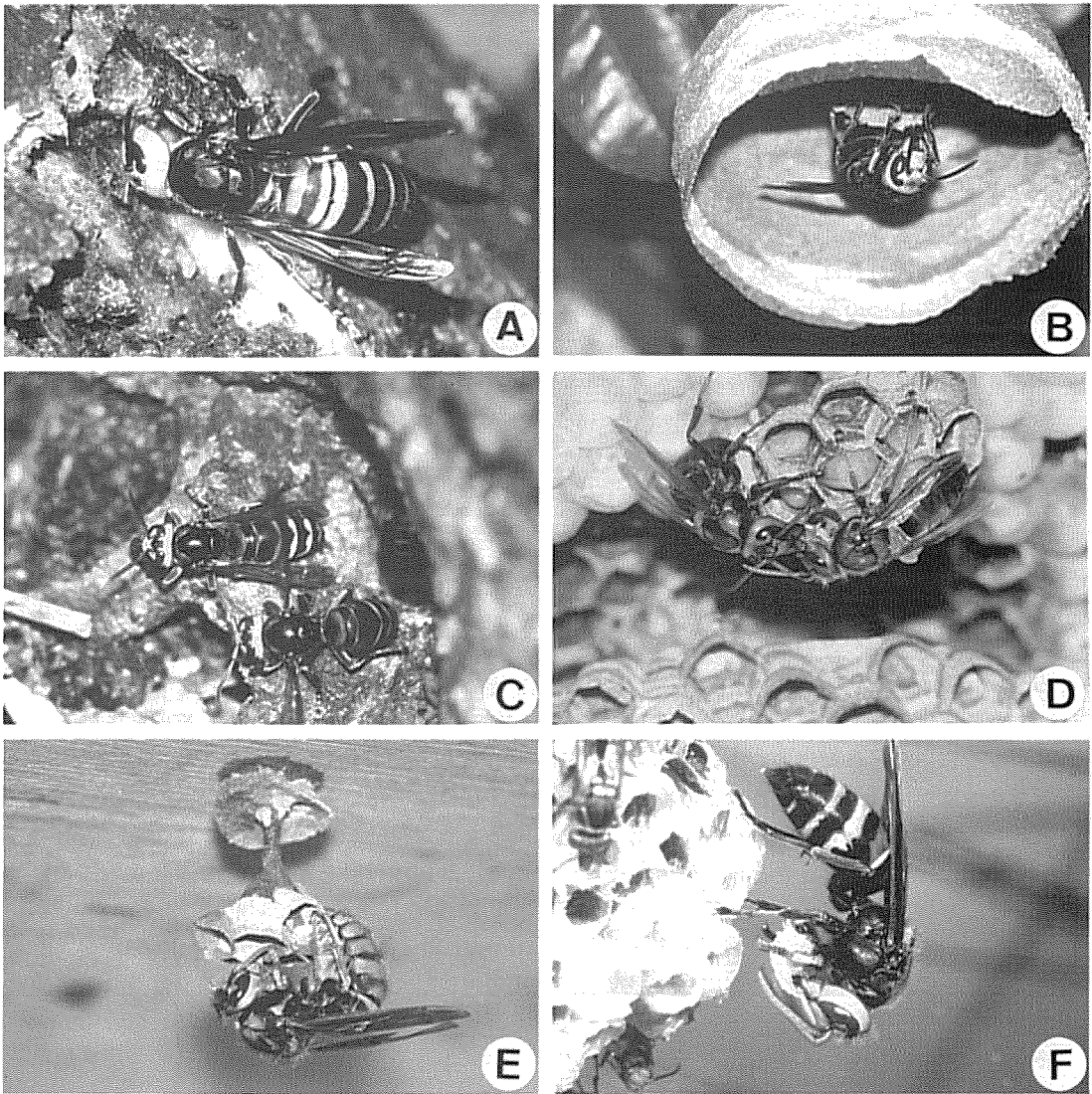


図 1 日本産の同所性スズメバチ属 (*Vespa*) 6 種

- A. オオスズメバチ *V. mandarinia japonica* Radoszkowski, 1857.
- B. コガタスズメバチ *V. analis insularis* Dalla Torre, 1894.
- C. モンスズメバチ *V. crabro flavofasciata* Cameron, 1903.
- D. チャイロスズメバチ *V. dybowskii* André, 1884.
- E. キイロスズメバチ *V. simillima xanthoptera* Cameron, 1903.
- F. ヒメスズメバチ *V. tropica pulchra* Buysson, 1905.

決定まで至ったフェロモンは, Ishay *et al.* (1965) により存在が示唆され, Ikan *et al.* (1969) により女王蜂の頭部から抽出・分離された *V. orientalis* の女王物質 (δ -n-hexadecalactone) と, モンスズメバチの蜂児フェロモン (*cis*-9-pentacosen, Veith and Koeniger 1978), 警報フェロモン (2-methyl-3-butene-2-ol, Veith *et al.* 1984) の 3 例にすぎない。

このような現状と対照的に, ミツバチ (主に, セイヨウミツバチ; *Apis mellifera*) では, Butler

et al. (1959) により女王物質 (9-oxodec-trans-2-enoic acid) が女王蜂の頭部から抽出されて以来、様々な化学物質が、秩序ある社会生活を維持するため、配偶者を正しく認識するため、採餌効率を高めるため、あるいは巣の防衛を効果的に行うためなどにフェロモンとして利用されていることが判明しており、それらの中には蜂群の管理への利用が検討されているものさえある (Free 1987). ミツバチのフェロモン研究の進歩は、彼らが養蜂業で家畜として長年にわたってヒトに利用されてきた歴史をもつことからもうなずける。しかし、スズメバチ属にもミツバチと同様、複雑多岐にわたる様々なタイプのコミュニケーションがコロニー内、あるいはコロニー間に存在している事実を考えれば、それらに関わる化学物質とその役割を検討することは、社会性昆虫の生態を解明する1つの流れとして学問上意義のあることである。

一方、スズメバチ、ミツバチに代表される真社会性ハチ類 (雌として生まれながら子孫をつくらず血縁者の世話をする“働き蜂”を進化させたグループ) の社会性そのものの進化に関する研究は、Hamilton (1964) により包括適応度 (inclusive fitness) という概念が提出され、血縁淘汰説 (kin selection theory) でその進化を促した遺伝学的背景が初めて説明されて以来、急速に発達した行動生態学 (社会生物学; Wilson, 1975) 上の最適な研究材料として、スズメバチ類が脚光を浴びつつある。事実、スズメバチ類の示す様々な行動の解析と、それらの行動の適応的意義に関する知見の蓄積は、近年特に著しい。しかしながら、行動生態学が生物の適応と進化という極めて大きなテーマを中心課題としているため、それらの適応的な諸行動を制御していると思われる化学物質やその役割の詳細に関しては、まだ不明な点が多い (Wilson 1971, 1975, Blum 1981, Akre 1982, Brian, 1983). 行動生態学において、進化を進めるか否かを定める尺度といえる適応度とは、ある個体が残す繁殖可能年齢に達した子の数 (ダーウィン適応度) ではなく、その個体のもっている遺伝子をどれだけ多く次代に伝えられるかで計られる (Hamilton 1964, Dawkins 1976). その見地に立てば、自然淘汰はより多くの遺伝子を子孫に伝え得る生存価の高いものを残し、低いものは淘汰すると考えられるので、適応度を高めるような行動が進化することになる。生物の示す様々な行動の中で、生存価に最も密接に係わるのは、採餌行動と配偶行動で、昆虫類においては種の特徴を代表するような興味深い習性が両行動に多く認められている (von Frish 1965, Matthews and Matthews 1978, Pianka 1978, Eickwort and Ginsberg 1980, Seeley 1985). 特に、地球上のあらゆる環境に適応し多様な生活様式を獲得した昆虫類では、子孫の存続に直接的に係わる配偶行動に関して、極めて巧妙なシステムがデザインされており (Emlen and Oring 1977, Thornhill and Alcock 1983), それらのメカニズムを解明することは行動生態学的見地から昆虫を考える上で最も重要な項目の1つといえよう。

本研究は、同所的に生息する真社会性ハチ類の中で最優位の生態的地位にあるオオスズメバチの配偶行動のシステムを行動生態学的立場から取り上げたものである。しかしながら、従来の社会性ハチ類の研究論文において展開されたような、ある行動に対しての適応的意義に関する理論的説明を主目的とするのではなく、行動そのものを制御している要因を詳しく解析することを主眼とした。すなわち、本研究ではオオスズメバチを対象として、スズメバチ類では全く見落とされていた配偶行動のリリーサーとなる要因について精査し、それらの存在の適応的意義についても考慮しつつ、配偶行動そのものの実態の解明を目指した。

本論文では、まず第3章において、野外におけるありのままの配偶行動を記載し、その成立過程や交尾回数、雄蜂の日周活動性などの詳細を論ずる。以後の各章では、配偶行動の化学的物理的行動制御要因の解析を取り上げる。すなわち、第4章では、配偶行動のリリーサーとなる2大

要因：化学的要因（集合フェロモンと性フェロモン）の存在の証明と物理的要因（クチクラの表面構造と腹部の曲面）の重要性について主に実験室内で検討した結果を、第5章では、第4章で明らかにされた配偶行動のリリーサーとなる諸要因を組み合わせ、野外で行った配偶行動のシミュレーション実験の結果を述べる。最後に第6章において、配偶行動を制御する要因の適応的意義について考察し、オオスズメバチの Mating system の特徴を総括する。

本論文を書くにあたり、著者の修士課程のテーマとして本研究のきっかけを与えて下さり、懇切なご指導をいただいた本学名誉教授岡田一次博士に対して厚く御礼申しあげる。博士課程後期にあたってご指導を賜った本学農学研究科松本義明客員教授、並びに終始ご鞭撻をいただいた同農学部昆虫学研究室酒井哲夫教授、佐々木正己教授、同生物学研究室松香光夫教授に対し、深甚なる感謝の意を表す。また、本学ミツバチ科学研究所吉田忠晴講師、同昆虫学研究室新島恵子講師には、終始大変有益なご助言と激励を賜った。ここに深く感謝申しあげる。オオスズメバチのタイプ標本並びに原記載論文の調査で格別の便を図られた、大英博物館 (Natural History) C. R. Vardy 氏 (イギリス)、ライデン自然史博物館 C. van Achterberg 博士 (オランダ)、実験材料の採集などで数々の便宜を図られた、林川貞夫 (熊本県荒尾市)、久米田勲 (熊本県玉名郡)、堀部清 (熊本県熊本市)、青木圭三 (東京都町田市)、肥後一夫 (長野県飯田市)、下鳥大作 (栃木県大田原市)、一二三多作 (千葉県館山市) の各氏、並びに理化学研究所 (埼玉県和光市) 阿部岳博士、マレーシア農業大学 M. Mardan 氏 (マレーシア) に対しても感謝の意を表す。

第2章 材料および方法

1. 日本産オオスズメバチの分類学的位置

オオスズメバチは Smith (1852) が中国で採集した標本 (大英博物館所蔵、図2) に基づき、*Vespa mandarinia* と命名された。その後、本種は図3 A～E に示した5亜種に分けられた。日本産オオスズメバチの亜種名について、山根(1982)は“従来 *latilineata* Cameron, 1903 が使われてきたが、*Vespa japonica* Radoszkowski, 1857の方が古いので亜種名としては *japonica* を使用するのが妥当である”としている。しかしながら、*V. m. latilineata* と *V. m. japonica* をシノニムと見なす物的証拠は見当たらず不明瞭であった。今回、研究材料とした日本産オオスズメバチの分類学的位置を明らかにするため、オランダのライデン自然史博物館で学名を調査したところ、van der Vecht 教授により、*Vespa mandarinia japonica* Radoszkowski とされていることが分かった。さらに、この標本には van der Vecht 自身が1959年の論文に記した *V. m. latilineata* Cameron をそのシノニムと見な



図2 オオスズメバチのタイプ標本 (大英博物館所蔵)

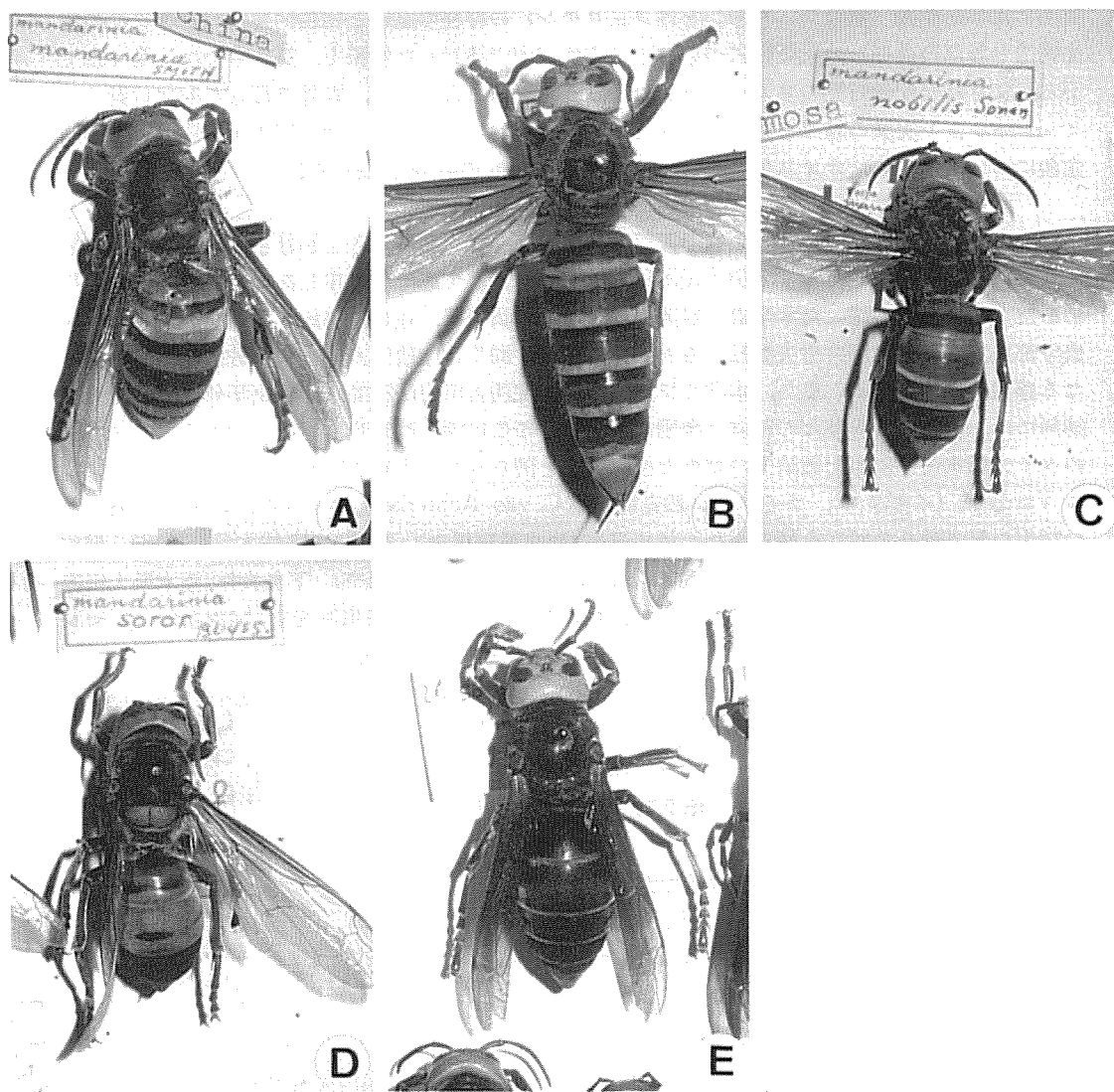


図 3 オオスズメバチの 5 亜種 (ライデン自然史博物館所蔵)

- A. *V. mandarinia mandarinia* Smith, 1852.
- B. *V. m. japonica* Radoszkowski, 1857.
- C. *V. m. nobilis* Sonan, 1929.
- D. *V. m. soror* Buysson, 1905.
- E. *V. m. magnifica* Smith, 1852.

ラベルがつけられていた(図 4)。これは、亜種 *japonica* と *latilineata* はシノニムであるとする van der Vecht 教授の見解を示すものといえる。一方、中国産オオスズメバチ(原名亜種: *V. m. mandarinia*)と日本産オオスズメバチ(*V. m. japonica*)との形態学的相違点に関しては、Radoszkowski から送られた後者の標本の記載を Motschulsky が Radoszkowski 自身の記載として、自著の *Etudes Entomologiques* に掲載している。それによれば、日本産オオスズメバチは、Smith

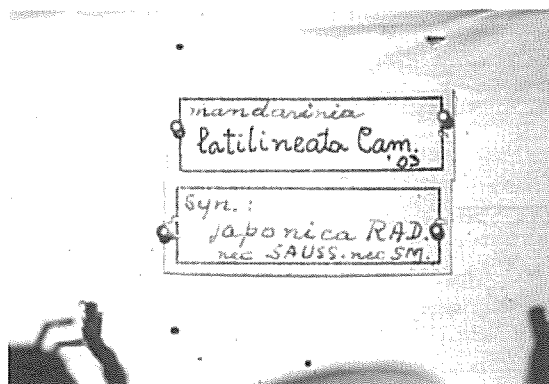


図4 *Vespa mandarinia latilineata* Cameron, 1903 を *V. m. japonica* Radoszkowski, 1857. のシノニムと見なすラベル (ライデン自然史博物館所蔵)

(1852)の記載した中国産オオスズメバチとよく似ているとしながらも、体がより大きく、体色(主な点: 触角は赤褐色で第1節は黄赤色、頭部は黄色で赤褐色の斑点が眼上に点在し、胸部は淡い茶色、腹部は黄色で各節に黒色のバンドを有し、肢は赤みがかっており、前縁脈は黒色、翅は赤褐色)も異なっているとしている。

著者は、Cameron (1903) により記載された *Vespa mandarinia latilineata* と Radoszkowski (1857) の *V. m. japonica* が共に日本で採集された標本につけられた学名であることを考慮すれば、両種をシノニムとする van der Vecht 教授の見解は支持されてよいと考える。従って、日本産オオスズメバチの学名は国際動物命名規約に則り、古くに命名された *japonica* が亜種名として残り、*Vespa mandarinia japonica* Radoszkowski, 1857 とするのが適切と考えられ、本論文ではその学名を採用した。

2. オオスズメバチの生活史の概略

オオスズメバチ(図5 A~F)は日本の養蜂上の最も量要な害虫とされている。その理由は働き蜂が採餌行動を行う際に、ミツバチのコロニーを集団で攻撃し全滅させる習性があるためである(岡田 1956)。具体的な加害例としては、30頭の働き蜂が3時間で25,000~30,000頭のセイヨウミツバチを噛み殺し、その蜂群を壊滅状態にしたという報告がある(Matsuura and Sakagami 1973)。同様の集団攻撃は、同所性スズメバチ属の他種に対しても行われ、本種は同属内で最優位の生態的地位を占める(Matsuura 1984)。なお、他のスズメバチのミツバチのコロニーへの攻撃は1個体によるもので、このような集団攻撃はオオスズメバチに特有な習性である。

本種の生活史の概略は他の温帯産のスズメバチ類と同様で、1年性の巣を営む。すなわち巣の創設は、5月初旬に越冬を終えた1頭の女王蜂(創設雌)により開始される。女王蜂は前年の秋に交尾しており、受精囊の中には、雄蜂から受け取った精子が蓄えられている。営巣場所としては、土中の小洞や木の洞などの閉鎖空間が好まれる。女王蜂は営巣場所を決めると造巣を開始し、単独で働き蜂を育てる(単独営巣期)。女王蜂と働き蜂は共に雌であるが、後者は通常子孫を残さず女王蜂の産んだ子を育てる。すなわち、働き蜂の羽化後は女王蜂が産卵を、働き蜂はその他の全ての仕事を受けもつ(分業期)。この母子関係にある雌性カースト間における分業の成立後、コロニーは急速に発達し、働き蜂の数が年間を通じて最大となる9~10月にかけて次世代の繁殖個体

