

対馬島に生息するオオスズメバチ (*Vespa mandarinia* Smith, 1852) の ミトコンドリアゲノムの全長解析

小田 陸斗¹⁾・清 拓哉²⁾・高橋 純 ^{—1)}*

Genetic variation of complete mitochondrial genome of the giant hornet, *Vespa mandarinia* Smith
from the Tsushima Island, in Nagasaki, Japan

Rikuto ODA¹⁾, Takuya KIYOSHI²⁾ and Jun-ichi TAKAHASHI¹⁾*

はじめに

対馬島は、約10万年前に日本列島の一部としてユーラシア大陸と、最終氷期の約2万年前に九州と、分断された形成史を持つ(大嶋 1990, 1991; Nakazawa and Bae 2018)。面積は708km²で、上島と下島に分かれ、九州と朝鮮半島の間位置している。対馬島は大陸や日本列島の影響を受けた生物相を形成して生物地理学的にも重要な地域である(日本自然保護協 1965; 川口・荒木 2016)。島嶼は固有の生態系や生物相を形成していることが多いが、生物群集は外来種による影響を受けやすい。近年、物流網の発達により日本でも外来生物が増加している。

対馬島では、特定外来種に指定されているツマアカスズメバチ *Vespa velutina* Lepeletier, 1836が帰化している(境・高橋 2014; 高橋ら 2015)。対馬島の在来スズメバチ (*Vespa*) 属相は、オオスズメバチ *Vespa mandarinia* Smith, 1852, キイロスズメバチ *V. simillima* Smith, 1868, コガタスズメバチ *V. analis* Fabricius, 1775, ヒメスズメバチ *V. ducalis* Smith, 1852の4種である(松浦・山根 1984; 松浦 1995; 境 2021)。ツマアカスズメバチの帰化が、食物連鎖の上位に位置するオオスズメバチやキイロスズメバチに影響し、生態系のバランスを崩すことが懸念されている(高橋ら 2015, 2016; 山崎ら 2020)。実際に朝鮮半島では、ツマアカスズメバチが侵入してから7年後の2010年には、生息数がキイロスズメバチで20%、オオ

スズメバチで10%の減少したことが報告されている(Choi et al. 2012)。対馬島ではツマアカスズメバチの雄バチがキイロスズメバチの女王バチとの繁殖干渉が報告されている(山崎ら 2019)。

スズメバチ属は、近年外来種になる例が増加傾向にある(Smith-Pardo et al. 2020)。例えば、2019年にカナダやアメリカにオオスズメバチの侵入が報告されている(Wilson et al. 2021; 高橋 2021)。オオスズメバチは、東アジアに *V. m. mandarinia* Smith, 1852基亜種、日本亜種の *V. m. japonica* Radoszkowski, 1857, 台湾亜種の *V. m. nobilis* Sonan, 1929, 東南アジア一帯の *V. m. magnifica* Smith, 1852の4亜種に分類されている。体色は、*V. m. nobilis* が、腹部が褐色で黄色の縞模様、*V. m. magnifica* が、腹部が黒色で細い黄色の縞模様と亜種の中で大きく異なるが、*V. m. mandarinia* と *V. m. japonica* は、両亜種とも腹部は黄色と黒の縞模様であるため体色での判別は困難である(Archer 2012)。対馬島のオオスズメバチは、体色だけでは *V. m. mandarinia* と *V. m. japonica* の判断を行うことができない。北米に帰化したオオスズメバチは、日本または韓国由来であることが指摘されている。本研究では、対馬産オオスズメバチの系統的位置の確認と遺伝的固有性について解明するためにミトコンドリアDNAの全ゲノムの配列を解読し、分子系統解析を行った。

¹⁾ 〒603-8047 京都市北区上賀茂本山 京都産業大学総合生命科学部

²⁾ 〒305-0005 茨城県つくば市天久保4-1-1 国立科学博物館動物研究部・陸生無脊椎動物研究グループ

¹⁾ Faculty of Life Sciences, Kyoto Sangyo University, Kitaku, Kamigamo, Motoyama, Kyoto, 603-8047 Japan

²⁾ Department of Zoology, National Museum of Nature and Science, Tokyo 4-1-1 Amakubo, Tsukuba, Ibaraki, 305-0005 Japan

* Corresponding Author address:

