

多摩川水源域の防火帯に発達する草本植物 群落の種子繁殖における訪花昆虫の役割

1998年

鈴木和雄

山口県立大学生活科学部教授

目 次

はじめに	1
1. オオバギボウシに訪花するマルハナバチ 3 種の送粉効果	5
(1) 具体的な解析目的	5
(2) 方 法	5
(3) 結 果	5
(4) 議 論	7
2. ママコナの繁殖生態 (要約)	13
(1) 具体的な解析目的	13
(2) 方 法	13
(3) 結 果	13
(4) 議 論	13
3. トリカブトの花形態とマルハナバチによる送粉効果	15
(1) 具体的な解析目的	15
(2) 方 法	15
(3) 結 果	15
(4) 議 論	16
ま と め	22
引用文献	22
資 料 ー 日江井香弥子修士論文ー	
ママコナの繁殖生態 ～マルハナバチ送粉に関連して～	23

はじめに

植物の多様性が危機に瀕していると叫ばれて久しい。東京都においても多くの種が絶滅の危機に瀕している状況が判明してきた（とうきゅう環境浄化財団助成研究「東京都の絶滅危惧種」1988－1990年度、鈴木は分担で参加、代表：小野幹雄）。東京都絶滅危惧種の調査（上記）によって、判明したことの一つに、「かつて草刈り場としていた山地草原「カヤト」に生える植物に絶滅危惧種、危急種が多い」ということがあった。現在このような場所の多くは放置され、植物の種類が激減している。しかし今回調査地とする防火帯として管理されている草地ではこれらの植物がまだ比較的よく残っている。工藤（1993）は都立大の修士論文において、今回の調査区と同一場所で様々な草本植物とその花粉媒介昆虫との相互関係について調査を行なった。その結果種子生産に花粉媒介昆虫を必要としている植物が多く成育していること、また昆虫対植物との関係は複数対複数の複雑な関係を示していることなどが明らかになった。今後これらの植物を保全して行くことを考えると、それぞれの植物の繁殖方法についての詳しい情報が必要で、そのための調査が望まれていた。このような植物の多くは昆虫が花粉媒介することによってはじめて種子生産し、群落を維持していくことができると考えられる。つまり草原を刈り取りによって維持しているだけでは、草原植物の長期的な保全とはならない。安定した訪花昆虫相の維持も必要となってくる。そこでこの研究ではそのような虫媒花である激減草本植物がどのような花粉媒介昆虫によってどのように種子生産し個体群を維持しているかを明らかにする。そしてこれらの植物群落を保存、維持管理して行くための基礎資料を作ることを目的とした。

調査地

犬切峠周辺の防火帯として管理されている草地……地図参照

1. オオバギボウシに訪花するマルハナバチ 3 種の送粉効果

(1) 具体的な解析目的

1. 花の大きさに対しての選択的訪花はあるか、これはマルハナバチの種類によって異なるか。
2. 訪花の目的はマルハナバチの種類によって異なるか、またこれは送粉効果に差があるか。
3. マルハナバチの種類による送粉効果の違いはあるか。
4. 送粉効果（柱頭への花粉付着量、葯からの花粉持ち出し量）に関連している花の部位やマルハナバチの体の部位が、マルハナバチの種類によって異なるか。
5. 花形態とマルハナバチ形態との一致度は。

(2) 方法

実験は3種のマルハナバチを1回だけ訪花させ、そのマルハナバチの口吻、頭部、胸部、腹部のサイズを、訪花された花の花筒部、開口部、オシベ、メシベのサイズをそれぞれ計測した。また、訪花した時の送粉効果として、柱頭へ付着した花粉の数と葯から持ち去られた花粉の数について調べた。一部は訪花目的（花粉 p か花蜜 n か両方 np ）についても調査した。

(3) 結果

調査地は、山梨県、塩山市の草地にある群落である。観察された主な訪花昆虫はナガマルハナバチ（以下ナガ）、トラマルハナバチ（以下トラ）、ミヤママルハナバチ（以下ミヤマ）の3種で他には少数のオオマルハナバチと小型のハナバチ類であった。

なお、マルハナバチ3種は測定したほとんどの部分で大きさに有意差はなかったが、次の順であった。ナガ>トラ>ミヤマ（図1参照）

1. 3種のマルハナバチは花のどこかの部分の大きさに依存した選択的訪花をしているか（図2）
→ 広筒部の大きさ（縦径）に対してミヤマとナガでのみ差が見られた（ $p < 0.001$ (Scheffe)）
つまりミヤマの方が太い花筒の方を選択的に訪花している。
これは例外的で他では全く見られなかった（横径では有意差がなかった）。

2. マルハナバチは種類によつ訪花目的（花蜜、花粉）が多少異なっていた（図3、4参照）。

- ナガ： n のみ…花蜜のみを目的として訪花していた。
- トラ： $p > np > n$ (ns) …トラは花粉を目的とする傾向もあることが示された。
- ミヤマ： $np > n$ (ns) p だけはない…上記2種の中間的傾向である。

柱頭への花粉の付着量 (Dep) の差はなかった ($p = 0.19$) (図3)。

葯からの花粉持ち出し量 (Rem) の差はなかった ($p = 0.42$) (図4)。

3. マルハナバチの種類による送粉効果の違いはあるか (図5)。

柱頭への花粉の付着量 (Dep) から見た送粉効果に有意差は見られなかった ($p = 0.21$)。

葯からの花粉持ち出され量 (Rem) に有意差は見られなかった ($p = 0.67$)。

4. 送粉効果 (柱頭への付着量) に関連している花の部位やマルハナバチの体の部位が、マルハナバチの種類によって異なるか。

• ナガ (N=46)

受粉量:

頭長 HL $R = 0.398$ $p = 0.008$

…ナガは頭が長いほど柱頭への花粉の付着量が有意に多くなる (図6)。

持ち出し量:

広筒部径 BH、狭筒部長さ TL $R = 0.478$ $p = 0.032$

…ナガは花の広筒部が広く、狭筒部細長いほどやくからの花粉持ち出し量が有意に多くなる。

• トラ (n=39)

受粉量:

狭筒部径 TH、開口径 CH $R = 0.4456$ $p = 0.0459$

…トラは花の狭筒部が広く、開口径が広いほど柱頭への花粉の付着量が有意に多くなる。

持ち出し量:

広筒部径 BH $R = 0.4219$ $p = 0.00835$

…トラは花の広筒部が広いほどやくからの花粉持ち出し量が有意に多くなる。

• ミヤマ (n=12)

受粉量:

ns

持ち出し量 ns

5. 花形態とハチ形態との一致度

• ナガ 8 x 10

正準 $R = 0.81 x^2 (80) = 101.94$ $p < 0.05$

• トラ 8 x 10

正準 $R = 0.80 x^2 (80) = 83.388$ $p = 0.37594ns$

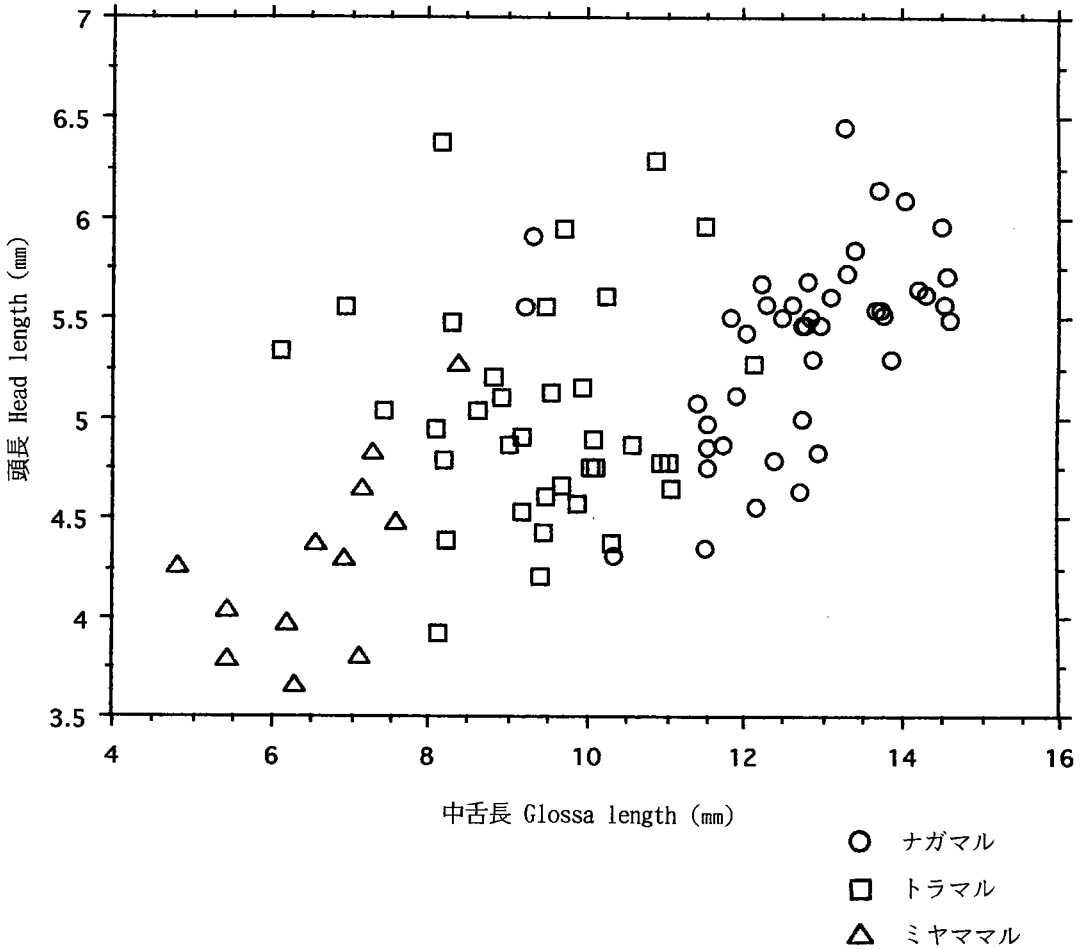
• ミヤマ

ns

現在見られるオオバギボウシの集団内変異からは、その変異に対応して最もよくナガがその変異に対応した体サイズの個体が訪花する傾向を示した。

(4) 議 論

花と送粉昆虫との間に見られる形態的適合性のフレキシビリティは、訪花昆虫の種類が変更しても柱頭への花粉の付着量から見た送粉効果に差がないことに反映されているが、送粉効果に関する花の形質は訪花昆虫によって異なるという結果から、訪花昆虫の種類に偏りが生じた場合には花の形態に選択圧が働くことが考えられる。



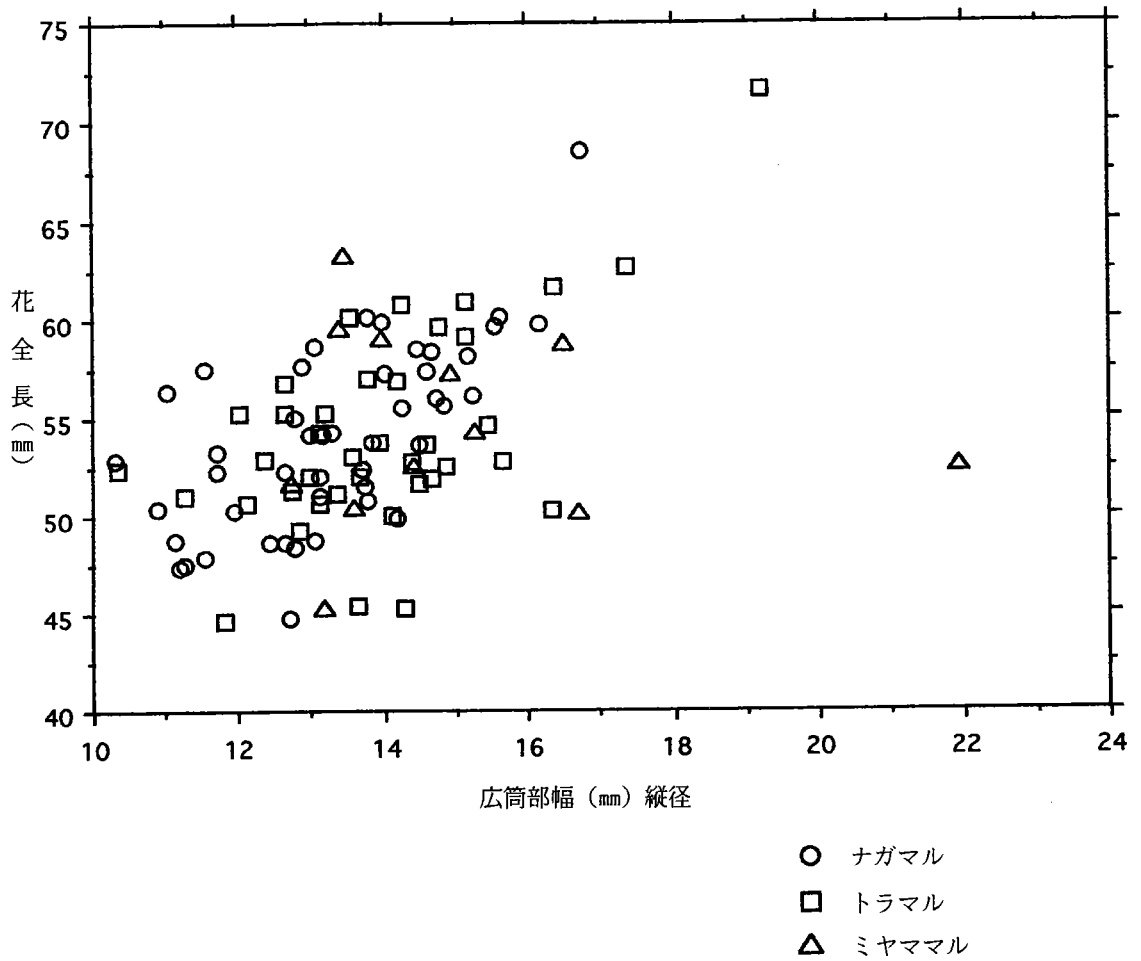
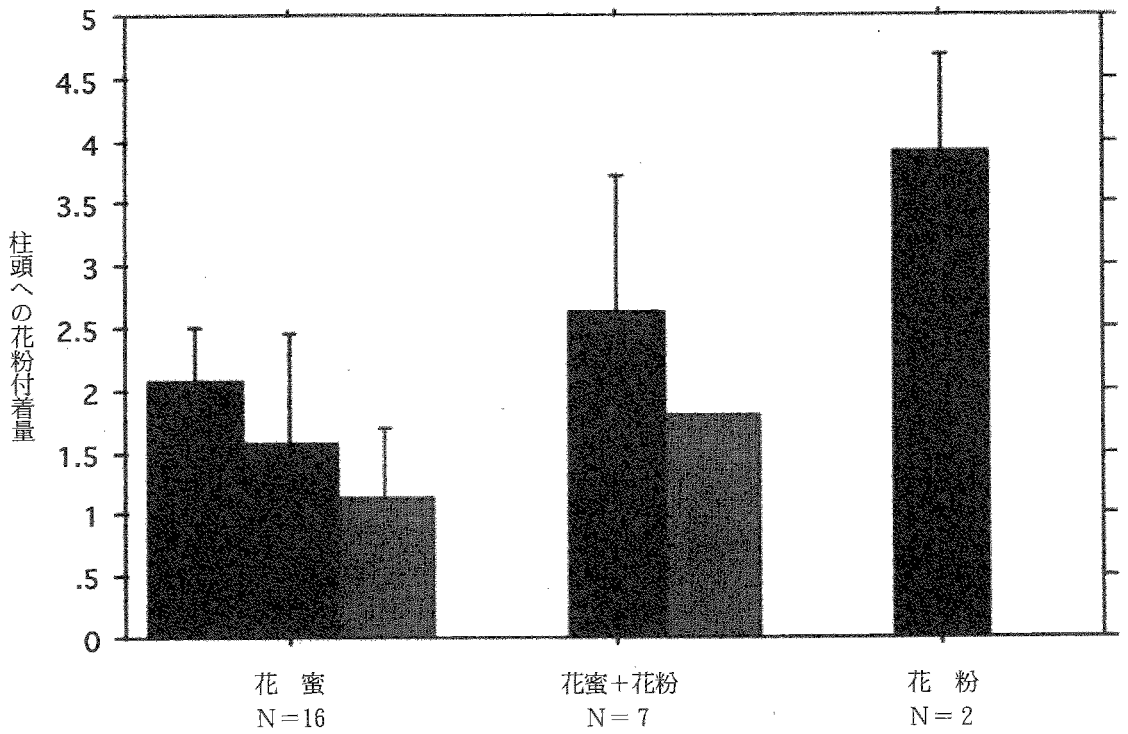


図2 3種のマルハナバチが訪花した花で有意な差があった部位は広筒部でミヤマとナガの間で見られただけ ($p < 0.001$)

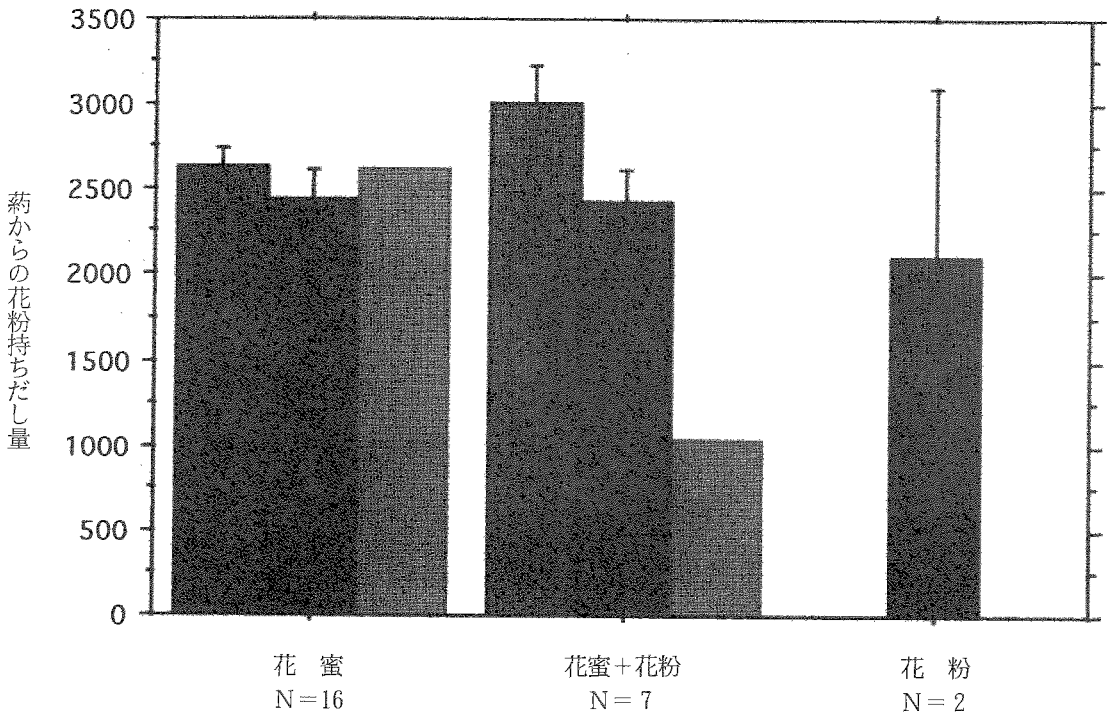
選択的訪花



柱頭への花粉の付着量 (Dep) の差はなかった
 (訪花目的 np: $F = 2.213$, $p = 0.1541$ 、種類*訪花目的 ssp*np: $F = 1.277$, $p = 3.031$)

■ ナガマル
 ■ トラマル
 ■ ミヤマル

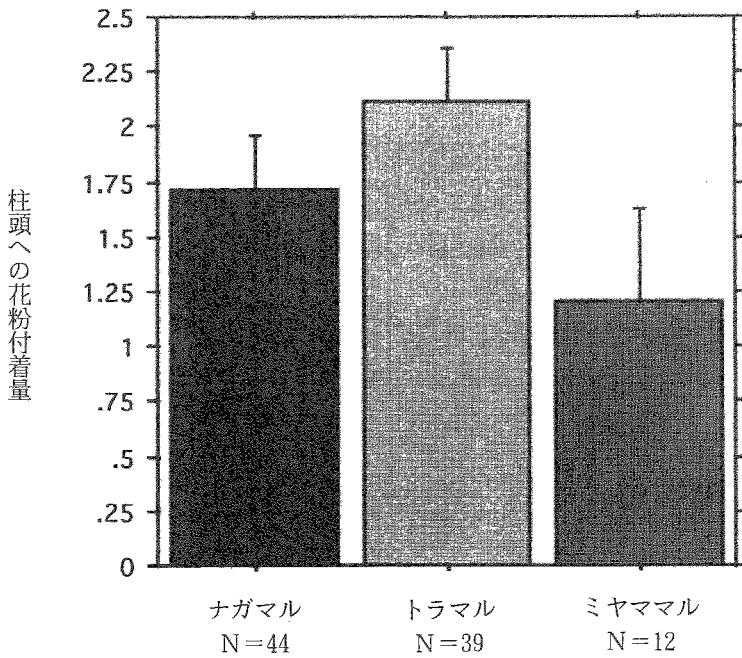
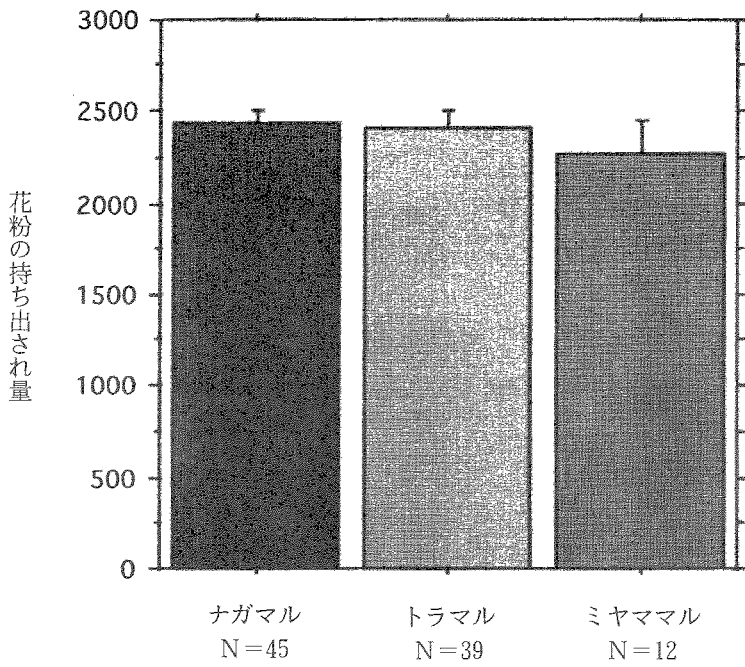
図3 マルハナバチは種類によって訪花目的が異なっていた



訪花目的間で葯からの花粉持ちだされ量 (Rem) の差はなかった ($F=2.629$ 、 $p=0.1223$)

- ナガマル
- トラマル
- ミヤママル

図4 マルハナバチは種類によって訪花目的が異なっていた
2種類*訪花目的 $F=3.695$ 、 $p<0.05$



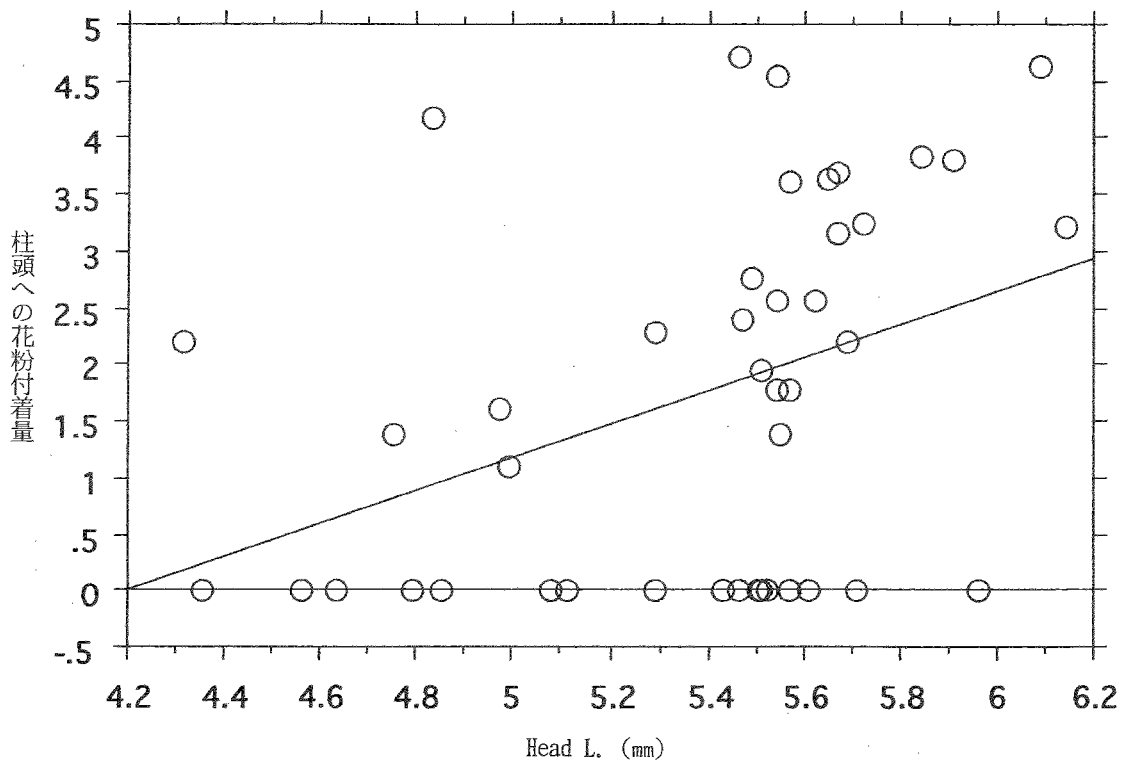
- 葯からの花粉持ちだされ量 (Rem) に有意差は見られなかった。
($F = 0.409$, $p = 0.67$)
- 柱頭への花粉の付着量 (Dep) から見た送粉効果に有意差は見られなかった。
($F = 1.611$, $p = 0.21$)

図5 マルハナバチの種類による送粉効果

回帰グラフ

分割変数 : ssp

群 : c



$$Y = -6.178 + 1.47 * X ; R^2 = .158$$

頭長が増すと花粉付着量も多くなる

図6 ナガマルと花との形態的対応と送粉効果、例

2. ママコナの繁殖生態（要約）

— 詳しくは1996年度、都立大学、日江井香弥子、修士論文（添付）を参照 —

(1) 具体的な解析目的

1. 複数種のマルハナバチが訪花している際に、これらの間に送粉能力の違いはあるか。また授受される花粉の質、特に自家受粉と他家受粉の違いがあるか。
2. 送粉者の形態的・訪花行動的な違いが、植物の繁殖成功にいかなる影響を及ぼしているか。

(2) 方法

送粉効果の要因を明確にするため、マルハナバチ種毎の形態、訪花行動の違いが、柱頭への花粉付着量、花粉管伸長率、結果率、結実率、種子重量について調査した。

(3) 結果

1. 材料としたゴマノハグサ科ママコナ属ママコナには、ナガマルハナバチ、トラマルハナバチ、ミヤママルハナバチおよびオオマルハナバチの4種類のマルハナバチが訪花していた。4種は口吻長が異なるほか、訪花行動も吸蜜姿勢も少しずつ異なっていた。
2. 送粉効果は、自花粉の付着の可能性がないように除雄した場合に、花粉管伸長率、結実率、種子重量が高く、自花粉が付着した場合と有意に差があった。
3. 訪花マルハナバチ種により柱頭に付着させる花粉量・花粉の質が異なり、訪花するマルハナバチ種によって送粉効果が大きく異なることがわかった。
4. 最も効率的に訪花していたのはトラマルハナバチであった。柱頭への花粉付着量は中程度で、主に他家および隣花からの花粉を付着させる。花粉管伸長率は高く、結実率、種子重量も高い。
5. ミヤママルハナバチは、一回の訪花旅行で同じ花序内移動が多く隣花受粉の可能性が高いと考えられる。柱頭に付着させる花粉量は、除雄しない場合に多くなり、自花受粉を主に付着させていることがわかった。結実率はトラマルハナバチと同等程度に高いが、その種子は貧弱で大変軽かった。

以上のように、マルハナバチ種によるママコナの繁殖成功に及ぼす効果は、主にママコナの柱頭へ運び込む花粉の質の違いに起因することが明らかになった。

(4) 議論

ママコナの花には4種（ナガマルハナバチ、トラマルハナバチ、ミヤママルハナバチ、オオマルハナバチ）のマルハナバチ種が訪花し、花粉媒介に関与している。しかし、それらが同等に結実に

寄与しているわけではなく、特に媒介する花粉の質（自殖または他殖による遺伝的内容の違い）に差が見られたことから、送粉昆虫層の変化はママコナ植物集団の今後の遺伝的構造に大きな影響を与えることが考えられる。単に「多くの種子を付けた」とか、「たくさん発芽しているから集団は今後永続する」といったことでは片付かない問題を含んでいる。集団の遺伝的構造の変化は集団が持っていた遺伝的多様性の低下による近交弱性などをもたらし、集団の存続に重大な影響を及ぼすことも考えられる。今回の研究による結果から、「送粉昆虫がいれば良い」と言うだけでなく、長期的な植物集団の保全を考えると、その訪花昆虫種類ごとの質に関連した花粉媒介の役割を把握することが重要であることを示している。

3. トリカブトの花形態とマルハナバチによる送粉効果

(1) 具体的な解析目的

1. 2種のマルハナバチ（ナガマルハナバチ、トラマルハナバチ）がそれぞれどのような送粉効果を持っているか比較する。
2. 5枚からなるトリカブトの萼片をそれぞれ切除することによって、マルハナバチの訪花行動と花粉移動量がどう影響を受けるか明らかにする。

(2) 方 法

花粉移動量としてはマルハナバチ一回訪花時に、葯から持ち出された花粉量、柱頭へ持ちこまれた花粉量、さらにそのときの結実率について調査した。

萼片の切除時の花粉移動量の変化

5枚からなるトリカブトの萼片の各部位をそれぞれ一ヶ所切除したときのマルハナバチの訪花行動を観察する。

各切除パターンによる花粉移動量（葯からの花粉持ちだし量、柱頭への花粉持ち込み量）を定量的に比較する。花粉持ちだし量は、つぼみのうちに袋掛けをしておき、開花したら袋をはずしてマルハナバチが一回訪花したときの葯残存花粉数を計測する。葯内に残った花粉はアセトリス処理で単離し、コールターカウンターにて計測する。柱頭上の花粉は、袋掛けした花へマルハナバチの一回訪花を確認したものについてその柱頭を、フクシンとグリセンリンを混合したゼラチンに封入し、プレパラートを作成後、顕微鏡下にて付着した花粉数を計測した。

(3) 結 果

1. 主要なマルハナバチ送粉者に対応した花の構造が見られた（図1～6）。

トラマルハナバチによって送粉されている神武寺集団のトリカブトの距の長さはトラマルハナバチの口吻長と一致し、ナガマルハナバチによって送粉されている六本木峠集団のトリカブトの距の長さはナガマルハナバチの口吻長と一致した。

また六本木峠集団ではトラマルハナバチも観察されたが、送粉効果（やくからの花粉持ち出し量、図7）で、ナガマルハナバチの方が多いため、花との適合はナガマルハナバチの方がより良いと思われる。

2. 切除する萼片の部位によって花粉移動量の違いが見られた。

- 1) 柱頭へ持ち込まれた花粉量は、側萼片の切除によって最も減少する傾向がみられた（図9）。
- 2) 葯から持ち出された花粉量からも、同様の傾向が見られた（図8）。

