

野生ハナバチ類の分類，生態，その減少と保全

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	多田内,修
発行元	養賢堂
巻/号	95巻4号
掲載ページ	p. 291-300
発行年月	2020年4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



野生ハナバチ類の分類, 生態, その減少と保全 Taxonomy, ecology, decline and conservation of wild bees

多田内修*

[キーワード]: wild bees, taxonomy, ecology, pollination, decline of bees, alien species, pesticides, endangered species, conservation

要旨

近年世界的にハナバチ類の減少が問題となり, その保全の取り組みが進められている. 本稿ではハナバチ類の国内での分類の現状と生態について概説し, ハナバチ類の農業生態系における重要性について指摘し, 減少の実態, その原因について考察する. さらに, 外来種問題, 農薬問題, 絶滅危惧種問題にふれ, 今後の保全の考え方について紹介する.

野生ハナバチ類について

昆虫のハチ類の中にハナバチ類と呼ぶ一群がある. 英語では wild bee または, 単に bee と呼ぶ. ミツバチやマルハナバチもこのグループに入る. 名前のように花に訪花し, 花粉と蜜を集め, その時に同時に花の送粉が成立する. そして主として地中に掘った巣の中に花粉と蜜を持ち帰って, 花粉団子を作りその上に産卵する. 孵化した幼虫は地中でその花粉団子を食べて成長する.

成虫は花から花粉と蜜を集めるために, 2つの適応的な形質を進化させてきた. 一つは蜜を吸いやすいように長く延びた中舌で, 原始的なムカシハナバチ科では花粉を蜜とともに飲み込み胃内に入れて巣に運ぶメンハナバチ類と, 短いハート型の中舌しかもたないムカシハナバチ類とがある. 口器の下唇の先端に蜜などの液体を吸うためにブラシ状の細かい毛に覆われた舌の様な構造があり, ハナバチ類では特にこの中舌が長く伸び, 花の奥から蜜を吸い出す口物を形成している. もっとも進化したミツバチ科になると, 体長の二倍の中舌を持つ中南米産のシタバチ類のようなグループもある. もう一つの形質は, 花粉を巣に運ぶための運搬毛が発達していることである. 通常の体毛とは違って, 主として後脚

や腹部下面に花粉が付着しやすいように羽毛状の特殊化した毛がまとまって生えている. ミツバチではさらに進化して後脚にある脛節という一つの節が花粉籠(花粉バスケット)と呼ばれる特殊な構造になり, その中に効率よく大量の花粉を詰めて運べるようになっていく. ハナバチ類は世界で7科(9科とする研究者もある)約22,000種が知られ, 北米で4,000種, ユーラシア大陸で4,000種, 南米で7,000種, アフリカ大陸で4,000種, オーストラリアで3,000種が報告され, 今後も南米, アフリカ, 中央アジア, オーストラリアなどから新種が多数報告されると考えられている. 生物は一般に低緯度地域の熱帯で多様性が高く種数が多いが, ハナバチ類は温帯乾燥地域に適応した分類群と言われ(Michener 2007), 世界の乾燥地域, 例えば北米西部, アルゼンチン北部, 南アフリカ, オーストラリアの一部, 地中海沿岸, 中近東, 中央アジアの半砂漠やステップには多数のハナバチ類が生息している. これらの地域に比べると, 湿潤気候である日本では種数は比較的少なく, 約400種しか生息していない.

ハナバチ類の分類

ハナバチ類はハチ目細腰亜目 Apocrita のミツバチ上科 Apoidea からアナバチ科 Sphecidae, ギングチバチ科 Crabronidae, セナガアナバチ科 Ampulicidae などカリバチ類を除外した単系統群である. ハナバチ以外にも多くのハチが下唇の先端に前述の中舌を持っているが, ハナバチでは特にこの中舌が長く伸びている. 日本産全種を含む「日本産ハナバチ類図鑑」(多田内・村尾編 2014)では日本産種として6科, ムカシハナバチ科 Colletidae 31種, ヒメハナバチ科 Andrenidae 85種, コハナバチ科 Halictidae 102種, ケアシハナバチ科 Melittidae 5種, ハキリバチ科 Megachilidae 57種, ミツバチ科 Apidae 109種の計389種を報告した. その後の分類学的研究により, ムカシハナバチ科は3種(計34種), ハキリバチ科

*九州大学名誉教授 (Osamu Tadauchi)

は1種(計58種)、ミツバチ科は4種(計113種)増え、現在計397種に微増している。日本産ハナバチ類については、上記の日本産ハナバチ類図鑑の出版とともに、多田内らは Web 上に日本産ハナバチ類画像データベース(HANABACHI, <http://konchudb.agr.agr.kyushu-u.ac.jp/hanabachi/Index-j.html>, 2019年10月15日確認, 現在英文のみ)を公開している。このデータベースのレコードには、科名・属名・種名・和名、分布・模式産地、模式(タイプ)標本の所蔵機関、原記載の出典、同物異名、種の説明、訪花植物、文献、画像(全体図と部分図)等を掲載し、和文図鑑に続き Web 英文版も間もなく完成の予定である。また、ハナバチ類の標本については、九州大学所蔵の標本データベース構築がほぼ終わり、Web 上に約13万件の標本データを公開している(Tadauchi et al. 2009; 九州大学昆虫学教室所蔵ハナバチ類標本データベース BeeELKU; 福田弘巳博士寄贈ハナバチ類標本データベース BeeFukuda; 中央アジア産ハナバチ類標本データベース BeeCAsia; 外国産ハナバチ類多田内修コレクション標本データベース(BeeFTadauchi)。さらに、熱帯アジアのハナバチ類を対象に、熱帯アジア産ハナバチ類文献データベース(TABR)、アジア産クマバチ類標本データベース(BeeAXylo)、熱帯アジア産ハナバチ類画像データベース(TABRI)を公開している。

