

森林植物の開花結実特性の解明とその保全管理に関する研究

八坂通泰*

The study of flower, fruiting traits of forest plants and its conservative management

Michiyasu YASAKA*

要 旨

森林植物の多様性を保全するためには、各種の繁殖特性の解明は重要である。開花結実、種子分散などの植物の繁殖ステージは、植物個体群を増殖させるステージであるだけでなく、花や種子は、昆虫、鳥、動物の重要な食物源となっている。さらに、樹木の種子生産の年変動についての情報は、多様な森林の再生を植栽や天然更新により図る場合においても欠かせない。そこで本研究は、森林植物の開花結実特性、特に種子生産における時空間的変動パターンや花粉媒介昆虫の重要性などについて解明し、林冠構成種の多様性の再生や森林植物の多様性の維持など森林植物の保全管理に貢献することを目的とした。

種子生産の変動パターンの生物学的な理解や、種子採取・天然更新作業の効率的な実施のためには、種子生産の個体レベルでの分析が必要である。北海道に生育する落葉広葉樹11種を対象に個体単位で結実調査を行い、種子生産の年度間および個体間の変動パターンについて解明した。

花や種子の年変動パターンが、長期の間隔において個体間で同調する場合をマस्टィングといい、その適応的な有利性を説明する仮説の1つが捕食者飽食仮説である。マस्टィングを示す代表種であるブナについて、開花雌花数の年変動を変動係数で評価するとともに、捕食者飽食が生じる開花パターンについて検討した。さらに、捕食者飽食戦略を応用したブナ林再生のための結実予測技術を開発した。

虫媒植物と花粉媒介昆虫との相互作用は、生育環境の破壊や分断化、農薬など化学物質による汚染、外来種の侵入などにより危機的な状態にある。北海道に自生する樹木16種、草本16種について、花粉媒介昆虫の不足が起きたときの種子生産低下の可能性を明らかにするため、花粉媒介昆虫を排除する袋掛け実験を行い、各種がどの程度その種子生産を花粉媒介昆虫に依存しているかについて明らかにした。

生息地の分断化は、森林生物の生息を脅かすだけでなく、様々な生物間相互作用を崩壊させる恐れがある。花粉媒介昆虫の減少をもたらす要因として森林の分断化に焦点を当て、住宅地や農地によって分断化された森林で、花粉媒介昆虫への依存度が高い林床植物3種の結実率を調べ、種子生産に及ぼす生息地の分断化の影響を評価した。

キーワード：開花、結実、森林植物、森林の単純化、森林の分断化

*北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido 079-0198

〔北海道林業試験場 第44号 平成19年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No.44 March 2007〕

目 次

第1章 序論

- 1-1 森林の単純化と分断化がもたらす生物多様性への脅威
- 1-2 森林植物の開花結実研究の生物多様性保全における重要性
- 1-3 研究の目的と構成

第2章 林冠構成種の結実特性の解明

- 2-1 はじめに
- 2-2 研究方法
 - 2-2-1 広葉樹の結実量の年変動の個体および個体群での評価
- 2-3 結果
 - 2-3-1 結実量の年変動の個体および個体群での評価
- 2-4 考察
 - 2-4-1 結実量の年変動の指標としての個体群ベースの変動係数

第3章 マスティング代表種ブナの開花結実特性の解明と結実予測技術の開発

- 3-1 はじめに
- 3-2 研究方法
 - 3-2-1 開花数と虫害率の年変動の測定法
 - 3-2-2 開花数と結実率の予測法
- 3-3 結果
 - 3-3-1 開花数と虫害率の年変動
 - 3-3-2 開花数と結実率の予測
- 3-4 考察
 - 3-4-1 ブナの開花数の年変動による捕食者飽食
 - 3-4-2 冬芽調査と捕食者飽食理論を用いた結実予測

第4章 森林植物の交配様式の解明

- 4-1 はじめに
- 4-2 研究方法
 - 4-2-1 袋掛け実験法
 - 4-2-2 人工受粉実験法
- 4-3 結果
 - 4-3-1 袋掛け実験による交配様式
 - 4-3-2 人工受粉実験による交配様式
- 4-4 考察
 - 4-4-1 自然受粉と袋掛け処理の結果率
 - 4-4-2 ポリネーター不足の結果率への影響

第5章 他殖型林床植物3種の結実に及ぼす森林の分断化の影響

- 5-1 はじめに
- 5-2 研究方法
 - 5-2-1 他殖型林床植物3種の結果率の測定
 - 5-2-2 エゾエンゴサクの結果率への要因解明法
- 5-3 結果
 - 5-3-1 孤立林における他殖型林床植物3種の結果率
 - 5-3-2 エゾエンゴサクの結果率に及ぼす要因
- 5-4 考察
 - 5-4-1 森林の分断化の結果率への影響
 - 5-4-2 生育場所による結果率の違い

引用文献**Summary**

第1章 序論

1-1 森林の単純化と分断化がもたらす生物多様性への脅威

1992年にブラジルで開催された国連環境開発会議（地球サミット）以来、生物多様性の保全は、人類共通の課題として認識されるようになった。地球サミットで採択された「生物の多様性に関する条約」に基づき、我が国では1995年に生物多様性の保全と持続可能な利用を目的とした「生物多様性国家戦略」が策定され、産業や教育など分野横断的な指針が定められた。こうした国家レベルでの取り組みを受け、農学（桐谷 2004）、森林科学（三浦・中嶋 1996；小池 1997ab）、水産学（松田 2000）、造園学（近藤 1994）などの各分野において、生物多様性の維持が可能な生産活動、資源管理、土地利用のあり方が議論されている。

我が国の森林において、生物多様性の保全を図るために解決すべき問題は多岐にわたるが、その1つに林冠構成種の単純化があげられる。日本の森林率は約70%と比較的高いが、その約40%は人工林で、そのほとんどは針葉樹単一樹種からなる。単一樹種による森林造成がもたらす弊害としては、遺伝的・構造的な多様性が低いため、病虫害や自然攪乱に弱いことや、様々なレベルでの生物多様性が低いことなどが指摘されている（Butterfield 1995; Larsen 1995）。

スウェーデンの人工林では、針広混交の天然林よりも鳥類の種数や密度が明らかに少なく（Nilsson 1979）、人工林化は多くの脊椎動物、菌類、地衣類、顕花植物を絶滅の危機にさらしていることが報告されている（Gamlin 1988）。アメリカ北西部においては、林分構造が単純な単一樹種からなる針葉樹林では、下層植生の欠如など生物多様性の低下が問題になっている（Hayes *et al.* 1997）。フィンランドやロシアのトウヒ人工林でも、特に若齢の林分で下層植生が欠如することが明らかになっている（Uotila & Kouki 2005）。これらの生物多様性低下の原因と、林冠構成種の単純化の関係については必ずしも明らかではないが、林冠の種多様性が高い森林では、光環境の季節的および空間的な変化に適応した多様な林床植物が見られることや（Uemura 1994）、多様な樹種が共存できるメカニズムとして、林冠構造の垂直および水平方向のばらつきが重要であることが指摘されている（Kohyama 1992; Kohyama 1993）。また、林床に供給されるリターも、林床植物の多様性に影響を与えられている（Facelli & Pickett 1991）。

こうした状況は北海道の森林においても同様である。北海道の天然林の高木層には7～16種の樹木が出現する（植村 1993）が、北海道の森林面積の約3割を占める人工林のほとんどはトドマツとカラマツの2種から成っている。このうちトドマツ人工林においては、エゾエンゴサクなどの春植物が生育していないことや（八坂 1998）、間伐遅れの林分では極端に林床植物の多様性が低下する事例が報告されている（八坂 2005a）。

森林の単純化の他に、森林に生息する生物の多様性を脅かすもう1つの問題は、森林の小面積化や分断化である。平地に位置する森林は、都市や農地、住宅地などの人工環境に囲まれ、山地においても広大な面積の天然林は少なくなり、多くは人工林に囲まれている。こうした陸地における島状の森林は孤立林（forest-islandもしくはfragmented forest）と呼ばれ（Burgess & Sharpe 1981；山本 1987）、古くから生態学的な関心が持たれてきた（MacArthur 1972）。

最近では、生息地の分断化は、様々な生態系において一般的な事象であり、保全生物学において主要なテーマとして取り上げられるようになった（Primack 1995；Hunter 1999；鷲谷 1999；Pullin 2002）。生息地の分断化は、面積の減少、境界部分の比率の増加、生息地間の距離の増加など、生息地の面積や形状に変化をもたらし、様々な野生生物の種組成に影響を与えていることが知られている。

植物では、面積が小さい孤立林では生育する植物の種数が少なく、その影響は高木、低木、草本、つる、着生植物など生活型により異なる場合（Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003；Ochoa-Gaona *et al.* 2004；Zhu *et al.* 2004）や、種組成が種子の分散様式と関係がある場合が知られている（Dzwonko & Loster 1988）。また、林縁部ではエッジ効果と呼ばれる現象により、日射量、気温、湿度、風の強さなど物理的な環境変

化が起こり (Lovejoy et al. 1986; Matlack & Litvaitis 1999), 林内と比較し樹木の立木密度, 断面積が増加し (Ranney et al. 1981), 種組成や構造が異なる (Harper & Macdonald 2002)。昆虫でも, 面積が小さくなる と種数が減少する場合が多い (Brühl et al. 2003; Feer & Hingrat 2005; Lövei & Cartellieri 2000)。鳥類では, 面積や生息場所の異質性と種数に正の相関がある場合 (Berg 1997), 孤立林では大面積の森林で見られる種 が欠如する場合 (Marsden et al. 2001) などが知られている。

森林の単純化や分断化は, 森林内の非生物のおよび生物的な環境変化や生物間相互作用の崩壊をもたら し, 森林生物の多様性に重大な影響を与えていることは明らかである。しかし, これらの影響は, 森林タイプ, 対象生物, 土地利用のあり方などによって異なる場合もあり, 必ずしも一般化できてはいない (Villard 2002)。また, 北海道においては, 森林の単純化や分断化の影響は十分わかっているとはいえない。幸い北海道の開拓の歴史は浅く開発に関する各種の記録も残されているので, この影響を究明しやすい。したがって, 北海道において森林の生物多様性の保全を図るためには, 世界各地で報告されている森林の単純化や分断化が生物多様性に与える影響との相違点を比較しながら早急に実態を明らかにする必要がある。

1-2 森林植物の開花結実研究の生物多様性保全における重要性

森林の生物多様性を保全するためには, 各生物の生態を理解することは欠かせない。特に, 植物の開花結実, 種子分散, 実生定着などの繁殖ステージは, 植物個体群を増殖させるステージという意味において重要である。もしも, 何らかの環境変化により, 植物の繁殖ステージに問題が起きると, 植物の種子生産効率が低下し, 新規個体の補充ができなくなる。

新規個体の補充の低下は, 特に分断化などにより極端に個体群サイズの小さくなった集団では影響が大きく, 人口統計学的変動により絶滅確率が高くなる。植物には自家不和合性を持った種も多く, 極端に個体数が減少すると遺伝的な問題により和合性のある個体を失う場合もある (De Mauro 1993)。また, 雌雄異株のような性表現を示す植物の場合, 個体数の減少は, 性比のアンバランスをもたらす種子生産効率を低下させる可能性もある (Somanathan & Borges 2000)。

さらに, 自ら移動できない植物にとって, 開花結実というステージは, 花粉媒介や種子分散を通して遺伝子を移動できる数少ないチャンスでもある。花粉媒介の手段は様々で, 虫媒, 鳥媒などの生物的媒介と, 風媒, 水媒などの非生物的媒介に大別できる。特に虫媒花を持つ植物は花粉媒介昆虫 (ポリネーター) に花粉や蜜を食物として提供することで, 花粉媒介を確実なものにしている。ポリネーターの中でも, マルハナバチやミツバチなどのハナバチの仲間は, 花粉や蜜を唯一の食物源としており, 植物への依存度が非常に高い (Heinrich 1979)。しかし, ポリネーターと植物の共生関係は, 生息地の分断化, 土地利用の変化, 農薬の使用, 外来種の導入などにより危機的な状態にある (Kearns et al. 1998)。ポリネーターは野生植物の花粉媒介をするだけでなく, 様々な農作物や果樹の生産にも貢献している。その価値は米国内では年間2~4千万米ドル, 世界中では年間2億米ドルを超えると試算されており, ポリネーターは生物多様性の保全だけでなく, 生態系が持つ機能を人間が資源として利用・享受できる貴重な生態系サービス (ecosystem goods and services) をも提供している (Kearns et al. 1998)。

受粉に成功し生産された種子は, 植物の個体群維持に貢献するだけでなく, 多くの野生生物の餌となっている。しかし, 多くの植物の種子生産には豊凶があり, この豊凶が, 野生生物の個体群動態に深く関わっていることが知られている。いくつかの例を紹介しよう。

ノルウェイ南部での蛾の幼虫とその寄生蜂の個体数は, ヨーロッパナナカマドの果実の年変動パターンと同調している (Satake et al. 2004)。米国東部においては, ナラの豊凶はツグミの捕食者である猛禽類の捕食行動に影響を与え, さらにツグミの空間的な個体群動態にも影響している (Schmidt 2003)。米国イエローストーンでのハイイログマにおける研究では, マツの種子が不作の年は, クマが食料を求めて人里近くに出現するため, 駆除などにより死亡率が1.8~3.3倍になる (Mattson et al. 1992; Mattson 1998)。本州

のツキノワグマにおける研究でも、ミズナラやブナの豊凶はクマの産子数に影響を与えられていると考えられている(三浦 1996)。実際、これらの凶作年にはツキノワグマが有害駆除される件数が増えることが指摘されている(箕口 1995)。北海道南部のヒグマでもツキノワグマと同様な傾向が見られる(今未発表)。このように、樹木の豊凶は、昆虫や鳥類だけでなく、森林生態系におけるアンブレラ種となる大型ほ乳類の個体群動態へも影響を与えている。

さらに、樹木の種子生産における豊凶現象を理解することは、林冠構成種の多様性の再生という目的においても欠かせない。多様な広葉樹林の再生を図る方法として、苗木を生産し林地に植栽する人工更新と天然木からの実生更新による天然更新がある。多様な樹種について、植栽や天然更新を進めるにあたっては、これまでの既存の林業技術(苗木生産技術や植栽技術など)で対応できる部分とできない部分がある。対応できない部分の1つに、植栽に用いる苗木の産地問題が挙げられる。

林冠構成種の多様性を再生する場合、これまでの木材生産を主要な目的としてきた造林では、苗木の産地は植栽場所の環境に適応しており、経済的に成り立つ成長や材質が確保されれば十分であった。しかし、人間活動により過去に失われた自然林や湿地などを再生する「自然再生」による生物多様性の保全は、種のレベルだけでなく、遺伝子のレベルでも注意を払う必要があり(鷲谷ら 2005)、植栽により林冠構成種の多様性の再生を図る場合には、遺伝子汚染を引き起こさないようより細かい苗木の産地への配慮が必要となる。

ところが、多くの場合、目的となる広葉樹の種子生産には豊凶があり、なおかつその種子は保存方法が不明なものが多い(勝田ら 1998)。このため、広葉樹の苗木を準備しようとする、地元産のものが入手できないため他の地域から苗木を購入する場合も多い。こうした問題を解決するためには、まず広葉樹の豊凶特性について理解することが必要となる。そして、豊凶が著しく種子の保存が困難なものについては、結実予測や種子保存の技術開発を行う必要がある。これらの技術開発は、各地域での豊作年にあわせた種子採取や種子保存を可能にする。

また、天然更新により広葉樹の更新を図ろうとしても豊凶が障害となり失敗に終わることも多い(鈴木 1990; 小山ら 2000)。天然更新では、天然木を種木として利用するので、遺伝子汚染(コンタミネーション)は起こりにくいが、更新する樹種の制御はできないのが現状である。天然更新により多様な樹種の更新が可能になれば、今後の自然林再生において強力なツールとなるだろう。

このように植物の開花結実特性を理解することは、植物自身の個体群の保全のために留まらず、花粉媒介昆虫や種子捕食者といった様々な森林生物の多様性の保全を図る上でも欠かせない研究領域である。さらに、林冠構成種の多様性の再生といった実践的な目標においても、豊凶特性をはじめとした樹木の種子生産特性の解明は重要である。

1-3 研究の目的と構成

森林の生物多様性を維持・再生するためには、森林を構成する植物の種子生産や交配様式に関わる情報の解明と蓄積が重要である。本研究では、林冠を構成種する樹木については種子生産の変動性について、樹木および草本については種子生産における花粉媒介昆虫の重要性について明らかにする。さらに、種子生産の年変動の大きなブナについては結実予測技術を開発し、他殖型植物3種については森林の分断化の影響を評価する。

第2および3章では、林冠構成種の多様性の再生に貢献するために、樹木の種子生産の年変動に注目した。樹木の種子生産には古くから年変動があることが観察されてきた。年変動を示す種のうち、その変動が大きく個体間で同調するものは、特にマスティングと呼ばれて区別され(Silvertown 1980; Kelly 1994)。その至近要因(メカニズム)や究極要因(適応的意義)について多角的に研究が行われている。

種子生産に年変動が生じる至近要因については、生物的原因として分散前種子の昆虫による捕食が影響している場合があり、その例としてヨーロッパブナ(Nilsson & Wästljung 1987)、日本のブナ(寺澤ら 1995;

Igarashi & Kamata 1997), クマシデ属 (Shibata *et al.* 1998), ニュージーランドの固有の多年草 (Kelly & Sullivan 1997) などで報告されている。また, 気象要因と開花数に相関があるが場合 (Kelly *et al.* 2000) や種子数に相関がある場合 (Matthews 1995; Allen & Platt 1990; Sork & Bramble 1993; Koenig *et al.* 1996; Piovesan & Adams 2001) についても多くの報告がある。一方で, 年度間の変動や個体間の同調を, 個体内の繁殖へ投資可能な資源量や他家受粉の効果により説明する数理モデルも考案されている (Isagi *et al.* 1997; Satake & Iwasa 2000)。

究極要因については, 受粉仮説 (Smith *et al.* 1990; Kelly *et al.* 2001) や捕食者飽食仮説 (Shibata *et al.* 1998; Kelly *et al.* 2000; Shibata *et al.* 2002) を個別に検証した研究や, 様々な究極要因の相対的重要性を比較したもの (Nilsson & Wästljung 1987; Koenig *et al.* 1994; Kelly & Sullivan 1997) などがある。

しかし, 北海道に自生する広葉樹については, 種子生産の年変動について長期的かつ定量的なデータが十分ではない。そのため種子生産の年変動についての至近要因や究極要因の検討がなされている樹種は少ない (倉本 1993; Maeto & Ozaki 2003)。特に, ミズナラなどの林業的に有用な樹種以外にはあまり関心が払われてこなかったのが実状である。また, これまでの豊凶調査の多くは, 林分あるいは個体群単位で調査されている。しかし, マスティングは, 同調した不規則な種子生産と定義されるように, 個体の繁殖行動の積み上げにより成り立っている現象であり, 本来は個体レベルでの分析が必要である。また, 多くの広葉樹は他樹種と混交して生育しており, 種子の採取や天然更新作業の効率化に豊凶情報を有効に生かすには, 単木レベルでの解析が有効と考えられる。

そこで, 第2章では, 主に北海道に自生する落葉広葉樹11種を対象に, 個体単位で豊凶調査を行うことで, 種子生産の年度間および個体間の変動パターンについて解明し, 種子採取や天然更新作業の効率化を図るための基礎情報を提供することを目的とした。そして, 第3章ではマスティングを示す代表種であるブナについて, 雌花の開花数の年変動に捕食者飽食仮説の適用を行い, さらに, 更新の効率化を図るための捕食者飽食理論を用いた結実予測技術を開発した。

第4および5章では, 森林植物の多様性の維持に貢献するために, 種子生産におけるポリネーターの重要性について注目した。多くの植物は自家受粉を避ける仕組みを持っており, 何らかの環境変化によりポリネーターが減少した場合, 種子生産効率が低下し, 個体群動態への悪影響が危惧される。虫媒花を持つ植物の, 自殖回避やポリネーターの訪花確率を左右する要因については, これまで様々な研究がなされてきた。

自殖を回避する仕組みには, 自家不和合性, 雌雄異熟性, 雌雄離熟性などが知られている。自家不和合性は, 雌雄の機能が正常であるにもかかわらず, 自家の花粉が柱頭に受粉したときに受精に至らない現象である (Ebert *et al.* 1990)。そのメカニズムについては, 栽培作物や果樹においては, 育種的もしくは生産性向上の立場から分子生物学的手法により急速に解明が進んでいる (神山 1994; 伊藤 2004 など)。これらの仕組みは, 生態学および保全生物学的な見地からは, 野外植物における自殖と他殖の割合 (Schemske & Lande 1985; Aide 1986), 植物個体群の遺伝的構造 (Friar *et al.* 2001; Fischer *et al.* 2003), 繁殖成功 (Robertson 1999) などを決定する重要な要因として理解されている。

