

ハナミヨウガ属 3 種 (シヨウガ科) における訪花昆虫の送粉様式

前田 泰生¹⁾・宮永 龍一²⁾・郷右近 勝夫³⁾

¹⁾ 〒690-0011 島根県松江市東津田町 2168-218

²⁾ 島根大学生物資源科学部, 〒690-8504 島根県松江市西川津町 1060

³⁾ 〒981-0134 宮城県宮城郡利府町しらかし台 5-9-18

Pollination Patterns of Flower-Visiting Insects in Three Species of the Genus *Alpinia* (Zingiberaceae) in Iriomote Island, Southernmost Archipelago of Japan

Yasuo MAETA¹⁾, Ryoichi MIYANAGA²⁾ and Katsuo GÔUKON³⁾

¹⁾ 2168-218, Higashitsuda-cho, Matsue, Shimane Pref., 690-0011 Japan

²⁾ Faculty of Life and Environmental Science, Shimane University, Matsue, Shimane Pref., 690-8504 Japan

³⁾ 5-9-18, Shirakashidai, Rifu-cho, Miyagi-gun, Miyagi Pref., 981-0134 Japan

Abstract Pollination biology of 3 species of the genus *Alpinia*, *Al. zerumbet*, *Al. flabellata* and *Al. intermedia*, was studied in Iriomote Island (N 24° 15'–25') in 2006 and 2007. Floral types of these plants belong to the gullet-shaped blossoms, and protandrous- and protogynous phases are compatible within the same species (flexistily). Few seeds were set in bagged flower clusters. They are growing along or a little inner places in the subtropical forests where are considerably shaded throughout the day. Blooming periods of these 3 species were almost same, and bloomed from middle to early June. Flowers of these plants began to bloom in the morning and kept opening for a little over one day. Flower visiting bee fauna was poor in all 3 floral species, reflecting their growing circumstances. Only 4–8 species were recorded. *Amegilla urens* was commonly observed as a major specialistic pollinator in 3 floral species, however, *Am. dulcifera* was also important pollinator in *Al. zerumbet*. The number of flower-visited *Am. urens* attained the highest between 7:15–8:30 in *Al. zerumbet*, between 11:00–14:15 in *Al. flabellata* and between 11:00–14:30 in *Al. intermedia*, synchronizing with each pattern of dehiscing pollen and secreting nectar in these plant species. The body parts of bees touched on the stigma when they were taking nectar were as follows: Dorsal thorax of *Am. urens* and *Am. dulcifera* touched on the stigma of *Al. zerumbet*, but any part of the body did not touch on the stigma in other small-sized bees. Vertex of *Am. urens* and *Am. dulcifera* touched on the stigma of *Al. flabellata*. Dorsal thorax of *Am. urens* touched on the stigma of *Al. intermedia*. The body parts touched on the stigma were mostly smeared with pollens, irrespective of floral plants.

Key words : Pollination patterns, pollinators, patterns of pollen dehiscence and nectar secretion, morphological characters, matching, *Amegilla*, *Alpinia*, subtropical, Iriomote Is.

キーワード : 受粉パターン, 送粉者, 花粉放出と花蜜分泌パターン, 形態特性, マッチング, フトハナバチ属, ハナミョウガ属, 亜熱帯, 西表島

はじめに

日本列島にはハナミョウガ属 *Alpinia* は8種が分布しているが, 分布域は亜熱帯に偏っている(佐竹ほか, 1982). 西表島からは5種が記録されている(島袋, 1997). 本属の花の構造は, 送粉者が着地できる発達した唇弁をもつ「のど状花」(gullet-shaped blossoms, Faegri and Pijil, 1966)である. 花冠(内花被)は漏斗状で, 萼(外花被)は合着して筒状である. 蜜腺はその基部に隠蔽されている(Figs. 1, 2, 3). 順応花柱(flexistyl)で, 雄性先熟花と雌性先熟花の二型がある. 午前中に前者では花粉を放出し, 後者では雌ずいが成熟している. 午後にはこの関係が逆転し, 両者間でのみ花粉の受け渡しが行われる(傳田ほか, 2009).

西表島のゲットウ *Alpinia zerumbet*, イリオモテクマタケラン *A. flabellata*, アオノクマタケラン *A. intermedia* のハナミョウガ属は, 日当たりの悪い亜熱帯林の林端あるいは林床に生育しているため, このような環境ではこれらの植物を訪花する送粉者は限定される. また, 3種は雌雄異熟で, 花型からみて長物の送粉者が必要である.

本研究は「西表プロジェクト」に参画して実施した. 訪島は2002年から2007年までの6年間で, この間に20回行った. 1回の訪島における滞在日数はほぼ1週間であった. この間に主に昆虫媒介植物と訪花昆虫の相互関係を究明した(前田ほか, 2010). ほかにも, 2006年と2007年に3種のハナミョウガ属の訪花昆虫相を明らかにし, 各送粉種の送粉行動から有力種を特定した.

材料および方法

1. 調査地

調査はすべて西表島(北緯24度15分~25分)で行った. ゲットウは上原近くの農耕地にあるマ

ンゴウが栽培されているビニールハウス脇の排水溝に沿って垣根として, 並木植えされていた群落(距離約10 m)を使用した(Fig. 4). ここは比較的日当たりのよい場所であった. 一方, イリオモテクマタケランとアオノクマタケランはやや暗い林端部で多くが生育している. 上述の2種は白浜付近の林道沿いの亜熱帯林の林端部とこれに近い林床部に生育している群落を使用した(Fig. 13). イリオモテクマタケランでは訪花昆虫のサンプリングを行った面積は約4×2 m²であった. 一方, アオノクマタケランでは株当たりの着花数がすくなく, 群落が点在しているため, 林道沿いの約1 kmを歩行してサンプリングを行った. 両種はともに, 上述のように日当たりの悪い陰湿な環境を好むが, 一般に混生することなく独立して分布していた.

2. 調査方法

調査は上述の調査地において2006年と2007年に実施した.

2.1. 開花期間, 開花時間帯と花の寿命

開花状況(開花日, 落花日, 開花期間, 開花回数, 開葯, 着果)は, 訪島のつど調査地に出向き, 観察によって判定した. 開花時刻はマークした蕾を観察することで求めた. 3種の花の寿命は開花から閉花までとした. 閉花は唇弁の変形と萎縮で判断した.

2.2. 稔性と結実率

結実が送粉昆虫に依存していることを証明するために, 蕾を多くもつ花穂を無作為に選び袋掛けを行った. 2006年5月22日に, ゲットウでは9花穂, イリオモテクマタケランでは10花穂, アオノクマタケランでは2花穂を対象とした. このとき既開花した花は摘花した. これらの袋掛けをした花穂における結実率は求めがたいので, 花穂

当たりの結実数で代用した。無袋の花の着果状況を見計らって同年の6月中に調査した。

2.3. 花粉の放出様式と放出量および花蜜の分泌様式、分泌量と糖度

ハナミョウガ属3種の花の花粉の放出開始は開花後に起こる解葯の時刻で判定した。また、花蜜は3種とも袋掛けをしていた蕾の開花を待って、時刻別に3～4回にわたり複数の花について測定した。袋掛け時に開花していた花は除去した。2007年5月18日に袋掛けをした花穂数は、ゲットウでは30個、イリオモテクマタケランでは15個、アオノクマタケランでは2個であった。3種とも、同一花の連続測定は不可能のため行っていない。測定はその都度、袋を開けて花を取り出して行った。測定にはマイクロキャピラリー・チューブ（商品名：Microcaps, Drumond社製）を用いた。測定後には外花被を切開して花蜜の残存がないことを確認した。分泌量と同時に花蜜の糖度も糖度計（商品名：Hand Refractometer, HRS-500, Atago社製）で測定した。1つの花の蜜量の測定には長い時間を要した。測定は開花最盛期の同年5月20～30日に行った。花数等の詳細はTable 1に示した。花蜜の分泌量や糖度は温度と湿度の影響を受けるが、糖重量はこれらの影響を受けることなく蓄積されるので、糖重量の経時的変化は花蜜の分泌パターンを知るのに有効である。糖重量は次式で求めた。花蜜にはショ糖やその加水分解物であるブドウ糖や果糖が含まれる場合があるが、これらの糖の比重値は相互に近似している。ショ糖の比重は3者の中間値を示すことから、一般に糖重量はショ糖比重に換算して次式で求められている。本測定でもこれに従った。

