

借坑性ハチ類の竹筒トラップの利用様式： トラップ間距離と竹筒の口径の影響

遠藤 知二¹⁾・橋本 佳明²⁾

¹⁾ 兵庫県立人と自然の博物館 生態研究部 ²⁾ 兵庫県立人と自然の博物館 系統分類研究部

Utilization Pattern of Trap-nests by Tube-renting Wasps and Bees: Effects of Trap Interval and Stem Diameter

Tomoji ENDO¹⁾ Yoshiaki HASHIMOTO²⁾

¹⁾ Division of Ecology, Museum of Nature and Human Activities, Hyogo,
Yayoigaoka 6, Sanda, 669-13 Japan

²⁾ Division of Phylogenetics, Museum of Nature and Human Activities, Hyogo,
Yayoigaoka 6, Sanda, 669-13 Japan

Abstract

Utilization patterns of trap-nests by some aculeate species were studied at the secondary growth forest on the hilly area of Sanda City, Hyogo Prefecture, using bamboo stems as trap-nests. A total of 30 trap-sites at five block locations were selected. They were layed at intervals (2, 5, 10, 20 and 40 m) along the summit of the hill. Each block was arranged 40 m apart its neighboring blocks. Traps were exposed in a field situation from late May to early December. Five species were obtained from these trap-nests: *Anterhynchium flavomarginatum*, *Auplopus* sp., *Chalicodoma sculpturalis*, *Dipogon* sp. and *Orancistrocerus drewseni*. Among these, *Auplopus* sp. was the most frequent occupant of trap-nests in terms of the number of trap-sites, stems used, and brood cells produced. The mean number of stems utilized per trap-site increased with between-trap-distance in *C. sculpturalis*, in contrast to *Auplopus* sp. which did not show such traits in stem utilization patterns. A similar tendency was also found in the number of brood cells produced per trap-site. These differences may arise due to factors such as, effective area of trap-nest, foraging range, abundance of resources, etc. All species preferred the middle and large sized tubes (more than 6 mm in diameter), except *Dipogon* sp. Several problems are discussed here concerning the application of trap-nest techniques to environmental evaluation.

Key words : brood cell production, environmental evaluation, trap interval, trap-nest techniques, tube-renting wasps and bees

はじめに

既存の坑に営巣するいわゆる借坑性ハチ類は、野外条件下では必ずしも観察が容易ではない。そのため、しばしば穴をあけた材や空洞になった植物の茎をトラップネストとして用いることが、借坑性ハチ類の生態を知るうえで欠かせない手法と

なっている。トラップネストを用いた研究には、たとえば、営巣習性の知見を得ようとする比較習性学的なアプローチ (杣田, 1939; Fye, 1965; Krombein, 1967; Danks, 1970など)、トラップ内の情報から生命表を作成し、個体群動態の機構を探ろうとする個体群生態学的なアプローチ (Danks, 1971; Itino, 1986; 市野, 1992など)、

