

在来送粉昆虫マイマイツツハナバチの営巣習性および本種をハウスイチゴのポリネーターとして農業利用する試み

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	香取,郁夫
発行元	養賢堂
巻/号	91巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 232-246
発行年月	2016年2月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



在来送粉昆虫マイマイツツハナバチの営巣習性および 本種をハウスイチゴのポリネーターとして農業利用する試み

香 取 郁 夫 *

〔キーワード〕: 送粉効率, 結実率, セイヨウミツバチ, クチベニマイマイ, 人工殻

1. はじめに

現在, 農作物の生産性を高めるため様々な場面でポリネーター(送粉昆虫)が利用されている. 特にセイヨウミツバチ *Apis mellifera* は世界的に作物のポリネーターとして利用が進み, 日本ではナス, キーウィ, メロン, ウメ, オランダイチゴなどの果実や果菜類への授粉に多く用いられている. しかし近年, セイヨウミツバチは原因不明の蜂群崩壊症候群(CCD=colony collapse disorder)により世界の一部地域で減少しており供給不足による値段の高騰が懸念される(例えば, Winfree et al. 2007). また, 日本ではセイヨウミツバチは外来種であり, 野外で飼養すると, 周辺に生息する在来ハナバチから餌資源を奪って繁殖成功を低下させるなど生態系に悪影響を与えることが知られている(例えば, Elbgami et al. 2014).

そこでセイヨウミツバチに代わる送粉者として, 現在日本ではクロマルハナバチ *Bombus ignitus* やツツハナバチ属のマメコバチ(コツノツツハナバチ) *Osmia cornifrons* といった在来ハナバチの利用・研究が押し進められている. 例えば, マメコバチは青森県の大半のリンゴ園で使用されているほか, オウトウや和ナシなどでも利用されている. また, 世界に目を向けてみると, 北アメリカではツツハナバチ属の在来種 *O. lignaria* がアーモンド, オウトウ, アプリコットの送粉に利用され(Bosch and Kemp 1999), ヨーロッパでは在来種の *O. cornuta* がリンゴやアーモンド, 洋ナシの送粉に利用されている(Maccagnani et al. 2007). その他, *O. ribifloris*, *O. rufa*, *O. aglaia* など多くのツツハナバチ属がすでに実用化されているか, その利用が検討されている.

ツツハナバチ属のマネージメントが進んでいる理由の一つは, 概してこのグループの送粉効率が高

いことにある. 今まで調査された大部分の作物で, ツツハナバチ属の送粉能力にかかわる諸特性(一訪花当たり送粉効率, 一個体一日当たり訪花数, 他家送粉頻度など)はセイヨウミツバチと同等かそれ以上である(前田・北村 1981, Cane 2005). 送粉能力を高める要因としては, 雌蜂が腹部下面に花粉採集毛を持ち, しかも集めた花粉を粉末の状態で保持するので, 訪花の際に花粉が雌蕊柱頭につきやすいこと, 虫体の柱頭接触率がミツバチの採蜜個体よりも非常に高いこと, 一年のうち一時期だけ出現して繁殖するので短期間に大量の花に訪花することなどが挙げられる. また, ヨシ筒など手に入りやすい巣材を用いての繁殖が容易なこと. 帰郷性(自分が羽化した場所に帰って来て営巣する習性)があり, 果樹園など野外で用いても分散, 逃亡しにくいなどの利点もある.

こうした観点から, 農作物のポリネーターとして利用するためにツツハナバチ属の多くの種でその生態が克明に調査されてきた. しかし, これまで調査された種のほとんどすべては木の穴, または筒に営巣する種である. ツツハナバチ属では, マイマイ(カタツムリ)の空き殻に営巣する種が北アメリカに3種, ヨーロッパに9~17種, 日本に1種知られているが(Cane et al. 2007), これらの営巣習性についてはほとんど分かっていない.

マイマイツツハナバチ *Osmia orientalis* Benoist(ハチ目; ハキリバチ科)は日本産ツツハナバチ属7種のうち唯一マイマイの空き殻に営巣する種である(渋谷 1939, 前田 1978, 1980)(図1). 本種は他のツツハナバチ属と同様に送粉効率が高いことが期待される. しかし, その生態については未知な点が多い. そこで本研究の前半では, 農作物のポリネーターとして利用できる可能性をもつマイマイツツハナバチの野外における営巣習性を解明することを目的とし, 以下の点について調査した. 1. 巣材としてどの種類や状態のマイマイの空き殻を

* 近畿大学農学部 (Ikuko Kandori)

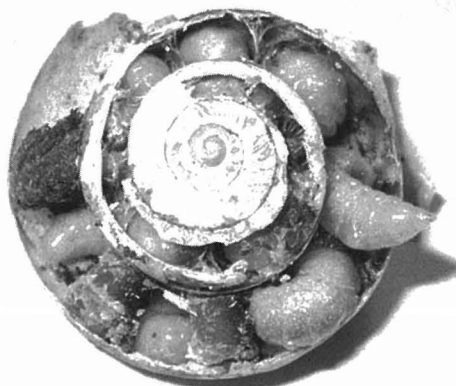


図1 マイマイの空き殻に営巣中のマイマイツツハナバチ（左），および殻の内部で次世代の幼虫が育っているところ（右）

選好するか，2. 営巣の際，どのような周辺環境を選好するか，3. 一巣あたり育房数はどのようになっているか，4. 巣内の次世代の性比はいくらか，また性の配列に規則性はあるか，以上の4点である。なお，著者は同様の野外実験の結果を以前に発表した（香取ら 2010），本稿における実験は，以前の实验より設置した殻の数，殻の種類，周辺環境区分を増やすなど実験規模を拡大して再度行ったものである。

一方，オランダイチゴ *Fragaria* × *ananassa* Duchesne のハウス栽培においてはセイヨウミツバチがポリネーターとしてほぼ独占的に使われており，ハウス内にミツバチの巣箱を設置することでミツバチはイチゴの花から花へ訪れて送粉に貢献する（図2）。ミツバチなど訪花昆虫による送粉の手助けがなければ奇形果が頻発したり，果実の収量が落ちたりすることが知られている（例えば，前田ら 2012）。しかしながら前述のようにセイヨウミツバチを使用することにはいくつか問題がある。これら問題を解決するため，近年オランダイチゴのハウス栽培においてもセイヨウミツバチに代わる在来送粉昆虫のポリネーターとしての利用が模索されてきた。例えば，マメコバチ，クロマルハナバチなどが研究対象となっているが，どちらもまだ実際の農家ではあまり普及していないようだ。

香取ら（2006）は，セイヨウミツバチに代わるオランダイチゴのポリネーターとして，在来訪花昆虫相の中から有望な送粉昆虫を見つけ出すため，露地



図2 オランダイチゴに訪花するセイヨウミツバチ

栽培オランダイチゴの訪花昆虫調査や送粉実験を行った。その結果，マメヒメハナバチ亜属 spp. が露地イチゴへの訪花数が多く，送粉効率も高いことが実証された。しかし，マメヒメハナバチ類は地中営巣性のためハウス内での営巣や営巣後の巣の管理が難しく，現時点でこの難題を克服できていない。そこで今回新たな候補として挙げるのがマイマイツツハナバチである（図3）。

マイマイツツハナバチをハウスイチゴのポリネーターとして用いるときのメリットは以下のとおりである。1. 本種の野外における個体数密度は全国的にそれほど高くないが，北海道を除く日本全国に分布しており，仮に実用化に至った場合に，その土地の個体群を増殖して用いることが可能であ



図3 オランダイチゴに訪花するマイマイツツハナバチ

る。そうすれば、例えハウスから野外に逃げ出したとしても「地域個体群の遺伝的攪乱」(例え同種内であっても、地域によって固有の遺伝子型が存在する場合が知られており、こうした場合に遠く離れた地域から人間が連れて来た個体群とその地域の個体群が交雑してしまうと、地域固有の遺伝子型が失われてしまうこと)といった問題が生じにくい。2. すでにリンゴなど他の農作物で実用化されているマメコバチと比較すると、本種はマメコバチが分布しない九州や四国など西日本の低地や暖地にも分布する。つまりこれらの地域ではマメコバチは実質的に外来種(国内外来種)扱いになってしまうので利用が推奨されないが、本種なら利用できる。3. 成虫の営巣活動期間がマメコバチでは1カ月程度であるのに対し、マイマイツツハナバチでは2カ月程度と、ツツハナバチ属の中では特に長いので(前田 1978), 冬から春にかけて長期間続くハウスイチゴの果実生産体系に比較的向いている。

