

ミツバチ科学

HONEYBEE SCIENCE

VOL. 19

NO. 3

1998

ミツバチヘギイタダニの遺伝子型の分布について

Lilia I. de Guzman and Thomas E. Rinderer

ミツバチヘギイタダニ *Varroa jacobsoni* Oudemans 1904 は、トウヨウミツバチ *Apis cerana* F. の寄生ダニとしてジャワやインドネシアではじめて発見された。このダニは、アジアへセイヨウミツバチ *A. mellifera* L. が養蜂種として導入された後で、セイヨウミツバチにも寄主範囲を広げ、結果として世界各地へその分布を広げていったとされる (Akranakul and Burgett, 1975; de Jong et al., 1982; Matheson, 1996)。ところが近年になって、このダニの各地の個体群の遺伝学的な研究によって、このダニに異なる遺伝子型が存在することが明らかになった。Anderson and Fuchs (1998) は、パプアニューギニアやジャワで得られたダニとドイツで集められたダニを比較してそれらが遺伝的に異なることを示した。また、ドイツのダニはブラジルのダニとも酵素タンパク質構造が異なっていることがアロザイム分析でわかっている (Issa, 1989; Rosenkranz

et al., 1989)。Kraus and Hunt (1995) はランダム PCR 多型解析法 (RAPD) によりドイツやアメリカのダニは、マレーシアのものとは遺伝子型が異なっていることを明らかにした。一方で、極東ロシアのダニと遺伝子型が似ていることもわかった (de Guzman et al., 1997)。この極東ロシアのダニの遺伝子型を「ロシア型」と呼ぶ。というのは、極東ロシアが、ヨーロッパ (Crane, 1978) や、その後北アメリカ (de Guzman et al., 1997) に分布したダニの原産地と考えられたからである。ところが、日本やブラジルに分布するダニの遺伝子型はロシア型ではなかった。ブラジルで見つかったダニは日本から侵入したとされる (de Jong and Goncalves, 1981) ので、この第二の遺伝子型を「日本型」とした (de Guzman et al., 1997)。筆者らは、2種類の RAPD プライマーを使ってロシア型と日本型とされるミツバチヘギイタダニの遺伝子型を調べた。OPE-07 プライマ

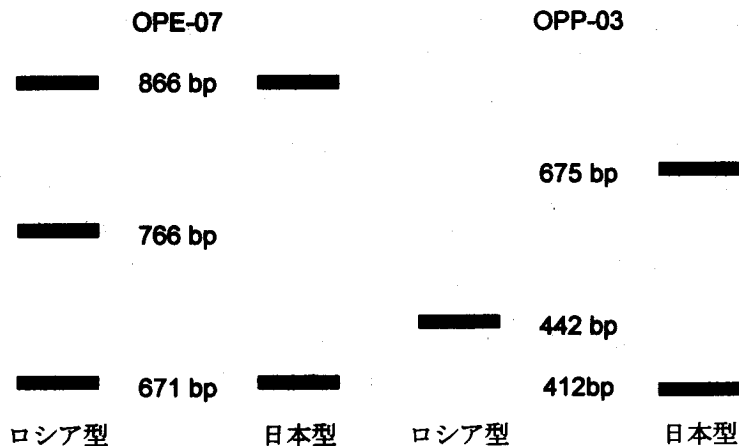


図1 2種のプライマー (OPE-07 と OPP-03) によるロシア型と日本型のバンドパターン

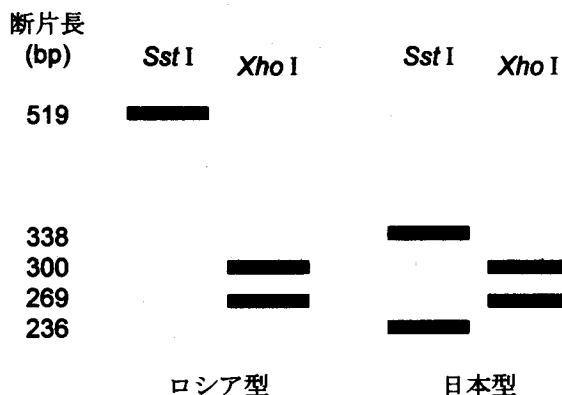


図2 2種の制限酵素 (*Sst* I と *Xho* I) によるロシア型と日本型のバンドパターン

ーを使用したときは、ロシア型では766bpのバンドが見られたが、日本型にはバンドは見られなかった(図1)。もう一つのOPP-03プライマーを使用したときは、ロシア型では日本型にはない422bpのバンド、日本型では675と412bpの二つの異なるバンドが検出された(図1)。

