

令和 6 年度持続的生産強化対策事業  
養蜂等振興強化推進（全国公募事業）

## 養蜂技術指導手引書 2024

# ミツバチ ヘギイタダニの 生物学

中村 純



一般社団法人 日本養蜂協会



養蜂技術指導手引書 2024

# ミツバチヘギイタダニの生物学

中村 純

一般社団法人 日本養蜂協会



## 目次

|                       |    |
|-----------------------|----|
| ミツバチヘギイタダニとバロア症 ..... | 4  |
| 名前と分類 .....           | 6  |
| 種と遺伝子型 .....          | 8  |
| 寄主転換 .....            | 10 |
| ミツバチヘギイタダニの分布拡大 ..... | 13 |
| ミツバチヘギイタダニの形態 .....   | 16 |
| ミツバチヘギイタダニの発生 .....   | 21 |
| ミツバチヘギイタダニの生活史 .....  | 23 |
| 引用文献 .....            | 35 |
| あとがき .....            | 45 |

# ミツバチヘギイタダニとバロア症

ミツバチヘギイタダニ *Varroa destructor* は、トウヨウミツバチ *Apis cerana* を原寄主とする、アジア原産のミツバチの外部寄生性のダニで、19世紀から20世紀初頭にトウヨウミツバチの生息地に持ち込まれたセイヨウミツバチ *Apis mellifera* に寄生するようになり (Oldroyd, 1999), 1980年～1990年代に全世界へ分布を拡げた (Crane, 1990)。

ミツバチヘギイタダニだけではなく、成蜂の気管に寄生するアカリンドニ *Acarapis woodi* などを含む、ミツバチ寄生ダニによるミツバチの不調や蜂量の減少、最終的な蜂群崩壊については、ダニが媒介するウイルスが原因ともされるが、総合的に寄生ダニ症候群 Parasitic Mite Syndrome (PMS) と呼ぶことが提案されている (Shimanuki et al, 1994)。

このうち特にミツバチヘギイタダニを主要原因とする総合的な症状にはバロア症 varroosis の呼称が充てられる。蜂児巣板が診断に利用されることはあるものの、バロア症自体は蜂群における総合的な症状であり、例えば無蜂児期にも症状は継続しているため、より広範な、つまり、蜂児、成蜂、蜂群レベルでの診断技術が求められる (表1)。なお、バロア症の呼称については Shabanov et al (1978) が varroatosis を提案したほか、varroosis などの表記も見られるが、寄生生物感染症の一般的な命名法に基づいて varroosis に統一されており (Piotrowski, 1982), その和訳語は、長らく「バロア病」とされてきたが、2020年からは「バロア症」に改められている。

バロア症は世界動物保健機関 WOAHP の陸上動物衛生基準に記載される6種の蜂病のひとつで (World Organisation for Animal Health, 2024), 日本では1999年より家畜伝染病予防法の届出伝染病に指定され、発生状況が監視されている (図1)。近年まで、養蜂大国の中で唯一ミツバチヘギイタダニの清浄国であったオーストラリアでも、2022年に感染が拡大して、2023年には汚染国となった (後述)。こうして現在、バロア症は世界的に見て最も深刻なミツバチの病気のひとつと位置付けられ、養蜂産業のみならず、ミツバチによる送粉 (花粉交配) が重要な位置づけとなる農業生産や生態系の保全にも深刻な影響を及ぼしている。

ミツバチヘギイタダニはミツバチの終齢幼虫から蛹に寄生してその体液を摂取して増殖し、羽化する働き蜂や雄蜂に程度の差こそあれ何らかの影響をもたらす。また成蜂にも寄生して栄養摂取し、同時に多種のウイルスの感染を媒介して、様々な病変をミツバチの個体から蜂群に拡げる。

表1 バロア症は総合的に把握される

| 症状の出現 | 状況 (ダニおよび働き蜂) による                                                          | 状況の把握 (簡易診断)                                                                                |
|-------|----------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|
| 蜂児    | 終齢幼虫期にダニが侵入<br>前蛹期に摂食開始<br>産卵・孵化によりダニが増殖<br>蓋が除かれ、蛹が露出                     | 雄蜂有蓋蜂児の摘出、感染確認<br>蜂児パターンの確認                                                                 |
| 成蜂    | 羽化不全 (脱皮殻の付着, 死亡落下)<br>翅の縮れ<br>腹部の短縮<br>寿命の短縮<br>行動異常・機能不全<br>働き蜂の胸部や腹部にダニ | 成蜂上のダニの目視 (感染確認)<br>縮れ翅個体の目視確認<br>シュガーロール等による寄生率の確認<br>巣門付近への這い出しの確認<br>巣房底の羽化不全個体 (死体) の確認 |
| 蜂群    | 巣板面、巣房入口周辺を歩くダニ<br>蜂児巣板の異常 (虫食い状)<br>(急激な) 蜂量の減少                           | 蜂量の変化の把握<br>巣屑中の落下ダニの目視<br>巣箱底、巣門前の落下ダニと確認<br>ダニ剤使用時の落下ダニの確認                                |

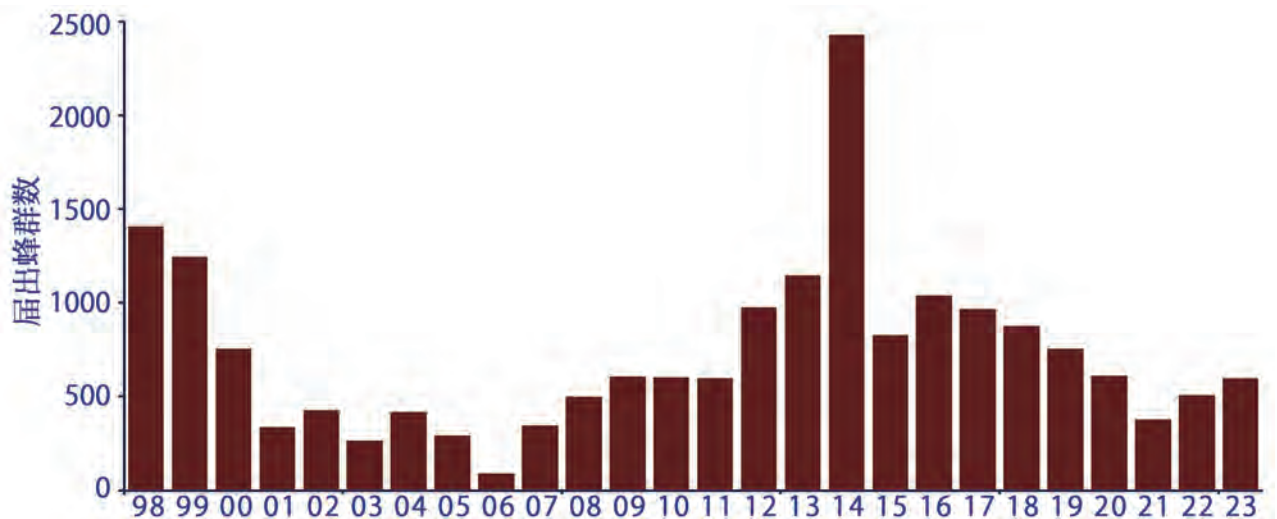


図1 国内におけるバロア症の届出状況 (群数)

農林水産省監視伝染病発生状況の累年比較 (平成 10 年～令和 5 年次) を基に作図。

統計上、1998 年に監視を始めてから、2014 年 (平成 26 年) の年間 2427 群の届出数が過去最大値で、過去 5 年間の平均は約 570 ± 140 群となっている。ただし小規模な届出 (1 件あたり 1 ～ 2 群) が多いこと、全届出蜂群数の 1% にも満たないことから、実際の発生状況を反映しているものとは考えにくい。

またダニは体表に付着したハチノスカビ *Ascosphaera apis* (チョーク病の原因生物) の孢子や数種の細菌も運んでしまう (Alippi et al, 1995; Truong et al, 2023)。

原寄主のトウヨウミツバチでは長い間の共適応の結果、寄主とダニとの間で均衡状態が構築され、すでに大きな被害が発生することはないが、新寄主であるセイヨウミツバチでは、寄主とダニ、さらにはウイルスの共存バランスが崩れており (Sumpter and Martin, 2004)、あるいはウイルスの感染媒介者としてのダニの位置づけが大きくなった結果 (Lamas and Evans, 2024)、蜂群の維持が困難となり、現状ではミツバチヘギイタダニが養蜂の最大の脅威として認識されている。

バロア症を定義する場合、蜂群内にミツバチヘギイタダニが見られる場合を「感染」と呼ぶ (De Jong, 1997)。蜂群内にミツバチヘギイタダニがいても、特に臨床症状が見られない場合もある。しかし、侵入から定着、発症までは一連の流れであり、侵入を感染の端緒と考えることが医療の分野でも一般化しつつある。ミツバチの健康状態の改善を目指して、2014 年にアメリカの養蜂関連の行政官、研究者、企業、養蜂家、環境保全、農業ビジネス分野等々の関連分野によって組織された The Honey Bee Health Coalition (ミツバチ健康連合) が、成蜂における寄生率 1% を即時管理点としており (Honey Bee Health Coalition, 2022)、蜂群内でのミツバチヘギイタダニの発見を感染と考えるのはいまや必然である。

ミツバチヘギイタダニの対策においては、養蜂技術、化学薬品、抵抗性ミツバチの系統作出を 3 つの柱とする考え方もあるが (Bubnič et al, 2021)、総合的な防除を考える上でも、すべての方策に共通して必要となるのは、ミツバチヘギイタダニについての広範な基礎知識である。バロア症の蔓延を抑制し、健全な養蜂を持続性高く維持するためにも、まずは養蜂の敵、つまりミツバチヘギイタダニを知ることが重要である (Reams and Rangel, 2022)。

ミツバチヘギイタダニについて日本語で書かれた解説としては、本事業で再改訂版が製作された、養蜂技術指導手引書 V 「養蜂における衛生管理～ダニ防除技術」 (木村ほか, 2023) が日本養蜂協会のサイトからダウンロードして読めるほか、日本応用動物昆虫学会誌 (和文誌) に掲載された坂本 (2021) による特にダニ耐性ミツバチに重点をおいた総説も、科学技術情報発信・流通総合システム (J-Stage) からダウンロード可能である。また東 (2022) による防除全般についての情報量が多い著作「ミツバチのダニ防除」も刊行されている。その上で本書は、やや不十分なダニの生物学的側面についての知識を補足する目的で製作された。

## 名前と分類

オランダのライデン博物館に、インドネシア（当時はオランダ領東インド）のジャワ島でトウヨウミツバチの巣から採集されたダニ 4 匹の標本が届き、当時、オランダ随一のダニの専門家であった Anthonie Cornelis Oudemans によって、新属 *Varroa* および新種 *Varroa jacobsoni*（現和名ジャワミツバチヘギイタダニ）が記載された（Oudemans, 1904, 図 2）。属名の“*Varroa*”は、共和制ローマの政務官で、学者、さらには著述家としても知られ、養蜂を含めた著作もある Marcus Terentius Varro (BC116 ~ BC27) に由来する（Peck, 2021）。種名の“*jacobsoni*”は、このダニの標本を送った採集者 Edward Jacobson への献名である。*Varroa* 属の和名についてはミツバチヘギイタダニ属とすることが坂本・岡部(2017)によって提案されている。

1944 年にはシンガポール島（当時は日本の占領下）で、トウヨウミツバチの育児巣房から 4 匹のダニが採集され、のちにオーストラリアの Carl E. M. Gunther によって *Myrmozercon reidi* として記載された（Gunther, 1951）。採集された 4 匹は第二若虫で、ミツバチの蛹から吸血するところも目撃されていた。なお、4 匹のうち小型の 1 匹は雄であった。若虫だけでは新属の記載に正当性が得られないことから、1903 年にトゲダニ科の新属とされた *Myrmozercon* 属を妥協的に選択したようである。種名の“*reidi*”は採集者の John Reid（捕虜として基地内の病院で養蜂を担当していた）への献名である（Gunther, 1951）。なお、国際動物命名規約に基づいて、先取権のある *Varroa jacobsoni* が有効名となり、*Myrmozercon reidi* は同種異名（シノニム）となっている（Delfinado and Baker, 1974）。

2000 年には、後述するように、バロア症の原因生物として世界各地に分布を拡大したのは別種であるとして、韓国で採集されたダニをタイプ標本として新種 *Varroa destructor* が記載された（Anderson and Trueman, 2000）。種名の“*destructor*”は「破壊者」を意味するラテン語であるが、例えば、バナナなど熱帯果樹の深刻な害虫であるウスイロマルカイガラムシ *Aspidiotus destructor* Signoret 1869、日本への侵入が警戒される小麦類の害虫のヘシアンバエ *Mayetiola destructor* Say 1817、2018 年に日本への侵入が確認された、生活害虫で、農業被害も起こす外ミゾヒメアリ *Trichomyrmex destructor* Jerdon 1851 など、世界中で分布を拡大して深刻な農業被害を及ぼす害虫類に同じ種名を持つものが散見される点は、命名者の共通の思いが感じられて興味深い。

ミツバチヘギイタダニという和名の由来については、これといった定説は確認できていない。ミツバチヘギイタダニの「ヘギイタ」とは木材を剥いで作る薄板（折板または剥板と表記する）のことである。

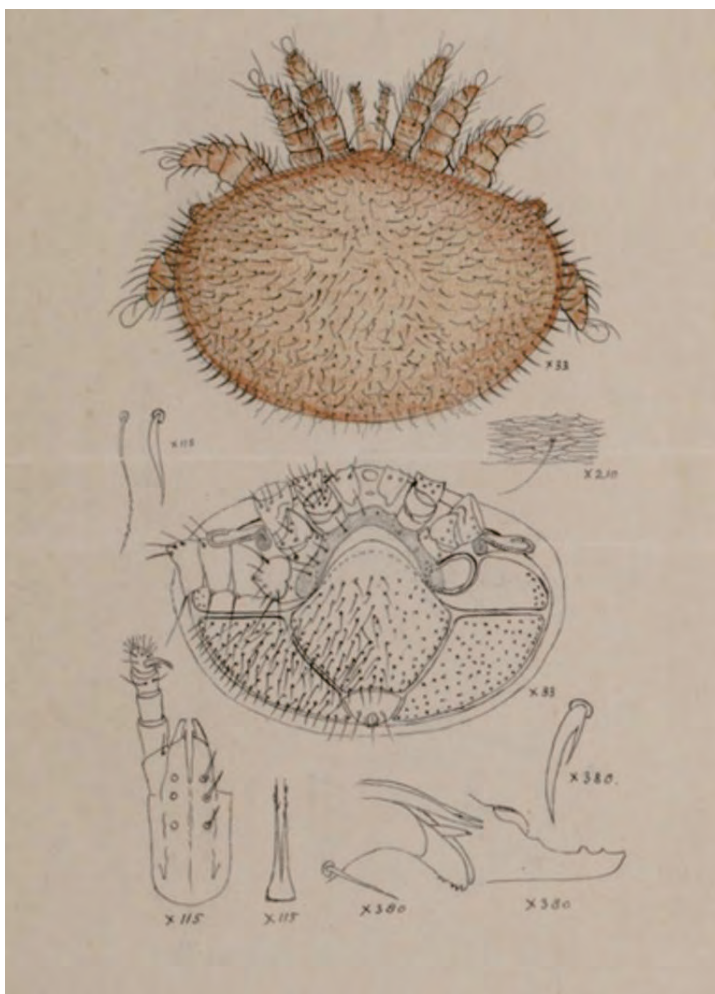


図 2 Oudemans による *Varroa jacobsoni*

Naturalis Biodiversity Center 所蔵

折板は鉋を使わないため木材繊維が切断されておらず、豊かな艶があるのが特徴となる。赤みのあるスギの芯材を使った折板も利用され、その経時色が深い艶のある赤褐色で、まさにこのダニの雌成虫の体色そのものである（図 8 参照）。したがって、「ミツバチに寄生する折板色のダニ」との意味で命名されたものと推察される。

この「ミツバチヘギイタダニ」という和名は、本来は *V. jacobsoni* に与えられたものであるが、日本国内では元来 *V. destructor* だけが生息しており、またバロア症の原因生物として、生物学以外の広範な関係者が共有する情報の一貫性を維持するため、ミツバチヘギイタダニを *V. destructor* の和名として継続利用し、代わりに *V. jacobsoni* には最初の標本の採集地を冠して、新たにジャワミツバチヘギイタダニの和名が提案された（中村・吉田, 2003）。ただし、ジャワミツバチヘギイタダニの分布はジャワ島あるいはインドネシアという狭域ではなく、インドからタイ、ベトナム、マレーシア、インドネシアに至る熱帯アジアの広い地域である（Navajas et al, 2010）。

なお、上記のような経緯から、ミツバチヘギイタダニに関する学術情報を扱う場合、2000 年以前に *V. jacobsoni* に関するものとして報告された、特に本来の分布域以外での研究情報のほとんどは *V. destructor* についてのものであり、読み替える必要が生じている。

上位分類～目と科の変遷

ミツバチヘギイタダニはトゲダニ目 Mesostigmata トゲダニ科 Laelapidae ミツバチヘギイタダニ属 *Varroa* に分類される 4 種のダニの 1 種となる（表 2; 表 3 参照）。

ダニ類はサソリ類、クモ類とともにクモガタ綱（クモ綱）を構成しており、その中で最大の種数を誇る。ダニ類は長らく分類階級を目（ダニ目）としていたが、多系統の可能性が高いことから、現在はダニ亜綱 Acari に昇格している（島野, 2018）。この直下に胸穴ダニ上目 Parasitiformes が置かれ、トゲダニ目もここに所属する。

Oudemans (1904) は、このダニの雌成虫のみを観察し、若虫や雄の形態については不明なままであったため、暫定的にトゲダニ科 Laelapidae トゲダニ亜科 Laelaptinae に分類した。

1974 年に、顎体部の剛毛が少ないこと、鋏角の形状が特異的であることを根拠に、ミツバチヘギイタダニ属とユーバロア属 *Eugarroa* で構成されるヘギイタダニ科 Varroidae（和名は坂本・岡部（2017）による）が新設された（Delfinado and Baker, 1974）。しかしその後、別の亜科 Melittiphidinae 内に再整理され、ハチ目昆虫に寄生するトゲダニ数種（ミツバチトゲダニ属 *Tropilaelaps*, ユーバロア属を含む）とともにミツバチヘギイタダニ族 Varroini としてまとめられた（Casanueva, 1993）。

最近の多遺伝子の塩基配列に基づく系統解析からは、科から降格したミツバチヘギイタダニ亜科 Varroinae（ミツバチヘギイタダニ属とユーバロア属の 2 属で構成）としてトゲダニ科に内包することが提案されている（Oh et al, 2024）。

ただ、ダニ類の分類学自体がまだ変遷途上で流動的な部分を含んでおり、またダニの分類学には直接的な関わりを持たないミツバチ研究者の間では、現在もヘギイタダニ科 Varroidae の利用が通用していて、最近の論文においてもこの表記がしばしば見られる。

表 2 ミツバチヘギイタダニの分類

| 分類階級 | 名称                                  |
|------|-------------------------------------|
| ドメイン | 真核生物 Eukaryota                      |
| 界    | 動物界 Animalia                        |
| 門    | 節足動物門 Arthropoda                    |
| 亜門   | 鋏角亜門 Chelicerata                    |
| 綱    | クモガタ綱 Arachnida                     |
| 亜綱   | ダニ亜綱 Acari                          |
| 上目   | 胸穴ダニ上目 Parasitiformes               |
| 目    | トゲダニ目 Mesostigmata                  |
| 科    | トゲダニ科 Laelapidae                    |
| 亜科   | ミツバチヘギイタダニ亜科 Varroinae              |
| 属    | ミツバチヘギイタダニ属 <i>Varroa</i>           |
| 種    | ミツバチヘギイタダニ <i>Varroa destructor</i> |

# 種と遺伝子型

## 種の再定義

ダニによる養蜂被害が報告され、このダニに対する研究者の関心が高まる中、各地で得られるミツバチヘギイタダニの雌成虫は、形態的特徴は極めて類似するものの、セイヨウミツバチに寄生しているものは一般的にトウヨウミツバチに寄生するものよりも体サイズが大きいという認識が広まった。そこで Delfinado-Baker and Houck (1989) は 17 か国から集めたダニの形態形質を解析し、地域間差に基づいて異なるバイオタイプが含まれていると結論した。

寄主ごとの繁殖可能性にも明確な差が見られる。このダニは原寄主であるトウヨウミツバチでは、雄蜂の蛹のみで繁殖が可能で(図3)、働き蜂巣房内でもダニが見つかるものの繁殖はしていなかった(Koeniger and Koeniger, 1983;

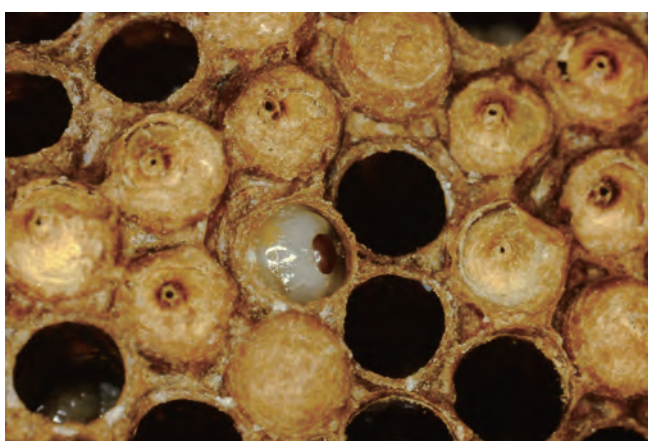


図3 ニホンミツバチの雄蜂巣房内のダニ

ニホンミツバチの雄蜂(吐糸幼虫)の体表上のミツバチヘギイタダニ(巣蓋と繭を取り除いて撮影)。ニホンミツバチでは蓋掛けの数日後には巣蓋(ワックス部分)が取り除かれ、ダニが通過できない小さな穴のある繭が露出する。

Anderson, 1994; Anderson and Sukarsih, 1996)。筆者は、ニホンミツバチの働き蜂産卵群(無王状態で働き蜂が産卵を開始し、すでに多数の雄蜂および雄蜂児が見られた状態)で、ニホンミツバチとしては異常に多いダニを見たことがあるが、これもニホンミツバチでは雄蜂の蛹でしか繁殖できないことを示した現象と思われる。ところがセイヨウミツバチに寄生するものは、雄蜂および働き蜂の蛹のいずれでも繁殖が可能となっていた(De Jong et al, 1982)。

このセイヨウミツバチへの寄生が成立し、働き蜂と雄蜂双方の蜂児で繁殖可能なものがあることに基づいて、ミツバチヘギイタダニには遺伝的に異なる2集団の存在があることが示唆され、実際にジャワ島のダニとヨーロッパのセイヨウミツバチで繁殖を続けるダニはミトコンドリアDNAのシトクロム酸化酵素遺伝子の塩基配列で6.7%の差異が見られた(Anderson and Fuchs, 1998)。また、同じ領域の分子遺伝学的解析で、各国のダニをロシア型、日本型、パプアニューギニア型の3つの系統に分け、それぞれの移動経路の推測までが行われた(de Guzman et al, 1998, 図4)。

