

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

前田 泰生¹⁾・北村 憲二²⁾・松本 圭司²⁾・宮永 龍一²⁾

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 1600

Studies on the Conservation of Pollination Ecosystem in Sand Dune 2. Pollination Patterns of Various Hymenopteran Insects in *Vitex rotundifolia* Linnaeus (Verbenaceae), Growing at Sand Dune in Sanin District

YASUO MAETA ¹⁾, KENJI KITAMURA ²⁾, KEISHI MATSUMOTO ²⁾
and RYOICHI MIYANAGA ²⁾

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

Abstract Pollination pattern of various insects, which visit flowers of *Vitex rotundifolia*, was studied at the Taisya sand dune in Sanin district, southwestern Japan in 2003. A total of 43 species, belonging to the 3 orders (Hymenoptera, Diptera and Lepidoptera), were recorded as flower-visitors of *V. rotundifolia*. The following 12 hymenopteran species were regarded as promising pollinators: 1) *Campsomeriella annulata annulata* (Scoliidae), 2) *Lasioglossum fergidum* (Halictidae), 3) *Megachile disjunctiformis* (Megachilidae), 4) *M. humilis* (ditto), 5) *M. kobensis* (ditto), 6) *M. nipponica nipponica* (ditto), 7) *M. tsurugensis* (ditto), 8) *M. xanthothrix* (ditto), 9) *Xylocopa appendiculata circumvolans* (Apidae), 10) *Amegilla quadrifasciata* (ditto), 11) *Bombus ignitus* (ditto), and 12) *Apis mellifera* (ditto). In flowers of *V. rotundifolia*, a single pistil and 4 stamens are protruded from the corolla tube. However, the position of 4 stamens is differed spatially. Two of them situate vertically, but the other 2 horizontally together with a single pistil. Except for 2 species (2 and 9), all other species collected nectar by creeping into the mouth of the corolla tube, landing on the flabellum. In the process to collect nectar, pollen grains released from the horizontal stamens were principally adhered on either vertex or dorsal thorax, relating to their height of heads. Two major pollination patterns, i. e., "vertex transferring type" and "ventral thorax transferring type", were resulted, depending on the place where contact with the stigma. The species of 4, 8, 10 and 11, whose head height exceeds 4.70 mm, belong to the former, and the other species (1, 3, 5, 6, 7, and 12) with lower head height less than 4.70 mm to the latter. In megachilid bee

*ホシザキグリーン財団委託業績 第43号

species one more pollination pattern, “ventral scopa transferring type”, was recognized. They usually foraged pollen and nectar separately from different flowers, but collected both of them simultaneously within the same foraging trip. Collecting pollen, they covered 4 anthers and together with a single stigma with their metasomal scopa. *Megachile kobensis* was the most dominant species (about 30% in % frequency) and regarded as a specialist, because matching of various characters was remarkably recognized between *V. rotundifolia* and *M. kobensis*, i.e., 1) growing and inhabiting places were the same environment; 2) blooming and flying periods were coincident; 3) patterns between nectar secretion (also release of pollen grains) and flower-visiting activity were synchronized; 4) morphological characters between flowers and bees were well matched; and 5) lots of pollen grains were adhered on the dorsal thorax, where contact with the stigma. Moreover, 6) time spent for foraging on one flower in *M. kobensis* was the shortest among the above mentioned pollinators.

Key words : Pollination patterns, morphological characters, pollinators, sand dune plants, *Vitex*, floral resources, Sanin district

キーワード : 送粉様式, 形態形質, 送粉者, 海浜性植物, ハマゴウ属, 花資源, 山陰

はじめに

四方を海に囲まれたわが国では、豊かな海浜が各地に広がっている（佐藤，1986）。ここには、固有の海浜生態系が成立している。生態学的にも、景観的にも大切な海浜は、昨今さまざまな要因による環境破壊に曝されている（皆木，2000）。環境白書によれば、わが国の自然海岸の約半分はすでに喪失されている（環境庁，2000）。本研究は、海浜生態系の重要な構成要素である被子植物における送粉生態系を解明し、この方面からの保全に関する提言に資するために行ったものである。前報では、山陰地方の大社砂丘における虫媒海浜性植物と送粉昆虫との間で成立しているパートナーシップについて報告した（皆木ら，2000）。今回は、事例研究の手初めとして海浜を代表するハマゴウ *Vitex rotundifolia* Linnaeus を取りあげた。

ハマゴウ *Vitex* 属はクマツヅラ科 Verbenaceae に属し、東半球の熱帯から温帯にかけて分布し、約 250 種が知られている（清水，1995）。同属に所属するハマゴウは匍匐性の落葉低木で、主茎は砂中に埋没している。本種の分布域は広く、オーストラリア・ポリネシア・東南アジア・朝鮮・中

国・琉球・九州・四国・本州に及ぶ（佐竹ら，1989）。大社砂丘でのハマゴウの生育域は、海潮線から離れた内陸寄りである（皆木，2000）。

本論文では、ハマゴウの訪花者とこれらの種類で見られる花資源の利用様式、採餌行動と送粉様式、特にハマゴウの送粉スペシャリストであるキヌゲハキリバチ *Megachile kobensis* Cockerell との相互関係について述べる。キヌゲハキリバチは海浜生息性で、鳥取県と島根県のレッドデータブックに保護の対象種として登録されている（前田，2002, 2004）。

材料および方法

1. 調査地の概要

調査は大社砂丘で実施した。大社砂丘（Fig 3）は島根半島の西部基部に位置し、神戸川の河口を中心に、北から南に向けて大社町、出雲市、湖陵町の 3 市町にまたがる全長約 8 km にも及び、島根県における最大のものである。大社砂丘の地形、植生などについては皆木ら（2000）の記述がある。本砂丘では、ハマゴウは虫媒花のなかではネコノシタ *Wedelia prostrata* Hemsl.、ハマボウフウ *Glehnia*

littoralis Fr. Schm. などと並んで優占的な群落を形成している (Fig 4).

2 調査方法

ハマゴウの群落は、大社砂丘の一部である外圍砂丘 (出雲市) で生育しているものを使用した。調査は、すべて 2003 年に実施した。

2.1. 開花期間, 開花時間帯と花の寿命

ハマゴウの群落内に、開花前の 7 月 14 日に 2.5 m × 2.5 m の方形枠を 40 カ所設置し、これらの枠内に存在する花序のうち、開花した花をもつ花序数を定期的に計測して、その合計値で開花期間と開花量の推移を求めた。また、花の寿命は 8 月 19 日に、その日に開花する蕾にマークを施し、送粉昆虫の訪花を促し、落花まで追跡した。未受精花の寿命については、8 月 3 日に開花の近い蕾をもつ茎を水差しにし、日当たりのよい窓際に配置した。調査した花序数は 12 個 (花数は計 44 個) である。これらに着生していた開花直前の蕾にマークを施

し、開花から落花までの時間を追跡し、開花時刻と花の寿命を求めた。ただし、開花は下唇部がほぼ完全に伸展したもので、また落花は花冠が萎凋または脱落したものとした。

2.2. 稔性と結実率

ハマゴウの送粉者に対する依存度は、自花受粉率を見ることで予測できる。8 月 19 日に離れた位置にある約 42 花序を無作為に選別し、蕾期にポリエチレン製の網袋 (18 × 25 cm, ポリエチレン製; 商品名: 三角コーナー水切りネット) かけを行った (Fig 5)。ただし、すでに開花していた花は撤去した。送粉者を遮断した花の結実率は、果実の完熟を見計らって 10 月 19 日に調査した。

2.3. 花の形態形質

ハマゴウの花型 (Figs .1, 6) の特徴を知るために、次の各部位を測定した。以下の番号は、Fig. 1 中のそれらと符合する。1) 花冠長 (蜜盤の表面から花冠口までの距離)、2) 花冠口から下唇部の先

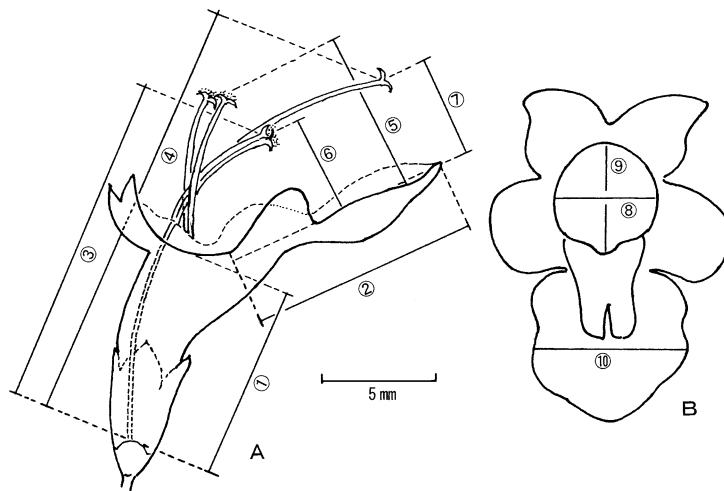


Fig. 1. Lateral (A) and frontal (B) views of *Vitex rotundifolia*, showing the parts measured. The basal parts of 4 stamens are not drawn in B. 1- Length of corolla tube (distance between surface of nectariferous area and mouth of corolla tube) 2- Length of flabellum. 3- Length of the upper filaments (distance between surface of nectariferous area and base of anthers of the upper stamens) 4- Length of style (distance between surface of nectariferous area and base of stigma) 5- Height of the lower filaments (distance between base of anthers of the lower stamens and base of flabellum) 6- Height of the upper filaments (distance between base of anthers of the upper stamens and base of flabellum) 7- Height of style (distance between base of stigma and base of flabellum) 8- Length of the horizontal axis of mouth of corolla tube. 9- Length of the vertical axis of mouth of corolla tube. 10- Width of flabellum.

端までの距離, 3) 上部花糸長 (蜜盤から上部花糸の葯の基部までの距離), 4) 花柱長 (蜜盤から柱頭の基部までの距離), 5) 下部花糸高 (下部花糸の葯の基部からと下唇部までの距離), 6) 上部花糸高 (上部花糸の葯の基部から下唇部までの距離), 7) 花柱高 (柱頭の基部から下唇部までの距離), 8) 花冠口の横軸長, 9) 花冠口の縦軸長, 10) 下唇部の幅. 測定には, 典型的な花型をもつ花を選び実体顕微鏡を用いた. 測定花数は20個とした.

2.4. 花粉の放出様式, 花蜜の分泌様式および糖重量

花粉の放出パターンの概要を明らかにするために, 室内で水差しにした花茎を用い, 花粉の放出量の計測を次の3つ開花時に行った. 1) 開葯直後 (約数時間経過) に葯の表面に放出された花粉粒を拭い取ったもの, 2) 完全な開葯後 (約5~6時間経過) に, 葯の表面に放出された花粉粒を拭い取ったもの, 3) さらに2)の葯を人為的に切開して未放出の花粉粒を引き出して追加したものである. 3つとも4つの葯中の花粉粒数の合計値で求めた. 測定は, 8月13日~9月1日の間に実施した. 花粉粒は光学顕微鏡を用いて, 拭い取った, あるいは葯から引き出した花粉を0.5 mlの乳酸液中に懸濁させて計測した. 計測には, トーマの血球板 (1回の容量は0.1 mm³) を用い, 懸濁液を10回反復抽出させた. 総花粉粒数は, 各回の抽出平均花粉粒数に5×10³倍をして求めた. 測定花数は30個である.

ハマゴウにおける花蜜の分泌量, 糖濃度および糖重量の経時的変化は, 晴天日を選び8月20日に, 1) 網袋 (結実率調査と同一物) をかぶせて訪花昆虫を遮断し, 受精を阻止した無訪花区と, 2) 訪花を自由に促し受精させた訪花区の2つに分けて調査した. ハマゴウの花では花蜜が隠されているため, 蜜量の測定には花冠を切開せざるを得なかった. その際, 切開によって滲み出した細胞液が花蜜に混入しないように配慮した. したがって, 同一花の継続測定ではない. 測定はマイクロキャピラリーチューブ (商品名: Microcaps, Drumond社製) を用いて, 両区とも7:00から19:00まで

の間に2時間おきに計7回, さらに翌朝 (7:30) にも1回行った. 同時に, 糖度を糖度計 (商品名: Hand Refractometer, HSR-500, Atago社製) で測定した. 糖度の測定には, 最低約4 μlの花蜜が必要であるため, この量が確保されるまで複数の花から採蜜を行った. 測定は, 各回とも15回反復させた. したがって, 標準偏差は調査時刻別の花数ではなく反復回数による.

花蜜の分泌量や糖濃度は温度と湿度の影響を受ける可能性がある (Corbet, 1978; Kakutani and Kato, 1989), 採蜜時に温度と湿度を測定して, これらの影響も分析できるようにした. ただし, 温湿度の測定は通風性のよい防風林中で行った. 糖重量は, 花蜜量と糖度を基に算出した. 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. 本測定ではこれに従った.

$$W_s = g \cdot S \cdot V_n / (g + S - g \cdot S)$$

W_s: 花蜜に含まれる糖重量 (mg)

S : 花蜜の糖度;

V_n: 花蜜量 (ml)

g : ショ糖比重 = 1.552 (定数)

2.5. 訪花昆虫相と開花期間中のそれらの個体数の変動

ハマゴウの訪花昆虫相とそれらの開花期間中における訪花消長を明らかにするために, ハマゴウの開花期間中に, ほぼ6日おきに毎回1時間のサンプリングを計8回実施した. サンプリングは, 毎回天候のよい日を選び, その日に開花すると予測された蕾の大半が開花を完了した時間帯 (10:30~14:30) に行った.

