

【研究総説】

ダーウィン養蜂とミツバチのアニマルウェルフェア

中村 純

要 約

この総説では、ミツバチ科学分野での長い経験を通して、コーネル大学のSeeley (2019) が提唱したダーウィン養蜂の考え方に焦点を当て、養蜂におけるその有効性と適用の可能性を検証するとともに、世界動物保健機関が2011年にミツバチを対象動物として追加したアニマルウェルフェアとの関連性を論じた。

ダーウィン養蜂は、自然淘汰を背景とするダーウィン医学に着想を得ている。養蜂家からの干渉を最小限に抑えて、ミツバチが自身の蜂群を維持する上での最良の「養蜂家」でもあるとの認識において、ミツバチをより自然に近い、つまり野生のミツバチとして生きているのと同等の状態におく養蜂のスタイルとして構想されている。

一方、アニマルウェルフェアは、食用動物を中心とした家畜動物に対して、食の安全とバイオセキュリティの両面から、質の高い飼養環境下で動物の健康増進を図るために導入された概念である。屠畜を伴う食用動物に適用されたことから、対象動物の条件は、当初は痛みを感じるか、知能を発達させているかということであった。ただ、ヒトの管理下の動物に対して、社会が期待する自由のひとつとして、本来の行動を表現する自由が含まれており、これはミツバチのダーウィン養蜂の実践においても実現が期待されている。

養蜂は、商業養蜂から趣味養蜂まで、また日本ではニホンミツバチの養蜂までさまざまなスタイルがあるが、それらへのダーウィン養蜂、あるいはアニマルウェルフェアの適用の可能性を探る。

キーワード：ダーウィン養蜂、アニマルウェルフェア、自然選択、遺伝的多様性

養蜂においては、ハチミツの生産や食用作物の花粉交配を目的として、セイヨウミツバチ *Apis mellifera* (以下特定しない限りミツバチ) を家畜種として飼養し、社会性昆虫として「超個体」と呼ばれる (Seeley, 1989)、1匹の女王蜂と数万匹におよぶ働き蜂で構成される蜂群 (コロニー) を、一般家畜の一個体相当の単位として見なして管理する。さらに商業養蜂においては、同じ場所に置かれるミツバチの蜂群集団を生産のための一単位 (蜂場単位) として捉えている。つまり、生産現場としては、同種の機械の性能は基本的に均質であるという視点が根底にある。したがって、優良系統のミツバチを育成して、これを大規模導入することが商業養蜂の現実的方策となっている。

しかし、高度な生産性を目指した一方で、商業養蜂は現状でさまざまな問題に直面している。一般論として大集団の高密度飼養は感染症の発生・蔓延リスクが高く維持されており (Bartlett et al., 2019)、特に全世界においてバロア症の原因生物である外部寄生性のミツバチヘギ

イタダニ (以下ダニ) *Varroa destructor* (Anderson and Trueman, 2000) の存在が、現在、養蜂の最大の脅威となっている (Broeckx et al., 2019; Noel et al., 2020; Thoms et al., 2019)。

大規模な養蜂の盛んなアメリカでは2006年末から蜂群崩壊症候群 (Colony Collapse Disorder, CCD) のアウトブレイクがあり (Johnson, 2010)、ウイルス感染症を含めさまざまな原因が考えられたが (Oldroyd, 2007)、現在に至っても原因は解明されないままになっている。アウトブレイク後の養蜂家対象の2回のアンケート調査では、蜂群の損失の重大要因として、女王蜂の質的劣化、飢餓、ダニ、悪天候などが挙げられている (vanEngelsdorp et al., 2008; 2010)。

2019年になって、MDPI (Multidisciplinary Digital Publishing Institute) が出版するオンライン昆虫学雑誌 "Insects" に「アメリカにおけるミツバチ研究～現状と養蜂における課題の解決」と題した、14本の論文からなる特集が組まれた。その内訳を見ると、とりまとめの

1本以外では農薬関連5本、ダニを含む疾病関連5本、女王蜂や雄蜂に関連するもの3本となっていて、やはりミツバチの健康問題への関心が高く維持された状態が続いている (López-Urbe and Simone-Finstrom, 2019)。

表出してきたいずれの問題も、養蜂の現場ではミツバチの本質的な生物学的特性に任せず、管理する側による制御、すなわち繁殖のための分蜂やあるべき時期の女王蜂や雄蜂生産を制限し、作業として、蜂群の移動、疾病の予防と治療、給餌などを組み合わせて、生産性が最大となるような飼養管理を基本としていることに原因があると考えられるようになってきた (Neumann and Blacquière, 2017)。

本稿では、ミツバチの生物学的な基本性質や行動面から見た本然と、養蜂の現場にいるミツバチの差異を見いだすことによって、本来ミツバチが、自然選択の結果として持つ生物としての生き方により寄り添う形として、ミツバチ科学分野の世界的第一人者であるコーネル大学のSeeley (2019) によって提案された新たな養蜂スタイルとしてのダーウィン養蜂 (Darwinian beekeeping) を紹介する。さらに、その基本的なコンセプトは、現在、一般家畜では広く取り入れられてきているアニマルウェルフェアの、非食用昆虫類に適用を試みる場合の基幹の考え方に親和性が高いことから、実際の養蜂分野への適用の可能性を含めて検討していく。

ミツバチの遺伝的多様性と選択

1. 一妻多夫制

社会性昆虫としてのミツバチが持つ基本的な特性の中で、特にその生殖特性として、女王蜂が多数の雄蜂と交尾する「一妻多夫制」は、社会を単位として生きる上で重要な位置づけになっている (Page, 1980)。現在、平均的な女王蜂の交尾回数については、遺伝子解析技術の向上により、これまでいわれてきたよりも大幅に多い32回程度とされる (Withrow and Tarpy, 2018)。

個々の蜂群の女王蜂について交尾回数では有意差がなくても、より多数の蜂群由来の雄蜂との交尾が実現できている方が蜂群の生存率が上昇し (Tarpy et al., 2013)、女王蜂の質の向上やウイルス性疾患への耐性が高まることが確認されている (Amiri et al., 2017)。また単回交尾 (単一雄蜂の精子の人工授精による) と多回交尾 (自然交尾または複数雄蜂の混合精子の人工授精による) を比較することで、後者における遺伝的背景の異なる雄蜂がもたらす蜂群内の働き蜂の遺伝的多様性の高さが、蜂群

の成長を促進し (Mattila and Seeley, 2007)、巣内環境の恒常性の高度な維持や (Jones et al., 2004; Oldroyd and Fewell, 2007)、蜂群の全般的なパフォーマンスに大きく寄与する分業の効率的な進行をもたらす (Smith et al., 2008)、免疫性能を向上させるなど (Simone-Finstrom and Tarpy, 2016; López-Urbe et al., 2017)、多面的に良好な影響を及ぼすことが確認され、ミツバチにおけるこの性質の発達の進化的意義が理解されている。

一方、個体群生態学でいうところの集団としてのミツバチの遺伝的多様度は、ミツバチが家畜種であるため必ずしも単純には語れない。現在、セイヨウミツバチには33亜種が提起されているが、一部を除けば完全な自然隔離状態にはなく、隣接する亜種との間で遺伝子の交流は起こり得る状況にある (Ilyanov et al., 2020)。家畜種ミツバチの主要な亜種群を有するヨーロッパにおいては、これらの亜種の生息境界は亜種の売買・流通によってさらにあいまいとなり、他亜種の導入により雑種化が進んでいる。例えばデンマークでは、1866年から1951年に刊行された国内唯一の養蜂雑誌に掲載された女王蜂の売買広告を基に、どの亜種がいつ頃導入され、国内産亜種がどのように入れ替わっていったかをたどったユニークな研究もなされている (Nielsdatter et al., 2020)。

また、ミツバチの非原産国 (日本もセイヨウミツバチについては導入国) では、防疫上の観点からの制限は設けられているものの、ミツバチ自体の輸入は現在も継続的に行われ、自然状態の個体群とは遺伝子交流の背景が大きく異なる。比較的自由的な動物輸入が認められていた時代とは違い、例えばアメリカの場合は、現在、カナダおよびニュージーランド (いずれもミツバチの非原産国) からのみ輸入が可能となっており、日本ではミツバチの輸入が可能となる家畜衛生条件の締結先は7か国・地域あるものの、近年は、実態としてオーストラリアおよびスロベニアからの女王蜂の輸入に限定されている (農林水産省動物検疫所, 2018)。

輸入元が限定される以上に、輸入者は相手国の特定のミツバチの系統を優良と認めて輸入しているため、輸入されてくるミツバチの遺伝的背景は、過去に導入されたミツバチの遺伝的背景に較べてかなり狭小となっていることが推察される。もともと特定の数亜種を原種に育成されてきた家畜種としてのミツバチは、このようにして、世界各地で遺伝子交流をくり返した亜種間雑種となっている (純亜種系統の流通は限定的)。それがさらに導入された各地の飼養下の蜂群間で、さらに一部には過去に野生化した蜂群も遺伝子のプールとなって、現地におい

て複層的に雑種化が進んでいるのが、家畜種としてのミツバチの、自然界ではあり得ない複雑な遺伝的背景を特徴付けている。

実際に、ミツバチの非原産国であるオーストラリアで商業養蜂に用いられているミツバチについてSNP (Single Nucleotide Polymorphism, 一塩基多型) を利用した解析によって祖先をたどることで、主要なヨーロッパの系統以外に、過去に導入記録のある北アフリカ産由来のミツバチの遺伝子もわずかながら残存しており、高度な雑種化と遺伝的多様化が進んでいることが明らかにされている (Chapman et al., 2016)。同様に、多段階の雑種化の結果として、アメリカで商業養蜂に用いられるミツバチについても、集団としての遺伝的多様性は高いとされる (Saelao et al., 2020)。

また、ミツバチの原種が分布するヨーロッパにおいても、同一蜂群内の働き蜂間の遺伝的多様度を調べると、養蜂で用いられている雑種化が進んだ集団において、自然集団よりも特定の遺伝子座について対立遺伝子の多様度が高いとされている (Harpur et al., 2012)。ただ多様度が高いとはいえ、1850年から2002年に得られた標本を利用した遺伝子解析によって、ヨーロッパの各系統のミツバチ個体群の全体的な遺伝的多様性が、この1世紀の間に経時的に低下しているとの反証も示されている (Themudo et al., 2020)。

人為的な要因の強い雑種集団の遺伝的多様度を、単に対立遺伝子の多様性で評価することは、遺伝資源的には一定の潜在的価値と見なせる場合もあるかも知れない。しかし、自然選択の結果として地域の環境に適応している集団の場合や、機能的多様性に基づいて考える場合には、雑種化は遺伝子移入によって、その地域の環境と平衡状態にあった本来の遺伝子型を乱していることにもなる (De La Rúa et al., 2013; Alaux et al., 2019; Muñoz and De la Rúa, 2020)。

ヨーロッパはミツバチの複数亜種の前産生息地でもあり、それぞれの亜種がそれぞれの本来の生息地域の環境に適応していることが予想されるとして、2009年から2012年にかけて、ヨーロッパの16地域で多国籍大規模検証試験が実施され (Costa et al., 2012; Meixner et al., 2014)、その結果は2014年に国際ミツバチ研究協会 International Bee Research Associationが刊行する Journal of Apicultural Research 誌上で、「ミツバチの遺伝子型と環境」と題した特集として公表された (全14論文)。それによれば、ミツバチの各亜種の前産地集団が、養蜂目的で他地から導入された他亜種の集団よりも、病原やダ

ニとの関係を含めた地域環境適応性が高いことが、複数の指標によって確認されている (Francis et al., 2014; Büchler et al., 2014; Hatjina et al., 2014 など)。さらにこのような研究結果を受けて、各地の亜種集団やその中における生態型の保護の必要性が訴えられ (Fontana et al., 2018; Alaux et al., 2019; Requier et al., 2019)、遺伝子移入の検出のための分子生物学的手法の開発など、保護のための基本情報に関連した研究が盛んになっている (Parejo et al., 2016; Muñoz et al., 2017; Parejo et al., 2018; Ellis et al., 2018)。また実用性を考え、特定の系統を維持するため、女王蜂の腹部の色彩のような養蜂家自身が現場で利用できる識別マーカーの開発も検討されている (Henriques et al., 2020)。

2. 人為選抜と自然選択

養蜂においては、他の閉鎖系で飼養される一般家畜の飼養管理との特異的な差として、ミツバチが常に野外環境に接しており、多様なストレス因子に曝露しているため、ミツバチの健康状態は妥協を強いられている状態にある点は注目に値する (Neumann and Blacquièrre, 2017)。また、大規模飼養環境自体は、さらにミツバチ間での感染症の蔓延リスクを高めているという理解が必要である (Bartlett et al., 2019)。ダニは、大集団で飼養されるミツバチにおいては水平感染が可能となり、その結果として強毒性を維持してしまい、結果としてダニ駆除剤の使用が常態化している。一方で、ダニ駆除剤を使い続けることで、ミツバチがダニに対する抵抗性を持つことは妨げられてしまい、逆にダニの方は薬剤に対する抵抗性を獲得してしまう。

アメリカは、商業養蜂における飼養規模は最低1000群で (Cilia, 2019)、経営コストの計算にも1000群飼養規模を標準とするような (Champetier and Sumner, 2019)、養蜂産業の実質規模の大きな国であり、ダニ対策への行政や研究者の関心も高く、研究費投資も大きい。特に注目されるのが、さまざまなダニ抵抗性を示すミツバチの国外からの導入や、多様なダニ抵抗性系統のミツバチの選抜育種である (Rinderer et al., 2010; Harris et al., 2012; Danka et al., 2016)。ダニ特異的な衛生行動 (Varroa Sensitive Hygiene, VSH) (Harris, 2007) の遺伝的解析や (Kirrane et al., 2015)、商業系統におけるVSH関連行動の解発とダニに対するその効果 (Danka et al., 2011)、ダニを効率よく落とすグルーミング行動を支配する量的形質遺伝子座の存在が明らかにされるなど (Archavaleta-Velasco et al., 2012)、ダニ抵抗性ミツバチ

