

日本の里山はどのように多様なスズメバチ種を支えているのか

佐賀達矢

岐阜県

1. 要旨

中部日本の里山地域にはスズメバチ 6 種が同所的に生息している。一方で、どのようにして上位捕食者であるそれらのスズメバチ種が同所的に生息しているかはわかっていない。本研究では、これまで十分に明らかではなかったオオスズメバチ、コガタスズメバチ、キイロスズメバチの餌生物を蜂の幼虫の消化管内に残された未消化物から DNA バーコーディング法を用いて調べ、資源分化仮説を検証した。また、奄美大島にはコガタスズメバチとアシナガバチ類を専食するヒメスズメバチのみが分布する。そのため、奄美大島のコガタスズメバチの餌生物を調べることによって、本州のコガタスズメバチが他のスズメバチ種による餌資源の制限を受けているか否かの傍証が得られると考えた。

本調査によって、岐阜県美濃地方のオオスズメバチ、キイロスズメバチ、コガタスズメバチでは餌資源の分化が起こっていることが示唆された。また、奄美大島と岐阜県のコガタスズメバチは餌生物が異なり、複数のスズメバチと同所的に生息する地域では餌資源の制限を受けている可能性が推察された。従来、スズメバチ類は昆虫やクモを捕食するとされてきたが、今回の調査でキイロスズメバチからは、ハシブトガラスとヒヨドリ、ニホンジカ、ハクビシン、ニホンアマガエル、シュレーゲルアオガエル、トノサマガエル、オオスズメバチからはハシボソガラスの DNA が検出され、スズメバチが脊椎動物を捕食している可能性が明らかとなった。

2. はじめに

日本の里山は生物多様性の宝庫だと言われている。中部日本にはスズメバチ属 6 が分布しており、里山地域にはそれらの複数種が同所的に生息している。日本は、同緯度地域と比較してスズメバチ類の種多様性が高い(松浦・山根 1984)。これらスズメバチは昆虫の中でも極めて上位の捕食者であり、多量の餌生物を必要としながらも、複数種の蜂が同じ生物種を狩る(松浦・山根 1984)。スズメバチ類の狩りの対象はチョウやセミ、ハエ、アリ、クモ、ハチである(松浦・山根 1984)。そのため、餌だけでなく、営巣場所を巡る競争が起き、競争力の低い種が餌や営巣場所を上位の競争者と異なる生態的ニッチに移動し、ニッチ分化が生じている可能性がある(松浦・山根 1984; ニッチ分化については Ronconi & Burger 2011 を参照)。例えば、モンスズメバチ (*Vespa crabro*) とツマアカスズメバチ(*Vespa velutina*)では、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活動時間に活動すると考えられている(Monceau et al. 2015)。また同じ真社会性カリバチの *Polistes occidentalis* と *Polistes diguetana* では、異なる大きさの餌を狩り、競争を避けていると考えられている(Richter 1990)。さらに、韓国では同所的に生息する 6 種のスズメバチ類 (*V. velutina*、*Vespa simillima*、*Vespa dybowskii*、*Vespa mandarinia*、*Vespa analis*、*V. crabro*) では、営巣場所を変えることで棲み分けをしている(Kwon 2020)。本州中部にも上記 6 種のうち *V. velutina* を除く 5 種と *Vespa ducalis* が生息している。本州においてもスズメバチ類の複数種が同所的に生息できる要因としては営巣場所が異なること、営巣期間も異なることが考えられているが(松浦・山根 1984)、餌

資源の分割もその要因の一つとして考えられる。里山や森林に餌となる多様な生物種が生息することによって各スズメバチの資源分化を引き起こし、その種多様性が支えられていると推察される。

一方で、スズメバチ 6 種の餌生物種の情報は十分ではない。従来、スズメバチ類の食性調査は、野外での捕食行動の観察や成虫が巣に持ち帰ってきた肉団子を回収し、顕微鏡で同定する手法が一般的であった (松浦・山根 1984; Harris 1991; Gambino 1992; Harris & Oliver 1993; Clapperton 1999)。これらの手法は、狩りの最中、あるいはすでに咀嚼された肉団子から餌生物種を同定する高度な同定技能が要求される一方で、全ての餌生物種を網羅することは不可能である (高橋ら 2016)。 *Vespula pensylvanica* の餌生物種を肉団子から同定した研究では、肉団子の 17.5%のみ同定でき、判別しやすい種にデータが偏る恐れがある (Gambino 1992; Ward & Ramon-Laca 2013)。すなわち、従来の手法では各種の餌資源利用を明らかにするのは困難であると考えられる。この問題を解決するためには、各生物が共通してもつ DNA 領域の塩基配列 (DNA バーコード) を利用して生物種を同定する手法である DNA バーコーディング法が有効である (バーコーディング法については畠 2017; 安藤ら 2020; 小村ら 2020 を参照)。