2.6. 訪花昆虫の日周活動

ハマゴウの訪花昆虫の日周活動の調査は, 晴天日であった8月20日に行った. 訪花昆虫の訪花消長を調査していた東側の群落では, この時点では開花量の衰退が目立ったので, これより西側にあ

る開花量の豊富な別の群落を選んで行った。7:00~19:00までの間に、1時間または2時間おきに30分間のサンプリングを捕虫網を用いて計7回行った。サンプリングでは、すべての訪花者を採集した。

2.7. 採餌行動と花粉の付着場所・付着量

ハマゴウの訪花者は、花粉や花蜜を餌として利用する。なかでも、ハナバチ類ではその両方を摂食するほか、子孫の育子のため採餌して巣へ運搬する。これらの摂食あるいは採餌中に、葯から放出された花粉が訪花者の体の一部に付着する。同時に、葯と近接した位置にある柱頭にも訪花者の体に付着した花粉が接触する。訪花者の体のどの部分に葯や柱頭が接触するのかを観察によって種別に明らかにした。また、柱頭に接触する体の部位と、そこに付着している花粉量も送粉能力に関連があると考えられる。ここでは、有力な送粉者とみなされる種（有力送粉者）のメスを対象に、花粉の付着量を計測した。計測は、全有力送粉種

とも柱頭に接触する部位にもっとも多量の花粉を付着させていた5個体を選抜して行った。しかし、種によってはこれらの条件を満たした個体やその数を揃えることができないものがあった。花粉運搬器官に集積された花粉粒は、花あたりの花粉粒数のそれに準じて計測したが（2.4 参照）、それ以外の部位に付着していた花粉粒は、乳酸液を付着させた針で拭い取って計測した。

2.8. 花あたりの採餌所要時間

採餌効率は、1つの花上で採餌（吸蜜または花粉採集、あるいは吸蜜と花粉採集の両方）を行った所要（操作）時間で代用した。採餌所要時間の計測は、8月3日~20日までの間に晴天日を選んで行った。ハマゴウを訪花するできるだけ多くの種類の有剣類のメスを対象とした。訪花中の個体を採餌様式別に肉眼で追跡して、その個体が訪花した花数を求めた。個体の追跡はおよそ30個の花を訪花するまで行ったが、花での滞在時間がきわめて長い種（例えば、ヒメハラナガツチバチ *Camp-*

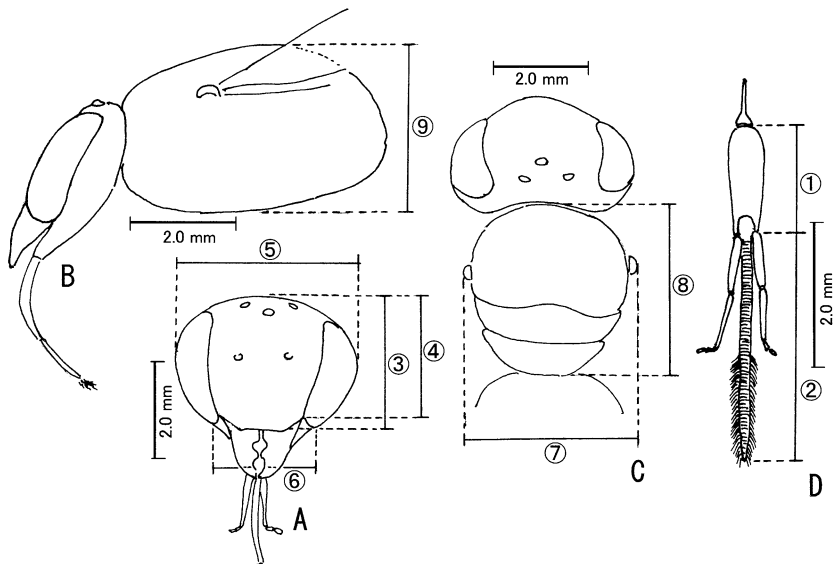


Fig. 2. Head (A), thorax (B and C), and glossa (D) of *Megachile kobensis*, showing the parts measured. 1- Length of glossa. 2- Length of prementum. 3- Length of head A (distance between vertex and the anterior-margin of clypeus) 4- Ditto B (distance between vertex and base of mandible) 5- Width of head (distance between the outer margin of both compound eyes) 6- Basal width of head (distance between the outer-margin of both genae) 7- Width of thorax (distance between the outer-margin of both tegulae) 8- Length of thorax (distance between the anterior-margin of scutum and the posterior-margin of propodeum) 9- Height of thorax (distance between notum and sternum)

someriella annulata annulata (Fabricius)) や飛翔が敏捷で直ぐ視界から姿を消した種(例えば, シロオビコシブトハナバチ *Amegilla quadrifasciata* (Villers)) はその限りではない。花あたりの採餌所要時間は, 全所要時間/計測全訪花数で表示した。

2.9. ハナバチ類の形態形質

送粉者の採餌行動と花の受粉との間には, 深い関連がある。ハマゴウでは花蜜が花冠の奥に隠されているので, 吸蜜できる訪花者は花冠の中に体の一部が侵入できるか, 侵入しなくとも中舌の先端が蜜腺に到達できる長さの口吻をもつ訪花者でなければならない。吸蜜行動と関連をもつと考えられる形態形質として, 次の各部位を種別にメスを対象として測定した。以下の番号は, Fig 2 中のそれらと符合する。1) 中舌長, 2) 下唇前基節長, 3) 頭長 A (頭頂から頭楯の前縁までの距離), 4) 頭長 B (頭頂から大顎の基部までの距離), 5) 頭幅 (両複眼の外縁間の距離), 6) 頭部下端幅 (両頬の外縁間の距離), 7) 胸幅 (両肩板間の距離), 8) 胸部長 (胸の前楯板の前縁から前伸腹節の後縁までの距離), 9) 胸厚。

結果および考察

1. ハマゴウの開花期間, 開花時刻および花の寿命

外園砂丘で調査した東側のハマゴウ群落では, 7月16日から開花を始め, ほぼ8月27日頃には落花した(開花期間は42日; Fig. 13)。しかし, 同じ外園砂丘内でも, 西側に位置した群落では東側の調査群落よりも遅くまで残花していた。東側の調査群落においては, 開花最盛期は8月上旬から中旬にあった。ハマゴウでは, 遅れて伸長した枝でも花蕾の着生があり, これらは8月末に開花し, 9月10日頃まで開花が継続した。これらはいわば2番花で, これを含めるとハマゴウの開花期間は56日間にも及んだことになる。

開花時刻は, 室内調査では最初と最後の蕾の開花は10:09から14:00(約4時間)までに及んだが, 大半の蕾(80%; 35/44)は最初のその開花から1時間後に完了した。一方, 大社海浜での開花開始時刻は, 8月2日, 3日, 6日, 11日, 13日, 15日, 20日の観察によると次の通りであった。開花

が早かった日では開花は9:00頃から, 遅かった日では11:50頃から開始され, どの日もほぼ1時間後にはその日に開花する大半の蕾が開花した。開花開始時刻は, 温度や日照量の影響を受けるらしいことがわかる。特に, 温度は最大の要因のように考えられる。

網袋をかけないで送粉昆虫の訪花を促した花(受精花)は, 翌日に次に開花する蕾が大半開花してしまう頃に, 花冠に人為的に圧力を加えるとすべて脱落した。したがって, 花の寿命はほぼ1日間と断定できる。一方, 室内に配置し送粉昆虫の訪花を遮断した花(未受精花)では, 寿命が3日間が22個, 4日間が21個, 5日間が3個, 6日間が1個(計14花序)であった。未受精花では, 寿命が延長することが明白である。

2. 稔性と結実率

網袋かけをしたハマゴウの42花序(総花数は634個)では, まったく結実が認められなかった。本種は完全な他花受粉性である。ちなみに, 網袋かけを行わなかった120花序での結実率は, 76.7%(総花数: 2,441個)であった。

3. 花の形態形質

ハマゴウの花はのど状の花冠構造をもつ左右相称で, 送粉者が着地できる発達した下唇部が存在する。下唇部の基部は隆起し, ほかとは異なる色彩をもつ蜜標が存在する。隆起部の中央には縦方向に浅い溝(舌標)があり, この部分には繊毛が特に密生する。4本の花糸は, それぞれ2本が対となって, 花冠のほぼ中央部の上下の内壁から派生している(子房周囲生)。花柱は1本で花床の中央部から派生し, 蜜腺は蜜盤上にある。完全に開花した花を上部から見ると, 花柱を中心にその両脇には上部の花冠の内壁から派生した花糸(上部花糸), さらにその外側に下部の花冠の内壁から派生した花糸(下部花糸)が花冠の上壁に密接し, 並んで突出している。下部花糸は垂直方向に, 上部花糸は, 下唇部に平行して大きく湾曲して下唇部の上方に位置する(Fig 6)。ハナバチ類を主とする小型昆虫は, 花糸と花柱とそれらの基部に密生した繊毛, また下唇部基部に密生した繊毛がバリ



Figs. 3–10. Study area, flowering plant and pollinators. 3– Landscape of the Taisya sand dune where the present study was carried out. 4– Community of *Vitex rotundifolia*. 5– Inflorescences of *V. rotundifolia* were covered with a polyethylene bag. 6– Flower of *V. rotundifolia*. 7– *Megachile kobensis*, collecting pollen from a flower of *V. rotundifolia*. 8– Ditto, taking nectar normally from a flower of *V. rotundifolia*. 9– *Xylocopa appendiculata circumvolans*, stealing nectar from an interspace between corolla tube and calyx by inserting her galeae. 10– *Campsomeriella annulata annulata*, taking nectar normally from a flower of *V. rotundifolia*.

ケードとして機能し、盗蜜のための侵入が阻止される。

開花前は、4本の花糸と花柱は丸まって固まっているが、開花に伴う下唇部の伸展にともない先に下部花糸が垂直方向に、次いで上部花糸が下唇部とほぼ平行に並んで伸展する。やがて花柱も上部花糸と同じように並んで伸展する。下部花糸の葯がほんの少し早く裂開する。葯の裂開は縦に起こる。垂直に位置している花糸につながる葯の裂開部は上向きに、湾曲した花糸につながる葯のそれは下向きである。柱頭の先端も下向きに2裂する。花柱は両側に位置する2本の上部花糸よりも長く伸展する。上述のように、2組の葯の位置は空間的に異なる。この2型のもつ適応的な機能については後述する(7参照)。

ハマゴウの花型区分は、「隠された蜜をもつ花」(Knuth, 1906-1909)あるいは「のど状花」(Fargri and Pijl, 1966)に該当する。円錐花序で、開花は下部から上部の向かって進行する。花のもつ諸形質から見て、典型的な「ハナバチ媒花」(meliphily)である。

ハマゴウの花の各部位の測定値は以下のとおりである。

- 花冠長(1): 8.74 ± 0.35 mm
- 花冠口から下唇部の先端までの距離(2):
 8.88 ± 0.44 mm
- 上部花糸長(3): 14.53 ± 0.58 mm
- 花柱長(4): 17.42 ± 0.65 mm
- 下部花糸高(5): 6.18 ± 0.30 mm
- 上部花糸高(6): 3.83 ± 0.39 mm
- 花柱高(7): 4.70 ± 0.80 mm
- 花冠口の横軸長(8): 5.06 ± 0.32 mm
- 花冠口の縦軸長(9): 5.38 ± 0.26 mm
- 下唇部幅(10): 8.83 ± 0.53 mm

4. 花粉の放出様式、花蜜の分泌様式および糖重量

花粉の放出は、花冠の下唇部が完全に伸展しなるとも花冠から葯が露出するのと同時に開始された。下唇部は、花粉の放出開始から1時間以内に完全に伸展した。花粉の放出は、開花中は続いた。ハマゴウの花あたりの放出される花粉粒数

は、1)開花直後(開葯数時間後)の花では 16388.9 ± 3307.8 個(全放出花粉粒数の74%)、2)開花数時間後(開葯約5~6時間後)では 19055.6 ± 2462.4 個、3)2)と同時間後で、さらに人為的に葯内に残存していた花粉粒を引き出して、これら未放出分も追加した花では 22148.1 ± 3462.7 個であった。上述の花粉量の経時的測定値から、ハマゴウでは開葯直後に大半の花粉を放出させるが、その後も少量ながらも放出を継続させていることが伺える。本種における花粉の放出様式は、「開花前半集中放出型」である。

ハマゴウの花粉は赤道3溝型(6Bb)を呈し、大きさの区分は中粒である(幾瀬, 1956)。サイズは極軸長が 45.9 ± 3.7 μ m、赤道軸長が 31.1 ± 2.2 μ mであった($N=34$)。小型の花粉に所属する。

ハマゴウにおける花蜜の分泌量、糖濃度および糖重量の経時変化はFig.11に示した。調査した8月20日の開花開始時刻は、10:40頃であった。花蜜の分泌量は乾燥の影響を受けて変化するので、その経時的推移は糖重量の経時変化で見ることが適切である。網袋をかけた無訪花区の花では、7:00の時点ではまだ下唇部が伸展していない花(蕾)ばかりで、花冠口から正常に吸蜜する訪花者は吸蜜はできなかった。7:00に最初に測定した花においては、すでに花蜜の分泌が認められたが、その量は少なかった。糖重量は、12:00頃から増加の一途をたどった。これは、花蜜の分泌がこの時刻以降に本格的に開始され、夜間に向けて貯蜜が進行することを明示している。翌朝の7:30には最高値に達した。ハマゴウの花蜜の分泌様式は、「昼・夜間継続分泌型」と言える。しかし、受精した花では翌日に次の花が開花する時刻には花冠が落下する。網袋かけをした未受精花では、夜間に大量の蜜を貯めることで、翌日に送粉者を誘引する機構を発達させていると考えられる。

花蜜の分泌量を見ると、7:00から15:00にかけてやや減少する傾向が認められた。これは、明らかに温度の上昇に伴う湿度の低下とリンクした乾燥によるものと判断される。糖濃度の経時変化とよく符合する。

一方、訪花者にさらした訪花区の花では、7:00には訪花者によってすでに花蜜が消費されていて、

その後も恒常的に消費された。したがって、訪花区の花では残存花蜜量の測定は困難であった。訪花区の受精した花でも、同じように翌朝に向けて少ないながらも貯蜜が認められた。

花蜜の分泌量の最大時（翌朝7:30）における分

泌量、糖濃度、糖重量はそれぞれ $3.6 \pm 1.0 \mu\text{l}$, $26.0 \pm 1.8\%$, $1.1 \pm 0.3 \mu\text{g}$ であった。平均糖濃度は、早朝（7:00）の蕾では14.4%, 昼間（15:00）の花では55.4%であった。

