The Society for the Study of Species Biology

種生物学研究11：1—13

被子植物フロラとマルハナバチの共進化系

加　藤　　真
（京都大学農学部）

花と送粉者の共進化系

固着生物である種子植物のつつましやかな生活史の中で，心おどる動的な二つの過程がある．すなわち，種子の分散過程と花粉の移動過程である．種子植物の進化を方向付けた重要な変化は，この二つの過程で媒体を物理要因から生物に変えた点にある．白亜紀に始まる被子植物の爆発的な適応放散は，「鳥分散」と「虫媒」という二つの冒険の産物ではないだろうか．もし，この見方が正しければ，共進化の果した役割の大きさを再確認することになる．

植物の配偶システムに関しての基本概念の多くを，Darwinの1870年代の二つの先駆的著作（1877，1878）に辿ることができる．しかし，それが再評価されるまでには，80年間，進化生物学の発展を待たなくてはならなかった．1960年代より進歩を遂げてきた動物学の二つの分野，行動生態学と社会生物学からの貢献により，植物の配偶システムの進化についての理解が急速に深まりつつある．植物の配偶システムの規範は「遺伝的に多様で数多くの同種の花粉を受け取り，一方，数多くの自分の花粉を，遺伝的に多様で数多くの同種の柱頭に送り届ける」と表現することができる(Janzen, 1977)．この配偶システムの最大の特徴は花粉の輸送をある媒体に委託するという点にある．媒体は，風であろうと送粉者（生物）であろうと，植物のために利他的にこの役割を引き受けるのではない．送粉者はある特別の利己的目的をもって花を訪れるのであり，それは必ずしも花の利益と一致するわけではないが，この確執の中で共進化が成立する．

植物は，報酬と引きかえに送粉者に花粉の運搬を依頼するわけであるが，そのとき次のような要求を送粉者につきつけるであろう．(1)確実な送粉．すなわち，植物は，盗蜜者などの非送粉者を排斥し，送粉者に定花性（忠実な配達）を強いる．(2)遺伝的交流をもたらす送粉．植物は，近交弱勢との釣り合いのなかで，遺伝子交流をすべく，敏捷で行動圏の広い送粉者を選ぶかもしれない．

これに対して，送粉者の都合と主体性を考えてみる．送粉者の進化を辿ることは，適応度をいかに生態学的に表現しうるかにかかっており，それぞれの送粉者の花での振舞から簡単で適当な評価関数を設定しそれを問題にすることで，この系をとらえることができる．巣から蜜を求めて訪花飛行にでる送粉者では，この評価関数に一回の訪花飛行におけるエネルギーバランス（得られる蜜のエネルギー量－飛行のエネルギー損失）をとることによって，その採餌行動の意味を探ることができるかもしれない(Heinrich, 1975)．花の量や質を正当に評価できる送粉者がこの評価関数を最大にすべく採餌を行なうときには，蜜源植物は次のような選択圧を受けるであろう．(1)まとまって高密度に存在する．(2)量的に勝れた報酬を用意する．(3)安定した報酬を用意する．(1)～(3)は排他的かつ補償的に働くかもしれない．こういった確執の中で，花と送粉者の関係がどんな構造を持ち，どんなふうに変化していったかを，マルハナバチに焦点を当てて考えてみたい．

共進化におけるハナバチの役割

さまざまな目的を持って花に集まる生物の中で，被子植物の適応放散に特に大きく貢献したのは，花粉まみれになって花から花へ飛び移る生物，すなわち，自分の子供の餌として蜜と花粉を採集してまわるようになったハナバチ(bee)である．ハナバチの，送粉に理想的な体表の毛は花粉を集めるためのものであり，せわしない訪花行動は子が成長するのに必要な餌をすべて花から用意しなければならない母親の使命からくるものである．したがってそれは，卵巣成熟のために花粉や蜜を求めて（ハナムグリ，ハナアブ），あるいは寄主発見に必要なエネルギー補給のために蜜を求めて（チョウ，ガ）花に訪れる生物とは，その訪花行動の意味あいが大きく異なっている．だからこそ，白亜紀の被子植物の適応放散は，ハナバチの適応放散の鏡像であったといえる．

ハナバチの送粉者としての地位は，採餌専門の働き蜂の出現にも負うところが大きく，真社会性に向かった系統樹とも関連があった(坂上，1972)．昆虫の社会性の一つの頂点ミツバチ科（Apidae）は，4つの異なった系統で独立に社会性を獲得した．この中で，日本のフロラ形成に重要な役割を担ってきたのは，「飛翔する恒温動物」マルハナバチ（マルハナバチ亜科，Bombinae）である．

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

マルハナバチの出現

ハナバチの採餌能力の進化の過程で二つの重要な形質が獲得されてきた．体表の毛の構造と，口器の構造である．毛は花粉を集めやすくするために枝分れをしたり長毛になったりしていったが，この毛がマルハナバチの体温維持能力を高めた。昆虫の口器は大腮，小腮，下唇という三対の付属肢が変形したものであるが，ハナバチにおいて下唇とその髭が長くなる変化が起こった．このような舌の伸張は，花の蜜源が深くなる変化への対応を助けた（坂上，1972）．

マルハナバチが，「飛翔する恒温動物」としての高い体温維持能力を身につけたことによって，低い温度条件下における効率的な送粉者として君臨し，そこでの共進化の結果として，温帯から寒帯にかけての草原や原野は色とりどりの花々に彩られることになった．Heinrich の一連の研究（1972）は，マルハナバチが，(1)飛翔時に体温30℃を保っていること，(2)そのために高い代謝能力と，飛翔時の温度の上がりすぎをおさえる機構を持っていることを明らかにした．

マルハナバチの生活史

マルハナバチでは女王が土の中で越冬する．早春，土の中の孔より出てきた女王は，花を訪れ，そしてネズミの古巣などを利用して土の中や地表に断熱構造を持たせた巣を単独で作り始める．花より蜜と花粉を集めてきてダンゴを作り，これが幼虫の餌となる．女王ははじめは働き蜂のみを産むが，この中には内役に従事するものと外役に従事するものとがあり，これには形態学的特徴と順位性が関係している（Honk & Hogeweg, 1981）．外役蜂は蜜と花粉を巣にもたらし，内役蜂は幼虫の世話や巣の保温（約25～30℃）の役目を果す．花粉ダンゴには複数の卵が産卵されるので，相同の六角柱の個室の中で育てられるミツバチとは異なり，羽化してくるハチの大きさには大きな変異が見られ，これが形態差とも結びついている．巣の中には通常，予備の花粉や蜜がツボに貯蔵されている．数十，数百匹の働き蜂を擁するコロニーに成長した夏から秋にかけて，女王は新女王と雄を産む．羽化した新女王は雄と交尾し，越冬に入る．マルハナバチのコロニーの構造や生態については Sakagami (1978) とSakagami & Katayama (1977) が詳しい．

マルハナバチの採餌行動

ダンスによって蜜源植物の場所を正確に同一コロニー内の他個体に伝えることができるミツバチと違って，マルハナバチは餌場所に関する情報交換をしない．Heinrich（1976）は，個体識別をしたハチの野外追跡によって，マルハナバチが多様な蜜源植物をどのように利用しているのかを明らかにした．

(1)個体は試行錯誤的な探索訪花（minoring）の繰り返しによって，蜜や花粉の多い花を見つけだし，集中利用（majoring）する．

(2)集中利用中も時々探索訪花も行なって，集中利用している花の質が低下すると，新たに最も質のよくなった花の集中利用をはじめる．

(3)集中利用する花の決定は，最初にどんな花に出会ったかというような個体の探索過程の確率的要素や，舌の長さや体の大きさなどの個体の形態学的な差によっても影響される．

