

信州大学審査学位論文

マルハナバチ媒植物における花サイズ
および種多様性の標高に伴う変化
～マルハナバチ種構成の標高間変異との関係～

2018 年 9 月
信州大学大学院総合工学系研究科
山岳地域環境科学専攻
江川 信

目次

緒言	2
1 章 マルハナバチ類の体サイズの種間, 場所間および訪花植物での変異	5
1-1 序論.....	5
1-2 材料と方法.....	6
1-3 結果.....	8
1-4 考察.....	11
2 章 マルハナバチ類の標高に伴う種構成および花利用様式の変化	31
2-1 序論.....	31
2-2 材料と方法.....	31
2-3 結果.....	33
2-4 考察.....	35
3 章 マルハナバチ類とマルハナバチ媒植物の標高に伴う種多様度の変化	51
3-1 序論.....	51
3-2 材料と方法.....	52
3-3 結果.....	54
3-4 考察.....	55
4 章 マルハナバチ媒植物ウツボグサにおける花形態の標高間変異：高標高域での花筒の 短小化	61
4-1 序論.....	61
4-2 材料と方法.....	62
4-3 結果.....	64
4-4 考察.....	64
総合考察	76
謝辞	80
摘要	81
参考文献	83
付表	90

緒言

花粉媒介を動物に頼るようになった動物媒植物は、現存の被子植物の中でもっとも多様化した一群である（被子植物約 352,000 種中の約 88%を占める, Ollerton et al. 2011）. これらの植物は花粉媒介者との関係を通じて多様化してきたと考えられているため、動物媒植物と送粉動物の共生系を研究することは、植物の多様性の起源を探る上で重要な手がかりになると期待される.

送粉が行われるかどうかは動物媒植物の適応度に直接影響するため、花の形態は送粉者による選択圧を強く受けると考えられる. 花筒や距の底に花蜜を溜める植物の場合、吸蜜するために花を訪れた訪花者は、口吻を伸ばすことで花の奥にある蜜を吸う. その際、訪花者の体に雄蕊がふれて花粉が付着し、その訪花者が他の花を訪れた場合には、体に付着した花粉を他花の柱頭へと運ぶこととなり、送粉を担うこととなる. このため、訪花者の口吻の長さ、花蜜のある位置から柱頭と雄蕊までの距離（多くの場合は花筒の入り口付近に柱頭や雄蕊があるので、花筒長や距長と対応する）とのマッチングが植物の受粉の可否に直接影響する. このような花と送粉者のサイズマッチングが両者の形質の進化に重要であることは、古くから指摘されており（Darwin 1862）, 近年、野外の観察でも実例が示されつつある（Dohzono 2010）. Anderson & Johnson（2007）はゴマノハグサ科の一種（*Zaluzianskya microsiphon*）における花筒長の地理的変異が、唯一の送粉者であるツリアブの一種（*Prosoeca ganglbaueri*）との共進化によって生じたことを示した.

これまでの共進化研究では植物と送粉者の 1 対 1 の関係に着目されることが多かったが、実際の送粉共生系では 1 対 1 の関係は稀で、多くの場合は多対多の関係を持つ. そこで本研究では、送粉者との多対多の関係を通じて、特に植物の花形態および植物の多様度がどのように変化するかを明らかにした.

本研究では、植物と送粉者の多対多の関係を調べるにあたり、山岳地域の送粉共生系に着目する. 山岳地域の特徴はその地形的な勾配にあり、標高の変化に伴って、無機的环境と生物的環境が、ともに大きく変化する. 例えば標高が 1,000m 上がると気温は約 6℃下がる. 1℃の気温変化を観測するのに、垂直方向であれば 167m の移動ですむのに対して、水平方向であれば、南北方向に 145km 移動する必要がある（Jump et al. 2009）. したがって、山岳地域に着目することで、狭い地域内の調査によって無機的环境および生物的環境変化に対して、生物がどのように適応しているのかを探ることが可能となる. 山岳地域の送粉共生系は、そのような意味で、狭域での生態および進化研究に適した系である. しかし実際には、アクセスの困難さなどから、山岳地域の送粉共生系については、Yumoto（1986）などの一部の研究を除いて、どの植物がどの送粉者と関係している

かという基礎情報すら究明されていない状態であった。そこで本研究では、山岳地域のマルハナバチ類とマルハナバチ類に訪花される植物に着目して、その種間関係の実態を明らかにするとともに、標高によるマルハナバチ類の種構成の変化が、マルハナバチ媒植物の花の形態や種多様度にどのような影響を及ぼすかを評価する。

マルハナバチ類は体温調節機構を持つため、他の送粉者に比べて低温に強い。また、高度な学習能力を持ち、定花性も高いことから、冷涼な山岳地域における重要な送粉者となっている。加えて、温帯の高山帯においてはマルハナバチ類の種数が減少し、1-2種のみが優占することが知られている（須賀ら 2001, Miller-Struttman & Galen 2014）。本研究では、標高によってマルハナバチ類の種構成が単純化することに着目し、送粉者の種数が減少することが植物の花形態や種多様度に及ぼす影響について考察する。

まず、標高の変化に伴ってマルハナバチ類の種数が減少すると、それに対応してマルハナバチ媒植物の種多様度も低下することが予想される。なぜなら、マルハナバチ媒植物の各種は、特定の口吻長のマルハナバチ種に適応した花サイズをもつことが多いため

（Heinrich 1976）、マルハナバチ類の種数が減ると、その少数のマルハナバチ種に花サイズが適合していない植物は分布できなくなると考えられるからである。

さらに、標高によってマルハナバチ類の種構成が変化すると、それに伴って、群集レベルでのマルハナバチ類の平均体サイズに変化が生じることが予想される。送粉者の体サイズは花粉の付着しやすさに影響することから、結実率などの植物の適応度に影響する。したがって、送粉者の体サイズは花サイズとのマッチング効果を通じて、植物の花サイズに対する選択圧となり得る。このことから、低標高から高標高まで分布する植物種の場合、マルハナバチ群集の平均的な体サイズが標高によって変化するのに対応して、花サイズに標高間での変異が生じている可能性が考えられる。

本研究では、長野県上高地および乗鞍岳に生息する 8 種のマルハナバチ類をめぐる送粉種間関係を研究対象とし、送粉種間関係の実態と、標高による相互作用の動態を明らかにした。まず 1 章（調査地は上高地）では、マルハナバチ類の体サイズの種間、場所間、および訪花植物種間での変異の実態を明らかにする。マルハナバチ類の体サイズは、マルハナバチ媒植物の繁殖成功に影響を及ぼすと考えられるため、場所間での標高に伴う植物の種多様度（3 章）や花サイズの変化（4 章）を評価する上で、まずはマルハナバチ類の体サイズ変異の実態を調べておく必要がある。2 章（調査地は乗鞍岳）では、1 章よりもより幅広い標高域におけるマルハナバチ各種の分布標高と花利用様式の違いに着目する。結果としては、小型のハチ種が高標高域に主に分布するため、マルハナバチ群集としての平均体サイズが、標高が高くなるほど小型化していた。また、マルハナバチ種ごとに利用する植物種は、マルハナバチ種間で大きく異なっていた。3 章（乗鞍岳）では、標高によってマルハナバチ類と

マルハナバチ媒植物の種多様度（ α 多様度，地域内多様度）がどのように変化するかを明らかにした。結果としては，標高が上がるほどマルハナバチ類の種数は減少したが，マルハナバチ媒植物の種多様度は減少しなかった。4章（乗鞍岳を含む複数の山域）では，標高が高くなるにつれてマルハナバチ類の平均体サイズが小型化することに伴い，マルハナバチ媒植物であるウツボグサ *Prunella vulgaris* (シソ科)の花筒長が高標高で短小化する傾向があることを明らかにした。最後に総合考察では，送粉者種数の減少が植物の種多様度および花形態にどのような影響を及ぼすのかについて議論する。

1 章

マルハナバチ類の体サイズの種間、場所間および訪花植物での変異

1-1. 序論

本研究では、ミツバチ科マルハナバチ属 (*Bombus*) に属する一群をマルハナバチ類と定義した。これまで社会寄生性のヤドリマルハナバチ属 (*Psithyrus*) はマルハナバチ属と区別し別属とされてきたが、近年の DNA 解析を含む研究ではヤドリマルハナバチ属も含めたマルハナバチ属の単系統性が支持されたことから (Williams 2008), ヤドリマルハナバチ属をヤドリマルハナバチ亜属 (*Psithyrus*) とし、マルハナバチ属は 1 属としてまとめられている (Michener 2000)。以後、特にことわりがない限り、マルハナバチ類という場合はこの分類体系のマルハナバチ属をさすものとする。マルハナバチ類は北半球の温帯地域に広く分布し、15 亜属 250 種から構成されている (Williams et al. 2008)。日本にはマルハナバチ属 6 亜属 15 種が生息しており、中部地方には 10 種が生息する。山地帯から高山帯に分布する虫媒植物にとって、マルハナバチ類は低温でも活動できることなどから、重要な送粉者である (須賀 2001, Kameyama & Kudo 2009)。

自ら動くことができない植物は、花粉の運搬を他者に依存しており、虫媒花の場合、花蜜を求めて訪花する昆虫の体に花粉を付着させることで送粉を行う。そのため、訪花者の体に花粉が付着するかどうかは花を咲かせる植物の適応度に大きく影響する。実際にヤマハッカ属 (*Rabdosia*) では、場所ごとに異なる口吻サイズを持ったハナバチ類が訪花することで、花筒長の変異が維持されることが示唆されていることから (堂園 2008)、送粉者の体サイズは植物の花形態に影響を与えられと考える。

マルハナバチ類とマルハナバチ媒植物の相互作用を明らかにする上で鍵となるのは、マルハナバチ類の口吻長とマルハナバチ媒植物の花サイズとの関係である。マルハナバチ類は、その口吻長とマッチングが良い花サイズをもつ植物種を好んで訪れることが知られている (Heinrich 1976)。また、マルハナバチ類の花資源の利用においても種ごとの口吻長の違いによって訪花植物種の好みが見られることが示されている (Kato et al. 1993)。加えて須賀(2001)は、標高 1,500m 以上の長野県の高地では、ハナバチ類のうちマルハナバチ類の占める割合が増加し、標高 2,000m 以上ではハナバチ類の 9 割程度をマルハナバチ類が占めるとしている。このことから、長野県の標高 1,500m 以上の高標高域ではハチ媒植物にとってマルハナバチ類が送粉者の中心と考えられる。

1 章では、マルハナバチ種間の形態的差異をまず明らかにし、さらにマルハナバチ群集としてみた時の平均体サイズが、場所間、訪花植物種間、標高間でどのように変化するのかについて検討する。これによって、標高別の植物の種多様度の変異 (3 章) や標高別の花

サイズの進化（4章）に、マルハナバチ類が与える影響についての基礎情報を提供する。1章では、上高地の標高 1,500m–2,500m において、2章では乗鞍岳の標高 700m–2,700m においてそれぞれ調査を行った。上高地と乗鞍岳は直線距離で約 20km と比較的近いが、前者の調査地は亜高山帯高茎草原を含む登山道沿いであるのに対し、後者の調査地は樹林帯の林床を貫く車道沿いであるという環境の違いがある。1章での予想結果は、標高ごとにマルハナバチ類の種構成が異なるため、標高ごとにマルハナバチ類の平均体サイズも異なるということである。同じように、植物種ごとに訪れるマルハナバチ類の種構成が異なるため、植物種ごとにマルハナバチ類の平均体サイズも異なると考えられる。マルハナバチ類の体サイズを詳しく調べることで、標高ごと、植物種ごとの訪花マルハナバチ体サイズの変異を明らかにすることが1章の目的である。

1-2. 材料と方法

1-2-1. マルハナバチ類

本論文でマルハナバチ類として扱うグループはミツバチ科(Apidae)マルハナバチ属(*Bombus*)に属する一群である。マルハナバチ類は北半球寒帯から温帯を中心に広く分布し、およそ 250 種が知られている。日本には 6 亜属 15 種が分布している（伊藤 1991, 鷲谷ら 1997, Williams 1998）。口吻の長さは種ごとに違う（Suzuki 1992）が、種内で変異が大きく種間で重なり合いが見られ、また、季節変動があることが知られている（井上 1993）。

1-2-2. 調査地と調査期間

飛騨山脈に位置する上高地内の 2 つの登山道沿いで 2011 年 8 月から 9 月に調査を行った。上高地は焼岳から穂高連峰、槍ヶ岳、大天井岳、常念岳そして霞沢岳を結ぶ稜線の内側の部分である。標高は 1,500m から稜線上では 3,000m におよび、亜高山帯と高山帯に位置づけられる。この山域は冬季の積雪が多く、亜高山帯には雪崩のために高木が発達しない高茎草原と雪崩の影響を受けない樹林が存在する。本研究では上高地の岳沢登山道とパノラマ新道の 2 ルートを標高にわたる調査のために設定した（図 1-1）。これらのルートは共に標高 1,500m から 2,500m までの範囲にあり、岳沢登山道周辺は主に亜高山帯針葉樹林の林床と高茎草原であり、パノラマ新道周辺は主に高茎草原からなる。

1-2-3. 調査方法

2011 年 8 月 3 日、4 日、9 日、22 日、9 月 7 日、8 日、14 日、15 日、16 日、28 日、29 日、の 7 時から 16 時の間、それぞれのルートを往復し、開花している場所で 10 分間、訪

花したマルハナバチ類を捕虫網もしくは 50ml 遠心沈殿管を用いてランダムに捕獲し、二酸化炭素で麻酔した後、以下に詳述する形質を測定した。さらに、訪花植物種と地点情報（標高および緯度経度）を記録した。

1-2-4. マルハナバチ類の形態測定

調査場所や標高、訪花植物種による、マルハナバチ類の形態比較を行うため、捕獲したマルハナバチ類個体の形態形質を測定した。捕獲したマルハナバチ類を移した遠沈管（遠沈管スーパーシールキャップ 50ml, labcon）に二酸化炭素を満たし、気絶させた後、種を同定し、デジタルノギスを用いて形態形質を測定した。測定したマルハナバチ類の形態形質は、口吻長（下唇前基節の基部から舌弁先端までの長さ）、中舌長、頭部長（頭部頂端から頭楯下端までの長さ）、頭部幅（左の複眼左端から右複眼右端までの長さ）、頭部下端幅（頭部を正面からみた頭楯下端の幅）、胸幅（胸部を背面から見た中胸楯板の幅）である（図 1-2）。口吻と中舌はマルハナバチ類が花から吸蜜する際に使う部位で、その長さはマルハナバチ類が花から吸蜜出来るかどうかに関わる形態形質である。また、頭部幅、胸幅は花に潜り込む際にその大きさが重要になると考えられる。測定後、麻酔状態から回復したマルハナバチ類を放した。種を判別出来なかったマルハナバチ類についてはその標本を研究室に持ち帰り、実体顕微鏡下で種同定し、乾燥標本を作成した。

1-2-5. 標高、場所間の種構成の類似度の検討

計測データは標高ごと、場所ごと、種ごと、訪花植物ごとにまとめた。その上で、場所間、標高間のマルハナバチ類の種構成について、類似度（Percentage Similarity）を用いて検討した（Krebs 1998）。Percentage Similarity を検討するにあたり、Renconen Index (P) を用いた。Renconen Index は、二つの群集サンプル間で、種構成のパーセンテージがどれくらい似ているかを示す指標であり、以下の式で定義される。

$$P = \text{Percentage similarity between sample 1 and 2} = \sum \text{minimum} (p_{1i}, p_{2i})$$

$$p_{1i} = \text{Percentage of species } i \text{ in community sample 1}$$

$$p_{2i} = \text{Percentage of species } i \text{ in community sample 2}$$

P は 0 から 100 までの値をとり、種構成が全く異なる場合に 0 になり、同じ場合には 100 となる。

1-2-6. マルハナバチ類の体サイズの種間、場所間、標高間比較

まず、マルハナバチ類の種間での形態の特徴を把握するために主成分分析(PCA)を行った。次に、第1主成分(PC1)および、第2主成分(PC2)をそれぞれの種の形態的な特徴を示す指標として、以後の解析に用いた。

マルハナバチ類の形態的な特徴に、①種間で違いがあるか、②マルハナバチ群集として、場所間および標高間で違いがあるかについて、分散分析(ANOVA)を用いて検証した。ANOVAで群間に有意差があった場合は、TukeyのHSD検定を行い、どの群ごとに差があるのかを調べた。PCA, ANOVA, HSDの各処理は統計解析ソフトJMP ver 9.0 package (SAS Institute)を用いて行った。

1-3. 結果

1-3-1. 調査地全体でのマルハナバチ種構成と植物

本章の調査では、ヒメマルハナバチ (*Bombus beaticola*) , ナガマルハナバチ (*B. consobrinus*) , オオマルハナバチ (*B. hypocrita*) , ミヤママルハナバチ (*B. honshuensis*) , ニッポンヤドリマルハナバチ (*B. norvegicus*) , トラマルハナバチ (*B. diversus*) , の6種が得られた(表 1-1, 図 1-3) . 捕獲個体数ではヒメマルハナバチが最も多く、次いでナガマルハナバチが多かった。トラマルハナバチとヤドリマルハナバチは捕獲個体数が少なかった。主にマルハナバチ類の訪花を受けた植物は、イヌヤマハッカ (*Plectranthus umbrosus*) , アザミ属 (*Cirsium*) のノアザミ, ノリクラアザミ, タテヤマアザミ, ナンブアザミ, ヤツタカネアザミ, シラネアザミ, キソアザミ, トリカブト属 (*Aconitum*) のヤチトリカブト, サンヨウブシであった(表 1-1) .

岳沢登山道とパノラマ新道の各調査地では植物の分布状況が異なっていた。アザミ属は岳沢登山道とパノラマ新道の両方に見られ、パノラマ新道では特にノリクラアザミ (*Cirsium norikurense*) が多く見られ、ヤチトリカブト (*Aconitum senanense paludicola*) も多く見られた。岳沢登山道の林床ではイヌヤマハッカが多く見られた。本章の調査では、岳沢登山道の上部(標高 2100m 以上)の調査は行っていないが、岳沢登山道上部はパノラマ新道上部と同様の高茎草原が広がっており、ヤチトリカブトが多く分布する。

植物種ごとに主に訪花を受けるマルハナバチ種が異なる傾向が観察された(表 1-1) . キンボウゲ科のトリカブト属は主にナガマルハナバチに訪花される一方、キク科のアザミ属は本章の調査で観察されたすべてのマルハナバチ種からの訪花を受けていた。

1-3-2. 類似度の比較

捕獲したマルハナバチ類の種構成を調査場所ごとに比較した結果、岳沢登山道ではヒメマルハナバチの割合が高くなり、パノラマ新道ではナガマルハナバチの割合とミヤママルハナバチの割合が高くなった（図 1-4）。類似度は $P = 65.7\%$ となった。

上高地でのすべてのサンプルを三つの標高域（低標高：1,500–1,600m，中標高：1,600–2,000m，高標高：2,000–2,500m）に区分し，種構成の類似度を比較した結果，高標高と中標高がよく似た構成比となり，低標高では構成比が他の標高域とは比較的異なっていた（図 1-5）。標高域間の類似度は低標高と中標高の間で $P = 49.2\%$ ，中標高と高標高の間で $P = 81.7\%$ ，低標高と高標高の間で $P = 64.3\%$ となった。内訳をみると，低標高ではヤドリマルハナバチは観察されず，他の標高域と比較してナガマルハナバチの割合が高かった。

マルハナバチ類の種構成を訪花植物ごとに比較した結果，植物種ごとに異なる構成比でマルハナバチ種が訪花していた（図 1-6）。解析には，調査場所で多く開花しており，マルハナバチ類の訪花が確認されたアザミ属，イヌヤマハッカ，トリカブト属の 3 属の植物を用いた。類似度はアザミ属とイヌヤマハッカで $P = 74.7\%$ ，イヌヤマハッカとトリカブト属で $P = 15.1\%$ ，トリカブト属とアザミ属で $P = 11.9\%$ となった。アザミ属，イヌヤマハッカではよく似た種構成となり，トリカブト属が他の 2 属とは異なったマルハナバチ類の種の構成比となった。訪花ハチ種の内訳をみると，トリカブト属では主にナガマルハナバチの訪花が確認され，アザミ属とイヌヤマハッカにはヒメマルハナバチが 50%ほど訪花したほか，他のマルハナバチ類も多く訪れた（表 1-1，図 1-6）。

1-3-3. マルハナバチ種間での形態的差異

マルハナバチ種間でどのような形態的特徴を持つかを調べるためマルハナバチ類の形態形質計測の結果を用いて主成分分析（PCA）を行った結果，マルハナバチ類は種ごとにまとまった形態的な特徴を持つ一方で，形態的な特徴は種間に多少のオーバーラップが生じていた（表 1-2，図 1-7）。第 1 主成分（PC1）は主にハチの体サイズに影響され，体サイズの大きなものほど大きな値をとる（表 1-2）。第 2 主成分（PC2）は，体の縦横比を表し，正の向きには体の幅が，負の向きには体の長さが影響している（表 1-2）。PC1 と PC2 の負荷量を散布図上に表すと（主成分プロット），マルハナバチ種ごとにまとまった分布を示した（図 1-7）。一方で，主成分プロットの近接した種間では，プロットの重なりが見られた（図 1-7）。体が大きく口吻の長いナガマルハナバチは右下に分布が集中し，体が小さく口吻の短いヒメマルハナバチは左下の方に分布した。また，オオマルハナバチは体が大きく口吻の短い特徴を示した（図 1-7，表 1-2）。

マルハナバチ種間の形態的な差異を検証するため ANOVA を行った結果、すべての形態形質が種間で有意に異なっていた（表 1-3、中舌長 $F=147.8$ 、口吻長 $F=139.6$ 、頭部最大幅 $F=35.1$ 、頭部下端幅 $F=22.1$ 、頭部長 $F=66.1$ 、胸部長 $F=48.4$ 、いずれも $P<0.0001$ ）。種間での形態差を検証するため Tukey の HSD 検定を行った結果、ナガマルハナバチとトラマルハナバチの間には中舌長と口吻長に有意差は見られず、ヒメマルハナバチ、オオマルハナバチ、ヤドリマルハナバチの間でも中舌長と口吻長に有意差は見られなかった。中舌長と口吻長に有意差があったのはナガマルハナバチ、トラマルハナバチのグループ (①) とヒメマルハナバチ、オオマルハナバチ、ヤドリマルハナバチのグループ (②) およびミヤママルハナバチ (③) の、①-③の間であった（表 1-3）。その他の形態形質にも種間である程度違いが見られた（表 1-3）。

1-3-4. 場所、標高、訪花植物間でのマルハナバチ類の形態比較

調査場所ごとにマルハナバチ群集としての平均形態形質に差があるか否かを検証するため、t 検定をもちいて場所間で比較した。その結果、岳沢登山道に比べてパノラマ新道で全体的に大きなハチが捕獲されていたことが明らかになった（表 1-4）。口吻長、頭部下端幅、頭部長、胸部幅、PC1 において調査場所間で差が見られた（表 1-4）。

標高間でマルハナバチ群集として形態形質に差があるか否かについて ANOVA を用いて検証した。その結果、低標高の群集が比較的、体サイズが大きく、縦長のハチが多いことが明らかになった。標高域間では中舌長、口吻長、頭部長、PC1、PC2 の各形態形質形態間で平均値に有意差が見られた（表 1-5）。中舌長と口吻長は低標高（標高 1,500–1,600m）が他の標高域と比べて大きく、頭部長では中標高（標高 1,600–2,000m）が他の標高域と比べて小さくなっている。また、PC1 と PC2 は低標高（標高 1,500–1,600m）と中標高（1,600–2,000m）間で有意差があり、PC1 が低標高で大きく、PC2 が低標高で小さくなっていることから低標高で捕獲されたハチ種は全体として低標高域で、大きく長い傾向を示している（表 1-2、表 1-5）。

訪花植物間で訪花ハチの形態形質を比較した結果、トリカブト属に訪花したハチ種の体サイズが大きい傾向が見られた（表 1-6）。訪花植物間では頭部最大幅以外のすべての形態形質において有意差があり、トリカブト属が他の 2 種と異なっていた。中舌長、口吻長、頭部下端幅、頭部長、PC1 がトリカブト属に訪花するマルハナバチ類で有意に大きく、PC2 が有意に小さかった（表 1-6）。

トリカブト属とイヌヤマハッカでは、主に訪花していたマルハナバチ類の形態形質と花の大きさに対応が見られた。マルハナバチ類がトリカブト属を訪花する際、胸部が雄蕊にあたる場所までもぐり込み、そこから口吻を伸ばして吸蜜する様子が観察されたため、

トリカブト属の花筒長とマルハナバチ類の口吻長と頭部長の和を比較したところ、トリカブト属の花筒長とナガマルハナバチの口吻長と頭部長の和が、ほぼ一致した（図 1-8）。また、マルハナバチ類はイヌヤマハッカに訪花する際、その前方の花弁にとまり、頭部下端までもぐり込ませ、吸蜜する。そこで、イヌヤマハッカの花筒長とマルハナバチ類の口吻長を比較した結果、イヌヤマハッカに最も多く訪花していたヒメマルハナバチの口吻長と花筒長とがよく対応していた（図 1-9）。

1-3-5. 標高変化に伴うマルハナバチ種内の形態の変化

標高ごとにマルハナバチ種内の形態形質が変化するかを調べるために、PCA から得られた第 1 主成分の主成分得点と標高の相関関係を調べた結果、ヒメマルハナバチ、ミヤママルハナバチ、ナガマルハナバチ、オオマルハナバチにおいて有意な相関は見られなかった（表 1-7, 図 1-10）。なお、トラマルハナバチとヤドリマルハナバチはサンプル数が少なかったため（共に $n = 5$ ）、標高との相関関係を求めなかった。

