中国昆虫　CHUGOKU KONTYU NO.27 (2014)

鳥取砂丘のハマゴウ群落におけるキヌゲハキリバチの花資源の利用様式

宮永龍一[1]・石田善彦[1]・北条竜也[2]・吉田紗希[3]・ラダ デブコタ アディカリ[4]

The Flower Visiting Pattern and Floral Resource Utilization of *Megachile kobensis* Cockerell (Hymenoptera, Megachilidae) in *Vitex rotundifolia* Linnaeus, Growing at Tottori Sand Dune

By Ryoichi Miyanaga, Yoshihiko Ishida, Tatsuya Hojo,
Saki Yoshida and Radha Devkota Adhikari

Abstract Patterns in the activity of insect visitors to beach vitex, *Vitex rotundifolia* in relation to floral resource availability were investigated at Tottori sand dunes in Sanin district, southwestern Japan. A peak in the number of newly opened flowers of *V. rotundifolia* occurred at around 10:00 to 11:00 am in a day. The most flowers fell down by the morning of the second day. The pollen release occurred just after the opening of the flowers, while the nectar volumes in the flowers exposed to pollinators were low in the morning hours. The average nectar volume in the bagged flowers increased almost continuously over the afternoon, reaching a maximum in the evening. A total of 188 individuals of 21 hymenopteran species were collected on the flowers. *Megachile kobensis* was the most frequent visitors and regarded as a major pollinator at the studied site. They were active at flowers over the whole hours observed. A peak of pollen collecting behavior occurred at noon, whereas nectar collecting behavior was higher in the morning and late afternoon. In the morning, bees also visited flowers of *Wedelia prostrate*, the only flowering species available to use as pollen and nectar sources at the studied site, but they shifted to *V. rotundifolia* immediately when the flowers started to open.

Key words: pollinators, rewards, patterns of activities, bees, coastal plants.

はじめに

鳥取砂丘は，日本海に流出した中国山地の真砂が海岸に堆積し，形成された海浜砂丘である．西から末常砂丘 (鳥取市末常付近)，賀露砂丘 (千代川左岸)，浜坂砂丘 (千代川右岸)，福部砂丘 (鳥取市岩戸付近) と区分される (佐藤・鶴崎，2010)．一般には浜坂砂丘が「鳥取砂丘」と呼ばれており，天然記念物「鳥取砂丘」の指定範囲も浜坂砂丘内にある．鳥取砂丘およびその周辺砂防林からは100種以上の植物が記録されているが，砂丘内の植生を形成するのは主として18種の海浜植物である (永松，2013)．

ハマゴウ *Vitex rotundifolia* Linnaeus は，クマツヅラ科に属するほふく性の落葉低木で，鳥取砂丘

[1] 島根大学生物資源科学部
[2] 滋賀県高島市役所
[3] 香川県木田郡三木町井戸2182-3
[4] 鳥取大学大学院連合農学研究科

では砂丘植生の中核をなす海浜植物である．本種は北海道および自然個体群が絶滅した岩手県を除く全国に分布しており，山陰地方では長大な砂浜海岸からいわゆるポケットビーチに至るまで普通に見ることができる．開花植物が乏しい夏季に開花するため，とくに西南日本では多くの海浜性訪花昆虫類にとって重要な餌資源となっている (井上・遠藤，2004; 根来，2001; 皆木ら，2000). 本種の送粉様式については，すでに前田ら (2004) による詳細な報告があり，その主要送粉者はキヌゲハキリバチ *Megachile kobensis* Cockerell とされている．キヌゲハキリバチは，おもにマメ科とクマツヅラ科に訪花する中食性種 (mesolectry; Cane & Sipes, 2006) で，海浜環境では専らハマゴウを利用することからハマゴウのスペシャリストとされる (前田ら，2004).

送粉者と植物との相互関係では花器官の形態形質のほか，しばしば報酬の提供様式によって植物が送粉者の選別を行うことが知られている (Proctor & Yeo, 1996). しかし，さまざまな送粉者や開花植物が介在する野外において，種間の相互作用の詳細を明らかにすることは容易ではない．本論文ではハマゴウ以外の開花植物が極端に少ない隔離された砂丘内の植物群落において，キヌゲハキリバチがハマゴウの花資源をどのように利用しているのかについて調査を行ったので，その結果について報告する．

調査地と調査方法

1. 調査地の概要

調査は浜坂砂丘中央部を東西に伸びる第2砂丘列北側のハマゴウ群落で行った (図1). この群落は砂丘の最奥部，すなわち最も海側に位置する孤立した植物群落の一部で，ハマゴウ (図2) ほか，ネコノシタ *Wedelia prostrate* (図3), ハマヒルガオ *Calystegia soldanella*, ハマニガナ *Ixeris repens*, ハマボウフウ *Glehnia littoralis*, ケカモノハシ *Ischaemum anthephoroides*, コウボウムギ *Carex kobomugi* などの海浜植物がパッチ状に分布していた．また，群落内では寄生性の漂着植物・アメリカネナシカズラ *Cuscuta pentagona* の繁茂が目立ち，とくにハマゴウやネコノシタでは一部が枯死するなどの被害がみられた (図4). 調査をおこなった8月上旬から下旬にかけての主要開花植物はハマゴウであったが，ほかにもネコノシタとアメリカネナシカズラの開花が認められた．なお，調査地は山陰海岸国立公園内に位置し，その一部は自然公園法の「特別保護地域」に指定されていることから，調査にあたっては採集行為の許可を環境省・近畿地方環境事務所から得た．