植物では、通常生理的制約から花蜜腺からは35%

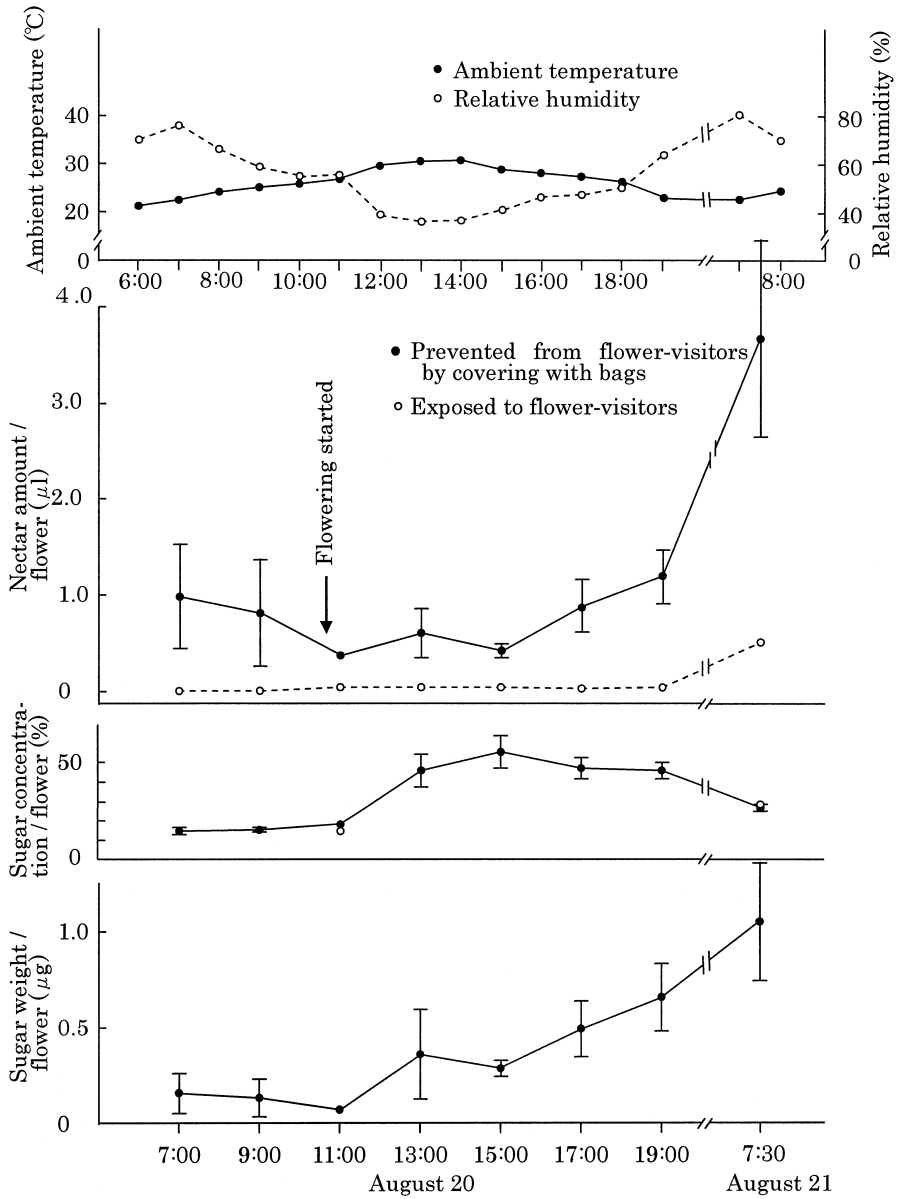


Fig. 11. Hourly sequence of nectar amount, sugar concentration, and sugar weight in *Vitex rotundifolia*. Fiducial limit at 95% level is shown with a vertical line. Those flowers measured at 7:00 and 9:00 were all buds, and fiducial limit is not shown at 11:00, as the number of bloomed flowers was scarce at this time.

以上の濃度の糖の分泌は困難であるとされている (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蜜腺が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が変化しやすい (Corbet, 1978)。これに対して、蜜腺が隠ぺいされている花では糖度は一定に保たれやすい (Corbet and Willmer, 1981)。ハマゴウの花型は、花冠が発達し、かつ花糸や花柱には線毛が密生し、水分の蒸散を防止する機構を備えている。それでも、昼間には糖濃度が50%にも達した。昼間の熱砂による乾燥が、花蜜の糖濃度の増加に影響を及ぼしていると考えられる。

5. 訪花昆虫相

ハマゴウの訪花昆虫相は Table 1 に示した。全部で3目17科43種が記録できた。コウチュウ目の昆虫の訪花は観察されなかった。Table 1 中の有刺

類の訪花者のうち、キヌゲハキリバチ、チビトガリハナバチ *Coelioxys brevis* Eversmann, シモフリチビコハナバチ *Lasioglossum frigidum* Sakagami et Ebmer, ノウメンムカシチビハナバチ *Hylaeus noomen* Hirashima の4種はもっぱら海浜に生息している海浜性種、ヒメハラナガツチバチ、ネジロハキリバチ *M. disjunctiformis* Cockerell, シロスジコシブトハナバチの3種は海浜で比較的によく観察される準海浜性種である。ほかは、ほとんど海浜以外の地域からの訪花者である (皆木ら, 2000)。

定期調査で採集されたハマゴウの訪花昆虫のうち、相対個体数が多い上位種の優占率を、加藤 (1952) の百分率相関法で求めて Fig. 12 に示した。上位11種には、キヌゲハキリバチ、キムネクマバチ *Xylocopa appendiculata circumvolans* Smith, パラハキリバチモドキ *Megachile nipponica nipponica* Cockerell, ホシホウジャク *Macroglossum pyrros-*

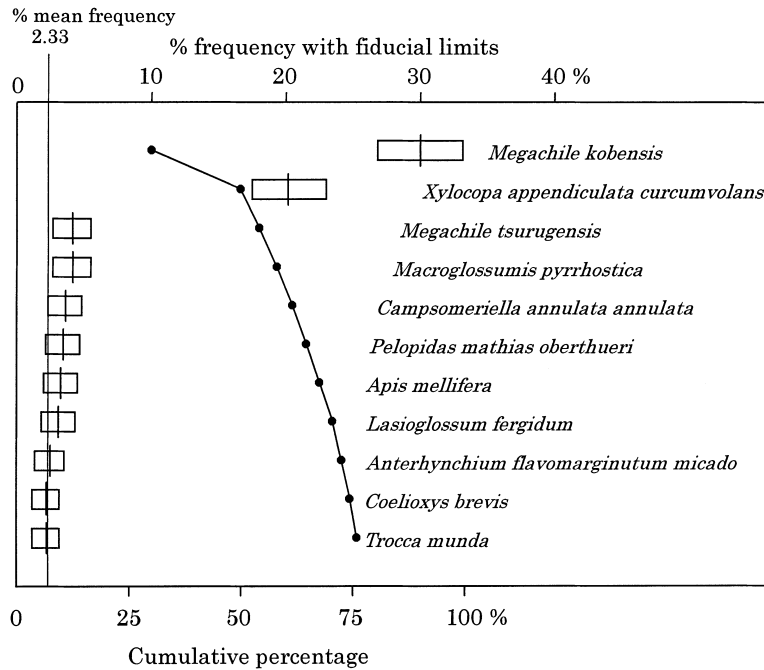


Fig. 12. Relative abundance of 11 predominant hymenopteran species shown by occurrence provability method. Mean percentage ratio of each species is given by a short vertical line on each horizontal bar, which indicates fiducial limit ($P = 0.95$ for both upper and lower limits). Vertical line at left is reciprocal of the number of species collected multiplied by 100.

tica Butler, ヒメハラナグツチバチ, チャバネセセリ *Pelopidas mathias oberthueri* Evans, セイヨウミツバチ *Apis mellifera* Linnaeus, シモフリチビコハナバチ, オオフタオビドロバチ *Anterhynchium flavomarginatum micado* (Kirsch), チビトガリハナバチ, コンボウナガハリバエ *Trocca munda* (Walker) があつた. Fig. 12 中の平均出現率 (2.33%) を越えた訪花者を優占種とみなせる. これに該当するのは, キヌゲハキリバチ, キムネクマバチ, パラハキリバチモドキ, ホシホウジャクの 4 種だけで

あつた. このように, ハマゴウにおいて優占種の数が少ないのは, 花型が特異で特定の訪花者だけを選択していることと, 生育場所が海浜と言う特異な環境にあることによるものであろう.

6. 主要訪花者の訪花消長および日周活動

ハマゴウの開花期間中に行った 8 回の調査で, 総計 43 種の訪花者が採集された. Fig. 13 には, 定期調査で採集されたメスの総個体数が 12 を越えた 5 種の送粉者の訪花消長を示した. これらの種のう

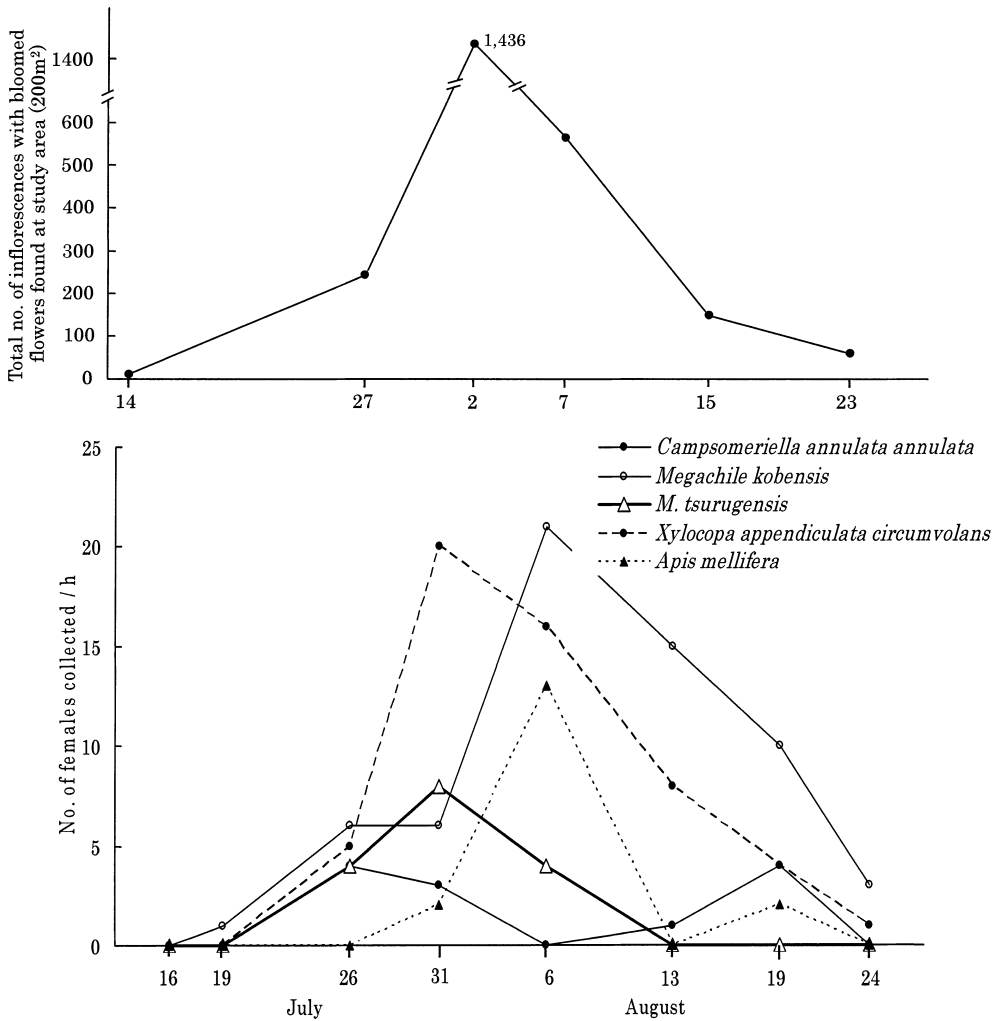


Fig. 13. Fluctuation of the number of females in 5 species of pollinators collected periodically throughout the blooming period of *Vitex rotundifolia*.

ち、ハマゴウの開花消長と関連して明瞭な訪花消長が認められたのは、キヌゲハキリバチとキムネクマバチの2種だけであった。ヒメハラナガツチバチ、シモフリチビコハナバチ、ミツバチの3種はハマゴウの開花全期間中を通じて、またバラハキリバチモドキは開花の初期に訪花が見られた。これら5種以外の訪花者では個体数も少なく、かつ規則性もない。偶発的な訪花でハマゴウに対する依存度は低いとみなされる。

一方、ハマゴウに対して依存度がきわめて高いと考えられるキヌゲハキリバチとキムネクマバチでは、両種とも訪花のピークは7月末から8月上旬までの間にあった。この期間は、ハマゴウの開花量がもっとも豊富な期間と一致していた (Fig. 13)。

8月20日の訪花昆虫の日周活動の調査で、チョウ目が9種、ハエ目が3種、ハチ目の有刺類では

ツチバチ科が2種、ドロバチ科が3種、スズメバチ科が1種、アナバチ科が1種、ハナバチ上科が8種の計27種が採集された。上位優占種であったキヌゲハキリバチとキムネクマバチの2種の訪花個体数の推移を Fig. 14 に示した。訪花個体数の変動とハマゴウの花粉の放出様式および花蜜の分泌様式とのリンクが認められた。特に、訪花個体数が抜きんできて多かったキヌゲハキリバチではキムネクマバチよりもリンクがいっそう明瞭である。すなわち、調査日におけるハマゴウの開花時刻は10:40頃で、1時間後にはその日開花する蕾の大半が開花した。蕾からも盗蜜できるキムネクマバチの訪花活動は、キヌゲハキリバチのそれよりも早く、7:00には開始された。後者の訪花活動は、9:00からであった。両種とも、訪花活動のピークの時間帯は12:00~16:30で、16:30以降にはそれらの数の減少が目立った。日没を迎えた

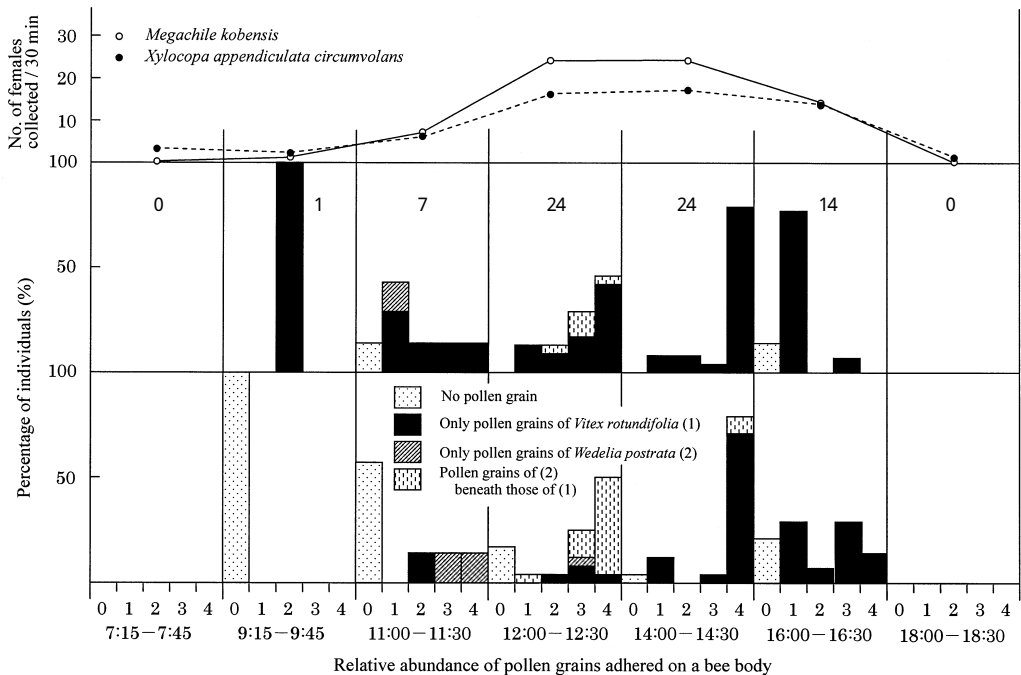


Fig. 14. Hourly changes of the number of females in *Megachile kobensis* and *Xylocopa appendiculata circumvolans* visited flowers of *Vitex rotundifolia* (upper), and sequence of the relative abundance of pollen grains (0-4) adhered on the ventral thorax (middle) and metasomal scopa (bottom) of *M. kobensis*. Relative abundance of pollen grains is as follows: 0-No pollen grain; 1-Scarcely; 2-Moderately; 3-Less plenty; 4-Plenty (Mean number of pollen grains adhere on the ventral thorax and metasomal scopa were 870 ± 356 and 268000 ± 1808 , respectively). The number of females examined at each sampling time for 30 minutes are shown in the middle column.