高橋純一

〒603-8047 京都市北区上賀茂本山 京都産業大学総合生命科学部

Tel & Fax : 075-705-3132

e-mail : jit@cc.kyoto-su.ac.jp

材料および方法

対馬島で2017年にオオスズメバチの働きバチ成虫を採集し、胸部筋肉組織からフェノール・クロロホルム抽出でDNAを精製した。取り出した筋肉繊維を480 μ lのLysisバッファー(100mM Tris-HCL pH8.0, 10mM EDTA, 0.5%SDS)の中で細かく切り刻み、20 μ lのproteinase K(QIAGEN)と1 μ lのRNase A(QIAGEN)を加え、55 $^{\circ}$ Cで一晩かけてインキュベートを行った。次にサンプルを各500 μ lのTE飽和フェノール、フェノール/クロロホルム/イソアミルアルコール(25:24:1)、およびクロロホルム/イソアミルアルコール(24:1)の順で処理し、エタノール沈殿を行った。精製したDNAはEthachinmate(NIPPON GENE)で濃縮し、dsDNA濃度はQubit 3.0 Fliorometer(Thermo Fisher Scientific)で40ng/ μ l以上にTEバッファーで調整した。

抽出したdsDNAは、それぞれCovarisを用いて断片長が500bpになる条件でDNAの断片化を行った。ライブラリー作製は、せん断されたDNA(500ng)とKAPA HyperPrep Kit(KAPA Biosystems)を用いて、キットのプロトコルに従ってライブラリーを作製した。この時PCR(8サイクル)によってライブラリーを増幅させた。また、FastGene Adapter Kit(FastGene)のアダプターを使用した。ライブラリーの定量は、Synergy H1とQuantiFluor dsDNA Systemを用いて、作製されたライブラリーの濃度測定を行った。ライブラリーの品質確認は、Fragment AnalyzerとdsDNA 915 Reagent Kit(Advanced Analytical Technologies)を用いて、作製されたライブラリーの品質の確認を行った。シーケンシング解析は、MiSeq(Illumina)を用いて2x300bpの条件で、作製されたライブラリーで行った。ライブラリーの作製は、キットのプロトコルに従って行った。次世代シーケンスデータの調整については、リードのクオリティフィルタリングはsickleを用いて、クオリティ値が20未満の塩基をそれぞれ取り除き、127塩基以下になったリードとそのペアリードは破棄した。リードのアセンブルは、Spades ver 3.10.1を用いて、高品質のリードをアセンブルした。

ミトコンドリア DNA の全長解析

得られたリード配列は、Geneious R9(Biomatters)を用いて、データベースに登録されている山口県産(LC541727)のオオスズメバチのミトコンドリアDNAの全長配列をリファレンスにしてアセンブルし

た。得られたミトコンドリアDNAの全長配列は、遺伝子領域を特定するためにMITOS Web Server(Bernt et al. 2013)を用いてアノテーションをした。今回解読した配列のうちCOXI遺伝子を使用してBOLD(<https://www.boldsystems.org/>)で種の確認をした。

対馬を含めた8地域のオオスズメバチのミトコンドリアDNAの13個のタンパク質コード領域を用いてMEGA Xで最尤系統樹を作成した。さらに、4地域(対馬島、山口県、韓国、中国)で37個の遺伝子を比較して塩基置換部位を検出した。分岐年代推定はkimura 2-parameter modelを用いて遺伝距離を求め、節足動物のミトコンドリアDNAで提唱されている進化速度(100万年で2.3%, Brower, 1994)と分岐年代推定の式($t = d_{xy}/2\mu$, t =分岐年代推定, d_{xy} =塩基置換率, μ =突然変異率)に従って計算を行った。

結果および考察

得られたミトコンドリアゲノムは、15,908bpで37個の遺伝子(13個のタンパク質コード遺伝子, 22個のtRNA遺伝子, 2個のrRNA遺伝子)から構成されていた(表1)。H鎖(Heavy strand)には、9個のタンパク質コード遺伝子と14個のtRNA遺伝子が、L鎖(Light strand)には、4個のタンパク質コード遺伝子, 8個のtRNA遺伝子, 2個のrRNA遺伝子が確認された。タンパク質コード遺伝子に関して、ND4遺伝子とND4L遺伝子が7塩基を、ND6遺伝子とCytb遺伝子が16塩基を共有していた。ND2, COII, ND3, ND5, ND4L, ND1遺伝子がATTをCOI, ATP6, COIII, ND4, ND6, Cytb遺伝子がATGを、ATP8遺伝子がATCを開始コドンとし、COIII遺伝子がTTT, ND4遺伝子がTAGを、それ以外の遺伝子がTAAを終始コドンとしていた。tRNA-Ser1遺伝子でDループが欠損していた。AT含有量は79%であり、他のオオスズメバチのミトコンドリアゲノムのAT含有量と類似した値を示した。

