ハナバチを中心とした送粉者多様性の機能に人為的撹乱が及ぼす影響

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者名	安部,哲人
発行元	日本生態学会暫定事務局
巻/号	64巻1号
掲載ページ	p. 17-25
発行年月	2014年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

日本生態学会誌 64：17 - 25（2014）

特集 1 ハナバチと訪花性双翅目の多様性研究の現状と課題

ハナバチを中心とした送粉者多様性の機能に人為的撹乱が及ぼす影響

安部　哲人

森林総合研究所九州支所

The impacts of anthropogenic disturbance to the ecological functions and biodiversity of pollinators

Tetsuto Abe

Kyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute

要旨：生物多様性の喪失に伴う生態系機能への影響は生態学の主要な研究課題である。送粉も生態系機能の一つであり人類はその恩恵を受けているが、世界各地で人為的撹乱による送粉系の衰退が報告されている。このため、送粉者の多様性と生態系機能の関連、及びそれらの撹乱による影響を調べる研究も盛んに行われている。本稿では、まずハナバチを中心に送粉者の多様性とその機能について概観し、次いで、小笠原諸島の送粉系を例に交えながら送粉系衰退の現状と、それによる機能やサービスへの影響について知見の現状を紹介する。

キーワード：送粉系、生態系サービス、安定性、植物の繁殖成功、外来種

Keywords: pollination system, ecosystem service, ecological stability, plant reproductive success, alien species

送粉者の多様性とその効能

地球上の顕花植物の大半は花粉散布を送粉者に依存しており、昆虫類に加えて鳥類、哺乳類、爬虫類など多様な生物が送粉者となっている。送粉研究は共進化や保全の観点から、植物の繁殖成功に最も貢献度が高い送粉者探しに長く主眼が置かれてきた。実際に訪花する生物間で花粉散布効率に差があり、有効な送粉者は植物種間でも異なる。多様な花形質も特定の送粉者との相互作用により進化したと考えられる（例えばLloyd and Barrett 2006）。一方、この共進化の概念が正しければ花－送粉者関係はスペシャリスト化するはずだが、実際の送粉系は多種間の相互作用により成り立っている。こうした多種間の相互作用が進化に与える効果を明らかにする目的などから、送粉系全体を一つのシステムとして解析する研究が盛んになっており、送粉者の多様性にも注目が集まっている（Waser and Ollerton 2006）。しかし、送粉者の研究蓄積はセイヨウミツバチ *Apis mellifera* やマルハナバチ類に関するものが非常に多く、それ以外の送粉者は少ない。特に種数が多い単独性ハナバチは多くの植物の送粉成功に寄与している（Klein et al. 2003；Winfree et al. 2007；Peter and Johnson 2009；Rader et al. 2009）にもかかわらず、種単位での情報に乏しい。

膜翅目昆虫の中でもハナバチは幼虫の餌資源を花に依存し、多様な生活史をもつ（Wcislo and Cane 1996；Michener 2000；多田内ほか 2014）。ほとんどのハナバチは多種に訪花するジェネラリストだが、限られた分類群にしか訪花しない狭食性の種も存在する（Cane and Sipes 2006）。また、ハナバチの多くは昼行性であるが、資源競争や捕食者を回避するため夜間に訪花するようになった種もある（Wcislo and Tierney 2009）。ハナバチ以外の膜翅目昆虫にも訪花するものは多い。ヒメバチ科やツチバチ科、セイボウ科、アナバチ科、スズメバチ科など多くの科では、幼虫は動物食であるが、成虫は花蜜や花粉を摂食する（山根 2002）。

このように膜翅目昆虫だけでも多様な送粉者が存在するが、送粉者が多様であることは植物の繁殖にとって重要なのだろうか。最適な送粉者さえいれば、その他の送粉者はいなくても繁殖成功は達成されそうに思われる。しかし、送粉者の多様性が高いほど植物の繁殖成功度が

2013 年 5 月 16 日受付、2013 年 9 月 14 日受理
e-mail: tetsuabe@ffpri.affrc.go.jp

高くなる例は多い。インドネシアのコーヒー *Coffea arabica* の結実率は、訪花するハナバチの個体数より種数に比例して増加した（Klein et al. 2003）。これは単独性ハナバチの種当りの訪花頻度は社会性ハナバチより低いものの、種数が多く花粉散布効率も高かったことから、種が増える積算効果が大きくなったためである。また、花粉散布効率が悪くても種数の多さで補われることもいくつかの研究から示唆されている。一般的に植物の種子生産には花粉制限がかかっていることから（Burd 1994；Ashman et al. 2004）、花粉散布効率より訪花頻度の効果が大きくなりやすい（Vázquez et al. 2005；Madjidian et al. 2008；Sánchez-Lafuente et al. 2012）。花粉散布効率の低い種が含まれても多様性の高い送粉者群集が植物の繁殖に有利な理由の一つは、訪花頻度や花粉散布量の積算効果によるものであろう。

