

花 粉 と ミ ツ バ チ

松 香 光 夫*・佐々木正己*

Pollen and Honeybees

Mitsuo MATSUKA* and Masami SASAKI*

* *Institute of Honeybee Science, Tamagawa University,
Machidashi, Tokyo 194*

1. はじめに

ミツバチが訪花するのは (Fig. 1)、花蜜または花粉あるいはその両方を集めるためであるのは言うまでもない。諸外国ではミツバチ科学に相当する分野の研究が進んでおり、この関係の文献や書物も少なくない。特に訪花の結果としておこる花粉媒介に関する書籍は多く、代表的なものとして、Free (1970)、Faegri & Pijl (1971) がある。

昔からの大きなテーマであった花と虫の関係は、それ自体取り組みやすいものであるので、すぐれた観察が易しい形でまとめられてもいる (田中, 1974; 1976) ただし、学問的な取り上げ方は古いものではなく、クーグレル (1966) はその点で意欲的である。最近では生態学や動物行動学の発展から、化学生態学などの新しい分野が開け (ハルボーン, 1977)、共進化の観点から度々取り上げられるようになってきている (Kevan & Baker, 1983; Willemstein, 1987)。日本でも入門書がでてきたが (古前・林, 1985)、ここで取り上げようとしているようにミツバチとの関係から花粉を捉えたものはない。

本稿では両者の関係を様々な角度から紹介してみたい。同様の主旨での概説は岡田 (1967)、岡田・松香 (1972) にもみられる。Barth (1982) の本はミツバチに限らず広く取り扱われ、読みやすい本といえる。

2. ミツバチの採餌行動

巣の中で生涯の前半を過ごしたあとで、働き蜂は外

動蜂 (forager) として主に花蜜と花粉の収集を行う。本稿では集蜜に関する部分は扱わないが、蜜を集める蜂も副次的に送粉を行い花粉媒介の役目を果たすことは忘れられない。

花粉はミツバチの体表に発達した体毛に付着する。体毛を観察してみると (Erickson et al., 1986)、毛の構造自体が花粉を集めやすく複雑に分岐しているのがわかる。また虫媒花の側でも花粉表面に油性の物質を分泌するものが多く、粘着に有利で両者とも送粉にたいして合目的性がある。

ミツバチが花の上で、時には空中で体表の花粉を脚で器用に集めるのを観察することは容易である。脚の構造もまた、適応的に発達している (Snodgrass, 1956, Fig. 2)。すなわち特に後肢ふ節 (hind tarsus) の内側に整然と並んだ花粉ブラシ (pollen brush)、ふ節と脛節 (tibia) の間に特異な構造を示す花粉圧縮器 (pollen press)、その圧縮器の動きによって送り出された花粉を受ける脛節外側の花粉かご (pollen basket) が特徴的である。花粉かごの中には一本の剛毛 (single hair) があって、これを中心にハチミツと練り合わされた花粉がまとわりつくように集められてゆき、大きくなると形が整えられてだんご状になる。これを花粉だんご (pollen load, 花粉荷とも称する) という。この剛毛が無いとだんごの発達が悪くなる (Whitherell, 1972)。だんごの作り方やできただんごの色などについては、Hodges (1974) のすぐれた観察がある。



Fig. 1. A honey bee visiting *Erigeron annuus* with pollen loads on her hind tibia

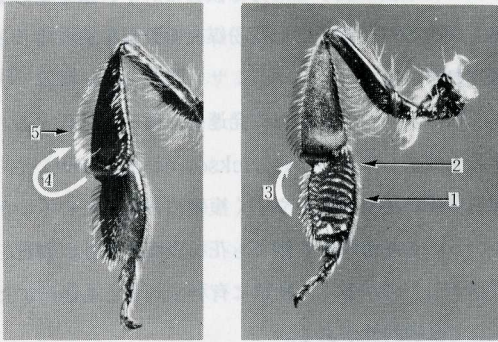


Fig. 2. Hind legs: outside (left) and inside (right)

