

<特集：昆虫と植物のふしぎな関係が生み出す種多様性>

上高地におけるマルハナバチ属の体サイズの種間および種内変異：  
標高の異なる地点間での比較

江川 信・市野 隆雄

(〒390-8621) 長野県松本市旭3-1-1. 信州大学理学部生物学コース

Shin EGAWA and Takao ITINO : Morphological Trait Size Variation in Bumblebees  
(*Bombus* spp.) within and among Species in Kamikochi, Japan:  
Comparison between Elevations

要旨：マルハナバチ属は特に送粉者相が乏しい山岳地域で重要な送粉者であり、その形態は花に対する選択圧となる。そのため、マルハナバチ種ごとの形態的特徴が明らかになれば、場所ごとのマルハナバチ種組成を調べることで、花の形態（花筒の長さや花冠の幅など）に加わる選択圧を推定することができるだろう。そこで、本研究では上高地の標高1,600-2,000 mにおいて、そこに生息するマルハナバチ属6種の形態的な特徴を明らかにした。計測したマルハナバチ属の6形質（口吻長、中舌長、頭部長、頭部幅、頭部下端幅、胸幅）全てにおいて、種間での有意な形態差が示された。主成分分析の結果においても形態プロポーシオンの種間差が示された一方、種内では標高の異なる地点間での有意な形態の変化はみられなかった。以上のことは、地点ごとにマルハナバチ属の種組成が異なることが、マルハナバチ属全体としての形態プロポーシオンの場所間変異を生み出し、それがマルハナバチ媒花の形態への選択圧の違いとなっていることを示している。

キーワード：山岳、マルハナバチ、口吻長、生物多様性、送粉生態

Key words : mountain, bumblebee, proboscis length, biodiversity, pollination ecology

## はじめに

マルハナバチ *Bombus* 属は日本の高標高域における重要な送粉者である (Tomono and Sota, 1997). 須賀・前河 (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属の占める割合が増加し、標高2,000m 以上ではハナバチ類の個体数の9割程度をマルハナバチ属が占めるとしている。

また、マルハナバチ属は種間で口吻長や体サイズが異なり、そのことがマルハナバチ種間の花資源に対する選好性に影響すると考えられている。例えば、口吻長の違いによる植物種の使い分けが報告されており、長い口吻をもつマルハナバチ種が長い花筒をもつ植物を好んで利用し、短い口吻長をもつマルハナバチ属は

短い花筒をもつ植物種を好む (図1; Heinrich, 1976; Kato *et al.*, 1993).

送粉者の形態は花の形態に対する選択圧となりうるため、場所ごとに形態の異なる送粉者が分布することは植物の種内変異、さらには種分化を生じさせる要因になると考えられる。例えば、ヤマハッカ *Rabdosia* 属では、場所ごとに異なる口吻サイズをもつマルハナバチ種が訪花することで、それぞれの場所ごとの花筒長のバリエーションが維持されることが示唆されている (堂園ら, 2008). 長野県においては、標高の変化に伴い分布する主なマルハナバチ種が変化することが明らかになっており (須賀・前河, 2001; Egawa and Itino, 2019), マルハナバチ属から花に加わる選択圧も、標高によって変化すると予想される。したがって、

(2019.6.20受領; 2019.11.12登載決定)

Department of Biology, Faculty of Science and Institute of Mountain Science, Shinshu University, Asahi 3-1-1, Matsumoto, Nagano 390-8621, Japan.