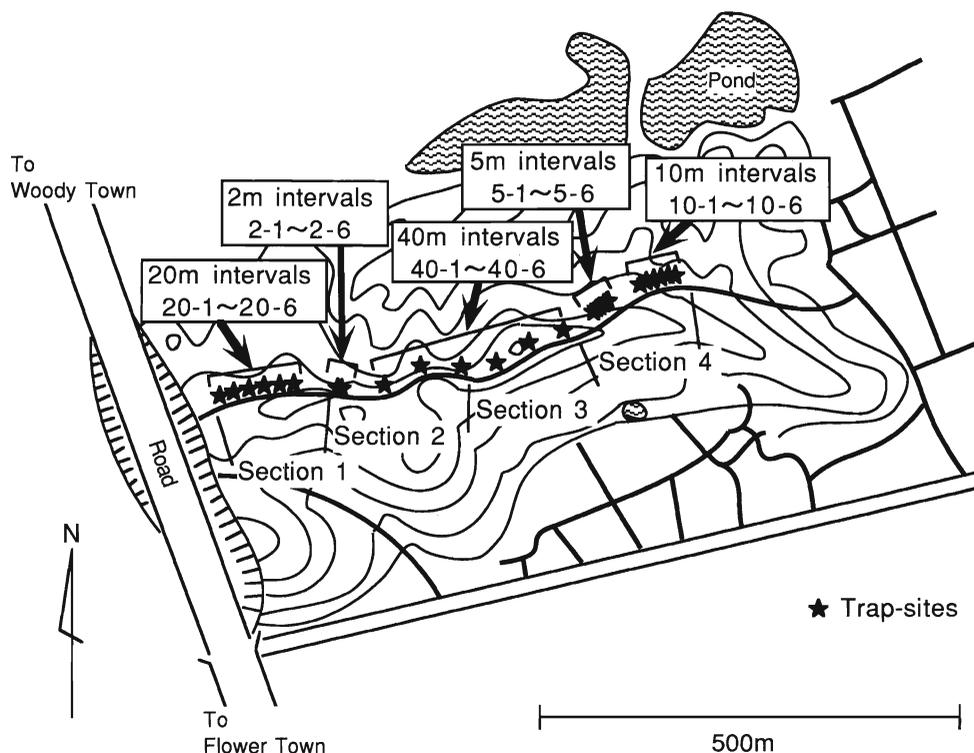


Fig. 1. Map of the study area. Spatial arrangement of 5 blocks with different trap-intervals is shown.

投資量の性配分や採餌行動などに焦点をあてた行動生態学的な研究 (Torchio and Tepedino, 1980; 市野, 1992など), また送粉昆虫のマネージメントに関する応用的な研究 (前田, 1978) など, ささまざまな観点のものがある。

このような手法は, ある地域に生息する借坑性ハチ類だけでなく, それらが採餌する餌, 借坑者の寄生者などについても情報を提供することから, 群集生態学的な観点を踏まえた環境評価法としても有効であると思われる。借坑性ハチ類を含む有刺類は種数が豊富であり, 生活要求もきわめて多彩であること (岩田, 1971; LaSalle and Gauld, 1993), 単独性のカリバチ・ハナバチ類の地域個体群は, 生息場所の破壊などの環境変化に敏感であり, 絶滅を起こしやすいこと (市野, 1992; Gess and Gess, 1993; LaSale and Gauld, 1993), また竹筒やヨシ, ススキなどトラップの素材が手軽に入手でき, 調査が簡便であること (Evans and

West Eberhard, 1970; 郷右近, 1982; 松浦, 1985) などの特徴も, 借坑性ハチ類を対象としたトラップネストによる環境評価法の有効性を増すだろう。

しかしながら, 環境評価法としてトラップネストを用いるには, どのくらいの広さの地域からハチ類がトラップに誘引されるのか, トラップを設置した地点の生息場所の環境がハチ類のトラップ利用頻度にどの程度影響するのかなど, 基礎的な知見を集積していく必要があるが, このような知見は今までのところほとんど得られていない。そこで, 本論文では, 異なった間隔において設置した竹筒のトラップネスト (竹筒トラップ) の利用頻度を調べることで, 借坑性ハチ類がトラップに誘引される範囲を推定しようと試みた。あわせて, 竹筒トラップに用いる竹筒サイズの影響を評価するために, 竹筒の口径に対するハチ類の選好性をあきらかにした。

調査地および方法

調査は、兵庫県三田市のフラワータウンとウツディタウンの境界にある上深田の丘陵部の尾根筋（標高220-230m）で行った。一帯は、アカマツをまじえたコナラ林で、低木層にはコバノミツバツツジやアセビ、ヒサカキなどが生えている。尾根筋の山道に沿って、比較的好く似た環境をもっていると思われる全長545mのラインを選定し、このライン上にトラップ間の距離を離れた5つの調査区を設けた。各調査区のトラップ間距離は、2, 5, 10, 20, 40mとし、調査区と調査区の間は40m離れた。トラップは、各調査区内に6地点、計30地点に配置した (Fig. 1)。

各地点に設置した1基のトラップには、一端が開口し、他端が節となった長さ30cmの竹筒25本を針金で束ね、雨避けとしてポリプロピレン製の波板で上部を覆ったものを用いた。25本の竹筒は、口径（内径）10mm前後のもの5本、6mm前後のもの5本、4mm前後のもの15本から成っており、主材料としてメダケを用いたが、口径の細い4mm前後のものについては一部ツルヨシやオギなども利用した（以下これらも「竹筒」と呼ぶ）。

トラップは、1993年5月27日に、道沿いの胸高直径10-20cmのコナラあるいはアカマツの立木の高さ約1.5mの位置に針金でくくりつけて設置した。トラップの回収は、同年12月4日に行った。

回収したトラップの処理は、橋本・遠藤(1994)に従い、竹筒の開口部の内径を測定したうえで解体し、ハチ類の営巣がみられた場合には育房数を

数えた。育房内に存在していたハチの前蛹は、ガラス容器に個別に移して外気温に近い室内で越冬させたあと、羽化させた。種の同定には、これら羽化個体の標本と巣の形状を用いた。また、回収時点ですでに羽化していた巣については、本論文の分析からは除外した。

