

日本産マルハナバチ属の社会寄生に関する研究 —特に実験室内における女王による巣の引き継ぎの効果について—

玉川大学大学院 農学研究科 資源生物学専攻 応用動物昆虫科学研究
博士課程後期 単位取得修了（平成 27 年度）
研究生 松山 日名子

< 論文要旨 >

マルハナバチ属(*Bombus*)は冷涼な気候に適応した真社会性ハナバチで、日本には 6 亜属 16 種が確認されている。温帯産のマルハナバチは、1 年性の生活史を有し、前年の秋に交尾し越冬を終えた女王は、春に営巣場所の探索を開始する。女王は主にげっ歯類の廃巣など枯れ草などが敷き詰められた空洞を営巣場所として選好するとされ、内部でロウを分泌して小さな初期巣を造り、卵を産み最初のワーカーが羽化するまでの約 1 カ月間、産卵、採餌、育児など全ての仕事を単独で行う。ワーカー羽化後は、女王が産卵に専念するようになり、それ以外の育児や採餌などの労働はワーカーが分担するようになる。

一方、マルハナバチ属の中には、ヤドリマルハナバチ亜属のように、単独での営巣能力が欠落しマルハナバチ種の巣に侵入して女王を殺し、その巣を奪い取る「社会寄生」を行う乗っ取りのスペシャリストも知られている。ヤドリマルハナバチ亜属は、採餌能力が欠如しており、繁殖はホストのワーカーの育児システムに依存している。その際に、ホストのワーカーに対して情報化学物質を用いて化学的に操作したり、攻撃といった物理的手段を使うことで行動の制御をしているとされている。

従前のマルハナバチにおける社会寄生の研究は、ほとんどでヤドリマルハナバチ亜属が対象となっていた。その一方で、生態学に関する先行研究の中で、女王による巣の創設が可能なマルハナバチ種においても社会寄生が起きていることを示唆する報告がなされている。例えば、日本産のマルハナバチにおいて、ニセハイイロマルハナバチとシュレンクマルハナバチの 2 種のマルハナバチが 1 つのコロニー内に混在していたという報告がある。また、欧州では、1 つの巣内にセイヨウオオマルハナバチの女王 20 匹の死骸があったという報告もある。さらに、カナダでのフィールド調査では、マルハナバチの女王による他巣への侵入頻度は全体の 10%程度であるという知見もある。そのような既に営巣が開始されている巣に他の女王が乗っ取りを仕掛けた場合、オーナーの女王が侵入者を撃退したのが 36%、反対に侵入者が巣を奪い取ったケースは 32.9%であったという。

これらの単独での営巣能力を有するにもかかわらず、女王が巣の乗っ取り合いを行う現象は、春先に営巣場所を探索している女王の数の多さに比べて、好適な営巣場所の数が少ないことによる競合により生じるのではないかと考えられている。営巣場所の奪い合いを助長する要因として、女王の越冬から目覚める時期にバラツキが大きいことも考えられている。す

なわち、早春に越冬から覚める女王と初夏に目覚める個体とでは、1 か月近い時間的差異が認められ、遅く活動を開始した個体が営巣場所を見つけられずに乗っ取りをしないかとも考えられている。この現象の詳細を明らかにすることは、授粉昆虫として生態学的にも農学的にも有用なマルハナバチの生活史戦略を理解する上できわめて重要であるにもかかわらず、フィールドでの調査は困難で、ほとんど研究されていないのが現状である。

そこで本研究では、実験室内でマルハナバチの女王同士による社会寄生の詳細な解析的調査を行った。研究対象としては、同所的に生息しているクロマルハナバチ (*Bombus ignitus*) とオオマルハナバチ (*B. hypocrita*) とし、実際に野外でも社会寄生などの生態的な相互作用が生じている可能性の高い種の組み合わせを用いた。さらに、クロマルハナバチに絞って、同種間での社会寄生の検証を行った。その際には、引き継ぎ側の女王と引き継がれる側の巣の間で、遺伝的な共有性がある場合（血縁間での社会寄生）と無い場合（非血縁間での社会寄生）についても、適応度に与える影響について比較調査を行った。

本論文は、第1章：「異種間の巣の乗っ取りと引き継ぎについて」と第2章：「同種間の巣の乗っ取りと引き継ぎについて」で構成されている。

得られた知見は以下の通りである。

第1章：異種間の巣の乗っ取りと引き継ぎについて

1-1. クロマルハナバチの女王とオオマルハナバチの女王は異種間であるにもかかわらず、実験条件下で、お互いの種の繭に対して強く誘引される傾向が見られ、繭に対して保温行動を示し、巣の引き継ぎが認められた。

1-2. 乗っ取り実験では、巣に異種の女王がいたとしても繭がある方を選択することが分かった。このとき女王同士の行動で (1) 乗っ取り成功、(2) 乗っ取り失敗、(3) 共存の3パターンあることが分かった。

1-3. 営巣中のクロマルハナバチとオオマルハナバチの女王と巣を相互に交換して異種間による育児調査を行った。両種の女王ともに異種の巣に定着し、その巣の卵や幼虫、繭の育児を行い、産卵していた。その後、異種ワーカーが羽化した後も女王とワーカーの間では争いは起こらず卵や幼虫の世話が継続され、異種が1つのコロニー内で共存できることを確認した。また、生殖個体である新女王と雄が生産された。

第2章：同種間の巣の乗っ取りと引き継ぎについて

2-1. 同種間においても、クロマルハナバチの女王は繭がある方に強く誘引され、巣の引き継ぎがなされた。また、乗っ取りの実験では、異種間の実験と同じように (1) 乗っ取り成功、(2) 乗っ取り失敗、(3) 共存の3つのパターンを確認した。