Corresponding author : Shin Egawa, E-mail : shin.egawa.4.22@gmail.com

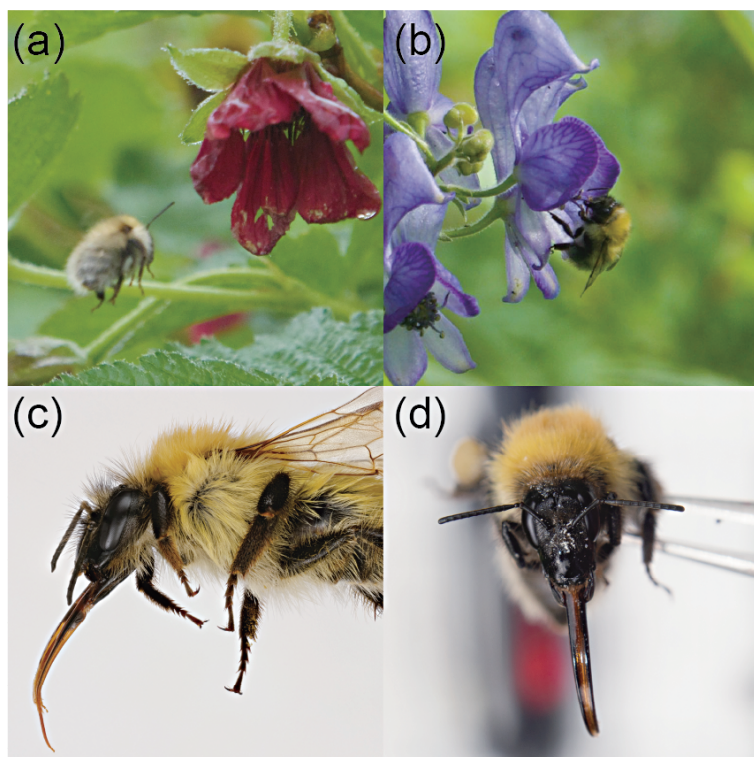


図1 マルハナバチ属の生態写真および標本写真。ベニバナイチゴ *Rubus vermus* に訪花するヒメマルハナバチ *Bombus beaticola beaticola* (a), ヤチトリカブト *Aconitum senanense* subsp. *Paludicola* に訪花するナガマルハナバチ *Bombus consobrinus wittenburgi* (b), 口器を伸展させたミヤママルハナバチ *Bombus honshuensis* (c), 口器を伸展させたナガマルハナバチ *Bombus consobrinus wittenburgi* (d).

マルハナバチ種ごとの形態が明確であれば、マルハナバチ属の種構成を確認することにより、花形態が影響を受ける選択の方向を推定できるだろう。

中部山岳域はマルハナバチ属の種数が本州で最も多い地域であり、その種組成が標高によって変化することから(須賀・前河, 2001; Egawa and Itino, 2019), 植物と送粉者の共進化を研究するのに適したフィールドである。中部山岳域は急峻な地形と冬季の豊富な降雪のため、雪崩による攪乱や雪田によって随所に高茎草原が形成される。高茎草原は一般に“お花畑”とよばれ、花の種数が多く、山地のマルハナバチ属の主要な餌資源となっている(図2 Aa-e)。

中部山岳域で行われたこれまでの研究では、標高差1,000mを超える広い標高帯に分布し、マルハナバチ属に主に花粉媒介される植物の花サイズが、送粉者(マルハナバチ属)の体サイズの場所間の違いに対応

して変化することが示されてきた(Nagano *et al.*, 2014; Kuriya *et al.*, 2015; Egawa *et al.*, 2015)。例えばウツボグサ *Prunella vulgaris* では、標高1,000-1,800 mの地点で、大型で口吻の長いマルハナバチ種が主に訪花し、ウツボグサの花筒も長い。一方で、標高1,800 m以上の地点では、小型で口吻長の短いマルハナバチ種が主に訪花し、花筒長も短い(Kuriya *et al.*, 2015; Egawa *et al.*, 2015)。

これらの研究では、送粉者相が標高によって変化することに着目し、花サイズと送粉者サイズの関係について明らかにしてきたが、標高による送粉者サイズの種内変異については無視されてきた。しかし、マルハナバチ属は体サイズに種内変異があることが知られており、同種内で生じる体サイズの地点間の差が種間の差より著しく大きい場合、これまでの報告を再検討する必要があるだろう。それにもかかわらず、中部山岳