多様性のもう一つの効果は、訪花の時空間変動を小さくする安定効果である。Steffan-Dewenter et al.（2006）はコーヒーに訪花するハナバチの種数が増えるほど結果率の変動係数が小さくなることから、送粉サービスの安定化を認めている。Winfree and Kremen（2009）は多様な送粉者による安定化機構として、環境変動への応答の多様性と送粉者が反応する撹乱の空間スケールの多様性（おそらく送粉者の行動圏の広さの多様性に起因する）を挙げている。重要な送粉者が環境変動で消失したり、植物種子の散布先に効率のよい送粉者が生息しない場合でも、送粉者の多様性が高ければ花粉散布を代行する送粉者がいる確率が高い。Winfree et al.（2007）は飼育されたセイヨウミツバチが消失しても在来ハナバチの種数が豊富ならスイカ *Citrullus lanatus* の生産は維持できることを示した。送粉者の多様性と機能の関係を野外実験で検証する研究も増えている。Albrecht et al.（2012）はケージを使った実験により、社会性ハナバチ、単独性ハナバチ、ハナアブといった異なるタイプの送粉者がいる方が植物の繁殖成功度が高くなることを示した。繁殖成功度が上がった理由として彼らは送粉者間で活動時間帯が違うことによる相補的な効果を挙げている。また、Fontaine et al.（2006）は花形態の異なる種群で構成された植物群集では、異なる口吻長をもつ送粉者がいる場合、それぞれの送粉者は口吻長に適合した花形態を持つ植物へと分散して訪花することを示した。その結果、口吻長が似通った送粉者しかいない場合よりも群集内の更新種数が増え、実生個体密度も高くなった。この研究は送粉者の多様性が植物個体群にまで影響することを実証した数少ない例である。また、「送粉者の多様性が高いほど訪花する花形態に適合した訪花者が集中する」ことが一般的な現象なら、送粉者の多様性の高さは花形態の分化を促進する要因となるだろう。多くの植物種が個体群を維持したり、送粉者が花形質の選択圧として作用するには、長期にわたる送粉系の安定性が重要であり、送粉者の多様性の高さはこの点に寄与すると考えられる。

一方で、送粉者の多様性が高すぎても植物の繁殖成功度が高くならない場合もある。Gómez et al.（2007）はアブラナ科の一種 *Erysimum mediohispanicum* の繁殖成功が、送粉者の多様性が中程度で最も高くなることを発見した。送粉者の多様性が高くなりすぎると、効率の悪い送粉者によって隣花受粉や異種間送粉が増加し、持ち込まれる花粉の質が低下する効果のためと考察している。Sahli and Conner（2006）も既存研究による17種の植物のメタ解析から同様の現象を認めている。このように送粉者の多様性の程度により、生態系機能への相反する効果が観察されており、多様性効果の一般化にはまだデータの蓄積が必要なのかもしれない。

送粉系の撹乱・衰退

今日では人為的撹乱が地球規模で進行しており（Ellis and Ramankutty 2008）、生物多様性の喪失に伴う生態系機能やサービスへの影響に関心が集まっている。送粉系の衰退も世界的に発生している現象と考えられている（Kearns et al. 1998；Kremen and Ricketts 2000；Winfree et al. 2009；Potts et al. 2010）。ヨーロッパではハナバチ類全般の多様性が低下することで送粉系衰退が起こっており（Biesmeijer et al. 2006）、北米でもマルハナバチやミツバチ、コウモリ、ハチドリなどで個体群衰退が認められている（National Research Council 2007）。その主要因は生息地の分断、農業、草食動物によるグレージング、外来種などが挙げられている（Kearns et al. 1998；Potts et al. 2010）。

送粉系の撹乱要因の中でも、生息地の破壊や断片化は最も研究が進んでいる（Winfree et al. 2009）。Klein et al.（2002）は森林の断片化によって社会性ハナバチ類が種数・個体数ともに減少するが、地中に営巣するハナバチ類は空間が開けた農地のような土地利用により増加することを明らかにした。Brosi et al.（2008）は熱帯林で森林パッチの面積が小さくなるか、周囲長率が大きくなると枯れ木に営巣するハナバチが減少することを示した。Steffan-Dewenter et al.（2006）は、生息地面積の縮小によって狭食性のハナバチや植物体に営巣するハナバチが減少しや