こうした多数の研究に基づいて、このダニが2種以上の複数種を含む状態(複合種 *V. jacobsoni* complex)であるとされた(Anderson, 2000)。またトウヨウミツバチに寄生するダニの18の遺伝子型は、セイヨウミツバチに寄生が可能なものとそうでないものに二分された(Anderson, 2000)。このような経緯を受けて、Anderson and Trueman (2000) はトウヨウミツバチに寄生しているダニの遺伝型の精緻な解析および形態解析から、インドネシア～マレーシア地域の9遺伝子型をジャワミツバチヘギイタダニ *Varroa jacobsoni*, 他のアジア地域の6遺伝子型に対しては別種(隠蔽種)として、前述のように韓国で得られた標本を元にミツバチヘギイタダニ *V. destructor* の新種記載を行った。この時点ではフィリピンから得られたダニ(3遺伝子型)についてはいずれへの帰属の判別もできていなかったが、その後、既知の *Varroa* 属のダニとは別種である可能性も改めて示唆されている(Beaurepaire et al, 2015)。

なお、ミツバチヘギイタダニとジャワミツバチヘギイタダニは遺伝的に酷似しており、ゲノムは99.7%が相同で(Techer et al, 2019)、分布域が重複する地域ではすでに移入交雑も起きている(Dietemann et al, 2019)。

## 遺伝子型（ハプロタイプ）

ハプロタイプとは、一般的な二倍体生物においては、一方の染色体上の遺伝子の構成や塩基配列で表現する遺伝子型のことをいう。特に集団の特徴付けに用いる場合は、母性遺伝するミトコンドリアのゲノムを解析の対象として遺伝子型が決定される。ミツバチヘギイタダニのミトコンドリアゲノム（および核ゲノムの）塩基配列に基づく遺伝子型分類は、研究対象の地域やサンプル数、あるいは解析対象の遺伝子が増えるにしたがい、全体としては多様化・複雑化する傾向にある（Hua et al, 2023; Dietemann et al, 2019）。現時点でトウヨウミツバチに寄生しているミツバチヘギイタダニでは、6つの遺伝子型（韓国型、日本型、ネパール型、中国型、ベトナム型、スリランカ型）が知られる（Li et al, 2019; Hua et al, 2023）。

これらのミツバチヘギイタダニの遺伝子型のうちセイヨウミツバチへの寄生が知られているのは現在のところ韓国型および日本型のみで（Anderson and Trueman, 2000; Li et al, 2019; Traynor et al, 2020; Lin et al, 2021）、両者が世界中に拡散している（図4）。それぞれの遺伝子型は国名の頭文字を利用してK型およびJ型と記述する。

なお、先行的な研究でK型に相当するものをロシア型と記載しており（de Guzman et al, 1998）、最初に調べた場所に先取権があるとして、この表現を踏襲して、ロシア型あるいはR型とすることもあるが（Hua et al, 2023）、本書では他の研究情報でよく利用されるK型と表記する。また、J型については現在も最初の解析にしたがって日本/タイ型と呼ばれることがあるが（Anderson and Trueman, 2000）、タイ起源のダニでは見つからない遺伝子型であるため、そのような呼称となる根拠はないとされており（Warrit et al, 2006）、本書でもJ型との表記を採用した。

ミトコンドリアゲノム上の5185塩基分の配列の変異についての解析では、K型とJ型、それぞれの遺伝子型内ではまったく変異が見られず、遺伝子型間では0.4%の相違が見られている（Solignac et al, 2005）。なお両遺伝子型間の交雑についてもすでに報告がある（Solignac et al, 2005; Lin et al, 2021）。



図4 ダニの遺伝子型と分布の拡大

（K）（J）はそれぞれミツバチヘギイタダニ遺伝子型K型およびJ型の、（J）はジャワミツバチヘギイタダニの寄主転換の発生地点を示し、同色の矢印は拡散方向などを示す。数字は侵入時期の年号（年代）を示す。de Guzman et al (1998) に最新の情報を追加して作図。

# 寄主転換

ダニに限らず寄生性の生物（病原となる微生物を含む）では、本来の寄主（原寄主）から新しい寄主に寄生先を乗り換える現象が知られ、これを寄主転換と呼んでいる。原寄主と転換先の新寄主が近縁な場合ほど寄主転換は起こりやすく（この場合はホストシフトと呼ぶ）、遠縁になるほど寄主転換は起こりにくい（この場合はホストジャンプと呼ぶ）。また移動性が小さい寄生者は寄主の生息域が離れている場合、つまり異所性の寄主間では、通常、自然状態のままでの寄主転換には至らない。

ミツバチヘギイタダニの場合も、絶対寄主（その寄主以外では繁殖も生存も難しい）としての原寄主のトウヨウミツバチを離れることは生存に直結した影響を受けることになり、トウヨウミツバチとセイヨウミツバチがその自然生息分布に重複がないことから、地理的要因が寄主転換を妨げる最大の要因であった。したがって、トウヨウミツバチと近縁のセイヨウミツバチが、養蜂を目的として人為的にミツバチヘギイタダニの生息地に持ち込まれ、接触機会が増加したことが寄主転換を促したという事実への理解は不可欠である。

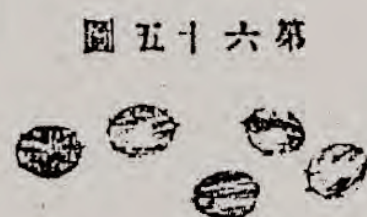
セイヨウミツバチのトウヨウミツバチ生息分布地域への導入は 19 世紀後半に始まり、極東ロシアには 1859 年、スリランカには 1875 年、日本には 1876 年、インドには 1880 年代、インドネシアには 1887 年、中国には 1896 年に導入されている (Crane, 1999)。セイヨウミツバチは、原産地のヨーロッパ、また先に養蜂産業が定着したアメリカやオーストラリアなどから、さらには日本からも各国に導入されている。導入当初には定着の失敗事例もあり、記録上の導入時期が寄主転換とは無関係な場合もあると思われ、したがって寄主転換の起きた時期を正確に示すことは難しい。現状では、ミツバチヘギイタダニについては、前述したように極東ロシア（旧ソビエト連邦）と日本の 2 か所でのみ寄主転換が起きたことになる。

ミツバチヘギイタダニの遺伝子型 K 型については、1905 年のシベリア鉄道の極東ロシアへの延伸により、移民によるセイヨウミツバチの導入があり、現地にいたトウヨウミツバチと同所的に生息できる環境になったことが寄主転換を招いたとされる (Oldroyd, 1999)。

一方、J 型が寄主転換した時期については、日本国内へセイヨウミツバチの導入された 1877 年以降であることは疑いない。これまでは 1957 年頃とされてきたが (Oldroyd, 1999)、ニホンミツバチと同所的に生息してきた期間が、その時点ですでに 80 年と長いことから、もっと早い時期であると予想される。1904 年に刊行された青柳浩次郎の「養蜂全書」には蜂虱（ミツバチシラミバエ, *Braula coeca*）の記載があるが、これがミツバチヘギイタダニである可能性があり（[コラム 1](#)）、それより古い、1899 年に刊行された「養蜂講義録」においても蜂虱についての記事があり、内容的にも、また日本にミツバチシラミバエが侵入した形跡がないことから、議論されているのはミツバチヘギイタダニであると考えられる。このような史料に基づいて、日本でのミツバチヘギイタダニの寄主転換は 1898 年以前として、世界で最も早くセイヨウミツバチに寄生するようになったとの可能性も指摘されている (Kaise and Hoshiba, 2023)。

## コラム 1 「蜂虱」ではなかった寄生生物

青柳浩次郎 (1904)「養蜂全書」第 45 章「蜜蜂の害敵」の挿し絵。本文では、女王蜂に付着することなど、ミツバチシラミバエの特徴にも触れているが、縦 2 厘横 3 厘 (1 厘は約 0.3 mm) という横長の体形や、「出房せし蜂に寄生するのみならず幼蜂の出房前已に寄生し居るものあり」、「雄蜂の甚だ多きは此害虫の繁殖を助くるものなれば過多の雄蜂を生せしめざるを良しとす」など、明らかにミツバチヘギイタダニの生態を知った上での記述と思われる表現もある。



なお、ジャワミツバチヘギイタダニについても、トウヨウミツバチからセイヨウミツバチへの寄主転換が発生している。養蜂の対象としてハリナシバチ以外はいなかったパプアニューギニアでは、1947年に最初のセイヨウミツバチが導入され、1973年には日本企業とのベンチャーで養蜂の産業化が図られた。日本企業の撤退後も養蜂は継続され、1977年頃には産業基盤が確立した。同じ頃ニューギニア島の西半分にあたるインドネシア領には移民によってトウヨウミツバチが持ち込まれた。このトウヨウミツバチは野生化し、分蜂をくり返しながら分布を拡大、1986年には国境を越えてパプアニューギニア領内に定着しているのが確認され、同時に飼養されていたセイヨウミツバチの蜂群内にダニがいることも確認された (Schouten et al, 2020)。その後、2008年の調査によって、セイヨウミツバチの蜂群内でジャワミツバチヘギイタダニが繁殖しているのが確認され、寄主転換が確定された (Roberts et al, 2015)。このケースでは先にセイヨウミツバチが導入されて飼養下にあった地域に、野生化して侵入したトウヨウミツバチがダニを持ち込んで起きたものである。

上記の寄主転換3例では、人為的な蜂群の分布（ミツバチヘギイタダニのケースではセイヨウミツバチ、ジャワミツバチヘギイタダニのケースでは端緒となったトウヨウミツバチも人為的に移動されている）および野生状態、あるいは野生化した原寄主の分布が重なることで寄主転換が起きたことになる。もちろんこれはトウヨウミツバチとセイヨウミツバチではミトコンドリアゲノムの99%以上が相同するごく近縁種であるため (Park et al, 2015)、新寄主への乗り換えが容易であったと推測される。ただし、ミツバチヘギイタダニの遺伝子の発現パターンが寄主ミツバチによって異なり、新寄主であるセイヨウミツバチに寄生しているミツバチヘギイタダニでは遺伝子の発現パターンが多様化して安定した状態にはない。原寄主であるトウヨウミツバチで共適応状態を築いているのに較べると、新寄主であるセイヨウミツバチへの寄生は、まだまだ大きなストレスをダニにもたらしている状態といえる (Andino et al, 2016)。

ジャワミツバチヘギイタダニは、分布が広いことで、トウヨウミツバチと同所的な生息地を持つ熱帯地域のすべてのミツバチに寄生しているが (表3)、同様に広くアジア全土に分布するアンダーウッドヘギイタダニもトウヨウミツバチおよび同所的なミツバチに寄生しており、さらにパプアニューギニアではセイヨウミツバチの働き蜂巣房からもこのダニが採集されており (Anderson et al, 1997)、今後各地のセイヨウミツバチでも寄生が確認される可能性が高い (Ilyasov et al, 2022)。現時点では、サバミツバチを原寄主とするリンデラーヘギイタダニのみ、他のミツバチへの寄生が確認されていない。

**表3 ミツバチヘギイタダニ (*Varroa*) 属のダニと寄主ミツバチ**

|                                                                                                                                                                         |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| ジャワミツバチヘギイタダニ <i>V. jacobsoni</i> Oudemans, 1904                                                                                                                        |
| トウヨウミツバチ <i>Apis cerana</i> (原寄主)<br>クロオビミツバチ <i>A. nigrocincta</i> , キナバルヤマミツバチ <i>A. muluensis</i> ,<br>サバミツバチ <i>A. koschevnikovi</i> , セイヨウミツバチ <i>A. mellifera</i> |
| アンダーウッドヘギイタダニ <i>V. underwoodi</i> Delfinado-Baker and Aggarwal, 1987                                                                                                   |
| トウヨウミツバチ (原寄主)<br>クロオビミツバチ, キナバルヤマミツバチ                                                                                                                                  |
| リンデラーヘギイタダニ <i>V. rindereri</i> de Guzman and Delfinado-Baker, 1996                                                                                                     |
| サバミツバチ (原寄主)                                                                                                                                                            |
| ミツバチヘギイタダニ <i>V. destructor</i> Anderson and Trueman, 2000                                                                                                              |
| トウヨウミツバチ (原寄主) ←ニホンミツバチを含む<br>サバミツバチ<br>セイヨウミツバチ                                                                                                                        |

## 寄主によるダニの繁殖成功の差

ミツバチヘギイタダニの繁殖は、トウヨウミツバチでは雄蜂巣房に限定され、セイヨウミツバチでは働き蜂巣房でも可能で、この点についての Lin et al (2017) 実験結果は興味深い。

- 1) ミツバチヘギイタダニは両寄主ミツバチの働き蜂幼虫に同等の感染（侵入）を示した。
- 2) 働き蜂の蜂児が健全に成長している場合、両寄主で産卵は行われ、ダニの産仔数には差がない。
- 3) ダニの感染による蜂児の成育異常はトウヨウミツバチでは 70%，セイヨウミツバチでは 25% であった。つまり働き蜂蜂児のダニに対する感受性（異常の発生）に差があり、これは「社会的免疫」（Page et al, 2016）の種間差ともいえるが、単純に、体格がセイヨウミツバチの 60% しかないトウヨウミツバチの働き蜂（Dyer and Seeley, 1987）の体液量が少ないことからでも説明がつく。
- 4) 成育異常の蜂児に対する除去行動は寄主ミツバチに関係なく同等に行われた（そのため除去される蜂児はトウヨウミツバチで多くなる）。つまり除去行動は成育異常の蜂児を検出することによっている。これはセイヨウミツバチにおけるミツバチヘギイタダニ感受性衛生系統（Varroa-Sensitive Hygiene, VSH 系統）が、ダニを直接検出しているのではなく、ダニに感染して不調を来した蜂児を検出するのと同じである（Mondet et al, 2016）。

トウヨウミツバチのさまざまな性質がダニの繁殖を妨げているのは間違いないが（表 4）、特にミツバチヘギイタダニが唯一繁殖できる雄蜂の生産が断続的かつ中断期が長いことが、ダニの繁殖に大きな影響を与えている。蜂児への寄生ができない場合、ダニは働き蜂成蜂の体表上に便乗している以外になく、グルーミングによって傷つけられ、落とされる（Rath, 1999）。ただグルーミングやダニへの傷害傾向には寄主ミツバチ間で明確な差はないともされる（Fries et al, 1996）。しかし結果として両種のミツバチにおいて、ダニの産仔数が同等であっても、生存率には大きな差が見られ（Wang et al, 2020）、トウヨウミツバチでは産仔成功するダニが 10% 以下にとどまるのに対して、セイヨウミツバチでは 80% にもなる（Boot et al, 1999）。

さらに、ミツバチヘギイタダニの感染経路となるドリフト（迷い蜂）はセイヨウミツバチの働き蜂では 5%，雄蜂では 50% 程度発生する（Neumann et al, 2000）。交尾のために巣から離れた雄蜂の集合場所（Drone Congregation Area, DCA）に行く雄蜂にもダニが寄生しているのが観察されており（Mortensen et al, 2018, Galindo-Cardona et al, 2020）、ダニが広範囲に拡がるのは雄蜂のドリフトによるものと考えられる。ところがトウヨウミツバチでは、雄蜂の帰巢能力が高く、また自群以外の働き蜂に受け入れてもらえないこともあって、雄蜂のドリフト率が 0.07% と極めて低く（Hagen et al, 2023）、雄蜂を介したダニの感染拡大が起きにくい。

表 4 ミツバチヘギイタダニの繁殖に与える寄主ミツバチの諸性質の差

| 性質                        | トウヨウミツバチ       | セイヨウミツバチ         |
|---------------------------|----------------|------------------|
| 寄生対象                      | 雄蜂蜂児           | 雄蜂および働き蜂蜂児       |
| 蜂児のダニ感受性                  | 高感受性（成育不良の発生）  | 低感受性             |
| 働き蜂蜂児の異常の検出               | 高感度            | 低感度（VSH 系統では高感度） |
| 働き蜂蜂児の異常への対応              | 除去             | 除去               |
| 雄蜂蜂児異常への対応 <sup>1)</sup>  | 幽閉             | 除去               |
| 雄蜂育児圏の温度 <sup>2)</sup>    | ダニの成育適温より低い    | ダニの成育適温同等        |
| 便乗ダニへの対応                  | グルーミング         | グルーミング           |
| グルーミングの反応速度 <sup>3)</sup> | 速い             | 遅い               |
| 落下ダニ中の負傷個体                | 多い             | 中程度              |
| ドリフト（迷い蜂）                 | 少ない            | 多い               |
| 蜂群サイズと生息密度                | 小さい（野生では密度は低い） | 大きい（飼養下では密度が高い）  |
| 分蜂                        | 高頻度            | 低頻度              |
| 逃去                        | 高頻度            | 痕跡的              |

1) Rath (1999) 2) Kraus et al (1998) 3) Pitchard (2016)

# ミツバチヘギイタダニの分布拡大

セイヨウミツバチに寄生可能なミツバチヘギイタダニの遺伝子型である K 型と J 型は (表 5)、に示したように世界各地に拡散した (図 4 参照)。ダニは寄主転換によってセイヨウミツバチに乗り換え、本来の生息地の外に運ばれ、寄主転換から 100 年ほどの間に全世界を席捲したことになる。

蜂病の原因生物の感染拡大においては、他の畜産分野同様に、野生の蜂群 (あるいは野生化した蜂群) の関与も重要な位置づけとなるが、ミツバチヘギイタダニに限らず、養蜂分野においては人為的な蜂群移動と (遠距離の拡散)、集団飼育において発生するドリフトや盗蜂 (近距離の拡散) がより重要である。盗蜂は 1 km までは頻繁に起こるが、2 km 以上では発生は減少し、それ以上の距離では盗蜂によるアメリカ腐蛆病の感染も起こらない (Lindström et al, 2008)。ダニの場合は、蜂群間距離が 100 m 以上離れると感染は起こりにくい (Seeley and Smith, 2015)、飼養密度が高い場合は 2.5 km 離れていても感染が見られる (Frey and Rosenkranz, 2014)。

日本では、気管寄生ダニのアカリンダニが 2010 年に長野県で始めてニホンミツバチで確認され、2018 年には高知県と和歌山県を除くニホンミツバチ生息地に分布が拡大していた (Maeda and Sakamoto, 2020)。野生群による感染拡散も考えられる範疇ではあるが、本土から 20 km 離れた離島でもアカリンダニが見つかったこと、また飼養下の蜂群をアカリンダニによって失っても、次の年には健全な野生群の分蜂群が入手できることから、人為的な蜂群の移動と集団飼育が、アカリンダニの急速な分布拡大を招いたと結論できる。

1970 年代から 90 年代にかけて東南アジアから南アジアまでの広い地域で、トウヨウミツバチではタイサックブルードウイルスによる感染症が流行し、南インドでは 95% 以上のトウヨウミツバチの蜂群が死滅したといわれる (Allen and Ball, 1996)。熱帯では生息密度の高い野生のトウヨウミツバチの野生蜂群間で感染が拡大したとも考えられるが、当時、アジア各地では在来種であるトウヨウミツバチを用いた養蜂振興が推奨され、セイヨウミツバチのように集団での飼養が行われ、蜂群の移動に伴うウイルスの侵入やドリフトによる蜂群間感染が加速したと推測される。同様にベトナムでは、中国から導入された高収蜜性のトウヨウミツバチを発端にウイルス感染が拡大し、全国で 90% のトウヨウミツバチの蜂群が影響を受けたとされる (Thai et al, 2018)。

過去におけるミツバチヘギイタダニを含むミツバチの病原の拡散は、基本的には商業目的の (Mutinelli, 2011)、あるいは違法なミツバチの移動 (Traynor et al, 2020) に伴って起きたことと理解されている。1980 年代以降、航空機による蜂群輸送も盛んになり (Crane, 1999)、大陸間レベルで遠く離れた場所に簡単にダニや病原が到達できるようになったことも影響が大きい。

## K 型の浸透

極東ロシアで寄主転換を起こしたミツバチヘギイタダニの K 型は、ウクライナに持ち帰られた蜂群から、さらには極東地域では蜜源が豊富であったため採蜜成績がよかったのを、極東地域のミツバチの性質が優良であるとした噂が拡散し、女王蜂を西側に取り寄せる気運が高まったこともあって、ロシア国内でミツバチヘギイタダニに感染したセイヨウミツバチの移動が促進された (Crane, 1978)。60 年代後半にロシア西部に拡散が進み、70 年代には東ヨーロッパ (De Jong, 1997)、80 年代から 90 年代に西ヨーロッパまで拡散した (Crane, 1999, 図 4 参照)。

元来、養蜂が盛んであった中近東地域では、1980 年代頃から在来のセイヨウミツバチの亜種を、より高収益が見込めるイタリアン系に入れ換えたことでダニが侵入したが、これはすべて K 型であった (Utuk et al, 2022; Hajializadeh et al, 2019)。セイヨウミツバチの地域亜種 (*Apis mellifera jemenitica*) の保護に乗り出しているサウジアラビアでも、すでに K 型が浸透し、この亜種にも寄生している (Nichols et al, 2024)。

表5 ミツバチヘギイタダニの遺伝子型 K 型と J 型

| 項目            | K 型（韓国型）        | J 型（日本型）  |
|---------------|-----------------|-----------|
| 寄主転換の場所       | 極東ロシア（旧ソビエト連邦）  | 日本        |
| 寄主転換の時期       | 1960 年代         | 1898 年以前？ |
| 病原性           | 強い（要防除）         | 弱い        |
| 分布と傾向         | 広く全世界，J 型を置換中   | 限定的，消失中   |
| 個体群サイズ        | 大きい             | 小さい       |
| 含まれるハプログループ   | 4               | 6         |
| K 型と J 型の分化時期 | 5000 ～ 15000 年前 |           |

同様に養蜂振興事業が盛んに行われ、すでに感染が進んでいたヨーロッパから直接、あるいは二次的にセイヨウミツバチが持ち込まれてきたアフリカでも、これまで調べられたダニの遺伝子型はすべて K 型となっている（Fazier et al, 2010; Akinwande, 2012; Kelomey et al, 2017; Rasolofoarivao et al, 2013; Chemurot et al, 2016）。

比較的最近になってミツバチヘギイタダニが侵入したオセアニア地域でも侵入したのは K 型である（図 4 参照）。

40 年以上に渡ってミツバチの輸入を禁止していたニュージーランドでは 2000 年に北島の南オークランドで感染が確認された。周辺への拡散状況に基づいた疫学的見解として、特定の養蜂家が違法に持ち込んだミツバチが原因とされ（Stevenson et al, 2005）、持ち込んだミツバチの由来は不明ながら、ダニの遺伝子型は K 型であると特定されている（Lester et al, 2022）。

1995 年以降、オーストラリアでは、ケアンズ、ブリスベン、メルボルン、アデレードなど主要港湾でトウヨウミツバチの侵入が確認され、ミツバチヘギイタダニを持ち込む可能性に基づいて、すべて船舶上で処分されてきた。しかし 1998 年にはダーウィンで、2007 年にはケアンズで営巣が確認され、2011 年にトウヨウミツバチの営巣の根絶は困難と判断された。2016 年の時点で、およそ 20,000 km<sup>2</sup> に 1 万群以上のトウヨウミツバチが生息していると推測されていた（Gloag et al, 2016）。それでも長い間ミツバチヘギイタダニのセイヨウミツバチへの感染は防がれていたが、2022 年のニューカッスル港からの侵入・蔓延については防ぐことができず（Phaboutdy and Ward, 2024）、侵入から 15 か月、100 億円を投じたダニ根絶事業は 2023 年 9 月に中止され、ミツバチヘギイタダニの汚染国となった。こちらも侵入したのは K 型であった（McFarlane et al, 2024）。オーストラリア国内でのダニの拡散は、野生の蜂群を介して徐々に広がったわけではなく、許可を得た移動も含め、人為的に蜂群が運ばれた先へ、点から点へと広がっていた。

