

解 説**ミツバチの訪花嗜好性解析の取り組み****吉村和也¹⁾, 若葉亮²⁾, 南基泰¹⁾**¹⁾中部大学応用生物学部, ²⁾恵那農業高校**要 旨**

自然界において、ミツバチは野山に生息し、その訪花活動により媒介される植物の受粉を介して生態系の維持に重要な役割を担っている。一方で、日本の在来種であるニホンミツバチは蜂蜜生産のための養蜂に用いられる外来種のセイウミツバチに追いやられ、人間の生活圏へ侵入した結果、しばしば駆除の対象となっている。自然環境におけるニホンミツバチの重要性を明確にするためには、その訪花嗜好性を知る必要があるが、これまで本種の生態はよく調べられているものの、収集する花粉源となる植物種についての知見は限定されている。本稿では、ミツバチの生態や養蜂、およびミツバチの訪花嗜好性解析の取り組みに関して、最近の知見を含めて解説する。

1. はじめに

ミツバチが効率の良い農業生産のために受粉媒介者（ポリネーター）として重要な働きを果たすことや、蜂蜜やローヤルゼリーの生産に利用されていることは一般的に広く認知されている。一方で、ミツバチが訪花による受粉を介して豊かな森林生態系の維持にも貢献している事実は見過ごされがちである。

すなわち、このような自然界におけるミツバチの貢献が一般に浸透せず重要視されていないため、ミツバチが好み花蜜を多く分泌する外来植物を、周囲に与える影響を考慮せず植栽したことで本来の生態系を壊しかねない事態になっている。また、米生産の品質保持を目的にミツバチの生態系を顧みない農薬の散布が行われている。さらに生産性の観点から、養蜂には在来種のニホンミツバチではなく、セイウミツバチが主に利用されていることもあり、野生のニホンミツバチはしばしば駆除の対象となっている。

自然環境におけるニホンミツバチの重要性を明らかにするためには、本種がどれほど多種の花を訪れているのか？や”花の好み（訪花嗜好性）”があるのか？を知る必要がある。これまでに、ニホンミツバチの行動学的解析および収集した花粉の形態学的解析により、本種が収集する花粉源となる植物種が調べられている。しかし、

用いられている手法の精度に起因して、収集した花粉に含まれている全ての植物種が完全に同定されているとは言えない。また、季節や生息する地域の違いにより収集する植物種も異なることが容易に推測される。

こうした中で筆者らのグループは、豊かな自然や農地などに囲まれている中部大学の恵那キャンパス周辺地域をモデルとして、DNA バーコーディング解析の手法によりニホンミツバチの訪花嗜好性を明らかにすることを試みている。本稿では、始めにミツバチの生態や養蜂について、次にミツバチの訪花嗜好性解析の現状について筆者らの研究成果を含めて解説する。

2. ミツバチの種類と分布

ミツバチとはハチ目・ミツバチ科・ミツバチ属に属する昆虫の一群で、現生種はセイウミツバチ、トウヨウミツバチ、オオミツバチ、ヒマラヤオオミツバチ、コミツバチなど世界に9種存在する。ミツバチの生態や飼育法に関しては吉田忠晴（2000）の著書に詳しいので参照されたい。ミツバチ属の中で、後述のセイウミツバチを除く8種は全てアジア地域に生息している。日本は、東南アジア地域に広く生息するトウヨウミツバチ（*Apis cerena* Fabricius）の分布の北限に位置しているが、日本に適応し分布しているミツバチはアジア大陸や熱帯に生息す

る同種のミツバチと異なっており、独立の亜種、ニホンミツバチ (*Apis cerena japonica* Radoszkowski) として分類されている (Ruttner 1988, 酒井ら 1993). 現在、ニホンミツバチは日本の本州以南に野生種として主に山間僻地に生息している (吉田忠晴 2000). その他にも、トウヨウミツバチには 3 種類の亜種が確認され、アジア各地に生息している. 一方、セイヨウミツバチはロシアの一部を除くヨーロッパ、アフリカ、マダガスカル、地中海東方のイラン西部までが原産地であり、24 種類の亜種が知られている (吉田忠晴 2000). セイヨウミツバチ (*Apis mellifera*) は元来日本に生息していなかったが、生産養蜂目的で日本に持ち込まれ、現在では広く利用されている.

