

ハキリバチ属 2 種の巢の構造

前田泰生¹⁾・宮永龍一¹⁾・岡島安宏¹⁾

Nest Architecture of Two Species of Japanese Leaf-Cutting Bees,
Megachile nipponica COCKERELL and *Megachile sumizome*
HIRASHIMA et MAETA (Hymenoptera, Megachilidae)
By Yasuo MAETA, Ryôichi MIYANAGA and Yasuhiro OKAJIMA

Abstract Nest architecture of two species of Japanese leaf-cutting bees was studied. These two species choose both soil and pre-existing tubes as their nesting substrates. Five different types of leaf pieces were seen to use in reed tube nests such as large oval-shaped (A-1), small oval-shaped (A-2) and semiround-shaped (A-3) for cell cup; semiround-shaped (B-2) for cell cap; and small oval-shaped (G1) for entrance plug. However, three of them *i.e.*, A-3, B-2 and C-1 were similar to each other in size and shape, suggesting that the number of leaf-cutting patterns is fewer in *M. nipponica* and *M. sumizome* than in other congeners which nest only in tubes. No completely round-shaped leaf piece (B-1) was found to use for closing the cell cup in both of the species. This fact indicates that they can neither cut B-1 from a leaf nor can modify from B-2 to B-1 as in other soil nesting congeners.

Key words: Nest architecture; leaf pieces; *Megachile nipponica*; *M. sumizome*.

はじめに

日本産のハキリバチ属 (*Megachile*) は28種が知られている (平嶋, 1989)。巢の構造が多少なりとも報告されているものに、キヌゲハキリバチ *M. kobensis* (安松, 1931; 岡部, 1937; 岩田, 1941; 郷原ら, 1993), アルファルフアハキリバチ *M. rotundata* (前田ら, 1973; 導入種), チビハキリバチ *M. subalbata* (岩田, 1941; MAETA *et al.*, unpub.), バラハキリバチモドキ *M. turugensis* (宮本, 1964; 片山, 1970; 前田, 1979a), バラハキリバチ *M. nipponica* (岩田, 1941; 宮本, 1964; 前田, 1972), アイヌハキリバチ *M. ainu* (HIRASHIMA & MAETA, 1974; MAETA *et al.*, unpub., 旧和名はアルファルフアハキリバチ), スミスハキリバチ *M. humilis* (HIRASHIMA & MAETA, 1974; MAETA *et al.*, unpub.), タイワンツヤハキリバチ *M. igniscopata* (MAETA *et al.*, unpub.), ヤマトハキリバチ *M. japonica* (岩田, 1939, 1941; 前田, 1979b), フルカワフトハキリバチ *M. lagopoda furukawai* (HIRASHIMA & MAETA, 1974; MAETA *et al.*, unpub.), クズハキリバチ *M. pseudomonticola* (岩田, 1941; 前田・佐藤, 1971; 須田, 1978), サカガミハキリバチ *M. remota sakagamii* (MAETA *et al.*, unpub.), スミゾメハキリバチ

1) 島根大学生物資源科学部

M. sumizome (МАЕТА *et al.*, unpub.; 郷原, 未発表), キバラハキリバチ *M. xanthothrix* (安松, 1931; 岩田, 1939, 1941), ヤエヤマキバラハキリバチ *M. yaeyamaensis* (YASUMATSU & HIRASHIMA, 1964) の15種がある。上述したアルファルファハキリバチは北米とヨーロッパからの導入種である。本邦での定着がまだ確認されていないので上述の28種には含まれていない。

バラハキリバチの巣の構造についてはすでに上述の報告がある。今回、葦筒に営巣したバラハキリバチとスミゾメハキリバチの巣の解体調査で、使用葉片の形態について興味深い知見が得られたので報告する。

結果および考察

1. バラハキリバチ

調査したバラハキリバチの巣は、島根県安来市吉佐町にあるレンゲ畑で1996年に放飼したマメコバチ *Osmia cornifrons* に混じって営巣した2本である。

