

香川県で採集された訪花ハナバチ類とキムネクマバチによる新奇な授粉様式の可能性

市川俊英・倉橋伴知・幾留秀一*

Flower-visiting Bees Collected in Kagawa Prefecture, Japan and the Possibility of Unusual Pollination by the Large Carpenter Bee (Hymenoptera: Apoidea)

Toshihide ICHIKAWA, Tomonori KURAHASHI and Shuichi IKUDOME

Abstract

The adults of bees (Hymenoptera: Apoidea) visiting on or flying around flowers of indigenous or cultivated plants have been observed and collected for three years (1996-1998) in Kagawa Prefecture, Japan. Fifty-four species belonging to 22 genera represented by 6 families were collected, and two introduced species of Apidae, *Apis mellifera* and *Bombus terrestris* were included in them. Among indigenous species, only two species, *Xylocopa appendiculata* and *Apis cerana* were confirmed to be active in open field for more than 6 months a year. Although social bees belonging to Apidae tended to visit wider spectrum of plant species than those visited by solitary bees, the widest spectrum was observed in the solitary carpenter bee, *X. appendiculata*. Nectar robbing was observed in *X. appendiculata* and *Bombus ignitus*, and buzz pollination in *X. appendiculata*, *B. ardens*, *B. diversus* and *B. ignitus*. When female *X. appendiculata* buzzed on the male flowers of a dioecious tree plant, *Mallotus japonicus*, pollens were instantaneously dispersed in the air. As no visitors on the female flowers of *M. japonicus* have been observed, it was supposed that *M. japonicus* was pollinated by the dispersed pollens. The possibility of this hypothesized pollination named "buzz and airborne pollination" was discussed in comparison with some hypothesized manners of pollination having been submitted to explain pollination systems in tropic dioecious tree plants. Possible evolutionary pathway of *Xylocopa* in relation to their flower-visiting activities was also briefly discussed.

Key words : Apoidea, *Xylocopa appendiculata circumvolans*, *Mallotus japonicus*, buzz pollination, buzz and airborne pollination, nectar robbing.

緒 言

ハナバチ類はハチ目 (Hymenoptera), 有剣下目 (Aculeata), ミツバチ上科 (Apoidea) に属する大きな分類群で, 成虫がさまざまな被子植物の花に飛来するため, 訪花性昆虫として広く知られている⁽¹⁾. 同じ有剣下目のカリバチ類やハナドロバチ類 (Massaridae) 等も含めて, 鱗翅目, 甲虫目, 双翅目, アザミウマ目の中にも成虫が花に飛来するグループが多く, それらも訪花性昆虫とし

て知られている. そのような訪花性昆虫の中で小グループのハナドロバチ類以外にはないハナバチ類の際立った特徴は, 訪花した成虫が花粉や花蜜を摂食するだけでなく, 特に雌成虫がそれらを能動的に採取して巣に運搬し, 幼虫の食物源として利用していることである. このように一生を通じて花粉や花蜜を食物源として利用し続けるハナバチ類は, 多様な種に分化してそれぞれ花と密接不可分の生活を送っており, 被子植物の有力な花粉媒介者になっている⁽²⁻⁷⁾.

* 鹿児島女子短期大学生物学研究室 890-8565 鹿児島市高麗町6-9

Laboratory of Biology, Kagoshima Women's Junior College: 6-9 Kourai-cho, Kagoshima, 890-8565 Japan

花粉媒介者として重要なハナバチ類は、自然生態系における虫媒花の多い被子植物相の維持・存続のために不可欠の役割を果たすとともに、虫媒花をもつ多くの農作物の授粉にも大きく貢献しているものと考えられる。開放環境下（自然生態系や露地栽培環境）ではハナバチ類など訪花性昆虫の役割は分かりにくいだが、野生訪花昆虫の飛来が遮断された温室栽培では明らかで、授粉昆虫を導入しない限り、栽培者自身が授粉者にならざるを得ない。そのような閉鎖環境下での栽培にハナバチ類の中でセイヨウミツバチが古くから授粉昆虫として利用されてきたが、近年、セイヨウオオマルハナバチも多用され、時にはクマバチの仲間も利用されるようになってきている⁽⁸⁻¹²⁾。自然生態系に生息するハナバチ類の調査は各地で行なわれており、分布や生息状況に関する資料が蓄積されつつある。四国でも高知県では種々のハナバチ類に関する分布、成虫の訪花生態、営巣行動などに関する研究が行われてきた⁽¹³⁻¹⁸⁾。一方、香川県ではハナバチ類に関する調査報告はほとんど公表されていない⁽¹⁹⁾。このため、不十分ながら、本報告では主に花上で捕獲されたハナバチ類成虫の記録に加えて、一部の種で観察された成虫の行動特性について報告する。なお最後に、この行動特性の調査中に観察されたキムネクマバチの振動授粉 (buzz pollination, vibratile pollination) に直結した新しい様式の花粉媒介の可能性および訪花活動に関連したクマバチ属の進化過程について考察する。

調査場所と調査方法

調査地域は香川大学農学部 (34°16' 35" N, 134°7' 29" E) 周辺の平地、阿讃山脈の山麓およびその山腹で、香川県内の木田郡三木町、高松市およびさぬき市にまたがる香川大学農学部から直線距離にして20 km 以内の地域であった。調査は1996年 (5~12月)、1997年 (4~12月) および1998年 (1~7月) の3年間行い、原則として、ハナバチ類成虫の活動が活発であると考えられた晴天の日を調査日とし、8時から17時の間で可能な限り午前中を中心に調査を実施した。

調査はいずれも実施場所の道路沿いで行い、開花中の花に飛来しているハナバチ類の成虫を捕虫網で捕獲した。なお、花の周辺でホバリング等の飛翔活動をしていた時点で捕獲した成虫も記録に加えた。敏捷なハナバチ類の成虫はたとえ発見しても逃亡する可能性が高いため、飛来が少数個体の場合は発見時点における行動を確認した後、直ちに捕獲した。一方、調査場所周辺の花に多数の飛来が認められ、捕獲も容易であると考えられた場合には出来る限りそれらの行動を観察しながら記録す

るとともに写真撮影を行った。捕獲成虫は捕獲後直ちに酢酸エチル入りの殺虫管に投入して研究室に持ち帰り、乾燥標本とした。それらの乾燥標本を用いた種の同定は幾留が担当した。

結 果

1. 採集されたハナバチ類成虫の目録

ハナバチ類の分類体系は、今日Michener⁽²⁰⁾による最新のものが広く用いられているが、ここでは、わが国における各地でのフェノロジー研究の成果との比較の利便性から、旧体系のMichener⁽²¹⁾に従い、その配列は日本産昆虫総目録に準じて原始的な分類群から高等な分類群の順に並べて示し、学名は平嶋⁽²²⁾に、和名は幾留^(23,24)に拠った。採集データの配列は、個体数、性、採集年月日、採集地に加えて、訪花植物名の記録がある場合はその和名を括弧内に示し、雌雄異株植物の場合は雄株を♂、雌株を♀として和名の後に付記した。なお、採集地は木田郡三木町をM、高松市をT、さぬき市をSでそれぞれ示し、植物名は新牧野植物図鑑^(25,26)に拠った。

目 録

1. COLLETIDAE ムカシハナバチ科

1. *Colletes babai* Hirashima et Tadauchi ババムカシハナバチ
1♂, 22 V '97, T; 1♀, 22 V '97, T.
 2. *Colletes patellatus* Pérez アシブトムカシハナバチ
7♀, 24 IX '96, T; 1♀, 8 X '97, M.
 3. *Colletes perforator* Smith オオムカシハナバチ
1♂, 27 IX '96, M (ソバ); 1♂, 4 X '96, M (ソバ); 1♂, 17 X '96, M; 1♂, 6 X '97, M (コスモス); 1♂, 22 X '97, M; 1♀, 23 X '97, M (メナモミ); 2♀, 29 X '97, M (メナモミ); 1♀, 3 IX '97, T (アザミ属の一種).
 4. *Hylaeus (Nesoprosopis) floralis* (Smith) スミスメンハナバチ
1♀, 24 IX '96, M; 2♀, 27 IX '96, M.
 5. *Hylaeus (Nesoprosopis) nippon* Hirashima ニッポンメンハナバチ
1♀ 27 IX '96, M.
- ### 2. ANDRENIDAE ヒメハナバチ科
6. *Andrena (Calomelissa) prostomias* Pérez ウツギヒメハナバチ

