

令和 7 年度持続的生産強化対策事業  
養蜂等振興強化推進（全国公募事業）

## 養蜂技術指導手引書 2025



# ミツバチ ヘギイタダニの 病理学



一般社団法人 日本養蜂協会

養蜂技術指導手引書 2025

# ミツバチヘギイタダニの病理学

中村 純

一般社団法人 日本養蜂協会



# 目次

<b>はじめに</b>	<b>4</b>
蜂群の越冬期損失はダニとウイルスが原因 バロア症にどう向き合うか 防除対策の前に確かな知識を	
<b>ミツバチヘギイタダニの病理学</b>	<b>7</b>
ミツバチの蛹の体液量 ミツバチヘギイタダニによる吸血量 体液の喪失がもたらす影響 免疫機能にもたらす影響 唾液腺由来の毒性タンパク質 各種の外部ストレスとダニの寄生 ミツバチの行動に与える影響 ダニの寄生が蜂群に与える影響 ダニの寄生率と蜂群の経済的被害 ダニだけでは説明できない問題	
<b>ミツバチとウイルス</b>	<b>19</b>
ウイルスの伝播様式 1) 水平伝播 2) 垂直伝播 3) 蜂群間伝播 4) 感染組織 ウイルス媒介者としてのミツバチヘギイタダニ ダニが媒介するウイルス ダニの体内で増殖するウイルス	
<b>縮れ翅ウイルス (DWV)</b>	<b>27</b>
縮れ翅ウイルスの変異株 1) 縮れ翅ウイルスの変異株：DWV-A 2) 縮れ翅ウイルスの変異株：DWV-B 3) 縮れ翅ウイルスの変異株：DWV-C 4) 縮れ翅ウイルスの変異株：DWV-D 懸念される DWV-B の台頭 なぜ DWV-B に置き換わるのか？ ウイルスに感染してもダニは影響を受けない？ 縮れ翅ウイルスのミツバチ以外への越種感染	
<b>ダニ＝ウイルス同盟</b>	<b>37</b>
<b>引用文献</b>	<b>39</b>
<b>あとがき</b>	<b>53</b>

# はじめに

## 蜂群の越冬期損失はダニとウイルスが原因

2006 年の蜂群崩壊症候群 (Colony Collapse Disorder, CCD) の発生を契機に、アメリカでは養蜂家を対象とした蜂群損失に関する調査が例年行われてきた。2025 年春の調査では、飼養規模ごとの変動が大きいものの、蜂群数の大部分を占める大規模 (500 群超) 商業養蜂家の全国の平均年間損失率が 62.3% に達する事態に陥った (Nearman et al, 2025)。通常 20 ~ 25% といわれる越冬期の損失 (越冬の失敗だが、原因は特定されていない) 水準が、蜂群崩壊症候群の発生後の 2008 年に 36% に達したことで内外の注目を集めたが (vanEngelsdorp et al, 2008)、今回はそれをはるかに上回る損失であった。

この事態を受けてアメリカ農務省の研究者グループが投稿した 2 本の論文 (Nearman et al, 2025; Lamas et al, 2025) が、投稿された科学誌での掲載より前に、掲載のための査読手続きを経る前の原稿を事前公開するプレプリントサーバーの bioRxiv (バイオアーカイブ, コールド・スプリング・ハーバー研究所主宰) で公開され、それをきっかけに国際的な科学誌である Science 誌上でもこの問題が取り上げられる異例の事態となった (Thompson, 2025)。

アメリカで行われた緊急対応的な調査研究では、蜂群から得られた試料の分析結果として、ミツバチヘギイタダニによって媒介されるウイルス 2 種、縮れ翅ウイルス (DWV) と急性麻痺病ウイルス (ABPV) がいずれも 70% 以上の蜂群から検出され、また採取されたミツバチヘギイタダニはすべてアミトラズ (アピバール® の有効成分) に対する抵抗性遺伝子を保持していることが確認された (Lamas et al, 2025)。また、損失の最大要因として、調査に協力した養蜂家は、2008 年の調査時点では女王蜂関連の問題を第一位に挙げていたが (vanEngelsdorp et al, 2008)、今回はミツバチヘギイタダニが第一の損失原因であると回答していた (Nearman et al, 2025)。ただ、アミトラズの利用者と非利用者の間で蜂群の損失率には有意な差が見られず、蜂群の大量損失が、ダニがアミトラズへの耐性を獲得したことでは説明できない現象であることも明らかになった (Nearman et al, 2025)。

韓国では、2025 年 4 月に、10 月には満杯の蜂量であった蜂群が 3 月までに壊滅し、ある蜂場では 70% の蜂群を失ったという報道があった (Korean JoongAng Daily, 2025)。韓国にはミツバチヘギイタダニ以外に、同じようにウイルス媒介が可能な外部寄生ダニであるメルセデスミツバチトゲダニ *Tropilaelaps mercedesae* が全土に分布しており、2019 年に行われた調査では、全国 47 蜂場の 85.1% でミツバチヘギイタダニの、76.5% の蜂場でメルセデストゲダニの寄生が確認されている。また多様なウイルスも検出され、中でも縮れ翅ウイルスは調べたミツバチヘギイタダニの 81.8% から、またメルセデスミツバチトゲダニの 100% から検出されている (Truong et al, 2023)。2022 年に全国で採取されたミツバチヘギイタダニの保有ウイルスを調べた調査では、縮れ翅ウイルスは全土に浸潤しており、感染蜂場率は 87% に達していた (Moon et al, 2025)。

日本でも 2025 年上半期には交配用ミツバチの大規模な不足を経験し、今後すぐに回復できるという見通しは必ずしも立たず、猛暑の影響もあり、今後も大幅な不足状態が続くと観測されている（日本農業新聞, 2025）。特に施設園芸でのミツバチ不足への対応として、農林水産省農産局が、ミツバチやマルハナバチの有用性についての広報に努める異例の措置も執られている（農林水産省農産局, 2025）。日本においてはミツバチヘギイタダニが養蜂上、喫緊の解決が必要な課題として養蜂家にも問題意識が強く、多くの研究が続けてこれ、ミツバチヘギイタダニの遺伝子型については、日本型から韓国型への置換が進んだことや（Ogihara et al, 2020）、ダニの媒介によるウイルスの浸潤状況（Kojima et al, 2011; Ogihara et al, 2024）などが明らかにされてきた。また、養蜂産業振興会によるダニの防除法の普及や（干場, 2021）、日本養蜂協会による会員向けの講習会でもダニ関連のテーマが連続して選ばれている。

蜂群崩壊症候群に限らず、世界各地で発生している原因不明の蜂群の損失については、これまでの多数の研究から、病気に限らず、農薬、森林破壊、気候変動などまで含めて、多様かつ複合的な原因について議論がなされてきた。しかし、蜂群崩壊症候群あるいは Highfield et al (2009) が縮れ翅ウイルスの感染率と蜂群損失の間に相関が認められるとした冬期蜂群損失（Over-Wintering Colony Loss, OCL）のような現象は、未だに原因や崩壊までの機序が特定できていない。もしミツバチヘギイタダニが原因であるならば、ダニの寄生率の高さと症状の深刻さに一定の関係が見られるはずであるが、蜂群崩壊症候群や越冬期蜂群損失が発生している養蜂の現場で、ダニの防除が行われないことはまずないため、崩壊した蜂群でもダニの寄生率は通常低く抑えられている。そのような実情から、ダニは原因候補として必ずしも適正に扱われてこなかった（Schroeder and Martin, 2012）。

しかし、最近になって、ミツバチヘギイタダニとウイルスの相互関係が明らかにされ、特に縮れ翅ウイルスのふたつの変異株が、ダニとそれぞれ異なる特性を持つ関係を築いていることで、結果として、今日、養蜂を脅威に曝しているのは、やはりミツバチヘギイタダニであるという理解にたどり着きつつある（Morfin et al, 2023; Claing et al, 2024; Doublet et al, 2024; Lamas et al, 2024; Warner et al, 2024）。

## バロア症にどう向き合うか

ミツバチヘギイタダニの寄生がもたらすバロア症 Varroosis は、病理学的にはミツバチへのミツバチヘギイタダニの寄生によって引き起こされるミツバチの個体および蜂群レベルの諸症状を指す。ダニはミツバチの蛹に寄生して増殖し、その際には吸血する。さらに各種のウイルスを媒介し、主に越冬期の蜂群崩壊を誘発する。バロア症の症状として、個体レベルでは、吸血に伴う栄養不良や成育不良による、翅の変形（縮れ翅の発生）、腹部の形態異常、寿命の短縮、学習能力の低下、生理的な劣化（働き蜂では下咽頭腺の発達不良、雄蜂では精子生産の低下）などが知られ、蜂群レベルでは、寿命短縮による蜂量の減少、採餌能力の低下に伴う蜂群の慢性的な栄養不足、下咽頭腺の発達不良による育児の低下など、蜂群が縮小する経過をたどり、最終的には蜂群が崩壊する、極めて重篤な疾病といえる。



バロア症は、寄生者（ダニ）と寄主（ミツバチ）の二者関係が重視されがちであるが、現在のセイヨウミツバチにおける深刻な状況は、ダニとウイルスの共生的な関係を「同盟」と捉えると理解しやすく（Di Prisco et al, 2016）、今後は、ミツバチとミツバチヘギイタダニ、そしてウイルスの三者関係として見ていく必要がある（Lamas and Evans, 2024）。

しかもウイルスは単一ではなく、ダニとの相互関係やウイルス間の相互作用も多様であり、必ずしも問題は単純ではない。また、養蜂家もこの三者関係に深く関わっていて、養蜂家の飼養や経営における意思決定もウイルスやダニの拡散と存続に大きな影響を与えている（Lamas and Evans, 2024）。したがって、バロア症はミツバチヘギイタダニの寄生の直接的影響だけではなく、媒介されたウイルスによって、症状の重さや、養蜂の被害のレベルへの影響が変動することになり、養蜂家の実態を知り、対策を考える上でも、こうした事情をまずはよく理解しておく必要がある。

### 防除対策の前に確かな知識を

養蜂上、バロア症による蜂群の縮小はハチミツなどの養蜂の生産性の低下につながり、また蜂群の再生産も難しくなることで、花粉交配用のミツバチの確保も困難となる。蜂群の損失となればそれ以上に深刻な事態を招く。ただ、不足するミツバチを、別の場所から購入して導入することは、新たなミツバチヘギイタダニとウイルスの侵入を招きかねない。養蜂産業を持続可能な産業として位置付けるためには、バロア症の抑制は必然であろう。しかし、私たちの健康を考えた場合にも、闇雲な投薬だけで、生活改善を伴わなければ効果が低いと同様、バロア症の抑制も、養蜂家自身の判断だけになる薬剤依存一辺倒では解決しない。実際、ダニの防除は、蜂群崩壊症候群の現場でも行われてきた。ダニ駆除剤の施用で、ダニの寄生率を下げることはできても（ダニを根絶することはできないとしても）、蜂群の崩壊は継続していた。ダニが、与えた影響を払拭できなかったのか、他の要因があったのかを把握しないまま、研究者もダニの寄生率と蜂群の崩壊に相関が認められないため、別の要因を探索する方向にばかり動き、また養蜂家も徒労感を味わうだけで、問題の解決に至らなかった。ただ、蜂群を崩壊させる要因がひとつではなく、また複数の要因が、それぞれの特性を発揮しつつ連携していると考えれば、もう少し違う解決策を見いだせていたかも知れない。

このような場面で、ミツバチに感染するウイルスの実態にようやく追いつき始めた研究情報にも目を向けつつ、適度な危機感と養蜂を諦めない意思で、ミツバチが抱えている問題の解決を図るときにきている。なぜ、トウヨウミツバチとは共生的な関係にあったミツバチヘギイタダニがセイヨウミツバチにとって危険な生物になったのか、なぜ、ウイルスはかつての日和見感染型ではなく、危険な病原性ウイルスに変わってしまったのか、そうした変化を見てきた同時代の養蜂の当事者あるいは関係者として、科学的にものごとを見通す必要がある。研究情報も日々アップデートされるため、どれがこれからの行動の根拠にするにふさわしいかわかりにくい、科学的に検証されていない対処方法が通用するような状況は避けなければならない。本書をぜひ理論武装の材料にしていきたい。

# ミツバチヘギイタダニの病理学

ミツバチヘギイタダニ *Varroa destructor* は、ダニ亜綱トゲダニ目ヘギイタダニ科のダニで、ミツバチの体外に寄生して、繁殖期には巣房内の蛹で吸血し (Han et al, 2024)、分散期に必要な場合には成蜂で主に脂肪体の摂食を行う (Ramsey et al, 2019)。ミツバチへの寄生が確保できない状態では、繁殖を含む生活環を完結することができない絶対寄生性のダニである (Rosenkranz et al, 2010)。東アジア原産のダニで、原寄主はトウヨウミツバチ (日本では亜種のニホンミツバチ) であるが、現在までに、韓国型 (K 型) および日本型 (J 型) の2種の遺伝子系統 (ハプロタイプ) がセイヨウミツバチを新規寄主として利用するようになり、中でも繁殖力が高いといわれる韓国型が全世界に分布を拡大し (Dietemann et al, 2019)、日本国内でも韓国型への置換が進んでいる (Ogihara et al, 2020)。

絶対寄生性の生活環を持つダニで、特にその生活環をミツバチの巣の中という特殊な環境下に置き、蛹の体液を繁殖のための資源として依存するため、基本的には吸血によって寄主が死に至るような事態は避けなければならない。つまり吸血によって寄主が死亡するようであれば、ダニも自分の子孫を残すことができなくなる。つまり、寄生した蛹を無事に羽化させる程度に吸血量を制限し、その量を栄養資源として成長できなければ、さらには、長期的な蜂群への影響を抑えなければ、ダニは増殖どころか、生きのびていくことすらかなわない。これは、バロア症が原因で多くのセイヨウミツバチの蜂群が死滅している現状とは見かけ上大いに矛盾し、相容れない様相に見える。この観点、つまり本来、寄主であるミツバチに大きな影響をもたらさないはずのダニが、なぜ養蜂の現場ではこれほどまでに大きな被害をもたらしているかを疑問に思うことが、このダニおよびバロア症を理解する上で最も重要なポイントになる。この点で、原寄主としてダニとの共存関係ができていたトウヨウミツバチ (ニホンミツバチを含む) とセイヨウミツバチにおけるダニの増殖可能性の差を再度確認しておきたい (表 1)。

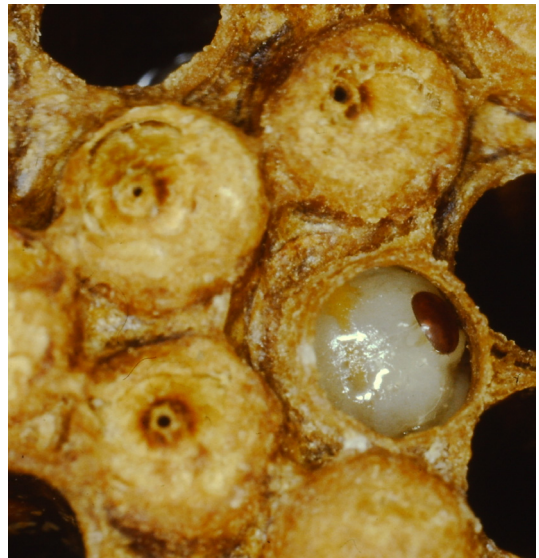
表 1 ミツバチヘギイタダニによる蜂児の利用

	原寄主：トウヨウミツバチ		新寄主：セイヨウミツバチ	
	働き蜂	雄蜂	働き蜂	雄蜂
巣房への侵入	可能	普通	普通	普通 (多い)
産卵	可能	普通	普通	普通
増殖	できない	できる	できる	できる
母ダニ 1 匹あたりの娘ダニ数 (匹)	0	2	1	3
多寄生	ない	普通	普通	普通

De Jong (1988), Boot et al (1997), Lin et al (2018), Wang et al (2020) に基づく



トウヨウミツバチが寄主の場合、ミツバチヘギイタダニは働き蜂の蛹にも産卵はでき、第二卵から孵化した雌ダニが第二若虫までは到達できても、性成熟した雌ダニにはなれない (De Jong, 1988)。通常は雄蜂の蛹のみで性成熟した娘ダニの生産、つまり増殖が可能である (De Jong et al, 1982a)。これは働き蜂の体躯が小さいことで、ダニによる吸血が招く障害が発生しやすく、障害を受けた蛹が働き蜂によって検出され、巣房から除去される、社会的免疫を誘引しているといわれている (Lin et al, 2018)。



**図1 ニホンミツバチの雄蜂巣房内のダニ**

また、吸血時に蜂児に注入されるダニの唾液腺タンパク質の毒性への働き蜂の蜂児の感受性が高く、早い時期に死亡することも、細胞死の社会レベル版というべき利他的な自死となり、除去を誘発する社会的免疫として機能して (Page et al, 2016)、ダニの増殖を阻止している。ダニが寄生した蜂児は、前蛹期を中心に死亡しており、ダニが体液を利用する時間も与えていない。結果として働き蜂を増殖のための資源として利用できないダニは、雄蜂の蛹だけを利用することになる (図1)。ただ、ミツバチでは雄蜂の生産には季節性があり、雄蜂の生産期間以外はダニの増殖は完全に抑制され、またグルーミングを含むトウヨウミツバチの高度な衛生行動も少ないダニに対して効果が高く、ミツバチへのダニの影響を制限できている (佐々木, 1989; Rath, 1999; Grindrod and Martin, 2023)。

一方、セイヨウミツバチにおいては働き蜂の蛹でもダニが増殖するのに十分な大きさがあり、厳冬期のない地域では働き蜂は年間を通じて生産されるため、ダニも一年中繁殖可能な点が大きく異なる。このためトウヨウミツバチが持つようなダニの増殖を抑制する衛生行動が充分には機能しない (ダニの防除法として、蜂児の廃棄や女王蜂の産卵抑制などを養蜂家が行うのは、本来のミツバチが持つ対ダニ機構を補完していることに外ならない)。さらにセイヨウミツバチではダニの唾液腺に含まれる毒性タンパク質に対する感受性が、トウヨウミツバチに比べて低いことも、反ってダニの増殖を助けてしまっている。社会性昆虫のコロニーの存続においては、構成メンバーが「強い (能力が高い)」ことが前提となるが、これはそれが仇となる一例でもあり、トウヨウミツバチにおける「弱い (この場合は毒性タンパク質に対して)」ことも、社会の持続には意味があることを示す事例でもある (Page et al, 2016)。

野生もしくは野生化したセイヨウミツバチでは、越冬期を中心に育児の中断期間があることで、ダニの一方的な増殖を防ぐことに成功しており、さらに蜂群サイズが小さいこと、比較的頻繁に分蜂すること、さらには個体群密度が適度に低く、ダニの新規の、あるいは再寄生が起きにくいことなど、集団飼養下のセイヨウミツバチとは異なる条件が備わっている (Guichard et al, 2023)。この点が、多数の蜂群の集団飼育が前提となる養蜂の現場において、このダニを防除する上でよく理解しておくべき第二のポイントとなる。

## ミツバチの蛹の体液量

昆虫は、開放血管系のため、常に体腔を体液で満たした状態である。血管の代わりに気管系が発達しており、体液中には酸素の運ぶための赤血球に相当する細胞はなく、含まれているのは顆粒細胞やプラズマ細胞のような白血球に相当する生体防御機能を持つ血球である。昆虫の蛹は、幼虫期と成虫期の間で、幼虫期の組織や器官の細胞を分解し、成虫の組織や器官を再構成する時期となる。幼虫期には体液中を浮遊する脂肪体細胞に栄養が貯えられているが、蛹化に伴う細胞死によって、この栄養成分は体液中に放出され、各組織の再構成に利用可能な状態への転換が起こる（司馬，2002）。つまり蛹期の体液は、これを吸血するダニにとっては成長のために必要な栄養に満ちた濃厚な餌ということになる。

ミツバチは、蛹の期間中、摂食はまったくせず、呼吸による糖質の代謝や水分の消失などで、体重は自然減少を示し、蛹化直後の体重に較べて、羽化時点での体重は、働き蜂では約 20%，雄蜂では 20～30%の減少となる（Duay et al, 2003; Hrassnigg and Crailsheim, 2005）。したがって体液の絶対量も、この体重変化に伴って蛹の後半期には減ることになる。働き蜂の幼虫、蛹および成虫の体液を収集する実験において、終齢幼虫 30 匹で 1.5 mL（1 匹あたり 50  $\mu$ L），蛹では 30 匹で 400  $\mu$ L（同 13  $\mu$ L），成虫では 160 匹で 400  $\mu$ L（同 2  $\mu$ L）の収集ができたと言われる（Piou et al, 2023）。収集方法によって回収できる体液量にも差があるが（Butolo et al, 2020），幼虫期と成虫期の中間に当たる蛹期の体液量が成虫期に向かって少なくなることは、これからも明らかである。

**表 2** には、ダニが寄生するトウヨウミツバチ（ニホンミツバチを含む）とセイヨウミツバチの蛹の体重と推定される体液量（体重の 60～70%程度といわれている）を示した。体重には、幼虫期に摂取した栄養等の個体差による 10～20%程度の変動があるため、体液量にも比較的大きな変動がある。また上述したように体液量は、蛹化直後が最も多く、蛹期間の呼吸による消耗や、蛹の成熟に伴う外骨格の硬化や組織の完成によって減少する傾向にある。トウヨウミツバチの働き蜂の蜂児を利用できないのは体液量の少なさも関係する。

体液の構成成分では水分が最も多いが、栄養学的に見れば体の再構築を行っている蛹の体液は高タンパク質でもある。ミツバチの幼虫期や成虫期の体液は基本的に無色透明であるが、蛹期の体液は脂肪体細胞の凝集も見られ、やや白濁している（Piou et al, 2023）。

表 2 ミツバチの蛹の体重と推定体液量				
ミツバチ種	トウヨウミツバチ		セイヨウミツバチ	
働き蜂 / 雄蜂	働き蜂	雄蜂	働き蜂	雄蜂
体重 (mg)	80～100	120～150	100～120	150～200
体液量 (mg)	50～70	70～110	60～80	90～140
体液量を容量で表す場合は、昆虫の体液の比重がほぼ 1.0 であることから、重量の単位 (mg) を単に容量の単位 ( $\mu$ L) に置き替えるだけでよい。				