18:00には完全に訪花が見られなくなった。活動ピークの時間帯と、ハマゴウの花粉の放出様式（開花前半集中放出型）と花蜜の分泌様式（昼・夜間継続分泌型）との間には同調性が認められた。14:30以降の訪花個体数の減少は、花粉の消費と強くリンクしていると考えられる。

花粉の放出量と関連させてキヌゲハキリバチにおける胸部背面の花粉の付着度合と腹部スコーパの花粉荷の集積度合を見ると、活動時間帯との関係がいっそう明瞭である（Fig.14）。すなわち、花粉の放出が進行するに伴い、胸部背面に付着している花粉量は増加し、また同時に腹部スコーパに集積されている花粉荷の増大が認められた。そのピークの時間帯は、14:00頃にあるようである。しかし、花粉の放出量の減少（消費）とあいまって16:00頃以降には胸部背面に付着している花粉量も腹部スコーパの花粉荷の集積量も減少が目立った。興味深いことに、キヌゲハキリバチでは花粉の放出量がピークに達する以前は、近隣の花資源種（大半はハマグルマ）の花粉荷が腹部スコーパの基部に集積されていた。本種の活動開始温度については、調査していない。夏期に活動期をもつハキリバチ類では、晴天日における活動開始温度は24以上とされている（前田, 1999）。当然、キヌゲハキリバチは7:00頃には営巣活動をすでに開始していると思われる。ハマゴウが開花するまでは、ほかの花資源植物を利用せざるを得ない。

キヌゲハキリバチの胸部背面に、キク科のハマグルマの花粉がなぜ付着するのか不可解である。おそらく、ハチの採餌中に脚によるグルーミングによるものであろう。

7. 採餌行動

花の構造と採餌行動との間には、深い関連性がある。ハマゴウのもつ資源には花粉と花蜜がある。訪花者の目的には、餌として花蜜と花粉のどちらかを、あるいは両方を摂食または採餌することにある。訪花者は、分類群を問わずハマゴウの花では、原則として花冠口から口吻を挿入することで、吸蜜が可能である。餌を求めてハマゴウを訪花した昆虫のうち、ハチ目の昆虫は花蜜と花粉の両方を利用するが、チョウ目とハエ目の昆虫は花蜜だ

けを利用する。ハナバチ類のメスは労働寄生蜂を除き、子孫の育子用にも花粉と花蜜の両方を採餌する。しかし、ハナバチ類にはハマゴウの花から1)花粉と花蜜の両方を採集するもの、2)花粉だけを採集するもの、3)花蜜だけを採集するものがあった（Table 1）。1)に所属する種は、2)や3)に所属する種よりも、ハマゴウでは採餌の精勤度が高いと推測される。以下、観察できたメス訪花者（合計3目10科21種）の採餌行動および吸蜜行動について種別に述べる。訪花者の体が葯や柱頭に接触する部位は、摂食または採餌のため接花してからこれらの目的を達して離花するまでの間に起こるそれらの場所を示す。

シモフリチビコハナバチは最小型種のため、ハマゴウの花の構造に阻まれて、花冠内へ侵入できない。花粉を葯や花糸に全脚を用いて掴まり、花粉だけを採餌した。しかし、柱頭にも、後脚のスコーパをはじめ体のさまざまな部位の接触が見られた。受粉能力はあると判断された。

キヌゲハキリバチは中型種である。本種は開花中の花だけを対象に訪花した。同一花序内の花も次々と訪花したが、資源が乏しくなったと考えられる古い花は回避した。採餌には次の2つの型が認められた。1)頭部を花の基部に向け、頭部をがく側に寄せて花冠の基部に着地して、花糸や花柱上にかぶせた腹部を左右に振って、花粉だけを採餌するものと、2)下唇部に着地して、花冠口から口吻を挿入してもっぱら吸蜜だけをするものがあった。1)では、着花当初に垂直に位置する花糸の葯が胸部腹面にも付着することになる。やがて、体位を下げて腹部スコーパで花粉を採餌するので、柱頭へは腹部スコーパが接触した（Fig.7）。2)では、頭頂と胸部の背面が葯や柱頭が接触した（Fig.8）。同一個体が同じ採餌中に1)と2)を混合させた。ときには、同一花において先に吸蜜（2）をして、次いで花粉採集（1）を行うことがあった。

バラハキリバチとバラハキリバチモドキ *M. tsurugenis* Cockerell は両種とも採餌行動はキヌゲハキリバチと同じであった。

ネジロハキリバチでは、吸蜜行動だけを観察できた。この行動は、ほかのハキリバチ類と同一であった。吸蜜中に頭頂と胸部の背面が葯や柱頭と

Table 1 . A list of insects collected on flowers of *Vitex rotundifolia* .

	Order / Family / Species ¹⁾	Total no. of individuals collected ²⁾		Purposes to visit ³⁾		
		Female	Male	P+N	P	N
Hymenoptera						
Scolidae	1 . <i>Campomeriella annulata annulata</i> (Fabricius) [*] , ‡	15	5			
	2 . <i>Scolia historionica japonica</i> Smith [*]		8			
	3 . <i>S. decorata ventralis</i> Smith [*]		1			
Eumenidae	4 . <i>Euodynerus nipanicus nipanicus</i> Schulthess	4	3			
	5 . <i>Anterhynchium flavomarginatum micado</i> (Kirsh)	9	4			
	6 . <i>Eumenes fraterculus</i> Dalla Torre	1				
Vespidae	7 . <i>Polistes chinensis antennalis</i> Pérez	9				
Sphecidae	8 . <i>Sphex argentatus fumosus</i> Kohl	2				
	9 . <i>Ammophila sabulosa nipponica</i> Tsuneki		1			
	10 . <i>Bembecinus hungaricus japonicus</i> (Sonan)	6				
Colletidae	11 . <i>Hylaeus noomen</i> Hirashima [*]	2				?
Halictidae	12 . <i>Lasioglossum frigidum</i> Sakagami et Ebmer [*] , †	17				
Megachilidae	13 . <i>Megachile disjunctiformis</i> Cockerell [*] , ‡	1	9			
	14 . <i>M. humilis</i> Smith [*]	2	2			
	15 . <i>M. kobensis</i> Cockerell [*] , †	136	43			
	16 . <i>M. nipponica nipponica</i> Cockerell [*]	7	2			
	17 . <i>M. sculpturalis</i> Smith [*]		8			
	18 . <i>M. tsurugensis</i> Cockerell [*]	16	7			
	19 . <i>M. sppissula</i> Cockerell [*]	1				
	20 . <i>M. xanthothrix</i> Yasumatsu et Hirashima [*] , †	2	6			
	21 . <i>Coelioxys brevis</i> Eversmann †	5	6			
	22 . <i>C. inermis</i> (Nylander)	1				
Apidae	23 . <i>Euaspis basalis</i> (Ritsema)	1				
	24 . <i>Xylocopa appendiculata circumvolans</i> Smith [*]	113	7			
	25 . <i>Amegilla quadrfaciata</i> (Villers) [*] , ‡	2	1			
	26 . <i>Bombus ignitus</i> Smith [*]	9				
	27 . <i>Apis mellifera</i> Linnaeus [*]	18				
Diptera						
Bombyliidae	28 . <i>Ligyra tantalus</i> (Fabricius)		1			
	29 . <i>Exhyalanthrax afer</i> (Fabricius)		1			
	30 . <i>Villa limbata</i> (Coquillett)		4			
Conopidae	31 . <i>Conops curtulus</i> Coquillett		5			
	32 . <i>Archiconos erythrocephalus</i> (Fabricius)		8			
Tachinidae	33 . <i>Trocca munda</i> (Walker)		11			
Lepidoptera						
Hesperiidae	34 . <i>Pelopidas mathias oberthueri</i> Evans		19			
Papilionidae	35 . <i>Graphium sarpedon nipponum</i> (Fruhstorfer)		9			
	36 . <i>Papilio machaon hippocrates</i> C. et R. Felder		5			
	37 . <i>P. xuthus</i> Linnaeus		2			
Lycaenidae	38 . <i>Lycaena phlaeas daimio</i> (Matsumura)		2			
Pyrilidae	39 . <i>Hymenia recurvalis</i> Fabricius		8			
Noctuidae	40 . <i>Helicoverpa assulta</i> (Guenee)		1			
Sphingidae	41 . <i>Macroglossum bombylans</i> Boisduval		1			
	42 . <i>M. pyrhostica</i> Butler		23			
	43 . <i>Cephonodes hylas</i> (Linnaeus)		5			
	Total		597			

1) Foraging behavior of those species, numbered 1 – 5 , 7 , 8 , 12 , 13 – 18 , 20 , 21 , 24 , 26 , 27 , 35 , 37 , 41 , 42 and 43 , was observed on flowers of *V. rotundifolia*.

2) Sampling was made for 8 times between July 16 and August 24 , 2003 , each spending for one hour. Those specimens, which were obtained by samplings to study the daily activity of flower-visitors carried out on August 20 , 2003 , are also included.

3) P+N : Pollen and nectar collecting ; P : Pollen collecting ; N : Nectar collecting or nectar feeding.

* Promising pollinators, whose parts of the body were smeared with pollen, contacted the stigma. † Sand dune habiting species. ‡ Frequently found at sand dune.

Table 2 . Measuring values (mm) of various parts of the body in females of 13 species of flower-visitors collected on flowers of *Vitex rotundifolia* .¹⁾

Species	Length of glossa(1)	Length of prementum(2)	Length of head A(3)	Length of head B(4)	Length of thorax(8)
<i>Campsomeriella annulata annulata</i>	1.60 ± 0.76	1.49 ± 0.24	2.50 ± 0.21	2.78 ± 0.18	5.41 ± 0.48
<i>Lasioglossum fergidum</i>	0.34 ± 0.04	0.98 ± 0.07	1.17 ± 0.15	1.23 ± 0.17	1.58 ± 0.13
<i>Megachile disjunctiformis</i>	4.33 ± 0.31	2.04 ± 0.25	2.75 ± 0.17	2.88 ± 0.20	4.82 ± 0.28
<i>M. kobensis</i>	2.97 ± 0.60	1.70 ± 0.30	2.67 ± 0.12	2.77 ± 0.13	3.60 ± 0.23
<i>M. nipponica nipponica</i>	3.67 ± 0.48	2.17 ± 0.49	2.98 ± 0.16	3.12 ± 0.18	3.84 ± 0.40
<i>M. humilis</i> ²⁾	4.93 ± 0.52	2.09 ± 0.37	3.54 ± 0.09	3.65 ± 0.10	4.95 ± 0.19
<i>M. tsurugenis</i>	3.28 ± 0.48	1.98 ± 0.44	3.09 ± 0.04	3.18 ± 0.04	4.16 ± 0.24
<i>M. xanthothrix</i>	4.15 ± 0.04	2.83 ± 0.02	3.65 ± 0.14	3.65 ± 0.14	5.23 ± 0.07
<i>Coelioxys brevis</i> ²⁾	1.77 ± 0.40	1.36 ± 0.26	2.27 ± 0.19	2.29 ± 0.22	2.64 ± 0.14
<i>Xylocopa appendiculata circumvolans</i>	4.52 ± 1.16	2.39 ± 0.94	5.08 ± 0.33	5.23 ± 0.36	7.16 ± 0.33
<i>Amegilla quadrifasciata</i> ²⁾	5.15 ± 0.00	2.24 ± 0.15	3.38 ± 0.18	3.41 ± 0.17	5.10 ± 0.39
<i>Bombus ignitius</i>	5.36 ± 0.51	2.69 ± 0.37	3.68 ± 0.18	4.32 ± 0.26	6.05 ± 0.38
<i>Apis mellifera</i>	3.58 ± 0.29	2.17 ± 0.12	2.49 ± 0.11	3.04 ± 0.17	3.66 ± 0.24

Table 2 . Continued.

Species	Width of head(5)	Basal of of head(6)	Width of thorax(7)	Height of thorax(9)	N
<i>Campsomeriella annulata annulata</i>	3.76 ± 0.18	1.90 ± 0.08	4.07 ± 0.36	4.17 ± 0.31	5
<i>Lasioglossum fergidum</i>	1.41 ± 0.08	0.51 ± 0.05	1.52 ± 0.11	1.28 ± 0.08	6
<i>Megachile disjunctiformis</i>	4.38 ± 0.25	2.55 ± 0.24	4.76 ± 0.31	4.10 ± 0.31	11
<i>M. kobensis</i>	3.74 ± 0.18	1.57 ± 0.13	3.63 ± 0.20	3.22 ± 0.19	39
<i>M. nipponica nipponica</i>	3.74 ± 0.15	1.52 ± 0.07	4.18 ± 0.18	3.60 ± 0.22	6
<i>M. humilis</i> ²⁾	5.07 ± 0.12	2.48 ± 0.17	5.50 ± 0.14	4.96 ± 0.24	8
<i>M. tsurugenis</i>	3.82 ± 0.15	1.54 ± 0.11	4.34 ± 0.14	3.74 ± 0.19	6
<i>M. xanthothrix</i>	5.14 ± 0.07	2.40 ± 0.00	5.81 ± 0.07	5.38 ± 0.00	2
<i>Coelioxys brevis</i> ²⁾	3.16 ± 0.13	1.26 ± 0.11	2.94 ± 0.10	2.66 ± 0.16	9
<i>Xylocopa appendiculata circumvolans</i>	6.90 ± 0.36	3.72 ± 0.53	8.32 ± 0.37	7.27 ± 0.44	8
<i>Amegilla quadrifasciata</i> ²⁾	5.18 ± 0.13	2.44 ± 0.16	5.54 ± 0.14	5.03 ± 0.13	6
<i>Bombus ignitius</i>	4.88 ± 0.20	2.19 ± 0.20	6.86 ± 0.50	6.46 ± 0.69	7
<i>Apis mellifera</i>	3.54 ± 0.09	1.39 ± 0.13	3.60 ± 0.22	3.54 ± 0.23	12

1) Values are given as mean ± SD. The parts shown in parentheses are indicated in Fig. 2 .

