

ミツバチに寄生するアカリンドニ —分類, 生態から対策まで—

前田 太郎^{1,*}・坂本 佳子²・岡部 貴美子³・滝 久智³・
芳山 三喜雄⁴・五箇 公一²・木村 澄³

¹ 農業生物資源研究所

² 国立環境研究所

³ 森林総合研究所

⁴ 農研機構畜産草地研究所

Tracheal Mite, *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae), of Honey Bees: Biology, Impact on Honey Bees and Occurrence in Japan. Taro MAEDA,^{1,*} Yoshiko SAKAMOTO,² Kimiko OKABE,³ Hisatomo TAKI,³ Mikio YOSHIYAMA,⁴ Koichi GOKA² and Kiyoshi KIMURA³ ¹National Institute of Agrobiological Sciences; 1-2 Ohwashi, Tsukuba, Ibaraki 305-0851, Japan. ²National Institute for Environmental Studies; 16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-0053, Japan. ³Forestry and Forest Products Research Institute; 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687, Japan. ⁴NARO Institute of Livestock and Grassland Science, National Agriculture and Food Organization; 2 Ikenodai, Tsukuba, Ibaraki 305-0901, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 59: 109–126 (2015)

Key words: Tracheal mite; *Apis cerana japonica*; *Ap. mellifera*; Asian honey bee; Japan

はじめに

2010 年頃から、飛べないニホンミツバチ *Apis cerana japonica* Rad. が巣の周辺を這いまわり、多くのコロニーが消滅していく事例が日本各地で見られるようになった。その症状が、セイヨウミツバチ *Ap. mellifera* L. で報告されているアカリンドニ症と酷似していることから、原因としてミツバチに寄生するアカリンドニ *Acarapis woodi* (Rennie) の寄生が疑われた。しかし、実際にアカリンドニの存在を確認した例は少なく、2013 年 3 月までの公式報告はわずか 4 件のみであった (農林水産省, 2014)。前田 (2015) の 2013 年度の調査によると、すでに日本の広い範囲でニホンミツバチがアカリンドニに寄生されており、今後さらに寄生地域が拡大していくことが懸念される。アカリンドニの生態や防除法に関しては、ヨーロッパやアメリカを中心に、セイヨウミツバチを用いた研究調査が行われてきたが、日本ではアカリンドニについて正確な情報が十分知られておらず、現状の把握と対策が遅れている状況にある。

日本には、養蜂業で利用されている海外からの導入種セイヨウミツバチと、土着種であるニホンミツバチが生息

している。ニホンミツバチはトウヨウミツバチ *Ap. cerana* Fabricius の一亜種であり、セイヨウミツバチの近縁種であるが、性格がおとなしく、病気や天敵への耐性が高いなど、セイヨウミツバチとは異なる点も多い (Ono et al., 1987; Peng et al., 1987; Sasaki et al., 1991; Chen et al., 2000; Sugahara and Sakamoto, 2009; Yoshiyama and Kimura, 2009)。また、アカリンドニの寄生状況も両種で異なることが明らかになってきた (Maeda, 2015; 前田, 2015)。本報では、アカリンドニについての正確な情報を広く発信することを目的として、国内外のセイヨウミツバチおよびニホンミツバチで行われた研究を紹介しながら、日本におけるアカリンドニ寄生の現状を解説し、今後のアカリンドニ対策のために必要な調査研究と早急に行うべき対応を提言する。

本研究は JSPS 科研費 26290074 の助成、および環境省環境研究総合推進費 5-1407 の支援を受けた。

1. アカリンドニとは

1.1 分類と形態

Apis 属のミツバチの巣からは、27 科 85 種のダニが記録されており (Eickwort, 1988)、ニホンミツバチの飼育コロ

* 責任著者

2014 年 12 月 7 日受領 (Received 7 December 2014)

2015 年 3 月 28 日登載決定 (Accepted 28 March 2015)

DOI: 10.1303/jjaez.2015.109



第1図 アカリンダニ標本写真. 左: メス成虫. 右: オス成虫

ニーを中心とした調査では、15種のダニが巣から記録されている (Okabe et al., 2000). そのほとんどはミツバチに対して無害であり、分解者、捕食者、便乗者、寄生者など様々なダニが存在する (De Jong et al., 1982; Eickwort, 1990, 1997). これらのうち、ミツバチに寄生して重大な悪影響を及ぼすダニは、ミツバチヘギタダニ *Varroa destructor* Anderson and Trueman, ミツバチトゲダニ *Tropilaelaps clareae* Delfinado and Baker, アカリンダニの3種のみといわれている (Sammataro et al., 2000).

アカリンダニ (第1図) はホコリダニ科 (Tarsonemidae) に属する微小なダニで (Ewing, 1922; Lindquist, 1986), 体長はメス 120~190 μm, オス 96~136 μm である (Sammataro and Needham, 1996). その小ささとミツバチの気管内に生息することから、肉眼で確認することは難しい. 本種は最初, Rennie (1921) によって *Tarsonemus woodi* として記載されたが, 同年 Hirst (1921) によって *Acarapis woodi* と再記載された. *Acarapis* 属には他に *Ac. externus* Morgenthaler と *Ac. dorsalis* Morgenthaler の2種が知られる (Lindquist, 1986). その他にも, *Ac. vagans* Schneider が記載されているが (Schneider, 1941), 十分な記載や標本がなく, その種の存在に疑問が残る, nomen dubium (疑義のある分類名) として扱われている (Delfinado-Baker and Baker, 1982; Delfinado-Baker, 1984). アカリンダニが気管内に寄生するのに対し, *Ac. externus* と *Ac. dorsalis* はそれぞれ頸部, 胸部背面に寄生する外部寄生者で, ミツバチへの害は小さいと考えられている (Eckert, 1961; Delfinado-Baker, 1984). これら *Acarapis* 属3種は, 基節条, 第4脚基節板付け根部分の切れ込みと位置などの形態で区別できる (Eckert, 1961; Delfinado-Baker and Baker, 1982; Delfinado-Baker, 1984).

Acarapis 属は, 腐食性あるいは捕食性のダニから進化した (Eickwort, 1988), アカリンダニの気管内への寄生は, 1900年頃イギリスで起こったとする仮説が提唱された (Morse and Eickwort, 1990). これは, セイヨウミツバチコロニー

が消滅するワイト島病 (Isle of Wight disease) が, 1900年代初頭に突如イギリス周辺のみで発生した (本報3.1参照) ためである. しかし, アカリンダニの祖先種とされる *Ac. dorsalis* との間には, 生態的にも形態的にも大きな違いがあり, このように短い時間で進化したとは考えにくい. 養蜂技術の発達によって, それまで他の死亡要因の影に隠れて目立たなかったアカリンダニの被害が顕在化してきたのではないかと考えられている (Sammataro et al., 2000). また, 他の昆虫類に寄生していたダニが, 宿主転換によってセイヨウミツバチに新たに寄生するようになった可能性もあるが, アカリンダニが問題になったイギリスで, セイヨウミツバチと接触する頻度が高いスズメバチ, マルハナバチ, ハサミムシ, ハチノスツツリガ, シラミバエなどについてアカリンダニの探索が行われたが, アカリンダニは見されていない (Rennie, 1921).

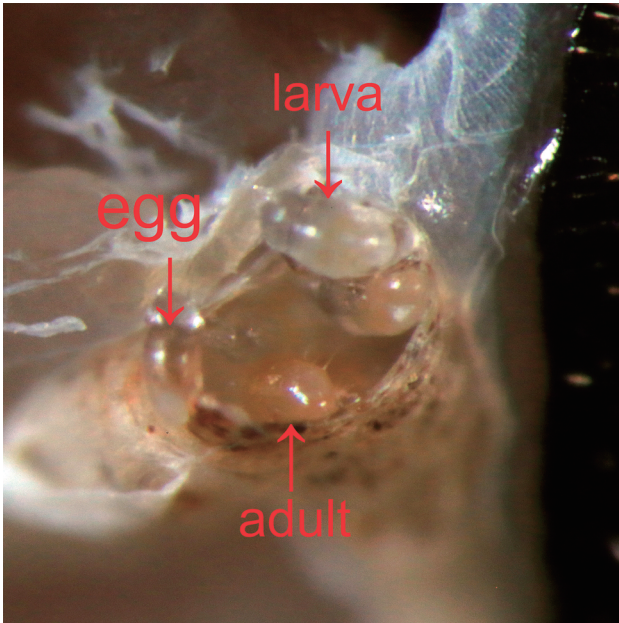
1.2 生態

アカリンダニは, セイヨウミツバチ (Wilson et al., 1997) とトウヨウミツバチ (Atwal, 1967; Adlakha, 1976) へ寄生することが確認されている. 同属のオオミツバチ *Ap. dorsata* Fabricius に寄生するという報告もあるが (Delfinado-Baker et al., 1989), インドにおける調査実験では寄生が確認されていない (Atwal, 1967; Adlakha, 1976). また, コミツバチ *Ap. florea* Fabricius には寄生しない (Atwal, 1967; Adlakha, 1976). ミツバチ亜属のセイヨウミツバチとトウヨウミツバチは閉鎖空間に巣を作り, 一方オオミツバチとコミツバチは開放空間に巣を形成する. このような営巣生態の違いとアカリンダニ寄生との関係は非常に興味深い.

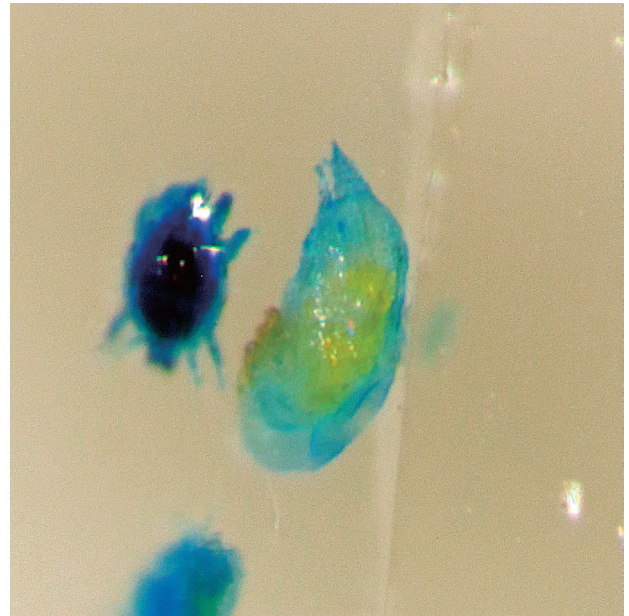
アカリンダニの生態は, これまですべてセイヨウミツバチで研究が行われてきた. ここではそれらの研究成果をもとにアカリンダニの生態を概説する.

アカリンダニは, 卵から成虫まで全ステージがミツバチの胸部の気管内で見られ (第2図), 頭部や腹部の気囊内でもまれに見つかることがある (Wilson et al., 1997). 気管内のダニは, ミツバチの体液を吸汁して成長する (Pettis and Wilson, 1996). この気管は, ミツバチの前翅付け根にある第一気門から続く直径約 0.2 mm の気管で, 頭部と飛翔筋側に分岐している. 昆虫の気管内に寄生するダニは他に, ハチ目 (Hymenoptera) マルハナバチ属 (*Bombus*) に寄生する *Locustacarus buchneri* Stammer (Husband and Sinha, 1970; Goka et al., 2001; Otterstatter and Whidden, 2004; Yoneda et al., 2008), バッタ目 (Orthoptera) の *Hippiscus apiculatus* Harris などに寄生する *L. trachealis* Ewing (Wehrle and Welch, 1925; Husband and Sinha, 1970) などが知られる.

