

亜熱帯産サキシマツヤハナバチ *Ceratina (Ceratinidia) okinawana sakishimensis* SHIOKAWA には休眠性があるか?

前田泰生¹⁾・林原友紀²⁾・岩田眞木郎³⁾・宮永龍一⁴⁾

Does a Small Carpenter Bee, *Ceratina (Ceratinidia) okinawana sakishimensis* SHIOKAWA, Occurring in Subtropical Region, Overwinter as Dormant Adults (Hymenoptera, Apidae)?

By Yasuo MAETA, Yuki HAYASHIBARA, Makio IWATA and Ryôichi MIYANAGA

Abstract *Ceratina okinawana sakishimensis*, occurring in subtropical region, is multivoltine and overwinters at adult stage. To prove the existence of adult diapause of this species, newly emerged adults were reared in petri-dishes kept at 26°C and 4 different illumination intensities (5,000 lx, 20,000 lx, 50,000 lx, and 100,000 lx) under both long (16L: 8D) and short day lengths (8L: 16D). However, diapause was not induced at any treatment. Vitellogenic oocytes were also found in some adults even in the winter period. These findings show that *C. o. sakishimensis* is not diapausing in winter. The cease of oviposition activity seems to be arisen by lower temperatures from November to February. It was also proved that ovarian development was conspicuously inhibited by lower temperatures below 22°C.

Key words: Diapause; ovarian conditions; life cycle: voltinism; overwintering; subtropical region; small carpenter bee; *Ceratina*.

はじめに

多くの昆虫は繁殖活動や発育に不適な条件が持続する環境では、リスクから免れるためにほかの適切な環境へ移動するか、または休眠して逆境に耐えるかの、生活史戦略を備えている。休眠は周期性をもつ温度の季節変化に対応できる手段である。中緯度に生息する昆虫には日長を休眠誘起のシグナルとして利用する種が多い。日長のほかにも、温度、照度、餌の量、水分(乾燥)、生息環境での込み合いなども休眠誘起の要因となる。

オキナワツヤハナバチ *Ceratina (Ceratinidia) okinawana* MATSUMURA et UCHIDA は東南アジアの亜熱帯域(トカラ海峡以南からバシー海峡以北)に広く分布する(VECHT, 1952; 塩川, 1977)。最近、本種は分布域に対応して3亜種に区分され、八重山諸島産はサキシマツヤハナバチ(以下、サキシマ) *C. (C.) okinawana sakishimensis* SHIOKAWA とされた(SHIOKAWA, 1999; 塩川, 2001)。沖縄本島産の別亜種のオキナワツヤハナバチ(オキナワ) *C. (C.) okinawana okinawana* MATSUMURA et UCHIDA は3化性とされている(OKAZAKI, 1987; SAKAGAMI & MAETA, 1989)。サキシマも3化性と推測されている(岩田, 未発表)。オキナワとサキシマはともに成虫越冬である。しかし、これら2亜種を温帯域の松江市で飼育すると、越冬は同じ成虫態であるが活動期間の短縮にともない2化性となる(SAKAGAMI & MAETA, 1995)。オキナワとサキシマは冬期中(11月~1月)でも交尾や訪花活動を行う。これに対して、同亜

¹⁾ 松江市東津田町2168-218 ²⁾ 大阪府茨木市太田3-14-7-3 ³⁾ 東海大学阿蘇教養教育センター

⁴⁾ 鳥根大学生物資源科学部

属の温帯域に生息する1化性のヤマトツヤハナバチ (ヤマト) *C. (C.) japonica* COCKERELL とキオビツヤハナバチ (キオビ) *C. (C.) flavipes* SMITH は冬期は全く訪花活動をしない。また、越冬態である成虫の休眠は兩種とも低温処理で覚醒される (MAETA *et al.*, 1993)。

本論文ではサキシマの越冬成虫における休眠性の有無を、1) 日長と照度を調節した休眠誘起実験と、2) 冬期における巣内の成虫と野外で訪花していた成虫の卵巣の発達と退化状況の調査の2点から究明した。さらに、3) 温度と照度が卵巣発育に及ぼす影響と、4) 野外における産卵活動の開始と終息時期を明らかにした。ほかにも、5) 野外での成虫の活動時間帯を恒温器内で飼育した成虫の活動時間帯から推測した。