- 6♂1♀, 16 V '97, T (ウツギ); 3♂4♀, 13 V '98, T (ウツギ); 7♂4♀, 7. V '98, T (ウツギ); 2♀, 18 V '98, T (ウツギ); 1♀ 19 V '98, T (ウツギ).
7. *Andrena (Calomelissa) tsukubana* Hirashima コガタウツギヒメハナバチ
1♀, 17 V '98, T (ウツギ).
8. *Andrena (Euandrena) hebes* Pérez ヤヨイヒメハナバチ
1♀, 17 III '98, M (オオイヌノフグリ); 4♀, 18 III '98, M (オオイヌノフグリ); 1♀, 20 IV '98, M (クサイチゴ).
9. *Andrena (Gymnandrena) watasei* Cockerell ワタセヒメハナバチ
1♀, 10 IV '98, M (ハナナ).
10. *Andrena (Hoplendrena) dentata* Smith トゲホオヒメハナバチ
1♀, 16 V '97, T (ウツギ).
11. *Andrena (Micrandrena) brassicae* Hirashima アブラナマメヒメハナバチ
1♀, 24 IV '98, T (ヤマフジ).
12. *Andrena (Micrandrena) minutula* (Kirby) マメヒメハナバチ
1♀, 7 IV '98, M (クサイチゴ); 3♀, 20 IV '98, M (クサイチゴ).
13. *Andrena (Mitsukuripis) fukaii* Cockerell フカイヒメハナバチ
1♀, 18 III '98, M (ハナナ).
3. HALICTIDAE コハナバチ科
14. *Halictus (Seladonia) aerarius* Smith アカガネコハナバチ
1♂, 28 VIII '96, T; 2♂, 9 IX '96, T; 1♂, 24 IX '96, T; 1♂, 12 X '96, M; 1♂, 21 IX '97, M (アベリア).
15. *Lasioglossum (Lasioglossum) laeviventre* (Pérez) ツヤハラナガコハナバチ
2♀, 18 III '98, M (ハナナ).
16. *Lasioglossum (Lasioglossum) mutilum* (Smith) サビイロカタコハナバチ
1♀, 24 VII '97, M; 1♀, 5 VIII '97, S; 1♀, 13 V '98, T (ウツギ).
17. *Lasioglossum (Lasioglossum) occidens* (Smith) シロスジカタコハナバチ
3♀, 5 VIII '96, S; 1♂1♀, 9 VIII '96, S; 1♀, 5 X '96, M (ソバ); 2♀, 26 VI '97, T (ヒメジョオン); 1♀, 12 VI '97, T (アカメガシワ♂).
18. *Lasioglossum (Lasioglossum) scitulum* (Smith) フタモンカタコハナバチ
1♀, 21 VIII '97, T (ハナカンナ).
19. *Lasioglossum* sp. 1
3♀, 5 VII '97, S (タケニグサ).
20. *Lasioglossum* sp. 2
1♀, 16 IV '98, T (コバノトネリコ, 株の性別不明).
21. *Sphecodes* sp.
1♀, 12 VI '98, T (ヒメジョオン).
4. MEGACHILIDAE ハキリバチ科
22. *Euaspis basalis* (Ritsema) ハラアカヤドリハキリバチ
1♀, 3 VIII '96, S; 2♂, 24 VII '97, M (ノブドウ); 2♂, 29 VII '97, T (イヌザンショウ); 1♀, 20 VIII '97, T (イヌザンショウ).
23. *Chalicodoma disjunctiformis* (Cockerell) ネジロハキリバチ
1♀, 30 VII '97, M (タラノキ).
24. *Chalicodoma sculpturalis* (Smith) オオハキリバチ
1♂, 25 VIII '96, T (マルバハギ); 7♂, 20 VI '97, M (ネズミモチ); 1♂, 26 VI '97, M (ネズミモチ); 2♂, 26 VI '97, T (シャシャンボ); 1♂, 26 VI '97, M (トウネズミモチ); 1♀, 14 VII '97, M (アオギリ); 6♂6♀, 15 VII '97, M (アオギリ); 3♂, 16 VII '97, M (アオギリ); 1♀, 25 VIII '97, T (クズ); 1♂, 19 IX '97, T (クズ); 1♀, 19 IX '97, T (クズ).
25. *Chalicodoma spissula* (Cockerell) ヒメハキリバチ
1♀, 20 VIII '97, M (イヌザンショウ).
26. *Coelioxys fenestrata* Smith オオトガリハナバチ
1♂, 29 VII '97, T (イヌザンショウ).
27. *Coelioxys yanonis* Matsumura ヤノトガリハナバチ
1♀, 8 VIII '96, S; 1♀, 12 IX '96, T (マルバハギ); 1♂, 29 VII '97, T (イヌザンショウ).
28. *Megachile humilis* Smith スミスハキリバチ
2♀, 25 VIII '97, T (クズ); 1♀, 9 IX '97, T (クズ); 2♀, 19 IX '97, T (クズ).
29. *Megachile japonica* Alfken ヤマトハキリバチ
1♂, 24 IV '98, T (ヤマフジ).
30. *Megachile kobensis* Cockerell コウベキヌゲハキリバチ
1♂, 30 VIII '96, T (ペパーミント).
31. *Megachile nipponica nipponica* Cockerell バラハキリバチ
1♂, 2 VIII '97, M (ペパーミント); 1♀, 26 VIII '96,

- M (アベリア); 1♂, 10 IX '96, M; 1♂, 20 V '97, T (シロツメクサ); 3♂, 29 VII '97, M (コスモス); 1♂, 21 VIII '98, M (ヘチマ).
32. *Megachile tsurugensis* Cockerell ツルガハキリバチ
1♀, 20 VIII '96, T; 1♀, 25 VIII '96, T (マルバハギ);
1♀, 12 IX '96, T (マルバハギ); 1♀, 13 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♀, 20 IX '97, M (ヌルデ♂); 1♀,
21 IX '97, M (ヌルデ♂); 1♀, 22 IX '97, M (ヌルデ♂); 1♂, 24 IV '98, T (ヤマフジ).
33. *Megachile yasumatsui* Hirashima ヤスマツハキリバチ
1♀, 1 IX '97, T (ヤブガラシ).
34. *Osmia orientalis* Benoist マイマイツツハナバチ
1♀, 13 VI '97, T (シロツメクサ); 1♂, 17 III '98, M (オオイヌノフグリ).
5. ANTHOPHORIDAE コシブトハナバチ科
35. *Nomada japonica* Smith ダイミヨウキマダラハナバチ
2♀, 28 IV '98, T (ヒラドツツジ); 1♀, 7 V '97, M (飛翔中); 1♀, 16 V '97, T (飛翔中).
36. *Nomada shirakii* Yasumatsu et Hirashima シラキキマダラハナバチ
1♂, 2 V '97, T (イロハカエデ).
37. *Epeolus tarsalis himukanus* Hirashima シイバムカシハナバチヤドリ
1♀, 22 V '97, T (飛翔中).
38. *Eucera spurcatipes* Pérez シロスジヒゲナガハナバチ
1♂, 11 IV '98, M.
39. *Tetralonia mitsukurii* Cockerell ミツクリヒゲナガハナバチ
4♂3♀, 25 IX '97, T (マルバハギ); 1♂1♀, 28 IX '97, T (マルバハギ).
40. *Tetralonia nipponensis* Pérez ニッポンヒゲナガハナバチ
1♀, 22 IV '98, M (ヤマツツジ); 1♀, 25 IV '97, M (ヒラドツツジ); 3♂, 1 V '97, M (ヒラドツツジ); 2♂, 8 V '97, M (モチツツジ); 1♂, 10 IV '98, M (ハナナ); 2♂, 11 IV '98, M (飛翔中); 1♂6♀, 24 IV '98, T (ヤマフジ).
41. *Amegilla florea florea* (Smith) スジボソフトハナバチ
1♂, 24 VII '98, T (キキョウ).
42. *Amegilla quadrifasciata* (Villers) シロスジフトハナバチ
1♂2♀, 20 VIII '96, T; 1♂, 18 VI '97, T; 29 VII '97, M (コスモス).
43. *Anthophora pilipes villosula* Smith ケブカコシブトハナバチ
2♀, 25 IV '97, M (ヒラドツツジ); 3♀, 30 IV '97, M (ヒラドツツジ); 4♀, 1 V '97, M (ヒラドツツジ); 1♂, 7 V '97, M (飛翔中); 2♂1♀, 8 V '97, M (モチツツジ); 1♂, 27 IV '98, M (ヒラドツツジ).
44. *Thyreus decorus* (Smith) ナミルリモンハナバチ
1♀, 21 VIII '96, T.
45. *Ceratina flavipes* Smith キオビツヤハナバチ
2♀, 12 VI '97, T (ヒメジョオン); 1♀, 18 VI '97, T (ヒメジョオン).
46. *Ceratina japonica* Cockerell ヤマトツヤハナバチ
1♀, 6 V '97, M (タンポポ属の1種); 1♀, 12 VI '97, T (ヒメジョオン).
47. *Xylocopa appendiculata circumvolans* Smith キムネクマバチ
4♂, 1 V '96, M (ホバリング飛翔); 4♀, 2 V '96, M (ヤマフジ); 1♂, 3 V '96, M; 1♀, 9 VIII '96, S; 2♀, 26 VIII '96, M (アベリア); 1♀, 2 IX '96, M (アベリア); 2♀, 5 IX '96, M (アベリア); 1♂, 9 IX '96, T (ホバリング飛翔); 1♀, 14 IX '96, T (マルバハギ); 4♂, 6 V '97, M (ホバリング飛翔); 1♀, 6 V '97, M (ヤマフジ); 1♀, 19 V '97, T; 2♂, 20 V '97, T (ホバリング飛翔); 6♂, 22 V '97, T (ホバリング飛翔); 5♀, 23 V '97, T (ノイバラ); 2♀, 23 V '97, T (スイカズラ); 3♀, 23 V '97, T (ウツギ); 1♀, 24 V '97, T (ノイバラ); 2♀, 27 V '97, T (ウツギ); 5♀, 28 V '97, M (ヤブムラサキ); 2♀, 30 V '97, M (ヤブムラサキ); 1♀, 30 V '97, M (スイカズラ); 5♀, 31 V '97, M (ヤブムラサキ); 1♂, 3 VI '97, M (ホバリング飛翔); 7♀, 9 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♂, 12 VI '97, T (ホバリング飛翔); 1♂, 13 VI '97, T (アカメガシワ♂); 12♀, 13 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♂, 14 VI '97, T (ホバリング飛翔); 5♂2♀, 14 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♂2♀, 16 VI '97, T (アカメガシワ♂); 4♂2♀, 17 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♀, 24 VI '97, M (ザクロ); 1♀, 27 VI '97, T; 8♀, 30 VI '97, M (アベリア); 1♀, 1 VII '97, M (アオギリ); 1♀, 5 VII '97, S (タケニグサ); 1♀, 25 VIII '97, T (ヘクソカズラ); 1♀, 3 IX '97, T (ヌルデ♂); 1♀, 6 X '97, T (コスモス); 1♀, 13 X '97, M (ヘチマ); 1♀, 13 V '98, T (テイカカズラ); 1♀, 12 IV '98, T (ヤマザクラ); 1♂, 16 IV '98, T (ヤマフジ); 1♂, 28 IV '98, T (ヤマフジ); 1

♀, 2 VII '98, T (アカメガシワ♂); 1♂, 18 VI '98, M (ホバリング飛翔); 3♀, 20 VI '98, M (アベリア); 1♀, 22 VI '98, M (アベリア); 1♀, 27 VI '98, S (キク); 2♀, 28 VI '98, M (アベリア); 1♂, 13 VII '98, M (ホバリング飛翔); 2♀, 13 VII '98, M (アベリア); 1♂, 15 VII '98, T (ホバリング飛翔); 1♀, 15 VII '98, M (アオギリ); 2♀, 16 VII '98, M (アベリア); 3♂, 18 VII '98, T (ホバリング飛翔); 2♀, 18 VII '98, M (アベリア); 2♂, 21 VII '98, T (ホバリング飛翔); 1♂, 23 VII '98, M (ホバリング飛翔); 1♀, 23 VII '98, M (アベリア) .