結 果

各種の竹筒利用頻度

トラップで営巣が確認された借坑性有剣類は、オオフトオビドロバチ (*Anterhynchium flavomarginatum*)、ヒメベッコウの1種 (*Auplopus* sp.)、オオハキリバチ (*Chalicodoma sculpturalis*)、ヒゲベッコウの1種 (*Dipogon* sp.) およびオオカバフスジドロバチ (*Orancistrocerus drewseni*) の5種類であった。Table 1に、これらのハチの出現地点数、総竹筒利用数、地点あたり竹筒利用数、総育房数、地点あたりおよび利用した竹筒あたりの育房数を示した。これらのすべてにおいてヒメベッコウは、最大値を示した (Table 1)。地点あたりの竹筒利用数がついで多かったのはオオハキリバチで、ヒゲベッコウ、オオフトオビドロバチ、オオカバフスジドロバチの順に低下した。オオカバフスジドロバチは1地点でのみ巣が確認されたが、造巣の途中で放棄されており、完成した育房は含まれていなかった。また、育房が存在しなかったため種の確認できなかったドロバチ類の4巣 (Table 1) は、いずれもオオフトオビドロバチが出現した3地点のうちの2地点で出現しているので、おそら

Table 1. Numbers of trap-sites appeared, stems utilized and brood cells produced by tube-renting wasps and bees at 30 trap-sites.

Species	No. of sites appeared	Total no. of stems utilized	No. of stems utilized per site	Total no. of brood cells	No. of brood cells per site	No. of brood cells per stem
<i>Anterhynchium flavomarginatum</i>	3	8	0.27±0.98	32	1.07±4.03	4.00±1.51
<i>Auplopus</i> sp.	23	40	1.33±1.12	230	7.67±6.87	5.75±4.54
<i>Chalicodoma sculpturalis</i>	10	25	0.83±1.51	61	2.03±3.65	2.44±2.48
<i>Dipogon</i> sp.	4	10	0.33±0.96	34	1.13±3.10	3.40±1.96
<i>Orancistrocerus drewseni</i>	1	1	0.03±0.18	0	0.00±0.00	0.00
Unidentified eumenids	2	4	0.13±0.57	5	0.17±0.91	1.25±1.26
Total	28	88	2.93±2.05	362	12.07±8.00	4.11±3.77

Table 2. Comparison of mean numbers (\pm SD) of stems utilized and brood cells per trap-site among 4 sections of equal length for tube-renting wasps and bees. See Fig. 1 for trap-sites in each section.

	Section 1	Section 2	Section 3	Section 4	F	P
Number of stems utilized						
<i>Anterhynchium flavomarginatum</i>	0.00 \pm 0.00	0.67 \pm 1.66	0.33 \pm 0.58	0.00 \pm 0.00	1.032	0.395
<i>Auplopus</i> sp.	1.33 \pm 1.03	1.33 \pm 1.32	1.67 \pm 1.16	1.25 \pm 1.14	0.100	0.960
<i>Chalicodoma sculpturalis</i>	0.83 \pm 0.98	1.00 \pm 1.50	1.67 \pm 2.89	0.50 \pm 1.45	0.508	0.680
<i>Dipogon</i> sp.	0.00 \pm 0.00	0.33 \pm 0.71	1.33 \pm 2.31	0.25 \pm 0.87	1.418	0.260
Number of brood cells						
<i>Anterhynchium flavomarginatum</i>	0.00 \pm 0.00	2.78 \pm 6.96	2.33 \pm 4.04	0.00 \pm 0.00	1.065	0.381
<i>Auplopus</i> sp.	9.00 \pm 7.07	7.78 \pm 7.55	9.00 \pm 7.21	6.58 \pm 6.95	0.195	0.899
<i>Chalicodoma sculpturalis</i>	3.33 \pm 4.80	1.44 \pm 2.19	3.67 \pm 6.35	1.33 \pm 3.37	0.655	0.587
<i>Dipogon</i> sp.	0.00 \pm 0.00	1.44 \pm 3.13	3.33 \pm 5.77	0.92 \pm 3.18	0.802	0.504

くオオフトオビドロバチであろう。以下の分析では両者をドロバチ類に含めて扱った。回収した竹筒から得られた巣のなかには、Table 1に示したものの他に、すでに羽化したものがヒメベッコウで6巣、ヒゲベッコウで3巣、ドロバチ類で1巣あった。