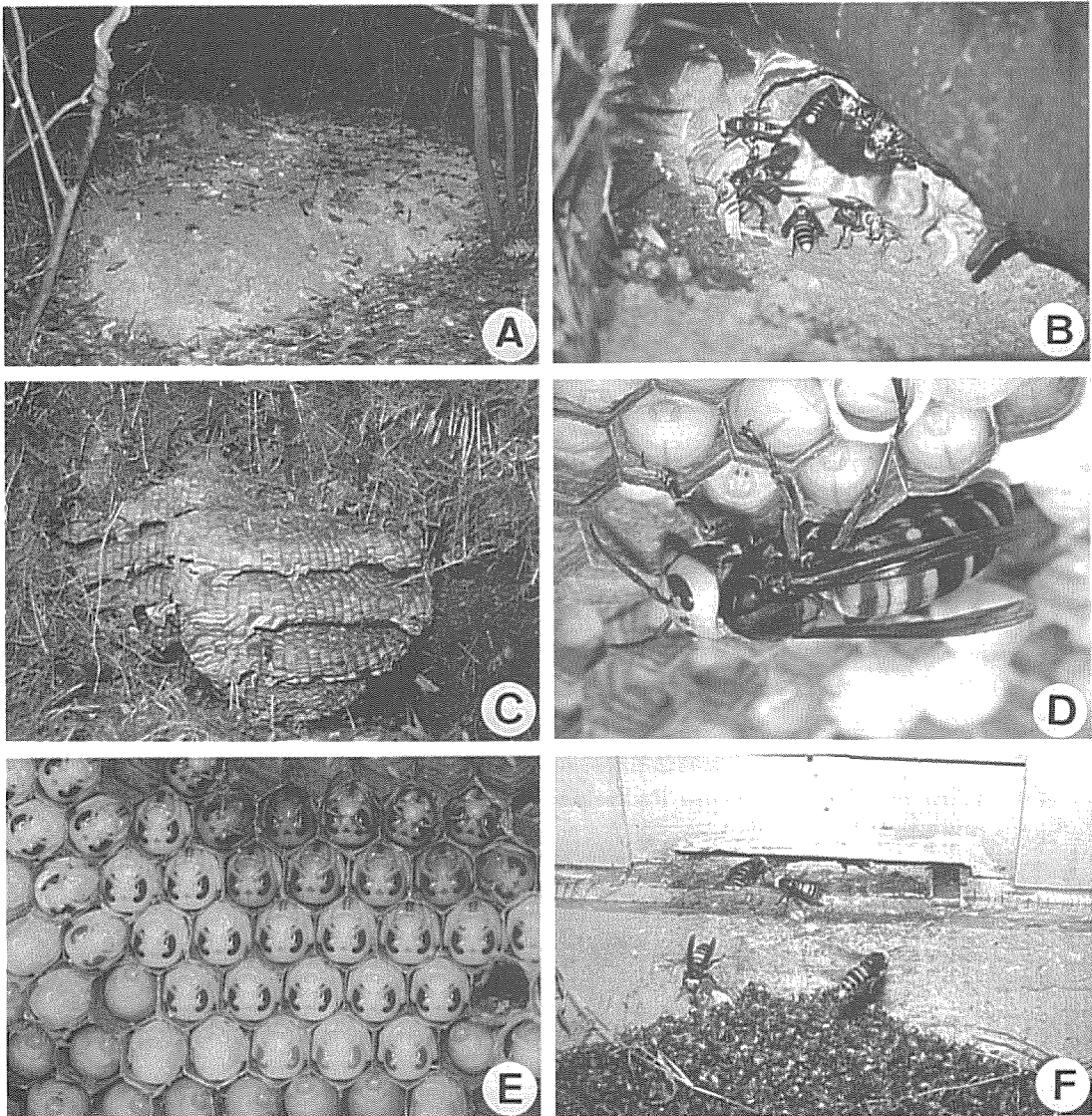


図 5 研究の対象としたオオスズメバチ

A. 巢門の前に扇型に掘り出された土, B. 巢門周辺で活動する働き蜂, 扇風している個体, 土塊を運び出している個体などがみられる, C. 土中に造られた巣, 外被を取り除いたところ, 5枚の巣板の重層構造, D. 創設女王蜂, E. 前蛹と蛹 (常に巣の中心を向いている), F. セイヨウミツバチへの集団攻撃

である雄蜂と新女王蜂を生産するに至る (繁殖カースト産出期). コロニーにとってタンパク質性の食物が最も必要となるのは繁殖個体の養成期にあたるこの時期であり, 同巣の働き蜂で形成されるグループによる集団攻撃がミツバチおよび他のスズメバチ類に対して頻繁に行われる (図 5 F). 雄蜂と新女王蜂の羽化する 10 月中旬頃には女王蜂の寿命はつき, コロニーは衰退の一途を辿る. 交尾は巣の周辺において, 離巣する新女王蜂と巣門の周辺に集まる雄蜂との間で, 主に午

前中に行われる。その後、離巢した女王蜂は土中などに潜り込み翌春までの長い越冬生活に入る。

本研究に材料として用いたオオスズメバチは、生活史のステージの違いに基づいて分けられた4種類の女王蜂（単独営巣期の創設雌、分業期の創設雌、繁殖カースト産出期の創設雌と新女王蜂）、働き蜂、雄蜂、および各カーストの幼虫と蛹であり、それぞれ実験の目的に応じて供試した。

3. 配偶行動の野外観察

オオスズメバチの交尾が学術論文の中で最初に報告されたのは、岡田(1961)により記載された鈴木博氏の観察である。その後、松浦(1968)は交尾期のオオスズメバチの巣門の付近には、数頭から時には100頭を超える雄蜂が集まり、離巢する新女王蜂と交尾するという報告をした。しかしながら、この配偶行動の分析的な調査は十分になされているとはいえず未知の点も多い。そこで、1983～1986年の4年間に、福島県伊達郡桑折町、東京都町田市相原町、千葉県館山市、熊本県荒尾市、同県玉名郡玉東町において、オオスズメバチの繁殖期にあたる10月中旬から11月中旬に本種の巣（合計10巣）の前で配偶行動を調査した。調査項目としては、雄蜂の飛来時刻、新女王蜂の出巣時刻、交尾時間、交尾場所と巣門との距離、巣門付近の雄蜂の行動などとした。記録法は行動の記載および写真撮影とした。1984年の熊本県荒尾市での調査では、ビデオレコーダーとテープレコーダーも併用した。

雄蜂の活動日周期性を調べるために室内でアクトグラフを用いたが、これについては本文中で述べる（第4章2節参照）。

4. 材料の採集と生物検定

1) 材料の採集

材料としたオオスズメバチの働き蜂、雄蜂、新女王蜂は、1982～1987年の6年間に東京都町田市、神奈川県横浜市、長野県飯田市、同県下伊那郡、熊本県荒尾市、同県玉名郡で採集された成蜂および蜂児を用いた。巣の採集は、エーテルとクロロホルムの混合液(1:1)を染み込ませた脱脂綿で巣門に栓をすることにより、コロニー全体を麻酔した後に行った。土中から掘り出したコロニーをできるだけ早くカースト別に分け、それぞれ別のステンレス製の網籠(30×30×30 cm)に収容した。働き蜂についてはミツバチの蜂場で捕獲した個体も用いた。また、比較のために供試した同所性の他の5種（コガタスズメバチ、モンスズメバチ、チャイロスズメバチ、キイロスズメバチ、ヒメスズメバチ）は全て、玉川学園構内で1982～1986年にかけて採集されたコロニーから得た。採集された成蜂は、オオスズメバチの場合と同様カースト別に網籠内で飼育した。餌として約20%の砂糖水を適宜与えた。

2) 生物検定

(1) 集合フェロモン

オオスズメバチの働き蜂4,000頭、雄蜂500頭、新女王蜂300頭を別々に凍結乾燥し、ミキサーで粉末とした。それらの内、働き蜂3,000頭、雄蜂400頭、新女王蜂200頭分の粉末をジエチルエーテルで24時間還流抽出し雄蜂の誘引実験に用いた。残りの粉末は溝上(1983)の方法に従い、*n*-ヘキサンで24時間還流抽出した後、その残査をジエチルエーテルで同様に抽出し、図6に示す系で分画した。両サンプル共に溶媒1 ml 当たり蜂体1頭分の抽出物が含有されるように調整し、それを1スズメバチ当量とし(H. E.: Hornet Equivalent)と表示した。

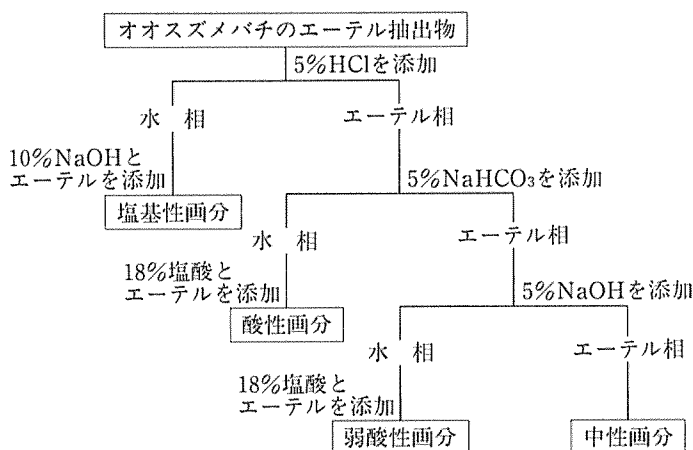


図6 オオスズメバチのエーテル抽出物の液相関の分配を利用した分画

誘引実験は、玉川大学農学部第2校舎の小部屋(地上4.5m, 床面積9.5m², 高さ3.9m)内で行った。まず生物検定する抽出物10 H. E. をホットプレート上で約80℃に加熱したアルミ製の皿(直径12.0cm×深さ1.0cm)に入れて気化させた。それを部屋内に溜めてから野外に放出するようにし、その後約30分毎に抽出物を2.5 H. E. ずつ注加した。実験は1983と1984の両年に行い、その期間は越冬を終えたオオスズメバチの女王蜂が営巣活動を開始する6月からコロニーの活動が終了する12月の間とした。抽出物を気化した後、部屋の付近に飛来した個体を被誘引個体と判定し、捕虫網で捕獲した。

集合フェロモンが生産される発育段階を知るために、働き蜂、雄蜂、新女王蜂の終令幼虫、白色蛹、褐色蛹、成虫各100頭分を同様に粉末とし、ジエチルエーテルで還流抽出し、誘引実験に供した。また、同所性の他5種のスズメバチ属(コガタスズメバチ、モンスズメバチ、チャイロスズメバチ、キイロスズメバチ、ヒメスズメバチ)の働き蜂各100頭分のエーテル抽出物を同様に検定し、その集合フェロモン活性の有無を調べた。

(2) 性フェロモン

雄蜂が新女王蜂と働き蜂を明確に識別し、配偶者として前者だけを選び交尾行動を起こすことから、新女王蜂にカースト特異的な性フェロモンの存在が強く示唆された。それを証明するために幾つかの実験をおこなった。

働き蜂、雄蜂、新女王蜂を各々4×3cmの塩化ビニール製の板に固定し、これをあらかじめ10~20頭の性的に成熟した雄蜂を入れてある30cm立方の亚克力製のテスト箱に入れ、雄蜂の行動を観察した(図7 A, B)。性フェロモン活性の強さは、供試虫をテスト箱にいれてから2分以内に起きた雄蜂の行動をもって判定し、交尾行動の誘起(交尾器を出す): ++, 触角と翅を震わせ活発に歩行する: +, 変化なし: -の3段階で表示した。単独営巣期、分業期、繁殖カースト産出期の女王蜂については、それらを採集した時期に生物検定するのに適当な雄蜂が存在しなかったため、採集後-20℃下で凍結保存し、雄蜂の出現期を待った。検定する際には、凍結したそれらの女王蜂を冷蔵庫内(10℃)で解凍し、さらに室温(25℃)にまで温めた後に実施した。なお、その際には同条件のもとで処理した働き蜂、雄蜂、新女王蜂も検定物に加えた。

性フェロモンが生産される発育段階については、新女王蜂の終令幼虫、白色蛹、褐色蛹、成虫

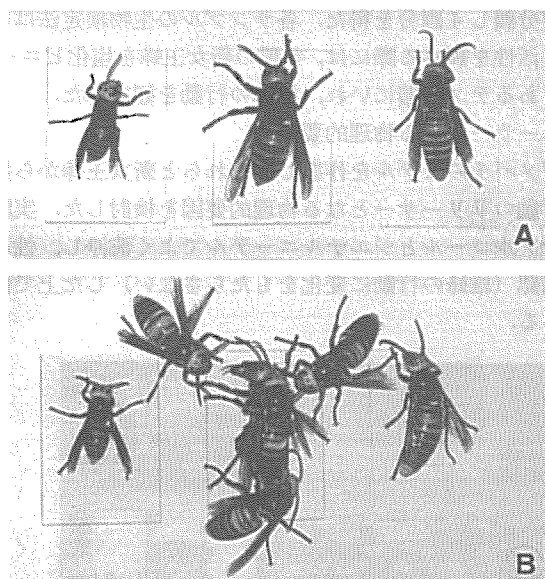


図 7 新女王蜂に特異的な性フェロモンの存在の証明実験
 A. 塩化ビニール製の板に固定された働き蜂, 新女王蜂, 雄蜂
 B. 新女王蜂だけに交尾行動を起こすテスト箱内の雄蜂

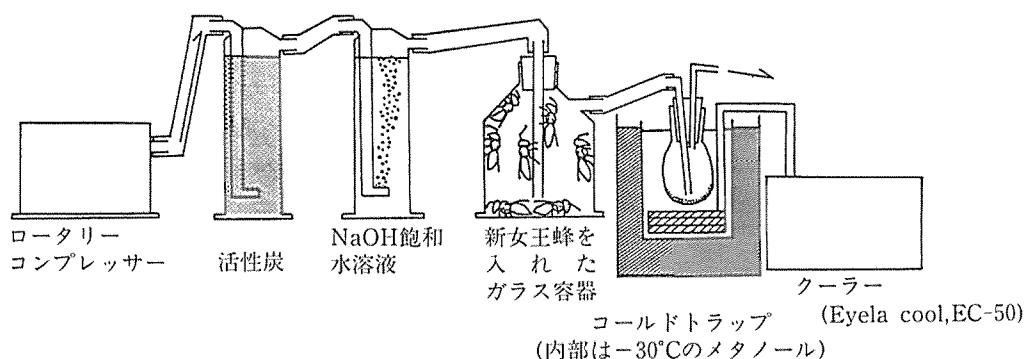


図 8 オオスズメバチの性フェロモンの捕集に用いたコールドトラップ

を集合フェロモンの場合と同様の操作で抽出し、それらをスズメバチのダミーに塗布して活性の度合を判定することで決定した。

また、性フェロモンを抽出・捕集するために、次の3つの方法を適用した。a) 溶媒による体表の洗浄：新女王蜂を1頭当り 10 ml のジエチルエーテルあるいは *n*-ヘキサンに1分間浸し、それを 1 ml に濃縮した。b) コールドトラップ：図8に示した装置で性フェロモンの捕集を試みた新女王蜂を60頭用い、延べ48時間捕集した。トラップの内壁をジエチルエーテルで洗い取り、無水硫酸ナトリウムで水分を除去した。また、新女王蜂を入れたガラス容器の内壁もジエチルエーテルで洗い取り、検定物に加えた。c) 飼育容器の内壁の洗浄：ガラスウールを 2 g ずつ入れた三角フラスコ (容量 200 ml) 10 個内に新女王蜂を各々 10 頭入れ3日間放置した。その後、蜂体を取り出し内部を 10 ml ジエチルエーテルで各々3回洗い取りその洗液を合わせて 50 ml に濃縮

した。それを、図 6 の系で分画し 4 画分を得た。各サンプルの生物検定法は前項と同じである。

性フェロモンの種間交差活性を調べる際には、各種の新女王蜂を塩化ビニール製の板に固定し、これを異種の雄蜂が入れてあるテスト箱にいれ、雄蜂の行動を観察した。

(3) 交尾行動のリリーサーとなる物理的要因

図 9 に示した様々なスズメバチのモデルを作製し、それらと新女王蜂から抽出した性フェロモンを組み合わせ、交尾行動のリリーサーとなる物理的要因を検討した。実験に用いた新女王蜂の胸部クチクラは、エチルアルコールとジエチルエーテルでよく洗浄し、性フェロモン活性が全く無くなっていることを確認（雄蜂の行動に変化をもたらさない）した上で供試した。検定の方法は前項のそれと同じである。

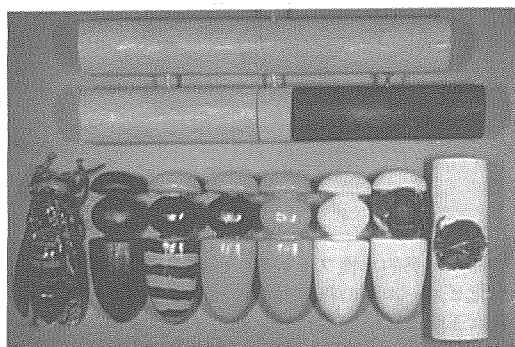


図 9 雄蜂の交尾行動のリリーサーとなる要因を調べるために用いたスズメバチのダミー

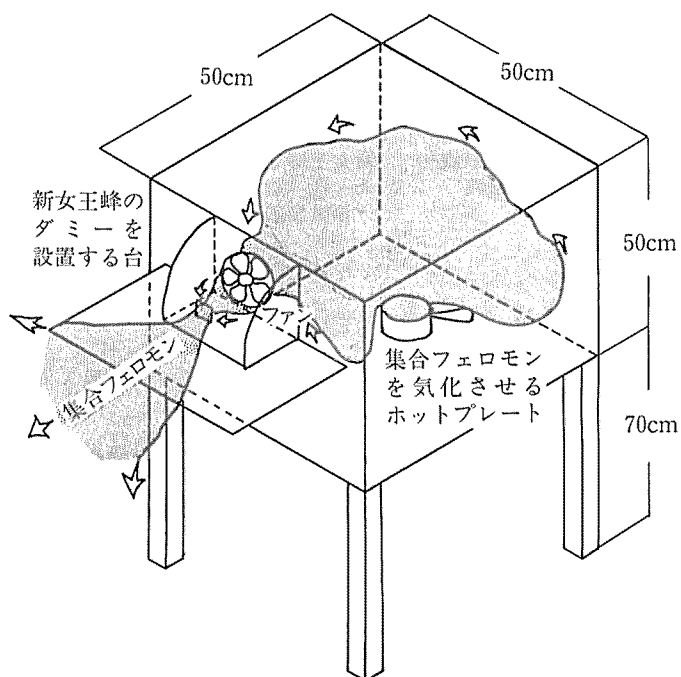


図 10 オオスズメバチの配偶行動のシミュレーション実験に用いた人工巣

5. 配偶行動のシミュレーション

巣門の周辺で行われるオオスズメバチの配偶行動を、図 10 に示した人工巣を用いて人為的に起こさせることを試みた。すなわち、野外に設置したこの装置内で、オオスズメバチの働き蜂、雄蜂、新女王蜂のエーテル抽出物を気化させて内部に充満させた後、小型ファンにより外に送り出した(約 3 l/分)。巣門に相当する噴出口にスズメバチのダミーを固定し、誘引されてきた野生雄蜂がそれに交尾行動を起すか否かを調べた。実験は、1985～1987 年の 11～12 月の間に玉川大学農学部周辺で実施した。

