

## 商品マルハナバチの生態リスクと特定外来生物法

米田 昌浩<sup>1,\*</sup>・土田 浩治<sup>2</sup>・五箇 公一<sup>1</sup><sup>1</sup> 独立行政法人国立環境研究所<sup>2</sup> 岐阜大学応用生物科学部昆虫生態学研究室

Ecological Risks of Commercialized Bumblebee and the Invasive Alien Species Act. Masahiro YONEDA,<sup>1,\*</sup> Koji TSUCHIDA<sup>2</sup> and Koichi GOKA<sup>1</sup> <sup>1</sup>National Institute for Environmental Studies; 16-2, Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan. <sup>2</sup>Laboratory of Insect Ecology, Faculty of Applied Biological Sciences, Gifu University; 1-1, Yanagido, Gifu 501-1193, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 52: 47-62 (2008)

## はじめに

2006年9月1日、セイヨウオオマルハナバチ *Bombus terrestris* Linnaeus (Hymenoptera: Apidae, 以下、セイヨウ) は、「特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律 (以下、外来生物法)」により、特定外来生物に指定された。この法律に基づき、施設栽培農家はセイヨウを使用するためには、環境大臣の許可を受ける必要があり、使用に際して、ハチが施設から逃亡しないようにネットを展帳することと、使用後に巣箱を処分することが義務付けられることとなった。一方で、この指定に伴い、在来種を商品化したクロマルハナバチ *B. ignitus* (以下、クロマル) への代替が進んでいる。その理由として、セイヨウを利用する場合の許可申請の手続きが煩雑であることと、高額な罰金 (法人で最高1億円、個人で最高300万円) が設定されていることが挙げられる。加えて、セイヨウの利用に反対した生態学者が、在来種への転換を「唯一の解決方法」として提言してきたこと (小野, 1994, 1996; 鷲谷, 1998)、および、農林水産省が在来種の利用を推奨していること (農林水産省, 2007b) も理由となっている。

外来生物法は在来種の国内移動に対して効力を持たない。例えば、商品クロマルを元々分布していない地域で利用しても、法律には抵触しない。しかし、生物地理学的な観点から見た場合、クロマルは北海道には分布しないので侵入種となる。そして、この状況は外来生物法の理念にある生物多様性の保全の考え方と矛盾している。この点に関し、外来生物対策小委員会の岩槻邦男委員長は、「在来生物の国内移動に関する問題に対しても、別途対策が必要と

考えます」(岩槻, 2004) として、外来生物法が生物の国内移動の問題を扱うには不十分であることを認めている。

マルハナバチの多様性は地域ごとの種組成や発消長の違いなどで認識することができる。これらの違いは、生息地域の温度や湿度などの非生物的な環境と顕花植物や競争種などの生物的な環境が長い年月相互作用することにより形成されてきたと考えられる。セイヨウが特定外来生物に指定された理由は、本種が定着することにより、それらの関係性を崩す可能性があるからであり、長い年月をかけて培われた歴史性の喪失につながると見なされたからである。では、商品クロマルの使用は生態系に悪影響を与えないのだろうか。

本論では、まずセイヨウが導入された当時の状況および生態系に悪影響を及ぼすと判定された背景について詳しく解説したい。その後、代替種として利用されている商品クロマルが自然個体群と異質な集団であるという前提条件の下で、セイヨウの生態影響評価と同様の観点から、増殖された商品が日本国内において分布の攪乱や遺伝的多様性に与える影響の評価を試みたい。

ハウス栽培における授粉昆虫としての  
マルハナバチの評価

トマト *Solanum lycopersicum* (= *Lycopersicon esculentum*) は、1年生のナス科の作物であり、2005年には世界で1億2千万tが生産されている (FAOSTAT, <http://faostat.fao.org/>)。生産量の第1位が中国で世界の25%の3,146万tを産出する。日本の生産量は25位で、約72万tが生産されている。一方で、日本が輸入する生鮮トマトの量は2002年で4,192t、

\* E-mail: yoneda.masahiro@nies.go.jp

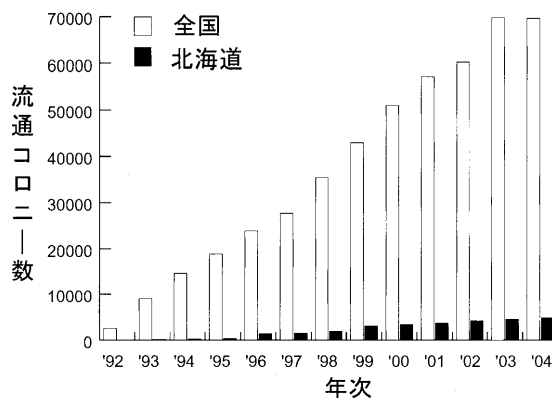
2007年10月17日受領 (Received 17 October 2007)

2007年12月27日登載決定 (Accepted 27 December 2007)

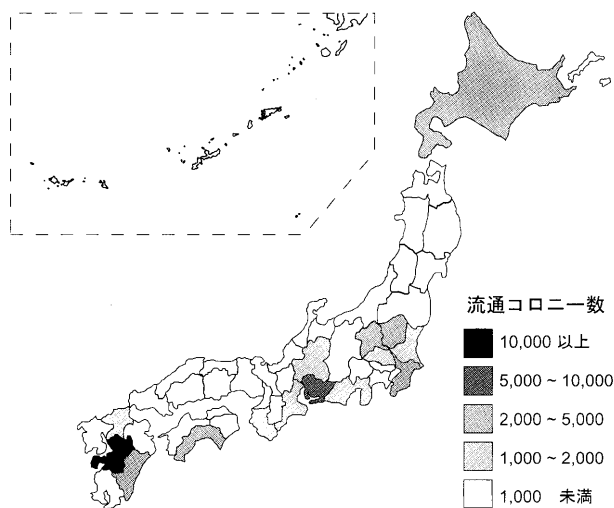
DOI: 10.1303/jjaez.2008.47

2005年で5,894tと増加しており、2005年では、その5割を韓国産、4割を米国産が占めている（農林水産省統計、2005）。さらに農林水産省は2006年4月21日にメキシコ産生鮮トマトの輸入を解禁している（農林水産省、2007a）。このように、他の農産物と同様に、トマト生産においても国際競争力の強化が求められている。

トマト栽培における授粉作業は、作業量全体の10%以上を占めていたため、生産者はこの作業を省力化する技術を長い間求めてきた（菅原、1992）。なぜなら、授粉作業を行わなかった場合、果実が奇形になったり空洞になったりして商品の価値が下がるからである。生産者はこれらを回避するために、植物成長調整剤を開花中の花に噴霧して果実の肥大を促したり、花を振動させて授粉したりして果実を結実させてきた。



第1図 セイヨウオオマルハナバチの流通コロニー数の推移  
五箇・マルハナバチ普及会(2003)に、五箇・マルハナバチ普及会の未発表データを加えて再描画した。



第2図 2004年におけるセイヨウオオマルハナバチの使用コロニー数の県別分布（五箇・マルハナバチ普及会、未発表）  
セイヨウは47都道府県全てで使用実績がある。

セイヨウを用いた授粉技術は1980年代にベルギーの de Jonghe らによって開発された (Velthuis and Doorn, 2006)。彼らは、1年性の生活史を持つセイヨウを、温度と湿度を制御した専用の増殖工場内で人工的に飼育し、野外と同じようにコロニーを発達・再生産させることに成功した。そして、創設女王バチの越冬期間を操作することで、営巣開始時期を調整し、授粉に適した発達段階のコロニーの周年供給を可能にした。それまで授粉昆虫として利用されてきたミツバチ *Apis mellifera* とは異なり、マルハナバチは花蜜を分泌しない花でも効率的に訪花するので、トマト生産者に高く評価された。その結果、その利用は全国に広がり、2004年には年間を通して約70,000コロニーが流通するようになった (国武・五箇, 2006, 第1図)。マルハナバチの県別の流通数量では、2004年に熊本県で14,500コロニー、愛知県で8,300、北海道で4,800となった (第2図)。また、同年において、群馬県で4,800、高知県で4,000コロニーとなった (五箇・マルハナバチ普及会、未発表)。これらのことは、マルハナバチは導入後十数年を経て、日本全国で地域の需要に合わせた不可欠な農業技術として定着したことを示している。

#### セイヨウの利用反対運動

トマトの生産現場でセイヨウの利用が拡大する一方で、一部の生態学者は、セイヨウが日本の生態系に悪影響を及ぼす可能性を指摘してきた (加藤, 1993; 小野, 1994; 鷲谷, 1998)。そして、1993年3月の日本生態学会大会 (島根大学、島根) と、4月の日本応用動物昆虫学会・昆虫学会合同大会 (信州大学、長野) において、生態学者・昆虫学者の有志により「セイヨウオオマルハナバチの導入による生態系への影響を危惧する」という文書が配布され、反対運動が始まった。その後、「外国産マルハナバチの輸入が法的に許されない米国では、在来種の中から実用化可能な種を選び出して商品化に努力している現状をしっかりと受け止めるべきである」との意見が出され、在来種マルハナバチを用いた授粉技術への速やかな移行が主張された (小野, 1996)。この主張は、1997年から玉川大学を中心とした農林水産省新産業技術開発プロジェクト (通称 STAFF) による「温室ポリネーターの大量増殖技術の開発」として具体化され、当時の株式会社トーマン、東海物産株式会社およびアピ株式会社の産学の共同プロジェクトとして研究が展開された。そして、増殖された在来種オオマルハナバチ *B. hypocrita* (以下、オオマル) が一部商品として販売され (池田, 2001)、三重県、岐阜県、長野県、群馬県、青森県などのトマトハウスで利用された (米田、未発表)。

#### セイヨウが日本の生態系に及ぼす影響の評価

セイヨウが生態系に与える影響として、1) 在来種マル

ハナバチとの営巣空間や餌資源などの獲得競争が生ずる可能性、2) 顕花植物の種子生産の低下をもたらす可能性、3) 在来種マルハナバチと交雑する可能性、4) 商品とともに寄生物が海外から持ち込まれる可能性が挙げられている(加藤, 1993)。それらの要因について詳しく述べることにしたい。

### 1. 在来種マルハナバチとの競合

生態学における競争原理から、侵入種が在来種との間に生存と増殖に必須な資源をめぐる競争を展開した場合、要求する資源の共通性が大きい在来種ほど侵入種との競争に由来する負のインパクトを強く受けると推測される(鷲谷, 1998)。セイヨウが野外へ逸出・定着した場合、同じ環境や資源を利用する15種の在来種マルハナバチとの競合の激化が予想される。もし、セイヨウが在来種よりも資源の獲得における競争力が強かった場合、在来種は排除されると予想される。ここで言う資源には二つあり、ひとつは営巣空間で、もうひとつは花粉や花蜜といった餌資源である。営巣空間の競合は、マルハナバチの生活史の中では、単独営巣～営巣初期の女王バチ間の競争圧を増加させる。一方、植物資源の獲得競争は主に、営巣開始後～繁殖個体の産出までの長期にわたり競争圧を増加させると考えられる。

#### 1) 営巣空間をめぐる競合

##### a) マルハナバチの営巣場所の選好性

まず、営巣空間における競合に関して、マルハナバチの創設女王バチは自分で営巣空間を掘削する能力を持たない(Sakagami, 1976)。そのため、地中から地表・地上にある小動物(ネズミ・鳥など)の巣や廃巣などの空間を利用して営巣することが多い(Free and Butler, 1959; Alford, 1975;