竹筒利用頻度の場所間の差

竹筒利用頻度に対するトラップ間距離の影響を分析するまえに、特定の調査区の竹筒利用頻度に影響を与えるようなトラップラインに沿った環境勾配がないかどうかを吟味しておく必要がある。ここでは、ひとまず調査区を無視して、トラップを設置したラインを4等分した区画のあいだで、各種の地点あたりの竹筒利用数、育房数に差がないかどうかを調べた。利用頻度の低いオオカバフスジドロバチは、この分析から除外した。

その結果、オオフトオビドロバチ、ヒメベッコウ、オオハキリバチ、ヒゲベッコウの4種のいずれについても、竹筒利用数、育房生産数ともに有意な場所間の差は検出されなかった (Table 2)。とくに、竹筒の利用頻度の高かったヒメベッコウとオオハキリバチは、ラインの全域にわたって、ほぼ均一に竹筒を利用していた。

竹筒利用頻度とトラップ間距離の関係

以下のトラップ間距離の分析では、各調査区の両端のトラップ地点 (1と6) のデータは、隣り合うトラップとの間隔が異なるため、除外した。

Fig. 2は、地点あたり平均竹筒利用数とトラップ間距離の関係を示したものである。営巣した全種を合わせたものでは、平均竹筒利用数はトラップ間距離が大きくなればなるほど、明瞭に増加した ($r = 0.95$, $p < 0.05$)。オオハキリバチでも、値のばらつきは大きかったものの、地点あたり平均利用数とトラップ間距離の間には正の相関があった ($r = 0.91$, $p < 0.05$)。調査区あたりのオオハキリバチの出現地点数とトラップ間距離の関係、および各区の出現地点あたりの竹筒利用数とトラップ間距離の関係は、それぞれ弱い正の相関を示したが、いずれも有意ではなかった ($r = 0.40$, $r = 0.48$, とともに $p > 0.05$)。にもかかわらず、地点あたりの平均利用数とトラップ間距離の間に有意な正の相関がみられたのは、たとえば1地点にしか出現しなかった10m間隔の調査区で5本の竹筒が利用される一方で、3地点で出現した20m間隔の調査区では地点あたり1.7本の竹筒しか利用されていないなど、出現地点数と地点あたり利用数の両者が相補的に変動した事情によっている。一方、ヒメベッコウでは、平均竹筒利用数 (Fig. 2; $r = -0.71$, $p > 0.05$)、調査区あたりの出現地点数、各区の出現地点あたりの竹筒利用数 ($r = 0.23$, $r = -0.21$, とともに $p > 0.05$) とも、トラップ間距離との間で有意な相関はなかった。

地点あたりの平均育房数とトラップ間距離の関係についても、基本的な傾向は、竹筒利用数の場合と同様であった (Fig. 3)。ただし、全種の合計は、育房数が相対的に多いヒメベッコウ (Table

1) にひきずられて相関はやや低くなっている ($r = 0.86, 0.10 > p > 0.05$). オオハキリバチでは、地点あたりの平均育房数はトラップ間距離が20m以上でやや頭打ちになる傾向がみられ ($r = 0.79, p > 0.05$), 利用された竹筒あたりの育房数とトラップ間距離との間に相関はみられなかった ($r = -0.40, p > 0.05$). ヒメベッコウでは、

地点あたりでも、利用された竹筒あたりでも、育房数とトラップ間距離の間に有意な相関はなかった ($r = 0.13, r = 0.56$, ともに $p > 0.05$).