1-4. 考察

1-4-1. マルハナバチ種間の形態的差異

マルハナバチ種間の形態形質の比較から、体サイズが種間で異なることが明らかになった（表 1-3, 図 1-7）。マルハナバチ類の形態形質の違いは、一部の形態形質の違いだけでは説明しきれず、複数の形態形質のサイズから、全体のプロポーショナルを考える必要がある。例えば、ナガマルハナバチとミヤママルハナバチでは口吻長や中舌長に有意差があるのに対して、頭部最大幅には有意差は無い（表 1-3）。6つの形態形質を用いて行った PCA の結果をみると、主成分得点のプロットは種ごとにまとまり、種間で分かれた分布を示した（図 1-7）。オオマルハナバチは幅の広い頭部をもち口吻が短い特徴を持っている。また、ナガマルハナバチとトラマルハナバチが似た形態的な特徴を有していることも分かる。これらのことからマルハナバチ類では、種間で形態形質のプロポーショナルに違いがあるといえる。Inoue & Yokoyama (2006)は、マルハナバチ類の口吻長に種間で形態形質にオーバーラップが見られるが、主成分プロットでは種ごとに分かれることを示し、長い中舌と口吻は細い体と頭部に関係づけられると述べている。今回の結果は、Inoue & Yokoyama (2006)と一致し、さらに、ナガマルハナバチの形態的特徴がトラマルハナバチと似ていることも示した。

1-4-2. 狭域でのマルハナバチ類の分布と花利用様式

調査場所、標高間でのマルハナバチ類の種の構成比の比較から、マルハナバチ種の分布は空間的にモザイク状になっていることが示唆された。まず、調査場所間では、マルハナバチ類の種構成がやや異なっていた（類似度 $P = 65.7\%$ ）（図 1-4）。また、標高ごとの種の構成比にも変化が見られ、特に低標高（標高 1,500–1,600m）と高標高（標高 1,600–2,000m）で異なっていた（類似度 $P = 49.2\%$ ）。マルハナバチ類の種の構成比は、マルハナバチ媒花の植物種によっても異なり（図 1-6）。アザミ属とイヌヤマハッカでは似たような構成比（類似度 $P = 74.7\%$ ）になっていたが、トリカブト属は他の 2 グループの植物と大きく訪花マルハナバチ類の種の構成比が異なっていた。このように、マルハナバチ類の種ごとの存在頻度は、標高や分布する植物種に影響されて変化している。

本章の結果は、マルハナバチ種ごとに利用する植物の選好性の相違を示しており、そのことが場所間のマルハナバチ種構成に影響することを示唆している。まず、トリカブト属に最も多く訪花していたナガマルハナバチ（表 1-1, 図 1-6）の頭部長と口吻長の和とトリカブト属の花筒長とが他のハチと比べてよく一致した（図 1-8）。また、アザミ属とイヌヤマハッカでは訪花したマルハナバチ類の種の構成が似ており（類似度 $P = 74.7\%$ ）、両種ともヒメマルハナバチの頻度が高いものの、他種のマルハナバチ類も多く訪花していた（図 1-6）。イヌヤマハッカの花筒長はヒメマルハナバチの口吻長と近いが、他種のマルハナバチ類も訪花できる程度の長さである（図 1-9）。このように、マルハナバチ類は種ごとに訪花植物の選好性に若干の偏りがあることが示された。

場所ごとに分布する植物に偏りがある場合、ミクロなマルハナバチ類の種構成は周辺の植物分布に影響され変化すると考えられる。マルハナバチ類は巣を起点に採餌行動をするので、狭域でのマルハナバチ類の分布は流動的になるだろう。マルハナバチ類の採餌範囲は、Tomono & Sota (1997) が乗鞍岳で調査し、マルハナバチ類の飛行速度と餌場まで戻ってくる時間から推定した結果では、巣から地形に沿った水平距離で 800m 程の範囲（最大 1,533m の推定記録）となっている。Tomono & Sota (1997) がこの調査を行ったのは乗鞍岳の標高 2,600m 付近であり、勾配は山頂方向に約 36%、谷方向に約 24% である。したがって、マルハナバチ類が巣から標高差にして約 190–290m は移動すると推測できる。また、Osborne et al (1999) は、ハーモニックレーダーを用いた調査からマルハナバチ類の採餌範囲を水平距離で 500m から 700m だと推定している。いずれにせよ、マルハナバチ類は巣から 1 キロメートル近く移動することが出来ると考えられ、その範囲内に存在する、それぞれのマルハナバチ種の好みの植物に集中的に訪花するだろう。実際に、本章の観察では植物種ごとに訪花したマルハナバチ類の種構成が異なっており（図 1-6）、先行研究においても、マルハナバチ種によってはっきりと利用する花のタイプを分割していたこと

が報告されている (Kato et al. 1993) . これらのことから、どこにどのようなマルハナバチ類が訪花するかは、その場所とその周辺に咲く花に影響されると考えられる。

本章では、ミクロスケールのマルハナバチ種の分布と生育する植物種が関係することが示唆されたが、標高とマルハナバチ種の分布の関係を議論するには、調査範囲が狭いため十分でない。調査した標高を三つの区分に分けて解析した結果では、低標高（標高 1,500m–1,600m）で他の標高域とマルハナバチ種の種構成が異なる傾向が示されたが、それ以下の標高についてはデータがない。標高とマルハナバチ種の分布についての議論は 2 章で詳しく行う。

1-4-3. 群集レベルでみたマルハナバチ類の体サイズ変異

場所ごとに分布するマルハナバチ種が変化するため、マルハナバチ類をひとまとめにして扱った場合の体サイズが場所間で変化することが、本章の結果から示唆された。この場所間の体サイズの変化は、マルハナバチ種の種内変異によってではなく、種間の体サイズが異なり、場所ごとに分布するマルハナバチ種の種構成が異なることによって生じたと考えるのが妥当である。まず、マルハナバチ類は、種内でも形態形質の変異が見られるが、それよりも形態的特徴は種間で大きく異なる（表 1-1, 図 1-7）. さらに、マルハナバチ種ごとに形態形質の PC1 には、標高との間に相関関係が見られなかった(表 1-7). したがって、標高が高くなるにつれて、マルハナバチ種内でサイズが大きくなるというような関係には無いことがわかる。以上のことから、狭域におけるマルハナバチ種の分布は場所によって変化し、数キロ移動すれば、違った種の構成比が見られると考えられる。分布するハチ種が変化することで、群集としてのハチサイズも変化するのである。

マルハナバチ種の種構成の変化が、群集としての訪花者の形態形質の変化となり、そのことが植物の花形態形質に影響を与えうることが考えられる。この観点については、4 章でさらに議論する。

表 1-1. マルハナバチ媒植物種ごとの訪花マルハナバチ種の捕獲個体数.

植物種	学名	マルハナバチ種																	
		ヒメマルハナバチ			ナガマルハナバチ			オオマルハナバチ			ヤドリマルハナバチ			ミヤママルハナバチ			トラマルハナバチ		
		Q	W	M	Q	W	M	Q	W	M	Q	W	M	Q	W	M	Q	W	M
サンヨウブシ	<i>Aconitum sanyoense</i>		1			2	5												
ヤチトリカブト	<i>Aconitum senanense paludicola</i>		1			16	2												
イヌヤマハッカ	<i>Plectranthus umbrosus</i>		2	4		1			3					1				1	
ノリクラアザミ	<i>Cirsium norikurense</i>		17	11		1			2	3			1		9	4			
ノアザミ	<i>Cirsium japonicum</i>		1			2							2		2				
タテヤマアザミ	<i>Cirsium otayae</i>								2	1								1	
ナンブアザミ	<i>Cirsium nipponicum</i>																	3	
ヤツタカネアザミ	<i>Cirsium yatsualpicola</i>	1		1															
シラネアザミ	<i>Saussurea nikoensis</i>			1															
キソアザミ	<i>Cirsium fauriei</i>			1															
ヤマホタルブクロ	<i>Campanula punctata</i> var. <i>hondoensis</i>										1								
ホタルブクロ	<i>Campanula punctata</i>				1														
ヨツバハギ	<i>Vici nipponica</i>																	1	
クガイソウ	<i>Veronicastrum japonicum</i>				1														
クサボタン	<i>Clematis stans</i>					1													
オヤマボクチ	<i>Synurus pungens</i>									1									
エゾシオガマ	<i>Pedicularis yezoensis</i>		2						1										
ヤマオダマキ	<i>Aquilegia buregeriana</i>					1													
ハクサンシャクナゲ	<i>Rhododendron Brachycarpum</i>		5	2															
アオノツガザクラ	<i>Phyllodoce aleutica</i>			3															
チシマギキョウ	<i>Campanula chamissonis</i>			2															

植物種ごとの訪花マルハナバチ類の捕獲個体数をカーストごとにまとめた (Q:女王, W:ワーカー, M:雄)

表 1-2. マルハナバチ類の体サイズによる主成分分析（PCA）により得られた，各形態形質の第 1 主成分および第 2 主成分に対する負荷量と各主成分の寄与率.

	PC1	PC2
中舌長	0.406	-0.473
口吻長	0.414	-0.454
頭部最大幅	0.358	0.545
頭部下端幅	0.406	0.262
頭部長	0.446	-0.202
胸部幅	0.412	0.406
寄与率	69.500	21.200

PC1：第 1 主成分，PC2：第 2 主成分.

表 1-3. マルハナバチ種ごとに計測した形質値（平均±標準誤差）.

種名	<i>n</i>	中舌長(mm)	口吻長(mm)	頭部最大幅(mm)	頭部下端幅(mm)	頭部長(mm)	胸部幅(mm)
ヒメマルハナバチ	57	C5.66±0.100	C 8.56±0.13	D 3.56±0.03	C 1.98±0.03	D 3.76±0.03	D 4.54±0.05
ナガマルハナバチ	32	A 12.05±0.29	A 16.82±0.37	BC 3.96±0.05	AB 2.45±0.04	A 5.20±0.08	B 5.48±0.08
ミヤママルハナバチ	16	B 7.14±0.17	B 10.74±0.27	C 3.78±0.05	C 2.15±0.07	B 4.38±0.11	C 5.13±0.09
オオマルハナバチ	12	C5.32±0.21	C 8.38±0.30	A 4.55±0.07	A 2.54±0.05	BC 4.31±0.11	A 6.23±0.11
トラマルハナバチ	5	A 10.15±0.10	A 14.86±0.45	ABC 4.19±0.45	ABC 2.36±0.05	A 5.09±0.24	BC 5.46±0.08
ヤドリマルハナバチ	5	C 4.83±0.15	C 7.77±0.39	B 4.13±0.08	BC 2.16±0.06	CD 3.82±0.09	CD 4.91±0.10

Tukey の HSD 検定を行い，種間で有意に形態形質の平均値に差があった場合，異なるアルファベットが割り振られている．測定を行った部位については図 1-2 を参照

表 1-4. 調査地ごとのマルハナバチ類の形態形質（平均±標準誤差）.

	調査地		<i>P</i>
	岳沢登山道	パノラマ新道	
中舌長 (mm)	6.43±0.43	7.47±0.32	0.056
口吻長 (mm)	9.46±0.41	11.05±0.41	0.023*
頭部最大幅 (mm)	3.72±0.07	3.86±0.05	0.099
頭部下端幅 (mm)	2.09±0.04	2.25±0.05	0.012*
頭部長 (mm)	4.03±0.11	4.32±0.08	0.031*
胸部幅 (mm)	4.82±0.11	5.14±0.08	0.020*
PC1 (mm)	-0.72±0.34	0.39±0.25	0.009**
PC2 (mm)	-0.01±0.20	0.01±0.15	0.936

*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$,

表 1-5. 標高区画ごとのマルハナバチ類の形態形質（平均±標準誤差）.

	標高区画			<i>P</i>
	低標高	中標高	高標高	
中舌長 (mm)	9.93±0.57 A	6.63±0.35 B	7.69±0.45 B	***
口吻長 (mm)	14.29±0.73 A	10.00±0.45 B	11.38±0.58 B	***
頭部最大幅 (mm)	3.98±0.08	3.79±0.05	3.87±0.06	0.133
頭部下端幅 (mm)	2.25±0.07	2.18±0.04	2.23±0.05	0.539
頭部長 (mm)	4.75±0.14 A	4.11±0.08 B	4.50±0.19 A	***
胸部幅 (mm)	5.31±0.14	5.01±0.09	5.12±0.11	0.171
PC1	1.17±0.40 A	-0.56±0.25 B	0.19±0.32 AB	0.001*
PC2	-0.52±0.21 A	0.21±0.13 A	-0.01±0.17 AB	0.019*

低標高：標高 1,500m–1,600m, 中標高：標高 1,600m–2,000m, 高標高：標高 2,000m–2,500m. *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$. 標高区画間でアルファベットが異なるものは Tukey の HDS 検定の結果, 形態形質の平均に標高域間で有意差がある.

表 1-6. 植物群ごとのマルハナバチ類の形態形質（平均±標準誤差）.

	植物区分			P
	アザミ属	イヌヤマハッカ	トリカブト属	
中舌長 (mm)	6.41±0.24 B	6.63±0.55 B	11.69±0.38 A	***
口吻長 (mm)	9.87±0.31 B	9.81±0.71 B	16.45±0.49 A	***
頭部最大幅 (mm)	3.84±0.05	3.86±0.11	3.94±0.05	0.5172
頭部下端幅 (mm)	2.15±0.04 B	2.10±0.08 B	2.43±0.06 A	***
頭部長 (mm)	4.07±0.07 B	4.23±0.15 B	5.10±0.11 A	***
胸部幅 (mm)	5.00±0.07 B	5.13±0.17 AB	5.42±0.12 A	0.0134*
PC1	-0.72±0.20 B	-0.56±0.45 B	2.05±0.31 A	***
PC2	0.32±0.12 B	0.33±0.28 B	-0.96±0.19 A	***

*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$. 植物間でアルファベットが異なるものは Tukey の HSD 検定の結果, 形態形質の平均に植物間で有意差がある.

表 1-7. マルハナバチ類の形態形質データに基づく主成分分析で得られた第 1 主成分のマルハナバチ種ごとの主成分得点と標高との相関関係.

マルハナバチ種	R^2	P
ヒメマルハナバチ	0.018	0.467
ミヤママルハナバチ	0.223	0.055
ナガマルハナバチ	0.001	0.912
オオマルハナバチ	0.261	0.132

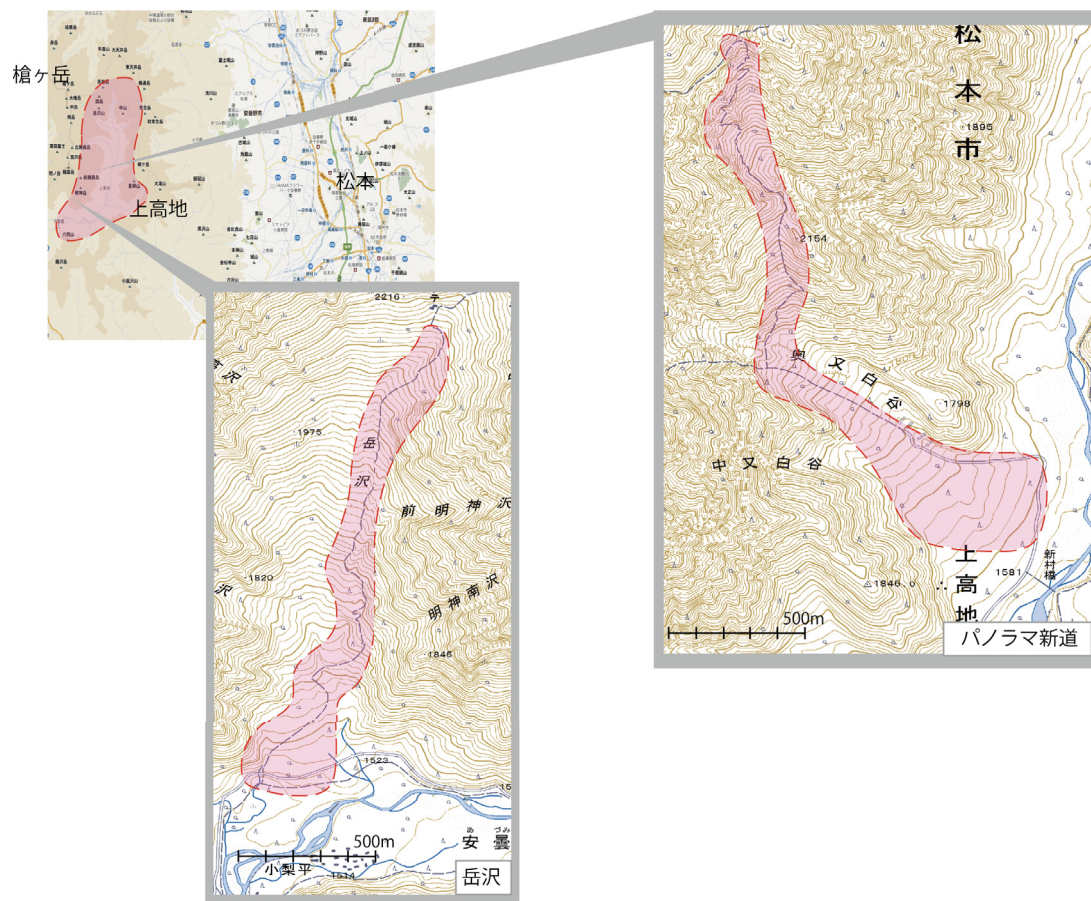


図 1-1. 調査地. 上高地の岳沢登山道 (1,500m-2,100m) , パノラマ新道 (1,580m-2,500m) で調査を行った. なお, 岳沢登山道の最下部とパノラマ新道の最下部を結ぶ登山道沿いでも調査を行った

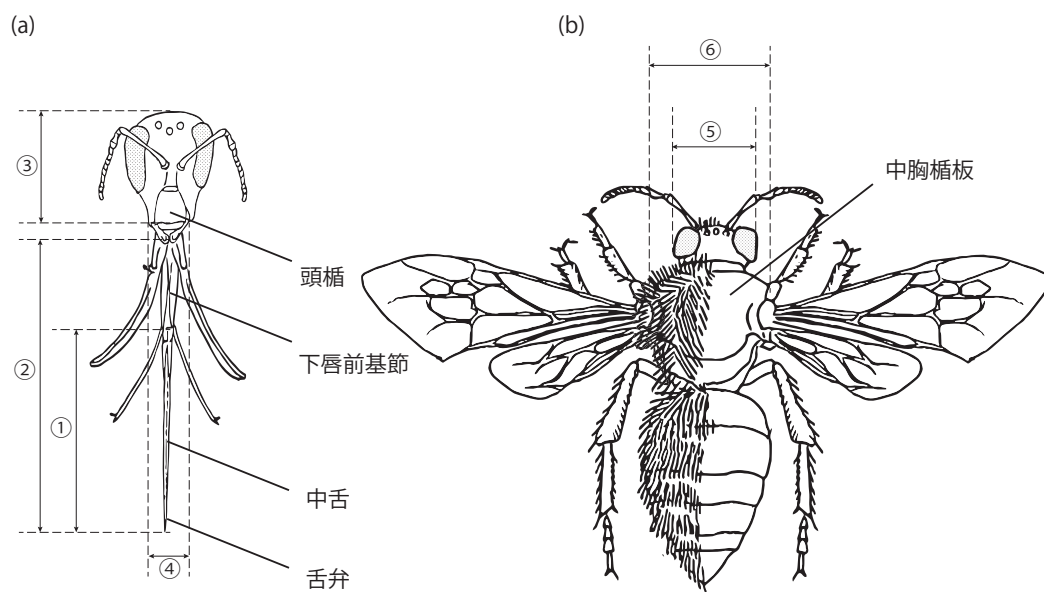


図 1-2. 計測を行ったマルハナバチ類の部位の模式図. 頭部正面および口器背面 (a), 全形背面 (b). 全形背面の右半分の毛は構造をみやすくするため省略した. ①: 中舌長, ②: 口吻長 (下唇長), ③: 頭部長, ④: 頭部下端幅, ⑤: 頭部幅, ⑥: 胸部幅



図 1-3. 観察されたマルハナバチ類（いずれもワーカー個体）． 1, ヒメマルハナバチ *Bombus beaticola beaticola*; 2, ニッポンヤドリマルハナバチ *Bombus norvegicus japonicus*; 3, ナガマルハナバチ *Bombus consobrinus wittenburgi*; 4, オオマルハナバチ *Bombus hypocrita hypocrite*; 5, ミヤママルハナバチ *Bombus honshuensis*; 6, ウスリーマルハナバチ *Bombus ussurensis*; 7, コマルハナバチ *Bombus ardens ardens*; 8, トラマルハナバチ *Bombus diversus diversus*

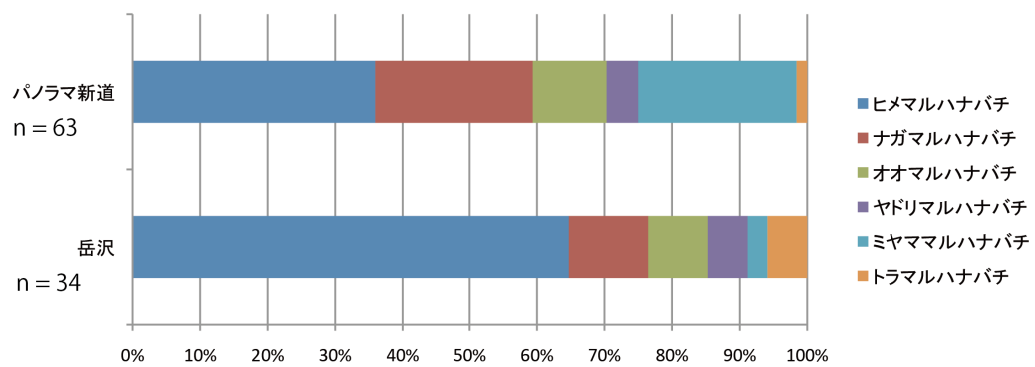


図 1-4. 調査場所別のマルハナバチ類の種構成. 岳沢登山道およびパノラマ新道で観察されたマルハナバチ類の種数の割合を示す.

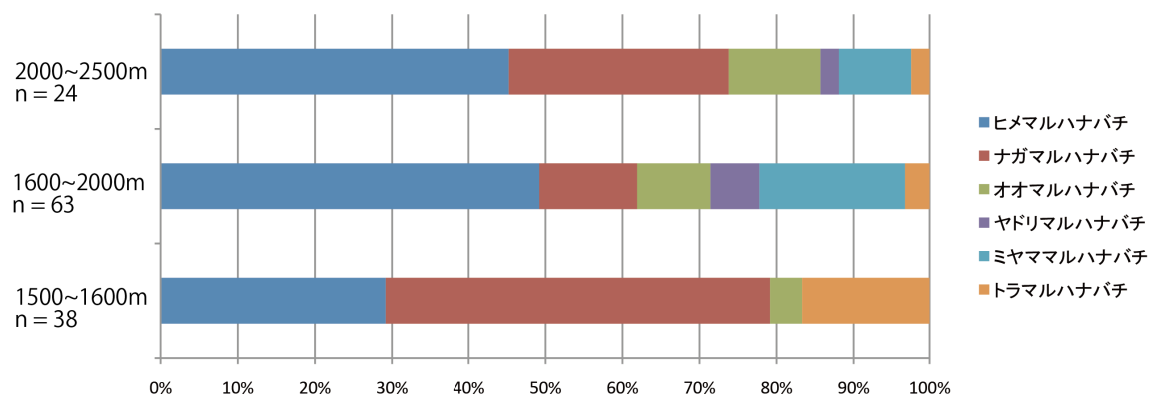


図 1-5. 標高域ごとのマルハナバチ種構成. 観察を行った標高を 3 つの区分に分け, 捕獲したマルハナバチ種の割合を示した.

