

要旨

北海道及び本州にはスズメバチ属の蜂 6 種が同所的に生息している。これは種間で餌資源を食い分けることで同所的に生息できているとする仮説が 40 年以上前から提唱されてきたが、いまだに実証されていない。また、中部日本で蜂愛好家に採集、飼育され、蜂の子として食べられているシダクロスズメバチ(クロスズメバチ属)は人が与えた餌を捕食しているのか、与えた餌以外にも野外の餌生物を捕食しているのかは、わかっていない。本研究ではハイスループットシーケンサーを用いて、スズメバチ属の蜂(6 種)およびシダクロスズメバチの、いずれも幼虫の消化管内の餌生物断片から DNA バーコーディング法によって種の特定制を行い、上記の課題を検証した。その結果、在来スズメバチ属の蜂及びシダクロスズメバチは、過去の目視観察による報告や、ハワイ島、ニュージーランドのスズメバチ科の蜂と比較して格段に多様な餌生物を利用していることが明らかになった。また、オオスズメバチとコガタスズメバチ、キロスズメバチは互いに一部の共通の餌生物を利用しながらも、異なる餌生物を利用していることが明らかとなり、餌資源の食い分け仮説を実証できた。シダクロスズメバチは、人間が与えたニワトリやニホンジカの肉だけでなく、環境中の鳥類や哺乳類の肉も捕食していることが明らかになった。

研究の背景

日本の里山は生物多様性の宝庫であり、それが持続可能な形で維持され、昆虫食を含む独自の食文化を形成してきた。中部地方を中心とする日本の山間部では、クロスズメバチやオオスズメバチの幼虫や蛹を蜂の子と呼び、秋の味覚として食べられている。現在も、蜂の採集から飼育、調理方法が改良され、発展が続いている(Van Itterbeeck et al. 2021)。蜂愛好家はクロスズメバチ属の蜂の巣を大きく育てて食用とするだけでなく、次世代の女王蜂を交尾、越冬させ、翌年春に自然に放す活動も行っている(野中 2005)。また、宮崎県の高千穂地方ではオオスズメバチの幼虫や蛹が現在も食べられている(野中 2005)。蜂の子食は、まさに里山の生活とその自然環境に根ざした食文化といえる。また、それらスズメバチは貴重な食材だけでなく、農業害虫や衛生害虫を捕食し、発生を抑える働きがあると推察されている(小野 1997; Brock et al. 2021)。他方で、丘陵地の宅地化によってスズメバチの生息域と人間の生活圏が重なり、都市周辺でスズメバチによる殺傷被害が多発している(山内 2009)。近年では公園や公共施設では巣作りを始める前の女王蜂を大量に捕殺する駆除が積極的に行われている。スズメバチ亜科の蜂は刺傷に伴ってアナフィラキシーショックを引き起こす可能性がある危険な昆虫という一面もあるが、彼らと共生して資源利用してきた文化が日本やアジアにはあり、そのような生物の基礎的な生態を理解することは自然共生社会の第一歩になると考えられる。

北海道及び本州にはスズメバチ属の蜂 6 種(オオスズメバチ、コガタスズメバチ、キロスズメバチ、モンズメバチ、ヒメスズメバチ、チャイロスズメバチ)が同所的に生息している(松浦 1995)。スズメバチ属の蜂は昆虫の中

で最上位捕食者であり、また、巣の最盛期には数百個体の群れで生活するため、生態系内での捕食圧は大きい(小野 1997)。そのため、餌や営巣場所を巡る競争が起き、競争力の低い種が上位の競争者と異なる餌種や営巣場所(生態的ニッチ)を利用する、ニッチ分化が生じている可能性がある(Matsuura and Yamane 1990; ニッチ分化については Ronconi and Burger 2011 を参照)。例えば、フランスのモンズズメバチ (*Vespa crabro*)とツマアカズメバチ (*Vespa velutina*)は、炭水化物源である樹液を巡る種間競争を最小化するために異なる時間に活動する(Monceau et al. 2015)。松浦がチャイロスズメバチを除くズメバチ属 5 種の捕食場面と巣に持ち帰った肉片の目視観察 5,274 例から餌生物種を特定したが、手法の限界から知見が十分でないことも記述しており(松浦・山根 1984)、40 年前前からズメバチの資源分化仮説は提唱されてきたがこれまで実証されてこなかった。本研究では近年利用可能になった遺伝学的な手法によってこれを検証する。

東海地方の山間部で蜂の子として食べるシダクロスズメバチの巣を採集する際には、ニワトリやイカの肉を小さな団子にして目印を付けたものを蜂に与えて巣に持ち帰らせ、目印を追いかけて巣を発見する(Saga 2019)。また、地元の蜂愛好家がそれらの蜂を飼育する際には鶏肉や鹿肉、海水魚等様々な餌が用いられる。一方で、蜂の飼育者も自分達が与えた餌が食べられているのか、また、与えた餌以外にどんな生物を食べているのかわかっていない。

ズメバチ属やクロスズメバチ属を含むズメバチ亜科の蜂は幼虫期には体外に糞を排出せず、前蛹期に一度に排出するため、幼虫の消化管内には成虫から与えられた餌生物の断片が含まれる。申請者は、塩基配列を解読して餌生物の種を特定する DNA メタバーコーディング法を消化管内にある未消化の餌生物の断片に適用することで、ズメバチの餌生物種を一度に大量に特定できることに気がつき、これを行った。なお、2022 年 10 月 31 日現在で申請者の知る限りではこの手法を在来のズメバチ属の蜂に用いた例はないが、国内外ではツマアカズメバチに適用した研究例がある(Verdasca et al. 2021)。

目的

本研究では、近年利用可能になった大量の DNA 情報を得ることができるハイスループットシーケンサー(次世代シーケンサー)を用いて、ズメバチ属の餌生物の特定を行い、ズメバチ属の種間で餌種のニッチ分化が生じているのか及びそれらの基礎的な生態を明らかにすることを目的とした。また、奄美大島にはコガタズメバチと、アシナガバチ専食のヒメズメバチのみが分布しており、コガタズメバチの捕食者でもあり、餌資源を競争する際には強力な相手であると考えられるオオズメバチやキイロスズメバチが分布していない。奄美大島のコガタズメバチと本州のコガタズメバチ、キイロスズメバチ、オオズメバチの食性を比較し、奄美大島のコガタズメバチが本州のオオズメバチやキイロスズメバチの餌ニッチを占めていれば、資源分化仮説の傍証が得られると考えた。

シダクロスズメバチの飼育巣と自然巣の餌生物を特定して比較することで、飼育巣では与えた餌を捕食しているのか、与えた餌以外にも野外の餌生物を捕食しているのか、両者の餌種の構成の差異について調査した。ハワイやニュージーランドに外来種として侵入したクロスズメバチ属の蜂は非常に幅広い食性を示し、昆虫やクモ以外にも、鳥類や哺乳類を捕食することが知られている(Wilson et al. 2009; Schmack et al. 2021)。日本の里地里山

に分布するシダクロスズメバチはハワイやニュージーランドと同様に幅広い食性をもつと考えられるが、これまでその食性は調べられてこなかったため、それを調べることも本研究の目的とした。

材料・方法

(1) 研究試料と採集方法

オオスズメバチ日本亜種 (*Vespa mandarinia japonica*)、コガタスズメバチ本州・四国・九州亜種 (*Vespa analis insularis*)、コガタスズメバチ中琉球亜種 (*Vespa analis eisa*)、キイロスズメバチ本州・四国・九州亜種 (*Vespa simiilima xanthoptera*)、ヒメスズメバチ (*Vespa ducalis pulchra*)、シダクロスズメバチ (*Vespula shidai*)を対象に研究を行った。

スズメバチ属の蜂は2019年から2022年の6月10日から10月13日に、鹿児島県奄美市、岐阜県岐阜市、美濃加茂市、各務原市、山県市、中津川市、愛知県豊田市、茨城県つくば市、坂東市で採集したオオスズメバチ7巣、本州コガタスズメバチ11巣、奄美コガタスズメバチ1巣、キイロスズメバチ7巣、ヒメスズメバチ2巣を研究に用いた。また、シダクロスズメバチは2020年と2021年の9月12日から11月3日の間で採集した飼育巣5巣と自然巣5巣を研究に用いた。シダクロスズメバチの飼育巣では、鶏肉が餌として与えられ、中津川市付知町の巣に関してはニホンジカの肉も与えられていた。蜂の採集地域と採集日、食性解析を行った個体数の詳細は表1にまとめた。

(2) 幼虫の腸内未消化物の採集

幼虫の腸内未消化物を採取するために、消化管の口器側1mm四方を切り取った。これは先行研究で口器側から肛門側の各部の採取物に関してPCRを行った結果、肛門付近の内容物では成功率が低かったためである(高橋ら2016)。巣盤から幼虫を引き抜き、解剖時に幼虫の体液が消化管内へ混入するのを防ぐために、幼虫を99%エタノールに3日間浸して脱水した。解剖バサミを用いて、幼虫を腹側の肛門から頭部にかけて切開し、ピンセットを用いて蜂の幼虫の細胞が混入しないように注意して消化管全体を取り出した。幼虫の細胞の混入を避けるために新しいピンセットに取り替え、口器側約1mm四方に存在する腸内未消化物を回収した。回収した腸内未消化物はキムワイプでエタノールを除去した後1.5mLのマイクロチューブへ入れた(高橋ら2016)。

(3) DNA 実験

i. DNA の抽出と増幅

ゲノムDNAの抽出は、NucleoSpin® Tissue (MACHEREY-NAGEL, ドイツ)を用いてスタンダードプロトコルに基づいて行った。

ii. 1st PCR

ミトコンドリアDNAのCOI領域を増幅するために、1st-IntF (5'-ACA CTC TTT CCC TAC ACG ACG CTC TTC CGA TCT GGW ACW GGW TGA ACW GTW TAY CCY CC-3')および1st-HCOmR (5'-GTG ACT GGA GTT CAG ACG TGT GCT CTT CCG ATC TTA HAC TTC NGG GTG KCC RAA RAA TCA-3')のプライマーを用い

