

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 23 日現在

機関番号：32639

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26850219

研究課題名(和文)異なる情報を利用するミツバチの予測的採餌行動の研究

研究課題名(英文) Predictive foraging strategy based on various information in the honeybee

研究代表者

原野 健一 (Harano, Ken-ichi)

玉川大学・学術研究所・准教授

研究者番号：80459297

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,800,000円

研究成果の概要(和文)：ミツバチの採餌蜂は巣を離れる際に巣仲間から少量の蜜を受け取り、それを活動エネルギー源(「燃料」)や、花粉団子を形成するためのつなぎとして使用する。本研究は、セイヨウミツバチの採餌蜂が餌場までの距離、採餌経験、花粉採餌量、8の字ダンスによって伝達される情報などをもとに、出巣時積載蜜の量と濃度を調節していることを明らかにした。また、持ち出す蜜の濃度が採餌成功を高めるために重要であること、特定の濃度の花蜜の利用は、オスでも見られることを示し、燃料の調節が蜜の重量がもたらすコストを軽減するためであることを示唆した。

研究成果の概要(英文)：Honeybee foragers carry a small amount of nectar as fuel and material of pollen loads when they leave the hive. Our study showed that the amount and concentration of nectar carried from the hive depend on distance to food source, experience, expected size of pollen load, information transferred by waggle dances and so on. We also showed the importance of concentrated nectar for successful pollen foraging, and the selective use of concentrated nectar as fuel in males, suggesting that the adjustment of fuel allowed bees to reduce the mass-dependent costs of carrying nectar.

研究分野：動物行動学

キーワード：採餌行動

1. 研究開始当初の背景

ミツバチは巣を離れる際に巣仲間から少量の蜜を受け取り、それを活動エネルギー源や(「燃料蜜」) 採集した花粉に混ぜることで団子を形成するために使用する(「つなぎ蜜」)。飛翔のエネルギー効率は体重依存的であり、余分な蜜を持って出巣することは、体重を増加させエネルギー効率を低減させる。そのため、出巣時の蜜の調節は採餌を最適化するうえで必須である。研究開始時には、燃料蜜だけを持って出巣する花蜜採餌蜂についてのみ、出巣時に積載される蜜量の調節様式が詳しく調べられていた。花蜜採餌蜂は、燃料蜜の量を餌場の距離に応じて増加させているだけでなく、ダンスによる位置情報をもとに餌場に向かう場合には燃料蜜を増加させることも明らかになっていた。また、花粉採餌蜂は花蜜採餌蜂に比べより多くの蜜を持って出巣していることが知られていたが、詳しい蜜量の調節に関しては不明であった。

2. 研究の目的

花粉採餌蜂は燃料蜜に加えつなぎ蜜も必要とする。そのため、作成する花粉団子のサイズやつなぎ蜜現地調達可否なども考慮した、花粉採餌蜂に特有の出巣時積載蜜量の調節があると期待された。本研究では、花粉採餌蜂が採餌成功を最大化するために、どのような情報に基づいて出巣時積載蜜量を調節しているかを明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 出巣時積載蜜に対する餌場距離、採餌経験、花粉団子の大きさなどが及ぼす影響を調べるため、ガラス壁の観察巣箱に入れたセイヨウミツバチ *Apis mellifera* のコロニーを用いた。働き蜂は野外の花で採餌させた。ミツバチはダンス言語によって餌場の位置を示すため、尻振りダンスを解析することで餌場までの距離の指標を得た。出巣時の積載蜜量は、巣の入り口で捕獲した蜂を解剖後に、蜜胃内容をマイクロシリンジを用いることで測定した。蜜胃内容物の糖度は、手持ち屈折糖度計を利用して測定した。

(2) 出巣時積載蜜の糖度が採餌成功に及ぼす影響を調べるためには、屋外の巣箱で飼育しているセイヨウミツバチコロニーを用いた。30%ショ糖液を巣門から給餌し、花粉採餌蜂の出巣時積載蜜の濃度が低下することを確かめた後、この操作を行ったコロニーの採餌蜂と無給餌のコロニーの採餌蜂が持ち帰った花粉団子を採取し、乾重量を比較した。

4. 研究成果

(1) 餌場距離・花粉団子サイズ・ダンスによる情報伝達の影響

花粉採餌を行い、巣内で尻振りダンスをした「ダンス蜂」とそれを追従して情報を得た「ダンス追従蜂」の出巣時積載蜜量を調べ、以下の結果を得た。ダンス蜂およびダンス追従蜂において、餌場までの距離に応じて出巣時積載蜜量が有意に増加していた(追従蜂の結果 = 図1)。花粉採餌に専門化した採餌蜂では、経験を積むことにより出巣時積載蜜量が増加したが、花蜜も採餌する花粉採餌蜂では、経験によって出巣時積載蜜は減少した。