このような質の高い花の集中利用というマルハナバチの訪花特性は，マルハナバチが花にとって忠実（定花性が高い）な送粉者であることを示す．一方，集中利用する花の選択性が個体によって採餌効率を高めるべく学習されてゆくことは，十分な資源として認められない花への訪花が回避されることになる．これが送粉者誘因力（たとえば蜜の出しかた）の低い植物を淘汰していることにつながる．

多種多様な花を春から秋まで利用しつつ，マルハナバチのコロニーは成長してゆかなければならない．コロニー内の働き蜂の形態的変異は，個体による特定の花の集中利用習性とともに，このような多様な資源に細かく対応してゆく上で積極的な意味を持っているはずである．働き蜂の採餌飛行は，蜜採集飛行か花粉採集飛行のいずれかに決定されるが，その決定がどのようになされるのか，コロニーの経済学的要請にどのように対応しているのか，などについては未知の点が多く残っている．

野外条件のもとでは，花は通常パッチ構造を作っているため，パッチの利用様式という側面からの採餌行動の研究も行なわれてきた．花の密度が高いパッチを選択する行動と，パッチにどれだけ滞在し，いつそのパッチを放棄し次のパッチに移動するかの判断(限界収益値理論)においていくつかの適応的側面が示唆された（Pyke, 1978; Hartling & Plowright, 1979）．

パッチ内での行動についても，次のような適応的側面が指摘されている．(1)穂状花序では下から上へと固定した訪花順序を持つことによって，花序内での同じ花への再訪問を回避している（Pyke, 1978）．(2)蜜量が十分な花に出合うと，より近くの花に飛び移る確率が高い(Waddington, 1981)．(3)視覚的にまたは嗅覚的に，蜜量の異なる花を区別し，蜜の枯渇した花への訪問を回避する(Marden, 1984)．(4)よく蜜を出す花にフェロモンマークすることによって，質のよい花への訪花確率を高める（Cameron, 1981）．これら多くの研究は，効率的であるらしいことを示しはしたが，最適であるかどうかの検

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

表1. 日本産マルハナバチの亜属と種(Sakagami & Ishikawa, 1969; Ito, 1985より)

属	コード	亜属	種	和名
Bombus	BI	*Bombus*	*ignitus*	クロマルハナバチ
	BH		*hypocrita*	オオマルハナバチ
	BF		*florilegus*	ノサップマルハナバチ
	PB	*Pyrobombus*	*beaticola*	ヒメマルハナバチ
	PA		*ardens*	コマルハナバチ
	PH		*hypnorum*	アカマルハナバチ
	TH	*Thoracobombus*	*honshuensis*	ミヤママルハナバチ
	TS		*schrencki*	シレンケマルハナバチ
	TD		*deuteronymus*	ハイイロマルハナバチ
	TP		*pseudobaicalensis*	ニセハイイロマルハナバチ
	DD	*Diversobombus*	*diversus*	トラマルハナバチ
	DU		*ussurensis*	ウスリーマルハナバチ
	MY	*Megabombus*	*yezoensis*	エゾマルハナバチ
	MC		*consobrinus*	ナガマルハナバチ
Psithyrus	FN	*Fernaldaepsithyrus*	*norvegicus*	ニッポンマルハナバチヤドリ

証や，野外での資源量の分布様式や変動様式と実際に得られた収益との関係の議論は十分であるとはいえない．また，これらの解析は一般に評価関数を蜜の収益としたものしか行なわれておらず，花粉採集飛行については未知の部分が多い。社会性ハナバチでは単独性ハナバチに比べて，採餌以外の労働の増加や巣の保温，蜜蠟の多用などのために，花粉より蜜の方が相対的に需要が大きいことが知られているが（Heinrich, 1972），花粉が幼虫発育の制限要因になっている場合もある（Plowright & Pendrel, 1977）．

マルハナバチの群集構造

南米では熱帯圏にまで分布しているとはいえ，マルハナバチは基本的には温帯と寒帯で適応放散した社会性ハナバチである．マルハナバチ亜科には，真社会性のいわゆるマルハナバチ *Bombus* と，*Bombus* に労働寄生をし，働き峰を出さないヤドリマルハナバチ *Psythirus* は北海道に11種，本州に9種，四国に5種，九州に4種，計14種が生息する（表1）（Sakagami & Ishikawa, 1969）．さまざまなフロラにはそれぞれ多様なマルハナバチ群集が形成されているが，体表の毛の色彩パターンは，針をもった雌では見事なミューラー型擬態を示している（Ploweight & Owen, 1980）．日本においても，本州では尾端が赤く，ほかは真黒の三種のそっくりのマルハナバチ（クロマルハナバチ，コマルハナバチ，オオマルハナバチ）が共存する．北海道にゆくと，コマルハナバチとオオマルハナバチはエゾマルハナバチと擬態し合い胸と腹に白い筋が現われる（Sakagami & Ishikawa, 1969）．対馬でコマルハナバチがトラマルハナバチに似て赤くなる（Sakagami, 1972）事もこの例かもしれない．また，針を持たない雄では，同種の雌への自己擬態と，配偶相手の発見のための連続飛翔時の温度調節（毛が淡色になることによって温度上昇を回避する）という二つの異なる選択圧にさらされている（Stiles, 1979）．

マルハナバチの群集構造を知る上で，蜜源植物の利用様式の側面からみて，舌（下唇の髭である中舌）の長さが重要視されてきた．種ごとにみると，舌の長さは，女王と働き蜂を含めて，種内では体のサイズをよく反映している前翅長と高い相関がある（図1）。しかし，種間では前翅長に顕著な差がないのにもかかわらず，舌の長さでは顕著な差がある．舌の長さと前翅長の関係を，オオマルハナバチのコロニー内でみたのが図2である．女王は働き蜂に比べて，舌長と前翅長ともに長いが，その変異は小さい．働き蜂のうち内役蜂は外役蜂よりも小型のものが多い．また，外役蜂のうち蜜をあつめていた蜂（花粉を持たずに帰巣した蜂）と花粉をあつめていた蜂の間には，サイズの有意な差はみられなかった．働き蜂がこれだけのサイズの変異をしめすのは，コロニー全体として利用できる花の種類を増やすうえで役だっていると思われる．

Inouye(1977) は，餌獲得と関連した器官の形態差についての Hatchinson (1959) の予測どおり，いくつかの地域のマルハナバチ群集において舌の長さが約1.3倍の差をもって各種間で異なっていることを報告した．こ

