

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 7 月 7 日現在

機関番号：34304

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07575

研究課題名(和文) 特定外来種ツマアカスズメバチの食性と繁殖性を利用した防除の検証試験

研究課題名(英文) Research of extermination based on food habit and reproduction in alien hornet
Vespa velutina

研究代表者

高橋 純一 (TAKAHASHI, Junichi)

京都産業大学・生命科学部・准教授

研究者番号：40530027

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：対馬、吉岐、北九州、大分に侵入した特定外来種ツマアカスズメバチについてミトコンドリアDNAの全長解析から国内に侵入した個体間には遺伝的変異は存在しないこと、自然分布地の中国、台湾、ベトナム、中国浙江省の個体と一致することがわかった。食性は樹冠に生息する昆虫類であることをDNAバーコーディング法により明らかにした。捕獲トラップは地上部よりも、樹冠10m付近が最も多く捕獲することができた。繁殖は、主に樹冠で交尾をするキロスズメバチと交雑をしており、在来種に対して繁殖干渉を行っていることがわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

国内に侵入した侵略的特定外来種ツマアカスズメバチの防除および根絶のため食性、繁殖生態、侵入起源、生態系への影響について分子生態学的手法を用いた調査を行った。DNAバーコーディング法により、樹冠に生息する小型昆虫を主に捕食していることがわかった。在来種キロスズメバチとの交雑が起きており、繁殖干渉が起きていることが確認された。また、国内で侵入事例のある地域のうち、対馬市、吉岐市、北九州市、大分市の個体のミトコンドリアDNA全長解析をしたところ、これらの個体間には変異がみられないことから同一起源であること、また中国東部の個体と配列が完全に一致することから、この地域を起源であることが推定された。

研究成果の概要(英文)：In this study, we analyse the complete mitochondrial DNA sequence of *V. velutina* to trace the origin of Tsushima, Iki, Kitakyushu and Oita populations. The mitochondrial DNA haplotypes of *V. velutina* in these populations matched the unique haplotype present in east China and South Korea. We also investigated whether interspecific mating may have occurred between *V. velutina* and Japanese native *Vespa* spp. Our results revealed that native *V. simillima* queens had sperm of *V. velutina* males, but we did not find evidence of *V. velutina* queens having sperm of *V. simillima* males. This finding suggests that invading *V. velutina* can interspecifically mate with native hornets and cause reproductive interference.

研究分野：昆虫学

キーワード：ツマアカスズメバチ 侵略的外来種 対馬市 繁殖干渉 ミトコンドリアDNA キロスズメバチ

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 交通網の発達による人間の活動のグローバル化に伴って、様々な生物種が意図的または非意図的に国境を越えて移動させられ、到達地で侵略的外来種となる例が世界的に増えてきている。侵略的外来種は、在来生態系やその土地の産業などに影響を与えるために、環境問題の一つと認識されている。日本でも外来種に対応するために、2005年に「特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律」通称外来生物法が施行され、生態系被害の認められる外来種を特定外来生物に指定し、飼育や移動を規制している。例えば、在来生物の強力な捕食者などは特定外来生物に指定されている。社会性昆虫は高い環境適応能力を持つため、侵略的外来種になることが多い。日本に侵入したアルゼンチンアリやヒアリは世界の侵略的外来種ワースト100にも選定されている。既に日本国内でも分布を拡大しており、特定外来生物に指定されている。トマトなどの授粉のための商品として1991年から輸入の始まったセイヨウオオマルハナバチは、その後北海道で野生化して各地で優占種となっており、特定外来生物に指定されている。外来種化したスズメバチ亜科としては、オセアニア大陸に侵入したクロスズメバチ属が知られていたが、21世紀になって、従来はアジア大陸南部からインドネシアに生息していたスズメバチ属のツマアカスズメバチ (*Vespa velutina*) が、その分布域から飛び離れた韓国やフランスから記録され、現在もその分布域を拡大している(図1)。韓国では、在来スズメバチ類との競合および在来昆虫類の捕食に送粉生態系サービスへの影響が懸念される。このような背景から、国内では対馬島での帰化が確認されてからすぐの2015年に特定外来生物に指定されている。本種の侵入が世界で初めて確認されたのは韓国で、2003年に釜山近郊のMt. Bongraeで記録された。その後分布域を拡大し、現在では韓国南部一帯に生息している。分布拡大速度は年に10-20kmほどで、ヨーロッパに侵入した本種よりも遅い。近縁種のキロスズメバチ (*V. simillima*) が分布することが理由ではないかと推察されている。フランスのLot-et-Garonneで2004年に初めて記録された。その後、2010年にはスペインで、2011年にはポルトガル、ベルギーで、2013年にはイタリアで、2014年にはドイツで記録され、現在では西ヨーロッパ全域に分布を拡大しつつある。また、2016年にはグレートブリテン島(イギリス南部) およびイギリス領のジャージー島でも記録されている。日本では、長崎県対馬で2012年に初めて記録された。その後対馬全域に分布を拡大し、帰化している。2015年には北九州市でも巣が確認され、宮崎でも女王バチが捕獲され、壱岐島と大分県では巣が、山口県では個体が発見されたが、2019年は九州および本州には今のところ定着はしていない。