竹筒の利用頻度と口径の関係

トラップに用いた竹筒の口径(内径)には、2 mmから14 mmまでの口径差があった。各種のハ

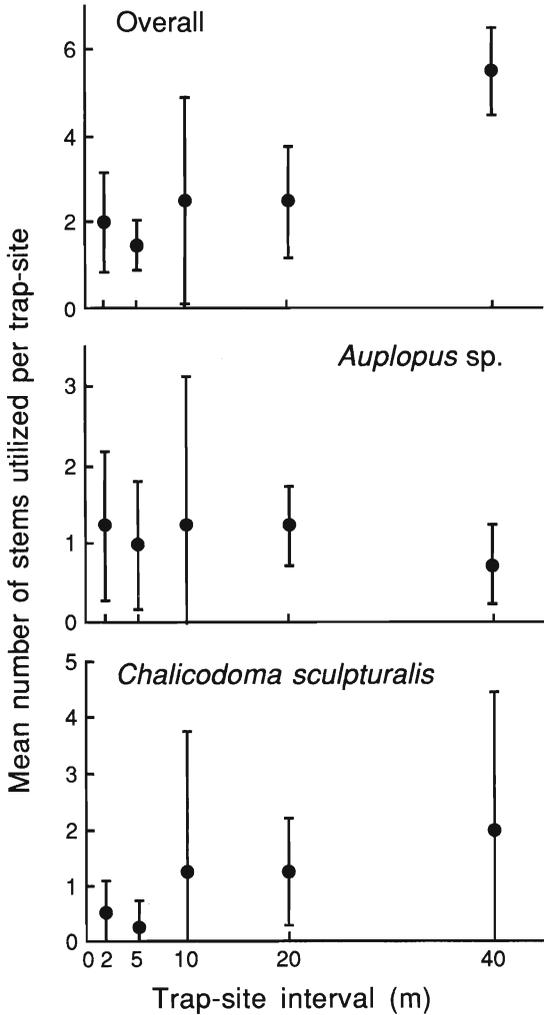


Fig. 2. Relationship between the number of stems utilized per trap-site and the distance between trap-site. Circles and bars represent the mean and the standard deviations.

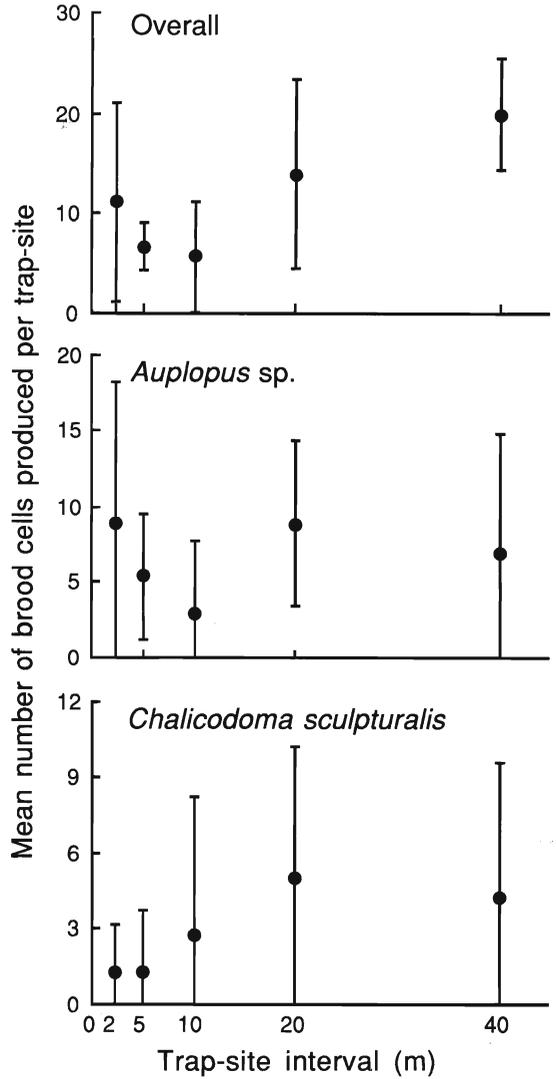


Fig. 3. Relationship between the number of brood cells produced per trap-site and the distance between trap-sites. Circles and bars represent the mean and the standard deviations.

Table 3. Size class of stem diameter and the mean number (\pm SD) of stems utilized by the tube-renting wasps and bees per trap-site.

Species	Size class of stem diameter (mm)			Total
	S (2-6)	M (6-10)	L (10-)	
<i>Auplopus</i> sp.	0.2 \pm 0.5	0.7 \pm 0.7	0.6 \pm 0.7	1.5 \pm 1.1
<i>Chalicodoma sculpturalis</i>	0.0 \pm 0.0	0.4 \pm 0.9	0.4 \pm 0.8	0.8 \pm 1.4
<i>Dipogon</i> sp.	0.2 \pm 0.7	0.2 \pm 0.5	0.0 \pm 0.2	0.4 \pm 1.0
All eumenids	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 1.1	0.2 \pm 0.6	0.5 \pm 1.4
Not utilized	11.2 \pm 2.8	5.1 \pm 1.9	3.5 \pm 1.4	19.7 \pm 3.7
Total	11.6 \pm 2.8	6.6 \pm 1.0	4.7 \pm 0.8	22.9 \pm 3.1