ガク片切除実験の結果の要約は図11に示すようであった。

3. その他

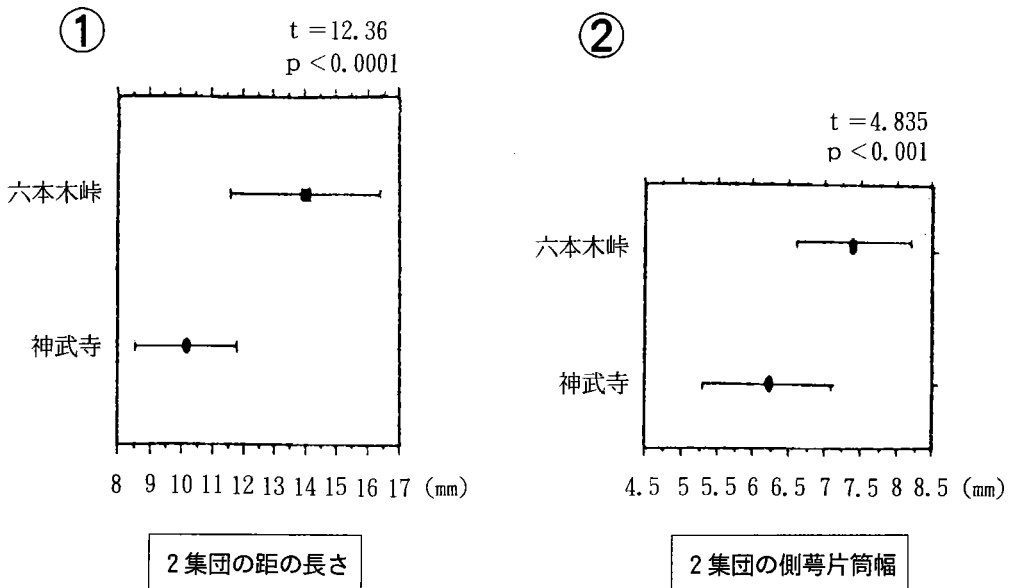
1) 蜜の量

ナガマルハナバチ訪花の六本木峠集団でやや多い傾向が見られた。

近縁のレイジンソウ、オオレイジンソウでは蜜量が少なかった。

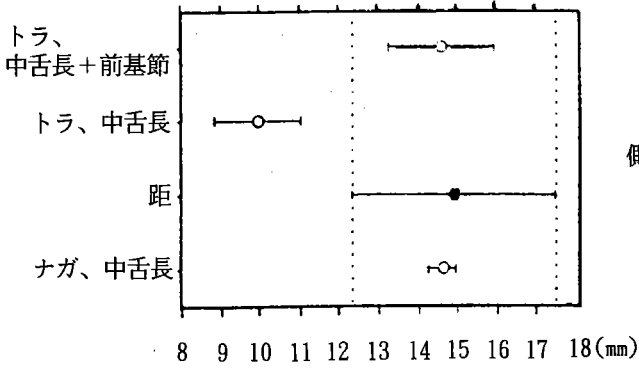
(4) 議 論

トリカブトは優占するマルハナバチ1種に花形態(特に距の長さ)を対応させている傾向が強い。しかし、地域によって他種マルハナバチに対応した様々な変異が見られることから、送粉者の変更による花の形態的変更は容易に起こるのかもしれない。一方、ガク片切除実験から、特に送粉効果に影響を及ぼすのは、種類の違いに影響する距の部分ではなく、側ガク片であることが示された。すなわち、送粉にとって本質的に重要な部分は、マルハナバチの種類を特定する部分ではなく種類を問わない部分と言うことになる。この機能の分化が、容易に変化するが、確実に送粉効果を上げるということにつながっていると思われる。従って、保全を長期的に見た場合、形態を変更しながらも維持するのか、形態を保持したまま保全するのかと言ったレベルで、異なった保全の仕方があり得ることを示している。



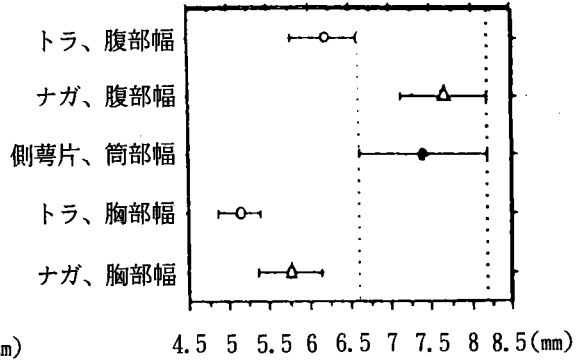
③

六本木峠



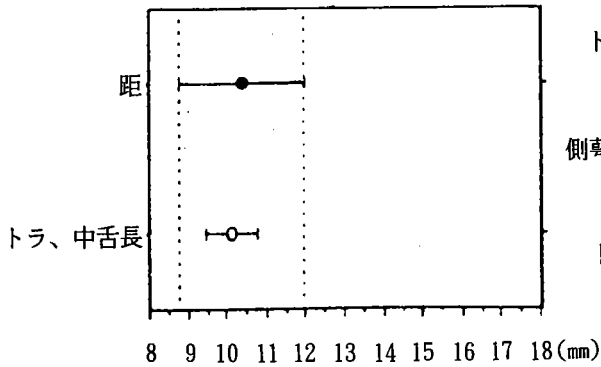
④

六本木峠



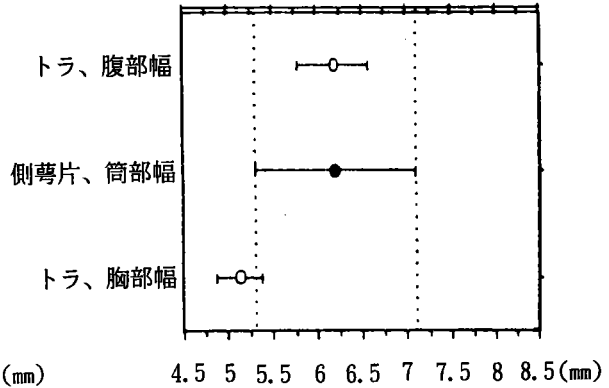
⑤

神武寺



⑥

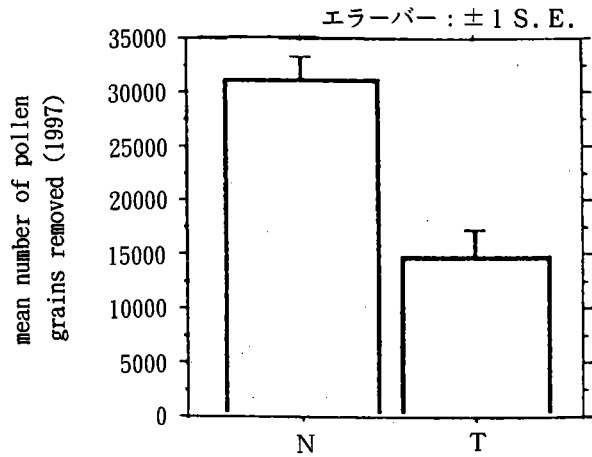
神武寺

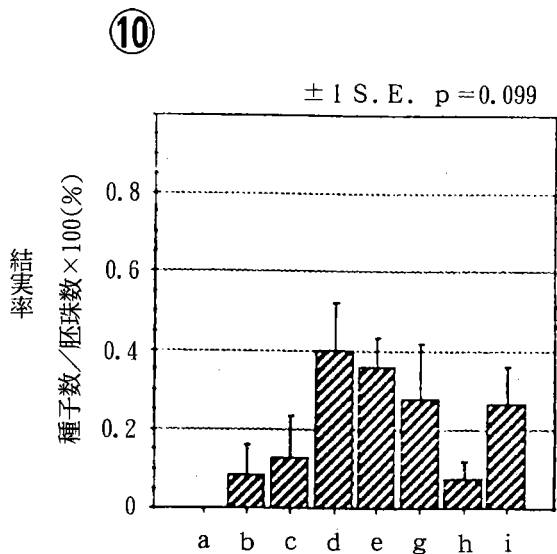
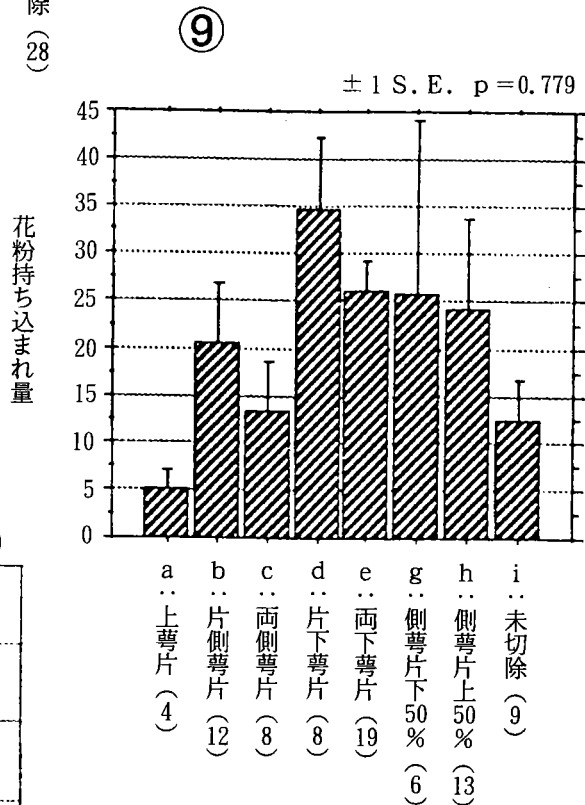
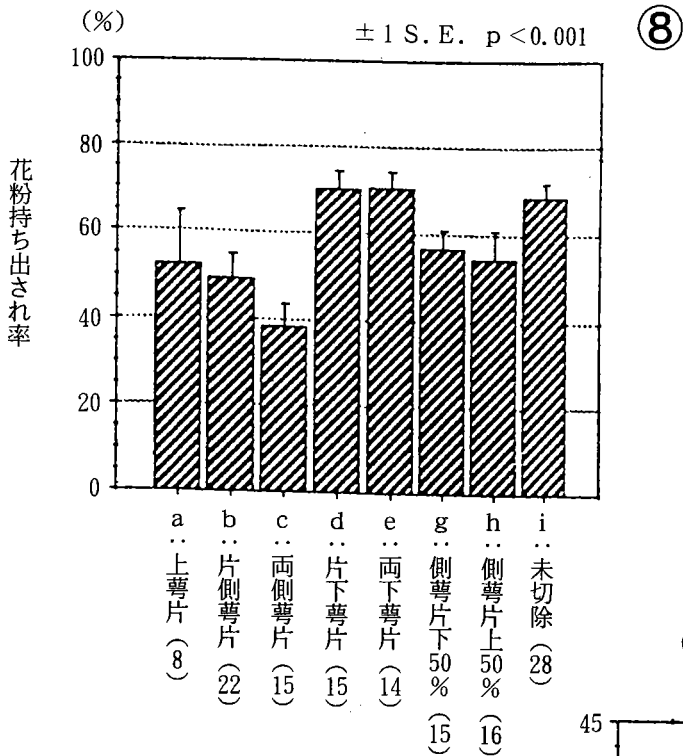


距とハチの口吻長の対応

側萼片筒幅とハチの腹部の対応

⑦

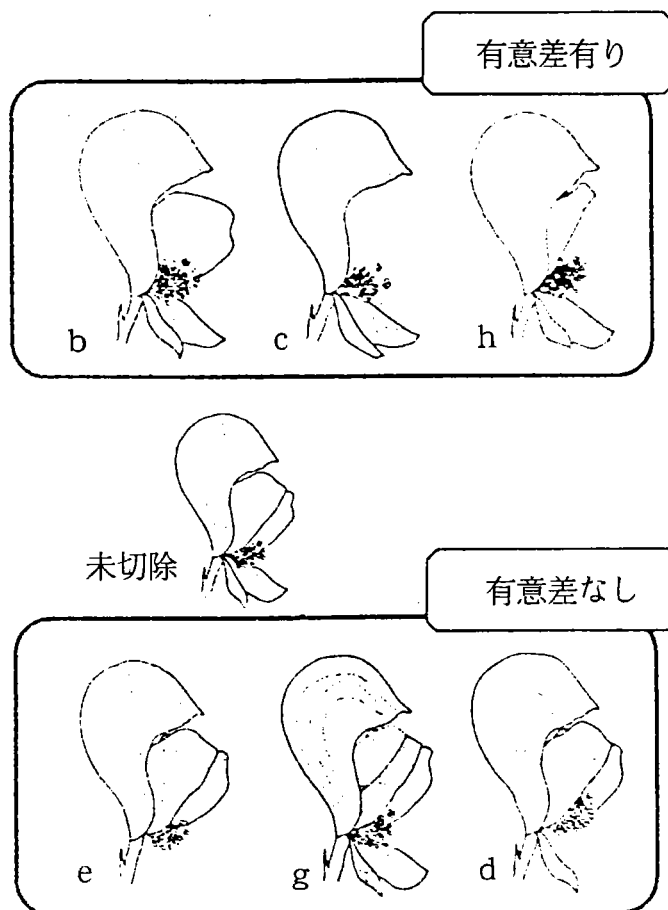




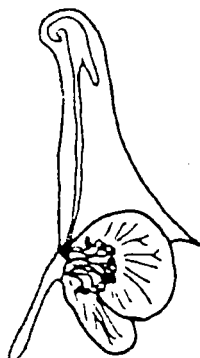
⑪

切除部位	訪花の有無	吸蜜の有無	雌蕊群、雄蕊群との接触	その他、観察された訪花行動
a: 上 萼 片	○		○	口吻を伸ばすが、しばしば空振りして距に差し込めない。
b: 片 側 萼 片	○	○	△	距に対して正面から入らない。
c: 両 側 萼 片	○	○	△	潜り込む方向がばらばら、のぞき込むが入らないこともある。
d: 片 下 萼 片	○	○	○	特になし。
e: 両 下 萼 片	○	○	○	潜り込み始めるときの足場が不安定。
f: 全 萼 片	△	×	△	見向きされない。
g: 側萼片上50%	○	○	△	上萼片と側萼片の間隙から吸蜜を行うことがある。
h: 側萼片下50%	○	○	○	特になし。

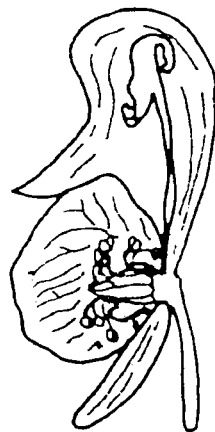
⑫



⑬



レイジンソウ



トリカブト

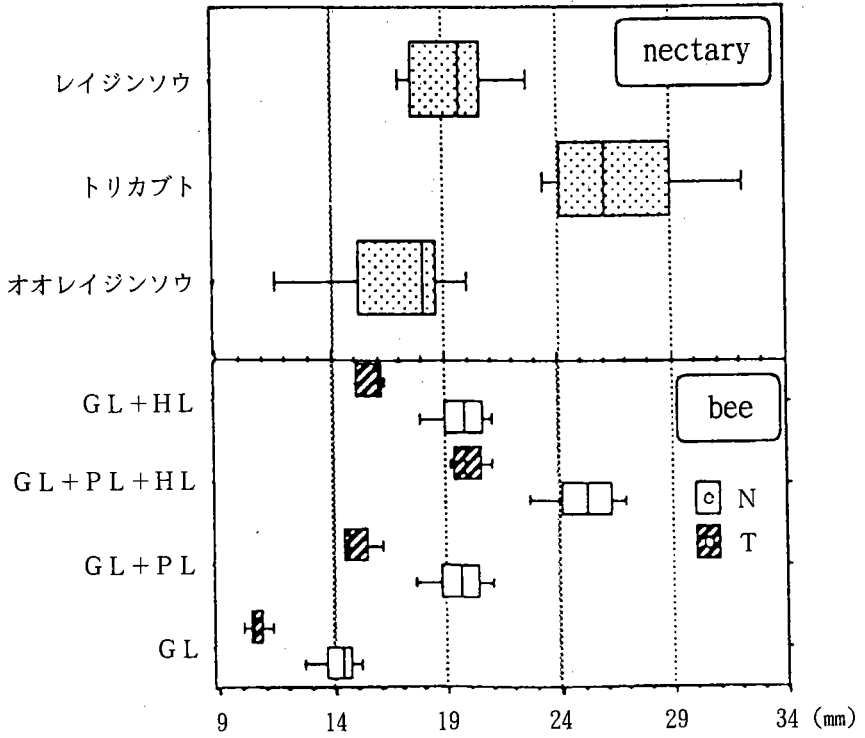
⑭

	平均	標準偏差	標準誤差	例数	最小値	最大値
nectary. 合計	26.222	4.061	.369	121	18.200	35.70
nectary. 阿寒湖	23.163	2.189	.304	52	18.200	28.20
nectary. 神武寺	25.674	2.162	.388	31	20.600	28.90
nectary. 六本木峠	30.855	2.765	.449	38	25.600	35.70

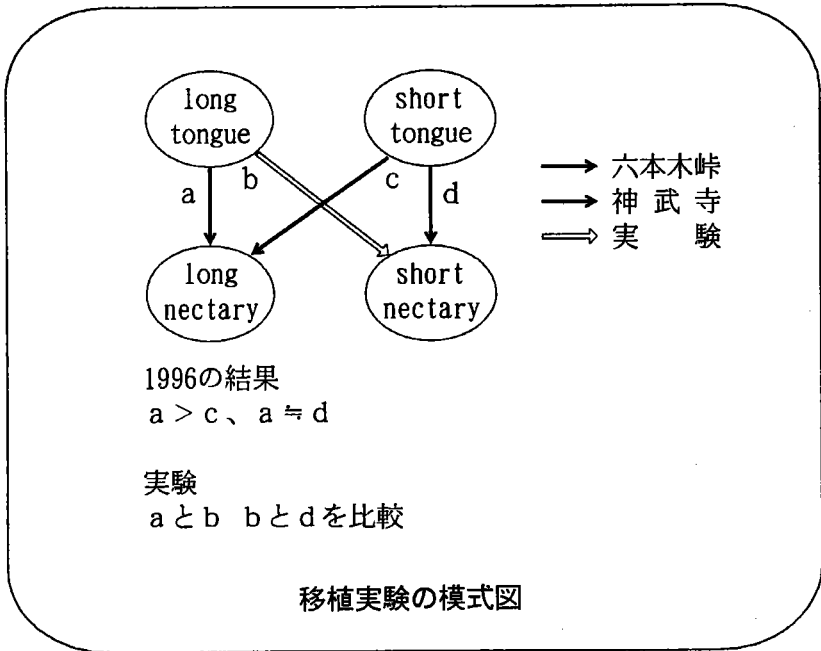
⑮

	平均	標準偏差	標準誤差	例数	最小値	最大値
nectary. 合計	21.221	5.037	.720	49	10.560	33.4600
nectary. オオレイジンソウ	16.882	2.997	.801	14	10.560	20.9200
nectary. トリカブト	26.702	3.285	.797	17	22.030	33.4600
nectary. レイジンソウ	19.418	2.370	.559	18	13.760	23.5100

16



17



ま と め

多摩川河川敷の植物群落の保全の研究（1991－1993年度、代表：井上健）で、カワラノギクなどの絶滅危惧種が取り上げられている。保全という最終目的は今回の調査研究と同じであるが、今回の調査植物群落とは全く異なった環境のものであり、調査方法も今回は訪花昆虫の役割を中心とした点で異なる。今回の研究ではそれぞれの花粉媒介昆虫が種子生産量にどのように関与しているか、花粉媒介昆虫の種ごとに、それぞれの植物への寄与を具体的に明らかにした。

今回の調査地は現在様々な訪花昆虫がたくさん見られる場所であるが、一方、植物の構成においてはほとんど同じでも送粉昆虫がいなくなっているため、種子の生産性が落ちている危険な集団もあろう。田島ヶ原のサクラソウ群落ではその主要な送粉昆虫がいなくなったため群落の存続が危機的な状況にあることが示されている（鷺谷1998）。今回の調査ではマルハナバチ訪花昆虫は量的にも種類数でも豊富であった。しかし、マルハナバチの種類による送粉効果の違い、植物の種類による効果の違いなどが明らかになってきたことから、基本的に多様な生物が様々に関与していることがその集団の維持にとっていかに重要であるかが示された。つまり今回の調査研究のように、それぞれの植物の繁殖にとって送粉昆虫各種がどのように寄与しているかを明らかにすることは保全上重要なことである。

主要調査植物3種を中心にした上記調査報告の他に、周辺群落の植物の開花季節調査なども行っている。これは別添修論49ページにその結果が示されている。ここでの成果報告はいずれ学术论文の形で報告されて行く予定である。

引用文献

- 工藤 直子（1993）マルハナバチ送粉共生系における植物の繁殖成功と訪花者の採餌成功 東京都立大学修士論文
- 小野 幹雄 他 「東京都の絶滅危惧種」1988－1990年度 とうきゅう環境浄化財団助成研究
- 井上 健 他 「多摩川河川敷の植物群落の保全の研究」1991－1993年度 とうきゅう環境浄化財団助成研究
- 鷺谷いづみ（1998）サクラソウの目 地人書館

資料

平成9年度修士論文

ママコナの繁殖生態
~マルハナバチ送粉に関連して~

**Reproductive Biology of
Melampyrum roseum Maxim. var. *japonicum*
Franch. et Savat. (Scrophulariaceae)
in association with bumblebees**

東京都立大学大学院理学研究科

日江井 香弥子
Kayako HIEI

1997

要 旨

ママコナは筒状の花をもつ半寄生の一年生草本である。口吻の長さが異なる4種のマルハナバチによって送粉されている山梨県内の個体群において、ママコナの繁殖生態を調査した。ママコナの繁殖成功に及ぼすマルハナバチ訪花効率を明確に比較するため、以下の実験を行った。

1) マルハナバチの採餌行動の比較

口吻の短い(約6.7mm)ミヤママルハナバチ (*Bombus honshuensis*) は主に同一花序内で採餌していた(全採餌行動中の50%がこの行動)。日本で最も長い口吻を持つ(約12.4mm)ナガマルハナバチ (*Bombus consobrinus*) と、4種類の中で2番目に長いトラマルハナバチ (*Bombus diversis*) は、同一花序内(全採餌行動中の40%)だけでなく、枝から枝へ移動して(全採餌行動中の40%)採餌していた。これら3種は、ママコナで主に蜜を収集していた。これらに対し、口吻が最も短い(約4.6mm)オオマルハナバチ (*Bombus hypocrita*) は、主に植物個体から個体へ移動しながら花粉を収集していた。

この調査地においてママコナの花は、マルハナバチによって少なくとも1日に5回は受粉されていた。ママコナに訪花するマルハナバチ種の比率は、ミヤママルハナバチ：トラマルハナバチ：ナガマルハナバチ：オオマルハナバチ = 6% : 38% : 48% : 8%であった。

2) ママコナの柱頭に付着した花粉数の比較

ミヤママルハナバチの1回の訪花によって、除雄することにより自家受粉を避けるようにした花の柱頭に付着した平均花粉数は10個以下であった。しかし、除雄していない花では約60個であった。トラマルハナバチ及びナガマルハナバチの場合は、除雄した花の柱頭の平均花粉付着数は約20個であった。この2種のマルハナバチは、ミヤママルハナバチの約2倍の量の他家(厳密には他家及び隣花)花粉を運んでいた。トラマルハナバチが除雄されていない花に1回訪花したとき、柱頭には約35個の花粉が付着した。ナガマルハナバチの場合には約60個であった。オオマルハナバチは除雄の有無に関わらず約10個の花粉を柱頭に付着させていた。

3) 花粉管伸長の比較

珠孔に達した花粉管の数は、マルハナバチが他家花粉のみを送粉した方が、他家花粉+自家花粉を送粉したときより有意に多かった。珠孔に到達した花粉数/柱頭に付着した花粉数の比も、マルハナバチが他家花粉のみを送粉した方が明らかに高かった。

4) 結実率と種子重量の比較

ミヤママルハナバチ、トラマルハナバチ、ナガマルハナバチが無処理のママコナの花を1回訪花した場合の結実率は、それぞれ40%、31%、19%であった。これらのハチが除雄した花に1回訪花した場合、すなわち他家花粉を送粉した場合には、結実率がそれぞれ45%、50%、39%に増加した。

マルハナバチがママコナを1回訪花した場合の結実率は、多回訪花に比べて有意に低かった。2回以上の訪花を受けたとき、結実率はマルハナバチ種に関係なく45%~55%まで増加した。

種子の重量は、ママコナを訪花したマルハナバチ種によって異なった。ミヤママルハナバチが1回訪花し、結実した種子の重量は 1.5 ± 1.0 mg、トラマルハナバチでは 2.4 ± 0.8 mgであった。他家花粉のみを受粉した場合、トラマルハナバチでは 3.9 ± 1.2 mg、ナガマルハナバチでは 3.3 ± 1.2 mgで、自家花粉が受粉された場合に比べて有意に増加した。調査地におけるコントロール（自然のまま放置）のママコナ種子の重量は1.4mg~13.0mgの範囲にあり、平均重量は 4.4 ± 1.3 mgであった。

5) ママコナの交配様式

袋掛けによって送粉者を排除すると、ママコナは結実できなかった。自由訪花の場合の結実率は31%であった。人為的に自家受粉と他家受粉を行った場合、ママコナは結実したが、結実率は自由訪花のときより低く、それぞれ10%、17%であった。自家受粉によって結実した種子の数は、他家受粉の場合よりやや少ない傾向があった。また、自家受粉によって受精した種子の重量は約2.4mgであり、他家受粉の場合は約4.2mgであった。自家受粉させた柱頭と他家受粉させた柱頭で花粉管伸長の様子を比較すると、他家受粉が有意に多い傾向を示した。

以上から、ミヤママルハナバチはママコナの柱頭に自家花粉を多く送粉する傾向があること、トラマルハナバチ及びナガマルハナバチは他家花粉を送粉する傾向があることが明らかになった。また、ママコナは、自家花粉を受粉したときよりも他家花粉を受粉した方が、種子重量が大きいことが明らかになった。ナガマルハナバチはこの調査地における優勢種であった。オオマルハナバチの訪花頻度は、あまり高くなかった。最も高い結実率及び最も重い種子重量は、トラマルハナバチの訪花によって達成された。このことから、4種のマルハナバチの中では、トラマルハナバチが最も効率的な送粉者である可能性がある。

ママコナは、ミヤママルハナバチの訪花のように自家受粉を多く受粉された場合、結実率を増加させるが種子の重量は軽くし、ナガマルハナバチの訪花の場合のように、受粉される花粉中の他家受粉率が増えると、結実率を下げた重量が重い種子を結実させ、トラマルハナバチの訪花の場合のように、さらに多くの他家花粉を受粉されると、結実率も高く、重量も重い種子を結実させるという繁殖戦略をとっている、と考えられる。

目 次

〔1〕 緒 言	27
〔2〕 材 料	28
A. ママコナについて	28
B. 調 査 地	28
〔3〕 方 法	30
A. ママコナの生態的特徴	30
B. ママコナの繁殖成功に及ぼす訪花マルハナバチの影響	33
〔4〕 結 果	36
A. ママコナの生態的特徴	36
B. ママコナの繁殖成功に及ぼす訪花マルハナバチの影響	39
〔5〕 考 察	44
1. ママコナの資源配分	44
2. 繁殖様式	44
3. 開花順序と結実率の関係	45
4. 花粉制限	46
5. 開花後の資源配分	46
6. 花の形態とハチのサイズの対応	47
7. マルハナバチの体に付着した花粉量	47
8. 柱頭に付着した花粉	48
9. 花粉管伸長	48
10. 結実率と種子重量	48
〔6〕 結 論	50
〔7〕 謝 辞	52
〔8〕 引用文献	53
〔9〕 図 表	57

(1) 緒 言

ほとんどの植物は固着性であり、動物のように食物を探すために移動したり、生活する場所を変えたり、交配することはできない。しかし、植物の一生において、その遺伝子を遠く離れた個体に伝えることができるダイナミックなステージが2回ある。すなわち、繁殖期と種子散布期である。この時期、植物は、花粉をひとつの植物個体から別の個体に移動させたり、現存位置から種子を散布するために、風、水、動物などの外的媒体を必要とする。従って、この時期に使われる形質は常に強い選択圧を受けることになる。

18世紀以降、多くの植物学者が植物と媒体との間の関係、とりわけ生物的媒介者に関心を寄せてきた (Sprengel, 1973; Darwin, 1859; Müller, 1883)。また、自然選択と共進化の観点から、植物と送粉者との間の形態的、季節(時期)的及び生理的対応が研究された (Darwin, 1859; Van der Pijl, 1960, 1961; Wiebes, 1979; Kato, 1987; Nilsson, 1988; Suzuki, 1992)。

最近では、種々の送粉者の効率を比較した研究が多数発表されている (Primack and Silander, 1975; Miller, 1981; Thomson et al., 1982; Motton, 1983, Galen et al., 1987; Herrera, 1987; Wilson and Thomson, 1991; Dieringer, 1992; Harder and Barrett, 1993; Burd, 1994; Stone, 1996)。最も効率的な送粉者は、花の繁殖に関わる形質に支配的な選択圧を与えている可能性があるということは大変興味深い。

特にマルハナバチは学習能力が発達しており、多くの場合、同じ植物種に繰り返し訪花する (Heinrich, 1976)。また、優れた有効な送粉者として認められてきた (Kato, 1988; Wilson and Thomson, 1991)。

送粉者としての有効性は、訪花挙動、訪花頻度、花粉付着、花粉移動、運ばれる花粉の質など、種々の形質の組み合わせによって決まる (Galen and Newport, 1988)。花粉の質は、種内花粉の割合(他家花粉の割合)及び供与個体と受容個体との間の遺伝的または地理的距離に依存している。

前述のように、送粉者の有効性に関しては数多くの研究があるが、マルハナバチ種間の送粉効率 (pollination effectiveness) についての研究例はわずかしかない (Kwak, 1979, 1988)。すなわち、マルハナバチ種の採餌行動とマルハナバチによって送粉される花粉の質の関係についての報告はない。

そこで本研究では、マルハナバチによって運ばれた花粉の質に注目し、4種類のマルハナバチが、筒状花を持つ半寄生一年生草本であるママコナの繁殖成功に及ぼす有効性を調べるための一連の実験を行った。

まず最初に、繁殖、特に結果率、結実率及び種子/胚珠比に関連するママコナの生態的特徴について調査した。次に、ママコナの繁殖成功とマルハナバチとの関わりを、運ばれた花粉の質に焦点を当てて調査した。

[2] 材 料

A. ママコナについて

ママコナ (*Melampyrum roseum* Maxim. var. *japonicum* Franch. et Savat. (Scrophulariaceae)) は、半寄生性の一年生草本であり、朝鮮南部、九州、四国、本州及び北海道南部に分布している (Yamazaki, 1954)。一般に、山地帯の陽当たりのよい草原に生育している。花冠はピンクがかかった紫色で上唇弁と下唇弁からなる。上唇弁には雌蕊1本と雄蕊4本があり、下唇弁には内側に浮き出した白色のスポットが2個ある。それぞれの花には4個の胚珠があり、成熟すると最大で4個の種子をつける。開花期は7月から9月初旬までである。

ママコナの構造をFig. 1に示す。通常、主軸には5~6個の節があり、上部の3または4個の節から2本の枝が対生している。枝の先端は花序になっており、花序は一般に12~20個の花からなる。開花は主軸から始まる。それぞれの花序の中では、いちばん下の2個の花が最初に開花し、順次上に向かって開花していく。

本研究では、*Melampyrum roseum* var. *japonicum* (和名：ママコナ) の省略形として *M. roseum* を用いている。これは、*M. roseum* var. *roseum* (和名：ツシマママコナ) とは異なることを断っておく。

B. 調査地

フィールド調査は1995、1996、1997年の夏に山梨県塩山市の犬切峠で行った (Fig. 2)。調査地は、犬切峠 (記号 I R、標高1380m) 及び犬切峠と二本楯山の間中点 (記号 NH、標高1520m) の2箇所に設置した (Fig. 3)。そこではママコナが優先種であった。

調査地は草原であり、南面を除く周囲をミズナラ (*Quercus crispia* Brume)、クリ (*Castanea crenate* Sieb. et Zucc.)、ヤエガワカンバ (*Betula davurica* Pall)、リョウブ (*Clethra barvinervis* Sieb. et Zucc.)、ヒトツバカエデ (*Acer distylum* Maxim.) などの *Acer* 種、トウゴクミツバツツジ (*Rhododendron wadanum* Makino)、カラマツ (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière)、ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endlicher)、モミ (*Abies* spp.) 及びスギ (*Cryptomeria japonica* (L. fil.) D. Don) に囲まれているが、南面に向かって開けている。

調査地で生育する草本種の開花期をTable 1に示す。調査地における優勢種は、ママコナ (*M. roseum*) であるが、オオバギボウシ (*Hosta sidoldiana* (Lodd.) Engler)、ヤマホタルブクロ (*Campanula punctata* Lam. var. *hondoensis* (Kitam.) Ohwi)、ヤマオダマキ (*Aquilegia buergeriana* Sibb. et Zucc.)、ミヤマナルコユリ (*Polygonatum Iasianthum* Maxim.)、ノアザミ (*Cirsium japonicum* DC. *Cirsium nipponicum* (Maxim.) Makino var. *incomptum* (Franch

et Savat.) Kitam.)、及びツリガネニンジン (*Adenophora triphylla* (Thumb.) A. CD. var. *japonica* (Regel) Hara) も調査地内に生息していた。この草原は防火帯のため、すべての草本植物は毎年10月に刈り取られた。