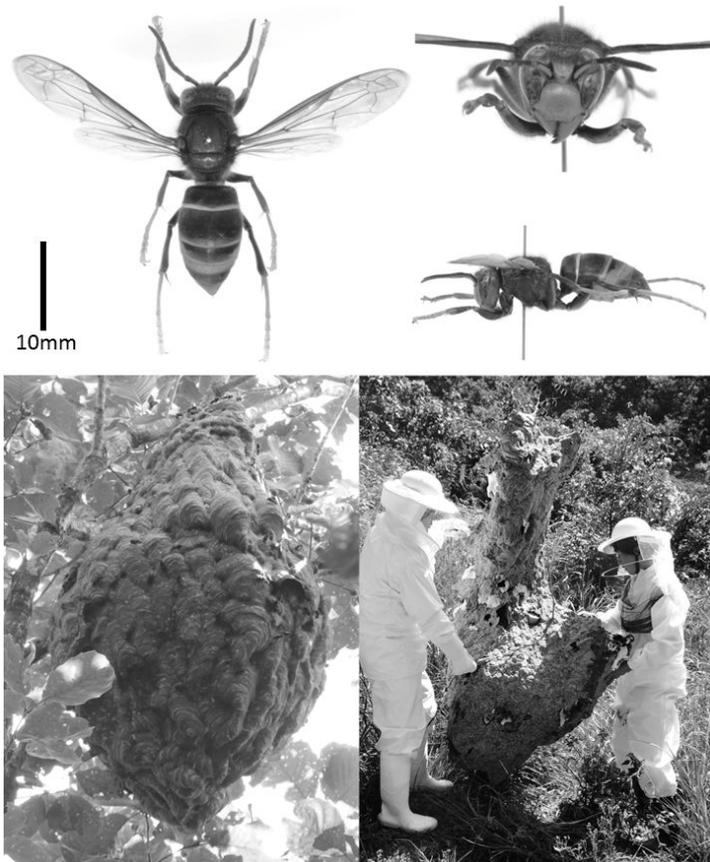


図1. 対馬島で捕獲されたツマアカスズメバチと巣。

(2) 繁殖干渉は、繁殖の過程における直接的な種間の負の相互作用である。ある生物種の繁殖活動が、他種の繁殖過程に関わることにより、その生物種の適応度が直接的に低下する現象を指す。繁殖干渉によってある種の適応度が低下すると、次世代では相対的にその近縁種の個体数が増大し、繁殖干渉の影響もより強くなる正のフィードバックが起こる。そのため、繁殖干渉は通常の資源競争よりも強力に近縁種を排除し、一方の種によるもう一方の種の駆逐や側所分布などを容易にする。高緯度地域に分布するクワオオハダニと低緯度地域に分布するミカンハダニは、中緯度地域の落葉樹において同所的に生息する。クワオオハダニのオスが同種のメスを選好して交尾するのに対し、ミカンハダニのオスは選好性を持たず同種にもクワオオハダニのメスにも偏りなく交尾する。彼らは半数倍数性の性決定機構を持ち、異種間交尾によってもたらされる受精卵は孵化しないため、交尾両種の共存下ではクワオオハダニのメスがメスの子孫を残せなくなる偏った繁殖干渉を受ける。昆虫の場合も種間交尾によって雑種が形成されることは稀であり、不妊に繋がるのが一般的である。種間交尾による不妊は、交配ペアの中でより少ない