2) Those specimens are also included, which were collected except in 2003 .

接触した。

スミスハキリバチ *M. humilis* Smith は、キバラハキリバチ *M. xanthothrix* Yasumatsu et Hirashima とほぼ同サイズの大型種である。両種では、吸蜜だけが観察できた。下唇部に着地し、体を左右に動かして頭部で花冠口をこじ開けるようにして吸蜜した。このとき、頭頂と胸部の前背面が葯や柱頭と接触した。

チビトガリハナバチはキヌゲハキリバチの労働寄生蜂で(前田・皆木, 1999; Maeta *et al.*, 1996), 訪花の目的は吸蜜だけであった。ほかのハキリバチ類と同じように、花冠口から口吻を伸展させて行った。吸蜜時には尖った腹部先端部が柱頭の真下に位置するが、小型のため葯や柱頭には体のどの部位も接触しなかった。本種は、キムネクマバチと同じような様式で盗蜜する習性があり、個体によっては盗蜜ばかり、あるいは正常な吸蜜と盗蜜を併用する個体もあった。盗蜜するとき着地場所は多様で、これが行きやすい場所を探索するのが見られた。

キムネクマバチは、訪花者のなかでは最大型種である。本種は、花序内の花も次々と訪花した。萎凋した花は訪花の対象とならなかったが、キヌゲハキリバチのように資源が乏しくなったと考えられる古い花を回避することはなかった。開花直前の花では、頭部を花冠の基部に向け、花冠のほぼ真上に着地した。吸蜜は、花冠とがくの接合部から口吻を挿入して行われた (Fig 9)。開花後も、1) もっぱら開花直前の花と同じように盗蜜したが、その最中に頭部と胸部の下面が葯や柱頭に接触するので受粉能力はあると判断された。ほかにも、同一個体がごく稀に2) 花冠口から口吻を挿入して吸蜜を行うのが観察された。大きな頭部は花冠内には挿入できなかった。しかし、1) と同様に胸部の下面が葯や柱頭に接触するので受粉効果はあると判断された。また、ごく一部の個体において後脚にハマゴウの花粉荷を集積させていたものが見られた。

シロオビコシブトハナバチはキムネクマバチやクロマルハナバチにつぐ大型種で、ハマゴウでは吸蜜だけが観察できた。同一花序内の花を次々と訪花した。下唇部に着地して花冠口から口吻を挿

入した。主に頭頂が葯や柱頭と接触した。

クロマルハナバチ *Bombus ignitus* Smith は大型種で、ハマゴウでは基本的に下唇部に着地して、1) 花冠口へ頭部を寄せて正常な吸蜜と、2) 花冠とがくの接合部からの盗蜜を併用した。1) の場合は、葯と柱頭が主に頭頂に接触した。また、2) の場合は主に頭部と胸部の腹面が葯と柱頭が接触した。体が大型のため、ときには花の周辺の葉上にも着地して吸蜜を行った。

ミツバチは、花冠口の下唇部に着地して正面から口吻を挿入するが、ときには下唇部の左右どちらかの端にまず着地し、口吻を花冠口へ挿入しながら体を中央部に寄せて吸蜜を行った。頭頂と胸部背面が葯や柱頭と接触した。キヌゲハキリバチのように訪花を回避する行動が見られたが、キヌゲハキリバチのように空中ではなく、いったん着地してから回避した。

クロアナバチ *Sphex argentatus fumosus* Kohl は、下唇部に着地して花冠口から吸蜜した。そのとき、胸背面が葯や柱頭と接触した。

フタモンアシナガバチ *Polistes chinensis antennalis* Pérez は、花冠が脱落したごく中に頭部を埋めて吸蜜した。

ミカドドロバチ *Euodynerus nipanicus nipanicus* Schulthess は、盗蜜を常習としていた。頭部を花冠の先端側に向け、がくに着地して花冠とがくの接合部から口吻を挿入する。体のどの部分も葯や柱頭にはまったく接触しなかった。

オオフトオビドロバチ *Anterhynchium flavomarginatum micado* (Kirsh) は、基本的には唇弁部に着地して、1) 頭部で花冠口をこじ開けるようにして吸蜜した。しかし、2) ときにはミカドドロバチのように頭部を花冠の先端部に向けて花冠とがくの接合部から盗蜜をした。1) の場合は、胸部背面が葯や柱頭と接触した。

ヒメハラナガツチバチは長大で細い体をもつ大型種であるが、口吻長が極端に短い。本種は唇弁部に着地し、中・後脚で踏張って、できるだけ頭部を強引に花冠内へ潜り込ませるようにして吸蜜を行った (Fig. 10)。葯と柱頭が頭頂と胸部背面に接触した。

チョウ目の昆虫のうち、チョウ類はいずれの種

も伸展させた脚で花弁やその周辺の葉上に止まり花冠口から長い口吻を挿入して吸蜜を行った。これに対して、オオスカシバ *Cephonodes hylas* (Linnaeus) とホシホウジャクは両種ともホバリングで花冠口から吸蜜した。チョウ目の昆虫では、いずれの種とも葯や柱頭はチョウの体のどの部分にも接触することはなかった。

ハエ目の昆虫のうち、スキバツリアブ *Villa limberta* (Coquillett) とコンボウナガハリバエなどは、すでに花冠が脱落したがく中へ頭部を挿入して吸蜜をした。しかし、すべての個体がく中へ頭部を挿入しないので、花蜜の存在の有無を識別した可能性がある。前種は、ときには下唇部の先端縁に全脚で着地し、花冠口から吸蜜するが体のどの部分も葯や柱頭には接触しなかった。

上述のように、下唇部に着地して吸蜜を行う訪花者が多かった。これらが着地しても下唇部だけが下方に下垂することはなかった。したがって、訪花者の体重によって下唇部とその上に位置する柱頭との間の距離は拡大されなかった。

吸蜜だけを行いあるいは花粉だけを採餌し、花粉を柱頭へ運搬しない訪花種は、それぞれ盗蜜者 (nectar thief) あるいは盗花粉者 (pollen thief) である。Inouye (1980) と加藤 (1993) は盗蜜者を、1) 花冠の基部近くに口器で穴をあけて盗蜜する穿孔盗蜜者 (primary nectar robber), 2) 前者の開けた穴を利用して盗蜜する借孔盗蜜者 (secondary nectar robber), 3) 花冠を傷つけることなく長い口吻で盗蜜する窃盗盗蜜者 (nectar thief) に区分している。キムネクマバチとクロマルハナバチの盗蜜は1) に、チビトガリハナバチ、チョウ目とハエ目の昆虫のそれは3) に該当する。

8. 花粉の付着部位および付着量

訪花者の体のサイズ、口吻の長さ、花粉または花蜜の採餌様式の相違などによって、訪花者の虫体に付着する花粉の付着部位と量に差異がもたらされる。花粉の付着部位と結実率との間には、深い関連性があることは当然予測される。例えば、「蜜が部分的に隠されている花」(Knuth, 1906-1909) あるいは「皿状花」(Faegri and Pijil, 1966) をもつゲンノシヨウコ *Geranium thunbergii* (Sieb.

et Zucc.) 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回あ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、リンゴでも、腹部スコーパに花粉荷を運搬し、この部分が常時柱頭に接触するマメコバチ *Osmia cornifrons* (Radoszkowski) と、花弁上に着地して盗蜜しがちなミツバチでは(体が柱頭に接触する率が低い)、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)。

しかし、ハマゴウの有力送粉者は訪花頻度に関係なく、それらの体においても花粉が付着した部位が柱頭に接触する訪花者だけである (7 参照)。これに該当する種をまとめると、ヒメハラナガツチバチ、シモフリコハナバチ、ネジロハキリバチ、スミスハキリバチ、キヌゲハキリバチ、バラハキリバチ、バラハキリバチモドキ、キバラハキリバチ、シロオビコシブトハナバチ、キムネクマバチ、クロマルハナバチ、ミツバチの12種がある。さらに、これらのうち訪花頻度が高かったキヌゲハキリバチとキムネクマバチは主要有力送粉者である。

正常に採餌しても、体のどの部分も葯や柱頭にほとんど接触することのない種は、盗蜜者である。これに該当する種には、チョウ目とハエ目の訪花者が該当する。一方、行動的には典型的な盗蜜者であるが、キムネクマバチは吸蜜時に頭部と胸部の腹面に花粉が付着するし、訪花頻度も高いので有力送粉者である。また、ハマゴウから吸蜜はできないが、花粉だけを採集するシモフリコハナバチも行動的には盗花粉者であるが、送粉能力はある。

これまで有剣類の採餌行動は、メスだけを対象として記述した。有剣類のオスは、全種に共通して主として吸蜜のための訪花であるが、ハマゴウの葯や柱頭への接触部位は雌雄間で差異がない。したがって、送粉様式は雌雄とも基本的に同じである。雌雄間で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。

オオハキリバチ *M. sculpturalis* Smith では、オスだけの訪花が見られた。送粉様式は、ほかのハキリバチ類のオスと同一であった。オオモンツチバチ *Scolia historionica japonica* Smith とコモンツチ

Table 3 . Number of pollen grains adhered on various parts of the body, where contacted with the stigma of *Vitex rotundifolia* , in females of 14 species of flower-visitors .¹⁾

Species	Around mouth parts	Vertex	Dorsal thorax	Ventral thorax	Ventral scopa	Hind tibial scopa/ corbiculae	N
<i>Campsomeriella annulata</i>	-	53 - 487	120 - 1255	-	-	- / -	5
<i>annulata</i>		223 ± 157	657 ± 375				
<i>Anterhynchium flavomarginautum</i>	-	2 - 17	0 - 378	-	-	- / -	5
<i>micado</i>		8 ± 6	102 ± 146				
<i>Sphex argentatus fumosus</i>	-	8 - 47	31 - 54	-	-	- / -	2
		28 ± 20	43 ± 12				
<i>Lasioglossum fergidum</i>	-	-	-	-	-	1082 - 4667 / 3250 ± 1286	2
<i>Megachile disjunctiformis</i>	-	34	90	26	- ²⁾	- / -	1
<i>M. humilis</i>	-	8 - 434	16 - 232	5 - 21	- ²⁾	- / -	5
		221 ± 213	124 ± 108	13 ± 8			
<i>M. kobensis</i>	-	102 - 634	531 - 1471	137 - 277	236667 - 290000	- / -	5
		312 ± 185	870 ± 356	209 ± 57	268000 ± 18809		
<i>M. nipponica nipponica</i>	-	20 - 144	28 - 439	19 - 196	- ²⁾	- / -	5
		63 ± 43	158 ± 145	66 ± 66			
<i>M. tsurugensis</i>	-	11 - 341	299 - 426	3 - 506	- ²⁾	- / -	5
		126 ± 124	350 ± 51	118 ± 194			
<i>M. xanthothrix</i>	-	62 - 191	0 - 4	4 - 6	- ²⁾	- / -	2
		127 ± 65	2 ± 2	5 ± 1			
<i>Xylocopa appendiculata</i>	6 - 220	-	-	519 - 1610	-	33334 - 250000 / -	5
<i>circumvolans</i>	100 ± 89			972 ± 489		107334 ± 87225	
<i>Amegilla quadrifasciata</i>	-	16 - 38	4 - 8	-	-	- ²⁾ / -	2
		27 ± 11	6 ± 2				
<i>Bombus ignitus</i>	3 - 420	3 - 259	2 - 14	0 - 36	-	- / - ²⁾	5
	101 ± 161	87 ± 96	7 ± 4	14 ± 12			
<i>Apis mellifera</i>	-	22 - 463	24 - 558	-	-	- / 66667 - 223333	5
		168 ± 155	205 ± 186			1444000 ± 52848	

1) Those females, adhered a lot of of pollen grains on respective parts of the body, were selected. The places, where pollen grains were not usually adhered, are shown with a bar (-). Values are given as range and mean ± SD.

2) Those females with a full pollen load were not collected.

バチ *S. decorata ventralis* Smith は、メスよりも小型のオスだけが吸蜜のため訪花した。吸蜜行動は、ヒメハラナガツチバチのそれとほぼ同じであった。

有力送粉者 12 種にクロアナバチとオオフトアオビドロバチを加えた 14 種におけるハマゴウの花の柱頭へ接触する体の部位に付着していた花粉粒数を、それらの付着量の多かった 5 個体を選抜して測定して見た (Table 3)。訪花頻度が低かったクロアナバチ、ネジロハキリバチ、キバラハキリバチ、シロオビコシフトハナバチの 4 種では、5 個体を選抜できなかった。本表より、体毛が乏しい種、クロアナバチとオオフトアオビドロバチでは頭頂と胸部背面における花粉の付着量は、両種ともきわめて乏しかった。キヌゲハキリバチでは、ハキリバチ科のほかの種はもとより、ほかの科の種に比べても頭頂と胸部背面に付着している花粉粒数がきわめて多いことがわかる。キヌゲハキリバチを含むハキリバチ科の種類では、さらに胸部腹面でもかなりの量の花粉の付着があった。また、キムネクマバチでは頭部と胸部の腹面で多量の花粉の付着が認められた。豊かな体毛で被覆されたヒメハラナガツチバチでも、キヌゲハキリバチに比べて劣らぬほどの花粉粒数の付着が頭頂と胸部背面で見られた。

どの種においても、花粉の付着量は少ない個体があった。その原因は、1) 訪花当初でまだ訪花花数が少ないこと、2) 接触する部位が多く体毛で被覆されていないため花粉が付着しにくいこと、3) 古い個体では、これらの部位の体毛の脱落が起こること、4) 頻繁に行われるグルーミングで除去されたり、花粉運搬毛へ移動・集積されたりすること、によると考えられる。

キヌゲハキリバチの腹部スコーパには、ほかのハキリバチバチ類と異なり花粉荷として、多量のハマゴウの花粉が集積されていた。その数は (Table 3)、ハマゴウが花あたり放出する総花粉粒数 (4 参照) の約 10 倍に相当する。キヌゲハキリバチでは、ハマゴウの柱頭に花粉が付着する確率は胸部背面よりも腹部スコーパの方がはるかに高いと考えられる。ハキリバチ科の送粉者では、胸部腹面にも相当量の花粉の付着が認められた。これは、採餌行動と関連がある (7 参照)。この分類群

に所属する種では、垂直に位置する下部花系の葯上にかぶさって花粉を採集し、それらの花粉を腹部スコーパ (ventral scopa) に集積する。一方、これらより下部に位置する上部花系の葯は、花口から吸蜜する送粉者の体の背面部と接触する。異なる空間位置に存在する 2 つのタイプの花系は送粉者の採餌行動と連携して機能する。この機能に適應しているのはハキリバチ類である。この点から、ハマゴウは「ハキリバチ媒花 (megachilophily)」と言える。

9. 花あたりの採餌所要時間

花あたりの採餌所要時間を訪花者の種間で比較した (Table 4)。花粉に塗された体の一部がハマゴウの葯と柱頭に確実に接触する訪花者であれば、この値が低い種ほど、訪花速度が早いすぐれた送粉者であると判断される。これは、花と送粉者のそれぞれがもつ諸形態形質間にマッチングがあることを暗示している。花あたりの採餌所要時間は、吸蜜と花粉採集で当然異なる。例えば、キヌゲハキリバチでは花粉採集だけを行っているときは、吸蜜だけを行っているときよりも所要時間が明らかに短かった。十分な計測ができなかったが、本種と類似した採餌様式をもつほかのハキリバチ類でも同じであろう。しかし、ハキリバチ類は吸蜜と花粉採集は通常混合させて行うので、両者を区分して別々に計測することは困難であった。Table 4 中では、吸蜜と花粉採集の両方を込みにして求めたものを示した。また、訪花頻度の低い種では十分な計測はできなかった。以下に送粉者の花あたりの採餌所要時間を見よう。

最短はクロマルハナバチで、わずか 2.7 秒であった。しかし、本種では盗蜜行動が頻繁に混用された。これに次ぐ送粉者は中型のハキリバチ類で、キヌゲハキリバチ、バラハキリバチ、バラハキリバチモドキ間ではほとんど差異はなく、その値はほぼ 3 秒であった。これらよりもやや大型のスミスハキリバチとネジロハキリバチでは、採餌所要時間がやや長くなる傾向がある。盗蜜行動をするキムネクマバチでも上述の中型のハキリバチ類と同値であった。これらに対して、ミツバチとヒメハラナガツチバチでは花あたりの採餌所要時間が

Table 4. Time (sec) spent for foraging on one flower of *Vitex rotundifolia* in females of 10 species of pollinators.

