

ミツバチにおける飛行機能と飛翔筋の多機能化

佐々木 正己

1. はじめに

最近になって多方面からミツバチに興味向けられている。理由の一つは Wilson の社会生物学 (Sociobiology) が社会性昆虫をモデルとしながら体系化されたことで、広く一般の注目をひいた点である。遺伝子の利己的振るまいを見る眼が「血縁びいき」に移された時、ヒト社会の現実とも重なり、蜂の社会構造への興味が一段と強まったことも挙げられよう。一方、DNA 解析法の飛躍的進歩に伴い、遺伝子の発現が比較的容易に扱えるようになり、個体の中でのプログラムやフィードバックだけでなく、自種の仲間間や他種生物との相互作用の中でそれがどう調節されているかにも興味が向けられはじめた (久保ら, 1996)。カスト間の構造・機能両面にわたる多型的発現は、社会的関係の中で調節されるだけに、高度の面白さを秘めている。コロニーの成員間での機能分担やシステムとしての組織化や統合の機構は、物理分野の人達の興味もそそりはじめている。

こうした眼でミツバチをみてもみると、その面白さは社会システムの中で最適に機能するように適応した生理機構の中にも随所に見受けられる。ここではそのような視点の一つとして、本来“飛ぶ”ために発達した翅と飛翔筋が、コロニー機構の色々な場面で、見事なまでに“機能拡張”されてきた点を概観してみたい (図 1)。

2. 本来の目的としての飛翔とその燃料

ミツバチは停止飛翔 (ホバリング) から秒速 8m くらいの早さで飛び、1mg の糖で約 2km 飛べる (Brandstetter et al., 1988)。ミツバチの飛翔筋や脂肪体中のグリコーゲンは限られていて (Maurizio, 1965)。ガソリンタンクに相当する蜜胃に必要量のハチ蜜を積んで飛行にでる。採餌から帰った働き蜂はこの蜜胃に貯めてきた蜜をすべて吐き出して貯蜜係に渡し、再外出の際には改めて蜜をもらって出ていく。最近、燃料蜜の積み込み量がダンス情報により認識した飛行距離に相応した量に調節されていることがわかり (Sasaki et al. 未発表), ダンス

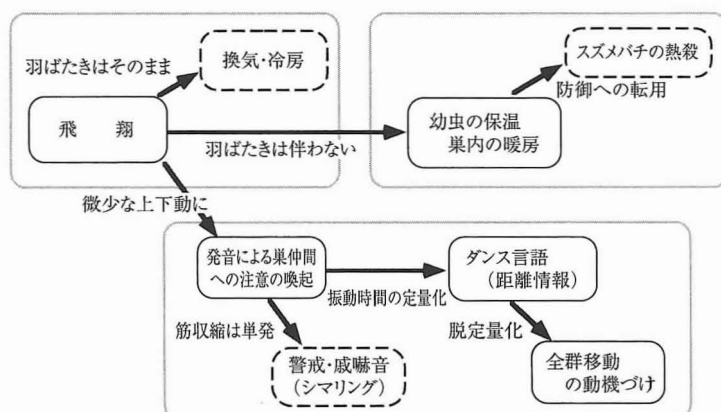


図 1 ミツバチの飛翔あるいは飛翔筋活動からの機能拡張の流れ (ニホンミツバチの場合)

