



ハキリバチ2種における親の投資と性配分に関する生態学的研究

杉浦, 直人

(Degree)

博士 (農学)

(Date of Degree)

1992-03-31

(Date of Publication)

2008-03-19

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲1129

(JaLCD0I)

<https://doi.org/10.11501/3062303>

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1001129>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



神戸大学博士論文

ハキリバチ2種における親の投資と
性配分に関する生態学的研究

平成4年3月

杉浦 直人

ハキリバチ2種における親の投資と性配分に関する生態学的研究

Ecological Studies on Parental Investment and
Sex Allocation in Two Megachilid Bees
(Hymenoptera: Megachilidae)

杉浦 直人

Naoto SUGIURA

目 次

緒 言	1
材料と方法	5
1. 子に対する親の投資の測定	5
2. マメコバチにみられる親の投資と性配分との関連性	5
3. トモンハナバチのオスにみられる探雌行動と交尾戦略	7
4. トモンハナバチにみられる親の投資と性配分との関連性	8

結 果	10
1. マメコバチ及びトモンハナバチの営巣習性と	
生活史の概略	10
1-1. 営巣習性	10
1-2. 生活史	11
2. マメコバチにみられる親の投資と性配分との関連性	11
2-1. 放飼個体群の営巣状況	11
2-2. 性配分の規則性と巣あたりの育房数及び	
性比の時間的推移	12
2-3. 営巣期間中の産卵間隔の変化	13
2-4. 親の投資と性配分の規則性	13
2-4-1. 子の性比と親の投資比	13
2-4-2. 親の投資の時間的推移	15
2-4-3. メスの体サイズと繁殖成功度	15
2-5. 老齢化した母バチの花粉荷運搬能力	21
2-6. メスの体サイズと越冬期間中の死亡率	23
3. トモンハナバチのオスにみられる探雌行動と交尾戦略	23
3-1. オスの探雌行動にみられる一般的特徴	24
3-2. 交尾行動	25
3-3. テリトリーオスの探雌行動	26
3-4. 非テリトリーオスの探雌行動	28
3-5. オスの交尾戦術・体サイズと交尾成功度との関連性	29
4. トモンハナバチにみられる親の投資と性配分	
との関連性	32
4-1. 放飼個体群の営巣及び増殖状況	32

4-1. 放飼個体群の営巣及び増殖状況	32
4-2. 性配列の規則性、巣あたりの育房数及び性比の 時間的推移と成虫の脱出順序	33
4-3. 営巣期間中の産卵間隔の変化	34
4-4. 親の投資と性配分の規則性	34
4-4-1. 親の投資の時間的推移	34
4-4-2. メスの体サイズと繁殖成功度	36
4-5. 老齢化した母バチの花粉荷運搬能力	39
考 察	41
1. 雌雄の産み分けと性配列の規則性	41
2. 親の投資と性配分との関連性	42
2-1. マメコバチ	42
2-2. トモンハナバチ	45
謝 辞	52
摘 要	53
引用文献	56

緒言

Fisher(1958)の性比モデルは動物にみられる出生集団の1次性比(primary sex ratio)が1対1であることに対して初めて理論的な意義づけを与えたことで知られる。この性比モデルは集団を構成する各メス親が残す子の性比に対して自然選択が作用する結果、集団の1次性比が1対1で平衡に達することを明らかにした。さらにその簡明さと広範な適合性ゆえに行動生態学の興隆にも大きく貢献してきた。しかし、Fisher(1958)の性比モデルには集団内の各メス親が残す子の1次性比を予測出来ない難点がある。動物のなかには、産仔数や性比に関する個体変異が少なからずあることが、行動生態学の進展によって判明してきた。そのような個体変異の適応性を論じるには、すでに平衡性比に達した集団内の各々のメス親が残す子の1次性比を予測できるモデルが必要とされる。

同種内にみられる子の1次性比に関する個体変異の適応性を説明したモデルはいくつか提出されているが(詳しい解説はTrivers, 1985; 井上, 1988, 1989を参照)、最も有名なモデルとしてTrivers & Willard(1973)をあげることができる。彼らが提出した性比モデルでは、親の投資能力に関してメス親間に変異が存在する場合、各々のメス親は子に対して配分できる投資の量に応じて性比を調節することを示唆する。つまり、生涯繁殖成功度(lifetime reproductive success)に関する同性間変異の度合がオス子孫とメス子孫とで異なり、かつ各個体の生涯繁殖成功度が親の投資に大きく依存して決定されるときには、投資能力の優れたメス親ほどその度合が

著しい性別(哺乳類ではオス、昆虫ではメスのことが多い)へ子の1次性比を偏らせることで自らの生涯繁殖成功度の最大化を図り、自然選択によって有利となることを予測する。この性比モデルの信頼性については、これまでに多くの野外研究者によって実証がなされてきた(例えば、Clutton-Brock et al., 1984)。

Trivers & Willard(1973)の性比モデルは元来、哺乳類を想定して考案されたものである。しかし、その有効性は哺乳類に限られることなく、モデルの仮定を満たすさまざまな分類群に対して適用が期待できる。昆虫類では特に営巣性の膜翅目有剣類(ハナバチ・カリバチ類)に対して適用が可能である。以下、本研究で扱う単独性ハナバチ類(solitary bees)に限定してそれらの前提条件となる特性を列記する。

- (1) 母バチは産下する卵の性別を任意に調節できる(Fabre, 1879-1907; 平嶋, 1959; Gerber & Klostermeyer, 1970)。卵の性別は半倍数性(haplo-diploidy)システムに従って決定され、受精卵からはメス、未受精卵からはオスが生じる。
- (2) 母バチは巣を造り、巣内の育房へ幼虫の食料となる花粉団子(花粉と花蜜の練り物)を貯食した後、そこに1卵を産下する。このような貯食行為は子に対する授乳や給餌と同様に子に対する親の投資(parental investment)(Trivers, 1972)の典型的な1形態とみなせる。
- (3) 成虫の体サイズは日齢の経過とともに個体の適応度(fitness; 生存率と生涯繁殖成功度の総和)を規定する主要素だが、それはかつてその個体が幼生期に摂食した花粉団子(=子に対する親の投資)の量に応じて

決まる。メスは少なくとも卵の性別に応じて貯食する花粉団子の量を正確に調節する。

- (4) 哺乳類や鳥類のメス親は長い一生のあいだに何回も育児を繰り返すため、各個体の生涯繁殖成功度を求めるのが非常に難しい。これに対して単独性ハナバチ類の母バチは短命で、しかも1回しか繁殖(営巣)期をもたないので各個体の生涯繁殖成功度が正確に求められる。

単独性ハナバチ類の性比・性配分に関する研究は寄生蜂類のそれと並行して古くから精力的に行われてきた。研究材料の多くは筒孔類営巣性(xylophilous, tube-renter)のハキリバチ類で、全産卵数の巣間への配分様式、巣あたりの育房数、雌雄の育房のサイズ差と配列の規則性、巣の口径に応じた育房(子孫)サイズの変化などを中心に研究が行われた。

その後、研究の進展によって筒孔類営巣性の多くの種では、巣口径が狭くなるほど巣あたりの性比がオスへ偏るという事実が示された(Fabre, 1879-1907; Malyshev, 1935; Stephen & Osgood, 1965; Krombein, 1967; Gerber & Klostermeyer, 1972; 前田, 1978, 1979; 他)。Krombein (1967)はその支配要因として、巣口径が狭いと産卵時のメス腹部の位置が制約されるために貯精囊(spermatheca)からの精子の放出が妨げられるためと推測した。一方、前田(1978)はKrombein(1967)が指摘するような空間的な制約のみでは極端に細い巣でしかその影響がもたらされないはずだと批判し、その可能性を疑問視した。むしろ巣口径の狭小化に伴う性比の変化は、母バチ体内の生理的リズムに制御されたメス自身の任意性の産物と推測した。しかし、両者ともその適応性については他の研究者らと同様に十分に言及しなかった。初めてその適応的意義について論じたのはCharnov

et al.(1981)とLongair(1981)で行動生態学の興隆後であった。

行動生態学的手法を導入したハナバチ類の性比・性配分に関する研究としてTorchio & Tepedino(1980), Tepedino & Torchio(1982), Frohlich & Tepedino(1986), Tepedino & Torchio(1989)をあげることができる。これらの論文では子に対する親の投資の概念が単独性ハナバチ類の性比・性配分にも取り入れられ、両者の密接な関連性が明らかにされた。すなわち、子孫の適応度に及ぼす親の投資の影響力は子の性別に応じて異なり、これが子の性配分の決定に重要な役割を果たすことが実証された。

今後、さらに膜翅目全般にわたって性配分の様式の進化やその適応的意義を解明するためには、このグループが示す多様な生活型に対応した親の投資と性配分に関する資料をもっと幅広く収集する必要がある。本研究ではマメコバチ Osmia cornifrons (Radoszkowski)とトモンハナバチ Anthidium septemspinosum Lepeletierの2種を材料に、親の投資と子の性比に関する新知見として両種の母バチが各自の投資・産仔能力の違いに応じて子の1次性比を操作することで自らの生涯繁殖成功度の最大化を図ることを明らかにした。これはTrivers & Willard(1973)の性比モデルが単独性ハナバチ類に対しても適用できることを初めて実証したことになる(Sugiura & Maeta, 1989; Maeta & Sugiura, 1990; Sugiura, 1991)。

材料と方法

1. 子に対する親の投資の測定

親の投資は子の生産とその生存率の向上に要した親の繁殖努力(=親の総投資, parental effort, Trivers, 1972)をエネルギー単位で表示するのが最良である。しかし、このような直接的な測定はきわめて困難、もしくは不可能なために、実際には親の投資を間接的に評価する方法に頼らざるを得ない。単独性の有刺類では育房への貯食量やこれを反映した新成虫のサイズをもとに親の投資の評価がなされてきた(Torchio & Tepedino, 1980; Cowan, 1981; Strickler, 1982; 他)。本研究においても育房中に貯食された花粉団子あるいは新成虫の重量をその指標として用いた。

2. マメコバチにみられる親の投資と性配分との関連性

調査は1987年に島根大学(松江市西川津町)構内に設置した2つの隣接する網室(AとB)にマメコバチを放飼して行った。網室のサイズはABともに幅4.5 m、長さ11.0 m、高さ2.4mで、天井部には透明なビニール布、側面にはサランの網を張った。網室内には花粉・花蜜源植物として好適な北アメリカ原産のハゼリソウ *Phacelia tanacetifolia* をポット栽培(2-3株/ポット)し、播種期をずらして2回にわたり合計350-400ポット/網室を供給

し、営巣期間中を通して十分に採餌資源が利用できるようにした。また、網室内に設置した巣箱には巣材としてヨシ筒に内径7 mm、長さ15cmの紙製ストローを挿入したものを大量に配置した。

調査に用いたハチは放飼直前まで越冬成虫の入った繭を低温(5℃)で保存しておき、放飼の前日に繭から引き出して生体重の測定と個体識別のためのマークを胸部背面に施した。母バチの体サイズは生体重をもとに大(L)、中(M)、小(S)の3グループに区分した。中型の個体は自然環境下で普通であるが、大・小型のそれらは比較的少ない。そこで、大・小型の個体は前年にメス卵の産下された花粉団子を人為的に増量、または減量して生産した。サイズ別の母バチの放飼個体数はLが17匹、Mが41匹、Sが23匹である。LとMのメスは網室Aに4月5日に50匹のオスとともに、Sのメスは網室Bに4月8日に41匹のオスとともに各々放飼した。営巣期間中は毎日観察を行い、営巣メスが残したすべての巣について営巣開始日と完成日を記録し、各巣の営巣所要日数がわかるようにした。また、1-9日おきに4匹の営巣メスをランダムに選んで日周活動を調査し、日あたりの採餌回数とその所要時間を求めた。完成した巣はすべて完成日に回収して各子孫に対する親の投資を求めめるために育房内の花粉団子の重量を測定した。ただし、その測定は低温(0-5℃)で十分乾燥させた後に行った。子孫の性別判定は貯食された花粉団子の相対的なサイズと育房の位置及び長さによった(前田, 1978)。

子の性比は慣例にしたがってオス比率($\delta / \delta + \text{♀}$)で示した。母バチの生涯繁殖成功度は(1) 蔵卵数(=卵巣内の全卵母細胞数の意, 前田(1978)の絶対卵母細胞数)、(2) 総産卵数、(3) 産雌数、(4) 日あたりの産卵数、(5) 性比、(6) 子孫サイズなどをもとに評価した。このうちの蔵卵数はあらかじめプールしておいたメスを解剖し、摘出した卵巣をGōkon et al.