Species	Time ¹⁾	Purposes to collect	Range and mean no. of flowers counted by one pursuit	No. of individuals observed
<i>Megchile disjunctiformis</i>	5.5	Nectar	11	1
<i>M. kobensis</i>	3.3 ± 0.8 ^a	Pollen/Nectar	4 - 38, 19.5	50
<i>M. humilis</i>	6.9 ± 4.2 ^b	Nectar	2 - 48, 17.7	6
<i>M. nipponca nipponica</i>	3.3 ± 0.9 ^{ac}	Pollen/Nectar	20 - 35, 26.0	4
<i>M. tsurugensis</i>	3.7 ± 0.7 ^{ab}	"	7 - 32, 17.3	3
<i>Coelioxys brevis</i>	13.6	"	11	1
<i>Xylocopa appendiculata</i>	3.2 ± 0.8 ^a	Nectar	10 - 58, 25.7	35
<i>circumvolans</i> ²⁾		"		
<i>Apis mellifera</i>	5.8 ± 1.0 ^{bc}	"	9 - 41, 22.4	12
<i>Bombus ignitus</i> ²⁾	2.7	Nectar	40	1
<i>Campsomeriella annulata annulata</i>	13.0 ± 5.4 ^d	"	2 - 10, 6.8	6

1) Value is obtained by total number flowers visited / time spent for foraging on these flowers. Significant difference is indicated by different letters (a, b, c, d) between species ($P < 0.05$ by Bonferroni multiple comparison test).

2) Exclusively or occasionally robbed nectar from an interspace between corolla tube and calyx.

長く、花あたりの採餌にそれぞれ6秒と13秒を要した。

ハマゴウを訪花したハナバチ類のうち、花粉採集を積極的に行った種にはシモフリコハナバチ、キヌゲハキリバチのほか一部のミツバチとごく一部のキムネクマバチのわずか4種で、ほかには花粉採餌が偶発的に観察されたヒメハキリバチ *Megachile spissula* Cockerell が1個体だけあったに過ぎない。キヌゲハキリバチ以外のハキリバチ類では、腹部スコーパに花粉荷をいっぱい付けた個体は観察されなかった。これらは、営巣地が海浜でないことと無縁ではない。ハマゴウが蜜源として偶発的に利用されているのではないかと考えられる。

10. ハナバチ類の形態形質と送粉様式

ハマゴウの訪花ハナバチ類のうち、有力送粉者と判断された12種がある(7.参照)。これらの種類がハマゴウの有力送粉者として選択される重要な要因の一つとして、両者間において顕著な形態形質のマッチングがあるはずである。高い受粉効果をもたらす行動は、吸蜜時に花冠中に入りるときに花粉がたくさん付着した体の一部が柱頭に確実に接触することである。付着する花粉は、

主に上部花糸に由来するもので、同じように吸蜜時に花冠中に入りるときに付着する。花粉の付着部位は、主として送粉者の体サイズ(特に口吻長)と花のもつ形態(特に上部花糸高と柱頭高)の両者によって決定される。その部位には頭頂と胸部背板の2カ所があり、これらには体毛が密生している。腹部は翅があるため付着しにくい。また、顔面にも付着しない。葯および柱頭への接触は、両者とも送粉者の吸蜜時の下唇部上での移動中と静止中に起こる。

ハマゴウの花が訪花者を選択し、さらに効率よい受粉を委託するにあたり機能すると考えられる形態形質には、1)花冠長、2)花冠口(特に、花冠口の横軸長)、3)上部花糸長、4)花柱長、5)上部花糸高および花柱高がある。一方、送粉者の側ではこれらの形態形質に対応する形態形質として、それぞれ1)口吻(中舌+下唇前基節)長、2)頭幅、3)中舌の先端から頭頂までの長さ、4)中舌の先端から前伸腹節後縁までの長さ、5)胸厚がある。花の上述の諸形態形質の測定値は3(282ページ)に、また送粉者のそれらはTable 2に示してある。Figs. 15-19には、上述の花と送粉者のもつそれぞれの形態形質の対応関係を見た。これらの図には、送粉者となりえない盗蜜者のチビトガリハ

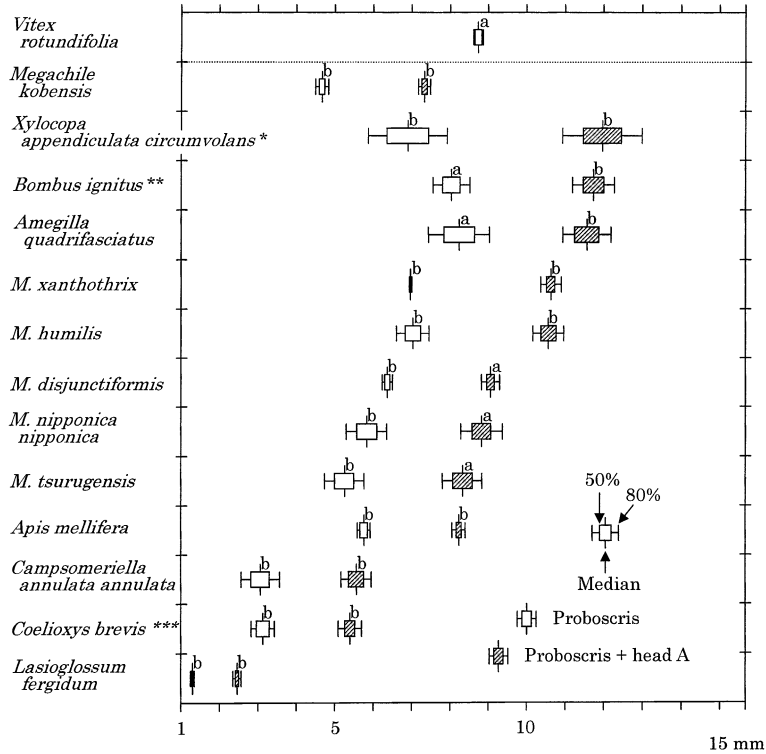


Fig. 15. Relation between length of corolla tube of *Vitex rotundifolia* and lengths of 2 body parts (proboscis and from the anterior proboscis to vertex) of 13 species of flower-visitors. a - b: $P < 0.005$ by Kruskal-Wallis multiple comparison. *, **, and *** show exclusive nectar robber, occasional nectar robber, and nectar thief, respectively in this and subsequent figures.

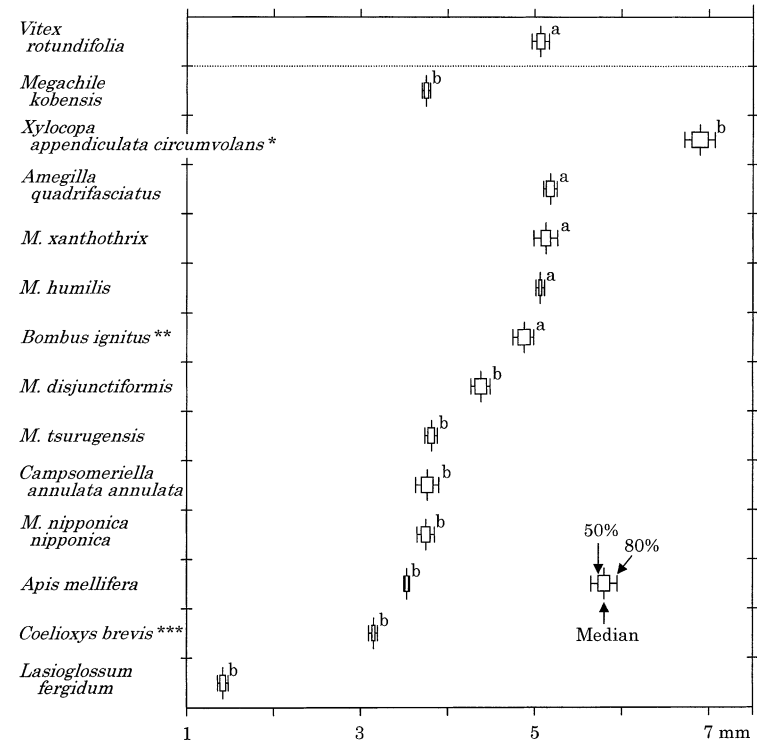


Fig. 16. Relation between horizontal length of mouth of corolla tube of *Vitex rotundifolia* and width of heads of 13 species of flower-visitors. a - b: $P < 0.005$ by Kruskal-Wallis multiple comparison.

ナバチを比較対象のため加えた。

送粉者の口吻長がハマゴウの花冠長よりも長い場合は、頭部を花冠内に挿入させることなく吸蜜ができる (Fig. 15)。かろうじてクロマルハナバチとシロオビコシブトハナバチが該当するが、ほかの種類は該当しない。これは、頭部の一部または全部を花冠口へ挿入しないと吸蜜ができないことを意味する。花冠口の横軸長と頭幅の関係を見ると (Fig. 16)、シロオビコシブトハナバチ、キバラハキリバチ、スミスハキリバチ、クロマルハナバチの5種では、かろうじて頭部の一部が挿入可能

であるが、キムネクマバチはまったく挿入できない。キムネクマバチは、ハマゴウからは正常に吸蜜できないことが明白である。これが原因で盗蜜を行う。ほかの種類では、頭部を花冠口内に完全に挿入できる。ただし、シモフリコハナバチは小型のため、花冠内の花糸と花柱、さらにこれらに着生している密毛で侵入が阻止され吸蜜できない。

さらに、花冠長と中舌の先端から頭頂までの長さを見ると (Fig. 15)、クロマルハナバチ、シロオビコシブトハナバチ、キバラハキリバチ、スミスハキリバチ、ネジロハキリバチでは、頭部を花冠

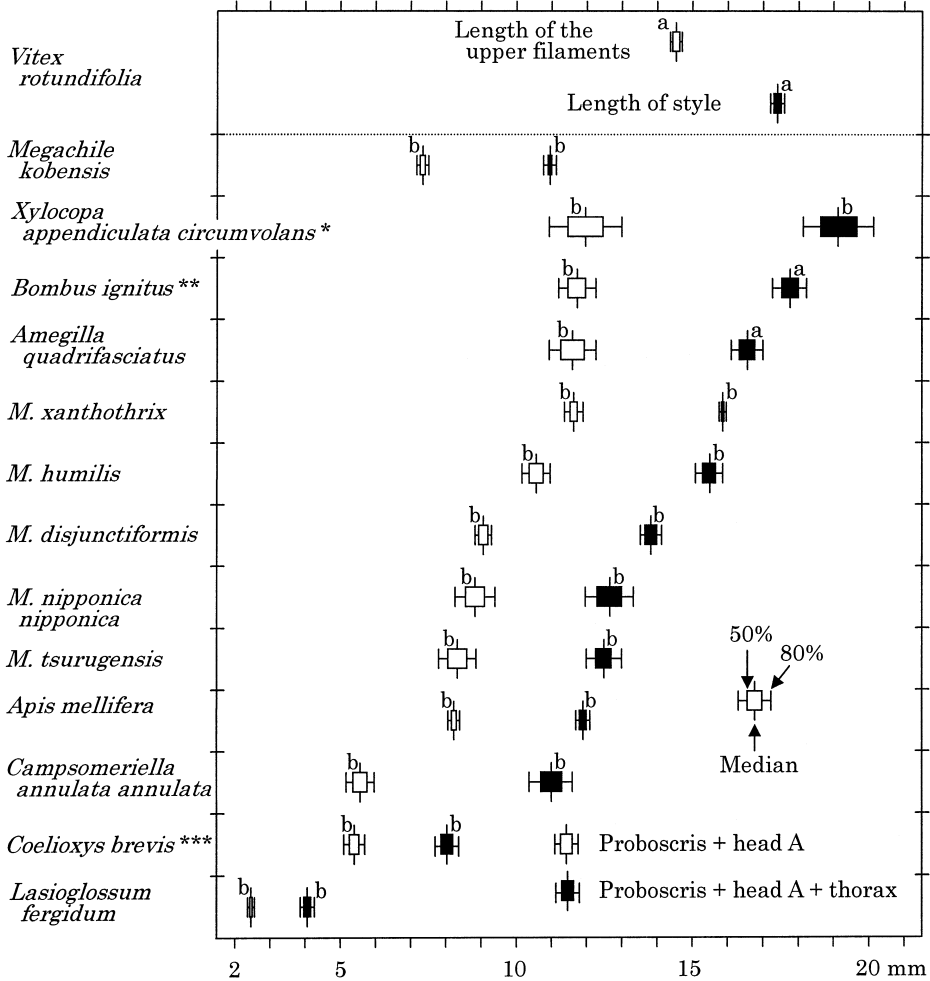


Fig. 17. Relation between lengths of 2 flower parts (upper filaments and style) of *Vitex rotundifolia* and lengths of 2 body parts (from the anterior proboscis to vertex and from the anterior proboscis to the posterior margin of propodeum) of 13 species of flower-visitors. a - b: $P < 0.005$ by Kruskal-Wallis multiple comparison.