日本では、セイヨウミツバチによる貯蜜の盗蜂や餌資源の競合により、ニホンミツバチは山間僻地に駆逐されたと言われている. 一方で、セイヨウミツバチはスズメバチやダニなどの害敵や病気により野生化が困難であるが、ニホンミツバチは元来日本の環境に適応していることに加え、それら害敵や病気に対して高い抵抗性を有しているため、都市化された環境にも適応して生息域を広げているとも考えられている (吉田忠晴 2000). しかし、生息域の人間の生活圏への侵入は害虫として駆除される可能性を高めることになる.

3. ミツバチの特性

ミツバチは社会性行動や情報交換など、他の昆虫に見られない独特の進化をとげている. 特に、最も進化した社会性昆虫であり、常に蜂群が生活の単位となり、各個体は基本的に一つの役割に専念して生活している (吉田忠晴 2000). 蜂群には 1 匹の女王蜂を中心として、数千から数万の働き蜂および繁殖のためだけに生まれ

る 2000~3000 の雄蜂が含まれる (表 1). 働き蜂は全て雌であるが、女王蜂のように卵を産むことはできず、収穫ダンス (尻振り/8 の字ダンス) で餌源の情報を伝えるダンサー、その情報に従って花を訪れるダンスフォロワー、その他に巣の掃除、育児、巣造り、貯蜜、門番などの役割を、日齢の経過とともに変更/分担して行っている. 1 つの蜂群による生活だけでは遺伝的に単一な集合体になるため生存には不利となるが、女王蜂は婚姻飛行により複数の他蜂群の雄蜂と交尾することで、蜂群に遺伝的多様性をもたらしている (Tautz 2010). また、女王蜂は繁殖時に次代の女王蜂に巣を譲り、約半数の働き蜂と共に新たな営巣場所へ移動する (分蜂) が、残された若い女王蜂は別の雄蜂と交尾するため、元の蜂群とは遺伝的に異なる蜂群が再形成される (吉田忠晴 2000).

ミツバチは、エネルギー源として花蜜を、タンパク源として花粉を収集して利用している. セイヨウミツバチは半径約 3 km、ニホンミツバチは、半径約 2 km の範囲で訪花活動を行う (吉田忠晴 2000). 働き蜂が 1 回の飛行で持ち帰る花蜜は 40~70 mg 程度、花粉は体重 (セイヨウミツバチ: 80~150 mg, ニホンミツバチ: 65~90 mg) の 3 分の 1 にあたるとされている. ミツバチによる花粉を集めるための訪花活動が花にとっては受粉となる. この行動はポリネーション (花粉媒体) と呼ばれ、昆虫を媒介して受粉を行う虫媒花の生殖に重要な役割を担っている.

近年の研究により、ミツバチの高度な知能の一端が明らかになりつつある. 例えば、斥候役のミツバチから得た餌源までの距離と方角情報は、収穫ダンスにより餌収集の大部隊であるダンスフォロワーに伝えられる. しかし、得た情報を基にダンスフォロワーが巣から餌源を目指してしゃにむに飛び立てば良いわけではない. すなわち、ミツバチを含む飛翔生物が数 km にも及ぶ長い距離を飛行するためには多くの燃料 (エネルギー) が必要である. 一方で、昆虫が体内に蓄えることが出来る脂肪やグリコーゲンとは僅かであるため、ミツバチは飛行前に素囊と呼ばれる器官に巣に集積した蜂蜜を補給してエネルギー源としている. しかし、素囊の蜜量が多いと長距離の飛行は可能となるが、体重の増加に起因して運動性・

表1. ミツバチの役割

種類	役割	
女王蜂		産卵
働き蜂 (メス)	ダンサー	収穫ダンス
	ダンス フォロワー	花を訪れ、花蜜や花粉 を収集
	その他	巣の掃除 育児 巣造り 貯蜜 門番
雄蜂		女王蜂と交尾

