

博士論文(要約)

ニホンミツバチの生態特性と花資源利用
—岩手県と奄美大島を事例とした保全生態学的研究—

藤原愛弓

目次

第1章 序論	-1-
第2章 里山のニホンミツバチの生態特性：コロニーのフェノロジーと天敵オオスズメバチに対する防御行動	
はじめに	-16-
材料と方法	-17-
結果	-20-
考察	-22-
第3章 奄美大島のニホンミツバチの保全に向けた生態特性の把握：体サイズ、営巣場所、繁殖期のコロニーの活動と天敵	
はじめに	-38-
材料と方法	-39-
結果	-43-
考察	-47-
第4章 里山におけるニホンミツバチの花資源利用の季節的変動	
はじめに	-65-
材料と方法	-65-
結果	-68-
考察	-70-
第5章 奄美大島におけるニホンミツバチの花資源利用の時間的・空間的な変動	
はじめに	-84-
材料と方法	-85-
結果	-89-
考察	-91-
第6章 総合考察	-102-

謝辭	-107-
引用文獻	-109-
要旨	-120-
付録	-125-

第1章 序論

人類の生活はその大部分が多様な生物がもたらす生態系サービスにより支えられており (Costanza *et al.* 1997 ; Costanza *et al.* 2014)、生態系サービスの持続的な利用が国際的に重要な課題となっている (Rode *et al.* 2016)。生態系サービスを支える機能の持続可能な利用を図るためには、そのサービスを担う種の保全を行うことが重要である (Peters *et al.* 2013)。

ハナバチ類は、多様な植物種の花粉を媒介する重要な機能を担い (Potts *et al.* 2010 ; Roulston and Goodell 2011 ; Biesmeijer *et al.* 2006)、農業作物の授粉 (Free 1993 ; Greenleaf and Kremen 2006) にも寄与する。特にミツバチ類は、農業作物の授粉 (Kremen *et al.* 2004) や野生植物の送粉 (Corbet *et al.* 1991) などの多様なサービスに寄与する重要なポリネーターである。しかし近年、蜂蜜生産および授粉用昆虫として世界中で広く利用されてきたセイヨウミツバチ *Apis mellifera* Linnaeus は、ミツバチヘギイタダニ *Varroa destructor* Anderson and Trueman の寄生 (Le Conte *et al.* 2010)、ノゼマ病 (Higes *et al.* 2008)、ネオニコチノイド系農薬の影響 (Blacquière *et al.* 2012)、気候変動等の複数の要因とこれらが複合的に作用することによる衰退が懸念されている (vanEngelsdorp *et al.* 2009 ; vanEngelsdorp and Meixner 2010)。セイヨウミツバチの衰退に伴い、セイヨウミツバチの寄与する作物の授粉 (調節サービス) のほか野生植物の送粉 (基盤サービス) や蜂蜜の生産 (供給サービス) といった生態系サービスの持続性が危ぶまれている (Ghazoul 2005)。そのような養蜂事情の激変ともいえる変化が一つのきっかけとなり、在来のハナバチ類のポリネーターとしての機能の重要性に注目が集まっている (Winfrey *et al.* 2008)。

ニホンミツバチ *Apis cerana japonica* Radoszkowski は、アジアに生息するトウヨウミツバチ *Apis cerana* Fabricius の1亜種であり (佐々木 1999)、青森県の下北半島を北限とし、奄美群島がその生息域の南限とされている (高橋 2003)。広葉樹林の大径木の樹洞を本来の生息場所とし (佐々木 1999)、数千~3万個体から成るコロニー (写真 1-1, 菅原 2005) の維持に必要な餌資源として、働き蜂 (以下、ワーカー) が花蜜および花粉を採餌する過程で、農作物の授粉サービス (Taki *et al.* 2010 ; Taki *et al.* 2011)、野生植物の送粉サービス (Nagamitsu and Inoue 1999 ; 佐々木 2010) に大きく寄与することが示唆されている。また、同様に採集した花蜜の貯蜜を通じて、蜂蜜などの蜂製品の供給サ

ービスにも寄与する。

ニホンミツバチは近年、日本在来の養蜂種として大きな期待が寄せられるようになってきた（吉田 2000；藤原 2010）。その理由として、ニホンミツバチは外来種の家畜であるセイヨウミツバチにはない、在来種ならではの生態的特性を持つことが挙げられる。例えば、天敵であるオオスズメバチ *Vespa mandarinia japonica* Radoszkowski の斥候を熱殺することで、コロニーの壊滅を免れることが可能であること（Ono *et al.* 1995）、セイヨウミツバチの幼虫に寄生し、コロニーに甚大な被害を及ぼすミツバチヘギイタダニの寄生率を有意に低く抑えられること（橋高・吉田 2001）、アメリカ腐蛆病、ヨーロッパ腐蛆病、チョーク病といったセイヨウミツバチのコロニーにおいて重篤な症状を引き起こす伝染病に対しても耐病性が高いこと（佐々木 1999；Yoshiyama and Kimura 2009；Wu *et al.* 2013）などが挙げられる。

ニホンミツバチの養蜂は、その多くが、各地域の森林の樹洞や墓などに営巣する野生個体群（写真 1-2）から巣別れ（分封）した蜂群の捕獲に依拠する（藤原 2010）。ニホンミツバチによる養蜂を今後、持続可能な形で行っていくためには、野生個体群を健全な状態で保全するとともに、持続可能な形でそれらのサービスを利用することが求められるため、コロニーの生態特性の把握や、生態系サービスの評価の重要性が指摘されている（小沼・大久保 2015）。しかしニホンミツバチは、家畜として品種改良されたセイヨウミツバチとは異なり、外部からの刺激や天敵の襲来、蜜源の不足などのストレスに対して、巣を放棄して逃げる性質（逃去性）を有する（吉田 2000）。そのため継続的な飼育や野外実験の実施が難しく、コロニーの生活史、天敵との関係といった、コロニーの維持や防衛に関する生態情報に加え、生態系サービスの評価の基礎となる、花資源利用などの基礎的な生態知見に関する研究が不足しているのが現状である。海外における野生の送粉者に関する研究では、ポリネーターの保全と持続可能な利用にむけて、種ごとの生態特性や植物との関係などの自然史に関する情報の収集が重要であることが指摘されており（Kearns 1998；Allen-Wardell 1998）、ニホンミツバチにおいても、それらの知見の蓄積が急務である。

ニホンミツバチコロニーの生活史と生態特性

ニホンミツバチのコロニーは採餌、育児、外敵からの防御など、産卵以外の全ての仕事を担当する数千～3 万個体のワーカー（写真 1-3a）、産卵を担当する 1 個体の女王

蜂（写真 1-3b）、女王蜂との交尾を行うために一時的に生産される数百～数千個体の雄蜂（写真 1-3c）から構成される（菅原 2005）。吉田（2000）によると、日本の本土に営巣するニホンミツバチコロニーの生活史は、地域により異なるものの、およそ以下のよう

に報告されている。

主に 3 月上旬～6 月上旬にかけて、ワーカーの採餌活動が活発になるとともに、新女王蜂と雄蜂が生産され、個体数が増加したコロニーが分封（巣別れ）した後、雄蜂と新女王蜂が交尾を行う（吉田 2000）。6 月中旬～9 月上旬は蜜源の不足により採餌活動が減少し、9 月中旬から 11 月上旬まで、コロニーは越冬に向けて育児、採餌活動と資源の貯蓄を活発化させる（吉田 2000）。11 月下旬以降から 2 月上旬までは採餌や産卵がほとんど停止し、巣内で蜂球を作って越冬する（写真 1-4）。翌年の 2 月中旬に、女王蜂の産卵が再開され、冬の間には縮小したコロニーの規模が回復し始めるとされる（吉田 2000）。しかし、本種は継続的な飼育やコロニーの内部構成の確認の実施が難しいため、コロニーサイズの季節的な変動についてはこれまで殆ど報告されていない。巣内の貯蜜量・蜂児（卵、幼虫、蛹）量の変動を把握することにより、コロニーに大きな影響を及ぼさない採蜜時期の検討にも寄与できると考えられる。

ニホンミツバチの分布の南限域に位置する、亜熱帯気候の離島である奄美大島に生息するニホンミツバチは、本土のニホンミツバチ個体群とは遺伝的に異なる固有の個体群であることが示唆されている（Takahashi *et al.* 2007）。温帯気候である本土と比較して気温が高く、季節を通じて植物の開花がみられるなど、その開花フェノロジーも大きく異なるため、コロニーの分封時期などの季節性も本土とは異なる可能性が考えられる。亜熱帯地域と温帯地域それぞれにおける生活史を把握し、その特徴を比較することで、分封や越冬、天敵の襲来する時期などの、コロニーの存続に関わる重要なイベントの起こる時期を明確にすることができると考えられる。

奄美大島はその生物相も本土とは大きく異なり（環境省自然環境局生物多様性センター 2010）、本土においてニホンミツバチの天敵となるオオスズメバチやツキノワグマ *Ursus thibetanus* G. Cuvier（藤原 2010）も生息していない。しかし、奄美大島のニホンミツバチに関しては、奄美大島の植物とその訪花昆虫相を研究した Kato（2000）があるものの、コロニーの生態特性に関する研究はこれまで行われていない。遺伝的な固有性が示唆されている奄美大島のニホンミツバチ個体群については、その保全策の検討を行うためにも、営巣場所、花資源利用、繁殖時期、天敵相に関する基礎的な生態特性の

情報を充実させることが重要な課題である。

本土に生息するニホンミツバチに特徴的な生態特性として、同所的に生息する天敵である、オオスズメバチに対するコロニーの防御行動が挙げられる。オオスズメバチは本土に広く生息し、特に夏季の終わりから秋季にかけてミツバチのコロニーを集団で襲撃し、コロニーを逃去あるいは壊滅させることもある天敵である（小野 1997；佐々木 1999）。セイヨウミツバチのコロニーがオオスズメバチの襲撃を受けた場合、スズメバチの捕殺器の設置などの、何らかの人為的な防衛手段を講じない限り、襲撃を受けたコロニーのほとんどは数時間で壊滅する（藤原・村上 2000）。

セイヨウミツバチとは異なり、ニホンミツバチは特異な防御戦略を用いて、コロニーの壊滅を回避することが可能である。ニホンミツバチの巣に単独で斥候に来たオオスズメバチのワーカーを、数百個体のニホンミツバチのワーカーが取り囲み、体温を高めて蜂球を形成するとともに（Ono *et al.* 1987；Ono *et al.* 1995）、呼気中の二酸化炭素を上昇させることで（Sugahara *et al.* 2012）、熱殺することが知られている。この行動により、オオスズメバチの斥候が、自身の巣の仲間にニホンミツバチの営巣場所の情報を伝えることを防ぎ、その後の集団攻撃を防ぐことができるとされる（小野 1997）。

この熱殺行動以外にも、ニホンミツバチがオオスズメバチの襲撃行動を防ぐために行うと考えられている行動に、オオスズメバチの襲撃時期である秋季に、ワーカーが巣箱の入り口周囲に”汚物様物質”（岡田 1997）を塗り付ける行動が挙げられる。著者は、岩手県一関市の里地里山地域における、コロニーの季節を通じた観察の中で、オオスズメバチが襲来する秋季のみ、ワーカーが植物の葉や花芽などを、巣箱の入り口周囲に塗り付けるとともに、ダンスを踊る行動を発見した。ニホンミツバチが、花蜜と花粉以外の植物基質を巣に持ち帰り利用することは今まで知られておらず、これらのワーカーによる汚物様物質の塗り付け行動、植物の塗り付け行動、ダンス行動と、オオスズメバチの来襲との関係も明らかになっていない。秋季にみられたこれらの行動と、オオスズメバチの襲来との関係を検証することで、既存の研究では報告されていない、ニホンミツバチの防御行動に関する新たな生態特性を解明できると考えられた。

ニホンミツバチコロニーの利用する花資源

近年、ミツバチの健全性と蜂蜜の生産性を確保するための、蜜源・花粉源の増殖の必要性が急速に高まりつつある（一般社団法人日本養蜂協会 1995）。しかしその一方で、

ニホンミツバチコロニーと植物間の相互作用など、その生態に関わる科学的な研究や情報の蓄積は十分ではなく、客観的な指標に基づいた蜜源・花粉源植物の選定や、採餌環境の保全・再生が難しい状況にある。そのため、コロニーが利用する植物種や景観に関する知見の蓄積と、それらの花資源としての定量的評価が必要とされている。

里地里山はニホンミツバチの主要な生息地の1つとされており、その養蜂も盛んに行われている（藤原 2010）。里地里山は、集落や農地からなる里地と、伝統的に植物資源の採取が行われてきた里山（広葉樹林）を含む複合生態系を指し（鷲谷 2011）、日本の生物多様性保全の重要な場の1つとして認識されており（The Ministry of the Environment 2010）、保全再生の活動が活発に展開されている。ニホンミツバチの生息の北限域近くに位置する岩手県一関市の里地里山地域でも、自然再生推進法に則った自然再生事業が行われており、比較的良好な里地里山環境が維持され、ニホンミツバチの営巣も複数確認されている。

ニホンミツバチのコロニーを対象とした花資源利用の研究は、ブナの原生林において、季節を通じて花粉荷の利用を把握した Nagamitsu and Inoue (1999) がある。この研究からは、広葉樹の高木が、季節を通じてニホンミツバチの花粉源植物として高頻度に利用されることが示されている。しかし、ニホンミツバチの主要な生息域と考えられる里地里山における、コロニーの花資源利用の季節的なパターンに関する研究はこれまで行われていない。

ニホンミツバチの生息の南限域である奄美大島は、陸地の約8割を森林が占め、その多くが大径木を含む亜熱帯照葉樹林から成る（第7回自然環境保全基礎調査 2009年度作成）。予備的な聞き取り調査からは、森林域に営巣する複数のコロニーの情報が得られるとともに、森林域の樹木の花への多数のワーカー個体の訪花が確認されている。奄美大島の森林域は営巣場所のみならず、花資源の提供の場としても多く利用され、固有性が示唆されているニホンミツバチの島嶼個体群の維持に重要である可能性が高い。そのため、奄美大島において花資源利用の時空間的な変化を明らかにすることは、奄美大島の個体群の保全策を検討する上でも重要な課題である。しかし、奄美大島では高木層から成る森林域が優占しており、樹幹部の開花を対象に目視で訪花調査を行うことは難しい。

本研究では、景観・植生の異なる上記の2地域において、ニホンミツバチコロニーの花資源利用を定量的に評価し、2地域間の花資源利用の差異や共通点などの特徴を比較

することで、生態系サービス評価に必要な植物の利用に関する基礎的知見を得るとともに、ニホンミツバチの保全と持続可能な利用に向けた、適切な蜜源・花粉源の選定と花資源環境の保全・再生に寄与する知見を得ることを目的とした。

調査地の概要

岩手県一関市

本研究の1か所目の調査地は、温帯気候に属する岩手県一関市の北上川水系、小河川久保川の流域の里地里山地域とした（図 1-1, 写真 1-5, N 38°55' / E 141°1', 年平均気温 11.3 °C、年降水量 1211.5 mm ; 全て一関市の値。年平均気温と年降水量は、1981 年から 2010 年の 30 年間の統計による平年値 ; 気象庁ホームページ <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/>、2016 年 11 月 18 日確認）。本地域は、落葉広葉樹林を主体とする森林域、畦畔、畑地などの複合的なランドスケープ要素から成る。なお、本地域は朝日新聞社と森林文化協会により制定された「日本の里 100 選」に選出されており、自然再生推進法に基づいた自然再生事業として「久保川イーハトーブ自然再生事業」が実施されている（鷲谷 2011）。本事業は、「樹木葬」という、放棄された人工林などを管理しつつ地域の在来種の低木を墓標として用いる新しい埋葬法による、里地里山の再生の活動に取り組む仏教寺院「知勝院」が中心となり、2009 年に自然再生推進法に則って自然再生協議会「久保川イーハトーブ自然再生協議会」を組織して実施されている。民間主導の本事業では、管理放棄された山林や棚田などの植生管理や、溜池の侵略的外来種排除など、里地里山の生物多様性の保全・再生のための多様な活動が進められている（久保川イーハトーブ自然再生協議会 2009）。これらの実践においては、生物多様性の保全・再生のみならず、多様な生態系サービスの維持および向上が目標として掲げられている。本研究は、今後本地域においてニホンミツバチを保全し、そのサービスを持続的に利用するための指針の構築に寄与できると考えられる。

奄美大島

本研究の2か所目の調査地は、亜熱帯気候に属する鹿児島県奄美大島の全域（写真 1-6, N28° 22' / E129° 30', 年平均気温 21.6 °C、年降水量 2837.7 mm ; 全て名瀬の値。年平均気温と年降水量は、1981 年から 2010 年の 30 年間の統計による平年値 ; 名瀬測候所 <http://www.jma-net.go.jp/naze/tokusei.html>、2014 年 12 月 4 日確認）とした。奄美大島

は南西諸島の中で沖縄島に次ぐ面積を誇り、アマミノクロウサギ *Pentalagus furnessi* Stone やケナガネズミ *Diplothrix legata* Thomas などの希少な動植物が生息する固有性の高い亜熱帯生態系を有しており（堀田 2013 ; Watari *et al.* 2013）、亜熱帯照葉樹林域の保護地域指定による、世界自然遺産登録を目指している（鹿児島県ホームページ <https://www.pref.kagoshima.jp/ad04/kurashi-kankyo/kankyo/amami/amami-isan.html>, 2016 年 11 月 23 日確認）。

奄美大島のニホンミツバチは、奄美大島が九州と地理的に隔離された約 150 万年の間（Sugimura *et al.* 2003）に固有な地域個体群を形成した可能性が考えられる。奄美大島在住の養蜂家の中には、奄美大島に生息するニホンミツバチの保全を願う声もあり、本研究により、その保全と持続可能な養蜂に関する知見の提供に寄与できると考えられた。また、ニホンミツバチの生息場所・花資源の利用環境としての森林域の重要性を明らかにすることを通じて、奄美大島の世界自然遺産登録の取り組みにも貢献できると考えられた。

本稿の目的と構成

本研究は、岩手県一関市の里地里山地域と、遺伝的に異なる個体群の存在が示唆されている生息の南限域の奄美大島において、その生態特性を把握するとともに、各地域に生息するニホンミツバチの花資源利用を明らかにすることを目的とした。

本章につづく本論文の第 2 章では、岩手県一関市の里地里山地域に生息する野生のニホンミツバチコロニーを捕獲し継続的に飼育することで、コロニーサイズの季節的な変化、分封時期を明らかにするとともに、調査中に新たに発見した、巣箱の入り口周囲における植物の葉や花芽の塗り付け行動およびダンス行動と、既存の文献で指摘されている汚物様物質の塗り付け行動について、オオスズメバチの襲撃との関連を野外実験で明らかにした内容を扱う。

第 3 章では、遺伝的に固有な個体群であることが示唆されている奄美大島において、保全に寄与しうる生態特性に関する情報を可能な限り得るために、島内に自然営巣するニホンミツバチコロニーの野生個体群の営巣場所、フェノロジー、活動量、潜在的に天敵となりうる生物相について把握した内容を扱う。

第 4 章では、複合生態系から成る岩手県の里地里山において、ニホンミツバチの生態系サービス評価に用いる基礎的情報を得るために、訪花調査、花粉荷分析の 2 つの手法

を用いてコロニーが採餌に利用する植物と景観の季節的な組成の変化について把握するとともに、それぞれの手法から得られる利用植物データの特徴について考察した内容を扱う。

第5章では、森林域が優占する奄美大島に営巣するニホンミツバチコロニーを対象に、訪花調査と花粉荷分析により、採餌に利用する植物の季節性を把握するとともに、それぞれの手法から得られる利用植物データの特徴について考察した内容を扱う。

第6章では、本研究を通じて明らかにされた、各地域におけるニホンミツバチの生態的知見と花資源利用の結果を比較することで、その地域差や共通点について考察した。また、得られた知見をもとに、ニホンミツバチの持続可能な利用の方針について考察した。

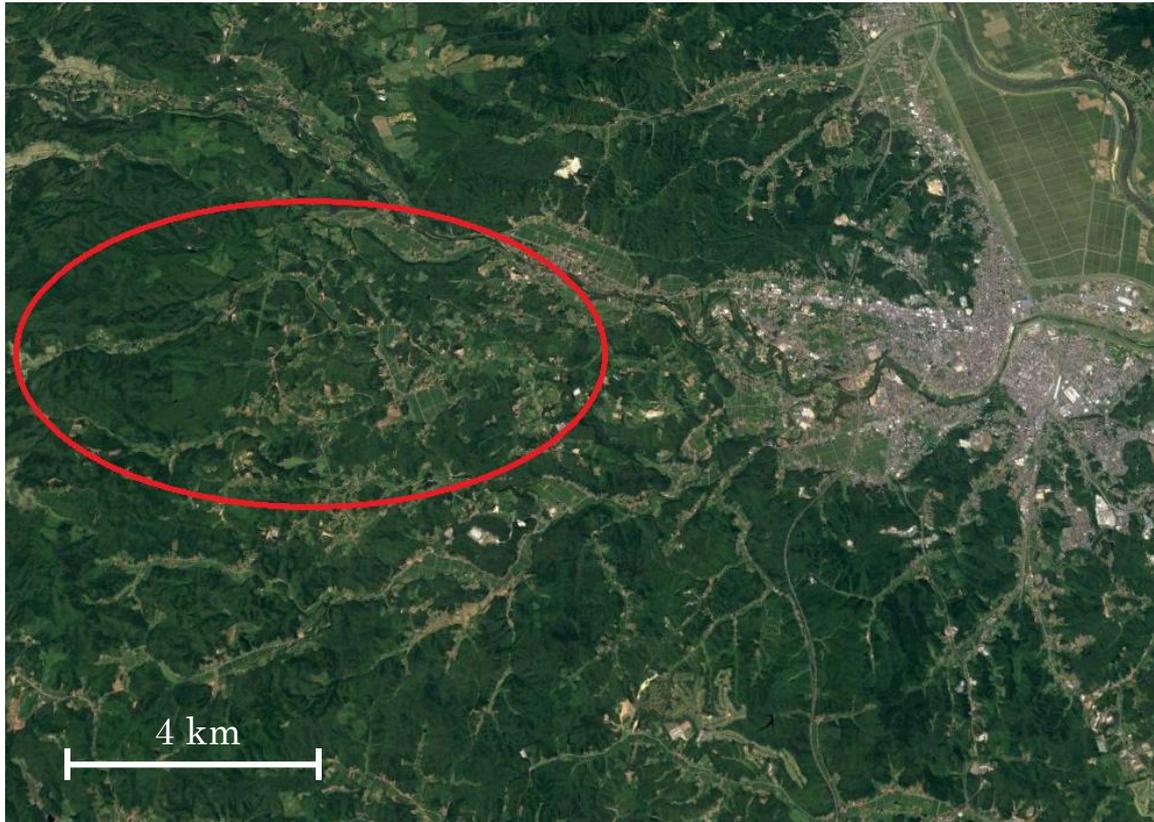


図 1-1. 岩手県で調査対象とした久保川イーハトーブ自然再生事業地の位置. 赤丸で囲われた箇所に対象地が含まれる.



写真 1-1. 数千～3 万個体から成るニホンミツバチのコロニー. 木の枝に集合し蜂球を形成している.



写真 1-2. 奄美大島の常緑広葉樹林において、オキナワウラジロガシの樹洞に営巢しているニホンミツバチの野生個体群.

(a)



(b)



(c)



写真 1-3. ニホンミツバチのコロニーを構成するカースト. (a) ワーカー、(b) 女王蜂、
(c) 雄蜂. それぞれのカーストに属する個体を赤い矢印で示した.



写真 1-4. 巣枠の中央に集合している越冬中のニホンミツバチコロニー. 体色が夏季と比べ黒色化している.



写真 1-5. 1 か所目の調査地である岩手県一関市の里地里山の風景. 落葉広葉樹林を主体とする森林、畦畔、畑地などの複数のランドスケープ要素から成る.



写真 1-6. 2 か所目の調査地である奄美大島の常緑広葉樹林. 林内ではニホンミツバチの野生コロニーの営巣が複数確認された.

第2章 里山のニホンミツバチの生態特性：コロニーのフェノロジー と天敵オオスズメバチに対する防御行動

はじめに

ニホンミツバチは数千~3万個体からなるコロニーを、季節を通じた大量の餌資源(花蜜・花粉)の採集により維持する(第1章)。開花植物に餌資源の全てを依存するニホンミツバチのコロニーサイズは、営巣場所周囲の開花フェノロジーを反映して、季節ごとに大きく変動することが予想される。特に、ニホンミツバチの主要な生息域の1つとされる複合生態系の里地里山においては、季節ごとに森林、畦畔、畑地などの各ランドスケープ要素における、開花植物の種や量は大きく変動するため(Putra and Nakamura 2009)、そのコロニーサイズの変動も大きいと考えられる。ニホンミツバチの持続可能な利用を考えるにあたり、コロニーサイズ(貯蜜量や蜂児量)の季節変動やフェノロジーを考慮したうえで、採餌活動が活発に行われ、貯蜜量が多い時期を採蜜時期として選定することが重要である。しかしニホンミツバチは逃去性を持つため巣内部の精査が難しいこともあり、里地里山におけるニホンミツバチの巣内部のコロニーサイズの季節変動を調べた研究は、筆者の知る限り行われていない。

そこで本章では、本地域におけるニホンミツバチの主要な活動時期(4月から9月)に、コロニーを継続的に飼育し、貯蜜量・蜂児量の季節性を明らかにするとともに、蜂蜜供給サービスの評価のための調査に適した季節を検討した。また、コロニーのフェノロジーを明らかにするために、繁殖に関わる重要なイベントである分封の発生時期を確認するとともに、コロニーに影響を及ぼすと考えられる主要な生物(オオスズメバチ、コガタスズメバチ *Vespa analis insularis* Dalla Torre、キイロスズメバチ *Vespa simillima xanthoptera* Cameron、ハチノスツヅリガ *Galleria mellonella* Linnaeus、オニヤンマ *Anotogaster sieboldii* Sélys、アリ類)の出現時期を可能な限り記録した。

著者は複数のニホンミツバチコロニーの季節を通じた飼育とその観察の中で、天敵のオオスズメバチが襲来する秋季(写真 2-1a)のみ、ワーカーが植物の葉や花芽を大顎に挟んで持ち帰り、巣箱の入り口周囲に塗り付ける行動を発見した(写真 2-1b,c)。セイヨウミツバチでは、植物の樹脂や葉などを、巣の抗菌性を保つためのプロポリスとして採集し巣箱の内部に塗り付ける行動が知られているが(Burdock 1998)、ニホンミツバ

チを含むトウヨウミツバチでは、プロポリスの利用は知られていない (Abrol 2013)。また、ニホンミツバチがレタス畑において、レタスの葉をかじる行動が報告されているものの (横井 2005 ; Yokoi 2014)、花蜜と花粉以外の葉などの植物由来の物質を巣に持ち帰って利用することは今まで報告されていない。この植物の塗り付け行動と同時期に、巣箱の入り口周囲において、普段は見られないダンス行動が確認された。通常ミツバチの花蜜・花粉の採集を目的としたダンス行動は、巣箱の入り口より内部の巣盤上で行われるため (Dyer 2002)、巣箱の入り口周囲で踊られるこれらのダンスは、オオスズメバチの襲撃と関連があると考えられた。

そこで、オオスズメバチの襲来と、巣箱の入り口における植物の塗り付け行動およびダンス行動との関連を解明するために、植物の塗り付けやダンス行動の起こる時期とその行動の詳細を把握するとともに、それらがオオスズメバチの襲来に対して行われる行動であるかを検討した。

材料と方法

蜂蜜量・蜂児量指標の季節変化

岩手県一関市の里地里山地域に営巣する野生のニホンミツバチコロニーを巣箱に誘引するため、野生コロニーが分封すると考えられる 2011 年、2012 年の 4 月～6 月に、岩手県一関市の調査対象地 (図 2-1. 養蜂場 A, 38°92'77.14"N, 141°03'31.76"E) とその周辺地域に、可動式巣箱 (藤原養蜂場製「日本ミツバチ用現代式縦型巣箱」) を設置し (写真 2-2a)、ニホンミツバチを誘引する物質を分泌する (菅原 2005) ラン科植物キンリョウヘン *Cymbidium floribundum* Lindl. を置いた (写真 2-2b)。営巣が確認された巣箱 (写真 2-2c) はすべて、ニホンミツバチの主要な採餌範囲とされる、半径約 2 km (佐々木ほか 1993) の大部分が事業対象地に含まれる場所に移動した。巣箱の周辺を風除けのために板で囲い、さらにツキノワグマなどの捕食者から防護するため、外周に電気柵を設置し、周囲 5 m の範囲のクマが登りやすい樹木は伐採した。

各季節の貯蜜量および蜂児量を、営巣させた最大 4 コロニーを用いて、2012 年 4 月～9 月の期間に月に 2 回測定した。調査時にはワーカーの活動が比較的低下する 16～18 時に、巣板 (巣箱の中に人工的に設置された営巣基盤となる板で、片面が 400 cm²) を取り出し (写真 2-3a,b,c)、巣板に占める蜂児 (卵・幼虫・蛹) のある巣房および蜂蜜を貯めた巣房の面積を、目視により評価した。巣板はコロニーあたり 7 枚あり、両面に巢