の育種に必要な遺伝情報も集約されつつある。現在、商業養蜂で用いられている蜂群は人為的な選抜の結果として、高度に雑種化が進んだ遺伝的背景を持っており、ユニークなダニ抵抗性系統の育種もさらに進むと見込まれている (Saelao et al., 2020)。

これとは対照的に、300群以上の飼養規模の養蜂家がEU (European Union) 圏全体の2%にすぎず、産業規模としては大きくないものの (Chauzat et al., 2013)、ミツバチの原産地として伝統的にミツバチに親しんできたヨーロッパでは、近年はもっぱら持続可能な養蜂をとの観点から、ダニに抵抗性を示すミツバチの地域集団の適性研究が進んでいる (De la Rúa et al., 2009; Büchler et al., 2010; Neumann and Blacquièrre, 2017; Blacquièrre and Panziera, 2018; Requier et al., 2019)。そこでは特定の抵抗性形質に目を向けるのではなく、薬剤防除なしにダニ被害を生き延びた蜂群からの選抜を行う方策が検討され (Fries et al., 2006; Kefuss et al., 2015)、残存している野生集団でのダニ抵抗性が集団ごとに異なる特徴を示すことを明らかにし (Locke, 2016)、自然選択に任せる方法でのダニ抵抗性の定着も確認されている (Blacquièrre et al., 2019)。自然選択主導の“Darwin’s Black Bee Box, DBBB”と呼ばれる継代管理方法も提唱され (Blacquièrre et al., 2019)、こうした自然選択依存型の養蜂が、特にヨーロッパでは評価されつつある (van Alphen and Fernhout, 2020)。

人為選抜による育種と自然選択に任せる研究者グループ間では、かつてそれぞれの是非をめぐる論争にも発展したが (Dietemann et al., 2012; Danka et al., 2013)、自然集団の中に、系統育種が目指すような有効なダニ特異的な衛生行動を持つものもおり (Panziera et al., 2017)、両者の立場は原則的には同一の目的に向かっており、かつそれぞれの研究成果や知見は相互に有用との立場で、仲介的な総説も出されている (Mondet et al., 2020)。

ダーウィン養蜂

自然選択に任せ、ミツバチ自身が環境に適応し、またダニなどの外来生物に対しても抵抗性を示していくことは、ダーウィン養蜂を提唱した Seeley (2019) 自身が身近に経験している。北アメリカへのミツバチヘギイタダニの侵入は1989年といわれ (De Jong, 1990)、彼自身のフィールドであるニューヨーク州北部へも1994年頃には侵入したという。他の地域での野生蜂群が大きく影響を受けた (Sanford, 2001) のと同様、当地の森林内に生

息していた野生蜂群も大きな影響を受けたことは間違いないが、その後、この個体群は復活していた (Seeley, 2007)。ダニの侵入前の1970年代と、侵入後の2010年代の同じ場所の個体群を比較したところ、後者ではダニの寄生は確認されるものの、侵入以前とほぼ同等の個体群密度を維持していた (Seeley, 2020)。この野生蜂群では、ダニ抵抗性ミツバチの育種で注目されるような衛生行動は確認されておらず (Locke, 2016)、この森の環境に合った形でダニと折り合いをつけたミツバチの存在が示唆されてきた (Seeley, 2007; 2017)。

Seeley (2019) は、ミツバチという生物の在り方をまずはこの野生の状態でのものを第一義、あるいはミツバチの本然が表出した標準形と考え、巣箱で飼われているミツバチに適用するべきものとして、ダーウィン養蜂のコンセプトを打ち出している。これは他では“natural beekeeping (自然養蜂)”、“apicentric beekeeping (ミツバチ中心養蜂)”、“bee-friendly beekeeping (ミツバチにやさしい養蜂)” などと呼ばれているが、その目的を、養蜂家のニーズよりもミツバチのニーズを優先するという限りにおいては、同じ方向に向かう養蜂スタイルとみなされる (Seeley, 2019)。

ダーウィン養蜂の背景にあるのは、ミツバチが生物として自然選択の中で生きていることではあるが、ダーウィン養蜂の名称は、自然選択説の提唱者であるダーウィン (Charles R. Darwin, 1809~1882) へのオマージュとして命名されたものではない。Seeley (2019) 自身は「ダーウィン養蜂の概念は、『ダーウィン医学 (進化医学とも) (Williams and Nesse, 1991)』の考え方を養蜂の分野に取り込んだものである。どちらも、生物のシステムが、システム自身が形づくられてきた環境と現在の環境との差が生じている状況下で、新しい環境に充分に対応しきれないことからさまざまな問題が起きているのだと理解する点で根本的に共通している」と述べている。

1. ダーウィン養蜂とラングストロース養蜂

現在の養蜂産業で利用される技術体系を「近代養蜂」と呼んでいるが、その始祖は、この技術体系の根本となった可動巣枠式巣箱を開発したアメリカのラングストロース (Lorenzo L. Langstroth, 1810~1895) である。ラングストロースは、ミツバチの巣箱に関連した特許を1852年に取得し、この巣箱を利用したミツバチの飼養法を1853年に“Langstroth on the Hive and the Honey-bee, a Beekeeper’s Manual”と銘打って出版した。その6年後の1859年に“On the Origin of Species by Means of Natural

表1 ダーウィン養蜂とラングストロース養蜂 (Seeley, 2019より抜粋して改変)

	ダーウィン養蜂 (野生蜂群)	ラングストロース養蜂 (飼養下蜂群)
a) 生息環境への遺伝的適応	あり	なし
b) 生息密度 蜂群間距離	疎 長い	過密 短い
c) 営巣空間 外壁の厚さ	小さい 厚い	大きい 薄い
d) 分蜂	蜂群の適期に行う	抑制される
e) 採餌資源 貯蜜	自然で多様 越冬用	単一・人工飼料を含む 収獲され、給餌で補給
f) 疾病と治療	既往症のみ・自然治癒	新興疾病・人為的予防・治療

Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life”を著したダーウィンとはまさに同時代の人物であり、ダーウィン養蜂の対極をラングストロース養蜂と言い換えるとある意味で理解がしやすい(表1)。

Seeley (2020) は、ダーウィン養蜂を、木に巣箱を仕掛けて小鳥を観察することに例え、一方のラングストロース養蜂を密集飼育型の養鶏に例えている。この対比はやや極端にも思えるが、Seeley (2017) 自身が観察した野生蜂群と、商業養蜂で飼養される蜂群との間に見いだした差異 (Seeley, 2019) から、ミツバチが本来どうい生物であり、現状の養蜂環境におけるミツバチとの相違点をとりあげ、ダーウィン養蜂の基本的な着想根拠としている。そこでその一部を取り上げて、関連する文献を引用しながら検証を進めてみたい。

a) 生息環境への遺伝的適応

生息環境への遺伝的適応が、特にミツバチの野生蜂群および原産地の集団で見られることは、すでに述べてきたように、多くの研究で明らかにされている (Francis et al., 2014; Büchler et al., 2014; Hatjina et al., 2014; Locke, 2016; Seeley, 2017)。高度な雑種化が進んでいる飼養下のミツバチを蜂群レベルの遺伝的多様性で見れば、あらゆる環境に適応しうるポテンシャルを有していることになるが (Harpur et al., 2012; Saelao et al., 2020)、実際には、その環境に長くいることで適応的になった、つまり自然選択の結果として形作られた集団の特徴はかえって希釈された状態になっているともいえる (De La Rúa et al., 2013; Alaux et al., 2019; Muñoz and De la Rúa, 2020; Themudo et al., 2020)。

b) 生息密度・蜂群間距離

蜂群の生息密度は、野生群については、長期的には同じ空間を別の蜂群が利用するケースもあり (Seeley, 2007)、営巣空間の入手性が大きく影響し、つまり樹洞を提供する植物や市街地にあつては人工的な構造物を含む営巣空間の分布密度に依存する。北アメリカの森林内で0.5群/km² (Visscher and Seeley, 1982)、市街地で2.7群/km² (Morse et al., 1990) などの報告がある。一方、飼養下の場合、ドイツでは、雄蜂の遺伝子型からは2.4~3.2群/km²と推測され (Moritz et al., 2007)、また、ヨーロッパ各国の蜂群数を国土面積で除算した推定では、ギリシアの10.6群/km²から北欧諸国の0.2群/km²まで幅があり、全体の平均として4群/km²とされている (De la Rúa et al., 2009; Chauzat et al., 2013)。都市部では人為的に飼われている蜂群の密度が高くなりがちで、イギリスのロンドンでは10群/km²、市内の特定地域によっては30群/km²を超えるところもある (Stevenson et al., 2020)。

一般的な養蜂経営では、小さな蜂場に巣箱間距離として1m程度を設定して、40群ほどをまとめて設置する。蜂場間は2~3kmの間隔を置くので、広く空間をとらえた場合の密度は上記のようにそれほど高くはならないが、蜂群自体は密集して配置される点に注意が必要である (Lindström et al., 2008)。例えば、あるブルーベリーの花粉交配試験における蜂群の設置密度は、対照区で10群/ha、試験区で20群/haとなっているが (Arrington and DeVetter, 2018)、上記の生息密度に単位をそろえれば、それぞれ1000および2000群/km²となり、野生蜂群との疎密差は明らかである。

養蜂における疾病の問題を考えるならば、一般論として、ミツバチの密度が高いことは、病原にとっては感染機会が増加することになる (Bartlett et al., 2019)。実際

に、密度で表現された研究成果はあまり例がないが、蜂群間の距離が問題となることについてはいくつか例示が可能である。蜂群間距離が短いことの最大の問題点は、迷い蜂（他の蜂群の働き蜂が迷い込むこと）であり、これがダニをはじめとする感染症の伝播経路として大きいとされている（Greatti et al., 1992）。ダニは自分自身では大きな移動能力を持たず、原則はミツバチの巣内で垂直感染によって細々と生きている生物といえるが、商業養蜂において高密度に置かれた蜂群間では水平感染が常態としてみられる（Dynes et al., 2017）。蜂群の密度が高い場合、特に雄蜂の迷い蜂が多くなり、またダニが多い場合には分蜂が抑制され、仮に分蜂してダニの数が一時的に減っても、すぐに他の蜂群からのダニの再感染が発生するため、分蜂によるダニ抑制効果はみられない（Seeley and Smith, 2015）。蜂群間の距離が100 m以上であればダニの感染は起こりにくいとされるが（Nolan and Delaplane, 2017）、2.5 km 離れていても、周辺蜂群数が300群を超える場合と50群以下の場合では、侵入するダニの数は前者で有意に多く（Frey and Rosenkranz, 2014）、蜂群間の距離だけではなく空間における蜂群密度の効果が大きいともいえる。

これに加え、疾病等で不調な蜂群への盗蜂（防衛力を失っている蜂群に、他群のミツバチが侵入して貯蜜を盗む行動）も、盗蜂に行くような勢力の強い健全群が感染してしまう点で大きな問題となる。盗蜂行動は、蜂群間距離および密度に依存して解発されると考えられ、アメリカ腐蝕病菌 *Paenibacillus larvae* の芽胞の感染拡大を調べた研究では、蜂群間が1 km までは盗蜂によって感染が起きやすく、2 km 以上離れた場合には盗蜂は見られなくなり、感染も発生していない（Lindström et al., 2008）。

さらに訪花する植物を介してミツバチ間でダニ（Peck et al., 2016）やウイルス（Alger et al., 2019）が伝播することが確かめられており、同じ採餌圏を他の蜂群と共有している場合は、かつ全体的な蜂群密度が高い場合には、通常の採餌飛行を通じてさえ感染が広がる可能性がある。

c) 営巣空間・外壁の厚さ

閉鎖空間営巣性のミツバチは、自然状態では樹洞を頻繁に利用する。飼養下ではほとんどの場合、木製板で作られた巣箱を利用する。Seeley (2019) が指摘しているように、樹洞壁は厚く、巣箱の壁面は薄い。ミツバチが利用している状態での樹洞の機能性について調べた研究はないが、ポーランドでシジウカラ類が繁殖期に利用

して、その後放棄された樹洞について調べた研究では、壁厚は平均6.0 cm (2.3~19.2 cm) で、外気温の変化を上下とも2°C程度緩和し、湿度もほぼ均一に維持されていた（Maziarz et al., 2017）。

ミツバチ自身は巣内の中心部温度を32~36°Cに維持するための精密な環境調節を行っているが、環境温度によって、働き蜂の環境調節への関与レベルが行動的に変容する（Stabentheiner et al., 2010）。したがって営巣空間そのものに環境調節能が備わっている場合には、そのような行動上の変化は縮小され、結果として環境調節のためのコストを削減できることが予想される。

日本国内で一般的に利用されている巣箱は、移動養蜂を標準に設計されており、運搬時の重量を軽減するため1.5 cm以下の壁厚しかない。海外であっても事情は似たものであり、樹洞であれば受けられる空間の機能を、飼養下のミツバチは享受できていないことになる。

また、空間容積は、野生蜂群では平均して40 L程度である（Seeley and Morse, 1978）。実験条件下で、ミツバチの分蜂群に新規の営巣場所として容積の異なる箱を選択させたところ、40 Lの箱を最もよく選択しており（Seeley and Buhman, 2001）、自然状態での選択と一致する。飼養下の蜂群には生産性を考えて大きな巣箱が提供されることが普通で、時期や蜂群サイズによって容積を20~120 L程度の範囲で可変なものがよく利用されている。近代養蜂で用いられる巣箱には、巣箱を工場、ミツバチを労働者に見立て、ヒトの利便性に合わせてデザインされているといった批判もある（Cilia, 2019）。

巣全体の空間の問題ではないが、日本では移動養蜂で利用される巣箱内の巣板間隔が、移動時の振動等でミツバチを傷つけないように広げられている。しかし、飼養に際して、本来のミツバチが選択した巣板間隔を採用するべきという提案もなされている（干場, 2020）。

d) 分蜂

飼養下では、特に商業養蜂においては、採蜜期と分蜂の時期が重複して生産量が減ってしまうことから、巣箱の容積を増やし、また新しい女王蜂が作られる王台を除去して、分蜂を抑制するのが一般的である（Fries and Camazine, 2001; Neumann and Blaquière, 2017）。分蜂は、ミツバチにとっては唯一の繁殖機会であり、外部の資源があるうちであれば新たに営巣を開始できるため、春の短い期間に集中している。ただ、蜂群の早期の成長が分蜂を促すので、分蜂はあくまでミツバチにとっても選択肢として存在しているという理解は重要である。