(1987)の方法に従い石炭酸チオニンで染色した後に計測した。

3. トモンハナバチのオスにみられる探雌行動と交尾戦略

繁殖(交尾)成功度に関する同性内変異を明らかにするために、トモンハナバチのオスの調査を大阪府高槻市の淀川の河川敷において1988年7月9日から8月9日にかけて雨天の日を除いてほぼ毎日行った。調査地は草丈の比較的低い草本類が密生した草地で、主要な開花植物としてメハジキ Leonurus sibiricus、アカクローバ Trifolium pratense、ヒルガオ Calystegia japonica、ガガイモ Metaplexis japonica、ワルナス Solanum carolinense、ヤブガラシ Cayratia japonicaなどが生育していた。しかし、トモンハナバチの大多数のメスはメハジキのみを採餌源植物として利用したため、オスの探雌活動も群落内に限定された。また、メスは育房を造る材料を採取するためにヨモギ類(Artemisia spp.)の群落にも飛来したが、そこではオスの姿が全く観察されなかった。

オスの探雌行動を調査するために、互いに50 cm離れて隣接する2つのメハジキ群落を選んだ。これらの群落はいずれも2つのパッチから構成され、各々に1から4の番号をつけて区別した。各パッチのサイズとメハジキの開花株数は次の通りであった。パッチ1が87 cm x 77 cm, 6株、パッチ2が82 cm x 70 cm, 18株、パッチ3が84 cm x 80 cm, 23株、パッチ4が84 cm x 83 cm, 15株。メハジキの花茎は上方に向かって伸長しているためオスの行動は容易に追跡できた。パッチに飛来したオスはすべて捕獲してその頭幅を測定し、さらに胸部背面に個体識別のためのマークを施した。マーク後はただちに捕獲した地点で放した。大多数の個体は元の場所でただ

ちに探雌行動を再開した。オスの主要な行動レパートリーであるパトロール飛翔(patrolling)、交尾(copulation)、訪花または吸蜜(flower-visiting or feeding)、休息(resting)、及び同胞オスと他の訪花昆虫に対する干渉行動(interactions)を選び、10分間あたりにみられた各行動の頻度を87回記録した(870分)。

パッチ1-4での調査に加えて、オスの体サイズ及び探雌方法と交尾成功度の関連性を明らかにする目的で、7月30日から8月5日にかけて多数のオスがみられたパッチ5(600 cm x 350 cm, 53株)を別に選び、そこでも10分間の観察を51回(510分)実施した。

オスの生体重は、1990年に飼養した個体群の子孫を用いて求めた頭幅と生体重の相関($r=0.9571$, $n=110$, 回帰式 $Y=173.6X-615.7$)から推定した。

4. トモンハナバチにみられる親の投資と性配分との関連性

ハチの飼養は神戸市立森林植物園(神戸市北区)内に設置した網室で1990年7月25日から8月28日までの34日間行った。網室のサイズは幅4.5m、長さ8.0 m、高さ2.4 mで、全面をサランの網で覆った。網室内には巣箱を設置して巣材であるタケ筒(内径9-11 mm, 長さ20 cm)を大量にセットし、花粉・花蜜源植物としてメハジキを、育房の作製材料となる綿毛源植物としてヨモギ類を豊富に供給した。

調査に用いた母バチは14匹で、放飼直前に頭幅の測定と個体識別のためのマークを胸部背面に施し、6匹のオスとともに放飼した。営巣期間中は、マメコバチの場合と同様に毎日観察を行って各巣の営巣者及び営巣の開始日と完成日を明らかにし、また1-4日おきにランダムに4個体を選抜して

日周活動の調査も実施した。回収した巣は10月下旬にすべて解体して巣の構造や育房(繭)数、天敵の加害の有無などを記録した後、巣から繭を取り出してこれを個別に管びんに移した。その後、翌年の夏まで室外で保管して羽化を待ち、性別に個体ごとの生体重を測定した。

母バチの子に対する親の投資は子孫サイズ(生体重)をもとに、また生涯繁殖成功度は(1)総産卵数、(2)産雄数、(3)日あたりの産卵数、(4)性比($\delta / \delta + \text{♀}$)、(5)子孫サイズなどをもとに評価した。

結 果

1. マメコバチ及びトモンハナバチの営巣習性と生活史の概略

以下に述べる事項の理解を助けるために、マメコバチ及びトモンハナバチの営巣習性と生活史について簡単に記述する(詳しくは榊田, 1938; 前田, 1978; Sugiura, 1991を参照)。

1-1. 営巣習性

ハナバチ類の営巣様式は地面・植物体などの基質に自ら坑を掘って営巣するか、既存の空間を利用して営巣するかの2つに大別でき、進化的には前者の方がより原始的である。マメコバチやトモンハナバチなど筒(孔)類営巣性のハキリバチ類は後者の代表的な例である。マメコバチとトモンハナバチは、ともにタケやヨシ等の筒類に好んで営巣する。母バチは普通、全産卵数を複数の巣に配分して残す。1メスあたりの最大営巣本数はマメコバチが7本、トモンハナバチが5本である。育房は原則として直線的に配列され、その配列には性の違いによる規則性が認められる。すなわち、マメコバチではメスの育房群が巣の奥側に、オスのそれが入口側に配置されるのに対して、トモンハナバチでは逆にオスの育房群が奥側に、メスのそれが入口側に配置される。両種とも育房内に花粉団子が貯食された後、その上に1卵が産下される。孵化した幼虫は母バチが貯食してくれた花粉団子を摂食して発育する。育房のサイズとそこへ貯食される花粉団子量は

卵の性別によって異なる。マメコバチではメスの育房がオスのそれより大きく、トモンハナバチではその逆である。

1-2. 生活史

マメコバチ：本種は年1化性で春季に活動期をもつ。オス成虫は通常メス成虫より小型で、早く出現する傾向がある(雄性先熟 protandry)。交尾は主として営巣場所とその周辺でみられる。メスは単回交尾(monoandry)を行う。越冬は成虫態で繭内で行う。

トモンハナバチ：本種も年1化性であるが、活動期は夏季である。オス成虫は通常メス成虫より大型で、メスより遅く出現する傾向がある(雌性先熟 protogyny)。オスにはテリトリー性が認められ、交尾はメスが飛来する開花植物上で行われる。メスは多回交尾(polyandry)を行う。越冬は前蛹態で繭内で行う。

2. マメコバチにみられる親の投資と性配分との関連性

2-1. 放飼個体群の営巣状況

網室内におけるハチの営巣状況はきわめて良好で、降雨量が多く極端に照度が低かった日を除いて連日活動が認められ、営巣日数はおおよそ30-40日間であった。日あたりの活動時間は日を追うごとに延長化してゆき、晴天日には12時間30分(午前6時～午後6時30分)にも達した。

メスの平均営巣開始日はサイズによって異なり、大・中・小型の順に早かった。

2-2. 性配列の規則性と巣あたりの育房数及び性比の時間的推移

前記したように、筒(孔)類営巣性のハナバチ類では巣内の性配列が決してランダムではなく、はっきりとした規則性を示すことが知られる(Malyshv, 1935; Krombein, 1967; 他)。前田(1978, 1979)は日本産のツツハナバチ類(*Osmia* spp.)の性配列の実態とさらにその支配要因について検討を加え、完成巣の性配列として次の4タイプを報告している。

- (1) 巣の奥側にメスの育房群、入口側にはオスの育房群(♀♂型)
- (2) すべてオス(♂型)
- (3) すべてメス(♀型)
- (4) ♀♂型が同一巣内で反復しているもの(混合型)

今回の網室の飼養で得たマメコバチの巣では大多数が(1)の♀♂型で、(3)と(4)がごく少数みられた。

表1には大型の母バチが残した巣を用いて求めた巣あたりの育房数と性比の継時的な変化を示した。母バチは全産卵数を最高7本の巣に配分した。巣あたりの育房(産卵)数は営巣順にしたがって次のように推移した。すなわち、第3本目までは各巣とも約11個の育房を配置し、それ以降の巣では育房数が漸減していった。各個体とも最後に営巣した巣は一般に完成することなく中途放棄された。巣あたりの性比は中途放棄された巣を多く含む第7本目を除けば、営巣順に従って次第に上昇し、オスの生産が継時的に増加することが明白であった。第4本目の巣にみられた性比の上昇はポットの入れ替え期に起こった一時的な採餌源植物量の減少によるものと推測された。

Table 1 Temporal changes in fecundity and its related features in large-sized females of *Osmia cornifrons*.

Item	Nest sequence						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
No. of cells	11.4± -1.7	10.8± -1.8	11.3± -1.0	9.8± 1.2	8.2± 1.2	6.3± 1.8	2.3± 1.6
Sex ratio	0.456± 0.107	0.469± 0.147	0.589± 0.151	0.633± 0.102	0.520± 0.146	0.744± 0.202	0.350± 0.409
No. of eggs laid per day	1.92± 0.22	2.14± 0.36	1.63± 0.23	1.68± 0.45	1.58± 0.26	1.26± 0.35	0.60± 0.38
No. of females examined	8	8	7	6	5	4	4

Values are given by mean ± SD.

2-3. 営巣期間中の産卵間隔の変化

営巣期間中の産卵間隔の変化は、各巣内の育房数／その完成に要した営巣日数をもって日あたりの産卵数で表した(表1)。日あたりの産卵数は営巣順に伴って漸減した。したがって産卵間隔は母バチの日齢の経過とともに次第に延長化すると考えられた。

2-4. 親の投資と性配分の規則性

2-4-1. 子の性比と親の投資比

巣あたりの性比については既に述べた。ここでは大型・中型の母バチを対象として、各個体の残した子の性比とオス子孫に対する親の投資比との関連について述べる。オス子孫に対する親の投資比とは、具体的には全子孫のために貯食した総花粉団子重に占める全オス子孫のために貯食した総花粉団子重の比率を母バチの個体別に、あるいは次節で述べるように巣別

に求めたものである。図1から明らかなように子の性比の最頻値は0.51-0.55なのに対して、オス子孫に対する親の投資比のそれは0.41-0.45であった。この結果は、最適な環境下で飼養したマメコバチの母バチはほぼ同数の両性子孫を残すが、例外なくメスがオスよりも大型なためにオス子孫に対する親の投資比はややメス側に偏ると解釈できた。

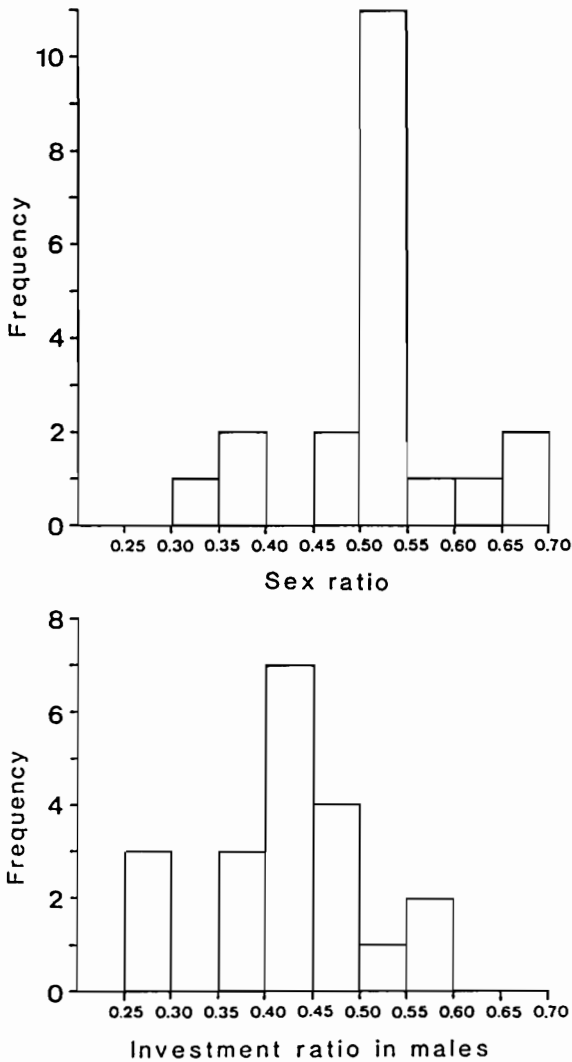


Fig. 1 Frequency distributions of offspring sex ratio (above) and investment ratio in males (below) in large and medium sized mother females of *Osmia cornifrons*. Frequency means the number of mother females.

2-4-2. 親の投資の時間的推移

母バチの日齢がその投資能力に及ぼす影響については、営巣順に対応した育房ごとの花粉団子重と巣あたりのオス子孫に対する親の投資比の変化をもとに評価した。花粉団子の重量(=子孫あたりの親の投資)は両性子孫とも第1本目の巣で最も重く、これ以降の巣では次第に軽小化していく傾向が明らかであった(図2)。また、各巣に対する親の投資の配分様式は巣あたりの育房数(表1)に比例していた。すなわち、巣に対する親の投資比は第1本目の巣で最も高く、それ以降の巣では営巣順に従って漸減していた(図3・上)。これに対して、巣あたりのオス子孫に対する親の投資比は第1本目で最も低く、それ以降の巣では営巣順に従って次第に上昇した(図3・下)。

以上の結果から、マメコバチの母バチではその投資能力が日齢の経過とともに次第に低下するのに対応して巣あたりのオス子孫に対する親の投資比が漸増することが判明した。

2-4-3. 母バチの体サイズと繁殖成功度

表2と表3には、網室において20日以上営巣活動を行った母バチを対象として体サイズごとに繁殖成功度に関連した要素を取りまとめた。これらの結果から次のことが明らかとなった。

マメコバチではルリツツハナバチ *Osmia lignaria propinqua* (Torchio & Tepedino, 1980; Tepedino & Torchio, 1982) や *O. bruneri* (Frohlich & Tepedino, 1986) での調査結果とは異なって、母バチの体サイズと産仔能力のあいだに密接な関連性が認められた。小型の母バチは大・中型のそれと比較して平均産卵数、蔵卵数、産雌数及び日あたりの産卵数が有意に少なかった(表2・3)。子の1次性比やオス子孫に対する親の投資比も小型の

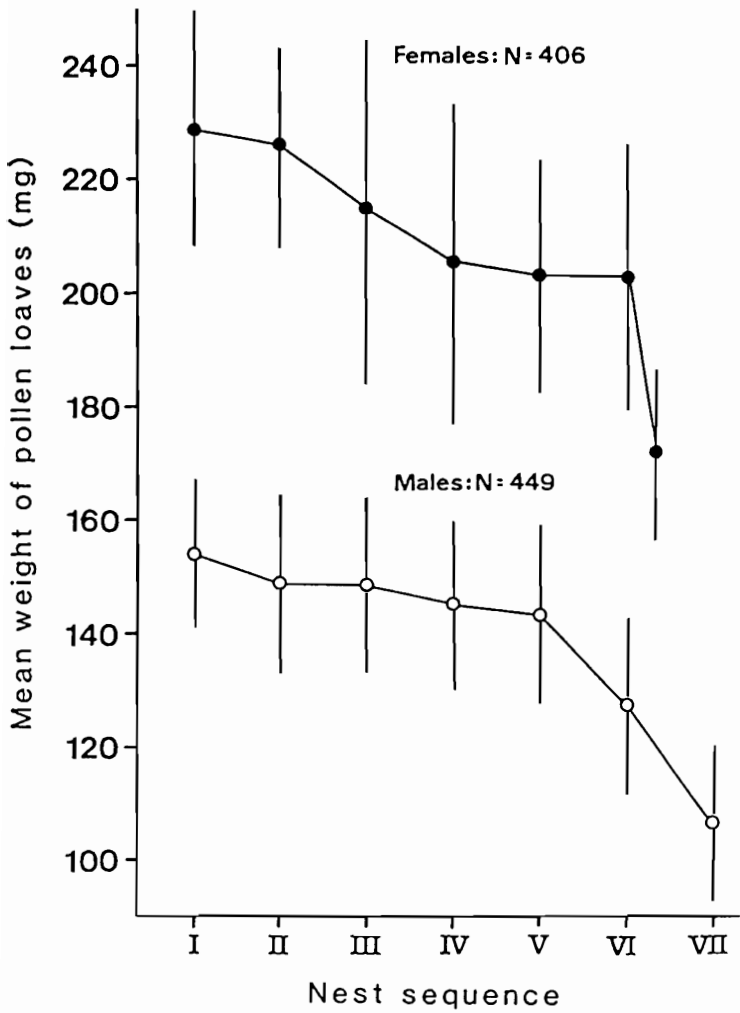


Fig. 2 Temporal changes in weight of pollen loaves in large and medium sized females of *Osmia cornifrons*. N means the total number of pollen loaves examined.