採餌蜂は、持ち帰る花粉団子のサイズに一貫性があり、出巣時積載蜜量は団子サイズと正の相関を示した。ダンス追従蜂の出巣時積載蜜量も、その蜂が追従したダンス蜂の花粉団子サイズに依存していた(図1)。これらの結果から、花粉採餌蜂は、採餌経験を通じて燃料とつなぎ蜜の必要量(多くの花粉を収穫できる場合ほど多くなる)を学習し、それにあわせて出巣時積載蜜量を調節していると考えられた。また、ダンス追従蜂はダンスから餌場距離を学習し、燃料蜜量の調節に役立っているだけでなく、つなぎ蜜の必要量も何らかの形で学習し、利用していることが示唆された(Harano & Sasaki 2015)。

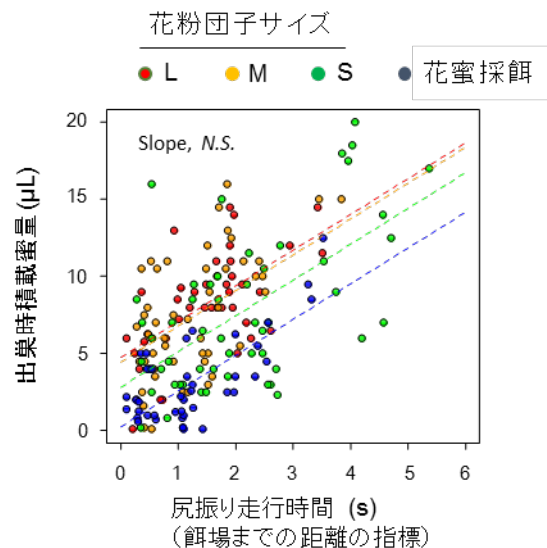


図1. ダンスによって示される餌場までの距離とダンス蜂花粉団子サイズが追従蜂の出巣時積載蜜量に及ぼす影響

(2) つなぎ蜜が現地調達できる場合の調節花粉源となる花で花蜜を採集できる場合には、巣からのつなぎ蜜の持ち出しを省略しているのかどうかを明らかにするため、コロニーの南約2キロの地点をダンスで示している採餌蜂のグループを利用した。これらの蜂は、花蜜と花粉の両方を採餌してきていた(花粉の形態からマメ科植物であることは判明したが、種の同定には至らなかった)。この調査により、大きな花粉団子を持ち帰った蜂は

ど、出巢時積載蜜量が多いことを明らかにした。この結果は、花粉を多量に集める蜂ほど多くのつなぎ蜜を持って出巢していることを示しており、花蜜を採取できる餌場でも、つなぎ蜜を巣から持ち出していることが明らかになった(Harano & Sasaki 2015)。花蜜と花粉を提供するサクラ「陽光」に採餌する採餌蜂の蜜胃内容物の解析からも、同様の結論を得た。

(3) 出巢時積載蜜の濃度

出巢時積載蜜の濃度が目的とする採餌物(花蜜あるいは花粉)と餌場の距離に応じて調節されていることを発見した。花粉採餌蜂は、花蜜採餌蜂よりも高濃度の蜜を持って出巢しており、どちらのタイプの採餌蜂であっても、餌場までの距離が長いほど高濃度の蜜を持っていた(図2; Harano & Nakamura, 2016)。この結果は、採餌蜂が蜜の量だけでなく、その濃度も調節することで、必要に見合った量の糖を燃料として巣から持ち出していることが示している。濃度による調節は、特定の濃度の蜜を選択的に積載すれば可能であるが、濃度のわずかな違いを検出する必要があり、量の調節よりも高度なしくみが必要であると考えられる。また、燃料として利用する蜜の濃度によって量を調節し、一定のエネルギー量を確保する調節の存在も示唆された。