近年では様々なスズメバチ科の蜂に対しても DNA バーコーディング法による餌種の同定が行われている。例えばハワイに生息する *V. pensylvanica* の餌生物についてサンガーシーケンス法による分析が行われ、直接的な観察よりも多数の種が確認された (Wilson et al. 2009)。また、フタモンアシナガバチ (*Polistes chinensis*) やツマアカスズメバチの幼虫の腸内未消化物からも餌生物種が高い精度で同定された (Ward & Ramaon-Lace 2013; 高橋 2016)。さらには次世代シーケンサーを用いることによって、サンガーシーケンスよりも 1 サンプルから多様な DNA 配列を得ることができ、より詳細な餌種構成が検出できる (Shokralla et al. 2015)。そこで、本研究では、スズメバチ属の 3 種、オオスズメバチ (*Vespa mandarinia*) とキイロスズメバチ (*Vespa simillima xanthoptera*)、コガタスズメバチ (*Vespa analis*) を対象とし、それらの餌生物種を次世代シーケンサーを用いた DNA バーコーディング法によって解析する。そして、スズメバチ類の餌生物の差異から同所的に生息する機構について議論する。

3. 材料と方法

(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*, 岐阜コガタとする)、コガタスズメバチ中琉球亜種 (*Vespa analis eisa*, 奄美コガタとする)、キイロスズメバチ本州・四国・九州亜種 (*Vespa simillima xanthoptera*) を対象に研究を行った。オオスズメバチ、コガタスズメバチ、キイロスズメバチはスズメバチ科スズメバチ属、に属する真社会性カリバチである (松浦 1995)。

オオスズメバチは 2019 年 9 月 12、15 日に岐阜県内で 1 巣ずつ、岐阜コガタは 2020 年 7 月から 9 月に岐阜県内で 7 巣、奄美コガタは 2020 年 10 月 13 日に奄美市で 1 巣、キイロスズメバチは 2020 年 7 月 16 日と 8 月 25 日に岐阜県美濃地方で 1 巣ずつ採集した。蜂の採集地点と採集日は表 1 にまとめ、巣の別は CNo. で、個体の別は CNo. の後の英数字で区別した。

(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、小腸の口器側 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腸内容物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 (図 2, 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 (MACHERY-NAGEL, ドイツ) を用いてスタンダードプロトコルに従って行った(https://catalog.takara-bio.co.jp/com/tech_info_detail.php?mode=2&masterid=M100005352&unitid=U100006691, 2021 年 8 月 9 日確認)。ゲノム DNA 抽出溶液は、PCR を行うまで 4°C の冷蔵庫で保存した。

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。コガタス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'/3SpC3/)、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/) 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 添加する。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、相同率 97%以上を基準として餌生物種の blast 検索によって特定を行った。

(4) 餌種構成の比較

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数値シミュレーションを行ない、希釈化した。初めに、実際のデータから、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 リード増やしていくごとに出現する OTU 数を計算した。次に、1 リードずつ増やしていき OUT 数を調べていく中で、最後の OTU に該当するリードが出現した際の傾きを計算する。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する。そして、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、これを次の解析に用いた。R の metaMDS 関数の Bray-Curtis 法を用いてスズメバチ種間の餌生物の類似度を算出し、散布図を作成した。その後、envfit 関数を用いてサンプル間の距離と餌生物の間に相関関係があるか否かを検定した。オオスズメバチ、キイロスズメバチ、岐阜コガタ、奄美コガタの餌生物の構成に差があるのか adonis 関数を用いて、Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) を行なった。解析には全て統計ソフト R version4.1.0 (R Development Core Team, Auckland) の vegan パッケージ (version2.5.7) を使用した。

4. 結果

本研究で得られた岐阜コガタ、奄美コガタ、キイロスズメバチ、オオスズメバチの幼虫体内から検出された餌生物の補正したリード数を各目ごとに表 2 にまとめた。この際に、蜂の幼虫 1 個体に関して、各目に属する種の補正したリード数を合計してそれが全体のリード数の 1%以下になる場合にはその他としてまとめた。岐阜コガタ 5 サンプル (CNo.6, CNo.7, CNo.8)、奄美コガタ 5 サンプル、オオスズメバチ 5 サンプル (CNo.1, CNo.2) から宿主自身であるコガタスズメバチもしくはオオスズメバチが検出された。この際に検出された DNA が餌生物かスズメバチの腸由来かが

不明であったため、餌生物種から除外した。また、岐阜コガタ 4 サンプル (CNo.5, CNo.6, CNo.7)、奄美コガタ 1 サンプル、岐阜オオ 3 サンプル(CNo.1, CNo.2) から、ヒトの塩基配列が検出されたが、実験者の細胞の混入が否定できなかったため、餌生物から除外した。

奄美コガタからは 6 目 17 種 (n=6)、岐阜コガタからは 9 目 89 種(n=24)、キイロスズメバチからは 13 目 78 種(n=8)、オオスズメバチからは 9 目 27 種(n=6)の餌生物種が検出された。本研究で調査した 3 種 1 亜種の幼虫体内からハチ目、カメムシ目、カマキリ目、バッタ目、コウチュウ目、ハエ目、トンボ目、チョウ目、トビケラ目、アザミウマ目、シリアゲムシ目の昆虫が検出され、クモ目、ダニ目、オオムカデ目の節足動物が検出された。本調査では、餌生物として鳥類や哺乳類、両生類も検出された。キイロスズメバチからは、ハシブトガラスとヒヨドリ、ニホンジカ、ハクビシン、ニホンアマガエル、シュレーゲルアオガエル、トノサマガエルが、オオスズメバチからはハシボソガラス、岐阜コガタからはフトミミズ属の一種が検出された。