た(Leray et.al 2013)。1 サンプルあたり Milli-Q 5.2uL、10×Ex Taq buffer 2.0uL、2.5M dNTP Mix 1.6uL、TaKaRa Ex Taq Hot Start Version(タカラバイオ株式会社製, 日本)0.20uL、10.0pmol/uL のプライマーをそれぞれ 1.0uL ずつ加えた。また、消化管内の餌生物を取り出した蜂種の DNA が増幅されることを防ぐために、blocking primer を設計して用いた。コガタズメバチの試料には Kogatasuzumebachi blocking (5'- GGA TGA ACT TTA TAT CCC CCT CTC TCA TCA ATT ACT GGA CAT AAT AGA C -3'/3SpC3/)、オオスズメバチの試料には Oosuzumebachi blocking (5'- GGA TGA ACT TTA TAT CCC CCT CTC TCA TCA ATT ACT GGA CAT AAT AGA C -3'/3Sp3C/)、キイロスズメバチの試料には V.S. xanthoptera_blocking (5'- TCC TCC TTT ATA TCA ATT ACT GGA CAT AAT TCA CCT TCC GTA G-3'/3SpC3/)、ヒメスズメバチの試料には Himesuzumebachi_blocking (5'- ATC AGA ATA AGT GTT GAT AAA GAA TGG GGT CAC CTC CTC CT-3'/3SpC3/)、シダクロズメバチの試料には V. shidai_blocking (5'- CCA CCT TTA TCA TCT ATT ACA GGA CAT GAC TCT CCT TCT GTT G/3spC3/-3')のプライマーを、それぞれ 10.0pmol/uL の濃度で 8.0uL 加えた。そして全量を 19uL に調整して 0.2mL チューブに分注した。さらに抽出した DNA を 1.0uL ずつ加えて全量を 20uL に調整した。PCR 条件は 94°Cで 2 分間反応させた後、94°Cで 30 秒、67°Cで 15 秒、52°Cで 30 秒、72°Cで 30 秒を 1 サイクルとする反応を 35 サイクル行い、最後に 72°C で 5 分間反応させた。PCR 反応後、20uL の PCR 産物に対して、Ampure(株式会社 Beckman Coulter,アメリカ合衆国)を 20uL 添加し、80%エタノールで洗浄を 2 回行い、10mM Tris-HCl(pH 8.0)20uL で溶出した。

iii. 2ndPCR

インデックス配列を含む 2nd プライマーを用いて tailed PCR を行った。tailed PCR では 2ndF (5'- AAT GAT ACG GCG ACC ACC GAG ATC TAC AC -index- ACA CTC TTT CCC TAC ACG ACG C - 3') および 2ndR (5'- CAA GCA GAA GAC GGC ATA CGA GAT -index- GTG ACT GGA GTT CAG ACG TGT G - 3') を用いた。この際、2nd プライマーの組み合わせではインデックス配列が重ならないように注意した。

1 サンプルあたり Milli-Q 13.2uL、10×Ex Taq buffer 2.0uL、2.5M dNTP Mix 1.6uL、TaKaRa Ex Taq Hot Start Version 0.20uL、10.0pmol/uL に調整したプライマーをそれぞれ 1.0uL ずつ加え、抽出した DNA を 1.0uL ずつ加えて全量を 20uL に調整した。PCR 条件は 94°Cで 2 分間反応させた後、94°Cで 30 秒、60°Cで 30 秒、72°Cで 30 秒、を 1 サイクルとする反応を 12 サイクル行い、最後に 72°Cで 5 分間反応させた。PCR 反応後、20uL の PCR 産物に対して、AMpure を 20uL 添加した。80%エタノールで洗浄を 2 回行い、10mM Tris-HCl (pH 8.0) 20uL で溶出した。

iv. シーケンシング

MiSeq システムと MiSeq Reagent Kit v3 (Illumina) を用いて、2×300bp の条件でシーケンシングを行なった。Qiime2 (ver. 2020.8) の dada2 プラグインでプライマー配列と 3'末端の 50bp、キメラ配列およびノイズ配列を除去した後、代表配列と Operational Taxonomic Unit (OTU) を作成した。取得した代表配列は NCBI の nt に対して blastn (ver.2.9.0) を行い、系統推定を行なった。得られた配列を、Gen Bank (National Center for Biotechnology

Information, アメリカ合衆国) に登録されている塩基配列と比較し、サンプル中の種を特定した。各 OTU に関して blast 検索を行い、塩基配列の一致率が 97% 以上であり、かつ、ビットスコア順の最上位に位置する登録種と同種であると判定した。ビットスコアの上位で特定の属や科の一種であると示されているものの、種まで特定できない場合にも、それよりもビットスコア順位が下位で塩基配列の一致率が 97% 以上で登録種が示されている場合にはそれと同種であると判断した。他方で、塩基配列の一致率が同じで、ビットスコアの異なる順位に異なる種が示されている場合には、それらに共通する属、科、目の一種であると判断した。塩基配列の一致率が 97% 未満は不明として判断した。また、動物以外の生物種が示されたリードおよび消化管を取り出した蜂の種自身、ヒトはコンタミネーションとの区別がつかなかったため、除去した。

(4) 餌種構成の比較

各サンプルの総解析リード数の平均の 0.1% を閾値として低頻出 OTU を除去した。得られた各 OTU に属するリード数の合計値が蜂の幼虫ごとにばらついており、それを平準化するために以下の数値シミュレーションを行ない、希釈化した。その際にはスズメバチ属 4 種をひとまとまりにして、それらとシダクロスズメバチを別にして処理をした初めに、幼虫サンプルごとに、幼虫 1 個体から得られた OTU の全リード数に関して 1 リード増やすごとに出現する OTU 数を計算した。次に、1 リードずつ増やして最後の OTU に該当するリードが出現した際の傾きを計算した。この際に、傾きが最も大きい幼虫サンプルを見つけ、幼虫サンプルごとにその傾きを下回る直前のリード数を算出した。統計解析ソフト R の `rrarefy` 関数を用いて、得られたリード数に従って各サンプルからリサンプリングを行い、平準化したデータを以後の解析に用いた。スズメバチ属の 4 種の蜂の餌生物種の平準化したリード数から、R の `metaMDS` 関数の Bray-Curtis 指数を用いて非計量多次元尺度法 (NMDS) によってスズメバチ種間の餌生物の類似度を序列化し、図示した。その際に、スズメバチ属の蜂では採集地域ごとに各種の餌生物構成の標準誤差の 95% 信頼区間を図示した。シダクロスズメバチでは、採集地域ごとに飼育巣か自然巣をそれぞれ分けて餌生物構成の標準誤差の 95% 信頼区間を図示した。

スズメバチ属の蜂で種間及び採集地域によって餌生物種に差異があるか検定するために、`adonis` 関数を用いて、Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) を行なった。シダクロスズメバチでは飼育巣か自然巣か、採集・飼育地域によって餌生物種に差異があるか検定するために PERMANOVA を行なった。その後、スズメバチ属の蜂及びシダクロスズメバチのそれぞれでクラスター分析を行い、得られたグループに特徴的な指標種を抽出した。ここでも Bray-Curtis 非類似度の距離行列を基に、`hclust` 関数を用いて Ward 法による階層的クラスターを作成した。得られたクラスターから 3 個体未満の集団ができないように、全体を分割する集団数を決定した。その後、各集団に特徴的に出現する種を `IndVal` 法 (`indval` 関数) によって抽出する指標種分析 (Indicator Species Analysis; Dufrene & Legendre 1997) を行なった。以上の統計解析は統計ソフト R version 4.1.0 (R Development Core Team, Auckland) の `vegan` パッケージ (version 2.5.7) を使用した。

サンプルが少なかったヒメスズメバチを除いたスズメバチ属の 3 種の蜂の餌生物種数に採集地域によって差があるかを調べるために、採集地域ごとに各巣の餌生物種数を比較した。この際に 2 群の比較の場合には t 検定、3 群以上の比較には分散分析を用いた。シダクロスズメバチでは、飼育巣と自然巣で餌生物種数に差があるか

調べるため、飼育巣と自然巣の餌生物種数、およびそれらの各個体(幼虫)の餌生物種数を t 検定によって比較した。

結果

餌生物種数

餌生物種は、コガタスズメバチでは 16 目 66 科 136 種、キイロスズメバチでは 21 目 93 科 186 種、オオスズメバチでは 16 目 50 科 118 種、ヒメスズメバチでは 5 目 6 科 11 種、シダクロスズメバチでは 31 目 130 科 394 種だった(表 2)。上記 4 種のスズメバチ属の蜂は合計で 338 種の餌生物種を捕食していた。各種の蜂が捕食している餌生物の上位 3 目は上位から順に、コガタスズメバチではハチ目、チョウ目、ハエ目、キイロスズメバチではチョウ目、ハエ目、カメムシ目、オオスズメバチではチョウ目、ハチ目、ハエ目、ヒメスズメバチではハチ目、チョウ目、カメムシ目、バツタ目、ダニ目(3位以下同率)、シダクロスズメバチではチョウ目、ハエ目、カメムシ目だった(表 2, 図 1)。ヒメスズメバチ以外の蜂の種はいずれも昆虫、クモ以外に脊椎動物も捕食しており、オオスズメバチとキイロスズメバチは両生類と爬虫類、哺乳類を捕食し、シダクロスズメバチはそれらに加え鳥類も捕食していた。オオスズメバチはカタクチイワシ、シダクロスズメバチはウグイを捕食していた。

シダクロスズメバチの飼育巣では、ニホンジカを与えた付知町の飼育巣(cvts1, 2)から、ニワトリを与えた全ての飼育巣(cvts1, 2, cvku1, cvka1, cva1)からそれぞれニホンジカとニワトリの DNA を検出した。また、付知町の自然巣(cvts1, 2)からニワトリを、付知町の自然巣(cvts2)と鹿肉を与えていない串原町の飼育巣(cvku1)からニホンジカが検出された。シダクロスズメバチでは自然巣を含む全ての巣で鳥類が検出された。付知町の自然巣(cvts1)、阿南町の飼育巣(cva1)以外の 8 巣では哺乳類が捕食されていた。