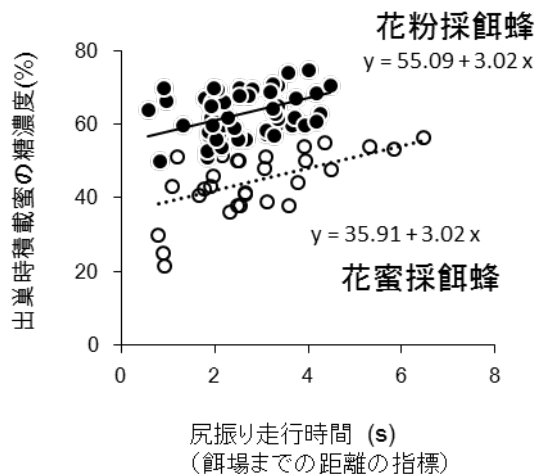


図2. 餌場までの距離と採餌物の種類がダンス蜂の出巢時積載蜜の濃度に及ぼす影響

出巢蜜濃度が経験の影響を受けていることを発見した。尻振りダンス蜂とダンス追従蜂の出巢蜜濃度を比較したところ、ダンス追従蜂の出巢蜜濃度がダンス蜂に比べ、有意に高いことが判明した(図3)。尻振りダンスによって伝達される情報には、多くの誤差が含まれるため、ダンス追従蜂は、高濃度の燃料蜜を使うことで、保持するエネルギー量を増加させ、餌場にたどり着く確率を高めていると考えられた。

このような調節は、研究費申請時には予想

していなかったものであり、本研究が世界で初めて明らかにした燃料調節の新たな様式である。

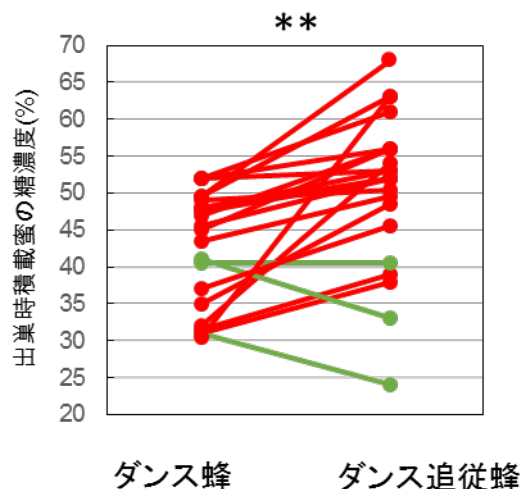


図3. ダンス蜂とダンス追従蜂の出巢時積載蜜の濃度。ダンス蜂とそれを追従していた追従蜂をペアで捕獲し、そのデータを線でつないだ。追従蜂のほうがダンス蜂よりも高濃度の蜜を持っていたペアを赤で示した。

(4) 出巢蜜濃度の花粉採餌成功への影響
花粉採餌蜂が高濃度の出巢時積載蜜を利用していることの意義を明らかにするため、30%ショ糖液を給餌し、花粉採餌蜂の出巢時積載蜜の濃度を低下させたときの花粉採集量を定量した。30%ショ糖液給餌により、花粉採餌蜂の出巢時積載蜜の糖濃度は、 $59.4 \pm 10.8\%$ から $45.8 \pm 14.1\%$ へと減少した。しかし、給餌によって蜜量が増加し、糖含有量には有意な差は見られなかった。その後、帰巢した採餌蜂から花粉団子を採取し、その乾重を測定したところ、給餌群で有意な減少がみられた(図4)。

また、帰巢時に蜜胃に残存していた蜜(蜂が利用していた花は花蜜を提供しないサルスベリだったため、この蜜は出巢時に積載したものと考えられる)の濃度と花粉団子重には、給餌群と無給餌群の両方で、有意な正の相関がみられた(スピアマンの順位相関係数 $r_s = 0.47, 0.51, P < 0.05$)ことから、花粉団子サイズの減少は給餌そのものの影響ではなく、給餌によって出巢時積載蜜の濃度が低下したためであると結論した。これらの結果から、花粉採餌蜂は、採餌成功を高めるために高濃度の蜜を持ちだしていることが明らかになった。