スズメバチ種ごと、各スズメバチ種の幼虫ごとの餌生物を目別に図に示した(図 1: スズメバチ種ごと, 図 2-5: 各スズメバチの幼虫ごと)。スズメバチ種ごとに餌生物の各目で最も優占する種を以下に示す。奄美コガタの餌生物のハチ目の 99.4%はニホンミツバチであり、バッタ目の 94.7%はマダラコオロギだった。岐阜コガタの餌生物のハチ目の 69.4%がニホンミツバチ、カメムシ目の 78.8%はツクツクボウシ、コウチュウ目の 32.2%はコガネムシ科の 1 種、ハエ目の 59.1%はアメリカミズアブだった。キイロスズメバチの餌生物のハチ目の 94.3%はニホンミツバチ、チョウ目の 11.9%はキイロアツバ、カメムシ目の 45.6%はミンミンゼミだった。オオスズメバチの餌生物のチョウ目は 54.3%がアケビコノハ、カメムシ目の 54.9%はミンミンゼミだった。キイロスズメバチの 85.1%、オオスズメバチの 92.6%の餌生物をカメムシ目が占めていたが、その中の 45.6%がミンミンゼミ、41.1%がツクツクボウシ、10.7%がアブラゼミであり、オオスズメバチでは 54.9%がミンミンゼミ、42.7%がアブラゼミ、0.001%がツクツクボウシだった。

非計量多次元尺度法(NMDS)を用いてスズメバチ種間の餌生物の類似度を図示した(Stress 値 = 0.200, Dimensions = 2, 図 6)。各スズメバチ種の NMDS の位置と餌生物の間に有意な相関関係が認められたものを赤線で図示し($p < 0.05$, envfit 関数)、その詳細は表 3 にまとめた。PERMANOVA の結果、スズメバチ種によって餌生物が有意に異なり($F = 4.030$, $R^2 = 0.232$, $p < 0.001$)、スズメバチの巣によっても餌生物が有意に異なった($F = 2.575$, $R^2 = 0.470$, $p < 0.001$)。

5. 考察

(1)スズメバチ類の餌生物の概要について

スズメバチ属の蜂は主に昆虫や節足動物を狩ることが知られているが(松浦・山根 1984)、本研究では蜂の幼虫体内から鳥類や哺乳類、両生類、ミミズが検出された。キイロスズメバチからは、ハシブトガラスとヒヨドリ、ニホンジカ、ハクビシン、ニホンアマガエル、シュレーゲルアオガエル、トノサマガエルが、オオスズメバチからはハシボソガラス、岐阜コガタからはフトミミズ属の一種が検出された。これは、蜂が脊椎動物の肉を捕食する昆虫を捕食することで間接的に捕食した可能性と、蜂が脊椎動物の肉を直接捕食した可能性が考えられた。間接的に捕食した可能性を検証するために、キイロスズメバチとオオスズメバチの餌生物に動物の死体を捕食する腐肉食の昆虫がいるか確認したところ、キイロスズメバチの幼虫 1 個体からゴミムシダマシ、オオスズメバチの幼虫 1 個体からエリザハンミョウの DNA が検出された。一方で、脊椎動物の DNA が検出された幼虫からは腐肉食昆虫の DNA が検出されず、蜂が間接的に脊椎動物を捕食し

た可能性は積極的には支持されなかった。なお、腐肉食の昆虫の代表であるニクバエ科の DNA は岐阜コガタからは検出されたが、キイロスズメバチやオオスズメバチからは検出されなかった。また、ツマアカスズメバチやシダクロスズメバチが人為的に与えた牛肉や鶏肉を捕食することは知られている (Joost et al. 2021)。さらに、著者は山にトラップとして鹿肉や鶏肉を仕掛けた際にキイロスズメバチがその肉を捕食することを観察している。これらのことから、著者はキイロスズメバチとオオスズメバチは自然状態においても直接的に脊椎動物の肉を捕食していると考えている。

(2) 岐阜県美濃地方でのスズメバチ類の資源分化仮説

本研究で調査した 7,8 月のキイロスズメバチ、9 月のオオスズメバチではセミ科が主たる餌生物であり、奄美コガタはニホンミツバチとマダラコオロギ、7 月から 9 月の岐阜コガタは多様な餌生物を利用していることが明らかとなった(図 1)。各スズメバチ種内の幼虫ごとの餌生物に関しても同様の傾向にあり、キイロスズメバチとオオスズメバチはセミ科、奄美コガタはニホンミツバチとマダラコオロギ、岐阜コガタでは幼虫によって多様な餌生物を捕食していた(図 2-5)。松浦・山根(1984)による野外観察では、オオスズメバチはチョウ目とカマキリ目、コウチュウ目およびハチ目を主な餌とし、セミ科は主要な餌資源ではないと考えられている。オオスズメバチの幼虫は他のスズメバチと比較して体が大きく、コロニーの維持と成長に必要な餌の量が多いため、9 月以降にはミツバチや他の蜂の巣を襲い、多くの餌資源を得ていると考えられている (松浦・山根 1984; Matsuura & Sakagami 1973)。一方、本研究で 9 月中旬に採集したオオスズメバチはセミ科の昆虫を主食とし、ミツバチは捕食していなかった。セミ科は大型であり筋肉質部分が豊富である上に、飛行が遅く、捕食者に対する反撃行動をほとんど示さない (Karban 1982; Steward et al 1988)。本研究で食性解析した 2 巣がたまたまミツバチを襲っていない可能性も考えられたが、ミツバチを捕食しない場合には、セミを優先して捕食することも考えられた。キイロスズメバチは昆虫類を幅広く捕食し、営巣地域内での餌生物の状況に応じて狩りを行う (松浦・山根 1984)。本調査でキイロスズメバチが 2 巣とも主にセミを捕食していた要因についても、セミの肉量の多さと狩りのコストの小ささが考えられた。一方で、オオスズメバチ、キイロスズメバチのどちらからも岐阜県美濃地方に分布するクマゼミは検出されなかった。西南日本での調査ではモンズズメバチの 95%がセミを捕食し、クマゼミも利用することが知られており (松浦 1977)、オオスズメバチとキイロスズメバチにはクマゼミを狩ることができない可能性が考えられた。