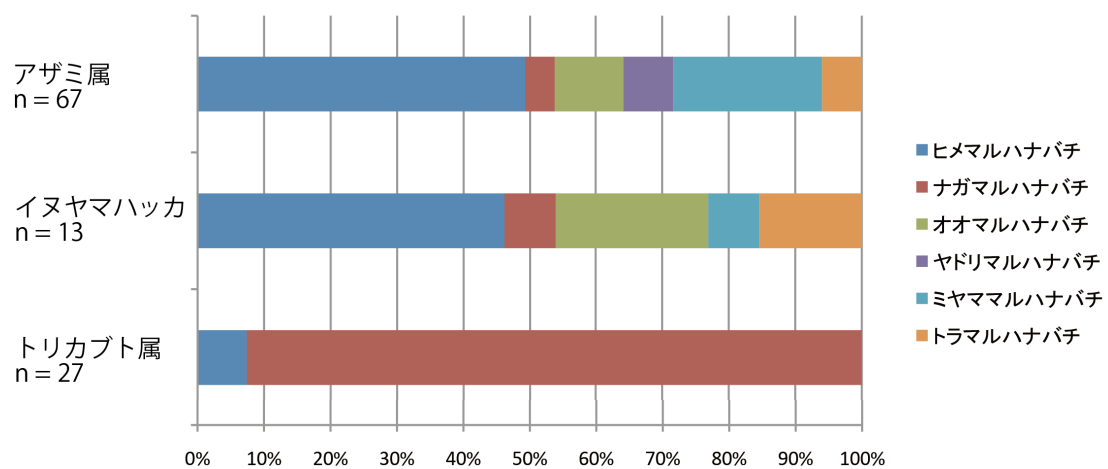


図 1-6. 植物ごとの訪花マルハナバチ類の種構成

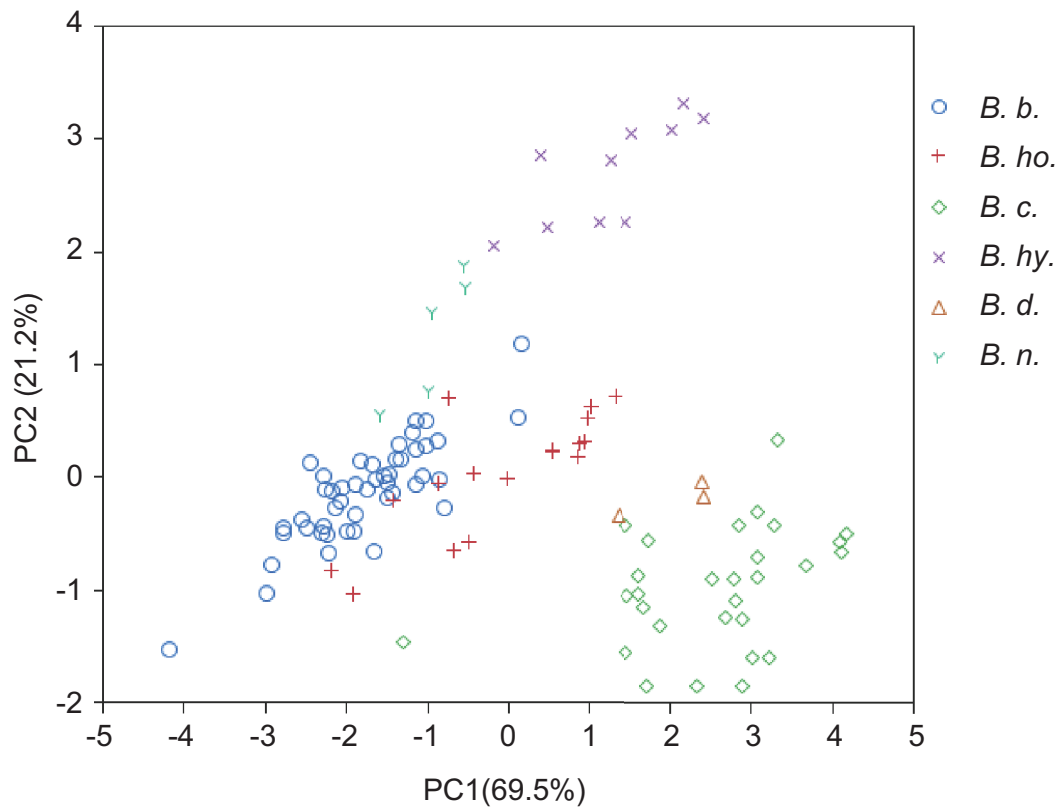


図 1-7. マルハナバチ各種の形態形質（中舌長，口吻長，頭部長，頭部下端長，頭部幅，胸部幅（図 1-2））にもとづく主成分プロット．カッコ内のパーセンテージは各主成分の寄与率を示す．*B. b.*, ヒメマルハナバチ *Bombus beaticola beaticola*; *B. n.*, ニッポンヤドリマルハナバチ *Bombus norvegicus japonicus*; *B. c.*, ナガマルハナバチ *Bombus consobrinus wittenburgi*; *B. hy.*, オオマルハナバチ *Bombus hypocrita hypocrite*; *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *Bombus honshuensis*; *B. d.*, トラマルハナバチ *Bombus diversus diversus*

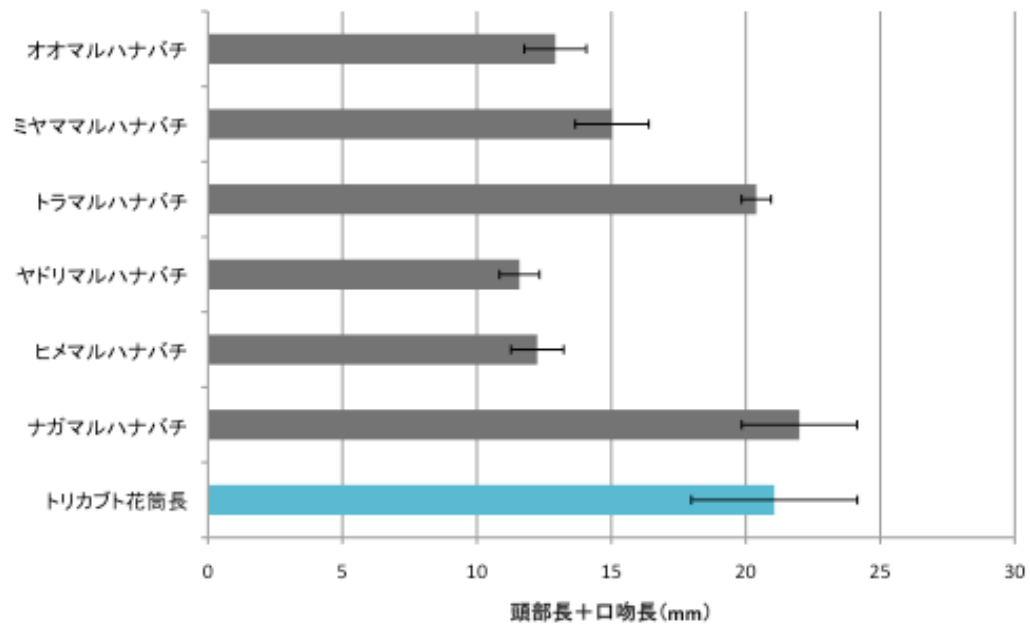


図 1-8. マルハナバチ類の口吻長，頭部長の和とトリカブト属植物の花筒長の比較. エラーバーは標準誤差.

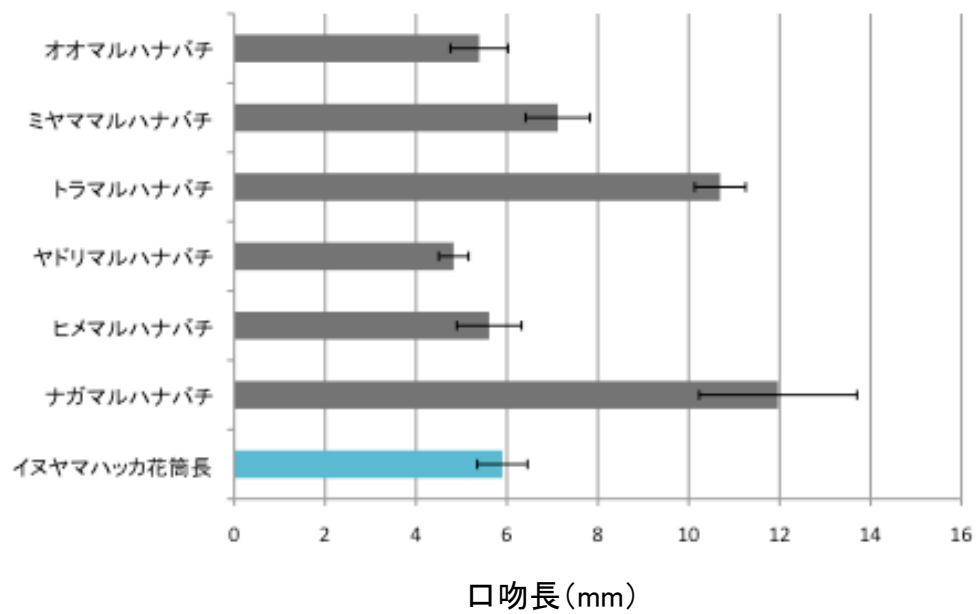


図 1-9. イヌヤマハッカの花筒長とマルハナバチ類の口吻長の比較. エラーバーは標準偏差.

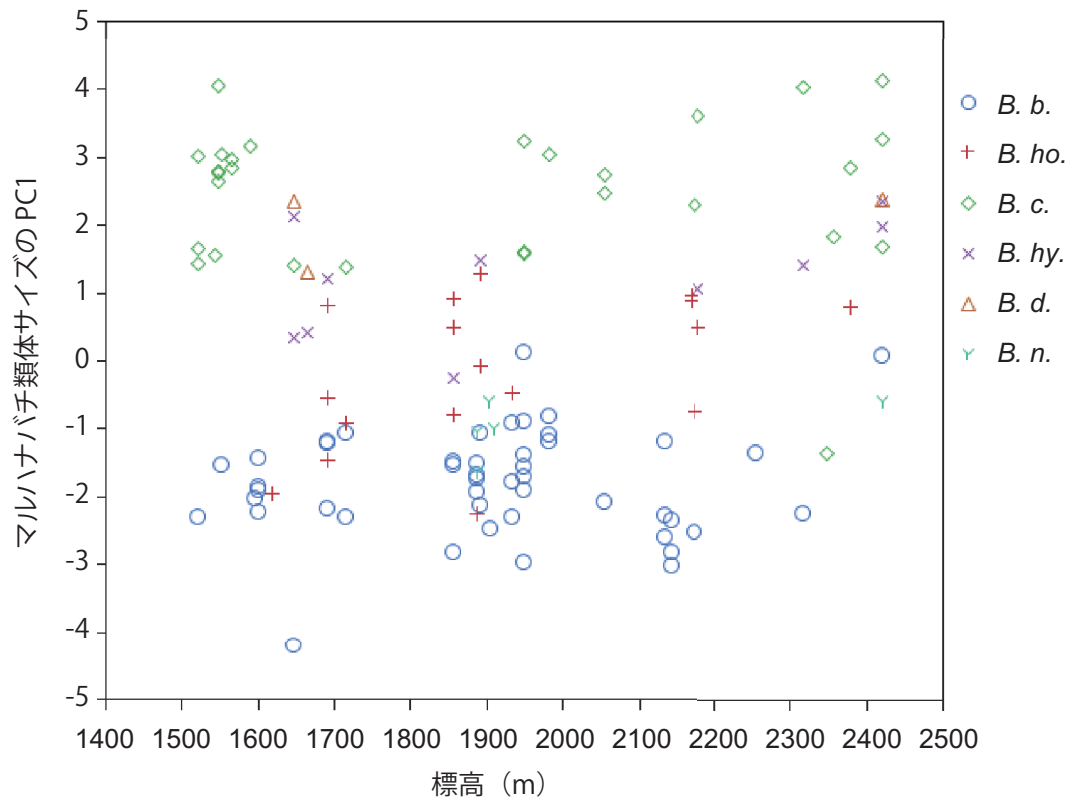


図 1-10. 第 1 主成分 (PC1) と標高との関係. *B. b.*, ヒメマルハナバチ *Bombus beaticola beaticola*; *B. n.*, ニッポンヤドリマルハナバチ *Bombus norvegicus japonicus*; *B. c.*, ナガマルハナバチ *Bombus consobrinus wittenburgi*; *B. hy.*, オオマルハナバチ *Bombus hypocrita hypocrite*; *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *Bombus honshuensis*; *B. d.*, トラマルハナバチ *Bombus diversus diversus*

2 章

マルハナバチ類の標高に伴う種構成および花利用様式の変化

2-1. 序論

マルハナバチ類はどの種も花蜜と花粉を餌とし、生活様式が種間で類似していることから、餌資源をめぐる競争や、すみ分けについて広く研究されてきた。例えば、ロッキー山脈ではマルハナバチ類の標高によるすみわけが知られており、口吻の長い種、口吻の短い種、それにこれらの間の中程度の口吻長をもつ種、そして盗蜜を行う種の 4 タイプが知られているが、同一標高域にはこれら 4 タイプに区分される一種ずつが分布する傾向が見られ、花資源をめぐる競争が生じていることが示唆された(Pyke 1982)。日本においては、マルハナバチ類の標高分布が種間で異なる傾向が知られているが(須賀 2001)、口吻長が似た種間で、分布する標高が異なる傾向があるかについては知られていない。

マルハナバチ類はこのように、送粉生態系の研究対象として有効であるにも関わらず、日本の山岳地域においては、どのハチがどの標高域に分布し、どのような植物を利用するのかという基礎的な情報が欠如している。前章では、上高地において、標高差 1,000m の範囲で、マルハナバチ類と利用する植物種を調査し、狭域でのマルハナバチ種構成の変化に伴い、マルハナバチ群集としての形態形質が変化することを明らかにした。しかし、標高によるマルハナバチ類の種構成を議論するには、調査範囲が不十分であった。

そこで、本章ではマルハナバチ類の垂直分布パターンと花資源利用のパターンをより詳しく探るため、乗鞍岳の標高 700m から 2,700m にかけての地域において、2012 年 6 月下旬から 9 月下旬までの間、マルハナバチ類の分布と訪花した植物種を記録した。なお、3 章では、本章の結果をふまえマルハナバチ類と植物の多様度の標高に伴った変化について述べる。

2-2. 材料と方法

2-2-1. 材料

中部山岳地域では 10 種のマルハナバチ類の分布が確認されており、本州最多の種が分布する地域である(須賀 2001)。マルハナバチ類は真社会性昆虫で花蜜と花粉を餌資源とし、虫媒花の重要な花粉媒介者として働く。マルハナバチ類は体温調節能力があるため、他の昆虫と比べて低温に強く、ミツバチ属の個体数が少ない日本の山岳地域では特に重要な花粉媒介者となっている(須賀 2001, Kameyama & Kudo 2009)。

2-2-2. マルハナバチ類の垂直分布

どのような種のマルハナバチ類がどの標高域に分布するのかを明らかにするため、マルハナバチ類の分布調査を標高差 2,000m におよぶ山域で行った。長野県松本市の島々から乗鞍岳の長野県側の標高 700–2,700m にかけての地域で（図 2-1），2012 年 6 月 21 日から 9 月 28 日にかけて調査を行った。調査は 09:00 から 14:00 までの間に道沿いに晴天で風の弱い日にのみ実施した。開花している花の見られる道沿いにコドラート（18m × 2m）を設置した。コドラートは標高域ごとに無作為に設置し、各標高域に含まれるコドラート数が均等になるように考慮した。全てのコドラートは一度の調査のみに用いた。調査の間、一人の調査者が全てのコドラートでの観察を行い、開花している植物を全て確認した。同一の調査者が全ての月の調査を実行し、7 月は 29 のコドラート（低標高域、10 コドラート、中標高域、12 コドラート、高標高域 7 コドラート）、8 月は 36 のコドラート（低標高域、6 コドラート、中標高域、16 コドラート、高標高域 14 コドラート）、9 月は 35 のコドラート（低標高域、9 コドラート、中標高域、14 コドラート、高標高域 12 コドラート）を設けた。観察中に訪花したマルハナバチ類を直接捕獲し、マルハナバチ種名とマルハナバチ類が訪花した植物の種名を全て記録した。種を同定したのち、マルハナバチ類を速やかに放し、種を確実に同定できなかった個体のみ研究室に持ち帰り、実体顕微鏡下で種同定した。マルハナバチ類の捕獲は各コドラートにおいて 20 分間、一定のペースでコドラート内を歩きながら行った。この調査は週に数日行い、月ごとにほぼ同日数になるように行った。

観察したマルハナバチ類を、口吻長と生態型により 4 つのタイプに分類した。口吻長の平均が 8mm–10mm の種を口吻長が短い種とし、口吻長の平均が 11mm–12mm の種を口吻長が中程度の種とし、口吻長の平均が 14mm–17mm の種を口吻長が長い種とした。また、口吻長が短く（口吻長の平均が 8mm–10mm）体サイズが大きいオオマルハナバチは盗蜜をよく行うので、盗蜜種とし、口吻長が短く（口吻長の平均が 8mm–10mm）ヒメマルハナバチに社会寄生を行うニッポンヤドリマルハナバチを寄生種として分類した。マルハナバチ種ごとの平均口吻長は 1 章のデータと長野（2011）のデータを参照した。いずれの研究でも口吻長の測定は、2011 年の 8 月から 9 月に乗鞍岳・上高地地域で行われ、捕獲したマルハナバチ類を、二酸化炭素で麻酔し、口吻を引き延ばし、透明のプラスチックの板でおさえ、その上からデジタルノギスを用いて口吻長を測定した。なお、1 章のデータでは開花している様々な植物種に訪花したマルハナバチ個体をランダムに捕獲し、長野（2011）のデータではホタルブクロに訪花したマルハナバチ個体を捕獲している。

マルハナバチ種間で分布標高に違いがあるかを、分散分析（ANOVA）で評価した。また、同一種について分布標高が季節ごとに変化するかについても、ANOVA をもちいて評

価した。ANOVA で有意差が出た時は、Tukey の HSD 検定を行い、群間の違いを検定した。

2-2-3. マルハナバチ類の利用植物

上記の調査結果から、訪花が観察されたマルハナバチ類の種と訪花個体数を植物種ごとに集計した。また、訪花するマルハナバチ類の種構成に植物種ごとにどのような特徴があるかを調べるために、マルハナバチ類の訪花割合を植物種ごとに集計し、植物種に訪花したマルハナバチ種の割合を距離データとして Ward 法を用いてクラスター分析を行った。統計解析はすべて JMP ver 9.0 package (SAS Institute) を用いて行った。

2-3. 結果

2-3-1. 乗鞍地域に分布するマルハナバチ類

本章の調査において、マルハナバチ属の 5 亜属 8 種の総計 748 個体を得られた (表 2-1)。口吻長が短いコマルハナバチ亜属 (口吻長の平均が 8mm-10mm) のヒメマルハナバチ (*Bombus (Pyrobombus) beaticola*) (321 個体)、コマルハナバチ (*B. (Pyrobombus) ardens*) (66 個体)、口吻長が中程度のユーラシマルハナバチ亜属 (口吻長の平均が 11mm-12mm) のミヤママルハナバチ (*B. (Thoracobombus) honshuensis*) (121 個体)、口吻長が長いナガマルハナバチ亜属 (口吻長の平均が 14mm-17mm) のナガマルハナバチ (*B. (Megabombus) consobrimus*) (49 個体)、トラマルハナバチ (*B. (Megabombus) diversus*) (94 個体)、ウスリーマルハナバチ (*B. (Megabombus) ussuriensis*) (6 個体)、口吻が短く、丈夫な顎をもち盗蜜を頻繁に行うことが知られているオオマルハナバチ亜属のオオマルハナバチ (*B. (Bombus) hypocrita*) (83 個体)、社会寄生種を行うヤドリマルハナバチ亜属のニッポンヤドリマルハナバチ (*B. (Psithyrus) norvegicus*) (8 個体) が得られた (表 2-1, 表 2-2, 図 1-3)。

2-3-2. マルハナバチ類の種ごとの標高分布

乗鞍岳の標高 700m から 2,700m にかけてマルハナバチ類の分布を調査し、種間で分布する標高を比較した結果、各種が主に分布する標高域が種間で異なる傾向があった (表 2-2, 図 2-2)。標高 1,700m-2,600m の標高域にヒメマルハナバチ、ヤドリマルハナバチ、次いでナガマルハナバチ、標高 1,100m-1,700m の標高域にコマルハナバチ、ミヤママルハナバチ、ウスリーマルハナバチ、オオマルハナバチ、さらに標高 700m-1,100m の低標高域にトラマルハナバチがみられた。マルハナバチ類の分布標高の平均値を、ANOVA を用いて種間で比較した結果、分布する標高の平均値が種間で有意に異なった ($F=169.04$,

$P < 0.0001$) . さらに, Tukey の HSD 検定を行った結果, まず, ニッポンヤドリマルハナバチとヒメマルハナバチが他種より高い標高に分布していることが分かった (図 2-3) . また, 同亜属のマルハナバチ種間で, 主に分布する標高が異なる傾向があった. 口吻の長いナガマルハナバチ亜属の種間では, ナガマルハナバチが高標高域, トラマルハナバチが低標高域に分布し, 口吻の短いコマルハナバチ亜属では, ヒメマルハナバチが高標高域, コマルハナバチが低標高域に分布した (表 2-2, 図 2-3) . さらに, 盗蜜を行うオオマルハナバチ亜属のオオマルハナバチは低地から高地まで広い標高域に分布した.

マルハナバチ類の種数は標高域ごとに異なり, 標高 1,100m–1,700m にかけての標高域で最も多くなった (表 2-2, 図 2-3) . 標高 1,100m より低い標高域ではトラマルハナバチが優占し, 標高 1,700m より高い標高域ではヒメマルハナバチが優占した. 中標高域では, ミヤママルハナバチの頻度が高いが, ナガマルハナバチ, トラマルハナバチ, ウスリーマルハナバチ, コマルハナバチ, ヒメマルハナバチ, オオマルハナバチも加えた 7 種が確認された. 標高 1,700m 以上の標高域では, マルハナバチ類の種多様度が低下した. 標高 1,700m 付近から, 中程度の口吻をもつ種が分布しなくなり, 2,300m 以上の標高域では口吻の短い種のみが分布した (表 2-2, 図 2-2, 図 2-3) .

マルハナバチ類の分布標高が月間で異なるか ANOVA を用いて種ごとに月間で比較した結果, ヒメマルハナバチでは月間で有意な差が見られた ($F=6.78$, $P=0.013$) が, 他の種では分布標高に月間での有意差は見られなかった (表 2-3) . ANOVA で分布標高に月間での差が見られたヒメマルハナバチに関して Tukey の HSD 検定を行った結果, 7 月の分布標高が 8 月, 9 月より有意に低かった (図 2-3) . また, コマルハナバチは 8 月以降には観察されなかった.

2-3-3. マルハナバチ類の季節発生活消長

マルハナバチ類の季節発生活消長を確認するため, 得られた個体数のデータを月の前半, 後半に分類し, 各ハチ種の季節発生活消長を調べた結果, 種ごとに共通した個体数の増減と, 種間で異なる増減のパターンが見られた (図 2-4, 図 2-5) . なお, ウスリーマルハナバチ, ヤドリマルハナバチの 2 種は観察個体数が少なかったため分析から除外した. コマルハナバチ以外の種では, 8 月に観察個体数が最も多い観察日があり, 一度観察個体数が減少したのち, 9 月に入ってから観察個体数が増加した (図 2-4) . 他種に比べて早くにコロニーを解散するコマルハナバチについては 8 月後半には観察されなかった (図 2-4, 図 2-5) . また, どのマルハナバチ種もワーカーの観察数が減少し始めると, 雄の観察個体数が増加した (図 2-5) . 繁殖個体である雄の発生時期を見ると, 低地産で早期に営巣するコマルハナバチを除けば, 7 月後半から雄が見られたタイプと, 8 月後半から雄が見

られたタイプに分けられた。早くに雄が見られた種はともに 2,500m 以上の高標高で分布が確認されたヒメマルハナバチとオオマルハナバチであった（表 2-2，図 2-5）。

2-3-4. マルハナバチ類の花利用

標高 700m-2,700m にかけて、54 種の植物でマルハナバチ類の訪花を観察した。マルハナバチ類の訪花観察を行った植物の分布標高を比べた結果、ヤマホタルブクロやウツボグサのように標高差 1,000m というような幅広い標高間に分布する植物が見られる一方、イワギキョウのように標高差 200m 程度のような狭い標高域に分布する植物も見られた（図 2-6）。

植物種ごとに訪花したマルハナバチ類の個体数を比較すると、マルハナバチ類は種ごとに主に利用した植物が異なった（表 2-4）。口吻長が長いナガマルハナバチではミヤマトリカブト（*Aconitum septemcarpum*）に最も多く訪花し、同じく口吻の長いトラマルハナバチはムラサキツメクサ（*Trifolium pratense*）やツリフネソウ（*Impatiens textori*）に多く訪花した。また、盗蜜を行うオオマルハナバチは、他のハチ種より様々な植物に訪花した（表 2-4）。

マルハナバチ類の訪花割合によってクラスター分析を行い、植物を分類した結果、マルハナバチ類の訪花を受けた植物は、訪花割合によって 6 つのクラスターに分類できた（図 2-7）。クラスター 1 は主にナガマルハナバチとヒメマルハナバチの訪花を受けたものである。クラスター 2 はコマルハナバチが主な訪花者である。ヒメマルハナバチが多く訪花した植物はクラスター 3 に分類され、オオマルハナバチが主な訪花者である植物はクラスター 4 に分類されている。クラスター 5 はトラマルハナバチとナガマルハナバチが主な訪花者である。クラスター 6 はミヤママルハナバチの訪花が多い植物である。

クラスターごとに花の形態形質、分布に特徴が見られた。口吻長の長いマルハナバチ種の訪花を多く受ける植物がクラスター 5 に分類され、それらの植物の多くは長い花筒を持つ。また、標高 2,000m 以上の標高に分布する植物でヒメマルハナバチの訪花が多いことが確認できる。

2-4. 考察

2-4-1 マルハナバチ群集の花利用

マルハナバチ類は種ごとに、好んで利用する植物種が異なる傾向があることが明らかになった（図 2-7）。植物種は似たような口吻長を持ったマルハナバチ種に訪花されるグループに分けられたことから、口吻長の似たマルハナバチ種同士は共存しにくいことが予想される。実際に、口吻長の似た同亜属のマルハナバチ種同士は、分布標高域を違える傾向が見られ、口吻長が長い種、口吻長が中程度の種、口吻長が短い種の組み合わせが基本的

に各標高域で見られた（表 2-2，図 2-2，図 2-3）．この結果は，ロッキー山脈で Pyke が行った調査の結果とほぼ一致する．Pyke (1982) は，標高に沿ったマルハナバチ類の分布調査を行い，どの標高でも口吻長が長い種，中程度の種，短い種が分布し，口吻長が同程度の種同士は異なる標高に分布していることを示し，花資源をめぐる種間競争を避けた結果と考察した．しかしその一方で，本研究では，高標高で口吻の長い種と中程度の種がないなど，Pyke とは異なる結果も得られた．これらのことから，本章の研究で得られた結果はマルハナバチ類の群集構造が，競争のみによって決まっているわけではないことを示唆している．

2-4-2. 高標高域におけるマルハナバチ種数の減少

本章の結果では，乗鞍岳の標高 1,700m 以上では，小型のヒメマルハナバチが優占し，1,800m 以上の高標高では中程度の口吻長をもつミヤママルハナバチがほとんど見られなかった（図 2-2，図 2-3）．須賀（2006）においても，長野県の標高 1,500m–2,000m の標高域から口吻長が中程度の種が少ないことが示されているが，標高 2,000m 前後の高標高でのサンプルの少なさが指摘されていた．本研究では，標高 2,000m 前後の標高域についても十分に調査を行っており，日本の中部山岳域において標高 1,700m 以上の標高域で小型のマルハナバチ類が優占することを初めて示した．