巣あたりの平均餌生物種数はコガタスズメバチの奄美市の巣では 19 種(n = 1)、岐阜市では 22.3±5.0(SE)種(n = 7)、美濃加茂市では 13.3±2.0 種(n = 3)だった。奄美市は 1 巣のみの採集であり、岐阜市の cmg12 は塩基配列の読み取り総リード数が 100 以下であったため、PCR が十分に行えていないと判断し、それぞれ採集地域間の比較解析からは省いた。岐阜市と美濃加茂市の巣の餌生物種数には有意な差は認められなかった(t = 1.117, n = 10, df = 8, P = 0.297)。キイロスズメバチの巣あたりの平均餌生物種数は岐阜市の巣では 48.5±12.5 種(n = 2)、つくば市では 36.9±2.0 種(n = 3)、美濃加茂市では 36.0±3.0 種(n = 2)であり、採集地域によって有意な差は認められなかった(n = 7, F = 6.944, df = 2, P = 0.395)。オオスズメバチの巣あたりの平均餌生物種数は岐阜市では 19.5 ±5.5 種(n = 2)、美濃加茂市では 24.3±7.67 種(n = 3)、豊田市で 26 種(n = 1)、中津川市で 43 種(n = 1)だった。豊田市と中津川市は 1 巣ずつしか採集できなかったため、それらは除いて解析した結果、岐阜市と美濃加茂市の間で有意な差は認められなかった(t = -0.360, n = 5, df = 3, P = 0.743)。

スズメバチ属の資源分化仮説

採集地域ごとにスズメバチ属の各種の餌生物構成を図示した(ストレス値 = 0.184, n = 97, 図 2A)。蜂の種と採集地域、それらの交互作用によって餌生物の類似度に有意な差が認められた(PERMANOVA; n = 97; 蜂の種, R² = 0.136, P < 0.001; 採集地域, R² = 0.151, P < 0.001; 交互作用, R² = 0.105, P < 0.001)。次に、スズメバチ属の

蜂の餌生物の類似度をクラスター分析した結果を各集団が 3 個体未満にならないように分割した結果、13 集団に分けることができた(図 3A)。IndVal 法を用いて、それぞれの集団で有意水準を $P = 0.05$ とした時に有意な生物種を指標種として、表 3 に示した。NMDS により作成した図の左端に外れ値が見られたため(ヒメスズメバチ, 美濃加茂市, dm1-3)、この値を取り除いて、採集地域ごとに各種の餌生物構成を図示した(ストレス値 = 0.190, $n = 96$, 図 2B)。このデータから再度蜂の餌生物の類似度をクラスター分析した結果 14 集団に分けることができ(図 3B)、上記と同様に指標種を抽出し、表 3 に示した。

図 2A、B からはスズメバチの種間で餌生物の類似度に重なりは見られなかった。また、奄美市と美濃加茂市のコガタスズメバチ、美濃加茂市と豊田市のオオスズメバチ、美濃加茂市と坂東市のヒメスズメバチの餌生物の類似度には重なりがみられたが、他の採集地域では重なりは見られなかった。今回調査した 4 種全てで、同じ種で採集地域が異なる場合、地域間で餌生物の類似度は隣り合っており、連続的だった(図 2)。また、岐阜市と美濃加茂市のどちらでも、餌生物の類似度は同地域内ではコガタスズメバチとキイロスズメバチ、キイロスズメバチとオオスズメバチが近い関係にあり、連続的だった。クラスター解析から、岐阜市のコガタスズメバチとキイロスズメバチ(図 3A Group4, コガタスズメバチ cag4, キイロスズメバチ cs9, 13)、キイロスズメバチとオオスズメバチの一部が同じ集団を作っていた(図 3A, Group5, キイロスズメバチ cs13, オオスズメバチ cmg5, 20)。

シダクロスズメバチの飼育巣と自然巣の餌生物

シダクロスズメバチの採集地域ごとに各種の餌生物構成を図示した(ストレス値 = 0.251, $n = 44$, 図 4)。串原町と阿南町の飼育巣では餌生物の類似度に重なりがみられたが、他の巣では重なりはみられなかった。飼育巣か自然巣か、蜂の採集・飼育地域によって餌生物の類似度に有意な差が認められた(PERMANOVA; $n = 44$; 飼育巣か自然巣か, $R^2 = 0.05$, $P < 0.001$; 採集地域, $R^2 = 0.185$, $P < 0.001$)。シダクロスズメバチの餌生物の類似度をクラスター分析した結果から、今回のサンプルは 7 集団に分けることができた(図 5)。IndVal 法を用いて、それぞれの集団で有意水準を $P = 0.05$ とした時に有意な生物種を指標種として、表 4 に示した。各幼虫に与えられた平均餌生物種数は飼育巣では 21.88 ± 2.21 (SE, $n = 24$)、自然巣では 28.7 ± 5.14 ($n = 20$)であり、自然巣の方が飼育巣と比較して有意に餌生物種数が多かった($t = -5.540$, $df = 42$, $P < 0.001$)。巣全体としては、飼育巣では 65.4 ± 10.25 ($n = 5$)、自然巣では 72.0 ± 24.85 ($n = 5$)であり、両者に有意な差は認められなかった($t = -1.666$, $df = 8$, $P = 0.134$)。

考察

餌生物種数

本研究では、コガタスズメバチは 16 目 136 種、キイロスズメバチは 21 目 186 種、オオスズメバチは 16 目 118 種の餌生物種を利用していることが明らかになり、松浦による目視観察(Matsuura and Yamane 1990, コガタスズメバチは 8 目 53 種, キイロスズメバチは 8 目 44 種, オオスズメバチは 5 目 23 種)の 2.5 倍から 5 倍の餌生物種を特定できた。幼虫の消化管内容物の DNA メタバーコーディングにより、従来の目視観察よりも格段により多くの餌生物種の情報を入手することができた。

本研究で調査したスズメバチ属の蜂とシダクロスズメバチは従来報告されていた他のスズメバチ亜科の餌生物種数と同様あるいはそれ以上に多様な餌生物種を捕食していることが明らかとなった。ハワイに侵入した外来種 *Vespa pensylvanica* では 133 種の餌生物を捕食していた (Wilson et al. 2009)。ニュージーランドで外来種の *Vespa germanica* は 9 目 33 種、*Vespa vulgaris* は 11 目 70 種の餌生物を捕食していた (Schmack et al. 2021)。シダクロスズメバチ (*Vespa shidai*) において本研究では 32 目 130 科 394 種の餌生物を特定した。また、本研究で調査したスズメバチ属の 4 種は合計で 338 種の餌生物を捕食していた。これらの結果は日本のスズメバチ属の蜂及びシダクロスズメバチがハワイやニュージーランドのクロスズメバチ属の蜂よりも多様な餌を利用することが明らかとなった。また、これは調査地の餌生物の多様性の豊富さが反映されていると考えられた。特に、本研究ではシダクロスズメバチは飼育巣も自然巣も里地里山の個体群を調査したため、その生物多様性を裏付ける結果となった。

本研究により、スズメバチ属の蜂およびシダクロスズメバチがカメムシ科やホソヘリカメムシ科、ヤガ科、コガネムシ科などの農業害虫として重大な被害を及ぼす分類群の昆虫を捕食していることがわかった (表 2)。また、イエバエ科やイラガ科などの不快害虫も捕食していた。コガタスズメバチが鳥類や哺乳類を捕食していること、キイロスズメバチ、オオスズメバチはそれらに加えて両生類や爬虫類も捕食していることはこれまで知られておらず、彼らが捕食者としてだけでなく分解者としても働いていることが初めて明らかとなった。中津川市福岡で採集したオオスズメバチ (mc4) はカタクチイワシを捕食していたが、これは野生ではなく、人間が食用とするものを捕食したと考えられるが、本来生息するはずのない魚類も捕食するというオオスズメバチの新たな一面も伺わせる結果である。さらに、シダクロスズメバチが両生類、爬虫類、鳥類、哺乳類も捕食していることが明らかになった。これまでも本種が両生類や爬虫類を捕食すること (松浦 1995)、巣を探す際に鶏肉や魚肉、イカにも働き蜂が誘引されることは知られていたが (Saga 2019)、実際に野外に生息する鳥類や哺乳類を捕食している実態を明らかにできた。

巣あたりの平均餌生物種数は、コガタスズメバチ、キイロスズメバチ、オオスズメバチのいずれの種においても採集地域間で有意な差は認められなかったものの、平均餌生物種数はコガタスズメバチとキイロスズメバチが美濃加茂市よりも都市化の進んだ岐阜市で多く、オオスズメバチではその反対に緑地が多い美濃加茂市、豊田市、中津川市の方が岐阜市よりも多かった。コガタスズメバチとキイロスズメバチは都市化に適応しており、反対にオオスズメバチは営巣場所の減少によって都市化に適応できていないと推察されている (小野 1995; 山内 2009)。さらにサンプル数を増やすことによって、どのような餌生物を捕食することで都市化に適応しているのかを解明することができると考えられた。

アシナガバチ専食と考えられてきたヒメスズメバチから、アシナガバチ属の蜂以外にアシナガヒメヒゲナガアブラムシ、ケナガコナダニ、エゾギクキンウワバ、クサシロキヨトウ、ショウリヨウバツタが検出された。これらの餌生物はヒメスズメバチが摂取したアシナガバチの幼虫の消化管内にあり、それが間接的に検出された可能性も考えられた。これを検証するためにアシナガバチの餌生物種も調べると同時に、実験的に今回検出されたアブラムシやガ、バツタをヒメスズメバチに与えて捕食するか確認する必要がある。さらに、ヒメスズメバチの餌生物としてコガタスズメバチとオオスズメバチ、ニホンミツバチが検出された。ヒメスズメバチがスズメバチ属及びミツバチ科の蜂を捕食しているとの報告はこれまでになく、厳密に検証するためにはヒメスズメバチの成虫にスズメバチの幼虫や蛹が入っ