アカリンダニは, 成虫とほぼ同じサイズの大きな卵を産み (Giordani, 1967), 幼虫 (larva), 成虫へと成長する (Lindquist, 1986). 野外のセイヨウミツバチ巣箱を用いた研究によると, アカリンダニの卵期間は約3日であ



第2図 ニホンミツバチの気管内に寄生したアカリダニ。気管断面から気管内部を写した様子。卵、幼虫、成虫が確認できる。



第3図 メチレンブルーで染色したアカリダニ幼虫 (写真中央)。青く染まった袋状の幼虫外皮の中に、未染色の成虫 (黄色) が形成されているのが確認できる。写真左の濃い青色に染まっているのはオス成虫。

り、オスの発育期間は11-12日、メスは約2週間である (Pettis and Wilson, 1996)。アカリダニ幼虫は2-3番目の脚がなく、ほとんど動かないが、成虫と同様に吸汁する (Lindquist, 1986)。アカリダニ幼虫は脱皮をせずに静止状態になり、この静止状態の幼虫の外皮の下で成虫へと発育する (Lindquist, 1986)。顕微鏡下では袋状のアカリダニ幼虫の外皮の中に静止状態の成虫を見ることができる (第3図)。以前はこの状態の幼虫が、若虫 (nymph) あるいは静止幼虫 (quiescent larva) と呼ばれたこともあったが (Ewing, 1922; 中村, 1988; Royce et al., 1988)、現在は卵、幼虫、成虫の3つの発育段階として区別される。

性比は1.15~2.01:1 (メス: オス) とメスが多い (Pettis and Wilson, 1996)。アカリダニの性決定様式についての研究はないが、ホコリダニ科 (Tarsonemidae) は一般的に未受精卵がオス、受精卵がメスになる産雄単為生殖の半倍数性の性決定様式をとる (Lindquist, 1986)。

成体となったダニは気管内で交尾し、交尾済みメスのみがセイヨウミツバチの第一気門を通じて気管外へ移出する。アカリダニがセイヨウミツバチ気管外に出てくるのは、この時だけである (Sammataro and Needham, 1996)。交尾済みメスのミツバチ気管外への移動は、寄生後13日目始まり、15~24日後に最も多い (Pettis and Wilson, 1996)。ダニのミツバチ個体間の移動の85%はミツバチの活動性が低下する夜間に行われる (Pettis et al., 1992)。ミツバチの気管外に出たダニは、ミツバチの胸部の毛の先で待機姿勢をとり、他のミツバチの毛や翅が接触した時に新

たな宿主に移動する (Hirschfelder and Sachs, 1952)。ダニの行動観察の結果、巣板に落ちたダニも新たなミツバチを発見する能力はあるようであるが (Hirschfelder and Sachs, 1952)、巣板を介したダニのミツバチ個体間の水平移動は起こらないと考えられている (Morgenthaler, 1938; Gary and Page, 1987)。また、金網などによってダニの移動を阻害できると考えられてきたが (Morgenthaler, 1938)、ミツバチが餌を受け渡しできるサイズのコメシに、ダニがミツバチ個体間を移動できることが明らかになった (Pettis et al., 1989)。

ミツバチの気管外では、人工試料を用いてアカリダニ成虫を2週間程度飼育することが可能であり (Sachs, 1958; Giordani, 1967)、ミツバチ幼虫を用いると30日以上飼育して次世代を得ることが可能である (Giordani, 1967)。しかし、通常、セイヨウミツバチの気管外に出たアカリダニは、気温や湿度、栄養状態にもよるが、新たなミツバチの気管に辿りつけない場合は、数時間で死亡する (Hirschfelder and Sachs, 1952)。

ミツバチは安静時には第一気門を開閉して呼吸しており (Bailey, 1954)、アカリダニはこの呼吸により生じる空気の流れと振動に誘引される (Hirschfelder and Sachs, 1952)。まず翅の基部に辿り着いたダニは、胸部の第一気門に進入する (Royce et al., 1988)。ダニはすでに寄生された気管よりも未寄生の気管を好む (Gary and Page, 1987)。また、新たな宿主として羽化後24時間以内の若いセイヨウミツバチを選好し、4日目以降のミツバチに寄生するこ

とはまれである (Lee, 1963; Gary et al., 1989; Phelan et al., 1991). 老齢のミツバチが寄生されないメカニズムとして、気門周辺の剛毛が日齢とともに硬くなり、ダニの侵入を防ぐと考えられたが (Örösi-Pál, 1934; Sachs, 1958), 実験により否定された (Lee, 1963). その後、若い蜂への選好性は若いミツバチに特有の炭化水素への反応によって生じることが明らかになっている (Sammataro and Needham, 1996).

無事に新宿主の気管に潜り込んだメスは、最初の 16 日間は約 0.85 個/日の卵を生み、24 日目に気管内のダニ数は最大となる (Pettis and Wilson, 1989; Pettis et al., 1992). その後、春は約 40 日、夏は約 55 日、秋は約 70 日のセイヨウミツバチの寿命の前に次世代のダニが分散し、気管内のダニ数は急激に減少していくが (Pettis et al., 1992), 親メスは再び気管外に出ることはない (Gary and Page, 1987). 一方、冬はミツバチの寿命が 120 日以上になるが、この間次世代のダニは生産され続ける (Pettis and Wilson, 1989).

2. アカリンダニ寄生がミツバチにおよぼす影響

アカリンダニ寄生が軽度の場合、セイヨウミツバチコロニーでは致命的な症状は見られないが、育児圏の減少 (Eischen, 1987; Otis and Scott-dupree, 1992), ハチミツ消費量の増加 (Eischen et al., 1989b; Bailey and Ball, 1991; Otis and Scott-dupree, 1992) などが生じる. 生存日数の短縮が見られるという報告もあるが (Bailey, 1958; Maki et al., 1986), 季節や条件によっては影響が見られない場合もある (Gary and Page, 1989). セイヨウミツバチにおけるアカリンダニ寄生率は冬に増加し、夏に低下することが多い (Morison et al., 1956; Bailey, 1958; Otis et al., 1988; Dawicke et al., 1992). ニホンミツバチでも同様に、6 月頃アカリンダニ寄生率が低下し、10 月頃から寄生率が増加する (Maeda, 2015). アカリンダニに寄生されたセイヨウミツバチコロニーで見られる症状は、ニホンミツバチでも同様に見られ、最も典型的な症状は、K ウイング、徘徊、冬期のコロニー消滅である. 以下にそれぞれの症状について詳しく述べる.

2.1 K ウイング

セイヨウミツバチは通常、前翅と後翅を重ねた状態で翅を閉じるが、アカリンダニの寄生が進むと、後翅が閉じずに飛び出した状態の蜂が多く見られるようになる (Sammataro et al., 2000). このような状態は K ウイングと呼ばれる. ニホンミツバチでも同様に、アカリンダニに寄生されたコロニーでは K ウイングの個体が見られるようになり (第 4 図), アカリンダニ寄生率が上昇すると K ウイング率も上昇する (Maeda, 2015). しかし、アカリンダニ寄生ニホンミツバチすべてが K ウイング症状を示すわ



第 4 図 K ウイング症状を示すニホンミツバチ. 後翅が飛び出したままの状態となり、K の文字のようになる. この写真では両側の翅が K ウイング症状を示している.

けではなく、アカリンダニ寄生個体の 10% 程度が K ウイング症状を示し、ウイング症状を示す個体の 40% がアカリンダニに寄生されていなかったという例もある (Maeda, 2015). セイヨウミツバチでは、コロニーの勢いや黒色女王蜂児ウイルス *Black queen cell virus* BQCV 寄生と、K ウイング発症率との間に関係性があることが指摘されているが、直接的なメカニズムは明らかになっていない (Shutler et al., 2014). これらのことから、K ウイング症状はアカリンダニに寄生されたコロニーが示す一つの症状ではあるが、K ウイング症状だけでアカリンダニ寄生の診断を行うことはできない.

2.2 徘徊

アカリンダニ寄生率が高くなり重症化すると、セイヨウミツバチでもニホンミツバチでも同様に、巣箱の周囲半径数 m を飛翔できずに徘徊する働き蜂が増加する. 実際には数 m 飛んだ後に徘徊する個体も多く、半径 10m 程度の広範囲で徘徊蜂が見られる. しかし、アリなどの捕食者に捕食されたり、風で飛ばされたり、草の間にまぎれるなどして目立たない場合も多い. アカリンダニ寄生ニホンミツバチコロニーをコンクリート床の網室に置くと、非常に多くの徘徊蜂が巣箱の外で死亡していることがわかる (第 5 図). このような徘徊症状は、寄生率が高まる秋～春に多く見られる.

アカリンダニに寄生されたセイヨウミツバチの飛翔が困難になるのは、気管内の空気流量の低下や飛翔筋の麻痺が原因であると考えられている (Bailey and Lee, 1959;



第5図 アカリンドニ寄生によって徘徊する飛べないミツバチとその死骸。コンクリート床の網室内に設置して約2週間経過した状態。

Eischen, 1987). 電子顕微鏡を用いた解析によると、アカリンドニに寄生された気管には、ダニだけでなく、液状・固体状の堆積物が見られ、重度寄生されたセイヨウミツバチでは気管が閉塞する (Liu et al., 1989). さらに、アカリンドニの寄生によって、気管だけでなく飛翔筋もダメージを受ける (Liu, 1990; Komeili and Ambrose, 1991). ミツバチは、飛翔時には胸部第一気門が開いた状態で空気を取り込むが (Bailey, 1954), 実験的に胸部第一気門をワックスで塞ぐとミツバチは飛翔できなくなることから (White, 1921), 第一気門からの気管がアカリンドニで閉塞すると、飛翔能力に影響が出ると考えられる。また、低酸素状態になると代謝速度が低下し、飛翔能力に余裕がなくなって帰巢確率が減少すると考えられている (Harrison et al., 2001). 一方、徘徊が慢性麻痺病ウイルス Chronic bee paralysis virus CBPV によって生じるという説も提唱されている (Bailey, 1999).

2.3 冬のコロニー消滅

アカリンドニ寄生率が高くなると、最終的にセイヨウミツバチでもニホンミツバチでもコロニーが全滅する (McMullan and Brown, 2009; Maeda, 2015) (第6図). これは、アカリンドニに寄生されていないコロニーに比べて、重度寄生されたコロニーでは死亡個体が急激に増加することが原因と考えられる (Clark, 1991).

セイヨウミツバチでは、アカリンドニ寄生率と冬期のコロニー消滅の間には相関関係が見られる (Otis and Scott-dupree, 1992). 例えば、10-12月のアカリンドニ寄生率が



第6図 巣箱内で死亡したニホンミツバチ。巣箱内の底面部分には、冬の間にミツバチがかじり落とした巣屑が堆積するが、アカリンドニに寄生されたコロニーでは、巣屑に混じって死亡したミツバチが多く見られるようになる。



第7図 ミツバチ数の減少により凍死直前のニホンミツバチコロニー。巣板には大量の貯蜜が残されたままで、多くのミツバチが巣房に頭を突っ込んでいる。

30%を超えると越冬時の死亡率が高まり、寄生率が60%を超えると翌春までのコロニーの死亡率が70-90%になる (Bailey, 1958, 1961; Bailey and Lee, 1959; Otis and Scott-dupree, 1992; Harrison et al., 2001). ニホンミツバチでは、冬期に消滅したアカリンドニ寄生コロニーについて、ミツバチで最も一般的に見られる7種のウイルス (イスラエル急性麻痺ウイルス Israeli acute paralysis virus IAPV, 翅形態不全ウイルス Deformed wing virus DWV, サックブルードウイルス Sacbrood virus SBV, 急性麻痺病ウイルス Acute bee paralysis virus ABPV, カシミアウイルス Kashmir bee virus KBV, 黒色女王蜂児ウイルス Black queen cell virus BQCV, 慢性麻痺病ウイルス Chronic bee paralysis virus CBPV) の感染の有無を調べたところ、いずれのウイルスも検出されなかったことから、冬期のアカリンドニ寄生ニホンミツバチコロニーの消滅は、アカリンドニ寄生が主要因であると考

えられた (Kojima et al., 2011a)。

冬期に全滅したアカリンドニ寄生コロニーに特徴的な点として、多くの貯蜜を残したまま全滅することが挙げられる (第7図)。健全なミツバチでも越冬に失敗する場合があるが、その原因の一つとして、貯蜜が不足する“蜜切れ”がある。しかし、アカリンドニ寄生コロニーでは蜂球のすぐそばに十分な貯蜜があるにも関わらずコロニーが全滅し、蜜切れによる消滅とは区別することができる。

冬の低温期、健全なミツバチコロニーは蜂球を作り、飛翔筋を使って発熱することでコロニーの温度を保っている (Owens, 1971; Kronenberg and Heller, 1982; Stabentheiner et al., 2003)。しかし、アカリンドニに寄生されたセイヨウミツバチでは、飛翔筋がダメージを受けていることに加え (Liu, 1990; Komeili and Ambrose, 1991)、代謝速度の低下や (Harrison et al., 2001)、飛翔筋に十分な酸素供給ができずに発熱量が減少し、コロニーとして生存に必要な温度を維持できなくなるものと考えられる (McMullan and Brown, 2009)。また、温度の維持には十分なミツバチ数が必要であるが、徘徊症状と帰巢率の低下 (Harrison et al., 2001) によって、ミツバチ数は急激に減少する。セイヨウミツバチでは、わずか5時間の間にコロニーが1.5kgも減少し、1万5,000匹以上のミツバチが失われたという報告もある (Thoenes and Buchmann, 1992)。このような蜂数の減少によって温度維持はさらに難しくなり、最後は低温による凍死によってコロニーが全滅すると考えられる。アカリンドニ寄生によって全滅したニホンミツバチコロニーでは、数十匹のミツバチが巣房に頭部を突っ込んだ状態で動かなくなっているのが見られる (第7図)。これらのミツバチは、アカリンドニに寄生されていない個体も多く、加温すると活動を再開する場合もあることから、最後まで生き残った少数の個体が、温度維持ができずに凍死しているものと考えられる。

ニホンミツバチでは夏期にもアカリンドニ寄生コロニーの消滅が見られるが、逃去や女王蜂の産卵停止、ハチノスツツリガ *Galleria mellonella* (L.) の被害など、他の要因と複合的に起こるため、コロニー消滅の原因を特定しにくい。アカリンドニ寄生で蜂数が減少したコロニーでは、巣板に対する蜂数が不足し、ハチノスツツリガの被害を受け、これが逃去の引き金になると考えられる。また、寄生コロニー全体としての採餌能力や育児能力が低下して女王の産卵が抑制されたり、女王自体がアカリンドニに寄生されて産卵数が低下することも考えられる。