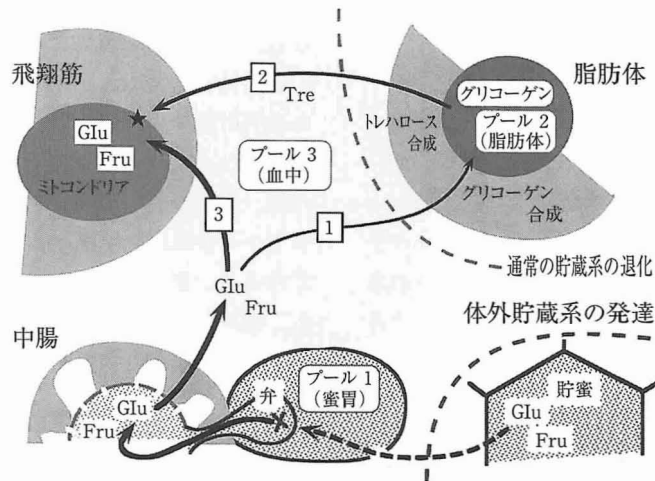


図2 ミツバチ成虫の飛行時の燃料補給系

体外の貯蔵系（体外消化した貯蜜）が発達した代わりに通常の貯蔵系である脂肪体の発達は悪い。ルート3が主要経路と推察される。

が本当に情報伝達として機能していることも、改めて確認された。

巣内に膨大な量の燃料プールとしての貯蜜があり、何時でも積み込めること、また次の行動量を予測・認識しており、それに見合った最小量（+安全率、または保険相当分）を利用すればよいこと、の2点のために、ミツバチは個体の体内の貯蔵エネルギー量を最小限にまで減らしてしまった。従って蜜胃が空になればすぐに血糖の低下がおり、その間の温度や運動量にもよるが、数時間で死んでしまう。ミツバチ（成虫）の血中に、多くの昆虫が血糖として採用しているトレハロースだけでなく、多量のグルコースとフラクトースが見られることは既に指摘されているが（Maurizio, 1965; Crailsheim, 1988a, b）、私たちはこのことをコロニー全体のエネルギー供給系の視点から解析している。

羽化したばかりでまだ蜜を飲んでいない働き蜂と既に蜜を飲んだ蜂の血糖を比較すると、飲んだハチ蜜の糖組成（グルコースとフラクトースがほぼ1:1）が血糖に大きく反映していることが推察される。飛行前後の蜂の血糖をみると、やはりグルコースとフラクトースがそれぞれ40mM前後、トレハロースがそれより少し濃度が高いくらいで、飛行中はむしろそれより血糖は高めになっている場合が多い。

詳細は省略するが、3種の糖が血糖になっている点、ホメオスタシスが存在しないと思われるほどに変動幅が大きい点は、ともにほ乳類の場合と著しく異なっている。トレハラーゼの阻害剤であるVAAを注射すると、すぐに血中にトレハロースが貯まってくるので、昆虫一般の代謝系が動いていないわけではないらしいが、そのような状態の蜂でもまだ飛行が可能である。¹³Cのグルコースまたはフラクトースを注射するとすぐに呼気中に¹³Cが現れることから、血中のグルコース、フラクトースをそのまま解糖系に入れている可能性が高い。こうしてみると、花蜜のスクロースを予め体外分泌した α グルコシダーゼでグルコースとフラクトースに分解し、高濃度に濃縮してコロニー共有のプールとして巣内に貯めておき、それを必要時に蜜胃（タンク）→弁→中腸→血中→飛行筋とそのままの形で利用していることになる。昆虫として採用した基本的代謝系である一度トレハロースにする系は、少なくとも活発に活動している時には主たる役目を果たしていないらしい（図2）。昆虫の場合中腸での単糖の吸収は能動輸送によらないといわれているので、“アクセルペダルの踏み具合”に相当する弁（蜜胃と腸の間に位置するproventriculus）の動きが何に感応してどうコントロールされているのかに

興味がそそられる。

3. 巣内の換気および温度調節への使用

ハチが空中を飛ぶ時には翅のあおりで空気を下方、後方へ押しやり、推進力を得て飛ぶが、このとき体を固定しておけば蜂は“扇風機”となる。熱帯の開放空間に営巣したオオミツバチやコミツバチの巣板面でも扇風行動はみられるが、セイヨウミツバチやニホンミツバチのように木のうろなどの閉鎖空間に営巣した種では、扇風の重要性ははるかに大きい。扇風が必要なのは1) 巣内が暑くなりすぎた時と、2) 呼吸による炭酸ガスが充満して酸素濃度が下がった時である。巣穴（出入口）が小さい時など下手をすればコロニーの生死にかかわる。扇風蜂の羽ばたき回数は150~200回/秒程度で、飛翔時の250回/秒に比べると少しゆっくりで、飛翔筋の温度もそれほど高くはならない。自動車のアイドリング状態に似ている。