材料および方法

1. 日長による休眠誘起

実験に用いたサキシマは1995年6月に西表島 (北緯24度20分) で採集した成虫を松江市に所在する島根大学構内 (北緯35度28分) の温室内で飼養した子孫である。材料はメスがほぼ産卵を終了させた同年7月2日に、巣を解体して得られた幼態を個体別に管ビン (直径: 9 mm; 深さ: 30 mm) に移し、暗黒下の室温で保管して羽化させた。羽化後の成虫は長日区 (16L: 8D) と短日区 (8L: 16D) に分け、MAETA *et al.* (1993, Fig. 1) がヤマトツヤハナバチで用いた同じ装置の平シャーレ (直径: 90 mm; 高さ: 20 mm) を用いて26°Cに調節した恒温器内で飼育した。餌として、ミツバチの花粉団子と糖度を30~40%に希釈したハチ蜜を与えた。飼育期間は前産卵期に相当する1ヵ月間とした。シャーレ内には重ね合わせた段ボールを巣の代用となるシェルターとして与えた。

休眠性の有無は卵巣の発達状態から判断した。卵巣は1ヵ月間の飼育後に解剖によって摘出した。カルノアで固定した摘出卵巣は、GÔUKON *et al.* (1987) の手順に従い石炭酸チオニンで丸染した後に、ホーロースライドグラスにシダーオイルで包埋して検鏡した。卵巣の発達と退化状態は4対の卵巣小管の最基部の計8個の卵母細胞で代表させた。卵母細胞の発育と退化ステージはKURIHARA *et al.* (1981) に従い、以下の表示に従った。発育卵はその進行順に前卵黄形成卵 (I), 卵黄形成卵 (II), 成熟卵 (III), 完成卵 (IV) の4つに、また退化卵はI' (Iからの退化), II' (IIからの退化), III' (IIIからの退化) の3つにそれぞれ区分した。休眠中の個体では卵黄形成は起こらない (WIGLESSWORTH, 1936; MAETA *et al.*, 1993)。したがって、I または I' だけあるいはこれらの両方をもつメスは休眠個体、II, II', III, III' のいずれかをもつものは非休眠個体とした。

2. 照度および温度と卵巣発育

照度が卵巣発育に及ぼす影響は上述の休眠誘起実験で設けた長・短日両区にそれぞれ4つの異なる照度区 (5,000 lx, 20,000 lx, 50,000 lx, 100,000 lx) を併設した。各処理区における卵巣の発達度を比較するために、それぞれの処理区 of 全個体を対象に最大サイズの卵母細胞 (8個の最基部卵母細胞のなかの1個) の長軸長を測定した。

温度が卵巣発育に及ぼす影響は次のように行った。上述の休眠誘起実験に用いた同じ個体群の巣を1995年の7月下旬に解体し、巣内の幼態を摘出して飼育した。幼態の飼育は休眠誘起実験と同じ方法によった。羽化した成虫は長・短日区に分け、それぞれ12°C, 16°C, 20°C, 26°Cに設定した4温度区で飼育した。ただし、照度は20,000 lxで統一した。26°C以外の3つの温度区では、成虫の採餌活動開始温度 (24°C, 前田, 未発表) より低いため、ハチが摂食を十分の行わないので、これらをそれぞれの温度区に移す前にあらかじめ26°Cで5日間、長日 (16L, 8D) 条件下で花粉と糖度

30～40%に希釈したハチ蜜を与えて摂食を促した。その後、1ヵ月間は長・短日下ともそれぞれの設定温度区へ戻したが、4日おきに1日は26°Cに移し、同じように摂食を促した。合計36日間の飼育後に成虫を解剖して卵巣の発達と退化を調査した。同時に、各処理区間における卵巣の発達度合いを比較するために、全個体を対象に、最大サイズの卵母細胞の長軸長を測定した。

3. 幼態の発育消長

幼態の季節的発育消長を明らかにするために、西表島の網取において1994年～2000年の7年間にトラップ巣を野外にセットした。巣材には約50 cmに切断したセイタカアワダチソウ *Solidago altissima* の枯茎を用い、これらを土壌を詰めたバケツに突き刺した。巣は長期滞在ができななかつたので、これらのトラップ巣は年度を違えて、2月から12月までの間に月に一度回収して、内部の幼態の構成比率を明らかにした。調査日は1994年7月13日、1995年6月27日、同年10月24日、1996年2月23日、同年5月26日、同年9月7日、1997年4月27日、1999年3月27・28日、同年8月23日、同年12月26日、2000年11月28日で、計11回である。

4. 冬期における卵巣の状況

冬期の成虫は西表島の網取においてこの時期でも開花しているモンパノキ *Argusia argentea*、ハマオモト *Crinum asiaticum*、ハマアズキ *Vigna marina* などの花上で採集した。また、網取にセットしたトラップ巣を回収して、これからも入手した。花上での採集日は1992年11月8日、1995年1月21・22日、1996年2月17日、1999年12月27日であった。巣の回収日は1996年2月23日、1999年12月26日、2000年11月28日であった。材料不足を補うために、ほかにも西表島と石垣島において、花上での採集と自然巣(ススキ *Miscanthus sinensis* とクサトペラ *Scaevola sericea* の枯枝に営巣)の回収で成虫を入手した。入手日は1995年12月27日～30日であった。これらの花上と巣の解体で得られた成虫はできるだけ早く卵巣を摘出して卵母細胞の発達と退化状況を調査した。