チがどのような太さの竹筒を好んで利用するのかを調べるために、竹筒をその口径にしたがって、大型 (10 mm以上)、中型 (6-10 mm)、小型 (2-6 mm) の3つのサイズクラスに分け、それぞれのサイズクラス別の利用頻度をみた (Table 3). Fig. 4には、各サイズクラスの竹筒の利用率と各サイズクラスの竹筒に対する選好性を示した. 選好性の指数はChesson (1978) にしたがって、

$$\alpha_i = (x_i/N_i) / \sum (x_j/N_j)$$

の式で求めた. ここで、 α_i はサイズクラス*i*の竹筒に対する選好性指数を表し、 x_i と N_i はそれぞれサイズクラス*i*の竹筒の利用数と利用可能数を表している. α_i は0から1の範囲の値をとり、選好性

が高いほど値は大きくなる.

ヒゲベッコウを除く3種は、中型ないし大型の竹筒を好んで利用したが、ヒゲベッコウは小型の竹筒への選好性ももっとも高く、サイズクラスごとの利用頻度が他種と有意に異なっていた (対ヒメベッコウ $\chi^2 = 7.663$, $p = 0.006$; 対オオハカリバチ $\chi^2 = 6.492$, $p = 0.011$; 対ドロバチ類 $\chi^2 = 2.729$, $p = 0.099$). 選好性の幅が広がったヒメベッコウは、竹筒が太い場合には筒内で泥のつばを積み重ね、細い場合には泥のつばを直列に並べるなど可塑的な営巣方法を示した.

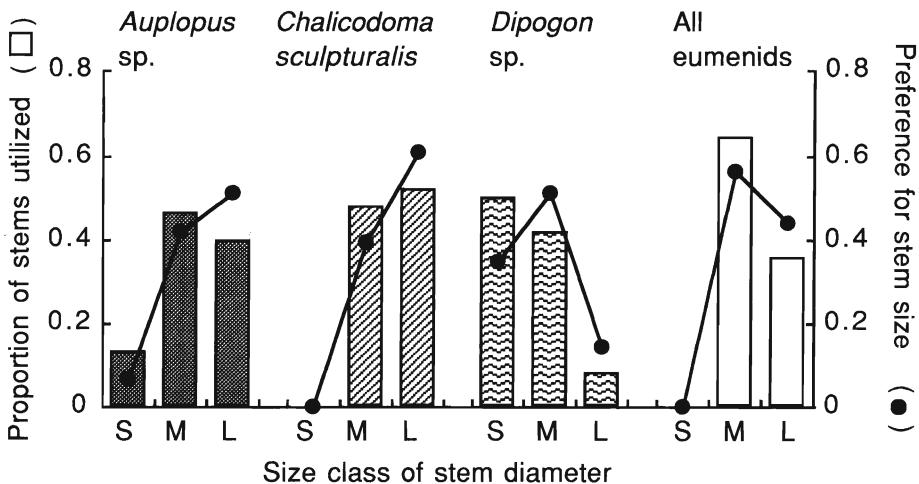


Fig. 4. Relative frequency of utilization and preference index (α) for the three size classes of stem diameter. Size classes of stem diameter are as follows: L, > 10mm; M, 6-10mm; S, < 6mm.

考 察

ハチ類の竹筒利用数および育房数には、トラップラインに沿った場所の差は認められず (Table 1), 調査地の中ではハチ類の竹筒の利用頻度を左右するような環境勾配はないと考えられた。また、ハチ類が好んで利用した中・大型の竹筒でも、未利用のものは十分残されており (Table 3), 竹筒利用数がトラップの竹筒の本数によって制限されることはなかった。これらのことから、本研究で明らかにされたトラップ間距離の違いによる竹筒利用数や育房数の変化は、みかけのものではなく、トラップ間距離そのものによって生じる何らかの営巣条件の違いに対するハチの反応を示していると考えられる。

どれだけの数の竹筒が利用されるかには、主として営巣場所を探している個体の密度と空間分布、営巣場所の探索様式とその発見・利用確率などの要因が関与しているだろう。一方、育房数は、いったん営巣を始めた個体がその場でどこまで営巣を続けるかの意志決定にかかわる要因、すなわちトラップ周辺地域の利用可能な餌資源量や移出のリスクなどが関与していると考えられる。もちろん、両者は独立した変数ではなく、たとえば1つの竹筒で少数の育房しか生産できないような場合には、ハチは途中で放棄して別の竹筒を利用するであろうし、逆に、1本の竹筒の容量いっぱいまで育房が生産できた場合でも、ハチは新たな竹筒を利用するであろうから、竹筒利用数と育房数は相互に関連しうる。以下、こうした点にも留意しつつ、ヒメベッコウとオオハキリバチの順に考察する。

