

1998年度 端野町カタクリ個体群調査報告

石川幸男・本多和茂

専修大学北海道短期大学造園林学科

1999年2月28日

はじめに

1990年から継続している端野町における分布限界近くのカタクリ個体群の現況調査も1998年度で9年が経過した。本年度は、個体群の経年変化と繁殖様式に関する次の5項目を、全三章にわけて報告する。

第一章においては、始めに例年と同様にカタクリ個体群の自然状態での9年間の変化と、1991年に開始した林床のクマイザサの刈り取り試験が、カタクリ個体群の増殖に与える影響について報告する。次に、上の個体群の経年変化の調査に加えて、個体識別をした上で個体毎の経年変化を調べるために1998年度に新たに設定したプロットの状況をまとめる。第三に、受粉実験の結果を報じる。1994年以来、強制的に雌しべの柱頭に他個体の花粉を付加（強制他家授粉）したのち、果実や種子の形成過程を調査することによって、それらの生産に重要な要因を調査してきた。カタクリは従来から他殖を促進する形質を持つとされているが（Kawano & Nagai 1982、河野 1984）、昨年1997年度に端野町においては強制自家受粉によって高い結果率が得られ、自殖性の獲得が示唆された。この自殖性獲得を追試するために、再び強制自家受粉を含めて受粉実験を実施したので、その結果を報じる。

第二章においては第四項目として、これまでに行った受粉実験のなかから、自然受粉と強制他家授粉の結果を比較して、端野町においては道内の他地と比較した場合、特に花粉媒介者の頻度の少なさ（花粉媒介者制限）が結果を制限している実態を報告する。また第三章においては、第二章と関係して、主要な訪花昆虫ごとに付着花粉数を数えた結果を基に、第五の項目として有効な花粉媒介者を明らかにする。なお、最後の2項目は、当方の短期大学内の環境科学研究所に対する報告書に発表したレポートを基に、再構成したものである。

第一章 個体群の継続観察と受粉実験

1-1 個体群追跡と受粉実験の方法

1) 固定調査プロットにおける、カタクリ個体群の推移

1990年以降に設定したプロットの概況を表I-1に示した。これまで設定したプロットの総数は20になるが、一部が盗掘に会うなどして、現在まで追跡しているプロットは比較的人目に触れにくい位置の個体群だけで、93年以降調査を行っているプロットは、プロット4～6とプロットg～lの合計9カ所のみである。このうち、プロットh、j、lでは1991年から毎年夏期に一回ずつ、クマイザサの刈り取り試験を実施している。

残存したこれらの9プロットにおいて、本年度もこれまでの年と同様に個体ごとに葉

の長径と短径を測定するとともに、当年生実生の個体数をカウントした。なお、本年の調査は、1998年4月26日に行った。現地での調査方法、および葉の長径、短径から実際の葉面積を測定する際に用いた回帰式など解析方法は、石川と俵（1993）に同じである。

表 I-1 これまでに設定したプロットの概要。●は個体識別を伴わない調査、◎は個体識別を伴う調査を実施したことを示す。

プロット 番号	設定 年月	大きさ (m ²)	測定年月日							ササ 刈り	備考	
			90 5/4 5/5	91 5/2 5/3	93 5/11	94 4/30	95 4/29 4/30	96 5/1 5/2	97 5/3			98 4/26
1	90,5	1	●	●								盗掘 ⁺
2	"	1	●	●								盗掘
3	"	1	●	●								盗掘
4	"	1	●	●	●	●	●	●	●	◎		
5	"	1	●	●	●	●	●	●	●	◎		
6	"	1	●	●	●	●	●	●	●	◎		
7	"	1	●									放棄 ⁺⁺
8	"	1	●									放棄
a	91,5	2		●								盗掘
b	"	2		●							実施	盗掘
c	"	2		●							実施	盗掘
d	"	2		●							実施	盗掘
e	"	2		●								盗掘
f	"	2		●							実施	盗掘
g	"	2		●	●	●	●	●	●	●		
h	"	2		●	●	●	●	●	●	●	実施	
i	"	2		●	●	●	●	●	●	●		
j	"	2		●	●	●	●	●	●	●	実施	
k	"	2		●	●	●	●	●	●	●		
l	"	2		●	●	●	●	●	●	●	実施	
m	98,4	1								◎		
n	"	1								◎		
o	"	1								◎		
p	"	1								◎		
q	"	1								◎		

⁺ : 1993年の開花期に著しい盗掘を受けたため個体群が破壊され、調査を断念した。

⁺⁺ : 調査初年度のデータを検討した結果、当地のカタクリ個体群を代表する部分とはいえないと判断されたため、翌年以降の調査を行わなかった。

また上で述べた 20 プロットにおいては個体識別を行っていなかったが、昨年度の報

告においても述べたように、個体単位の観察によって、個体群の存続可能性分析、最小安定個体群サイズ、あるいは感度分析が可能となる。そこで、1998年度よりこれまでに設定したプロットの中でプロット4、5、6、および新たに設定した5プロット(m~q)において、個体識別をともなった観察を開始した(表I-1)

2) 結果率、受精率調査

昨年度までと同様に盗掘を免れた個体群そばにおいて、1998年4月26日から受粉実験を開始した。昨年度の調査において、端野町の個体群においてのみ自家和合性が検出された。本年はその追試として、10個体に対しては開花前に寒冷沙でつくった蔽いをかけて昆虫による花粉媒介を排除し、3日後に自家受粉をさせた(強制自家受粉)。自殖性を獲得するためには、自家和合性の獲得と同時に、1花内において雌蕊と雄蕊の成熟時期が一致し、かつ位置的にも受粉が可能であり、実際に受粉が起る自動自家受粉の獲得が必要である。そこで、20個体に対しては、強制自家受粉に供した個体と同様に、開花前に寒冷沙でつくった蔽いをかけて昆虫による花粉媒介を排除し、開花期が終了するまで放置し、その後、寒冷沙を除去した。これらの個体から、6月中旬から下旬の時期に結実した果実を採取し、2つの処理の間で、結果率を比較した。また同時に受精率(総胚珠数に対する受精胚珠数)も比較した。

3) 比較対象地での調査

端野町での調査結果を評価するための参考資料として道内の他地(旭川市突哨山と嵐山、樺戸山塊ピンネシリ)でも1994年以降、端野町と同様の個体群の追跡調査、受粉実験を実施している。ただしこのうち浜益では1995年度をもって、嵐山では1996年度をもって調査を終了した。一方、突哨山においては1998年度から個体識別に基づいた調査を開始した。個体群の経年変化の追跡と受粉実験の方法は端野町に準ずる。

I-2: 結果と考察

1) 9プロットにおけるカタクリ個体群の推移

昨年度までと同様に、実生、未開花個体、開花個体の三段階に属する個体の数の推移を表I-2から表I-4に設定年と処理ごとに分けて示した。このうち、表I-2とI-3は自然状態のプロットであり、表I-2には1990年に設定された3プロットを、表I-3には1991年に設定された3プロットを示した。これらのプロットはササ刈り試験にとっての対照区でもある。一方、表I-4はクマイザサの刈り取りを行った3プロットである。なお、1992年には都合により個体群の調査を行っていない。表I-2に記した3プロットは