松浦 (1984) はオオスズメバチとコガタスズメバチは餌資源が類似しており、オオスズメバチの方が餌資源を巡る競争において優位であるとしている。PERMANOVAの結果から、スズメバチ種によって餌生物が異なることが示され、今回得られたNDMSのデータからは岐阜県美濃地方のコガタスズメバチ、キイロスズメバチ、オオスズメバチの餌資源は重複するところもあるが分割されていると考えられた (図6, 表3)。

(3) 奄美大島と岐阜のコガタスズメバチ

奄美大島のコガタスズメバチは本州のコガタスズメバチと比較して、営巣規模は大きく、奄美コガタは本土亜種よりも餌量が多いと考えられる (山根・川畑 2016)。本州に分布するスズメバチ類の中で最も営巣規模が大きいキイロスズメバチはニホンミツバチの巣の前で待ち伏せし、効率的にニホンミツバチを狩る (Ono et al. 1987)。岐阜コガタは、同じ巣内の幼虫間で餌生物がばらついたが、奄美コガタではどの幼虫もニホンミツバチかマダラコオロギが餌生物を占めていた (図 2,3)。奄美コ

ガタの大きな営巣規模は、ニホンミツバチを選好して捕食すること及び本州のキイロスズメバチのようにミツバチを効率的に狩ることによって維持されている可能性が考えられた。

奄美大島のコガタスズメバチは、捕食した餌生物の半数以上がニホンミツバチであった(図1,2)。これは、採集した巣の付近にニホンミツバチの巣があった可能性も否定できないが、奄美大島にはオオスズメバチが分布しておらずミツバチを捕食する競争者がいないこともその要因の一つであると推察された。これらのことから複数のスズメバチと同所的に生息する岐阜県のコガタスズメバチは他のスズメバチ種から餌資源の制限を受けている可能性がある。

6. 謝辞

本研究は岐阜大学の河合康希氏、土田浩治教授、岡本朋子助教の全面的な協力を得て行われた。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・トトぎふの方々から提供された。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。タカラ・ハーモニストファンドには研究費用の助成をいただいた。また、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。

7. 引用文献

- 安藤温子, 安藤正規, 井鷲裕司. “植物食性動物を対象とした食性解析手法.” 日本生態学会誌 70.1 (2020): 77-89.
- CLAPPERTON, B. KAY. “Abundance of wasps and prey consumption of paper wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) in Northland, New Zealand.” New Zealand Journal of Ecology (1999): 11-19.
- Gambino, Parker. “Yellowjacket (*Vespula pensylvanica*) predation at Hawaii Volcanoes and Haleakala National Parks: identity of prey items.” (1992).
- Harris, Richard J. “Diet of the wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* in honeydew beech forest of the South Island, New Zealand.” New Zealand journal of zoology 18.2 (1991): 159-169.
- Harris, R. J., & E. H. Oliver. “Prey diets and population densities of the wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* in scrubland-pasture.” New Zealand journal of ecology (1993): 5-12.
- 畠佐代子. “滋賀県彦根市の水田地帯に生息するカヤネズミの食性分析-糞 DNA 分析からの推定.” 環動昆 28.3 (2017): 121-131.
- Van Itterbeeck, Joost., Ying, Feng., Min, Zhao., Chengye, Wang., Ken, Tan., Tatsuya, Saga., Kenichi, Nonaka., Chuleui, Jung.. “Rearing techniques for hornets with emphasis on *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae): A review”, Journal of Asia-Pacific Entomology 24.2 (2021): 103-117.
- Karban, Richard. “Increased reproductive success at high densities and predator satiation for periodical cicadas.” Ecology 63.2 (1982): 321-328.
- 小村健人, 向井喜果, 安藤温子, 井鷲裕司. 動物食性動物を対象とした食性解析手法. 日本生態学会誌 70.1 (2020): 91-102.
- Kwon, Ohseok, & Moon Bo Choi. “Interspecific hierarchies from aggressiveness and body size among the invasive alien hornet, *Vespa velutina nigrithorax*, and five native hornets in South Korea.” PloS one 15.7 (2020): e0226934.
- Leray, M., Yang, J. Y., Meyer, C. P., Mills, S. C., Agudelo, N., Ranwez, V., & Machida, R. J. “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) (2013): 1-14.
- 松浦誠. セミを狩るスズメバチ属ハチ類. *Rostria*. 27 (1977): 216-218.
- 松浦誠・山根正気. スズメバチ類の比較行動学 (1984).
- 松浦誠 図説 社会性カリバチの生態と進化. 北海道図書刊行会 (1995).
- Matsuura, Makoto, & Shôichi F. Sakagami. “A bionomic sketch of the giant hornet, *Vespa mandarinia*, a serious pest for Japanese apiculture (With 12 Text-figures and 5 Tables).” 北海道大學理學部紀要 19.1 (1973): 125-162.
- Monceau, K., Maher, N., Bonnard, O., & Thiéry, D. “Evaluation of competition between a native and an invasive hornet species: do seasonal phenologies overlap”. Bull Entomol Res 105(4) (2015): 462-469.
- Ono, M., I. Okada, & M. Sasaki. “Heat production by balling in the Japanese honeybee, *Apis cerana japonica* as a defensive behavior against the hornet, *Vespa simillima xanthoptera* (Hymenoptera: Vespidae).” Experientia 43.9 (1987): 1031-1034.
- Richter, Monica Raveret. “Hunting social wasp interactions: influence of prey size, arrival order, and wasp species.” Ecology 71.3 (1990): 1018-1030.