Pyke (1982) のロッキー山脈での観察例と異なり，本研究では，標高 1,700m 以上の標高域で中型のマルハナバチ類が見られなかった理由として，（１）標高 1,700m 以上の標高域に中程度の口吻長をもつマルハナバチ種の生息するニッチが存在しないこと，（２）日本には高山の環境に適応した，中程度の口吻長をもつハチが存在しないこと，の二つが考えられる．

まず，標高 1,700m 以上の標高域における，中程度の口吻長をもつマルハナバチ類のニッチの有無について述べる．標高 1,700m 以上の標高域においても，口吻長が中程度の種が利用可能と考えられる花は多く見られる（図 2-6）．たとえば，アザミの仲間は標高 1,700m 以上の標高域にもみられ，これらの花は，ミヤママルハナバチの様な中程度の口吻をもつ種でも十分利用可能である．また，バラ科，ツツジ科の花についても同様に中程度の口吻長をもつマルハナバチ種でも利用できると考えられる（図 2-7）．よって，中部山岳域では中型のマルハナバチ類が高山に進出するのに必要な，花資源の余裕があるにもかかわらず，中型種の高山進出が妨げられている可能性がある．

次に，標高 1,700m 以上の標高域に適応した中型マルハナバチ類の有無について述べる．日本の中部山岳域では，標高 1,700m 以上の標高域に適応した中型マルハナバチ種が存在しない可能性が高い．主な理由として，高山の低温や，気温の日較差に適応できてい

ない可能性と、営巣時期が高山帯の植物開花フェノロジーと合っていない可能性がある。本研究で確認された中程度の口吻をもつミヤママルハナバチの営巣開始時期（5月）が、高山でミヤママルハナバチが営巣可能になる（雪解けと花の開花が始まる）時期とずれるため、標高 1,700m 以下の標高域までに分布が限定されていると考えられる。実際に、高地に適応していると考えられる小型のヒメマルハナバチの発生時期はミヤママルハナバチより遅く（図 2-4）、雄の発生時期は 7 月後半からとヒメマルハナバチでは早くなっている（図 2-5）。このようなヒメマルハナバチの遅く営巣して、早く生殖個体を生み出す生活スタイルは、高地の遅い春、短い夏に適応した結果だろう。しかし、ミヤママルハナバチの営巣時期は、7 月には女王を観察できていないことから、ヒメマルハナバチよりも早い 6 月上旬までに開始されることが考えられ、この時期の高山は、場所によっては残雪が残る、営巣には不適である。また、雄の生産時期も遅く高標高での生活に適していない。

2-4-3. マルハナバチ類の分布を決める要因

以上のように、標高 1,700m 以上の標高域で中型の種が見られなかった点、および大型の種（ナガマルハナバチ）も高標高では少なかったことから（図 2-2）、中型の種が標高 1,700m 以上へと進出するのを妨げるのは、口吻長の長めの種間での競争の影響ではないことが示唆される。これらのことから、マルハナバチ類の垂直分布、特に高標高の分布には、垂直方向の非生物環境の変化が大きく働いていることが示唆される。

これを裏付けるさらなる証拠として以下の点がある。まず、口吻の短い種の観察個体数を標高ごと、月ごとに見た結果、8 月以降、標高 1,700m 以下の標高域でコマルハナバチが観察されなくなっているにも関わらず（図 2-3）、ヒメマルハナバチの観察個体数は、標高 1,700m 以下の標高域で増加することはなかった。このことは、ヒメマルハナバチが低標高に分布するのを妨げているのは単にコマルハナバチとの競争によるものだけではないことを示している。マルハナバチ類の餌資源をめぐる種間相互作用は古くから研究されており、Heinrich (1976) は花冠の長い花に口吻の長いマルハナバチ種がよく訪れることを報告し、これをマルハナバチ種間の花資源の食いわけであると考察している。さらに、Pyke (1982) はロッキー山脈において、特定の標高には口吻の長いマルハナバチ種、短い種、中程度の種と盗蜜（花筒に穴を開け蜜を盗む行動）を行う種の 4 つの組み合わせが主に分布し、同程度の口吻長を持つ種は異なる標高に分布するパターンを見出し、このマルハナバチ類の標高分布は同程度の口吻を持つマルハナバチ種間の花資源をめぐる競争を回避した結果であると結論付けた。しかし、一方でマルハナバチ類の種数が多いヨーロッパなどでは、同程度の口吻を持つ種が広く同所的に分布しており、花の形態形質と口吻長を結びつけた資源分配のためのすみわけには疑問が呈されている。Pyke (2012) は 1987 年の

ロッキー山脈のデータを再解析し、口吻長が極端に近い種は同じ標高に分布できないとしつつも、同程度の口吻長を持つ種同士の分布標高に重なりがあることから、マルハナバチ類の分布を決める資源分配以外の理論との調和の必要性を指摘している。本研究においても、マルハナバチ種ごとに訪花する花が異なり、花筒の長い花には口吻の長いマルハナバチ種が訪れるパターンが見られた（図 2-7）が、同程度の口吻を持つ種の分布には重なりが見られた。例えば共に長い口吻を持つ、ナガマルハナバチとトラマルハナバチでは、分布標高の平均に両者で差がある一方で、標高 1,300m–1,900m の中標高域では同所的に分布した。

以上をまとめると、マルハナバチ類の垂直分布は種間競争のみで決まっているわけではないことが示唆された。同程度の口吻長を持つマルハナバチ種間の競争以外の要因として考えられるのは、マルハナバチ種の気候に対する適応だろう。山地では標高が高くなるほど気温が低くなり、高標高ほど春がくるのが遅く、冬がくるのが早い。このような高地環境では、マルハナバチ類は次世代を早く生み出す必要がある。本研究では、高標高域に優占していたヒメマルハナバチと、広い標高に分布が見られたオオマルハナバチで、雄の出現時期が他のマルハナバチ種と比べて早いことが確認された。北極圏の夏が短い地域では、マルハナバチ類のコロニーサイズが小さく、雄と新女王が早い時期から生じることなどから、同様の生活史を持ったマルハナバチ種が高山帯に進出していると考えられる。

表 2-1. 2012 年の乗鞍岳におけるマルハナバチ類の分布標高調査において，観察されたマルハナバチ全種の種ごとの個体数と平均口吻長.

マルハナバチ種	総観察個体数			全体	平均口吻長(mm)±標準誤差(n)
	クイーン	ワーカー	雄		
ナガマルハナバチ	6	31	12	49	16.82 ± 0.37(32)
トラマルハナバチ	3	74	17	94	14.86 ± 0.45(5)
ウスリーマルハナバチ	0	4	2	6	11.59 ± 0.54(5)
ミヤママルハナバチ	2	101	18	121	10.74 ± 0.27(16)
コマルハナバチ	12	32	22	66	9.69 ± 0.05(2)
ヒメマルハナバチ	6	216	99	321	8.56 ± 0.13(57)
オオマルハナバチ	4	60	19	83	8.38 ± 0.30(12)
ヤドリマルハナバチ	0	0	8	8	7.77 ± 0.39(5)
全種	33	518	197	748	

口吻長の測定にはランダムに採集した個体（ワーカー，雄を含む）を用いた.

表 2-2. 乗鞍岳における標高区分ごとのマルハナバチ類の観察個体数.

標高区分(m)	タイプ	口吻の長い種		口吻の中程度の種		口吻の短い種		盗蜜・社会寄生種		合計
	ハチ種 平均口吻長	ナガ 16.82mm	トラ 14.86mm	ウスリー 11.59mm	ミヤマ 10.74mm	コ 9.69mm	ヒメ 8.56mm	オオ 8.38mm	ヤドリ 7.77mm	
2500～2600							22	3		25
2300～2500						2	56			58
2100～2300		7				3	92	2	6	110
1900～2100		10				2	75	4	2	93
1700～1900		5	1		1	2	41	3		53
1500～1700		14	6	1	31	4	31	15		102
1300～1500		10	15	1	35	1	4	20		86
1100～1300			8	4	42	52		26		132
900～1100			10		4			1		15
700～900		3	54		8			9		74
合計		49	94	6	121	66	321	83	8	748

ナガ：ナガマルハナバチ，トラ：トラマルハナバチ，ウスリー：ウスリーマルハナバチ，
ミヤマ：ミヤママルハナバチ，コ：コマルハナバチ，ヒメ：ヒメマルハナバチ，オオ：オ
オマルハナバチ，ヤドリ：ニッポンヤドリマルハナバチ.

表 2-3. 2012 年の調査月ごとの各マルハナバチ種の分布標高と月間での分布標高の違いについての ANOVA の結果.

マルハナバチ種名	月	分布標高 (m)	<i>F</i>	<i>P</i>
ナガマルハナバチ	7	1572 ± 11 [11]	0.650	0.5269
	8	1719 ± 93 [16]		
	9	1710 ± 77 [22]		
トラマルハナバチ	7	933 ± 59 [29]	1.219	0.3003
	8	1070 ± 69 [21]		
	9	961 ± 48 [44]		
ミヤママルハナバチ	7	1346 ± 42 [39]	0.036	0.9644
	8	1345 ± 83 [40]		
	9	1331 ± 41 [42]		
ヒメマルハナバチ	7	1982 ± 38 [55]	6.778	0.0013**
	8	2146 ± 25 [130]		
	9	2122 ± 24 [136]		
オオマルハナバチ	7	1367 ± 76 [29]	0.311	0.7337
	8	1383 ± 75 [30]		
	9	1452 ± 84 [24]		

数値は平均値 ± 標準誤差 [個体数] . **: $P < 0.01$.

表 2-4. 2012 年に観察を行った植物種に対するマルハナバチ種の訪花個体数.

花種	ハチ種名 平均口吻長	ナガ 16.82	トラ 14.86	ウスリー 11.59	ミヤマ 10.74	コ 9.69	ヒメ 8.56	オオ 8.38	ヤドリ 7.77	他	合計
トウヤクリンドウ							7				7
イワギキョウ							3				3
シラタマノキ							12	2			14
オヤマリンドウ								1			1
クモニガナ							1				1
エゾシオガマ							5				5
キソアザミ							111	2	6		119
ベニバナイチゴ						6	22				28
サラシナショウマ							6				6
ゴマナ							1				1
ミヤマトリカブト	11						4		1		16
ミヤマアキノキリンソウ											0
ニガナ							1				1
ゴヨウイチゴ							1				1
ノビネチドリ											0
マイズルソウ								1			1
イワカガミ										1	1
ミヤマニガイチゴ						1	9	1		1	12
ノアザミ	4	1					13		1		19
ゲンナスイフウロ							2				2
クサボタン	4	1			2		1				8
クマイチゴ					2	2	10	1			15
ウツボグサ	5	2			5		8	4			24
イブキトラノオ							1				1
ノリクラアザミ			3		2		58	1			64
ナギナタコウジュ					5		2	2			9
ヤナギラン					2		2			2	6
オドリコソウ	9				1	1	5	3		3	22
フジアザミ	1	2	1					1			5
ノコンギク							1	2			3
ヤマオダマキ	2										2
ハクサンカメバヒキオコシ	5				14		2				21
クルマバナ			3		4	1	9	2			19
ヤマホタルブクロ			4			1	16				21
オオバギボウシ			1					1		5	7
トリアシショウマ								1			1
アズマヤマアザミ			5	1	7		2	8			23
ムラサキツメクサ	2	21	1		19	4	1	6			54
ササユリ											0
ミヤママコナ			1		10						11
ソバ								6			6
キツリフネ	3	1									4
ゲンノショウコ					1			1			2
ヤマハギ				1	10			1			12
シロツメクサ	1	1			11	1	5	8		5	32
トネアザミ			9		10			1			20
ボタンヅル					1			12			13
ツユクサ			2	1							3
バライチゴ					3						3
ナワシロイチゴ					4	49		10			63
ツリフネソウ	1	19	1		1						22
ノイバラ											0
スイカズラ			7		1						8
ナガミノツルケマン	1		2								3
ナンブアザミ			4		6			2			12
ミソバ			1					3			4
ヒレハリソウ			1								1
ヘクソカズラ			3								3

植物は分布標高の高い順に並べた。訪花個体数の合計が 0 の植物は、訪花観察を行ったが、訪花を確認できなかったもの。ナガ：,ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*, トラ：トラマルハナバチ *B. diversus diversus*, ウスリー：ウスリーマルハナバチ *B. ussurensis*, ミヤマ：ミヤママルハナバチ *B. honshuensis*, コ：コマルハナバチ *B. ardens ardens*, ヒメ：ヒメマルハナバチ *B. beaticola beaticola*, オオ：オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*, ヤドリ：ニッポンヤドリマルハナバチ *B. norvegicus japonicas*.

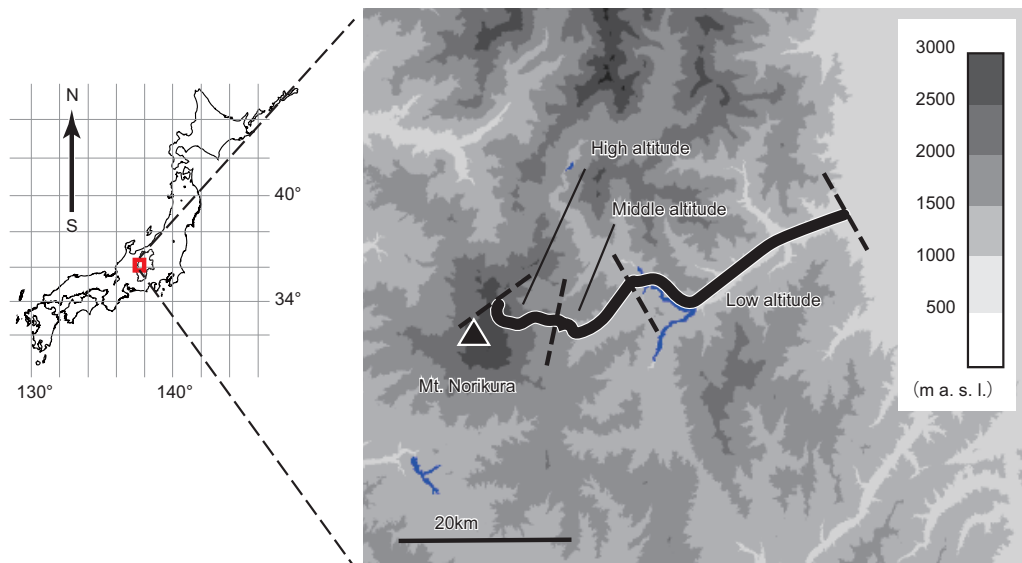


図 2-1. 長野県の乗鞍岳に設定した調査地の位置。調査は太線で示された道路沿いに行われた。低標高域 (Low altitude) , 標高 700–1300 m; 中標高域 (Middle altitude) , 標高 1300–1900 m; 高標高域 (High altitude) , 標高 1900–2600 m

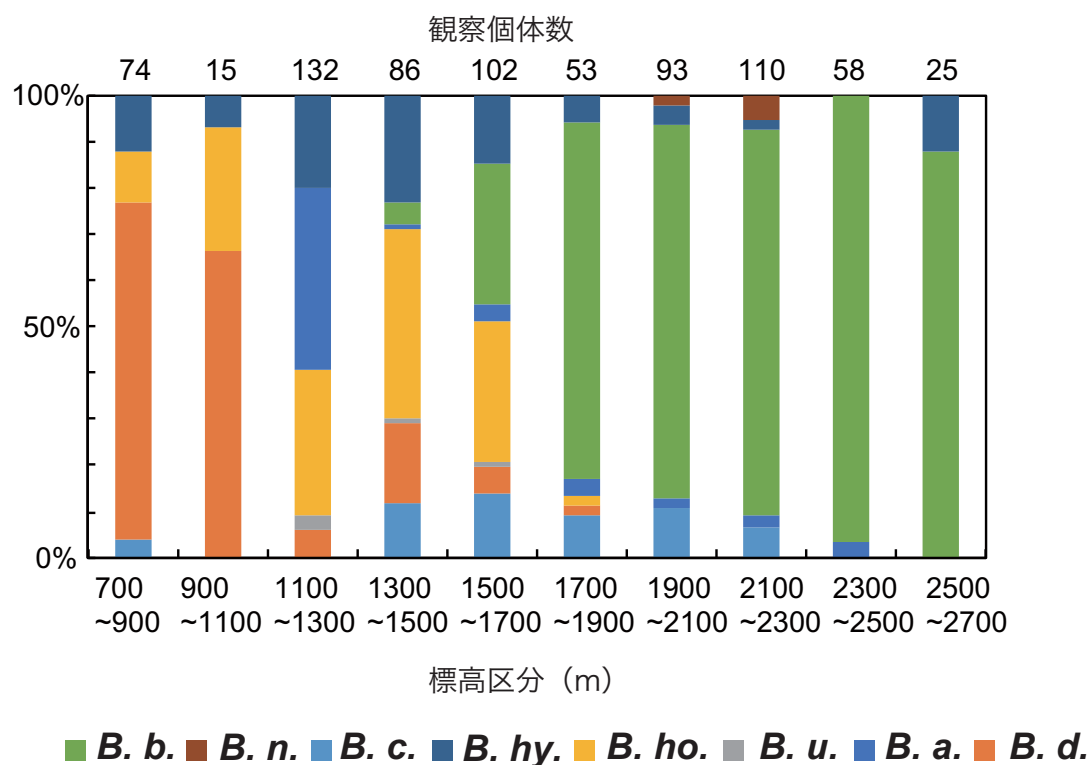


図 2-2. 乗鞍岳におけるマルハナバチ類の標高区分ごとの観察個体数の割合. *B. b.*, ヒメマルハナバチ *B. beaticola beaticola*; *B. n.*, ニッポンヤドリマルハナバチ *B. norvegicus japonicas*; *B. c.*, ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*; *B. hy.*, オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*; *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *B. honshuensis*; *B. u.*, ウスリーマルハナバチ *B. ussurensis*; *B. a.*, コマルハナバチ *B. ardens ardens*; *B. d.*, トラマルハナバチ *B. diversus diversus*.

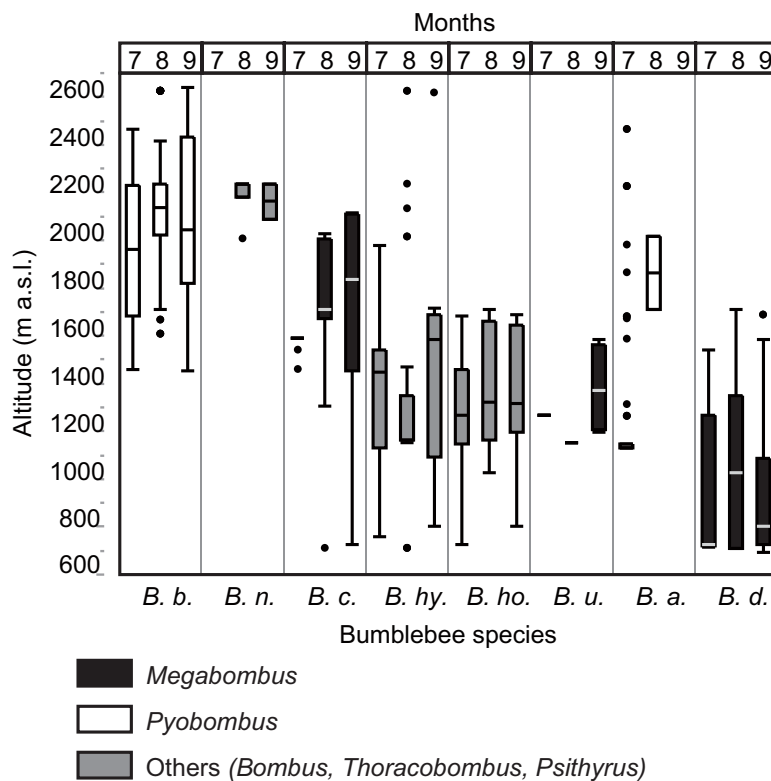


図 2-3. マルハナバチ種ごとの分布標高の箱ひげ図。ひげの上端と下端は分布標高の最大値と最小値を表わし、箱の上端と下端は 4 分位を示す。箱の中の線は中央値である。箱の塗り分けはそれぞれ亜属名を示す。黒, *Megabombus*; 白, *Pyobombus*; 灰色, Others (*Bombus*, *Thoracobombus*, *Psithyrus*) *B. b.*, ヒメマルハナバチ *B. beaticola beaticola*; *B. n.*, ニッポンヤドリマルハナバチ *B. norvegicus japonicas*; *B. c.*, ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*; *B. hy.*, オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*; *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *B. honshuensis*; *B. u.*, ウスリーマルハナバチ *B. ussurensis*; *B. a.*, コマルハナバチ *B. ardens ardens*; *B. d.*, トラマルハナバチ *B. diversus diversus*.

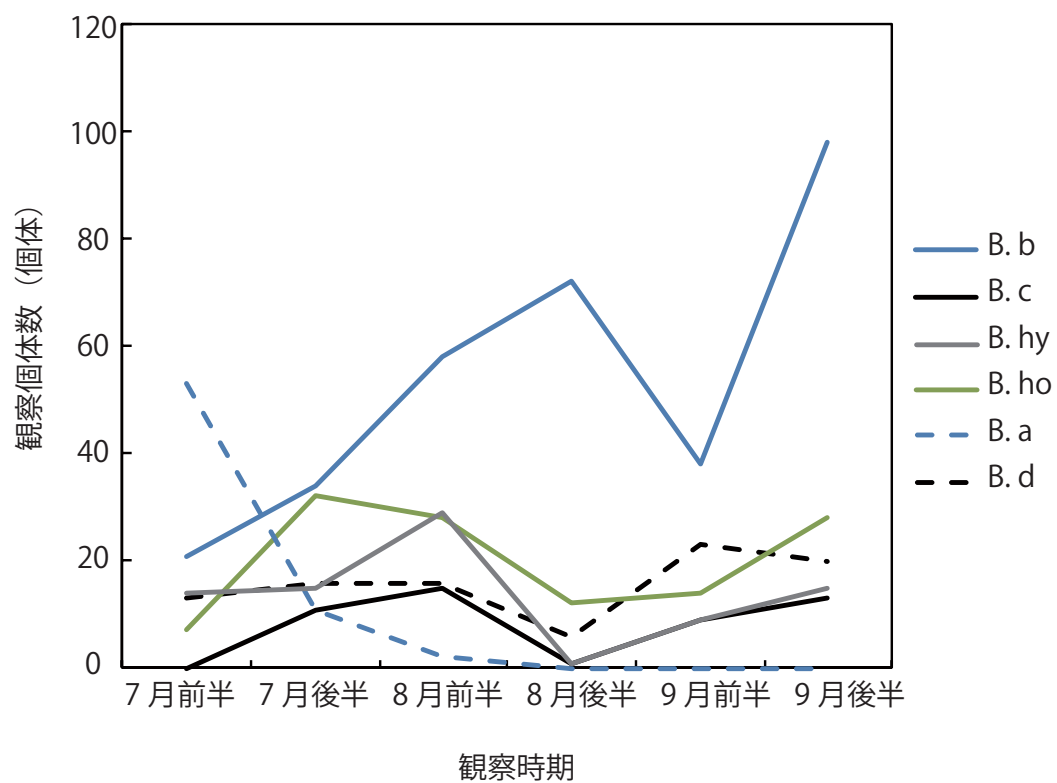


図 2-4. 2012 年の調査でのマルハナバチ類の季節発生活消長. *B. b.*, ヒメマルハナバチ *B. beaticola beaticola*; *B. n.*, ニッポンヤドリマルハナバチ *B. norvegicus japonicas*; *B. c.*, ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*; *B. hy.*, オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*; *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *B. honshuensis*; *B. u.*, ウスリーマルハナバチ *B. ussurensis*; *B. a.*, コマルハナバチ *B. ardens ardens*; *B. d.*, トラマルハナバチ *B. diversus diversus*.