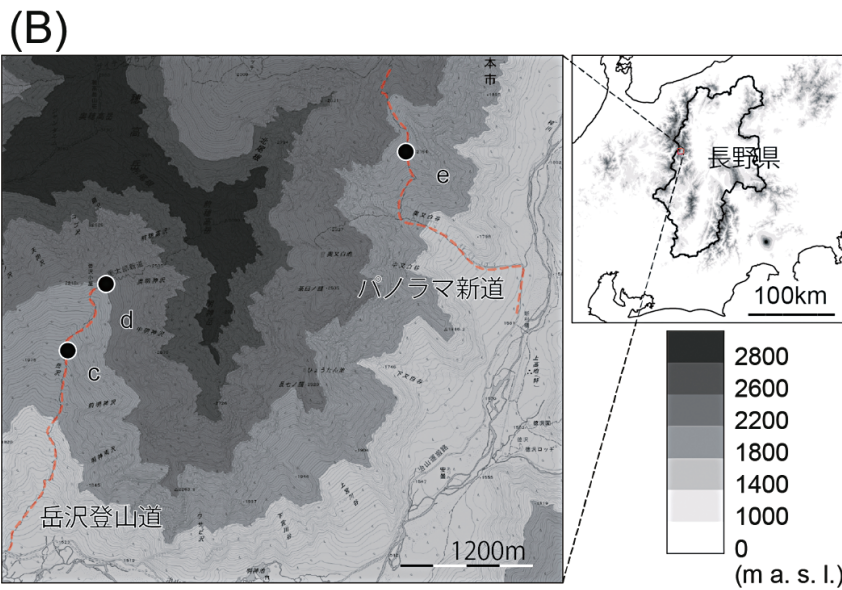
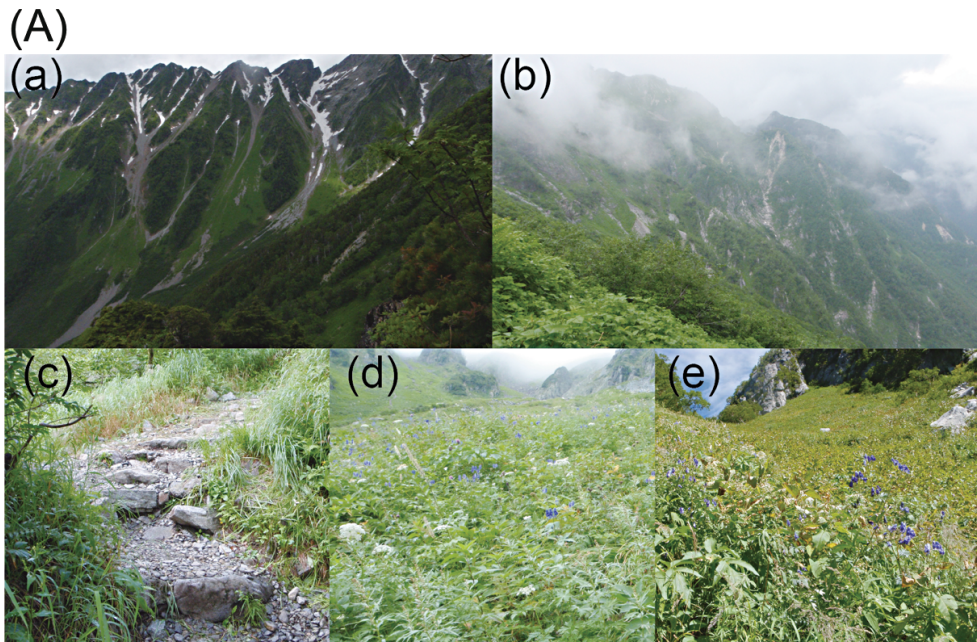


図2 調査地の写真 (A) および調査地の地図 (B). 岳沢登山道およびパノラマ新道の二つの登山道沿いで調査を行なった。地図中の小文字のアルファベットは写真のアルファベットと対応している。a: 岳沢全景, b: パノラマ新道全景, c: 岳沢登山道沿い林内の草地, d: 岳沢上部の高茎草原, e: パノラマ新道上部の高茎草原。

域において、マルハナバチ種ごとの形態の種内変異を調べた例はなく、標高変化に伴って、種内で形態が変化するかどうかについても確認されていない。そこで本研究では、標高ごとにマルハナバチ種間および種内の形態を比較することで、標高ごとのマルハナバチ種構成変化が、マルハナバチ属全体としての平均送粉者サイズに与える影響について検討する。

## 材料と方法

### マルハナバチ属

本研究では、ミツバチ科マルハナバチ *Bombus* 属を対象とした。これまで社会寄生性のヤドリマルハナバチ *Psithyrus* 属はマルハナバチ属と区別され別属とされてきたが、近年の分子系統学的・分類学的研究の結果、ヤドリマルハナバチ属はヤドリマルハナバチ *Psithyrus* 亜属とされ、マルハナバチ属に含まれている (Williams, 1998; Williams and Osborne, 2009)。これを踏まえ、従来のヤドリマルハナバチ属もマルハナバチ属とし、今回の調査対象として扱った。

マルハナバチ属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 and Osborne, 2009)。日本にはマルハナバチ属 6 亜属 15 種が生息しており、中部山岳域には 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、マルハナバチ属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 (図 1; 須賀・前河, 2001; Kameyama and Kudo, 2009)。マルハナバチ属は種ごとに口吻の長さが異なるが (Suzuki, 1992)、種内においてもその変異が大きいことも知られている。そのため、種間で口吻長を比較すると、サイズの重なり合いが観察されること、また、季節変動があることが知られている (木野田, 2012)。

### 調査地と調査期間

長野県松本市上高地の二つの登山道沿いで、2011年 8 月から 9 月に調査を実施した。本研究では、「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を指すこととする。上高地は梓川の最上流部に位置し、標高は 1,500 m から稜線上では 3,000 m 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を調査ルートとした。

