日本における蜂刺症と社会性カリバチの攻撃性について

誌名	三重大学生物資源学部紀要 = The bulletin of the Faculty of Bioresources, Mie University
ISSN	09150471
著者名	松浦,誠
発行元	三重大学生物資源学部
巻/号	24号
掲載ページ	p. 31-54
発行年月	2000年3月

三重大生物資源紀要
第24号：31 ～ 54
平成12年3月15日

日本における蜂刺症と社会性カリバチの攻撃性について

松浦　　誠
三重大学生物資源学部*

Wasp Stings in Japan with Special Reference to the Defensive Mechanisms in Social Wasps Against Colony Predators

Makoto MATSUURA*
Entomology Laboratory, Faculty of Bioresources, Mie University,
Kamihama 1515, Tsu-shi, Mie, 514-8507, Japan

Abstract

This review deals with analysis of social vespid stings in Japan in relation to aggressive behaviors of social vespid wasps.

There were 719 deaths from stings by social wasps and bees in Japan for the 20-year period, 1979 through 1998, an average of 30 deaths per year. The three most important groups of Hymenoptera insects responsible for fatal stings were *Vespa* spp., *Vespula* spp. and *Polistes* spp.. The ratio of male to female deaths was 4 times. Of 108 sting deaths only 13 (8.4%) were among persons less than 30 years of age ; 81.2% were those 40-60 years of age. Most of these deaths resulted from allergy (anaphylaxis shock), rather than toxic effects of venom.

Much of the discussion are centered on the defensive and aggressive behavior of the social wasps against mammalian nest intruders, and information is reviewed on the following aspects : (1) major features of the life history, (2) predators and parasitoides attacking the colony, (3) behavioral defensive mechanisims against colony predators, and (4) factors affecting the degree of defensive and aggressive behavior. The degree of guard, warning, threat and attack exhibited by them is dependent upon a number of conditions, including (1) species differences (2) colony size, (3) state of colony growth, (4) colony history, (5) hornet predation, (6) queenright or orphaned colony, (7) day or night, and (8) geograhical distribution, and all of these conditions are usually interrelated.

Key Words : wasp stings・sting deaths・social wasp・aggressive behavior

はじめに

一般にアシナガバチやスズメバチと呼ばれているハチは，分類学的には膜翅目 Hymenoptera スズメバチ科 Vespidae に属するアシナガバチ亜科 Polistinae とスズメバチ亜科 Vespinae を指し，巣を中心とした集団生活を営み，社会性カリバチ social wasp と呼ばれる。

これらのハチはミツバチ科の社会性ハナバチ social

平成12年1月26日受理
*514-8507 津市上浜町 1515

bee であるミツバチやマルハナバチのように蜜や花粉などを貯食することはないが，巣内には幼虫や蛹などが豊富に存在する。それらはヒトも含めた大型の捕食動物にとっては栄養価の高い蛋白資源として魅力ある食物塊でもある[56), 57), 59)]。こうした捕食者は，節足動物などの小型の捕食者や寄生性天敵などと異なり，たった一度の攻撃で砦であるハチの巣に壊滅的な被害を与えることが多い。したがって，社会性ハチにとってはこうした大型の捕食性天敵からいかに巣を守るかが，日常的に重要な課題であり，そのためにさまざまな防衛行動を発達させてきた[4), 20), 35), 46), 86), 89)]。それが，巣に近寄ったりそれを採取しようとするヒトや他の動物に対する行動となり，毒針を通して相手の体内に毒液を注入し，しばしば死に追いやるほどの激しい損傷を与えるのである。

蜂刺症の症状は，ハチの種類，体内にはいった毒の量，刺された部位などによって異なる。また，同じ人でも，刺された時の体調によって違ってくる。もっとも興味深い点は刺された人の体質によってまるっきり症状の発現が異なることである。普通の体質の人であれば，スズメバチのように集団性で強烈な毒をもつハチによって一度に数十個所を刺されでもしないかぎり，脈拍数の増加，痛み，腫れ，発熱，かゆみ，皮膚の壊死といった症状の経過により数日を経て終息する。しかし，一部の人はたった1頭のハチに手足などを刺されただけで，数分ないし数十分以内に全身に蕁麻疹が現れ，頭痛，喘鳴，血圧低下，呼吸困難などの全身症状に見舞われ，重篤な場合には死亡するというアナフィラキシー型過敏症を現す。

単独性のハチ，たとえばドロバチやアナバチの仲間では，たとえ営巣活動をしている最中の巣にヒトがいたずらを加えても反撃されることはほとんどない。これらのハチでは巣や内部に貯えた幼虫のための食物などを，ヒトや大型動物から守るという習性はみられないからである。しかし社会性ハチでは自分の身よりも，巣または巣内の子供などを守ることが優先され，そのための防衛または攻撃行動が顕著であり，単独性の有剣ハチ類とは攻撃性に本質的な違いがある。

本稿ではアシナガバチ亜科とスズメバチ亜科のハチを中心に，死亡事故も含めた刺症被害の実態とヒトに対する攻撃性に関する既往の知見を紹介する。また，これらのハチの防衛や攻撃に関する研究は，フェロモンやハチ毒などの生理化学分野に関しては出版物が少なくないが，行動や生態については日本はもとより欧米でも非常に少ない。巣の防衛や攻撃の行動は客観的な評価が困難で，数量的なデータをともなった研究は皆無に近いのである。したがって，この総説では，筆者自身がこれまでに日本や東南アジアで，アシナガバチやスズメバチの巣の観察や採集の際に体験した多くの未発表の断片的な記録も加えてある。

1. ヒトに対する攻撃と刺症被害

1) ハチによる死亡者数と加害種

厚生省は1979年よりWHO規格による人口動態統計資料として，ハチ刺症による死亡者数について全国的な統計を行ない毎年公表している（図1）。それによれば1979～98年までの20年間において，ハチによる死亡者数は719名で，性別では男性572名，女性147名となっており，男性が約80%と異常に高い割合を占めている。しかしながら，長野県青木村における11年間にわたる総数663例のハチ刺症では，死亡者はなかったが被害者の性比は男女比1.3：1.0（男375例，女288例）でやや男性が多く，そのうち全身症状を呈した170例では，男109例，女61例で有意に男性に多いのが特徴とされているが[72), 73)]，死亡者ほど顕著な差異はない。なお，同統計による20年間の他の刺咬動物による死亡者は，毒ヘビの死者257名（男性128名，女性129名），ツツガムシ45名（男性23名，女性22名），ムカデ10名（男性4名，女性6名）であり，性比はほぼ1：1となっている。

イギリスでは後述のクロスズメバチ属を中心としたハチの死亡者70名の性別では，男31名，女39名で，女性が多くなっている[85)]。したがって日本人の場合，男性が女性に比べて特異的にハチ刺症により死亡しやすいといえるであろう。

年間の死亡者の変動では，1984年の73名が最多で，最少は1993年の16名であるが，年平均では30名となっている。最多年の1984年は全国的にスズメバチが異常発生した年であるが，他の年度でも40名以上の死者があった1982，83，86，87，90，94年のいずれも，都市におけるスズメバチ駆除数が多かった年なので[53), 57)]，多発生年にはハチ刺症が増加し，死亡者も多い傾向があるといえる。また，統計に現れた数字は死亡時にハチに刺されたことがはっきりしている場合に限られているが，

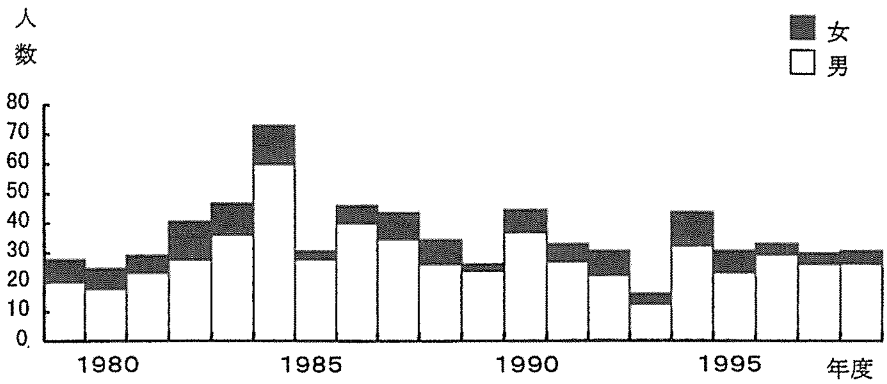


図1．ハチ刺症による死亡者の年次変動（厚生省人口動態統計による）

実際には山の中でハチの攻撃を受け不慮の死をとげても，ほかの死因にされている場合もあると思われる。

また，死亡者の年令は，筆者が新聞記事等により確認した154例では10代2例，20代4例，30才代7例，40才代40例，50代43例，60才代42例，70才代14例，80才代6例となっており，40〜60才の中高年が多い。

これらの犠牲者の加害種は厚生省の統計では明らかにされていないが，筆者が新聞記事や各地の保健所などの情報をもとに現地調査等により種名を判断できたのは，表1のようであった。これによればスズメバチ科のアシナガバチ亜科34例，スズメバチ亜科73例，ミツバチ科ミツバチ属1例で，一般にスズメバチと呼ばれるスズメバチ亜科のハチが68%を占め，その中でも大型のスズメバチ属によるものが45例で圧倒的に多く，次いで小型種のクロスズメバチ属が26例であるが，小型種でもホオナガスズメバチ属によるものは2例となっている。

種名のはっきりしているものでは，キイロスズメバチ（ケブカスズメバチ）が15例と最多で，次いでオオスズメバチ13例で，クロスズメバチとセグロアシナガバチがともに12例となっている。他は，フタモンアシナガバチ，シダクロスズメバチ，キアシナガバチ，コアシナガバチ，チャイロスズメバチ，モンスズメバチなどが1〜4例である。また，ミツバチ（セイヨウミツバチ）による死者は，筆者の知る限りでは1名のみで，これは1995年7月に，横浜市内で趣味の養蜂として6群のセイヨウミツバチを飼っていた養蜂家の蜜絞りを手伝っていた男性（36才）が数頭に刺されたものである。

北海道におけるハチによる死亡事例として，猪股・高橋[22]は，1979〜1990年の12年間に22名（男18名，女4名）が犠牲となり，そのうち種名が特定できたのは営巣していた5例で，キイロスズメバチ2例，オオスズメバチ，クロスズメバチ，シダクロスズメバチ，各1例としている。

東京都下におけるハチ死亡者8名（性別不明）の場合，加害種は2例がキイロスズメバチを含めたスズメバチ属，2例はアシナガバチ亜科（属不明）で，他の4名は不明とされている[21]。

また，これらの犠牲者を刺したハチの数は，1〜数頭と十数頭以上に区別してその割合をみると（表1），アシナガバチ属では26：2で少数個体による攻撃が大部分を占める。しかし，スズメバチ亜科では，両者の割合は33：19となっており，十数頭以上の多数に刺された例も3分の1以上を占めている。一般に，1〜数頭の少数個体の刺症による死亡は，蜂毒による中毒死よりも，蜂毒中の蛋白成分に対するIgE抗体が関わるI型アレルギーが原因とされ，アナフィラキシーショックを惹き起して死亡したとみなされる[7,30,74]。しかしスズメバチ属では，瞬時に多数のハチに攻撃されることもあり，しかも後述のように1頭のハチが体に大顎で噛みついて何度も刺すので，十数頭以上の多数に刺された場合，毒性が強いうえ1頭当りの毒量も多いので，蜂毒そのものの生理作用によって死亡する場合もあると考えられる。とくにオオスズメバチでは数十頭に刺されると，被害者の体内に注入される毒量は攻撃個体数だけでは推量できな

表1．ハチ刺症による死亡者の加害種と刺した個体数

種名	死亡例数	刺した個体数		
		1～数頭	十数頭以上	不明
スズメバチ科 Vespidae				
アシナガバチ亜科 Polistinae				
アシナガバチ属 *Polistes*				
セグロアシナガバチ *P. yokohamae*	12	10	0	2
フタモンアシナガバチ *P. chinensis*	4	3	0	1
キアシナガバチ *P. rothneyi*	2	2	0	0
コアシナガバチ *P. snelleni*	1	1	0	0
不明種 *P.* spp.	15	10	2	3
アシナガバチ亜科 計	34	26	2	6
スズメバチ亜科 Vespinae				
クロスズメバチ属 *Vespula*				
クロスズメバチ *V. flaviceps*	12	8	3	1
シダクロスズメバチ *V. shidai*	3	1	1	1
不明種 *V.* spp.	11	4	2	5
クロスズメバチ属 計	26	13	6	7
ホオナガスズメバチ属 *Dolichovespula*				
不明種 *D.* spp.	2	1	0	1
ホオナガスズメバチ属 計	2	1	0	1
スズメバチ属 *Vespa*				
キイロスズメバチ *V. simillima*	15	9	3	3
オオスズメバチ *V. mandarinia*	13	3	6	4
チャイロスズメバチ *V. dybowskii*	1	0	0	1
モンスズメバチ *V. crabro*	1	0	0	1
不明種 *V.* spp.	15	7	4	4
スズメバチ属 計	45	19	13	13
スズメバチ亜科 計	73	33	19	21
ミツバチ科				
ミツバチ属 *Apis*				
セイヨウミツバチ *A. mellifera*	1	1	0	0
ミツバチ科 計	1	1	0	0
合計	108	60	21	27

