

ミツバチの能力を改良する

木村 澄

ミツバチ (*Apis mellifera*) は、他の家畜と異なり、近代育種理論に基づいた改良が余り行われてこなかった (木村, 1995)。しかし、優れたミツバチ系統を選抜し造成することは決して不可能ではない。特に最近の技術・理論の発達を選抜によるミツバチの改良を容易にした。さらに、選抜以外の方法で、ミツバチ系統を育種することも可能となってきた。本稿では、ミツバチ育種法を紹介し、ミツバチにおける最近の問題に育種的アプローチでどう取り組んでいるか述べたいと思う。

I. 育種の基礎

遺伝的形質の多くは、目の色とか血液型などの様な質的な差ではなく、量的にだけ異なっている形質がある。例えば、人間の身長・体重とか、乳牛の乳量とかがそうである。これらの形質には多くの遺伝子が関与しており、環境もその表現型に大きな影響を与える。また、量的形質は、正規分布するという特徴もある。このような形質を改良するには、選抜育種が普通用いられる。つまり次世代には現世代の能力の優れた親の後代のみを用いる。これを繰り返すことにより量的形質はより望ましい方向に改良していくことが可能である。

図 1 に示したように、形質の計測値 P は表現型値と呼ばれ、単純化すれば遺伝子型値 G と環境効果 E の和で表すことができる (式 1)。実際に我々が改良したいのはこの遺伝子型値である。

しかし、観測できるのは表現型値であるので、いかに表現型値から遺伝子型を推定し、真に遺伝子型の優れた系統を選抜してくるかが問

題になる。式 (1) の各測定値をそれぞれの分散に置き換えてもこの式は成立する (式 2)。遺伝子型値の分散 (遺伝分散) は実際に計算できる。ここで求めた σ_P と σ_G を使用して遺伝率 h^2 という遺伝的パラメーターを求める (式 3)。遺伝率は 0~1 までの値を取り、表現型の大小または優劣から、どれだけ正確に遺伝子型値を判定するかの目安となる。遺伝率が高いということは選抜による改良が期待できることを示している。また遺伝率が高い形質は、遺伝子型値と表現型値の相関が高く、選抜の効果が上がることも示している。表 1 にミツバチでこれまで求められた遺伝率で比較的信頼できると考えられる物を示した。IPA に対する反応時間の様にならり遺伝率が高い形質もあり、ミツバチでも選抜により改良が可能であることを示している。

次に選抜の基本となる式を紹介しておこう。図 2 に示した式は選抜の予測式と呼ばれ、選抜によってどれだけ改良の効果が期待できるかを示している。この式の右項の三つの変数を大きくすることで遺伝的な改良量 ΔG を増加させる

$$P = G + E \quad (1)$$

P : 表現型値
 G : 遺伝子型値
 E : 環境の効果

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 \quad (2)$$

σ^2 は分散を表す。

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2} \quad (3)$$

図 1 量的形質の基本的考え方

$$\Delta G = h^2 \times \Delta P$$

$$= i \cdot \sigma_G \cdot r_{GP}$$

ΔG : 遺伝的改良量

ΔP : 表現型値の変化

i : 標準選抜差 (選抜圧)

σ_G : 遺伝分散の平方根

r_{GP} : 表現型値と遺伝子型値の相関
(選抜の正確度)

図2 選抜の予測式

ことができる。標準選抜差は、現在の世代の量的形質の平均値と選抜される個体の平均値の差である。この変数が大きいほど選抜圧が強く、大きな改良が期待できる。次の変数は、遺伝分散の平方根で、選抜改良する集団が、どのくらい遺伝的にばらついているかを示している。もしばらつきが小さい、つまり遺伝的に均一な集団では選抜の効果はほとんど期待できないが、逆に遺伝的にばらついている場合は、大きな選抜の効果が期待できる。選抜が進んでくると、この変数が小さくなり遺伝的改良が期待できなくなってくる。最後の変数は、遺伝子型値と表現型値の相関で、「選抜の正確度」と呼ばれる。この変数の意味は遺伝率と同じで、表現型値から遺伝子型値が正確にどの程度、予想できるかどうか、環境の影響がどの程度大きいを示す物である。何かの形質を改良する場合はこの3つの変数のどれかを高める方法を選択することになる。