どれも面積が1 m²であるのに対して、表 I-3、I-4 の6プロットはすべて2 m²である。

表 I-2 1990年に設定された対照区（プロット4～6）における個体数の推移。

プロット	生育段階	90年	91年	93年	94年	95年	96年	97年	98年
4	実生	9	16	8	55	0	2	0	5
	未開花	48	49	24	39	33	27	22	19
	開花	12	18	10	0	0	0	1	0
	計	69	83	42	94	33	29	23	24
5	実生	3	23	19	38	13	3	0	2
	未開花	50	31	38	18	30	24	28	21
	開花	20	17	13	5	1	1	2	3
	計	73	71	70	61	44	28	30	26
6	実生	31	18	28	15	16	1	0	5
	未開花	36	33	28	41	66	44	33	32
	開花	11	15	8	5	1	1	3	1
	計	78	66	64	61	83	46	36	38

表 I-3 1991年に設定された対照区（プロットg,i,k）における個体数の推移。

プロット	生育段階	91年	93年	94年	95年	96年	97年	98年
g	実生	3	44	62	11	0	0	8
	未開花	21	34	35	30	35	17	34
	開花	16	17	12	6	7	8	7
	計	40	95	109	47	42	25	49
i	実生	3	43	37	9	5	7	17
	未開花	27	24	42	33	35	41	35
	開花	9	14	9	6	5	7	6
	計	39	81	88	48	45	55	58
k	実生	1	11	21	20	1	6	4
	未開花	15	20	23	32	16	29	21
	開花	5	7	8	3	2	7	3
	計	21	38	52	55	19	42	28

表 I-4 1991年に設定されたササ刈り試験区（プロット h,j,l）における
個体数の推移.

プロット	生育段階	91年	93年	94年	95年	96年	97年	97年
h	実生	5	21	42	21	1	3	35
	未開花	8	28	37	52	43	32	31
	開花	11	10	10	8	6	10	9
	計	24	59	89	81	50	55	75
j	実生	13	42	88	31	10	20	10
	未開花	52	52	80	96	39	114	67
	開花	17	20	18	13	15	18	12
	計	82	114	186	140	64	152	89
l	実生	8	44	83	15	7	13	23
	未開花	30	23	54	97	27	75	55
	開花	25	26	23	15	10	25	16
	計	63	93	160	127	47	113	94

以上に示した対照区とササ刈り区との結果を、表 I-5 に総括して対比した。自然状態の対照区では総個体数における減少傾向が依然として続いていたが、各サイズクラスとも 1996 年度からはほぼ同じ程度の個体数であった。ササ刈り区では 1998 年度は 1997 年度に比べて密度がやや低かったが、これには未開花個体数の少なさが最も効いていた。

表 I-5 ササ刈り試験区および対照区での 1 m²あたりの個体数の推移。経年変化を明らかにするために、個体群の調査を行わなかった 1992 年も表に加えた。ササ刈り区は 1991 年より調査を開始したので、1990 年のデータはないことに注意。

プロット	生育段階	90年	91年	92年	93年	94年	95年	96年	97年	98年
対照区	実生	14.3	10.1	・	17.3	20.8	7.3	1.3	1.4	4.6
	未開花	44.7	24.1	・	21.5	24.7	24.7	20.1	18.9	18.0
	開花	14.3	10.8	・	8.3	4.1	1.9	1.8	3.1	2.2
	計	73.3	45.0	・	47.1	49.6	33.9	23.2	23.4	24.8
ササ刈り区	実生		4.3	・	17.8	35.5	11.0	3.0	6.0	11.3
	未開花		15.0	・	17.2	28.7	39.2	18.2	36.8	25.5
	開花		8.8	・	9.3	12.5	6.0	5.2	8.8	6.2
	計		28.1	・	44.3	76.7	56.2	26.8	51.6	43.0

表 I-6 端野町以外での 1994 年以降の個体群の推移 (1 m²当たり)。

場所	プロット数	生育段階	94年	95年	96年	97年	98年
嵐山	5	実生	4.4	36.4	10.4	・	・
		未開花	38.8	39.4	54.8	・	・
		開花	20.0	16.2	14.0	・	・
		計	63.2	92.0	79.2	・	・
突哨山	4	実生	4.3	19.0	1.8	5.7	8.5
		未開花	101.8	127.5	137.8	120.3	112.7
		開花	66.5	48.3	26.3	41.9	35.1
		計	172.6	194.8	165.9	167.9	156.3
ピンネシリ	5	実生	1.6	30.0	9.4	10	3.6
		未開花	53.8	53.8	72.2	55.4	45.6
		開花	24.6	21.2	11.6	26.2	20.2
		計	80.0	105.0	93.2	82.6	69.4
浜増	5	実生	5.0	23.5	・	・	・
		未開花	191.8	224.3	・	・	・
		開花	33.0	31.0	・	・	・
		計	229.8	278.8	・	・	・

また、端野町以外に 1994 年より調査を行っている旭川市嵐山、突哨山、樺戸山塊ピンネシリ、浜益での個体数の推移を表 I-6 に示した。なお受粉実験に要する作業量が増加した関係で、1997 年以降は嵐山と浜益での調査は終了としたため、表 6 には表示されていない。突哨山の個体群では個体密度が常に 150/m² を超え、よく発達している。これに対してピンネシリの個体群の密度は 100 から 70/m² の間を推移してやや低い、それでも端野町の自然個体群の 2 倍以上の個体密度であった。

2) 個体識別に基づいた個体群追跡プロット

新たに個体識別をおこなったプロットはこれまで調査を行ってきたプロット 4、5 に加えて、プロット m から q の 5 プロット、合計 7 プロットである。1999 年の調査によって、それぞれの個体の 1 年間の生存率、死亡率ならびに成長率が求められる。しかし、単年度の結果は必ずしも信頼できるものではない。最低 5 年間の継続観察が必要であろう。個体識別を行ったプロットのうち、プロット 4 から 6 に生育する個体数は、すでに表 I-2 に記したので、本項においては、表 I-7 に新設 5 プロットでの生育段階ごとの個体数を示す。

表 I-7 プロット m から q における個体数.

生育段階	プロット	m	n	o	p	q
実生		4	4	23	9	31
未開花		37	23	54	38	74
開花		4	7	11	8	12
合計		45	34	88	55	117

3) 受粉実験

1997 年度に得られた、端野町における強制自家受粉での高い結果率は、自家和合性の獲得を示唆し、たいへん興味深かった。そこで本年度にその追試のために行われた強制自家受粉と自動自家受粉実験は期待されたが、結果した個体はたいへん少なく、強制自家授粉実験では実験に供した 10 個体（うち、発見は 9 個体）中で結果個体は 2 個体であった。また自動自家受粉実験に供した 20 個体（うち、発見は 19 個体）中の結果個体は、3 個体であった。したがって、1997 年に示唆された自家和合性を確認することはできなかった。これは、本年度は 5 月 1 日、4 日および 11 日に日最低気温が-3.0℃を下回り、遅霜が発生したためと考えられる。現地では農作物にも被害が発生した。また調査を行ったカタクリ個体群においては、受粉実験に供した個体の周辺も含めて、花茎が細胞を壊されて溶けたような状況を挺していた。したがって、今年度の結果は、1999 年度に改めて実験し直す必要がある。