一方, ポリネーターからの訪花確率を左右する要因としては, 花の大きさ (Ashman & Stranton 1991; Campbell *et al.* 1991), 開花数 (Bawa 1980; Sih & Baltus 1987), 花の寿命 (Primack 1985; Ashman & Schoen 1994), 蜜の分泌 (Anderson 1976; Klinkhamer & de Jong 1990), 個体群の大きさや個体密度 (Schmitt 1983; Allison 1990; Treuren *et al.* 1993) など多くが影響することが知られている。

しかし, 北海道に自生する様々な野生植物については, 各種の種子生産におけるポリネーターへの依存の程度などの交配様式について十分な情報はない。そこで, 第4章では森林植物 (樹木16種, 草本7種) と林外植物 (草本9種) について, ポリネーター不足が起きたときの種子生産への影響を明らかにするため, ポリネーターを排除する袋掛け実験を行うとともに, 袋掛け実験により, 結実率が低下した種については, 人工受粉実験により自家不和合性の有無を明らかにした。

そして第5章では、ポリネーターの減少をもたらす要因として森林の分断化に焦点を当て、住宅地や農地に囲まれた孤立林間で第4章においてポリネーターへの依存度が高かった他殖型林床植物3種について、結実率にあたる林外環境の影響を評価した。材料には開花時期が異なるマルハナバチ媒花を用い、結実率にあたる開花時期の影響についても検討した。

なお、本論文は北海道大学学位審査論文（紙面の都合で一部略記）である。本研究のとりまとめに際し、北海道大学小池孝良教授には、終始懇切なご指導とご助言を頂いた。北海道大学日浦勉教授、甲山隆司教授、近藤哲也助教授、植村滋助教授には、論文の校閲を賜り多くのご教示を頂いた。帯広畜産大学紺野康夫助教授には、野外調査の基礎や、統計解析、論文の書き方に至るまで、研究とは何であるかをご指導して頂いた。北海道立林業試験場浅井達弘博士には、平素から研究全般にわたって多くのご教示をいただき、本研究のとりまとめにあたっては、その契機を与えて頂いた。北海道立林業試験場の寺澤和彦博士、今博計氏、渡辺一郎氏、滝谷美香氏、山形大学小山浩正助教授、千葉大学梅木清助教授には、本研究をとりまとめた今日まで終始多くの示唆を頂いた。以上の方々から心から感謝の意を表します。

第2章 林冠構成種の結実特性の解明

2-1 はじめに

マस्टィングとは、多年生植物において、長期の間隔をおいて個体間で同調して種子が生産される現象である。こうした現象は樹木においても、古くから観察されていたが（例えば松浦 1984；佐々木 1985）、多くのデータは定性的なもので、マस्टィングの至近要因や究極要因の解明は十分ではなかった。しかし、近年、長期的かつ定量的なデータの蓄積に伴い、これらの解明が飛躍的に進んだ（至近要因 Allen & Platt 1990; Sork & Bramble 1993; Koenig *et al.* 1996; Piovesan & Adams 2001 など；究極要因 Nilsson & Wästljung 1987; Koenig *et al.* 1994; Shibata *et al.* 1998; Kelly *et al.* 2001; Shibata *et al.* 2002）。

多くの場合、種子生産の年変動を定量的に種間で比較する場合には変動係数が用いられる（Silvertown 1980; Kelly 1994; Herrera *et al.* 1998 など）。この理由は、そもそも種子生産数は、樹種によって全く異なるからである。例えば、ウダイカンバでは、1個体当たり約1億粒の種子を生産するが、ミズナラでは約千粒（北方林業会 1988；森 1991）と1万倍の違いがある。この場合の変動係数は、種子生産数の年度間のばらつきを表す標準偏差を、種子生産数の年平均で割り算出する。変動係数により、種子生産数の年変動を種間で比較することによって、植物の種子生産はマस्टィングを示す種とそうでない種というような2極化をするわけではなく、年変動が小さい種から大きい種まで連続的であることが明らかになった（Kelly 1994; Herrera *et al.* 1998）。

一般に、種子生産の変動係数は、個体群ベースのデータにより算出される。個体群ベースの分析では、方形区、トラップ、個体、枝などのサンプリング単位ごとに得られた種子生産数を年度ごとに合計あるいは平均し、年度間のばらつきを変動係数（CV_p）によって評価する。

しかし、マस्टィングは、同調した不規則な種子生産と定義されるように、個体の繁殖行動の積み上げにより成り立っている現象であり、これらの変動パターンの生物学的な理解をより深めるためには個体レベルでの分析が必要である。個体ベースの分析では、まず個体ごとに年度間の変動係数を算出し、変動係数の個体平均（CV_i）を求める。しかし、マस्टィングに関するデータの多くは個体ベースのデータではない。226のマस्टィングについての調査データを精査した結果では、サンプリング単位は個体群ベースのものが約3分の2で、個体ベースのものは3分の1であった（Herrera 1998）。

そのため、CV_pはCV_iの代替値として適当なのか？2つの変動係数の間には、どのような関係があるのか？という問題については十分な検討ができていない。さらには、CV_pが大きな種は、マस्टィングの要件の1つである個体間の同調性も高いのか？という問題も明らかではない。例えば、CV_pが低くても、CV_iが高い変動パターン（図-2-1②）や同調性（R_p）が高い変動パターン（図-2-1③）が起きる可能

性はある。これらの問題を議論した研究は、個体ベースで収集されたデータやマスキングを示さない種についてのデータが不足しているため少ない (Herrera 1998; Koenig *et al.* 2003)。

本章では、道内に生育する落葉広葉樹11種の豊凶について、種子採取や天然更新作業の効率化の基礎情報を提供するため、個体ベースで結実調査を行った結果を利用し、個体群ベースの変動係数 CV_p は豊凶現象を評価する指標として適当なのかを議論した。そのため、 CV_p と CV_i との関係を明らかにするとともに、これらの変動係数と個体間の同調性との関係を調べた。

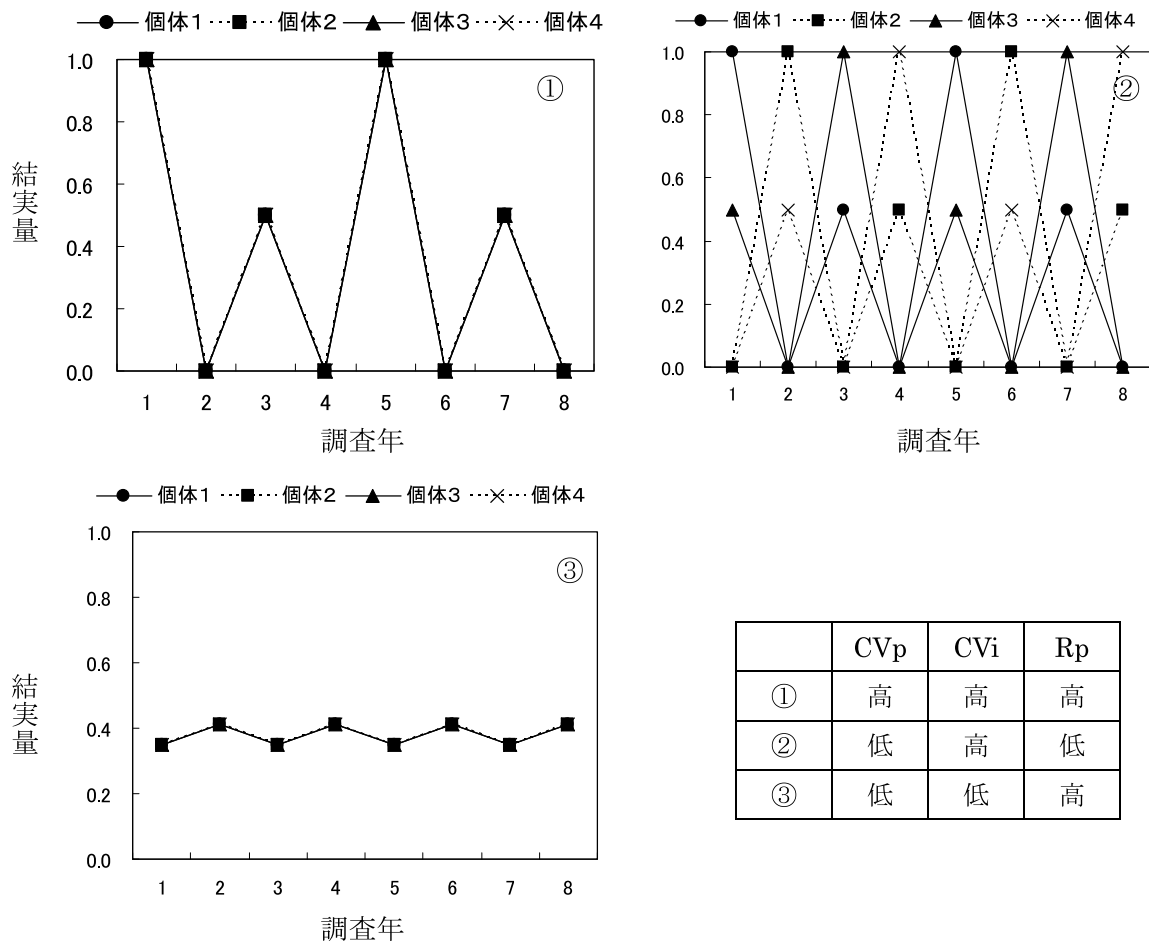


図-2-1 模式的な種子生産数の年変動(グラフ①~③)と、それらの個体群(CV_p)および個体(CV_i)ベースの種子生産数の変動係数、相関係数(R_p) (右下表)

2-2 研究方法

2-2-1 広葉樹の結実量の年変動の個体および個体群での評価

調査木は北海道美瑛市の北海道立林業試験場の構内、実験林およびその周辺地域(標高60~170m, 北緯 $42^{\circ} 57'$, 東経 $143^{\circ} 8'$)から選び、調査は同一個体について経年的に実施した。調査樹種は北海道に自生する落葉広葉樹11種(表-2-1)である。多くの個体の調査期間は1987年から1998年であるが、個体によって調査年数は異なる場合もある。調査時期は各年とも果実の成熟期に行った。調査開始時の各樹種の平均胸高直径は20~45cmで、いずれも林縁木もしくは孤立木で光環境は良好である。各樹種4~8個体を調査し、いずれの樹種でも結実に不十分と考えられるサイズおよび環境の個体は調査対象としなかった。解析に用いたデータは、調査年数が7年以上、調査個体数が4個体以上のものである。

結実調査は以下のように行った。調査木から5~10本の枝を選び、長さ50cmの範囲に着生している果序数あるいは果実数を調べた(A)。ただし、枝の主軸から発生した小枝に着果する樹種については長さ50cm、幅20cmの範囲の着果数を調べた。この調査と平行し着果可能とみられる枝(10~50本)に対する着果枝

の本数率 (B) を調べ、A と B との積を個体の種子生産数の指標とした。以下ではこの値 (A × B) を結実量と呼ぶ。なお、本調査は水井 (1993) の調査を継続したものである。

個体群ベースで種子生産数の年変動を評価する CVp は、それぞれの種について、調査年ごとに結実量の平均値を求め、変動係数 (100 × 標準偏差 / 平均値) を計算した。個体ベースで種子生産数の年変動を評価する CVi は、個体ごとに年度間の変動係数を求め、これらの平均値とした。個体間の同調性 (Rp) は、各個体総当たりで Pearson の相関係数を求め、その平均値により評価した。

2-3 結果

2-3-1 結実量の年変動の個体および個体群での評価

表-2-1 落葉広葉樹 11 種の結実調査単位 (F: 果実, I: 果序), 並作下限値, 調査木 DBH, 調査個体数

樹種	学名	調査の 単位	結実量の 並作 下限値	平均 結実量*	平均 DBH (cm)	調査 個体数 (本)	平均 調査年数 (年)
アズキナシ	<i>Sorbus alnifolia</i> C. Koch	F	12.34	9.00	24.5	4	7.8
ウダイカンバ	<i>Betula maximowicziana</i> Regel	I	0.40	0.99	32.3	4	11.8
オニグルミ	<i>Juglans mandshurica</i> Maxim. var. <i>sachalinensis</i> Kitamura	F	0.46	1.62	30.0	8	11.6
キタコブシ	<i>Magnolia praecocissima</i> Koidz. var. <i>borealis</i> Koidz.	F	1.41	0.61	40.4	6	10.2
キハダ	<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.	I	0.19	0.70	43.3	5	8.8
ケヤマハンノキ	<i>Alnus hirsuta</i> Turcz.	I	1.35	2.47	25.6	7	10.9
シラカンバ	<i>Betula platyphylla</i> Sukatchev var. <i>jaopnica</i> Hara	I	0.70	2.76	32.6	5	10.8
ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i> Hedl.	I	0.26	1.12	23.8	6	11.2
ミズキ	<i>Swida controversa</i> Soják	I	0.26	1.20	19.5	5	10.2
ヤチダモ	<i>Fraxinus mandshurica</i> Rupr. var. <i>japonica</i> Maxim.	I	0.09	1.03	41.6	6	10.8
ヤマモミジ	<i>Acer amoenum</i> Carr. var. <i>matsumurae</i> Ogata	F	4.93	15.4	30.8	7	11.3

* : 枝先 50cm の果実数 × 着果枝率

調査した 11 種の結実量の経年変化を図-2-2-1 および 2 に示した。調査年数は長い個体は 1987 ~ 1998 年の 12 年間であるが、短い個体では 7 年間である。また、年によっては調査できなかった個体があり、連続した調査ができていない場合があった。

各樹種の平均結実量、調査個体の平均胸高直径、調査年数を表-2-1 に、豊凶を表す指数 (CVp, CVi, Rp) を表-2-2 に示した。これら豊凶を示す指数のうち平均値である CVi は樹種間で有意な違いがあった (ANOVA P<0.01)。CVp および CVi の最小値を示したのはともにキハダ (CVp=21.8, CVi=66.4) で、最大値を示したのはウダイカンバ (CVp=169.0, CVi=232.0) で Rp (0.81) も最大であった。

CVp, CVi, Rp はいずれも樹種間で連続的で、これらが極端に高い種と低い種が多いというようなことはなかった。CVi と CVp には強い正の相関関係があり (Pearson 相関係数 0.96, P<0.001)、すべての樹種で CVi は CVp よりも大きく、1.2 ~ 3.1 倍の値を示した (表-2-2)。

樹種間の比較では、調査年数、調査個体数、結実量と CVp, CVi, Rp との間にはいずれも有意な相関関係はなかった。また、樹種を無視しすべての調査木について、胸高直径と結実量、調査年数と CVi との関係それぞれ調べたが有意な関係はなかった。Rp と CVp (Pearson 相関係数 0.96, P<0.01) および CVi (Pearson 相関係数 0.96, P<0.05) は共に正の相関関係があった。しかし、これらの関係は、変動係数が大きい種 (ウ

ダイカンバ) および小さい種 (キハダ) を除いたCViおよびCVpの中間的な値を示す種では無相関であった (Pearson相関係数)。

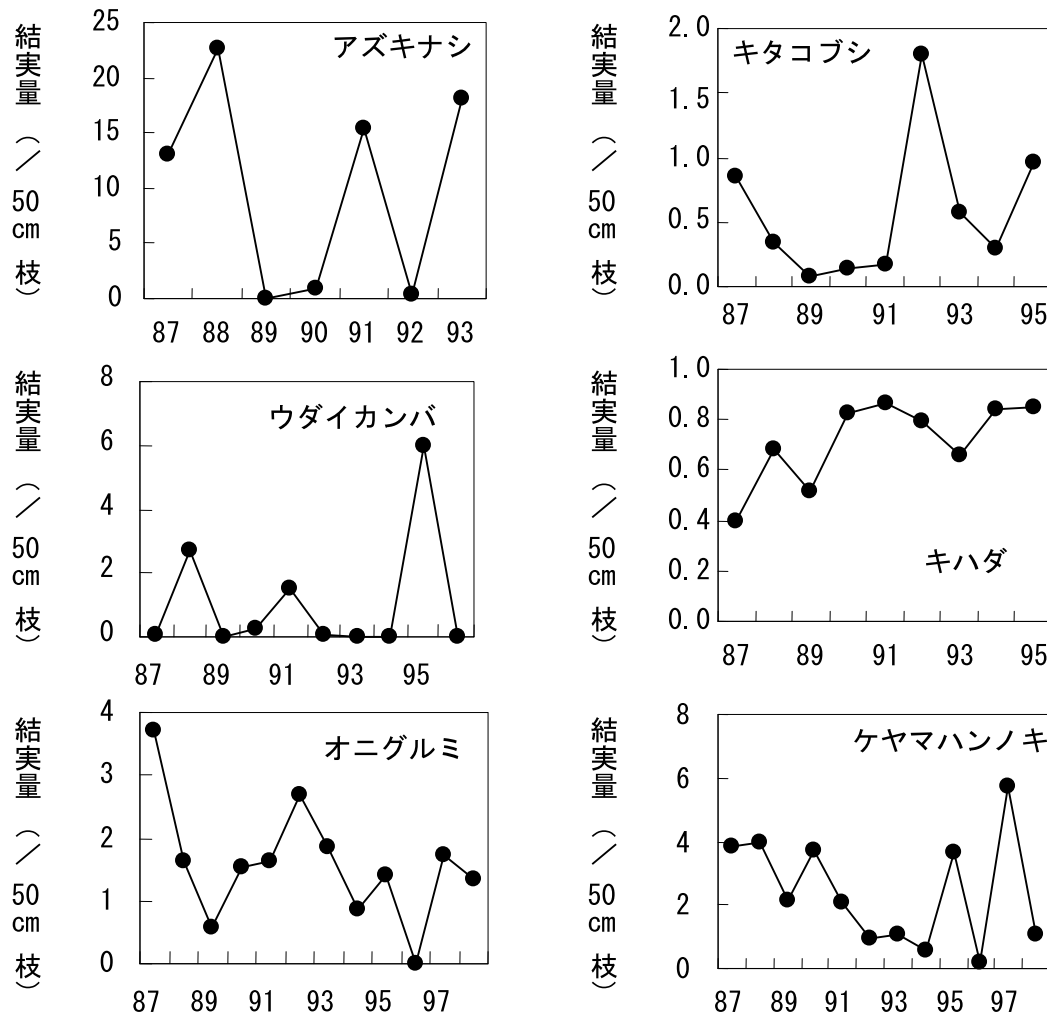


図-2-2-1 広葉樹6種の結実量の個体平均の経年変化

2-4 考察

2-4-1 結実量の年変動の指標としての個体群ベースの変動係数

本研究の結実量の評価手法の特徴は枝当たりの結実数を平均するだけでなく、樹冠全体の結実割合を掛けた値を個体の結実量の指標としているところである。この評価手法が個体の結実量を正確に評価できているかどうかについては検証していない。しかし、シラカンバの雄花序について、同様な手法で雄花序数を調べた値は、樹高が同程度の個体に限れば個体当たりの雄花序数の実測値と高い相関関係があることがわかっている (八坂 2005b) ので、本手法は個体の結実量を調べる手法としても、適当であると考えられる。

結実量の変動係数の範囲は、個体群ベース21.8~169.0で、個体ベース66.4~232.0であった。これらの値は、Herrera *et al.* (1998) の米国中西部やスペイン南部での16種の低木や高木を対象とした分析での個体群ベース18.7~284.8、個体ベース51.9~338.4や、Koenig *et al.* (2003) の米国西部、コスタリカ、ニュージーランドなどの24種の多年草や樹木を対象とした分析での個体群ベース29~290、個体ベース52~338と比較すると、変動幅が小さい傾向があった。この原因は明確ではないが、対象種、調査種数などが違うことに加え、以下のようなことが考えられる。

それは、本調査が、同一地域で、統一的な手法で豊凶を調査しているのに対し、他の報告では様々な気象条件の調査地や調査方法のデータをプールしている点である。調査地や調査方法が統一的でないデータ