II. ミツバチが育種的に改良できなかった理由

ミツバチは近代的な育種はほとんど行われてこなかった。これは、交配を人為的にコントロールすることが難しいというミツバチの繁殖形

態に起因する理由や、他の社会的な要因などの理由も考えられるが、ミツバチの改良が進まなかった理由は育種学からも指摘できる。

1. 形質の測定が困難である

ミツバチの計測値の多くは、環境の影響を受けやすい。例えば、採蜜量は、ミツバチ系統の遺伝的能力と関係なく、天候や、巣周辺の花の量によって大きく左右されてしまう。そのような環境の影響を受けた計測値をもとに選抜を行っても、選抜の予測式の選抜の正確度が低く選抜の効果が上がらない。

2. 近交退化を起こしやすい

ミツバチの性はいくつかの性遺伝子座によって決定される。この遺伝子座がヘテロの場合はミツバチは雌になり、ヘミの場合雄になる。ミツバチは通常雌が2倍体、雄が半数体である。性遺伝子座には、数十の対立遺伝子が存在し、通常はヘテロの状態に保たれる。しかしこの遺伝子座がホモになると2倍体でも雄となり、この雄は活力が劣り、適応度が低い。近親交配を進めると性遺伝子座がホモになる確率が高くなり近交退化の大きな原因の一つとなる。こういったミツバチの独特な繁殖様式のため、性対立遺伝子をできる限りヘテロに保持して選抜を行う必要がある。このため、ミツバチの選抜では強い選抜圧をかけることができない。つまり、先の選抜の予測式の標準選抜差を大きくできない。

III. ミツバチを改良する方法

1. 選抜育種

それでは、ミツバチを選抜で改良することが不可能かというそうではない。むしろ、いままで選抜が加えられなかった分、選抜の予測式の2番目の変数“遺伝分散”が高く保たれている

表1 遺伝率の測定値の例

形質	遺伝率	
ハチミツ生産量	0.23	Pirchner et al. (1962)
蜂児数	0.35	Pirchner et al. (1962)
IPA に対する反応時間	0.68	Collins (1979)
働きバチの寿命	0.196	Milne (1985)
低温における飛翔率	0.763	木村 (未発表)

と考えられ、他の変数の否定的側面を回避できれば、選抜の効果が期待できる。また、ミツバチは他の家畜より世代間隔が短い。これは、選抜育種では非常に有利な点である。

IIの項で述べた否定的な側面を回避する交配方法が考案されている。Laidlaw と Page (1985) は、近交によって性遺伝子座がホモになることを回避しつつ、選抜の効果を高める閉鎖群交配理論の研究を進めている。彼らは、閉鎖群育種における3種類の実用的な交配法を提案している。第一番目の交配法は、閉鎖群で繁殖に供与されている女王の娘蜂を、閉鎖群からランダムに選ばれた雄蜂10匹と交配し、成績上位の娘蜂を次世代の女王として使用する。第二番目は、交配は一番目と同じであるが、女王は常にその娘蜂と交代する。第三番目としては、繁殖女王と同数の雄蜂の精液を混ぜ合わせ、その混合精液を使用して、娘蜂達を授精し、一または二番目の方法で次世代を選抜する方法である。このうち二番目の交配法は、基本的には家畜育種における系統内選抜と同じである。いずれの場合も雄に対する選抜を行なわないことで、近交の影響を回避している。これらの交配法を用いたコンピューターシミュレーション(性遺伝子座の対立遺伝子数12)によると、繁殖女王が50以上確保できれば、性遺伝子のホモ化による活力の低下をさけることなく選抜が可能であった。また、かれらは選抜効率を高めるため、上記の交配法にさらに強い選抜を組み合わせることも提案している。つまり、群中で最も能力の高い女王の娘蜂のみを次世代に使用したり、逆にその女王の息子雄のみを後代に使用することである。この様な強い選抜では、近交が上昇するため、選抜育種の過程で、1~2回取り入れるだけである。彼らが示した交配理論に基づいて選抜を進めれば、近交の影響を回避しつつ選抜圧を高めることが可能になる。