日本産ハナバチ類について以下に科ごとに概略を記す。

ムカシハナバチ科は2属34種が記録され、ムカシハナバチ属 *Colletes* は夏から秋に出現し、しばしば集団営巣し、地中に作ったセロファン状の袋に花粉と蜜をため産卵する。メンハナバチ属 *Hylaeus* は小型で地上営巣性、花粉と蜜は胃中に飲み込んで運搬する。ネゴロメンハナバチ *Hylaeus aborigensis negoroi* (富山県立山)、オガサワラメンハナバチ *H. boninensis* 等4種(小笠原諸島)、マエタメンハナバチ *H. maetai* 等3種(南西諸島産)などの希少種を含む。

ヒメハナバチ科は2属85種が知られ、コハナバチ科とともに種数・個体数ともに多く、野生植物の送粉に果たす役割が大きい。大部分の種は春から初夏にかけて出現し、かつては各地で多く栽培されたアブラナの主要な送粉者であった。夏から秋にかけ

て出現する種も少なからずあり、また *Hoplandrena* 亜属の種やミツクリフシダカヒメハナバチ *A. japonica*、アブラナマメヒメハナバチ *A. semirugosa brassicae* は年2化で季節型を示す。狭訪花性の種は少なく、単独性だが *Calomelissa* 亜属の種は集団営巣を行う。

コハナバチ科は6属102種が記録され、種数・個体数ともに多い。多くは黒色だが、金色の金属光沢を持つアカガネコハナバチ *Halictus aerarius* のような種もある。多くは広訪花生だが、トウモロコシなどイネ科植物への狭訪花性を示すヤスマツコンボウハナバチ *Lipotriches yasumatsui* などが含まれる。ヤドリコハナバチ属 *Sphecodes* はコハナバチ属 *Lasioglossum*、アトジマコハナバチ属 *Halictus*、ヒメハナバチ属 *Andrena* の種に労働寄生し、腹部が赤く blood bee の名がある。スガタミコハナバチ *Lasioglossum boreale* (大雪山)は北欧、北米にかけて広域分布を示す。アカンアオコハナバチ *L. meakanense* (雌阿寒岳)、イリオモテチビコハナバチ *Lasioglossum iriomotense* (西表島)、ドナンチビコハナバチ *Lasioglossum donanense* (与那国島)等希少種を含む。*Lasioglossum* 属は近年村尾ら(Murao and Tadauchi 2007)により、また労働寄生蜂 *Sphecodes* 属も近年三田井ら(Mitai and Tadauchi 2013)により分類学的改訂が行われ、本科日本産種の整理が行われた。

ケアシハナバチ科は3属5種が知られ、いずれも夏から秋に出現し、クサレダマ *Lysimachia vulgaris* var. *davuric* に訪花するツヤクサレダマバチ *Macropis dimidiata dimidiata* のような狭訪花性種がある。

ハキリバチ科は7属58種が知られ、双子葉植物の葉を切り抜き地中に掘った巣穴や竹筒の中などにそれを詰めてコップ状にし巣材とする。またハキリバチ類の中には竹筒や木の孔、岩の割れ目などに松脂を練ったものを詰めて巣材とし、部屋を作るものもある。労働寄生蜂トガリハナバチ属 *Coelioxys* は近年長瀬により分類学的改訂が行われた(Nagase 2006)。マメコバチ *Osmia cornifrons* に代表されるように果樹の送粉に利用される種を含む。ハラアカヤドリハキリバチ属 *Euaspsis* やトガリハナバチ属はいずれもハキリバチ属 *Megachile* に労働寄生する。イシカワハキリバチ *M. lapponica ishikawai* (北海道)、

マツムラハキリバチ *C. matsumurai* (本州中北部) のような希少種がある。イマイツツハナバチ *Osmia jacoti*, ムラカミツツハナバチ *O. submicans* は外来種で国内に分布を拡げた。オオハキリバチ *Megachile sculpturalis* は東アジア原産だが，近年北米東部やヨーロッパ南部に侵入し分布を拡げている。海浜性のキバラハキリバチ類やキヌゲハキリバチ類は，海浜や河川敷等に営巣し，開発に伴い近年減少が著しい。

ミツバチ科は 13 属 113 種が記録され，社会性のミツバチ，マルハナバチを含み，養蜂のほか，果樹・野菜類の送粉に利用される種を含む。ハワイクマバチ *Xylocopa sonorina*, タイワシタケクマバチ *Xylocopa tranquebarorum tranquebarorum* は外来種。主としてヒメハナバチ属の労働寄生蜂キマダラハナバチ属 *Nomada* は近年三田井らにより分類学的改訂が行われ，日本産種の整理が行われた (Mitai and Tadauchi 2007)。その他の労働寄生蜂として，ムカシハナバチヤドリ属 *Epeolus*, ルリモンハナバチ属 *Thyreus* などがある。ツヤハナバチ属 *Ceratina* 属は地上営巣性で，塩川により近年分類学的改訂が行われ (Shiokawa 2011 他)，イリオモテツヤハナバチ *C. silvicola* (西表島)，ヨナグニツヤハナバチ *C. yonagunensis* (与那国島)，ダイトウツヤハナバチ *C. spinipes daitoensis* (大東諸島) 等南西諸島産の種が加わった (多田内ほか 2014)。

生態

ハナバチ類は，花粉と蜜のほか，一般的ではないが植物から油や香水などさまざまな資源を収集してくる (Wcislo and Cane 1996; Michener 2007)。また，樹脂，花びら，葉，毛状突起または他の植物材料を，時には泥や唾液とともに使用して，空洞または土壌に巣を作る (Müller 2011)。