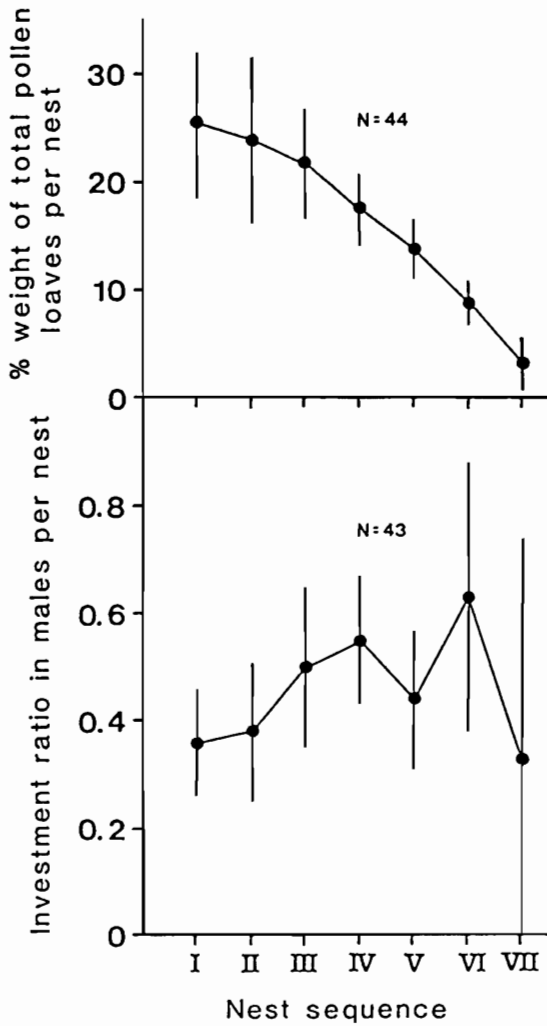


Fig. 3 Temporal changes in percentage weight of total pollen loaves per nest (above) and in investment ratio in males per nest (below) in large sized female of *Osmia cornifrons*. N means the number of nests examined.

母バチほどオスに偏っていた(表2・図4)。さらに、小型の母バチが残した子孫のサイズは大・中型のそれに比べると著しく小型で、体サイズに応じた親の投資能力の違いがあることがうかがわれた(表3)。

興味深いことに1回の採餌飛翔(出巣から花粉と花蜜を持って帰巢するまで)に要する時間は前田(1978)の指摘するように、母バチの日齢が経過しても特に著しい遅延化は認められなかった(表4)。

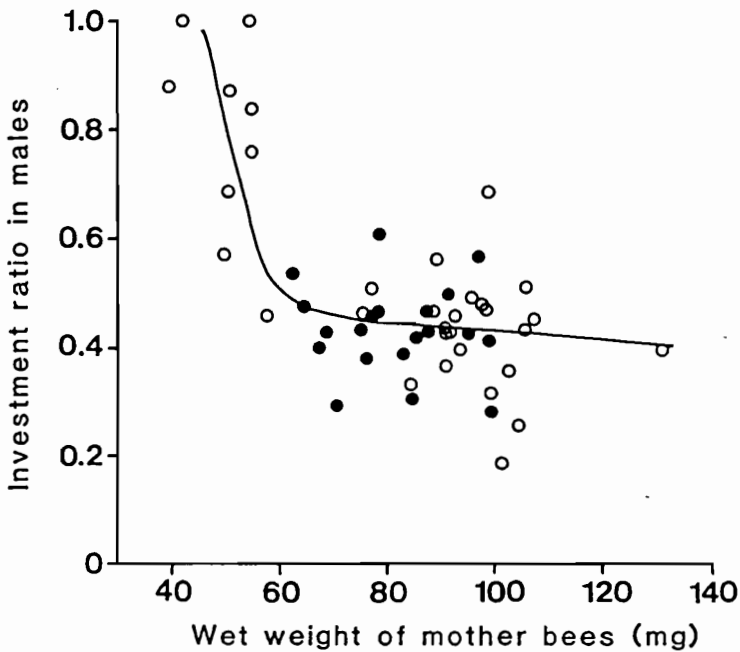


Fig. 4 Relationship between maternal body size and investment ratio in males of *Osmia cornifrons*. Solid and open circles were obtained from measuring the weight of pollen loaves in 1987 and the weight of cocoons in 1985, respectively.

Table 2 Comparison of some reproductive characters among 3 different-sized females of *Osmia cornifrons*.

Size of females (Wet weight, mg)	Days for nesting	No. of nest tubes used	No. of eggs laid	No. of females produced	Primary sex ratio	No. of eggs laid per day	N
L (85.0-98.1)	Range 23-40 Mean \pm SD 30.9 \pm 5.7 ^a	3-7 5.5 \pm 1.7 ^b	37-61 50.3 \pm 8.1 ^b	15-34 23.5 \pm 6.3 ^a	0.404-0.667 0.538 \pm 0.072 ^d	1.4-2.0 1.6 \pm 0.2 ^a	8
M (60.0-84.9)	Range 21-36 Mean \pm SD 27.3 \pm 5.2 ^a	4-6 4.7 \pm 0.8 ^b	35-54 43.3 \pm 7.3 ^b	11-28 21.1 \pm 5.5 ^a	0.375-0.686 0.518 \pm 0.077 ^e	1.3-1.9 1.6 \pm 0.2 ^a	9
S (39.5-59.9)	Range 23-38 Mean \pm SD 30.3 \pm 4.7 ^a	3-5 4.0 \pm 0.9 ^c	26-44 35.8 \pm 5.4 ^c	3-14 9.3 \pm 4.7 ^d	0.500-0.909 0.731 \pm 0.152 ^f	1.0-1.4 1.2 \pm 0.1 ^d	8

1) Females whose duration of nesting activity exceeded 20 days.

2) Difference is insignificant at 5% level between a and a, b and b, but significant between a and b (P<0.05); b and c (P<0.01); a and c (P<0.01); and a and d (P<0.001) by Mann-Whitney U-test; and also insignificant at 5% level between d and e, but significant between d and f (P<0.05); and e and f (P<0.01) by Fisher's exact probability test.

Table 3 Comparison of number of oocytes in an ovary and weight of progeny among 3 different-sized females of Osmia cornifrons.

Size of females		No. of oocytes in an ovary	Wet weight of progeny (mg)	
			Female (N)	Male (N)
L	Range	40-52 (16)	67.7-128.4 (313)	42.9-122.7 (348)
	Mean±SD	46.6±3.2 ^a	99.1±10.5 ^a	65.3±8.4 ^b
M	Range	31-51 (19)	78.2-115.4 (43)	43.3-73.6 (48)
	Mean±SD	41.9±4.6 ^b	99.8±8.0 ^a	64.2±5.1 ^c
S	Range	23-47 (21)	55.7-98.1 (63)	26.5-90.6 (214)
	Mean±SD	37.8±5.5 ^c	79.0±8.9 ^c	59.5±9.7 ^d

- 1) Difference is insignificant at 5% level between a and a, but significant between b and c (P<0.05); a and b (P<0.01); a and c, b and d, c and d (P<0.001) by Mann-Whitney U-tst.
- 2) Obtained from the rearing of bees at the same condition in 1985, except for S.

Table 4 Comparison of time required for one foraging trip among 3 different-sized females of Osmia cornifrons.

Size of females	Mean time for one foraging trip (min)						N		
	April		May			total	Days	Females	Trips
	Middle	Late	Early	Middle	Late				
L	4.2	4.9	4.8	8.3	4.2	4.9 ^a	9	21	441
M	3.5	4.3	3.9	4.8	-	4.1 ^b	4	14	415
S	5.3	5.4	7.4	6.1	5.6	5.9 ^c	7	11	274

- 1) Data based on observations between 9:00 and 15:00 on fine days.
- 2) Difference is significant between a and b (P<0.05); a and c (P<0.01); b and c (P<0.001) by Mann-Whitney U-test.

2-5. 老齡化した母バチの花粉荷運搬能力

走査電子顕微鏡を用いて43日齡の母バチと新成虫のメスの花粉採集毛 (ventral scopa; 腹部下面にある花粉を運搬するための器官)を觀察したところ、前者の花粉採集毛は後者のそれに比較して著しく損傷していた(図5)。このことは老齡の母バチがたとえ花粉荷(pollen load)を満載しても、その運搬量は若い個体に比べて少ないことを示唆する。一方、1つの花粉団子の作製に要する採餌飛翔回数を調査したところ、母バチの日齡が経過するほど増加することが判明した(図6)。



Fig. 5 Abdominal sterna of fresh (above) and senile (below) females of *Osmia cornifrons* showing hairs on ventral scopa. 30 x scanning electron micrograph.

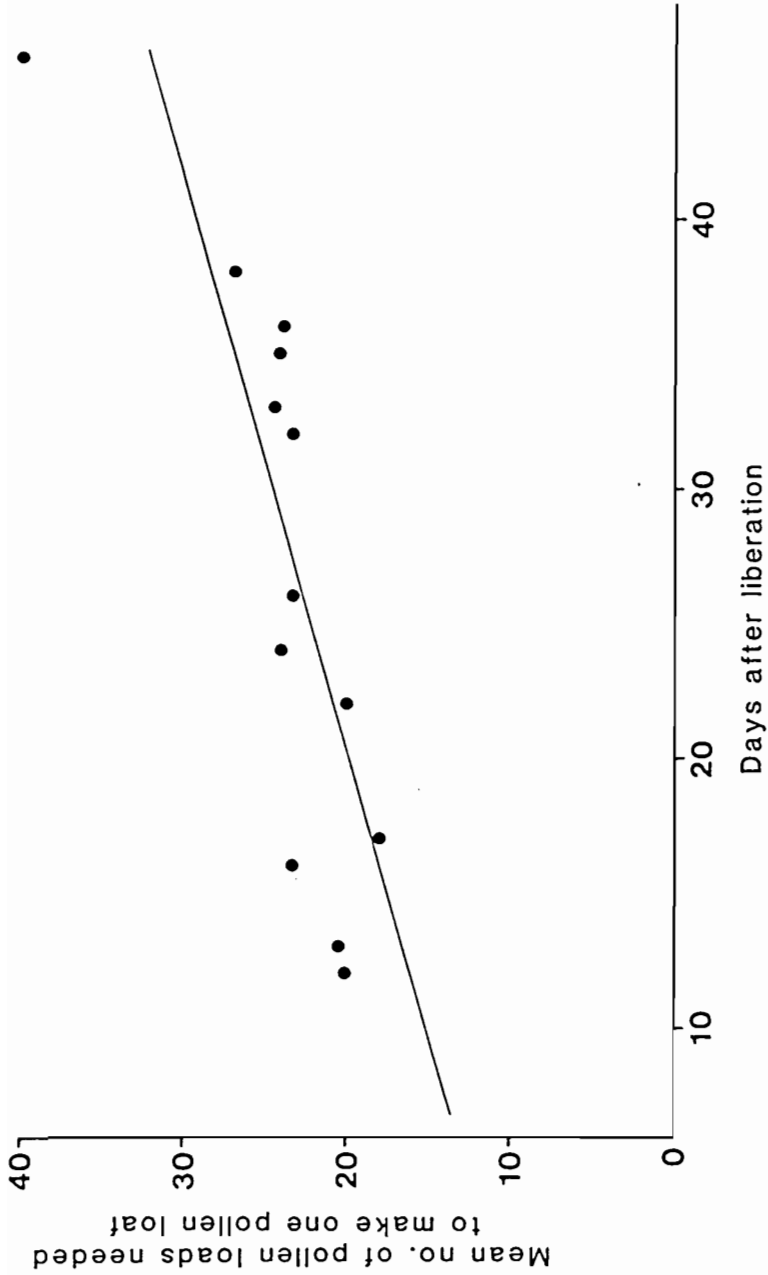


Fig. 6 Relationship between the bee age and the number of pollen loads brought into one cell in *Osmia cornifrons* ($r=0.780$, $P<0.005$). Obtained from observations of 43 cells constructed by large and medium sized females.

