

山陰地方におけるエサキムカシハナバチの営巣生態と
カラスザンショウへの訪花性について

宮永龍一¹⁾・北村 舜²⁾・大對桂一¹⁾・森本健太郎¹⁾

Nesting Biology and Flower Visiting Habits of *Colletes esakii* HIRASHIMA in
Zanthoxylum ailanthoides SEIB. & ZUCC. in Sanin District,
Southwestern Japan (Hymenoptera, Colletidae)

By Ryoichi MIYANAGA, Shun KITAMURA, Keiichi OTUI and Kentaro MORIMOTO

Abstract The biology of *Colletes esakii* was studied in 2007 and 2008 at Tottori Hana Kairo garden (Tottori prefectural flower park), where dense aggregations of nests were found. We analyzed the diurnal foraging activities, nest architecture and pollen resources. The females of *C. esakii* mainly visited on flowers of *Zanthoxylum ailanthoides*. They started their foraging trip at around 9.00 h in the morning when the flowers began to open and returned from the last trip at around 15.00 h. On average, 10.3 provisioning trips were made in a day. Females collected on average 48,537 pollen grains per pollen load and the cells contained 578,050 grains. All of 37 pollen loads analyzed were pure *Zanthoxylum* loads although cells contained less than 4% of pollen grains other than *Zanthoxylum*. Seven nests established in “nest cylinders” (plastic net pipes filled with clay soil) buried at the nesting site were excavated; the main burrow extend more or less horizontally into the steep face. Cells were at the ends of laterals that branched off the main burrow. Up to 15 cells were completed during the foraging period.

Key words: Nest architecture; nest aggregation; flower resource; oligolectic.

はじめに

ムカシハナバチ属のハナバチ類はオーストラリアを除く世界各地からこれまでおよそ330種が報告されている。そのほとんどが地中営巣性であるが、南米・アンデス地方に分布する種では朽木営巣が報告されている (MICHENER, 2007)。エサキムカシハナバチ *Colletes esakii* は、日本に分布する6種のムカシハナバチ属のうちの1種で (多田内・村尾, 2014)、本州、九州、奄美大島に局所的に分布するとされている (松野ら, 2009)。本種の生態については、すでに松野ら (2009) の報告がある。これによると本種は7月中旬～8月下旬に営巣活動期をもつ年1化性の単独性種で、花粉源植物としてもっぱらカラスザンショウを利用することが明らかにされている。筆者らは鳥取県の観光施設「とっとり花回廊」の園内において発見された本種の大規模な営巣集団で調査を行い、付加すべき若干の知見を得たので、その結果について報告する。

¹⁾ 鳥根大学生物資源科学部

²⁾ 千葉県千葉市

調査地と調査方法

1. 調査地の概要

調査は鳥取県西伯郡南部町の観光施設「とっとり花回廊」の園地にあった本種の集団営巣地で行った。「とっとり花回廊」は大山山麓にある日本最大級のフラワーパークで、総面積は50haにおよぶ。直径50mの円形温室(フラワードーム)を中心に北館、南館、西館、東館が配置され、これらが館の名前の由来となっている全長1kmの展望回廊によって結ばれている(図1)。

本園におけるエサキムカシハナバチの営巣は2002年頃から確認されており、調査を行った2007～2008年には園内2か所に大規模な営巣集団が確認された。このうちフラワードーム北西部の丘陵を中心とした集団営巣地(以降、営巣地Aとする)の規模はとくに大きく、野生ハナバチ類の営巣集団としては日本でも最大級のものであった(図2)。巣は樹木が伐採され、北東に開けた丘陵の斜面(斜度15～30度程度)全体に密に分布し、その一部はフラワードーム周辺の芝地にまでおよんでいた。営巣密度の高い場所では、隣接する巣口間の距離はわずか数センチであった。もう1つの営巣集団(営巣地Bとする)は観覧エリア外にあった。ここでは西館へ至る作業道沿いの法面(高さ3m×長さ15m、斜度15～45度程度)に数十巣が営巣されていた(図3)。営巣地の周囲はカラスザンショウなどが生育する2次林であった(図4)。

2. 調査方法

2.1. 営巣活動

営巣活動に関する調査は主として営巣地Bで行った。本種の季節消長を明らかにするため、営巣密度がとくに高い場所に調査区画(0.5m×0.5m)を設け、区画内に創設された巣を対象に活動消長に関する調査を行った。調査は2007年7月26日から8月30日に行った。調査日ごとに区画内に新たに創設された巣の数(新設巣数)、メスの出巣巣が見られた巣の数(活動巣数)、メスの出巣巣が見られなくなった巣の数(活動休止巣数)をカウントした。