ハナバチ類は花を訪れて花粉や蜜を集めている間に送粉を行うが，訪花性はさまざまな花を利用するジェネラリストと，特定の花のみを利用するスペシャリストに分かれる。後者はさらに，1) モノレクティ (1つの植物種のみ利用)；2) オリゴレクティ (1つの植物科のみ利用) および (3) ポリレクティ (複数の植物科を利用) (Cane and Sipes 2006; Müller and Kuhlmann 2008) に区分される。極端な場合には北米のヒメハナバチ属の一種のように，夜明け前に

開花するマツヨイグサのみに訪花し，そのため日の出前後にしか活動しない種もある。また，前述のシタバチ類とランの花との関係は古くから知られており，シタバチのそれぞれの種のオスがランの種特異的な匂い (成分の性質と混合の比) に誘引されて匂い物質を後脚の収用器に集め，一方ではランが巧妙に準備した花粉塊を体に付着させて送粉を行う。つまり，ある一種のシタバチはある一種のランにしか訪花せず (モノレクティ)，この関係はランの隔離機構として機能している。このような狭訪花性スペシャリスト種は日本産種の中にもあり，前述した種以外にもヒメハナバチ科のウツギヒメハナバチ *Andrena prostomias* はウツギ *Deutzia crenata* に (前田 2000)，コガタホオナガヒメハナバチ *A. loniceræ* はウグイスカグラ *Lonicera gracilipes* に (Tadauchi and Hirashima 1988)，コハナバチ科のエサキコンボウハナバチ *Lipotriches ceratina* はトウモロコシ *Zea mays* に (村尾・岩田 2009 他)，というように，種特異的な関係を持つ種が知られている。しかし，ハナバチ類は，基本的には広訪花性と考えられている。狭訪花性の場合，植物の開花時期とハナバチの出現時期の同調性が狂うと，ハナバチの生存が脅かされるからである。近年のように気候の温暖化が進むと，その危険性はますます高まる。狭訪花性の種や高山や島などに分布が限られている種にとっては，訪花植物の移動速度の遅いことを含めて，温暖化が分布の分断・縮小や絶滅をひきおこす要因となることが考えられる (桐谷 2001 他)。

種の大部分は孤独性だが，社会性は多様で，孤独性，半社会性，社会性，および労働寄生性がある。厳密な意味での孤独性の種では，各雌は自ら巣を作り，幼虫のために巣を準備し，その後交尾の場合を除き，子孫または同種と接触することなく死ぬ。社会性種にはミツバチやマルハナバチなどの最も身近な種が含まれるが，世界規模では社会性を示すものはわずか 6% しかなく，2つの科 (ミツバチ科とコハナバチ科) に限られている (Danforth 2007)。社会性種は生殖の分業，幼虫の世話，世代の重複がある (Michener 1974)。これらのコロニーでは通常，少数の個体のみが卵の大部分を産む。他の個体は不妊または未受精の雄卵を産み，主に幼虫の世話をする (Brady et al. 2006; Holmes et al. 2014)。労働寄生性では，花粉を収集せず他のハナバチの造った巣に

入り込み、巣内または直接に寄主の造った花粉団子に産卵する。このような労働寄生蜂は、世界の記載種の約20%を占めている (Danforth et al. 2013)。ホストスペクトルについては非常に多様で、ある種は1つのホスト種のみ寄生するが、他の種では2から多数のホストを持っている (European Commission, IUCN 2014)。

ハナバチ類の営巣行動に関しては、地中に自ら坑を掘って営巣する種と、既存の地上植物 (たとえば茎) や地下空洞 (たとえばネズミの放棄された巣穴) など、などで営巣する種とに区別することができる。地中採掘種は、全世界の種の半分以上を占めている (Michener 2007)。後者には、さらに岩の割れ目、泥の中、または植物の樹脂や繊維の中に巣を造ることもある。特殊な種ではマイマイツツハナバチ *Osmia orientaris* のようにカタツムリの空殻に巣を造るものもある。

送粉者としての重要性

世界の農作物の送粉の35%はハナバチ類等によって行われると言われており、リンゴにはマメコバチ *Osmia cornifrons*、イチゴにはセイヨウミツバチ *Apis mellifera*、トマトやナスにはセイヨウオオマルハナバチ *Bombus terrestris*、牧草にはアルファルファハキリバチ *Megachile aimu* が利用されているのはよく知られている。作物や果樹だけでなく、熱帯林の送粉にはミツバチ類、ハリナシバチ類、クマバチ類が大きく貢献しており、また、アジア温帯乾燥地域の半砂漠植物の送粉にはコハナバチ類、ヒメハナバチ類が大きな役割を果たしている (多田内 2006)。動物によって送粉される被子植物は、世界全体で308,006種、87.5%という報告がある。特に熱帯では単独の動物によって送粉される特化した植物の割合が増加しているといわれる (Ollerton et al. 2011)。また、世界の124の主要作物のうち87 (70%) の果物・野菜の種子生産 (ニンジン、タマネギ、ニンニクなど) および作物の品質と収量の向上 (コーヒー、ナッツ、多くの果物など) のために昆虫の送粉が必要とされている (Klein et al. 2007)。動物媒介による農作物の依存度、すなわち送粉者による生態系サービスの値は世界で75%、経済的に年間1,530億ユーロ、世界の農業生産額の9.5% (Patin 2009)、ヨーロッパで年間220億ユーロ (Gallai et al. 2008) とも