1. pollen brush, 2. pollen rake, 3. transfer, 4. pressing to a single hair, 5. pollen basket

ミツバチが訪れる花は何を提供するかによって、蜜源植物と花粉源植物に分けられる(井上, 1971)。両者を潤沢に供給するものもある。一方のミツバチも、蜜を主として集めるもの、花粉を主とするものの分業がみられる。これらの仕事は群の要求によっても可変であるが、ミツバチの学習能力(Gould, 1987; Menzel 1985)および情報伝達能力(Frisch, 1965)によって効率が高められている。

開葯時間は植物によって一定であるから(滝本, 1979)、ミツバチの側もその時刻学習能力によって、開葯時間に合わせて活動する。花によっては多量の花粉を出すのでたっぷり時間をかけてだんごを作成するが、小型の花では次々と花(あるいは小花)を訪れることになる。だんごをつくるのに10分から、永い例では、169分という報告がある(Kobel, 1951)。

セイヨウミツバチが花粉を集める限界温度は約10℃

とされ、それ以後20℃までは温度の上昇と花粉の採集量は比例する(Louveaux, 1958)。この付近では照度にも影響され、それが天候との関わりが大きき要因となっているようである(Stanley & Linskens, 1974)。花粉採集活動に影響を与える条件はこの他に、群の要求度、例えば給餌すべき蜂児の量などにも適応的に反応する(Free, 1967; Hellmich & Rothenbuhler, 1986)。このようにして1群のミツバチが集める花粉だんごの量は、Hirschfelder(1951)によれば2時間の間に17,000回の飛翔により250gの記録があり、1日にすれば最大1~2kgとなる。一般に1シーズン1群当たり15~40kg程度になる。

外勤蜂が巣箱に戻って来た時に、巢門の前に花粉トラップを仕掛けておくと、花粉だんごを集めることができる。このトラップは簡単なしかけで、狭い穴を開けたプラスチック板を通らなければ入れないようにしておくのである。両脚の外側についた花粉だんごは穴につかえて外れ、底の金網の目を通して受け皿に溜まる。穴の大きさが5.2mmの時捕集率10%、5.0mmでは31%、4.6mmにすると50%程度となる(Moriya, 1960; 岡田ら, 1983)。花粉だんごをこのようにして取り上げてしまうと、巢内に溜まる量は当然減少するが、それを察知して花粉採集蜂を増やすように補償するので、群勢に影響は少ない(Lindauer, 1952; Moriya, 1966)。

食品として利用する花粉だんごは、これを用いて大量に集めたものであるが、生物学的にはこの方法でミツバチの花粉採集行動を定量的に把握できる。花粉を顕微鏡的に同定すれば、いつ、どの花粉源植物に、どの程度訪花しているのかわかる(関口ら, 1962)。同じ蜂場内の複数の群について同時に調査すると、これらが独立に随分違ったフィールドで活動していることがわかる(岡田・松香, 1972)。

3. 花粉だんごと蜂パン

1匹のミツバチが運ぶ花粉だんごの重量は2こ合わせて20~30mgになることが普通で、タケニグサでは

37.8 mgという例がある(鈴木ら、1969)。体重が約80 mgと考えると、ミツバチの働きぶりがわかる。花粉だんごを構成している花粉の種類は通常1種に限られており(Hodges, 1974; Klungness & Peng, 1983)、ミツバチの限定訪花性(flower constancy; Free, 1970)がよく示されてもいる。花粉の大きさは変化に富むので、花粉だんごに含まれている花粉粒数にも幅がある。筆者らの調査では大型の花粉粒を持つサギの花粉だんごは紫色で、mgあたり約8000粒、シロザは小型の花粉粒であるがmgあたり約30000個程度の粒数であった。

