

日本の壱岐島から見つかった新化石種 *Apis lithohermaea* Engel とミツバチの生物地理

Michael S. Engel

1970年に国立科学博物館の藤山家徳博士が、壱岐島の長者原層において、中新世の中期頃の地層で発掘調査を行い、そこで得られた多数の昆虫化石を国立科学館専報に記録している (Fujiyama, 1970)。その化石標本の一つにミツバチの働きバチの化石標本がある。その記録報告書の中で藤山博士は、外部形態が明らかに現生のミツバチと異なることを指摘しているが、当時はまだ他種のミツバチとの分類および系統的な位置付けを決めるだけの文献や分類情報がなかったため、この化石標本の同定をすることはできずに未整理のままであった。そのため、この標本は *Apis* sp. として同定され、国立科学博物館 (東京) に所蔵されていたが、時間の経過とともにミツバチ研究者たちから忘れられた存在になっていた。1993年に、私は世界各地から産出した化石種のミツバチと多数の現生するミツバチを含めたハナバチ類からの形態形質にもとづく分類体系をまとめるために、モノグラフの作成をはじめた (これは非常に大規模になるため、各研究項目については、いくつかのミニレビューがすでに公表されている: Engel, 2001a; 2004; Engel and Penalver, 2006; Engel and Perkovsky, 2006)。ちょうど私がモノグラフを作成している時に、藤山博士の1970年の発掘調査の報告書の存在を知ることになり、壱岐島の長者原層から見つかった標本の研究許可を同氏に要請し、幸いなことにこの化石ミツバチ標本の同定を行うことができた。

この誌面上で私は、このミツバチの化石種の同定についての短い記載論文と *Apis* (ミツバチ) 属の生物地理について一般的な総説を述べることにした。ハナバチ全体の一般的な

進化史に関する総説は、Engel (2001a; 2004) と Grimaldi and Engel (2005) にまとめてある。また、ハナバチの外部形態に関する総説は、Engel (2001a) にまとめてあるのでそれらを参照していただきたい。

長者原層から見つかった化石標本は、決して良い状態で保存されていなかったため、分類や同定に必要な形態を観察することが、部分的に不可能であったが、それでも種の同定については、断片的ではあるが十分な分類学的な根拠を与えるだけの形態情報を抽出することができた (図1)。標本は働き蜂であることは一見して確認することができた。大あごは開いた状態で頭部は横向きになっていて、頭部から腹部にかけてはつぶれた状態であった。大あごの部分は、頭部の先端部分から突出していたので容易に識別することができた。前翅は腹部から膨腹部の横側に鋭角に伸びた状態で、一枚の翅のみが識別可能であった。後翅は、前翅の下に隠れていてかすかに痕跡が見える程度であった。前脚は、腹部から直角に伸びた状態であった。後脚の節 (裏側が見える状態になっている) は、膨腹部の反対側に沿った形で有翅胸節の後部で保存されていた。肢節の周辺に見えるものは、様々な植物の断片化石であると思われた。刺針は、膨腹部の先端にわずかに見える程度であった。

この化石種は、体長が大きいことと暗褐色の翅を持っている特徴から現生のオオミツバチ *A. dorsata* (亜属 *Megapis*) のグループであると結論づけることができた。化石標本の個体は、cu-a 脈から基脈までの長さが離れていること、第3中室 (亜縁室) の末端の角度が45°よりわずかに小さいという特徴によって、これまでに

記載されている化石種 (*A. henshawi* グループは 45° 以上ある. Engel, 1999; 2006) と容易に分けることができた. このような特徴から *A. lithohermaea* (※ 1) は, 現生種の分類群に含まれるはじめての化石種であると結論づけた (Engel, 1998; 1999). この分類群には, 現在のところ東南アジアからオオミツバチ *A. dorsata* とヒマラヤオオミツバチ *A. laboriosa* が記載されていて (※ 2), これらの種には, 暗褐色の翅, 細長い後部の基附節, 大きな体長というミツバチ属のなかでは派生的な形質を持つという特徴によって, 他のミツバチとは別亜属として位置づけられている. そのオオミツバチと比較すると, 体長はわずかに小さく, 径室の先端にある脈節の欠損, 第 2 径室の前端側縁部, 第 2 垂径室と第 1 中室の間の狭い翅脈, 長めの第 2 中室, 第 3 垂径室の狭い先端翅脈, 上部の後部基附節における内側表面の後背管腔の毛が少ないという特徴によって, 明らかに独立種とみなすことができた. この新種の完全な記載については, Engel (2006) に記述されているので, 詳しくはそちらを参照していただきたい.