気象データ(天候、温度、降水量、日照時間、大気圧など)は、調査地から2 km南に位置する東京都水道局落合水源林事務所にて観測されたデータを同局のご厚意で提供していただいた。1995年から97年の8月の一日の最低温度及び最高温度の平均値は、それぞれ15.4℃、25.1℃であった。平均年間降水量は1684.6mm、そのうち143mmは平均降雪量であった。

[3] 方 法

A. ママコナの生態的特徴

1. 形態的特徴

1-1. 花サイズ測定

下唇弁に白いスポットがある花をランダムに選び、繁殖に関わる器官のサイズをノギス（精度0.05mm）を用いて測定した。測定は1995年、1996年及び1997年に行った。花の以下の部位を測定した：(1) 花冠長：花の基部から花冠の先端までの長さ；(2) 花筒長：筒型になっている部位の長さ；(3) 雄蕊長：花糸の長さ；(4) 雌蕊長：花柱と柱頭までの長さ。測定部位はFig. 4 に図示した。

2. フェノロジー（ママコナの季節的变化）

2-1. ママコナの成長

(1) 個体の成長の追跡調査

ママコナの成長については、1996年5月11日から9月11日まで追跡調査した。IR調査地において、2週間おきに5~10個体を採集し、草丈、葉の数、枝の数及び節間の長さを記録した。個体を選ぶ際には、その時期の平均的な大きさの個体を選んだ。

(2) 個体の測定

1997年5月23日から9月3日までの間に、NH調査地において、3週間おきに26個体を採集した。採集個体は、最も小さい個体と最も大きい個体を必ず選び、残りはランダムに選んだ。

各個体について、草丈（精度1mm）、地際での茎直径（精度0.01mm）、葉の数、花序の数、開花している花の数及び葉面積（精度0.01cm²）を測定した。その後60℃に保った乾燥器内で2日間乾燥させた後、茎、根、葉、花序及び果実の乾燥重量を測定した（精度0.1mg）。

2-2. 生存個体数の変化

3箇所にコドラートを設置し（IR調査地1箇所、NH調査地2箇所、面積各1m²）、その中の生存個体数を、1997年5月22日から9月11日まで定期的に計数した。計数が容易に行えるように、NH調査地については各コドラートを4つのサブコドラートに、IR調査地については16のサブコドラートに分割した。

2-3. 花の開花期間

1996年8月に花の開花期間を観察した。ランダムに選んだ20個のつぼみに札をつけ、それぞれの札に開花期間を記録した。下唇弁の2個の白色のスポットは、花が老齢化するとともに色が消えると言われている。白色のスポットが花筒部と同じピンクがかった紫色に変化した日付を記録した。

2-4. 柱頭の受容性

種々の開花段階の花にハンドポリネーション(強制的に受粉すること)を行い、アニリンブルー染色法及び蛍光顕微鏡観察を用いて花粉管の成長を観察することによって柱頭受容性を調査した。実験は1996年に行った。

ハンドポリネーション：(1) つぼみ(開花前)、(2) 開花直後(午前9時より前にハンドポリネーション)、(3) 開花数時間後(午前10時以後にハンドポリネーション)、(4) 前日に開花した花(白いスポットの花)、及び(5) 白色スポットのない花の柱頭に他家受粉を行った。すべての花は、ハンドポリネーションの前に除雄しておいた。他家受粉用の花粉は、少なくとも花粉提供個体が異なる3個体から採集したものを使用した。顕微鏡観察用に、各条件あたり最低5個の柱頭を用意した。これらの実験は、1996年8月9日、8月27日及び9月3日に行った。

固定：花(雌蕊)は、ハンドポリネーションの(1)1時間後及び(2)3時間後に回収し、調査地であだちにFAA(ホルマリン：酢酸：70%エタノール=1：1：18)に固定した。

洗浄及び組織の軟化：実験室において、各試料を蒸留水で3回洗い、60℃に保った1M NaOHに30分間浸漬した。

染色：各試料を蒸留水で3回洗い、スライドガラスの上に置き、0.1%アニリンブルーの0.1M K_2PO_4 溶液1滴を滴下して少なくとも20分間染色し、カバーガラスで押しつぶした。

観察：落射型蛍光顕微鏡(Nikon製、型式：MICROPHOTO-FXA/SA)にて観察した。

2-5. 花蜜量測定

マイクロキャピラリー管を用い、毛細管現象によって花から花蜜を採取して花蜜量を測定した。測定用の花はマルハナバチの訪花を防ぐため、つぼみの時期に袋掛けをしておいた。種々の齢の花を用意した：(1) つぼみ、(2) 白いスポットをもつ花、(3) 白いスポットのない花。

花蜜の糖濃度は、液体試料の屈折率を測定する糖度計を用いて測定した。花蜜の量が少なかったため(1 μl 以下)各試料に水10 μl を加えた。測定は1995年及び1996年に行った。

糖量を求めるために以下の式を用いた。

$$Ws = (RgV) / (R + g - Rg)$$

ここで、Wsは糖重量(mg)、Rは糖度計で測定された糖度(パーセント)、gはシュクロースの比重(=1.552)、Vは採取された花蜜量と加えた水の容量の合計である。ここでは、花蜜に含まれる糖質はシュクロースのみであると仮定した。

3. 繁殖生態

3-1. 交配様式(ハンドポリネーション実験)

ハンドポリネーションは、以下の処理を行った。

処理：

- (1) 袋 掛 け：送粉者を排除するため、セロハン紙で作った袋を花にかぶせた。
- (2) 自家受粉：同じ花及び同じ個体の花粉を用いた。（隣花花粉を含む自家受粉）
- (3) 他家受粉：除雄し他個体の花粉を用いた。（花粉提供親として3個体選んだ）
- (4) 混合受粉：柱頭に最初に自家花粉、次いで他家花粉を付着させた。
- (5) 除雄+自由訪花：自花受粉を避けた。
- (6) 自由訪花：コントロールとして、無処理の枝。

3～4週間後、処理を施した花を回収し、成熟したさく果内の種子数を数えた。

種々の受粉処理後の花粉管伸長のようすを比較するために、ハンドポリネーションの(1)1時間後、(2)4時間後、(3)15時間後、及び(4)24時間後に雌蕊を採取し、花粉管伸長を止めるために直ちに固定した。これらの実験は1996年8月9日、8月27日、9月3日、1997年8月29日及び8月30日に実施した。花粉管伸長観察には、各試料をアニリンブルー染色し、落射型蛍光顕微鏡を用いた。

3-2. 野外における柱頭への花粉付着

今回の調査地に花粉制限が存在するかどうかを確認するため、1996年8月9日、9月10日及び1997年8月30日の午後に花をランダムに採取し、柱頭（n=25）を光学顕微鏡にて観察した。

3-3. 結果率と結実率

1996年9月10日に10個体、1997年9月9日に20個体をそれぞれランダムに採集した。それぞれについて、(1) 開花した花の数、(2) 成熟したさく果の数、及び(3) 稔った種子の数を数えた。以下の式を用いて、結果率、結実率及び種子対胚珠比を算出した。

$$\text{結果率} = (\text{成熟したさく果数}) / (\text{開花数})$$

$$\text{結実率} = (\text{稔った種子数}) / 4 \quad (\text{分母の4はさく果あたりの胚珠数})$$

$$\text{S/O比} = (\text{稔った種子数}) / (4 \times \text{開花数}) \quad (\text{分母は個体内の全胚珠数})$$

花序は、上（=主軸をNo.1とする）から下に順番に番号づけを行った（最初の節からでた側枝：No.2・3、2番目の節からでた側枝：No.4・5……）。花の位置は、それぞれの花序ごとに開花順に下から上に向かって番号づけをした。それぞれの花の位置で結果及び結実率を記録した。ANOVAを用いて位置効果を解析した。

3-4. 種子重量

1997年に、種々の条件の種子の重量を（精度：0.1mg）測定した。

3-5. 資源制限（リソースリミテーション）

開花後のママコナの生殖器官への資源配分の仕組みを調べるため、つぼみを除去することによって花の数をコントロールした。それぞれの個体について、結果率、結実率、及びS/O比を計数した（Fig. 5）。実験は1997年8月に行った。

主軸及び6本の枝に花序を持つ70個体を選んだ。このうち50個体については、花序の中間の花が開花したときに主軸を切除した。同時に、その他の枝のつぼみを以下のように除去した。

- (1) 各枝につぼみを2個ずつ残した (Fig. 5 b)。
- (2) 各枝につぼみを4個ずつ残した (Fig. 5 c)。
- (3) 各枝につぼみを8個ずつ残した (Fig. 5 d)。
- (4) 各枝につぼみを12個ずつ残した (Fig. 5 e)。
- (5) すべてのつぼみを残した (Fig. 5 f)。

これらの処理を行った個体を10個体ずつ作った。残りの20個体は10個体ずつ2グループに分け、以下の処理を行った。

- (6) 主軸のみを残した。すなわち、枝はすべて基部から切除した (Fig. 5 g)。
- (7) 主軸は花4個だけを残し、それ以外の枝はすべての花を残した (Fig. 5 h)。

(1)から(7)の処理を施した植物は、マルハナバチが自由に訪花できるようにし、種子が成熟するまで野外に放置しておいた。それぞれの条件について、花、さく果及び種子数を計数し、種子重量を測定した。

この実験は、存在密度が約80~100個体/m²の密集地帯(面積約20m²)で行い、70個体はその中にランダムに配置されていた。

B. ママコナの繁殖成功に及ぼす訪花マルハナバチの影響

1. 送粉者

ママコナの送粉者を毎年観察し、調査地周辺で遭遇したマルハナバチの数を数えることによって調査地内のマルハナバチの個体数を推定した。

2. 形態的差異

2-1. マルハナバチのサイズ測定

ママコナに訪花するマルハナバチを捕獲し、CO₂で麻酔した後、以下の部位の測定を行った (Fig. 6)。(1) 中舌長；(2) 前基節長；(3) 頭長；(4) 頭幅；(5) 胸部背面長；(6) 胸部幅；(7) 腹部背面長；(8) 腹部；(9) 翅長；(10) 翅脈長 (median plateからradial cellのproximal endまでの距離)。これらの測定は1996年及び1997年に実施した。

2-2. マルハナバチの花粉付着位置

蛍光粉末染料を用いて、昆虫の外皮のどの部分に花粉が付着するかを観察した。爪楊枝を用いて個々の裂開している葯に染料を付着させ、その花に訪花したマルハナバチを訪花直後に捕獲し、ブラックライトを照射して蛍光粉末染料の付着部位を調べた。この観察は1995年8月に実施した。

3. マルハナバチの採餌行動

3-1. 採餌姿勢

マルハナバチの採餌姿勢を注意深く観察し、写真撮影した。

3-2. 採餌飛行パターン

マルハナバチの各採餌飛行を追跡し、a) 花序内の飛行；b) 枝間の飛行；c) 個体間またはより遠くへの飛行、の3つのカテゴリーに分類した (Fig. 7)。この調査は1997年8月に実施した。

また、1匹のマルハナバチが担当する植物の数を知らるため、マルハナバチの体についてた花粉の種の同定を行った。この調査は1997年に実施した。フクシン染料を含むグリセリンゼリーを用いてマルハナバチの体毛から花粉を採取し、それをスライドガラスの上に置き、カバーガラスで覆い、ライターでゼリーを溶かし、プレパラートを作成した。試料は、光学顕微鏡及び高精度デジタルマイクロスコープ（キーエンス社製）で観察し、調査地内に生育する種々の植物から採取した花粉と比較した。

3-3. マルハナバチの訪花頻度

ある1つの花が1日に何回、マルハナバチに訪花されているかを、調査地内で撮影したビデオテープに記録された訪花頻度から求めた。マルハナバチの採餌行動のビデオ撮影は1996年8月に、1回につき30分～100分ずつ、合計20回繰り返した。撮影画面から花の数と、それぞれの花の訪花頻度を計数した。

3-4. 花粉の運び出し（キャリアオーバー）

花粉の運び出し実験を行うため、1997年7月～8月に7箇所のコドラートを設置した（IR調査地：1㎡を3箇所、NH調査地：2㎡を4箇所）。毎朝、1～3コドラートを選び、個体数及び開花数を数え、開花している花の葯をすべて取り除いた。マルハナバチがコドラート内に入るときにマルハナバチの種を記録し、訪花順序を追跡し、訪花した花を順番に回収した。これらの花はFAAで固定した。実験室で花から翅蕊を取り出し、0.1%アニリンブルーの0.1MK₃PO₄溶液を1滴滴下した染色し、落射型蛍光顕微鏡下で柱頭に付着した花粉の数を数えた。

4. 受粉に及ぼすマルハナバチ種の効果

4-1. 雌的適応度

ママコナの雌的適応度を評価するため、4種のマルハナバチのいずれかによる1回訪花を受けた花ごとに、柱頭に付着した花粉数、珠孔に達した花粉管数、結果率、結実率及び種子重量を測定した。自家花粉の効果を明確にするため、除雄した花と、除雄しない花を用意した。

(1) 柱頭へ付着した花粉数

マルハナバチの1回訪花によって除雄した花の柱頭に付着した花粉数は、花粉運び出し実験

(上述の3-4.)の結果を使って求めた。無処理の花の柱頭に付着した花粉数は、除雄しないコドラートを上とは別に設置して、4種のマルハナバチのいずれかによる1回訪花を受けた花を採集し、アニリンブルー染色して柱頭に付着した花粉数を計数した。

(2) 花粉管伸長

予めつぼみに袋掛けを行い、開花するまでマルハナバチが訪花しないようにした。開花したら袋を外し、花の半数については除雄してマルハナバチの訪花を待った。マルハナバチが訪花したら、マルハナバチの種を記録し、他のマルハナバチが訪花しないように再度花に袋掛けを行った。24時間後に花を回収し、F A Aで固定した。アニリンブルー染色し、落射型蛍光顕微鏡を用いて花粉管伸長を観察した。この実験は1997年8月9日、8月24日、8月29日に実施した。

(3) 結実率及び種子重量

24時間後に花を回収せず結実するまでおいておく点を除き、手順は上の(2)と同じである。3~4週間後、熟した果実を回収し、成熟したさく果内の種子数を数えた。自家花粉の効果を確認するため、除雄した花と無処理の花を用意し、結果を比較できるようにした。この実験は、1996年の7月~8月、及び1997年の7月~8月に実施した。

ミヤママルハナバチ、トラマルハナバチ及びナガマルハナバチによる結実率は、成熟したさく果の種子数を数えることにより決めた。

3種のマルハナバチの訪花頻度と、それらのマルハナバチが訪花した花の結実率との間の関係については、1995年に調査した。この実験では、花は各マルハナバチ種の1回、2回、3回及び4回訪花を受けた後の結実率を測定した。

種子は、訪花マルハナバチ種、除雄の有無などの条件にしたがって分類した。1997年に種子重量を(精度0.1mg)測定した。

4-2. 雄的適応度

ママコナの雄的適応度を評価するため、各マルハナバチの1回、2回、3回及び4回の訪花によって持ち出される花粉数を調査した。この実験は1995年に行った。つぼみは開花するまで袋掛けしておいた。マルハナバチが訪花したとき、薬を回収し、サンプル管に保管した。実験室において、超音波洗浄器を用いて花粉を薬から70%エタノール中に分散させ、パーティクルカウンター(Model Z コールターカウンター)を用いて花粉数を計数した。コントロールとして、つぼみからサンプリングした薬の中に入っている花粉の全数を測定した。

[4] 結 果

A. ママコナの生態的特徴

1. 形態的特徴

1-1. 花サイズ測定

ママコナの花のサイズをTable 2 に示した。花冠長、花筒長、雄蕊長、及び雌蕊長は、それぞれ 17.7 ± 1.2 mm、 10.5 ± 0.9 mm、 14.1 ± 1.2 mm及び 16.9 ± 1.3 mmであった（平均 \pm S. D.、 $n=200$ ）。この3年間に、花サイズに有意な変化は認められなかった。

2. フェノロジー（ママコナの季節的变化）

2-1. ママコナの成長

(1) 個体の成長の追跡調査

ママコナの個体成長のようすをFig. 8 に示した。ママコナは5月に実生が始め、7月中旬に開花が始まる。ママコナは栄養期ですでに4個の節があり、各節から2本の側枝を出していた。植物の高さはロジスティック曲線にしたがって増加した。

(2) 個体の測定

植物高さ、地際の茎直径、各個体の全葉面積、葉数、花序数、測定時の開花数及び各部位の乾燥重量は、時間とともに増加した（Fig. 9）。開花期の最盛期である8月15日には、もっとも小さい個体ともっとも高い個体の差が非常に大きかったため、このときの分散は非常に大きかった。

成長中の各器官への乾燥重量の分配をFig. 10(a)に示す。植物の個体重量は栄養期に徐々に増加し、繁殖期の始めに急速に増加した後、繁殖期の終わりに増加が止まった。栄養期においては、主に基部と葉部が成長した。繁殖初期においては、茎が急速に成長し、開花が始まった。開花までの期間には、根部の重量も徐々に増加した。開花が始まると、植物の草丈の成長は止まった。開花期の最後には、葉は脱落するため葉部の重量が減少し、花、さく果、種子及び茎を含む花序の重量が増加した。

植物の乾燥重量の配分をFig. 10(b)に示す。ママコナの一生を通じて、重量の40%は絶えず茎に割り当てられた。栄養期には、重量の50%が葉に割り当てられた。開花期の中期には、20%が花序に割り当てられた。根への割り当ては、実生期には10%だったのを除き、一生を通じて約7%で一定だった。

植物の乾燥重量は、高さ \times (茎直径)²の値との間に良い相関を示した（Fig. 7、相関係数 $R^2=0.92$ ； $P<0.0001$ 、 $n=155$ ）。植物の高さと茎の直径を測定することにより、この回帰方程式を用いて植物のバイオマスを見積ることができる。

花序数と植物の高さにはよい相関がある ($R^2=0.59$, $P<0.0001$, $n=155$)。この結果は、背の高い個体ほど花序が多いという観察結果と一致する。開花期には、花序の重量と植物の重量との間に良い相関が見られる ($R^2=0.83$, $P<0.0001$, $n=155$)。大きな個体はより多くの花をつける。繁殖器官への資源配分を推定するためには、この関係を用いることができる。回帰式とグラフをFig. 11に示した。

2-2. 生存個体数の変化

生存個体数の変化をFig. 12に示した。a) は3箇所のコドラート (3 m^2) の全個体数、b) はサブコドラート (0.25 m^2) の生存個体数を表わしている。各コドラートの存在密度は7個体/ 0.25 m^2 (28個/ m^2) ~143個体/ 0.25 m^2 (572個/ m^2) であった。

初期の段階では、個体の枯死率が非常に高かった。この期間に減少した個体数は約4個体/ m^2 ・日であった。栄養期の7月初めまでは生存数が減少しなかった。花序が出始めると、個体の枯死率が再び増え始めた。1日に1.3個体/ m^2 が枯死した。

生存個体の減少は、個体の初期密度に依存していた (Fig. 12 b) 及びFig. 13)。実生段階で 0.25 m^2 あたり140を超える個体が存在した高密度個体群では、最初の1週間に20%が枯死した。繁殖期には1.2個体/ m^2 が死滅し、9月中旬まで生き残った個体は初期個体群の30% (40個体) にすぎなかった。存在密度が20~40個体の個体群では、実生段階に10%が死滅し、生存個体数は繁殖期には0.1個体/ m^2 ・日だけわずかに減少し、開花期の終わりまで50%が生き残った。生存密度が10個体/ 0.25 m^2 以下の個体群では、開花期の終わりまで個体数が維持された。以上のことから、ママコナの生存度は個体群の初期密度に大きく依存することがわかった。

2-3. 花の開花期間

通常、2個の花が毎朝開花する (1個のこともある)。花の開花期間をFig. 14に示した。花の寿命は 7 ± 1 日である ($n=20$)。2個の白色突起部の色は4日目にはピンクがかった紫色に変化した。雄蕊4本とも葯は開花と同時に開裂していた。

2-4. 柱頭の受容性

柱頭は、開花前には受容性がなかった。つばみの柱頭に花粉が付着した場合であっても、花粉管は発芽しなかった。朝に開いたばかりの花の柱頭は、午前9時以前にはほとんど受容性がなかった。しかし、このような柱頭も、時間が経過し午前10時頃以降になると受容性を示すようになった。この段階の柱頭はすべてが受容性を示した ($n=5$)。柱頭の受容性は花が落ちるまで維持された。

2-5. 花蜜量測定

蜜量は $0.48 \pm 0.04\ \mu\text{ l}$ (範囲0.10~0.98, $n=45$)、糖濃度は $30 \pm 2\%$ であった。(1)式から求めた糖重量は $0.19 \pm 0.02\text{ mg}$ であった。糖重量と蜜量との間には線形関係があり、このことは糖濃度が一定であることを意味している。

蜜量は花齡とともに増加した (Fig. 15)。つぼみには蜜はなかったが、4日目まで蜜量がわず
かずつ増加した。蜜は4日目まで絶えず分泌されていた。

3. 繁殖生態

3-1. 交配様式 (ハンドポリネーション実験)

袋掛けを行って送粉者を排除することにより、ママコナの種子は生産されなくなった。自由訪
花の平均結実率は42%であった。1996年に強制的に自家受粉及び他家受粉をおこなったとき、マ
マコナは種子を結実させたが、自家受粉の結実率は10%で、他家受粉の結実率17%より低かった
(Table 3-1)。しかし、自家受粉によって受精した種子の数は、他家受粉の場合よりいつも低
いとは限らなかった (1995年及び1997年)。一方、自家受粉によって成熟した種子重量は平均し
て約2.4mgで、他家受粉による種子重量は約4.2mgであった。他家受粉を行ってから24時間後に珠
孔に達した花粉管の数は、自家受粉させた柱頭よりも多かった (Table 3-2)。

3-2. 野外における柱頭への花粉付着

調査地では、ランダムに採集した花のすべての柱頭 ($n=25$) に平均約50個の花粉が送粉され
ていた。開花した花はほぼすべて受粉している可能性が高い。

3-3. 結果率と結実率 (位置効果)

自由訪花 (自然状態) におけるママコナの結果率、結実率及びS/O比 (成熟種子数/全胚珠
数、「方法」のA. 3-3参照) は、平均でそれぞれ59%、31%、18%であった。

最初に開花した花はより多くの種子を生産する傾向があった (ANOVA, $P < 0.0001$)。
Fig. 16に示すように、最初に開いた花のS/O比は平均23%であった。結実率は徐々に低下し、
9番目の位置では14%まで減少した。10番目では結実率が著しく増加し、これ以降、種子数は変
動していた。

枝間の平均S/O比には、互いに顕著な傾向はなかった ($P = 0.267$)。

3-4. 種子重量

自然状態における種子重量は1.4mg~13.0mgであり、平均重量は 4.4 ± 3.2 (S.D.) mgであった。
ヒストグラムをFig. 17に示した。

3-5. 資源制限 (リソースリミテーション)

つぼみを切除することによって花数が減少したとき、結果率は増加したが、結実率は、残った
花数が非常に少ない場合を除いて一定のままであった (Fig. 18)。1つの側枝に2個の花を残し
たときの結果率は89%であったが (Fig. 5及びFig. 18b)、側枝に残す花数を増やすに従い、
結果率は徐々に低下し、側枝の花をすべて残したときには結果率が45%まで低下した (Fig. 5及
びFig. 18f)。花の数を2個から4個に増やしたとき、結実率は52%から37%に減少したが、
その後結実率は一定になった。

すべての側枝を切除した場合には (Fig. 5 g))、花の総数が平均で16個まで減少した。これは b))、すなわち各側枝に花を2個残した場合と花数の総数としてはほぼ同じであるが、結果率及び結実率は b)) の場合ほどには増加しなかった。

処理 h)) は、主軸に花を点を除いて f)) と同じ条件である。f)) の場合より花数は多かったが、結果率及び結実率は f)) の場合より高かった。全個体の結果率 (55%) と比較して、花が4個だけ残された主軸の結実率は有意に高かった (84%、Fisher's PLSD、 $P < 0.0002$)。

自由訪花における平均 S/O 比は、せいぜい18%であった。切除処理を行うことにより、個体は資源が不十分な場合には拒絶したと考えられる胚珠を成熟させたようで、各側枝の花数を2個まで減らした場合、S/O 比は46%まで上昇した。それでも残りの54%は成熟しないままであった。

自由訪花させた花の平均種子重量は 4.4 ± 3.2 mg、範囲1.4 mg ~ 13.0 mg に比べ、このような条件下では、平均種子重量は 7.5 ± 1.9 mg まで増加し、範囲は2.9 mg ~ 10.8 mg であった (Fig. 19b))。すなわち、花切除処理を行った個体の平均種子重量は、コントロールよりも大きかった。

B. ママコナの繁殖成功に及ぼす訪花マルハナバチの影響

1. 送粉者

調査地では、ママコナには5種類のマルハナバチが訪花している。すなわち、ナガマルハナバチ (*Bombus consobrinus wittenburgi* Vogt)、トラマルハナバチ (*Bombus diversus* Smith)、ミヤママルハナバチ (*Bombus honshuensis* Tkalcu)、ヒメマルハナバチ (*Bombus beaticola beaticola* Tkalcu (1995年のみ))及びオオマルハナバチ (*Bombus hypocritra* Pérez)である。これらのマルハナバチは大きさ及び採餌行動が異なっていた。国内で最も長い口吻を持つ (約12~13mm) ナガマルハナバチは、日本中部の高山帯に分布し、調査地内でごく普通に見られた。上記の5種類のマルハナバチの中で口吻が2番目に長い (約8~12mm) トラマルハナバチは、温帯地域に幅広く分布し、本州で頻繁に見ることができる。口吻が短い (約6~8mm) ミヤママルハナバチは主に寒冷地域に分布し、日本の固有種である。これら3種のマルハナバチが調査地のママコナの主たる訪花昆虫であった。口吻が2番目に短い (約5~6mm) ヒメマルハナバチはこの5種類の中で最も小型であり、本州の高山帯に分布する。犬切峠では1995年にたまたま見かけただけであった。オオマルハナバチは、この5種の中で口吻が最も短い (約3~5mm)。この種は日本の低地から高地まで広く分布している。オオマルハナバチは口吻が短く、花冠部から蜜を吸うことができないため、種々の花で盗蜜を行うことが知られている。彼らは、花筒基部付近に穴を開けて盗蜜することもあるが (1996年のみ観察された)、ママコナには花粉を収集しに訪花していた。

他にもママコナには、ハナアブ、アリ、チョウなどの昆虫が訪花していた。ハナアブは花粉を収集していたが、その訪花頻度はマルハナバチよりかなり低かった。アリは茎を上り下りし、葉

の上を歩き来していた。ママコナ属の種子はアリ散布 (myrmecochorous) されている言われている (Pennel 1935)。ママコナの全生涯適応度を推定するには、アリの行動を考慮に入れる必要はあるが、アリは送粉者ではないので、今回の研究の対象外とした。チョウは長い口吻を用いて花蜜を収集しに訪花していたが、チョウの体は葯や柱頭に触れない (Kojima and Hori 1994)。調査地において、チョウのママコナへの訪花頻度は非常に低く、1977年8月末に目撃した程度であった。

調査地周辺のマルハナバチの個体数をFig. 20に示す。マルハナバチ種の構成比は年ごと、季節ごとに違いがあった。調査地の最優勢種はナガマルハナバチであった。1996年は、トラマルハナバチは少なかった。1997年には、トラマルハナバチの個体数が増加したが、ミヤマルハナバチの個体数は顕著に減少した。1997年8月に観測したマルハナバチ種のママコナへの訪花頻度は、ナガマルハナバチ：トラマルハナバチ：ミヤマルハナバチ：オオマルハナバチ=48%：38%：6%：8%であった。

2. 形態的差異

2-1. マルハナバチのサイズ測定

以下の部位の測定値を表4に示す。(1) 中舌長；(2) 前基節長；(3) 頭長；(4) 頭幅長；(5) 胸部背面長；(6) 胸部幅；(7) 腹部背面長；(8) 腹部幅；(9) 翅長；(10) 翅脈長。表5には、7月～8月の間に調査地内の別の花に訪れたマルハナバチの各部位のサイズを示した (鈴木和雄教授の未発表データをまとめた)。

ナガマルハナバチ、トラマルハナバチ及びミヤマルハナバチの平均中舌長は、それぞれ12.4 mm、9.6mm、6.7mmであった。マルハナバチのサイズには、年度または訪花する花による違いは見られなかった。1995年に測定した前基節長は、他の年のものより短かった。これは、測定個所が他の年と違ったためである。

2-2. マルハナバチの花粉付着位置

ママコナを訪花したマルハナバチの体のどの部分に蛍光粉末染料が付着したかをFig. 21に示した。蛍光粉末染料は、ナガマルハナバチでは頭盾部に、トラマルハナバチでは頭頂部に、ミヤマルハナバチでは前胸背板に付着していた。オオマルハナバチについてはデータが得られなかった。

3. マルハナバチの採餌行動

3-1. 採餌姿勢

マルハナバチの採餌姿勢をFig. 21に示す。主に花粉を集めるために訪花するナガマルハナバチ、トラマルハナバチ及びミヤマルハナバチは、背面を擦りつけるようにして訪花した (頭部・胸部による送粉)。マルハナバチはママコナの花に着くと、花冠の下唇弁を前脚でつかみ、頭部を

斜めに花冠筒部に差し込む。この過程で柱頭に接触する。花蜜を吸うときには、上唇弁の側面を押し開けるため、葯を閉じていた雄蕊通しの圧力を開放し、ハチの頭部及び胸部に花粉が落下する。この採餌様式は、マルハナバチがシオガマグク (Faegri and van der Pijl, 1979; Macior, 1968; Proctor et al., 1996)、Rhinanthus及びママコナ (Kwak, 1979) のように唇状花冠を持つ花を訪花するときによく観察される。一方、口吻が短く、通常花粉を収集するためにママコナを訪花するオオマルハナバチは、前脚で花冠部の側面を、中脚で上唇弁の頂部をつかみ、口吻または下顎を花冠部に横から差し込んでいた。Kwakら (1979, 1988) によると口吻の短いマルハナバチは、腹部を擦りつけるように訪花する (腹部による送粉) というが、今回は確認できなかった。

3-2. 採餌飛行パターン

マルハナバチの採餌飛行は種によって異なっていた (Fig. 22)。口吻長の短い (約6.7mm) ミヤママルハナバチは主に同じ花序内を移動して採餌していた (ミヤママルハナバチの全採餌行動中の50%がこの移動)。中程度 (約9.6mm) のトラマルハナバチと、最も長い (約12.4mm) ナガマルハナバチは、同一花序内移動 (約40%) だけでなく、枝間移動して採餌していた (40%)。最も短い (約4.6mm) オオマルハナバチは枝間 (45%) または個体間移動 (25%) しながら花粉を収集していた。

マルハナバチの体に付着していた花粉の種類を表6にまとめた。ママコナを訪花するマルハナバチはほとんどがママコナの花粉 (約15 μ m) の他により小さな花粉 (< 5 μ m) を付着させていた。この花粉は、同時期に開花していた他の草本植物の花粉と対照しても同定することができなかった。トラマルハナバチ及びナガマルハナバチは、ヤマホタルブクロやオオバギボウシの花粉を運んでいることがあった。ミヤママルハナバチの体には、タイアザミとヒメトラノオの花粉が付着していた。

3-3. マルハナバチの訪花頻度

ママコナのひとつの花は、1時間に0.5回~4回の訪花を受けた。マルハナバチは午前6時頃から午後4時頃までママコナを訪花していたため、マルハナバチは1日に約10時間働いていたと仮定することができる。したがって、ママコナは1日に少なくとも5回、多いときには最大40回マルハナバチを訪花されていた、と推定できる。

A. 3-2から、ランダムに収集したママコナの柱頭に付着していた花粉数は平均50粒 ($n = 25$, 0粒のものはなかった) であった。従って、ほとんどすべての柱頭にマルハナバチが訪れていたと考えられる。

3-4. 花粉の運び出し (キャリアオーバー)

マルハナバチが、1回の訪花飛行で柱頭に付着させる花粉数は、訪花順序とは無相関で増加したり減少したり変動していた。典型的な例をFig. 23に示した。

4. 受粉に及ぼすマルハナバチ種の効果

4-1. 雌的適応度

1) 柱頭に付着した花粉数の比較

マルハナバチが1回訪花することによってママコナの柱頭に付着する花粉の平均個数をFig. 24に示した。除雄した花にミヤママルハナバチが1回訪花した後、柱頭に付着した花粉数は10個以下であったが、除雄しない花の場合には約60個であった。トラマルハナバチまたはナガマルハナバチでは、除雄した花の柱頭には平均約20個の花粉が付着していた。この2種のマルハナバチは、ミヤママルハナバチの2倍の他家花粉を運んでいた。除雄していない花にトラマルハナバチが1回訪花すると、柱頭には約35個の花粉が付着し、ナガマルハナバチの場合には、約60個の花粉が付着していた。オオマルハナバチの場合には、除雄の有無に関わりなく約10個の花粉が付着していた。