ミツバチヘギイタダニの人工飼育を試みた研究では、終齢幼虫の体液から血球を除去したもの（血清に相当）を与えた場合の生存率が最も高いことが示されている（Piou et al, 2023）。ミツバチの体液は、栄養およびホルモン等の輸送にも不可欠なものであるが、幼虫期と蛹期では含まれるタンパク質に質的な差もある。幼虫期にはローヤルゼリータンパク質、エネルギー代謝に必要なタンパク質、細胞骨格などのタンパク質が多く作られ、蛹期には栄養貯蔵や、アミノ酸と脂肪酸の代謝に関係するタンパク質の比率が高くなる（Wolstedji et al, 2013）。さらに成虫期にかけてもタンパク質の質的变化は大きいことが知られる（Erban et al, 2016）。ただ、ダニは吸血によって得たタンパク質を消化してアミノ酸として吸収しているため、タンパク質の種類や構成がダニの成長に与える影響は大きくはない。蛹の成長に伴って体液量が減り、結果として吸血量が制限されてしまうことが、巣房内の蛹という、時間的にも量的にも制限のある餌環境を選んだダニにとっては重要で、蛹期の初期に吸血を開始できる母ダニが最もよい条件で栄養摂取を開始でき、後期の蛹しか利用できない娘ダニにとってはやや不利な条件になる。もっとも娘ダニが産卵を開始するのは、自分が母ダニとなって新たな巣房に侵入し直したときであり、侵入から産卵までの時間における栄養摂取がより重要ということになる。また、この点で分散期に成蜂の脂肪体を摂食する意義もあるといえるかも知れない。

### ミツバチヘギイタダニによる吸血量

ダニの吸血量を直接計測することは容易ではないが、働き蜂の羽化時の体重を比較すると、ダニに寄生されていないものでは平均 116 mg、ダニに寄生されたものでは平均 107 mg で、差は 9 mg ほどと報告されている（Bowen-Walker and Gunn, 2001）。これがダニに消費された物質量と考えれば、働き蜂の蛹の体液の約 8% がダニに吸血された量となる。一般に体液の 10～20% の喪失が昆虫では致命傷になると考えられており、働き蜂の蛹の場合でも、吸血量は体液量の 10% には達していない。Choi and Woo（1974）は母娘合わせて 6 匹のダニの吸血量が体重の 10% に相当したとしている。また体重減少と密接に関連するのは蛹の体水分であり、ダニ 1 匹あたり、働き蜂の羽化時の体水分が 3% ほど減少し、減少量は寄生しているダニ数に比例するとされている（Bowen-Walker and Gunn, 2001）。したがって、働き蜂の蛹の場合、蛹の体液量が 70 mg 以上あればダニによる吸血に耐えられることになり、ダニの側から見ればこれ以上の大きさの蛹であれば増殖が可能となる。

雄蜂の蛹での体重減少については精緻な計測結果がある。蛹の成長に伴って体重は自然減少し、蛹化直後の体重（342.5 mg）に比べて羽化時点（277.1 mg）では 19% の減少となっている。巣房内に雌の成ダニが 1～3 匹、あるいは 4～6 匹いた場合、体重の減少率は、それぞれ 29% および 34% と、自然減少率を大幅に上回っていた（Duay et al, 2003）。ダニの寄生を受けることで、羽化時の体重は寄生なしに較べて 12～19% も少ないが、雄蜂ではこの量でも致命的な影響を受けてはいない。それぞれの減少量をダニの数の平均値で除算すると、1～3 匹（平均値では 2 匹）の場合、ダニ 1 匹あたり 16 mg の減少、4～6 匹（平均値は 5 匹）の場合、ダニ 1 匹あたり 11 mg の減少となる。



図2に示すように、蛹の後半期に体重の減少が著しいが、これは順次成長してくる複数の娘ダニが加わった吸血量の増加で説明できる。

蛹期間の短い働き蜂では、成虫まで到達できる娘ダニは最大でも2匹程度で、かつ吸血量の多い成虫としての寄生期間が短いため、雄蜂ほどの体重減少にはならない。ダニの側から見れば、やはり蛹期間の長い雄蜂の蛹の方が、充分な栄養を得て、繁殖力の高い娘ダニを複数生産するには向いた資源ということになる。

### 体液の喪失がもたらす影響

ダニが寄生した働き蜂の蛹への、またその将来の成蜂期にまで及ぶ影響は、原則、吸血に起因すると考えられるが、非常に多岐な範囲に及ぶ。これまでに提示されているものとしては、体重および体水分の減少 (Bowen-Walker and Gunn, 2001)、寿命の短縮 (De Jong and De Jong, 1983; Yang and Cox-Foster, 2005)、免疫機能の低下 (Surlis et al, 2018)、神経系および学習能力への影響 (Kralj et al, 2007)、特に飛行や定位などの行動への影響などである (De Jong et al, 1982b)。しかし、こうした異常の発生について、体液の喪失量や具体的な機序についてはわかっていない部分が多い。

体液の減少は体重の減少に直結しており、蛹期にダニが寄生した働き蜂では、6～25%の体重減少となるが、ダニの寄生数が体重減少量と比例関係を示す (De Jong et al, 1982a)。蛹の体液は、多くの組織を再構築する昆虫独自の成長過程における栄養でもあり、その損失が栄養不良の状態を招くことは間違いない。特にミツバチの蛹全体としての栄養価を調べると、組織の再構築に必要なタンパク質 (45.9%) が多く、また再構成のエネルギー源として炭水化物 (34.3%) を多く含んでいて (Ghosha et al, 2016)、体液もその構成を反映したものであると考えられる。蛹期の体重減少は特に羽化に近いタイミングで大きく (Duay et al, 2003)、蛹の成長だけではなく、そのまま羽化後の栄養状態にも影響を与えている。例えば、働き蜂の体液の血糖量 (グルコースとトレハロースの総和) が、非寄生群では 390 mmol/L であったのに対してダニ寄生群では 289 mmol/L と大きな差 (26%減少) になっていたとの報告もある (Cournoyer et al, 2022)。

こうした栄養状態の悪化は、将来の働き蜂の生理にも大きな影響を及ぼすことになる。実際に、下咽頭腺が発達不全となり (Pinto et al, 2011)、感染群での12日齢の働き蜂の下咽頭腺の表面積は対照群の半分程度に抑制され、分泌顆粒数も大幅に減少していた (Yousef et al, 2014)。下咽頭腺は、幼虫や女王蜂のためのミルクの生産器官であり、下咽頭腺の劣化は当然、産卵や育児への、つまり蜂群の成長にも大きく影響すると考えられる (Pinto et al, 2011)。

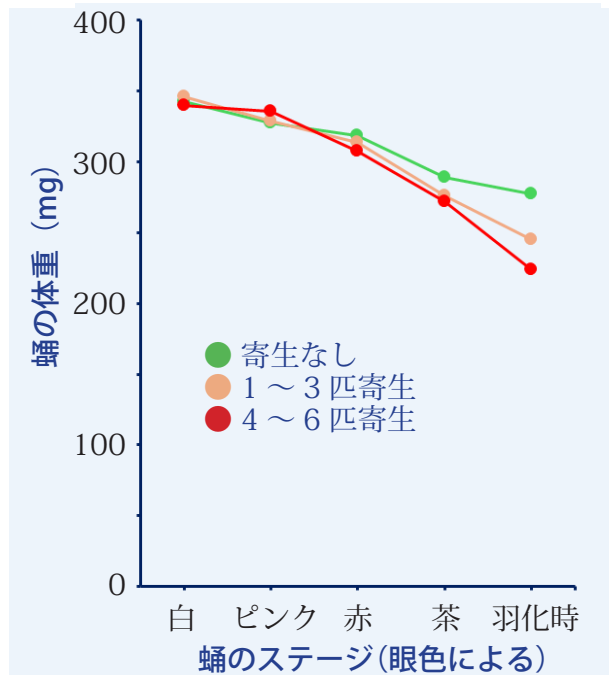


図2 ダニ寄生と雄蜂蛹期の体重減少  
Duay et al (2003) のデータを元に作図

雄蜂では精子生産量は体重と相関があるため (Schlüns et al, 2003), ダニの寄生による体重減少によって, 蛹期にダニが 1 匹寄生すると 24%, 2 匹寄生すると 45%, 精子数が減少したとされている (Duay et al, 2002)。またダニの寄生率が 22% の蜂群内の雄蜂では近親交配の雄蜂よりもさらに精子数が少なくなっていた (Bubalo et al, 2005)。

また蛹の体液は, 成虫への変態時に, 折りたたまれた翅の翅脈に流れ込んで, 翅を伸張させる役割も持つため, 体液の損失は, 翅の展張の不良につながる。実際, 寄生していたダニの数と縮れ翅の発生には図 3 のような関係が見られる (De Jong et al, 1982a; Bowen-Walker and Gunn, 2001)。

なお, 翅の変形については, ウイルスの項でも後述するが, ダニによる吸血がなくても, 縮れ翅ウイルスの人工的接種のみでも誘導できる (Tehel et al, 2019; Dubios et al, 2020)。

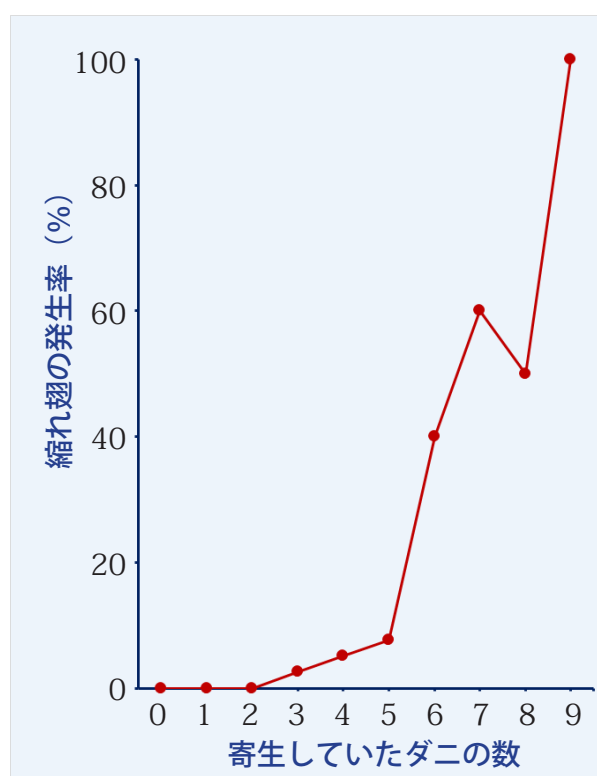


図 3 寄生ダニ数と縮れ翅の発生率  
De Jong et al (1982a) のデータを元に作図

## 免疫機能にもたらす影響

ミツバチがさまざまな病原体から身を守り, 健康状態を維持するためには免疫機能が健全に機能することが不可欠である。ミツバチにおいては先天性免疫として, 細胞性反応と体液性反応の 2 系統の免疫が備わっていて, 前者では主に白血球性の血球群 (顆粒細胞やプラズマ細胞など) による貪食や結節化 (Richardson et al, 2018), 後者では, 必要な時に産生される抗菌ペプチドや (Daniluk et al, 2015), 蛹期には活性が低いといわれてはいるが, 酵素フェノールオキシダーゼによるメラニン化 (Laughton et al, 2011) など知られる。

ダニによる吸血は, ミツバチが生体防御を目的として体液に含んでいる白血球性の血球の減少を招くため, 免疫機能の低下は免れない。ダニに寄生された場合, 羽化時点では寄生されていない働き蜂に対して 90% もの血球が消失していたことが観察されている (Amdam et al, 2004)。ただ, この減少は成虫期には解消される。

必要時に誘導される免疫についても, 寄生されたミツバチの働き蜂および雄蜂のプロテオーム解析において, 免疫関連タンパク質の量の減少が確認され (Surlis et al, 2018), またアバエシン, ディフェンシン, ヒメノプタエシンの 3 種の抗菌ペプチドの遺伝子発現も抑制される (Yang and Cox-Foster, 2005)。この現象はダニが持つキチナーゼ (蛹に摂食孔を設ける際に体表のキチン質を分解する働きをする酵素) の影響であることも示されている (Becchimanzi et al, 2020)。

さらにミツバチの毒腺で作られる毒成分のメリチンは、体表に広げられて抗菌タンパク質として外部免疫的な機能も有しており、ダニが寄生するとより体表に分泌されるようになってダニの活動に影響を与えるが、同時にダニの寄生がメリチンの産生を阻害することもある (Pusceddu et al, 2025)。

通常、ミツバチが受けた表皮の外傷は、ミツバチ側の免疫応答として血球（顆粒細胞やプラズマ細胞）が凝集し、傷口を塞いでさらなる出血を防ぎ、また細菌の感染を防止する。これはダニによる摂食孔と同等のものを人工的に穿つ実験でも確認されている (Becchimanzi et al, 2020)。しかしダニによる摂食孔の穿孔では、ダニの唾液に含まれるタンパク質が注入されることで血球が損傷を受け、仮足を伸ばして凝集体を形成できなくなり、傷口の閉鎖ができず、また細菌類への感染も防ぐことができなくなる (Richards et al, 2011)。

### 唾液腺由来の毒性タンパク質

ミツバチヘギイタダニの唾液腺由来の毒性を有するタンパク質は、トウヨウミツバチの働き蜂の蛹に対して選択的に毒性を示す。大腸菌を用いて合成したこの毒性タンパク質を、トウヨウミツバチの幼虫および蛹に接種したところ、有意に死亡率の上昇が見られた。一方、セイヨウミツバチの働き蜂の幼虫および蛹に接種した場合には死亡率の上昇は見られなかった (Zhang and Han, 2018)。これが、ダニに感染したトウヨウミツバチの働き蜂の蛹が高い確率で死亡することの原因になっている。

この毒性タンパク質は、トウヨウミツバチおよびセイヨウミツバチの雄蜂の蜂児、および働き蜂と雄蜂の成虫には毒性を示さなかった。毒性タンパク質を接種されたセイヨウミツバチの働き蜂の蛹では、羽化時に翅の奇形が生じやすく、縮れ翅ウイルスの量が対照区よりも高くなっていた。つまりこの毒性タンパク質は、セイヨウミツバチにおいては縮れ翅ウイルスの増殖をも刺激すると考えられている (Page et al, 2016)。

### 各種の外部ストレスとダニの寄生

農薬のミツバチに対する影響に関しては、実験室内の小規模試験で検証できるために多数の研究が行われており、ダニとの関連を扱った研究も多い。ダニ駆除剤として利用されるアミトラス製剤（国内ではアピバール®）を投与した蜂群のミツバチでは、ダニが抑制されただけでなく、各種殺虫剤への耐性が向上して、死亡率が低下したとの報告がある (Zhu and Yao, 2022)。このことはダニが殺虫剤への感受性を高めるような影響を与えている可能性を逆説的に示している。

またダニに感染し、同時にいくつかの農薬に曝露した場合、働き蜂の飛翔能力が低下し、帰巣率にも悪影響があるとされる (Blanken et al, 2015)。一方で、ダニと農薬の単独および複合曝露試験からは、ダニ単独では下咽頭腺、羽化体重、生存率に悪影響が現れ、ネオニコチノイド系農薬単独では下咽頭腺の発達にのみ悪影響が示された。ダニと農薬の複合曝露では下咽頭腺の発達に対しては両要素の拮抗作用が見られている (Bruckner et al, 2023)。



蜂群を用いた農薬の影響試験では、一般的に小規模な実験室試験で見られる影響が緩和、あるいは希釈される傾向がある（それこそがミツバチが社会を構成している大きな意義でもある）。蜂群は常に多様な要因にも曝されており、気候変動（温暖化）、養蜂資源の減少、移動に伴うストレス、あるいは他の疾病、特にダニの寄生下における多種の農薬に対する感受性の変化などについて、蜂群レベルでは個々の要因の影響を個別に科学的に検証することは難しい。

ダニの寄生により、ミツバチの免疫系、特に抗菌ペプチドの産生が抑制されることで、ミツバチの体表上の微生物が増えることも指摘されている（Yang and Cox-Foster, 2005）。このようなミクロレベルでの環境変化が、他の疾病への感染を容易にさせ（実際には疾病間には拮抗的な作用が働くことが多い）、またミツバチの免疫系へのダニの影響が、巣の衛生という観点から、ミツバチや養蜂に与える影響についても研究が必要な状況にある。

### ミツバチの行動に与える影響

蛹期にダニに寄生されていた働き蜂は、下咽頭腺の発達が悪く、育児行動の頻度が低い。これはまた蜂児フェロモンへの反応低下や血中幼若ホルモンの量の上昇のような、採餌蜂の生理状態の移行に伴うとされる（Zanni et al, 2018）。また、採餌行動にも影響を与える。ダニに寄生された働き蜂は帰巢性や定位性の低下が見られ（Kralj et al, 2007）、採餌飛行に時間がかかるようになり、巣に戻れないものも多くなる。学習能力が低下し、また記憶の保持時間も短縮されるが、その背景として神経関連遺伝子の発現が抑制されていることも明らかにされている（Morfin et al, 2024）。こうしたことがすべて採餌行動の抑制につながる。雄蜂でも、定位飛行や交尾飛行の飛行活性も低下し、交尾の際の雄蜂の集合場所への到達率や交尾の成功率が低下することが報告されている（Duay et al, 2002; Bubalo et al, 2005）。

一方で、ダニが寄生した蜂児に対して働き蜂が特異的な衛生行動をとることも知られている。ダニに対する抵抗性育種を試みる中で、双方向選抜を行ったところ、ダニの個体数が低減される遺伝型とダニの個体数が多くなる遺伝型では、前者で有意な衛生行動（凍死させた蜂児の除去能力）が見られ、グルーミング行動によってダニが頻繁に咬傷を受けるようになった（De la Mora et al, 2025）。衛生行動の中では、ミツバチヘギイタダニとの関連性が明確なミツバチヘギイタダニ感受性衛生行動（Varroa sensitive hygiene, VSH）がよく知られている（Harbo and Harris, 2009）。VSHは巣房に侵入したダニが産卵したことを刺激として働き蜂が感受して、中の蛹を取り除くという、ダニに特異性の高い衛生行動で注目を集め、その評価法などが検討されてきた（Kirrane et al, 2015）。ただ、市販のVSHシステムでは、それぞれの系統内でのダニの除去率はばらつきも大きく（Danka et al, 2011）、選抜に要する費用や労力も大きいため、系統作出の新たな方法が望まれている（Sprau et al, 2024a）。

ただ、母ダニが寄生しても雄ダニや娘ダニが生産されず、さらに生まれても仔の成長が遅く、ダニが増殖ができない状況に陥るダニ非繁殖性（Mite non-reproduction, MNR）が、VSHのような働き蜂の行動では説明できないことから、ダニに対するミツバチの対抗的行動はより複雑で、かつ多様なものであることが示されている（Sprau et al, 2024b）。

## ダニの寄生が蜂群に与える影響

働き蜂がダニの寄生によって受ける影響は、影響を受けた働き蜂の蜂群全体に対する比率の大小によって蜂群が受ける影響の大小として現れる。その中でも、寄生を受けた働き蜂の寿命の短縮は、蜂群の健全な成長を妨げる大きな原因となり、巣内外のあらゆる活動に影響が及ぶことになる。また、ミツバチの社会は個体の能力の高さを前提に成立しているため、働き蜂の種々の能力の低下をもたらすダニの寄生は、蜂群のあらゆる問題の原因となる可能性がある。免疫系への影響も、当然各種の疾病に対する防御性能の低下となり、蜂群内での疾病の蔓延、蜂群レベルでの被害につながりやすい。

ダニの分布拡大の初期には、世界各地で養蜂場規模での壊滅の報告など相次いでいたが（De Jong et al, 1982b）、薬剤投与が養蜂における防疫管理として定着している現在に至っても蜂群の損失は大きく、特に越冬不成功という形で頻発する（Highfield et al, 2009; Nearman et al, 2025）。ミツバチは越冬期を前に、いわゆる冬蜂への移行期を経て、越冬に適した蜂群状態を構築する。冬蜂への移行は花粉の入手性の低下を契機に始まり、冬蜂はいわゆる「栄養貯蔵カースト」として、越冬中のまだ花が利用できないタイミングで育児を再開できるほどの栄養を貯め込む（Knoll et al, 2020）。この移行期にミツバチヘギイタダニが大量に寄生した場合には、冬蜂の寿命の短縮によって、越冬期に蜂群が崩壊する（van Dooremalen et al, 2012）。

## ダニの寄生率と蜂群の経済的被害

蜂群が何らかの被害を受けるダニの寄生率には多様な指標があるが、成蜂上のダニを検出する方法、古くはエーテルやアルコールによる洗浄法、最近ではシュガーロール法で求めた寄生率が簡便でよく利用される。方法にもよるが約 300 匹の働き蜂の体表上のダニを落として、その数から寄生率を求め、これを防除閾値（表 3）、あるいは経済被害閾値と呼んで（Morfin et al, 2024）、ダニ防除の意思決定に利用されてきた。

表 3 ミツバチヘギイタダニの防除閾値の変遷

防除閾値 (夏～秋の寄生率)	防除閾値 (春の寄生率)	文献（発表年）
5 %	—	Delaplane and Hood（1997）
5 ～ 12.7 %	0.1 ～ 0.9 %	Delaplane and Hood（1999）
4.7 %	1 %	Strange and Sheppard（2001）
11 %	0.2 %	Gatien and Currie（2003）
17 %	2 %	Currie and Gatien（2006）
3 %	1 %	Peck（2021）
1 %	—	Morfin et al（2024）

※主としてエーテル洗浄法を用いた検討結果。サンプルサイズは 300 匹が標準。  
原著でダニの匹数で示されているものは百分率に置き換えて表示した。

被害発生指標としての成蜂へのダニ寄生率は、かねてより時期や蜂群の状態によって変動すると予想されてきた (Martin, 1998)。ダニは蜂群の成長時期には、蜂児が多いことで増殖の機会を得られ、急速に殖えるからである。したがって、春期の被害閾値としてのダニの寄生率は小さく (低い寄生率でも危険)、晩夏以降ではある程度高くなる。これまでに公表された両季節の被害閾値を公表年代ごとに示すと (表 3)、晩夏期の被害閾値が年を追うごとに徐々に低下 (防除の判断がより低い寄生率で行われる) していることがわかる。