すいことを指摘している。ヨーロッパで特に衰退傾向が強かったのは食性や生息地の範囲が狭く、移住性の低いハナバチであった（Biesmeijer et al. 2006）。営巣地となる植生タイプによって撹乱効果は異なり、熱帯林では社会性ハナバチは単独性ハナバチよりも衰退しやすく（Klein et al. 2003；Ricketts et al. 2008）、草地では単独性ハナバチが大きな影響を受ける（Steffan-Dewenter et al. 2006）。このように生息地や植生の改変はハナバチの種特性（特に営巣特性）によって選択的に影響する。

外来種は地球上の生物多様性や生態系サービスに対する脅威の一つであり（Chapin III et al. 2000；Mack et al. 2000；Clavero and García-Berthou 2005）、送粉系に関しても外来種の影響は無視できない。外来送粉者による負の効果には在来送粉者との資源競争、近縁種との交雑、病原菌の媒介などがある（Goulson 2003；Potts et al. 2010）。これらは送粉系の多様性を低下させる要因となりうる。外来送粉者の多くはメジロ *Zosterops japonicus* などの鳥類とセイヨウミツバチやセイヨウオオマルハナバチ *Bombus terrestris* などの社会性ハナバチである。外来送粉者が侵入した場合、特にハナバチは幼虫の餌資源となる花粉や蜜を植物から得なければならないことから、必然的に送粉系ネットワークに組み込まれる（Olesen et al. 2002；Morales and Aizen 2006）。こうして侵入した外来送粉者は餌資源や営巣場所が重複する在来送粉者と競争するが、外来種と在来種が共存することが多い植物と比較して、送粉者は在来種から外来種に置き換わりやすい。例えば、ハワイではすでに衰退・絶滅した固有のハワイミツスイ亜科 Drepanidinae に代わって外来種メジロ *Zosterops japonica* が固有植物の送粉をしており（Cox 1983）、ニュージーランドでもメジロ属の一種 *Z. lateralis* が多くの在来鳥類と入れ替わって送粉を行っている（Kelly et al. 2006）。チリでは外来マルハナバチが在来マルハナバチに代わってユリ科の一種 *Alstroemeria aurea* の主要な送粉者となっている（Madjidian et al. 2008）。こうした現象は外来送粉者が在来送粉者の種組成や多様性に一定の影響を及ぼすことを示している。

小笠原諸島における送粉者の衰退

小笠原諸島にはオガサワラクマバチ *Xylocopa ogasawarensis* を含め9種の固有ハナバチが分布する。これら固有ハナバチを中心にハエ類、ガ類、甲虫類、そしてオガサワラオオコウモリ *Pteropus pselaphon* などが主な在来送粉者である（Abe 2006）。しかし、1990年前後から固有ハナバチの衰退が報告されるようになり（Kato et al. 1999）、その原因としては外来種グリーンアノール *Anolis carolinensis* の捕食圧が有力視されている（Abe et al. 2008）。グリーンアノールが分布する有人島（父島・母島）では、固有ハナバチを含む在来訪花昆虫相が衰退し、養蜂で持ち込まれたセイヨウミツバチが圧倒的に優占している。一方、周辺の無人島には在来の送粉系が維持されている。送粉系に影響を与える外来種として送粉者や植物を扱った研究は多いが、小笠原は外来捕食者により送粉系が衰退した数少ない例である。

セイヨウミツバチが優占する現在、特殊な送粉者に依存していた植物の繁殖成功は低下しそうであるが、小笠原に特殊な送粉ニッチはあるのだろうか。小笠原に生息するハナバチの体サイズは大まかに3つに分けられる。オガサワラクマバチは体長27-30 mmで最も大きく、セイヨウミツバチやアサヒナハキリバチ *Megachile asshinai*、オガサワラキホリハナバチ *Lithurgus ogasawarensis* は10-13 mmである。最も小さいグループがチビムカシハナバチ属 *Hylaeus* の4種やオガサワラコハキリバチ *Heriades fulvohispidus*、オガサワラツヤハナバチ *Ceratina boninensis* で5-7 mmほどである。訪花観察の結果、最も大きいオガサワラクマバチは中～大型の花のみ訪花しており（図1）、大型同士の花と送粉者という合理的な組み合わせは、送粉者の多様性が低い海洋島送粉系でもニッチが存在することを示唆する。また、クマバチ類は翅を振動させて花粉を集める振動送粉が可能であり、振動で花粉が排出される葯の構造を発達させた花が複数の種群でみられる（Buchmann 1983）。小笠原でも固有のノボタン属 *Melastoma* やナス科植物 Solanaceae、オオハマギキョウ *Loberia boniensis* などは振動送粉に適応した花をもち、オガサワラクマバチが送粉者となっている。幸いグリーンアノールはオガサワラクマバチを捕食しないため、父島・母島にもオガサワラクマバチは生存している。しかし、ノヤギ *Capra hircus* の採食圧で森林が消失した聟島列島では枯れ枝に営巣するオガサワラクマバチの生息に適さないことから、振動送粉に適応した植物は存続しにくくなっている可能性がある。