2) 花粉管伸長の比較

柱頭に付着した花粉数と珠孔に到達した花粉管伸長数の関係をFig. 26に示す。珠孔に到達した花粉管伸長数は、マルハナバチが自家花粉と他家花粉を送粉するときよりも、他家花粉のみを送粉したときの方が多かった。

それぞれのマルハナバチ種について、珠孔に到達した花粉管伸長数と柱頭に付着した花粉数の比(花粉管伸長率)をFig. 27 a)に示した。この比はマルハナバチ種による違いがあり、トラマルハナバチが他の種に比べて有意に高かった。また、マルハナバチが他家花粉+自家花粉を送粉したとき(すなわち無処理の花を訪花したとき)よりも明らかに高かった(Fig. 27 b))。トラマルハナバチ及びナガマルハナバチが除雄した花を訪花した場合には、花粉管伸長率が大きくなった。一方、オオマルハナバチ及びミヤママルハナバチが除雄した花を訪花した場合にはこの値は変化しなかった。

3) 結実率と種子重量の比較

ミヤママルハナバチ、トラマルハナバチ及びナガマルハナバチによる1回訪花の結実率は、それぞれ37~42%、19~32%、15~19%であった(Table 7)。除雄した花へ1回訪花した場合の結実率は、それぞれ45%、50~56%、39~50%であった。

さく果内の平均種子数をFig. 28に示す。ミヤママルハナバチ、トラマルハナバチ及びナガマルハナバチの1回訪花による平均種子数は、それぞれ 1.7 ± 1.1 個、 1.9 ± 1.3 個、 1.1 ± 1.1 個であった。ナガマルハナバチとトラマルハナバチの間の差、並びにナガマルハナバチとミヤママルハナバチの間の差は有意であった(Fisher's PLSD: $p = 0.0045$, $p = 0.0043$)。マルハナバチ種に関わらず、無処理の花を訪花した場合の方が、除雄した花よりも結実種子数が有意に低かった(Fig. 28 b)、 $p < 0.0001$)。特にナガマルハナバチ及びトラマルハナバチは顕著に上記の傾向を示した。しかし、ミヤママルハナバチについては、無処理の花と除雄した花の差は

顕著ではなかった (Fig. 28 c))。

どのマルハナバチ種の場合には、1回訪花の結実率は多回訪花の結実率よりかなり低かった。2回訪花以上の場合には、マルハナバチ種によらず結実率が45~55%まで上昇した (Fig. 29)。

種子重量は送粉された花粉の質によって差があった (Fig. 30 a)、Fig. 30 b))。他家花粉を受粉してできた種子 (すなわち除雄した花の種子) の平均種子重量は、他家+自家花粉を受粉してできた種子 (すなわち除雄しない花の種子) より有意に重かった。種子重量には、送粉したマルハナバチの種によっても違いが見られた (Fig. 30 c))。ミヤママルハナバチの1回訪花によって作られた種子の重量は、平均で 1.5 ± 1.0 mgであった。また、トラマルハナバチの場合には 2.4 ± 0.7 mgであった。他家花粉のみを受粉したときには、種子重量がトラマルハナバチの場合には 3.9 ± 1.2 mg、ナガマルハナバチの場合には 3.3 ± 1.2 mgにまで増加した。コントロールの平均種子重量は 4.4 ± 3.2 mgであった。

4-2. 雄的適応度

マルハナバチによって運び出される花粉数を推定するため、葯の中に残った花粉数を数えた。マルハナバチの訪花頻度と残存花粉数との関係をFig. 31に示す。花粉数は訪花回数が増えるにつれて顕著に減少した。どのマルハナバチの場合にも、2回目の訪花でほとんどの花粉が運び出された。トラマルハナバチによって運び出された花粉の数は、他の2種類のマルハナバチによって運び出された花粉数よりも多かった。

[5] 考 察

1. ママコナの資源配分

1) 花序への資源配分

ママコナはマルハナバチ媒花なので、花への資源投資は大きいように考えられている。なぜなら、花序サイズ、花の大きさ、花の数などは送粉者をひきつけるために重要であるからだ (Campbell et al., 1991; Thomson et al., 1982)。乾燥重量を測定してみると、ママコナは開花期に個体重量の約20%を花序器官に配分していた。これを他の一年生草本と比較すると、例えば *Fagopyrum* は花期に花や種子などの繁殖器官へ個体重の20–60%配分している (Iwaki, 1956)。すなわち他の一年生草本と比べ特に多くの資源を繁殖器官に配分しているわけではないようである。(ママコナの花は開花期に容積的には大きく見えても乾燥重量になると大変軽く、花はほとんど水分で構成されていることがわかる。)

2) 葉や根への配分

ママコナは半寄生植物なので、葉部や根部は必ずしも大きい必要はない。実際は、栄養期には個体重量の50%葉部へ投資していたが、開花の最盛期には30%に減少した。これを他の一年生草本と比較すると、例えばシロツメクサでは、40–50% (Simonis, 1941)、*Fagopyrum* では、40–60% (Iwaki, 1956) であり、ママコナはこれらとほとんど同程度であることがわかる。

一方、根部へは実生時期には10%配分し、栄養期及び繁殖期には7%配分していた (Fig. 10 b) の6月13日～9月3日)。シロツメクサは資源の30–40%を配分している (Simonis, 1941) が、*Fagopyrum* はその生涯を通じて10%未満の資源しか配分していない (Iwaki, 1973)。また、ツリフネソウは約10%、ミゾソバでは6–18%を配分している (Shimamura, 1996)。ママコナの資源配分率は一般の一年生植物の平均値よりわずかに少ないとはいえ、ほぼ同じ割合の資源を根に配分していると考えられる。

さまざまな植物の物質再生産 (経済性) を理解するため、 T/R 比 (空中器官の乾重量/地中器官の乾重量) がしばしば用いられる。ママコナの T/R 比は9 (実生期) ~13 (栄養期及び繁殖期) である。この値は一年生植物としては普通の値である。ママコナは半寄生植物ではあるが、その配分システムは非寄生性一年生植物とほぼ同じであった。

2. 繁殖様式

ママコナは送粉者を排除したときには種子を生産できなかった。このことは、柱頭と葯が空間的に十分に離れており、結実のために送粉者が必要であることを意味している。

ママコナは自家和合性がある。自家受粉によっても種子生産するが、他家受粉を好む傾向がある。野外では対生する2個の花が同じ日に開花し、各4個ずつ葯が同時に裂開するので、常に隣花受粉

する可能性がある。従って、自己和合性を持つことは、より多くの種子を生産するために有利であると考えられる。

人の手で強制受粉を行った花の結実率は、常にコントロールより低かった (Table 3-1)。結実が少ない理由を明らかにするため、強制受粉を行った花とマルハナバチが訪花した花の柱頭を、走査型電子顕微鏡を用いて観察した (Fig. 25)。強制受粉により、多数の花粉を柱頭につけたが、観察された花粉はわずかであった。一方、マルハナバチによって送粉された花では、乳状突起 (papillae) の間に多数の花粉が入り込んでいた。このことは、強制受粉がうまく作用しなかったことを示唆している。

一方、自家受粉の場合の種子重量及び花粉管伸長は、他家受粉の場合より常に低かった (Table 3-2)。したがって、ママコナは他家受粉を好む傾向があると考えられる。

3. 開花順序と結実率の関係

S/O比は開花順序に従って減少する傾向があることが明らかになった (Fig. 16)。環境的要因及びママコナに固有の要因として、次のものが挙げられる。

環境要因：(1) 送粉者の訪花頻度；(2) 他家受粉の機会

固有要因：(3) 開花順序；(4) 花の位置

(1) 送粉者の訪花頻度

調査地では、開花初期にはマルハナバチの数は少ない。最初に開花する2個の花は、その後に開花する花よりも多くの種子を生産していたので、この要因は排除できる。

(2) 他家受粉の機会

開花初期には1個体中の花数は少ないため、マルハナバチは個体から個体へ訪花し、他家受粉の可能性は高いかもしれない。枝ごとに開花の時期がずれるため、側枝の場所によって隣花受粉の機会が異なり、S/O比が異なる結果が予想されるが今回の結果からは、そのような傾向はなかった。この要因は今のところ排除することはできない。

(3) 開花順序

最初に開いた花がより多くの種子つけるという考えを確かめるには、別の実験が必要である。下のほうのつぼみを切除し、最初に開花する位置をもっと高い位置に変え、これによって結実率が増加すれば、ママコナにとって「最初に開花する花」が重要だと言える。人為的操作することによって補償的に結実率が増加することも十分考えられる。もし結実率が増加しなかったならば、「花の位置」が重要であることになる。

(4) 花の位置

ママコナは下の位置の花により多くの資源を配分する傾向があるという考えを確認するには、上で述べたのと同様の実験が必要である。

Fig. 16では、10番目の位置の種子数が有意に多い。この位置は特別な位置ではなく、各枝の先端でもない。この原因は不明である。

4. 花粉制限

ママコナの花は、1日に少なくとも5回訪花されていたし、ランダムサンプリングした花の柱頭には平均50個 ($n=25$) の花粉が付着していた。従って、ほとんどすべての花がマルハナバチによって訪花されたと考えられる。

花粉制限があるかどうかを確認するため、多くの研究者が自然訪花された柱頭へ更にハンドポリネーションすることを提案している。花粉制限があるとすれば、ハンドポリネーションを行うことで結実率が増加するはずである。しかしママコナは、ハンドポリネーションすることによって結実率は増加しなかった。

従って、自然状態の結果から、この調査地には花粉制限はなかったと結論づけた。

5. 開花後の資源配分

この調査地では花粉制限はないが、全ての花が結果し、全ての胚珠が熟して種子になるわけではなかった。自然状態のママコナの結果率、結実率、S/O比はそれぞれ、せいぜい59%、31%、18%であった。

すなわち自然状態では、41%の花が結果しなかった。これらの花は過剰な花と考えられる。多くの植物が余分な花を咲かせている。余分な花を咲かせる理由は多くの研究者によって議論されてきた。彼らは以下のような仮説を提示し、検証実験を行っている。(1) 雄的機能仮説、(2) 資源待望仮説、(3) リザーブ仮説、(4) 選択的中絶仮説、(5) 果実の選択的中絶仮説。最近になって、花の雄的機能について研究する研究者が増え(1)の仮説を支持する人が多くなった。

我々の調査地で、もしも十分な資源があったら（これは切除実験の最も過酷な条件であった、各枝に2つの花しか残さなかった場合のように）、結果率、結実率、S/O比は89%、52%、46%位までは増加するであろう。それでも胚珠の54%は熟せないわけだが、結果率は約90%まで増加することになる。従って条件が良ければ、ママコナはさく果のすべてを成熟させる傾向はあった。また、切除処理を施した個体の種子は、無処理の個体の種子より重かった (Fig. 19)。これらの結果は、資源が十分ならば花の雌的適応度が増大することを示している。従って、繁殖成功するためにママコナがとる戦略は、種子生産数の増加よりも、むしろできるだけ多くの「さく果」を生産することであると結論づけることができる。この点で筆者は(4)の選択的中絶仮説を支持する。

主軸と側枝とでは、結果率に顕著な差があった (Fig. 18のh) 及びh) main)。主軸の花を残し側枝を全て切除した場合には、花数は総計で21個（全花数の16%、Fig. 18g)）で、結果率は65%であった。この値は側枝の花を調整して全花数の12%を残したときの結果率90%には達しなかった。この結果から、花序はそれぞれ独立に収支を合わせていたと考えられる。切除後に個体に残存した

花に均等に資源配分するのではなく、各花序ごとに、その花序の花について余分な資源を配分していると考えられる。この結果は、損傷を与えた後の*M. pratense*の補償応答に関するLehtila (1995)の結果と一致する。

切除処理することは種子生産を増大させる可能性がある。しかし、主軸を切除しても種子生産はコントロールとほぼ同じで、増加しなかった (Fig. 18 f))。このことから切除処理によって種子生産が増大しなかったと考えられる。しかし、より多くの花を除去した場合は、個体の補償応答を増大させる可能性があり、切除処理の効果を無視することはできない。

更に、3節で述べた「位置効果」の影響も考えられる。花序内で早く開花した花は、遅く開花した花よりS/O比が高かった (最初が平均23%、6番目では15%) が、今回の切除実験では、早い段階に開花する花から順番に花を残していたために、残された花の結実率が高くなった可能性も否定できない。この効果を取り除くには、今後、切除する花の位置を考慮して、実験系を組まなければならない。

6. 花の形態とハチのサイズの対応

雄蕊長とマルハナバチの口吻長の対応をFig. 32に示した。蛍光染料粉末実験から、ミヤママルハナバチは中舌と前基節の両方を伸ばして吸蜜していることが明らかになった。前基節を伸ばすには余分なエネルギーを必要とするため、マルハナバチは前基節をめたに使用しないと言われている (Harder, 1982)。実際、十分に口吻長が長いトラマルハナバチ及びナガマルハナバチは前基節を伸ばさずに吸蜜していた。しかし、ミヤママルハナバチは、中舌だけでは吸蜜できないため、前基節を伸ばさなければならなかった。

花構造の形態とマルハナバチの口吻長との対応については、多くの研究がある (Inouye, 1978, 1980; Suzuki, 1992; Kato, 1988)。また、ママコナの花の構造は、体格及び口吻長の異なるさまざまなマルハナバチに適応することができることが明らかになっている (Kojima & Hori, 1994)。また、本研究において、形態的一致が結実率を増加させるための重要な要因のひとつであることが明らかになった。

7. マルハナバチの体に付着した花粉量

ママコナに訪花するマルハナバチの体には、主にママコナの花粉が付着していたが、他の花粉も付着していた。マルハナバチの体に付着していたママコナより小さい花粉は木本の花粉かもしれない。しかし、ママコナの柱頭にはママコナ以外の花粉が付着しているのを観察したことはない (観察数600試料以上)。一方、ママコナと同時期に同じ場所で開花し、トラマルハナバチ及びナガマルハナバチが訪花しているオオバギボウシの柱頭には、タイアザミなどのオオバギボウシの花粉よりも小さい花粉が付着していた。オオバギボウシの花は開口部が大きいのにに対し、ママコナの花は筒状で開口部が狭いため、ママコナを訪花したマルハナバチ、オオバギボウシを訪花したときの

ように体全体を花冠に入れることができない。すなわち、ママコナの花は異種花粉の付着を防止するのに有効な構造を有しているといえる。

8. 柱頭に付着した花粉

マルハナバチは、除雄していない花を訪れたときの方が、除雄した花を訪れたときより多くの花粉を柱頭に付着させた (B. 4-1)。除雄した花を訪花したとき、マルハナバチは隣花花粉を含む他家受粉を送粉した。除雄していない花を訪花したときには、マルハナバチは自家花粉と他家花粉を送粉した。マルハナバチは頭部を花の中に入れるときに他家花粉を柱頭に付着させ、花から離れるときに自家花粉を柱頭に付着させると言われている (Kwak, 1988)。このため、自家受粉はマルハナバチが花から離れるときに起こる。

自家花粉の量は、無処理の花の柱頭に付着した花粉量から除雄した花の柱頭に付着した花粉数を差し引くことで推定することができる (Fig. 24)。すなわち、この数値が大きければ大きいほど柱頭に付着した自家花粉数が多いことになる。ミヤママルハナバチは、この値が4種のマルハナバチ中で最大で、主として自家花粉を柱頭に付着させていたことが明らかになった。

9. 花粉管伸長

柱頭に付着した花粉数と珠孔に到達した花粉管数との比は、マルハナバチの種類及び花粉の質 (他家+自家花粉か、自家花粉のみか) によって異なった (Fig. 27)。十分な量の花粉がすでに柱頭に付着していた場合には、自家花粉のような余分な花粉は受粉に用いられない可能性がある。

トラマルハナバチ及びナガマルハナバチは、ママコナの花に入るときに多数の他家花粉を柱頭に付着させることができ、それによって花粉管伸長率を高めることができると考えられる。一方、ミヤママルハナバチはママコナの花に入るときに多くの他家花粉を付着させることができないが、花を離れるときに自家花粉を付着させていた。ミヤママルハナバチの送粉する花粉は主として自家花粉で、花粉管伸長率が非常に小さかった。オオマルハナバチは柱頭に付着させる花粉数は多くなかったが、彼ら特有の採餌姿勢でいつでも他家花粉を送粉するため、花粉管伸長率は除雄の有無に関係なく一定だった。

10. 結実率と種子重量

1回訪花の結実率は、ミヤママルハナバチが37~42%、トラマルハナバチが19~32%、ナガマルハナバチが15~19%であった。除雄した花に1回訪花したときには、結実率がそれぞれ45%、50~56%、30~50%に上昇した (Table 7)。他家花粉によって結実した種子の平均重量は、他家+自家花粉による種子よりも有意に重かった (Fig. 30)。このことは、自家花粉は繁殖成功に多大な貢献をしない可能性があることを意味している。

しかし、さく果内の種子数にはマルハナバチ種による違いがあり、ミヤママルハナバチでは

1.7±1.1個、トラマルハナバチでは1.9±1.3個、ナガマルハナバチでは1.1±1.1個であった。ミヤママルハナバチの訪花によって生産された種子数は、ナガマルハナバチの訪花より有意に多かった(3年間の実験結果より、Table 7)。ミヤママルハナバチは主として自家花粉を送粉していたが結実率は高かった。しかし、生産した種子重量は軽かった。これらの結果を考察すると、ミヤママルハナバチが送粉したときの花粉の質に大きな差がなかったことが原因として考えられる。ミヤママルハナバチはその採餌行動からも隣花花粉を運ぶことが多く、自家花粉を送粉しやすい。そのため、花粉管伸長率はそれほど高くなかった (Fig. 22)。しかし、ママコナは他家花粉が十分に供給されない場合にも、当年中に種子を残すために、その結実率を上げるという戦略を採ったと考えられる。ママコナは、繁殖成功のために、限られた資源をより多くの種子を生産することに配分していると考えられる(種子数と種子重量にはトレードオフの関係がある)。

マルハナバチの1回訪花によって生産された種子は、常にコントロールより軽かった。これは訪花頻度に起因すると思われる。種子はマルハナバチの1回訪花から得られたものだが、自然状態では、花は何回も訪花されているのが普通である。多回訪花によって結実率が上昇することをFig. 29に示した。多回訪花は送粉を確実なものとして、加えてより優れた花粉を選ぶ機会も与えらる。

[6] 結 論

ママコナの繁殖成功にはマルハナバチ種による違いがあるのだろうか？

マルハナバチ種によって柱頭への花粉の付着に違いがあることが明らかになった。除雄実験から、マルハナバチによって運ばれる花粉の質は、マルハナバチ種間で違いがあった。

ミヤママルハナバチがつけた花粉のほとんどは自家花粉であった。ナガマルハナバチがつけた花粉の3分の2は自家花粉であった。トラマルハナバチがつけた花粉の半分以上は他家花粉であった。オオマルハナバチがつけた花粉はほとんどが他家花粉であった。

交配実験から、ママコナは自家花粉からも種子を生産することができるが、他家花粉を好んで受け取る性質があった。他家花粉により生産された種子の重量は、より重くなる傾向があった。

マルハナバチの訪花による種子生産でも同じ傾向が見られた。ミヤママルハナバチから花粉を受け取った花の種子は、他のマルハナバチ種から花粉を受け取った花の種子よりかなり軽かった。これは、ミヤママルハナバチは同一花序内をより頻繁に移動し、他の種よりも多くの自家花粉を運んだためである。しかし、ママコナはミヤママルハナバチから花粉を受け取ったとき、より多くの種子を生産した。

ママコナに最も頻繁に訪れるマルハナバチ種はナガマルハナバチであった。ナガマルハナバチは花筒に頭部を入れるとき、花から離れるときに花粉を体に付着させる。しかし、ナガマルハナバチによってつけられた花粉数には大きなばらつきがあった。ナガマルハナバチは他家花粉も自家花粉も送粉する。種子数は少なかったが、種子重量はトラマルハナバチの訪花によってできた種子と同様に重かった。

ママコナにとって最も効率的なマルハナバチはトラマルハナバチであった。トラマルハナバチは他家花粉を付着させる傾向があった。トラマルハナバチは、花筒に頭部を入れるときに主に送粉していた。花粉管伸長率は4種のマルハナバチの中で最も高かった。トラマルハナバチが訪花した花はより多くの種子を生産し、種子重量も最も重かった。さらに、トラマルハナバチは、他の種よりも多くの花粉を花から運び出していた。

オオマルハナバチは花粉収集しに訪花していたが、ママコナの柱頭に付着させる花粉は多くなかった。オオマルハナバチの採餌姿勢は他のマルハナバチ種とは異なり、訪花頻度も一定していなかったため、有効な送粉者ではないと思っていた。その採餌行動が気まぐれだったため、送粉者としての有効性を推定するために必要なデータを得ることができなかった。しかし、オオマルハナバチは定期的に訪花しないとしても、訪花すれば除雄の有無によらず一定量の他家花粉を柱頭に付着させることが明らかになった。更に、オオマルハナバチは花筒の中に入らないため、柱頭に自家花粉を付着させる可能性が低いことがわかった。以上から、オオマルハナバチは繰り返し訪花する良い

送粉者ではないが、効率的な送粉者ということではできらるであらう。

ママコナは一年生草本であるため、種子数が繁殖成功に重要な場合があることが予想できる。そのため、ママコナは自家花粉を受け取ったときにより多くの種子を生産する。他家花粉を受け取ったときには、ひとつひとつの種子の重量を増加させる。これがママコナの繁殖戦略であると考えられる。

提示された質問に対する答えはイエスである。花粉の質は、結実率及び種子重量を増加させるために最も重要な要因の一つである。送粉者の採餌行動は同じように見えるが、マルハナバチの訪花がママコナの繁殖成功に及ぼす効果は、マルハナバチの種によって異なることが明らかとなった。

〔7〕 謝 辞

本研究は鈴木和雄先生がとうきゅう環境浄化財団から経済的援助を受けて実施された研究の一部です。

本研究を実施するにあたり、以下の方々のお世話になりました。鈴木和雄先生にはフィールドワークの方法を一から教えていただいたほか、発想を呼び起こす大変有益な助言をいただきました。締切差し迫った中、夜を徹して原稿に目を通し、つたない英語を直していただいた邑田仁先生、関連論文をいつも快く提供していただいた可知直毅先生、ツシマママコナに関する情報を提供していただいた牧雅之先生、フィールドワークに同行し常に有益な助言を下さった鈴木準一郎先生の各氏に感謝の意を表します。また、山奥のフィールドワークに協力していただいた森学さん、堂園いくみさん、福田陽子さん、赤染雄太郎さん、嶋村良治さん、加藤雅子さん、渡部真友子さん、加賀屋美津子さん、三島美佐子さん、村上豊隆さん、羽鳥研二さん、高橋英嗣さん、上条唯志さん、式田絵美さん、武尾里美さん、越川滋行さん、綿井博一さん、島田薫さんに感謝します。皆様のご協力がなければ、この仕事は完成しませんでした。ありがとうございました。

[8] 引用文献

- Agren, J. (1988) Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus*. *Oecologia* 76: 175-183
- Bell, G. (1985) On the function of flowers. *Proc. R. Soc. Lond.* B224: 223-265
- Burd, M. (1994) Bateman's principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review* 60 (1): 83-139
- Burd, M. (1994) A probabilistic analysis of pollinator behavior and seed production in *Loberia deckenii*. *Ecology* 75: 1635-1646
- Campbell, D. R. (1989) Inflorescence size: Test of the male function hypothesis. *Amer. J. Bot.* 76 (5):730-738
- Campbell, D. R. Waser, N. M., Lynch, M. V. & Mitchell, R. J. (1991) Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 45: 1458-1467
- Dawin, C. (1959) On the origin of species by natural selection. John Murray, London
- Dieringer, G. (1992) Pollinator effectiveness and seed set in population of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *Amr. J. Bot.* 79: 1018-1023
- Faegri, K. And van der Pijl, L. (1979) The principles of pollination ecology. ed. 3. Pergamon, Oxford, etc.
- Fujii, S. (1993) Studies on acron production and seed predation in *Quercus serrata*: Growth, falling phenology, estimation of production, and insect seed predators. *Bull. Osaka Museum Nat. Hist.* 47: 1-17
- Galen C., Zimmer, K. A. And Newport, M. A. (1987) Pollination in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*: a mechanism for disruptive selection on flower size. *Evolution* 41: 599-606
- Galen C., and Newport, M. A. (1988) Pollination quality, seed set and flower traits in *Polemonium viscosum*: complimentary effects of variation in flower scent and size. *Amer. J. Bot.* 75: 900-905:
- Harder, L. D. (1982) Measurement and estimation of functional proboscis length in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Can. J. Zool.* 60: 1073-1079

- Harder, L. D. And Barret, S. C. H. (1993) Pollen removal from tristylous *Pontederia cordata*: effects of anther position and pollinator specialization. *Ecology* 74: 1059-1072
- Heinrich, B. (1976) The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecological Monographs* 46: 105-128
- Herrera, C. M. (1987) Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-103
- Holsinger, K. E. (1966) Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. *Evolutionary Biology* 29: 107-149
- Inouye, D. W. (1978) Resource partitioning in bumblebee guilds: experimental studies of foraging behavior. *Ecology* 59 (4): 672-678
- Inouye, D. W. (1980) The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia* 45 (2): 197-201
- Iwaki, H. (1956) 生態学講座 6 : 陸上植物群の物質生産Ⅱ - 草原 -、共立出版
- Kato, M. (1987) 被子植物フロラとマルハナバチの共進化系. *種生物学研究* 11: 1-13
- Kato, M. (1988) Bumblebee visits to *Impatiens* spp.: pattern and efficiency. *Oecologia* 76 :364-370
- Kojima, J. and Hori, Y. (1994) Bumblebee pollination of *Melampyrum ciliare* (Scrophulariaceae). *Plant Species Biology* 9: 85-90
- Kwak, M. M. (1979) Effects of bumblebee visits on the seed set of *Pedicularis*, *Rhinanthus* and *Melampyrum* (Scrophulariaceae) in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 28(2/3): 177-195
- Kwak, M. M. (1988) Pollination biology and seed-set in the rare annual species *Melampyrum arvense* L. (Scrophulariaceae). *Acta Bot. Neerl.* 37 (2): 153-163
- Lehtila, K. and Syrjanen, K. (1995) Compensatory responses of two *Melampyrum* species after damage. *Functional Ecology* 9: 511-517
- Macior, L. W. (1968) Pollination adaptation in *Pedicularis groenlandica*. *American Journal of Botany* 55: 927-932
- Miller, R. B. (1981) Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*. *Evolution* 35: 763-774

- Motton, A. F. (1983) Reproduction of *Erythronium umbilicatum* (Liliaceae): pollination success and pollinator effectiveness. *Oecologia* 59: 351-359
- Muller, H. (1883) The fertilisation of flowers. Transl. D'Arcy W. Thompson. London.
- Nilsson, L. A. (1988) The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147-149
- Pennell, F. W. (1935) The Scrophulariaceae of eastetn temperate North America. Acad. Nat. Sci., Philadelphia Monographs No. 1.
- Primack, R. B. and Silander, J. A. (1975) Measuring the relative importance of different pollinators to plants. *Nature* 255: 143-144
- Shimamura, R. (1996) ツリフネソウの個体群調節機構. Master thesis of Tokyo Metrpolitan University (in Japanese)
- Sprengel, C. K. (1793) Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Brfruchtung der Blumen. Freidrich Vieweg, Berlin.
- Stephenson, A. G. (1981) Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279
- Stone, J. L. (1996) Components of pollination effectiveness in *Psychotria suerrensis*, a tropical distylous shrub. *Oecologia* 107: 504-512
- Sutherland, S. and Delph, L. F. (1984) On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-1104
- Sutherland, S. (1987) Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 41: 750-759
- Suzuki, K. (1992) Bumblebee pollinators and pollination ecotypes of *Isodon umbrosus* and *I. shikokianus* (Lamiaceae). *Plant Species Biol.* 7: 37-48
- Thomson, J. D., Maddison, W. P. & Plowright, R. C. (1982) Behavior of bumble bee pollinators of *Aralia hispida* Vent. (Araliaceae). *Oecologia* 54: 324-336
- Van der Pijl, L. (1960) Ecological aspect of flower evolution. I. Phyletic evolution. *Evolution* 14: 403-416
- Van der Pijl, L. (1961) Ecological aspect of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59

Wiebes, J. T. (1979) Co-evolution of figs and their insect pollinator. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 1-12

Wilson, P. and Thomson, J. D. (1991) Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology* 72 (4): 1503-1507

Yamazaki, T. (1954) 東亞産ママコナ属. *植物研究雑誌* 29 (4): 97-105

菊沢喜八郎 (1995) “植物の繁殖生態学.” 蒼樹書房

Kearns, C. A. and Inouye, D. W. (1993) “Techniques for Pollination Biologists” University Press of Colorado

Barth, F. G. “Insects and Flowers - The Biology of a Partnership” Princeton University Press

[9] TABLES AND FIGURES

TABLE 1 - TABLE 8

FIGURE 1- FIGURE 32

Table 1 Flowering phenology of the study sites.
 Figures represent the number of flowers. + refers to the existence of flowers.

	5/23	6/2	6/15	7/4	7/16	7/25	7/29	8/7	8/14	8/21	8/30	9/13	9/24	10/15
<i>Potentilla freyniana</i>	39	49	4											
<i>Potentilla fragarioides</i> var. <i>major</i>	1													
<i>Viola rossii</i>	8													
<i>Viola grypoceras</i>	3													
<i>Gentiana zollingeri</i>	3													
<i>Ranunculus japonicus</i>	+													
<i>Hierochloa odorata</i> var. <i>pubescens</i>	+	+												
<i>Carex siderosticta</i>		+												
<i>Disporum similacinum</i>		+												
<i>Polygonatum odoratum</i> var. <i>pluriflorum</i>		5												
<i>Chloranthus serratus</i>		14												
<i>Ilex dentata</i>		4	6											
<i>Stenactis annuus</i>		5	88	7										
<i>Polygonatum lasianthum</i>		12	19	12	13	21	17	12	12	12	12			3
<i>Aquilegia buergeriana</i>		+		+										
<i>Cirsium japonicum</i>		2	1	1	1	1	1							
<i>Eupatorium chinense</i> ssp. <i>sachalinense</i>			2	3	2	1								
<i>Hosta sieboldiana</i> ; <i>H. montana</i>		16	321	2762	2437	2006	31	23						
<i>Astilbe thunbergii</i>		868	448				+	1	2					
<i>Lysimachia clethroides</i>			211	382	44	4	21							
<i>Euphrasia maximowiczii</i>			1	11	38	79	77	162	90	11				
<i>Campanula punctata</i> var. <i>hondoensis</i>			1	1	1	1	+	+						
<i>Chamaenerion angustifolium</i>					7	1								
<i>Melampyrum roseum</i> var. <i>japonicum</i>					4	27	52	186	95	29	1			
<i>Pseudolysimachion rotundum</i> var. <i>subintegrum</i>					+	+								
<i>Amphicarpaea bracteata</i> ssp. <i>edgeworthii</i> var. <i>japonica</i>							+	+	3					
<i>Hypericum erectum</i>														
<i>Lychnis miqueliana</i>							1							
<i>Adenophora triphylla</i> var. <i>japonica</i>							1	3	2	+				1
<i>Anaphalis margaritacea</i>							22	9	3	36				
<i>Patrinia scabiosaeifolia</i>							7	9	69	152	453	352	351	
<i>Angelica pubescens</i>							24	+	+	58	61			
<i>Senecio flammulus</i> ssp. <i>glabrifolius</i>							+	+	+					
<i>Cirsium nipponicum</i> var. <i>incomptum</i>										1	2			
<i>Aster scaber</i>										1	2			
<i>Thalictrum minus</i> var. <i>hypoleucum</i> ; <i>T. yamamotoi</i>								710	64	249	306	49		
<i>Artemisia montana</i>								613	1545	867	17			
<i>Lespedeza bicolor</i>								397	610	1999				
<i>Adenophora divaricata</i>								1	66					
<i>Serratula coronata</i> ssp. <i>insularis</i>									10	+	2			
<i>Solidago virgaurea</i> ssp. <i>asistica</i>												10	1	
<i>Aster ageratoides</i> ssp. <i>ovatus</i>												81	791	
<i>Saussurea tanakae</i>												73	107	26
<i>Allium thunbergii</i>												5	11	42

These data were provided by courtesy of Prof. K. Suzuki. Compiled by the author.

Table 2 Results of flower size measurement a) *M.roseum* var. *japonicum*

b) *M.roseum* in Kyushu district

a) *M.roseum* var. *japonicum* in the study sites (Yamanashi pref.)