同様に、ドイツでは巣箱の底板に落ちたダニの数を被害閾値とした場合に、1980 年代では 200 匹 / 日だったのに対して、2010 年の時点で 10 匹 / 日と大幅な閾値の低下が見られている。また 1980 ~ 90 年代には蜂群の崩壊を招くダニの総数について蜂群当たり 7000 ~ 11000 匹であったものが、2008 年には 3000 匹で崩壊につながるとされている (Le Conte et al, 2010)。また、カナダで 2022 年から 2023 年にかけて 5 地域の 183 群を用いて行った調査では、秋季 (8 月) のダニ寄生率が 1% 以上の地域では、1% 未満の地域に較べて、翌春までの蜂群崩壊率が有意に高く、最大では 86% (8 月のダニの寄生率は 3.38%) が崩壊し、高い寄生率と高い崩壊率には相関関係が認められている (Morfin et al, 2024)。つまり、以前の寄生率を防除の指針としていたのでは蜂群の生存率が低くなること、つまり見かけ上のダニの危険性が上昇したことになる。

一方、2023 年にアメリカで行われた研究では、働き蜂を用いて求めた体表上のダニの寄生率は平均で 2.57% の寄生率であったが、羽化直後の働き蜂だけを対象とした場合には、15.78% という高い寄生率となっていた (Lamas et al, 2024)。これは成蜂上のダニの寄生率が必ずしもよい指標ではないことを示し、蜂群サイズに対して相対的に少数の働き蜂を用いて求めた寄生率では、蜂児巣房内のダニを評価できていないことに加えて、精度が低い評価方法であることになり、防除の意思決定のための指標としては不適切であることを示している。

防除閾値が、例えば 5% の設定であれば 300 匹中に  $15 \pm 1$  匹以上のダニがいることで防除に移行することになる。それでも許容誤差範囲が小さ過ぎて心許ないが、少なくともダニの数が 2 ~ 3 匹に留まっているならば安全範囲という認識はできる。ところが防除閾値が 1% ということは、300 匹の働き蜂に 3 匹以上のダニが寄生していれば防除が必要ということになり、わずか 1 匹 (0.3%) の誤差で解釈、あるいはその後の飼養管理が変わることになる。このような小さな変動を問題としない高い精度でシュガーロール法が行えるわけではなく、あるいはその結果に基づいて、防除の意思決定をすることが合理的選択になるとも考えられない。上記のように全体での寄生率 (2.57%) と羽化直後の働き蜂での寄生率 (15.78%) の差は、300 匹のサンプリング (その中に含まれる羽化直後の働き蜂数) によって、数値が大きく変動することを意味している。特に多数の蜂群を飼養していて、蜂場内のいくつかの蜂群を選択して寄生率を求める場合、この方法で求めた寄生率を蜂場単位の防除基準とするのは信頼度が低くなりすぎる。蜂児にいるダニを評価せずに、成蜂上のダニの寄生率だけを防除の意思決定に用いるのは、管理放棄との誹りを受けるレベルでもある。ただし、成蜂上のダニの寄生率は長期的なダニの動態を知る上で必要かつ有効であり、継続的かつ定期的に行うことが推奨される。



## ダニだけでは説明できない問題

ダニの数と蜂群の崩壊の関係性は必ずしも明確、あるいは単純ではない。ダニの防除を行えば、蜂群を健全に維持できるというわけでもない。蜂群崩壊症候群（CCD）の原因がダニに絞り込めなかったのはまさにこの点に問題であった。養蜂の現場ではダニの防除は常態として行われており、蜂群のダニの寄生率が低く維持されていても、それでも蜂群崩壊症候群が発生するのであれば、ダニをその主因であるとは解釈しにくい。

ミツバチヘギイタダニの侵入が 1992 年に確認されたイギリスにおいて、1993 年から 1997 年にかけて 73 群の蜂群にダニ剤の投与をせずに、越冬期を含む最短 12 か月間の経過観察を行い、毎月、巣箱の底板に落ちたダニを数え、また働き蜂の死体についてウイルスの検出を行う研究が行われた。その結果は表 4 にとりまとめたが、縮れ翅ウイルス（DWV）、濁り翅ウイルス（CWV）、および遅発性麻痺病ウイルス（SPV）のいずれもが検出されなかった蜂群は、ダニが多くても次のシーズンを迎えることができていた。一方で 3 種のウイルスのいずれか、あるいはすべてが見つかった蜂群においては、ダニの数が少ない場合にのみ生き延び、ダニの数が多き場合には次のシーズンを迎えられずに崩壊した（Carreck et al, 2010）。この結果は、ダニ単独での障害（体液の減少等）の影響は、蜂群レベルの影響にまでは発展しないことを示している。そのため検出頻度の高い縮れ翅ウイルスと遅発性麻痺病ウイルスが蜂群の崩壊に直接関与したと考えられる。ただ、ダニがウイルスを感染させられる蜂児数や成蜂数には限度があり、したがって、ダニの数が多き場合にのみ、多数のミツバチがウイルスの感染の影響を受けることになり、その数が蜂群の大きさにどの程度の比率になるかによって、蜂群が生存可能か、あるいは崩壊するかが決定づけられていると推測できる。ダニだけが殖えても蜂群の生存に影響がない点は、例数が少ないこともあって意外な結果にも見えるが、蜂群の不調の原因にウイルスを加えるべきという考え方には納得のいく結果でもある。

ダニの個体群動態（蜂群内での増殖動態）をモデル化して蜂群の崩壊予測を立てる研究においても、広く定着している縮れ翅ウイルスが重要な変数となり、ダニの数が少なくても、蜂群を崩壊させることが示唆されている（Martin, 2001）。また表 3 に示したような防除閾値の低下は、地域によってはダニの遺伝型の韓国型への置換が急速に進んだこと、あるいは薬剤使用でダニの分散期の短縮傾向（薬剤暴露時間が短くなる）を選抜したという可能性を無視できないが、時間的にはダニだけではなくウイルスの関与もあるものとして、以下のふたつの仮説で、蜂群崩壊のような大きな事態につながってきたと説明できる。

**表 4 ダニとウイルスが蜂群の生存と崩壊に関わっている**

ダニ	ウイルス	帰結	群数
60 ～ 10000 匹	検出されず	生存	14
2000 匹以下	1 ～ 3 種検出	生存	13
984 ～ 10000 匹	1 ～ 3 種検出	崩壊	46

Carreck et al (2010) のデータに基づく

ひとつは、ダニの原寄主であるトウヨウミツバチにおいては、ダニとミツバチの共生関係（耐性共生）が成立しており、ダニが働き蜂の蜂児を利用して増殖ができないことから、寄生しているダニの数は自ずと制限を受けている。一方、セイヨウミツバチにおいては大量の働き蜂の蜂児を利用して増殖でき（ただし雄蜂の蜂児利用率の方が高い）、かつ季節を問わず長期にわたって増殖できることから、蜂群内のダニの数が増えやすい状況にあることが、前提条件として異なっている。増殖期間が長いことは、生殖に向けた若いダニの相対的な比率が高いことでもあり、蜂群内におけるダニ繁殖能が高い状態を維持していることでもある。トウヨウミツバチ（ニホンミツバチを含む）の行動的なダニ対抗策（佐々木, 1989; Rath, 1999; Grindrod and Martin, 2023）が注目されやすいが、そもそもの蜂群内のダニの絶対数が少ないからこそ、多様な行動的戦略が有効だと考えるべきである。つまりダニの増殖が容易になって、蜂群内のダニの数が多くなる傾向がセイヨウミツバチへの影響を大きなものにしたという考え方である。

もうひとつは、本来、セイヨウミツバチと一種の共存的な関係（日和見感染）にあったウイルスが、ダニによる積極的な伝播手段を得て、感染の頻度がこれまでとは桁違いに急上昇し、感染するウイルス量が増えたことである（Sumpter and Martin, 2004）。食物伝播や接触伝播のようなウイルスの伝播様式は、ミツバチの体表や消化管の感染防御システムを乗り越えなければ感染が起こりにくく、生体内に侵入できるウイルスには限度がある。しかし、ダニが媒介者となる伝播では、ダニの吸血に際して設けられる摂食孔から簡単に体内に入れ、感染が容易となる。このことが、相対的におとなしかった日和見感染型のウイルスを、強い病原性ウイルスへと変化させる結果になったという考え方である。

ダニの異常な増殖は働き蜂蜂児に寄生できるかどうか決まる。ダニはトウヨウミツバチにおいても働き蜂蜂児への産卵は可能であり、セイヨウミツバチへの寄主転換に成功した時点で、すぐに働き蜂蜂児を利用した増殖が可能になっていたと考えられ、最近になって起きた急激な変化と考える必要はない。それであれば、近年の急激な変化は、やはりウイルス側の変化として理解する必要がある。つまり、ダニが侵入してくるまでは、効果的な伝播経路を持たなかったために感染率が低く、感染個体には症状を発症させていたものの、蜂群レベルでの影響は出にくかったウイルスが、ダニという強力な感染手段を得たことで、蜂群内のウイルス量が増えて、蜂群レベルでの影響が見られるようになったという説明はそれなりに合理的でもある。もちろん、現在の養蜂のスタイルが、多数の蜂群を集めての集団飼育（多頭飼育）であることが、迷い蜂や盗蜂等による至近距離の蜂群間の感染を促している部分はある、養蜂上の要因も、現在の状況に大きく関わっている。

以上のことから、バロア症の原因をミツバチヘギイタダニと考えるのではなく、現在のバロア症は、ウイルスが原因での症状や蜂群の帰結と見るべき点が多いことから、このウイルスを媒介するダニをどう防除し、「ウイルスに感染しない養蜂」をどう実現するかを考えていく必要がある。コロナウイルスによるパンデミックを乗り越えてきたひとりひとりの経験はこの問題を考える上で必ずや役に立つ。次章ではミツバチに感染するウイルスについての知識をとりまとめて、なぜウイルスが養蜂にとって大きな脅威になったかを考えていく。

# ミツバチとウイルス

世界的なパンデミックとなった新型コロナ感染症の原因がコロナウイルス（SARS コロナウイルス 2）であったことから、一般にもウイルスについての多様な知識が普及したことで、おそらくミツバチにおけるウイルス性疾患についても、以前よりは理解しやすい状況になった。

そもそも「ウイルス」という言葉は、紀元前 1 世頃から使われているラテン語 "virus" がその由来とされ、もともとは「毒」や「悪い体液」のような意味で使われ続けてきた。1898 年にオランダの Martinus Beijerinck (M・ベイエリンク) がタバコモザイク病の原因を「contagium vivum fluidum (生きた感染性液体)」であるとして、これに "virus" と命名し、現代的なウイルスの定義がなされた。ウイルスを可視化するために必要な電子顕微鏡は 1931 年に発明され、1935 年にはウイルスの可視化の第一号としてタバコモザイクウイルス (TMV) の粒子が撮影され、その後、1950 年頃から現代的な意味でのウイルス学が発展し始めた。

ミツバチの分野では、1911 年にアメリカ農務省から刊行された「The treatment of bee diseases (蜂病の治療)」に "virus" の文字が読めるが、ここでは腐蛆病の原因がハチミツに混入して感染拡大が起きるとした記述の中で用いられており、生物分類上の意味ではなく、単に病原・病毒のニュアンスで利用されている (Phillips, 1911)。その後 1913 年および 1917 年に同省から刊行されたサックブルードについての文献内では、この病気の感染を引き起こす濾過性病原体（細菌が通過できない濾過装置を通過したもの）をサックブルードウイルス (sacbrood virus) と呼び、接種した幼虫で発症が見られること (White, 1913)、あるいは 70 度以上の温度で不活化できること (White, 1917) など、まだ姿を見ていない病原に対して現代的な解析が行われている。

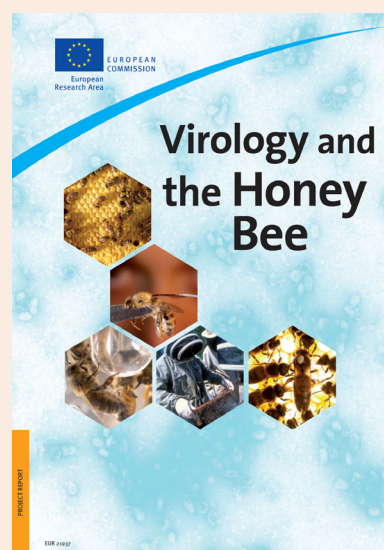
## コラム

### ミツバチのウイルスの教科書

ミツバチのウイルスについては、2008 年に欧州委員会 (EU) が全 9 章、460 ページに及ぶ書籍「Virology and the Honey Bee (ウイルス学とミツバチ)」(Aubert et al, 2008) を刊行しており、インターネット上で閲覧もでき、また、無償 PDF 版 (右図) をダウンロードして利用できる。

また、国際ミツバチ研究協会 IBRA は、蜂群損失防止のための研究者組織 COLOSS のメンバーによる「Standard methods for virus research in *Apis mellifera* (セイヨウミツバチのウイルスの標準研究法)」(de Miranda et al, 2013) を、Journal of Apicultural Research 誌に掲載し、これをインターネット上で公開して、研究者や検査機関に便宜を図っている。

いずれも昨今のミツバチウイルス研究の急速な進展からはやや時間が経ってしまった感があることは否めないが、利用価値はまだあると思われる。





この本体がサックブルードウイルス（SBV）であることは、半世紀ほど後に結晶の構造解析が行われて確定した（Bailey et al, 1964）。その直前、1963年には、ミツバチに感染するウイルスとして、感染した働き蜂の成蜂に麻痺症状が現れ、まもなく死亡する急性ミツバチ麻痺病ウイルス（ABPV）と、死亡までに数日の時間がかかる慢性ミツバチ麻痺病ウイルス（CBPV）の2種類が確認されている（Bailey et al, 1963）。

ただ、1980年代後半まではミツバチに感染するウイルスはほぼ無害なものと考えられており（Genersch and Aubert, 2010）、ウイルスの探索も特定のミツバチの病徴に対応して行われていた（Remnant et al, 2017）。例えば、縮れ翅ウイルス（DWV）は、1982年に日本で採取された翅の伸展異常のある働き蜂から単離されたウイルスであった（Martin and Brettell, 2019）。当時は、ウイルスに感染したミツバチ（主として働き蜂）が個別に発症するもので、流行期に非常に重い症状（個体死亡）も見られてはいたが、蜂群レベルでの感染症という認識はほぼなかった。これが1980年代にアジアの大陸部を中心に猛威を振るったタイサックブルード病（タイサックブルードウイルスによる）では事情が異なり、蜂群の崩壊が起こり、当時進みつつあったトウヨウミツバチを利用した養蜂振興における集団飼育が、蜂群間感染につながって大きな影響を受けた（中村, 2023）。

その後、各種ウイルスの浸潤状況や伝播経路、あるいは特定の疾病の蔓延に関連して、当時ミツバチヘギイタダニのいなかった地域を含めて、多種のウイルスが広範囲に分布していることが明らかになった（Bailey, 1982; Hornitzky, 1987; Allen and Ball, 1996）。ここで重要なことは、こうしたウイルスのほとんどがミツバチとは共生的な関係を築いており、感染個体が死に至ることはあっても蜂群の崩壊のような重大な影響をミツバチ与えることのないものであったことである。

## コラム

## ミツバチウイルスの名前

ウイルスの学名は、他の生物で利用されている二名法（属名と種小名からなる種名）をこれまで採用してこなかったが、国際ウイルス分類委員会（International Committee of Taxonomy of Viruses, ICTV）が2024年よりウイルス種名（学名）に二名法を導入することを決定し、現在知られているすべてのウイルスの学名入りリスト（Master Species List, [右図](#)）が公開された。

これに呼応する形で日本ウイルス学会ウイルス命名作業部会が、これまでのウイルス名（系統名）と種名との関係を追いやすように、植物・藻類・菌類編（約16000種）および動物編（約16000種）のウイルスのリストを作成し、重要なウイルスについては、和名の意見募集を行って加える作業を進めている。残念ながら、現在までにミツバチ関連ウイルス（掲載数は10種）の和名はひとつも記載されていない。したがって本書で使用しているウイルス名（和名）についてはウイルス専門家による権威付けがされたものではなく、あくまで本書での利用を優先した暫定的なものと考えていただき、今後、名称が変更になる可能性があることについてはご留意いただきたい。

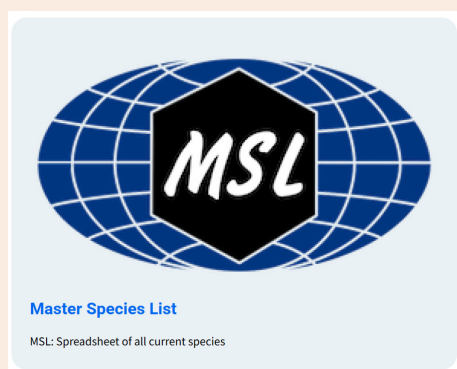


表5 主要なミツバチウイルスとその伝播経路

科	ウイルス名（略称） 和名 種名	主要株	食物伝播	接触伝播	ダニ伝播	垂直伝播
ジシストロウイルス科	acute bee paralysis virus (ABPV) 急性ミツバチ麻痺病ウイルス <i>Aparavirus apisacutum</i>		+	—	+	+
	Kashmir bee virus (KBV) カシミールミツバチウイルス <i>Aparavirus kashmirensis</i>		+	—	+	+
	Israeli acute paralysis virus (IBPV) イスラエル急性麻痺病ウイルス <i>Aparavirus israelense</i>		+	—	+	+
	black queen cell virus (BQCV) 黒色王台ウイルス <i>Triatovirus nigereginacellulae</i>		+	—	?	+
イフラウイルス科	deformed wing virus (DWV) 縮れ翅ウイルス <i>Iflavirus aladeformis</i>	DWV-A	+	—	+	+
		DWV-B	+	—	+	+
	sacbrood virus (SBV) サックブルードウイルス <i>Iflavirus sacbroodi</i>		+	—	—	?
	slow bee paralysis virus (SBPV) 遅発性ミツバチ麻痺病ウイルス <i>Iflavirus apistardum</i>		+	—	+	?
	chronic bee paralysis virus (CBPV) 慢性ミツバチ麻痺病ウイルス (現在リストになし)		+	+	—	?

ウイルス名の和名は本書提唱（過去に利用されてきた名称を優先）。  
種名は国際ウイルス分類委員会（ICTV）のリストを元にした日本ウイルス学会が公開中のリストにしたがった。日本ウイルス学会の web サイト：<https://jsv.umin.jp/index.html>。  
なお、規約上、旧来のウイルス名（系統名）は原則小文字での表記となっている。  
カシミールミツバチウイルスとイスラエル麻痺病ウイルスは、急性麻痺病ウイルスの変異株とする論文（例えば de Miranda et al, 2013）もあるが、国際ウイルス分類委員会のリストでは独立種として取り扱われており、ここではそれにしたがった。

伝播様式については、現状で必ずしも研究者間で見解が共有されているわけではないが、de Miranda et al (2013), Beaurepaire et al (2020), Yañez et al (2020) をもとに作成。  
+は感染あり，—は感染なし，？は情報なしまたは不確か

Chen et al(2007)は当時知られていた18種のウイルスのうち重要なウイルス6種について、それぞれの特徴や伝播経路等を取りまとめた総説を発表して、ミツバチウイルス研究の初期に大まかな整理を進めた。加えて近年では、ゲノム解析精度の向上により、ミツバチから多数のウイルスおよび既知のウイルスの変異株が報告されるようになった。何らかの病変を起こす可能性のあるウイルスは限られているものの、現在では所属不明なものも含めて13科以上にまたがる、70種を超えるウイルスが知られるようになっている (Li et al, 2023)。

ミツバチに感染するウイルスの多くは、ゲノム核酸として、DNA (デオキシリボ核酸) ではなく RNA (リボ核酸) を持つ RNA ウイルスであり、特にウイルスゲノムがメッセンジャー RNA としても働く一本鎖プラス鎖 RNA ウイルスに偏っている。RNA ウイルスは、ゲノム複製時にエラーが多く発生し、ひとつのウイルス集団内に多数の変異株 (variant) を含む「疑似種 (quasispecies)」と呼ばれる状態になりやすい。その結果、迅速なウイルスの進化が起こるという特性を示す (白銀, 2023)。ミツバチで顕著な臨床症状が知られる麻痺病, 縮れ翅, サックブルードなどの原因となる病原性ウイルスも RNA ウイルスで、分類上は、ピコルナウイルス目ジシストロウイルス科ないしイフラウイルス科に含まれている (表 5)。

## ウイルスの伝播様式

ウイルスの伝播様式には水平伝播と垂直伝播があり、ウイルスの種類や感染対象、あるいは状況によってどの伝播様式が選択されるかが決まる。代表的なウイルスの伝播様式は表 4 にまとめたが、ここではウイルスごとの詳細は省き、一般論として伝播様式について解説する。

### 1) 水平伝播

同時に存在する個体間でのウイルスの伝播を水平伝播といい、その代表的なものは食物を媒介した伝播である。ミツバチに感染するウイルスは、ミツバチの巣内の貯蜜, 花粉, ミルク (ローヤルゼリーを含む) のいずれからでも検出されている (Shen et al, 2005)。ミツバチの場合には、働き蜂による幼虫への給餌, 女王蜂への給餌, 働き蜂間での口移し, 花粉の貯蔵, 貯蜜の加工などが、食物媒介伝播の可能性を高めることになる (Chen et al, 2006a)。

女王蜂からもウイルスが検出され (Chen et al, 2005)、働き蜂が処理するその排泄物にもウイルスが含まれることから (Chen et al, 2006a)、いわゆる糞口伝播も発生する。集団の密度が高く、巣房の掃除などウイルスに接触しやすい仕事を集中的に分担することから、働き蜂同士、あるいは働き蜂と幼虫の接触によるウイルスの伝播も起きやすい (Yañez et al, 2020)。

雄蜂からも (Chen et al, 2005)、その精液からも (Yue et al, 2006)、さらには女王蜂の貯精嚢からもウイルスが検出され (Chen et al, 2005)、交尾に伴う性交的伝播も起こること (Chen et al, 2006a)、さらには人工授精下でも同様の現象が起きることが確認されている (de Miranda and Fries, 2008)。

花を介したウイルスの伝播も実験的に証明されている (Mazzai et al, 2014)。これは、後述するように異種間のウイルス拡散にも関係している (Singh et al, 2010; Levitt et al, 2013)。