筒(孔)類を利用して営巣された有剣類の巣は奥から、1. 底空室、2. 底壁、3. 育房、4. 育房壁、5. 中間空室、6. 中間空室壁、7. 入口空室壁、8. 入口空室、9. 入口栓の9つの要素で構成される(KROMBEIN, 1967; 前田, 1978)。巣材として、裁断した葉片を加工することなくそのまま使用するハキリバチ属では、入口栓を除き仕切壁類は存在しない。その理由は育房は連続して造られ、各育房が円形葉片で塞がれ、これが仕切壁の機能をもつからである。土中で営巣し育房を天然の巣材(例えば、土壌、植物体の一部など)で作製していたものが、筒などの既存の空間を利用することで、育房の作製に用いていた巣材の使用量を大幅に削減させることが可能となった。その育房の部分的な名残が育房壁である。したがって、育房壁の作製は既存の空間を利用することで生みだされた行動形質である。既存の空間のみを利用する筒(孔)類営巣性のマメコバチ *Osmia cornifrons* (前田, 1978) とフランスツツハナバチ *O. coerulea* (前田, 1981) において、営巣場所を操作することで、両種に育房全体を天然の巣材で造らせうことが報告されている。ハキリバチ属では既存の空間を利用しても、葉片を練り合わせるなどの加工技術をもたないので、育房用の天然巣材の削減のための堅固な育房壁を造る習性は出現しにくいと言える。

バラハキリバチが営巣した2本の葦筒の長さは、共に15cm、内径は巣No. 1が7.5mm、巣No. 2が7.3mmあった。葉片源植物は、すべてケヤキ *Zelkova serrata* MAKINO の若葉であった。底空室長-全育房長(育房数を示す)-入口空室長の測定値(mm)を列記すると、巣No. 1は33-105(7)-16、巣No. 2は42-84(6)-24となる。

使用される葉片は場所によって異なる。筆者の一人前田は、岩田(1941)を参照して、ハキリバチ属において場所別に使用される各葉片の種類を定義して、次の略号名称を与えている(前田ら, 1973; 前田, 1979b; МАЕТА *et al.*, unpub.)。この名称はハキリバチ属に共通して用いることができる。A-1(大型卵形葉片、育房カップの外壁に主に使用)、A-2(小型卵形葉片、育房のカップ内壁に主に使用)、A-3(円形葉片、育房のカップの底

壁に主に使用), B-1 (正円形葉片, 育房キャップの内壁に使用), B-2 (準円形葉片, 育房キャップの外壁に使用), C-1 (小型卵形葉片, 入口空室の粗雑な充鎮と入口栓に使用), C-2 (正円形葉片でC-1と同じように使用). 円形葉片と称したものには, 正円形葉片 (自然葉縁がない) と準円形葉片 (自然葉縁が残されている) の2つが含まれる. 必要に応じて円形葉片を正円形葉片と準円形葉片に分けて記述した. A-1は筒と育房の外壁の間の充鎮用にも用いられる. A-1, A-2, C-1とB-2の各葉片の一部には自然葉縁が残されているが, A-3, B-1, C-2には残されていない. これらは準円形葉片を二次加工して正円化したとされている (岩田, 1941). しかし, アルファルファハキリバチでは正円形葉片を裁断できるので (MAETA *et al.*, unpub.), 少なくともB-1は最初から完全な正円形で裁断されたものであろう. ほかの種で見られる正円形葉片は, 岩田の指摘のように必要に応じた準円形葉片の歯削りで正円化されるらしい. C-1の形とサイズは, 種によってはA-2またはB-2のどちらかと同一物である.

バラハキリバチでは, 育房のカップは大小の2種の卵形葉片 (A-1, A-2; 図1, 2) と1種の円形葉片 (A-3; 図3) の計3種の葉片で構成される. キャップは準円形葉片のB-2 (図5) である. B-2のなかには, 明らかに二次加工による正円化が (B-1) みられるが (図4), それでもごく一部で自然葉縁が残され完全な正円ではないので, B-2として厳密に記録した. 巣No.1では, この葉片は第1・3・6の各育房でそれぞれ1枚ずつ発見されたに過ぎない. バラハキリバチでは, A-3は準円であって正円ではない. 入口栓は小型卵形葉片のC-1 (図6) であるがA-2とは全く異なり, むしろ準円形葉片に近

Table 1. Number and dimension of leaf pieces used for nest construction in *Megachile nipponica*.