4) 端野町のカタクリ個体群の現状と保全策

端野町のカタクリ個体群がおかれた現状に関しては、昨年度の報告において、①：個体群の変動と②：自家和合性の獲得の可能性を指摘した。またそれらの結果に基づき、③：自家和合性による近親交配が原因となって近交弱勢が発現すること、また個体群の絶滅を招くそれ以外の要因に関してまとめた。さらに、こうした端野町の個体群のおかれた状況を基に、その保全に関する基本姿勢を論じたので、ここでは繰り返さない。1997 年度の報告を参照されたい。

第二章 強制授粉実験による、花粉媒介者制限の検証

II-1 はじめに

カタクリの分布東限に近い端野町に分布している孤立個体群においては、1990年の調査開始以来、自然状態のままに放置して観察している部分での、個体数の減少傾向が懸念されている。特に開花個体の減少と、新規に定着する実生の減少が憂慮されている。新規定着個体数の減少は、将来の個体群の安定的存続に大きく影響すると考えられるため、調査開始以来注目してきた。著者らは、新規定着個体数の減少を引き起こす大きな要因として、次の2つを考えている。すなわち、①開花したのち、結実に至るまでの様々な制約、②種子散布後の死亡である。

本章では①の結実までの過程に焦点をあてる。この①について菊沢(1995)は、一つに花粉や資源の制限を挙げている。花粉の制限には花粉媒介者の訪花頻度が低く、そのため受粉花粉数が不足する場合(花粉媒介者制限: pollinator limitation)と、和合性のある同種花粉数が制限となっている場合(花粉制限: pollen limitation)があるとしている。一方、資源制限とは、受粉される花粉の量や質に問題がなくても、受精した胚珠を種子に発達させるだけの資源が不足しているために結果や結実が制限されるもので、多くの植物でその現象が確認されている(Burd 1994)。

花粉あるいは資源の制限は、強制授粉を行った際の反応から、ある程度は両者の判別が可能である。Burd(1994)による文献調査では、258種の植物のうち159種(62%)で、強制授粉の方が自然受粉よりも結果率が高かったという。また、野外の植物では柱頭の多くに花粉が付着していないことが観察されている(Kikuzawa 1989、Mizui・Kikuzawa 1990、Niesenbaum 1992)。一方で、柱頭への受粉花粉数が充分であっても、受粉された花粉の質や和合性が低い場合には、花粉の発芽や花粉管の伸長が行われない(Lee 1988)。これらの現象を実際の調査によって確認することで、花粉の制限が起こっているか否かの確認は可能であり、また、柱頭への花粉の付着数や発芽あるいは花粉管の伸長の様子を観察することにより、花粉の制限が花粉媒介者制限によるものなのか花粉制限によるものなのか判断できる。一方、強制授粉を行っても結果率が上昇しない場合や、上昇はするが100%にはならない例が数多く知られている(Burd 1994)。この現象が資源制限によるものと考えられる。

本章では、前述の新規定着個体数の減少を引き起こすと考えられる要因のうち、①開花したのち、結実に至るまでの様々な制約について着目し、分布東限に近い網走支庁端野町に孤立して分布している個体群において、受粉過程での花粉の制限が起こっているか否か、あるいはその制限は何に起因するものなのかを明らかにすることを目的とした。得られた結果を基に、今後の保全のあり方について考察した。

II-2 調査方法

1) 調査地

分布東限に近く、孤立した個体群で個体密度の低い常呂郡端野町、および連続した個体群で個体密度が高いと考えられる樺戸郡新十津川町（以下ピンネシリ）と旭川市突哨山において調査資料を基にした。

2) 方法

①柱頭の採集および強制他家授粉方法

自然受粉の柱頭は、現地において柱頭への花粉の付着が確認され、柱頭成熟後充分日数を経たと思われるものを採集した。採集した柱頭はFAA（ホルマリン：氷酢酸：エタノール：水=2：1：10：7）を用いて固定した。

強制授粉については、カタクリは従来から他殖を促進する形質を持つことが報告されているため（Kawano・Nagai 1982、河野 1984）、今回は強制他家授粉を行った。あらかじめ、柱頭成熟前の花を除雄し、自然受粉を防止するため寒冷紗で作成したネットで花茎ごと覆った。授粉は、柱頭の先端が三裂し、成熟がみられた時に行った。花粉は、葯が当日裂開したのものを用いた。交配後は、除雄後と同様に自然受粉を防止するために寒冷紗で作成したネットで花茎ごと覆った。ネットはおおよそ2週間後に撤去した。交配から1週間後にそれぞれの柱頭を採集し、前述のFAAを用いて固定した。

②柱頭への花粉付着数と花粉の発芽、花柱内での花粉管伸長

採取した花柱資料は60℃のNaOHによって60分間の前処理を行って軟化させ、0.01%アニリンブルーで2時間染色した後、蛍光顕微鏡（オリンパス落射蛍光装置IMT2-RFL）を用いてBV励起（320-400nm）にて検鏡し、柱頭への花粉付着数と花粉の発芽、花粉管の伸長の様子を調査した。

始めに、柱頭への花粉の付着の有無、あるいは付着量が充分であるかどうかを調査した。結実に十分な受粉花粉数について、生井（1994）は、雌ずいの胚珠数と同数かそれ以下の花粉による少量受粉では、高い結実率は望めない場合が多いとしている。このことから、今回の調査においては、カタクリの総胚珠数が最低でもおおよそ20個（平均値 \pm S.D.= 29.97 ± 9.56 ）あることにもとづき、柱頭への付着花粉数が20粒以下のものを少量受粉とし、その他の多数花粉が付着しているものと区別した。

柱頭での花粉の発芽は、視覚的にその数を区分し、1=非常に少ない、2=少ない、3=中程度、4=多い、5=非常に多い、の5段階評価による点数で評価した。

花粉管の伸長については、伸長が良好で、柱頭から子房上部まで到達したものと、そうでないものを区別した。また、子房上部への花粉管の到達の程度については、前述の花粉の発芽と同様に、視覚的にその数を5段階評価による点数で評価し、データーとした。

③結果率の調査

自然受粉、強制他家授粉ともに、全ての果実を裂開前に結果の有無を問わず採集し、結果率（稔実種子の得られた子房数／総交配子房数）を調査した。

II-3 結果

1) 柱頭への花粉の付着数

全ての調査地において、強制他家授粉を行った柱頭には、十分な量の付着花粉が確認された（表II-1）。これに対し、自然受粉の柱頭では、花粉が全く付着していない柱頭はみられなかったものの、どの調査地においても付着花粉が20粒以下で受粉花粉不足と判断される柱頭が観察された。柱頭付着花粉数が20粒以下の花柱数を調査花柱数で割った柱頭付着花粉不足率は、端野町において最も高く40%、ピンネシリが27.8%でこれに次ぎ、突哨山においては、僅か6.7%で他の2地域に比べて明らかに低い値であった。