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

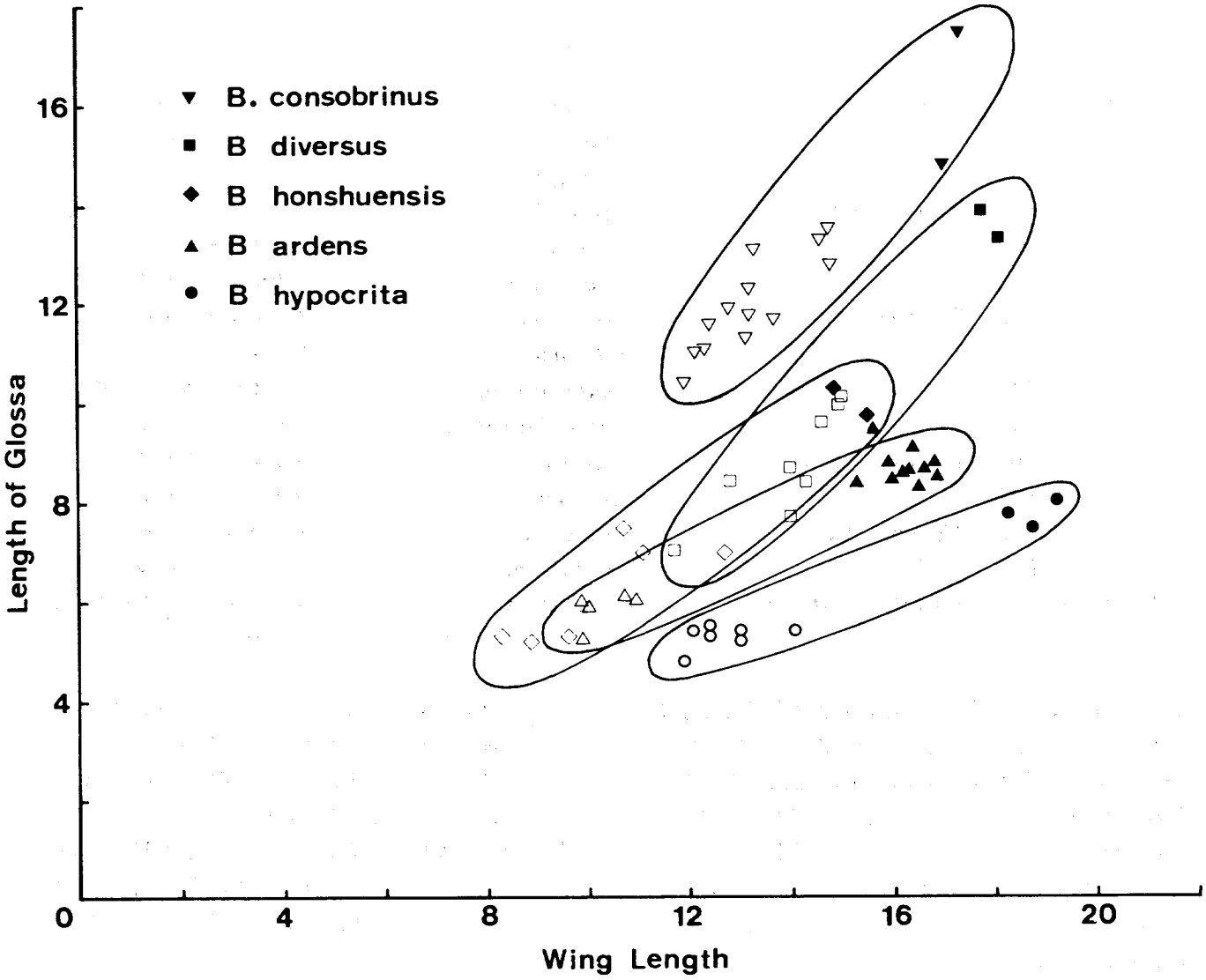

図1. 本州産の代表的なマルハナバチ5種の中舌長と前翅長の関係.
黒印は女王，白ぬきは働き蜂を示す.

れは，ちょうどそのころ行われていた種間競争の存在とその検出法についての議論とあいまって，さまざまな議論をよんだ．北米や北欧で報告されたデータと日本のものを比較してみると，舌の長さは，よく類似した汎群集的形質置換を示しているようにみえる．本州の低山帯によくみられるトラマルハナバチ，ミヤママルハナバチ，コマルハナバチ，オオマルハナバチの4種は，女王でも働き蜂でも平均の舌の長さでは Inouye (1977) の報告と近い類似限界 (limiting similarity) を持った形質置換様式を示していた (図3)．本州中部の山地ではこれに日本最長の舌をもつナガマルハナバチが加わり，その舌もトラマルハナバチより1.3倍ほど長い．しかし場所によってはかなり様相の異なるマルハナバチ群集もみられる．一方，北海道東部の原生花園では，マルハナバチの種類数が多く，この関係はかなり乱れているようにみえる(図4)．これは花の量の豊富さがマルハナバチの種間競争を緩和しているためなのか，それともマルハナバチ各種が舌の長さ以外の形質や行動においてすみわけているためなのか，興味ある問題である．本州中部と比較して興味深いのは，ナガマルハナバチと同じ亜属の代替種であるエゾマルハナバチの舌はやや短くてトラマルハナバチに近いことである．

舌の長さの違いは確かに蜜源の深さの異なる花での採餌効率の違いとなって現われる (Harder, 1981)．舌の長さの種間差は，実際に集中利用の過程の中で花への選択性の変異につながり (Heinrich, 1979)，花資源をめぐる競争の軽減として働いている可能性は高い．しかし，舌の長さの同じマルハナバチが共存することは，スカンジナビアなど北地の草原でも観察されており，その共存の機構について二つの視点がある．(1)共存は植物の存在様式の空間的時間的な異質性によってもたらされている (Ranta & Vepsalainen, 1981)．(2)マルハナバチは優