遺伝子型の個体に負の影響を与える可能性が高く、稀な型は減少するか、あるいは絶滅する可能性がある。

2. 研究の目的

(1) ツマアカスズメバチは、外部形態から 10 余りの亜種が記載されているが、必ずしも全ての亜種が明確に区別できるわけではない。韓国およびヨーロッパに侵入したツマアカスズメバチは、中国南部～インド東部に分布する亜種 *nigrithorax* と色彩が類似していたので、この分布域のどこから侵入したことが予測されていた。ヨーロッパの研究グループは、遺伝子の塩基配列情報を用いることで、より正確な侵入地の推定を行った。侵入地の韓国、フランスおよび自然分布域の各地から本種を採集し、ミトコンドリア COI 遺伝子のバーコーディング領域の配列を決定した結果、中国浙江省/江蘇省から 3 つのハプロタイプ(遺伝子型)が見つかり、韓国、フランス産のツマアカスズメバチのハプロタイプは、それぞれ浙江省/江蘇省産の 1 つのハプロタイプと一致した。フランスや韓国は、中国浙江省や江蘇省から大きく離れているので、人為的な移動によって分布を拡大した可能性が高いことを明らかにした。また、ヨーロッパ各地で分布域を広げているツマアカスズメバチは、フランスに侵入した個体群からの二次的拡大であることも、COI 遺伝子の塩基配列情報から明らかになっている。本研究では、特定外来種のツマアカスズメバチの国内での防除・根絶を目的に、長崎県対馬島、国内侵入地域、国外分布地域で、繁殖生態および侵入起源について分子生態学的手法による調査を行った。

3. 研究の方法

(1) 我われは、2014 から 2019 年に収集した日本に侵入したツマアカスズメバチをミトコンドリア DNA の COI、Cytb、16SrRNA 遺伝子情報および次世代シーケンサーによる完全長配列をもとに行った。また、長崎県対馬島においては、ツマアカスズメバチおよび在来種スズメバチの女王バチを捕獲し、受精嚢内に存在する精子の遺伝子配列の解析から交雑の有無について推定を行った。検体の収集は地元および環境省の協力を得て採集した。女王バチについては、それぞれの個体の受精嚢内の精子から DNA を抽出し、ミトコンドリア DNA の COI 遺伝子の DNA バーコード領域を含む塩基配列から、女王バチの交尾相手の種を同定した。

4. 研究成果

(1) 日本の対馬、北九州市、壱岐島、大分市で採集したツマアカスズメバチのミトコンドリア DNA の全長および COI、Cytb、16SrRNA の部分配列を解析し、国内外の個体の配列と比較したところ、国内すべての個体の配列は完全に一致した(図 2)。この内の COI 遺伝子のハプロタイプについては、中国浙江省・江蘇省産の 3 つのハプロタイプのうちの 1 つと一致した。この結果から考察すると、日本に侵入したツマアカスズメバチは浙江省や江蘇省付近から直接日本にもたらされた可能性と、韓国からの二次的な侵入である可能性がある。しかし、2012 年に日本で最初に確認された場所が、韓国から 50 km ほどの距離に位置する対馬であること、それから 3 年後の 2015 年以降に北九州市および大分市で確認されたことを考えると、韓国から対馬から九州または、韓国から九州という経路で侵入した可能性が高いと考えられる。2017 年に分布が確認された壱岐島は、対馬と九州の間に位置し、そのどちらかから侵入したと考えられる。今回の解