$Ws = g \cdot S \cdot Vn / (g + S - g \cdot S)$ Ws: 花蜜に含まれる糖重量 (μg); g: ショ糖比重=1.552 (定数); S: 花蜜の糖度 (%); Vn: 花蜜量 (μl)

2.4. 訪花昆虫相とそれらの昆虫の日周活動

ハナミョウガ属3種における訪花昆虫の日周活動は2006年5月21日と22日に実施した。サンプリングには捕虫網を用いて、早朝から夕刻まで6回、各回2人で15分間（計30分とし、訪花していた昆虫はすべて捕獲した。調査時刻別に天候、気温、相対湿度、照度を測定した。

2.5. 採餌行動と花粉の付着場所と付着量

採餌行動は訪花中の昆虫の観察によった。採餌行動にともない訪花者の体の一部が柱頭に接触する。その部位を種別に特定した。柱頭に接触する位置とそこに付着している花粉量が送粉能力に関与すると考えられる。すべての訪花昆虫を対象として、体の各部位に付着している花粉粒量の多少を目測で判定した。

2.6. ハナバチ類の形態形質

送粉者の側では花の形態形質に対応する形態形質があり、両者間にはマッチングが認められる（前田ほか、2004）。ハナミョウガ属3種においては、蜜腺はゲットウでは発達した上下の内花被が特化した花冠の奥に、またほかの2種でも上下に分離した内花被とその基部の外花被に囲まれた奥に隠蔽されている。蜜腺は花冠基部側壁に分布する（タイプは花被発生群・スイカズラ型、清水・郷右近、1978）。したがって、長い口吻のもつ送粉者だけが蜜腺に到達できる。吸蜜行動と関連のある口吻長のほかにも、柱頭に接触する体の部位が関連する。花の形態と対応が想定される訪花者のメスを対象に、送粉と関連のある部位を特定した。柱頭には送粉者の体の背面部（頭頂、胸部背面、腹部背面）が接触するが、吸蜜時のこれらの部位の高さは伸展させた脛節と跗節の合計値で決まる。

結果および考察

1. 開花期間、開花時間帯と花の寿命

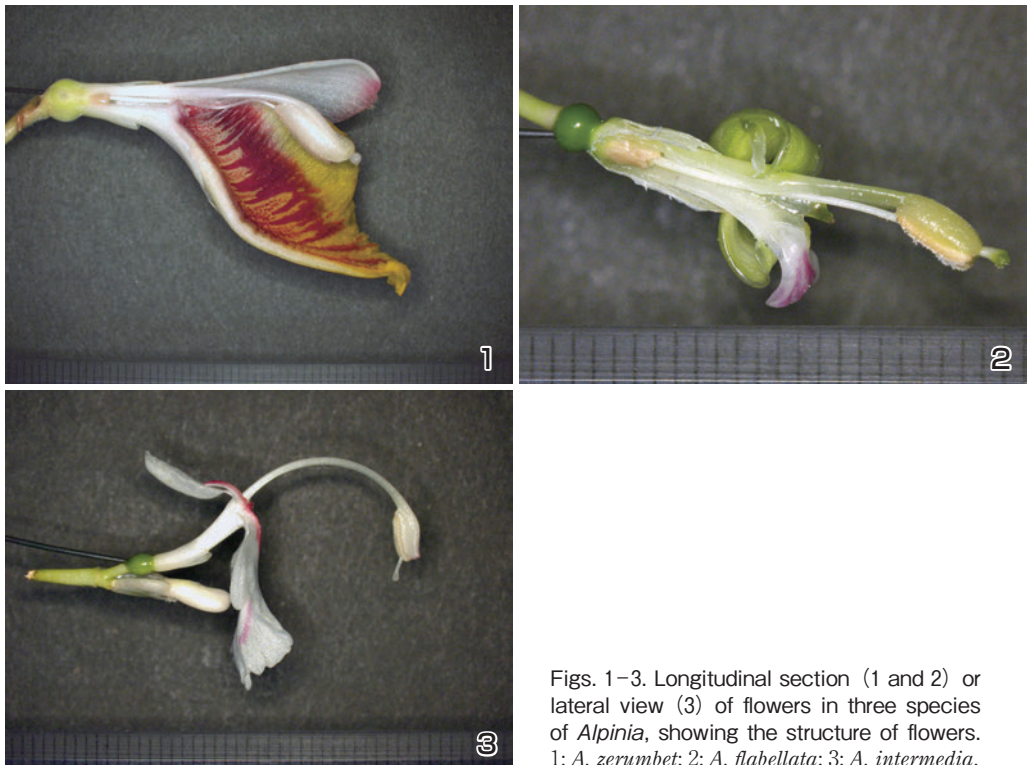
ハナミョウガ属3種の花の横断面構造は、それぞれ Figs. 1, 2, 3 に示した。さらに、生育地と花の蕾から結実までの花状態の推移は、ゲットウが Figs. 4-9 にイリオモテクマタケランとアオノクマタケランが Figs. 10-15 にそれぞれ図示した。

開花期間を示す開花日と落花日は正確に求めることができなかった。いずれの種とも3月以前と7月以降には開花がなかった。開花期間は、ゲットウとアオノクマタケランでは4月上旬・中旬から6月上旬である。イリオモテクマタケランではこれらよりもやや遅れて開花するが、開花期間は前2種とほぼ同じである。3種の開花期間は完全に重複し、ともに年1回である（前田ほか、

2010). 開花は3種とも朝間で(9:00頃)で、翌日の昼前には唇弁が変化し萎凋した。ゲットウではほかの2種よりも早く、9:00以前であった。いずれの種とも、花の寿命は1日余りだと見てよい。筆者らの調査では、開花はゲットウでは早く、開花後に時間を置かず起こったが、イリオモテクマタケランとアオノクマタケランではこれよりも遅かった。イリオモテクマタケランでは14:00頃で、アオノクマタケランでもほぼ同時刻かそれよりもやや早い時刻であった。3種とも花の性的二型に関係なく、開花後に葯間から花柱が伸長し、花柱とその先端にある柱頭が葯の中央溝から突出する(Figs. 8, 11, 14)。ゲットウでは開花の翌日には、左右の唇弁が寄り合わさって前面を閉鎖した(Fig. 9)。イリオモテクマタケランとアオノクマタケランでも、閉花にともない唇弁において同様の変化が見られた。ゲットウでは葯と柱頭は下垂し、閉鎖された唇弁の上部の隙間から見えた(Fig. 9)。その柱頭の表面には花粉の付着が見られ、開花後3日目には花冠は脱落した。ア

オノクマタケランでは閉鎖した唇弁中に花糸はゼンマイ状に1回転して巻き込まれ、花柱と柱頭も葯の内面側に湾曲して接触していた。3種とも袋掛けした花穂では結実が見られなかったので、自動自家受粉が起こる可能性はない。3種とも、翌日に至っても開花状態が維持されていた。袋掛けをした花でも経時変化は同じであった。受粉の有無とは関係がなかった。

傳田ほか(2009)によると、ゲットウでは雄性先熟花では4:00~6:00に開花し、その直後に花粉を放出し(雄性期)、13:00頃から柱頭が下垂して雌性期に入るのに対して、雌性先熟では完全に開花(~6:00)した時点で柱頭は下垂し(雌性期)、13:00頃には柱頭は上向きに反転して、花粉の放出が開始されるとしている(雄性期)。雄性先熟花と雌性先熟花の株または群落における着生割合については調査していないが、半分半分ではなさそうである。上述した筆者らの観察による花粉の放出時刻を見ると、ゲットウでは雄性先熟が優勢で、ほかの2種ではその逆のように見え



Figs. 1-3. Longitudinal section (1 and 2) or lateral view (3) of flowers in three species of *Alpinia*, showing the structure of flowers. 1: *A. zerumbet*; 2: *A. flabellata*; 3: *A. intermedia*.