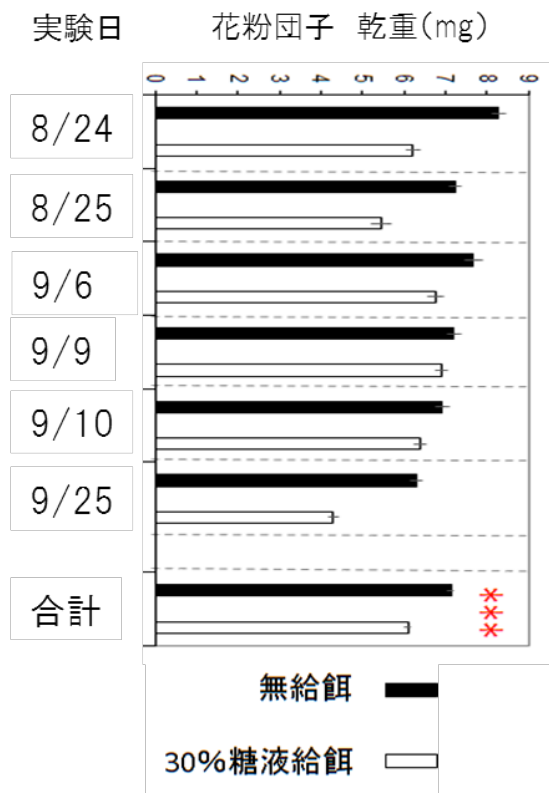


図4. 出巣時に低濃度の糖液を積載した場合の花粉採餌成功への影響。30%糖液を給餌すると出巣時積載蜜の濃度は低下し、花粉団子サイズも減少する。

(5) オスの出巣時積載蜜

本課題遂行中に得られた結果から、採餌蜂に限らず、多量の燃料を必要とする場合には、高濃度の蜜を利用し、燃料の重量がもたらすコストを軽減させる戦略があることが予想された。セイヨウミツバチのオスは、多量の蜜を積載して長時間の交尾飛行を行う。そこで、オスの出巣時積載蜜濃度を調べたところ、交尾飛行の燃料として、71.6%(中央値)もの高濃度の花蜜が利用されていることが明らかになった(Hayashi et al. 2016)。この濃度は、採餌を行う同巢の働き蜂の出巣時積載蜜濃度よりも有意に高かった。この結果は、オスも高濃度の燃料蜜を利用することで、持ち出す蜜量を減少させ、燃料の重さによって飛行速度や空中での敏捷性が低下することを避けていることを示唆している。そうすることで、他のオスより早く女王を捕まえられる確率が上がると考えられた。

(6) 燃料蜜補給戦略の種間差

本研究課題によって、ミツバチの花粉採餌蜂やオスは、高濃度の蜜を利用することで、燃料蜜の重量がもたらすコストを低減させていることが明らかになった。この高濃度蜜は、巣仲間の働き蜂が花蜜を濃縮したものであり、社会性を持たなければ、高濃度蜜の利益を享受できないと考えられる。そこで、性成熟するとコロニーを離れ、単独生活を送りながら配偶相手(女王)を探すコマルハナバチ

Bombus ardens ardens のオスの燃料蜜についても調査を行った。マルハナバチのオスは、自ら採餌を行なって得た花蜜を燃料とする。採餌中の蜜胃内容物を調べると、予想通り、高濃度の燃料を持ってはならず、オスの蜜胃内容物濃度は同種の働き蜂のそれよりも有意に低いことが明らかになった。この結果は、社会性を持つことの利点の一つが、高濃度の燃料を利用できることであるという考えと矛盾しない。

また、この調査の過程で、コマルハナバチのオスの繁殖生態を明らかにした。彼らは一定の経路に、頭部下唇腺から分泌するフェロモン(主成分=シトロネロール)を塗布しながら、巡回飛行することで配偶を行っていた(Harano et al. 査読後修正中, *Apidologie* APID-D-17-00047)。さらに、このフェロモンが同種の雌雄を誘引することを実験的に示した(Kubo, Harano, Ono, 査読後修正中, *Science of Nature* NAWI-D-17-00081)。繁殖行動の詳細が明らかになったことにより、燃料をコロニーに依存しないマルハナバチのオスが、どのような燃料獲得戦略をもっているのかを調べることができるようになった。今後、燃料をコロニーに依存するミツバチとの間で比較研究を行うことで、燃料利用戦略の多様性を明らかにすることができると期待される。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 4 件)

原野健一(2017)ミツバチの採餌蜂が行う燃料調節 *昆虫と自然* 52(5):40-43. (査読無)

M. Hayashi, J. Nakamura, K. Sasaki, K. Harano (2016) Honeybee males use highly concentrated nectar as fuel for mating flights. *Journal of Insect Physiology* 93: 50-55. (査読有)
doi: 10.1016/j.jinsphys.2016.08.007

K. Harano, and J. Nakamura (2016) Nectar loads as fuel for collecting nectar and pollen in honeybees: adjustment by sugar concentration. *Journal of Comparative Physiology A* 202: 435-443. (査読有)
doi: 10.1007/s00359-016-1088-x

K. Harano, and M. Sasaki (2015) Adjustment of honey load by honeybee pollen foragers departing from the hive: the effect of pollen load size. *Insectes Sociaux* 62: 497-505. (査読有)
doi: 10.1007/s00040-015-0429-z

〔学会発表〕(計 15 件)

原野健一、久保良平、小野正人 . 2017 . コマルハナバチのオスによる配偶前巡回行動 : 代替繁殖戦術の可能性 . 第 61 回日本応用動物昆虫学会大会 . 東京農工大学(東京都小金井市) . 2017 年 3 月 27-29 日 .