5. 成虫の活動時間帯

成虫の日周活動パターンは規則的に連日活動しないサキシマでは野外観察からは求めにくい。成虫の活動時間帯を明らかにするために、温室で飼育した西表島産のものを材料として用いた。羽化後のメス15個体を9月9日から9月17日までの9日間にわたり、長日(16L: 8D、照明時間: 5:00～21:00)、温度28°C、照度72,000 lxに調節した恒温器内で飼育して、観察を行った。成虫の飼育方法は休眠誘起実験のそれと同じで、平シャーレ内に餌と段ボールを重ねたシェルターを配置した。活動状況は明期に、時間帯ごとに1時間あたり数回の観察で計測したシェルターから出現していた個体数で表した。

結果および考察

1. 日長による休眠誘起

平シャーレ内での飼育のため、花資源植物や営巣基を与えることはできなかった。これが原因で、すべての卵母細胞は完成卵(IV)にまで発育せずに成熟卵(III)まで発達したが、このステージ(III')で退化した。休眠中であるの証しとなるステージIまたはI'の卵母細胞をもつメスは休眠個体とみなすことができる。成虫態休眠が存在するとすれば、それは短日下で誘起されると考えられる。しかし、表1に示すように短日区ではどの照度下でも休眠率は100%ではなかった。このこと

Table 1. Ovarian conditions and rate of diapause in *Ceratina sakishimensis* reared at 5 different light intensities under both long and short day lengths.

Treatment		Rate of each stage of oocytes (%) ²⁾							Rate of diapause (%) ³⁾	Mortality (%)	N
Day length (hr)/ light intensity (lx) ¹⁾		I	I'	II	II'	III	III'	III+III'			
Long day length (16L: 8D)	5,000	20.0	0.0	70.0	10.0	0.0	0.0	0.0	20.0	0.0	10
	20,000	0.0	0.0	83.3	0.0	16.7	0.0	16.7	0	0.0	6
	50,000	0.0	0.0	36.4	9.1	45.5	9.1	54.6	0	8.3	12
	100,000	0.0	0.0	68.4	5.3	10.5	15.8	26.3	0	4.8	21
Short day length (8L: 16D)	5,000	12.5	0.0	75.0	12.5	0.0	0.0	0.0	12.5	0.0	8
	20,000	50.0	0.0	40.0	0.0	10.0	0.0	10.0	50.0	0.0	10
	50,000	8.3	0.0	58.3	0.0	25.0	8.3	33.3	8.4	0.0	12
	100,000	14.3	9.5	38.1	19.0	14.3	4.8	19.1	21.1	13.6	22

¹⁾ Newly emerged female adults were reared at 26°C for one month.

²⁾ The basalmost oocytes in 4 pairs of ovarioles were examined, and percentage of each developing (stages I, II and III) and degenerating oocytes (stages I', II' and III') was obtained by total 8 oocytes of total number of individuals examined.

³⁾ Those individuals which have only either stages I or I' and both were regarded as are diapausing.

No significant difference of the rate of diapause was obtained among different intensities under both long and short day lengths ($p > 0.05$, PEARSON'S chi-squared test revised by YATES)

から、短日下でも休眠は誘起されなかったことになる。しかし、長・短日区とも異なる照度間において休眠率には有意差がなかったが ($p < 0.05$, イェーツ補正ピアソンのカイ二乗検定), 長日下の 5,000 lx 区と短日下のすべての照度区において、一部の個体で休眠の判定基準に従えば、あたかも休眠中とみなされる個体があった。これらの個体は休眠中ではなく、何らかの要因で卵巣が発育しなかったと考えられる。1つには照度が関与したと考えられる。ステージ III と III' の合計の抱卵率が高い個体が見られた処理区は最も卵巣が発達していたとみなすことができる。日長の長短に関係なく、低照度の 5,000 lx 区と 20,000 lx 区では III と III' 合計の抱卵率が著しく低い傾向がある。これは後述のように低照度がハチの摂食活動に影響を及ぼしたことを示唆している。