2. 調査方法

2.1. ハマゴウの訪花昆虫相

上記した調査地のハマゴウを対象に訪花昆虫を捕虫網で捕獲した．調査は2011年8月5日，10日，17日，24日に計4回行った．サンプリングの時間帯は訪花昆虫が最も活動的であった9:00から12:00とし，1～2名で行った．採集した種の同定は，著者らが一部を行ったが，大半は郷原匡史博士 (株式会社 建設環境研究所) に依頼した．

調査地のハナバチ群集の種構成を解析するため，各種の95％信頼度における母集団出現率を以下の佐久間 (1964) の近似式により推定した．

$$\text{母集団出現率} = (n / N \pm 2\sqrt{n(N-n)/N^3}) \times 100$$

ここでNは得られた総個体数，nは当該種の個体数である．算出した母集団出現率の下限値が平均出現率 (1/S×100; ただし，Sは総種数) を超える種を優占種とした．

2.2. ハマゴウの開花時刻と花粉放出量および花蜜分泌量の経時的変化

ハマゴウの開花時刻を明らかにするため、調査前日の夕刻にパッチ内から任意に選択した20花序に札をかけてマークし，翌朝に開花数をカウントした。マークの際には，すでに開花しているすべての花を除去した．開花数のカウントは9:30から13:30まで1時間毎に行い，カウントした花はその都度除去した．調査は2013年8月5日から6日に行った．

ハマゴウの花粉放出量および花蜜分泌量の経時的変化を明らかにするため，開花中の花を対象に，時間帯ごとの花蜜分泌量および花粉放出量を求めた．花蜜量については，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て測定した．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9:30から17:30までの間，両区とも1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，ハマゴウの花蜜は花冠奥の蜜腺および花弁に密生する微毛にあるため，花蜜量は花弁を切開して測定した．したがって，時間毎の測定ではすべて異なる花を対象とした．同様の方法でネコノシタについても花蜜量を測定した．ただし，ネコノシタでは1つの頭花で開花しているすべての小花の花蜜量をまとめて測定し，頭花あたりの花蜜量として記録した．また，ネコノシタでは無訪花区は設けなかった．ハマゴウ，ネコノシタとも花 (あるいは頭花) あたりの花蜜量は極めて微量であったため，糖度の測定を行うことはできなかった．調査は2013年8月5日から8日に行った．

ハマゴウの花粉量の計測は，自然状態の花序を対象におこなった．調査日の9:30から17:30にかけて，任意に選択した開花中の花から葯をマイクロチューブに採取し，クーラーボックスを用いて低温を維持した状態で研究室に持ち帰った．採取した葯は，花粉量の計測を行うまでメディカルフリーザ内で凍結保存した．花粉量の計測の際には，実体顕微鏡下で葯表面の花粉粒をピンセットで丁寧に拭い取り，そのすべてを0.1 ml の乳酸中に懸濁させたのち，懸濁液の一部 (0.001 ml) を血球計算盤に採取して光学顕微鏡下で花粉粒数をカウントした．この作業を葯ごとに行い，1サンプルあたり10回反復して得られた平均花粉粒数を1×10^3倍し，葯あたりの推定総花粉粒数とした．

2.3. キヌゲハキリバチの採餌行動の日周観察

ハマゴウの主送粉者であるキヌゲハキリバチが採餌する資源の種類 (花粉・花蜜) の経時的変化を明らかにするため，採餌行動の日周観察を行った．キヌゲハキリバチの採餌行動には，花粉だけを採餌するものと花蜜だけを吸蜜するものの2つの型が認められる (前田ら，2004)．この違いは目視によって容易に区別できる (図5−6)．観察は10:00から16:00の間，1時間ごとに30分間行った．訪花中のキヌゲハキリバチを追跡し，見失うまでその個体が採餌した資源の種類を記録した．見失った場合は，他のハチを対象に観察を継続した．最初の訪花から見失うまでの時間をストップウォッチで計測するとともに，この間に訪花した花の数を花序ごとにカウントした．調査は2013年8月5日と8月7日に行った．

2.4. キヌゲハキリバチの花粉採集毛の花粉粒数と蜜胃内の蜜量の経時的変化

キヌゲハキリバチの採集する花粉量および花蜜量の経時的変化を明らかにするため，花粉採集毛に集積された花粉粒数と蜜胃内の蜜量を時間帯ごとに求めた．調査日の8:00から17:00の間，2時間ごとに訪花中のキヌゲハキリバチを採集し，クーラーボックスを用いて低温を維持した状態で研究室に持ち帰った．採集したハチは以下の計測を行うまで，メディカルフリーザー内に凍結保存した．花粉粒数の計測に際には，実体顕微鏡下で花粉採集毛から花粉粒を拭い取り，0.4 ml の乳酸に懸濁したのち，懸濁液の一部 (0.001 ml) を血球計算盤に採取して光学顕微鏡下で花粉粒数をカ

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4×10^3倍して個体あたりの総花粉粒数とした．また，調査地周辺でみられた開花植物の花粉粒を採取してプレパラート標本とし，キヌゲハキリバチの花粉採集毛に集積された花粉粒の同定に用いた．

蜜胃内の蜜量については，採集したハチを実体顕微鏡下で解剖し，蜜胃をスライドグラス上に取り出したのち，これを切開して内部の蜜をマイクロキャピラリーチューブに採取し，その全量を測定した．

図1–6. 鳥取砂丘の調査地の状況と主な開花植物およびハマゴウに訪花するキヌゲハキリバチ．1- 第2砂丘列北側の植物群落．2- ハマゴウの花．3- ネコノシタの花．4- アメリカネナシカズラに覆われたハマゴウ．5- ハマゴウで花粉を採餌するキヌゲハキリバチ．6- ハマゴウで花蜜を採餌するキヌゲハキリバチ．