以上のKウイング、徘徊、冬期のコロニー消滅という3大症状はアカリンドニに寄生したニホンミツバチ、セイヨウミツバチに共通して見られるが、これらの症状だけからアカリンドニ寄生と断定することはできない (Sammataro et al., 2000)。ニホンミツバチでは、徘徊症状などからア

カリンドニ寄生が疑われたコロニーについて検査を行った結果、アカリンドニが検出されない例もあった。症状だけで判断せず、これまでに開発された多くの診断方法 (本報4参照) によってアカリンドニの確定診断をしていくことが、その後適切な対応を行うためにも重要である。また、アカリンドニの寄生によって発生するアカリンドニ症は、農林水産省令によって、家畜伝染病予防法における届出伝染病に指定されており、各地域の家畜保健衛生所に連絡することが義務付けられている。家畜保健衛生所で確認された事例は農林水産省でまとめられて公表される (農林水産省, 2014)。ミツバチ飼養者から家畜保健衛生所へ報告していくことは、正確な情報を共有するという観点からも非常に有益である。

2.4 他の病気との関連性

セイヨウミツバチでは、これまで18種のウイルスが感染することが知られている (Chen and Siede, 2007)。これらのうち8種が外部寄生性のヘギイタダニによって媒介される (Ball, 1994)。同様にアカリンドニがウイルスを媒介する可能性があるが、これまでアカリンドニとウイルス媒介との関係は明らかになっていない。ウイルス以外の病気として、ノゼマ微胞子虫によって起こるノゼマ感染症があるが、セイヨウミツバチにおいてアカリンドニと無関係であることが示されている (Otis and Scott-dupree, 1992)。また、他のダニとの関係として、ヘギイタダニとアカリンドニが同時にセイヨウミツバチに寄生すると、コロニーが消滅しやすくなり (Downey and Winston, 2001)、寄生性ダニ間の相互作用にも注意が必要である。ニホンミツバチについては、アカリンドニと他の病気との関係は未調査である。

2.5 雄蜂と女王蜂への寄生

セイヨウミツバチでは、雄蜂、女王蜂ともにアカリンドニに寄生される (Morgenthaler, 1933; Eischen et al., 1986; Sammataro, 2006)。雄蜂のアカリンドニ寄生率は働き蜂の寄生率と同程度だが、ミツバチ1個体あたりのダニ数は働き蜂よりも雄蜂の方が多い (Dawicke et al., 1992)。アカリンドニが雄蜂におよぼす影響はよくわかっていないが (Eischen et al., 1986)、雄蜂が他のコロニーに迷い込みやすいことから (Neumann et al., 2000)、雄蜂がアカリンドニのコロニー間の水平移動のベクターとなっている可能性 (本報3.5参照) も考えられる。セイヨウミツバチの女王蜂は、ワーカーと同様、加齢とともに急激に寄生されにくくなる (Morgenthaler, 1933; Lee, 1963; Pettis et al., 1989)。女王蜂がアカリンドニに寄生された場合、体重の減少はあるものの (Camazine et al., 1998)、産卵は可能である (Sammataro et al., 2013)。しかし、貯蔵精子数が15%減少するなどの影響がある (Camazine et al., 1998)。

ニホンミツバチでは、雄蜂、女王蜂ともにアカリンドニ

に寄生することが確認されているが(前田, 未発表), その影響については未調査である。

2.6 野生ニホンミツバチへの影響

セイヨウミツバチでは, ヘギイタダニによって野生コロニーが影響を受けたという報告がある(Kraus and Page, 1995)。しかし, アカリンドニが野生ミツバチコロニーにおよぼす影響について調査した例はない。ニホンミツバチに関する2011年の調査では, 野生のコロニーからアカリンドニは検出されなかったが(Kojima et al., 2011a), 2013年の調査で野生のニホンミツバチコロニーがアカリンドニに寄生されていることが確認された(21コロニー中4コロニー, 前田, 2015)。また, アカリンドニに寄生された飼育ニホンミツバチコロニーの多くが2年以内に全滅していることから(Maeda, 2015), 野生のニホンミツバチにおいても高頻度でコロニーの消滅が起こっている可能性が高い。ニホンミツバチは送粉昆虫として植物の受粉に重要な役割を果たしていると考えられている(Kevan, 1995)。例えばソバに訪花した昆虫のうちもっとも多かったのはニホンミツバチであった(17.0%)(Taki et al., 2010)。ニホンミツバチの減少は, 植物の結実率などに影響をおよぼす可能性もあり, ニホンミツバチ野生コロニーにおけるアカリンドニ寄生状況を早急に明らかにし, 継続的にモニタリングする必要がある。

3. アカリンドニの分布拡大

3.1 世界的な分布拡大の歴史

1904年頃, イギリスのワイト島で, わずか2年間で90%のセイヨウミツバチが死亡した(Anderson, 1930a)。このワイト島病(Isle of Wight disease)の原因として, 当初はノゼマ病が疑われたが(Anderson, 1930b), その後, セイヨウミツバチの気管から発見されたアカリンドニが原因であると考えられた(Rennie, 1921; Rennie et al., 1921)。ワイト島病とアカリンドニの因果関係は結局解明されることはなかったものの(Bailey, 1999), アカリンドニの被害は急速に拡大していった。1918年までにイギリス全土に広がり, 90%のセイヨウミツバチコロニーが死滅したと推定されている(Butler, 1945)。その後スイス, チェコスロバキア, フランス, ドイツ, オーストリアなどヨーロッパ全土のセイヨウミツバチに広がり, 大きな被害をもたらした(Phillips, 1922; Morgenthaler, 1938; Borchert, 1940)。さらに1951年, 南米アルゼンチンに侵入し(Moffett et al., 1989), ウルグアイ(Muniz-Suarez, 1955), チリ(Jeffree, 1959), ブラジル(Nascimento, 1970), コロンビア(Menapace and Wilson, 1980), メキシコ(Wilson and Nunamaker, 1982), アメリカ(Delfinado-Baker, 1984), カナダ(Peer et al., 1987)へと, セイヨウミツバチでのアカリンドニ寄生はアメリカ大陸を急速に北上していっ

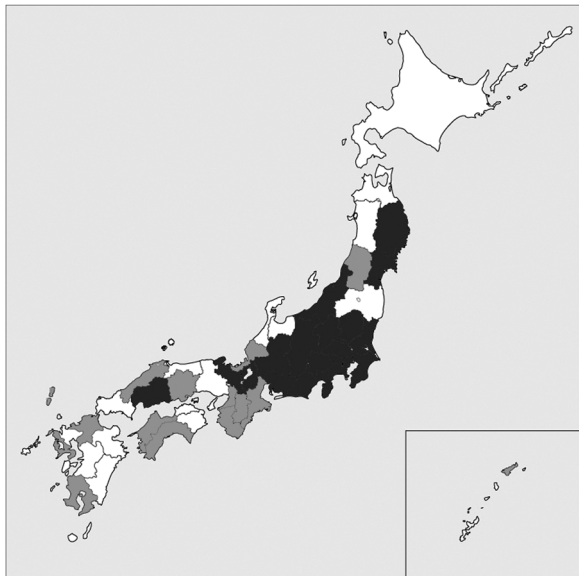
た。それ以外の地域でも, カナリア諸島(Jeffree, 1959), インド(Adlakha, 1976), コンゴ(Benoit, 1959), イラン(Mossadegh and Bahreini, 1994)など, その分布は世界中に広がり, 現在では, スウェーデン, ノルウェー, デンマーク, オーストラリア, ニュージーランド, ハワイを除き, 世界中にアカリンドニの分布は広がっている(Jeffree, 1959; Nixon, 1982; Matheson, 1993, 1997; Wilson et al., 1997; Sammataro et al., 2000)。アジアにおいてはセイヨウミツバチがアカリンドニによって消滅した例はなく, 大きな被害報告がない(Warrit and Lekprayoon, 2011)。この理由として, セイヨウミツバチコロニーにもっと大きな被害を及ぼす他の要因の影に隠れて, アカリンドニ寄生が見落とされている可能性と, 温帯より暖かい地域では被害が出ない可能性が考えられている(Warrit and Lekprayoon, 2011)。

一方, トウヨウミツバチでは, インド亜種 *Ap. cerana indica* Fabricius (Adlakha, 1976; Warrit and Lekprayoon, 2011) とニホンミツバチ(Kojima et al., 2011a) 以外でアカリンドニ寄生の報告例はない。トウヨウミツバチでアカリンドニ寄生報告が少ない理由として, トウヨウミツバチでは商業的な大規模管理養蜂が行われていないため症状が認識されにくかったり, トウヨウミツバチで特徴的な逃去行動によってアカリンドニ寄生の害が見えにくいことも考えられるが, トウヨウミツバチの多くがアカリンドニに寄生されていない可能性がある。

3.2 日本における寄生状況—ニホンミツバチ—

日本では2010年4月に長野県で初の寄生報告がされた(農研機構, 2010; Kojima et al., 2011a; 農林水産省, 2014)。その後, 2014年10月までに, 東北から中国地方の広い範囲, 18都府県でアカリンドニ寄生が確認されている(第8図)。日本で確認されたアカリンドニはすべてニホンミツバチへの寄生である。ニホンミツバチは少なくとも1988年以前にはアカリンドニに寄生されていなかったと考えられ(中村, 1988), 世界的なアカリンドニ寄生拡大の歴史を考え合わせると, おそらくセイヨウミツバチを宿主としていたアカリンドニがニホンミツバチにも宿主を拡大し, 大きな被害をもたらしていると考えられる。

宿主拡大によってミツバチに甚大な影響を与えた例として, ミツバチヘギイタダニ(*Varroa destructor*)が知られる。ミツバチヘギイタダニの宿主拡大は, 元々トウヨウミツバチを宿主としていたヘギイタダニが, 20世紀初頭に養蜂のためアジアに持ち込まれたセイヨウミツバチへ宿主拡大したのを皮切りに, 人為的な移動によってオーストラリアを除く世界中に広がったと考えられている(Sammataro et al., 2000; Warrit and Lekprayoon, 2011)。元々の宿主であるトウヨウミツバチにおいてヘギイタダニが大きな被害を及ぼすことはないが, セイヨウミツバチでは, 放置すれば壊滅的被害を与える。セイヨウミツバチとニホンミツバチの



第8図 アカリンダニ分布地図. 2014年10月までの飼育ニホンミツバチに関する調査(前田, 2015)のデータに2014年度の調査結果を追加して作成. アカリンダニ発見(黒), 未発見(灰), 未調査(白)の地域を都道府県別に示す.

ヘギイタダニ感受性の違いは、グルーミング行動の違いによって説明され、トウヨウミツバチはグルーミングという対抗手段によってヘギイタダニを排除していると考えられている(Peng et al., 1987)。

3.3 日本における寄生状況—セイヨウミツバチ—

農林水産省の監視伝染病の発生状況(農林水産省, 2014)ではセイヨウミツバチでのアカリンダニ症発生報告はなく、前田(2015)のセイヨウミツバチ59コロニーに関する調査でもアカリンダニは検出されていない。Kojima et al. (2011a, b)によると、日本国内で、セイヨウミツバチからアカリンダニDNAが検出されているが、アカリンダニそのものは確認されていない。

セイヨウミツバチでアカリンダニが見つからない理由の一つとして、ヘギイタダニ対策薬剤の影響が考えられる。セイヨウミツバチを用いた養蜂では、ヘギイタダニ対策として通常年2回の薬剤使用が推奨されており、日本では現在認可のあるアピバールとアピスタンが使われている。このうちアピバールの有効成分アミトラズにアカリンダニ抑制効果があることが報告されており(Eischen et al., 1986)、この薬剤の使用がアカリンダニ被害を抑えている可能性がある(本報5.1参照)。また、世界的にはセイヨウミツバチにおけるアカリンダニの被害が減少傾向にあり(本報3.6参照)、セイヨウミツバチにアカリンダニ抵抗性系統が複数見つかったこと(本報5.3参照)を考え合わせると、日本に輸入されたセイヨウミツバチがアカリンダニ抵抗性を持っている可能性もある。どちらにせよ、セイヨウミツ

バチがアカリンダニに寄生されても症状が軽微であった場合、アカリンダニ寄生が疑われることもなく、被害報告も出されない。現在、健全に見えるコロニーも含めたセイヨウミツバチの網羅的な調査が行われている。

3.4 アカリンダニは侵入種か

日本で発見されたアカリンダニのミトコンドリアDNAのCO1領域の一部(168bp)について遺伝子解析が行われ、データベースに登録されている海外のアカリンダニ(カナダ、イギリス、スペイン)と塩基配列が一致したことから、海外からの侵入種である可能性が高いとされた(Kojima et al., 2011a)。一方、Kojima et al. (2011b)が、上記とは異なるCO1領域の一部を解析した結果、日本のアカリンダニで見られた塩基配列(Genbank; AB634837, AB634838)は、スペインのアカリンダニの塩基配列(GenBank; HF945444, HF945445, HF945447)と完全に一致するものの、イギリス(HQ162656, HQ162657)やスペインの別のサンプル(HF945446)とは変異が見られた。日本国内のアカリンダニDNAの解析は、Kojima et al. (2011a, b)の限られた数のサンプルであり、CO1領域の一部でしか解析されていない。アカリンダニが海外からの侵入種かどうかを判断するためには、他のDNA領域の解析を行うとともに、さらに多くのサンプルを用いた解析を行う必要がある。