- Ronconi, R. A., & A. E. Burger. "Foraging space as a limited resource: inter-and intra-specific competition among sympatric pursuit-diving seabirds." *Canadian Journal of Zoology* 89.4 (2011): 356-368.
- Shokralla, S., Porter, T. M., Gibson, J. F., Dobosz, R., Janzen, D. H., Hallwachs, W., ... & Hajibabaei, M. "Massively parallel multiplex DNA sequencing for specimen identification using an Illumina MiSeq platform". *Scientific reports* 5(1) (2015): 1-7.
- Steward, V. B., K. G. Smith, and F. M. Stephen. "Red-winged blackbird predation on periodical cicadas (Cicadidae: *Magicicada* spp.): bird behavior and cicada responses." *Oecologia* 76.3 (1988): 348-352.
- 高橋稜一, 清拓哉, 高橋純一. "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 (2016): 43-48.
- Ward, Darren F., and Ana Ramón-Laca. "Molecular identification of the prey range of the invasive Asian paper wasp." *Ecology and evolution* 3.13 (2013): 4408-4414.
- Wilson, Erin E., Lynne M. Mullen, and David A. Holway. "Life history plasticity magnifies the ecological effects of a social wasp invasion." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106.31 (2009): 12809-12813.
- 山根正気, 川畑力. "奄美群島におけるコガタスズメバチの生態的知見." *Nature of Kagoshima* 42 (2016): 469-471.

表 1. スズメバチの採集日及び採集地点

奄美コガタ	CA1-1n11	amamiana1	奄美市名瀬	2020.10.13
	CA1-1n2	amamiana2		
	CA1-1n4	amamiana3		
	CA1-3n1	amamiana4		
	CA1-3n13	amamiana5		
	CA1-3n14	amamiana6		
キイロスズメバチ	C9-2N1	simillima1	岐阜県	2020.7.16
	C9-3N8	simillima2		
	C9-3N2	simillima3		
	C13-1N8	simillima4	岐阜県	2020.8.25
	C13-1N1	simillima5		
	C13-1N5	simillima6		
	C13-1N3	simillima7		
岐阜コガタ	C1n19	analys1	名和昆虫博物館（岐阜県岐阜市）	2020.9.10
	C1n22	analys2		
	C1n30	analys3		
	C1-3n55	analys4		
	C1-3n56	analys5		
	C2n4	analys6	岐阜県各務原市	2020.6.10
	C3-1n4	analys7	岐阜県美濃地方	2020.9.11
	C3-1n9	analys8		
	C4-1n1	analys9	岐阜県美濃地方	2020.9.12
	C4-1n5	analys10		
	C4-1n6	analys11		
	C4-1n13	analys12		
	C6n6	analys13	岐阜県山県市	2020.7.16
	C6n9	analys14		
	C6n10	analys15		
	C8-2n1	analys16	岐阜県美濃地方	2020.7.25
	C8-2n3	analys17		
	C12-1n3	analys18	岐阜県美濃地方	2020.8.25
	C12-2n9	analys19		
	C14-1n5	analys20	岐阜県美濃地方	2020.9.25
	C14-1n6	analys21		
	C14-1n10	analys22		
	C14-1n11	analys23		
	C14-1n12	analys24		
オオスズメバチ	C5-1n1	mandarinia1	鵜沼緑地公園(岐阜県各務原市)	2019.9.12
	C5-1n5	mandarinia2		
	C5-2n1	mandarinia3		
	C20-2n1	mandarinia4	岐阜県美濃地方	2019.9.15
	C20-2n3	mandarinia5		
	C20-2n4	mandarinia6		

表 2. スズメバチ種ごとの各目の総補整済みリード数.