ミツバチは酸欠には気がつかないが、炭酸ガス濃度は敏感に感受でき(Seeley, 1974)、巣内の炭酸ガス濃度に応じて扇風蜂の数を調節する(Seeley, 1974, 高橋 1992)。ここで興味深いのは扇風の方向と扇風蜂間の同期の問題である。個々の蜂の定位がバラバラではいたずらに空気を攪拌するだけで、巣レベルの有効な換気はできない。巣門部の蜂、通路の蜂、巣板上の蜂で

しかるべき定位と同期した連携プレイが必要になる。この2点を蜂がどのようにして実現しているかはまだよくわかっていないが、少なくとも巣門付近で、暗い中にも外の明かりが見える状態では、定位に光を利用している。試みに夏の夜、巣門の外で扇風行動をとっているセイヨウミツバチに正面や横から懐中電灯の光を当ててみると、彼女たちは扇風しながら向きを変え、光源の方向に尻を向ける。これはセイヨウミツバチが巣内の空気を排気する形で扇風する性質があることを反映している(生田・佐々木, 1996)。

これに対しニホンミツバチでは巣門での換気扇風の方向が逆で、外の新鮮な空気を巣内に取り入れるように扇風する。スズメバチなどの天敵が多いニホンミツバチでは、西洋種のように巣門で尻を外に出していたり、巣内の匂いを排出してまき散らしたのでは、捕食の危険性を高めることになるからだと推察される。“排気型”のセイヨウミツバチの場合は巣内の空気を触角でモニターしながら行動を続けることになるが、逆向きのニホンミツバチでは触角を通過する空気は新鮮な外気なので、触角に当たる空気から巣内の状態を察知することはできない。巣門で扇風している蜂が時々巣内に戻り、また巣門に出てくるのが観察されるが、これが単なる燃料補給でなく、巣内の空気環境の改善状態を

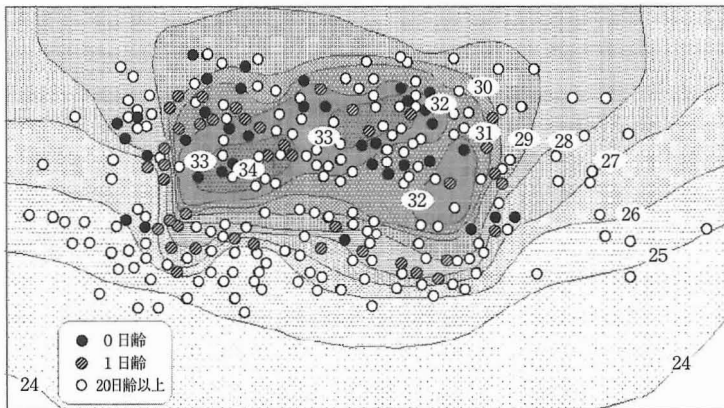


図3 巣板上での蜂の分布と日齢の関係

巣板上の等温曲線（温度は巣板表面から1~2mmの空間のもの）と比べると、若齢の蜂は温度の高いエリアにることがわかる。丸印が1匹1匹の蜂。図示してある以外にもいろいろの日齢の蜂がいるがそれらは示していない。

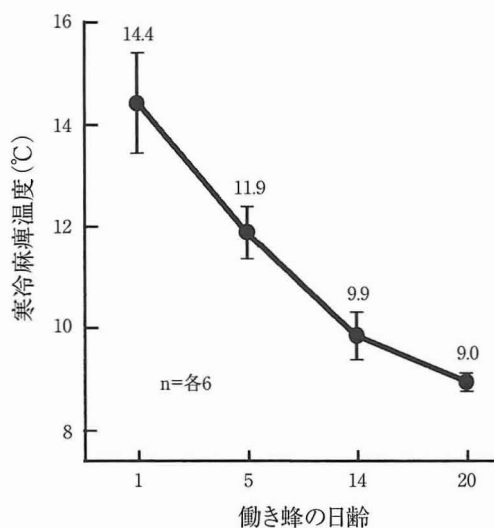


図4 セイヨウミツバチ成虫の加齢と寒冷麻痺が起こる温度との関係

評価するために戻っているのであれば大変興味深い(生田・佐々木, 1996). ただし, そんなニホンミツバチであっても, 分蜂群が新たな巣箱に入る時のような特別な場面では, 先着蜂がちゃんと外側に尻を向けてナサノフ(集合)フェロモンを放出しながら扇風をし, 後続の仲間を誘導する.