これらのルートは共に標高 1,500 m から 2,500 m までの範囲にあり (図 2B)、岳沢登山道周辺は主に亜高山帯針葉樹林と高茎草原からなり (図 2A-a, c, d)、パノラマ新道周辺は主に高茎草原からなる (図 2A-b, e)。このような環境は、開花植物の種数、量が多く、マルハナバチ属の種数も多い。そのため、植物と送粉者の相互作用を調べるには好適な条件が整っている。

調査は 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 日に、7 時から 16 時の間に実施した。調査は一人の調査者が実行した。調査者は各ルートを往復し、ルートごとに開花している植物が存在する地点でそれぞれ 10 分間の観察を行い、その観察時間内に開花した植物に訪花したマルハナバチ個体を全て捕獲した。

### マルハナバチ属の形態測定

マルハナバチ種間および種内標高間での形態比較を行うため、訪花したマルハナバチ属を捕虫網もしくは 50 ml 遠心沈殿管を用いて捕獲し、二酸化炭素で麻酔した後、種同定を行い、デジタルノギスを用いて形態形質を測定した。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。測定した形態形質は、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 3)。口吻と中舌はマルハナバチ属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属が花から吸蜜できるかどうかに関わる形態形質である。同様に、頭部長も花への潜り込み行動と関係し、蜜源に到達できるかどうかに影響する。また、頭部幅、頭部下端幅、胸幅は花に潜り込む際にその大きさが重要で、筒状の花の場合、筒の径よりそれぞれの幅が大きいとマルハナバチ属は花に潜り込めないと考えられる。これらの形態形質の測定後、麻酔状態から回復した個体は放した。種を判別出来なかった個体については研究室に持ち帰り、実体顕微鏡下で種同定し、乾燥標本を作成した。

### マルハナバチ属の体サイズの種間、場所間、標高間比較

マルハナバチ属の形態形質に種間差があるか否かを明らかにするため、計測した形態形質それぞれについて分散分析 (ANOVA) を実施した。ANOVA で種

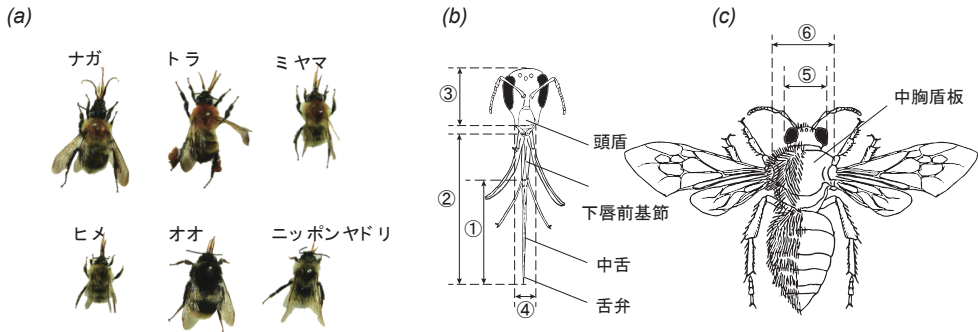


図3 観察されたマルハナバチ種（いずれもワーカー個体）(a)，およびマルハナバチ属の計測部位 (b, c)。ナガ，ナガマルハナバチ；トラ，トラマルハナバチ；ミヤマ，ミヤママルハナバチ；ヒメ，ヒメマルハナバチ；オオ，オオマルハナバチ；ニッポンヤドリ，ニッポンヤドリマルハナバチ。① 中舌長，② 口吻長（下唇長），③ 頭部長，④ 頭部下端幅，⑤ 頭部幅，⑥ 胸部幅

間に有意差が認められた場合、Tukey の HSD 検定を行い、どの種間で形態形質に差があるのかを調べた。以上の統計解析は、JMP ver 9.0 package (SAS Institute) を用いて行った。

マルハナバチ属の種間において、形態的特徴の類似性を把握するため、個体ごとに計測した形態形質の測定値を用いて主成分分析 (PCA: principal component analysis) を行った。PCA により得られた第 1 主成分 (PC1) および、第 2 主成分 (PC2) を、各種の形態的な特徴を示す指標とし、以後の解析に用いた。まず、第 1 主成分を横軸に、第 2 主成分を縦軸にとった散布図を用いて、各マルハナバチ種がどのような形態的な特徴をもっているかを検討した。次に標高の変化にともなうマルハナバチ種内形態形質の変化 (関係) を調べるため、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ピアソンの積率相関係数を用いて検定した。これは結果で後述するように、第 1 主成分がマルハナバチ個体の大きさを示す指標として有効であったためこのような解析を行った。