NII-Electronic Library Service

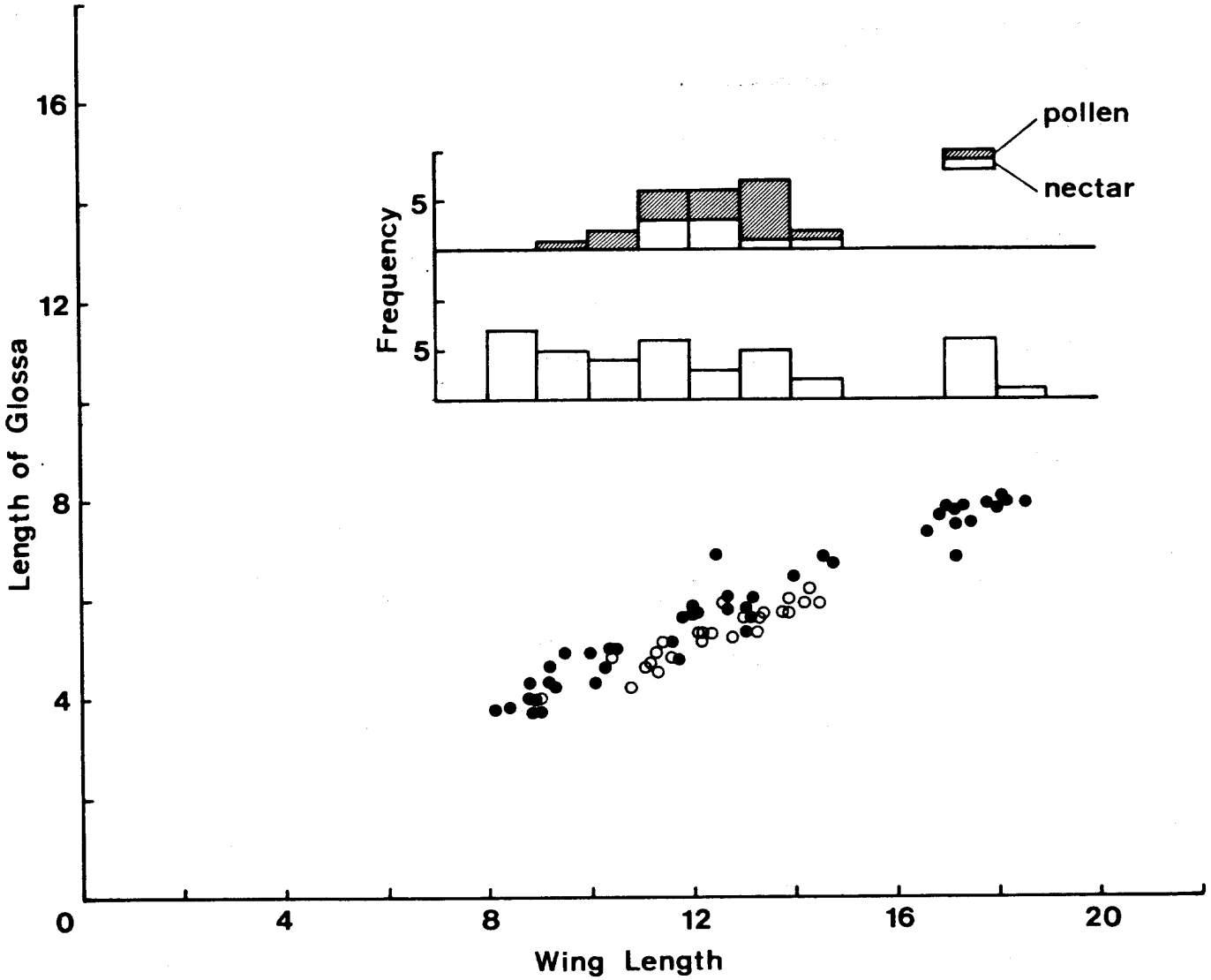

図2. 山形県温海で採集された（1984年7月28日）オオマルハナバチ（*Bombus hypocryta*）のコロニーの中舌長と前翅長の関係　　単位はmm. ○：外役蜂，●：内役蜂
ヒストグラムは前翅長の変異を示す．上段：外役蜂，下段：内役蜂．前翅長16mm以上の個体は新女王．

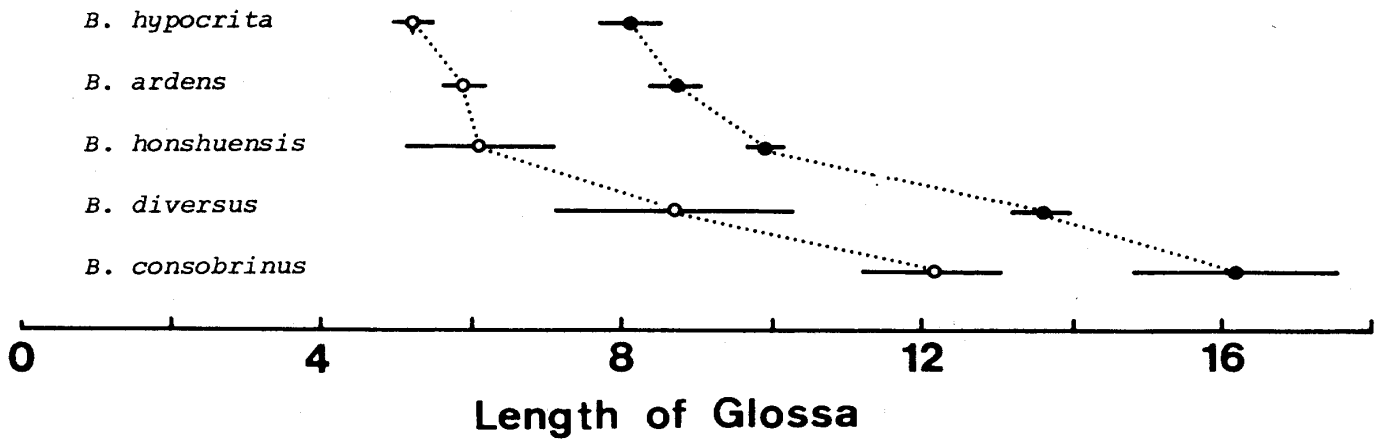

図3. 本州中部の代表的なマルハナバチの中舌長の比較
●は女王，○は働き蜂の平均であり，標準偏差を横棒で示した。

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

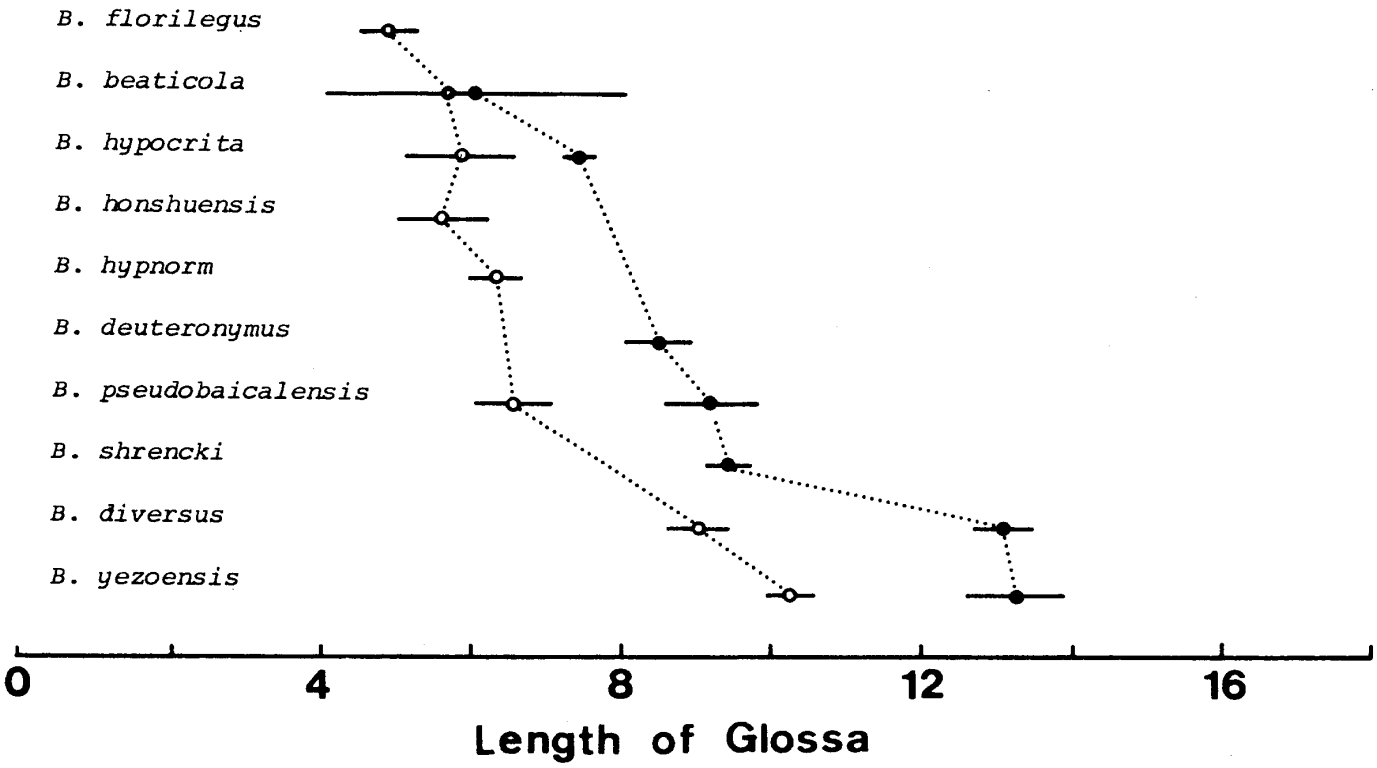

図4. 北海道の代表的なマルハナバチの中舌長の比較
●は女王，○は働き蜂の平均であり，標準偏差を横棒で示した。

先種と稀な種があり，優占種同志の間にははっきりしたニッチェの使い分けが見られ，稀な種では種間関係が希薄である（Hanski, 1982）．今後は蜜という資源だけでなく，花粉や営巣場所など他の資源の研究にも焦点は向けられていくだろう．