言われている。したがって、ミツバチを含むハナバチ類の生物多様性の損失は植物の多様性の損失、農業生産の減産につながる危険がある。

世界の耕作地、牧草地、プランテーション、都市部は、近年飛躍的に拡大し、人口増加に伴うエネルギー、水、肥料の消費量が大幅に増加し、生物多様性が失われてきている。近年アメリカやヨーロッパでのミツバチの減少、ヨーロッパでのマルハナバチや蝶の減少を契機として、送粉者の重要性や、作物や野生植物の送粉者であるハナバチ類などの保全が叫ばれるようになってきた (Buchmann and Nabhan 1996; Kearns et al. 1998; Kremen and Ricketts 2000; Diaz et al. 2005; Ghazoul 2005; Foley et al. 2005)。ヨーロッパでは英国とオランダのハナバチの群集全体の変化について最初の大規模な調査が行われ (Biesmeijer et al. 2006)、ハナバチの多様性、豊富さ、分布範囲の深刻な減少が明らかにされた。北米では、既存のデータの統合により (National Research Council 2006)、ミツバチと一部の野生のハナバチ (最も顕著なマルハナバチ) で長期的な減少がみられると結論付けられた (Murray et al. 2009)。

生物多様性の観点から考えると、生物多様性の損失によって送粉者の減少をもたらす、逆に送粉サービスの損失は、前述の作物生産、食糧安全保障だけでなく野生植物の多様性の維持、生態系の安定性の向上、さらには人間の福祉にも影響を与え、経済的にも生態学的にも重要な問題となってきている。

送粉システムを減少させる人為的原因、すなわち生息地の断片化、土地利用の変化、近代的な農業慣行、殺虫剤や除草剤などの化学物質の使用、外来の植物や動物、病気の侵入等に注意を払い、作物や野生植物の送粉者の多様性をさらに回復増加させていく必要がある。送粉者の減少の懸念に対して、各国政府や生物多様性条約等の組織は、近年送粉者を保護するための取り組みを立ち上げている。国際的な送粉者の取り組み (ポリネーター・イニシアティブ) は、2000年の生物多様性条約締結国第5会議によって設立され、「送粉者多様性の世界的な減少の問題に対処する緊急の必要性」を宣言した。これらの取り組みは送粉者に対する危機というよりも送粉者が受粉する側の作物についての危機であり、人類はその食糧の1/3が直接間接に動物の送粉に依存していることを認識させるものであった。この宣言

の目的は、(1) 送粉者の減少とその原因、および送粉サービスに対する影響を監視する、(2) 送粉者の分類学的情報の不足に対処する、(3) 送粉の経済的価値と送粉者と送粉サービスの減少の経済的影響を評価する、(4) 農業および関連する生態系の送粉者の多様性の保全、回復及び持続可能な利用を推進することであった (Byrne and Fitzpatrick 2009). その結果、FAO (国連食糧農業機関) が協力推進する国際送粉者イニシアティブをはじめ、17カ国が参加したヨーロッパ送粉者イニシアティブ、北米送粉者イニシアティブ、アフリカ送粉者イニシアティブ、オセアニア送粉者イニシアティブ、地域的にはブラジル送粉者イニシアティブや英国昆虫送粉者イニシアティブなどが設立され活動が行われてきている。アジアでは残念ながら取り組みが遅れており、その実現を期待したい。

ハナバチ類の減少

ハナバチ類の個体数については長期的なデータは少なく、マルハナバチとヨーロッパ内でのミツバチについての研究が主であり、どちらも明らかに減少しているとされる。マルハナバチの変化について、英国の Free and Butler が 1959 年に「近年、マルハナバチの個体数が減少している」と報告したのが最初である。1960 年以降に作られてきた英国のマルハナバチ分布図では、分布範囲が大幅に縮小し、中央イングランドで最も強い低下が示された。今では絶滅した *Bombus subterraneus* と *B. cullumanus* だけでなく、英国で現在生息している 16 種の非寄生性マルハナバチのうち、現在半分以上が希少で衰退しているという (Williams 1982; 1986; Williams and Osborne 2009). ヨーロッパで以前は広範囲に分布していたいくつかの種 (*B. confusus*, *B. cullumanus*, *B. fragrans*) が非常に希少になった (Berezin et al. 1996). また、北米のマルハナバチの 1/4 (28%) が絶滅リスクに直面し、かつてカナダの普通種であった 3 種のマルハナバチは 1990 年代半ば以降個体数が急激に減少している。アジアでは、いくつかの中国のマルハナバチの減少が疑われ始めており (Yang 1999; Xie et al. 2008), 日本からもマルハナバチの減少が報告されている (Matsumura et al. 2004; Inoue et al. 2008).

Klein et al. (2002) は森林の断片化によって社会

性ハナバチ類が種数・個体数ともに減少するが、地中に営巣するハナバチ類は空間が開けた農地のような土地利用により増加することを明らかにした。また、熱帯林では社会性ハナバチは単独性ハナバチよりも衰退しやすく (Klein et al. 2003; Ricketts et al. 2008), 草地では単独性ハナバチが大きな影響を受ける (Steffan-Dewenter et al. 2006). Brosi et al. (2008) は熱帯林で森林パッチの面積が小さくなるか、周囲長率が大きくなると枯れ木に営巣するハナバチが減少することを示した。Steffan-Dewenter et al. (2006) は、生息地面積の縮小によって狭食性のハナバチや植物体に営巣するハナバチが減少しやすいことを指摘している。

一般にミツバチとマルハナバチを除くと、野生ハナバチ類減少の報告は少ない。日本国内では坂上昭一が 1959 年から北大構内と北大植物園で 10 年ごとにハナバチ類の定期採集調査を続け、その報告は最初の年の分のみ発表されているが (Sakagami and Fukuda 1973), 残された標本をもとに関係者がそのデータを追跡調査していると聞く。また、1960 年代以降日本各地で行われたハナバチ類の定期採集調査を復活させ、過去のデータと比較することも貴重な研究となるであろう。