Prys-Jones and Corbet, 1991)。セイヨウが元々生息する地域において、これらに特徴的な選好性が見られるのだろうか。実際に巣を発掘したイギリスでの結果から、地表に営巣して坑道を持たない種と地中に営巣して長いときには1m近くになる坑道を有する種に分けることができ、セイヨウは後者に属するとされた(Sakagami, 1976)。しかし、このようなセイヨウの選好性は固定的なものではなく、例えば捨てられたカーペット(巻いてある状態)や椅子、芝刈り機の中や廃材などの人工物による間隙に営巣することもあり、小動物の巣あるいは廃巣がある空間ならどこでも営巣するという適応力が旺盛な種であることも報告されている(Prys-Jones and Corbet, 1991)。

セイヨウと在来種マルハナバチの営巣空間の類似性について、これまで公表されている巣の採集記録(附表)に筆者らの未発表データを加えて合計140群について検討した(第1表)。Thoracobombus 亜属では地表～地中(ただし、片山・高見沢, 2004)、Bombus s. str. 亜属では地中を中心に営巣する傾向が認められ、Diversobombus および Pyrobombus 亜属では地中だけでなく木の上や崖など地上の空間からも採集されている。多くの場合でネズミなどの小動物の営巣材を利用している。コマルハナバチ *B. ardens* (以下、コマル)、エゾコマルハナバチ *B. ardens sakagamii* (以下、エゾコマル)、エゾオオマルハナバチ *B. h. sapporoensis* (以下、エゾオオマル)においては木製の鳥の巣箱や放置された布団などにも営巣しており、人工環境への適応も示唆されている(窪木・落合, 1985; 武内, 未発表)。全体として、地中から地表・地上にある小動物の巣や人工物の間隙を利用して巣を作り、種間ではっきりと異なる選好性は認められない。日本で発見されているセイヨウでは、開放的

第1表 日本産マルハナバチの営巣場所の要約

| 亜属                    | 種・亜種                            | 日本名(本文中略称) | 地上 | 地表 | 地中 | 不明 | 合計 |
|-----------------------|---------------------------------|------------|----|----|----|----|----|
| <i>Bombus s. str.</i> | <i>ignitus</i>                  | クロマル       |    |    | 9  |    | 9  |
|                       | <i>hypocrita hypocrita</i>      | オオマル       |    | 2  | 10 | 1  | 13 |
|                       | <i>hypocrita sapporoensis</i>   | エゾオオマル     | 1  |    | 10 |    | 11 |
|                       | <i>florilegus</i>               | ノサップ       |    | 1  |    |    | 1  |
| <i>Pyrobombus</i>     | <i>ardens ardens</i>            | コマル        | 10 | 7  | 16 |    | 33 |
|                       | <i>ardens sapporoensis</i>      | エゾコマル      | 1  |    |    |    | 1  |
|                       | <i>beaticola</i>                | ヒメマル       |    | 1  | 2  |    | 3  |
|                       | <i>hypnorum</i>                 | アカマル       |    |    | 1  |    | 1  |
| <i>Diversobombus</i>  | <i>diversus diversus</i>        | トラマル       |    | 5  | 21 | 3  | 29 |
|                       | <i>diversus tersatus</i>        | エゾトラマル     |    | 1  | 4  |    | 5  |
| <i>Thoracobombus</i>  | <i>deutonymus deutonymus</i>    | ハイイロ       |    | 1  |    |    | 1  |
|                       | <i>deutonymus maruhanabachi</i> | ホンシュウハイイロ  |    | 6  | 7  |    | 13 |
|                       | <i>pseudobaikalensis</i>        | ニセハイイロ     |    | 8  |    |    | 8  |
|                       | <i>honshuensis</i>              | ミヤマ        |    | 7  | 1  |    | 8  |
|                       | <i>schrencki</i>                | シュレンク      |    | 4  |    |    | 4  |

140

公表されている文献情報および米田 未発表データを集計した合計140コロニー(附表)を用いて集計した。

な場所にある小動物の古巣（松村・鷺谷，2002）や人工物を利用した巣（鷺谷，1998）が発見されていることから、イギリスとほぼ同様な環境を利用すると考えられる。そして、セイヨウの営巣空間はこれまで報告されている在来種マルハナバチの全ての種と重複すると思われる。

一方で、日本ではセイヨウが森林内で営巣した例は確認されていない。この理由が森林内での巣の発見が難しいためなのか、原産地同様に開放空間を好む性質によるものか、あるいは天敵などにより森林に侵入できないのかは不明であり、今後の調査が期待される。

#### b) 創設女王バチによる巣の乗っ取り

マルハナバチでは、営巣の初期の段階において、女王バチが既にできあがっている同種や他種の巣に侵入し、家主の女王を殺し、自分の卵をその巣のワーカーに育てさせることがある。これを乗っ取りと呼び、これが生じた場合、巣内には家主か侵入者いずれかの死骸が確認できる。侵入者の女王バチにとっては、自力で巣を作るよりも、危険をおかしてでも、既にできあがっている巣を乗っ取ったほうが、すばやく巣作りを行うことができるからである。

セイヨウの女王バチは、在来種の女王が作った巣の近くに置かれると必ずその巣に侵入し、時には、在来種の女王バチを刺し殺して巣を乗っ取ることもあると報告された（小野，1996；伊藤・小野，未発表）。この報告は、さまざまなメディア（読売新聞，2004）、論文（松村ら，2004；Velthuis and Doorn，2006）、海外におけるリスク評価研究（Winter et al.，2006）に引用され、セイヨウを特定外来生物に指定した生態影響の科学的な根拠のひとつとされている。

イギリスのセイヨウでは、1つのコロニーから20個体の女王バチが死骸で発見されている（Sladen，1912）。このことは、セイヨウは元々の生息地において、同種個体どうしで営巣空間を激しく取り合っていることを示唆している。一方、カナダのマルハナバチの観察例では（Richards，1975；Sakagami，1976より引用）、同種個体間における創設女王バチの他巣への入り込みの頻度は10%程度であるという。また、*B. occidentalis* では1つのコロニーから4個体の創設メスの死骸が見つかった例もあり、その中には同種の3個体と別種 *Bombus frigidus* の1個体が含まれていたという。乗っ取りが生じた場合、創設者が侵入者を撃退した例が36%（28/79）であり、反対に侵入者が乗っ取りに成功した例は32.9%（25/79）であった。そして同種個体間の乗っ取りに関しては55%のケースで大型個体が勝つという。これらからマルハナバチでは自然状態でも種内、種間を問わず、巣の乗っ取り頻度が高いことが示唆される。

セイヨウに在来種のコロニーの乗っ取りを誘発させた室内実験（小野，1996；伊藤・小野，未発表）は、これまでのところ追試されていない。また、実験室内のような逃げ場の無い空間で女王バチどうしが遭遇する場合と、逃げ場

所の有る開放空間で接触する場合には女王バチの行動は異なると考えるのが自然である。著者はコマルの単独営巣期のコロニーで、創設女王バチが外出している間に他の創設女王が侵入するところを観察している。そこでは、餌集めから帰った女王バチが侵入した個体と遭遇したとき、両者は向き合って回りながら上空へと飛翔し、巣の持ち主が侵入者を殺すことなく追い払った（米田，未発表）。このことは、乗っ取り行動は、発掘された巣から確認される創設個体以外の女王バチの死骸数よりも高い頻度で行われている可能性を示唆している。

しかし、北海道における巣の発掘記録からは、セイヨウの巣から在来種の女王バチの死骸が発見された例は報告されていない（松村ら，2004；中島ら，2004；Inoue et al.，unpublished）。そのため、セイヨウの女王バチが在来種マルハナバチの巣を乗っ取るという証拠はないが、セイヨウの密度が増加することによって巣の乗っ取りが増加するというリスクは否定できない。

#### 2) 植物資源の獲得競争

マルハナバチにとって、花粉は主に幼虫の餌や営巣材として利用され、花蜜は巣内の個体のエネルギー源となる。そのため、この場合の負のインパクトとは、セイヨウが在来種マルハナバチと同じ開花植物上から花蜜や花粉を採取することにより、在来種マルハナバチのコロニーへの餌の搬入量が低下し、コロニーの繁殖成功率が低下し、個体群衰退へとつながることである。

北海道では、セイヨウと在来種で利用する植物が重複しており、同じ植物上で目撃できるマルハナバチ全体に占めるセイヨウの比率が高い地域が拡大していることが報告されている（横山・中島，2005）。そして、野外実験によりセイヨウとエゾオオマルが競争関係にある可能性が指摘されている（Inari et al.，2005）。閉鎖環境下において、同じ巣由来のワーカーを用いた実験では、他個体の存在が訪花範囲や利用花数を減少させ、特定のバッチにおける訪花個体数の増加は一個体が利用できる花数の減少を導くことが示されている（Makino and Sakai，2004）。これらのことから、セイヨウが優占する開花植物パッチの分布の拡大が在来種個体群の衰退を示していることは十分に考えられる。

一方で、外来植物や栽培植物の増加が、それらの花蜜や花粉の量が増加につながっている状況下では、分布の拡大が必ずしも競争種の駆逐につながらない場合も想定される。これまでの報告で、セイヨウの利用する植物は80%以上（75/86種）が栽培植物や外来植物であるという（松村・鷺谷，2002）。一方、在来種マルハナバチも蜜源の多くを外来植物に依存していること（坂上・福田，1972；福田ら，1973；坂上ら，1974；横山・中島，2005）、エゾオオマルが巣に持ち帰る花粉の多くが栽培種や外来植物のものであることが報告されている（Takeuchi et al.，2005）。これらは、

在来種マルハナバチにおいても場所によっては、外来植物や栽培植物が産出する花蜜や花粉への依存度が高いことを示唆する。

セイヨウの侵入・定着が在来種コロニーの花粉や花蜜の搬入量、さらにはコロニーの生産性にどのように影響しているかは不明である。これらの影響を評価するためには、特定のパッチを利用してマルハナバチの目撃頻度と周辺での営巣密度の関係を明らかにする必要がある。営巣密度の測定は特に難しいが、近年 DNA 分析によるワーカー個体の遺伝的近縁度に基づいた簡便なコロニー数推定方法が開発されており (Kokuvo et al., 2007)、今後の調査への活用が期待される。

## 2. セイヨウによる植物への悪影響の評価

セイヨウはマルハナバチの中でも短舌種であり、開花植物の花弁にかみ傷をつけて花蜜を吸う習性 (以下、盗蜜行動) を持つ (Shimizu and Suzuki, 1983)。盗蜜行動は在来種であるクロマル、オオマル、エゾオオマル、およびノサップマルハナバチ *B. florilegus* (以下、ノサップ) においても確認されている (Shimizu and Suzuki, 1983; Higashi et al., 1988; 釧路昆虫同好会, 1999)。この行動は花蜜だけを吸い取るため、植物の送粉に貢献しないとされている。したがって、盗蜜行動は植物の種子繁殖に悪影響を与える可能性が高い (加藤, 1993)。実際に、セイヨウに盗蜜された植物は、他の昆虫に訪花されなくなり、種子生産量を低下させる可能性が指摘されている (Matsumura et al., 2004)。