2-6. メスの体サイズと越冬期間中の死亡率

5℃条件下に3カ月間保存した休眠中の成虫では両性とも小型の個体でのみ死亡が認められた。しかし、その死亡率はきわめて低く、性差も認められなかった(表5)。

Table 5 Comparison of mortality among 3 different-sized adults of *Osmia cornifrons* kept at 5 °C for three months.

Sex	Size of offspring	Wet weight (mg)	Mortality (%)	N
Male	L	85.0-94.3	0.0	1
	M	60.0-84.9	0.0	21
	S	22.1-59.9	2.8 ^a	289

Female	L	85.0-113.8	0.0	41
	M	60.0-84.9	0.0	131
	S	18.3-59.9	7.5 ^b	67

1) Difference is insignificant at 5% level between a and b by Fisher's exact probability test.

3. トモンハナバチのオスにみられる探雌行動と交尾戦略

トモンハナバチの生態に関する研究は非常に少なく、一般的な習性(榎田, 1938)、分布(八木, 1989; 中村, 1990)及び巣の構造(前田, 1973; 前田・北村, 1979)についての簡単な報告があるに過ぎない。オスの交尾習性に関する行動生態学的な研究はSugiura(1991)が初めて行った。本種におけるオスの体サイズと交尾成功度との関連性は、親の投資と性配分を論じるのに不可欠で、探雌行動の特徴と併せて述べる。

3-1. オスの探雌行動にみられる一般的特徴

メマジキ群落でのトモンハナバチのオスの探雌行動はヨーロッパ原産のモンハナバチの1種、Anthidium manicatum(Severinghaus et al., 1981)のそれと酷似していた。本種のオスはA. manicatumを含む他の同属種(A. banningense, Jaycox, 1967; A. maculosum, Alcock, 1980; Alcock et al., 1977a)と同様に、開花植物上に自分のテリトリーを所有するテリトリーオス(territorial males)とテリトリーに侵入して交尾の機会を窺う非テリトリーオス(non-territorial males)に区分された。以下、トモンハナバチのオスの探雌行動について述べる。

パトロール飛翔はおもに開花株の花茎群を拠点にして行われ、方向転換のためのホバリング飛翔と花茎間を移動する際の直線的な飛翔から構成されていた。飛翔コースには特に規則性は認められなかった。オスはパトロール飛翔中、頻繁に訪花と吸蜜を行った。10分間あたりの最大訪花回数は非テリトリーオスが121花に対して、テリトリーオスでは279花にも達し、テリトリーオスの訪花回数は非テリトリーオスに比較して有意に多かった($P < 0.05$, 表6)。このような頻繁な訪花行動は自己維持のためのエネルギー供給の他にパッチ内の開花状況の査定も兼ねていると推測された。

調査地の河川敷では日射しを遮る木陰がなく、パトロール飛翔中のオスは体温の上昇を防ぐために日陰になった葉上に止まっては休息をとった(表6)。他のモンハナバチ類では葉以外にも地表面や小石などのさまざまな基質を利用して休息すると報告されているが、本種では休息場所として葉上のみを選択する点が特異的であった。休息中のトモンハナバチのオスは全脚を伸展させて葉面から体を持ち上げ、触角を前方へ突き出して腹部をゆるやかに伸縮させていた。休息の所要時間は1-75秒(15.5 ± 15.3 , $n=228$)で、休息中に身づくろい(grooming)を行うこともあった。

Table 6 Frequency of each behavioral incident displayed by males in Anthidium septemspinosum during a total ten-min period observations.

Male behavior	Patch 1-4	Patch 5		U-test
	Owners (N=87)	Owners (N=26)	Non-owners (N=25)	
Flower visiting	144.8±47.4	85.6±34.6	64.6±30.6	P<0.05
Perch & rest	1.3±3.2	4.3±4.1	2.9±3.6	N.S.
Successful copulation	2.6±1.7	3.3±1.4	1.4±1.2	P<0.001
Interaction with other males	1.5±1.8	2.0±1.9	2.6±1.2	N.S.

1) Values are given by mean ± SD.

2) N indicates the number of ten-min period observations.

3-2. 交尾行動

オスはメスを発見するとただちにこれを直線的に追飛もしくはホバリング飛翔を交えながら追飛し、メスが訪花した途端に突進した。オスはメスの上に覆いかぶさると、腹端にある突起部(abdominal projections)で相手の腹部背面の中央付近を繰り返し叩きつつ、同時に内側へ強く湾曲させた触角の先端部を用いてメスの触角及び顔面をすばやく叩いた。求愛動作(courtship)中のオスは開いた翅を定期的に振動させ、中脚と後脚でメスを抱え込みながら花茎を掴んで体を固定した。しかし、前脚だけはメスの頭部側面に接触することなく当てがっていた。一連の求愛動作を終えたオスはイラン産の A. florentinum (Batra, 1978) と同様に、腹端の突起部を用いてメスの腹端をたぐり寄せながら体を下方へ移動させた。交接中のメスはオスとの連結部を必ず後脚で蹴り続けていた。交接の持続時間は7-22秒と短く、交尾はオスが連結を解くことで終了した。トモンハナバチのメスは交尾終了後も飛び去らずにそのままパッチで採餌活動を再開した。オスは

交尾後に *A. maculosum* (Alcock et al., 1977a) で報告されているような交尾メスに対するガード飛翔を全く行わなかった。

3-3. テリトリーオスの探雌行動

テリトリーオスは各自のテリトリー内で花茎のあいだをぬうようにパトロール飛翔を行った。オスはメスを追飛しながら隣接する他オスのテリトリーへも時折侵入した。パトロール飛翔中のテリトリーオスは他のオスの侵入を感知するとすばやく相手めがけて突進し、これを排除しようとした。このとき前脚を使って相手の体を叩くことがあった。排斥行動を受けた侵入者のテリトリーオスはただちに自分のテリトリーへ戻り、探雌行動を再開した。非テリトリーオスもしばしば他オスのテリトリー内へ侵入して同じように排斥されたが、これらのオスでは排斥後も少し間をおいて度々再侵入した。

大型の侵入オスのなかには明らかに最初からテリトリーの乗っ取りを目的とした個体が存在し、そのようなオスは排斥行動を受けてもすぐに飛び去らなかった。このようなオスはテリトリーオスと競合飛翔 (air-butting contest) を行った。競合飛翔はオスが明確なテリトリー性を有するハキリバチ類に共通してみられる排斥または干渉行動の1種である (Eickwort, 1977; 佐々木, 1978, 1980; Alcock et al., 1977a; Severinghaus et al., 1981)。トモンハナバチでも対面中の両オスが全脚を伸展させた威嚇的な姿勢でほぼ垂直に空中へ舞い上がるのが観察された。この間、両オスが互いに掴みかかりそのまま地表へ落下することもあった。競合飛翔が観察されたいくつかのテリトリーではその直後にテリトリーの所有者が入れ替わった。表7にはその1例を示した。テリトリーの所有権を奪われたオスはその付近で非テリトリーオスとなるか、あるいは他のテリトリーを乗

っ取るかのいずれかを選択するのではないかと推測された。

Table 7 Samples of field notes of major behavioral incidents observed between intruder and owner in Anthidium septemspinosum at patches 3 and 4 (July 27).

Time	Behaviors observed
10:45-50	A large unmarked male entered patches 3 and 4 (owner, M8) and expelled M8, but no direct interaction between the intruder and the owner was observed. (It was observed that the intruder appeared at patch 2 and performed air-butting contest twice with the owner of patch 2, M1, just before arrival at patches 3 and 4.
11:11	The marked intruder (M6) flew away from Patch 4. A large intruder (M9) visited patch 4, but left soon.
11:15	The previous owner, M8, returned to patch 4.
11:20	M9 appeared again at patch 4 and briefly chased M8. M9 then took over patches 3 and 4. M8 was forced to leave, but returned soon and thereafter remained as a non-owner.
11:23	M6 appeared at patches 3 and 4, where he remained.
11:28	M6 engaged in an air-butting contest briefly with M9, and returned to patch 4 immediately.
11:30	M9 left patches 3 and 4. M6 took over these patches.
11:33-36	M6 darted at 2 different non-owners.

3-4. 非テリトリーオスの探雌行動

トモンハナバチ及び *A. maculosum* (Alcock et al., 1977a) と *A. manicatum* (Severinghaus et al., 1981) の非テリトリーオスは他のオスのテリトリー内へ侵入してメスを探索することが報告されている。トモンハナバチの場合は地表近くを一般に飛翔する傾向があった。これはテリトリーオスとの遭遇をできるだけ避けるためと推測される。このようなテリトリーオスとの探索域の相違は非テリトリーオスが交尾を行った場所の地表面から高さにも反映されていた。すなわち、テリトリーオスの交尾場所の高さは $81.0 \pm 25.4 \text{ cm}$ (N=13) だったのに比較して、非テリトリーオスのそれは

Table 8 Attendance and disappearance in 18 marked non-territorial males of *Anthidium septemspinosum* at patches 1-4 between July 19 and August 9.

Bee code (Head width, mm)	Date of observation	No. of days males actually observed	No. of days of successful male copulation
M 8 (4.70)	July 19-July 27 (9 days)	2	2
M 9 (5.00)	July 27	1	0
M10 (4.60)	July 22-Aug 7 (17 days)	14	8
M11 (4.40)	July 19	1	0
M12 (4.70)	July 19	1	0
M13 (4.90)	July 19	1	0
M14 (4.50)	July 19	1	0
M15 (4.75)	July 19	1	0
M16 (4.85)	July 20	1	0
M17 (4.35)	July 22	1	0
M18 (4.35)	July 22-July 27 (6 days)	4	1
M19 (4.60)	July 29	1	0
M20 (?)	July 30	1	0
M21 (4.75)	July 25	1	0
M22 (5.05)	July 25	1	0
M23 (4.00)	Aug 6	1	0
M24 (4.45)	Aug 6-Aug 9 (4 days)	2	0
M25 (4.75)	Aug 6-Aug 9 (4 days)	2	0

M8 and M10 took over territory and copulated with females, but data is not included.

57.8±13.0cm(N=13)と有意に低かった(Mann-Whitney U-tet, P<0.05)。同様な傾向は、休息場所の高さについても認められた(テリトリーオス 53.3±4.5 cm, N=9、非テリトリーオス 26.5±3.4 cm, N=4; P<0.01)。

パッチ1-4で識別できた18匹の非テリトリーオスのうち「盗み交尾」に成功したのはM8、M10、及びM18の3匹で、M8とM10はそれ以外に各々3日間と2日間他のテリトリーオスが放棄したテリトリーを一時的に占有し、その間にも交尾に成功した。これらのオスは少なくとも2日以上にわたって同一テリトリーへ侵入を繰り返していた点が共通していた(表8)。

3-5. オスの交尾戦術・体サイズと交尾成功度との関連性

他のモンハナバチ類(Alcock et al., 1977a; Severinghaus et al., 1981)では、テリトリーオスが非テリトリーオスより一般に大型であると報告されている。同一種内において大型のオスの方がテリトリーの防衛能力に優れ、高い交尾成功度を享受できることは先のモンハナバチ2種を含めて多くの昆虫類で報告がある(Thornhill & Alcock, 1983)。ただし、A. manicatumでは、非テリトリーオスの交尾成功率(メスとの遭遇回数に占める交尾成功回数の割合)の方がテリトリーオスのそれよりも有意に高いという(Severinghaus et al., 1981)。トモンハナバチでは、テリトリーオスが非テリトリーオスより大型である傾向が認められ(図7)、やはり体サイズが個体間の優劣やテリトリーの防衛能力と密接に関連していることがわかれた。

パッチ5では調査期間中、5匹のテリトリーオスと3匹の非テリトリーオスの出現が確認されたが、このうちのテリトリーオスM28はM29の飛来によって途中から非テリトリーオスにスイッチした。これらの個体を対象にテリトリーオスと非テリトリーオス間の交尾所要時間を比較してみたところ

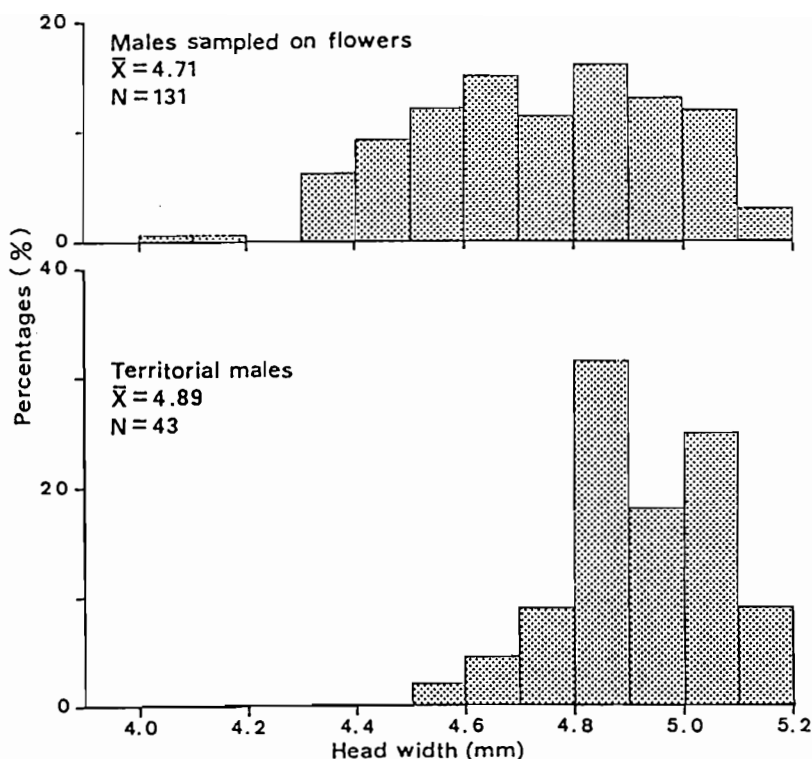


Fig. 7 Proportional distributions of the head widths of *Anthidium septemspinosum* males randomly sampled on flowers (above) and that of territorial males (below).