夜間送粉も特殊な送粉ニッチである。図2は小笠原諸島の有人島における植物34種の昼と夜の訪花頻度の散布図である。夜間訪花がある種は昼間より夜間の訪花頻度が高いが、昼間の訪花頻度の方が高い種は夜間の訪花が全くなく、昼間の送粉者に依存する植物であることが分かる。グリーンアノールは昼行性であるため、訪花昆虫が減少した昼間に送粉を依存する植物は送粉系撹乱によ

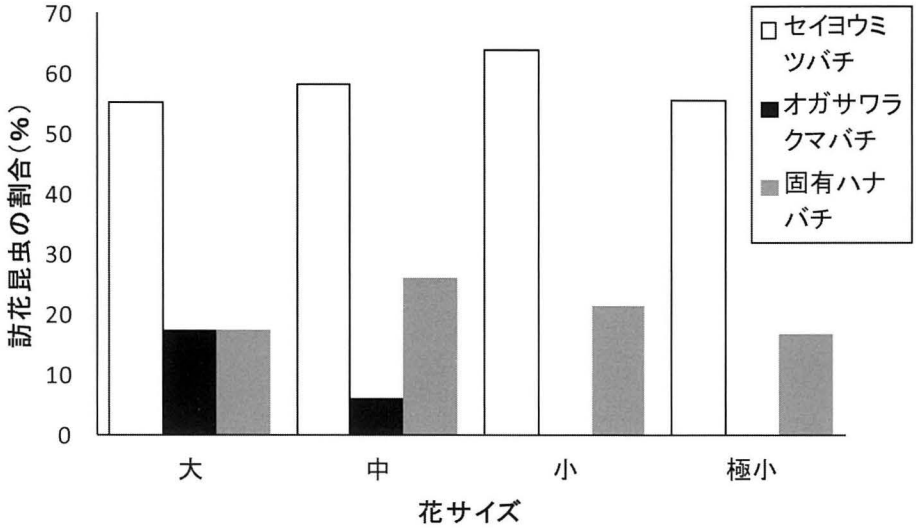

図 1. 花のサイズごとのハナバチの訪花割合。花のサイズは直径で「大」は 30 mm 以上、「中」は 10 mm 以上 30 mm 未満、「小」は 5 mm 以上 10 mm 未満、「極小」は 5 mm 未満。「固有ハナバチ」はオガサワラクマバチ以外の固有ハナバチである。

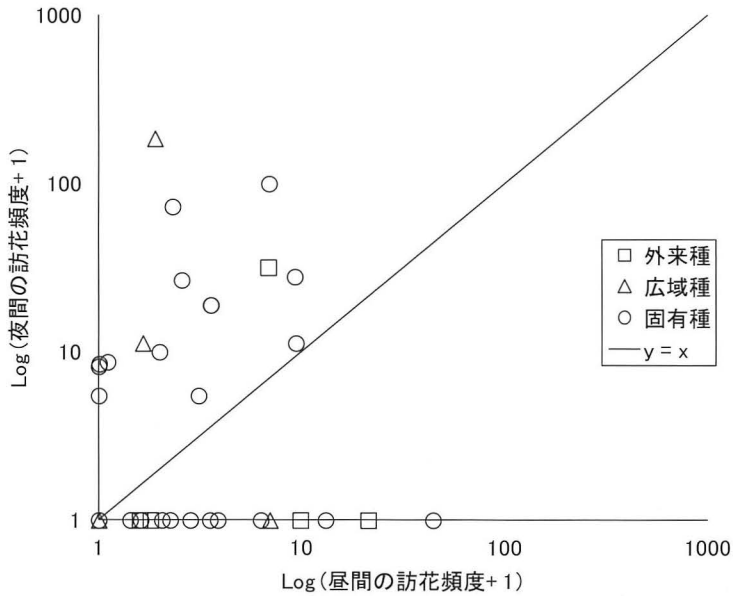

図 2. 小笠原諸島に生育する植物種の昼間及び夜間の訪花頻度。「固有種」は小笠原諸島にのみ生育する種。「広域種」は小笠原諸島の在来種だが、小笠原諸島以外にも自生地がある種。

る負の影響が大きいと予測される。このように訪花昆虫の衰退が選択的であるため、植物の送粉ニッチが繁殖成功度に影響していると考えられる。

特殊な花形態の代表的なものが花筒の長い花である。これらの花にもセイヨウミツバチが花粉採集のために訪花しており、一部の種では柱頭への花粉の持ち込みも確認されているが、結果率が低い種が多い（表 1）。本来、花筒長の長い花は口吻が長いガやチョウが送粉者であったと考えられるが、グリーンアノールの捕食によりチョウの仲間は種数・個体数とも衰退しており、スズメガ類の訪花頻度もそれほど高くない。こうした特殊な形態の花をもつ種はセイヨウミツバチが優占することで花筒への投資がコストになっている可能性がある。