表II-1 交配方法の違いが、柱頭への花粉付着数におよぼす影響。

調査地	交配方法	調査花柱数 (A)	柱頭付着花粉数が充分であった花柱数	柱頭付着花粉数が20粒以下の花柱数 (B)	柱頭付着花粉不足率 (B) / (A)
端野町	強制他家	11	11	0	0.0
	自然受粉	20	12	8	40.0
ピンネシリ	強制他家	12	12	0	0.0
	自然受粉	18	13	5	27.8
突哨山	強制他家	15	15	0	0.0
	自然受粉	15	14	1	6.7

2) 柱頭での花粉の発芽、花柱内での花粉管の伸長

各調査地での柱頭での花粉の発芽程度をみると（表II-2）、突哨山においては交配方法を問わず、全調査地中最も良好な花粉の発芽が確認された。端野町、ピンネシリにおいては、両交配方法でそれぞれほぼ同程度の花粉の発芽がみられた。交配方法の違いで比較すると全ての調査地において、強制他家授粉を行った方が、自然受粉に比べ、花粉の発芽が旺盛であった。花粉管が問題なく伸長して子房上部に達した割合（花粉管到達率）は、全ての調査地で、強制他家授粉を行った場合には100%であった。これに対し自然受粉では、各調査地においていずれも、花粉管到達率は低くなり、端野町においては90%、突哨山においては86.67%、ピンネシリでは66.67%と最も低い値であった。子房上部へ到達した花粉管の量を可視的に5段階評価により評価した花粉管の到達程度

については、全ての調査地において強制他家授粉が自然受粉を大きく上回った。調査地別に比較すると、強制他家授粉を行った場合の花粉管到達程度は、3.50 から 3.82 とあまり顕著な地域差が見られないのに対し、自然受粉では、突哨山の 2.07、端野町の 1.95 と比較し、ピンネシリでは 1.00 と低く、これらの間には、地域差が確認された。

表Ⅱ-2 交配方法の違いが、柱頭での花粉の発芽あるいは花柱内での花粉管の伸長におよぼす影響。

調査地	交配方法	調査花柱数 (A)	柱頭上での 花粉発芽の 程度*	花粉管が子房上部 に到達していた花 柱数 (B)	花粉管到達率 (B) / (A) (%)	花粉管の子房上部 への到達程度*
端野町	強制他家	11	3.82	11	100.00	3.82
	自然受粉	20	2.60	18	90.00	1.95
ピンネシリ	強制他家	12	3.83	12	100.00	3.50
	自然受粉	18	2.56	12	66.67	1.00
突哨山	強制他家	15	4.13	15	100.00	3.73
	自然受粉	15	3.20	13	86.67	2.07

*花粉発芽および子房上部到達花粉管数は、以下の5段階評価による点数で評価した。

1；非常に少ない、2；少ない、3；中程度、4；多い、5；非常に多い

なお、花粉管の子房上部到達程度については、まったく到達のみられないものは0として集計した。

3) 交配方法の違いが、結果におよぼす影響

表Ⅱ-3 から明らかであるように、全ての調査地において結果率は強制他家授粉が自然受粉を大きく上回った。その差は最も小さいピンネシリにおいても 20% 強、最も大きい端野町においては 60% 近くあった。端野町、突哨山における強制他家授粉と自然受粉の結果率の間には有意な差が生じた (χ^2 -test, $p < 0.05$)。

表Ⅱ-3 交配方法の違いが、結果におよぼす影響。

調査地	交配方法	交配数	結果数	結果率* (%)
端野町	強制他家	26	25	96.2 ⁺
	自然受粉	22	8	36.4
ピンネシリ	強制他家	36	21	58.3
	自然受粉	42	16	38.1
突哨山	強制他家	32	22	66.8 ⁺
	自然受粉	30	8	26.7

*強制他家授粉と自然受粉との検定結果。+ χ^2 検定により 5% 水準で有意差あり。

3 地域で自然受粉の結果率を比較すると、端野町と他の 2 地域との差はいずれも 10%

未満であり、それほど大きな差があるとは判断できなかった。ところが強制他家授粉を行った際の結果率は、端野町では96.2%と最も高くなったのに対し、突哨山では68.8%、ピンネシリでは最も低く58.3%で、端野町と他の2地域では25%以上の大きな差が生じた。

II-4 考察

1) 花粉の制限およびその要因についての検証

Bertin (1990) は、柱頭に受粉される花粉量について、受粉粒数が少ない場合には花粉の発芽や花粉管の伸長が充分に行われないうちに受精できないと述べている。このように、ある一定以上の十分な花粉が受粉されない場合に、受粉花粉粒数の不足が原因となって結果率や結実率が際立って低下する現象は、多くの植物で観察されている（大沢・生井 1987、Mulcahy 1987、Namai 1990、生井 1992）。自然界において、こういった現象は主に花粉媒介者制限による花粉不足と考えられている（菊沢 1995）。カタクリ属においても、北アメリカの *Erythronium umbilicatum* で、花粉媒介者制限に起因する、自然条件下での結果率や結実率の低下が報告されている（Motten 1986）。

今回行った柱頭への花粉付着数の調査結果より、自然受粉においては、どの調査地域でも多かれ少なかれ柱頭への受粉花粉不足が起こっていると判断された。特に端野町においては、調査した柱頭の4割で、付着花粉が20粒以下であり、他の地域に比べて花粉媒介者制限による花粉不足の程度が大きいものと推察された。当然これらの受粉量が少ない花では、上記の理由から、結果あるいは結実が充分になされない可能性があると思われる。

こうした花粉媒介者制限による花粉不足について、強制授粉を行うことにより、その現象の確認がより確実になることは、前にも述べた（Burd 1994）。今回、強制他家授粉を行った結果、自然受粉に比べ結果率が明らかに高くなったことから、今回調査を行った全地域において、花粉媒介者制限を起因とする花粉の制限が起こっているものと考えられた。

2) 端野町におけるカタクリ個体群の特徴と今後の保全についての検討

分布東限近くに分布する端野町のカタクリ孤立個体群について、今回の調査から得られた結果と他個体群との比較から、その特徴を明らかにし、今後の保全のあり方について以下に論じる。

花粉の制限およびその要因についての検証の項でも述べたように、柱頭への付着花粉数の調査から、端野町の個体群では、明らかに花粉媒介者の不足に起因すると思われる柱頭への付着花粉の不足が確認された。しかしその一方で、柱頭上での花粉の発芽や花粉管の伸長では、他地域と比較して特に劣っている傾向はなく、むしろ花粉管の到達率においては、最も到達率は高かった。これらのことから、受粉過程での花粉媒介者不足

の現象はみられたものの、いったん受粉された花粉については、その活性や稔性あるいは和合性について特に問題はないものと思われた。第2報でも述べたように、柱頭での花粉の発芽、花粉管の伸長の過程の観察は、花粉稔性の評価や交雑不親和現象の確認などを目的に古くから行われている(小島・日向 1991)。花粉稔性は、異常環境や罹病などのストレスの影響を判定するうえで、有意な指標であるとされる(日本花粉学会 1994)。今回の調査結果から、端野町のカタクリ個体群においては、これらの花粉の稔性に何らかの悪影響を及ぼす条件の発現はみられず、花粉そのものは健全であると考えられた。

強制他家授粉の交配結果から、3地域全てにおいて自然受粉よりも強制他家授粉を行った方が、結果率が高くなることは第1項でも述べたが、ここでは端野町と他の2地域の比較から考察を加える。