分子系統解析により構築した最尤系統樹は、8地域のオオスズメバチが2つのクレードに分かれた(図1)。対馬島のオオスズメバチは国内3地域およびカナダに帰化した個体と同じクレードに属していた。中国、韓国、アメリカに帰化した個体は、日本のクレードとは高いブートストラップ値で分岐が支持された。

4地域(対馬島、山口県、韓国、中国)の37個の遺伝子における塩基置換部位を比較した結果、23個の遺伝子領域の165箇所塩基置換を検出することができた(表2)。対馬島のみで検出された固有の置換部位

表 1. 対馬島産オオスズメバチのミトコンドリア DNA の遺伝子配置

| 遺伝子・領域名 | 転写 方向 ¹⁾ | コドン | | 遺伝子位置 | | 位置 |
|-----------------|------------------------|-----|-----|-------|-------|------|
| | | 開始 | 停止 | 開始点 | 終点 | |
| tRNA-Tyr | L | | | 1 | 67 | 67 |
| tRNA-Ile | H | | | 92 | 161 | 70 |
| tRNA-Met | H | | | 166 | 231 | 66 |
| tRNA-Gln | L | | | 244 | 310 | 67 |
| <i>ND2</i> | H | ATT | TAA | 405 | 1412 | 1008 |
| tRNA-Trp | H | | | 1421 | 1487 | 67 |
| tRNA-Cys | L | | | 1481 | 1548 | 68 |
| <i>COI</i> | H | ATG | TAA | 1569 | 3104 | 1536 |
| tRNA-Leu2 | H | | | 3108 | 3179 | 72 |
| <i>COII</i> | H | ATT | TAA | 3180 | 3860 | 681 |
| tRNA-Lys | H | | | 3868 | 3937 | 70 |
| tRNA-Asp | H | | | 4010 | 4076 | 67 |
| <i>ATP8</i> | H | ATC | TAA | 4077 | 4244 | 168 |
| <i>ATP6</i> | H | ATG | TAA | 4248 | 4913 | 666 |
| <i>COIII</i> | H | ATG | TTT | 4915 | 5698 | 784 |
| tRNA-Gly | H | | | 5699 | 5767 | 69 |
| <i>ND3</i> | H | ATT | TAA | 5771 | 6121 | 351 |
| tRNA-Ala | H | | | 6132 | 6199 | 68 |
| tRNA-Arg | H | | | 6199 | 6266 | 68 |
| tRNA-Asn | H | | | 6290 | 6357 | 68 |
| tRNA-Glu | H | | | 6409 | 6475 | 67 |
| tRNA-Ser1 | H | | | 6495 | 6554 | 60 |
| tRNA-Phe | L | | | 6698 | 6764 | 67 |
| <i>ND5</i> | L | ATT | TAA | 6773 | 8452 | 1680 |
| tRNA-His | L | | | 8450 | 8522 | 73 |
| <i>ND4</i> | L | ATG | TAG | 8628 | 9944 | 1317 |
| <i>ND4L</i> | L | ATT | TAA | 9938 | 10234 | 297 |
| tRNA-Thr | H | | | 10285 | 10351 | 67 |
| tRNA-Pro | L | | | 10357 | 10422 | 66 |
| <i>ND6</i> | H | ATG | TAA | 10443 | 10979 | 537 |
| <i>Cytb</i> | H | ATG | TAA | 10984 | 12126 | 1143 |
| tRNA-Ser2 | H | | | 12142 | 12208 | 67 |
| tRNA-Leu1 | L | | | 12208 | 12279 | 72 |
| <i>ND1</i> | L | ATT | TAA | 12398 | 13348 | 951 |
| <i>16S rRNA</i> | L | | | 14002 | 15498 | 1497 |
| tRNA-Val | L | | | 14845 | 14917 | 73 |
| <i>12S rRNA</i> | L | | | 14925 | 15683 | 759 |