いほど多量の毒を注入される可能性もある。

一方，外国の場合，ハチによる死亡者の統計例のあるアメリカでは，ミツバチによる死者が圧倒的に多い。たとえばParrish[77]は，有毒動物による死者460名のうち，ハチ目は229名で49.8%を占め，ヘビ30.0%，クモ14.1%よりもはるかに多いことを述べ，さらにハチの内訳はミツバチが124例，アシナガバチ亜科69例，クロスズメバチ属22例，大型ホオナガスズメバチ属及びスズメバチ属10例，アリ4例としている。また，アメリカにおけるハチ刺症による死亡者400人の調査[7]で

は，加害したハチのグループが明らかになっているのは88例であるが，ミツバチが44例と半数を占め，次いでアシナガバチ亜科およびホオナガスズメバチ属の大型種（原文では wasp and hornet）としてまとめられているハチグループが26例で，クロスズメバチ属（原文では yellowjacket）は18例となっている。

イギリスでは，1949～1969年の21年間に，スズメバチ類（主としてクロスズメバチ属）による死亡者は70例で，年間0～8名となっているが，加害種はアメリカと比べてスズメバチがミツバチの約3倍となっている[15), 85)]。

また，筆者が1981～1983年に3度にわたり，インドネシアのスマトラ島に社会性ハチの生態調査のため滞在していた折，西南部のパダン市とその周辺を中心に，聞き取りによって確認したハチ刺症による死亡者は1960～80年代の間に98名あった。その加害種はネッタイヒメスズメバチ *Vespa tropica leefmanis* やツマグロスズメバチ *V. affinis* などのスズメバチ属によるもの42名，ナミヤミスズメバチ *Provespa annomala* やオオヤミスズメバチ *P. noctura* などの中型で夜行性のヤミスズメバチ属によるもの7名，ミツバチ中の最大種で巨大な巣をつくるオオミツバチ *Apis dorsata* によるもの47名であった（松浦，未発表）。

2）ハチ刺症の発生時期と加害種

社会性ハチによる刺症時期は加害種によって異なる。アシナガバチ類では7月中旬から8月中旬にもっとも被害が多く，ついで9月中旬から10月中旬にも小さな山がある[49)]。アシナガバチの巣の活動期は，温帯でも亜熱帯の沖縄でも9月中には終わっている。したがって，二つのピークのうち前半のものは，巣を刺激したために働きバチが怒って刺したものがほとんどであると考えられる。後半の山は巣を刺激したものではなく，ほとんどが家のなかで刺されたものである。これは秋になると，日中に戸外で干した洗濯物や蒲団のなかに，人家付近で生活するフタモンアシナガバチやセグロアシナガバチなどの新女王が越冬場所として潜りこむ。これが室内に持ち込まれ，知らずにそれを圧して刺されるのである[55)]。

スズメバチ類の場合，営巣活動の期間はアシナガバチ類にくらべて長く，秋遅くまで続く。北海道では，スズメバチはどの種類も10月には営巣活動を終えるが，東部の十勝地域では1988～90年の3年間における刺症被害者295人の刺傷時期は8月に最も多く，加害種はクロスズメバチ，シダクロスズメバチ，ニッポンホオナガスズメバチ，キイロスズメバチ（ケブカスズメバチ）などとなっている[1)]。しかし，その他の地方では南に行くほど一般に遅くなる。とくにスズメバチのなかでももっとも刺症被害の多いキイロスズメバチとコガタスズメバチは10月末から11月末まで活動が続く[55)]。

長野県青木村における1980～90年の11年間にわたるハチ刺症患者663例では，被害は3～12月にわたるが，7～9月の3カ月間で492例（74.2%）と全体の3／4以上が集中し，とくに8月は221例（33.3%）と圧倒的に多い。この場合，ハチは，アシナガバチとスズメバチで，その種名は不明であるものが多いが，同定された種ではセグロアシナガバチ，キイロスズメバチ，クロスズメバチの順に多くなっている[71)]。

長野県佐久市佐久総合病院における1979～91年の13年間におけるハチ刺症患者は1,711名で，月別では1～12月に及ぶが，8月をピークとして，7～10月の4カ月で87.7%に達している。それらのハチの種類は，アシナガバチとスズメバチで70%を占め，セグロアシナガバチ，キイロスズメバチ，クロスズメバチなどが同定されている[3)]。

名古屋市における1988～97年の10年間におけるコガタスズメバチを中心とした6種のスズメバチの刺症被害は321件で，被害人数は295名であるが，それらは6～11月に発生している。被害は8～10月の3カ月で86.9%を占め，ピークは9月の35.2%で，これは月別の駆除件数の消長ともほぼ一致しているという（名古屋市生活衛生センター，未発表）。

和歌山，三重，大阪，奈良，京都など主に関西地方では，刺症被害は6～10月のあいだに発現し，ピークは8月下旬～10月中旬となっている[49)]。この時期はこの2種のスズメバチを中心に巣の発達がもっとも盛んで，働きバチの数も年間を通じて最多である。また行楽や遠足のシーズンなので野山へ出かける機会も多く，児童などが集団で襲われることが少なくない。

3）刺症部位

安彦[1)]は北海道十勝地域におけるスズメバチの刺症362例について，刺された部位は上肢が167件（46.1%）と最多を占め，とくに右手，右腕の被害は左手，左腕の約2倍で，利き手による人の動作との関連が想定される

という。次いで，顔面（68 例），首（62 例）が多く，下肢（33 例），躯幹（胸・腹・背）（16 例），頭部（11 例），その他（5 例）の順となっている。また，刺された原因として，巣の近くの作業や近寄ってきたハチを払いのけるなど巣及びハチに直接・間接の刺激を与えたことが，過半数を越えると推定している。

小川原[71), 72), 73)]によれば，上述の長野県青木村におけるアシナガバチとスズメバチを中心としたハチ刺症 378 例では，刺症部位は，顔面（80 例），腕（79 例），手（72 例）が圧倒的に多く，次いで頭部（43 例），足（28 例），下腿（17 例），大腿（13 例），頸部（15 例）の順で，他に背部，項部，臀部，胸部，腹部，耳介が 7〜1 例などとなっている。これらは，農林作業中やハチの巣の採取の際の刺症事故が大部分であるが，露出部と動きのある部位が刺されている。また，前述の佐久総合病院の患者では，手（29.1%）がもっとも多く，次いで顔（17.4%），上肢（14.1%），頭（12.1%）の順で，やはり露出部を襲ってきたハチを手で払おうとして，手を含めた上肢に被害が多くなると考えられている[3)]。

実際のハチの攻撃は露出部だけでなく，着衣の上からも毒針を突き通していると考えられる。しかし，毒針が斜めまたは水平に挿入された場合は皮膚に達しないので，刺症被害として現れにくいと考えられる[49)]。

北アメリカのホオナガスズメバチ属の各種は，ヒトを襲う時は頭部と上半身に集中するが，クロスズメバチ属の大部分の種は体の各部を攻撃するという[17)]。こうした例は日本産の両属にも認められるが，これは両者が野外で獲物を狩る際の行動と関連があるとみられる。すなわち，ホオナガスズメバチ属のハチは一般に地上より 1.5 m 以上の比較的高所を，一方，クロスズメバチ属は 1.5 m 以下の低所で獲物を狩ることが多いからである[17)]。

なお，スズメバチとともにもっとも攻撃性の激しいハチとして知られている東南アジアの熱帯のオオミツバチ *Apis dorsata* では，ヒトへの集団攻撃の際は，鼻孔や耳内へも侵入して刺す[48)]が，スズメバチやアシナガバチなどではそうした例は知られていない。

4）ハチの追撃距離

子供の頃，アシナガバチやスズメバチの巣をいたずらして追いかけられたり，刺された経験をもつ人も少なくないだろう。巣に強い振動を与えたり損壊するなどの刺激を与えて，攻撃個体の大部分が巣を飛び立った場合，逃げる相手をどこまで追うかは防衛反応のひとつの目安となる。

刺激を与えた後に足早に，または全速力で巣から遠ざかった時，体の周辺にまつわりついたハチのすべてが攻撃対象を離れて巣へ戻る距離は，種によってかなり異なる。

アシナガバチでは一時に追撃する距離は巣から数 m〜30m で，オキナワチビアシナガバチやヤマトアシナガバチでは 10m 以内と短く，一方，キアシナガバチやセグロアシナガバチは 20〜30m ともっとも長い。

スズメバチでは，日本産のスズメバチ属の大部分の種は 10〜50m は追いかけてくるが，ヒメスズメバチでは，まったく追撃しないか，あっても数 m である。これまでもっとも長い距離は，筆者の体験ではモンスズメバチとオオスズメバチが，それぞれ巣から直線距離で約 80m であった。また，東南アジアの森林に生息するビロウドスズメバチでは数十頭に約 120m を追われたことがある[41)]。こうしたスズメバチ属に比べて体の小さなクロスズメバチ属やホオナガスズメバチ属は，いずれの種も 10〜30m 程度の追跡にとどまることが多い。北アメリカでは，ホオナガスズメバチの最大種の *Dolichovespula maculata* がヒトを 30m を追いかけ[79)]，また，クロスズメバチ属の 3 種（*Vl. acadica*, *Vl. pensylvanica*, *Vl. vulgaris*）は脊椎動物に対しては 30m 以上を追跡するという[4)]。

こうしたアシナガバチやスズメバチの追撃時間は既知のいずれの種でも数秒から長くても数分にとどまり，相手を途中で見失った場合でも，巣から 20〜30m 離れると探索に執着しない。

一方，東南アジアのオオミツバチでは，いったん蜂起すると執拗に相手を追いかける。筆者自身のインドネシア・スマトラにおける体験では，巣へ 1m まで接近し写真撮影をしようとして攻撃を受けたが，数千頭の働きバチにより 30 分以上にわたって約 2km を追撃された。この間に藪の中や水中に潜っても大部分の働きバチは巣へ戻らずに探索を続け，再び攻撃対象を見つけだして攻撃を繰り返したが，この時筆者の体には顔面を中心に約 200 本の毒針が刺さっていた[48)]。

5）攻撃の標的としての黒色

スズメバチの巣に無帽状態で近寄ると，頭髪や眼など黒い部分を真先に攻撃してくる。また着衣が黒い場合，

他の色，たとえば白，黄，赤などに比べて，初期の攻撃が集中することは山林業の従事者やハチ駆除業者など，スズメバチと接する機会の多い人々の間ではよく知られている[43), 75)]。

とくに，眼に対する攻撃は侵入者に対する防衛行動として効果的とみなされる。西山・戸塚[70]はスズメバチによる角膜刺傷として45例をまとめており，そのうち5例は失明に至っている。スズメバチの攻撃の標的としての色について，著者による以下の試験例がある（松浦，未発表）。

オオスズメバチの巣口より5m離れた場所で，縦，横ともに20cmの方形をした黒，黄，白のそれぞれの布を同時に振った場合，最初の3分間では，黒布へ飛来し攻撃した働きバチは36頭に達したが，黄と白ではそれぞれ3頭にとどまった。しかしながら，これらの布を振り続けた10分後には，それぞれの飛来攻撃個体数は，黒42頭，白40頭，黄43頭となって色の違いによる差はみられなくなった。その後，いったん巣の前から退去して，10分後に再び同じ3色の布を振った場合，最初の1分間では黒68頭，黄12頭，白7頭であったが，3分後には，黒76頭，黄78頭，白76頭となり，その後も各色に対する飛来と攻撃数にはほとんど差は認められなかった。

これは最初の標的としては視覚的に黒がねらわれるが，巣の付近にとどまる限りは，黄と白の色彩の着衣でも，黒と同じように攻撃を受けることになる。この原因としては，黒以外の色彩の布でも，巣付近にとどまっていると，空中に霧状に放出される蜂毒中の警報フェロモンが布に付着し，それらが巣内のハチを誘引して，視覚よりも化学的刺激源となって，ハチの攻撃をうけるためと考えられる。したがって，ハチの巣の駆除の際に使用される防護服や，スズメバチの生息地で農林作業などをする場合の着衣は，白色が望ましいといえる。しかし，いったん毒液が付着した場合には，色彩にかかわらず攻撃を受けることになるので，ヒトの場合，スズメバチの攻撃に遭遇した時は，一刻も早く巣から離れることが望ましい。

こうした黒への攻撃は，前述したようにスズメバチの天敵として重要な地位を占めるアジア民族と深い関わりがあると考えられる。大型のスズメバチ属は東アジアに集中的に分布し，とくにその発祥地とみなされる中国雲南地方は種，個体数ともに多い。そこではほとんどすべての少数民族が今なおスズメバチの巣を採取し，幼虫や蛹を蛋白源として利用している[59)]。スズメバチにとってアジアの諸民族は最大最強の捕食性天敵であり，それに対応する防衛戦略として，アジア民族特有の黒い髪と瞳をねらったスズメバチ側の先制攻撃的な防衛戦略が進化したと考えられるのである[57)]。

2. 日本の社会性カリバチの種類と生活史の概要

アシナガバチ亜科とスズメバチ亜科の分類と生態について，日本に生息する種を中心に概要を紹介するが，詳しくは松浦[48), 49), 55)]などを参照してほしい。

1) アシナガバチ亜科

世界中には29属約800種が知られており[10), 31)]，日本には，チビアシナガバチ属*Ropalidia*，ホソアシナガバチ属*Parapolybia*，アシナガバチ属*Polistes*の3属11種を産す。それらの種は以下の通りで，（　）内には分布を示した。

アシナガバチ亜科　Polistinae

チビアシナガバチ属*Ropalidia*；(1)オキナワチビアシナガバチ*R. fasciata*（奄美以南の琉球列島）；(2)ナンヨウチビアシナガバチ*R. marginata*（小笠原諸島）