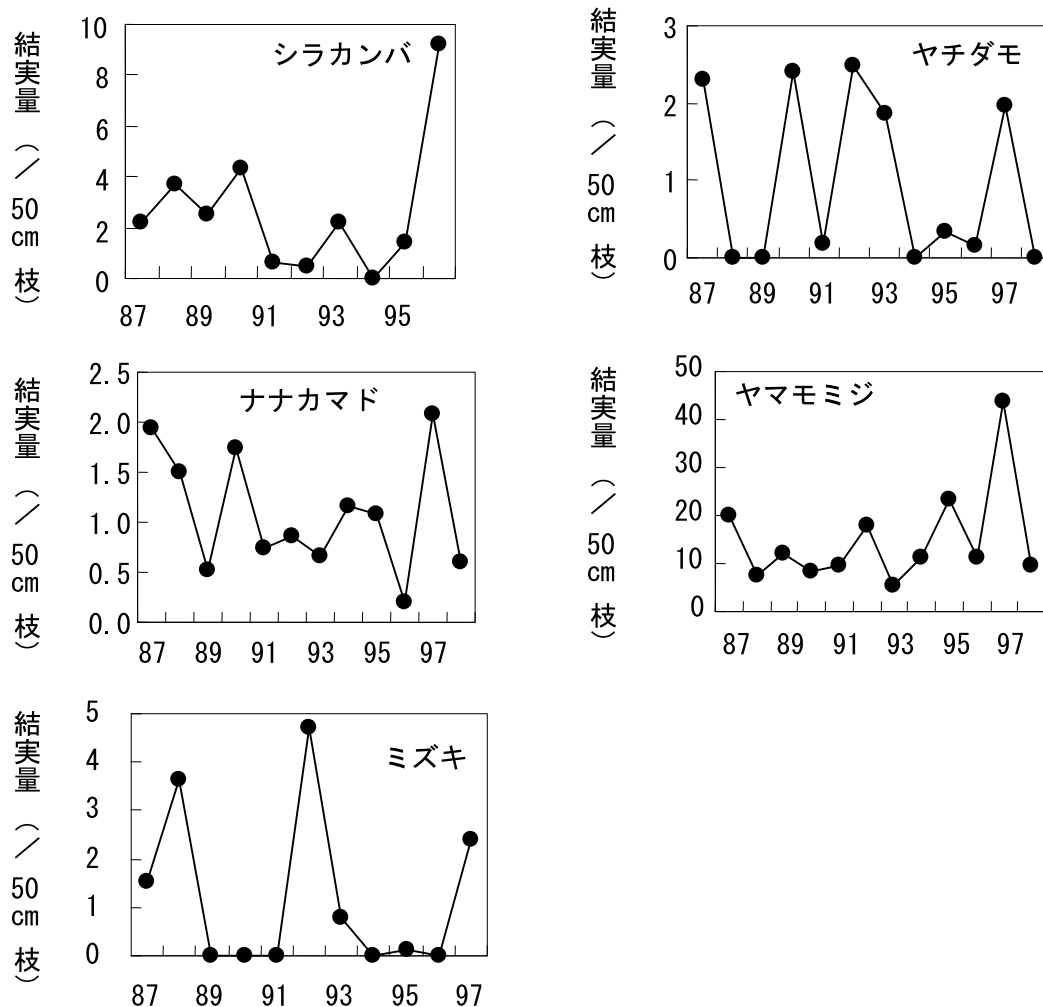


図-2-2-2 広葉樹5種の結実量の個体平均の経年変化

をプールした場合、植物本来の種子生産の年変動に加え、気象条件や調査方法の違いに起因する変動が加わる可能性がある。したがって、本調査データは、これらの要因を排除していることが、これまでの報告よりも変動幅が小さくなった1つの要因であると考えられる。

結実量の年変動を示す変動係数は、個体群ベースCV_pおよび個体ベースCV_iどちらの分析方法でも、その頻度分布は2極化するのではなく連続的な分布を示した。これは、これまでの報告 (Kelly 1994; Herrera *et al.* 1998; Koenig *et al.* 2003) と同様に、今回の調査対象とした北海道に生育する落葉広葉樹でも種子生産の年変動は、マスティング種と非マスティング種というような明確な分類はできないことを表している。

個体ベースと個体群ベースの変動係数には、高い正の相関関係があり、個体ベースの変動係数は個体群ベースの変動係数よりも、どの樹種でも大きな値を示した。すなわち、図-2-1で示した②のようなCV_pが低いにも関わらずCV_iが高いというような樹種は存在しなかった。これらの結果は、これまでの報告 (Herrera *et al.* 1998; Koenig *et al.* 2003) と同様であり、個体群ベースの変動係数CV_pは個体ベースの変動係数CV_iの良い指標となることを示している。個体群ベースの値よりも個体ベースの値が大きかったことから、変動係数の種間比較などを行うときは、できるだけ統一的な調査方法や分析方法をとる必要があると考えられる。このことは、種子採取や天然更新の効率化など応用的な目的を考えるような場合には問題が生じる可能性がある。これについては次節で議論する。

個体ベースと個体群ベースの変動係数は、いずれも個体間の同調性を示す相関係数と関係があった。しかし、変動係数が大きい種や小さい種を除いた中間的な変動係数を示す種では無相関であった。こうした

変動係数と同調性の不明瞭な相関関係は、これまでの野外調査データでも知られている (Herrera 1998; Koenig *et al.* 2003)。また、種子生産の年度間の変動性と個体間同調性についての数理モデル (Buonaccorsi *et al.* 2003) では、個体群ベースの変動係数は個体間同調性が低いときでも高くなることが予測されており、これは調査個体数や、個体当たりの種子生産数 (本研究での結実量) にも影響されると考えられている。これらのことから、本研究においても、高い変動係数は個体間同調性と関係があるとは言いきれない。

結論としては、マスティングの程度を定量的に評価するにあたっては、個体群ベースの変動係数は個体ベースの変動係数の指標となるといえる。しかし、個体間同調性の指標としては、個体群ベースおよび個体ベースの変動係数のいずれも適当であるかどうかについては明らかにできなかった。今後、個体ベースでの種子生産についてのデータがさらに蓄積されることで、樹木の種子生産の年度間の変動性と個体間同調性との関係が明らかになるだろう。

表-2-2 調査樹種の年度間変動係数, 個体間変動係数

樹種	CVp	CVi	Rp
アズキナシ	101.0	159.2	0.31
ウダイカンバ	169.0	232.0	0.81
オニグルミ	57.7	96.2	0.32
キタコブシ	93.4	152.2	0.24
キハダ	21.8	66.4	-0.08
ケヤマハンノキ	69.0	108.9	0.46
シラカンバ	95.0	120.0	0.42
ナナカマド	53.0	82.5	0.41
ミズキ	133.4	162.0	0.48
ヤチダモ	108.6	134.9	0.53
ヤマモミジ	67.2	93.0	0.49

第3章 マスティング代表種ブナの開花結実特性の解明と結実予測技術の開発

3-1 はじめに

マスティングの適応的な有利性を説明するため、様々な仮説が提案されている (Silvertown 1980; Smith *et al.* 1990; Waller 1993; Kelly 1994; 田中 1995)。このうち最も有力とされる仮説は、捕食者飽食仮説と受粉効率仮説である (Kelly 1994)。捕食者飽食仮説では、毎年コンスタントに種子を生産するよりも、凶作年と豊作年をつくることで、凶作年に種子捕食者の密度を低下させ、逆に豊作年には捕食者が種子を食べ尽くせずに捕食率を低下させることができると考えられている。Silvertown (1980) は、捕食者飽食仮説が成り立つための3つの条件を整理している。1つ目は、豊作年の種子生産数が種子捕食者を飽食させ種子の生存率を高めるに十分であることである。2つ目は、凶作年があることで捕食者密度を低下させることが可能なことである。3つ目は、共通の種子捕食者を持つ個体群間あるいは種間で種子生産の年変動が同調することである。

前章で述べたように、マスティングの程度を表す指標として、種子生産の年度間の変動係数が用いられ、変動係数が150を超える樹種をマスティングと定義している (Silvertown 1980; Kelly 1994)。しかし、捕食者飽食が起きるかどうかを検証するためには、変動係数だけでは十分ではない。なぜなら、いくら変動係数が大きくても、種子捕食者の増殖能力がそれを上回るような場合、捕食者飽食は起きない可能性があるからだ。例えば、年度間の種子生産の変動が100倍あったとしても、捕食者がそれ以上に増殖可能な場合、捕食者飽食は起きないだろう。

捕食者飽食が起きるかどうかは、餌となる花や種子の変動だけでなく、捕食者の個体群動態に関連する

様々なパラメーターとの相互作用によって決定されると予想される。したがって、変動係数が小さく、マस्टィングと認められない種においても、これらの捕食者の生活史パラメーターによっては捕食者飽食が起きる可能性もある。しかし、変動係数と捕食者飽食との関係を検証できるほど、捕食者飽食を実証した研究は多くはない (Kelly & Sullivan 1997; Shibata et al. 1998; Maeto & Ozaki 2003)。

そこで、この章の前半では、北海道南部に自生するブナ (*Fagus crenata* Blume) を材料に、開花数が年変動することにより捕食者飽食が起きているのかどうかを検証した。ブナの種子生産の年変動が大きいことは、古くから知られている (橋詰 1987; 前田 1988; 鈴木 1989; 武田 1992; 箕口・丸山 1984; 箕口 1995)。また、ブナの雌花は、ブナヒメシクイ (*Pseudopammene fagivora* Komai) など蛾の幼虫の食害により、開花数が十分でも凶作になる年も多い (寺澤ら 1995; Igarashi & Kamata 1997)。しかし、これまでの豊凶調査は充実種子落下時期の秋のみに行われているものが多く、開花数の年変動については長期の定量的データは少ない (寺澤ら 1995; Igarashi & Kamata 1997)。そこで、ブナの開花数や充実種子数の年変動を定量的に調査し、これらの年変動を変動係数で評価するとともに、雌花を食害する捕食者に対し捕食者飽食が起きているかどうかを検証した。

ブナの豊凶現象に関わる研究の応用的な目標の1つは、変動する樹木の結実量を予測することである。結実予測が可能になれば、更新に関わる以下の2つの問題の改善に大きく寄与できるはずである。

1つは天然更新技術の改善である。北海道ではブナ林の再生は主に天然更新法によってはかられている (加藤ら, 1990; 佐々木・小山 2001)。ブナの実生の定着はササによる被陰やネズミによる食害により阻害され (Abe et al. 2001; Homma et al. 1999), ネズミによる食害はササのない場所では少ない (宮木・斎藤 1985) ことが知られている。そこでブナの天然更新施業地では、伐採時に母樹を残すと同時に、実生の定着を阻害しているササなどの林床植生を除去している。しかし、豊作年に更新作業を実施しなければ成功率は低い (鈴木 1990; 小山ら 2000)。もう1つは、育苗用種子の確保である。豊凶が著しい樹種の場合、いつこの林分が豊作になるのかわからないため、種子の採取は効率的に進まない。

そこで本章の後半では、マस्टィングの代表種であるブナを材料とし、その結実予測手法を開発することを目的とした。樹木の結実量を予測するには、種子生産数に及ぼす開花雌花数と結実率 (開花した雌花に対する健全種子の割合) の影響について知る必要がある。例えば、ミズナラ (菊沢 1991; 倉本 1993) のように、毎年のように開花はしても結実率に年変動があるために豊凶が生じる樹種の場合、結実率の予測ができれば結実予測は可能なはずである。一方、ブナのように結実率だけでなく開花数も年変動が大きい樹種の場合 (寺澤ら 1995), 開花数と結実率の両方の予測が必要になる。結実前年の気象と種子生産数に関係がある樹種 (Matthews 1955; Koenig et al. 1996; Sork & Bramble 1993) については、結実予測に気象データが利用できる。しかし、ブナの場合、気象要因だけでは種子生産数は予測できない (今ら 2001)。そこで、冬芽調査と捕食者飽食理論による結実予測手法の開発を試みた。

開花数については、ブナの雌花は開花前年の7月に形成される (三上・北上 1983) ので、結実の少なくとも1年前には、冬芽を観察することで予測することができると考えられる。ただし、この方法により開花数を予測する場合、冬芽の外見的な大きさと雌花が含まれていることが判断可能かどうかを明らかにするために、冬芽の大きさと雌花が含まれている割合との関係について明らかにする必要がある。さらに、冬芽観察により開花数が定量的に予測可能かどうかを明らかにするために、冬芽に雌花が含まれている割合と実際の開花数との関係を調査する必要がある。また、予測作業の実効性を高めるには、開花数の予測に適切な枝の採取方法などについても検討する必要がある。

結実率の予測については、捕食者飽食理論の応用を試みた。前述のように、ブナの種子は、ブナヒメシクイなどの蛾の幼虫に分散前に捕食され (Igarashi & Kamata 1997), 大量開花が必ずしも豊作には結びつかない (寺澤ら 1995; Igarashi & Kamata 1997)。また、開花数が少ない年の翌年は虫害率が下がることが示唆されている (寺澤ら 1995)。したがって、ブナにおいて捕食者飽食が起きていれば、開花数が少ない年

に引き続いて開花数が多い年が来れば豊作になることが予測される、すなわち雌花の開花数の前年比により虫害率、さらには結実率が予測できると考えられる。このことは、捕食者飽食仮説がブナで成り立つのであれば、虫害率の予測には直接捕食者の個体数密度を調べなくても良いことを意味する。

こうした予想が妥当であれば、秋の時点である林分のその年の開花数がわかっている場合、冬芽調査により翌年の開花数を推定し開花数の連年比を求めることにより、虫害率と結実率の予測ができると考えられる。予測の時期は、作業のための人員や機械の確保、作業の準備などを考慮すると、早ければ早いほど有利ではあるが、1年前に予測できれば十分であろう。

そこで、ブナの結実予測手法開発のために、まず冬芽の大きさと雌花序の含まれている割合（花芽率）との関係について調査した。また、冬芽に雌花序が含まれる割合についても調査し、これらとシードトラップにより調べた翌年の開花数との関係について明らかにし、冬芽調査により林分当たりの開花数が推定可能かどうかを検証した。さらに、シードトラップによる調査では、開花数の前年比により虫害率だけでなく結実率の予測が可能かどうか分析を行った。これらの結果をもとに、比較的ブナの優占度の高い北海道の任意のブナ林において春と秋の年2回枝を採取し、花芽率を調べることで結実の約1年前に種子生産数を定量的に予測する方法を考案した。

3-2 研究方法

3-2-1 開花数と虫害率の年変動の測定法

開花結実調査は北海道南部の5カ所のブナ天然林においてシードトラップを用いて行った。本調査では個体群ベースのデータを用いるが、枝レベルの調査で個体間の同調性が高いことが確認されている（今未発表）。調査を実施した5カ所のブナ天然林の概要および位置について表-3-1および図-3-1に示す。恵山、上ノ国および北松山では、ブナの優占度が高く、材積比率で87~96%である。この3林分に比べブナの優占度の低い乙部、黒松内ではブナ以外にホオノキ (*Magnolia hypoleuca* Sieb. et Zucc.), シナノキ (*Tilia japonica* Simonkai), ミズナラ, ウダイカンバなどが高木層に達している。亜高木、低木層には、どの調査地でも、オオカメノキ (*Viburnum furcatum* Blume ex Maxim.), オオバクロモジ (*Lindera umbellata* Thunb. var. *membranacea* Momiyama), ツルシキミ (*Skimmia japonica* Thunb. var. *intermedia* Komatsu f. *repens* Hara) などが見られる。

表-3-1 シードトラップを設置した調査地の概要

調査地	標高 (m)	斜面 方位	傾斜 (°)	林分材積 (m ³ /ha)	ブナの材積 比率 (%)	上層木の平均 樹高(m)	上層木の平均 胸高直径 (cm)
恵山	230	N80°W	10	298	96	20.7	32.9
上ノ国	320	N60°W	13	365	87	22.7	45.4
乙部	230	N10°E	30	209	69	16.0	40.0
北松山	400	N30°W	35	207	95	17.6	35.7
黒松内	230	S	35	374	74	23.0	44.7

これらの林分に、1990~2000年の11年間、調査地内の約0.3~0.5haの範囲内に、シードトラップを8~11個設置した。それぞれのシードトラップは、林冠がギャップである場所や、ブナ以外の樹種である場所は避け、必ず上木にブナがある場所に設置した。トラップは開口部が1m²の方形のものを用い、地上約1mの高さに塩化ビニールの支柱で設置した。5~11月の間は、1~2カ月ごとにシードトラップ内に落下した花や種子を回収し、12~4月の積雪期間は雪解け直後に落下する花を補足できるように、トラップは塩ビパイプから外し地面に設置した。

回収した殻斗果、種子（堅果）は実験室に持ち帰り以下のように分類した。果皮が緑色の未熟な殻斗果

は、昆虫に食害された「虫害」と、食害や異常のない「未成熟」の2種類に分類した。果皮が茶色に褐変し、発達した殻斗果から分離した種子および回収した時点で殻斗から分離していた種子は、胚が十分に発達した「健全」、昆虫に食害された「虫害」および胚の発達が不十分な「シイナ」の3種類に分類した。これら健全、虫害、シイナ、未成熟を合計したものは、開花雌花数とほぼ等しいと考えられるので、以下ではこれらの合計を雌花数とした。種子が未発達な段階で落下したものについては、ブナは1つの雌花序に普通2つの雌花が含まれるので、雌花数に換算するときは2倍した。なお、以下本章で雌花という場合は、開花直後の雌花から分散前の種子までを含める。

3-2-2 開花数と結実率の予測法

ブナの場合、樹冠上部では着花していても、樹冠下部の枝では全く着花していないことが多い。そこで、どの程度以上の高さから枝を採取すれば、冬芽調査により雌花数を推定できるかを明らかにするため、1997年の5月に、樹冠上部（15m以上の高さ）ではまんべんなく着花している林縁木（樹高20m以上）52個体について、目視で開花状況を観察し、樹冠上部と同程度に雌花序の開花が確認された最も低い枝の高さを記録した。その結果、採取する枝の高さが高くなるほど開花している個体の割合は高くなり、10m以上の高さでは8割以上の個体が開花していることがわかった。このため、冬芽調査により、雌花数を推定するための枝の採取は、10m以上の高さで実施することとした。なお、この調査は、3-2-1において1997年にシードトラップを設置した5つの調査地のうち黒松内以外の4カ所において実施し、調査を実施した1997年はいずれの調査地も十分な開花がシードトラップの調査により確認されている。

冬芽調査は、肉眼で冬芽の中の雌花序の観察が可能と考えられる11月以降に行った。観察した冬芽に1つ以上雌花序が含まれる割合（花芽率）と、翌年シードトラップで調査した雌花数との関係を明らかにするために、恵山では1990、1995、1996、1997、1998、1999年、乙部、上ノ国、北松山では1998～1999年の11～12月に5個体以上からそれぞれ長さ30cm以上の枝を5本以上採取し、これらを実験室に持ち帰り花芽率を調べた。このとき枝を採取した個体は林縁木で、枝は10m以上の高さで日当たりの良いものを採取した。これらの花芽率とシードトラップにより調べた翌年の雌花数との関係について調べた。

シードトラップにより得られた雌花数の前年比から虫害率および結実率が予測可能であるかを検討するため、各林分における開花数の前年比（ n 年の開花数/ $n-1$ 年の開花数）を1991～2000年まで求め、この比と n 年の虫害率および結実率の関係について調べた。なお、このときの虫害率および結実率とは、開花数で虫害および健全種子数を除したものである。

3-3 結果

3-3-1 開花数と虫害率の年変動

充実種子数と雌花数（充実種子、虫害種子、シイナ種子、その他の種子の合計）は、いずれの調査地でも年度間での変動が大きかった（図-3-1）。全道的に見ると、雌花数、充実種子数は1991、1993、1996年には少なかったが、1992、1997年には多かった。雌花数と健全種子数の年変動の程度を評価するために、各調査地での変動係数CVを表-3-2に示した。どの調査地でも充実種子数の変動係数は、雌花数の変動係数よりも大きかった。

虫害には大きく分けて2つのタイプが観察された。1つは開花後すぐに食害を受け6月中に落下してしまうタイプで、もう1つは種皮に小さな穴があり7月中旬以降に落下するタイプである。本調査では、捕食者の観察はしていないが、虫害の形態から判断すると前者はナナスジナミシヤク（*Venusia phasma*）、後者はブナヒメシンクイによるものと考えられる（Igarashi & Kamata 1997）。

雌花数の年変動が捕食者の個体群に影響を与えているかどうかを検討するために、雌花数の前年比と虫害率との関係について分析した（図-3-2）。雌花数の前年比と虫害率には負の相関関係があった（ $R=0.64$, $P<0.001$ ）。開花数の前年比が10倍以下のときは、虫害率が60%以上であったが、前年比が20倍を超えると虫害率は急激に低下する傾向があった。