房が発達するため合計 5600 cm² となる。以降、それぞれのコロニーにおける蜂児のある巣房（写真 2-3e,f）が占める面積の合計値、および蜂蜜を貯めた巣房（写真 2-3d）が占める面積の合計値を、それぞれ蜂蜜量指標（貯蜜域面積）および、蜂児量指標（育児域面積）とした。また、2011 年 4 月～11 月、2012 年 4 月～10 月に、コロニーの営巣場所周囲に出現した潜在的に天敵となり得る生物種の写真・映像による記録をそれぞれの種の発見時に行った。

貯蜜量の季節的変化を明らかにするために、各巣箱の貯蜜域面積を応答変数、観察した季節（コロニーの逃去の可能性が高まった 8 月前半を除く 4 月後半から 9 月後半までの各月の前半と後半）を固定効果、および各巣箱をランダム効果とし、誤差構造に正規分布を仮定した一般化線形混合モデルにより解析を行った。なお、正規性を満たすため、確率変数の対数変換を行った。また、育児域面積の季節的変化を明らかにするために、コロニーごとの育児域面積を応答変数、観察した季節を固定効果、および各巣箱をランダム効果とし、誤差構造に正規分布を仮定した一般化線形混合モデルによる解析を行った。季節による有意な効果が認められた場合、Tukey-Kramer の方法による多重比較（Sokal and Rohlf 1995）を行った。以上の統計解析は、R (Ver.2.14.0) のパッケージ library (MASS)、lme4、multcomp を用いて行った。

植物の採集・塗り付け行動の季節性

2011 年から 2015 年の 5 年間の間に、養蜂場 A (図 2-1, 38°92'77.14"N, 141°03'31.76"E) に設置した計 12 コロニーと、そこからおよそ 4 km 離れた養蜂場 B (図 2-1, 38°93'77.22"N, 140°99' 00.49"E) に設置した計 8 コロニーを対象として、以下のような観察・実験を行った。

2011 年 10 月初旬、養蜂場 A の近隣に生育する、タニソバ *Persicaria nepalensis* (Meisn.) H. Gross. のパッチを訪れて葉、萼、花卉、花芽などの齧り行動を行った計 10 個体のワーカーを対象に、カラーペイントを用いて個体識別が可能なマーキングを行った（写真 2-4a）。その後、養蜂場 A に設置した巣箱の入り口とタニソバのパッチにおいて、マーキングを施したワーカー個体の追跡を行い、タニソバを齧った個体が巣箱に戻るか否かを確認した（写真 2-4b）。

また、巣箱の入り口周囲における塗り付け物質の有無の季節性を明らかにするために、2011 年～2015 年のミツバチの主要な活動期間である 4 月～10 月に、養蜂場 A、養蜂場

B に設置した計 20 コロニーにおいて、巣箱の入り口周囲の塗り付け物質 (0.5 mm[>]) の有無を、目視あるいはビデオによる撮影により各月に 1 回ずつ確認した。

本地域では、オオスズメバチがニホンミツバチコロニーを襲撃する秋季に、コガタスズメバチとキイロスズメバチも同様にコロニーを襲撃する。巣箱の入り口付近において、塗り付け行動を引き起こす要因となるスズメバチ種を特定するため、スズメバチ類がまだ来襲していない時期に、各種のスズメバチのミツバチコロニーへの模擬的な襲撃実験 (以下、模擬襲撃実験) を実施した。具体的には 2015 年 7 月に、6 つのミツバチコロニーを 2 コロニーずつ 3 つのペアとして、各ペアに対し、同時期にニホンミツバチコロニーを襲撃する各種のスズメバチ (オオスズメバチ、キイロスズメバチ、コガタスズメバチ) を接近させた。これらの模擬襲撃実験は、各スズメバチ種のニホンミツバチコロニーの攻撃時の行動を模して、以下のように実施した。

オオスズメバチでは、胸部と腹部の間のくびれ部分に細い針金を巻きつけ、ミツバチの営巣する巣箱の入り口周囲を 30 秒間飛行させた後、巣箱の入り口付近を 30 秒間歩行させた。1 つの実験単位は、計 5 回の飛行/歩行サイクルから成り、各巣箱で実験単位を 7 月 21 日に 2 回、7 月 22 日、23 日に 1 回ずつ計 4 回繰り返した。キイロスズメバチとコガタスズメバチの模擬襲撃実験では、同様に針金を用いて固定するとともに、各スズメバチ個体の翅を自由に羽ばたかせつつ、巣箱近くの空中で 1 分間ホバリングさせた。キイロスズメバチ、コガタスズメバチの実験区では、オオスズメバチの実験と同日に、同様の実験単位を計 4 回繰り返した。巣箱の入り口における塗り付け物質の有無を、襲撃実験の 30 分後と 3 日後に、目視とビデオ撮影により記録した。また、これらの模擬襲撃実験の 5 日～6 日後 (7 月 28, 29 日) には、全ての実験群に対して、オオスズメバチを接近させる追加の実験を行った。

7 月 28 日～29 日に実施した、オオスズメバチによる追加の模擬襲撃実験の前後に、養蜂場 B に設置した 2 コロニーを対象に、ランダムに 100 個体のワーカーを昆虫採集網で捕獲し、それらが植物片を大顎に咥えて持ち帰るか否かを確認した。このデータを用いて、オオスズメバチの襲撃前後に植物を持ち帰る個体数の割合に有意な差があるのかを、Fisher's exact probability test を用いて検証した。

巣箱の入り口における塗り付け行動とダンス行動の関連性

巣箱の入り口周囲で行われる植物の塗り付け行動とダンス行動 (写真 2-5a, b) の関連

を検証するために、2015年7月の模擬襲撃実験時に撮影した、実験後30分間の映像を再解析することにより、各スズメバチ種の襲撃後に、ダンス行動が行われているか否かを確認した。また、ダンスを踊った個体のその後の行動を追跡するため、2015年7月24日～26日まで、養蜂場Bの1コロニーにおいて、ダンスを踊ったA, B, Cの3個体のワーカーにそれぞれ個別のマーキングを施し、巣箱の入り口を日の入りまで録画した。各個体がダンスを始めた後30分間の映像を用いて、ダンスを踊った回数と採餌の回数、採餌に要した時間を把握した。また、これらのダンスが、巣の仲間に、巣箱の入り口に塗り付けるための物質の情報を伝達するかの確認を行うため、2016年8月28日、9月11日に、ダンスを踊る個体(写真2-5a)を追尾した計42個体に個別のマーキングを施して、巣箱の入り口付近をその後計1.5時間録画した。ダンスを追尾した個体(写真2-5b)が飛び立ち、その後巣箱に戻るまでの映像をそれぞれ抽出することで、巣箱へ戻ったワーカーが塗り付け行動を行うか否かを確認した。

結果

コロニーサイズの季節的変動とフェノロジー

蜂蜜量指標(貯蜜域面積)には、調査季節による有意な変化が認められた(図2-2a, $p(\chi^2) < 0.0001$)。多重比較の結果、4月、5月と比較して6月後半に貯蜜域面積が有意に増加しており、4月後半、5月、6月前半、7月、8月後半と比較して9月後半にも貯蜜域面積が有意に増加した(図2-2a)。それ以外の季節については、統計的な有意差はなかったものの、4月後半～6月にかけて増加し、7月～8月にかけて減少する傾向が認められた(図2-2a)。

蜂児量指標(育児域面積)についても、調査季節による有意な変化が認められた(図2-2b, $p(\chi^2) < 0.02$)。多重比較の結果、5月後半、7月前半と比較して、9月後半には育児域面積が有意に減少した(図2-2b)。それ以外の季節については、統計的な有意差はなかったものの、4月後半～5月後半にかけて増加し、7月後半～8月に連続して減少する傾向が認められた(図2-2b)。2011年は、5月24日、6月4日に、2012年は5月22日、5月31日に野生個体群からの分封が観察された。また、調査対象としたコロニーのうち、最も個体数が多かった1つの飼育コロニーにおいて、5月末～6月初旬に分封が確認された。

潜在的に天敵となりうる生物相について調査した結果、コガタスズメバチ、キイロスズメバチは8月から10月にかけて、オオスズメバチは、主に9月から10月にかけてコロニーを襲撃した。アリ類は、主に4月の後半からミツバチの採餌活動が低下する10月後半まで巣箱の周囲で確認され、蜂の死骸を採餌するとともに、時折巣の中に侵入し、蜜を盗もうとする行動も確認できた。オニヤンマは7月から9月まで巣箱の上空を飛行し、時折ワーカーを捕食した。ハチノスツリガは、6月から巣箱の底の部分で幼虫が多く確認され始め、その後10月まで継続的に巣箱の底あるいは巣箱の天井部分において確認された。また、7月～8月にかけては、特に夜間に巣箱の入り口周囲でハチノスツリガの成虫の蛾が多く確認された。

オオスズメバチの襲来に起因する植物の採集・塗り付けとダンス行動

タニソバのパッチにおいて葉などを齧ったことを確認したワーカー（写真 2-6a）に、マーキングを行い追跡した結果、植物片を大顎に咥えて巣箱に持ち帰り（写真 2-6b）、巣箱の入り口周囲に塗り付けたことが確認された（写真 2-6c）。巣箱の入り口では、黒、茶、緑、黄、赤、白など複数の色の塗り付け物質が確認されたが、その後複数のワーカーが繰り返し齧り行動を行ううち、時間の経過とともに黒色や濃い茶色へと変色し、多くが岡田（1997）で報告されているような”汚物様物質”といえる様態を示した。それらの中には、明らかに植物の一部と確認できたものも多くあったが、巣箱の入り口周囲に塗り付けられた全ての物質が、植物由来かどうかを確認することはできなかった。

巣箱の入り口周囲に塗り付け物質が確認される時期を調査した結果、2012年のみ8月に1コロニーで確認されたものの、その他の全ての年において、9月～10月（秋季）に確認された（図 2-3）。これは、本調査地域において、オオスズメバチがニホンミツバチコロニーを襲撃する主な時期と一致した（図 2-3）。ほとんどの塗り付け物質は、巣箱の入り口周囲およそ15 cmに集中して塗り付けられており、その量は時間の経過とともに増加した。

3種のスズメバチを用いた模擬襲撃実験の結果、オオスズメバチに対してのみ、塗り付け行動が確認された（表 2-1）。塗り付け行動は、観察した時間帯や日に関わらず、実験開始から15分～30分後に観察され始めた。一方で、キイロスズメバチとコガタスズメバチに対してはこれらの行動は行われなかった（表 2-1）。植物を持ち帰るワーカーの数は、オオスズメバチの実験後に有意に増加した（Fisher's exact probability test $p < 0.01$ ）。

キイロスズメバチ、コガタスズメバチの実験区では、オオスズメバチによる追加の実験を行った際に、塗り付け行動が認められた（表 2-1）。

模擬襲撃実験のビデオデータの解析により、オオスズメバチを接近させたコロニーにおいてのみ、巣箱の入り口周囲におけるダンス行動と塗り付け行動が誘発されたことが確認された（表 2-2）。ダンス行動は、オオスズメバチの模擬襲撃後 6～29 分後から開始され、襲撃実験後、巣箱の入り口周囲で計 51 回観察された（表 2-2, 図 2-4a,b）。一方、キイロスズメバチとコガタスズメバチの模擬襲撃実験ではダンス行動や塗り付け行動は確認されなかった（表 2-2）。その後、キイロスズメバチ、コガタスズメバチを接近させていたコロニーに、オオスズメバチによる追加の襲撃実験を行った結果、17 回のダンス行動と塗り付け行動が観察された（表 2-2）。

ビデオの録画映像から、ダンスを踊ったことを確認した後にマーキングを行い追跡した A のワーカーが、植物片を大顎に咥えて持ち帰り、それらを巣箱の入り口に塗り付けたことを確認した（写真 2-7a,b,c）。B,C 個体が帰巣した際にも巣箱の入り口周辺で、大顎を使った塗り付け行動が確認された。これらのマーキング個体の採餌飛行は、計 20 回確認され（A : 9 回, B : 5 回, C : 6 回）、ダンス行動は 8 回確認された（A : 3 回, B : 3 回, C : 2 回）。また、それぞれのワーカーが巣から飛び立ち、巣の入り口周囲に塗り付ける物質を採集して帰巣するまでの時間は 40～317 秒であった。

ダンスを追尾した 42 個体のうち 4 個体は、その後巣箱の入り口周囲における塗り付け行動を行った。そのうちの 2 個体では、大顎にそれぞれ固形の物質を咥えて持ち帰り巣箱の入り口周囲に塗り付けたことが確認された。

考察

コロニーサイズの季節的変動と採蜜に適した時期

ニホンミツバチコロニーにおいて、気温が低下する 9 月後半には、貯蜜量が有意に増加するとともに、蜂児量が有意に減少した。これはこの季節には越冬に向けて産卵数を減らし（Seeley and Visscher 1985）、餌資源の貯蔵量を増加させるというミツバチの生態を反映したものと考えられる。ニホンミツバチの養蜂においても秋季に採蜜するケースが多い一方で、繁殖に向けてコロニーが発達する時期である 3 月～6 月に貯蜜量が多ければ採蜜する場合もある（吉田 2000）。本地域では、分封後に貯蜜量の有意な増加が確認された 6 月、あるいは越冬前に貯蜜が増加する 9 月に採蜜をすることが望ましいと考え

られる。

オオスズメバチの襲撃に対する植物の塗り付けとダンス行動

本研究では、岡田（1997）により報告された、巣箱の入り口周囲における汚物様物質の塗り付け、植物の採集・塗り付け行動およびダンス行動と、オオスズメバチの襲撃との関係を明らかにした。

ニホンミツバチは、天敵オオスズメバチに対抗するための防衛戦略として、複数種の植物の様々な部位を利用していると考えられた。これらの植物を含む採集された物質のオオスズメバチへの作用機構はまだ不明であるが、恐らく、オオスズメバチのマーキングフェロモン（Ono *et al.* 1995）の活性を変化させる、あるいは他のオオスズメバチ個体に、巣箱の周囲に塗り付けられたマーキングフェロモンが伝わらないよう被覆する効果を持つ可能性がある。一方で、同時期にニホンミツバチコロニーを襲撃する、キロスズメバチやコガタスズメバチに対しては塗り付け行動を行わなかった。これは、これらの種が、オオスズメバチと比較してコロニーを滅ぼすような甚大な被害を与える天敵ではないこと（Tan *et al.* 2013）と、餌場マーキングフェロモンを用いることがなく、オオスズメバチのような集団攻撃も行なわないためと推測される。

巣箱の入り口周囲における塗り付け行動は、トウヨウミツバチとオオスズメバチの亜種が同所的に生息する韓国においても確認されている（藤原 未発表データ）。そのため、大型のスズメバチが生息するアジア圏のトウヨウミツバチは、巣箱の入り口における植物の採集・塗り付け行動を、共通の防御行動として行っている可能性が考えられた。

佐々木ほか（1993）により報告されているミツバチの蜜・花粉の採餌の際に踊られるダンスの尻振り時間と採餌距離（花蜜・花粉）の関係を示したデータをもとに、巣箱の入り口周囲で踊られるダンスの尻振り時間が示す採集距離を算出した結果、その距離は5 m~180 mと推定された。一方で、ニホンミツバチの平均的な花粉・花蜜の採餌時間は、1 km~2 km（佐々木 1999）と報告されている。これらのことから、塗り付け物質を採集するために飛行する距離は、通常行われる花蜜・花粉の採餌距離よりも非常に短いことが示唆された。この結果は、ダンスを踊った後に追跡を行ったワーカー3個体が、いずれの採餌においても短い時間で帰巢したこと、さらに巣から非常に近い3 m~4 m離れたタニソバのパッチで葉を齧り、持ち帰る行動が確認されたこととも一致する。

ダンス行動と塗り付け行動は、巣箱の入り口で同所的に行われた。セイヨウミツバチでは、プロポリス（植物の樹脂や葉）の採集のためのダンスを踊る場所は、巣の奥深くの、プロポリスが多く塗り付けられている場所であることが知られている（Nakamura and Seeley 2006）。それぞれのダンスが踊られる場所は異なっていたが、採集した物質を主に用いる場所で踊られるという点で共通していた。

本研究の結果、オオスズメバチの斥候の襲来が、ニホンミツバチの巣箱の入り口におけるダンス行動を誘発したことが明らかとなった。今後採集する物質やその効果について、より詳細な検証は必要であるが、尻振り時間の短いこれらのダンスは、巣の仲間にオオスズメバチのマーキングフェロモンを被覆する特性を有する植物などを塗り付ける必要性を伝達するとともに、その位置情報を伝達することで、緊急的な植物の採集を行うための、ニホンミツバチに固有の防衛戦略であると考えられる。

表2-1. 3種のスズメバチを用いた模擬襲撃実験の結果. 7月21日から7月23日にかけて、各スズメバチ種を用いた実験を行い、7月28日、29日にすべてのニホンミツバチコロニーに対してオオスズメバチを接近させる実験を実施した. ○は巣箱の入り口周囲での塗り付け行動が確認されたコロニーを示し、×は塗り付け行動が確認されなかったコロニーを示す.

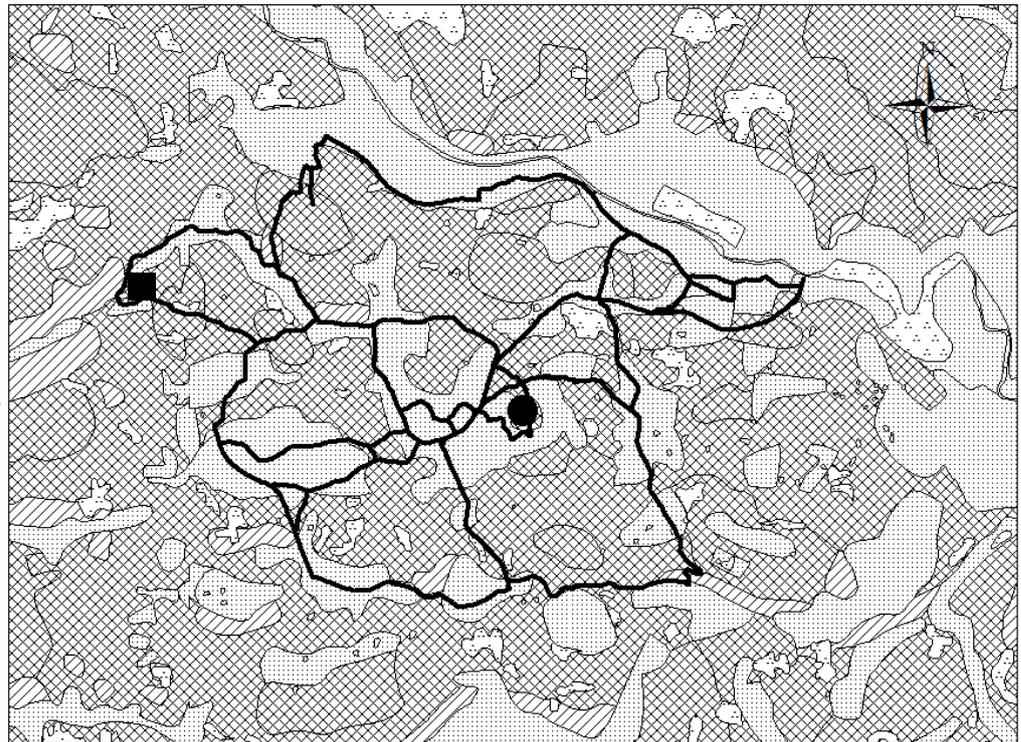
<i>Vespa</i> species	Apiary	Colony no.	Date						
			18 July 2015	19 July 2015	20 July 2015	21 July 2015	22 July 2015	23 July 2015	28–29 July 2015
			Before experiment			After experiment		Additional experiment	
<i>Vespa mandarinia</i>	B	Colony 1	×	×	×	○	○	○	○
		Colony 2	×	×	×	○	○	○	○
<i>Vespa simillima xanthoptera</i>	A	Colony 3	×	×	×	×	×	×	×
		Colony 4	×	×	×	×	×	×	○
<i>Vespa analis</i>	A	Colony 5	×	×	×	×	×	×	○
		Colony 6	×	×	×	×	×	×	○

表 2-2. 3 種のスズメバチを用いた模擬襲撃実験の結果. 7 月 21 日から 7 月 23 日にかけて、それぞれのスズメバチ種を各コロニーに接近させる実験を行い、28, 29 日にすべてのコロニーに対してオオスズメバチを接近させる実験を行った. 表内の数字は、巣箱の入り口周囲でダンスを踊ったワーカーの個体数を示す. - は、実験を行っていないことを示す.

<i>Vespa</i> species	Apiary Colony No.	First attack			Additional attack		
		2015/7/21	2015/7/22	2015/7/23	2015/7/28	2015/7/29	
<i>Vespa mandarinia</i>	B	Colony 1	7	11	12	-	-
		Colony 2	3	8	10	-	-
<i>Vespa simillima xanthoptera</i>	A	Colony 3	0	0	0	2	-
		Colony 4	0	0	0	0	-
<i>Vespa analis</i>	A	Colony 5	0	0	0	-	0
		Colony 6	0	0	0	-	15

ランドスケープ要素

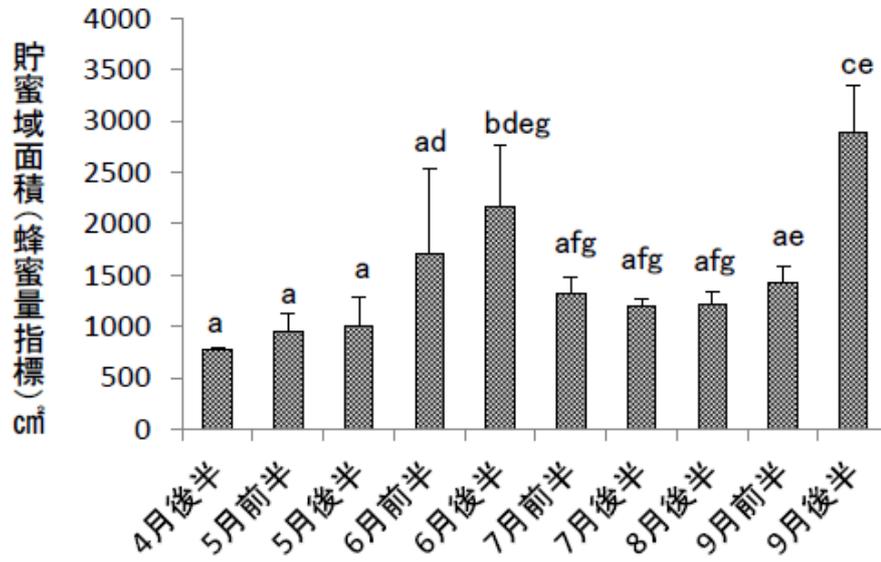
-  落葉広葉樹林
-  スギ植林地
-  畦畔・休耕地
-  畑地
-  道路・河川沿い
-  センサスルート
-  養蜂場 A
-  養蜂場 B



0 0.5 1 2 km


図 2-1. 岩手県一関市の調査対象地を、環境省の 1/50,000 植生図に基づきランドスケープ要素別に分類した。黒丸と黒四角は巣箱の設置地点を示す。調査対象地に含まれる各ランドスケープ要素は、以下のように分類した。コナラ群落、伐採群落、アカマツ植林は落葉広葉樹林とした。スギ・ヒノキ・サワラ植林は現地における観察から殆どがスギの植林であったため、スギ植林地に分類した。水田雑草群落は畦畔・休耕地とした。畑地雑草群落は畑地とした。なお、道路・河川沿いに関しては、開放水域の他、現地調査で確認した造成地、法面、民家の植栽等も含めたため、地図上に示したものよりも実際の範囲は広い。

(a)



(b)

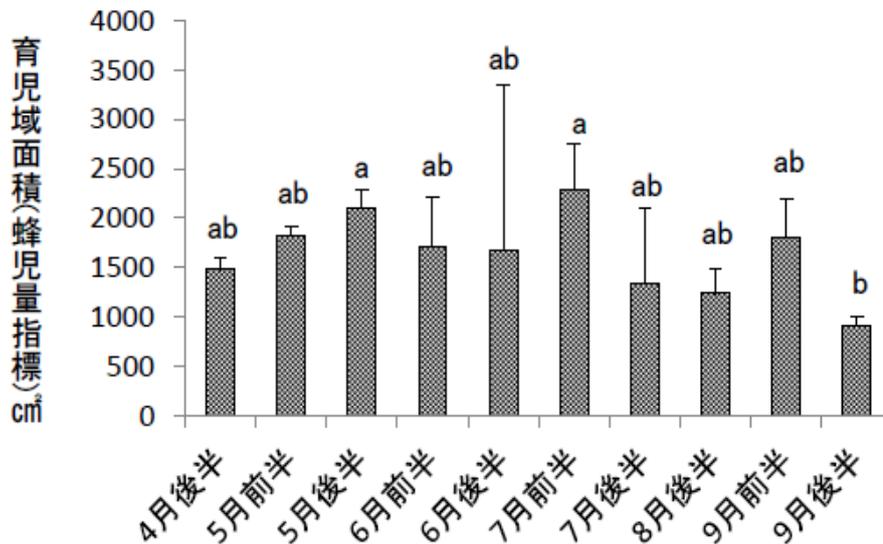


図 2-2. 貯蜜量と蜂児量の季節変化. (a) 貯蜜域面積、(b) 育児域面積. 4月～5月は2コロニー、6月～7月は3コロニー、8月～9月は3～4コロニーを用いて測定した. バーの高さは平均値、エラーバーは標準誤差を示す. 同じアルファベットがついている群間には、多重比較において有意差が認められなかったことを示す.

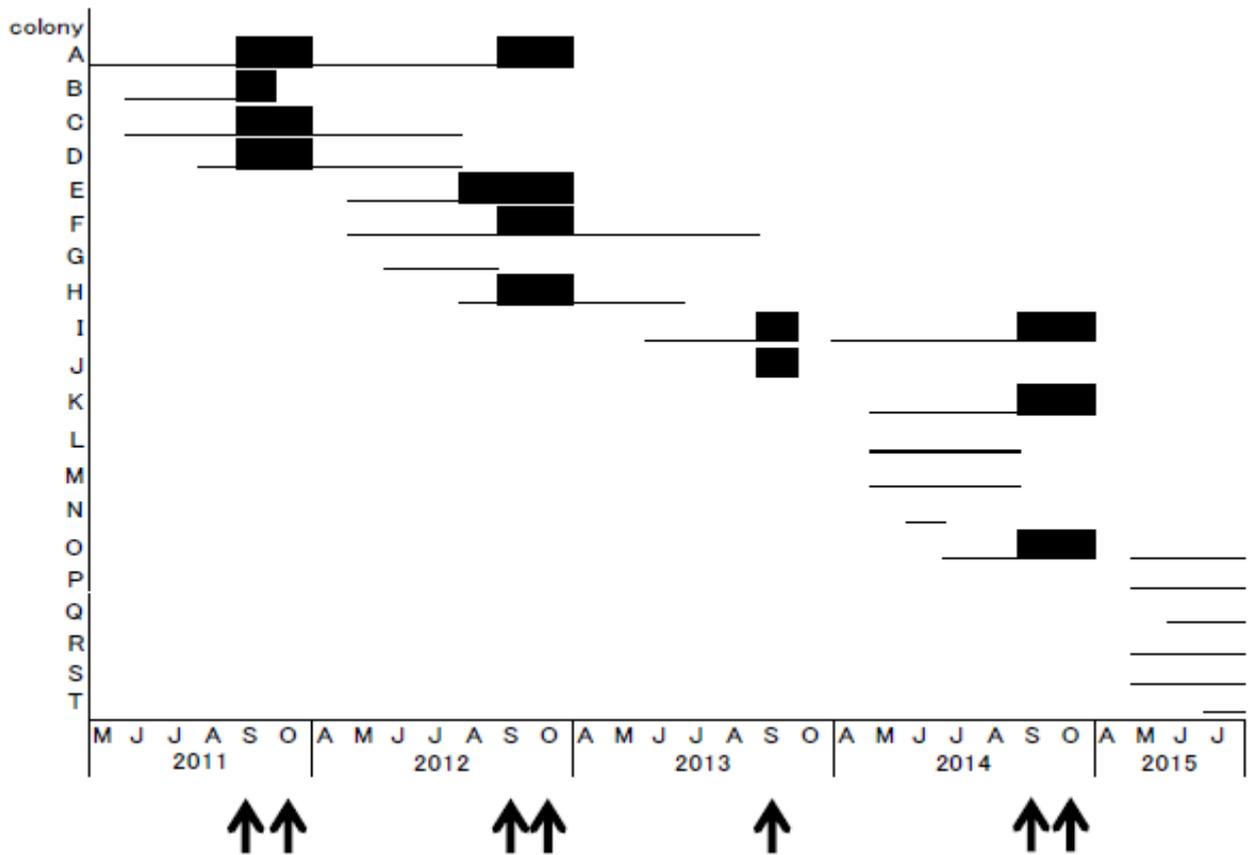
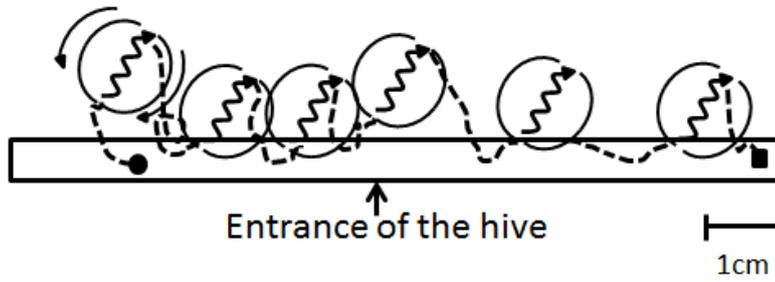


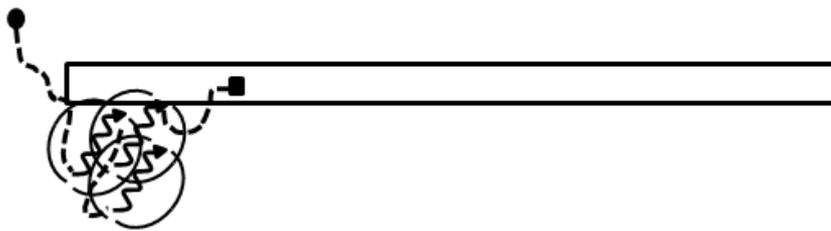
図 2-3. 巣箱の入り口周囲における塗り付け行動の季節性. 黒色に塗りつぶした部分は、塗り付け物質が確認された月を示す. ↑は、オオスズメバチの襲撃が確認された時期を示す.