小笠原で優占するセイヨウミツバチは外来植物に頻繁

表1. セイヨウミツバチの口吻長3.9 ± 0.4 mm（平均±標準偏差，n = 19）より花筒が長い小笠原産固有種への主要島での訪花頻度、花粉の持ち込みの有無、結果率。「NA」は観察記録なし。

種名	花筒長（mm）	セイヨウミツバチ		結果率（%）
		訪花	花粉の持ち込み	
ムニンタツナミソウ	43.4	あり	あり	26.5
オガサワラボチョウジ	21.9	あり	あり	2.4
シロトベラ	10.0	あり	NA	10.9
ムニンアオガンピ	6.9	あり(稀)	NA	7.1
オガサワラグミ	4.8	あり	あり	1.2
オガサワラクチナシ	42.0	なし	NA	23.0
ハハジマトベラ	13.0	なし	NA	32.5
ムニンシャシャンボ	10.5	なし	NA	48.8
シマギョクシンカ	4.6	なし	NA	59.5

に訪花しており、結実の花粉制限は在来植物でより強くなっている（Abe et al. 2011）。植物個体群や植生への影響はまだ確認されていないが、外来捕食者に端を発した小笠原諸島の送粉系撹乱は、送粉者の多様性低下を通じて間接的に生態系を変質させつつあると考えられる。

送粉系撹乱による生態系機能へのインパクト

送粉系の衰退は多くの野生植物の繁殖成功度の低下（Biesmeijer et al. 2006；Phillips et al. 2010；Pauw and Hawkins 2011）や農作物の収量減少（Aizen et al. 2009）を引き起こす。農業生産は野生の送粉者への依存度が高く（Klein et al. 2007；Ollerton et al. 2011；Garibaldi et al. 2013）、貢献度の金額換算値も大きい（Costanza et al. 1997；National Research Council 2007；Gallai et al. 2009）。送粉者の衰退は生物多様性の保全だけでなく人間の社会活動にとっても重大な問題となっている。以下では送粉系の撹乱による生態系機能への影響について考察する。

まず、送粉者の多様性が低下すると送粉系群集が不安定になると考えられる。一般に送粉系の入れ子構造はパートナーが絶滅しても連鎖絶滅を回避しやすいため、生物多様性維持機構の一つと考えられている（Bascompte et al. 2006）。しかし、島嶼のような多様性が低い送粉系や相互のリンク数が少ないスペシャリスト性の強い関係の場合、ある種の個体群動態はパートナーの個体群動態に影響されやすくなる（Bond 1994；Johnson and Steiner 2000）。実際に、大陸と比べて送粉者の少ない島嶼環境では、特定の送粉者の衰退により植物個体群も衰退している（Robertson et al. 1999；Cox and Elmqvist 2000）。ハワイミツスイ亜科に見られた嘴の形態変化は、スペシャリスト的パートナーであった花筒が長い固有キキョウ科植物Hawaiian Lobelioideaeの衰退に伴い、送粉者が絶滅を逃れようとして起こった可能性がある（Smith et al. 1995）。また、世界各地でセイヨウミツバチの蜂群崩壊症候群が発生しており、日本も例外ではない（Neumann and Carreck 2010）。小笠原で蜂群崩壊症候群が発生すると、既に在来送粉者が衰退しているため多くの野生植物への訪花はほとんどなくなる。このように人為的撹乱により送粉者の多様性が低下した送粉系では、連鎖絶滅を回避するネットワーク構造は機能しにくいと考えられる。

では、送粉者の多様性が変化しない場合はどうだろうか。送粉系への撹乱要因の中でも、外来送粉者の侵入は送粉者の多様性に必ずしも大きく影響するとは限らないが、種組成は変化する。この場合は生態系機能を損なうのだろうか？外来送粉者が在来種の役割をどの程度補えるか、あるいは送粉系の機能にどのように影響するかについては情報が少ない（Aizen et al. 2008；Traveset and Richardson 2011）。ネットワーク研究でも外来種の侵入によって全体のコネクタンス（可能なリンク数に対する観察されたリンク数の割合）が変化しない場合（Memmott and Waser 2002；Olesen et al. 2002）と、大きく変化する場合（Aizen et al. 2008）が観察されている。外来種は送粉系への侵入初期には在来種と結び付くが、侵入が進むと外来種同士（外来送粉者と外来植物）のつながりが顕著になる（Aizen et al. 2008）。一般的には外来送粉者の花粉散布効率は在来送粉者より劣ると考えられている（Traveset and Richardson 2006）。従って、外来送粉者の優占によって花と送粉者との関係が新しい選択圧の影響下に置かれる（Aizen et al. 2008）ことは進化的撹乱でもあり、生物保全上の大きな問題である。一方で、外来種は負の効果を強調されがちであるが、群集全体では中立または正の効果がある可能性も指摘されている。例えば、外来植物の侵入は隣接個体間スケールでは在来種と送粉者を奪い合うが、より大きな空間スケールでは送粉者の誘引