カラスザンショウの開花時間帯とメスの日周活動との同調性を明らかにするため、区画内で営巣中のメスを捕えて中胸背に個体識別マークを施し、出巣および帰巣時刻、帰巣時の花粉荷の有無などを記録した。さらに、区画内に営巣している全個体を対象に7:30から15:00にかけての出巣および帰巣個体数を15分おきにカウントし、その活動をモニタリングした。調査は2007年8月8日と8月9日に行った。

2.2. 採餌資源植物の推定

本種のメスはカラスザンショウ以外にも、ホルトノキ(ホルトノキ科)やボタンボウフウ(セリ科)への訪花が報告されている(長瀬, 2004; 松野ら, 2009)。調査地で本種がカラスザンショウ以外の花資源を利用しているかどうかを明らかにするため、1) 後脚の刷毛に集積された花粉荷中の花粉粒、2) 発掘した巣の育房から得た花粉団子中の花粉粒、3) 調査地周辺で採取したカラスザンショウの花粉粒を用いてプレパラート標本を作製し、花粉荷および花粉団子を構成する花粉種の同定を試みた。また、花粉団子の花粉粒に占めるカラスザンショウの花粉粒の割合を明らかにするため、植物種ごとに花粉粒数を求めた。花粉荷については実体顕微鏡下で左右どちらかの後脚から花粉荷を取り外して0.5mlの乳酸中に懸濁したのち、その一部(0.001ml)を血球計算盤に採取して光学顕微鏡下で含まれる花粉粒をカウントした。この作業を1個体あたり10回反復し、得られた平均花粉粒

数を 5×10^3 として花粉荷当たりの総花粉粒数とした。花粉団子については、育房内の幼態ステージが卵あるいは孵化したばかりの幼虫のものを選択し、花粉荷と同様の方法で植物種ごとの総花粉粒数を求めた。調査は2007年および2008年に行った。

2.3. 巣の構造

ムカシハナバチ属はしばしば高密度の営巣集団を形成し、累代的に同じ営巣地を利用する。このような営巣地では土中に多数の育房や育房跡が混在し、正確な巣の構造を明らかにすることが極め



図1-6. エサキムカシハナバチの営巣地と人工営巣基および花蜜量調査の様子。
1：中央ドームとその手前に位置する営巣地A（丘陵部）；2：営巣地Aの中心部；3：営巣地B；
4：営巣地B周辺の2次林；5：営巣地Bに埋設した「ネストシリンダー」；6：カラスザンショウ
の花蜜量の測定の様子。

て困難となる。そこで本研究では著者らが考案した「ネストシリンダー」を用いて調査を行った。「ネストシリンダー」とは市販の暗渠用メッシュ排水管(直径10 cm×長さ50 cm)に営巣地の土砂を充填した営巣基である(図5)。調査は2007年に行った。オスの初見日から7日後の8月2日に、営巣地Bの一角に「ネストシリンダー」を8本まとめて埋設し、ハチの営巣を促した。メスの飛翔活動が見られなくなった8月22日にこれらを発掘し、研究室に持ち帰ったのちに解体した。8本の「ネストシリンダー」から合計7巣が得られた。

2.4. カラスザンショウの開花特性

営巣地B付近の2次林に生育する野生株を対象に、カラスザンショウの開花の推移を調査した。調査日の早朝、調査株の花序の一部をビニールテープでマーキングし、そこに着生していた開花直前の蕾の開花時刻と落花時刻を記録した。マークの際、すでに開花している花があった場合はこれを除去した。このような調査を調査株の同じ花序で毎日繰り返し、日ごとの開花数の推移をモニタリングした。調査は2008年8月6日から8月26日まで2日おきに行った。

カラスザンショウの花蜜分泌量の経時的変化を明らかにするため、開花中の雄花を対象に、時間帯ごとの花蜜分泌量を求めた(図6)。調査前日の夕刻に不織布の袋(28 cm×25 cm)を花序に被せて訪花者を遮断した無訪花区と自然状態の訪花区を設けた。無訪花区では袋かけの際に開花中の花をすべて除去した。翌日の7:00から17:00までの間、両区とも2時間に1回、花蜜をマイクロキャピラリーチューブで採取し、分泌量を測定した。なお、カラスザンショウの花は非常に小さく、1花あたりの花蜜量は微量であったため、複数の花の花蜜量を1本のマイクロキャピラリーチューブに採取し、採取した花数で除したものを1花あたりの花蜜量として取り扱った。