そこで本研究の後半では、マイマイツツハナバチをハウスイチゴのポリネーターとして用いた時に重要となるハウス内でのイチゴの送粉やハチの繁殖に関わる諸特性を調べた。具体的に1. 単位訪花あたり送粉効率をセイヨウミツバチと比較、2. イチゴハウスに一定期間放飼した時のイチゴ果実の結実状況をセイヨウミツバチと比較、3. ハウス内で繁殖可能か(次世代を十分残せるか)、4. 天然のマイマイの殻だけでなく人工の殻にも営巣可能か、を調査した。最後に、実用化に向けて残された課題について考察する。

2. マイマイツツハナバチとは

マイマイツツハナバチ *O. orientalis* (図1, 3) は春季に出現する年1化性のハナバチで、ツツハナバチ属の他種が主に竹筒やヨシ筒などに営巣するのに対し、本種はマイマイ類の空き殻にのみ営巣するという特異な習性を持つ(澁谷 1939, 前田 1978, 1980)。広訪花性のハナバチ種で、調査地(詳細は後述)付近ではクサイチゴ、タンポポ、シロツメクサ、ナヨクサフジなどへの訪花が確認された。オランダイチゴに対する訪花選好性も高く、本調査地内に設けた露地栽培オランダイチゴの花にも頻繁に訪花していた。本種は本州、四国、九州に広く分布しているが、生息地は局所的である。これは唯一の巣材であるマイマイ類の生息密度と関係があり、マイマイ類の生息密度が高い場所では本種の生息密度も高いのではないかと考えられる(前田 1980)。本調査地に生息するツツハナバチ属は他にツツハナバチ *O. taurus* とイマイツツハナバチ *O. jacoti* が確認されているが、マイマイツツハナバチの個体数のほうが圧倒的に多い。また、本調査地において本種の密度は非常に高く、カンサイタンポポやクサイチゴの訪花昆虫相の中で、本種は優占種の1つとなる(Kandori et al. 2009)。

3. マイマイツツハナバチの 野外における営巣習性の調査

最初に本種の野外における営巣習性について調査した。調査は奈良県奈良市中町近畿大学農学部キャンパス内で行った。本調査地は奈良市南西部の矢田丘陵地に位置する。約110万 m^2 のキャンパスの敷地の大半は樹木密度の高い二次林で構成され、その中に大学の建物、植栽された植物、実験圃場、池、グラウンドなどが点在する、いわゆる里山的環境にある。

調査では、マイマイツツハナバチが巣材として好む巻貝の空き殻はどれかを特定するため、以下4種類の巻貝の空き殻を用いた(図4)。クチベニマイマイは関西地方に広く分布するカタツムリで、殻は中形で殻高20~24mm、殻径26~37mm。淡い黄白色で光沢があり、やや薄く、螺塔は低い円錐形である。ニッポンマイマイは本州に広く分布し、殻はやや小形で殻高17mm、殻径19mm。うすく半透明で黄褐～

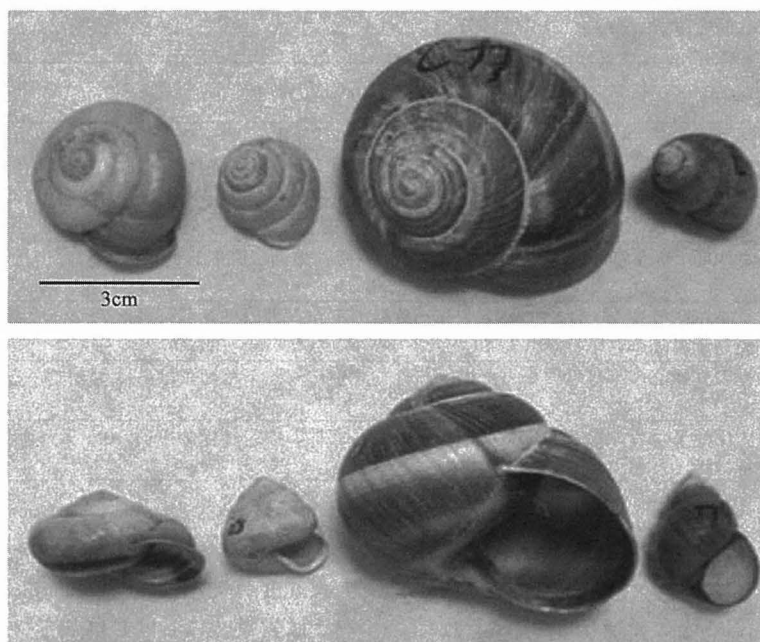


図4 実験に用いた4種類の巻貝の空き殻（上段：上面，下段：側面）
左から順に，クチベニマイマイ，ニッポンマイマイ，エスカルゴ，ヒメタニシ。



図5 クチベニマイマイの殻の鮮度 3段階
左から順に新，中古，古。

濃褐色をしており，螺塔は円味のある円錐形である。これら2種は本調査地では最も普通に見られるカタツムリである。エスカルゴは食用のカタツムリで，数種類が市場に出回っている。今回用いた種はチャオビエスカルゴ *Helix lucorum* であり，殻高，殻径とも30～60mmである。ヒメタニシは4種類中唯一の淡水産の巻貝であり，殻高35mm，殻径23mmになる。日本各地の水田，用水路，池沼などにすむ。クチベニマイマイとニッポンマイマイの空き殻はキャンパス内で拾い集め，エスカルゴとヒメタニシについては市販のものを購入した。用意した4種類の空き殻は，殻の内部を水洗いした後，1個ずつ殻

の表面に黒色油性マジックで番号をつけて識別した。

また，殻はカタツムリが死亡して空き殻になってから，野外での年月を経るごとに風化して鮮度が落ちてくる。そこで殻の鮮度がハチの営巣選好性に影響している可能性を調べるため，用意した殻の鮮度を以下の3段階に区分した（図5）。「新」：殻表面の薄膜は2/3以上残っており，殻の色は半透明の肌色または褐色。「中古」：殻の表面の薄膜は1/3～2/3ほど残っている。「古」：殻表面の薄膜は1/3以下しか残っておらず，石灰質が露出する。殻の色は不透明で白色化している。ただし，ヒメタニシとエスカル

表1 マイマイの空き殻を設置した6つの環境区分

環境区分 (設置個所数)	環境の特徴
裸地 (4ヶ所)	半径2m以内に植物が全く生えていない, 土がむき出しの場所. もともと比較的草の少ない場所を除 草し, 裸地化した.
背の高い草地 (6ヶ所)	シダ類やセイタカアワダチソウ, ススキなど, 高さ1m以上の草本が密生している場所. 地面に直射 日光が当たることはあまりない.
背の低い草地 (6ヶ所)	高さ30cm前後の草本がやや密生している場所. 地面に直射日光がしばしば当たる.
建物の下 (5ヶ所)	作業小屋や校舎など建物の軒下もしくは縁の下など雨のほとんど当たらない場所. 草はほとんど生え ておらず日陰から半日陰.
林縁 (6ヶ所)	山裾の林縁部の半日陰になった場所. 落ち葉が積り, 下草はまばらに生えている.
林内 (5ヶ所)	コナラ, アラカシなどの広葉樹木が生い茂った林の中. 林縁から約10m入った場所で一日中日陰. 下草はほとんど生えていない.

ゴは新品のみ使用した. さらに殻の状態と営巣選好性の関係を知るため, 殻口の欠けの有無, 殻表面の穴の有無についても殻ごとに記録しておいた(ただし, ヒメタニシとエスカルゴは欠けなし, 穴なしのみ).