実験方法の詳細は、該当箇所ですべて述べた。

第 3 章 野外における配偶行動

1983 年から 1986 年にかけて、オオスズメバチの配偶行動を東京都町田市相原町、熊本県荒尾市および同県玉名郡玉東町、福島県伊達郡桑折町で観察した。

観察したオオスズメバチの巣は地中と木の洞内に発見されたもので、巣門周辺には巣を拡張するために掘り出された土塊が堆積していた。10 月中旬以降の交尾期になると、多数の雄蜂がその巣門周辺に飛来してきた。その時のコロニーの構成員は熊本県荒尾市で 1984 年 11 月 1 日に採集したコロニーの 1 例を示せば、創設女王蜂 1 頭、働き蜂 214 頭、雄蜂 261 頭、新女王蜂 232 頭であり、全てのカーストが存在していた。新女王蜂が離巣すると飛来雄蜂は交尾行動を起こし、巣門の周辺で交尾が頻繁に認められた。飛来雄蜂の中には巣内に入り込む個体もあり、そこでも交尾がなされた。その巣から働き蜂と雄蜂の出巣も認められたが、この両者に対して飛来雄蜂は決して交尾行動を起こさなかった。観察結果によれば、交尾行動は主に午前 10～12 時に認められ、交尾場所と巣門との距離は 2 m 以内が多かった。雄蜂が巣門付近に多数飛来する時刻と新女王蜂の離巣する時刻はよく同調していた。

以上の観察結果より本種の配偶行動は、1) 巣門周辺への雄蜂の多数飛来、2) その巣から離巣する新女王蜂と飛来雄蜂との交尾、という連続して生じる 2 段階で成立すると見なされた。

1. 配偶行動の記載

配偶行動は巣門周辺への雄蜂の飛来に始まった。飛来雄蜂の多くは、地上 20～150 cm の範囲を活発に飛び回った。それらの雄蜂は、時々付近の木の枝、枯草の上または地面に止まっては休止して再び巣門周辺を巡回する行動を繰り返した。新女王蜂が巣門に姿を現わすと飛来していた雄蜂がそこに激しく誘引され交尾がなされた。その際、その巣の働き蜂は雄蜂に対して攻撃的な場合も多く、働き蜂に殺されて胸部を肉ダンゴにされた雄蜂も観察された。交尾は概して新女王蜂が巣門に現れてから飛び立つ前までの時間に行われたが、飛び立った場合でも雄蜂は激しくこれを追飛し空中で捕らえ地上に落下した後で交尾した。雄蜂が新女王蜂の前胸部に前肢で触れると新女王蜂は翅を V 字型に立て硬直状態となった(図 11 A)。雄蜂は新女王蜂の胸部を背後から肢で捕まえて固定し、左右の触角を交互に激しく動かし下方に湾曲させた触角の先端部で新女王蜂の頭部を叩きながら交尾を試みた。交尾器の接合がなされると、雄蜂は体を徐々に後方へずらしていき、今度は新女王蜂の腹部を肢で捕らえて固定しながら精液の注入を行った(図 11 B)。

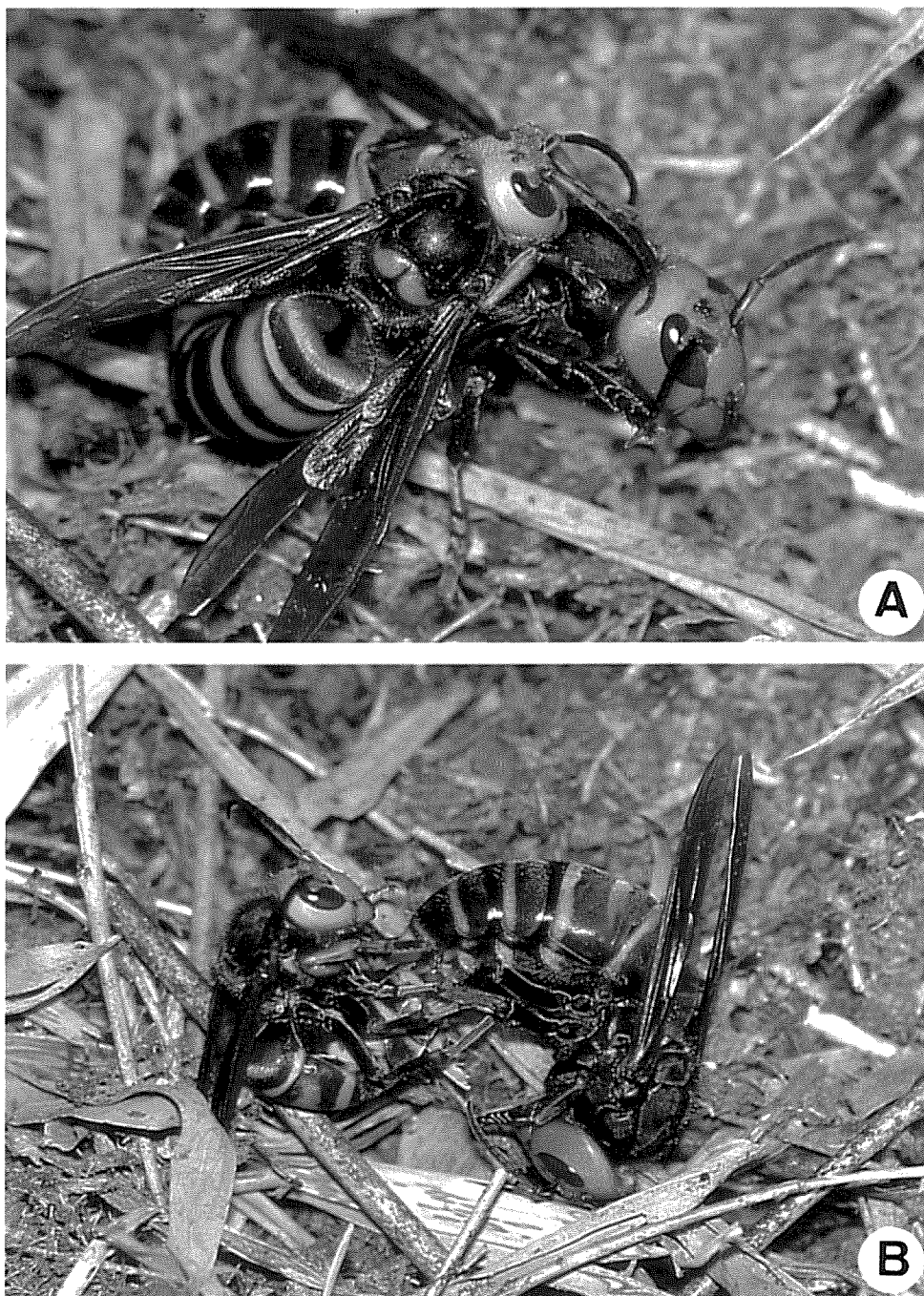


図 11 オオスズメバチの配偶行動の成立過程

A. 雄蜂の飛来時刻に同調して離巢する新女王蜂に交尾行動を起こす雄蜂(雄蜂が新女王蜂の胸背部に触れると新女王蜂は硬直状態となる), B. S字型の交尾姿勢

その後、新女王蜂は雄蜂の腹部背面を大顎で噛む行動 (nibbling behavior: Ross 1983 を参照) を起こし、これにより接合が離され交尾は終了した。一度巣を離れた新女王蜂と雄蜂の帰巣は認められなかった。

1 例ではあったが、孤児巣の巣門周辺への雄蜂の飛来も観察された。その巣は 1985 年に熊本県荒尾市で見つかったもので、小形の巣板 1 枚 (直径 25 cm) と不完全な外被からなり、内部には 46 頭の働き蜂と 5 頭の雄蜂がいたが、新女王蜂と創設女王蜂は存在しなかった。営巣場所の周りには、ヒトにより破壊されたと思われる巣の外被が散在しており、1 度巣を採集された後、残された働き蜂が同じ場所に再度営巣したものと見なされた。この巣の巣門周辺への飛来雄蜂の数は、同年 11 月 13 日の観察では、最高時においても 8 頭と多くはなかったが、配偶者となるべき新女王蜂がいない孤児巣へも雄蜂が集まるという事実は興味深い。

2. 配偶行動の認められる時期、場所、時刻

離巣した新女王蜂への雄蜂の交尾行動を合計 50 例観察した (表 1)。交尾が認められた地点と巣門との距離は、巣内で認められた 13 例を除き、最短 5 cm から最長 650 cm の範囲であり、特に 200 cm 以内に集中していた。50 例のうち少なくとも 38 例は確実に交尾を行われた (76%)。9 例では、新女王蜂が雄蜂を振り切って交尾をせずに飛び去った。巣門周辺への雄蜂の飛来時刻と新女王蜂の離巣時刻について 1984 年 10 月 31 日の観察例を示せば、最初の雄蜂が巣門周辺へ飛来したのは 9 時 3 分 (11.2°C) で、その後急激に個体数が増加し、11 時 50 分 (15.6°C) には調査日最高数の 27 頭となった。12 時 30 分を過ぎる頃から雄蜂の数は急激に減少し、13 時 51 分 (16.0°C) の 1 頭が最後の個体となった。新女王蜂の出巣はその日 10 例観察したが、それらは雄蜂が巣門周辺に飛来している時間帯に含まれており、離巣した全ての新女王蜂に対して、雄蜂の交尾行動が認められた (図 12)。

雄蜂が巣門周辺に飛来する時刻は、9 時 30 分から 12 時 00 分に集中しており、この雄蜂の巣門周辺への飛来時刻と新女王蜂の離巣時刻がよく同調していたことから、雄蜂の活動パターンに日周期性があるのではないかと考え、実験室内で雄蜂の日周活動を自動記録した。記録装置は Sasaki and Ohguchi (1978) により考案作製された天秤型のアクトグラフにオーバーランを防ぐためのマイクロコンピューター回路を付設したものを用いた。実験に用いた雄蜂は、玉川学園の構内で働き蜂のエーテル抽出物により誘引された個体で (第 4 章 1 節参照)、実験に供するまでの約 3 日間、10 W の白色蛍光灯により 12 L (6:00~18:00) 12 D (18:00~6:00) の光周条件を設定した箱内で飼育した。飼育箱内の温度は 20°C で、餌としては約 20% の砂糖水を適宜与えた。配偶行動に関連した活動リズムの検出を目的としたので、雄蜂をアクトグラフにかける前に、その個体が新女王蜂に対し交尾行動を起こすか否かを検定した。交尾行動を起こした雄蜂を性的に成熟していると見なし実験に供した。

図 13 に 12 L-12 D 条件下における雄蜂の活動記録を例示した。雄蜂の活動は、明期に入ってから約 3 時間 30 分後の 9:30 頃から顕著となり、16:00 頃まで続いている。この時間帯は野外で雄蜂が巣門周辺に集まる時間帯をカバーしている。野外では、14:00 を過ぎると雄蜂は巣門周辺から完全に姿を消すが、その後樹液や花上で食物を摂取している個体を観察したことから、巣門から離れた後は採餌行動などを行っているものと考えられる。今回のアクトグラフを用いた室内実験では、配偶行動の野外観察から予想されるよりも雄蜂の活動時間が幾分長びいている。一度離巣した雄蜂の最も重要な仕事は新女王蜂との交尾と考えられるが、配偶者を求めて活動する以上個

表 1 野外におけるオオスズメバチの配偶行動の観察記録

日 付	場 所	時刻	気温(°C) と 天 候	交尾行動の場所と 巣門の距離 (cm)	交尾成立 の有 無	交 尾 の 時間(秒)
1983 年						
11 月 15 日	熊本県玉名郡	13:12	16.1 晴	60	無	—
11 月 16 日	荒尾市	11:25	15.2 晴	73	有	22
"	"	11:36	15.3 晴	89	無	—
1984 年						
10 月 16 日	東京都町田市	11:21	17.1 晴	115	有	25
"	"	11:42	17.3 晴	97	有	測定せず
10 月 21 日	"	10:29	16.0 晴	66	有	26
"	"	10:30	16.0 晴	64	有	測定せず
"	"	10:50	17.0 晴	90	有	21
"	"	11:02	17.1 晴	107	無	—
10 月 30 日	熊本県荒尾市	10:16	14.9 晴	200	無	—
"	"	10:48	15.0 晴	299	有	測定せず
"	"	11:02	15.2 晴	317	有	20
"	"	11:39	15.6 晴	524 (地上 126 cm の木の枝)	有	21
10 月 31 日	"	10:25	14.9 晴	120	無	—
"	"	10:34	15.1 晴	132	有	測定せず
"	"	10:41	15.2 晴	巣門の内側	不明	—
"	"	11:18	15.4 晴	13	無	—
"	"	11:22	15.4 晴	5	有	17
"	"	11:31	15.5 晴	74	無	—
"	"	11:50	15.6 晴	巣門の内側	有	測定せず
"	"	12:25	15.5 晴	巣門の内側	不明	—
"	"	12:49	16.0 晴	147	有	18
"	"	13:01	15.8 晴	516	有	15
11 月 1 日	"	10:32	15.0 晴	95	有	測定せず
"	"	10:51	15.5 晴	412	有	24
"	"	11:08	16.0 晴	50	有	測定せず
"	"	12:06	15.8 晴	巣門の内側	不明	—
"	"	12:17	15.9 晴	399	有	測定せず
1985 年						
11 月 10 日	熊本県荒尾市	10:43	13.8 晴	巣門の内側	有	20
"	"	11:08	13.2 晴	10	有	18
"	"	11:23	13.0 晴	巣門の内側	有	21
11 月 11 日	"	10:27	17.0 晴	巣門の内側	有	11
"	"	10:27	17.0 晴	巣門の内側	有	測定せず
"	"	11:05	14.0 晴	巣門の内側	有	10
"	"	12:05	16.3 晴	25	有	23
"	"	12:07	16.5 晴	3	有	20
"	"	12:21	16.0 晴	巣門の内側	有	測定せず
"	"	12:21	16.0 晴	巣門の内側	有	測定せず
"	"	12:28	15.0 晴	巣門の内側	有	測定せず
11 月 12 日	"	10:00	11.0 曇	10	無	—

11月12日	熊本県荒尾市	10:20	10.5 曇	650	有	25
"	"	10:54	13.0 小雨	巣門の内側	有	21
"	"	10:58	14.0 小雨	250	有	20
"	"	10:59	14.0 小雨	巣門の内側	有	17
"	"	11:00	14.0 小雨	30	有	18
"	"	11:31	13.5 小雨	巣門の内側	有	測定せず
"	"	11:39	12.6 小雨	巣門の内側	有	17*
"	"	11:39	12.6 小雨	5	有	10**
"	"	12:32	12.0 小雨	15	無	—
1986年						
11月1日	福島県伊達郡	12:59	12.0 晴	10	有	21

*, **: 1頭の新女王蜂が異なる2頭の雄蜂と交尾した1回目と2回目を示す。

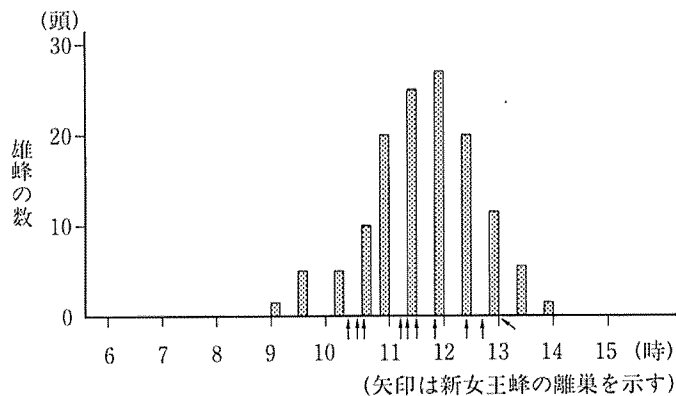


図12 オオスズメバチの巣門周辺への雄蜂の集合時刻
(熊本県荒尾市での一例, 1984年10月31日)

体維持に係わる諸行動も必須であることによるのかもしれない。この傾向は実験室内で活動を記録した合計10頭の雄蜂全てに共通にみられた。参考のための12L-12D明暗条件は変えずに明暗切り替え時刻を12:00および24:00にしたところ、雄蜂の活動は明期に入ってから約3時間30分後の15:30頃から盛んになり、先の実験と同様の傾向がみられた。さらに、恒明条件下と恒暗条件下における雄蜂(各々n=3)のフリーランニングリズムを調べた。その結果、恒明条件下で雄蜂の活動周期は21時間で、恒暗条件下でのそれは27時間という傾向にあった。Pittendrigh(1960)によれば、恒暗条件下でのフリーランニングリズムが恒明条件下のそれよりも長くなるという現象は、他の多くの生物でも知られており、オオスズメバチの雄蜂の活動リズムもそれによく当てはまる例と言えよう。

次に、雄蜂の性的成熟と、それに伴う活動リズムの形成を調べるために、羽化直後から2日間12L(6:00~18:00)12D(18:00~6:00)下で条件づけした雄蜂をアクトグラフに入れた。その結果、20℃のもとでの雄蜂の活動は羽化後14日までは特に規則性は認められず、15日目から明期に入ってから約3時間30分後に顕著な活動パターンが現われ始めた(図14)。また極めて興味深いことに、活動にリズムが認められる以前には新女王蜂と出合わせても交尾行動を起こさなかった雄蜂が、それ以後には顕著な交尾行動を起こした。このことは性的成熟と活動リズムの形成が同期していることを示す証拠と言えよう。

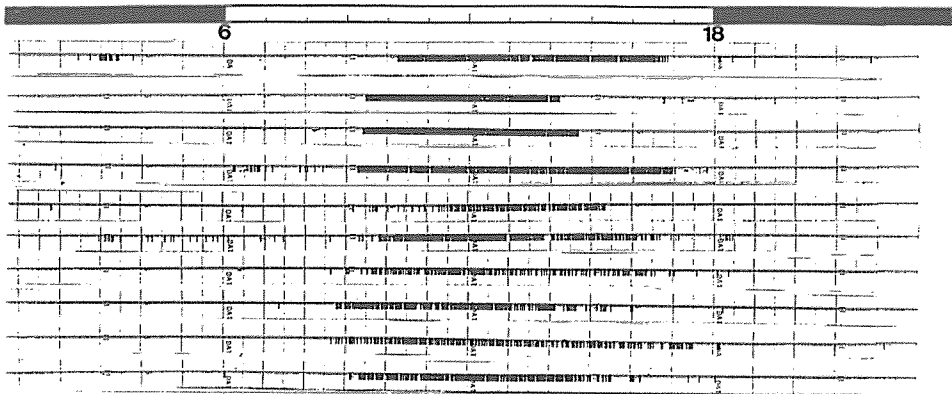


図13 オオスズメバチの雄蜂の12L-12D条件下における活動記録

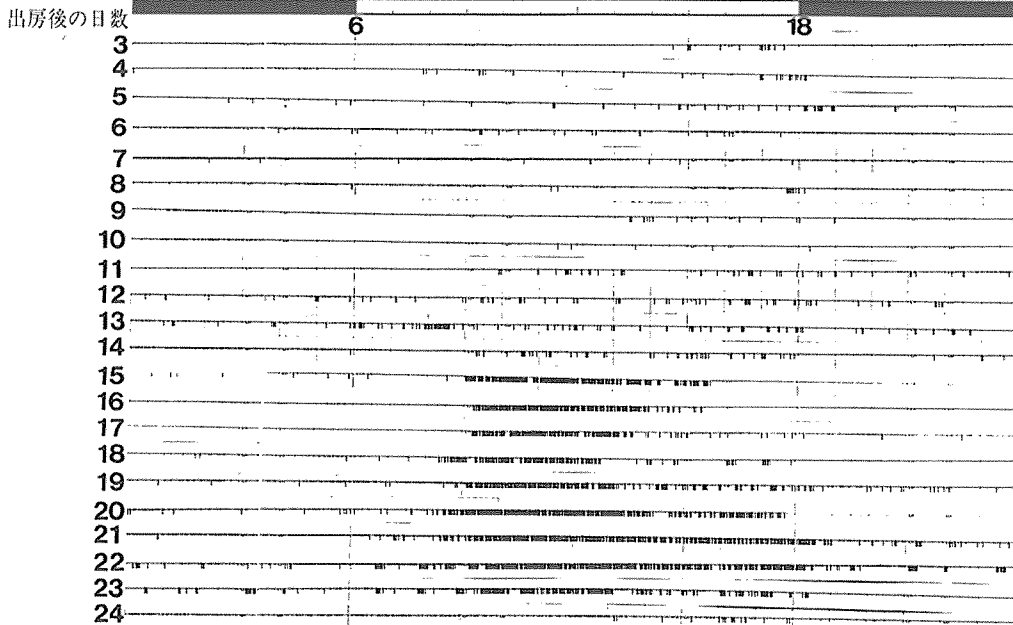


図14 オオスズメバチの雄蜂の羽化後3日目から死に至るまでの経時的活動記録

3. 交尾の回数と時間

社会性ハチ類の交尾に関する報告は極めて少ない。それは、ほとんどの種で交尾場所が不明であったり、あるいは空中であったりするため直接その行動を観察することが困難なことによる。その点、オオスズメバチは巣門の前で交尾が行われるため、交尾時間やその回数を調べるには大変都合がよい。