野外における植物の種子生産の変動に関しては、植物体自体が有する年変動 (Malooof and Inouye, 2000; Irwin and Malooof, 2002)、気候変動 (Kudo et al., 2004)、森林の断片化や都市化に伴う送粉昆虫の減少 (Washitani et al., 1991; 八坂ら, 1994)、盗蜜の頻度や同所的に生息する他の植物種 (Urcelay et al., 2006) などの要因が関与するとされている。セイヨウによる盗蜜行動が、植物の種子生産量を低下させることは、エゾエンゴサク *Corydalis ambigua* などで実験によって確かめられている (Kenta et al., 2007)。

エゾエンゴサクの生息地域には、盗蜜を行う在来種エゾオオマルも生息するが、セイヨウの侵入によって盗蜜性マルハナバチ (セイヨウとエゾオオマル) の個体数が増加すればそれらによる盗蜜頻度も増加すると考えられる。セイヨウや商品クロマルをトマトの授粉に利用した場合でも特定の花への過剰な訪花が子房の損傷を導き、以後の正常な果実の発育を阻害することがある。したがって、狭い地域内でセイヨウの密度が極端に上昇した場合には野生植物の種子生産に悪影響が生ずるかもしれない。

長期的に見た場合、種子繁殖量の低下が個体群の衰退につながることは十分に予想できるので、侵入種による生態影響を未然に防ぐという観点から「セイヨウは盗蜜により種子繁殖を低下させる」という評価は妥当と言える。また、

種子繁殖は栄養繁殖に比べて植物個体群の遺伝的多様性を増加もしくは維持させるとすれば、セイヨウの侵入・定着による盗蜜頻度の増加が遺伝的多様性をもたらす種子繁殖の機会を喪失させる可能性があることも指摘できよう。

マルハナバチの盗蜜行動に関して、野生の植物だけでなく、観賞用として栽培されるリンドウ *Gentiana scabra* でも、盗蜜によって花卉が傷つけられ、商品としての品質が低下するといった農業被害が報告されている。実際に、長野県では殺虫剤を用いたオオマルおよびクロマルの駆除が行われてきた (毛利ら, 1984)。そのため、セイヨウの侵入・定着による盗蜜頻度の増加は野生植物への被害をもたらすだけでなく、花卉などの観賞用の作物における農業被害ももたらす可能性もある (松村・鷲谷, 2002)。

## 3. セイヨウと在来種マルハナバチの雑種の可能性

1996年にカナダで開催された国際昆虫学会において、セイヨウと在来種エゾオオマルとの間で雑種ワーカーが産出され、生まれてきたメスはエゾオオマルと同じ毛色であったと報告された (Mitsuhata and Ono, unpublished)。そして、このような雑種は、在来種とは外見上ほとんど区別が付かないため、気づかないうちに遺伝的攪乱が深く進行してしまう可能性があるとされている (鷲谷, 1998)。

この雑種ワーカー産出の報告は、セイヨウの生態学的影響を扱った国内外の多くの論文に引用され (鷲谷, 1998; 飯嶋, 2001; 飯嶋ら, 2002; Matsumura et al., 2004; 昆野, 2006)、また、さまざまな新聞などでも報道された (例えば、北海道新聞 1997年3月38日; 道内で繁殖欧州バチ、在来種との雑種誕生)。しかし、以後の追試験においては、セイヨウのオスと在来種オオマル、エゾオオマル、およびクロマルのメスとの間で交尾は成立するが、雑種メスは産出されなかったことが報告されている (伊藤・小野, 未発表)。

しかし、1例とはいえ、セイヨウと在来種マルハナバチが雑種を形成したという報告は重大であったから、この結果は大きく取り上げられた。例えば、日本昆虫学会、日本鞘翅学会、日本甲虫学会および日本昆虫分類学会の昆虫関連4学会による「外国産昆虫の輸入に関する要望書」では、上記の結果を引用し、「セイヨウオオマルハナバチでは、既に野外への逸出が確認され、近縁在来種の巣の乗っ取りやそれとの交雑、外来寄生生物の随伴などの懸念が現実のものとなりつつある (昆虫関連4学会, 2002)」として、外来種規制の根拠のひとつとして挙げられている。

交尾が起こることと雑種個体が産出されることは別の問題である。これまでの研究では、交尾が起こることは確認されていたので、検証すべきはそれらの間で受精卵に由来するメスの子供が生まれるかどうかであった。マルハナバチは、他の膜翅目同様に単数倍数性の性決定機構を持つので、受精した卵はメス (ワーカーあるいは新女王) に、未

受精の卵はオスに成長する。真社会性昆虫の女王はオスとメスの産み分けが可能であるので、異種間で交尾した女王からは受精卵に稔性があれば両性の個体が発生するが、受精卵に稔性がなければ、オスだけが発生すると期待される。

この点について、岐阜大学、アピ株式会社および国立環境研究所の研究で明らかになった事実は、1) セイヨウのオスと在来種のメスは交尾を行い、セイヨウのオスの精子は、在来種メスの受精嚢に到達すること（神戸、未発表）、2) 在来種メスの受精嚢に到達した精子は受精に用いられること（Kanbe et al., unpublished）、3) 異種の精子により授精された卵は胚発生が途中で停止すること（Kanbe et al., unpublished）の3点であった。これらの結果から、セイヨウのオスの精子は在来種との交雑に貢献せず、在来種の繁殖攪乱を引き起こすリスクがあることが予測される。また、春先に野外で捕獲した在来種の創設女王にセイヨウのオスをかけ合わせると交尾を行い、セイヨウのオスの精子が受精嚢内に受け渡されたことが明らかとなっている（神戸、未発表）。さらに、既に産卵を開始しているセイヨウの創設女王バチに、同種であるセイヨウのオスをかけ合わせると交尾を行い、産卵後に受け取ったオスの精子がワーカー生産に利用されることも明らかとなった（Yoneda et al., unpublished）。

マルハナバチ類では野外において一回交尾の傾向が強い（Estoup et al., 1995）が、種によっては野外で何度も交尾行動を行うことが観察されている [例えば、アカマルハナバチ *B. hypnorum* (Hobbs, 1967) など]。飼育環境下の新女王バチは巣箱内で、同じ巣のオスバチと交尾することもあり、また、狭い交尾ケージなどの中では複数回交尾も観察されている（米田、未発表）。これらのことから、雑種が形成されたという報告では、同じ巣内のオスバチと1回目の交尾をしていたエゾオオマルの女王バチが、交尾ケージの中で2回目の交尾をセイヨウのオスバチとした可能性が残り、1回目に交尾した同種の精子により受精された個体を「雑種」と判定した可能性も否定できない。産出された「雑種個体」が本当に雑種なのか、それとも単なるオオマルの子孫なのか外部形態からは判定できない。この疑問点を解決するためには、産出された「雑種個体」のDNAを調べるしかない。

一方、我々の研究によれば、セイヨウのオスバチと交尾した在来種のメスバチは受精卵の発生が停止してしまうので、未受精卵由来のオスバチしか生産できなくなる（Kanbe et al., unpublished）。この場合、オスバチはコロニーの維持活動を行わないので速やかなコロニーの崩壊につながると考えられる。そして、これまでに野外でもセイヨウの精子が野外の在来種の受精嚢からも確認されている（Kondo et al., unpublished）。セイヨウは在来種との間に雑種を形成しないが、異種間交配により在来種はメスを産むことができ

なくなるため、セイヨウは事実上、在来種の不妊化に導くという繁殖攪乱のリスクをもたらすことになる。

#### 4. 寄生生物の随伴輸入と野外への拡大

マルハナバチ類には50種を超える寄生生物が報告されている（Schmid-Hempel, 1998）。セイヨウの輸入にともない寄生生物が日本に持ち込まれ、未知の寄生生物や病気などが蔓延するなどして、在来種マルハナバチを衰退させる可能性が指摘されてきた（五箇ら, 2000; Goka et al., 2001; 丹羽ら, 2004）。実際に、マルハナバチに寄生するマルハナバチポリプダニ *Locustacarus buchneri* (Acari: Podapolipidae) と、細胞内に寄生しノゼマ病を発症させる微孢子虫 *Nosema bombi* (Microsporidia: Nodematidae) が商品に随伴して日本に持ち込まれたことが確認されている（五箇ら, 2000; 丹羽ら, 2004）。

近年、ヨーロッパや北米においては野生マルハナバチの減少が報告されており（Kearns et al., 1998; Ghazoul, 2005; Ingolf et al., 2005）、アメリカ・カナダでは、商品化された在来種 *B. occidentalis* の個体数も極端に減少しているという（Winter et al., 2006）。この理由のひとつとして、本種の商品個体群が頻繁に同種の自然個体群と接触し（Birmingham et al., 2004）、それらに感染している寄生生物が自然個体群に水平感染した可能性が指摘されている（Thorpe et al., 2003; Ingolf et al., 2005; Colla et al., 2006）。

前出のマルハナバチポリプダニは、コロニー内の感染率は60~90%と高い（Yoneda et al., unpublished）が、野外の訪花植物上での感染個体率は10%以下である（Goka et al., 2001; Otterstatter and Whidden, 2004; Allen et al., 2007）。ところが、カナダでは、商品化された在来種 *B. occidentalis* の野生個体群では感染個体率が20~50%であることが報告されている（Otterstatter and Whidden, 2004）。同所的に生息する他種のマルハナバチの感染率が低いことを考え合わせると、商品化の過程で寄生生物が増幅され（Yoneda et al., unpublished）、それらが商品から野生集団へ水平感染していることが示唆される（Otterstatter and Whidden, 2004）。

外来生物法においては、寄生性ダニや微孢子虫などの目に見えない生物に関しては規制の対象外であることから、現時点の対策は皆無である。また、マルハナバチの寄生生物については、寄主に与える影響も含めて不明な点が多いので（Yoneda et al., unpublished）、調査および検疫体制の整備が急がれる。

#### 代替技術としての在来種マルハナバチの商品化とその問題点

##### 1. 商品クロマルが日本の生態系に及ぼす影響の評価

生物多様性の定義には、1) 種の多様性、2) 同種内の遺伝的な多様性、3) 生態系の多様性があるとされ（Wilson, 1988）、生物多様性の保全は、通常これら3つの保全

を目的する。セイヨウが特定外来生物に指定された結果、代替技術として在来種クロマルの需要が高まり、商品の使用数が増加している。クロマルは、北海道には生息せず、また、本州・四国・九州でも未確認の地域があるが（米田ら、未発表）、在来種であるという理由により、法律上日本全国で利用可能である。皮肉なことに、本来、種の多様性を保全するために制定された外来生物法が、商品クロマルの国内移動を助長し、結果として、野生クロマルの遺伝的な多様性を攪乱するというジレンマが生じている。以下においては、上述のセイヨウでのリスク評価の議論を基にして、商品クロマルの生態系に対するリスク評価、すなわち、国内移動がもたらす生態リスク評価を試みた。