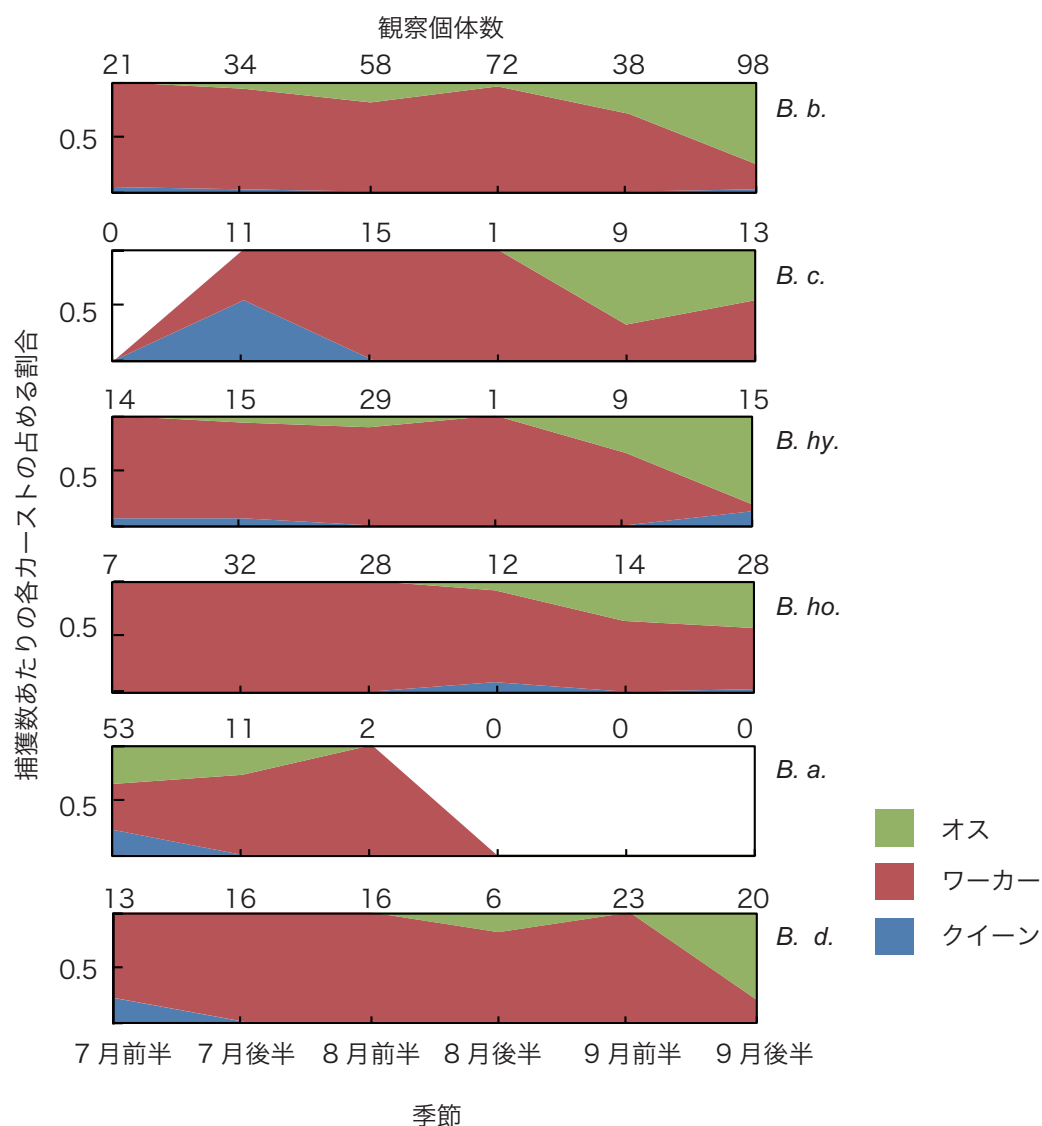


図 2-5. 2012 年の調査でのマルハナバチ類の種ごとの女王，ワーカー，雄の発生消長。
B. b., ヒメマルハナバチ *B. beaticola beaticola*; *B. c.*, ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*; *B. hy.*, オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*; *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *B. honshuensis*; *B. d.*, トラマルハナバチ *B. diversus diversus*

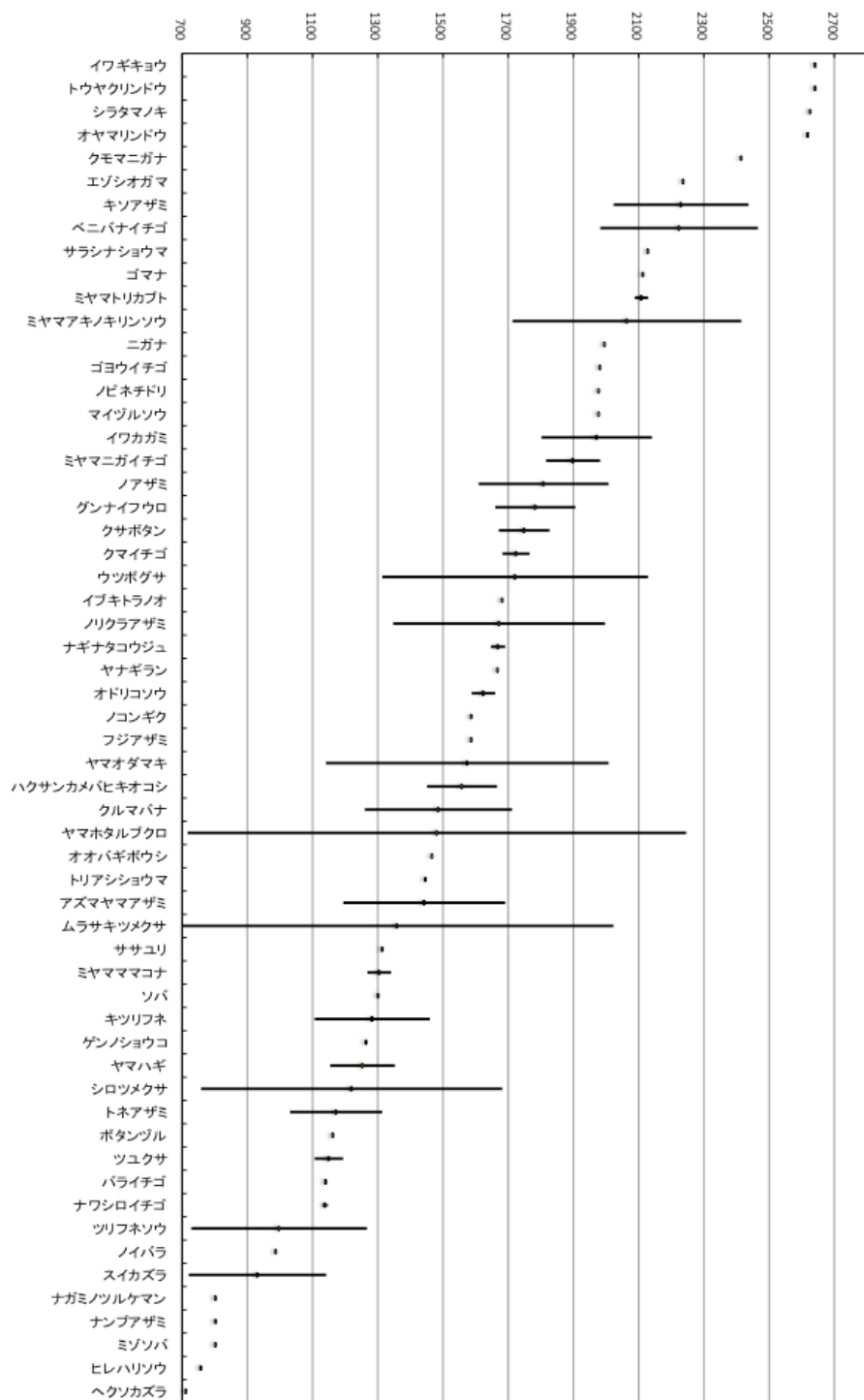


図 2-6. マルハナバチ類の訪花観察を行った植物種の分布標高. マルハナバチ類の訪花観察を行った植物種の分布標高の上端, 下端, および中央値を示す

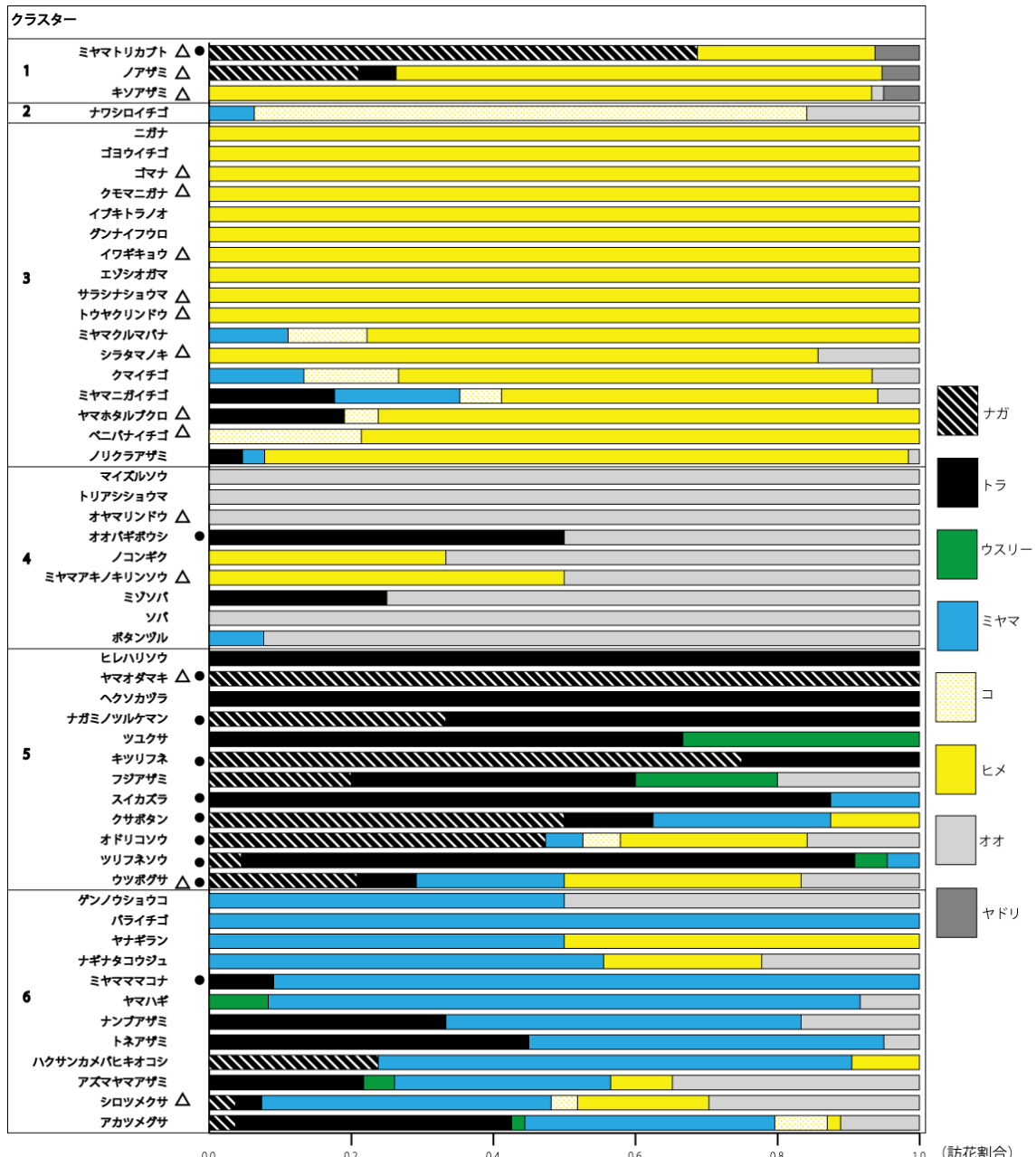


図 2-7. 植物種ごとのマルハナバチ種の訪花割合. 2012 年に行ったマルハナバチ類の分布標高調査の際に、マルハナバチ類の訪花を観察できた植物種に対して、訪花したマルハナバチ類の種構成を植物種ごとに求めた。マルハナバチ種の訪花割合を元にクラスター分析（ユークリッド距離，word 法）を行い、植物種を 6 のクラスターに分類した。△：標高 2000m 以上で分布が確認された植物種，●：花筒の長い花をつける植物種。ナガ：ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*，トラ：トラマルハナバチ *B. diversus diversus*，ウスリー：ウスリーマルハナバチ *B. ussurensis*，ミヤマ：ミヤママルハナバチ *B. honshuensis*，コ：コマルハナバチ *B. ardens ardens*，ヒメ：ヒメマルハナバチ *B.*

beaticola beaticola, オオ：オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*, ヤドリ：ニッポンヤ
ドリマルハナバチ *B. norvegicus japonicas*.

3 章

マルハナバチ類とマルハナバチ媒植物の標高に伴う 種多様度の変化

3-1. 序論

マルハナバチ類 (*Bombus* spp.) は温帯地域の生態系における植物群集にとって不可欠な花粉媒介昆虫であり (Corbet et al. 1991, Kremen et al. 2002, Memmott et al. 2004, Fontaine et al. 2006, Hegland & Totland 2008), 近年の飼育系の確立により作物への花粉媒介昆虫としての経済的な重要度も高まっている (Delaplane et al. 2000). ヨーロッパと北アメリカともにマルハナバチ類は多様度においても種数においても減少している

(Goulson et al. 2008). 実際に, イギリスでは 16 種の非寄生性マルハナバチ類のうち, 6 種は明らかに減少しており, 4 種はおそらく減少し, 残り 6 種が安定した個体数を維持しているか, やや増加していることが示されている (Williams & Osborne 2009).

マルハナバチ類の減少は植物に深刻な影響を与えうる. とりわけ, 送粉者の減少は必然的に動物媒植物に対する他家受粉に影響を与えると考えられ (Biesmeijer et al. 2006), その結果として植物の多様度の減少を引き起こす可能性がある. イギリスの例では, 1978 年から 1998 年の間にマルハナバチ類の減少と並行してマルハナバチ類が採餌に利用する植物の 76% が減少していることが報告されている (Carvell et al. 2006). マルハナバチ種の減少と並行した植物種の減少は確認されているが, その因果関係については明白ではない. つまり, 両者が強く関連していることは明らかだが, マルハナバチ類の減少がマルハナバチ媒植物の種の減少を引き起こすのか, 植物種の減少がマルハナバチ種の減少を生じさせるのかについて因果関係については明らかではない (Scherper et al. 2014).

前章までの研究で, 日本の山岳地域においては, 高標高でマルハナバチ種数が減少する傾向が見られることが明らかになった. そこで本章では, マルハナバチ類とマルハナバチ媒植物の種多様度に着目してデータ解析を行う. 日本以外の地域についても, 温帯地域において, 標高の高い場所でマルハナバチ類の種数が貧弱になることが知られている

(Goulson et al. 2008). 北米のロッキー山脈 (標高 2,500–3,000 m.; Pyke 1982) やスペインの高山 (標高 2,000–2,200 m; Plouin et al. 2013) では 7 から 10 種類のマルハナバチ種が分布するが, それぞれ, 同じ山脈内の標高の低い場所と比較するとマルハナバチ類の種数が少なくなっている. Miller-Struttman & Galen (2014) はロッキー山脈のより高い場所 (標高 3,500–4,300 m) では 2 種類のマルハナバチ類が優占していることを示し, この 2 種は低地のマルハナバチ種よりも多くの種の植物を利用することを確認した.

Yumoto (1986) も同様な発見をしており, 日本の高山 (木曽駒ヶ岳, 標高 2,500 m) にお

いて2種のマルハナバチ類が優占することを見いだしている。さらに Yumoto (1986) は日本の高山でハチ媒とハエ媒の2グループの送粉者に対する、植物側の送粉シンドロームが進化していることを発見している。マルハナバチ類とハエ類が日本の高山におけるほぼ唯一の訪花者であることから、マルハナバチ類が山岳地域のハチ媒植物に対する重要な送粉者であると考えられる。

このような高山で見られるハチ相の貧弱さから以下のような疑問が生じる。すなわち、高標高域におけるマルハナバチ類の多様度の減少は、マルハナバチ媒植物の種多様度と相關するのだろうか。この疑問に答えることが本章の目的である。多くの植物は、送粉者を特定のマルハナバチ種に限定しておらず、また、たとえ送粉者制限に直面しても自家受粉や栄養生殖などで生き延びることができる。これらのことから、本章では、高標高でマルハナバチ類の多様度が減少しても、植物の多様度は変化しないという仮説をたてた。

本章では乗鞍岳において、マルハナバチ類とマルハナバチ媒植物の α 多様度を3つの標高域（低標高域、標高 700–1,300 m；中標高域、標高 1,300–1,900 m；高標高域、標高 1,900–2,600 m）それぞれについて調査した。そして、（1）マルハナバチ類の多様度は高標高で低下するか否かを確認し、（2）マルハナバチ媒植物の種多様度も低下するか否かを問うた。結果の概略を先に述べると、マルハナバチ類の種多様度は高標高域で最も低くなっていたが、その一方で、マルハナバチ媒植物の種多様度は標高域間で変化しなかった。また、高標高域においては、マルハナバチ媒植物は、ほぼヒメマルハナバチのみに送粉を依存していた。

3-2. 材料と方法

3-2-1. 調査地

乗鞍岳の下部（700 m）から山頂付近（2,700 m）の車道沿いで行った（図 2-1）。道路沿いには草地と低木林が分布しており、冷温帯の落葉広葉樹林（700–1,500 m）もしくは亜高山性の針葉樹林（1,500–2,600 m）に囲まれた環境である。

3-2-2. 訪花マルハナバチ類の種構成の調査

植物とマルハナバチ類の多様度を明らかにするために、2012 年の7月から9月にかけて3つの標高域を通して（低標高域、700–1,300 m；中標高域、1,300–1,900 m；高標高域、1,900–2,600 m）花を訪れたマルハナバチ類の種構成の調査を実施した。開花した花が存在する時期は標高域ごとに異なっている。それぞれの標高域ごとの一般的な開花時期は、低標高域では5月下旬から10月上旬、中標高域では6月中旬から9月下旬、高標高域で

は7月上旬から9月中旬にかけてであった。これらの開花時期はマルハナバチ類の採餌時期と重なっている。調査は2-2-2と同じ方法で行った。

3-2-3. 統計解析

Shannon's diversity index (H')を用いて、 α 多様度のパターンを解析した。コドラート内で捕獲したマルハナバチ類の個体数とコドラート内で開花していたマルハナバチ類の訪花した花の数を用いて種多様度を算出し、マルハナバチ類とマルハナバチ類に訪花された植物の種多様度はR ver. 3.2.4 パッケージ"vegan" (Cksanen et al. 2013; R Core Team) を使って計算した。マルハナバチ類と植物種の出現率が極端に偏るのを避けるため、同じ月に取られたデータは、標高差 200m の標高区画ごとにまとめて解析に用いた。例えば、7月の標高 700–900m の区間にあった4つのコドラートのデータは一つに統合して植物とハチの種多様度をそれぞれ計算した。

マルハナバチ類と植物（花）の種多様度は線形混合モデル (LMM) を用いて解析した (lme4 package in R version 3.2.4; Bolker et al. 2009)。情報理論的な手法を用いて、どの要因がマルハナバチ類の種多様度と植物の種多様度を説明するのに適切かを検証した。異なる変数の組み合わせを持つ想定される全ての線形混合モデルについて、モデル比較を行った。マルハナバチ類の種多様度に対するフルモデル（解析に用いた全ての予測変数を含むモデル）には、標高、標高の2乗項、月（7月、8月、9月）、調査地の面積、開花していた花数およびマルハナバチ媒花の種多様度を予測変数として用いた。開花していた花数とマルハナバチ媒植物の種多様度を予測変数として含むのは、花数がマルハナバチ類の誘引に正の影響があること (Sanchez-Lafuente et al. 2005) から、妥当だと考えられる。植物（花）の種多様度に対するフルモデルには、標高、標高の二乗項、月、調査地の面積、マルハナバチ類の種多様度を予測変数として用いた。

マルハナバチ類および植物（花）の種多様度の解析については、小さなサンプルサイズ用に補正された Akaike の情報基準 (AICc) を用いて、マルハナバチ類と植物のそれぞれの種多様度について可能性のある全てのモデル（マルハナバチ類；64、植物；32）をランク付けし、 $\Delta AICc < 2$ のモデルを候補のモデルとして選別した (Burnham et al. 2011)。選別されたモデルの候補について、Akaike モデルウェイト (ω_m) を計算した。これは、最良のモデルが選択された時、そのモデル候補が最良モデルとして選ばれる確率を反映している (Burnham et al. 2011)。各予測変数の相対的な重要度 (ω_p) は、全てのモデルのうち、その予測変数が含まれるモデル候補の AICc の合計である (Burnham et al. 2011)。これらの解析は R ver. 3.4.2 の lme4 (Burnham et al. 2011) および MuMin (Barton 2014) を用いて行った。

3-3. 結果

3-3-1. マルハナバチ類とその訪花植物の標高による分布

マルハナバチ類 8 種 723 個体と、マルハナバチ類が訪花した植物 58 種の情報が得られた（図 3-1, 付表 1, 付表 2）。低標高域(700–1300 m)と中標高域(1300–1900 m)では多くのマルハナバチ種が多くの種類の植物に訪花したが、高標高域においてはヒメマルハナバチが優占していた（図 3-1）。

3-3-2. マルハナバチ類と植物の種多様度の標高変異

$\Delta AICc < 2$ のモデルについて各変数の相対的な重要度を比較したところ（Bumham et al. 2011），マルハナバチ類の種多様度に対する最も重要な予測変数は、標高の 2 乗項であることが明らかになった（ $\omega_p = 0.60$, 表 3-1）。標高の二乗項のみを説明変数に含むモデルが、マルハナバチ類の種多様度を最もよく説明し（ $AICc = 74.2$, $\omega_m = 0.24$, 対数尤度 = -32.3），最良モデルの候補の 4 つのモデルのうちで最も良い確率は 0.24 であった。他の 3 つの要因（開花小花数、標高および植物の種多様度）も、マルハナバチ類の種多様度に対して有効な説明力のある変数であった（開花小花数： $\omega_p = 0.34$, 標高： $\omega_p = 0.33$, 植物の種多様度： $\omega_p = 0.25$ ）。マルハナバチ類の種多様度は低標高域と中標高域に比べて高標高域で低くなっていた（図 3-2a）。

マルハナバチ類の種多様度の場合と対照的に、植物（花）の種多様度を説明する適切な説明変数はなかった（表 3-2）。 $\Delta AICc$ が 2 以下の候補モデルについて各係数の相対的な重要度を比較した結果（Bumham et al. 2011）ランダムファクターのみを含むモデルが、植物の種多様度を説明する上で最も適当であることが明らかになった（ $AICc = 80.8$, $\omega_m = 0.19$, 表 3-2）。ランダムファクター以外の説明変数では、標高の 2 乗項、マルハナバチ類の種多様度、調査地の面積および標高ともに、重要度は低かった（標高の 2 乗項： $\omega_p = 0.19$, マルハナバチ類の種多様度： $\omega_p = 0.19$, 調査地の面積： $\omega_p = 0.16$, 標高： $\omega_p = 0.15$ ）。マルハナバチ類の種多様度の場合とは対照的に、標高は植物の種多様度を説明する上で重要な説明変数ではなかった（表 3-2, 図 3-2b）

3-4. 考察

マルハナバチ類と植物では標高による種多様度の異なるパターンが見られた。マルハナバチ類の種多様度は高標高域で最も低くなったが、植物の種多様度は標高域による有意な変化は見られなかった。ヒメマルハナバチ 1 種が高標高域で優占しており、高標高域ではほとんどのハチ媒植物がヒメマルハナバチ 1 種に訪花されていた（図 3-1）。日本の高標高域ではマルハナバチ類以外の花粉媒介を行うハチ種は稀であるため（Yumoto 1986,

Kato et al. 1993) , ハチ媒植物のほとんどは、高標高域において、送粉をほぼヒメマルハナバチ 1 種に頼っていると考えられる。この日本の高標高域の送粉者の状況は、北アメリカのロッキー山脈(2,500–3,000 m)の高標高域と似ている。そこでは優占する 2 種のマルハナバチ類が多く植物に訪花しているが、残念ながら植物の種多様度は調べられていない (Miller-Struttman & Galen 2014) 。

高山域において送粉者となるハチ種が少なかったにもかかわらず、なぜ植物の多様度はハチの多様度と比較して高い状態で維持されたのだろう。植物と送粉者の相互作用は、たいていの場合互いに不均一で入れ子状になっており (Bascompte et al. 2006) , 主要なジェネラリスト種の組み合わせがその重要な役割を担っている。具体的には、スペシャリスト種の送粉者でもしばしばジェネラリスト植物に頼っているし、スペシャリストの植物もしばしばジェネラリストの送粉者に頼っている (Bascompte et al. 2003) 。短舌のマルハナバチ種はジェネラリスト種としての働きをするため (Miller-Struttman et al. 2015) , 短舌種であるヒメマルハナバチはジェネラリスト種として働き、高山域の植物の多様度を維持しているのかもしれない。実際に、ヒメマルハナバチは中標高域と比べて高標高域においてより多くの植物種に訪花していた (図 3-1) 。

ハナアブ類は、他の日本の高標高域における主要な送粉者の一つであるが、それらはマルハナバチ媒の植物にはほとんど訪花しない (Yumoto 1986) 。加えて、ハナアブ媒植物とマルハナバチ媒植物は花サイズ、開花時期、分布場所、群集ごとと集団ごとの開花時期などが明らかに異なっている (Yumoto 1986) 。実際に、本調査期間に、マルハナバチ媒植物にハナアブ類が訪花し送粉している様子はほとんど観察されなかった。

本章の結果は、高標高域においてヒメマルハナバチが高標高域のハチ媒植物のほぼ唯一の訪花者であり、おそらく唯一の主要な送粉者であることを示した。この事実は、高標高域での植物と送粉者の相互関係が将来の環境変化に対して脆弱であることを意味している。もちろんジェネラリスト種は、スペシャリスト種に比べて環境の変化に強いが

(Biesmeijer et al. 2006) , たった 1 種のジェネラリスト種に送粉を頼っているのはリスクが高い。例えば、Memmott et al. (2004) は超ジェネラリスト種であるミツバチの地域的な絶滅が、少なからぬ数の植物種の消失を引き起こすことを数理モデルで示している。日本の高標高域でヒメマルハナバチが地域的に絶滅すれば、ミツバチの場合と同様の結果をもたらしかねない。

気候変動に伴う温暖化は、植物と送粉者のフェノロジーに深刻な歪みを生じさせる危険性がある。日本の低標高では、夏の最も暑い時期に、夏枯れと呼ばれる花の非常に少ない時期があるが、温暖化が進めば、高標高域においてもこの夏枯れが生じる可能性がある。冷涼で花資源の多い夏がある高標高域に適応したヒメマルハナバチは、このような蜜資源

の少ない暑い夏を乗り越えられないと考えられ、おそらく個体数の減少を引き起こすだろう（特に真夏以降の）。この結果、低い標高に見られているハチの分布上昇が生じないかぎり、結果として、高標高域の夏、秋の植物は深刻な送粉者不足に陥る危険性がある。

多くのハチ媒植物が、ほぼ一種のマルハナバチ種（ヒメマルハナバチ）に送粉を依存していることから、中部山岳域の高標高域では植物と送粉者の相互作用は非対称な構造をしているということを本章では明らかにした。このような脆弱な送粉者相は、植物の多様度維持にとっては危険性が高いものである。日本の高山植物を保全する観点から、今後マルハナバチ種構成の変化をモニタリングすることが必要である。

表 3-1. マルハナバチ類の種多様度を説明するモデル候補からのモデル選択の結果.