なお、2024 年 2 月にはブリスベン港に設置された監視用のセイヨウミツバチの巣箱からジャワミツバチヘギイタダニが見つかった（Australian Hone Bee Industry Council, 2024）。

## 消えゆく J 型

一方、日本発の J 型も分布を拡げた過去がある（図 4 参照）。アジアで J 型が見つかったのは中国（Wang et al, 2020）、台湾（Salignac et al, 2005; Navajas et al, 2010）、タイ（Anderson and Trueman, 2000; Navajas et al, 2010）である。中国へは 1942 年に日本からセイヨウミツバチの大規模な輸出が行われ（和田, 2004）、これが J 型の大陸への侵入経路であろう。セイヨウミツバチ導入は台湾が 1910 年、タイが 1953 年である（Crane, 1999）。1912 年の台湾農事報に稲村宗三が「種蜂の移入」なる記事を出しており（宗ほか, 2006）、その当時、台湾は日本統治下で盛んに農業支援が行われ手板背景を考えると、種蜂ブームを迎えていた日本からの導入の可能性が高い。タイへは 1970 年代に台湾からセイヨウミツバチが導入されたので（Suppasat et al, 2007）、J 型の到達は台湾経由と考えられる。ただし現在は、中国、台湾、タイともにセイヨウミツバチでは K 型が浸透している（Navajas et al, 2010; Hua et al, 2023; Dietemann et al, 2019）。

これまでアジア以外で J 型（日本 / タイ型を含む）が検出されたのは、ブラジル、カナダおよびアメリカ（Anderson and Trueman, 2000; de Guzman et al, 1999）、プエルトリコ（de Guzman et al, 1998）、チリおよびフランス領ギアナ（Solignac et al, 2005）、スペイン（Muñoz et al, 2008）である。このうちスペインについては侵入経路や現状についての情報がない。

J 型は 1971 年に日本からパラグアイに輸出されたミツバチによって南米に到達し、さらに北米まで分布を広げたと考えられている（de Guzman et al, 1998; Solignac et al, 2005; Navajas et al, 2010, 図 4 参照）。ブラジルには翌年の 1972 年に蜂群の移動に伴って侵入した（De Jong et al, 1982）。1989 年および 1993 年にブラジル国内で採集されたミツバチヘギイタダニはすべて J 型であったが、1997 年に採集されたダニでは一部に K 型が含まれていた（Anderson, 2000）。1996 年に採集された 5 サンプルのダニでは、1 サンプルを除いて K 型で、2001 年に採集されたダニでも K 型が優勢で、J 型は 8% 以下と推定されている（Garrido et al, 2003）。最近、ブラジルの 14 州の 58 か所で採集されたダニはほとんどが K 型で、J 型のみが検出されたのは大西洋上の隔離された島の 1 か所のみで、3 か所で両型が混在していた。なお混在しているところでは同一蜂群内での混在も確認されている（Pinto et al, 2022）。ウルグアイには 1978 年にミツバチヘギイタダニが侵入したとされ、侵入後 20 年間は特に蜂群に与える影響は確認されず、これは J 型の特徴と推定されているが、次第に K 型への置換が進んできた（Mendoza et al, 2020）。アルゼンチンでは 1976 年にパラグアイ国境付近でミツバチヘギイタダニが見つかったが、当時の養蜂被害は大きくなく、その後は薬剤処理が不可欠となったが、2006 年と 2009 年に採集されたダニは K 型であった（Maggi et al, 2012）。別の南米の広域調査では、ブラジル、アルゼンチン、ベネズエラ、キューバ、ウルグアイ、メキシコのダニはいずれも K 型であった（Guerra et al, 2010）。

北米（アメリカおよびカナダ）へは南米から不法に持ち込まれたミツバチから 1987 年に最初にミツバチヘギイタダニが見つかり（De Jong, 1997）、ヨーロッパに拡がるよりも早い時期であることから、この時点で侵入したのは J 型であったと考えられる。アメリカのダニと日本のセイヨウミツバチおよびニホンミツバチから採取されたダニが同一起源であることも遺伝子解析によって確認されている（de Guzman et al, 1997）、しかしその後すぐに K 型が優勢となっている（de Guzman et al, 1999）。

## 日本では

J 型の原産地である日本では、1990 年代に採集されたミツバチヘギイタダニは、セイヨウミツバチから採集したものもニホンミツバチから採集したものもいずれも J 型であったが、2000 年にセイヨウミツバチから採集されたものでは一部に K 型が含まれていた（Navajas et al, 2010）。採集年は不明だが、2005 年に発表された論文では、セイヨウミツバチでもニホンミツバチでも K 型と J 型の双方が見つかり（Solignac et al, 2005）。その後、2018 年に採集されたミツバチヘギイタダニは、ニホンミツバチに寄生しているものを含めて K 型が優勢となっており、セイヨウミツバチではすべて K 型への置換が進んでいる状況にあった（Ogihara et al, 2020）。

日本では、もともとニホンミツバチと共適応関係にあった J 型のミツバチヘギイタダニが、セイヨウミツバチの導入後に寄主転換し、その後は長らく両ミツバチ種の間で J 型の共有状態が続いてきた。その状況への K 型の侵入はおそらく 2000 年頃に海外から持ち込まれたミツバチに伴うものと考えられるが、どこから、あるいはどのように分布拡大が進んだかは不明で、またニホンミツバチに寄生するダニがどのように置換されたかについても、明確な根拠を示すことができない状況にはない。

一般的に K 型の方が J 型よりも強毒性であるとされ、上述の南米の事例のように K 型への置換が進むことで養蜂被害が発生し、対策が必要になったように、日本国内のミツバチヘギイタダニも以前よりも相対的に強毒性になっているという認識が必要な状況ともいえる。

## ミツバチヘギイタダニの形態

ミツバチヘギイタダニは昆虫のような頭部、胸部、腹部、あるいはクモ類のような頭胸部と腹部といった明瞭な体の区分がなく、多くの他のダニと共通で、一体化した胴体部に鋏角と触肢からなる顎体部および4対の付属肢（歩脚）が付く。節足動物ではあるが胴体部は体節構造を有しておらず、背板（背盾）と腹板（腹盾）で構成される（図5、図6）。背板と腹板の接合部は薄い膜で伸縮性があり、摂食時や造卵時には、ダニの体積は増すが、上面から見た見かけの大きさには変化がない。

腹板は部域によって厚みが異なるが、一枚の盤状で、前方を他の節足動物でいう頭部側6体節分の前体と呼ぶ。頭部に相当する構造はなく、前体には第一体節から第六体節に相当する位置にそれぞれの体節由来の鋏角、触肢（感覚肢）、第1から第4の歩脚が付属する。前体の後ろ側を後体と呼ぶが、ミツバチヘギイタダニでは産卵のための生殖門を除けば前体と一体化している。

雌成虫は体長（1.1 mm,  $1167.3 \pm 26.8 \mu\text{m}$ ）よりも体幅（1.8 mm,  $1708.9 \pm 41.2 \mu\text{m}$ ）が大きい横長の体形である（ $\mu\text{m}$ で示した数値はAnderson and Trueman (2000)による）。体重は0.14 mgとされる（Sammataro et al, 2000）。

体成分はタンパク質  $9.16 \pm 0.82 \text{ mg}/100 \text{ mg}$ 、脂質  $9.81 \pm 1.99 \text{ mg}/100 \text{ mg}$ 、炭水化物  $26.67 \pm 4.52 \text{ mg}/100 \text{ mg}$  となっている。脂質中ではリン脂質が多く、炭水化物中ではグルコースが最も多く、グリコーゲン、トレハロースがそれに続く（Łopieńska-Biernat et al, 2013）。

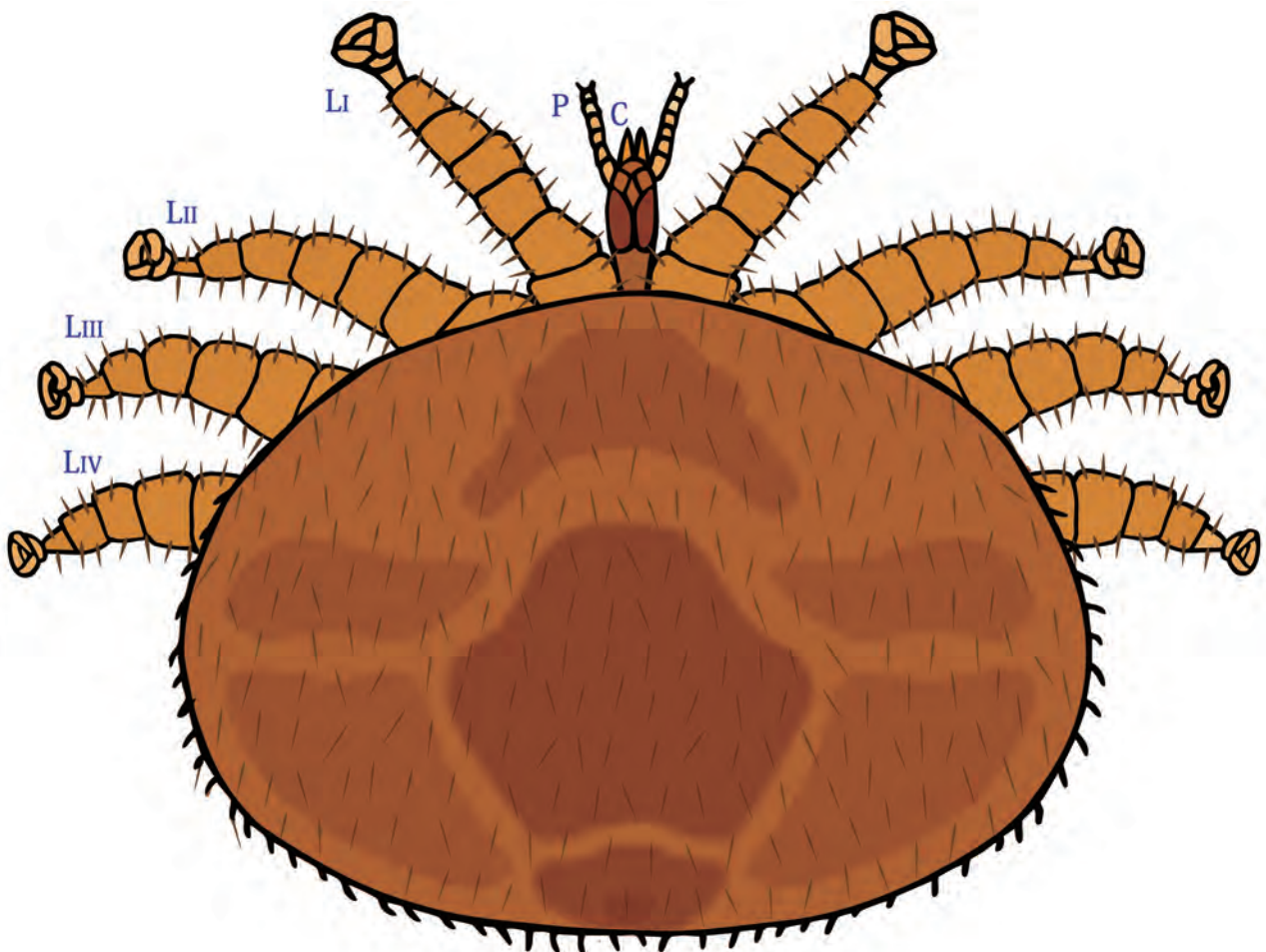


図5 ミツバチヘギイタダニ（雌成虫）の背面

C: 鋏角, P: 触肢（鋏角と触肢を合わせて顎体部）, Li ~ LIV: 第一～第四歩脚

雄成虫は第二若虫と同様にほぼ白色であるが、付属肢がやや着色し硬化している（図 8, 図 9 参照）。胴体部の形状はほぼ円形で、体長は 0.8 mm ほどである。胴体部の 4 対の歩脚は、雌成虫では上から見ると胴体部にほぼ隠されていることが多いが、雄成虫では胴体部から長く伸びて見え、雌雄の見分けに有用である。

背板（背盾）には剛毛が生えており、部域により長さが異なるが、いずれも短い分枝があり、後ろ側を向いている。腹板側の剛毛はひげ状である。体側部（周縁部）には、背板から太い剛毛が生えており、先端部は尖って曲がっている（Thapa et al, 2015）。

腹側は、体軸に沿って前方から胸板、生殖板、腹板（肛板）が配置され、左右に前方から外肢板、後肢板がそれぞれ対になっており、全 7 枚の区画に分かれた構造になっている（Bautz and Coggins, 1992; Thapa et al, 2015, 図 6）。ただし雄成虫では外肢板および後肢板は見られない（Delfinado-Baker, 1984）。

### 顎体部

顎体部 gnathosoma は胸板前方に位置し、左右の第一歩脚に強く挟まれた、一对の鋏角と一对の触肢で構成される。ミツバチヘギイタダニにおける顎体部は口器と呼ばれることもあるように、基本的に摂食に関与する機能のみを持つ。頭部ではないので眼のような構造は存在しない。

鋏角 chelicerae（図 5, 図 6 の C）は 3 節で構成され、先端の末節はトゲダニの仲間ではカニのハサミのような構造（可動指と不動指からなる）となるが、ミツバチヘギイタダニでは鋏角の背側の可動指が尖った槍のようによく発達し、しかし不動指は発達が見られない（de Lillo et al, 2001）。

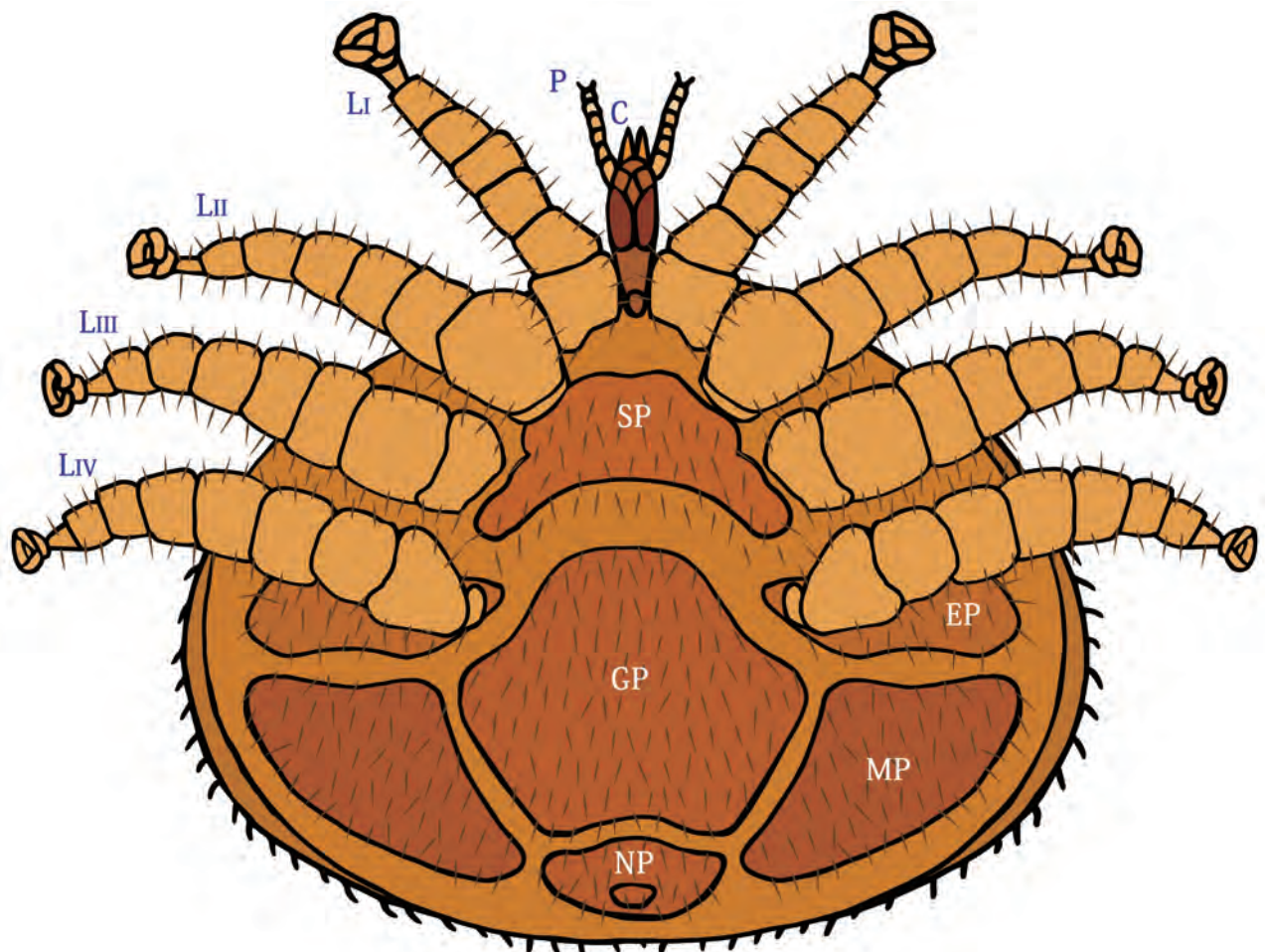


図 6 ミツバチヘギイタダニ（雌成虫）の腹面

SP: 胸板, GP: 生殖板, NP: 腹板（肛板）, EP: 外肢板, MP: 後肢板

可動指先端には2個の化学刺激受容器と2個の物理刺激受容器があるが、鋏角部には他にも感覚受容器があり、摂食行動に関連した機能を示すと考えられている (Nuzzaci et al, 1992)。ハサミの腹側のもう一方の不動指に相当する部分には、先端に長い突起 corniculus がある。鋏角は、摂食時には下方に鋭角に曲がり (Bautz and Coggins, 1992)、可動指と突起によってミツバチ働き蜂成虫の腹部節間膜および蛹の体表皮を貫通する (Ramsey et al, 2019)。寄主の皮膚に摂食孔を設けられるのは雌成虫のみで、雄や第二若虫以前の雌ダニにはその能力はない。不動指側の端部は開口して食道に続く咽頭が内部を走行している。不動指内部は咽頭収縮筋と咽頭拡張筋が咽頭を取り囲んで走行し、摂食時のポンプとして働く (Li et al, 2019; Sonenshine et al, 2022)。

鋏角の基部の内部上方、脳のやや前方背部側に左右一対の比較的大きな (長さ 120  $\mu\text{m}$ , 幅 70  $\mu\text{m}$ ) 唾液腺がある (De Ruijter and Kaas, 1983; Cicero and Sammartaro, 2010, 図 7 の SG)。唾液腺は、可動指の基部に針状の突起があって唾液を体外に分泌できる。ミツバチの体液・組織摂食にあたっては唾液腺分泌物を注入するが、ミツバチの表皮のキチン質を分解するキチナーゼが含まれ (Becchimanzi et al, 2020)、またミツバチの血球が仮足を伸ばして傷口を塞ぎ摂食孔を閉塞するのを阻害して、ダニが同じ摂食孔をくり返し利用できる機会を作る (Richards et al, 2011)。

ミツバチヘギイタダニの雄成虫は外部生殖器を有さず、代わりに鋏角可動指の先端部が形状変化して、精包を雌の導精孔に送り込む器官 (担精指) として機能している (Rosenkranz, 2010)。ただ、成虫の脱糞はくり返し観察され (Donzé and Guerin, 1994)、不動指は雌ダニと同様に摂食のための機能を持ち、蛹に設けられた摂食孔を通じて栄養補給を可能にしている。

触肢 pedipalps (図 5・図 6 の P) は、構造的には歩脚同様 6 節から成り立ち、形状も小型の歩脚のように見えるが、ミツバチヘギイタダニにおいては昆虫の触角と相同の器官で、多様な刺激を受容する感覚器が多数ある。触肢 6 節のうち基節は左右が融合して巨大化し、そこから鋏角を含め、可動な顎体部が伸長する。したがって触肢の可動な部分は転節から跗節までの 5 節で、長さは 180  $\mu\text{m}$  ほどになる。跗節には 38  $\mu\text{m}$  および 10  $\mu\text{m}$  の長短の爪があり (Thapa et al, 2015)、長い方の爪は尖ってやや弯曲しミツバチの表皮を突き刺す役割を果たす (Abou-Lila and Sawires, 2024)。また触肢上、転節に 1 本、腿節に 1 本、膝節に 1 本、頸節に 5 本、跗節には 16 本の感覚毛が配置される (Thapa et al, 2015)。これらの感覚毛は物理・化学刺激の受容器として機能している。

## 歩脚

歩脚 legs (図 5・図 6 の Li ~ Liv) は触肢に続いて、体側部に向かって第一脚 Li から第四脚 Liv まで 4 対配置される。各歩脚は胴部腹面から基節、転節、腿節、膝節、頸節、跗節の 6 節で構成され、さらに先端に先跗節として、雌成虫では発達した吸盤状の構造物がある (Liu and Peng, 1990)。この吸盤構造は開閉自在で状況に合わせて使い分けができる。殺ダニ剤は、この開閉機構の神経系に作用して吸盤の利用を妨げるため、ダニが脱落しやすくなる (Liu and Peng, 1990)。またシュガーロール法でダニが成蜂から落下するのは、この吸盤構造に微小な砂糖の結晶が付着することで、成蜂の体表に付着できなくなるためとされる (Fakhimzadeh et al, 2011)。一方で、この構造が吸盤として吸い付くのではなく、ミツバチの体毛を掴んで移動できるためのものであるとする説もあるが (Ramirez and Malavasi, 1991)、いずれにしても分散期の雌成虫にとって働き蜂の体表へと移動し、そこのとどまるために重要な構造である。

雌ダニの第一歩脚は常時空中に浮いて、昆虫の触角のように働く (Diller et al, 2006)。跗節にある孔器と呼ばれる感覚器官は寄主の認識 (侵入すべき蜂児の日齢の認識) に決定的な働きをするとされる (Nganso et al, 2020)。同様に雄ダニの第一歩脚の跗節には雌の分泌する揮発性の性フェロモンを感受する孔器があり (Häußermann et al, 2015)、雌ダニ同様に第一歩脚は歩行にはほとんど用いられない。

また、歩脚のクリーニングはそれぞれ対となる歩脚をこすり合わせて行うが、第一歩脚に対しては触肢が用いられる (Donzé and Guerin, 1997)。

### 気門と周気管

ミツバチヘギイタダニの気門 stigma は、第二歩脚と第三歩脚の基部の間に一対のみ存在し、内部の気管網に空気を送り込む (Richard et al, 1990)。ダニに特有の呼吸に関わる器官としては周気管 peritremes があり、雄では未発達であるが、雌成虫では第三脚の基節の外側に位置し、第四脚側に伸びている。可動で、腹板に垂直に立てることが可能である。周気管はミツバチの終齢幼虫のいる巣房に侵入し、巣房底に潜り込んで身を隠す際、液状の餌に沈んでも呼吸ができるように、周気管と腹部の外皮、曲げた第四客に除却によって空気を膜状にして保持して呼吸に利用する。またそれ以外の場面では、水分の蒸散を防ぐ機能があるとされる (Pugh et al, 1992)。

### 消化器官と排泄系

鋏角の左右の不動指の先端に開口する細管状の咽頭は、体内では2本が合流して食道に達し、脳の中を通り、さらに後方で中腸 (図7のV) に接続する。中腸には、体側に向かう計4区画の胃盲囊 (図7のGC) が食物の消化を担当する器官として、体の体積のかかなりの部分を占めている。