口内に挿入することで吸蜜が可能である。しかし、キヌゲハキリバチ、ミツバチ、ヒメハラナガツチバチの3種では胸部の一部までを挿入しなければ吸蜜できないことになる。これらの3種の胸幅と胸厚 (Table 2) と花冠口の横軸長および縦軸長をそれぞれ比較すると、いずれの種とも花冠口内に胸部を挿入させることができる。

次に、吸蜜中に送粉者の体のどの背面部に花粉が付着しやすいかを見よう。Fig. 17には、吸蜜中に上部花糸長と送粉者の体長の対応部位を示した。中舌の先端から前伸腹節後縁までの長さが上部花

糸長よりも長い種には、キムネクマバチ、クロマルハナバチ、シロオビコシフトハナバチの3種がある。上部花糸長と中舌の先端から前伸腹節後縁までの両数値を比較すると、ほかの種類ではその値は上部花糸長よりも短いため、胸部背面は薬に接触しないことになる。同様に、花柱長と送粉者の体長の対応部位を見ると (Fig. 15), 柱頭が胸部背面に接触できるのは上述の上部花糸長と同じで、キムネクマバチ、クロマルハナバチ、シロオビコシフトハナバチの3種だけで、ほかの種類においては接触できない。これは、実際の観察結果や花

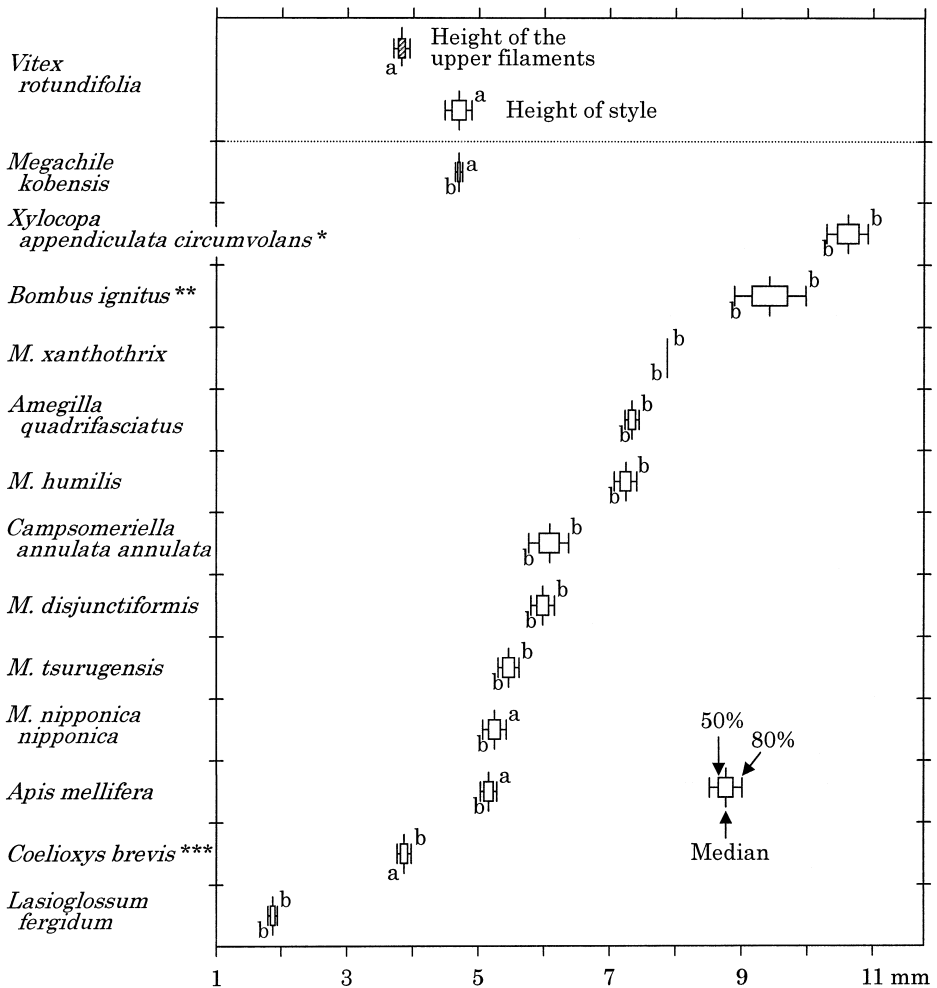


Fig. 18. Relation between lengths of 2 flower parts (heights of the upper filaments and style) of *Vitex rotundifolia* and height of thoraxes of 12 species of flower visitors. a - b: $P < 0.005$ by Kruskal-Wallis multiple comparison. The values of heights of thoraxes, multiplied by 1.46 , are shown.

粉附着部位 (Table 3) と矛盾する。葯や柱頭への接触は、吸蜜中の静止時ではなく吸蜜のため花冠口に向かって下唇部上を歩行しているときに起こることを示唆している。そうであれば、頭長や胸厚が重要な機能をもつと考えられる。

Fig. 18 には、上部花糸高および柱頭高と胸厚との対応を見た。胸厚の実測値 (Table 2) には、送粉者が脚の伸展で胸厚が増大される分は含まれていない。中型種であるキヌゲハキリバチでは、胸部背面が柱頭に確実に接触する。本種の胸部背面がこの部位に接触するには、計算上は 1.48 mm が不足する。Fig. 18 中では、全訪花者の胸高の実測値に一律に 1.46 を積して、不足分を加えた補正值で示してある。本図から、チビトガリハナバチとシモフリコハナバチを除くすべての種において胸部背面が柱頭に接触することがわかる。

花冠口から正常に吸蜜する送粉者では、花粉が

附着する部位には頭頂と胸部背面があるが、種によってその附着量は両部位のどちらかに顕著に偏っていた。胸部背面の方に花粉が多く附着する種には、ヒメハラナガツチバチ、ネジロハキリバチ、キヌゲハキリバチ、バラハキリバチモドキ、ミツバチが、頭頂の方に多く附着する種にはスミスハキリバチ、キバラハキリバチ、シロオビコシブトハナバチ、クロマルハナバチが所属する (Table 3)。なぜ、このように附着部位に相違が生ずるのかを見よう (Fig. 19)。本図には、頭長も脚の伸展で増大があるので、不足分を加えた補正值で示してある (胸厚と同じように、頭長の実測値に 1.46 を積した)。それによると、頭長の補正值が 5.0 mm 以下では、最多の花粉附着量は胸部背面で、これ以上では頭頂において認められる。送粉者の頭頂の位置が高いほど、ここが胸部背面よりも先に葯に強く接触し、花粉が主にこの部位に附着するた

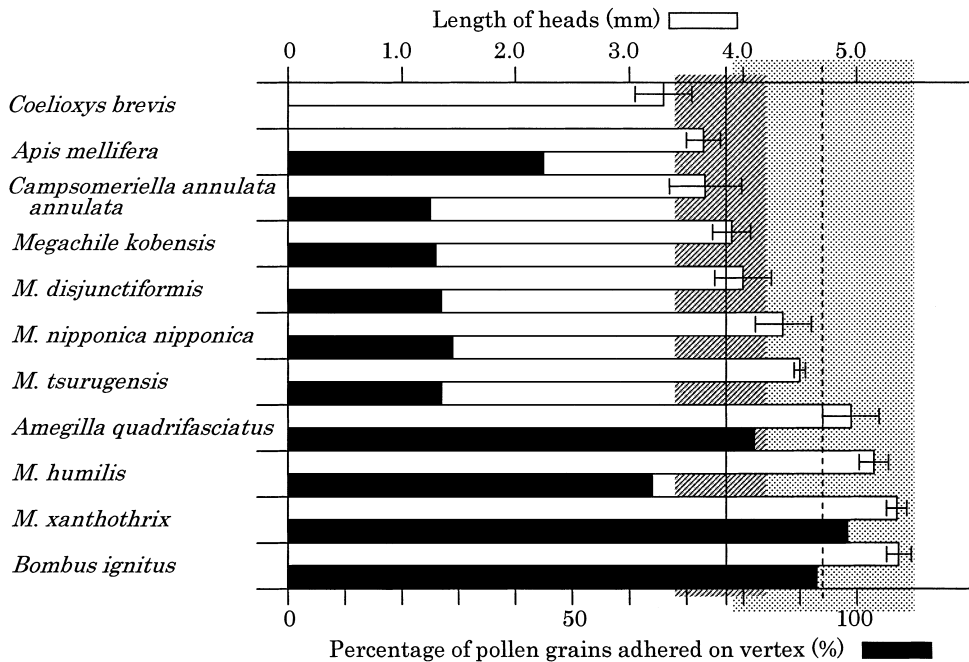


Fig. 19. Relation between length of heads of 11 species of flower-visitors and percentage of pollen grains adhered on the vertex. Percentage was obtained by the number of pollen grains adhered on the vertex / total number of pollen grains on both vertex and dorsal thorax. The values of length of head A, multiplied by 1.46, are shown. Vertical solid and dotted lines indicate the mean heights of the upper filaments (3.83 mm) and style (4.70 mm), respectively. Fiducial limit ($P = 0.95$ for both left and right limits) of length of heads and heights of the upper filaments and style is shown by a short horizontal line and shaded areas, respectively.

めであろう。

多量の花粉粒が胸部背面に付着する種類では、頭頂は柱頭に接触しにくい (Fig. 19)。このように、花粉の付着部位の相違によって、送粉様式を「頭頂送粉型」、「胸部背面送粉型」の2様式に分けることができる。ハキリバチ科においては、花粉採餌を上部と下部の花糸上に腹部スコーパを押し当てて行う。このとき柱頭へ腹部スコーパが接触する。もう1つの様式で、「腹部スコーパ送粉型」である。したがって、ハキリバチ科では胸部背面送粉型と腹部スコーパ送粉型の2つの異なる送粉様式をもつ。以上のように、ハマゴウの送粉者の送粉様式には3型があることが判明した。これらに対して、盗蜜を常習とするキムネクマバチと盗花粉者のシモフリコハナバチでは一定の送粉様式をもたず、送粉能力はあっても安定しないと考えられる。

長い口吻をもつマルハナバチ属 *Bombus* のもつ形態形質と管状花をもつ花資源植物種の花の形態形質のマッチングについて、鈴木和雄博士の一連の研究がある。ヤマハッカ属 *Isodon* (シソ科 Labiatae) のイヌヤマハッカ *I. umbrosa* (Maxim.) Hara とミヤマヒキオコシ *I. shikokiana* (Makino) Hara の2種とそれらの変種の間には、花冠長に対応した口吻長をもつ送粉者の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している (Suzuki, 1992)。また、ママコナ *Melamphyrum roseum* var. *japonicum* Franch. et Savat. (ゴマノハグサ科 Scrophulariaceae) とその送粉者の3種のマルハナバチ類の間には、口吻長の長短順に対応してナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi* Vogt (花粉の付着部位は顔面)、トラマルハナバチ *B. diversus diversus* Smith (頭頂)、ミヤママルハナバチ *B. honshuensis* Tkalcu (前胸背) では体に付着する花粉の部位が異なり、訪花回数は葯内の花粉残量 (持ち出し量) と結実率と関係がある。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を付着するトラマルハナバチで有意に多いが、結実率は前胸背面に花粉が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花粉の持ち出し量と結実量とも一定化するので、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* (Lodd.) Engler (ユリ科 Liliaceae) 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を行い、両者とも送粉者 (ともに、花粉は胸・腹部後背面に付着) の種間では差異はないとしている。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付着に、また広い広口花冠部が葯からの花粉の持ち出しに重要な機能を果たすとしている (Suzuki *et al.*, 2002)。

ほかに、手塚 (1995) は鐘状花をもつツツジ科植物 (ウラジロヨウラク属 *Menziesai*, ドウダンツツジ属 *Enkianthus*, アセビ属 *Pieris*, スノキ属 *Vaccinium* 4属9種) における花と訪花者の形態形質の主成分分析で、花冠口に対応した口器とその周辺の顔面の形態をもつものが選択され、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有力送粉者となるとしている。

上述のハマゴウの花と送粉者の体の形態形質の対応関係から、柱頭に花粉が付着する部位においてその量が多い種ほどより有力送粉者とみなせる。しかし、花と送粉者のもつ形態形質のうち、両者のもつどの部位が特に送粉機能に関わるのかについては、Suzuki *et al.* (2002) の手法に従い、花とそれを訪花した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した花粉量と柱頭へ付着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、結実率と関連させた実験が必要である。

総合論議

西南日本で見られる海浜性植物は、20科39属43種がある (藤島編, 1992)。大社砂丘では、そのうちの14科24属26種が記録されている。これらの海浜性植物のうち、虫媒花と判断されたものが11科18属18種ある (皆木ら, 2000)。ハマゴウで見られた訪花昆虫は多様で、3目17科43種にも達した (Table 1)。これは、大社砂丘の虫媒海浜性植物種のうち、訪花昆虫相が4番目に豊かな花資源植物種である (皆木ら, 2000)。ハマゴウは亜熱帯圏の南西諸島にも分布するが、この地域ではキヌ

ゲハキリバチに近縁で、同じように海浜性種のサキシマキヌゲハキリバチ *M. rixator sakishimana* Yasumatsu et Hirashima がスペシャリストとして知られている（前田ら，2000；北村ら，2001）。

ハマゴウの訪花者のうち、花粉や花蜜の摂食中、あるいは採餌中に体の一部が花の葯や柱頭に接触する種だけが有効送粉者である（Table 1）。ドロバチ科のように、体が接触しても体毛が乏しい種類では花粉の付着量が乏しく、送粉能力は疑問視される。また、個体別には送粉能力は認められても、訪花が偶発的な種類ではそれらの安定した永続的な送粉効果は期待できない。この観点から、ハマゴウの主要有力送粉者はキヌゲハキリバチとキムネクマバチの2種だけである。特に、前種はハマゴウへの依存度が高く、下述のようにハマゴウのスペシャリストとみなされる。

ハナバチ類の訪花性は、広食性（polylectic）と狭食性（oligolectic）に2分されている。前者は植物分類群の制限が少なく幅広くさまざまな種類の花資源を利用するのに対して、後者は分類群の同一科内の複数属の植物種、または同一科内の同一属の複数の植物種を花資源として利用する。狭食性は生得的で、共進化を通じてもたらされたものである。これに該当する種の大半は短舌バチで見られる（前田，2000）。狭食性種では、その花資源植物種との間でさまざまな形質に対応関係が存在することが指摘されている（Linsley，1958）。上述した訪花性の定義のほかにも、ゼネラリスト（generalist）とスペシャリスト（specialist）と言う用語がある。前者は広食性に該当する。後者には狭食性種が普遍的に該当するが、広食性種でも主採餌（majoring, Heinrich，1978）を通じて恒常的に同一花資源植物種からきわめて効率よく採餌を行うことのできる送粉者については、この用語が適用できる。

