

蜜蜂社會性免疫機制 預防疾病之發生

作者：吳姿嫻（課長）
電話：(037) 222111 # 700

前言

義大利蜜蜂 (*Apis mellifera*) 在全球農業環境和自然生態系統中提供重要的授粉服務。蜜蜂和其他授粉昆蟲受到各種自然和人為原因的威脅，其威脅原因涵蓋很廣，從病毒、細菌、真菌、及其他節肢動物、甚至哺乳動物，而授粉昆蟲的生存和生態的永續發展有著緊密關係。蜂群的健康除了是蜂農重視的議題，更攸關著全球農作物生產之糧食安全。

何謂社會性免疫

為了使蜜蜂更健康，蜂農們嘗試使用各種物理性及化學性防治方法，幫助蜜蜂防止病蟲害威脅。此外，人們會藉由提供蜂群高營養蜂糧，提升蜜蜂營養，以間接協助蜜蜂維持好的免疫力，減少疾病發生。一般而言，生物體可以經由個體免疫反應來對抗病原體，以合成及釋放抗病分子導致消滅或抑制病原體生長。但像蜜蜂、螞蟻等昆蟲是屬於真社會性昆蟲 (eusocial insect)，會以他們發展出的社會行為來減少病原體的傳播及入侵者的危害，稱之為社會性免疫。

在蜜蜂的社會性免疫研究中，許多學者將蜂群 (bee colony) 比喻成一個超大生物體，而每隻蜜蜂個體，可視為多細胞生物體中的每個細胞，當蜂群中的數百個或數千個個體相互作用時，就像是生物體中細胞之間的互動關係，蜂群的社會免疫反應與多細胞生物體內複雜的體液免疫和細胞免疫系統具有相似的特性。學者指出，以社會性免疫的方式對群體進行保護，應比單獨個體進行體內免疫反應所需耗費的生理成本較低 (Evans and Pettis, 2005)。

蜜蜂社會免疫機制

一、梳理行為 (grooming behavior)

蜜蜂的梳理行為可分為自我梳理 (auto-grooming) 及個體間相互梳理 (allo-grooming)。自我梳理是蜜蜂會將自己身上的異物或花粉以足上的特化構造加以清潔，Danka 與 Villa 在 2000 年發現蜜蜂的梳理行為是防禦氣管蟎 (*Acarapis woodi*) 的重要機制。對氣管蟎具有遺傳抗性的蜜蜂，在氣管蟎離開前胸氣孔時會用它們的中胸腿節梳理自己，以防止氣管蟎擴散到族群中的其他個體。同巢成蜂亦有相互清理身上異物及花粉的行為 (Boecking and Spivak, 1999)，甚至會透過「跳舞」(grooming dance) 行為，告訴同伴，要求協助清理。但梳理行為亦可能成為傳播病源的一個媒介，因為當中會有一些以口器吸允與咬的動作，因此此行為作為抗蜂蟎育種的性狀時，也應該同時考量傳播其他病害可能性。

二、衛生行為 (hygienic behavior)

蜜蜂的衛生行為是指成蜂對染病和被寄生的幼蟲或個體產生的集體反應 (圖一) (Rothenbuhler and Thompson, 1956; Wilson-Rich *et al.*, 2009)。該行為最初被定義為蜜蜂從巢中檢測和清除受美洲幼蟲病 (American foulbrood disease) 感染個體的能力 (Park *et al.*, 1937; Woodrow and Holst, 1942; Rothenbuhler, 1964)。在篩選具較佳的衛生行為的蜂群中發現，該蜜蜂對罹病蜜蜂的氣味具有高度的嗅覺靈敏性 (Spivak *et al.*, 2003)。提早發現罹病的幼蟲或蛹對抵抗疾病非常重要，清潔蜜蜂必須在病原體感染寄主後到寄主發病前這段時間內立即檢測出帶病個體並清除它。目前在抗病蜂種選育多利用衛生行為

作為篩選依據，以蜂群對帶病體移出的速度來代表對美洲幼蟲病和白垩病的抵抗力 (Spivak and Gilliam, 1998a, b; Spivak and Reuter, 2001a)。但是如果蜜蜂在病原體到達可傳播階段後才偵測出異狀，在移出染病個體來清除病原體的過程中，可能會促進病原體的傳播。另外，清潔蜜蜂執行移除病蜂的過程，自身容易感染生病，因此清潔蜜蜂若返回哺育幼蟲，極可能將孢子傳播到幼蟲食物中。因此，工蜂不同年齡的階級多態性也有助於減少病原體從清潔蜂攜帶者向最易感染的幼蟲轉移。