準備した全741個の殻(クチベニマイマイ360個, ニッポンマイマイ244個, エスカルゴ41個, ヒメタニシ96個)を, 種類や状態, 鮮度に偏りができるだけ生じないように32分割し, 調査地内32ヶ所に広く仕掛けた. その際, マイマイツツハナバチがどのような環境に好んで営巣するかを調べるため6つの環境区分に分けて設置した(表1).

各設置場所では1m×1mの区画を設け, その中の地表に殻が均一に散らばるようばらまいた. 殻は2009年4月に設置し, 6月末に回収して営巣の有無を確認した. 回収した時点で営巣していたすべての殻は営巣終了していた. 営巣が確認された殻については, 6~9月は25℃, 10~12月は10℃で保管した. そして12月に殻を分解し, 殻内育房数を殻ごとに記録した. さらに育房内の繭を解剖して内部の次世代羽化成虫を確認し, 性別を判定し殻内順番とともに記録した.

結果に移る. 野外に設置後, 回収できた殻(一部行方不明, または破壊のため回収不能)のうちマイマイツツハナバチが営巣していた殻の割合(営巣率)は7.1%(47/661)であった. 営巣率を殻の種類別に見ると, クチベニマイマイ(12.8%), ヒメタニシ(3.7%), ニッポンマイマイ(0.9%)の順に高く, エスカルゴには営巣しなかった(図6).

エスカルゴに営巣しなかったのは殻のサイズが大きく重すぎたためと思われる. マイマイツツハナバチは営巣時にしばしば殻をフンコロガシのように後ろ脚で押して移動したり, 殻を垂直に立てて殻口が下に向くようにしたりするが(香取の観察による), あまりに重い殻はマイマイツツハナバチの力では殻を操作できないため好まれなかったのかもしれない. 一方ヒメタニシやニッポンマイマイに対する営巣率もクチベニマイマイほど高くはなかった. これは, あまりに小さい殻も内部の営巣スペースが狭いため, 好まれなかったのだろう. つまりマイマイツツハナバチは適度に大きく, それでいてさほど重くない殻を選好するものと思われる.

また, 営巣殻数の多かったクチベニマイマイについて殻の状態別の営巣率を比較すると, 新しい殻(図7), 殻口に欠けのない殻, 表面に穴のない殻が好まれた(図8). 新しい殻は丈夫で壊れにくいので好まれ, 欠けや穴のある殻は雨が降った時に殻内部が浸水しやすく育房が冠水する危険があるので避けられたのではないと思われる. 殻表面の小さな穴などはハチが植物をかみ砕いたものを埋め込んで穴をふさぐ行動も観察されたので, ハチは穴を嫌うものと思われる.

殻の設置環境別に見ると, 背の高い草地, 背の低い草地, 建物の下, 林縁には営巣したが, 裸地と林内には営巣しなかった(図9). さらに背の高い草地や背の低い草地で営巣率が高い傾向にあった. よってハチは明るすぎず暗すぎず, 植物などで適度に被覆された地面を営巣環境として好むようだ.

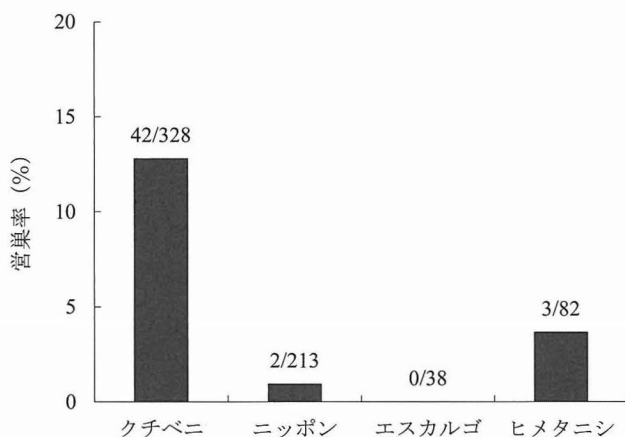


図6 殻の種類別営巣率

図中の数値は (営巣していた殻の数) / (回収した殻の数) を示す。

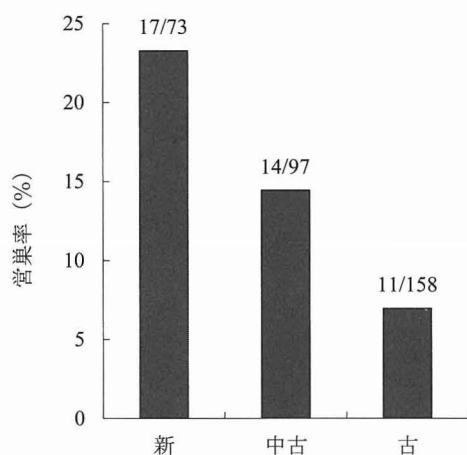


図7 クチベニマイマイの殻の鮮度別営巣率

図中の数値は (営巣していた殻の数) / (回収した殻の数) を示す。

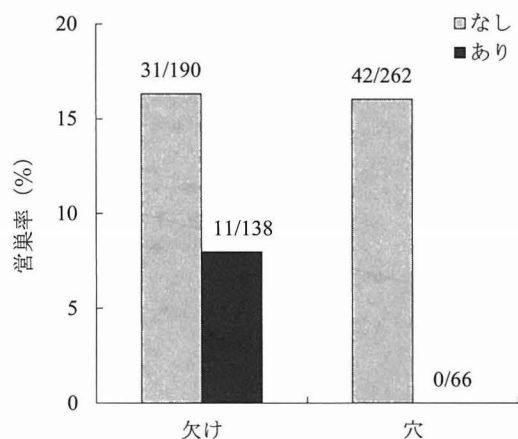


図8 クチベニマイマイの殻の欠け・穴の有無別営巣率

図中の数値は (営巣していた殻の数) / (回収した殻の数) を示す。

一巣(殻)あたり育房数は、ヒメタニシ(平均4.0個)やニッポンマイマイ(平均4.5個)よりクチベニマイマイ(平均6.4個)に営巣した時のほうが多かった。これはクチベニマイマイの殻のほうが平均的に大きいためと考えられる。クチベニマイマイの種内でも大きい殻に対して育房数が多かった(図10)。ツツハナバチ属のうち筒営巣性の種では一般的に筒が長くなるほど育房数が増えるが(前田1978)、この傾向を本種も持っていると考えられる。ただし今回得られた一巣あたり最大育房数は12個で近縁のイマイツツハナバチ(最大20個; 前田

1978)や他の日本のツツハナバチ属と比べても少なかった。これは巣材がマイマイの殻という特殊な材料であることと関係があるかもしれない。この巣材は殻の最奥は狭すぎ、またクチベニマイマイのような比較的大型の殻では殻口付近は広すぎて利用に適さないため営巣空間が限られる。そのため、近縁種に比べ最大育房数が少なくなってしまうものと考えられる。

営巣殻内の次世代の性比については、営巣のあった3種類の殻をすべて含めた全巣の雄率は63.9%(172個体/269個体)となった。雌より雄のほうがやや多

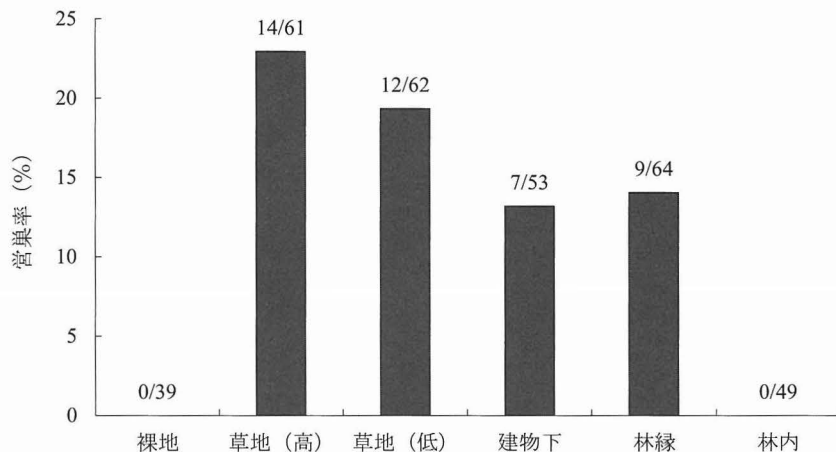


図9 クチベニマイマイの殻の設置環境別営巣率
図中の数値は(営巣していた殻の数)/(回収した殻の数)を示す。

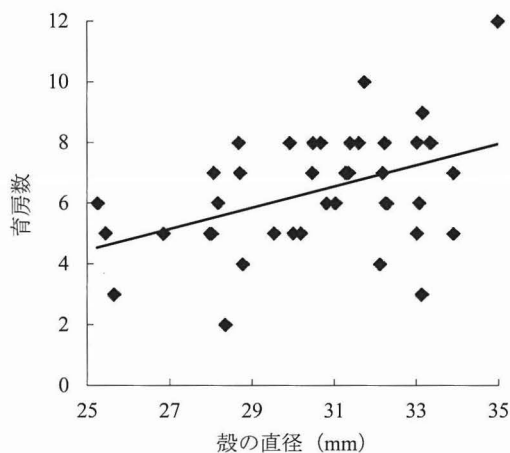


図10 クチベニマイマイの殻の直径と育房数の関係
回帰直線: $y = 0.349x - 4.283$, $r^2 = 0.194$, $P = 0.0035$, $n = 42$.