マルハナバチ群集とフロラとの関係

蜜で送粉者を誘因する花において蜜源が深くなる進化は，その初期には蜜の乾燥を防ぐためであったかもしれない．しかし，その主要因はハナアブやハエなどのような盗蜜者（資源利用からみると寄生者）の排除と，マルハナバチのような忠実な送粉者との共進化であると考えられる．蜜源が深くなる進化は，ハチドリ，シタバチ，スズメガ，ヤガなどとの共進化としても起こった．系統群ごとに花の原型が異なることによって，さまざまな形で蜜源が深くなる変化がみられる．長い花筒，長い距，喉状花，これらの形態の多くは，マルハナバチなどの長舌の送粉者との関連の中ではじめて理解できる．日本のフロラの中にも，特に草原や湿地，林縁に，蜜源の深い花が多くみられ，これらの花がマルハナバチに送粉をたよって進化してきたことを示唆するものである．新大陸では，マルハナバチに加えて，ハチドリやシタバチとの全く異なる共進化が進行した．

日本の各地のフロラの成立とマルハナバチ群集との関係を知るために，図5に示した日本の38箇所の生態系のマルハナバチ群集と，それが利用している蜜源の深いフロラを調査および文献によって整理した．これを構成種の有無を示す変数（1か0をとる）によって数量化し，場所ごとの差を検出すべく主成分分析にかけた．まず，表2に示したマルハナバチの種構成のデータを主成分分析した結果を図6に示した．第一主成分は，北海道と本州以南のマルハナバチ群集の差を顕在化させる種構成の変数，第二主成分は多様性（種数）の変数であった．北海道と本州以南でマルハナバチ群集が大きく異なることがわかる．またこの図において，本州以南の領域の左上の点は本州中部山岳地域であり，北海道の領域の右上は道東の原生花園である．これら二つの多様性の高いマルハナバチ群集の間の相違が特に顕著であることは興味深い．次に，蜜源の深い植物32属（双子葉26，単子葉6）を選び（表3），その種構成を先の38箇所において比較し，同様に主成分分析を行なった．蜜源の深さは，マルハナバチの吸蜜姿勢を想定し，約10mm以上のものを選び，また明らかにマルハナバチ以外の長舌の訪花昆虫（スズメガやヤガなど）によって訪花を受けるものを除外した．また，同属内の種間で蜜源の深さに変異があるものは，とくに深いものだけ（10mm以上）に限ってデータに加えた．図7がその結果である．第一主成分は蜜源の深い花の多様性（種数）の変数，第二主成分は，北海道と本州以南のフロラの差を顕在化させる変数であった．蜜