効果を認める研究もある（Jakobsson et al. 2009）。外来送粉者による正の効果の検証はまだ少ないが、攪乱後に外来送粉者に送粉を依存する在来植物も多いことから（Cox 1983；Dick 2001；Abe 2006）、送粉系が衰退した各地で普遍的な現象と考えられる。外来種の正の効果を評価することは、駆除による標的外リスクを軽減するためにも重要であり、研究の進展が待たれる。

送粉者の多様性研究：今後の研究課題

送粉研究の今後の課題はMayer et al.（2011）が包括的にまとめている。ここで挙げられた86項目の課題のうち25項目が送粉群集やその多様性、9項目が送粉系の保全、10項目が送粉サービスに関するものである。送粉系群集や送粉者の多様性に関する重要な課題は多く、この分野で様々な知見の蓄積が期待されている。

送粉系の攪乱要因は解明が進んだものの、衰退の規模や程度に関してはまだ不明な点が多く、知見の蓄積が必要である（Ghazoul 2005）。例えば、送粉系への攪乱の影響をメタ解析したWinfree et al.（2009）は、生息地消失以外の攪乱（農地化、火事、伐採、グレージングなど）の研究例が少ないため、統計的にパターンを検出することができなかった。また、送粉系攪乱の研究は極度に強い人為的攪乱を受けた場所（自然植生が僅かな場所など）に偏っており、平均的な人為的攪乱の強さを過大評価している可能性もある（Winfree et al. 2009）。更に、この研究では同様の理由でセイヨウミツバチ以外のハナバチへの影響も明らかにできなかった。こうした攪乱に対する個々の送粉者の反応を解析するためには、分類がはっきりしない送粉者やその生態の解明が不可欠である（Mayer et al. 2011）。中でも、送粉者の営巣特性や生活史、資源要求性などが明らかになれば、土地利用など生態系管理の指針になりうるだろう（Klein et al. 2007；Rader et al. 2009）。

送粉系の復元研究は経済的ニーズが高い農業生態系で進みつつあるが、衰退しやすいスペシャリストが多く生息する生物多様性ホットスポットでは情報が少ない（Dixon 2009）。それでも既往の復元研究からは有効と思われる知見が得られつつある。例えば、有用な植物（送粉者の誘引力が高い種や開花が少ない時期に咲く種）の導入は送粉系復元を早める効果が期待できる（Dixon 2009；Menz et al. 2010）。ただし、この方法は人為的に選ばれた植物群集が形成されるため、ホットスポットのような地域では配慮が必要であろう。また、植生復元や外来種駆除に伴うモニタリングから得られる知見も送粉系復元に寄与しそうである（Forup et al. 2008；Fiedler et al. 2011）。例えば、送粉者は移動性の高い昆虫が多いため、植物群集の回復に比べて回復速度が速い。植生復元に成功すれば、ジェネラリストからなる送粉系がある程度自然に回復すると想定できる。従って、絶滅危惧種やスペシャリストの復元に的を絞ることで、効率よく自然度の高い送粉系を復元できそうである。送粉系の復元研究はまだ発展途上であるが、総合的な生態系復元の一翼としても重要度を増していくと考えられる（Phillips et al. 2010）。

以上のように、送粉者の多様性研究は依然として未解明の領域が多い。これらの解明は生物多様性や生態系機能の保全、農業生産性の改善等に貢献しうることから、研究の発展が期待される分野といえるだろう。

引 用 文 献

Abe T (2006) Threatened pollination systems in native flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. Annals of Botany, 98:317-334

Abe T, Makino S, Okochi I (2008) Why have endemic pollinators declined on the Ogasawara Islands? Biodiversity and Conservation, 17:1465-1473

Abe T, Wada K, Kato Y, Makino S, Okochi I (2011) Alien pollinator promotes invasive mutualism in an insular pollination system. Biological Invasions, 13:957-967

Aizen MA, Garibaldi LA, Cunningham SA, Klein AM (2009) How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. Annals of Botany, 103:1579-1588

Aizen MA, Morales CL, Morales JM (2008) Invasive mutualists erode native pollination webs. PLoS Biology, 6:e31

Albrecht M, Schmid B, Hautier Y, Müller CB (2012) Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. Proceedings of the Royal Society B, 279:4845-4852