ヨーロッパでは、マルハナバチと蝶の減少に対する懸念によりその分布変化を追跡する取り組みが進められてきた。送粉サービスの低下についての研究のうち、ここでは前述の英国とオランダのハナバチ類とハナアブ類の送粉群集の変化を追跡した研究を詳しく見てみたい (Biesmeijer et al. 2006). 両国の 1980 年以前と以後の多様性に関して約 100 万のデータをもとに 10×10 km の区画で比較したところ、全体としてハナバチの種の豊富さ(種数)は、英国で 52%, オランダで 67% 減少したという。送粉者のうち、生息地の範囲が狭い種、花を特異的に利用するスペシャリスト種、一化性(年一回発生)種で減少が最も高いことがわかった。単独で生活する孤独性ハナバチ類の中で、食糧源として少数種の花を用いる狭訪花性種は、英国で大幅に減少しており、長い中舌をもつハナバチ類は、オランダで大幅に減少していた。また、移住性の低い種もその可能性があるという。さらに、英国では、ハナバチ類を送粉者として依存する異系交配植物は、平均して減少していた。一方、非生物的(風や水媒介)送粉依

存種は増加し、自家受粉種はその中間を示した。この研究は、生物群集内のリンク要素、すなわち、スペシャリスト種のハナバチとそれによって送粉される異系交配植物が減少していることを示している。つまり、ある地域での植物と送粉者の絶滅の間に強い因果関係があることを示唆している。特に懸念されるのは減少や絶滅が群集レベルで連続的におきる可能性があり、生物群集が衰退すると、直接的または間接的にそれらに依存している他の種も引き続いて減少を引き起こす可能性がある。

また、アジアでは中国の四川省宏源周辺で行われたチベット人によるヤクの集中的な放牧によるマルハナバチ類の減少に関する研究 (Xie et al. 2008) がある。これはアジアにおける過放牧に警鐘をならした論文である。チベット高原の東縁に位置する四川省西部は、世界のマルハナバチ多様性の非常に高いホットスポットの一部とされているが、近年放牧地の人為的攪乱が非常に顕著になっている。1990年代後半以来、多くの地方で遊牧から定住生活に変更するチベット人が増え、家畜の繁殖方法等の管理様式がかなり変わってきた。放牧地は家族に割り当てられ、一部の地域は開放され自由に放牧されるようになった。その結果家畜が増加し、放牧地の50%以上は過放牧になっている。研究の結果、夏の過放牧により植物が摂食され丈の高さが低くなり、マルハナバチ訪花植物とマルハナバチの多様性が大幅に減少していることが明らかになった。特に4種のマルハナバチ (*Bombus supremus*, *B. filchnerae*, *B. humilis*, *B. impetuosus*) の減少は、訪花植物である *Hedysarum* (マメ科イワオウギ属) と *Saussurea* (キク科トウヒレン属) の減少と関連が深いという。これらは夏の放牧の結果顕著に減少したマルハナバチ類が最も頻繁に訪花していた植物であり、長い花冠を持っていることで特徴づけられる。花冠の長さはマルハナバチが花を選択する際に最も重要なファクターで、英国のマルハナバチの減少では特に重要と考えられ、マメ科植物の減少が要因であるとされている。マルハナバチ類は、餌資源に飛んで行くのに採餌場所が分断されている場合には長い距離を飛行するだろうと推測されてきた。しかし、野外での観察では、マルハナバチ類の飛行距離はわずか数百mという報告があり、マルハナバチ類が訪花植物や営巣地に選好性が強いことを考えると、好ま

しい生息地が断片化されると、劣化した農地ではマルハナバチが減少する可能性が高くなることが推測される。草原の過度の利用は、生物多様性と生態系機能を減少させる。過放牧は草原の植物群落構造、バイオマス、種構成を変化させ、送粉者を減少させている。全体的には、放牧強度と期間、草食動物の種 (シカ、ヤギ、羊、牛、ヤク、等)、生息地のタイプがハナバチ群集への影響の程度を決定している。過放牧が強い地域では、ハナバチ類が減少していることが世界各地で報告されており、英国では過放牧が無脊椎動物の減少を引き起こしていることがよく知られている。マルハナバチ類は農業環境の健全性を評価する上で好ましい生物的指標種とされている。草原は長い間農耕と放牧のために利用されてきたが、近年生物多様性の維持においてその価値が再認識されている。

減少の要因

種または個体群を脅かす要因は、複数の相関関係があり、相互に作用している可能性があるため特定は難しい。寒冷気候に適応したマルハナバチ類は近年の温暖化の影響を強く受けているのではと考えられてきた。温暖化はマルハナバチに直接または食用植物を介して間接的に、あるいは巣の場所を介して (たとえば小型哺乳類や洪水を介して) 影響を与える可能性がある。しかし、実際にはいくつかの種は北に後退したが (*B. distinguendus* など)、他の種は同時に南に後退 (*B. sylvarum* など) しており、温暖化は英国のマルハナバチに関しては減少の一般的な説明とはなっていない (Williams 1986; 1989)。気候変動の増加は、ますます極端な寒冷気候と極度の温暖化気候を交互に課すことにより、温暖と寒冷に適応したマルハナバチ種の両方に同時に悪影響を与える可能性がある (Williams et al. 2007)。

ヨーロッパと北米では、過去50年間で農地の景観が大幅に変化し、この農業政策と農業慣行の変更は、多くの場合、特にヨーロッパで多くのマルハナバチの減少に大きく関与したと考えられている (Williams 1986)。単位面積あたりの生息地の複雑さを抑えた粗い景観となり、均等に分布していた多くの食用植物を含む生息地の損失をもたらした (Williams 1986)。マルハナバチは花資源の利用において非常に柔軟であり、コロニーから長距離で採