6. APIDAE ミツバチ科

48. *Bombus (Bombus) hypocrita hypocrita* Pérez オオマルハナバチ
1♀, 20 V '98, T (オオバアサガラ); 1♀, 6 VI '98, T (ウツギ).
49. *Bombus (Bombus) ignitus* Smith クロマルハナバチ
2♀, 2 IX '96, M (アベリア); 1♀, 30 VI '97, M (アベリア); 1♀, 10 VII '97, M (アベリア); 3♀, 16 VII '97, M (アベリア); 2♀, 17 VII '97, M (アベリア); 3♀, 18 VII '97, M (アベリア); 1♀, 30 VII '97, M (タラノキ); 3♀, 14 VIII '97, M (ワルナスビ); 1♀, 3 IV '98, M (飛翔中); 1♀, 20 VI '98, M (アベリア); 1♀, 22 VI '98, M (アベリア).
50. *Bombus (Bombus) terrestris* (Linnaeus) セイヨウオオマルハナバチ
2♀, 3 X '97, M (シロタエヒマワリ).
51. *Bombus (Diversobombus) diversus diversus* Smith トラマルハナバチ
1♀, 25 VIII '96, T (マルバハギ); 1♀, 12 IX '96, T (マルバハギ); 1♀, 21 IX '96, T; 1♀, 25 IX '96, T; 2♀, 8 V '97, M (モチツツジ); 1♀, 9 V '97, M (モチツツジ); 1♀, 26 V '97, T (スイカズラ); 1♀, 7 VI '97, T (スイカズラ); 1♀, 10 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♀, 13 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♀, 17 VI '97, T (アカメガシワ♂); 2♀, 18 VI '97, T (アカメガシワ♂); 2♀, 19 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♀, 1 VII '97, S (ヒレハリソウ); 1♀, 14 VII '97, S (ヒレハリソウ); 1♀, 19 VIII '97, S (タラノキ); 1♀, 4 IX '97, S; 2♀, 5 IX '97, S; 2♀, 19 IX '97, T (マルバハギ); 1♀, 6 IX '97, M (アザミ属の一種); 1♀, 8 IX '97, M (アザミ属の一種); 1♀, 20 IV '98, M (飛翔中); 1♀, 30 V '98, T (ウツギ); 1♀, 5 VI '98, T (スイカズラ); 1♀, 6 VI '98, T (スイカズラ); 1♀, 20 V '98, T (ニシキウツギ); 1♀, 7 VI '98, T (スイカズラ).
52. *Bombus (Pyrobombus) ardens ardens* Smith コマルハナバチ
1♀, 5 IV '97, M (飛翔中); 2♀, 7 V '97, M (モチツツジ); 5♀, 8 V '97, M (モチツツジ); 3♀, 9 V '97, M (モチツツジ); 1♀, 9 V '97, M (モチツツジ); 4♀, 12 V '97, T (ニシキウツギ); 1♀, 14 V '97, M (ニシキウツギ); 1♀, 20 V '97, T (ウツギ); 1♀, 20 V '97, T (イボタノキ); 1♂, 26 V '97, T (スイカズラ); 5♂1♀, 27 V '97, T (ウツギ); 13♀, 28 V '97, M (ヤブムラサキ); 3♀, 30 V '97, M (ヤブムラサキ); 3♀, 30 V '97, T (スイカズラ); 1♀, 30 V '97, T (イボタノキ); 2♀, 31 V '97, M (ヤブムラサキ); 1♀, 3 VI '97, M (ヤブムラサキ); 2♂, 3 VI '97, M (飛翔中); 1♂1♀, 9 VI '97, T (アカメガシワ♂); 5♂, 10 VI '97, T (アカメガシワ♂); 2♂, 12 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♀, 14 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♀, 17 VI '97, T (アカメガシワ♂); 2♀, 19 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♀, 7 IV '98, M (ソメイヨシノ); 1♀, 11 IV '98, T (ヤマザクラ); 1♀, 12 IV '98, T (ヤマザクラ); 2♀, 15 IV '98, T (ヤマフジ); 1♀, 21 IV '98, T (ヒラドツツジ); 8♀, 23 IV '98, T (ヒラドツツジ); 1♀, 24 IV '98, T (ヒラドツツジ); 4♀, 28 IV '98, T (ヒラドツツジ); 1♀, 30 IV '98, T (ヒラドツツジ); 3♀, 13 V '98, T (イボタノキ); 1♀, 20 V '98, T (ウツギ); 2♀, 22 V '98, T (ウツギ); 1♀, 27 V '98, T (ウツギ); 1♀, 30 V '98, T (エゴノキ); 2♀, 30 V '98, T (ウツギ); 6♀, 3 VI '98, T (ウツギ); 6♀, 4 VI '98, T (ウツギ); 2♀, 5 VI '98, T (ウツギ); 3♀, 6 VI '98, T (ウツギ); 7♀, 7 VI '98, T (ウツギ); 7♂, 10 VI '98, T (アカメガシワ♂); 7♂, 12 VI '98, T (アカメガシワ♂); 1♀, 22 VI '98, M (アベリア).
53. *Apis cerana* Fabricius ニホンミツバチ
3♀, 25 VIII '96, T (ヌルデ♂); 1♀, 12 IX '96, T (マルバハギ); 1♀, 14 IX '96, T (ヌルデ♂); 4♀, 21 IX '96, T (マルバハギ); 1♀, 21 IX '96, T (キク); 4♀, 24 IX '96, T; 3♀, 30 IV '97, M (ヒラドツツジ); 1♀, 30 V '97, T (飛翔中); 1♀, 30 V '97, T (スイカズラ); 1♀, 12 VI '97, T (アカメガシワ♂); 2♀, 13 VI '97, T (アカメガシワ♂); 1♀, 4 IX '97, S (ヌルデ♂); 2♀, 10 IX '97, M (ヌルデ♂); 3♀, 10 IX '97, T (ヌルデ♂); 3♀, 11 IX '97, M (ヌルデ♂); 2♀, 19 IX '97, T (ヌルデ♀); 2♀, 20 IX '97, M (ヌルデ♂); 1♀, 4 X '97, M (セイタカアワダチソウ); 1♀, 30 X '97, M (セイタカアワダチソウ); 2♀, 28 IX '97, M (ビワ); 2♀, 30 I '98, M (ハナナ); 1♀, 5 II '98, M (ハナナ); 2♀,



Fig. 1. Nectar robbing by the female of *Xylocopa appendiculata circumvolans* (a) and by the female (worker) of *Bombus ignitus* (b), and normal foraging by the female (worker) of *B. ignitus* (c) on the flowers of *Abelia grandiflora*.

16 II '98, M (ハナナ), 2♀, 28 II '98, M (ハナナ); 5♀, 16 III '98, M (ハナナ).

54. *Apis mellifera* Linnaeus セイヨウミツバチ

7♀, 25 VII '96, M (アベリア); 5♀, 26 VII '96, M (アベリア); 8♀, 27 VII '96, M (アベリア); 1♀, 29 VII '96, M (アベリア); 7♀, 31 VII '96, M (アベリア); 2♀, 2 VIII '96 (アベリア); 1♀, 4 VIII '96, M (アベリア); 3♀, 20 IX '97, M (ヌルデ♂); 1♀, 21 IX '97, M (ヌルデ♂); 4♀, 30 X '97, M (セイタカアワダチソウ); 2♀, 30 I '98, M (ハナナ); 3♀, 2 II '98, M (ハナナ); 2♀, 5 II '98, M (ハナナ); 2♀, 11 II '98, M (ハナナ); 1♀, 25 II '98, M (ハナナ); 1♀, 25 III '98, T (ツバキ); 1♀, 25 VII '98, M (アベリア).

2. 盗蜜 (nectar robbing)

通常、ハナバチ類は飛来した花を傷つけることなく花粉や花蜜を採取するが、花卉の基部周辺に外側から口器を突き刺して花蜜を採取する盗蜜が下記の2種において観察された。盗蜜が最初に観察されたのは1997年5月23日午前8時過ぎ、阿讃山脈山麓の道路脇に咲いていたスイカズラの花に飛来したキムネクマバチの雌成虫であった。この雌成虫は花から花へと飛び移り、止まるたびに細長い花の先端に頭部を突っ込んで採餌行動をとっていたが、観察された34花の中で1花だけ花卉の側方に口器を突き刺して盗蜜を行なった。盗蜜された花は下向きに咲いており、イタドリの葉が横から突き出して花の先端を覆うような状態であった。その他の33花の先端にそのような障害物はなかった。

次に盗蜜が観察されたのは1997年6月23日11時45分頃、香川大学農学部構内に植栽されていたアベリアの花に飛来したキムネクマバチの雌成虫であった。この成虫も細長いアベリアの花から花へと飛び移っていた。その

途中の30花について観察すると、いずれも花卉の基部付近に口器を突き刺して盗蜜を行っていた。その後、同年6月24日から7月18日まで延べ14個体のキムネクマバチのメス成虫についてアベリアに対する訪花(22~50花/個体)時の行動を観察した結果、どの個体も止まったすべての花で盗蜜を行っていた (Fig. 1 a)。

アベリアの花ではもう一種、クロマルハナバチの雌成虫で盗蜜が観察された。観察期間はキムネクマバチと同じ1997年6月23日から7月18日までであったが、キムネクマバチの雌成虫と異なる点は下記の通りで、盗蜜と通常の採餌行動の両行動が観察されたことであった。すなわち、盗蜜し続けた5個体(30花/個体)、通常に採餌し続けた11個体(17~30花/個体)に加えて、盗蜜と通常の採餌行動を繰り返す中で同一花でも通常の採餌行動の後に盗蜜する場合があった2個体(21花および18花)が観察された (Fig. 1 b, c)。

3. 振動授粉 (buzz pollination, vibratile pollination)

振動授粉はハナバチ類の能動的な花粉採取方法の一つで、花に止まったハナバチが翅を閉じた状態で間接飛翔筋を駆動して胸部を振動させ、その振動を花に伝えて振るい落とした花粉を採取するとともに授粉するというものである⁽²⁷⁾。英語でbuzz pollinationと呼ばれるのは、硬い外骨格で覆われた体が高速で振動することによって発音をとまなうからである。本研究における野外調査で観察・採集されたハナバチ類は合計54種であったが、Table 1に示した通り、それらの中で振動授粉が観察された種はキムネクマバチ、コマルハナバチ、トラマルハナバチおよびクロマルハナバチで、いずれも雌成虫であった。Fig. 2からわかるように、振動授粉する個体は、花に止まった直後、翅を閉じ体全体がCの字状になるように腹部を腹面側に曲げて胸部を強く振動させ、

Table 1. Total number of female bees having performed buzz pollination on the flowers of each of five plant species^{a)}

Family	Plant Species	Survey period in 1997	Total No. of buzzing bees ^{b)}			
			<i>X. a. c.</i>	<i>B. a. a.</i>	<i>B. d. d.</i>	<i>B. i.</i>
Rosaceae	<i>Rosa multiflora</i>	May 16–May 25	8 (8) ^{c)}	2 (2)	0 (0)	0 (0)
Verbenaceae	<i>Callicarpa mollis</i>	May 27–June 4	13 (13)	8 (8)	1 (1) ^{d)}	0 (0)
Euphorbiaceae	<i>Mallotus japonicus</i>	June 10–June 18	8 (24)	0 (31)	0 (26)	0 (0)
Papaveraceae	<i>Macleaya cordata</i>	Jul. 5	2 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Solanaceae	<i>Solanum carolinense</i>	Aug. 14–Aug. 27	0 (0)	0 (0)	0 (0)	16 (16)

X. a. c.: *Xylocopa appendiculata circumvolans* Smith, *B. a. a.*: *Bombus ardens ardens* Smith, *B. d. d.*: *Bombus diversus diversus* Smith, *B. i.*: *Bombus ignitus* Smith.

a) Buzz pollination was observed only in the four species out of 54 bee species discovered in the field survey of the present study (refer to the list in this result section) in the combinations of the five plant species shown in this table.

b) Each bee was judged not performing buzzing behavior when it had visited at least ten different flowers without performing the behavior. None of eleven males of *X. a. c.* and seven males of *B. a. a.* having visited on the flowers of *M. japonicus* performed buzzing behavior. No male bees were observed visiting other four plant species shown in this Table.

c) Numeral in each parenthesis indicates total number of female bees having been observed visiting flowers of each plant species in each survey period.

d) No females of *B. d. d.* have been observed on the flowers of *C. mollis* during the survey period in 1997. Only one female having been performing buzz pollination was discovered on June 7, 1998.