ヒメベッコウでは、ほぼすべてのトラップ地点にわたってまんべんなくトラップの竹筒を利用しており、トラップ間距離にともなう竹筒利用数の変化は認められなかった (Fig. 2)。ヒメベッコウが個体あたり生産する育房数は、岩田 (1975) によれば最大で15程度であるという。本調査の利用した竹筒あたりで平均5.5 (Table 1), 出現地点あたりになると平均10.0 (標準偏差 6.2) という育房数から判断すると、おそらく地点あたりの営巣数は1-2個体であったと考えられる。これらのことは、本種が調査地内に比較的一様に分布し

ており、トラップ周辺の狭い範囲内から少数のハチが誘引されたことを示唆している。

ヒメベッコウ属の利用する営巣場所は、竹筒や地上の枯れ茎などの既存坑の他にも、ドロバチ類の旧巣、石垣の隙間、崖庇の植物の根、植物の葉の裏などかなり多様であることが知られている (岩田, 1975)。とくに、崖庇の植物の根や植物の葉は、調査した山道沿いに普遍的に存在しており、巣材となる泥さえあればどこでも造巣可能といえる。実際に本種の自然状態での空間分布が一様であるかどうかを明らかにするのは困難だが、こうした幅の広い営巣場所選択性は少なくとも空間分布を限定するものではない。

また、ヒメベッコウでは育房数もトラップ間距離によって影響を受けることがなかった (Fig. 3)。ヒメベッコウをはじめベッコウバチ科のハチは育房あたりに単一の餌 (クモ) を貯食するため、複数の餌を貯食するドロバチ科やアナバチ科の種に比べると、必然的に相対重量 (餌/ハチ比) の大きな餌を運搬することになる。巣と採餌場所の間を往復するいわゆる中心点採餌者では、餌の運搬コストが大きい場合、餌選択にあたって受け入れられる餌サイズの幅は、巣からの距離とともに狭くなると予想される (Schoener, 1979; Stephens and Krebs, 1986)。したがって、ヒメベッコウのようなハチでは、とくに巣の近傍の餌資源量が育房数を決めるうえで重要であると思われる。トラップ間距離が最短 (2 m) の調査区でも地点あたり育房数がけっして少なくなかったことからすると、ヒメベッコウの採餌場所はトラップのかなり近傍に限定されており、その餌資源量も十分であったことが示唆される。

一方、オオハキリバチは、対照的にトラップ間距離の増大とともに竹筒利用数が増加し、20m以上のトラップ間距離ではやや頭打ちになったものの、育房数もやはり増加する傾向にあった (Figs. 2, 3)。本種の育房数は、利用した竹筒あたりで平均2.4 (Table 1), 出現地点あたりでも平均 6.1 (標準偏差 3.9) であった。これらは、生涯の最大産卵数約30、巣筒 (長さ30 cm) あたりの最大育房数15という数字 (佐々木, 1980) に比べるとかなり少なく、営巣の途中で放棄した巣が多く含まれている可能性を示している。営巣放棄

を引き起こす原因についてはわからないが、オオカバフスジドロバチでは餌条件の悪い場所ほど営巣後の定着率が低下するとの報告があり(市野, 1992), 本種の場合もトラップの周辺地域の餌不足が営巣放棄を招いたのかもしれない。オオハキリバチは、主にクズなどのマメ科の植物の花粉を採餌することが知られている(岩田, 1975; 佐々木, 1980)。クズは、調査地付近では、山すそや沢筋の造成地に分布しており、尾根筋からはかなりの距離を飛翔しなければ花粉を集めることができず、尾根筋のトラップ地点の餌条件は本種にとってはあまりよいものではなかったと考えられる。

この場合、短いトラップ間距離を移動した程度では餌不足を解消することはできなかったであろう。もし、オオハキリバチが営巣した各地点のまわりの餌資源量に応じただけの育房を生産して営巣放棄と再営巣を繰り返していたとするなら、その結果としてトラップ間距離の長い調査区で竹筒利用数と育房数が増加することはありうることである。