野外で観察した38例の交尾について、新女王蜂の交尾回数を述べれば、1985年11月12日の荒尾市で観察された2回交尾の1例を除き、全て1回であった(表1)。離巢した新女王蜂は1度雄蜂と交尾すると、それ以後の雄蜂の交尾の試みに対し、腹部を内側に曲げて顕著な交尾拒否反応を示した。1度交尾をした新女王蜂が巣を離れた後、再び雄蜂と巡り合うことも考えられるが、

新女王蜂のこの交尾拒否行動により、複数回交尾が行われる可能性は低いと考えられる。

交尾時間について測定できた 25 例について記せば、平均 19 ± 4 秒で、実験室内において調べた同属のコガタスズメバチの 665 ± 215 秒 ($n=5$) に比べると大幅に短かった。雄蜂と新女王蜂の交尾器の接合がなされて S 字型の姿勢になった後、10 秒前後で新女王蜂が雄蜂の腹部背面を激しく噛み始め、その行動が交尾時間を短くしていると考えられた。野外観察から、交尾回数、交尾時間ともに新女王蜂側の行動に強く支配されているという印象を受けたので、その点を実験室内でも検討した(表 2)。まず新女王蜂と雄蜂を無処理で交尾させた場合、やはり交尾回数は 1 回で、2 度目からの交尾は新女王蜂によって拒否された。交尾時間についても、野外でのそれと同様、雄蜂は新女王蜂による激しい nibbling behavior により引き離され、平均 20 ± 4 秒となっている。しかし、二酸化炭素麻酔で新女王蜂の動きを止めておくと、雄蜂は 1 頭の新女王蜂と少なくとも 6 回交尾をし、1 回当たりの交尾時間も 42 ± 12 秒と長くなった。

次に、交尾した新女王蜂の受精囊(図 15A)内の精子(図 16)の数を調べた。まず交尾後 48~72 時間経過した新女王蜂を実体顕微鏡下で解剖し、受精囊を摘出した。それを生理食塩水 (0.8% の KCl 水溶液) を数滴のせたスライドガラスにとり、読取顕微鏡で外径を測定した。受精囊の形は楕円形でその大きさは熊本県荒尾市で初夏に採集した女王蜂について記せば、長径 0.58 ± 0.02 mm、短径 0.50 ± 0.01 mm ($n=10$) であった。続いてそれを 5 ml の生理食塩水の入っているスクリーン管にいれ、構造を破壊した後よく攪拌した。その希釈液の内 $10 \mu\text{l}$ をスライドガラス上にとりアセトオルセインで染色後、顕微鏡下で観察しプレパラート上の全精子数をカウントした。この値に希釈率を掛けて受精囊内の精子数として表示した。材料としては 1986 年 5 月 31 日~6 月 3 日に熊本県荒尾市で採集した単独営巣期の女王蜂 41 頭の他に実験室内で交尾させた新女王蜂 20 頭を用いた。調査結果を表 3 に示した。野外個体の受精率は 95% (41 頭中 39 頭) であり、受精囊中の精子の数は平均 $89,600 \pm 26,500$ ($n=39$) であった。実験室内において、二酸化炭素麻酔で動きを止めることにより 2 回以上交尾させた新女王蜂の受精囊の精子数は平均 $83,700 \pm 23,600$ ($n=10$) で、1 回交尾のそれ ($81,900 \pm 33,100$) とほとんど変わらない値であった。

また一頭の雄蜂の貯精囊中の精子の数についても調べてみた。性的に成熟した未交尾の雄蜂の貯精囊(図 15B)を新女王蜂の受精囊の場合と同様に処理して、内部に貯められていた精子の数

表 2 新女王蜂の状態と交尾時間および交尾回数

新女王蜂の状態	調査回数	交尾時間(秒)	交尾回数
野 外	25	19 ± 4	1*
室 内			
無 処 理	30	20 ± 4	1
二酸化炭素で麻酔	20	42 ± 12	6 以上

* 1 頭の新女王蜂が 2 回交尾した例が 1 回あった。

表 3 女王蜂の受精囊中の精子数

女王蜂の種類	検査個体数	受精囊中の概算精子数
野外で交尾した女王蜂	39	$89,600 \pm 26,500$
実験室内で交尾させた女王蜂		
1 回 交 尾	10	$81,900 \pm 33,100$
2 回 交 尾	10	$83,700 \pm 23,600$

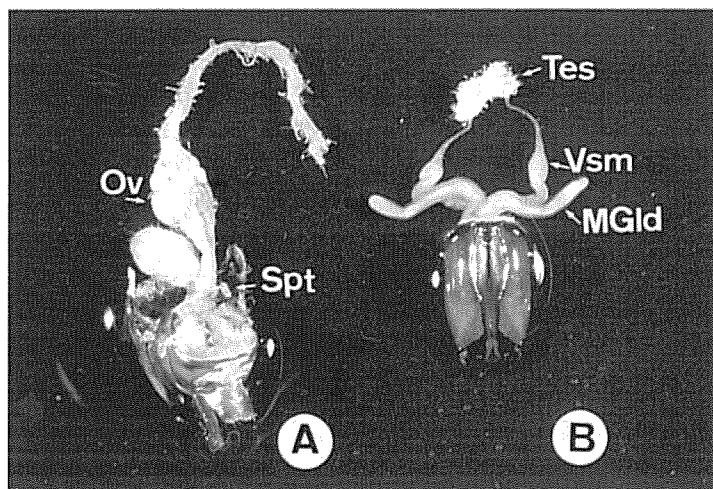


図 15 オオズメバチの生殖器官
A. 新女王蜂の卵巣 (Ov) と受精嚢 (Spt)
B. 雄蜂の精巣 (Tes), 貯精嚢 (Vsm) とミューカス腺 (MGld)

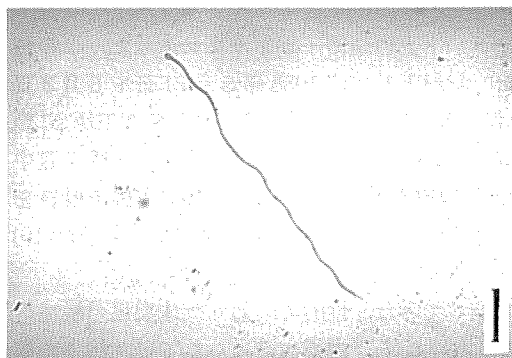


図 16 オオズメバチの受精嚢中から取り出した精子 (スケールは 10 μ m)

を数えた。その結果平均 $6,179,000 \pm 2,448,000$ ($n=10$) という値が得られた。1 回の交尾で新女王蜂の受精嚢に入る精子の数が平均 $81,900 \pm 33,100$ ということを考えれば、これは十分すぎる値である。野外観察において、交尾後の雄蜂が再び巣門周辺で新女王蜂の離巣を待つこと、実験室内では 1 頭の雄蜂が少なくとも 6 回交尾し得たことを考えれば、雄蜂の複数回交尾はごく普通に起こっていると考えられる。これはセイヨウミツバチの例とは逆の関係である。すなわち、Koeniger *et al.* (1979), Koeniger (1987) によればセイヨウミツバチ

の新女王蜂は平均で 6~8 回交尾するとされているのに対し、雄蜂は交尾と同時に必ず死んでしまうため一生に 1 回だけしか交尾できないのである。

4. 同巣内での新女王蜂と雄蜂の交尾の回避

実験室内で、オオズメバチの成熟した雄蜂は新女王蜂と出会えば、場所、時刻を問わず交尾行動を起こした。これは室内で性フェロモンの生物検定をするには都合のよい特徴といえるが、繁殖期に巣内で同巣の雄蜂と新女王蜂が交尾してしまうのではないかと疑問を提起する。近親交配のもたらす弊害として、劣性の劣悪遺伝子がホモ接合になり表現型として発現される可能性が高まることが挙げられ、多くの生物はそれを回避するメカニズムを発達させている。一方、膜翅目のハチ類では雄蜂が未受精卵から発生する一倍体のため、劣悪遺伝子はその中で淘汰され個体群内に残りにくいと考えられ、近親交配には比較的強いと見なされている。しかしながら、近親交配のもたらす別の弊害が知られている。すなわち、彼等は、雄が未受精卵(一倍体)から、雌

は受精卵(二倍体)から発生する半倍数性という性決定様式をとるが、Whiting (1939, 1940)によりコマユバチの一種で近親交配させると二倍体の雄蜂が生産されてしまうという現象が指摘されているのである。同様の現象がセイヨウミツバチ(Mackensen 1951), ニホンミツバチ(Hoshiba *et al.* 1983)でも発見されている。特に社会性ハチ類に関しては、雄蜂は配偶行動以外に種族維持のために積極的に行う仕事はないので、働き蜂の羽化が期待されている受精卵から雄蜂が発生することは、そのコロニーにとって適応的でないといえる。ミツバチのように空中で交尾する種では、巣内での近親交配は起こり得ないが、オオスズメバチの場合、どのようにしてそれを防いでいるのかを調べることは、本種の Mating system を解明する上で重要である。

そこで、繁殖期に巣内に同棲している雄蜂と新女王蜂の成熟度について調べた。野外観察により、離巣する新女王蜂に対して飛来雄蜂が激しく交尾行動を起こしたことから、その時点で新女王蜂は性フェロモンを分泌しており性的に成熟していると見なされた。一方、離巣した雄蜂を合計 15 頭捕獲して、その日の内に新女王蜂に対して交尾行動をとるか否かを調べることにより成熟度を検定した。対照区としては、巣門周辺に飛来した同数の雄蜂を用いた。その結果、対照区の雄蜂は、全ての個体が新女王蜂に対して交尾行動を起こしたのに対し、離巣時の雄蜂は貯精囊中に多数の精子が蓄えられていたにもかかわらず、15 頭のうち 1 個体も交尾行動を起こすものなかった。このことは雄蜂が性的に成熟する以前に離巣していることを強く示唆している。すなわち、オオスズメバチでは新女王蜂は性フェロモンを分泌する時点まで巣に止まっているものの、雄蜂が交尾行動を起こす段階に至る前に離巣することにより、近親交配を防いでいることがわかった。

第 4 章 配偶行動のリリーサーとなる要因

1. 集合フェロモン

(1) 働き蜂の抽出物に雄蜂が誘引される時期と被誘引雄蜂の行動

玉川大学において岡田(1961)は、オオスズメバチの働き蜂を焼くと同種の雄蜂が誘引されるという極めて興味深い習性を報告した。以後この誘引活性について継続実験がなされ、主な知見として、誘引の原因が蜂体からエチルアルコールで抽出される物質であること、働き蜂も誘引されること(吉江 1978)、誘引物質は *n*-ヘキサンには溶けずエチルエーテルに易溶なこと、雄蜂も同種の雄蜂を誘引する物質を持つこと(持田 1980)などの知見が得られた。溝上(1983)はオオスズメバチの働き蜂エーテル抽出物を分画し、有効成分が酸性部に含まれること、その酸性部をガスクロマトグラフィーで分析した結果、主な成分としてイソ吉草酸、カプロン酸、カプリル酸、カプリン酸などのカルボン酸が検出されたことを報告した。しかし交尾をしない働き蜂により生産される雄蜂の誘引物質が、オオスズメバチの生活史においてどのような意味を持つのかは不明のままであった。本研究では、これまで行われてきたオオスズメバチの誘引物質に関する一連の研究成果に繁殖期の巣門の周辺に多数の雄蜂が飛来するという野外観察の結果を加味し、働き蜂の生産する雄蜂誘引物質が、巣門周辺への雄蜂の多数飛来現象に関与しているのではないかと考えた。そこで実際に働き蜂の抽出物に雄蜂が誘引される時期と時刻が野外の巣門周辺に雄蜂が多数飛来するそれらと一致するか否かを調査した。さらに抽出物により誘引された雄蜂が誘引源の近くに

性フェロモンを分泌している新女王蜂を置いた時、その新女王蜂に対してどのような行動をとるかについても調べた。

働き蜂のエーテル抽出物を用いて1983年と1984年に行った誘引実験により347頭の雄蜂が誘引された。この2年間に誘引された雄蜂の数の季節的消長を図17に示した。図17には両年の被誘引雄蜂数を併せて示しているが、最初の被誘引個体が認められた時を別個に記せば、1983年が10月10日、1984年は9月29日である。両年とも被誘引個体の数は、10月中旬から11月中旬までがピークとなりその後は急激に減少し、1983年は12月6日、1984年では12月12日の個体を最後に認められなくなった。図17から明らかなように、働き蜂のエーテル抽出物により雄蜂が多

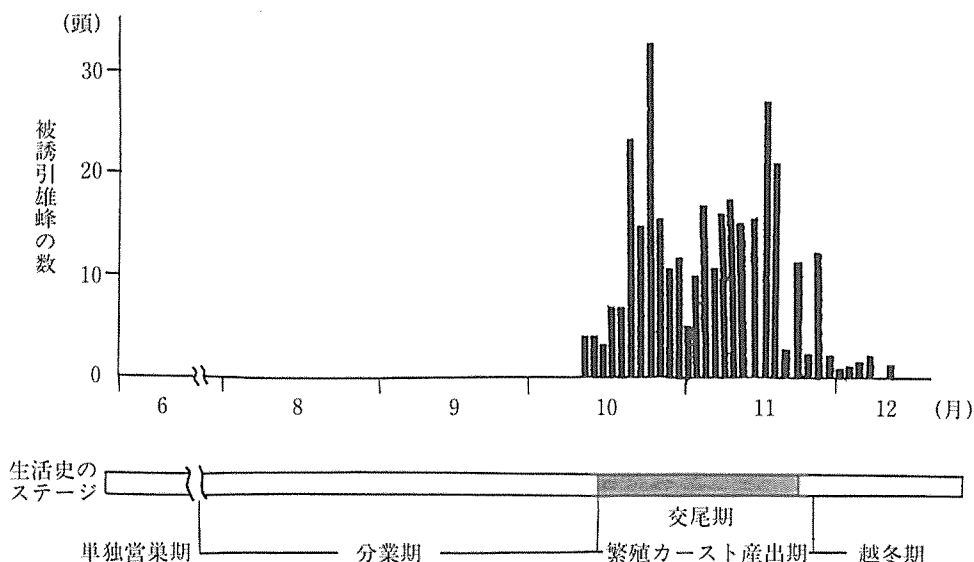


図17 オオスズメバチの働き蜂のエーテル抽出物に誘引された雄蜂の数の季節的消長

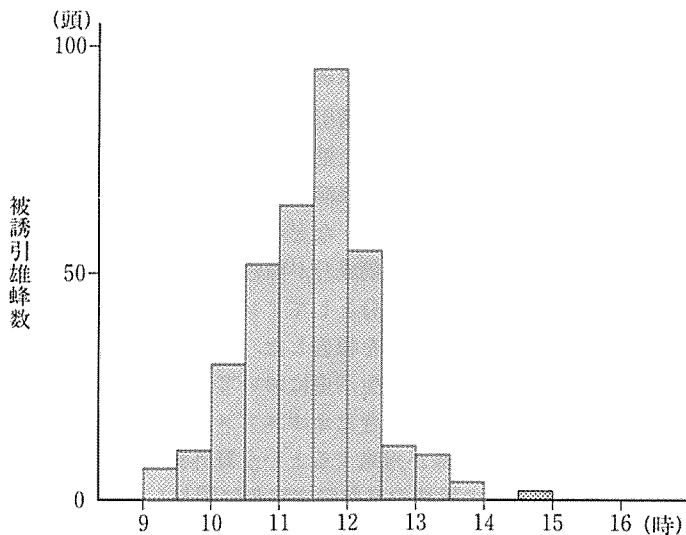


図18 オオスズメバチの働き蜂のエーテル抽出物に対して雄蜂が誘引された時刻

数誘引されるのは、野外で多数の雄蜂が巣門周辺に集合する交尾期の10月中旬から11月中旬の1か月間と一致していた。一方、雄蜂が抽出物に誘引される時刻をみると、10:00～13:00の間に誘引個体数のピークがあり、14:00以降にはほとんどみられない(図18)。すなわち、働き蜂の抽出物に雄蜂が誘引されて来る時刻も野外で配偶行動が起こる時刻(第3章2節)と完全に一致していた。

次に、働き蜂の抽出物を気化させたホットプレートから20cm離れた地点に、オオスズメバチとキイロスズメバチの新女王蜂、働き蜂、雄蜂を各種1頭ずつ設置し、被誘引雄蜂がそれらに対してどのような行動をとるかを調べた。被誘引雄蜂は、誘引源の周辺をホバリングするか、触角と翅を激しく震わせながら活発に歩行した。その後誘引源の近くに固定されていたオオスズメバチの新女王蜂に交尾行動を起こした(60頭中46頭)。一例ではあったがキイロスズメバチの新女王蜂に対して交尾行動を起こした個体もいた(本章2節(4)参照)。被誘引雄蜂は新女王蜂以外のカーストに対しては何ら注目すべき行動を起こさなかった。

本実験により次の2点が明らかとなった。1) 野外の雄蜂が働き蜂の抽出物に誘引される時期と時刻が、交尾期に雄蜂が巣門の周辺に集まる時期と時刻とに一致する、2) 抽出物の発散源に置かれた新女王蜂に対し、被誘引雄蜂は交尾行動を起こす。以上の2点は、野外における本種の配偶行動の成立過程をよく再現するものであった。これらの事実は、岡田(1961)以来機能不明の誘引物質として取り扱われてきた働き蜂起源の物質が、配偶行動の第一段階である“巣門周辺に雄蜂を集める”役割を果たすとの見解を強く支持する。このように、働き蜂により生産されている雄蜂誘引物質の生物学的意義がはっきりしてくると、その物質は、Karlson and Lüscher (1959)の提唱したフェロモンの定義に含まれることになる。本論文では、そのフェロモンのもつ生物学的意義が、多数の雄蜂を交尾場所である巣門周辺に集めるところにあることから、それを“集合フェロモン(Aggregation pheromone)”と呼ぶことにする。なお、実際には交尾をしない働き蜂が雄蜂を誘引する物質を生産していることの適応的意義については、第6章1節で考察する。

(2) カースト非特異性

持田(1980)は、本種の働き蜂だけではなく雄蜂も同種の雄蜂を誘引する物質をもつことを示唆した。ここでは持田(1980)の追試も含め、前項で定義された集合フェロモンの活性が全てのカーストに共通して認められるかどうかを調べた。実験には新女王蜂、働き蜂、雄蜂各200頭分のエーテル抽出物を用い第2章4節で述べた方法に従って生物検定を実施した。その結果、各カーストの抽出物への被誘引雄蜂の数は、それぞれ新女王蜂に対し40頭、働き蜂に32頭そして雄蜂に19頭であった。実験を行う日を各カースト毎に変えているので、効力を定量的に比較し、順位づけすることは出来かねるが、供試した3種カーストの抽出物に共通して集合フェロモンの活性が存在することは明白である。また、3種カーストのエーテル抽出物を図6に示した系で分画して