俊敏性が下がり、捕食のリスクが高まる結果になりかねない。また、ミツバチは花粉を収集する際には、花粉に少量の蜜を混合して花粉団子を形成し、運搬するが、花蜜がない花から花粉を収集する際には飛行の燃料目的以外の余分な蜜が必要となる。では、ダンスフォロワーは収穫ダンスから得た情報を出発時の素囊の蜂蜜量に反映させているのであろうか？ 実際に、玉川大学の Harano et al. (2013) により、セイウミツバチの収穫ダンスによる情報と素囊の蜂蜜量の関係が調べられ、1) 巣から餌源の距離が長いほどダンスフォロワーの素囊の蜜量が多い、2) 初飛行時は素囊に少し多めの蜜を蓄えているが、同じ個体が同じ餌源への飛行を繰り返すに従って蜜量を調節し、最適化させている、3) 餌源が花粉の場合（実験では大豆粉末）は花蜜のときより多めに蓄える、ことが明らかになった。すなわち、ミツバチは餌場との距離、餌の種類（蜜源/花粉源）、および経験を基に、捕食のリスクを避けるために素囊の蜂蜜量を最適に調節していると考えられた。また、巣に収集した花蜜は濃縮され、貯蔵されるが、当然のことながら低濃度よりも高濃度の蜜の方がエネルギー効率が良い。Harano et al. (2016) は、ダンスフォロワーのサブタイプ（花蜜もしくは花粉収集役）の違いおよび巣から餌場の距離により、出発前に素囊に蓄える蜜の糖濃度が異なることを明らかにした。すなわち、ダンスフォロワーは出発前に素囊の蜜の量だけでなく、糖濃度まで調節していることになる。

自然状態での蜂群は、季節により活動状態が大きく変化する。ミツバチの主な活動時期は3月～11月頃であり、ミツバチにとっての建勢期（繁殖期）である春先に活動個体数の増加が始まり、この時期にのみ雄蜂が生まれる

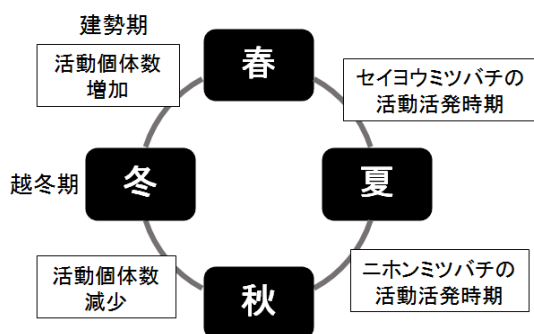


図1. ミツバチの活動状態の季節変化

(吉田忠晴 2000)(図1)。セイウミツバチは、越冬期を控え9月から10月に入り気温が急激に低下すると活動も鈍るのに対して、ニホンミツバチは最も活動が活発になる。その後、蜂群の活動個体数が減少し、越冬期を迎える。

4. 日本における養蜂の現状

上述の様に、蜂蜜やローヤルゼリーなど貴重な養蜂産物を我々に提供してくれるセイウミツバチは、元来日本に生息していたものではなく、生産養蜂の目的のために欧米から導入された種である。セイウミツバチは欧米の長い養蜂の歴史の中で家畜化が進められ、可動巣枠式巣箱による飼育法が確立しており日本全国に急速に普及した（吉田忠晴 2000, Tautz 2010）。一方、ニホンミツバチは元来日本の風土によく適応しており、平安時代から飼育の記録が残っているものの、現在では一部で養蜂に利用されているのみである。

通常、ミツバチ1匹は1日あたり最大10回の収集飛行を渡り繰り返すため、結果として巣には1期あたり膨大な量の花蜜と花粉が集積されることになる（Tautz 2010）。しかし、養蜂に重要な実際の採蜜量は、活動度や体格、蜂群の働き蜂の個体数に起因して、ニホンミツバチは1群あたり数kg、セイウミツバチは最大100kg程度と大きな差があり、セイウミツバチが養蜂に幅広く利用される現状をもたらしている。また、セイウミツバチはニホンミツバチとは異なり、同種の花に集中しやすいとされているため、種類に特化した蜂蜜の生産に都合が良いことも利点である。さらに、ミツバチは採蜜だけでなく、農作物の受粉のためのポリネーターとしても利用されている。ミツバチは訪花する植物の種類が多いため、ほとんどの作物の受粉に使い、機動性に優れており、適切に管理をすれば長期間使える、などポリネーターとして多くのメリットを有している。

5. ミツバチの訪花嗜好性解析の現状

上述に一例を示した様に、玉川大学のグループにより1950年からミツバチの行動学的、生態学的な研究が精力的に行われている。それらの研究の一環として、玉川大学構内で飼育したセイウミツバチとニホンミツバチの