結果と考察

1. ハマゴウの訪花昆虫相

鳥取砂丘におけるハマゴウの訪花昆虫相は表1に示した．本調査地からは1目9科21種188個体のハチ目が記録された．調査期間中，本調査地のハマゴウからはハチ目以外の訪花昆虫は採集されなかった．前田ら (2004) は，海浜環境に特有なハナバチ類として7種を，また，郷右近 (2006) は，この7種を含む21種の有剣類をあげている．これらのうち，本調査地からは10種，すなわちヒメナガツチバチ *Campsomeriella annulata annulata*，オオモンツチバチ *Scolia histrionics japonica*，コモンツチバチ *S. decorata ventralis*，チシマシロフベッコウ *Episyron kurilense*，ヤマトスナハキバチ *Bembecinus hungaricus japonicus*，ノウメンハナバチ *Hylaeus noomen*，シモフリチビコハナバチ *Lasioglossum frigidum*，キヌゲハキリバチ，キバラハキリバチ *Megachile xanthothrix*，シロスジフトハナバチ *Amegilla quadrifasciata* が採集された．一方，砂丘以外の地域からの訪花者であることが明らかな種類として，セグロアシナガバチ *Polistes jokahamae jokahamae*，ミカドドロバチ *Euodynerus niponicuc niponicus*，オオフタオビドロバチ *Anterhynchium flavomarginatum micado*，クマバチ *Xylocopa apppediculata circumvolans*，クロマルハナバチ *Bombus ignitus*，ニホンミツバチ *Apis cerana japonica* ハラアカヤドリハキリバチ *Euaspis basalis* などがあった．これらはいずれも飛翔力が強い中～大型種であった．本調査地は近接する森林 (主に黒松からなる防砂林) からはおよそ500 m ほどの距離にあり，この間に極めて小規模な植物群落がパッチ状に分散していた．上記した海浜・準海浜性種 以外の種類の大半は，このような植物群落を辿って偶発的に本調査地を訪れたものと考えられる．

表1. 鳥取砂丘のハマゴウ群落で採集された訪花昆虫の種類数と個体数

科名・種名		個体数			
		♀	♂	合計	%
Scolidae	*Campsomeriella annulata annulata*	1	1	2	1.1
	Scolia histrionica japonica	0	26	26	13.8
	Scolia decorata ventralis	2	1	3	1.6
	Megacampsomeris grossa matsumurai	2	0	2	1.1
	Megacampsomeris schulthessi	1	1	2	1.1
Vespidae	*Polistes jokahamae jokahamae*	2	0	2	1.1
Eumenidae	*Euodynerus nipanicus niponicus*	1	1	2	1.1
	Anterhynchium flavomarginatum micado	1	1	2	1.1
Pompilidae	*Episyron kurilense*	1	1	2	1.1
Sphecidae	*Sphex argentatus fumosus*		1	1	0.5
	Bembecinus hungaricus japonicus	8	9	17	9.0
Colletidae	*Hylaeus noomen*	5	0	5	2.7
Halictidae	*Halictus aerarius*	1	0	1	0.5
	Lasioglossum frigidum	40	0	40	21.3
Megachilidae	*Megachile kobensis*	60	1	61	32.4
	Megachile xanthothrix	0	1	1	0.5
	Euaspis basalis	1	0	1	0.5
Apidae	*Xylocopa appendiculata circumvolans*	1	0	1	0.5
	Amegilla quadrifasciata	5	1	6	3.2
	Bombus ignitus	1	0	1	0.5
	Apis cerana japonica	10	0	10	5.3
合計		143	45	188	100

前田ら (2004) が島根県出雲市・大社砂丘において行ったハマゴウの訪花昆虫相調査と比較すると，本調査地で採集された21種中15種は大社砂丘と共通していた．ハナバチについて見ると，本調査地で採集された10種のうち，アカガネコハナバチ *Halictus aerarius* とキバラハキリバチを除く8種が大社砂丘との共通種であった．一方，大社砂丘で採集され，本調査地では採集されなかったハナバチ類は7種あり，これらはすべてハキリバチ科に属していた．労働寄生性の2種を除く5種のうち，地中営巣性のスミスハキリバチ *M. humilis* 以外は地上の既存坑営巣性種であった．鳥取砂丘の調査地では，当然のことながら，これらの種が営巣可能な基質は存在しなかった．Adhikari ら (2012) は，浜坂砂丘の周縁部にあるハマゴウ群落において訪花ハナバチ類のサンプリング調査を行い，海浜性・準海浜性種4種を含む9種のハナバチ類を記録している．本調査地では得られなかったものとして，アマクサヤドリコハナバチ *Sphecodes amakusensis*, スミスハキリバチ，バラハキリバチ *M. nipponica*, ツルガハキリバチ *M. tsurugensis* の4種があった．このうち海浜性とされるのはアマクサヤドリコハナバチのみであった．スミスハキリバチは地中営巣性で，成虫の活動期もハマゴウの開花期とほぼ一致しているにもかかわらず，砂丘内部にある本調査地で採集されることはなかった．

今回採集された188個体のうち，海浜性・準海浜性とされる種の個体数の合計は163個体で，全体の87％を占めた．これは過去に行われた海浜性訪花ハナバチ相の調査において (皆木ら，2000; 根来，2001; 井上ら，2004; 郷右近，2006)，宮城県・蒲生海岸の90.7％ (N＝970; 郷右近，2006) に次ぐ高い値であった．ただし，宮城県・蒲生海岸では，海浜性のシモフリチビコハナバチが特に多くを占めており，集団営巣地に近接した特殊な環境であったものと考えられる．