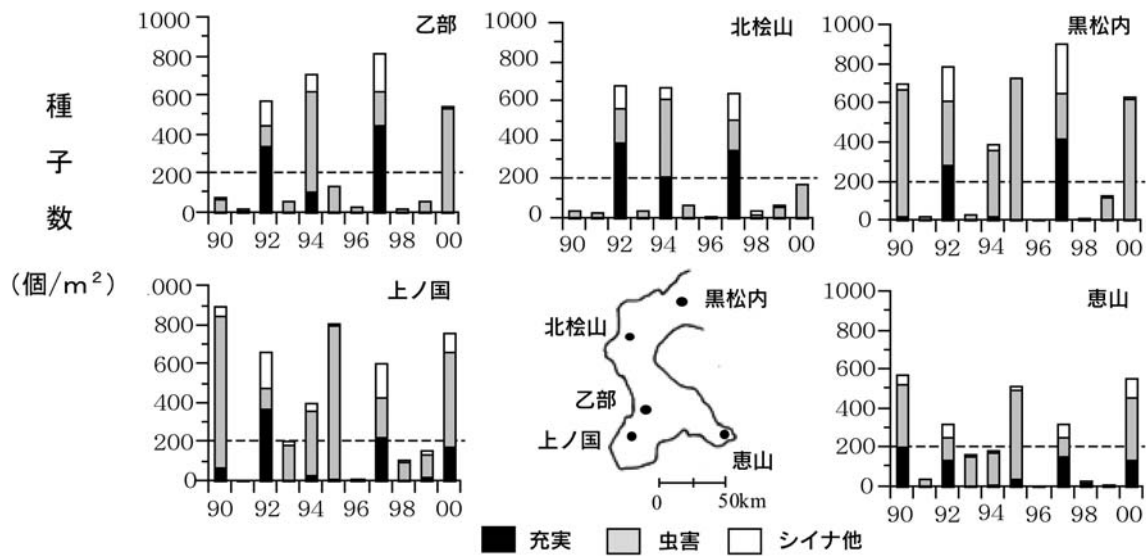


図-3-1 北海道南部のブナ天然林における種子生産数の年変化破線は健全種子数の豊作年基準を示す。

3-3-2 開花数と結実率の予測

この報告ではブナの天然更新に必要な落下種子数を考慮し、豊作年は健全種子の生産数が200個/m²以上の年とした(弘田・紙谷, 1993)。11年間の調査で、豊作年は少ない調査地で1回、多い調査地で3回、林分ごとの豊作周期の平均は6.2年であった(図-3-1)。

雌花数と健全・虫害・シイナ他それぞれの数との関係を図-3-3に示した。開花数が200個/m²未満の年は、虫害率が非常に高く健全種子はほとんど生産されず、豊作になるには開花数が500個/m²以上である必要があった。ただし、開花数が500個/m²以上の年が、必ず豊作になるわけではなく、500個/m²以上の年(5林分で20回)のうち4割の年で虫害率が70%以上の凶作年(健全種子の生産数が50個/m²未満)であった。虫害の形態には2種類あり、未熟な殻斗果内部が摂食され殻斗だけが残ったものと、種子の内部が摂食され種皮に1mmほどの脱出口の見られるものに区別された。これらの虫害による未熟落下は、そのほとんどが5~7月に生じていた。虫害による未熟落下と比較しシイナ他による未熟落下は、年変動が少なく開花数の30%を超えることはなかった。

冬芽を分解すると雄花序と雌花序が肉眼で区別でき、11月以降であれば顕微鏡を使用しないでも雌花序の原基が確認できた。冬芽の長さや幅を表-3-3に示した。雌花序もしくは雄花序の有無によって冬芽の長さや幅には有意な違いがあった(ANOVA P<0.001)。芽を分解しないでも、雌花序と雄花序両方が含まれている冬芽は、葉しか含まれていない冬芽とは長さ、幅ともに明らかに大きかった(Sheffe法 P<0.05)。しかし、必ずしも雄花序と雌花序は1つの芽に両方同時に含まれているわけではなく、片方しか含まれていない場合もあった。そして、雄花序だけが含まれる芽と雌花序だけが含ま

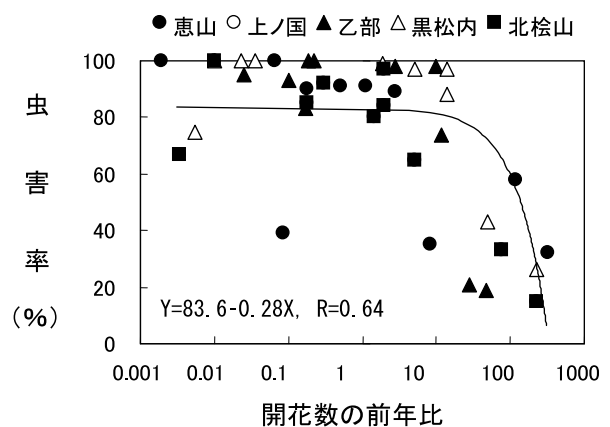


図-3-2 雌花数の前年比と虫害率との関係

表-3-2 ブナの雌花数と充実種子数の年変動(CV)

調査地	推定雌花数	充実種子数
恵山	92	129
上ノ国	81	151
乙部	115	197
北松山	129	177
黒松内	93	211

れる芽とは長さや幅では区別がつかなかった (Scheffe法 $P > 0.05$)。これらから、確実にその冬芽に雌花が含まれていることを確かめるには、冬芽を分解する必要があることがわかった。

花芽率とシードトラップにより調べた雌花数との関係について図-3-4に示した。花芽率が高いほど雌花数は多い傾向があり、花芽率により雌花数が推定可能であった ($R^2=0.94$)。なお、図-3-4の回帰分析は5林分をまとめて実施しているが、それぞれの林分でも花芽率とともに開花数は上昇する傾向があった。

開花数の前年比から虫害率および結実率の予測の可能性について検討するため、林分ごとの開花数の前年比 (n年の開花数/n-1年の開花数) とn年の虫害率および充実率との関係を図-3-5および6に示した。この解析は図-3-2と同様であるが、より決定係数の高い回帰分析を行った結果、開花数の連年比により、虫害率 ($R^2=0.66$) と充実率 ($R^2=0.75$) が推定可能であった。なお、図-3-5および6の回帰式は5林分のデータを合わせて示しているが、5林分それぞれで回帰した場合でも開花数の前年比が大きくなると、虫害率が下がり充実率が上がる傾向は変わらなかった。

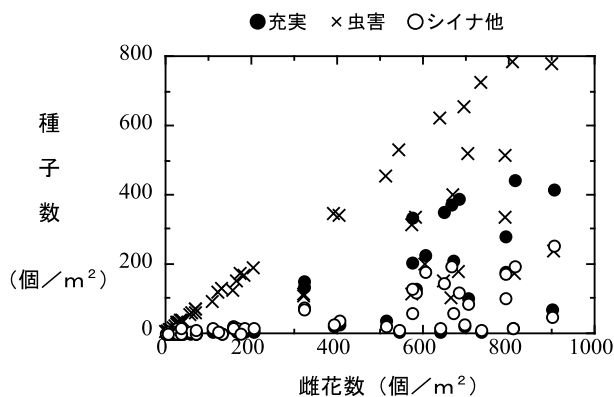


図-3-3 ブナの雌花数と種子数の関係

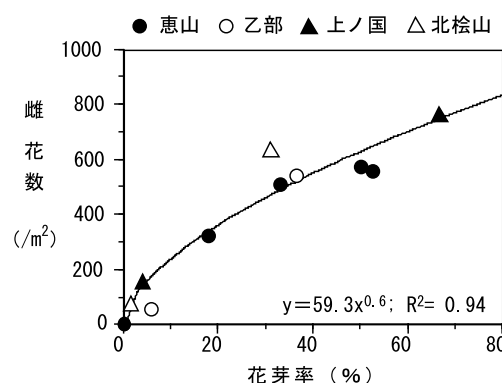


図-3-4 花芽率と雌花数の関係

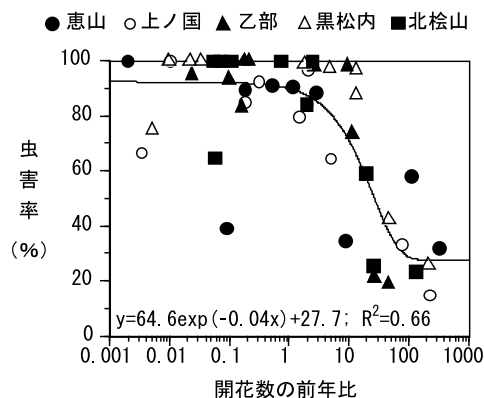


図-3-5 開花数の前年比と虫害率の関係

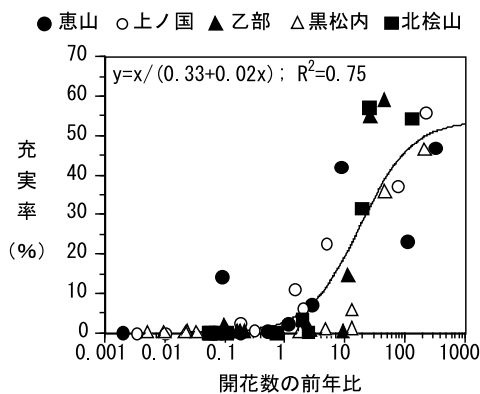


図-3-6 開花数の前年比と充実率の関係

表-3-3 ブナの冬芽の長さや幅

	長径 (mm)	有意差*	標準偏差	短径 (mm)	有意差*	標準偏差	n
葉のみ	13.5	a	3.1	2.6	a	2.3	314
雌花序のみ	14.8	b	3.2	3.0	a	0.7	41
雄花序のみ	15.0	b	1.9	3.8	a	0.8	29
雌雄花序両方	17.9	c	2.2	4.9	b	1.7	50

*: 異なるアルファベットは有意差があることを表す。

3-4 考察

3-4-1 プナの開花数の年変動による捕食者飽食

本研究におけるブナの分散前種子の捕食率は非常に年変動が大きいだけでなく、雌花数が比較的多い年でさえ、虫害率が90%を超える場合があった。これは、これまでのアメリカブナ (Gysel 1971) やヨーロッパブナ (Nilsson & Wästljung 1987) の虫害率が、30%以下であったことと比較すると非常に高い。このような高い虫害率は、東北地方のブナの研究でも観察されており (Igarashi & Kamata 1997)、本種の種子生産に分散前捕食が強い影響を与えていることが確認できた。

これら分散前種子の蛾の幼虫による虫害率は、雌花数の前年比との間に負の関係が見られた。このことは、蛾の個体群の生存がブナの雌花数に依存しており、さらに蛾の幼虫の個体数が虫害率を決定していることを示唆している。さらに、ブナにおいては虫害を受けた雌花数の実数にも年変動があった。これは、ヨーロッパブナでは、蛾の幼虫によって虫害を受けた雌花数に年変動が少なかった (Nilsson & Wästljung 1987) ことと明らかに異なる。これらのことから、ブナにおいては、ある年の雌花数がこれらを捕食するブナヒメシンクイなどの個体数に影響しており、凶作年には捕食者の個体数が減少し、それに続く雌花の豊作年には捕食者が雌花を食い尽くせずに充実種子が多く生産される、すなわち捕食者飽食が起きていると考えられる。

一般に、マस्टィングの程度を評価するために変動係数が用いられ、種子の年変動については150を超えるものをマस्टィングと定義されている (Silvertown 1980; Kelly 1994)。本研究における5林分の平均値では、ブナの変動係数は充実種子数174、開花数102であった。したがって、種子数についてはブナの変動係数はこれまでの研究と比較し十分大きいと判断された。一方、開花数の年変動については、研究例が少ないが本州のクマシデ属で130~150 (Shibata *et al.* 1998)、ニュージーランドに自生する多年草では180 (Kelly & Sullivan 1997) とされる。これらの植物では本研究と同様な手法で捕食者飽食が起きていることが示されている。これらと比較すると、ブナの開花数の年変動は小さいことがわかる。

なぜ捕食者飽食が働くのか? という疑問に答えるためには、単なる花や種子の年変動の程度ではなく、餌となる花や種子の変動と、捕食者の個体群動態に関連する増殖率などパラメーターとの関係を明らかにすることが重要だろう。

ブナの分散前捕食者のうち、ブナヒメシンクイについては、その生活史が明らかになっている (Igarashi & Kamata 1997)。ブナヒメシンクイは、その名前のように、もっぱらブナの花や実を食べるスペシャリストで、1980年に発見された新種新属の昆虫である (Komai 1980)。ブナヒメシンクイはサナギでブナ林の落葉層で越冬し、春に羽化し交尾を行い、ブナの雌花に卵を産み付ける。卵からかえった幼虫が雌花を食害する。そして幼虫は落葉層に潜り込みサナギで越冬する。雌は8つの卵巣を持っておりそれぞれに20以上の卵が含まれる。雄は産卵しないので、ブナヒメシンクイは年度間で個体数が最大で80倍の増殖が可能である。

一方、それぞれの林分のブナの雌花数の前年比の最大値は約50~300で、20倍を超えると虫害率が低下しはじめ100倍以上では明らかな捕食者飽食が起きていた。したがって、明らかな捕食者飽食現象はブナヒメシンクイの潜在的な増殖能力を開花数の年変動が超えたときに生じていたことになる。ただし、実際の野外でのブナヒメシンクイの増殖能力はこれよりも低いだろうし、年度間の増加率だけでは捕食者飽食を起すかどうかを議論することはできない。今後、凶作年に生き残れる捕食者の密度、捕食者の増殖率への豊凶の影響、捕食者1個体の捕食種子数など種子の豊凶と捕食者との相互作用が定量的に明らかになることで、捕食者飽食のメカニズムがより具体的に解明できるだろう。

3-4-2 冬芽調査と捕食者飽食理論を用いた結実予測

本研究でのブナの豊作周期は5林分の平均で6.2年であり、過去の長期的な観察 (橋詰 1987; 前田 1988) とほぼ同様の結果であった。また、ブナの豊凶は開花数と結実率双方が影響していた。これは、これまでの北海道 (寺澤ら 1995) および東北 (Igarashi & Kamata 1997) のブナ天然林の結果と同様であった。さらに本報告では、結実率への影響は虫害によるものが大きく、シイナなどその他の影響は小さいことがわ

かった。虫害以外の未熟落下の要因としては菌類による影響も指摘されており（金子・佐橋 1998）、本調査でも菌類の影響と思われる未熟落下が確認された。本研究で観察された虫害は、食痕から判断すると、ナナスジナミシャク・ブナヒメシンクイなどによるものと考えられた（Igarashi & Kamata 1997）。これらのことから、ブナの結実予測をするためには、開花数と種子の分散前の虫害率について予測することが重要であることが明らかであった。

ブナの冬芽の大きさは、葉芽でも大きさに変異があり、翌年の伸長などと関係が深いことが知られている（丸山 1983）。本研究では、ブナの冬芽は雄花序もしくは雌花序が含まれている花芽と葉芽では、その大きさが異なることが確認できた。しかし、雄花序と雌花序いずれかが含まれている花芽間では、その大きさに違いはないため、確実に冬芽に雌花序が含まれているかどうかを判断するためには冬芽を分解する必要があることがわかった。

林分当たりの開花数については、花芽率を調査することで推定できることがわかった。秋の花芽率から翌年の開花数を予測する回帰式は、林分の樹高や直径など林分構造が様々なブナ天然林4林分の調査結果から求めたものであり、ブナの優占度の高い（ブナの材積割合60%以上）北海道のブナ林であれば利用可能なものと考えられる。ただ、今回の調査地よりもブナの優占度が極端に低い林分や、樹高が低いなど林分構造が極端に異なる林分での有効性については検証が必要である。

ブナの虫害率は、雌花数の前年比すなわち前年の何倍雌花が咲くかによって説明可能であった。これは、前述したようにブナの雌花の年変動により捕食者飽食機能が働いていることを示唆している。さらに、ブナの場合は、雌花数の前年比は、虫害率だけでなく結実率にも強く関与していた。これは、シイナなどの虫害以外の種子の未熟落下の年変動が小さいことに起因している。この捕食者飽食現象を応用することで、ある年の開花数がわかっている林分では、秋の冬芽調査により翌年の開花数を推定し開花数の連年比により結実率の予測が可能である。これまで述べてきたように、開花数は1年前には冬芽を観察することで予測できる。予測前年の開花数については、シードトラップなどを設置していれば、事前にわかるし、もしも、トラップなどが無い場合でも、春の開花時期までに枝を採取し、冬芽調査により開花数を推定しておけばよい。

ブナの優占度が比較的高い北海道の任意のブナ林における結実予測の具体的な方法について述べる。翌年の豊凶を予測したいブナ林において、ブナの開葉前（図-3-7の冬芽調査①）と秋（図-3-7の冬芽調査②）に枝を採取し花芽率を調べる。このときの開葉前の花芽率が予測前年の雌花数にあたり、秋の花芽率が予測年の雌花数にあたる。予測前年の花芽率を開葉前に調べるのは、昆虫による花の食害は開花後すぐに始まり、虫害率が高い年には開花した花のほとんどが夏までに落下してしまうからである。枝の採取は、林縁木を用い10m以上の高さで日当たりの良い場所で行う。採取する枝の数は、多ければ多いほど予測の精度は高まるが、今回の調査での枝の採取方法を参考にすると、長さは30cm程度で、数は予測する面積が1ha程度の場合、10個体から5本ずつ合計50本程度採取する。

このときの開葉前の花芽率から予測前年の開花数を、秋の花芽率から予測年の開花数を図-3-4の回帰式を用い推定する。そして推定した開花数の連年比（予測年/予測前年）により図-3-6の回帰式を用い結実率を算出する。算出した結実率に予測年の開花数を乗ずれば充実種子生産数を求めることができる。例えば、予測年の推定開花数が500個/m²以上で、開花数の連年比が20倍を超えるときには豊作が期待できるが、連年比が10倍以下のときには、たとえ予測年の開花数が多くても凶作と考えたほうがよい。このように、春と秋に枝を採取し冬芽を観察することで、1年先のブナの豊凶が定量的に予測できる。

この手法において注意すべき点は、開花数や結実率を予測する上で、強風等による秋以降の枝の大量落下や、虫害以外の要因による大量な種子の未熟落下は想定していない点である。この理由は、今回のブナ天然林5林分での11年間の観察で、冬期の枝の落下や虫害以外による種子の未熟落下は年変動が比較的少ないからである。しかし、風害や霜害など予測不可能なごく希な気象条件が発生した場合、本予測手法に

よる予測は凶作については問題ないが、豊作については外れる可能性が高い。

また、本手法の北海道以外のブナ林での有効性については検証が必要だろう。東北地方のブナの開花結実過程を調査した例 (Igarashi & Kamata 1997) では、ブナの豊凶は北海道と同様に開花数と虫害率の年変動により引き起こされることがわかっているため、北海道のブナ林と林分構造も比較的似通っている東北地方では本予測手法は有効であろう。一方、太平洋側のブナ林など林分構造などが北海道とは明らかに異なる林分 (福嶋ら 1995) では、本予測手法の適用には注意が必要である。今後、これらの問題を検討するにはブナの開花結実過程のより広範囲で定量的な長期調査を実施していく必要がある。

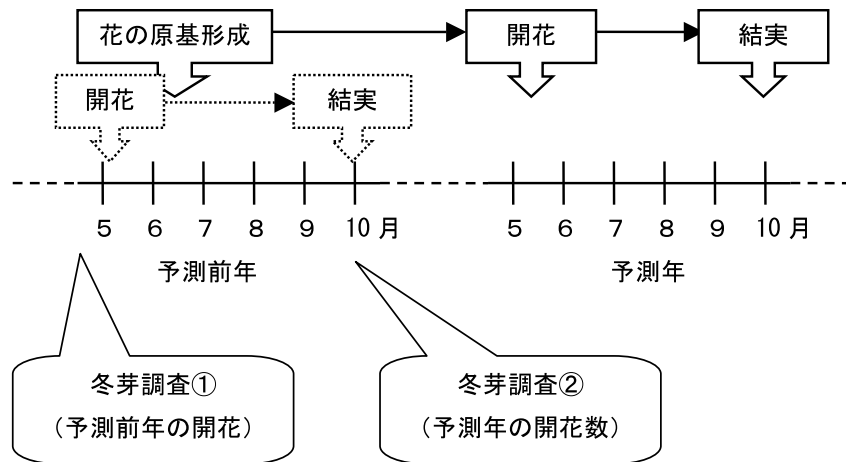


図-3-7 ブナの開花結実時期と結実予測のための冬芽調査時期

第4章 森林植物の交配様式の解明

4-1 はじめに

多くの植物は、自殖を回避するための様々な仕組みを発達させてきた (井上・湯本 1992)。自家不和合性を持つ種は、自家花粉が柱頭に受粉しても種子ができない生理的なメカニズムを有する (Ebert et al. 1990; 生井 1991)。自家不和合性を持たない種でも、雄蕊と雌蕊が空間的あるいは時間的に離れていることで自殖は回避できる。空間的な隔離を確保するメカニズムには、雌雄異花などの雌雄離熟性、時間的な隔離を促進するメカニズムには、雄性先熟などの雌雄異熟性がある (生井 1991; 井上・湯本 1992)。これら自殖を避ける仕組みを持つ種のうち、虫媒花をもつ種は花粉媒介昆虫 (ポリネーター) に花粉を運んでもらえなければ、種子生産効率が低下する。そのため、虫媒花は自殖を回避する仕組みを発達させるだけでなく、他殖を促進するためポリネーターへ花粉や蜜などの報酬を与え、花とポリネーターとの共生関係を築いてきた。