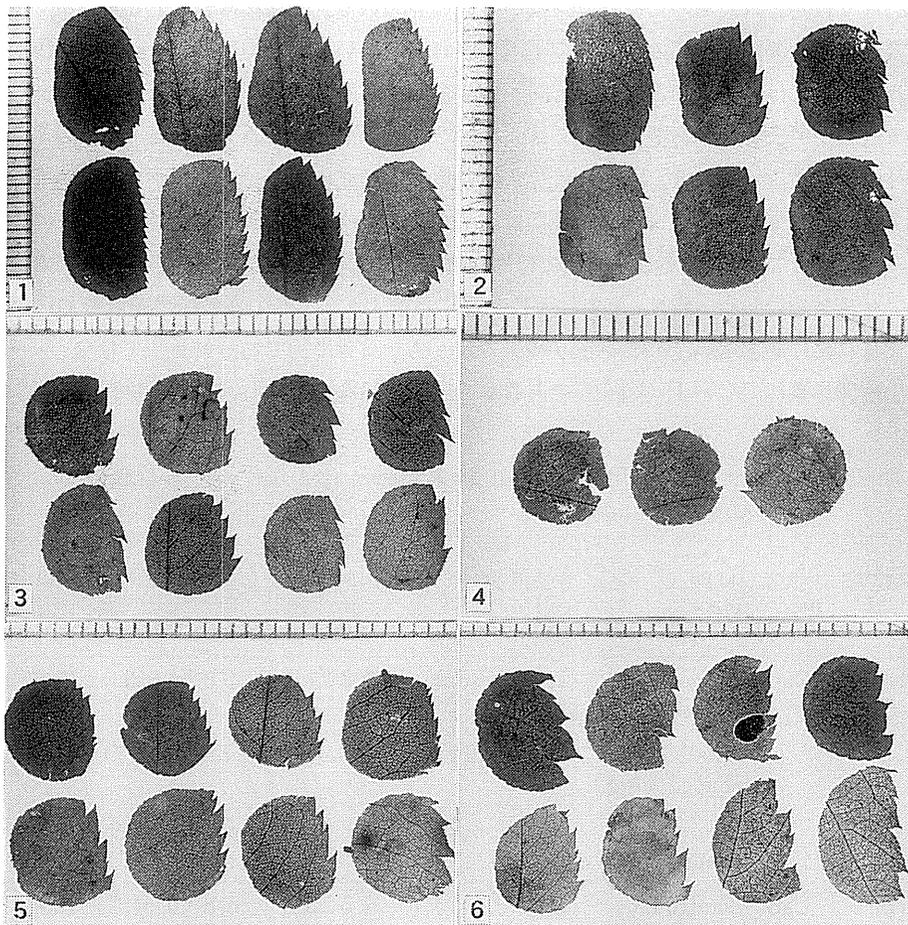
Category of leaf ¹⁾	Place used	Type of leaf piece	Mean no./cell or nest (N)	Dimension (Mean ± SD)		Remarks
				Length ²⁾ in mm (N)		
Firm leaf ³⁾	Cup	Large oval-shaped (A-1)	7.3 ± 0.7(7)	15.2 ± 1.1	9.8 ± 1.0(30)	Fig. 1
		Small oval-shaped (A-2)	1.1 ± 0.3(7)	10.4 ± 0.7	7.5 ± 0.4(7)	Fig. 2
		Semiround-shaped (A-3)	3.3 ± 1.6(7)	7.8 ± 0.5	6.7 ± 0.5(20)	Fig. 3
Firm leaf ³⁾	Cap	Semiround-shaped (B-2)	5.3 ± 0.5(7)	7.5 ± 0.5	6.8 ± 0.5(27)	Figs. 4 and 5
Filler leaf	Entrance plug	Small oval-shaped (C-1)	26(1)	8.7 ± 0.9	6.6 ± 0.5(20)	Fig. 6

1) Followed after MICHENER (1953).

2) Indicated by long and short axes.

3) Only firm leaves were confirmed, due to appropriate diameter of the nest tube.