ろ、両者の間に有意な違いは認められなかった(テリトリーオス 15.3 ± 2.5 秒, $n=91$; 非テリトリーオス 16.6 ± 2.8 秒, $n=27$; Mann-Whitney U-test, $P > 0.05$)。これに対して、交尾成功率に関するテリトリーオスの優位性は明らかであった(表9)。すなわち、テリトリーオスのメスとの遭遇回数(表中のA)、及びそれらメスに対する交尾試行回数(B)と交尾成功回数(C)は、いずれも非テリトリーオスのそれに比較して有意に多かった。また、メスとの遭遇回数に占める交尾成功率(C/A)あるいは交尾試行回数に占める交尾成功率(C/B)に関しても、テリトリーオスの方が非テリトリーオスよりも有意に高かった。

Table 9 Comparison of mating successes between territorial and non-territorial males in *Anthidium septemspinosum* during 10 min observation periods at patch 5.

Male status	Bee code (Head width)	Total no. of encounters with copulatory females (A)	No. of pre-attempts (B)	No. of successful copulations			Ratio of successful copulations			N
				Min	Max	Mean \pm SD (C)	C/A	C/B	C/B	
Territorial	M26 (5.10)	-	-	-	-	-	-	-	-	0
	M27 (5.05)	16.0 \pm 7.8	9.9 \pm 4.3	1	6	3.7 \pm 1.5	0.27 \pm 0.15	0.41 \pm 0.17	0.41 \pm 0.17	15
	M28 (4.60)	17.4 \pm 5.6	10.8 \pm 4.1	3	4	3.2 \pm 0.4	0.21 \pm 0.09	0.35 \pm 0.14	0.35 \pm 0.14	5
	M29 (4.75)	17.0 \pm 7.1	11.2 \pm 5.0	1	4	2.3 \pm 1.4	0.14 \pm 0.09	0.20 \pm 0.04	0.20 \pm 0.04	6
	M31 (4.65)	13.7 \pm 3.3	10.0 \pm 2.2	2	4	3.0 \pm 1.0	0.23 \pm 0.06	0.31 \pm 0.09	0.31 \pm 0.09	3
Total	16.2 \pm 7.0 ^a	10.3 \pm 4.3 ^a	1	6	3.2 \pm 1.4 ^a	0.23 \pm 0.13 ^a	0.35 \pm 0.16 ^d	0.35 \pm 0.16 ^d	0.35 \pm 0.16 ^d	29
Non-territorial	M28 (4.60)	14.8 \pm 7.3	9.6 \pm 6.2	0	4	1.4 \pm 1.7	0.09 \pm 0.07	0.15 \pm 0.13	0.15 \pm 0.13	5
	M30 (4.40)	8.8 \pm 4.7	6.8 \pm 3.7	0	2	1.3 \pm 1.0	0.13 \pm 0.10	0.16 \pm 0.12	0.16 \pm 0.12	4
	M32 (4.40)	11.8 \pm 8.8	7.2 \pm 6.5	0	3	1.2 \pm 1.0	0.11 \pm 0.09	0.20 \pm 0.17	0.20 \pm 0.17	10
	M33 (4.40)	8.3 \pm 5.3	6.0 \pm 5.1	0	2	1.0 \pm 1.0	0.09 \pm 0.06	0.13 \pm 0.10	0.13 \pm 0.10	3
	Total	11.5 \pm 7.8 ^b	7.5 \pm 5.9 ^b	0	4	1.2 \pm 1.1 ^b	0.11 \pm 0.09 ^b	0.17 \pm 0.15 ^e	0.17 \pm 0.15 ^e	0.17 \pm 0.15 ^e

Differences are significant between a and b (P<0.05), d and e (P<0.01) and f and g (P<0.001).

以上の結果は、オス(子孫)の繁殖成功度が子に対する親の投資に依存して決定されることを示唆する。そこでより具体的に子に対する親の投資がどの程度個体の適応度に影響を及ぼすかを明らかにするために、M26を除く7匹のオスの生体重を頭幅をもとに推定し、生体重からオス子孫あたりの親の投資と平均交尾成功回数との相関性を検討した。その結果、両者のあいだには高い正の相関性が認められ($Y=0.022X-2.0203$, $r=0.9300$)、親の投資がオス子孫の交尾成功度の決定に重大な影響力をもつことがはっきりと確認された(図14も参照)。

交尾戦術が交尾成功度に及ぼす影響を明らかにする目的で、M28がテリトリーと非テリトリーの各戦術を採択した際の交尾試行回数と交尾成功回数を比較してみた。その結果、やはりテリトリーオスのときの方が高い交尾成功度を得られることが判明した(表9)。

4. トモンハナバチにみられる親の投資と性配分との関連性

4-1. 放飼個体群の営巣及び増殖の状況

網室内における母バチの営巣状況は、採餌源植物と巣材を十分に供給したことを反映してきわめて良好であった。すべての母バチが観察を終了した8月28日まで連日活動した。しかし、個体群の増殖状況は、一部の巣でキイロゲンセイ Zonitis japonicaの寄生率が高かった(被寄生巣の割合21.8%)のであまり良好とはいえなかった。

4-2. 性配列の規則性、巣あたりの育房数及び性比の時間的推移と成虫の脱出順序

モンハナバチ類は同じハキリバチ科に属するハキリバチ属(Megachile)、ヤニバチ属(Chalicodoma)、ツツハナバチ属(Osmia)、Hoplitis属などとは異なって、巣の奥側にオスの育房群、入口側にメスの育房群を配置する、いわゆる♂♀型の性配列をとることが知られている(Krombein, 1967; Stephen et al., 1969)。筆者も今回の調査でトモンハナバチの性配列も基本的には♂♀型であることを確認した。巣内の性配列が完全に記録できた24本の完成巣のうち、♂♀型の性配列を示したもの(混合型も含む)が15巣で全体のおよそ63%を占めた。一方、♂型は3巣、♀型は5巣、♀♂型は2巣であった。巣からの成虫の脱出順序は一般にメスの方が早かったので、本種も他のモンハナバチ類と同じく雌性先熟と考えられた(図8)。

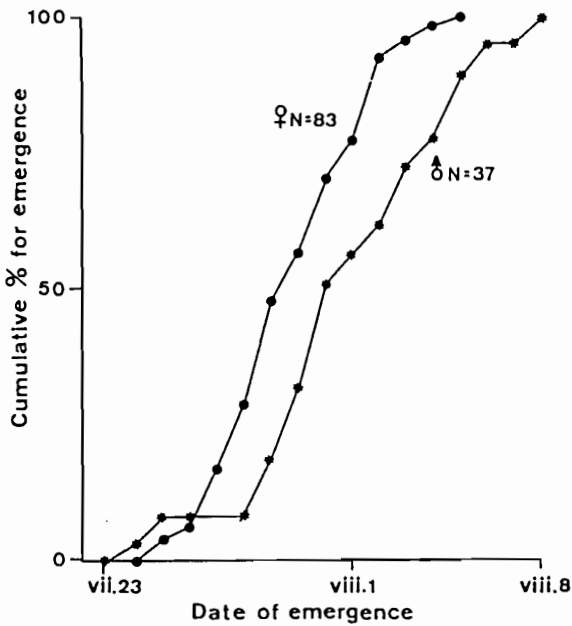


Fig. 8 Cumulative percentages for emergences of male and female Anthidium septemspinosum.

母バチは全産卵数を最高5本の巣に配分して残した。表10には営巣順にともなう巣あたりの育房数と性比の継時的な変化を示した。本表から明らかとなり、巣あたりの育房数は営巣順にともなうて漸減した。また、これに対応して巣あたりの性比も中途放棄された巣を多数含む営巣第4-5本目を除けば、次第にメスへ偏ることが確認された。

4-3. 営巣期間中の産卵間隔の変化

表10にはマメコバチの場合と同様にして求めたトモンハナバチの日あたりの産卵数の継時的な変化を示した。本種の日あたりの産卵数はマメコバチのそれより明らかに少なかった。本種の母バチはマメコバチに比べて非常に長い時間(マメコバチの2倍以上)をかけて壺型の育房を準備し、育房の作製時間と産卵間隔には何らかの関連があると思われた。しかし、今回はこれについて明らかにしていない。メスは第3本目の巣までは日あたり約1卵を産下していたが、それ以降の巣では産卵数が次第に減少した。したがって、本種では産卵間隔の延長は営巣末期にのみ生じると推測された。

4-4. 親の投資と性配分の規則性

4-4-1. 親の投資の時間的推移

トモンハナバチにみられる子に対する親の投資の時間的推移は、各育房から羽化した子孫の重量を巣の営巣順別にまとめて評価した。子孫の重量(=子孫あたりの親の投資)は両性子孫とも営巣第1本目の巣で最も重く、これ以降の巣では次第に軽小化していった(表10)。また、子孫の平均重量は営巣順に関わりなく常にオス子孫の方がメス子孫より重かった。

巣の営巣順にともなう子孫重量の減少様式は雌雄間で異なっていた。すなわち、オス子孫の重量はメス子孫のそれより急激に減少した。その結果、

第1本目の巣で生産されたオスと営巣末期に生産されたオスとの間には2倍以上の重量隔差が生じた。

Table 10 Temporal changes in some reproductive items in Anthidium septemspinosum.

Item	Nest sequence (N)				
	I	II	III	IV	V
No. of cells	9.1±1.9(14)	9.2±2.0(13)	6.2±2.7(13)	3.1±2.7(7)	1.0±0.0(2)
Sex ratio	0.536±0.220(10)	0.387±0.260(5)	0.196±0.123(4)	0.500±0.500(4)	1(1)
No. of days for nesting	8.1±1.4(14)	7.7±2.8(14)	7.6±2.2(14)	5.6±2.1(10)	3.0±0.0(3)
No. of eggs laid per day	1.1±0.2(14)	1.3±0.4(14)	0.8±0.3(14)	0.5±0.2(10)	0.3±0.0(3)
Weight of male offspring (mg)	234.3±47.2(67)	183.6±37.9(35)	154.9±32.3(12)	148.4±24.6(6)	111.3(1)
Weight of female offspring (mg)	147.2±20.7(56)	143.4±27.5(71)	140.8±29.0(49)	119.7±33.2(16)	

Values are given by mean ± SD.

巢あたりのオス子孫に対する親の投資比はキイロゲンセイに寄生されたために求められなかった。しかし、上記したように、子孫あたりの親の投資と巢あたりの性比とも営巣順に従って漸減することから、巢あたりのオス子孫に対する親の投資比も継時的に減少すると考えられた。

4-4-2. 母バチの体サイズと繁殖成功度

表11には別に述べる1次性比及びオス子孫に対する親の投資比を除く8つの繁殖成功度に関する要素を個別別に示した。また、1985年の野外調査で求めた平均的な体サイズのテリトリーオス(頭幅 4.90 mm, 推定体重 235 mg)を各々の母バチが何匹生産できたかも併せて示した。トモンハナバチでは、母バチの体サイズと営巣日数、営巣本数、産卵数、産雄数、2次性比、日あたりの産卵数、子孫重量及び平均的な体サイズのテリトリーオスの生産数のいずれとのあいだにも統計的に有意な相関性が検出されなかった。しかし、母バチの体サイズと2次性比及び平均的な体サイズのテリトリーオスの生産数とのあいだには、統計的に有意ではないものの比較的高い相関性が認められ、母バチの体サイズは親の投資と性の配分に少なからぬ影響を及ぼすと推測された。特に母バチの頭幅が4.50 mm以下になると平均的な体サイズのテリトリーオスの生産数が減少するように思われた。

1次性比及びオス子孫に対する親の投資比は母バチの生涯繁殖成功度を評価する際に特に重要で、どちらも全子孫を対象として求められる。しかし、今回の調査ではキイロゲンセイの加害を受けた巣が多かったためにそれらを求めることができなかった。そこで1次性比及びオス子孫に対する親の投資比については、最も巢あたりの子孫数が多く、かつその生存率も高かった第1本目の巣に限って性比とオス子孫に対する親の投資比を求めてこれで代用させた。結果は図9・10に示した。

Table 11 Female reproductive parameters in Anthidium septemspinosum reared in cage.