ホソアシナガバチ属*Parapolybia*；(1)ヒメホソアシナガバチ*Pp. varia*（本州～九州）；(2)ムモンホソアシナガバチ*Pp. indica*（本州～九州）

アシナガバチ属*Polistes*；(1)フタモンアシナガバチ*P. chinensis*（北海道～九州）；(2)トガリフタモンアシナガバチ*P. riparius*（北海道）；(3)コアシナガバチ*P. snelleni*（北海道～九州）；(4)キボシアシナガバチ*P. nipponensis*（北海道～九州）；(5)ヤマトアシナガバチ*P. japonicus*（本州～九州）；(6)セグロアシナガバチ*P. jadwigae*（本州～九州）；(7)キアシナガバチ*P. rothneyi*（北海道～九州）

チビアシナガバチ属のハチは体長1cm前後と小型で，日本産の2種は蓮の実型の小さい巣を作り，攻撃性は強くない。しかし，東南アジアの熱帯やオーストラリアには本属は225種（亜種も含む）が分布し[32)]，なかにはスズメバチの様な外被をもつ大型の巣を作り，巣を刺激した場合の攻撃性も激しい種が少なくない。

ホソアシナガバチ属は，日本産の2種では外被のない

単巣盤型の巣を作り，攻撃性はやや強い。この仲間（ホソアシナガバチ族 Epiponini）はスズメバチのいない南アメリカの熱帯で壮大な適応放散を遂げ，多くの種に分化し，複巣盤で外被をもつなどさまざまなタイプの巣がみられる[80]。働きバチが数万に達する種もあって，攻撃性の強いグループも知られている。

アシナガバチ属は日本には7種を産するが，社会性カリバチでは唯一の世界中に分布する大きな属で200種余が知られている[10]。いずれも蓮の実型の単巣盤露出巣で，働きバチの数は一般に数十頭と小規模で，攻撃性はそれほど強くない。

生活史は温帯のアシナガバチ亜科のいずれも1年性で，ホソアシナガバチ属とアシナガバチ属は，本州では4～5月に越冬した女王が単独で巣をつくり，6～7月に働きバチが羽化する。オスと新女王の羽化は7～8月で，普通，オスは新女王より数日早い。その後，両者の同時羽化が3～4週間続いた後，オスについでメスの順に羽化が終息する。オスと新女王の羽化期は，同種であれば地域差は少なく，ヤマトアシナガバチ，セグロアシナガバチ，キアシナガバチのように東北地方から沖縄，南西諸島まで分布する種では，いずれの地方でも7～8月となる[55]。オスと新女王が羽化する盛夏の頃から育子活動はしだいに停止し，残った幼虫や蛹は成虫に共食いされたり，巣外に捨てられる。オスと新女王は，羽化より1～2カ月後に巣を離れ交尾するが，その時期は種によって異なり，新女王だけが越冬する。

アシナガバチ亜科では女王と働きバチ，および働きバチ間には一般に触角や大顎による攻撃や威嚇行動を通じて順位関係が存在し，産卵，外役，内役に関して分業がある。女王と働きバチの間の形態的区別は一般に明確であるが，新女王の羽化前に出現する大型の働きバチでは，形態的に女王と働きバチの中間型を示す個体もある。

幼虫の食物として，鱗翅目幼虫を中心に各種の昆虫を狩るが，農作物，街路樹，庭木などにつく青虫や毛虫を食べる益虫でもある。炭水化物源として，アブラムシ，カイガラムシなどの甘露，花蜜，熟した果物をなめ，種によっては樹液も集める。

メス（女王，新女王，働きバチ）のみが尾端に産卵管由来の毒針をもち，刺されると，痛み，腫れ，かゆみをともない，数日後に回復する。しかし，過去にアシナガバチやスズメバチによる刺症体験をもち，ハチ毒にアレルギー体質となっている人の場合，血圧低下，発疹，吐き気などの全身症状を呈し，重症では死亡することもある。

2）スズメバチ亜科

この仲間は4属67種で構成され，日本にはスズメバチ属*Vespa*，ホオナガスズメバチ属*Dolichovespula*，クロスズメバチ属*Vespula*の3属16種を産し，それらの種は以下の通りで（　）内には分布を示した。

スズメバチ亜科　Vespinae

クロスズメバチ属*Vespula*；(1)クロスズメバチ*Vl. flaviceps*（北海道～九州）；(2)シダクロスズメバチ*Vl. shidai*（北海道～九州）；(3)キオビクロスズメバチ*Vl. vulgaris*（北海道～本州中部）；(4)ツヤクロスズメバチ*Vl. rufa*（北海道～九州）；(5)ヤドリスズメバチ*Vl. austriaca*（北海道～本州中部）

ホオナガスズメバチ属*Dolichovespula*；(1)キオビホオナガスズメバチ*D. media*（北海道～本州）；(2)シロオビホオナガスズメバチ*D. pacifica*（北海道，本州，四国）；(3)ニッポンホオナガスズメバチ*D. saxonica*（北海道）；(4)ヤドリホオナガスズメバチ*D. adulterina*（北海道～本州中部）

スズメバチ属*Vespa*；(1)モンスズメバチ*V. crabro*（北海道～九州）；(2)チャイロスズメバチ*V. dybowskii*（北海道～本州中部）；(3)キイロスズメバチ*V. simillima*（北海道～九州）；(4)コガタスズメバチ*V. analis*（北海道～九州）；(5)ヒメスズメバチ*V. ducalis*（本州～九州）；(6)ツマグロスズメバチ*V. affinis*（八重山諸島）；(7)オオスズメバチ*V. mandarinia*（北海道～九州）

いずれも外被のある大型の巣を作り，働きバチの数が多く，一般に攻撃性も強い。大型種の多いスズメバチ属23種は東アジアの温帯から熱帯に集中して分布し，一方，小型種のクロスズメバチ属22種とホオナガスズメバチ属19種は，いずれの分布もスズメバチ属より北に偏っており，ユーラシアと北アメリカの冷温帯から寒帯にその中心がある[6),12),63)]。またヤミスズメバチ属*Provespa*は東洋熱帯に3種のみ生息する夜行性の中型スズメバチで，灯火に飛来するので夜間に刺症被害がある[52]。

スズメバチ亜科は南半球の大陸には自然分布しないが，

近年，クロスズメバチ属の2種（*Vl. germanica*と*Vl. vulgaris*）が南アフリカ，オーストラリア，ニュージーランド，チリなどに人為的に導入され，とくにニュージーランドでは多年性の巨大なコロニーを形成し，重要な刺症害虫となっている[15),63)]。

この仲間はいずれも典型的な社会生活を営み，日本のような温帯では1つの巣にはただ1頭の女王と数十～数千頭の働きバチがいて，アシナガバチ亜科と同様に1年性の生活史をもつ。

越冬した女王は，4～6月に単独で巣をつくり，働きバチの羽化後は巣外の活動をやめて産卵に専念する。働きバチは6～7月より羽化し，以後，巣は急速に発達する。夏の終わりから秋にオスと新女王が育てられ，巣外で交尾したのち，新女王だけが土中や朽ち木のなかで，通常，単独で越冬する。オス，働きバチ，旧女王は冬までに死に絶え，温帯では翌年，巣が同種によって再び利用されることはない。

巣はほぼ球状で下方に増築され，数個～十数個の巣盤が多数の支柱でつながれ，全体は外被で覆われるが，その形状は種によって特徴がある。外被の表面に通常1個の出入口をもつ。

幼虫の食物として各種の昆虫，クモなどを狩るが，食性は分化し，ヒメスズメバチのようにアシナガバチ類の幼虫と蛹だけを獲物とする「専門食」，モンスズメバチのようにセミ類をとくに好む「準専門食」，キイロスズメバチやクロスズメバチのように「何でも食」として生きた各種の昆虫類のほか，カエルや魚の生肉まで集めるものもある[47)]。また，炭水化物源として樹液，花蜜，甘露，熟した果実や，スズメバチ属ではシラタマタケ（キノコ）を好み，行楽地では飲み残しの砂糖入りのジュースの空缶などにも群がる。

近年，とくに大型スズメバチ類の生息地である都市周辺の丘陵地や低山地が住宅地化されるとともに，ヒトとの接触の機会が増え，刺症事故が増えている[53)]。ハチ毒そのものがアシナガバチより強いうえ，営巣規模がはるかに大きく攻撃性も強いので，刺された場合の被害は大きい。

3. 巣を狙う外敵

社会性ハチの防衛的攻撃は，天敵やその他の動物などの他種に向けられる場合と，同種のほかの巣の個体，及び巣内の他の個体に向けられる場合がある。

ここでは巣を狙う天敵を便宜的に次の4グループ，すなわち，(1)巣内の幼虫や蛹の寄生者，(2)社会寄生者，(3)捕食者としての社会性昆虫，(4)捕食者としての脊椎動物に分け[19),55),86)]，それらの概要を紹介する。

1）巣内の幼虫や蛹の寄生者

アシナガバチ亜科とスズメバチ亜科で寄生者の種構成にやや違いが見られる。アシナガバチ亜科では，捕食寄生者として約40種の昆虫が知られており，膜翅目のヒメバチ科 Ichneumonidae とヒメコバチ科 Eulophidae，双翅目のヤドリバエ科 Tachinidae などによる寄生と，鱗翅目のメイガ科 Pyralidae 幼虫による捕食が世界中から記録されている[36)]。これらの天敵は，寄主であるアシナガバチの巣が露出しているので，寄主の隙を狙って，直接巣に侵入し比較的容易に卵を産みつける[55)]。

スズメバチ亜科では，幼虫や蛹の捕食寄生者は約20種で，代表的なのは膜翅目のヒメバチ科とカギバラバチ科 Trigonalidae，甲虫目のハナノミ科 Mordellidae である[15),55),63),85)]。これらの寄生者にとっては，スズメバチの巣は外被に覆われ，その出入り口は普通1個しかないうえ，たくさんの働きバチに守護されているので巣内部へ侵入するのは難しい。したがって，アシナガバチの寄生者に比べると，一般にコロニーの生産性に及ぼす影響は少ない。このほか，成虫の体内寄生者としてスズメバチネジレバネ類，メバエ類，センチュウ類などがある[15),55)]。

2）社会寄生者

アシナガバチやスズメバチの一部の種には社会寄生（social parasitism）を示す種がいる。たとえばヨーロッパのヤドリアシナガバチ属*Sulcopolistes*の3種はアシナガバチ属の数種を寄主とするが[14)]，日本産のアシナガバチでは社会寄生種は知られていない。スズメバチでは日本産のヤドリスズメバチ，ヤドリホオナガスズメバチ，チャイロスズメバチは，女王がそれぞれ同属の特定種の巣に侵入して相手の女王を殺し，巣を乗っ取ったのち寄主の働きバチを労働力として利用する[55),63)]。

こうした社会寄生者に対して，寄主側もさまざまな防衛や攻撃の行動を示すが，それらは次に述べる捕食者としての社会性昆虫に対する行動と異なる点が多く，本稿では上記の紹介にとどめる。

3）捕食者としての社会性昆虫

社会性膜翅目であるアリとスズメバチは，アシナガバチやスズメバチに対する捕食者として重要な地位を占める[20),55),89)]。

アリによる攻撃は日本などの温帯では，女王の単独営巣期から働きバチの個体数の少ない初期の巣に限られることが多い。しかし，熱帯ではアリは全営巣期間を通じて油断のならない捕食者であり，その捕食圧が社会性カリバチの営巣習性の進化に重大な影響を与えたと考えられている[25)]。

アリの社会性ハチに対する攻撃は次の特徴をもつ[86)]。すなわち(1)歩行による地上からの侵入なので，巣への進入ルートは限られる，(2)ハチよりはるかに小さいが数が多く，ハチは個別よりも集団で反撃したほうが効果的である，(3)攻撃は，直接に巣に加えられ，次に述べる空中からの攻撃者のスズメバチとはその様式がまったく異なる。したがってアリに対してはアリ忌避物質の塗布など独特の防衛戦略がとられており，それらはJeanne[25),27)]，Turillazi[88)]，Starr[85)]などに詳しい。

一方，社会性ハチの中でも体が大型で巣当りの個体数が多いスズメバチ属は，その分布の中心地である日本も含めた東南アジアの地域では，アシナガバチにとってもさらに同じグループのスズメバチにとっても，またミツバチなどの社会性ハナバチにとっても，その攻撃による被害はしばしば巣の壊滅状態を招く[46),47),48),55)]。

アシナガバチ亜科の場合，日本産のどの種類もヒメスズメバチによって，働きバチの羽化直前からその後の営巣期間の全てを通じて攻撃されるが，このスズメバチはアシナガバチの巣内の幼虫と蛹の体液だけを蛋白源としている。また他のスズメバチもあらゆるアシナガバチの巣を襲うが，その場合は成虫が主対象で，時に幼虫や蛹も捕食される[47),55)]。こうしたスズメバチの攻撃に対して，ほとんどのアシナガバチは反撃すらしないが，台湾や中国のトビイロアシナガバチ*Polistes gigas*のみが，スズメバチの攻撃を撃退できる。それは，この種がアシナガバチの中では最大型種で，餌場をめぐる闘争でもオオスズメバチさえ殺す能力をもつ[63)]ためである。ただし，このアシナガバチはヒトに対しては驚くほど温順で，巣への接近や接触に対しても攻撃性が弱い[41)]。

オオスズメバチはスズメバチのなかでも最大型で，その生息域では同所性の他種のすべてのスズメバチが巣を攻撃され，成虫も幼虫も皆殺しにされて全滅するという壊滅的被害をうける[55),60)]。さらに，本種と共通する餌場，例えば樹液などの分泌場所でも日常的にたえず攻撃を受ける[45)]。