い型をしていて、B-2に類似している。後述のスミゾメハキリバチにおいても同様である。一方、アルファルファハキリバチやバラハキリバチモドキではC-1とA-2は同形で、典型的な小型卵形葉片である。バラハキリバチではC-1、A-3、B-2の3つはお互いに形が類似している。ことに、A-3とB-2は酷似している。また、A-1として一部で葉面の裁断のない小葉そのものが使用されていた(2/51枚)。使用された形別の葉片数は表1に示した。第1育房では、A-3が5枚も使用され、これ以降の育房(2-3枚)よりも多かった。しかも、2枚は第1育房の最外層の底部で用いられていたため、その機能は底壁的である。



Figs. 1-6. Leaf pieces used for nest construction in *Megachile nipponica*.
1. Large oval-shaped leaf piece (A-1) used for cell cup. 2. Small oval-shaped leaf piece (A-2) used for cell cup. 3. Semiround-shaped leaf piece (A-3) used for cell cup. 4 and 5. Semiround-shaped leaf pieces (B-2) used for cell cap. 6. Small oval-shaped leaf pieces (C-1) used for entrance plug.

本種は2化性で上述の2巣からも、すべてが2化期の成虫として出現した。巣No. 1からは7月16日と17の両日に計3♀♀と4♂♂が羽化した。ちなみに、1972年の札幌市での調査では、2化期の出現は8月下旬である(前田, 1972)。両者を比べると、松江市とは1ヵ月の季節差がある。

繭のサイズは、メスが $12.9 \pm 0.5 \text{ mm}$ ($N=3$) オスが $12.5 \pm 0.04 \text{ mm}$ ($N=2$) であった。バラハキリバチモドキのそれと酷似していた。底部は丸味をおびるが中央部は膨大していない。先端部のニップルは密着性の高いキャップの存在で、平坦化されている。繭は濃褐色で3層よりなる。

2. スミゾメハキリバチの営巣習性と巣の構造

本種は、1996年6月上旬に野外で採集した1化期のメス成虫を数種類の花資源を準備した大型のビニールハウスに放飼することで、18本の巣を入手した。完成巣は5本であった。うち、2本の完成巣を対象に巣の構造と葉片に関する調査を行った。葉片源植物には、ビニールハウス内で花資源植物の1つとして供試したスイートクロバ *Melilotus officinale* の葉もっぱら用いられていた。ハキリバチ属の葉片源植物には種固有性はまったくない。水分の少ない、薄手の葉が好んで用いられる(前田ら, 1973)。巣の構造は、育房間を充鎮する準円形葉片を配置する点で、ほかのハキリバチ類には例を見ないきわめて特異的なものであった(図7)。使用された葦筒は、巣No. 1が長さ15cm、内径8.5mm、巣No. 2が長さ15cmと内径は8.1mmであった。バラハキリバチと同じ方法で巣の構造を表示すると、巣No. 1は40-60(3)-50、巣No. 2は30-90(3)-30となる。

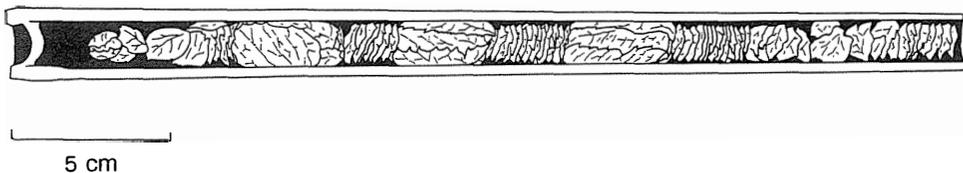
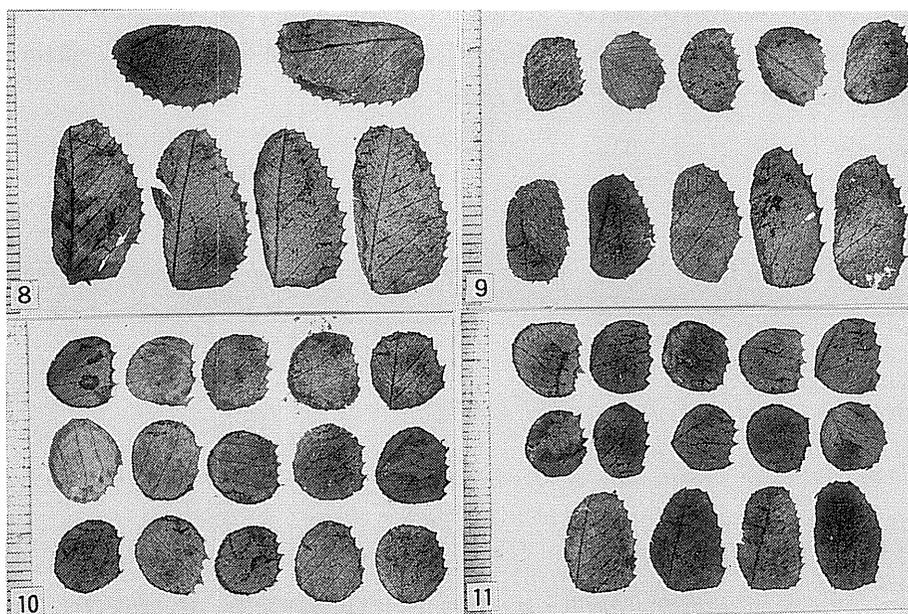