Fig. 2. Female bees at the moment of buzz pollination on the flowers.

a: *Xylocopa appendiculata circumvolans* on the flower of *Rosa multiflora*, b: *Bombus ardens ardens* (worker) on the flower of *R. multiflora*, c: *X. appendiculata circumvolans* on the flowers of *Callicarpa mollis*, d: *B. ardens ardens* (worker) on the flowers of *C. mollis*, e: *B. diversus diversus* (worker) on the flowers of *C. mollis*, f: *X. appendiculata circumvolans* on the flowers of *Mallotus japonicus*, g: *B. ignitus* (worker) on the flower of *Solanum carolinense*.

ブツまたはブツという音を発した。キムネクマバチの場合、その音が特に大きく、周辺が静かであれば5m以上離れていても十分聞き取れる程であった。

1997年5月16日から5月25日まで観察したノイバラではキムネクマバチの雌 (Fig. 2 a) とコマルハナバチのワーカー (Fig. 2 b) による振動授粉が観察された。振動授粉の回数を多数の花に飛来が確認された個体について

示すと、2個体のクマバチで21回/24花および18回/25花、2個体のコマルハナバチで14回/6花および4回/4花であった。このように、キムネクマバチもコマルハナバチも飛び移っていった花の大半またはすべてで振動授粉を行っていた。

キムネクマバチの雌とコマルハナバチのワーカーによる振動授粉は1997年5月27日から6月4日まで調査した

ヤブムラサキでも観察された。両種各々2個体の観察例を挙げると、キムネクマバチ (Fig. 2c) で13回/10花および15回/15花, コマルハナバチ (Fig. 2d) で15回/15花および46回/46花で、両種とも飛び移っていったすべての花で振動授粉を行っていた。トラマルハナバチのワーカーによるヤブムラサキの訪花は翌1998年6月7日に1回観察されただけであったが、この1個体による振動授粉 (Fig. 2e) を確認することができた。なお、ヤブムラサキにおける以上の観察中、キムネクマバチが振動授粉を行ない、ブツという音が聞こえた瞬間、その頭部周辺から煙状に飛散する花粉が観察された。コマルハナバチでも多くの振動授粉が観察されたが、そのような花粉の飛散を確認することはできなかった。

次に振動授粉が観察されたのはアカメガシワの雄株であった。通常、アカメガシワの成木は樹高が高く、目視観察は難しいが、観察した1本の雄株はほとんど他に樹木のない道路下の谷の途中から生えて枝が横に張っていたため、樹冠を道路脇から観察することができた。この木を発見した翌日の1997年6月10日から観察を始めたが、その時点で既に満開状態で、開花し始めてから既にかかなりの日数が経過していることを示していた。初日の調査では延べ個体数として、キムネクマバチの雌7個体、コマルハナバチのワーカー6個体、雄4個体、トラマルハナバチのワーカー7個体、ニホンミツバチのワーカー1個体に加えて、ジガバチ1個体と種名や個体数は不明ながらハナアブ類、ハエ類も多数飛来していた。振動授粉に注目して観察した結果、キムネクマバチの雌は7個体中4個体が振動授粉を行なった (Fig. 2f)。その4個体について確認された振動授粉の回数は7回/7花、2回/2花、13回/13花および9回/9花であった。コマルハナバチのワーカー6個体は6~50回、トラマルハナバチのワーカー7個体は12~50回、それぞれ振動授粉することなく訪花を繰り返した。コマルハナバチの雄については追跡調査した1個体だけであるが、振動授粉することなく30回訪花を繰り返した。ニホンミツバチのワーカーによる訪花回数は不明であるが、振動授粉は確認されなかった。その後、花は次第に衰微を示すようになったが、6月18日まで合計6日間の調査で、キムネクマバチの雌17個体、雄11個体、コマルハナバチのワーカー25個体、オス6個体、トラマルハナバチのワーカー19個体およびニホンミツバチのワーカー6個体の訪花が観察された。それらの中で振動授粉が確認されたのはキムネクマバチの雌4個体であった。なお、その他にジガバチ13個体 (雌雄は不明)、キイロスズメバチのワーカー2個体、トックリバチの雌1個体に加えて個体数の記録はないが、オオハナアブ、ツマグロキンバエ、キチヨウ、ヒ



Fig. 3. Pollen dispersion in the air at the moment of buzz pollination performed by the female of the carpenter bee, *X. appendiculata circumvolans*. The pollen dispersion can be seen on the shaded area pointed by a white arrow. The head of the bee is pointed by a black arrow.

メトラハナムグリおよびミドリカミキリの訪花が確認された。アカメガシワでもキムネクマバチの雌が振動授粉する時の花粉飛散状況に注目したが、道路の先は急斜面になっているため十分に近づくことができない上に日当たりのよい背景が明るすぎるためか、目視による確認はできなかった。このため、振動授粉の瞬間を写真撮影し、写真を拡大して判定した。次から次へと飛んで花を移動しながら行なう1回の振動授粉の時間はごく短いため、ピントの合った写真はわずかであったが、背景に葉影のある暗い部分で、頭部直上を上昇飛散する花粉を確認することができた (Fig. 3)。

次に振動授粉が目撃されたのは1997年7月5日で、明るい雑草地に生えていた開花中のタケニグサに飛来したキムネクマバチの雌2個体であった。少数ではあったが、2個体とも次々と訪花を繰り返した。最初の個体が6回/6花、次の個体が33回/33花行なった。なお、至近距離まで接近することができず、花粉飛散の有無を確認することはできなかった。また、この雑草地には開花中の多数のヒメジョオンが生えていたが、上記のクマバチがそれらに止まることはなかった。

野外調査で最後に振動授粉が確認されたのは、北アメリカ原産の帰化植物、ワルナスビに飛来したクロマルハナバチのワーカーであった。1997年8月14日から8月27日までの間に観察された延べ16個体はいずれも花に止まった直後に振動授粉を行なった (Fig. 2g)。回数は確認していないが、上記のキムネクマバチやコマルハナバチと同様、各個体は花から花へと次々に移動しながら、

振動授粉を繰り返していた。ワルナスビの花は花弁が大きく、振動授粉する個体の頭部の前方はこの花弁で覆われているためか、ヤブムラサキやアカメガシワにおけるキムネクマバチの振動授粉で観察されたような花粉の飛散は確認できなかった。

考 察

香川県東部の平地と阿讃山脈の山麓および山腹で行なった本調査で生息が確認されたハナバチ類は6科22属54種であった。ただし、農業生産の向上と効率化のために外国から導入されてきたセイヨウミツバチとセイヨウオオマルハナバチを除いた土着種は6科22属52種ということになる。なお、セイヨウミツバチは、日本における最大の捕食性天敵であるオオスズメバチの攻撃に対して、土着のニホンミツバチのような効果的な防御手段を持たないため⁽²⁸⁾、放飼されてはいるが、野生状態では日本に定着していないようである。一方、セイヨウオオマルハナバチはナス科を中心とした作物のポリネーターとして合法的に輸入されてきたが、逸出して野生化するために問題になっている。このため、2006年9月1日から、「特定外来生物による生態系等に係わる被害の防止に関する法律」によって、特定外来生物に指定され、逸出できない閉鎖環境で飼養すること等が義務付けられた⁽²⁹⁾。この法律が施行される前に本調査で採集された2個体も飼養中のハウスから逸出していたものと考えられる。3年間の野外調査記録から、複数月に採集された土着種をみると、ムカシハナバチ科が5種中2種、ヒメハナバチ科が8種中1種、コハナバチ科が8種中3種、ハキリバチ科が13種中7種、コシブトハナバチ科が13種中6種、ミツバチ科が5種中5種で、全種社会性であるミツバチ科の成虫が全般に最も長く訪花活動を行なっているものと判断された。なお、それらの中で6ヶ月以上の長期に亘る訪花活動が記録された種はコシブトハナバチ科のキムネクマバチ（7ヶ月）とミツバチ科のニホンミツバチ（9ヶ月）だけであった。また、確認された訪花植物の範囲はキムネクマバチ（14科18種）が最も広く、次がコマルハナバチ（9科13種）で、トラマルハナバチ（8科9種）とニホンミツバチ（8科9種）がそれらに続いた。今回採集されたハナバチ類は、日本に生息することが確認されている7科36属約415種⁽²²⁾に比べるとはるかに少ない。しかし、日本は北緯20°付近から北緯45°以上まで飛び石のように島嶼が連なる細長い列島で、高低差も大きく、気候や植生の地域差が大きい。このため、今回のごく狭い地域で採集されたハナバチ類が地域のハナバチ相を反映したものであるか否かを知るためには、香

川県の近隣地域で確認されてきたハナバチ類と比較するのがよいと考えられる。比較しうる調査資料がある高知平野で6科19属68種⁽¹⁵⁾、広島県で7科29属101種⁽³⁰⁾、宮崎県で7科21属97種⁽³¹⁾、鹿児島県で7科29属90種⁽³²⁾のハナバチ類がそれぞれ確認されている。いずれの地域も今回の調査地域よりも広いことと、調査が繰り返された広島県の101種を除くと、いずれも種数は2桁で、属数も含めて今回の調査結果と大差はない。また、今回未採集の1科は同じ四国の高知平野で未採集の1科、ケアシハナバチ科（Mellitidae）と同一である。概略ながら以上の比較から、今回の調査結果は少なくとも調査地域内のハナバチ相をかなりの程度反映するものではないかと考えられる。ただ、香川県は全国都道府県の中で最小ながら、長い瀬戸内海沿岸地域と瀬戸内海中に数多くの島嶼があり、長く連なる阿讃山脈の尾根周辺も含めてハナバチ類は未調査である。このため、今後それらの未調査地域の調査が進めば、香川県に生息するハナバチ類の全体像が明らかになるものと期待される。高等植物の大半を占める被子植物の中には虫媒花をもつ種が極めて多く、ハナバチ類はそれらの植物の増殖を左右する花粉媒介昆虫として最も重要なグループである。このため、土着のハナバチ相やハナバチ類と植物との関係を明らかにしていくことは、各地域の生物多様性を解明していく上でも重要なことである。なお、本研究で確認された種以外に、レンゲの花で多数の飛来が確認されていたイマイツツハナバチ*Osmia jacoti* (= *Osmia imaii*⁽¹⁹⁾)と最近発見された労働寄生性の2種、ウスルリモンハナバチ*Thyreus centrimacula*⁽³³⁾およびホソバトガリハナバチ*Coelioxys hosoba*⁽³⁴⁾も香川県に生息していることを付記しておく。