オオスズメバチの他種の巣に対する攻撃は，スズメバチ類の巣が発達する8月中旬から11月初めまで続く。オオスズメバチ側は偵察個体が攻撃対象となる巣を発見すると，同巣の仲間を誘引するフェロモンを腹端から分泌し，相手の巣の付近一帯にこすりつけて戦闘個体を動員する。このオオスズメバチのコミュニケーションシステムにより，数頭～数十頭，ときに100頭を越える同巣の働きバチが集団で他種のスズメバチの巣を襲い，戦闘力のある相手の働きバチをすべて殺してから，内部に侵入して幼虫や蛹を餌としてすべて自分の巣へ運び去る。この戦闘は両者が死力を尽くして行なうもので，時には1週間も続き，オオスズメバチ側の死者もしばしば50頭以上と参加者の半数を超えるすさまじいものである。こうした集団攻撃を行なうのは現在知られている限りは日本のオオスズメバチだけである[55)]。しかし，オオスズメバチとその近縁種は中国，台湾，インドなど同属のスズメバチ属の分布域と広く重なっており，おそらくいずれの地域でも他の社会性ハチの強力な捕食者としての地位を占め，同様な攻撃を行なっていると考えられる。

こうしたオオスズメバチ側の集団的攻撃行動と被攻撃側のスズメバチ種の反撃行動のいずれも，社会性ハチの中でももっとも激しいとみなされるスズメバチ属の攻撃性の発達と進化に深く関っていると考えられる。それらは次に述べる脊椎動物の巣捕食者に対するスズメバチ側の防衛や反撃行動と共通点が多いからである。

4) 捕食者としての脊椎動物

アシナガバチは日本ではキツネなどの哺乳動物，カラスなどの鳥類の攻撃を受ける[48),94)]。また，北アメリカやヨーロッパでも10種以上の鳥類が巣の捕食者として記録されている[89)]。

スズメバチでは，クロスズメバチ類の幼虫や蛹などがヒグマやツキノワグマなどの大型動物の胃内からしばしば発見され[63)]，また営林署の山小屋に営巣していた営巣後期の大型のキイロスズメバチの巣がツキノワグマに襲われた直後の現場に遭遇したことがある（松浦，未発表)。東南アジア，ヨーロッパ，北アメリカなどでも，クマは各種のスズメバチの天敵として重要である[15)]。北アメリカでは小型種のクロスズメバチやホオナガスズメバチ類

の巣は，クマばかりでなく，スカンク，アナグマ，コヨーテ，アライグマなどに襲われ幼虫や蛹などを食べられるという[4]。また，猛禽類のハチクマは日本ではアシナガバチの巣のみならず，各種のスズメバチの巣を襲い，巣盤を1枚ずつくわえて幼鳥の餌として巣へ運ぶ。このタカは東南アジアやヨーロッパでもスズメバチの巣を襲うことでよく知られている。しかし，クロスズメバチなどの小型種では，襲われてもまったく反撃しないと言われている[15),66)]。

ヒトは現在でも地域によってはスズメバチの巣を採取して幼虫や蛹を食用としており，とくに営巣規模の大きなスズメバチ属やクロスズメバチ属の各種にとって最大の天敵となっている場合がある[57),58)]。

日本では，大正期には全国的にアシナガバチやスズメバチの幼虫や蛹を食用とする習慣があったが[65)]，現在でも長野，岐阜，愛知などで，クロスズメバチ類や大型のスズメバチ属の幼虫や蛹を食用とする。このため巣が発達する夏の終わりから秋には多量のスズメバチの巣が採集され，一部は市場で高価に売買される[49)]。また，中国南部，台湾，インドネシア，タイなど大型スズメバチ属が豊富な地域では，多量のスズメバチの巣が食用として採取されている[56),58)]。とくに，大型スズメバチの発祥地と考えられる中国の雲南省では，当地域の24族の少数民族がスズメバチ属の幼虫や蛹料理を伝統的な食文化としている。現在では住民の多数を占める漢族でもスズメバチを食用としており，1997～99年の筆者の現地調査では，省都の昆明市だけでもシーズンには1日に数十トン，巣に換算すると数千個以上が市場で取り引きされていた[58)]。この地域は世界でももっともスズメバチの種類が多く，スズメバチ亜科4属22種が生息しているが，これは世界中のスズメバチ種の1/3以上を占めているうえ，特に大型のスズメバチ属が多く[63)]，それらが食用の中心となっている。

現在では，スズメバチ食も含めた昆虫食は一般的には衰退化の傾向にある。しかし，東南アジアの各地に今も残っているスズメバチの食文化は，この地域ではスズメバチでも特に大型のスズメバチ属の種類数が世界中の他の地域に比べても圧倒的に多いことと深い関わりをもっている。ヒトは古くから身近に得られるスズメバチの幼虫や蛹を蛋白源として利用し，巣が最も大きくなった時期に，時には採集者自らが死に至るほどの危険を冒してまで，反撃する働きバチの大軍と戦いながら，それらを手に入れてきたのである。

スズメバチの巨大な巣と内部に待機する多数のハタラキバチは後述のように，大型の捕食者に対する防衛力誇示型の防衛戦略[46)]として評価できるが，一方で巣が大型化するほど，捕食者としてのヒトにとって食用資源としての価値は高まる。したがって，ヒトもまた被食者としてのスズメバチの防衛的攻撃性を進化させた重要な要因になっていることは確かであろう。

4. 防衛的反撃行動

社会性カリバチは巣をねらう外敵や侵入者から攻撃を回避するために，さまざまな防衛行動を示すが，それらは非攻撃性の消極的なものと，攻撃性のある積極的なものとに大別できる[46)]。

非攻撃性の防衛行動としてアシナガバチやスズメバチの場合，次のような多彩な戦略がみられる。

すなわち，(1)営巣場所の選択（遮蔽空間，周辺環境への擬似，引越し，逃去），(2)巣の構造（外被，入り口部分の煙突状突出，巣柄），(3)分泌物の利用（アリ忌避物質の巣柄への塗布），(4)警戒色（ミュラー型擬態）などである。

本稿では攻撃性のある積極的な防衛行動を主として取り扱うので，非攻撃性の防衛行動の詳細については松浦[46),55)]などを参照されたい。

攻撃性の防衛行動は，大型の捕食者やヒトがアシナガバチやスズメバチの巣に接近して，相手がその存在に気が付いた場合にみられる。その反応は(1)警戒行動，(2)威嚇行動，(3)武器（大顎，毒針，毒液）による攻撃行動の順に進行する。しかし，巣への接近でも急激に行われたり，巣に直接の強い振動や破損などの刺激があった場合は，警戒あるいは，警戒と威嚇の行動は省略されて，ただちに反撃のための攻撃行動に入る[49)]。

南米のホソアシナガバチ類では，脊椎動物のような大型の侵入者に対しては，巣内に引きこもり集団的な反撃を行なわない種類もみられ，*Protopolybia fuscatus*や*Polybia emaciata*などで知られている[24)]。また，*Parachartergus colobopterus*は刺症性の毒液ではなく，粘着性の毒液を外被上に立ったままで相手に噴霧する[28)]。このホソアシナガバチの1種の働きバチは，仲間に対する警報として外被上で腹部をたたいて信号を送る

が，相手がさらに攻撃を続ける場合は，粘着液の噴霧も止め，大部分のハチが一時的に巣から逃去する[87]。しかしながら日本や東南アジアの社会性カリバチでは，こうした行動のいずれの例も知られていない。

ここでは，毒針を用いた集団的防衛行動としての攻撃とそれに関連した行動を中心に紹介する。

1）見張り（門番）行動

日本産のアシナガバチ類ではいずれの種も巣が露出しているので，巣上にいる個体は，外敵の接近を視覚的に感知して一斉に反応することが多いが，見張り役としての分業の存在は確認されていない。

スズメバチ類では，巣に対する直接または間接の刺激がまったくない時でも，警戒行動としての見張り，あるいは門番を受け持つ個体が見られる。開放空間の営巣種であるキイロスズメバチやコガタスズメバチでは，外被上にあるただ1個の出入り口に，また屋根裏などの閉鎖空間や土中の営巣種であるモンスズメバチやクロスズメバチ類では，巣の本体から1～2m 離れた外界への開口部付近に留まって絶えず外を注視しているハチがいることが多い[55]。

巣口の見張り役を勤める働きバチは，コガタスズメバチでは9～11月の営巣盛期の巣では日中・夜間を通じて2～4頭である。巣に対する振動などの刺激がない場合，日中は同一個体が平均14.4分（10～80分）の見張りを続けたのち，外出したり内役に転じて交替するが，見張りのいないこともある。しかし，夜間は同一個体が平均12.6時間（3.4～13.7時間）の見張りを続け，異常のない場合はほとんど交替がないまま翌朝の日の出前の活動再開まで留まる（松浦，未発表）。

キイロスズメバチでは，巣の出入り口の見張り役は日中・夜間ともコガタスズメバチほどはっきりとは見られない。しかしながら，8～11月の営巣盛期には，日没前後から日没後30分～1時間の間に，数十～数百頭の働きバチが巣内から外被上へ移動し，巣口を中心に外被の表面全体に静止したまま夜を過ごす[47, 55]。これらの個体は頭部の向いている方向や外被上に占める位置はさまざまであるが，休息時の静止と違い，触角は逆八字状に前方へ向けられ，翅は腹部の側面にやや広げて位置し，警戒態勢を保っている。夜間に，本種の巣に対して光，振動，大きな音などの刺激が与えられると，これらの個体はすぐに外被上を敏速に歩き回ったり，巣から飛び散って攻撃を加える。営巣規模が大きくて働きバチの数が多い巣ほど，外被上のハチ数は増える。9～10月の発達盛期に全働きバチ数の10～25%が夜間の見張り役に従事し，それらの日齢は5～12日の個体で，オスや新女王はまったく参加しない（松浦，未発表）。キイロスズメバチでは，日中にも十数頭かそれ以上のハチが外被上に見られるが，それらは外被作りや扇風行動に従事している働きバチであって，異状がないかぎり警戒のために外被上に留まることはない。

こうした夜間の外被上における警戒行動は，スズメバチの中でももっとも攻撃性の強いとみなされる東南アジア産の開放空間営巣種のビロウドスズメバチ *Vespa basalis* やツマアカスズメバチ *V. velutina* などにも見られる[41, 63, 93]。一方，開放空間営巣種でも，同所性のコガタスズメバチやツマグロスズメバチなどは日本産の同種（別亜種）に比べて攻撃性は強いが，いずれも夜間はすべての個体が巣内に入っている[51]。また日本産のホオナガスズメバチ属のいずれの種も，夜間の外被上の見張りや待機行動はまったくみられないが，日中に刺激が加えられた巣などでは，いずれの種でも働きバチが夜遅くまで外被上に留まることがある。

一方，屋根裏や土中などの閉鎖空間に営巣するモンスズメバチやチャイロスズメバチなどは，外被上や外部に通じる坑道の壁面などへの静止は，発達盛期の巣では夜間に常に見られ，これらは見張りの機能をもつとみなされる[55]。

2）警戒行動

アシナガバチ類は巣が露出しているので，外敵の接近を視覚的に捕えたり，巣の付着している枝などが軽い振動を受けた場合，それに気がついた女王や働きバチは，すぐに巣上で相手に頭部を向け，触角をやや上方に開いて，相手の動きを注視する。巣の上に静止している個体がまず気が付くが，いずれの種でもじっとしたままで注視する。巣作りや給餌で動き回っている個体は気が付くのが遅いか，気が付いていったん作業を中断して相手を注視したのち，再びもとの仕事を始めることもある。

スズメバチ類では，軽微な刺激に対しても，警戒行動をとる働きバチは巣上を歩行したり巣付近を飛翔するなど，積極的に相手を探すのが特徴である。スズメバチの巣は外被に覆われており，出入り口は普通その表面に1か所あるが，そこから警戒のハチが次々と巣の表面や付

着基などに現われ動き回る。

巣の出入り口の位置は種によってきまっており，木の枝，軒下などの開放空間に営巣する種，たとえばコガタスズメバチ，キイロスズメバチ，ホオナガスズメバチ類などでは，発達した巣では側面に数頭が一度に通過できる程度の巣穴がある。

土中，樹洞，屋根裏などの閉鎖空間に営巣するオオスズメバチ，モンスズメバチ，チャイロスズメバチなどは，巣の底部は巣盤の一部または全体が見えるほど大きく開いており，そこが出入り口ともなっている。また小型種のクロスズメバチ類は土中や屋根裏などの閉鎖空間に営巣するが，外被は常に巣盤を完全に覆うので，出入口は開放空間の営巣種のように小さく，1個だけ側面に開口している。

スズメバチ類の場合，巣にヒトが近づいたり，草刈り機やチェンソーなどの激しい振動音やヒトの大声，また巣の付着基や営巣環境全体の軽い振動などにより，まず出入り口にいる警戒のハチが，次いで刺激の程度によっては巣内にいたハチも次々速足に歩いて外被上に現われる。それらの働きバチは触角をやや開いて前方上方に向け，翅をやや開き気味にしながら，それぞれの個体が外被上をいろいろな方向に歩き回って刺激源となった相手を探す。

土中営巣の場合，巣内のハチはヒトの接近を地表または地中を伝わってくる振動により感知するとみなされる。警戒のハチは外被上だけでなく，巣に至る坑道の壁，地表の出入り口とその周辺などにも群がり出て，一部は歩行後巣を離れて，付近を警戒飛行する。