Year	tube length	corolla length	stamen	pistil	n	location
1995	10.7±1.0	-	13.7±1.2	17.2±1.2	78	Inukiri
1996	10.5±0.9	17.8±1.1	14.2±1.1	16.9±1.3	125	Inukiri
1997	10.4±1.0	17.6±1.4	14.3±1.2	16.7±1.4	74	Inukiri
Average	10.5±1.0	17.7±1.2	14.1±1.2	16.9±1.3	277	Inukiri

b) *M.roseum* in Kyushu district

Year	tube length	corolla length	stamen	pistil	n	location
1997	14.2±0.9	23.2±1.6	18.1±2.6	22.3±1.2	50	Shingu
1997	13.2±0.8	21.9±1.4	18.2±1.0	21.3±1.1	50	Sanri-matsubara

Table 3-1. Pollen tube growth and seed production of *M.roseum* var. *japonicum*

	exclusion		hand-pollination			open-pollination		
	(1) bagged	(2) self-	(3) outcross-	(4) mix-	(5) emasculated	(6) natural		
Pollen tube growth	-	++	+++	+++	-	++++		
seed set('95)	0.50%	21%	16%	-	-	42%		
fruit set('95)	4%	-	-	-	-	-		
seed set('96)	0.30%	10%	17%	-	22%	46%		
fruit set('96)	2.50%	30%	35%	-	-	54%		
seed set('97)	-	3%	2%	19%	23%	40%		
fruit set('97)	-	14%	10%	32%	49%	59%		
seed weight	-	2.4mg	4.2mg	5.0mg	-	4.4mg		

*: no results.

Table 3-2. The number of pollen tube reached micropyle

Fixed after:	Self pollination					Outcross pollination				
	1hour	4hours	15hours	24hours	4hours	1hour	4hours	15hours	24hours	
Sample No.1	0	0	4	0	0	0	0	2	2	
Sample No.2	0	0	3	1	0	0	0	2	3	
Sample No.3	0	0	1	1	0	0	0	3	3	
Sample No.4	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
Sample No.5	0	0	0	3	0	0	0	0	8	
total	0	0	8	5	0	0	0	7	20	
ratio	0/5	0/5	3/5	3/5	0/5	0/5	0/5	3/5	5/5	

Table 4 Statistical values of bumblebees visiting *M. roseum*. Values indicate mean \pm S.D. (n=the number of samples), in mm.

year	species	glossa length	prementum length	head length	head width	thorax length	thorax width	abdomen length	abdomen width	wing length	to radial cell
1995	<i>B. honshuensis</i>	6.7 \pm 0.5(18)	2.7 \pm 0.3(18)	3.9 \pm 0.3(18)	3.6 \pm 0.2(18)	4.6 \pm 0.3(18)	-	-	-	11.5 \pm 0.8(18)	
	<i>B. diversus</i>	10.2 \pm 0.8(28)	3.4 \pm 0.2(28)	4.6 \pm 0.4(28)	4.2 \pm 0.2(28)	5.0 \pm 0.4(28)	-	-	-	14.6 \pm 0.7(28)	
	<i>B. consobrinus</i>	12.2 \pm 1.5(23)	3.6 \pm 0.3(23)	5.0 \pm 0.4(23)	3.9 \pm 0.2(23)	5.1 \pm 0.4(23)	-	-	-	14.3 \pm 1.1(23)	
1997	<i>B. honshuensis</i>	6.1 \pm 1.2(4)	3.0 \pm 0.6(4)	4.4 \pm 0.3(4)	3.7(1)	4.4(1)	4.5(1)	6.8(1)	5.2(1)	11.6 \pm 0.4(4)	6.7 \pm 0.5(4)
	<i>B. diversus</i>	9.3 \pm 1.7(16)	4.5 \pm 0.4(16)	5.2 \pm 0.4(16)	4.2 \pm 0.2(16)	5.9 \pm 0.5(16)	5.4 \pm 0.4(16)	9.7 \pm 1.5(16)	6.2 \pm 0.6(16)	14.5 \pm 1.1(16)	8.5 \pm 0.6(16)
	<i>B. consobrinus</i>	12.5 \pm 1.9(29)	5.1 \pm 0.5(29)	5.5 \pm 0.4(29)	4.2 \pm 0.2(21)	6.2 \pm 0.6(21)	5.6 \pm 0.5(21)	10.1 \pm 1.0(21)	6.8 \pm 1.0(21)	14.6 \pm 0.9(29)	8.7 \pm 0.6(29)
	<i>B. hypocrita</i>	4.6 \pm 1.4(2)	3.0 \pm 0.5(2)	4.9 \pm 0.8(2)	-	-	-	-	-	14.0 \pm 0.5(2)	6.7 \pm 0.5(4)

Table 5 * Statistical values of bumblebees around the study site. Values indicate mean \pm S.D. (n=the number of samples), in mm.

year	species	glossa length	prementum length	head length	head width	thorax length	thorax width	abdomen length	abdomen width	wing length	to radial cell
1996	<i>B. honshuensis</i> (Queen)	9.5 \pm 0.3(15)	4.8 \pm 0.6(15)	6.0 \pm 0.4(15)	5.0 \pm 0.7(15)	7.8 \pm 0.9(15)	6.8 \pm 0.5(15)	11.0 \pm 1.6(15)	7.8 \pm 0.4(15)	15.9 \pm 0.5(15)	8.8 \pm 0.7(15)
	<i>B. honshuensis</i>	6.7 \pm 0.8(31)	3.5 \pm 0.4(31)	4.2 \pm 0.4(31)	3.7 \pm 0.2(31)	5.1 \pm 0.4(31)	4.6 \pm 0.3(31)	7.3 \pm 1.1(31)	5.3 \pm 0.3(31)	11.6 \pm 0.8(31)	6.4 \pm 0.6(31)
	<i>B. diversus</i> (Queen)	13.4 \pm 0.8(13)	6.1 \pm 0.3(13)	6.8 \pm 0.5(13)	5.2 \pm 0.3(13)	8.7 \pm 0.8(13)	7.4 \pm 0.6(13)	13.5 \pm 1.2(13)	8.6 \pm 0.8(13)	18.7 \pm 1.0(13)	9.8 \pm 0.7(13)
	<i>B. diversus</i>	9.2 \pm 1.5(50)	4.3 \pm 0.4(50)	5.0 \pm 0.6(50)	4.0 \pm 0.4(50)	5.6 \pm 0.7(50)	4.8 \pm 0.4(50)	8.2 \pm 1.1(50)	5.9 \pm 0.5(50)	13.8 \pm 1.1(50)	7.6 \pm 0.7(50)
	<i>B. consobrinus</i> (Queen)	15.8 \pm 0.5(11)	7.1 \pm 1.6(11)	7.1 \pm 0.4(11)	5.0 \pm 0.2(11)	8.8 \pm 0.5(11)	7.0 \pm 0.4(11)	12.4 \pm 1.1(11)	8.5 \pm 0.4(11)	18.0 \pm 0.6(11)	9.9 \pm 0.7(11)
	<i>B. consobrinus</i>	12.7 \pm 1.3(50)	5.1 \pm 0.5(50)	5.3 \pm 0.6(50)	4.0 \pm 0.4(50)	6.4 \pm 0.7(50)	5.1 \pm 0.6(50)	8.6 \pm 1.2(50)	6.3 \pm 0.6(50)	14.4 \pm 1.0(50)	7.9 \pm 0.6(50)
	<i>B. hypocrita</i> (Queen)	7.3 \pm 0.8(5)	3.8 \pm 0.5(5)	6.3 \pm 0.6(5)	5.8 \pm 0.3(5)	8.7 \pm 0.8(5)	8.1 \pm 0.4(5)	15.2 \pm 2.4(5)	9.4 \pm 0.5(5)	18.3 \pm 1.0(5)	10.2 \pm 0.6(5)
	<i>B. ardens</i>	6.0 \pm 0.9(7)	3.0 \pm 0.3(7)	4.5 \pm 0.4(7)	3.9 \pm 0.2(7)	5.3 \pm 0.4(7)	4.7 \pm 0.3(7)	7.3 \pm 1.1(7)	5.7 \pm 0.3(7)	11.3 \pm 0.9(7)	6.2 \pm 0.6(7)
1997	<i>B. honshuensis</i>	6.9 \pm 1.5(2)	2.9 \pm 0.9(2)	4.0 \pm 0.6(2)	3.9 \pm 0.1(2)	5.4 \pm 0.1(2)	5.3 \pm 0.1(2)	6.7 \pm 1.1(2)	5.9 \pm 0.1(2)	13.0 \pm 0.8(2)	8.0 \pm 0.1(2)
	<i>B. diversus</i>	9.7 \pm 2.2(23)	3.8 \pm 0.5(23)	4.7 \pm 0.5(23)	4.0 \pm 0.3(23)	5.8 \pm 0.8(23)	5.0 \pm 0.5(23)	8.6 \pm 0.9(23)	6.1 \pm 0.6(23)	14.3 \pm 1.1(23)	8.2 \pm 0.8(23)
	<i>B. consobrinus</i>	12.2 \pm 2.4(59)	4.1 \pm 0.7(59)	5.3 \pm 0.7(59)	4.2 \pm 0.5(59)	6.3 \pm 0.6(59)	5.4 \pm 0.5(59)	9.0 \pm 1.1(59)	6.4 \pm 0.6(59)	14.6 \pm 1.1(59)	8.4 \pm 0.8(59)
	<i>B. hypocrita</i> (Queen)	7.7 \pm 1.4(3)	3.9 \pm 0.8(3)	5.1 \pm 1.5(3)	3.9 \pm 0.2(3)	5.4 \pm 1.0(3)	5.2 \pm 0.8(3)	8.3 \pm 1.7(3)	6.2 \pm 0.9(3)	13.2 \pm 1.3(3)	7.7 \pm 1.0(3)

*Table 5: The data were provided by courtesy of Prof.K.Suzuki. Compiled by the author.

Table 7. Seed set of single visit by three bumblebee species.

	<i>B. consobrinus</i>		<i>B. diversus</i>		<i>B. honshuensis</i>		<i>B. hypocrita</i>		open-pollination	
	non-treatment	emasculated	non-treatment	emasculated	non-treatment	emasculated	non-treatment	emasculated	natural	emasculated
seeds in a capsule	0.75±0.94 (36)	1.6±1.2 (28)	1.0±1.0 (7)	2.2±1.2 (20)	1.6±0.9 (26)	1.8±1.2 (27)				
seed set('95)	15%	-	30%	-	37%	-	-	-	42%	-
fruit set('95)	76%	-	89%	-	74%	-	-	-	-	-
seed set('96)	19%	39%	19%	50%	13%	45%	-	-	46%	22%
fruit set('96)	84%	71%	100%*	57%	57%	82%	-	-	54%	-
seed set('97)	-	50%	32%	56%	42%	-	-	42%	40%	23%
fruit set('97)	-	60%	100%*	55%	64%	-	-	57%	59%	49%
seed weight	-	3.3±1.2 mg(30)	2.4±0.8 mg(18)	3.9±1.2 mg(97)	1.5±1.0 mg(16)	-	-	-	4.4±3.2 mg(1635)	-

Table 8 Comparison of effectiveness of bumblebee species

	<i>B. consobrinus</i>		<i>B. diversus</i>		<i>B. hortensis</i>		<i>B. hypocrita</i>		hand-pollination			open-pollination		
	non-treatment	emasculated	non-treatment	emasculated	non-treatment	emasculated	non-treatment	emasculated	self-	outcross-	mix-	natural	emasculated	bagged
Grossa length	12.4mm		9.6mm		6.7mm		4.6mm							
Pollen mounted part	frons		vertex		pronotum		unknown							
Foraging position	nototribically		nototribically		nototribically		stemtribically?							
Foraging trip pattern	inter-branch & within inflorescence		inter-branch & within inflorescence		within inflorescence		individual to individual & inter-branch							
Visiting frequency	high		high		low		low							
Pollen on stigma	59	21	36	21	59	9	13	13						
Pollen tube growth	0.04	0.09	0.14	0.28	0.03	0.04	0.12	0.12						
seed set('95)	15%	-	30%	-	37%	-	-	-	21%	16%	-	42%	-	0.50%
fruit set('95)	76%	-	89%	-	74%	-	-	-	-	-	-	-	-	4%
seed set('96)	19%	39%	19%	50%	13%	45%	-	-	10%	17%	-	46%	22%	0.30%
fruit set('96)	84%	71%	100%*	57%	57%	82%	-	-	30%	35%	-	54%	-	2.50%
seed set('97)	-	50%	32%	56%	42%	-	-	42%	3%	2%	19%	40%	23%	-
fruit set('97)	-	60%	100%*	55%	64%	-	-	57%	14%	10%	32%	59%	49%	-
seed weight	-	3.3mg	2.4mg	3.9mg	1.5mg	-	-	-	2.4mg	4.2mg	5.0mg	4.4mg	-	-

* n = 3

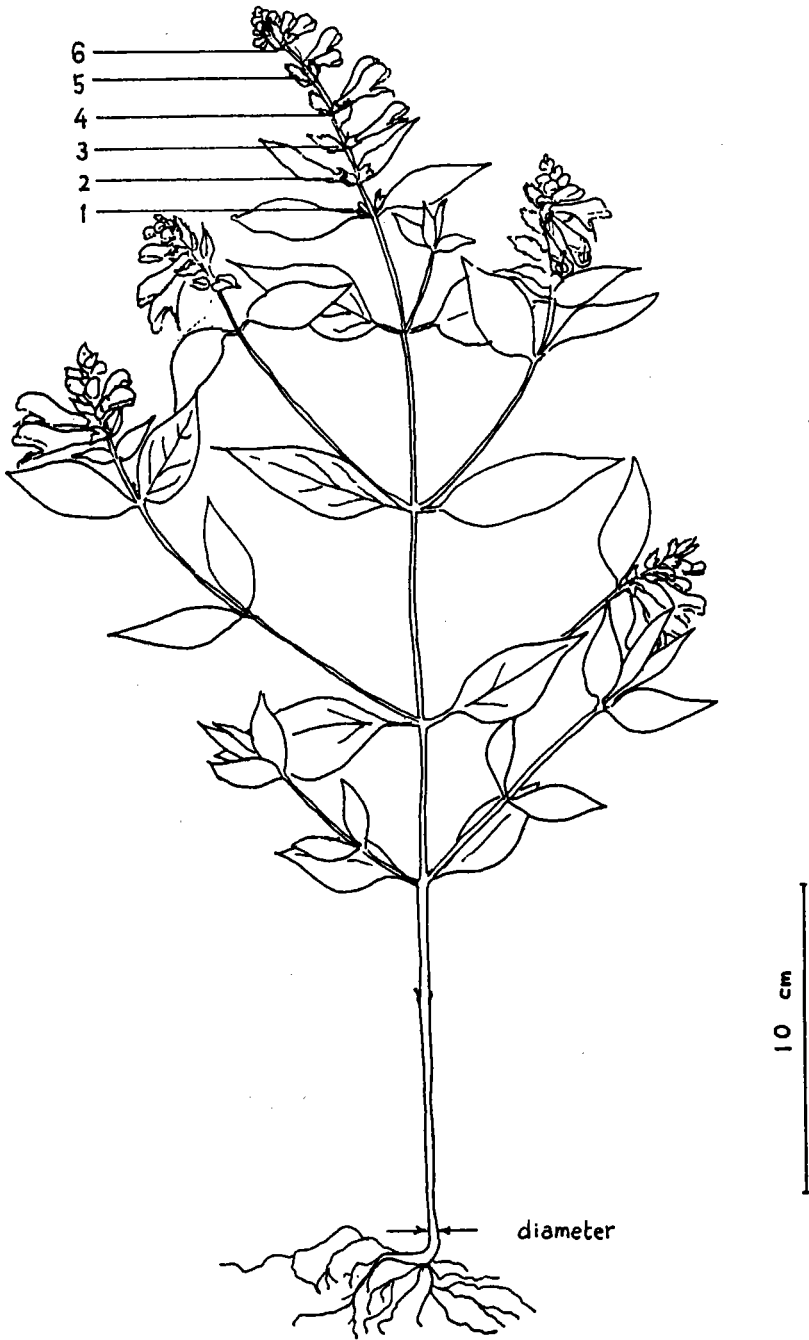


Fig.1 Structure of *Melampyrum roseum* var. *japonicum*

Usually each node carries two branches. An inflorescence consists of from 12 to 20 flowers. Flowering begins at main stem. The lowest two flowers open first, and then the others in sequence towards the tip. Numbered in order of flowering.

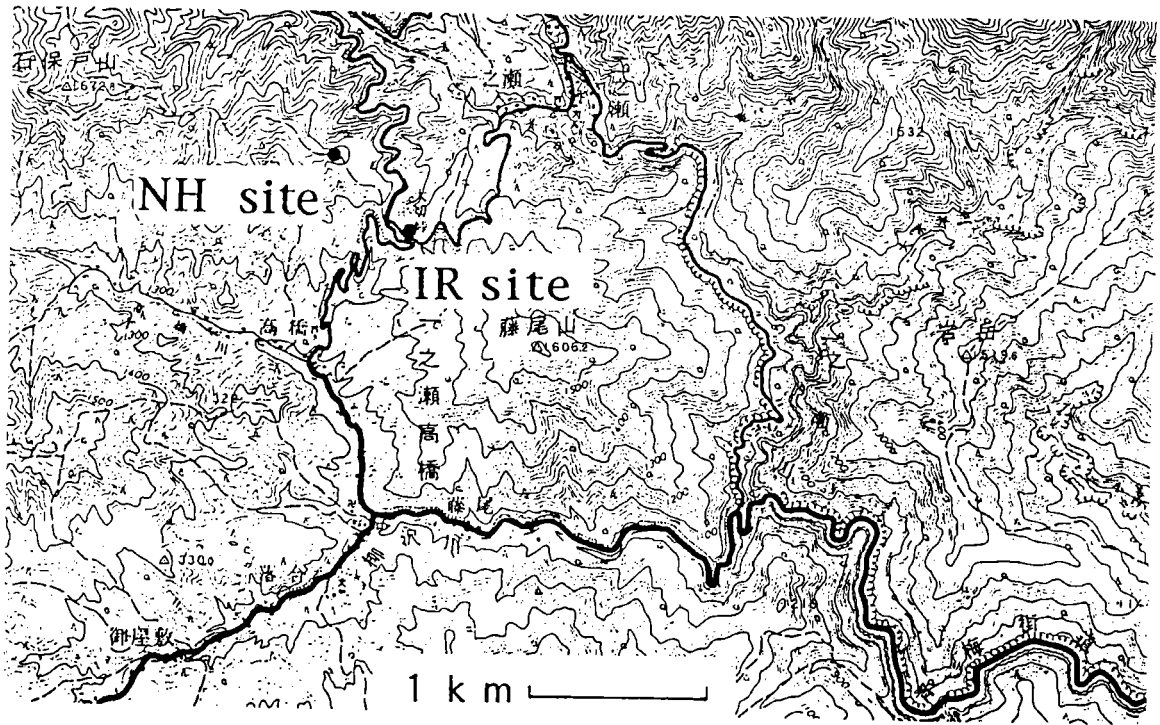
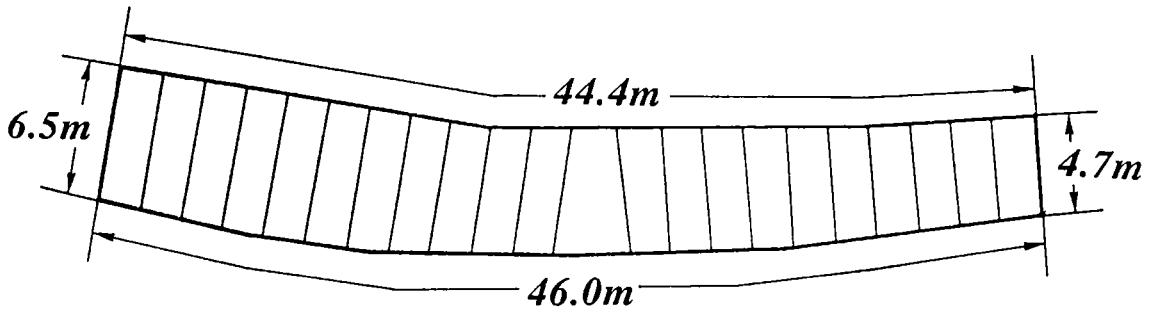


Fig.2 The Pass of Inukiri in Enzan-shi, Yamanashi prefecture.

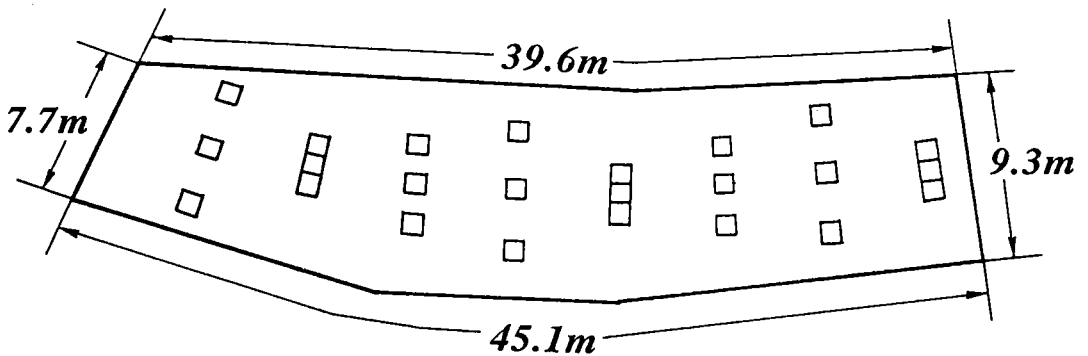
- a) Inukiri Road side (IR,1380m).
- b) a site halfway between Inukiri Pass and Nihon-Nara Hill (NH,1520m).

a) IR site



12 individuals/m² in 1996, 200 individuals/m² in 1997

b) NH site



12 individuals/m² in 1996, 20 individuals/m² in 1997

Fig.3 The two study sites where the dominant species was *M. roseum*.

a) Inukiri Road side (IR,1380m).

b) a site halfway between Inukiri Pass and Nihon-Nara Hill (NH,1520m).

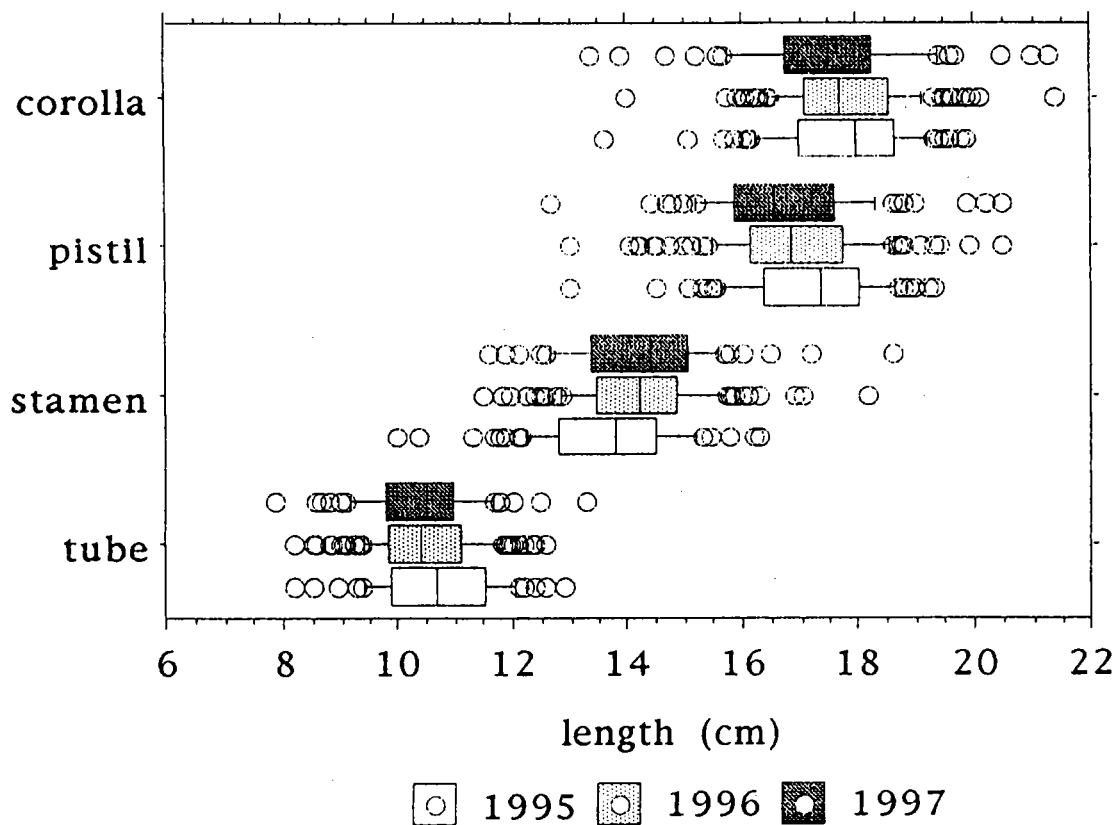
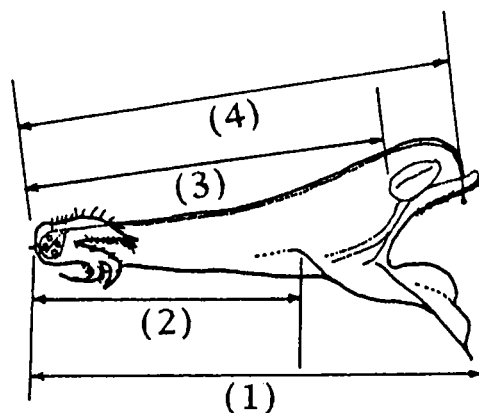


Fig.4 Flower structure of *M.roseum* var. *japonicum*

- a) (1)corolla length; (2) corolla tube length;
 (3)stamen length; (4) pistil length were measured.

b) Results.

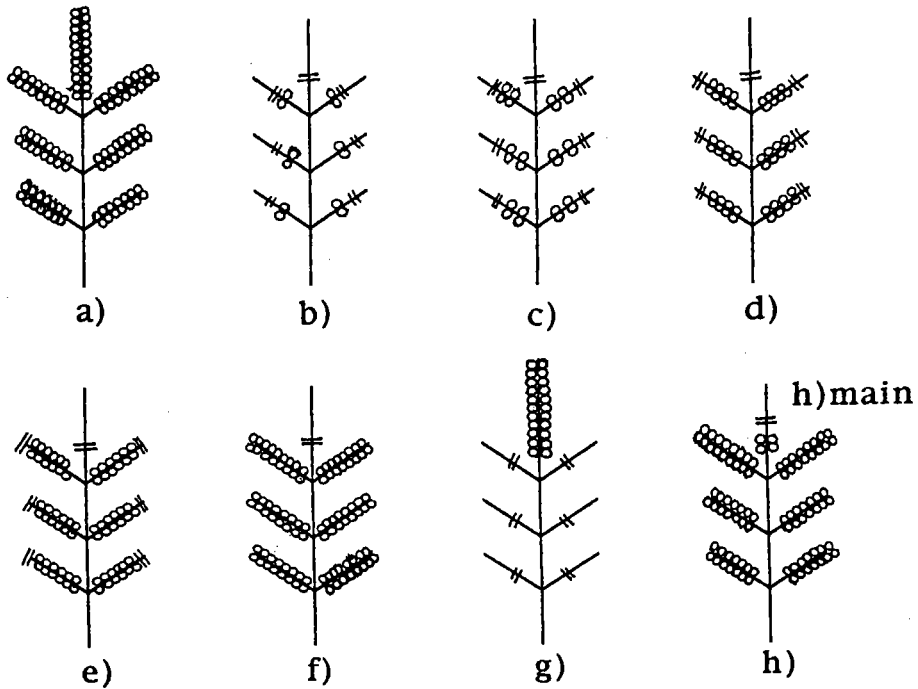


Fig.5 Experimental design of resource limitation

- a) Normal plant(=control). The main stem was cut and
- b) two flower buds in each branch were remained.
- c) Four flower buds in each branch were remained.
- d) Eight flower buds in each branch were remained.
- e) 12 flower buds in each branch were remained.
- f) All of flower buds in each branch were remained.
- g) Only main stem was remained, i.e. branches were cut.
- h) Four flowers of main stem and all of the flowers in each branch were remained.

These treatments were performed on 10 individuals each. 70 individuals were arranged separately.

Approximate number of flowers(mean),

	a)	b)	c)	d)	e)	f)	g)	h)
in main stem	all	0	0	0	0	0	21	4
in each branch	all	2	4	8	12	all	0	all
total	130	15	35	49	41	38	21	35
remain%	100	12	27	38	31	29	16	27

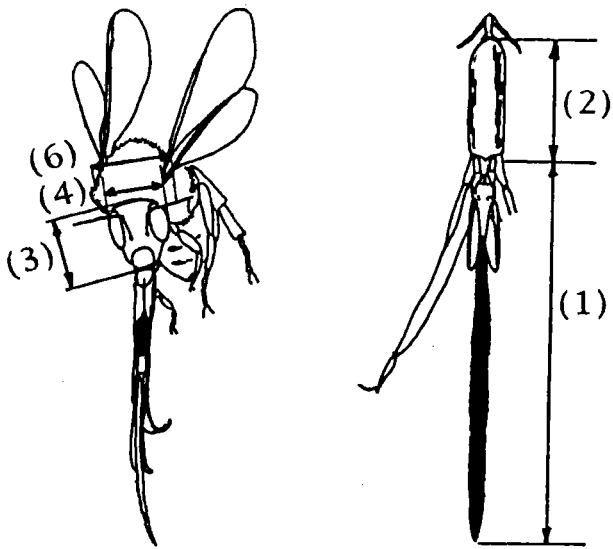
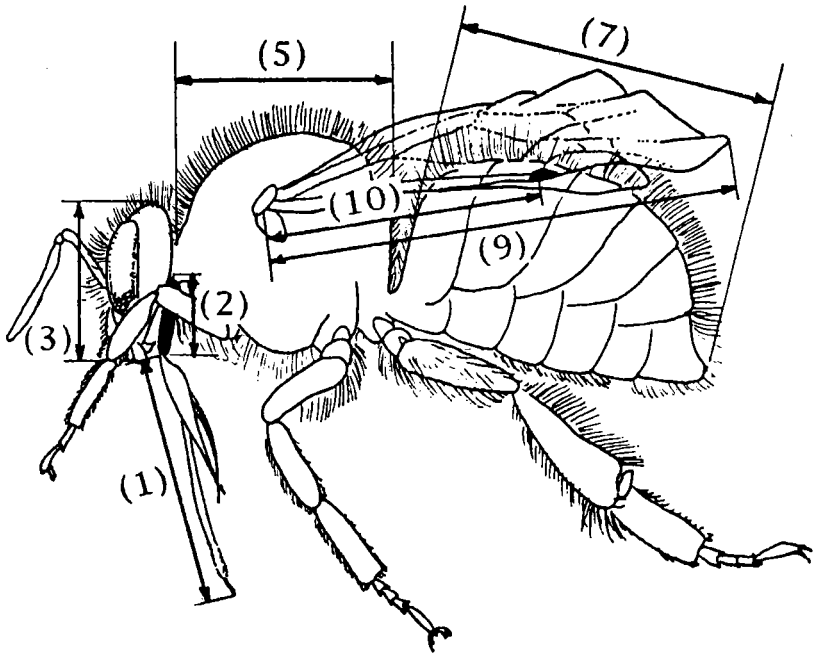


Fig.6 Body-parts of bumblebees.

- (1) Glossa length. (2) Prementum length. (3) Head length.
 (4) Head width. (5) Thorax length (dorsal part).
 (6) Thorax width. (7) Abdomen length (dorsal part).
 (8) Abdomen width. (9) Wing length.
 (10) Distance from the median plate to the proximal end of the radial cell.