表4 オオスズメバチの3種カーストのエーテル抽出物4画分の雄蜂に対する誘引活性

エーテル抽出したカースト	エーテル抽出物の分画物			
	塩基性	酸性	弱酸性	中性
働き蜂	0	38	2	0
雄蜂	0	22	0	0
新女王蜂	0	51	4	0

各カースト共100頭分の抽出物を用いた。

得られた4画分についての検定結果は、全てのカーストの抽出物とも酸性部に最も強い雄蜂誘引活性が認められ、若干の活性があった弱酸性部を除き、他の2画分には活性は全くなかった(表4)。

(3) 生産される発育段階

前項で集合フェロモンが働き蜂、雄蜂、新女王蜂に共通して存在することが判明した。ここでは、そのフェロモンが生産される発育段階を調べた。すなわち、3種カーストの終令幼虫、白色蛹、褐色蛹そして成虫各100頭分のエーテル抽出物を用いて雄蜂の誘引実験を行った。その結果3種カースト共に、褐色蛹以降のエーテル抽出物に誘引活性が認められた(図19)。持田(1980)は働き蜂を用いて同様の検定を行い、褐色蛹以降に活性があったとしており、本実験の結果はそれと矛盾しない。以上の結果から、オオスズメバチの集合フェロモンの生産が開始される発育段階は褐色蛹期以降であるといえる。

(4) 種特異性

オオスズメバチの3種カーストが雄蜂を誘引する集合フェロモンを生産していることは明らか

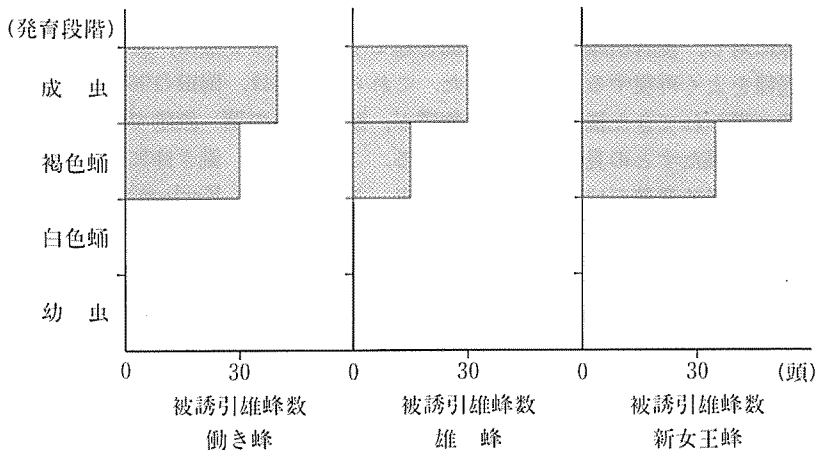


図19 オオスズメバチの3種カーストにより集合フェロモンが生産される発育段階

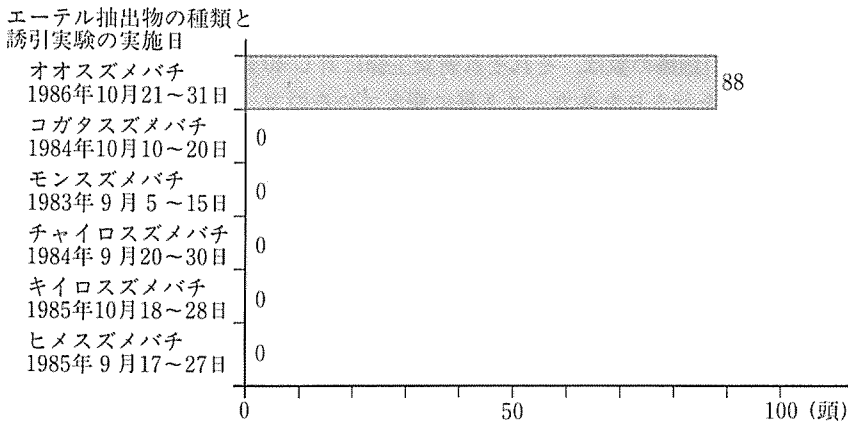


図20 同所性スズメバチ属6種の働き蜂のエーテル抽出物(100頭分)に対する雄蜂の誘引活性比較(数字は被誘引雄蜂の数)

となった。ここでは、同所性の他5種のスズメバチ属にも同様の集合フェロモンが存在するかどうかを調べた。供試虫としたコガタスズメバチ、モンスズメバチ、チャイロスズメバチ、キロスズメバチ、ヒメスズメバチの働き蜂各種100頭分のエーテル抽出物を用いて生物検定を行った。検定を実施した場所は、同所性スズメバチのコロニーが採集されている玉川学園構内とし、期間は各種ごとの交尾期と考えられる時期を選んだ。その結果、オオスズメバチの抽出物により同種の雄蜂が88頭誘引されたのに対して、他の5種の抽出物に対しては同種、他種のいかなる種も雄蜂は全く誘引されなかった(図20)。このことから、集合フェロモンはオオスズメバチに種特異的に存在すると見なされた。

2. 性フェロモン

(1) カースト特異性

雄蜂が新女王蜂だけに交尾行動を起こすとの実験室内での観察結果から、新女王蜂だけがカースト特異的にもつ“性フェロモン”の存在が強く示唆された(図7)。そこでその存在を証明するため、上記の各カーストに単独営巣期の女王蜂と繁殖カースト産出期の女王蜂を加え、各々の体表をジエチルエーテルで洗った洗浄液の生物検定を行った。各洗浄液をスズメバチのダミーに塗布し、それらに対する雄蜂の反応をみた結果、雄蜂は例外なく($n=50$ 以上)新女王蜂の洗浄液を塗布したダミーだけに交尾行動を示した(表7, 図24; 本章3節参照)。この実験結果から、新女王蜂に特異的な性フェロモンの存在は疑いが無い。

(2) 生産される発育段階と存在部位

性フェロモンの生産される発育段階を集合フェロモンの場合と同様に調べた。その結果、出房以前の女王蜂でもすでに性フェロモンを生産している個体が含まれていることが分かった。一方、蛹および幼虫からはその活性は全く認められなかった。このことから、前述の集合フェロモンの場合には褐色蛹期以降から生産されていたが、性フェロモンは羽化後に生産されることが判明した。

次に性フェロモンの存在部位について調べた。まず新女王蜂の体を頭部、胸部(腹部第1節を含む)そして膨腹部の3つに切断した。さらに各々の部位をクチクラとそれ以外の部分に分けた。以上の6サンプルをそれぞれ5mlのジエチルエーテルで1分間、超音波処理を施しながら抽出した。その抽出液を1mlに濃縮し、スズメバチのダミーに塗布して生物検定したところ、クチクラについては3部位のすべてから顕著な活性が認められたが、それ以外の部位からは活性が認められなかった。この実験からは性フェロモンが生産されている分泌腺を特定することは出来なかったが、それがクチクラだけに存在することは明らかにできた。

(3) 2種類の性フェロモンの存在とその捕集

第2章4節で述べた3つの抽出・捕集法すなわち、a)溶媒による体表の洗浄、b)コールドトラップ、c)飼育容器の内壁の洗浄、で得られたサンプルの生物検定の結果を表5に示した。まず、溶媒による洗浄法と飼育容器内の洗浄法により、雄蜂の交尾行動を誘起する性フェロモンが極性の高い酸性物質であることが示唆された。すなわち、性フェロモン活性は極性の高いエーテルによる抽出物とその酸性画分だけに認められた。

注目すべきは、コールドトラップ法の結果である。 -30°C でトラップされた物質は雄蜂を興奮状態にさせる効果をもつものの、交尾行動は解発しない。しかしながら、新女王蜂を入れたガラス容器の内壁の洗浄液には雄蜂の交尾行動を解発させる効力が認められた。このことは新女王蜂

表 5 オオスズメバチの新女王蜂のコールドトラップ捕集物および抽出物に対する雄蜂の反応

性フェロモンの捕集・抽出法	雄蜂の反応
溶媒による体表の洗浄	
n-ヘキサン	-
ジエチルエーテル	++
飼育容器内壁の洗浄	
エーテル洗浄液	++
塩基性画分	-
酸性画分	++
弱酸性画分	-
中性画分	-
コールドトラップ	
捕集物 (15 頭/4 時間)	+
(新女王蜂を入れていた容器内壁のエーテル洗浄液)	++

++: 交尾行動の誘起, +: 触角と翅を震わせ活発に歩行, -: 行動上の変化無し

が、雄蜂の行動を制御する揮発性の高い物質と低い物質とを分泌していることを示唆している。交尾行動の解発に関与する後者の物質はコールドトラップでは捕集されないことから、イエバエ (Carlson *et al.* 1971) やツエツエバエ (Huyton *et al.* 1980) の性フェロモンと同様に接触化学物質的に作用していると考えられる。

揮発性の高い物質は嗅覚を通じて行動制御作用をもつと考えられるので、その性質を追究するには、嗅覚、視覚、触覚という複数の要因を総合的に兼ね備えるスズメバチのダミーを用いた生物検定法は最適とは言えない。そこでコールドトラップで捕集されるような揮発物質の嗅覚的影響だけを調べるために、図 21 に示した Y 字管を作製し、雄蜂による通路選択試験を実施した。Y 字管の両側あるいは片側に検定物を入れ、約 2 l/分の流量で空気を引き、管内に放された雄蜂がどちらを選択するかを調べた。判定にあたっては、検定物の前に取り付けられたトラップ内に雄蜂が入った時にその検定物が選ばれたと見なした。実験室内の温度は約 20°C とし、白色蛍光灯の散光下で検定を行った。1 回の選択試験につき 10 頭の性的に成熟した雄蜂を用いた。雄蜂を 1 頭ずつ管内にいれ、それがトラップ内に入った後に順次新しい個体を導入した。雄蜂の数が半数の 5 頭に達した時点で、Y 字管を反転し残りの 5 頭で検定を行った。選択試験の結果を表 6 に示した。まず、新女王蜂、働き蜂、雄蜂、創設女王蜂の 4 種カーストの雄蜂に対する誘引活性を個別に調べた。被検定雄蜂は、いずれの場合も例外なく蜂の入った Y 字管の枝を選択し、全カーストから雄蜂を誘引する物質が分泌されていることが示唆された。Y 字管内に放された雄蜂がトラップ内に入るまでの平均時間概数は、新女王蜂に対し 19 秒、働き蜂 27 秒、雄蜂 31 秒、創設女王蜂 25 秒で新女王蜂に最も強く（短時間で）誘引された。次に新女王蜂と他の 3 種カーストの誘引力を比較してみると、すべての組み合わせにおいて被検定雄蜂が新女王蜂の側を選択し、新女王蜂の誘引力が最も強いという結果となった。また、新女王蜂のコールドトラップで捕集された匂い (15 頭/4 時間) にも顕著な雄蜂に対する誘引活性が認められた。一方、雄蜂が新女王蜂側のトラップに入るまでの時間は、Y 字の反対側のカーストが働き蜂の場合 22 秒、雄蜂の場合 20 秒そして創設女王蜂の場合では 23 秒と何も無い場合 (19 秒) より長くなった。しかしながら、最終的には雄蜂は例外なく新女王蜂を選別しており、雄蜂がこの揮発性の高い第 2 の性フェロモンというべき嗅覚刺激物質を頼りに新女王蜂を他のカーストと識別し得ることを明らかにした。新女王蜂

が分泌しているこのフェロモンは、働き蜂や雄蜂の乱舞する野外の巣門周辺にあって雄蜂が巣門から姿を現した新女王蜂をそれと接触する以前に認知する上で重要な役割を持っているのであろう。

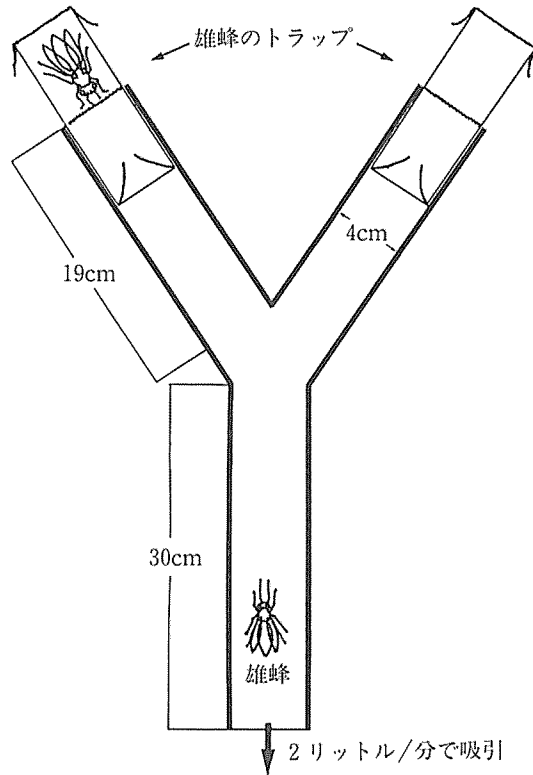


図 21 オオスズメバチの新女王蜂から分泌される性フェロモンの雄蜂に対する嗅覚的影響を見るために作製した Y 字管

表 6 Y 字管を用いたオオスズメバチの雄蜂による選択試験

Y字管の中味 (トラップに入った雄蜂の数と入るまでに要した時間: 秒)							
左枝					右枝		
新	女	王	蜂	(10, 18.9±4.6)	無	(0, -)	
働		き	蜂	(10, 26.9±5.1)	無	(0, -)	
雄			蜂	(10, 30.6±4.9)	無	(0, -)	
創	設	女	王	蜂	(10, 24.8±4.2)	無	(0, -)
新	女	王	蜂	(10, 21.8±3.0)	働 き 蜂	(0, -)	
新	女	王	蜂	(10, 20.2±3.0)	雄 蜂	(0, -)	
新	女	王	蜂	(10, 22.7±4.1)	創設女王蜂	(0, -)	
新女王蜂のコールドトラップ				(10, 22.7±5.1)	沍 紙	(0, -)	
捕集物 (15 頭/ 4 時間)							

(4) 種間交差活性

1982~1987年に玉川学園構内において、本邦産スズメバチ属7種(第1章参照)のうち沖縄地方にだけ分布しているツマグロスズメバチを除く6種の成熟巣が採集できた。それら6種のうちオオスズメバチ以外の5種の新女王蜂も性フェロモンをもつか否かを明らかにするために、各種の新女王蜂の体表を個別にジエチルエーテルと n -ヘキサンで洗浄し生物検定した。その結果、検定した全種の新女王蜂が、自種の雄蜂の交尾行動を解発する性フェロモンを分泌していることが判明した(表7)。同時にそのフェロモンは先のオオスズメバチと同様エーテルに易溶で n -ヘキサンでは抽出されないことも明らかとなった。参考のため、1986年3月17日にマレーシア農業大学構内(Selangor, Malaysia)で採集したツマグロスズメバチ(*Vespa affinis indosinensis*)の新女王蜂のエーテル抽出物の検定を現地で行ったところ、同様に顕著な性フェロモン活性が認められた。スズメバチ属の交尾に性フェロモンが関与していることは、容易に予想されることではあるものの、従来報告がなかったのは意外なことであった。

さらに同所性スズメバチ属6種の性フェロモンに活性の強弱はあるものの交差活性があることが判明した(表8, 図22 A-F)。すなわち、調べることでできた全ての組み合わせにおいて、雄蜂は固定された他種の新女王蜂に対し交尾を試みるか、触角を激しく振り動かして体表をたたくかの行動をとった。段階の異なる行動は、前項までに述べたように性フェロモンが複数の成分からなっていて、一部が共通しているというような原因によるのかもしれない。しかしながら、今

表7 同所性スズメバチ属6種の3種カーストに対する同種雄蜂の反応

種	新 女 王 蜂			働き蜂	雄 蜂
	生 体	エーテル洗液	n -ヘキサン洗液		
オオスズメバチ*	++	++	—	—	—
コガタスズメバチ*	++	++	—	—	—
モンスズメバチ	++	++	—	—	—
チャイロスズメバチ	++	++	—	—	—
キイロスズメバチ*	++	++	—	—	—
ヒメスズメバチ	++	++	—	—	—

新女王蜂の洗浄液の生物検定は1頭分を死んだ雄蜂の胸背部に塗布し、それに対する雄蜂の行動を見ることにより行った。生物検定は各検定物につき5回ずつ実施したが、いずれの反応にも例外はなかった。*を付した種では死んだ雄蜂の代わりにスズメバチのダミーも用いた。

++: 交尾行動の誘起, —: 行動上の変化無し

表8 同所性スズメバチ属6種の性フェロモンの交差活性

新 女 王 蜂	雄 蜂					
	オ オ	コガタ	モ ン	チャイロ	キイロ	ヒ メ
オオスズメバチ	++	+	+		+	+
コガタスズメバチ	++	++	+		++	+
モンスズメバチ	++	++	++		+	+
チャイロスズメバチ				++	+	+
キイロスズメバチ	++	+	+		++	++
ヒメスズメバチ	+	++	++	++	++	++

++: 交尾行動の誘起, +: 触角と翅を震わせながら活発に歩き回る, ブランク: 未検定

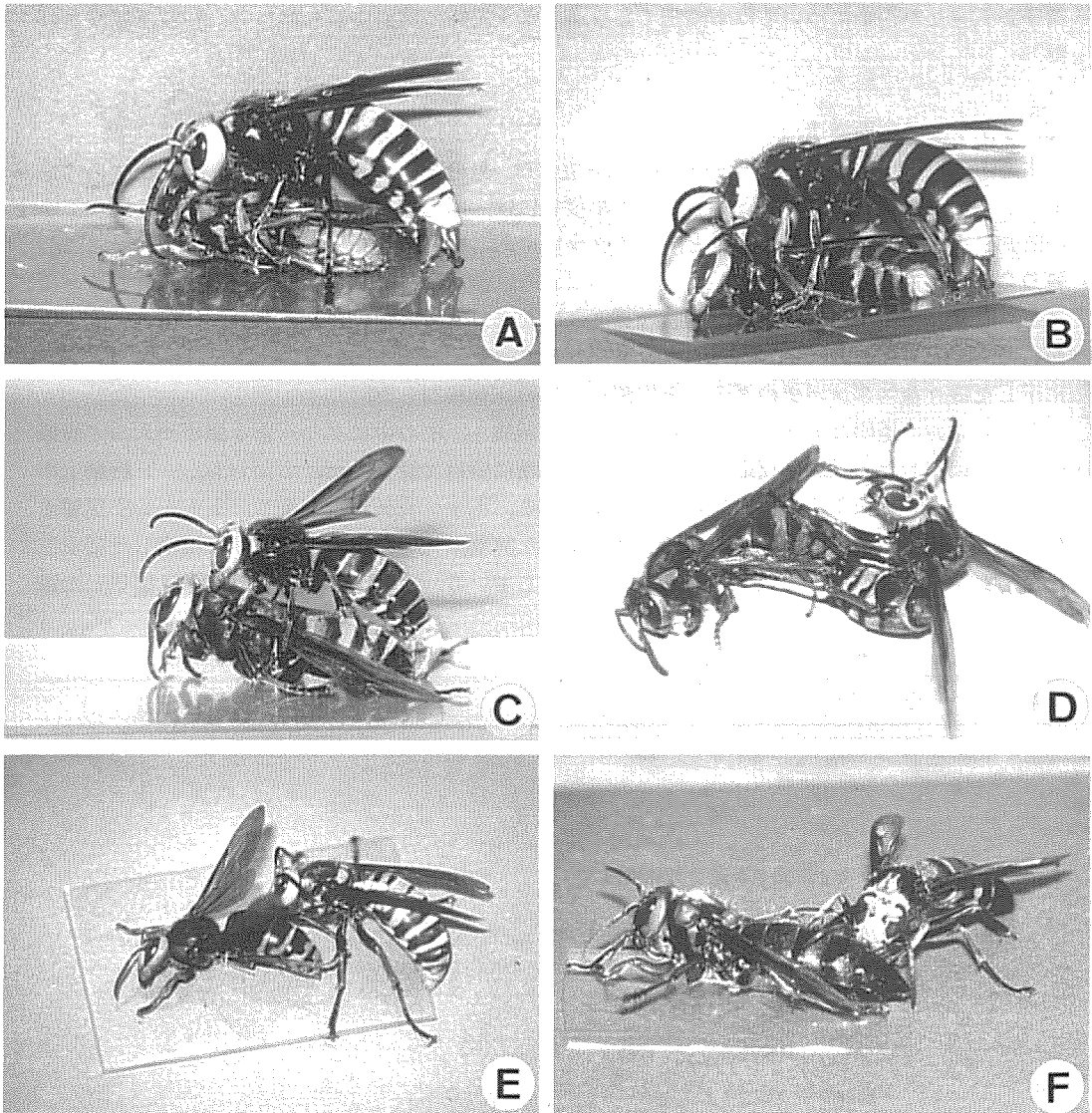


図 22 同所性スズメバチ属 6 種の異種間における交尾行動

- A. キイロスズメバチの新女王蜂に交尾行動を起こすオオスズメバチの雄蜂
- B. コガタスズメバチの新女王蜂に交尾行動を起こすオオスズメバチの雄蜂
- C. ヒメスズメバチの新女王蜂に交尾行動を起こすコガタスズメバチの雄蜂
- D. キイロスズメバチの新女王蜂とヒメスズメバチの雄蜂との交尾
- E. モンスズメバチの新女王蜂に誘引されるオオスズメバチの雄蜂
- F. チャロスズメバチの新女王蜂の腹部を触角で叩くヒメスズメバチの雄蜂