東方蜜蜂 (*Apis cerana*) 的衛生行為是一個抑制蜂蟹蟎繁殖的重要防禦機制，蜜蜂在咬開封蓋蛹房及移除受害個體或移除在巢房內繁殖的蜂蟹蟎過程中，可以有效干擾蜂蟹蟎的繁殖。在西洋蜜蜂的衛生行為研究則是將清潔蜜蜂可以偵測蜂蟹蟎感染將之清除的行為稱為 Varroa-sensitive hygiene (VSH)，已有學者發現清潔蜜蜂會以嗅覺探詢找出被蜂蟹蟎寄生的幼蟲或蛹，是因為這些幼蟲或蛹被蜂蟹蟎嚴重寄生下會出現幼蟲費落蒙異常，而遭到清潔蜜蜂清除，同時發現蜂蟹蟎入侵若感染喀什米爾蜜蜂病毒 (Kashmir bee virus) 後，也會因幼蟲費落蒙異常而被清潔蜜蜂偵測後清除 (Mondet *et al.*, 2016)。現在國際上以衛生行為篩選抗病蜂群較常見的操作方法包括：以液態氮凍結特定面積範圍的封蓋蛹脾，放置回蜂群中，於 24 至 48 小時內，以固定時間內記錄蜂群去除凍死蛹所花費的時間 (Spivak and Reuter, 2005)，以選育清除速率較快的蜂群，進而可發現這些蜂群對蜂蟹蟎的感染率明顯低於未經篩選的蜂群 (Ibrahim *et al.*, 2007)。

三、移除死蜂 (undertaking)

死亡的成蜂會被儘速的移出巢房，以減少病原菌的傳播 (Visscher, 1983)。蜜蜂不會將死亡的個體存於巢中，會迅速將死蜂清除於巢外，但大多數的成蜂若是因為帶有病菌或是被寄生，到底會不會歸巢而直接死於巢外，相關



圖一、蜂群移除罹病個體的衛生行為。

的機制目前探究的文獻仍少，是否有個體內自我犧牲的相關基因，仍有待進一步研究。

四、社交熱 (social fever)

蜜蜂是一種擅長於維持巢內溫度的社會性昆蟲，透過振動胸部肌肉生熱或搧翅通風來調節巢內溫度，不論巢外氣溫如何，健康蜂群都會將巢內溫度維持在 32 ~ 36°C，特別是在幼蟲圈，因為幼蟲圈的溫度關係著蜜蜂幼蟲發育速率與健康，若幼蟲發育溫度過低，會出現羽化工蜂翅皺縮、腦受損、行為異常等現象。蜜蜂群體間亦會透過合作機制，當有外來生物入侵時，工蜂會包圍入侵者並將溫度升高至 45°C，以熱殺死黃蜂等大型掠食者。亦有學者在蜜蜂幼蟲感染球囊菌 (*Ascosphaera apis*) 時，觀察到巢內溫度，從原先恆定的 35°C，上升 0.56°C，而使得球囊菌孢子難以在幼蟲體內萌芽 (Starks *et al.*, 2000)，這種機制如同人體生病發燒一樣，從原本恆定的狀態產生熱能消滅病原體，以保護巢內個體的生存稱為社交熱 (social fever)。

五、築巢與採膠行為

蜂群在新的巢穴中開始築巢前，會啃蝕掉腐爛的木頭並移除感染的真菌，再經由採集植物分泌的脂類也就是蜂膠，塗布於巢內周遭，並填補縫隙，這樣的行為，可提供防水及預

防疾病的保護。已有許多研究證實蜂膠具有良好的抗真菌效果，除了可以防止蜂巢腐壞，蜜蜂築巢過程亦會將蜂膠混入蜂蠟中，防止病菌滋生，可抑制美洲幼蟲病的發生 (Antunez *et al.*, 2008)。因此蜂群採膠的積極度與偏好採膠的種類，被視為社會性免疫機制的重要指標。