Figs. 4-9. Flower states of *Alpinia zerumbet*. 4: Sampling site; 5: Buds enclosed with a bract; 6: Flower cluster; 7: Seeds set on a cluster; 8: Female phase of flower; 9: Closed flower.

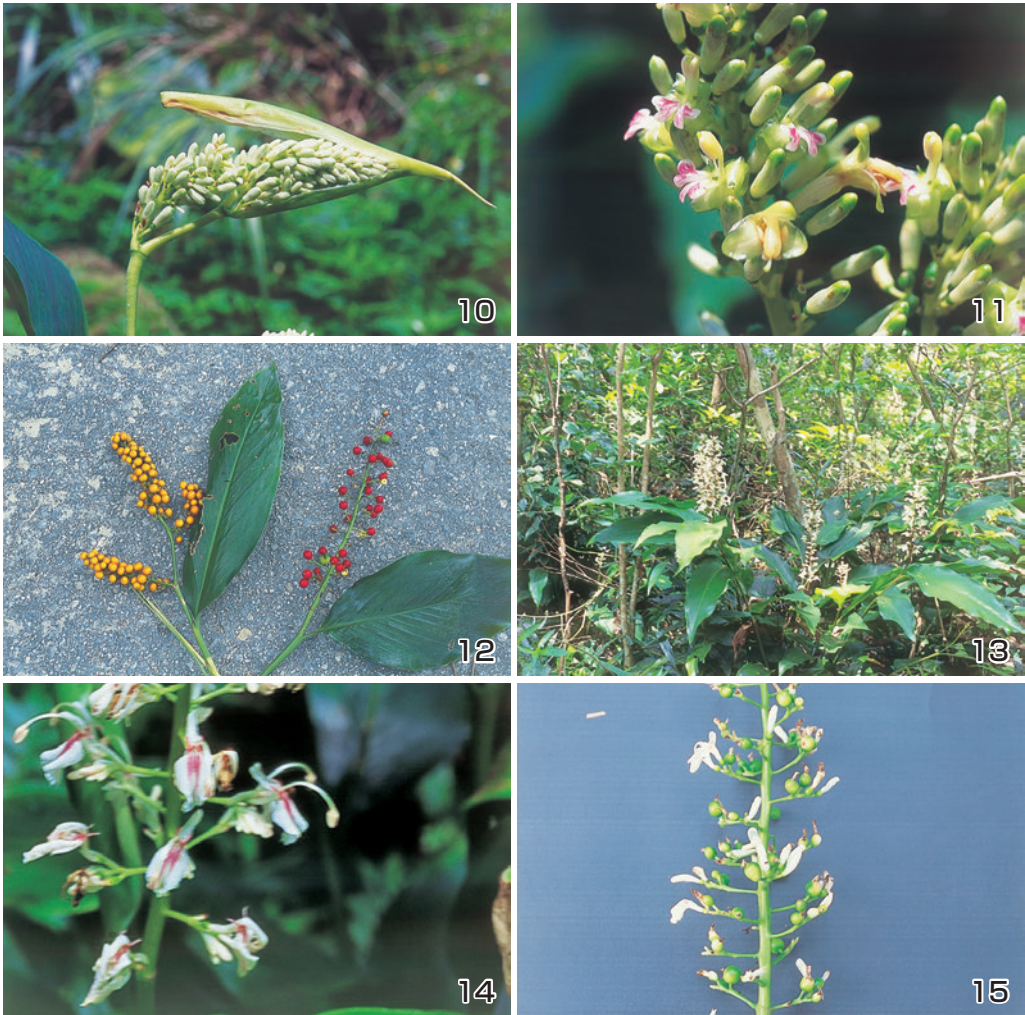
た。この推測が正しいとすれば、花粉放出時刻と送粉者の訪花個体数とがよく符合する (Table 2)。

2. 稔性と結実率

花穂中の1本の花柄から派生する蕾数は、ゲットウでは1~2個、イリオモテクマタケランでは1~6個、アオノクマタケランではすべて6個であった。また、花穂当たりの着生全蕾数の範囲と平均±標準偏差は、ゲットウが14~80個と36.5±16.5個 ($N=56$)、イリオモテクマタケランが96~313個と172±49.2個 ($N=31$)、アオノクマタケランが166~360個と248.6±54.9個 (N

=25)であった。これらの花柄に着生していた蕾のなかには早期に落花したものも多く含まれる。特に、花穂当たりの着生数の多いアオノクマタケランではその傾向があった。袋掛けをした花穂において結実数は3種ともほとんど皆無であった。明らかに自家不和合性をもち、後述のように、長吻のハナバチ類に異存する典型的な「ハナバチ媒花 (melliphily)」である。

一方、ゲットウでは日没後にスズメガ類の訪花があり、これらも送粉者の可能性が示唆されている (傳田ほか, 2009)。日没以降は糖濃度が激減する。低濃度の花蜜しか吸蜜できないこれらの種



Figs. 10–15. Flower states of *Alpinia flabellata* (10–12) and *A. intermedia* (13–15). 10: Buds enclosed with a bract; 11: Cluster of flowers; 12: Seed set on a cluster; 13: Community, growing a little inner part of forest; 14: Cluster of flowers; 15: Seeds set on a flower cluster.

においても吸蜜は可能であるが、送粉効果があったとしても、送粉者としてはマイナーであろう。

3. 花の形態形質

ハナミョウガ属3種とも、内花被と唇弁で構成されたのど状の花冠構造をもつ左右対称花である。花序は穂状、ゲットウでは大きな花口をもつラッパ状の花冠を構成している (Fig. 8)。ゲットウとアオノクマタケランでは唇弁は大きく、訪花者は体全体で着地できる (Figs. 8, 14, 18, 19)。一方、イリオモテクマタケランでは唇弁は小さ

く、先端は二叉で中・大型のハナバチ類は安定して着地できない。どの種も唇弁には、ほかの部位とは異なる鮮やかな色彩と際立った模様をもつ蜜標がある。3種とも、帯状の1本の花糸の先端には中央溝で二分割された葯があり、その下に平行して1本の花柱がある。柱頭は中央溝から伸長する。花冠の底部から派生した花糸と花柱は上部の内花被に沿って緩やかに湾曲した花冠口から下垂して突出する。二分割された葯はそれぞれ縦方向に開裂して花粉を放出する。アオノクマタケランでは付属片と唇弁は上下に大きく開展し、花糸と

花柱は著しく湾曲して花冠口から長く突出している。ゲットウでは蜜腺の前の7~10 mmの位置に馬蹄型状に上部に小さい穴（口径は2.0 mm）をもつ舌標が存在し、小型短舌バチの盗蜜を阻止するバリケートとして機能する。3種とも、蜜腺は花冠基部側壁全体に分布する。清水・郷右近（1978）が定義した花被発生群のスイカズラ型である。

ハナミョウガ属の花粉は無口型（nonaperurate 1A）で、以下のように3種の花粉サイズは類似している。花粉のサイズを6段階区分によると、小から4段階目の稍大粒（MA）に該当する（幾瀬，1956）。サイズを長軸長×短軸長で示すと、ゲットウでは70-82×70-82 μm 、アオノクマタケランでは75-79×75-79 μm とされている（幾瀬，1956）。ハナバチ類では、種のもつ体サイズや腹部スコopaの毛密度などに対応した花粉サイズの選択性が知られている（前田，1992；北村ほか，2001；Tezuka and Maeta 2023）。送粉者のミナミスジボソフトハナバチ *Amegilla urens* (Cockerell) とアオスジフトハナバチ *Am. dulcifera* (Cockerell) ではともに比較的大型種で、花粉運搬器官である脛節には剛毛が密生している。

4. 花粉の放出様式と花蜜の分泌様式，分泌量，糖度と糖重量

ハナミョウガ属3種の雄性先熟花では、前述のように花粉は開花後に時間を置かずに放出されるが、雌性先熟花では午後に放出される。両花における花粉の放出量の経時的変化については明らかにしていない。花粉は開葯後に逐次放出され（雄性期中逐次放出型）、開葯初期に訪花した送粉者には多量に付着していた。