しかし、植物とポリネーターとをめぐり環境は大きく変わっている。人工環境の拡大に伴う生育環境の破壊や分断化、大気汚染や農薬など化学物質による汚染、外来種の侵入など、植物とポリネーターとの相互作用に悪影響を与える要因は様々である (Kearns et al. 1998)。これらの環境変化により影響を受けやすい種は、自殖を回避する仕組みを持ち、種子生産をポリネーターに強く依存しているものと予想される。しかし、我が国に自生する野生植物の自殖回避のため仕組みについては十分に理解されていない。

そこで、北海道に自生する樹木16種、草本16種について、ポリネーター不足が起きたときの種子生産低下の可能性を明らかにするため、ポリネーターを排除する袋掛け実験を行い、各種がどの程度その種子生産をポリネーターに依存しているかについて調査した。袋掛け実験により、結実率が低下した場合、その種には自家不和合性、雌雄異熟性、雌雄離熟性いずれかの仕組みを持っていると考えられる。そこで、袋掛け実験により結実率が低下した種のうち木本5種と草本3種については、人工受粉実験を行い自家不和合性の有無を明らかにした。

表-4-1-1 袋掛けおよび人工受粉実験を行った木本の処理方法, 結実率の算出方法, 調査地

和名	学名	処理方法	結実率算出方法	調査地
エゾノコリンゴ	<i>Malus baccata</i> Borkh. var. <i>mandshurica</i> C. K. Schn.	○	B	AH
エゾヤマザクラ	<i>Prunus sargentii</i> Rehder	◎	B	AH
エゾヤマハギ	<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz.	◎	B	AH
カラコギカエデ	<i>Acer ginnala</i> Maxim.	○	A	AH
クロミサンザシ	<i>Crataegus chlorosaruca</i> Maxim.	◎	A	BI
ケヤマウコギ	<i>Acanthopanax divaricatus</i> Seem.	○	B	AH
チシマヒョウタンボク	<i>Lonicera chamissoi</i> Bunge	○	A	BI
ニシキギ	<i>Euonymus alatus</i> Sieb.	○	B	AH
ネムロブシダマ	<i>Lonicera chrysantha</i> Turcz. var. <i>crassipes</i> Nakai	○	B	BI
ハシドイ	<i>Syringa reticulata</i> Hara <i>Lonicera maximowiczii</i> Rupr. ex	○	B	AH
ベニバナヒョウタンボク	Maxim. var. <i>sachalinesis</i> Fr. Schm.	○	A	BI
ホザキシモツケ	<i>Spiraea salicifolia</i> L.	○	B	UR
マユミ	<i>Euonymus sieboldianus</i> Bl.	◎	B	AH
ミツバウツギ	<i>Staphylea bumalda</i> DC.	○	B	UR
ミヤマウグイスカグラ	<i>Lonicera gracilipes</i> Miq. var. <i>glandulosa</i> Maxim.	◎	B	AH
ミヤマザクラ	<i>Prunus maximowiczii</i> Ruprecht	○	B	AH

○：袋掛け, ◎：袋掛けおよび人工受粉, A：結実率(%) = 結実花序数/処理花序数 × 100, B：結実率(%) = 結実花数/処理花数 × 100, AH：帯広市農業高校内保護林, BI：北海道立林業試験場, UR：売買川

4-2 研究方法

4-2-1 袋掛け実験法

調査は1989年および1990年の4～9月に、カツラ (*Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc.), イタヤカエデ (*Acer mono* Maxim. var. *marmoratum* Hara f. *dissectum* Rehder) の優占する帯広市近郊の国見山自然観察教育林, カシワ (*Quercus dentate* Thunb. ex Murray) の優占する帯広市農業高校内保護林, 帯広畜産大学付属農場に隣接する売買川沿いのハルニレ (*Ulmus davidiana* Planch. var. *japonica* Nakai), ヤチダモ, ハンノキ (*Alnus japonica* Steud.) の優占する河畔林で行った。これらの調査地は標高50～80mで, 北緯42° 53' ～42° 55', 東経143° 7' ～143° 10' に位置する。また, 2005年5～9月には, 美唄市北海道立林業試験場構内 (標高60m, 北緯42° 57', 東経143° 8') においても調査した。

ポリネーターの訪花がなくても, 同花受粉により結実するかどうかを袋掛け実験により調べた。材料とした植物は表-4-1-1～2に示した16種の木本, 16種の草本である。草本については表-4-1-2に各種が生育する主要な場所 (林内もしくは林外) を鮫島ら (1993) および現地での観察に基づき記載した。

各種の開花直前の花 (もしくは花序) に袋を掛けポリネーターによる訪花を排除したものを袋掛け処理とした。袋掛け処理に使用した袋は, テトエーススターナイト (Toley社) および果実袋 (小林製袋産業) である。袋掛け処理を行ったときに, 開花直前の花 (もしくは花序) にもマーキングを行い無処理とした。そして, それぞれの花数 (もしくは花序数) を記録した。無処理花が結実した時期に, それぞれの処理の結実数を数えて, 以下の2つの式により結実率を算出した。

表-4-1-2 袋掛けおよび人工受粉実験を行った草本の処理方法, 結実率の算出方法, 調査地, 生育場所

和名	学名	処理方法	結実率算出方法	調査地	生育場所
アキカラマツ	<i>Thalictrum minus</i> L. var. hypoleucum Miq.	○	B	KU	林外
ウド	<i>Aralia cordata</i> Thunb.	○	A	AH	林外
エゾエンゴサク	<i>Corydalis ambigua</i> Cham.et Schltldl.	◎	A	BI	林内
エゾトリカブト	<i>Aconitum yezoense</i> Nakai	◎	B	KU	林内
エゾノシモツケソウ	<i>Filipendula yezoensis</i> Hara	○	A	KU	林外
オオアマドコロ	<i>Polygonatum odoratum</i> Druce var. <i>maximowiczii</i> Koidz.	◎	B	AH	林内
オオアワダチソウ	<i>Solidago gigantea</i> Ait. var. <i>leiophylla</i> Fernald	○	B	UR	林外
オミナエシ	<i>Patrinia scabiosaefolia</i> Fisch.	○	B	UR	林外
キンミズヒキ	<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb. var. <i>japonica</i> Nakai	○	B	AH	林外
クサノオウ	<i>Chelidonium majus</i> var. <i>asiaticum</i>	○	B	AH	林外
コウゾリナ	<i>Picris hiracioides</i> L. subsp. <i>japonica</i> Krylov	○	A	UR	林外
コケイラン	<i>Oreorchis patens</i> Lindl.	○	B	KU	林内
サラシナショウマ	<i>Cimicifuga simplex</i> Wormsk.	○	B	AH	林内
ゼンテイカ	<i>Hemerocallis dumortieri</i> Morr. var. <i>esculenta</i> Kitam.	○	B	AH	林外
フシグロ	<i>Silene firma</i> Sieb. et Zucc.	○	B	UR	林内
ユキザサ	<i>Smilacina japonica</i> A. Gray	○	A	AH	林内

○: 袋掛け, ◎: 袋掛けおよび人工受粉, A: 結実率 (%) = 結実花序数 / 処理花序数 × 100, B: 結実率 (%) = 結実花数 / 処理花数 × 100, KU: 国見山自然観察教育林, AH: 帯広市農業高校内保護林, BI: 北海道立林業試験場, UR: 売買川

花をマーキングした種: 結実率 (%) = (結実花数 / 処理花数) × 100 (A)

花序をマーキングした種: 結実率 (%) = (結実花序数 / 処理花序数) × 100 (B)

ここでの結実した花および花序とは、花または花序に1つ以上種子が結実したものとした。ただし、種子の発芽能力などの活性については調べていない。

さらに、算出した結実率を用いて、各種のポリネーターへの依存度を以下の式により求めた。

ポリネーター依存度 = (1 - 袋掛け処理結実率 / 無処理結実率) × 100

この値は0~100までの値をとり、値が大きいくほど種子生産におけるポリネーターへの依存度が高いこ

とを示す。例えば、ポリネーター依存度が100の場合はポリネーターがいない環境では全く種子生産できないが、0の種はポリネーターがいなくなっても結実率は低下しない。なお、袋掛け処理の結実率が無処理の結実率よりも大きかった種は、ポリネーター依存度は0とした。

4-2-2 人工受粉実験法

袋掛け実験により、無処理に比べ結実率が低下した種のうち木本5種（エゾヤマザクラ、エゾヤマハギ、マユミ、ミヤマウグイスカグラ、クロミサンザシ）と草本3種（エゾエンゴサク、オオアマドコロ、エゾトリカブト）については、自家不和合性の有無を確かめるために以下のような方法で人工受粉実験を行った。なお、調査地は4-2-1と同様である。

開花直前の花（もしくは花序）に袋を掛け、開花期に人工受粉処理を行い、再び袋を掛けた。これらとは別に、袋掛けのみをしたものを袋掛け処理とし、袋掛けせずにマーキングしたものを無処理とした。人工受粉処理のうち、人工自家受粉処理は、基本的には袋を掛けた花すなわち同花ではなく、同一個体内の別の花すなわち隣花を用い、人工他家受粉処理は数メートルから数十メートル離れた別個体から花粉を採取し処理を行った。ただし、エゾヤマザクラ以外は袋掛けを行った花の雄蕊を取り除く除雄処理を行っていないので、同花受粉もしている可能性がある。結実したかどうかの判断は袋掛け実験の方法と同様に行った。

なお、エゾエンゴサク、エゾヤマハギ、オオアマドコロ、クロミサンザシは袋掛け放置でも柱頭に花粉が着いている、すなわち自動自花受粉することが観察されたので、人工自家受粉処理しなかった。これらについては、袋掛け処理が自家受粉処理と同様な処理を意味する。

エゾトリカブトでは形態的な雄性先熟性が見られたので人工受粉は雄性期および雌性期それぞれの時期に行った。このときの雄性期と雌性期の区別は外見的に雌蕊が雄蕊に隠れている時期を雄性期とし、雌蕊が雄蕊から突出した時期を雌性期とした。

マユミでは形態的に雄蕊が短く雌蕊が長い長花柱花と、雄蕊が長く雌蕊が短い短花柱花が観察された。これらは同一個体では混在することはなく、同一個体内では同じタイプの花のみが見られた。そこで、それぞれの花型の雄蕊と雌蕊の機能を調べるために両花型について人工受粉処理を行った。なお、長花柱花の葯には花粉が観察されなかったので長花柱花の雄機能は調べなかった。したがって、人工受粉処理の花粉源はすべて短花柱花である。

オオアマドコロでは、個体内で雌蕊の長さに変異が観察され、形態的には雄花と両生花を個体内につける雄性両全性同株（andromonoecy）であった。人工受粉処理には、雌蕊と花被の長さがほぼ等しい両生花の花粉を用いた。

4-3 結果

4-3-1 袋掛け実験による交配様式

調べた32種について袋掛け実験の結果を木本は表-4-2に、草本は表-4-3示した。無処理の結実率は、80%を超えたものが最も多く全体の44%を占めた。逆に、結実率が20%未満のものは全体の9%に過ぎなかった（図-4-1）。生活型や生育場所の比較では、木本 $52.8 \pm 27.0\%$ 、林内草本 $70.3 \pm 31.3\%$ 、林外草本 $83.7 \pm 32.1\%$ であり、3者の間に有意な違いがあった（Kruskal-Wallis検定 $P < 0.05$ ）。また、自然受粉の結実率には、調査地間で有意な違いはなかった（Kruskal-Wallis検定）。

袋掛け処理における結実率は、20%未満のものが最も多く全体の66%を占め、80%を超えた種は全体の22%、それ以外の中間的な種は11%であった（図-4-2）。つまり、袋掛けすると結実しない種と、袋掛けの影響が少ない種の2つに分かれた。生活型や生育場所の比較では、木本 $13.4 \pm 27.0\%$ 、林内草本 $13.1 \pm 35.2\%$ 、林外草本 $80.0 \pm 35.1\%$ であり、3者の間に有意な違いがあった（Kruskal-Wallis検定 $P < 0.01$ ）。袋掛け処理により自然受粉の結実率が有意に低下（Fisher直接法 $P < 0.05$ ）した種は、木本では16種中12種で、林内草本では8種中7種、林外草本では8種中1種であった（表-4-2~3）。

無処理と袋掛け処理の結実率から算出したポリネーター依存度は、80%を超えるものが63%、20%未満のもの

が34%、中間的なものは3%で、袋掛け時の結実率よりも明瞭な二山型分布を示した(図-4-3)。生活型や生育場所でポリネーター依存度を比較すると、木本79.2±35.8%、林内草本86.7±35.1%、林外草本17.1±34.5%であり、3者の間に有意な違いがあった(Kruskal-Wallis検定 $P<0.01$)。

4-3-2 人工受粉実験による交配様式

人工受粉実験を行った8種の結実率を表-4-4に示した。どの種でも(マユミの短花柱花に人工受粉処理を行った処理を除き)、処理間に有意な違いがあった(χ^2 検定 $P<0.05$)。

どの種でも他家受粉処理の結実率は、袋掛け処理の結実率よりも高い傾向があった。袋掛け処理において自花花粉が柱頭に着いていたエゾエンゴサク、エゾヤマハギ、オオアマドコロ、クロミサンザシの袋掛け処理は、実質的には自家受粉処理と同等の処理となる。これら4種を含め、エゾヤマザクラ、ミヤマウグイスカグラは自家受粉よりも他家受粉で結実率が高い傾向があった。したがって、これら6種で袋掛け処理の結実率の低下原因は、自家不適合性によることがわかった。

一方、エゾトリカブトは、自家受粉処理でも他家受粉処理でも結実率は、袋掛け処理よりも高い傾向があった。こうした傾向は雄性期および雌性期に処理をしても同様であった。これらのことから、エゾトリカブトは自家不適合性を持たないことがわかった。また、形態的には雄性先熟性が観察されたが、雄性期にも受粉可能であった。

マユミの長花柱花は短花柱花の花粉を用いた人工受粉により結実可能であったが、短花柱花は他個体の短花柱花を用いた他家受粉でも結実しなかった。また、短花柱花は自然受粉でも全く結実が観察されなかった。これらのことから、短花柱花を持つ個体は雄株で、長花柱花を持つ個体は雌株であり、マユミの性表現は機能的には雌雄異株であることがわかった。

4-4 考察

4-4-1 無処理および袋掛け処理の結実率

自然状態の受粉すなわち無処理での結実率は半数以上の種で80%を超えたが、3分の1以上の種では50%に届かなかった。こうした開花した花が結実しない現象は、様々な地域あるいは分類群の植物で報告されている(Stephenson 1981: Sutherland 1986など)。この現象を説明するメカニズムとしては、花粉や資源の制限が挙げられる。花粉の制限には、ポリネーターの訪花頻度が低く花粉数が不足する場合(Pollinator limitation)や、適合性のある同種花粉が不足する場合(Pollen limitation)がある(Garwood & Horvitz 1985)。一方、花粉は十分でも受精した胚を種子に発達させるための資源が不足している場合を資源の制限という(Burd 1994)。

一般に、花粉および資源どちらが主な制限要因であるかを確かめるために人工受粉実験が行われる。もしも、

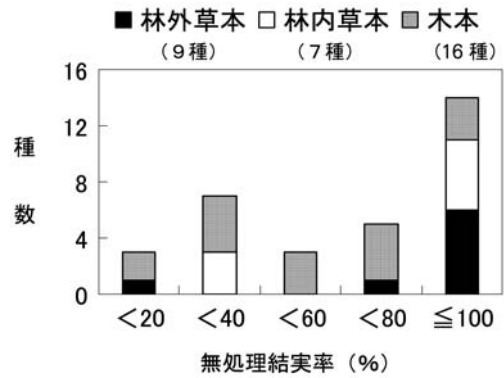


図-4-1 無処理での結実率の頻度分布

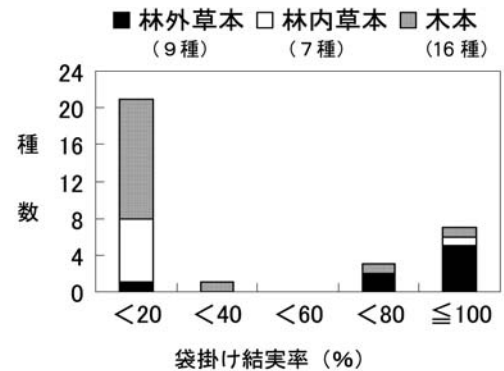


図-4-2 袋掛け処理での結実率の頻度分布

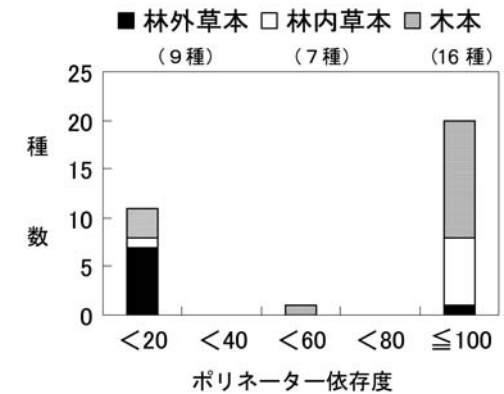


図-4-3 無処理と袋掛け処理より算出したポリネーター依存度の頻度分布

表-4-2 袋掛け実験における木本の結実率とポリネーター依存度

種名	結実率 (%)		Fisher	
	無処理 (花数, 個体数)	袋掛け処理 (花数, 個体数)	直接法 P 値	ポリネーター 依存度
エゾノコリンゴ	90.5 (21, 1)	81.8 (22, 1)	0.66	10
エゾヤマザクラ	63.3 (30, 2)	0.0 (21, 1)	<0.001	100
エゾヤマハギ	46.2 (21, 1)	0.0 (96, 2)	<0.001	100
カラコギカエデ	27.8 (108, 3)	25.0 (20, 3)	>0.99	10
クロミサンザシ	47.0 (279, 3)	0.0 (223, 3)	<0.001	100
ケヤマウコギ	68.8 (64, 1)	0.0 (60, 1)	<0.001	100
チシマヒョウタンボク	75.6 (78, 2)	12.0 (50, 2)	<0.001	84
ニシキギ	13.0 (46, 1)	0.0 (21, 1)	0.166	100
ネムロブシダマ	92.3 (114, 2)	0.0 (21, 1)	<0.001	100
ハシドイ	14.3 (42, 1)	0.0 (20, 1)	0.164	100
ベニバナヒョウタンボク	63.9 (72, 2)	0.0 (50, 2)	<0.001	100
ホザキシモツケ	93.5 (92, 1)	77.6 (67, 1)	0.004	17
マユミ	24.6 (183, 1)	0.0 (56, 1)	<0.001	100
ミツバウツギ	34.4 (540, 1)	18.1 (116, 1)	0.001	47
ミヤマウグイスカグラ	39.1 (46, 3)	0.0 (23, 3)	<0.001	100
ミヤマザクラ	50.0 (62, 2)	0.0 (63, 2)	<0.001	100

表-4-3 袋掛け実験における草本の結実率とポリネーター依存度

種名	結実率 (%)		Fisher	
	無処理 (花数, 個体数)	袋掛け処理 (花数, 個体数)	直接法 P 値	ポリネーター 依存度
エゾノコリンゴ	90.5 (21, 1)	81.8 (22, 1)	0.66	10
エゾヤマザクラ	63.3 (30, 2)	0.0 (21, 1)	<0.001	100
エゾヤマハギ	46.2 (21, 1)	0.0 (96, 2)	<0.001	100
カラコギカエデ	27.8 (108, 3)	25.0 (20, 3)	>0.99	10
クロミサンザシ	47.0 (279, 3)	0.0 (223, 3)	<0.001	100
ケヤマウコギ	68.8 (64, 1)	0.0 (60, 1)	<0.001	100
チシマヒョウタンボク	75.6 (78, 2)	12.0 (50, 2)	<0.001	84
ニシキギ	13.0 (46, 1)	0.0 (21, 1)	0.166	100
ネムロブシダマ	92.3 (114, 2)	0.0 (21, 1)	<0.001	100
ハシドイ	14.3 (42, 1)	0.0 (20, 1)	0.164	100
ベニバナヒョウタンボク	63.9 (72, 2)	0.0 (50, 2)	<0.001	100
ホザキシモツケ	93.5 (92, 1)	77.6 (67, 1)	0.004	17
マユミ	24.6 (183, 1)	0.0 (56, 1)	<0.001	100
ミツバウツギ	34.4 (540, 1)	18.1 (116, 1)	0.001	47
ミヤマウグイスカグラ	39.1 (46, 3)	0.0 (23, 3)	<0.001	100
ミヤマザクラ	50.0 (62, 2)	0.0 (63, 2)	<0.001	100