## 結 果

### 調査地全域でのマルハナバチ種構成と訪花植物

岳沢登山道およびパノラマ新道の 2 ルートでのマルハナバチ属の捕獲調査の結果、ヒメマルハナバチ *Bombus beaticola* 47 個体、ナガマルハナバチ *Bombus consobrinus* 29 個体、ミヤママルハナバチ *Bombus honshuensis* 17 個体、オオマルハナバチ *Bombus hypocrite* 10 個体、ニッポンヤドリマルハナバチ *Bombus norvegicus* 5 個体、トラマルハナバチ

*Bombus diversus* 3 個体の 6 種 111 個体が得られた (表 1)。主にマルハナバチ属の訪花を受けた植物は、イヌヤマハッカ、アザミ *Cirsium* 属のノアザミ、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 *Aconitum* 属のヤチトリカブト、サンヨウブシで、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 (図 4)。アザミ属は本研究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が、トリカブト属は主にナガマルハナバチによる訪花だった (図 4)。

### マルハナバチ種間での形態的差異

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、すべての形態形質で種間において有意差が示された (表 1; 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  $P<0.0001$ )。そこで、種間での形態差を検証するため Tukey の HSD 検定を行った。その結果、ナガマルハナバチとヒメマルハナバチの間には中舌長をはじめとする全ての形質に差があった。また、ヒメマルハナバチとミヤママルハナバチでは中舌長や口吻長で差があった一方、頭部幅には差がみられなかった (表 1)。

PCA の結果、各サンプルの第 1 主成分 (PC1) と第 2 主成分 (PC2) の主成分得点の散布図 (主成分プロット) はマルハナバチ種ごとに概ねプロットがまとまり、種ごとに形態的な特徴をもつことが示されたが、

表1 マルハナバチ種ごとに計測した形質値 (mm) (平均±標準誤差).

形質	マルハナバチ種					
	ヒメ	ナガ	ミヤマ	オオ	ニッポンヤドリ	トラ
	n=47	n=29	n=17	n=10	n=5	n=3
中舌長	5.7±0.68 a	12.1±1.55 d	7.1±0.69 b	5.3±0.68 a	4.8±0.33 a	10.1±0.18 c
口吻長	8.6±0.86 a	16.8±1.97 c	10.7±1.11 b	8.4±0.95 a	7.8±0.87 a	14.9±0.77 c
頭部幅	3.6±0.22 a	4±0.24 bc	3.8±0.21 b	4.6±0.22 d	4.1±0.19 c	4.2±0.12 c
頭部下端幅	2±0.20 a	2.5±0.24 cd	2.2±0.31 ab	2.5±0.17 d	2.2±0.14 abc	2.4±0.09 abc
頭部長	3.8±0.24 a	5.2±0.43 c	4.4±0.45 b	4.3±0.35 b	3.8±0.20 a	5.1±0.41 c
胸部幅	4.5±0.31 a	5.5±0.45 d	5.1±0.39 b	6.2±0.36 e	4.9±0.22 ab	5.5±0.14 bd

ヒメ, ヒメマルハナバチ *Bombus beaticola beaticola*; ナガ, ナガマルハナバチ *B. consobrinus wittenburgi*; ミヤマ, ミヤママルハナバチ *B. honshuensis*; オオ, オオマルハナバチ *B. hypocrita hypocrite*; ニッポンヤドリ, ニッポンヤドリマルハナバチ *B. norvegicus japonicas*; トラ, トラマルハナバチ *B. diversus diversus*. 捕獲個体数の多い順に表記. 測定を行った部位については図3を参照. 各形質において異なるアルファベットを付した種間には有意差があるを示している.