いという傾向は日本産ツツハナバチ属の他種の性比(前田 1978)と変わらない。殻の種類別雄率はクチベニマイマイで 61.6% (154/250), ニッポンマイマイで 100% (8/8), ヒメタニシで 90.9% (10/11)であった。

一巢内における性の配列について, データ数の多いクチベニマイマイに営巣した場合を詳しく見てみると, 雄率は奥から 1 番目 (87.5%) 及び 2 番目の育房 (84.2%) で最も高く, 奥から殻口に向かうほど雄率が低下 (つまり雌率が上昇) していった。

そして殻口から 3 番目 (24.0%) と 2 番目 (24.2%) で最も雄率が低かった。殻口から 1 番目の育房 (78.4%) では再び雄率が高くなった (図 11)。

筒営巣性のハナバチの場合, 一般的に筒の入口に近いところに雄, 奥に雌を配置するが(前田 1978), 本種はこのような性の配置をしない種と考えられる。前田 (1980) は少数 (6 巢) のサンプルをもとに, 本種の巢内の性の配列には規則性が乏しいのではないかと記述しているが, 本実験から本種の性の配列に関して以下のような規則性が読み取れた。

1. 空間の狭い場所には雄を配置する。これはニッポンマイマイやヒメタニシのような小型の巻貝に営巣した時にほとんどすべて雄だったこと, クチベニマイマイに営巣した時も, 奥の狭いスペースは雄率が非常に高いことから想定される。内径の小さい筒巢では雌より体サイズの小さい雄を産む傾向にあることはツツハナバチを含むハナバチ類で広く知られている (例えば, 前田 1978)。
2. クチベニマイマイに営巣した場合, 奥から 2 個の育房は雄率が非常に高いが, 殻口に近づくにつれ徐々に雌率が高まり, 手前から 2 番目と 3 番目の育房で最も雌率が高まる。この現象はおおむね 1. の特性を反映した結果と言える。しかし, 最も殻口に近い育房で再び雄率が高まる要因については不明である。

今回の調査は, 香取ら (2010) が行った調査の規

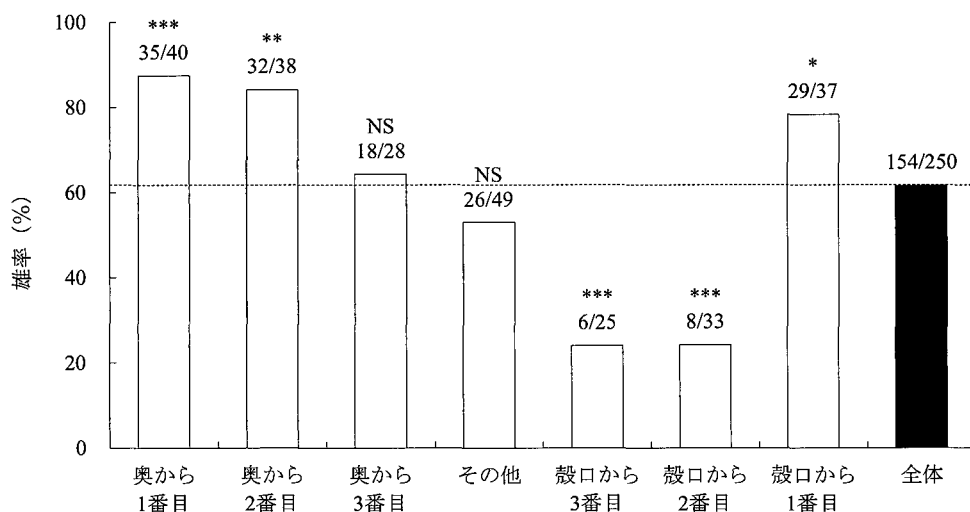


図 11 クチベニマイマイの殻内の育房の位置別性比

図中の記号は全体平均（雄率：61.6%；点線）からの有意差（1-group χ^2 検定；***: $p < 0.001$ ；** : $p < 0.01$ ；* : $p < 0.05$ ；NS : $p > 0.05$ ）。数値は（雄の育房数）/（調査した育房数）を示す。

模を拡大して行ったものであるが、香取ら（2010）と同様の処理区においてはおおむね同様の結果が得られた。つまり、マイマイツツハナバチが好む殻の種類や鮮度、状態、殻の設置環境は年を超えて一定の傾向があった。また1巣内の性の配列についても両調査で非常に類似したパターンを示したので、このパターンも本種に普遍的なものと解釈できる。

4. ハウス内におけるイチゴの送粉能力

本研究の後半では、マイマイツツハナバチをハウスイチゴのポリネーターとして用いた時に重要となるハウス内でのイチゴの送粉やハチの繁殖に関わる諸特性を調べた。まず、「ハウス栽培イチゴのポリネーターとして、マイマイツツハナバチはセイヨウミツバチと比べて効率的な送粉者と言えるか？」という問いに答えるため、「単位訪花あたり送粉効率」、「イチゴハウス内に一定期間放飼した時の良形果実の生産性」の2面から調査し、マイマイツツハナバチとセイヨウミツバチの間で比較した。

(1) 単位訪花あたり送粉効率

開花後未訪花の花に1種類の昆虫を1回訪花させて、その後にくれた果実内の種子の結実率を調べることで、種類の異なる昆虫間の送粉（花粉媒介）効率を比較するという手法は多くの研究で用いられてきた。しかしこの方法をイチゴとそのポリネー

ターに適用して調べると、1訪花だけでは十分に結実率が上昇しなかった（香取ら 2006）。そこで、未訪花のイチゴの花に対し1種類の昆虫を0～20訪花させて送粉効率を定量化した。

実験ではまず、プランターで栽培しているイチゴ（品種：とよのか）を、昆虫のいない野外網室（180×180×180cm）内に保管し未訪花の花を咲かせた。実験に先立ち未訪花の花すべてに通し番号を振り、花の近くに番号のついた紙を貼り付けそれぞれの花を区別できる状態にした。次にマイマイツツハナバチを別の網室内に雌11個体雄10個体を放飼し、そこに上記のプランターを置き実験を始めた。実験中各花について訪花数を記録していった。また、調査したすべての花が0～20訪花にほぼ均等に散らばるよう配慮して（一部の花に対して訪花数を制限して）実験を行った。一定数訪花したプランターは訪花昆虫のいない網室内に戻し、約2週間後に実を結んだ果実表面の種子（正確には瘦果）の結実種子数（大きく膨らんだ種子の数）と不結実種子数（小さいままの種子の数）を測定し、果実ごとに種子の結実率を算出した。

セイヨウミツバチを用いた実験は、ビニールハウス内（縦5×横8×高さ3m）にセイヨウミツバチの巣箱を入れて行った。その他の実験手法はマイマイツツハナバチと同様である。実験は2011年4～5月

の、それぞれ訪花昆虫の活動が盛んな晴れや曇りの日の10～14時の間に行った。

こうして得た2種の訪花昆虫の実験データについて、まず、訪花数 x (独立変数) と $\arcsin$ 変換後の結実率 y (従属変数) の関係を一時回帰によって分析した。