島根大学構内の温室で飼養したオキナワの2化期は、8月26日 ±10日 (産卵終息日の範囲は8月17日から9月12日) に産卵を終息させた (SAKAGAMI & MAETA, 1995)。この時期の日長は約13時間で、あたかも日照時間の漸減で産卵が終息したかのように見える。沖縄本島では10月中旬まで産卵が認められている (日長は約11.5時間, OKAZAKI, 1987)。一方、サキシマについてみると西表島において巢内に卵が存在するのは9月上旬頃までで、これ以降では見られなかった (図2)。西表島での調査では調査頻度が低く、かつ調査巣数も少なかった。同島における実際の産卵終息時期はもっと後であろう。オキナワとサキシマの産卵終息の要因は日長ではなく、下述のように季節推移にともなう気温の漸減的低下による卵巣発育の抑制によるものと考えられる。

2. 照度および温度と卵巣発育

照度 (温度は一定の26°C) と卵母細胞のサイズの関係をみると (表2), 短日区では照度の高低と卵母細胞のサイズとの間には関連性が認められなかった。これに対して、長日区の 50,000 lx と 100,000 lx では、これよりも低い照度よりも卵母細胞のサイズが有意に大きかった ($p < 0.05$, ボンフェロニの多重比較テスト)。長日下では高照度が卵巣の発育を明らかに促進させていることがわかる。

次に、12°C, 16°C, 20°C と 26°C の4つの異なる温度区 (照度は 20,000 lx で一定) で飼育したハチの卵母細胞の発育状況を見よう (図1)。26°C 以外の3温度は採餌活動開始温度よりも低いので、摂食

Table 2. Size of the most developed oocytes in ovary of *Ceratina sakishimensis* reared at 5 different light intensities under both long and short day lengths.

Treatment		Length of oocytes (mm)		N
Day length (hr)/ light intensity (lx) ¹⁾		Range	Mean±SD ²⁾	
Long day length (16L: 8D)	5,000	0.30–0.95	0.75±0.19 ^a	10
	20,000	0.45–1.65	0.95±0.39 ^{ab}	6
	50,000	0.55–1.50	1.18±0.37 ^b	11
	100,000	0.85–1.35	1.18±0.19 ^b	21
Short day length (8L: 16D)	5,000	0.30–1.00	0.70±0.25 ^a	8
	20,000	0.30–1.15	0.61±0.32 ^a	10
	50,000	0.50–1.25	0.89±0.27 ^a	12
	100,000	0.20–1.50	0.86±0.40 ^a	19

¹⁾ Newly emerged female adults were reared at 26°C for one month.

²⁾ Significant difference was obtained between different letters in each long and short day lengths ($p < 0.05$, BONFERRONI's multiple comparison test).

を促すため随時26°Cで加温した。この処理を行ったにもかかわらず、これらの3温度区では長・短日下とも卵巣の発育はきわめて悪かった。12°C区ではすべての個体が、また16°Cと20°C区でも多くの個体(66.8%～90%)がステージIの卵母細胞しか抱卵していなかった。これらに対して、26°C区では成熟卵母細胞(III)まで発達が認められた。採餌活動開始温度以下の気温では卵巣の発育が明瞭に停滞することを示している。図2には各温度における最大卵母細胞サイズと各ステージの卵母細胞(I, II, III)の平均サイズも示した。本図によると、採餌活動開始温度以下の12°C, 16°C, 20°Cの3区では卵巣の発育の停滞を反映して、卵母細胞のサイズは小さかった。これに対して、26°C区では卵母細胞の急速な発育が見られた。これらの傾向は日長の長短と関係なく認められた。26°C区では最大卵母細胞の平均サイズから判断すると、これらの大半は卵黄形成卵(II)に相当し、成熟卵(III)にまで達した卵母細胞は少なかった。その原因は飼育日数が短かったことにあると考えられる。卵巣の発育が顕著に進行した26°C区について見ると、長・短日下間で各ステージの卵母細胞の構成比率に有意差が認められた($P < 0.05$, イェーツ補正ピアソンのカイ二乗検定)。これも長日下ではハチの摂食活動が短日下のそれよりも活発化することを暗示している。

3. 巢内の幼態の季節的出現消長

図3には西表島におけるサキシマの巢内での幼態の構成比率を季節別に示した。冬期(11月～2月)には幼態は全く存在せず、母バチと若バチの成虫だけであった。産卵は3月下旬にはすでに認められ、9月上旬には終息しているように見える。また、産卵期は年内に複数回あることがわかる。巢あたりの平均育房数は最大を記録した1997年4月27日でも、 7.8 ± 2.6 個であった。サキシマを含め「育房の清掃行動」を行うツヤハナバチ類は、後産卵期までは死亡した虫体、排泄物、残渣物を育房間の仕切壁中に埋め込んで巢外へ掃き捨てない(坂上・前田, 1986)。しかし、ツヤハナアシブトコバチ *Hockeria maetai* HABU が寄生した寄主の虫体は掃き捨てられることなく、そのまま育房内に残されている(前田, 2002)。したがって、サキシマでは巢あたりの育房数は必ずしも産卵数と一致しない。