餌する能力により、おそらくある程度の断片化とパッチ化に対応できると考えられた (Osborne et al. 2008). 農業景観の変化として (1) 機械化された圃場が増加し、特に生け垣や果樹園の除去、辺縁の草原や湿地の排水または開拓 (Williams 1986); (2) 特に北部および西部の英国の家畜密度を高めるための肥料による牧草地の排水と「改善」(Williams 1986 他); (3) クローバーレイおよび干し草から飼料用サイレージ生産への移行 (Rasmont 1988 他); (4) 化学肥料による連続穀物への置き換えによるマメ科作物の輪作の損失 (Edwards 1999 他); (5) 農薬の散布 (Williams 1986 他) および (6) より頻繁または集中的な草地の伐採や放牧 (Carvell 2002 他) などが指摘されている。

農薬の問題

ミツバチを含むハナバチ類の減少の1つに農薬問題がある。戦後の合成農薬全盛時代を経て、「沈黙の春」(カーソン 1962) に代表される生物的濃縮、農薬残留問題から環境汚染が社会問題となり、1969年から1970年にかけて DDT, BHC の製造中止、使用禁止となったのは周知の通りである。その後、化学的防除だけでなく利用可能なすべての防除技術を適切総合的に講じる総合的害虫管理 (IPM) の考え方が一般に浸透してきた。近年ではさらに農産物の生産とともに農地管理を通じて、里山特有の生物多様性を維持保全する IBM (総合的生物多様性管理) が提唱されており、これは害虫管理と生物多様性の保全の両立を目指しており (桐谷 2005)、生物多様性の観点からも望ましい考え方と思われる。

殺虫剤は、ハナバチの個体群に直接影響する可能性があり、また食用植物を枯らす除草剤として間接的に作用する可能性がある。

このような状況の中で、近年再びミツバチの大量死や失踪が問題となってきている。2000年代以降、「蜂群崩壊症候群」とよばれ群れが崩壊する異変が相次ぎ、現在では米国・カナダ、中南米、インド、中国、そして日本などにも広がっている。当初様々な説があったが近年神経毒のネオニコチノイド系農薬の影響が疑われ、欧州連合 (EU) は2013年に使用を一部制限するなど対策を取ってきた。2008年にはドイツで少なくとも12,000匹のミツバチのコロニーがクロチアニジンによって殺され

(Rosenkrantz and Wallner 2008; Williams and Osborne 2009)、この地域の野生のハナバチに壊滅的な影響を与えた可能性がある。Thomson and Hunt (1999) は、春に作物が散布されると早朝に採餌する女王は特に傷つきやすいことを強調している。2018年2月には、欧州食品安全機関 (EFSA) がミツバチの維持にとってリスクが高いことを発表し、これを受けて欧州委員会は同年4月、ネオニコ系農薬の成分3種 (イミダクロプリド、クロチアニジン、チアメトキサム) の屋外使用の禁止を決めた。日本では稲作のカメムシ防除に重要だとの位置づけがされ、養蜂家と農家が情報共有して水稻の開花期に巣箱を退避させて被害を減らす方策を取っている (西日本新聞 2018.6.13)。農薬は一般に種子にコーティングされて土壌害虫から種子を保護し、種子が発芽すると農薬が吸収され組織全体に広がる。それは最終的には花粉と蜜に到達し、送粉者を暴露することになる。多くの研究では実験室環境で送粉者に害を与えたが、フィールド研究ではさまざまな結果が得られている (EU 2018; 中村 2016)。日本弁護士連合会は2017年12月、「ネオニコチノイド系農薬の使用禁止に関する意見書」を農水相に提出した (日弁連 2017)。

集中管理された草原や作物の頭花植物を枯らすための除草剤の使用については、世界規模でマルハナバチの減少の重要な要因となる可能性が指摘されている (Colla and Packer 2008 他)。管理された草原では、除草剤の使用 (また、頻繁な草刈りや放牧、肥料投入、競合する草種の播種) により花の多様性と豊かさが減少し、間接的にマルハナバチに影響を与える (Williams and Osborne 2009)。

外来種の問題

外来種は移入先の生物群集の構造を変化させることがある。それまでの生物間のバランスを変化させ、在来種は新たな競争にさらされ、捕食やニッチを奪われ、個体数を激減させる場合がある。陸生脊椎動物では、大陸では12.7%、島嶼では31%の種が外来種が原因で絶滅の危機にあるとされる。特に、島嶼の鳥類、は虫類、両生類はそれぞれ、30%が絶滅の危機にある。

過去10年間の経済の急速なグローバル化により、侵略的外来種の増加とその影響に関する研究が増

えてきている (Lockwood et al. 2007). 人間の健康と経済への損害に加えて (Pimentel et al. 2005), 侵略的外来種は, 場合によっては進化プロセス, および地域の生態系の構成と機能を破壊する可能性があり (Parker et al. 1999; Mooney and Cleland 2001), 固有の生物多様性に直接および間接的な影響を与える可能性がある (Parker et al. 1999).

送粉者は重要な生態系機能を果たすため, 外来種の侵入の影響は, 群集全体に波及効果を及ぼす可能性がある. 在来送粉者との資源競争, 近縁種との交雑, 病原菌の媒介などがある (Goulson 2003; Potts et al. 2010).