表-4-4 人工受粉実験における結実率

種名	結実率 (%)		Fisher	
	無処理 (花数, 個体数)	袋掛け処理 (花数, 個体数)	直接法 P 値	ポリネーター 依存度
アキカラマツ	91.7 (37, 1)	100.0 (30, 1)	0.247	0
ウド	6.3 (16, 1)	0.0 (16, 1)	0.500	100
エゾエンゴサク	83.1 (54, 10)	0.0 (50, 5)	<0.001	100
エゾノシモツケソウ	78.0 (100, 1)	62.5 (48, 1)	0.051	20
エゾトリカブト	86.7 (135, 26)	5.3 (95, 14)	<0.001	94
オオアマドコロ	87.1 (31, 19)	0.0 (69, 5)	<0.001	100
オオアワダチソウ	100.0 (56, 1)	100.0 (42, 1)	>0.999	0
オミナエシ	100.0 (20, 1)	100.0 (20, 1)	>0.999	0
キンミズヒキ	100.0 (83, 2)	100.0 (50, 1)	>0.999	0
クサノオウ	100.0 (22, 1)	100.0 (20, 1)	>0.999	0
コウゾリナ	100.0 (32, 1)	100.0 (36, 1)	>0.999	0
コケイラン	28.8 (25, 2)	0.0 (26, 1)	0.004	100
サラシナショウマ	37.1 (97, 1)	0.0 (26, 1)	<0.001	100
ゼンテイカ	33.3 (12, 3)	0.0 (78, 1)	<0.001	100
フシグロ	93.5 (92, 1)	77.6 (20, 16)	0.077	17
ユキザサ	100.0 (20, 20)	0.0 (13, 13)	<0.001	100

人工受粉により結実率が上昇すれば、花粉の制限であり、上昇しなければ資源の制限であると判断される (Bierzuchudek 1981; Johnston 1991)。本研究で袋掛け処理を行った種の多くは人工受粉処理をしていないので、花が結実しなかった要因が花粉制限であるか資源制限であるかは明らかではない。また、人工受粉により結実率が上昇しても、種子の質の低下や、翌年以降の繁殖や成長への影響がある場合は、花粉の制限だけでなく、資源の制限も同時に起きていると考えられている (Zimmerman & Aide 1989)。したがって、本調査において多くの種の自然受粉の結実率が100%にならなかった至近要因については、今後さらに詳細な調査が必要であろう。

袋掛け処理の結実率は、40%未満のもの80%を超えるもの2つに分かれた。同様の傾向は本州の低木や草本55種の調査でも確認されている (矢原 1995)。このことは、アイソザイムにより植物55種の他殖率を調べた研究 (Schemske & Lande 1985)において、他殖率が二山型分布を示した結果を支持するよう見える。野外における他殖率が二山型分布をする進化的要因については、特に虫媒花について様々な議論がある (Lande & Schemske 1985; Yahara 1992など)。しかし、他殖率と袋掛け処理の結実率を単純には比較できない。ここでは、袋掛け実験の結果が二山型分布を示した至近要因と袋掛け処理の結実率の意味について議論する。

袋掛け処理で全く結実しなかった種は、自家不和合性を持つ種か、自家和合性でも自動的自家受粉をしない種である。自家不和合の種には、完全な自家不和合性と不完全な自家不和合性を持つものがあることが知られている (生井 1991)。また、自家和合の種は、雌雄異熟や雌雄離熟により自家受粉を避けてはいるが、ポリネーターの訪花行動や媒介される花粉の質により自殖と他殖の割合は変化するだろう。

逆に、袋掛け処理で結実率が低下しなかった種では、ポリネーターが全くいない状況では、自動的自家受粉により自殖可能であるが、ポリネーターが十分いるような状況では袋掛け処理のように自殖をするとは限らない。自動的自家受粉を行う種には、先行自家受粉を行うものと、遅延自家受粉を行うものがあり、前者はポリネーターの訪花頻度に関わらず自殖率が高いと考えられるが、後者の自殖率はポリネーターの訪花頻度の影響を受けることが予想される。

これらのことから、野外における虫媒花の他殖率は、完全な自家不和合性の種では常に高く、逆に、先行自家受粉をする種では常に低く、不完全な自家不和合や遅延自家受粉の種では訪花頻度の多寡に影響されるだろう。野外の他殖率は、これら3つのタイプの虫媒花植物における存在割合と訪花量の相互作用によって決定されると考えられる。したがって、本調査における袋掛け処理の結実率は、全くポリネーターがいない状況での自殖率を表しており、訪花量の増加により、不完全な自家不和合や遅延自家受粉の種では自殖率が減少し他殖率が増加すると予想される。

袋掛け処理により結実率が低下した8種で行った人工受粉実験では、エゾトリカブト以外の種では、自家受粉では結実率は改善されず自家不和合性を示すことがわかった。一方、エゾトリカブトでは自家受粉と他家受粉の結実率は同等であり、自家和合であった。また、エゾトリカブトでは形態的な雌雄異熟性が観察されたが、雄性期および雌性期にそれぞれ行った人工受粉処理の結実率には違いはなかった。詳しい調査は行っていないが、雄蕊と雌蕊の形態から判断すると雌雄離熟性であると考えられた。エゾトリカブトの花は個体内で一斉に開花するのではなく、同一個体内に雄性期と雌性期の花が混在することが観察されたので、本種の雌雄離熟性は、隣家受粉による自家受粉の回避には有効でないと考えられる。

自家不和合性が確認された6種のうち、エゾエンゴサクにおいては本研究と同様な結果が報告されている (Higashi et al. 1988)。エゾヤマザクラでの報告はないが、他のサクラ属ではオオシマザクラやソメイヨシノでも自家不和合性が知られており、自家不和合性の仕組みが特定の遺伝子型の花粉との和合性を欠く配偶体不和合性であることがわかっている (加藤・向井 2002; 服部 2002)。また、栽培作物では育種的な立場から、比較的広範囲な植物を対象に自家不和合性や雌雄異熟性などについて明らかにされている (生井 1991; 藤巻 2003)。しかし、日本の野生植物については、自家不和合性などの交配様式についての研究は十分とはいえない。今後、人工受粉などの操作実験を含めたより広範囲な種の交配様式が研究されれば、ここで議論した花粉制限や資源制限の実態、他殖率の頻度分布決定要因などを明らかにできるだろう。

4-4-2 ポリネーター不足の結実率への影響

袋掛けの結実率は、ポリネーターが全くいない状況での種子生産の可能性を示している。しかし、種によっては、もともと自然受粉の結実率が低い種も多く、前述のように結実率の低下要因には花粉制限と資源制限双方の影響が含まれる。そこで本研究では、資源制限の影響を排除し、袋掛け処理による花粉制限の結実率低下への影響を評価するために、自然受粉と袋掛け処理の結実率を加味し、ポリネーター依存度という指標を用いた。

ポリネーター依存度は、袋掛け処理での結実率が0%の種では100となり、袋掛け処理と自然受粉の結実率が変わらない種では0となる。すなわち、ポリネーター依存度が、小さい種とはポリネーターが不足しても結実率が低下しない種であり、大きい種とはポリネーターが不足すると結実率が極端に低下する種である。

ポリネーター依存度は、生活型や生育場所により異なっており、林内を主な生育場所とする草本や木本など森林植物の多くで高く、林外を主な生育場所とする草本の多くで低い傾向があった。このことは、何らかの環境変化によりポリネーターの地域的な減少が起きた場合、その影響は森林植物でより大きいことを示している。また、本調査では各種のポリネーターについては観察していないが、他の報告では袋掛け処理の影響は、マルハナバチ媒介花で強いことが知られている(矢原 1995)。

ポリネーターの減少を起こす可能性のある環境要因は様々である。生息地の分断化はポリネーターの量、種組成、行動などに影響を与える可能性がある(Harris & Johnson 2004)。集約的な農業は、単一作物の広範囲な栽培による蜜源植物の減少や、農薬や化学肥料の使用によりポリネーターへ悪影響を与える恐れがある(Kearn et al. 1998)。また、外来種の導入も在来のポリネーターにとって脅威となる場合もある(Kearn et al. 1998; Ghazoul 2004; Inari et al. 2005)。

表-4-4 人工受粉実験における結実率

種名	結実率 (%) (花数, 個体数)			
	他家受粉 処理	自家受粉 処理	袋掛け処理	無処理
エゾエンゴサク	83.1 (54, 10)	-----	0.0 (50, 5)	85.0 (125, 10)
エゾトリカブト (雄性期)	48.4 (31, 4)	52.6 (19, 5)	5.3 (95, 14)	86.7 (135, 26)
エゾトリカブト (雌性期)	45.0 (20, 2)	56.3 (32, 6)	5.3 (95, 14)	86.7 (135, 26)
エゾヤマザクラ	73.9 (23, 2)	0.0 (22, 1)	0.0 (21, 1)	63.3 (30, 2)
エゾヤマハギ	42.0 (50, 1)	-----	0.0 (84, 2)	42.6 (91, 1)
オオアマドコロ	57.5 (42, 9)	-----	0.0 (69, 5)	87.1 (31, 19)
クロミサンザシ	78.7 (268, 3)	-----	0.0 (223, 3)	63.3 (150, 3)
マユミ (♂長花柱花→♀長花柱花)	91.7 (24, 1)	-----	0.0 (56, 1)	24.6 (183, 1)
マユミ (♂長花柱花→♀短花柱花)	0.0 (24, 2)	0.0 (22, 5)	0.0 (51, 2)	0.0 (241, 2)
ミヤマウグイスカグラ	57.9 (19, 3)	7.7 (26, 3)	0.0 (23, 3)	44.4 (162, 7)

本調査結果は、何らかの要因によりポリネーターの減少が起きた場合、特に森林植物を中心に植物で種子生産の低下が起きる恐れがあることを示した。しかし、ポリネーター依存度が高かった種においてもその影響は一様ではないだろう。例えば、エゾトリカブトのように自家和合であるが、雌雄異熟性や雌雄離熟性の仕組みにより自殖を避けている種では、個体内の別な花との隣花受粉によっても種子生産が可能であるが、自家不和合の種では他個体との受粉が必要である。したがって、自家不和合性を持つ種は、ポリネーター不足の影響に加え、個体の生育密度の低下の影響も受けると考えられる。

さらに、この研究では袋掛け処理において形成された種子の活性や発芽後の成長等については調べていない。一般に自殖由来の個体は近郊弱勢により生育が阻害されることが指摘されている (Charlesworth & Charlesworth 1987)。こうした影響も含めて評価すると、ポリネーターの不足はより広範囲な植物の有性繁殖に影響を与える可能性が高い。今後、ポリネーターの減少が植物の種子生産への影響を明らかにするためには、各種の交配様式や、有効なポリネーターの種の同定など、ポリネーターと植物の相互作用の解明が必要である。

第5章 他殖型林床植物3種の結実に及ぼす森林の分断化の影響

5-1 はじめに

近年、生息地の分断化は、絶滅危惧種の保全や森林の保全管理などの基礎となる保全生物学において主要なテーマとなった (Primack 1995; Hunter 1999; 鷺谷 1999; Pullin 2002)。分断化の影響は、生息地の破壊や改変により、個々の種の生息を脅かすだけでなく、様々な生物間相互作用を崩壊させる恐れがある。このうち、植物とポリネーターとの共生関係の分断は、これらの多様性だけでなく、栽培植物の受粉という莫大な生態系サービス (ecosystem goods and services) をも消失させかねない。

しかし、生息地の分断化が植物とポリネーターとの相互作用へ及ぼす影響は単純ではない。分断化がポリネーターの分布に影響を与える場合 (Powell & Powell 1987; Wang *et al.* 2005) とそうでない場合 (Law & Lean 1999) があり、種によって反応は異なる場合 (Quesada *et al.* 2004) もある。また、植物の結実も、分断化の影響が明らかな場合 (Washitani *et al.* 1991; Ward & Johnson 2005) や、種によって影響は異なる場合 (Aizen & Feinsinger 1994; Donaldson *et al.* 2002; Quesada *et al.* 2004) など様々である。

これらの研究は、分断化の対象 (自然草地、低木林、高木林など)、分断化の程度、ポリネーターの種類 (ハチ、甲虫、コウモリなど)、植物の交配様式 (自家不和合性の有無) など、ポリネーターと植物の相互作用に影響を与える様々な要因を内包している。生息地の分断化が植物とポリネーターとの相互作用に影響を与えることは明らかであるが、その影響を一般化できるまでには至っていない (Harris & Johnson 2004)。

本章では生息地の分断化が、ポリネーター不足を介し植物の結実に与える影響について調査した。分断化した生息地として対象としたのは、北海道帯広市の平野部に位置する落葉広葉樹林で、いずれも農地や住宅地に囲まれている。これらの孤立林で結実状況を調べたのは、前章においてポリネーター依存度の高かったエゾエンゴサク、オオアマドコロ、エゾトリカブトの3種である。これらのポリネーターはいずれもマルハナバチで、開花時期はそれぞれ4、5、8月である。種子生産においてポリネーターへの依存度が高く、ポリネーターが共通の植物を対象にし、林外環境や開花時期の異なる種を扱うことで、森林の分断化が3種の結実率にあたえる林外環境の影響や、開花時期の影響を明らかにすることを試みた。

5-2 研究方法

5-2-1 他殖型林床植物3種の結実率の測定

調査は、北海道帯広市近郊に位置する14カ所の落葉広葉樹林で行った。調査地1から5は住宅地内に、6から14は農地内に位置する (図-5-1)。調査地6はカツラの優占する林で、その他はハンノキ、ハルニレ、ヤチダモなどからなる林である。林床にはエゾエンゴサク、ニンソウ (*Anemone flaccida* Fr. Schm.), フッキソウ (*Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc.), オオバナノエンレイソウ (*Trillium kamtschaticum* Pallas) などが生育する。調査地の標高は45~130mで、北緯42° 53' ~北緯42° 57' , 東経143° 7' ~東経143°

10' に位置する。

用いた植物は、4, 5, 8月にそれぞれ開花するエゾエンゴサク、オオアマドコロ、エゾトリカブトである。これらの3種は、前章で述べたように、エゾエンゴサク、オオアマドコロは自家不和合性、エゾトリカブトは自家和合であるが雌雄離熟性を示すため、結実するためにはポリネーターによる訪花が必要である。個体の花数は、エゾエンゴサクは1~20個、オオアマドコロは1~15個、エゾトリカブトは10~50個である。エゾエンゴサクは、地下部を観察したところ、新たな塊茎の生産は見られなかったため、新個体の補充は種子のみに依存していると考えられる。比較的開花期間が長く、開花時期が早い個体は、個体の寿命は20日以上に及ぶ (Yasaka *et al.* 1998)。分散時の種子は、未発達の胚を有しており、胚が発達して発芽に至るためには、6ヶ月間10℃後の0または5℃か、野外の夏から冬の温度変化を模倣する条件 (25℃/15℃ 変温3ヶ月→15℃/5℃ 変温2ヶ月→0または5℃) が必要である (Kondo *et al.* 2005)。オオアマドコロ、エゾトリカブトについては種子繁殖以外に栄養繁殖も行なうかどうかは不明である。1990年に調査した個体の開花時期は、エゾエンゴサクは4月8日~5月26日、オオアマドコロは5月23日~6月1日、エゾトリカブトは8月21日~9月10日であった。

3種のポリネーターはすべての調査地で随時採集し同定した。さらにエゾエンゴサクについては各調査地間のポリネーターの種組成の違いを明らかにするために、開花期間中 (15~25日間) は各調査地で1日30分以上の観察を行ない、エゾエンゴサクに訪花が確認されたポリネーターを属名で記録した。

1990年に各孤立林で3種の自然受粉の結実率を求めた。対象とした個体は、相対的に生育密度が高い場所からや個体当たりの花数が多いものを選び、個々の花茎に番号を付し、さらに個体の花の位置を記録した。なお、調査個体は、各孤立林間で光環境や地形などできるだけ同じような場所に生育しているものを対象とした。また、調査途中で食害などをうけた花は解析から除いた。前章で述べたようにオオアマドコロは、形態的には雄性両全性同株であったので結実率の調査には両生花を対象に行った。エゾエンゴサクでは結実花は、種子がさく果から自動的にはじけたものか、地上部が枯死したときにさく果の中に成熟種子と考えられる褐変した種子を含んでいるものいずれかとした。オオアマドコロでは花被と果実が黒く熟したものを、エゾトリカブトでは子房の幅が3mmになったものを結実花と判定した。また、1991年には1990年と同じ調査地でエゾエンゴサクの自然受粉の結実率のみを調べた。

5-2-2 エゾエンゴサクの結実率に及ぼす要因解明法

エゾエンゴサクについては、結実率の低下が訪花頻度の違いによるかどうかを調べるために、1990年に自然受粉の結実率を調べた個体の1~2花に人工他家受粉をし、その結実率を自然受粉のものと比較した。またエゾエンゴサクの花は、訪花されると花粉が減少することを肉眼で確かめることができた。そこで訪花頻度の指標として花粉の減っていた花の割合 (花粉除去率) を、4月1日から5月20日まで3~5日ごとにランダムに10個体50花以上を選び調べた。花粉除去率は、調査前の数日間の天候に左右されたので、各調査地の花粉除去率の代表値としては、調査期間中の花粉除去率の最大値を用いた。

次にエゾエンゴサクへのポリネーターの訪花頻度を規定する要因を調べた。エゾエンゴサクの開花時に

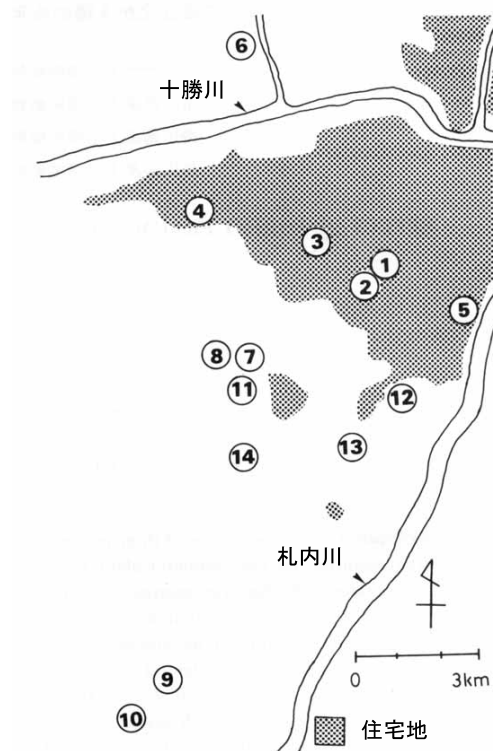


図-5-1 帯広市近郊に位置する14カ所の孤立林の位置

出現するマルハナバチ数は、エゾエンゴサクの開花量やマルハナバチが利用する通年の蜜源植物量に依存する可能性がある。そこで、森林内および森林外の蜜源植物の量について評価するため以下のような調査をした。

エゾエンゴサクについては、結実率を調べた個体の花数、開花個体密度 (A)、個体群の面積 (B)、推定開花個体数 (A×B) を各調査地で調べた。このとき開花個体密度については各孤立林で 1m² の方形区を 5 区ランダムにとり調べた。また個体群面積については、各調査地の個体群を楕円に近似し長径と短径を測定し求めた。

通年の蜜源植物量については直接求めることは困難なので、指標として各調査地の位置する孤立林の面積と孤立林を中心とする半径 1km 円内の緑被面積を調べた。このとき半径 1km としたのは、マルハナバチは少なくとも数 km は餌を求めて飛行すると考えられている (Heinrich 1979) からである。また緑地面積を求めるときの緑地は、自然林、人工林、農地、荒れ地とした。この調査は、国土地理院発行の地図上で、デジタルプランメーター (X-PLAN360, 牛方商会) を用い行った。求めた緑地面積を半径 1 km の面積で割り各孤立林の緑被率を算出し、各調査地の蜜源植物の指標とした。

また、エゾエンゴサクの結実率が個体群構造に与える影響を明らかにするため、各孤立林で 1m² の方形区を 5 区ランダムにとり非開花個体密度についても調べた。

5-3 結果

5-3-1 孤立林における他殖型林床植物3種の結実率

エゾエンゴサクのポリネーターはミツバチ属のヨウシュミツバチ (*Apis mellifera* L.)、マルハナバチ属のオオマルハナバチ (*Bombus hypocrita hypocrita* Perez)、アカマルハナバチ (*B. hypnorum koropokkrus* Sakagami et Ishikawa)、トラマルハナバチ (*B. diversus diversus* Smith)、シュレンクマルハナバチ (*B. schrencki* Skorikov) であった。オオアマドコロ、エゾトリカブトのポリネーターは、いずれもトラマルハナバチ、シュレンクマルハナバチの両種であった。