虫媒花の花の構造と花粉媒介昆虫の口器など形態的特徴が相互適応的であることは広く知られており、古くから共進化の代表例として取り上げられてきた。ハナバチ類は、そのような共進化を通じて、花から花粉と花蜜を採取する一方で、花粉媒介を行なって訪花植物の生殖を手助けしているものと一般に考えられている。ところがそのような通則から離れて、植物から一方的に花蜜を盗み取る盗蜜（nectar robbing）という行動が当のハナバチ類において知られている。自力で花弁に穴をあけて盗蜜するものは第一次盗蜜者（primary nectar robber）、それらがあけた穴を利用して盗蜜するものは第二次盗蜜者（secondary nectar robber）と呼ばれている。第一次盗蜜者は少数の*Trigona*属^(35, 36)を除くと、本研究でも確認されたクマバチ属（*Xylocopa*）とマルハナバチ属（*Bombus*）に限られているようである。クマバチ属とマルハナバチ属には大型の種が多く、特にクマバチ属の成虫はハナバ

チ類の中で桁はずれに体が大きい上に、甲虫類のような硬く鋭く尖った小顎を利用して自力で花卉に口器を突き刺すことができるようになっていて、一方、第二次盗蜜者はセイヨウミツバチやヤマトツバチやハナバチ類のような体の小さいハナバチ類で、自力で花卉に穴を開けられないため、第一次盗蜜者に依存して盗蜜しているようである⁽³⁷⁻⁴⁰⁾。本研究中に盗蜜が観察されたのもクロマルハナバチの雌と、8種以上の植物で既に観察されているキムネクマバチの雌^(38, 41)であった。これらの2種が盗蜜したのはいずれも細長い花卉をもつスイカズラの花(盗蜜者:キムネクマバチ)とアベリアの花(盗蜜者:キムネクマバチおよびクロマルハナバチ)に限られていた。スイカズラを訪花したキムネクマバチがイタドリ葉に花卉の先端部分を覆われていた花だけで盗蜜していたことに加えて、アベリアを訪花したクロマルハナバチが止まった花によって普通に採餌したり、盗蜜したりすることが観察されたことから考えて、これらのハナバチ類は、目前の状況に応じて臨機応変に採餌方法を変えながら、効率的に採餌しているようである。ハナバチ類の盗蜜は、花との共生という視点からみるとまったく逆行するようであるが、そのような行動によって次世代のためにより効率的な採餌ができる場合、彼らの適応度を上げることにつながることは明らかで、第一次的であれ、二次的であれ、盗蜜は個体群内に広がり定着していったものと考えられる。熱帯産クマバチ属では花粉を採取する植物(pollen plants)と花蜜を採取する植物(nectar plants)を分けているのが普通のように、カワラケツメ属(*Cassia*)やナス属(*Solanum*)などで知られているように、pollen plantsの中には強固な花冠など盗蜜防止のための構造を備えたり、花蜜を分泌しなくなった植物が知られている⁽⁴²⁾。そのような形質を備えている多くの植物は、遠い過去の時代からクマバチ属などのハナバチ類による盗蜜という強い選択圧を受け続けてきた結果、花を破壊されることなく彼らに花粉だけを与えて花粉媒介させる現在の状態に至ったものではないかと推測される。日本に生息するキムネクマバチやマルハナバチ属の場合、振動授粉では明らかに花粉採取に専念しているし、キムネクマバチがアベリアの花から盗蜜し続けていたことも考え合わせてみると、これらの大型ハナバチ類も訪花植物をpollen plantsとnectar plantsに分けている場合が多いのではないかと考えられる。

Buchmann⁽⁴³⁾によると、ゴマノハグサ科ママコナ属の*Melampyrum pratense*の花に飛来したハキリバチ科の一種、*Megachile willughbiella*による振動授粉が1944年、Meidellによって観察発表されていたが、その後ハキリ

バチ科のハナバチ類によるそのような行動は観察されなかったため、振動授粉は疑問視されていた。その後、マメ科のカワラケツメ属やナス科のナス属の花でクマバチ属とマルハナバチ属の他、少なくとも8属のハナバチ類の雌がそのような振動授粉を行なうことをMichener⁽⁴⁴⁾が再発見して以来、本格的な調査・研究が開始された。ナス科やマメ科のカワラケツメ属の花のように、葯の先端の小孔から花粉が放出される孔開型の花(poricidal flowers)⁽⁴⁵⁾をもつ植物では、本研究でも確認されたクマバチ属やマルハナバチ属を中心に次々と振動授粉が確認されるようになり、それら(72科544属に含まれる約20150種)はすべて振動授粉を行なうハナバチ類に適応した植物であると考えられている。一方、縦に裂開する葯から花粉が放出される縦開型など非孔開型の花(non-poricidal flowers)⁽⁴⁵⁾をもつ植物では、Meidellの観察以後、長く振動授粉は観察されていなかった。Buchmann⁽⁴³⁾はnon-poricidal flowersにおけるハナバチ類の振動授粉に関する自らの観察記録を含む過去の調査結果をまとめ、マルハナバチ属(ミツバチ科)、ハキリバチ属(ハキリバチ科)、*Xenoglossa*(コシブトハナバチ科)およびクマバチ属(コシブトハナバチ科)の各属に含まれる種の中にnon-poricidal flowersでも振動授粉するものがあることを明らかにしている。振動授粉が観察されたnon-poricidal flowersをもつ植物はキク科(Compositae)、ウリ科(Cucurbitaceae)、ケシ科(Papaveraceae)、バラ科(Rosaceae)およびゴマノハグサ科(Scrophulariaceae)の5科に含まれ、花蜜のない種が多い9属の草本植物であった。日本に生息するハナバチ類に目を向けると、振動授粉が観察された種は少なく、従来はキムネクマバチ⁽⁴⁶⁾とマルハナバチ類の雌成虫⁽⁴⁷⁾に限られていたようである。本調査でもマルハナバチ属3種の雌に加えて、キムネクマバチの雌による振動授粉が観察された。振動授粉の対象となることが確認された植物はノイバラ*Rosa multiflora*(バラ科Rosaceae)、ヤブムラサキ*Callicarpa mollis*(クマツヅラ科Verbenaceae)、アカメガシワ*Mallotus japonicus*(トウダイグサ科Euphorbiaceae)、タケニグサ*Macleaya cordata*(ケシ科Papaveraceae)およびワルナスビ*Solanum carolinense*(ナス科Solanaceae)であった。それらの中でporicidal flowerを備えた植物はワルナスビだけのようで、振動授粉を行なうハナバチ類とその対象となる植物の相互作用は、non-poricidal flowerを備えた植物も含めて訪花中のハナバチ類の行動観察を進めることによって、今後より広く解明されるものと考えられる。

振動授粉に関するBuchmann⁽⁴³⁾の調査対象植物から分かるように、従来、訪花植物上でのハナバチ類の行動に関する調査の多くは草本植物で行なわれてきた。本研究

では木本植物も調査対象としたが、それらの多くは地上から目視可能な低い位置で開花していた灌木であった。樹高の高い木本植物の中で、イロハカエデ、オオバアサガラ、コバノトネリコおよびヤマザクラでは開花部位も高かったため、訪花昆虫の行動を詳しく観察することはできなかった。そのような高木の中で雌雄異株木本植物のアカメガシワは、結果の項で述べた通り、道路下の谷の途中から生えていた雄株1本の樹冠が路面の高さ付近にあったため、道路脇から開花中の花を目視観察することができた。この雄株には訪花昆虫が多く、目録に記したハナバチ類の他に同じハチ目のカリバチ類、ハエ目のハナアブ類やハエ類、それに甲虫目のハナムグリ類やカミキリ類も確認された。この雄株と同じ道路沿いで樹高2~3mの雌株も発見され、雄株の調査期間中に時折観察したが、目録にハナバチ類の記録がないだけでなく、その他のグループも含めて訪花昆虫は1個体も発見されなかった。このような訪花昆虫の不在は雄花と対照的で、虫媒花とすれば異常と考えられる状態であった。その後、アカメガシワに集中して、早朝から夕刻までの日中、断続的に雄株と雌株に対する訪花昆虫調査を行なったが、結果は同じで、雄花に対する多様な訪花昆虫に対して、雌花に対する訪花昆虫は皆無であった（著者ら、未発表データ）。そうするとアカメガシワの花は虫媒花ではなく、昆虫以外の動物の訪花も知られていないため、風媒花ではないかということになる。実際、風媒花と考えられている植物でも花粉が不足するような環境の中で、ハナバチ類が花粉を採取する場合のあることが知られており⁽⁴⁸⁻⁵¹⁾、その可能性も考えられないことはない。しかし、アカメガシワの雌花には花粉も花蜜もないが、雄花には花粉だけでなく花蜜もあり、キムネクマバチの雄、コマルハナバチの雄、ジガバチなどではその花蜜を求めて飛来していたと考えられるため、単純に風媒花であると決めることはできない。ガーナ産でアカメガシワに近縁の雌雄異株木本植物 *Mallotus oppositifolius* でも、雄株の訪花昆虫としてクマバチ属の複数種、ミツバチ属の複数種など多様なハナバチ類に加えて、ハナアブ類も観察されているが、アカメガシワと同様に雌株ではわずかにハナアブ類が発見されたのみで、訪花昆虫はほとんど確認されていない⁽⁵²⁾。この植物の雌花には訪花昆虫に対する報酬がないため、雄株に対する訪花昆虫が雄花と間違えて雌花に接近飛翔した場合に体表面から落ちる花粉が飛散して花粉媒介につながるのではないかと考えられた。このような推測に関連して、アカメガシワの場合、雄花に飛来したキムネクマバチの雌は、ノイバラ、ヤブムラサキおよびタケニグサでも行なうことが確認された振動授粉を行なった。開花初期からかなりの