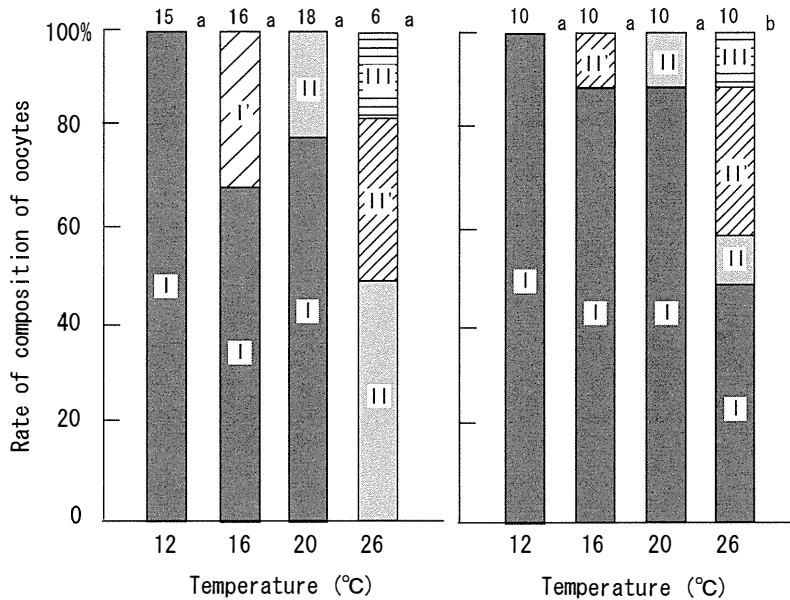


Fig. 1. Ovarian conditions of *Ceratina okinawana sakishimensis* reared at 4 different temperatures under both long (16L: 8D, left) and short day lengths (8L: 16D, right). Newly emerged female adults were reared under 20,000 lx for 36 days. The basalmost oocytes in 4 pairs of ovarioles were examined, and percentage of each developing (stages I, II and III) and degenerating oocytes (stages I', II' and III') was obtained by the rate of total 8 oocytes of total number of individuals examined. Numerals on the histograms show the number of individuals examined. ■: Previtellogenic oocyte (I); ▨: Degenerating from I (I'); □: Vitellogenic oocyte (II); ▩: Degenerating from II (II'); and ▤: Mature oocyte (III). Significant difference is shown by different letters between the same temperatures under long and short day lengths ($p < 0.05$, PEARSON's chi-squared test revised by YATES).

同胞種であるオキナワの沖縄本島における産卵期間は3月下旬から10月中旬までである (OKAZAKI, 1987). 調査回数を増加させれば, サキシマでもオキナワと同じように産卵期間はもっと後まで継続することが明らかになると考えられる. オキナワは3化性で, 各世代の同一個体がそれぞれ2回の産卵期をもつ. 2度目の産卵期は1化期では年内に, 2化期では越冬後にある. 3化期のそれは越冬後に初回の産卵期をもつ (OKAZAKI, 1987; SAKAGAMI & MAETA, 1989).

4. 冬期における卵巢の発育と退化

サキシマの成虫は雌雄とも冬期でもさまざまな花資源植物において訪花が観察された. この時期のメスの採餌は産卵のための貯食ではなく, 母子共存期で見られる巣仲間への給餌のためである (SAKAGAMI & MAETA, 1985). 花上と巣内で採集した個体には世代の異なる母バチと娘バチが存在した. 卵巢の解剖調査では世代は区別していない. 11月初旬から2月下旬までの間に解剖した個体の卵巢内の卵母細胞の状況は次の通りであった (表3). 発達卵の大半は前卵黄形成卵 (I) であった. さらに, 退化卵の大半はI'であった. しかし, 冬期にあたる1995年12月27~30日, 1996年2月17日, 1996年2月23日に解剖した個体のなかには, 卵黄形成卵 (II) の存在が確認された. これはサキシマ