その結果、マイマイツツハナバチとセイヨウミツバチはともに、訪花数と結実率の間に有意な正の相関関係があった(詳細は省略)。これは訪花数が増えるほどに結実率が上昇する、つまり、両種ともに送粉効果があったことを示す。

次に同じ実験データを用い、Kakutani et al. (1993) の数理モデルを使用して非線形回帰を行い、送粉効率を数値化し、この数値を訪花昆虫2種間で比較した。モデル式は、

$$y = 1 - (1 - y_0)e^{-ax}$$

ただし、(x : 1つの花に対する訪花数, y : その後にできた果実の種子結実率(瘦果の受粉率), y_0 : 訪花数0における結実率, a : 1訪花あたり送粉効率)である。この式は x が増加するほど $y = 1$ に漸近する単調増加の曲線となる。そして傾き a が大きいほど曲線がいち早く $y = 1$ に近づくという特徴をもつ。つまり a が送粉効率の指標となる。この送粉効率 a を推定し2種間で比較した。すると、マイマイツツハナバチでは、送粉効率 $a=0.132$ と推定され(図12)セイヨウミツバチでは $a=0.089$ と推定された(図13)。

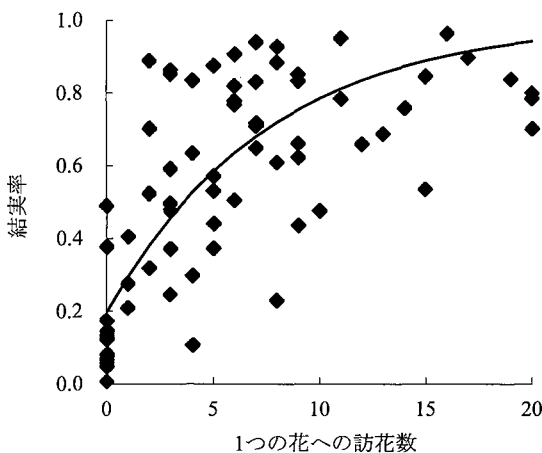


図12 マイマイツツハナバチにおける訪花数 x と結実率 y の非線形回帰
 $y = 1 - (1 - 0.195) \text{EXP}(-0.132x)$, $n = 72$, 送粉効率 $a = 0.132$.

したがって、マイマイツツハナバチの1訪花あたりの送粉効率はセイヨウミツバチと同等かそれ以上と考えられた。

イチゴ果実は表面の種子の結実率(受粉率)が高まるほど正常果になる可能性が高まる。Kakutani et al. (1993) は、果実上にいくつか不受精瘦果(不結実種子)があるが奇形果にはならなかった果実の平均受粉率(結実率)は約0.87であり、これをイチゴ果実の「実利的最低受粉率 economic threshold」と呼んだ。2種の非線形回帰分析の推定式に $y=0.87$ をあてはめて x の値を逆算することで、2種のそれぞれが実利的最低受粉率に達するまでに必要な訪花数を求めることができる。そうすると、訪花数はマイマイツツハナバチが14回、セイヨウミツバチが21回と推定された(図14)。つまり正常果を生産するために最低限必要な1花あたりの訪花数はマイマイツツハナバチはセイヨウミツバチの2/3で済むと推定された。

(2) イチゴハウス内に一定期間放飼した時の良形果実の生産性

ポリネーターとしての有効性は(質) $\times$ (量)、具体的には(1訪花あたり送粉効率) $\times$ (1花・単位時間あたり訪花数)によって大まかに決定される。前述の結果は、マイマイツツハナバチの1訪花あたりの送粉効率がセイヨウミツバチより十分に高いことを示唆している。しかし、1コロニーあたり約

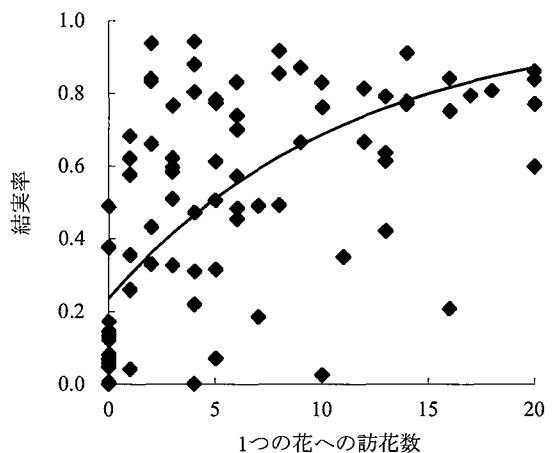


図13 セイヨウミツバチにおける訪花数 x と結実率 y の非線形回帰
 $y = 1 - (1 - 0.236) \text{EXP}(-0.089x)$, $n = 88$, 送粉効率 $a = 0.089$.

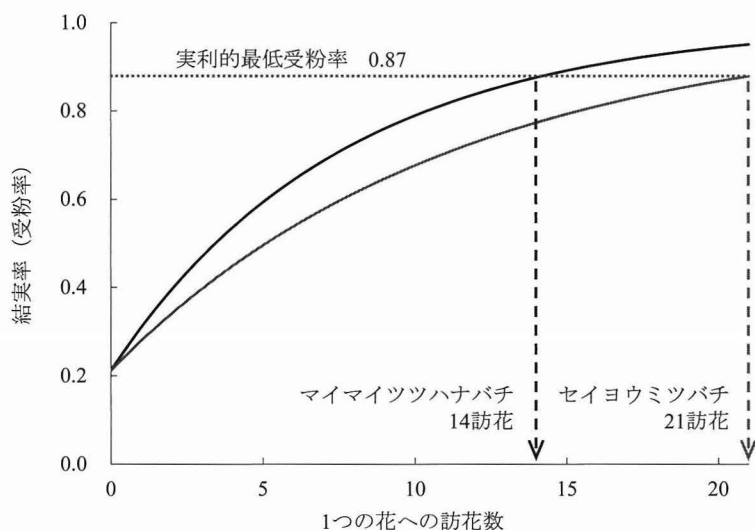


図 14 実利的最低受粉率 ($y = 0.87$) に達するために必要な両種の訪花数の推定

5,000～20,000 個体と数の上で圧倒的なセイヨウミツバチに対し、マイマイツツハナバチは（後述するようにハチの増殖も考えるなら）多くとも1ハウス内に10～100個体を放飼できる程度であろう。つまりハウス内での単位時間あたり訪花数では、セイヨウミツバチがマイマイツツハナバチを大幅に上回り、全体としての有効性（＝イチゴの生産性）を高めているかもしれない。しかし、ハウス内での両種の単位時間あたり訪花数を比較した研究例はない。また、実際のイチゴ栽培農家のイチゴ生産に即した形で、ハウス内に長期的（例えば1カ月間）にハチを放飼した場合に、生産されるイチゴ果実の質については両種ポリネーター間で比較した研究例はない。

そこでイチゴハウスに両種を長期間放飼した状況下で、ポリネーターとしての有効性に関わる3つのパラメーターを新たに調査し、両種間で比較した。調査したパラメーターは「1花・単位時間あたり訪花数」の指標としての「訪花数/10花10分」、および開花後にできたイチゴ果実の「種子結実率」と「正常果率」である。

調査では、圃場の同程度の広さの2つのビニールハウスA（幅5m×奥行7m×高さ3m）、B（幅5m×奥行8m×高さ3m）にプランターに植えたイチゴを130株ずつ（1プランターあたり3～4株）設置した（図15）。ハウスAはマイマイツツハナバチの送



図 15 ハウス内のイチゴプランターの設置の様子

粉区とし、マイマイの殻から脱出後未交尾未訪花の雌バチと雄バチを約20匹ずつ放飼した。またマイマイツツハナバチ営巣用のマイマイの空き殻を60個設置した。その際、素焼きの植木鉢（直径12cm×高さ7cm）に土を敷き、その上に3個ずつ殻を設置したものをハウス内の地面に設置した。一方ハウスBはセイヨウミツバチの送粉区とし、ここにはミツバチの巣箱（蜂群約8,000匹）を1個設置した。また現実のイチゴ栽培農家での栽培体系に近づけるため、2つのハウス内にはイチゴ以外の蜜源植物は入れなかった。そして数日後、ハチが安定してイチゴの花に訪花し始めてから調査を開始した。