日数が経過していたと考えられる本研究で調査対象としたアカメガシワ雄株（観察を行った1997年から1998年の間に樹冠全面をクズに覆われて衰弱）で振動授粉した雌個体の割合は33.3%（24個体中の8個体）と低かったが、著者ら（未発表）が新たに発見した目視観察可能な雄株1本で2002年の開花初期（5月31日から6月3日までの3日間）に訪花を確認した雌成虫では97.6%（82個体中の80個体）が花から花へと飛び移りながら次々と振動授粉を行っていた。また、その瞬間に今回、アカメガシワとヤブムラサキで観察された花粉の飛散が実際に起こっていた（著者ら、未発表データ）。このような観察事実から、アカメガシワではキムネクマバチの雌成虫による振動授粉で飛散し空中に浮遊する花粉によって授粉が完了する可能性が高い。なお、樹冠の下側で開花したり、懸垂状態で花弁が下向きに開いたりするような花であれば、飛散した花粉が効率よく広い空間に広がる可能性は低いが、アカメガシワの雄花は、それぞれ多数の葯が露出し、葉の上に突出して樹冠の最上部を覆うように多数開花するため、花粉が空中へ飛散しやすくなっているものと考えられる。雌花も同様の位置に多数突出開花しているため、飛散後空中を漂う花粉が柱頭に付着する確率も高いものと考えられる。上記ガーナ産 *M. oppositifolius* でもアカメガシワと同様にクマバチ属のハナバチ複数種が訪花昆虫として記載されているが、振動授粉の観察記録はない。温帯産でも熱帯産でもクマバチ属の雌成虫が振動授粉することは広く知られていること^(43, 44)から、それらのクマバチも振動授粉を行っていたのではないかと考えられる。なお、ここで振動授粉と書いたが、従来考えられてきた虫媒花も含めた動物媒花における授粉は、通常、花粉媒介動物が花粉や花蜜を採取する過程で体表面に付着した花粉をその状態のまま、同一花あるいは移動先の別の花（同一植物あるいは別個体の同种植物）で、接触した柱頭に付けることであった。上記のように想定されたクマバチの雌による授粉がアカメガシワで実際に行なわれているものとするれば、振動授粉と同一方法で花粉が採取されても、花粉媒介は直接の接触を伴わず間接的なものとなる。このため、仮説的なこの花粉媒介様式に名前を付けるとすれば、振動空輸授粉（buzz and airborne pollination）ということになる。

本研究の調査結果と上記の考察から、キムネクマバチが雌雄異株木本植物、アカメガシワの特異な花粉媒介者として活動している可能性が浮上してきた。ところで日本（本州以南）に生息するクマバチ属のハナバチ類は5種（本州北部まで生息するキムネクマバチ以外は南西諸島に3種と小笠原諸島に1種）⁽¹⁾であるが、世界に約500種知られているこのグループの大半は熱帯に生息し

ている⁽⁵³⁾。一方, Bawa⁽⁵⁴⁾やRenner and Ricklefs⁽⁵⁵⁾の文献調査によると, 被子植物中の雌雄異株植物は, 系統発生的な類縁関係とは関わりなく, 51目中の37目, 365科中の157科, 13,479属あるいは12,650属中の959属, 24万種中の14,620種の中に含まれている。また, 雌雄異株植物は温帯よりも熱帯に多く, 草本植物よりも木本植物に多いことが知られている。このような雌雄異株植物の花粉媒介様式については古くから注目されてきたが, 熱帯の木本植物に特に多いことから, その点に集中した研究も行なわれている^(54, 56-59)。本研究はそのような方向を見定めたものではなかったが, キムネクマバチが雌雄異株木本植物アカメガシワの特異な花粉媒介者として活動している可能性が浮上してきたことと, 特に観察や実験の困難な場面が多いと考えられる熱帯産雌雄異株木本植物の花粉媒介については推測的見解が多いことから, 多少議論に加わることもできるのではないかと考えられた。このため, 以下に熱帯産雌雄異株木本植物を中心とした花粉媒介様式について考察すると共に, 上記の振動空輪授粉の可能性についても検討を進める。

まず, 本研究で多少詳しく調査した雌雄異株木本植物, アカメガシワの形態的・生態的特徴について列挙し, 従来の研究で広く調査されてきた熱帯産雌雄異株木本植物の一般的特徴と比較し, それらと同列に議論できるものか否かを確認しておく。アカメガシワの場合, 雄株も雌株も長い花梗に小さい花が多数付いており, 樹冠の葉の上に突出して開花する。本研究とその後の調査(著者ら, 未発表)によると, 上方に露出した多数の葯と花蜜のある雄花には多様な昆虫が飛来するのに対して, 上方に露出して枝分れした柱頭を備え, 花粉も花蜜もない雌花に対する飛来昆虫は未確認である。アカメガシワは鳥類によって種子伝搬される落葉性の先駆植物(pioneer plant)としてもよく知られており, 日当りのよい林冠の間隙, 道路脇などに生えていることが多い⁽⁶⁰⁻⁶²⁾。次に, 熱帯産雌雄異株木本植物の一般的特徴を列挙すると, 花は雄花も雌花も小さく, 白~黄色または緑がかった色で, 雄花は露出した破裂性の葯を備え, 雌花は柱頭が突出していたり, 枝分れがあったり, 糸状または羽毛状であったりする。次に雄花だけであるのか不明な植物もあるが, 少なくとも雄株にハナバチ類を含む多様な昆虫が訪花する。全体の約三分の一の種で雌花には訪花動物に対する報酬がない。また, 貧栄養の土地に生えていることが多く, 多くが落葉性であるとともに, 鳥類によって種子散布されることも知られている^(52, 54-57)。以上, 比較すると明らかなように, 花の形態的特徴についても生態的特徴についても, アカメガシワは熱帯産雌雄異株木本植物と高い類似性を示している。雌雄異株植物は系統

的類縁関係とは無関係の多様な分類群に散在していることから, アカメガシワも含むこのような共通性の高い特性は収斂現象であると考えられる。このため, アカメガシワも熱帯産雌雄異株木本植物も類似の環境条件に適応してきた植物であることが強く示唆され, 花の形質の類似性から花粉媒介様式も共通性が高いのではないかと推測される。

熱帯産雌雄異株木本植物の花粉媒介様式については下記のような仮説が提出されてきた。Bawa and Opler⁽⁵⁶⁾やBawa⁽⁵⁴⁾は, 多様な昆虫が花粉や花蜜を採餌しうる形態的特殊化を伴わない雌雄異株植物の小さい花では, それらの昆虫(small generalist insects)(小型のハナバチ類, 甲虫類, ハエ・アブ類, カリバチ類およびチョウ類)による集団的な授粉が行われているものと考えた(仮説1)。これに対してBullock⁽⁵⁸⁾は, 社会性ハナバチ類は盗粉者(pollen robber)としても知られていることや, 風媒花を備えた植物の盗粉者という場合もあることから, 雄花に飛来する多数のハナバチ類は必ずしも花粉媒介者ではなく, 共に飛来するその他の分類群の昆虫と同様に花粉を摂食するだけの盗粉者である可能性が高いと推測している。また, 風と昆虫の両方による授粉(ambophily)もよく知られている現象であることも含めて, 熱帯産雌雄異株木本植物の花の中には風媒花の頻度が高い可能性があることを示唆している(仮説2)。他方, Renner and Feil⁽⁵⁷⁾は下記のような考えを示した。すなわち, 温帯の雌雄異株植物には風媒が多いが, 風媒が少ない熱帯林において少なくとも30属の中に雌雄異株植物が含まれていることから文献的調査を行なった。確実な授粉者の情報がある雌雄異株植物は特定の花粉媒介者に適応し特化した花を持ち, それらの花粉媒介者はハナバチ類, 甲虫類, ガ類, ハエ類あるいはカリバチ類という昆虫であり, コウモリ類や鳥類であることは稀である。また, 熱帯産雌雄異株植物の約三分の一の種で雌花に花粉媒介者用の報酬(花粉や花蜜)がないことから, 雄花のように見せかけた雌花で花粉媒介者を誘引する種も多いと考えられる(仮説3)。

次に以上の3仮説を本研究の結果も交えて吟味してみる。まず, 形態的特殊化を伴わない小さい花は, 特定の花粉媒介者に適応し特化した花と異なり, 仮説1のように多様な花粉媒介者を持つのであろうか。開花期には樹冠表面に多数の花が咲くため, 訪花昆虫にとって食物資源は豊富のように見えるが, 個々の花の寿命は意外に短いこと(例えばガーナ産のアカメガシワ属の一種*Mallotus oppositifolius*では1日以内⁽⁵²⁾)から考えて, 最適の資源は常に少数で, それらを利用できる個体数, 種数が多ければ多いほど個々の花をめぐる競争は激しくなるも

のと考えられる。このように、潜在的に誰もが獲得可能な資源をめぐる種内、種間に亘って自由競争が行われる環境では適切で素早い資源の発見能力に加えて、競争者を凌ぎ圧倒する強大さも資源を獲得するための必須の資質になるはずである。ここでアカメガシワの場合を例に採ると、雄花に飛来して振動授粉を行なうキムネクマバチの雌（体長18–25mm、雄も同様の体長⁽¹⁾）は確認された訪花昆虫の中で最大であったことから、まず雄花をめぐる訪花昆虫間の競争においてキムネクマバチは非常に優位に立っているものと考えられる。約500種の大半が熱帯に生息しているクマバチ属の中で、成虫の行動が知られている種はごく少数のようであるが、*Xylocopa pubescens*や体長40mmに達するという巨大な*Xylocopa latipes*の雌^(6, 63)は、訪花植物周辺に縄張りを持ち、侵入昆虫を攻撃し追い払うことが知られている⁽⁴²⁾。このように強大なクマバチの排斥行動は採餌競争の中で最強の武器になっているものと推測され、仮説2に示された盗粉者となる小型の社会性ハナバチ類を生み出す事情も説明しうるのではないかと考えられる。また、そのような自由競争は太古の昔から開花の度に延々と繰り返されてきたものであるため、最適の資源を最も多く利用しうる訪花昆虫に対応した何らかの適応的形質が花の側にも備わってきているのではないかと考えられる。従来、そのような形質として花の形態や色彩が主要な対象とされてきた。特にそれらの点で特化形質が認められない雌雄異株木本植物の小さい花では、その他の生理的ないし微細構造的適応があるのではないかと考えられる。

キムネクマバチ雌の振動授粉によって頭上の空中に花粉が飛散していることと、そのような飛散花粉によって授粉が行なわれている可能性については既に述べた通りである。このような花粉飛散と関連して、ハナバチ類の振動授粉で葯から放出される花粉は乾燥しており、静電気によって逆に帯電しているハナバチ類の体に付着するのではないかと考えられてきた⁽⁴³⁾。その通りであれば非常に効率的な花粉採取が可能であると考えられるが、本研究で明らかになった通り、ヤブムラサキの花やアカメガシワの雄花でキムネクマバチの雌が振動授粉した瞬間、大量の花粉が煙のように上空へ飛散することを説明することはできない。一般に、振動授粉される植物の花粉は乾燥しているものと考えられていたが、King and Ferguson⁽⁶⁴⁾は雌雄異株のキウイフルーツ（原産地の中国ではキムネクマバチの大陸亜種が振動授粉）で裂開直後の葯の内膜に液体が含まれていることを見出した。次にマルハナバチの一種、*Bombus terrestris*が振動授粉時に発する振動と同様の人工振動（振幅等は不明）で葯を振動させると、花粉塊とともにそのような液体の微小滴