野生蜂群においては、分蜂群（出巢群）の越冬成功率は約26%にとどまり、母群（残存群）の越冬成功率も約82%で、安定した集団では、大幅な増殖にはつながらない（Seeley, 2017）。野生蜂群ではないが、ダニを寄生させて8か所の蜂場に放置した150蜂群の6年間の追跡試験では、3年後の大量の越冬死亡の後、6年後の残存数はわずか13群にとどまっていたものの、ダニの寄生率の低下や越冬死亡率の減少のほか、分蜂率の増加も確認されている（Fries et al., 2006）。

分蜂は、病原や寄生者にとっては、蜂群間垂直感染の機会となると考えることも可能だが、細菌やカビなどの病原は、巣自体が感染源となることが多く、持ち出される貯蜜に含まれるか、働き蜂の体表に付着して持ち出される以外には、大きな感染源とはならない。実際に、巣内の病原8種（ウイルス5種、細菌2種、真菌1種）について調査した結果、巣板の再利用のない伝統的な巣箱では67%でいずれの病原も検出されなかったのに対して、巣板を再利用する可動枠式巣箱では多種の病原が高い割合で検出されている（Taric et al., 2019）。

分蜂に伴って、巣を再構築することになり、その結果、病原やダニが感染する幼虫や蛹がいない時期ができることで、感染症の発生やダニの増殖を抑制する効果がある（Seeley and Smith, 2015）、飼養下のミツバチは分蜂を抑制されることで、自らの増殖のみならず、疾病感染の回避や、適期にダニの増殖を寸断することもできなくなっているといえる。

e) 採餌資源・貯蜜

ミツバチは巣の周囲の植物の花を資源として利用し、花粉および花蜜を集めてくる。採餌圏の動態については、ミツバチの採餌ダンスの解析によって季節変化が調べられ、花の多い春には500 m程度の採餌距離を示していた蜂群が、花の少なくなる夏には2 kmを超えるように採餌圏を拡大することが確かめられている（Couvillon et al., 2014）。また、大規模に栽培されるナタネのような作物が開花する場合には、採餌距離が短くなる傾向も確認されている（Bänsch et al., 2020）。したがって、野生蜂群は周囲の開花状態によって、資源が不足すれば、採餌圏を拡大するか、蜂群の生産性・成長を縮小するまで、受動的に対応することになると考えられる。

飼養管理下の蜂群の場合は、生産性維持のために、環境収容力の概念が適用されず、つまり外部の資源に見合うよりも大きな蜂群を維持することになるため、採餌範囲を広げても資源の不足を回避できず、通常は養蜂家に

よる給餌が行われ、それでも不足する場合には飢餓死することもある（Brodtschneider and Crailsheim, 2010）。特に、野生蜂群が春から夏に貯え、越冬期間に利用する貯蜜については、飼養下ではハチミツの生産分として収穫されてしまい、この代替として、養蜂家が糖液（砂糖水や異性化糖）を秋季に与えて補っている。花蜜と砂糖水の栄養差は実質的には大きいとはいえないが、飼養下の蜂群は、資源の観点からも、与えられる給餌についても、栄養状態の悪化を招きやすいことが指摘されている（European Food Safety Authority, 2013）。

ミツバチを飼養する場所が農地に近い場合、ミツバチは農地やその周辺の植物を利用するが、ダイズの単一栽培地と複数の果樹を組み合わせた農地に置いた蜂群の成長を比較したところ、単一栽培では栄養的な問題が理由で、有意に蜂群の成長が抑制されていた（Clair et al., 2020）。また、果樹園に置いたミツバチの場合、花粉の利用性は樹種によっても異なり、例えばリンゴは花粉をよく提供するが、ブルーベリーは花粉源とはならないため果樹以外の花粉も集め、その結果として集めた花粉全体のタンパク質含有量が下がる場合や、農薬の残留が見られる場合もあった（Colwell et al., 2017）。

花粉源を限定して栄養状態を悪化させると、働き蜂の腸内細菌叢が貧弱になり、免疫機能が低下し（Alaux et al., 2010）、ノゼマ症にも感染しやすくなる（Castelli et al., 2020）。花粉自体のタンパク質含有量は植物種によって異なり、タンパク質の栄養価が高いか、あるいは花粉の種類が多様化することでミツバチの生存率が向上する（Di Pasquale et al., 2013）。したがって花粉源植物が多様となる採餌圏がミツバチにとっては資源状態としては良好といえる。

また、花粉や花蜜由来のファイトケミカルがミツバチの健康維持に有効で、免疫性能を向上させ（Palmer-Young et al., 2017）、低濃度のカフェインやポリフェノール類が腸内寄生者であるノゼマ *Nosema ceranae* の孢子排出を抑制したことも確認されている（Bernklau et al., 2019）。これも採餌資源の多様性が維持されている方がミツバチにとっては有利といえるだろう。

他の畜産分野とは異なり、日常的に餌を与える必要のない養蜂ではあるが、花蜜や花粉源となる植物を、自前で用意できる養蜂家はいない。アメリカの大規模養蜂家の場合でも、ハチミツの生産やミツバチの健康維持のための資源を他人の所有地にある植物に頼っているのが実情である。そのためそこにある植物が、次のような理由でミツバチが利用できない、あるいは利用に不適切な場

面もある。1) 土地の所有者が栽培したい植物は、作物の市場性の問題もあり、ミツバチが利用できるものとは限らない、2) 栽培植物の場合、農薬の散布が行われ、ミツバチが曝露する可能性がある、3) 野生のハナバチ類の保全のための植栽で、営利目的の養蜂（ミツバチは家畜であり、外来種でもある）に開放されていない。結果として、飼養下のミツバチが利用可能な採餌資源は常に乏しい状況となってしまう（Durant, 2019）。飼養規模が大きいほど、資源の確保が困難になるのは自明だが、その状況下ではミツバチの健康維持が難しくなっている。

移動養蜂は、例えば採蜜のために花のある場所を順次移動するという場合、資源の利用効率を高めているという一面も持つが、蜂群の移動がミツバチに大きなストレスを与え（Simone-Finstrom et al., 2016）、それにより蜂群の縮小やウイルス感染の増加なども見られる（Alger et al., 2018）。

f) 疾病と治療

養蜂分野での最大の問題となっているダニについては、野生蜂群においても寄生が確認されている。ただし、重症化するのはいくつかの越冬期に死亡するが、寄生を受けていても80%の蜂群は越冬できていた（Seeley, 2017）。また、ダニの感染を受けながらも5~6年後まで生き残った蜂群では、ダニの寄生率は20%前後で維持されていた（Fries et al., 2006）。飼養下では、一般に防除が必要なダニ寄生率（ダニ数/働き蜂成虫数の百分率）を3%あるいは5%としており（Gregorc et al., 2019; Sperandio et al., 2019）、これに較べると相当に高いダニ寄生率のまま蜂群が維持されていたことになる。

この他にも世界各地で、数十年間にわたってダニに対する薬剤防除を行わないままミツバチが飼われていた地域で、それぞれ独自にダニ抵抗性、あるいはダニ耐性がミツバチ側に現れている（Locke, 2016）。

ダニにとっての原寄主であるトウヨウミツバチ *Apis cerana* においては、すでにこのダニは垂直感染のみで、宿主に深刻な影響を与えない良性寄生者となっており、生活様式が類似しているセイヨウミツバチでも、本来はそうなる可能性があると考えられている（Fries and Camazine, 2001）。これはダーウィン医学においても説明されることであるが、垂直感染する寄生者の場合、宿主の寿命を短縮したり、繁殖率を下げたりすること自体が寄生者自身のコストとなってしまうため、通常は低毒性となるからである（Williams and Nesse, 1991）。しかし、実際には、大規模養蜂におけるミツバチの密集が、ダニ

の水平感染を招き、低毒性化には至っていない。養蜂の現場におけるダニ駆除剤の利用は、蜂群間の水平感染を防止するためには不可欠かつ、現状では最適な手段といえるが（Broeckx et al., 2019）、薬剤不使用のまま、ダニの寄生も継続しているまま、越冬が可能であったミツバチの集団（Fries et al., 2006）については、さらに詳細な調査が必要ではあろう。

野生蜂群では、遠い蜂群間距離によって水平感染がある程度妨げられるため、感染する疾病は既往歴のあるもので、一般的に不顕感染状態で蜂群に維持される病原によって引き起こされる、いわゆる日和見感染症となる。実際に、野生群ではダニの寄生以外には、35群を対象にのべ197回の調査を行って、4群でのべ6回のみチョーク病（ハチノスカビ *Ascophæra apis* による真菌症）が見られたのみで、腐蛆病は確認されていない（Seeley, 2017）。ミツバチの巣に、ハチノスカビの胞子を人工的に接種することで、プロポリス生産のための樹脂（抗菌性が知られる）を集めるようになり、結果としてチョーク病の蔓延を防いでいる可能性が指摘されているが（Simone-Finstrom and Spivak, 2012）、野生蜂群の住む樹洞はプロポリスの内被があることが普通で（Seeley and Morse, 1978）、野生蜂群でも、何らかの自己治療的な感染防止現象が起きていると考えられる。

これに対して飼養下の蜂群では、水平感染力の高いアメリカ腐蛆病（Fries and Camazine, 2001）や再発性の高いチョーク病が普遍的に見られる。飼養下では、新たに蜂群を外部から導入することもあり、また海外を含む他の蜂場でミツバチに接触した物品が資材や道具、あるいは飼料として持ち込まれることから、常にさまざまな疾病の発生リスクに曝されている。

このような事情から、飼養下の蜂群には、一般的には各種の薬剤が利用される。実際、抗生物質を使用して発症を抑えても、芽胞形成菌であるアメリカ腐蛆病菌の根絶は不可能なため、常に蜂群は潜在的に発症リスクを負うことになり、結果として一度抗生物質を使い始めると、使用を中止することのリスクが大きくなり、養蜂管理上のコストが大きいにも関わらず抗生物質は使い続けられる（Locke et al., 2019）。

腐蛆病の予防や治療に利用される抗生物質については、現在、日本では、養蜂家自身が、現行で登録販売されているマクロライド系のタイロシン製剤「養蜂用タイラン水溶液」（エランコジャパン製）を購入でき、実際の疾病の発生の蓋然性の把握やあるいはその深刻さの予測などとは関係なく、投薬するかしないかも養蜂家自身

で判断する状況にある。

大規模養蜂家の多いアメリカでは、2017年より養蜂用の動物医薬品の購入に、獣医師による処方箋が必要となり (Underwood et al., 2019)、結果として診断に基づく投薬を実現できている。ヨーロッパでは、現在は、人畜共通の薬剤耐性菌の出現を抑制するため、あるいはハチミツ中の抗生物質の残留の防止のため、さらには薬剤耐性の腐蝕病菌の出現により、抗生物質の使用には慎重論が大きく、EUは2019年に養蜂を含む畜産分野での抗生物質の予防的使用の全面禁止に至っている (More, 2020)。

抗生物質の利用が制限されていく中で、感染症管理の原則は、治療から予防に重心が移っている。バイオセキュリティの一環として、畜産分野において「消毒」技術の導入・普及が進んでいる点は注目に値する (横関, 2014)。実際には、日本の養蜂分野でも、2012年に改正となった養蜂振興法に、養蜂家が衛生的な飼養管理を行うことを、努力義務ながら要望する新条項が設けられた。これを受けて、生産者団体である日本養蜂協会は、農林水産省の産地収益力増強支援事業養蜂振興強化推進事業として、2016年に養蜂における消毒技術の手引書 (木村・中村, 2016) を作成し、改訂をくり返しながら、これをテキストとした養蜂家および関係者向けの講習会を全国展開で継続的に行って、消毒技術の普及を図っている。特に、腐蝕病などにある程度の効果を示し (Ohashi et al., 2020)、安全性や利用性の面でも良好な微酸性電解水の普及が進みつつある。

またこれとは別に、2018年に改訂された食品衛生法で、すべての食品事業者がHACCPの導入による衛生管理に取り組むことが求められ、養蜂家向けに作成された手引き書 (全国はちみつ公正取引協議会・日本養蜂協会, 2020) によって周知に努めている。ハチミツ生産を行う養蜂家であれば、HACCP導入は不可避であり、衛生管理への意識がさらに高まることが期待されている。

2020年に改正となった家畜伝染病予防法において、一般家畜では飼養衛生管理基準の設定が新設され、衛生管理区域内への病原体の侵入、汚染の拡大、区域外への病原体の拡散などを防止する、まさに消毒技術に基づいた衛生管理基準を設けることとされている (農林水産省, 2020)。現在は、この基準の策定対象家畜にミツバチが指定されていないものの、同様の基準を設定する時期には来ている。

アニマルウェルフェアとしてのダーウィン養蜂

さて、ここまで見てきたようにダーウィン養蜂の考え方は、生息する場所の環境にしたがって適応してきたミツバチを、それとはまったく異なる飼養環境に置いている点を是正して、ミツバチのストレスを軽減しようとするものともいえる。つまり、より自然状態に近いミツバチのあり方そのものを肯定的に捕らえ、それを養蜂に取り込む考え方、あるいは実践ということになり、養蜂家としてのヒトの介在の意味を難しいものにはさせる。Seeley (2019) は「ミツバチが最もよい養蜂家である」として、ヒトである養蜂家向けにダーウィン養蜂を実現するための14項目の提案をしている (表2)。

表2 ダーウィン養蜂を実践する14箇条 (Seeley, 2019)