次に優占種について見てみると，本調査地ではキヌゲハキリバチ，シモフリチビコハナバチ，オオモンツチバチ，ヤマトスナハキバチ，ニホンミツバチの5種で母集団出現率の下限が平均出現率を越えた．このうちニホンミツバチを除く上位4種はすべて海浜・準海浜性種であった．前田ら (2004) は大社砂丘の調査において，訪花者の形態形質とハマゴウの花の構造との関係から12種の有力送粉者をあげ，このうち訪花頻度の高かったキヌゲハキリバチとクマバチを主要送粉者としている．本調査地の優占種には，大社砂丘における有力送粉者12種のうち2種，すなわち，キヌゲハキリバチとシモフリチビコハナバチが含まれていた．また，大社砂丘で優占種であったセイヨウミツバチに代わって，ニホンミツバチが含まれていた．ただし，ニホンミツバチは優占種とはいえ採集個体数は少なく，また，体サイズが小さなシモフリチビコハナバチでは，送粉は盗粉的行動による偶然性に依存する (前田ら，2004)．本調査地におけるハマゴウの主要送粉者はキヌゲハキリバチのみと判断された．

2. ハマゴウの開花時刻と花粉放出量および花蜜分泌量の経時的変化

マークした20花序では調査日に合計76花が開花した．これらの開花時間帯は9:00～12:00頃までで，13:00以降の開花は認められなかった (図7)．もっとも開花が集中した9:30～10:30には，合計64花 (全開花数の84％) が開花した．調査日に開花した花のほとんどが翌朝には落花していたことから，花の寿命はほぼ1日と考えられる．

図8には9:30～16:30までの間，1時間ごとに採取した自然状態の花の葯から得た花粉粒の平均粒数を示した．花粉粒数は開花ピークの10:30から増加し，12:30ごろにピークを迎え，その後，夕刻に向けて漸減した．なお9:30に葯を採取した花の大半は，前日遅くに開花したものと推察された．これらの花では花粉粒数は多かったものの，開花数はわずかであった．

前田ら (2004) は室内で水差しした花茎を用いた調査から全放出花粉粒数をおよそ20000～25000

粒と推定している．本調査のピーク時の花粉粒数はほぼこれに合致していることから，本調査地では開花から2時間程度で全花粉粒が放出されているものと考えられる．午後の花粉粒数の減少は，後述するキヌゲハキリバチの採餌に加え，乾燥した花粉粒の塊が風などにより落下することも一因と考えられる．

図9には小花の花蜜量の経時的変化を示した．本図からも明らかなように，午前中の花には花蜜がほとんど含まれていない．花蜜は午後から分泌が始まり，夕刻には小花あたりの花蜜量が最大となった．ただしその絶対量は極めて少なく（袋かけ小花の全時間帯の平均花蜜量：0.150±0.078μℓ, N=180），もっとも貯蜜が進んだ17:30頃においても，袋かけ小花の花蜜量は0.3μℓ程度であった．

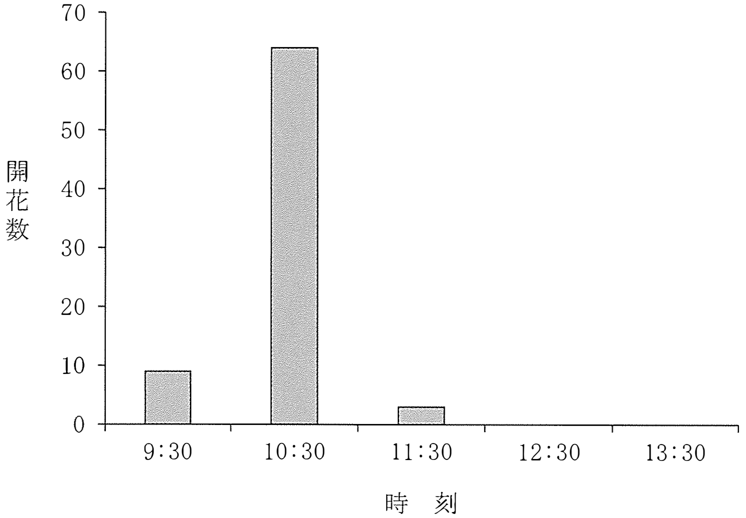

図7. ハマゴウの小花の開花時刻の分布.

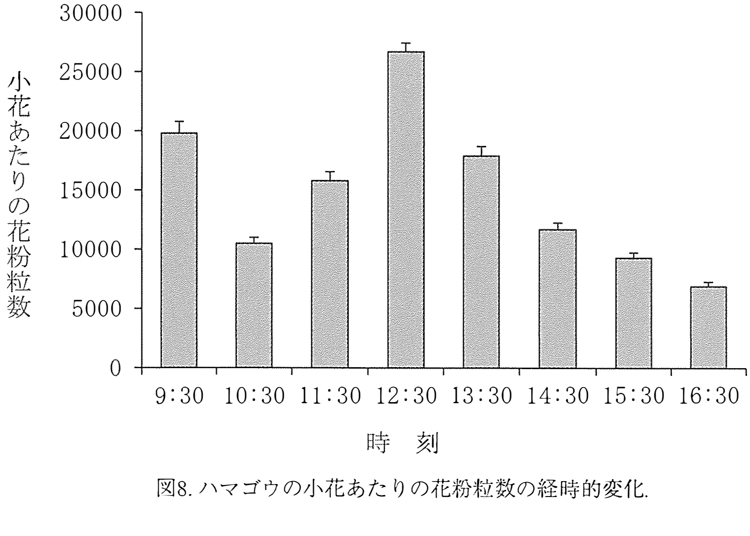

図8. ハマゴウの小花あたりの花粉粒数の経時的変化.