収集した花粉源の同定が行われた(酒井ら 1993). その際の植物種の同定は, 花粉粒の大きさ, 外壁の外層, 発芽溝の配列, 表面の彫紋形態などの形態学的な手法により行われている. その結果, セイウミツバチで 28 種, ニホンミツバチで 22 種の植物種が同定され, それらの中で 11 種が共通していた. 一般に, セイウミツバチはニホンミツバチよりも訪花嗜好性が高いと考えられているが, 酒井ら (1993) の結果では, ニホンミツバチよりもセイウミツバチの花粉の植物種の多様度が高い傾向にあった. また, 種間よりも同種の異なる蜂群ごとの植物種の多様度の方が高かった. 一方で, 多くの植物種が開花する春にセイウミツバチが収集した花粉種が同時期のニホンミツバチのそれにはまったく含まれていないものも多くあったが, 花粉源植物種が少なくなる秋にはかなり共通していた. したがって, ミツバチの訪花嗜好性は周囲の餌資源の環境や蜂群ごとの要求性に大きく影響されると考えられた(酒井ら 1993). すなわち, 同様の解析で精度の高いデータを得るためには, 様々な地域で複数の蜂群を対象として季節ごとに調査する必要があることが示唆される.

一方, この様な形態学的な手法では, ミツバチが収集した花粉の植物種の同定に限度がある. それに対して, 特定の遺伝子の塩基配列を比較することにより生物種を同定する DNA バーコーディング解析は非常に精度が高い手法である. 植物種の同定の場合, 植物のみが保有し, 母性遺伝により次世代に伝わる葉緑体遺伝子が解析の対象として好適である. 実際に, DNA バーコーディング解析には葉緑体遺伝子の中で *matK*, *rbcL*, および *trnH* と *psbA* の遺伝子間領域がよく利用されている. また, 現在では多様な植物種の上記遺伝子の配列情報のためのデータベースは充実しているものの, 実際の植物個体では生育過程での交雑や変異により配列に相違が生じる場合があるため, DNA バーコーディング解析による花粉種同定の精度の向上には, ミツバチの行動範囲に実際に生育している植物種の分布状況に加え, それら植物の DNA 配列を解析・収集して, カタログ化する必要がある.

実際に, イタリアの Grigna Settentrionale Regional park (国立自然公園の 1 つ) において, 自生する植物種

の DNA 配列をカタログ化した上で, 同地域で飼育したセイウミツバチが収集する花粉に含まれる *rbcL* 遺伝子および *trnH-psbA* 遺伝子間領域を用いた DNA バーコーディング解析が行われた (Andrea et al. 2014). その結果, 周辺地域の植生の多様性や環境の変化, および外来植物種の存在が, 収集する花粉の植物種に大きな影響を与える可能性があると考えられた. すなわち, セイウミツバチは本地域の生物多様性だけでなく, 外来植物種の繁殖に影響を及ぼしていると考えられた.

中部大学が保有する恵那キャンパスは, 岐阜県恵那市の豊かな自然や農地などに囲まれている丘陵地にある. 前述の様に, DNA バーコーディング解析を利用したミツバチの訪花嗜好性調査には, 当該地域の植生のデータ化がその精度を高めるために重要であるが, 恵那キャンパスでは南ら (2004) により周辺の植生調査が詳細に行われ, その後も継続的に調査が続けられている. 2001~2003 年の調査で確認された植物種は, 合計で 69 科 250 種 (内不明 7 種) あり, これらの中で, 環境庁レッドデータブックおよび岐阜県レッドデータブックに記載されている絶滅危惧種/準絶滅危惧種が 23 種, 愛知県植物誌調査会で減少が著しい種/地域固有種とされているものが 9 種, 帰化植物が 23 種含まれていた. これらの点から, 同キャンパス周辺は自然環境におけるニホンミツバチの重要性を明らかにするための適地であるといえる. そこで筆者らは, 希少植物や農作物の受粉におけるニホンミツバチの重要性を明らかにすることを目的として, 2 年前から恵那キャンパスでニホンミツバチやセイウミツバチの蜂群を飼育し, それらが収集する花粉に含まれる *rbcL* 遺伝子の DNA バーコーディング解析により



図2. 巣箱と花粉の採取法

訪花嗜好性調査を行っている(図2)。途中、異常気象やスズメバチの大量発生による蜂群の逃避や死滅などが発生したため断続的ではあるものの、現在までに3年間にわたるニホンミツバチが収集した花粉種のデータを集積している。一例として、2014年と2016年におけるミツバチの活動が活発になる7月に収集された花粉種を表2および3に示した。両者を比較した結果、共通して含まれる植物種は僅か1種のみであったことから、ミツバチの訪花嗜好性には気候の影響による周囲の餌資源の環境が大きな影響を及ぼすことが確認された。また、2016年にはセイウミツバチの蜂群を並置して、同種が収集した花粉種の解析も行っている。その結果、2016年7月にセイウミツバチが収集した花粉種はニホンミツバチのものより少数であったことから(表4)、少なくとも恵那キャンパス周辺環境ではニホンミツバチの訪花嗜好性が低く、同種はセイウミツバチに比べ多くの植物種に訪花していることが示された。