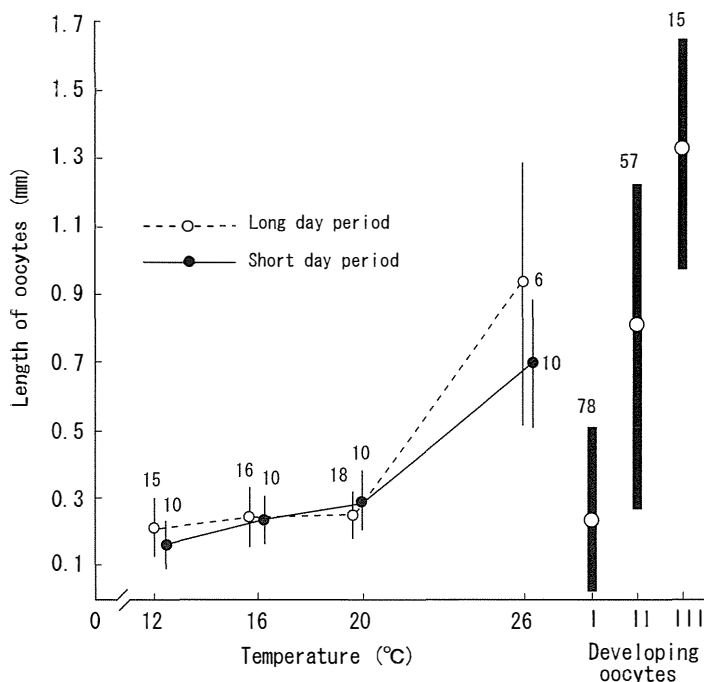


Fig. 2. Size of the most developed oocyte in an ovary of *Ceratina okinawana sakishimensis* reared at 4 different temperatures under both long (16L: 8D) and short day lengths (8L: 16D). Fiducial limit at 95% is shown with a vertical line. Numerals in the graph show the number of females examined. I: Previtellogenic oocyte; II: Vitellogenic oocyte; and III: Mature oocyte. The size of each developing oocyte is also shown in this figure.

が冬期に休眠越冬していない証左している。短日処理によって休眠誘起ができなかった事実 (表1) とよく符合する。これに対して、成虫態で休眠越冬するヤマトとキオビでは、冬期は卵母細胞がステージ I だけで占められている (KURIHARA *et al.*, 1981)。

晩秋から冬期にかけて、サキシマの大半の個体において卵母細胞がステージ II にまで達していないのは、西表島の11月～2月の気温 (月順別の月平均気温はそれぞれ22.2°C, 19.4°C, 18.0°C, 18.2°C, 気象庁, 気象統計情報, 西表島測候所の1971～2000年の資料) が低いことに起因して卵巣の発育が進行しないことにある (図2)。

5. 成虫の活動時間帯

サキシマのメス成虫の恒温器内での活動状況は図4に示した。活動は8:00以降に開始され、18:00までにはほぼ終息した。活動のピークは12:00あたりであった。成虫は活動しないときはシェルター内で休息をとった。恒温器内の照度は72,000lxで、西表島における晴天日のそれよりもやや低い。活動消長は自然のそれと類似しているのではないかと推測できる。活動パターンは明瞭であったが、すべての個体が連日活動することはなかった。

休息を挟んで活動する行動は自然巣でも同じである (前田・足立, 2005)。温室内でのオキナワの自然巣の観察では採餌は15:00以前にほぼ終了し、その後長い休息を経て産卵が行われる。個体あ

たりの平均産卵数は7.5±1.8個、日あたりの産卵数 (=花粉団子作製数) でも1個どまりで、産卵間隔の平均は2.55日もある(坂上・前田, 1986)。これらの特性は卵の大型・少産と関連があり(IWATA & SAKAGAMI, 1966)、採餌活動が排卵と関連して連日恒常的に行われない原因となっている。オキナ

Table 3. Ovarian conditions of *Ceratina okinawana sakishimensis* collected in winter period in Iriomote Is. and Ishigaki Is.

Year and date of dissection (F and N) ¹⁾	Rate of each stage of oocytes (%) ²⁾					N
	I	I'	II	II'	III'	
Nov. 8, 1992 (F)	93.5	6.5				29
Nov. 28, 2000 (N)	93.1	5.6		1.4		9
Dec. 26, 1999 (N)	95.0	5.0				5
Dec. 27, 1999 (F)	98.2	1.8				21
Dec. 27-30, 1995 (F+N)	95.2	2.4	4.9			41
Jan. 21 & 22, 1955 (F)	95.8	4.2				6
Feb. 17, 1996 (F)	93.1	4.2	1.4		1.4	9
Feb. 23, 1996 (N)	91.7		8.3			3

¹⁾ Female adults were collected on various flowers (F) and from nests (N).

²⁾ The basalmost oocytes in 4 pairs of ovarioles were examined, and percentage of each developing (stages I, II and III) and degenerating oocytes (stages II' and III') was obtained by total 8 oocytes of total number of individuals examined. Only stages I, I', II, II' and III' were recognized.