考察

ミツバチは, 今日われわれヒトにとって一般的な動物となっていて, 農業や自然生態系という両面から重要な生物である. ハナバチの族レベルでの多様化は, 始新世から漸新世の気候変動によって漸新世の初期頃をはじめて起きたのかもしれないと考えられている. 確かに始新世の時代には, ミツバチ族と系統関係があると思われる様々なハナバチ族が存在していたという化石証拠がある. したがって, 同じ時代からはミツバチ族の祖先種は見つかっていないが, ミツバチの祖先系統となった族グループは, その後の数千年の期間で現れたと考えることができる. われわれは, ミツバチと共有派生形質を持つハナバチのグループが, 漸新世の後期にはじめて現れたことを発見し, さらに始新世の中期のハナバチの中で *Electrapini* 族という絶滅したグループが, 現生する *Apini* 族とハリナシバチ *Meliponini* 族のちょうど祖先系統に位置



図 1 *Apis lithohermaea* Engel のホロタイプ標本. 上と下は二分された化石の両断面であって, ちょうど鏡に映した状態のように逆向きになっている (本誌表紙にカラーで掲載しているので色彩についてはそちらを参照いただきたい)

すると考えている (Engel, 2001; Wappler and Engel, 2003). このグループ (ミツバチ属の直接的な祖先種である *Thaumastobombus* 属までを含む) は, ミツバチやマルハナバチまでを含んだ分類群である. ミツバチは, 始新世からは見つかっていないが, *electrapines* と近縁の分類群から, 派生したのではないかとわれわれは考えている. それらの種は, 冠 *Apis* 属と明らかかな共有原始形質を持っていることから, ミツ

バチは漸新世の初期頃に最初に現れ、時を同じくしてユーラシア大陸で分布を広げたと思われる。この時期のミツバチ属の分布は、開放空間に営巣する種であったと考えられているため（閉鎖空間へ営巣するようになったのはセイヨウミツバチ *A. mellifera* グループからで、ミツバチの中では、樹洞などの空間に営巣するのは、共有派生形質であると考えられている：Engel and Schultz, 1997; Engel, 1998; 1999; 2006）、極端な気温変化には適応しにくいことが予想されるため、生息域は限られていたかもしれない。しかしながら、漸新世のような温暖な気候の中では、巣が露出しているかどうかという要因は、生息条件にはあまり重要ではなく、旧世界では広大な分布域を持っていた可能性が高い。このような予測は、この時代にヨーロッパ各地の地層から原始的なミツバチ（化石種）が見つかったことによって支持することができる（Engel, 1998）。

冠ミツバチ類の分類群の祖先種は、第三紀中新世の末期ですで見ついているが、漸新世の初期になって、はじめて急激に種の多様性が生じたのかもしれない。また一般的に、第三紀中新世から鮮新世を通して気温が徐々に低下していき、樹洞営巣性という性質が、やがて非常に適応的な形質となったため、この性質を持つミツバチの系統が、その後に進化してきたと考えられる。このミツバチ属における起源と初期の種分化の中では、種レベルの多様性をヨーロッパにおいて地理的な時間軸で見ると、徐々に減少していったと思われる。現在、このような減少を示す証拠はわずかではあるが、アジアから過去においてミツバチ属の多様性が起きたことを示す標本はほとんど見つからない（ヨーロッパからは多くの化石種が見つかった）。しかし、新規の化石種が、アジアで産出されたとしてもおかしくないことは確かである。過去においてミツバチ属は、現在よりもはるかに多様性があったことが化石から推測することができる。このような多様性の減少パターンは、新規な共有原始形質の発見によって支持されるかもしれない。その時には、この特