説明変数	モデル				ω_p
	1	2	3	4	
標高の二乗項	-0.67	-0.67			0.60
コドラート内の開花小花数				0.67	0.34
標高		-3.67			0.33
植物の種多様度				0.36	0.25
コドラート面積					0.08
調査月					0.06
ΔAIC_c	0.00	1.30	1.79	2.23	
ω_m	0.24	0.12	0.10	0.08	

モデル候補は小サンプル用に補正された Akaike 情報基準 (ΔAIC_c) にしたがってランク付けした. $\Delta AIC_c < 3$ のモデルを表中に示した. 説明変数の値はそれぞれ標準偏差によって標準化した. Akaike model weights (ω_m)は, 考慮すべきモデルセットが与えられた場合に, そのモデルが最良な近似モデルである確率を示す. 各予測変数にたいして, 各候補モデルのパラメーター推定値が予測変数の相対的な重要度(ω_p)と共に表中に示されている.

表 3-2. マルハナバチ媒植物の種多様度を説明する候補モデルからのモデル選択の結果.

説明変数	モデル			ω_p
	1	2	3	
標高の二乗項		-0.24		0.19
マルハナバチ類の種多様度			0.25	0.19
コドラート面積				0.16
標高				0.15
調査月				0.07
ΔAIC_c	0.00	2.58	2.65	
ω_m	0.41	0.11	0.11	

詳細については表 3-1 を参照.

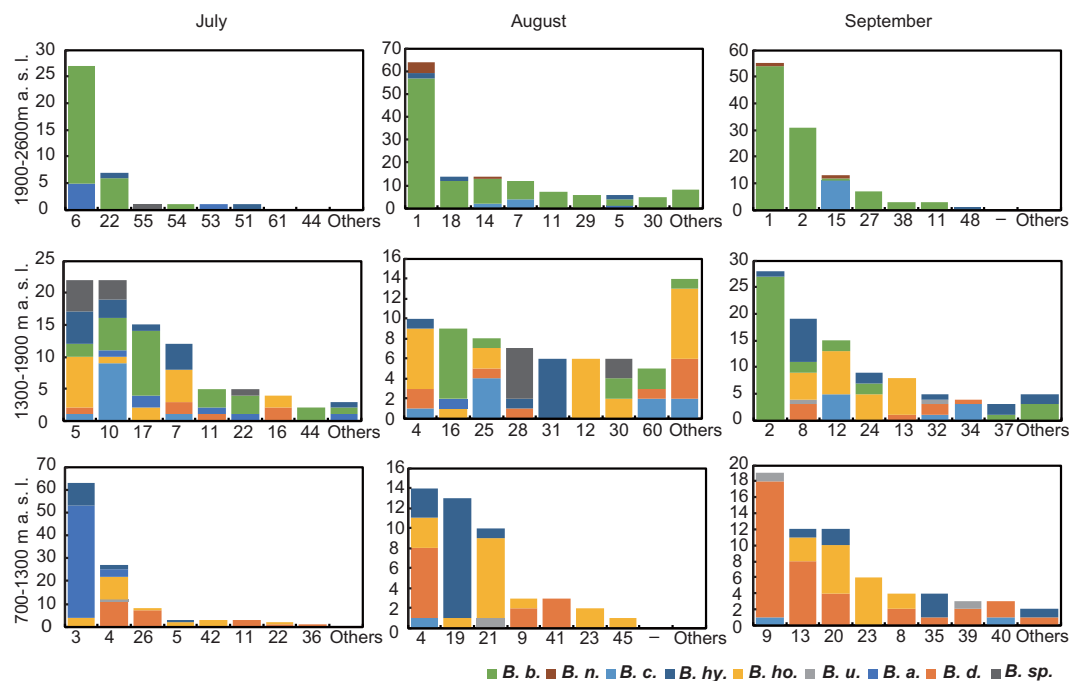


図 3-1. 標高と月ごとの各開花植物（番号で示されている）を訪れたマルハナバチ類. 各番号で示される植物種については、付表 2 を参照のこと. *B. sp* は、種レベルの同定ができなかったマルハナバチ種を示す. *B. b.*, ヒメマルハナバチ *B. beaticola beaticola*; *B. n.*, ニッポンヤドリマルハナバチ *B. norvegicus japonicas*; *B. c.*, ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*; *B. hy.*, オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*; *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *B. honshuensis*; *B. u.*, ウスリーマルハナバチ *B. ussurensis*; *B. a.*, コマルハナバチ *B. ardens ardens*; *B. d.*, トラマルハナバチ *B. diversus diversus*.

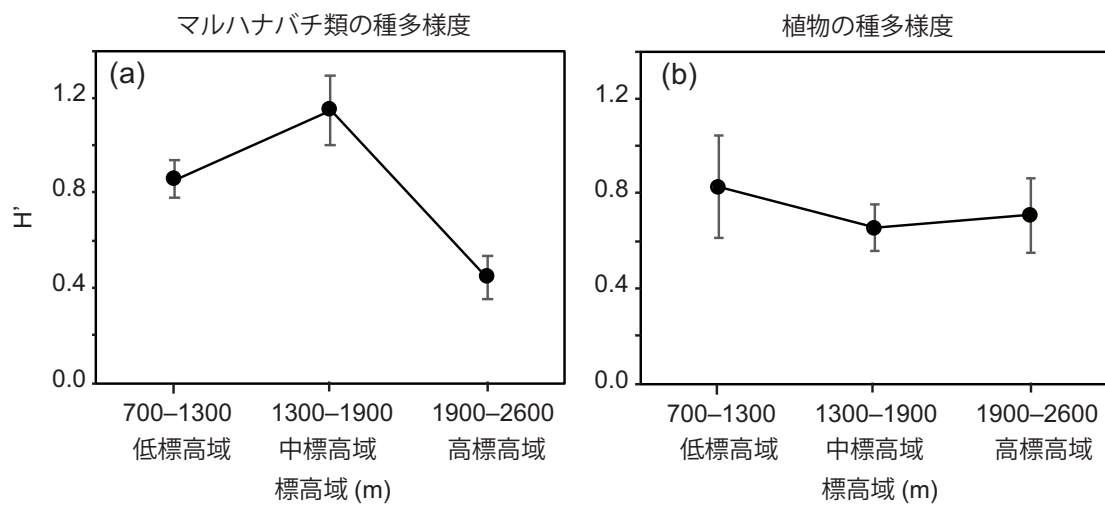


図 3-2. マルハナバチ類 (a) と植物 (b) についての標高域ごとの多様度指数 (H') の平均値 (\pm 標準誤差) . 7 月, 8 月, 9 月のデータを標高域ごとにまとめた. マルハナバチ類の種多様度は標高の変化と関係していたが (a) , 植物の種多様度と標高の間に関係は見られなかった (b) .

4 章

マルハナバチ媒植物ウツボグサにおける花形態の標高間変異： 高標高域での花筒の短小化

4-1. 序論

植物と昆虫は様々な関係を築きながら多様化してきたと考えられている。特に顕花植物と訪花昆虫の種間相互関係（送粉共生系）は古くから注目されており、昆虫と植物の双方の進化と多様化を引き起こしてきたと考えられている。自身で花粉を運ぶことのできない植物は、花蜜や花粉自体を報酬として昆虫を引き寄せることで昆虫に花粉を運ばせる必要があるため、送粉者からの選択圧は花形態に影響を与えると考えられる。実際に、植物の花サイズは花粉媒介する送粉者のサイズと関係していると考えられる例が報告されており、ホタルブクロでは大型のハチが分布しない離島で、小型の訪花者に合わせた花サイズに分化している（Inoue & Amano 1986）。また、オダマキ属（*Aquilegia*）の例では、距長の進化に送粉者の変化が寄与したことが示唆されている（Stebbins 1989）。送粉共生系は生物がどのように進化、多様化するのかという疑問に様々な洞察をあたえてくれる題材である。

送粉者サイズと花サイズの一致は植物の繁殖成功に重要であるため（Galen & Newport 1987）、同種の花であっても、サイズの異なる送粉者に訪花される場合、訪花者のサイズが選択圧となり、花サイズの変異を引き起こす可能性がある（Stebbins 1970, Fenster et al. 2004）。実際に、花サイズの地理的変異は、多くの研究で報告されており（Medel et al. 2007, Suzuki et al. 2007, Herrera et al. 2006）、花粉媒介動物相の地理的変化によって花サイズに地理的変異が生じると考えられている。一方で、標高による送粉者相の変化は、花サイズに対する潜在的な選択圧になる可能性があるが、花サイズの変異を標高による送粉者サイズの変異と関連付けて調べた研究は少ない（例えば、Nagano et al. 2014, Kuriya et al. 2015）。しかも、それらの研究例では調査地点数や調査を行った標高幅が限られている。Kuriya et al. (2015) はウツボグサ *Prunella vulgaris* の花サイズが訪花マルハナバチの体サイズと相関することを示しているが、検証に用いたウツボグサの個体群は一つの山域の7個体群と限られている。

前章までの研究で、標高によるマルハナバチ類の種構成が変化し、それに伴って、植物に訪花するマルハナバチ類の平均体サイズが異なることが明らかになった。そこで、本章では標高差 1000m 以上の広い標高域に分布する1種の植物に着目し、花サイズの標高間変異について調査した。さらに、乗鞍岳を含む複数の山域で調査を行った。具体的には、ウツボグサ *P. vulgaris* の花サイズの23の集団における空間的変異と、送粉者の違いを調

べた。結果として6種のマルハナバチ種がウツボグサに訪花することが確認された。体サイズの大きな順に、ナガマルハナバチ *Bombus consobrinus* (*B.c.*) , トラマルハナバチ *B. diversus* (*B.d.*) , ウスリーマルハナバチ *B. ussurensis* (*B.u.*) , ミヤママルハナバチ *B. honshuensis* (*B.h.*) , ヒメマルハナバチ *B. beaticola* (*B.b.*) , オオマルハナバチ *B. hococrita* (*B.hy.*) である。これらのマルハナバチ類は種ごとに体サイズが異なり、それぞれ異なる口吻長をもっている。そのため標高場所ごとに異なるマルハナバチ種が訪花することは、ウツボグサの花サイズに対して標高場所ごとに異なる選択圧が加わっていることが予想される。

4-2. 材料と方法

4-2-1. ウツボグサ (*Prunella vulgaris*)

ウツボグサ *Prunella vulgaris* L. subsp. *asiatica* H. Hara は日本を含む北半球の温帯地域に広く見られる。長野県では、ウツボグサは広い標高域（標高 1300m–2200m）に分布している。ウツボグサは多年性草本で6月から8月にかけて、花序内に雄性先熟の紫色の花を複数つける（図 4-1）。開けた環境に生育し、乗鞍岳では主にマルハナバチ類によって送粉される。

4-2-2. ウツボグサの花サイズの計測と訪花者の調査

2013 年の夏季に 調査は、長野県内の、乗鞍岳、美ヶ原高原、御嶽山（開田高原、王滝）、鹿島の4山域のウツボグサの野生集団において行った（表 4-1, 図 4-2）。調査地を3つの標高域（<1,400 m, 1,400–1,800 m, >1,800 m）に区分した。標高 800–1,800 m は山地性の落葉広葉樹林であり、1,800 m 以上の標高域は亜高山性の針葉樹林帯が広がっており、最小型のヒメマルハナバチが優占しているのもこの標高域である（表 4-1）。23 の集団においてウツボグサの花サイズの計測を行った（表 4-1, 図 4-2）。各集団の花期の最盛期に、集団ごとに7–30 小花を採集し（各集団で無作為に抽出した花序の最下部に咲いている小花を採集した）、70%エタノールに保存した。1 ヶ月間 70%エタノールに保存した後、花筒長（CTL）、花冠全長（CL）、花冠口幅（CW）、萼全長（CAL）をデジタルノギスで測った。

花冠口幅は潜在的にマルハナバチ類が花に潜り込むことを制限する。花冠全長と花筒長は送粉者の有効性に影響を与え得る、なぜなら、花サイズとハチの体サイズが適合しているか否かが、ハチの体に花粉が付着するかどうかに影響すると考えられるからである。萼全長は送粉効率には影響しないと考えられるが、花筒の基部を保護することにより、花筒の基部を食い破る盗蜜を防ぐ役割を果たしているだろう。

4つの花形態を3つの標高域間で比較し(<1,400 m, 1,400–1,800 m, >1,800 m), さらに, 各標高域内の集団間でも花形態を比較した. これらの比較には一元配置の分散分析を用いて検定を行ったのち, Tukey's HSD 検定により多重比較を行った. また, 標高を説明変数に用いた回帰解析を行い, 各花形態が標高の変化と関係しているかを検証した. これらの解析には JMP ver. 9.0.2 software (SAS Institute, Japan)を用いた. 2013年にウツボグサに対する訪花者を14の集団で観察した(表4-1). 各ウツボグサ集団において, 1m×2mの観察区画を設け, 開花している小花数を数え, 1–2時間の観察を行った. 訪花観察は各集団の開花の最盛期で晴れた日の09:00から14:00の間に行った.

4-2-3. 花形態の変異と訪花マルハナバチ類の口吻長の対応

2016年の5月から9月にかけて, 長野県松本市の3つの山域(乗鞍岳, 美ヶ原高原, 御嶽山)の13の調査場所において調査を行った(表4-2). 各調査場所とはともに, 道沿いの開けた路肩にウツボグサが生育している場所(約10m²–約50m²)を選んだ. N17とO2の2地点については, 花期の初期と最盛期および終期に訪花観察をおこなった. 訪花観察は晴れて風が弱い日に行い, 9:00–14:00の間に1時間実施した. 訪花観察は一人の観察者が目視で行い, ウツボグサに訪花したマルハナバチ類の個体毎に種名および訪花した小花数(訪花回数)を記録した.

場所ごとのウツボグサの花サイズが, 訪花するハチサイズと関係しているかを確認するため, ウツボグサの花サイズの計測を行い, 訪花したマルハナバチ類の口吻長のデータを用いて一般化線形モデル(GLM)を用いた回帰分析を行った. まず, 訪花したマルハナバチ類の, 種としての平均サイズと訪花頻度から, 場所ごとのマルハナバチ類の平均口吻長を推定した. マルハナバチ種ごとの口吻長は1章および2章のデータを参照した. 次に, 各調査場所から, 1花序あたり3つの小花を各調査場所の2–4花序ずつから採取し, 花形態の測定に用いた. 測定した部位は4-2-2に準ずる(図4-1), 加えて葉長(花序から下方へ2枚目の葉)を計測した. 採取した小花を研究室に持ち帰り, スケールと共にスキャンし, 画像データとして保存した. 画像データからフォトメジャーver3.0(ケニス株式会社, Japan)を用いて各形態の測定を行なった. ウツボグサ花筒長に調査場所ごとの訪花マルハナバチ類の口吻長が関係するか否かを評価するため, 一般化線形モデル(GLM)を用いた解析を行なった. 目的変数に花筒長をとり, 説明変数に, 調査場所ごとのマルハナバチ類の口吻長, 標高, および葉全長を用いた. 確率分布は正規分布を使用し, リンク関数には恒等リンク関数を用いた. 解析には JMP ver. 9.0.2 software (SAS Institute, Japan)を用いた.

4-3. 結果

4-3-1. 標高に伴うウツボグサの花サイズの変異

2013 年の調査では、調査場所ごとに異なるマルハナバチ類がウツボグサに訪花した。ナガマルハナバチとトラマルハナバチが中標高域で見られた（標高 1,400 – 1,800 m; N2, N3, N4, U3, と U4, 表 4-1）。ヒメマルハナバチとナガマルハナバチが標高 1800m 以上で見られた（N6, N7, N8, N9, N10, N11, N12 と U7, 表 4-1）。

2013 年の調査では、ウツボグサの花形態は部位ごとに標高変化に対して異なる変化を示した。花冠長と花筒長は標高と有意に相関していた（図 4-3, 花冠全長: $r = -0.349$, $P < 0.0001$; 花筒長: $r = -0.226$, $P < 0.0001$ ）。一方、花冠口幅と萼全長は標高と有意に相関しなかった（図 4-3, 花冠口幅: $r = -0.030$, $P = 0.545$; 萼全長: $r = -0.092$, $P = 0.069$ ）。

各花形態は 3 つの標高域間でそれぞれ異なっていた（ $< 1,400$ m, $1,400 - 1,800$ m, $> 1,800$ m）（図 4-4; 花冠全長: $F = 3.476$, $P < 0.001$, 花筒長: $F = 15.55$, $P < 0.001$; 花冠口幅: $F = 3.95$, $P = 0.0199$; 萼全長: $F = 7.61$, $P < 0.001$ ），そしてそれぞれの標高域内の集団間にも有意な違いがあった（図 4-4; 花冠全長: $F = 21.94$, $P < 0.001$ at $< 1,400$ m; $F = 30.37$, $P < 0.001$ at $1,400 - 1,800$ m; $F = 5.47$, $P < 0.001$ at $> 1,800$ m; 花筒全長: $F = 7.01$, $P < 0.001$ at $< 1,400$ m; $F = 16.75$, $P < 0.001$ at $1,400 - 1,800$ m; $F = 3.17$, $P = 0.0016$ at $> 1,800$ m; 花冠口幅: $F = 4.33$, $P = 0.0012$ at $< 1,400$ m; $F = 10.70$, $P < 0.001$ at $1,400 - 1,800$ m; $F = 2.82$, $P = 0.0042$ at $> 1,800$ m; 萼全長: $F = 9.43$, $P < 0.001$ at < 1400 m; $F = 25.00$, $P < 0.001$ at $1,400 - 1,800$ m; $F = 2.93$, $P = 0.0031$ at $> 1,800$ m）。

4-3-2. ウツボグサ花筒長と訪花マルハナバチ類の口吻長の関係

2016 年の調査でも調査場所ごとに異なるマルハナバチ類がウツボグサに訪花し、結果 4-3-1 と同様の訪花マルハナバチ類の種構成が見られた（表 4-3, 図 4-5）。調査場所ごとにウツボグサの花形態には変異が見られた（付表 3）。調査場所ごとにウツボグサに訪花したマルハナバチ類の口吻長は異なっており、調査場所ごとのマルハナバチ類の口吻長が大きいところでは花筒長も長くなる傾向が見られた（GLM, $b = 0.13$, $P < 0.001$, 表 4-4）。また、標高および葉長（LL）も有意に花筒長と関係があり（表 4-4），高標高で花筒長が短小化し、葉長に比例して花筒長が大型化する傾向が示された。

4-4. 考察

以上の結果から、ウツボグサの花形態には、標高による地理的な変異があり、ウツボグサ花筒長の変異は、マルハナバチ類の口吻長と関係することが明らかになった。ウツボグ

サの花形態の変異のパターンは4つの花形態ごとに異なっており、花冠全長と花筒長はともに標高に負に相関した一方、花冠口幅と萼全長は標高に相関しなかった。

花冠全長 (CL) と花筒長 (CTL) は標高に相関した何らかの選択圧下にあると考えられる。まず、考慮すべき要因は無機的な環境要因である。気温や土壌中の湿度、日照条件などの非生物的要因は花サイズに影響し得る (Galen 2000)。本研究の結果でも、花筒長と葉長は有意に相関しており (表4-4)、植物体の生育の良い場所では、ウツボグサの花筒も長くなる傾向がある。ただ、もし花サイズが標高に関係した何らかの非生物的要因 (気温、栄養など) のみに影響されているのなら、花サイズはすべての形態で同様な変化が生じると期待される。しかし、花冠口幅 (CW) と萼全長 (CAL) には標高と相関した変異は見られなかった。この事実は、標高によって変化する何らかの非生物的要因のみが花サイズに影響しているわけではなく、他の要因もウツボグサの花サイズに影響することを示唆している。

他の要因として、植物自体の形態的な制約や風などの物理的な要因も考えられるが、本研究では送粉者の口吻長の影響をまず検証した。マルハナバチ類がウツボグサから花蜜を吸蜜する際、花粉が訪花したマルハナバチ類の虫体の胸部や頭部の背側に付着する。そのため、もしハチの口吻が花冠全長や花筒長と比較して長すぎたり短すぎたりすると、送粉効率は低下すると考えられ、実際にこのことはウツボグサにおいて実験的に確かめられている (Kuriya et al. 2014)。高標高域 (> 1,800 m) では最小型種で短い口吻をもつヒメマルハナバチと最大種で長い口吻をもつナガマルハナバチがウツボグサに訪花しており (表4-1)、花冠全長と花筒長は高標高域で他の標高域より小さかった。その一方、最小型のヒメマルハナバチが不在で2種の大型マルハナバチ (ナガマルハナバチ、トラマルハナバチ) が頻繁にウツボグサに訪花した中標高域では (表4-1)、花冠全長と花筒長が最も大きくなった。標高の違いと生育状態の違い (葉長に反映されると仮定) を加味した上で、ウツボグサの花筒長の変異とマルハナバチ類の口吻長の変異に有意な関係が見られたことから (表4-4)、ウツボグサの花冠全長と花筒長が場所ごとの訪花者のサイズに影響されていることが示唆される。一方、植物の葉長と花筒長に強い関係が認められたことから (表4-4)、花筒長は場所ごとの土壌栄養分などの影響も受けていることがわかった。さらに、花筒長は標高そのものの影響も受けていることが示唆されたが (表4-4)、その傾向は弱かった ($P \approx 0.05$)。

表 4-1. 2013 年の調査におけるウツボグサ花形態および訪花者（N2-N12, U3, U4, U7 の調査場所のみ）の調査地

調査 場所	標高(m)	緯度 (° N)	経度 (° E)	観察されたマルハナバチ類*	調査日
N1	1360	36.152	137.628	—	Jul. 14
N2	1440	36.122	137.630	<i>B.d.</i> (3.04), <i>B.u.</i> (0.15), <i>B.h.</i> (1.52), <i>B.hy.</i> (0.02)	Jul. 14
N3	1450	36.113	137.630	<i>B.c.</i> (0.07), <i>B.d.</i> (0.04), <i>B.h.</i> (0.51)	Jul. 16
N4	1460	36.108	137.626	<i>B.d.</i> (0.52)	Jul. 16
N5	1734	36.111	137.606	None	Aug. 5
N6	1800	36.113	137.598	<i>B.c.</i> (3.75), <i>B.b.</i> (0.42)	Aug. 8
N7	1975	36.118	137.591	<i>B.c.</i> (5.09), <i>B.b.</i> (0.93)	Aug. 2
N8	1995	36.121	137.588	<i>B.c.</i> (5.49), <i>B.b.</i> (0.09)	Aug. 2
N9	2011	36.122	137.587	<i>B.c.</i> (11.9), <i>B.b.</i> (0.65), <i>B.hy.</i> (0.02)	Aug. 2
N10	2037	36.122	137.587	<i>B.c.</i> (31.72), <i>B.b.</i> (2.19)	Jul. 16
N11	2050	36.123	137.585	<i>B.c.</i> (2.38), <i>B.b.</i> (2.06), <i>B.hy.</i> (0.42)	Aug. 8
N12	2137	36.122	137.580	<i>B.c.</i> (0.77), <i>B.d.</i> (2.04), <i>B.b.</i> (0.26)	Aug. 26
U1	1040	36.260	138.011	—	Jul. 2
U2	1652	36.247	138.055	—	Jul. 12
U3	1665	36.246	138.056	<i>B.c.</i> (9.04), <i>B.h.</i> (0.1)	Jul. 26
U4	1705	36.249	138.065	<i>B.c.</i> (0.66), <i>B.d.</i> (0.2)	Jul. 12
U5	1906	36.253	138.080	—	Jul. 26
U6	1935	36.231	138.105	—	Jul. 26
U7	2014	36.227	139.455	<i>B.c.</i> (6.2), <i>B.h.</i> (0.07), <i>B.b.</i> (0.42)	Jul. 26
KS1	1028	36.606	137.777	—	Jul. 11
KS2	1300	36.597	137.804	—	Jul. 11
K1	1210	35.906	137.563	—	Jul. 14
K2	1340	35.971	137.544	—	Jul. 14

*観察されたマルハナバチ種（10 時間あたりの訪花頻度）。訪花マルハナバチ種の観察は観察コドラート内（1 m × 2 m）の花期の最盛期に、09:00 から 14:00 の間の晴れた日に各集団に対して少なくとも 1 時間行った。*B. b.*, ヒメマルハナバチ *Bombus beaticola*; *B. c.*, ナガマルハナバチ *Bombus consobrinus wittenburgi*; *B. hy.*, オオマルハナバ

チ *Bombus hypocrita hypocrite*; *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *Bombus honshuensis*; *B. u.*, ウスリーマルハナバチ *Bombus ussurensis*; *B. d.*, トラマルハナバチ *Bombus diversus diversus*; 一, 観察を行わなかった; None, 観察を行ったが, マルハナバチ種の訪花を確認できなかった.