Mother bee no. (head width, mm)	Days for nesting	No. of nest tubes used	No. of eggs laid	No. of progeny produced	No. of males produced	Secondary sex ratio	No. of eggs per day	Mean progeny wt. \pm SD (mg)		No. of males whose wt. exceeded 235 mg!
								Female (N)	Male (N)	
1 (4.85)	30	3	19	9	4	0.444	0.6	136.9 \pm 26.1 (5)	219.3 \pm 13.3 (4)	1
2 (4.70)	29	4	29	24	9	0.375	1.0	137.9 \pm 22.8 (15)	240.7 \pm 48.4 (9)	5
3 (4.70)	23	4	28	20	13	0.650	1.2	159.9 \pm 21.1 (7)	215.1 \pm 59.3 (13)	4
4 (4.65)	29	5	31	26	16	0.615	1.1	148.0 \pm 16.3 (10)	174.1 \pm 44.2 (16)	2
5 (4.65)	28	4	29	28	6	0.214	1.0	125.9 \pm 31.6 (22)	252.1 \pm 59.3 (6)	5
6 (4.60)	31	5	30	26	13	0.500	1.0	138.9 \pm 21.9 (13)	194.8 \pm 39.7 (13)	3
7 (4.60)	27	3	30	23	2	0.087	1.1	143.9 \pm 27.5 (21)	166.4 \pm 14.2 (2)	0
8 (4.60)	25	3	24	23	9	0.391	1.0	159.1 \pm 25.7 (14)	254.1 \pm 49.2 (9)	5
9 (4.60)	26	4	20	20	14	0.700	0.8	141.7 \pm 14.3 (6)	175.3 \pm 48.0 (14)	2
10 (4.55)	30	4	30	25	8	0.320	1.0	134.9 \pm 25.4 (17)	218.5 \pm 17.6 (8)	2
11 (4.55)	29	4	22	20	7	0.350	0.8	159.2 \pm 25.2 (13)	245.1 \pm 18.2 (7)	5
12 (4.50)	28	5	31	26	10	0.385	1.1	150.4 \pm 32.0 (16)	181.8 \pm 30.9 (10)	0
13 (4.40)	29	4	28	22	5	0.227	1.0	145.5 \pm 19.0 (17)	213.4 \pm 79.1 (5)	2
14 (3.85)	29	3	24	21	5	0.238	0.8	122.8 \pm 22.4 (16)	178.9 \pm 30.9 (5)	0
Z value	0.274	0.109	0.383	0.055	0.766	1.478	0.493	0.299	0.759	1.204
Significance ²⁾	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

1) Values are the weight of average-sized territorial males in the field.

2) Tested by Kendall's rank correlation.

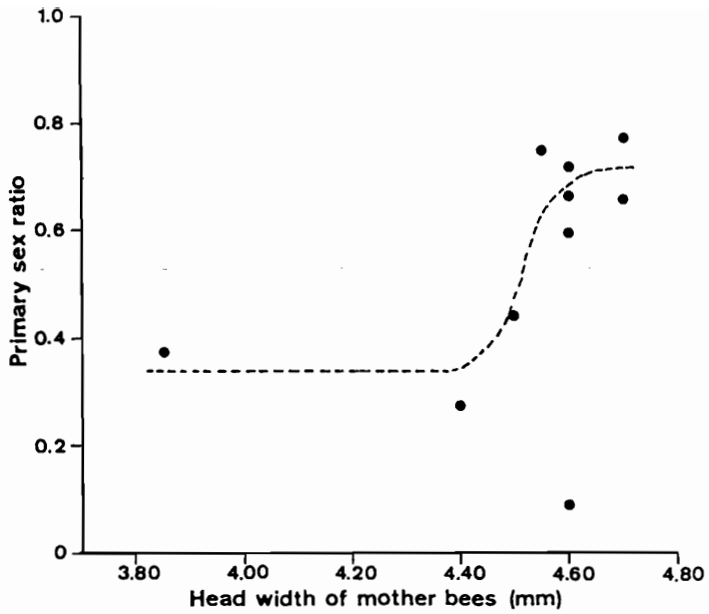


Fig. 9 Relationship between the maternal body size and the primary sex ratio in the 1st nest of Anthidium septemspinosum.

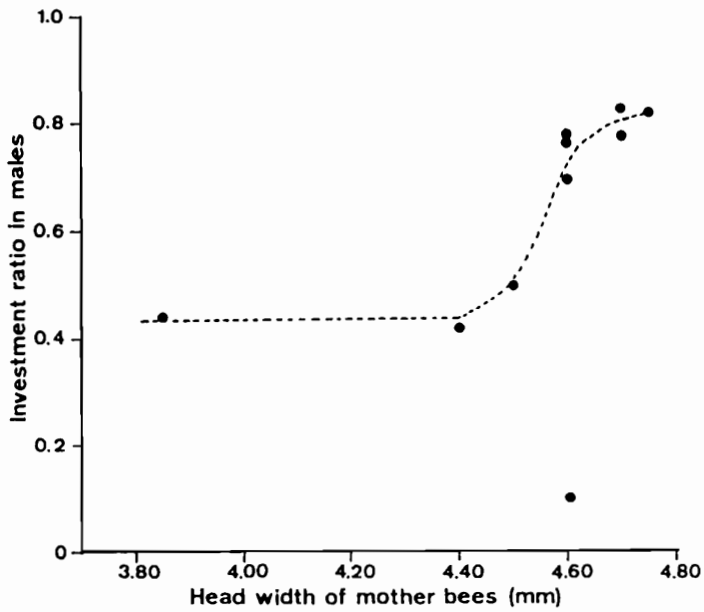


Fig. 10 Relationship between the maternal body size and the investment ratio in males in the 1st nest of Anthidium septemspinosum.

母バチの体サイズと1次性比、あるいは母バチの体サイズとオス子孫に対する親の投資比との間には密接な関連性が認められた。すなわち、頭幅が4.40 mm以下の母バチでは投資比がメスに偏った低い値で推移するが、それよりも大型の母バチでは、体サイズの増加にともなって値が急激にオスに偏るのが明らかであった。

以上の結果からトモンハナバチでは、母バチの体サイズがその生涯繁殖成功度に与える影響が子の性比あるいはオス子孫に対する親の投資比に最も顕著にあらわれ、いずれも母バチが大型化するほど上昇することが明らかとなった。さらに母バチの体サイズは子孫のサイズ、特に大型のオス子孫の生産能力にも少なからぬ影響を及ぼすと推測された。

4-5. 老齢化した母バチの花粉荷運搬能力

老齢化した母バチの腹部花粉採集毛を走査電子顕微鏡を用いて観察したところ、マメコバチの場合と同様に物理的な損傷が認められた(図11)。また、1つの花粉団子を作製するのに要する採餌所要回数を求めたところ、母バチが老齢化するほど回数が減少する傾向が認められた。しかし、この減少は統計的には有意でなかった(図12)。

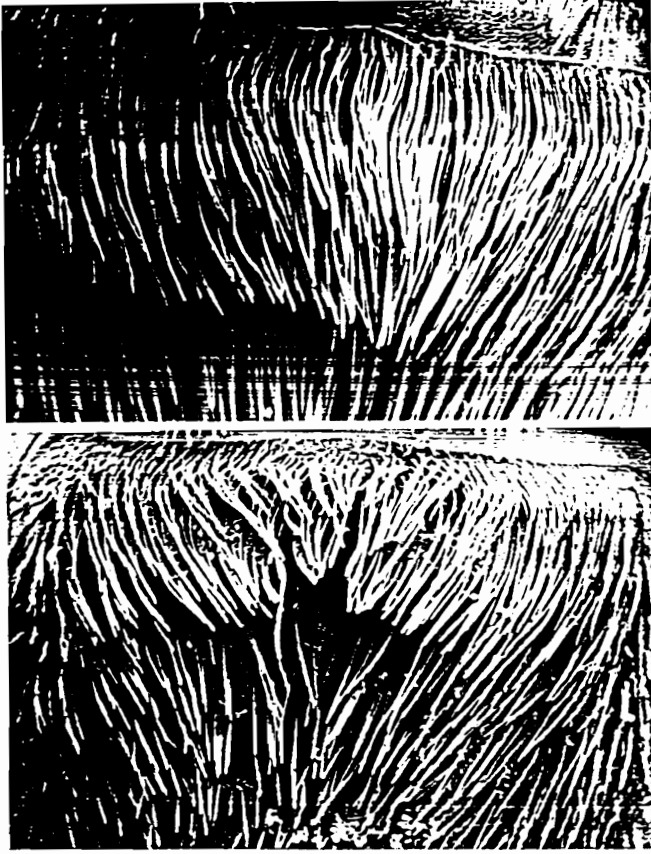


Fig. 11 Abdominal sterna of fresh (above) and senile (below) females of *Anthidium septemspinosum* showing hairs on ventral scopa. 30 x scanning electron micrograph.

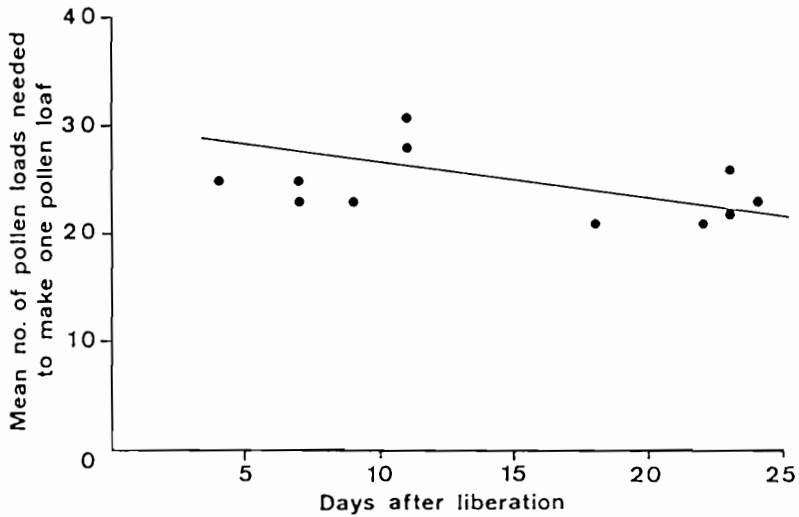


Fig. 12 Relationship between the bee age and the number of pollen loads brought into one cell in *Anthidium septemspinosum* ($r=-0.561$, $P>0.05$).

考 察

1. 雌雄の産み分けと性配列の規則性

マメコバチは決して全産卵数を1本の巣のみに配分しない。すなわち、全産卵数をいく組かの♀♂型の性配列で構成し、これを複数の巣に配分して子孫を残す(前田, 1978, 1979)。このことは各巣が♂♀型の性配列で構成されることを除けばトモンハナバチでも同様である。前田(1978, 1979)とMaeta & Sugiura(1990)は、ツツハナバチ類において♀♂型の長さ(=巣あたりの産卵数、育房数)とこれを構成する巣あたりの性比が母バチ体内の生理的リズムにもとづくもので、このリズムは利用可能な採餌資源量の変化や巣材の規格(内径・長さ)の相違に応じて任意に変更されることを強調している。また、このリズムは産卵のテンポとも関連があり、1つの♀♂型セットの完了が次の新しい巣の選択を引き起こすとしている。

各々の巣が♀♂型もしくは♂♀型の性配列で構成されるのは巣からの成虫の脱出順序と関係がある。すなわち、雄性先熟性のマメコバチでは気温の上昇に対して早く反応するオスを、雌性先熟性のトモンハナバチでは逆にメスを巣の入口側に配置することで成虫の巣からの円滑な脱出を図る(図8)。また、母バチが全産卵数を複数の巣に配分するのは天敵の加害に対する危険分散の機能も兼ねているらしい(前田, 1978)。

卵の性決定に際して任意性があることはハナバチ類の母バチが前もって次に産下する卵の性別に応じて育房長を測定し、そこに貯食する花粉団子

量を調節すること、さらに産卵時に貯精囊の入口の開閉を調節することで卵を受精させるかしないかを決定していることなどから明らかである(Fabre, 1879-1907; Gerber & Klostermeyer, 1970; 前田, 1978; 坂上・前田, 1986; 他)。しかし、任意性があるとはいえ母バチが何を指標として性そのものを決定するのか、メスからオス(♀♂型)あるいはオスからメス(♂♀型)へ性を変えるのかはまだ解明されていない。前田(1978, 1979)はツツハナバチ類の母バチが排卵する卵サイズの大から小への漸減的变化を指標として大きな卵はメスとして、小さな卵はオスとして産下することで♀♂型が維持されるのではないかと推測した。しかし、その後の詳細な追試実験から卵サイズが小から大へと漸増しても♀♂型が維持されることがあり、この推測は必ずしも妥当でないことが判明した(Maeta & Sugiura, 1990)。このことは性決定にあたっては卵サイズのみが指標とならず、むしろ営巣環境(採餌資源量・巣材の規格)の変化(Krombein, 1967; 前田, 1978)やハチ自身の生理的な要因(日齢・体サイズ)が直接反映した貯食量(=子に対する親の投資能力)の変化の方がいっそう重要な指標であることを示唆している。マメコバチの母バチでは貯食量の減少に対してただちに子の性比を上昇させてオス子孫を多産するようになる。

2. 親の投資と性配分との関連性

2-1. マメコバチ

マメコバチでは北米産のルリツツハナバチ及び *O. bruneri* と同様に、子に対する親の投資能力が母バチの日齢の経過とともに次第に低下し、これに呼応して子の性比がオスに偏った。Tepedino & Torchio(1982)は子に対

する親の投資能力の低下が母バチの老齢化による採餌効率の低下によるものとした。ただし、それを裏付ける具体的な資料は示していない。マメコバチでは母バチの日齢が経過しても1回の採餌飛翔に費やす時間の遅延は認められず(表4)、むしろ育房あたりの採餌(花粉荷運搬)回数は日齢の経過とともに増加した(図6)。しかし、老齢化した母バチの花粉採集毛の損傷は著しいため(図5)、1回に運搬する花粉荷量の減少によって親の投資の継続的な減少が起きていた。したがって、母バチの老齢化にともなって子孫が小型化するのとは必然的といえる。産卵のテンポは母バチの日齢の経過にともなって次第に延長化してゆくが(表1)、それは若い時と同じ貯食量を確保するまでの時間的余裕を生むほどではない。