定の多様性の減少傾向は、高次な社会性ハナバチ族の間で基本的に当てはめられることができると思われる（Engel, 2001a; 2001b）。ミツバチにおける激しい種間競争は、特定の場所において集団で営巣するという性質により、生息場所の競争もあるかもしれない。推測の域をでない話ではあるが、地理的な時間軸で見れば、それが種多様性の減少に影響を及ぼしているとも考えられる。例えば、派生的な真社会性種である *A. mellifera* は、資源の競争を通じて他種（鳥、他のハナバチや他の社会性ハナバチ）の採餌パターン、生存数、生産性に影響を与えることが知られている。地理的な時間軸で見たミツバチの種間における激しい相互競争は、ミツバチの多様性が減少した可能性の一つであり、また気候変動のようないくつかの要因も含めて、ミツバチの多様性は、今日まで減少する方法に進化してきたのかもしれないと考えている。

謝辞

玉川大学ミツバチ科学研究施設の中村助教には本誌「ミツバチ科学」へのこの化石種の紹介記事の投稿を勧めていただいた。ハチ目（および特にハマキモドキ科）の化石昆虫学研究は、国立科学財団の助成金（EF-0341724）を受けたものである。この記事を、1970年にこの化石の有用性を予備段階的に最初に認識された藤山博士に献じたい。

訳注

※1 学名に使用した *litho* はギリシャ語で「石」の意味、*Hermes* はギリシャ神話に出てくる神の使い「ヘルメス」のことで、これらを合わせて種小名の原義は「石の使い stone messenger」といった意味になる。属名の *Apis* はラテン古名でミツバチの意味。玉川大学ミツバチ科学研究施設ではイキオオミツバチの和名を提案している。

※2 著者である Engel は、*Apis laboriosa* を独立種として認めていないが、多くのミツバチの研究者は、オオミツバチ *A. dorsata* とは異なるタクソンとして扱っている。

なお、化石種を含むミツバチの系統関係については、本誌 p. xxx に訳者が補足記事としてまとめたものを掲載したので、参照いただきたい。

(著者の住所は下記参照)

翻訳：高橋 純一

引用文献

- Engel, M. S. 1998. *Apidologie* 29(3): 265–281.
- Engel, M. S. 1999. *J. Hymenoptera Res.* 8(2): 165–196.
- Engel, M.S. 2000. *Amer. Mus. Novitates* 3296: 1–11.
- Engel, M. S. 2001a. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 259: 1–192.
- Engel, M. S. 2001b. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 98: 1661–1664.
- Engel, M. S. 2004. *Rev. Tecnol. Ambiente* 10(2): 9–33.
- Engel, M. S. 2005. *Amer. Mus. Novitates* 3476: 1–33.
- Engel, M. S. 2006. *Amer. Mus. Novitates* 3504: 1–12.
- Engel, M. S. and E. Peñalver. 2006. *Amer. Mus. Novitates* 3503: 1–10.
- Engel, M. S. and E. E. Perkovsky. 2006. *Amer. Mus. Novitates* 3506: 1–12.
- Engel, M. S. and T. R. Schultz. 1997. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 90(1): 43–53.
- Fujiyama, I. 1970. *Mem. Natl. Sci. Mus., Tokyo* 3: 65–74.
- Grimaldi, D. and M. S. Engel. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge. xv+755 pp.
- Michener, C. D., and D. A. Grimaldi. 1988. *Amer. Mus. Novitates* 2917: 1–10.
- Wappler, T. and M. S. Engel. 2003. *J. Paleontol.* 77(5): 908–921.
- MICHAEL S. ENGEL. The giant honey bee, *Apis lithohermaea* Engel, from the Miocene of Japan and the geological history of *Apis* (Hymenoptera: Apidae). *Honeybee Science* (2005) 26(4): 141–144. Division of Entomology (Paleoentomology), Natural History Museum, and Department of Ecology and Evolutionary Biology, 1345 Jayhawk Boulevard, Dyche Hall, University of Kansas, Lawrence, Kansas 66045, USA (and Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History).

The recently described giant fossil honey bee, *Apis lithohermaea* Engel, is introduced and briefly described. The species was recovered from middle Miocene deposits of Iki Island, Japan. *Apis lithohermaea* is the largest fossil honey bee discovered, rivaling in size the modern giant honey bee, *A. dorsata* Fabricius, and is the first recorded fossil of the *dorsata* species group. Although the *dorsata* group does not occur further north than Tibet and southern China and in the Philippines in the Pacific, this lineage occurred near what is today southern Korea and Japan during the Miocene. The geological history of the honey bees is briefly reviewed.