花蜜の分泌は、雄性先熟花と雌性先熟花間では分泌時刻に差異はなさそうである。分泌量、糖度と糖重量はTable 1に示した。花蜜の分泌量は、大きい花型をもつゲットウでもっとも多かった。本種では花蜜は蕾のときから分泌され、開花直後の花でも相当量の貯蜜が見られた（23.1±3.1 μl ）。その後も日没を迎えても分泌は継続された。最終的には35.9±10.5 μl にも達した。これに対して、開花後は糖度はほぼ一定値（約37%）で経

緯した。しかし、日没前には減少しているように見える。一方、糖重量は緩やかに継続的に増加していたので、花蜜の分泌は開花後も継続していたことになる。夜間に測定した花では花蜜量が減少し、糖度と糖重量の極端な減少が見られた。さらに、翌日閉花した花では花蜜量はもとより糖度と糖重量がさらに減少した。これらの減少は、不要になった花蜜を明らかに再吸収されていることを証左している（昼間継続分泌・夜間再吸収型）。傳田ほか（2009）によるゲットウの花蜜の分泌パターンと糖濃度の経時変化は、筆者らのそれらとほぼ一致する。

イリオモテクマタケランとアオノクマタケランでは花蜜の分泌量は類似していた。異なる点は、ともにゲットウの半分以下であった。両種においても、午後に向かい花蜜量の増大が認められた。興味深いことに、アオノクマタケランだけは糖度の増大がともなった。夕刻には52.2±1.3%にも達した。イリオモテクマタケランでは、ほかの2種よりも糖度が低かった。アオノクマタケランの花蜜糖度は3種のうちでは最大であった。イリオモテクマタケランとアオノクマタケランでは開葯前にも相当量の花蜜の分泌がある。雌性期は開葯後であることから考えると理解しがたい現象である。雄性期に向けて継続訪花を促すための前投資ではないかと考えられる。

植物では、通常生理的制約から花蜜腺からは35%以上の濃度の糖の分泌は困難とされている（Corbet, 1978）。これ以上の糖度をもつ花蜜は、乾燥による水分の蒸散による濃縮によるものと考えられている。蜜腺が露出した花や隠されていない花では、空気の温度や湿度の影響を受けて糖度に変化しやすい（Corbet, 1978; Kakutani *et al.*, 1989）。これらに対して、蜜腺が隠蔽されている花では糖度は一定に保たれやすい（Corbet and Willer, 1981）。Hannan *et al.* (2005) による西表島における花冠が発達した漏斗状花の *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC（シユウカイドウ科）での調査では、41.0~50.5%もの高糖濃度であることが報告されている。高濃度の花蜜を分泌する花種もあることになる。

アオノクマタケランでは生育場所がもっとも暗

Table 1. Nectar amount, sugar concentration and sugar weight in three species of *Alpinia*.¹⁾

| Species | Date of time examined | Nectar amount (μ l) | Sugar concentration (%) | Sugar weight (μ g) | N |
|-------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|----|
| <i>zerumbet</i> | May 22, 2007 | | | | |
| | 9:00-11:25 | 23.1 \pm 3.1 | 37.1 \pm 1.0 | 9.9 \pm 1.5 | 17 |
| | 12:00-14:45 | 30.2 \pm 6.1 | 37.0 \pm 1.7 | 12.9 \pm 3.0 | 14 |
| | 15:30-18:00 | 25.7 \pm 10.7 | 37.8 \pm 1.9 | 12.0 \pm 5.0 | 15 |
| | 18:30-19:20 | 35.9 \pm 10.5 | 32.3 \pm 3.6 | 13.0 \pm 3.6 | 14 |
| | May 23, 2007 | | | | |
| | 22:00- ²⁾ | 27.9 \pm 5.8 | 13.6 \pm 2.0 | 4.0 \pm 1.1 | 4 |
| | May 20, 2007 | | | | |
| | 12:50- ³⁾ | 19.0 \pm 4.1 | 3.5 \pm 3.2 | 0.7 \pm 0.4 | 7 |
| <i>flabellata</i> | May 21, 2007 | | | | |
| | 9:40-11:10 | 8.5 \pm 1.3 | 32.3 \pm 1.2 | 3.1 \pm 0.5 | 9 |
| | May 23, 2007 | | | | |
| | 9:15-10:15 ⁴⁾ | 4.7 \pm 1.5 | 3.0 \pm 0.7 | 0.1 \pm 0.0 | 8 |
| | 14:20-15:20 | 9.5 \pm 1.9 | 29.0 \pm 2.5 | 3.1 \pm 0.8 | 8 |
| | 17:00-17:55 | 11.8 \pm 1.9 | 25.5 \pm 2.4 | 3.3 \pm 0.6 | 9 |
| <i>intermedia</i> | May 23, 2007 | | | | |
| | 10:20-12:10 ⁴⁾ | 3.9 \pm 1.1 | 42.3 \pm 2.5 | 2.0 \pm 0.6 | 6 |
| | 10:20-12:10 | 4.1 \pm 0.5 | 43.3 \pm 1.2 | 2.1 \pm 0.3 | 7 |
| | 15:50-16:50 | 6.7 \pm 1.2 | 47.4 \pm 2.5 | 3.8 \pm 0.6 | 8 |
| | 18:10-19:00 | 10.2 \pm 2.8 | 52.2 \pm 1.3 | 6.5 \pm 1.8 | 9 |

¹⁾ Flower clusters were kept in bags to prevent from visitation by insects.

²⁾ Bloomed on the day, but labellum was still open.

³⁾ Bloomed on previous day and labellum was closed.

⁴⁾ Bloomed on previous day, but labellum was not closed.

く、狭い花冠をもつ花型と関連があるのかも知れない。両種において、翌朝前まで開いた花では花蜜量と糖度の減少が見られた。ゲットウと同じように花蜜の再吸収が起こるらしい。アオノクマタケランでは少なくとも、翌日のほぼ午前中までは訪花者が資源として十分に利用できる状態を保っていた。これは、3種のなかでは本種の開葯時刻が最遅であると関連していると考えられる。

5. 訪花昆虫相と構成種の日周活動

Table 2 にはハナミョウガ属3種において定期的に採集した訪花昆虫の種名と個体数を示した。特化した花型と特異な生育場所を反映して訪花昆虫相はきわめて単純であった。3種におけるそれぞれの訪花者の優占率を加藤 (1952) の百分率法

で求めて Fig. 20 に示した。訪花者の内訳を見ると、ゲットウでは最多の8種の訪花者を記録した。図中で平均出現率 (12.5%) を越えた訪花者を優占種と見做せる。ミナミスジボソフトハナバチが最優占種で、その個体数は全個体の59.8%を占めた。イリオモテクマタケランでは5種のハナバチ類が採集された。平均出現率 (20.0%) を越えたミナミスジボソフトハナバチで、その個体数は全体の66.7%であった。アオノクマタケランでもイリオモテクマタケランと同じであった。本種においても、平均出現率 (25.0%) を越えた優占種はミナミスジボソフトハナバチだけで、個体数は全体の89.3%を占めた。ハナミョウガ属3種に共通してミナミスジボソフトハナバチが唯一の優占種であった。比較的に日当たりのよい環境で生育す

Table 2. The number of individuals of flower-visitors of three species of *Alpinia* in Iriomote Island.