た巣盤を与え、捕食するかどうか確認する必要がある。

スズメバチ属の資源分化仮説

40年以上前から日本在来のスズメバチ属の蜂には餌資源分化が生じていると考えられてきたが(Matsuura and Yamane 1990)、本研究ではそれを初めて実証することができた(図1)。日本の在来スズメバチ類の種多様性は、同緯度地域と比較して高い(Matsuura and Yamane 1990)。また、スズメバチ類の餌資源は類似することが予想され、生活サイクルも類似していることから、種間競争が生じていると考えられてきた(Monceau et al. 2015)。本研究では、岐阜市の個体群でコガタスズメバチとキイロスズメバチ、キイロスズメバチとオオスズメバチの餌生物の一部が類似しながらも(図3A, Group4, 5)、各種の餌生物の構成には差があり(図2)、それらの種は互いに一部の共通の餌生物を利用しながらも、異なる餌生物も利用することで競争を避けていることが明らかとなった。コガタスズメバチは、アメリカミズアブやツチバチ科の蜂、ホソヘリカメムシを捕食し、キイロスズメバチは上記3種の中では最も捕食する生物種数が多く、さまざまな目の昆虫を捕食するだけでなく、カエルやヤモリ、カラス、ヒヨドリ、ハクビシン、ニホンジカなど多様な脊椎動物も利用していた。オオスズメバチは他のスズメバチ属の蜂が利用できないコガネムシやカミキリを捕食すると記述があったように(松浦 1995)、実際に中型のコガネムシ科やカミキリムシ科の昆虫を捕食していた。さらにオニヤンマやオオカマキリなどの大型の昆虫、キイロスズメバチやコガタスズメバチのような他の昆虫が捕食しないような種を捕食していた(表4)。オオスズメバチはタヌキやニホンカモシカも捕食していた。これまでに在来スズメバチ属ではチャイロスズメバチのみが脊椎動物の肉も利用することが報告されていたが(松浦 1995)、上記の3種もそれらの肉を捕食していることが明らかになり、今後の詳しい調査でさらにスズメバチの生態系内での働き、役割がわかるだろう。

奄美大島にはコガタスズメバチとヒメスズメバチのみが分布するため、コガタスズメバチの餌ニッチが本州のキイロスズメバチやオオスズメバチの餌ニッチまで広がっていると予想したが、実際には美濃加茂市のコガタスズメバチの餌生物と類似しているという結果が得られた。一方で、クラスター解析の結果では奄美大島のコガタスズメバチと美濃加茂市のオオスズメバチが同じ集団を構成しており、奄美大島のコガタスズメバチはオオスズメバチの餌ニッチを利用する可能性も示唆された(図3A Group1)。奄美大島のコガタスズメバチは1巣しか解析に用いられず、サンプル数が少ないために偏った結果になっている可能性があり、サンプル数を増やす必要があるが、岐阜市と美濃加茂市でコガタスズメバチの餌生物に差が認められたにも関わらず、奄美大島と美濃加茂市で差が認められなかったことは不思議である。

シダクロスズメバチの飼育巣と自然巣

食性解析の結果、飼育巣で人間が与えたニワトリやニホンジカの肉が捕食されているのは当然であるが自然巣においても鳥類や哺乳類の肉が捕食されていることが明らかになった。地元の蜂愛好家は蜂が実際に自然界で何を食べているのかは知らず、また、学術的にも本種が鳥や哺乳類の肉を利用することは知られていなかったが、飼育者の経験や飼育者間の情報交換によってそれら鳥類や哺乳類の肉が与えられおり、本研究結果は飼育文化が洗練されていることを裏付けることとなった。また、シダクロスズメバチの飼育巣と自然巣では餌生物の構成

が有意に異なっており、また、串原町と阿南町の飼育巣の餌生物は類似していたものの、他の地域間では有意な差が認められ、与えられる餌以外にも巣の周辺の餌生物を捕獲していることがわかった(図 4)。付知町の 9、10 月の自然巣と 11 月の自然巣では餌生物構成に差があったが、餌構成は隣接していることから(図 4)、一部の餌生物は共通するものの、時期によって異なる餌生物種を利用していることがわかる。付知町の飼育巣の餌生物は、他の地域の巣と比較して同じ時期の付知町の自然巣の餌生物と類似しており(図 4)、餌を与えられることで食性が大きく変わるわけではなく、周囲の環境中の餌生物を捕食していると考えられた。飼育地域が異なる飼育巣間では、恵那市と阿南町に餌生物の重複が見られたが、他の地域の飼育の餌生物の構成はそれぞれ異なり、各地域で独自の生物間ネットワークが存在することが確認できた。付知町(cvw1, 2)と高山市の自然巣(cvta1)の個体からウグイが検出されたが、これは、蜂の巣を探す際にウグイを餌にするため、それを検出した可能性が高い。

飼育巣と自然巣の巣単位での餌生物種数には差が認められなかった一方で、各幼虫あたりの餌生物種数は自然巣の方が飼育巣よりも有意に多かった。これは飼育巣では与えた餌を巣に持ち帰り、量的に与えた餌の占める割合が多くなるため、各幼虫に与える餌生物種数が少なくなった一方で与えた餌以外にも働き蜂は環境中から多様な餌生物を持ち帰ったと考えられた。本研究のような DNA バーコーディング法を用いる研究では、生物によって PCR での遺伝子の増幅されやすさにばらつきがあると考えられ、量的な議論が未だにできない点が問題であり、餌量に関する議論は今後の課題である。

謝辞

本研究は岐阜大学の河合康希氏、土田浩治教授、岡本朋子助教の協力を得て行われた。また、実験の一部は多治見高校(当時)の木下裕靖氏の協力を得た。この場を借りて厚く御礼申し上げる。スズメバチの巣は、萩原正文氏、オールコントロールサービス株式会社、有限会社 IRC 南部、世界淡水魚水族館アクア・トぎふ、高橋勝幸氏、佐藤文洋氏、深津長氏、株式会社みどり産業、山田一三氏から提供された。危険なスズメバチ採集に尽力いただき、感謝申し上げます。下中記念財団には複数年にわたって研究費用の助成をいただいた。また、タカラ・ハーモニストファンド、ニッセイ財団環境問題研究助成、武田科学振興財団高等学校理科教育振興助成、伊藤青少年奨学会地域振興助成、科研費 JSPS 21H04158、に研究費の一部を支援していただいた。感謝申し上げます。

引用文献

小野正人. (1997). スズメバチの科学. 海游舎

Brock, R. E., Cini, A., & Sumner, S. (2021). Ecosystem services provided by aculeate wasps. *Biological Reviews*, 96(4), 1645-1675.

Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366.

高橋稜一, 清拓哉, & 高橋純一. (2016). DNA バーコーディング法を利用したツマアカスズメバチの食性解析の試み. *長崎県生物学会誌*, (78), 43-48.

Leray, M., Yang, J. Y., Meyer, C. P., Mills, S. C., Agudelo, N., Ranwez, V., Boehm J. T. & Machida, R. J. (2013). A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. *Frontiers in zoology*, 10(1), 1-14

Verdasca, M. J., Godinho, R., Rocha, R. G., Portocarrero, M., Carvalheiro, L. G., Rebelo, R., & Rebelo, H. (2022). A metabarcoding tool to detect predation of the honeybee *Apis mellifera* and other wild insects by the invasive *Vespa velutina*. *Journal of Pest Science*, 95(2), 997-1007.

松浦誠. (1995). 図説社会性カリバチの生態と進化. 北海道図書刊行会

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

Matsuura, M., & Yamane, S. (1990). *Biology of the vespine wasps*. Springer Verlag.

野中健一. (2005). 民族昆虫学-昆虫食の自然誌. 東京大学出版会

Ronconi, R. A., & Burger, A. E. (2011). Foraging space as a limited resource: inter-and intra-specific competition among sympatric pursuit-diving seabirds. *Canadian Journal of Zoology*, 89(4), 356-368.

Saga, T. (2019). Evaluation of the productivity of social wasp colonies (Vespinae) and an introduction to the traditional Japanese *Vespula* wasp hunting technique. *JoVE (Journal of Visualized Experiments)*, (151), e59044.

Schmack, J. M., Lear, G., Astudillo-Garcia, C., Boyer, S., Ward, D. F., & Beggs, J. R. (2021). DNA metabarcoding of prey reveals spatial, temporal and diet partitioning of an island ecosystem by four invasive wasps. *Journal of*

Applied Ecology, 58(6), 1199-1211.

Monceau, K., Maher, N., Bonnard, O., & Thiéry, D. (2015). Evaluation of competition between a native and an invasive hornet species: do seasonal phenologies overlap?. *Bulletin of entomological research*, 105(4), 462-469

Van Itterbeeck, J., Feng, Y., Zhao, M., Wang, C., Tan, K., Saga, T., ... & Jung, C. (2021). Rearing techniques for hornets with emphasis on *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae): A review. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24(2), 103-117.

Wilson, E. E., Mullen, L. M., & Holway, D. A. (2009). Life history plasticity magnifies the ecological effects of a social wasp invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(31), 12809-12813.

山内博美. (2009). 都市のスズメバチ. 中日出版社

表1. 食性解析に用いたスズメバチ属の蜂およびシダクロスズメバチの幼虫数.