Tepedino & Torchio(1982)は親の投資能力の低下に伴った子の性比の増加の理由として、越冬期間中の小型のメス子孫の高い死亡率を挙げた。しかし、彼らが示した資料には問題があり、適切な調査結果とは思われない。すなわち、大型サイズ(体重150mg以上)のメス子孫でも供試個体の約20%が死亡している。大型のメス子孫さえも死亡する状況下では大型個体のもつ有利性自体が怪しくなる。マメコバチでの調査結果も彼らの見解を支持しない(表5)。

筆者はマメコバチの母バチが小型のメス子孫の生産を回避する最大の理由が、小型の母バチの低い繁殖成功度にあると推測した。小型の母バチの平均産卵数は大・中型の母バチの1/2 ~ 1/3にしか過ぎなかった(表2)。母バチの体サイズと蔵卵数、あるいは体サイズと産卵数の関係を見ると、両者のあいだには高い正の相関性が認められ、大型個体ほど蔵卵数と産卵数の隔差が小さく、体サイズが小型化するほど両者の隔差が増大していた(図13)。このことから体が小型化すると産卵のテンポが遅延し、それが日あたりの産卵数の違い(表1)に反映されるのではないかと推測される。

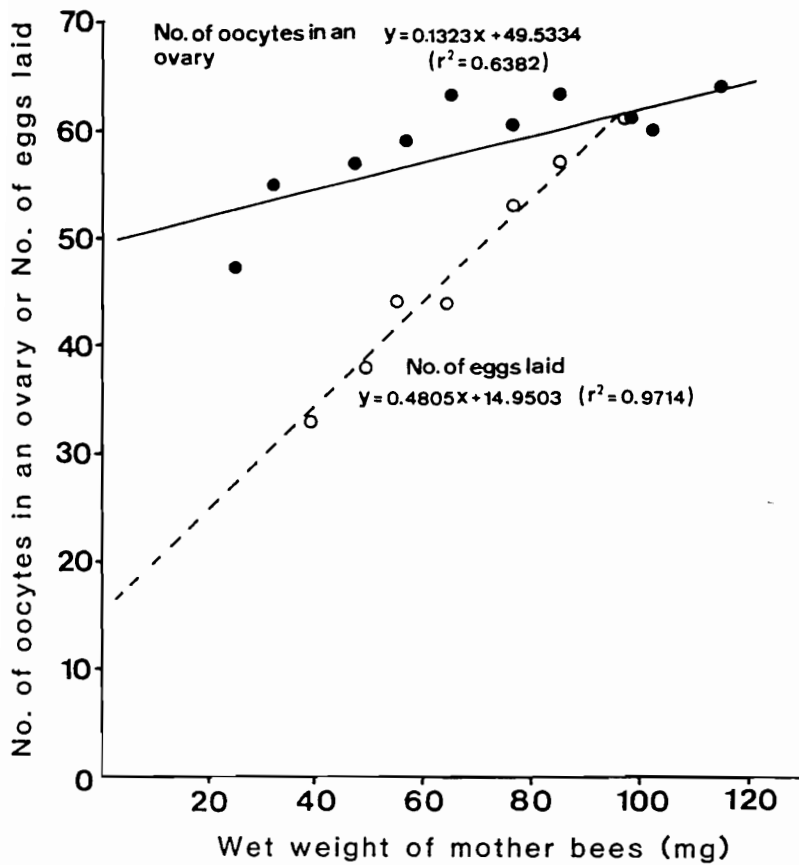


Fig. 13 Relationship between the maternal body size and the fecundity in *Osmia cornifrons*.

今回の調査ではマメコバチのオスの体サイズと交尾成功度の関係については明らかにしていない。しかし、現在までにツツハナバチ類で大型のオスほど高い交尾成功度を得るという報告はない(前田, 1978; Torchio & Tepedino, 1980; Eickwort & Ginsberg, 1980; Thornhill & Alcock, 1983)。したがって、マメコバチではメスの方がオスよりも繁殖成功度に関する同性間変異が著しい性(Trivers & Willard, 1973)と考えられる。

図13に示した小型の母バチにみられる蔵卵数と産卵数の隔差は網室内の最良な条件下で飼育した結果にもとづくものだが、これよりもはるかに採餌資源や巣材が制約される自然環境下ではその隔差がいっそう増大するに違いない。そのため、老齢化したあるいは小型の母バチは親の投資能力の低下を余儀なくされると、明らかに増殖能力の劣る小型のメス子孫の生産をやめて少ない親の投資でも正常な繁殖活動が行えるオス子孫を多産する戦術を採択して自らの生涯繁殖成功度の最大化を図るのではないかと考えられる。このことはTrivers & Willard(1973)の性比モデルにもよく合致し、単独性ハナバチ類においても彼らのモデルの有効性を証明したことになる

2-2. トモンハナバチ

トモンハナバチの母バチでは網室内に大量の採餌源植物を供給して飼育したにも関わらず、マメコバチと同様に子に対する親の投資能力が母バチの日齢の経過とともに次第に低下した。しかし、マメコバチとは異なり、老齢化に対応して巣あたりの性比は逆にメスに偏った(表10)。本種では育房あたりの採餌所要回数が母バチの老齢化にともなって予想したほど変化しなかった(図12)。母バチの産卵間隔も営巣末期には延長化したがこの時期を除けば安定していた(表10)。したがって、本種の母バチにみられる親の投資の継時的な減少の主原因はマメコバチと同様に老齢メスの花粉採集

毛の損傷によるものと考えられた(図11)。

トモンハナバチでは、母バチの親の投資行為が個体(子孫)の繁殖成功率に与える影響が特に母バチが若いときほどオス子孫間及びメス子孫間とで大きく異なっていた。オス子孫間では個体あたりの親の投資が増加して体のサイズが大型化するほど高い交尾成功率が享受できた(表9)。これに対してメス子孫間では、体サイズの大型化にともなう繁殖成功率の有意な増加は認められなかった(表11)。したがって、本種ではマメコバチとは対照的に繁殖成功率に関するオスの同性間変異の方がメスのそれより著しく、Trivers & Willard(1973)の性比モデルに従えば、親の投資能力の優れた母バチほどオスに偏った性配分を行うと予測される。事実、本研究ではこれを支持する結果を得た。すなわち、母バチは若いほど親の投資能力に優れ、オス子孫に偏った性配分を行った(表10)。同様な傾向は母バチの体サイズと1次性比またはオス子孫に対する親の投資比とのあいだにも認められ、大型の母バチほど投資能力が優れ、オス子孫に偏った性配分を行った(図9・10)。ただし、本研究では大型化にともなう母バチの親の投資能力の増大(具体的には子孫の体サイズの増加)について十分に証明していない(表11)。母バチの体サイズとその投資能力との相関性が十分に検出されなかった理由はいくつか考えられる。主原因は親の投資能力を評価するために行った子孫の重量測定がキイロゲンセイの寄生によって一部の子孫についてしか実施できなかったためであろう。トモンハナバチは雌雄とも体サイズの個体変異がきわめて著しい(表10)ために、子孫のサンプル数が少ない母バチほどその投資能力を過小または過大評価している可能性がある。この点については今後再調査を行って明らかにしたい。

マメコバチとトモンハナバチの2種のハキリバチ類にみられる親の投資と性配分の特徴は表12のように要約できる。両種の性配分の様式はいず

れもTrivers & Willard(1973)の性比モデルによく合致している。このことは母バチの個体群のなかで自らの繁殖エネルギー(親の繁殖努力)を両性間の子孫へ最適に配分できる個体だけが自然選択(natural selection)を介して個体群内でのその頻度を高めてきた証しといえる。

Table 12 Features of the parental investment and sex allocation systems in Osmia cornifrons and Anthidium septemspinosum.

Item	<u>Osmia</u>	<u>Anthidium</u>
Offspring allocation among nests	Dividing offspring into up to 7 nests	same, but into up to 5 nests
Sex distribution in each nest	Basically composing a single series of ♀ ♂ type	Basically composing a single series of ♂ ♀ type
Sexual dimorphism	Females are usually larger than males	Males are usually larger than females
Temporal change of parental investment	Both sexes gradually decrease	Same, but more decreases for males
Temporal change of sex allocation	Gradually inclines toward males	Gradually inclines toward females
Sex allocation relating to the maternal body size	Inclines toward males as the size decreases	Inclines toward females as the size decreases

トモンハナバチでは、親の投資能力が低下したときにも母バチが小型のオス子孫を生産する。小型のオスは大型個体に比べてその交尾成功度が明らかに劣るにも関わらず自然環境下で普通にみられる。なぜ少なからぬ小型のオスが存在するのだろうか？ 本種では小型のオスは母バチが老齢化したとき、あるいは小型のときに限って生産され(表10)、それほど積極的に生産されているとは思われない。しかし、それらのオスは、小型といっても同じ巢内で生産される同胞のメスよりは必ず大きいので(表10)、小型のオスは偶発的な卵の受精ミス(Krombein, 1967; Raw & Toole, 1979)から生じるのではなく、やはり母バチの性決定に関する任意性が発揮されて生産される可能性が高い。小型のオスの存在意義を明らかにするには、厳密には平均的な小型のオスとそれと同サイズのメスの各々がもつ適応度を比較し、それらの母バチの生涯適応度に対する寄与をもって論じるべきである。しかし、実際にメスの産仔能力とオスの交尾能力に各々の生存率を加味して両性間の適応度を比較検討するのは容易でない。したがって、ここでは次に記すように母バチにとっての小型のオス(子孫)の存在意義を大型のオス(子孫)のそれとの比較から検討してみる。

前記したように小型のオスは非テリトリー型の交尾戦術を駆使することで交尾に成功することがあるが、母バチにとって個々の小型のオスから期待できる交尾成功度は大型のオスのそれに比べて明らかに低い(大型のオスのおよそ1/2, 表9)。しかし、小型のオスの生産に要する親の投資は大型のオスに比較してずっと少なく済むため、母バチが小型と大型のオス各々から得る利得(各個体の交尾成功度を生産に要した親の投資で重みづけしたときの純益)には違いがないかもしれない。そこで、いまバッチ5の調査結果を用いてその可能性について検討してみる。

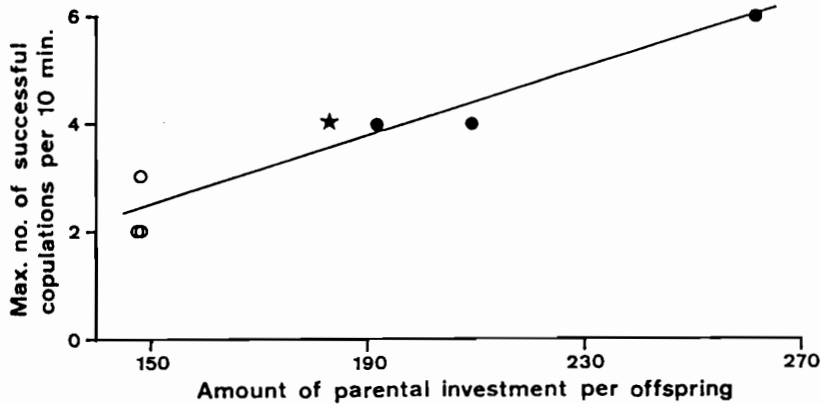


Fig. 14 Relationship between the amount of parental investment for a single son and the maximum mating ability of sons in *Anthidium septemspinosum* ($r=0.953$, $P<0.001$). Open circles show males who solely adopt non-territorial tactic, solid circles, those solely adopt territorial one, and star-mark, a male who adopts both non-territorial and territorial tactics.

図14にはオス子孫に対する親の投資と各オスの最大交尾回数(表9)の関係を示した。両者のあいだには高い正の相関性が認められ、最も大型のオスM27(頭幅5.05 mm, 推定体重 261.0 mg)が最高6回交尾に成功したのに対して、最も小型のM30, M31, M32(各個体とも頭幅 4.40 mm, 推定体重 148.1 mg)のそれは最高3回と母バチが両サイズのオス子孫から得る利得(最大オス 43.5 mg/回; 最小オス 49.4 mg/回)はほぼ等しい。しかも小型のオスで用いた値は非テリトリー型の交尾戦術を採択した時のものなので、実際の潜在的な交尾能力はもう少し高いかも知れない。以上の結果から、トモンハナバチでは、親の投資能力が劣る母バチも2匹の小型のオス子孫を残せば大型のオス子孫1匹にほぼ匹敵する繁殖成功度を得ることが可能で、母バチが自らの生涯繁殖成功度を最大化するにあたっては小型のオスの生産も大切なことが示唆される。また、天敵・補食圧の強い条件下であれば、交尾成功度 x の大型のオス(サイズ y)を n 匹生産するより交尾成功

度 $x/2$ の小型のオス ($y/2$) を $2n$ 匹生産する小型の子孫多産型の母バチが自然選択を通して淘汰されてくる可能性も指摘されている (Alcock, 1979; Alcock et al., 1977b; 佐々木, 1980; Thornhill & Alcock, 1983)。すなわち、母バチが大型のオス子孫を残そうとすれば、小型の場合よりずっと大量の花粉団子を貯食しなければならない。そのため、育房あたりの外出時間は当然長くなる。いま大型のオスの育房を完成するために小型のその2倍の時間が必要と仮定すると、大型のオスの育房が天敵の攻撃を受ける危険率も小型の2倍となるため、母バチは自らの親の繁殖努力を細分化して育房間へ配分するのが良策といえる。しかし、この仮説は日本産のトモンハナバチには適用できそうにない。本種の天敵5種 (栴田, 1938; 前田, 1973; 杉浦, 未発表) のうち、上記の仮説に該当するのはキイロゲンセイだけである。キイロゲンセイは1齢幼虫が花上で採餌中の母バチに付着して寄生の機会をつかむので (前田, 1983)、採餌回数の多い育房ほど寄生される確率が高いと予測される。しかし、今回の調査では育房 (子孫) のサイズと寄生率とのあいだにまったく関連性が認められなかった。