3地域間で自然受粉の結果率を比較すると、端野町と他の2地域との差はいずれも10%未満であり、それほど大きな差があるとは判断できなかった。ところが強制他家授粉を行った際の結果率は、端野町では96.2%と最も高くなり、他の2地域が70%未満であり、端野町と他の2地域には大きな差が生じた。Burd (1994) は、強制授粉を行っても結果率が上昇しない場合や、上昇はするが100%にはならない例を数多く報告している。菊沢 (1995) は、このような場合は、受精した胚を果実(種子)に発達させるだけの資源が不足していると考え、これを資源制限(resource limitation)としている。したがって今回の端野町と他の2地域にみられる強制授粉を行った際の結果率の違いは、両地域間の資源制限の違いにより左右されている可能性が示唆される。また、制限されている具体的な資源としては、光合成によって作られる炭水化物の他に根から吸収される水や窒素、その他の無機養分も重要であると考えられる。今後、端野町と他の2地域において、ここで述べた資源制限の問題を考えていくためには、各々の個体群の光合成能力の違い、立地条件、光環境や土壌環境といった資源の供給に関連する諸要因を明らかにしていく必要があるだろう。

以上の事から、端野町のカタクリ個体群における受粉、受精過程で起こる特徴的な事柄については、第一に、他の地域に比べ花粉媒介者の制限による花粉不足が大きいと考えられる。次に、そのために本来100%に近い結果を行う能力を持ちながら、自然受粉条件下では、十分な結果を行っていないものと考えられる。

花粉媒介者の制限による種子生産量の減少は、次年度の実生個体の減少を引き起こす一つの要因になると考えられる。種子植物にとって、送粉や種子散布を担う動物がいなくなることが長期的な種の保全の大きな障害となると考えられている(Howe 1984、Janzen 1986、Bawa 1990)。このように、花粉媒介者が失われた場合、種子繁殖に支障をきたし、個体群とその遺伝的変異の維持が困難になる可能性が示唆されている。実際、上記のような問題を含む個体群の保全に際して、その対策を検討した研究例はまだ少ないのが現状であるが、周辺環境を再生することにより、花粉媒介者と植物個体群との生物間相互作用を再生する試みが、鷺谷・矢原(1996)らにより検討され注目されてい

る。

本研究で扱った端野町のカタクリ個体群は、他の地域に比べ孤立した個体群である。そのため、他地域との遺伝的交流も少なく、近交弱勢などの問題が生じる可能性も考えられ、また人為的な開発の影響により絶滅の危険性にさらされる可能性も大きいと考えられる。今後、本地域のカタクリ個体群の保全を行っていくにあたり、本報で明らかになった花粉媒介者の制限が起こっている可能性を考慮に入れ、実際に有効な花粉媒介者の把握や訪花頻度といった、受粉に関わる諸要因をさらに明らかにしていく必要があると考えられる。このうち主要な花粉媒介者に関しては、次章で概要を述べる。また一方で、今回は、受精後に自然条件下で開花個体がどの程度結実して種子生産を行っているかといった調査は行うことが出来なかったが、今後はこういった繁殖特性の面でもより詳細に調査を行う必要がある。同時に、生産された種子がこういった条件下で発芽し、その後どの程度定着していくのか、セーフサイトの概念も含め、今回行った受粉生物学的側面のみならず、種子生物学的側面の検討も必要であろう。

第三章 花粉媒介者の実態解明

III-1 はじめに

前章にも述べたように、北海道内においてはカタクリの結果を制限する至近要因が、本州での調査(Kawano and Nagai 1982)と同様に、花粉媒介者制限に由来する花粉不足であることが示唆された。周辺の開発によって花粉媒介者が生存できなくなり、繁殖に支障をきたして個体群が衰退した埼玉県田島ヶ原のサクラソウ(*Primula sieboldii* E. Morren)の例(Washitani et al. 1991, 1994)に見るように、花粉媒介者を把握することはカタクリ個体群を保全する場合も重要である。Kawano and Nagai (1982)はカタクリを訪花する昆虫の概要も同時に報じているが、北海道内での実態は不明で、また Kawano and Nagai (1982)の報告では、花粉媒介者の効率が定量的に把握されていない。そこで本報では前報を踏まえて、訪花昆虫相を把握するとともに、各訪花昆虫の花粉付着量を定量的に把握し、花粉媒介における重要度を評価する。

III-2 調査地と調査方法

調査地は前章と同様、分布東限に近い常呂郡端野町のほかに、ピンネシリと突哨山である。補足的に浜益郡浜益村御料地においても調査を行った。なお、カタクリ個体群の規模が小さく、また個体密度が低い端野町においては、個体群に与える悪影響を避けるために、以下に述べる2つの調査項目のうち、付着花粉数の調査は実施しなかった。

1995年と1996年両年に、上記4地点においてカタクリを訪花する昆虫相を把握した。カタクリ分布地に1m²の調査プロットを設け、1日のうちで昆虫が活動する時間帯に、1時間単位で観察を行い、カタクリを訪花する昆虫をすべて捕虫網で採取した。本項目においては、対象とする昆虫がカタクリの花弁に触れた場合を訪花とみなした。なお、1プロットの開花個体数も記載した。昆虫が活発に訪花するのは、気温が10℃(Gilbert 1985, Higashi et al. 1988)ないし12℃(Motten 1986)を上回った時間帯とされるが、ここでは10℃を採用した。

次に、各昆虫の受粉に対する貢献を明らかにするため、カタクリを訪花した昆虫に付着しているカタクリ花粉を次のような手順でカウントした。あるカタクリを訪花した昆虫が次のカタクリを訪花する直前に捕虫網を用いて捕え、直ちに1個体ずつ、固定液(エチルアルコールと酢酸の3:1の混合液、Murcia 1990)を注入したサンプル管瓶に入れて固定して、研究室に持ち返った。それぞれのサンプルをよく攪拌して、花粉が昆虫から離れて固定液中に均一に分散するようにしてから、0.005mlのマイクロシリンジを用いてスライドグラスにとり、アルコールと酢酸を揮発させた後、花粉を酢酸オルセインで染色して顕微鏡下でカウントした。なおカタクリ花粉のほかに、ほぼ同時期に開花するエゾエンゴサク(*Colydalis ambigua* Cham. et Schlecht.)の花粉も認められたので、区別し

てカウントした。さらにこれ以外の種と思われる花粉も認められたが、それらはその他として一括してカウントした。カタクリ花粉の大きさは、エゾエンゴサクやそれ以外の花粉と比較した場合、2倍程度大きく、識別は容易であった。以上の処理を10回反復した後に固定液全量を0.05(0.005ml、10反復)で除することによって、昆虫に付着している花粉数の推定値とした。

III-3 結果と考察

調査を行った4地点におけるカタクリの訪花昆虫相を表III-1に示した。4地点での総観察時間は、それぞれ浜益村では6時間、突哨山7時間、端野町5時間、ピンネシリ9時間であった。4地点で若干の違いはあったが、マルハナバチ属(*Bombus*)、ムカシハナバチ科(Colletidae)やケアシハナバチ科(Melittidae)に属する小形のハナバチ類、ピロードツリアブ(*Bombylius major*)、およびハナバエ科(Anthomyiidae)が多く、チョウ目、コウチュウ目はわずかであった。この結果は、Kawano and Nagai (1982)やMottan(1986)によるカタクリ属植物における訪花昆虫の観察とほぼ一致している。ただし、北海道内に32種が分布し(加藤 1993)、本州中部においてカタクリの主要な花粉媒介者とされるキマダラハナバチ(*Nomada*)属(Kawano and Nagai 1982)は、観察されなかった。