(a)



example. 1

(b)



example. 2

図 2-4. オオスズメバチの襲撃後、巣箱の入り口周囲で確認されたダンスの 2 つの例.

(a) ワーカーは、巣箱の入り口周囲を動き回りつつ、計 6 か所で 57 秒間踊った. (b) ワーカーは、ほぼ同じ場所に留まり 35 秒間踊った. ●は、個体の追跡を開始した場所を、■は、追跡を終えた場所を指す. 点線は各ワーカーの軌跡を示し、矢印はダンスの進行方向を示す.

(a)



(b)



(c)



写真 2-1. オオスズメバチの襲来に対して行われるニホンミツバチの植物の塗り付け行動. (a) オオスズメバチの斥候が飛来したニホンミツバチの巣箱、(b) (c) 巣箱の入り口付近に塗り付けられた植物の葉の例.

(a)



(b)



(c)



写真 2-2. ニホンミツバチの調査に用いた可動式巣箱. (a) 可動式巣箱の外観、(b) キンリョウヘンを用いた分封群の誘因の様子、(c) 分封群が入居し、営巣した可動式巣箱.

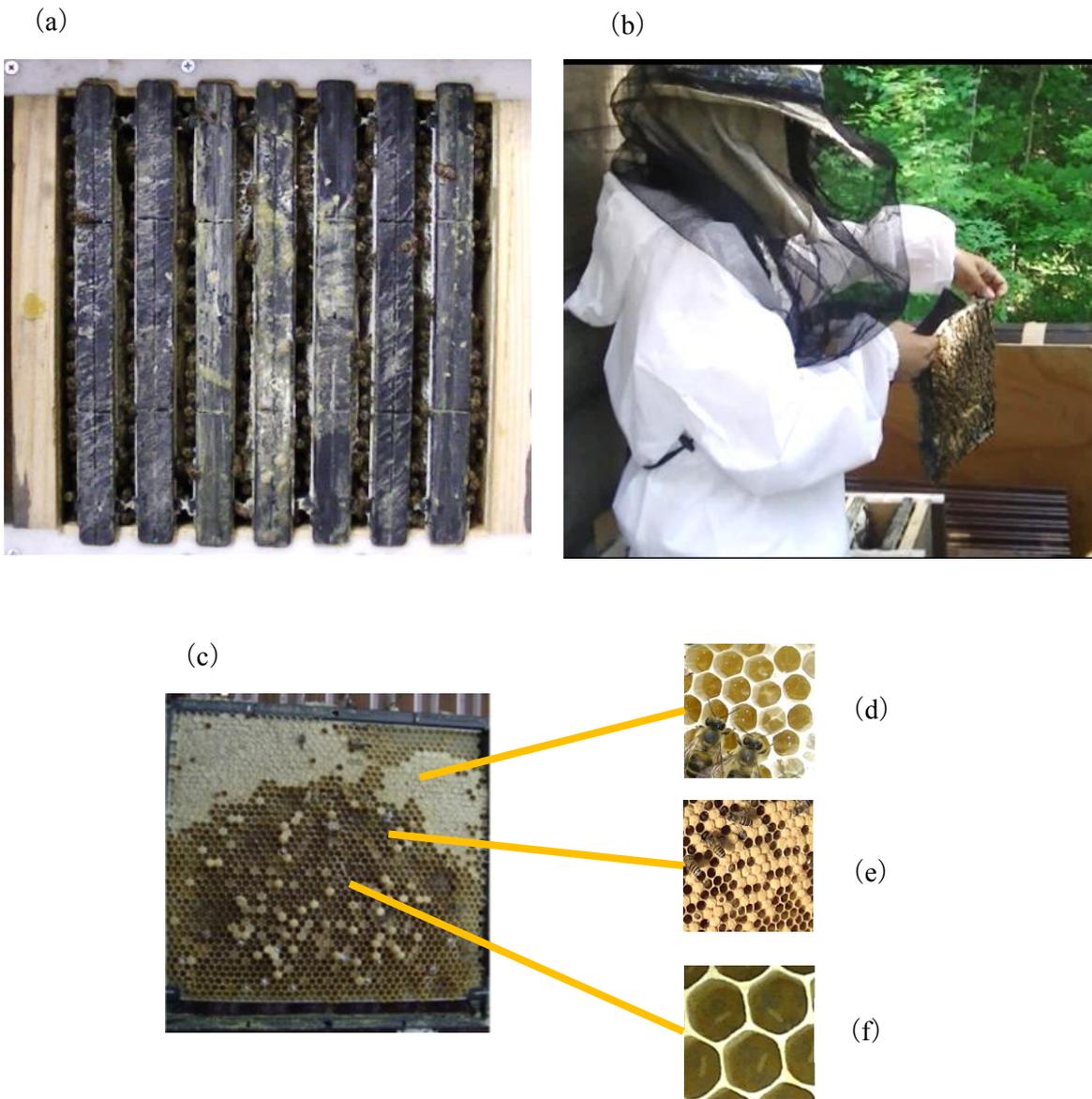


写真 2-3. 蜂児量および貯蜜量の調査の様子. (a) 巣箱内に格納された巣板、(b) 巣箱を開け取り出した巣板、(c) 巣板から蜂をどかせたところ、(d) 貯蜜、蜂児 (e : 幼虫、蛹、f : 卵) .

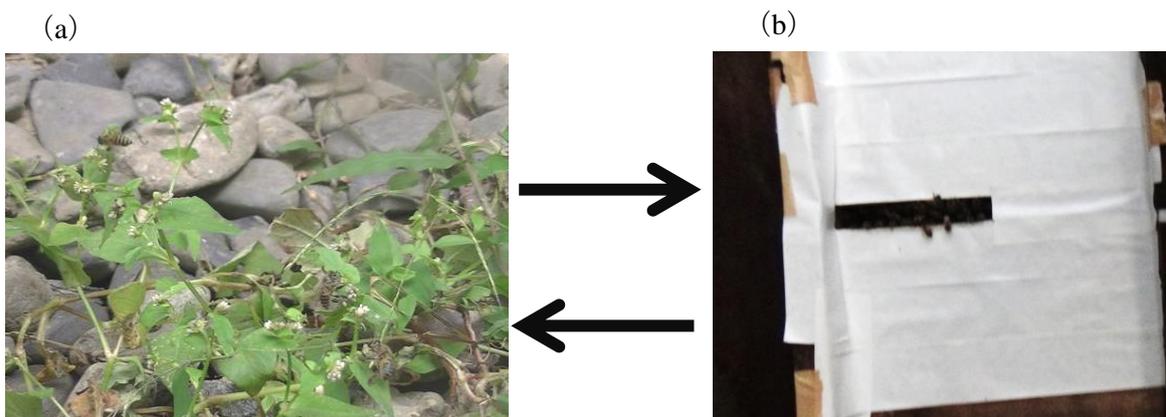


写真 2-4. タニソバパッチと巣箱間におけるマーキングを施したワーカー個体の追跡.

(a) 葉の齧り行動が行われているタニソバのパッチ. 3 個体のワーカーが訪れて葉や花芽を齧っている. (b) 巣箱の入り口周囲を、マーキング個体の帰巣と塗り付けられた物質の有無が分かりやすいよう、白いテープで覆っている.



写真 2-5. 巣箱の入り口の周囲で確認されたダンス行動。(a) 尻を振りながらダンスを踊るワーカー個体、(b) ダンス個体を追尾するワーカー個体。

(a)



(b)



(c)



写真 2-6. ワーカーが植物を齧り持ち帰るまでの様子. (a) タニソバを齧るワーカーと、葉上に複数ある噛み跡、(b) 下顎と吻の間に挟んで葉を持ち帰ったワーカーを腹側から撮影した写真. (c) 巣箱の入り口で塗り付け行動を行うワーカー.

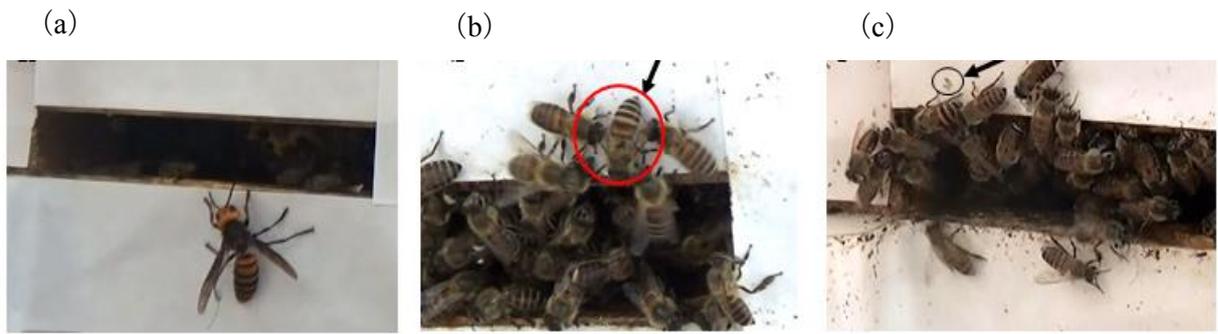


写真 2-7. 巣箱の入り口付近で行ったオオスズメバチの模擬襲撃実験とワーカーの追跡.
(a) オオスズメバチの模擬襲撃実験. (b) 赤丸で囲んだワーカーA は塗り付け行動を終えた後、巣箱の入り口周囲でダンスを行った. (c) ワーカーA が植物片を持ち帰り、矢印で示した巣箱の入り口上部に塗り付けた. 巣箱の入り口周囲には、他にも塗り付けられた物質が多数確認できる.

第3章 奄美大島のニホンミツバチの保全に向けた生態特性の把握：

体サイズ、営巣場所、繁殖期のコロニーの活動と天敵

はじめに

ニホンミツバチの持続可能な養蜂を科学的にデザインする上では、野生個体群の大きさの推定に加え、養蜂に伴う人為干渉が野生個体群にもたらす影響を予測できるようにすることが必要である。また、ニホンミツバチの野生個体群の現状を正確に把握して、絶滅のリスク評価を行うためには、野生下における生態の理解が必要であるが、野生のニホンミツバチの生態に関する知見は、これまでに必ずしも十分に蓄積しているとはいえない（第1章）。

ニホンミツバチの分布の南限域とされる奄美大島では、ニホンミツバチの養蜂への関心が高まりつつあり、養蜂のために本土からコロニーが持ち込まれているとの情報もある（奄美大島在住の養蜂家 私信）。一方、奄美大島の宇検村で採集したニホンミツバチが本州や九州とは明確に異なるハプロタイプを持つとの報告があり（Takahashi *et al.* 2007）、奄美大島のニホンミツバチが南限域の個体群であるだけでなく、遺伝的に隔離された地域個体群である可能性がある。著者らの予備的観察からも、奄美大島のニホンミツバチは、本土のものより体サイズが小さいことが示唆されており、奄美大島のニホンミツバチが保全の実践において配慮すべき独立した「保全単位」（本城ほか 2006）である可能性が高い。その保全上の価値を評価するためには、生態的特性を含む基礎的な生物学的情報を十分に得ることが必要である（鷲谷・矢原 1996）。

ニホンミツバチは、草原を本来の生息場所とするセイヨウミツバチとは異なり、森林の資源により強く依存した生活を営むとされる（佐々木 1999）。東北地方の里地里山地域における著者らの研究からも、餌資源の多くを広葉樹林の木本類に依存していることが明らかにされた（第4章）。しかし、餌に関しては、ジェネラリストとしての性格が強く、作物や園芸植物、路傍の外来植物などもよく利用する。本来の営巣場所は広葉樹の大径木の樹洞であるとされているが、拡大造林によって針葉樹の人工林が森林面積の多くを占めるようになった現在では、広葉樹の大径木がほとんどない森林域が広がる地域が少なくない。人家の縁の下や屋根裏、人間が仕掛けた空の木箱への営巣は、森林域に不足している樹洞の代替物としての利用とみなすことができる（佐々木 1999）。

奄美大島では陸地の約 8 割を伐採の履歴を持つ広葉樹の二次林が占めるが、一部には金作原などの原生的な照葉樹林も残存している（第 1 章）。そのような森林域では、人為による影響が少なく、ニホンミツバチ本来の営巣生態の観察が可能であると思われる。本研究は、奄美大島のニホンミツバチの保全上の重要性を評価し、保全のための指針を導くために必要な基礎的な生態的知見を得ることを目的として実施した。

まず、1) 全島を対象としたヒアリング調査および踏査によってニホンミツバチの営巣環境を把握した。2) 奄美大島各地の野生個体群および、野生個体群から捕獲され、養蜂家により飼育されている個体群を対象とし、東北地方や九州地方のニホンミツバチとの形態比較のための体サイズ計測を行った。3) 代表的な 2 つの異なる営巣環境のもとにある個体群、すなわち自然性の高い亜熱帯照葉樹林内の樹洞に営巣するコロニー、および里地の石墓の内部空間に営巣するコロニーを調査対象として、繁殖期にあたる 2 月～3 月に巣の前にビデオカメラを設置してハチの出入りを録画し、ワーカーの採餌活動パターンおよび繁殖カーズの行動を把握するとともに、天候がそれらに及ぼす影響を把握した。4) 亜熱帯照葉樹林内の樹洞のコロニーにおいて、分封が認められたので、その過程を観察した。これら一連の調査に際して、5) 潜在的に天敵となり得る生物と、営巣場所に同居する生物、病気による異常行動の兆候の有無に関する記録を行った。6) 天敵となりうる生物の中でも、特に活発な捕食活動が確認されたコガタスズメバチについて、ニホンミツバチの養蜂家への被害の聞き取り調査を行うとともに、巣のサイズの計測を行った。また、奄美大島に生息するコガタスズメバチ、ニホンミツバチの体サイズの比を求めるとともに、本土に生息するコガタスズメバチ、オオスズメバチとニホンミツバチ間の体サイズ比との比較を行った。調査で得られたこれらの生態的知見をもとに、奄美大島のニホンミツバチについて、その保全生態学的な価値を評価するとともに、保全において優先的に考慮すべき事項を考察した。

材料と方法

個体サイズの計測

形態計測の試料とするため、奄美大島に営巣するニホンミツバチのワーカー個体の採集を行った。森林内の樹洞に営巣している 2 コロニー、墓に営巣している 2 コロニー、野生個体群から養蜂家が捕獲し、飼育している 3 コロニーの計 7 コロニーから、それぞれワーカーを 15 個体ずつ、計 105 個体を、捕虫網を用いて採集した。比較のための試

料として、鹿児島県の霧島市と日置市付近にそれぞれ生息している野生個体群由来の 7 コロニーから各 15 個体ずつ、計 105 個体を採集した。また、岩手県一関市内の樹洞に営巣している 1 コロニー、墓に営巣している 2 コロニー、同地域の野生個体群由来の 4 コロニーの計 7 コロニーから、各 15 個体、計 105 個体のワーカーの採集を行った。

これらのワーカー個体は、採集瓶に入れたのち、クーラーボックスに保存して持ち帰り、その後冷凍庫で保存した。形態計測の際にはあらかじめ、室内でおよそ 15 分間自然解凍した後、右前翅の長さ・右前翅の幅・径室の幅（高橋・吉田 2002）、右左の翅間の幅（Greenleaf *et al.* 2007）、頭幅（van Nieuwstadt and Iraheta 1996）、舌長（Ruttner *et al.* 1978）を双眼実体顕微鏡の下でマイクロメーターを用いて計測した。各計測値については、地域間で有意な差があるかどうかを以下のように分析した。各部位の計測値に関して Bartlett 検定を行い、等分散性を確認し、等分散性が確認された場合は、分散分析を行って、Bonferroni 法による多重比較を行った。等分散が確認されなかった場合は、Kruskal-Wallis 検定を行って有意差の有無を多重比較によって検討した。これらの検定には、R (Ver.2.14.0) を用いた。

聞き取り調査による営巣情報の把握

2013 年から 2015 年にかけて、聞き取りにより、ニホンミツバチの営巣に関する情報を収集した。聞き取りの対象者としたのは、奄美大島の自然環境に関する情報収集にたずさわる環境省奄美野生生物保護センターの職員 6 名、環境省の希少野生動植物種保存推進員 1 名、フイリマングース *Herpestes auropunctatus* Hodgson の駆除を職務とし、定期的に全島の森林域を巡回している「マングースバスターズ」((財) 自然環境研究センター) 15 名、奄美大島大和村役場の職員 5 名と大和村中央公民館館長、島内でニホンミツバチを扱っている養蜂家 4 名、および奄美大島全域の集落で地元学の調査をしている研究者 1 名の計 33 名である。それらの対象者に、直接的間接的に把握しているニホンミツバチが営巣した対象物、巣の地理的位置及び営巣状況に加え、過去のニホンミツバチの営巣に関して、聞き取りをした。

営巣場所の踏査

聞き取った内容については、2013 年 5 月～6 月、2014 年 6 月～7 月、2015 年 4 月～5 月に踏査を行なって現場での営巣状況を確認した。現場にたどりつくことができた場合

は、GPS で位置座標を取得し、現在の営巣の有無および過去の営巣の痕跡があればそれを記録した。営巣場所と周辺環境を写真・ビデオで記録し、樹洞への営巣の場合は、樹種、樹高、胸高周囲長、巣の入り口の長径、短径を記録した。

繁殖期の採餌活動および雄蜂の出巣行動の観察

2014年2月～3月に、亜熱帯照葉樹林内に存在するオキナワウラジロガシ *Quercus miyagii* Koidz.の樹洞のコロニー（表3-1、No.1のコロニー、以下、樹洞コロニー）と里地の石墓のコロニー（表3-1、No.5のコロニー、以下、墓コロニー）を対象に、巣の入り口にビデオを設置して、巣を出入りするワーカーおよび繁殖カースト（雄蜂）の行動の録画を行った。調査日は、晴天・曇天と、雨天（曇天時々雨を含む）が各コロニーの観察に関して複数日含まれるように設定した。具体的には、ワーカーについては、2014年2月16日から3月7日の間に、樹洞コロニーで5日間（晴天あるいは曇天時に計21時間、雨天あるいは雨時々曇天時に計17時間）、墓コロニーで6日間（晴天あるいは曇天時に計27時間、雨天あるいは雨時々曇天時に計25時間）録画を行った。録画と同時に、各巣の付近にそれぞれデータロガー（おんどとり Jr.（株式会社ティアンドデイ））を設置し、営巣場所の出入り口の気温を測定した。さらに、各調査日とその周辺日における奄美大島の気象の概況については、気象庁の過去の気象データ（「過去の気象データ検索（国土交通省気象庁）」<http://www.jma.go.jp/jma/index.html> 最終確認2015年1月29日）から、各調査日前の3日間の天気、平均気温、降水量、日照時間、平均風速のデータを参照した。以上の方法で記録した録画データから、およそ1時間おきに各10分間のデータを抽出し、計数器を用いて、足に花粉荷をつけて帰巣するワーカーの個体数、花粉荷をつけずに帰巣するワーカーの個体数を計数し、これらの合計を総帰巣個体数とした。

ミツバチは幼虫の成長に必要なタンパク源の全てを花粉に依存しており、ワーカーが持ち帰る花粉荷の量は、巣内の幼虫量に正の相関があることが示唆されている（Page and Fondrk 1995）。そのため、帰巣する全ての個体数（総帰巣個体数）に占める花粉荷を持ち帰る個体数の割合を、育児のための花粉荷の採餌量指標（花粉荷率）として算出した。

雄蜂については、樹洞コロニーにおいて、2014年2月16日から3月7日の間に、12日間（晴天あるいは曇天時に計106時間、雨天あるいは雨時々曇天時に計42時間）録画を行った。それらの録画データから、およそ1時間おきに各10分間のデータについ

て、計数器を用いて、主に繁殖シーズンに生産される雄蜂の出巢個体数とその出巢の時間帯の把握を行った。樹洞コロニーでは、2014年2月23日に分封を観察する機会に恵まれた。分封時のコロニーの行動を把握するために、樹洞からの出巢過程の一部始終をビデオで録画するとともに、新女王蜂の出巢の時間帯を確認した。

奄美大島におけるニホンミツバチの天敵相の把握

2013年5月（計2時間）、6月～7月（計7時間）、10月～11月（計10時間）、2014年2月～3月（計16時間）、6月～7月（計5時間）、2015年2月（計3時間）、2015年4月～5月（計10時間）に、墓コロニーの周囲において、2013年10月～11月（計5時間）、2014年2月～3月（計10時間）に樹洞コロニーの周囲において、ワーカーに対して捕食、威嚇などの行動を行う生物種、営巣場所に同居する生物種、寄生する生物種の有無を、目視による観察とビデオ録画データに基づき、確認可能な限り記録した。また、2014年6月～7月に営巣場所の踏査を行った際にも、ニホンミツバチの天敵となりうる生物種や同居する生物種を発見した場合には、写真あるいはビデオ映像により記録した。研究を通じて得られた画像や動画は、「ケンムン広場：奄美大島における生物多様性モニタリングサイト」、<http://kenmun.dias.nii.ac.jp/>、2015年5月25日確認）で公開予定である。また、アカリンダニ *Acarapis woodi* Rennie に寄生されたワーカーにみられるKウイングや徘徊行動（前田ほか 2015）の有無や、サックブルードウイルスの感染が疑われる蜂児出し行動（山下・田中 2011）の有無を目視でチェックした。

コガタスズメバチの巣のサイズ・体サイズ比の本土との比較と襲撃時の行動の把握

名瀬の民家に営巣し、駆除されたコガタスズメバチの巣のサイズ（最大縦長、最大横長）を測定するとともに、巣内の巣段数、巣室（巣穴）の数を、計数器を用いて計数した。また、奄美大島の湯湾岳に営巣する自然巣に関しては、営巣場所からおおよそ5 m程度離れた地点から写真を撮影し、その後巣表面を覆っていたワーカーのサイズから、巣のおおよその最大縦長、最大横長を推定した。

また、駆除されたコガタスズメバチの巣から10個体のワーカーを採集し、その体サイズ（全長）をマイクロメーターを用いて計測するとともに、奄美大島のニホンミツバチのワーカーの体サイズとの比を求めた。さらに、本土に生息するニホンミツバチとその巣を襲撃するコガタスズメバチ、オオスズメバチの体サイズの比を同様に把握し、奄

美大島における被食者（ニホンミツバチ）－捕食者（コガタスズメバチ）の体サイズ比と比較した。なお、本土に生息するコガタスズメバチとオオスズメバチの体サイズについては（Matsuura 1984）の数値を引用し用いた。

また、奄美大島在住のニホンミツバチの養蜂家 2 名（養蜂家 A：2013 年から計 7 コロニーを飼育、養蜂家 B：2013 年から計 10 コロニー飼育）を対象として、2015 年において、コガタスズメバチがニホンミツバチコロニーを襲撃した時期を聞き取るとともに、養蜂家 B が携帯電話の録画機能を用いて撮影した映像の解析により、コロニーを襲撃したコガタスズメバチに対してニホンミツバチのとりける防御行動を把握した。

結果

体サイズ

計測した各体サイズについて、分散分析を行ったところ、右前翅の長さ、右前翅の幅、左右の翅間の幅、頭幅、舌長、径室の幅は、奄美大島、鹿児島県（霧島市と日置市）、岩手県の 3 地域間で有意に異なっていた（いずれの計測部位についても $p < 0.0001$ ）。多重比較による各地域間のサイズの比較の結果、すべての部位において、奄美大島のみが他の 2 地域より有意に小さいことが示された（図 3-1）。それに対して、鹿児島県（霧島市と日置市）と岩手県の間には、いずれの計測部位に関しても有意な差は確認されなかった（図 3-1）。

営巣場所とその特性

現地での聞き取り調査の結果、過去の営巣情報も含め、27 コロニーの営巣情報が得られた。それらの営巣対象の内訳は、樹洞 11 コロニー、墓等の石の人工構造物 8 コロニー、民家の屋根裏や壁の隙間 7 コロニー、農業用機械 1 コロニーであった。これらのうち、営巣場所の地理的位置が踏査により直接確認できたのは 11 コロニーであった。その内訳を表 3-1 に示した。樹洞に営巣していた 4 コロニー、墓等の石の人工構造物が 5 コロニー、民家の屋根裏が 2 コロニー（表 3-1）である。

樹洞コロニーのうち、自然性の高い森林内で確認されたコロニーは、オキナワウラジロガシ（樹高 20 m、胸高周囲長 231.0 cm、巣の入り口の長径 18.3 cm、短径 7.3 cm、写真 3-1, No.1）、スダジイ *Castanopsis sieboldii* (Makino) Hatus. ex T.Yamaz. et Mashiba.（樹高 12.5 m、胸高周囲長 146.5 cm、巣の入り口の長径 10 cm、短径 1.7 cm、写真 3-1, No.2）、

スダジイ（樹高 13.5 m、胸高周囲長 153.3 cm、巣の入り口の長径 7 cm、短径 3.1 cm、写真 3-1、No.3）に営巣していた。また、海岸近くの集落のガジュマル *Ficus microcarpa* L.f.（樹高 12 m、胸高周囲長 545 cm、巣の入り口が特定できなかった、写真 3-1、No.4）への営巣が確認された。また、現在は存在していないが確かに営巣していたと判断できる痕跡が認められたコロニーのうち、人里の墓、民家、学校の植栽木の樹洞に営巣した 6 コロニーが、殺虫剤などで駆除されていた。

なお、聞き取りにより、1940～1960 年頃のニホンミツバチの営巣および蜜利用についても情報を得ることができた。例えば、大和村在住の 80 代の男性は、森林伐採業務に従事していた祖父が、たびたび巣を見かけ、スダジイの伐採した樹洞から、蜜の採集をしたと述べた。

繁殖期の採餌活動と雄蜂の出巣の観察

録画された帰巣するワーカーの活動は、樹洞コロニー、墓コロニーいずれにおいても、天候等の違いに応じて顕著に異なっていた。樹洞コロニーでは、雨天日が 3 日間連続した翌日の 2 月 16 日（晴天時々曇天）には、総帰巣個体数が最大 1616 個体/10 分、花粉荷持ち込み個体数も最大 163 個体/10 分と多かった（表 3-2、図 3-2 (a)）。その翌日の 2 月 17 日（曇天日）には、総帰巣個体数は最大 730 個体/10 分、花粉荷持ち込み個体数は 54 個体/10 分となり、全ての時間帯で前日に比較して減少した（表 3-2、図 3-2 (b)）。雨天日の 3 月 2 日と 3 月 3 日は、それぞれ総帰巣個体数は最大で 6 個体/10 分、55 個体/10 分、花粉荷持ち込み個体数は最大で 0 個体/10 分、1 個体/10 分であり、著しく活動個体数が少なかった（表 3-2、図 3-2 (d) (e)）。また、曇天であっても、風速が 6.6 m/s 以上と強かった 3 月 5 日には、総帰巣個体数が最大 5 個体/10 分、花粉荷持ち込み個体数は 0 個体/10 分と、雨天日と同様にほとんど活動が認められなかった（図 3-2 (c)）。

墓コロニーでは、雨天日の合間の晴天・曇天日には、それぞれ総帰巣個体数は最大で 1230 個体/10 分（2 月 23 日）、484 個体/10 分（3 月 4 日）、1537 個体/10 分（3 月 6 日）であり、花粉荷持ち込み個体数は 1035 個体/10 分（2 月 23 日）、371 個体/10 分（3 月 4 日）、1370 個体/10 分（3 月 6 日）であった（表 3-2、図 3-3 (a) (b) (c)）。また、樹洞コロニーと同様に、雨天日の 2 月 19 日、3 月 2 日、3 月 3 日は、前日の天気に関わらず総帰巣個体数、花粉荷持ち込み個体数が減少していた（図 3-3、(d) (e) (f)）。調査中

に分封が認められた樹洞コロニーでは、分封が認められなかった墓コロニーに比べて、晴天・曇天時における花粉荷率が顕著に低かった。

雄蜂は、12日間の調査期間中、晴天日の2月16日には樹洞コロニーにおいて最大で132個体/10分の出巢が観察された(図3-4(a))。一方で、墓コロニーは最大でも11個体/10分と出巢数は樹洞コロニーと比較して少なかった。樹洞コロニー、墓コロニーともに、雨天時や、風速6m/sを超える日には、まったく出巢しなかった(図3-4(c))。両コロニーとも、主に13時台~15時台が雄蜂の出巢個体数のピークであったが、わずかに10~11時台から出巢する個体や(図3-4(a)(d))、16時台に出巢する個体も確認された。