| Time of sampling ¹⁾ | <i>Lastiglossomb tropicum</i> | <i>L. zipangu</i> | <i>Megachile yacymaensis</i> | <i>Angella dulcifera</i> | <i>Am. urens</i> | <i>Ceratina okinawana sakishimensis</i> | <i>Xylocopa albinothus</i> | <i>Apis mellifera</i> | <i>Campomeriella annulata</i> | Total | Weather/temp./RH(%) /illumination (kl) ²⁾ |
|--------------------------------|-------------------------------|-------------------|------------------------------|--------------------------|------------------|-----------------------------------------|----------------------------|-----------------------|-------------------------------|-----------|------------------------------------------------------|
| <i>zerumbet</i> | | | | | | | | | | | |
| 7:15-7:30* | 3 ♀ | | | 1 ♀ 1 ♂ | 10 ♀ 1 ♂ | | | | | 14 ♀ 2 ♂ | Cloudy/26.0/70/9.2 |
| 8:15-8:30 | | | | 4 ♀ 4 ♂ | 22 ♀ 6 ♂ | 1 ♀ | | | | 27 ♀ 10 ♂ | Fine/27.3/60/11.6 |
| 10:15-10:30 | | 1 ♀ | | 1 ♀ 1 ♂ | 6 ♀ 1 ♂ | 3 ♀ | 1 ♀ 2 ♂ | | 2 ♀ | 14 ♀ 4 ♂ | Fine/28.2/55/16.5 |
| 13:15-13:30 | 1 ♀ | | | 1 ♀ 1 ♂ | 6 ♀ | 2 ♀ | 1 ♀ | 1 ♀ | 1 ♀ | 13 ♀ 1 ♂ | Fine/31.0/51/12.0 |
| 15:15-15:30 | | | | 2 ♀ | 3 ♀ | | 1 ♀ | 2 ♀ | | 8 ♀ | Fine/30.3/52/6.5 |
| 17:00-17:15 | | | | 1 ♀ | 3 ♀ | | | | | 4 ♀ | Fine/31.0/76/- |
| Total | 4 ♀ | 1 ♀ | 1 ♀ | 10 ♀ 7 ♂ | 50 ♀ 8 ♂ | 6 ♀ | 3 ♀ 2 ♂ | 3 ♀ | 3 ♀ | 80 ♀ 17 ♂ | |
| <i>flabellata</i> | | | | | | | | | | | |
| 8:00-8:15* | | | | 1 ♂ | 9 ♀ 2 ♂ | | | 3 ♀ | | 12 ♀ 3 ♂ | Fine/23.3/95/1.1 |
| 9:00-9:15 | | | | 3 ♂ | 2 ♀ 2 ♂ | | | | | 2 ♀ 5 ♂ | Fine/24.4/75/2.6 |
| 11:00-11:15 | | 1 ♀ | | 1 ♂ | 12 ♀ 5 ♂ | | | | | 13 ♀ 6 ♂ | Fine/24.0/88/1.4 |
| 14:00-14:15 | | | | | 3 ♀ 1 ♂ | | 1 ♀ | 2 ♀ | | 6 ♀ 1 ♂ | Fine/27.4/67/1.3 |
| 16:00-16:15 | | | | | 1 ♀ | | | 6 ♀ | | 7 ♀ | - |
| 17:45-18:00 | | | | 1 ♂ | 5 ♀ 2 ♂ | | | 3 ♀ | | 8 ♀ 3 ♂ | Fine/25.4/76/1.0 |
| Total | | 1 ♀ | | 6 ♂ | 32 ♀ 12 ♂ | | 1 ♀ | 14 ♀ | | 48 ♀ 18 ♂ | |
| <i>intermedia</i> | | | | | | | | | | | |
| 8:00-8:30* | | | | | | | | | | 1 ♀ | Ditto as in <i>flabellata</i> |
| 9:00-9:30 | | 1 ♀ | | | 3 ♀ 1 ♂ | | | | | 4 ♀ 1 ♂ | |
| 11:00-11:30 | | | | | 5 ♀ 1 ♂ | | | | | 5 ♀ 1 ♂ | |
| 14:00-14:30 | | | | | 8 ♀ 3 ♂ | | 1 ♀ | | | 9 ♀ 3 ♂ | |
| 16:00-16:30 | | | | | | | | | | 0 ♀ 0 ♂ | |
| 17:45-18:15 | | | | | 1 ♀ 2 ♂ | | | 1 ♀ | | 2 ♀ 2 ♂ | |
| Total | | 1 ♀ | | | 18 ♀ 7 ♂ | | 1 ♀ | 1 ♀ | | 21 ♀ 7 ♂ | |

¹⁾ Sampling was done on May 20, 2006 and May 21, 2006 (with *) on which sunny day for 15 minutes (by 2 persons) or 30 minutes (by one person).

²⁾ Intensity of illumination was measured at shaded place. Climatic records were as same as in *A. flabellata*, because both communities were growing at similar sites.

るゲットウでは訪花種の種類数と各訪花者の個体数がほかの2種よりも多かった。アオノクマタケランにおいて訪花者の種類数と各訪花者の個体数は最小であった。これは本種の群落がほかの2種に比べ小さく、かつ株当たりの開花数が少ないことと、もっとも薄暗い環境で生育していることに起因してると考えられる。

ハナミョウガ属3種におけるミナミスジボソフトハナバチにおける日周活動を見ると (Table 2), 時間帯はゲットウでは7:15~8:30 (全個体数の67.4%) で、アオスジフトハナバチも同じ時間帯において最多であった。イリオモテクマタケランでは11:00~14:15 (47.7%), アオノクマタケランでは11:00~14:30 (68.0%) であった。訪花者が昼以降に多いイリオモテクマタケランとアオノクマタケランでは花蜜分泌と花粉放出の両パターンと関連がありそうである。ゲットウでは訪花個体数の経時変動と花蜜分泌と花粉放出の両パターンとの一致が明白であった。

主送粉者のミナミスジボソフトハナバチ活動時

間帯は明らかにしていないが、2006年5月22日にサンプリングを開始した7:15にはすでにゲットウにおいて訪花が観察された。この時刻以前に活動は開始されたと考えられる。活動は日没直前まで継続された。同日のゲットウでの観察によると、最後の訪花は19:25で、気温と照度はそれぞれ24.1℃と240 luxであった。イリオモテクマタケランとアオノクマタケランの林床群落では晴天日の昼間でも照度は150 luxに過ぎなかった。この暗い環境でも、ミナミスジボソフトハナバチの採餌が観察された。

6. 採餌行動と花粉の付着場所・付着量

メスバチにおける花粉の付着場所とその量は送粉者によって異なった。送粉能力ある送粉者においても、もっとも多くの花粉が付着していた部位は花型と送粉者の体型の対応関係が異なった。この部位が吸蜜行動中に柱頭へ接触する。花粉と付着部位と結実率との間には当然関連性がある。皿状花 (dish- to bowl-shaped blossom) であるゲン



Figs. 16–19. Foraging posture of three species of flower-visiting bees observed on flowers of *Alpinea intermedia*. 16: *Amegilla urens* female (dorsal thorax attached on the stigma); 17: *Xylocopa albinooutus* female (ditto). 18 and 19: *Apis mellifera* worker (stealing nectar without touching any part of her body on the anther and stigma).

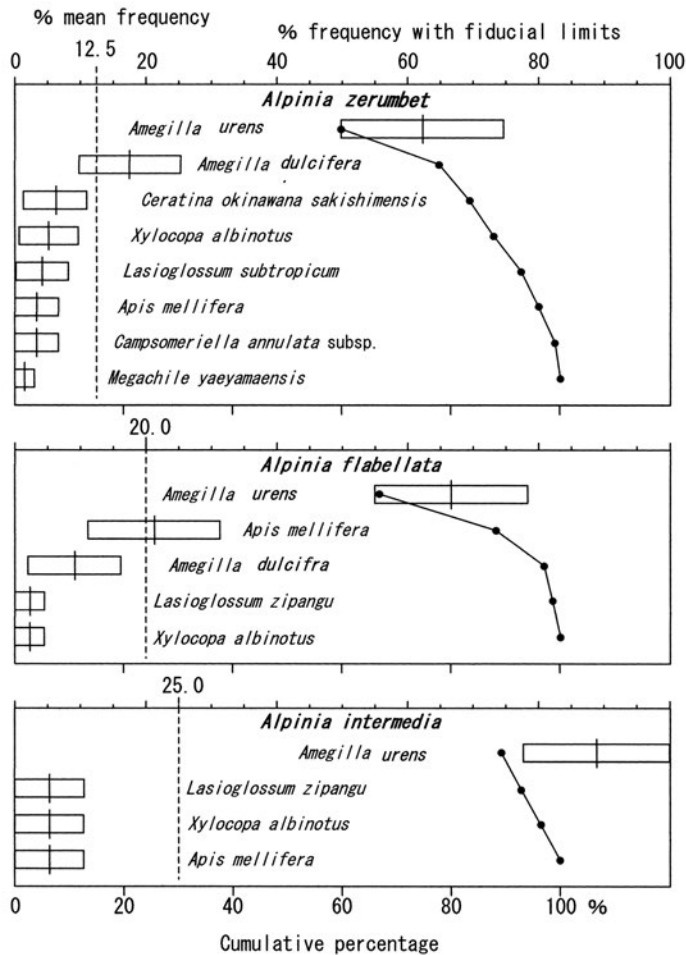


Fig. 20. Relative abundance of flower-visiting species shown by the occurrence provability method in *Alpinia zerumbet* (upper), *A. flabellata* (middle) and *A. intermedia* (lower). Mean percentage ratio of each species is given by a short vertical line on each horizontal bar, which indicates fiducial limit ($p=0.95$ for both upper and lower limits). Vertical line at left is reciprocal of the number of species collected multiplied by 100.