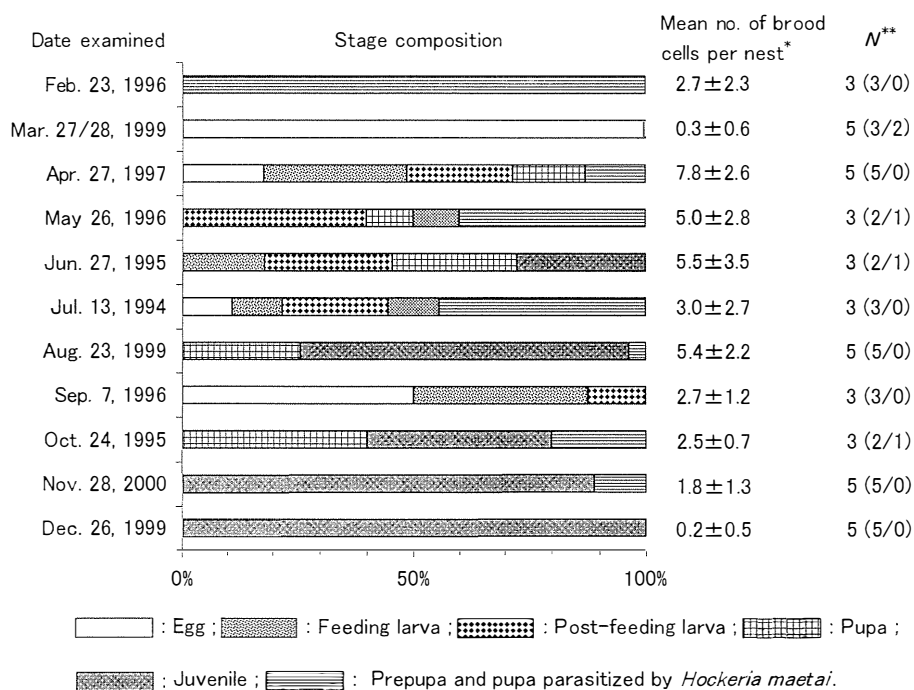


Fig. 3. Stage composition (%) of broods involved in nests of *Ceratina okinawana sakishimensis* examined at various periods in Iriomote Is. * Given as mean±SD, but excluded orphan nests. ** Shown by total number of nests examined (mother right/orphan nests).

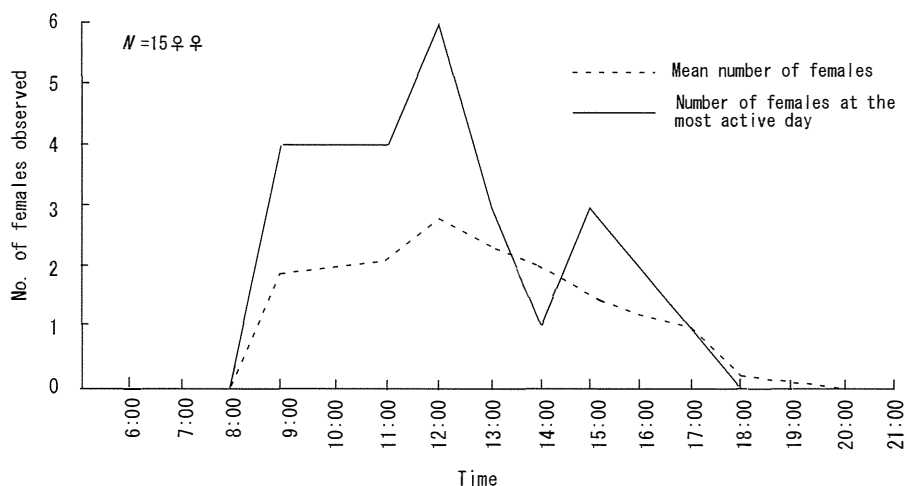


Fig. 4. Diurnal activity of *Ceratina okinawana sakishimensis* in a controlled temperature cabinet (Illumination: 72,000 lx; Day length: 18L: 8D). Observation was made continuously for 9 days on 15 liberated female adults.

ワの産卵時間帯は16:00～22:00 (ピークは18:00～19:00) にある (MAETA & SAKAGAMI, 1995). 不規則な日周活動や規則的な産卵パターン等はほかの多くのツヤハナバチ類にも共通する (坂上・前田, 1986; MAETA & SAKAGAMI, 1995; MAETA *et al.*, 2010; MAETA & OKAJIMA, 2010).