花粉だんごには花粉と「つなぎ」として用いられるハチミツのほかに、大腸腺からの分泌物である10-hydroxydecanoic acidが含まれているという報告があって(Lukoschus & Keularts, 1968)、この物質の抗生物質作用から発芽防止および防菌的利用が目的的に説明されてきたが、筆者らが調べたところでは検出されなかった。

さて、両脚に花粉だんごをつけて巣に戻った働き蜂は、それを落とす巣房を探す。一般に巣板の中心部はいわゆる蜂児園(brood area)と呼ばれ、卵、幼虫、蛹と繰り返し使用される。その周囲が花粉を貯蔵する場所であり、更に外側に蜜が貯えられる。落とすべき巣房を見つけた花粉採集蜂は、まず頭を突っ込んで確かめたのち、後脚と中脚を同時に突っ込むようにして中脚の脛節にある剛毛(spine of tibia)で後脚のだんごを突き落として、巣房を離れる。別の働き蜂が巣房に2つ並んで入れられた花粉だんごを見つけると、頭を突っ込んでこれを平らにつぶすようにして押し込む。その後から同様の行動が繰り返されるので、これを取り出してみると10段以上すなわち20個以上の花粉だんごから成ることがわかる。

このようにして押し込んだ花粉だんごの外表面にはハチミツが塗られて、保存性が高められる。やがて乳酸菌による発酵が起こるなどして、もとの花粉だんごからはかなり変わった状況になる。これを蜂パン(bee bread)と呼ぶ。本来パンは糖質源であり、蜂パンに

はむしろ蛋白質、ビタミン類が多く含まれているので、蜂パンは正しい呼称とは思われないが通称である。

4. 花粉だんごの成分とミツバチの栄養

ミツバチの食糧がもっぱら花蜜と花粉であることは既に述べた。ミツバチに必要な栄養素は、他の昆虫と基本的には同じと考えられ、糖質の他に、蛋白質、脂質、ビタミンとミネラルである(Dietz, 1975; Haydak 1970)。ハチミツは糖分の補給すなわちエネルギー源として用いられるので、その他の栄養素は花粉に依存している。事実、ハチミツだけでも成虫は長生きするが、下咽頭腺の発達が悪く幼虫を育てることは出来ない。昆虫類の人工飼料が各種開発されており、養蜂上もそれが重要で代用花粉(pollen substitute)の試みは少なくないが、花粉に勝るものはない(Johansson & Johansson, 1977)。花粉中に含まれている誘引物質や摂食刺激物質(Doull, 1974; Schmidt, 1985)とも関係があるものと思われ、今後に残された問題である。

花粉だんごの一般化学成分はTable 1 のようである(越後・八並、1986; Todd & Bretherick, 1942)。細胞壁が硬いために表1では未同定物質が多く表れている。さらにアミノ酸、ビタミン、糖の分析値についてはStanley & Linskens (1974)、Loper et al. (1980) Standifer et al. (1980)も参考になる。

ミツバチの幼虫は自分で餌を獲得するのではなく、育児蜂によって与えられる餌に依存して生活する。雌性ミツバチは、卵を産む女王蜂と普通は産卵をしない

Table 1. Chemical composition of pollen loads

Component	Content (%)
Moisture	15.0 ~ 18.1
Carbohydrate	18.4 ~ 23.1
Fiber	1.0 ~ 4.4
Protein	21.4 ~ 28.1
Lipid	1.3 ~ 7.9
Ash	1.6 ~ 2.9
Unidentified	23.1 ~ 32.7