が放出されることを確認した。また、同じ方法で葯を振動させた場合、裂開の初期には多数の花粉塊が、裂開の中間段階では花粉塊と単独の乾燥粒状花粉の両方が、完全に裂開した葯からはすべて単独の乾燥粒状花粉がそれぞれ放出された。またこのような調査結果から、著者らは振動授粉を行なう訪花昆虫は、行なわない訪花昆虫が採取できない葯の裂開後、早期の段階の花粉を先取りすることができて有利になることを示唆している。キウイフルーツの葯と花粉放出に関する以上の調査結果から、ハナバチ類の振動授粉によって葯から放出される花粉の中で体表に付着するものと空中に飛散するものが生じることと、両者の比率が葯裂開後の時間によって変動することが強く示唆される。さらに著者らは、キウイフルーツと同様に凍結試料の走査電顕像を分析することによって、トマト葯内の花粉が液体に覆われていることも確認していることから、このような花粉の動向は振動授粉されるその他の多くの植物にも適用できる関係ではないかと考えられる。

アカメガシワなどの雌雄異株木本植物の葯内の花粉も同様であるとすれば、開花後、すなわち葯裂開後の時間経過によって変動するが、振動授粉によって報酬として体に付着する花粉と空中に飛散して授粉に供される花粉がうまく配分されることになる。実際にそうなっていれば、従来知られてきた花粉媒介者の直接的接触によって花粉の授受が行われる花粉媒介様式と同様に、相利共生的関係が構築されるため、ここで振動空輸授粉（buzz and airborne pollination）と名付けた花粉媒介様式は進化的に安定して長く維持される相互作用になるはずである。この新しい花粉媒介様式であれば、貧栄養の土地に多いという雌雄異株木本植物の雌株は、花粉を生産する必要がないだけでなく、花粉媒介者を誘引するための報酬も生産する必要がなく、そのような生産のためのコストを種子生産のために振り向けることができることになる。また、この論理に立脚すれば、仮説3で示唆された雄株訪花昆虫が雄花と間違えて雌花に接近して授粉するという未確定の推測を差し挟むことなく、授粉の遂行を合理的に説明することができる。さらにこの点に関連して、熱帯産木本植物は種数が多くて多様性が高い反面、一般に個体群密度が非常に低く、しかも雌雄異株でなくても自家不和合性種の多いことが知られていること^(65, 66)から、振動空輸授粉であれば、花粉の直接的輸送に要する花粉媒介昆虫の多大のコストを一挙にゼロにすることが可能となり、自家不和合性種も含めて無理のない相利共生関係の維持が可能になるものと考えられる。

ハナバチ類は開花中の同種植物の中でより大きい植物に多く集まることや、開花中の大きい植物の樹冠には大

きいハナバチ類が集まるという⁽⁶⁷⁾。Frankie and Coville⁽⁶⁸⁾は下記のクマバチ属がその通りの訪花行動を明瞭に示すことを明らかにしている。コスタリカの低地森林では乾季に樹木や蔓性植物の花が樹冠に大量に咲き、それらの樹種に対して中型から大型のハナバチ類が訪花する。著者らはそれらのハナバチ類が樹冠の花と森林下層の花のいずれを好むかについて、*Cassia biflora*を調査木に選んで実験および調査を実施した。その結果、木製ポット植えの苗木では飛来したハナバチ類のほとんどの種で地面に設置したポットよりも高さ4.5mに設置したポットに多く、最も多く飛来した*Centris*属が次に多かったクマバチ属を大きく引き離れた。しかし、毎日100~500という多数の花を咲かせていた大木の樹冠では訪花個体数が完全に逆転し、わずか3種のクマバチ属が*Centris*属を含む種名あるいは属名が確定した12種とその他多数種のハナバチ類を圧倒して多数飛来することが確認された。採餌効率から考えても合理的なそのような大木への集中傾向が雌雄異株木本植物にもあり、大きい植物個体で多数のクマバチ類による振動空輸授粉が行われると、大量の花粉が周辺に散布されることになるため、多数の雌株への非常に効率的な授粉が可能になるものと考えられる。定量的なデータはないが、アカメガシワの場合、草本植物のように小さい個体でも開花するが、著者らの経験ではそのような小さい雄株でキムネクマバチは観察されたことがない。大きい雄株が発見された1997年と2002年にはそれらに集中して訪花しており、目録中に示した雄のホバリング飛翔(1997年における採集個体)が観察された場所もそれらの雄株の周辺であった。このような経験的事実からも、上記のような花粉散布の可能性が強く示唆される。なお、クマバチ属などのハナバチ類がよく活動する温暖な晴天日の午前中に振動空輸授粉が行われると、飛散した花粉は上昇気流に乗って遠方まで運ばれやすく、広範囲での授粉が可能になるのではないかと考えられる。なお、そのような授粉者がいないという特殊な状況が生じた場合、あるいはそのような環境条件下におかれた場合には樹冠上に開花することから、適当な風があれば風媒も可能になるのではないかと推測される。

最後に、キムネクマバチおよびその所属するクマバチ属に関連した若干の考察を行なう。キムネクマバチの訪花植物に関する研究を行なった宮本は29科59種という幅広く多数種の植物に対する訪花を確認している⁽⁴¹⁾。キムネクマバチだけに集中することのなかった本研究でも14科18種が確認され、成虫の活動期間は4月中旬から10月中旬までの7ヶ月に及び、宮本⁽⁴¹⁾の調査結果と合致していた。熱帯に生息するクマバチも基本的に同様のようで、*Xylocopa latipes*と*X. pubescens*の場合、訪花植物は

13科32種が確認されている。さらに、一つの生息場所に花の資源が不十分な場合は2化性であるが、1年中豊富であると多化性になるという⁽⁴²⁾。また、ブラジル産の*X. cearensis*は年間12ヶ月途切れることなく活動し、26科43種の訪花植物が確認されている⁽⁶⁹⁾。一方、振動授粉に関連した研究の中で、体が振動した時の振動の振幅と加速度を測定した研究がある。その結果として、少数種間の比較ではあるが、マルハナバチ類の振幅と加速度よりもクマバチ類の振幅と加速度が一段と大きく、セイヨウミツバチ(振動授粉しない小型ハナバチ類の一種)の値は比較にならない程小さい⁽⁷⁰⁾。キウイフルーツに対する訪花昆虫の調査でも、振動授粉したのはキムネクマバチだけで、潜在的に振動授粉可能なコマルハナバチとトラマルハナバチの振動授粉は観察されていない⁽⁴⁶⁾。本研究で調査したアカメガシワの雄株でも潜在的に振動授粉可能なコマルハナバチ雌(ワーカー)、トラマルハナバチ雌(ワーカー)およびキムネクマバチ雌の訪花が確認されたが、実際に振動授粉したのは最も大きいキムネクマバチだけであった。これらの観察結果は、振動授粉が行われる植物では振動行動が可能なハナバチ類の中でも、各植物種の花に応じた振幅や加速度のレベル以上の振動を発生しうるハナバチ(上記の場合は大型のクマバチ属)だけが真の花粉媒介者である可能性を示唆している。Frankie and Coville⁽⁶⁸⁾の調査に加えて宮本⁽⁴¹⁾の調査においても、クマバチ属の成虫は大きい木本植物に訪花する傾向を強くもつことが明らかにされている。前段で考察したことも加味すると、クマバチ属のハナバチは、花粉や花蜜をめぐる種内および種間の自由競争が展開される雌雄異株木本植物の雄株のような場で、ハナバチ類としては異常なほど強壮で巨大な体を獲得して競争者を圧倒するようになり、その体に見合う強度の振動授粉のような機能を通じて特定木本植物との絆を形成してきたのではないかと考えられる。普通の共進化であれば、ある特定種の植物と昆虫という1対1で、鍵と鍵穴のような関係がみられることになると考えられるが、クマバチ属の場合は常に自由競争が行われる場において強壮で巨大な体も同時に獲得したため、共進化の歴史を経てこなかったために口器が届かない形態の花や他のハナバチ類などが既に訪花している植物でも意に介することなく侵入し摂食できるようになったのではないかと考えられる。上記のように、クマバチ属の成虫が多様な植物に訪花して十分な栄養を確保しながら2世代の成虫が同居しうるほど長期間活動できる^(4, 6, 71)のも、そのような進化の結果ではないかと推測される。

摘 要

香川県内の自生植物および栽培植物の花とその周辺で活動中のハナバチ類（ミツバチ上科）の成虫を3年間（1996年～1998年）に亘って観察・採集した。その結果、導入種のセイヨウミツバチとセイヨウオオマルハナバチを含む6科22属54種のハナバチ類が採集された。土着種の中で年間6ヶ月以上の長期に亘る活動はニホンミツバチ（9ヶ月間）およびキムネクマバチ（7ヶ月間）で確認された。また、確認された訪花植物種数はキムネクマバチが最も多く、14科18種、次いでコマルハナバチが9科13種、それに続いてニホンミツバチとトラマルハナバチがそれぞれ8科9種であった。訪花中の雌成虫による盗蜜行動がキムネクマバチとクロマルハナバチで、振動授粉がキムネクマバチ雌、コマルハナバチ雌、トラマルハナバチ雌およびクロマルハナバチ雌でそれぞれ観察された。雌雄異株木本植物のアカメガシワ雄株でキムネ

クマバチ雌が振動授粉すると花粉が空中に飛散することと、同種雌株で訪花昆虫が確認されないことから、アカメガシワではキムネクマバチが飛散させた花粉によって授粉される可能性が高いと推測された。このため、振動空輸授粉（buzz and airborne pollination）と名付けたこの仮説的な授粉様式の可能性を、熱帯に多い雌雄異株木本植物の授粉様式と対比させながら考察し、訪花活動に関連したクマバチ属の進化過程についても若干推論した。

謝 辞

本研究における調査中に採集されたハナバチ類の一部について同定頂いた九州大学農学部、多田内 修教授および三田井克志博士、ハナバチ類の文献について御教示頂いた香川大学農学部、伊藤文紀教授並びにハナバチ類の訪花植物について御教示頂いた香川大学工学部、守屋均講師に厚く御礼申し上げる。