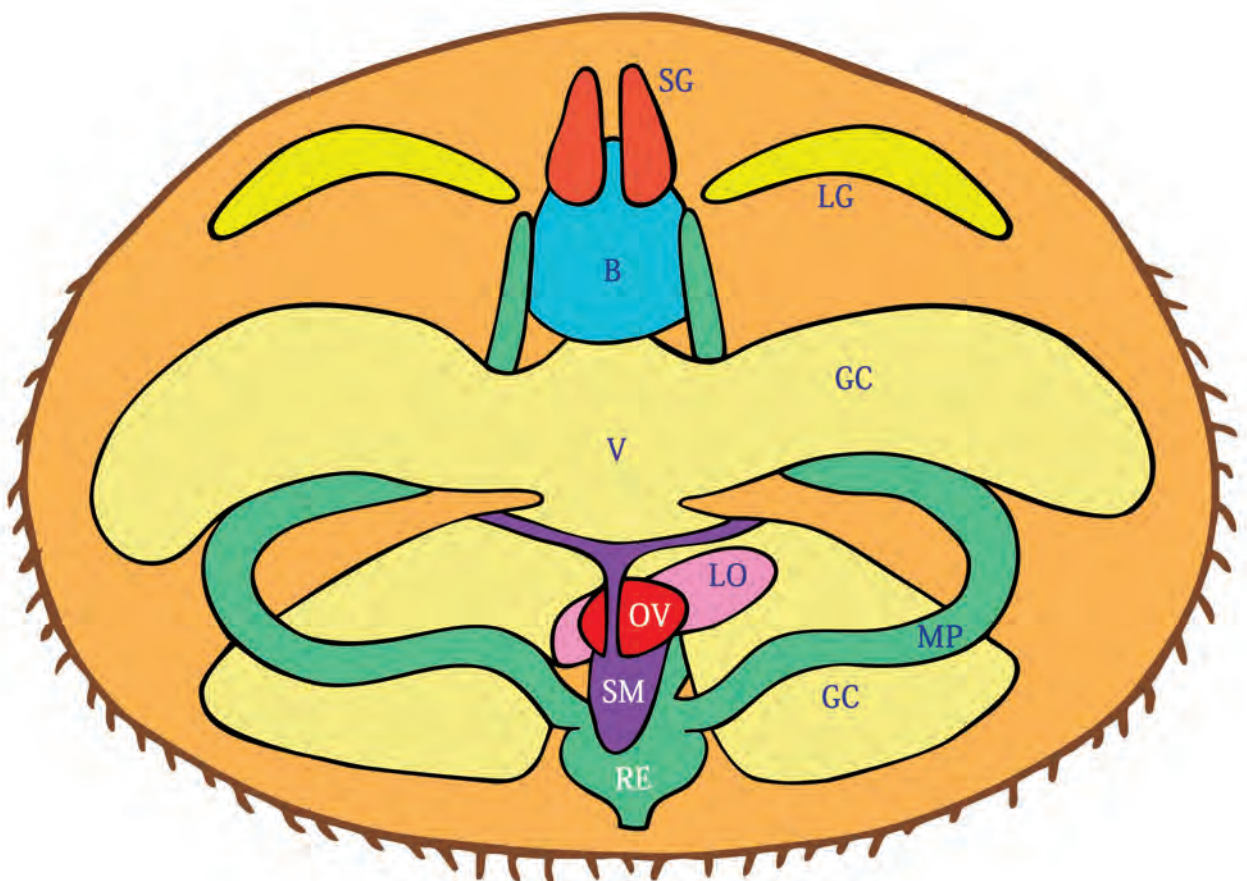


図7 ミツバチヘギイタダニの主な内部臓器 (背側から)

SG; 唾液腺 (左右一対), LG; 側腺 (左右一対, 機能については不明), B; 脳, V; 中腸, GC; 胃盲囊 (前後左右に4室), MP; マルピーギ管 (左右一対), RE; 直腸, SM; 貯精囊 (上方にT字型に伸びているのは導精孔への管, 受精はさらに下の精室で行われ, 輸卵管によって中腸の下方に運ばれ, 生殖板の前方から産下される), OV; 卵巣, LO; リラ器官。

※ de Ruijter and Kaas (1983) の Fig. 1 を簡略化して着色した。

排泄系としては、中腸の後部に接続する直腸（図7のRE）が、腹板に開口する肛門に通じている（de Ruijter and Kaas, 1983; Piou et al, 2022）。また脳（総神経節）の両側を端点とした一对のマルピーギ管（図7のMP）が、左右から直腸に開口して老廃物を混合排出する。

ダニ類の排泄物（糞）はグアニン（核酸の成分でもあり、尿酸の前駆物質でもある）が主体であるとされるが（江原, 1980）、ミツバチヘギイタダニでも若い雌の糞にはグアニンが多く、加齢とともにその濃度が低下する（Posada-Florez et al, 2019）。

## 神経系と循環器系

ダニの脳にあたるのは総神経節 synganglion と呼ばれ（図7のB）、ミツバチヘギイタダニでは食道に巻き付く形で存在する。長さ 0.13 mm、幅 0.12 mm ほどの大きさである（de Ruijter and Kaas, 1983）。

ダニは昆虫同様に開放血管系で、体内の体液循環のため、昆虫でいう背脈管に相当する心臓を持つ。ミツバチヘギイタダニでは脳の真上にあり、長さは 165  $\mu$ m、幅 60  $\mu$ m である（Koutouvela and Papachristoforou, 2019）。

## 生殖器

ミツバチヘギイタダニの雌の生殖器官は、精子の受容に関わる部分と、造卵から産卵に関わる部分に大きく分けて二つある（Alberti and Hänel, 1986）。雄ダニから渡された精子が入る導精孔は、雌の腹面の左右の第三步脚の基節と第四步脚の基節の間に開口している（左右一对ある）。導精孔からは体内に向かって細い環状の管が入り、この管は精包が入ることで拡張される。環状管は輸精管となり、一本に結合して貯精囊（図7のSM）に到達する（de Ruijter and Kaas, 1983）。

交尾後の性成熟した雌ダニの貯精囊内には受精能を獲得した 30 ～ 40 個の紡錘型の精子が見られる。雌の生殖器官の中央部分には受精のための精室があり、貯精囊および卵巢（図7のOV）に接続している。中腸と卵巢の間にあるリラ状器官 lyrate organ（図7のLO）は卵巢への栄養補給を行う。卵巢内の卵細胞の発生は、母ダニが繁殖期にミツバチの前蛹から栄養摂取をすることで開始され、分散期には成蜂から栄養摂取しても開始されない（Dittmann and Steiner, 1997）。卵巢には発達途上の大きさの異なる卵細胞が見られ、順次、受精・産卵の段階に進む。貯精囊は、受精が行われる精室に通じており、さらに第四步脚の基部に伸びる輸卵管を經由して、生殖板の前方、胸板との間にある生殖門に通じ、卵はここから産み落とされる。

雄の内部生殖器官は、体の後半部に位置し、造精のための精囊と、精子を運ぶための2本の輸精管、タンパク質を分泌する付属腺および1本の射精管で構成される。精子は輸精管のどちらかを通り、射精管で合流する。精子を含む精液は、胸板の前縁部で第二步脚の基節間に開口する射精管で体外に出され、これを雄が鋏角の可動指が変形してできた担精指に入れて雌の導精孔に運ぶ。この時点では精子はまだ受精能を獲得しておらず、雌の受精囊に到達した後に、球形の細胞が紡錘型の精子に形を変えて受精能が獲得される。交尾から精子が受精能獲得して受精できるようになるまでには約5日が必要である（Häüßermann et al, 2016）。また雄は一生で125個ほどの精子を生産できる（Häüßermann et al, 2018）。

### コラム2 ミツバチヘギイタダニの解剖（ビデオ版）

ミツバチヘギイタダニの雌成虫の解剖については、Piou et al (2022) が標準的な方法を紹介しており、同内容のビデオがオープンサイエンスを推進するZENODOのサイトで公開されている。

<https://zenodo.org/records/5725174#.YcuX02hKg2w>

または右のQRコードで上記サイトにアクセスすれば視聴が可能である。



# ミツバチヘギイタダニの発生

## ミツバチヘギイタダニも半倍数性

ミツバチヘギイタダニには雌雄があり、基本的に有性生殖を行うが、ミツバチ同様に半倍数性の性決定様式を持つ。すなわち未受精卵から半数体の雄（染色体数は  $n=7$ ）が、受精卵からは倍数体の雌（染色体数は  $2n=14$ ）が発生する（de Ruijter and Pappas, 1983）。また、ミツバチの巣房内に侵入した母ダニの最初の卵は単為生殖によって半数体の雄になり、それ以降は雄ダニから受け取った精子を利用して卵を精室で受精させて受精卵として産み、いずれも倍数体の雌となる。

以前は交尾完了した雌ダニのみが繁殖を行うとされていたが、交尾済みの母ダニだけではなく、未交尾の雌成虫も分散期（分散期に交尾は成立しない）を経て繁殖期を迎え、巣房に侵入することがある。未交尾の雌成虫は分散期で全体の 10%、繁殖期においても巣房に侵入したダニ全体の 8% ほどを占める（Häußermann et al, 2020）。ただし未交尾の雌成虫が産卵できるのは雄になる未受精卵だけである。

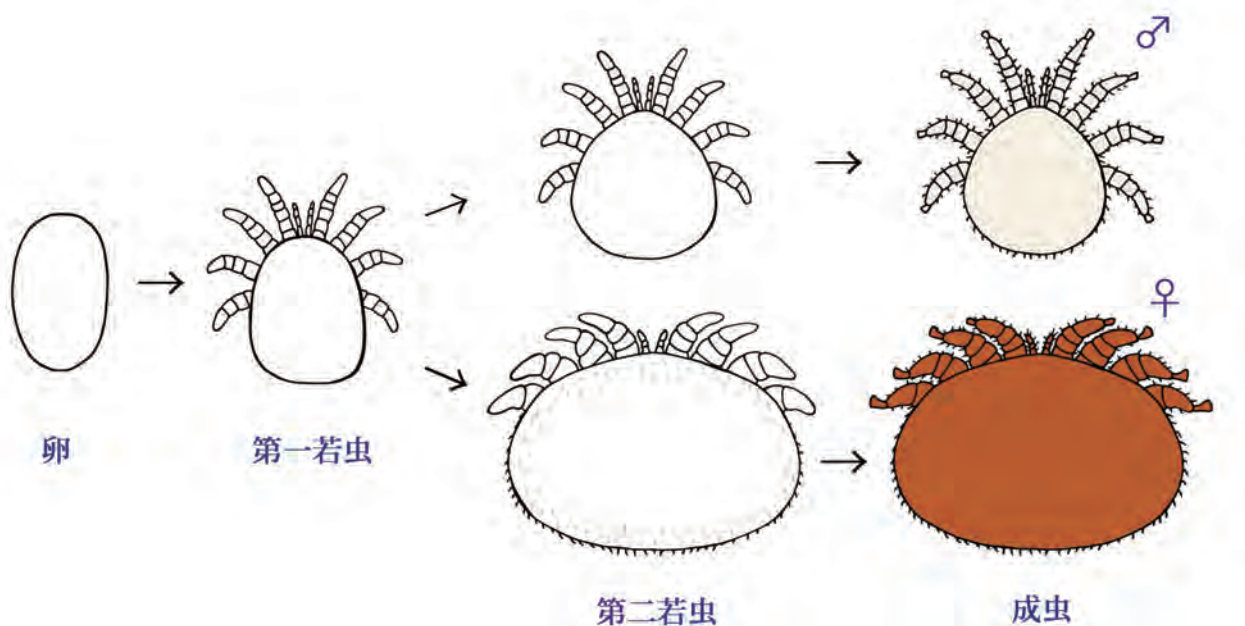
## 発生段階

ダニ類では卵、幼虫、第一若虫、第二若虫、第三若虫を経て成虫へと変態が進むものが多いが、ミツバチヘギイタダニでは幼虫（6 脚）は卵内で胚として発生し、8 脚の第一若虫が孵化、また第二若虫から成虫への脱皮が起こるため、第三若虫の段階はなく（図 8、図 9）、全体として成長期間が短縮している。これは、ミツバチヘギイタダニが成長期間を過ごすミツバチの育児巣房の有蓋期間の短さに適応したものと考えられる。



図 8 ミツバチヘギイタダニの形態的特徴。

時計回りに左上から、第一若虫、雄の第二若虫、不動期の雌の第二若虫、成虫脱皮直後の雌成虫、雄成虫、雌成虫。



**図9 ミツバチヘギイタダニの発生段階**

卵と第一若虫の段階では、産卵順序以外には雌雄の区別を付けることは困難である（通常、第一卵のみが雄）が、第二若虫からは雌雄で形態差が大きい。雄ダニは成虫になっても体色は濃くはならないため第二若虫との区別が付きにくい、雌ダニは成虫になると徐々に赤褐色となり識別は容易である。

### 成育期間

成育期間の合計時間（卵から成虫まで）は、雄ダニで 156 時間（6.5 日）、雌ダニで 138 時間（5.8 日）である（図 12 参照）。雄ダニの方が成長に要する時間が雌ダニよりも 18 時間ほど長い（Donzé and Guerin, 1994）。体サイズでは雌の方が大きく育つ。またミツバチの雄蜂と異なり、雄ダニは多回交尾が可能で、巣房内で複数の雌ダニ（基本は自分の妹）と、それぞれ複数回の交尾を行う。

変態時に比較的長い休眠時間（昆虫の幼虫脱皮時の「眠」に相当）が必要なのも特徴で、雄ダニでも雌ダニでも第一若虫から第二若虫への変態、および第二若虫から成虫への変態時に休眠（不動期間）が見られ、前者は雄で 20 時間、雌では 17 時間、後者は雄で 35 時間、雌では 48 時間に及び、雌雄ともに成虫脱皮前の休眠期が長い。そのことは同時に、若虫の栄養摂取の時間が短いことを示し、雄では合計 60 時間、雌では 51 時間しかない（Donzé and Guerin, 1994）。

基本的にミツバチの巣内の温度恒常性が精密で安定していること、それもあってミツバチの幼虫・蛹の成長も安定しているため、ダニの成育環境の変動が小さくなるため、ダニの各発生段階の変動もほとんど見られない。

### 性成熟

雄ダニも雌ダニも成虫脱皮した時点で性成熟しており、兄妹間ですぐに交尾が行える状態である。雌ダニの卵形成は、実際には次の繁殖期にミツバチの巣房に侵入した際に、終齢幼虫の体表揮発成分によって刺激され、開始される（Garrido and Rosenkranz, 2004）。また交尾の際に雄から受け取って、貯精嚢に貯えられていた精子は受精能（精子として卵と受精する能力）を獲得するまで 5 日間という時間が必要である（Häußermann et al, 2016）。ただ、実際に精子を使って受精卵の産卵をするのは、次の巣房に侵入してから第二卵以降であり、卵や精子が機能的に完成する時間の余裕は充分にある。つまり、ダニが子孫を残せるのが蜂児の有蓋期間という時間的な制約がある中で、配偶子（卵および精子）の完成よりも、交尾の実現を優先するために性成熟を早めており、これも効率よく子孫を残すための適応といえる。

# ミツバチヘギイタダニの生活史

ミツバチヘギイタダニの生活史は、ミツバチの巣房内で母ダニが子ダニ（息子と娘）を育て、また性成熟した子ダニ（基本は兄妹）同士で交尾を行い、次世代の母ダニを作る繁殖期 reproductive phase と、成熟した雌ダニが、寄生していたミツバチ（雄蜂または働き蜂）の出房に伴って巣房外に脱出し、雄蜂や働き蜂の体表上に次の繁殖期まで寄生し、別の巣房、あるいは別の蜂群への移動も可能となる分散期 dispersal phase に分けられる。分散期については、便乗期 phoretic phase とも呼ばれてきたが、この場合、ダニが単に乗り物として成蜂を利用し、寄主を傷つけないことが条件となり、成蜂からも栄養摂取を行うミツバチヘギイタダニではその条件を満足しておらず、便乗期との表現は不適切とされる (Reams and Rangel, 2022)。

実験的には分散期を設定しなくてもダニは殖えることができ、また育児巣房がふんだんにあれば分散期の期間は短くなり、比較的すぐに次の繁殖期に入ることになる。しかし、蜂群の越冬期などで、育児巣房がない場合は、ダニは成蜂の体表上に長くとどまらざるを得ず、これらをすべて生活史における分散期と呼んで同等に扱うことにはやや疑問も残る。

なお、繁殖期と分散期の両方を合わせた生活サイクルを持つのは成熟した雌ダニのみであるが、自然状態では雌ダニの半数以上が性成熟後 1 サイクル（巣房への侵入が 1 回）のみで終わり、2 サイクル目に入るものは 25%、最大で 4 サイクルの繁殖が可能だったものは 2% にも満たなかったという観察もある (Martin and Kemp, 1997)。ちなみに雄ダニは巣房内での繁殖期 1 サイクルのみで一生を終え、巣房外で生活する分散期は存在しない。

## 巣房への侵入～繁殖期のはじまり

繁殖期は、性成熟した雌ダニが、働き蜂あるいは雄蜂の終齢幼虫のいる巣房へ侵入するところから開始点になる。主に育児蜂に寄生している分散期の雌成虫は、育児蜂が終齢幼虫のいる巣房に近づいたチャンスに巣房に潜り込む。この際、雄蜂の幼虫を選択しやすいとされ、働き蜂よりも雄蜂の幼虫に 11.6 倍も寄生した (Boot et al, 1995) といった偏った寄生比率が多数の研究者によって示されている。

これは単に雄蜂幼虫に対する嗜好性の問題と扱われがちであったが（実際に幼虫を並べておいてダニに選択させると雄蜂の幼虫をよく選ぶ）、実際にはダニの侵入開始のタイミングが、働き蜂巣房では、蓋がけの 15 ～ 20 時間前と比較的短いのにに対し、雄蜂巣房では 40 ～ 50 時間前から 2 倍以上長く (Boot et al, 1992)、時間的に雄蜂の方に入りこむ機会が多くなることが主要因と考えられている。分散期のダニが寄生しやすい育児蜂は、餌の要求性の高い終齢幼虫を含む巣房を高頻度で訪問するため、どうしても侵入可能時間が長い雄蜂幼虫に、育児蜂からダニが移ることになり、雄蜂に偏った寄生率となりやすい (Beetsma et al, 1999; Reams et al, 2024)。

もちろんダニ側にも有蓋期間の長い雄蜂に寄生することで産仔数が殖やせるといった利益があることから、雄蜂幼虫を選択している可能性はある。寄生可能な幼虫の探索には、幼虫が分泌するフェロモンが利用される。このフェロモンは働き蜂が巣房に蓋がけをするタイミングを知覚するのに利用しているものであるが、これをダニがカイロモン（フェロモンのひとつのカテゴリで、そのフェロモンを作った生物ではなく、それを捕食者や寄生者が化学的な情報を盗んで利用することで利益が得られる物質）として利用し、その分泌時間と量が大きい雄蜂幼虫がダニに好まれることになる (Trouiller et al, 1992)。また、幼虫の餌に含まれる低分子の成分もミツバチヘギイタダニを誘引するとされている (Nazzi et al, 2004)。ただ、いずれの場合も必ずしも雄蜂特異的な成分ということではなく、その点でセイヨウミツバチの働き蜂にも普通に誘引され、寄生することができるのがミツバチヘギイタダニの特徴ともいえる。

## 侵入後、寄主の蛹化まで

巣房内に侵入したミツバチヘギイタダニ（母ダニ）の行動は Donzé and Guerin (1994) による詳細な観察および実験結果がある。

1) 巣房に侵入した母ダニ（雌の性成熟した成虫）は、ミツバチ幼虫が変態を始めるまで巣房底に隠れて時間を過ごす。働き蜂でも雄蜂でも、幼虫が受け取る餌の大半は育児蜂の分泌したミルク状の餌であり、終齢幼虫の体の下側の残滓に潜り込む。働き蜂幼虫の場合は最大 6 時間、雄蜂幼虫の場合は最大 20 時間、母ダニは潜り込んだまま不動状態で巣房が蓋がけされるのを待つ。この間、雌の成虫だけが持つ周気管を利用して気門に送る空気を確保し、呼吸を維持している (Pugh et al, 1992)。

2) 巣房への蓋がけ後、ミツバチの幼虫は巣房内を激しく動き回り、繭を吐き、残りの餌を食べる。この間ダニは、巣房壁と幼虫の間で押しつぶされないように、巣房内を動き回る幼虫（吐糸幼虫）の腹側にいて、時々、腹部に穿孔して体液を摂取することができる。ダニの最初の脱糞は蓋がけ後 5 時間で、この時点では透明な排泄物を少量、巣房壁に適宜つけていき、蓋がけ後 24 時間までの脱糞は 11 回ほどになる。糞はほぼ同じ位置（巣房の天井側）に集積される。

3) 吐糸による繭の完成は、働き蜂では蓋がけ後 33 ～ 36 時間、雄蜂で 48 ～ 52 時間までで、幼虫は巣房蓋に頭を向け、仰向けに伸びた状態の前蛹となり、その体勢のまま蛹化に至る。この時期、母ダニは半分近い時間をミツバチの蛹の腹部第 8 節付近で過ごす。前蛹期には巣房の奥側の天井（最終的に蛹の後肢の基跗節の上方にあたる位置）に脱糞をくり返して堆積させる。この時点の糞は乳白色である（図 11 参照）。

### 分散期

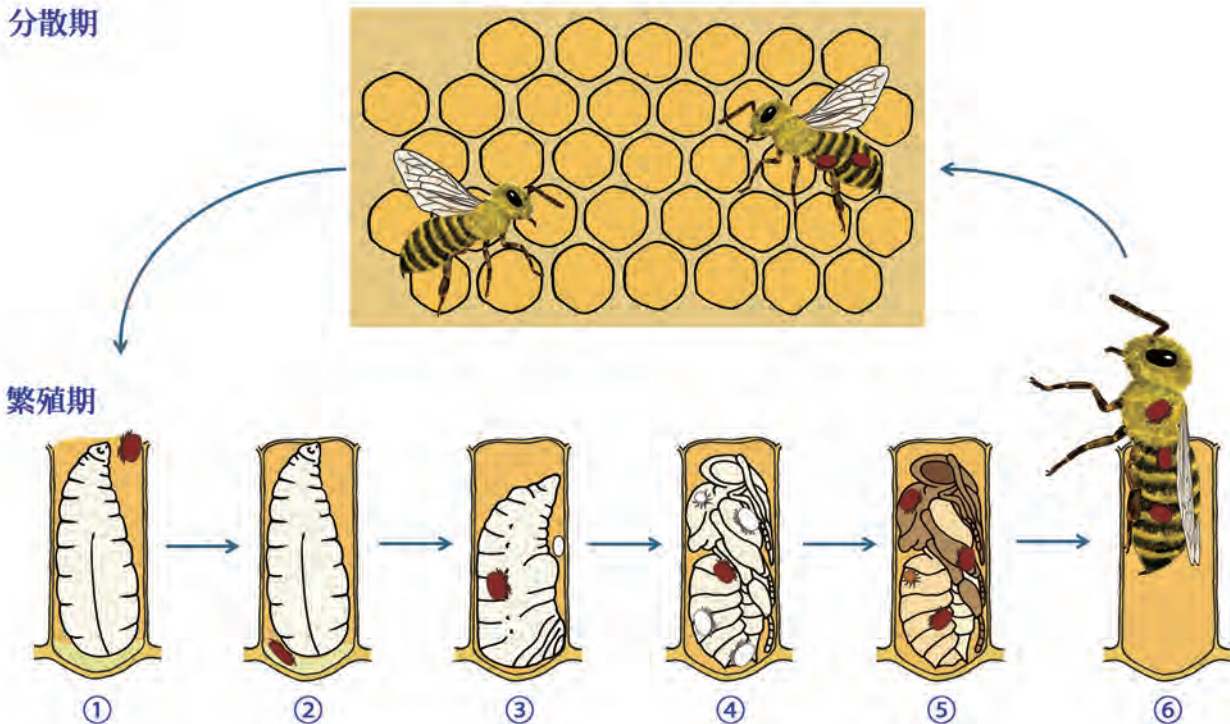


図 10 分散期と繁殖期からなる生活環

分散期は、巣房から出房する寄主とともに脱出したダニが、一般的には育児蜂のような、栄養状態のよい働き蜂に感染し直して寄生するところから始まる。分散期には決まった期間はなく、状況に応じて長期化することもあるがダニは主に育児蜂に乗り換える。蜂群内に終齢幼虫（雄蜂、働き蜂）がいる場合、①ダニは体表物質を手がかりに寄主の成長段階を確認して巣房に侵入、②巣房底の餌に潜り込んで蛹化を待つ。③前蛹期までに母ダニは幼虫から栄養摂取して産卵可能となり、第一卵（雄）を前蛹のうちに産む。④その後、第二卵以降は雌となる受精卵を 30 時間間隔で産む。⑤成虫となった雄ダニと雌ダニの間で交尾が行われ、精子を受け取った雌ダニが巣房から脱出し（⑥）、通常は分散期を経て次の繁殖期に入る。