1) H は Heavy-strand、L は Light strand を意味する。

表2. オオスズメバチのミトコンドリア DNA における37個の遺伝子で確認された塩基置換部位

| 地域 | ND1 | | ND2 | | ND3 | | ND4 | | ND5 | | ND6 | | ND7 | | ND8 | | ND9 | | ND10 | | ND11 | | ND12 | | ND13 | | ND14 | | ND15 | | ND16 | | ND17 | | ND18 | | ND19 | | ND20 | | ND21 | | ND22 | | ND23 | | ND24 | | ND25 | | ND26 | | ND27 | | ND28 | | ND29 | | ND30 | | ND31 | | ND32 | | ND33 | | ND34 | | ND35 | | ND36 | | ND37 | | ND38 | | ND39 | | ND40 | | ND41 | | ND42 | | ND43 | | ND44 | | ND45 | | ND46 | | ND47 | | ND48 | | ND49 | | ND50 | | ND51 | | ND52 | | ND53 | | ND54 | | ND55 | | ND56 | | ND57 | | ND58 | | ND59 | | ND60 | | ND61 | | ND62 | | ND63 | | ND64 | | ND65 | | ND66 | | ND67 | | ND68 | | ND69 | | ND70 | | ND71 | | ND72 | | ND73 | | ND74 | | ND75 | | ND76 | | ND77 | | ND78 | | ND79 | | ND80 | | ND81 | | ND82 | | ND83 | | ND84 | | ND85 | | ND86 | | ND87 | | ND88 | | ND89 | | ND90 | | ND91 | | ND92 | | ND93 | | ND94 | | ND95 | | ND96 | | ND97 | | ND98 | | ND99 | | ND100 | | ND101 | | ND102 | | ND103 | | ND104 | | ND105 | | ND106 | | ND107 | | ND108 | | ND109 | | ND110 | | ND111 | | ND112 | | ND113 | | ND114 | | ND115 | | ND116 | | ND117 | | ND118 | | ND119 | | ND120 | | ND121 | | ND122 | | ND123 | | ND124 | | ND125 | | ND126 | | ND127 | | ND128 | | ND129 | | ND130 | | ND131 | | ND132 | | ND133 | | ND134 | | ND135 | | ND136 | | ND137 | | ND138 | | ND139 | | ND140 | | ND141 | | ND142 | | ND143 | | ND144 | | ND145 | | ND146 | | ND147 | | ND148 | | ND149 | | ND150 | | ND151 | | ND152 | | ND153 | | ND154 | | ND155 | | ND156 | | ND157 | | ND158 | | ND159 | | ND160 | | ND161 | | ND162 | | ND163 | | ND164 | | ND165 | | ND166 | | ND167 | | ND168 | | ND169 | | ND170 | | ND171 | | ND172 | | ND173 | | ND174 | | ND175 | | ND176 | | ND177 | | ND178 | | ND179 | | ND180 | | ND181 | | ND182 | | ND183 | | ND184 | | ND185 | | ND186 | | ND187 | | ND188 | | ND189 | | ND190 | | ND191 | | ND192 | | ND193 | | ND194 | | ND195 | | ND196 | | ND197 | | ND198 | | ND199 | | ND200 | | ND201 | | ND202 | | ND203 | | ND204 | | ND205 | | ND206 | | ND207 | | ND208 | | ND209 | | ND210 | | ND211 | | ND212 | | ND213 | | ND214 | | ND215 | | ND216 | | ND217 | | ND218 | | ND219 | | ND220 | | ND221 | | ND222 | | ND223 | | ND224 | | ND225 | | ND226 | | ND227 | | ND228 | | ND229 | | ND230 | | ND231 | | ND232 | | ND233 | | ND234 | | ND235 | | ND236 | | ND237 | | ND238 | | ND239 | | ND240 | | ND241 | | ND242 | | ND243 | | ND244 | | ND245 | | ND246 | | ND247 | | ND248 | | ND249 | | ND250 | | ND251 | | ND252 | | ND253 | | ND254 | | ND255 | | ND256 | | ND257 | | ND258 | | ND259 | | ND260 | | ND261 | | ND262 | | ND263 | | ND264 | | ND265 | | ND266 | | ND267 | | ND268 | | ND269 | | ND270 | | ND271 | | ND272 | | ND273 | | ND274 | | ND275 | | ND276 | | ND277 | | ND278 | | ND279 | | ND280 | | ND281 | | ND282 | | ND283 | | ND284 | | ND285 | | ND286 | | ND287 | | ND288 | | ND289 | | ND290 | | ND291 | | ND292 | | ND293 | | ND294 | | ND295 | | ND296 | | ND297 | | ND298 | | ND299 | | ND300 | | ND301 | | ND302 | | ND303 | | ND304 | | ND305 | | ND306 | | ND307 | | ND308 | | ND309 | | ND310 | | ND311 | | ND312 | | ND313 | | ND314 | | ND315 | | ND316 | | ND317 | | ND318 | | ND319 | | ND320 | | ND321 | | ND322 | | ND323 | | ND324 | | ND325 | | ND326 | | ND327 | | ND328 | | ND329 | | ND330 | | ND331 | | ND332 | | ND333 | | ND334 | | ND335 | | ND336 | | ND337 | | ND338 | | ND339 | | ND340 | | ND341 | | ND342 | | ND343 | | ND344 | | ND345 | | ND346 | | ND347 | | ND348 | | ND349 | | ND350 | | ND351 | | ND352 | | ND353 | | ND354 | | ND355 | | ND356 | | ND357 | | ND358 | | ND359 | | ND360 | | ND361 | | ND362 | | ND363 | | ND364 | | ND365 | | ND366 | | ND367 | | ND368 | | ND369 | | ND370 | | ND371 | | ND372 | | ND373 | | ND374 | | ND375 | | ND376 | | ND377 | | ND378 | | ND379 | | ND380 | | ND381 | | ND382 | | ND383 | | ND384 | | ND385 | | ND386 | | ND387 | | ND388 | | ND389 | | ND390 | | ND391 | | ND392 | | ND393 | | ND394 | | ND395 | | ND396 | | ND397 | | ND398 | | ND399 | | ND400 | | ND401 | | ND402 | | ND403 | | ND404 | | ND405 | | ND406 | | ND407 | | ND408 | | ND409 | | ND410 | | ND411 | | ND412 | | ND413 | | ND414 | | ND415 | | ND416 | | ND417 | | ND418 | | ND419 | | ND420 | | ND421 | | ND422 | | ND423 | | ND424 | | ND425 | | ND426 | | ND427 | | ND428 | | ND429 | | ND430 | | ND431 | | ND432 | | ND433 | | ND434 | | ND435 | | ND436 | | ND437 | | ND438 | | ND439 | | ND440 | | ND441 | | ND442 | | ND443 | | ND444 | | ND445 | | ND446 | | ND447 | | ND448 | | ND449 | | ND450 | | ND451 | | ND452 | | ND453 | | ND454 | | ND455 | | ND456 | | ND457 | | ND458 | | ND459 | | ND460 | | ND461 | | ND462 | | ND463 | | ND464 | | ND465 | | ND466 | | ND467 | | ND468 | | ND469 | | ND470 | | ND471 | | ND472 | | ND473 | | ND474 | | ND475 | | ND476 | | ND477 | | ND478 | | ND479 | | ND480 | | ND481 | | ND482 | | ND483 | | ND484 | | ND485 | | ND486 | | ND487 | | ND488 | | ND489 | | ND490 | | ND491 | | ND492 | | ND493 | | ND494 | | ND495 | | ND496 | | ND497 | | ND498 | | ND499 | | ND500 | | ND501 | | ND502 | | ND503 | | ND504 | | ND505 | | ND506 | | ND507 | | ND508 | | ND509 | | ND510 | | ND511 | | ND512 | | ND513 | | ND514 | | ND515 | | ND516 | | ND517 | | ND518 | | ND519 | | ND520 | | ND521 | | ND522 | | ND523 | | ND524 | | ND525 | | ND526 | | ND527 | | ND528 | | ND529 | | ND530 | | ND531 | | ND532 | | ND533 | | ND534 | | ND535 | | ND536 | | ND537 | | ND538 | | ND539 | | ND540 | | ND541 | | ND542 | | ND543 | | ND544 | | ND545 | | ND546 | | ND547 | | ND548 | | ND549 | | ND550 | | ND551 | | ND552 | | ND553 | | ND554 | | ND555 | | ND556 | | ND557 | | ND558 | | ND559 | | ND560 | | ND561 | | ND562 | | ND563 | | ND564 | | ND565 | | ND566 | | ND567 | | ND568 | | ND569 | | ND570 | | ND571 | | ND572 | | ND573 | | ND574 | | ND575 | | ND576 | | ND577 | | ND578 | | ND579 | | ND580 | | ND581 | | ND582 | | ND583 | | ND584 | | ND585 | | ND586 | | ND587 | | ND588 | | ND589 | | ND590 | | ND591 | | ND592 | | ND593 | | ND594 | | ND595 | | ND596 | | ND597 | | ND598 | | ND599 | | ND600 | | ND601 | | ND602 | | ND603 | | ND604 | | ND605 | | ND606 | | ND607 | | ND608 | | ND609 | | ND610 | | ND611 | | ND612 | | ND613 | | ND614 | | ND615 | | ND616 | | ND617 | | ND618 | | ND619 | | ND620 | | ND621 | | ND622 | | ND623 | | ND624 | | ND625 | | ND626 | | ND627 | | ND628 | | ND629 | | ND630 | | ND631 | | ND632 | | ND633 | | ND634 | | ND635 | | ND636 | | ND637 | | ND638 | | ND639 | | ND640 | | ND641 | | ND642 | | ND643 | | ND644 | | ND645 | | ND646 | | ND647 | | ND648 | | ND649 | | ND650 | | ND651 | | ND652 | | ND653 | | ND654 | | ND655 | | ND656 | | ND657 | | ND658 | | ND659 | | ND660 | | ND661 | | ND662 | | ND663 | | ND664 | | ND665 | | ND666 | | ND667 | | ND668 | | ND669 | | ND670 | | ND671 | | ND672 | | ND673 | | ND674 | | ND675 | | ND676 | | ND677 | | ND678 | | ND679 | | ND680 | | ND681 | | ND682 | | ND683 | | ND684 | | ND685 | | ND686 | | ND687 | | ND688 | | ND689 | | ND690 | | ND691 | | ND692 | | ND693 | | ND694 | | ND695 | | ND696 | | ND697 | | ND698 | | ND699 | | ND700 | | ND701 | | ND702 | | ND703 | | ND704 | | ND705 | | ND706 | | ND707 | | ND708 | | ND709 | | ND710 | | ND711 | | ND712 | | ND713 | | ND714 | | ND715 | | ND716 | | ND717 | | ND718 | | ND719 | | ND720 | | ND721 | | ND722 | | ND723 | | ND724 | | ND725 | | ND726 | | ND727 | | ND728 | | ND729 | | ND730 | | ND731 | | ND732 | | ND733 | | ND734 | | ND735 | | ND736 | | ND737 | | ND738 | | ND739 | | ND740 | | ND741 | | ND742 | | ND743 | | ND744 | | ND745 | | ND746 | | ND747 | | ND748 | | ND749 | | ND750 | | ND751 | | ND752 | | ND753 | | ND754 | | ND755 | | ND756 | | ND757 | | ND758 | | ND759 | | ND760 | | ND761 | | ND762 | | ND763 | | ND764 | | ND765 | | ND766 | | ND767 | | ND768 | | ND769 | | ND770 | | ND771 | | ND772 | | ND773 | | ND774 | | ND775 | | ND776 | | ND777 | | ND778 | | ND779 | | ND780 | | ND781 | | ND782 | | ND783 | | ND784 | | ND785 | | ND786 | | ND787 | | ND788 | | ND789 | | ND790 | | ND791 | | ND792 | | ND793 | | ND794 | | ND795 | | ND796 | | ND797 | | ND798 | | ND799 | | ND800 | | ND801 | | ND802 | | ND803 | | ND804 | | ND805 | | ND806 | | ND807 | | ND808 | | ND809 | | ND810 | | ND811 | | ND812 | | ND813 | | ND814 | | ND815 | | ND816 | | ND817 | | ND818 | | ND819 | | ND820 | | ND821 | | ND822 | | ND823 | | ND824 | | ND825 | | ND826 | | ND827 | | ND828 | | ND829 | | ND830 | | ND831 | | ND832 | | ND833 | | ND834 | | ND835 | | ND836 | | ND837 | | ND838 | | ND839 | | ND840 | | ND841 | | ND842 | | ND843 | | ND844 | | ND845 | | ND846 | | ND847 | | ND848 | | ND849 | | ND850 | | ND851 | | ND852 | | ND853 | | ND854 | | ND855 | | ND856 | | ND857 | | ND858 | | ND859 | | ND860 | | ND861 | | ND862 | | ND863 | | ND864 | | ND865 | | ND866 | | ND867 | | ND868 | | ND869 | | ND870 | | ND871 | | ND872 | | ND873 | | ND874 | | ND875 | | ND876 | | ND877 | | ND878 | | ND879 | | ND880 | | ND881 | | ND882 | | ND883 | | ND884 | | ND885 | | ND886 | | ND887 | | ND888 | | ND889 | | ND890 | | ND891 | | ND892 | | ND893 | | ND894 | | ND895 | | ND896 | | ND897 | | ND898 | | ND899 | | ND900 | | ND901 | | ND902 | | ND903 | | ND904 | | ND905 | | ND906 | | ND907 | | ND908 | | ND909 | | ND910 | | ND911 | | ND912 | | ND913 | | ND914 | | ND915 | | ND916 | | ND917 | | ND918 | | ND919 | | ND920 | | ND921 | | ND922 | | ND923 | | ND924 | | ND925 | | ND926 | | ND927 | | ND928 | | ND929 | | ND930 | | ND931 | | ND932 | | ND933 | | ND934 | | ND935 | | ND936 | | ND937 | | ND938 | | ND939 | | ND940 | | ND941 | | ND942 | | ND943 | | ND944 | | ND945 | | ND946 | | ND947 | | ND948 | | ND949 | | ND950 | | ND951 | | ND9 | |
|----|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-----|--|
|----|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|-----|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|-----|--|