表 4-2. 2016 年の調査における花形態と訪花マルハナバチサイズの調査地

調査場所	山域	緯度	経度	標高(m)	株数概算
O1	御嶽山	35° 52' 10.4"	137° 31' 04.7"	1934	200-250
O2	御嶽山	35° 52' 13.8"	137° 30' 36.0"	2064	200-250
N13	乗鞍岳	36° 07' 35.8"	137° 39' 35.8"	1252	100 以下
N14	乗鞍岳	36° 06' 13.4"	137° 36' 45.8"	1501	1000 以上
N15	乗鞍岳	36° 06' 27.2"	137° 36' 39.9"	1665	200-250
N16	乗鞍岳	36° 06' 47.0"	137° 35' 54.0"	1801	150-200
N17	乗鞍岳	36° 07' 18.8"	137° 35' 12.2"	2019	300-350
N18	乗鞍岳	36° 07' 18.8"	137° 34' 45.7"	2112	100-150
U8	美ヶ原	36° 13' 19.7"	138° 04' 21.2"	1141	100 以下
U9	美ヶ原	36° 14' 01.1"	138° 04' 38.3"	1446	100-150
U10	美ヶ原	36° 14' 11.7"	138° 04' 51.6"	1611	200-250
U11	美ヶ原	36° 14' 46.3"	138° 03' 23.6"	1651	400-450
U12	美ヶ原	36° 14' 29.5"	138° 05' 02.1"	1793	100-200

表 4-3. 2016 年の調査において、ウツボグサに訪花したマルハナバチ種ごとの 1 時間あたりの訪花回数と調査場所ごとのウツボグサに訪花したマルハナバチ類の平均口吻長.

調査場所	マルハナバチ種						口吻長(mm)
	<i>B. c</i>	<i>B. d</i>	<i>B. u</i>	<i>B. ho</i>	<i>B. b</i>	<i>B. hy</i>	
O1	1259	0	0	1	0	2	16.80
O2	435	360	0	6	12	0	15.79
N13	0	22	7	0	0	0	14.07
N14	66	75	0	66	0	0	14.17
N15	0	117	0	534	3	0	11.47
N16	35	0	0	111	7	0	12.03
N17-1	393	0	0	10	81	3	15.27
N17-2	0	0	0	0	213	0	8.56
N18	0	0	0	23	31	0	9.49
U8	0	0	0	0	0	0	—
U9	56	128	0	0	0	0	15.46
U10	422	0	0	4	0	0	16.76
U11	280	824	0	1	0	0	15.35
U12	7	29	0	61	0	0	12.41

1 時間の訪花観察中にマルハナバチ類が訪花した小花数、訪花頻度とマルハナバチ種ごとの口吻長の平均（下記参照）をもとに調査場所ごとの訪花マルハナバチ類の口吻長を求めたものを口吻長として示す。N17 はウツボグサの花期の最盛期（N17-1）および終盤

（N17-2）で訪花観察を行った。各調査場所でウツボグサに対してマルハナバチ類は正当訪花を行ったが、N17-2 のみ全て盗蜜行動であった。U8 では 1 時間の観察でマルハナバチ類のウツボグサに対する訪花を観察できなかった。—：口吻長の推定を行っていないことを示す。

B. c., ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*, (口吻長：16.82±0.37

(SD) mm); *B. d.*, トラマルハナバチ *B. diversus diversus*, (14.86±0.45mm); *B. u.*, ウスリーマルハナバチ *B. ussurensis*, (11.59±0.54mm); *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *B.*

honshuensis, (10.74±0.27mm); *B. b.*, ヒメマルハナバチ *B. beaticola beaticola*, (8.55±

0.30mm); *B. hy.*, オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*, (8.38±0.30mm).

表 4-4. 花筒長（CTL）に対する各要因の影響を評価するために行った GLM の結果

説明変数	回帰係数の推定値	回帰係数の標準誤差	χ^2 値	P
切片	11.13	0.58	231.21	***
訪花者の口吻長	0.13	0.02	39.46	***
葉全長	0.02	0.004	44.14	***
標高	-0.0005	0.0002	7.92	0.049*

確率分布は正規分布を使用し，リンク関数には恒等リンク関数を用いた．*: $P < 0.05$, ***:

$P < 0.001$.

(a)



(b)

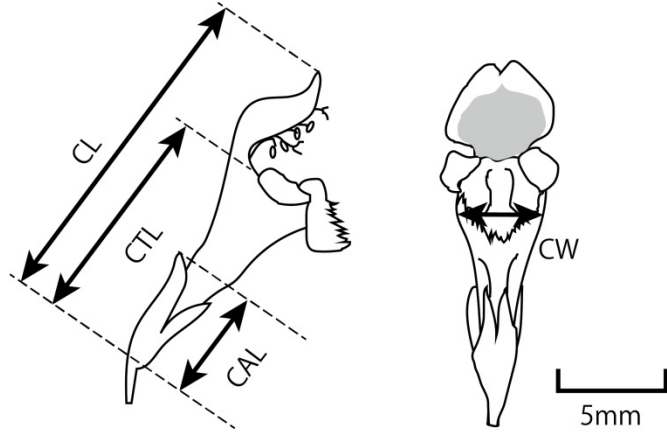


図4-1. (a) ウツボグサ *Prunella vulgaris* の花序. (b) 計測した花の形態. CL, CTL, CW, と CAL はそれぞれ ‘花冠全長 (corolla length)’ , ‘花筒長 (corolla tube length)’ , ‘花冠口幅 (corolla width)’ および ‘萼全長 (calyx length)’ , を示す.

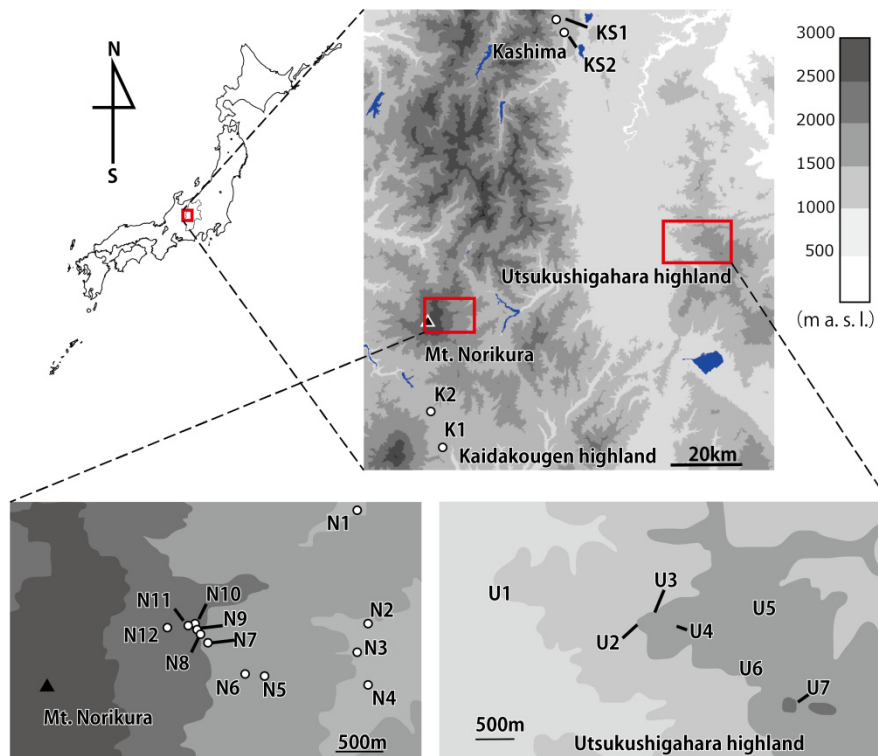


図4-2. 調査地の位置。乗鞍岳12ヶ所、美ヶ原高原7ヶ所と御嶽山2ヶ所の計21ヶ所で調査を行った。

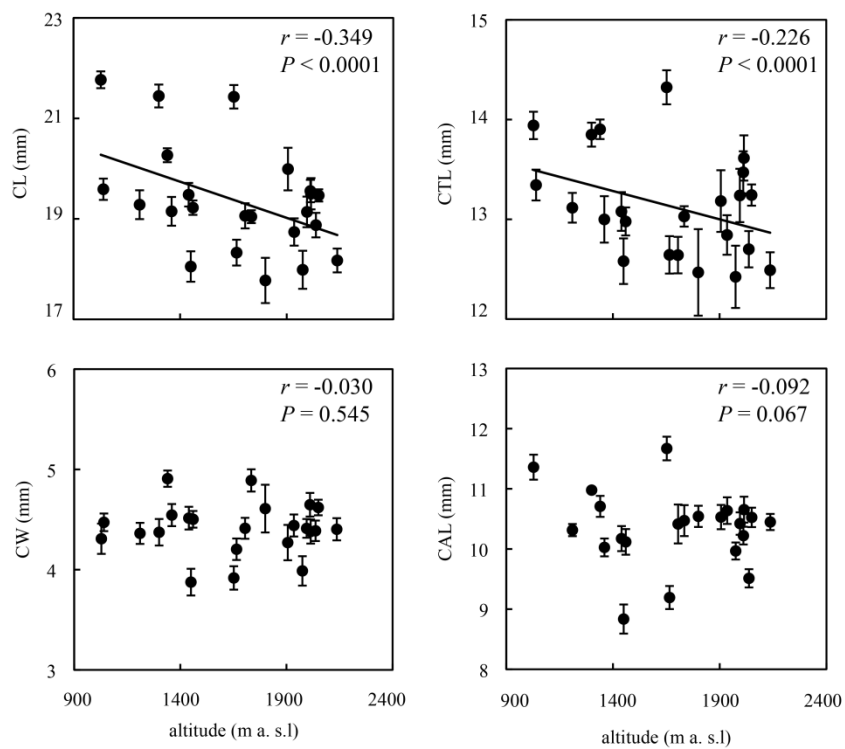


図4-3. 標高による各花形態(CL, 花冠全長; CTL, 花筒長; CW, 花冠口幅; CAL 萼全長; 図4-1を参照)の変異. それぞれの点は調査を行ったウツボグサ集団での形態長の平均値を示す. エラーバーは標準誤差を示す.

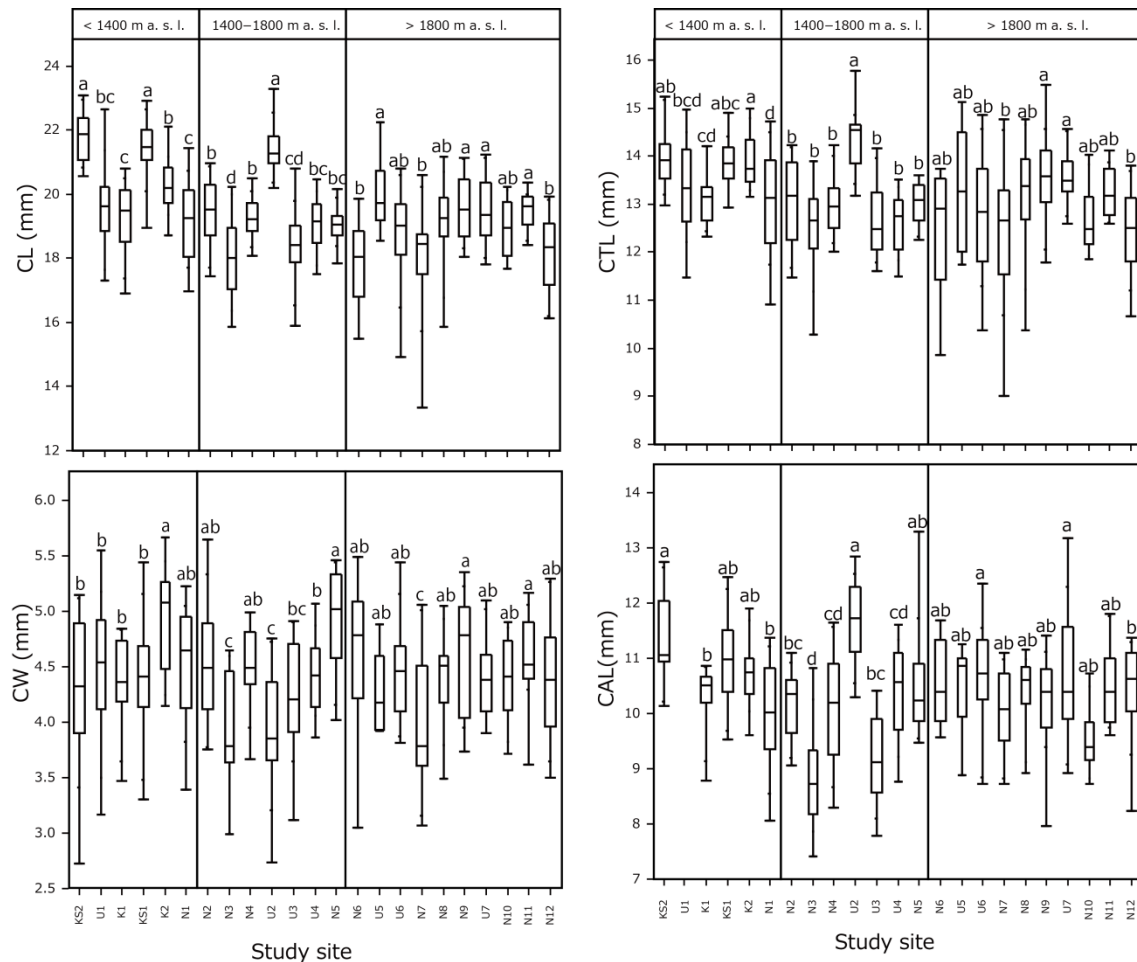


図4-4. ウツボグサの花形態の箱ひげ図. CL, 花冠全長; CTL, 花筒長; CW, 花冠口幅; CAL 萼全長; 図4-1を参照. 箱の下端は第1四分位点をしめし, 中央の線は中央値, そして箱の上端は第3四分位点. ヒゲの下端と上端はそれぞれ最小値と最大値を示す. 各花形態は, 3つの標高区分の間で平均値が有意に異なった ($P < 0.005$; ANOVA, 本文を参照). 各花形態は標高域内でも集団ごとに変異が見られた ($P < 0.005$; ANOVA, 本文を参照). ヒゲ上端に書かれているアルファベットは標高域内の花形態の比較結果を示し, アルファベットが異なる集団間で有意差がある ($P < 0.05$; TukeyのHSD 検定).

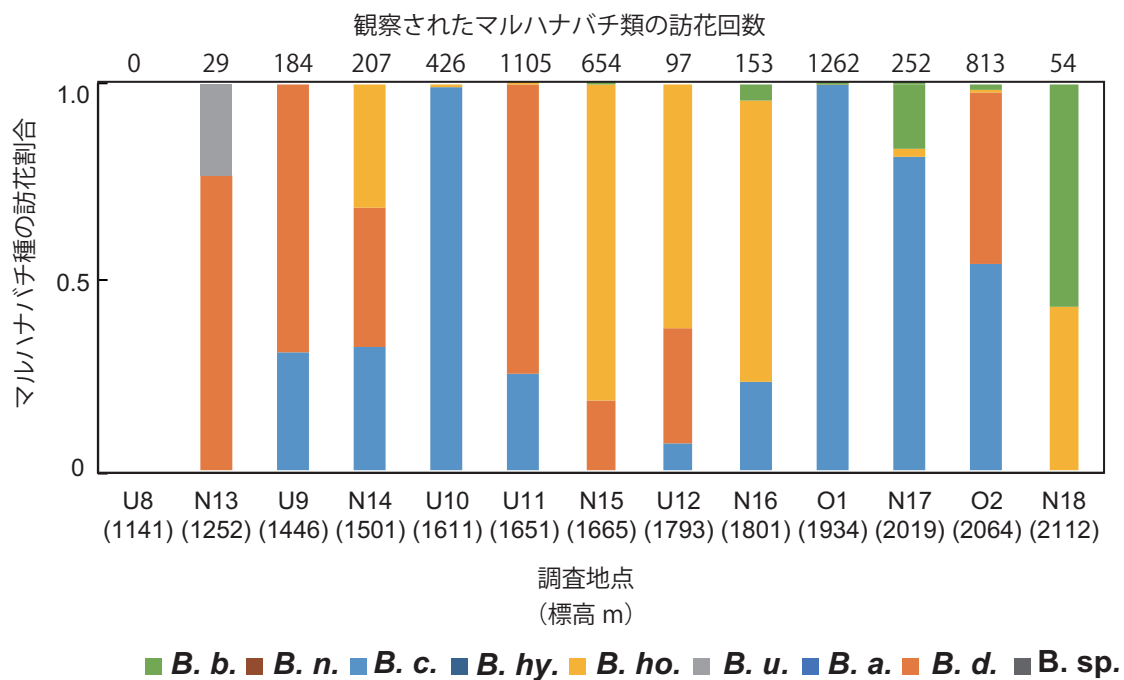


図 4-5. 調査場所ごとの訪花マルハナバチ種組成. 花期の最盛期に訪花観察を行い, 正当訪花を行ったものを訪花者として記録した. *B. b.*, ヒメマルハナバチ *B. beaticola beaticola*; *B. n.*, ニッポンヤドリマルハナバチ *B. norvegicus japonicus*; *B. c.*, ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*; *B. hy.*, オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*; *B. ho.*, ミヤママルハナバチ *B. honshuensis*; *B. u.*, ウスリーマルハナバチ *B. ussurensis*; *B. a.*, コマルハナバチ *B. ardens ardens*; *B. d.*, トラマルハナバチ *B. diversus diversus*.

総合考察

本研究では、マルハナバチ類とマルハナバチ媒植物の関係について、まず高標高域においてマルハナバチ群集としての平均体サイズが小型化していること（1章）、そしてそれをもたらす要因として、高標高域においてマルハナバチ類の種数が減少し、小型種が優占していることを明らかにした（2章）。一方、このような高標高域におけるマルハナバチ種構成の単純化にもかかわらず、マルハナバチ媒植物の地域内種多様度は、高標高域においても高いレベルを保っていることを示した（3章）。最後にマルハナバチ媒植物のウツボグサについて、花サイズが高標高域において小型化していることを明らかにし、マルハナバチ類の小型化との関連について考察した（4章）。

日本の亜高山帯から高山帯にかけては、寒冷なため生息できるハナバチ類が限定されている。しかし、マルハナバチ類は例外的に耐寒性が強く、この標高域に分布するほぼ唯一のハナバチ類である。したがって、上記の本研究の結果は、単にマルハナバチ類とマルハナバチ媒植物の関係というだけでなく、日本の高地における送粉共生系の全体像を理解する上で重要な知見を含むものといえる。日本の高地において、複雑な花の構造を持ち送粉のほとんどをハチ目に頼るハチ媒植物は、特定のハチ種（ヒメマルハナバチ）へ送粉を強く依存していると考えられる。この総合考察では、高山において特定の訪花者に依存していることが、植物の群集構造と花形態に及ぼす影響について議論したい。

まず、なぜ高標高域でマルハナバチ類の種数が減少し、小型種が優占分布しているのかについて考察する。乗鞍岳には8種のマルハナバチ類が分布していたが、標高2,000m以上においては、ほぼヒメマルハナバチ1種のみが分布していた（1章、2章）。このような現象は、日本以外ではアメリカのロッキー山脈でも生じており、ヒメマルハナバチと同様にコマルハナバチ亜属（*Pyrobombus*）に属する *B. sylvicola* がロッキー山脈の高山帯（標高3,485m以上）で優占している（Pyke et al. 2012）。通常、マルハナバチ類のコロニーは次世代の女王と雄を生産するために長い活動時期を要する。春先に女王が単独で営巣を開始し、多くのワーカーを生産した後、晩夏から秋にかけて女王と雄を生産するというのが、低標高域におけるコロニーの生活環となっている。一方、標高2,000m以上では、植物の開花時期が短い夏期に限定されており、低標高域と比べて短期間にコロニーの生活環をまわす必要がある。このような環境においては、特殊化した（短期間に圧縮された）生活環をもった北方系の種のみが生き延びることができると考えられる。実際に、ロッキー山脈の例でも、*B. sylvicola* は高緯度地域に多く分布し、*B. sylvicola* の分布の南限に位置するコロラドでは、山の上部に分布が集中している（Pyke et al. 2012）。乗鞍岳に分布するマルハナバチ類の中では、ヒメマルハナバチも、その分布が周北極型で、短い生

活環をもっている。このため、ヒメマルハナバチのみが高標高に分布していたと考えられる。

次に、送粉を行う動物種が少ない状況では、植物の多様度が低下することが予想されるが、意外なことに、マルハナバチ種数の少ない高標高域においても、マルハナバチ類の訪花した植物の種数は他の標高域と比べ減少することがなかった（3章）。これは、基本的に日本の高山のハチ媒植物は口吻の短いハチを送粉者として利用できるもののみが生き残っているためだと考えられる。本研究で高標高に分布していたハチ媒植物の場合、長い距を持ち口吻の長さが12mm以上ないと吸蜜できないような植物はヤマオダマキ1種のみであり、多くは開放的な花を持っていた（表2-4、図2-7）。高標高域でみられた16種中7種は皿状の開放的な花を持ち、筒状の花筒を持つチシマギキョウなど4種も容易に潜り込める広い花筒をもつものが分布していた。トリカブト属の花は複雑が構造をしており、長い口吻を持つナガマルハナバチ（平均16.82mm、表1-3、図1-3）に好まれるが（表2-4、図2-7）、花に潜り込むことが可能であり、実際にヒメマルハナバチの訪花も観察されている（表2-4、図2-7）。また、アザミ属やマメ科の花でも極端に長い花筒を持つものはなく、様々なマルハナバチ類に利用された（図2-7）。

一般に、植物種間で送粉者を共有する場合、異種の花粉が柱頭に運ばれることで受粉が阻害され、送粉者をめぐる種間競争が激化するなど、多くのデメリットがある。そのため、植物は特定の送粉者に特殊化したり、植物種間で開花時期をずらしたりするなどの対策をしている。では、本研究で、多数種のマルハナバチ媒植物が、ほぼヒメマルハナバチ1種に送粉を依存する状態で共存していた高標高域において、植物は交雑や競争を避けるために具体的にどのような対策をしているのだろうか。

送粉者を共有する植物が、異種花粉が柱頭に付着する悪影響を避ける方法はいくつか考えられる。まず一つ目は開花時期や開花時刻をずらすことで、時間的に送粉者を分ける方法だが、高標高域においては、開花できる時期や時刻が限られており、時間的なすみ分けは実現しづらいと考えられる。実際に、乗鞍岳の高標高域でも、ウツボグサなどの初夏に開花する植物とサラシナショウマなどの秋に開花する植物がほぼ同時期に開花するような、花期の圧縮現象が見られる。また、高山帯では同種の植物内でも、雪解け時期により花期がずれることが知られていることから（Kudo & Hirao 2006）、高山帯の植物は限られた期間に開花できるタイミングで次々と花を咲かせる生存戦略をとっており、送粉者を時間的に使い分けることは生じにくいと考えるのが妥当である。

異種花粉が柱頭に付着することに対しての2つ目の適応は、送粉者の体上において花粉を付着させる部位を違える方法である。送粉者を共有する場合、虫体に花粉を付着させる部位が、植物種ごとに異なっている場合が知られているが、本研究においては、植物種ご

とに虫体のどの部分に花粉を付着させるかというデータを取得していないので、ここでは結論づけることはできない。しかし、訪花者相の乏しい高山では、訪花者相の豊富な中標高に比べて、より顕著に訪花者の体に花粉をつける位置を使い分けている可能性があり、今後さらなる研究が必要である。

異種花粉の悪影響を防ぐ三つ目の方法は、そもそも他家受粉を放棄し、自殖性を発達させることである。Tomono and Sota (1997) が、本研究がおこなわれたのと同じ乗鞍岳において高標高域に分布する植物の花に袋掛けをすることで自動自家受粉率を調査したところ、数種の草本植物が高率で自動自家受粉を行っていることが判明した。今後、低標高との比較も行い、高標高における自殖性の進化について調べる必要があるだろう。

高標高域で、多数のマルハナバチ媒植物が共存し得ている別のメカニズムとして、送粉者の行動が、複数の植物種における送粉者の共有を可能にしていることも考えられる。マルハナバチ類は、個体ごとに特定の植物種の花を連続的に訪花する定花性をもつことが知られており、そのことが異種植物間の花粉の行き来を制限している可能性である。すなわち、ヒメマルハナバチは、種としては多数の植物種を利用しているが、個体レベルで見た場合、各個体はそれぞれ少数の特定の植物に訪花しており、そのことが、植物の送粉者の共有を可能にしているのかもしれない。

ヒメマルハナバチ 1 種が優占することで、マルハナバチ群集としての平均体サイズは、高標高域で小型化していた (1 章)。このような、送粉者の種が限られる状況の中では、植物の花形態はその送粉者に合わせて変化することが考えられる。実際、ウツボグサの花サイズは高標高域で小型化していた (4 章)。花サイズと送粉者の体サイズのマッチングが花の適応度に影響することも示されていることから (Kuriya et al. 2015)、高標高で見られるウツボグサの小型化にヒメマルハナバチが関与した可能性は高い。

また、高標高でハチ種が少ないことにより、ヒメマルハナバチの訪花行動が変化し、そのことが花サイズの小型化をより促す結果になっている可能性がある。マルハナバチ類においては、競争関係にある近縁種の存在がその訪花行動に影響することが知られている

(Inouye 1978)。口吻の長いハチ種がいる場合には、小型の口吻の短いハチ種は、長い花筒や距をもつ花には訪花しない傾向がある。ウツボグサに対して、中標高域ではトラマルハナバチなどの口吻が長いマルハナバチ類が主に訪花しており、ヒメマルハナバチはバラ科の花やキク科の花に訪花していた。一方、高標高域においては、おそらく口吻の長い他のハチが少ないため、長い花筒を持つウツボグサの花にもヒメマルハナバチが訪花していた。さらに、そのような場所ではヒメマルハナバチはしばしばウツボグサに対して盗蜜を行っており、このことが花の小型化に一役買っていると考えられる。