回の検討ではそれらの分析には至らなかった。

被検定雄蜂がオオスズメバチの場合には、交尾器のサイズが他種の新女王蜂と合わないため接合には至らなかったが、例えばヒメスズメバチの雄蜂とキイロスズメバチの新女王蜂の場合には完全な接合が成立した(図 22 D)。キイロスズメバチの新女王蜂の受精嚢内にヒメスズメバチの

精子が入ったか否かについては未確認であるが、新女王蜂の刺針室から溢れてた精液が観察された。

3. クチクラの表面構造

本章 1, 2 節でオオスズメバチの配偶行動成立には、集合フェロモンと性フェロモンが極めて重要な役割をもつことが明らかとなった。また後者には、揮発性が高く離れたところから新女王蜂の認知に役立つと考えられる物質と、クチクラ上にあって雄蜂の交尾行動のリリーサーとなる物質の 2 つが存在することが判明した。しかしながら、接触化学物質的に働く後者を、スズメバチにかたどった木やポリウレタン樹脂製のダミーに塗布しても雄蜂はそれらに交尾行動を起こさなかった。そこで雄蜂の交尾行動のリリーサーとして物理的要因が働いている可能性も考え、図 9 に示した様々なスズメバチのダミーを作製し、その点を検討した。

30 cm 立方の透明なアクリル製の箱に雄蜂を 5 頭放ち、その中にダミーを 1 個ずつ入れて雄蜂の行動を観察した。雄蜂の反応については、4 段階に分けて評価した。すなわち、－：行動上の変化無し、＋：触角を震わせながら活発に歩き回る、++：背面に飛び乗る、+++：交尾器を出し交尾を試みる、の 4 段階である。表 9 に示した実験結果を見ると、まず秋に採集した新女王蜂に対して雄蜂は顕著な交尾行動(++++)を起こしている。次に同じ女王蜂でも春に採集した越

表 9 オオスズメバチの雄蜂の交尾行動のリリーサーとなる諸要因

検 定 物	雄蜂の反応
新女王蜂	+++
単独営巣期の創設女王蜂	+
働 き 蜂	+
雄 蜂	+
新女王蜂 (死後 1 年以上経過した乾燥標本)	－
〃 +NQE	+++
働 き 蜂 (死後 1 年以上経過した乾燥標本)	－
〃 +NQE	+++
雄 蜂 (死後 1 年以上経過した乾燥標本)	－
〃 +NQE	+++
スズメバチのダミー	－
〃 +胸部クチクラ	－
〃 +NQE	++
〃 +胸部クチクラ+NQE	+++
新女王蜂 (体表をアクリル樹脂でコーティング)	－
〃 +NQE	++
繁殖カースト産出期の創設女王蜂	+
〃 +NQE	++
体毛を除去した新女王蜂	++
円柱状の木片	－
〃 +胸部クチクラ+NQE	++

(体の定位ができない)

NQE: 新女王蜂のエーテル抽出物, +++: 交尾を試みる, ++: 背面に飛び乗る,
+: 触角を震わせながら活発に歩き回る, -: 行動上の変化無し

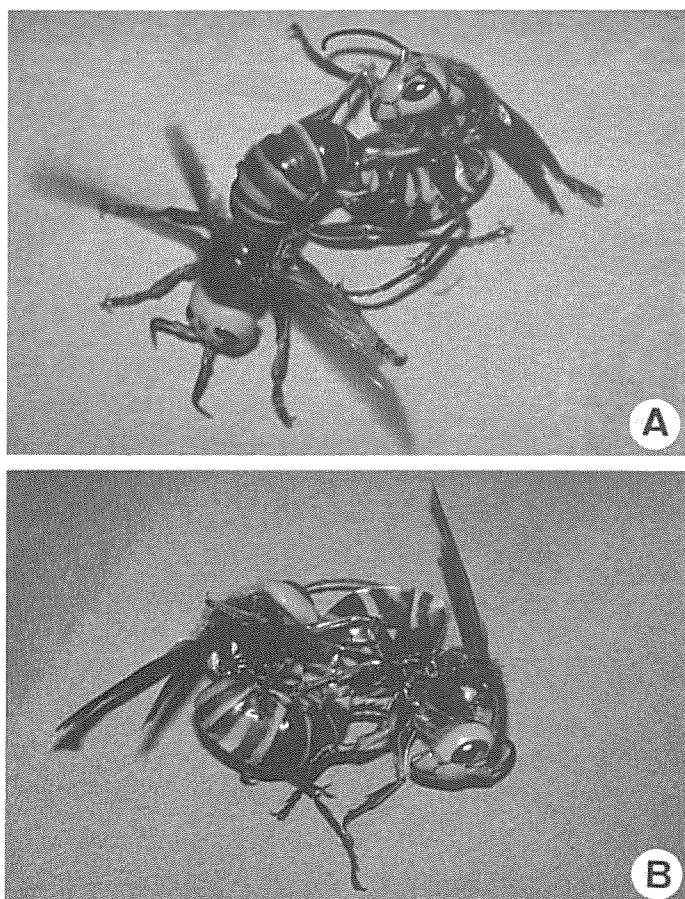


図 23 オオスズメバチの新女王蜂のエーテル抽出物を塗布された働き蜂に交尾する雄蜂
 A. 働き蜂と交尾した雄蜂
 B. 雄蜂に nibbling behavior を起こす働き蜂. この行動により接合が離された.

冬後の個体に対しては、+の反応しか起こしていない。働き蜂と雄蜂に対する反応も同様に+である。この事はこれまで述べてきたような新女王蜂に特異的な性フェロモンの存在を裏づけている。一方、秋に採集した新女王蜂でもそれが死亡後1年以上経過した乾燥標本になると雄蜂は全く反応しなくなっている。しかしながら、その標本に新鮮な新女王蜂のエーテル抽出物(NQE)を塗布すると++++の反応が認められた。同様のことが働き蜂と雄蜂の場合にも共通していえ、NQEを塗布すれば雄蜂は配偶者とはなり得ないはずの両カーストに対しても交尾行動を起こした(図23 A, B)。このことは性フェロモンという化学的要因が存在すると、雄蜂は新女王蜂と他のカーストとを識別できなくなってしまうことを意味している。以上スズメバチの体を用いる限りにおいては、性フェロモンが存在すれば雄蜂の交尾行動が解発される事が明白となった。

これに反して、雄蜂の反応に何ら変化を起こさないポリウレタン樹脂製のダミーにNQEを塗布すると++の反応は起こっているものの交尾器を出すまでには至らなかった。ところが新女王蜂の胸部クチクラとNQEの両方をつけると新女王蜂に対するのと全く同様の顕著な交尾行動が解発された(図24)(新女王蜂の胸部クチクラをつけただけでは反応は-である)。この結果は、

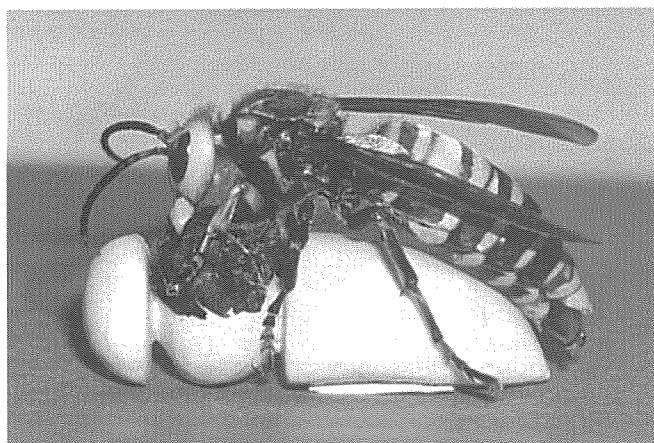


図 24 ポリウレタン樹脂製のスズメバチのダミーに，新女王蜂のエテル抽出物を塗布した胸部クチクラをつけると顕著な交尾行動を起こした。

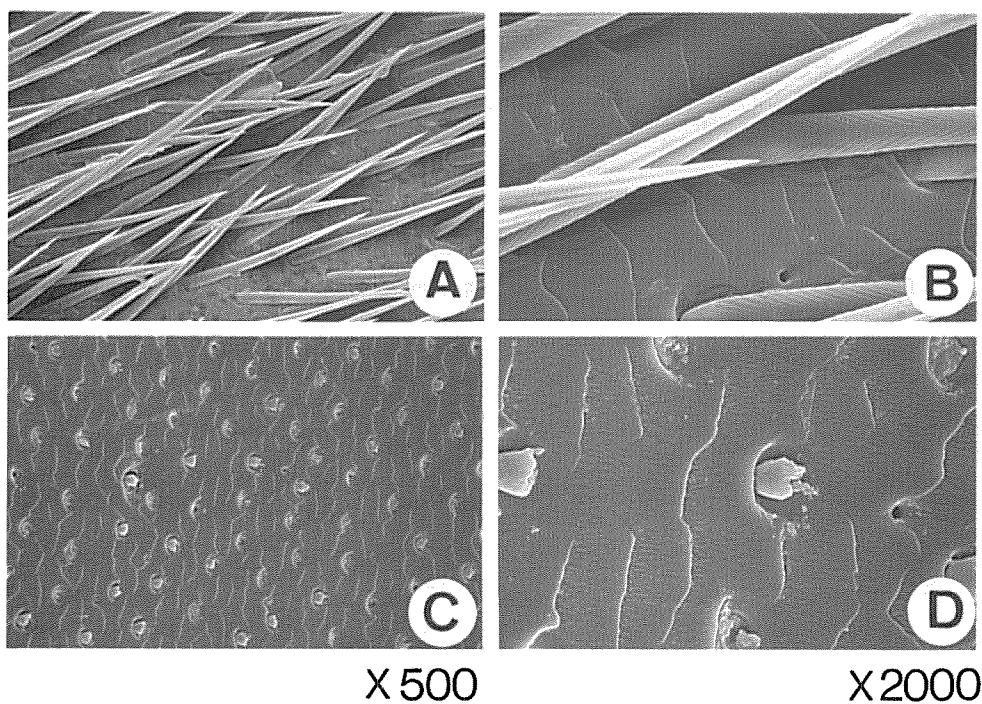


図 25 オオスズメバチの新女王蜂 (A, B) と繁殖カースト産出期の女王蜂 (C, D) の胸部クチクラの表面構造

雄蜂の交尾行動のリリーサーとして、性フェロモン以外にも蜂の体表の構造が重要であることを強く示唆する。新女王蜂の体表をアクリル樹脂で覆い、体表の物理性を変えた場合にも反応はなく、それに NQE を塗布しても雄蜂の反応は++に止まったことはそれを裏付けている。興味深いことに、働き蜂に体毛を張り取られた繁殖カースト産出期の創設女王蜂に NQE をつけても同様に++の反応であったので、クチクラ上の体毛の存在が重要ではないかと考えた。そこで、新女王蜂の体毛をカミソリで全て剃り落して検定を行った。その結果、雄蜂は無毛の新女王蜂に対してはもはや交尾行動を起こさなかった。すなわち、交尾行動の最終段階のリリーサーとなる物理的要因としてクチクラ上の体毛の存在 (図 25) が極めて重要であることが判明した。また、円柱状の木片に NQE を塗布した胸部クチクラをつけたダミーに対して、雄蜂は背面に飛び乗るところまで行動を進めたが、クチクラの周りをクルクル回ってしまい体の定位には至らなかった。これに対し、スズメバチの体型と同様に腹部を尻つぼみにしたダミーには正しく定位できたので、新女王蜂の腹部の形は交尾を試みる雄蜂の体の定位に役立っていると考えられた。

第 5 章 配偶行動のシミュレーション実験

配偶行動の野外観察により、オオスズメバチの交尾は、巣門周辺に多数飛来した雄蜂とその巣から離巢する新女王蜂の間で行われ、巣の周辺で頻繁に認められることがわかった (第 3 章)。また、蜂体抽出物を用いた誘引実験により巣門周辺への雄蜂の多数飛来は、巣内にいる 3 種のカーストから分泌されている集合フェロモンにより引き起こされることが明らかとなった (第 4 章 1 節)。さらに雄蜂の交尾行動のリリーサーとして新女王蜂に特異的な性フェロモン (第 4 章 2 節) とクチクラの体毛の存在 (第 4 章 3 節) が極めて重要なことも判明した。ここでは以上の実験により明らかにされた本種の配偶行動を制御している化学的要因と物理的要因を組み合わせ、野外でその行動のシミュレーションを試みた。

図 10 に示したオオスズメバチの巣のモデルを作製し、その内部で働き蜂、雄蜂、新女王蜂のエーテル抽出物を個別に約 80°C に保ったホットプレート上で気化させた。次に人工巣の内部に充填させた匂いを小型ファンにより外に送り出した。抽出物だけで雄蜂が誘引されたことを確認した後、巣門相当部位に実験室内の検定で雄蜂が交尾行動を起こしたスズメバチのダミーを設置した。このような条件を野外に設定し、人工巣の周辺に誘引されてきた野生雄蜂がそのダミーに交尾行動を起こすか否かを観察した。その結果、被誘引雄蜂合計 120 頭のうち 91% に相当する 109

表 10 人工巣の巣門相当部位に設置された新女王蜂のダミーにオオスズメバチの被誘引野生雄蜂が交尾行動を起こした割合

エーテル抽出物の種類 (スズメバチ当量)	雄 蜂 の 数		交尾行動誘起率 (%)
	被誘引個体	交尾行動誘起個体	
働 き 蜂 (150)	61	57	93
雄 蜂 (150)	35	29	83
新 女 王 蜂 (50)	24	23	96
合 計	120	109	91

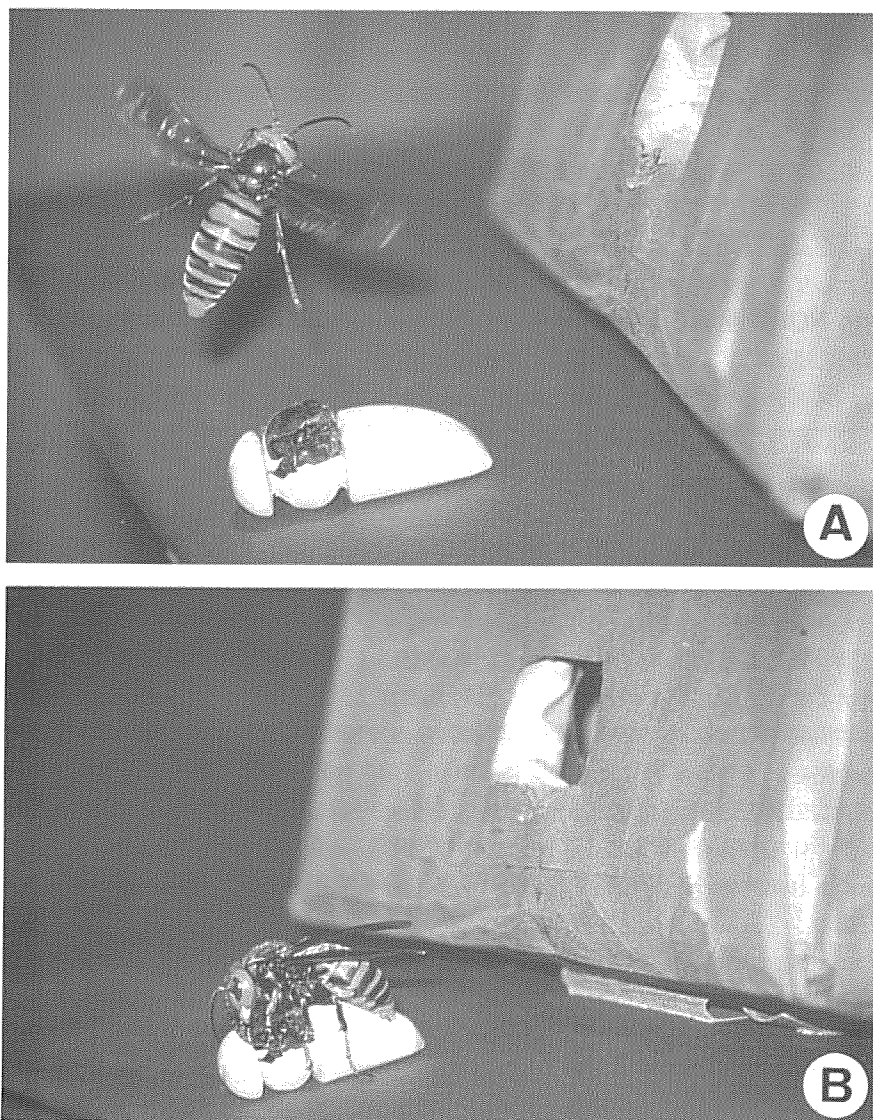


図 26 オオスズメバチの配偶行動のシミュレーション実験

A. 人工巣の巣門相当部位から送り出された集合フェロモンに誘引される野生雄蜂

B. 野生雄蜂はそこに設置してある新女王蜂のダミーに交尾行動を起こした

頭がダミーに交尾行動を起こした(表 10, 図 26 A, B). この人為的に誘導した配偶行動の成立過程は, 本種の自然界における配偶行動の成立過程をよく再現するものであった. 一方, 人工巣内で蜂体のエーテル抽出物を気化させずに, 新女王蜂のダミーだけを巣門相当部位に設置した場合には雄蜂の誘引は認められず, 配偶行動の成立過程における集合フェロモンの重要性も浮き彫りにされた.