コロニー全体はゆっくりとしたリズムで扇風により間欠的に「コロニー呼吸」をするが, そのタイミングを決めるには, 炭酸ガス濃度に対する感度が高いか, それを受けた行動解発の閾値が低い“ペースメーカー”になるような蜂がいるに違いない. 巣門と内部を結ぶ特別の実験用通路を作り, 現に蜂が作った気流が流れている通路上で扇風蜂を回転(床の一部ごと)させると, 2種のいずれでも風上に頭を向けるように体軸を調整することなどから考えて, リーダー的に機能する少数の蜂と, それらが作った気流を単に増幅しているだけの蜂がいるように思われる.

扇風行動は翅を羽ばたかせることにより行われるが, 巣内の強制暖房のために蜂が発熱する場合には翅は動かさずに飛翔筋だけを緊張させる. ただ, 巣内温度が下がったからといってすぐ皆で発熱を始めるかという点, 決してそうではない. 蜂の付いた裸の巣板をサーモグラフィ

ーでみながら実験的に部屋の温度を下げていくと, 発熱をはじめた蜂がいれば胸の温度の上昇が色の変化に変換されてすぐにわかる(Stabentheiner, 1991, Sato et al. 未発表). しかし蜂は幼虫のいるところを被い尽くすように集まり, 身を寄せあって断熱層を作る. まず自然に発生している幼虫や仲間の呼吸熱を逃がさないようにするのである. その際働き蜂の体中を被う分岐した長毛が空気を捉えるのに機能する. それでどうしても足りない時にのみ, 一部の閾値の低い(感度の高い)蜂から発熱を始めるようである. それも層状に重なった蜂の最外層の冷気にさらされている蜂はなかなか発熱しない. これは彼らが既存の熱源を大切にしているかに効率的にエネルギーを節約しているかを示すものである. その節約の性質と10から40kgにも及ぶ貯蜜があって, はじめて外部資源にたよれない温帯の長い冬を休眠することなく, 全員で越冬出来るのである.

個々の蜂の加齢状態によっても温度に対する反応は大いに異なる. 巣板上の温度分布と蜂の日齢を見ると, 若いものが暖かいところにいる傾向が見て取れる(図3, Sato et al. 未発表; Ohtanai, 1992). 人工的な温度勾配の中で温度に対する選好性を調べると, 羽化直後はとても寒がりであり, 35°Cどころか38°Cくらいを選ぶ. 選好温度はその後だんだん低くなり, 20日齢以降では28°Cくらいを選ぶようになる. 耐寒性も異なり, 寒冷麻痺に陥る温度は若いものと加齢の進んだものでは10度近い差がみられた(図4). 発熱能力は飛翔筋の発達によって違う. 飛翔筋の断面の色は, 齢が進むと赤味が強くなるが, これはチトクロームの量を反映している. 電顕で見ると, 筋繊維の間を埋めるミトコンドリアの分布密度に大きな違いがみられる.

コロニーレベルの熱産生能を推定した結果ではセイヨウミツバチで最高643W/胸1kgという値が報告されている(Dyer and Seeley, 1987). 働き蜂1匹の胸部の重さを30mgとして胸1kgは33000匹分, すなわち少し大きめの1コロニー分に相当する.