Ashman TL, Knight TM, Steets JA, Amarasekare P, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mazer SJ, Mitchell RJ, Morgan MT, Wilson WG (2004) Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. Ecology, 85:2408-2421

Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. Science, 312:431-433

Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J, Kunin WE (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. Science, 313:351-354

Bond WJ (1994) Do mutualisms matter? Assessing the impact

of pollinator and disperser disruption on plant extinction. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 344:83-90

Brosi BJ, Daily GC, Shih TM, Oviedo F, Durán G (2008) The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. Journal of Applied Ecology, 45:773-783

Buchmann SL (1983) Buzz pollination in angiosperms. In: Jones CE, Little RJ (ed), Handbook of experimental pollination biology, 73-113. Van Nostrand Reinhold, New York

Burd M (1994) Bateman principle and reproduction - the role of pollen limitation in fruit and seed set. Botanical Review, 60:83-139

Cane JH, Sipes S (2006) Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In: Waser NM, Ollerton J (ed), Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization, 99-122. University of Chicago Press, Chicago

Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. Nature, 405:234-242

Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends in Ecology and Evolution, 20:110

Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature, 387:253-260

Cox PA (1983) Extinction of the Hawaiian avifauna resulted in a change of pollinators for the ieie, *Freycinetia arborea*. Oikos, 41:195-199

Cox PA, Elmqvist T (2000) Pollinator extinction in the Pacific islands. Conservation Biology, 14:1237-1239

Dick CW (2001) Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. Proceedings of the Royal Society B, 268:2391-2396

Dixon KW (2009) Pollination and restoration. Science, 325:571-573

Ellis EC, Ramankutty N (2008) Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. Frontiers in Ecology and the Environment, 6:439-447

Fiedler AK, Landis DA, Arduser M (2011) Rapid shift in pollinator communities following invasive species removal. Restoration Ecology, 20:593-602

Fontaine C, Dajoz I, Meriguet J, Loreau M (2006) Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant community. PLoS Biology, 4:e1

Forup LM, Henson KSE, Craze PG, Memmott J (2008) The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. Journal of Applied Ecology, 45:742-752

Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissière BE (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. Ecological Economics, 68:810-821

Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, Aizen MA, Bommarco R, Cunningham SA, Kremen C, Carvalheiro LG, Harder LD, Afik O, Bartomeus I, Benjamin F, Boreux V, Cariveau D, Chacoff NP, Dudenhöffer JH, Freitas BM, Ghazoul J, Greenleaf S, Hipólito J, Holzschuh A, Howlett B, Isaacs R, Javorek SK, Kennedy CM, Krewenka KM, Krishnan S, Mandelik Y, Mayfield MM, Motzke I, Munyuli T, Nault BA, Otieno M, Petersen J, Pisanty G, Potts SG, Rader R, Ricketts TH, Rundlöf M, Seymour CL, Schüepp C, Szentgyörgyi H, Taki H, Tscharntke T, Vergara CH, Viana BF, Wanger TC, Westphal C, Williams N, Klein AM (2013) Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. Science, 339:1608-1611

Ghazoul J (2005) Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. Trends in Ecology and Evolution, 20:367-373

Gómez JM, Bosch J, Perfectti F, Fernández J, Abdelaziz M (2007) Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: the tradeoffs of generalization. Oecologia, 153:597-605

Goulson D (2003) Effects of introduced bees on native ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 34:1-26

Jakobsson A, Padrón B, Traveset A (2009) Competition for pollinators between invasive and native plants: Effects of spatial scale of investigation (note). Ecoscience, 16:138-141

Johnson SD, Steiner KE (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. Trends in Ecology and Evolution, 15:140-143

Kato M, Shibata A, Yasui T, Nagamatsu H (1999) Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. Researches on Population Ecology, 41:217-228

Kearns CA, Inouye DW, Waser NM (1998) Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. Annual Review of Ecology and Systematics, 29:83-112

Kelly D, Robertson AW, Ladly JJ, Anderson SH, McZenzie RJ (2006) Relative (un)importance of introduced animals as pollinators and disperses of native plants. In: Allen RB, Lee WG (ed), Biological invasions in New Zealand, 227-245. Springer, Berlin

Klein AM, Steffan-Dewenter I, Buchori D, Tscharntke T (2002) Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. Conservation Biology, 16:1003-1014

Klein AM, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T (2003) Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. Proceedings of the Royal Society B, 270:955-961

Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. Proceedings of the Royal Society B, 274:303-313