4) 産卵は前蛹期のうちに開始され、蛹の胸部の上方の巣房壁(天井側)に第一卵の無精卵(雄ダニ)が、働き蜂巣房でも雄蜂巣房でも蓋がけ後約 70 時間(60 ~ 70 時間)で産下される。雄蜂の前蛹では第二卵までが産下可能となる。産卵は前蛹の場合は必ず巣房壁に行われる(図 10 ②)。これは蛹化の際に脱皮殻に取り込まれて孵化できなくなるのを防ぐためと考えられている。

ただ、雄となる卵を産むかどうかは、体液を吸った寄主の成長ステージに関連が深く、ミツバチの成長ステージごとの生体成分がダニ側の生理に影響する可能性が指摘されている。このことは、すでに繁殖中の雌ダニを、ミツバチの前蛹に移植すると、再び雄ダニを産み、繁殖サイクルを新たに始めることで確認されている(Garrido and Rosenkranz, 2003)。

## 寄主の蛹化以降

蜂児の蛹化が完了(働き蜂では蓋がけ後 93 時間後、雄蜂では 121 時間後)すると、巣房内の利用できる空間に変化が起きる。ダニはミツバチの蛹の後肢を押して掘り、腹部上に居場所を作る。産卵は、第 1 卵(未受精で、雄ダニになる卵)以降、約 30 時間の間隔で行われ、第 2 卵以降は受精卵(雌ダニになる)となる。働き蜂ではミツバチの成虫羽化は 270 時間後(羽化の翌日に出房)となるが、第 5 卵(雌ダニとしては 4 番目)が 190 時間頃に産下される。雄蜂では 330 時間後が羽化となり、稀に第 6 卵までが産下される。雌ダニの成長には 170 ~ 192 時間が必要なため、後半の産卵のものは成虫脱皮できない確率が高まる(図 12 参照)。

## 摂食行動

巣房に侵入した母ダニは、前蛹からは頻繁に、ただし短時間の体液摂取を、特に場所を決めずに行う。蛹になると、腹部上で後肢を押し広げる行動をとり、腹部の第 6 ~ 8 節付近に広く場所取りをして、そこに直径 100  $\mu\text{m}$  ほどの摂食孔を設けて摂食を行う。この摂食孔は、子ダニも利用する。実際、摂食孔が設けられる前に母ダニを取り除いてしまうと、その後、卵から孵った若虫は 4 日以内に餓死してしまう。ミツバチヘギイタダニには顎のような構造はなく、鋏角を用いて栄養摂取を行うが、雌成虫以外は鋏角が硬化していないため、蛹の表皮を破ることができないようである。また雄成虫は鋏角が担精指に変化しているため、摂食孔がなければ栄養摂取ができない(Donzé and Guerin, 1994)。雄ダニについては摂食を行わないともいわれるが、複数の雌との交尾を連続的に行うためには造精のための栄養摂取は必然であるし、また成長過程での脱糞が観察されることから摂食は行われることはまちがいない(Donzé and Guerin, 1994)。

摂食に費やせる時間は後から産まれる雌ダニほど短くなる(図 12)。働き蜂巣房では産下された 4 卵のうち、十分な摂食時間があるのは第 3 卵の雌ダニまでで、第 4 卵の雌ダニおよび雄蜂巣房では第 6 卵の雌ダニでは成熟のための摂食時間が不足する(Garedew et al, 2004)。

幼虫や蛹の体液とは異なり、成蜂の脂肪体を摂食するときには、酵素によって組織を消化して吸汁していると推定されている。唾液腺からの分泌物のタンパク質解析により、栄養摂取に関連したタンパク質分解酵素や鉄分の輸送や貯蔵のためのタンパク質が含まれていることが確認されている(Zhang and Han, 2019, Becchimanzi et al, 2020)。

蛹に寄生して繁殖することからも、栄養を得る主体は蛹で、成蜂は移動手段としての位置づけの方が大きいことは自明で(Erban et al, 2015)、実際、ミツバチの蛹が幼虫期に蓄積し、成長に伴って消費する栄養素の総量(蛹から羽化して成蜂になった時点での体重の減少分)の、働き蜂の場合で 13%、雄蜂の場合で 16%ほどがダニによって奪われている(Garedew et al, 2004)。

一方で、分散期の摂食もそれなりの量となる。巣房内での栄養摂取の最終段階を迎えたダニ(つまり栄養状態が完全だが、造卵は始まっていないもの)を用いて、飢餓耐性を調べたところ、18 時間で 50%のダニが死亡した。死亡したものは体重の半分を失っており、体重減少率は飢餓 1 時間あたり 8%にも上った(Garedew et al, 2004)。

### コラム3 ダニが摂食するのはミツバチの体液か脂肪体か？

ダニが働き蜂（成蜂）の脂肪体組織を摂食しているという精緻な観察と、実験的に脂肪体を与えた方が体液（ただし幼虫ではなく育児蜂から採取したもの）を与えた場合よりもダニの寿命が延び、産卵数も多かった（Ramsey et al, 2018; Ramsey et al, 2019）とした論文が発表されたことで、ミツバチへギイタダニが、ミツバチの体液ではなく常に脂肪体を利用しているかのように解釈した記述も散見されるようになり（俵, 2020; 坂本, 2021）、Traynor et al (2020) は脂肪体摂食がダニの繁殖の前提条件であるとまで述べている。これは果たして本当だろうか？

まず、そもそもミツバチの脂肪体とは、あくまで成蜂（特に育児蜂と冬蜂）の腹部に形成される組織（細胞層）である（Snodgrass, 1956）。終齢幼虫期は成虫への準備段階として、体液中に大量の脂肪細胞（脂肪、タンパク質および糖質を内包する）を有しているが、凝集はしていても組織化は見られない。幼虫から蛹への変態時には脱皮ホルモン（エクジソン）によって、この脂肪細胞の細胞死が誘導され（Yu et al, 2023）、壊れた細胞から栄養素は体液中に放出される。つまり蛹を利用して成長するダニは、この濃厚な体液を利用していることになる。

蛹では腹部、腹板側の中央部分が摂食孔となる場合が多く、これをダニの家族が共同利用する（Donzé and Guerin, 1994）。しかし、腹部のみならず、胸部や頭部、脚部においてさえ摂食痕が見られ（Egekwu et al, 2018）、摂食点と組織分布に関連性が認められないことから、特定の組織に依存せず、どこにでもある体液を利用していることがわかる。蛹の体液を摂食していること自体は、蛹の体液に添加した色素やマイクロビーズ、殺虫剤、昆虫培養細胞などをマーカーにした多くの実験結果からも支持されている（Cabrera et al, 2017; Li et al, 2019; Piou et al, 2023）。

成蜂での摂食点が腹部第三節に集中することは、ダニが隠れられる広さがあるためだが（Ramsey et al, 2019）、特に越冬期の働き蜂では、ダニの寄生部位が左側の第三背板の下に集中しやすく、これはミツバチの中腸が肥大した直腸に押されて体表直下にあるためとも考察されている（Bowen-Walker et al, 1997）。しかし、成蜂の第三背板および第二腹板から第五腹板までには栄養細胞で構成される体表下脂肪体があり、特にタンパク質が豊富である（Strachecka et al, 2021）。このことから、分散期のダニが成蜂の腹部に偏在する脂肪体組織を摂食していると考えるのは妥当であろう。

現在の結論としては、成蜂の体表上にいるダニは脂肪体を摂食し、繁殖期の母ダニおよび成長期の子ダニは蛹の体液を摂食しているということになる。このことは分散期のダニでは脂肪代謝が主体で、繁殖期のダニではアミノ酸代謝およびタンパク質合成が主体となるというタンパク質総体の発現解析結果（Han et al, 2024）からも支持される。

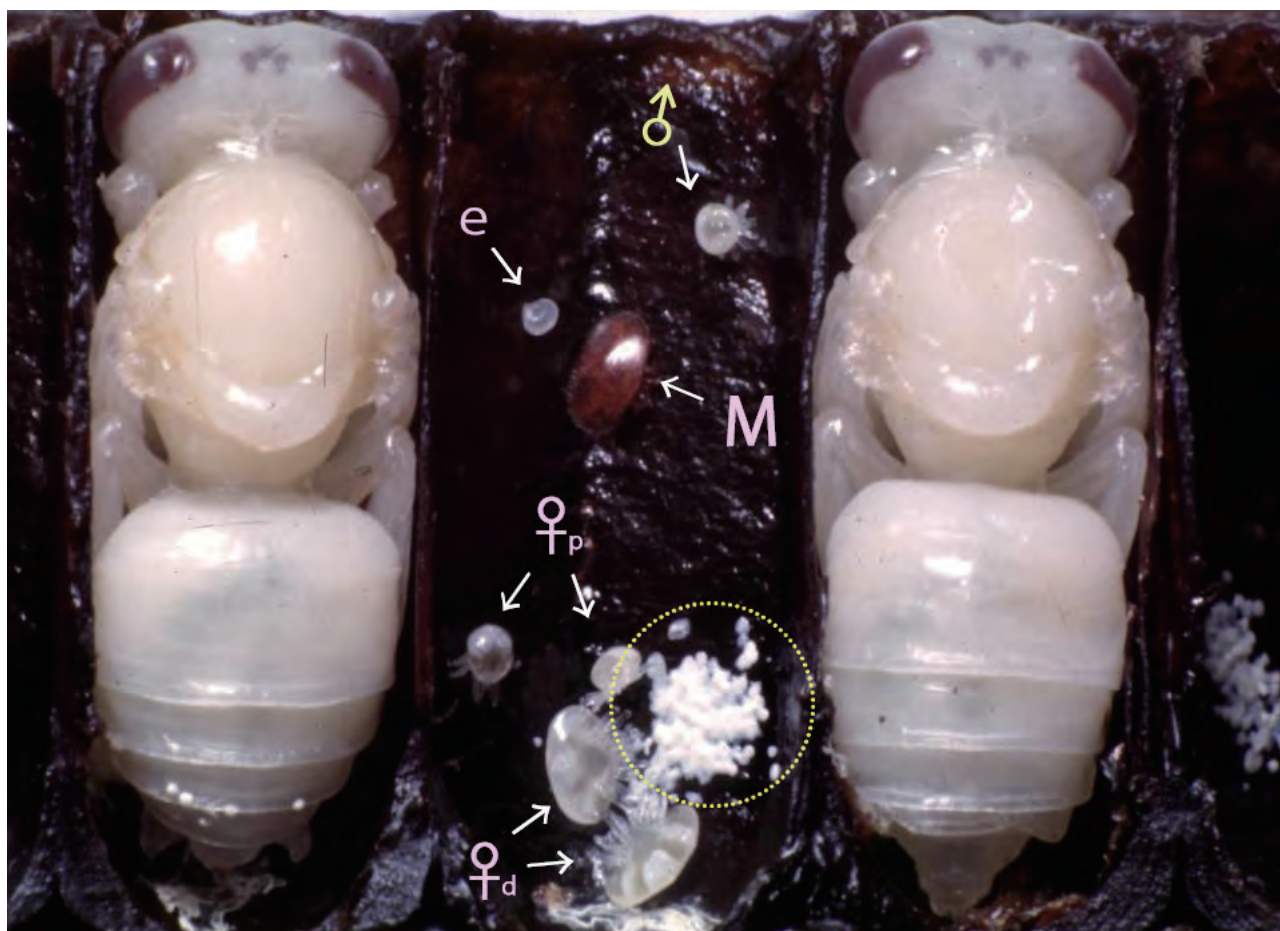
これはダニの代謝系の効率が悪く、一方で栄養要求性が高いため、ミツバチの蛹の上で常に摂食できる状態でない場合、つまり分散期に入った場合は、成蜂からの相当量の栄養摂取が不可欠となることを示している。

### 糞の集積

母ダニによる脱糞は巣房への侵入後、前蛹からの摂食状況に応じた形で始まる。その後、寄主が蛹になり、摂食孔が蛹の腹部に設けられると、その対面の巣房の天井側に、この巣房内のダニの家族の糞が集積されるようになる（Donzé and Guerin, 1994, 図11）。

蛹上の摂食孔で摂食をしたダニは、直後に巣房壁に移動し、糞の集積場所に近づいて脱糞する。基本的にはこの二点間を往復するのがダニの日常であり、したがって糞の集積場所は巣房内のダニの一方の居場所でもあり、ここを離れるのは主にもう一方の摂食孔での摂食のためである。

また脱皮前の休眠に入る場合には糞の集積場所から離れるが、不動期を経て脱皮後は再びすぐに糞の集積所に戻る。雄成虫は糞の集積場所で成虫脱皮した雌成虫を待ち構えて交尾を行う。このように糞の集積は、限られた時間の中で効率よく子孫を残すために、必要なメンバーが出会う巣房内のダニの待ち合わせ（ランデブー）場所となり、また効率のよい摂食が可能な状況を作るための重要な位置付けとなっている。



**図 11 巣房内のダニと糞の集積**

巣房の下側の壁と蛹を除去して撮影。Mは母ダニ，♂は雄ダニ，eは卵，♀pは第一若虫，♀dは第二若虫。蛹の腹部のあった天井側の巣房壁（第二若虫の右側）に，白色の糞の集積（点線内）が見られる。

なお，母ダニが複数侵入した多寄生状態でも糞の集積場所は単一であることが多い (Donzé and Guerin, 1994)。また，繁殖を行わないダニでは，糞の集積が見られず，蛹の上などにバラバラに脱糞が見られる (Spivak, 1996)。

## 亜社会性

ミツバチは社会の段階が高度な真社会性昆虫であるが，それに寄生するミツバチヘギイタダニも社会性を示す。亜社会性と呼ばれるダニの社会は巣内に残る娘世代の協力に特徴付けられ，特に成熟する子への給餌が重要な位置づけとなる。ダニの摂食行動における，母ダニが作る摂食孔は，口器の未熟な子ダニの摂食を助け，その生存に直結しており，また糞の集積場所は，その対面に位置する摂食孔への到達を容易にし，さらに適切なタイミングで雌雄が交尾できるように促し，家族個体間のコミュニケーションの手段として位置付けられる。このような個体間の関係は亜社会と呼ぶにふさわしい (Donzé and Guerin, 1994)。

## 産卵と産仔数

産卵は前述のように，有蓋蜂児期間（雄蜂で 15 日，働き蜂で 12 日）という時間的制限のある中で約 30 時間間隔という決まったスケジュールに従って行われる（図 12）。さらにミツバチ幼虫に寄生したタイミングが重要で，働き蜂では蓋がけ後 18 時間以内，雄蜂では 36 時間以内でないと産卵行動が解発されない (Frey et al, 2013)。これは終齢幼虫の体表の揮発性物質が産卵を刺激することと一致する (Garrindo and Rosenkranz, 2004)。

卵はダニの大きさからすれば非常に大きく、長さ 0.5 mm ほどにもなり、このため次の産卵までに 30 時間という時間が必要になると思われる。腹部の生殖板の前方側が生殖門として開き、一卵ずつ産卵されるが、このとき第一歩脚と第二歩脚で卵を支え、巣房壁に押さえつける。卵が逆さになるなどした場合には孵化不全となるため、母ダニは産卵後卵が巣房壁に定着するまで 30 分以上かけて慎重に卵を扱う (Donzé and Guerin, 1994)。この際、中の胚の歩脚が巣房壁に向き、孵化と同時に第一若虫は歩けるようになる。

ダニの適応度は繁殖成功を表現する次の繁殖期を迎えることができる子ダニ数（雌雄合計）で表現され、働き蜂で 5 匹、雄蜂で 6 匹といった理論値で表現されがちである。実際には上述のように産卵には 30 時間程度の間隔が必要であり、寄主側の有蓋期間、あるいはミツバチの羽化までの時間という制約があるため、後半に産下される卵には、成熟して巣房を出られるチャンスがない (図 12)。標準的な産卵間隔で産下されたとして、雄蜂巣房では第六卵（雌としての 5 匹目）はぎりぎり成虫脱皮が間に合うが、交尾や栄養摂取の時間はほとんどない（蛹は羽化しているので、摂食は難しい）。同様に働き蜂巣房では第三卵（雌としては 2 匹目）までが、成長を完了できるが、交尾のための時間は 1 日以内となり、栄養摂取も難しい。したがって、雄蜂巣房では第四卵まで（次世代の雌ダニとして 3 匹）、働き蜂巣房では第二卵まで（同 1 匹）が、次の繁殖期を迎えられる限界となる。母ダニは数回の繁殖を行うことができるが、働き蜂巣房での第三卵以降は、基本的にはムダな投資ともいえる。

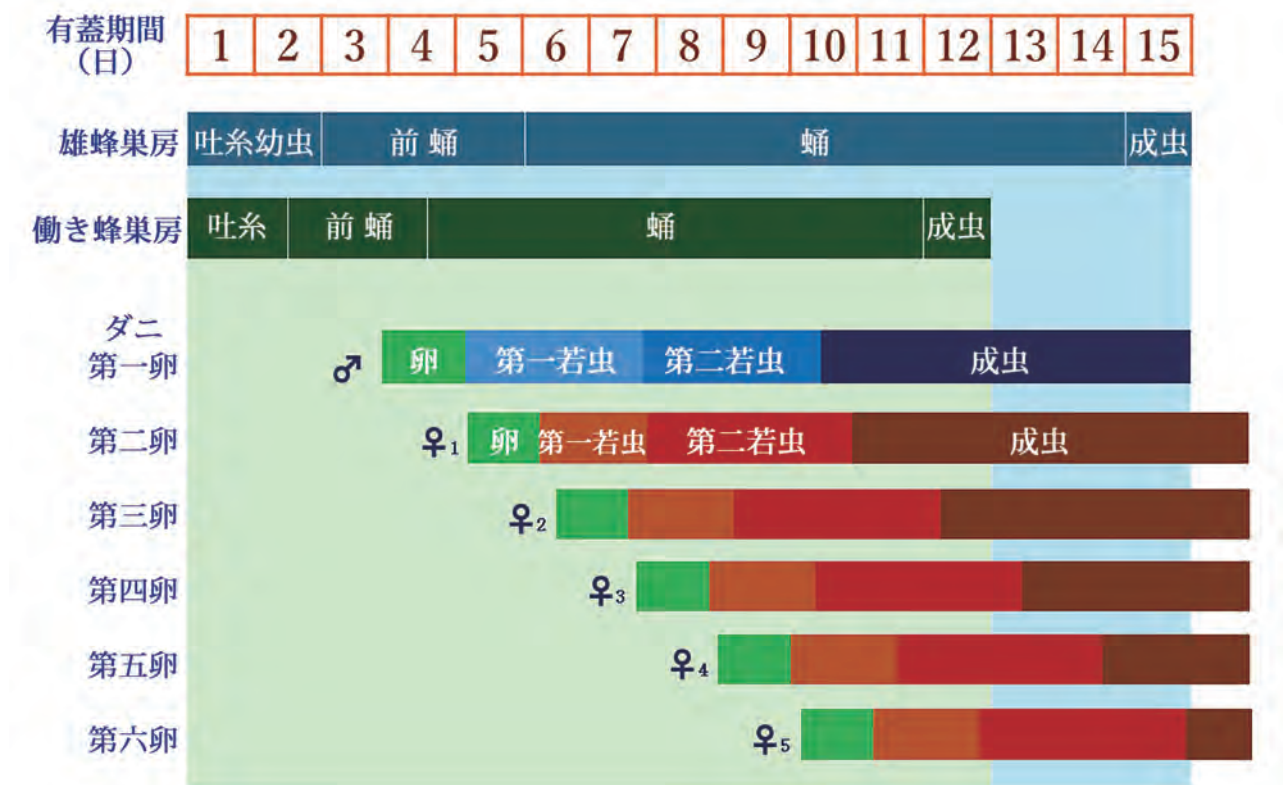


図 12 すべての卵が有蓋期間中に成長を完了できるわけではない

標準的な産卵パターンでは、第一卵（雄）が蓋がけ 70 時間後（前蛹期）に産下され、その後は 30 時間おきに受精卵（雌）が連続的に産下される。雄蜂巣房では 15 日、働き蜂巣房では 12 日間の有蓋期間が、母ダニにとっては産卵期間、子ダニにとっては成長に充てられる時間になる。また成虫になってからの時間は交尾の成功および十分な栄養摂取のための条件となる。例えば、雄蜂巣房であれば、雄ダニは 5 日間交尾ができ、また第四卵の雌ダニも成虫脱皮を完了し、交尾のための時間も 2 日以上あるが、第五卵の雌ダニは交尾のための時間を確保できない。働き蜂巣房では、雄ダニの交尾可能期間は 3 日と半減し、第三卵の雌ダニは成虫脱皮はできても、すでに栄養摂取や交尾のための時間が 1 日以下となって不足してしまう。最初の産卵までの時間や産卵間隔の微小な変動が、ダニの産仔数に大きく影響することになる。

時間的制約が大きいにもかかわらず、有蓋期間中に母ダニが産卵し続ける性質が残っていることは、寄生しているのが雄蜂か働き蜂かの区別はできていないことを示唆している。またそのことはあえて雄蜂巣房を選択しているのではなく、雄蜂巣房への侵入がしやすいだけということを示していることにもなる。後半に生まれた卵は、ダニにとってはムダな投資になってしまうが、成熟できない個体を認識することはできず、産卵数についての制限を自らはかけることができないと考えられる。

第一卵が雄になるのが繁殖サイクルの標準であるが、巣房内に雄ダニが産まれない、あるいは早期に死亡して、存在しない場合もある。実際に母ダニの侵入が観察された場合でも、働き蜂巣房では 17%、雄蜂巣房では 23%、雄ダニの存在が確認できないものが含まれていた (Donzé et al, 1996)。別の研究でも雄ダニが交尾前に死亡したケースが、働き蜂巣房では 8 ~ 20%、雄蜂巣房では 10% 見られ、その結果、20% 近い未交尾雌ダニが出房していた。またまったく子孫を残せなかったものも 20% を超え、雄ダニ 1 匹のみが見られた巣房も 20% 近かった (Martin et al, 1997)。さらに実際に侵入した雌ダニの 10% が交尾未完了であった (Häußermann et al, 2020)。雌ダニが侵入しても、産卵自体が見られなかったケースも働き蜂巣房で 19%、雄蜂巣房では 4% という報告もある (Ifantidis, 1984)。