結果および考察

1. カラスザンショウの開花特性

カラスザンショウは離弁花類に属し、雄花は5本の雄蕊、雌花は3心皮性の雌蕊と、それぞれ5枚の花弁および5深裂した萼からなる。雄花、雌花共に花の直径は5 mm程度で、このような小花が散房花序に密生する。本種は一般に雌雄異株とされるが、多くの集団は雄株と両性株からなる雄性両性異株性を示すという(布施, 未発表)。今回の調査地でも雄株とともに両性株が確認された。さらにこれらに加えて雌花のみを咲かせる雌株があった。図7にはこれらの開花の推移を示した。雄株、両性株、雌株それぞれ1株についてモニタリングしたものである。調査した雄株の開花は8月上旬から始まり、そのピークは8月中旬にあった。一方で、雌株の開花は8月中旬から始まり、8月下旬にそのピークがあった。これに対し両性株では、まず雄花の開花ピークが雄株と同様、8月中旬にあり、その後、雌花のピークが見られた。

花の開花時間帯は雄花、雌花ともに8:00~11:00頃であり、雄花では8:00~9:00頃にかけて一斉に開花がみられた。雄花の寿命はほぼ1日であった。図8には雄花の花蜜量の経時的変化を示した。袋掛けを行った無訪花区の花の花蜜量は開花が始まる時間帯である9:00頃ピークがあった。一端、減少した花蜜量はその後漸増し、15:00~17:00頃にかけて急増した。訪花区の花でも同様の傾向が認められたが、とくに9:00と17:00の花蜜量が無訪花区よりも著しく低かった。これは訪花昆虫による吸蜜の結果と考えられた。

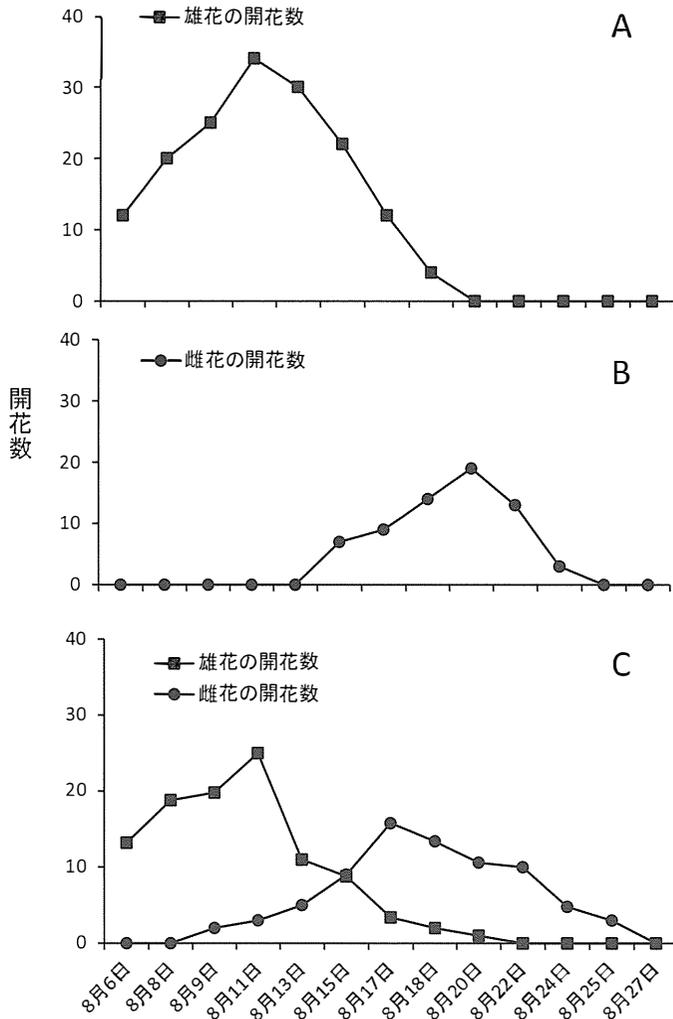


図7. カラスザンショウのマークした花序における開花の推移。
 A: 雄株における雄花の開花数; B: 雌株における雌花の開花数;
 C: 両性株における雄花と雌花の開花数。

2. エサキムカシハナバチの営巣活動

図9には調査区内に創設された新巣および活動巣の数の季節的推移を示した。本種は九州北部(北九州市)では年1化性で、成虫の活動期は7月中旬～8月下旬とされている(松野ら, 2009)。山陰地方においても、成虫の出現期は以下に述べる夏季のみであったことから、生活史は年1化性で推移するものと考えられる。