また、ミツバチヘギイタダニのような吸血性の寄生者が媒介するウイルス伝播もある (Shen et al, 2005)。これには、単にダニの体表や口器を汚染したウイルスが、別のミツバチに伝播する機械的伝播と、ダニの体内に取り込まれ、ウイルスや状況によってはダニの体内でウイルスの複製 (増殖) が確認される状態で、別のミツバチに伝播する生物学的伝播の 2 経路が含まれる (Yañez et al, 2020)。ミツバチヘギイタダニ以外にウイルスを媒介できる寄生生物としては、蜂児に寄生して繁殖するミツバチトゲダニ類 *Tropilaelaps* spp. (Dainat et al, 2009) と成蜂の気管内に寄生するアカリンダニ *Acarapis woodi* (Liu, 1991) である。

## 2) 垂直伝播

世代を超えるウイルスの伝播を垂直伝播 (母子感染) という。女王蜂の卵巣中のウイルスが、女王蜂の産卵に際して卵へ、あるいは雄蜂から受け取って貯精嚢に貯えられた精子から受精を経て卵に伝播する様式である (Chen et al, 2006b; Fievet et al, 2006)。女王蜂の卵巣のウイルスの局在には、肯定的 (Fievet et al, 2006) および否定的 (Chen et al, 2006b) な見解があるが、表面を消毒した卵でもウイルスが見つかることから、卵巣経由での卵への垂直伝播経路は確実に視される。このウイルスに感染した女王蜂が産む卵がすべてウイルスに感染しているわけではなく、またすべての感染女王蜂が垂直感染を実現できてはいないため、垂直感染を妨げる何らかの障壁の存在も示唆されている (Yue et al, 2006; de Miranada and Fries, 2008)。

## 3) 蜂群間伝播

ウイルスに未感染の蜂群へのウイルスの侵入は、他の病原同様に感染群からの盗蜂や迷い蜂が主経路になる。蜂群間のウイルスの伝播も様式的には水平伝播に含まれる。イスラエル急性麻痺病ウイルス (IAPV) では、感染したミツバチが他の蜂群に侵入しやすくなり、ウイルスによる宿主の行動操作の可能性も示唆されている (Geffre et al, 2020)。同時に、これは現在の養蜂における不自然なまでの高密度での集団飼育、特にそこで発生しやすい迷い蜂という経路にウイルスが適応したものともいえる。ダニの侵入も高密度な蜂場設計が主要因であり、高い蜂群密度での集団飼育は、ウイルスに限らず、病原の感染リスクが高くなることは自明である。もちろん現在の養蜂では蜂場を一管理単位として、蜂群間感染は蜂群内の働き蜂間感染と同等視する監視スケールの拡大はできる。

養蜂での飼養管理において、蜂群や女王蜂の外部からの新規導入、蜂具や巣箱の共有、あるいは給餌に用いる資材などもウイルス伝播の可能性が高い。ウイルスは市販のハチミツや花粉からも検出されており、ハチミツや花粉、蜜ろうなどをウイルスで汚染して実験的にミツバチに提示することで感染が起き、ウイルス摂取量と死亡率に相関があることも確かめられている (Schittny et al, 2020)。また、非流蜜期に養蜂家が行うハチミツや花粉からもウイルスは検出されており、給餌によるウイルス伝播の危険性も指摘されている (Shen et al, 2005)、ただ、一般的なウイルスでは、生体を離れてからはごく短期間のうちに感染力が失われることから、流通している養蜂生産物が感染源になる確率は相対的に低いと思われる。



移動養蜂においては、移動先で他の蜂群との接触（採餌圏が同一）によるウイルスの相互伝播は想定されているが、実際の調査では、花粉交配目的で移動した蜂群は、定飼養蜂の蜂群に較べて蜂量が少ない傾向にあり、そのためダニの増殖率が低く、ウイルスの増加も見られていない（Alger et al, 2018）。ただ、移動先においては、後述するように周辺に生息する野生のハナバチ類へのウイルスの拡散も指摘される。実際、マルハナバチでは縮れ翅ウイルスの感染が知られ（Fürst et al, 2014）、そのことはまた、野生のハナバチ類からウイルスが逆流して、ミツバチが感染する可能性もあることを示している。

#### 4) 感染組織

ミツバチに感染して病変を起こすウイルスは、基本的には宿主の特定の感受性細胞と結合して増殖するため、感染した組織に局在する形での分布特異性が見られることが多い。例えば、複数の原因ウイルスがある麻痺病（**図4左**）のうち、古くから知られる急性麻痺病ウイルス（ABPV）と慢性麻痺病ウイルス（CBPV）は脳、特にキノコ体に局在し（Bailey and Milne, 1969）、蜂群崩壊症候群の原因ウイルスとも考えられたイスラエル麻痺病ウイルス（IBPV）は主に神経系、脳、下咽頭腺に分布する（Maori et al, 2009）。また、黒色王台ウイルス（BQCV）は腸管に分布する（Chen and Siede, 2007）。サックブルードウイルス（SBV）は幼虫期に感染して前蛹を死に至らしめるが、成虫、特に雄蜂では、無症状のままウイルスが脳に局在する（Bailey and Fernando, 1972）。一方、縮れ翅ウイルスは全身で増殖していることが確認されているが（Boncristiani et al, 2009）、特に、翅芽や胸部筋肉（Lanzi et al, 2006）、脳（Shah et al, 2009）などでウイルスの局在が確認されている。翅芽での増殖が縮れ翅の発生に関与していることも指摘される（**図4右**）。



**図4 ミツバチのウイルス性疾患（左：麻痺病、右：「縮れ翅」）**

麻痺病ウイルスに感染した働き蜂は、胸部や腹部の体毛が抜け落ち、体が震え、巣門前に集まる。縮れ翅ウイルスによる「縮れ翅」（右の正常個体と同時に羽化したが生体毛の様子にも差がある。また翅の縮れ以外に、羽化時に口吻が突き出していることもあるという（Koziy et al, 2019）。

## ウイルス媒介者としてのミツバチヘギイタダニ

1979年にロシア（当時のソビエト連邦）の Batuev が、ミツバチヘギイタダニに寄生された蜂群で麻痺病が発生したことを受けて、実験室内で、急性麻痺病ウイルス（ABPV）を接種した働き蜂の蛹から、健康な働き蜂の蛹へのウイルスの伝播が、ミツバチヘギイタダニによって起きることを初めて確認した（Batuev, 1979）。その後、ロシアとドイツで採取されたミツバチとミツバチヘギイタダニから急性麻痺病ウイルス（ABPV）が検出され（Ball, 1985）、ダニがこのウイルスの伝播に関与していることが確認された。ただ、ダニが寄生する前の幼虫からもウイルスが検出され、ウイルスの伝播は育児を担当する若い働き蜂から幼虫に対して起きることも示唆された（Allen et al, 1986）。現在では急性麻痺病ウイルスは、食物伝播、ダニ媒介性の伝播および垂直伝播することが確認され、一方で接触伝播はしないとされる。

ウイルスは複数の伝播様式を選択できるが、ミツバチ自身が持つ生体防御機構を乗り越えての感染はそれほど容易ではなく、かつてダニがいなかった地域では、ウイルスによるものとされる疾病の流行は稀で、規模の大きな、あるいは長期化する問題にはなりにくかった。ウイルスが非常に効率のよい媒介者としてのミツバチヘギイタダニに出会ったことで、感染の機会が増えたことは間違いないが、ダニが媒介できるウイルスにも、そのウイルスの感染対象とダニとの接点のあるなしなど、媒介の実態に対して制限的に働く条件もあり、種類は限定的である。例えば幼虫期に感染するサックブルードウイルス（SBV）はダニによって媒介されない（表4）。また、ダニが媒介する場合、単純で受動的な機械的媒介者となる場合には、伝播可能なウイルス量には上限があるが、ダニ体内でウイルスが増殖する生物学的媒介者となると、感染量が多くなり、結果としてミツバチに与える影響が大きくなる。

## ダニが媒介するウイルス

ダニは、ミツバチの蜂児から吸血、あるいは成蜂では脂肪体組織を摂食するため、ミツバチの対外物理的バリアである外皮を傷つける（Donzé and Guerin, 1994; Ramsey et al, 2019）。そのような損傷はウイルス感染を容易にする。母ダニは、自分が娘ダニ時代に体液を吸って育った蛹がウイルス感染していれば、摂食孔から体液を吸う際に、鋏角や歩脚など、体表がウイルスで汚染される。その状態のまま、巣房を脱出し、母ダニとして次の巣房に侵入した際、汚染された鋏角で摂食孔を設けることで、蜂児へのウイルス感染が確立する。ここで生まれた娘ダニは、蜂児体内で増殖したウイルスに汚染され、巣房脱出後、汚染されたまま侵入する。これがくり返し起こることで、蜂群内では感染が徐々に拡がっていく。

通常、ダニが媒介するというのは、このようにウイルスがダニの体表上を汚染した状態で運ばれ、別のミツバチに届けられることを指し、ダニによる伝播が可能なウイルスのほとんどは、ダニを単純な機械的媒介者として利用していることになる。この点で食物伝播や接触伝播と伝播そのものの規模は変わらないが、摂食孔というミツバチの生体防御を乗り越える感染経路を持つ分、体内へのウイルスの侵入が容易になり、感染が確立しやすい。またダニの数が多ければ多いほど、他の伝播様式に較べて一定の時間内に大量のウイルスが拡散することになる。



## ダニの体内で増殖するウイルス

ミツバチヘギイタダニに対しては、さまざまな防除法が考案され、生物学的防除についても、1990年代の有効な糸状菌の探索から始まり (Bava et al, 2022)、その後、2000年頃からは防除に利用できるウイルスの探索を目的として、ダニの体内組織に感染し、増殖するウイルスの探索も始められた。最初に確認されたウイルスはミツバチヘギイタダニウイルス-1 (VDV-1) と命名され (Ongus et al, 2004)、電子顕微鏡によってウイルス顆粒も見つかり、ダニの細胞を使って増殖することが確認された (Zhang et al, 2007)。しかし感染したダニは特に病変を示さず、防除資材としての利用には至らなかった。このウイルスは縮れ翅ウイルス (DWV) にごく近縁とされ、その後、ミツバチに感染する縮れ翅ウイルスの第二の主要変異株 DWV-B (縮れ翅ウイルス B 型) と再定義された (Martin and Brettell, 2019)。

ダニが縮れ翅ウイルスの効果的な媒介者であることは早くから知られ、体内でのウイルスの増殖も示唆されていた (Bowen-Walker et al, 1999)。縮れ翅ウイルス陽性のダニが寄生していても、すべてのミツバチが縮れ翅を発症するわけではない。そこで縮れ翅を発症したミツバチに寄生していたダニを調べたところ、ダニの体内でウイルスの複製が進んでいることが確認された (Yue and Genersch, 2005)。ウイルスの複製に関しては否定的な結果も得られているが (Santillán-Galicia et al, 2008)、ミツバチヘギイタダニの唾液腺内にウイルス顆粒が確認され (Cicero and Sammataro, 2010)、唾液腺が、吸血に際して蛹に注入する分泌物を生成、貯蔵する器官であることから、もし唾液腺内にウイルスが局在するのであれば、ウイルスがミツバチに到達しやすいことになることから注目された。

ダニの体内でウイルスが増殖する場合は、単に体表に付着した少数のウイルスを伝播するのとは違い、唾液腺内に集中したウイルスを伝播することになり、しかも吸血がウイルス伝播の主経路となれば、ミツバチの体内に大量のウイルスを簡単に侵入させることになる。さらに複製の際に作られる多数の変異体のうち、ダニでもミツバチでも増殖しやすい遺伝子型のものが選択されることになり、結果としてミツバチに対して感染性や病原性の強い遺伝子型のウイルスが選択される可能性が高くなる (Damayo et al, 2023)。

ダニの体内でのウイルスの増殖を調べるためには、単にウイルス自体の存在を調べるのではなく、増殖過程における複製中間体の検出が必要となる。縮れ翅ウイルス (DWV) は一本鎖プラス鎖 RNA ウイルスのため、増殖過程で必ずマイナス鎖が生じる。したがってマイナス鎖をダニの細胞から検出することによってダニ体内でのウイルスの増殖を確認できる (Boncristiani et al, 2009)。また組織内のウイルスの局在を調べる蛍光 *in situ* ハイブリダイゼーション (Fluorescence *in situ* hybridization, FISH) によって、ダニの細胞内にウイルス RNA が存在することを視覚的に捉える方法もある (図 7 参照) (Gisder and Genersch, 2021)。

このような研究手法の技術的、精度的向上もあり、現在では、縮れ翅ウイルスの変異株 DWV-B のダニ体内での増殖は肯定的に見られているが、一方で、新たな感染粒子 (ビリオン) の形成は起きず (Posada-Florez et al, 2019; Gisder and Genersch, 2021)、ダニはウイルス感染に耐えながら、高いウイルス価を維持していると考えられている (Damayo et al, 2023)。

# 縮れ翅ウイルス（DWV）

1982年に日本でミツバチヘギイタダニに寄生されたセイヨウミツバチの蜂群から採取された翅の縮れた働き蜂から単離されたウイルスで（Morse and Flottum, 1997）、1977年にエジプトで飼育されていたセイヨウミツバチから単離されたエジプトミツバチウイルス（EBV）（Bailey et al, 1979）に近縁で、一時はその日本株（JEBV）とされ、その後、独立した縮れ翅ウイルス（deformed wing virus, DWV）となった（Ball, 1997）。これを縮れ翅ウイルスの基準株とし（Lanzi et al, 2006）、現在は DWV-A（縮れ翅ウイルス A 型）と称している。縮れ翅ウイルスはイフラウイルス科イフラウイルス属に所属する RNA ウイルス（一本鎖プラス鎖 RNA ウイルス）で、国際ウイルス分類委員会が 2024 年に公表したウイルス種名（学名）は *Iflavirus aladeformis* である（表 6）。

縮れ翅ウイルス（図 5）はゲノム長約 10140 塩基の一本鎖プラス鎖 RNA ゲノムと、3 種の構造タンパク質（カプシドタンパク質）からなる、一辺 30nm の正二十面体の粒子（直径も約 30nm）である（Lanzi et al, 2006）。ゲノム内の塩基比は、アデニン（A）30.6%，ウラシル（U）25.2%，グアニン（G）23.1%，シトシン（C）21.1%となっている（Lanzi et al, 2006）。GC 含量が 44%と昆虫ウイルスとしては高めであり、一般的にはそのことでウイルス RNA の構造の安定と翻訳速度の中間的なバランスを保っていると考えられる。

表 6 縮れ翅ウイルスの分類

分類階級	名称
域 realm	Riboviria リボウィリア
界 kingdom	Orthornavirae オルソルナウイルス
門 phylum	Pisuviricota ピスウイルス
綱 class	Pisoniviricetes ピソニウイルス
目 order	Picornavirales ピコルナウイルス
科 family	Iflaviridae イフラウイルス
属 genus	<i>Iflavirus</i> イフラウイルス
種 species	<i>Iflavirus aladeformis</i>
ウイルス名 略称 和名	deformed wing virus DWV 縮れ翅ウイルス

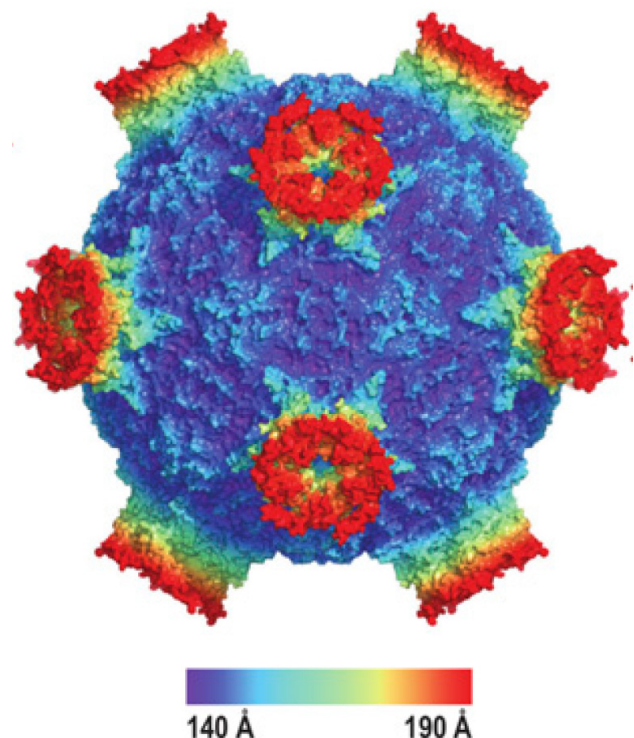


図 5 縮れ翅ウイルス

縮れ翅ウイルスのビリオンのクライオ電子顕微鏡像。カラーバーは中心からの距離を示す（Škubník et al, 2017）。

縮れ翅ウイルスは、2004年にミツバチの門番蜂の脳内から発見され、ミツバチの攻撃行動を引き起こすとして注目された kakugo ウイルス (KV) (Fujiyuki et al, 2004, 藤幸ら, 2004) と非常に高い相同性を示している (de Miranda and Genersch, 2010)。その後、kakugo ウイルスはミツバチヘギイタダニからも検出され、ダニが感染に関与することが示された (Fujiyuki et al, 2006)。なお、現在、kakugo ウイルスは縮れ翅ウイルスの日本分離株として位置付けられている (Moore et al, 2011)。

縮れ翅ウイルスは今でこそダニに寄生された蜂群からよく見つかるが、ミツバチヘギイタダニの侵入以前のイギリスや南アフリカでも検出されていた (Allen and Ball, 1996)。ダニの侵入以前には、蜂群内で食物伝播を中心に、さらには迷い蜂や盗蜂による蜂群間伝播がウイルス感染の主経路であったことが推測される。給餌は感染リスクが高く、縮れ翅ウイルスに感染した蜂群から秋に回収した貯蔵花粉とハチミツを、次の春に非感染蜂群に与えたところ、蜂児からウイルスが検出されるようになった (Singh et al, 2010)。花粉荷にウイルスが入りやすいことも確かめられている。それによると、採餌蜂が黒色王台ウイルス、サックブルードウイルス、縮れ翅ウイルスの3種のうち1～3種類に汚染されている場合、全体で31%の花粉荷ではウイルスは検出されなかったが、縮れ翅ウイルスが採餌蜂の62%を汚染していた状態で、59%の花粉荷を汚染しており、このウイルスが最も花粉荷を汚染しやすかったとされている (Singh et al, 2010)。ただし、この研究ではあくまでウイルス RNA を検出することができたというもので、ウイルスが感染力を長期にわたって維持したまま花粉荷に含まれていたかどうかは明らかにされていない。

縮れ翅ウイルスが働き蜂成虫にもたらす典型症状の「縮れ翅 (翅の伸展不良)」は、外見では判別しがたいが、ダニによる吸血によるものとは機構的に異なっており、羽化や外形構築に重要とされるクチクラタンパク質遺伝子の発現が抑制されることによる (Lanzi et al, 2006)。幼虫期ではあるが、経口で感染させたウイルスが翅芽に局在することも確認され (Gusachenko et al, 2020)、このウイルスが名前の通りの翅の異常を将来、特異的に起こす。ただ翅の変形にはウイルス量 (ウイルスコピー数) にして  $10^8 \sim 10^9$  以上が必要で、 $10^6$  以下では翅の変形は起きない (Yue and Genersch, 2005; Highfield et al, 2009; Ryabov et al, 2014; McMahon et al, 2016)。ダニ体内でのウイルスの増殖によって伝播するウイルス量が多くなることが、翅の変形の条件になると考察されている (Gisder et al, 2009)。

また、越冬期の縮れ翅ウイルスの感染率が高いと蜂群の崩壊が起きやすい (Highfield et al, 2009; Dainat et al, 2012)。逆に越冬成功した蜂群では、春に向けてウイルス感染した働き蜂の比率が小さくなっており、つまりウイルスに感染した働き蜂が越冬期間の早期に死亡してしまい、ウイルス未感染の働き蜂だけが生き残ったことが示され、縮れ翅ウイルスが働き蜂成虫に寿命を短縮するような影響を与えることが示唆されている (Dainat et al, 2012)。またダニの防除を行ってダニの寄生率を抑えていたのに、縮れ翅ウイルスのレベルが高い場合に蜂群崩壊 (越冬期蜂群損失) が起きており、ダニの防除管理だけでは蜂群の崩壊が防げないことも比較的早い段階で明らかにされている (Highfield et al, 2009)。



## 縮れ翅ウイルスの変異株

縮れ翅ウイルスも RNA ウイルスとして複数の変異株の複合体としての疑似種の状態、あるいは複数の変異株の複合体状態であり、通常は、感染時の低浸潤、および小ウイルス負荷、一方で、変異株の構成の多様性が特徴となる (Martin et al, 2012; Ryabov et al, 2014; Loope et al, 2019)。しかしミツバチヘギイタダニの高効率な媒介能を得て、急速に分布を広げてきた。

現時点で、縮れ翅ウイルスには、主たる 2 種の変異株である DWV-A (Lanzi et al, 2006) および DWV-B (Ongus et al, 2004) に加え、DWV-C (Kevill et al, 2021) および DWV-D (de Miranda et al, 2022) が知られる。**表 7** には主要変異株の DWV-A と DWV-B の比較を示した。

DWV-A は東アジア起源と推定されており、一方、DWV-B は中東を起源とするものが最も古い先祖であると考えられるが、ヨーロッパや北米ではやはり 1970 年頃を境に増加傾向が見られる (Hasegawa et al, 2023)。DWV-B が DWV-A から分岐したのは 181 (38 ~ 497) 年前 (Mordecai et al, 2016a), あるいは 308 (266 ~ 353) 年前 (Hasegawa et al, 2023), DWV-C はさらに古く、319 (57 ~ 101) 年前 (Mordecai et al, 2016a), あるいは 979 (836 ~ 1128) 年前 (Hasegawa et al, 2023) と推定されている。

DWV-B が DWV-A を置換する傾向が見られることもあり (Paxton et al, 2022), 蜂群に感染している縮れ翅ウイルスの変異株がいずれであるかの情報が必要となる。このため感染している変異株を簡便に把握するためのツールとして、RNA を鋳型に RNA の複製を合成する酵素である RNA 依存性 RNA ポリメラーゼの塩基配列の変異に基づいて、主要な変異株 3 種、すなわち DWV-A, DWV-B, DWV-C を同時に、迅速かつ高精度に判定する方法が確立されている (Kevill et al, 2017)。これを用いることで、ミツバチに見られる病変と関連する変異株との関係を知ることができる。