別の分子生物学的な手法では、ミトコンドリアDNAのチトクロームオキシダーゼI(COI)領域の部分が部域特定プライマーで増幅されることが確認されており(Anderson and Fuchs, 1998), このプライマーを使用してもロシア型と日本型を区別することができた(de Guzman et al., 1998a)。PCR増幅産物を制限酵素*Sst* Iで切断するとロシア型では519bpのバンドが1本、日本型では236と338bpの2本のバンドが検出された(図2)。また制限酵素*Xho* Iを使用した場合は、ロシア型、日本型ともに269と300bpの2本のバンドが検出された(図2)。*Xho* Iではロシア型と日本型を区別することはできなかったが、パプアニューギニアやジャワ、インドネシア産の、ロシア型や日本型とは異なる第三の遺伝子型をもつダニを見つけることができた。この第三の遺伝子型をPNG型とした(de Guzman et al., 1998a)。これはAnderson and Fuchs(1998)がNRP系統(non reproducing strain)と呼んでいるものである。

ダニの分布

Anderson and Fuchs(1998)やde Guzm-

an et al.(1997; 1998a)の調査では、ジャワとインドネシアのダニは、世界に分布している型ではなく、日本型やPNG型に較べてはるかに有意にロシア型が広く世界に分布しているのは明らかである。

De Guzman et al.(1997; 1998a; b)の調査結果をもとにすると、世界でのミツバチヘギイタダニの分布移動を立証できる。ヨーロッパのミツバチヘギイタダニは、1960年代にウクライナからの移民がロシアのプリモルスキー地方からミツバチをウクライナに持ち帰った時に、たまたま寄生していたものがもたれていると報告されている(Crane, 1978)。そこからこのダニはヨーロッパ各地に広がったのであろう(Akratanakul and Burgett, 1975; Crane, 1978; de Jong et al., 1982)。図3は、遺伝子型の解析結果を世界地図に示したもので、ロシア型の起源とされるプリモルスキー地方のミツバチヘギイタダニの遺伝子型は、モルドバ、ウクライナ、デンマーク、フランス、ドイツ、ギリシャ、イタリア、オランダ、ポルトガル、スペイン、イギリス、ユーゴスラビアなどのヨーロッパのダニの遺伝子型と同じロシア型である(de Guzman et al., 1997; de Guzman, 未発表データ)。モロッコでもロシア型が見つかったが、これはヨーロッパから持ち込まれたと考えられる。南アメリカのダニは、1971年に日本からパラグアイにミツバチが導入されたとき巣板と一緒に持ち込まれ、その1年後の1972年には、すでにブラジルでこ