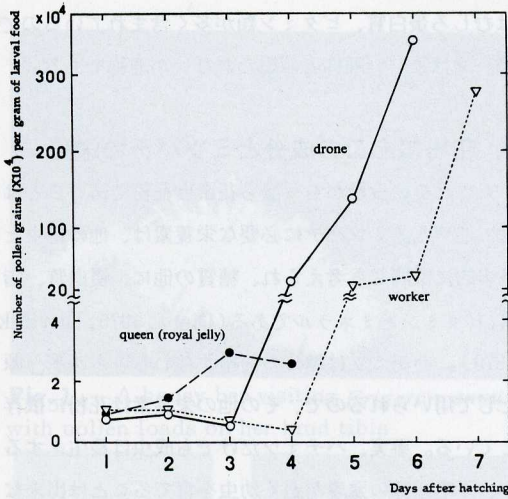


Fig. 3. Number of pollen grains in the food of larval honey bees

働き蜂の2階級（カスト、caste）に分化しており、出発点である受精卵は同じであるのに、幼虫期の餌によって分化するところから、関心を持たれてきた（松香、1975; Beetza, 1979）。女王蜂の餌であるローヤルゼリーがその引金と考えられている（松香、1980）。最近になってその分画がほぼ完成し、43種の成分を含む合成飼料が発表された（Shuel & Dixon, 1986）。特定の蛋白質分画が必要だということが指摘され、物理性の重要さが指摘されている（Sasaki et al., 1987）。

一方で働き蜂や雄蜂の餌は幼虫初期にはローヤルゼリーとほぼ同じ餌が少量ずつ与えられ、雄蜂では4日目から、働き蜂では5日目からはこれに多量のハチミツと花粉が加えられるようになる（Matsuka et al., 1973, Fig. 3）。ミツバチの幼虫の消化管は蛹になる直前まで肛門につながらず、排便をしない（Snodgrass, 1956）ので、幼虫の腸内に不消化物が溜まるが、これは蛹化直前に排出される。

5. 花粉の消化と花粉殻の排出

ミツバチの消化管などを Fig. 4 に示した（松香ら、1984）。成虫が花粉を食べると、食道を通過してその終端である蜜胃（crop）に達する。そこから中腸の入口には前胃（proventriculus）があって、特殊な構造を

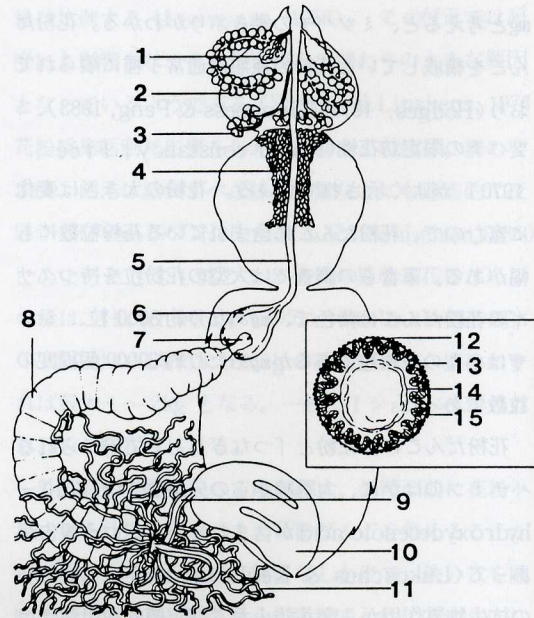


Fig. 4. Salivary glands and the alimentary canal of a honey bee

1. Mandibular gland, 2. hypopharyngeal gland, 3. postcerebral gland, 4. Thoracic gland, 5. Oesophagus, 6. Crop, 7. Proventriculus, 8. Ventriculus, 9. Anterior intestine, 10. Rectum, 11. Malpighian tubule.