Fig. 7. Nest architecture of *Megachile sumizome* nidificated in a reed tube.

スミゾメハキリバチの両巣で使用された形別の葉片数は表2に示した。育房用は、大小2種の卵形葉片であるA-1(図8)とA-2(図9)、さらに円形葉片(準円形葉片)であるA-3(図9)、育房のキャップとその上の充鎮用には準円形葉片であるB-2(図10)が使用されていた。また、底壁は準円形葉片(C-1と同一物)で造られていた。巣No. 1では、底空室には円形葉片(A-3と同形)が転がされ、また入口栓は小型卵形葉片であるC-1(図11)を層状に重ねて作製されていたが、入口空室には充鎮用に数枚の同じC-1

が転がされていた。本種においても、小型卵形葉片と呼称したC-1はバラハキリバチの場合と同様に小型卵形葉片の典型であるA-2よりも準円形葉片であるB-2にむしろ類似している。巣No.2はほかのハキリバチ属の巣と類似していたが、巣No.1では驚くべきことには各育房の前には、B-2が層状に配置されていた(図7)。このうち最も育房側の数枚は、おそらくキャップとしての機能をもつと考えられるが、ほかは明らかに充鎮用に使われたもので、まるで育房壁を想起させる。両巣とも、枚数の多少に関係なく各B-2は互いの密着度が弱く、ルーズに重ね合わされていた。蓋の閉鎖には、B-2は2枚を交互にずらして正円になるように重ね合わされていた。密着性は正円形葉片より劣ると考えられる。巣No.2では、入口栓には典型的な小型卵形葉片(A-2と同一物)だけが用いられていた。これらは層状に配置されることなく、二折して入口空室を充鎮するかのように使用されていた。入口栓だけ調査したスミゾメハキリバチの巣(巣No.3)では、巣No.1と同じで小型卵形葉片(C-1)が使用されていた(巣No.3は表2には含まれていない)。本種では、入口栓の作製に使用される葉片の種類は変化に富み規則性に欠けるらしい。

本種でも、前述のバラハキリバチ同様に円形葉片のB-2は、ほかの種では見られないほど自然葉縁が大きく残されていて、しかも歯削り加工による正円化されたB-1は全く見られなかった。B-2とC-1は明らかに同一物であると考えられる。育房のカップを構成す



Figs. 8-11. Leaf pieces used for nest construction in *Megachile sumizome*.

8. Large oval-shaped leaf piece (A-1) used for cell cup. 9. Small oval-shaped leaf piece (A-2, lower) and semiround-shaped leaf piece (A-3, upper) used for cell cup. 10. Semiround-shaped leaf piece (B-2) used for cell cap. 11. Small oval-shaped leaf piece (C-1, upper and middle) and small oval-shaped leaf piece (=A-2) used for entrance plug.

る葉片の大半はA-1であることから(表2), 本種は営巣技術はバラハキリバチ以上に粗雑であることは歪めない。B-2, C-1, A-3はそれぞれ類似しているので, 本種は大型卵形葉片(A-1), 小型卵形葉片(A-2), 円形葉片(A-3, B-2, C-1)の3種だけが使用されていることになる。

本種も年2化性であるとされている(郷原, 未発表)。今回の調査でも6月下旬に完成した2巣から, 成虫が7月上旬に羽化した。しかし, 同時期に営巣されても一部は前蛹のまま越冬するものがあった。したがって, 今回の調査では完全な2化性ではなかった。化性の決定要因については将来の研究に委ねたい。

繭のサイズは $14.1 \pm 1.1\text{mm}$ ($N=2$, 性別不明)。バラハキリバチと異なり, 育房のキャップである準円形葉片の密着性が弱いせいか先端も後端と同形で, 全体的には回転楕円体である。繭は濃褐色を呈し3層からなる。

Table 2. Number and dimension of leaf pieces used for nest construction in *Megachile sumizome*.