## 2. クロマルの分布と遺伝的多様性

クロマルの分布や遺伝的な多様性はどこまで分かっているのだろうか。クロマルは日本だけでなく中国や韓国にも分布する（伊藤、1998）。韓国では、本種は普通種であり、ほぼ全域に分布する（Kim et al., 2002）。中国では、雲南省から黒龍江省までの広い範囲での分布が報告されている（Yoneda et al., unpublished）、内陸部では、甘粛省から報告があり、中国のほぼ全土に渡る広範囲な分布域を有することが示唆されている（Yoneda et al., unpublished）。そして、極東アジア域におけるクロマルの遺伝的な多様性に関しては、中国と韓国に生息する本種の mt-DNA・チトクローム *b* 遺伝子領域には地域変異が認められないが、マイクロサテライト DNA では、大陸と比べて日本列島の個体群の遺伝的な変異性が小さいことが示されており（Shao et al., 2004）、対馬海峡が障壁になり両個体群が隔離されてきたことが示唆されている。

日本国内のマルハナバチの地域個体群における遺伝的多様性に関しては、1997~1999年にクロマルの創設女王バチを材料にして、アビ株式会社と国立環境研究所の共同研究の結果、本種では、九州と本州の個体群間でチトクローム *b* 遺伝子のハプロタイプに差が認められ、関門海峡により遺伝子流動が制約されていることが示唆されている（五箇、2001）。また、近縁種のオオマルに関しては、北海道亜種のエゾオオマルと本州のオオマルではミトコンドリアチトクローム *b* 遺伝子の塩基配列が異なることが判明し、津軽海峡線（ブラキストン線）により、亜種間レベルで遺伝的な交流が阻害されてきたことが示唆されている（五箇、2001）。また、本州のオオマルでは、採集地点が近い集団ほど遺伝距離が近く、地理的な距離による遺伝子流動の制限と、各個体群における遺伝的浮動の2つがバランスの取れた状態にあり、遺伝的隔離が生じていることが示唆されている（五箇、2001）。

また、商品化による人為的な選抜により、遺伝的多様性が減少する可能性も考えられる。商品生産用に捕獲されたクロマルの女王バチの遺伝的な変異と、実際に販売されてい

る商品クロマルの遺伝変異について、マイクロサテライト DNA マーカーを使って比較した結果、1 遺伝子座あたりの対立遺伝子数が減少していることが確認されている（五箇、2001）。このことから、少なくとも商品では、中立的な遺伝子の多様性が減少していると思なすことができるであろう。また、増殖に用いられたクロマルの女王バチは、長野県、滋賀県、岐阜県など異なる地域で捕獲された個体であり、増殖工場内では区別されることなく飼育されている。その結果、地域個体群の遺伝的な固有性が、商品化の過程で混ざり合い喪失することも考えられる。こうして遺伝的に改変された商品個体群が日本全国のトマトハウスから逃亡し、それぞれの地域に生息する野生のクロマルと交雑するなどした場合、野生集団の遺伝的な固有性をも攪乱することになる（五箇、2006）。

## 3. 商品クロマルの生態リスク評価の試み

商品クロマルの生態リスクをセイヨウと比較した結果を表に示す（第2表）。セイヨウの場合と同様に、商品クロマルのコロニーは1年中利用される。なぜなら、トマトはさまざまな地域で1年を通して栽培されていて、商品はその開花時期に合わせて利用されるからである。加えて、クロマルでは逃亡防止の義務がないことから1年中施設外へ逃亡することが想定される。

前節までの議論から、商品クロマルが自然個体群とは異なる集団であると思なせば、生態系に与えるリスクは、セイヨウと変わらないと考えられる。商品クロマルはマルハナバチの自然個体群と競争し、また、これらは盗蜜行動を行うので、逃亡個体の増加は、植物に対する盗蜜頻度の増加をもたらすだろう。そして、商品クロマルとその地に生息するクロマルは同種であるので、基本的に子孫を残すことが可能である。したがって、商品化の過程で人為的に選抜された形質が自然個体群に浸透していく（Ings et al., 2005, 2006）。

反対に、商品クロマルが自然個体群のクロマルと遺伝的に同一の集団であると思なした場合においても、北海道などの元々分布していない地域では、これらが及ぼす生態リスクは、セイヨウで見てきた外来種問題と変わらない。そればかりでなく、本州などの元々分布している地域においても、クロマルの個体数が極端に増加することが予想でき、また寄生生物の伝播に関して、北米における *B. occidentalis* の例から推察されるように、セイヨウ以上に悪影響を与える可能性も想定される（Otterstatter and Whidden, 2004; Colla et al., 2006）。

ここで、セイヨウの場合では起こらない商品クロマル固有の悪影響として、観察者がクロマルの自然個体群の生活史を追跡できなくなる点を挙げておきたい。一般に、巣の発見が困難なマルハナバチでは、野外の生活史は、開花植物上で観察される異なるカストの構成比における季節的な

第2表 セイヨウオオマルハナバチと在来種商品クロマルハナバチの生態リスクの比較

|            | セイヨウ     | 商品クロマル                  |          |
|------------|----------|-------------------------|----------|
|            |          | 分布地域                    | 未分布地域    |
| 生態リスク      |          |                         |          |
| 1) 野生種との競合 |          |                         |          |
| 営巣空間       | 競争あり     | 競争あり                    | 競争あり     |
| 植物資源       | 競争あり     | 競争あり                    | 競争あり     |
| 2) 植物への影響  |          |                         |          |
| 盗蜜行動       | 行う       | 行う                      | 行う       |
| 3) 在来種との交雑 |          |                         |          |
| 遺伝的侵食      | なし       | あり (ハイブリッド)             | なし       |
| 繁殖攪乱       | あり       | あり                      | あり       |
| 生活史攪乱      | なし       | あり                      | なし       |
| 4) 寄生物の持込  | あり       | あり                      | あり       |
| 駆除・防除の対策   |          |                         |          |
| 1) 法規制     | 特定外来生物法  | 法規制なし                   | 法規制なし    |
| 2) 駆除の可能性  | 可能 (判別可) | 不可能 (判別不可) <sup>a</sup> | 可能 (判別可) |

<sup>a</sup> 同種なので、商品が自然個体群か判別できない。そのため、商品由来のクロマルのみを駆除することは困難である。

変化によって追跡され、明らかにされてきた (宮本, 1961; 坂上ら, 1974)。花蜜や花粉を利用するハチの自然個体群は生息地ごとの季節と同調した生活史を持つから、地域により発生時期などが異なっていると考えるのが自然である (宮本, 1961)。一方で、商品クロマルはトマトの生産に合わせて1年中利用される。商品コロニーは50~80個体のワーカーを有する発達段階に調整された状態で流通し利用されている。多くの場合、これらのコロニーは3~4週間後にはオスバチを、その後新女王バチを産出する (米田, 未発表)。これらには逃亡防止の義務はないから、商品のワーカー、オスバチや新女王バチが常にハウス外へ逃亡し、野外の訪花植物を訪れる状況が想定できる。もし、周辺に野生のクロマルが生息していた場合には、訪花植物上には、季節の進行に同調した自然個体群のクロマルと、季節とは無関係に施設から逃亡した商品クロマルのワーカー、オスバチ、新女王バチとが混在することになる。

2005年6月23日に群馬県において、クロマルのオスバチが、コマルのオスバチと同じ花に訪花しているところが観察されている (米田, 未発表)。同県にはクロマルが元々分布しているが、クロマルの自然個体群のコロニーの発達から考えると、かなり早い時期のオス生産と考えられる。群馬県では、ナスおよびトマトの施設栽培で、商品クロマルが利用されており、逃亡防止策が施されていなかった。そのため、上記で観察されたオスバチが、商品からの逃亡個体か自然個体群のコロニーから産出されたものかは判定不能である。

マルハナバチを含む膜翅目では二倍体オスが報告されている。これらは性決定遺伝子座が近親交配などによりホモ接合体になることに起因することが知られており、コロニーの初期段階からワーカーと同時に産出されることが知られる (Duchateau and Marien, 1995; Hoshiba et al., 1995; Ayabe et al., 2004)。従って、コロニーの発達初期にオスバチの訪花を確認できれば、集団サイズが小さいことに由来する二倍体オスバチ、あるいはそれ以外の生活史変異の一端として捉えられ、そのような発見はマルハナバチの生態学的発展に寄与することも期待されるであろう (Liebert et al., 2005)。ところが、商品クロマルが大量に流通し、オスバチ、女王バチが年中飛び回れば、そのような発見も不可能となってしまう。これはマルハナバチの生態学にとって重大な攪乱である。

#### まとめと今後の課題

セイヨウが日本に導入されてから2004年までの13年間で、約50万コロニーが国内を流通した。これだけ需要が高い商品に対しても、生態リスクが徹底的に科学的に検証され、本種は環境省により規制対象種となった。その間、多くの研究者や関係者が、それぞれの立場で、生態学的もしくは応用昆虫学的な解析に基づいて様々な行動をとってきた。中には、生態学者が予防原則に基づく最大リスクを想定して警鐘を鳴らした結果、多くのマスメディアが注目して記事として取り上げられ、それにより生産現場や販売企業も危機感を募らせ、農業においても自然環境への配慮



が必要であるという認識を誘発させてきた例もある。実際に、セイヨウが生態系に悪影響を及ぼすという結論が導かれたことにより、法律施行以前にセイヨウの使用を中止し、人手による授粉作業へ転換した農家もある。

本種の法律指定に際して、セイヨウが生態系に与える影響の科学的なリスク評価は、利害関係が対立する産官学が一体となって、セイヨウの使用現場とコンセンサスを得ながら執り行われてきた。具体的には、環境省および農林水産省により、研究プロジェクト予算が拠出され、国立環境研究所などの研究機関が中心となり、セイヨウの使用現場と密接に関係する応用昆虫学者や販売会社が現実的に検証可能なデータの収集を進めてきた。特筆すべきは、環境省自らがセイヨウを使用している生産者に、研究成果と法律の進捗状況を直接報告する会合を定期的に開催し、それに農林水産省も参画してきたことである（マルハナバチ利用者連絡協議会、第1~5回）。さらに、環境省の担当官が応用動物昆虫学会で法律の現状を説明し、反対に、農水省の担当官が生態学会で農業の現状を説明するなど、省間の垣根を越えた活動も行われてきた（日本応用動物昆虫学会、第48, 49, 50回大会、日本生態学会、第51, 53回大会）。加えて、セイヨウを使用している生産者が、リスク評価のための調査を企画および実行し、その結果を元に自らの生産方法を改善し、その成果を生態学会の小集会において、自らの言葉で報告するという、積極的な活動も行われてきた（日本生態学会、第51回大会）。彼らの調査結果は、セイヨウを利用する際に必要な逃亡防止策の確立にも活用されている（米田ら、2007）。

一方で、セイヨウが特定外来生物に指定されたことにより、在来種マルハナバチの需要が高まり、その結果、新たに商品クロマルの国内移動の問題が生じてきた。従来のセイヨウを使用してきた生産者の多くは、様々な理由から、商品クロマルの利用へ転換していることは既に述べた。在来種利用への転換は、セイヨウの生態系への悪影響を指摘してきた昆虫学者・生態学者らにより提案された背景もあり（Asada and Ono, 1996; 鷺谷, 1998; 浅田・小野, 2002; 松村ら, 2004）、比較的速やかに現場に受け入れられている。しかも、代替技術としての在来種の商品化は、潜在的な遺伝資源の発掘・利用という生物多様性条約の本来目的にも適うと考えられる（小野, 1995）。しかし、一見環境に優しいとされる在来種利用も、厳密には「同種内の遺伝的多様性」を攪乱することにつながるリスクを有することを忘れてはならない（五箇, 2006）。