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

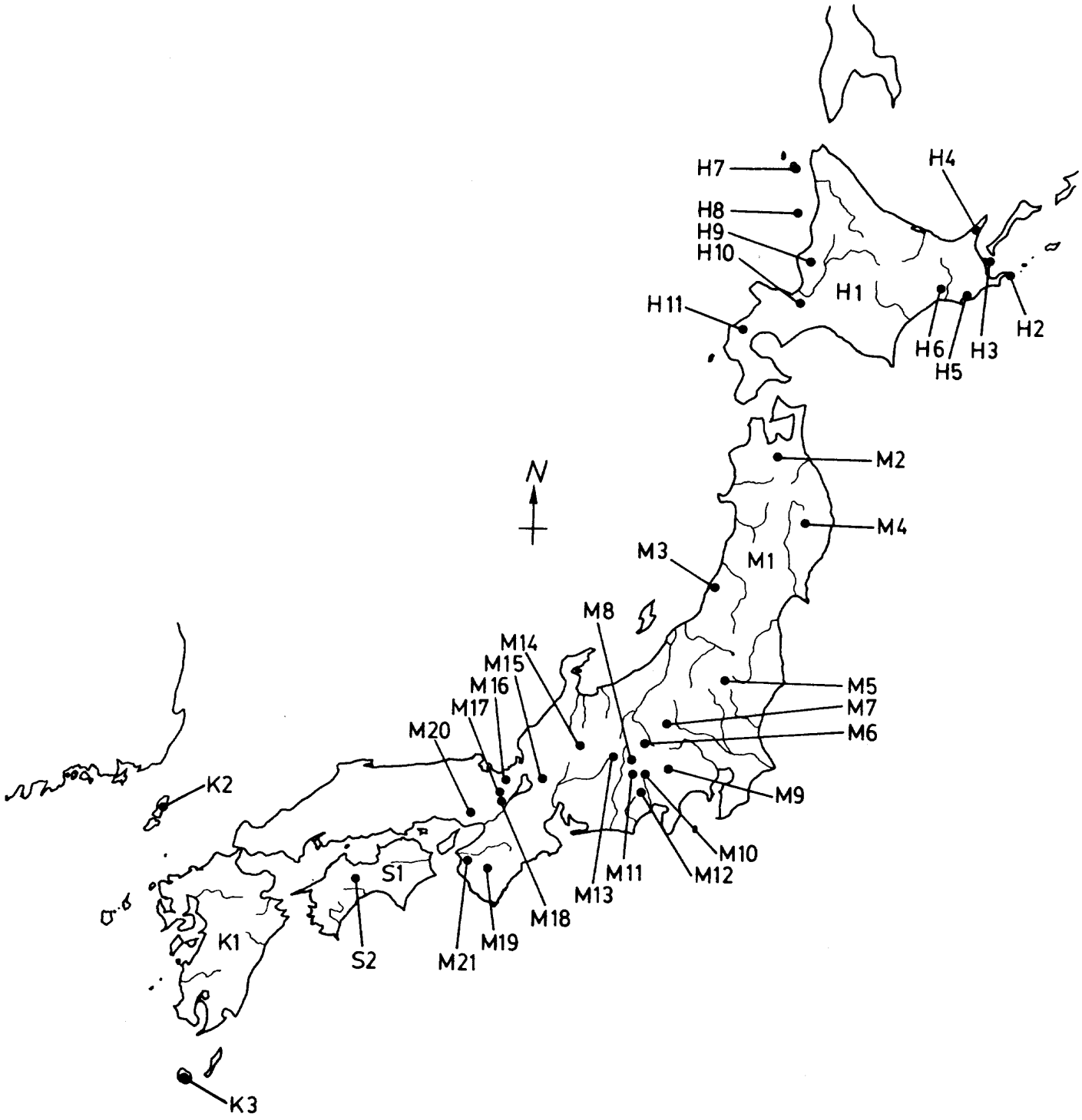

図 5.　被子植物フロラとマルハナバチ群集の比較を行なった調査地の地図

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

表2　マルハナバチ15種の舌長と各地の群集構成

種類		BI	BH	BF	PB	PA	PH	TH	TS	TD	TP	DD	DU	MY	MC	FN
舌長		SS	SS	SS	SS	SS	SS	S	S	S	S	L	L	L	LL	SS
北海道	全域		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		
	ノサップ岬		+	+					+	+	+	+		+		
	標津半島		+	+	+						+	+		+		
	羅臼		+		+						+	+		+		
	霧多布		+		+	+	+		+	+	+	+		+		
	釧路湿原		+								+	+		+		
	利尻島		+				+				+	+		+		
	焼尻島		+								+	+		+		
	北雨竜		+		+				+		+	+		+		
	北海道大学構内	+			+				+	+	+		+			
	大平山		+		+	+		+			+	+		+		
本州	全域	+	+		+	+		+		+		+	+		+	+
	青森県十和田湖		+		+	+		+				+				
	山形県温海		+			+		+				+				
	岩手県早池峰山		+			+		+			+	+				
	栃木県那須		+		+	+		+				+				
	長野県八ケ岳		+		+	+		+		+		+	+		+	+
	長野県軽井沢		+		+	+		+		+		+	+		+	
	長野県白岩岳	+		+	+		+				+			+		
	山梨県富士五湖		+		+	+		+				+	+		+	
	山梨県櫛形山		+			+		+				+			+	
	静岡県千丈岳		+		+	+		+				+			+	+
	静岡県安部峠		+			+		+				+				
	岐阜県朝日・上宝村		+		+	+		+				+			+	+
	岐阜県徳山村		+			+						+				
	滋賀県伊吹山		+			+						+				
	京都府芦生		+			+		+				+				
	京都府貴船		+			+		+				+				
	京都府京都盆地	+	+			+						+				
	奈良県山上ケ岳					+		+				+				
	兵庫県猪名川	+	+			+						+				
	和歌山県有田	+										+				
四国	全域	+	+			+		+				+				
	愛媛県手箱山					+		+				+				
九州	全域	+	+			+						+				
	長崎県対馬					+						+				
	鹿児島県屋久島					+										

マルハナバチの種構成は Sakagami & Ishikawa (1969), Sakagami (1975), Matsuura et al. (1974), 坂上・福岡 (1972), 山内ら (1974) に追加して作成した. 舌長は女王の中舌長で以下のように分類した. LL, 14 mm 以上 ; L, 12−14 mm ; S, 9 −12 mm ; SS, 9 mm 以下.