- 1) 自分の地域に適応したミツバチを使う
- 2) 巣箱はできるだけ離して置く
- 3) 小さい巣箱を用意する
- 4) 巣箱の内壁は荒削りのままにする
- 5) 巣箱の壁面はできるだけ厚くする
- 6) 巣箱は地面から離して高い位置に置く
- 7) 巣板の10~20%が雄蜂用の巣板になるようにする
- 8) 巣の構造を乱すのはできるだけやめて、ミツバチによって機能的に構成された巣を維持する
- 9) 蜂群の移動は必要不可欠な場合のみ行う
- 10) 蜂群は殺虫剤や殺菌剤が利用される花からできるだけ離して置く
- 11) 蜂群は湿地や森林、耕作放棄地、荒地といった自然な土地に囲まれるように置く
- 12) 蜂群を増やしたいときは、待ち受け巣箱で分蜂群を捕らえるか、強群を分割して変成王台を作らせ、自然交尾をさせる
- 13) 蜂群から花粉を採ったり、ハチミツを採ったりしない
- 14) ダニの防除はできるだけ行わない

このうち最後の14提案目は、自分の蜂群を失う結果が予想されるので受け入れがたい向きもあるだろうが、Seeley (2019) はダニ寄生率を調べて、ダニ感受性と判断できれば予防的殺処分を行うことを推奨している。これは、ひとつには、ダニ抵抗性のないミツバチを排除することでもあり、ふたつには「ダニ爆弾 (mite bomb)」と呼ばれるダニに感染して崩壊途上にある蜂群からの近隣の蜂群へのダニの大量移動、実際には健常群からの盗蜂を誘引してダニが便乗移動する (Peck and Seeley, 2019) のを予防できるという理由である。

なお、ダーウィン養蜂と同様の流れを汲む考え方には、“Bee Stewardship (ミツバチ管理責任)” がある。ミツバチは飼養下にあるが、ヒトの関与を最低限として、財

産管理的に余剰のハチミツを採蜜するというような関わり方である。ただ、これも養蜂家によって感覚に差があり、特にダニの防除については、薬剤の使用はまったく行わないというものと、集中的な薬剤処理と管理を行うことによって、ミツバチの生命を守るという方向に分かれる (Thoms et al., 2019)。

そのようなミツバチ本来の在り方を優先する養蜂が成立するかどうかは、規模や場所、状況にもよるが、現行の養蜂の実践を見直すきっかけにはなるであろう。そこから、さらにミツバチのアニマルウェルフェアへの議論の発展が望まれるところである。

1. アニマルウェルフェアのミツバチへの適用

家畜のアニマルウェルフェアは「家畜がその行動要求を人間の飼養活動によって満たされている状態」を示す (松木, 2017)。世界動物保健機関 (World Organisation for Animal Health, 通称のOIEは旧称Office International des Epizootiesの略称を継続利用しているもの) はアニマルウェルフェアを「動物が生活し、また死ぬ状況に関連した、肉体的および精神的な状態」と定義しており、ヒトの管理下で動物が経験する、いわゆる「5つの自由」、すなわち1) 飢餓や渇きからの自由、2) 不快からの自由、3) 痛み、怪我、疾病からの自由、4) 通常の行動を発現する自由、5) 恐怖と苦悩からの自由の保障を社会が期待することを基本原則として求めている (OIE, 2019)。

ここで、アニマルウェルフェアを適用する対象動物はいわゆる食用家畜動物で (Sherwin, 2001)、現在は養殖魚を含む脊椎動物に範疇を広げているが、実はOIEは第5次行動計画 (2011~2015) 以降、第6次行動計画 (2016~2020) においても、食料の安全保障のためにアニマルウェルフェアが重要という立場をとっているため、食用作物の花粉媒介者としてのハチ類を対象動物に加えている (OIE, 2010; 2015)。現時点で、EUはまだアニマルウェルフェアの対象動物にミツバチを含めてはいないが、もともとミツバチの疾病を監視していたOIEとしては、ミツバチをアニマルウェルフェアの対象に含めたのは遅かったともいえる。

アニマルウェルフェアを考える対象とする際、ヒトのように脳が発達した哺乳類であれば痛みに対して苦しみ感情を持つという一般概念を背景とするため (水野, 2019)、脳の明確な発達が見られない生物種、あるいは脊椎動物型の脳神経機構を有さない生物は範疇外とされてきた。しかし、動物の中で脊椎動物よりも、記載種数としても40倍に達する無脊椎動物 (Chapman, 2009)

について、特に未記載種を含めて550万種といわれる昆虫類を含めて (Stork et al., 2015)、これまでの人類の歴史の中で、さまざまな野生集団を資源として利用してきており、また現在では多くの種が多様な目的で飼養下であり、アニマルウェルフェアの概念の適用を求める動きも増えてきている (Sherwin, 2001; Horvath et al., 2013; Garrido and Nanetti, 2019; 水野, 2019)。現在のアニマルウェルフェアが、食料の安全保障、あるいは食の安全につながっていることを考えると、食用昆虫の家畜化という状況は、アニマルウェルフェアの昆虫への適用を考えるきっかけには違いない (水野, 2019)。

ただ、その中で、記憶や学習といった脳の高次機能や痛覚の存在といった点にのみ適用の根拠を求める流れには大きな違和感を覚える。特に、ミツバチの場合、働き蜂の各個体ではなく、その集合体としての蜂群 (超個体) を単位として考えるため、従来の解剖学的、あるいは個体に刺激を与えて、その反応や行動に基づく評価方法では、必要な情報を得られているとは考えにくい。そのためアニマルウェルフェアの概念を適用すべき動物としての適格性を、これまでの議論で検討することは、ミツバチにしてみれば意味がないように思われる。対象動物として条件を満たすかどうかという観点からではなく、生命が同質であることを土台にした新しい生命観、倫理観の構築が望まれている (水野, 2019)。

2. 食用家畜との差

アニマルウェルフェアは、一般的には対象点を飼養管理、輸送、屠殺 (食用および疾病管理) の3点で考える (Dawkins, 2017)。実際に、食品の安全性や、品質の問題、さらにはブランディングと直結して普及していることから、食用家畜を対象に考えられていることは明らかである。その中で、例えば、農場でのアニマルウェルフェアを評価し、情報を公開することで消費者側のフィードバックも得られるように、飼養環境の改善を目指している Welfare Quality (WQ, 家畜福祉品質) の導入などが、ヨーロッパにおける畜産の形態を変えてきたと評価されている (松木, 2014)。

ミツバチは、家畜化の歴史こそ長いものの、虫体の食用は一部の文化圏や副次的な位置付けにとどまっていた、主たる食用部分は、ミツバチが巣に貯めるハチミツである点は注目すべき差異となる。その採集においては、伝統的には巣を壊し、ミツバチを放逐、あるいは死滅させることも多かったが、現在の飼養技術においては、巣を壊さず、ミツバチも傷を付けない遠心分離法が普及し

ている。また、ミツバチの花粉媒介者としての価値は、食料生産や生態系の保全における生態系サービスとして大きなものとされ、生物多様性の維持にも重要な役割を果たしていると考えられるようになってきた。

このため特に野生のミツバチも存在しているヨーロッパでは、どちらかという家畜のアニマルウェルフェアの観点からよりは、野生蜂群をも含めた保護・保全の対象としてミツバチを捉えようとしている (Moritz et al., 2007; De la Rúa et al., 2009; Requier et al., 2019; Browne et al., 2020)。中でもイタリアでは、ミツバチが農業生産のみならず生物多様性にも大きく貢献していることから、国内固有亜種の保護に向けた政策の実施を求め、さらに養蜂における生産物も保護に配慮している点を謳う方向で認知されるべきなどとの条項を盛り込んだ San Michele all'Adige (サン・ミケーレ・アッラディジェ) 宣言が採択されている (Fontana et al., 2018)。

北アメリカでは、必ずしもアニマルウェルフェアの観点は含まれないまま、現状のミツバチの問題はあくまでも養蜂の、つまり飼養下にある動物の問題として解決が目指され、ある意味で他の畜産と横並びに位置付けられている。しかしそれでは、野生ハナバチを含めた保護・保全の方向が見逃されるだけでなく、生態学的にも社会的にも大きな損失につながると批判されている (Colla and MacIvor, 2018)。

3. 行動の自由の保障

アニマルウェルフェアが掲げる5つの自由を照らし合わせた場合、飢餓や疾病からの自由は、飼養下でも実現が可能そうであるが、通常の行動の自由は飼養下では最も制限されやすい部分になるであろう。例えば分蜂の抑制によって、期待されるダニ寄生率の低下が実現できなくなるように、多くの場合、ミツバチの健康上の問題につながってしまい、その問題を解決するために投薬などを飼養管理のひとつとして日常的に加えるというのは皮肉には違いない。この点で、資源の不足や農地でのミツバチ利用によって発生する農薬曝露、さらには地球温暖化までを含めた状態を、ミツバチのアニマルウェルフェアと考えるべきという提案もある (Garrido and Nanetti, 2019)。

ダーウィン養蜂は、この点で、ミツバチの行動の自由を保障しようというのに見えるが、商業的な飼養とは相容れない点が多い。しかし商業養蜂におけるミツバチのアニマルウェルフェアを考える場合、採餌は自分で行い、その点でいかにも自由に見えるミツバチが、人の所

有物として家畜と定義される状況下、現実には野生の状態とどういう部分が異なっているのかを、養蜂の目的・実践ごとに科学的に検証していく必要はあるだろう。

ミツバチの行動学的研究は、もともと飼養下のミツバチを用いて進められて見解が集積したもので、必ずしも野生状態のミツバチが採用しうる選択肢をすべて網羅、把握できているわけではない。飼養の実績があるからこそ、他の野生動物よりもいろいろなことがわかっている状況ではあるものの、周辺環境との折り合いを付けた野生の生活史については、他の野生動物同様に詳しく知られているわけではない。その点で、Seeley (2017; 2019) はアメリカにおいて野生化したミツバチと、飼養環境下にあるミツバチを比較し、つまり同種をヒトの関与を含む環境の違いで対比する合理的な方法論を用いて、ダーウィン養蜂を提唱していることになる。

4. 既存養蜂へのダーウィン養蜂とアニマルウェルフェアの適用

Seeley (2019) はダーウィン養蜂の商業養蜂や都市養蜂への導入は想定しておらず、村落地で、年に15 kg/群程度のハチミツ生産と、薬剤を使わない飼養管理を実践しようとする、あくまでも小規模養蜂のスタイルと考えている。基本のコンセプトは「ミツバチ自身が最良の養蜂家」であり、ヒトがミツバチの邪魔をしない、つまり行動の自由を制限しないことが求められる。また、大量のハチミツ生産や移動を伴う花粉媒介利用も、ミツバチの本来に反する行為となる。では、ダーウィン養蜂は適応範囲のごく狭い概念でしかないのか、既存の商業養蜂、都市養蜂、趣味養蜂、そして日本の独自の養蜂ではあるが、ニホンミツバチ養蜂について、その適用の可否を論じていきたい。

a) 商業養蜂

そもそも商業養蜂を想定していないダーウィン養蜂のスタイルでは、到底商業養蜂は実現しない。商業養蜂はあくまでも生産性に固執する部分がなければなり手もなく、産業として縮小してしまえば、ハチミツの需要を満たせないばかりか、農食用作物の生産のために必要な交配用ミツバチの供給もできなくなる。商業養蜂は、独自の養蜂スタイルとして成立していればよく、ダーウィン養蜂に耳を傾ける必要はないかも知れない。

ただ、自然な生物としてのミツバチと飼養下の家畜となったミツバチの差に基づいて、大きなストレスとなる部分を、機械的に処理するのではなく、ストレスの緩和・

軽減という方向性で管理を行うという意識はあってもよいだろう。これはまさに現在の家畜のアニマルウェルフェアの基幹的部分になりつつあり、飼養下での動物の快適さという部分を見直す方向に進めばよいことになる。

ミツバチの蜂群は実質的な寿命という概念が適用されない生物でもあり、食用動物でもない点で、アニマルウェルフェアの定義 (OIE, 2019) にある「死ぬ状況」については必ずしも考慮しなくてよく、養蜂家は「生きる状況」にさえ関心を払ってあげればよいことになる。現状、OIEは食料生産のために利用される花粉交配用ミツバチを想定してアニマルウェルフェアの考え方を適用しているようなニュアンスになっていて (OIE, 2010)、ハチミツを作る昆虫としてのミツバチをアニマルウェルフェアの対象に含めていないかのようである。しかし、ある環境において、採餌圏と蜂群が一体化したものが、養蜂におけるミツバチそのものでもあり、同じように適用可能、あるいは適用していくべきであろう。

最近では、生産物にアニマルウェルフェア考慮を謳うといったことが、有機生産やGAP (農業生産工程管理) 制度と同様、市場における生産者や生産物の差別化や優位性につながるため、当然のこととして商業養蜂にとってもメリットが大きく、そうした枠組みの提案もされている (Pietropaoli et al., 2020)。また、一般消費者向けの情報公開を伴う商業養蜂の場合、アニマルウェルフェアの概念を一般に伝えていく上でも、あるいは養蜂を実現する環境の保全といったことに関しても、社会の関心を高める効果を持つ。スタイルとして実現できなくても、アニマルウェルフェアを考える土台としてダーウィン養蜂の考え方はわかりやすい。商業養蜂がミツバチの何を制限しているかを知り、何らかの配慮を飼養管理に加えることで、商業養蜂の質を向上させられることは間違いない。

b) 都市養蜂

都市養蜂は、ミツバチの健康や一般市民の教育に貢献する部分が多いことから (Roest, 2019)、これを多様な都市活動の中で推進する動きもあって、国内外でブームとなっている。ただ、アニマルウェルフェア以前に、その適否が議論されている状況であることは知っておくべきであろう。

養蜂を実践する場所として、都市環境が農地に較べて常に優れているという証拠は得られていないが (Sponsler and Johnson, 2015; Alton and Ratnieks, 2016)、都市環境の方が、農村地方に較べて花粉の入手性に優れ、

蜂群がより健康であったという観察結果は示されている (Samuelson et al., 2020)。アメリカの大都市 (Lau et al., 2019) や東京の都市部 (Tanaka et al., 2020) においても、ミツバチが年間を通して多種の植物の花粉を利用できている実態が報告されている。ただ、こうした研究は対象として選択した土地の全般的な環境条件に依存するので、それぞれの対象の土地についてのケーススタディというべきで、都市の環境を一括りに養蜂にとってよいと見なすことは過ちであろう。また、これらの研究では生態学的見地から競争相手となる他の野生のハナバチ類はまったく顧みられていない。