4月に開花するエゾエンゴサクの自然受粉の結実率は、1990、1991年ともに住宅地 (1990年: 33.1±16.1%, 1991年: 53.0±14.3%) よりも農地 (1990年: 81.5±17.6%, 1991年: 78.9±3.8%) で有意に高かった (Mann-Whitney U 検定, P<0.05) (表-5-1)。これに対し5月に開花するオオアマドコロでは、住宅地 (91.4±5.7%) と農地 (80.6±12.3%) で結実率に有意な差はなかった (Mann-Whitney U 検定, P>0.1) (表-5-1)。また8月に開花するエゾトリカブトでも住宅地 (75.8±8.4%) と農地 (71.8±7.7%) で有意な差はなかった (Mann-Whitney U 検定, P>0.1) (表-5-1)。

5-3-2 エゾエンゴサクの結実率に及ぼす要因

1990年における住宅地の調査地におけるエゾエンゴサクの結実率は、どの調査地においても人工受粉によって有意に上がった (χ^2 検定 P<0.01) (表-5-1)。訪花頻度の指標として調べた花粉除去率と自然受粉の結実率との間には有意な正の相関関係 (R=0.84, P<0.01) があった (図-5-2)。

エゾエンゴサクのポリネーターのうちマルハナバチ属はす

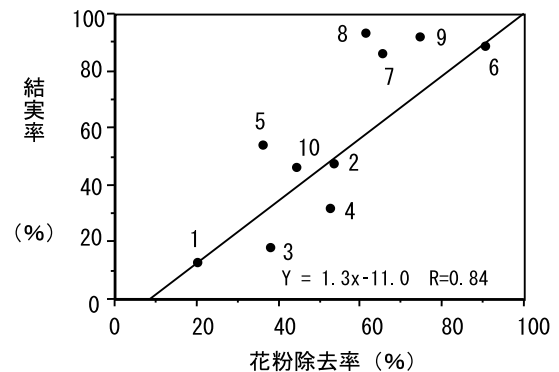


図-5-2 1990年の花粉除去率の最大値とエゾエンゴサクの自然受粉の結実率との関係

図中の番号は図-5-1の調査地番号を示す。

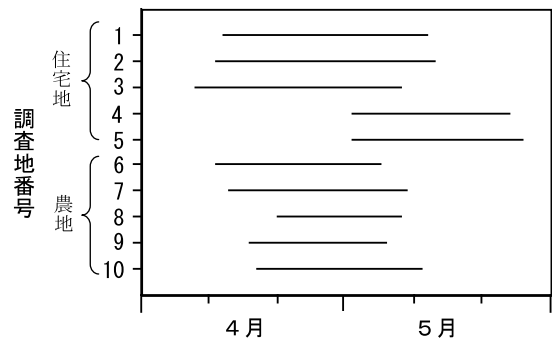


図-5-3 1990年のエゾエンゴサクの開花時期

すべての調査地で観察されたが、ミツバチ属は調査地6でしか観察されなかった。このことは、住宅地と農地での結実率の違いは、調査地間でのマルハナバチの訪花頻度の違いに起因していることを示している。

1990年の各調査地のエゾエンゴサクの開花時期は、住宅地の調査地4、5では他の調査地よりも開花開始が約2週間遅かったが、その他の3つの住宅地の調査地と農地の調査地で開花時期は重なっていた(図-5-3)。よって、住宅地での結実率の低下は、開花時期の違いによって訪花頻度に差異が生じたためではない。

エゾエンゴサクの1990年の結実率は、エゾエンゴサク自体の開花量を示す指標(結実率を調べた個体の花数、開花個体密度A、個体群の面積B、推定開花個体数A×B)や孤立林面積とは有意な相関関係はなく(P>0.1)(表-5-2)、孤立林を中心とする半径1km 円内の緑被率との間に有意な相関関係があり(P<0.01)(表-5-2および図-5-4)、緑被率が20%に満たない孤立林では結実率が60%以下であった(表-5-2および図-5-4)。また、結実率を従属変数とし、エゾエンゴサク自体の開花量を示す指標(花数/個体、開花個体密度、個体群面積)や、孤立林面積、孤立林を中心とする半径1km 円内の緑被率を説明変数とし、ステップワイズ回帰分析を行ったが、緑被率単独で分析を行った場合と比べ寄与率は改善されなかった。

エゾエンゴサクの非開花個体密度は、開花個体密度と有意な相関関係(R=0.89, P<0.01)があったが、結実率(1990年と1991年の平均値)とは有意な相関関係はなかった(P>0.8)(表-5-3)。また、非開花個体密度を従属変数とし、開花個体密度と結実率を説明変数とし、ステップワイズ回帰分析を行ったが、開花個体密度単独で分析を行った場合と比べ寄与率は改善されなかった。

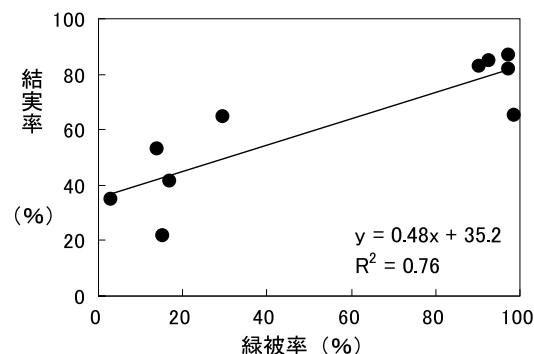


図-5-4 緑被率とエゾエンゴサクの1990年と1991年の結実率の平均値との関係

表-5-1 孤立林における3種多年草の結実率(%)

林外 環境	調査地 番号	自然受粉			人工受粉	
		エゾエンゴサク	オオアマドコロ	エゾトリカブト	エゾエンゴサク	
		1990	1991	1990	1990	
宅地	1	13.2(212)	30.0(375)	85.7(63)	78.7(169)	85.7(49)
	2	47.6(164)	58.3(317)	95.8(72)	67.4(138)	90.4(52)
	3	18.1(193)	51.1(317)	83.3(74)	69.0(100)	75.4(58)
	4	31.9(191)	51.2(299)	95.1(41)	88.2(119)	87.0(46)
	5	54.5(101)	74.4(478)	96.9(32)	-----	87.5(32)
農地	6	89.1(220)	80.0(202)	71.8(39)	69.8(96)	83.3(54)
	7	86.5(126)	78.9(284)	94.9(39)	76.5(149)	84.4(45)
	8	93.5(170)	80.5(155)	-----	-----	100.0(47)
	9	92.0(150)	72.0(210)	80.4(92)	76.8(190)	85.7(35)
	10	46.6(118)	83.3(305)	76.8(95)	71.2(132)	92.5(40)
	11	-----	-----	100.0(41)	-----	-----
	12	-----	-----	90.0(40)	80.2(263)	-----
	13	-----	-----	64.7(34)	-----	-----
	14	-----	-----	66.4(119)	56.5(147)	-----

カッコ内は処理した花数を示す。

表-5-2 エゾエンゴサクの開花量, 孤立林面積, 緑被率とエゾエンゴサクの結実率 (1990年と1991年の平均値) との相関関係

調査地 番号	個体当 りの花数	開花個体密度 (本/m ²) A	個体群面積 (m ²) B	推定開花 個体数 A×B	孤立林面 積(ha)	緑被率 (%)	結実率 (%)
1	9.8	32.4	2112	68000	1.1	15	21.6
2	10.7	22.0	94	2000	3.4	14	53.0
3	8.7	18.6	628	12000	2.2	3	34.6
4	11.7	7.8	57	440	5.9	17	41.6
5	9.7	5.5	247	1360	0.4	29	64.5
6	11.0	43.6	3450	150420	161	93	84.6
7	8.5	6.5	612	3980	0.6	90	82.7
8	8.9	8.8	113	990	1.1	97	87.0
9	10.5	6.3	20	130	5.8	97	82.0
10	13.5	13.8	1090	15040	3.2	99	65.0
相関係 数 (R)		0.22	0.01	0.05	0.34	0.87**	—

** : P<0.01

表-5-3 孤立林におけるエゾエンゴサクの個体密度と自然受粉の結実率 (%)

調査地番号	開花個体密度 (本/m ²)	非開花個体密度 (本/m ²)	1990年と1991年の 結実率の平均
1	32.4	61.4	21.6
2	22.0	75.2	53.0
3	18.6	42.8	34.6
4	7.8	12.5	41.6
5	5.5	8.8	64.5
6	43.6	126.4	84.6
7	6.5	26.8	82.7
8	8.8	19.8	87.0
9	6.3	5.8	82.0
10	13.8	16.8	65.0

5-4 考察

5-4-1 森林の分断化の結実率への影響

3種その他殖型植物の孤立林における結実率は、種および林外環境により全く異なっていた。エゾエンゴサクの結実率は、農地に位置する孤立林よりも、住宅地に位置する孤立林で低かった。住宅地の孤立林における結実率の低下は、人工受粉により結実率がどの調査地でも改善されたこと、花粉除去率と結実率に相関関係があったことから、ポリネーターによる訪花不足に起因していることは明らかである。

こうした分断化した植物個体群におけるポリネーターの訪花不足を介した結実率の低下は、これまでも多くの報告があり、これらの結果は2つに大別できる。1つは結実率が対象種の個体密度と正の関係がある場合 (Fuchs *et al.* 2003; Severns 2003; Quesada *et al.* 2004; Ward & Johnson 2005) で、もう1つは結実率の

低下が対象種の個体密度とは無関係な場合 (Aizen & Feinsinger 1994) である。

前者の場合は、生息地の分断化が直接的に訪花頻度に影響を与えているのか、対象種の個体密度の低下が訪花頻度に影響を与えているのかが明確ではない。つまり、分断化されていない生息地内でも、開花個体密度の違いによりポリネーターの訪花頻度は異なることが知られており (Antonovics & Levin 1980; Schmitt 1983; Kunin 1993)、前者の結実率の低下は、この影響と分断化の影響が区別されずに評価されている。

最近の研究では、分断化という用語をより厳密な意味で使用することが提案されている (Villard 2002)。ここでの厳密な意味での分断化では、生息地の「面積減少」と「分断化」を区別する。すなわち狭義の分断化とは、生息地タイプの変化、すなわち生息地の形状変化、生息地間の距離の増加、周辺部面積の割合の増加など主に質的な変化に対して用いる。

本研究におけるエゾエンゴサクの結実率の低下は、エゾエンゴサクの個体群面積数や孤立林面積など生息地の面積の減少よりも、むしろ林外環境の違いにより強く影響を受けていた。したがって、エゾエンゴサクの種子生産は、厳密な意味での分断化の影響を受けていると考えられる。

5-4-2 生育場所による結実率の違い

エゾエンゴサクの結実率は、訪花頻度の低下により住宅地に囲まれた孤立林で低下していた。本研究では、マルハナバチの訪花数について定量的な調査は行っていないので、エゾエンゴサクへの訪花頻度の低下が、住宅地におけるマルハナバチの個体数の減少によるものか、それとも住宅地と農地でのマルハナバチの訪花行動の違いによるものかについては明らかにしていない。しかし、住宅地では農地よりもマルハナバチの数が少ないことが観察されたことや、農地よりも住宅地の調査地でエゾエンゴサクの開花個体密度や個体群面積の減少傾向はなかったことから、住宅地におけるエゾエンゴサクへの訪花頻度の低下は、マルハナバチの個体数の低下によるものと考えられる。

エゾエンゴサクの結実率は、それ自体の開花量やその個体群が位置する孤立林の面積ではなく、半径1km円内の緑被率と強い相関関係があった。こうした分断化された生息地の周囲の環境の違いが、結実率に影響を与えているというランドスケールレベルでの評価は、スウェーデンでの分断化された自然草地における研究がある (Lennartsson 2002)。この研究では、マルハナバチ媒花である異型花柱のリンドウの仲間の結実率は、リンドウの個体群サイズ、草地面積、半径1.5km内の自然草地の割合いずれからもポリネーターの訪花頻度の低下を介し影響を受けていたことが報告されている。また、結実率低下の影響は明らかではないが、南アフリカの分断化された低木林ではハチや甲虫の多様性が低木林に対する周りの草地の割合と関係があったことが報告されている (Donaldson *et al.* 2002)。

本研究を含め、これらの研究でも分断化された生息地の周囲の環境が、どのようにポリネーターの個体群動態や個体の行動に影響を与え、植物の種子生産を阻害しているのかという具体的なメカニズムは明らかではない。以下では住宅地と農地でエゾエンゴサクの結実率が異なった原因について議論する。

マルハナバチの活動は春から秋まで続く (Heinrich 1979) ので、この緑被率は孤立林に飛来するマルハナバチにとって年間を通したおよその蜜源植物量と考えてもいいだろう。実際、帯広市近郊の農地の孤立林では、林外にもマルハナバチの蜜源植物となるシロツメクサ (*Trifolium repens* L.)、ムラサキツメクサ (*Trifolium pratense* L.)、エゾヤマハギ (*Lespedeza bicolor* Turcz.)、セイヨウタンポポ (*Taraxacum officinale* Weber) (Usui *et al.*, 1976) などが多い。また、エゾエンゴサクを訪花するマルハナバチは越冬した新女王バチで、1つの巣で生産される新女王バチの数は得られる餌の豊富さによることが知られており (Heinrich 1979)、孤立林の周囲の蜜源植物量は春先に出現する女王バチの数に影響するだろう。これらのことから、エゾエンゴサクを訪れる新女王バチの数は、孤立林内だけでなくそれを囲む地域全体としての蜜源植物の量によって決定されている可能性がある。

一方、5、8月にそれぞれ開花するオオアマドコロ、エゾトリカブトの結実率は、住宅地でも低下しなかった。このように同じ他殖型でありながら、結実率が低下しなかった理由として次のようなことが考え

られる。

1つには季節的なポリネーターの訪花頻度の違いがあげられる。マルハナバチは早春、女王バチのみが活動しているが、その後は働きバチが出現しマルハナバチの個体数は増加する (Heinrich 1979; Usui *et al.* 1976) ので、オオアマドコロやエゾトリカブトでは、エゾエンゴサクより多い訪花を期待できる。また、エゾエンゴサクの開花期間はマルハナバチの訪花活動が観察されない気温の低い日が、開花期間中の約40%にも及ぶので、気象条件も季節的な訪花頻度の違いに影響を与えている可能性がある (Yasaka *et al.* 1998)。季節間でのポリネーターの訪花頻度の違いについては、定量的な調査はしていないが、住宅地の調査地でも4月よりも6月、8月では頻繁にマルハナバチが観察された。

もう1つは植物側の要因として、3種の受粉の効率の違いがあげられる。前章で示したようにエゾエンゴサク、オオアマドコロは自家不和合性であったが、エゾトリカブトは自家和合で隣花受粉により結実可能であった。したがって、エゾトリカブトは、訪花頻度が低下しても他の2種と比較すると影響は少ないかもしれない。この他にも、胚珠数に対する花粉数 (Pollen/Ovule: PO比)、個体の分布様式など同じ他殖型植物の間でも、訪花頻度低下の結実率に与える影響は異なる可能性がある。

こうした交配様式の結実率への影響の違いは、異型柱花のリンドウ (Lennartsson 2002) やサクラソウ (Washitani *et al.* 1991) で報告されており、分断化された個体群では、自殖できない長花柱花では結実率が低下するが、自殖可能な短花柱花では結実率が低下しないことが知られている。しかし、短花柱花では自殖による近郊弱勢が問題になり、実生の生存率は低くなることも知られている (Lennartsson 2002)。また、自家和合の種でも個体群の分断化は、自殖率を高め遺伝構造に影響を与えることも知られている (Severns 2003)。

第4章で述べたようにエゾトリカブトは自家和合であり、隣花受粉による結実が可能のためポリネーターが減少すると結実率は低下しなくても、自家受粉の割合が増え個体群の遺伝構造に影響を与える可能性がある。また、今回材料とした自家不和合性を示したエゾエンゴサクとオオアマドコロは、自家花粉では全く結実しなかったが、部分的な自家不和合性を示す種もあり (生井 1991)、こうした種でも同様な問題が起きる可能性がある。今後は、分断化が及ぼす結実率への影響だけでなく、分子生物学的な手法を用いた遺伝構造などの影響についても検討するべきだろう。

エゾエンゴサクは新個体の補充を種子繁殖に依存しているため、結実率の低下は個体数の減少をもたらすと予測されるが、結実率の高い調査地と比べ低い調査地で、非開花個体密度が低いといった傾向は見られなかった。しかし、今後、ポリネーターがさらに減少し、種子が生産されなくなれば、エゾエンゴサクの個体群は衰退する恐れがある。これらの結果から、孤立林における他殖型虫媒植物の保全には、その林だけでなく林外の環境にも留意する必要があるだろう。今後、生息地の分断化が植物とポリネーターとの相互作用に及ぼす影響を、より具体的に明らかにするためには、ポリネーター訪花行動、植物の交配様式の詳細な調査や、結実率低下の個体群動態への長期的な調査が必要である。

引用文献

- Abe, M, Miguchi, H, Nakashizuka, T. 2001. An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap, and predatory rodents on beech regeneration. *Oecologia* 127: 281-286.
- Aide, T.M. 1986. The influence of wind and animal pollination on variation in outcrossing rates. *Evolution* 40: 434-435.
- Aizen, M.A., Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Allison, T.D. 1990. Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* 71: 516-522.
- Allen, R.B., Platt, K.H., 1990. Annual seedfall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, New

- Zealand. *Oikos* 57:199-206.
- Anderson, G.L. 1976. The pollination biology of *Tilia*. *Amer. J. Bot.* 63: 1203-1212.
- Antonovics, J., Levin, D.A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411-452.
- Ashman, T. L., & Schoen, D. J. 1994. How long should flowers live? *Nature*, 371(27), 788-791.
- Ashman, T.L., Stanton, M. 1991. Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregona ssp. spicata* (Malvaceae). *Ecology* 72: 993-1003.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 15-39.
- Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.* 117: 838-840.
- Brühl, C.A., Eltz, T., Linsenmair, K.E., 2003. Size does matter - effects of tropical rainforest fragmentation on the leaf litter ant community in Sabah, Malaysia. *Biodiversity and Conservation* 12: 1371-1389.
- Berg, Â. 1997. Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study* 44: 355-366.
- Buonaccorsi, J.P., Elkinton, J.S., Koenig, W.D., Duncan, R.P., Kelly, D., Sork, V.L. 2003. Measuring mast seeding behavior: relationships among population variation and synchrony. *J. Theoretical Biology* 224: 107-114.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review* 60: 83-139.
- Burgess, R.L., Sharpe, D.M. 1981 *Forest islands dynamics in man-dominated landscapes*. Springer, Berlin.
- Butterfield, R.P. 1995. Promoting biodiversity: advances in evaluating native species for reforestation. *Forest Ecology and Management* 75: 111-121.
- Campbell, D.R., Waser, N.M., Price, M.V., Lynch, E.A., Mitchell, R.J. 1991. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregate*. *Evolution* 45: 1458-1467.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 237-268.
- De Mauro, M. M. 1993. Relationship of breeding system to rarity in the lakeside daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *grabra*). *Conservation Biology* 7: 542-550.
- Donaldson, J., Nänni, I., Zachariades, C., Kemper, J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1276.
- Dzwonko, Z., Loster, S. 1988. Species richness of small woodlands on the western Carpathian foothills. *Vegetatio* 76: 15-27.
- Ebert, P.R., Anderson, M.A., Bernatzky, R., Altschuler, M., Clarke, A.E. 1990. 種子植物の自家不和合性の遺伝的多様性. *植物細胞工学* 2 : 453-463.
- Facelli, J.M., Pickett, S.T.A. 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57: 1-32.
- Feer, F., Hinegrat, Y. 2005. Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. *Conservation Biology* 19: 1103-1112.
- Fischer, M., Hock, M., Paschke, M. 2003. Low genetic variation reduces cross-compatibility and offspring fitness in populations of a narrow endemic plant with a self-incompatibility system. *Conservation Genetics* 4: 325-336.