種名	コロニーID	採集日	採集地点	食性解析に用いた幼虫数	
オオスズメバチ	cmg20	2019/9/12	各務原市鷺沼	3	
	cmg5	2019/9/15	岐阜市近郊	3	
	cmmينو	2019/9/29	美濃加茂市山之上	1	
	mc1	2021/9/4	美濃加茂市山之上	4	
	mc2	2021/9/11	美濃加茂市山之上	4	
	mc3	2021/10/2	豊田市足助	4	
	mc4	2021/10/12	中津川市福岡	4	
コガタスズメバチ	caamino	2019/9/15	美濃加茂市山之上	1	
	cag2	2020/6/10	各務原市	1	
	cag6	2020/7/16	山県市	3	
	cag8	2020/7/25	岐阜市近郊	2	
	cag12	2020/8/25	岐阜市近郊	1	
	cag1	2020/9/10	岐阜市	5	
	cag3	2020/9/12	岐阜市近郊	2	
	cag4	2020/9/12	岐阜市近郊	4	
	ca14	2020/9/25	岐阜市近郊	5	
	caa	2020/10/13	奄美市名瀬	6	
	ca2	2021/8/28	美濃加茂市山之上	4	
	ca3	2021/9/2	美濃加茂市山之上	4	
	キイロスズメバチ	cs9	2020/7/16	岐阜市近郊	3
		cs13	2020/8/25	岐阜市近郊	5
s1		2022/6/12	つくば市天王台	4	
s2		2022/6/22	つくば市天王台	4	
s3		2022/7/1	つくば市天王台	4	
sm1		2022/7/16	美濃加茂市山之上	4	
sm2		2022/7/20	美濃加茂市山之上	4	
ヒメスズメバチ		dm1	2022/7/20	美濃加茂市山之上	4
	d2	2022/8/15	坂東市辺田	4	
シダクロスズメバチ	cvw20-1	2020/11/1	中津川市付知町	4	
	cvw20-2	2020/11/1	中津川市付知町	4	
	cvt1	2020/11/2	中津川市付知町	8	
	cvt2	2020/11/2	中津川市付知町	4	
	cva1	2020/11/2	伊那郡阿南町	4	
	cvw1	2021/9/12	中津川市付知町	4	
	cvw2	2021/10/16	中津川市付知町	4	
	cve1	2021/11/3	恵那市	4	
	cvku1	2021/11/3	恵那市串原	4	
	cvta1	2021/11/3	高山市	4	

※岐阜市近郊と記したサンプルは蜂駆除業者より貰い受けたが、駆除依頼者の個人情報保護のため詳しい市町は不明である。

表2. 餌生物種数と各蜂種の全体の餌生物に対する各目の種数の割合

網	餌生物の種数						餌生物全体に対する各目の種数の割合 (%)					
	目	コガタ	キイロ	オオ	ヒメ	シダクロ	コガタ	キイロ	オオ	ヒメ	シダクロ	
昆虫網	アザミウマ目	1(1)	2(1)	1(1)			0.7	1.1	0.8	0.0	0.0	
	アミメカゲロウ目		1(1)			3(2)	0.0	0.5	0.0	0.0	0.8	
	カゲロウ目					1(1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	
	カジリムシ目					7(3)	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	
	カマキリ目	3(1)	1(1)	5(1)		1(1)	2.2	0.5	4.2	0.0	0.3	
	カメムシ目	17(9)	24(13)	8(3)	1(1)	33(14)	12.5	12.9	6.8	10.0	8.4	
	カワゲラ目					4(1)	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	
	コウチュウ目	13(8)	8(5)	14(8)		10(6)	9.6	4.3	11.9	0.0	2.5	
	ゴキブリ目		1(1)			1(1)	0.0	0.5	0.0	0.0	0.3	
	シリアゲムシ目	1(1)					0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
クモ網	チョウ目	22(10)	49(19)	32(9)	2(1)	184(28)	16.2	26.3	27.1	20.0	46.6	
	トビケラ目	1(1)				5(5)	0.7	0.0	0.0	0.0	1.3	
	トビムシ目					2(2)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	
	トンボ目	2(1)	8(3)	4(2)		4(2)	1.5	4.3	3.4	0.0	1.0	
	ネジレバナ目					1(1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	
	ハエ目	22(11)	35(14)	17(6)		52(14)	16.2	18.8	14.4	0.0	13.2	
	ハチ目	30(8)	22(7)	18(5)	6(2)	22(9)	22.1	11.8	15.3	50.0	5.6	
	バッタ目	7(4)	5(4)	8(5)	1(1)	11(7)	5.1	2.7	6.8	10.0	2.8	
	クモ目	12(6)	14(8)	3(2)		27(11)	8.8	7.5	2.5	0.0	6.8	
	ダニ目	2(2)	4(4)		1(1)	2(2)	1.5	2.2	0.0	10.0	0.5	
ムカデ網	オオムカデ目		1(1)			1(1)	0.0	0.5	0.0	0.0	0.3	
	カマアシムシ目		1(1)			1(1)	0.0	0.5	0.0	0.0	0.3	
	無尾目		4(4)	1(1)		3(2)	0.0	2.2	0.8	0.0	0.8	
	有鱗目		1(1)	1(1)		3(3)	0.0	0.5	0.8	0.0	0.8	
	キジ目					2(1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	
	ハト目					1(1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	
	スズメ目	1(1)	2(2)	1(1)		7(5)	0.7	1.1	0.8	0.0	1.8	
	鯨偶蹄目		1(1)	3(3)		3(3)	0.0	0.5	2.5	0.0	0.8	
	ネコ目	1(1)	1(1)	1(1)		1(1)	0.7	0.5	0.8	0.0	0.3	
	ネズミ目		1(1)			1(1)	0.0	0.5	0.0	0.0	0.3	
貧毛網	真無盲腸目					1(1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	
	ナガミミズ目	1(1)				1(1)	0.7	0.0	0.0	0.0	0.3	
	コイ目					1(1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	
条鰭網	ニシン目			1(1)		1(1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	合計種数 (科数)		136(66)	186(93)	118(50)	11(6)	394(130)					

表3. スズメバチ属の4種 (n = 97全てのサンプル) を13集団に分けた時の各集団の指標種. 指標種はIndval法によって有意水準 (P < 0.05)以下の種とした.

group	構成する巢	indval	freq	目	科	種
1	caa1,6, cmmino	0.24	3	チョウ目	タテハチョウ科	コウラナミジャノメ
		0.33	3	ハエ目	ニクバエ科	センチニクバエ
		0.33	2	ハチ目	ミツバチ科	アオスジフトハナバチ
		0.33	2	バツタ目	カネタタキ科	カネタタキ科の一種
		0.33	2		コオロギ科	Cardiodactylus kondoi
2	caa1,cag3,4,,sm1,2	0.5	5			マダラコオロギ
		0.3	3	チョウ目	ツトガ科	トガリキノメイガ
		0.3	3		ヤガ科	ウリキンウワバ
		0.61	53	ハチ目	ミツバチ科	ニホンミツバチ
		0.24	4	ハエ目	ショウジョウバエ科	オオマダラメマトイ
3	cag1,2,12,camino,mc3,4,dm1	0.25	6	ハチ目	スズメバチ科	キイロスズメバチ
		0.29	5			クモ綱の一種
4	cs9,13,cag4	0.29	2	カエル目	アカガエル科	トノサマガエル
		0.36	18	カマキリ目	カマキリ科	ハラビロカマキリ
		0.29	2	カメムシ目	カメムシ科	イネカメムシ
		0.82	19		セミ科	ツクツクボウシ
		0.37	11	クモ目	ジョロウグモ科	ジョロウグモ
		0.29	2	チョウ目	イラガ科	ヒメクロイラガ
		0.43	3		シャクガ科	シャクガ科の一種
		0.29	2	トンボ目	トンボ科	ウスバキトンボ
		0.23	3	ハチ目	スズメバチ科	キアシナガバチ
		0.71	10	カマキリ目	カマキリ科	カマキリ科の一種
5	cs13,cmg5	0.3	4	カメムシ目	カメムシ科	クサギカメムシ
		0.93	23		セミ科	アブラゼミ
		0.99	16			ミンミンゼミ
		0.5	5	コウチュウ目	オサムシ科	エリザハンミョウ
		0.3	3	トンボ目	ヤンマ科	ギンヤンマ
		0.25	14	カメムシ目	ホソヘリカメムシ科	ホソヘリカメムシ
7	cag6,14,ca2,3	0.27	3	コウチュウ目	ゾウムシ科	オオクチブトゾウムシ
		0.29	6		コガネムシ科	コガネムシ科の一種
8	cag8,14,ca2,3	0.31	4	ハチ目	ツチバチ科	ツチバチ科の一種
		0.83	27	ハエ目	ミズアブ科	アメリカミズアブ
9	mc1,2	0.37	8	カマキリ目	カマキリ科	オオカマキリ
		0.37	4			コカマキリ
		0.64	10			ハラビロカマキリ属の一種
		0.25	2	カメムシ目	セミ科	セミ科の一種
		0.63	5	コウチュウ目	コガネムシ科	アオドウガネ
		0.7	13			マメコガネ
		1	9			ヤマトアオドウガネ
		0.25	2	チョウ目	シャクガ科	Eupithecia satyrata
		0.44	5			ヨモギエダシャク
		0.25	2		スズメガ科	Psilogamma lukhtanovi
10	sm1,s1,2	0.25	2			メンガタスズメ
		0.38	3	トンボ目	オニヤンマ科	オニヤンマ
		0.25	2	バツタ目	イナゴ科	ツチイナゴ
		0.57	4	カメムシ目	コガシラアワフキムシ科	コガシラアワフキ
		0.53	5		サンシガメ科	シマサンシガメ
		0.26	6		セミ科	ニイニイゼミ
		0.29	2	クモ目	ハエトリグモ科	カラスハエトリ
		0.29	2	チョウ目	シャクガ科	トビモンオオエダシャク
		0.25	3	ネズミ目	ネズミ科	アカネズミ
		0.61	17	ハエ目	クロバエ科	ツマグロキンバエ
11	sm1,s1	0.25	3		ハナアブ科	ホソヒラタアブ
		0.46	3	アザミウマ目	アザミウマ科	ビワハナアザミウマ
		0.87	13	コウチュウ目	コガネムシ科	セマダラコガネ
		0.4	4	ハエ目	ケバエ科	ケバエ科の一種
		0.36	6		アリ科	ヤマアリ属の一種
		0.5	2		コハナバチ科	ホクダイコハナバチ
		0.45	5		ハバチ科	Nematus pumila
		0.45	3		ミツバチ科	コマルハナバチ
12	d2	0.54	30			セイヨウミツバチ
		0.37	9	ハチ目	スズメバチ科	オオスズメバチ
		0.99	7			コアシナガバチ
		0.93	18			セグロアシナガバチ
		0.91	9			フタモンアシナガバチ
13	s3	0.32	7	クモ目	ジョロウグモ科	オオジョロウグモ
		0.91	8	コウチュウ目	コガネムシ科	コガネムシ科の一種
		0.5	2	ゴキブリ目	チャバネゴキブリ科	チャバネゴキブリ属
		0.5	2	チョウ目	ヤガ科	Acronicta rubiginosa
		0.5	2			キクキンウワバ
0.5	2	トンボ	トンボ科	コシアキトンボ		

表4. 外れ値のサンプルを除くスズメバチ属の4種 (n = 96) を14集団に分けた時の各集団の指標種. 指標種はIndval法によって有意水準 (P < 0.05) 以下の種とした.