4. 熱殺への応用

飛翔筋によるミツバチの発熱は、そもそも幼虫の保温や自分たちの越冬のためのものと考えられる。因みに上に述べたような熱の産生能は、熱帯のオオミツバチでは355ワットで、温帯産のセイヨウミツバチのそれを大きく下回っている。従ってニホンミツバチがこの発熱反応を、巣を襲ってきたスズメバチに対する防衛手段として、熱死させるように“応用”したことはきわめて興味深い (Ono et al. 1987, 1995)。

大型で、しかも集団攻撃の性質をもつオオスズメバチがミツバチの巣箱を見つけると、近くのものに van der Vecht 腺を擦り付け、同巢の仲間を誘引する匂いのマーキングをする。このオオスズメの攻撃に対し、原産地にこのような天敵がないセイヨウミツバチは、次々と向かって行ってはオオスズメの強大な大あごの一撃で殺されてしまう。しかしこの強力な天敵との長い共存の歴史をもつニホンミツバチはそんな馬鹿なことはいない。オオスズメの情報化学物質である餌場マーキングフェロモンやオオスズメ自体の体臭を感じると非常防衛体勢に入る。オオスズメが姿を消すと多数の蜂が巣門の外へ出て周辺をかじり、匂いをクリーニングしていると思われる行動をとることすらある。もしオオスズメの飛来が続けば、採餌活動を停止して巣門から出てこなくなり、持久戦に入る。巣門の外からはわからないが、巣門の内側では数百から時には数千匹におよぶ蜂がスクラムを組み、オオスズメの侵入に備えている。もしオオスズメが入ってくれば一気にこれに襲いかかりボーリング行動にでる。オオスズメが襲来しているときの巣門付近のガード蜂の体温が既にプレヒートの状態になっているのはきわめて興味深い (Ono et al. 1995)。

このボーリングによる発熱は20から40分も続くので、燃料もずいぶん必要はなはずである。対スズメバチ防戦モードになったニホンミツバチは蜜胃中の蜜の量が多いことから(未発表)、先の展開(熱殺)を予測して燃料を備えて

いるものと推察される。セイヨウミツバチでも希には、多数が巣門に出てホバリングしているキロスズメバチを捕らえ、ボーリングに近い様相を呈することがある。そんなもみ合いが10分ほど続いた時点のセイヨウミツバチの血糖を測ってみたところ、血糖値がほとんどゼロに近い状態まで下がってしまっていることがわかった。セイヨウミツバチのガード蜂は刺針行動のみを武器としており、おそらく身軽にしておくために蜜胃には余分な燃料を積み込んでいないためであろう。

5. コミュニケーションツールとしての利用

最後に情報発信手段としての翅の使い方をみてみたい。この場合翅は振動するが、背中の上にたたんだままの微小な上下動なので、肉眼で捉えることはできない。大きく分けて1) 筋の運動を翅を介して空気の振動という形で発信

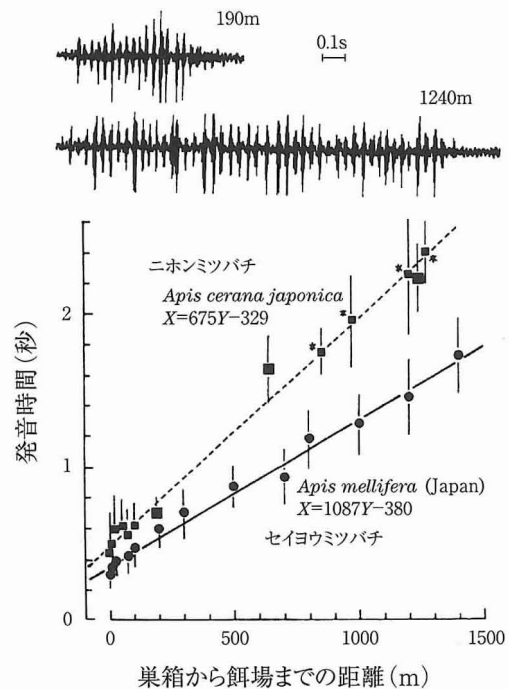


図5 セイヨウミツバチとニホンミツバチの巣箱から餌場までの距離とダンス中の発音時間との関係を調べた実験結果。星印は尻振り時間を測定したが、これは発音時間と等しいことを別に確認してある。

し、触角の共振という形で受信する近距離（数 cm 以内）の少数の蜂への伝達と、2) 胸部を巣板に当てて振動を直接基質に伝えて広域に発信するマスコミュニケーションとがある（佐々木 1999）。