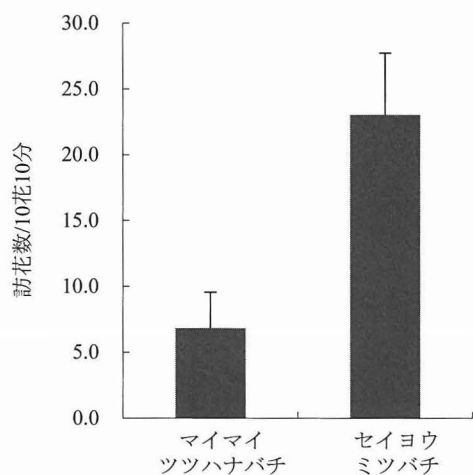


図 16 イチゴハウス内における 2 種ポリネーターの単位時間当たり訪花数 (平均+SE)

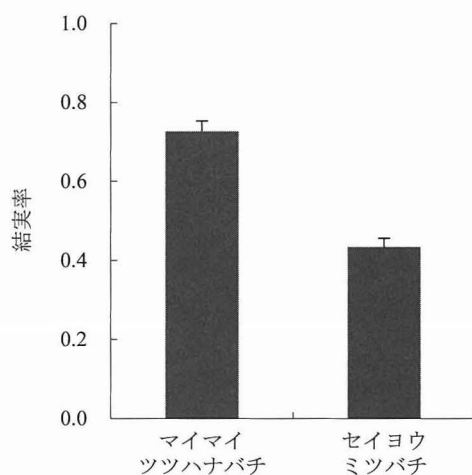


図 17 2 種ポリネーターを放飼したハウス内におけるイチゴの結実率 (平均+SE)

まず「訪花数/10花10分」を調査するため、両ハウスにおいて、特定区画の10花を定め、これら10花に対する10分あたりの訪花数を10～12時に1日5回、計7日間各ハウスで調査した。調査期間は2015年4月17日～5月1日であった。

また、各ハウスについて開花中の花を1日あたり10花ランダムに選び、日付とハチの種名を記載したラベルを花柄に取り付けた。こちらも7日間行い、計70花にラベルをつけた。ラベルをつけてから約10～14日後に赤くなる直前の大きく膨らんだ果実を収穫し、「果実表面の種子結実率」を上述の方法で測定した後、商品価値の高い正常果（表面に溝やくぼみ、奇形部分など全くない果実または若干の溝やくぼみはあるが商品として販売可能な状態の果実）であるか否かをチェックして「正常果率」を算出した。

調査の結果、10花に対する10分間の平均訪花数はセイヨウミツバチ（23.0回）がマイマイツツハナバチ（6.8回）の3倍以上を記録した（図16）。開花送粉後に実を結んだ果実の結実率の平均はマイマイツツハナバチ（72.7%）がセイヨウミツバチ（43.4%）を大きく上回った（図17）。同様に正常果率もマイマイツツハナバチ（86.7%）がセイヨウミツバチ（54.7%）を大きく上回った（図18）。今回マイマイツツハナバチに関しては期待通りの結果が得られ、本種がハウスイチゴのポリネーターとして農業的に十分使用可能であることを示した。一

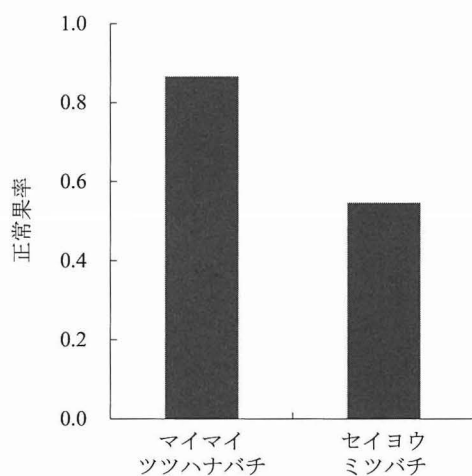


図 18 2 種ポリネーターを放飼したハウス内におけるイチゴの正常果率

方、比較対象としたセイヨウミツバチに関しては、単位時間当たり訪花数がマイマイツツハナバチよりも非常に多かったため、結実率や正常果率もマイマイツツハナバチよりも高いと予想されたにもかかわらず、結果的にはマイマイツツハナバチよりも低くなった。その理由としては、セイヨウミツバチの過剰訪花（1つの花の訪花回数が多くなり過ることで花組織が傷み、結実率の低下や奇形果の原因となること）の可能性が考えられるので、今後訪花数をコントロールして再試験を行う必要があるだろう。

5. ハウス内におけるハチの生存と繁殖

ハウスイチゴのポリネーターとして、農家で毎年、それも低コストにハチを利用し続けるためには、そのハチの送粉能力だけでなく、ハウス内での個体群の維持・繁殖についても好成績を収める必要があるだろう。なぜなら、もしハウス内でイチゴに訪花したハチたちが次世代をほとんど残せず死んでしまったら、農家の人たちは新たな個体群を毎年野外から採集してハウス内に放飼するか、どこかで商品として販売しているものを購入しないといけないからである。しかし、農家の人が毎年野外から新たな個体群を採集してハウス内に放飼するのは現実的ではない。また、今のところマイマイツツハナバチは市販されていない。したがって、マイマイツツハナバチがハウス内という人工環境下でしっかり交尾・産卵し次世代を残すことができるかどうかは、本種を利用できるかどうかを見極める上での最初のチェックポイントと言えるだろう。そこで次の実験では、ハウス内に本種の蜜源植物を十分に入れたときに、本種がハウス内で交尾し営巣・産卵して次世代を残せるか、残せる場合にはどの程度残せるのかを調査した。

実験は圃場にあるビニールハウス B で行った。ハウス内では事前にマイマイツツハナバチの訪花吸蜜・採粉用の植物を十分量用意した。具体的に、イチゴをプランターに植え (20 株程度)、キャベツ (31 株)、セイヨウカラシナ (6 株)、ヘアリーベッチ (約 80 株)、クローバー (約 90 株)、レンゲ (約 80 株) を地植えた。さらに、マイマイの空き殻に番号をつけ、土をしいた素焼きの植木鉢 (直径 22cm×高さ 10cm) の上に数個ずつ並べ、ハウス内の地面に設置することで、計 50 個の殻をハチの営巣用に配置した。次に前年営巣した殻から羽化した新成虫を雌のみ背中にペイントマーカーでマーキングして個体識別し、ハウス内に放飼した。雌は 2014 年 4 月 9 日から 5 月 20 日にかけて計 41 匹放飼した。雄の放飼個体数は各放飼日において放飼した雌個体数と同等かそれ以上であった。そして、2, 3 日に一度ハウス内の各雌の生存、訪花・営巣の有無を確認し、営巣している場合には何番の殻にどの雌が営巣中か記録した。

調査の結果、ハウス内でマイマイツツハナバチは

繁殖できた。ハウス内では雄成虫による雌探索と思われる飛翔行動が頻繁に観察され、雄が雌の背中に乗って静止している状態も時折観察された。また、調査翌年 1 月の営巣殻解剖の結果、次世代成虫の性比は雌率 30.6% であり、野外より若干雌率が低いものの、雌個体が出現していた。これは、親成虫がハウス内で交尾し受精卵を産んでいたことを意味する。