一方で、都市化レベルの違う生息地において、飼養管理下の蜂群では、あるいは都市化が進むほど病原の発見率が上がるにもかかわらず (Youngsteadt, 2015)、野生蜂群と飼養下蜂群の免疫機能に有意な差が見られないことなどから (Appler et al., 2015)、ミツバチが都市化に対して生物学的に頑健な、あるいは環境適応性の高い生物であるとの指摘もある。つまり、都市の環境がミツバチに向いているのではなく、ミツバチにとっては都市でもどこでも大きな差はなく、養蜂の規模が小さくなることによるメリット (例えば感染症の蔓延確率が低下する) の方の利益が大きいためである可能性が高い。また、都市環境における資源利用において競合するはずの他の昆虫がいないことが、都市におけるミツバチの好調の原因であるとも指摘されている (佐々木, 2010)。

都市養蜂は、特に海外では一般的に、花粉媒介者の減少がメディアに取り上げられたことに呼応して始められたケースが多い。ミツバチ以上に多種類のハナバチ類が、時としてミツバチ以上に重要な花粉媒介者であり (Garibaldi et al., 2013; Garibaldi et al., 2014)、その減少が著しいことが報告されているが (Powney et al., 2019)、この問題の解決策として、都市部での養蜂が選択されているのが実態である (Stevenson et al., 2020)。オーストラリアでも、「海外」での送粉者減少のニュースに呼応してミツバチに関心を持ち、都市部で養蜂を始める人が多いという (Phillips, 2020)。

都市部に限らずある環境にミツバチを持ち込むことの負の影響については生態学的には予見されている。1900年から2016年に発表されたこの問題の関連研究の半数以上が、他のハナバチ類や特定の植物種に負の影響を与えたと報告しており (Mallinger et al., 2017)、Science誌上でもミツバチの保護が野生生物の保護にはつながらないと警鐘が鳴らされている (Geldmann and González-Varo, 2018)。そうしたことを意図的に無視し、あるいは

まったく思いつかずに養蜂を始めることを、いわゆる「環境にやさしい」といった表現で環境配慮を謳いつつ、その実、具体的な配慮効果が端から期待されていない活動を表現する“greenwash”に倣って“bee wash”などと呼び、その危険性を指摘する声もある (Alton and Ratnieks, 2016)。

オーストリアのウィーンでは都市部の面積の約50%を占める緑地が、野生のハナバチ類のための資源および営巣場所の供給源として重要で、開花する植物種が多いところではハナバチ類の種多様度も上昇していた (Lanner et al., 2020)。しかし、平均的な蜂場に置かれる40群のミツバチが利用する花粉は、単独性の野生ハナバチの幼虫4000000匹を育てる量にも匹敵するといわれ (Cane and Tepedino, 2017)、上述したように都市部で多様な花粉を集めることのできるミツバチを導入することが、有限な資源をめぐる競争によって他のハナバチ類に大きな負荷となることは当然のこととして危惧される。都市部のミツバチの花粉資源の調査結果に基づいて、さらにミツバチにとって有用な植物の植栽を促す方向性もあるが (Lau et al., 2019)、他のハナバチ類にとっては、その植物の利用性は未知であり、こうしたヒトの動きも大きな脅威になってくる。さらにミツバチからマルハナバチをはじめとする野生のハナバチ類への疾病・寄生生物の感染拡大の可能性も懸念されている (Graystock et al., 2016; Alger et al., 2019)。

結果として、ハナバチ類だけではなく、特に特定のハナバチ類に頼る植物や、逆にミツバチが利用しやすい植物への選択が起きることから、都市の生態系、あるいは都市の生物多様性に影響を与えてしまう可能性がある (Stevenson et al., 2020)。実際、フランスのパリ市内ではミツバチの密度の上昇によって、野生のハナバチ類の減少が生じており (Ropars et al., 2019)、ノルウェーのオスロでは、野生ハナバチ類への影響を抑えるため、養蜂からの保護が必要な場所を設けるゾーニング政策も実施されている (Stange et al., 2017)。

また、都市における植樹では、樹種によってはミツバチを誘引し、結果として周辺でミツバチ刺傷事故の発生が懸念されるため、人の集まりやすい場所での樹種選択に配慮が必要とされている (Mach and Potter, 2018)。しかし、そのような努力は、飼養群数が増えることでミツバチの密度を上げてしまえば水泡に帰してしまう。

日本では、都市部でのミツバチ刺傷や人家への営巣などでの恐怖、分蜂群による交通の運行停止、脱糞による汚染などが知られており (松浦, 2003b)、こうしたこと

が都市部の住民からの行政への苦情にもつながりやすい (東京都産業労働局農林水産部農業振興課, 2014)。

それでも都市養蜂については肯定的な見解もある。ドイツのベルリンにおいても、ミツバチやハナバチ類の減少がメディアで取り扱われるのにつれて2007年頃から都市養蜂のブームを迎えている。都市でミツバチを飼うことは農地や生態系での送粉者を代替することにはならないものの、時間差で地方にも養蜂ブームが拡大し、送粉者不足問題を社会的に解決できる可能性が指摘されている (Lorenz and Stark, 2015)。

c) 趣味養蜂

趣味養蜂は、最もダーウィン養蜂を適用しやすい反面、行う場所によっては都市養蜂と同じく、生態系への影響やヒトの生活に影響を与える可能性がある。規模的には、前者におけるインパクトは限定的かも知れないが、後者は社会問題化しやすく、ミツバチ自体のイメージを損ねる可能性もあり、特に都市部の場合は、他の都市生活者を自分と同じようにミツバチが好きはずと思い込まないことが肝要である。

イギリス、オーストラリアおよびニュージーランドの趣味養蜂家800名へのアンケート調査によれば、周囲が自分の趣味に対してどのように考えているかについては、関心が高まりつつあるという回答が1/4近くあり、一方、趣味養蜂が、自分を満足させるだけではなく公共に貢献しているという自覚はイギリスでは半数近くに見られ、他の二か国とは有意に異なっていた (Alonso et al., 2020)。この点で、趣味養蜂の位置付けも地域ごとに異なる状況にあり、課題もそれぞれということになる。

趣味養蜂は、一般的には小規模で、上記の調査対象800名の85%が10群以下の飼養規模であった (Alonso et al., 2020)。群数が少ないことはミツバチに対して細やかに愛情を注げるものの、養蜂家自身の知識や経験の不足から、適切な管理ができず、あるいは過剰にミツバチに干渉して多大なストレスをかけ、また特に疾病に関する知識が限定的な場合には、感染・発症したミツバチが治療を受けられないまま放置されることもしばしば見受けられる。ヨーロッパ17か国での大規模調査でも、商業養蜂家に較べて、趣味養蜂家による飼養下の蜂群の越冬成功率が低く、細菌性の感染症やダニの高い寄生率が確認されている (Jacques et al., 2017)。

養蜂に関する研究や行政は、比較的規模の大きな養蜂家の生産行為の改善や農業への貢献といった部分で産業と協働し、一定の規範を設けながら、養蜂の産業化を促

進し、生産性の向上と収益性の向上、さらには養蜂におけるバイオセキュリティの実現を果たしてきた。こうした歴史的過程において、趣味養蜂家は常に無知で危険であったと批判もされている (Andrews, 2020)。

日本では、2012年に養蜂振興法が改正され、趣味でミツバチを飼養する場合も飼育届の提出が義務づけられ、日本養蜂協会の下部組織である各都道府県の養蜂団体への趣味養蜂家の参加も、実態はともかく促されている。しかし、特に都市部では趣味養蜂家が増えることで、地方に較べて人員の少ない畜産行政にさまざまな負荷がかかるようになってきた。飼育届が出されている場合に行われる腐蝕病検査を担当する家畜保健衛生所の技官 (獣医師) は、その教育課程においてミツバチについての経験はほぼなく、知識も限定的なため、配属後初めて養蜂の現場を知ることになるが、自分たちよりも知識や経験、あるいはミツバチの、さらには動物飼養に関する意識が乏しい趣味養蜂家への対応には苦慮しているように見受けられる。さらに、趣味養蜂家による法令遵守や社会的マナーなどの周知を求める声もあがっている (農林水産省, 2019)。

こうした状況においては、趣味養蜂家を対象とした養蜂の技術講習の機会や情報交流が不可欠で、趣味養蜂家の経験不足や知識不足を補う国レベルでの研修の必要性が高まっている (Jacques et al., 2017)。この点で、イギリスは各地に養蜂団体があり、趣味養蜂家は基本的にいずれかの組織に所属し、養蜂を始める前に、あるいは実際の飼養管理やミツバチの健康問題などについては、こうした民間組織や環境・食料・農村地域省傘下の専門部門に助言を求めることができ、実際の蜂群を用いた研修の機会も活用可能となっている (Adams, 2018)。これらの活動は2020年11月に発表された“Healthy Bees Plan 2030 (健康ミツバチ計画2030)”で継続的に拡充されるが (Department for Environment, Food and Rural Affairs, 2020)、趣味養蜂の普及も農作物の花粉媒介に有益とする一貫性のある農業政策がその背景にある。

養蜂における飼養管理技術は、季節ごとにそれぞれ学ぶべき内容が異なり、短期に机上で学んでも実用にはならない。そのため商業養蜂における飼養管理の実際を実地で学ぶことが養蜂の初心者には有益とされている (Phillips, 2014; Adams, 2018)。しかし、例えば日本では養蜂の基本技術や標準的な蜂具の規格は、元来、移動養蜂に焦点を当てたもので、移動をしない趣味養蜂家に向いているとは言いがたい。このような場面でこそダーウィン養蜂を、つまり実地でミツバチを観察するところ

から始める養蜂の存在をひとつの選択肢として位置付けられるとよいと思う。

d) ニホンミツバチ養蜂

野生のニホンミツバチ *Apis cerana japonica* と家畜であるセイヨウミツバチは、種も違い、日本の国土環境への適応背景も大きく異なる。基本的な性質が異なることから、対比に十分な合理性を求めることはできないが、それでもニホンミツバチを飼うという趣味が普及する現状では、野生動物を家畜化することの意味について再考すべき時期に来ているであろう。

ニホンミツバチの地域個体群については、形態的にも有意な差が認められ (藤原ほか, 2015)、また、全国139か所から集められた働き蜂をもとに、各地域の個体群を調べたところ、降水量が多い場所、都市化や水田の多い場所で、遺伝的多様度が低下するといった傾向が認められている (Nagamitsu et al., 2016)。さらに京都以西のニホンミツバチについてはミトコンドリアゲノム配列による解析で地域固有の遺伝的背景を持つことが確認され (高橋ほか, 2017)、潜在的な遺伝資源的価値も見直されている。

アジア各地では、森林の伐採や都市化が営巣場所となる樹洞の減少を招き、営巣空間が少ないことから、ミツバチの生息数が減少していると指摘されている (Oldroyd and Nanork, 2009)。これは日本でも同様のことと考えられる。ニホンミツバチの捕獲がそれほど容易ではないことから、ニホンミツバチが減少しているという客観性のない情報が拡散し、やはりニホンミツバチを保護しようという動きにつながって、ニホンミツバチの飼養が流行しているという、都市養蜂のブーム化に似た一面もある。

ただ、三重県津市周辺でのミツバチに関する相談件数は、1990年頃を境に、セイヨウミツバチ過多傾向から逆転し、1997年以降は90%以上がニホンミツバチになっており、駆除等の記録のある都市部で同じ傾向が見られる (松浦, 2003a)。この点で、ニホンミツバチの生息数として評価できるような情報、あるいはその増減についての信頼性の高い情報は現状ではないというべきかも知れない。

ニホンミツバチの飼養は、野生の生物を捕らえて馴化して飼うという基本路線のため、そもそも行動の制限について配慮する意識が芽生えにくい。実際の飼養状況を見ると、所有蜂群からの分蜂群を同所に設置する傾向があり、近親交配を促進し、遺伝的多様度が低下しやすくなっている。同時に蜂群間距離が短くなることで疾病の

感染確率は上昇していると考えられる。また大型の巣箱を提供することで生産性を上げようという試みもあり、それに伴って分蜂も抑制されるか、遅れる可能性がある。さらに、蜂群の移動もすでに普遍的に行われている。

その上、異種セイヨウミツバチとの同所的生息が原因と考えられるが、本来、ニホンミツバチでは見られなかった気管寄生性のアカリダニ *Acarapis woodi* やサックブルードウイルス Sac Brood Virus (SBV) への感染による新興疾病の影響下にある。特に2010年に初めてニホンミツバチで寄生が確認されたアカリダニは(前田ほか, 2015)、2018年の時点でほぼ全国のニホンミツバチに感染拡大しており(ニホンミツバチの生息地ではない北海道と沖縄以外では、高知と和歌山でのみ寄生が確認されていない)、一方、セイヨウミツバチで感染が確認されているのは、東京、茨城、広島のみである(Maeda and Sakamoto, 2020)。ニホンミツバチにおけるアカリダニの有病率は50%で、結果としての越冬期死亡率は実に80%に達している(Maeda and Sakamoto, 2016)。非常に高密度で飼われているわけではないが、蜂群間距離が近く、水平感染が発生しており、アカリダニの弱毒化への選択圧が働いていない状況にはある。

このように、仮に気持ちは「守る」方向で始めた飼養であっても、現状は、かつてセイヨウミツバチがラングストロース養蜂以降にたどった道と同じ、あるいはミツバチヘギイタダニのセイヨウミツバチでの感染拡大と重なって見える。その意味でも、ニホンミツバチ養蜂におけるダーウィン養蜂スタイルの導入はより意識されるべきではあろう。

また、飼養規模はそれほど大きくはないので、資源に関して早急に解決が必要な問題は生じてはいないが、通常、年に1回の採蜜によって得られたハチミツが蜜源を特定する特徴がないこともあって、ニホンミツバチが利用する資源については不明な点が多い。ニホンミツバチの利用資源の調査は古くにもあるが、近年もいくつか行われ(藤原ほか, 2014; Inoue and Takasaki, 2016)、広い範囲の植物を利用している実態は伝えられている。こうした成果が、過去のケーススタディで終わらないように、継続的、定期的、あるいは定期的に行われることが望ましい。