以上のような考察は、竹筒トラップを用いて環境評価をするさいの今後の問題点も提示している。竹筒の利用数や育房数などの情報によって評価される対象地域のスケールは、各種のハチ類がどのくらいの範囲からトラップに誘引されるかとともに、そこで営巣したハチ類が餌資源をどのくらいの範囲から集めてくるかにも依存している。たとえば、本研究で示唆されたように、ヒメベッコウではかなり狭い範囲の、オオハキリバチではそれよりも広い範囲の環境を反映しそうである。市野(1992)は、オオカバフスジドロバチで営巣された竹筒数と餌資源量の指標としていくつかのスケールで周囲の広葉樹林の面積との相関を調べたところ、周囲200 m以内でもっとも相関が強いことを明らかにした。今後は各種のハチについて、こうした研究を行っていく必要があるだろう。また、竹筒の利用頻度は、全体としてみるとトラップ密度の低い調査区でもっとも高くなった。できるだけ多くの情報を得る簡便な調査法としてはトラップ密度は低い方がよいといえよう。

謝 辞

本研究は、兵庫県立人と自然の博物館の総合共

同研究「公園都市研究」の一環として行われた。研究にあたっては同博物館の服部 保, 上甫木昭春両氏をはじめ多くの方々にはさまざまな助言と指導をいただいた。竹筒トラップの設置法については東北学院大学の郷右近勝夫氏に教示していただいた。竹筒トラップの回収にあたっては神戸大学の学生諸氏の協力を得た。ハチ類の同定には、神戸大学自然科学研究科の杉浦直人, 浜西 洋の両氏の助言をいただいた。また、立命館大学工学部の遠藤 彰氏には、文献について教示していただいた。これらの方々に感謝の意を表したい。

文 献

- Chesson, J. (1978) Measuring preference in selective predation. *Ecology*, **59**, 211-215.
- Danks, H. V. (1970) Biology of some stem-nesting Hymenoptera. *Trans. Roy. ent. Soc. Lon.*, **122**, 323-399.
- Danks, H. V. (1971) Nest mortality factors in stem-nesting aculeate Hymenoptera. *J. Anim. Ecol.*, **40**, 79-82.
- Evans, H. E. and West Eberhard, M. J. (1970) *The wasps*. The Univ. Michigan Press, Ann Arbor, 265p.
- Fye, R. E. (1965) Biology of Apoidea taken in trap nests in northwestern Ontario. *Can. Ent.*, **97**, 863-877.
- Gess, F. W. and Gess, S. K. (1993) Effects of increasing land utilization on species representation and diversity of aculeate wasps and bees in the semi-arid areas of southern Africa. In LaSalle, L. and Gauld, I. D. (eds.), *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International, Wallingford, UK, 83-113.
- 郷右近勝夫 (1982) ススキの枯茎中に営巣するハチ類の生態. *昆虫と自然*, **17**, 2-6.
- 橋本佳明・遠藤知二 (1994) 三田市フラワータウンとその周辺地域の借坑性ハチ類相: 竹筒トラップ調査による地域環境の評価. *人と自然*, no. 4, 63-70.
- Itino, T. (1988) The spatial patterns of parasitism of eumenid wasps, *Anterhynchium flavomarginatum* and *Orancistrocerus dreuseni* by the miltogrammine fly *Amobia distorta*. *Res. Popul. Ecol.*, **30**, 1-12.
- 市野 隆 (1992) ドロバチ類の個体群動態に関する比較生態学的研究. 京都大学博士論文, 324p.
- 岩田久二雄 (1971) 本能の進化: 蜂の比較習性学的研究. 真野書店, 大和, 503p.
- 岩田久二雄 (1975) 自然観察者の手記: 昆虫とともに五十年. 朝日新聞社, 東京, 565p.
- Krombein, K. V. (1967) *Trap-nesting wasps and bees: Life histories, nests and associates*. Smithsonian Publication, Washington, D.C., 570p.
- LaSalle, L. and Gauld, I. D. (1993) Hymenoptera: their

- diversity and their impact on the diversity of other organisms. In LaSalle, L. and Gauld, I. D. (eds.), *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International, Wallingford, UK, 1-26.
- 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. 東北農試研報, **57**, 1-221.
- 栞田 長 (1939) *Pison iwatai* Yasumatsu の生態. むし, **12**, 114-146.
- 松浦 誠 (1985) ハチ類の観察と飼育. ニューサイエンス社, 東京, 103p.
- 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, 思索社, 東京, 39-70.
- Schoener, T. W. (1979) Generality of the size-distance relation in models of optimal foraging. *Amer. Natur.*, **114**, 902-914.
- Stephens, D. W. and Krebs, J. R. (1986) *Foraging theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J., 247p.
- Torchio, P. F. and Tepedino, V. J. (1980) Sex ratio, body size, and seasonality in a solitary bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). *Evolution*, **34**, 993-1003.

(1994年9月6日受理)