ノシヨウコ *Geranium thunbergi* では、送粉者の体の腹面に付着した花粉がもっぱら柱頭に接触することから、体長と1回当たりの訪花による結実率との間に高い相関があるとされている (Kandori, 2002)。同じように、リングでも腹部スコopaに花粉を運搬し、この部分が常時柱頭と接触するマメコバチ *Osmia cornifrons* (Radoszkowski) と、花卉上に着地して盗蜜をするセイヨウミツバチでは、訪花回数によって結実率と種房内の種子数に顕著な相違がもたらされることが証明されている (前田・北村, 1981)。両論文では花粉が付着する部位の面積、花粉の付着量さらにその部位が

柱頭に接触する頻度が結実率と関連性があることを証左している。ゲットウを訪花したヤエヤマキバラハキリバチ *Megachile yeyamaensis* Yasumatsu et Hirashima, ミナミスジボソフトハナバチとアオスジフトハナバチでは最多量の花粉が胸部背面に、アカアシセジロクマバチ *Xyloopa albinotus* Matsumura では頭頂に、イリオモテクマタケランを訪花したミナミスジボソフトハナバチ, ヤエヤマキバラハキリバチ, セイヨウミツバチではともに頭頂に付着していた。アオノクマタケランを訪花したミナミスジボソフトハナバチ (Fig. 16) とアカアシセジロクマバチ (Fig. 17) では胸部背

面に付着していた。これら最多量の花粉の付着部位は採餌活動でも観察された。ミナミスジボソフトハナバチとアオスジフトハナバチ、アカアシセジロクマバチの3種においてもオスの訪花個体数は少なかったが3種のハナミョウガ属への訪花が認められた (Table 2)。オスでも吸蜜行動と花粉の付着部位はメスのそれと同じで、同じ送粉様式をもつことから同等の送粉能力があると考えられる。ハナバチ類における雌雄間の送粉能力の差異は、もっぱら訪花の恒常性と頻度の相違によってもたらされる (前田ほか, 2004)。

ゲットウを訪花したヒメハラナガツチバチ *Campsomeriella annulata* subsp. においては体のどの部位も花粉の付着が見られなかった。また、短吻のため盗蜜もできなかった。本種の訪花は偶発的であろう。セイヨウミツバチはイリオモテクマタケランとアオノクマタケランを一時的に日が当たる株だけを偶発的に訪花した。本種においてはゲットウとアオノクマタケランでは花粉の付着が見られなかった (Fig. 18, 19)。本種の訪花は盗蜜である。

小型のハナバチ類について見ると、ゲットウを訪花したアネッタイチビコハナバチ *Lasioglossum subtropicum* Sakagami, Miyanaga et Maeta とサキシマツヤハナバチ *Ceratina okinawana sakishimaensis* Shioakwa, イリオモテクマタケランとアオノクマタケランにおいても訪花したジバングコハナバチ *L. zipangu* Ebmer et Sakagami は体のどの部分もまったく柱頭には接触しなかった。ゲットウを訪花したアネッタイチビコハナバチは蜜腺の前にあるバリケード (蜜標) によって阻まれて吸蜜ができなかった。もう1種の長舌バチのサキシマツヤハナバチでも吸蜜ができない。両種は盗花粉 (pollen thief) を行った。また、ジバングコハナバチは両クマタケランから吸蜜はできないが盗花粉を行った。しかし、これらの3種は小型のハナバチ類は、一般に大型の花粉を利用しないので、これらの訪花はサキシマツヤハナバチを除けば2種の訪花は恒常的ではないように思える。しかし、花粉採餌の際に偶発的に体の一部が柱頭に接触することはありうる。上述のセイヨウミツバチの盗蜜者タイプは、Inouye (1980) と加

藤 (1993) が区分した窃盗型者 (nectar thief) に該当する。

ハナミョウガ属3種を訪花したハナバチ類のなかで、これらの種の花粉運搬毛に多量の花粉の集積されていた種にはミナミスジボソフトハナバチとアオスジコシフトハナバチがあった。両種が葯からどのようにして花粉を後脚の脛節花粉運搬毛へ集積するのかは観察していない。おそらく、胸部背面あるいは頭頂に付着した大量の花粉をグルーミングして花粉運搬毛へ移動集積させていると思われる。これらの種では花蜜だけでなく、花粉も育子に利用されていることになる。しかし、ほかの大・中型のヤエヤマキバラハキリバチとセイヨウミツバチの花粉運搬毛 (花粉箆) に花粉の集積は見られなかった。ヤエヤマキバラハキリバチ、セイジロアカアシクマバチとセイヨウミツバチの3種はハナミョウガ属の3種を蜜源としてももっぱら利用しているように思われる。スジボソフトハナバチとアオスジコシフトハナバチにおいても、花粉が消費された花では吸蜜だけであろう。

7. 訪花者の形態形質と送粉様式

花冠口が狭いイリオモテクマタケランとアオノクマタケランでは、大型の訪花者のハチ頭部を花冠口内へ侵入できないので、吸蜜においては蜜腺に到達を可能にするのは口吻長 (中舌+下唇前基節) だけが機能する。一方、花冠口の広いゲットウでは頭部を前方に伸ばすことができるので、口吻長+頭長が有効に機能する。

前田ほか (2004) は、ハマゴウ *Vitex rotundifolia* (クマツヅラ科) において柱頭に接触する送粉者の体上における花粉の付着部位と送粉様式の関係を検討し、その付着部位によって、1) 頭頂送粉型、2) 胸部背面送粉型と3) 腹部スコーパ送粉型に区分している。1) と2) はの相違は主としてハナバチ種のもつ頭高の位置差で決定されるとしている。この表現は同じようにのど状花のハナミョウガ属にも適用できる。これによると、高い送粉能力は大型ハナバチ類4種で認められた。ゲットウにおける送粉様式は、ヤエヤマキバラハキリバチ、ミナミスジボソフトハナバチ、アオスジフトハナバチによる胸部背面送粉型、アカアシセジロ

クマバチによる頭頂送粉型である。イリオモテクマタケランにおける送粉様式は、ミナミスジボソフトハナバチ、アオスジフトハナバチ、セジロアカアシクマバチによる頭頂送粉型、アオノクマタケランにおける送粉様式は、ミナミスジボソフトハナバチ、アオスジフトハナバチ、セジロアカアシクマバチによる胸部背面送粉型である。

前田ほか（2004）が調査したハマゴウにおける主要送粉者間においては、頭頂あるいは胸部背面のいずれかに多量の花粉が付着することが知られている。上述のように、種間における頭頂の位置差によるもので、頭高の高い種ほど吸蜜行動に当たり吸蜜前に頭頂が葯に接触するからである。ゲットウにおける送粉者間でも頭頂と胸部背面の花粉付着部位の相違も同じように頭頂の位置の高さによる。