表III-1に示した訪花昆虫のうち、個体数が多かった主要な昆虫のカタクリ花粉の付着数を表III-2に示した。固定液に入れた後で種を同定することが困難な場合があったため、また十分な個体数が得られなかったため、ここではヒメハナバチ科(Andrenidae)、コハナバチ科(Halictidae)、ムカシハナバチ科、ケアシハナバチ科に属するハナバチ類は一括して小型のハナバチとして表示した。またマルハナバチ類においては、突哨山において1個体がアカマルハナバチ(*Bombus hypnorum koroppokurus*)であった以外は、すべてエゾオオマルハナバチ(*Bombus hypocrita sapporensis*)であった。カタクリ以外の花粉も含めた総付着花粉数はマルハナバチ類、小型のハナバチ類およびセイヨウミツバチ(*Apis mellifera*)において平均値で万のオーダーと多かった。このうち、マルハナバチ類と小型のハナバチ類において、カタクリ花粉も多かった。これに対して突哨山のみで観察されたセイヨウミツバチでは、カタクリ花粉は少なく、エゾエンゴサクの花粉が多かった。またセイヨウミツバチは、日本においては天敵のオオスズメバチやキイロスズメバチが存在する自然林の中では生息できない(加藤 1993)。このため観察された個体は養蜂業者の飼育によるものと考えられたので、以下の結果と論議からは除く。一方、ピロードツリアブ(*Bombylius major*)、エゾスジグロシロチョウ(*Pieris napi nesis*)やハエ類においては付着花粉数は少なかった。*Bombylius*が花に入らずに吸蜜するために付着花粉数が少ないことは、Mottan(1986)も述べている。

Kawano and Nagai (1982)はカタクリの訪花昆虫の中で、花粉媒介における有効性を4段階に評価し、最も有効な花粉媒介者として、クマバチ(*Xylocopa appendiculata circumvolans*)、ニッポンヒゲナガハナバチ(*Tetralonia nipponensis*)、キマダラハナバチの1

表Ⅲ-1 調査4地点におけるカタクリの訪花昆虫相。

	1995年	1996年		
		浜益村	七ノ森	突嘴山 端野町
Coleoptera				
Staphylinidae ハネカシ科	<i>Megathrus japonicus</i> ハバビロハネカシ		1	
Nitidulidae ケシスイ科	<i>Epuraea paulula</i> マメヒラケシスイ		1	
Chrysomelidae ハムシ科	<i>Altica viridicyanea</i> コカミナリハムシ		1	
	<i>Basilepta fuluipes</i> アオハネサルハムシ	1		
	<i>Monolepta dichroa</i> ホタルハムシ		1	
	1 sp. unknown		2	
Curculionidae ゴウシ科	1 sp. unknown		2	
Diptera				
Bibionidae ケバエ科	<i>Biblio aneuretus</i> キスネアシボウケバエ		1	
	1 sp. unknown			2
Tabanidae アブ科	<i>Tabanus fulvemedioides</i> キスジアブ	1		2
Bombyliidae ツリアブ科	<i>Bombylius major</i> ヒロウトツリアブ	4	1	5
Syrphidae ハナアブ科	<i>Cheilosia nuda</i> サッポロコロヒラアブ		1	
	<i>Eristalis cerealis</i> シマハナアブ			4
	<i>Hylemya platura</i> タネバエ		8	3
Anthomyiidae ハナバエ科	<i>Paregle vetula</i> ケバエカクロハナバエ			2
				1
Lepidoptera				
Pieridae シロチョウ科	<i>Pieris napi nesis</i> エリノスジタロシロチョウ		1	2
Lycanidae シジミチョウ科	<i>Celastrina argiolus</i> ルリシジミ			1
Hymenoptera				
Braconidae コマコバチ科	<i>Apanteres glomeratus</i> アオムシサムライコマコバチ		7	
Ichneumonidae ヒメバチ科	<i>Exephanes tibialis</i> ヤブシキアミヒメバチ	1	1	
Megaspilidae オオモンコバチ科	<i>Dendrocerus langispinus</i> ケバエカクロバチ		1	
Andrenidae ヒメハナバチ科	<i>Andrena ishiharai</i> イシハラヒメハナバチ	1		1
	<i>Andrena</i> sp.			2
Halictidae コハナバチ科	<i>Lasioglossum laeiventre</i> ツヤハラナカコハナバチ	1		
Colletidae ムカシハナバチ科	<i>Colletes collaris</i> ミツハチモトキ	4		5
Melittidae ケアシハナバチ科	<i>Melitta ezoana</i>	7		
Apidae ミツバチ科	<i>Bombus ardens sakagamii</i> エリノコマルハナバチ			1
	<i>Bombus hypnorum koropokkurus</i> アカマルハナバチ		1	2
	<i>Bombus hypocrita sapporensis</i> エリノオオマルハナバチ	3	2	3
	<i>Apis mellifera</i> セイヨウミツバチ			2

表Ⅲ-2 主要な訪花昆虫の付着花粉数（平均値±標準偏差）。

Species	N	付着花粉数	
		<i>E. japonicum</i>	合計
<i>Bombus</i> spp.*	17	7235±7434	44794±61772
Small bees**	13	13254±6316	29608±34342
<i>Apis mellifera</i>	5	214±154	127635±126647
<i>Bombylius major</i>	9	290±407	2958±4067
<i>Pieris napi nesis</i>	4	1845±2539	4948±7259
Flies***	7	263±263	1174±652

**Bombus hypnorum koropokkurus* 1個体を除いて *Bombus hypocrita sapporensis*.

**Andrenidae, Halictidae, Melittidaeを含む。

***おもに Bibionidae と Anthomyiidae

種 (*Nomada* sp. 種名未同定)、ヒメハナバチの1種(*Andrena* sp.)、コハナバチの1種(*Lasioglossum* sp.)を挙げている。このうち、クマバチとニッポンヒゲナガハナバチは北海道には分布しない(平嶋等 1989)。また彼等のリストにおいて上記5種に次ぐ花粉媒介効率とされているギフチョウ(*Luehdorfia japonica*)も、北海道には分布しない。その代わりに近縁のヒメギフチョウ(*Luehdorfia puziloi*)がカタクリを訪花し、特に突哨山の近くに位置する旭川市近文の北方野草園と周辺ではその存在がよく知られている(永盛等 1986、出羽 私信)。ヒメギフチョウは北海道内では主に道北に分布し、今回の4調査地が位置する空知、上川、網走地方とも分布の縁にあたっている(永盛等 1986)。今回の調査では、北邦野草園に近い突哨山においてもヒメギフチョウの訪花はまったく観察されず、その訪花頻度は低いものと推察された。また本種の幼虫時の食草であるカンアオイ類(北海道ではオクエゾサイシン; *Asarum hetetotropoides* Fr. Schm.:五十嵐 1979)は突哨山、ピンネシリではごくわずかに分布するのみであり、端野町において調査対象としている落葉広葉樹林内では生育が確認されなかった。したがって北海道内におけるカタクリ受粉におけるヒメギフチョウの重要度は、本州のギフチョウと比較して、低いものと考えられる。以上の結果から、北海道においては、付着花粉数の多い小型のハナバチ類とマルハナバチ類がカタクリの花粉媒介に重要と判断される。