- Friar E.A., Boose D.L., Ladoux T., Roalson, E.H., Robichaux, R.H. 2001. Population structure in the endangered Mauna Loa silversword, *Argyroxiphium kauense* (Asteraceae), and its bearing on reintroduction. *Molecular Ecology* 10: 1657-1663.
- Fuchs E.J., Lobo J.A., Quesada M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17: 149-157.
- Gamlin, L. 1988. Sweden's factory forests. *New Scientist* 28: 41-47.
- Garwood, N.C., Horvitz, C.C. 1985. Factors limiting fruit and seed production of a temperate shrub, *Staphylea trifolia* L. (Staphyleaceae). *Amer. J. Bot.* 72: 453-466.
- Ghazoul, J. 2004. Alien Abduction: Disruption of Native Plant-Pollinator Interactions by Invasive Species. *BIOTROPICA* 36: 156-164.
- Gysel, L.W., 1971. A 10-year analysis of beechnut production and use in Michigan. *Journal of Wildlife Management* 35: 516-519.
- Harris, L.F., Johnson, S.D. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *International J. Tropical Insect Science* 24: 29-43.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E. 2002. Structure and composition of edges next to regenerating clear-cuts in mixed-wood boreal forest. *J. Vegetation Science* 13: 535-546.
- 橋詰隼人 1987. 自然林におけるブナ科植物の生殖器官の生産と散布. 広葉樹研究4: 271-290.
- 服部紗代子・加藤珠理・向井 譲 2002. ソメイヨシノの自家不和合性遺伝子 (S-RNase) の構造解析. 日林学術講113: 644.
- Hayes, J.P., Chan, S.S., Bailey, J.D. 1997. Wildlife response to thinning young forests in the Pacific Northwest. *J. Forestry* 95: 28-34.
- Heinrich, B. 1979. *Bumblebee Economics*. Harvard University Press, Cambridge. (井上民二監訳 1991. マルハナバチの経済学. 文一総合出版. 東京.)
- Herrera, C.M. 1998. Population-level estimates of interannual variability in seed production: what do they actually tell us? *Oikos* 82: 612-616.
- Herrera, C.M., Jordano, P., Guitian, J., Traveset, A. 1998., Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *Am. Nat.* 152, 576-594.
- 弘田 潤・紙谷智彦 1993. 天然下種更新施業後のブナ林における結実と堅果散布に与える母樹密度の影響. 日林誌75: 313-320.
- Higashi, S., Ohara, M., Arai, H., Matsuo, K. 1988. Robber-like pollinators: overwintered queen bumblebees foraging on *Corydalis ambigua*. *Ecological Entomology* 13:411-418.
- 北方林業会 1988. 天然林Q&A. 北方林業会, 札幌.
- Homma, K., Akashi, N., Abe, T., Hasegawa, M., Harada, K., Hirabuki, Y., Irie, K., Kaji, M., Miguchi, H., Mizoguchi, N., Mizunaga, H., Nakashizuka, T., Natume, S., Niiyama, K., Ohkubo, T., Sawada, S-I., Sugita, H., Takatsuki, S., Yamanaka, N. 1999. Geographical variation in the early regeneration process of Siebold's Beech (*Fagus crenata* Blume) in Japan. *Plant Ecology* 140: 129-138.
- 藤巻 宏 2003. 植物育種原理. 養賢堂. 東京.
- 福嶋 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武豊・常富 豊 1995. 日本のブナ林群落の植物社会的な新体系. 日本生態学会誌45: 79-98.
- Hunter, M. 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Igarashi, Y., Kamata, N., 1997. Insect predation and seasonal seedfall of the Japanese beech, *Fagus crenata* Blume, in northern Japan. *J. Appl. Ent.* 121: 65-69.
- Inari, N., Nagamitsu, T., Tanaka, K., Goka, K., Hiura, T. 2005. Spatial and temporal pattern of introduced *Bombus terrestris* abundance in Hokkaido, Japan, and its potential impact on native bumblebees. *Popul. Ecol.* 47: 77-82.
- 井上 健・湯本貴和 1992. シリーズ地球共生系 3 昆虫を誘い寄せる戦略－植物の繁殖と共生. 平凡社, 東京.
- 伊藤元己 2004. 植物における自家不和合性の分子機構. *遺伝* 58: 24-26.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A., Ito, H. 1997. How Does Masting Happen and Synchronize? *J. Theoretical Biology* 187: 231-239.
- Johnston, M.O. 1991. Pollen limitation of female reproduction in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*. *Ecology* 72: 1500-1503.
- 金子 繁・佐橋憲生 1998. ブナ林をはぐくむ菌類. 文一総合出版, 東京.
- 勝田 柁・森 徳典・横山敏孝 1998. 日本の樹木種子 (広葉樹編). 林木育種協会, 東京.
- 紙谷智彦 1986. 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究 (Ⅲ). 平均胸高直径の異なるブナ 2 次林 6 林分における種子生産. *日林誌* 68: 447-453.
- 加藤 清・松井弘之・須田 一 1990. 道有林松前経営区のブナ林施業 (Ⅱ). *北方林業* 42:63-68.
- 加藤珠理・向井 譲 2002. オオシマザクラ自然集団における自家不和合性遺伝子の遺伝的変異. *日林学術講* 113: 378.
- 神山康夫 1994. 植物が自己花粉を認識するメカニズム. *化学と生物* 32: 567-576.
- 金沢洋一 1982. 日光におけるミズナラ個体群の生産過程の解析. *日生態会誌* 32: 325-331.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.
- Kelly, D., 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trees* 9: 465-470.
- Kelly, D., Sullivan, J. J. 1997. Quantifying the benefits of mast seeding on predator satiation and wind pollination in *Chionochoa pallens* (Poaceae). *Oikos* 78: 143-150.
- Kelly, D., Harrison, A.L., Lee, W.G., Payton, I.J., Wilson, P.R., Schaubert, E.M. 2000. Predator satiation and extreme mast seeding in 11 species of *Chionochoa* (Poaceae). *Oikos* 90: 477-488.
- Kelly, D., Hart, D.E., Allen, R.B. 2001. Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. *Ecology* 82: 117-126.
- 桐谷圭治 2001. 「ただの虫」を無視しない農業－生物多様性管理－. 菊地書館, 東京.
- 菊沢喜八郎 1991. 樹木だより－ミズナラ－. *光珠内季報* 85: 23-25.
- Klinkhamer, P.G.L., De Jong, T.J. 1990. Effects of plant size and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57: 399-405.
- Koenig, W.D., Kelly, D., Sork, V.L., Duncan, R.P., Elkinton, J.S., Peltinen, M.S., Westfall, R.D. 2003. Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior. *Oikos* 102: 581-591.
- Koenig, W.D., Knops, J.M.H., Carmen, W.J., Stanback, M.T., Mumme, R.L. 1996. Acorn production by oaks in central coastal California: influence of weather at three levels. *Can. J. For. Res.* 26: 1677-1683.
- Koenig, W.D., Mumme, R.L., Carmen, W.J., Stanback, M.T. 1994. Acorn predation by oaks in central coastal California: variation within and among years. *Ecology* 75: 99-109.
- Kohyama, T. 1992. Size-structured multi-species model of rain forest trees. *Functional Ecology* 6: 206-212.

- Kohyama, T. 1993. Size-structured tree populations in gap-dynamic forest - the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *J. Ecology* 81: 131-143.
- 小池孝良 1997a. 特集, 北海道の生物多様性保全 (6) 樹種の保全生態 (1) 森林修復の基礎. *北方林業* 49: 39-42.
- 小池孝良 1997b. 特集, 北海道の生物多様性保全 (7) 樹種の保全生態 (2) 森林修復と保全への展望. *北方林業* 49: 66-69.
- Komai, F. 1980. A new genus and species of Japanese laspeyresiini infesting nuts of beech (Lepidoptera: Tortricidae). *TINEA* 11: 1-7.
- 今 博計・小山浩正・寺澤和彦・八坂通泰・長坂 有 2001. プナの新しい更新技術 (V) - 開花量を気象データで予測する - . *北方林業* 53: 275-278.
- 近藤哲也 1994. アメニティ資源としての野生草花の種子発芽特性と群落形成手法に関する研究. *ランドスケープ研究* 58: 176-182.
- Kondo, T., Okubo, N., Miura, T., Baskin, C.C., Baskin, J.M. 2005. Ecophysiology of seed dormancy and germination in the mesic woodland herbaceous perennial *Corydalis ambigua* (Fumariaceae) in Japan. *Canadian J. Botany* 83: 571-578.
- 小山浩正・八坂通泰・寺澤和彦・今 博計 2000. かき起こしのタイミングがブナ天然更新の成否に与える影響 - 豊凶予測手法の導入の有効性 - . *日林誌* 82: 39-43.
- Kunin, W.E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology* 74: 2145-2160.
- 倉本恵生 1993. ミズナラ堅果の生産過程とその年次変動. *北海道の林木育種* 35: 12-15.
- Larsen, J.B. 1995. Ecological stability of forests and sustainable silviculture. *Forest Ecology and Management* 73: 85-96.
- Lande, R., Schemske, D.W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression. II . genetic model. *Evolution* 39: 24-40.
- Law, B.S., Lean, M. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest - a comparative study of two lowland tropical plants. *Biological Conservation* 91: 201-212.
- Lennartsson, T. 2002. Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology* 83: 3060-3072.
- Lövei, G. L., Cartellieri, M. 2000. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in forest fragments of the Manawatu, New Zealand: collapsed assemblages? *J. Insect Conservation* 4: 239-244.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard, R. O., Rylands, A.B., Malcolm, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown, K.S., Powell, A.H., Powell, G.V.N., Schubart, H.O.R., Hays, M.B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Ed. Soul, M.E. *In Conservation biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland, MA, pp.257-285.
- 松田裕之 2000. 環境生態学序説. 共立出版, 東京.
- 前田禎三 1988. プナの更新特性と天然更新技術に関する研究. 宇都宮大学農学部学術報告特集46: 1-79.
- Maeto, K., Ozaki, K. 2003. Prolonged diapause of specialist seed-feeders makes predator satiation unstable in masting of *Quercus crispula*. *Oecologia* 137: 392-398.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York. (巖俊一・大崎直太監訳 1982. 地理生物学. 蒼樹書房, 東京.)
- Marsden, S.J., Whiffin, M., Galetti, M. 2001. Bird diversity and abundance in forest fragments and Eucalyptus

- plantations around an Atlantic forest reserve, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 10: 737-751.
- Matlack, G., Litvaitis, 1999. Forests edge. Ed. Hunter Jr, M.L. *In Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge. pp.210-233.
- Matthews, J.D. 1955. The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. *Forestry* 28: 107-115.
- Mattson, D. J., Blanchard, B. M., Knight, R. R. 1992. Yellowstone grizzly bear mortality, human habituation and whitebark pine crops. *J. Wildlife Management* 56: 432-442.
- Mattson, D. J. 1998. Changes in mortality of Yellowstone's grizzly bears. *Usus* 10: 129-138.
- 松浦 堯 1984. 広葉樹の結実予知ーカンバ類, ナラ類を例としてー. 北海道の林木育種 27: 18-23.
- 丸山幸平 1983. ブナの冬芽の大きさと新梢の形質との関連性について. 日林誌 65: 43-51.
- 三上 進・北上弥逸 1983. ブナの花芽及び胚の発育過程とその時期. 林育研報 1: 1-14.
- 箕口秀夫 1995. 森の母はきまぐれーブナの masting はどこまで解明されたかー. 個体群生態学会会報 52: 33-40.
- 箕口秀夫・丸山 幸 1984. ブナ林の生態学的研究 (X X X VI)ー豊作年の堅果の発達とその動態ー. 日林誌 66: 320-327.
- 三浦慎悟 1996. わが国の哺乳類の多様性とその保全ーとくに大型哺乳類との共存をめぐるー. 森林科学 16: 52-56.
- 三浦慎吾・中嶋 清 1996. 「持続可能な森林経営に向けて」基準 1: 生物多様性の保全. 森林科学 16: 59-60.
- 宮木雅美・斎藤 満 1985. カシワの更新に関与するネズミ類 (I)ー堅果およびネズミ類の分布と堅果の消失過程ー. 日本林学会大会発表論文集 96: 371~372.
- 三好英勝 1996. 道有林におけるかき起こし作業の成果. 北方林業 48: 105-108.
- 水井憲雄 1993. 落葉広葉樹の種子繁殖に関する生態学的研究. 北林試研報 30: 1-67.
- 森 徳典 1991. 北方落葉広葉樹のタネ. 北方林業会. 札幌.
- 生井兵治 1991. 栽培植物における受粉生物学のすすめ (12). 農業および園芸 66: 97-102.
- Nilsson, S.G. 1979. Effect of forest management on the breeding bird community in South Sweden. *Biological Conservation* 16: 135-144.
- Nilsson, S.G., Wästljung, U. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* 68: 260-265.
- Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa, M., Meave, J.A., Sorani, V. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 867-884.
- Powell, A.H., Powell, G.V.N. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 15-37.
- Primack, R.B. 1995. *A Primer of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. (リチャード B. プリマック・小堀洋美 1997. 保全生物学のすすめー生物多様性のためのニューサイエンスー. 文一総合出版. 東京.)
- Piovesan, G., Adams, J. M., 2001. Mastling behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Can. J. Bot.* 79: 1039-1047.
- Pullin, A.S. 2002. *Conservation biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Quesada, M., Stoner, K.E., Lobo, J.A., Herrerias-Diego, Y., Palacios-Guevara, C., Munguia-Rosas, M.A., O-Salazar, K.A., Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for

- plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- Ranney, J.W., Bruner, M.C., Levenson, J.B. 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. Eds. Burgess, R.L., Sharpe, D.M. *In Forest islands dynamics in man-dominated landscapes*. Springer, Berlin. pp.67-96.
- Robertson, A.W., Kelly, D., Ladley, J.J., Sparrow, A.D. 1999. Effects of pollinator loss on endemic New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *Conservation Biology* 13: 499-508.
- 鯨島惇一郎・辻井達一・梅沢 俊 1993. 新版北海道の花. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Satake, A., Bjørnstad, O., Kobro, S. 2004. Masting and trophic cascades: interplay between rowan trees, apple fruit moth, and their parasitoid in southern Norway. *Oikos* 104: 540-550.
- Satake, A., Iwasa, Y. 2000. Pollen Coupling of Forest Trees: Forming Synchronized and Periodic Reproduction out of Chaos. *J. Theoretical Biology* 203: 63-84.
- 佐々木圭司・小山浩正 2001. ブナの更新を狙ったかき起こし作業の実践について. *北方林業* 53: 151-153.
- 佐々木忠兵衛 1985. 道央における広葉樹の結実豊凶の周期. *北海道の林木育種* 28: 20-25.
- Severns, P. 2003. Inbreeding and small population size reduce seed set in a threatened and fragmented plant species, *Lupinus sulphureus ssp. kincaidii* (Fabaceae). *Biological Conservation* 110: 221-229.
- Schemske, D.W., Lande, R. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression. I. Empirical observation. *Evolution* 39: 41-52.
- Schmidt, K.A. 2003. Linking frequencies of acorn masting in temperate forests to long-term population growth rates in a songbird: the veery (*Catharus fuscescens*). *Oikos* 103: 548-558.
- Schmitt, J. 1983. Density-dependent pollinator foraging, flowering phenology, and temporal pollen dispersal patterns in *linanthus bicolor*. *Evolution* 37: 1247-1257.
- Shibata, M., Tanaka, H., Iida, S., Abe, S., Masaki, T., Niiyama, K., Nakashizuka, T. 2002. Synchronized annual seed production by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology* 83: 1727-1742.
- Shibata, M., Tanaka, H., Nakashizuka, T., 1998. Cause and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in Japan. *Ecology* 79, 54-64.
- Sih, A., Baltus, M-S. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.
- Silvertown, J.W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological J. the Linnean Society* 14: 235-250.
- Smith, C.C., Hamrick, J.L., Kramer, C.L. 1990. The advantage of mast years for wind pollination. *Am. Nat.* 136: 154-166.
- Somanathan, H., Borges, R.M. 2000. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biological Conservation* 94: 243-256.
- Sork, V.L., Bramble, J. 1993. Ecology of mast-fruiting in tree species of north American deciduous oaks. *Ecology* 74: 528-541.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- 鈴木和次郎 1989. ブナの結実頻度と種子生産の地域変異 (予報). *森林立地* 31: 7-13.
- 鈴木和次郎 1990. 花巻市毒ヶ森地区のブナ林の植生と更新. *森林立地* 32: 6-13.

- 武田 宏 1992. 野々海ブナ林における7年間のブナの結実評価. 日林誌74: 55-59.
- 田中 浩 1995. 樹木はなぜ種子生産量を大きく変動させるのか. 個体群生態学会会報52: 15-25.
- 寺沢和彦 1993. ブナにおける受粉と種子の稔性—母樹保残法による天然更新の成功率の向上に向けて—. 北海道の林木育種36: 11-15.
- 寺澤和彦 1997. ブナの種子生産特性とその天然林施業への応用に関する研究. 北林試研報34: 1-58.
- 寺澤和彦・柳井清治・八坂通泰 1995. ブナの種子生産特性 (I) —北海道南西部の天然林における1990年から1993年の堅果の落下量と品質—. 日林誌77: 137-144.
- Treuren, R.V., Bijlsma, R., Ouborg, N.J., Delden, W.V. 1993. The effects of population size and plant density on outcrossing rates in locally endangered *Salvia pratensis*. *Evolution* 47: 1094-1104.
- 植村 滋 1993. 北海道の森と植物—針広混交林のフロラと生態—. 東 正剛・阿部 永・辻井達一編. In生態学から見た北海道. 北海道大学図書刊行会, 札幌. pp25-39.
- Uemura, S. 1994. Patterns of leaf phenology in forest understory. *Canadian J. Botany* 72: 409-414.
- Uotila, A., Kouki, J. 2005. Understory vegetation in spruce-dominated forests in eastern Finland and Russian Karelia: Successional patterns after anthropogenic and natural disturbances. *Forest Ecology and Management* 215: 113-137.
- Usui, M., Nishijima, Y., Fukuda, H., Sakagami, Sh.F. 1976. A wild bee survey in Obihiro eastern Hokkaido. *Res. Bull. Obihiro Univ.* 10: 225-251.
- Villard, M.A. 2002. Habitat fragmentation: major conservation issue or intellectual attractor? *Ecological Applications* 12: 319-320.
- Waller, D.M. 1993. How dose mast-fruiting get started? *Tree* 8: 122-123.
- Wang, R., Yang, C., Zhao, G., Yang, J. 2005. Fragmentation effects on diversity of wasp community and its impact on fig/fig wasp interaction in *Ficus racemosa* L. *J. Integrative Plant Biology* 47: 20-26.
- Ward, M., Johnson, S.D. 2005. Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae). *Oikos*: 2253-2262.
- 鷺谷いずみ 1999. 生物保全の生態学. 共立出版, 東京.
- Washitani, I., Namai, H., Osawa, R., 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 Biol.* 6: 27-37.
- 鷺谷いずみ・武内和彦・西田 睦 2005. 生態系へのまなざし. 東京大学出版会, 東京.
- 山本進一 1987. 孤立林のダイナミクス. *生物科学* 39: 121-126.
- Yahara, T. 1992. Graphical analysis of mating system evolution in plant. *Evolution* 46: 557-561.
- 矢原徹一 1995. 花の性—その進化を探る—. 東京大学出版, 東京.
- 八坂通泰 1998. 野生植物の生育場所としての人工林の評価—道南地方における天然林とトドマツ人工林の比較—. *日林北支論* 46: 188-190.
- 八坂通泰 2005a. 絶滅のおそれのある植物の保全と森林施業. *北方林業* 57: 17-20.
- 八坂通泰 2005b. シラカンバ, ダケカンバの花粉生産と飛散特性. *日森林誌* 87: 20-26.
- Yasaka, M., Nishiwaki, Y., Konno, K. 1998. Plasticity of flower longevity in *Corydalis ambigua*. *Ecological Research* 13: 211-216.
- Zhu, H., Xu, Z.F., Wang, H., Li, B.G. 2004. Tropical rain forest fragmentation and its ecological and species diversity changes in southern Yunnan. *Biodiversity and Conservation* 13: 1355-1372.
- Zimmerman, J.K., Aide, T.M. 1989. Patterns of fruit production in a neotropical orchid: Pollinator vs. resource limitation. *Amer. J. Bot.* 76: 67-73.

Summary

Understanding the reproductive traits of forest plants is important for maintenance of its species diversity. Plant populations recruit the new individual plants through the process of flowering, biting and seed dispersal. The flower and seed are important foods for insects, birds and mammals. In addition, the information of annual variability in seed production of woody plants is important for artificial and natural regeneration. The aims of this study are to reveal the spatio-temporal pattern and the importance of pollinators in seed production, and propose the conservative management methods for the diversity of forest plants.

Individual-based annual seed production in 11 woody species was investigated in Hokkaido, northern Japan. The extent of variability in seed production among years and among individual trees were analyzed, and discussed efficient methods for artificial and natural regeneration of these woody plant species.

Mast seeding is the periodic synchronous production of large seed crops. Several hypotheses have been proposed to explain the selective advantages of masting. The best supported of these hypotheses involve predator satiation. In *Fagus crenata*, the effect of year-to-year variation in total seed production on pre-dispersal seed-predator populations was investigated. In addition, the prediction method of biting in *F.crenata* was discussed.

To appreciate a local flora in terms of fragility caused by losing pollinators in fragmented habitats, hit set ratio of flowers was surveyed for 16 woody plants and 16 forest herbs between those subjected to excluding pollinators by bagging and those without treatment.

Habitat fragmentation can resist not only the survival of forest animals, but also the biological interaction. The hit production of three forest herbs was investigated to estimate the effect of forest fragmentation on the pollinator-plant relationship.

Key words : Biodiversity, Flowering, Forest plant, Fragmentation, Fruiting, Simplification