### 1) 縮れ翅ウイルスの変異株：DWV-A

1982 年に日本で得られた標本から検出されたウイルス株で、古典的 DWV と呼ばれ (Martin et al, 2012), 現在は DWV の基準株として位置付けられている (Lanzi et al, 2006)。東アジアを起源とすると考えられているが、ミツバチヘギイタダニがヨーロッパに侵入する前から世界各地に分布しており、ダニの進出でさらに急速に分布を広げ、今ではミツバチ以外の昆虫にも感染の範囲を広げている (Hasegawa et al, 2023)。他の変異株、特に DWV-B とは競合関係にあり、単独で感染した場合にのみ増殖が可能で、DWV-B との共感染の場合はウイルスの増殖が制限されやすい (Paxton et al, 2022; Piou et al, 2022)。

ダニがいない状況での伝播経路は食物伝播や垂直伝播に限定されるが、現在の主伝播経路はダニによる媒介で、蜂群におけるダニの寄生率が高い場合、多数の蜂児や成蜂へのウイルス伝播が起き、結果として蜂群として大きな影響を受ける。DWV-A の蜂群内のウイルス価はダニの寄生率に比例していることもこれを裏付ける (Norton et al, 2021)。特に越冬期蜂群損失 OCL との関係が注目され、DWV-A の感染率が高い場合に蜂群が崩壊する傾向も確認されている (Kevill et al, 2019), 現在は DWV-B が主因とされる (Natsopoulou et al, 2017)。

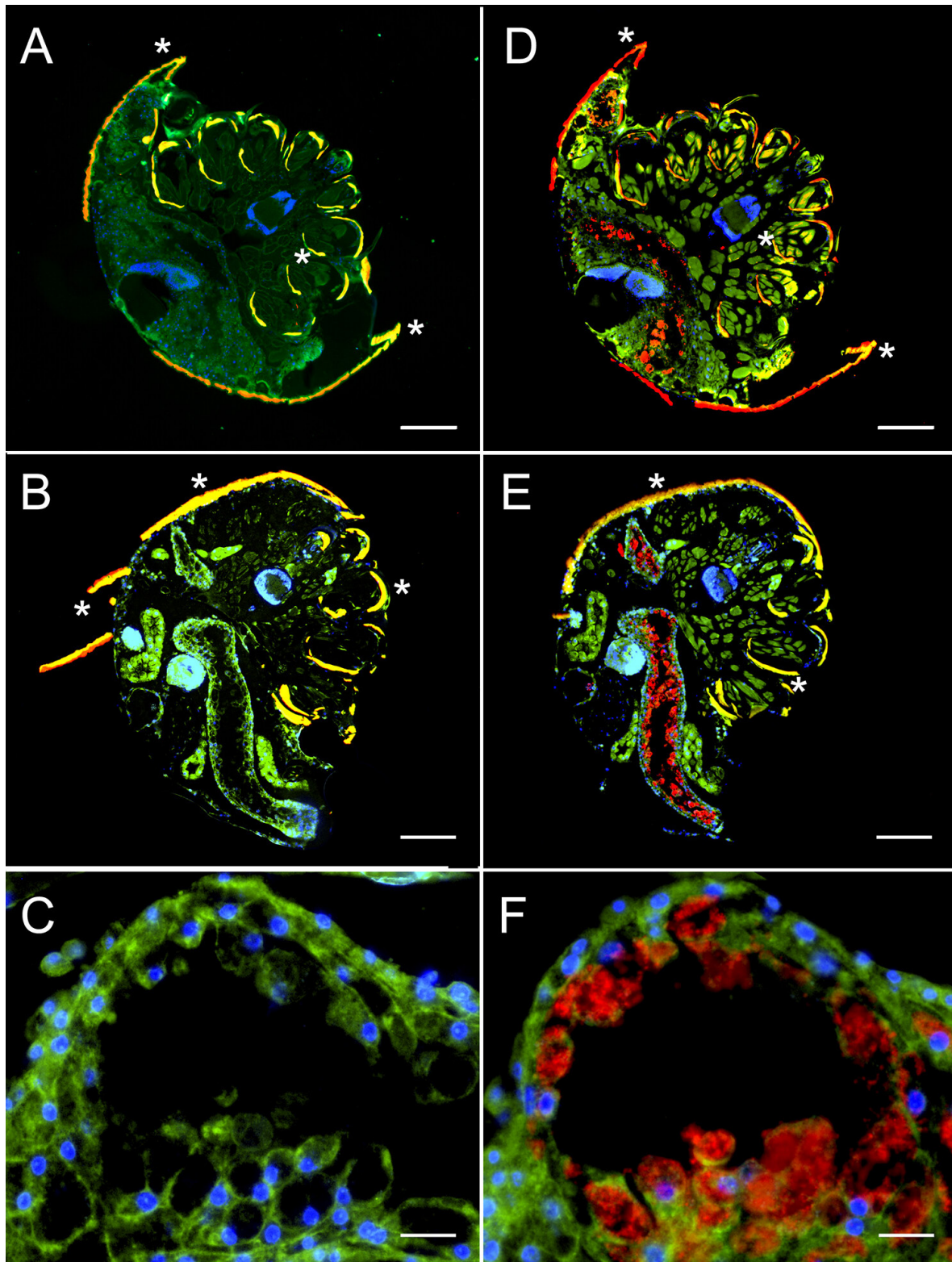
表 7 縮れ翅ウイルス変異株 A と B の比較

項目 * 文献は代表的なもの	DWV-A	DWV-B
初記載（変異株の詳細）	Lanzi et al（2006）	Ongus et al（2004）
別名	古典的 DWV	ミツバチヘギイタダニウイルス -1（VDV-1）
最初に発見された宿主	セイヨウミツバチ（1982） （縮れ翅症状の働き蜂）	ミツバチヘギイタダニ（2004）
地理的分布 Grindrod et al（2021）	全世界	全世界（西側諸国で多い）
ミツバチ体内での増殖 Norton et al（2020）	遅い（蓄積量が少ない）	速い（蓄積量が多い）
ミツバチ体内での増殖部位 Penn et al（2021）	蛹の翅芽，脳と神経系，脂肪体，唾腺	脂肪体，中腸，マルピーギ管，唾腺，卵巢，脳と神経系
ダニとの関係 Piou et al（2022）	主に機械的媒介者	生物学的媒介者
ダニの寿命への影響 Ryabov et al（2022）	ない	短縮
ダニ依存性 Norton et al（2021）	高い（媒介効率は中程度）	高い（ダニと共進化）
共感染時 Paxton et al（2022）	劣勢（DWV-B に置換される）	優勢（DWV-A を駆逐する）
越冬蜂群崩壊 Natsopoulou et al（2017）	関与は弱い	強く関与
他の昆虫への感染 Streicher et al（2024）	○マルハナバチに多い	△マルハナバチに感染バリア

## 2) 縮れ翅ウイルスの変異株：DWV-B

2001 年にオランダでミツバチヘギイタダニウイルス -1（VDV-1）としてミツバチヘギイタダニから発見され（Ongus et al, 2004），その後，ミツバチでの感染も確認され DWV-B と再定義された（Martin and Brettell, 2019）。DWV-A とは 84 ～ 85% の塩基配列の相同性を示し，中近東を起源とすると推定されているが（Hasegawa et al, 2023），現在は急速に世界中，特にヨーロッパやアメリカに分布を拡大している。

DWV-B の病原性については，実験結果や研究者による考察にも大きなばらつきがある。例えば実験的に感染させた蛹の死亡率については，DWV-A では 11% に対して DWV-B では 0.4%（Norton et al, 2020）との報告もあれば，死亡率やあるいは縮れ翅の発症率には変異株間で同等であったとするものもある（Tehel et al, 2019; Dubois et al, 2020）。前者を根拠にすれば DWV-B は病原性が低いという結論を導くことになるが，後者を根拠にすれば，DWV-A と DWV-B の間に病原性の差があるという結論を導くことは難しい。



**図6 縮れ翅ウイルスに感染したダニの FISH 分析画像**

ダニの横断面上、緑はダニの細胞（青は核）、赤がウイルス。パネル A～C は DWV-A の、D～F は DWV-B のプローブを使用。パネル C と F は、それぞれ B と E を拡大したものである。★はダニの歩脚等の自己蛍光を示す。スケールバーはパネル A, B, D と E では 200  $\mu\text{m}$ , パネル C と F では 20  $\mu\text{m}$ 。DWV-A はダニ内部に見られないが、DWV-B は胃盲嚢と唾液腺で発色し、パネル F では上皮細胞内のウイルスが観察される。これによって DWV-B のダニへの感染が証明できる（Gisder and Genersch, 2021）。



ただ、注目すべき点として、DWV-BはDWV-Aと異なり、ダニの体内での増殖（ゲノムの複製）が確認されている（Norton et al, 2020; Ryabov et al, 2022）。これはDWV-Aがダニを主として機械的媒介者として利用するのに対して、DWV-Bが生物学的媒介者としてダニを利用できるという大きな差につながっている。ダニが蛹上で体液の吸血をする際に、DWV-Aではウイルスに汚染された口器によって感染を確立させるので、経時的に感染させられるウイルス価は減衰するが、DWV-Bではダニの体内、胃盲囊の上皮細胞（図6）や特に吸血時に分泌物を注入する唾液腺にウイルスが集中し（Gisder and Genersch, 2021）、感染性力のあるウイルス粒子ビリオンの形成は確認されていないが、高いウイルス価が長期に維持され、一感染機会における伝播可能なウイルス量が大きい（Norton et al, 2020）。羽化個体の寿命の短縮を招きやすく（McMahon et al, 2016）、特に越冬期蜂群損失との強い相関も確認されている（Natsopoulou et al, 2017; Norton et al, 2021, Ryabov et al, 2023）。個体レベルでの死亡率はDWV-Aより低くても、蜂群として影響を受けやすい可能性がある（Remnant et al, 2023）。

ちなみに、変異株の存在が確定するまでに縮れ翅ウイルスの病原性として報告されてきた諸症状は、どちらの変異体のものかは不明である。概ね2020年以降であれば変異株を明示してあるため、DWV-Bの病原性についてはできるだけ新しい論文に情報を求める必要がある。

### 3) 縮れ翅ウイルスの変異株：DWV-C

イギリスで2006～2009年に採集された働き蜂から単離され、2016年に公表された変異株である（Mordecai et al, 2016a）。DWV-AおよびDWV-Bとの塩基配列の相同性は78～82%で、両変異株から離れている。ミツバチでの検出頻度は圧倒的に低い（Kevill et al, 2019）。

ミツバチヘギイタダニが侵入していないアゾレス諸島の島（8島のうち5島がダニが侵入していない）では、2島で縮れ翅ウイルスが検出されず、別の2島ではDWV-Cが優勢を保っていた。一方で、ダニが侵入した島では、DWV-CはDWV-AおよびDWV-Bに置き換わってしまっていた（Lopes et al, 2024）。この結果はダニによる媒介がなくてもウイルスが蜂群内で安定的に生き残っている事例として注目を集めている。縮れ翅ウイルスを一種の風土病と考える場合に、ダニの関与のない地域でDWV-Cのような形での存在であったとも推論されている。

またセイヨウミツバチでのDWV-Aの感染頻度がまだ優勢なブラジルにおいて、DWV-Cがハリナシバチから見つかっている（de Souza et al, 2019）。

DWV-Cについては検出される地域も限られ、検出事例も少なく、したがって研究の材料としての利用も限定的で、病原性などの詳細については、現状で確かな情報はない。

### 4) 縮れ翅ウイルスの変異株：DWV-D

DWV-Dはかつてエジプトミツバチウイルス（EBV）と呼ばれていたもので、今でいうDWV-Aが見つかった時にこのウイルスの近縁と推論されていた。1970年代当時の標本のその後の精査によってDWVの第4の変異体として再定義された。しかし、その後新たに検出できておらず、すでに絶滅した変異株の可能性も指摘されている（de Miranda et al, 2022）。

## 懸念される DWV-B の台頭

現在、縮れ翅ウイルスの変異型 DWV-B がヨーロッパをはじめとする世界各地で優勢傾向にあり (Grindrod et al, 2021; Paxton et al, 2022), 多くの国の現状 (図 7) として認識されている (Sircoulomb et al, 2025)。縮れ翅ウイルスの公開 RNA シーケンス読み取り情報 (アメリカ国立バイオテクノロジー情報センター, NCBI) によると, ヨーロッパでは 2015 年以降の読み取り件数のうち 85%, 同時期アメリカでは 16% が DWV-B であった (Paxton et al, 2022)。また北米では, 2010 年の蜂場浸潤率が 0% であったのに, 2016 年には 66.1% にまで急上昇している (Ryabov et al, 2017)。イギリスおよびイタリアでは, DWV-A と DWV-B の入れ替わりが 2011 ~ 2017 年に起きており, ドイツでは 2011 年の時点ですでに DWV-B の方がよく検出されていた。ハワイでは 2009 年にはまったく検出されていなかった DWV-B が 2019 年には半数を超えている (Paxton et al, 2022)。すでにアジア圏でも侵入が確認され, タイではセイヨウミツバチのみではなく, コミツバチやオオミツバチ, トウヨウミツバチでも DWV-B への感染が確認され (Chantaphanwattana et al, 2023), 中国でもセイヨウミツバチからは見つかった (Yuan et al, 2021)。日本においてはダニの寄生率とウイルスの感染状況に高い相関が見られ, その特徴に関連する DWV-A のみが検出され, 今のところ DWV-B は検出されていない (Ogihara et al, 2024)。南米 (ブラジルやアルゼンチンなど) でも DWV-B の侵入は確認されているが, 今のところ DWV-A が優勢を維持している (de Souza et al, 2019; Gonzalez et al, 2024)。この状態は局所的な平衡状態で, いずれ DWV-B に置き換わる可能性もあるとされる (Fleites-Ayil et al, 2025)。

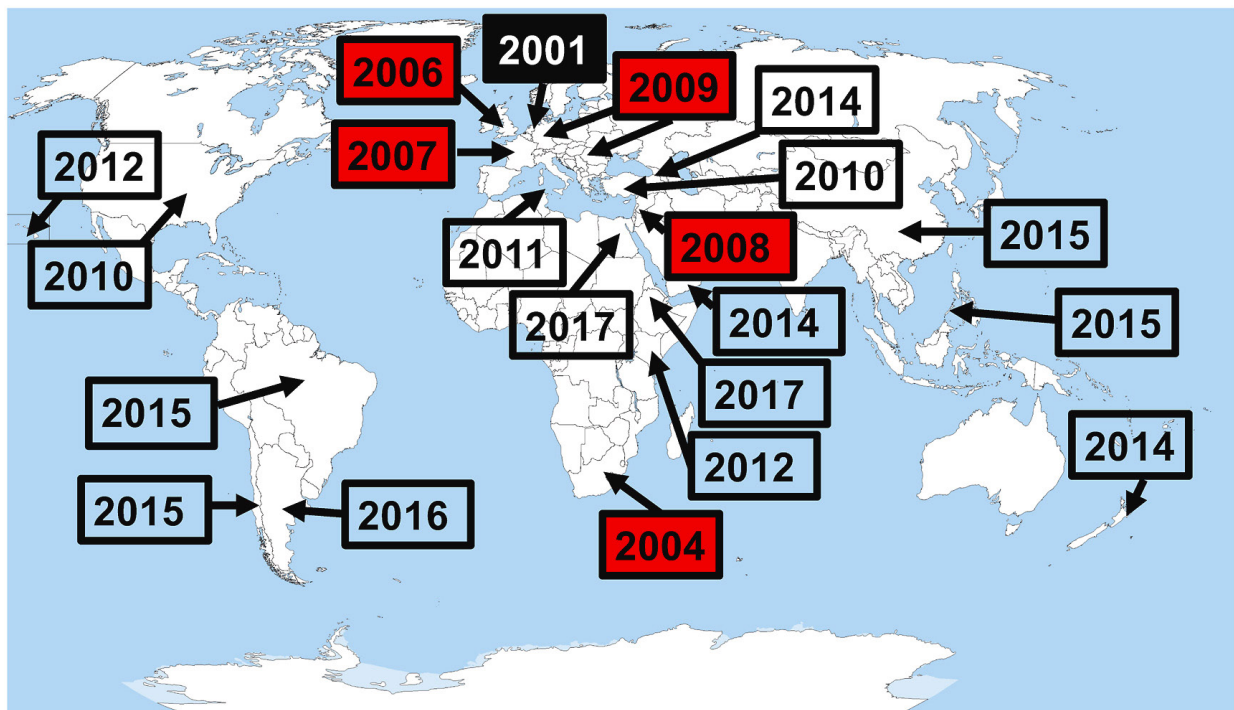


図 7 世界に拡散する DWV-B

ミツバチヘギイタダニ (黒: オランダで最初の発見) およびセイヨウミツバチで DWV-B が報告された年次 (赤: 2010 年以前, それ以外は 2010 年以降) を示す (Paxton et al, 2022)。

## なぜ DWV-B に置き換わるのか？

こうした DWV-B の分布拡大，さらには DWV-A を置換している状況については，当初は単に DWV-B の方が病原性・伝播性で有利だから広がったとされてきた (McMahon et al, 2016; Natsopoulou et al, 2017)。最近では近縁ウイルス間の重複感染排除現象であるとの理解が進んでいる (Paxton et al, 2022)。しかし，一般的な重複感染排除では，先に感染していた一次ウイルスが，あとから侵入してくる二次ウイルスを排除するのが通説となっており，DWV-B が先に拡がっていた DWV-A を置換することとは矛盾する。この点に関しては，DWV-B がダニの体内で増殖が可能で，DWV-B が二次感染する側であっても，早くウイルス量が増えることや (Ryabov et al, 2019)，縮れ翅ウイルスでは，重複感染排除が感染順序では決定されず，本来 DWV-A が重複感染排除のために誘導する RNA 干渉 (siRNA) が DWV-B の複製時に効果が低いことで二次的に感染する DWV-B が DWV-A を抑え込んでいるとの考察もされている (Gusachenko et al, 2021)。

変異株間のこの関係は興味深い。当初は，ダニに寄生され，ウイルスにも感染したのに生き残った蜂群では，毒性の強い DWV-A から，毒性の弱い DWV-B に感染ウイルスが偏っていたとされ，DWV-B によってミツバチを DWV-A から保護できる可能性すら示唆されていた (Mordecai et al, 2016b)。実際には，野外で採集されたダニの 40% はウイルスの伝播能力を有していないこと，蛹に寄生していたダニ（繁殖期のダニ）の方が成蜂に寄生していたダニ（分散期のダニ）よりもウイルスの伝播能力が高いことなどは，DWV-A および DWV-B において共通しているが，一方，成蜂を 12 日間ダニに曝露した実験では DWV-B が関与した方で働き蜂の高い死亡率が見られている (Ryabov et al, 2022)。DWV-A が蜂児に感染して「縮れ翅」という外見上それとわかる症状を伴うことが多いのに対して，DWV-B の成蜂への毒性は，原因不明で蜂が減ると捉えられる点も，DWV-B の危険性を見誤る原因になったと考えられる。

蜂群における DWV-A のウイルス価がミツバチヘギイタダニの寄生数と比例しており，ダニが存在しない場合は DWV-A はほとんど検出されない。これに対して，DWV-B は，ダニの数が少ない場合でもウイルス価が大きいことがある (Norton et al, 2021)。これは，例えば養蜂家が飼養する蜂群では，ダニの防除が行われるため，ダニの寄生率は一般に低く抑えられている。ただ，生き残ったダニの体内でウイルスが維持されており，DWV-A に較べて DWV-B の方が，その後，蜂群内でのウイルス価が大きくなる可能性がある。DWV-B はダニが少なくても，食物伝播などで働き蜂間，さらには蜂児に蔓延していく可能性もある。

ダニがまったくいない場合（ダニが分布を広げる前の時期など），ウイルスには大きく増えるチャンスがなかったが，現在は，ダニの体内で感染力を保ったまま長く維持され，蜂群内に蔓延しやすい。ダニに感染を依存する DWV-A が置き換えられていくのは，ダニ防除がひとつの要因となっている可能性が高い。このことは，実際に薬剤に曝露する期間である分散期がより短いダニが，ダニ防除によって選抜されてきたのと似ている。ダニの防除が，特に化学薬剤による駆除が，感受性のあるダニだけを排除し，同時に，ダニの数が多くなければ感染が成立しないような DWV-A を排除しているのかも知れない。



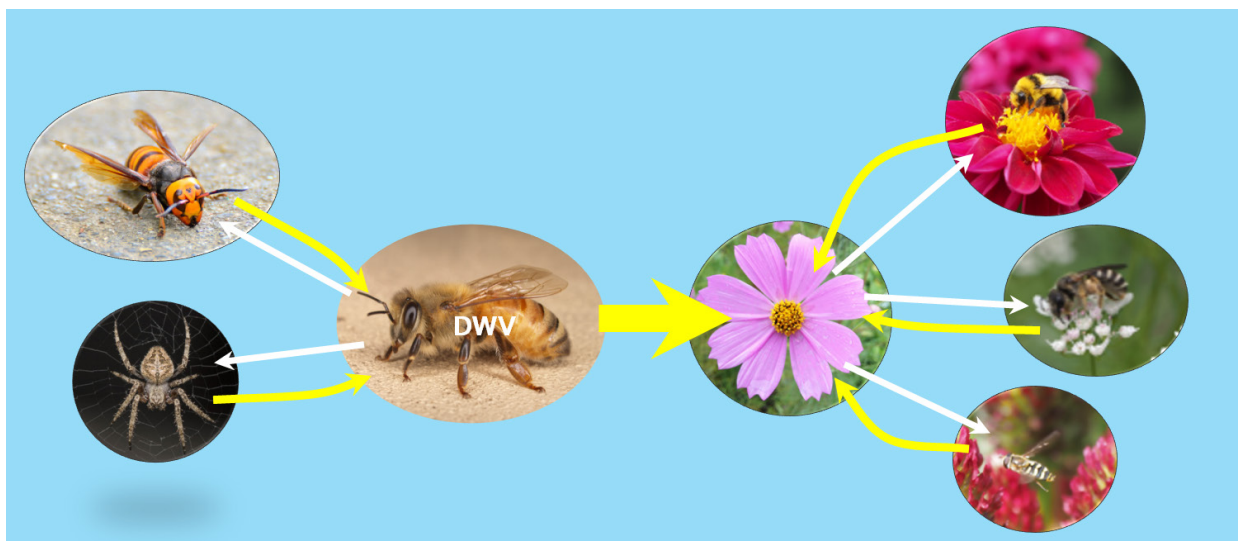
## ウイルスに感染してもダニは影響を受けない？

ところで、DWV-Bに見られるようなダニ体内でのウイルスの増殖（マイナス鎖の検出，ゲノム量の増加）は，ウイルスがダニの特定の感受性細胞に感染して，その細胞を利用しながら自身のゲノムの複製を行うことを意味しており，ウイルスに感染したダニは生命活動に負荷を負う可能性がある。これについては，ダニが生物学的媒介者として耐病性を獲得し，ウイルス価を高く維持しているという説明がなされている（Damayo et al, 2023）。実際には，DWV-Bの感染レベルが高いダニでは，1週間弱の生存期間の短縮も観察されている（Ryabov et al, 2022）。ダニが生涯にミツバチに寄生可能な回数を考えれば，まったく影響がない短縮ではない。中南米の熱帯地域では現在 DWV-B が DWV-A を一方的に置換できておらず，この原因は重複感染排除で説明されてはいるが（Fleites-Ayil et al, 2025），このようなウイルスがダニに対して負荷を変えることも影響している可能性はある。