group	構成する巣	indval	freq			
1	caa1,cag6,cmmino	0.333266983	3	ハエ目	ニクバエ科	センチニクバエ
		0.333333333	2	ハチ目	ミツバチ科	アオスジフトハナバチ
		0.333333333	2	バッタ目	カナタタキ科	カナタタキ科の一種
		0.333333333	2		コオロギ科	Cardiodactylus kondoi
		0.498367691	5			マダラコオロギ
2	caa1,cag,sm1,sm2	0.3	3	チョウ目	ツトガ科	トガリキノメイガ
		0.3	3		ヤガ科	ウリキンウワバ
		0.614226931	53	ハチ目	ミツバチ科	ニホンミツバチ
		0.28951049	5			クモ綱の一種
		0.285714286	2	カメムシ目	カメムシ科	イネカメムシ
3	caa1,cag2,12,camino,mc3,4,dm1	0.823128793	19		セミ科	ツクツクボウシ
		0.372327983	11	クモ目	ジョロウグモ科	ジョロウグモ
		0.285714286	2	チョウ目	イラガ科	ヒメクロイラガ
		0.428571429	3		シャクガ科	シャクガ科の一種
		0.285714286	2	トンボ目	トンボ科	ウスバキトンボ
4	cs9,13,cag4	0.7056	10	カマキリ目	カマキリ科	カマキリ科の一種
		0.295646917	4	カメムシ目	カメムシ科	クサギカメムシ
		0.933195111	23		セミ科	アブラゼミ
		0.989403071	16			ミンミンゼミ
		0.5	5	コウチュウ目	オサムシ科	エリザハンミョウ
7	cag6,14,ca2,3	0.3	3	トンボ目	ヤンマ科	ギンヤンマ
		0.251158404	14	カメムシ目	ホソヘリカメムシ科	ホソヘリカメムシ
		0.286064979	6	コウチュウ目	コガネムシ科	コガネムシ科の一種
		0.27148697	3		ゾウムシ科	オオクチフトゾウムシ
		0.830346348	27	ハエ目	ミズアブ科	アメリカミズアブ
8	cag8,14,ca2,3	0.314123125	4	ハチ目	ツチバチ科	ツチバチ科の一種
		0.372293324	4	カマキリ目	カマキリ科	コカマキリ
		0.616648374	10			ハラビロカマキリ属の一種
		0.625	5	コウチュウ目	コガネムシ科	アオドウガネ
		0.701940325	13			マメコガネ
9	mc1,2	0.999683694	9			ヤマトアオドウガネ
		0.442497046	5	チョウ目	シャクガ科	ヨモギエダシャク
		0.375	3	トンボ目	オニヤンマ科	オニヤンマ
		0.422200193	8	カマキリ目	カマキリ科	オオカマキリ
		0.333333333	1	コウチュウ目	カミキリムシ科	マツノマダラカミキリ
10	mc4	0.994215938	4		コガネムシ科	コイチャコガネ
		0.666666667	2		ハネカクシ科	オオハネカクシ
		0.333333333	1	チョウ目	シャチホコガ科	オオウグイスシャチホコ
		0.666666667	2		スズメガ科	エゾシモフリスズメ
		0.87341184	7			エビガラスズメ
11	sm1,s1,2	0.265151515	2			キイロスズメ
		0.333333333	1			クルマスズメ
		0.328478964	2			コウチスズメ
		0.333333333	1		ヤガ科	キクセダカモクメ
		0.333333333	1	ニシン目	カタクチイワシ科	カタクチイワシ
12	sm1,s1	0.657331778	3	ネコ目	イヌ科	タヌキ
		0.333333333	1	ハエ目	クロバエ科	キンバエ
		0.660397074	3			ムカシオビキンバエ
		0.489247312	4		ショウジョウバエ科	オオマダラメマトイ
		0.333333333	1		ハナアブ科	スズキフタモンハナアブ
13	dm2	0.333333333	1			ハナアブ科Eupeodes属の一種
		0.333333333	1			ヨコジマオオヒラタアブ
		0.333333333	1	ハチ目	コマユバチ科	ホソバネコマユバチ亜科の一種
		0.660771014	6		スズメバチ科	キイロスズメバチ
		0.46335546	20		スズメバチ科	コガタスズメバチ
14	s3	0.998958992	5	バッタ目		バッタ目
		0.333333333	1		イナゴ科	タイワンハネナガイナゴ
		0.330762199	2			チョウセンイナゴ
		0.333333333	1	哺乳偶蹄目	ウシ科	カモシカ
		0.571428571	4	カメムシ目	コガシラアワフキムシ科	コガシラアワフキ
12	sm1,s1	0.531641715	5		サシガメ科	シマサシガメ
		0.613844637	17	ハエ目	クロバエ科	ツマグロキンバエ
		0.463576159	3	アザミウマ目	アザミウマ科	ビワハナアザミウマ
		0.874756344	13	コウチュウ目	コガネムシ科	セマダラコガネ
		0.400519211	4	ハエ目	ケバエ科	ケバエ科の一種
13	dm2	0.361614869	6	ハチ目	アリ科	ヤマアリ属の一種
		0.5	2		コハナバチ科	ホクダイコハナバチ
		0.453118685	5		ハバチ科	Nematus pumila
		0.448717949	3		ミツバチ科	コマルハナバチ
		0.534610774	30			セイヨウミツバチ
14	s3	0.972790899	7	ハチ目	スズメバチ科	コアシナガバチ
		0.925735367	18			セグロアシナガバチ
		0.898571671	8			フタモンアシナガバチ
		0.324724555	7	クモ目	ジョロウグモ科	オオジョロウグモ
		0.908956453	8	コウチュウ目	コガネムシ科	コガネムシ科の一種
14	s3	0.5	2	ゴキブリ目	チャバネゴキブリ科	チャバネゴキブリ属の一種
		0.5	2	チノ目	ヤガ科	キクキンウワバ
		0.5	2			Acronicta rubiginosa
		0.5	2	トンボ	トンボ科	コシアキトンボ

表5. シダクロスズメバチを7集団に分けた時の各集団の指標種 (n = 97) . 指標種はIndval法によって有意水準 (P < 0.05)以下の種とした.

group	構成する巣	indval	freq					
1	cvw1	0.532	11	クモ目	コガネグモ科	ヤマブシオニグモ		
		0.577	6	スズメ目	カラス科	カケス		
		0.478	3	チョウ目	カギバガ科	オビカギバ		
		0.750	3			ヒトツメカギバ		
		0.500	2		カレハガ科	ツガカレハ		
		0.750	3		シャクガ科	キマダラオオナミシャク		
		0.750	3		ヒトリガ科	Eilema depressum		
		0.750	3		メイガ科	オオフトメイガ		
		0.750	3		ヤママユガ科	ヤママユ		
		0.694	4	ハチ目	アリ科	ヤマアリ属の一種		
		0.750	3	バッタ目	キリギリス科	キリギリス科の一種		
		0.750	3			Tettigonia属の一種		
		2	cvw2,20-1,cvts1,cva1,	0.497	6	チョウ目	ヒトリガ科	シロヒトリ
				0.400	2	カメムシ目	アブラムシ科	アブラムシ科の一種
3	cvw2,cvts1	0.384	3	キジ目	キジ科	ウズラ		
		0.860	24			ニワトリ		
		0.398	5	チョウ目	キバガ科	カバオオフサキバガ		
		0.537	9	哺乳偶蹄目	シカ科	ニホンジカ		
		0.337	3	クモ目	ジョロウグモ科	オオジョロウグモ		
		0.750	3	チョウ目	スズメガ科	キイロスズメ		
		0.411	4		ヤガ科	シロスジアオトウ		
		0.500	2			ナガクロクチバ		
		0.545	5	ハエ目	ハナアブ科	オオハナアブ		
		0.435	6			キゴシハナアブ		
4	cve1	0.344	4		ヤドリバエ科	ヒラタヤドリバエ科の一種		
		0.660	8	ハチ目	アリ科	トゲアリ		
		0.956	8		スズメバチ科	キイロスズメバチ		
		0.872	14			コガタスズメバチ		
		0.500	2	バッタ目	コロギス科	ハネナシコロギス		
		0.498	3	真無盲腸目	モグラ科	ヒミズ		
		5	cvku1,cvta1	0.375	3	アミメカゲロウ目	クサカゲロウ科	スズキクサカゲロウ
				0.964	11	カジリムシ目	ケブカチャタテ科	ウスベニチャタテ
				0.375	3		チャタテ科	Sigmatoneura aquilis
				0.375	3	カメムシ目	カスミカメムシ科	Plagiognathus arbustorum
				0.375	3	チョウ目	カギバガ科	ムラサキトガリバ
				0.375	3		シャクガ科	Evecliptopera illitata
				0.348	8		シャチホコガ科	シノノメシャチホコ
				0.375	3		タテハチョウ科	コムシジ
0.375	3				ツトガ科	Ecpyrrhorhoe minnehaha		
0.875	7					マエアカスカシノメイガ		
0.579	8				ドクガ科	スギドクガ		
0.375	3				ハマキガ科	Spilonota laricana		
0.841	28				ヒトリガ科	キマエクロソバ		
0.626	13				メイガ科	トサカフトメイガ		
6	cvw20-1,2	0.375	3			Cryptoblabes bistriga		
		0.375	3		ヤガ科	エゾギクキンウワバ		
		0.413	5			キイロアツバ		
		0.500	4			マダラツマキリヨトウ		
		0.500	4			ミツモンキンウワバ		
		0.375	3			ムラサキミツボシキリガ		
		0.549	9			モクメヤガ		
		0.375	3			Dichromia quinqualis		
		0.500	4			Eremohadena mariana		
		0.367	20			ヤガ科の一種		
		0.496	6		ヤママユガ科	オナガミズアオ		
		0.500	5	ハエ目	ガガンボ科	Antocha bifida		
		0.343	7		クロバエ科	ツマグロキンバエ		
		0.375	3		ハナアブ科	ヨツボシヒラタアブ		
0.375	3	ハチ目	スズメバチ科	ヒメスズメバチ				
7	cvts1,2	0.855	7	スズメ目	カラス科	ハシブトガラス		
		0.714	5			ハシブソガラス		
		0.571	4	チョウ目	ケンモンガ科	カラフトゴマケンモン		
		0.429	3		シャクガ科	シャクガ科の一種		
		0.461	7		セセリチョウ科	コチャバネセセリ		
		0.454	6		ヤママユガ科	オオミズアオ		
		0.429	3	ハト目	ハト科	キジバト		
		0.409	5	チョウ目	スガ科	スガ科の一種		
7	cvts1,2	0.641	8		ツトガ科	ノメイガ亜科の一種		
		0.870	11	ハエ目	ハナアブ科	オオハナアブ属の一種		
		0.333	2	ハエ目	モモトホソバエ科	モモトホソバエ科の一種		