3.5 コロニー間の水平移動

アカリンダニがミツバチの気管外では短時間しか生存できないことから、ミツバチ個体間のアカリンダニ移動にはミツバチ個体同士の密接な接触が必要であると考えられ(Hirschfelder and Sachs, 1952)、アカリンダニのミツバチコロニー間の移動は、ミツバチの他コロニーへの迷い込みや盗蜜などで生じると推測されている(Eckert, 1961)。

セイヨウミツバチでは、アメリカノースキャロライナ州の周囲36kmに養蜂場のない場所で、アカリンダニに寄生されたコロニーと健全コロニーを同じ蜂場内にまとめて置き、さらにこの蜂場から2kmの距離に健全コロニーを配置し、健全コロニーが寄生されるまでの経過が観察された。その結果、同じ蜂場に置かれたコロニーでは2年間で87%のコロニーが寄生され、2km離れた場所に設置したコロニーでも、26カ月後に寄生が確認された(Komeili and Ambrose, 1990)。

ニホンミツバチでは、アカリンダニに寄生されたコロニーから4mおよび100m離れた地点に健全なニホンミツバチコロニーを設置し、毎月30-40個体のミツバチについて解剖検査を行ったところ、寄生コロニーから4mのコロニーでは5カ月後に寄生が確認され(寄生率13%)、100m離れたコロニーでは7カ月後に寄生が確認された(寄生率3%)。また、これまでの全国調査で、数十m以内の距離に置かれた同一蜂場のコロニーはほぼ100%アカリンダニに寄生していることを考え合わせると、少なくとも100m

以内にあるニホンミツバチのコロニーでは1年以内という短期間でアカリンドニの水平移動が起こっていると考えられる。

セイヨウミツバチとニホンミツバチで見られたこのようなアカリンドニのミツバチコロニー間での水平移動のルートを実際に明らかにした研究はないが、少なくとも、ミツバチの迷いこみが高頻度で起こっていることがセイヨウミツバチで明らかになっている (Free, 1958; Pfeiffer and Crailsheim, 1998)。例えば、マイクロサテライト DNA マーカーを用いた調査によると、働き蜂では最大 14% (平均 5%) の個体が他コロニー由来のミツバチであり、雄蜂では最大 89% (平均 50%) が他コロニーから移動してきた個体であった (Neumann et al., 2000)。このような高頻度のミツバチのコロニー間交流によってアカリンドニの水平移動が起こっているとしても不思議ではない。

アカリンドニが分布を拡大するもう一つの経路として、分蜂がある。分蜂とは、ミツバチコロニー内に新女王が誕生すると、旧女王が働き蜂を連れて巣分かれすることである。この分蜂によって、ミツバチはコロニーを増やし、分布を拡大する。アカリンドニに寄生されたコロニーは分蜂できなくなる場合が多いが、その寄生程度が軽度であれば、健全コロニーと同じく分蜂する場合がある。アメリカとメキシコの国境で行われたセイヨウミツバチの分蜂コロニーの調査では、11% のミツバチがアカリンドニに寄生されていた (Wilson et al., 1988a)。ニホンミツバチでは、2013 年に寄生率 69% のコロニーが分蜂した際、分蜂したコロニー (旧女王群) も元巣に残った新女王のコロニーもアカリンドニを保有しており、分蜂 1 カ月後には両コロニーとも寄生率が 100% になった (前田, 未発表)。また、2014 年春にも、アカリンドニに寄生された 3 コロニーで分蜂を確認し、いずれの場合も、元コロニーと分蜂コロニーともにアカリンドニの寄生が確認された (前田, 未発表)。

さらにアカリンドニの分布拡大を加速している要因として、ミツバチコロニーの人為的移動がある。異なる蜂場への移動、知人への譲渡、販売、他県への遠征捕獲など、通常のミツバチの自然分散を超えた移動が人の手によって起こっている。それに伴い、アカリンドニの分布も急激に拡大していると考えられる。現在、ニホンミツバチの移動に関して法的な規制はないが、アカリンドニにかぎらずウイルス病などの蔓延などを防ぐためにも、ミツバチの移動は慎重に行わなければならない。

3.6 アカリンドニ侵入初期の被害とその後の減少

アカリンドニが新たに侵入した地域における初期の分布拡大速度と、それによる被害は甚大で、例えばアメリカでは、1984 年にアカリンドニが初めて発見されたが、ミネソタのある地域で 1986 年に 33% だった寄生コロニー率が

13 カ月後に 100% に達し、セイヨウミツバチ 75 コロニーが 22 カ月後にわずか 11 コロニーになったという報告がなされている (Furgala et al., 1989)。アカリンドニが新たに侵入した他の地域でも同様に、急激な寄生率増加と被害が報告されている (Wilson et al., 1997)。アカリンドニによる被害金額とアカリンドニ調査に費やされた費用を合わせると、1984–1987 のアメリカでは年間約 100 万ドル、カナダでは約 80 万ドルになると推定されている (Otis, 1990)。

世界中に広がったアカリンドニだが、初期の流行後に寄生率が低下する傾向が多く見られる。例えば、アカリンドニが最初に見つかったイギリスで行われた調査によると、1925 年頃に 50–60% あった寄生率が年々低下し、1946 年には 20–30% 程度になり (Morison et al., 1956)、1960 年代には 10% 以下に低下している (Bailey, 1985)。また、アメリカでは 1980 年代は高い寄生率を示したが (Wilson et al., 1997)、現在では寄生率は低下している (Pettis, 私信)。同様にギリシャやスペインでもアカリンドニ寄生率は減少傾向にある (Orantes and García-Fernández, 1997; Bacandritsos and Saitanis, 2004)。

イギリスでは、アカリンドニの減少がそこで飼育されるミツバチコロニー数の減少傾向と一致したことから、ミツバチコロニー数が減少した結果、残ったミツバチの採餌行動が活発になり、アカリンドニに寄生された蜂 (採餌蜂) と若い蜂の接触機会が減って寄生率が低下したのではないかと推測された (Bailey and Perry, 1982)。この推測の背景には、花の蜜が少ない時期に比べ、蜜の生産が多い流蜜期にコロニー内のダニ寄生率が低下するという観察結果がある (Bailey, 1958)。しかし、アカリンドニのミツバチ個体間の移動は主に夜起こるため (Pettis et al., 1992)、昼間の採餌行動の変化ではアカリンドニ寄生の変化を説明することは難しい (Wilson et al., 1997)。アカリンドニ抵抗性のセイヨウミツバチが選抜された可能性や (本報 5.3 参照)、ヘギイタダニ用に開発された薬剤のアカリンドニ抑制効果 (Eischen et al., 1986) (本報 5.1 参照) が影響している可能性がある。

4. アカリンドニの診断法

アカリンドニは肉眼では確認できない微小なダニであることから、多くの診断法が開発されてきた (Shimanuki and Knox, 1991; Knox and Shimanuki, 1997; Sammartaro, 2006)。例えば、大量のセイヨウミツバチをブレンダーで粉碎して、ダニや浮いてきた気管を効率的に集める方法 (Colin et al., 1979; Camazine, 1985)、気管を含む胸部を輪切りにして水酸化カリウムで筋組織を溶かし、気管を染色する方法 (Peng and Nasr, 1985; Shimanuki and Knox, 1991; Liu, 1995)、顕微鏡を用いた解剖検査 (Milne, 1948; Lorenzen and Gary, 1986; Sammartaro, 2006)、抗原抗体反応を利用

したELISA法 (Ragsdale and Furgala, 1987; Fichter, 1988; Ragsdale and Kjer, 1989; Grant et al., 1993), 市販のハウスダスト検出キットを利用した方法 (Mozes-Koch and Gerson, 1997), DNA検査法 (Grant et al., 1993; Evans et al., 2007; Kojima et al., 2011a, b; Garrido-Bailón et al., 2012; Sammataro et al., 2013) などが開発された。

これらのうち、最も簡単で確実なのは解剖による検鏡検査であり (Bailey and Ball, 1991), Sammataro (2006) は、セイヨウミツバチの解剖方法を、多くの写真やビデオ (URL: <https://www.ars.usda.gov/pandp/docs.htm?docid=14370>) を用いて丁寧に解説している。ニホンミツバチでも同様の方法で検鏡検査が可能で、より簡略化した方法が日本語で解説されている (前田, 2015)。

解剖検鏡検査はピンセットと20倍程度のルーペがあれば行うことができるが、時間と労力がかかる (Sammataro et al., 2013)。そこで今後期待されるのがDNA解析法である。DNA解析法では、ミツバチの気管を含んだ組織ごとすりつぶしてDNAを抽出するため、ミツバチのDNAやミツバチに寄生する他の生物のDNAと区別してアカリンドダニのDNAのみを検出すること、検出感度を高めることが重要になる。特にミツバチには、アカリンドダニの他に同属の *Ac. externus* と *Ac. dorsalis* が寄生する場合があるので、これら2種と *Ac. woodi* を区別して検出する技術が必要となる。Kojima et al. (2011b) のPCRを用いた方法は *Ac. dorsalis* については未試験ながら、*Ac. externus* のDNAは増幅しないプライマーを開発して使用している。また、CO1領域の新規プライマーを用いたPCR法でスペイン全土の調査が行われている (Garrido-Bailón et al., 2012)。通常のPCR法では、ミツバチ1個体にアカリンドダニ4個体の寄生程度まで検出できるが、ダニ1個体の寄生では検出できない (Kojima et al., 2011b)。しかし、2組のプライマーを用いて2段階のPCRを行うネステッドPCRを用いることで、検出感度を高めることができる (Evans et al., 2007)。また、さらに検出感度の高いリアルタイムPCR法が、Sammataro et al. (2013) によって紹介されている。この方法を用いることで、*Ac. externus* と *Ac. dorsalis* からアカリンドダニを区別し、1-2%の低寄生率でもアカリンドダニを検出することが可能になっている。

5. アカリンドダニ対策

セイヨウミツバチではアカリンドダニ対策として様々な方法が検討されてきた (Sammataro et al., 2013)。それらは大きく、合成殺ダニ剤、植物から精製したオイルや香り成分、抵抗性系統の育種、飼育条件の改善に分類される。

5.1 ヘギイタダニ用殺ダニ剤

セイヨウミツバチのヘギイタダニ対策として市販されている主な合成殺ダニ剤のうち、アカリンドダニへの効果が試

験されているものについて、それぞれの剤の効果を解説する。

・アミトラズ

アピパール® (アリスタライフサイエンス) という商品名で販売されているが、アカリンドダニにも効果があることが確認された (Eischen et al., 1986; Vandenberg and Shimanuki, 1990)。しかし、効果が見られなかったという報告もあり (Scott-Dupree and Otis, 1992)、その使用時期など、さらに試験を行う必要がある。アミトラズは、小動物に寄生するダニや植食性のダニにも効果があり、商品名ダニカット® (日産化学工業) としても販売されている。

・フルバリネート

フルバリネートを有効成分とするアピスタン® (日本農薬) が市販されているが、アカリンドダニに対する効果はないようである (Pettis et al., 1988; Vandenberg and Shimanuki, 1990; Scott-Dupree and Otis, 1992; Skinner et al., 2001)。

・シマゾール

海外では商品名アピトールとして市販されているが、日本では販売されていない。経口投与で効果があるとされるが (Dietz et al., 1987; Eischen et al., 1989a)、秋の処理では効果が確認できなかったという報告もある (Scott-Dupree and Otis, 1992)。

・蟻酸

取扱いに必要な劇物であるが、扱いやすいゲル状の剤も開発されている。ヘギイタダニ剤として、カナダでは液体、アメリカではゲルパックの剤形で登録販売されている (Kochansky and Shimanuki, 1999)。ヘギイタダニだけでなくアカリンドダニにも効果があることが、セイヨウミツバチで報告されている (Hoppe et al., 1989; Clark and Gates, 1991; Kochansky and Shimanuki, 1999; Skinner et al., 2001)。65%程度の蟻酸20-30mlを吸水性のボール紙などに染み込ませ、4-7日の間隔で3-4回処理する場合が多い (Hoppe et al., 1989; Clark and Gates, 1991)。より持続的に用いるために、250mlの蟻酸(65%)を浸漬した繊維質のボードをジップロックに入れると3週間ほど揮発し続け、ゲル状のパックよりも長く効果が持続することが確認された (Skinner et al., 2001)。また、冬期に室内保管状態の巣箱に部屋ごと蟻酸処理しても、アカリンドダニ寄生率を下げる効果が見られた (Underwood and Currie, 2009)。さらに、ヘギイタダニに対しては、植物性オイルを併用すると効果が高まるという報告もあり (Amrine and Noel, 2006)、アカリンドダニに対する効果についても期待される。

5.2 天然由来物質

・植物性オイル

より安全な方法として、多くの植物由来のオイルや揮発性物質がセイヨウミツバチを用いて試験されてきた (Calderone and Shimanuki, 1995; Calderone et al., 1997;

Ellis and Baxendale, 1997; Melathopoulos et al., 2000a, b; Whittington et al., 2000; Rice et al., 2002). 例えば、植物性オイルでは、ニームオイル、キャノーラオイル、オリーブオイルとハナハッカと月桂樹オイルの3種混合物がアカリンドニ防除に効果があることが報告されている (Melathopoulos et al., 2000a; Whittington et al., 2000; Skinner et al., 2001). ニームオイルについては作用メカニズムが調べられ、アカリンドニを直接殺す効果はないが、ダニのミツバチ個体間の移動を阻害する効果があるとされる (Melathopoulos et al., 2000b). しかしこれらのオイルの使用によって、ミツバチの育児圏の減少や、高い女王の消失率など、セイヨウミツバチに悪影響をおよぼすことも指摘されている (Melathopoulos et al., 2000a; Whittington et al., 2000). この他にピーナッツオイル、大豆油、ヒマワリ油なども試験されているが、十分な効果は確認されていない (Calderone and Shimanuki, 1995).