2-2. 初期のコロニーで営巣中の女王を取り除き、産卵経験のない女王に巣を引継がせて営巣させる実験では、女王単独で営巣させるよりも引き継がせた方が、卵室の生産数が増加することが分かった。

2-3. 羽化したワーカーの数も、女王単独営巣よりも引き継がせた方が早く生産されることが分かった。また、ワーカーと雄、新女王が生産開始されるまでの期間が短くなる傾向が見られた。

2-4. 巣を引き継ぐ女王と引き継がれる巣の間で、遺伝的な共有性がある場合（血縁間での社会寄生）と無い場合（非血縁間での社会寄生）について、生殖虫の生産数（適応度）の比較を行った結果、血縁関係のある組み合わせの方が多くなった。

先行研究では、単独で営巣する能力のあるマルハナバチ種に認められる巣の乗っ取りや引き継ぎは、限られた営巣場所を巡っての競合の結果生じていると考えられてきた。しかし、本研究により女王は巣の一部である繭を選好して、選択的に巣に侵入する傾向があることが示された。また侵入者側の女王は、有王群の場合であってもホストの女王から反撃を受ける可能性があるのにも関わらず侵入を試みた。このことから、殺されるリスクよりも、巣の引き継ぎによって得られるコロニーの成長速度の加速と生殖虫の生産性の向上というメリットが上回るのではないかと強く示唆される。また、同種間で血縁のある女王同士による引き継ぎが起これば、より多くの生殖虫を生産することができることも確認できた。この現象は、血縁淘汰によって説明できるが、野外で血縁関係のある巣をあえて狙って侵入できるかという点については不明であり、実際にはランダムに巣の乗っ取りや引き継ぎが起こっているのではないかと考えられる。

本研究で明らかになった現象については、施設栽培の授粉昆虫としてマルハナバチを商品化するために、効率の良い増殖方法の開発にも応用できるのではないかと考えられる。室内で生じた巣の引き継ぎによって、クロマルハナバチのコロニーの成長は早まり、さらに生殖虫の生産性なども高まることが明らかとなった。現在、日本では年間数万箱の授粉用マルハナバチが流通しているが、セイヨウマルハナバチの特定外来生物への指定に伴い、在来種マルハナバチの実用化が羨望されている。商品化がなされている在来種としてクロマルハナバチが挙げられるがその種は北海道には生息していないため、その地での在来種の利用が求められている。そのような現状の中で、北海道の在来種であるエゾオオマルハナバチを商品化することが期待されているが、コロニーサイズが小さく新女王の生産数も少ないため大量増殖することが困難とされている。本研究で与えられた知見は、このような授粉用マルハナバチのコロニーを工場内で効率よく生産する技術に応用できる可能性もあるのではないかと考えられる。

平成 29 年度 博士学位論文審査票

玉川大学大学院農学研究科

論文題目	日本産マルハナバチ属の社会寄生に関する研究 —特に実験室内における女王による巣の引き継ぎの効果について—	
氏名	松山 日名子	
審査要旨	<p>松山日名子氏の博士論文は、従来の社会性昆虫の研究ではあまり注目されていなかった“社会寄生”という現象に焦点を当て、マルハナバチ類の創設女王における異種間あるいは同種間の巣の乗っ取りや引き継ぎを扱ったものである。地中で営巣するマルハナバチの巣内行動をフィールドで調査することには限界があり、本研究では実験室内での解析という利点を大いに活かし、女王による他巣への侵入の過程を詳細に観察し、かつ実験操作による検証を実施している。</p> <p>第1章では、自然界で同所的に生息するクロマルハナバチ (<i>Bombus ignitus</i>) とオオマルハナバチ (<i>B. hypocrita</i>) の女王が異種の巣（繭や創設女王）に対して誘引性を示すかどうかを実験的に検証した。さらに、人為的な異種の混群をつくり、その巣内の行動を観察した。その結果、創設女王は異種の巣に対し誘引性を示し、乗っ取りあるいは引き継ぎを起こす潜在的な女王の性質が示唆された。また、異種間の巣内での共生の可能性や巣を引き継いだ女王の高い生産性も示された。</p> <p>第2章では、同種の創設女王間における巣の乗っ取りあるいは引き継ぎについて検証を行い、同種異巣に対する誘引性と引き継いだ女王の高い生産性を見事に示した。また、この章では血縁・非血縁女王間での巣の引き継ぎによる生産性の違いについても検討している。この観点は協力行動が成立しやすい重要な要因の一つであり、動物行動学における包括適応度の概念に基づいた学術的にも価値のある実験結果であると言える。</p> <p>松山氏はこれらの実験結果から巣の乗っ取りや引き継ぎが自然条件下でも起こり得る現象であるとの考察を展開し、これらの行動が越冬から遅く覚醒した女王の戦略である可能性を述べている。巣の創設や成長の成功は一年性の社会性ハチ類の繁殖成功に大きな影響を与えることから、この時期の女王の行動が強い自然選択を受け、巣の乗っ取りや引き継ぎを戦略とするようになった可能性は十分に考えられる。このように、松山氏の研究成果はマルハナバチの社会寄生戦略を実験的に示唆した点で高い評価が与えられる内容である。さらに、本研究で明らかになった知見は、施設栽培の授粉用昆虫として日本在来のマルハナバチ種の商品化にあたって、効率の良い増殖方法の開発にも応用できる可能性を示唆するものである。以上の点で、本論文は基礎研究と応用研究の両方に大きく貢献するものであり、博士（農学）の学位論文として十分に評価できるものと判断する。</p>	
指導教員	小野 正人	提出承認印 
審査委員	主査 佐々木 謙 	
	副査 小野 正人 	副査 印
	副査 新本洋士 	副査 印