分封の観察

2月23日13時に、ワーカーと雄蜂個体が多数、巢の入り口周辺を飛び回り始め、13時6分に新女王蜂の出巢が確認された(写真3-2(a))。13時8分には、巢から約15m程度離れた、樹高約15mのスタジイの枝に蜂球(蜂が集合した塊)を形成した(写真3-2(b))。13時45分から、蜂球が約1分40秒かけて崩れ、約30m~40m離れた樹の枝に再び集合して二次的な蜂球が形成された。蜂球はその場所でおよそ1日維持された後、集合していたハチたちは蜂球を解体して新たな営巣場所をめざして飛び去った。

その後、樹洞コロニーでは、3月6日に、巢を引き継いだ新女王蜂が14時14分に出巢し、14時35分に帰巢したのを確認した。この時の、交尾飛行のために費やした時間は約21分であるが、雄蜂との交尾が成功した証拠である交尾標識は付けていなかった(写真3-2(c))。墓コロニーでは、観察期間中には分封は確認されなかった。

潜在的な天敵相および病徴

現地での観察を通して、捕食者として3種の潜在的な天敵となりうる生物を確認できた。樹洞コロニーにおいて、アマミシダクロスズメバチ *Vespula shidai amamiana* Yamane がニホンミツバチのワーカー1個体を捕獲したのを確認した(写真3-3(a))。アマミシダクロスズメバチは、巢の前でホバリングし、ワーカーを捕獲後、頭部の後ろに大顎で噛みついて切断した後、肉団子にして持ち去った。これらの一連の行動を2回観察することができた(1回目:2013年10月17日12時25分、2回目:2014年3月6日14時19分)。さらに巢の入り口に飛び込んで捕獲した例も1回観察された(2014年3月6日

14時36分)。このうち1回は、1個体のワーカーがアマミシダクロズメバチの攻撃に対して、腹部を曲げ、毒針を出して抵抗したことが確認された。また、2013年10月18日11時55分に、コガタズメバチが巣の周囲をホバリングし、ニホンミツバチを1個体捕獲したのを確認した(写真3-3(b))。墓コロニーでは、2015年2月9日11時23分、2015年2月16日9時9分、2月20日11時54分、2015年2月20日12時3分に、ヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis* Temminck によるミツバチの捕食が目視で確認された(写真3-3(c))。いずれも営巣場所の入り口付近でミツバチを嘴で捕獲した後、10mほど離れた樹木にとまって捕食した。ヒヨドリの襲撃時、10数個体のニホンミツバチが巣の周囲を飛び回り、襲撃が終わっても微風などの僅かな刺激にも敏感に反応した。この状態は、襲撃が終わってから1時間程度は持続した。

捕食行動は確認されなかったが、営巣場所に同居する生物種として、墓コロニーで2013年5月10日9時48分にアシナガキアリ *Anoplolepis gracilipes* F. Smith(写真3-3(d))、2013年5月12日15時34分にオオズアリ *Pheidole noda* F. Smith(写真3-3(e))の2種が確認された。この2種はその後季節を通じてニホンミツバチの営巣場所の周囲で確認され、巣の入り口に近づいた個体に対しては門番のワーカーが翅で飛ばしたり、体当たりしたりして追い払う行動が確認された。巣の入り口付近では、2015年4月3日、ウスグロツヅリガ *Achroia innotata obscurevittella* Ragonot の成虫が1個体確認された(写真3-3(i))。また、2015年4月12日に、ウスグロツヅリガに寄生する寄生蜂のスムシヒメコマユバチ *Apanteles galleriae* (写真3-3(j))が1個体確認された。また、樹洞コロニーでは、巣の入り口付近において、2013年10月17日にヤマナメクジ *Meghimatium fruhstorferi* Collinge(写真3-3(f))が確認された。ヤマナメクジに対し、ニホンミツバチは特に追い払う行動はみせなかった。墓に営巣したNo.6のコロニーでは、2014年7月1日に、墓の納骨空間を開けて巣を直接確認した際、営巣場所の周辺にワモンゴキブリ *Periplaneta americana* Linnaeus(写真3-3(g))がおおよそ数10個体あまり確認され、ヤマナメクジと同様に追い払うような行動は確認できなかった。また、ミツバチの巣の下で、落下したミツバチの巣の一部を食べるハチノスツヅリガの幼虫、蛹が複数個体確認された(写真3-3(h))。

目視による観察と、ビデオ録画による調査では、サックブルード病が疑われる蜂児捨てや、アカリンダニの寄生によるワーカーのKウイング、徘徊などの異常行動は認められなかった。

コガタスズメバチの巣・体サイズの比較とコロニー襲撃時の行動の把握

測定したコガタスズメバチの巣の最大縦長は 450 mm、最大横長は 200 mm であり、9 つの巣段と 2547 個の巣室から構成されていた (写真 3-4a)。また営巣している巣は実測できなかったものの、およそ最大縦長 700 mm、最大横長 650 mm と推定された (写真 3-4b)。

奄美大島のニホンミツバチのワーカーの全長は、 $10.85 \text{ mm} \pm 0.51 \text{ mm}$ (N=10)、奄美大島のコガタスズメバチは $30.19 \text{ mm} \pm 0.69 \text{ mm}$ (N=14) であり、それらの体サイズの比は、2.72~2.85 であった (表 3-3)。一方で、本土のニホンミツバチの体サイズは $11.47 \text{ mm} \pm 0.50 \text{ mm}$ (N=10)、本土のコガタスズメバチは 24.5 mm (Matsuura 1984 より引用) であり、それらの間の体サイズ比は、2.04~2.23 であった (表 3-3)。オオスズメバチの体サイズは 34.2 mm (Matsuura 1984 より引用) であり、本土のニホンミツバチとの体サイズ比は 2.86~3.12 であった (表 3-3)。

聞き取りを行った 2 人の養蜂家は、コガタスズメバチのワーカーが 2015 年 6 月から 10 月にかけてミツバチの巣を襲撃するとともに、時折巣の中に侵入したと報告した (養蜂家 A : 1 回, 養蜂家 B : 4 回)。さらに、ニホンミツバチは、コガタスズメバチに対してそれぞれ 10 回 (養蜂家 A)、4 回 (養蜂家 B) にわたり蜂球を形成したとの情報が得られた。養蜂家 B の撮影した映像の解析によって、コガタスズメバチのワーカーに対し、50 個体~60 個体のニホンミツバチのワーカーが蜂球を形成し、殺したことを確認した (写真 3-5a,b)。

考察

体サイズ

本研究では、奄美大島のニホンミツバチは、鹿児島 (霧島市と日置市)、岩手県のワーカー個体と比較して、体サイズが有意に小さいことが明らかとなった。この結果は、同様にニホンミツバチのワーカー個体の前翅長、前翅幅、径室幅の平均値 (日本国内 7 か所と韓国 1 か所の計 8 か所から採集) を測定した高橋・吉田 (2002) のデータと比較しても、小さい値であった。一般に、生物は温暖な南の地域ほど、体温調節のための熱放散を容易にする適応として、体サイズが小さくなり体重当たりの体表面積が大きくなることが知られており (Bergmann 1847)、昆虫でも同様の傾向が認められている (入江

2007)。亜熱帯気候の奄美大島のニホンミツバチが、鹿児島県（霧島市と日置市）や岩手県のニホンミツバチと比較して小さいことは、この一般的な傾向と矛盾しない。また、ポリネーターになる昆虫と花の形態には相互適応が認められるため、花の大きさを介した自然選択による適応の可能性もある。

一方で、岩手県と鹿児島（霧島市と日置市）の間には、有意な体サイズの違いは確認されなかった。既存の研究から、本土のニホンミツバチは遺伝的にひとまとまりのグループに属することが示されている（高橋・吉田 2003）。遺伝マーカーを用いた中立的な変異が認められないだけでなく、体サイズのエコクラインのような適応変異も存在していない可能性がある。いずれについても結論を出すためには、より多くの地域から得たサンプルの形態測定が必要であろう。

潜在的営巣場所

本研究の現地調査により把握された自然営巣場所の約半数程度が、オキナワウラジロガシやスタジイなどの大径木の樹洞であった。菅原（1998）は、ニホンミツバチの自然巣を対象とした大阪市における営巣場所の調査で、墓、民家の屋根裏、床下、排水パイプなどの人工構造物への営巣が 24 例中 21 例と多いことを報告している。奄美大島における樹洞への営巣率の高さは、森林面積率の高さと、樹洞のある大径木が残存していることが関係していると考えられる。

本研究で得られた樹洞への営巣のうち、2 つの営巣木はマングースバスターズからの情報提供をもとに確認されたものである。マングースバスターズは主に森林域に設置された総延長約 570 km のルートを定期的に巡回しており、ルート近傍にニホンミツバチが営巣していれば見つける可能性がある。仮に、ルートに沿った 5 m 幅（片側 2.5 m）を確認可能域とすれば、合計面積は 2.85 km² となる。これは、奄美大島の森林面積 605.53 km²（奄美大島の面積 712.39 km² のうち 85 % が森林であるとした場合の値）からみれば 0.5 % 程度にすぎない。確認可能域以外でもニホンミツバチコロニーの面積当たりの存在率が同等であると仮定すれば、単純な積算により、奄美大島の森林域において、400 コロニーのニホンミツバチの潜在的営巣 (0.7 コロニー/km²) を期待することができる。マングースバスターズの踏査するルートには、営巣に適すると考えられる樹洞を有する大木が多く生育する森林域も含まれるため、この推算是過大評価である可能性があるが、

奄美大島の森林内には、今回確認できた以上のニホンミツバチが生息していることは確かであろう。

一方で、墓や屋根裏などへの営巣は、人目につきやすいため、森林域に比してより多くの情報が得られたものと考えられる。これらのコロニーは、営巣しても薬剤などで駆除されやすく、野生個体群の維持には寄与することは少ないと考えられる。

一般的にニホンミツバチが営巣のために必要とする容積は約 18,000 cm³ 以上であるとされている（ニホンミツバチの養蜂家 私信）。開口部の長径が数 cm 以上の樹洞であれば空洞の容積がその条件を満たす可能性があるが、そのような樹洞は胸高直径 30 cm 以上の大径木にできやすいとされる（井上ほか 未発表）。本研究で把握された、ニホンミツバチの営巣が確認された樹木は、いずれも胸高直径およそ 46 cm 以上、樹高 12 m 以上の大径木であり、樹洞の開口部も数 cm～10 数 cm であった。

これらのことから、ニホンミツバチの野生個体群の維持にとって、営巣可能な容積の樹洞を有する大径木を含む森林の保全が重要であると考えられる。

採餌活動および繁殖行動

樹洞コロニーにおいて、花粉荷を持ち帰るワーカーの個体数が少なかったのは、この調査が分封の前後に行われたことによるものと考えられる。すなわち、樹洞コロニーは、分封により産卵可能な女王蜂が一時的にいなくなり、3 月上旬にコロニーを引き継いだ新しい女王蜂もこの調査期間中には交尾を行わなかったと推測される。そのため、巣内には幼虫が少なく、タンパク質（花粉荷）の要求性が高くはなかったのであろう。一方で、産卵が行われなくなることにより生じた巣の空きスペースに一時的に大量に貯蜜が行われることも知られている（藤原 2010）。これらのことが、樹洞コロニーにおける花粉荷率の低さの一因と考えられる。

本研究では雨天日や風の強い日には、採餌に出かけるワーカーや交尾のため出巣する雄蜂が顕著に少なくなることが確認された。奄美大島では、年日照時間の平年値が 1359.9 時間と短く（「名瀬測候所」、<http://www.jma-net.go.jp/naze/tokusei.html>、2014 年 12 月 23 日確認）、台風接近数の平年値も年 7.6 回であり、本土の 5.5 回（「台風の統計資料（国土交通省気象庁）」、<http://www.data.jma.go.jp/fcd/yoho/typhoon/statistics/>、2014 年 12 月 23 日確認、なお、本土の気象観測所から 300 km 以内に入った場合を指す）と比較

すると、雨天日や風の強い日が多い。したがって、奄美大島において、雨や風はニホンミツバチの採餌活動や繁殖行動に対する影響が大きいと考えられる。

一方、温帯に属する岩手県では4月下旬から9月末までは活発な採餌活動が確認されたが(第2章)、10月以降は気温の低下に伴って、採餌活動が減少し、11月末から2月までは殆ど採餌活動が見られなかった。一方、奄美大島では、低温によって採餌活動が制限される季節が本土に比べて短い一方で、雨天日や風の強い日が多いことが採餌活動量やコロニーの成長速度を介して個体群成長を制約する要因となっている可能性が考えられる。

樹洞コロニーの分封は、九州南部の一般的な分封時期とされている3月中旬よりも、1ヶ月程度早く確認された。繁殖シーズンの訪れとともに生産される雄蜂は、卵から幼虫を経て羽化するまでにおよそ21日を要し、さらに羽化後交尾飛行に飛び立つまでには5日ほどかかるとされている(吉田 2000)。樹洞コロニーでは、2月中旬に雄蜂の出巢が確認されたことから、少なくとも奄美大島において年平均気温が最も低い1月中旬には既に雄蜂の生産が開始されていたと考えられる。奄美大島の森林では、分封が確認された2月中旬から4月にかけて、花粉源・蜜源として利用可能なスタジイが一斉に開花するとともに、集落や海岸でも、シャリンバイなどの多くの植物種が開花する(Kato 2000)。ニホンミツバチは、分封に向けたワーカーや雄蜂の増産、また分封後のコロニーサイズの回復のための重要な花資源として、スタジイをはじめこれらの植物種を利用していると考えられる。このような早い時期からの繁殖活動の開始は、季節を通じてニホンミツバチの幼虫の育児に必要な開花植物がみられる亜熱帯性の気候ならでのことと考えられる。

本研究で確認された奄美大島のニホンミツバチの雄蜂の交尾飛行時間帯は、10時台～16時台(ピークは13時台～14時台)であった。一方本土では、雄蜂の交尾飛行時間帯は13時15分～16時30分(ピークは15時～15時30分)であると報告されており(吉田 2011)、奄美大島で観察された時間帯の方が長い。吉田(1995)は、ニホンミツバチの雄蜂の交尾飛行時間の長さには、セイヨウミツバチとの間の生殖隔離機構が影響していることを示唆している。雄蜂の活動時間が長いのは、奄美大島でのセイヨウミツバチの利用が最近始まったばかりであり、ニホンミツバチの側に行動的生殖隔離機構が適応進化するには、両種の共存の歴史が長くないことによるものであろう。

コガタスズメバチの営巣サイズとコロニー襲撃時の行動

奄美大島で計測したコガタスズメバチの巣は、通常2~5つの巣段、400~800の巣室から構成される本土の巣よりも、およそ2倍~6倍大きいことが確認された (Matsuura 1984, Yamane and Makino 1977)。これは、本土におけるコガタスズメバチのワーカー数が、11月ではほぼ0となる一方 (Matsuura 1984)、奄美大島では、12月初旬にもワーカーが存在し、子育ても継続する (Matsuura 1984) など本土と比較して長期間の営巣が行われていることによるものであろう。

奄美大島と本土のニホンミツバチ-スズメバチ (コガタスズメバチ、オオスズメバチ) 間で体サイズ比を比較した結果、奄美大島のニホンミツバチ-コガタスズメバチの体サイズ比は、本土のニホンミツバチ-コガタスズメバチ間の比の値よりも、本土のニホンミツバチ-オオスズメバチ間の値により近かった。体サイズ比は食物網構造を反映することが指摘されており (Barnes *et al.* 2010)、オオスズメバチが生息しない奄美大島では、コガタスズメバチとニホンミツバチにおける被食者-捕食者間の関係が本土におけるオオスズメバチ-ニホンミツバチ間の関係性と類似している可能性を示唆していると考えられる。

奄美大島のニホンミツバチの保全とその持続可能な利用に向けて

本研究により、奄美大島のニホンミツバチは、九州以北のニホンミツバチとは体サイズが異なることに加えて、分封時期が早いなどの異なる生態特性をもつことが示唆された。したがって、詳細な遺伝的分析に基づき系統的・生物地理学的位置付けが明確になされるまでは、予防的なアプローチとして、九州以北のニホンミツバチとは独立した地域個体群として扱うべきである。現地の養蜂家数名に対する聞き取りにより、過去に本土から奄美大島の複数の地域へのニホンミツバチの持ち込みがあったとの情報も得られたため (現地の養蜂家 私信)、本土から移入されたニホンミツバチとの遺伝的交雑を防ぐための保全策が必要である。加えて、今回の奄美大島における調査では、本土の各地で確認されているアカリダニの寄生の兆候やサクブルードウイルスへの感染が疑われる蜂児出しは確認されなかった。これらのダニの寄生や病気の更なる拡大を防ぐためにも、ニホンミツバチのコロニーを本土から奄美大島に持ち込むことは、厳に慎むべきである。

オキナワウラジログシの樹洞コロニーが複数回の分封をしたことが観察されたことから、自然度の高い森林内の樹洞では、大きなコロニーを成長させることが可能であることが示唆された。容積の大きい樹洞に営巣し、高木の優占種を含む森林の花資源を広く利用できることができれば、コロニーの良好な成長を介してニホンミツバチの野生個体群の維持・成長に寄与することが期待される。したがって、奄美大島のニホンミツバチを保全するためには、樹洞を有する大径木が集中する森林域の保全が何にも増して重要である。

奄美大島では、ニホンミツバチの養蜂に期待が寄せられているが、持続可能な養蜂のためには、そのような森林域に育まれるソース個体群としての野生個体群が十分な規模で維持されることが必要である。大きなソース個体群が存在すれば、シンク個体群としての飼育群を相応に大きくすることが可能だからである。大きなソース個体群を維持し続けることができる範囲内で養蜂に利用するためには、ニホンミツバチの野生個体群の大きさを見積もり、その動態に影響する要因を明らかにした上で、持続的な利用が可能な飼育群の大きさを推定することが必要であると考えられる。

表 3-1. 現地踏査で営巣状況を確認できた自然巣の概要. ◎は営巣状況の確認に加えて採餌活動量の調査を行ったコロニー. *採餌活動量の調査を行ったコロニー.

コロニーNo.	営巣対象	営巣場所	営巣場所タイプ	活動調査
1*	オキナワウラジロガシ	自然林	樹洞	◎
2	スダジイ	自然林	樹洞	
3	スダジイ	自然林	樹洞	
4	ガジュマル	集落	樹洞	
5*	墓	集落	墓	◎
6	墓	集落	墓	
7	墓	集落	墓	
8	墓	集落	墓	
9	石塔の中	集落	石塔	
10	民家屋根裏	集落	屋根裏	
11	民家屋根裏	集落	屋根裏	

表 3-2. 各調査日とその前 3 日間の気象の概況.

出巢個体数 (No.1)	出巢個体数 (No.5)	日付	天気	平均気温	降水量 (mm)	日照時間 (h)	風速 (m/s)
6983 2878	214	2月13日	雨	14.7	64.5	0	2.2
		2月14日	雨時々曇	15.9	8.5	0	4.5
		2月15日	晴一時雨	14.2	0.5	3.5	7.4
		2月16日	晴後一時曇	14.1	0	7.6	2.3
		2月17日	曇後時々雨	16.9	6	0.2	3
		2月18日	曇時々雨	17.5	18	0	2.2
		2月19日	雨	14.8	59	0	2.7
		2月20日	雨時々晴	13.1	16	0.9	5.7
		2月21日	晴時々雨一時曇	13.3	0.5	4.1	3.5
		2月22日	晴	13.3	0	5.7	2.1
17 94 13	4519	2月23日	晴	13.2	0	7.9	2
		2月24日	晴	14.3	0	9.4	2.2
		2月25日	晴後曇	15.9	0	3.1	1.8
		2月26日	雨時々曇一時晴	18.9	17	1.4	3.6
		2月27日	曇時々雨一時晴	18.3	7.5	2.4	2.5
		2月28日	晴時々曇	17	0	6	1.7
		3月1日	晴時々曇	19.5	0	4.5	2.4
		3月2日	雨時々曇	17.9	7	0	3.1
		3月3日	雨時々曇	16.1	2	0	2.9
		3月4日	曇後雨	17.6	2	0	3.1
4635	2831	3月5日	曇り時々雨	17	2	0.2	6
		3月6日	晴時々曇一時雨	14.9	5	4.1	3.6
		3月7日	曇一時雨	13.5	0	0	3.9

表 3-3. 奄美大島と本土に生息するニホンミツバチと 3 種のスズメバチの相対的な体サイズ比. *マークは、Matsuura (1984) から引用した体サイズであり、他の値は捕獲した個体から直接計測した.

Location	Body size (mm mean \pm SD of body length)		Range of body size ratio
	honeybee	<i>Vespa</i>	
Amami Island	<i>A.cerana japonica</i>	<i>V.analis eisa</i>	2.72/2.85
	10.85 \pm 0.51 (N = 10)	30.19 \pm 0.69 (N = 14)	
mainland	<i>A.cerana japonica</i>	<i>V.analis Fabricius</i> *	2.04/2.23
	11.47 \pm 0.50 (N = 10)	24.5 (N = 10)	
	<i>A.cerana japonica</i>	<i>V.mandarinia</i> *	2.86/3.12
11.47 \pm 0.50 (N = 10)	34.2 (N = 10)		

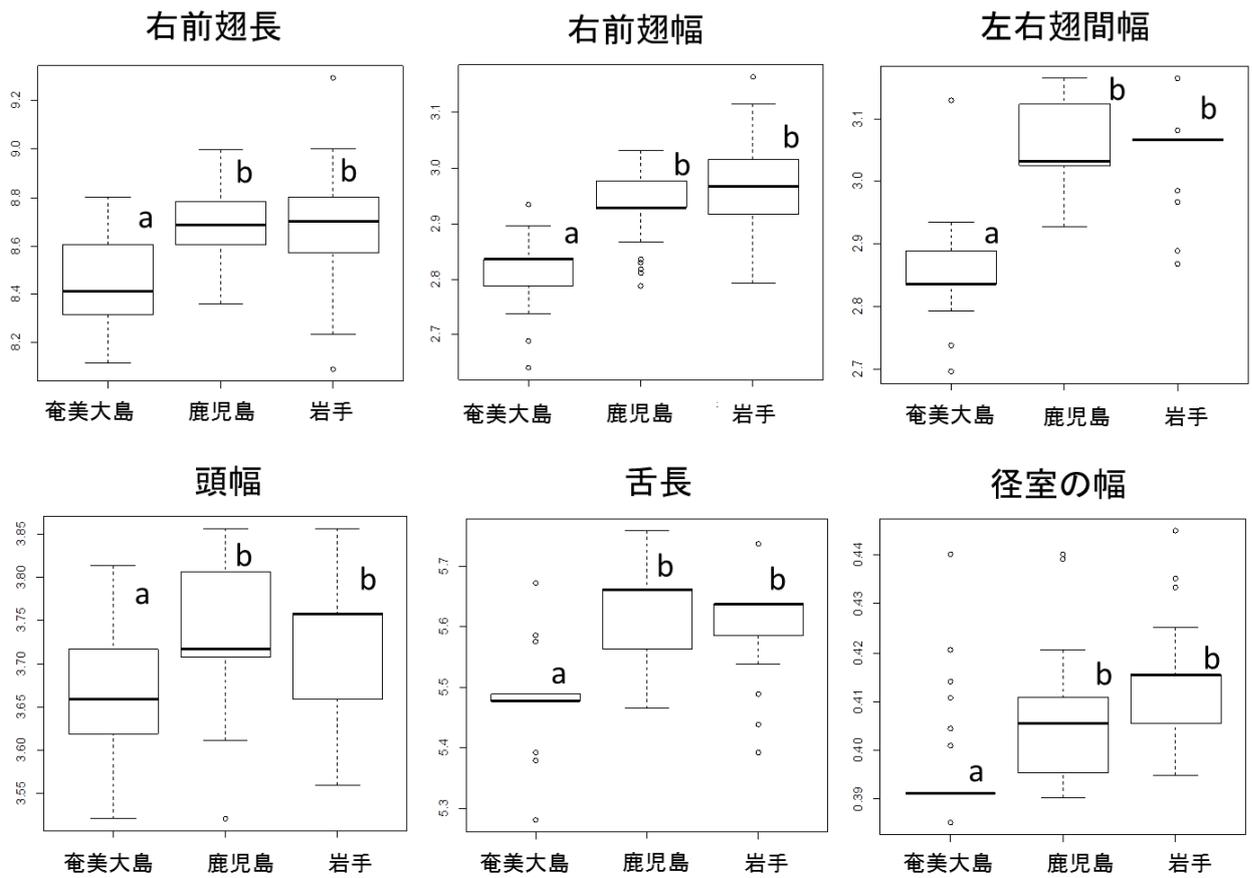


図 3-1. 日本列島の 3 地点（奄美大島・鹿児島・岩手）間のニホンミツバチのワーカーの 6 形質（右前翅の長さ、右前翅の幅、左右の翅間の幅、頭幅、舌長、径室の幅）の比較。アルファベットの違いは、有意差があることを示す。

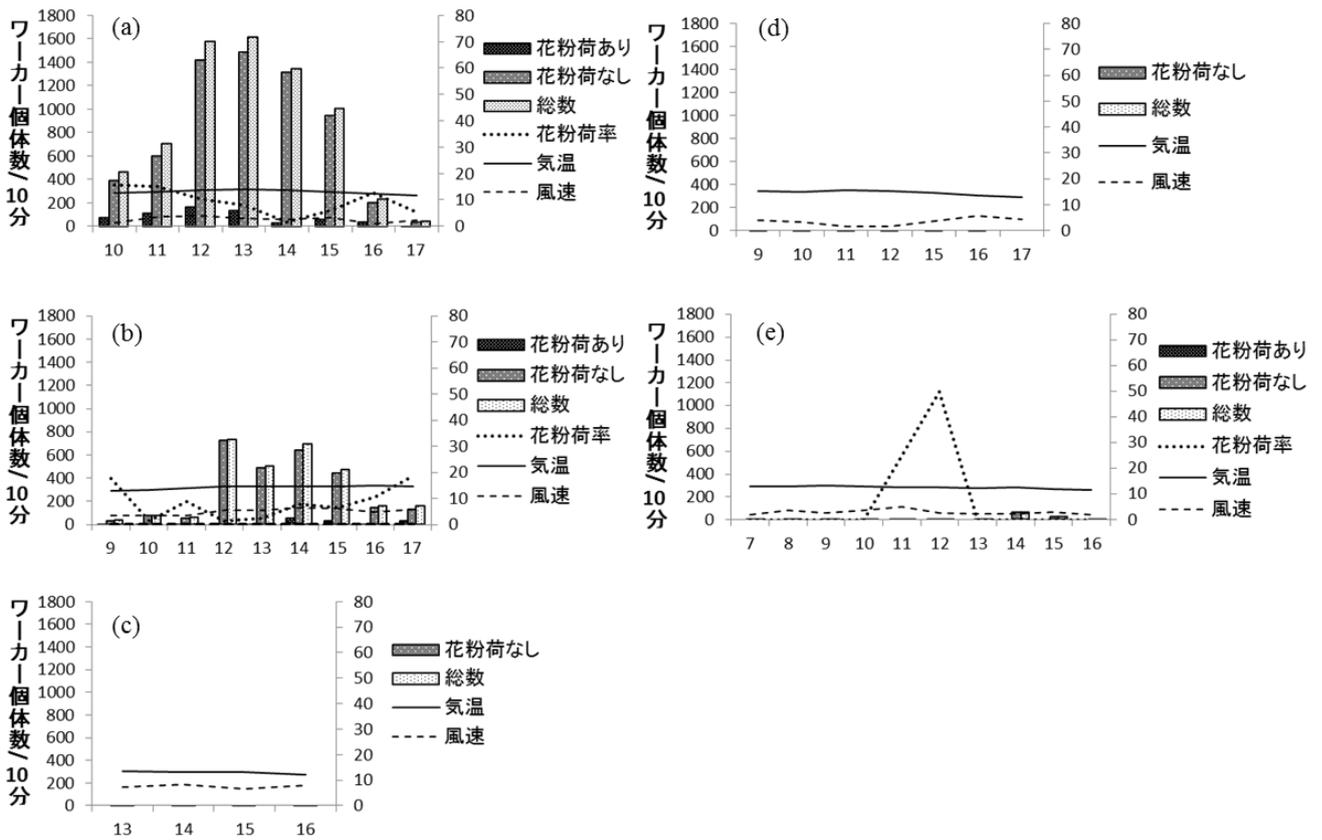


図 3-2. コロニーNo.1 (樹洞コロニー) における採餌活動量の日周変化. (a) : 2月16日、晴天時々曇天日、日照時間7.6時間、降水量0mm. (b) : 2月17日、曇天日、日照時間0.2時間、降水量0mm. (c) : 3月5日、曇天日、日照時間0.4時間、降水量0mm. (d) : 3月2日、雨時々曇天日、日照時間0時間、降水量3mm. (e) : 3月3日、雨時々曇天日、日照時間0時間、降水量2mm. 縦軸は個体数、横軸は調査を実施した時間帯を示す.