・植物由来揮発性物質

天然揮発性物質を用いたアカリンドニ防除の試みは古くから行われ、1941年にはテルピネオールがアカリンドニに効果があることが示された (Butler, 1941). 多くの植物性エッセンシャルオイルなどの主成分である7種のモノテルペンに関して、アカリンドニとセイヨウミツバチに対する毒性テストが行われ、チモール、シトラール、カルバクロールは、ミツバチよりもアカリンドニに対して高い毒性を示すことが明らかになった (Ellis and Baxendale, 1997). チモールについてはさらに試験が行われ、アカリンドニに対する有効性が確認されている (Calderone et al., 1997; Whittington et al., 2000; Skinner et al., 2001; Rice et al., 2002). しかし、セイヨウミツバチへの毒性が強いため (Ellis and Baxendale, 1997), 育児や女王に悪影響が出やすいという問題点がある (Whittington et al., 2000; Rice et al., 2002). その他にも、ヘギイタダニ対策として150以上のエッセンシャルオイルが試験され、ミツバチへの影響評価も行われている (Imdorf et al., 1999). このようなデータは、アカリンドニに有効な成分を探索する際に、有効活用していかなければならない.

・メントール

メントールは植物由来揮発性成分だが、アカリンドニ対策剤として広く使用されるので、上記とは別に詳細を記述する. ミントの香りとして馴染みのある成分だが、ニホンハッカに最も多く含まれ、ニホンハッカ油に55-85%のメントールが含まれる (Kamatou et al., 2013). 世界的にも主にニホンハッカが原料として生産され、例えば、2007年の世界の生産量19,000トンのうち67%は、ニホンハッカなど植物由来成分を精製したものである (Kamatou et al., 2013).

メントールは、他の揮発性物質に比べ、セイヨウミツバ

チに対する影響は少ない. 半数致死濃度 LC_{50} 値と比較すると、ミツバチに対する毒性はアカリンドニに対する毒性の約19分の1であり (Ellis and Baxendale, 1997), アカリンドニだけに効果が期待できる濃度の幅が広く、扱いやすい. アカリンドニに対するメントールの有効性は1968年イタリアで初めて確認され (Vecchi and Giordani, 1968), その後アメリカで、メントールの処理方法 (Herbert et al., 1988; Wilson et al., 1988b), 春～初夏におけるコロニーの勢いとハチミツ生産量などとの関係 (Cox et al., 1989), 冬の揮発量と効果の関係 (Moffett et al., 1989) など、多くの研究が行われてきた (Cox et al., 1986, 1988; Herbert et al., 1987; Clark and Gates, 1991). メントールはアカリンドニ成虫を殺す効果があり、2週間で98%, 3週間で100%のアカリンドニ成虫が死亡したという報告もある (Cox et al., 1986). アメリカの養蜂器具メーカー Mann Lake Supply (Hackensack, MN) によると、アカリンドニ対策のために、メントールが1年間で5.7トンも販売されており (Ellis and Baxendale, 1997), 現在でも同社のカタログにはアカリンドニ対策薬としてパック入りメントールが市販されている (Mann Lake Supply, 2014). メントールは多くの食品、日用品、医薬品に使用されており、その安全性などについては十分な試験が行われている (Kamatou et al., 2013). メントール処理によって、育児圏のハチミツに0.8-6.8ppmの微量なメントールが残留する場合があったが、ハチミツ生産に用いる貯蜜圏のハチミツからは検出されていない (Nelson et al., 1993). また、未処理のミツバチコロニーでも極微量のメントールが検出されたが (Wilson et al., 1988b), これは、自然のミント類から取り込まれたものと考えられた. 一般的なメントール製品では1,000ppmを超えるものが市販されていること、人間が感知できる濃度は30ppmであることから考えると、メントール処理によるハチミツの品質への影響は非常に小さいと考えられる (Nelson et al., 1993).

・ショートニングパテ

植物油を原料とした食用油脂であるショートニングと砂糖を混ぜて作ったパテが、アカリンドニ対策としてセイヨウミツバチで用いられている (Sammataro et al., 2013). ショートニングと砂糖を1:2の体積比で混ぜ、巣枠の上に約110gを処理する. ショートニングの油にアカリンドニメス成虫の移動を阻害する効果があり、アカリンドニが増加する秋から翌春に処理することで、セイヨウミツバチではアカリンドニ寄生率を10%以下に抑制できると言われている (Sammataro and Needham, 1996).

5.3 抵抗性系統の育種

セイヨウミツバチは、家畜として長い期間をかけて多くの系統が選抜育種されてきた. アカリンドニへの感受性は、環境要因だけでなく遺伝的要因でも異なることが示

され (Gary and Page, 1987), アカリンダニに抵抗性を持つ系統がいくつか見つかった (Szuho et al., 1991; Danka et al., 1995; Danka and Villa, 1996). 例えば, イギリスの Buckfast 系統はアカリンダニに寄生されにくく, 他の感受性系統との交雑系統もアカリンダニ抵抗性を持つ (Milne et al., 1991; Lin et al., 1992, 1996; Danka and Villa, 2000a). ユーゴスラビアの ARS-Y-C-I 系統とその交雑系統は, 他の感受性系統がアカリンダニ寄生率 60–80% を示す時でも 10% 以下の寄生率にとどまった (De Guzman et al., 1998). また, ロシアの沿海地方 (Primorsky 地方) のセイヨウミツバチもアカリンダニ耐性を持ち (De Guzman et al., 2005; Villa and Rinderer, 2008), 寄生率 18–54% のミツバチコロニーにこの系統の女王蜂を導入すると, 3 カ月後には寄生率が 3% 以下に低下した (De Guzman et al., 2002). さらに, セイヨウミツバチを用いてアカリンダニ感受性系統と抵抗性系統の両方向へ選抜を行ったところ, わずか 2 世代でアカリンダニ寄生率に違いが生じた (Page and Gary, 1990; Nasr et al., 2001). 2000 年には, 販売されている女王の 2/3 が抵抗性系統であったという報告もあり (Danka and Villa, 2000b), セイヨウミツバチでは抵抗性系統が広まっていると考えられる. このような抵抗性系統の増加が, セイヨウミツバチで見られるアカリンダニ減少傾向 (本報 3.6 参照) の一要因である可能性がある.

セイヨウミツバチのアカリンダニ抵抗性のメカニズムは不明だが (Page and Guzman-Novoa, 1997), 感受性系統と抵抗性系統では, ダニの産卵数に違いはないものの, 気管に侵入するメスダニの数が系統間で異なることが明らかになった (Danka and Villa, 1996). 気管へのアカリンダニ侵入数の違いは, ダニがミツバチ個体間での移動の際に利用するミツバチ体表炭化水素の違いや (van Engelsdorp and Otis, 2001), 気管入口の毛の違い (Danka and Villa, 1999) では説明できず, ミツバチのグルーミングの違いによって生じると考えられている (Danka and Villa, 1998, 2003, 2005; McMullan and Brown, 2006). また, ミツバチが自分で行うセルフグルーミングよりも, 他個体によるグルーミングの方がアカリンダニに対する効果が高く (Pettis and Pankiw, 1994), セイヨウミツバチが他個体にグルーミングを要求するグルーミングダンス (Land and Seeley, 2004) は, アカリンダニが移動する夜間に多くなり (Pettis and Pankiw, 1998), アカリンダニの存在下で多くなることが明らかになっている (Pettis and Pankiw, 1994).

今後はアカリンダニ耐性形質にも注目した選抜育種が期待されるが (Sammataro et al., 2013), ニホンミツバチなどトウヨウミツバチでは, 選抜育種は行われておらず, 耐性系統なども全くわかっていない. グルーミング行動の解析や遺伝的解析など今後の研究の発展が期待される.

5.4 飼育条件の改善

飼育条件を整えることでアカリンダニ被害を低減できる可能性が指摘されている (Sammataro et al., 2013). 例えば, ミツバチのコロニーは通常 35°C に保たれているが, 室内実験でセイヨウミツバチを 42°C に 6 時間, あるいは 39°C に 2 日間さらすとアカリンダニ数が減少する (Harbo, 1993). また, セイヨウミツバチの羽化前の温度が低い (30°C) と, その後のアカリンダニ寄生率が高くなることが室内実験で示されている (McMullan and Brown, 2005, 2006). このような結果は, アカリンダニ寄生率が夏に低く冬に高いという季節消長 (Otis et al., 1988; Dawicke et al., 1992; Bacandritsos and Saitanis, 2004) と良く一致する. 一方, 23°C という低温で 100 匹程度のセイヨウミツバチを飼育するとアカリンダニ寄生率が低くなるという実験結果もあり (Bailey, 1958), 温度だけでアカリンダニ寄生率の季節消長を説明するのは難しい. しかし, 高温がアカリンダニの寄生を抑制するのは明らかで, 野外でセイヨウミツバチの巣箱を黒く塗ると, 巣箱内の温度が高温になり, 白色の巣箱よりもアカリンダニ寄生率が低くなることが実証された (Harbo, 1993). ニホンミツバチの飼育でよく用いられる重箱式巣箱や角胴巣箱などは, 巣箱が高温になると巣板が落下する“巣落ち”が発生し, 女王蜂の喪失や逃去などの悪影響が出るため, 巣枠式巣箱など巣落ちが生じにくい飼育方法と組み合わせれば, 温度コントロールによるアカリンダニ対策が可能かもしれない.

6. アカリンダニからニホンミツバチを守るために

日本におけるミツバチのアカリンダニ寄生の特徴として, セイヨウミツバチはアカリンダニに寄生されず, ニホンミツバチで多くのコロニーが寄生されていることがあげられる. ニホンミツバチとセイヨウミツバチの生態的特性の違いや飼育管理方法の違いなどが影響していると考えられるが, このミツバチ種間の違いに今後のアカリンダニ対策の大きなヒントがあると期待される. また, 学術的にも, 寄生者と宿主の進化的関係と宿主拡大プロセス, 寄生者に対するミツバチの対抗戦略など, 多くの興味深いテーマが残されている.

ニホンミツバチのアカリンダニ対処法を早急に確立するためには, セイヨウミツバチで試みられた対処法をニホンミツバチで適用可能な方法に修正し, その効果を定量的に示すことが最も近道であると考えられる. このような定量的な試験を行うためには多数のコロニーを用いる必要があるが, セイヨウミツバチに比べて逃去しやすく, 管理が難しいニホンミツバチでは大規模な試験を一度に行うことは困難である. 全国のミツバチ飼養者の協力のもと地道な試験を積み重ねていく必要がある.