巣に対する振動などの刺激が強いと，いずれの種でも巣口から勢いよく飛び出してきたハチは，外被上を走り回ったり，巣の付近の木の枝，葉，軒下，壁に歩行して移動したり，一部は巣口から飛び立って周辺を飛び回る。外役のために出巣しようとしていた個体も，異常を感ずると巣にとどまり，警戒に参加する。相手を発見できなかったり異状を認めなかった場合，2〜5分後にはまず巣の周辺を飛び回っていた個体からまっすぐに巣内へ飛んで戻る。次いで外被上に留まっていた個体が，巣の入り口に近い個体から順に巣内へ戻る。一方，外役から帰ってきた働きバチは，通常，警戒行動や次に述べる威嚇，攻撃行動にも参加せず，巣内に戻ることを優先する。

3) 威嚇行動

アシナガバチ類は基本的には草木の茂みの中など目立たない空間に営巣して，外敵との出会いの機会を減らしている。しかし，その防衛線を突破して相手が巣に近づいた場合，巣上の個体は一転して目だった行動によって威嚇に転じる。この仲間の巣は全体が露出した構造で，外敵の接近を視覚的に発見した場合，巣上の働きバチだけでなく，オスや女王，新女王なども加わり一斉に威嚇行動を示す[46]。

日本産のチビアシナガバチ属，ホソアシナガバチ属及びアシナガバチ属の威嚇行動に共通しているのは，スズメバチ類と異なり，巣上の個体はほとんど歩き回らないことで，相手を注視しながら次のような行動を示す。すなわち，各脚を突っ張り体全体を高くもちあげる。威嚇の程度が強いと前脚は前方へ向け，巣から離れる（たとえばオキナワチビアシナガバチ，ヒメホソアシナガバチ，キアシナガバチなど）。触角は前方へ八字状に開いてまっすぐに伸ばし，翅は折り畳んだまま後上方に八字状に広げ，腹部を大きく伸縮する，などであるが，種によって微妙な違いがある。また日本産のアシナガバチのなかでもっとも威嚇行動の顕著なキアシナガバチでは，体全体を細かく振動したり，腹端を曲げて相手に向けながら毒針をちらつかせるなどの行動がみられる[55]。

欧米では，アシナガバチ属について，威嚇や攻撃行動に関する詳しい研究があり，種間でも違いのあることが知られているが[86, 89]，日本ではこうした研究はほとんど行われていない。

スズメバチ類の威嚇行動は基本的には巣から飛び立って相手に接近したうえで，種によってさまざまな行動を示す[49]。最も一般的に見られるのは，相手に10数cm〜50cmまで接近し，その周囲を上下，左右にまとわりつくように飛び回る。スズメバチ属だけでなく小型種のクロスズメバチ属，ホオナガスズメバチ属の大部分の種でも，通常の飛翔時と異なる高い羽音を発しながら威嚇飛翔する。

スズメバチ属では，チャイロスズメバチが特有の威嚇的飛翔行動を示し，巣付近の地表すれすれに数十〜数百の働きバチが相手の足許付近を中心に1〜3mのジグザグを描いて敏速に飛び回る[55]。巣が発達して働きバチの個体数が多くなるほど，その飛翔範囲は数mから数十mへと広がりをみせる。東南アジアの森林に生息する

近縁のビロウドスズメバチも同じような威嚇飛翔をするが[41]，こうした行動は他のスズメバチでは知られていない。

また，スズメバチ属の各種は，相手の回りを飛び回る威嚇行動だけでなく，ホバリングしながら大顎を噛み合わせて「カチカチカチ……」とヒトにもはっきりと聞き取れるほどの威嚇音を発する。これは「ブンブン」という翅音とともに，相手がヒトの場合，威圧感と恐怖感を与えるのに効果的である。とくにオオスズメバチでは，発達した大顎による威嚇音が顕著なうえ，巣に近寄った相手に1～3m 離れた距離で，2～4m の高さにホバリングしながら「カチカチカチ」と発し続け，相手が動くとつぶての様に飛んできて体当たりする[60]。

4）武器（大顎・毒針・毒液）による攻撃行動

前述したハチの威嚇を無視したり，それに気が付かないとき，また，木の枝や軒下の巣では巣の付着部に急激な振動を与えたとき，さらに土中の巣では付近を通行したり巣に直接の振動を与えた場合などには，毒針などの武器を用いた反撃となる。

日本産のアシナガバチ亜科3属では，巣を飛び立ったハチは相手にぶつかった瞬間に腹端の毒針を皮下に突き通し，すぐに引き抜いて飛び離れる。相手が巣の付近に留まると，再び空中で態勢を立て直したのち，再攻撃を加える。しかし，日本産のいずれの種も追撃距離は通常5～20m までで巣に引き返す。また，毒針を突き立てるときは，スズメバチと異なり，相手を噛んだり脚で相手を捕捉しないので，毒針を同じ部位に何度も刺し続けることがない[55]。

スズメバチ類では，攻撃はアシナガバチに比べて執拗である。毒針で相手を刺すだけでなく，空中で毒液を相手の体や衣類などに噴霧する。また，体当たりした際に6本の脚でしっかりと相手を捕捉してから，大顎で噛み付いたまま離さず，毒針を何度も突き立てる。こうしたときに，手で強く払うと，噛みついた大顎とともにハチの頭部がちぎれて相手の皮膚，髪，衣類に残ることがある。また，いったん巣を離れて攻撃行動に参加したハチは，相手の回りを飛んでいるときや体当たりをしたときは，毒針の先端から毒液を霧状に噴出する。これは次に述べるように警報フェロモンとして巣の付近にいる他のハチを誘引し，飛来した個体に興奮と攻撃を引き起こす作用をもつ。

スズメバチの毒嚢から分泌される毒液は，毒針を通してヒトの皮下に注入されたり，噴霧されて眼，鼻，喉などに入ると，発痛や腫れなどハチ毒としての生理作用を示すばかりでない。それが空中に放出されてヒトの皮膚や衣類に付着した場合，毒液中に含まれる警報フェロモンが，その部分を攻撃の標的として仲間に知らせる機能をもち，他のハチの攻撃行動を増幅するので，さらに集中的に刺されたり毒液の噴霧を受ける[49]。

5）警報フェロモンとその作用

社会性カリバチの警戒や攻撃行動は，巣に対する刺激を直接に感知した個体によって引き起こされるばかりでなく，巣内や空中に放出された毒液に含まれる警報フェロモンによって，間接的に他の個体の反応が解発される。

これを最初に報告したのはMaschwitz[38]で，ヨーロッパ産のクロスズメバチ属の2種，*Vespula germanica* 及び*Vl. vulgaris*の同種の生きた働きバチを巣の入り口に置き，刺激して毒液を噴霧させると，巣内から働きバチが飛び出してきて近くの物体を攻撃することに気が付いた。また，ホオナガスズメバチの1種*D. arenaria*では攻撃の最中に毒液を噴霧し[17]，モンスズメバチでも巣が刺激を受けると毒液を空中に噴出するが[8]，こうした行動は，前述のように同巣の他の働きバチを動員して攻撃を激化させる。

その後，アシナガバチ及びスズメバチでは，毒液または毒腺及び毒嚢の抽出物が警報フェロモン源であることが，多くの種で発見された。すなわちアシナガバチ亜科ではアシナガバチ属の*Polistes canadensis*[27]，*P. exclamans*及び*P. fuscatus*[78]，ホソアシナガバチの1種*Polybia occidentalis*[26]及び同*P. sericea*[35]，チビアシナガバチ属の1種*Ropalidia romandi*[31]である。

スズメバチ亜科ではクロスズメバチ属の*Vl. germanica*，*Vl. vulugaris*[31]，*Vl. squamosa*[33]，ホオナガスズメバチの1種*Dolichovespula saxonica*[39]，スズメバチ属ではオリエントスズメバチ*Vespa orientalis*[23]及びモンスズメバチ*V. crabro*[91]，さらに東アジアの熱帯に固有のナミヤミスズメバチ*Provespa anomala*[40]などである。また，毒針が警報フェロモン源となっている例もあり，ホソアシナガバチの1種*Polybia rejecta*[76]で知られている。なお，警報フェロモンの存在は確かであっても，毒器官との関連がはっきりしていない種として，南米のホソアシナガバチ

族の *Protopolybia acutiscutis*[67),68)], *Apoica pallida*[83)]及び*Synoeca surinama*[13)]などがある。

社会性カリバチの警報フェロモンとして分離された化合物はこれまでにはスズメバチに関する次の2例のみである。すなわち，N-3-methylbutylacetamideがクロスズメバチの1種*Vl. maculifrons*[34)]及び*Vl. squamosa*[33)]から，また2-methy-3-butene-2-olがモンスズメバチの毒液から分離同定されている[91)]。後者の場合，モンスズメバチの働きバチに対しては，翅音による警戒威嚇，警戒飛翔，及び巣からの飛び立ちを誘発することが明らかになっている[91)]。

北アメリカ南部に生息するクロスズメバチの1種*Vl. squamosa*ではN-3-methylbutylacetamideが同種の働きバチを誘引し攻撃行動を誘発する[33)]。この化合物は同属で別亜属のキオビクロスズメバチ*Vl. vulgaris*の毒嚢の抽出物からも発見されたが，当時その機能については確認されなかった[5)]。その後，Landolt et al.[34)]はクロスズメバチの1種*Vl. maculifrons*の刺針器官からの抽出物に対して，働きバチが巣の周辺または攻撃対象への徘徊飛翔，対象物に向かっての風下からの直線及びジグザグの飛行，および対象物へ直接ぶつかっていく行動を示すことを報告した。

こうした反応行動は巣内から飛び出してくる働きバチに限られ，外役から戻ってきたハチは反応しなかったという。帰巣した個体は，巣口付近で異変があった場合でも，まず巣内へ入り込もうとして攻撃に参加しない行動を示すことは，日本も含めた東南アジアの各種のスズメバチでも共通して見られる。

北アメリカ産のクロスズメバチの1種*Vl. maculifrons*では，毒嚢抽出物に*Vl. squamosa*の警報フェロモンとして知られているN-3-methylbutylacetamideが共通して存在し，両種ともこの物質に同じ反応を示す[34)]。この場合，*Vl. squamosa*は社会寄生種として*Vl. maculifrons*の初期段階の巣に侵入して，相手の女王を殺したのち，働きバチを労働力として利用するので，一時的に両種は同じ巣に共存する[37)]。したがって，寄主と同じ警報フェロモンを利用するのは生態的にも適応的行動とみなされる。現在のところ，N-3-methylbutylacetamideが他のスズメバチの毒液中にも含まれるか，また他種でも警報フェロモンとしての作用をもつか，は明らかでない。

またLandolt et al.[34)]の上記の実験では，*Vl. maculifrons*の場合，合成されたN-3-methylbutylacetamideは毒嚢抽出物と比べて警報フェロモンとしての作用が弱かったので，毒嚢またはデュファー腺からの付加物も警報フェロモンとして存在する可能性を指摘している。

5. 攻撃性に関与する要因

攻撃性の発現程度にはいろいろな要因がある。種による違いがもっとも大きいが，同種でも，コロニーの発達段階，昼と夜，巣への干渉歴，オオスズメバチの偵察飛来，女王の有無，巣とそれ以外の場所（例えば餌場），地理的分布（亜種）などによって異なる。

1) 種による違い

攻撃性の程度をどのような評価によって客観的に表現するかは，なかなか難しい。ここではヒトが巣へ接近した場合，巣上または巣内のハチがどの程度までなら許容するかを基準とする。すなわち巣からの距離が長い種ほど早くから相手の接近に反応し，攻撃性も強いと見なされる。

アシナガバチでは，日本産のアシナガバチ属，ホソアシナガバチ属及びチビアシナガバチ属の3属間ではヒトの接近に対する反応に顕著な違いは見られない。いずれの種も巣に直接の振動を与えない場合，静かに巣に近寄れば約2mまでは巣上での翅や腹部の振動などの警戒行動は普通見られない。1m程度まで近寄ると，多くの種でこうした警戒行動が起こるが，その程度を相対的に示すと，もっとも顕著なキアシナガバチを筆頭に，もっとも反応の弱いヤマトアシナガバチまで次のようになる(以下アシナガバチを省略)。

キ＞コ≧ヒメホソ≧ムモンホソ＞フタモン≧セグロ≧オキナワチビ≧ナンヨウチビ≧キボシ≧トガリフタモン＞ヤマト

この順序は営巣規模とほぼ一致している。すなわち，育房数でみると上位のキ，コ，ヒメホソ，フタモンではしばしば500～1,000となるが，中位のムモンホソ，セグロ，オキナワチビなどは150～300で，これまでの最大巣の記録でも500を超えていない。さらに，下位のキボシ，トガリフタモン，ヤマトでは100を超える巣はほとんどない[50),55)]。

スズメバチでも日本産のスズメバチ属，クロスズメバチ属及びホオナガスズメバチ属の3属間では，ヒトの接近に対する反応に顕著な違いは見られず，同属内での種間差の方が大きい。前述のようにスズメバチ類は巣に直接の振動を与えない場合でも，近づくと巣を離れて警戒や威嚇の飛翔を行ない，ときには毒針による攻撃を加えることがあるので，アシナガバチ類に比べて防衛行動は積極的である。