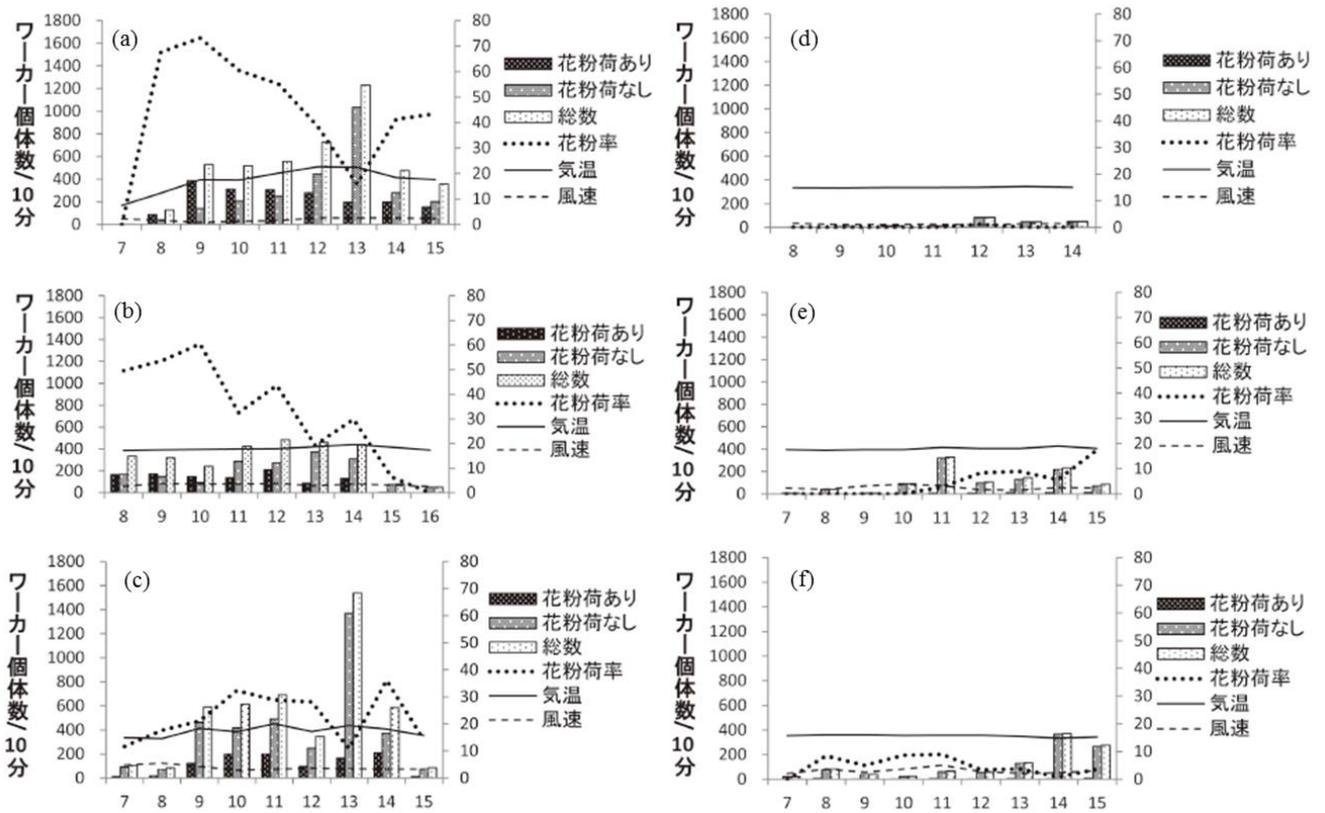


図 3-3. コロニーNo.5 (墓コロニー) における採餌活動量の日周変化. (a) : 2月23日、晴天、日照時間7.9時間、降水量0mm. (b) : 3月4日、曇天日、日照時間0時間、降水量0mm. (c) : 3月6日、晴天、日照時間4.1時間、降水量0mm. (d) : 2月19日、雨天、日照時間0時間、降水量11mm. (e) : 3月2日、雨時々曇天日、日照時間0時間、降水量3mm. (f) : 3月3日、雨時々曇天、日照時間0時間、降水量2mm. 縦軸は個体数、横軸は調査を実施した時間帯を示す.

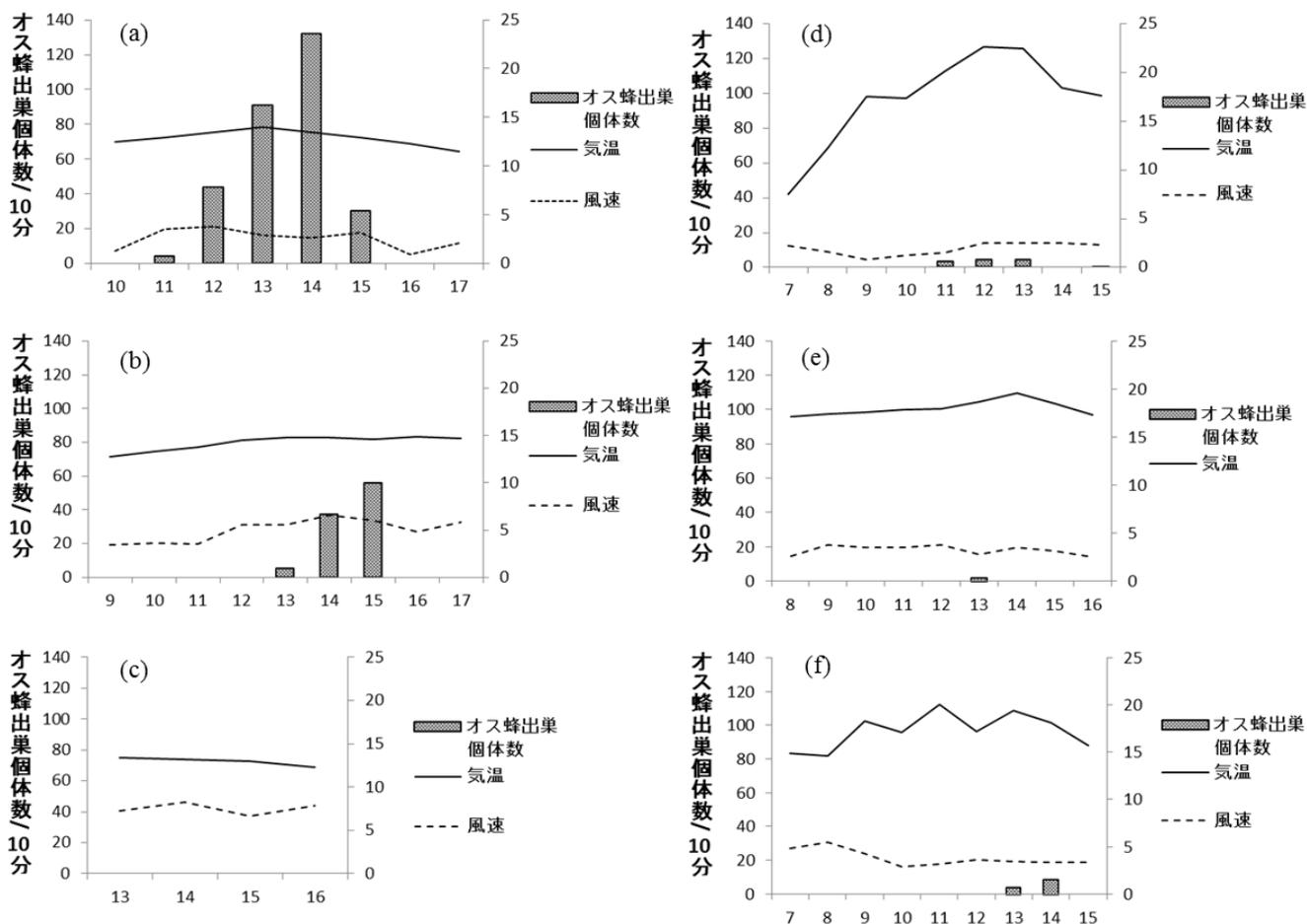


図 3-4. コロニーNo.1 (樹洞コロニー, a-c) と No.5 (墓コロニー, d-f) における雄蜂の出巢個体数の日周変化. 代表的な 6 日間のデータを示す. (a) : コロニーNo.1、2月 16 日、晴天、日照時間 7.6 時間. (b) : コロニーNo.1、2月 17 日、晴天時々曇天、日照時間 0.2 時間. (c) : コロニーNo.1、3月 5 日、晴天時々曇天、日照時間 0.4 時間. (d) : コロニーNo.5、2月 23 日、晴天、日照時間 7.9 時間. (e) : コロニーNo.5、3月 4 日、曇天、日照時間 0 時間. (f) : コロニーNo.5、3月 6 日、晴天、日照時間 4.1 時間. 縦軸は個体数、横軸は調査を実施した時間帯を示す.



コロニーNo.1



コロニーNo.2



コロニーNo.3



コロニーNo.4



コロニーNo.5



コロニーNo.6



コロニーNo.9



コロニーNo.7



コロニーNo.8



コロニーNo.10



コロニーNo.11

写真 3-1. 営巣が確認されたニホンミツバチ 11 巣の写真.

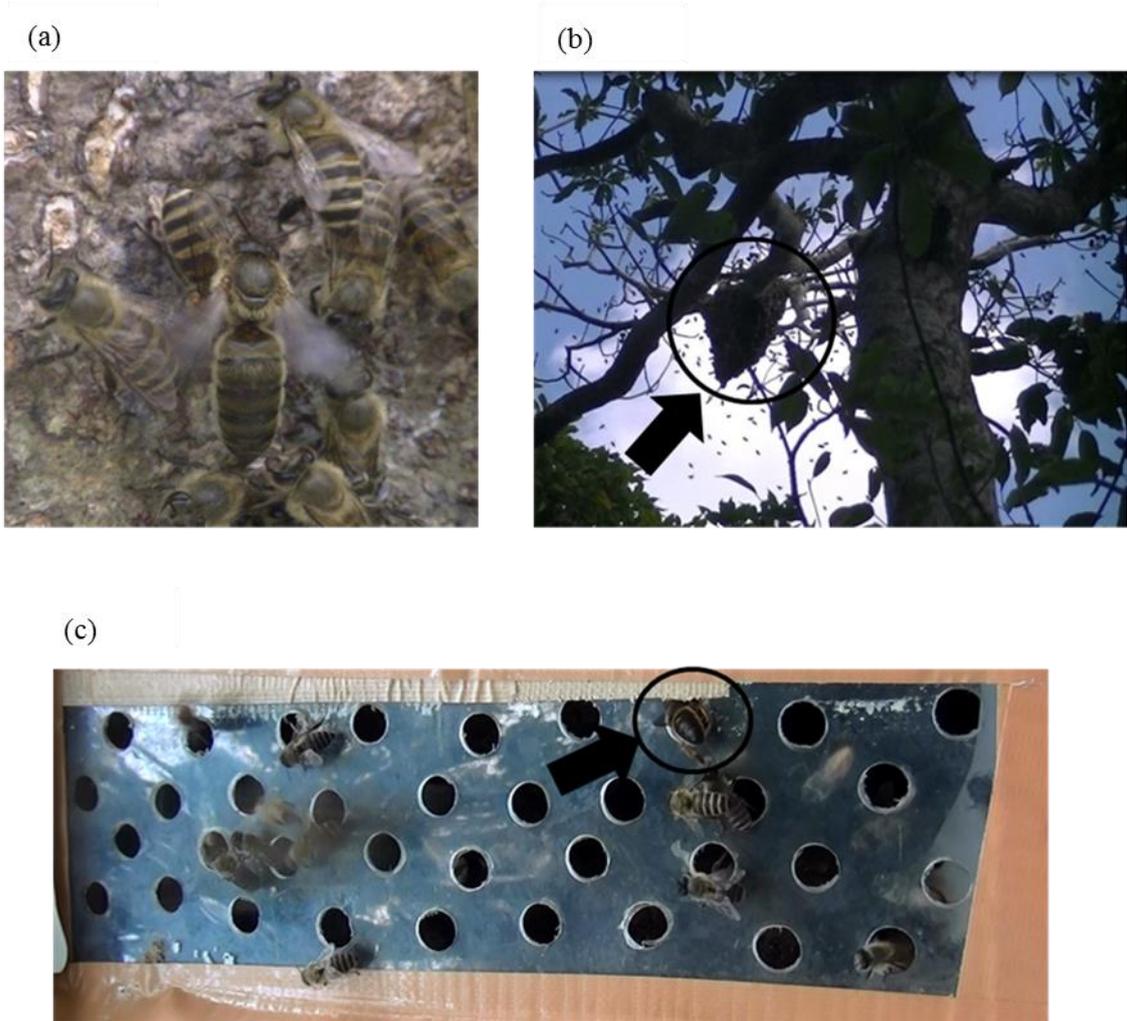


写真 3-2. コロニーNo.1 で観察されたニホンミツバチの分封・繁殖行動. (a) 分封時に確認された新女王、(b) 樹高約 15 m の高木の枝に形成された蜂球、(c) 交尾のために出巣し、帰巣した新女王蜂. この個体は 3 月 6 日 14 時 14 分に出巣し、14 時 35 分に帰巣した. 巣に戻るまでの時間は 21 分間であり、交尾が成功した証拠である交尾標識はつけていない.

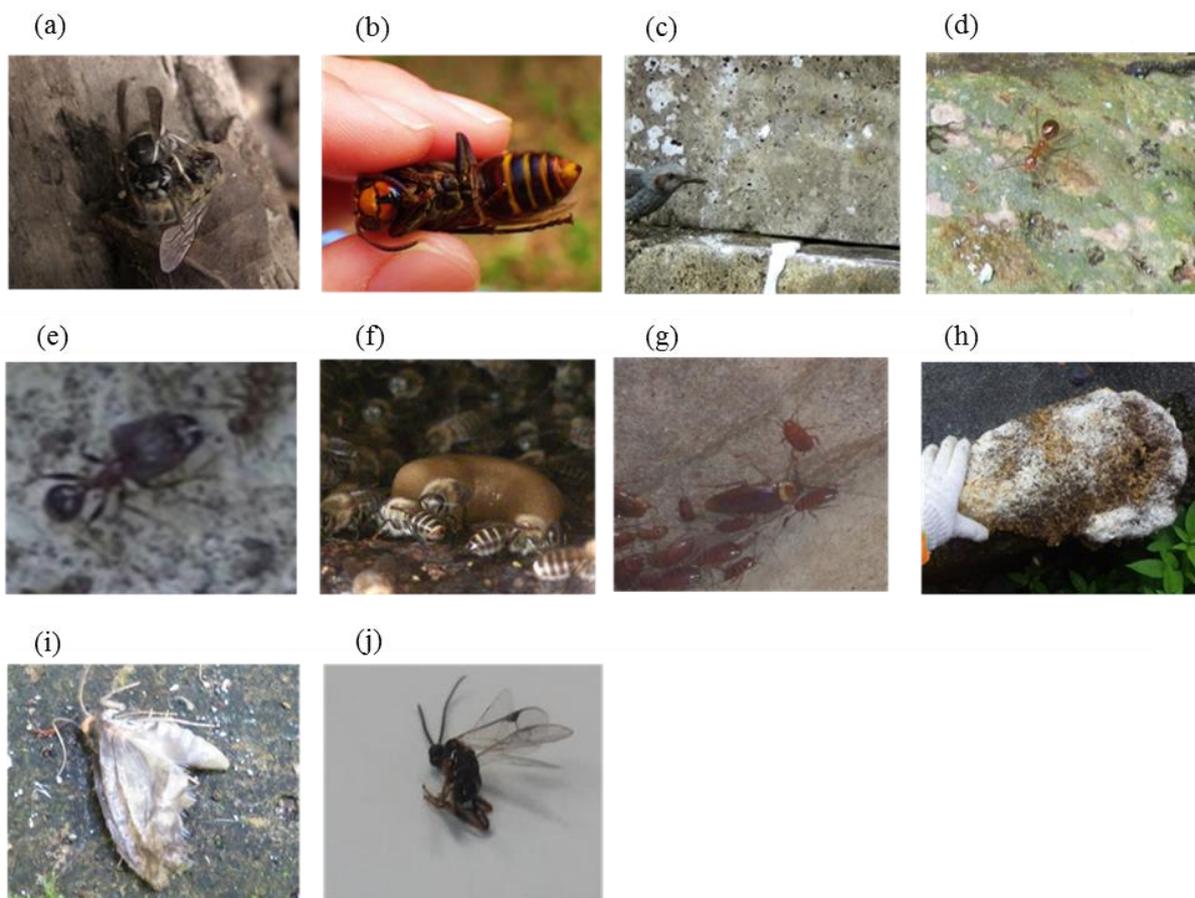


写真 3-3. 観察されたニホンミツバチの捕食者と同居者. (a) アマミシダクロスズメバチ、
 (b) コガタスズメバチ、(c) ヒヨドリ、(d) アシナガキアリ、(e) オオズアリ、(f)
 ヤマナメクジ、(g) ワモンゴキブリ、(h) ハチノスツヅリガ、(i) ウスグロツヅリガ、
 (j) スムシヒメコマユバチ.

(a)



(b)



写真3-4. (a) 測定したコガタスズメバチの巣、(b) 営巣中のコガタスズメバチの巣. 巣の表面を覆っているのはワーカー.

(a)



(b)



写真 3-5. (a) 巢の入り口付近で確認された 60 個体~70 個体のワーカーから構成される蜂球. (b) 蜂球形成により殺され、巣箱の下に落下したコガタスズメバチ.

第4章 里山におけるニホンミツバチの花資源利用の季節的変動

はじめに

岩手県一関市の久保川流域の里地里山では、第1章の調査地の概要で示したように、管理放棄された山林や棚田の植生管理など、里地里山の生物多様性の保全・再生のための多様な活動が進められており、これらの実践においては、生物多様性の保全・再生のみならず、多様な生態系サービスの維持および向上が目標として掲げられている。

ニホンミツバチの寄与する生態系サービスを包括的に評価するためには、ニホンミツバチが利用する植物の種組成や、採餌に利用するランドスケープ要素についての基礎的情報の収集が重要である（第1章）。複合生態系としての里地里山においては、開花植物の種構成や開花量が空間的季節的に大きく変動するため（Putra and Nakamura 2009）、ニホンミツバチが花資源として利用する植物種も大きく変化すると考えられる。

しかし、ニホンミツバチの主要な生息場所の1つとされる、里地里山におけるニホンミツバチの花資源利用の季節的なパターンについては、これまでほとんど報告されていない。

本章では、1) 定期的なルートセンサスによる訪花調査により、本地域に生息するニホンミツバチが花資源として利用し、同時に送粉・授粉に寄与する可能性のある植物種およびランドスケープ要素を把握した。さらに、2) ニホンミツバチが巣に持ち帰る花粉荷（ニホンミツバチが後脚に団子状にして持ち帰る花粉）の同定から、その花資源利用を季節を通じて把握するとともに、3) ルートセンサス調査、花粉荷分析調査それぞれの手法から得られた利用植物種について、その特徴を考察した。

材料と方法

ルートセンサス調査による花資源の把握

調査は、岩手県一関市の北上川水系、小河川久保川の流域における久保川イーハトーブ自然再生事業の事業地（N 38°55′ / E 141°1′ 約 20 km²）を対象として行った（第1章 調査地の概要を参照）。調査対象とした事業地の土地利用の現況と、ニホンミツバチの花資源に関する既存の知見（佐々木 2010）に基づき、ここでは調査地のランドスケープ要素として「落葉広葉樹林」、「スギ植林地」、「畦畔・休耕地」、「畑地」、「道路・河川沿

い」を区別した。それらのすべてを通過するように、2011年は計 63.6 km、2012年は計 70.2 km の調査のためのセンサスルートを設定した（第2章 図 2-1）。なお、落葉広葉樹林とスギ植林地では、林縁と林内では明らかにフロラが異なっていたため、林縁と林内を区別し、陽地性の植物の生育がみられる範囲を林縁、それ以外を林内とした。また、樹林と河川が隣接している場所では、林縁は多少なりとも樹林を構成する樹木の樹冠により被陰される範囲とし、河川は、それ以外の草本類が繁茂する氾濫原とした。堤防がある場合は堤防と堤防の間を「河川」として扱った。

植物のフェノロジーに関する予備調査の結果をもとに、季節を春季（5月～6月）、夏季（7月～8月）、秋季（9月～10月）に区分し、センサスルート（第2章 図 2-1）を用いて、ニホンミツバチが採餌に利用するランドスケープ要素と植物種を把握するための調査を行った。調査期間は、2011年は5月～10月までの6か月間、2012年は、春季（5月）、夏季（7月）、秋季（9月）の3か月間とした。晴天または曇天日を選び、ニホンミツバチが活発に活動する8時～17時の間にルートをたどりながらセンサスを行い、1日～4日間をかけてルートを1周して1回の調査とした。2011年は、5月～10月まで原則として月3回の頻度で定期的に合計392時間の調査を行った。2012年は、5月、7月、9月に合計216時間の調査を行った。

調査では、落葉広葉樹林とスギ植林地の林内では徒歩で、それ以外の場所では自動車です低速走行しながら、ルート沿いの両側約20mの範囲を対象に、ニホンミツバチが訪花する可能性がある植物の開花パッチ（同種の開花植物が空間的に連続して存在するまとまり）を探索した。ニホンミツバチが訪花する可能性がある植物（以下、「訪花可能植物」とする）は、既存の総説（佐々木 2010）と本調査の前に実施した予備調査の結果を踏まえて判定した。

訪花可能植物の開花パッチを確認した場合は車から降り、植物種名、開花パッチが存在するランドスケープ要素、ニホンミツバチの訪花が確認された場合は、開花パッチの大きさに応じて約5分～15分間の観察を行い、訪花個体数を記録した（重複してカウントしないよう留意しつつ、計数器を用いて計測）。草本類については1m×1mの範囲の訪花個体数を、木本類の場合は、1枝当たりの訪花個体数を同パッチ内の3か所以上で計数し、それらの平均値を用いてパッチ全体のおよその訪花個体数を推算した。また、同時に送粉・授粉の可能性を把握するために葯・柱頭との接触の有無を記録した（Nakano and Washitani 2003）。訪花可能植物の記録は、予備調査においてニホンミツバチがよく

利用することが確認された約 1000 花以上が開花しているパッチのみを対象とした。樹高が約 5 m 以上の高木における訪花など、目視での訪花確認が難しい場合は、訪花行動をデジタルビデオで撮影し、後日詳細に観察した。

2011 年と 2012 年のルートセンサデータを統合し、訪花の有無と訪花個体数に対するランドスケープ要素と季節の効果を明らかにするための統計解析を行った。その際、将来における基盤サービスと調節サービスの評価を想定した分析にするため、野生在来植物および栽培植物（作物、園芸植物）を対象とし、当該自然再生事業における排除管理の対象とされている外来植物は解析に含めなかった。まず、ランドスケープ要素と調査季節の訪花の有無に対する影響をみるために、観察した全ての開花パッチを対象として、各開花パッチへの訪花の有無を応答変数、ランドスケープ要素のタイプ、調査季節、調査年、およびランドスケープ要素のタイプと調査季節の交互作用を説明変数として、二項分布を仮定した一般化線形モデルで解析を行った。次に、訪花が認められたパッチのみを対象として、パッチあたりの訪花個体数を応答変数、ランドスケープ要素のタイプ、調査季節、調査年、およびランドスケープ要素のタイプと調査季節の交互作用を説明変数として、負の二項分布を仮定した一般化線形モデルで解析を行った。

持ち帰る花粉荷の分析による花資源利用の把握

花粉荷の採集には、第 2 章で記した養蜂場 A（第 2 章 図 2-1, 38°92'77.14"N, 141°03'31.76"E）で飼育しているのべ 4 コロニーを用いた。2012 年の春季（5 月）、初夏（6 月）、夏季（7 月）、秋季（9 月）に、各コロニーの巣箱の入り口に花粉採集器（4.5 mm 穴を 180 個あけた透明アクリル板、Nagamitsu and Inoue（1999）を参考に改良）を設置し、採餌活動が活発な 8 時～17 時の間に花粉荷の採集を行うとともに（採集時間と対象コロニーについては表 4-5 を参照）、その同定・分析を行なった。なお、本地域において高温と蜜源・花粉源不足により蜂群の貯蜜・蜂児量が減少する 8 月（第 2 章）には、花粉荷採集を行わなかった。

採集した花粉荷（写真 4-1a,b,c）は、その植物種の組成を明らかにするために、ハロゲン光源下（Megalight 100）で肉眼で識別できる範囲で色による類別を行い（写真 4-1d, Lopez *et al.* 2013）、色ごとに花粉荷の個数を計数した。各色別クラスあたりの花粉荷が 5 個以下の場合は全ての花粉荷を、5 個を超えた場合は無作為に 5 個の花粉荷を選び、これらの花粉荷の各々をマイクロチューブ内の 5 ml の 10 %ショ糖液（防腐剤として

2.5 %のフェノールを含む) に入れ、ボルテックスミキサーで十分に懸濁した。数滴の懸濁液からプレパラートを作成し、顕微鏡下で花粉荷 1 個あたり 500 粒の花粉粒をランダムに抽出して植物種を同定した (写真 4-1e)。500 粒は、予備的な観察において、確認される花粉粒の種数が十分飽和する数である。同定にあたって、この調査と同時期に開花していた野外の植物の葯から採取した花粉を用いて、花粉荷と同様の方法でプレパラートを作成して顕微鏡写真を撮影し、それらの写真を参照用画像データベースとして、比較しながら同定し、植物種ごとに花粉荷の重量を計測した。各花粉荷で観察した 500 粒のうち 1 %未満しか確認できなかった植物種は、プレパラート作成時あるいはニホンミツバチの採餌活動時に偶然付着・混入した種である可能性が高いと判断し、解析から除外した。

ニホンミツバチコロニーの営巣場所周囲のランドスケープ要素とその面積を把握するため、環境省の 1/50000 の植生図をもとに、ArcGIS を用いて、各コロニーの営巣場所からニホンミツバチの平均的な採餌距離とされる半径 2 km (佐々木 1999) のバッファーを作成し (図 4-1)、含まれるランドスケープ要素を落葉広葉樹林 (コナラ群落、伐採群落、一部林床における光環境が比較的良いアカマツ植林を含む)、オープンランド (果樹園・畑地、空き地、ゴルフ場)、針葉樹林 (針葉樹が密植された人工林) の 3 つに分類した。なお、各ランドスケープ要素の面積とその割合は、表 4-5 に記した。

また、花粉荷分析から把握した各利用植物の生育場所について、営巣場所周囲の植生調査を参考にして、3 つに分類したランドスケープ要素 (落葉広葉樹林、オープンランド、針葉樹林) のうちの 1 つを割り当てた。なお、植物種の生育が、植生調査により 1 つ以上のランドスケープ要素において確認された場合は、最も多く生育が確認されたランドスケープ要素を割り当てた (Odoux *et al.* 2012)。

得られた結果をもとに、Fisher's exact probability test により、各コロニーが採集した花粉荷が由来するランドスケープ要素の割合と、営巣場所周囲の各ランドスケープの面積比率の間に、有意な差があるか否かを検定した。

結果

ルートセンサスで把握された主な採餌場所とその季節変化

2 年間のルートセンサス調査において、ニホンミツバチの訪花可能植物の開花パッチとして認められたのは 155 種、のべ 830 パッチである。そのうち、野生在来植物と栽培

植物についてはそれぞれ 110 種 564 パッチおよび 23 種 72 パッチ、外来植物は 194 パッチが記録された。ほぼ全ての季節において、落葉広葉樹林の林内および林縁における開花パッチは、その他のランドスケープ要素と比較して多かった（表 4-1）。

訪花の有無に影響する要因の尤度比検定において、ランドスケープ要素と調査季節の交互作用が有意であり（表 4-2b, $p(\chi^2) < 0.02$ ）、落葉広葉樹林内は秋季に有意に訪花が確認される割合が高く（表 4-2a）、特に 2011 年に落葉広葉樹林内の利用される割合が高かった（図 4-2a）。また、訪花個体数に影響する要因の尤度比検定において、ランドスケープ要素、調査季節、調査年、調査季節とランドスケープ要素の交互作用の効果がそれぞれ有意であり（表 4-3b, ランドスケープ要素 : $p(\chi^2) < 0.005$, 季節 : $p(\chi^2) < 0.02$, 年 : $p(\chi^2) < 0.005$, 交互作用 : $p(\chi^2) < 0.01$ ）、高頻度の訪花が認められたランドスケープ要素の組み合わせが、季節ごとに変動していた（図 4-3）。具体的には、春季には畦畔・休耕田、夏季は落葉広葉樹林内、秋季には畑地における訪花個体数が有意に多かった（表 4-3a）。

2 年間の訪花調査で、野生在来植物 28 種、作物 3 種、園芸植物 1 種、外来種 8 種の計 40 種への訪花が確認された（表 4-4）。これらのうち、ツツジ園芸種を除くすべての種において、葯と柱頭への接触が確認された。

落葉広葉樹林縁で多くの訪花が確認されたのは、木本類であった。すなわち、春季はオオモミジ *Acer amoenum* Carrière、ハウチワカエデ *Acer japonicum* Thunb.、トチノキ *Aesculus turbinata* Blume、カキノキ *Diospyros kaki* Thunb.、ヤマハゼ *Toxicodendron sylvestri* (Siebold et Zucc.) Kuntze、夏季はヤマハギ *Lespedeza bicolor* Turcz.、クリ *Castanea crenata* Siebold et Zucc.、ノリウツギ *Hydrangea paniculata* Siebold、ハリギリ *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz.、ヌルデ *Rhus javanica* L. var. *chinensis* (Mill.) T.Yamaz. など多様な木本種が利用されたが、秋季に利用が認められた木本植物はタラノキ *Aralia elata* (Miq.) Seem.のみであった（表 4-4）。