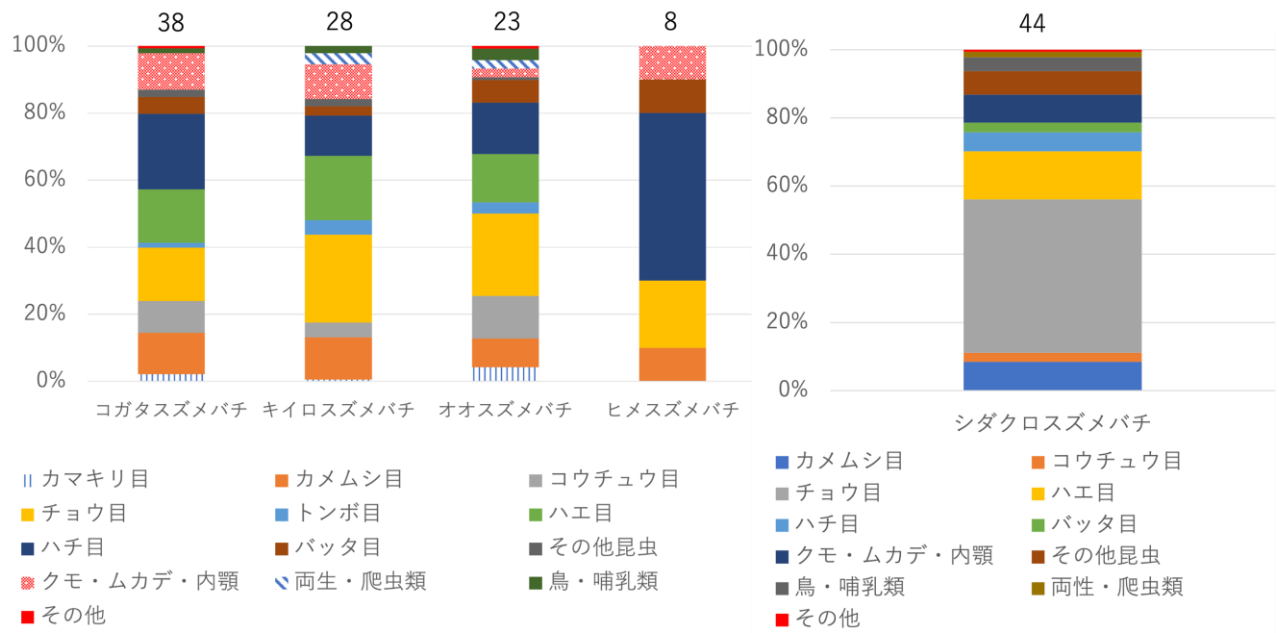


図1. スズメバチ属の4種とシダクロスズメバチの餌生物種の各目の割合. 数字はサンプル数を示す.

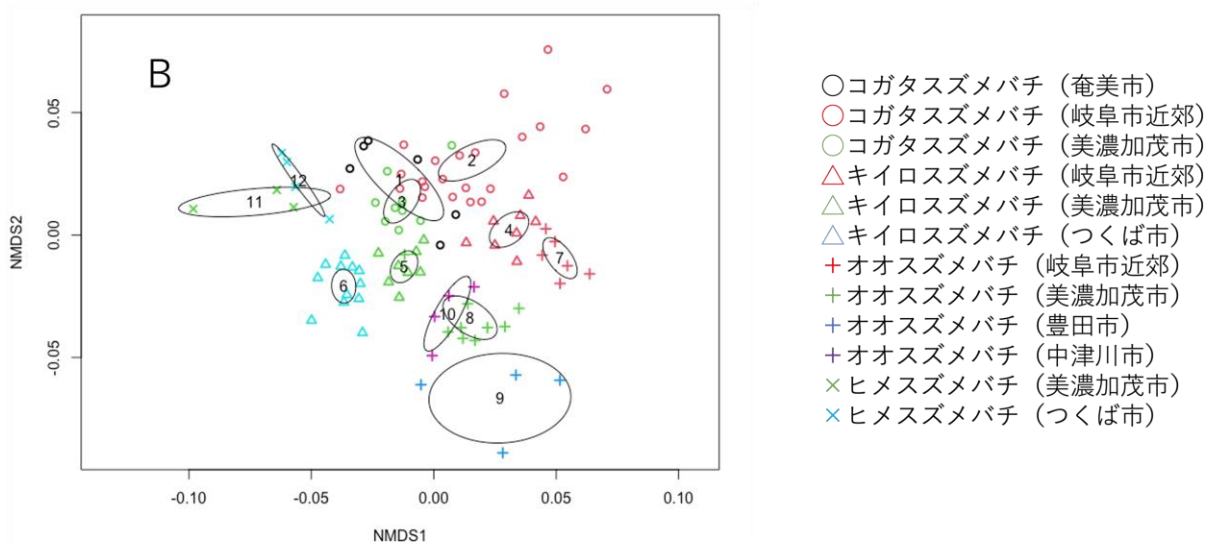
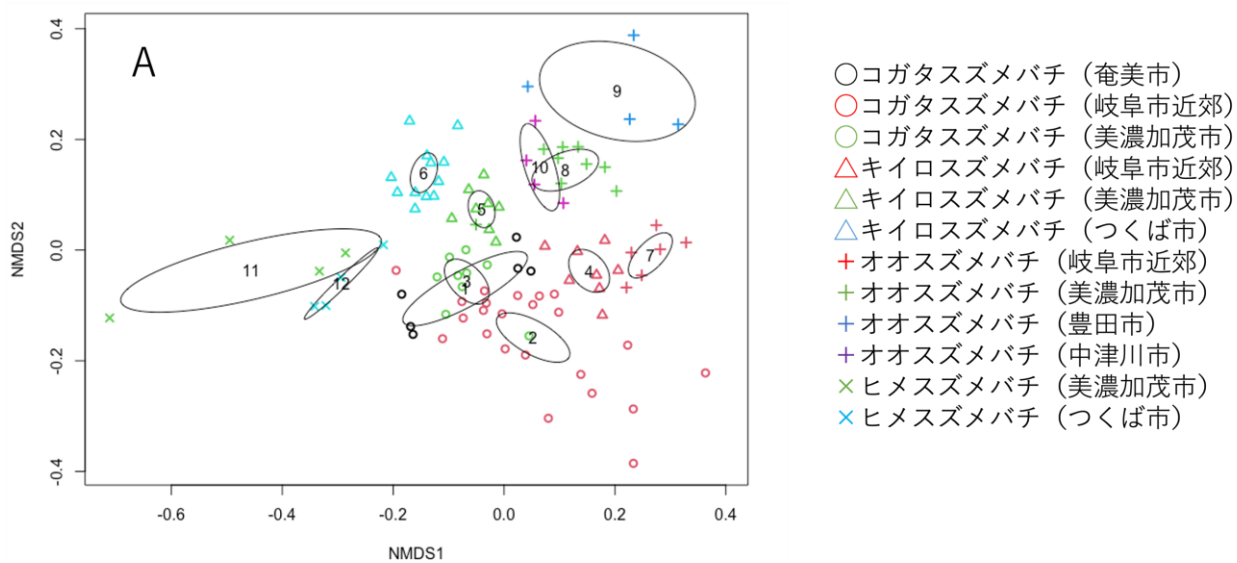


図2. A スズメバチ属の蜂4種の餌生物の類似度 (n = 97) . B 外れ値 (dm1-3) を取り除いたスズメバチ属の蜂4種の餌生物の類似度 (n = 96) . 採集地域の種ごとに餌生物種の類似度の標準誤差を95%信頼区間で図示した. コガタスズメバチ (1 奄美市, 2 岐阜市, 3 美濃加茂市) ; キイロスズメバチ (4 岐阜市, 5 美濃加茂市, 6 つくば市) ; オオスズメバチ (7 岐阜市, 8 美濃加茂市, 9 豊田市, 10 中津川市) ; ヒメスズメバチ (11 美濃加茂市, 12 つくば市) .