	ハチ	チョウ	カメムシ	カマキリ	バッタ	コウチュウ	ハエ	クモ	トンボ	トビケラ	鳥	カエル	哺乳類	その他
各目の種数	32	50	24	4	10	12	21	12	3	2	3	3	2	20
amamiana1	552	0	4	0	60	0	0	3	0	0	0	0	0	0
amamiana2	581	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
amamiana3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
amamiana4	395	7	0	0	856	2	0	1	0	0	0	0	0	1
amamiana5	869	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
amamiana6	129	0	0	0	842	0	0	8	0	0	0	0	0	9
simillima1	352	3	1290	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
simillima2	2	80	923	1	21	0	22	7	0	0	0	12	0	0
simillima3	7	150	650	25	1	0	109	0	0	0	0	30	0	16
simillima4	6	515	2312	39	0	0	51	0	0	0	15	0	3	3
simillima5	1	21	1752	12	0	0	5	2	0	0	0	0	0	0
simillima6	4	204	1377	9	6	31	75	24	2	0	0	0	0	11
simillima7	1	30	2859	1	0	2	81	0	4	0	0	0	5	0
simillima8	0	22	511	0	0	0	12	0	8	0	0	3	0	0
analisis1	6	0	20	0	0	78	0	3	0	0	0	0	0	3
analisis2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
analisis3	0	0	0	4	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0
analisis4	5	0	0	0	0	38	0	10	0	0	0	0	0	4
analisis5	0	6	18	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	3
analisis6	39	0	0	0	0	223	0	0	0	0	0	0	0	1
analisis7	465	0	4	0	2	119	375	0	0	0	0	0	0	2
analisis8	376	1	4	0	0	180	760	0	0	0	0	0	0	2
analisis9	88	3	13	0	0	78	445	0	0	0	0	0	0	0
analisis10	400	0	4	0	7	105	115	0	0	0	0	0	0	0
analisis11	363	0	0	0	0	98	224	0	0	0	0	0	0	1
analisis12	1483	0	69	14	0	18	3	22	0	9	0	0	0	7
analisis13	1024	0	27	1	0	6	0	9	0	0	0	0	0	0
analisis14	6	1	1189	114	0	9	0	1	0	0	0	0	0	0
analisis15	122	6	238	10	0	108	0	71	14	0	0	0	0	6
analisis16	535	0	0	63	0	17	6	0	0	0	0	0	0	0
analisis17	141	93	662	82	36	683	4	204	21	0	0	0	0	10
analisis18	536	11	79	40	0	232	195	17	0	0	0	0	0	78
analisis19	46	2	0	0	0	0	1053	0	0	0	0	0	0	1
analisis20	296	8	5	0	0	23	1267	2	0	0	0	0	0	21
analisis21	19	1	25	0	0	286	809	44	0	0	0	0	0	8
analisis22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
analisis23	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
analisis24	9	3	2	0	0	65	971	0	0	0	0	0	0	0
mandarinia1	0	0	869	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5
mandarinia2	2	2	785	9	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0
mandarinia3	10	86	573	72	5	0	0	0	0	0	38	0	0	23
mandarinia4	8	15	1117	3	0	7	0	0	0	0	0	0	0	4
mandarinia5	0	0	460	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
mandarinia6	6	0	460	18	0	5	4	0	0	0	0	0	0	8

その他にはアザミウマ目とシリアゲ目を含む. amamiana: 奄美コガタ、 simillima: キイロスズメバチ、 analisis: 岐阜コガタ、 mandarinia: オオスズメバチ.

表 3. NMDS 上のスズメバチ種の位置関係に有意に影響を与える餌生物種

図 6 上の id	種名	r^2	p
a2	アブラゼミ	0.2393	0.002
a3	ニホンミツバチ	0.1734	0.025
a4	ミンミンゼミ	0.2255	0.003
a10	ツクツクボウシ	0.1668	0.024
a14	アメリカミズアブ	0.1494	0.03
a17	エリザハンミョウ	0.1479	0.03
a25	カマキリ科の一種	0.1299	0.046
a112	ハウジャク	0.1384	0.042
a121	コガネムシ科の一種	0.1536	0.038
a158	ホリカワクシヒゲガガンボ	0.1463	0.022
a172	アカサシガメ	0.1463	0.023
a194	ミツテンノメイガ	0.1463	0.023