特に樹木の生活形に注目すると、オオモミジ、ハウチワカエデ、ハリギリなどの樹高 5 m 以上の高木において高頻度の訪花が確認された。しかし、7 月上旬は自然再生事業によって植生管理が行われている林内において、樹高 5 m 以下の低木であるウメモドキ *Ilex serrata* Thunb. が 100 個体以上開花するパッチで、2 年連続して、それぞれ同時に 450 頭以上の訪花が確認された。

畦畔・休耕田においては、5月に休耕田に開花するサワオグルマ *Tephrosia pierotii* (Miq.) Holub 群落に、高頻度の訪花が確認された(図 4-3, 表 4-4)。畑地では、5月にはセイヨウアブラナ *Brassica napus* L.、7月にはソバ *Fagopyrum esculentum* Moench、9月にはアオジソ *Perilla frutescens* (L.) Britton var. *crispa* (Thunb.) H. Deane f. *viridis* (Makino) Makino、ソバへの高頻度の訪花が確認された(図 4-3, 表 4-4)。道路・河川沿いでは、5月には道路沿いのサンショウ *Zanthoxylum piperitum* (L.) DC.、オオシマザクラ *Cerasus speciosa* (Koidz.) H. Ohba、ツツジ園芸種 *Rhododendron* sp. などの木本植物の利用が、9月には河川沿いに開花するミゾソバ *Panicum thunbergii* (Siebold et Zucc.) H. Gross の高頻度の利用が確認された(図 4-3, 表 4-4)。

持ち帰る花粉荷の分析による花資源利用の把握

5月(春季)に 15.75 g (コロニーA, B)、6月(初夏)に 1.57 g (コロニーA, C)、7月(夏季)に 19.03 g (コロニーA, B, C)、9月(秋季)に 45.61 g (コロニーA, B, D) の花粉荷をそれぞれ採集し分析を行った。

各季節に採集した花粉荷に占める、落葉広葉樹林由来の花粉荷の割合は、春季は 91 % (表 4-5, 付表 1-1, 付表 1-2)、初夏は 83 % であり(表 4-5, 付表 1-3, 付表 1-4)、営巣場所周囲の落葉広葉樹林面積率が占める割合に比して多く利用されていた(Fisher's exact probably test $p < 0.05$)。夏季は、落葉広葉樹林の低木、高木、木性のつる植物が花粉荷の割合のほぼ 100 % を占めた(表 4-5, 付表 1-5, 付表 1-6, 付表 1-7)。落葉広葉樹林の中で優占していたウメモドキ *Ilex serrata* Thunb. は、この時期コロニーの主要な花粉源となっていた。

秋季は、落葉広葉樹林における開花植物は減少し、アレチウリ *Sicyos angulatus* L. やカナムグラ *Humulus scandens* (Lour.) Merr. のような、オープンランドにおける草本類の花粉荷の利用割合が 66 % に増加し(表 4-5, 付表 1-8, 付表 1-9, 付表 1-10)、周囲のオープンランドの面積率が占める割合に比して多く利用されていた(Fisher's exact probably test $p < 0.05$)。一方で、針葉樹林(スギの人工林)では季節を通じてほとんど開花が確認されず、採餌も行われなかった。

考察

ルートセンサス調査により判明した採餌場所とその季節変化

異なるランドスケープ要素のモザイクである本調査地では、程度の違いはあれ、季節によりそれぞれのランドスケープ要素でニホンミツバチによる訪花が認められた。訪花の有無に対して、調査季節とランドスケープ要素の交互作用の効果が有意であり（表 4-2b）、各ランドスケープ要素の訪花確率が、季節ごとに変動していることが明らかとなった。また、訪花個体数に対する、調査季節とランドスケープ要素の交互作用の効果も有意であったことから（表 4-3b）、訪花頻度の高いランドスケープ要素の組み合わせが、季節ごとに変動していることが示された。具体的には、ニホンミツバチは、春季は主に畦畔・休耕田の草本植物、夏季は落葉広葉樹林の木本植物、秋季には畑地の作物を高頻度に利用していた（表 4-3a, 図 4-3）。

トウヨウミツバチを含む社会性ハナバチは森林面積の増加とともに個体数が増加する（Klein *et al.* 2003）ことが知られている。本研究でもほぼ全ての季節を通じて、落葉広葉樹林の利用が確認され（全訪花個体数の 37 %）、この地域でもニホンミツバチが継続的に花資源を利用していた。ニホンミツバチのソバの授粉サービスを調べた研究においても、周囲の森林面積が大きいほど、作物に訪花するニホンミツバチの訪花個体数が増加することが示された（Taki *et al.* 2010 ; Taki *et al.* 2011）。この地域の畑地でも、開花が確認された場合は、季節を通じて比較的高頻度の訪花が認められ（39 %）、ニホンミツバチに花資源を提供する要素として重要であることが確認された。畦畔・休耕田の利用は春季に集中しており、その他の季節には訪花はほとんど確認されなかった（7 %）。道路・河川沿いも、秋季においては高頻度の利用が確認されたものの、確認された訪花個体数は落葉広葉樹林と比較して少なかった（16 %）。

このように、季節を通じて開花パッチ数が多く、継続的に利用されることから、落葉広葉樹林や畑地は、野生植物への送粉や栽培植物の授粉のポテンシャルの高さ、蜂蜜生産に寄与する蜜源植物の生育場所として重視すべきランドスケープ要素であることが示唆される。一方で、単一種から成り、植物の種多様性が低いとされるスギ植林地（Hill 1979）の林内においては、わずかに下層植生における開花が確認されたものの訪花は確認できず、林縁部においては僅かに訪花が確認できたものの、その利用率は無視できる程度に小さいことが示された（全訪花個体数の 1 %）。

花粉荷分析により判明したコロニーの花資源利用

岩手県の里地里山において、春季から夏季にかけての落葉広葉樹林の樹木が集中開花する時期に、ニホンミツバチは落葉広葉樹林の高木類（トチノキなど）や低木類（ウメモドキなど）を高頻度に利用していた。この結果は、幼虫の生産が盛んとなる繁殖期前後に、落葉広葉樹林が幼虫の成長に寄与する花粉（タンパク源）の提供に特に重要な役割を担っていることを示唆していた。また、ニホンミツバチは、主に春季から夏季まで林床部の草本層、低木層、高木層まで幅広い階層の多様な植物種から採餌し、それらの送粉に寄与していることが示唆された。その採餌にくわえ、営巣場所としては樹洞に大きく依存していると考えられるため、ニホンミツバチは森林の資源に大きく依存するミツバチであるといえる。一方で、落葉広葉樹林の高木の開花が減少し、草本類の開花がピークを迎える秋季（Kawarasaki and Hori 2001）においては、畑地や河川沿いなどの草本類の利用頻度が高まった。これらの結果は、ニホンミツバチが営巣場所周囲の開花植物の時空間変動を反映した採餌活動を行っていることを示唆していた。

送粉・授粉サービスの評価に向けた知見

本研究では、訪花調査時の花における葯と柱頭との接触性の調査から、ニホンミツバチが少なくとも28種の野生植物の送粉（基盤サービス）と3種の作物の授粉（調節サービス）に寄与している可能性が示唆された。一方、持ち帰り花粉荷で確認した植物も訪花時に花の繁殖器官、少なくとも葯に接触していることから、花粉源として利用する植物も同様に送粉者として寄与している可能性があると言える。

本研究の春季の持ち帰り花粉荷の分析においては、訪花調査では把握できなかった落葉広葉樹林の高木やつる性木本などの利用および送粉可能性を確かめることができた。一方、春期に休耕田で多くの訪花が認められたサワオグルマは、持ち帰った花粉荷の分析からは、わずかししか認められなかった。同じ時期に行った訪花調査時にも花粉の採集を確認できなかったことから、サワオグルマは主要には蜜源植物として利用されていたと考えられる。持ち帰り花粉荷の分析による利用植物の評価は、訪花の観察に比べて、トチノキやウワミズザクラなどの観察しにくい高木や、利用頻度の低いチゴユリ *Disporum smilacinum* A.Gray などの森林性の草本の植物の利用を明らかにすることができる長所がある。一方で、持ち帰り花粉荷の調査については花粉源としてまったく利用することのない一部の蜜源植物は検出できないという短所があるとされる（佐々木

2010)。これら2つの調査方法を、目的に応じて適宜組み合わせることで、より精度の高い総合的なニホンミツバチによる利用植物の評価が可能になるであろう。

表 4-1. 2011 年と 2012 年に訪花個体数を調べた各ランドスケープ要素のルート長と、各月のニホンミツバチの訪花可能植物の開花パッチ数. 外来種を除き、それぞれランドスケープ要素ごとに示した.

年	ランドスケープ要素	ルート長 (km)	各要素ルート長 (%)	5月 6月 7月 8月 9月 10月						延べ数	パッチ数/km
				5月	6月	7月	8月	9月	10月		
2011年	落葉広葉樹林縁	17.1	27	67	58	40	19	7	0	191	11.2
	落葉広葉樹林内	0.5	1	3	13	4	1	0	6	27	54
	スギ植林地林縁	5.7	9	9	2	2	2	0	1	16	2.8
	畦畔・休耕田	18.5	29	5	1	0	0	5	2	13	0.7
	畑地	1.9	3	5	1	6	5	2	0	19	10
	道路・河川沿い	19.9	31	29	4	13	10	6	5	67	3.4
	合計	63.6	100	118	79	65	37	20	14	333	5.2
2012年	落葉広葉樹林縁	18.4	26	85	-	31	-	27	-	143	7.8
	落葉広葉樹林内	1.5	2	10	-	4	-	0	-	14	9.3
	スギ植林地林縁	5	7	9	-	12	-	4	-	25	5
	スギ植林地林内	1.5	2	1	-	0	-	0	-	1	0.7
	畦畔・休耕田	20.5	29	14	-	2	-	15	-	31	1.5
	畑地	2.3	3	1	-	4	-	4	-	9	3.9
	道路・河川沿い	21	30	20	-	27	-	33	-	80	3.8
合計	70.2	100	140	-	80	-	83	-	303	4.3	

表 4-2. 開花パッチあたりの訪花の有無に影響する要因についての一般化線形モデルによる解析の結果. それぞれの説明変数についての効果と尤度比検定の結果を示す. 切片は 2011 年の秋の道路・河川沿いのパラメーター、年は 2012 年のパラメーターを示す. (a) 訪花の有無に対する各説明変数の効果. (b) 訪花の有無に対する分析の尤度比検定結果.

(a)

説明変数	係数	標準誤差	z 値	p 値
切片	-738.87	550.29	-1.34	0.18
春季	0.71	0.66	1.08	0.28
夏季	0.86	0.64	1.34	0.18
畑地	1.64	1.02	1.62	0.11
畦畔・休耕田	-0.72	1.15	-0.63	0.53
落葉広葉樹林内	2.59	1.00	2.60	0.01 **
落葉広葉樹林縁	-1.21	1.14	-1.06	0.29
スギ植林地林内	-16.06	3956.18	0.00	1.00
スギ植林地林縁	0.90	1.24	0.73	0.47
年	0.37	0.27	1.34	0.18
春季×畑地	-1.62	1.53	-1.06	0.29
夏季×畑地	-2.67	1.50	-1.78	0.07
春季×畦畔・休耕田	0.60	1.37	0.44	0.66
夏季×畦畔・休耕田	2.08	1.86	1.12	0.26
春季×落葉広葉樹林内	-18.43	773.70	-0.02	0.98
夏季×落葉広葉樹林内	-2.29	1.33	-1.72	0.08
春季×落葉広葉樹林縁	0.50	1.23	0.40	0.69
夏季×落葉広葉樹林縁	1.02	1.24	0.82	0.41
春季×スギ植林地林縁	NA	NA	NA	NA
夏季×スギ植林地林縁	NA	NA	NA	NA

(b)

応答変数	説明変数	自由度	逸脱度	残差自由度	残差逸脱度	p 値(χ^2)
訪花の有無	Null			635	449.23	
	季節	2	4.04	633	445.19	0.13
	ランドスケープ要素	6	2.98	627	442.21	0.81
	年	1	0.79	626	441.42	0.37
	交互作用	10	22.51	616	418.91	$p < 0.02$

表 4-3. 開花パッチあたりの訪花個体数に影響する要因についての一般化線形モデルによる解析の結果. それぞれの説明変数についての効果と尤度比検定の結果を示す. なお、春季の落葉広葉樹林内は、訪花個体が確認されず値が推定されなかったため (a) の解析結果から除外した. 切片は 2011 年の秋の道路・河川沿いのパラメーター、年は 2012 年のパラメーターを示す.

(a)

説明変数	係数	標準誤差	z 値	p 値
切片	4553.43	802.5	5.67	$p < 0.01$ ***
春季	0.03	0.83	0.04	0.97
夏季	1.33	0.81	1.65	0.1 .
畑地	2.39	1.16	2.07	0.04 *
畦畔・休耕田	-1.39	1.64	-0.85	0.4
落葉広葉樹林内	-2.27	1.08	-2.1	0.04 *
落葉広葉樹林縁	-0.99	1.59	-0.62	0.54
スギ植林地林縁	-0.48	1.55	-0.31	0.76
年	-2.26	0.4	-5.67	$p < 0.01$ ***
春季×畑地	-1.07	1.86	-0.58	0.56
夏季×畑地	-0.76	1.85	-0.41	0.68
春季×畦畔・休耕田	3.96	1.87	2.12	0.03 *
夏季×畦畔・休耕田	-0.93	2.22	-0.42	0.68
夏季×落葉広葉樹林内	4.46	1.47	3.03	$p < 0.01$ **
春季×落葉広葉樹林縁	0.36	1.72	0.21	0.83
夏季×落葉広葉樹林縁	-1.08	1.72	-0.63	0.53
春季×スギ植林地林縁	-0.51	1.81	-0.28	0.78
夏季×スギ植林地林縁	-3.69	1.99	-1.85	0.06 .

(b)

応答変数	説明変数	自由度	逸脱度	残差自由度	残差逸脱度	p 値(χ^2)
訪花個体数	Null			71	173.73	
	季節	2	9.04	69	164.68	$p < 0.02$
	ランドスケープ要素	5	40.71	64	123.97	$p < 0.005$
	年	1	19.56	63	104.41	$p < 0.005$
	交互作用	9	22.08	54	82.33	$p < 0.01$

表 4-4. 訪花が確認された植物種と開花パッチあたりの訪花個体数、訪花個体数は、訪花が確認されたパッチを対象に、2011年と2012年の調査を合わせた平均とレンジを示した。ランドスケープ要素は、調査地付近における各種の主な生育環境を、現地での観察結果に基づいて分類した。植物種は、植物群（野生外来種、作物、園芸種）に分けて示し、開花パッチ数（n）、各植物種の生活形（高木、低木、草本）、訪花が確認された調査月を示した。

ランドスケープ要素	月	種名	学名	平均	最小	最大	n	生活形	植物群
落葉広葉樹林縁	5月	オオモミジ	<i>Acer amoenum</i> Carrière	82	1	300	5	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	5月	ハウチワカエデ	<i>Acer japonicum</i> Thunb.	52	4	100	2	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	5月	トチノキ	<i>Aesculus turbinata</i> Blume	12	3	20	2	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	5月	カスミザクラ	<i>Cerasus leveilleana</i> (Koehne) H. Ohba	3	1	5	3	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	5月	ズミ	<i>Malus toring</i> (Siebold) Siebold ex de Vriese	1	1	2	3	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	5月	ウツギ	<i>Deutzia crenata</i> Siebold et Zucc.	1	1	1	1	低木	野生外来
落葉広葉樹林縁	5月	タニウツギ	<i>Weigela hortensis</i> (Siebold et Zucc.) K. Koch	1	1	1	1	低木	野生外来
落葉広葉樹林縁	6月	カキノキ	<i>Diospyros kaki</i> Thunb.	30	30	30	1	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	6月	ヤマハゼ	<i>Toxicodendron sylvestire</i> (Siebold et Zucc.) Kuntze	20	20	20	2	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	6月	ハリエンジュ	<i>Robinia pseudacacia</i> L.	3	3	3	1	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	6月	ヤマウルシ	<i>Toxicodendron trichocarpum</i> (Miq.) Kuntze	1	1	1	1	低木	野生外来
落葉広葉樹林縁	6月	エゴノキ	<i>Syrax japonica</i> Siebold et Zucc.	1	1	1	1	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	7月	ヤマハギ	<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz.	100	30	170	2	低木	野生外来
落葉広葉樹林縁	7月	クリ	<i>Castanea crenata</i> Siebold et Zucc.	4	1	15	5	高木	野生外来
落葉広葉樹林縁	7月	ノリウツギ	<i>Hydrangea paniculata</i> Siebold	3	1	8	7	低木	野生外来
落葉広葉樹林縁	7月	クマノミズキ	<i>Cornus macrophylla</i> Wall.	3	2	3	2	高木	野生外来

表 4-4. の続き

ランドスケープ要素	月	種名	学名	平均	最小	最大	n	生活形	植物群
落葉広葉樹林縁	7月	ケンボナシ	<i>Hovenia dulcis</i> Thunb.	3	1	5	4	高木	野生在来
落葉広葉樹林縁	8月	ハリギリ	<i>Kalopanax septemlobus</i> (Thunb.) Koidz.	350	350	350	1	高木	野生在来
落葉広葉樹林縁	8月	ヌルデ	<i>Rhus javanica</i> L. var. <i>chinensis</i> (Mill.) T. Yamaz.	2	2	2	1	高木	野生在来
落葉広葉樹林縁	9月	タラノキ	<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem.	3	1	6	3	低木	野生在来
落葉広葉樹林内	7月	ウメモドキ	<i>Ilex serrata</i> Thunb.	475	450	500	2	低木	野生在来
落葉広葉樹林内	10月	ヤクシソウ	<i>Crepidiastrum denticulatum</i> (Houtt.) J.H.Pak et Kawano	7	5	8	4	草本	野生在来
畦畔・休耕田	5月	サワオグルマ	<i>Tephrosia pierottii</i> (Miq.) Holub	160	20	300	2	草本	野生在来
畦畔・休耕田	5月	セイヨウタンポポ	<i>Taraxacum officinale</i> Weber ex F.H.Wigg.	7	1	20	4	草本	野生外来
畦畔・休耕田	5月	エゾタンポポ	<i>Taraxacum venustum</i> H.Koidz.	5	5	5	1	草本	野生在来
畦畔・休耕田	5月	ハルザキヤマガラシ	<i>Barbarea vulgaris</i> R.Br.	3	1	5	2	草本	野生外来
畦畔・休耕田	7月	シロツメクサ	<i>Trifolium repens</i> L.	48	1	300	10	草本	野生外来
畦畔・休耕田	9月	ミゾソバ	<i>Persicaria thunbergii</i> (Siebold et Zucc.) H.Gross	126	2	250	2	草本	野生在来
畑地	5月	セイヨウアブラナ	<i>Brassica napus</i> L.	300	300	300	1	草本	作物
畑地	7月 9月	ソバ	<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench	813	126	1500	2	草本	作物
畑地	9月	アオジソ	<i>Perilla frutescens</i> (L.) Britton var. <i>crispa</i> (Thunb.) H.Deane f. <i>viridis</i> (Makino) Makino	50	50	50	1	草本	作物
道路・河川沿い	5月	サンショウ	<i>Zanthoxylum piperitum</i> (L.) DC.	85	20	150	2	低木	野生在来
道路・河川沿い	5月	オオシマザクラ	<i>Cerasus speciosa</i> (Koidz.) H.Ohba	10	10	10	1	高木	野生在来
道路・河川沿い	5月	ツツジ園芸種	<i>Rhododendron</i> sp.	4	1	6	2	低木	園芸
道路・河川沿い	7月	ヤブガラシ	<i>Cayratia japonica</i> (Thunb.) Gagnep.	18	1	30	4	草本	野生在来
道路・河川沿い	7月	オオハンゴンソウ	<i>Rudbeckia laciniata</i> L.	9	7	10	2	草本	野生外来
道路・河川沿い	9月	アレチウリ	<i>Sicyos angulatus</i> L.	470	3	2000	13	草本	野生外来
道路・河川沿い	9月	アメリカセンダングサ	<i>Bidens frondosa</i> L.	10	10	10	1	草本	野生外来
道路・河川沿い	9月	ツユクサ	<i>Commelina communis</i> L.	3	3	3	1	草本	野生在来
道路・河川沿い	10月	セイタカアワダチソウ	<i>Solidago altissima</i> L.	50	50	50	1	草本	野生外来

表 4-5. 各コロニー (A-D) の 5 月 (春季)、6 月 (初夏)、7 月 (夏)、9 月 (秋) における花粉荷総重量に占める、各ランドスケープ要素 (落葉広葉樹林 7.5 km² (60 %)、オープンランド 4.93 km² (39 %)、針葉樹林 0.13 km² (1 %)) に由来する花粉荷の重量の割合 (%) .

月	コロニー ID	花粉荷 採集時間	採集花粉荷 (花粉荷総重量に占める割合)			
			(g/ 時間)		(%)	
			落葉広葉樹林	オープンランド	針葉樹林	合計
5 月	A	63.5	0.074 (84)	0.014 (16)	0 (0)	0.088
5 月	B	63	0.144 (95)	0.007 (5)	0 (0)	0.151
	合計	126.5	0.218 (91)	0.021 (9)	0 (0)	0.239
6 月	A	9	0.098 (81)	0.023 (19)	0 (0)	0.121
6 月	C	3	0.084 (87)	0.013 (13)	0 (0)	0.097
	合計	12	0.182 (83)	0.036 (17)	0 (0)	0.218
7 月	A	36	0.179 (100)	0 (0)	0 (0)	0.179
7 月	B	25	0.11 (100)	0 (0)	0 (0)	0.11
7 月	C	43	0.221 (100)	0.001 (0)	0 (0)	0.222
	合計	104	0.51 (100)	0.001 (0)	0 (0)	0.511
9 月	A	66	0.076 (33)	0.157 (67)	0 (0)	0.233
9 月	B	64.5	0.103 (32)	0.217 (68)	0 (0)	0.32
9 月	D	21	0.165 (37)	0.286 (63)	0 (0)	0.451
	合計	151.5	0.344 (34)	0.66 (66)	0 (0)	1.004

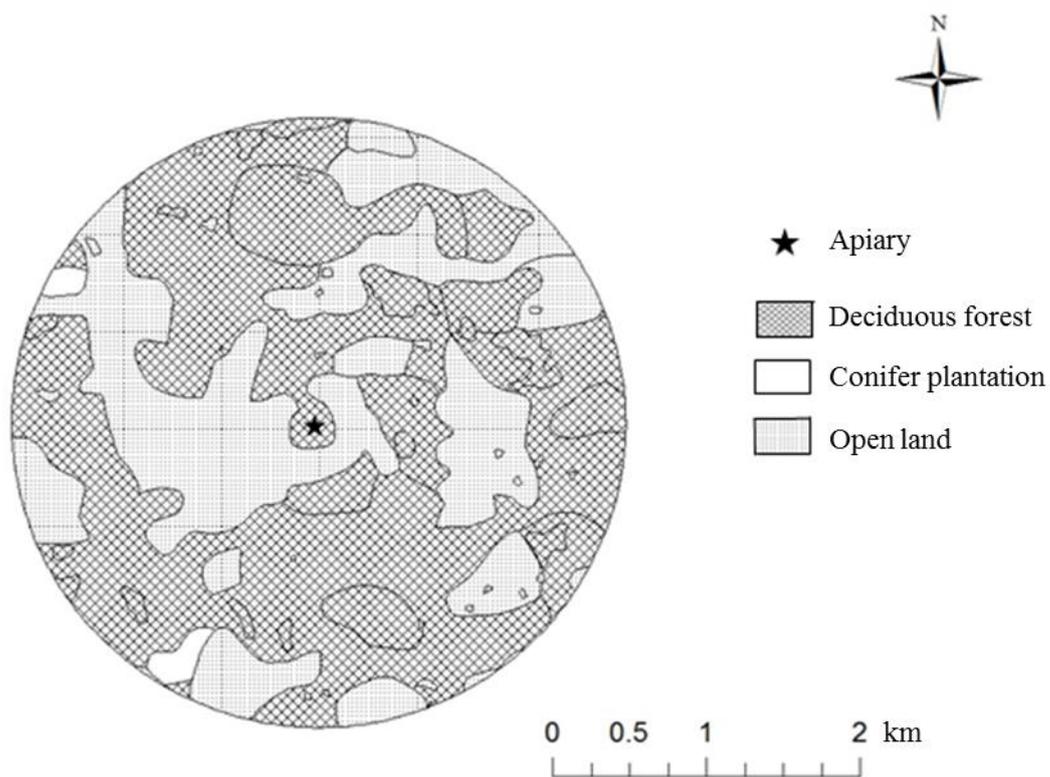
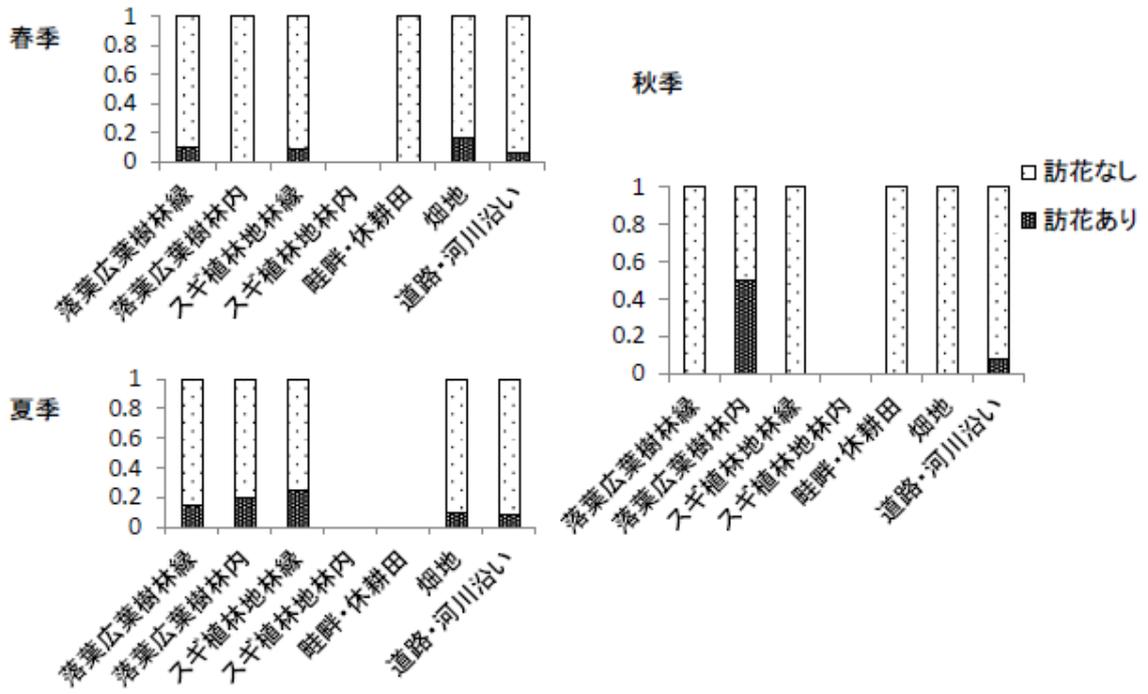


図 4-1. 巣箱設置場所の周囲のランドスケープ要素. 各コロニーの営巣場所からニホンミツバチの平均的な採餌距離とされる半径 2 km のバッファーを作成し、含まれるランドスケープ要素を落葉広葉樹林（コナラ群落、伐採群落、一部林床における光環境が比較的良好なアカマツ植林を含む）、オープンランド（果樹園・畑地、空き地、ゴルフ場）、針葉樹林（主にスギが密植された人工林）の 3 つに分類した.