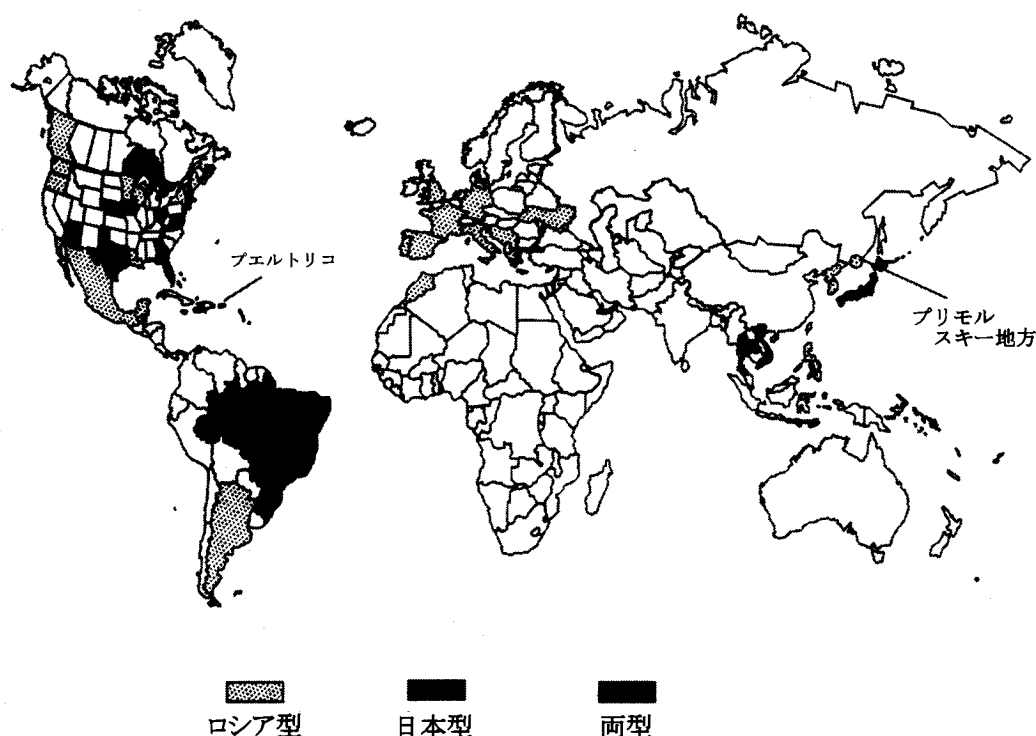


図3 ミツバチヘギタダニの遺伝型（ロシア型と日本型）の世界分布

のダニが発見されている (de Jong and Gonçalves, 1981; de Jong et al., 1982). 実際、日本とブラジルのダニは、同じ日本型であった。

一方、北アメリカではロシア型と日本型の両型が見つかっている (de Guzman et al., 1998 b). アメリカで2つの遺伝子型が見つかっている事実から、少なくとも2通り以上の侵入ルートが考えられる。これはアメリカに分布するダニは一度だけブラジルから侵入したという Delfinado-Baker and Houck (1989) の仮説と対照的である。ロシア型は、アメリカでは日本型よりも優占的に分布していることから (図3)、おそらくロシア型の方が先に侵入したと考えるべきであろう。分布域がロシア型の方が日本型よりも広いこともこの点を支持する。またカナダでは、同じくロシア型と日本型の両型が見つかっているが、これはおそらくアメリカでの両型の分布が拡大して、両方が見られるようになったと考えられる。プエルトリコのダニは、日本型の分子遺伝学的特徴をもっているの、南アメリカか、あるいは日本から一回だけ

持ち込まれたものであろう。メキシコのミョアカン州とベラクルス州で採集されたダニはロシア型だけであった。

アジアでトウヨウミツバチ (ダニの本来の寄主) とセイヨウミツバチ (導入された寄主) が現在同所的に生息する地域では、ロシア型と日本型の両方のダニが見られる。日本ではニホンミツバチとセイヨウミツバチから日本型だけが採集された (de Guzman et al., 1997). サンプル数が少ないのではっきりとしたことは言いえないが、韓国とフィリピンでセイヨウミツバチから得られたダニはいずれもロシア型だけであった。一方で、ベトナムやタイでは、両型のダニが見つかっているが、ベトナムではセイヨウミツバチにはロシア型が、トウヨウミツバチには日本型が寄生していた。このことは、ベトナムでセイヨウミツバチとトウヨウミツバチに寄生しているダニの繁殖様式にちがいがあるとい報告 (Boot et al., 1996) を説明できるかも知れない。タイでは、ロシア型と日本型の両型のダニともトウヨウミツバチ、セイヨウミツバ

ちいずれにも寄生している (de Guzman, 未発表データ)。両型のダニが2種のミツバチに寄生していることは、タイにおいてこのダニが、トウヨウミツバチからセイヨウミツバチに寄主を乗り替える際に、何ら特別な適応をしていないという Rath (1993) の主張を説明できると考えられる。