日本産のスズメバチのなかでもっとも攻撃性の強い種とみなされるオオスズメバチでは巣から7～10m まで接近すると，最初は巣口付近のハチが威嚇のために飛んでくる。また，キイロスズメバチは，秋の発達盛期の巣では静かに近づいた場合でも，10m 位手前から警戒のハチが飛んでくることが多い。一方，もっとも温順なヒメスズメバチでは巣に十数 cm まで静かに近寄った時でも警戒や威嚇の飛翔は見られないことが多く，コガタスズメバチも巣の前1～2m に立っても，急激な動きをしない限りは出入りする働きバチは関心を示さない。とくにヒメスズメバチは，巣に直接刺激を加えると，激しい羽音を立てて相手の周りを威嚇的に飛翔することはあっても，刺しにくることは稀である。

これを相対的に並べると，日本産の社会性寄生種で働きバチカストをもたないヤドリスズメバチとヤドリホオナガスズメバチの2種を除いた14種のスズメバチでは，次のようになる（以下スズメバチを省略)。

オオ≧キイロ≧チャイロ≧モン＞ツマグロ≧シダクロ≧クロ≧キオビクロ≧キオビホオナガ≧シロオビホオナガ≧ニッポンホオナガ≧ツヤクロ＞コガタ＞ヒメ

この順序も営巣規模とほぼ一致しているが，アシナガバチほどははっきりしていない。育房数でみると上位のオオとキイロはしばしば5,000～10,000に達する大規模営巣種であるが，同属のチャイロ，モン，ツマグロでは最大規模でも4,000となることは稀である。一方，シダクロ，キオビクロ，クロなど小型のクロスズメバチ属は大きな巣ではしばしば10,000育房を越える。しかしながらキオビホオナガ，シロオビホオナガ，ニッポンホオナガなどのホオナガスズメバチ属の種はいずれも300～2,000育房で，攻撃性はそれほど強くなく，巣へ2～3m まで近寄っても警戒飛行が見られないことが多い。また，下位3種のツヤクロ，コガタ，ヒメは，これまでの最大巣の記録でも1,500育房を超えない小規模営巣種で，とくに最下位のヒメでは300育房を超えることが稀である[50),55)]。

2) コロニーの発達段階

初めに述べたように，アシナガバチやスズメバチは温帯・熱帯を問わず原則として1年性の巣を営むが，最初はたった1頭の女王が巣を作り，その子供である働きバチが羽化してから営巣規模は急速に大きくなる。そして，働きバチ数が最大になった時点でオス，ついで新女王を育てたのち巣は解散する。

こうした巣の発達状態と攻撃性の発達は密接な関わりがあり，どの種でも働きバチ数の増加とともに攻撃性は高まる。女王が1頭で巣を作っている単独営巣期では，アシナガバチやスズメバチの巣に直接いたずらをしても警戒や威嚇のための飛翔はするが，刺しに来ることはほとんどない。攻撃性の強いキイロスズメバチやオオスズメバチでも，働きバチが羽化後で数頭～十数頭の段階では，静かに近寄れば巣まで2～3m でも刺しに来ることは少ない。しかし，両種とも働きバチ数が数十～数百頭と増加するにともない，攻撃を受けずにそれと同じ距離まで巣に近寄ることは困難で，その安全距離は長くなるのである。

Hermann[19)] は「コスト／利益配分論」の立場から巣の発達と攻撃性について説明している。たとえば，巣が作られて間もない場合のように投資がまだ少ないとき，巣内の成虫はあまり防衛行動を示さない。巣の発達につれ，その投資が増えるにしたがって防衛力は高まっていく。もし，環境条件が良く天敵なども少なければ，投資は永続的に行われ，防衛行動もそうでない場合よりも際立つと言うのである。

ただし，巣の発達にともなって防衛力が高まるというのは，個々の働きバチの攻撃性が強くなるということだけではない。アシナガバチやスズメバチでは，同一巣であっても，巣の発達につれ，羽化する働きバチはしだいに大型化していく。したがって，個体レベルでも，武器としての大顎や毒針は体サイズにともなって大きくなり，その結果相手の受ける損傷も強まると考えられる。

さらに巣レベルでみると，働きバチの個体数が増えた場合，巣内の労働力が増大し，それが外敵に対する潜在的防衛力として寄与する。というのはスズメバチの巣内では，働きバチは，育児，造巣，営巣などの仕事に費やす時間よりも，じっと静止したり，ぶらぶらと歩き回っ

ている時間が多く，両者をあわせると日中の活動の約半分の割合を占める[44]。こうした仕事への待機とみなされる働きバチは，巣の発達につれ数が増えるが，いったん危急があった場合，ただちに巣の外へ飛び出して攻撃に加わるとみなされる。したがって，巣をねらう外敵に対して，こうした待機個体の存在は潜在的防衛力として評価できる。

巣の発達とともに，種によっては営巣場所や巣の構造が変わるため，ヒトとの接触の機会が増加して刺激が多くなり，攻撃性の昂進につながる場合もある。たとえばモンスズメバチやチャイロスズメバチでは，屋根裏などの広い空間に営巣した場合，夏から秋の発達盛期には，巣の本体とは別に，外界との出入り口周辺や露光部を覆うような幅広い外被状の目張りを作る[47,55]。それはしばしば長さ2～3m，幅数cm～20数cmに達するが，その表面には外被と同様に数十頭の働きバチが昼夜にわたり留まって，警戒行動を示す。ヒトが，巣に近寄ると真先に飛んでくるのは，こうした目張り上に静止している働きバチである。

スズメバチ属の3種，キイロスズメバチ，モンスズメバチ及びチャイロスズメバチでは，6～8月に巣が発達して働きバチの個体数が増加すると，新女王の養育前に引っ越しを行なう巣が多い[47,55]。キイロスズメバチの場合，最初は女王が土中，石垣内部，地上のさまざまな隙間，屋根裏など，狭い閉鎖空間に単独で営巣するが，その後大部分の巣は軒下，岩壁，橋の下などの広い開放空間に引っ越しをする。こうした場所で夏～秋によく見かけるキイロスズメバチの巨大な巣はほとんどが引っ越し後の巣であって，最初からそこに女王バチが巣を作っていたのではない。

引っ越し前の閉鎖空間では巣は外から目立たないし，営巣規模も小さい段階なので，ヒトが巣を刺激して反撃を受ける機会は少ない。ところが，引っ越し後の巣は急速に発達するうえ，開放的な営巣環境ではヒトと接触する機会が多い。巣の近くを通ったり，人家では戸の開閉や巣付近での急激なヒトの動き，山間の橋の下などへの営巣では橋の上のヒトや車の通過による振動などによって，ハチを刺激し，攻撃を受ける機会も多くなる。

しかし，その攻撃の程度は営巣場所，日常のヒトとの接触状態，ヒトに石などを投げつけられるなどの干渉歴など，いろいろな要因によって異なり，一般化することは困難である。

3) 昼と夜の違い

日本産のアシナガバチやスズメバチはいずれも原則として昼行性であるから，日没後暗くなると，外役活動はすべて停止する。

アシナガバチ類のすべての種は，夜は巣の上に静止した状態で過ごし，巣へ静かに近寄っただけでは警戒状態などの反応を示すことはない。すなわち視覚的には，夜間はヒトの接近に反応することはない。しかし，巣やそれが付着している造巣基にヒトが息を吹きかけたり，振動などの刺激を与えると，翅を震わせ，いっせいに羽音を立てて警戒と威嚇を行なう。この時，懐中電灯などで巣を照らすと，一部の働きバチは巣を離れて照明を目指して飛んでくるし，ヒトに触れた場合はその瞬間に反射的に刺す。照明を消した場合，飛翔できずに地上へ落下し，付近を歩行しながら，人の体に触れると毒針を突き立てる。

日本産のスズメバチのなかでモンスズメバチは薄暮活動性があり，営巣後期の8～9月には日没後も3～4時間は樹液採集を中心とした外役活動をする場合がある[47]。なお，熱帯には夜行性の社会性カリバチがおり，南米のホソアシナガバチの仲間の*Apoica*属，東南アジアのヤミスズメバチ属やスズメバチ属の*Nyctovespa*亜属も日中は巣内に静止して日没後に活動する[49]。とくに，ヤミスズメバチは人家の灯火へ飛来し，分封群も走光性があるので，夜間の刺症被害が少なくない[52,58]。

スズメバチ類は，上述のようにモンスズメバチを除くと，夜間は巣の表面や巣口付近の個体は静止している。しかし，大規模営巣種のキイロスズメバチ，オオスズメバチ，クロスズメバチなどは，発達盛期の巣では外観上はハチの動きがほとんどなくても，巣内では夜通し活動が行なわれている。とくに造巣活動として外被の内側を削りとって新育房を作ったり，育房壁の拡張などが行なわれ，女王も産卵を続けている[47,55]。

夜間はスズメバチの巣が直接・間接に振動などの刺激を受けても，ハチの活動に必要な程度の照明がない場合にはハチは巣を飛び離れることはない。巣内から出てきた働きバチは，巣の表面ばかりでなく造巣基とその周辺にも移動して，触角を前方に向け翅をやや斜めに立てながら警戒歩行する。この時，ヒトがハチに触れた場合は反射的に刺される。オオスズメバチなど土中に営巣する

種では，夜間に巣を掘ると，ヒトが気が付かない間に靴や衣類などの隙間から潜り込み，大腿部にたどりついてから刺したり，首筋から入り込んで腹部や胸部に達してから刺すこともある。また，照明があると，その方向に飛ぶことができるが，消灯すると地上に落下し，あたりを歩き回って相手を探す。

4）巣への干渉歴

アシナガバチやスズメバチのいずれの種もしばしば巣が投石などを受けたりいたずらをされていると，ヒトの接近に対する警戒や反撃の行動は，そうでない巣に比べて迅速になる。とくに，キイロスズメバチやモンスズメバチなど大型のスズメバチ属では，こうした干渉が加えられていると，ふだんから外被上や巣口周辺，造巣基とその周辺などに待機して警戒に従事する働きバチが多くなるので，同じ営巣規模であっても外からの刺激に対して素早く，しかも最初からより多くのハチが攻撃に加わる[49]。

一方，ヒトが巣の前を歩行するだけの視覚刺激が繰り返されていても，巣に対する振動などの刺激をともなわない場合，巣内のハチは警戒などの行動が鈍くなったり，ヒトの歩行に反応を示さなくなる。とくに人の往来の多い人家の軒などのアシナガバチの巣では，しばしばこうした現象が見られる。また，オオスズメバチでもヒトが頻繁に通行する山路などの傍らに営巣した場合，営巣後期であっても巣の前を通過するヒトの動きに無関心に出入りを繰り返すことがある[2]。また，キイロスズメバチは地方によっては分限者バチ（山陰）やオウダイバチ（東海）などと呼ばれ，民家に営巣すると縁起が良いとして歓迎する風習がある。こうした地方では営巣初期の段階から，巣に対して振動刺激を与えないように住人が配慮している場合，営巣後期の巨大巣から1～2m 離れて静かに通行しても，警戒や攻撃行動が見られない場合があり，共存が可能となっている[49]。

5）オオスズメバチの偵察飛来との関連

前述のように，オオスズメバチは8～10月（時に11月）には，同所的に生息する他種のスズメバチを集団で攻撃し，相手の働きバチを皆殺しにしたうえで，巣内の幼虫や蛹を餌として運び去る。この集団攻撃に先がけて，オオスズメバチは1～数頭の偵察バチが，数日～1ヶ月以上にわたって他種の巣に飛来するようになる。キイロスズメバチ，モンスズメバチなどスズメバチ属では，偵察バチの飛来とともに，数十頭以上の警戒バチが巣内から現われ，巣の外被上や巣口から2～3m 以内の周辺部を，翅を開いたまま体を激しく震わせて走り回る。いったんオオスズメバチに発見された巣では，集団攻撃に至らなくとも，毎日，早朝から夕刻の間，たえず偵察のための飛来がある。そのため巣全体が非常に神経質になり，ヒトなどの接近に対しても敏感に反応し，巣から7～15m ほどに近寄るとヒトや家畜などにも攻撃を加える場合が少なくない。一方，両者の戦闘が始まった場合，数百頭を越える両種のスズメバチが巣の付近を乱舞し，互いに刺しあって激しい殺しあいを行なうが，その場合の攻撃対象は戦闘者に限られ，ヒトやイヌなどは現場付近にいても攻撃を受けることはほとんどない。

6）女王の有無

アシナガバチやスズメバチはいずれの種でも，働きバチの羽化後の育児期間中に女王が死亡すると，その直後の7～10日間は働きバチの間で，代位女王の地位をめぐって緊張が高まり，巣に対する外からの刺激に反応しやすくなる。その後，働きバチの一部に産卵する個体が現われるが，こうした巣では産卵しない働きバチの間で頻繁に闘争が起こり，巣社会は不安定な状態となっている[62]。したがって，同じ営巣規模の巣でも，女王の亡失した巣は正常な巣に比べて外からの刺激に反応しやすい。例えば巣を振動した場合，キイロスズメバチやクロスズメバチでは働きバチが巣から飛び出してくる時間が早くなったり，その個体数が増える傾向がある。

7）巣以外の場所

社会性ハチのヒトに対する攻撃は，本来は巣を守るためのものであるから，ヒトに対する威嚇や攻撃は巣に対する直接・間接の刺激に反応したものである。日本産のアシナガバチのすべてと，スズメバチではオオスズメバチを除いた全ての種は，巣を離れた場所では原則としてヒトを攻撃対象として襲うことはない。たとえば，野外で餌集めの最中の働きバチを棒でつついたりその活動を妨げたとしても，その場から逃げ去り，反撃して刺しに来ることはない。