繁殖群を50以上維持するためには、その数倍の選抜対象群を確保する必要がある。筆者らの研究室のような規模の小さい単位で選抜を行うことは残念ながら不可能に近い。しかし、養蜂農家が1,000群単位でミツバチを維持して

いることを考えると、ミツバチの選抜育種を専門に行う機関があれば、決して不可能な数ではない。

話は少しずれるが、最近の育種では、遺伝子地図を作成し、その地図を基に量的形質を支配する遺伝子QTLsを探することが一つの大きな流れとなっている。世界的な規模で、多くの家畜種で遺伝子地図作成が開始されている。ミツバチにおいては、世界的にみて遺伝子地図作成は遅れていたが、Hunt ら(1995)が世界で最初のミツバチの連鎖地図(LinkageMap)を完成させた。彼らは、ランダムにPCR法で増幅したDNAの多型(RAPD)をマーカーとして地図を作成した。彼らは365のRAPDマーカーを26の連鎖群に分類した。この地図を利用して、花粉収集行動に関与するQTLの同定を試みた。その結果2つのマーカーがこの形質と高い相関を示した。ミツバチのマーカーによる育種は始まったばかりであるが、Hunt らの結果はその有用性を如実に示す物である。

また、選抜を支える技術も近年急速に進歩している。人工授精の技術も改良され、より簡便なものとなってきた(例えばHarbo, 1986)。さらに精子を凍結保存する研究も実用段階に入っている(奥村, 1992)。これらの技術と上記の育種法を組み合わせることで一層の改良が進むことが期待できるだろう。

2. 交雑育種

選抜以外に交雑による育種も行われている。アメリカでは多くのミツバチはこの方法で生産されている。家畜や作物では遺伝的に異なる二つの系統を交雑すると、親世代の平均より、雑種世代の能力が優れる雑種強勢という現象が起こる。トウモロコシの例が有名である。この方法は雑種1代目は優れた能力を持っていたとしても2世代目以降は雑種強勢が起こらないので、純粋系統を常に用意しておいて生産には一代雑種を用いる。また、どの系統を組み合わせた場合に最も雑種強勢が期待できるかを事前に調べておくことも重要である。日本でも福岡県総合農業試験場で交雑種の研究が行われている(深江, 1987)。わが国では、毎春、女王蜂を購入する

という形の養蜂ではないし、かつ純系を常に維持するため多大な経費がかかるため、導入には困難が伴うと考えられるが、ひとつの新しい流れとして今後の成果に期待したい。

3. 特定の有用系統の利用

他の畜産業と異なり、養蜂の有用形質の多くは少数の遺伝子座で支配されている。巣の掃除をよくする系統としない系統は、二組の遺伝子座の対立遺伝子の違いによってほぼ決定されている例が有名である (Rothenbuhler, 1964)。このような少数の遺伝子座で決まる経済形質が見つければ、長年にわたる選抜を行うことなく優良系統が樹立できる可能性がある。また、この例のように遺伝子まで特定できなくても、特別な性質を持った系統を見つけ、それを積極的に利用することも考えられる。ミツバチでは、他の家畜の様に選抜が進んでいない分、かえって、いろいろな有用形質が残されている可能性は大きい。後述するダニ抵抗性系統はよい例であろう。