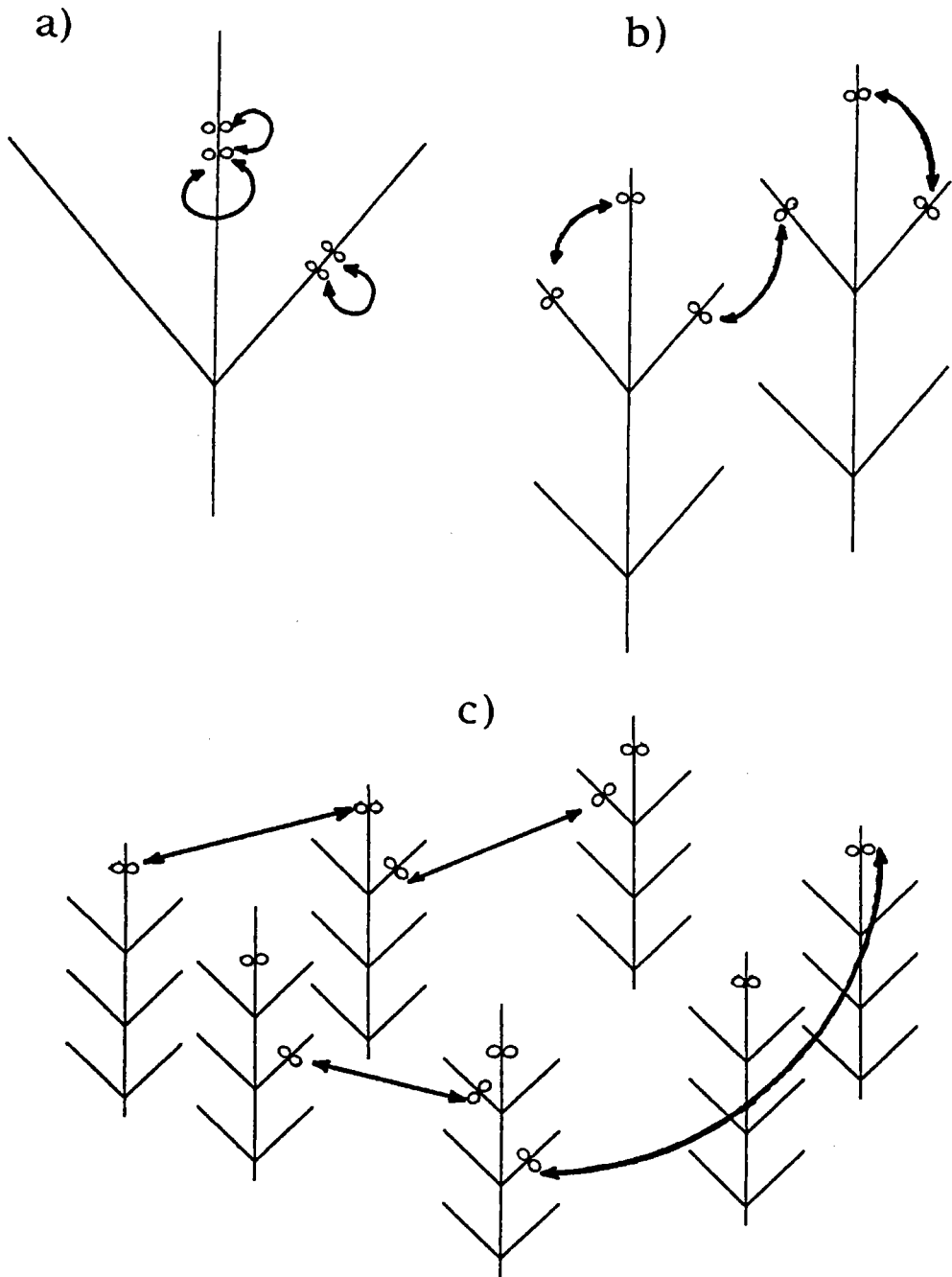


Fig.7 Foraging trips of bumblebee species were categorized as follows.

- a) Flight within the inflorescence.
- b) Flight between branches.
- c) Flight over individual plants or farther.

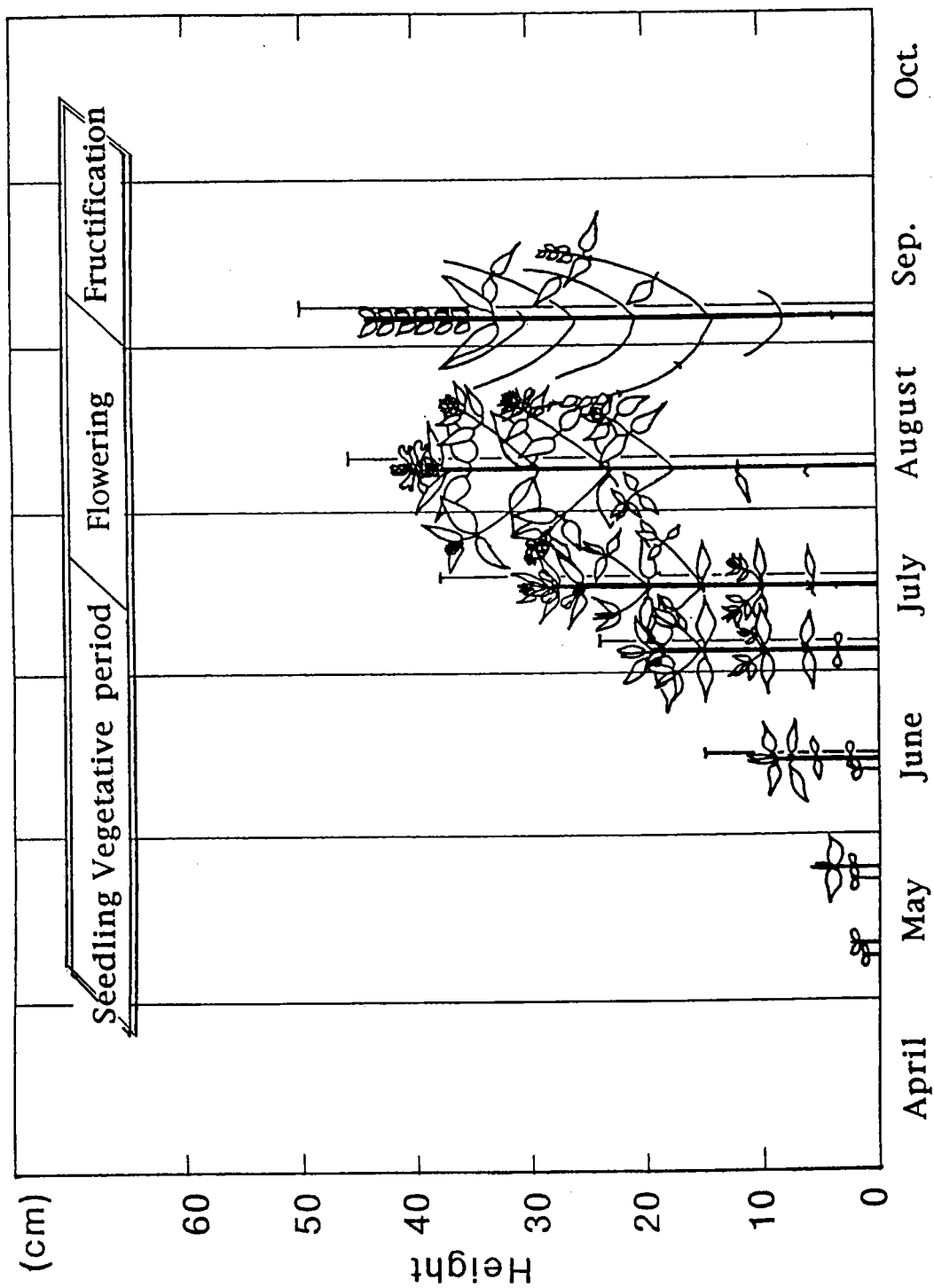
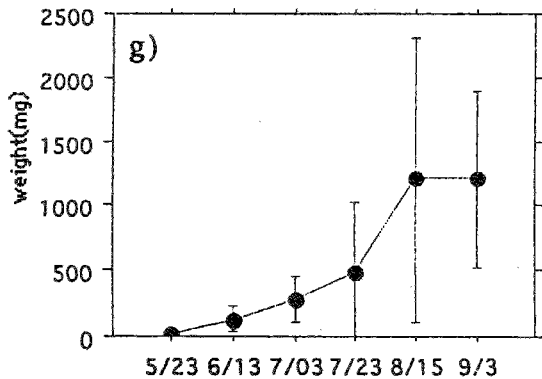
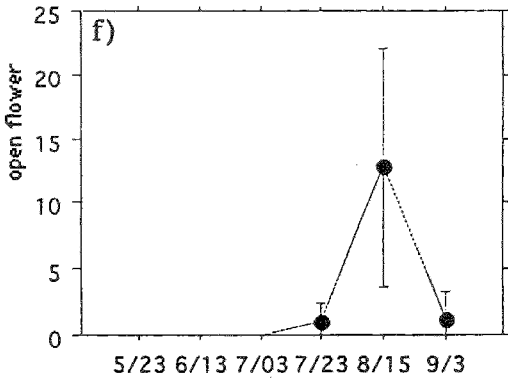
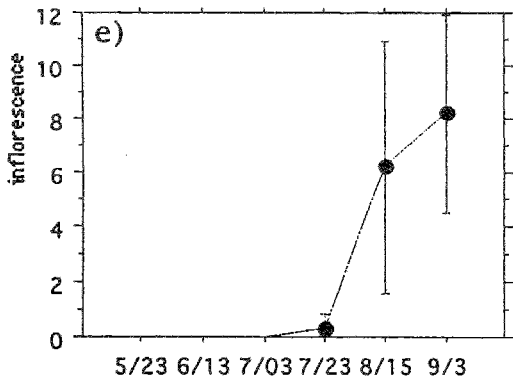
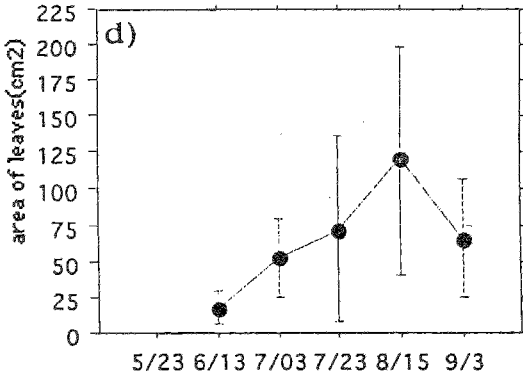
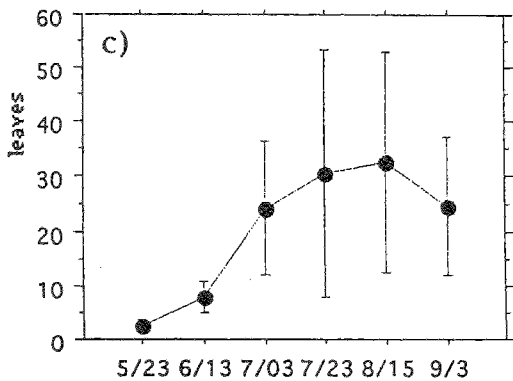
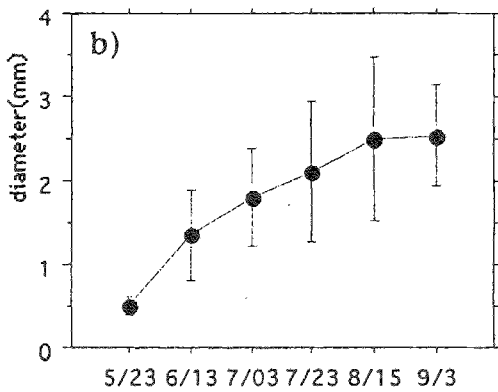
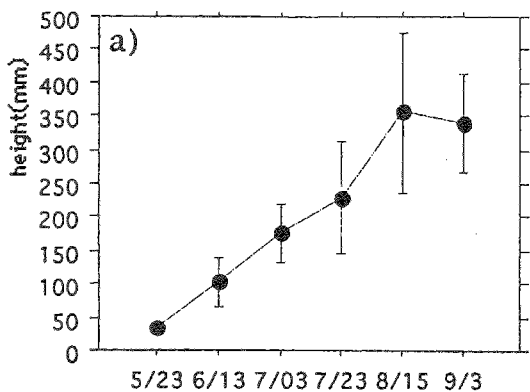


Fig.8 Growth of *M.roseum* from May to September.



- a) height
- b) diameter
- c) the number of leaves
- d) leaf area
- e) the number of inflorescence
- f) the number of flowers
- g) dry weight of plant

Fig.9 Development of individual from May to September.

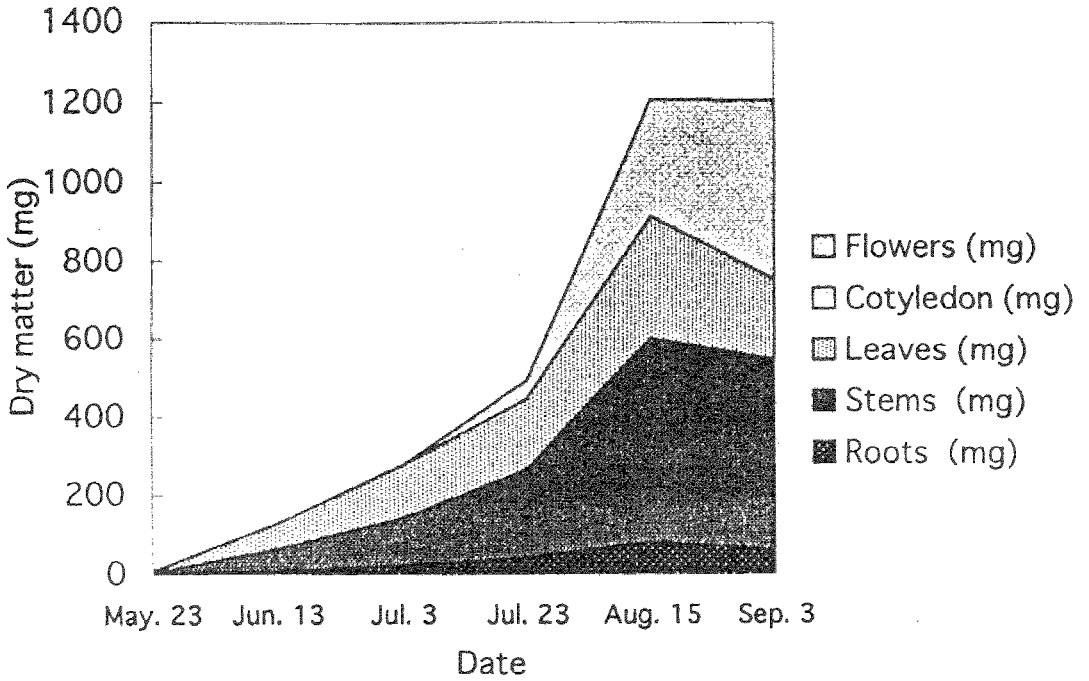


Fig.10a) Distribution of biomass to the different organs during the course of development.

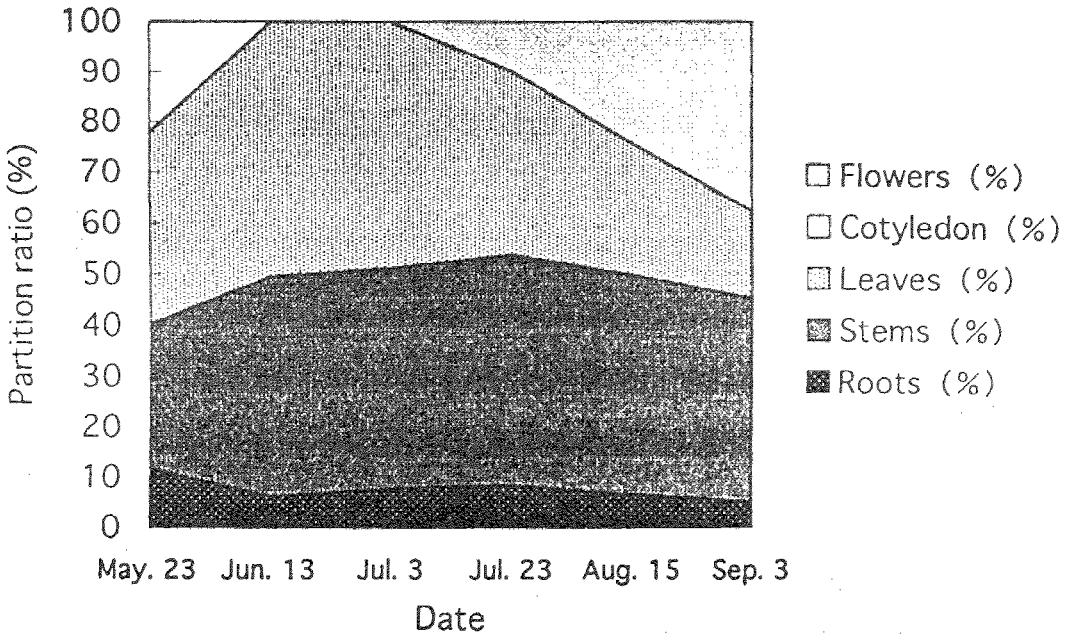


Fig.10 b) Allocation of dry matter within the plant.

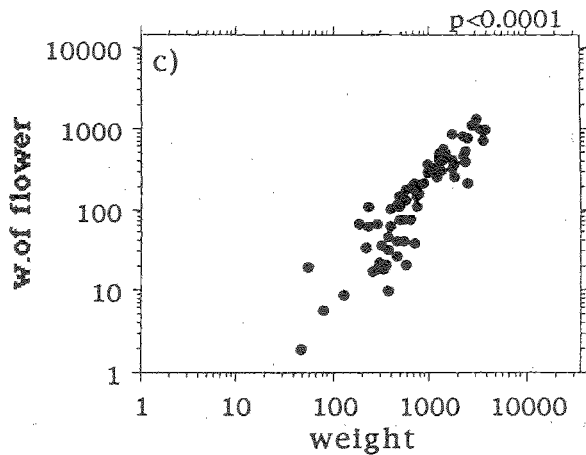
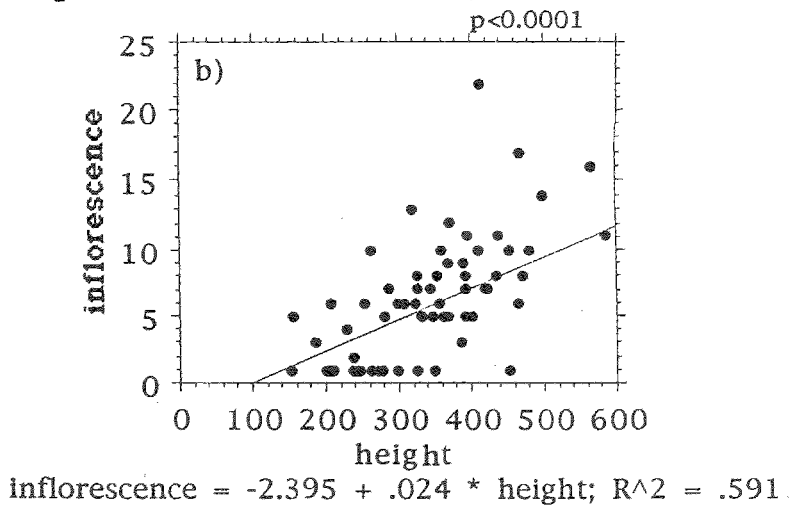
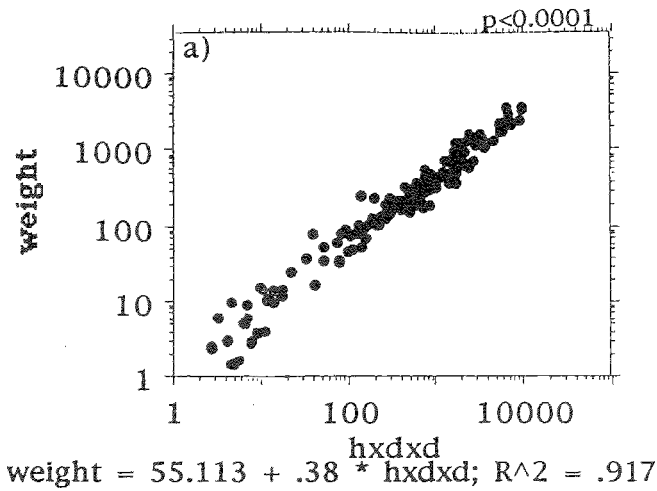


Fig.11 Correlation between a)weight of plant and heightx (diameter)², b)the number of inflorescences and height, c)weight of inflorescence and weight of plant.

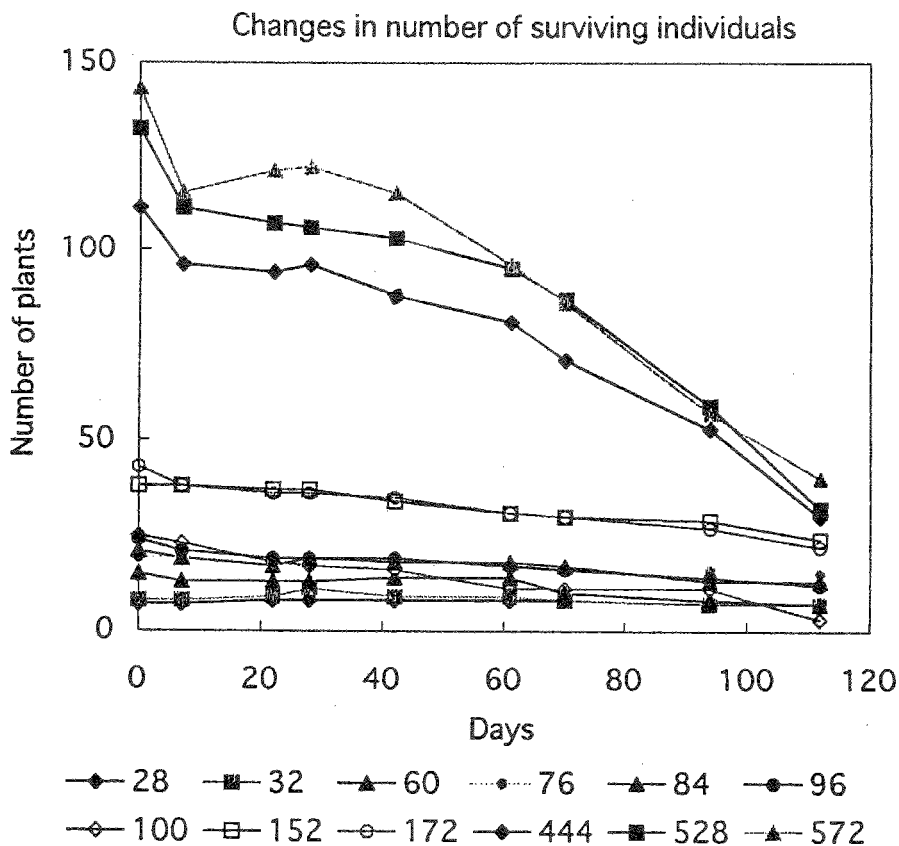
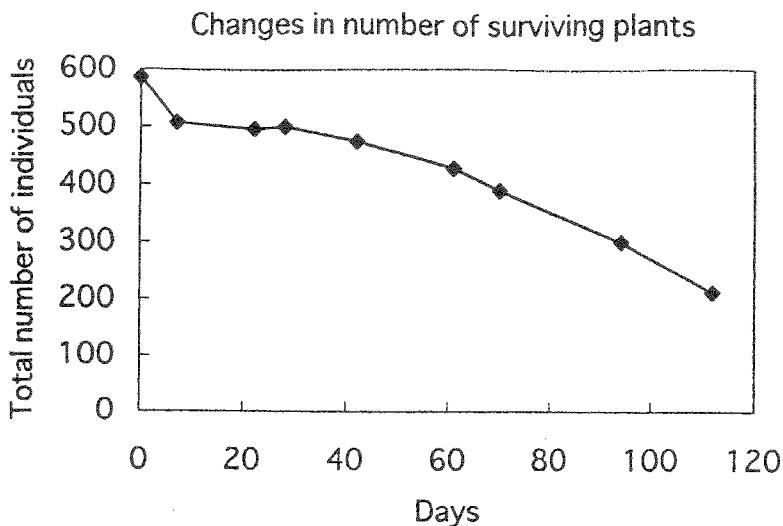


Fig.12 Change in the number of surviving plants.

a) The total number of plants in 3 m²

b) The number of plants in 0.25m²

Legend indicates the number of seedlings at the first day (/m²)

Relationship between the first density of plants
and surviving rate

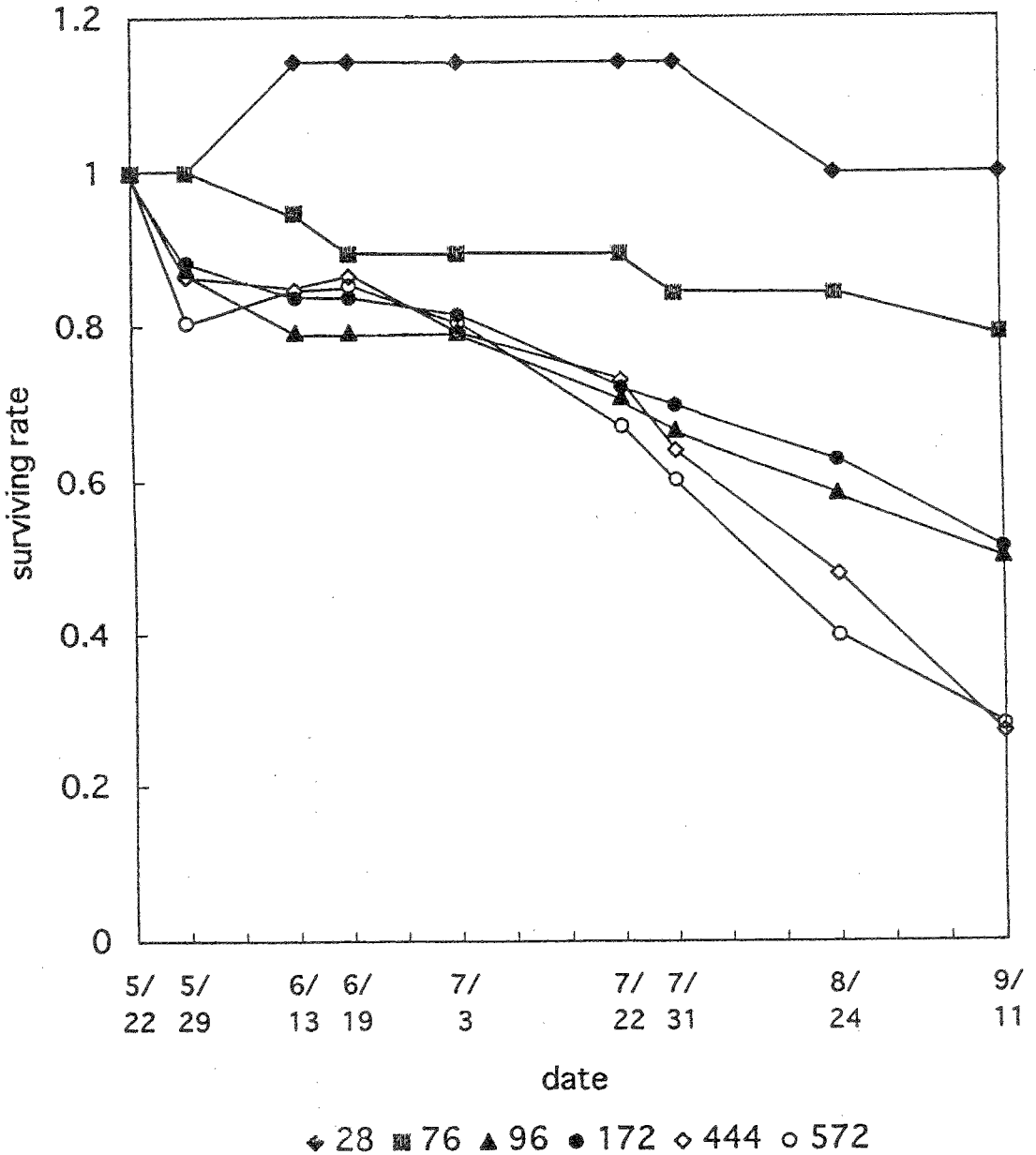


Fig.13 Relationship between the first density of plants and surviving rate.
Legend indicates the number of plants per m² at the first day.

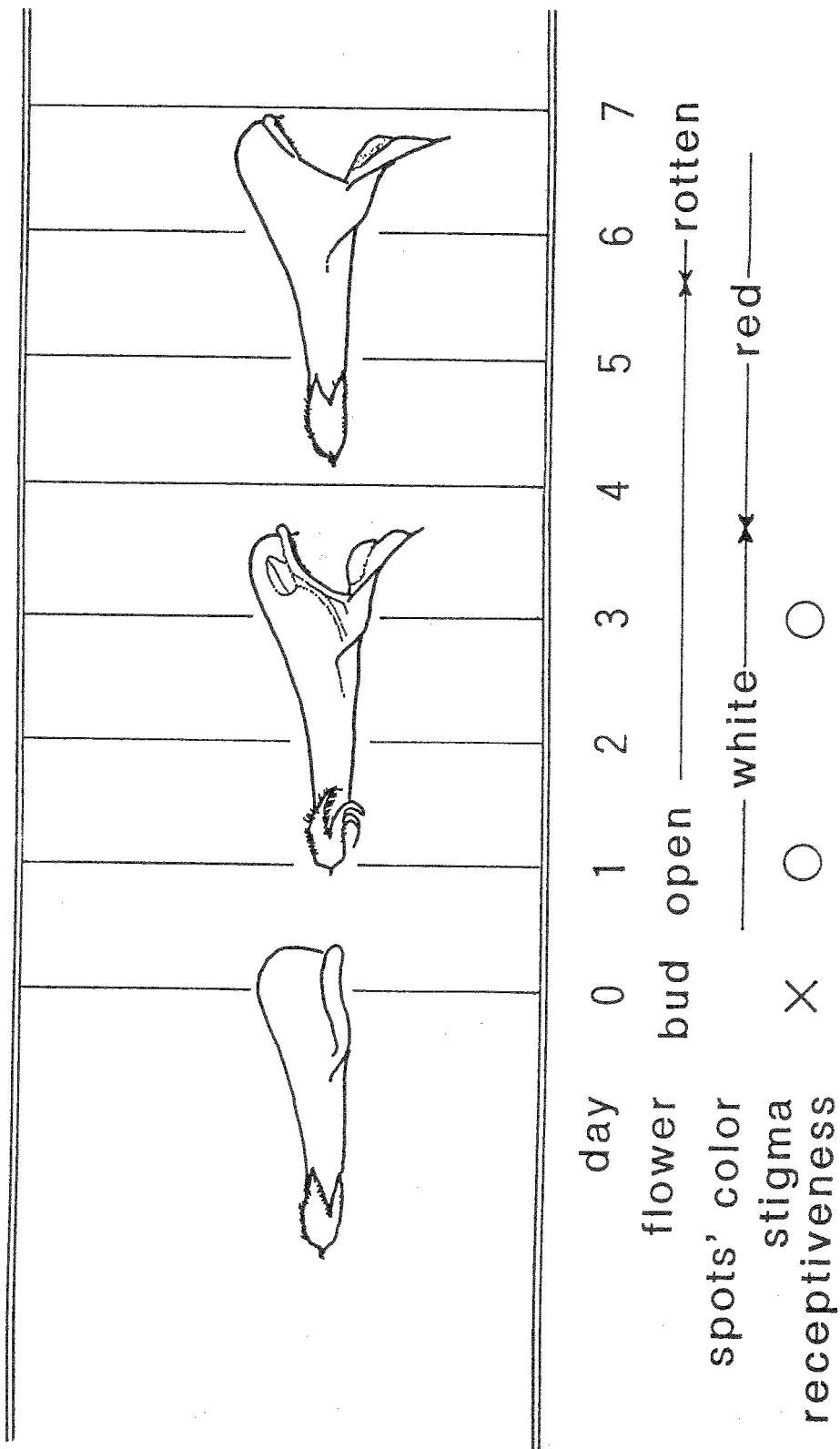
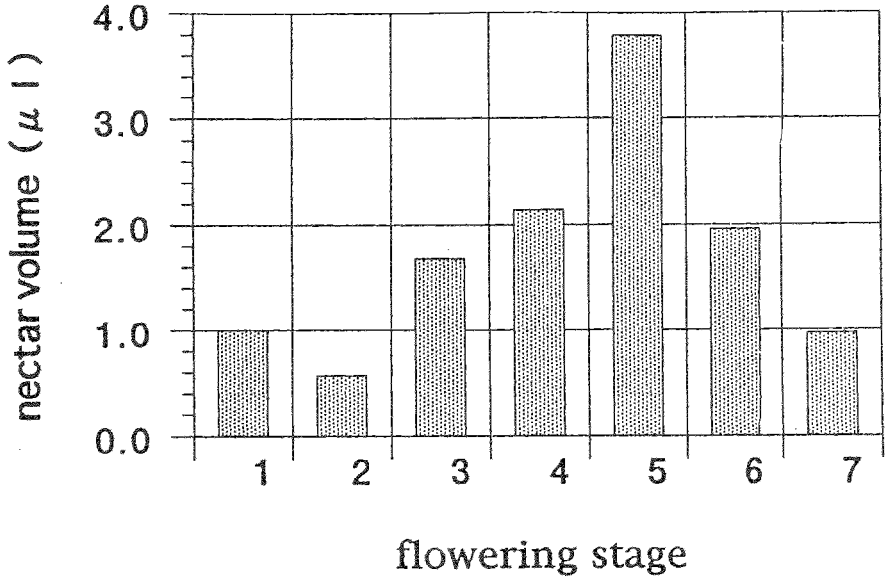


Fig.14 Flowering duration of a flower.

a) Nectar volume



b) Weight of sugar

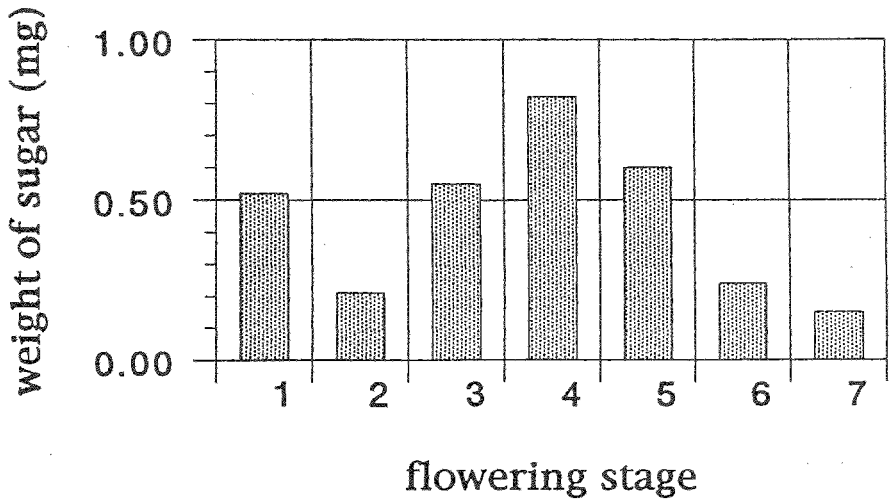


Fig.15 Nectar secretion with flower aging.