オオスズメバチだけは例外で，同種のほかの巣の個体や他の動物に対して，餌場を死守する習性がある。たとえば，クヌギなどの樹液には時に数十頭のオオスズメバチが集まって樹液を摂取していることがある。この場合，すべて同じ巣の個体であって，そこへ他の巣の個体が飛

んできた場合，追い払ったり捕えて刺し殺してしまう[45]。こうした場所へヒトが近寄ると，大顎を開いたり，腹端を相手に向けて曲げ毒針をちらつかせて威嚇し，これを無視して近づくと刺しに来る。

8）地理的分布（亜種）

アシナガバチとスズメバチのいずれも，営巣規模は種によって一定の傾向があり，育房数によって相対的に大規模営巣種と小規模営巣種に区別される[54]。アシナガバチの場合，北海道から九州まで広い分布域をもつ種でも，営巣規模には地理的分布による違いはほとんどない。たとえば，キアシナガバチは，沖縄本島や石垣島産と本州産はいずれも別亜種であるが，育房数は200～500と共通する[55]。また，スズメバチでもクロスズメバチ属やホオナガスズメバチ属では北海道産と本州中・南部とで両者の巣の大きさにほとんど違いは見られない[55]。

しかし，種によっては，同種でも分布域によって営巣規模に顕著な違いが見られる。たとえばオオスズメバチは，日本では北海道から九州まで分布するが，北海道や東北などの寒冷地の個体群に比べて，九州など温暖地の個体群は，育房数や働きバチの個体数において4～5倍の大きさをもつ。筆者の体験では，ヒトが本種の巣に近寄って攻撃を受けた場合，攻撃に参加する働きバチ数は，秋の発達盛期の巣において，北海道（観察地：札幌・芽室・北見）では通常10～30頭で最大でも50頭を超えることはなかったが，九州（同：熊本・鹿児島）では通常50～120頭で200頭を超える場合も見られた（松浦，未発表）。本種は1頭あたりの毒量はスズメバチ亜科のなかで最多であるうえ，毒性も他のスズメバチに比べてはるかに強い[81]ので，営巣規模の大きな地方では集団で襲われた場合，直接の毒作用だけで致死量に達する危険がある。

おわりに

ハチ刺症は刺咬動物による被害のなかでも最も症状が激しいもののひとつであろう。人体に注入されるハチの毒液の量はわずか数$\mu \ell$に過ぎないが，痛み，腫れ，かゆみなどの一連の生理作用をひき起こし，とくにハチ毒アレルギー体質者にとっては重篤状態に陥る危険性ももつ[1),3),21),22),62),63),72),73)]。スズメバチやアシナガバチなどの巣がある環境や営巣活動の時期には，偶発的に発生する刺症事故の予防策と刺傷後の処置を考慮して行動する必要があり，とくにハチ毒アレルギー体質者はふだんから不慮の事故に備えた準備と対応が望ましい[49),61),62),72)]。

本稿では触れなかったが，スズメバチやアシナガバチのハチ毒成分はヒスタミンやコリンエステラーゼなどヒトや哺乳動物などの生理活性物質と密接に関連した成分が多いことが特徴であり[69]，ヒトという強大な捕食者の生理機能を逆手にとった社会性カリバチの防衛戦略として注目される。前述したハチ毒中の攻撃・警報フェロモンとともに，ハチ毒の機能や役割，その成分物質については，社会性ハチに特有の行動学や生態学と関連したいっそうの解明が期待される。

要　約

本総説では，日本におけるハチ刺症について，主に社会性カリバチの攻撃行動との関連において述べた。日本では社会性ハチの刺症による死者は1979～1998年の20年間に719名で，年平均30名となる。致命的なハチ刺症を引き起こすハチの仲間は，スズメバチ属*Vespa*，クロスズメバチ属*Vespula*及びアシナガバチ属*Polistes*の3属が最も重要であった。ハチ刺症による死者の性別は，男性は女性の4倍に達した。刺症による死亡者の年令は，30才以下では全体の8.4%（13／108）に過ぎず，81.2%は40～60才台であった。またハチ刺症による死亡者の大部分はハチ毒の直接的影響でなく，アレルギー性（アナフィラキシーショック）に起因した。

社会性カリバチの巣に対する，哺乳動物などの大型侵略者に向けた防衛及び攻撃行動が重点的に述べられ，次の諸点に関して考察した。すなわち，(1)生活史の特性，(2)巣の捕食者と寄生者，(3)巣の捕食者に対する行動的な防衛機構，(4)防衛及び攻撃行動の程度に関わる要因である。また，守衛，警告，威嚇及び攻撃の程度は(1)種間差，(2)営巣規模，(3)巣の発達段階，(4)巣への干渉歴，(5)大型スズメバチによる捕食，(6)女王の有無，(7)昼夜の違い，(8)地理的変異（亜種）などの諸要因が相互に関りあっている。

引用文献

1）安彦敏嗣．十勝地域におけるスズメバチの生態と刺傷被害の実態調査および被害防止対策，北海道公衆衛生学雑誌，5：179-185（1991）．

2) 足立純一. スズメバチの驚異, pp.222, 自刊, 神戸 (1979).

3) 安藤幸穂. ハチ刺症患者の治療について-佐久総合病院での臨床事例-, (松浦誠, 大滝倫子, 佐々木真爾, 横山達也, 岡田邦彦共著), 蜂刺されの予防と治療, pp. 174-184, 林材業労働災害防止協会, 東京 (1996).

4) AKRE, R. D. and H. C. REED Vespine defense. In : Defensive Mechanisms in Social Insects (ed., HERMANN, H. R.), pp.59-94, Praeger Publishers, New York (1984).

5) ALDISS, J. B. J. F. Chemical communication in British social wasps (Hymenoptera : Vespidae). 252pp, Ph. D. Thesis, Univ. Southampton (1983).

6) ARCHER, M. E. A key to the world species of the Vespinae (Hymenoptera). Res. Monogr. Coll. Ripon & York St.John, 2 : 1-41+figures (1989).

7) BARNARD, M., Studies of 400 Hymenoptera sting deaths in the United States. J. Allergy Clin. Immunol. 52 (5) : 259-264 (1973).

8) BATRA, S. W. T. Sexual behavior and pheromones of the European hornet, *Vespa crabro germana* (Hymenoptera : Vespidae). J. Kansas. Entomol. Soc., 53 : 461-469 (1980).

9) CARPENTER, J. M. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In : The Social Biology of Wasps (eds., Ross, K. G., and R. W. Matthews,), pp.7-32, Cornell Univ. Press, New York (1991).

10) CARPENTER, J. M. Distributional checklist of species of the genus *Polistes* (Hymenoptera : Vespidae ; Polistinae, Polistini). Am. Mus. Novitates, 3188 : 1-39 (1996).

11) CARPENTER, J. M. and J, KOJIMA Checklist of the species in the subfamily Stenogastrinae (Hymenoptera : Vespidae). J. New York. Entomol. Soc., 104 : 21-36 (1996).

12) CARPENTER, J. M. and J, KOJIMA Checklist of the species in the subfamily Vespinae (Insecta : Hymenoptera : Vespidae). Nat. Hist. Bull. Ibaraki Univ., 1 : 51-92 (1997).

13) CASTELLON, E. G. Alarma e defesa no ninho de *Synoeca surinama* (L.) (Hymenoptera : Vespidae). Acta Amazonica, 11 : 377-382 (1981).

14) CERVO, R. and F. R. DANI Social parasitism and its evolution in *Polistes*. In : Natural History and Evolution of Paper-Wasps (eds., Turillazzi, S. and M. J. West-Eberhard,), pp.98-112, Oxford Univ. Press, New York (1996).

15) EDWARDS, R., Social Wasps : Their Biology and Control, pp398, Rentokil, East Grinstead (1980).

16) FREISLING, J. Zur Psychologie der Feldwespe. Z. Tierpsychol. 5 : 439-463 (1943).

17) GREENE, A., R. D. AKRE, and P. J. LANDOLT The aerial yellow-jacket, *Dolichovespula arenaria* (Fab.) : Nesting biology, reproductive production, and behavior (Hymenoptera : Vespidae). Melanderia, 26 : 1-34 (1976).

18) HEATH, R. R. and P. J. LANDOLT The isolation, identification, and synthesis of the alarm pheromone of *Vespula squamosa* (Drury) (Hymenoptera : Vespidae) and associated behavior. Experientia, 44 : 82-83 (1988).

19) HERMANN, H. R., Defensive mechanisms : general considerations. In : Defensive Mechanisms in Social Insects (ed., HERMANN, H. R.), pp.1-31, Praeger Publishers, New York (1984).

20) HERMANN, H. R., and M. S. Blum Defensive mechanisms in the social Hymenoptera. In : Social Insects Ⅱ, (ed., HERMANN, H. R.), pp.77-197, Academic Press, New York (1981).

21) 秦 和寿. 東京の山地におけるハチ刺傷の疫学的研究, 登山医学. 15 : 117-121 (1995).

22) 猪股 寛・高橋健一. 北海道におけるハチ刺症による死亡事例の検討, 第43回日本寄生虫学会. 日本衛生動物学会北日本支部合同大会講要. : 2 (1996).

23) ISHAY, J., H. BYTINSKI-SALZ, and A. SHULOV Contributions to the bionomics of the Oriental hornet *Vespa orientalis*. Israel J. Entomol., 2 : 45-106 (1967).

24) Jeanne, R. L. Descriptions of the nests of *Pseudochartergus fuscatus* and *Stelopolybia testacea*, with a note on a parasite of *S. testacea* (Hymenoptera, Vespidae). Psyche, 77 : 54-69 (1970).

25) Jeanne, R. L. The adaptiveness of social wasp nest architeceture. Q. Rev. Biol., 50 : 267-287 (1975).

26) Jeanne, R. L. Alarm recruitment, attack behavior, and the role of the alarm pheromone in *Polybia occidentalis* (Hymenoptera : Vespidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 9 : 143-148 (1981).

27) JEANNE, R. L. Evidence for an alarm substance in *Polistes canadensis*. Experientia, 38 : 329-330 (1982).

28) JEANNE, R. L. and M. G., KEEPING Venom spray-

ing in *Parachartergus colobopterus*: a novel defensive behavior in a social wasp (Hymenoptera: Vespidae). J. Insect Behav., 8: 433-442 (1995).

29) KEEPING, M. G. Absence of chemical alarm in a primitively eusocial wasp (*Belonogaster petiolata*, Hymenoptera: Vespidae). Insectes. Soc., 42: 317-320 (1995).

30) 小林睦生. わが国におけるハチ刺傷の現状と問題点, 医学のあゆみ. 183 (7): 474-479 (1997).

31) KOJIMA, J. Evidence for an alarm pheromone in *Ropalidia romandi* (Le Guillou) (Hymenoptera: Vespidae). J. Aust. Entomol. Soc., 33: 45-47 (1994).

32) KOJIMA, J. and J. M. CARPENTER Catalog of the species in the polistinae tribe Ropalidiini (Insecta: Hymenoptera: espidae). Am. Mus. Nat. Novitates, 3199: 1-96 (1997).

33) LANDOLT, P. J. and R. R. HEATH Alarm pheromone behavior of *Vespula squamosa* (Hymenoptera: Vespidae). Florida Entomol., 70: 222-225 (1987).

34) LANDOLT, P. J., R. R. HEATH, H. C. REED, and K. MANNING Pheromonal mediation of alarm in the eastern yellowjacket (Hymenoptera: Vespidae). Florida Entomol., 78: 101-108 (1995).

35) LANDOLT, P. J., R. L. JEANNE and H. C. REED Chemical communication in social wasps In: Pheromone Communication in Social Insects (eds., Vander Meer, R. K., M. D. Breed, M. L. Winston and K. E. Espelie), pp.216-235, Westview Press, Colorado (1998).

36) 牧野俊一. 寄主としてのアシナガバチ. 個体群生態学会報, 37: 53-66 (1983).

37) MACDONALD, J. F., and R. W. MATTHEWS *Vespula squamosa*: A yellow-jacket wasp evolving toward parasitism. Science,190: 1003-1004 (1975).

38) MASCHWITZ, U. Alarm substances and alarm behavior in social Hymenoptera. Nature, 204: 324-327 (1964).

39) MASCHWITZ, U. Alarm pheromone in the long-cheeked wasp, *Dolichovespula saxonica* (Hymenoptera: Vespidae). Dtsch. Entomol. Z., 31 : 33-34 (1984).

40) MASCHWITZ, U. and H. Hanel Biology of the southeast Asian nocturnal wasp, *Provespa anomala* (Hymenoptera: Vespidae). Entomol. Gener., 14: 47-52 (1988).

41) 松浦誠. 台湾産スズメバチ類の巣採集記. 生物研究 (福井), 14: 16-20 (1970).

42) MATSUURA, M. Data for nests of the giant paper-wasp, *Polistes gigas* Kirby, in Formosa with special consideration of colony size. Life Study (Fukui), 14: 35-40 (1970).

43) MATSUURA, M. Nesting habits of several species of the genus *Vespa* in Formosa. Kontyu, 41: 286-293 (1973).

44) 松浦誠. 社会性狩蜂・スズメバチの生活, アニマ, 29: 68-72 (1976).

45) 松浦誠. オオスズメバチの樹液孔における行動, 特に種内及び種間の優劣位関係について, ミツバチ科学, 1: 111-118 (1980).

46) 松浦誠. ハチ類の多彩な防衛戦略, 自然, 38: 3-8,78-84 (1983).

47) MATSUURA, M. Comparative biology of the five Japanese species of the genus *Vespa* (Hymenoptera, Vespidae). Bull. Fac. Agric. Mie Univ., 69: 1-131 (1984).