以上の点において、野生の生物であるニホンミツバチについては、ダーウィン養蜂のスタイルを導入するとともに、飼養者が、生物を観察するという意識を強くして、観察者の視点をしっかり持てるとよいであろう。例えば、国内でのアカリダニの浸潤状況の調査に際しては、K

ウイング(翅の展開異常)や徘徊といったアカリダニ感染症特異的な外観情報の飼養者からの提供が有用であったという(前田ほか, 2015)。アカリダニ被害調査には、いくつかのニホンミツバチ養蜂の愛好者の団体の積極的な協力も見られた。

ニホンミツバチ愛好者の団体は、現在、国内に多数設立されており、活動の目的も保護から飼養技術の向上まで多様で、活動実態もそれぞれ異なっている。同好会的要素が強く、あまり異なる意見を取り入れる余地があるとはいえないようだが、飼養技術の向上や巣箱の開発だけではなく、日本に固有のミツバチを絶滅に追いやらないように、今一度野生動物とどのように付き合うべきかといったことを考える機会も、会の活動に取り入れて学んでもらえればと思う。

引用文献

- Adams, E. C. (2018) How to become a beekeeper: learning and skill in managing honeybees. *Cultural Geographies*, 25: 31–47.
- Alaux, C., Ducloz, F., Crauser, D. and Le Conte, Y. (2010) Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biology Letters*, 6: 562–565.
- Alaux, C., Le Conte, Y. and Decourtye, A. (2019) Pitting wild bees against managed honey bees in their native range, a losing strategy for the conservation of honey bee biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 60.
- Alger, S. A., Burnham, P. A. and Brody, A. K. (2019) 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., Boncristiani, H. F. and Brody, A. K. (2019) RNA virus spillover from managed honeybees (*Apis mellifera*) to wild bumblebees (*Bombus* spp.). *PLoS ONE*, 14: e0217822.
- 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.
- Alonso, A. D., Kok, S. K. and O'Shea, M. (2020): Perceived contributory leisure in the context of hobby beekeeping: a multi-country comparison. *Leisure Studies*, DOI: 10.1080/02614367.2020.1810303.
- Alton, K. and Ratnieks, F. (2016) Roof top hives: practical beekeeping or publicity stunt? *Bee World*, 93: 64–67.
- Amiri, E., Strand, M. K., Rueppell, O. and Tarpy, D. R. (2017) Queen quality and the impact of honey bee diseases on queen health: potential for interactions between two major threats to colony health. *Insects*, 8: 48.
- Anderson, D. and Trueman, J. (2000) *Varroa jacobsoni* (Acari:

- Varroidae) is more than one species. *Experimental and Applied Acarology*, 24: 165–189.
- Andrews, E. (2020) ‘The main objection to numerous small bee keepers’: biosecurity and the professionalization of beekeeping. *Journal of Historical Geography*, 67: 81–90.
- Appler, R. H., Frank, S. D. and Tarpy, D. R. (2015) Within-colony variation in the immunocompetency of managed and feral honey bees (*Apis mellifera* L.) in different urban landscapes. *Insects*, 6: 912–925.
- Arechavaleta-Velasco, M. E., Alcalá-Escamilla, K., Robles-Rios, C., Tsuruda, J. M. and Hunt, G. J. (2012) Fine-scale linkage mapping reveals a small set of candidate genes influencing honey bee grooming behavior in response to *Varroa* mites. *PLoS ONE*, 7: e47269.
- Arrington, M. and DeVetter, L. W. (2018) Increasing honey bee hive densities promotes pollination and yield components of highbush blueberry in Western Washington. *HortScience*, 53: 191–194.
- Bartlett, L. J., Rozins, C., Brosi, B. J., Delaplane, K. S., de Roode, J. C., Ehite, A., Wilfert, L. and Boots, M. (2019) Industrial bees: The impact of apicultural intensification on local disease prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 56: 2195–2205.
- Bänsch, S., Tschardtke, T., Ratnieks, F. L. W., Härtel, S. and Westphal, C. (2020) Foraging of honey bees in agricultural landscapes with changing patterns of flower resources. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 291: 106792.
- Bernklau, E., Bjostad, L., Hogeboom, A., Carlisle, A. and Arathi, H. S. (2019) Dietary phytochemicals, honey bee longevity and pathogen tolerance. *Insects*, 10: 14.
- Blacquièrè, T. and Panziera, D. (2018) A plea for use of honey bees’ natural resilience in beekeeping. *Bee World*, 95:34-38.
- Blacquièrè, T., Boot, W., Calis, J., Moro, A., Neumann, P. and Panziera, D. (2019) Darwinian black box selection for resistance to settled invasive *Varroa destructor* parasites in honey bees. *Biological Invasions*, 21: 2519–2528.
- Brodtschneider, R. and Crailsheim, K. (2010) Nutrition and health in honey bees. *Apidologie*, 41: 278–294.
- Broeckx, B. J. G., De Smet, L., Blacquièrè, T., Maebe, K., Khalenkow, M., Van Poucke, M., Dahle, B., Neumann, P., Nguyen, K. B., Smaghe, G., Deforce, D., Van Nieuwerburgh, F., Peelman, L. and de Graaf, D. C. (2019) Honey bee predisposition of resistance to ubiquitous mite infestations. *Scientific Reports*, 9: 7794.
- Browne, K. A., Hassett, J., Geary, M., Moore, E., Henriques, D., Soland-Reckeweg, G., Ferrari, R., Mac Loughlin, E., O’Brien, E., O’Driscoll, S., Young, P., Pinto, M. A. and McCormack, G. P. (2020) Investigation of free-living honey bee colonies in Ireland. *Journal of Apicultural Research*, DOI: 10.1080/00218839.2020.1837530.
- Büchler, R., Berg, S. and Le Conte, Y. (2010) Breeding for resistance to *Varroa destructor* in Europe. *Apidologie*, 41: 393–408.
- Büchler, R., Costa, C., Hatjina, F., Andonov, S., Meixner, M. D., Le Conte, Y., Uzunov, A., Berg, S., Bienkowska, M., Bouga, M., Drazic, M., Dyrba, W., Kryger, P., Panasiuk, B., Pechhacker, H., Petrov, P., Kezic, N., Korpela, S. and Wilde, J. (2014) The influence of genetic origin and its interaction with environmental effects on the survival of *Apis mellifera* L. colonies in Europe. *Journal of Apicultural Research*, 53(2): 205–214.
- Cane, J. H. and Tepedino, V. J. (2017) Gauging the effect of honey bee pollen collection on native bee communities. *Conservation Letters*, 10: 205–210.
- Castelli, L., Branchiccela, B., Garrido, M., Invernizzi, C., Porrini, M., Romero, H., Santos, E., Zunino, P. and Antunez, K. (2020) Impact of nutritional stress on honeybee gut microbiota, immunity, and *Nosema ceranae* infection. *Microbial Ecology*, 80: 908–919.
- Champetier, A. and Sumner, D. A. (2019) Marginal costs and likely supply elasticities for pollination and honey. *American Journal of Agricultural Economics*. 101: 1373–1385.
- Chapman, A. D. (2009) Numbers of living species in Australia and the World. Australian Government, Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts, 80 pp.
- Chapman, N. C., Harpur, B. A., Lim, J., Rinderer, T. E., Allsopp, M. H., Zayed, A. and Oldroyd, B. P. (2016) Hybrid origins of Australian honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 47: 26–34.
- Chauzat, M. -P., Cauquil, L., Roy, L., Franco, S., Hendrikx, P. and Ribière-Chabert, M. (2013) Demographics of the European apicultural industry. *PLoS ONE*, 8: e79018.
- Cilia, L. (2019) The plight of the honeybee: a socioecological analysis of large-scale beekeeping in the united states. *Sociologia Ruralis*, 59: 831–849.
- Clair, A. L. S., Zhang, G., Dolezal, A. G., O’Neal, M. E. and Toth, A. L. (2020) Diversified farming in a monoculture landscape: effects on honey bee health and wild bee communities. *Environmental Entomology*, 49: 753–764.
- Colla, S. R. and MacIvor, J. S. (2018) Questioning public perception, conservation policy, and recovery actions for honeybees in North America. *Conservation Biology*, 31: 1202–1204.
- Colwell, M. J., Williams, G. R., Evans, R. C. and Shutler, D. (2017) Honey bee-collected pollen in agro-ecosystems reveals diet diversity, diet quality, and pesticide exposure. *Ecology and Evolution*, 7: 7243–7253.
- Costa, C., Berg, S., Bienkowska, M., Bouga, M., Bubalo, D., Büchler, R., Charistos, L., Le Conte, Y., Drazic, M., Dyrba, W., Fillipi, J., Hatjina, F., Ivanova, E., Kezic, N., Kiprijanovska, H., Kokinis, M., Korpela, S., Kryger, P., Lodesani, M., Meixner, M., Panasiuk, B., Pechhacker, H., Petrov, P., Oliveri, E., Ruottinen, L., Uzunov, A., Vaccari, G. and Wilde, J. (2012) A Europe-wide experiment for assessing the impact of

- genotype-environment interactions on the vitality of honey bee colonies: methodology. *Journal of Apicultural Science*, 56: 147–158.
- Couvillon, M. J., Schurch, R. M. and Ratnieks, F. L. W. (2014) Waggle dance distances as integrative indicators of seasonal foraging challenges. *PLoS ONE*, 9: e93495.
- Danka, R. G., Harris, J. W. and Dodds, G. E. (2016) Selection of VSH-derived “Pol-line” honey bees and evaluation of their *Varroa*-resistance characteristics. *Apidologie*, 47: 483–490.
- 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.
- Danka, R. G., Rinderer, T. E., Spivak, M. and Kefuss, J. (2013) Comments on: “*Varroa destructor*, research avenues towards sustainable control”. *Journal of Apicultural Research*, 52: 69–71.
- Dawkins, M. S. (2017) Animal welfare and efficient farming: is conflict inevitable? *Animal Production Science*, 57: 201–208.
- De Jong, D. (1990) Mites: *Varroa* and other parasites of brood. *IN: Morse, R. A. and Nowogrodzki, R. (eds) Honey bee pests, predators, and diseases*, 201–218.
- De la Rúa, P., Jaffé, R., Dall’Olio, R., Muñoz, I. and Serrano, J. (2009) Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees. *Apidologie*, 40: 263–284.
- De la Rúa, P., Jaffé, R., Muñoz, I., Serrano, J., Moritz, R. F. A. and Kraus, F. B. (2013) Conserving genetic diversity in the honey bee: comments on Harpur et al. (2012). *Molecular Ecology*, 22: 3208–3210.
- Department for Environment, Food and Rural Affairs (2020) Healthy Bees Plan 2030. Working together to improve honey bee health and husbandry in England & Wales. <https://secure.fera.defra.gov.uk/beebase/downloadDocument.cfm?id=1421>. (accessed on 10 November 2020).
- Dietemann, V., Pflugfelder, J., Anderson, D., Charriere, J., Chejanovsky, N., Dainat, B., de Miranda, J., Delaplane, K., Dillier, K., Fuch, S., Gallmann, P., Gauthier, L., Imdorf, A., Koeniger, N., Kralj, J., Meikle, W., Pettis, J., Rosenkranz, P., Sammataro, D., Smith, D., Yanez, O. and Neumann, P. (2012) *Varroa destructor*: research avenues towards sustainable control. *Journal of Apicultural Research*, 51: 125–132.
- Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, L. P., Decourtye, A., Kretzschmar, A., Suchail, S., Brunet, J. -L. and Alaux, C. (2013) Influence of Pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter? *PLoS ONE*, 8: e72016.
- Durant, J. L. (2019) Where have all the flowers gone? Honey bee declines and exclusions from floral resources. *Journal of Rural Studies*, 65: 161–171.
- Dynes, T. L., De Roode, J. C., Lyons, J. I., Berry, J. A., Delaplane, K. S. and Brosi, B. J. (2017) Fine scale population genetic structure of *Varroa destructor*, an ectoparasitic mite of the honey bee (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 48: 93–101.
- Ellis, J. S., Soland-Reckeweg, G., Buswell, V. B., Huml, J. V., Brown, A. and Knight, M. E. (2018) Introgression in native populations of *Apis mellifera mellifera* L: implications for conservation. *Journal of Insect Conservation*, 22: 377–390.
- European Food Safety Authority (2013) Towards holistic approaches to the risk assessment of multiple stressors in bees. EFSA Scientific Colloquium 18th, Summary Report, EFSA. 73 pp.
- Fontana, P., Costa, C., Di Prisco, G., Ruzzier, E., Annoscia, D., Battisti, A., Caoduro, G., Carpana, E., Contessi, A., Dal Lago, A., Dall’Olio, R., De Cristofaro, A., Felicioli, A., Floris I., Fontanesi, L., Gardi, T., Lodesani, M., Malagnini, V., Manias, L., Manino, A., Marzi, G., Massa, B., Mutinelli, F., Nazzi, F., Pennacchio, F., Porporato, M., Stoppa, G., Tormen, N., Valentini, M. and Segrè, A. (2018) Appeal for biodiversity protection of native honey bee subspecies of *Apis mellifera* in Italy (San Michele all’Adige declaration). *Bulletin of Insectology*, 71: 257–271.
- Francis, R. M., Amiri, E., Meixner, M. D., Kryger, P., Gajda, A., Andonov, S., Uzunov, A., Topolska, G., Charistos, L., Costa, C., Berg, S., Bienkowska, M., Bouga, M., Büchler, R., Dyrba, W., Hatjina, F., Ivanova, E., Kezić, N., Korpela, S., Le Conte, Y., Panasiuk, B., Pechhacker, H., Tsoktouridis, G. and Wilde, J. (2014) Effect of genotype and environment on parasite and pathogen levels in one apiary - a case study. *Journal of Apicultural Research*, 53: 230–232.
- Fries, I. and Camazine, S. (2001) Implications of horizontal and vertical pathogen transmission for honey bee epidemiology. *Apidologie*, 32: 199–214.
- Fries, I., Imdorf, A. and Rosenkranz, P. (2006) Survival of mite infested (*Varroa destructor*) honey bee (*Apis mellifera*) colonies in a Nordic climate. *Apidologie*, 37: 564–570.
- Frey, E. and Rosenkranz, P. (2014) Autumn invasion rates of *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) into honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies and the resulting increase in mite populations. *Journal of Economic Entomology*, 107: 508–515.
- 藤原愛弓・西廣淳・鷺谷いづみ (2014) さとやま自然再生事業地におけるニホンミツバチの生態系サービス評価：花資源利用およびコロニーの発達. *保全生態学研究*, 19: 39–51.
- 藤原愛弓・和田翔子・鷺谷いづみ (2015) 奄美大島のニホンミツバチの保全に向けた生態特性の把握：体サイズ、営巣場所、天敵、繁殖期のコロニーの活動と分封. *保全生態学研究*, 20: 131–145.
- Garibaldi, L. A., Carvalho, L. G., Leonhardt, S. D., Aizen, M. A., Blaauw, B. R., Isaacs, R., Kuhlmann, M., Kleijn, D., Klein, A. M., Kremen, C., Morandin, L., Scheper, J. and Winfree, R. (2014) From research to action: Enhancing crop yield through

- wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12: 439–447.
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N. P., Dudenhofer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipolito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S. K., Kennedy, C. M., Krewenka, K., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B. A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S. G., Rader, R., Ricketts, T. H., Rundlof, M., Seymour, C. L., Schuepp, C., Szentgyorgyi, H., Taki, H., Tscharnkte, T., Vergara, C. H., Viana, B. F., Wanger, T. C., Westphal, C., Williams, N. and Klein, A. M. (2013) Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339: 1608–1611.
- Garrido, C. and Nanetti, A. (2019) Welfare of managed honey bees. *IN: Carere, C. and Mather, J. (eds). The welfare of invertebrate animals*, 69–104.
- Geldmann, J. and González-Varo, J. P. (2018) Conserving honey bees does not help wildlife. High densities of managed honey bees can harm populations of wild pollinators. *Science*, 359: 392–393.
- Graystock, P., Blane, E. J., McFrederick, Q. S., Goulson, D. and Hughes, W. O. H. (2016) Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 5: 64–75.
- Greatti, M., Milani, N. and Nazzi, F. (1992) Reinfestation of an acaricide-treated apiary by *Varroa jacobsoni* Oud. *Experimental and Applied Acarology*, 16: 279–286.
- Gregorc, A. and Sampson, B. (2019) Diagnosis of *Varroa* mite (*Varroa destructor*) and sustainable control in honey bee (*Apis mellifera*) colonies - a review. *Diversity*, 11: 243.
- Harpur, B. A., Minaei, S., Kent, C. F. and Zayed, A. (2012) Management increases genetic diversity of honey bees via admixture. *Molecular Ecology*, 21: 4414–4421.
- Harris, J. W. (2007) Bees with *Varroa* Sensitive Hygiene preferentially remove mite infested pupae aged \leq five days post capping. *Journal of Apicultural Research*, 46: 134–139.
- Harris, J. W., Danka, R. G. and Villa, J. D. (2012) Changes in infestation, cell cap condition, and reproductive status of *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) in brood exposed to honey bees with *Varroa* sensitive hygiene. *Annals of the Entomological Society of America*, 105: 512–518.
- Hatjina, F., Costa, C., Büchler, R., Uzunov, A., Drazic, M., Filipi, J., Charistos, L., Ruottinen, L., Andonov, S., Meixner, M. D., Bienkowska, M., Dariusz, G., Panasiuk, B., Le Conte, Y., Wilde, J., Berg, S., Bouga, M., Dyrba, W., Kiprijanovska, H., Korpela, S., Kryger, P., Lodesani, M., Pechhacker, M., Petrov, P. and Kezic, N. (2014) Population dynamics of European honey bee genotypes under different environmental conditions. *Journal of Apicultural, Research*, 53: 233–247.
- Henriques, D., Lopes, A. R., Ferrari, R., Neves, C. J., Quaresma, A., Browne, K. A., McCormack, G. P. and Pinto, M. A. (2020) Can introgression in M-lineage honey bees be detected by abdominal colour patterns? *Apidologie*, 51: 583–593.
- Horvath, K., Angeletti, D., Nascetti, G. and Carere, C. (2013) Invertebrate welfare: an overlooked issue. *Annali dell'Istituto Superiore di Sanità*, 49: 9–17.
- 干場英弘 (2020) 蜜量倍増 ミツバチの飼い方: これで行く「額面蜂児」. 農山漁村文化協会, 東京. 144 pp.
- Ilyasov, R. A., Lee, M.-I., Takahashi, J., Kwon, H. W. and Nikolenko, A. G. (2020) A revision of subspecies structure of western honey bee *Apis mellifera*. *Saudi Journal of Biological Sciences*, (In Press).
- Inoue, A. and Takasaki, H. (2016) Seasonal change and diversity of pollen-source plants used by the Japanese honeybee (*Apis cerana japonica*): a lowland case in southwestern Honshu. *Naturalistae*, 20: 47–56.
- Jacques, A., Laurent, M., EPILOBEE Consortium, Ribiere-Chabert, M., Saussac, M., Bougeard, S., Budge, G. E., Hendrikx, P. and Chauzat, M. -P. (2017) A pan-European epidemiological study reveals honey bee colony survival depends on beekeeper education and disease control. *PLoS ONE*, 12: e0172591.
- Johnson, R. (2010) Honey bee colony collapse disorder. *Congressional Research Service*, 7–5700.
- Jones, J. C., Myerscough, M. R., Graham, S. and Oldroyd, B. P. (2004) Honey bee nest thermoregulation: Diversity promotes stability. *Science*, 305: 402–404.
- Kefuss, J., Vanpoucke, J., Bolt, M. and Kefuss, C. (2015) Selection for resistance to *Varroa destructor* under commercial beekeeping conditions. *Journal of Apicultural Research*, 54: 563–576.
- 木村澄・中村純 (2016) 養蜂における衛生管理～消毒技術. 養蜂技術指導手引書Ⅲ. 日本養蜂協会, 東京. 22 pp.
- 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.
- Lanner, J., Kratschmer, S., Petrović, B., Gaulhofer, F., Meimberg, H. and Pachinger, B. (2020) City dwelling wild bees: how communal gardens promote species richness. *Urban Ecosystems*, 23: 271–288.
- Lau, P., Bryant, V., Ellis, J. D., Huang, Z. Y., Sullivan, J., Schmehl, D. R., Cabrera, A. R. and Rangel, J. (2019) Seasonal variation of pollen collected by honey bees (*Apis mellifera*) in developed areas across four regions in the United States. *PLoS ONE*, 14: e0217294.
- Lindström, A., Korpela, S. and Fries, I. (2008) Horizontal transmission of *Paenibacillus larvae* spores between honey

- bee (*Apis mellifera*) colonies through robbing. *Apidologie*, 39: 515–522.
- Locke, B. (2016) Natural *Varroa* mite-surviving *Apis mellifera* honeybee populations. *Apidologie*, 47: 467–482.
- Locke, B., Low, M. and Forsgren, E. (2019) An integrated management strategy to prevent outbreaks and eliminate infection pressure of American foulbrood disease in a commercial beekeeping operation. *Preventive Veterinary Medicine*, 167: 48–52.
- López-Urbe, M. M. and Simone-Finstrom, M. (2019) Honey bee research in the US: current state and solutions to beekeeping problems. *Insects*, 10: 22.
- López-Urbe, M. M., Appler, R. H., Youngsteadt, E., Dunn, R. R., Frank, S. D. and Tarpy, D. R. (2017) Higher immunocompetence is associated with higher genetic diversity in feral honey bee colonies (*Apis mellifera*). *Conservation Genetics*, 18: 659–666.
- Lorenz, S. and Stark, K. (2015) Saving the honeybees in Berlin? A case study of the urban beekeeping boom. *Environmental Sociology*, 1: 116–126.
- Mach, B. M. and Potter, D. A. (2018) Quantifying bee assemblages and attractiveness of flowering woody landscape plants for urban pollinator conservation. *PLoS ONE*, 13: e0208428.
- Maeda, T. and Sakamoto, Y. (2016) Trachealmites, *Acarapis woodi*, greatly increase overwinter mortality in colonies of the Japanese honeybee, *Apis cerana japonica*. *Apidologie*, 47: 762–770.
- Maeda, T. and Sakamoto, Y. (2020) Range expansion of the tracheal mite *Acarapis woodi* (Acari: Tarsonemidae) among Japanese honey bee, *Apis cerana japonica*, in Japan. *Experimental and Applied Acarology*, 80: 477–490.
- 前田太郎・坂本佳子・岡部貴美子・滝久智・芳山三喜雄・五箇公一・木村澄 (2015) ミツバチに寄生するアカリンダニ—分類、生態から対策まで—。日本応用動物昆虫学会誌, 59: 109–126.
- Mallinger, R. E., Gaines-Day, H. R. and Gratton, C. (2017) Do managed bees have negative effects on wild bees?: A systematic review of the literature. *PLoS ONE*, 12: e0189268.
- 松木洋一 (2014) 世界の畜産福祉政策と福祉品質 (WQ) 商品の開発動向 (1)。畜産の研究, 68: 234–236.
- 松木洋一 (2017) ヨーロッパのアニマルウェルフェア社会の発展。酪農ジャーナル, 70: 10–13.
- 松浦誠 (2003a) 都市における社会性ハチ類の生態と防除Ⅲ。ミツバチ類の発生状況。セイヨウミツバチからニホンミツバチへの交代、そしてオオミツバチまでも！ミツバチ科学, 24: 97–109.
- 松浦誠 (2003b) 都市における社会性ハチ類の生態と防除Ⅲ。都市におけるミツバチの生活史と住民との関わり。ミツバチ科学, 24: 193–205.
- Mattila, H. R. and Seeley, T. D. (2007) Genetic diversity in honey bee colonies enhances productivity and fitness. *Science*, 317: 362–364.
- Maziarz, M., Broughton, R. K. and Wesołowski, T. (2017) Microclimate in tree cavities and nest-boxes: Implications for hole-nesting birds. *Forest Ecology and Management*, 389: 306–313.
- Meixner, M. D., Büchler, R., Costa, C., Francis, R. M., Hatjina, E., Kryger, P., Uzunov, A. and Carreck, N. L. (2014) Honey bee genotypes and the environment. *Journal of Apicultural Research*, 53: 183–187.
- 水野壯 (2019) 家畜化にともなう昆虫の福祉—歴史学。民俗額・生命科学的一考察—。麻布大学雑誌, 31: 25–34.
- Mondet, F., Beaufort, A., McAfee, A., Locke, B., Alaux, C., Blanchard, S., Danka, B. and Le Conte, Y. (2020) Honey bee survival mechanisms against the parasite *Varroa destructor*: a systematic review of phenotypic and genomic research efforts. *International Journal for Parasitology*, 50: 433–447.
- More, S. J. (2020) European perspectives on efforts to reduce antimicrobial usage in food animal production. *Irish Veterinary Journal*, 73: 2.
- Moritz, R. F. A., Kraus, F. B., Kryger, P. and Crewe, R. M. (2007) The size of wild honeybee populations (*Apis mellifera*) and its implications for the conservation of honeybees. *Journal of Insect Conservation*, 11: 391–397.
- Morse, R. A., Camazine, S., Ferracane, M., Minacci, P., Nowogrodzki, R., Ratnieks, F. L. W., Spielholz, J. and Underwood, B. A. (1990) The population density of feral colonies of honey bees (Hymenoptera: Apidae) in a city in upstate New York. *Journal of Economic Entomology*, 83: 81–83.
- Muñoz, I. and De la Rúa, P. (2020) Wide genetic diversity in Old World honey bees threaten by introgression. *Apidologie*, DOI: 10.1007/s13592-020-00810-0.
- Muñoz, I., Henriques, D., Jara, L., Johnston, J. S., Chávez-Galarza, J., De La Rúa, P. and Pinto, M. A. (2017) SNPs selected by information content outperform randomly selected microsatellite loci for delineating genetic identification and introgression in the endangered dark European honeybee (*Apis mellifera mellifera*). *Molecular Ecology Resources*, 17: 783–795.
- Nagamitsu, T., Yasuda, M., Saito-Morooka, F., Inoue, M. N., Nishiyama, M., Goka, K., Sugiyama, S., Maeto, K., Okabe, K. and Taki, H. (2016) Genetic structure and potential environmental determinants of local genetic diversity in Japanese honeybees (*Apis cerana japonica*). *PLoS ONE*, 11: e0167233.
- Neumann, P. and Blacquière, T. (2017) The Darwin cure for apiculture? Natural selection and managed honey bee health. *Evolutionary Applications*, 10: 226–230.
- Nielsdatter, M. G., Larsen, M., Nielsen, L. G., Nielsen, M. M. and Rasmussen, C. (2020) History of the displacement of the