6. おわりに

表2. ニホンミツバチが2014年7月に収集した花粉の植物種

科	属	種	検出数
アジサイ	ウツギ	ウツギ	37
モチノキ	モチノキ	モチノキ	7
ブナ	クリ	—	3
バラ	サクラ	イヌザクラ	2
イネ	アシボソ	ササガヤ	1
イネ	ドクミギ	ネズミミギ	1
アサ	カラハナソウ	カナムグラ	1
不明			1
計			53

表3. ニホンミツバチが2016年7月に収集した花粉の植物種

科	属	種	検出数
トウダイグサ	アカメガシワ	アカメガシワ	24
アジサイ	アジサイ	アジサイ	13
バラ	バラ	バラ	5
ウリ	ユウガオ	ユウガオ	4
イネ	ウシクサ	ウシクサ	1
イネ	トウモロコシ	トウモロコシ	1
イネ	ドクミギ	ネズミミギ	1
メギ	ナンテン	ナンテン	1
計			50

表4. セイウミツバチが2016年7月に収集した花粉の植物種

科	属	種	検出数
アジサイ	ウツギ	ウツギ	25
モチノキ	モチノキ	モチノキ	7
イネ	ドクミギ	ネズミミギ	6
不明			2
計			42

この様に、恵那キャンパス周辺でのニホンミツバチの訪花嗜好性が徐々に明らかになりつつある。一方で、3年間に渡る調査の過程で、スズメバチなどに起因して花粉の収集ができない期間が生じるなど、現在の体制や規模での問題点も浮き彫りになっている。また、DNAバーコーディング解析においてデータの信頼性を高めるため、すなわち、ミツバチにより収集された花粉に極僅かに含まれる植物種まで同定するためには、同じ時期に回収されたより多くの花粉を用いて、さらに多数のDNAのクローン化およびシーケンス解析を行うことが必要である。しかし、数年間に渡る各月ごとの花粉を解析するには膨大な労力と時間が必要となる。そこで現在、大規模でのDNA解析のために、次世代シーケンサーの適用を試みている。今後、同法により複数年に渡る複数の蜂群を対象とした解析を行い、それらのデータを集積することで、ニホンミツバチの訪花嗜好性や周辺環境への貢献が明確になるとと思われる。

また、地域の生態系を明らかにする目的の植生調査では、急峻な場所へのアクセスや希少な植物の発見に困難が伴うなど、しばしば多大な労力を必要とするが、花粉のDNA解析の精度を上げることで、ミツバチの植生調査への応用が可能となるかもしれない。

引用文献

- Harano, K., Mitsuhashi-Asai, A., Konishi, T., Suzuki, T., Sasaki, M. 2013. Honeybee foragers adjust crop contents before leaving the hive. Effects of distance to food source, food type, and informational state. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67, 1169-1178.
- Hirano, K., Nakamura, J. 2016. Nectar loads as fuel for collecting nectar and pollen in honeybees: adjustment by sugar concentration. *J. Comp. Physiol. A* 202, 435-443.
- 南 基泰, 寺井久慈, 河野恭廣, 谷山鉄郎 2004. 東海丘陵要素植物群落の保全生態学的研究 -保全・修復とその管理に関する研究- (1) 恵那キャンパス内及びその周辺部の植物種調査 中部大学生物機能

開発研究所紀要 4, 41-51.

Ruttner, F. 1988. Biogeography and taxonomy of honeybees. Springer-Verlag, Berlin pp.284.

酒井哲夫, 小野正人, 小林伸一, 佐々木正己 1993. セイヨウミツバチとニホンミツバチの生態比較 ミツバチ科学 14(1), 13-22.

Tautz, J. 著, 丸野内 隼 訳 2010. ミツバチの世界 丸善.

吉田忠晴 2000. ニホンミツバチの飼育法と生態 玉川大学出版部.

Title : An approach to reveal the palatability of flower-visiting honeybees.

Authors : Kazuya Yoshimura¹⁾, Ryo Wakaba²⁾, Motoyasu Minami¹⁾

Addresses : ¹⁾ College of Bioscience and Biotechnology, Chubu University, 1200 Matsumoto-cho, Kasugai, Aichi 487-8501, Japan,

²⁾ Ena Agricultural High School

Keywords : *Apis cerena japonica* Radoszkowski, *Apis mellifera*, DNA Barcoding, Honeybee, Pollen