## 縮れ翅ウイルスのミツバチ以外への越種感染

現在，世界中で，このウイルスの有病率が最も高く，ミツバチヘギイタダニによる媒介が大きな要因とされる一方で，ダニの関与のない範囲で，他の昆虫（8目64種）やクモにも感染が確認され，これはウイルス伝播の観点からも注目に値する（図8）（Martin and Brettell, 2019）。この分野は必ずしも縮れ翅ウイルスの変異株との関係，あるいは変異株ごとの特性についてはまだ研究がそれほど進んでいない。

同じミツバチ属では，コミツバチおよびオオミツバチへの感染が知られる（Zhang et al, 2012）。またハナバチ類ではマルハナバチの増殖工場で，女王蜂のヘルパー役として導入されるセイヨウミツバチから感染が起き，またミツバチの巣箱への盗蜂によってマルハナバチが感染する場合もあるという。マルハナバチの体内でのウイルスの増殖も確認され，翅が縮れた個体も見られている（Genersch et al, 2006）。



**図8 ミツバチ以外への拡散していく縮れ翅ウイルス**

捕食者はウイルスに感染したミツバチを捕食して感染し，訪花昆虫は花を介して感染する。



直接的な接点（感染経路）が特定されていない訪花昆虫からもウイルスは検出されている。イギリスでは野生のマルハナバチから（Fürst et al, 2014）、ブラジルではハリナシバチから（de Souza et al, 2019）縮れ翅ウイルスが検出されている。ハチ目昆虫以外では、ハナアブ類も花上の採餌行動を通じてウイルスに感染していたとされる（Levitt et al, 2013）。ミツバチが花にウイルスを付着させることは可能で（Alger et al, 2019a）、特に養蜂場の近くの花が汚染され、マルハナバチはそこでウイルスを付着させていると考えられている（Alger et al, 2019b）。ハナバチ等の送粉昆虫が採餌行動をきっかけにウイルスに感染する事態は、送粉者に依存する生態系への影響も懸念される。

一方、ミツバチの捕食者からも縮れ翅ウイルスは検出されている。ヨーロッパに侵入したツマアカスズメバチ *Vespa velutina* からは高頻度にウイルスが検出されており、さらに体内での増殖も確認され（Mazzei et al, 2018）、ミツバチを捕食したことで二次感染が生じたと理解されている（Rodríguez-Flores et al, 2024）。イタリアではモンズズメバチ *Vespa crabro* からもこのウイルスのマイナス鎖が検出され、感染の可能性が示されている（Forzan et al, 2017）。昆虫以外ではクモ類からもウイルスが検出されている（Levitt et al, 2013）。

今のところ越種感染（spillover）が確認されているのは、マルハナバチ類や、ミツバチの捕食者であるスズメバチ類、あるいは巣の中に住み着くゴキブリやハサミムシの仲間に限られ、巣を食い荒らすハチノスツヅリガ *Galleria mellonella* では、ウイルスは見つかっても増殖は確認されていない。巣の周辺を徘徊するオオアリの仲間でも同様にウイルスは見つかるが、増殖の証拠はない（Levitt et al, 2013）。ちなみにミツバチのウイルスで他の昆虫への越種感染が確認されている事例は縮れ翅ウイルスが多い（Levitt et al, 2013; Martin and Brettell, 2019）。

ダニはミツバチからの越種感染に直接的には関与していないが、イギリスとフランスの島嶼域での調査では、ダニがいない島ではミツバチもマルハナバチも DWV-B の感染率が低く、ダニがいる島では双方ともに同等の感染性を示していた（Manley et al, 2019）。このことは、ハナバチコミュニティがミツバチヘギイタダニとそれを利用して増殖可能な DWV-B の影響を受けやすいことを示している。そのことが、新たにミツバチヘギイタダニが侵入したフランスの島で、ミツバチでの DWV-B の蔓延が起き、翌年にはマルハナバチにも越種感染が起きたことから理解できる（Dobelmann et al, 2024）。

マルハナバチに対する縮れ翅ウイルスの感染試験においては、DWV-A はマルハナバチ体内で増殖が可能であったのに対して、DWV-B は増殖せず、経口感染では、中腸が感染のバリアになっていると考えられている（Streicher et al, 2024）。

ただ、花を介したウイルス伝播が、このように頻度高く起きていることは、当然、高密度で生息している状況になる飼養下ミツバチの蜂群では、まちがいに起きていることになる。ニホンミツバチでのウイルス浸潤調査においても、野生の蜂群ではウイルスの種類も少なく、感染率も低いのに、飼養下の蜂群ではウイルスの種類が増え感染率も高くなっていた（Kojima et al, 2011）。これも花を介したウイルス感染が影響していた可能性があるが、訪花昆虫におけるウイルスの共有がこれほど簡単に起きてしまうことには驚かされる。

# ダニ＝ウイルス同盟

ミツバチヘギイタダニがトウヨウミツバチとの間で共生的（耐性共生）な関係を築いてきたように、多くのウイルスもまたセイヨウミツバチとの共生的な、つまり弱毒性で蜂群間での伝播の機会も少ない関係を築いてきた。ミツバチヘギイタダニはトウヨウミツバチの働き蜂を増殖資源として利用できず、またウイルスにしてもミツバチの生態防御に阻まれて、爆発的に増えることは適わなかった。両者の関係は、基本的には原産地を越えない範囲で安定的に存続していたと考えられる。

最大の転機はミツバチヘギイタダニの寄主転換で、セイヨウミツバチに寄生できるようになったダニは急速に分布を広げ、セイヨウミツバチの分布域、つまりは全世界へと広がっていった。もちろんこれには、養蜂家による蜂群の移動が重要なダニの伝播経路となっている。ダニは、働き蜂を増殖資源として利用できることで蜂群内で爆発的に殖えられるようになったことが大きい。

原寄主と新寄主の差は歴然である。ニホンミツバチではダニは極めて低い寄生率に抑えられ、巣箱内に堆積した巣屑（最低でも半年分の堆積）に含まれていた落下ダニ数は、調査した20群中、最大で10匹/群であった（佐々木, 1989）。セイヨウミツバチでは、アイルランドのダニに耐性のある蜂群で、1年間週2回の調査を行ったところ、一日当たりの平均落下ダニ数は5匹/群と報告されており（McMullan, 2018）、単純に半年分（6か月）と考えれば900匹となる。メキシコでの10群の追跡調査では、一日当たりの落下ダニ数は28～75匹/群となり（Medina-Flores et al, 2024）、これも半年分として指標化すれば最大13500匹にもなる。仮にセイヨウミツバチがトウヨウミツバチ並みのダニ抑制行動を備えていたとしても対処しきれないであろう。また、ダニの遺伝子型が繁殖力の高いといわれる韓国型に移行し、さらに薬剤の投与によって、薬剤に曝露する分散期の長いダニが選択的に淘汰されたことで、ダニの増殖はミツバチには（あるいは養蜂家にも）もはや手を打つことのできない勢いとなってきた。

ダニがやってくる前は、ミツバチと共生していたウイルスは、増殖した多数のダニによる高効率な水平伝播手段を得て、これまで以上にミツバチに感染するようになった。生体バリアに関係なく、蛹の体表にダニが作る摂食孔から、ミツバチの体内に大量に侵入し、急激な増殖も可能になった。これまで稀な流行はあっても、蜂群レベルの病変を起こすことはできなかったが、障害は撤去され、ダニとともに世界に広がりつつある（Wilfert et al, 2016）。

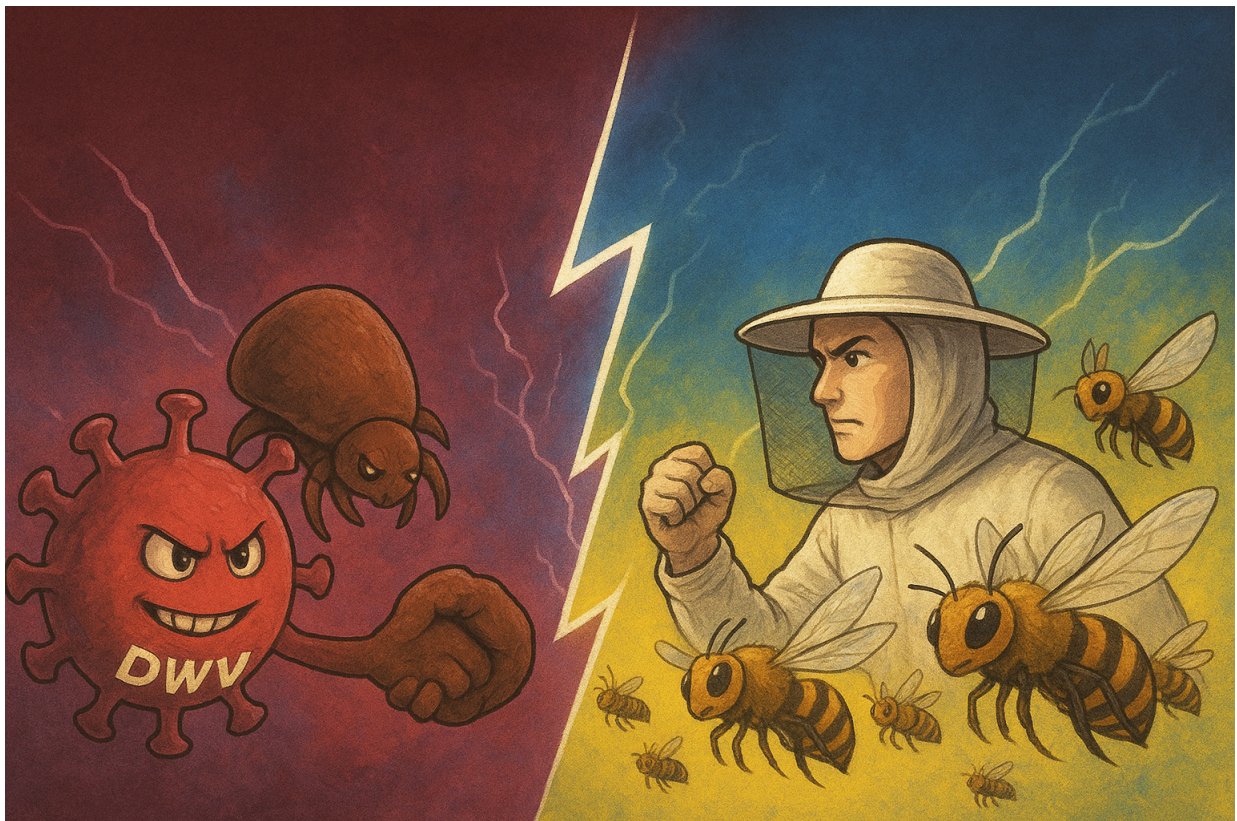
このようにして、本来は共生的な、あるいは共適応的な生活を強いられていたダニとウイルスが同盟関係（Di Prisco et al, 2011）を結ぶことによって、それぞれ寄主としての、また宿主としてのセイヨウミツバチを効果的に利用し合えるようになった。しかも、それぞれの増殖資源としてのセイヨウミツバチは、養蜂現場では至近距離に多数集まって飼養されており、一蜂群を死滅させてもそれで共倒れとなることもない。養蜂そのものが、ミツバチヘギイタダニとウイルスの同盟軍に蹂躪されているというのが現在の様相ともいえる。



縮れ翅ウイルスにとって、ミツバチヘギイタダニが感染における非常に効率のよい媒介者であることは間違いなく、これは環境中に放出されるウイルス量にも反映されている。特にミツバチ以外のハナバチのコミュニティメンバーへの花を介した越種感染が実現している現状は見過ごせない。マルハナバチには寄生できないミツバチヘギイタダニの地域への侵入が、縮れ翅ウイルスをマルハナバチに感染させたことは (Dobelmann et al, 2024), 同時に同じ地域の蜂群間でのウイルスの蔓延も確実に起きていることになる。特に縮れ翅ウイルスの変異株である DWV-B が、低いダニの寄生レベルでも蜂群の崩壊（特に越冬期の崩壊）を誘発する点は、現時点で DWV-B が侵入していない日本においても十分に警戒すべきである。

近年の交配用ミツバチ不足は、ダニの増殖期となる秋の蜂群の不調、あるいは崩壊によって供出できる蜂群数を確保できないことが原因とされる。その時期の蜂群の壊滅を伴うような被害は、ダニの寄生率との相関関係が明確にされている DWV-A の特性と見なすことができるが、ダニの防除が現状よりさらに適正に行われれば、問題の解決、少なくとも数年前の状況への巻き戻しは可能かも知れない。ここでいう「適正」は単に薬剤の適正利用だけを意味するのではなく、防疫を中心理念とした蜂群配置や移動養蜂の適正実施、給餌用の資材の適正調達などを含めた総合管理であり、その中には長期的なダニ寄生率の調査なども含まれる。

養蜂家には知識武装も必要である。ダニとウイルスの基本的な関係、加えてミツバチが本来はどのようにダニやウイルスの問題を解決してきたのか、養蜂家はどのようにそのミツバチを支援し、ダニの防除を日常の飼養管理の中に組み入れていくか、そうしたことを考えるための全般的で科学的な知識が必要となる。孫子の兵法の「戦わずに勝つ」ための知略として知られる謀攻篇の「彼を知り己を知れば百戦<sup>あやう</sup>して殆からず」は、まさにこの状況のためにある。



## 引用文献

- Alger, S. A., Burnham, P. A., Boncristiani, H. F. and Brody, A. K. (2019b) RNA virus spillover from managed honeybees (*Apis mellifera*) to wild bumblebees (*Bombus* spp.). PLoS ONE, 14: e0217822.
- Alger, S. A., Burnham, P. A. and Brody, A. K. (2019a) Flowers as viral hot spots: Honey bees (*Apis mellifera*) unevenly deposit viruses across plant species. PLoS ONE, 14: e0221800.
- Alger, S. A., Burnham, P. A., Lamas, Z. S., Brody, A. K. and Richardson, L. L. (2018) Home sick: impacts of migratory beekeeping on honey bee (*Apis mellifera*) pests, pathogens, and colony size. PeerJ, 6: e5812.
- Allen, M. and Ball, B. (1996) The incidence and world distribution of honey bee viruses. Bee World, 77: 141-162.
- Allen, M. F., Ball, B. V., White, R. F. and Antoniw, J. F. (1986) The detection of acute paralysis virus in *Varroa jacobsoni* by the use of a simple indirect ELISA. Journal of Apicultural Research, 25: 100-105.
- Amdam, G. V., Hartfelder, K., Normerg, K., Hagen, A. and Omholt, S. W. (2004) Altered physiology in worker honey bees (Hymenoptera: Apidae) infested with the mite *Varroa destructor* (Acari: Varroidae): a factor in colony loss during overwintering? Journal of Economic Entomology, 97: 741-747.
- Aubert, M., Ball, B., Fries, I., Moritz, R., Milani, N. and Bernardinelli, I. (eds.) (2008) Virology and the Honey Bee. Office for Official Publications of the European Communities, 460 pp.
- Bailey L., Gibbs, A. J. and Woods, R. D. (1964) Sacbrood virus of the larval honey bee (*Apis mellifera* Linnaeus). Virology, 23: 425-429.
- Bailey, L. (1982) Viruses of honeybees. Bee World, 63: 165-173.
- Bailey, L. and Fernando, E. F. W. (1972) Effects of sacbrood virus on adult honey-bees. Annals of Applied Biology, 72: 27-35.
- Bailey, L. and Milne, R. G. (1969) The multiplication regions and interaction of acute and chronic bee-paralysis viruses in adult honey bees. Journal of General Virology, 4: 9-14.
- Bailey, L., Gibbs, A. J. and Woods, R. D. (1963) Two viruses from adult honey bees (*Apis mellifera* Linnaeus). Virology, 21: 390-395.
- Ball, B. V. (1985) Acute paralysis virus isolated from honeybee colonies infested with *Varroa jacobsoni*. Journal of Apicultural Research, 24: 115-119.
- Ball, B. V. (1997) Secondary infections and diseases associated with *Varroa jacobsoni*. Cahiers Options Méditerranéennes, 21: 49-58.
- Batuev, Y. M. (1979) [New information about virus paralysis] (In Russian). Pchelovodstvo, 7: 10-11.
- Bava, R., Castagna, F., Piras, C., Musolino, V., Lupia, C., Palma, E., Britti, D. and Musella, V. (2022) Entomopathogenic fungi for pests and predators control in beekeeping. Veterinary Sciences, 9: 95.



- Beaurepaire, A., Piot, N., Doublet, V., Antunez, K., Campbell, E., Chantawannakul, P., Chejanovsky, N., Gajda, A., Heerman, M., Panziera, D., Smagghe, G., Yañez, O., de Miranda, J. R. and Dalmon, A. (2020) Diversity and global distribution of viruses of the western honey bee, *Apis mellifera*. *Insects*, 11: 239.
- Becchimanzi, A., Tatè, R., Campbell, E. M., Gigliotti, S., Bowman, A. S. and Pennacchio, F. (2020) A salivary chitinase of *Varroa destructor* influences host immunity and mite's survival. *PLoS Pathogen*, 16: e1009075.
- Benaets, K., Van Geystelen, A., Cardoen, D., De Smet, L., de Graaf, D. C., Schoofs, L. and Larmuseau, M. H. D. (2017) Covert deformed wing virus infections have long-term deleterious effects on honeybee foraging and survival. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284: 20162149.
- Blanken, L. J., van Langevelde, F. and van Dooremalen, C. (2015) Interaction between *Varroa destructor* and imidacloprid reduces flight capacity of honeybees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282: 20151738.
- Boot, W. J., Tan, N. Q., Dien, P. C., Huan, L. V., Dung, N. V., Long, L. T. and Beetsma, J. (1997) Reproductive success of *Varroa jacobsoni* in brood of its original host, *Apis cerana*, in comparison to that of its new host, *A. mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Bulletin of Entomological Research*, 87: 119-126.
- Boncristiani, H. F., Jr, Di Prisco, G., Pettis, J. S., Hamilton, M. and Chen, Y. P. (2009) Molecular approaches to the analysis of deformed wing virus replication and pathogenesis in the honey bee, *Apis mellifera*. *Virology Journal*, 6: 221.
- Bowen-Walker, P. L. and Gunn, A. (2001) The effect of the ectoparasitic mite, *Varroa destructor* on adult worker honeybee (*Apis mellifera*) emergence weights, water, protein, carbohydrate, and lipid levels. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 101: 207-217.
- Bowen-Walker, P. L., Martin, S. J. and Gunn, A. (1999) The transmission of deformed wing virus between honeybees (*Apis mellifera* L.) by the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* Oud. *Journal of Invertebrate Pathology*, 73: 101-106.
- Bruckner, S., Straub, L., Neumann, P. and Williams, G. R. (2023) Negative but antagonistic effects of neonicotinoid insecticides and ectoparasitic mites *Varroa destructor* on *Apis mellifera* honey bee food glands. *Chemosphere*, 313: 137535.
- Bubalo, D., Pechhacker, H., Licek, E., Kezic, N. and Sulimanovic, D. (2005) The effect of *Varroa destructor* infestation on flight activity and mating efficiency of drones (*Apis mellifera* L.). *Veterinary Medicine Austria*, 92: 11-15.
- Butolo, N. P., Azevedo, P., de Alencar, L. D., Domingues, C. E. C., Miotelo, L., Malaspina, O. and Nocelli, R. C. F. (2020) A high quality method for hemolymph collection from honeybee larvae. *PLoS ONE*, 15: e0234637.
- Carreck, N. L., Ball, B. V. and Martin, S. J. (2010) Honey bee colony collapse and changes in viral prevalence associated with *Varroa destructor*. *Journal of Apicultural Research*, 49: 93-94.
- Chantaphanwattana, T., Shafiey, H., Phokasem, P., Disayathanooowat, T. and Paxton, R. J. (2023) The presence of identical deformed wing virus sequence variants in co-occurring *Apis* species in Northern Thailand may represent a potential epidemiological threat to native honey bees of Southeast Asia. *Journal of Invertebrate Pathology*, 200: 107957.