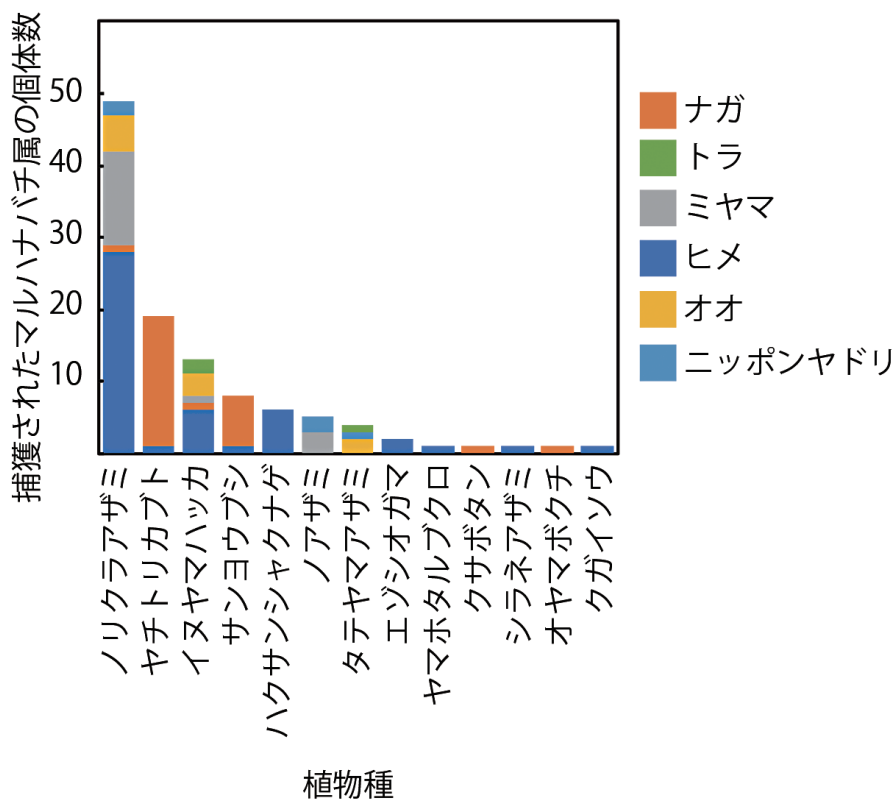


図4 上高地において13種の花に訪花したマルハナバチ種. 植物種は花上で捕獲したマルハナバチ属の個体数が多い順に並べた. ナガ, ナガマルハナバチ; トラ, トラマルハナバチ; ミヤマ, ミヤママルハナバチ; ヒメ, ヒメマルハナバチ; オオ, オオマルハナバチ; ニッポンヤドリ, ニッポンヤドリマルハナバチ

ヒメマルハナバチとミヤママルハナバチや、ナガマルハナバチとトラマルハナバチなど、一部種間では多少のオーバーラップが生じていた (図5a)。PC1は、各形質の負荷量が全て同程度で正のため、形態形質の測定値が大きいほどPC1が大きくなる (表2)。したがって、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。PC2は、中舌長、口吻長と頭部長など体の長さに関わる形態形質の負荷量が正であり、頭部幅、頭部下端幅と胸部幅など体の幅に関わる形態形質の負荷量が負であった (表2)。したがって、PC2は体の縦横比を表しており、正の値が大きくなれば胸部から頭部にかけて長細く、また負の値が大きくなれば短く丸みをおびた形態形質となることを示している。具体的には、体が大きく口吻の長いナガマルハナバチは主成分プロットの右上に分布が集中し、体が小さいヒメマルハナバチは左上の方に分布した。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、主成分プロットの右下に分布が集中した (図5a)。

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

表2 マルハナバチ属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 (第1主成分)	PC2 (第2主成分)
中舌長	0.406	0.473
口吻長	0.414	0.454
頭部幅	0.358	-0.545
頭部下端幅	0.411	-0.262
頭部長	0.445	0.202
胸部幅	0.412	-0.406
寄与率	0.695	0.212
累積寄与率	0.695	0.907