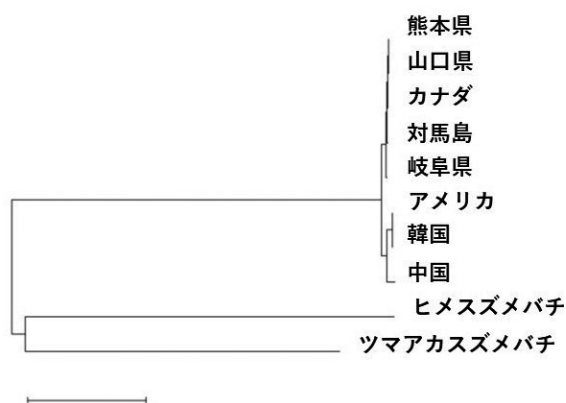


図1. 8地域のオオスズメバチにおけるミトコンドリアDNAの13個のタンパク質コード遺伝子をもとに作成した最尤系統樹. アウトグループにはツマアカスズメバチとヒメスズメバチを使用した. スケールは0.5の遺伝距離を示す.

は8箇所であった. 対馬島と各地域を比較すると, 対馬島と山口県で共通の塩基置換部位は49箇所, 対馬島と韓国で共通の置換部位は2箇所, 対馬島と中国で共通の塩基置換部位は見られなかった. さらに, 全長配列を用いて遺伝距離を計算した結果, 対馬島と山口県は0.0062, 対馬島と韓国は0.0116, 対馬島と中国では0.0080となった. 遺伝距離をもとに分岐年代推定を行った結果, 対馬島と山口県で約13万年前, 対馬島と韓国で約25万年前, 対馬島と中国で約17万年前に分岐したことが推定された(表3).

対馬島のオオスズメバチの遺伝距離は, 日本の個体が最も小さく, 系統解析からも同一クレードに属していたことから, 日本亜種に含まれることが明らかになった. また, 地理学的にも対馬島は約10万年前に日本列島の一部として大陸から切り離されていることが分かっており(大嶋 1990, 1991; Nakazawa and Bae 2018), 遺伝距離から推定された分岐年代ともよく一致していた. 対馬産のオオスズメバチは, 地理的隔離により生じた遺伝的固有性が存在していることが明らかになった. 対馬産ニホンミツバチでも同様の現象が確認されている(高橋・吉田 2002, 2003; Takahashi et al. 2007; 若宮ら 2016; Okuyama et al. 2017; 高橋ら 2017). 以上のことから, 対馬個体は大陸と日本列島が繋がっていた10万年以上前から他地域との遺伝的

表3. オオスズメバチのミトコンドリアDNAの全長配列から推定した分岐年(上段)と遺伝距離(下段).

| | 対馬 | 山口 | 韓国 | 中国 |
|----|--------|---------|---------|---------|
| 対馬 | — | 135,005 | 251,732 | 174,023 |
| 山口 | 0.0062 | — | 183,062 | 282,185 |
| 韓国 | 0.0116 | 0.0084 | — | 249,885 |
| 中国 | 0.008 | 0.013 | 0.0115 | — |

交流がないと考えられるが, 日本亜種に含めるのが妥当であることが推定された. また, 北米に帰化している個体と対馬産個体におけるミトコンドリアDNAの塩基配列の一致率は, 山口県, 岐阜県, 韓国の個体よりも低く, 侵入起源地ではないことがわかった.