有害性

世界各地でミツバチヘギイタダニが蜂群にもたらす被害には大きな差がある。この被害状況のちがいは、ミツバチヘギイタダニの遺伝子型の差として説明することができるかも知れない。アジアにおいては、トウヨウミツバチがダニの繁殖を雄蜂の蜂児に制限していることと、成虫の体表上や巣房内のダニを感知して取り除く能力 (グルーミングや衛生行動) によってダニに対して抵抗性であることが知られている (Koeniger et al., 1981; Peng et al., 1987)。しかしながら、トウヨウミツバチのダニに対する抵抗性は、実際にはミツバチの性質ではなく、寄生しながらも寄主となる蜂群に被害を与えることができないダニの特定の遺伝子型の性質を反映していると考えられる。

ミツバチヘギイタダニは韓国 (Choi, 1988) やフィリピン (Cervancia, 1993) ではセイヨウミツバチに多大な損害を与えている。いずれの国もロシア型が分布している。しかしながら、日本における日本型ダニによるセイヨウミツバチの被害は致命的なものではないといわれる (訳注: 日本で被害が小さいのは蔓延初期に薬剤による防除が比較的効果的に行われたためという観測もある)。同様にパプアニューギニアやインドネシアでもセイヨウミツバチに対するダニの被害はほとんどない (Anderson, 1994; Anderson and Sukarsih, 1996)。タイでは、両型のダニがいるが、その被害についてはよくわかっていない。というのもタイではミツバチトゲダニ *Tropilaelaps clareae* の方がセイヨウミツバチに高頻度で寄生し、ミツバチヘギイタダニよりもはるかに深刻な被害を与えている (Burgett et al., 1983) からである。トウ

ヨウミツバチに対するロシア型、日本型のダニの影響は今後調査する必要があるだろう。

ブラジル (de Jong et al., 1984; Moretto et al., 1991; de Jong, 1996; de Jong and Soares, 1997) やプエルトリコ (Pesante, 私信) のアフリカ蜂化ミツバチでは、ダニの寄生によって蜂群が全滅することはないと報告されている。両国ともダニの遺伝子型は日本型である。アフリカ蜂化ミツバチの多いブラジルにおけるこのダニの被害が軽微な理由は、アフリカ蜂化ミツバチの抵抗性が強いこと (Moritz and Hanel, 1984; Moretto et al., 1991b)、あるいは気候によるものであると考えられてきた (de Jong et al., 1984; Moretto et al., 1991a)。しかし、プエルトリコのセイヨウミツバチ (Pesante, 私信) と、アメリカからブラジルに輸入されたセイヨウミツバチはいずれもダニに対して抵抗性であった (de Jong and Soares, 1997)。

ヨーロッパ (Ritter et al., 1984; Kulinčević and Rinderer, 1988) やアメリカ (Hoff and Willet, 1994) ではダニの寄生がセイヨウミツバチの蜂群に甚大な被害を与えている。ヨーロッパにはロシア型のみが、アメリカにはロシア型が日本型よりも優占して分布している。それでもなお、アジアにも最低3種類の遺伝子型のダニが分布し、アメリカには2型のダニが分布していることは、ミツバチ自体の抵抗性に差があるという報告に疑問を投げかけるものになる。これに答えるためにはダニの遺伝子型と有害性との関連を調べる必要がある。そうした情報がダニに対するミツバチの抵抗性の根本を理解する上で役に立つだろう。そのために、ダニに対するセイヨウミツバチの抵抗性を評価する場合や、その他ダニ関連の実験を行う場合にダニの遺伝子型を知っておくことが重要である。トウヨウミツバチとセイヨウミツバチに寄生するミツバチヘギイタダニが同じなのか異なるのか重要になるアジアでの研究でも、ダニの遺伝子型を比較調査の一部として評価しておくべきであろう。

(著者の住所は下記参照) (翻訳 高橋 純一)