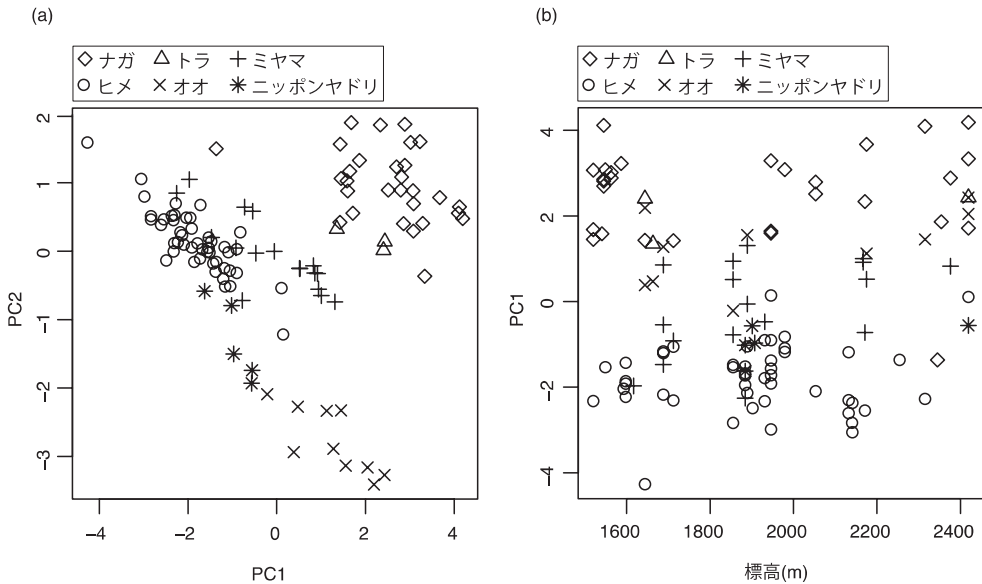


図5 (a) マルハナバチ各種の形態形質にもとづく主成分プロット。第1主成分 (PC1) の寄与率は69.5%、第2主成分 (PC2) の寄与率は21.2%である (表2)。 (b) 第1主成分 (PC1) と標高との関係。すべてのマルハナバチ種について主成分と標高の間に有意な相関は認められなかった (ヒメマルハナバチ:  $R^2=0.018$ ,  $P=0.476$ , ミヤママルハナバチ:  $R^2=0.223$ ,  $P=0.055$ , ナガマルハナバチ:  $R^2=0.001$ ,  $P=0.912$ , オオマルハナバチ:  $R^2=0.261$ ,  $P=0.132$ )。ナガ, ナガマルハナバチ; トラ, トラマルハナバチ; ミヤマ, ミヤママルハナバチ; ヒメ, ヒメマルハナバチ; オオ, オオマルハナバチ; ニッポンヤドリ, ニッポンヤドリマルハナバチ

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みられなかった（ヒメマルハナバチ： $R^2=0.018$ ,  $P=0.476$ , ミヤママルハナバチ： $R^2=0.223$ ,  $P=0.055$ , ナガマルハナバチ： $R^2=0.001$ ,  $P=0.912$ , オオマルハナバチ： $R^2=0.261$ ,  $P=0.132$ , 図5b）。なお、トラマルハナバチ（ $n=3$ ）とニッポンヤドリマルハナバチ（ $n=5$ ）はサンプル数が少なかつたため、標高との相関関係を求めなかつた。

## 考 察

マルハナバチ種間の形態形質の比較から、計測した各形態形質が種間で異なることが明らかになった（表1）、形態形質ごとに種間差の程度は異なっていた。これはマルハナバチ種間での形態差異を考える場合、複数の形態形質のサイズに基づいた形態プロポジションを考える必要があることを示している（表1；図5a）。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なかつた（表1）。また、6つの形態形質を用いて行ったPCAの結果をみると、主成分プロットは一部種間の重なりはあるものの種ごとにまとまり、種間で分かれるような分布を示した（図5a）。このことは、例えばこの地域における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もつことや、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を示している。Inoue and Yokoyama (2006) は、マルハナバチ属の形態観察を通して、種間で口吻長にオーバーラップがみられるが、PCAでは種ごとに分かれること、また、長い中舌と口吻をもつ種は細い体と頭部をもつ傾向があることを述べており、本研究で得られた結果はこれを支持した。一方、マルハナバチ種ごとの体サイズを示すPC1には、標高との間に相関関係は認められなかつた（図5b）。したがって、標高とマルハナバチ種内のサイズ変化に有意な関係はないといえる。

中部山岳域に位置する乗鞍岳では標高の変化に応じてマルハナバチ属の種組成が変化していることがわかっている（Egawa and Itino, 2019）。一方、そこに分布する2種の植物（ホタルブクロ、ウツボグサ）の花形質（花筒の長さ）は、訪花者の平均的な体サイズに応じて変化していることが報告されている（Nagano *et al.*, 2014; Kuriya *et al.*, 2015）。これらの

報告では、訪花マルハナバチ属の種組成の変化が、送粉者の形態サイズの地理的変異として反映され、それが花形質の地理的な変異に影響を及ぼしている指摘しているが、標高による送粉者の形態サイズの種内変異についてはあえて無視してきた。本研究で得られたマルハナバチ各種の体サイズと標高間で関係がないという結果は（図5b）、マルハナバチ属各種の形態サイズが標高にかかわらず種内で一定であるという前提のもと、種間のサイズ差ならびに種組成に着目した議論が妥当であることを支持するものである。