配偶行動のシミュレーションの成功は, 本行動のリリーサーとなり得る諸要因を求めた第 4 章の室内実験において下された判断の妥当性を野外個体群を対象として証明したことを意味する点

で意義深いものと言える。

第6章 総 合 考 察

1. 全カーストが集合フェロモンをもつことの適応的意義

岡田(1961)のオオスズメバチの働き蜂を焼くと同種の雄蜂が誘引されたという報告以来、吉江(1978)、持田(1980)、溝上(1983)と継続した実験により、オオスズメバチの雄蜂誘引物質が働き蜂の蜂体に存在する極性の高い酸性物質であることが強く示唆された(第4章1節)。しかしながら、実際には交尾をしない働き蜂が雄蜂を誘引する物質をもつことの生物学的意義については不明のままであった。昆虫類の中には、マタタビの生産する物質に誘引されるヨツボシクサカゲロウ(*Chrysopa septempunctata*)の雄(Ishii 1964)やハロゲン炭化水素に誘引されるハマベバエ(松本 1972)のように、誘引現象自体に生物学的意義が見出だせない場合も少なくない。

本研究は、その点を特に考慮して研究を展開した。そして、野外観察と抽出物を用いた実験により、オオスズメバチの働き蜂により生産されている雄蜂誘引物質の生物学的意義の存在が明らかとなり、その役割から集合フェロモンと呼ぶのが適当と考えられた(第4章1節)。

新女王蜂が集合フェロモンを生産することは、自らの配偶者を交尾場所である巣門の周辺に集めるという点で、その有利性は考え易い。しかしながら、不妊カーストである働き蜂あるいは雄蜂でさえもが集合フェロモンをもつことの適応的意義も、進化の方向を血縁者も含めた上で次代に伝え得る遺伝子の量の増減で論ずる血縁選択説(kin selection theory; Hamilton 1964)に基づけば明らかである。すなわちHamilton(1964)の観点に立てば、働き蜂は通常自らの子を産むことはないで、その遺伝子は繁殖カーストである新女王蜂を介して次代へ伝えられていく。従って、働き蜂が集合フェロモンを生産し、その結果血縁者である新女王蜂の交尾成功率を高めることができれば、それは働き蜂自身が自らの遺伝子を残す機会を増やすのと同義の価値があると言えるので、その性質が存在する適応的意義も明らかであろう。一方、雄蜂は新女王蜂と交尾して精子をその個体に託す他に、働き蜂の場合と同様のルートでも遺伝子を後代に伝え得る。後者の意味において、雄蜂が集合フェロモンをもつことも説明できる。

2. 集合フェロモンの種特異性とオオスズメバチの生態的地位

オオスズメバチの配偶行動は、1)巣門周辺への多数の雄蜂の飛来と、2)その巣から離巣する新女王蜂と飛来雄蜂との交尾という連続して生じる2段階で成立する(第3章1節)。そのうち第1段階を制御する集合フェロモンに関しては、日本産の同所性スズメバチ属内においてオオスズメバチに種特異的に認められた(第4章1節、図20)。松浦・山根(1984)によれば、日本産のスズメバチ属の中で交尾期に多数の雄蜂が巣門周辺に集まる習性はオオスズメバチだけに認められており、この点からも種特異的な集合フェロモンと巣門周辺への雄蜂の集合とのつながりを考えることは妥当と思われる。配偶行動は子孫の存続に直接的に係わる最も重要な行動であるため、集合フェロモンにより多数の雄蜂を巣の周辺に集め、働き蜂に守られた巣門の周りで交尾を行うことは、外敵からの攻撃を受ける機会を減らす上で極めて有効な戦略と考えられる。しかしながら、配偶行動に関与する集合フェロモンを進化させ得たスズメバチはオオスズメバチ1種だけなの

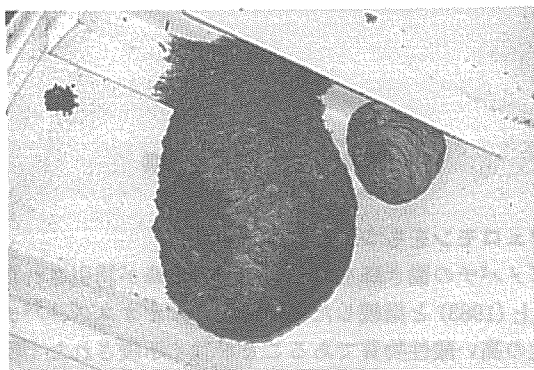


図 27 オオスズメバチの攻撃を受けて全滅したキイロスズメバチのコロニー
 左側の大形の巣は1986年の晩秋にオオスズメバチの攻撃を受けて全滅した。その翌年にも営巣が認められたが、その巣は盛夏に攻撃を受けて全滅した(右側の巣)。

である。これには、オオスズメバチが他の同所性スズメバチ類の天敵であるという生態的地位(Matsuura 1984, 図 27)が関係していると思われる。すなわち、オオスズメバチの被捕食者である他種のスズメバチが交尾期の巣の周りに防衛能力を欠く雄蜂を多数集め、そこで交尾を行うシステムを採用すれば、強力な天敵に自らの営巣場所を知らせる結果になってしまう可能性が高い。交尾期の巣内には次代を担う繁殖カーストである新女王蜂と雄蜂が多数存在しているので、その時期にオオスズメバチの攻撃を受けることは種の存続に係わる問題と考えられ、交尾の場所を巣の周りとすることは適応的ではないと思われる。従って、巣の周辺に雄蜂を集めてそこを交尾の場所とするシステムは、最優位の生態的地位にあるオオスズメバチだけが採用し得た配偶戦略と考えられ、そこに本種が種特異的集合フェロモンを発達させた進化的背景があったものと推察される。

新女王蜂との交尾のために巣の周辺に飛来した雄蜂に対して、その巣の働き蜂が攻撃的なのは(第3章1節)集合フェロモンの存在の適応的意義に対する説明に矛盾しているように思われる。しかしながら、著者の観察の範囲では巣から離巣した新女王蜂は、巣門の前に多数集合している雄蜂の中のいずれかと交尾できており、働き蜂のこの行動が実質的には不利に働いていないと考えられる。この点については、門番の働き蜂が自らのコロニーの蜂と他とをどのように識別しているかという点とも関連させて詳しく調べる必要があろう。

さらに興味深いことには、同所性でありながら営巣活動をオオスズメバチが出現する前に終了するコマルハナバチ(*Bombus ardens*)では、すでに片山(1964)が報告しているように、交尾期に多数の雄蜂が巣門周辺に飛来しそこで新女王蜂と交尾する。コマルハナバチの女王蜂は3月初旬に越冬を終えて営巣活動を開始し、6月初旬から中旬がその交尾期に当たっている。その時期オオスズメバチのライフステージは、まだ越冬を終えた女王蜂が営巣場所を決め巣造りを開始した段階で、コマルハナバチは採餌の対象とならないのである。一方、オオスズメバチの分布していない地域の社会性ハチ類では、ブラジルにおいてニオイハリナシバチ(*Scaptotrigona postica*)で数千もの雄蜂が巣門周辺に飛来し、新女王蜂の出巣を待つという観察がEngels and Engels (1984)によってなされている。

現時点では、十分な野外観察データが得られておらず知見の蓄積も少ないといえるが、多くの社会性ハチ類の最も重大な捕食性天敵としての位置にあるオオスズメバチとコロニーサイクルを

時間的にずらせているコマルハナバチ、さらに異所性のニオイハリナシバチに、配偶行動が巣の周辺でなされるという行動上の収斂が認められる事実は無視できないと言えよう。

3. 性フェロモンの種間交差活性と生殖隔離機構

玉川学園構内において採集された同所性スズメバチ属 6 種の新女王蜂に性フェロモンの存在が判明した (表 7)。さらに新女王蜂と雄蜂の掛け合わせ実験をなし得た種に関しては、そのフェロモンに種間交差活性があることも明らかとなった (表 8, 図 22 A~F)。

同所性でありながら性フェロモンに種間交差活性のあるグループとして、ミツバチ属 (*Apis*) の 3 種が知られている。同属に含まれるセイヨウミツバチ (*A. mellifera*)、トウヨウミツバチ (*A. cerana*)、コミツバチ (*A. florea*)、オオミツバチ (*A. dorsata*) の女王蜂の大顎腺から性フェロモンの主成分の 1 つである 9-oxodec-*trans*-2-enoic acid が共通して見出だされ、その脂肪酸が 4 種の雄蜂に対して誘引活性をもつことも明らかにされている (Butler *et al.* 1967, Shearer *et al.* 1970, Sannasi and Rajulu 1971)。セイヨウミツバチは他の 3 種と異所的に分布するため、地理的な生殖隔離がなされている (Ruttner and Maul 1983)。同所性の 3 種の生殖隔離機構について、Koeniger and Wijayagunasekera (1976) はスリランカにおいて雄蜂の結婚飛行の時刻を調べ、それが時間的にずれていることを示した。同様の生殖隔離機構が Hölldobler (1976) によりシウカクアリでも報告されている。すなわち、*Pogonomyrmex* 属に含まれる同所性の 4 種 (*P. barbatus*, *P. desertorum*, *P. maricopa*, *P. rugosus*) の結婚飛行は同一日に行われても、その時間帯が異なるとされている。さらに、交尾場所の違い、体表上に分布する種特異的なフェロモンの存在により異種間の交配が未然に防止されていると考えられている。

日本産スズメバチ属の生殖隔離機構として Ono and Sasaki (1987) は、次の 2 つを考えている。

1) オオスズメバチの種特異的集合フェロモン

オオスズメバチの場合、交尾期の巣内にいる 3 種類のカーストから分泌されている種特異的集合フェロモンにより同種の雄蜂を巣の周りに集めて交尾するため、未交尾の新女王蜂が異種の雄蜂と出会う機会は極めて少ないと考えられる。

2) 新女王蜂の出現期のずれ

Matsuura (1984) によれば、日本産スズメバチ属 5 種の新女王蜂の出現する時期は、ヒメスズメバチの 9 月初旬を筆頭に、モンズズメバチ 9 月中旬、コガタスズメバチ 10 月初旬、キイロスズメバチ 10 月初旬~中旬、オオスズメバチ 11 月初旬~中旬とされており、連続的にはあるがその時期が種ごとにずれている。

同所性のスズメバチ属 6 種の異種間の新女王蜂と雄蜂に交尾行動が起こる組み合わせがある以上、厳密な生殖隔離機構が存在していると思われるが、オオスズメバチ以外の 5 種では野外における交尾の観察例はほとんど無く (松浦・山根 1984)、十分な論議ができないというのが実状である。野外における各種スズメバチの配偶行動に関する詳細な研究が待たれるところである。

4. オオスズメバチの Mating system の特徴

真社会性ハチ類の配偶行動に関する研究は他の昆虫の場合に比較して少なく、特に行動とフェロモンを関連づけたものはほとんどなかった。オオスズメバチ以外のスズメバチ属に限って言えば、Batra (1980) によりモンズズメバチの 1 亜種 (*V. crabro germana*) で新女王蜂に性フェロモンの存在する可能性が行動観察から示唆されているだけである。

一方、アシナガバチの1種 (*Polistes fuscatus*) では配偶行動とその制御要因について体系づけられた研究が進展している。*P. fuscatus* はオオスズメバチと同じスズメバチ科 (Vespidae) に含まれ、その配偶行動の研究は最近になりアメリカの Post and Jeanne (1983, 1984a, 1984b, 1985) によって始められた。Post and Jeanne (1983) は *P. fuscatus* の蜂毒液中に性フェロモンが存在することを明らかにし、ヘキサンでそれを抽出することに成功した。その後、その性フェロモンには *P. fuscatus* と同所的に分布する *P. exclamans*, *Vespula maculifrons* の性フェロモンと交差活性のあることも判明したが、それぞれの種が自種の認知に役立つ特異的なフェロモンを体表に分泌することで種間交配を防止しているとしている (Post and Jeanne 1984a)。さらに Post and Jeanne (1984b) は *P. fuscatus* の配偶行動の解発要因として、従来の化学的要因の他に、色や形といった視覚的要因についても検討した。その結果、黄色と黒色の縞模様が雄蜂の追跡行動と飛びつき行動を引き起こし、それに性フェロモンが加わると交尾行動が解発されることが判明した。彼等は、*P. fuscatus* の配偶行動において、配偶者を獲得するために縄張りを形成している雄蜂は、黄色と黒色の縞模様が視覚的刺激となって、遠距離 (15 cm 以上) から定位し、次いで近距離になると化学的要因である性フェロモンで“性”を識別、さらに接触すると体表上に分布する種特異的なフェロモンで“種”を認知して交尾行動を起こすと説明している。その後 Post and Jeanne (1985) は、“働き蜂”の蜂毒液中にも性フェロモン活性があることを示し、性フェロモンが新女王蜂特異的なものではないことを明らかにした。以上が Post and Jeanne により成された *P. fuscatus* の配偶行動のリリースに関する研究の要旨である。

本研究において明らかにされたオオスズメバチの配偶行動を制御している諸要因を整理して図示すれば図 28, 29 の通りである。まず化学的要因について、性フェロモンに種間交差活性が存在

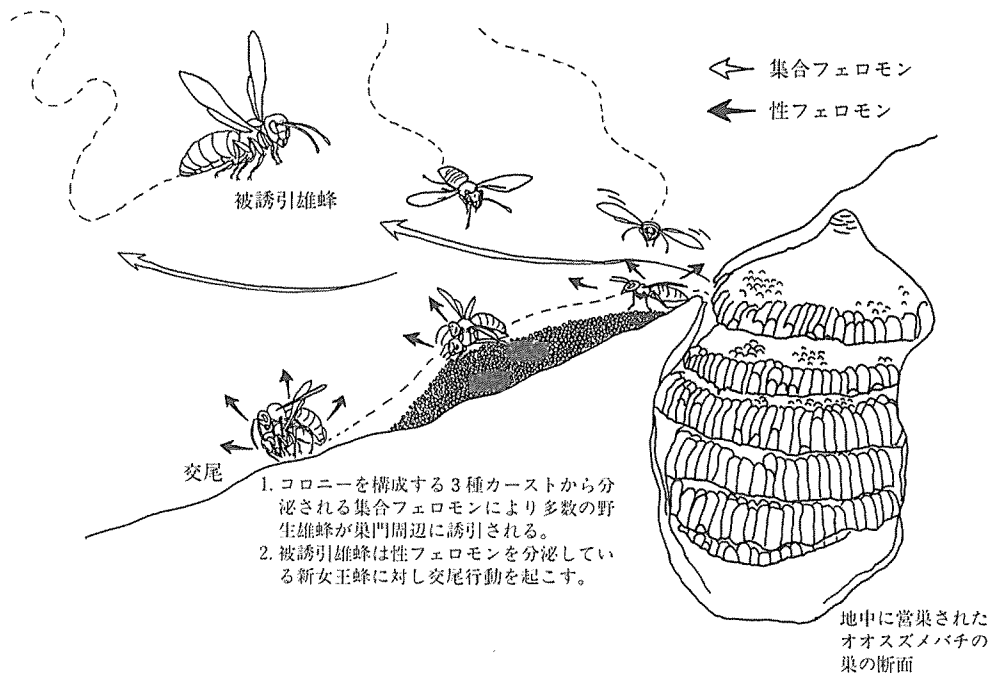


図 28 オオスズメバチの配偶行動を制御する2種フェロモンの役割

化学的要因

- * 集合フェロモン…種の認知 (種特異性, カースト非特異性)
- * 性フェロモン…新女王蜂の認知 (種間交差活性, 新女王蜂特異性)
- 嗅覚的に作用する成分
- 接触化学的に作用する成分

物理的要因

- * クチクラ上の体毛…スズメバチであることの認知 (3種カースト共通, 種間共通)
- * 腹部の形…交尾行動時における体の定位 (3種カースト共通, 種間共通)

図 29 オオスズメバチの配偶行動を制御する化学的・物理的要因

する点は、先のアシナガバチ属やミツバチ属と同様であるが、アシナガバチ属が配偶者との接触後体表上のフェロモンにより種を認知し、またミツバチ属では雄蜂の結婚飛行の時刻をずらすことにより種間交配を防止しているのに対し、オオスズメバチは配偶行動の成立過程の第一段階で、種特異的な集合フェロモンにより同種の雄蜂だけを交尾場所としての巣の周辺に誘導し、未然に種間交配を防止している点に特徴がある。また、性フェロモンについてはオオスズメバチに限らず実験に用いられた全種のスズメバチで新女王蜂に特異的であり(表7)、カーストの認知に役立っていると見なされたが、*P. fuscatus*では新女王蜂と働き蜂の両カーストから見出されている点は大きな相違点といえる。

Strambi (1985) は、雌性における新女王蜂と働き蜂の分化がスズメバチ属では極めてはっきりしているが、アシナガバチ属では厳密ではないとしている。事実、働き蜂が雄蜂と交尾して雌を生産するという例が、数種のアシナガバチで発見されているのである(Fletcher and Ross 1985, Suzuki 1985)。スズメバチ属は新女王蜂だけが性フェロモンをもつことで繁殖カーストと労働カーストがより明確化しているという点で、アシナガバチ属よりもさらに高次の真社会性の段階に達していると考えられよう。

オオスズメバチでは性フェロモンがコールドトラップにより捕集される揮発性の高い成分と体表上にあって接触化学的に働く成分の2つに大別されることが明かとなった(第4章2節)。雄蜂は、前者により巣門周辺で新女王蜂と接触する前にそのカーストを識別し得ると考えられる。

次に物理的要因については、オオスズメバチではクチクラ上の体毛の存在と腹部の形が極めて重要なことが判明した(第4章3節)。オオスズメバチのように地上で交尾する種では、巣門周辺で新女王蜂が接触した石や木片などにも性フェロモンが付着する可能性は十分考えられる。そういった意味で、雄蜂が性フェロモンの有無だけでなくクチクラ上の体毛をも兼ね備え、さらにスズメバチの形をした物だけに交尾を試みるような配偶者選択のシステムを獲得している点は十分に頷けることである。Post and Jeanne (1984b)では*P. fuscatus*の配偶行動に関して、その点の検討は成されていない。しかしながら、死んだ雄蜂に性フェロモンを塗布した場合顕著な交尾行動が誘起された一方で、アシナガバチのモデルにそれを塗布してもその行動が解発されていない点から考えて、アシナガバチにとってもクチクラの存在は重要と推察される。

オオスズメバチが採用する至ったMating system内には雌性と雄性が効率よく的確に巡り合うための様々な工夫が盛り込まれていることが判明した。その中においてその最大の特徴は、本種

が最優位の生態的地位にあるがゆえに成し得たと推察される巣門周辺での交尾とそれを制御する種特異的な集合フェロモンの獲得にあると言える。さらにその集合フェロモンが実際には交尾しない働き蜂によっても生産され、それによって血縁者である新女王蜂の交尾成功率を高めているという点は他の社会性ハチ類に類例を見ない。労働カーストと繁殖カーストが明瞭に分化しているスズメバチ属において、働き蜂と新女王蜂が相伴なって配偶行動に関与するという習性が進化したと考えられる点は、社会性昆虫の行動生態学的な見地から極めて興味深い。

第7章 摘 要

オオスズメバチ, *Vespa mandarinia japonica* Radoszkowski (膜翅目, スズメバチ科) を研究対象とし、真社会性ハチ類として初めて配偶行動とそれを制御する要因の解明を行った。

I 野外における配偶行動

1. 本種の配偶行動は、1) 交尾期(10月中旬から11月中旬)の巣門周辺への多数の雄蜂の集合と、2) その巣から離巢する新女王蜂と飛来雄蜂との交尾という連続して生じる2段階で構成された。雄蜂の飛来時刻は9時30分から12時30分に集中していたが、それは新女王蜂の離巢時刻と同期していた。アクトグラフを用いた実験により、雄蜂の活動には日周期性があることがわかり、それと巣門周辺への飛来時刻との関係が示唆された。

2. 交尾は概して新女王蜂が巣門に現れてから飛び立つまでの間に地上で行われた。交尾が認められた地点と巣門との距離は2m以内に集中していた。雄蜂が新女王蜂の前胸部に前肢で触れると新女王蜂は翅をV字型に立てて硬直状態となった。雄蜂は新女王蜂の胸部を背後から肢で捕まえて固定し、左右の触角を交互に激しく動かし下方に湾曲させた触角の先端部で新女王蜂の頭部を叩きながら交尾を試みた。交尾器の接合がなされると、雄蜂は体を徐々に後方にずらせていき、今度は新女王蜂の腹部を肢で捕らえて固定しながら精液の注入を行った。その後、新女王蜂は雄蜂の腹部背面を激しく大顎で齧り始め、これにより接合が離され交尾は終了した。交尾終了後、雄蜂は再び巣門周辺を飛び回り新たな新女王蜂の離巢を待ったが、交尾後の新女王蜂の大半は、そのまま飛び去った。その巣から働き蜂と雄蜂の出巢も観察されたが、飛来雄蜂は新女王蜂だけを識別し、この両者に対しては決して交尾行動を起こさなかった。