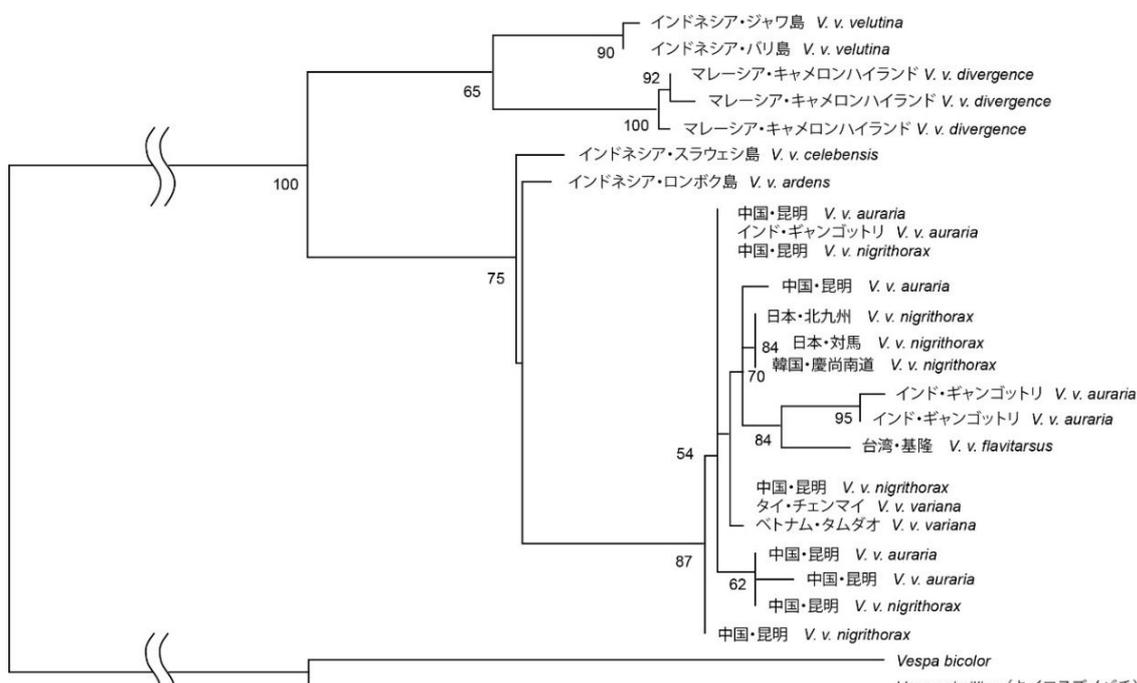


図 2. ミトコンドリア DNA の分子系統解析から推定されたツマアカスズメバチの地域間の遺伝的関係。

析では、日本で採集された 50 頭あまりのツマアカスズメバチが、全て同一のハプロタイプを持っていた。侵入地における COI 遺伝子の多様性は 0 だったことになる。ミトコンドリア遺伝子は母系遺伝するので、この結果は、ただ 1 頭の雌または同じ母系に由来する個体群が、侵入地で勢力を拡大している可能性を示している。原産地と推定される中国浙江省・江蘇省のツマアカスズメバチの中に 3 つのハプロタイプが混在していたように、安定した個体群はミトコンドリア遺伝子に多様性がある。しかし、ツマアカスズメバチは COI 遺伝子の多様性が 0、あるいはそれに近いまま分布拡大を続けていることがわかった。ツマアカスズメバチは荷物に紛れて侵入した可能性が高いことが推定された。しかし、ツマアカスズメバチの巣は大きいものだと 1 m を超えるほどのサイズであり、巣ごと荷物に紛れ込むとは考えにくい。本種は、交尾を終えた女王が木のうろや土中などで単独で越冬して、翌春に巣を創設する。繁殖が成功すれば夏の終わりに新女王が誕生し、交尾を終えて越冬するという生活史サイクルを持つ。この中で、最も人為的な移動が起こりやすいケースは、越冬中の女王が荷物に紛れて運ばれるケースだろう。越冬前に交尾を終えているため、女王 1 頭が運ばれただけでも侵入地で繁殖することができる。韓国やフランスでは、越冬中の女王が盆栽の鉢に付いてきたのが起源ではないかと推定されている。イギリスでは、フランスから運ばれてきた木材やキャンプ用品に付いてきたと推定されている。日本で最初に発見された対馬は韓国とも近く、韓国・釜山と対馬を結ぶ船も頻りに往復しているため、侵入経路は多数存在している。現時点で、日本におけるツマアカスズメバチの侵入例は、対馬島および壱岐島、九州、本州山口県であるが、これ以外の地域でも侵入が起きる可能性は高いことが推定される。今のところ、国内での本種の帰化による、衛生および農業などの産業への影響については不明である。ニホンミツバチはもともとスズメバチに対して高い抵抗性があるため、対馬では本種の帰化による影響はほとんどないようである。さらに国内の養蜂業についてもスズメバチへの対策方法が確立されているため問題はないと推定されている。それよりも韓国のように在来スズメバチや被食昆虫種に影響が生じる可能性がある。本種は木の枝先や崖などに営巣し、営巣場所の高さはしばしば 10m を超えるので、1 度定着すると山間部では物理的に駆除することが難しいこともあり、早期の発見および駆除による水際対策が今後も必要不可欠である。