外来生物法の理念として謳われている、遺伝的多様性を基本とした生物多様性の保全を目的とした商品マルハナバチの管理においては、従来の在来種・外来種という線引きでは対応が不十分であり、商品として増殖された生物は、自然個体群の生物とは異なるという概念が、まず必要であ

る。こうした概念に基づき、実際に商品マルハナバチの野生化を防ぐためには、販売会社や使用現場と密接に関わりながら調査・啓蒙を行っていくことが必要である。既に、販売会社も元々生息していない北海道への商品クロマルの導入を自主的に規制しており、利用者である農家が参画可能な環境保全のあり方を模索しながら実行し、無秩序なセイヨウと商品クロマルの拡散に抑止力を発揮している。

農林水産省の平成19年農業技術の基本指針には、「今後は、本規制（注：外来生物法のこと）の対象外である在来種マルハナバチへの切替や単為結果性品種への転換について、産地の状況を踏まえ積極的に検討することが重要である。在来種マルハナバチの利用にあたっては、ハウスからの逸出や鳥類からの捕食を防ぐことが農業経営上の観点からも重要である」とし、逃亡防止を奨励している（農林水産省, 2007b）。我々が開発したネット展帳による授粉昆虫の逃亡防止技術（米田ら, 2007）は日本独自の手法であり、外来生物法では規制対象外である随伴寄生物の野生個体群への水平伝播も予防することができる。そして、商品クロマルに適用した場合には、商品集団が逃亡することによる自然個体群への遺伝的侵食も防止することが可能である。さらに、この手法は生態系保全に有効だけでなく、ハウス外へ逃亡する授粉昆虫をハウス内へ留めておくことにより、授粉効率も上昇することが期待できる。加えて農業害虫が施設外から侵入することも防止できる。ネット展帳における課題は、ハウスの構造上、隙間なくネットで覆うことが困難な場合があることと、ネットが風を遮ることによってハウス内の温度や湿度が上昇し、作物に悪影響を与える可能性があることの2点である。これらの点については防虫ネットやハウスの製造・販売会社との共同の技術開発も視野に入れながら克服していく必要がある。

授粉用マルハナバチは、環境に優しい新しい技術として生産者に受け入れられた。しかし、今、環境に優しいという導入当初の謳い文句の正当性が生態学的に疑問視されている。それでも、この技術が現在の農業生産を支える重要な技術であることは紛れもない事実である。農業生産が低下を続けるわが国において、全ての農産物を海外に依存する方策すらも提案されているが、果たして農業の固有性まで喪失して、この国の生物多様性を守ることはできるだろうか。農業もその他の産業も健全な環境があって、初めてその発展が維持される。生物多様性と農業の共存を目指して、生産者および消費者とともに「持続的発展」の道を探ることが、求められているのではないだろうか。

本論をまとめるにあたり、国立環境研究所環境リスク研究センターの国武陽子博士および、匿名の2名の査読者には非常に有意義な指摘・意見を頂いた。記して深謝する。また、我々の研究グループの成果は「農林水産省高度化事

業課題 1701 受粉用マルハナバチの逃亡防止技術と生態リスク管理技術の開発 (2005~2007 年度, 代表: 五箇公一) および「環境省 地球環境研究推進費 課題 F3 侵入生物による生物多様性影響機構に関する研究 (2004~2006 年度, 代表: 五箇公一)」により推進されたものである。

### 引用文献

- 阿部三郎 (1932) トラマルハナバチの巢. 昆蟲 5: 245-247. [Abe, S. (1932) Nest of *Bombus diversus* Smith. *Kontyû* 5: 245-247.]
- Alford, D. V. (1975) *Bumblebees*. Davis-Pointner, London. 352 pp.
- Allen, G., O. Seeman, P. Schmid-Hempel and R. Buttermore (2007) Low parasite loads accompany the invading population of the bumblebee, *Bombus terrestris* in Tasmania. *Insectes Soc.* 54: 56-63.
- Asada, S. and M. Ono (1996) Crop pollination by Japanese bumblebees, *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae): Tomato foraging behavior and pollination efficiency. *Appl. Entomol. Zool.* 31: 581-586.
- 浅田真一・小野正人 (2002) オオマルハナバチとクロマルハナバチの実用化に向けた室内飼育技術の効率化: 劣勢なコロニーの早期検出法について. 応動昆 46: 73-80. [Asada, S. and M. Ono (2002) Development of a system for commercial rearing of Japanese native bumblebees, *Bombus hypocrita* and *B. ignitus* (Hymenoptera: Apidae): with special reference to early detection of inferior colonies. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 46: 73-80.]
- Ayabe, T., H. Hoshiba and M. Ono (2004) Cytological evidence for triploid males and females in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Chromosome Res.* 12: 215-223.
- Birmingham, A. L., S. E. Hoover, M. L. Winston and R. C. Ydenberg (2004) Drifting bumble bee (Hymenoptera: Apidae) workers in commercial greenhouses may be social parasites. *Can. J. Zool.* 82: 1843-1853.
- Colla, S. R., M. C. Otterstatter, R. J. Gegeer and J. D. Thomson (2006) Plight of the bumble bee: Pathogen spillover from commercial to wild populations. *Biol. Conserv.* 129: 461-467.
- Duchateau, M. J. and J. Marien (1995) Sexual biology of haploid and diploid males in the bumble bee *Bombus-terrestris*. *Insectes Soc.* 42: 255-266.
- Estoup, A., A. Scholl, A. Pouvreau and M. Solignac (1995) Monoandry and polyandry in bumble bees (Hymenoptera: Bombinae) as evidenced by highly variable microsatellites. *Mol. Ecol.* 4: 89-93.
- Free, J. B. and C. G. Butler (1959) *Bumblebees*. Collins, London. 208 pp.
- 福田弘己・坂上昭一・山内克典・松村 雄 (1973) 東北海道, 浜小清水におけるハナバチ相の生態的調査. 日生態会誌 23: 160-170. [Fukuda, H., S. F. Sakagami, K. Yamauchi and T. Matsumura (1973) Biofaunistic survey of wild bees in Hana-Koshimizu, eastern Hokkaido. *Jpn. J. Ecol.* 23: 160-170.]
- Ghazoul, J. (2005) Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends Ecol. Evol.* 20: 7.
- 五箇公一 (2001) マルハナバチ利用による生態系問題について. マルハナバチ利用技術研究会発表資料 7: 11-14. [Goka, K. (2001) Ecological implication of bumblebee usage in Japan. *Investigation of utilization of bumblebees-meeting of Bumblebee Working Group in Japan* 7: 11-14.]
- 五箇公一 (2006) 昆虫輸入にみる日本の外来生物問題. 関西自然保護機構会誌 28: 37-47. [Goka, K. (2006) Perspective of invasive alien species problem in Japan suggested by exotic insects introduction. *Konc.* 28: 37-47.]
- 五箇公一・マルハナバチ普及会 (2003) マルハナバチ商品化を巡る生態学的問題のこれまでとこれから. 植物防疫 57: 452-456. [Goka, K. and Bumblebee Working Group in Japan (2003) The ecological problem caused by commercialization of bumblebees—the past and the future. *Plant Prot.* 57: 452-456.]
- 五箇公一・岡部貴美子・丹羽里美・米田昌浩 (2000) 輸入されたセイヨウオオマルハナバチのコロニーより検出された内部寄生性ダニとその感染状況. 応動昆 44: 47-50. [Goka, K., K. Okabe, S. Niwa and M. Yoneda (2000) Parasitic mite infection in introduced colonies of European bumblebees, *Bombus terrestris*. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 44: 47-50.]
- Goka, K., K. Okabe, M. Yoneda and S. Niwa (2001) Bumblebee commercialization will cause worldwide migration of parasitic mites. *Mol. Ecol.* 10: 2095-2099.
- Higashi, S., M. Ohara, H. Arai and K. Matsuo (1988) Robber-like pollinators: overwintered queen bumblebee foraging on *Corydalis ambigua*. *Ecol. Entomol.* 13: 411-418.
- Hobbs, G. A. (1967) Ecology of species of *Bombus* (Hymenoptera: Apidae) in Southern Alberta, VI. Subgenus *Pyrobombus*. *Can. Ent.* 99: 1271-1272.
- Hoshiba, H., M. J. Duchateau and H. H. W. Velthuis (1995) Diploid males in the bumble bee *Bombus terrestris* (Hymenoptera) Karyotype analyses of diploid females, diploid males and haploid males. *Jpn. J. Entomol.* 63: 203-207.
- 飯嶋一浩 (2001) クロマルハナバチ *Bombus ignitus* Smith の分布について. 保全生態学研究 6: 75-78. [Iijima, K. (2001) Notes on the distributional area of *Bombus ignitus* Smith in Japan. *Jpn. J. Conserv. Ecol.* 6: 75-78.]
- 飯嶋一浩・光畑雅宏・東山 了 (2002) 2001 年クロマルハナバチ分布調査結果報告. 保全生態学研究 7: 25-31. [Iijima, K., M. Mitsuhashi and R. Higashiyama (2002) The distribution report of *Bombus ignitus* Smith in Japan 2001. *Jpn. J. Conserv. Ecol.* 7: 25-31.]
- 池田二三高 (2001) マルハナバチ導入 10 年を振り返って. マルハナバチ利用技術研究会発表資料 7: 1-6. [Ikeda, F. (2001) Review of bumblebee pollination in Japan. *Investigation of utilization of bumblebees-meeting of Bumblebee Working Group in Japan* 7: 1-6.]
- Inari, N., T. Nagamitsu, T. Kenta, K. Goka and T. Hiura (2005) Spatial and temporal pattern of introduced *Bombus terrestris* abundance in Hokkaido, Japan, and its potential impact on native bumblebees. *Popul. Ecol.* 47: 77-82.
- Ingolf, S. D., S. G. Potts and L. Packer (2005) Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends Ecol. Evol.* 20: 651-652.
- Ings, T. C., J. Schikora and L. Chittka (2005) Bumblebees, humble pollinators or assiduous invaders? A population comparison of foraging performance in *Bombus terrestris*. *Oecologia* 144: 508-516.
- Ings, T. C., N. L. Ward and L. Chittka (2006) Can commercially im-