最後に、地球温暖化が、地域レベルでの標高（または緯度）変化に伴う生物の種の分布に及ぼす影響については、最近注目されている（Sanders and Rahbek 2012）。しかし、送粉共生系について、標高変化に伴う種の分布の変化にたいする研究が行われた例は少ない。気候変動にあたっての山岳植物の効果的な保全管理のためにも、異なる標高間での送粉者の分布や送粉効率を明らかにしておくことは重要である。地球温暖化が生物多様度を与える影響についてのこれまでの研究では、温暖化が直接、種や地域レベルの生存に悪影響を与え、多様度の減少を招くことに焦点が当てられていた（Gottfried et al. 2012; Pauli et al. 2012）。一方で、地球温暖化の影響は、単純に気温が上昇するだけではなく、生態系に関わる生物の種組成自体も変化させ得る。本研究では、送粉者の減少が植物の多様度に及ぼす影響について検討した。その結果、ハチ相の単純化が、必ずしも植物の種多様度を減少させるわけではないことが明らかになった一方で、高山においては、一種類のマルハナバチ類がマルハナバチ媒植物の送粉のほとんどを担っていることが示唆された。もしヒメマルハナバチ自体が、温暖化のために絶滅した場合、マルハナバチ媒植物の生存には大きな影響が出ることが予想される。将来、温暖化に直面した時に、送粉者の絶滅を介して高標高域の植物にはどのような影響が現れるのだろうか。それを明らかにするためには、それぞれの植物がどの送粉者に送粉を依存しているのか、自殖の程度はどうか、さらには代替となる送粉者は存在しているのか、などについて、本研究の結果を踏まえて長期的にモニタリングしていく必要があるだろう。

謝辞

本研究をまとめあげるにあたって終始親身なご助言と暖かいご支援をいただいた信州大学理学部市野隆雄教授に心より感謝申し上げます。遅々として進まない状況の中にあっても、見守ってくださったおかげで、前進することができました。

平尾章博士，上田昇平博士，服部充博士にはサンプル採集，野外での観察，解析手法に関して様々な助言をいただきました。須賀丈博士，田中洋之博士には調査にご同行いただき様々な励ましとご助言をいただきました。また，中瀬悠太博士には新たな観点から様々な提案と助言をいただきました。これらの方々に厚く御礼申し上げます。

本論文の審査過程において数々のご助言とご指導を賜った信州大学理学部の高橋耕一教授，東城幸治教授，島野光司准教授，北海道大学地球環境科学院の工藤岳准教授に厚く御礼申し上げます。また，日頃より励ましの言葉をいただき，相談を親身にうけてくださいました高梨功次郎准教授，伊藤靖夫准教授，佐藤利幸教授に厚く感謝いたします。示唆に富む発見とデータの蓄積をしてくださった長野祐介氏ならびに栗谷さと子氏に御礼申し上げます。また，日頃の研究活動においてセミナーや日常の雑談を通じて意見をくださった市野研究室の皆さまに感謝します。

学部から修士にかけて苦楽を共にし，卒業後も支えてくれた朝倉瑞樹氏ならびに朝倉（旧姓 早川）美波氏に心から感謝します。また，学部入学時に資金援助をくださった宮本明美氏にも感謝します。彼女の支援があったからこそ学部時代に登山と勉学の両方に取り組むことができました。そのおかげで，このような山岳での研究が行えました。

最後に研究生活を送ることを理解し根気よく支えてくれた両親，ならびに兄弟姉妹にこの場を借りてお礼を申し上げます。特に父，母，姉の望には，資金面での多大な支援をいただきました。その支えがあったからこそ，研究に打ち込む時間を捻出し論文を書き上げるに至りました。妹の恵には日頃から議論と励ましをいただきました，ここにお礼を申し上げますとともに，彼女自身の活躍を祈ります。

摘要

生物の種間関係は多くの場合、多対多の関係であり、同一機能群内の関係と機能群間の関係の複雑な相互作用の中で成り立っている。本研究の目的は、一方の機能群の種群の変化が、他方の種群にどう影響するかについて、種多様度の側面と進化の側面からアプローチすることである。本研究では、山岳地域における重要な送粉昆虫であるマルハナバチ類と、それに送粉されるマルハナバチ媒植物に着目し、標高の変化に伴う相互作用の動態を明らかにするとともに、マルハナバチ類の種構成が標高によって変化することが、植物の種多様度および花形態の進化にどのように影響するかを示した。

まず、マルハナバチ類の種構成が標高に伴って変化し、それによってマルハナバチ群集としての平均体サイズが標高間で変わることを確認した（1章，2章）。1章では、マルハナバチ種間での口吻長の違いを明らかにするため、上高地の標高 1,500m–2,500m において、多様な植物に訪花したマルハナバチ類を捕獲し、形態計測を行った。その結果、口吻長はマルハナバチ種間で顕著に異なっていること、またマルハナバチ群集としての平均口吻長が場所間、標高間、訪花植物種間で変化していることが明らかになった。このようなマルハナバチ類の口吻長の変化は、マルハナバチ類の種内変異によってではなく、場所ごとに分布するマルハナバチ類の種構成が異なることによって生じていた。

続いて2章では、標高によるマルハナバチ類の種構成の変化を、より幅広い標高域で明らかにするため、乗鞍岳の標高 700m–2,700m において、マルハナバチ類とその訪花植物を調査した。確認された8種のマルハナバチ類は、種ごとに分布する標高が異なっており、その結果、マルハナバチ類の種構成も標高に伴って変化していた。特に高標高域（1,900m～2,700m）ではマルハナバチ類の種構成が単純化し、小型のヒメマルハナバチが優占していた。その結果、マルハナバチ群集としての平均体サイズは、高標高域で小型化していることが明らかになった。ヒメマルハナバチは、高山の短い夏に集中的に活動し、生殖個体を早い時期に生産する、寒冷地適応型の短い生活環をもっていることを確認した。さらに、植物種を、訪花したマルハナバチ類の種構成によってクラスター解析でグループ分けした結果、各グループに属する植物種は、口吻長の似たマルハナバチ種に訪花されていることが明らかになった。

3章では、高標高域でマルハナバチ類の種多様度が下がるという2章の結果を受けて、それが植物の種多様度におよぼす影響を調べた。特定のマルハナバチ種と強い関係を持つ植物種が多い場合、マルハナバチ類の種多様度の減少は、マルハナバチ媒植物の種多様度の低下をもたらすと予想される。しかし、実際には高標高域でマルハナバチ媒植物の種多様度（ α 多様度，地域内多様度）は低下していなかった。具体的には、線形混合モデル（LMM）により種多様度に影響をおよぼす要因を推定したところ、マルハナバチ類の種多様度は標

高に強く影響され、高標高ほど低くなっていた。その一方で、マルハナバチ媒植物の種多様度は、標高にも、マルハナバチ類の種多様度にも影響されていなかった。このことは、高標高域ではヒメマルハナバチが多くの植物種に訪花し、ジェネラリスト送粉者として機能しているため、送粉者不足によって植物の多様度が低下することはないことを示唆している。さらに、高標高域に分布するマルハナバチ媒植物は、短い花筒を持つ種がほとんどであったことから、小型のヒメマルハナバチに適応した花形態をもつ種のみが分布していると考えられる。

4 章では、標高に伴ったマルハナバチ類の種構成の変化が、花サイズにおよぼす進化的な影響を検証した。具体的には、幅広い標高域（標高約 1,000m–2,100m）に分布するウツボグサ 1 種に着目し、種内での標高に伴う花サイズの変化を調べた。送粉者の口吻長と植物の花筒長とのサイズマッチングは、送粉成功率、ひいては植物の適応度に直接影響する。このため、小型のヒメマルハナバチが優占する高標高域では、ウツボグサの花筒長は短くなると予想される。そこで、ウツボグサの花筒長に影響をおよぼす要因を一般化線形モデル（GLM）により推定した。その結果、場所ごとのウツボグサの花筒長は、その場所の訪花マルハナバチ類の平均口吻長と強く相関し、標高とは弱く相関していた。このことは、高標高域での小型ヒメマルハナバチの優占が、ウツボグサの花の小型化の要因になっていることを示している。

以上の結果から、本州中部の高標高域に分布する多くのマルハナバチ媒植物にとってヒメマルハナバチがほぼ唯一の送粉者であることが明らかになった。また、このような高標高域における送粉者の種多様度の減少は、植物の種多様度を必ずしも減少させるわけではないことも明らかにした。さらに、高標高域における送粉者サイズの小型化に対応して、花サイズの小型化が起こっていることを示した。これらの結果は、将来の環境変動によりヒメマルハナバチの地域的な絶滅が起こった場合、少なくとも本州中部の高標高域においては、少なからぬ数の植物種が消失しかねないことを示唆している。

参考文献

- Alexandersson R, Johnson SD (2002) Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (*Iridaceae*). *Proc of the R Soc B-Biol Sci* 269:631–636.
- Anderson B, and Johnson SD (2008) The geographical mosaic of coevolution in a plant-pollinator mutualism. *Evolution* 62:220–225.
- Arroyo MTK, Primack R, Armesto J (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination Mechanisms and Altitudinal Variation. *Am J Bot* 69:82–97.
- Barth FG (1985) *Insects and Flowers: The biology of partnership*. Princeton University Press.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431–433.
- Bascompte J, Jordano P, Melian CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc Natl Acad Sci* 100:9383–9387.
- Benkman CW (1999) The selection mosaic and diversifying coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Am Nat* 153:S90–S91.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemuller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J, Kunin WE (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313:351–354.
- Bingham RA, Orthner AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature* 391: 238–239.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24:127–135.
- Carvell C, Roy DB, Smart SM, Pywell RF, Preston CD, Goulson D (2006) Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biol Conserv* 132:481–489.
- Chittka L, Thomson JD (2001) *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Corbet SA, Williams IH, Osborne JL (1991) Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European community. *Bee World* 72:47–59.
- Darwin C (1862) On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects: and on the good effects of intercrossing. John Murray, London.
- Delaplane KS, Mayer DR, Mayer DF (2000) Crop pollination by bees. CABI pub, New York.
- Dohzono I, Suzuki K (2010) Morphological and genetic differentiation in *Isodon umbrosus* by altitudinal variation in bumblebee pollinator assemblages. *Plant Species Biol* 25:20–29.
- Dohzono I, Suzuki K, Murata J (2004) Temporal changes in calyx tube length of *Clematis* spp. (*Ranunculaceae*): a strategy for pollination by two bumble bee species with different proboscis lengths. *Am J Bot* 91: 2051–2059.
- 堂園いくみ, 日江井香弥子, 鈴木和雄 (2008) マルハナバチが形づくる花のかたち：マルハナバチ送粉系における花形態の多様化. 共進化の生態学：生物種間相互作用がおりなす多様性 (種生物学会 編). 文一総合出版, 東京, pp 20–50.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:375–403.
- Fontaine C, Dajoz I, Meriguet J, Loreau M (2006) Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLOS Biol* 4:129–135.
- Galen C (2000) High and dry: drought stress, sex allocation trade offs, and selection on flower size in the alpine wildflower *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *Am Nat* 156:72–83.
- Galen C, Newport MEA (1987) Bumblebee behavior and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Oecologia*, 74:20–23.
- Gottfried M, Pauli H, Futschik A, Akhalkatsi M, Barancok P, Alonso JLB, Coldea G, Dick J, Erschbamer B, Calzado MRF, Kazakis G, Krajci J, Larsson P, Mallaun M, Michelsen O, Moiseev D, Moiseev P, Molau U, Merzouki A, Nagy L, Nakhutsrishvili G, Pedersen B, Pelino G, Puszcz M, Rossi G, Stanisci A, Theurillat JP, Tomaselli M, Villar L, Vittoz P, Vogiatzakis I, Grabherr G (2012) Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nat Clim Chang* 2:111–115.

- Goulson D, Lye GC, Darvill B (2008) Decline and conservation of bumblebees. *Annu Rev Entomol* 53:191–208.
- 林弥荣 (1989) 山溪ポケット図鑑 1：野に咲く花. 山と溪谷社, 東京.
- 林弥荣, 古里和夫 (1986) 原色世界植物大圖鑑. 北隆館, 東京.
- Hegland S, Totland O (2008) Is the magnitude of pollen limitation in a plant community affected by pollinator visitation and plant species specialization levels? *Oikos*, 117:883–891.
- Heinrich B (1976) Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. *Ecology* 57:874–899.
- Herrera CM, Castellanos MC, Medrano M (2006) Geographic context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. In: Harder LD, Barrett SC (Ed) *Ecology and Evolution of Flowers*, Oxford University Press, Oxford, pp 278–294.
- Inoue K, Amano M (1986) Evolution of *Campanula punctata* Lam in the Izu islands: changes of pollinators and evolution of breeding systems. *Plant Spec Biol* 1:89 – 97.
- 井上民二 (1993) 送粉共生系における形質置換と共進化. 花に引き寄せられる動物：花と送粉者の共進化 (井上民二・加藤真 編). 平凡社, 東京, pp 137–173.
- Inoue M, Yokoyama J (2006) Morphological variation in relation to flower use in bumblebees. *Entomol Sci* 9:147–159.
- 伊藤誠夫 (1991) 付・日本産マルハナバチの分類・生態・分布. マルハナバチの経済学 (ベルンド, ハイニンリッチ [加藤真・市野隆雄・角谷岳彦 訳, 井上民二 監訳]) . 文一総合出版, 東京, pp 258–292.
- Johnson SD, Steiner KE (1997) Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution* 51:45–53.
- Jump AS, Mátyás C, Peñuelas J (2009) The altitude–for–latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends Ecol Evol* 24:694–701.
- Kameyama Y, Kudo G (2009) Flowering phenology influences seed production and outcrossing rate in populations of an alpine snowbed shrub, *Phyllodoce aleutica*: effects of pollinators and self-incompatibility. *Ann Bot* 103:1385–1394.

- Kato M, Matumoto M, Kato T (1993) Flowering phenology and anthophilous insect community in the cool temperate subalpine forests and meadows at Mt. Kusigata in the central part of Japan. *Contr Biol Lab Kyoto Univ* 28:119–172.
- Kearns CA, Inouye DW (1994). Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *Am J Bot* 81: 1091–1095.
- Krebs CJ (1998) Ecological methodology. 2nd edn. Wesley Longman, Inc, New York, pp 387–389.
- Kremen C, Williams NM, Thorp RW (2002) Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proc Natl Acad Sci* 99:16812–16816.
- Kudo G, Hirao AS (2006) Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts. *Popl Ecol* 48:49–58.
- 栗谷さと子 (2012) ウツボグサの花サイズにおける標高間変異に送粉者相の違いがおよぼす影響. 信州大学大学院工学系研究科地球生物圏科学専攻 修士論文.
- Kuriya S, Hattori M, Nagano Y, Itino T (2015) Altitudinal flower size variation correlates with local pollinator size in a bumblebee - pollinated herb, *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae). *J Evol Biol* 28:1761–1769.
- Medel R, Valiente A, Botto M, Carvallo C, Perez G, Pohl FN, Navarro L (2007) The Influence of Insects and Hummingbirds on the Geographical Variation of the Flower Phenotype in *Mimulus luteus*. *Ecography* 30:812–818.
- Memmott J, Waser NM, Price MV (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 271:2605–2611.
- Miller-Struttmann NE, Galen C (2014) High-altitude multi-taskers: bumble bee food plant use broadens along an altitudinal productivity gradient. *Oecologia* 176:1033–1045.
- Miller-Struttmann N, Geib J, Franklin JD, Kevan PG, Holdo RM, Ebert-May D, Lynn AM, Kettenbach JA, Hedrick E, Galen C (2015) Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science* 349:75–78.
- 長野祐介 (2011) ヤマホタルブクロにおける標高傾度に沿った花サイズと送粉者種構成の変異. 信州大学大学院理工学系研究科 修士論文.

- Nagano Y, Abe K, Kitazawa T, Hattori M, Hirao AS, Itino T (2014) Changes in pollinator fauna affect altitudinal variation of floral size in a bumblebee pollinated herb. *Ecol Evol* 4: 3395–3407.
- Noland HM (2004) Flower size preferences of the honeybee (*Apis mellifera*) foraging on *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae). *Evol Ecol Res* 6:777–782.
- Oksanen J, Guillaume BF, Kindt F, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solmos PM, Stevens HH, Wagner H (2013) *vegan: Community Ecology Package* version 2.9-9. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. (Accessed 20 November 2014).
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 121:321–326.
- Osborne JL, Clark SJ, Morris RJ, Williams IH, Riley JR, Smith AD, Reynolds DR, Edwards AS (1999) A landscape study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *J Appl Ecol* 39: 519–533.
- Pauli H, Gottfried M, Dullinger S, Abdaladze O, Akhalkatsi M, Alonso JLB, Coldea G, Dick J, Erschbamer B, Calzado RF, Ghosh D, Holten JI, Kanka R, Kazakis G, Kollar J, Larsson P, Moiseev P, Moiseev D, Molau U, Measa JM, Nagy L, Pelino G, Puscas M, Rossi G, Stanisci A, Syverhuset AO, Theurillat JP, Tomaselli M, Unterluggauer P, Villar L, Vittoz P, Grabherr G (2012) Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* 336:353–355.
- Ploquin EF, Herrera JM, Obeso JR (2013) Bumblebee community homogenization after uphill shifts in montane areas of northern Spain. *Oecologia* 173:1649–1660.
- Pyke GH (1982) Geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. *Ecology* 63:555–573.
- R Core Team (2013) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ridenhour B J (2005) Identification of selective sources: partitioning selection based on interactions. *Am Nat* 166:12–25.
- Sanders NJ, Rahbek C (2012) The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography* 35:1–3.
- Scheper J, Reemer M, van Kats R., Ozinga WA, van der Linden GTJ, Schaminee JHJ, Siepel H, Kleijn D (2014) Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key

- factor driving wild bee decline in The Netherlands. *Proc Natl Acad Sci* 111:17552–17557.
- Schmitt J (1980) Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution* 934–943.
- Stebbins GL (1989) Adaptive shifts toward hummingbird pollination. In: Bock JH, Linhart YB (ed) *The evolutionary ecology of plants*. West view Press, Boulder, pp 39–60.
- Stebbins GL (1970) Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Ann Rev Ecol Syst* 1:307–326.
- 須賀丈 (2006) マルハナバチの分布から見た信州の里山. 長野県環境保全研究所研究プロジェクト成果報告書 5:45–50
- 須賀丈, 前河正昭 (2001) 長野県のマルハナバチ群集: その分布概要と地理情報システムをもちいた生息地域選好性の評価の試み. 長野県自然保護研究所紀要 4, 1:207–222.
- Suzuki K (1992) Bumblebee pollinators and pollination ecotypes of *Isodon umbrosus* and *I. shikokianus* (Laminaceae). *Plant Spec Biol* 7:37–48.
- Suzuki K, Dohzono I, Hiei K (2007) The evolution of pollinator generalization in bumblebee-pollinated plants. *Plant Spec Biol* 22:141–159.
- Thompson JN (1994) *The coevolutionary process*. The university of Chicago Press, Chicago.
- Thompson JN (2001) The geographic dynamics of coevolution. In: Fox CW, Roff DA, Fairbairn DJ (ed) *Evolutionary ecology: concepts and case*. Oxford University Press, New York, pp 331–343.
- Thompson JN (2005) *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Toju H (2007) Interpopulation variation in predator foraging behaviour promotes the evolutionary divergence of prey. *J Evol Biol* 20:1544–1553.
- Toju H, Sota T (2006) Imbalance of predator and prey armament: geographic clines in phenotypic interface and natural selection. *Am Nat* 167:105–117.
- Tomono T, Sota T (1997) The life history and pollination ecology of bumblebees in the alpine zone of central Japan. *Japan J Ent* 65:237–255.
- Vermeij GJ (1987) *Evolution and escalation*. Princeton University Press, New Jersey.

- Vermeij GJ (1994) The evolutionary interaction among species—selection, escalation, and coevolution. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 25:219–236.
- Waser NM, Ollerton J (2006) Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago.
- 鷲谷いづみ, 鈴木和雄, 加藤真, 小野正人 (1997) マルハナバチハンドブック. 文一総合出版, 東京.
- Westerbergh A, Saura A (1994) Gene flow and pollinator behaviour in *Silene dioica* populations. *Oikos* 71:215–224.
- Williams PH (1998) An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bull Nat Hist Mus (Entomol)* 67:79–152.
- Williams PH, Osborne JL (2009) Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie* 40:367–387.
- 横山潤 (2008) 生物のつながりが多様化を加速する—植物と他の生物の生物間相互作用と共進化—. 共進化の生態学：生物間相互作用が織りなす多様性 (横山潤, 堂園いくみ 責任編集). 文一総合出版, 東京, pp 7–18.
- Yumoto T (1986) The ecological pollination syndromes of insect-pollinated plants in an alpine meadow. *Ecol Res* 1:83–95.
- Zuur A, Ieno EN, Walker N, Savelieve AA, Smith GM (2009) Mixed-effect s models and extensions in ecology with R, 1st edn. Springer, New York.

付表

付表 1. 観察されたマルハナバチ類

マルハナバチ種	略記	観察された個体数
<i>Bombus beaticola beaticola</i>	<i>B. b.</i>	321
<i>Bombus honshuensis</i>	<i>B. ho.</i>	121
<i>Bombus diversus diversus</i>	<i>B. d.</i>	94
<i>Bombus hypocrita hypocrita</i>	<i>B. hy.</i>	83
<i>Bombus ardens ardens</i>	<i>B. a.</i>	66
<i>Bombus consobrinus wittenburgi</i>	<i>B. c.</i>	49
<i>Bombus norvegicus japonicus</i>	<i>B. n.</i>	8
<i>Bombus ussurensis</i>	<i>B. u.</i>	6
<i>B. sp.*</i>		17

*,種レベルまで同定できなかったマルハナバチ属 (*Bombus*)

付表 2. マルハナバチが訪花した植物種

植物種番号	植物種名	訪花したマルハナバチ類の個体数
1	<i>Cirsium fauriei</i>	119
2	<i>Cirsium norikurense</i>	64
3	<i>Rubus parvifolius</i>	63
4	<i>Trifolium pratense</i>	54
5	<i>Trifolium refens</i>	32
6	<i>Rubus vernus</i>	27
7	<i>Prunella vulgaris</i>	24
8	<i>Cirsium macrospicatum</i>	23
9	<i>Impatiens textori</i>	22
10	<i>Lamium album</i>	22
11	<i>Campanula punctata</i>	21
12	<i>Isodon shikokianus</i>	21
13	<i>Cirsium nipponicum</i>	20
14	<i>Cirsium japonicum</i>	19
15	<i>Aconitum nipponicum</i>	16
16	<i>Clinopodium macranthum</i>	15
17	<i>Rubus crataegifolius</i>	15
18	<i>Gaultheria miqueliana</i>	14
19	<i>Clematis apiifolia</i>	13
20	<i>Cirsium makinoanum</i>	12
21	<i>Lespedeza bicolor</i>	12
22	<i>Rubus koehneanus</i>	12
23	<i>Melampyrum laxum</i>	11
24	<i>Thymus quinquecostatus</i>	9
25	<i>Clematis stans</i>	8
26	<i>Lonicera japonica</i>	8
27	<i>Gentiana algida</i>	7
28	<i>Hosta sieboldiana</i>	7
29	<i>Cimicifuga simplex</i>	6

30	<i>Epilodium angustifolium</i>	6
31	<i>Fagopyrum esculentum</i>	6
32	<i>Cirsium purpuratum</i>	5
33	<i>Pedicularis yezoensis</i>	5
34	<i>Impatiens noli-tangere</i>	4
35	<i>Polygonum thunbergii</i>	4
36	<i>Solidago virga-aurea</i>	4
37	<i>Aster ageratoides</i>	3
38	<i>Campanula lasiocarpa</i>	3
39	<i>Commelina communis</i>	3
40	<i>Corydalis ochotensis</i>	3
41	<i>Paederia scandens</i>	3
42	<i>Rubus illecebrosus</i>	3
43	<i>Aquilegia buergeriana</i>	2
44	<i>Geranium eriostemon</i>	2
45	<i>Geranium thunbergii</i>	2
46	<i>Aster glehnii</i>	1
47	<i>Astilbe thunbergii</i>	1
48	<i>Gentiana makinoi</i>	1
49	<i>Ixeris dentata</i>	1
50	<i>Ixeris dentata</i> ssp. <i>kimurana</i>	1
51	<i>Maianthemum ailatatum</i>	1
52	<i>Polygonum bistorta</i>	1
53	<i>Pyrola incarnata</i>	1
54	<i>Rubus ikenoensis</i>	1
55	<i>Schizocodon soldanelloides</i>	1
56	<i>Symphytum officinale</i>	1
57	<i>Gymnadenia camtschatica</i>	0
58	<i>Lilium japonicum</i>	0
59	<i>Menziesia pentandra</i>	0
60	<i>Rosa multiflora</i>	0

61	<i>Vaccinium ovalifolium</i>	0
----	------------------------------	---

付表 3. 2016 年の調査における，調査場所ごとのウツボグサの測定した形態長（mm±標準誤差）

調査場所名	n	花冠全長	花筒長	萼辺長	葉全長
O1	24	21.49±0.13	13.81±0.10	10.40±0.14	50.2±1.44
O2	24	20.70±0.18	13.29±0.13	10.13±0.12	47.37±1.07
N13	15	21.53±0.26	13.84±0.16	9.92±0.18	58.27±3.47
N14	24	22.37±0.16	14.35±0.13	10.16±0.15	51.91±2.00
N15	24	20.68±0.20	13.27±0.16	9.96±0.12	59.26±1.65
N16	24	20.46±0.18	13.13±0.11	9.95±0.14	46.18±2.13
N17	24	20.52±0.25	13.18±0.18	9.43±0.12	40.43±1.84
N18	24	19.59±0.23	12.35±0.17	9.73±0.15	42.84±1.62
U8	34	22.00±0.17	14.19±0.12	10.14±0.16	47.87±2.49
U9	24	21.60±0.18	13.93±0.12	9.83±0.16	60.7±1.73
U10	23	21.29±0.17	13.97±0.15	10.77±0.18	54.04±2.57
U11	24	20.28±0.22	12.74±0.12	9.54±0.14	44.5±1.25
U12	23	20.93±0.21	13.46±0.14	10.43±0.14	61.07±1.78

ウツボグサの形態については図 4-1 参照