セイヨウオオマルハナバチはヨーロッパ産のマルハナバチで, 日本ではトマトやナスの利用を目的として本格的な輸入が 1992 年に始まり, その使用量は急激に増加し, 野外逸出の事例が各地で多数報告されてきた. マルハナバチは, 日本にも 14 種が分布し, それぞれの舌の長さに応じてさまざまな野生植物の送粉に重要な役割を果たしている. セイヨウオオマルハナバチは同種, 異種を問わず, 女王に「他の巣の乗っ取り」が知られ, 花資源をめぐる競争や営巣場所をめぐる競争により在来種を駆逐する懸念があった. 1995 年以降, 在来のオオマルハナバチ *B. hypocrita* の減少と相関していることが示され (Matsumura et al. 2004; Inoue et al. 2008), セイヨウオオマルハナバチがオオマルハナバチと地下営巣地で競合しているとの報告もある (Inoue et al. 2008). ヨーロッパで飼育されたマルハナバチの北米への (1992 年から 1994 年までの野外および温室への) 導入が, 北米のマルハナバチ相の 1995 年以降の急激な減少の主な要因であった可能性が示唆されている (Thorpe 2003; Williams and Osborne 2009). また, 日本では在来種であるオオマルハナバチやクロマルハナバチ *B. ignitus* などとの雑種形成が明らかにされており, 雑種は在来種と外見上ほとんど区別がつかないため, 遺伝子汚染が深く進行してしまう危険も指摘された. こうした外来生物の問題が大きくなり 2005 年に外来生物法が施行され, セイヨウオオマルハナバチは第3次特定外来生物に指定された (2006). 近年外来種に依存せず在来種クロマルハナバチを使う手法が提唱され実施されている (光畑・和田 2005).

オーストラリアでは, アルファルファの送粉のた

めのハキリバチ *Megachile rotundata* の輸入が外来の寄生虫や病気をもたらさないことを保証するために, 厳格なプロトコルが採用されている (Anderson 2006).

絶滅危惧種

ヨーロッパではハナバチ類の 9.2%が絶滅の危機にあり, 5.2%が準絶滅の危機にあると報告されている. 7.7% (150 種) が個体数を減らし, 12.6% (244 種) が多少安定しており, 0.7% (13 種) が増加しており, 1535 種 (79%) は不明である. 絶滅の危機にあるハナバチの多くはヨーロッパ固有種 (20.4%, 400 種) とされる. 送粉効率の高い大型のミツバチは, より絶滅しやすい可能性があるという (Larsen et al. 2005). ヨーロッパのハナバチ類の減少要因としては, 農薬や農業慣行の変更, 都市開発, 火災の増加, 気候変動の結果としての生息地の減少が指摘されている (European Commission, IUCN 2014).

日本国内では環境省が5年ごとにレッドリストを見直し公表している. 近年の昆虫類の減少や衰退については, その主な原因として, 生息・生息地の破壊や環境悪化 (1. 天然林の伐採と人工林の増加, 2. 河川, 水田, 池などの減少と水環境の悪化, 3. 里地里山の土地利用の変化, 都市化, 宅地化, 河川敷整備, 自然海岸の減少, 4. 農業形態の変化に伴う衰退) のほか, 外来種の移入, 地球温暖化, 病気, 過剰な採取乱獲等が考えられている. 特に人間活動の影響を受けやすい河川・池沼・水田・海浜性の種, 里山の種, 草原性の種, 小笠原諸島をはじめ島嶼性の種に減少が目立っている.

ハナバチ類では環境省レッドリスト (環境省 2019) には, 絶滅危惧 II 類 (VU) として, オガサワラメンハナバチ, イケダメンハナバチ, キムネメンハナバチ, ヤスマツメンハナバチ, オガサワラキホリハナバチ, アサヒナハキリバチ, オガサワラツヤハナバチの 7 種, 準絶滅危惧 (NT) として, オガサワラコハキリバチ, キバラハキリバチ, ノサップマルハナバチ, クロマルハナバチ, オガサワラクマバチの 5 種, 情報不足 (DD) としてヤスマツヒメハナバチほか 6 種が含まれている. 前述のように 1960 年代から 1970 年代にかけて行われたハナバチ類の各地の定期採集調査以後, まとまった調査は少なく, ハナバチ個体群の増減は不明の種が多い.

上記のレッドリストに上がっている小笠原諸島の父島母島ではグリーンアノール *Anolis carolinensis* による捕食圧が有力視されている (Abe et al. 2008). グリーンアノールが分布する有人島(父島・母島)では、固有ハナバチを含む外来訪花昆虫相が衰退し、養蜂で持ち込まれたセイヨウミツバチが圧倒的に優占している。一方、周辺の属島無人島には在来の送粉者が維持されている。外来捕食者に端を発した小笠原諸島の送粉系の攪乱は、送粉者の多様性低下を通じて間接的に生態系を変質させつつあると考えられる (安部 2014)。大陸と比べて送粉者の少ない島嶼環境では、特定の送粉者の衰退により植物個体群も衰退している (Robertson et al. 1999 ; Cox and Elmqvist 2000)。現在小笠原の有人島ではハナバチ類が全滅に近い状況にあるが、オガサワラシジミ復活プロジェクトに代表されるように現地で進められている大規模な保全の取り組みが近い将来効果を発揮することを願いたい。グリーンアノールの生息していない南島 (東京都小笠原支庁, 2014) や筆者が環境省の許可のもとに行った母島周辺の属島では海浜性のハナバチ類が生息しており、しかもこれらは小笠原の固有植物に送粉していることが明らかとなっている。

保全と今後の課題

ハナバチ類の保全は、1) 種の保全、2) 生息地の保全、3) 農業環境スキームに分けて考えることができる。

種の保全については、特に絶滅が懸念される種の対象種と生息地の保全対策が必要である。小笠原で進行中の保全対策はその好例である。天然記念物等では、より広範囲な地域指定をし、ハナバチ類を含む生物多様性とその豊かさを監視するツールが必要と思われる。生息地の保全については、ハナバチ類の多様性と固有性を支える生息地の保護を強化する必要がある。新しい開発地の周りの緑地には花や野生植物の区域を作るなど、グリーンインフラストラクチャを整備していくことも必要になってくる。農業環境スキームでは、マメ科植物などの新規土地利用を奨励することにより、持続可能な農業を促進し、より多様で豊富な大量開花作物を提供するよう耕作可能な農家を奨励することや、すべての農薬有効成分の総使用量を削減するための定量的目