また、ハウス内にて営巣を始めた個体を定着個体とみなすと、ハウス内に放飼した雌成虫の定着率は 24.4% (定着個体数/放飼個体数 = 10/41) となった。この数値はまだまだ低い、ハウス内の隙間をさらに減らしクモなど天敵を退治することで、ハチの逃亡や不慮の死を防げば、定着率はさらに増加するだろう。また、定着個体のうち寿命までハウス内で生きたと考えられる個体の活動日数 (姿が見られなくなるまでの日数) は平均 32.7 日 ($n=7$)、最長 60 日以上であった。前田 (1978) は、雌成虫の全営巣日数は一般的なツツハナバチ亜属で約 1 カ月、マイマイツツハナバチで 2 カ月と推定しているが、これに比べ十分短くなってしまった。その原因は定着率の低さをもたらした原因と同様と思われる。ハウス内で寿命まで生きたと考えられる個体の 1 雌あたりの生涯営巣殻数の平均は 2.14 個 (最小 1, 最大 3 個; $n=7$) であり、1 殻あたり平均育房数は 6.91 個であったので、1 雌あたりの生涯産卵数は 14.8 個と推定された。この値は同属のマメコバチ (平均 14.6 個; 前田, 1978) とほぼ同程度であるが、本種の本来の能力を上記理由で過小評価している可能性がある。ハウス内での増殖能力を正確に評価するためには、ハウス内環境をさらに整えて再実験する必要がある。

6. 人工殻への営巣実験

マイマイツツハナバチは同属他種が巣材として利用するヨシ筒や竹筒には見向きもしない。本種の本来の巣材は天然のマイマイの空き殻である。それも大きすぎず小さすぎず、ある程度軽い空き殻でなければ営巣しない。前述のように、本種が最も好む天然の巻貝の空き殻はクチベニマイマイかそれに準ずる空き殻であろう。この種の空き殻は残念ながら大量安価に市販されていない。さらに野外で空き殻を人間が探すのは非常に手間がかかる。当調査地で慣れた人が 1 時間頑張って探してもクチベニマイ

マイの状態の良い空き殻はせいぜい5個見つければ良いほうだろう。また一度営巣利用された空き殻は、次世代の成虫が脱出した後内部に繭の残渣が大量にこびりついているため、次のマイマイツツハナバチは利用しない。殻の奥まで人為的にきれいにする手段も今のところない。つまり一度営巣利用された空き殻は再利用できない。そこで本種のハウスイチゴのポリネーターとしての実用化に向けて解決しなければならない課題は代替巣材の利用である。今回、最近急速に性能が高まってきた3Dプリンターを用いて、マイマイの空き殻を内部構造まで忠実に再現した人工の空き殻を作成した。作製法の概略としては、まず新鮮で傷のないクチベニマイマイの空き殻のCTスキャンを行い、空き殻の3Dデータを作成する。このデータをもとにピッチ16 μ mの高性能3Dプリンターを用いて、殻の薄い本物のマイマイの空き殻を内部のらせん構造まで忠実に再現した半透明プラスチックの人工殻を作成することができた(図19)。重さも本物とほとんど同じ約1.0gである。

次にこの人工殻が本当に代替巣材として利用可能かどうかを調べるため、マイマイツツハナバチを放飼したハウス内にクチベニマイマイの空き殻と一緒に仕掛けた。そして人工殻に営巣するか、また営巣した場合は人工殻とマイマイの空き殻のどちらをより選好するかを調査した。具体的に2014年春には人工殻とマイマイの空き殻(鮮度は問わず)

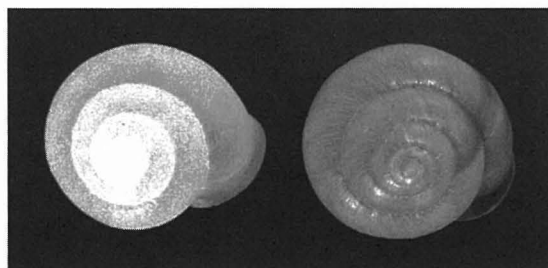


図19 3Dプリンターで作成した人工殻(左)とモデルとなったクチベニマイマイの空き殻(右)

を1:2の割合で計51個仕掛けた。2015年春には人工殻とマイマイの空き殻の新品と中古を1:1:1の割合で計90個仕掛けた。そして、マイマイツツハナバチが営巣を開始した時点でハチがその殻を選好したとして記録していった。

その結果、2014年の営巣率(回収できた殻のうちハチが営巣選好した殻の割合)は人工殻が26.7%、マイマイの空き殻は15.4%であった。また、2015年の営巣率は人工殻16.7%、新しいマイマイの空き殻20.0%、古いマイマイの空き殻10.0%であった(図20)。つまり人工殻はマイマイツツハナバチの代替巣材として十分に利用可能であった。まだサンプル数は十分とは言えないが、人工殻の選好性は新しいマイマイの空き殻よりは多少落ちるか、もしくはほぼ同等で、古いマイマイの空き殻よりも選好された。ただし、今回用いた人工殻は壁の薄さを本物にできるだけ近づけるため、最新の3Dプリンターを用い

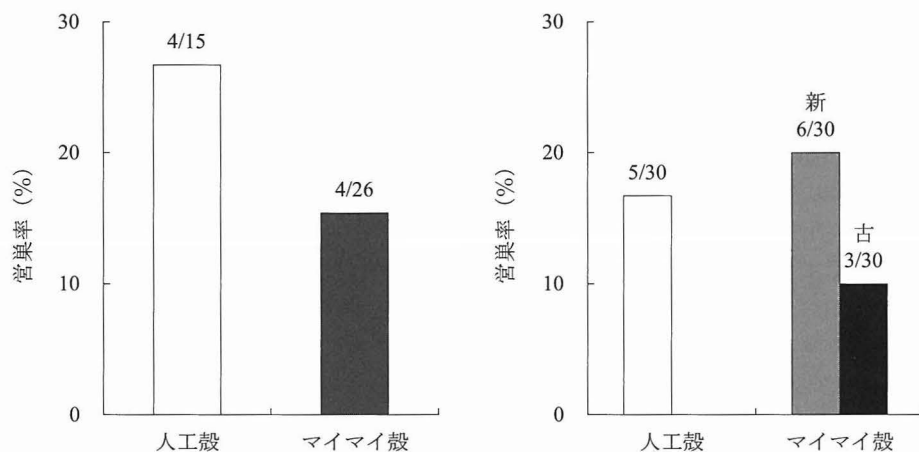


図20 人工殻とクチベニマイマイの空き殻に対する営巣選好性(左:2014年,右:2015年) 2014年はマイマイの空き殻の鮮度は区別していない。図中の数値は(営巣していた殻の数)/(回収した殻の数)を示す。

た立体出力サービスを提供している企業に依頼した。そのため殻あたりの製作単価は非常に高くコスト面で実用レベルではない。今後壁が多少厚くとも製作単価の安い人工殻を作成し、代替巣材として十分選好されるかどうか検討していく必要があるだろう。また 2014 年の予備実験の結果、人工殻に営巣した場合の殻内における次世代の翌年早春までの羽化・生存率は、マイマイの空き殻に営巣した場合より低下していた。この点に関してはいくつか理由が考えられるので、改善を試みている。

7. 実用化に向けた課題

①秋冬取りハウスイチゴの送粉に本種を使えるか。

近年、クリスマスシーズンにイチゴ需要の 1 つのピークを迎えるため、その時期に合わせたイチゴの開花調整とイチゴ生産が盛んになっている。11 月初旬から開花するこれらのイチゴの花に対して、セイヨウミツバチが（温度調整により）年中活動できるという利点を生かして送粉の主役を担っている。マイマイツツハナバチは本来春に年 1 化するハナバチであるため、秋に脱繭させ訪花・繁殖活動してもらうには人為的な温度制御が必要となる。

予備調査の結果、本種は常温で飼育すれば春に産卵された次世代は 8 月頃には繭の中で成虫になっている。その後マメコバチと同様成虫休眠に入ると思われるが、休眠打破にマメコバチは 3 カ月間低温を経験することが必要らしい（前田・灘野 1998）。本種ではどうだろうか。もし 2 カ月の低温処理であっても成虫が休眠打破できるなら、11 月から開花するイチゴの花の送粉に本種を用いることは可能となるだろう。また秋冬使用のハチ個体群を一度増殖し、さらに後述する②の技術が確立すれば、その後は次世代（営巣殻）を 1 年間温度管理することで毎年秋冬に使用可能となるだろう。

②イチゴハウスの中で送粉しながら次世代を十分数残せるか。

本種をハウスイチゴのポリネーターとして低コストで永続的に使用するためには、ハウス内に放飼したハチを使い捨てにせず、ハウス内で次世代を十分数（少なくとも世代ごとに個体数を維持できる程度に）残すことが望ましい。5. ではハウス内という人工的環境下においても、花と巣材（空き殻）が十分あれば本種がしっかり繁殖できることを示し