Cross section of ventriculus

12. Longitudinal muscle, 13. ring muscle, 14. Peritrophic membrane 15. Epithelium

しており、0.5~100 μ m程度の粒子を能動的にこしとって胃（ventriculus）に送る（Peng & Marston, 1986）。花粉を含む餌は花粉量にもよるが5~20分でこされるという（Bailey, 1952）。胃に入ると浸透圧の変化で花粉の発芽孔から細胞質が膨出して壊れ、それと同時に囲食膜（peritrophic membrane）がこれらを包んで消化管をすすみ（Kroon et al., 1974）、1~3時間で胃を通過する（Dietz, 1969）。この間に恐らく酵素的に消化・溶出があるが（Klungness & Peng, 1984）、花粉によっては壊れないままのものもあり（Peng et al., 1985）、花粉種によって栄養価が異なる（Herbert et al., 1970）原因の一つであろう。

花粉や代用花粉の栄養価を検定するには、投与群の群勢の伸びが最終的な指標となる(Haydak, 1970)。これは長期にわたる影響で、他の要因との組み合わせで実験の困難なときもあるので、直接影響を受ける唾液腺の一種、下咽頭腺(hypopharyngeal gland)の発達を指標とすることが多い(Herbert et al., 1970; Peng & Jay, 1976)。若い働き蜂の下咽頭腺では、ローヤルゼリー蛋白質を主として合成し、徐々に α -glucosidase を作るようになる(Simpson et al., 1968)。すなわち、花粉中の蛋白質は消化され、アミノ酸が吸収されて体液中に入り、頭部へまわって材料になっている。

腸内に残った殻は硬いので、全く消化されずに直腸(rectum)に蓄積する。ミツバチは巣内で脱糞することはないので、時々外へ飛び出して捨てる。雨が続いたあとに晴れると丁度洗濯したくなるように、それを待ちかねて飛び出し、空中で脱糞する。洗濯物を干しておくのと汚れが目立つので、被害として報告されることがある(岡田, 1975)。

6. ミツバチ花粉の利用

ミツバチにとって花粉がどのような意義をもつかを中心に紹介してきた。終わりに、ミツバチが集めた花粉が私たちにとってどのように使えるかに触れておきたい。

花粉だんごが作られた時は花粉は生きている。ミツバチはこれを巣に貯めて蜂パンとするが、その際に花粉は短期間のうちに死んでしまう。生きたままで花粉媒介に使うというアイデアは古くからあった(Gri-

ggs & Vansell 1949; 岡田ら, 1969)。佐々木らは、花粉トラップで集めた花粉を洗浄液によって発芽阻害物質等を除いて、保存に耐える花粉を大量に得る技術を開発した(岡田ら, 1983; 佐々木, 1984)。人工花粉媒介(手で一つ一つの花に花粉をつける)にも利用できる、また、それ自体をミツバチに預けて目的を達する方法もある。すなわち働き蜂が巣を出て行く時に花粉をまぶしたブラシをくぐるようにしてやると、体毛に花粉をつけて出てゆくことになるのである(Townsend et al., 1958)。

大量に集めた花粉だんごを直接あるいは糖でくんで、健康食品として利用している(Stanley and Linkens, 1974; Chauvin, 1968)。花粉の栄養価は高いので当然の使いみちといえよう(Donadieu, 1983)。細胞壁の硬さから消化率は低くなるが、だからといって内容の価値が下がるわけではない。日本ではまだ広まっていないが、フランスなどではかなり一般的なようである。

ミツバチ生産物、特にハチミツの品質検定に、花粉を利用することもできる(ICBB, 1970)。10g のハチミツ中には、数千~十万余りの花粉が入っている。ミツバチが訪れた花からの花粉が多いと思われ、その数や比率を顕微鏡的に同定、定量すれば、蜜源植物がわかり、またハチミツの処理、混合率等のめやすともなり得る。この分野はミツバチ花粉学(Melissopalynology)と呼ばれる。日本のハチミツの分析結果もいくつか報告されている(前田・幾瀬, 1971; 岡田ら, 1976)。

引 用 文 献

- Bailey, L. : J. Exp. Biol. 29. 310-319 (1952).
 Barth, F. G. : Biologie einer Begegnung : Die Partnerschaft der Insekten und Blumen. Deutsche Verlags-Anst. GmbH. (1982) (Princeton Univ. Pr., 1985で英訳あり).
 Beetsma, J. : Bee World 60. 24-39 (1979).
 Chauvin, R. ed. : Traité de Biologie del' Abeille. vol. III. Masson et Cie., Paris (1968).