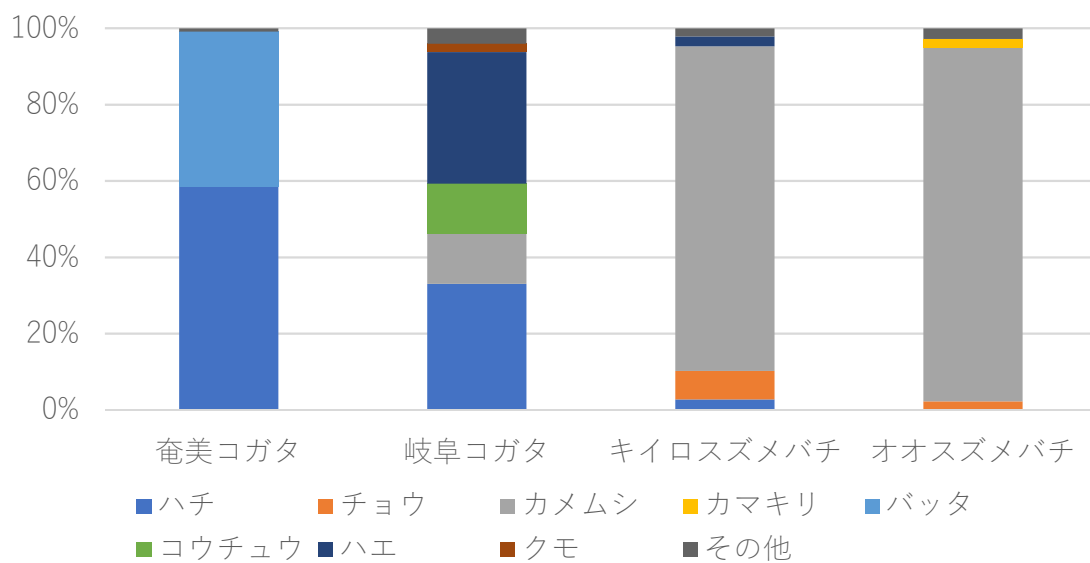


図1. スズメバチ種ごとの餌生物の構成

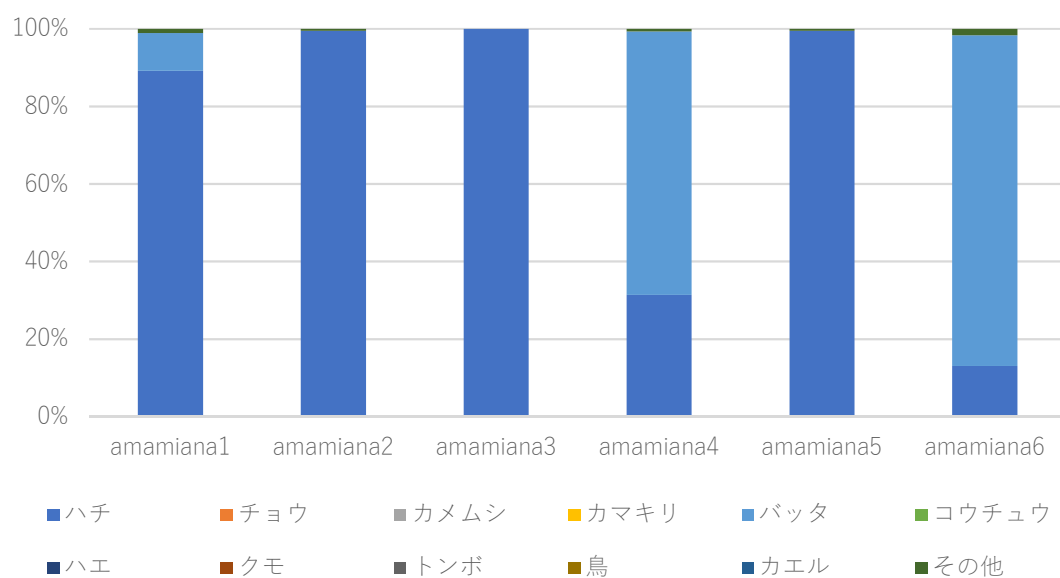


図2. 奄美コガタの各幼虫の餌生物(1巢).

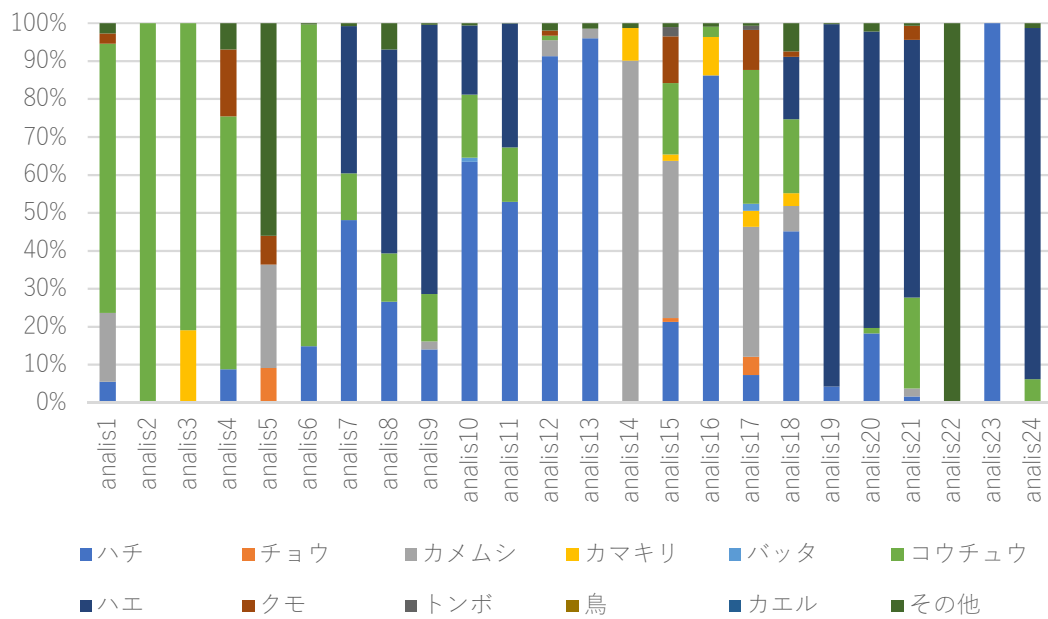


図3. 岐阜コガタの各幼虫の餌生物(8巢). analys1-5:
C1, 6: C2, 7,8: C3, 9-12: C4, 13-15: C6, 16,17: C8,
18,19: C12, 20-24: C14.