次に、小型のハナバチ類とマルハナバチ類について、共存するエゾエンゴサクの密度が大きく異なるピンネシリと突哨山に分けて、付着花粉数を検討した(表III-3)。調査したカタクリ個体群の近くにエゾエンゴサクがほとんど分布しないピンネシリにおいては、マルハナバチ類にも小型のハナバチ類にもカタクリ花粉の付着数が多かった。一方、エゾエンゴサクの密度が高い突哨山においては、マルハナバチ類にはエゾエンゴサクの花粉が圧倒的に多く付着していた。マルハナバチ類は Kawano and Nagai (1982)においても、最も有効な花粉媒介者より1ランク下がるとされているが、本報において小型のハナバチに比べると、特にエゾエンゴサクが共存する場合にカタクリ花粉の付着量は少なかった。これはマルハナバチ類が採蜜する際に、資源量の多い植物を選択的に訪花する主専攻(専攻訪花)の対象とする(Heinrich 1979)ためと考えられる。したがってカタクリを訪花しても、必ずしも効果的な受粉とはいえないことも有り得る。またエゾ

表III-3 マルハナバチ類と小型のハナバチ類における、カタクリ花粉とエゾエンゴサク花粉の付着数(平均値±標準偏差)。マルハナバチ類、小型のハナバチ類とも、種の内訳は表2と同じ。

	ピンネシリ			突哨山		
	N	<i>E. japonicum</i> [18.4]*	<i>C. ambigua</i> [0.4]	N	<i>E. japonicum</i> [21.6]	<i>C. ambigua</i> [25.8]
<i>Bombus</i> spp.	8	10250±7170	263±345	9	4555±6954	67650±71518
Small bees	6	13423±6619	232±382	7	13109±6574	28071±38813

* 1 m²あたりの開花個体数

オオマルハナバチは、エゾエンゴサクの花被の基部に穿孔して盗蜜することが知られている(Higashi et al. 1988)。カタクリにおいても、花の正面からは入らずに後方から訪花している様子が頻りに観察され、盗蜜を行っているものと思われた。一方、エゾコマルハナバチとアカマルハナバチは花の正面から訪花していた。このような訪花行動の違いも受粉の効率に影響を与えられる。

これに対してヒメハナバチ科やコハナバチ科などの小型のハナバチ類には、エゾエンゴサクの密度にかかわらず、両調査地ではほぼ同数(約 13,000)のカタクリ花粉が付着していた。これらの小型のハナバチ類の学習能力は、学習能力が高いミツバチやマルハナバチ(井上 1992)に比べて劣ると考えられる。このため、エゾエンゴサクが多い条件下でもそれに集中することはなく、資源量に対応した訪花を行うので、両調査地ではほぼ同量のカタクリ花粉が付着していたのであろう。これらの小型のハナバチ類は体長が短いので、花粉採取あるいは採蜜するためには花に潜り込む必要があると思われ、実際にカタクリの花の中に潜り込んでいるところを発見されることが多かった。このために付着花粉数が多いのであろうが、花の中における動きが少ないため、雄ずいに触れることはあっても、どの程度雌ずいに触れているかは明らかではない。したがって、受粉における効果が付着花粉数に相当するものかどうか、今後の検討が必要である。

最後に突哨山と端野町において、表Ⅲ-2の結果をもとに、主要な花粉媒介者と考えられるマルハナバチ類と小型のハナバチ類を込みにして、訪花頻度を予備的に試算した。ここでは現地での観察から1個体の花が開花している日数を4日、1日に気温が10℃を超える時間を5時間とした。突哨山においては、花粉媒介者がセイヨウミツバチを除いて12頭、観察時間7時間、累積の開花個体数187であることから、1個体のカタクリが開花期間中に花粉媒介者に訪花される頻度は0.183回となった。同様に端野町においては花粉媒介者が5頭、観察時間5時間、累積の開花個体数133であることから、個体当たりの訪花頻度は0.150回となった。これらの値は、第3報に示したカタクリの自然受粉における結果率と比較した場合、どちらの調査地においても結果率に達しない。エゾオオマルハナバチが1m²の調査プロット内のカタクリを訪花した際に、連続して4個体のカタクリを訪花した例が観察されていることから(出羽 私信)、複数のカタクリを連続して訪花して受粉させる可能性もある。しかしそれを考慮しても、札幌近郊におけるエゾエンゴサクでの観察(1個体当たり9.2回; Higashi et al. 1988)や、北米の*Erythronium umbellicatum*における観察(1個体、1時間当たり0.53回; Motten 1986)には遠く及ばないと思われる。観察時間の不足や、早朝でのマルハナバチ女王による訪花(角谷 1993、矢原 1995)などが原因と考えられる。今後は、より詳細にマルハナバチ類と小型のハナバチ類の訪花頻度を測定することが第一に必要である。またその際、花粉媒介者の種ごとの行動の記載、受精に必要な花粉数の把握、他種の花粉が及ぼす影響などを明らかにすることが、分布限界近くでのカタクリの生活を理解し、かつ保全する上で重要である。

謝辞

本報告全三章をまとめるに当たって、端野町立歴史民俗資料館の大橋秀規、今野一臣両氏、町役場建設課の原田仁臣氏に大変お世話になっている。花柱内における花粉管の蛍光観察においては、北海道林業試験場秋本正信、佐藤創両博士にご協力頂いた。訪花昆虫相の把握のための現地調査には、専修大学北海道短期大学俵浩三教授、旭川大学経済学部出羽寛教授、および北海道教育大学教育学部札幌校並川寛司博士ならびに学生諸氏に協力して頂いた。同じく昆虫相の現地調査に加えてその同定には、北海道教育大学教育学部札幌校安永智秀博士ならびに学生諸氏に協力頂いた。また札幌第一高等学校教諭萩原法子氏には、本報で調査した植物の花粉形態をご教示頂いた。以上の方々に篤く感謝する。