引 用 文 献

- (1) 山根正気・幾留秀一・寺山 守：南西諸島産有剣ハチ・アリ類検索図説。北海道大学図書刊行会，1-831（1999）。
- (2) FRISCH, K. v.: The dance language and orientation of bees. The Belknap Press of Harvard University Press, 1-566（1967）。
- (3) HEINRICH, B.: Bumblebee economics. Harvard University Press, 1979（加藤 真・市野隆雄・角谷岳彦 訳，井上民二 監訳，マルハナバチの経済学。付・日本産マルハナバチの分類・生態・分布。伊藤誠夫 著，文一総合出版，1-291（1991））。
- (4) 岩田久二雄：本能の進化 蜂の比較習性学的研究。眞野書店，1-503（1971）。
- (5) KEVAN, P. G. and BAKER, H. G.: Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology*, 28, 407-453（1983）。
- (6) 坂上昭一：ミツバチのたどった道 進化の比較社会学。思索社，1-327（1970）。
- (7) NORTON, S. A.: Thrips pollination in the lowland forest of New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 7, 157-164（1984）。
- (8) 松浦 誠：マルハナバチによるトマトの花粉媒介。植物防疫，47, 173-176（1993）。
- (9) 五箇公一：マルハナバチ商品化をめぐる生態学的問題のこれまでとこれから。植物防疫，57, 452-456（2003）。
- (10) 光畑雅宏・和田哲夫：作物受粉における在来種マルハナバチの利用の可能性と課題。植物防疫，59, 305-309（2005）。
- (11) SADEH, A., SHMIDA, A. and KEASAR, T.: The carpenter bee *Xylocopa pubescens* as an agricultural pollinator in greenhouses. *Apidologie*, 38, 508-517（2007）。
- (12) KEASAR, T.: Large carpenter bees as agricultural pollinators. *Psyche*, doi:10.1155/2010/927463（2010）。
- (13) 幾留秀一：高知におけるシロオビツツハナバチの習性。げんせい，No. 27, 15-22（1974）。
- (14) 幾留秀一：フカイヒメハナバチの生活史及び習性に関する知見。げんせい，No. 28, 19-23（1975）。
- (15) 幾留秀一：高知平野におけるハナバチ類の生態的調査。Kontyû, 46, 512-536（1978）。
- (16) 幾留秀一：高知平野におけるハキリバチ科ハナバチ15種の訪花性。げんせい，No. 36, 9-15（1979a）。
- (17) 幾留秀一：高知県土佐郡土佐山村におけるハナバチ類の生態的調査。Kontyû, 47, 416-428（1979b）。
- (18) 幾留秀一：高知平野におけるヒメハナバチ科ハナバチ20種の訪花性。鹿児島女子短期大学紀要，No. 15, 311-326（1980）。
- (19) 村上一男・市野隆雄：レンゲの蜜分泌様式と送粉昆虫の行動。ミツバチ科学，11, 11-16（1990）。
- (20) MICHENER, C. D.: The bees of the world. The Johns

- Hopkins University Press, Baltimore and London, 1-913 (2000).
- (21) MICHENER, C. D.: Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **82**, 151-326 (1944).
- (22) 平嶋義宏 (監修): 日本産昆虫総目録II. 九州大学農学部昆虫学教室, 541-1088 (1989).
- (23) 幾留秀一: 日本産花蜂類の分類群と和名. 鹿児島女子短期大学紀要, No. 29, 1-23 (1994).
- (24) 幾留秀一: 日本産ハナバチ類の和名について. 昆虫と自然, **30**, 24-27 (1995).
- (25) 牧野富太郎: 原色牧野植物大図鑑 (本田正次編修), 北隆館, 1-906 (1986).
- (26) 牧野富太郎: 原色牧野植物大図鑑 続編 (本田正次編修), 北隆館, 1-538 (1983).
- (27) THORP, R. W.: The collection of pollen by bees. *Plant Systematics and Evolution*, **222**, 211-223 (2000).
- (28) ONO, M., IGARASHI, T., OHNO, E. and SASAKI, M.: Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. *Nature*, **377**, 334-336 (1995).
- (29) 米田昌浩・土田浩治・五箇公一: 商品マルハナバチの生態リスクと特定外来生物法. 日本応用動物昆虫学会誌, **52**, 47-62 (2008).
- (30) 幾留秀一・中村慎吾: 広島県におけるハナバチ類調査の総括. 比和科学博物館研究報告, 35号, 17-29 (1997).
- (31) 幾留秀一・平嶋義宏: 宮崎県のハナバチ類 —東諸県広域圏を中心にして— 宮崎東諸県の生物 —その分類学・生態学的新知見—, pp. 59-72 (1995).
- (32) 幾留秀一: 都市型自然公園の環境とハナバチ相—鹿児島市城山公園における調査結果—附. 鹿児島県本土のハナバチ類改定目録. 鹿児島女子短期大学紀要, No. 27: 99-135 (1992).
- (33) 伊藤文紀: ウスルリモンハナバチ *Thyreus centrimacula* を四国から記録. 中国昆虫, **22**号, 45 (2008).
- (34) 伊藤文紀: 香川県高松市のヤマトハキリバチ集団営巣地でホソバトガリハナバチを採集. 中国昆虫, **23**号, 57-58 (2009).
- (35) WILLMER, P. G. and CORBET, S. A.: Temporal and microclimatic partitioning of the floral resources of *Justicia aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectar robbers. *Oecologia*, **51**, 67-78 (1981).
- (36) ROUBIK, D. W.: The ecological impact of nectarrobbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology*, **63**, 354-360 (1982).
- (37) BARROWS, E. M.: Robbing of exotic plants by introduced carpenter and honey bees in Hawaii, with comparative notes. *Biotropica*, **12**, 23-29 (1980).
- (38) 前田泰生・岡村信三・植田尚文: ブルーベリーの訪花昆虫相と主要種の受粉行動. 中国昆虫, 4号, 15-24 (1990).
- (39) MALOOF, J. E.: The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. *American Journal of Botany*, **88**, 1960-1965 (2001).
- (40) SAMPSON, B. J., DANKA, R. G. and STRINGER, S. J.: Nectar robbery by bees *Xylocopa virginica* and *Apis mellifera* contributes to the pollination of rabbiteye blueberry. *Journal of Economic Entomology*, **97**, 735-740 (2004).
- (41) 宮本セツ: *Xylocopa appendiculata circumvolans* Smith の訪花性 (日本産花蜂の生態学的研究XXIII). *Kontyû*, **29**: 4-13 (1961).
- (42) RAJU, A. J. S. and RAO, S. P.: Nesting habits, floral resources and foraging ecology of large carpenter bees (*Xylocopa latipes* and *Xylocopa pubescens*) in India. *Current Science*, **90**: 1210-1217 (2006).
- (43) BUCHMANN, S. L.: Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **58**, 517-525 (1985).
- (44) MICHENER, C. D.: An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. *Revista de Biologia Tropical*, **10**: 167-175 (1962).
- (45) TROLL, W.: Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Zweite Teil: Die Blühende Pflanze. Gustav Fischer Verlag, 1957 (中村信一・戸部博 訳, トロール 図説植物形態学ハンドブック 下. 朝倉書店, 1-699 (2004)).
- (46) 前田泰生・川上千敏・清水秀美・北村憲二: キウイの訪花昆虫相と有力送粉者の送粉能力. ホシザキグリーン財団研究報告, 12号, 19-34.
- (47) KAWAI, Y. and KUDO, G.: Effectiveness of buzz pollination in *Pedicularis chamissonis*: significance of multiple visits by bumblebees. *Ecological Research*, **24**, 215-223 (2009).
- (48) BOGDAN, A. V.: Grass pollination by bees in Kenya. *Proceedings of the Linnean Society of London*, **173**, 57-60 (1960-61).
- (49) CLIFFORD, H. T.: Insect pollination of *Plantago lanceolata* L. *Nature*, **193**: 196.
- (50) POJAR, J.: Pollination of typically anemophilous salt marsh plants by bumble bees, *Bombus terricola occidentalis* Grne. *The American Midland Naturalist*, **89**,

- 448-451 (1973).
- (51) LIN, S.-H., CHANG, S.-Y. and CHEN, S.-H.: The study of bee-collected pollen loads in Nantou, Taiwan. *Taiwania*, **38**: 117-133 (1993).
- (52) LOCK, J. M. and HALL, J. B.: Floral biology of *Mallotus oppositifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica*, **14**, 153-155 (1982).
- (53) HURD, P. D. and MOURE, J. S.: A classification of the large carpenter bees (Xylocopini) (Hymenoptera: Apoidea). University of California Publications in Entomology, **29**: 1-365 (1963).
- (54) BAWA, K. S.: Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 15-39 (1980).
- (55) RENNER, S. S. and RICKLEFS, R. E.: Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, **82**, 596-606 (1995).
- (56) BAWA, K. S. and OPLER, P. A.: Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, **29**, 167-179 (1975).
- (57) RENNER, S. S. and FEIL, J. P.: Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany*, **80**, 1100-1107 (1993).
- (58) BULLOCK, S. H.: Wind pollination of neotropical dioecious trees. *Biotropica*, **26**, 172-179 (1994).
- (59) MATALLANA, G., WENDT, T., ARAUJO, D. S. D. and SCARANO, F. R.: High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany*, **92**, 1513-1519 (2005).
- (60) WASHITANI, I. and TAKENAKA, A.: Gap-detecting mechanism in the seed germination of *Mallotus japonicus* (Thunb.) Muell. Arg., a common pioneer tree of secondary succession in temperate Japan. *Ecological Research*, **2**: 191-201 (1987).
- (61) 上田恵介：意外な鳥の意外な好み. 生物科学, **44**: 81-88 (1992).
- (62) 佐藤重穂・酒井 敦：針葉樹人工林におけるアカメガシワの種子散布者としての鳥類. 日本鳥学会誌, **54**: 23-28 (2005).
- (63) 岩田久二雄：自然観察者の手記—昆虫とともに五十年—. 朝日新聞社, 1-565 (1975).
- (64) KING, M. J. and FERGUSON, A. M.: Vibratory collection of *Actinidia deliciosa* (kiwifruit) pollen. *Annals of Botany*, **74**, 479-482 (1994).
- (65) ALVAREZ-BUYLLA, E. R., GARCÍA-BAQRRIOS, R., LARAMORENO, C. and MARTÍNEZ-RAMOS, M.: Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 387-421 (1996).
- (66) PITMAN, N. C. A., TERBORGH, J., SILMAN, M. R. and NUÑEZ V, P.: Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, **80**, 2651-2661 (1999).
- (67) WARD, M., DICK, C. W., GRIBEL, R. and LOWE, A. J.: To self, or not to self... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. *Heredity*, doi:10.1038/sj.hdy.6800712 (2005).
- (68) FRANKIE, G. W. and COVILLE, R.: An experimental study on the foraging behavior of selected solitary bee species in the Costa Rican dry forest (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **52**: 591-602 (1979).
- (69) VIANA, B. F., KLEINERT, A. M. P. and SILVA, F. O.: Ecologia de *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *cearensis* (Hymenoptera, Anthophoridae) nas dunas litorâneas de Abaeté, Salvador, Bahia. *Zoologia Porto Alegre*, **92**: 47-57 (2002).
- (70) KING, M. J. and BUCHMANN, S. L.: Floral sonication by bees: mesosomal vibration by *Bombus* and *Xylocopa*, but not *Apis* (Hymenoptera: Apidae), ejects pollen from poricidal anthers. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **76**, 295-305 (2003).
- (71) GERLING, D., VELTHUIS, H. H. W. and HEFETZ, A.: Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*. *Annual Review of Entomology*, **34**, 163-190 (1989).
- (2010年11月12日受理)