有効なアカリンダニ対処法が確立されるまでに, 1. アカ

リンドニの確定診断, 2. データの集約と蓄積, 3. 拡大防止努力, をすぐに始めなければならない。これまで, アカリンドニ寄生に気づかないままコロニーが消滅したり, アカリンドニ寄生が疑われながらもダニの確認作業が行われなかった事例が非常に多くあると考えられる。また, アカリンドニが確認されても公的機関に報告されずにアカリンドニ寄生の実態が十分に把握されてこなかった側面もある。アカリンドニの寄生を確実に診断し, データを国の公共検査機関などを通じて集約・蓄積・公開することが, アカリンドニの分布地域を把握し, 対策を円滑に行うために重要である。さらに, アカリンドニ分布の把握を行うのと同時に, アカリンドニ分布地域から未侵入地域への拡大を防止することが急務である。数年前から趣味としてのニホンミツバチ飼育がブームとなっている。例えばニホンミツバチ愛好家6団体の2008年から2014年にかけての会員数の増減を調査したところ, 会員数が多い2団体(会員数1,800と2,800)では約2.5倍, 会員数250名, 500名の中規模団体ではそれぞれ11.5倍と1.1倍, 100名以下の小規模2団体では約2.7倍と増加している(前田, 未発表)。このようなニホンミツバチ愛好家の増加にともない, ニホンミツバチコロニー確保のため, 多くの譲渡や売買が行われている。安易なミツバチの移動は, アカリンドニがまだ侵入していない地域へアカリンドニを一気に広げてしまう危険性が高いことを認識し, 事前のアカリンドニ検査を行うなど慎重な対応が求められる。

ニホンミツバチにおけるアカリンドニの被害拡大の背景には, アカリンドニに対する正しい知識が十分浸透していなかったことが一因としてあげられる。本報では, セイウミツバチにおけるアカリンドニ研究と, ニホンミツバチにおける最新のアカリンドニ調査の結果を元に, アカリンドニ寄生の現状と対策をまとめた。本報が, 今後のアカリンドニミツバチ研究の進展と, アカリンドニ対策の確立の一助になれば幸いである。

引用文献

- Adlakha, R. L. (1976) Acarine disease of adult honey bees in India. *Am. Bee J.* 116: 344.
- Amrine, J. W. Jr. and R. Noel (2006) Formic acid fumigator for controlling varroa mites in honey bee hives. *Int. J. Acal.* 32: 115-124.
- Anderson, J. (1930a) Isle of Wight Disease in bees. I. *Bee World* 11: 37-42.
- Anderson, J. (1930b) Isle of Wight Disease in bees. II. *Bee World* 11: 50-53.
- Atwal, A. S. (1967) Acarine disease problem of honey bees in the Punjab. *Tech. Rep. Coll. Agric. Punjab Agric. Univ.* 39.
- Bacandritsos, N. K. and C. J. Saitanis (2004) A field study on the long-term incidence of *Acarapis woodi* in Greece. *J. Apic. Res.* 43: 21-26.
- Bailey, L. (1954) The respiratory currents in the tracheal system of the adult honey-bee. *J. Exp. Biol.* 31: 589-593.
- Bailey, L. (1958) The epidemiology of the infestation of the honey-bee, *Apis mellifera* L., by the mite *Acarapis woodi* Rennie and the mortality of infested bees. *Parasitology* 48: 493-506.
- Bailey, L. (1961) The natural incidence of *Acarapis woodi* (Rennie) and the winter mortality of honeybee colonies. *Bee World* 42: 96-100.
- Bailey, L. (1985) *Acarapis woodi*: a modern appraisal. *Bee World* 66: 99-104.
- Bailey, L. (1999) The century of *Acarapis woodi*. *Am. Bee J.* 139: 541-542.
- Bailey, L. and B. V. Ball (1991) Honey Bee Pathology. Academic Press, San Diego. 208 pp.
- Bailey, L. and D. C. Lee (1959) The effect of infestation with *Acarapis woodi* (Rennie) on the mortality of honey bees. *J. Insect Pathol.* 1: 15-24.
- Bailey, L. and J. N. Perry (1982) The diminished incidence of *Acarapis woodi* (Rennie) (Acari: Tarsonemidae) in honey bees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), in Britain. *Bull. Entomol. Res.* 72: 655-662.
- Ball, B. V. (1994) Host-parasite-pathogen interactions. In *New Perspectives on Varroa* (A. Matheson, ed.). International Bee Research Association, Cardiff, UK, pp. 5-11.
- Benoit, P. L. G. (1959) The occurrence of the acarine mite *Acarapis woodi* in the honeybee in the Belgian Congo. *Bee World* 40: 156.
- Borchert, A. (1940) Über die Acarapismilbe sowie Über das problem ihrer Bekämpfung. *Z. F. Parasitenkunde* 12: 86-93.
- Butler, C. G. (1941) A possible new cure for acarine disease of honeybees. *Nature* 148: 86.
- Butler, C. G. (1945) The incidence and distribution of some diseases of the adult honeybee (*Apis mellifera* L.) in England and Wales. *Ann. Appl. Biol.* 32: 344-351.
- Calderone, N. W. and H. Shimanuki (1995) Evaluation of four seed-derived oils as controls for *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) in colonies of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 88: 805-809.
- Calderone, N. W., W. T. Wilson and M. Spivak (1997) Plant extracts used for control of the parasitic mites *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) and *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) in colonies of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 90: 1080-1086.
- Camazine, S. (1985) Tracheal flotation: a rapid method for the detection of honey bee acarine disease. *Am. Bee J.* 125: 104-105.
- Camazine, S., I. Çakmak, K. Cramp, J. Finley, J. Fisher and M. Frazier (1998) How healthy are commercially-produced US honey bee queens? *Am. Bee J.* 138: 677-680.
- Chen, Y. P. and R. Siede (2007) Honey bee viruses. In *Advances in Virus Research*. Vol. 70 (K. Maramorosch, A. J. Shatkin and F. A. Murphy, eds.). Academic Press, Massachusetts, USA, pp. 33-80.
- Chen, Y. W., C. H. Wang, J. An and K. K. Ho (2000) Susceptibility of the Asian honey bee, *Apis cerana*, to American foulbrood, *Paenibacillus larvae*. *J. Apic. Res.* 39: 169-175.
- Clark, K. J. (1991) Winter survival times of colonies infested at vari-

- ous levels by tracheal mites. *Am. Bee J.* 131: 773.
- Clark, K. J. and N. J. Gates (1991) Tracheal mite control trials in British Columbia. *Am. Bee J.* 131: 773.
- Colin, M. E., J. P. Faucon, A. Giauffret and C. Sarrazin (1979) A new technique for the diagnosis of acarine infestation in honey bees. *J. Apic. Res.* 18: 222–224.
- Cox, R. L., W. T. Wilson, D. L. Maki and A. Stoner (1986) Chemical control of the honey bee tracheal mite, *Acarapis woodi*. *Am. Bee J.* 126: 828.
- Cox, R. L., J. O. Moffett, M. Ellis and W. T. Wilson (1988) Long-term beneficial effects of menthol treatment on honey bee colonies infested with tracheal mites (*Acarapis Woodi*). *Am. Bee J.* 128: 801.
- Cox, R. L., J. O. Moffett, W. T. Wilson and M. Ellis (1989) Effects of late spring and summer menthol treatment on colony strength, honey production and tracheal mite infestation levels. *Am. Bee J.* 129: 547–549.
- Danka, R. G. and J. D. Villa (1996) Influence of resistant honey bee hosts on the life history of the parasite *Acarapis woodi*. *Exp. Appl. Acarol.* 20: 313–322.
- Danka, R. G. and J. D. Villa (1998) Evidence of autogrooming as a mechanism of honey bee resistance. *J. Apic. Res.* 37: 39–46.
- Danka, R. G. and J. D. Villa (1999) Paravestibular hairs of British Buckfast honey bees do not regulate genetic resistance to *Acarapis woodi*. *J. Apic. Res.* 38: 221–223.
- Danka, R. G. and J. D. Villa (2000a) Inheritance of resistance to *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) in first-generation crosses of honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 93: 1602–1605.
- Danka, R. G. and J. D. Villa (2000b) A survey of tracheal mite resistance levels in US commercial queen breeder colonies. *Am. Bee J.* 140: 405–407.
- Danka, R. G. and J. D. Villa (2003) Autogrooming by resistant honey bees challenged with individual tracheal mites. *Apidologie (Celle)* 34: 591–596.
- Danka, R. G. and J. D. Villa (2005) An association in honey bees between autogrooming and the presence of migrating tracheal mites. *Apidologie (Celle)* 36: 331–333.
- Danka, R. G., J. D. Villa, T. E. Rinderer and G. T. Delatte (1995) Field test of resistance to *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) and of colony production by four stocks of honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 88: 584–591.
- Dawicke, B., G. Otis, C. Scott-Dupree and M. Nasr (1992) Host preference of the honey bee tracheal mite (*Acarapis woodi* (Rennie)). *Exp. Appl. Acarol.* 15: 83–98.
- De Guzman, L. I., T. E. Rinderer and G. T. Delatte (1998) Comparative resistance of four honey bee (Hymenoptera: Apidae) stocks to infestation by *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae). *J. Econ. Entomol.* 91: 1078–1083.
- De Guzman, L. I., T. E. Rinderer, G. T. Delatte, J. A. Stelzer, L. D. Beaman and V. Kuznetsov (2002) Resistance to *Acarapis woodi* by honey bees from far-eastern Russia. *Apidologie (Celle)* 33: 411–415.
- De Guzman, L. I., T. E. Rinderer, M. Bigalk, H. Tubbs and S. J. Bernard (2005) Russian honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies: *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) infestations and overwintering survival. *J. Econ. Entomol.* 98: 1796–1801.
- De Jong, D., R. A. Morse and G. C. Eickwort (1982) Mite pests of honey bees. *Annu. Rev. Entomol.* 27: 229–252.
- Delfinado-Baker, M. (1984) *Acarapis woodi* in the United States. *Am. Bee J.* 124: 805–806.
- Delfinado-Baker, M. and E. W. Baker (1982) Notes on honey bee mites of the genus *Acarapis hirst* (Acari: Tarsonemidae). *Int. J. Acarol.* 8: 211–226.
- Delfinado-Baker, M., E. W. Baker and A. C. G. Phoon (1989) Mites (Acari) associated with bees (Apidae) in Asia, with description of a new species. *Am. Bee J.* 129: 609–613.
- Dietz, A., D. S. Hurley, J. S. Pettis and F. A. Eischen (1987) Controlling *Acarapis woodi* (Rennie) in package bee colonies with Apitol. *Am. Bee J.* 127: 843.
- Downey, D. L. and M. L. Winston (2001) Honey bee colony mortality and productivity with single and dual infestations of parasitic mite species. *Apidologie (Celle)* 32: 567–575.
- Eckert, J. E. (1961) *Acarapis* mites of the honey bee, *Apis mellifera* Linnaeus. *J. Insect Pathol.* 3: 409–425.
- Eickwort, G. C. (1988) The origins of mites associated with honey bees. In *Africanized Honey Bees and Bee Mites* (G. R. Needham, R. E. J. Page, M. Delfinado-Baker and C. E. Bowman eds.). Ellis Horwood Ltd., Chichester, UK, pp. 327–338.
- Eickwort, G. C. (1990) Associations of mites with social insects. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 469–488.
- Eickwort, G. C. (1997) Mites: An overview. In *Honey Bee Pests, Predators, and Diseases*. 3rd. ed. (R. A. Morse and K. Flottum, eds.). A. I. Root Company, Medina, OH, pp. 241–250.
- Eischen, F. A. (1987) Overwintering performance of honey bee colonies heavily infested with *Acarapis woodi* (Rennie). *Apidologie (Celle)* 18: 293–304.
- Eischen, F. A., J. S. Pettis and A. Dietz (1986) Prevention of *Acarapis woodi*; infestation in queen honey bees with Amitraz. *Am. Bee J.* 126: 498–500.
- Eischen, F. A., D. Cardoso-Tamez, A. Dietz and G. O. Ware (1989a) Cymiazole, a systemic acaricide that controls *Acarapis woodi* (Rennie) infesting honey bees. II. An apiary test. *Apidologie (Celle)* 20: 41–51.
- Eischen, F. A., D. Cardoso-Tamez, W. T. Wilson and A. Dietz (1989b) Honey production of honey bee colonies infested with *Acarapis woodi* (Rennie). *Apidologie (Celle)* 20: 1–8.
- Ellis, M. D. and F. P. Baxendale (1997) Toxicity of seven monoterpenoids to tracheal mites (Acari: Tarsonemidae) and their honey bee (Hymenoptera: Apidae) hosts when applied as fumigants. *J. Econ. Entomol.* 90: 1087–1091.
- Evans, J. D., J. S. Pettis and I. B. Smith (2007) A diagnostic genetic test for the honey bee tracheal mite. *J. Apic. Res.* 46: 195–197.
- Ewing, H. E. (1922) Studies on the taxonomy and biology of the tarsonemid mites, together with a note on the transformations of *Acarapis (Tarsonemus) woodi* Rennie. (Acarina). *Can. Entomol.* 54: 104–113.
- Fichter, B. L. (1988) ELISA detection of *Acarapis woodi*. In