調査地における2007年のオスの初見日は7月23日であった。調査を開始した8月4日には区画内にすでに活動巣が30巣見られた。その後、新巣の創設は8月中旬まで続いた(図9)。巣が創設されてから花粉荷搬入が終了するまでの日数、すなわち巣当たりの平均営巣日数は6.3日(N=7)であった。調査区内では営巣活動が終了した巣に他のメスが侵入し、貯食を再開することがしばしば観察された。これは完成巣の主坑を利用して、営巣活動を行っているものと考えられた。調査区内で観察し

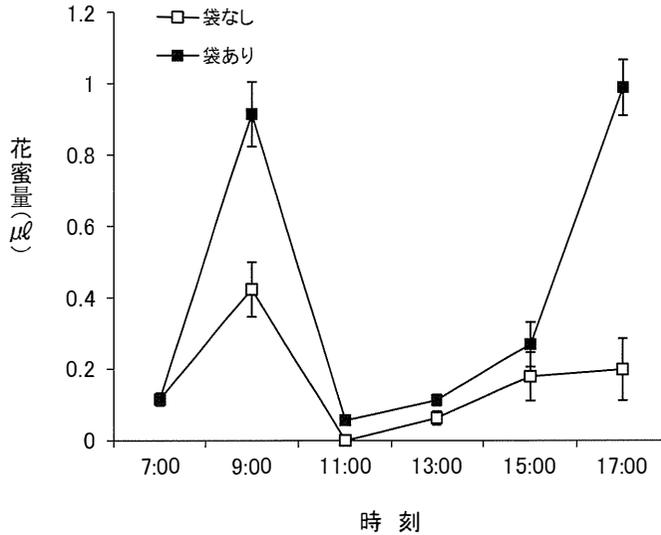


図8. カラスザンショウの雄株の雄花における花蜜量の経時的変化。
午前7時台については、カラスザンショウ花上に訪花昆虫が全く見られなかったため袋の有無とは無関係に花蜜量を測定した。

た1巣では最初のメスが営巣を終了したのち、2度にわたって別のメスがこのような主坑の再利用を行った。

図10は調査区画内の巣を対象にカウントしたメスの出巣および帰巣数の推移、図11はマークした巣におけるメスの日周活動を示したものである。図10から明らかなようにメスの花粉採餌はカラスザンショウの開花とともに始まり、そのピークは9:00~10:00頃にあった。午後にも採餌を行う個体が散見されたが、本調査地では15:00以降に出巣する個体はほとんど見られなかった。ただし、松野ら(2009)は北九州における本種の日周活動性が午前と午後ピークをもつ二山型であることを示している。

図12には採餌から帰巣したメスが持ち帰った花粉荷の花粉粒数の経時的変化を示したものである。調査した帰巣個体の花粉荷はすべてカラスザンショウの花粉粒で構成されていた(N=37)。花粉荷当たりのカラスザンショウの花粉粒数は平均48,537粒(N=37)であった。育房内の花粉団子もほぼカラスザンショウの花粉粒のみで構成されていたが(平均構成比率は97.8%, N=16)わずかに他種の花粉粒の混入も認められた。花粉団子当たりの花粉粒数は平均578,050粒(N=16)であった。

3. 巣の構造

本種の巣の構造についてはすでに根来(1986)および松野ら(2009)の報告がある。ここでは「ネストシリンダー」に営巣された7巣について調査した結果を簡単に述べるにとどめる。図13には7巣のうち1巣の構造を示した。主坑は斜面に対してほぼ直角に掘削され、その末端部には貯食中の育房があった。これ以外の育房は主坑から分岐した側坑の末端にあった。もっとも地表部に近い育房は地表からおよそ70mm、深い育房は350mmの位置にあった。主坑の直径は平均7.63±0.60mm(N=3)、側坑のそれは7.67±0.48mm(N=5)であった。主坑および側坑の内壁は押し固められていたが、コハナバチ科などと比較すると、その表面は荒いものであった。これはムカシハナバチ属(*Colletes*)のメスが腹端に尾節板(pygidial plate)を欠くためである(BATRA, 1980)。地中営巣性ハナバチ類の多くは尾