少数の遺伝子座における有用対立遺伝子は、多くの場合、観察から発見されてきた。しかし、放射線等の突然変異源を用いてより積極的に新たな突然変異を誘発することも可能である。突然変異の利用は、作物育種では広範に使用されているが、その後のスクリーニングの困難さのため、家畜ではあまり行われていない。しかし比較的多数個体を一度にスクリーニングすることができるミツバチでは、有効な技術である。当研究室では、こういった考えからコバルト照射による突然変異を利用した系統作成法の検討を行っている。

4. 形質転換法

いままで述べてきた育種法は、ミツバチ自体が持っている遺伝子を選抜したり改良することで能力を高めようとする方法であった。近年のバイオテクノロジーの発展により、元来ミツバチが持っていない有用遺伝子の DNA を直接昆虫に導入すること (形質転換法) が現実的な物となってきた。ショウジョウバエでは、形質転換が日常的に実験に使用されている。有用 DNA を昆虫種に導入するためにはまずベク

ターの開発が必要である。昆虫においては、可動因子 (transposon) が最も有効な形質転換ベクターと考えられ、様々な昆虫種で可動因子の探索が行われている (可動因子は染色体上の位置を移動する遺伝子の総称である)。ミツバチにおける形質転換の重要性は多くのミツバチ研究者が認めるところではあるが、積極的に形質転換ミツバチ作成を目指した研究を行っている研究機関はあまりない。我々の研究室においては、ミツバチにおける形質転換に注目し、将来ベクターとして使用可能な可動因子の探索を行っている。これまでに少なくとも 2 種類の可動因子がミツバチに存在することが分かっているが、どちらも、ベクターとしては使用できる可能性は低い (Kimura et al., 1993)。現在は、培養細胞等を利用して、新しい可動因子の探索を行っている。また、ミツバチ以外で発見された可動因子をミツバチの形質転換ベクターとして利用することを試みている。ミツバチにおける形質転換法については他の所で概略を書いたのでそちらを参考にさせていただきたい (木村, 1993)。

IV. 育種対象

次に、養蜂で問題になっている項目について概観し、どのようにこれらの問題に、育種的アプローチで対処しようとしているかを述べたい。

1. アフリカ蜂化ミツバチ (Africanized Bee)

欧州で用いられているミツバチの 1 亜種であるアフリカ在来のミツバチ (アフリカ蜂) は、他の亜種に比較して生産性に優れているため、熱帯地域の養蜂の改良のため 1950 年代にブラジルに導入された。しかしながらこの亜種は採蜜性には優れているものの、攻撃的でしかも分蜂しやすい傾向がある。導入されたアフリカ蜂は 1956 年に逃亡し、既存の欧州系統のミツバチと交尾するか、また、分蜂群が欧州群の巣を奪うことで、勢力を広げ (アフリカ化)、北上を続け 1995 年にはアメリカ合衆国のカルフォルニア、アリゾナ、ニューメキシコ、テキサスのラインに達している。これらのミツバチは、養

蜂作業効率を大幅に低下させるため、養蜂業の大きな問題になっている。また集団で人を襲うこともあって、キラービーなどと呼ばれ恐れられている。

現在アフリカ蜂化ミツバチを駆逐する具体的な策はまったくないといっても過言ではない。中南米諸国では、トラップを仕掛けて、分蜂したアフリカ蜂化ミツバチを捕獲し、アフリカ蜂化していないミツバチ女王を大量に作成して養蜂農家に配布している。しかし、これらの地域では、アフリカ蜂化ミツバチは、大量に野生化しているので、ほとんど焼け石に水である。