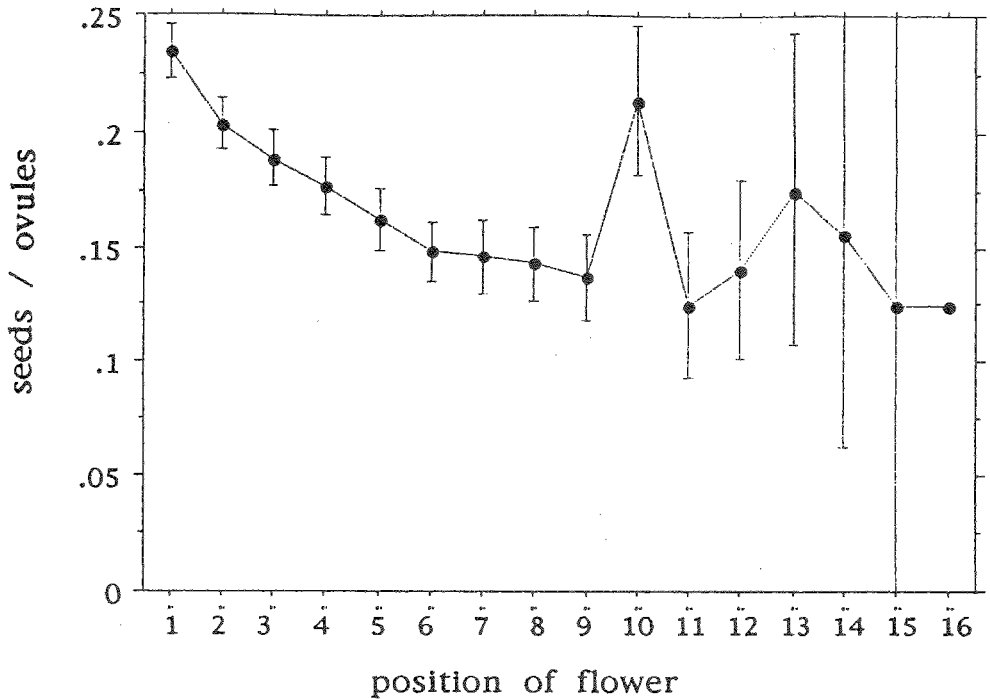
The number of horizontal axis refers to flowering stage.

1&2: first day,

3&4: second day,

5: third day,

6&7: fourth day.



p value and mean \pm S.D. (n) * denotes that the value is significant.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	0.23 ± 0.19 (273)															
2	0.0434*	0.20 ± 0.18 (260)														
3	0.0040*	0.3562	0.19 ± 0.18 (228)													
4	0.0005*	0.1065	0.4827	0.18 ± 0.18 (201)												
5	<0.0001*	0.0173*	0.1365	0.4271	0.16 ± 0.18 (172)											
6	<0.0001*	0.0028*	0.0320*	0.1405	0.4844	0.15 ± 0.15 (141)										
7	<0.0001*	0.0056*	0.0437*	0.1554	0.4687	0.9303	0.15 ± 0.16 (101)									
8	<0.0001*	0.0089*	0.0516	0.1582	0.4349	0.8434	0.9124	0.14 ± 0.14 (76)								
9	<0.0001*	0.0079*	0.0416*	0.1231	0.3394	0.6837	0.7533	0.8426	0.13 ± 0.15 (62)							
10	0.5023	0.7330	0.4146	0.2333	0.1018	0.0415*	0.0436*	0.0437*	0.0349*	0.21 ± 0.20 (38)						
11	0.0031*	0.0340*	0.0872	0.1678	0.3263	0.5471	0.5934	0.6564	0.7722	0.0507	0.12 ± 0.16 (25)					
12	0.0391*	0.1674	0.2931	0.4322	0.6419	0.8732	0.9092	0.9594	0.9431	0.1640	0.7820	0.14 ± 0.16 (16)				
13	0.2964	0.6178	0.8114	0.9774	0.8216	0.6406	0.6204	0.5908	0.5283	0.5358	0.4487	0.6288	0.18 ± 0.21 (10)			
14	0.3796	0.5960	0.7162	0.8191	0.9480	0.9269	0.9096	0.8844	0.8333	0.5347	0.7422	0.8741	0.8574	0.16 ± 0.19 (4)		
15	0.3826	0.5314	0.6117	0.6805	0.7677	0.8544	0.8673	0.8861	0.9239	0.4877	-	0.9060	0.7144	0.8379	0.13 ± 0.18 (2)	
16	0.5362	0.6575	0.7190	0.7704	0.8340	0.9864	0.9055	0.9188	0.9458	0.6192	-	0.9315	0.7870	0.8741	-	0.13 (1)

Fig.16 Flowering position effects. Position of flowers was numbered in order of flowering, from the lowest towards top.

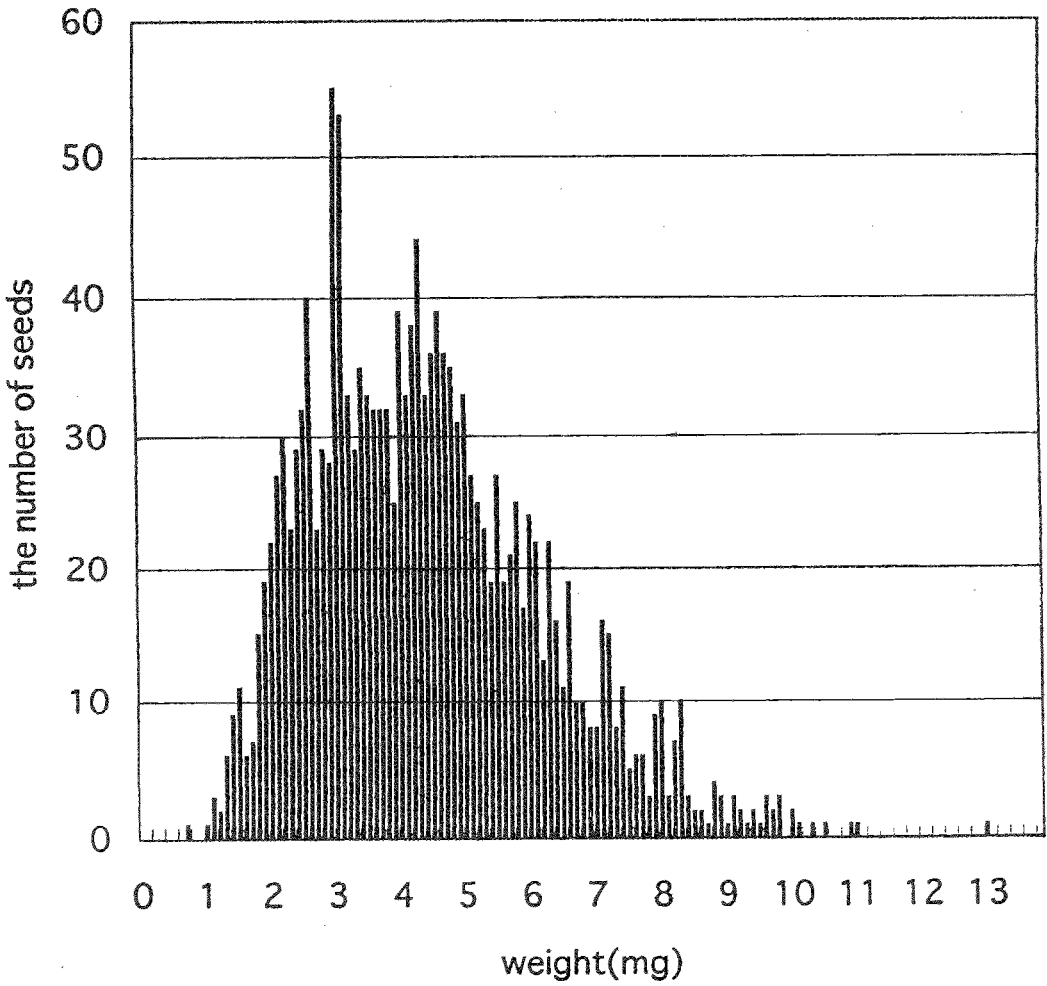
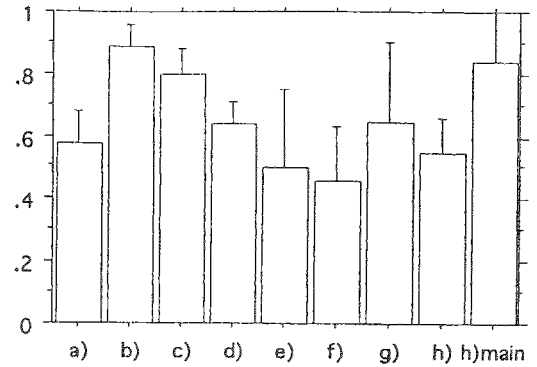


Fig.17 Histogram of seed weight collected from nontreated individuals of *M.roseum*.
 Mean weight(\pm S.D.) is 4.4 ± 3.2 mg. n=1635

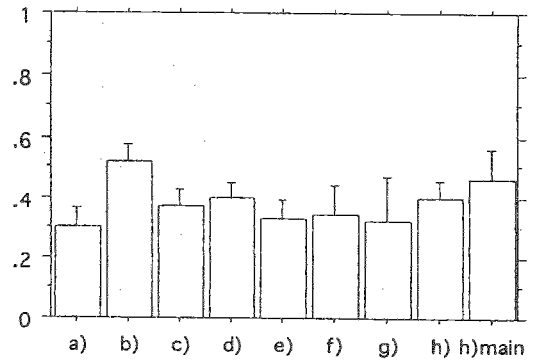
Fruit set

	n	mean	S.D.	S.E.
a)	20	.577	.103	.023
b)	10	.889	.070	.022
c)	9	.800	.084	.028
d)	10	.640	.070	.022
e)	10	.502	.248	.078
f)	10	.455	.178	.056
g)	10	.649	.252	.080
h)	10	.550	.112	.035
h)main	10	.843	.260	.082



Seed set

	n	mean	S.D.	S.E.
a)	20	.307	.060	.013
b)	10	.522	.054	.017
c)	9	.373	.059	.020
d)	10	.401	.047	.015
e)	10	.331	.065	.021
f)	10	.344	.101	.032
g)	9	.328	.147	.049
h)	10	.403	.052	.016
h)main	10	.469	.094	.030



Seeds/Ovules

	n	mean	S.D.	S.E.
a)	20	.177	.048	.011
b)	10	.462	.047	.015
c)	9	.302	.072	.024
d)	10	.259	.052	.017
e)	10	.171	.092	.029
f)	10	.171	.081	.026
g)	10	.206	.117	.037
h)	10	.222	.052	.016
h)main	10	.401	.134	.042

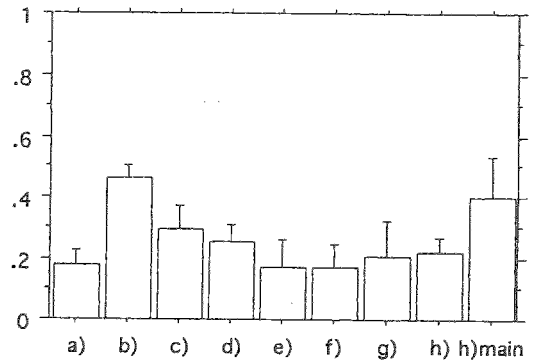


Fig.18 Comparison of fruit set, seed set and the number of seeds/ the total number of ovules.

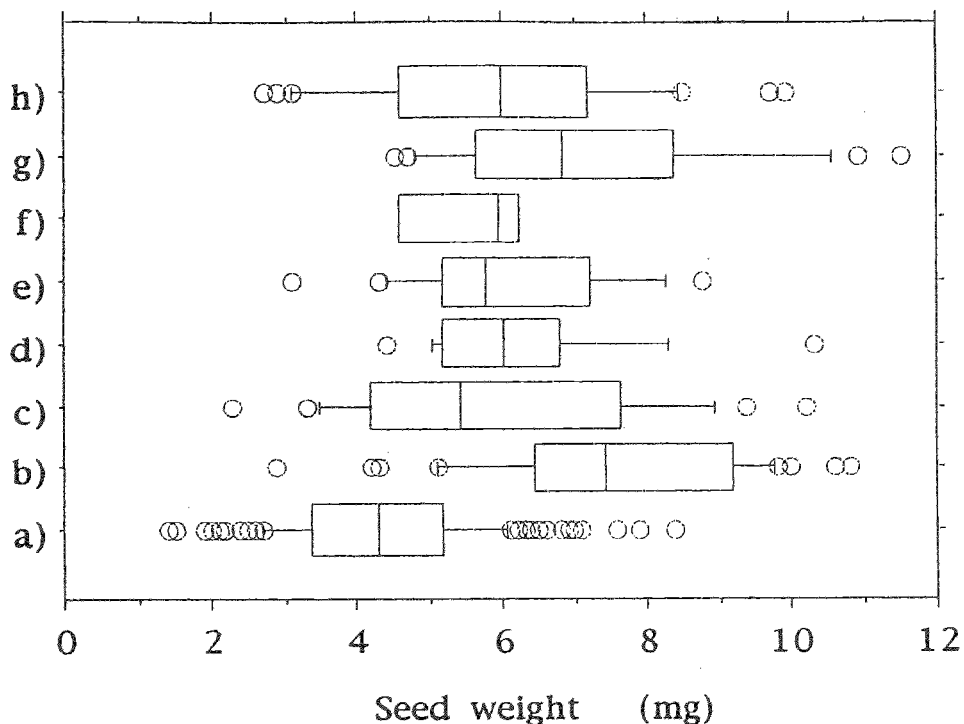
a) Natural(=control).

b)2, c)4, d)8, e)12, f)all of flower buds in each branch were remained.

g)Only main stem was remained.

h)4 flowers of main stem and all of the flowers in each branch were remained.

h)main: results for main stem only.



	n	mean	S.D.	S.E.
a)	167	4.375	1.348	.104
b)	36	7.497	1.868	.311
c)	32	5.981	2.128	.376
d)	14	6.350	1.478	.395
e)	25	6.164	1.412	.282
f)	4	5.425	1.372	.686
g)	24	7.179	1.959	.400
h)	26	5.938	2.042	.400

Fig.19 Comparison of seed weight.

a) Natural(=control).

b)2, c)4, d)8, e)12, f)all of flower buds in each branch were remained.

g)Only main stem was remained.

h)4 flowers of main stem and all of the flowers in each branch were remained.

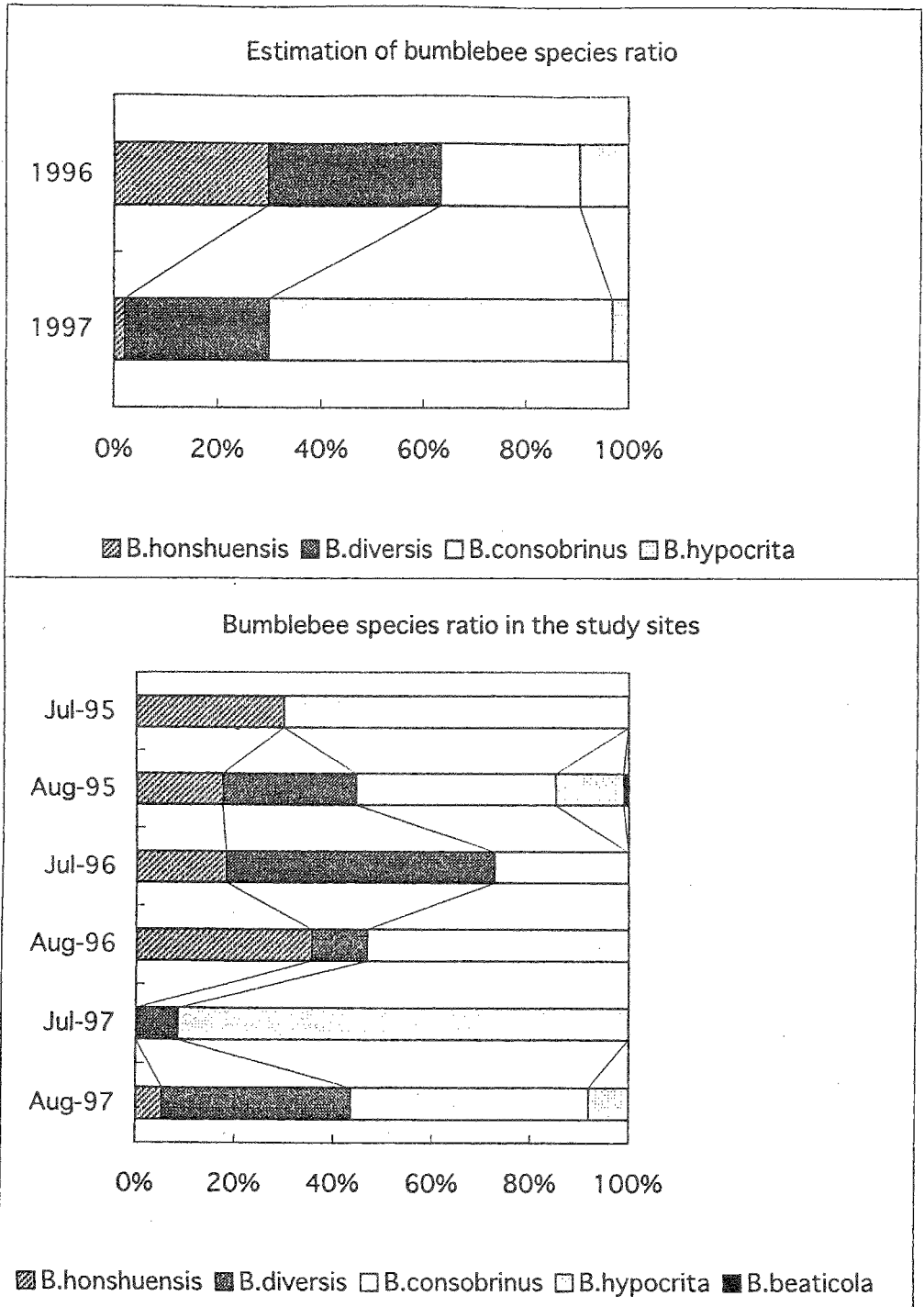


Fig.20 Population of bumblebees around the study site.

a) around the area.

b) in the study site.

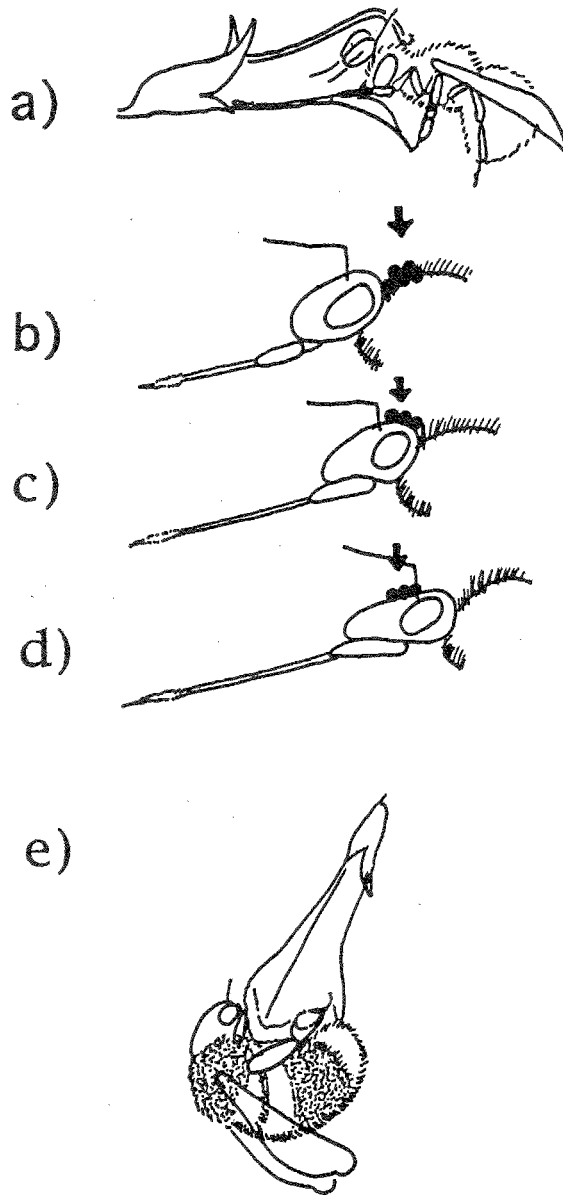


Fig.21 Foraging positions of bumblebees and The part where fluorescent powdered dyes were deposited.

- a) Nototrubically visitation. Fluorescent powdered dyes were deposited on
- b) pronotum of *B. honshuensis*.
- c) vertex of *B. diversus*.
- d) frons of *B. consobrinus*.
- e) A flower visited by *B. hypocrita*.

Foraging trips of bumblebees

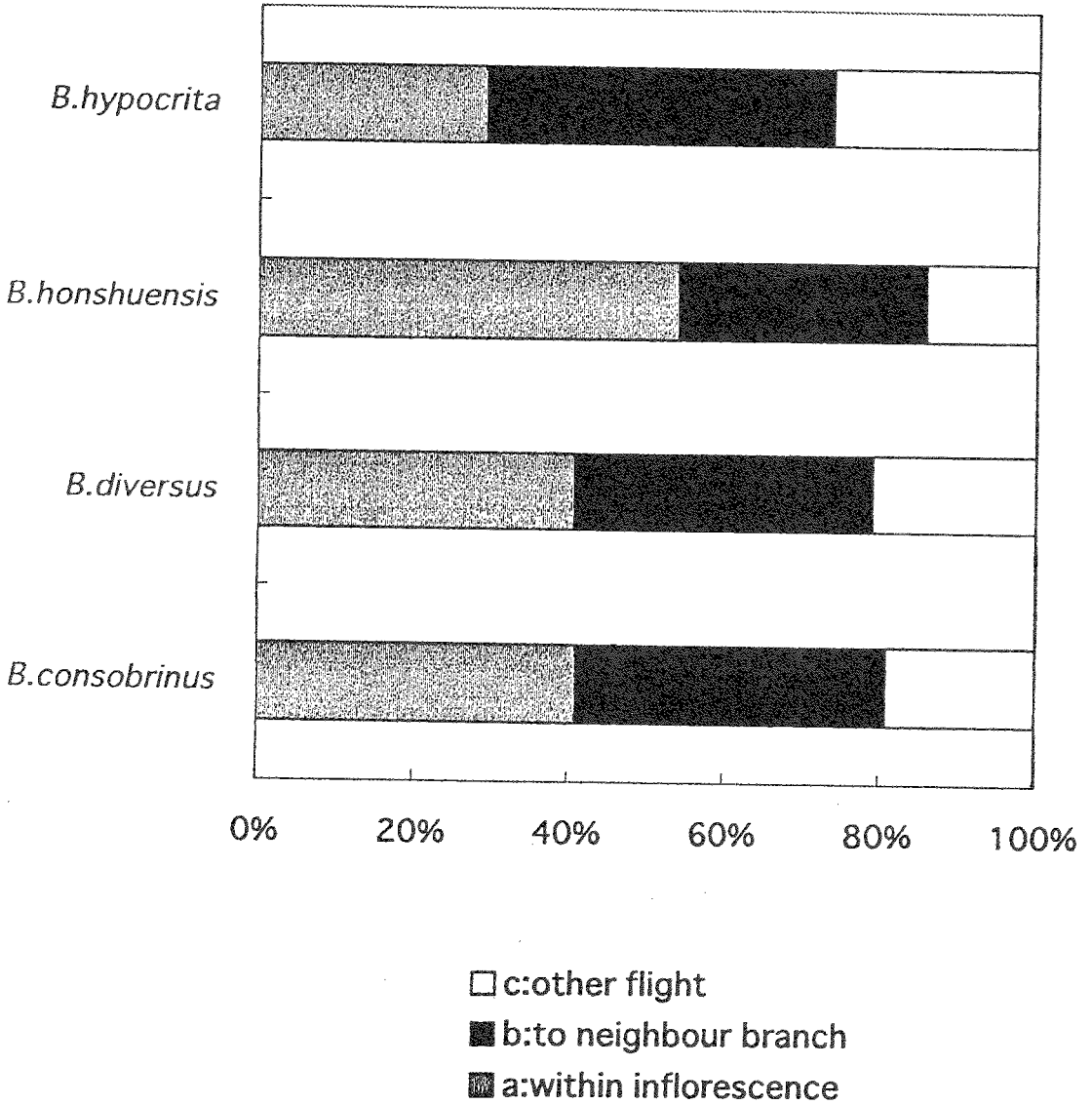
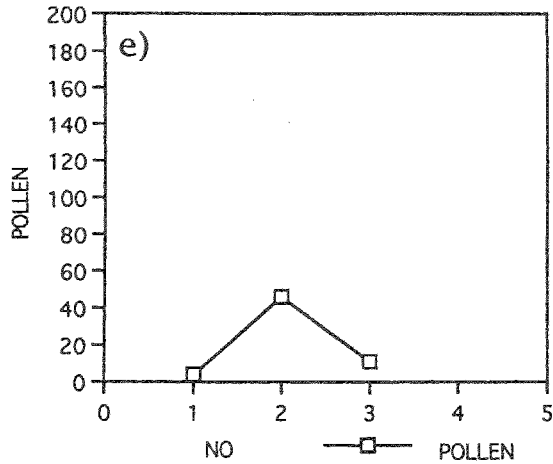
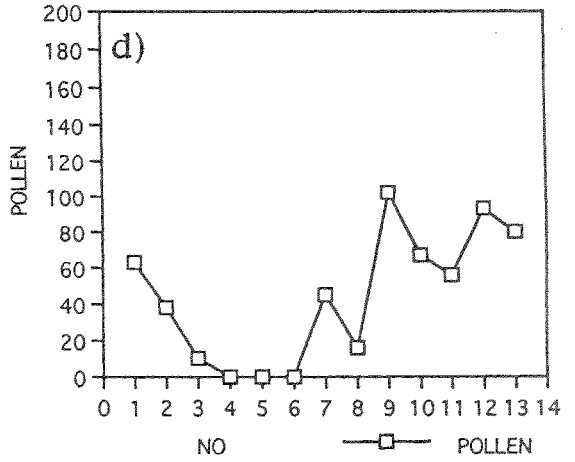
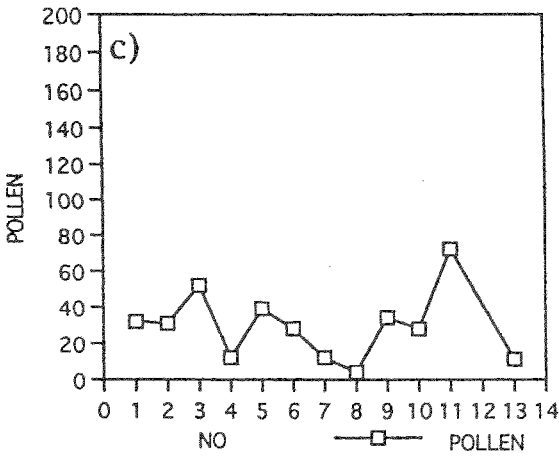
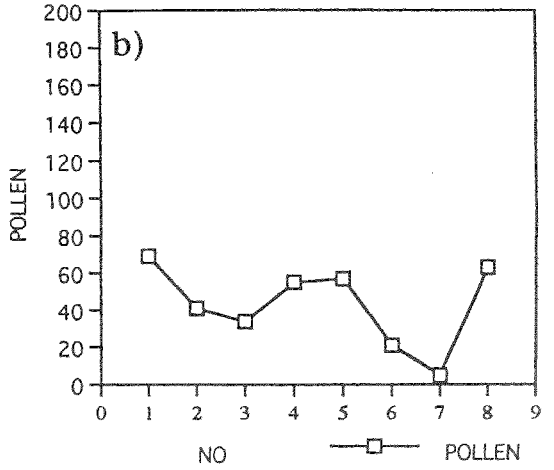
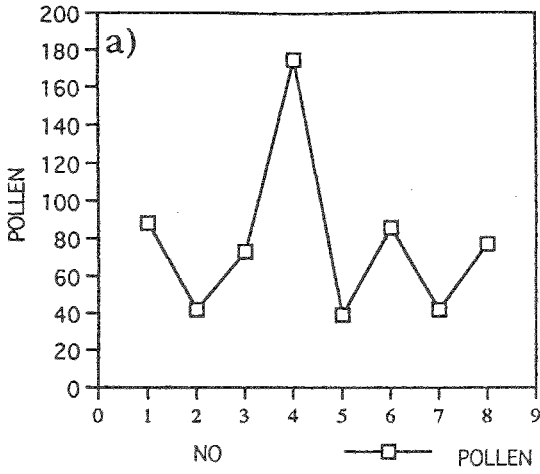
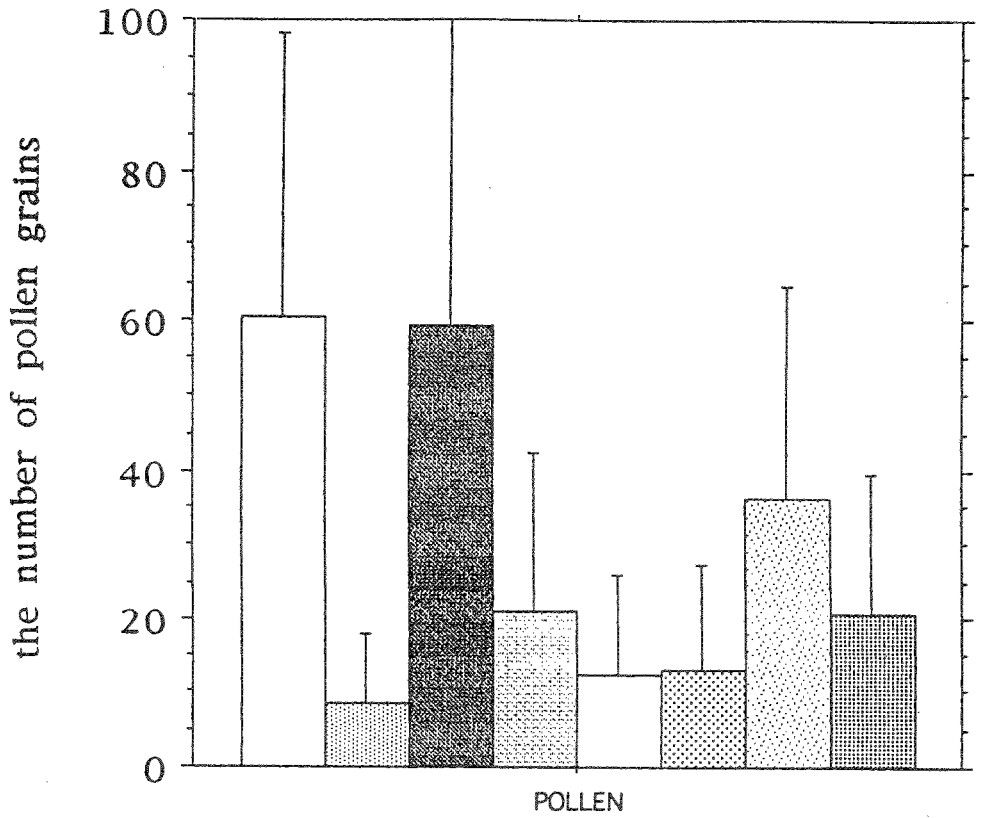


Fig.22 Comparison of foraging trip of bumblebee species.