- Chen, Y. P. and Siede, R. (2007) Honey bee viruses. *Advances in Virus Research*, 70: 33-80.
- Chen, Y., Evans, J. and Feldlaufer, M. (2006a) Horizontal and vertical transmission of viruses in the honey bee, *Apis mellifera*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 92: 152-159.
- Chen, Y., Pettis, J. S. and Feldlaufer, M. F. (2005) Detection of multiple viruses in queens of the honey bee *Apis mellifera* L. *Journal of Invertebrate Pathology*, 90: 118-121.
- Chen, Y. P., Pettis, J. S. and Feldlaufer, M. F. (2006b) Prevalence and transmission of honeybee viruses. *Applied and Environmental Microbiology*, 72: 606-611.
- Choi, S. Y. and Woo, K. S. (1974) Studies on the bionomics of bee mite *Varroa jacobsoni* Oudemans and its chemical control. II. Research Reports of the Office of Rural Development, Suwon, Korea (Livestock), 16: 69-76.
- Cicero, J. M. and Sammataro, D. (2010) The salivary glands of adult female *Varroa destructor* (Acari: Varroidae), an ectoparasite of the honey bee, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *International Journal of Acarology*, 36: 377-386.
- Claing, G., Dubreuil, P., Bernier, M., Ferland, J., L'Homme, Y., Rodriguez, E. and Arsenault, J. (2024) *Varroa destructor* and deformed wing virus interaction increases incidence of winter mortality in honey bee colonies. *Canadian Journal of Veterinary Research*, 88: 69-76.
- Cournoyer, A., Plamondon, L., Bau-Gaudreault, L., Deschamps, A., Dubreuil, P. and Benoit-Biancamano, M.-O. (2022) Effects of *Varroa destructor* on hemolymph sugars and secondary infections in honeybees (*Apis mellifera*). *Applied Sciences*, 12: 11630.
- Currie, R. W. and Gatien, P. (2006) Timing acaricide treatments to prevent *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) from causing economic damage to honey bee colonies. *Canadian Entomologist*, 138: 253-262.
- Dainat, B., Evans, J. D., Chen, Y. P., Gauthier, L. and Neumann, P. (2012) Dead or alive: deformed wing virus and *Varroa destructor* reduce the life span of winter honeybees. *Applied and Environmental Microbiology*, 78: 981-987.
- Dainat, B., Ken, T., Berthoud, H. and Neumann, P. (2009) The ectoparasitic mite *Tropilaelaps mercedesae* (Acari, Laelapidae) as a vector of honeybee viruses. *Insectes Sociaux*, 56: 40-43.
- Damayo, J. E., McKee, R. C., Buchmann, G., Norton, A. M., Ashe, A. and Remnant, E. J. (2023) Virus replication in the honey bee parasite, *Varroa destructor*. *Journal of Virology*, 97: 1-20.
- Danihlík, J., Aronstein, K. and Petřivalský, M. (2015) Antimicrobial peptides: a key component of honey bee innate immunity. *Journal of Apicultural Research*, 54: 123-136.
- Danka, R. G., Harris, J. W. and Villa, J. D. (2011) Expression of *Varroa* sensitive hygiene (VSH) in commercial VSH honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology*, 104: 745-749.
- De Jong, D. (1988) *Varroa jacobsoni* does reproduce in worker cells of *Apis cerana* in South Korea. *Apidologie*, 19: 241-244.
- De Jong, D. and De Jong, P. H. (1983) Longevity of Africanized honey bees (Hymenoptera: Apidae) infested by *Varroa jacobsoni* (Parasitiformes: Varroidae). *Journal of Economic Entomology*, 76: 766-768.

- De Jong, D., De Jong, P. H. and Gonçalves, L. S. (1982a) Weight loss and other damage to developing worker honeybees from infestation with *Varroa jacobsoni*. *Journal of Apicultural Research*, 21: 165-167.
- De Jong, D., Morse, R. A. and Eickwort, G. C. (1982b) Mite pests of honey bees. *Annual Review of Entomology*, 27: 229-252.
- De la Mora, A., Goodwin, P. H., Morfin, N., Petukhova, T. and Guzman-Novoa, E. (2025) Diversity of potential resistance mechanisms in honey bees (*Apis mellifera*) selected for low population growth of the parasitic mite, *Varroa destructor*. *Insects*, 16: 385.
- de Miranda, J. R. and Fries, I. (2008) Venereal and vertical transmission of deformed wing virus in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Invertebrate Pathology*, 98: 184-189.
- de Miranda, J. R. and Genersch, E. (2010) Deformed wing virus. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103: S48-S61.
- de Miranda, J. R., Bailey, L., Ball, B. V., Blanchard, P., Budge, G. E., Chejanovsky, N., Chen, Y. -P., Gauthier, L., Genersch, E., de Graaf, D. C., Ribière, M., Ryabov, E., De Smet, L. and van der Steen, J. J. M. (2013) Standard methods for virus research in *Apis mellifera*. *Journal of Apicultural Research*, 52: 1-55.
- de Miranda, J.R., Brettell, L.E., Chejanovsky, N., Childers, A. K., Deboutte, W., de Graaf, D. C., Doublet, V., Gebremedhn, H., Genersch, E., Gisder, S., Granberg, F., Haddad, N. J., Kaden, R., Manley, R., Matthijnssens, J., Meeus, I., Migdadi, H., Milbrath, M. O., Mondet, F., Remnant, E. J., Roberts, J. M. K., Ryabov, E. V., Sela, N., Smagghe, G., Somanathan, H., Wilfert, L., Wright, O. N., Martin, S. J. and Ball, B. V. (2022) Cold case: the disappearance of Egypt bee virus, a fourth distinct master strain of deformed wing virus linked to honeybee mortality in 1970's Egypt. *Virology Journal*, 19: 12.
- de Souza, F. S., Kevill, J. L., Correia-Oliveira, M. E., de Carvalho, C. A. L. and Martin, S. J. (2019) Occurrence of deformed wing virus variants in the stingless bee *Melipona subnitida* and honey bee *Apis mellifera* populations in Brazil. *Journal of General Virology*, 100: 289-294.
- Delaplane, K. S. and Hood, W. M. (1997) Effects of delayed acaricide treatment in honey bee colonies parasitized by *Varroa jacobsoni* and a late-season treatment threshold for the south-eastern USA. *Journal of Apicultural Research*, 36: 125-132.
- Delaplane, K. S. and Hood, W. M. (1999) Economic threshold for *Varroa jacobsoni* Oud. in the southeastern USA. *Apidologie*, 30: 385-395.
- Di Prisco, G., Pennacchio, F., Caprio, E., Boncristiani, H. F., Jr., Evans, J. D. and Chen, Y. (2011) *Varroa destructor* is an effective vector of Israeli acute paralysis virus in the honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of General Virology*, 92: 151-155.
- Dietemann, V., Beaurepaire, A., Page, P., Yañez, O., Buawangpong, N., Chantawannakul, P. and Neumann, P. (2019) Population genetics of ectoparasitic mites *Varroa* spp. in Eastern and Western honey bees. *Parasitology*, 146: 1429-1439.
- Dobelmann, J., Manley, R. and Wilfert, L. (2024) Caught in the act: the invasion of a viral vector changes viral prevalence and titre in native honeybees and bumblebees. *Biology Letters*, 20: 20230600.
- Donzé, G. and Guerin, P. M. (1994) Behavioral attributes and parental care of *Varroa* mites parasitizing honeybee brood. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 305-319.

- Doublet, V., Oddie, M. A. Y., Mondet, F., Forsgren, E., Dahle, B., Furuseth-Hansen, E., Williams, G. R., De Smet, L., Natsopoulou, M. E., Murray, T. E., Semberg, E. and Yañez, O. (2024) Shift in virus composition in honeybees (*Apis mellifera*) following worldwide invasion by the parasitic mite and virus vector *Varroa destructor*. Royal Society Open Science, 11: 231529.
- Duay, P., De Jong, D. and Engels, W. (2002) Decreased flight performance and sperm production in drones of the honey bee (*Apis mellifera*) slightly infested by *Varroa destructor* mites during pupal development. Genetics and Molecular Research, 1: 227-232.
- Duay, P., De Jong, D. and Engels, W. (2003) Weight loss in drone pupae (*Apis mellifera*) multiply infested by *Varroa destructor* mites. Apidologie, 34: 61-65.
- Dubois, E., Dardouri, M., Cougoule, N., Sircoulomb, F. and Thiéry, R. (2020) Outcomes of honeybee pupae inoculated with deformed wing virus genotypes A and B. Apidologie, 51: 18-34.
- Erban, T., Harant, K., Kamler, M., Markovic, M. and Titera, D. (2016) Detailed proteome mapping of newly emerged honeybee worker hemolymph and comparison with the red-eye pupal stage. Apidologie, 47: 805-817.
- Fievet, J., Tentcheva, D., Gauthier, L., De Miranda, J., Cousserans, F., Colin, M. E. and Bergoin, M. (2006) Localization of deformed wing virus infection in queen and drone *Apis mellifera* L. Virology Journal, 3: 16.
- Fleites-Ayil, F. A., Castillo Carrillo, C. A., Medina-Medina, L. A., Quezada-Euán, J. J. G., Shafiey, H. and Paxton, R. J. (2025) Superinfection exclusion in Neotropical honey bees may block DWV-B, an emerging infectious disease variant of deformed wing virus. Evolutionary Applications, 18: e70143.
- Forzan, M., Sagona, S., Mazzei, M. and Felicioli, A. (2017) Detection of deformed wing virus in *Vespa crabro*. Bulletin of Insectology, 70: 261-265.
- Fujiyuki, T., Ohka, S., Takeuchi, H., Ono, M., Nomoto, A. and Kubo, T. (2006) Prevalence and phylogeny of Kakugo virus, a novel insect Picorna-like virus that infects the honeybee (*Apis mellifera* L.), under various colony conditions. Journal of Virology, 80: 11528-11538.
- 藤幸知子, 竹内秀明, 久保健雄 (2004) セイヨウミツバチの攻撃的な働き蜂の脳から同定された Kakugo ウイルス. ミツバチ科学, 25: 145-151.
- Fujiyuki, T., Takeuchi, H., Ono, M., Ohka, S., Sasaki, T., Nomoto, A. and Kubo, T. (2004) Novel insect Picorna-like virus identified in the brains of aggressive worker honeybees. Journal of Virology, 78: 1093-1100.
- Fürst, M. A., McMahon, D. P., Osborne, J. L., Paxton, R. J. and Brown, M. J. (2014) Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. Nature, 506: 364-366.
- Gatien, P. and Currie, R. W. (2003) Timing of acaricide treatments for control of low-level populations of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) and implications for colony performance of honey bees. Canadian Entomologist, 135: 749-763.



- Geffre, A. C., Gernat, T., Harwood, G. P., Jones, B. M., Morselli Gysi, D., Hamilton, A. R., Bonning, B. C., Toth, A. L., Robinson, G. E. and Dolezal, A. G. (2020) Honey bee virus causes context-dependent changes in host social behavior. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 117: 10406-10413.
- Genersch, E. and Aubert, M. (2010) Emerging and re-emerging viruses of the honey bee (*Apis mellifera* L.) . *Veterinary Research*, 41: 54.
- Genersch, E., Yue, C., Fries, I. and de Miranda, J. R. (2006) Detection of Deformed wing virus, a honey bee viral pathogen, in bumble bees (*Bombus terrestris* and *Bombus pascuorum*) with wing deformities. *Journal of Invertebrate Pathology*, 91: 61-63.
- Ghosh, S., Jung, C. and Meyer-Rochow, V. B. (2016) Nutritional value and chemical composition of larvae, pupae, and adults of worker honey bee, *Apis mellifera ligustica* as a sustainable food source. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19: 487-495.
- Gisder, S. and Genersch, E. (2021) Direct evidence for infection of *Varroa destructor* mites with the bee-pathogenic deformed wing virus variant B, but not variant A, via fluorescence *in situ* hybridization analysis. *Journal of Virology*, 95: e01786-20.
- Gisder, S., Aumeier, P. and Genersch, E. (2009) Deformed wing virus: replication and viral load in mites (*Varroa destructor*) . *Journal of General Virology*, 90: 463-467.
- Gonzalez, F. N., Raticelli, F., Ferrufino, C., Fagúndez, G., Rodriguez, G., Miño, S. and Dus Santos, M. J. (2024) Detection and characterization of deformed wing virus (DWV) in apiaries with stationary and migratory management in the province of Entre Ríos, Argentina. *Scientific Reports*, 14: 16747.
- Guichard, M., Dainat, B. and Dietemann, V. (2023) Prospects, challenges and perspectives in harnessing natural selection to solve the 'varroa problem' of honey bees. *Evolutionary Applications*, 16: 591-608.
- Gusachenko, O. N., Woodford, L., Balbirnie-Cumming, K., Campbell, E. M., Christie, C. R., Bowman, A. S. and Evans, D. J. (2020) Green bees: reverse genetic analysis of deformed wing virus transmission, replication, and tropism. *Viruses*, 12: 532.
- Gusachenko, O. N., Woodford, L., Balbirnie-Cumming, K. and Evans, D. J. (2021) First come, first served: superinfection exclusion in deformed wing virus is dependent upon sequence identity and not the order of virus acquisition. *ISME Journal*, 15: 3704-3713.
- Han, B., Wu, J., Wei, Q., Liu, F., Cui, L., Rueppell, O. and Xu, S. (2024) Life-history stage determines the diet of ectoparasitic mites on their honey bee hosts. *Nature Communications*, 15: 725.
- Harbo, J. R. and Harris, J. W. (2009) Responses to *Varroa* by honey bees with different levels of *Varroa* sensitive hygiene. *Journal of Apicultural Research and Bee World*, 48: 156-161.
- Hasegawa, N., Techer, M. A., Adjlane, N., al-Hissnawi, M. S., Antúnez, K., Beaurepaire, A., Christmon, K., Delatte, H., Dukku, U. H., Eliash, N., El-Niweiri, M. A. A., Esnault, O., Evans, J. D., Haddad, N. J., Locke, B., Muñoz, I., Noël, G., Panziera, D., Roberts, J. M. K., De la Rúa, P., Shebl, M., Stanimirovic, Z., Rasmussen, D. A. and Mikheyev, A. S. (2023) Evolutionarily diverse origins of deformed wing viruses in western honey bees. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 120: e2301258120.

- Highfield, A. C., El Nagar, A., Mackinder, L. C. M., Noël, L. M. J., Hall, M. J., Martin, S. J. and Schroeder, D. C. (2009) Deformed wing virus implicated in overwintering honeybee colony loss. *Applied and Environmental Microbiology*, 75: 7212-7220.
- Hornitzky, M. A. Z. (1987) Prevalence of virus infections of honeybees in Eastern Australia. *Journal of Apicultural Research*, 26: 181-185.
- 干場英弘 (2021) 時差式ダニトラップによる駆除法. 養蜂産業振興会報, 6: 6-16.
- Grassnigg, N. and Crailsheim, K. (2005) Differences in drone and worker physiology in honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 36: 255-277.
- Kevill, J. L., Highfield, A., Mordecai, G. J., Martin, S. J. and Schroeder, D. C. (2017) ABC assay: Method development and application to quantify the role of three DWV master variants in overwinter colony losses of European honey bees. *Viruses*, 9: 314.
- Kevill, J. L., de Souza, F. S., Sharples, C., Oliver, R., Schroeder, D. C. and Martin, S. J. (2019) DWV-A lethal to honey bees (*Apis mellifera*): a colony level survey of DWV variants (A, B, and C) in England, Wales, and 32 States across the US. *Viruses*, 11: 426.
- Kevill, J. L., Stainton, K.C., Schroeder, D. C. and Martin, S. J. (2021) Deformed wing virus variant shift from 2010 to 2016 in managed and feral UK honey bee colonies. *Archives of Virology*, 166: 2693-2702.
- Kirrane, M. J., de Guzman, L. I., Holloway, B., Frake, A.M., Rinderer, T. E. and Whelan, P. M. (2015) Phenotypic and genetic analyses of the *Varroa* sensitive hygienic trait in Russian honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies. *PLoS ONE*, 10: e0116672.
- Kojima, Y., Toki, T., Morimoto, T., Yoshiyama, M., Kimura, K. and Kadowaki, T. (2011) Infestation of Japanese native honey bees by tracheal mite and virus from non-native European honey bees in Japan. *Microbial Ecology*, 62: 895-906.
- Korean JoongAng Daily (2025) 'This year has been devastating': Korea's erratic weather decimates bee colonies. 16 April 2025. [https://koreajoongangdaily.joins.com/news/2025-04-16/national/socialAffairs/This-year-has-been-devastating-Koreas-erratic-weather-decimates-bee-colonies/2286257?utm\\_source=chatgpt.com](https://koreajoongangdaily.joins.com/news/2025-04-16/national/socialAffairs/This-year-has-been-devastating-Koreas-erratic-weather-decimates-bee-colonies/2286257?utm_source=chatgpt.com).
- Koziiy, R. V., Wood, S. C., Kozii, I. V., van Rensburg, C. J., Moshynskyy, I., Dvylyuk, I. and Simko, E. (2019) Deformed wing virus infection in honey bees (*Apis mellifera* L.). *Veterinary Pathology*, 56: 636-641.
- Knoll, S., Pinna, W., Varcasia, A., Scala, A. and Cappai, M. G. (2020) The honey bee (*Apis mellifera* L., 1758) and the seasonal adaptation of productions. Highlights on summer to winter transition and back to summer metabolic activity. A review. *Livestock Science*, 235: 104011.
- Kralj, J., Brockmann, A., Fuchs, S. and Tautz, J. (2007) The parasitic mite *Varroa destructor* affects non-associative learning in honey bee foragers, *Apis mellifera* L. *Journal of Comparative Physiology A*, 193: 363-370.
- Lamas, Z. S. and Evans, J. D. (2024) Deadly triangle: honey bees, mites, and viruses. *Frontiers in Bee Science*, 2: 1418667.
- Lamas, Z. S., Chen, Y. and Evans, J. D. (2024) Case report: emerging losses of managed honey bee colonies. *Biology*, 13: 117.

- Lamas, Z. S., Rinkevich, F., Garavito, A., Shaulis, A., Boncristiani, Dawn., Hill, E., Chen, Y. P. and Evans, J. D. (2025) Viruses and vectors tied to honey bee colony losses. *BioRxiv*, 10.1101/2025.05.28.656706.
- Lanzi, G., de Miranda, J. R., Boniotti, M. B., Cameron, C. E., Lavazza, A., Capucci, L., Camazine, S.M. and Rossi, C. (2006) Molecular and biological characterization of deformed wing virus of honeybees (*Apis mellifera* L.) . *Journal of Virology*, 80: 4998-5009.
- Laughton, A. M., Boots, M. and Siva-Jothy, M T. (2011) The ontogeny of immunity in the honey bee, *Apis mellifera* L. following an immune challenge. *Journal of Insect Physiology*, 57: 1023-1032.
- Le Conte, Y., Ellis, M. and Ritter, W. (2010) *Varroa* mites and honey bee health: can *Varroa* explain part of the colony losses? *Apidologie*, 41: 353-363.
- Li, N., Li, C., Hu, T., Li, J., Zhou, H., Ji, J., Wu, J., Kang, W., Holmes, E. C., Shi, W. and Xu, S. (2023) Nationwide genomic surveillance reveals the prevalence and evolution of honeybee viruses in China. *Microbiome*, 11: 6.
- Lin, Z., Qin, Y., Page, P., Wang, S., Li, L., Wen, Z., Hu, F., Neumann, P., Zheng, H. and Dietemann, V. (2018) Reproduction of parasitic mites *Varroa destructor* in original and new honeybee hosts. *Ecology and Evolution*, 8: 2135-2145.
- Liu, T. P. (1991) Virus-like particles in the tracheal mite *Acarapis woodi* (Rennie) . *Apidologie*, 22: 213-219.
- Loope, K. J., Baty, J. W., Lester, P. J. and Wilson Rankin, E. E. (2019) Pathogen shifts in a honeybee predator following the arrival of the *Varroa* mite. *Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences*, 286: 20182499.
- Lopes, A. R., Low, M., Martín-Hernández, R., Pinto, A. and De Miranda, J. R. (2024) Origins, diversity, and adaptive evolution of DWV in the honey bees of the Azores: the impact of the invasive mite *Varroa destructor*. *Virus Evolution*, 10: veae053.
- Manley, R., Temperton, B., Doyle, T., Gates, D., Hedges, S., Boots, M. and Wilfert, L. (2019) Knock-on community impacts of a novel vector: spillover of emerging DWV-B from *Varroa*-infested honeybees to wild bumblebees. *Ecology Letters*, 22: 1306-1315.
- Maori, E., Paldi, N., Shafir, S., Kalev, H., Tsur, E., Glick, E. and Sela, I. (2009) IAPV, a bee-affecting virus associated with Colony Collapse Disorder can be silenced by dsRNA ingestion. *Insect Molecular Biology*, 18: 55-60.
- Martin, S. (1998) A population model for the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Ecological Modelling*, 109: 267-281.
- Martin, S. J. (2001) The role of *Varroa* and viral pathogens in the collapse of honeybee colonies: A modelling approach. *Journal of Applied Ecology*, 38: 1082-1093.
- Martin, S. J. and Brettell, L. E. (2019) Deformed wing virus in honeybees and other insects. *Annual Review of Virology*, 6: 49-69
- Martin, S. J., Highfield, A. C., Brettell, L., Villalobos, E. M., Budge, G. E., Powell, M., Nikaido, S. and Schroeder, D. C. (2012) Global honey bee viral landscape altered by a parasitic mite. *Science*, 336: 1304-1306.

- Mazzei, M., Carrozza, M. L., Luisi, E., Forzan, M., Giusti, M., Sagona, S., Toralo, F. and Felicioli, A. (2014) Infectivity of DWV associated to flower pollen: experimental evidence of a horizontal transmission route. PLoS ONE, 9: e113448.
- Mazzei, M., Forzan, M., Cilia, G., Sagona, S., Bortolotti, L. and Felicioli, A. (2018) First detection of replicative deformed wing virus (DWV) in *Vespa velutina nigrithorax*. Bulletin of Insectology, 71: 211-216.
- McMahon, D. P., Natsopoulou, M. E., Doublet, V., Fürst, M. A., Weging, S., Brown, M. J. F., Gogol-Döring, A. and Paxton, R.J. (2016) Elevated virulence of an emerging viral genotype as a driver of honeybee loss. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 283: 20160811.
- McMullan, M. (2018) Adaptation in honey bee (*Apis mellifera*) colonies exhibiting tolerance to *Varroa destructor* in Ireland. Bee World, 95: 39-43.
- Medina-Flores, C.A., Saucedo Rojas, A., Guzman-Novoa, E. and Alaniz Gutiérrez, L. (2024) Population dynamics of the mite *Varroa destructor* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies in a temperate semi-arid climate. Insects, 15: 696.
- Moon, K., Cho, S., Lee, J., Lee, S. H., Seong, K. M. and Kim, Y. H. (2025) Molecular detection and phylogenetic analysis of six bee viruses from *Varroa destructor* in Korea. Journal of Apicultural Research, 64: 1105-1116.
- Moore, J., Jironkin, A., Chandler, D., Burroughs, N., Evans, D. J. and Ryabov, E. V. (2011) Recombinants between deformed wing virus and *Varroa destructor* virus-1 may prevail in *Varroa destructor*-infested honeybee colonies. Journal of General Virology, 92: 156-161.
- Mordecai, G. J., Brettell, L. E., Martin, S. J., Dixon, D., Jones, I. M. and Schroeder, D. C. (2016b) Superinfection exclusion and the long-term survival of honey bees in *Varroa*-infested colonies. ISME Journal, 10: 1182-1191.
- Mordecai, G. J., Wilfert, L., Martin, S. J., Jones, I. M. and Schroeder, D. C. (2016a) Diversity in a honey bee pathogen: first report of a third master variant of the deformed wing virus quasispecies. ISME Journal, 10: 1264-1273.
- Morfin, N., Foster, L. J., Guzman-Novoa, E., Van Westendorp, P., Currie, R. W. and Higo, H. (2024) *Varroa destructor* economic injury levels and pathogens associated with colony losses. Frontiers in Bee Science, 2: 1355401.
- Morfin, N., Goodwin, P. H. and Guzman-Novoa, E. (2023) *Varroa destructor* and its impacts on honey bee biology. Frontiers in Bee Science, 1: 1272937.
- Morse, R. A. and Flottum, K. (1997) Honey Bee Pests, Predators, and Diseases (3rd, ed) . A. I. Root Company, 718 pp.
- 中村純 (2023) ミツバチの生物学を養蜂に活かす. 養蜂技術指導手引書 2023, 日本養蜂協会. 23 pp.
- 中村純 (2024) ミツバチヘギイタダニの生物学. 養蜂技術指導手引書 2024, 日本養蜂協会. 46 pp.
- Natsopoulou, M. E., McMahon, D. P., Doublet, V., Frey, E., Rosenkranz, P. and Paxton, R. J. (2017) The virulent, emerging genotype B of deformed wing virus is closely linked to overwinter honeybee worker loss. Scientific Reports, 7: 5242.