空気を媒体とする方は採餌ダンスの中で、距離と方位の情報を含んだ 8 の字の直線部分を踊る際に発せられる。250Hz 前後だから翅の動きのパターンは異なるが、振動数としては飛翔時と同じである。ダンスは帰巢した働き蜂が採餌場所に仲間を誘導する価値があると認識している時に、貯蜜係が待ち受けている巣門に近い巣板上の一角で踊られる。このダンスによる情報伝達のすばらしさについては Seeley 博士の“ミツバチの知恵”（1995）に詳しいので省略するとして、重要なのは、餌場までの距離情報がこの振動音の長さにコード化されている点である。このコードは種や亜種、地域個体群によっても定量的に異なっていて、例えば私たちが調べた日本のセイヨウミツバチ（イタリア系雑種と称される）とニホンミツバチは、それぞれ原産地といわれるイタリア地方もの、東南アジアのものとはずいぶん異なっている。因みに日本のセイヨウミツバチは 1km を約 1 秒にコード化しているが、これはイタリアでのそれよりも、もっと北方のドイツ、オーストリアなどに産する *Apis mellifera carnica* のそれに近い。ニホンミツバチは同様に 1km を約 0.7 秒にコード化しているが、これも同種の熱帯産のもの（Koeniger らによるスリランカのデータや Dyer らのタイでのデータ）とは大きく異なる。北方に分布圏を広げてコロニー規模も拡大したのに見合うように広域適応型となっている（図 5）。

ダンスの中に花までの距離と方位がコード化されて表現されていることは間違いないが、それが情報伝達として機能するにはそれが受信者に正しく読みとられ、デコーディング（解読）されなければならない。距離情報に関しては触角の第 2 節と 3 節の間のジョンストン氏器官様の受容器で聴いているとの説明で理解できるが（Dreller and Kirchner, 1993）、方位の読

みとりについてはもっと難解である。ダンスの追従者の中でも真後ろからついてまわっているものについては、信号音が発せられている間、自身もダンサーと同じ方向を向いているので、その時の体軸の重力場方向に対する傾きがダンサーと等しくなり、理解できる。しかし実際にはダンスを横の方からのぞき込むようにして聴いている追従者も多く、Dreller (1994) によると、それらも真後ろから聴いているものと同程度の精度で餌場に到達できたという。翅から発せられる空気の波動には方向性があるから、理論的にはある種の変換を介してどんな向きからでもダンサーの体軸の傾きを読みとることはできる。しかし本当にそうしているのだろうかとの疑問も禁じえない。

収穫（リクルート）ダンスが変形して別の意味をもつようになったと考えられるものに逃去ダンス（仮称）がある。ニホンミツバチは花資源の枯渇や巣内環境の悪化にさらされた時、巣を捨てて全員で逃去することがある。これに先立ってしばしば、収穫ダンスに似てはいるが 8 の字を描かず、異常に長い発音を伴うダンスが見られる。このダンスは、まだ一度も飛行に出たことのない若い蜂をも対象として、巣を捨てて引越しすることを動機づける意味があるのではないかと考えられる。このダンスは巣内のあちこちで静かに踊られ、追従した蜂は 20 秒前後で聴くのを止めてしまう。収穫ダンスの場合と異なり、巣外に飛び出して行くようなことはない。通常の距離コードの範囲を越えて“異常に遠く”を示すような長時間の発音が、別の意味をもつように変化したものと考えられ、興味深い（Sasaki, 1990; 佐々木 1993）。

振動を基質に伝えるタイプには、いわゆる queen piping や worker piping, DVAV (dorso-ventral abdominal vibration) などがある。いずれの場合も、蜂は発音時に胸部を基質に押し当てるようにする。まだ確証はないが、これらはいずれも受信者の overt な行動を抑制するように機能するようで（佐藤、未発表）、例えば queen piping の場合、その録音を空気伝搬で音として聴かせても働き蜂たちには