引用文献

- Akratanakul, P. and M. Burgett. 1975. *Bee World* 56: 119-121.
- Anderson, D.L. 1994. *Apidologie* 25: 412-421.
- Anderson, D.L. and Sukarsih. 1996. *Apidologie* 27: 461-466.
- Anderson, D.L. and S. Fuchs. 1998. *J. Apic. Res.* In press.
- Boot, W. J., J.N.M. Calis, J. Beetsma, D. M. Hai, N. K. Lan, T.V. Toan and L.Q. Trung. 1996. *Apidologie* 27: 282-283.
- Burgett, M., P. Akkratanakul and R.A. Morse. 1983. *Bee World* 64: 25-28.
- Cervancia, C.R. 1993. Proc. Beenet Asia: workshop on priorities in R&D on beekeeping in tropical Asia. Kuala Lumpur. pp. 49-63.
- Choi, S.Y. 1988. In *Africanized Honey Bees and Bee Mites* (Needham G.R., Page R.E. Jr, Delfinado-Baker M., Bowman C.E. eds). Ellis Horwood, New York. pp. 413-416.
- Crane, E. 1978. *Bee World* 59: 164-167.
- de Jong, D. 1996. *Bee World* 77: 67-70.
- de Jong, D. and L.S. Goncalves. 1981. *Am. Bee J.* 121: 186-189.
- de Jong, D., R.A. Morse and G.C. Eickwort 1982. *Ann. Rev. Entomol.* 27: 229-252.
- de Jong, D., L.S. Goncalves and R.A. Morse. 1984. *Bee World* 65: 117-121.
- de Jong, D. and A.E.E. Soares. 1997. *Am. Bee J.* 137: 742-745.
- Delfinado-Baker, M. and K. Aggarwal. 1987. *Internat. J. Acarol.* 13: 233-237.
- Delfinado-Baker, M. and M.A. Houck. 1989. *Apidologie* 20: 345-358.
- Guzman, L.I. de, T.E. Rinderer and J.A. Stelzer. 1997. *Biochem. Genet.* 35: 327-335.
- Guzman, L.I. de, T.E. Rinderer, J.A. Stelzer and D.L. Anderson. 1998a. *J. Apic. Res.* In press.
- Guzman, L.I. de, T.E. Rinderer and J.A. Stelzer. 1998b. *Apidologie*. In press.
- Hoff, F.L. and L.S. Willet. 1994. USDA Agric. Econ. Rep. No. 680.
- Issa, M.R.C. 1989. *Apidologie* 20: 506-508.
- Koeniger, N., G. Koeniger and N.H.P. Wijayagunasekara. 1981. *Apidologie* 12: 37-40.
- Kraus, B. and G. Hunt. 1995. *Apidologie* 26: 283-290.
- Kulinčević, J.M. and T.E. Rinderer. 1988. In *Africanized Honey Bees and Bee Mites* (Needham G. R., Page R. E. Jr, Delfinado-Baker M., Bowman C.E. eds). Ellis Horwood, New York. pp. 434-443.
- Matheson, A. 1996. *Bee World* 77: 45-51.
- Moretto, G., L.S. Goncalves, D. de Jong and M.Z. Bichuette. 1991a. *Apidologie* 22: 197-203.
- Moretto, G., L.S. Goncalves and D. de Jong. 1991 b. *Am. Bee J.* 131: 434.
- Moritz, R.F.A. and H. Hanel. 1984. *Esch. Z. Angew. Ent.* 97: 91-95
- Oudemans, A.C. 1904. *Notes Leyden Mus.* 24: 216-222.
- Peng, Y.S., Y. Fang, S. Xu and L. Ge. 1987. *J. Invertebr. Pathol.* 49: 44-60.
- Rath, W. 1993. In *Asian Apiculture* (Connor L.J., Rinderer T., Sylvester H.A., Wongsiri S. eds). Wicwas Press, Cheshire, Connecticut, pp. 417-426.
- Ritter, W., E. Leclercq and W. Koch. 1984. *Apidologie* 15: 389-400.
- Rosenkranz, P., M. Issa, A. Rachinsky, A. Strambi and C. Strambi. 1989. In *Present Status of Varroa mite control* (R. Cavalloro ed.). Proc EC Experts' Group meeting. Udine, 1988. Luxembourg, pp. 193-198.
- DE GUZMAN, LILIA I. and THOMAS E. RINDERER. Distribution of the Japanese and Russian genotypes of *Varroa jacobsoni*. *Honeybee Science* (1998) 19 (3): 115-119. ARS, USDA, Honey-Bee Breeding, Genetics and Physiology Laboratory, 1157 Ben Hur Road, Baton Rouge, LA 70820, USA.