文 献

- Archer, ME. 2012. *Vespinæ Wasps of the World: Behaviour, Ecology and Taxonomy of the Vespinæ*. Siri Scientific Press, UK.
- Brower, AV. 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91(14): 6491-6495.
- Choi, MB., Martin, SJ., Lee, JW. 2012. Distribution, spread, and impact of the invasive hornet *Vespa velutina* in South Korea. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 15: 473-477.
- 川口幹子・荒木静也 2016. 対馬ユネスコエコパークの誕生を目指して: 信仰と暮らしによって育まれた「里島」の保全と活用. *日本生態学会誌*, 66(1): 147-154.
- 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, 札幌.
- 松浦 誠 1995. 図説社会性カリバチの生態と進化. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Nakazawa Y., Bae CJ. 2018. Quaternary paleoenvironmental variation and its impact on initial human dispersals into the Japanese Archipelago. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 512: 145-155.
- 日本自然保護協会 1965. 壱岐・対馬自然公園学術調査報告書. 日本自然保護協会調査報告. 第19号, 東京.
- 大嶋和雄 1990. 第四紀後期の海峡形成史. *第四紀研究*, 29(3): 193-208.
- 大嶋和雄 1991. 第四紀後期における日本列島周辺の海水変動. *地学雑誌*, 100(6): 967-975.
- Okuyama, H., Wakamiya, T., Fujiwara, A., Washitani, I., Takahashi, J. 2017. Complete mitochondrial genome of the honeybee *Apis cerana* native to two remote islands in Japan. *Conservation Genetics Resources*, 9: 557-560.
- 境 良明・高橋純一 2014. 対馬で発見・捕獲されたツマアカスズメバチ (*Vespa velutina*) の働き蜂に

- について. 昆虫 (ニューシリーズ), 17(1) : 32-36.
- 境 良朗 2021. ヒメスズメバチ対馬亜種の変異について. 佐賀昆虫同好会, 55・56 : 360.
- Smith-Pardo, AH., Carpenter, JM., Kimsey, L. 2020. The Diversity of Hornets in the Genus *Vespa* (Hymenoptera: Vespidae; Vespinae), Their Importance and Interceptions in the United States. *Insect Systematics and Diversity*, 4(3): 1-27.
- 高橋純一・吉田忠晴 2002. 対馬のトウヨウミツバチの系統的位置 - 働き蜂の翅形態形質による多変量解析. *ミツバチ科学*, 23(3) : 115-120.
- 高橋純一・吉田忠晴 2003. ミトコンドリア DNA からみたニホンミツバチの起源. *ミツバチ科学*, 24(2) : 71-76.
- Takahashi, J., Yoshida, T., Takagi, T., Akimoto, S., Woo, K.S., Deowanish, S., Hepburn, R., Nakamura, J., Matsuka, M. 2007. Geographic variation in the Japanese islands of *Apis cerana japonica* and in *A. cerana* populations bordering its geographic range. *Apidologie*, 38: 335-340.
- 高橋純一・若宮 健・奥山 永 2017. 在来種ニホンミツバチ *Apis cerana japonica* のミトコンドリア全ゲノム配列の比較. 京都産業大学先端科学技術研究所報, 16 : 21-29.
- 高橋純一 2020. カナダおよびアメリカに侵入したオオスズメバチ. *昆虫と自然*, 55(12) : 23-25.
- 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.
- 高橋稜一・境 良朗・山村辰美・清 拓哉・高橋純一 2015. 対馬で初めて採集された外来種ツマアカスズメバチ (*Vespa velutina*) の成熟巣. *長崎県生物学会誌*, 76 : 49-56.
- 若宮 健・吉岡優奈・清 拓哉・高橋純一 2016. 対馬に生息するニホンミツバチ (*Apis cerana japonica* Radoszkowski) のミトコンドリアゲノムに見られる遺伝的変異. *長崎県生物学会誌*, 78 : 7-14.
- Wilson, T., Takahashi, J., Kim, I., Spichiger, S.E. 2020. First Reports of *Vespa mandarinia* (Hymenoptera: Vespidae) in North America Represent Two Separate Maternal Lineages in Washington State, United States, and British Columbia, Canada. *Annals of Entomological Society of America*, 113(6): 468-472.
- 山崎和久・高橋稜一・高橋純一 2020. 対馬で起きているツマアカスズメバチによるキロスズメバチへの繁殖干渉. *昆虫と自然*, 53(2) : 31-35.