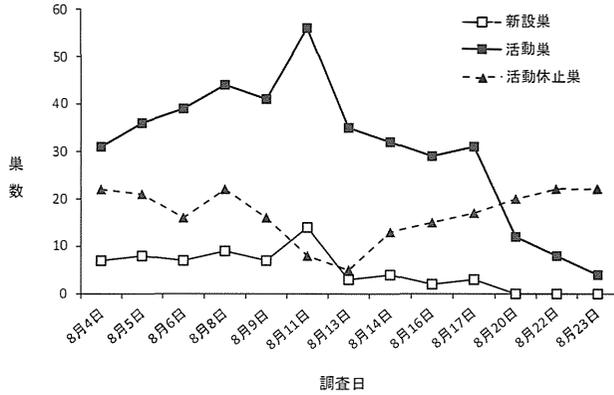


図9. エサキムカシハナバチの新設巣数、活動巣数および放棄巣数の季節的推移。

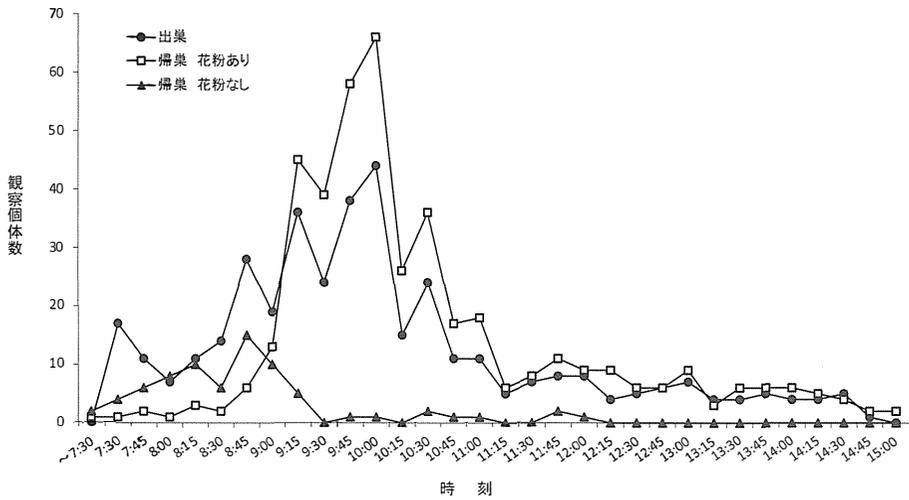


図10. エサキムカシハナバチの採餌個体の出巢数および帰巣数の日内変動。

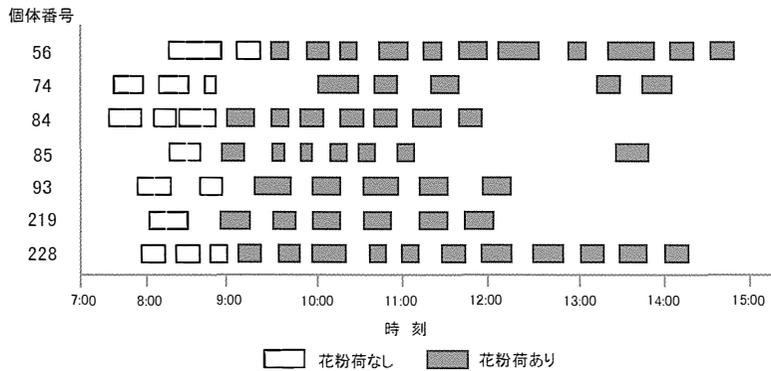


図11. エサキムカシハナバチのマーク個体の日周活動。

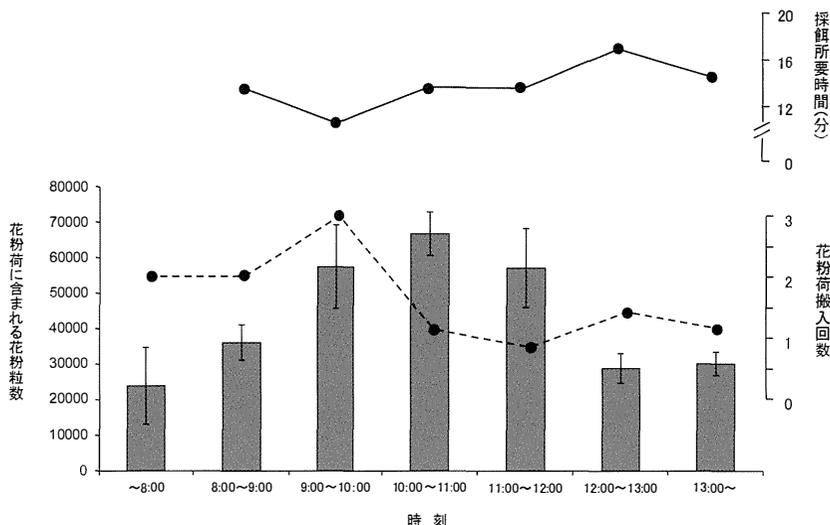


図12. エサキムカシハナバチの花粉荷の花粉粒数、採餌所要時間、花粉荷搬入回数の日内変動。
花粉搬入回数および採餌所要時間はマークしたメスを対象に測定した。なお午前8時前の採餌所要時間は測定していない。