- Africanized Honey Bees and Bee Mites* (G. R. Needham, R. E. J. Page, M. Delfinado-Baker and C. E. Bowman, eds.). Ellis Horwood Ltd., Chichester, UK, pp. 526–529.
- Free, J. B. (1958) The drifting of honey-bees. *J. Agric. Sci.* 51: 294–306.
- Furgala, B., S. Duff, S. Aboulfaraj, D. Ragsdale and R. Hyser (1989) Some effects of the honey bee tracheal mite (*Acarapis woodi* Rennie) on non-migratory, wintering honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies in east central Minnesota. *Am. Bee J.* 129: 195–197.
- Garrido-Bailón, E., C. Bartolomé, L. Prieto, C. Botías, A. Martínez-Salvador, A. Meana, R. Martín-Hernández and M. Higes (2012) The prevalence of *Acarapis woodi* in Spanish honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Exp. Parasitol.* 132: 530–536.
- Gary, N. E. and J. R. E. Page Jr. (1987) Phenotypic variation in susceptibility of honey bees, *Apis mellifera*, to infestation by tracheal mites, *Acarapis woodi*. *Exp. Appl. Acarol.* 3: 291–305.
- Gary, N. E. and J. R. E. Page (1989) Tracheal mite (Acari: Tarsonemidae) infestation effects on foraging and survivorship of honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 82: 734–739.
- Gary, N., R. Page Jr. and K. Lorenzen (1989) Effect of age of worker honey bees (*Apis mellifera*) on tracheal mite (*Acarapis woodi*) infestation. *Exp. Appl. Acarol.* 7: 153–160.
- Giordani, G. (1967) Laboratory research on *Acarapis woodi* Rennie, the causative agent of acarine disease of the honeybee. Note 5. *J. Apic. Res.* 6: 147–157.
- Goka, K., K. Okabe, M. Yoneda and S. Niwa (2001) Bumblebee commercialization will cause worldwide migration of parasitic mites. *Mol. Ecol.* 10: 2095–2099.
- Grant, G., D. Nelson, P. Olsen and W. A. Rice (1993) The ELISA detection of tracheal mites in whole honey bee samples. *Am. Bee J.* 133: 652–655.
- Harbo, J. R. (1993) Field and laboratory tests that associate heat with mortality of tracheal mites. *J. Apic. Res.* 32: 159–165.
- Harrison, J. F., S. Camazine, J. H. Marden, S. D. Kirkton, A. Roza and X. Yang (2001) Mite not make it home: tracheal mites reduce the safety margin for oxygen delivery of flying honeybees. *J. Exp. Biol.* 204: 805–814.
- Herbert, E. W. J., H. Shimanuki and J. C. J. Matthenius (1987) The effect of two candidate compounds on *Acarapis woodi* in New Jersey. *Am. Bee J.* 127: 776–778.
- Herbert, E. W. J., H. Shimanuki and J. C. J. Matthenius (1988) An evaluation of menthol placement in hives of honey bees for the control of *Acarapis woodi*. *Am. Bee J.* 128: 185–187.
- Hirschfelder, H. and H. Sachs (1952) Recent research on the acarine mite. *Bee World* 33: 201–209.
- Hirst, S. (1921) On the mite (*Acarapis woodi*, Rennie) associated with Isle of Wight Bee disease. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 7: 509–519.
- Hoppe, H., W. Ritter and E. W. C. Stephen (1989) The control of parasitic bee mites: *Varroa jacobsoni*, *Acarapis woodi* and *Tropilaelaps clareae* with formic acid. *Am. Bee J.* 129: 739–742.
- Husband, R. W. and R. N. Sinha (1970) A revision of the genus *Locustacarus* with a key to genera of the family Podapolipidae (Acarina). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1152–1162.
- Imdorf, A., S. Bogdanov, R. I. Ochoa and N. W. Calderone (1999) Use of essential oils for the control of *Varroa jacobsoni* Oud. in honey bee colonies. *Apidologie (Celle)* 30: 209–228.
- Jeffree, E. P. (1959) The world distribution of acarine disease of honeybees and its probable dependence on meteorological factors. *Bee World* 40: 4–15.
- Kamatou, G. P. P., I. Vermaak, A. M. Viljoen and B. M. Lawrence (2013) Menthol: A simple monoterpene with remarkable biological properties. *Phytochemistry* 96: 15–25.
- Kevan, P. G. (1995) *The Asiatic Hive Bee: Apiculture, Biology, and Role in Sustainable Development in Tropical and Subtropical Asia*. Enviroquest Ltd., Cambridge, Canada. 315 pp.
- Knox, D. A. and H. Shimanuki (1997) Laboratory diagnosis of honey bee diseases. In *Honey Bee Pests, Predators and Diseases*. 3rd. ed. (R. A. Morse and K. Flottum, eds.). A. I. Root Company, Medina, OH, pp. 538–549.
- Kochansky, J. and H. Shimanuki (1999) Development of a gel formulation of formic acid for control of parasitic mites of honey bees. *J. Agric. Food Chem.* 47: 3850–3853.
- Kojima, Y., T. Toki, T. Morimoto, M. Yoshiyama, K. Kimura and T. Kadowaki (2011a) Infestation of Japanese native honey bees by tracheal mite and virus from non-native European honey bees in Japan. *Microb. Ecol.* 62: 895–906.
- Kojima, Y., M. Yoshiyama, K. Kimura and T. Kadowaki (2011b) PCR-based detection of a tracheal mite of the honey bee *Acarapis woodi*. *J. Invert. Path.* 108: 135–137.
- Komeili, A. B. and J. T. Ambrose (1990) Biology, ecology and damage of tracheal mites on honey bees (*Apis mellifera*). *Am. Bee J.* 130: 423–429.
- Komeili, A. B. and J. T. Ambrose (1991) Electron microscope studies of the tracheae and flight muscles of noninfested, *Acarapis woodi* infested, and crawling honey bees (*Apis mellifera*). *Am. Bee J.* 131: 253–257.
- Kraus, B. and R. E. Page (1995) Effect of *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae) on feral *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) in California. *Environ. Entomol.* 24: 1473–1480.
- Kronenberg, F. and H. C. Heller (1982) Colonial thermoregulation in honey bees (*Apis mellifera*). *J. Comp. Physiol.* 148: 65–76.
- Land, B. B. and T. D. Seeley (2004) The grooming invitation dance of the honey bee. *Ethology* 110: 1–10.
- Lee, D. C. (1963) The susceptibility of honey bees of different ages to infestation by *Acarapis woodi* (Rennie). *J. Insect Pathol.* 5: 11–15.
- Lin, D., G. W. Otis, M. E. Nasr and C. D. Seott-Dupree (1992) Comparative tracheal mite resistance of Canadian and Buckfast bees. *Am. Bee J.* 132: 810.
- Lin, H., G. Otis and C. Scott-Dupree (1996) Comparative resistance in Buckfast and Canadian stocks of honey bees (*Apis mellifera* L.) to infestation by honey bee tracheal mites (*Acarapis woodi* (Rennie)). *Exp. Appl. Acarol.* 20: 87–101.
- Lindquist, E. E. (1986) The world genera of *Tarsonemidae* (Acari: Heterostigmata): A morphological, phylogenetic, and systematic revision, with a reclassification of family-group taxa in

- Heterostigmata. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 136: 1–517.
- Liu, T. P. (1990) Ultrastructure of the flight muscle of worker honey bees heavily infested by the tracheal mite *Acarapis woodi*. *Apidologie (Celle)* 21: 537–540.
- Liu, T. P. (1995) A rapid differential staining technique for live and dead tracheal mites. *Canadian Beekeeping* 18: 155.
- Liu, T. P., B. Mobus and G. Braybrook (1989) A scanning electron microscope study on the prothoracic tracheae of the honeybee, *Apis mellifera* L., infested by the mite, *Acarapis woodi* (Rennie). *J. Apic. Res.* 28: 81–84.
- Lorenzen, K. and N. E. Gary (1986) Modified dissection technique for diagnosis of tracheal mites (Acari: Tarsonemidae) in honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 79: 1401–1403.
- Maeda, T. (2015) Effects of tracheal mite infestation on Japanese honey bee, *Apis cerana japonica*. *J. Acarol. Soc. Jpn.*, Proceedings of the 14th International Congress of Acarology (in press).
- 前田太郎 (2015) 日本におけるミツバチのアカリンダニ感染の現状. 日本ダニ学会誌24: 9–17. [Maeda, T. (2015) Infestation of honey bees by tracheal mites, *Acarapis woodi*, in Japan. *J. Acarol. Soc. Jpn.* 24: 9–17.]
- Maki, D. L., W. T. Wilson and R. L. Cox (1986) Infestation by *Acarapis woodi* and its effect on honey bee longevity in laboratory cage studies. *Am. Bee J.* 126: 832.
- Mann Lake Supply (2014) Beekeeping Supplies for Beekeepers. <http://www.mannlakeltd.com/>
- Matheson, A. (1993) World bee health report. *Bee World* 74: 176–212.
- Matheson, A. (1997) Country records for honey bee diseases parasites and pests. In *Honey Bee Pests, Predators and Diseases*. 3rd ed. (R. A. Morse and K. Flottum, eds.). A. I. Root Company, Medina, OH, pp. 586–602.
- McMullan, J. B. and M. J. Brown (2005) Brood pupation temperature affects the susceptibility of honeybees (*Apis mellifera*) to infestation by tracheal mites (*Acarapis woodi*). *Apidologie (Celle)* 36: 97–105.
- McMullan, J. B. and M. J. Brown (2006) The role of autogrooming in the differential susceptibility to tracheal mite (*Acarapis woodi*) infestation of honeybees (*Apis mellifera*) held at both normal and reduced temperatures during pupation. *Apidologie (Celle)* 37: 471–479.
- McMullan, J. B. and M. J. Brown (2009) A qualitative model of mortality in honey bee (*Apis mellifera*) colonies infested with tracheal mites (*Acarapis woodi*). *Exp. Appl. Acarol.* 47: 225–234.
- Melathopoulos, A. P., M. L. Winston, R. Whittington, H. Higo and M. Le Doux (2000a) Field evaluation of neem and canola oil for the selective control of the honey bee (Hymenoptera: Apidae) mite parasites *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) and *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae). *J. Econ. Entomol.* 93: 559–567.
- Melathopoulos, A. P., M. L. Winston, R. Whittington, T. Smith, C. Lindberg, A. Mukai and M. Moore (2000b) Comparative laboratory toxicity of neem pesticides to honey bees (Hymenoptera: Apidae), their mite parasites *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) and *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae), and brood pathogens *Paenibacillus larvae* and *Ascosphaera apis*. *J. Econ. Entomol.* 93: 199–209.
- Menapace, D. M. and W. T. Wilson (1980) *Acarapis woodi* mites found in honey bees from Colombia. *Am. Bee J.* 120: 761–762.
- Milne, C. P., G. W. Otis, F. A. Eischen and J. M. Dormaier (1991) A comparison of tracheal mite resistance in two commercially available stocks of honey bees. *Am. Bee J.* 131: 713–718.
- Milne, P. S. (1948) Acarine disease of bees. *J. UK Ministry. Agri. Fish.* 54: 473–477.
- Moffett, J. O., R. L. Cox, M. Ellis, R. Rivera, W. T. Wilson, D. Cardoso-T and J. Vargas-C (1989) Menthol reduces winter populations of tracheal mites, *Acarapis woodi*, in honey bees from Mexico and Nebraska. *Southwest. Entomologist* 14: 57–65.
- Morgenthaler, O. (1933) *Acarapis woodi* in queens. *Bee World* 14: 81.
- Morgenthaler, O. (1938) Infestation of honey bees by mites, a new form of parasitism? *Mitt. Natforsch. Ges. Bern* 133–147.
- Morison, G. D., E. P. Jeffree, L. Murray and M. D. Allen (1956) Acarine and nosema diseases of honeybees in Britain, 1925–47. *Bull. Entomol. Res.* 46: 753–759.
- Morse, R. A. and G. C. Eickwort (1990) *Acarapis woodi*, a recently evolved species? In *Proc. Int. Symp. Recent Res. Bee Pathol.* (W. R. R. Litter, ed.). Apimondia, Gent, Belgium, pp. 102–107.
- Mossadegh, M. S. and R. Bahreini (1994) *Acarapis* mites of honeybee, *Apis mellifera* in Iran. *Exp. Appl. Acarol.* 18: 503–506.
- Mozes-Koch, R. and U. Gerson (1997) Guanine visualization: a new method for diagnosing tracheal mite infestation of honey bees. *Apidologie (Celle)* 28: 3–9.
- Muniz-Suarez, M. (1955) Acarine disease in Uruguay. *Apic. Americano* 1: 4–7.
- 中村千里 (1988) アカリンダニ (*Acarapis woodi* Rennie) の寄生生態. ミツバチ科学 9: 7–12. [Nakamura, C. (2015) A review on the bionomics of the acarine mite, *Acarapis woodi*. *Honeybee Sci.* 9: 7–12.]
- Nascimento, C. B. (1970) Investigation on internal and external parasites of honeybees (in Brazil). *1st Brazilian Beekeeping Congress*: 199–207.
- Nasr, M. E., G. W. Otis and C. D. Scott-Dupree (2001) Resistance to *Acarapis woodi* by honey bees (Hymenoptera: Apidae): divergent selection and evaluation of selection progress. *J. Econ. Entomol.* 94: 332–338.
- Nelson, D., P. Sporns, P. Kristiansen, P. Mills and M. Li (1993) Effectiveness and residue levels of 3 methods of menthol application to honey bee colonies for the control of tracheal mites. *Apidologie (Celle)* 24: 549–556.
- Neumann, P., R. F. A. Moritz and D. Mautz (2000) Colony evaluation is not affected by drifting of drone and worker honeybees (*Apis mellifera* L.) at a performance testing apiary. *Apidologie (Celle)* 31: 67–79.
- Nixon, M. (1982) Preliminary world maps of honeybee diseases and parasites. *Bee World* 63: 23–42.
- 農研機構 (2010) ミツバチ不足に関する調査研究報告書. <https://www.naro.affrc.go.jp/nilgs/project/honeybee/029486.html>
- [National Agriculture and Food Organization (2010) Report for