Kremen C, Ricketts T (2000) Global perspectives on pollination

disruptions. Conservation Biology, 14:1226-1228
Lloyd DG, Barrett SCH (2006) Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants. Chapman & Hall, New York
Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications, 10:689-710
Madjidian JA, Morales CL, Smith HG (2008) Displacement of a native by an alien bumblebee: lower pollinator efficiency overcome by overwhelmingly higher visitation frequency. Oecologia, 156:835-845
Mayer C, Adler L, Armbruster WS, Dafni A, Eardley C, Huang SQ, Kevan PG, Ollerton J, Packer L, Ssymank A, Stout JC, Potts SG (2011) Pollination ecology in the 21th century: key questions for future research. Journal of Pollination Ecology, 3:8-23
Memmott J, Waser NM (2002) Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. Proceedings of the Royal Society B, 269:2395-2399
Menz MHM, Phillips RD, Winfree R, Kremen C, Aizen MA, Johnson SD, Dixon KW (2010) Reconnecting plants and pollinators: challenges in the restoration of pollination mutualisms. Trends in Plant Science, 16:4-12
Michener CD (2000) The bees of the world. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
Morales CL, Aizen MA (2006) Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. Journal of Ecology, 94:171-180
National Research Council (2007) Status of pollinators in North America. National Academies Press, Washington DC
Neumann P, Carreck NL (2010) Honey bee colony losses. Journal of Apicultural Research, 49:1-6
Olesen J, Eskildsen L, Venkatasamy S (2002) Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and epidemic super generalists. Diversity and Distributions, 8:181-192
Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos, 120:321-326
Pauw A, Hawkins JA (2011) Reconstruction of historical pollination rates reveals linked declines of pollinators and plants. Oikos, 120:344-349
Peter CI, Johnson SD (2009) Reproductive biology of *Acrolophia cochlearis* (Orchidaceae): estimating rates of cross-pollination in epidendroid orchids. Annals of Botany, 104:573-581
Phillips RD, Hopper SD, Dixon KW (2010) Pollination ecology and the possible impacts of environmental change in the Southwest Australian biodiversity hotspot. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 356:517-528
Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. Trends in Ecology and Evolution, 25:345-353
Rader R, Howlett BG, Cunningham SA, Westcott DA, Newstrom-Lloyd LE, Walker MK, Teulon DAJ, Edwards W (2009) Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. Journal of Applied Ecology, 46:1080-1087
Ricketts TH, Regetz J, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Bogdanski A, Gemmill-Herren B, Greenleaf SS, Klein AM, Mayfield MM, Morandin LA, Ochieng'A, Viana BF (2008) Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? Ecology Letters, 11:499-515
Robertson AW, Kelly D, Ladley JJ, Sparrow AD (1999) Effects of pollinator loss on endemic New Zealand mistletoes (Loranthaceae). Conservation Biology, 13:499-508
Sahli HF, Conner JK (2006) Characterizing ecological generalization in plant-pollination systems. Oecologia, 148:365-372
Sánchez-Lafuente, AM, Rodríguez-Gironés MA, Parra R (2012) Interaction frequency and per-interaction effects as predictors of total effects in plant-pollinator mutualisms: a case study with the self-incompatible herb *Linarialilacina*. Oecologia, 168:153-165
Smith TB, Freed LA, Lepson JK, Carothers JH (1995) Evolutionary consequences of extinctions in populations of a Hawaiian honeycreeper. Conservation Biology, 9:107-113
Steffan-Dewenter I, Klein, AM, Gaebele V, Alfert T, Tscharntke T (2006) Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes. In: Waser NM, Ollerton J (ed), Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization, 387-407. University of Chicago Press, Chicago
多田内 修, 大石 久志, 鈴木 まほろ (2014) 日本産ハナバチ類と訪花性双翅目に関するインベントリーの現状と課題. 日本生態学会誌, 64:27-35
Traveset A, Richardson DM (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. Trends in Ecology and Evolution, 21:208-216
Traveset A, Richardson DM (2011) Mutualisms: Key drivers of invasions ... key casualties of invasions. In: Richardson DM (ed), Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton, 143-160. Wiley-Blackwell, West Sussex
Vázquez DP, Morris WF, Jordano P (2005) Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. Ecology Letters, 8:1088-1094
Waser NM, Ollerton J (2006) Plant-pollinator interactinos - from specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago
Wcislo WT, Cane JH (1996) Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. Annual Review of Entomology, 41:257-286
Wcislo WT, Tierney SM (2009) Behavioural environments and niche construction: the evolution of dim-light foraging in bee. Biological Review, 84:19-37
Winfree R, Aguilar R, Vázquez DP, LeBuhn G, Aizen MA (2009) A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic

disturbance. Ecology, 90:2068-2076
Winfree R, Kremen C (2009) Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. Proceedings of the Royal Society B, 276:229-237
Winfree R, Williams NM, Dushoff J, Kremen C (2007) Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. Ecology Letters, 10:1105-1113
山根 正気 (2002) ハチとアリの多様性. (杉浦 直人, 伊藤 文紀, 前田 泰生 編) ハチとアリの自然史, 1-15. 北海道大学図書刊行会, 札幌