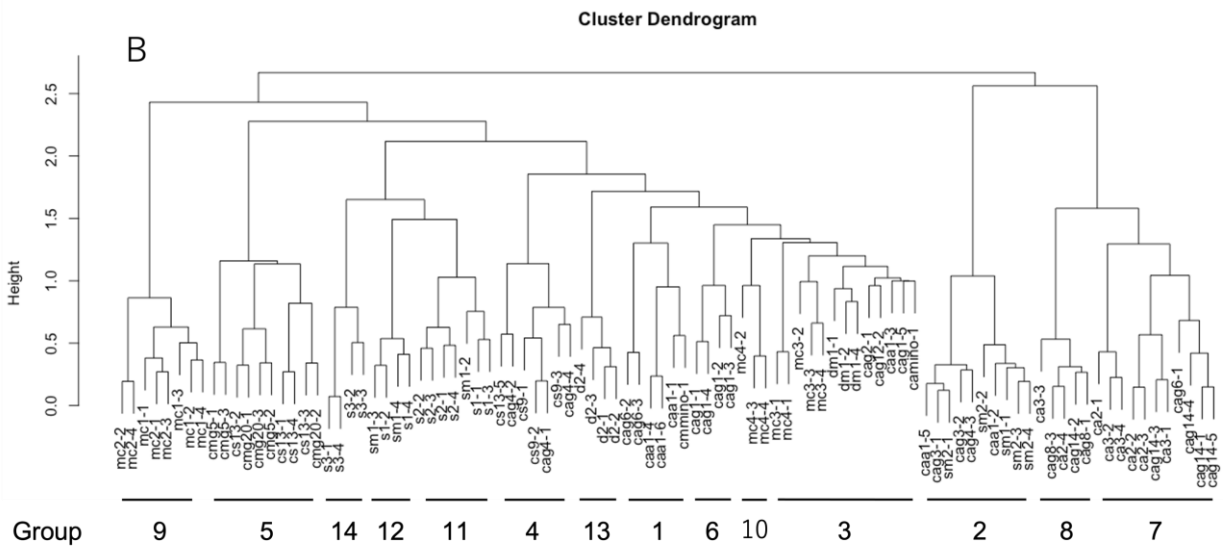
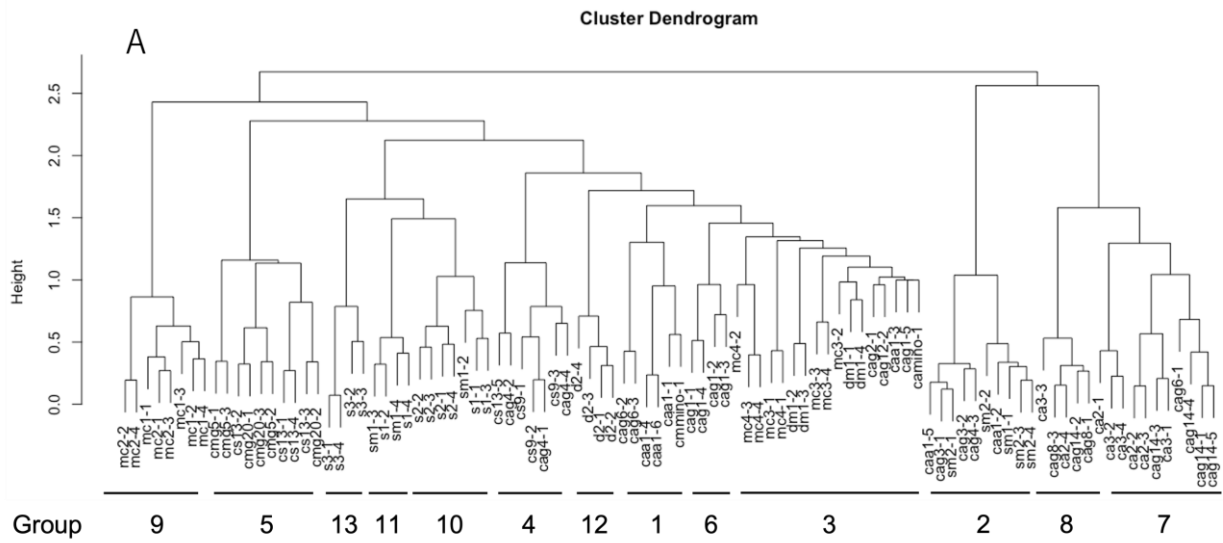


図3. A スズメバチ属のサンプル全てで作成した餌生物の階層的クラスター (n = 97) . B 外れ値 (dm1-3) を取り除いたスズメバチ属の蜂4種の餌生物の階層的クラスター (n = 96) . 図はBray-Curtis非類似度の距離行列を基に、hclust関数を用いてWard法により作成した. 各グループの指標種は表4に示した.

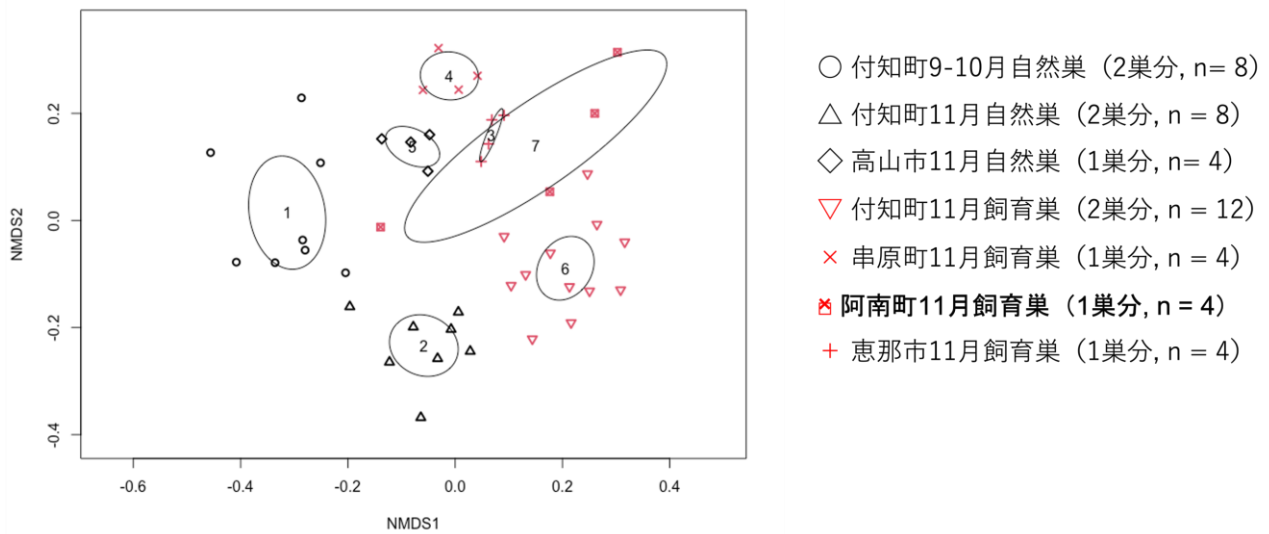


図4. シダクロスズメバチの餌生物の類似度. 採集地域、採集時期ごとに餌生物種の類似度の標準誤差を95%信頼区間で図示した. 黒いプロットは自然巣を、赤いプロットは飼育巣を示す. 1 付知町9-10月; 2 付知町11月; 3 串原町11月; 4 恵那市11月; 5 高山市11月; 6 付知町11月; 7 阿南町11月.

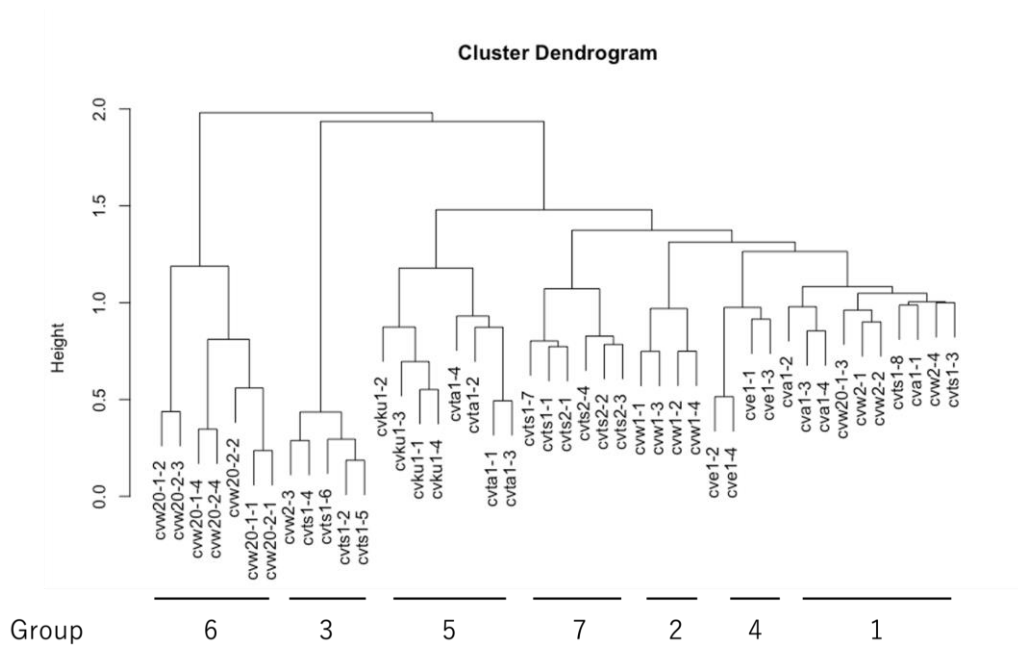


図5. シダクロスズメバチの餌生物の階層的クラスター (n = 44) . 図はBray-Curtis非類似度の距離行列を基に、hclust関数を用いてWard法により作成した.



佐賀 達矢
(さが たつや)

<略歴>

- 2010年3月 岐阜大学大学院応用生物科学研究科 修士課程修了
2010年4月 岐阜県立岐阜農林高等学校 勤務
2011年4月 岐阜県立大垣桜高等学校 勤務 (2014年～自己啓発等休業取得)
2017年3月 東京大学大学院総合文化研究科 博士後期課程修了
2017年4月 岐阜県立多治見高等学校 勤務
2022年12月 神戸大学大学院人間発達環境学研究科 勤務
現在に至る

<主な研究歴>

所属学会

日本生態学会、日本応用動物昆虫学会、日本進化学会、国際社会性昆虫学会日本地区会、日本地理学会、日本環境教育学会

最近の研究成果

1. 高校の教科横断的授業における原風景地図の活用－環境および文化的多様性の相互理解のために－, 橋本操, 林日佳里, 佐賀達矢, 野中健一, Donovan Kruger, *環境教育*, 印刷中
2. 高校生の昆虫食に対する意識と試食を伴う講義の効果, 佐賀達矢, 野中健一, Van Itterbeeck Joost, *E-journal GEO*, 2022, 17(2), 350-362
3. 「体験型実習」から始まる「高校生による自然再生」の活動, 森照貴, 坂本貴啓, 佐賀達矢, *土木技術資料*, 2022, 62, 50-51
4. Rearing techniques for hornets with emphasis on *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae): a review, Joost Van Itterbeeck, Ying Feng, Min Zhao, Chengye Wang, Ken Tan, Tatsuya Saga, Kenichi Nonaka*, Chuleui Jung*, *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2021, 24(2), 103-117 <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2021.03.009>.
5. Polyandry and paternity affect disease resistance in eusocial wasps, Tatsuya Saga*, Masaki Okuno, Kevin J Loope, Koji Tsuchida, Kako Ohbayashi, Masakazu Shimada, Yasukazu Okada, *Behavioral Ecology*, 2020,

araa062

<勤務先>

神戸大学大学院人間発達環境学研究科

〒657-8501 兵庫県神戸市灘区鶴甲 3-11