Category of leaf ¹⁾	Place used	Type of leaf piece	Range and mean no./cell or nest (N)	Dimension (Mean \pm SD)		Remarks
				Length ²⁾ in mm (N)		
Filler leaf	Basal partition	Small oval-shaped(=A-3)	0-6 3.0 \pm 3.0(2)	9.2 \pm 0.4	8.0 \pm 0.8(2)	Fig. 9
		Small oval-shaped(=C-1)	4-4 4.0 \pm 0.0(2)	8.8 \pm 0.5	8.1 \pm 0.5(25)	Fig. 11
Firm+ filler leaf	Cup	Large oval-shaped(A-1)	5-7 6.0 \pm 0.8(6)	18.6 \pm 1.2	11.0 \pm 0.9(30)	Fig. 8
		Small oval-shaped(A-2)	1-3 1.3 \pm 0.7(6)	13.3 \pm 1.7	8.2 \pm 0.5(7)	Fig. 9
		Semiround-shaped(A-3)	0-4 1.3 \pm 1.4(6)	9.1 \pm 0.6	7.4 \pm 0.8(8)	Fig. 9
		Ditto	Cap	Semiround-shaped(B-2) ³⁾	6-36 15.8 \pm 10.9(2)	8.8 \pm 0.6
Filler leaf	Entrance plug	Small oval-shaped(=A-2)	0-54 27.0 \pm 27.0(2)	13.2 \pm 0.9	9.4 \pm 0.7(14)	Fig. 11
		Small oval-shaped(C-1)	0-24 12.0 \pm 12.0(2)	9.8 \pm 0.7	7.8 \pm 0.7(25)	Fig. 11

1) and 2) See Table 1.

3) Semiround-shaped leaf pieces were also used to fill the space in front of provisioned cells.

論 議

EICKWORT *et al.* (1981) は、既存空間を利用して営巣する習性はハキリバチ科のハキリバチ属及び他属において繰り返して進化し、ハキリバチ科の祖先は非直列の育房群をもつ土中穿孔性であったと仮定している。バラハキリバチとスミゾメハキリバチはともに土中と既存の空間の両営巣基に営巣する併存型である。祖先形質と考えられる土中穿孔習性を保持している。穿孔性で土中にだけ営巣するキヌゲハキリバチ、スミスハキリバチ、ヤマトハキリバチ、フルカワフトハキリバチ、サカガミハキリバチの5種（既存の土中空間を利用するキバラハキリバチを除く）では入口栓が欠如している (MAETA *et al.*, unpub.). 地中のほかに既存の空間にも営巣するバラハキリバチとスミゾメハキリバチでは、ほかの完全な既存空間に営巣する種と同様に仕切壁の一種である入口栓が存在する。仕切壁である入口栓は、既存の空間に営巣することで獲得された形質であろう。

バラハキリバチとスミゾメハキリバチとも、育房を閉鎖するキャップの円形葉片には、準円形葉片のB-2だけで、正円形葉片のB-1は存在しない。前種のB-2の一部では(3/33枚)、B-1に限りなく近いものが発見された。それらは育房のキャップとして最も内側に使用されていた。しかも、その枚数も育房当たり1枚で、使用されていない育房もあった。一方、スミゾメハキリバチにはB-2の正円化(B-1)が全くなかった。両種とも、B-2にはほかの種にはないほど大きく自然葉縁が残されていた。両種には、正円葉片を裁断する技術、また正円化する加工技術が欠如していると言える。既存の空間だけに営巣するバラハキリバチモドキ(バラハキリバチと同所性同胞種)では、育房はすべて加工した正円形葉片(B-1)だけで閉鎖する(前田, 1979)。

準円形葉片の正円化は、地上営巣性を獲得し既存の筒(正円の孔道をもつ)に営巣することと関連して進化した習性らしい。事実、土中に営巣するスミスハキリバチ、キバラハキリバチ、サカガミハキリバチ、フルカワフトハキリバチ、さらに朽ち木だけに営巣するタイワソツヤハキリバチとクズハキリバチにおいては円形葉片(A-3)と正円化された葉片(B-1, C-2)は存在しない(MAETA *et al.*, unpub.). これらの種では孔道が安定した完全な正円でないので、正円形葉片はそれほど必要ではないのかも知れない。