何事も起こらないが、その振動を直接基質に伝えると広域の働き蜂の行動が一時的に強く抑制される。

このような基質の振動は肢で感受されるらしいが (Sandeman et al., 1996), 受容器などの詳細はまだわかっていない。

ニホンミツバチを含む *Apis cerana* ではさらにシマリングとかヒッピングと呼ばれる興味深い行動が見られる (Fuchs and Koeniger, 1974). これは巣に物理的な衝撃が与えられた時などに多数の蜂が連携して作り出すシューッ、シューッという音で、アラーム信号と考えられている。各個体が出す音を単独で捉えることが不可能に近いので、解析は難しいが、この時蜂は翅を1度だけキュッと正中線方向に縮めていることが肉眼でもわかる。これが体を接している蜂の間で波紋のように広がっていく (伝搬速度は秒速 25cm 程度)。この音は自身の巣の仲間に対しては警戒音として機能すると思われるが、外敵とくには乳類に対しては、蛇やオオトカゲなどの威嚇音の“擬音効果”があるのではないとも考えられている (Koeniger, 1995; Sasaki et al., 1995). ずいぶん前からクマに対する効果のほどを実験で確かめてみたいと計画しているが、まだチャンスがない。

(194-8610 町田市玉川学園 6-1-1

玉川大学ミツバチ科学研究施設)

引用文献

- Brandstetter, M., Crailsheim, K. and H. Heran. 1988. Bionia report 6:129-148.
- Crailsheim, K. 1988a. J. Insect Physiol. 34:85-90.
- Crailsheim, K. 1988b. J. Insect Physiol. 34:839-845.
- Dyer, F. C. and T. D. Seeley. 1987. J. Exptl. Biol. 127:1-26.
- Fuchs, S. and N. Koeniger. 1974. Apidologie 5: 271-287.
- 生田 文, 佐々木正己. 1996. ミツバチ科学 17:14-18.
- 久保健雄, 大橋一昌, 竹内秀明, 澤田美由紀, 上川あづさ, 名取俊二. 1996. 化学と生物 34:793-798.
- Koeniger, N. 1995. Biology of the eastern honeybee *Apis cerana* (The Asiatic Hive Bee, Kevan, P. G. ed.) p.29-39.
- Maurizio, A. 1965. J. Insect Physiol. 11:745-763.
- Ohtani, T. 1995. Humans and Nature 1:11-25.
- Ono, M., I. Okada and M. Sasaki. 1987. Experientia 43:1031-1032.
- Ono, M., T. Igarashi, E. Ohno and M. Sasaki. 1995. Nature 377:334-336.
- Sandeman, D. C., J. Tautz and M. Lindauer. 1996. J. Exptl. Biol. 199:2585-2594.
- Sasaki, M. 1990. Proc. 11th Int. Cong. IUSSI p. 125-126.
- Sasaki, M., M. Ono and T. Yoshida. 1995. Some biological aspects of the north-adapted eastern honeybee, *Apis cerana japonica* (The Asiatic Hive Bee, Kevan, P. G. ed.) p.59-78.
- 佐々木正己. 1993. ミツバチの社会システムとその制御, 社会性昆虫の進化生態学 (松本・東編), 海游舎 p.206-245.
- 佐々木正己. 1999. ミツバチ科学 20:119-126.
- Stabentheiner, A. 1994. In The behavior and physiology of bees (eds. Goodman and Fisher), CAB International p.89-101.
- Seeley, T. D. 1974. J. Insect Physiol. 20:2301-2305.
- 高橋正一. 1992. ミツバチ科学 13:120-124.
- MASAMI SASAKI. Functional diversification of the flight and wing muscle in the honeybees. *Honeybee Science* (2002) 23(2): 58-64. Honeybee Science Research Center, Tamagawa University, Machida, Tokyo, 194-8610 Japan.

Honeybees diversified their flight ability from its original flight function to other multi-purpose uses, with the development of their sociality and related information delivery systems. Fanning was achieved by fixing the body onto the substrate. Colony respiration is realized by their synchronized and orientated manner. Heat produced by the contractions of flight muscles without visible wing beats is used not only for regulating the brood area temperature, but also for specific strategy killing the enemy hornets in *A. cerana*. Air vibration (sound) produced by minute dorso-ventral wing movements is coded with its length of signaling, and used to inform the foraging or nesting sites. Furthermore, the signal exceeding a certain length threshold motivates to abscond (relocate) the whole colony. Physiological bases of these functions were discussed.