- Dietz, A. : *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 62. 43-46 (1969).
 — : *The Hive and the Honey Bee* (Dadant and Sons ed.). Dadant and Sons, Illinis. 125-156 (1975).
- Donadieu, Y. : *Pollen in Natural Therapeutics*. Libr. Maloigne S. A., Paris (1983).
- Doull, K. M. : *J. Apic. Res.* 13. 47-54 (1974).
- Echigo, T., T. Takenaka, and K. Yatsunami : *Bull. Fac. Agric., Tamagawa Univ.* no. 26. 1-8 (1986).
- 越後多嘉志、八並一寿 : *ミツバチ科学* 7(3). 97-100 (1986).
- Erickson, E. H., Jr., S. D. Carlson, and M. B. Garment : *A Scanning Electron Microscopic Atlas of the Honey Bee*. Iowa St. Univ. Pr. (1986).
- Faegri, K. and L. van der Pijl : *The Principles of Pollination Ecology*. 2nd ed. Pergamon Pr., Oxford (1971).
- Free, J. B. : *Anim. Behav.* 15. 134-144 (1967).
 — : *Insect Pollination of Crops*. Acad. Pr., London (1970).
- Frisch, K. von : *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer Verlag, Berlin (1965) (Belknap Pr., Harvard Univ., 1967で英訳あり).
- 古前 恒、林 七雄 : *身近な生物間の化学的交渉 — 化学生態学入門 —*. 三共出版 (1985).
- Gould, J. L. : *Neurobiology and Behavior of Honeybees* (R. Menzel and A. Merser eds.). Springer-Verlag, Berlin. 298-309 (1987).
- Griggs, W. H. and G. H. Vansell : *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 54. 118-124 (1949).
 ハルボーン (高橋、深海訳) : *化学生態学*. 文英堂 (1977).
- Haydak, M. H. : *Ann. Rev. Entomol.* 15. 143-156 (1970).
- Hellmich, R. L. and W. C. Rothenbuhler : *Apidologie* 17. 13-20 (1986).
- Herbert, E. W., W. E. Bickley, and H. Shimanuki : *J. Econ. Entomol.* 63. 215-218 (1970).
- Hirschfelder, H. : *Z. Bienenforsch.* 1. 67-77 (1951).
- Hodges, D. : *The Pollen Loads of the Honey Bee*. Bee Res. Assoc., London (1974, 1952より復刻).
 ICBB (Int. Comm. Bee Botany of the I. U. B. S.) : *Bee World* 51. 125-138 (1970).
- 井上丹治 : *新蜜源植物綜説*. アヅミ書房 (1971).
- Johansson, T. S. K. and M. P. Johansson : *Bee World* 58. 105-118, 135, 161-164 (1977).
- Kevan, P. G. and H. G. Baker : *Ann. Rev. Entomol.* 28. 407-453 (1983).
- Klungness, L. M. and Y. S. Peng : *J. Apic. Res.* 22. 264-271 (1983).
 —, — : *J. Insect Physiol.* 30. 511-521 (1984).
- Kobel, F. : *Schweig. Bienen-Z.* 74. 94 (1951).
- Kroon, G. H., J. P. van Praagh and H. H. W. Velthuis : *J. Apic. Res.* 13. 177-188 (1974).
 クーゲレル (中野治房訳) : *花生態学*. 文英堂. (1966).
- Lindauer, M. : *Z. Vergl. Physiol.* 34. 299-345 (1952).
- Loper, G. M., L. N. Standifer, M. J. Thompson, and M. Gilliam : *Apidologie* 11. 63-73 (1980).