生まれたダニの生存率は、第一卵の雄ダニで 80%、第二卵の雌ダニでは 94% であるのに対して、第三卵の雌ダニは 38%、第四卵の雌ダニでは 13% と、産卵が遅くなるほど生存率が極端に低くなる (Martin, 1994)。この結果、理論値では、母ダニ 1 匹あたり、働き蜂巣房で 3 匹、雄蜂巣房では 4 匹の成熟娘ダニを生産するとされるものの、実際の繁殖成績は、複数の研究成果をまとめると、働き蜂巣房での産仔数（繁殖期を迎えられる娘ダニの数）は 1.0 ~ 1.6 匹、雄蜂巣房の場合でも 2.1 ~ 2.2 匹にとどまることが知られている (Martin, 1995)。

これらを総合すると、ミツバチヘギイタダニの増殖は、実際の蜂群においては必ずしも急速なものとはいえない可能性がある。

なお、未交尾の雌ダニは単為生殖で雄ダニを生産することは可能で、その場合、雄ダニの成熟を待って、母子間の交尾が起こる。母子間交尾は未交尾のまま巣房に侵入した雌ダニの 34.5% でみられ、受け取った精子数は 10.5 個であった (Häußermann et al, 2020)。ただし、雄ダニの性成熟を待つ時間（7 日間）と受け取った精子の受精能獲得までの時間（5 日間）だけで、すでに働き蜂の有蓋期間（12 日）に到達してしまい、雄蜂においても、受精卵としての第一卵による娘ダニの成熟までにかかる時間（6 日間）が確保できない。したがって、母子交尾ではその繁殖期に子孫を残すことはできない。

## 交尾

ミツバチヘギイタダニの交尾の 90% はミツバチの巣房内の糞の集積場所で行われる。交尾時間は 3 分以内が 70% を占め、6 分以上は 26% であった (Donzé et al, 1996)。雄ダニはまず第一歩脚の跗節にある孔器で雌ダニの揮発性の性フェロモンを感知して交尾行動を解発する (Ziegelmann et al, 2013; Häußermann et al., 2015)。フェロモンによる誘引に続いて、雄ダニは第一歩脚で雌ダニに触れ、そのまま背部にマウンティングを行い、次いで腹側に移動し、腹部と腹部が向き合うポジションとなる。この後、雄は動きを止め、精子を含む精液を分泌して袋状の精包を形成し、これを鋏角の担精指を用いて雌の導精孔に挿入する (Ziegelmann et al, 2013)。雌ダニは雄ダニから受け取った精子を貯精嚢に貯えるが、精子が受精能を獲得するためにはその後 5 日間という長い時間が必要である (Häußermann et al., 2016)。

第一卵から産まれる雄ダニは、産卵から成虫脱皮までが 156 時間（6.5 日）、その 30 時間程度後に生まれる第二卵の雌ダニは成虫脱皮まで 138 時間（5.8 日）と少し短く、先に性成熟した雄ダニが、12 時間後に成虫脱皮する雌ダニ（第二卵）を待ち構える形になる。

雌ダニは成虫脱皮後すぐに交尾が可能で (Donzé and Guerin, 1994), 雄ダニにも成虫脱皮から 24 時間以内の若い雌ダニを選んで交尾する傾向は見られる (Ziegelmann et al, 2013)。しかし、いずれも複数回の交尾をするため、若さは交尾の絶対条件ではない。最初に成虫脱皮した雌ダニは次の雌ダニが成虫脱皮するまでの 30 時間あまりは競争相手がなく、確実に複数回の交尾が可能で (Donzé et al, 1996), 精子の獲得に関しても有利である。第二卵から発生した最初の雌ダニは多回交尾の結果として 30 ~ 40 個の精子を受け取ることができる (Traynor et al, 2020)。それ以降の雌ダニは、交尾に関しては競争相手がいる状態であり、また出房までの時間的制約があり、交尾回数は少なくなる。交尾 1 回だけでは十分な精子を受け取れないこともあり、自然に寄生したダニの貯精嚢内の精子数も 0 ~ 50 個と変動が大きいことが知られる (Donzé et al, 1996)。

ただ、雌ダニはほとんどの場合、繁殖サイクルを 1 回、最大でも 4 回程度くり返すだけで (Martin and Kemp, 1997), 1 繁殖サイクルあたりの産卵数も 6 個 (うち 1 個は精子を必要としない雄ダニ) でしかなく、しかも卵細胞あたり 1 個の精子で受精させられるため (Wendling et al, 2014), 精子数は 20 個もあれば充分で、それほど多くの精子を必要としてはいないように思われる。

## 多寄生

通常、ミツバチヘギイタダニは通常は母ダニが 1 匹のみ巣房に侵入して繁殖期を迎えるが、複数の母ダニが同時に侵入することもあり、これを多寄生状態と呼ぶ。実際に、ミツバチヘギイタダニでは遺伝子型間 (K 型と J 型間) の (Solignac et al, 2005), あるいはジャワミツバチヘギイタダニとの種間の交雑 (Dietemann et al, 2019) も見られることから、多寄生は比較的普遍的な現象のようで、実際に、夏になって雄蜂の生産が減ってくると、ダニの寄生率の高い蜂群では、内検時の雄蜂の蜂児確認で、複数の母ダニの侵入を確認できることが多い (図 13)。

通常、母ダニが 1 匹のみ侵入した場合は、完全な兄妹間交尾となり、近親交配が進むので、ミツバチヘギイタダニにおいて、多寄生は、遺伝的多様性を確保できる機会になっていると考えられる。多寄生における母ダニの異なるダニ同士の交尾の組み合わせは、完全に無作為に決定されている (Beaureparie et al, 2019)。集団で飼育されているミツバチの場合、ドリフト等によって遺伝的背景の異なるダニが巣箱内に共存している可能性も高く、遺伝子の交換が多寄生によって実現しやすい状態にある。

多寄生は寄生できる蜂児量と、これから繁殖期に入る母ダニ数のバランスの問題で起きやすさが変わり、ダニに対して蜂児が少ないか、ダニが多いかのどちらかの場合にはよく見られる現象となる。実際、蜂群内のダニの寄生率が高い場合に多寄生の発生率が高くなることは確認されている (Floris et al, 2020)。特に雄蜂の生産が停止した秋には、働き蜂巣房への集中的な侵入が見られ、体サイズの小さい働き蜂幼虫に複数のダニが寄生することで、蜂児の成長に致命的な影響を与えやすくなる。



図 13 多寄生状態の雄蜂幼虫

蓋がけ直後のセイヨウミツバチの雄蜂幼虫を、巣蓋を取り除いて露出したところ。巣房には若干の吐糸が見られ、ダニの侵入後比較的早い段階であることがわかる。画像上、少なくとも 3 匹の成熟雌ダニ (矢印) が侵入しており、このような多寄生がダニ間の遺伝子の交換の機会にはなるものの、同時にダニ間の資源の奪い合いも発生すると考えられる。

寄生ダニ数（子ダニを含む）が3匹以上になると、働き蜂では飛行限界体重を下回り（De Jong et al, 1982）、また寄生するダニの数の増加に伴い翅の伸長異常（いわゆる「縮れ翅」、図14）の発生率も上昇する（Bowen-Walker and Gunn, 2001）。ちなみに蛹の状態では小さく折りたたまれていた翅を、羽化時に伸張させるためには、ミツバチにおいても他の昆虫と同じように、翅脈に体液を流入させ、その圧力を利用している。そのためダニが体液を摂取した蛹では体液の圧力が上がらず伸長異常を起こしやすい。したがってミツバチの翅の伸長異常は、必ずしもチズレバネウイルスによる病変とは限らない。

一方、多寄生では蜂児という有限な資源を複数の母ダニとその家族間で奪い合うことになるが、母ダニ2匹までは繁殖に与える影響は大きくはなく、したがって巣房あたりの成熟した娘ダニ生産数は倍加することになる。しかし、3匹以上の多寄生の場合は、産仔数が大幅に減少することが知られる（Martin, 1995）。



図14 「縮れ翅」の発生

最終的に寄生していたダニの数が3～5匹（母ダニ、雄ダニと残りが娘ダニ）の場合では、縮れ翅率は20%程度とされる（Bowen-Walker and Gunn, 2001）。したがって縮れ翅個体を見た場合は、少なくともその5倍の蜂がなんらかのダニの寄生の影響を受けている、つまりウイルスの感染やその他の病変などが起きているという理解が必要になる。

## 分散期

ミツバチヘギイタダニの分散期（図15）は、ダニが巣房外にいる期間を示す。前述のように、蜂群が育児を継続している期間か、蜂群の越冬期間中のように育児が停止している期間かによって、分散期が任意なものか強制的な位置づけになるかも分かれてしまうため、その意味についてはやや複雑な理解が必要になる。分散期の本質的な意味、あるいはかつて便乗期と呼ばれていたことからすれば、性成熟した雌ダニが母ダニとして繁殖サイクルを回すために、新たに巣房に侵入するきっかけを作るという意味が重要と考えられる。ただ、育児が継続している状況下においても、分散期が一定の期間必要ということになれば、分散期に成蜂に寄生することの意味も何らかあるということにはなってくる。成蜂への寄生が単に餓死を免れるための摂食なのか、次の繁殖期のための栄養補給として必須なのか、重要なポイントとなってくる。

## 栄養補給のための分散期

分散期の摂食は、ダニの摂食時間からの換算では、成蜂（働き蜂）から体液0.85 mgを摂取するとされていたが（Garedew et al, 2004）、実際の摂食部位からは、体液ではなく脂肪体を摂取するとされ（Ramsey et al, 2019）、コラム3で述べたように、ダニの栄養要求性が高いことから、成蜂からは、体液よりは栄養価の高い脂肪体の摂食が行われていると考えるのが合理的である。

分散期は、まず寄生していた蛹が羽化し、働き蜂や雄蜂となって出房するところから始まるが、この時点で寄生している出房したての成蜂は、体液の栄養価も低く、脂肪体も発達していない。そのためダニは、育児圏に多くいて、出房したての若い蜂との接触機会も多い育児蜂に寄生ようになる。育児蜂は花粉を食べ、脂肪体も発達した状態となっている（Keller et al, 2005）。

日齢を特定していないが、Ramsey et al (2019) は生体染色液を含ませた代用花粉飼料を働き蜂に与え、寄生させたダニが脂肪体を介して生体染色液を体内に取り込むことを明らかにして、分散期のダニは成蜂の体液ではなく脂肪体を栄養摂取に利用していることを明らかにした。



**図 15 分散期の始まり**

巣房からミツバチが出房するのに合わせて、ダニも巣房の外に出る。最初は自分が寄生していた羽化したての若い働き蜂に便乗した状態となる（左）。しかし若い出房したての働き蜂は、体液の栄養状態は悪く、栄養摂取のために寄生するのには向いていない（この場面は、「便乗」といえる）。その後、多くのダニが脂肪体が発達した育児蜂に乗り換える。栄養摂取を開始したダニは、腹部の節間膜からの栄養摂取のために、ミツバチの腹部の体節に潜り込む（右）。また育児蜂は、必然的に栄養要求性の高い終齢幼虫のいる育児圏を頻繁に訪れることになるので、ダニは次の繁殖期のための巣房侵入の機会を得やすくなる。

羽化したての若い蜂（羽化後 24 時間以内）と外勤蜂（花粉を持ち帰った外勤蜂で日齢は不明）、育児蜂（5 ～ 11 日齢）を、分散期中のダニに選択させたところ、48 時間後に最もよく選んで寄生していたのは育児蜂で、次いで外勤蜂となった（Xie et al, 2016）。脂肪体は育児蜂で発達し、外勤蜂では縮小しており（Keller et al, 2005）、また育児蜂の脂肪体には脂肪が貯蔵され、採餌蜂では逆に脂肪の合成酵素の活性が下がっている（Scofield and Amdam, 2024）、分散期のダニが良質の栄養を得るために育児蜂を選んだことにはなる。

分散期の寄生対象として、脂肪体の発達した育児蜂、あるいは越冬期においては脂肪体の発達した「冬蜂」になると思われるが、そのような資源として優良な寄生対象を選択するということは、ダニの選択に意味があることを示唆している。

性成熟した雌ダニにとって、成蜂との接触が産卵開始の要件とはなっていないことは多くの研究で確認されている（Ifantidis, 1983; Beetsma and Zonneveld, 1992; Yevstafieva et al, 2020）。ただ、雄蜂巣房から回収した性成熟した娘ダニに、羽化したての若い働き蜂、21 日齢以上の外勤蜂、7 日齢の育児蜂を寄主として 3 日間利用させ、これを再度回収して蓋がけ直後 6 時間以内の働き蜂巣房に接種したところ、育児蜂を寄主として利用したものの産仔数（この場合は次世代の雌ダニの数）が最大となった（Xie et al, 2016）。これは、分散期における成蜂からの栄養摂取が次の繁殖サイクルに寄与することを示したものである。

ただ一方で、そのような栄養摂取の機会を与えず、つまり分散期のないまま次の繁殖期に強制的に移行した場合でも、77% のダニは普通に産卵を開始でき（Ifantidis, 1983）、上記の Xie et al (2016) の実験においても、分散期を与えなかったダニは、7 日齢の働き蜂を与えられたものよりは産仔数が減少したが、14 日齢または 20 日齢の働き蜂を分散期の資源として与えられたものと同等の産仔数となっていた。同様に、外勤蜂を 3 日間、育児蜂を 3 日間または 7 日間、分散期の資源として利用させたダニの、卵形成に伴うビテロジェニン遺伝子の発現を調べたところ、どの実験区でも発現量には差が見られなかった（Piou et al, 2016）。

これらの結果は、分散期に栄養学的な意義があるとしても、その効果は絶対的なものではなく、おそらく、早く成虫脱皮して、巣房内で栄養摂取の時間が充分あった場合には、分散期における栄養摂取の必然性は必ずしも高くはないと考えられる。

上記の Piou et al (2016) の実験において、母ダニに較べて娘ダニのビテロジェニン遺伝子の発現量が低い傾向が見られた。これも、成長した巣房内で、成虫として摂食を行った時間、つまりは摂取できた栄養の実質量が影響している可能性もあると考えられる (図 12 参照)。その場合、娘ダニにとっては 1 回目の繁殖期を迎える際には栄養学的にやや不利な状況であっても、次の繁殖期には十分な栄養摂取のできた母ダニとして巣房侵入が可能であることを示しており、やはり分散期が栄養摂取の観点から必須であるということにはならない。

### 時間かせぎのための分散期

分散期の長さについては、育児継続中の蜂群における繁殖のための育児巣房への再侵入までの時間として、 $5.6 \pm 0.35$  日 (Fries et al, 1994) などの数値が示されているが、10 日以上育児巣房外で過ごすものも観察されている。ダニの寄生率の高い蜂群から、巣板を実験群に移植した実験では、半数のダニが侵入するまでの時間は、最短のもので 2 日、最長のもので 8 日であった (Boot et al. 1993)。実際には、巣板の導入直後から侵入は始まっていて、最も遅いダニは 20 日かかった。実験観察には時間的な制約もあり、そもそもダニの寿命は 90 日程度と考えられているため (Calatayud and Verdú, 1994)、あるいは越冬期の蜂児がない時期のダニの状況を考えれば、巣房への再侵入までの時間そのものはより変動が大きいことが予想される。

前述したように、栄養摂取の量は摂食行動に費やせる時間の問題でもあり得るが、分散期を長くして栄養摂取の機会を増やしても、ダニの繁殖への影響は見られていない (Piou et al, 2016)。したがって、あえて成蜂の体表上に長くとどまる意味はない。

交尾後、雌ダニの体内で精子が受精能を獲得するまでの時間は 5 日間であるが (Häußermann et al, 2016)、最後に成熟した雌ダニが、仮に交尾を終えて 1 日以内に出房することになったとしても、再侵入して最初の受精卵を産むのは 100 時間程度後のことになり、精子の成熟のための時間は問題なく確保できる。この観点からもダニにとってある長さの分散期が必然とはならない。

寄主から離して 6 時間ではダニは死亡しないが、体重は半分近くに減少する。さらに 36 時間後の生存率はわずかに 5% で、ダニの栄養の体内貯蔵の枯渇は急速に進む (Garedew et al, 2004)、その点ではすぐに次の繁殖期に入るか、栄養状態のよい育児蜂に寄生するかのも二択となる。しかし、ミツバチの育児が中断していれば繁殖期には入れず、また成蜂への寄生においては、必ずしも栄養状態のよい育児蜂 (あるいは冬蜂) を選択できない可能性もあり、その場合には、分散期の設定はダニにとってはリスクの大きいものになってしまう。

逆に分散期をできるだけ短くすることで、生涯の繁殖機会 (繁殖期のための巣房への侵入回数) は増す。また成蜂に寄生している間にグルーミングによって脱落させられたり、その他の自然落下も発生するため、分散期が短い方が生存率が上がり、繁殖機会が増える。また、化学薬剤を使うことが常態化している養蜂の現場では、分散期が長いほど、薬剤への曝露機会が増すため、短い分散期の方が、やはりダニの生存率は高くなる。言い換えれば、薬剤による淘汰が分散期の短いダニを選択している可能性もあり、薬剤使用そのものがダニの分散期を短くして、結果として薬剤が効きにくい状況を生み出しているともいえる。

このように、分散期は、どちらかというダニにとっては再侵入する蜂児の不在によって強制されるものであり、通常は、侵入するのに適当な蜂児への到達にかかる時間として存在するものと考えられる。そのことは多寄生が比較的頻繁に発生していることから説明ができる。

### 感染拡大のための分散期

ダニが蜂群内で次に侵入する巣房を探す場面では分散期は重要である。巣房縁を歩いているダニも見かけるが、成蜂の体表にいて運ばれる方が脱落などもしにくいと考えられる。この観点においては、実質的な移動手段としての短い分散期の必然性がある。



図 16 パッケージビー

蜂群の輸送手段であるパッケージビーは、ニュージーランドでは 1980 年代に養蜂の主要部門として産業化し、北半球が春を迎える 4 月を中心に、大量の蜂群が輸出されている (Crane, 1999)。重い巣箱や巣板を運ぶ必要がないため比較的安価に運搬できるが、分散期のダニが紛れ込んで運ばれてしまう。

他の蜂群が近い場合は、ミツバチヘギイタダニの感染経路として有力なのは、ミツバチのドリフトである (Neumann et al, 2000; Forfert et al, 2015)。集団飼育をする養蜂場でのドリフト率は高く、蜂群間距離が長い場合に較べてダニが入りこみやすい。方向性の高いダニの感染経路としては盗蜂がある、ダニによって弱った蜂群に健常群からの盗蜂がつくことで、確実にダニが運ばれる (Peck and Seeley, 2019)。分散期のダニは育児蜂に寄生していることが多いので、盗蜂する側 (採餌蜂) がダニを運ぶ可能性は低く、盗蜂によるダニの感染は一方向的な現象となる。またダニの寄生によって終末期を迎えている弱群では、ダニの寄生率が高く、しかし育児は停滞気味のため、出房したダニは行き場をなくして成蜂の体表上にとどまることになる。結果として盗蜂に入った働き蜂 (採餌蜂) に乗り換えて、その蜂群へと持ち帰られてしまう。

盗蜂とは異なるが、採餌のために訪れた花の上で、他群の採餌蜂が残っていたダニに感染することも、実験的にその可能性が確認されている (Peck et al, 2016)。ただ、花のある時期 (つまり育児が盛んな状態) にあえて採餌蜂に寄生しているダニは少ないことが予想され、また花の上ではダニが長時間は生きてはいられないため、実際の野外ではそのような二次的な感染は起きにくいとも考えられる。

ダニが他の蜂群への感染目的で分散期を設定しているとする、養蜂の現場における合同などもその目的には合致する。

日本国内では、通常、種蜂を購入する際には蜂児が含まれているので、分散期のダニ (つまり成蜂上のダニ) がどの程度含まれているかは、ダニの感染には直結していない。一方、海外ではミツバチの輸送手段としてパッケージビー (図 16) が普及しており、シーズンが逆転する南半球から北半球、低緯度地方から高緯度地方へと、遠距離のダニの拡散を助け、また送付先に巣箱や巣板が準備されているある程度の規模の養蜂家のところに届いて感染蜂群数が増える場面が多くなる。アメリカ国内で流通しているパッケージビーの汚染状況を調査した研究では、ミツバチヘギイタダニは 0.4 ~ 5.4% の寄生率であった (Strange et al, 2008)。分散期のダニにとって、あるいは蜂児がなくても長時間生きていけるミツバチヘギイタダニにとって、パッケージビーは絶好の移動機会、感染拡大機会を与えるミツバチの輸送方法になっている。

## 引用文献

- Abou-Lila, A. S. M. and Sawires, S. G. (2024) The fluctuation of infestation with *Varroa* mite on honeybee colonies in Egypt and variation study using scanning electromicroscope. *Entomological News*, 131: 1-8.
- Akinwande, K. L. (2012) Incidence of the Korean haplotype of *Varroa destructor* in southwest Nigeria. *Journal of Apicultural Research*, 51: 369-370.
- Alberti, G. and Hänel, H. (1986) Fine structure of the genital system in the bee parasite, *Varroa jacobsoni* (Gamasida: Dermanyssina) with remarks on spermiogenesis, spermatozoa and capacitation. *Experimental and Applied Acarology*, 2: 63-104.
- Alippi, A. M., Albo, G. N., Marcangeli, J., Leniz, D. and Noriega, A. (1995) The mite *Varroa jacobsoni* does not transmit American foulbrood from infected to healthy colonies. *Experimental and Applied Acarology*, 19: 607-613.
- Allen, M. and Ball, B. (1996) The incidence and world distribution of honey bee viruses. *Bee World*, 77: 141-162.
- Anderson, D. L. (1994) Non-reproduction of *Varroa jacobsoni* in *Apis mellifera* colonies in Papua New Guinea and Indonesia. *Apidologie*, 25: 412-421.
- Anderson, D. L. (2000) Variation in the parasitic bee mite *Varroa jacobsoni* Oud.. *Apidologie*, 31: 281-290.
- Anderson, D. L., Hallidaya, R. B. and Otis, G. W. (1997) The occurrence of *Varroa underwoodi* (Acarina: Varroidae) in Papua New Guinea and Indonesia. *Apidologie*, 28, 143-147.
- Anderson, D. L. and Fuchs, S. (1998) Two genetically distinct populations of *Varroa jacobsoni* with contrasting reproductive abilities on *Apis mellifera*. *Journal of Apicultural Research*, 37: 69-78.
- Anderson, D. L. and Sukarsih. (1996) Changed *Varroa jacobsoni* reproduction in *Apis mellifera* colonies in Java. *Apidologie*, 27: 461-466.
- Anderson, D. L. and Trueman, J. W. H. (2000) *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Experimental and Applied Acarology*, 24: 165-189.
- Andino, G. K., Gribskov, M., Anderson, D. L., Rvans, J. D. and Hunt, G. J. (2016) Differential gene expression in *Varroa jacobsoni* mites following a host shift to European honey bees (*Apis mellifera*). *BMC Genomics*, 17: 926.
- Australian Hone Bee Industry Council (2024) AHBIC Industry update – *Varroa jacobsoni* detection Port of Brisbane. <https://honeybee.org.au/ahbic-industry-update-Varroajacobsoni-detection-portofbrisbane/>
- 東繁彦 (2022) ミツバチのダニ防除－雄バチ巣房トラップ法, 温熱療法, サバイバルテスト－. 農山漁村文化協会, 東京, 199 pp.
- Bautz, R. A. and Coggins, J. R. (1992) Scanning electron microscopy of female *Varroa jacobsoni* (Arthropoda: Acarina), ectoparasite of the honeybee *Apis mellifera*. *Transactions of the American Microscopical Society*, 111: 128-135.
- Beaurepaire, A. L., Truong, T. A., Fajardo, A. C., Dinh, T. Q., Cervancia, C. and Moritz, R. F. A. (2015) Host specificity in the honeybee parasitic mite, *Varroa* spp. in *Apis mellifera* and *Apis cerana*. *PLoS ONE*, 10: e0135103.
- Beaurepaire, A. L., Ellis, J. D., Krieger, K. J. and Moritz, R. F. A. (2019) Association of *Varroa destructor* females in multiply infested cells of the honeybee *Apis mellifera*. *Insect Science*, 26: 128-134.
- Becchimanzi, A., Tatè, R., Campbell, E. M., Gigliotti, S., Bowman, A. S. and Pennacchio, F. (2020) A salivary chitinase of *Varroa destructor* influences host immunity and mite's survival. *PLoS Pathogens*, 16: e1009075.
- Beetsma, J., Jan Boot, W. and Calis, J. (1999) Invasion behaviour of *Varroa jacobsoni* Oud.: from bees into brood cells. *Apidologie*, 30: 125-140.