六、不同社會階級組成

蜂群中根據年齡不同劃分不同任務的分工，稱為階級多態性。外勤蜂承擔為蜂群出外採集的危險任務，而年齡較大的外勤蜂若留在巢內可能也增加了病原在巢內傳播的風險，年長工蜂的外勤工作可降低巢內疾病傳播壓力。負責執行衛生行為之中年內勤蜂，因從事任務具高度感染病原之危險，可能不再與護士蜂和幼蟲交哺或共享食物，以降低疾病傳播的風險 (Arathi *et al.*, 2000)。

蜜蜂社會性免疫與疾病發生之研究

近年已有許多有關社會性昆蟲的社會免疫機制研究，探討蜜蜂的社會性免疫機制，可能有助於應用在維持或改善蜂群的健康，例如蜜蜂特殊的梳理行為 (grooming behavior) 及衛生行為 (hygienic behavior) 已被用來作為蜜蜂抗病育種的性狀特徵 (Spivak and Reuter, 2005)，以篩選偵測染病個體並將其移除的速度快的蜂群作為選育種群，可減少蜂群感染美洲幼蟲病及白垩病。目前已證實從感染白垩病的幼蟲上分離出具有特殊氣味的揮發性物質苯乙酸乙酯 (phenethyl acetate) 會引發工蜂的衛生行為 (Swanson *et al.*, 2009)，篩選對於偵測幼蟲發出苯乙酸乙酯氣味感受靈敏的蜂群亦是蜂群育種方向之一，該蜂群可在發病初期即將染病個體移出，抑制病原在蜂群內擴散。此外，研究發現當工蜂發現巢中幼蟲感染白垩病原菌，會產生社交熱，工蜂可藉由提高幼蟲圈的溫度來抑制幼蟲體內白垩病菌孢子的萌發 (Starks *et al.*, 2000)。其他如分泌毒液等抗菌素塗在蜜蜂表皮上或採集環境中如樹脂的抗菌素作為築巢的抗菌物質 (Simone *et al.*, 2009)，皆顯示蜂群發展出許多自我防禦機制。

利用蜜蜂社會性免疫機制管理蜂群

除以蜜蜂梳理及衛生行為作為抗病育種選育特徵外，日常蜂群管理亦可利用蜜蜂社會性免疫機制，減少蜜蜂疾病發生。維持適當蜂勢，給予足夠糧食，是最基本管理方式，蜜蜂巢脾覆滿內勤蜂狀態下，清潔蜜蜂才有足夠能力維持全部巢房的潔淨。足夠的糧食才能提供蜂群產生足夠的熱能，將巢內溫度維持攝氏 34 ~ 35 度，減低病原孢子萌發，是預防美洲幼蟲並與白垩病發生最重要的管理工作。

蜜蜂自然修築的巢脾內含蜜蜂採集的蜂膠與分泌之蜂毒，具有天然的抗菌功效，因此選用巢礎或巢脾時可選用以天然蜂蠟製成，優於以石蠟或塑膠製成者。養蜂者可觀察放蜂地點膠源植物是否充足，在疾病好發季節前選擇蜜粉源及膠源植物充足地放蜂，給予蜂群建立自我社會保護機制機會。

蜂群管理另需注意各工蜂階級的數量分配，避免長期斷子。若失王斷子，接入新王後應立即補充幼蟲或蛹脾，使後續有足夠哺育工蜂接手新產幼蟲餵養工作，除可提供品質較佳的蜂王漿哺育幼蟲，亦可避免感染風險較高的外勤蜂或清潔工蜂返回哺育工作，將病原菌傳播給幼蟲。

結語

隨著各國對蜜蜂健康的關注，蜜蜂社會性免疫機制的研究逐漸受到重視，在過去探討蜜蜂個體健康的同時，不得不以群體之免疫效應看待蜜蜂這種社會性昆蟲。未來在深入了解蜜蜂社會免疫機制下，希望我們能用蜜蜂本身的特性更積極的介入管理，達到預防相關疾病或是減低寄生害蟻危害之目標，甚至刺激蜜蜂產生更積極的社會性免疫行為來治癒相關疾病。這麼一來，我們就能發展天然的方式預防疾病的發生，減少化學藥劑使用，而達到維護蜜蜂健康的目的。