- the shortage of honey bees.]
- 農林水産省 (2014) 監視伝染病の発生状況. http://www.maff.go.jp/j/syouan/douei/kansi_densen/kansi_densen.html [Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (2014) The outbreak situation of the monitoring epidemic.]
- Okabe, K., T. Nakamura and T. Gotoh (2000) Preliminary study of mites associated with the Japanese honey bee, *Apis cerana japonica* Radoszkowski (Hymenoptera: Apidae). *J. Acarol. Soc. Jpn.* 9: 23–30.
- Ono, M., I. Okada and M. Sasaki (1987) Heat production by balling in the Japanese honeybee, *Apis cerana japonica* as a defensive behavior against the hornet, *Vespa simillima xanthoptera* (Hymenoptera: Vespidae). *Experientia* 43: 1031–1034.
- Orantes, F. J. and P. García-Fernández (1997) A scientific note on the current low levels of honey bee tracheal mite in southern Spain. *Apidologie (Celle)* 28: 149–150.
- Örösi-Pál, Z. (1934) Bau, entwicklung und lebensweise des biennenparasiten acarapis woodi (Acarina). *Zeitschrift Für Parasitenkunde* 7: 233–267.
- Otis, G. W. (1990) Results of a survey on the economic impact of tracheal mites. *Am. Bee J.* 130: 28–31.
- Otis, G. W. and C. D. Scott-dupree (1992) Effects of *Acarapis woodi* on overwintered colonies of honey bees (Hymenoptera: Apidae) in New York. *J. Econ. Entomol.* 85: 40–46.
- Otis, G. W., J. B. Bath, D. L. Randall and G. M. Grant (1988) Studies of the honey bee tracheal mite (*Acarapis woodi*) (Acari: Tarsonemidae) during winter. *Can. J. Zool.* 66: 2122–2127.
- Otterstatter, M. C. and T. L. Whidden (2004) Patterns of parasitism by tracheal mites (*Locustacarus buchneri*) in natural bumble bee populations. *Apidologie (Celle)* 35: 351–357.
- Owens, C. D. (1971) The thermology of wintering honey bee colonies. *USDA Tech. Bull.* 1429: 1–32.
- Page, J. R. E. and E. Guzman-Novoa (1997) The genetic basis of disease resistance. In *Honey Bee Pests, Predators and Diseases*, 3rd ed. (J. R. A. Morse and K. Flottum, eds.). A. I. Root Company, Medina, OH, pp. 471–491.
- Page, R. Jr. and N. Gary (1990) Genotypic variation in susceptibility of honey bees (*Apis mellifera*) to infestation by tracheal mites (*Acarapis woodi*). *Exp. Appl. Acarol.* 8: 275–283.
- Peer, D. J., J. Gruszka and A. Tremblay (1987) Preliminary observations on the impact of *Acarapis woodi* on the development of package bee colonies. *Saskatchewan Beekeepers Association* 81: 1–8.
- Peng, Y.-S., Y. Fang, S. Xu and L. Ge (1987) The resistance mechanism of the Asian honey bee, *Apis cerana* Fabr., to an ectoparasitic mite, *Varroa jacobsoni* Oudemans. *J. Invert. Path.* 49: 54–60.
- Peng, Y.-S. and M. E. Nasr (1985) Detection of honeybee tracheal mites (*Acarapis woodi*) by simple staining techniques. *J. Invert. Path.* 46: 325–331.
- Pettis, J. S. and T. Pankiw (1994) Grooming behavior by the honey bee and tracheal mite dispersal. *Am. Bee J.* 134: 834–835.
- Pettis, J. S. and T. Pankiw (1998) Grooming behavior by *Apis mellifera* L. in the presence of *Acarapis woodi* (Rennie) (Acari: Tarsonemidae). *Apidologie (Celle)* 29: 241–253.
- Pettis, J. S. and W. T. Wilson (1989) Reproduction of *Acarapis woodi* as related to seasonal host longevity. *Am. Bee J.* 129: 820.
- Pettis, J. S. and W. T. Wilson (1996) Life history of the honey bee tracheal mite (Acari: Tarsonemidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89: 368–374.
- Pettis, J., R. Cox and W. Wilson (1988) Efficacy of fluvalinate against the honey bee tracheal mite, *Acarapis woodi*, under laboratory conditions. *Am. Bee J.* 128: 806.
- Pettis, J. S., A. Dietz and F. A. Eischen (1989) Incidence rates of *Acarapis woodi* (Rennie) in queen honey bees of various ages. *Apidologie (Celle)* 20: 69–75.
- Pettis, J. S., W. T. Wilson and F. A. Eischen (1992) Nocturnal dispersal by female *Acarapis woodi* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Exp. Appl. Acarol.* 15: 99–108.
- Pfeiffer, K. J. and K. Crailsheim (1998) Drifting of honeybees. *Insectes Soc.* 45: 151–167.
- Phelan, P. L., A. Smith and G. Needham (1991) Mediation of host selection by cuticular hydrocarbons in the honeybee tracheal mite *Acarapis woodi* (Rennie). *J. Chem. Ecol.* 17: 463–473.
- Phillips, E. F. (1922) The occurrence of diseases of adult bees. *USDA Circ.* 218.
- Ragsdale, D. W. and B. Furgala (1987) A serological approach to the detection of *Acarapis woodi* parasitism of *Apis mellifera*. *Apidologie (Celle)* 18: 1–10.
- Ragsdale, D. W. and K. M. Kjer (1989) Diagnosis of tracheal mite (*Acarapis woodi* Rennie) parasitism of honey bees using a monoclonal based enzyme-linked immunosorbent assay. *Am. Bee J.* 129: 550–553.
- Rennie, J. (1921) Isle of Wight disease in hive bees—acarine disease: The organism associated with the disease—*Tarsonemus woodi*, n. sp. *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc.* 52: 768–779.
- Rennie, J., P. B. White and E. J. Harvey (1921) The etiology of the disease. *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc.* 52: 737–754.
- Rice, N. D., M. L. Winston, R. Whittington and H. A. Higo (2002) Comparison of release mechanisms for botanical oils to control *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) and *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) in colonies of honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 95: 221–226.
- Royce, L. A., G. W. Krantz, L. A. Ibay and D. M. Burgett (1988) Some observations on the biology and behavior of *Acarapis woodi* and *Acarapis dorsalis* in Oregon. In *Africanized Honey Bees and Bee Mites* (G. R. Needham, R. E. J. Page, M. Delfinado-Baker and C. E. Bowman, eds.). Ellis Horwood Ltd., Chichester, UK, pp. 498–505.
- Sachs, H. G. (1958) Versuch zur Züchtung der Tracheenmilbe, *Acarapis woodi*. *Z. Bienenforsch* 4: 107–113.
- Sammataro, D. (2006) An easy dissection technique for finding the tracheal mite, *Acarapis woodi* (Rennie) (Acari: Tarsonemidae), in honey bees, with video link. *Int. J. Acal.* 32: 339–343.
- Sammataro, D. and G. Needham (1996) Host-seeking behaviour of tracheal mites (Acari: Tarsonemidae) on honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Exp. Appl. Acarol.* 20: 121–136.
- Sammataro, D., U. Gerson and G. Needham (2000) Parasitic mites of honey bees: life history, implications, and impact. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 519–548.

- Sammataro, D., L. De Guzman, S. George, R. Ochoa and G. Otis (2013) Standard methods for tracheal mite research. *J. Apic. Res.* 52 : (COLOSS BEEBOOK-Special Issue).
- Sasaki, M., M. Ono, S. Asada and T. Yoshida (1991) Oriental orchid (*Cymbidium pumilum*) attracts drones of the Japanese honeybee (*Apis cerana japonica*) as pollinators. *Experientia* 47: 1229–1231.
- Schneider, H. (1941) Untersuchung über die *Acarapis* Milben der Honigbiene. Die Flügel und Hinterleibsmilbe. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 18: 318–327.
- Scott-Dupree, C. D. and G. W. Otis (1992) The efficacy of four miticides for the control of *Acarapis woodi* (Rennie) in a fall treatment program. *Apidologie (Celle)* 23: 97–106.
- Shimanuki, H. and D. A. Knox (1991) Diagnosis of Honey Bee Diseases. USDA, 53 pp.
- Shutler, D., K. Head, K. L. Burgher-MacLellan, M. J. Colwell, A. L. Levitt, N. Ostiguy and G. R. Williams (2014) Honey bee *Apis mellifera* parasites in the absence of *Nosema ceranae* fungi and *Varroa destructor* mites. *PLoS ONE* 9 : e98599.
- Skinner, J. A., J. P. Parkman and M. D. Studer (2001) Evaluation of honey bee miticides, including temporal and thermal effects on formic acid gel vapours, in the central south-eastern USA. *J. Apic. Res.* 40: 81–89.
- Stabentheiner, A., H. Pressl, T. Papst, N. Hrassnigg and K. Crailsheim (2003) Endothermic heat production in honeybee winter clusters. *J. Exp. Biol.* 206: 353–358.
- Sugahara, M. and F. Sakamoto (2009) Heat and carbon dioxide generated by honeybees jointly act to kill hornets. *Naturwissenschaften* 96: 1133–1136.
- Szuho, T. I., L. P. Lefkovitch and K. J. Clurk (1991) Comparative resistance of honey bees from a closed population to infestation by tracheal mites. *Am. Bee J.* 131: 643–645.
- Taki, H., K. Okabe, Y. Yamaura, T. Matsuura, M. Sueyoshi, S. Makino and K. Maeto (2010) Effects of landscape metrics on *Apis* and non-*Apis* pollinators and seed set in common buckwheat. *Basic Appl. Ecol.* 11: 594–602.
- Thoenes, S. C. and S. L. Buchmann (1992) Colony abandonment by adult honey bees: a behavioural response to high tracheal mite infestation? *J. Apic. Res.* 31: 167–168.
- Underwood, R. M. and R. W. Currie (2009) Indoor winter fumigation with formic acid for control of *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) and nosema disease, *Nosema* sp. *J. Econ. Entomol.* 102: 1729–1736.
- van Engelsdorp, D. and G. W. Otis (2001) The role of cuticular compounds in the resistance of honey bees (*Apis mellifera*) to tracheal mites (*Acarapis woodi*). *Exp. Appl. Acarol.* 25: 593–603.
- Vandenberg, J. D. and H. Shimanuki (1990) Effect of amitraz treatments on honey bees and on the honey bee tracheal mite. *Apidologie (Celle)* 21: 243–247.
- Vecchi, M. A. and G. Giordani (1968) Chemotherapy of acarine disease I. Laboratory tests. *J. Invert. Path.* 10: 390–416.
- Villa, J. D. and T. E. Rinderer (2008) Inheritance of resistance to *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) in crosses between selected resistant Russian and selected susceptible U.S. honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 101: 1756–1759.
- Warrit, N. and C. Lekprayoon (2011) Asian honeybee mites. In *Honeybees of Asia* (H. R. Hepburn and S. E. Radloff, eds.). Springer, Berlin, pp. 347–368.
- Wehrle, L. P. and P. S. Welch (1925) The occurrence of mites in the tracheal system of certain Orthoptera. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 18: 35–44.
- White, P. B. (1921) The pathology of Isle of Wight Disease in hive bees. *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc.* 52: 755–764.
- Whittington, R., M. L. Winston, A. P. Melathopoulos and H. A. Higo (2000) Evaluation of the botanical oils neem, thymol, and canola sprayed to control *Varroa jacobsoni* Oud. (Acari: Varroidae) and *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) in colonies of honey bees (*Apis mellifera* L., Hymenoptera: Apidae). *Am. Bee J.* 140: 567–572.
- Wilson, W. T. and R. A. Nunamaker (1982) The infestation of honey bees in Mexico with *Acarapis woodi*. *Am. Bee J.* 122: 503–505.
- Wilson, W. T., D. L. Maki, J. Vargas-C, R. L. Cox and W. L. Rublink (1988a) Honey bee swarm frequency and tracheal mite infestation levels in bait hives along the U. S./Mexico border. *Am. Bee J.* 128: 811–812.
- Wilson, W. T., J. O. Moffett, R. L. Cox, D. L. Maki, H. Richardson and R. Rivera (1988b) Menthol treatment for *Acarapis woodi* control in *Apis mellifera* and the resulting residues in honey. In *Africanized Honey Bees and Bee Mites* (G. R. Needham, R. E. J. Page, M. Delfinado-Baker and C. E. Bowman, eds.). Ellis Horwood Ltd., Chichester, UK, pp. 535–540.
- Wilson, W. T., J. S. Pettis, C. E. Henderson and R. A. Morse (1997) Tracheal mites. In *Honey Bee Pests, Predators, and Diseases*. 3rd. ed. (R. A. Morse and K. Flottum, eds.). A. I. Root Company, Medina, OH, pp. 255–277.
- Yoshiyama, M. and K. Kimura (2009) Bacteria in the gut of Japanese honeybee, *Apis cerana japonica*, and their antagonistic effect against *Paenibacillus larvae*, the causal agent of American foulbrood. *J. Invert. Path.* 102: 91–96.
- Yoneda, M., H. Furuta, K. Tsuchida, K. Okabe and K. Goka (2008) Commercial colonies of *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) are reservoirs of the tracheal mite *Locustacarus buchneri* (Acari: Podapolipidae). *Appl. Entomol. Zool. (Jpn.)* 43: 73–76.