原野健一 . 2017 . ミツバチが巣から持ち出す蜜の役割とその調節 . 第 39 回ミツバチ科学研究会 . 玉川大学(東京都町田市) . 2017 年 1 月 8 日

K. Harano . 2016 . Nectar load as fuel in honeybee *Apis mellifera* foragers: adjustment based on informational state. The 22nd international congress of zoology. OIST, Onna-son, Okinawa. Nov. 14 - 19, 2016 .

K. Harano . 2016 . Different fueling in dancers and recruits of honeybee foragers: with respect to sugar concentration. The 38th annual meeting of the Japanese society for comparative physiology and biochemistry. Tamagawa University, Tokyo. Sep. 2 - 4, 2016

原野健一 . 2016 . コマルハナバチの雄における配偶者探索と燃料補給 (予報) . 日本昆虫学会第 76 回大会・第 60 回日本応用動物昆虫学会大会合同大会 . 大阪府立大学(大阪府堺市) . 2016 年 3 月 26-29 日

原野健一 . 2016 . セイヨウミツバチが燃料または花粉団子の材料として持ち出す花蜜: 量と濃度の調節 . 第 5 回ミツバチシンポジウム . 兵庫県立大学 (兵庫県姫路市) . 2016 年 2 月 19 日 .

林雅貴、中村純、佐々木謙、原野健一 . 2015 . ミツバチのオスは選択的に高糖度の蜜を補給し飛行に関わるコストを回避する . 日本動物行動学会第 34 回大会 . 東京海洋大学(東京都品川区) . 2015 年 11 月 20-22 日

林雅貴、原野健一、中村純 . 2015 . セイヨウミツバチはダンスで伝達された餌場の質に応じて行動を変化させる . 日本応用動物昆虫学会第 59 回大会 . 山形大学(山形県山形市) . 2015 年 3 月 26-28 日

原野健一、林雅貴、中村純 . 2015 . ミツバチの採餌蜂は燃料として高濃度のハチミツを利用しているか? 日本応用動物昆虫学会第 59 回大会 . 山形大学(山形県山形市) . 2015 年 3 月 26-28 日

原野健一、林雅貴、佐々木正己 . 2014 . ミツバチの採餌蜂が巣から持ち出す花粉団子作成用の蜜 . 日本昆虫学会関東支部第 51 回大会 . 東京農業大学 (神奈川県厚木市) . 2014 年 12 月 6 日 .

細野翔平、原野健一、小野正人 . 2014 . セイヨウミツバチにおける採餌距離に応じたダンス追従回数の調節 . 日本動物行動学会第 33 回大会 . 長崎大学(長崎県長崎市) . 2014 年 11 月 1-3 日 .

林雅貴、原野健一、中村純、佐々木謙 . 2014 . ミツバチのオス蜂はどこから出巢蜜を補給するのか? 日本動物行動学会第 33 回大会 . 長崎大学 (長崎県長崎市) . 2014 年 11 月 1-3 日 .

原野健一、林雅貴、中村純 . 2014 . ミツバチの採餌蜂は燃料として持ち出す蜜を選んでいる . 日本動物行動学会第 33 回大会 . 長崎大学 (長崎県長崎市) . 2014 年 11 月 1-3 日 .

K. Harano, A. Mitsuhashi-Asai, M. Sasaki . 2014 . Honeybee foragers adjust crop contents before leaving the hive.

International Union for the Study of
Social Insects International Congress.
13-18 July, 2014. Cairns, Australia.

M. Hayashi, M. Ono, K. Harano. 2014. DO
DANCE FOLLOWERS OBTAIN QUALITY
INFORMATION ABOUT FOOD SOURCES FROM THE
POLLEN LOADS SIZE IN *Apis mellifera*? 12th
Asian Apicultural Association Conference,
Apr 24-27, 2014. Antalya, Turkey.

〔図書〕(計 2 件)

K. Harano, M. Hayashi. 2016. (共著)
Regulation of Honeybee Foraging in
Response to Food-Source Profitability. In
Honeybees: Biology, Behavior and Benefits.
(Ed. Dreesen, D.). Nova Science Publishers,
NY, USA. pp.91-106. Jan. 2016

K. Harano. 2014. (共著) Fuel for
foraging: Regulation of the crop content
of foragers upon departing the hive. In
Honeybees: Foraging behavior,
reproductive biology and diseases (Ed,
Malloy, C.). Nova Science Publishers, NY,
USA. pp.119-136.

6 . 研究組織

(1)研究代表者

原野健一 (HARANO, Ken-ichi)
玉川大学・学術研究所・准教授
研究者番号 : 80459297