- ported bumble bees out-compete their native conspecifics? *J. Appl. Ecol.* 43: 940–948.
- Irwin, R. E. and J. E. Maloof (2002) Variation in nectar robbing over time, space, and species. *Oecologia* 133: 525–533.
- 伊藤誠夫 (1998) マルハナバチの種と分布 (特集・マルハナバチ). *昆虫と自然* 33(6): 4–7. [Itou, M. (1998) Species and distribution of bumblebees. *The Nature and Insect* 33(6): 4–7.]
- 岩槻邦男 (2004) 中央環境審議会野生生物部会外来生物対策小委員会 委員長談話. from <http://www.env.go.jp/nature/intro/statement.pdf> [Iwatsuki, K. (2004) Comments of chairman of Invasive Alien Species subcommittee of Central Environmental Council. from <http://www.env.go.jp/nature/intro/statement.pdf>]
- \*Katano, U. (1948) A question concerning the relationship between yellow type of *Bombus ignitus* and *Bombus ardens*. *Insect Ecology* 2: 23–35.
- 片山栄助・高見沢今朝雄 (2004) オオマルハナバチ *Bombus (Bombus) hypocrita hypocrita* Perez の巣の追加記録: 特に巣の構造とコロニーサイズについて. *昆虫* 7: 105–118. [Katayama, E. and K. Takamizawa (2004) Supplementary observations on the nests of *Bombus (Bombus) hypocrita hypocrita* Perez (Hymenoptera: Apidae), with special reference to the nest architecture and colony size. *Jpn. J. Entomol.* 7: 105–118.]
- Katayama, E., K. Takamizawa and H. Ochiai (1993) Supplementary notes on the nests of some Japanese bumblebees III *Bombus (Thoracobombus) deuteronymus maruhanabachi*. *Jpn. J. Entomol.* 61: 749–761.
- 加藤 真 (1993) セイヨウオオマルハナバチ導入による日本の送粉生態系への影響. *ミツバチ科学* 14: 110–114. [Kato, M. (1993) Impacts of the introduction of *Bombus terrestris* colonies upon pollination mutualism in Japan. *Honeybee Science* 14: 110–114.]
- Kearns, C. A., D. W. Inouye and N. M. Waser (1998) Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83–112.
- Kenta, T., N. Inari, T. Nagamitsu, K. Goka and T. Hiura (2007) Commercialized European bumblebee can cause pollination disturbance: An experiment on seven native plant species in Japan. *Biol. Conserv.* 134: 298–309.
- Kim, S. E., H. J. Yoon, S. Lee and I. Park (2002) Occurring season of overwintered bumblebee queens in Korea and their visiting flowers. *Korean J. Appl. Entomol.* 41: 191–197.
- Kokuvo, N., Y. Toquenaga and K. Goka (2007) A simple visualization method to reconstruct nest-mate patterns among bumble bees (Hymenoptera; Apidae) using genetic data. *Appl. Entomol. Zool.* 42: 137–141.
- 昆野安彦 (2006) 大雪山高山帯における訪花性ハエ目、ハチ目の種構成. *応動昆虫* 50: 25–32. [Konno, Y. (2006) Species composition of anthophilous Diptera and Hymenoptera in the Daisetsu Mountains. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 50: 25–32.]
- 昆虫関連4学会 (日本昆虫学会, 日本鞘翅学会, 日本甲虫学会, 日本昆虫分類学会) (2002) 外国産昆虫の輸入に関わる外来種管理法の早期設置に向けての要望書. from <http://wwwsoc.nii.ac.jp/jsc2/elshokai/shizen3.html> [Japanese Entomological Society of Japan, Japanese Society of Coleopterology, The Japan Coleoptrological Society and Japanese Society of Systematic Entomology (2002) Request document towards early establishment of the law regarding importation of the insects from a foreign country. from <http://wwwsoc.nii.ac.jp/jsc2/elshokai/shizen3.html>]
- 窪木幹夫・落合弘典 (1985) 都市環境下でのコマルハナバチの営巣場所. *昆虫* 53: 625–631. [Kuboki, M. and H. Ochiai (1985) Observations on the nesting sites of *Bombus ardens* Smith in urban environments. *Kontyû* 53: 625–631.]
- Kudo, G., Y. Nishikawa, T. Kasagi and S. Kosuge (2004) Does seed production of spring ephemerals decrease when spring comes early? *Ecol. Res.* 19: 255–259.
- 国武陽子・五箇公一 (2006) 農業用導入昆虫の生態リスク管理と将来展望—セイヨウオオマルハナバチの特定外来生物指定. *植物防疫* 60: 196–198. [Kunitake, Y. and K. Goka (2006) Environmental risk assessment and management decisions for introduced insects—legal controls on *Bombus terrestris* by Invasive Alien Species Act—. *Plant Prot.* 60: 196–198.]
- 銚路昆虫同好会 (1999) 根室半島の昆虫. *Sylvicola* 3: 1–322. [Kushiro Insect Lovers' Society (1999) Insects of the Nemuro peninsula. *Sylvicola* 3: 1–322.]
- Liebert, A. E., A. Sumana and P. T. Starks (2005) Diploid males and their triploid offspring in the paper wasp *Polistes dominulus*. *Biology Letter* 1: 200–203.
- Makino, T. T. and S. Sakai (2004) Findings on spatial foraging patterns of bumblebees (*Bombus ignitus*) from a bee-tracking experiment in a net cage. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56: 155–163.
- Maloof, J. E. and D. W. Inouye (2000) Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: 2651–2661.
- 松浦 誠 (1995) 社会性カリバチの生態と進化. 北海道大学出版, 北海道. 353 pp. [Matsuura, M. (1995) *Social Wasps of Japan in Color*. Hokkaido University Press. Hokkaido. 353 pp.]
- Matsuura, M., S. F. Sakagami and H. Fukuda (1974) A wild bee survey in Kibi (Wakayama pref.), southern Japan. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University Ser. VI Zoology* 19: 422–437.
- 松村千鶴・鷺谷いづみ (2002) 北海道沙流郡門別町および平取町におけるセイヨウオオマルハナバチ *Bombus terrestris* L. の7年間のモニタリング. *保全生態学研究* 7: 39–50. [Matsumura, C. and I. Washitani (2002) 7-years monitoring of *Bombus terrestris* L. at Monbetsu and Biratori in Hidaka, Hokkaido. *Jpn. J. Conserv. Ecol.* 7: 39–50.]
- 松村千鶴・中島真紀・横山 潤・鷺谷いづみ (2004) 北海道日高地方で発見されたセイヨウオオマルハナバチ (*Bombus terrestris* L.) の自然巣における高い増殖能力. *保全生態学研究* 9: 93–101. [Matsumura, T., M. Nakajima, J. Yokoyama and I. Washitani (2004) High reproductive ability of an alien bumblebee invader, *Bombus terrestris* L., in the Hidaka region of southern Hokkaido, Japan. *Jpn. J. Conserv. Ecol.* 9: 93–101.]
- Matsumura, C., J. Yokoyama and I. Washitani (2004) Invasion status and potential ecological impacts of an invasive alien bumblebee, *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) naturalized in southern Hokkaido, Japan. *Grob. Environ. Res.* 8: 55–66.
- Miyamoto, S. (1957) Observations on the nest of *Bombus ardens* Smith (Biological studies on Japanese Bees. VI). *Sci. Rep. Hyogo Univ. Agr., Ser. Agr. Biol.* 3: 12–14.
- 宮本セツ (1959) 完成をみずに崩壊した *Bombus diversus* Smith の巣: 日本産花蜂の生態学的研究 XI. *AKITU* 8: 85–90. [Miyamoto, S. (1957) Observations on the nest of *Bombus ardens* Smith (Biological studies on Japanese Bees. VI). *Sci. Rep. Hyogo Univ. Agr., Ser. Agr. Biol.* 3: 12–14.]
- 宮本セツ (1959) 完成をみずに崩壊した *Bombus diversus* Smith の巣: 日本産花蜂の生態学的研究 XI. *AKITU* 8: 85–90. [Miyamoto, S. (1959) Completion of the nest of *Bombus diversus* Smith before its collapse: Ecological study of Japanese honeybees XI. *AKITU* 8: 85–90.]

- moto, S. (1959) On the nest of *Bombus diversus* Smith which collapsed before completion: Biological studies on Japanese bees XI. *AKITU* 8: 85–90.]
- 宮本セツ (1961) マルハナバチ類の訪花性：日本産花蜂の生態学的研究 XIX. 応動昆 5: 28–39. [Miyamoto, S. (1961) Flower-visiting habits of bumblebees: Biological studies on Japanese bees XIX. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 5: 28–39.]
- 毛利重徳・遠藤善寿・油井敏弘 (1984) リンドウの花弁を加害するマルハナバチ類について. 関東東山病害虫研報 31: 176–177. [Mouri, S., Y. Endo and T. Yui (1984) Bombinae attacking flower leaf of bellflower. *Ann. Rept. Kanto Pl. Prot. Soc.* 31: 176–177.]
- \*Morimoto, R., K. Iwata and K. Yasumatsu (1951) Observations on *Bombus diversus* Smith (Hymenoptera: Apidae). *Mushi* 22: 51–58.
- 中島真紀・松村千鶴・横山潤・鷺谷いづみ (2004) 北海道勇払郡鶴川町におけるセイヨウオオマルハナバチ *Bombus terrestris* (Linnaeus) の営巣状況とエゾオオマルハナバチ *B. hypocrita sapporoensis* Cockerell の巣に出入りするセイヨウオオマルハナバチの働き蜂に関する報告. 保全生態学研究 9: 57–63. [Nakajima, M., C. Matsumura, J. Yokoyama and I. Washitani (2004) Nesting in *Bombus terrestris* (Linnaeus) and foraging by *B. terrestris* workers from a *B. hypocrita sapporoensis* (Cockerell) nest in Mukawa-cho, Yufutsu-gun, Hokkaido, Japan. *Jpn. J. Conserv. Ecol.* 9: 57–63.]
- 丹羽里美・岩野秀俊・浅田真一・松浦誠・五箇公一 (2004) セイヨウオオマルハナバチのコロニーから分離された *Nosema bombi* 様微胞子虫と日本産マルハナバチへの感染. 応動昆 48: 60–64. [Niwa, S., S. Iwano, S. Asada, M. Matsuura and K. Goka (2004) A microsporidian pathogen isolated from a colony of the European bumblebee, *Bombus terrestris*, and infecting on Japanese bumblebee. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 48: 60–64.]
- 農林水産省 (2007a) メキシコ合衆国産トマトの生果実の輸入解禁について. from [http://www.maff.go.jp/www/press/cont2/20060421press\\_8.html](http://www.maff.go.jp/www/press/cont2/20060421press_8.html) [Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (2007a) Allowing the importation of fresh tomato from Mexico. from [http://www.maff.go.jp/www/press/cont2/20060421press\\_8.html](http://www.maff.go.jp/www/press/cont2/20060421press_8.html)]
- 農林水産省 (2007b) 平成 19 年農業技術の基本指針. from <http://www.kanbou.maff.go.jp/www/gichou/h19total.pdf> [Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (2007b) Technical reports on Agriculture in 2007. from <http://www.kanbou.maff.go.jp/www/gichou/h19total.pdf>]
- 農林水産省統計 (2005) 農林水産物輸出入概況 (2005). from <http://www.maff.go.jp/j/tokei/index.html> [Statistics of Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (2005) General condition of import and export for the agriculture and forestry marine products (2005). from <http://www.maff.go.jp/j/tokei/index.html>]
- Ochiai, H. and E. Katayama (1982) Supplementary notes on nests of some Japanese bumblebees: I. *Bombus honshuensis*. *Kontyû* 50: 283–300.
- 小野正人 (1994) マルハナバチの利用：その現状と将来. ミツバチ科学 13: 13–19. [Ono, M. (1994) Crop pollination with the bumblebees in Japan—its present and future—. *Honeybee Science* 13: 13–19.]
- 小野正人 (1995) いま注目される昆虫機能利用. マルハナバチと生物農業. インセクトリウム 32: 4–9. [Ono, M. (1995) Bumblebees and biological agents. *Insectarium* 32: 4–9]
- 小野正人 (1996) 日本在来種マルハナバチの実用化に関する研究. 環境研究 108: 21–25. [Ono, M. (1996) Study on the domestication of Japanese native bumblebees (*Bombus* spp.) *Kankyo Kenkyu* 108: 21–25.]
- Otterstatter, M. C. and T. L. Whidden (2004) Patterns of parasitism by tracheal mites (*Locustacarus buchneri*) in natural bumble bee populations. *Apidologie* 35: 351–357.
- Prys-Jones, O. E. and S. A. Corbet (1991) *Bumblebees*. Richmond Publishing, London. 92 pp.
- Sakagami, S. F. (1976) Specific differences in the bionomic characters of bumblebees. A comparative review. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University Ser. VI Zoology* 20: 390–447.
- 坂上昭一・福田弘己 (1972) 北大雨竜, 中川両地方演習林における秋のハナバチ相. 北海道大学農学部演習林研究報告 29: 1–24. [Sakagami, S. F. and H. Fukuda (1972) Autumn bee fauna in Hokkaido University Uryu and Nakagawa experiment forests. *Research Bulletines of the College Experiment Forests, College of Agriculture, Hokkaido University* 29: 1–24.]
- Sakagami, S. F. and E. Katayama (1977) Nest of Japanese Bumblebees (Hymenoptera, Apidae) *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University Ser. VI Zoology* 21: 92–153.
- 坂上昭一・福田弘己・川野博 (1974) 野生ハナバチ相調査の問題点と方法 附. 札幌市藻岩山における調査結果. 生物教材 9: 1–60. [Sakagami, S. F., H. Fukuda and H. Kawano (1974) Biofaunistic survey of wild bees. Problems and methods, with results taken at Mt. Moiwa, Sapporo. *Materials f. Biol. Educ.* 9: 1–60.]
- Schmid-Hempel, P. (1998) *Parasites in Social Insects*. Princeton University Press, New Joursey. 409 pp.
- Shao, Z. Y., H. X. Mao, W. J. Fu, M. Ono, D. S. Wang, M. Bonizzoni and Y. P. Zhang (2004) Genetic structure of Asian populations of *Bombus ignitus* (Hymenoptera: Apidae). *J. Hered.* 95: 46–52.
- Shimizu, A. and K. Suzuki (1983) Nectar-collecting behavior of queen of *Bombus diversus* Smith and *B. hypocrita* Prez (Hymenoptera, Apidae) on the flowers of *Epimedium grandiflorum* C. Morr (Berberidaceae). *Kontyû* 51: 41–46.
- Sladen, F. W. L. (1912) *The Humble-bee*. MacMillan, London. 283 pp.
- 菅原真治 (1992) 施設栽培トマトの省力技術としてのマルハナバチによる受粉. 施設園芸 6: 54–57. [Sugawara, S. (1992) Labor saving by bumblebee pollination in tomato greenhouses. *Sisetsu Engei* 6: 54–57.]
- Takeuchi, R., K. Kuramochi, T. Nagamitsu and Y. Konno (2005) Pollen utilization by *Bombus hypocrita sapporoensis* colonies in fragmented forest landscapes in Hokkaido, Japan. *Bulletin of FFPRI* 4: 167–175.
- Thorp, R. W., P. C. Schroender and C. S. Ferguon (2003) Bumble bees: boisterous pollinators of native California flowers. *Fremontia* 30: 26–31.
- \*Tsuneki, K. (1970) Bionomics of some species of megachile, *Dasy-poda*, *Colletes* and *Bombus* (Hymenoptera, Apidae). *Etizenia* 48: 1–20.
- Urcelay, C., C. L. Morales and V. R. Chalcoff (2006) Relationship between corolla length and floral larceny in the South American