- Nearman, A., Crawford, C. L., Guarna, M. M., Chakrabarti, P., Lee, K., Cook, S., Hill, E., Seshadri, A., Slater, G., Lamas, Z., Chen, Y. P., Downey, D. and Evans, J. D. (2025) Insights from U.S. beekeeper triage surveys following unusually high honey bee colony losses 2024-2025. *BioRxiv*, 10.1101/2025.08.06.668930.
- 日本農業新聞 (2025) 蜜蜂不足猛暑で深刻化. 2025.10.18.
- Noël, A., Le Conte, Y. and Mondet, F. (2020) *Varroa destructor*: how does it harm *Apis mellifera* honey bees and what can be done about it? *Emerging Topics in Life Sciences*, 4: 45-57.
- 農林水産省農産 (2025) 施設園芸における花粉交配をめぐる情勢. 農林水産省農産局, <https://www.maff.go.jp/j/chikusan/gijutu/mitubati/attach/pdf/index-57.pdf>.
- Norton, A. M., Remnant, E. J., Buchmann, G. and Beekman, M. (2020) Accumulation and competition amongst deformed wing virus genotypes in naïve Australian honeybees provides insight into the increasing global prevalence of genotype B. *Frontiers in Microbiology*, 11: 620.
- Norton, A. M., Remnant, E. J., Tom, J., Buchmann, G., Blacquiere, T. and Beekman, M. (2021) Adaptation to vector-based transmission in a honeybee virus. *Journal of Animal Ecology*, 90: 2254-2267.
- Ogihara, M. H., Behri, M. and Yoshiyama, M. (2024) Detection of bee viruses from *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) in Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 59: 293-303.
- Ogihara, M. H., Yoshiyama, M., Morimoto, N. and Kimura, K. (2020) Dominant honeybee colony infestation by *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) K haplotype in Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 55:189-197.
- Ongus, J. R., Peters, D., Bonmatin, J., Bengsch, E., Vlak, J. M. and van Oers, M. M. (2004) Complete sequence of a picorna-like virus of the genus *Iflavirus* replicating in the mite *Varroa destructor*. *Journal of General Virology*, 85: 3747-3755.
- Page, P., Lin, Z., Buawangpong, N., Zheng, H., Hu, F., Neumann, P., Chantawannakul, P. and Dietmann, V. (2016) Social apoptosis in honey bee superorganisms. *Scientific Reports*, 6: 27210.
- Paxton, R. J., Schäfer, M. O., Nazzi, F., Zanni, V., Annoscia, D., Marroni, F., Bigot, D., Laws-Quinn, E. R., Panziera, D., Jenkins, C. and Shafiey, H. (2022) Epidemiology of a major honey bee pathogen, deformed wing virus: potential worldwide replacement of genotype A by genotype B. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 18: 57-171.
- Peck, D. T. (2021) The parasitic mite *Varroa destructor*: History, biology, monitoring, and management. *IN* Kane, T. R. and Faux, C. M (eds.) *Honey Bee Medicine. For the Veterinary Practitioner*. pp. 235-251.
- Philipps, E. F. (1911) The treatment of bee diseases. U. S. Department of Agriculture, Farmers' Bulletin 442,
- Pinto, F., Souza, G. K., Sanches, M.A. and Serrão, J. E. (2011) Parasitic effects of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) on hypopharyngeal glands of Africanized *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology*, 58: 769-778.

- Piou, V., Schurr, F., Dubois, E. and Vétillard, A. (2022) Transmission of deformed wing virus between *Varroa destructor* foundresses, mite offspring and infested honey bees. *Parasites and Vectors*, 15: 333.
- Piou, V., Vilarem, C., Blanchard, S., Strub, J.-M., Bertile, F., Bocquet, M., Arafah, K., Bulet, P. and Vétillard, A. (2023) Honey bee larval hemolymph as a source of key nutrients and proteins offers a promising medium for *Varroa destructor* artificial rearing. *International Journal of Molecular Sciences*, 24: 12443.
- Posada-Florez, F., Childers, A.K., Heerman, M.C., Egekwu, N. I., Cook, S. C., Chen, Y., Evans, J. D. and Ryabov, E. V. (2019) Deformed wing virus type A, a major honey bee pathogen, is vectored by the mite *Varroa destructor* in a non-propagative manner. *Scientific Reports*, 9: 12445.
- Pusceddu, M., Tragust, S., Theodorou, P., Boola, I., Navarro, J. S., Corrias, F., Atzei, A., Angioni, A., Floris, I. and Satta, A. (2025) *Varroa destructor* weakens the external immunity of western honey bees by impairing melittin. *Scientific Reports*, 15: 30623.
- Ramsey, S. D., Ochoa, R., Bauchan, G., Gulbranson, C., Mowery, J. D., Cohen, A., Lim, D., Joklik, J., Cicero, J. M., Ellis, J. D., Hawthorne D. and vanEngelsdorp, D. (2019) *Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 116: 1792-1801.
- Rath, W. (1999) Co-adaptation of *Apis cerana* Fabr. and *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie*, 30: 97-110.
- Remnant, E. J., Shi, M., Buchmann, G., Blacquièrre, T., Holmes, E. C., Beekman, M. and Ashe, A. (2017) A diverse range of novel RNA viruses in geographically distinct honey bee populations. *Journal of Virology*, 91: e00158-17.
- Richards, E. H., Jones, B. and Bowman, A. (2011) Salivary secretions from the honeybee mite, *Varroa destructor*: effects on insect haemocytes and preliminary biochemical characterization. *Parasitology*, 138: 602-609.
- Richardson, R. T., Ballinger, M. N., Qian, F., Christman, J. W. and Johnson, R. M. (2018) Morphological and functional characterization of honey bee, *Apis mellifera*, hemocyte cell communities. *Apidologie*, 49: 397-410.
- Rodríguez-Flores, M. S., Lopes, A. R., Diéguez-Antón, A., Seijo, M. C. and Pinto, M. A. (2024) Honey bee viruses in the yellow-legged hornet *Vespa velutina* (Lepelieter 1836): prevalence, loads, and detection of replicative DWV and LSV forms. *Journal of Invertebrate Pathology*, 207: 108215.
- Rosenkranz, P., Aumeier, P. and Ziegelm, B. (2010) Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103: S96-S119.
- Ryabov, E. V. (2017) Invertebrate RNA virus diversity from a taxonomic point of view. *Journal of Invertebrate Pathology*, 147: 37-50
- Ryabov, E. V., Posada-Florez, F., Rogers, C., Lamas, Z. S., Evans, J. D., Chen, Y. and Cook, S. C. (2022) The vectoring competence of the mite *Varroa destructor* for deformed wing virus of honey bees is dynamic and affects survival of the mite. *Frontiers in Insect Science*, 2: 931352.

- Ryabov, E. V., Wood, G. R., Fannon, J. M., Moore, J. D., Bull, J. C., Chandler, D., Mead, A., Burroughs, N. and Evans, D. J. (2014) A virulent strain of deformed wing virus (DWV) of honeybees (*Apis mellifera*) prevails after *Varroa destructor*-mediated, or *in vitro*, transmission. PLoS Pathogen, 10: e1004230.
- Santillán-Galicia, M. T., Carzaniga, R., Ball, B. V. and Alderson, P. G. (2008) Immunolocalization of deformed wing virus particles within the mite *Varroa destructor*. Journal of General Virology, 89: 1685-1689.
- 佐々木正己 (1989) ニホンミツバチはなぜミツバチヘギイタダニに抵抗性か. ミツバチ科学, 10: 28-36.
- Schittny, D., Yañez, O. and Neumann, P. (2020) Honey bee virus transmission via hive products. Veterinary Sciences, 7: 96.
- Schlüns, H., Schlüns, E., van Praagh, J. and Moritz, R. (2003) Sperm numbers in drone honeybees (*Apis mellifera*) depend on body size. Apidologie, 34: 577-584.
- Schroeder, D. C. and Martin, S. J. (2012) Deformed wing virus. The main suspect in unexplained honeybee deaths worldwide. Virulence, 3: 589-591.
- Shen, M., Cui, L., Ostiguy, N. and Cox-Foster, D. (2005) Intricate transmission routes and interactions between picorna-like viruses (Kashmir bee virus and sacbrood virus) with the honeybee host and the parasitic varroa mite. Journal of General Virology, 86: 2281-2289.
- 司馬肇 (2002) 昆虫の変態と細胞死. 化学と生物, 40: 413-420.
- 白銀勇太 (2023) RNA ウイルスの病原性, 進化, 集団内相互作用. ウイルス, 73: 95-104.
- Singh, R., Levitt, A. L., Rajotte, E. G., Holmes, E. C., Ostiguy, N., vanEngelsdorp, D., Lipkin, W. I., dePamphilis, C. W., Toth, A. M. and Cox-Foster, D. L. (2010) RNA viruses in Hymenopteran pollinators: Evidence of inter-taxa virus transmission via pollen and potential impact on non-*Apis* Hymenopteran species. PLoS ONE, 5: e14357.
- Škubník, K., Nováček, J., Füzik, T., Přidal, A., Paxton, R. J. and Plevka, P. (2017) Structure of deformed wing virus, a major honeybee pathogen. Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 144: 3210-3215.
- Sprau, L., Gessler, B., Liebsch, M., Traynor, K., Rosenkranz, P. and Hasselmann, M. (2024a) The selection traits of mite non-reproduction (MNR) and *Varroa* sensitive hygiene (VSH) show high variance in subsequent generations and require intensive time investment to evaluate. Apidologie, 55: 68.
- Sprau, L., Traynor, K., Gessler, B., Hasselmann, M. and Rosenkranz, P. (2024b) Mite non-reproduction is not a consequence of the brood removal behavior of varroa sensitive hygiene honey bee colonies (*Apis mellifera*). Ecology and Evolution, 14: e11595.
- Strange, J. P. and Sheppa, W. S. (2001) Optimum timing of miticide applications for control of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) in Washington State, USA. Journal of Economic Entomology, 94: 1324-1331.
- Streicher, T., Brinker, P., Tragust, S. and Paxton, R.J. (2024) Host barriers limit viral spread in a spillover host: A study of deformed wing virus in the bumblebee *Bombus terrestris*. Viruses, 16: 607.

- Sumpter, D. J. T. and Martin, S. J. (2004) The dynamics of virus epidemics in *Varroa*-infested honeybee colonies. *Journal of Animal Ecology*, 73: 51-63.
- Surlis, C., Carolan, J. C., Coffey, M., Kavanagh, K. (2018) Quantitative proteomics reveals divergent responses in *Apis mellifera* worker and drone pupae to parasitization by *Varroa destructor*. *Journal of Insect Physiology*, 107: 291-301.
- Tehel, A., Vu, Q., Bigot, D., Gogol-Döring, A., Koch, P., Jenkins, C., Doublet, V., Theodorou, P. and Paxton, R. (2019) The two prevalent genotypes of an emerging infectious disease, deformed wing virus, cause equally low pupal mortality and equally high wing deformities in host honey bees. *Viruses*, 11: 114.
- Thompson, J. (2025) Scientists identify culprit behind biggest ever U.S. honey bee die-off. *Science*, 389: 114-115.
- Traynor, K. S., Mondet, F., de Miranda, J. R., Techer, M., Kowallik, V., Oddie, M. A. Y., Chantawannakul, P. and McAfee, A. (2020) *Varroa destructor*: a complex parasite, crippling honey bees worldwide. *Trends in Parasitology*, 36: 592-606.
- Truong, A., Yoo, M., Yun, B., Kang, J. E., Noh, J., Hwang, T. J., Seo, S. K., Yoon, S. and Cho, Y. S. (2023) Prevalence and pathogen detection of *Varroa* and *Tropilaelaps* mites in *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) apiaries in South Korea. *Journal of Apicultural Research*, 62: 804-812.
- van Dooremalen, C., Gerritsen, L., Cornelissen, B., van der Steen, J. J. M., van Langevelde, F. and Blacqui re, T. (2012) Winter survival of individual honey bees and honey bee colonies depends on level of *Varroa destructor* infestation. *PLoS ONE*, 7: e36285.
- vanEngelsdorp, D., Hayes, J., Underwood, R. M. and Pettis, J. (2008) A survey of honey bee colony losses in the U.S., Fall 2007 to Spring 2008. *PLoS ONE*, 3: e4071.
- Wang, S., Lin, Z., Chen, G., Page, P., Hu, F., Niu, Q., Su, X., Chantawannakul, P., Neumann, P., Zheng, H. and Dietemann, V. (2020) Reproduction of ectoparasitic mites in a coevolved system: *Varroa* spp. - Eastern honey bees, *Apis cerana*. *Ecology and Evolution*, 10: 14359-14371.
- Warner, S., Pokhrel, L. R., Akula, S. M., Ubah, C. S., Richards, S. L., Jensen, H. and Kearney, G. D. (2024) A scoping review on the effects of *Varroa* mite (*Varroa destructor*) on global honey bee decline. *Science of The Total Environment*, 906: 167492.
- White, G. F. (1913) Sacbrood, a disease of bees. U.S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Circular, 169: 1-5.
- White, G. F. (1917) Sacbrood. United States Department of Agriculture Bulletin, 431, 55 pp.
- Wilfert, L., Long, G., Leggett, H. C., Schmid-Hempel, P., Butlin, R., Martin, S. J. M. and Boots, M. (2016) Deformed wing virus is a recent global epidemic in honeybees driven by *Varroa* mites. *Science*, 351: 594-597.
- Wolte dji, D., Fang, Y., Han, B., Feng, M., Li, R., Lu, X. and Li, J. (2013) Proteome analysis of hemolymph changes during the larval to pupal development stages of honeybee workers (*Apis mellifera ligustica*). *Journal of Proteome Research*, 12: 5189-5198.
- Y  nez, O., Piot, N., Dalmon, A., de Miranda, J. R., Chantawannakul, P., Panziera, D., Amiri, E., Smagghe, G., Schroeder, D. and Chejanovsky, N. (2020) Bee viruses: routes of infection in Hymenoptera. *Frontiers in Microbiology*, 11: 943.



- Yang, X. and Cox-Foster, D. L. (2005) Impact of an ectoparasite on the immunity and pathology of an invertebrate: Evidence for host immunosuppression and viral amplification. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 7470-7475.
- Yousef, S. I., El Basheir, Z. M., Teleb, S. S. and Ibraheem, E. E. N. (2014) Effect of *Varroa* infestation on the morphological and histological structure of the hypopharyngeal glands of *Apis mellifera* workers. *Journal of American Science*, 10: 69-78.
- Yuan, C., Jiang, X., Liu, M., Yang, S., Deng, S. and Hou, C. (2021) An investigation of honey bee viruses prevalence in managed honey bees (*Apis mellifera* and *Apis cerana*) undergone colony decline. *Open Microbiology Journal*, 115: 58-66.
- Yue, C. and Genersch, E. (2005) RT-PCR analysis of deformed wing virus in honeybees (*Apis mellifera*) and mites (*Varroa destructor*). *Journal of General Virology*, 86: 3419-3424.
- Yue, C., Schroder, M., Bienefeld, K. and Genersch, E. (2006) Detection of viral sequences in semen of honeybees (*Apis mellifera*) : Evidence for vertical transmission of viruses through drones. *Journal of Invertebrate Pathology*, 92: 105-108.
- Zanni, V., Değirmenci, L., Annoscia, D., Scheiner, R. and Nazzi, F. (2018) The reduced brood nursing by mite-infested honey bees depends on their accelerated behavioral maturation. *Journal of Insect Physiology*, 109: 47-54.
- Zhang, X., He, S. Y., Evans, J. D., Pettis, J. S., Yin, G. F. and Chen, Y. P. (2012) New evidence that deformed wing virus and black queen cell virus are multi-host pathogens. *Journal of Invertebrate Pathology*, 109: 156-159.
- Zhang, Y. and Han, R. (2018) Saliva protein of *Varroa* mites contributes to the toxicity toward *Apis cerana* and the DWV elevation in *A. mellifera*. *Scientific Reports*, 8: 3387.
- Zhang, Q., Ongus, J. R., Boot, W. J., Calis, J., Bonmatin, J., Bengsch, E. and Peters, D. (2007) Detection and localisation of picorna-like virus particles in tissues of *Varroa destructor*, an ectoparasite of the honey bee, *Apis mellifera*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 96: 97-105.
- Zhu, Y. C., Yao, J. and Wang, J. (2022) *Varroa* mite and deformed wing virus infestations interactively make honey bees (*Apis mellifera*) more susceptible to insecticides. *Environmental Pollution*, 292: 118212.

# あとがき

本書は、前著「ミツバチヘギイタダニの生物学」(中村, 2024)の続巻として、バロア症の病理を解説するものである。現在、バロア症が、ミツバチヘギイタダニが媒介するウイルスとの複合的な症状との認識が高くなっていることから、主にセイヨウミツバチにおいて、1) ミツバチヘギイタダニの寄生そのものの影響、および、2) 媒介されるウイルス、特に全世界的に分布し、最大の脅威と考えられている縮れ翅ウイルスがもたらす影響についてとりまとめ、バロア症として考えるべき蜂群の不調の発生に関する基本的な情報を提供することを目的として構成したものである。今後のバロア症の抑制策への橋渡しを担うものとして位置付けられることを期待したい。

なお、この分野については、実際には優れた総説がすでに多数出されている (Noël et al, 2020, Traynor et al, 2020, Morfin et al, 2024 など)。昨今は、オープンサイエンスが普及し、インターネット上でアクセス可能な学術論文が増え、また AI による自動要約ツールを利用して、出典を含めた情報のとりまとめが容易になり、原典に当たるべき場面でも自動翻訳が利用できる。英文で書かれた最新の情報の収集や、その内容を把握することが、専門の研究者ではなくとも、多くの人々に可能な時代になってきている。これを活かして常に最新の情報にあたることはぜひお勧めしたいが、本書はそのまま日本語で読める利点を活かすことを目的に編纂されており、情報収集に役立てていただければと思う。

## AI は学術情報収集に非常に便利だが、ハルシネーションには注意

本書の作成時には AI (主に OpenAI の Chat-GPT Plus を利用) による会話形式の要約機能を多用した。Microsoft が提供する Copilot や OpenAI が提供する Chat-GPT では、質問形式で、知りたい情報を日本語で入力するだけで、要約された情報がその出典付きでほぼ瞬時に入手でき、得られる情報の信頼度もある程度高いように思われた。しかし AI の特性上、専門性が高い分野では情報の正確性が問題になりやすいとされており、実際、どの場面でも原典を直接確認する必要があった。例えば出典で示された論文に、引用内容の記述がなかったり、まったく架空の論文が示されたり、関係のない他分野の論文へのリンクが示されたりすることもしばしば経験した。これは、いわゆる AI ハルシネーション (幻覚) と呼ばれており、科学分野では特に事実誤認が発生しやすく、2022 年に Meta 社が公開した科学用 AI モデル Galactica は、このハルシネーションの多発でわずか 2 日で公開停止となっている。AI が作成した要約 (見た目は非常によくできている) をそのまま利用できず、結局、原典にあたることになるのでは AI を利用する意味がなくなってしまうが (出典を確認するためには Google Scholar などと併用するとよい)、いずれこうした不都合も解決されると思って大いに利用いただきたい。

養蜂技術指導手引書 2025

# ミツバチヘギイタダニの病理学

令和 7 年 11 月発行 ©2025

## 発行者

一般社団法人 日本養蜂協会

〒104-0033 東京都中央区新川 2 丁目 6-16 馬事畜産会館 6 階

## 著者

中村純

玉川大学名誉教授

## 図版著作権等

図 1 玉川大学ミツバチ科学研究センター所蔵

図 5 Škubník, K. et al. (2017) Structure of deformed wing virus, a major honey bee pathogen. PNAS, 114 (12) : 3210-3215. [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1615695114](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1615695114). CC BY 4.0. のもとで使用

図 6 Gisder, S. & Genersch, E. (2021) Direct evidence for infection of *Varroa destructor* mites with the bee-pathogenic deformed wing virus variant B, but not variant A, via fluorescence in situ hybridization analysis. Journal of Virology, 95: e01786-20. <https://doi.org/10.1128/jvi.01786-20>. CC BY 4.0. のもとで使用.

図 7 Paxton, R. J. et al. (2022) Epidemiology of a major honey bee pathogen, deformed wing virus: potential worldwide replacement of genotype A by genotype B. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife, 18: 157-171. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.04.013>. CC BY 4.0. のもとで使用.

挿絵 (p.38) ChatGPT (OpenAI) による AI 生成画像

その他の図版 ©2025 中村 純

## 【非売品】

本書のスキャン、デジタル化等の無断複製は著作権法上での例外を除き禁じられています。

お問い合わせ

**一般社団法人日本養蜂協会**

〒104-0033 東京都中央区新川 2 丁目 6-16 馬事畜産会館 6 階

TEL.03-3297-5645 FAX.03-3297-5646

<https://www.beekeeping.or.jp/>