NII-Electronic Library Service

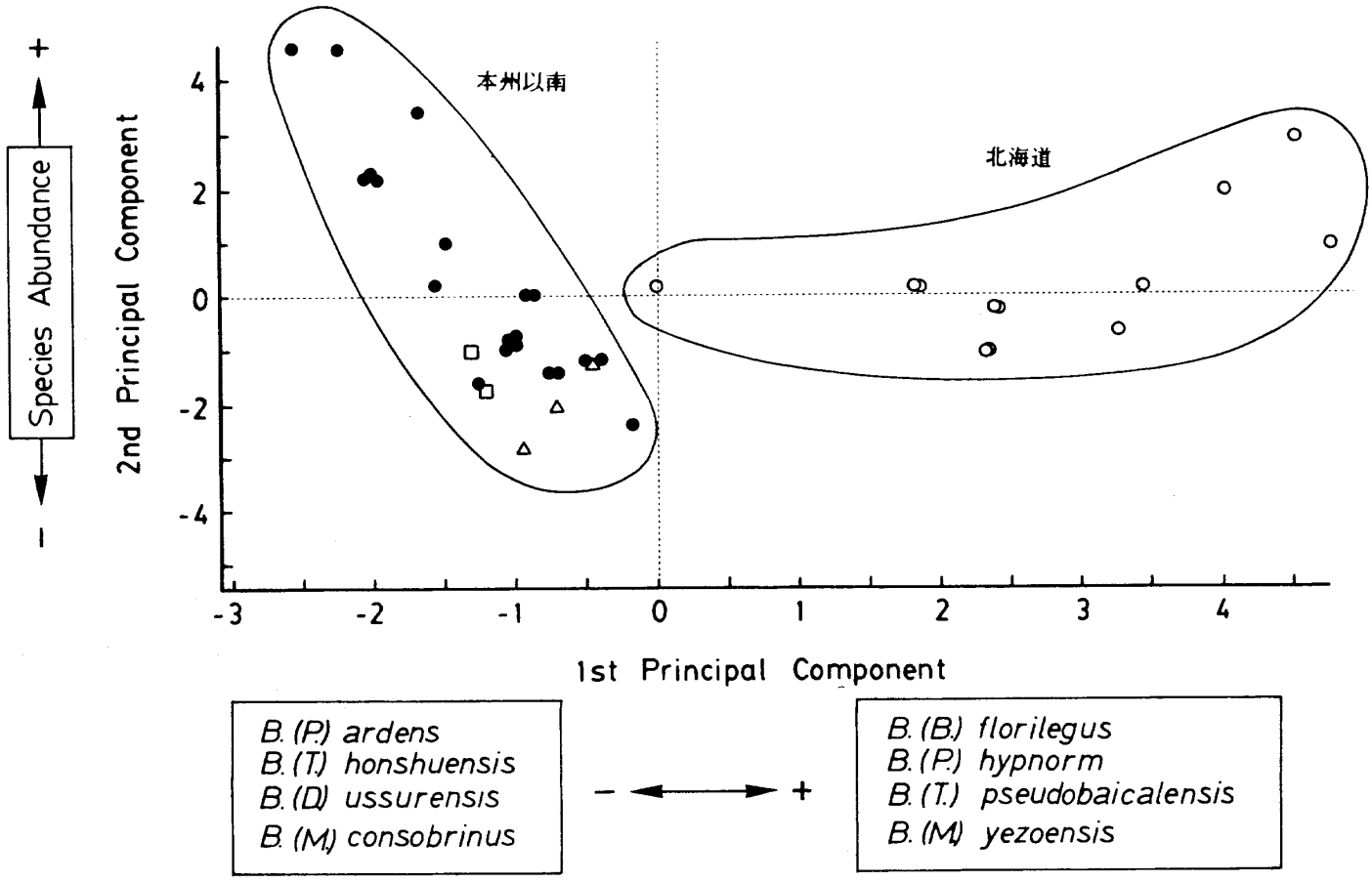

図6　日本各地のマルハナバチ群集の種構成の主成分分析の結果

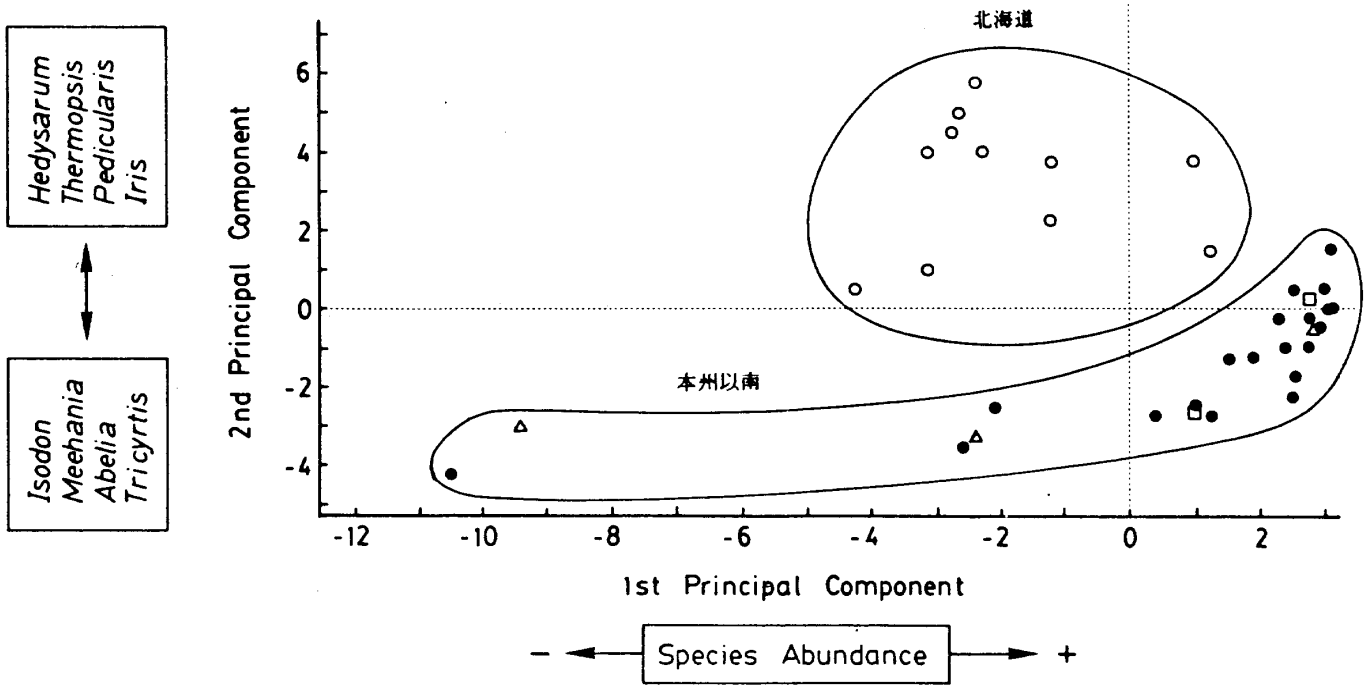

図7.　日本各地の調査地（図5）における，蜜源の深いフロラの種構成の主成分分析

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

表3　図7の解析に用いた蜜源の深い植物

family		genus
Dicotyledon		
Fumariaceae	1	*Corydalis*
Ranunculaceae	2	*Aquilegia*
	3	*Aconitum*
Berberidaceae	4	*Epimedium* *
Leguminosae	5	*Hedysarum*
	6	*Vicia*
	7	*Thermopsis*
Balsaminaceae	8	*Impatiens*
Gentianaceae	9	*Gentiana*
Labiatae	10	*Isodon* *
	11	*Nepeta*
	12	*Chelonopsis*
	13	*Salvia* *
	14	*Meehania*
	15	*Prunella*
	16	*Leucosceptrum*
Alangiaceae	17	*Alangium*
Scrophulariaceae	18	*Penstemon*
	19	*Pedicularis*
Caprifoliaceae	20	*Lonicera* *
	21	*Weigela*
	22	*Abelia*
Campanulaceae	23	*Campanula*
	24	*Adenophora*
	25	*Lobelia* *
Compositae	26	*Cirsium*
Monocotyledon		
Liliaceae	27	*Hemerocallis*
	28	*Tricyrtis*
	29	*Hosta*
	30	*Polygonatum*
Iridaceae	31	*Iris*
Orchidaceae	32	*Orchis*

* 属内で種間に蜜源の深さに変異がある属．これらについては蜜源が特に深い種だけを解析に用いた．

源の深いフロラでみても，マルハナバチ群集がそうであったように，北海道と本州以南で顕著な相違が認められた．また，本州以南だけをみてみると，マルハナバチ群集の多様性の高い本州中部山岳地域でフロラの多様性が高く，マルハナバチ群集の多様性の低い照葉樹林帯でフロラの多様性も低かった．北海道のマルハナバチ群集は，全体的に本州中部山岳地域に匹敵するほど多様であったが，フロラは本州中部山岳地域と比較すると多様性は低かった．このことは，単調ではあるが花が量的に多い北海道の原生花園でマルハナバチの種数が多いことを想起させ，マルハナバチ群集の多様性は，蜜源の深いフロラの多様性だけでなく，蜜源植物の量とも密接な関連があることを示唆している．また，日本で最長の舌長をもつ種（ナガマルハナバチ）が北海道にはみられず本州中部山岳地域のみに出現したことは，後者における蜜源の深いフロラの高い多様性と関係があるかもしれない．このように，不十分ながらも，フロラとマルハナバチ群集の間に強い関連がある事をうかがい知ることができた．

マルハナバチ群集とフロラの共進化

マルハナバチの採餌行動の研究も，この群集レベルでの共進化系の理解を深めた．マルハナバチは個体ごとに，蜜採集効率を高め，維持すべく餌の選択をしてゆくので，ある花は同時に開花している他の花と送粉者をめぐる競争関係にあると考えられる（Rathcke, 1983）．また，個体の探索イメージはある期間記憶され持続するので，似た別種の花が時期をずらして咲いたり，また似ているが稀な花が同時に咲いたりすることは，送粉者を獲得する上で得策かもしれない（助長効果，Rathcke, 1983）．したがって，ある種の花は他にどの種の花がどのぐらい開花しているかによって全く異なった訪花を受けうるわけである．また，マルハナバチの各種は舌の長さが異なることによって，蜜源の深さに対して潜在的な得手不得手がある．したがって，マルハナバチ群集の種構成の違いも，花の被訪花頻度とさらには受粉効率の変化となって蜜源の深さへの選択圧となるであろう．

このように，マルハナバチが支配する共進化系においては，ある種の植物はフロラの中でマルハナバチ群集と共進化を遂げていると考えられる．このような共進化系は種分化に対してよい助言を与えるであろうか．たとえば，スイカズラ属 *Lonicera* は北半球の温帯で広く適応放散した低木（一部が蔓性）であり，おそらくマルハナバチと共進化した分類群である．日本産20種は，花筒の長さで大きな変異がある(表4)．マルハナバチが分布しない照葉樹林の林縁に蔓性となって分布を広げた3種（スイカズラ，キダチニンドウ，ハマニンドウ）は，花筒がとくに長くなりスズメガの訪花を受けている．また，アメリカの *Lonicera* には，赤く細長い花筒をもちハチドリの訪花をうける種がある．このように，マルハナバチ，スズメガ，ハチドリと，送粉者のタイプが大きく変化することによる植物の変化は比較的明瞭にとらえることが可能である．しかし日本産 *Lonicera* の他の17種の有効な送粉者はおそらくマルハナバチである．たとえば

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

表4　日本産スイカズラ属(*Lonicera*)の植物の花の色，花筒の長さ，相称性，開花時期及び訪花昆虫の比較

種		花色	花筒の長さ	相称性	開花時期	訪花昆虫
スイカズラ	*L. japonicum*	白	27—42mm	左右	5－6月	HM, DD
キダチニンドウ	*L. hypoglauca*	白	45—55	左右	5－6	HM
ハマニンドウ	*L. affinis*	白	40—47	左右	3－7	HM
ハナヒョウタンボク	*L. maakii*	白	15—20	左右	5－6	
キンギンボク	*L. morrowii*	白	15—17	放射	4－6	PA
イボタヒョウタンボク	*L. demissa*	黄	10—11	左右	6	PA
ネムロブシダマ	*L. chrysantha*	淡黄	10—11	左右	5－6	
ケヨノミ	*L. caerulea*	淡黄	10—11	放射	5－6	
ウグイスカグラ	*L. gracilipes*	淡紅	11—15	放射	4－5	PA, BH, DD
ヤブヒョウタンボク	*L. linderifolia*	黒紫	8－9	放射	5－6	PB
オオバヒョウタンボク	*L. strophiophora*	淡黄	22—24	放射	4－5	
ハヤザキヒョウタンボク	*L. praeflorens*	淡黄	12—13	放射	4	
ウスバヒョウタンボク	*L. cerasina*	淡黄	10—11	放射	5	
オニヒョウタンボク	*L. vidalii*	白	13—14	左右	5	PA
エゾヒョウタンボク	*L. alpigena*	赤	13—14	左右	5－6	MC, BH, PB, PA(W)
コウグイスカグラ	*L. ramosissima*	淡黄	13—19	放射	4－5	BH
チシマヒョウタンボク	*L. chamisoi*	濃紅	9—14	左右	7	
ベニバナヒョウタンボク	*L. maximowiczii*	紅	9—10	左右	7	
ヤマヒョウタンボク	*L. mochidzukiana*	白	9—10	左右	5	DD
オオヒョウタンボク	*L. tschonoskii*	白	13—17	左右	7－8	
ツシマヒョウタンボク	*L. harae*	白	9—10	放射	3	