(a) 2011年



(b) 2012年

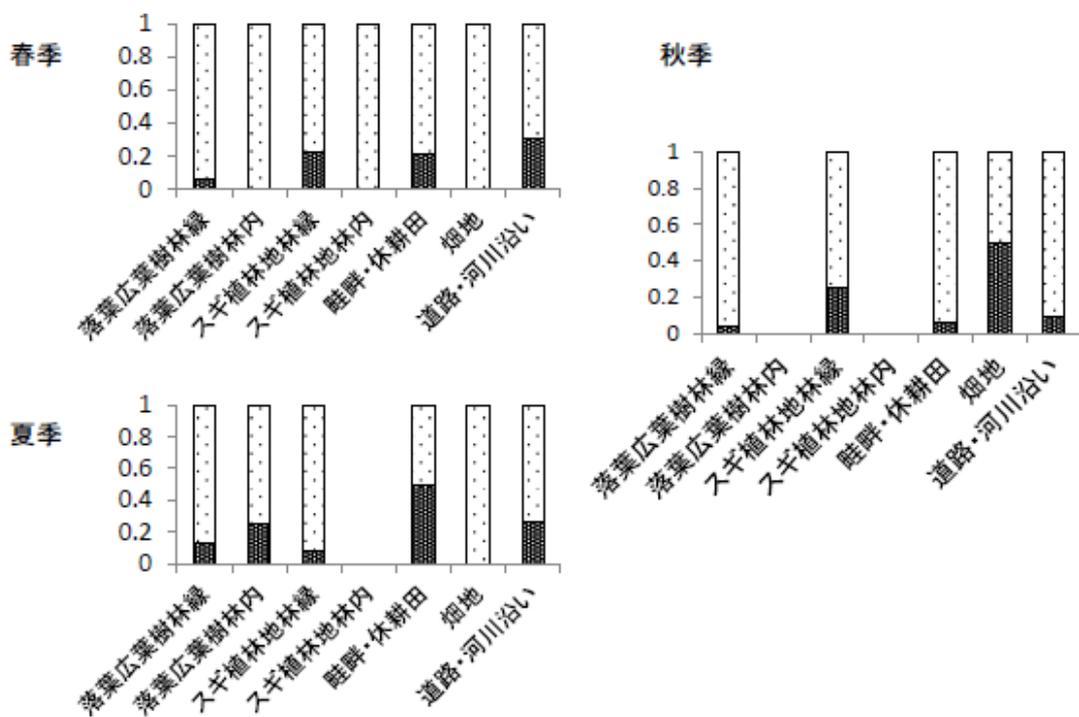
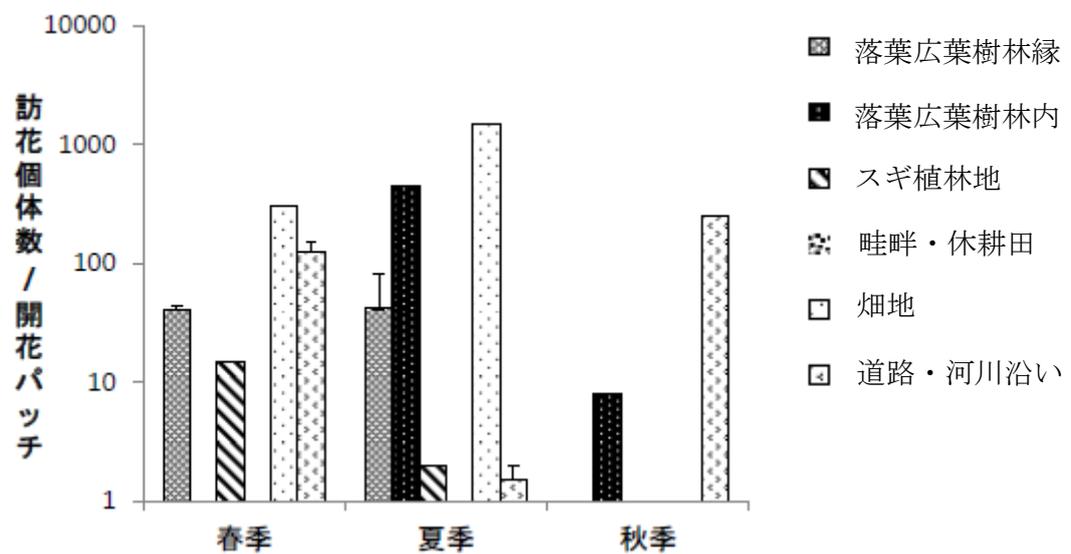


図 4-2. 各季節におけるランドスケープ要素ごとのパッチあたりの訪花の有無の割合を、外来植物の開花パッチへの訪花を除いて示した。

(a) 2011年



(b) 2012年

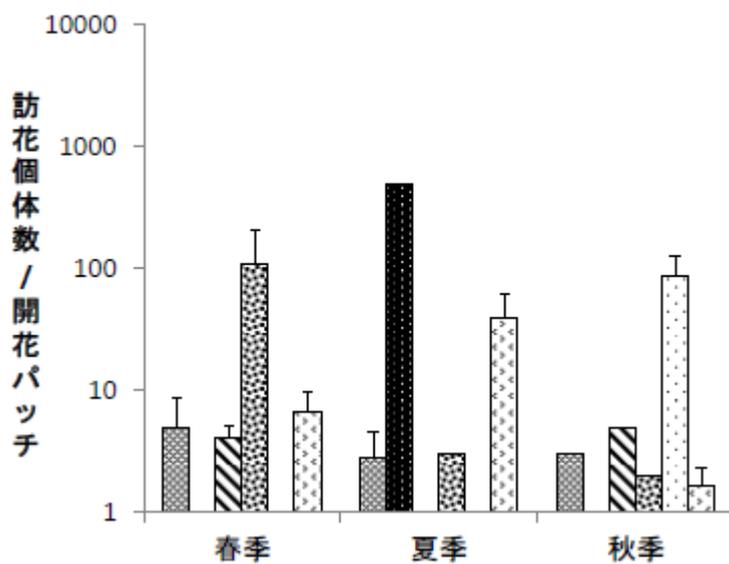


図 4-3. 各季節におけるランドスケープ要素ごとの訪花確認個体数の平均と標準誤差を示し、縦軸は対数目盛で示した。なお、外来植物の開花パッチへの訪花は除いた。



写真 4-1. 花粉荷の採集と分析. (a) 巣箱の出入り口に花粉荷採集器を設置、(b) 花粉荷採集器 (φ4.5 mm の穴をあけたアクリル板) を通過する際に花粉荷が落下する、(c) 採取された花粉荷、(d) 色別に分類された花粉荷、(e) 顕微鏡下での花粉荷の同定.

第5章 奄美大島におけるニホンミツバチの花資源利用の時間的・空間的な変動

本章の内容は、学術雑誌論文として今後刊行する予定であり、公表できない。5年以内に出版を予定している。

第6章 総合考察

気候帯の異なる岩手県、奄美大島におけるコロニーの生活史と生態特性

本研究では、ニホンミツバチの生息域の北限近くに位置する岩手県一関市と、南限に位置する奄美大島のニホンミツバチコロニーを対象とし、各地域における生態的知見を得るために以下の研究を実施した。

- 1) 岩手県のニホンミツバチコロニーのフェノロジーと天敵オオスズメバチに対する防御行動の解明 (2章)
- 2) 奄美大島のニホンミツバチの保全に向けた生活史と生態特性の把握 (3章)
- 3) 里地里山におけるニホンミツバチの花資源利用の把握 (4章)
- 4) 奄美大島におけるニホンミツバチの花資源利用の把握 (5章)

以下に、各章から得られたニホンミツバチの生活史、生態特性、花資源利用に関わる主要な結果を示す。

岩手県の里地里山地域において、コロニーサイズの季節変化を調査した結果、巣内の貯蜜量は6月後半と9月後半に有意に増加し、蜂児量は9月後半に有意に減少した。これらの結果は、9月には越冬に向けて産卵数を減らし、餌資源の貯蔵量を増加させるという生態を反映したものと考えられた。越冬に備える9月に行われる、複数のワーカーによる植物の採集と巣箱への塗り付け行動およびダンス行動は、同時期に襲来するオオスズメバチに対して特異的に行われることが明らかとなった。植物を含む採集された物質のオオスズメバチへの作用機構は現時点では未解明であるが、オオスズメバチのマーキングフェロモンの活性を変化させる、あるいは巣箱の周囲に塗り付けられたマーキングフェロモンがオオスズメバチの他のワーカーに伝わらないよう被覆する効果があると考えられる。さらに、巣箱の入り口でダンスを踊ることで、仲間へ迅速に情報を伝達している可能性が示唆された (第2章)。

奄美大島のニホンミツバチは、九州以北の地域のニホンミツバチと比較して、体サイズが有意に小さく、分封時期も早いなどの異なる生態特性をもつことが明らかになった。亜熱帯気候である奄美大島では低温により採餌活動が制限される季節が本土に比べて短い一方で、雨天日や風の強い日が多いことが、採餌活動量やコロニーの成長速度を介

して個体群成長を制約する要因となっている可能性が考えられた。また、オキナワウラジロガシの樹洞に営巣するコロニーNo.1において複数回の分封が観察されたことから、自然度の高い森林内の樹洞では、大きなコロニーを成長させることが可能であることが示唆された。一方、里地に営巣した複数のコロニーは、殺虫剤などにより駆除されることが多かったため、自然度の高い森林内の樹洞が、その個体群維持に重要であると考えられる（第3章）。

里地里山地域におけるニホンミツバチの花資源利用を、訪花のセンサス調査と花粉荷の分析により調べた結果、ニホンミツバチが少なくとも28種の野生植物の送粉（基盤サービス）と3種の作物の授粉（調節サービス）に寄与している可能性が示唆された。一方、持ち帰り花粉荷で確認した植物も訪花時に花の繁殖器官、少なくとも葯に接触していることから、花粉源として利用する植物も同様に送粉者として寄与している可能性があると考えられた。春季から夏季にかけて、落葉広葉樹林の高木類や低木類を高頻度に利用し、秋季は、畑地や河川沿いなどの草本の利用頻度が高まった。これらの結果は、営巣場所周囲の開花植物の時空間変動を反映した採餌活動を行うとともに、春から秋まで林床部の草本層、低木層、高木層まで幅広い階層の多様な植物種から採餌し、それらの送粉に寄与することを示唆していた。特に、春季から夏季にかけて集中的に開花する落葉広葉樹林は、コロニーが成長し繁殖を行うにあたり、餌資源として重要であると考えられた（第4章）。

奄美大島における花粉荷の分析と訪花調査の結果を総合すると、計40種の植物の利用が明らかとなった。種まで同定できた30種の植物のうち、24種の在来種の植物の送粉（基盤サービス）と、3種の栽培植物の授粉（調節サービス）に寄与している可能性が示唆された。各手法により把握された植物種数は、訪花調査では7種、花粉荷の分析では38種であり、後者の方がより多くの種を把握することが出来た。さらに微量花粉粒の分析を行うことで、主要花粉粒に含まれない9種の植物種を把握できたため、特に高木が優占する森林地域におけるニホンミツバチの花資源利用の把握には、巣に持ち帰る花粉荷の分析が適していると考えられる。季節を通じて常緑広葉樹の高木や低木からの採餌が確認されたが、特に繁殖期である春季（2月、3月）には、岩手県（第4章）と同様に森林域で大量開花する木本類からの高頻度の採餌が確認され、ニホンミツバチのコロニーの成長に寄与する重要な花資源を提供していると考えられた（第5章）。これらの結果から、ニホンミツバチはその花資源利用からみて森林に強く依存するミツバ

チであることが明らかにされた。

ニホンミツバチの保全と生態系サービスの持続可能な利用に向けての課題

ハナバチ類の減少 (Potts *et al.* 2010) が指摘されている中で、ポリネーターの保全と持続可能な利用は国際的にも非常に重要な課題となっている (Kevan and Viana 2003)。例えば、イギリスの環境・食糧・農村地域省 (Department for Environment, Food and Rural Affairs) は、野生のハナバチをはじめとするポリネーターを保全するための「The national pollinator strategy」を制定しており (Dicks *et al.* 2016)、アメリカの農務省と内務省では、ミツバチを含む送粉者の健全性を促進するための戦略の制定が行われている (小沼・大久保 2015)。

一方日本では、ヨーロッパやアメリカと比較して、送粉者の減少や、送粉サービスについてはこれまであまり注目されることなく、特に野生送粉者による貢献に関する評価は遅れていたが (小沼・大久保 2015)、近年、ようやくその重要性が認識され始めている。例えば、2016年11月には、国立研究開発法人森林総合研究所とイーストアングリア大学らが共同で、花粉媒介昆虫を保全し、送粉サービスを維持するために必要な農林業および環境政策についての提言を行い (<https://www.ffpri.affrc.go.jp/press/2016/20161128/index.html>, 2016年11月30日確認)、その内容が *Science* 誌において公開された (Dicks *et al.* 2016)。この中では、送粉者の保全・送粉サービスの維持のために各国の政府が取り組むべき10の提言がなされており、送粉者の生息地の保全と再生、送粉者と送粉サービスのモニタリングの実施もその計画の中に位置づけられている。

さらに近年、蜂蜜の生産や農作物の授粉を生業とする養蜂業においても、その生態系サービスを持続的に利用するために、減少が危惧されている蜜源・花粉源植物の保護・増殖が重視されるようになった (一般社団法人日本養蜂協会 1995; 佐々木 2010; 松香 2003)。しかし、これまでニホンミツバチの蜜源・花粉源植物に関しては、花資源利用の定量的評価が不足していたこともあり、送・授粉サービスの評価や、科学的な知見に基づいた蜜源の保護や増加に関する方策の立案が難しい状況にあった (一般社団法人日本養蜂協会 2014)。

本研究から得られた結果を総合すると、ニホンミツバチの野生個体群の保全のためには、営巣可能な大径木が生育し、高木や低木が多く開花する森林域の保全を重点的に行うことが重要であると考えられる (第3章、第4章、第5章)。一方で、スギやヒノキ

などの針葉樹が密植され光環境が制限された人工林では、林床における開花種数やその開花量は季節を通じて少なく、林床にわずかに開花しているウメモドキなどの植物種に対しても、ニホンミツバチの訪花は観察されなかった（第4章）。既存の研究では、間伐の実施により林床の光環境が改善されることで、林床植生の種数が増加することが報告されている（深田ほか 2006）。岩手県の里地里山地域においては、久保川イーハトーブ自然再生事業により植生管理が行われている林内で開花したチゴユリやウメモドキなどへ、ミツバチが盛んに訪花したことが確認された（第4章）。今後、岩手県一関市で実施されているように、管理放棄された落葉広葉樹林の再生や針葉樹林の落葉広葉樹林への誘導・再生を行うことが、ニホンミツバチの花資源を確保し、コロニーを持続可能な形で利用していく上で有効であると考えられる。

また、ニホンミツバチの生存に影響しうる要因として、特にここ数年の間に外来の病害虫であるアカリンドニによる野生個体群・飼育個体群への影響が本土で拡大しつつあることが挙げられる（前田 2015）。高密度でのコロニーの飼育による盗蜂（コロニー同士が、お互いの巣の中に入り込んで蜜を盗みあう行動）や、飼育している巣箱の養蜂場間の移動などの人為的な要因が、アカリンドニの急激な分布域拡大の要因の1つである可能性が指摘されている（前田 2015）。また、アカリンドニが寄生しているコロニーから100 m以内に設置してある他のコロニーには、少なくとも1年以内に寄生が拡大することが指摘されており（前田ほか 2015）、その寄生率が高くなると、冬季に巣内部に貯蜜を残したままコロニーが消滅することが報告されている（前田ほか 2015）。そのため、ニホンミツバチの寄与しうる生態系サービスは、これらの病害虫が蔓延する地域において、その量・質ともに、低下することが懸念される。

本研究において、奄美大島ではアカリンドニが感染したワーカーに特徴的な症状であるKウイングや徘徊行動（前田ほか 2015）は確認されなかったものの、現地における聞き取り調査からこれまでに複数回、本土からニホンミツバチのコロニーが養蜂のために導入されたとの情報が得られている（第3章）。本土から奄美大島へのニホンミツバチコロニーの導入は、アカリンドニも一緒に島内に持ち込む可能性がある。

奄美大島の森林域で推定されたニホンミツバチの野生群の生息密度は、およそ0.7コロニー/km²であり（第3章）、大阪府東北部の市街地における野生群の生息密度は、およそ1コロニー/km²程度と報告されている（菅原 1998）。一般的に野生群を捕獲した飼育群は、捕獲後に移動し、同じ場所あるいは近隣に複数群（数群～多い時には百群程度）

を設置して飼育することも珍しくなく、奄美大島でも同様に森林域で捕獲したニホンミツバチの巣箱を集落に持ち帰り、同所的な飼育が行われていた。この野生個体群下では通常起こりえないような高密度でのコロニーの飼育により、一度アカリンドニのような病害虫が蔓延した場合は、特に飼育密度の高い飼育個体群下でコロニーの消滅などの被害が一気に拡大する可能性が高いと考えられる。奄美大島へのアカリンドニの非意図的導入を防ぐためにも、コロニーを九州以北から持ち込むのは厳に慎む必要がある。

奄美大島では、人里の墓や民家、小学校の校庭木に営巣したコロニーは駆除されている例も多かった（第3章）一方で、森林域の樹洞等に営巣している野生個体群は、駆除や移動等の人為的な影響が少ないことと、生息密度が低いことから盗蜂なども起こりにくく、その持続性は飼育個体群と比較して高いと考えられる。持続可能な利用のためには、日本各地で行われているニホンミツバチの養蜂の現場で、分封のソースとなる野生個体群から過度な捕獲を行わないことに加え、1か所での高密度な飼育を可能な限り回避する必要もあると考えられる。そのためには、各地域の野生個体群の大きさに応じた、適切な飼育個体群サイズを科学的な知見に基づいて検証することが重要であろう。

加えて、異なる遺伝的組成を持つ同種の生物が他地域から導入された場合、その地域に固有の個体群と交雑することにより、遺伝的攪乱が生じることが懸念される（村中ほか 2005）。奄美大島や対馬のように、遺伝的に固有であることが指摘されているニホンミツバチ個体群の生息する島嶼（高橋 2003, Takahashi *et al.* 2007）では、遺伝子汚染を防ぐために、島外からニホンミツバチコロニーを持ち込まず、島内のニホンミツバチを保全しつつ利用することを推奨するなど、実際に蜂を扱う養蜂家のニホンミツバチの生態やその保全にかかわる知識の向上に加え、外来病害虫に関する情報の周知とその対策を行うことが重要である。

日本における持続可能な在来種養蜂が今後発展するためには、ニホンミツバチの生態特性や花資源利用、病害虫の問題や生態系サービスの定量化などに関して、いっそう多くの知見が得られるように基礎科学研究を発展・継続させること、それらの研究成果を養蜂の現場に還元させることが不可欠であると思われる。

謝辞

本研究を遂行するにあたり、東京大学大学院農学生命科学研究科の吉田丈人准教授には、研究遂行に関わる様々な事柄について、丁寧に辛抱強いご教授をいただきました。ここに記して、心より御礼申し上げます。また、修士課程の研究にあたり、東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム学専攻保全生態学研究室（現：中央大学理工学部人間総合理工学科保全生態学研究室）の鷲谷いづみ教授には、懇切丁寧なるご指導とご鞭撻を賜り、博士課程における研究機器使用等に多大なる便宜を計っていただくとともに、論文審査においてもご指導を賜りました。ここに深くお礼申し上げます。また、玉川大学の佐々木正己名誉教授、東京大学の鎌田直人教授、国立環境研究所主任研究員の松崎慎一郎博士には論文審査に際し、多くの貴重なご指導を賜りました。ここに厚く御礼申し上げます。

西廣淳准教授（現：東邦大学理学部）には、修士課程の研究を行うにあたり、多くのご助言とご指導をいただきました。ここに記して深く感謝いたします。また、東京大学大学院農学生命科学研究科保全生態学研究室の吉岡明良博士、石井潤博士、照井慧博士には、データの分析方法や論文の構成等に関する丁寧なご助言をいただきました。ここに記して深くお礼申し上げます。

岩手県一関市の久保川イーハトーブ自然再生研究所所長である千坂げんぼう氏には、岩手県一関市における宿泊施設と調査に用いるための車の便宜を図っていただくとともに、始終調査の進行について気にかけていただきました。ここに記して心から御礼申し上げます。また、久保川イーハトーブ自然再生協議会の熊谷長造氏、佐藤良平氏には、調査地において、養蜂場の電気策の整備、オオスズメバチからの防衛などニホンミツバチを継続的に飼育するための作業に多大なるご協力をいただきました。ここに心から御礼申し上げます。

奄美大島におけるニホンミツバチの生態研究では、環境省の施設である奄美野生生物保護センターの職員の皆様から、奄美大島の野外調査における助言等をいただきました。ここに記して御礼申し上げます。

奄美大島でニホンミツバチの生態研究を行うにあたり、東京大学の修士学生の和田翔子氏、松本斎氏、そして中央大学の修士学生の工藤遥香氏には、ミツバチの生態調査に

くわえ、実験に必要な機材の作成にご助力をいただきました。ここに記して御礼申し上げます。また、奄美大島各地に在住されている養蜂家の皆様(松中豊和氏、指宿正樹氏、師玉俊朗氏、藤本勝典氏)、マングースバスターズの皆様方には、ニホンミツバチの生態に関して数々のご助言をいただくとともに、ニホンミツバチの実験群を得るための捕獲作業にも多大なるご協力をいただきました。ここに心から御礼申し上げます。

また、本研究の遂行にあたり、日本在来種みつばちの会会長の藤原誠太氏には、ニホンミツバチの捕獲法、飼育法等について、その都度丁寧なご指導とご意見をいただきました。同じく、日本在来種みつばちの会事務局長の藤原由美子博士には、ニホンミツバチの天敵であるスズメバチ類の行動生態に関するアドバイスをいただくとともに、実験の補助を行っていただきました。ここに心から御礼申し上げます。

このように、本研究は、多くの方に支えられて完遂することができました。改めて、深く御礼申し上げます。

引用文献

- Abrol DP (2013) Asiatic Honeybee *Apis cerana*: Biodiversity Conservation and Agricultural Production. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- Allen-Wardell, G. et al (1998) The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12: 8-17.
- Barnes C, Maxwell D, Reuman DC, Jennings S (2010) Global patterns in predator-prey size relationships reveal size dependency of trophic transfer efficiency. *Ecology* 91: 222-32.
- Bergmann, KGLC (1847) Über die verhältnisse der wärme ökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Göttinger Studien* 3: 595-708.
- Biesmeijer JC, Roberts SP, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J, Kunin WE (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351-354.
- Blacquièrè T, Smagghe G, van Gestel CA, Mommaerts V (2012) Neonicotinoids in bees: A review on concentrations, side-effects and risk assessment. *Ecotoxicology* 21: 973-992.
- Burdock GA (1998) Review of the biological properties and toxicity of bee propolis (propolis) . *Food and Chemical Toxicology* 36: 347-63.
- Conte YL, Ellis M, Ritter W (2010) *Varroa* mites and honey bee health: can *Varroa* explain part of the colony losses?. *Apidologie* 41: 353-363.
- Corbet SA, Williams IH, Osborne JL (1991) Bees and the Pollination of Crops and Wild

Flowers in the European Community. *Bee World* 72: 47-59.

Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.

Costanza R, de Groot R, Sutton P, van der Ploeg Sander, Anderson SJ, Kubiszewski I, Farber S, Turner RK (2014) Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change* 26: 152-158.

Dicks LV, Viana B, Bommarco R, Brosi B, Arizmendi MD, Cunningham SA, Galetto L, Hill R, Lopes AV, Pires C, Taki H, Potts SG (2016) Ten policies for pollinators. *Science* 354: 975-976.

Dyer FC (2002) The biology of the dance language. *Annual Review of Entomology* 47: 917-49.

Free JB (1993) *Insect Pollination of Crops*. 2nd Enlarged Edition, Academic Press, London.

藤原誠太, 村上正 (2000) ニホンミツバチ—在来種養蜂の実際—. 社団法人農村漁村文化協会, 東京.

藤原誠太 (2010) だれでも飼えるニホンミツバチ. 社団法人農村漁村文化協会, 東京.

深田英久, 渡辺直史, 梶原規弘, 塚本次郎 (2006) 土壌保全からみたヒノキ人工林の下層植生の動態と植生管理への応用. *日林誌* 88: 231-239.

Ghazoul J (2005) Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 367-373.

Greenleaf SS and Kremen C (2006) Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid

sunflower. Proceedings of the National Academy of Sciences 103: 13890-13895.

Greenleaf SS, Williams NM, Winfree R, Kremen C (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153: 589-596.

Higes M, Martín-Hernández R, Botías C, Bailón EG, González-Porto AV, Barrios L, Del Nozal MJ, Bernal JL, Jiménez JJ, Palencia PG, Meana A (2008) How natural infection by *Nosema ceranae* causes honeybee colony collapse. *Environmental Microbiology* 10: 2659-2669.

Hill MO (1979) The development of a flora in even-aged plantations. In: Ford ED, Malcolm DC, Atterson J (eds.) *The Ecology of Even-aged Forest Plantations*. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge.

本城正憲, 上野真義, 津村義彦, 鷺谷いづみ, 大沢良 (2006) サクラソウの日本における種内変異と地理的分化. サクラソウの分子遺伝生態学 エコゲノム・プロジェクトの黎明. 東京大学出版会, 東京.

堀田満 (2013) 奄美群島植物目録. 鹿児島大学総合研究博物館研究報告 6.

幾瀬マサ (1956) 日本植物の花粉. 廣川書店, 群馬.

一般社団法人日本養蜂協会 (1995) 農林水産統計からみた養蜂産業の推移. *ミツバチ科学* 16: 85-89.

一般社団法人日本養蜂協会 (2014) ポリネーター利用実態等調査事業報告書. 一般社団法人日本養蜂協会, 東京.

入江貴博 (2007) 地理的変異の近接的機構としての表現型可塑性—外温動物の体サイズ・クライナー—. *日本生態学会誌* 57: 55-63.

環境省自然環境局生物多様性センター (2010) 日本の生物多様性.自然と人との共生.
平凡社, 東京.

片野田逸朗 (1999) 琉球弧・野山の花—From Amami—. 南方新社, 鹿児島.

Kato M (2000) Anthophilous insect community and plant-pollinator interactions on Amami
Islands in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Contributions from the Biological Laboratory,
Kyoto University* 29: 157-254.

Kawarasaki S, Hori Y (2001) Flowering phenology of understory herbaceous species in a cool
temperate deciduous forest in Ogawa forest reserve, central Japan. *Journal of Plant Research*
114: 19-23.

Kearns CA, Inouye DW, Waser N (1998) Endangered mutualisms: the conservation of
plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*
29: 83-112.

Kevan P, Viana BF (2003) The global decline of pollination services. *Biodiversity* 4: 3-8.

橋高芳美, 吉田忠晴 (2001) ニホンミツバチ蜂群に導入したミツバチヘギイタダニの
繁殖. *ミツバチ科学* 22: 31-36.

Klein AM, Steffan-Dewenter I, Tscharrntke T (2003) Fruit set of highland coffee increases
with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society B-Biological
Sciences* 270: 955-961.

小沼明弘, 大久保悟 (2015) 日本における送粉サービスの価値評価. *日本生態学会誌*
65: 217-226.

Kremen C, Williams NM, Bugg RL, Fay JP, Thorp RW (2004) The area requirements of an

ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters* 7: 1109-1119.

久保川イーハトーブ自然再生協議会 (2009) 久保川イーハトーブ自然再生全体構想及び実施計画. 久保川イーハトーブ自然再生研究所, 一関.

Lopez JMV, Vives LG, Boi M (2013) Estimation of the polleniferous potential of a Mediterranean landscape through the analysis of pollen harvested by *Apis mellifera* L. *Grana* 52: 147-159.

前田太郎 (2015) 日本におけるミツバチのアカリンダニ寄生の現状. *日本ダニ学会誌* 24: 9-17.

前田太郎, 坂本佳子, 岡部貴美子, 滝久智, 芳山三喜雄, 五箇公一, 木村澄 (2015) ミツバチに寄生するアカリンダニ—分類, 生態から対策まで—. *日本応用動物昆虫学会誌* 59: 109–126.

松香光夫 (2003) 蜜源植物特集—蜜源植物特集にあたって—. *ミツバチ科学* 24:145-192.

Matsuura M (1984) Comparative biology of the five Japanese species of the genus *Vespa* (Hymenoptera, Vespidae). *The bulletin of the Faculty of Agriculture, Mie University* 69: 1-131.

三好教夫, 藤木利之, 木村裕子 (2011) 日本産花粉図鑑, 北海道大学出版会, 北海道.

村中孝司, 石井潤, 宮脇成生, 鷺谷いづみ (2005) 特定外来生物に指定すべき外来植物種とその優先度に関する保全生態学的視点からの検討. *保全生態学研究* 10: 19-33.

Nagamitsu T, Inoue T (1999) Differences in pollen source of *Apis cerana* and *Apis mellifera* at a primary beech forest in central Japan. *Journal of Apicultural Research* 38: 71-78.

Nakamura J, Seeley TD (2006) The functional organization of resin work in honeybee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 339–349.

Nakano C, Washitani I (2003) Variability and specialization of plant-pollinator systems in a northern maritime grassland. *Ecological Research* 18: 221-246.

日本養蜂はちみつ協会 (2005) 日本の蜜源植物. 日本養蜂はちみつ協会, 東京.

Odoux J F, Feuillet D, Aupinel P, Loublier Y, Tasei J N, Mateescu C (2012) Territorial biodiversity and consequences on physico-chemical characteristics of pollen collected by honey bee colonies. *Apidologie* 43: 561-575.

岡田一次 (1997) ニホンミツバチ誌. 玉川大学出版部, 東京.

Ono M, Okada I, Sasaki M (1987) Heat production by bailing in the Japanese honeybee, *Apis cerana japonica* as a defensive behavior against the hornet, *Vespa simillima xanthoptera* (Hymenoptera: Vespidae). *Experientia* 43: 1031-1032.

Ono M, Igarashi T, Ohno E, Sasaki M (1995) Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. *Nature* 377: 334-336.

小野正人 (1997) スズメバチの科学. 海遊舎, 東京.

Page RE, Fondrk MK (1995) The effects of colony-level selection on the social organization of honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies — colony-level components of pollen hoarding —. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 135-144.