Recent genetic studies of different populations of *Varroa jacobsoni* Oudemans revealed the presence of different genotypes. *V. jacobsoni* from much of Europe and North America were similar to mites collected from far-eastern Russia. This mite type was called "Russian" since far-eastern Russia is considered to be the source of the mites distributed to Europe. The Russian genotype of *V. jacobsoni* was genetically different from a genotype found in Japan and Brazil. Since Japan is the source of the mites found in Brazil, this second *V. jacobsoni* genotype was called "Japanese". However, the Russian type is more predominant worldwide than the Japanese genotype. The establishment of different *V. jacobsoni* genotypes and their distribution may explain the differences in the virulence of this parasite reported throughout the world.

最近の研究から

透明な人工巣房を使ったミツバチヘギイタダニの行動観察

セイヨウミツバチ養蜂に大打撃をもたらすミツバチヘギイタダニについては、これまでも多くの研究が行われていたが、ミツバチの巣房内という極めて観察の困難な場所で生活史の大半を過ごすことから、その生態についての知見はほとんどなかった。

Donze and Guerin は、透明なポリスチロール製の人工巣房を直接ミツバチの巣板に入れて女王蜂に産卵させ、これにダニを自然寄生させるという画期的な方法を開発して、これまで謎であったミツバチヘギイタダニの生態を次々と解明することに成功した。ここではその第1報の概要を紹介する。

巣房内でのミツバチヘギイタダニの行動

ミツバチの巣房内で交尾を終えたミツバチヘギイタダニの雌成虫は、蓋がけ直前の蜂児巣房に侵入し、働き蜂によって蓋がけされるまで見つからないようにじっと身を潜めている。その後、ミツバチの幼虫は体を反転させながら糸を吐き繭を紡ぐが、このとき雌ダニは幼虫に押し潰されないように巣房壁へ移動し、ミツバチ幼虫が前蛹になるのを待っている。

前蛹になると雌ダニは、ミツバチ前蛹の腹部で吸汁および排泄を行い、巣房壁に産卵をする。最初、雄卵を産み、続いて雌卵を産む。働き蜂に寄生した時は雌卵を4個、雄蜂の場合5個産卵して育てることができる。この雌卵数の違いは、それぞれ働き蜂と雄蜂の蓋がけ後成虫になるまでの発育時間の相違（働き蜂270時間、雄蜂330時間）と関係しているらしい。さらに雌ダニは、ミツバチが前蛹の段階ですでに産卵と排泄場所を決めているらしく以後同じ場所で産卵と排泄を行っている。産卵場所と排泄場所をそれぞれ1か所に定めることは、生息環境の汚染防止や空間の有効利用に効果的であると考えられる。

ミツバチが前蛹から蛹になるとき雌ダニは巣房壁で待機している。そして蛹化が終わると直ちに雌ダニは、蛹の両方の後脚をそれぞれ外側にずらす行動をとる。そうして腹部のスペースを広くして排泄場所をつくり、そのすぐそばの腹部第5節の腹面側に1か所吸汁口をつくる。

やがて幼虫ダニが孵化してくると、母ダニが開けた1か所の吸汁口からミツバチの体液を摂取する。また排泄場所は、排泄の他に脱皮や交尾場所にもなっていることがわかった。

ミツバチヘギイタダニの社会性

もし母ダニが何らかの理由で死亡したりすると、残された幼虫ダニだけではうまく吸汁口を腹部第5節に開けることができず、たとえ他の場所に吸汁口を開けることができたとしても出血がひどく幼虫ダニは溺れ死んでしまう。幼虫ダニは、母ダニが開けた吸汁口がないとうまく育つことができないと考えられる。この結果から母ダニが開けた吸汁口をやる行動は、ダニの親による子の保護（給餌）であると考えられる。また一つの巣房に複数の雌ダニが寄生することがしばしば観察されているが、このときも排泄場所や吸汁場所はただ1か所に定められていて、同世代のダニどうしが互いに争うことなくこれらの場所を共同で使用していることが観察されている。

一連の観察から真社会性のミツバチに寄生するこの小さなダニでも、母親による子の給餌や同世代間の共存といった生態が明らかになり、ミツバチヘギイタダニにおける亜社会性の発見となった。

Donze, G. and P. M. Guerin. 1994. Behavioral attributes and parental care of *Varroa* mites parasitizing honeybee brood. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 305-319. (高橋 純一)