標を設定し、天敵利用を含む総合的害虫管理 (IPM) や総合的生物多様性管理 (IBM) を推進することが望まれる。

農業環境スキームでは、景観構造と土地利用管理が在来ハナバチ類に重要な影響を与えていることが示唆されており (Brosi et al. 2008 ; Osborne et al. 2008)、生息地の損失を最小限に抑え、農地での生息地環境を送粉昆虫に優しいものにし (Brown 2009)、断片化した自然景観地と生け垣や畑の辺縁部をリンクさせ、生息地と保護地域のネットワークを組み合わせる (Tylianakis et al. 2008) ことも提唱されている。

EU内や北米では、持続可能な生産、生物多様性、生態系サービスの調和のために耕作地の改善を目的とした土地管理とスチュワードシップスキームが提唱されている (Vaughan et al. 2004 ; Rural Development Service 2005 ; Berenbaum et al. 2007 ; Williams and Osborne 2009)。これまで日本国内でも天敵や送粉昆虫を守るために果樹園内などに花を栽培することがあったが、上記のスキームには、新しい生け垣を植えたり、畑の端を未開拓のままにしたり、縁に野生の花を再生したり、さまざまな野生の花を植えることなど、いくつかの管理オプションが推奨されている (Pywell et al. 2006 ; Carvell et al. 2007)。

また、保護の取り組みには、送粉昆虫に関する知識や、多様性の重要さ、個体群動態に対する理解もかかせない。温暖化が進む現代では気候変動の影響に関する理解も必要であろう。

近年の東日本大震災に伴う津波・洪水や、地球温暖化に伴う河川の氾濫、堤防の決壊等の水害により、今後河川や海岸の防潮堤工事、護岸工事、埋め立て等がより積極的に行われるものと考えられる。河川や海浜に生息する特殊な昆虫が多数おり、絶滅危惧種に指定された昆虫種も多い。これらを保護するためにも、公益財団法人リバーフロント研究所が長年積み上げて来たデータを充分考慮し生物多様性と自然との共生を考えた河川海浜整備が望まれる。それだけでなく、総じて農地や里山を含めて生物多様性を考慮した環境整備が長い目で見た場合に、人々の経済や福祉に貢献するものと確信している。

引用文献

- 安部哲人 (2014) ハナバチを中心とした送粉者多様性の機能に人為的攪乱が及ぼす影響. 日本生態学会誌, 64 : 17-25.
- Biesmeijer J. C. et al. (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313: 351-354.
- Brown M. L. F., Paxton R. J. (2009) The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie*, 40 (3): 410-416.
- Byrne A., Fitzpatrick Ú. (2009) Bee conservation policy at the global, regional and national levels. *Apidologie*, 40: 194-210.
- European Commission, IUCN (2014) European Red List of Bees. 84 pp.
- FAO FAO's Global Action on Pollination Services for Sustainable Agriculture, <http://www.fao.org/pollination/major-initiatives/en/>
- Foley J. A. D. et al. (2005) Global consequences of land use. *Science*, 309: 570-574.
- Ghazoul J. (2005) Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20 (7): 367-373.
- 桐谷圭治 (2005) 農業生態系における総合的生物多様性管理 (IBM) にむけて. 第 52 回日本生態学会大会 大阪大会講演要旨集.
- Klein A. M. et al. (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of Royal Society of London B*, 274: 303-313.
- Michener C. D. (2007) *The bees of the world* (2nd ed.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- 光畑雅宏, 和田哲夫 (2005) 作物受粉における在来種マルハナバチの利用の可能性と課題. *植物防疫*, 59 (7) : 305-309.
- Murray T. E. et al. (2009) Conservation ecology of bees: populations, species and communities. *Apidologie*, 40: 211-236.
- 中村 純 (2016) ミツバチに対する農薬の影響～現状の問題と回避策. 日本毒性学会学術年会 2016.
- 日本弁護士連合会 (2017) ネオニコチノイド系農薬の使用禁止に関する意見書. 2017/12/21.
- 西日本新聞 (2018) ミツバチの大量死や失踪…影響疑われる農薬, なぜ禁止しない? 現場に危機感 使用避け巣が増えた事例も. 2018/06/13.
- Ollerton J. et al. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120: 321-326.
- Patiny S. et al. (2009) A survey and review of the status of wild bees in the West-Palaearctic region. *Apidologie*, 40: 313-331.
- 多田内修 (2006) ハナバチたちのアジア 九大アジア叢書 7 昆虫たちのアジア. pp.41-69, 九州大学出版会.
- 多田内修, 村尾竜起 編 (2014) 日本産ハナバチ類図鑑. 文一総合出版, 480 pp.
- 多田内修, 大石久志, 鈴木まほろ (2014) 日本産ハナバチ類と訪花性双翅目に関するインベントリーの現状と課題. *日本生態学会誌*, 64 : 27-35.
- 東京都小笠原支庁 (2014) 小笠原の宝箱 南島 (17 年間の自然環境モニタリング調査のまとめ. 報告書概要版).
- Williams P. H. (1982) The distribution and decline of British bumble bees (*Bombus* Latr.). *Journal of Apicultural Research*, 21: 236-245.
- Williams P. H., Osborne J. L. (2009) Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie*, 40: 367-387.
- Xie, Zhenghua et al. (2008) The effect of grazing on bumblebees in the high rangelands of the eastern Tibetan Plateau of Sichuan. *Journal of Insect Conservation*, 12: 695-703.