Peters VE, Carroll CR, Cooper RJ, Greenberg R and Solis M (2013) The contribution of plants with a steady-state flowering phenology to native bee conservation and bee

- pollination services. *Insect Conservation and Diversity* 6: 45-56.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution* 25: 345-353.
- Putra RE, Nakamura, K (2009) Foraging ecology of a local wild bee community in an abandoned Satoyama system in Kanazawa, Central Japan. *Entomological Research* 39: 99-106.
- Rode J, Wittmer H, Emerton L, Schröter-Schlaack C (2016) Ecosystem service opportunities': A practice-oriented framework for identifying economic instruments to enhance biodiversity and human livelihoods. *Journal for Nature Conservation* 33: 35-47.
- Roulston TH, Goodell K (2011) The role of resources and risks in regulating wild bee populations 56: 293-312.
- Ruttner F (1978) Biometrical-statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. *Apidologie* 9: 363-381.
- 酒井哲夫, 小野正人 (1991) セイヨウミツバチとニホンミツバチの併飼蜂場での生態比較 (2) 花粉ダンゴの搬入と訪花特性. 玉川大学農学部研究報告 31: 169-178.
- 佐々木正己, 高橋羽夕, 佐藤至洋 (1993) ニホンミツバチとセイヨウミツバチの収穫ダンスの解析とそれに基づく採餌圏の比較. *ミツバチ科学* 14: 49-54.
- 佐々木正己 (1999) ニホンミツバチ—北限の*Apis cerana*—. 海遊舎, 東京.
- 佐々木正己 (2010) 蜂からみた花の世界—四季の蜜源植物とミツバチからの贈り物—. 海遊舎, 東京.

- Seeley TD, Visscher PK (1985) Survival of honeybees in cold climates-the critical timing of colony growth and reproduction-. *Ecological Entomology* 10: 81-88.
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry-the principles and practice of statistics in biological research* 3rd ed-. W.H. Freeman and Company, New York.
- 菅原道夫 (1998) ニホンミツバチの自然群とその生活—大阪府東北部において—. *ミツバチ科学* 19: 37-41.
- 菅原道夫 (2005) *ミツバチ学—ニホンミツバチの研究を通し科学することの楽しさを伝える—*. 東海大学出版社, 東京.
- Sugahara M, Nishimura Y, Sakamoto F (2012) Differences in heat sensitivity between Japanese Honeybees and hornets under high carbon dioxide and humidity conditions inside bee balls. *Zoological Science* 29: 30-36.
- Sugimura K, Yamada F, Miyamoto A (2003) Population trend, habitat change and conservation of the unique wildlife species on Amami island, Japan. *Global Environmental Research* 7: 79-89.
- 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. *ミツバチ科学* 23: 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: 71-76.
- Takahashi J, Yoshida T, Takagi T, Akimoto S, Woo KS, 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.

Taki H, Okabe K, Yamaura Y, Matsuura T, Sueyoshi M, Makino S, Maeto K (2010) Effects of landscape metrics on *Apis* and non-*Apis* pollinators and seed set in common buckwheat. *Basic and Applied Ecology* 11: 594-602.

Taki H, Yamaura Y, Okabe K, Maeto K (2011) Plantation vs. natural forest: Matrix quality determines pollinator abundance in crop fields. *Scientific Reports* 1: 132.

Tan K, Wang Z, Chen W, Hu Z, Oldroyd BP (2013) The 'I see you' prey-predator signal of *Apis cerana* is innate. *Naturwissenschaften* 100: 245-248.

The Ministry of the Environment (2010) Japan Biodiversity Outlook-Report of Comprehensive Assessment of Biodiversity in Japan. Global Biodiversity Strategy Office, Tokyo.

vanEngelsdorp D, Evans JD, Saegerman C, Mullin C, Haubruge E, Nguyen BK, Frazier M, Frazier J, Cox-Foster D, Chen Y, Underwood R, Tarpy DR, Pettis JS (2009) Colony collapse disorder: A descriptive study. *Plos One* 4: e6481.

vanEngelsdorp D, Meixner MD (2010) A historical review of managed honey bee populations in Europe and the United States and the factors that may affect them. *Journal of Invertebrate Pathology* 103: S80-S95.

van Nieuwstadt MGL, Iraheta CER (1996) Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* 27: 219-228.

鷺谷いづみ, 矢原徹一 (1996) 保全生態学入門—遺伝子から景観まで—. 文一総合出版, 東京.

鷺谷いづみ (2011) さとやま 生物多様性と生態系模様. 岩波書店, 東京.

- Watari Y, Nishijima S, Fukasawa M, Yamada F, Abe S, Miyashita T (2013) Evaluating the “recovery level” of endangered species without prior information before alien invasion. *Ecology and Evolution* 3: 4711-4721.
- Winfree R, Williams NM, Gaines H, Ascher JS, Kremen C (2008) Wild bee pollinators provide majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of Applied Ecology* 45: 793-802.
- Wu M, Sugimura Y, Takaya N, Takamatsu D, Kobayashi M, Taylor D, Yoshiyama, M (2013) Characterization of bifidobacteria in the digestive tract of the Japanese honeybee, *Apis cerana japonica*. *Journal of Invertebrate Pathology* 112: 88-93.
- Yamane S, and S Makino (1977) Bionomics of *Vespa analis insularis* and *V. mandarinia latilineata* in Hokkaido, Northern Japan, with notes on vespine embryo nests (Hymenoptera: Vespidae). *Insecta matsumurana. Series entomology. New series* 12: 1-33.
- 山下奉海, 田中進 (2011) 山口県内で発生したニホンミツバチのコロニー「崩壊」現象. *ミツバチ科学* 28: 73-80.
- 横井智之 (2005) レタスをかじるニホンミツバチ. *ミツバチ科学* 26: 98-100.
- Yokoi T (2014) Visitation and gnawing behaviour of Japanese honeybee *Apis cerana japonica* to lettuce. *Apidologie* 46: 489-494.
- 吉田忠晴 (1995) ニホンミツバチ *Apis cerana japonica* Radoszkowski とセイヨウミツバチ *Apis mellifera* L.の配偶行動に関する比較生態学的研究. 玉川大学農学部研究報告 35: 159-208.
- 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, 東京.

吉田忠晴 (2011) ミツバチの配偶行動. 日本農薬学会誌 36 : 497-502.

Yoshiyama M, Kimura K (2009) Bacteria in the gut of Japanese honey bee, *Apis cerana japonica*, and their antagonistic effect against *Paenibacillus larvae*, the causal agent of American foulbrood. *Journal of Invertebrate Pathology* 102: 91-96.

要旨

第1章 序論

ニホンミツバチは、アジアに生息するトウヨウミツバチの1亜種であり、コロニーの維持に必要な餌資源として、花蜜および花粉を採餌する過程で、農作物の授粉サービス、野生植物の送粉サービスや蜂蜜などの蜂製品の供給サービスにも寄与する。ニホンミツバチは、オオスズメバチを集団で熱殺するなどの、外来の家畜のセイヨウミツバチとは異なる生態特性を持つため、在来種の養蜂種として近年大きな期待が寄せられるようになってきた。その養蜂は、多くが各地域の森林の樹洞や墓などに生息する野生個体群から巣別れした蜂群の捕獲に依拠する。在来種養蜂を持続的に行っていくためには、野生個体群を健全な状態で保全し、持続可能な形でそのサービスを利用することが求められるため、その生態特性の把握や、生態系サービスの評価の重要性が指摘されている。しかしその一方で、我が国ではそのような研究の蓄積は少なく、コロニーのフェノロジーや営巣場所、天敵との関係に加え、サービスの評価の基礎となる、ニホンミツバチの花資源利用などの基礎的な情報さえ不足しているのが現状である。

そこで本研究では、分布域の北限近くに位置する岩手県一関市の里地里山地域と、分布の南限域に位置し、遺伝的に固有の地域個体群である可能性が示唆されている奄美大島を調査地として、ニホンミツバチコロニーの生態特性と花資源利用を評価した。特に奄美大島では、その保全に寄与する生態情報を可能な限り得ることを重視した。また、2つの地域を事例として、今後ニホンミツバチの持続可能な利用策を立案するうえで、留意すべき点についても検討した。

第2章 里山のニホンミツバチの生態特性：コロニーのフェノロジーと天敵オオスズメバチに対する防御行動

岩手県一関市の里地里山地域に生息するニホンミツバチコロニーのフェノロジーを明らかにするために、巣箱に営巣させた計4コロニーを対象に、主要な活動期間である4月～9月に、月に2回の頻度で巣箱内の貯蜜量・蜂児量を測定した。その結果、貯蜜量は6月後半と9月後半に有意に増加し、蜂児量は、9月後半に有意に減少した。これらの結果は、9月には越冬に向けて産卵数を減らし、餌資源の貯蔵量を増加させるとい

う生態を反映したものと考えられた。

また、オオスズメバチの来襲時期である秋季に、ニホンミツバチがタニソバ (*Persicaria nepalensis* (Meisn.) H. Gross.) の葉や花芽などを齧りとって採集し、巣箱の入り口周辺に塗り付ける行動を行うとともに、通常では見られない巣箱の入り口周辺でのダンス行動を行っていることを発見した。これらの行動は、ニホンミツバチがオオスズメバチに対して特異的に行う防御行動であるという仮説を検討するため、同時期にコロニーを襲撃するオオスズメバチ、キロスズメバチ、コガタスズメバチを用い、ミツバチコロニーへの模擬襲撃実験を行った。その結果、オオスズメバチに対してのみ、植物の採集と巣箱の入り口への塗り付け行動が起こることが確認された。さらに、ダンスを踊った個体と、ダンスを追尾した個体に個別のマーキングを行い追跡した結果、いずれも巣箱の入り口における塗り付け行動が確認された。

これらの植物を含む採集された物質のオオスズメバチへの作用機構は現時点では未解明であるが、オオスズメバチのマーキングフェロモンの活性を変化させる、あるいは巣箱の周囲に塗り付けられたマーキングフェロモンが、他のオオスズメバチ個体に伝わらないよう被覆する効果があると考えられた。さらに、巣箱の入り口でダンスを踊ることで、仲間へ迅速に情報を伝達している可能性が示唆された。

第3章 奄美大島のニホンミツバチの保全に向けた生態特性の把握：体サイズ、営巣場所、繁殖期のコロニーの活動と天敵

本章では、奄美大島のニホンミツバチの保全上の重要性を評価し、保全のための指針を作るために必要な基礎的な生態的知見を得ることを目的とした。まず、1) 営巣環境の把握を行うとともに、2) 奄美大島のワーカーと、東北地方や九州地方のワーカーとの体サイズの比較を行った。次に、3) 自然林の樹洞に営巣するコロニーと、里地の石墓に営巣するコロニーを対象として、採餌活動パターンおよび繁殖カーズの行動を把握するとともに、天候がそれらに及ぼす影響を把握した。また、4) 自然林内の樹洞のコロニーにおいて、分封が認められたので、その過程を観察した。これら一連の調査に際して、5) 天敵となり得る生物、巣に同居する生物と、ダニや病気による異常行動の兆候の有無に関する記録を行った。奄美大島のワーカー個体は、鹿児島、岩手県の個体と比較して、体サイズが有意に小さかった。また、コロニーの生存に大きな影響を与える捕食者や病気の兆候は観察されなかったものの、コガタスズメバチが盛

んにワーカーを捕食したのを確認した。営巣は自然林だけではなく人工物でも観察されたが、樹洞のコロニーのみ分封が観察された。一方、里地に営巣した複数のコロニーが殺虫剤などにより駆除されていたため、自然度の高い森林内の樹洞が、ニホンミツバチの個体群維持に重要であると考えられる。

第4章 里山におけるニホンミツバチの花資源利用の季節的変動

ニホンミツバチの主要な生息地の1つである里地里山地域では、開花植物の種構成や開花量が空間的季節的に大きく変動するため、花資源となる植物種も時空間的に大きく変化すると考えられる。しかし、里地里山における花資源利用の季節的なパターンについては、これまでほとんど報告されていない。そこで本章では、1) 定期的なルートセンサスによる訪花調査により、花資源として利用し、同時に送粉・授粉に寄与する可能性のある植物種およびランドスケープ要素を把握した。さらに、2) 巣に持ち帰る花粉荷の同定により、花資源利用を季節を通じて把握した。

ルートセンサスの結果、春季は主に畦畔・休耕田の草本植物、夏季は落葉広葉樹林の木本植物、秋季には畑地の作物を高頻度に利用していたことが明らかとなった。一方花粉荷の採集と分析の結果、春季から夏季にかけて、落葉広葉樹林の高木や低木を高頻度に利用し、秋季は、畑地や河川沿いなどの草本の利用頻度が高まった。これらの結果は、ニホンミツバチが営巣場所周囲の開花植物の時空間変動を反映した採餌活動を行うとともに、春から秋まで林床部の草本層、低木層、高木層まで幅広い階層の多様な植物種から採餌し、それらの送粉に寄与することを示唆していた。春季から夏季にかけて集中的に開花する落葉広葉樹林は、コロニーが成長し繁殖を行うにあたり、餌資源として特に重要であると考えられた。

第5章 奄美大島におけるニホンミツバチの花資源利用の時間的・空間的な変動

本章では、本土とは異なる植物のフロラ、開花フェノロジーを有する奄美大島において、1) コロニーの季節的な花資源利用を把握するとともに、2) 森林域が優占する本地域において、花資源利用の把握のための適切な手法を明らかにすることを目的とした。

花粉荷の分析と訪花調査の結果を総合すると、計40種の植物種の利用が明らかとなった。種まで同定できた30種の植物のうち、24種の在来種の植物の送粉（基盤サービス）と、3種の栽培植物の授粉（調節サービス）に寄与している可能性が示唆された。

各手法により把握された植物種数は、訪花調査では7種、花粉荷の分析では38種であり、後者の方がより多くの種を把握することが出来た。さらに微量花粉粒の分析を行うことで、主要花粉粒に含まれない9種の植物種を把握することができた。これらの結果から、自然性の高い亜熱帯性広葉樹林やその二次林において、ニホンミツバチの花資源利用を定量的に把握することを目的とする場合は、巣に持ち帰る花粉荷中の花粉粒をその中の微量花粉粒を含めて分析することが有効であると考えられる。

季節を通じて常緑広葉樹の高木や低木からの採餌が確認されたが、特に繁殖期である春季（2月、3月）には、岩手県と同様に森林域にマスフラワリングする木本類（リュウキュウバライチゴ、ハイノキ科など）からの高頻度の採餌が確認され、ニホンミツバチのコロニーの成長に寄与する重要な花資源を提供していると考えられた。なお、自然林の樹洞に営巣するコロニーでは、里地の石墓に営巣するコロニーと比較して、秋季においても森林域の花資源の比較的高頻度の利用（62.3%）が確認されたため、森林域の花資源への依存度がより高いと考えられる。

第6章 総合考察

本研究の結果、ニホンミツバチは各地域の気候や開花フェノロジー、生物相に応じて、独自の生態特性を持つことが明らかとなった。また、いずれの地域でも、広葉樹林の木本類はコロニーの繁殖時期に餌資源として高頻度の採餌が確認されるとともに、営巣場所としても重要な機能を持つことが示唆された。本研究から得られた結果を総合すると、野生個体群の保全のためには、営巣可能な大径木が生育し、高木や低木が多く開花する森林域の保全を重点的に行うことが重要であると考えられる。

ニホンミツバチによる養蜂が注目される一方で、外来の病害虫による野生個体群・飼育個体群への影響が全国レベルで拡大しつつある。コロニーの生存にとって脅威となるアカリダニの寄生の拡大は、高密度での飼育による盗蜂の誘発や、巣箱の移動などの人為的要因が、その原因として指摘されている。奄美大島の森林域で推定された野生群の生息密度は、およそ0.7コロニー/km²と低かったが、一般的に飼育群では、捕獲後に複数群を同所的に設置・管理することも多い。このような野生個体群下では通常起こりえないような高密度の蜂群配置により、一度病害虫が蔓延した場合は、その被害が甚大なものとなる可能性が高い。

ニホンミツバチの持続可能な利用のためには、野生個体群から過度な捕獲を行わない

ことに加え、高密度な飼育を可能な限り回避する必要があると考えられる。そのためには、各地域の野生個体群の大きさに応じた、適切な飼育個体群サイズを科学的知見に基づいて検証することが重要であろう。加えて、奄美大島や対馬のように、遺伝的に固有であることが指摘されている個体群の生息する島嶼では、島外からニホンミツバチを持ち込まず島内の個体群を持続的に利用することを推奨するなど、養蜂家のニホンミツバチの保全にかかわる知識の向上や外来病害虫に関する情報とその対策の浸透が必須である。これらを踏まえた、持続可能な養蜂が今後発展するためには、その生態特性や花資源利用、病害虫の問題などに関する科学的研究の発展と、養蜂の現場への研究成果の還元が不可欠である。

付録

付表 1-1. A 巣箱の 5 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種 (学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
落葉広葉樹林	トチノキ <i>Aesculus turbinata</i> Blume	16.11	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ヤマウルシ <i>Toxicodendron trichocarpum</i> (Miq.) Kuntze	12.42	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ウワミズザクラ <i>Padus grayana</i> (Maxim.) C.K.Schneid.	10.66	高木	野生在来
落葉広葉樹林	カスミザクラ <i>Cerasus leveilleana</i> (Koehne) H.Ohba	8.97	高木	野生在来
落葉広葉樹林	サワフタギ <i>Symplocos sawafutagi</i> Nagam.	6.05	低木	野生在来
落葉広葉樹林	ヤマフジ <i>Wisteria brachybotrys</i> Siebold et Zucc.	5.96	つる性木本	野生在来
落葉広葉樹林	クマイチゴ <i>Rubus crataegifolius</i> Bunge	4.13	低木	野生在来
落葉広葉樹林	ミツバアケビ <i>Akebia trifoliata</i> (Thunb.) Koidz.	3.86	つる性木本	野生在来
オープンランド	サンショウ <i>Zanthoxylum piperitum</i> (L.) DC.	3.55	低木	野生在来
オープンランド	ツバキ <i>Camellia japonica</i> L.	2.63	低木	園芸
落葉広葉樹林	イヌザクラ <i>Padus buergeriana</i> (Miq.) T.T.Yü et T.C.Ku	2.18	高木	野生在来
オープンランド	ヤマグワ <i>Morus australis</i> Poir.	1.67	高木	野生在来
オープンランド	クサノオウ <i>Chelidonium majus</i> L. subsp. asiaticum H.Hara	1.63	草本	野生在来
オープンランド	ミツバツチグリ <i>Potentilla freyniana</i> Bornm.	1.49	草本	野生在来
オープンランド	セイヨウアブラナ <i>Brassica napus</i> L.	1.31	草本	作物
落葉広葉樹林	ミズキ <i>Cornus controversa</i> Hemsl. ex Prain	1.2	高木	野生在来
オープンランド	セイヨウタンポポ <i>Taraxacum officinale</i> Weber ex F.H.Wigg.	0.92	草本	野生外来
落葉広葉樹林	ヤマウコギ <i>Eleutherococcus spinosus</i> (L.f.) S.Y.Hu	0.72	低木	野生在来
落葉広葉樹林	モミジイチゴ <i>Rubus palmatus</i> Thunb. var. <i>coptophyllus</i> (A.Gray) Kuntze ex Koidz.	0.67	低木	野生在来
落葉広葉樹林	タカノツメ <i>Gamblea innovans</i> (Siebold et Zucc.) C.B.Shang, Lowry et Frodin	0.51	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ヒメカンスゲ <i>Carex conica</i> Boott	0.4	草本	野生在来
オープンランド	ユリノキ <i>Liriodendron tulipifera</i> L.	0.29	高木	園芸
落葉広葉樹林	サワグルミ <i>Pterocarya rhoifolia</i> Siebold et Zucc.	0.23	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ホオノキ <i>Magnolia obovata</i> Thunb.	0.17	高木	野生在来
オープンランド	バッコヤナギ <i>Salix caprea</i> L.	0.11	高木	野生在来
落葉広葉樹林	タニウツギ <i>Weigela hortensis</i> (Siebold et Zucc.) K.Koch	0.06	低木	野生在来
落葉広葉樹林	カマツカ <i>Pourthiaea villosa</i> (Thunb.) Decne. var. <i>villosa</i>	0.06	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ニワトコ <i>Sambucus racemosa</i> L. subsp. <i>sieboldiana</i> (Miq.) H.Hara	0.06	高木	野生在来

付表 1-2. B 巣箱の 5 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種 (学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
落葉広葉樹林	トチノキ <i>Aesculus turbinata</i> Blume	42.36	高木	野生在来
落葉広葉樹林	サワフタギ <i>Symplocos sawafutagi</i> Nagam.	29.05	低木	野生在来
落葉広葉樹林	カスミザクラ <i>Cerasus leveilleana</i> (Koehne) H.Ohba	26.18	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ヤマウルシ <i>Toxicodendron trichocarpum</i> (Miq.) Kuntze	12.99	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ウワミズザクラ <i>Padus grayana</i> (Maxim.) C.K.Schneid.	11.48	高木	野生在来
落葉広葉樹林	クマイチゴ <i>Rubus crataegifolius</i> Bunge	9.49	低木	野生在来
落葉広葉樹林	ミズキ <i>Cornus controversa</i> Hemsl. ex Prain	5.54	高木	野生在来
オープンランド	サンショウ <i>Zanthoxylum piperitum</i> (L.) DC.	5.01	低木	野生在来
落葉広葉樹林	ヤマフジ <i>Wisteria brachybotrys</i> Siebold et Zucc.	3.1	つる性木本	野生在来
落葉広葉樹林	オオモミジ <i>Acer amoenum</i> Carrière	1.11	高木	野生在来
落葉広葉樹林	チゴユリ <i>Disporum smilacinum</i> A.Gray	0.87	草本	野生在来
オープンランド	セイヨウタンポポ <i>Taraxacum officinale</i> Weber ex F.H.Wigg.	0.5	草本	野生外来
落葉広葉樹林	イヌザクラ <i>Padus buergeriana</i> (Miq.) T.T.Yü et T.C.Ku	0.43	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ヤマウコギ <i>Eleutherococcus spinosus</i> (L.f.) S.Y.Hu	0.4	低木	野生在来
落葉広葉樹林	タカノツメ <i>Gamblea innovans</i> (Siebold et Zucc.) C.B.Shang, Lowry et Frodin	0.37	高木	野生在来
オープンランド	セイヨウアブラナ <i>Brassica napus</i> L.	0.28	草本	作物
オープンランド	クサノオウ <i>Chelidonium majus</i> L. subsp. asiaticum H.Hara	0.27	草本	野生在来
落葉広葉樹林	ミツバアケビ <i>Akebia trifoliata</i> (Thunb.) Koidz.	0.24	つる性木本	野生在来
オープンランド	ツバキ <i>Camellia japonica</i> L.	0.22	低木	園芸
オープンランド	ヒマラヤユキノシタ <i>Bergenia stracheyi</i> (Hook.f. et Thomson) Engl.	0.12	草本	園芸
オープンランド	サワオグルマ <i>Tephrosia pierotii</i> (Miq.) Holub	0.12	草本	野生在来
オープンランド	ミツバツチグ <i>Potentilla freyniana</i> Bornm.	0.08	草本	野生在来
オープンランド	ツツジ科 <i>Ericaceae</i> sp.	0.06	低木	園芸/野生在来
落葉広葉樹林	ヒメカンスゲ <i>Carex conica</i> Boott	0.06	草本	野生在来
落葉広葉樹林	タニウツギ <i>Weigela hortensis</i> (Siebold et Zucc.) K.Koch	0.06	低木	野生在来
落葉広葉樹林	モミジイチゴ <i>Rubus palmatus</i> Thunb. var. <i>coptophyllus</i> (A.Gray) Kuntze ex Koidz.	0.06	低木	野生在来

付表 1-3. A 巣箱の 6 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種 (学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
落葉広葉樹林	ノリウツギ <i>Hydrangea paniculata</i> Siebold	37.09	低木	野生在来
落葉広葉樹林	ハゼノキ <i>Toxicodendron succedaneum</i> (L.) Kuntze	28.74	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ヤマウコギ <i>Eleutherococcus spinosus</i> (L.f.) S.Y.Hu	28.7	低木	野生在来
オープンランド	シロツメクサ <i>Trifolium repens</i> L.	23.42	草本	野生外来
落葉広葉樹林	ウメモドキ <i>Ilex serrata</i> Thunb.	3.23	低木	野生在来

付表 1-4. C 巣箱の 6 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種 (学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
落葉広葉樹林	ウメドキ <i>Ilex serrata</i> Thunb.	83.77	低木	野生在来
オープンランド	シロツメクサ <i>Trifolium repens</i> L.	12.6	草本	野生外来

付表 1-5. A 巣箱の 7 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種 (学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
落葉広葉樹林	ウメドキ <i>Ilex serrata</i> Thunb.	158.14	低木	野生在来
落葉広葉樹林	ツルアジサイ <i>Hydrangea petiolaris</i> Siebold et Zucc./ イワガラミ <i>Schizophragma hydrangeoides</i> Siebold et Zucc.	12.71	つる性木本	野生在来
落葉広葉樹林	クリ <i>Castanea crenata</i> Siebold et Zucc.	7.72	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ギンリョウソウ <i>Monotropastrum humile</i> (D.Don) H.Hara	0.41	草本	野生在来
オープンランド	オオアワダチソウ <i>Solidago gigantea</i> Aiton subsp. <i>serotina</i> (Kuntze) McNeill	0.29	草本	野生外来
落葉広葉樹林	イソノキ <i>Frangula crenata</i> (Siebold et Zucc.) Miq.	0.24	高木	野生在来

付表 1-6. B 巣箱の 7 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種 (学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
落葉広葉樹林	ウメモドキ <i>Ilex serrata</i> Thunb.	60.48	低木	野生在来
落葉広葉樹林	クリ <i>Castanea crenata</i> Siebold et Zucc.	38.26	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ツルアジサイ <i>Hydrangea petiolaris</i> Siebold et Zucc./ イワガラミ <i>Schizophragma hydrangeoides</i> Siebold et Zucc.	10.27	つる性木本	野生在来
落葉広葉樹林	マタタビ <i>Actinidia polygama</i> (Siebold et Zucc.) Planch. ex Maxim.	0.84	つる性木本	野生在来
落葉広葉樹林	イソノキ <i>Frangula crenata</i> (Siebold et Zucc.) Miq.	0.54	高木	野生在来

付表 1-7. C 巣箱の 7 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種 (学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
落葉広葉樹林	ウメドキ <i>Ilex serrata</i> Thunb.	147.8	低木	野生在来
落葉広葉樹林	ツルアジサイ <i>Hydrangea petiolaris</i> Siebold et Zucc./ イワガラミ <i>Schizophragma hydrangeoides</i> Siebold et Zucc.	52.96	つる性木本	野生在来
落葉広葉樹林	クリ <i>Castanea crenata</i> Siebold et Zucc.	16.46	高木	野生在来
落葉広葉樹林	ノリウツギ <i>Hydrangea paniculata</i> Siebold	3.03	低木	野生在来
オープンランド	オオアワダチソウ <i>Solidago gigantea</i> Aiton subsp. <i>serotina</i> (Kuntze) McNeill	0.82	草本	野生外来
落葉広葉樹林	イソノキ <i>Frangula crenata</i> (Siebold et Zucc.) Miq.	0.6	高木	野生在来
落葉広葉樹林	マタタビ <i>Actinidia polygama</i> (Siebold et Zucc.) Planch. ex Maxim.	0.15	つる性木本	野生在来

付表 1-8. A 巣箱の 9 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種 (学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
落葉広葉樹林	タラノキ <i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem.	76.01	高木	野生在来
オープンランド	カナムグラ <i>Humulus scandens</i> (Lour.) Merr.	74.66	つる性草本	野生在来
オープンランド	アレチウリ <i>Sicyos angulatus</i> L.	71.07	つる性草本	野生外来
オープンランド	サルスベリ <i>Lagerstroemia indica</i> L.	5.78	高木	園芸
オープンランド	ツユクサ <i>Commelina communis</i> L.	4.82	草本	野生在来
オープンランド	ミゾソバ <i>Persicaria thunbergii</i> (Siebold et Zucc.) H.Gross	0.33	草本	野生在来

付表 1-9. B 巣箱の 9 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種 (学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
オープンランド	アレチウリ <i>Sicyos angulatus</i> L.	135.46	つる性草本	野生外来
落葉広葉樹林	タラノキ <i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem.	103.32	高木	野生在来
オープンランド	カナムグラ <i>Humulus scandens</i> (Lour.) Merr.	59.02	つる性草本	野生在来
オープンランド	ツユクサ <i>Commelina communis</i> L.	12.22	草本	野生在来
オープンランド	コスモス <i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	2.62	草本	園芸
オープンランド	サルスベリ <i>Lagerstroemia indica</i> L.	2.58	高木	園芸
オープンランド	ミゾソバ <i>Persicaria thunbergii</i> (Siebold et Zucc.) H.Gross	2.3	草本	野生在来
オープンランド	ススキ <i>Miscanthus</i> sp.	1.58	草本	野生在来
オープンランド	ヨモギ <i>Artemisia indica</i> Willd. var. <i>maximowiczii</i> (Nakai) H.Hara	0.55	草本	野生在来
オープンランド	ノコンギク <i>Aster microcephalus</i> (Miq.) Franch. et Sav. var. <i>ovatus</i> (Franch. et Sav.) Soejima et Mot.Ito	0.41	草本	野生在来

付表 1-10. D 巣箱の 9 月における花粉荷の植物種構成.

ランドスケープ要素	植物種(学名)	花粉荷の重量 (mg/h)	生活形	植物群
オープンランド	アレチウリ <i>Sicyos angulatus</i> L.	186.67	つる性草本	野生外来
落葉広葉樹林	タラノキ <i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem.	165.16	高木	野生在来
オープンランド	カナムグラ <i>Humulus scandens</i> (Lour.) Merr.	93.56	つる性草本	野生在来
オープンランド	コスモス <i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	3.96	草本	園芸
オープンランド	ツキミソウ <i>Oenothera tetraptera</i> Cav.	1.12	草本	園芸
オープンランド	ツユクサ <i>Commelina communis</i> L.	0.88	草本	野生在来