- European dark bee (*Apis mellifera mellifera*) in Denmark. *Journal of Apicultural Research*, DOI: 10.1080/00218839.2020.1826111.
- Noel, 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.
- Nolan, M. P., IV, and Delaplane, K. S. (2017) Distance between honey bee *Apis mellifera* colonies regulates populations of *Varroa destructor* at a landscape scale. *Apidologie*, 48: 8–16.
- 農林水産省 (2019) 養蜂振興全般に関するQ&Aについて. <https://www.maff.go.jp/j/chikusan/kikaku/lin/sonota/pdf/QA.pdf>. (accessed on 10 November 2020).
- 農林水産省 (2020) 家畜伝染病予防法の改正 (令和2年) について. https://www.maff.go.jp/j/syouan/douei/eisei/e_koutei/kaisei_kadenhou/kaiseir2.html. (accessed on 25 October 2020).
- 農林水産省動物検疫所 (2018) 動物検疫年報. 農林水産省動物検疫所, 横浜. 163 pp.
- Ohashi, I., Kato, K., Okamoto, M., Kobayashi, S. and Takamatsu, D. (2020) Microbicidal effects of slightly acidic hypochlorous acid water and weakly acidified chlorous acid water on foulbrood pathogens. *Journal of Veterinary Medical Science*, 82: 261–271.
- OIE (2010) The fifth strategic plan (2011–2015). https://www.oie.int/fileadmin/Home/eng/About_us/docs/pdf/5th_StratPlan_EN_2010_LAST.pdf. (accessed on 25 October 2020).
- OIE (2015) The sixth strategic plan (2016–2020). https://www.oie.int/fileadmin/Home/eng/About_us/docs/pdf/6thSP_ANG.pdf. (accessed on 25 October 2020).
- OIE (2019) Animal welfare. *IN: Terrestrial animal health code*. https://www.oie.int/index.php?id=169&L=0&htmlfile=titre_1.7.htm. (accessed on 25 October 2020).
- Oldroyd, B. P. (2007) What's killing American honey bees? *PLoS Biology*, 5: e168.
- Oldroyd, B. P. and Fewell, J. H. (2007) Genetic diversity promotes homeostasis in insect colonies. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 408–413.
- Oldroyd, B. P. and Nanork, P. (2009) Conservation of Asian honey bees. *Apidologie*, 40: 296–312.
- Page, R. E. (1980) The evolution of multiple mating behavior by honey bee queens (*Apis mellifera* L.). *Genetics*, 96: 263–273.
- Palmer-Young, E. C., Tozkar, C. Ö., Schwarz, R. S., Chen, Y., Irwin, R. E., Adler, L. S. and Evans, J. D. (2017) Nectar and pollen phytochemicals stimulate honey bee (Hymenoptera: Apidae) immunity to viral infection. *Journal of Economic Entomology*, 110: 1959–1972.
- Panziera, D., van Langevelde, F. and Blacquière, T. (2017) *Varroa* sensitive hygiene contributes to naturally selected *Varroa* resistance in honey bees. *Journal of Apicultural Research*, 56: 635–642.
- Parejo, M., Henriques, D., Pinto, M. A., Soland-Reckeweg, G. and Neuditschko, M. (2018) Empirical comparison of microsatellite and SNP markers to estimate introgression in *Apis mellifera mellifera*. *Journal of Apicultural Research*, 57: 504–506.
- Parejo, M., Wragg, D., Gauthier, L., Vignal, A., Neumann, P. and Neuditschko, M. (2016) Using Whole-genome sequence information to foster conservation efforts for the European dark honey bee, *Apis mellifera mellifera*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4: 140.
- Peck, D. T. and Seeley, T. D. (2019) Mite bombs or robber lures? The roles of drifting and robbing in *Varroa destructor* transmission from collapsing honey bee colonies to their neighbors. *PLoS ONE*, 14: e0218392.
- Peck, D. T., Smith, M. L. and Seeley, T. D. (2016) *Varroa destructor* mites can nimbly climb from flowers onto foraging honey bees. *PLoS ONE*, 11: e0167798.
- Phillips, C. (2014) Following beekeeping: More-than-human practice in agrifood. *Journal of Rural Studies*, 36: 149e159.
- Phillips, C. (2020) Telling times: More-than-human temporalities in beekeeping. *Geoforum*, 108: 315–324.
- Pietropaoli, M., Skerl, M. S., Cazier, J., Riviere, M. -P., Tiozzo, B., Eggenhoffner, R., Gregorc, A., Haefeker, W., Higes, M., Ribarits, A., Muz, M. N., Vejsnas, F. and Formato, G. (2020) BRACTICES project: towards a sustainable European beekeeping. *Bee World*, 97: 66–69.
- Powney, G. D., Carvell, C., Edwards, M., Morris, R. K. A., Roy, H. E., Woodcock, B. A. and Isaac, N. J. B. (2019) Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nature Communications*, 10: 1018.
- Requier, F., Garnery, L., Kohl, P. L., Njovu, H. K., Pirk, C. W. W., Crewe, R. M. and Steffan-Dewenter, I. (2019) The conservation of native honey bees is crucial. *Trends in Ecology and Evolution*, 34: 789–798.
- Rinderer, T. E., Harris, J. W., Hunt, G. J. and de Guzman, L. I. (2010) Breeding for resistance to *Varroa destructor* in North America. *Apidologie*, 41: 409–424.
- Roest, B. P. (2019) Bees in the D: A message of conservation from an urban environment. *Challenges*, 10: 19.
- Ropars, L., Dajoz, I., Fontaine, C., Muratet, A. and Geslin, B. (2019) Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. *PLoS ONE*, 14: e0222316.
- Saelao, P., Simone-Finstrom, M., Avalos, A., Bilodeau, L., Danka, R., de Guzman, L., Rinkevich, F. and Tokarz, P. (2020) Genome-wide patterns of differentiation within and among U.S. commercial honey bee stocks. *BMC Genomics*, 21: 704.
- Samuelson, A. E., Gill, R. J. and Leadbeater, E. (2020) Urbanisation is associated with reduced *Nosema* sp. infection, higher colony strength and higher richness of foraged pollen in honeybees. *Apidologie*, DOI: 10.1007/s13592-020-00758-1.
- Sanford, M. T. (2001) Introduction, spread, and economic impact of *Varroa* mites in North America. *IN: Webster, T. C. and*

- Delaplane, K. S. (eds.), Mites of the honey bee, 149–162.
- 佐々木正己 (2010) 蜂からみた花の世界. 海游舎, 東京. 413 pp.
- Seeley, T. D. (1989) The honey bee colony as a superorganism. *American Scientist*, 77: 546–553.
- Seeley, T. D. (2007) Honey bees of the Arnot forest: a population of feral colonies persisting with *Varroa destructor* in the northeastern United States. *Apidologie*, 38: 19–29.
- Seeley, T. D. (2017) Life-history traits of wild honey bee colonies living in forests around Ithaca, NY, USA. *Apidologie*, 48: 743–754.
- Seeley, T. D. (2019) The lives of bees: The untold story of the honey bee in the wild. Princeton University Press, Princeton. 353 pp.
- Seeley T. (2020) Darwinian Beekeeping. An evolutionary approach to apiculture. Spring Convention Video, British Beekeepers Association. Research Trust. <https://www.youtube.com/watch?v=xIO3F35nlyE>. (accessed on 25 October 2020).
- Seeley, T. D. and Buhrman, S. C. (2001) Nest-site selection in honey bees: how well do swarms implement the “best-of-N” decision rule? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 416–427.
- Seeley, T. D. and Morse, R. A. (1978) The nest of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Insectes Sociaux*, 23: 495–512.
- Seeley, T. D. and Smith, M. L. (2015) Crowding honeybee colonies in apiaries can increase their vulnerability to the deadly ectoparasite *Varroa destructor*. *Apidologie*, 46: 716–727.
- Seeley, T. D. and Tarpy, D. R. (2007) Queen promiscuity lowers disease within honeybee colonies. *Proceedings of Royal Society of London B*, 274: 67–72.
- Sherwin, C. M. (2001) Can invertebrates suffer? or, how robust is argument-by-analogy? *Animal Welfare*, 10: S103–118.
- Simone-Finstrom, M. D. and Spivak, M. (2012) Increased resin collection after parasite challenge: a case of self-medication in honey bees? *PLoS ONE*, 7: e34601.
- Simone-Finstrom, M., Li-Byarlay, H., Huang, M. H., Strand, M. K., Rueppell, O. and Tarpy, D. R. (2016) Migratory management and environmental conditions affect lifespan and oxidative stress in honey bees. *Scientific Reports*, 6: 32023.
- Simone-Finstrom, M., Walz, M. and Tarpy, D. R. (2016) Genetic diversity confers colony-level benefits due to individual immunity. *Biology Letters*, 12: 20151007.
- Smith, C. R., Toth, A. L., Suarez, A.V. and Robinson, G. E. (2008) Genetic and genomic analyses of the division of labour in insect societies. *Nature Reviews Genetics*, 9: 735–748.
- Sperandio, G., Simonetto, A., Carnesecchi, E., Costa, C., Hatjina, F., Tosi, S. and Gilioli, G. (2019) Beekeeping and honey bee colony health: A review and conceptualization of beekeeping management practices implemented in Europe. *Science of the Total Environment*, 696: 133795.
- Sponsler, D. B. and Johnson, R. M. (2015) Honey bee success predicted by landscape composition in Ohio, USA. *PeerJ*, 3: e838.
- Stabentheiner, A., Kovac, H. and Brodschneider, R. (2010) Honeybee colony thermoregulation - Regulatory mechanisms and contribution of individuals in dependence on age, location and thermal stress. *PLoS ONE*, 5: e8967.
- Stange, E. E., Zulian, G., Rusch, G. M., Barton, D. N. and Nowel, M. (2017) Ecosystem services mapping for municipal policy: ESTIMAP and zoning for urban beekeeping. *One Ecosystem*, 2: e14014.
- Stevenson, P. C., Bidartondo, M. I., Blackhall-Miles, R., Cavagnaro, T. R., Cooper, A., Geslin, B., Koch, H., Lee, M. A., Moat, J., O'Hanlon, R., Sjomann, H., Sofo, A., Stara, K. and Suz, L. M. (2020) The state of the world's urban ecosystems: What can we learn from trees, fungi, and bees? *Plants, People, Planet*, 2: 482–498.
- Stork, N. E., McBroom, J., Gely, C. and Hamilton, A. J. (2015) New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 7519–7523.
- 高橋純一・若宮健・奥山永 (2017) 在来種ニホンミツバチ *Apis cerana japonica* のミトコンドリア全ゲノム配列の比較. 京都産業大学先端科学技術研究所所報, 16: 21–29.
- Tanaka, K., Nozaki, A., Nakadai, H., Shiwa, Y. and Shimizu-Kadota, M. (2020) Using pollen DNA metabarcoding to profile nectar sources of urban beekeeping in Kōtō-ku, Tokyo. *BMC Research Notes*, 13: 515.
- Taric, E., Glavinic, U., Stevanovic, J., Vejnovic, B., Aleksic, N., Dimitrijevic, V. and Stanimirovic, Z. (2019) Occurrence of honey bee (*Apis mellifera* L.) pathogens in commercial and traditional hives. *Journal of Apicultural Research*, 58: 433–443.
- Tarpy, D. R., vanEngelsdorp, D. and Pettis, J. S. (2013) Genetic diversity affects colony survivorship in commercial honey bee colonies. *Naturwissenschaften*, 100: 723–728.
- Themudo, G. S., Rey-Iglesia, A., Tascón, L. R., Jensen, A. B., da Fonseca, R. R. and Campos, R. F. (2020) Declining genetic diversity of European honeybees along the twentieth century. *Scientific Reports*, 10: 10520.
- Thoms, C. A., Nelson, K. C., Kubas, A., Steinhauer, N., Wilson, M. E. and vanEngelsdorp, D. (2019) Beekeeper stewardship, colony loss, and *Varroa destructor* management. *Ambio*, 48: 1209–1218.
- 東京都産業労働局農林水産部農業振興課 (2014) 東京都蜜蜂飼育の手引き. 東京都産業労働局農林水産部農業振興課, 東京. 11 pp.
- Underwood, R. M., Traver, B. E. and López-Urbe, M. M. (2019) Beekeeping management practices are associated with operation size and beekeepers' philosophy towards in-hive

- chemicals. *Insects*, 10: 10.
- van Alphen, J. J. M. and Fernhout, B. J. (2020) Natural selection, selective breeding, and the evolution of resistance of honeybees (*Apis mellifera*) against *Varroa*. *Zoological Letters*, 6: 6.
- 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.
- vanEngelsdorp, D., Hayes, J., Jr, Underwood, R. M. and Pettis, J. S. (2010) A survey of honey bee colony losses in the United States, fall 2008 to spring 2009. *Journal of Apicultural Research*, 49: 7–14.
- Visscher, P. K. and Seeley, T. D. (1982) Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 63: 1790–1801.
- Williams, G. C. and Nesse, R. M. (1991) The dawn of Darwinian medicine. *Quarterly Review of Biology*, 66: 1–22.
- Withrow, J. M. and Tarpy, D. R. (2018) Cryptic “royal” subfamilies in honeybee (*Apis mellifera*) colonies. *PLoS ONE* 13: e0199124.
- 横関正直 (2014) 畜産現場の消毒. これだけは知っておきたい消毒の基礎と実際. 緑書房, 東京. 235 pp.
- Youngsteadt, E., Appler, R. H., López-Urbe, M. M., Tarpy, D. R. and Frank, S. D. (2015) Urbanization increases pathogen pressure on feral and managed honey bees. *PLoS ONE*, 10: e0142031.
- 全国はちみつ公正取引協議会・日本養蜂協会 (2020) はちみつの瓶詰め等の製造における HACCP 導入の手引書 (HACCP の考え方を取り入れた衛生管理). <https://www.mhlw.go.jp/content/11130500/000613999.pdf>. (accessed on 5 November 2020).

Darwinian Beekeeping and Honeybee Welfare

Jun Nakamura

Abstract

This review focuses on the idea of Darwinian beekeeping proposed by Seeley (2019) throughout his long experience in the field of honeybee science, validates its effectiveness and potential in beekeeping, and explores its connection to animal welfare in which World Organisation for Animal Health (OIE) has added honeybees as the target animal in 2011, because they as essential pollinators are very important for food production.

Darwinian beekeeping is inspired by Darwinian medicine with the natural selection as its background, and is conceived as a style of beekeeping in which honeybees live naturally as well as in the wild with minimum interference from human beekeepers, recognizing the honeybees themselves rather than humans as the best beekeepers to maintain their colonies.

Animal welfare, on the other hand, is a concept that has been introduced in recent years to domesticated animals, mainly food production animals in the direction of improving their health under a quality of husbandry, both in terms of food safety and biosecurity. Since it was first applied to food animals, the conditions of target animals were whether the animals would feel pain or develop intelligence. However, from the first, it has described the society's expectation to some freedom which animals should experience when under human control, including freedom to express normal pattern of behavior, which Darwinian beekeeping aiming for honeybees as well.

From this perspective, this article evaluates the potential for Darwinian beekeeping, or animal welfare, to be applied to a variety of beekeeping styles, including Japanese honeybee beekeeping in Japan.

Keywords: Darwinian beekeeping, animal welfare, natural selection, genetic diversity, variety of beekeeping