(2) キイロスズメバチの女王バチのうち 43% の個体がツマアカスズメバチのオスの精子を持っていた。さらに 28% のキイロスズメバチの女王バチは、ツマアカスズメバチのオスの精子のみを持っていた(表 1)。この結果から、対馬市のキイロスズメバチの女王バチは、当地に移入したツマアカスズメバチのオスと種間交尾し、繁殖干渉を受けていると考えられた。一方で、オオスズメバチとコガタスズメバチ、ヒメスズメバチ、ツマアカスズメバチの女王バチはいずれも受精嚢内に同種の精子のみを持っており、繁殖干渉を受けていないことが示唆された。ツマアカスズメバチによる生態系への影響が、これまでに報告されていた在来昆虫の捕食に留まらず、在来スズメバチ類への繁殖干渉にも及ぶことが初めて明らかになった。

表 1. ツマアカスズメバチのオスとの交雑頻度

女王バチの種	N	交配相手のオスの種割合 (%)		
		同種のみ	異種のみ	同種異種
<i>Vespa simillima</i>	40	57.5	27.5	15
<i>Vespa mandarinia</i>	31	100	-	-
<i>Vespa analis</i>	30	100	-	-
<i>Vespa ducalis</i>	8	100	-	-
<i>Vespa velutina</i>	39	100	-	-

日本産スズメバチ類は、種間で性フェロモンの交差活性を持つにもかかわらず、通常は野外では確認されていない。これは在来スズメバチ類が、それぞれ種特異的な交尾時期や生態を持つためであると考えられている。対馬島の在来スズメバチ類のうち、キイロスズメバチの女王バチのみがツマアカスズメバチのオスと種間交尾していることは、先に挙げたスズメバチ類のうちでこの 2 種が系統的に近縁で、類似する交尾時期や生態を持つためであると推定している。また、ツマアカスズメバチの女王バチとキイロスズメバチとのオスとの交尾を今回確認することができなかったが、これは 2 種のオスの密度の相違によるものと推定している。ツマアカスズメバチとの種間交尾がキイロスズメバチの女王バチにもたらす影響は、現時点では明らかではない。社会性ハチ類の雑種胚の発生に関する知見は少ないが、セイヨウオオマルハナバチのオスと交尾したオオマルハナバチの女王バチは、産下した受精卵の胚発生が停止することが知られている。仮にツマアカスズメバチと交尾したキイロスズメバチの女王バチが産む受精卵も胚発生しないのであれば、コロニーを創設できなくなることを意味する。キイロスズメバチは他の在来スズメバチ類と異なり、一部の女王が多回交尾する 9)。筆者らの調査でも、キイロスズメバチの女王バチのうち 15% の個体は受精嚢内に同種とツマアカスズメバチの 2 種の精子を持っていた。多回