節板を用いて坑道壁や育房壁を滑らかに押し固めることが知られている (BATRA, 1964; 宮永, 2001)。

発掘した7巣すべてで育房は側坑の末端に1個作製されていた。巣当たり育房数は平均 8.9 ± 3.6 個 (N=7)であった。岩田 (1971)によると、ムカシハナバチ属の育房配列はMALYSHEV (1935)の停止分岐型 (stationary branched type) か後退分岐型 (regressive branched type) に区分されるという。一方、前田 (2000)はMALYSHEV (1935)をもとにヒメハナバチ属の巣型を6つのタイプに分類し、このなかで基点分岐型と非基点分岐型を設けている。前者は停止分岐型に相当し、主坑の末端部を基点とし、そこから複数の側坑が分岐するもので、育房はその末端部に1個作製される。後者は主坑のさまざま位置から側坑が分岐し、その末端に育房が1個作製されるものである。育房が作成される順序によっていくつかのサブタイプがあり、後退分岐型は育房が巣の深部から浅部の順に作成されるタイプとなる。エサキムカシハナバチの巣は非基点分岐型に相当するものと考えられたが、育房の作製順については不明瞭であった。

育房は底部が丸みを帯びた涙滴型で内壁にはセロファン状の薄膜によるコーティングが施されていた (図14)。これはDufour腺に含まれるマクロラクトンに由来するとされ (HEFERZ, 1979, 1987)、唾液腺分泌物に含まれる酵素によって縮重合し、ポリマーが生成すると考えられている (TORCHIO *et al.*, 1988)。コーティングは側坑の一部にまで及んでいた。育房のサイズは長軸が 15.8 ± 2.6 mm (N=39)、最大幅が 10.5 ± 1.3 mm (N=39)であった。また、コーティングされた側坑の長さは 6.2 ± 2.5 mm (N=39)であった。育房内の貯食物は多重の薄膜で形成され、蓋がけされた袋状の構造物の中にあっ (図14)。育房の構造およびコーティングの状態はBATRA (1980)や郷右近 (1982)と同様であった。

まとめ

山陰地方ではエサキムカシハナバチの営巣集団がしばしば発見されるものの (たとえば大畑ら, 2010)、その分布は局所的と考えられている。これは日本各地でハナバチ類を対象として実施されている定期・定量調査において、本種の採集記録が乏しいことからもうかがえる。営巣場所としては

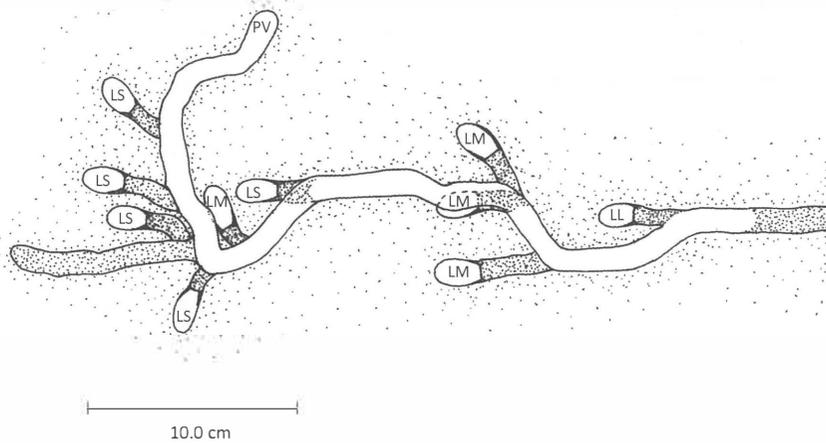


図13. ネストシリンダーに営巣されたエサキムカシハナバチの巣の構造。
LS：小型幼虫；LM：中型幼虫；LL：大型幼虫；PV：貯食中の育房



図14. エサキムカシハナバチの育房(左)と貯食物(右).

他の地中営巣性ハナバチ類同様、日当たりのよい裸地を好むとされる(松野ら, 2009). 自然状態でこのような場所は少ないことから、大規模な営巣集団は道路の法面や公園など、何らかの人手が加わった場所で発見されることが多い.