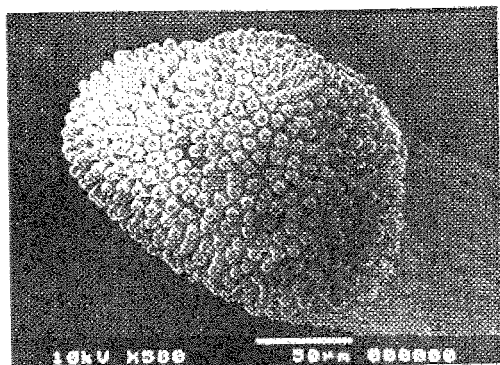
- a) *B. consobrinus* - emasculated
- b) *B. consobrinus* - emasculated
- c) *B. diversus* - emasculated
- d) *B. honshuensis* - non-treated
- e) *B. hypocrita* - emasculated

Fig.23 Pollen carryover by bumblebees.

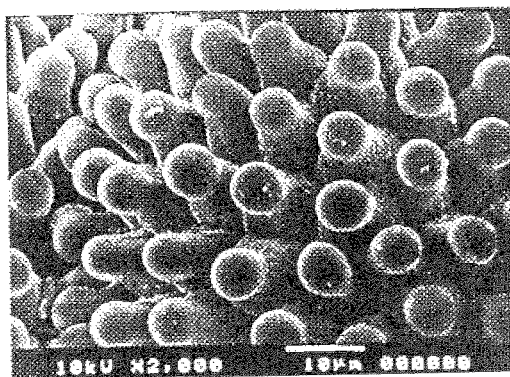


- *B.honshuensis* ; non-treated
- *B.consobrinus* ; non-treated
- *B.hypocrita* ; non-treated
- *B.diversus* ; non-treated
- *B.honshuensis* ; emasculated
- *B.consobrinus* ; emasculated
- *B.hypocrita* ; emasculated
- *B.diversus* ; emasculated

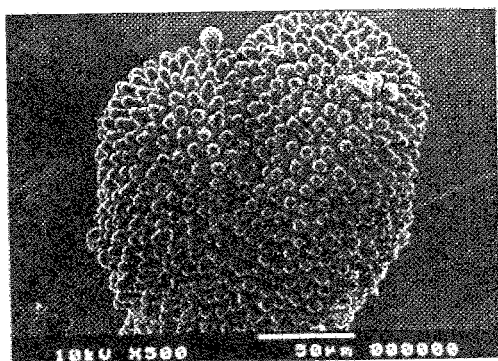
Fig.24 Comparison of the number of pollen grains deposited on stigma by a single visit of bumblebees.



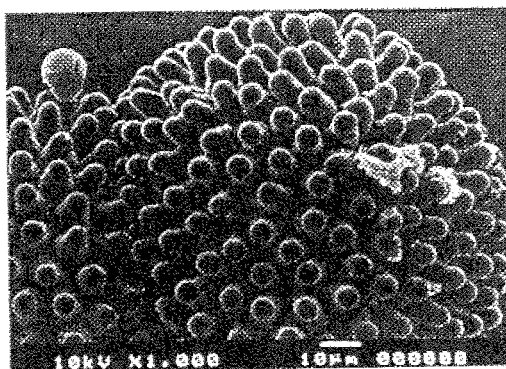
a) no pollination



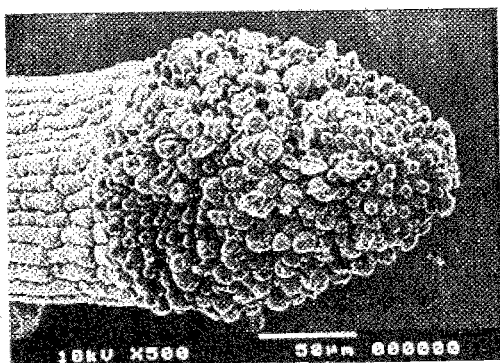
b) no pollination



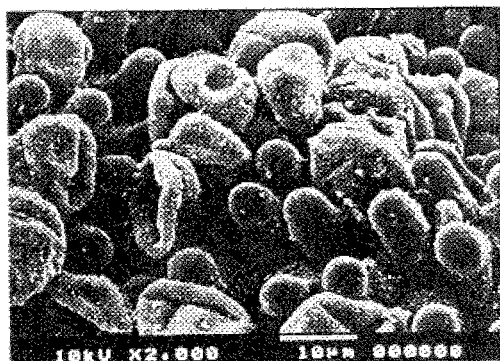
c) hand pollination



d) hand pollination



e) bumblebee pollination



f) bumblebee pollination

Fig.25 Pollen deposit on stigmas by using SEM.

a)b) no pollination: stigma of flower bud.

c)d) hand pollination: stigma of flower with white swellings.

e) f) bumblebee pollination (*Bombus consobrinus*).

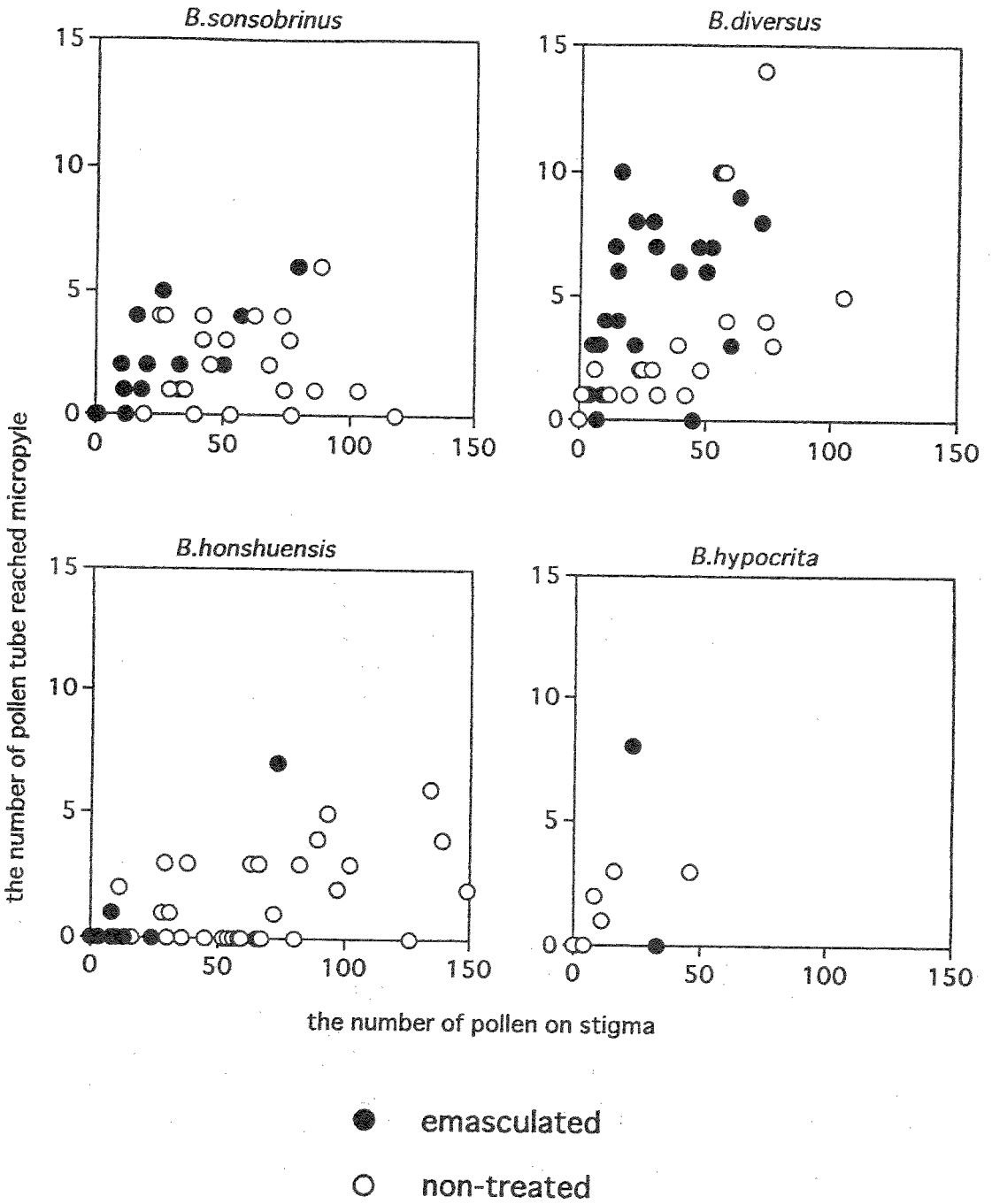


Fig.26 Relationship between the number of pollen tube and pollen on stigma.

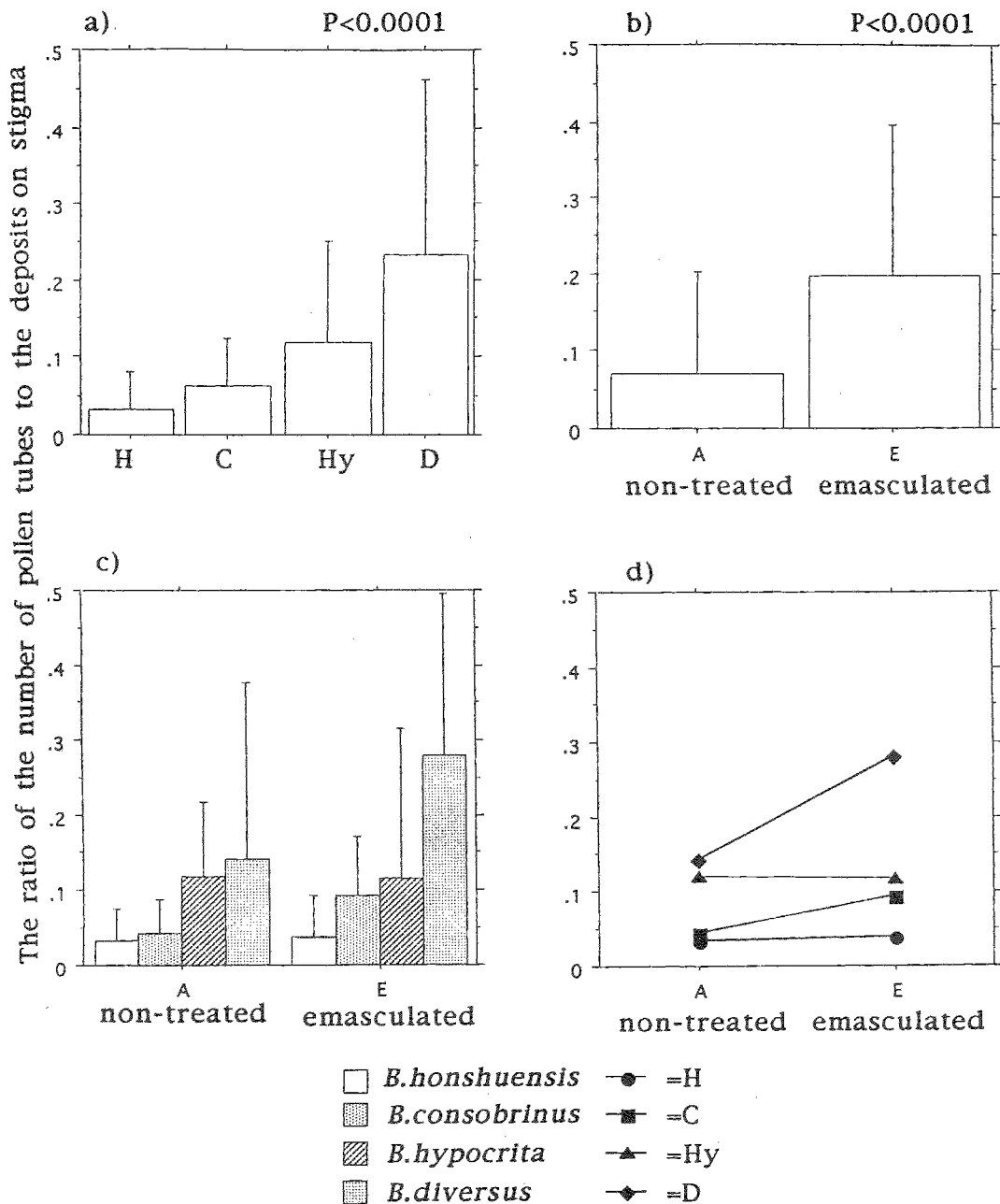


Fig.27 The ratio of the number of pollen tubes to the number of pollen deposited on stigma.

- (a) Average ratio for bumblebee species.
 - (b) Average ratio of non-treated and emasculated group.
 - (c) Details of (b).
 - (d) Comparison of treatment with respect to bumblebees.
- Error bars indicate S.D.

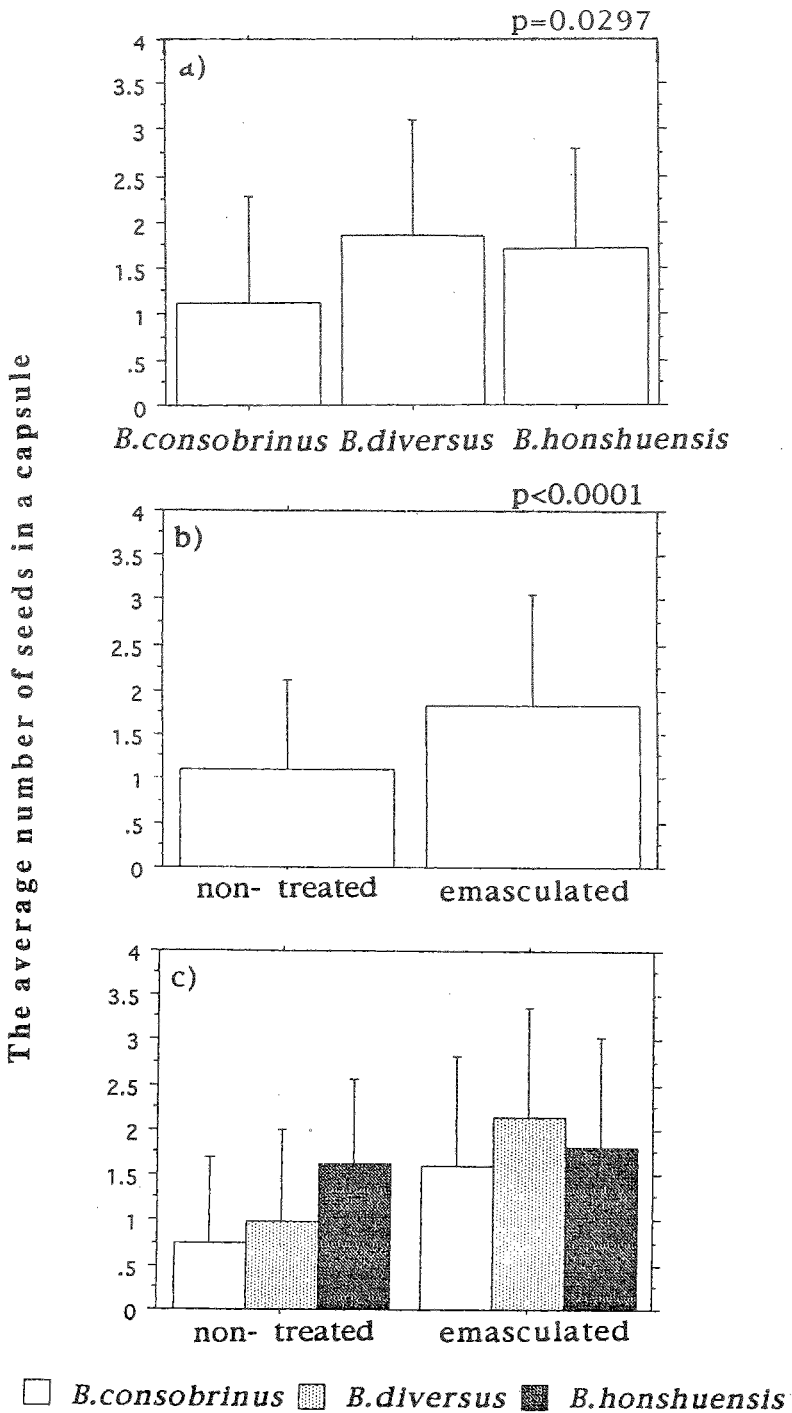


Fig.28 The average number of seeds in a capsule.

- a) Comparison of seed set with respect to bumblebee species.
- b) Seed set of nontreated and emasculated group.
- c) Details of b).

Relation between visiting frequency of three bumblebee species and the number of seeds produced by their visiting flowers

	<i>B.honshuensis</i>			<i>B.diversus</i>			<i>B.consobrinus</i>			
visits	mean	S.E.	n	mean	S.E.	n	mean	S.E.	n	P
1	1.5	0.24	23	1.2	0.25	27	0.6	0.15	27	0.017
2	2.1	0.19	23	1.8	0.18	29	1.8	0.21	28	NS
3	1.6	0.25	25	1.7	0.24	26	1.8	0.21	33	NS
4	1.8	0.30	20	2.3	0.25	34	2.1	0.22	38	NS
P	NS			0.019			<0.001			

Relation between visiting frequency and the number of seeds

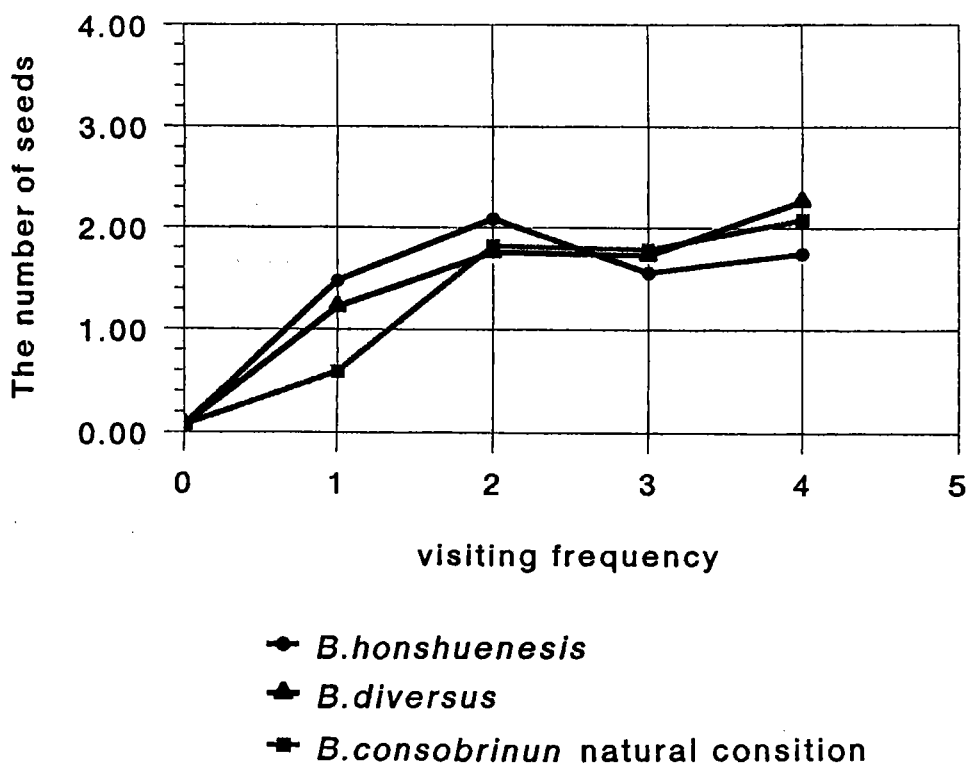


Fig.29 Relation between visiting frequency of three bumblebee species and the number of seeds.

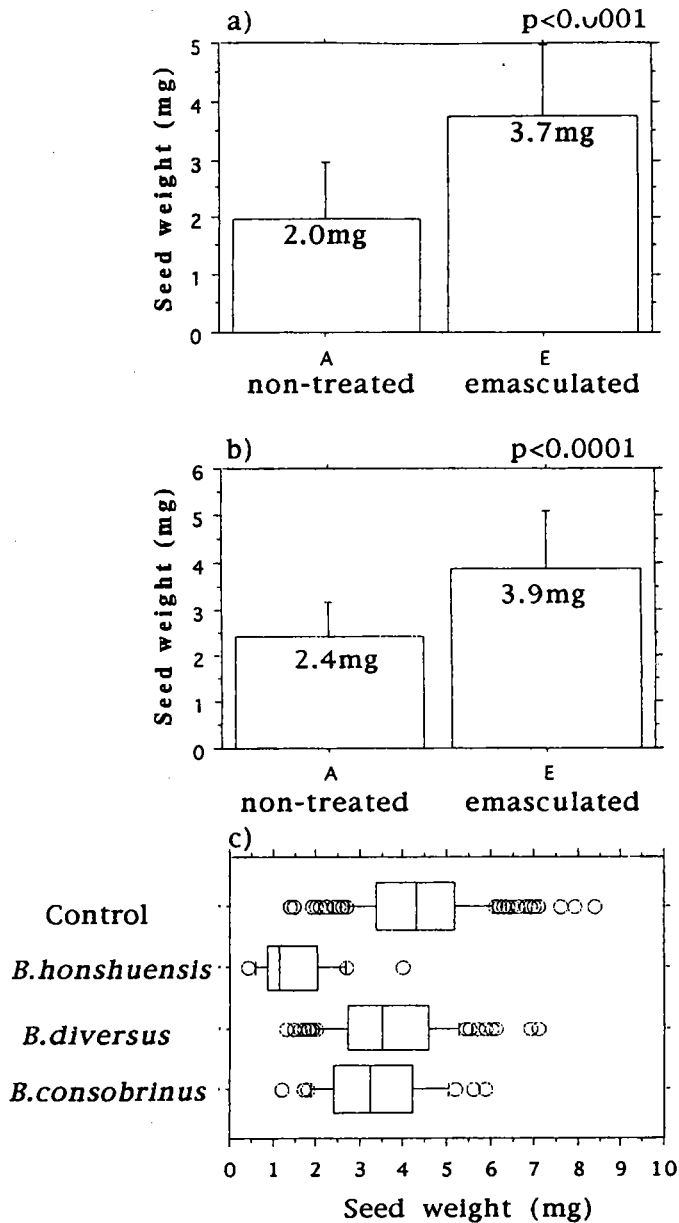


Fig.30 Comparison of seed weight.

a) Mean seed weight of A: seeds pollinated foreign+self pollen(=from non-treated flower) and E: seeds pollinated foreign pollen only (=from emasculated flower).

All of the flowers were pollinated by a single visit of bumblebees.

b) Comparison of 'A' and 'E' pollinated by a single visit of *B.diversus* only.

c) Comparison of mean seed weight between bumblebee species.

The number of pollen remained in anthers of a flower (n=12)

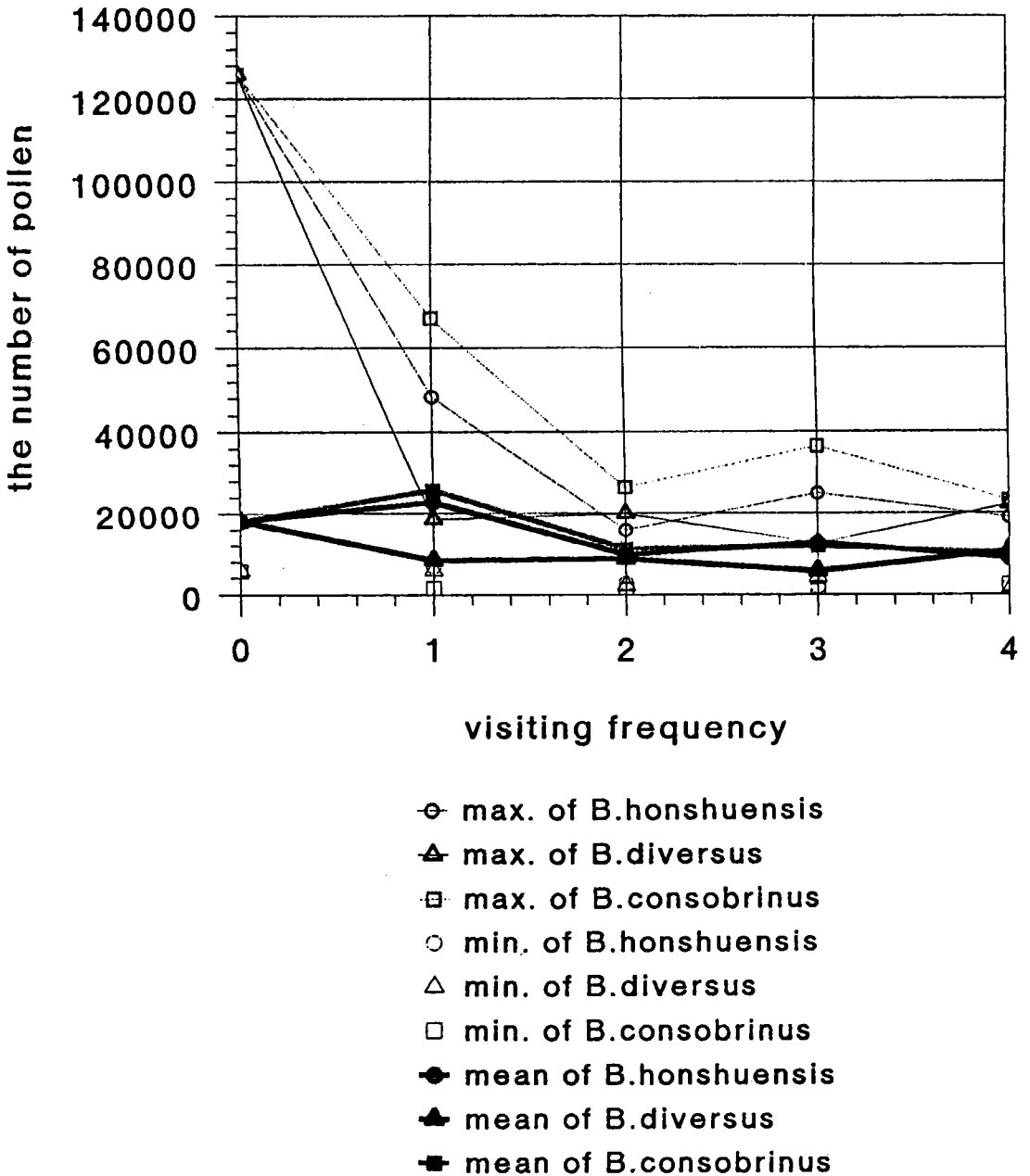


Fig.31 Pollen removal by a single visit of bumblebees. The number of pollen remained in anthers of a flower were counted.

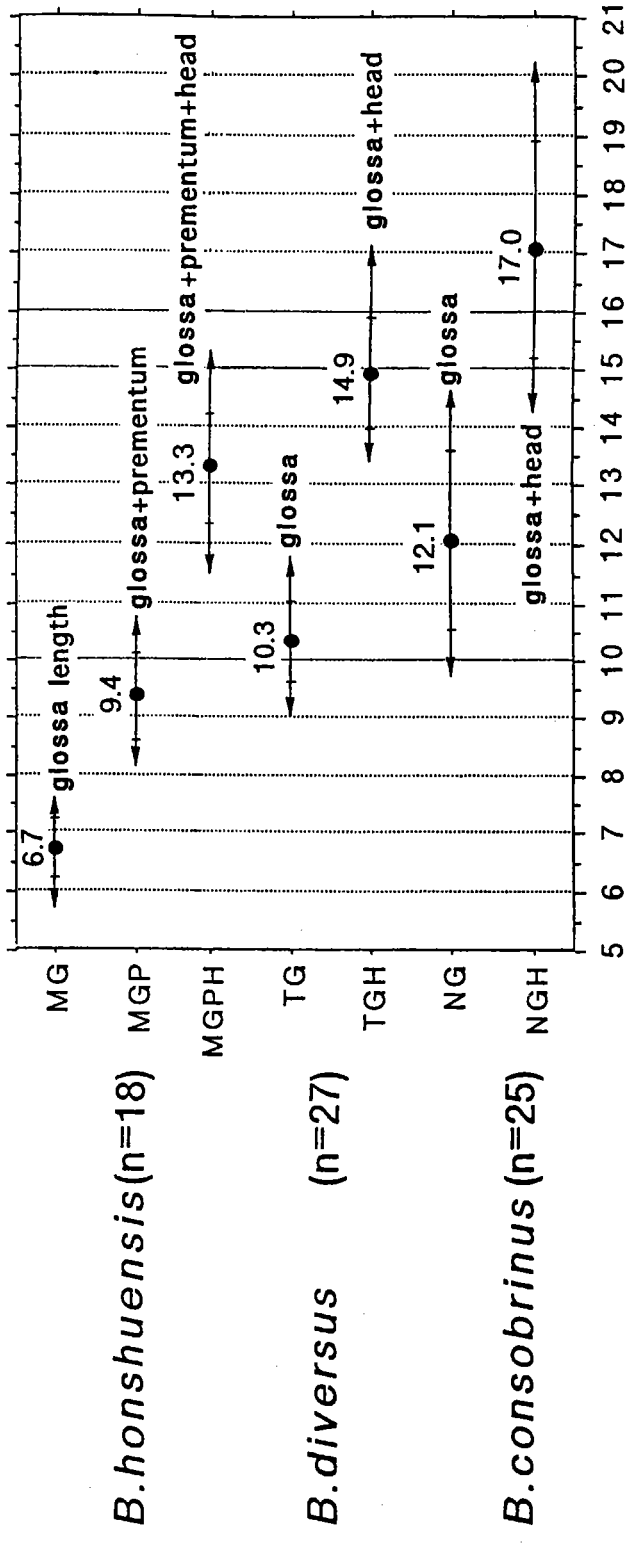
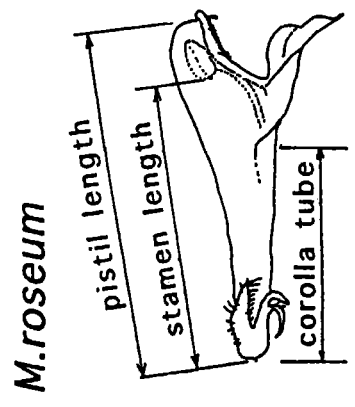
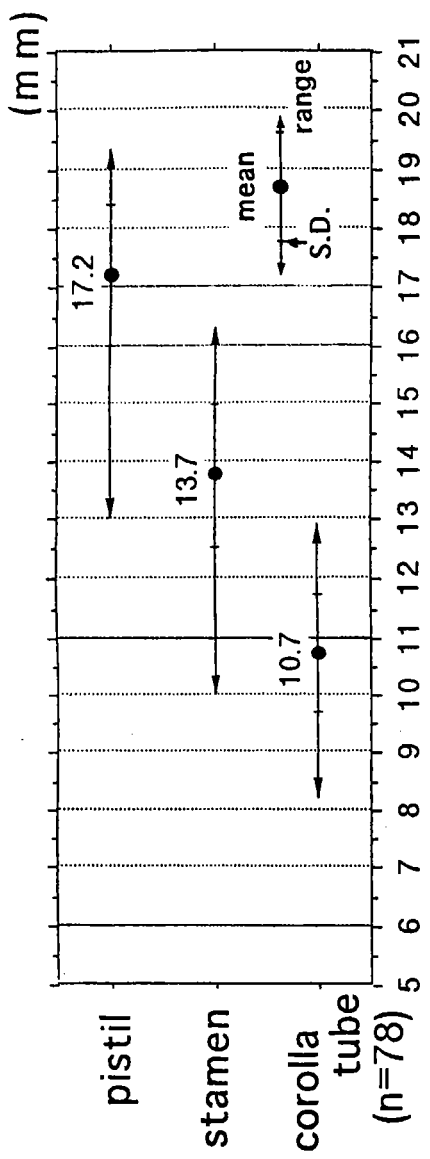


Fig.32 Morphological correspondence between bumblebees and flower

「^{たまがわすいげんいき}多摩川水源域の^{ほうかたい}防火帯に^{はったつ}発達する^{そうほんしょくぶつぐんらく}草本植物群落の
^{しゅしほんしょく}種子繁殖における^{ほうかこんちゅう}訪花昆虫の^{やくわり}役割」

(学術研究VOL. 27 研究助成・A類 No. 193)

著者 ^{すずきかずお}鈴木和雄
発行日 1999年3月31日
発行 財団法人とうきゅう環境浄化財団
〒150-0002 渋谷区渋谷1-16-14
(渋谷地下鉄ビル内)
TEL (03)3400-9142
FAX (03)3400-9141