キヌゲハキリバチは典型的な多食性で、大社砂丘ではハマゴウのほかにも近辺で生育しているコマツナギ *Indigofera pseudo-tinctoria* Matsum. とヤマハギ *Lespedeza bicolor* Trucz. も花資源植物として好んで利用する（前田・皆木，1999）。本種は、部分的2化性である（前田・皆木，1999）。2003年における大社砂丘での第1化期のオスの初見日は6

月16日（ガザニアの一種 *Gazania* sp. で採集）で、第2化期のそれは8月24日（ハマゴウで採集）であった。終見日は9月10日であった。ハマゴウの落花後の調査では、大社砂丘の近辺で生育しているヤマハギ（2003年の開花初見日と終見日は、6月17日と9月28日）とコマツナギ（同6月14日と9月11日）でキヌゲハキリバチの採餌が観察された。終見日は9月10日で、ヤマハギで3、コマツナギで1が採集された。これらの個体は、いずれも第1化期ののものであった。

ハナバチ類が、それらの花資源植物種のスペシャリストとなりうる条件として、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) 花粉の放出・花蜜の分泌様式と訪花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) 両者をもつそれぞれの諸形態形質間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に多量の花粉粒の付着があること、6) 採餌効率がスペシャリストでは、そうでないゼネラリストに比べて優れていることなどがあげられる。キヌゲハキリバチがハマゴウのスペシャリストであることを以下に証明する。

1) については、ハマゴウもキヌゲハキリバチも海浜性である。

2) については、キヌゲハキリバチの出現期はハマゴウの開花開始よりもやや早いほぼ一致した（1.と6.参照）。ハマゴウの開花前は、コマツナギを利用した。

3) については、キヌゲハキリバチはハマゴウの訪花昆虫のなかでは最優占種で（Fig. 12）、開花期間を通じて訪花頻度が恒常的に高かった（Fig. 13）。また、本種の日周活動は（Fig. 14）、ハマゴウの花粉の放出様式（開花前半集中放出型）と花蜜の分泌様式（昼・夜間継続分泌型）とは同調性が認められた。

4) はきわめて重要な条件で、採餌効率とも関連する。キヌゲハキリバチでは、吸蜜時の出入りのつど主に胸部背面が上部花糸と柱頭と接触する。これには、本種のもつ形態形質のうち、特に頭長と胸厚が強く関与している。花とハナバチ類の両方もつ諸形態形質のマッチングを送粉者の形態

形質の主成分分析から論じた以下の報文がある。マルハナバチ類では、種間はもとより同種内でもワーカーの個体サイズの変異に対応して、各個体が利用する花資源植物種が決まり、花資源植物種の分割利用がもたらされるとしている (Inoue and Kato, 1992; 井上, 1993)。ほかにも、狭食性を含む複数種のハナバチ類を送粉者としてもつ花資源植物種で2つの研究がある。1つは、タニウツギ *Weigera hortensis* K. Koch (主送粉者は、狭食性のホオナガヒメハナバチ *Andrena halictoides* Smith) とウグイスカグラ *Lonicera gracilipes* Miq. (主送粉者は、狭食性のコガタホオナガヒメハナバチ *A. loniceræ* Tadauchi et Hirashima) を取り扱ったもので、これらの狭食性の送粉者のもつ形態形質は、ほかの訪花者であるハナバチ類のそれらとは独立した分布域を占めた (林原, 1996)。もう1つは、同じように狭食性の2種の送粉者 (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 の2種) をもつウツギ *Deutozia creata* Sieb. et Zucc. である。ウツギでは、狭食性の2種の主送粉者のもつ形態形質の分布域が、ほかの送粉者であるヒメハナバチ類のそれらと重複した (前田, 2000)。上述の3種の花資源植物種で見られる類似点と相違点は、次のように説明できる。タニウツギとウグイスカグラでは、主送粉者と類似した形態形質をもつほかのヒメハナバチ類が存在しなかったことによる。それだけ、両花資源植物種ではそれぞれの狭食性送粉者に対する依存度が高く、共進化を通じてもたらされた花型と送粉者の形態の特化が著しいことを示唆している。一方、ウツギでは主送粉者と類似した形態形質をもつヒメハナバチ類にも送粉を依存していることがわかる。

5) については、柱頭に接触する頭頂と胸部背面に付着した花粉粒数はハマゴウの送粉者中では最多であった (Table 3)。

6) については、*Echium vulgare* Linnaeus (ムラサキ科) を花資源植物種として利用する送粉者で検証が行われている。Stricker (1979) は、スペシャリスト (*Hoplitis anthocopoides* (Schenck)) ではゼネラリスト (*Megachile relativa* Cresson, *Osmia caeruleascens* (Linnaeus), *H. producta* (Cresson), *Cer-*

atina calcarata Robertson の4種) より単位時間内に子孫の生産に必要な花粉を多く集めることができると仮説し、これを証明している。キヌゲハキリバチでは、このような検証は行っていない。ここでは、採餌効率を花あたりの採餌所要時間で見ることにする。キヌゲハキリバチでは、花あたりの採餌所要時間は調査した10種の有力送粉者のなかでも最短であったグループに属する (Table 4)。

自家不稔性のハマゴウは海浜が保全され、送粉のスペシャリストであるキヌゲハキリバチの生息が維持される限り、生育が保証される。キヌゲハキリバチと同じ体型をし、類似した送粉様式をもつハナバチ類 (特にハキリバチ科) もハマゴウの送粉に補助的な機能を果たしているゼネラリストも有効送粉者である。キヌゲハキリバチは、ハマゴウの開花期よりも早く出現する。海浜の近辺でのハマゴウの開花前の花資源植物種の存在が望ましい。

海浜他花受粉性植物とそれらの送粉者の相互関係は多様で、海浜生態系の保全には花資源植物と送粉者の存在が不可欠な要素の1つである。大社砂丘では、ほかの日本各地の砂丘と同様に植生の破壊が進行している。地元住民の手で看板による破壊や盗掘の防止の呼び掛けや、栽植による砂丘の復元が図られている。送粉生態系では、送粉者はハマゴウの例でも見られるように、海浜性種だけではなく、ほかからの訪花者も多いので、海浜の近隣の環境も含めた保全が検討されるべきである (皆木ら, 2000)。

謝 辞

本研究は、ホシザキグリーン財団の委託研究として、同財団 (平田市) から研究補助金の支給を受けて遂行した。皆木宏明学芸員 (島根県立三瓶自然館; 大田市) からは調査にあたり有益な助言やご援助をいただいた。また、自撮の写真 (Fig 7) の使用を快くご許可いただいた。木船梯嗣名誉教授 (福岡大学; 福岡市) からは用語についてご教示をいただいた。これら方々に対して深謝の意を表したい。

引用文献

- Corbet, S. A. (1978) Bees and the nectar of *Echium vulgare*. In Richards, S. J. (ed.) *The Pollination of Flowers by Insects*: 21-30. Springer, Berlin.
- Corbet, S. A. and P. G. Willmer (1981) The nectar of *Juticia and Columnea*: Composition and concentration in a humid tropical climate. *Oecologia*, 51: 412-418.
- Faegri, K. and L. van den Pijl (1966) *The Principle of Pollination Ecology*. ix + 249 pp. Pergamon Press, Toronto et al.
- 藤島弘純 (編, 1992) 「鳥取砂丘の住人たち - 自然保護の原点 - 」 162 pp. 富士書店, 鳥取.
- 林原毅一郎 (1996) 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. 島根大学大学院農学研究科修士論文. 71 pp.
- Heinrich, B. (1976) Flowering phenologies: Bog, woodland, and disturbed 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) 第 5 章 送粉生態系における形質置換と共進化. 井上民二・加藤 真編 「花に引き寄せられる動物」: 137-173. 平凡社, 東京.
- Inoue, T. and M. Kato (1992) Inter- and intraspecific morphological variation in bumblebees species, and competition in flower utilization. In Hunter, M. T., 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 floral larceny. *Ecology*, 61: 1251-1253.
- Kandori, I. (2002) Diverse visitors with various pollinator importance and temporal change in the important pollinators of *Geranium thunbergii* (Geraniaceae). *Ecol. Res.*, 17: 283-294.
- 環境庁 (2002) 「環境白書」 415 pp.
- 加藤陸奥雄 (1952) 「生物実験法講座 IX C」. 中山書店, 東京. 77 pp.
- 加藤 真 (1993) 送粉者の出現とハナバチの進化. 井上民二・加藤 真編 「花に引き寄せられる動物」: 33-78. 平凡社, 東京.
- 北村憲二・前田泰生・皆木宏明・郷原匡史 (2001) サキシマキヌゲハキリバチの営巣生態に関する知見. *New Entomol.*, 50: 43-50.
- Knuth, P. (1906-1909) *Handbook of Flower Pollination*. Vols. I and II (Trans. By Ainsworth-Dawis, J. R.) xix + 211 pp., viii + 703 pp. Clarendon Press, Oxford.
- Linsley, E. G. (1958) The ecology of solitary bees. *Hilgardia*, 27: 543-599.
- 前田泰生 (1999) ヒメツツハキリバチの生態学的研究. 昆虫 (ニューシリーズ), 2: 127-147.
- 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 - 」: 200 pp. 海游舎, 東京.
- 前田泰生 (2002) コウベキヌゲハキリバチ. 「レッドデータブックとっとり」: 136. 鳥取県.
- 前田泰生 (2004) キヌゲハキリバチ. 「改訂しまねレッドデータブック」: 144. 島根県.
- 前田泰生・北村泰三 (1981) マメコバチの受粉効果と必要飼養数. ミツバチ科学, 2: 65-82.
- 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報, (3): 165-172.
- 前田泰生・皆木宏明・北村憲二 (2000) 完全な正円形葉片を裁断するサキシマキヌゲハキリバチ. 中国昆虫, (10): 1-10.
- Maeta, Y., K. Gôukon, N. Sugiura and R. Miyanaga (1996) Host records of cleptoparasitic bees in Japan (Hymenoptera, Apoidea). *Jpn. J. Ent.*, 65: 830-842.
- 皆木宏明 (2002) 島根大学大学院生物資源科学研究科修士論文, 78 pp.
- 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報, (4): 139-160 .
- 佐竹義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫(1989)「日本の野生植物(木本I)」305pp. 平凡社, 東京.
- 佐藤一郎(1986)「砂丘. その自然と利用」177pp. 清文社, 大阪.
- 清水建美(1995)クマツヅラ科. 清水建美編「世界の植物 21」: 258-288. 朝日新聞社, 東京.
- 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 Sciences Biol.*, 7: 37-48.
- Suzuki, K., I. Dohzono, K. Hiei and Y. Fukuda(2002) Pollination effectiveness of three bumblebee species on flowers of *Hosta sieboldiana* (Lilidaceae) 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. 鳥取大学大学院連合農学研究科博士論文. 142 pp.

New Book

改訂しまねレッドデータブック

- 鳥根県の絶滅のおそれのある野生動植物 -

鳥根県環境生活部景観自然課(編)

2004年3月発行

A4版, 415pp., 4,000円

林 成多 紹介

本書は1997年に鳥根県より発行された「しまねレッドデータブック」の改訂版である。改訂版といっても体裁や掲載内容は大きく変更され、掲載種数も掲載分類群も大幅に増えた。旧版では、動物編(哺乳類, 鳥類, 両生類, 汽水・淡水魚類, 昆虫類, 陸・淡水産貝類)191種, 植物編(維管束植物)124種の計315種が掲載され、「保護上の必要性の度合い」という観点から、「緊急保護種」, 「要保護種」, 「要注意種」というランクが設定されている。一方, 新版では動物編(哺乳類, 鳥類, 両生類・爬虫類, 汽水・淡水魚類, 昆虫類, クモ類, 甲殻類, 陸・淡水産貝類, サンゴ類, 淡水海綿類)475種, 植物編(維管束植物, 蘚苔類, 藻類, 地衣類, 菌類)361種の計836種が掲載されている。ランクの区分は大きく変更され, 環境省のレッドデータブックの区分に準じて, 「絶滅」, 「野生絶滅」, 「絶滅危惧Ⅰ類」, 「絶滅危惧Ⅱ類」, 「準絶滅危惧」, 「情報不足」となり, 「絶滅のおそれの度合い」という観点から再評価された。また, 前回のレッドデータブックには掲載されなかった爬虫類, クモ類, 甲殻類, サンゴ類, 淡水海綿類や, 蘚苔類, 藻類, 地衣類, 菌類も選定の対象になったことも大きな特徴である。これにより, 鳥根県の絶滅のおそれのある野生動植物の現状が把握できるようになったことは, 今後の野生生物の保護を考える上での基礎ができたことを意味する。

紹介者も執筆に加わった昆虫類は, 16名の研究者が執筆にあたり, 門脇久志氏が鳥根県の昆虫相の概要についてまとめている。掲載された昆虫は亜種も含めて計286種で, その内訳は絶滅危惧Ⅰ



類32種, 絶滅危惧Ⅱ類33種, 準絶滅危惧102種, 情報不足119種である。とりわけ絶滅の危険性が高くなる絶滅危惧Ⅰ類には, コバネアオイトトンボやカワラバタ, コオイムシ, オオウラギンヒョウモンなどが選定されており, 自然の豊かな地域とされる鳥根県でも多くの昆虫が危機に瀕していることが伺える。特にウスイロヒョウモンモドキやマルコガタノゲンゴロウは全国的にみても希少な昆虫である。また, 文献目録も充実しており, 過去の記録についても文献から辿ることができる。

表紙絵はホシザキグリーン財団職員, 足立容子さんの手によるもの。背景は絶滅を危惧する切迫感を赤色で表し, そしてこのRDBがきっかけとなり生物の多様性が守られることを期待し, グラデーションをかけて明るい未来を表現している。描かれている生物は, RDBに掲載されている生物群から広く抽出し, 生物の多様性をイメージしてあり, 配置の大筋は分類順として, 食物連鎖の関係が感じられるよう意図したものである。

なお, 本書は, ホシザキグリーン財団が編集委託を受け, 鳥根県立宍道湖自然館ゴビウス売店でも一般向けに販売されている。お申込みは下記へ。

鳥根県立宍道湖自然館ゴビウス

TEL (0853) 63-7100 FAX (0853) 63-7101

[(財)ホシザキグリーン財団]