交尾の女王であれば、受精卵の生産において完全な不妊とはならない。ただし、このような女王であっても生産できる子孫の個体数は限られ、コロニーの矮小化や営巣失敗の頻発は避けられないと考えられる。日本に先んじてツマアカスズメバチの移入が確認された韓国では、移入後にキイロスズメバチの減少が報告されている。筆者らの今回の調査結果を踏まえると、この減少が資源を巡る種間競争だけでなく、ツマアカスズメバチによる繁殖干渉にも起因する可能性が高いと予測している。ツマアカスズメバチからの繁殖干渉によって、対馬のキイロスズメバチの個体群は衰退する危険性がある。キイロスズメバチの減少は、本種と相互作用を持つ他の生物の盛衰をもたらし、その影響が生態系全体に波及する可能性も否定できない。今後の継続的な調査による見極めとともに、ツマアカスズメバチの効果的な防除法の確立が求められる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 山崎和久、高橋稜一、高橋純一	4. 巻 55
2. 論文標題 対馬で起きているツマアカスズメバチによるキイロスズメバチへの繁殖干渉	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 26-28
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Takahashi J, Okuyama H, Kiyoshi T, Takeuchi T, Martin SJ	4. 巻 30
2. 論文標題 Origins of <i>Vespa velutina</i> hornets that recently invaded Iki Island, Japan and Jersey Island, UK	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Mitochondrial DNA Part A	6. 最初と最後の頁 434-439
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/24701394.2018.1538366	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 竹内剛、高橋稜一、高橋純一	4. 巻 53
2. 論文標題 東アジアとヨーロッパに侵入したツマアカスズメバチ	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 31-35
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Yamasaki K, Takahashi R, Harada R, Matsuo Y, Nakamura M, Takahashi J	4. 巻 -
2. 論文標題 Reproductive interference by alien hornet <i>Vespa velutina</i> threatens the native populations of <i>Vespa simillima</i> in Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Science of Nature	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s00114-019-1609-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ryoichi Takahashi, Hisashi Okuyama, Yusuke N. Minoshima, Jun-Ichi Takahashi	4. 巻 3
2. 論文標題 Complete mitochondrial DNA sequence of the alien hornet <i>Vespa velutina</i> (Insecta: Hymenoptera) invading Kyushu Island, Japan	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 MITOCHONDRIAL DNA PART B: RESOURCES	6. 最初と最後の頁 179-181
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/23802359.2018.1437823	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Hisashi Okuyama, Stephen J. Martin, Jun-Ichi Takahashi	4. 巻 2
2. 論文標題 Complete mitochondrial DNA sequence of the tropical hornet <i>Vespa affinis</i> (Insecta, Hymenoptera)	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 MITOCHONDRIAL DNA PART B: RESOURCES	6. 最初と最後の頁 776-777
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/23802359.2017.1398622	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

[学会発表] 計2件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 奥山永、井上諒、溝端丞之介、竹内剛、高橋純一
2. 発表標題 国内および英国に侵入したツマアカスズメバチの侵入起源と系統について
3. 学会等名 関西昆虫研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 奥山永、竹内剛、S. J. Martin、高橋純一
2. 発表標題 ミトコンドリアDNAによる日本および英国に侵入したツマアカスズメバチの侵入起源の推定
3. 学会等名 日本応用動物昆虫学会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 津田良夫、安居院宣昭、谷川力、夏秋優、林利彦、平林公男、山内健生編・高橋純一他分著.	4. 発行年 2020年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 440
3. 書名 衛生動物の事典	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	大庭 伸也 (OHBA Shinya) (20638481)	長崎大学・教育学部・准教授 (17301)	
研究 分担者	熊野 了州 (KUMANO Norikuni) (90621053)	帯広畜産大学・畜産学部・准教授 (10105)	