謝 辞

本研究のまとめは総合地球環境学研究所 (京都) の「西表プロジェクト」の研究費によった。北村憲二教授 (島根大学生物資源科学部) には統計処理についてご教示をいただいた。また、横地洋之准教授 (東海大学海洋学部水産学科) と河野裕美准教授 (東海大学海洋研究所) には西表島での調査にあたり種々のご援助をいただいた。これらの機関と方々に対して深謝の意を表する。

引用文献

- GÔUKON, K., Y. MAETA & S. F. SAKAGAMI, 1987. Seasonal changes in ovarian state in a eusocial halictine bee, *Lasioglossum duplex*, based on stages of the oldest oocytes in each ovariole (Hymenoptera: Halictidae). *Res. Popul. Ecol.*, **29**: 255–269.
- IWATA, K. & S. F. SAKAGAMI, 1966. Gigantism and dwarfism in bee eggs in relation to the modes of life, with notes on the number of ovarioles. *Jpn. J. Ent.*, **16**: 4–16.
- KURIHARA, M., Y. MAETA, K. CHIBA & S. F. SAKAGAMI, 1981. The relation between ovarian conditions and life cycle in two small carpenter bees, *Ceratina flavipes* and *C. japonica* (Hymenoptera, Anthophoridae). *J. Fac. Agr. Iwate Univ.*, **15**: 131–153.
- 前田泰生, 2002. 北日本におけるヤマトツヤハナバチとキオビツヤハナバチの天敵. 中国昆虫, (15): 1–13.
- ・足立恵子, 2005. 単独性アルファルファハキリバチの営巣行動. 中国昆虫, (18): 4–21.

- MAETA, Y. & Y. OKAJIMA, 2010. Task allocation and inhibition of workerlike bees' ovaries by queenlike bees in colonies of *Ceratina* (*Ceratinidia*) *nigrolateralis* COCKERELL, with a comparison of ovarian inhibition among four consubgeneric species (Hymenoptera, Apidae, Xylocopinae). *Chugoku Kontyu*, (24): 49–68.
- , S. W. T. BATRA & S. F. SAKAGAMI, 2010. Intra-nest behaviors and artificially induced sociality of the tropical Asian basically solitary bee, *Ceratina* (*Pithitis*) *smaragdula* FARICIUS, with notes on the nest architecture and other bionomic matters. *Ibid.*, (24): 23–48.
- , K. SAITO, K. HYODO, K. & S. F. SAKAGAMI, 1993. Diapause and non-delayed eusociality in a univoltine and basically solitary bee, *Ceratina japonica* (Hymenoptera, Anthophoridae). I. Diapause termination by cooling and application of juvenile hormone analog. *Jpn. J. Ent.*, **61**: 203–211.
- & S. F. SAKAGAMI, 1995. Oophagy and egg replacement in artificially induced colonies of a basically solitary bee, *Ceratina* (*Ceratinidia*) *okinawana* (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae), with a comparison of social behavior among *Ceratina*, *Xylocopa* and the halictine bees. *Ibid.*, **63**: 347–375.
- OKAZAKI, K., 1987. Life cycle of a subtropical xylocopine bee, *Ceratina okinawana*, with some related problems. *Kontyû, Tokyo*, **55**: 1–8.
- 坂上昭一・前田泰生, 1986. 独居から不平等へ — ツヤハナバチとその仲間の生活 — 264 pp. 東海大学出版会, 東京.
- SAKAGAMI, S. F. & Y. MAETA, 1985. Multifemale nests and rudimentary castes in the normally solitary bee *Ceratina japonica* (Hymenoptera; Xylocopinae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, **57**: 639–656.
- , 1989. Compatibility and incompatibility of solitary life with eusociality in two normally solitary bees *Ceratina japonica* and *Ceratina okinawana* (Hymenoptera, Apoidea), with notes on the incipient phase of eusociality. *Jpn. J. Ent.*, **57**: 417–439.
- , 1995. Task allocation in artificially induced colonies of a basically solitary bee *Ceratina* (*Ceratinidia*) *okinawana*, with a comparison of sociality between *Ceratina* and *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae). *Ibid.*, **63**: 115–150.
- 塩川 信, 1977. *Ceratinidia* 亜属における種の分布と分化. 特に台湾を中心として地域の *brianti* 群と *flavipes* 群について. 系統と生態, (9): 39–46.
- , 2001. 日本列島と近隣地域のツヤハナバチ類. ハナバチ談話会ニュースレター, (3): 1–19.
- SHIOKAWA, M., 1999. Two new subspecies of a small carpenter bee, *Ceratina okinawana* from East Asia (Hymenoptera, Anthophoridae). *Jpn. J. syst. Ent.*, **5**: 259–266.
- VECHT, J. V. D., 1952. A preliminary revision of the oriental species of the genus *Ceratina* (Hymenoptera, Apidae). *Zool. Verhand. Leiden*, **16**: 1–85.
- WIGLESSWORTH, V. B., 1936. The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*. *Quart. J. Micro. Sci.*, **79**: 91–120.