さらに小型のオスの生産は、大型のオスが採択するテリトリー型の探雌行動がコストのかかる競争的な戦術であることから支持される。自然環境下では、メスを誘引する採餌資源の量 (開花植物のバッチ数) がバトロール飛翔を行うオス数より一般に少ないため、(大型の) オス間に競争が生じる (表7)。そのため、母バチが大型のオス子孫のみを生産してもそれが必ずしも生涯繁殖成功度の最大化に直結するとは考えられない。すなわち、大型のオスが採択するテリトリー型の探雌行動はたとえ進化的に成功する戦術であっても、他のオスとの競争に関するコストが増大する状況下ではむしろ母バチはそれら大型個体の他に小型のオス子孫も生産する方がより高い生涯繁殖成功度を得ると考えられる。母バチは小型のオスを残すこと

で採餌資源を介したメスをめぐる血縁オス間の競争を軽減でき、小型のオスを介して大型のテリトリーオスが見落としやすいテリトリーの周縁部にいるメスからも遺伝的な利益をあげられる。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、終始懇切な指導と有益な御助言を賜った桃井節也教授（神戸大学自然科学研究科）に厚くお礼申し上げます。また、内藤親彦助教授と竹田真木生助手（神戸大学農学部）にも有益な御助言を賜った。トモンハナバチの飼養は神戸市立森林植物園構内の施設を使用させていただいて行った。この施設がなければ本研究は完成できなかったに違いない。安積与門園長には快く施設の使用許可をいただき、同園職員の三宅慎也氏と高橋佳代子氏には特別に便宜をはかっていただいた。ここに明記して、以上の方々に厚くお礼を申し上げます。

最後に、原稿の校閲の労をとられた恩師の前田泰生教授（島根大学農学部）に深謝の意を表したい。

摘 要

子に対する親の投資は性配分と密接な関係にある。本研究では親の投資と性配分との関連性を明らかにするために、子孫及び貯食花粉団子のサイズをもとに母バチの親の投資行為が正確に評価できるマメコバチとトモンハナバチの2種のハキリバチ類を用いて、(1) 性配列の規則性、(2) 雌雄間における親の投資の相違、(3) 親の投資能力の時間的推移、(4) 成虫の体サイズと繁殖成功度の関連性などについて調査を行った。

膜翅目昆虫の性決定は半倍数性システムに従い、子(卵)の性別が母バチによって任意に決定されることが知られている。マメコバチとトモンハナバチは全産卵数を複数の巣に配分し、各巣とも子の性に応じて育房が規則的に配列された。すなわち、マメコバチでは巣の奥側にメス群、入口側にオス群が、トモンハナバチでは逆に奥側にオス群、入口側にメス群が配置された。

巣あたりの育房(産卵)数は、マメコバチとトモンハナバチとも第1本目の巣で最も多く、第2本目以降の巣では順を追って漸減した。巣あたりの性比($\delta / \delta + \text{♀}$)はマメコバチでは第1本目の巣で最も低く、それ以降の巣では次第に上昇した。これに対してトモンハナバチの巣では性比が営巣順に従って漸減した。

母バチは卵の性別に応じて育房と貯食花粉団子のサイズを正確に調節した。これから親の投資行為と性配分との強い関連性が示唆された。マメコバチではメス卵、トモンハナバチはオス卵のときに限って育房サイズが大

きく、そこへ貯食される花粉団子量も多かった。

母バチの老齢化は育房あたりの採餌飛翔回数(=活動能力)と産卵のテンポ(日あたりの産卵数)には悪影響を与えず、老齢化の影響は顕著でないと判断された。しかし、子孫あたりの親の投資は母バチの老齢化によって漸減し、子孫サイズの小型化を起すことが両種に共通して認められた。老齢化による活動能力の低下が認められないにも関わらず親の投資能力が継時的に漸減するのは、花粉荷の運搬器官である腹部花粉採集毛の物理的損傷によるもので、老齢化した母バチが1回に運搬する花粉荷の量が減少することは明らかだった。

マメコバチは母バチの体サイズがその増殖能力と密接に関連し、小型の母バチほど産卵数が少なく、子の性比(性配分)がオスに偏っていた。さらに母バチの体サイズは親の投資能力とも関係があり、小型の母バチは小型の子孫しか残さない傾向が認められた。本研究ではオスの体サイズと繁殖(交尾)成功度との関連性を調査しなかったが、他の研究者の報告から両者のあいだに特別な関連性はないと判断された。一方、トモンハナバチの場合には母バチの体サイズがその繁殖能力と相関せず、わずかに1次性比及び大型のオス子孫の生産数とのあいだに相関性が検出されたのみであった。本種ではむしろ、成虫の体サイズはオスの繁殖成功度と密接な関連があり、大型個体ほど単位時間あたりに多くの交尾に成功した。したがって、マメコバチとトモンハナバチでは親の投資が子孫の繁殖成功度に及ぼす影響が両性間で異なり、マメコバチはメス、トモンハナバチではオスの子孫の方が親の投資減少によって被る繁殖成功度の損失が他性より著しいと考えられた。

以上の結果から、マメコバチとトモンハナバチにおける親の投資能力の低下に呼応した性配分様式の推移は、母バチが親の繁殖努力を両性子孫間

へ最適に配分できる利点を通して選択されてきた特性と考えられた。すなわち、母バチは親の投資能力が低下すると、親の投資減少が子孫の繁殖成功度に及ぼす損失の少ない方へ子の性比を偏らせることで自らの生涯繁殖成功度の最大化を図る。この事実は平衡性比に達した集団内の各々のメス親が残す子の性比を予測するTrivers & Willard(1973)のモデルともよく合致し、単独性ハナバチ類の母バチがきわめて適応的に子孫の生産を行うことを示している。

引用文献

- Alcock, J., 1979. The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps. In *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*, pp 381-402, ed M. S. Blum & N. A. Blum. Academic Press, New York.
- Alcock, J., 1980. Natural Selection and the mating systems of solitary bees. *Amer. Sci.*, 68: 146-153.
- Alcock, J., G. C. Eickwort & K. R. Eickwort, 1977a. The reproductive behavior of Anthidium maculosum (Hymenoptera: Megachilidae) and the evolutionary significance of multiple copulations by females. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2: 385-396.
- Alcock, J., C. E. Jones & S. L. Buchmann, 1977b. Male mating strategies in the bee Centris pallida Fox (Hymenoptera: Anthophoridae). *Am. Nat.*, 111: 145-155.
- Batra, S. W. T., 1978. Aggression, territoriality, mating and nest aggregation of some solitary bees (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae, Colletidae, Anthophoridae). *J. Kansas Ent. Soc.*, 51: 547-559.
- Charnov, E. L., R. L. Los-den Hartogh, W. T. Jones & van den Assem, 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*, 289: 27-33.

- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon & F. E. Guinness, 1984. Maternal dominance, breeding success, and birth sex ratios in red deer. *Nature*, 308: 358-360.
- Cowan, D. P., 1981. Parental investment in two solitary wasps Ancistrocerus adiabatus and Euodynerus forminatus (Eumenidae: Hymenoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9: 95-102.
- Eickwort, G. C., 1977. Male territorial behavior in the mason bee Hoplitis anthocopoides (Hymenoptera: Megachilidae). *Anim. Behav.*, 25: 542-554.
- Eickwort, G. C. & H. S. Ginsberg, 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Ann. Rev. Entmol.*, 25: 421-446.
- Fabre, J. H., 1879-1907. *Souvenirs Entmologiques*. Vols. 1-10, Delagrave, Paris.
- Fisher, R. A., 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. 2nd ed. Dover, New York.
- Frohlich, D. R. & V. J. Tepedino, 1986. Sex ratio, parental investment, and interparent variability in nesting success in a solitary bee. *Evolution*, 40: 142-151.
- Gerber, H. S. & E. C. Klostermeyer, 1970. Sex control by bees: a voluntary act of egg fertilization during oviposition. *Science*, 167: 82-84.
- Gerber, H. S. & E. C. Klostermeyer, 1972. Factors affecting the sex ratio and nesting behaviour of the alfalfa leaf cutter bee. *Wash. (State) Agric. Exp. Stn. Tech. Bull.*, 73: 1-11.

- Gōukon, K., Y. Maeta & S. F. Sakagami, 1987. Seasonal changes in ovarian state in a eusocial halictine bee, Lasioglossum duplex, based on stages of the oldest oocytes in each ovariole (Hymenoptera: Halictidae). Res. Popul. Ecol., 29: 183-197.
- 平嶋義宏, 1959. ツツハナバチの巣の雌雄の産み分けについて. 九大農芸雑誌, 17: 45-54.
- 井上忠行, 1988. 哺乳動物類における息子と娘に対する母親の投資(I)－理論的考察. 生物科学, 40: 123-130.
- 井上忠行, 1989. 哺乳類における息子と娘に対する母親の投資(II)－性比研究の概観. 生物科学, 41: 13-22.
- Jaycox, E. R., 1967. Territorial behavior among males of Anthidium banningense (Hymenoptera: Megachilidae). J. Kansas Entomol. Soc., 40: 565-570.
- Krombein, K. V., 1967. Trap-Nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests, and Associates. Smithsonian Press, Washington, D. C.
- Longair, R. W., 1981. Sex ratio variations in xylophilous aculeate Hymenoptera. Evolution, 35: 597-560.
- 前田泰生, 1973. トモンハナバチの巣の1例. 生物研究, 17: 74-76.
- 前田泰生, 1979. 雌雄を産み分けるハナバチ. インセクトリウム, 16: 192-198.
- 前田泰生, 1983. 待てば甘露の日和あり, キイロゲンセイの風変りな生活史. アニマ, 120: 85-90.

- 前田泰生, 1978. 日本産ツツハナバチ類の生態学的研究, 特に花粉媒介昆虫としての利用とマネージメントについて. 東北農試研報, 57: 1-221.
- 前田泰生・北村泰三, 1979. トモンハナバチの巣の構造. 東北昆虫, 17: 5.
- Maeta, Y. & N. Sugiura, 1990. Decision-making in a solitary mason bee, Osmia cornifrons (Radoszkowski) (Hymenoptera: Megachilidae): Does mother bee fertilize her eggs depending on their sizes? Jpn. J. Ent., 58: 197-203.
- Malyshev, S. I., 1935. The nesting habits of solitary bees, a comparative study. Eos, 11: 201-309, 13 pls.
- 榎田長, 1938. トモンハナバチ Anthidium japonicum Smith の生態. むし, 11: 133-157.
- 中村和夫, 1990. トモンハナバチの栃木県での記録. インセクト, 41: 140-142.
- Raw, A. & C. O'Toole, 1979. Errors in the sex of eggs laid by the solitary bee Osmia rufa (Hymenoptera: Megachilidae). Behaviour, 70: 168-171.
- 坂上昭一・前田泰生, 1986. 独居から不平等ヘーツヤハナバチとその仲間の生活. 東海大出版会.
- 佐々木陽一, 1978. オオハキリバチの交尾行動—メスをめぐるオス同士の争い. インセクトリウム, 15: 288-293.
- 佐々木陽一, 1980. オオハキリバチの交尾戦略—雄はどのようにして雌を獲得するか. 「無名のものたちの世界 III」 所収 pp 40-70. 思索社.

Severinghaus, L. L., B. H. Kurtak & G. C. Eickwort, 1981.

The reproductive behavior of Anthidium manicatum (Hymenoptera: Megachilidae) and the significance of size for territorial males. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9: 51-58.

Stephen, W. P. & C. E. Osgood, 1965. Influence of tunnel size and nesting medium in the sex ratios in a leaf-cutter bee, Megachile rotundata. *J. Econ. Entomol.*, 58: 965-968.

Stephen, W. P., G. E. Bohart & P. F. Torchio, 1969. *The Biology and External Morphology of Bees*. Corvallis, Agric. Exp. Stn., Oregon State University.

Strickler, K., 1982. Parental investment per offspring by a specialist bee: Does it change seasonally? *Evolution*, 36: 1098-1100.

Sugiura, N., 1991. Male territoriality and mating tactics in the wool-carder bee, Anthidium septemspinosum Lepeletier (Hymenoptera: Megachilidae). *J. Ethol.*, 9: in press.

Sugiura, N & Y. Maeta, 1989. Parental investment and offspring sex ratio in a solitary mason bee, Osmia cornifrons (Radoszkowski) (Hymenoptera: Megachilidae). *Jpn. J. Ent.*, 57: 861-875.

Tepedino, V. J. & P. F. Torchio, 1982. Phenotypic variability in the nesting success among Osmia lignaria propinqua females in a glasshouse environment (Hymenoptera: Megachilidae). *Ecol. Ent.*, 7: 453-462.

- Tepedino, V. J. & P. F. Torchio, 1989. Influence of nest selection on sex ratio and progeny size in Osmia lignaria propinqua (Hymenoptera: Megachilidae). Ann. Ent. Soc. Am., 82: 355-360.
- Thornhill, R. & J. Alcock, 1983. The Evolution of Insect Mating Systems. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Torchio, P. F. & V. J. Tepedino, 1980. Sex ratio, body size, and seasonality in a solitary bee, Osmia lignaria propinqua Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). Evolution, 34: 993-1003.
- Trivers, R. L., 1972. Parental investment and sexual selection. In Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971, pp 136-179, ed B. Campbell. Aldine, Chicago.
- Trivers, R. L., 1985. Social Evolution. Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif. (中嶋ほか訳, 1991. 生物の社会進化. 産業図書.)
- Trivers, R. L. & D. E. Willard, 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. Science, 179: 90-92.
- 八木剛, 1989. 淀川の昆虫(4) トモンハナバチ. Nature Study, 35: 17.