これは，前田ら (2004) が大社砂丘で測定した同時間帯の花蜜量の1/3にも満たない．その一因として，本調査地が極度の乾燥状態にあったことが考えられる．調査期間中の日中の気温は，花序が存在する地上30 cm 付近において35°C ～45°C で推移した．

図10にはネコノシタの頭花あたりの開花小花数と花蜜量の経時的変化を示した．花蜜を測定した小花はすべて雄性期の花で，袋かけなどは行わなかった．小花あたりの全時間帯を通した花蜜量の平均は，0.42±0.12 μℓ (N=43)，頭花あたりの全時間帯の開花小花数の平均は11.2±2.9個 (N=43) であった．以上から，頭花あたりの全時間帯の平均花蜜量は4.64±1.19 μℓ (N=43) となった．

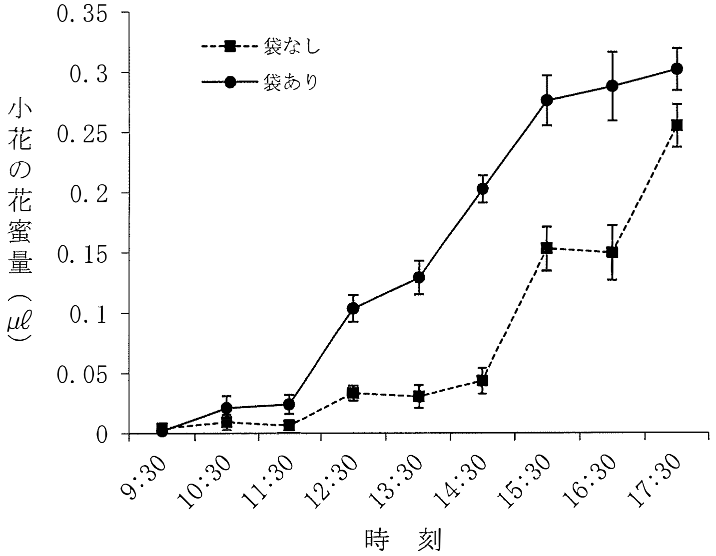

図9. ハマゴウの小花あたりの花蜜量の経時的変化.

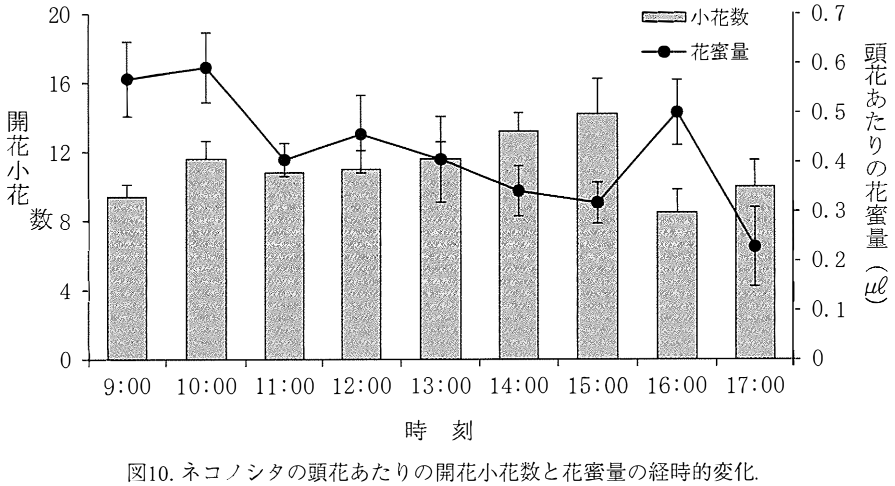

図10. ネコノシタの頭花あたりの開花小花数と花蜜量の経時的変化.

3. キヌゲハキリバチの採餌資源の経時的変化

図11には各時間帯におけるキヌゲハキリバチの花蜜採餌率と花上滞留時間を示した．花蜜採餌率は，訪花中のメスを追跡し，採餌を試みた資源の種類 (花粉・花蜜) を花ごとに記録したデータをもとに，各時間帯において「花蜜を採餌した花数／全訪花花数」から求めたものである．カウントした全訪花花数は時間帯によって異なるが，全時間帯の平均は188花であった．また，追跡したメスの個体数は6～8個体であった．花上滞留時間はある個体の追跡を開始してから見失うまでの計測時間を，この間に訪れた花数 (花蜜採餌＋花粉採餌) で除したものである．メスは群落内の近接した花を次々と訪れたため，花から花への飛翔時間は極めて短いものであった．興味深いことにハマゴウの開花が始まる10:00ごろから．メスはハマゴウで主として採蜜を試みた．図9からも明らかなように午前中のハマゴウに花蜜はほとんどない．ハマゴウが次々と開花する時間帯である11:00頃には花蜜採餌率は急落し，低調に推移したのち，袋ありの花においてその貯蜜量が日中のピークに差しかかる14:00頃から上昇に転じた．花蜜採餌率が低い時間帯に花粉放出量のピークがあることから，メスは花粉採餌から花蜜採餌へと，主要採餌資源の切り替えをおこなっていることが示唆される．一方，花上滞留時間は10:00を除き，夕刻までほぼ一定に推移した．10:00に測定した花上滞留時間は他の時間帯のそれとは有意に異なっていた (チューキー・クレーマー検定, $p<0.05$).