アフリカ蜂化ミツバチは、実際は他の欧州種と同じ種であるので、外見からはほとんど区別できないといわれている。地域によっては、アフリカ蜂化ミツバチが若干大きかったり、色が異なっていたりするが、これも地域によってまちまちである。そこで、まず研究者達が取り組んでいるのは、いかにアフリカ蜂化ミツバチを欧州蜂から区別するかである。多くの方法が試されているが、比較的うまくいっているのは、mtDNA の制限酵素多型による方法である (Needham et al., 1988)。しかしながらこの方法でも、アフリカ蜂化したミツバチ群を確実にそうでない群から分離できない。いくつか方法を組み合わせる必要があるだろう。最近、Hunt ら (1996) は先に述べた遺伝子地図を利用し、アフリカ蜂化ミツバチの凶暴性をコントロールする遺伝子探索を開始している。

2. ミツバチヘキイタダニ

もう一つの世界的な問題は、ミツバチに寄生するダニをいかに駆逐するかである。その中でも最大の問題はミツバチヘキイタダニである。このダニは元来トウヨウミツバチに寄生するダニであったが、セイヨウミツバチにも寄生するようになり、現在では、主要養蜂国であるアメリカ合衆国においては最重要問題の一つになっている。そのため多くの化学的防除法が試され、近年は合成ピレスロイド型薬剤が多く使用されている。しかし、この薬剤に対する抵抗性を持つダニも出現しているという。

このような状況の中で、ヘキイタダニに抵抗

性を持つミツバチ系統の開発が進められある程度の成果が認められた。ミツバチは、幼虫から蛹になるとき、巣穴をシールするが、抵抗性を持った系統は、シールをするタイミングが他系統より若干遅れ、それがダニの発育を阻害することが分かった (Boecking and Ritter, 1994)。現在アメリカ農務省では、この系統を積極的に流通させることにより、ダニの被害を食い止めようとしている。この例は、ミツバチで有用系統を見いだしたよい例である。

3. 花粉媒介に適したミツバチ

わが国においては花粉媒介に適したミツバチ系統の育種が重要になっている。花粉媒介に適したミツバチ系統に求められているのは、飼いやすさ、薬剤抵抗性などである。

a. 飼いやすいミツバチ: ミツバチは比較的飼いやすい昆虫であるが、ミツバチの“刺す”行動は、ミツバチを大変親しみにくいものになっている。刺さないミツバチは養蜂家の間でも長年の夢である。刺さないミツバチを作成する方法にはいくつかの可能性がある。第一に、性格が温和で刺す行動を起こしにくい(攻撃性の低い)ミツバチ系統を作出する育種が考えられる。この方面の育種は、他の育種より進んでおり、米国の養蜂雑誌などには、温和さを売り物にしたミツバチ系統の宣伝が掲載されている。しかしながら、本当にこれらの系統が刺しにくいかどうかの具体的なデータはほとんどない。研究面では温和さをいかに測定するかの研究が進んでいる。例えば、Kolmes (1993) は、弱電流に対する反応性を利用した攻撃性の測定法を提案している。この測定法は比較的簡単で、しかも再現性にすぐれ、また遺伝率も高いので選抜の効果が期待できる。

別の可能性としては実際に針の機能を失った突然変異系統の作成である。ブラジルの研究者 Soares (1980) はコバルト照射による実験の過程で針に異常を持った突然変異個体の作成に実際に成功している。我々研究室でも、実際に針に異常のある突然変異系統樹立のため、コバルト照射を行い、針異常が起こる最適な照射条件を見いだした。現在は、針が異常で刺すことが