スミゾメハキリバチでは準円形葉片(C-1と同一物)で造られた底壁がある。また、育房を閉鎖するキャップ用の準円形葉片(B-2)の上にこれと同一物が充鎮用に、厚く層状に使用され(特に巣No.1)、まるで育房壁のようであった。

アルファルファハキリバチやバラハキリバチモドキなどでは、入口栓はもっぱら典型的な小型卵形葉片で閉鎖される。これらに対して、バラハキリバチとスミゾメハキリバチではむしろ準円形をした葉片が使用されていた。両種においては、共に準円形をしたA-3, B-2, C-1の3種の葉片は形態が互いに類似していた。これらは使用場所はそれぞれ異なっているけれども、同じ葉片が共用されていることになる。これは、裁断または二次的に加工される葉片の種類数が少ないことを意味し、既存の空間だけを利用する種類に比べて、葉片の裁断や加工技術が劣っていることを暗示している。

スミゾメハキリバチのように、準円形葉片 (B-2) をまるで育房壁のように充鎮用使用する種はほかには見当たらない。岩田 (1941) は、育房閉鎖 (キャップ) と孔道閉鎖 (仕切壁) は別個の存在であるとしている。ハキリバチ属でも、スミゾメハキリバチに見られるように、明らかな仕切壁とみなされる底壁が見いだされた。育房のキャップとして層状に配置された準円形葉片はあたかも仕切壁的であるが、余分の空間の充鎮したものであって育房用の巢材を節減した結果もたらされた育房の名残の一部である育房壁ではない。筒 (孔) 類営巢性の有剣類で見られる育房壁は同じ仕切壁である底壁や入口栓とは別起源のもので、後の2つは明らかに育房壁よりも起源が古いと考えられる。

謝 辞

バラハキリバチの巢を提供して下さった吉田 桜君 (島根大学生物資源科学部) とスミゾメハキリバチの飼育用の花資源植物の準備と管理に対して、協力をいただいた学生諸氏 (島根大学生物資源科学部) に深謝する。

引 用 文 献

- EICKWORT, G. C., R. M. MATHEWS & J. CARPENTER, 1981. *J. Kansas entomol. Soc.*, 54: 557-570.
- 郷原匡史・前田泰生・日浅雅也, 1993. 中国昆虫, (7): 29-34.
- 平嶋義宏 (監修), 1989. Hymenoptera ハチ目 (「日本昆虫総目録 II」所収). pp. 541-692. 九州大学農学部昆虫学教室・日本野生生物研究センター, 福岡.
- HIRASHIMA, Y. & Y. MAETA, 1974. *Kontyû*, 42: 157-173.
- 岩田久二雄, 1939. むし, 12: 34-40.
- , 1941. 日本内地産葉切蜂六種の習性考察 (「紀元2600年記念高津中学校記念論文集」所収). pp. 223-248. 高津中学校, 大阪.
- 片山栄助, 1970. 昆虫, 38: 162-167.
- KROMBEIN, K. V., 1967. *Trap-Nesting Wasps and Bees. Life Histories, Nests, and Associates.* 570 pp. Smithsonian Press, Wash. D. C.
- 前田泰生, 1972. 東北昆虫, (10): 1-3.
- , 1978. 東北農試研報, (57): 1-221.
- , 1979a. 岩手虫の会会報, (2): 9-13.
- , 1979b. 東北農試研報, (61): 59-68.
- , 1981. 東北昆虫, (19): 9-10.
- ・佐藤 拓, 1971. 生物研究, 15: 57-65.
- ・真木芳助・早川力夫, 1973. 日草誌, 19: 161-170.
- MICHENER, C. D., 1953. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 35: 1659-1748.

宮本セツ, 1964. 昆虫, 32: 189-196.

須田博久, 1978. 千葉生物誌, (27): 119-122.

岡部浩洋, 1937. むし, 9: 143.

安松京三, 1931. 昆虫世界, 35: 150-158.

YASUMATSU, K. & Y. HIRASHIMA, 1964. *Kontyū*, 32: 175-187.