4. キヌゲハキリバチの花粉採集毛の花粉粒数と蜜胃内の蜜量の経時的変化

図12は採集した訪花中のキヌゲハキリバチを解剖して得た蜜胃内の蜜量を示したものである．蜜胃内の蜜量は全体として，極めて微量であったが，特徴的な経時的変化を示した．すなわち14:00～15:00頃にかけて急増したのち，16:00頃には減少に転じた．17:00頃にはほとんど花蜜のない空胃の状態に戻っていた．蜜胃内の蜜量は，最大となった15:30の測定値が他の時間帯と有意に異なっていた (チューキー・クレーマー検定, $p<0.05$). 14:00頃から花蜜採餌率が上昇していることや (図11), 花の貯蜜量が同じ時間帯に日中の最大値に達することなどから (図9), 蜜胃内の蜜量が午後遅くに増加することは当然ではあるが，その後の急減については資源量の分布状態からは説明ができない．道前 (2013) は鳥取県・弓ヶ浜砂丘において，同様の方法でハマゴウを訪花するキヌゲハ

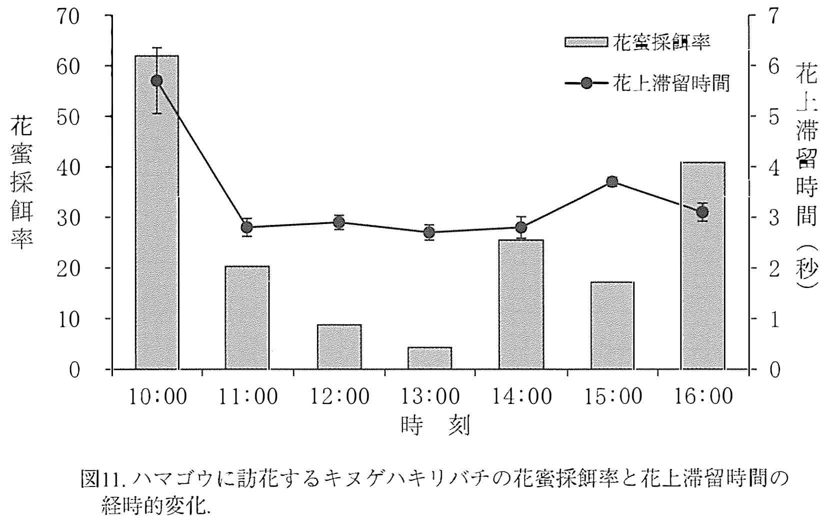

図11. ハマゴウに訪花するキヌゲハキリバチの花蜜採餌率と花上滞留時間の経時的変化.

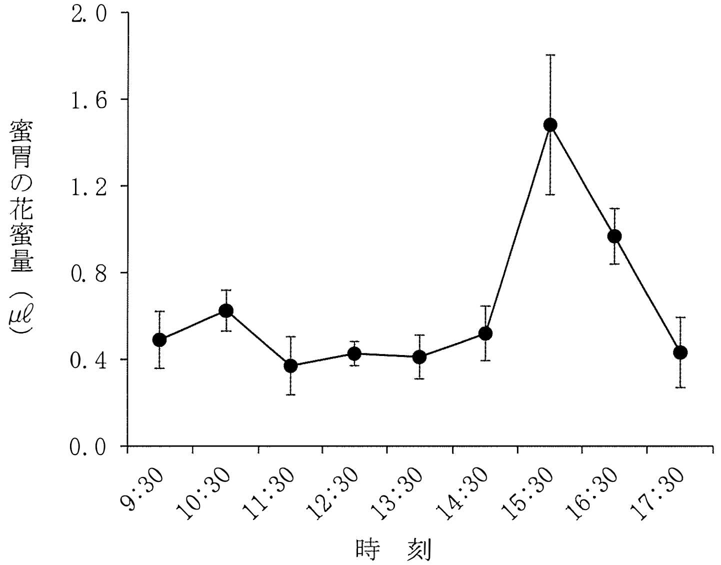

図12. キヌゲハキリバチの蜜胃内の蜜量の経時的変化.

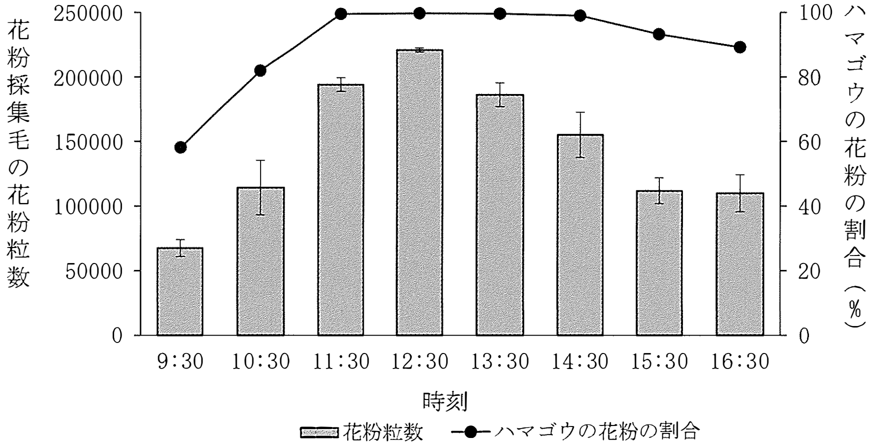

図13. キヌゲハキリバチの花粉採集毛の花粉粒数とそこに含まれるハマゴウ花粉の割合の経時的変化.

キリバチの蜜胃内の蜜量を測定し，やはり15:00頃に急増したのち，17:00頃にほぼ空胃となることを確認している.