- Beetsma, J. and Zonneveld, K. (1992) Observations on the initiation and stimulation of oviposition of the *Varroa* mite. *Experimental and Applied Acarology*, 16: 303-312.
- Boot, W. J., Calis, J. N. M. and Beetsma, J. (1992) Differential periods of *Varroa* mite invasion into worker and drone cells of honey bees. *Experimental and Applied Acarology*, 16: 295-301.
- Boot, W. J., Calis, J. N. M. and Beetsma, J. (1993) Invasion of *Varroa jacobsoni* into honey bee brood cells: a matter of chance or choice? *Journal of Apicultural Research*, 32: 167-174.
- Boot, W. J., Calis, J. N. M., Beetsma, J., Hai, D. M., Lan, N. K., Toan, T. V., Trung, L. Q. and Minh, N. H. (1999). Natural selection of *Varroa jacobsoni* explains the different reproductive strategies in colonies of *Apis cerana* and *Apis mellifera*. *Experimental and Applied Acarology*, 23: 133-144.
- Boot, W. J., Schoenmaker, J., Calis, J. N. M. and Beetma, J. (1995) Invasion of *Varroa jacobsoni* into drone brood cells of the honey bee, *Apis mellifera*. *Apidologie*, 26: 109-118.
- Bowen-Walker, P. L. and Gunn, A. (2001) The effect of the ectoparasitic mite, *Varroa destructor* on adult worker honeybee (*Apis mellifera*) emergence weights, water, protein, carbohydrate, and lipid levels. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 101: 207-217.
- Bowen-Walker, P. L., Martin, S. J. and Gunn, A. (1997) Preferential distribution of the parasitic mite, *Varroa jacobsoni* Oud. on overwintering honeybee (*Apis mellifera* L.) workers and changes in the level of parasitism. *Parasitology*, 114: 151-157.
- Bubnič, J., Moosbeckhofer, R., Prešern, J., Moškrič, A., Formato, G., Pietropaoli, M., Gregorc, A., Muz, M. N. and Škerl, M. I. S. (2021) Three pillars of *Varroa* control. *Apidologie*, 52: 1305-1333.
- Cabrera, A. R., Shirk, P. D. and Teal, P. E. A. (2017) A feeding protocol for delivery of agents to assess development in *Varroa* mites. *PLoS ONE*, 12: e017697.
- Calatayud, F. and Verdú, M. J. (1994) Survival of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. (Mesostigmata: Varroidae) in broodless colonies of the honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *Experimental and Applied Acarology*, 18: 603-612.
- Casanueva, M. E. (1993) Phylogenetic studies of the free-living and Arthropod associated Laelapidae (Acari: Mesostigmata). *Gayana Zoologia*, 57: 21-46.
- Chemurot, M., Akol, A. M., Masembe, C., de Smet, L., Descamps, T. and de Graaf, D. C. (2016) Factors influencing the prevalence and infestation levels of *Varroa destructor* in honeybee colonies in two highland agro-ecological zones of Uganda. *Experimental and Applied Acarology*, 68: 497-508.
- Cicero, J. M. and Sammataro, D. (2010) The salivary glands of adult female *Varroa destructor* (Acari: Varroidae), an ectoparasite of the honey bee, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *International Journal of Acarology*, 36: 377-386.
- Crane, E. (1978) Beekeeping round the World. *Bee World*, 59: 164-167.
- Crane, E. (1990) Bee and Beekeeping. Science, Practice and World Resource.. Heinemann Newnes, 614 pp.
- Crane, E. (1999) The World History of Beekeeping and Honey Hunting. Routledge, New York, 682 pp.
- de Guzman, L., Rinderer, T. E., Stelzer, A. and Anderson, D. (1998) Congruence of RAPD and mitochondrial DNA markers in assessing *Varroa jacobsoni* genotypes. *Journal of Apicultural Research*, 37: 49-51.
- de Guzman, L. I. and Rinderer, T. E. (1998) ミツバチヘギイタダニの遺伝子型の分布について . ミツバチ科学, 19: 115-119.
- de Guzman, L. I., Rinderer, T. E. and Stelzer, J. A. (1997) DNA evidence of the origin of *Varroa jacobsoni* Oudemans in the Americas. *Biochemical Genetics*, 35: 327-335
- de Guzman, L. I., Rinderer, T. E. and Stelzer, J. A. (1999) Occurrence of two genotypes of *Varroa jacobsoni* Oud. in North America. *Apidologie*, 30: 31-36.
- De Jong, D. (1997) Mites: *Varroa* and other parasites of brood. *IN: Honey Bee Pests, Predators, and Diseases*. Morse, R. A. and Flottum, K. (eds.) pp. 279-327.

- De Jong, D., De Jong, P. H., and Gonçalves, L. S. (1982) Weight loss and other damage to developing worker honeybees from infestation with *Varroa jacobsoni*. Journal of Apicultural Research, 21: 165-167.
- De Jong, D., Morse, R. A., Eickwort, G. C. (1982) Mite pests of honey bees. Annual Review of Entomology, 27: 229-252.
- de Lillo, E., Di Palma, A. and Nuzzaci, G. (2001) Morphological adaptations of mite chelicerae to different trophic activities (Acari). Entomologica, Bari, 35: 125-180.
- de Ruijter, A. and Kaas, J. P. (1983). The anatomy of the *Varroa*-mite. IN: *Varroa jacobsoni* Oud. Affecting Honey Bees: Present Status and Needs. Proceedings of a Meeting of the EC Experts Group. Cavalloro, R. (ed.) pp. 45-47.
- de Ruijter, A. and Pappas, N. (1983). Karyotype and sex determination of *Varroa jacobsoni*. IN: *Varroa jacobsoni* Oud. Affecting Honey Bees: Present Status and Needs. Proceedings of a Meeting of the EC Experts Group. Cavalloro, R. (ed.) pp. 41-44.
- Delfinado, M. D. and Baker, E. W. (1974) Varroidae, a new family of mites on honey bees (Mesostigmata: Acarina). Journal of the Washinton Academy of Sciences, 64: 4-10.
- Delfinado-Baker, M. (1984) The nymphal stages and male of *Varroa jacobsoni* Oudemans, a parasite of honey bees. International Journal of Acarology, 10: 75-80.
- Delfinado-Baker, M. and Houck, M. A. (1989) Geographic variation in *Varroa jacobsoni* (Acari, Varroidae) : application of multivariate morphometric techniques. Apidologie, 20: 345-358.
- Dietemann, V., Beaufepaire, A., Page, P., Yañez, O., Buawangpong, N., Chantawannakul, P. and Neumann, P. (2019) Population genetics of ectoparasitic mites *Varroa* spp. in Eastern and Western honey bees. Parasitology, 146: 1429-1439.
- Dillier, F. -X., Rluri, P. and Imdorf, A. (2006) Review of the orientation behaviour in the bee parasitic mite *Varroa destructor*: Sensory equipment and cell invasion behaviour. Revue Suisse de Zoologie, 113: 857-877.
- Dittmann, F. and Steiner, J. (1997) Inter cellular connection between the lyrate organ and the growing oocyte in *Varroa jacobsoni* as revealed by Lucifer Yellow dye-coupling. Journal of Apicultural Research, 36: 145-149.
- Donzé, G. and Guerin, P. M. (1994) Behavioral attributes and parental care of *Varroa* mites parasitizing honeybee brood. Behavioral Ecology and Sociobiology, 34: 305-319.
- Donzé, G. and Guerin, P. M. (1997) Time-activity budgets and space structuring by the different life stages of *Varroa jacobsoni* in capped brood of the honey bee, *Apis mellifera* . Journal of Insect Behavior, 10: 371-393.
- Donzé, G., Herrmann, M., Bachofen, B. and Guerin, P. M. (1996) Effect of mating frequency and brood cell infestation rate on the reproductive success of the honeybee parasite *Varroa jacobsoni*. Ecological Entomology, 21: 17-26.
- Dyer, F. C. and Seeley, T. D. (1987) Interspecific comparisons of endothermy in honey-bees (*Apis*) : deviations from the expected size-related patterns. Journal of Experimental Biology, 127: 1-26.
- Egekwu, N. I., Posada, F., Sonenshine, D. E. and Cook, S. (2018) Using an in vitro system for maintaining *Varroa destructor* mites on *Apis mellifera* pupae as hosts: studies of mite longevity and feeding behavior. Experimental and Applied Parasitology, 74: 301-315
- 江原昭三 (1980) 日本ダニ類図鑑. 全国農村教育協会, 東京, 562 pp.
- Erban, T., Harant, K., Hubalek, M., Vitamvas, P., Kamler, M., Poltronieri, P., Tyl, J., Markovic, M. and Titera, D. (2015) In-depth proteomic analysis of *Varroa destructor*: Detection of DWV-complex, ABPV, VdMLV and honeybee proteins in the mite. Scientific Reports, 5: 13907.
- Fakhimuzadeh, K., Ellis, J. D. and Hayes, J. W. (2011) Physical control of *Varroa* mites (*Varroa destructor*): the effects of various dust materials on *Varroa* mite fall from adult honey bees (*Apis mellifera*) in vitro. Journal of Apicultural Research, 50: 203-211.

- Fazier, M., Muli, E., Conklin, T., Schmehl, D., Torto, B., Frazier, J., Tumlinson, J., Evans, J. D. and Raina, S. (2010) A scientific note on *Varroa destructor* found in East Africa; threat or opportunity? *Apidologie*, 41: 463-465.
- Floris, I., Pusceddu, M. and Satta, A. (2020) How the infestation level of *Varroa destructor* affects the distribution pattern of multi-Infested cells in worker brood of *Apis mellifera*. *Veterinary Sciences*, 7: 136.
- Forfert, N., Natsopoulou, M. E., Frey, E., Rosenkranz, P., Paxton, R. J., Moritz, R. F. A. (2015) Parasites and pathogens of the honeybee (*Apis mellifera*) and their influence on inter-colonial transmission. *PLoS ONE*, 10: e0140337.
- Frey, E., Odemer, R., Blum, T. and Rosenkranz, P. (2013) Activation and interruption of the reproduction of *Varroa destructor* is triggered by host signals (*Apis mellifera*). *Journal of Invertebrate Pathology*, 113: 56-62.
- Frey, E. and Rosenkranz, P. (2014) Autumn invasion rates of *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) into honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies and the resulting increase in mite populations. *Journal of Economic Entomology*, 107: 508-515.
- Fries, I., Camazine, S. and Sneyd, J. (1994) Population dynamics of *Varroa jacobsoni*: A model and a review. *Bee World*, 75: 5-28.
- Fries, I., Huazhen, W., Wei, S. and Jin, C. S. (1996) Grooming behavior and damaged mites (*Varroa jacobsoni*) in *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica*. *Apidologie*, 27: 3-11.
- Galindo-Cardona, A., Scannapieco, A. C., Russo, R., Escalante, K., Geria, M., Lepori, N., Ayup, M. M., Muntaabski, I., Liendo, M. C., Landi, L., Giray, T. and Monmany-Garzia, A. C. (2020) *Varroa destructor* parasitism and genetic variability at honey bee (*Apis mellifera*) drone congregation areas and their associations with environmental variables in Argentina. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 590345.
- Garedew, A., Schmolz, E. and Lamprecht, I. (2004) The energy and nutritional demand of the parasitic life of the mite *Varroa destructor*. *Apidologie*, 35: 419-430.
- Garrido, C. and Rosenkranz, P. (2003) The reproductive program of female *Varroa destructor* mites is triggered by its host, *Apis mellifera*. *Experimental and Applied Acarology*, 31: 269-273.
- Garrido, C. and Rosenkranz, P. (2004) Volatiles of the honey bee larva initiate oogenesis in the parasitic mite *Varroa destructor*. *Chemoecology*, 14: 193-197.
- Garrido, C., Rosenkranz, P., Paxton, R. J. and Goncalves, L. S. (2003) Temporal changes in *Varroa destructor* fertility and haplotype in Brazil. *Apidologie*, 34: 535-541.
- Gloag, R., Ding, G., Christie, J. R., Buchmann, G., Beekman, M. and Oldroyd, B. P. (2016) An invasive social insect overcomes genetic load at the sex locus. *Nature Ecology and Evolution*, 1: 0011.
- Guerra, J. C. V., Issa, M. R. C., Carneiro, F. E., Strapazzon, R. and Moretto, G. (2010) RAPD identification of *Varroa destructor* genotypes in Brazil and other regions of the Americas. *Genetics and Molecular Research*, 9: 303-308.
- Gunther, C. E. M. (1951) A mite from a beehive on Singapore Island (Acarina: Laelapidae). *Proceeding of the Linnean Society of New South Wales*, 76: 155-157.
- Hagan, T., Lim, J. and Gloag, R. (2023) Drones do not drift between nests in a wild population of *Apis cerana*. *Insects*, 14: 323.
- Hajjalizadeh, Z., Asadi, M., Ahmadi, K. and Balvasi, A. (2019) *Varroa destructor* (Acari: Varroidea) populations from Southern Iran belong to haplotype K of the mitochondrial COI. *Persian Journal of Acarology*, 8: 99-105.
- Han, B., Wu, J., Wei, Q., Liu, F., Cui, L., Rueppel, O. and Xu, S. (2024) Life-history stage determines the diet of ectoparasitic mites on their honey bee hosts. *Nature Communications*, 15: 725.
- Häußermann, C. K., Giacobino, A., Munz, R., Ziegelmann, B., Palacio, M. A. and Rosenkranz, P. (2020) Reproductive parameters of female *Varroa destructor* and the impact of mating in worker brood of *Apis mellifera*. *Apidologie*, 51: 342-355.

- Häußermann, C. K., Ziegelmann, B., Bergmann, P. and Rosenkranz, P. (2015) Male mites (*Varroa destructor*) perceive the female sex pheromone with the sensory pit organ on the front leg tarsi. *Apidologie*, 46: 771-778.
- Häußermann, C. K., Ziegelmann, B. and Rosenkranz, P. (2016) Spermatozoa capacitation in female *Varroa destructor* and its influence on the timing and success of female reproduction. *Experimental and Applied Acarology*, 69: 371-387.
- Häußermann, C. K., Ziegelmann, B. and Rosenkranz, P. (2018) Spermatozoa production in male *Varroa destructor* and its impact on reproduction in worker brood of *Apis mellifera*. *Experimental and Applied Acarology*, 74: 43-54.
- Honey Bee Health Coalition: Tools for *Varroa* Management: A Guide to Effective *Varroa* Sampling and Control. The Honey Bee Health Coalition, [https://honeybeehealthcoalition.org/wp-content/uploads/2022/08/HBHC-Guide\\_Varroa-Mgmt\\_8thEd-082422.pdf](https://honeybeehealthcoalition.org/wp-content/uploads/2022/08/HBHC-Guide_Varroa-Mgmt_8thEd-082422.pdf), 2022.
- Hua, T., Chantawannakul, P., Tsai, C. -L. and Yeh, W. -B. (2023) Genetic profile of the parasitic *Varroan* mite *Varroa destructor* (Arachnida: Mesostigmata: Varroidae) in Taiwan: a new Taiwanese haplotype intermediate between the highly virulent Russian and less virulent Japanese types identified in the honey bee host *Apis cerana*. *Zoological Studies*, 62: e11.
- Ifantidis, M. D. (1983) Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* in worker and drone honeybee brood cells. *Journal of Apicultural Research*, 22: 200-206.
- Ifantidis, M. D. (1984) Parameters of the population dynamics of the *Varroa* mite on honeybees. *Journal of Apicultural Research*, 23: 227-233.
- Ilyasov, R. A., Takahashi, J. I., Lee, J. I., Proshchalykin, J. I., Lelej, A. S., Kwon, H. W., Danilenko, V. N. and Nikolenko, A. G. (2022) Characteristics of *Varroa underwoodi* mites (Acari: Varroidae) in the population of *Apis cerana ussuriensis* (Hymenoptera: Apidae) in the Primorsky Krai of Russia. *Biology Bulletin Reviews*, 12: 516-526.
- Kaise, S. and Hoshiba, H. (2023) Revisiting the history of parasite conversion of *Varroa destructor* to *Apis mellifera* – the parasitic. *Bee World*, DOI: 10.1080/0005772X.2023.2270841.
- Keller, I., Fluri, P. and Imdorf, A. (2005) Pollen nutrition and colony development in honey bees: part I. *Bee World*, 86: 3-10.
- Kelomey, A. E., Paraiso, A., Sina, H., Legout, H., Garnery L. and Baba-Moussa, L. (2017) Genetic characterization of the honeybee ectoparasitic mite *Varroa destructor* from Benin (West Africa) using mitochondrial and microsatellite markers. *Experimental and Applied Acarology*, 72: 61-67.
- 木村澄, 松山茂, 中村純, 浅田研一, 荻原麻理 (2023) 養蜂における衛生管理—ダニ防除技術. 日本養蜂協会, 48 pp.
- Koeniger, N., Koeniger, G. and Delfinado-Baker, M. (1983) Observations on mites of the Asian honeybee species (*Apis cerana*, *Apis dorsata*, *Apis florea*). *Apidologie*, 14: 197-204.
- Koutouvela, E. and Papachristoforou, A. (2019) The heart of *Varroa destructor*: description, function and inhibition following acaricide application. *Systematic and Applied Acarology*, 24: 638-644.
- Kraus, B., Velthuis, H. H. W. and Tingek, S. (1998) Temperature profiles of the brood nests of *Apis cerana* and *Apis mellifera* colonies and their relation to varroosis. *Journal of Apicultural Research* 37: 175-181.
- Lamas, Z. S. and Evans, J. D. (2024) Deadly triangle: honey bees, mites, and viruses. *Frontiers in Bee Science*, 2: 1418667.
- Lester, P. J., Felden, A., Baty, J. W., Bulgarella, M., Haywood, J., Mortensen, A. N., Remnant, A. J. and Smeele, Z. E. (2022) Viral communities in the parasite *Varroa destructor* and in colonies of their honey bee host (*Apis mellifera*) in New Zealand. *Scientific Reports*, 12: 8809.
- Li, A. Y., Cook, S. C., Sonenshine, D. E., Posada-Florez, F., Noble, N. I. I., Mowery, J., Gulbranson, C. J. and Baughan, G. R. (2019) Insights into the feeding behaviors and biomechanics of *Varroa destructor* mites on honey bee pupae using electropenetrography and histology. *Journal of Insect Physiology*, 119: 103950.

- Li, W., Wang, C., Huang, Z. Y., Chen, Y. and Han, R. (2019) Reproduction of distinct *Varroa destructor* genotypes on honey bee worker brood. *Insects*, 10: 372.
- Lin, Z., Qin, Y., Page, P., Wang, S., Li, L., Wen, Z., Hu, F., Neumann, P., Zheng, H. and Dietemann, V. (2017) Reproduction of parasitic mites *Varroa destructor* in original and new honeybee hosts. *Ecology and Evolution*, 8: 2135-2145.
- Lin, Z., Wang, S., Neumann, P., Chen, G., Page, P., Li, L., Hu, F., Zheng, H. and Dietemann, V. (2021) Population genetics and host specificity of *Varroa destructor* mites infesting eastern and western honeybees. *Journal of Pest Science*, 94: 1487-1504.
- Lindström, A. and Fries, I. (2008) Horizontal transmission of *Paenibacillus larvae* spores between honey bee (*Apis mellifera*) colonies through robbing. *Apidologie*, 39: 515-522.
- Liu, T. P. and Peng, Y. S. C. (1990) Scanning electron microscopic observation of the pretarsal suckers of the honey-bee ectoparasite, *Varroa jacobsoni* (Gamasida:Dermanyssina). *Experimental and Applied Acarology*, 8: 105-114.
- Łopieńska-Biernat, E., Dmitryjuk, M., Zaobidna, E., Lipiński, Z. and Żółtowska, K. (2013) The body composition and enzymes of carbohydrate metabolism of *Varroa destructor*. *Journal of Apicultural Science*, 57: 93-100.
- Maeda, T. and Sakamoto, Y. (2020) Range expansion of the tracheal mite *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) among Japanese honey bee, *Apis cerana japonica*, in Japan. *Experimental and Applied Acarology*, 80: 477-490.
- Maggi, M., Medici, S., Quintana, S., Ruffinengo, S., Marcángeli, J., Martinez, P. G., Fuselli, S. and Eguaras, M. (2012) Genetic structure of *Varroa destructor* populations infesting *Apis mellifera* colonies in Argentina. *Experimental and Applied Acarology*, 56: 309-318.
- Martin, S., Holland, K. and Murry, M. (1997) Non-reproduction in the honeybee mite *Varroa jacobsoni*. *Experimental and Applied Acarology*, 21: 539-549.
- Martin, S. J. (1994) Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. in worker brood of the honeybee *Apis mellifera* L. under natural conditions. *Experimental and Applied Acarology*, 18: 87-100.
- Martin, S. J. (1995) Reproduction of *Varroa jacobsoni* in cells of *Apis mellifera* containing one or more mother mites and the distribution of these cells. *Journal of Apicultural Research*, 34: 187-196.
- Martin, S. J. and Kemp, D. (1997) Average number of reproductive cycles performed by *Varroa jacobsoni* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Journal of Apicultural Research*, 36: 113-123.
- McFarlane, G. R., Robinson, K. L., Whitaker, K., Webster, J., Drysdale, L., Brancalion, L., Webster, A., O'Rourke, B. and Bogema, D. R. (2024) Amplicon and Cas9-targeted nanopore sequencing of *Varroa destructor* at the onset of an outbreak in Australia. *Frontiers in Bee Science*, 2: 1334543.
- Mendoza, Y., Gramajo, E., Invernizzi, C. and Tomasco, I. H. (2020) Mitochondrial haplotype analyses of the mite *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) collected from honeybees *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) in Uruguay. *Systematic and Applied Acarology*, 25: 1526-1529.
- Mondet, F., Beaurepaire, A., McAfee, A., Locke, B., Alaux, C., Blanchard, S., Danka, B. and Le Conte, Y. (2020) Honey bee survival mechanisms against the parasite *Varroa destructor*: a systematic review of phenotypic and genomic research efforts. *International Journal for Parasitology*, 50: 433-447.
- Mortensen, A. N., Jack, C. J. and Ellis, J. D. (2018) The discovery of *Varroa destructor* on drone honey bees, *Apis mellifera*, at drone congregation areas. *Parasitology Research*, 117: 3337-3339.
- Muñoz, I., Garrido-Bailón, E., Martín-Hernández, R., Meana, A., Higes, M. and De la Rúa, P. (2008) Genetic profile of *Varroa destructor* infesting *Apis mellifera iberiensis* colonies. *Journal of Apicultural Research and Bee World*, 47: 310-313.