今回の調査ではとっとり花回廊内の2か所で営巣集団が発見された. このうち営巣集団 A は中央ドームに隣接した丘陵にあった. 中央ドームを中心に敷設された全長1kmの円形回廊の内側エリアにカラスザンショウは無く、一方で多くの開花植物が植栽されていた. このような営巣環境下においても、メスの日周活動性はカラスザンショウの雄花の開花と強い同調性が見られ、本種は専らカラスザンショウを花粉源として利用していた. 本種の訪花植物としてはこのほかに、マメ科のツクシハギ(富樫, 1986)、セリ科のボタンボウフウ(長瀬, 2004)、ホルトノキ科のホルトノキ(松野ら, 2009)が報告されている. ただし、これらの植物においてメスが花粉採餌を行っていたのかどうかは明らかでない. 本種がカラスザンショウのみを花粉源として利用することは、すでに松野ら(2009)も述べている.

ハナバチ類が示す訪花植物への忠実性(fidelity)は2つのカテゴリーに区分される. すなわち高い採餌効率を維持するために個体レベルで同種植物を連続的に訪問する「定花性(flower constancy)」

と種レベルで花粉源が特定の植物分類群に限定される狭食性 (oligolecty) である。後者の定義については、利用する植物群が近縁 (同一の科あるいは亜科) の1~4属に限定されるなどが提唱されている (CANE & SIPES, 2006)。今回の調査でメス37個体から得られた花粉荷は、すべてカラスザンショウの花粉粒で構成されていた。また、育房内の貯食物もほとんどがカラスザンショウの花粉粒で構成されていた。これらが個体レベルで発現される定花性に基づく結果とは考えにくい。多くの植物が開花している園内であえてカラスザンショウにのみ訪花していることなどを考え合わせると、本種はカラスザンショウに対して定義上、狭食性ということになる。貯食物にはわずかに他の花粉粒も観察されたが、CANE & SIPES (2006) は狭食性種であっても利用植物以外の花粉粒の偶発的な混入 (contamination) は生じ得るとし、その比率が全体の5-10%程度であれば狭食性と見なせるとしている。

ムカシハナバチ属の狭食性については、MÜLLER & KUHLMANN (2003, 2008) や BISCHOFF *et al.* (2003, 2005) の報告がある。このうち MÜLLER & KUHLMANN (2008) はその進化的要因として、花粉に含まれるアルカロイドなど有害な2次代謝物質の影響を生理的に克服したことを示唆している。食植性昆虫の食性進化に関しては、餌植物の2次代謝物質への生理的適応がその他の植物の利用能力とトレードオフの関係にあったとも言われている (CONNELL & HAWKINS, 2003; SINGER, 2008)。その一方で、狭食性のハナバチ類では、本来の花粉源と異なる植物の花粉を用いて作成した人工餌を与えても幼虫が健全に成長することが報告されている (WILLIAMS, 2003; PRAZ *et al.*, 2008)。したがってこのようなトレードオフが成立したかどうかについては検討を要する。カラスザンショウについてみると、セイヨウミツバチが夏季の花粉源として本種をさかんに利用していることなどから、花粉に有害な2次代謝物質が含まれている可能性は低いものと推察される。カラスザンショウの小花は単純な放射相称で、形態的にみても訪花者を制限する強い選択圧が作用しているとは考えにくい。このような事例はウツギヒメハナバチとウツギ類の関係においてもみることができる。

花回廊の営巣集団は2002年頃から目立ち始め (中村, 私信), 調査を行った2008年頃をピークに急速に衰退し、現在は小規模な営巣集団が散在しているに過ぎない。単一の花粉種を利用する本種が短期間のうちに巨大な営巣集団を形成すれば、当然のことながら花資源は一気に不足することが予想される。本種の局所的な分布の背景にはこのような特徴的な個体群の動態が関連しているのかもしれない。

謝 辞

とっとり花回廊の職員の方々、とりわけ調査の実施にあたってさまざまな援助をいただいた太田雅巳氏、足立仁志氏、野口幹也氏に心から御礼申し上げます。また、エサキムカシハナバチの営巣集団の存在について情報を提供していただいた元とっとり花回廊職員の中村博行氏 (現鳥取県園芸試験場)、カラスザンショウの繁殖生態に関して貴重な未発表の情報をご教示くださった布施静香博士 (京都大学) に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- BATRA, S. W. T., 1964. Behavior of the social bee, *Lasioglossum zephyrum*, within the nest (Hymenoptera: Halictidae). *Insectes Sociaux*, 11: 159-186.
- , 1980. Ecology, behavior, pheromones, parasites and management of the sympatric vernal bees