送粉者と花植物がもつそれぞれの諸形態形態間において対応する形態形態に関わる送粉機能については、報告されたいくつもの論文がある。長吻のマルハナバチ属 *Bombus* と管状花のもつ両形態形態のマッチングについては鈴木和雄博士の一連の研究がある。ハッカ属 *Isodon*（シソ科）のイヌヤマハッカ *I. umbrosa* とミヤマヒキオコシ *I. shikokuana* の2種とそれらの変種の間には、花管長に対応した口吻長をもつマルハナバチ類があり、口吻を通じた花選択が両種の送粉生態型（pollination ecotype）の分化をもたらしたと言う（Suzuki, 1992）。また、ママコナ *Melamphyrum roseum* var. *japonicum*（ゴマノハグサ科）とその送粉者である3種のマルハナバチ類との間には、口吻長の長短順に対応しナガマルハナバチ *B. consobrinus* Dalbom（花粉の付着部位は顔面）、トラマルハナバチ *B. diversus* Smith（頭頂）、ミヤママルハナバチ *B. honshuensis* Takalcü（前胸背面）では花粉の付着部位が異なり、訪花回数には葯内の花粉の残量（持ち出し量）と結実率との間には関連性がある。訪花1回目について見ると、花粉の持ち出し量は頭頂に花粉が付着するトラマルハナバチでは有意に多いが、結実率は前胸背面に付着するミヤママルハナバチで高い。しかし、訪花回数が増加するにつれて花粉の持ち出し量と結実量とも一定化するのので、初回の訪花が重要で

あるとしている（Hiei and Suzuki, 2001）。さらに、上述と同じ3種のマルハナバチ類を送粉者にもつトウギボウシ *Hosta sieboldiana*（ユリ科）で、1回の訪花による花粉の持ち出し量と柱頭への花粉の付着量の調査で、両者とも送粉者（ともに花粉は胸・腹部背面）の種間では差異がないとしている。また、花とマルハナバチ類のもつ諸形態サイズの分析から短い広口花冠部が柱頭への花粉の付着に、また広い広口花冠部が葯からの花粉の持ちだしに重要な機能を果たすとしている（Suzuki *et al.*, 2002）。

ほかにも、手塚（1995）は鐘状花をもつツツジ科のウラジオヨウラク属 *Menziesai*、ドウダンツツジ属 *Enkianthus*、アセビ属 *Piers*、スノキ属 *Vaccinum* の4属9種における花と訪花者のもつ形態形態の主成分分析で、花冠口に対応した口器その周辺の顔面の形態も関与して送粉者を選択され、さらに花蜜の分泌パターンに対応した活動型をもつ種類が主要な有力送粉者になるとしている。

ハナミョウガ属3種においても花と送粉者のもつ形態形態の対応関係から、柱頭に花粉が付着する部位においてその付着量の多い種ほど有力送粉者と見做せる。しかし、花と送粉者のもつ形態形態のうち、両者のもつどの部位が特に送粉機能に関わるかについては、Suzuki *et al.*（2002）の手法に従い、花とそれぞれの送粉者を個別に対応させ、それぞれの送粉者が葯から持ち出す花粉量と柱頭へ接触させた花粉量の測定が必要である。また、送粉様式別あるいは種別の送粉能力の評価については、訪花回数と関連させた結実率の究明が必要である。

総合論議

2002年～2007年の西表島におけるミナミスジボソフトハナバチの訪花植物調査では、メスはハナミョウガ属3種だけが記録されている（前田ほか, 2010; Miyanaga *et al.*, 2011）。一方、アオスジフトハナバチはさまざまな花種で採集されている（前田ほか, 2010）。ミナミスジボソフトハナバチはあたかも狭食性（oligolectic）のように見えるが、別の西表島と沖縄本島での調査ではノボタン *Melastoma candidum*（ノボタン科）、クサトベ

ラ *Scaevola sericea* (クサトベラ科) においても花粉・花蜜の採餌が観察されている(前田, 未発表). 本種はアオスジフトハナバと同様に広食性種 (polylectic) である.

Linsley (1958) はハナバチ類の訪花性を狭食性と広食性に分けた. ほかに, ゼネラリスト (generalist) とスペシャリスト (specialist) と言う用語がある. 狭食性種はすべてスペシャリストで, 広食性種はゼネラリストに対応する. 後者でも, 主採餌 (majoring, Heinrich, 1976) を通じて恒常的に同一花植物からきわめて効率よく採餌を行う送粉者はスペシャリストと呼べる. ハマゴウの数ある訪花者 (17科43種) のうち, 主訪花者のキヌゲハキリバチ *Megachile kobensis* Cockerell はスペシャリストとされている. スペシャリストとなりうる条件として, 次のものがある(前田ほか, 2004). 1) 営巣場所と生育場所が同一または近接していること. 2) 活動期と開花期が一致していること. 3) 活動時間帯と花粉の放出・花蜜の分泌様式との間に対応性があり, 訪花頻度が開花期間を通じて恒常的に高いこと. 4) 両者をもつ諸形態形質にマッチングが見られること. 5) 柱頭に接触する体の部位の多量の花粉の付着があること. 6) 採餌効率がスペシャリストではゼネラリストに比べて優れていること.

ハナミョウガ属3種と主送粉者であるミナミスジボソフトハナバチの間における上述の6つの条件が適合するかどうかを以下に検証する.

1) については, ハチの営巣場所 (Miyanaga *et al.*, 2011) と林端・林床性のハナミョウガ属3種の生育場所は隣接している. ハチはこれら3種を好んで訪花する.

2) については, ハチの活動期 (前田ほか, 2010) は4月中旬から6月末までである. また, 開花期は3種とも4月上・中旬から6月上旬で, 両者の期間は大半が重複している.

3) について, 高頻度の訪花時間帯はゲットウでは7:15~8:30, イリオモテクマタケランでは11:15~14:15, アオノクマタケランでは11:00~14:30, これらの時間帯はそれぞれ花のもつ花粉放出と花蜜の分泌パターン (花粉は開花前半集中放出型, 花蜜は昼間継続分泌型・夜間

吸収型) と対応している (Table 1, 2). 3種のハナミョウガは花粉の放出時間帯と花蜜の分泌時間帯を異にすることで同一種の送粉者をめぐる花種間での競争を避けている.

4) ハチのもつ口吻長と頭頂あるいは胸高, ハナミョウガ属3種がもつ唇弁から柱頭までの距離, 両者の諸形態形質間にマッチングがある. 花と送粉者 (ハチ) の両方をもつ諸形態形質間のマッチングについては, 送粉者の諸形態形質の分析から論じた論文がある. マルハナバチ類で, 正準判別分析でこのグループでは種間ではもとより同種間でも個体サイズの変異に対して, 各個体が利用する花植物種が決まり, 花植物種がもつ資源の分割利用がもたらされる (Inoue and Kato, 1992; 井上, 1993). ほかに, 狭食性種を含む複数種のハナバチ類を送粉者としてもつ花植物種で次の研究がある. 1つはタニウツギ *Weigera hortensis* (スイカズラ科) とウグイスカグラ *Lonicera gracilipes* (同) で, それぞれスペシャリストで狭食性のホオナガヒメハナバチ *Andrena halictoides* Smith とコガタホオナガヒメハナバチ *A. lonicerae* Tadauchi et Hirashima をもつ. これらの狭食性種のもつ形態形質の主成分分析で, ほかの訪花者のハナバチ類のそれらとは独立した分布域を占める (林原ほか, 2011). もう1つはウツギ *Deutozia cerata* (ユキノシタ科) で, 2種のスペシャリストの狭食性のウツギヒメハナバチ *A. prostomias* Pérez とコガタウツギヒメハナバチ *A. tsukubana* Hirashima において, 花と両送粉者の諸形態形質の主成分分析がある. ウツギヒメハナバチよりも小型のコガタウツギヒメハナバチは小型の花のウツギを利用すること, また両種ともそれぞれ類似した体サイズをもつヒメハナバチ類があり, これらの形態形質の分布域は重複し, 狭食性でなくとも優れた送粉能力をもつことが示唆されている (前田, 2000).

5) についてはゲットウとアオノクマタケランでは最多量の花粉が付着したハチの胸部背面が, またイリオモテクマタケランでは同様な状態でハチの頭頂が柱頭に接触する. その花粉量はほかの送粉者よりも多かった.