hummingbird-pollinated *Campsidium caldicanum* (Bignoniaceae). *Ann. Bot. Fennici* 43: 205–211.

Velthuis, H. H. W. and A. v. Doorn (2006) A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. *Apidologie* 37: 421–441.

鷺谷いづみ (1998) 保全生態学からみたセイヨウオオマルハナバチの侵入問題 (特集) 移入生物による生態系の攪乱とその対策. *日生態会誌* 48: 73–78. [Washitani, I. (1998) Conservation-ecological issues of the recent invasion of *Bombus terrestris* into Japan. *Jpn. J. Ecol.* 48: 73–78.]

Washitani, I., H. Namai, R. Osawa and M. Niwa (1991) Species biology of *Primula sieboldii* for the conservation of its lowland-habitat population: I. inter-clonal variations in the flowering phenology, pollen load and female fertility components. *Plant Species Biology* 6: 27–37.

Wilson, E. O. (1988) *Biodiversity*. National Academy of Sciences. Smithsonian Institution. Washington, DC. 538 pp.

Winter, K., L. Adams, R. Thorp, D. Inouye, M. S. Liz Day, J. Ascher and S. Buchmann (2006) Importation of non-native bumble bees into North America: Potential consequences of using *Bombus terrestris* and other non-native bumble bees for greenhouse crop pollination in Canada, Mexico, and the United States. *A White Paper of the North American Pollinator Protection Campaign (NAPPC)*: 1–35.

八坂通泰・須永由紀・川崎文主・紺野康夫 (1994) 森林の孤立化が3種の多年草の結果率にあたる影響. *日生態会誌* 44: 1–7. [Yasaka, M., Y. Sunaga and Y. Konno (1994) Effect of forest fragmentation on the fruit set ratio for three perennial herbs. *Jpn. J. Ecol.* 44: 1–7.]

横山 潤・中島真紀 (2005) セイヨウオオマルハナバチの分布拡大の動向 (特集・最近侵入した昆虫のその後の動向). *昆虫と自然* 40: 24–26. [Yokoyama, J. and M. Nakajima (2005) Present status of range expansion of naturalized bumblebee, *Bombus terrestris* (Linnaeus), in Japan. *The Nature and Insect* 40: 24–26.]

読売新聞 (2004) マルハナバチ, 植物との蜜月ピンチ 外来種が巣乗っ取り, 盗蜜も. *読売新聞 東京夕刊* (2004年4月24日). [Daily Yomiuri evening edition (2004) Exotic bumblebee will disrupts mutualism to flowers by nectar robbing. It also takes over the nest of natives (2004/4/24).]

米田昌浩・横山 潤・土田浩治・大崎哲也・糸屋新一郎・五箇公一 (2007) 北海道平取町におけるネット展帳を用いたセイヨウオオマルハナバチ *Bombus terrestris* の逃亡防止策の検討. *応動昆虫* 51: 39–44. [Yoneda, M., J. Yokoyama, K. Tsuchida, T. Osaki, S. Itoya and K. Goka (2007) Preventing *Bombus terrestris* from escaping with a net covering over a tomato greenhouse in Hokkaido. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 51: 39–44.]

\*Sakagami and Katayama (1977) から引用した.

附表 日本産マルハナバチの巣の採集リスト

| 亜属                    | 種・亜種   | 営巣場所 <sup>a</sup> | 深さ (cm) | 巣材 <sup>b</sup> | 坑道 (cm) | 乗っ取り <sup>c</sup> | 引用 <sup>d</sup> | コード <sup>e</sup> |        |
|-----------------------|--------|-------------------|---------|-----------------|---------|-------------------|-----------------|------------------|--------|
| <i>Bombus s. str.</i> | ノサップ   | S                 | —       |                 | 0       |                   | 16)             | flo-1            |        |
|                       | オオマル   | S                 | —       |                 | 26      |                   | 14)             | hh-5             |        |
|                       |        | S                 | —       |                 | 0       |                   | 14)             | hh-6             |        |
|                       |        | U                 | -12     |                 | ?       |                   | 14)             | hh-9             |        |
|                       |        | U                 | -20     | [1]             | 20      |                   | 17)             | yh-2             |        |
|                       |        | U                 | -22     |                 | 31      |                   | 8)              | hh-1             |        |
|                       |        | U                 | -23     |                 | ?       |                   | 14)             | hh-4             |        |
|                       |        | U                 | -30     | [1]             | 50      |                   | 17)             | hh-3             |        |
|                       |        | U                 | -37     |                 | 44      |                   | 8)              | yh-3             |        |
|                       |        | U                 | -40     | [1]             | 50      |                   | 17)             | hh-2             |        |
|                       |        | U                 | -46     |                 | ?       |                   | 14)             | yh-1             |        |
|                       | U      | -55               |         | ?               |         | 14)               | hh-8            |                  |        |
|                       | U      | -55               |         | ?               |         | 14)               | hh-10           |                  |        |
|                       | ?      | ?                 |         | ?               |         | 14)               | hh-7            |                  |        |
|                       | エゾオオマル | A                 | +300    | [2]             | —       |                   |                 | 13)              | Tbhs-1 |
|                       |        | U                 | -20     | [1]             | ?       |                   | エゾオオマル          | 8)               | hs-1   |
|                       |        | U                 | -30     | [1]             | ?       |                   |                 | 13)              | Tbhs-1 |
|                       |        | U                 | -50     | [1]             | 100     |                   |                 | 13)              | Tbhs-1 |
|                       |        | U                 | ?       | [1]             | ?       |                   |                 | 15)              | Bhs-1  |
| U                     |        | ?                 | [1]     | ?               |         |                   | 15)             | Bhs-2            |        |
| U                     |        | ?                 | [1]     | ?               |         |                   | 15)             | Bhs-3            |        |
| U                     |        | ?                 | [1]     | ?               |         |                   | 15)             | Bhs-4            |        |
| U                     |        | ?                 | [1]     | ?               |         |                   | 15)             | Bhs-5            |        |
| U                     |        | ?                 | [1]     | ?               |         |                   | 15)             | Bhs-6            |        |
| U                     | ?      | [1]               | ?       |                 |         | 15)               | Bhs-7           |                  |        |
| クロマル                  | U      | -8                |         |                 | 93      |                   | 8)              | ig-8             |        |