- Colletes inaequalis*, *C. thracicus* and *C. validus*. *Journal of Kansas Entomological Society*, 53:509–538.
- BISCHOFF, I., K. FELTGEN & D. BRECKNER, 2003. Foraging strategy and pollen preferences of *Andrena vaga* (PANZER) and *Colletes cunicularius* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Hymenoptera Research* 12: 220–237.
- , E. ECKELT & M. KUHLMANN, 2005. On the biology of the ivy-bee *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH, 1993 (Hymenoptera, Apidae). *Bonner Zoologische Beiträge*, 53: 27–35.
- CANE, J. H. & S. SIPES, 2006. Characterizing floral specialization by bees: Analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In WASER, N. M. & J. OLLERTON (eds.), [*Plant-Pollinator Interactions- From Specialization to Generalization*.] pp. 99–122. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- CONNELL, J. H. & B. A. HAWKINS, 2003. Herbivore responses to plant secondary compound: a test of phytochemical coevolution theory. *The American Naturalist*, 161: 507–522.
- 郷右近勝夫, 1982. ババミツバチモドキ (*Colletes babai* HIRASHIMA et TADAUCHI) の生態に関する研究. げんせい, 42: 19–32.
- HEFETZ, A., 1987. The role of Dufour's gland secretions in bees. *Physiological Entomology*, 12: 243–253.
- , H. M. FALES & S. W. T. BATRA, 1979. Natural polyesters; Dufour's gland macrocyclic lactones from brood cell laminesters in *Colletes* bees. *Science*, 204: 415–417.
- 岩田久二雄, 1971. 本能の進化—蜂の比較習性学的研究—. 503pp. 真野書店, 神奈川.
- 前田泰生, 2000. 但馬・楽音寺のウツギヒメハナバチ その生態と保護. 198pp. 海游舎, 東京.
- MALYSHEV, S. I., 1935. The nesting habitat of solitary bees. A comparative study. *EOS*, 11: 201–309.
- 松野翔一・尾田沙織・村尾竜起・多田内 修, 2009. エサキムカシハナバチ (ハチ目: ムカシハナバチ科) の生態学的研究. 九州大学大学院農学研究院学芸雑誌, 64(1): 7–18.
- MICHENER, C. D., 2007. *The Bees of World*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. 953pp.
- 宮永龍一, 2001. 日本産3種のコハナバチ類における社会構造とその成立過程に関する研究. 139pp. 鳥取大学大学院連合農学研究科・平成12年度博士論文.
- MÜLLER, A. & M. KUHLMANN, 2003. Narrow flower specialization in two European bee species of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Apoidea: Colletidae). *European Journal of Entomology*, 100: 631–635.
- , & M. KUHLMANN, 2008. Pollen hosts of western palaeartic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the Asteraceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95: 719–733.
- 根来 尚, 1986. エサキミツバチモドキの営巣に関する位置観察. 蜂友通信. 24: 1–2.
- 長瀬博彦, 2004. 神奈川県昆虫誌 III. ハチ目. 神奈川県昆虫談話会, 1241–1326.
- 大畑純二・皆木宏明・前田泰生, 2010. 日本から新たに発見されたクロゲンセイの若干の生態的知見. 鳥根県立三瓶自然館報告, 8: 13–15.
- PRAZ C. J., A. MÜLLER & S. DORN, 2008. Host recognition in a pollen specialist bee: evidence for a genetic basis. *Apidologie* 39: 547–557.
- SINGER, M. S., 2008. Evolutionary ecology of polyphagy. In TILTON, K. J. (ed.), [*Specialization, speciation, and radiation. The evolutionary biology of herbivorous insects*.] pp.29–42, University of California Press, Berkeley, CA.
- 多田内 修・村尾竜起 (編), 2014. 日本産ハナバチ図鑑. 479pp. 文一総合出版, 東京.
- 富樫一次, 1986. ツクシハギの訪花昆虫. 石川県農業短期大学報告書, 16: 1–3.
- TORCHIO, P. F., G. E. TROSTLE & D. J. BURDICK, 1988. The nesting biology of *Colletes kincaidii* Cockerell

(Hymenoptera: Colletidae) and Development of its immature form. *Annals of the Entomological Society of America*, 81(4): 605–625.

WILLIAMS N. M., 2003. Use of novel pollen species by specialist and generalist solitary bees (Hymenoptera: Megachlidae). *Oecologia*, 134: 228–237.