48) 松浦誠. 社会性ハチの不思議な社会. 261pp, どうぶつ社, 東京 (1988a).

49) 松浦誠. スズメバチはなぜ刺すか. 291pp, 北海道大学図書刊行会, 札幌 (1988b).

50) 松浦誠. 蜂の生態と蜂毒. 皮膚, 32 (増 8): 1-5 (1990).

51) MATSUURA, M. Biology of three *Vespa* species in Central Sumatra (Hymenoptera, Vespidae). In: Natural History of Social Wasps and Bees in Equatorial Sumatra (eds., SAKAGAMI, S. F. et al.,), pp.113-124, Hokkaido University Press, Sapporo (1990).

52) MATSUURA, M., *Vespa* and *Provespa*. In: The Social Biology of Wasps (eds., Ross, K. G., and R. W. Matthews), pp.232-262, Cornell Univ. Press, New York (1991).

53) 松浦誠. 都市で多発するスズメバチ (1), (2). インセクタリウム, 29: 68-75, 116-125 (1992).

54) 松浦誠. スズメバチの生活史型 -営巣習性を中心に. 昆虫社会の進化 (井上民二・山根爽一編著), pp.329-372, 博品社, 東京 (1993).

55) 松浦誠. 図説社会性カリバチの生態と進化. pp.353, 北海道大学図書刊行会, 札幌 (1995).

56) 松浦誠. インドネシアのジャワ島東部におけるトウヨウミツバチのハチの子料理, ミツバチ科学. 19 (4) : 149-154 (1998).

57) 松浦誠. 日本における昆虫食の歴史と現状－スズメバチを中心として－, 三重大学生物資源学部紀要. 22: 89-135 (1999).

58) MATSUURA, M. Size and composition of swarming colonies in *Provespa anomala* (Hymenoptera, Vespidae), a nocturnal social wasp. Insectes sociaux, 46: 219-223 (1999).
59) 松浦誠・程士国・高鷹. 中国雲南における食用としてのスズメバチ－その市場と調理法について, 三重大学生物資源学部紀要. 22: 47-61 (1999).
60) MATSUURA, M., and S. F., SAKAGAMI A bionomic sketch of the giant hornet, *Vespa mandarinia*, a serious pest for Japanese apiculture. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. . Zool., 19: 125-162 (1973).
61) 松浦誠・大滝倫子・佐々木真爾・安藤幸穂・掘清彦・清水俊男. 蜂の生態と蜂毒及びその予防治療対策. pp.253, 林材業労働災害防止協会, 東京 (1988).
62) 松浦誠・大滝倫子・佐々木真爾・横山達也・安藤幸穂・岡田邦彦. 蜂刺されの予防と治療, pp.344, 林材業労働災害防止協会, 東京 (1996).
63) 松浦誠・山根正気. スズメバチ類の比較行動学. pp.428, 北海道大学図書刊行会, 札幌 (1984).
64) MATSUURA, M. and S. YAMANE Biology of the Vespine Wasps. pp.323, Springer-Verlag, Berlin (1984).
65) 三宅恒方. 食用及薬用昆虫に関する調査, 農事試験場特別報告. 30: 1-203 (1919).
66) 宮崎学. 鷲と鷹, pp.149, 平凡社, 東京 (1981).
67) NAUMANN, M. G. Swarming behavior: Evidence for communication in social wasps. Science, 189: 642-644 (1975).
68) NAUMANN, M. G. The nesting behavior of *Protopolybia pumila* in Panama (Hymenoptera: Vespidae). Ph. D. dissertation, Univ. Kansas, Lawrence, Kansas (1979).
69) 中嶋暉躬. ハチ毒の科学, ミツバチ科学, 4: 9-14 (1983).
70) 西山敬三・戸塚清一. スズメバチによる角膜刺症. 眼紀, 35: 1486-1494 (1984).
71) 小川原辰雄. 信州-農村を診断する-青木村の診療録, pp.270, 桜華書林, 長野 (1987).
72) 小川原辰雄. 蜂刺症. pp.90. 桜華書林, 長野 (1991a).
73) 小川原辰雄. 蜂刺症11年間663例の観察, 日本医事新報. 3522: 29-34 (1991b).
74) 大滝倫子. 第2章蜂刺されによるアレルギー症状 (松浦誠, 大滝倫子, 佐々木真爾, 横山達也, 岡田邦彦共著), 蜂刺されの予防と治療, pp.121-160. 林材業労働災害防止協会, 東京 (1996).
75) 小野正人. スズメバチの科学. pp.174, 海游舎, 東京 (1997).
76) OVERAL. W. L., D. SIMOES, and N. GOBBI Colony defense and sting autotomy in *Polybia rejecta* (F.) (Hymenoptera: Vespidae). Rev. Bras. Entomol., 25: 41-47 (1981).
77) PARRISH, H. M. Analysis of 460 fatalities from venomous animals in the United States. American J. Med. Sci. 245: 129-141 (1963).
78) POST, D. C. and R. L. JEANNE Venom as an interspecific sex pheromone, and species recognition by a cuticular pheromone in paper wasps (*Polistes*, Hymenoptera: Vespidae). Physiol. Entomol., 9: 65-75 (1984).
79) RAU, P. The nesting habits of the bald-faced hornet, *Vespula maculata*. Ann. Entomol. Soc. Am., 22: 659-675 (1929).
80) RICHARDS, O. W. and M. J. RICHARDS Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera Vespidae). Trans. R. ent. Soc. London, 102: 1-170 (1951).
81) SASLAVASKY, H., J. ISHAY and R. IKAN Alarm substances as toxicants of the Oriental hornet, *Vespa orientalis*. Life Sci., 12: 135-144 (1973).
82) SCHMIDT, J. O., S. YAMANE, M. MATSUURA and C.K. STARR Hornet venoms: lethalities and lethal capacities. Toxicon, 24: 950-954 (1986).
83) SCHREMMER, F. Beobachtungen zur Biologie von *Apoica pallida* (Oliver, 1791), einer neotropischen sozialen Faltenwespe (Hymenoptera, Vespidae). Insectes Soc., 19: 343-357 (1972).
84) SEELEY, T. D. Social foraging in honey bees: how nectar foragers assess their colony's nutritional status. Behav. Ecol. Sociobiol., 24: 181-199 (1989).
85) SPRADBERY, J. P. Wasps. An Account of the Biology and Natural History of Solitary and Social Wasps. pp.408, University of Washington Press, Seattle (1973).
86) STARR, C. K. Holding the fort: colony defense in some primitively social wasps. In: Insect Defences. Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators (eds., Evans, D. L. and J. O. Schmidt), pp.421-463, State University of New York Press. New York (1990).
87) STRASSMANN, J. E., C. R. HUGHES and D. C. QUELLER Colony defense in the social wasp, *Parachartergus colobopterus*. Biotropica, 22: 324-327 (1990).
88) TIERNEY, A. J. The evolution of learned and innate behavior: contributions from genetics and

neurobiology to a theory of behavioral evolution. Animal Learning & Behavior, 14: 339-348 (1986).

89) TURILLAZZI, S. Defensive mechanisms in *Polistes* wasps. In: Defensive Mechanisms in Social Insects, (ed., HERMANN, H. R.), pp.33-58, Praeger Publishers, New York (1984).

90) VECHT, J. VAN DER Notes on Oriental Vespinae, including some species from China and Japan (Hymenoptera: Vespidae). Zool. Meded., 36: 205-232 (1959).

91) VEITH, H. J., N. KOENIGER and U. MASCHWITZ 2-Methyl-3-butene-2-ol, a major component of the alarm pheromone of the hornet *Vespa crabro*. Naturwissenschaften, 71: 328-329 (1984).

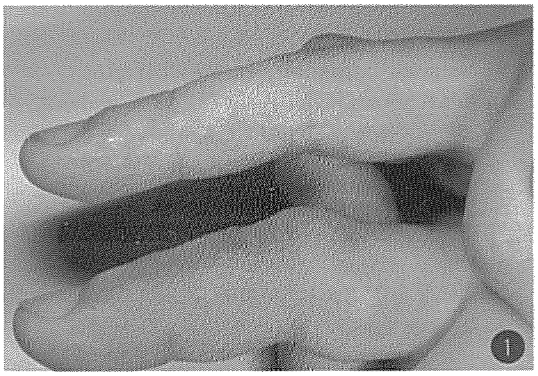
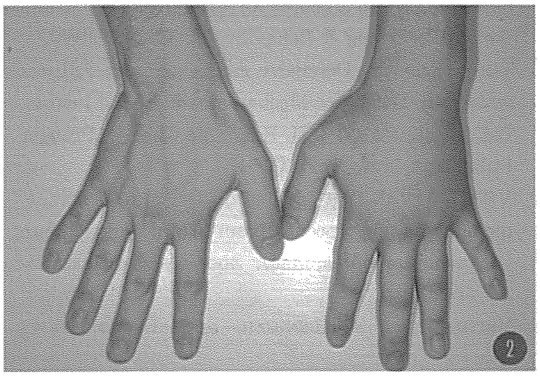
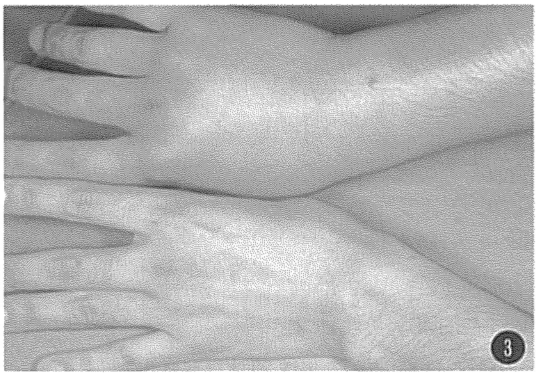
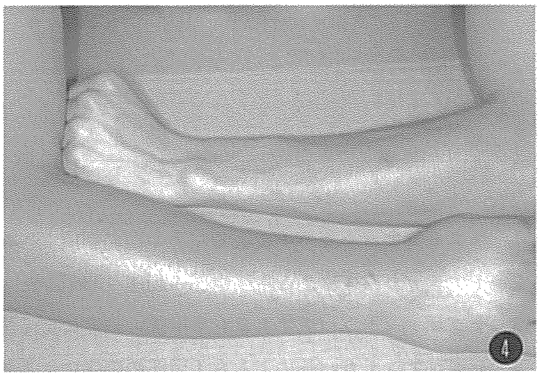
92) 山根爽一・山根正気. スズメバチ類（Vespinae）の巣の分解・整理ならびに研究法について. 生物教材, 10: 18-39 (1975).

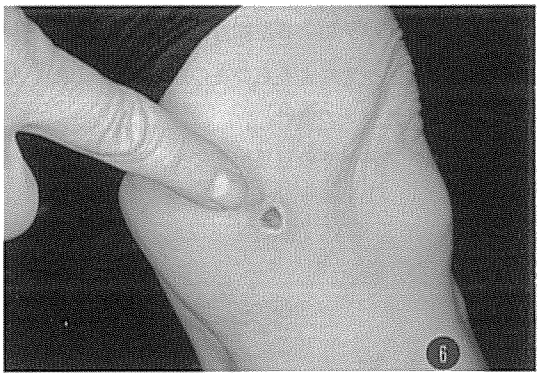
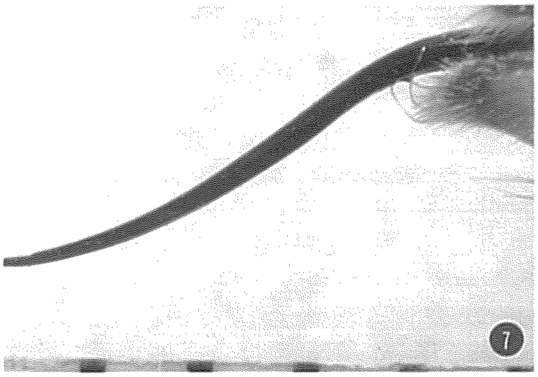
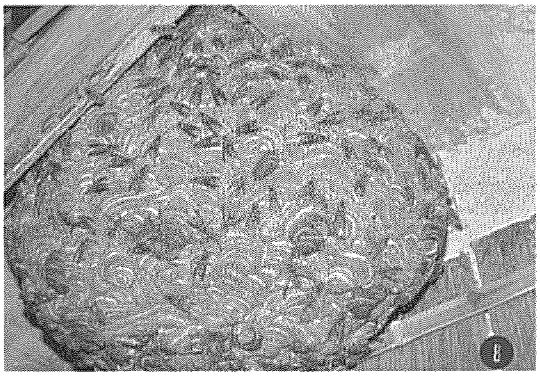
93) 山根爽一. スズメバチ類（Vespinae）の巣のとり方（台湾での経験を主体にして）. 生物教材, 12: 42-59 (1977).

94) 山根正気. フタモンアシナガバチ, pp.172, 文一総合出版, 東京 (1986).

図版説明

1. フタモンアシナガバチによる左手中指の刺症（1時間後）。男性22才。
2. キアシナガバチによる左手甲部の刺症（3時間後）。男性23才。
3. セグロアシナガバチによる右手甲部の刺症による腫れ（1時間後）。男性23才。
4. セグロアシナガバチによる右手甲部の刺症による腕部の腫れ（1時間後）。男性23才（写真3と同じ）。
5. オオスズメバチによる左脚首の刺症（2日後）。男性39才。
6. オオスズメバチによる右ひざの刺症（10日後）。女性72才。
7. オオスズメバチの毒針。
8. キイロスズメバチの営巣後期の巣。夜間は多数の働きバチが警戒のため外被上に待機する。


1

2

3

4

5

6

7

8