た。しかし、イチゴは蜜や花粉が少ない作物とされるので、大量のイチゴの花を準備しても（もしくはハチの放飼数を制限しても）ハチの繁殖に必要な蜜と花粉がイチゴのみから十分量供給できるかどうかは疑問である。実際イチゴハウスにおけるセイヨウミツバチは使い捨て状態であるし、マメコバチを用いた場合もやはりほとんど繁殖できていないようだ（灘野・前田 1992）。

本種をイチゴハウスで累代的に毎年用いるには、イチゴ以外の蜜・花粉源植物をハウス内に用意するか、ハチが人間の用意した蜜と花粉を採餌できるような人工餌台を開発する必要があるかもしれない。

8. 要約

セイヨウミツバチは農作物のポリネーターとして盛んに利用されているが、いくつかの問題点を抱えている。そこでセイヨウミツバチに代わる在来送粉昆虫として、マイマイツツハナバチを農業利用することを目指し、本研究前半では、マイマイツツハナバチの野外における営巣習性を調査した。調査地内に 4 種類の巻貝の空き殻を設置し営巣率を調査した結果、マイマイツツハナバチはクチベニマイマイの空き殻を最も選好した。また、新しい殻、欠けや穴のない殻が好まれた。営巣時の周辺環境としては背の高い草地や背の低い草地が好まれた。営巣殻内の次世代の性の配列については、一定の規則性があり、雄率は殻の奥の育房ほど高く、殻口から 2, 3 番目の育房で最も低かった。そして、殻口にも近い育房で再び雄率が高くなった。

本研究後半では、マイマイツツハナバチをハウスイチゴのポリネーターとして用いることを目的として、ハウス内でのイチゴの送粉やハチの繁殖に関わる諸特性を調べた。イチゴの花の 1 訪花あたり送粉効率をマイマイツツハナバチとセイヨウミツバチで比較したところ、マイマイツツハナバチはセイヨウミツバチと同等かそれ以上であった。また、正常果を生産するために最低限必要な 1 花あたりの訪花数は、マイマイツツハナバチが 14 回、セイヨウミツバチが 21 回と推定された。つまり、マイマイツツハナバチはセイヨウミツバチの 2/3 の訪花数で済むと推定された。

イチゴハウス内に長期間放飼した時、単位時間当たり訪花数はマイマイツツハナバチがセイヨウミ

ツバチの1/3以下であった。にもかかわらず、ハウス内の果実の結実率と正常果率はともにマイマイツツハナバチがセイヨウミツバチを大きく上回った。したがって、マイマイツツハナバチはハウスイチゴのポリネーターとしてとして、農業的に十分利用可能であることを示した。

ハウス内に花粉・蜜源植物を十分に入れ本種の生存と繁殖を調査した結果、本種はハウス内で交尾し営巣できた。ただし、ハウス内に放飼した雌成虫の定着率は低く、平均活動日数も十分に長いとは言えない。ハウス内環境を整えて再調査する必要がある。本種の本来の巣材としての天然のマイマイの空き殻は希少なため、代替巣材として3Dプリンターを用いてプラスチック製の人工殻を作成した。ハウス内に仕掛けた人工殻はマイマイツツハナバチに十分営巣利用された。その営巣選好性はクチベニマイマイの新しい空き殻とほぼ同等であり、古い空き殻よりも高かった。

本研究では、ハウスイチゴのポリネーターとしてマイマイツツハナバチを用いることを目指し実験を行った。その結果、ハチの営巣習性、ハウス内でのイチゴの送粉、ハチのハウス内繁殖、代替巣材の開発などいくつかの成果を上げた。一方、本種を実用レベルまで引き上げるには、ハウス内での花粉・蜜源確保と十分な次世代の繁殖、ハチの定着率向上、低価格人工殻作成などいくつかの課題が残された。

謝辞

本研究は、近畿大学農学部農業生産科学科昆虫生態制御学研究室の卒業研究をまとめたものである。野外における営巣習性については佐藤幸子さん、田丸真弓さん、ハウス内におけるイチゴの送粉とハチの生存・繁殖については片山庸平君、西村 崇君、村中友樹君、北谷慎吾君、芝本 壮君、東城翔大君、森 亮介君、村本博次君が行った実験の結果を参照した。本来彼らの名前も共著者として本論文の冒頭に明記すべきであるが、著者欄が冗長になるため割愛し、この場に挙げさせていただいた。実験に対する彼らの惜しめない努力に敬意を表する。また、同研究室の矢野栄二教授、筑波大学大学院生命環境系保全生態学研究室の横井智之助教には数々のご教授、ご助言、ご協力を賜った。ここに記して深く御礼を申し上げる。

引用文献

- Bosch J, Kemp WP (1999) Exceptional cherry production in an orchard pollinated with blue orchard bees. *Bee World* 80: 163-173.
- Cane JH (2005) Pollination potential of the bee *Osmia aglaia* for cultivated red raspberries and blackberries (Rubus: Rosaceae). *Hortscience* 40: 1705-1708.
- Cane JH, Griswold T, Parker FD (2007) Substrates and materials used for nesting by North American *Osmia* bees (Hymenoptera: Apiformes: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America* 100: 350-358.
- Elbgami T, Kunin WE, Hughes WOH, Biesmeijer JC (2014) The effect of proximity to a honeybee apiary on bumblebee colony fitness, development, and performance. *Apidologie* 45: 504-513.
- Kakutani T, Inoue T, Tezuka T, Maeta Y (1993) Pollination of strawberry by the stingless bee, *Trigona minangkabau*, and the honey bee, *Apis mellifera*: an experimental study of fertilization efficiency. *Researches on Population Ecology* 35: 95-111.
- Kandori I, Hirao T, Matsunaga S, Kurosaki T (2009) An invasive dandelion unilaterally reduces the reproduction of the native congener through competition for pollination. *Oecologia* 159: 559-569.
- 香取郁夫・島岡良治・林賢太郎・塚本太郎 (2006) セイヨウミツバチに代わるオランダイチゴの在来送粉昆虫の探索. *農業および園芸* 81 (11): 1187-1194.
- 香取郁夫・田丸真弓・横井智之 (2010) 送粉昆虫マイマイツツハナバチの営巣習性. *日本応用動物昆虫学会誌* 54: 7-84.
- Maccagnani B, Burgio G, Stanisavljevic LZ, Main S (2007) *Osmia cornuta* management in pear orchards. *Bulletin of Insectology* 60: 77-82.
- 前田泰生 (1978) 日本産ツツハナバチ類の比較生態学的研究, 特に花粉媒介昆虫としての利用とマネージメントについて. *東北農試研報* 57: 1-221.
- 前田泰生 (1980) マイマイツツハナバチの巣の構造の補遺. *岩手蟲乃会会報* 5: 1-4.
- 前田泰生・灘野宏行 (1998) ハウスイチゴにおけるマメコバチの送粉昆虫としての利用. 平成7年度～平成9年度科学研究費補助金〔基盤研究(B)(1)〕研究成果報告書, 「他花受粉性ハウス作物における送粉昆虫マメコバチの実用化」, 研究代表者: 前田泰生 (島根大学教授): 55-81.
- 前田泰生・北村泰三 (1981) マメコバチの受粉効果と必要飼養個体数. *ミツバチ科学* 2: 65-72.
- 前田泰生・灘野宏行・北村憲二 (2012) ハウスイチゴにおけるマメコバチの送粉昆虫としての利用, ホシザキグリーン財団研究報告 15: 19-45.
- 灘野宏行・前田泰生 (1992) ハウスイチゴにおけるマメコバチのポリネーターとしての利用. *日本応用動物昆虫学会大会講演要旨* 36: 67.
- 渋谷寿夫 (1939) 蝸牛の空殻中に営巣する *Osmia orientalis* Benoist とその敵虫イワタマルセイボウ *Chrysis (Holochrysis)* sp.との習性. *むし* 12: 41-55.
- Winfree R, Williams MW, Dushoff J, Kremen C (2007) Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters* 10: 1105-1113.