図13にはサンプリングしたメスの花粉採集毛に集積されていた花粉粒数をメスを採集した時間帯別に示した．また，採集毛の花粉粒に占めるハマゴウ花粉の割合も示した．値はいずれも個体当たりの測定値を平均したものである．測定した個体数は時間帯によって異なり，4～13個体であった．採集毛の花粉粒数はハマゴウ花上での花粉放出量がピークとなる12:00過ぎに最大となっていた．全体に占めるハマゴウ花粉の割合は，放出量がピークに達する1時間前からほぼ100％に達した．一方で，ハマゴウの開花ピーク前である9:00～10:00にかけては，ハマゴウ花粉の割合は

他の時間帯と比較して低かった．この時間帯に花粉採集毛から得られたハマゴウ以外の花粉粒は，その形状からすべてネコノシタのものと判断された．前田ら (2004) が調査した島根県・大社砂丘においても，キヌゲハキリバチはハマゴウの花粉量が少ない時間帯にネコノシタを利用していることが示されている．

まとめ

調査を行った浜坂砂丘は，その大半が天然記念物「鳥取砂丘」の指定範囲となっている．この「鳥取砂丘」から記録された18種の海浜植物のうち，ハマゴウはハマニガナやハマヒルガオとともに砂丘植生の中核とされている (永松, 2013)．ただ，8月上旬から下旬にかけて調査地ではハマヒルガオやハマニガナの開花は見られず，訪花昆虫が利用可能な開花植物は，ハマゴウ，ネコノシタ，アメリカネナシカズラに限られていた．なかでもハマゴウはその圧倒的な開花量から夏季の調査地における主要開花植物であった．その一方で，調査地におけるハマゴウの訪花昆虫相はきわめて貧弱なもので，ハチ目のみ9科21種が記録されたにすぎなかった．これに対し前田ら (2004) は，島根県大社砂丘において，ハマゴウから3目17科43種を記録している．

送粉者と植物との相互関係では，しばしば花粉や花蜜などのいわゆる報酬の提供パターンとそれを利用する送粉者の訪花パターンに対応関係が見られる (Herrera, 1990；角谷, 1993など)．一般に単独性のハナバチ類では，花粉と花蜜の採餌は同時に行われるが，本調査地のキヌゲハキリバチはハマゴウの花粉放出量がピークに達する時間帯には専ら花粉採餌に専念する傾向が認められた．一方で花蜜採餌については，ハマゴウの開花ピーク前の10:00頃と午後にその頻度が高くなった．1日の花蜜量の消長から，花蜜採餌が午後にその頻度を増すことは起こり得るとして，午前のハマゴウでの花蜜採餌は不可解である．花粉採集毛の花粉粒から，9:00～10:00にかけて本種はハマゴウ以外の唯一の採餌資源であるネコノシタに訪花していることが示唆された．この時間帯のネコノシタには，ハマゴウよりもはるかに多量の花蜜が存在しており，ハチは当然吸蜜をおこなっているものと考えられる．花蜜がほとんど含まれない開花直後のハマゴウにおいて，同じ時間帯に長い滞留時間を費やして吸蜜を試みる行動は非効率的とも思えるが，これにはネコノシタの開花量がハマゴウのそれと比較して極めて少量であったことを考慮する必要がある．採餌開始前の蜜胃はほぼ空胃状態であるため，1日の活動に先立って，ハチは飛翔活動のエネルギー源となる花蜜の採餌を優先させているのかもしれない．

ハマゴウでは袋掛けした花の花蜜量の推移がシグモイド曲線に似たS字型のパターンを示す一方で，袋掛けを行わずにハチの訪花を許した花の花蜜量は，指数関数的な増加の傾向を示した．多くの植物において，花蜜が訪花者の吸蜜に応じて補償的に分泌されることが知られている (Kakutani *et al.*, 1993; Guerra *et al.*, 2013など)．袋なしのハマゴウで見られた午後の花蜜量の急激な増加は，ハマゴウにおいても補償的な花蜜の分泌が，この時間帯に生じることを示唆している．午後にハチの花蜜採餌率が上昇する背景には，このような分泌様式にハチが応答している可能性も考えられる．10:00台を除き，キヌゲハキリバチのハマゴウにおける採餌所要時間は1日を通してほぼ一定に推移している．ハチは採餌する報酬の種類を変えながら採餌の効率化を図っているものと考えられる．

キヌゲハキリバチの営巣生態については，郷原ら (1993) や前田・皆木 (1999) の報告がある．しかし産卵の時間帯なども含め，その詳細については明らかでない．ハキリバチ属の巣内行動は，アルファルファハキリバチ *M. rotundata* (前田・足立, 2005)，オオハキリバチ *M. sculpturalis* (Maeta

et al., 2008) およびヒメハキリバチ *M. spissula* (石井, 2009) において，巣の内部が透視できる「人工巣」を用いた詳細な観察が行われている．このうちアルファルファハキリバチとヒメハキリバチでは，花粉団子整形の最終段階に達すると，ハチはしばしば巣へ花蜜のみを運搬することが報告されている．これは花粉団子表面を液層に保つためとも考られている (Gerber & Klostermeyer, 1969)．調査地において，キヌゲハキリバチの産卵が日当たり1卵，しかも夕方に限定されるとするならば，午後遅くに見られる蜜胃内の蜜量の急減は花粉団子整形の最終段階に伴う吐蜜に起因するものと考えることができる．