- Louveaux, J. : Ann. Abeille 1. 113-188, 197-221 (1958).
- Lukoschus, von F. S. und J. L. W. Keularts : Z. Bienenforsch. 9. 333-343 (1968).
- 前田英則、幾瀬 マサ : 日本花粉学会会誌 8. 29-33 (1971).
- 松香光夫 : 生物科学 27. 151-158 (1975).
- : ミツバチ科学 1. 31-41 (1980).
- 、大野正男、北野日出男、後閑暢夫、松本忠夫 : 昆虫の生物学. 玉川大学出版部 (1984).
- Matsuka, M., N. Watabe, and K. Takeuchi : J. Apic. Res. 12. 3-7 (1973).
- Menzel, R. : Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology (Hillobler, B. and M. Lindauer eds.). G. Fischer Verlag, Stuttgart. 55-74 (1985).
- Moriya, K. : J. Fac. Sci., Hokkaido Univ. Ser. VI 14. 327-339 (1960).
- Moriya, K. : Jpn. J. Ecol. 16. 105-109 (1966).
- 岡田一次 : 昆虫と自然 2. 5-7 (1967).
- 岡田一次 : ミツバチの科学、玉川大学出版部 (1975).
- 、松香光夫 : 遺伝 26. 37-42 (1972).
- 、—、杉本和永、佐藤厚美 : 玉川大学農研報. 16号. 46-54 (1976).
- 岡田一次、酒井哲夫、佐々木正己 : 玉川大学農研報. 23号. 18-35 (1983).
- 岡田一次、竹内一男、宮島郁子 : 玉川大学農研報. 9号. 61-70 (1969).
- Peng, Y. -S. and J. M. Marston : Physiol. Entomol. 11. 433-439 (1986).
- and S. C. Jay : Can. J. Zool. 54. 1156-1160 (1976).
- , M. E. Nasr, J. M. Marston, and Y. -Z. Fang : Physiol. Entomol. 10. 75-82 (1985).
- 佐々木正己 : ミツバチ科学 5. 55-62 (1984).
- Sasaki, M., T. Tsuruta, and S. Asada : Chemistry and Biology of Social Insects (Eder, J. & H. Rembold eds.) Verlag J. Peperny, München. 306-307 (1987).
- Schmidt, J. O. : J. Apic. Res. 24. 107-114 (1985).
- 関口喜一、上田政喜、坂上昭一、森谷清樹 : 北海道農試彙報 78号. 81-89 (1962).
- Shuel, R. W. and S. E. Dixon : J. Apic. Res. 25. 35-43 (1986).
- Simpson, J., I. B. M. Riedel, and N. Wilding : J. Apic. Res. 7. 29-36 (1968).
- Snodgrass, R. E. : Anatomy of the Honey Bee. Comstock Publ. Assoc., Cornell Univ. Pr., N. Y. (1956).
- Standifer, L. N., W. F. McCaughey, S. E. Dixon, M. Gilliam, and G. M. Loper : Apidologie 11. 63-73 (1980).
- Stanley, R. G. and H. F. Linskens : Pollen : Biology, Biochemistry, and Management. Springer-Verlag, N. Y. (1974).
- 鈴木 光、岩波洋造、岡田一次 : 日本花粉学会会誌 3号. 19-31 (1969).
- 滝本 敦 : 花ごよみ花時計. 中公選書 (1979).
- 田中 肇 : 花と昆虫. 保育社 (1974).
- 田中 肇 : 虫媒花と風媒花の観察. ニューサイエンス社 (1976).

Todd, F. E. and O. Bretherick : J. Econ. Entomol. 35. 312-318 (1942).
 Townsend, G. F., R. T. Riddell, and M. V. Smith : Can. J. Plant Sci. 38 : 39-44 (1958).
 Willemstein, S. C. : Pollination Ecology. E. J. Brill/Leiden Univ. Pr., Leiden (1987).
 Witherell, P. C. : Amer. Bee J. 112. 129, 131 (1972).

(受理日 1988年4月16日)