3. 新女王蜂の交尾回数は通常1回と見なされたが、観察した38例中1例2回交尾が認められた。新女王蜂は1度交尾すると、それ以後の雄蜂の交尾の試みに対し、腹部を内側に曲げ顕著な拒否反応を示した。交尾時間は、平均 19 ± 4 秒($n=25$)であった。雄蜂と新女王蜂の交尾器の接合がなされてS字型の姿勢になった後、10秒前後で新女王蜂が雄蜂の腹部背面を激しく齧り始め、その行動により接合が離された。

4. 交尾女王蜂の受精囊中の概算精子数は、平均 $89,600 \pm 26,500$ ($n=39$)であった。

5. 雄蜂は離巢する時点では、新女王蜂に対して交尾行動を起こす段階にまでに性的に成熟しておらず、これにより巣内での近親交配が防止されていると見なされた。

II 配偶行動のリリーサーとなる要因

集合フェロモン

1. 働き蜂のエーテル抽出物をホットプレートで気化させることにより、1983年と1984年の2年間に誘引された雄蜂347頭の誘引時期は10月中旬から11月中旬で、その時刻は9時30分から12時30分に含まれていた。この時期と時刻は野外で配偶行動が認められるそれらと一致しており、配偶行動の第1段階である巣門周辺への雄蜂の集合に、働き蜂の生産する物質が関与していることが強く示唆された。この実験から働き蜂の生産する雄蜂誘引物質の生物学的意義が明らかとなり、その役割から“集合フェロモン”と呼ぶのが適切と考えられた。

2. 集合フェロモンは雄蜂と新女王蜂にも含まれ、褐色蛹期以降に体内で生産される極性の高い酸性物質であることが分かった。

3. 集合フェロモンの活性を日本産の同所性スズメバチ属全6種（コガタスズメバチ、モンズズメバチ、チャイロスズメバチ、オオスズメバチ、キイロスズメバチ、ヒメスズメバチ）の働き蜂エーテル抽出物を供試して調べたが、オオスズメバチだけに種特異的に存在することが判明した。このことは日本産のスズメバチ属において、交尾期に多数の雄蜂が巣門周辺に集まる習性がオオスズメバチだけが認められている点とよく一致した。

性フェロモン

4. 働き蜂、雄蜂、新女王蜂、単独営巣期の女王蜂、繁殖カースト産出期の女王蜂の体表のエーテル洗浄液をスズメバチのダミーに塗布し、それらに対する雄蜂の反応を見た結果、雄蜂は例外なく新女王蜂の洗浄液を塗布したダミーだけに顕著な交尾行動を起こし、新女王蜂特異的な性フェロモンの存在が証明された。

5. 雄蜂の交尾行動を解発する性フェロモンは羽化後に生産される極性の高い酸性物質であることが明らかとなった。

6. コールドトラップ法とY字管嗅覚計による生物検定の結果、性フェロモンは揮発性の高い嗅覚刺激物質と体表上にあつて接触化学的に働く物質の2つに分別できることが明らかとなった。前者は、働き蜂や雄蜂が飛び交う野外の巣門周辺にあつて、雄蜂が巣門から姿を現した新女王蜂をそれと接触する以前に認知する上で重要な役割をもっていると考えられた。

7. 性フェロモンは、同所性のスズメバチ属全6種の新女王蜂に存在することが判明した。さらに、新女王蜂と雄蜂を同時期に入手できた種で交配実験を実施したところ、活性の強さには差が認められたものの、性フェロモンには種間交差活性があることが分かった。被検定雄蜂がオオスズメバチの場合、交尾器の大きさが他種の新女王蜂と合わないため接合には至らなかったが、例えばヒメスズメバチの雄蜂とキイロスズメバチの新女王蜂の組み合わせでは、完全な接合が成立した。

クチクラの表面構造

8. 雄蜂はポリウレタン樹脂製のスズメバチのダミーに性フェロモンを塗布しただけでは交尾行動を起こさなかったが、それに胸部クチクラをもつけると顕著な交尾行動を起こした。このことから交尾行動のリリーサーとなり得る物理的要因として、クチクラの表面構造が重要であると示唆された。

9. 働き蜂により体毛を齧り取られた繁殖カースト産出期の女王蜂に新女王蜂のエーテル洗浄

液を塗布しても、それに対して雄蜂は交尾行動を起こさなかった。さらに、性フェロモンを分泌している新女王蜂の体毛をすべて除去すると、雄蜂は無毛の新女王蜂に対してはもはや交尾行動を起こさず、クチクラ上の体毛が重要であることが判明した。また、スズメバチの腹部の尻つぼみの形は、交尾を試みる雄蜂の体の定位に役立っていることもわかった。

III 配偶行動のシミュレーション

1. 本種の巣のモデルを作製して野外に設置し、それと配偶行動のリリーサーとなる諸要因を組み合わせて、配偶行動のシミュレーションを実施した。その結果、被誘引雄蜂合計120頭のうち91%に相当する109頭が巣門相当部位に設置した新女王蜂のダミーに対して交尾行動を起こした。この人為的に誘導した配偶行動の成立過程は、本種の自然界における配偶行動の成立過程をよく再現するものであった。

2. 人工巣内で蜂体のエーテル抽出物を気化させずに、新女王蜂のダミーだけを巣門相当部位に設置した場合には、雄蜂の誘引は全く認められず、配偶行動の成立過程における集合フェロモンの重要性も浮き彫りにされた。

オオスズメバチの配偶行動の最大の特徴は、本種が最優位の生態的地位にあるがゆえになし得たと推察される巣門周辺での交尾とそれを制御する種特異的な集合フェロモンの獲得にあるといえる。さらにその集合フェロモンが実際には交尾しない働き蜂によっても生産され、それによって血縁者である新女王蜂の交尾成功率を高めているという点は他の社会性ハチ類に類例を見ない。労働カーストと繁殖カーストが明瞭に分化しているスズメバチ属において、それぞれのカーストに属する働き蜂と新女王蜂が相伴なって配偶行動に関与するという習性が進化したと考えられる点は、社会性昆虫の行動生態学的な見地から極めて興味深い。

第8章 引用文献

- Akre, R. D. 1982. Social wasps. In Social insects IV (ed. H. R. Hermann). Academic press, New York. p. 1-105.
- Batra, S. W. T. 1980. Sexual behavior and pheromones of the European hornet, *Vespa crabro germana* (Hymenoptera: Vespidae). J. Kansas entomol. Soc. 53: 461-469.
- Blum, M. S. 1981. Sex pheromones in social insects: chemotaxonomic potential. In Biosystematics of social insects (eds. P. E. Howse and J. -L. Clement). Academic press, New York. p. 163-174.
- Brian, M. V. 1983. Social insects. Ecology and behavioural biology. Chapman and Hall, London. pp. 337.
- Butler, C. G., R. K. Callow and N. C. Johnston. 1959. Extraction and purification of 'Queen substance' from queen bees. Nature. 184: 1871.
- Cameron, P. 1903. Descriptions of four new species of *Vespa* from Japan. Entomologist 36: 278-281.
- Carlson, D. A., M. S. Mayer, D. L. Silhacek, J. D. James, M. Beroza and B. A. Bierl. 1971. Sex attractant pheromone of the house fly: isolation, identification and synthesis. Science 174: 76-78.
- Dawkins, R. 1976. The selfish gene. Oxford Univ. Press. Oxford. pp. 224.

- Edwards, R. 1980. Social wasps. Their biology and control. The Rentokil Library, East Grinstead. pp. 398.
- Engels, E. and W. Engels. 1984. Drohnen-Ansammlungen bei Nestern der Stachellosen Biene *Scaptotrigona postica* Apidologie 15: 315-328.
- Eickwort, G. C. and H. S. Ginsberg. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. Ann. Rev. Entomol. 25: 421-446.
- Emlen, S. T. and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223.
- Fletcher, D. C. and K. G. Ross. 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. Ann. Rev. Entomol. 30: 319-343.
- Free, J. B. 1987. Pheromones of social bees. Chapman and Hall, London. pp. 218.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior. I. II. J. theoret. Biol. 7: 1-16; 17-52.
- Hölldobler, B. 1976. The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera: Formicidae: *Pogonomyrmex*). Behav. Ecol. Sociobiol. 1: 405-423.
- Hoshiba, H., I. Okada and A. Kusanagi. 1981. The diploid drone of *Apis cerana japonica* and its chromosomes. J. apic. Res. 20: 143-147.
- Huyton, P. M., P. A. Langley, D. A. Carlson and M. Schwarz. 1980. Specificity of contact sex pheromones in tsetse flies, *Glossina* spp. Physiol. Entomol. 5: 253-264.
- Ikan, R., R. Gottlieb, E. D. Bergmann and J. Ishay. 1969. The pheromone of the oriental hornet, *Vespa orientalis*. J. Insect Physiol. 15: 1709-1712.
- Ishay, J., R. Ikan and E. D. Bergman. 1965. The presence of pheromones in the oriental hornet, *Vespa orientalis* F. J. Insect Physiol. 11: 1307-1309.
- Ishii, S. 1964. An attractant contained in *Actinidia polygama* Miq. for male lace wing, *Chrysopa septempunctata* Wesm. Jap. J. appl. entomol. Zool. 8: 334-337.
- Karlson, P. and M. Lüscher. 1959. 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. Nature 183: 55-56.
- 片山栄助. 1964. コマルハナバチ *Bombus ardens* Smith の後期コロニーの観察. Kontyû 32: 393-402.
- Koeniger, G. 1987. Mating sign and multiple mating in the honeybee. Bee World 67: 141-150.
- Koeniger, G., N. Koeniger and M. Fabritius. 1979. Some detailed observations of mating in the honeybee. Bee World 60: 53-57.
- Koeniger, N. and H. N. P. Wijayagunasekera. 1976. Time of drone flight in the three Asiatic honeybee species (*Apis cerana*, *Apis florea*, *Apis dorsata*). J. apic. Res. 15: 67-71.
- Langley, P. A. and R. W. Pimley. 1975. Sex recognition pheromone in tsetse fly *Glossina morsitans*. Nature 254: 51-53.
- 松本義明. 1972. 昆虫の誘引物質—とくに寄主誘引をめぐって. 味覚, 嗅覚の科学 (佐藤昌康編). 朝倉書店. p. 191-205.
- 松浦 誠. 1968. スズメバチ類の生態(17)—ミツバチ保護の立場から—, 月刊ミツバチ. 21: 319-322.
- Matsuura, M. 1984. Comparative biology of the five Japanese species of the genus *Vespa* (Hymenoptera, Vespidae). Bull. Fac. Agr. Mie Univ. 69: 1-131.
- Matsuura, M. and S. F. Sakagami. 1973. A bionomic sketch of the giant hornet, *Vespa mandarinia*, a serious pest for Japanese apiculture. J. Fac. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. 19: 125-162.
- 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. pp. 428.

- Mathews R. W. and J. R. Matthews. 1978. Insect behavior. John Wiley & Sons, New York. pp. 507.
- 溝上健文. 1983. オオスズメバチの誘引物質. ミツバチ科学. 4: 157-162.
- 持田俊二. 1980. ミツバチの害敵・オオスズメバチの誘引物質に関する研究. 玉川大学農学部卒業論文. pp. 53.
- 中島正雄. 1950. クマンバチを焼く. 月刊ミツバチ. 4: 252-253.
- 岡田一次. 1956. ミツバチを襲うオオスズメバチ. 月刊ミツバチ. 9: 110-114.
- 岡田一次. 1961. ミツバチの害敵・オオスズメバチ. 玉川大学農研報. 2: 73-89.
- Ono, M. and M. Sasaki. 1987. Sex pheromones and their cross-activities in six Japanese sympatric species of the genus *Vespa*. Insectes Sociaux 34: 252-260.
- Ono, M., M. Sasaki and I. Okada. 1985. Mating behavior of the giant hornet, *Vespa mandarinia* Smith and its pheromonal regulation. Proc. 30th Int. apic. Cong., Nagoya, Japan. p. 255-259.
- Ono, M., M. Sasaki and I. Okada. 1987. Reproductive biology of the giant hornet, *Vespa mandarinia* Smith. In Chemistry and biology of social insects. (eds. J. Eder and H. Rembold). Verlag J. Peperny, Munich, F. R. G. p. 299-300.
- Pianka, E. R. 1978. Evolutionary ecology (2nd edition). Harper & Row, New York. (進化生態学. 伊藤嘉昭監修, 1980. 蒼樹書房, 東京. pp. 420.)
- Pittendrigh, C. S. 1960. Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 25: 159-184.
- Post, D. C. and R. L. Jeanne. 1983. Venom source of a sex pheromone in social wasp *P. fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). J. chem. Ecol. 9: 259-266.
- Post, D. C. and R. L. Jeanne. 1984a. Venom as an interspecific sex pheromone, and species recognition by a cuticular pheromone in paper wasps (*Polistes*, Hymenoptera: Vespidae). Physiol. Entomol. 9: 65-75.
- Post, D. C. and R. L. Jeanne. 1984b. Recognition of conspecific and sex by territorial males of the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). Behaviour 91: 78-92.
- Post, D. C. and R. L. Jeanne. 1985. Sex pheromone in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae): effect of age, caste and mating. Insectes Sociaux 32: 70-77.
- Radoszkowski, O. I. (In V. de Motschulsky) 1857. Entomologie spéciale. Insectes du Japon. In Etudes Entomologiques. Helsingfors. Imprimerie de la Société de Littérature Finnoise. p. 40-41.
- Ross, K. G. 1983. Laboratory studies of the mating biology of the eastern yellow jacket, *Vespula maculifrons* (Hymenoptera: Vespidae). J. Kansas entomol. Soc. 56: 523-537.
- Ruttner, F. and V. Maul. 1983. Experimental analysis of reproductive interspecies isolation of *Apis mellifera* L. and *Apis cerana* Fabr. Apidologie 14: 309-327.
- Sannasi, A. and G. S. Rajulu. 1971. 9-oxodec-trans-2-enoic acid in indian honey bees. Life Sciences 10: 195-201.
- Sasaki, M. and Y. Ohguchi. 1978. Female-searching flight rhythm of the male cucumber looper, *Anadevidia peponis* (Lepidoptera: Noctuidae). Bull. Fac. Agr. Tamagawa Univ. 18: 8-15.
- Seeley, T. D. 1985. Honeybee ecology. A study of adaptation in social life. Princeton Univ. Press, Princeton. pp. 201.
- Shearer, D. A., R. Boch, R. A. Morse and F. M. Laigo. 1970. Occurrence of 9-oxodec-trans-2-enoic acid in queens of *Apis dorsata*, *Apis cerana* and *Apis mellifera*. J. Insect Physiol. 16: 1437-1441.
- Smith, F. 1852. Mr. Smith's descriptions. Trans. entomol. Soc. London, new ser. 2: 38-39.
- Strambi, A. 1985. Physiological aspects of caste differentiation in social wasps. In Caste differentiation in social insects. (eds. J. A. L. Watson, B. M. Okot-Kotber and Ch. Noirot). Pergamon Press,

- Oxford. p. 371-384.
- Suzuki, T. 1985. Mating and laying of female-producing eggs by orphaned workers of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera: Vespidae). Ann. entomol. Soc. Am. 78: 736-739.
- Thornhill, R. and J. Alcock. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard Univ. Press, Cambridge. pp. 547.
- van der Vecht, J. 1957. The Vespinae of the Indo-Malayan and Papuan areas. Zool. Verh. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden, 34: 1-83.
- van der Vecht, J. 1959. Notes on oriental Vespinae, including some species from China and Japan (Hymenoptera, Vespidae). Zool. Meded. Leiden, 16: 205-232.
- Veith, H. J. and N. Koeniger. 1978. Identifizierung von *cis*-9-Pentacosen als Auslöser für das Wärmen der Brut bei der Hornisse. Naturwissenschaften 65: 263.
- Veith, H. J., N. Koeniger and U. Maschwitz. 1984. 2-Methyl-3-butene-2-ol, a major component of the alarm pheromone of the hornet *Vespa crabro*. Naturwissenschaften 71: 328.
- Whiting, P. 1939. Sex-determination and reproductive economy in *Habrobracon*. Genetics 24: 110-111.
- Whiting, P. 1940. Multiple sex alleles in sex determination of *Habrobracon*. J. Morph. 66: 323-355.
- Wilson, E. O. 1971. The insect societies. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge. pp. 548.
- Wilson, E. O. 1975. Sociobiology. The new synthesis. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge. pp. 697.
- 山根正気. 1982. 新潟県のスズメバチ上科. 越佐昆虫同好会々報. 53: 3-14.
- 吉江 晃. 1978. ミツバチの害敵オオスズメバチの誘引実験. 玉川大学農学部卒業論文. pp. 37.

第9章 Summary

The mating behavior of the giant hornet, *Vespa mandarinia japonica* is described in detail and the factors implicated in the reproductive strategy of the species are analysed from ecological, behavioral, chemical and evolutionary aspects.

Description of mating behavior in field

1. The mating behavior of the hornet consisted of two sequential steps: (1) aggregation of many males at the nest entrance, and (2) copulation by the attracted males with a new-queen near the nest entrance.
2. Mating occurred between 09:30 and 12:30. The timing of the male aggregation and the new-queen's departure from the nest was well synchronized.
3. In fifty mating behavior observed near the nest entrance, most were accomplished on the ground. The distance from the nest entrance to the actual mating site was mainly within 2m. The average duration of copulation was 19 ± 4 s ($n=25$). Multiple mating was seldom observed.
4. No mating attempt between males and workers or other males leaving the nest was observed.

Factors releasing mating behavior

Aggregation pheromone

5. An aggregation pheromone that was effective in attracting males was found in ether extracts of bodies of all three castes, i.e. workers, new-queens and males. The active component(s) moved into the strongly-acidic fraction in subsequent fractionation.

6. It is particularly interesting that the sterile worker caste also have the male-attracting pheromone. Workers are close genetic relatives of the new-queen, so there is a strong adaptive significance in workers "assisting" males to find the nest, and consequently new-queens, by production of the aggregation pheromone.

7. The aggregation pheromone in workers was found only in *V. mandarinia*, and not in the other five sympatric species *V. analis*, *V. crabro*, *V. dybowskii*, *V. simillima*, and *V. tropica* in Japan.

Sex pheromone

8. Two new-queen specific sex pheromones which release the mating behavior of males were extracted.

9. A volatile component of the sex pheromone was collected from live new-queens by cold trapping. This volatile component did not release copulation, but is highly attractive to males as shown by Y-tube olfactometer assay.

10. A contact, or short-range sex pheromone which releases male copulation in collaboration with the physical stimulus later-mentioned was extracted from the new-queen body surface. Both the volatile and contact pheromones had a strongly-acidic nature.

11. All six Japanese *Vespa* species were found to have sex pheromones by laboratory assay using intact queens and ether extracts. In contrast to the aggregation pheromone, clear interspecific pheromonal cross-activities was demonstrated between the six sympatric species.

Cuticle surface structure

12. Hairs on the queen dorsal thorax played a crucial role in the final recognition of the mate and in evoking the copulation attempts by males. The shape of queen abdomen was also important in body orientation during the mating attempt by males.

Simulation of the mating behavior

13. In a field simulation using a simple artificial nest with two extracted pheromones and a plastic model queen, 120 wild males were attracted and 91% of them attempted to copulate with the model.

The most specific characteristic of the mating system in *V. mandarinia japonica* is the phenomenon whereby workers enhance the mating chance of new-queens by production of an aggregation pheromone. This kind of mating system has not been found previously and it is very interesting from the behavioral-ecological aspect for social insects.