文献

第一章

- Allen, G. A., Antos, J. A., Worley, A. C., Suttill, T. A. & Hedba, R. J. (1996) Morphological and genetic variation in disjunct populations of the avalanche lily *Erythronium montanum*. *Canadian Journal of Botany* **74**:403-412.
- Barrett, S. C. H. & Husband, B. C. (1990) Variation in outcrossing rates in *Eichhornia paniculata* : the role of demographic and reproductive factors. *Plant Species Biology* **5**:41-55.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (1985) Seed germination ecophysiology of the woodland spring geophyte *Erythronium albidum*. *Botanical Gazette* **146**:130-136.
- Baskin, C. C., Meyer, S. E. & Baskin, J. M. (1995) Two types of morphophysiological dormancy in seeds of two genera (*Osmorhiza* and *Erythronium*) with an arcto-tertiary distribution pattern. *American Journal of Botany* **82**:293-298.
- Charkevicz, s. s. (1987) Plantae vasculares orientis extremi sovietici. Tomus 2. Nauka, Leningrad.
- Demauro, M. M. (1993) Relationship of breeding system to rarity in the likeside daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *glabra*). *Conservation Biology* **7**:542-550.
- Higashi, S., Ohara, M., Arai, H. & Matsuo, K. (1988) Robber-like pollinators: overwintered queen bumblebees foraging on *Corydalis ambigua*. *Ecological Entomology* **13**:411-418.
- Holtsford, T. P. & Ellstrand (1992) Genetic and environmental variation in floral traits affecting outcrossing rate in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae). *Evolution* **46**:216-225.
- 石川幸男・俵 浩三 (1993) 端野町における北限近くのカタクリ群落の現状とその増殖。端野町立歴史民俗資料館研究報告, **1**:2-34.
- 巖佐 庸 (1990) 数理生物学入門。HBJ 出版。
- 河野昭一 (1984) カタクリの生活史と個体群統計。植物の生活史と進化②。共立出版。
- Kawano, S. & Nagai, Y. (1982) Further observations on the reproductive biology of *Erythronium*

- japonicum* (L.) Dence. (Liliaceae). *Journal of Phytogeography and Taxonomy* **30**:90-97.
- 宮下 直・藤田 剛 (1995) 野外における希少種の保全. p.107-164. (樋口広芳 編、保全生物学. 東京大学出版会)
- プリマック、R・小堀洋美 (1997) 保全生物学のすすめ. 文一総合出版.
- Shoen, D.J. (1982) Genetic variation and the breeding system of *Gilia achilleifolia*. *Evolution* **36**:361-370.
- 館脇 操 (1958) 北限地帯ブナ林の植生. 日本森林植生図譜 (IV). 函館営林局.
- 鷺谷いづみ・矢原徹一 (1996) 保全生態学入門. 文一総合出版.
- 養父志乃夫・重松敏則・高橋理喜男 (1985) カタクリ群落の保全管理に必要な生態的諸条件. 造園雑誌 48 研究発表論文集 3、157-162.
- 矢原徹一 (1995) 花の性 その進化を探る. 東京大学出版会.

第二章

- Bawa, K. S. (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 399-422
- Bertin, R. I. (1990) Effects of pollination intensity in *Campsis radicans*. *American Journal of Botany*, 77: 178-187
- Burd, M. (1994) Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review*, 60: 83-139
- Howe, H. F. (1984) Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation*, 30: 261-281
- Janzen, D. H. (1986) The eternal external threat. *In: Solue, M. E. (ed.), Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp.286-303. Sinauer Associates, Massachusetts
- Kawano, S. and Nagai, Y. (1982) Further observations on the reproductive biology of *Erythronium japonicum* (L.) Decne. (Liliaceae). *Journal of Phytogeography and Taxonomy*, 30: 90-97
- 河野昭一 (1984) カタクリの生活史と個体群統計. (河野昭一編 植物の生活史と進化② 林床植物の個体群統計学, pp.20-41, 培風館)
- Kikuzawa, K. (1989) Floral biology and evolution of gynodioecism in *Daphne kamtchatica* var. *jezoensis*. *Oikos*, 56: 196-202
- 菊沢喜八郎 (1995) 植物の繁殖生態学. 283p. 蒼木書房.
- 小島昭夫・日向康吉 (1991) 6花粉生理学実験法. 日本花粉学会会誌, 37(1): 97-117
- Lee, T. D. (1988) Patterns of fruit and seed set production. *In: Lovet, D. J. and Lovet D. L. (eds.), Plant reproductive ecology*, pp.179-202. Oxford University Press, New York
- Macclahy, D. L. and Macclahy, G. B. (1987) The effects of pollen competition. *American Naturalist*, 75: 44-50
- Mizui, N. and Kikuzawa, K. (1990) Proximate limitation to fruit and seed set in *Phellodendron amurense* var. *sachalinense*. *Plant Species Biology*, 6: 39-46
- Motten, F. A. (1986) Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. *Ecological Monographs*, 56(1): 21-42
- Namai, H. (1990) Pollination biology and reproductive ecology for improving genetics and breeding of common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* (1). *Fagopyrum*, 10: 24-46
- 生井兵治 (1992) 植物の性の営みを探る. 247p. 養賢堂.

- 生井兵治 (1994) 栽培植物における受粉生物学のすすめ (27) . 農業および園芸, 69(5): 76-82
- Niesenbaum, R. A. (1992) Sex ratio, components of reproduction, and pollen deposition in *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Journal of Botany*, 79: 495-500
- 日本花粉学会 (1994) 花粉学事典. 454p. 朝倉書店.
- 大沢良・生井兵治 (1987) ノザワナ (*Brassica campestris*) とキカラシナ (*B. juncea*) の受粉・結実に果たす媒介昆虫の役割. 育種学雑誌, 37: 453-463
- 鷺谷いづみ・矢原徹一 (1994) 保全生物学入門. 270p. 文一総合出版.

第三章

- Gilbert, F. 1985. Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecological Entomology* 10:385-392.
- Heinrich, B. 1979. *Bumblebee Economics*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. (井上民二鑑訳 『マルハナバチの経済学』 1991、文一総合出版、東京) .
- Higashi, S., Ohara, M., Arai, H. and Matsuo, K. 1988. Robber-like pollinators: overwintered queen bumblebees foraging on *Corydalis ambigua*. *Ecological Entomology* 13:411-418.
- 平嶋義宏、森本 桂、多田内修. 1989. 昆虫分類学. 597p. 川島書店. 東京.
- 五十嵐 邁. 1979. 世界のアゲハ蝶 解説編. 218p. 講談社. 東京.
- 井上 健. 1992. “送粉者の介在した種分化”. 井上 健、湯本貴和 (編) . シリーズ地球共生系 3 昆虫を誘い寄せる戦略. p.81-102. 平凡社. 東京.
- 角谷岳彦. 1993. “植物の花蜜分泌戦略と訪花者の利用様式”. 井上民二、加藤 真 (編) . シリーズ地球共生系 4 植物に引き寄せられる動物. p.79-102. 平凡社. 東京.
- 加藤 真. 1993. “送粉者の出現とハナバチの進化”. 井上民二、加藤 真 (編) . シリーズ地球共生系 4 植物に引き寄せられる動物. p.33-78. 平凡社. 東京.
- Kawano, S. and Nagai, Y. 1982. Further observations on the reproductive biology of *Erythronium japonicum* (L.) Decne. (Liliaceae). *Journal of Phytogeography and Taxonomy* 30:90-97.
- Motten, A. 1986. Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. *Ecological Monographs* 56:21-42.
- Murcia, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. *Ecology* 71:1098-1109.
- 永盛拓行、永盛俊行、坪内 純、辻 規男. 1986. 北海道の蝶. 301p. 北海道新聞社. 札幌.
- Washitani, I., Namai, H., Osawa, R. and Niwa, M. 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.
- Washitani, I., Osawa, R., Namai, H. and Niwa, M. 1994. Patterns of female fertility in heterostylous *Primula sieboldii* under severe pollinator limitation. *Journal of Ecology* 82:571-579.
- 矢原徹一. 1995. 花の性. 316p. 東京大学出版会. 東京.