本論文ではキヌゲハキリバチのハマゴウでの採餌様式を報酬形質の提供パターンと関連づけて論じてきた．一方で，極端な乾燥地帯においては花蜜に含まれる糖分量よりも水分量がハナバチ類にとって重要な「報酬」の指標となることが報告されている (Willmer, 1986; Olesen, 1988)．このような環境では，水分量が少なく糖濃度の高い花蜜は忌避されることもあるという (Herrera, 1990)．調査を行った砂丘環境では，今回取り上げなかった報酬の質の変化や外気温なども，送粉者の採餌行動に影響を及ぼす要因として考慮する必要がある．

謝　辞

鶴崎展巨教授 (鳥取大学) には，調査の実施にあたってさまざまな援助をいただいた．また，郷原匡史博士 (株・建設環境研究所) には訪花昆虫の同定についてご教示いただいた．大對桂一君 (島根大学生物資源科学部) には図の一部を作成していただいた．以上の方々に深謝の意を表する．本調査は2009年および2010年度の鳥取県環境学術経費 (研究課題名：鳥取砂丘の動物のインベントリー作成と生活史・群集の調査．研究代表：鳥取大学教授・鶴崎展巨) による補助を受けて行った．また，山陰海岸国立公園特別保護地域の「鳥取砂丘」における採集にあたっては環境省・近畿地方環境事務所より採集行為の許可 (環近地国許100323001号) を得た．これらの機関にお礼申し上げる．

引用文献

Adhikari, D. R.・前田泰生・宮永龍一, 2012. 山陰地方における海浜性植物ハマゴウの訪花ハナバチ群集の比較. *New Entomol.*, 61 (1,2): 25-31.

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.

道前佳穂里, 2012. 海浜性植物ハマゴウとキヌゲハキリバチの相互関係に関する研究. 島根大学生物資源科学部卒業論文, 40 pp.

Herrera, C. M., 1990. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. *OIKOS*, **58**: 277 – 288.

石井勇作, 2009. 近縁な2種のハキリバチ, ヒメハキリバチとエサヒメハキリバチの営巣生態に関する比較研究. 島根大学生物資源科学部修士論文, 83 pp.

Gerber, H. S. & E. C. Klostermeyer, 1969. Sex control by bees: Voluntary act of egg fertilization during oviposition. *Science*, **167**: 82 – 84.

郷原匡史・前田泰生・日浅雅也, 1993. キヌゲハキリバチに関する若干の生態的知見. 中国昆虫, (7): 29 – 34.

郷右近勝夫, 2010. 砂浜の後退にともなう海浜性有剣ハチ類の衰退 (石井　実監修「日本の昆虫の衰亡と保護」所収). pp. 174–188. 北隆館, 東京.

GUERRA, T. J., L. GALETTO & W. R. SILVA, 2013. Nectar secretion dynamic links pollinator behavior to consequences for plant reproductive success in the ornithophilous mistletoe *Psittacanthus robustus*. *Plant Biology*, **16**: 956–966.

井上牧子・遠藤知二, 2006. 京都府箱崎海岸における海浜植物相の訪花昆虫群集の種構成. ヒューマンサイエンス, (9): 39–46.

角谷岳彦, 1993. 植物の花蜜分泌様式と訪花者の利用様式 (井上民二・加藤　真編「花に引き寄せられる動物―花と送粉者の共進化」所収), pp. 79–102. 平凡社, 東京.

KAKUTANI, T., T. INOUE, T. TEZUKA & Y. MAETA, 1993. Pollination of strawberry by the stingless bee, *Trigona minangkabau*, and the honey bee, *Apis mellifera*; An experimental study of fertilization efficiency. *Res. Popul. Ecol.*, **35**: 95–111.

前田泰生・皆木宏明, 1999. キヌゲハキリバチの巣の構造. ホシザキグリーン財団研究報告, (3): 165–172.

———・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. 山陰地方の海浜性植物ハマゴウ (クマツヅラ科) における有剣類の送粉様式. 同上, (7): 275–303.

———・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): 5–21.

MAETA, Y., K. KITAMURA, Y. KAGINO & N. IKEGAMI, 2008. In-nest behaviors and labor economy of *Megachile* (*Callomagachile*) *sculpturalis* SMITH (Hymenoptera, Megachilidae). *Chyugoku Kontyu*, (22): 1–22.

皆木宏明・前田泰生・北村憲二, 2000. 海浜における送粉生態系の保全に関する研究. 1. 大社砂丘における訪花昆虫の種類とそれらの季節消長. ホシザキグリーン財団研究報告, (4): 139–160.

永松　大, 2013. 鳥取砂丘の植物相と主要植物の分布の特徴 (鳥取砂丘再生会議編「鳥取砂丘景観保全調査報告書」所収). pp.58–65.

根来　尚, 2001. 富山県氷見市島尾海岸におけるハナバチ相の生態的調査. 富山市科学文化センター研究報告書, (24): 43–51.

OLENSEN, J. M., 1988. Floral biology of the Canarian *Echium wildpretii*: birdflower or a water resource to desert bees? *Acta Bot. Neerl.*, **37**: 509–513.

WILLMER, P. G., 1986. Foraging patterns and water balance: problems of optimization for a xerophilic bee, *Chalicodoma sicula*. *J. Anim. Ecol.*, **55**: 941–962.

PROCTOR, M., P. YEO & A. LACK, 1996. The Natural History of Pollination. Timber Press, Oregon. 479 pp.

佐久間　昭, 1964. 生物検定法, その計画と分析. 309 pp. 東京大学出版, 東京.

佐藤隆士・鶴崎展巨, 2010. 鳥取砂丘の昆虫相 (予報). 鳥取県立博物館研究報告, (47): 45–81.