6) については, 採餌効率は日あたり活動時間

数, 1花当たりの採餌所要時間, 1回当たり訪花で得られる花粉量と花蜜量などで評価できる。ミナミスジボソフトハナバチの活動時間は, ほかの訪花者と異なり早朝から日没までの12時間余りにも及ぶ。後の2つの事項については今回は計測していないが, 観察ではハナミョウガ属3種すべてにおいて花当たりの採餌所要時間(訪花速度)は明らかに最速であった。ハマゴウのスペシャリストのキヌゲハキリバチは, 訪花者のなかでも花当たりの採餌所要時間が短いことが知られている(前田ほか, 2004)。Stricker(1979)は, *Echium vulgare*(ムラサキ科)のスペシャリストである *Hoplitis anthocopoides*(Schenck)では, ゼネラリストであるほかの4種の訪花者よりも単位時間内により多くの花粉を集めることを証明している。

以上のことから, ミナミスジボソフトハナバチはハナミョウガ属3種の送粉のスペシャリストで, これら3種の受粉の主要な役割を果たしている。

謝 辞

本研究の実施に当たり, さまざまな便宜をお図りいただいた研究代表者の高相徳四郎教授(当時西表プロジェクト研究室, 沖縄県竹富町)に厚くお礼を申しあげる。ハナミョウガ属の種同定をいただいた安田恵子氏(同)と作図(Fig. 20)の労を煩わせた北村憲二博士(鳥根大学名誉教授)に深謝の意を表する。

文 献

Corbet, S. A. (1978) Bees and nectar of *Echium vulgare*. In Richards, W. J. (ed.). *The Pollination of Flowers by Insects*: 21-30. Springer, Berlin.

Corbet, S. A. and P. G. Willer (1981) The nectar of *Juticia* and *Columnea*: Composition and concentration in a humid tropical climate. *Oecologia*, **51**: 412-418.

傳田哲郎・小林 峻・伊澤雅子(2009) ゲットウの開花習性と花蜜分泌に関する予備調査。琉球大学21世紀COEプログラム「サンゴ礁島嶼系の生物多様性の総合解析」平成20年

度成果発表会, PE24.

Faegri, K. and L. van den Pijil (1966) *The Principle of Pollination Ecology*. ix + 249 pp. Pergamon Press. Toronto *et al.*

Hannan, Md. A., Y. Maeta and R. Miyanaga (2005) Nectar robbing behavior of the wasps visited *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC (Bignoniaceae) in Iriomote island (Hymenoptera, Vespidae, Eumenidae), *Chugoku Kontyu*, (18): 55-60.

林原毅一郎・前田泰生・北村憲二(2011) 山陰地方において同所的に分布するスイカズラ科2種, ウグイスカグラとタニウツギにおけるポリネーション・シンドローム。ホシザキグリーン財団研究報告, (14): 1-30.

Heinrich, B. (1976) Flower phenologies: Bog, woodland, and distributed habits. *Ecology*, **57**: 890-899.

Hiei, K. and K. Suzuki (2001) Visitation frequency of *Melampyrum roseum* var. *japonicum* (Scrophulariaceae) by three bumblebee species and its relation to pollination efficiency. *Canad. J. Bot.*, **79**: 1167-1174.

幾瀬マサ(1956) 日本植物の花粉. xi + 303 pp. 広川書店, 東京.

井上民二(1993) 送粉生態系における形質置換と共進化: 137-173. 井上民二・加藤 真(編)「地球共生系4花に引き寄せられる動物」, 平凡社, 東京.

Inoue, T. and M. Kato (1992) Inter- and intraspecific morphological variation in bumblebee species and competition in flower utilization. In Hunter, M., T. Ohgushi and P. W. Pierce (eds.), *Effects of Resources Distribution on Animal-Plant Interactions*: 393-427. Academic Press Inc., San Diego *et al.*

Inouye, D. W. (1980) The terminology of floral larceny. *Ecology*, **61**: 1251-1253,

角谷岳彦(1993) 花蜜の分泌様式と訪花者の利用様式: 79-102. 井上民二・加藤 真(編)「地球共生系4花に引き寄せられる動物」, 平凡社, 東京.

Kakutani, T., T. Inoue and K. Kato (1989) Nectar

- secretion pattern of the dish-shaped flower, *Caytatia japonica* (Vitaceae), and nectar utilization patterns by insect visitors. *Res. Popul. Ecol.*, **31**: 381-400.
- Kandori, I. (2002) Diverse visitors pollinator importance and temporal change in the important pollinators of *Geranium thunbergii* (Geraniaceae). *Ecol. Res.*, **17**: 283-294.
- 加藤陸奥雄 (1952) 生物実験法講座 IX C. 77 pp. 中山書店, 東京.
- 加藤 真 (1993) 送粉者の出現とハナバチの進化: 33-78. 井上民二・加藤 真 (編) 「地球共生系 4 花に引き寄せられる動物」. 平凡社, 東京.
- 北村憲二・前田泰生・高橋公貴・宮永龍一 (2001) キホリハナバチ (ハチ目: ハキリバチ科) の巣構造およびハナバチ類における坑道の直径と胸厚の関係. *Jpn. J. Ent.*, **4**: 49-61.
- Linsley, G. (1958) The ecology of solitary bees. *Hilgardia*, **27**: 543-599.
- 前田泰生 (1992) 熱帯生物資源であるハリナシバチの実用化, 特にハウス作物のポリネーターとしての利用に関する研究. 平成3年度科学研究費補助金 (試験研究B) 研究成果報告書. 77 pp.
- 前田泰生 (2000) 但馬・楽音寺のウツギメハナバチーその生態と保護-200 pp. 海遊舎, 東京.
- 前田泰生・北村泰三 (1981) マメコバチの受粉効果と必要個体数. *ミツバチ科学*, **2**: 65-82.
- 前田泰生・北村憲二・松本圭司・宮永龍一 (2004) 海浜における送粉生態系の保全に関する研究. 2. 山陰地方の海浜植物ハマゴウ (クマツヅラ科) における有剣類の送粉様式. ホシザキグリーン財団研究報告, (7): 275-303.
- 前田泰生・ハンナン Md. A.・宮永龍一・郷右近勝夫 (2010) 島嶼における昆虫媒植物と訪花昆虫の相互関係. ホシザキグリーン財団研究報告, (13): 45-78.
- Miyanaga, R., Y. Maeta and Md. A. Hannan (2011) Notes on the nesting biology of *Amegilla florea urens* (Cockerell) in Iriomote Island, southernmost archipelago of Japan (Hymenoptera, Apidae). *New Entomologist*, **60**: 35-44.
- 島袋敬一 (編著) (1997) 琉球列島維管束植物総覧 (改定版). iv + 855 pp. 九州大学出版会, 福岡.
- 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫 (編) (1982) 日本の野生植物 I. xv + 305 pp. 平凡社, 東京.
- 清水芳孝・郷右近勝夫 (1978) 花蜜の生物学 (3). 遺伝, **32**(6): 51-58.
- Stricker, K. (1979) Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology*, **60**: 998-1009.
- Suzuki, K. (1992) Bumblebee pollination and pollination ecotypes of *Isodon umbrosus* and *I. shikokianus* (Lamiaceae). *Plant Species Biol.*, **7**: 37-48.
- Suzuki, K., I. Dohzono and Y. Fukuda (2002) Pollination effectiveness of three bumblebee species on flowers of *Hosta sieboldiana* (Liliaceae) and its relation to floral structure and pollinator sizes. *Plant Species Biol.*, **17**: 139-146.
- 手塚俊行 (1995) 鐘状花をもつツツジ科植物における誘引・報酬形質と訪花昆虫相. 鳥取大学院連合農学研究科博士論文. 142 pp.
- Tezuka, T. and Y. Maeta (2023) Nectar and pollen thieving of the Brazilian stingless bee, *Nannotrigona testaceicornis* Lepelletier in yellow sweet clover (Hymenoptera, Apidae). *Bull. Hoshizaki Green Found.*, (26): 229-237.