- Mutinelli, F. (2011) The spread of pathogens through trade in honey bees and their products (including queen bees and semen): overview and recent developments. *Revue scientifique et technique - Office international des Epizooties*, 30: 257-271.
- 中村純, 吉田忠晴 (2003) ミツバチヘギイタダニの新学名と最近の防除技術. *ミツバチ科学*, 24: 137-142.
- Navajas, M., Anderson, D. L., de Guzman, L. I., Huang, Z. Y., Clement, J., Zhou, T. and Le Conte, Y. (2010) New Asian types of *Varroa destructor*: a potential new threat for world apiculture. *Apidologie*, 41: 181-193.
- Nazzi, F., Milani, N. and Della Vedova, G. (2004) A semiochemical from larval food influences the entrance of *Varroa destructor* into brood cells. *Apidologie*, 35: 403-410.
- Neumann, P., Moritz, R. F. A. and Mautz, D. (2000) Colony evaluation is not affected by drifting of drone and worker honeybees (*Apis mellifera* L.) at a performance testing apiary. *Apidologie*, 31: 67-79.
- Nganso, B. T., Mani, K., Altman, Y., Rafaeli, A. and Soroker, V. (2020) How crucial is the functional pit organ for the *Varroa* mite? *Insects*, 11: 395.
- Nichols, K., Khan, K.A., Shepherd, T., Ghramh, H. A. and Rangel, J. (2024) Haplotype diversity and *Varroa destructor* infestation patterns in commercial beekeeping operations across Southwestern Saudi Arabia. *Apidologie*, 55: 69.
- Nuzzaci, G., De Lillo, E. and Porcelli, F. (1992) Functional morphology of the mouthpart sensilla in females of *Varroa jacobsoni* Oudemans (Acari: Varroidae). *Entomologica*, 27: 41-67.
- Ogihara, M. H., Yoshiyama, M., Morimoto, M. and Kimura, K. (2020) Dominant honeybee colony infestation by *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) K haplotype in Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 55:189-197.
- Oh, J., Lee, S., Kwon, W., Joharchi, O., Kim, S. and Lee, S. (2024) Molecular phylogeny reveals *Varroa* mites are not a separate family but a subfamily of Laelapidae. *Scientific Reports*, 14: 13994.
- Oldroyd, B. P. (1999) Coevolution while you wait: *Varroa jacobsoni*, a new parasite of western honeybees. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 312-315.
- Oudemans, A. C. (1904) On a new genus and species of parasitic acari. *Notes from the Leyden Museum*, 24: 216-222.
- Page, P., Lin, Z., Buawangpong, N., Zheng, H., Hu, F., Neumann, P., Chantawannakul, P. and Dietemann, V. (2016) Social apoptosis in honey bee superorganisms. *Scientific Reports*, 6: 27210.
- Park, D., Jung, J. W., Choi, B. -S., Jayakodi, M., Lee, J., Lim, J., Yu, Y., Choi, Y. -S. and Lee, M. -L. (2015) Uncovering the novel characteristics of Asian honey bee, *Apis cerana*, by whole genome sequencing. *BMC Genomics*, 16: 1.
- Peck, D. T. (2021) The parasitic mite *Varroa destructor*: History, biology, monitoring, and management. *IN: Honey Bee Medicine for the Veterinary Practitioner*. Kane, T. R and Faux, C. M. (eds.) pp. 235-251.
- Peck, D. T. and Seeley, T. D. (2019) Mite bombs or robber lures? The roles of drifting and robbing in *Varroa destructor* transmission from collapsing honey bee colonies to their neighbors. *PLoS ONE*, 14: e0218392.
- Peck, D. T., Smith, M. L. and Seeley, T. D. (2016) *Varroa destructor* mites can nimbly climb from flowers onto foraging honey bees. *PLoS ONE*, 11: e0167798.
- Phaboutdy, E. and Ward, M. P. (2024) Investigation of landscape risk factors for the recent spread of *Varroa* mite (*Varroa destructor*) in European honeybee (*Apis mellifera*) colonies in New South Wales, Australia. *Geospatial Health*, 19: 1282.
- Pinto, F. A., Teixeira, E., Guimaraes-Cestaro, L., Martins, M., Alves, M. L. T. M. F. and Message, D. (2022) *Varroa destructor* in Africanized honey bees in Brazil: genetic and reproductive profile. *Sociobiology*, 69: e7340.
- Piotrowski, F. (1982) Varroosis - the correct term for *Varroa* infestation. *Angewandte Parasitologie*, 23: 49.

- Piou, V., Tabart, J., Urrutia, V., Hemptinne, J. and Vétillard, A. (2016) Impact of the phoretic phase on reproduction and damage caused by *Varroa destructor* (Anderson and Trueman) to its host, the European honey bee (*Apis mellifera* L.). PLoS ONE, 11: e0153482.
- Piou, V., Vilarem, C., Blanchard, S., Strub, J.-M., Bertile, F., Bocquet, M., Arafah, K., Bulet, P. and Vétillard, A. (2023) Honey bee larval hemolymph as a source of key nutrients and proteins offers a promising medium for *Varroa destructor* artificial rearing. International Journal of Molecular Sciences, 24: 12443.
- Piou, V., Vilarem, C., Rein, C., Sprau, L. and Vétillard, A. (2022) Standard methods for dissection of *Varroa destructor* females. Insects, 13: 37.
- Pitchard, D. J. (2016) Grooming by honey bees as a component of *Varroa* resistant behavior. Journal of Apicultural Research, 55: 38-48.
- Posada-Florez, F., Sonenshine, D. E., Egekwu, N. I., Rice, C., Lupitskyy, R. and Cook, S. C. (2019) Insights into the metabolism and behaviour of *Varroa destructor* mites from analysis of their waste excretions. Parasitology, 146: 527-532.
- Pugh, P. J. A., King, P. E. and Fordy, M. R. (1992) The respiratory system of the female *Varroa jacobsoni* (Oudemans) : its adaptations to a range of environmental conditions. Experimental and Applied Acarology, 15: 123-139.
- Ramirez, W. B. and Malavasi, J. G. (1991) Conformation of the ambulacrum of *Varroa jacobsoni* Oudemans (Mesostigmata: Varroidae): A grasping structure. International Journal of Acarology, 17: 169-173.
- Ramsey, S., Gulbranson, C. J., Mowery, J., Ochoa, R., vanEngelsdorp, D. and Bauchan, G. (2018) A multi-microscopy approach to discover the feeding site and host tissue consumed by *Varroa destructor* on host honey bees. Microscopy and Microanalysis, 24: 1258-1259.
- Ramsey, S. D., Ochoa, R., Bauchan, G., Gulbranson, C., Mowery, J. D., Cohen, A., Lim, D., Joklik, J., Cicero, J. M., Ellis, J. D., Hawthorne, D. and vanEngelsdorp, D. (2019) *Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 116: 1792-1801.
- Rasolofoarivao, H., Clémencet, J., Ravaomanarivo, L. H. R., Razafindrazaka, D., Reynaud, B. and Delatte, H. (2013) Spread and strain determination of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) in Madagascar since its first report in 2010. Experimental and Applied Acarology, 60: 521-530.
- Rath, W. (1999) Co-adaptation of *Apis cerana* Fabr. and *Varroa jacobsoni* Oud.. Apidologie, 30: 97-110.
- Reams, T. and Rangel, J. (2022) Understanding the enemy: A review of the genetics, behavior and chemical ecology of *Varroa destructor*, the parasitic mite of *Apis mellifera*. Journal of Insect Science, 22: 18.
- Reams, T., Rueppell, O. and Rangel, J. (2024) Honey bee (*Apis mellifera*) nurse bee visitation of worker and drone larvae increases *Varroa destructor* mite cell invasion. Journal of Insect Science, 24: 16.
- Richard, D., Colin, M.E. and Lhomme, M. (1990) Anatomical organization of the tracheal system of *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae). Experimental and Applied Acarology, 9: 63-72
- Richards, E. H., Jones, B. and Bowman, A. (2011) Salivary secretions from the honeybee mite, *Varroa destructor*: effects on insect haemocytes and preliminary biochemical characterization. Parasitology, 138: 602-608.
- Roberts, J. M. K., Anderson, D. L. and Tay, W. T. (2015) Multiple host shifts by the emerging honeybee parasite, *Varroa jacobsoni*. Molecular Ecology, doi: 10.1111/mec.13185.
- 坂本佳子 (2021) ミツバチヘギイタダニ (トゲダニ目:ヘギイタダニ科) の生態およびミツバチ (ハチ目:ミツバチ科) のダニ抵抗性に関する最新の知見. 日本応用動物昆虫学会誌, 65: 71-85.
- 坂本佳子, 岡部貴美子 (2017) *Varroa* 属 (ミツバチヘギイタダニ属:和名新称) における和名の整理. 日本ダニ学会誌, 26: 89-90.

- Sammataro, D., Gerson, U. and Needham, G. (2000) Parasitic mites of honey bees: Life history, implications, and impact. *Annual Review of Entomology*, 45: 519-548.
- Schouten, C. N., Lloyd, D. J., Alexandreson, S. M. and Gonapa, M. (2020) History of beekeeping in Papua New Guinea. *Bee World*, 97: 84-89.
- Scofield, S. L. and Amdam, G. V. (2024) Fat body lipogenic capacity in honey bee workers is affected by age, social role and dietary protein. *Journal of Experimental Biology*, 227: jeb247777.
- Seeley, T. D. and Smith, M. L. (2015) Crowding honeybee colonies in apiaries can increase their vulnerability to the deadly ectoparasite *Varroa destructor*. *Apidologie*, 46: 716-727.
- Shabanov, M., Nedyalkov, S. and Toshkov, A. (1978) *Varroa* - a dangerous parasitic disease on bees. *American Bee Journal*, 118: 402-403, 407.
- 島野智之 (2018) ダニ類の高次分類体系の改訂について—高次分類群の一部の和名改称を含む—. *日本ダニ学会*, 27: 51-68.
- Shimanuki, H., Calderone, N. W. and Knox, D. A. (1994) Parasitic mite syndrome: the symptoms. *American Bee Journal*, 134: 827-828.
- Snodgrass, R. E. (1956) *Anatomy of the Honey Bee*. Cornell University Press, Ithaca, 334 pp.
- Solignac, M., Cornuet, J. -M., Vautrin, D., Le Conte, Y., Anderson, D., Evans, J., Cros-Arteil, S. and Navajas, M. (2005) The invasive Korea and Japan types of *Varroa destructor*, ectoparasitic mites of the Western honeybee (*Apis mellifera*), are two partly isolated clones. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 411-419.
- Sonenshine, D. E., Posada-Florez, F., Laudier, D., Gulbranson, C. J., Ramsey, S. and Cook, S. C. (2022) Histological atlas of the internal anatomy of female *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) mites in relation to feeding and reproduction. *Annals of the Entomological Society of America*, 115: 163-193.
- Spivak, M. (1996) Honey bee hygienic behavior and defense against *Varroa jacobsoni*. *Apidologie*, 27: 245-260.
- Stevenson, M. A., Benard, H., Bolger, P. and Morri, R. S. (2005) Spatial epidemiology of the Asian honey bee mite (*Varroa destructor*) in the North Island of New Zealand. *Preventive Veterinary Medicine*, 71: 241-252.
- Strachecka, A., Olszewski, K., Kuszewska, K., Chobotow, J., Wójcik, V., Paleolog, J., Woyciechowski, M. (2021) Segmentation of the subcuticular fat body in *Apis mellifera* females with different reproductive . *Scientific Reports*, 11: 13887.
- Strange, J. P., Cicciarelli, R. P., Calderone, N. W. (2008) What's in that package? An evaluation of quality of package honey bee (Hymenoptera: Apidae) shipments in the United States. *Journal of Economic Entomology*, 101: 668-673.
- Sumpter, D. J. T., Martin, S. J. (2004) The dynamics of virus epidemics in *Varroa*-infested honey bee colonies. *Journal of Animal Ecology*, 73: 51-63.
- 宗一鑫, 山根爽一, 何鎧光, 陳文雄 (2006) タイワンハリナシバチ (*Trigona ventralis hoozana*) と台湾産トウヨウミツバチ (*Apis cerana* ssp.) の地理的分布および営巣場所の比較. *昆虫(ニューシリーズ)*, 9: 33-45.
- Suppasat, T., Smith, D. R., Deowanish, S. and Wongsiri, S. (2007) Matrilineal origins of *Apis mellifera* in Thailand. *Apidologie*, 38: 323-334.
- 俵博 (2020) ミツバチヘギイタダニはなぜ蜂群を崩壊させるのか? 養蜂産業振興会報, 3: 4-9.
- Techer, M. A., Rane, R. V., Grau, M. L., Roberts, J. M. K., Sullivan, S. T., Liachko, I., Childers A. K., Evans, J. D. and Mikheyev, A. S. (2019) Divergent evolutionary trajectories following speciation in two ectoparasitic honey bee mites. *Communications Biology*, 2: 357.
- Thai, P. H., Huyen, N. T., Toan, T. V. and Jung, C. (2018) *Apis cerana* beekeeping and sacbrood disease management in Vietnam: Review. *Journal of Apiculture*, 33: 269-275.
- Thapa, R., Wongsiri, S., Lee, M. L., Choi, Y. -S., Ahn, Y. -J. and Kwon, H. W. (2015) SEM observations of Korean halotype *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) collected from *Apis mellifera* colonies. *Journal of Apiculture*, 30: 143-153.

- Traynor, K. S., Mondet, F., de Mirandas, J. R., Tecker, M., Kowallik, V., Oddie, M. A. Y., Chantawannakul, P. and MacFee, A. (2020) *Varroa destructor*: A complex parasite, crippling honey bees worldwide. *Trends in Parasitology*, 36: 592-606.
- Trouiller, J., Arnold, G., Chappe, B., Le Conte, Y. and Masson, C. (1992) Semiochemical basis of infestation of honey bee brood by *Varroa jacobsoni*. *Journal of Chemical Ecology*, 18: 2041-2053.
- Truong, A. -T., Yoo, M. -S., Yun, B. -R., Kang, J. E., Noh, J., Hwang, T. J., Seo, S. K., Yoon, S. -S. and Cho, Y. S. (2023) Prevalence and pathogen detection of *Varroa* and *Tropilaelaps* mites in *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) apiaries in South Korea *Journal of Apicultural Research*, 62: 804-812.
- Utuk, A. E., Dogan, O., Tokgoz, E. A., Girisgin, A. O., Ozuicli, M. and Saygin, B. (2022) A preliminary molecular study on the haplotypes of *Varroa destructor* in Turkey. *Israel Journal of Veterinary Medicine*, 77: 81-86.
- 和田依子 (2004) 満州ミツバチ 100 万群計画—海を渡った養蜂家の足跡—. *ミツバチ科学*, 25: 1-10.
- Wang, R., Liu, Z., Dong, K., Elzen, P. J., Pettis, J. and Huang, H. (2002) Association of novel mutations in a sodium channel gene with fluvalinate resistance in the mite, *Varroa destructor*. *Journal of Apicultural Research*, 41: 17-25.
- Wang, S., Lin, Z., Chen, G., Page, P., Hu, F., Niu, Q., Su, X., Chantawannakul, P., Neumann, P., Zheng, H. and Dietemann, V. (2020) Reproduction of ectoparasitic mites in a coevolved system: *Varroa* spp.—Eastern honey bees, *Apis cerana*. *Ecology and Evolution*, 10: 14359-14371.
- Warrit, N., Smith, D. R. and Lekprayoon, C. (2006) Genetic subpopulations of *Varroa* mites and their *Apis cerana* hosts in Thailand. *Apidologie*, 37: 19-30.
- Wendling, S., Guillet, B., Roy, L., Kreiter, S. and Colin, M. (2014) Fertilization and fertility in the female of *Varroa destructor*, a key point for the parasite population dynamics. *Apidologie*, 45: 722-732.
- World Organisation for Animal Health (2024) Terrestrial Animal Health Code. <https://www.woah.org/en/what-we-do/standards/codes-and-manuals/terrestrial-code-online-access/?id=169&L=1&htmlfile=sommaire.htm>.
- Xie, X., Huang, Z. Y. and Zeng, Z. (2016) Why do *Varroa* mites prefer nurse bees? *Scientific Reports*, 6: 28228.
- Yevstafieva, V. O., Zaloznaya, L. M., Nazarenko, O. S., Melnychuk, V. V. and Sobolta, A. G. (2020) Morphological variation of *Varroa destructor* (Parasitiformes, Varroidae) in different seasons. *Biosystems Diversity*, 28: 18-23.
- Yu, J., Song, H., Wang, Y., Liu, Z., Wang, H. Xu, B. (2023) 20-hydroxyecdysone upregulates ecdysone receptor (ECR) gene to promote pupation in the honeybee, *Apis mellifera* ligustica. *Integrative and Comparative Biology*, 63: 288-303.
- Zhang, Y. and Han, R. (2019) Insight into the salivary secretome of *Varroa destructor* and salivary toxicity to *Apis cerana*. *Journal of Economic Entomology*, 112: 505-514.
- Ziegelmann, B., Lindenmayer, A., Steidle, J. and Rosenkranz, P. (2013) The mating behavior of *Varroa destructor* is triggered by a female sex pheromone. Part 1: Preference behavior of male mites in a laboratory bioassay. *Apidologie*, 44: 314-323.
- Ziegelmann, B., Tolasch, T., Steidle, J. L. M. and Rosenkranz, P. (2013) The mating behavior of *Varroa destructor* is triggered by a female sex pheromone. Part 2: Identification and dose-dependent effects of components of the *Varroa* sex pheromone. *Apidologie*, 44: 481-490.

## あとがき

養蜂にとっての最大の脅威であるミツバチヘギイタダニについての基礎的な、かつ生物学的な研究情報は、新たな養蜂上の脅威と見なされるようになった 1980 年代を中心に集積が進んだ。その後は防除の研究に中心が移っていくが、2000 年にこのダニが新種として記載されてからは、例えば遺伝子型（ハプロタイプ）研究のように、手法の標準化が進められ、多くの研究者が標準化された手法を利用することで、広範に情報が集積されるようになり、また同時に多くの研究者が、このダニに関する情報を共有しやすくなってきた。研究の標準化の重要性は、蜂群の崩壊現象が頻繁に見られるようになった頃（2006 年以降）から広く共有されるようになり、2012 年には蜂群崩壊（colony loss）の予防を目的とした研究者集団である COLOSS（本部はスイス）が設立され（2024 年 11 月現在、127 か国の 2274 名の研究者が参加）、イギリスに本部を置く国際ミツバチ研究協会（International Bee Research Association, IBRA）を出版元に、2013 年にはバロア症研究の標準手法の紹介を含む COLOSS BEEBOOK シリーズも刊行された。

養蜂の現場では、10%の越冬失敗による蜂群の損失を正常範囲として、それを超える蜂群崩壊の主要因がミツバチヘギイタダニであるという理解が広がり、バロア症の予防対策は、養蜂における最も関心の高い課題となってきた。それでもバロア症の拡大を防ぐことはできず、最後の清浄国であったオーストラリアも 2023 年には汚染国となってしまい、バロア症の原因生物であるミツバチヘギイタダニは、現在セイヨウミツバチが人為的であれ分布する場所ならどこにでもいて、養蜂に大きな打撃を与え続けている状況になっている。

バロア症は、実際には多様な症状を見せ、また蜂群の状態、季節によっても養蜂家が行うべき対策は異なる。同時に蜂群内にいるダニがどのような状態であるかによって、現状行いうる診断の結果も様々なものになり、適切な防除の選択も難しくなる。ダニが原因であればダニを根絶すればよいという考え方から、養蜂の現場では薬剤防除一辺倒な状況に陥っているようにも見える。バロア症を考える上での主人公であるはずのミツバチヘギイタダニ自体への関心が薄いことは以前から気になるところである。

トウヨウミツバチを原寄主として生活するミツバチヘギイタダニは、トウヨウミツバチとの間では共適応により、ダニとミツバチの間にあるバランスが築かれている。一方、新寄主であるセイヨウミツバチの間ではそうした寄主と寄生者との間で適正な関係が構築されていない状態にある。産卵数に対して生存数が少なく、適応度（一般的に適応度は次の子孫を残せる雌ダニの生産で表現される）が低いことはそうしたバランスの不在を示唆するが、一方で、自然状態であれば蜂群と共倒れになるような急激な増殖もくり返し見られ、生物としてのミツバチヘギイタダニがいかに不安定な状態にあるかがよくわかる。同時にこの不安定な生物を養蜂の脅威にしているのは、集団飼育や、短い蜂場間距離、遅い女王蜂更新、薬剤防除主体のダニ対策など、現在の養蜂形態そのものであるという理解も必要になってくる。

近年、ヨーロッパ各国では、ミツバチの本来の姿に学び、またダニの増殖に直結する育児を中断することを、ミツバチヘギイタダニ防除の要として位置付ける方向に進んできている。これはダニとミツバチの生物学を根拠とすることで到達可能な方向性であるともいえる。ミツバチヘギイタダニがいかに特殊な環境で生きている生物であり、またその環境を作っているミツバチもまた高度な社会性を持つという点については、養蜂を行う立場ではしっかり理解しておきたい点でもある。

本書を前著「ミツバチを知るためのミツバチデータブックー生物学編」（2022）および「ミツバチの生物学を養蜂に活かす」（2023）と合わせて、ミツバチとダニの生物学を学ぶ一助として利用いただければ幸甚である。

# ミツバチヘギイタダニの生物学

令和 6 年 11 月発行 ©2024

## 発行者

一般社団法人 日本養蜂協会

〒104-0033 東京都中央区新川 2 丁目 6-16 馬事畜産会館 6 階

## 著者

中村純 玉川大学名誉教授

## 図版著作権

表紙, 図 5 (p. 16), 図 6 (p. 17), 図 7 (p. 19), 図 9 (p. 22), 図 10 (p. 24) : 松岡さつ紀  
図 3 (p. 8), 図 8 (p. 21), 図 11 (p. 27), 図 14 (p. 31), 図 15 右 (p. 32) : 玉川大学ミツバチ科学研究センター  
コラム 1 (p. 10) : 玉川大学ミツバチ科学研究センター蔵書より  
図 2 (p. 6) : Naturalis Biodiversity Center  
その他の図版 : 中村 純

## 引用

中村純 (2024) ミツバチヘギイタダニの生物学. 日本養蜂協会, 46 pp.

## 【非売品】

本書のスクリーン、デジタル化等の無断複製は著作権法上での例外を除き禁じられています。



お問い合わせ

一般社団法人日本養蜂協会

〒104-0033 東京都中央区新川 2 丁目 6-16 馬事畜産会館 6 階

TEL.03-3297-5645 FAX.03-3297-5646

<https://www.beekeeping.or.jp/>