前述のように、Nagano *et al.* (2014) および Kuriya *et al.* (2015) は、マルハナバチ属の種組成の違いが種ごとの形態の違いを通して訪花者の形態変異を生じさせることを示したが、マルハナバチ属の種組成を決定する要因については不明な点が多い。マルハナバチ属の種組成を決定づける要因として、山岳環境の地形や土壌の条件など非生物的要因、またそれに基づく複雑な生物的要因（例えば植物群集の多様な種組成パターン）が考えられる。加えて、分布を考慮するスケールによっても、マルハナバチ属の分布に影響する要因は変化しうる。標高差2,000 m、水平距離約25 km間の空間スケールで見つた場合、マルハナバチ属の分布はそれぞれのハチ種の環境に対する適性や、ハチ種間の相互作用（例えば花資源をめぐる競争）がマルハナバチ属の分布・種構成に影響する可能性がある（Egawa and Itino, 2019）。また、より狭い範囲でみた場合は、マルハナバチ属は種間で花に対する選好性が異なることから（図3；Heinrich, 1976; Kato *et al.*, 1993）、特定の植物の存在によって、それを好む特定のマルハナバチ種の個体数の増加が予想される。実際にナガマルハナバチはトリカブト属の花に多く訪花しており、トリカブト属の花が多く分布する岳沢登山道およびパノラマ新道では、トリカブト属の花の少ない乗鞍岳の同標高の観察地点よりも、ナガマルハナバチがマルハナバチ属に占める割合が多い（図3；Egawa and Itino, 2019）。特定の植物が特定の訪花者の分布を定め、それによって、同所的に生息する他の植物への選択圧が変化し、花形質の地理的変異につながるかもしれない。これは、マルハナバチ、植物、標高がキーワードとなる研究を通して、送粉者を巡る植物間の相互作用が、間接的に同所的に生息する花形態に影響を与えることを示す観点であり、今後の研究が望まれる。



## 謝 辞

本稿をまとめるにあたり、中瀬悠太氏、井坂友一氏には技術的なサポートと有益な議論をいただきました。お二人に感謝します。また、中瀬悠太氏には一部写真提供もいただきました。本研究は環境研究総合推進費（D-0904）およびJSPS科研費（JP19H0330、JP15H02641）の助成を受けたものです。また調査許可の取得にあたっては、環境省松本自然環境事務所、林野庁中信森林管理署および長野県松本地方事務所にご協力いただきました。東城幸治氏には、信州昆虫学会大会での研究発表の機会を与えていただきました。以上の方々には心から感謝します。

## 引用文献

- Egawa, S., M. Hattori and T. Itino (2015) Elevational floral size variation in *Prunella vulgaris*. *Am. J. Plant. Sci.*, **6**: 2085-2091.
- Egawa, S. and T. Itino (2019) Contrasting altitudinal patterns of diversity between bumblebees and bumblebee-visited flowers: poverty of bumblebee diversity in a high mountain of Japan. *Ecol. Res.*, (in press).
- 堂圃いくみ・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。種生物学会（編）共進化の生態学：生物種間相互作用がおりなす多様性。pp.20-50. 文一総合出版、東京。
- Heinrich, B. (1976) Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. *Ecology*, **57**: 874-899.
- Inoue, N.M. and J. Yokoyama (2006) Morphological variation in relation to flower use in bumblebees. *Entomol. Sci.*, **9**: 147-159.
- Kameyama, Y. and G. Kudo (2009) Flowering phenology influences seed production and out-crossing rate in populations of an alpine snowbed shrub, *Phyllodoce aleutica*: effects of pollinators and self-incompatibility. *Ann. Bot.*, **103**: 1385-1394.
- Kato, M., M. Matumoto and T. Kato (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.
- 木野田君公 (2012) 北海道産マルハナバチ全種の計測比較 一 下唇長、頭幅、体長および触角長。つねきばち, **20**: 37-52.
- Kuriya, S., M. Hattori, Y. Nagano and T. Itino (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.
- Nagano, Y., K. Abe, T. Kitazawa, M. Hattori, A.S. Hirao and T. Itino (2014) Changes in pollinator fauna affect altitudinal variation of floral size in a bumblebee-pollinated herb. *Ecol. Evol.*, **4**: 3395-3407.
- 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**: 207-222.
- Suzuki, K. (1992) Bumblebee pollinators and pollination ecotypes of *Isodon umbrosus* and *I. shikokianus* (Laminaceae). *Plant. Spec. Biol.*, **7**: 37-48.
- Tomono, T. and T. Sota (1997) The life history and pollination ecology of bumblebees in the alpine zone of central Japan. *Japan. J. Ent.*, **65**: 237-255.
- Williams, P.H. (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, P.H. and J.L. Osborne (2009) Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie*, **40**: 367-387.