附表 (つづき)

| 亜属                    | 種・亜種   | 営巣場所 <sup>a</sup> | 深さ (cm) | 巣材 <sup>b</sup> | 坑道 (cm) | 乗っ取り <sup>c</sup> | 引用 <sup>d</sup> | コード <sup>e</sup> |
|-----------------------|--------|-------------------|---------|-----------------|---------|-------------------|-----------------|------------------|
| <i>Bombus s. str.</i> | クロマル   | U                 | -14     |                 | 23      |                   | 8)              | ig-7             |
|                       |        | U                 | -20     |                 | 20      |                   | 8)              | ig-3             |
|                       |        | U                 | -21     |                 | 60      |                   | 8)              | ig-9             |
|                       |        | U                 | -30     |                 | 30      |                   | 8)              | ig-2             |
|                       |        | U                 | -30     |                 | 30      |                   | 8)              | ig-5             |
|                       |        | U                 | -35     |                 | 72      |                   | 8)              | ig-6             |
|                       |        | U                 | -45     | [1]             | ?       |                   | 8)              | ig-1             |
|                       |        | U                 | -60     |                 | 60      |                   | 8)              | ig-4             |
| <i>Diversobombus</i>  | トラマル   | S                 | —       |                 | 0       |                   | 8)              | dd-3             |
|                       |        | S                 | —       |                 | 0       |                   | 6)              | dd-h             |
|                       |        | S                 | —       | [1]             | 30      |                   | 17)             | yd-2             |
|                       |        | S                 | —       | [2]             | 0       |                   | 17)             | yd-3             |
|                       |        | S                 | —       | [1]             | 30      |                   | 17)             | yd-4             |
|                       |        | U                 | -10     | [1]             | 100     |                   | 2)              | dd-d             |
|                       |        | U                 | -15     |                 | ?       |                   | 8)              | dd-4             |
|                       |        | U                 | -20     |                 | ?       |                   | 8)              | dd-13            |
|                       |        | U                 | -20     | [3]             | ?       |                   | 2)              | dd-e             |
|                       |        | U                 | -21     |                 | 50      |                   | 8)              | dd-8             |
|                       |        | U                 | -30     |                 | ?       |                   | 8)              | dd-2             |
|                       |        | U                 | -30     |                 | ?       |                   | 8)              | dd-5             |
|                       |        | U                 | -30     |                 | ?       |                   | 8)              | dd-6             |
|                       |        | U                 | -30     |                 | 50      |                   | 8)              | dd-7             |
|                       |        | U                 | -30     | [1]             | 60      |                   | 7)              | dd-b             |
|                       |        | U                 | -35     |                 | ?       |                   | 8)              | dd-1             |
|                       |        | U                 | -50     |                 | 100     |                   | 4)              | dd-f             |
|                       |        | U                 | -50     | [1]             | 120     |                   | 17)             | yd-1             |
|                       |        | U                 | -60     |                 | 70      |                   | 6)              | dd-j             |
|                       |        | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 8)              | dd-10            |
|                       |        | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 8)              | dd-11            |
|                       |        | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 8)              | dd-12            |
|                       |        | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 8)              | dd-9             |
|                       |        | U                 | ?       | [4]             | ?       |                   | 1)              | dd-a             |
|                       |        | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 7)              | dd-c             |
|                       |        | U                 | ?       | [5]             | 50      |                   | 6)              | dd-i             |
|                       |        | ?                 | ?       |                 | ?       |                   | 6)              | dd-g             |
| ?                     | ?      |                   | ?       |                 | 5)      | dd-k              |                 |                  |
| ?                     | ?      |                   | ?       |                 | 5)      | dd-l              |                 |                  |
|                       | エゾトラマル | U                 | -15     |                 | 120     |                   | 8)              | dt-1             |
|                       |        | U                 | -39     |                 | 50      |                   | 8)              | dt-2             |
|                       |        | U                 | ?       | [1]             | ?       |                   | 15)             | Bdt-2            |
|                       |        | U                 | ?       | [1]             | ?       |                   | 15)             | Bdt-3            |
|                       |        | U                 | ?       | [1]             | ?       |                   | 15)             | Bdt-4            |
| <i>Pyrobombus</i>     | コマル    | A                 | +650    | [6]             | ?       |                   | 11)             | 6                |
|                       |        | A                 | +550    | [2]             | ?       |                   | 11)             | 4                |
|                       |        | A                 | +400    | [2]             | ?       |                   | 11)             | 2                |
|                       |        | A                 | +340    | [6]             | ?       |                   | 11)             | 3                |
|                       |        | A                 | +280    | [7]             | ?       |                   | 11)             | 1                |
|                       |        | A                 | +250    | [2]             | ?       |                   | 11)             | 7                |
|                       |        | A                 | +200    | [9]             | ?       |                   | 6)              | aa-e             |
|                       |        | A                 | +200    | [2]             | ?       |                   | 11)             | 5                |
|                       |        | A                 | +120    | [8]             | 40      |                   | 17)             | ya-3             |
|                       |        | A                 | +90     | [8]             | ?       |                   | 8)              | aa-2             |
|                       |        | S                 | —       | [9]             | 0       |                   | 8)              | aa-1             |
|                       |        | S                 | —       | [3]             | 0       |                   | 8)              | aa-10            |
|                       |        | S                 | —       |                 | 0       |                   | 8)              | aa-4             |
|                       |        | S                 | —       | [9]             | 27      |                   | 8)              | aa-7             |
|                       |        | S                 | —       | [1]             | 0       |                   | 17)             | ya-5             |
| S                     | —      | [1]               | 0       |                 | 17)     | ya-6              |                 |                  |
|                       |        |                   |         |                 |         | コマル               |                 |                  |
|                       |        |                   |         |                 |         | トラマル              |                 |                  |

附表 (つづき)

| 亜属                | 種・亜種                 | 営巣場所 <sup>a</sup> | 深さ (cm) | 巣材 <sup>b</sup> | 坑道 (cm) | 乗っ取り <sup>c</sup> | 引用 <sup>d</sup> | コード <sup>e</sup> |      |
|-------------------|----------------------|-------------------|---------|-----------------|---------|-------------------|-----------------|------------------|------|
| <i>Pyrobombus</i> | コマル                  | S                 | —       | [1]             | 20      |                   | 17)             | ya-8             |      |
|                   |                      | U                 | -8      | [1]             | 23      | コマル x2            | 8)              | aa-9             |      |
|                   |                      | U                 | -10     | [10]            | ?       |                   | 11)             | A                |      |
|                   |                      | U                 | -20     |                 | 35      |                   | 8)              | aa-5             |      |
|                   |                      | U                 | -20     |                 | 100     |                   | 3)              | aa-c             |      |
|                   |                      | U                 | -20     | [1]             | 50      |                   | 17)             | ya-7             |      |
|                   |                      | U                 | -20     | [3]             | 30      |                   | 17)             | ya-9             |      |
|                   |                      | U                 | -30     | [1]             | 30      | コマル               | 17)             | ya-2             |      |
|                   |                      | U                 | -35     |                 | 35      |                   | 8)              | aa-6             |      |
|                   |                      | U                 | -50     | [1]             | 40      | コマル               | 17)             | ya-1             |      |
|                   |                      | U                 | -70     | [1]             | 80      |                   | 17)             | ya-4             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 8)              | aa-11            |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 8)              | aa-3             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 8)              | aa-8             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 3)              | aa-a             |      |
|                   | U                    | ?                 |         | ?               |         | 3)                | aa-b            |                  |      |
|                   | U                    | ?                 |         | ?               |         | 6)                | aa-d            |                  |      |
|                   | エゾコマル                | A                 | —       | [2]             | 0       |                   | 17)             | as-1             |      |
|                   | ヒメマル                 | S                 | —       | [3]             | 0       |                   | 8)              | bb-1             |      |
|                   |                      | U                 | -10     | [1]             | 30      |                   | 12)             | tb-1             |      |
|                   |                      | U                 | -10     | [1]             | 120     |                   | 12)             | tb-2             |      |
|                   | アカマル                 | U                 | -50     | [1]             | 100     |                   | 17)             | hc-1             |      |
|                   | <i>Thoracobombus</i> | ハイイロ              | S       | —               |         | 0                 |                 | 8)               | dn-1 |
| ホンシュウハイイロ         |                      | S                 | —       |                 | 0       |                   | 10)             | dm-6             |      |
|                   |                      | S                 | —       |                 | 0       |                   | 10)             | dm-8             |      |
|                   |                      | S                 | —       |                 | 0       |                   | 10)             | dm-A             |      |
|                   |                      | S                 | —       |                 | 0       |                   | 10)             | dm-B             |      |
|                   |                      | S                 | —       |                 | 0       |                   | 10)             | dm-C             |      |
|                   |                      | S                 | —       |                 | 0       |                   | 10)             | dm-E             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | 10      |                   | 10)             | dm-2             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | 11      |                   | 10)             | dm-4             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | 25      |                   | 10)             | dm-5             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | 30      |                   | 10)             | dm-3             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | 32      |                   | 10)             | dm-1             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | 34      |                   | 10)             | dm-7             |      |
|                   |                      | U                 | ?       |                 | ?       |                   | 10)             | dm-D             |      |
| ミヤマ               |                      | S                 | —       |                 |         | 0                 |                 | 9)               | ho-1 |
|                   |                      | S                 | —       |                 |         | 0                 |                 | 9)               | ho-2 |
|                   |                      | S                 | —       |                 |         | 0                 |                 | 9)               | ho-3 |
|                   |                      | S                 | —       |                 |         | 0                 |                 | 9)               | ho-4 |
|                   |                      | S                 | —       |                 |         | 26                |                 | 9)               | ho-6 |
|                   |                      | S                 | —       | [11]            |         | 0                 |                 | 9)               | ho-8 |
|                   |                      | S                 | —       |                 |         | 20                |                 | 9)               | ho-7 |
|                   |                      | U                 | -10     |                 |         | ?                 |                 | 9)               | ho-5 |
| ニセハイイロ            |                      | S                 | —       |                 |         | 0                 |                 | 8)               | ps-1 |
|                   |                      | S                 | —       | [9]             |         | 0                 |                 | 15)              | Bp-1 |
|                   |                      | S                 | —       | [9]             |         | 0                 |                 | 15)              | Bp-2 |
|                   |                      | S                 | —       | [9]             |         | 0                 |                 | 15)              | Bp-3 |
|                   |                      | S                 | —       | [9]             |         | 0                 |                 | 15)              | Bp-4 |
|                   |                      | S                 | —       | [9]             |         | 0                 |                 | 15)              | Bp-5 |
|                   |                      | S                 | —       | [9]             |         | 0                 |                 | 15)              | Bp-6 |
|                   |                      | S                 | —       | [9]             |         | 0                 |                 | 15)              | Bp-7 |
| シュレンク             |                      | S                 | —       |                 |         | 0                 |                 | 8)               | sa-1 |

## 附表 (つづき)

| 亜属                   | 種・亜種  | 営巣場所 <sup>a</sup> | 深さ (cm) | 巣材 <sup>b</sup> | 坑道 (cm) | 乗っ取り <sup>c</sup> | 引用 <sup>d</sup> | コード <sup>e</sup> |
|----------------------|-------|-------------------|---------|-----------------|---------|-------------------|-----------------|------------------|
| <i>Thoracobombus</i> | シュレンク | S                 | —       |                 | 0       |                   | 8)              | sa-2             |
|                      |       | S                 | —       | [9]             | 0       |                   | 15)             | Bsa-1            |
|                      |       | S                 | —       | [9]             | 0       |                   | 15)             | Bsa-2            |

ノサップマルハナについての採集情報は不明だが、松浦 (1995) の写真により地表巣であると判断した。

<sup>a</sup>A: 地上, S: 地表, U: 地中, ?: 記載なし。

<sup>b</sup>[1]: 小動物の巣, [2]: 鳥の巣, [3]: 石の下, [4]: 木洞, [5]: ヘビの巣, [6]: 屋根裏, [7]: 断熱材, [8]: 石の間隙, [9]: 積まれた草, [10]: 廃棄寝具, [11]: 木の根の下。

<sup>c</sup>創設女王バチ以外で、巣内に確認された死骸の種名。

<sup>d</sup>1) 阿部 (1932), 2) Morimoto et al. (1951), 3) Miyamoto (1957), 4) 宮本 (1959), 5) Matsuura et al. (1974), 6) Tsuneki (1970), 7) Katano (1948), 8) Sakagami and Katayama (1977), 9) Ochiai and Katayama (1982), 10) Katayama et al. (1993), 11) 窪木・落合 (1985), 12) 伴野 (未発表), 13) 武内 (未発表), 14) 片山・高見沢 (2004), 15) 松村ら (2004), 16) 松浦 (1995), 17) 米田 (未発表)。文献 2), 6), 7) は Sakagami and Katayama (1977) より引用した。

<sup>e</sup>Code は該当文献中で記載されている場合は原著に従い、それ以外は著者らが付けた。