HM：スズメガ類．他はマルハナバチ属（表1参照）．

早春に咲くウグイスカグラは花筒が長く，舌の長いトラマルハナバチの女王に訪花されるが，それ以外にオオマルハナバチやコマルハナバチの女王にも訪花を受ける．また，これらのマルハナバチは蜜源の深さの異なった花(例えばキブシやエンレイソウ)にも訪れるのである．共進化のパートナーがはたして現在の関係のパートナーであるか，という進化のアナクロニズムの問題はついてまわるし(Janzen & Martin, 1982)，今みてきたように花と送粉者は1対1のペアで共進化してきたわけではないので，その種分化を送粉者の立場から正確に辿ることは非常に困難である．しかし，現在の送粉者とその訪花頻度をそれぞれのフロラの中で調査することは，送粉者をいかに獲得するかという選択圧が被子植物の種分化にどう働いていたのかを知るための手掛りになる．さまざまなフロラにおいて，フロラを構成する植物の開花様式（開花時期，密度と分布様式，蜜源の深さ，蜜の出しかた，花粉の出しかた）とマルハナバチの訪花様式（どの種のどんなカストが，どの花にどれぐらい集中的に訪花するか）を比較することによって，両者の選択の方向を評価できるかもしれない．また適切な除去実験や移植実験などによって，花資源をめぐる送粉者同志の，あるいは送粉者をめぐる花同志の種間関係も明らかにされてゆくかもしれない．

花と送粉昆虫をめぐる系については，蜜の空間的時間的存在様式と送粉昆虫によるその利用様式を調査する事によってその生態学的な理解が深まったといえる．この系を進化的にとらえようとする時，これらの生態学的視点の延長線上に二つの可能性が浮かびあがってくる．第一は，マルハナバチの女王の舌の長さや植物の花筒や距の長さといった送粉と密接な関連のある形質の遺伝率や遺伝分散構造を知ることである．第二に，世界各地で蓄積されているフロラと送粉生物のファウナについての膨大なデータを，より広い視点に立って統合する事である．共進化の領域は，霧の立ち込める原生花園にマルハナバチの羽音だけが聞える初原の状態のごとくであるが，問題の所在はどうにかつかめたようである．

この文章をまとめるにあたって，数多くの助言と刺激を与えて戴いた井上民二氏と堀田満氏，マルハナバチについて深く魅力的な御教示を戴いた坂上昭一氏，伊藤誠夫氏に，深く御礼申しあげます．

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

引 用 文 献

Baker, H. G. & P. D. Hurd. 1968. Intrafloral ecology. Ann. Rev. Entomol. **13** : 385 - 415.

Cameron, S. A. 1981. Chemical signals in bumble bee foraging. Behav. Ecol. Sociobiol. **9** : 237 - 260.

Darwin, C. 1876. The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom. Murray, London.

Darwin, C. 1877. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. Murray, London.

Hartling, L. K. & R. C. Plowright. 1979. Foraging by bumble bees on patches of artificial flowers : A laboratory study. Can. J. Zool. **57** : 1866 - 1870.

Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution : The core and satellite species hypothesis. Oikos **38** : 210 - 21.

Harder, L. D. 1982. Measurement and estimation of functional proboscis length in bumblebees (Hymenoptera : Apidae). Can. J. Zool. **60** : 1073 - 1079.

Heinrich, B. 1972. Energetics of temperature regulation and foraging in a bumblebee, ***Bombus terricola*** Kirby. J. Comp. Physiol. **77** : 40 - 64.

Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. Ann. Rev. Ecol. Syst. **6** : 139 - 170.

Heinrich, B. 1976. The foraging specializations of individual bumblebees. Ecol. Monog. **46** : 105 - 128.

Honk, C. van & Pauline Hogeweg. 1981. The ontogeny of the social structure in a captive ***Bombus terrestris*** colony. Behav. Ecol. Sociobiol. **9** : 111 - 119.

Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? Am. Nat. **93** : 145 - 159.

Inouye, D. 1977. Resource partitioning in bumblebees. NY Entomol. Soc. **85** : 253 - 54.

Ito, M. 1985. Supraspecific classification of bumblebees based on the characters of male genitalia. Contrib. Inst. Law Temp. sci. Hokkaido Univ. ser. B. **20** : 1 - 143.

Janzen, D. H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. Am. Nat. **111** : 365 - 371.

Janzen, D. H. & P. S. Martin 1982. Neotropical anachronisms : The fruits the mastodons left behind. Science. **215** : 19 - 27.

Marden, J. H. 1984. Remote perception of floral nectar by bumblebees. Oecologia **64** : 232 - 240.

Matsuura, M., F. S. Sakagami & H. Fukuda. 1974. A wild bee survey in Kibi (Wakayama pref.), southern Japan. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. **19** : 422 - 437.

Plowright, R. C. & B. A. Pendrel. 1977. Larval growth in bumble bees(Hymenoptera : Apidae). Can. Entomol. **109** : 967 - 73.

Plowright. R. C. & R. E. Owen. 1980. The evolutionary significance of bumblebee color patterns : A mimetic interpretation. Evolution **34** : 622 - 637.

Plowright, R. C. & T. M. Caverty. 1984. The ecology and sociobiology of bumble bees. Ann. Rev. Entomol. **29** : 175 - 199.

Pyke, G. H. 1978. Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. Oecologia **36** : 281 - 93.

Pyke, G. H. 1978. Optimal foraging : Movement pattern of bumblebees between inflorescences. Theor. Pop. Biol. **13** : 72 - 98.

Ranta, E. & K. Vepsalainen. 1981. Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. Oikos **36** : 28 - 34.

Sakagami, F. S. 1976. Specific differences in the bionomic characters of bumblebees. A comparative review. J. Fac. Sci Hokkaido Univ. VI. Zool. **20** : 390 - 447.

坂上昭一 1972 みつばちのたどった道 思索社

Sakagami, F. S. and R. Ishikawa. 1972. Note supplementaire sur la taxonomie et repartition geograpique de quelques bourdons. Natn. Sci. Mus. Tokyo, **15** : 607 - 616.

Sakagami, F. S. and R. Ishikawa. 1969. Note preliminaire sur la repartiton geographique des bourdons Japonais, ave descriptions et remarques sur quelques formes nouvelles ou peu connues. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool. **17** : 152 - 192.

坂上昭一・福田弘己 1972 北大雨竜中川両地方演習林における秋のハナバチ相 北大演習林報告 **29** : 1 - 23.

Sakagami, F. S. and E. Katayama. 1977. Nests of some Japanese bumblebees (Hymenopt -

NII-Electronic Library Service

The Society for the Study of Species Biology

era, Apidae). J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool. **21** : 92 - 153.

Stiles, E.W. 1979. Evolution of color pattern and pubescence chracteristics in male bumble bees : Automimicry vs. thermoregulation. Evolution **33**. 941 - 957.

Waddington, K. D. 1981. Factors influencing pollen flow in bumblebee pollinated *Delphinium virescens*. Oikos **37** : 153 - 159.

山内克典・森本義彦・渡辺勝士・坂上昭一・松村雄 1982 岐阜県のハナバチ類 岐阜県の昆虫 岐阜県

NII-Electronic Library Service