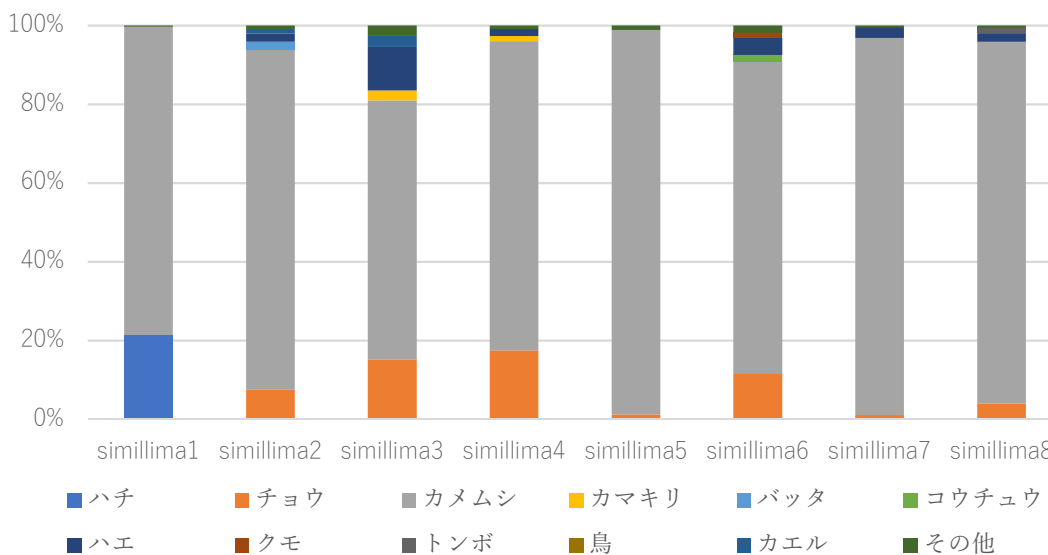


図4. キイロスズメバチの各幼虫の餌生物(2巢).
simillima1-3: C9, 4-8: C13

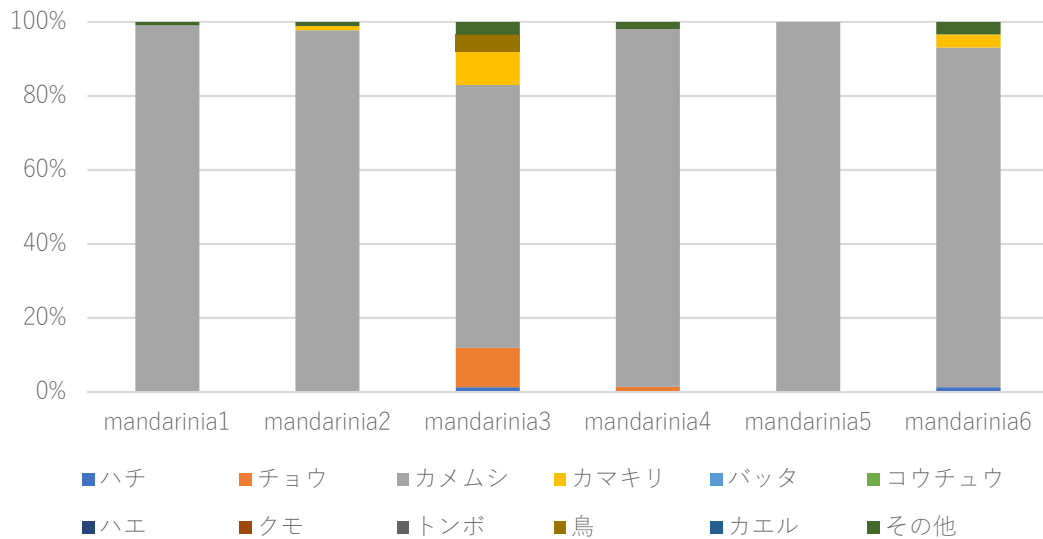


図5. オオスズメバチの各幼虫の餌生物(2巢).
mandarinia1-3: C5, 4-6: C20.

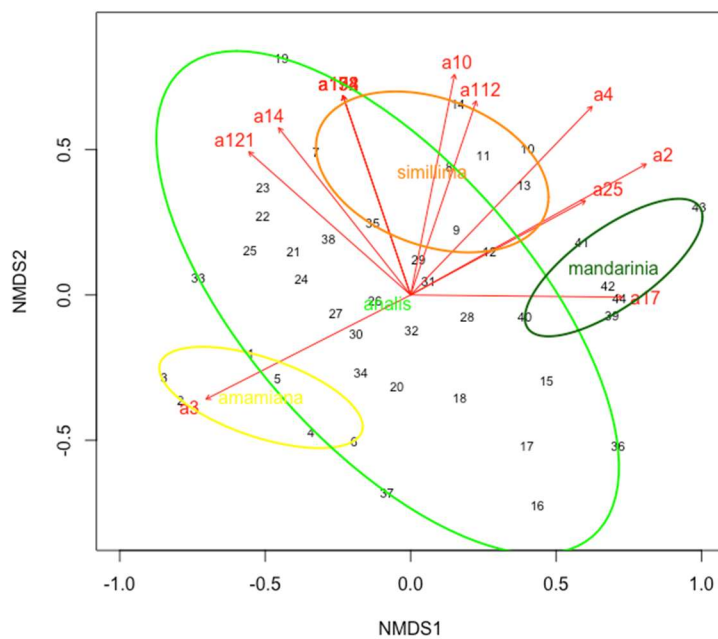


図6. スズメバチ種ごとの餌生物の類似度. 1-6: 奄美コガタ (黄色)、7-14: キイロスズメバチ(橙色)、15-38: 岐阜コガタ (緑色)、39-44: オオスズメバチ (深緑色). 各スズメバチ種の NMDS の位置と餌生物の間に相関関係が認められた餌生物を赤線で示し、矢印の先端に ID を示した (詳細は表 3).