できない系統造成のための実験を行っている(天野, 1996)。

b. 薬剤に抵抗性のあるミツバチ: 一般的にハナバチの仲間は農薬に対する抵抗性が大変弱いことで知られている。ミツバチも例外ではない。農薬の使用量は少なければ少ない程よいことはいままでの間、現状では最低限は使用せざるを得ない状況である。農薬使用とミツバチによる花粉媒介を共存させるには、ミツバチの抵抗性を増すことがひとつの方法である。農薬に対する抵抗性によってミツバチを育種した例は筆者の知りうる範囲ではない。このような形質は、衛生昆虫の研究からも示されている様に比較的少数の遺伝子(多くの場合単一遺伝子)で支配されており、また現在まで多くの薬剤抵抗性の遺伝子が報告されているので、形質転換法による改良がもっとも期待できる分野である。例えば、Phillip ら(1990)は、ショウジョウバエに形質転換法によってバクテリアの薬剤抵抗性遺伝子を導入した結果、特定の農薬に抵抗性のあるショウジョウバエの作成に成功している。前述した可動因子を利用した形質転換ベクターが開発できれば、薬剤抵抗性のあるミツバチ系統の作成は決して夢物語ではない。

終わりにミツバチの遺伝的能力を高める方法について概説した。紙面の都合で、解説が不十分で分かりにくいところも多いと思うが、ミツバチを育種・改良することは決して不可能でないことがご理解いただければ幸いである。

(〒305 稲敷郡茎崎町池の台2)

農林水産省畜産試験場)

参考文献

- 天野和宏. 1996. ミツバチ科学. 17(3): 111-117.
 Boecking, O. and W. Ritter. 1994. Am. Bee J. 134: 689-694.
 Collins, A. M. 1979. J. Apic. Res. 18: 285-291.
 深江義忠. 1987. ミツバチ科学. 8: 7-10.
 Harbo, J. R. 1986. In Bee Genetics and Breeding (ed. T. E. Rinderer). Academic Press. Orland. pp. 361-389.
 Hunt, G. J. and R. E. Page Jr. 1995. Genetics. 139: 1371-1382.
 Hunt, G. J. and R. E. Page Jr. 1995. J. Cell. & Biochem. Suppl. 21A: 1988.

- Hunt, G. J. et al. 1996. Proc. XX International. Cong. Entomol. Firenze. 272.
 Kimura, K. et al. 1993. Jpn. J. Genet. 68: 63-71.
 木村澄. 1993. 畜産技術. 1993. 4: 2-7.
 木村澄. 1995. 畜産の研究. 49(2): 81-86.
 Kolmes, S. A. and L. A. Fergusson-Kolmes. 1989. J. Apic. Res. 28: 71-78.
 Laidlaw, H. H. and R. E. Page Jr. 1986. In Bee Genetics and Breeding (ed. T.E. Rinderer). Academic Press, Orland. 323-344.
 Milne, C. P., Jr. 1985. J. Apic. Res. 24(3): 140-143.
 Needham, G. R. et al. eds. 1988. Africanized Honeybees and Bee Mites. Ellis Horwood Ltd. Chichester. pp. 572.
 奥村隆史. 1992. 農林水産研究文献解題. No. 18: 336-338.
 Phillip, J. P. et al. 1990. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 87: 8155-815.
 Pirchner, F. et al. 1962. Proc. Int. Congr. Entomol. 11: 510-516.
 Rothenbuhler, W. C. 1964. Am. Zool. 4: 111-123.
 Soares A. E. E. 1980. Amer. Bee J. 120: 834-835.
 KIMURA, KIYOSHI. Genetic improvement of honeybee. *Honeybee Science* (1996) 17(4): 145-150. Laboratory of Apiculture, Department of Animal Breeding and Genetics, National Institute of Animal Industry, Tsukuba Norin Danchi POBox 5, Ibaraki 305 Japan.

In this article, the genetic methods to improve honeybee traits were briefly reviewed. First, the basic concept of animal quantitative genetics was introduced. Second, the reason why honeybee breeding had not developed was discussed from the standpoint of quantitative genetics. Third, a variety of genetic methods, i. e., selection, crossing, survey of a single gene, development of linkage map and transformation, were described. Lastly, possible ways to employ these methods to address current issues in apiculture were discussed. These issues include: the invasion of Africanized honeybee into USA, the development of honeybee strain resistant to varroa mites, breeding of gentle honeybees, and the development of insecticide resistant honeybees.