

農耕地残存林とその周辺における森林性多年草本

オオアマドコロの結果率

原田潤^{1,2}・佐藤雅俊¹・紺野康夫^{1*}

(受付: 2007年4月27日, 受理: 2007年6月22日)

Fruit set ratio of *Polygonatum odoratum* (Liliaceae) in a remnant forest and its vicinity under a cultivated landscape

Jun Harada^{1,2}, Masatoshi Sato¹ and Yasuo Konno^{1*}

摘要

オオアマドコロ (*Polygonatum odoratum* var. *maximowiczii*) は森林性のユリ科多年生草本であり、自家不和合性を持つ。このオオアマドコロについて、芽室町にある農地残存林とその周辺で結果率を比較した。残存林では林内と林縁、残存林の周辺では耕地防風林と畑の畔の、四つの生育地を選んだ。オオアマドコロの結果率は、四つの調査地とも 65%以上あり、林内や林縁の方が残存林の周辺にある生育地である耕地防風林や畑の畔よりも結果率が高いということはなかった。それぞれの生育地で人工他家受粉を施すと結果率が 5.0–12.8%上昇したので花粉制限はあるが、その程度は小さかった。訪花昆虫は在来種であるエゾトラマルハナバチ (*Bombus diversus tersatus*)、ニセハイイロマルハナバチ (*B. pseudobaicalensis*)、アカマルハナバチ (*B. hypnorum koropokkrus*) の女王バチであった。これらの結果は、農耕地景観下において残存林以外の場所でも結果が可能なオオアマドコロ個体群が存在すること、残存林以外の場所においても、森林性植物が在来マルハナバチ類に餌の提供をしていることを示す。

キーワード: 農耕地景観、分断個体群、マルハナバチ、結果率、花粉制限

緒言

植物は主に花粉制限と資源制限の二つにより結果率が制限される。他殖を必須とする植物では花粉を何者かによって運んでもらわなければ花は結実することが出来ない。そのため、花粉を運ぶ送粉者の訪花が減少すると結果率は低下する。これが花粉制限である。また、結実に十分な他家花粉が柱頭にもたらされても、結実に必要な資源が足りないと胚珠は成長できない。これが資源

制限である。したがって、植物が種子繁殖を行うには送粉者と資源の両方が満たされることが必要である。

近年の農業開発や住宅地開発によって世界の多くの地域で森林が孤立、分断化され、各々の林分面積も縮小し続けている。植物個体群の分断化により送粉昆虫との相利共生的な関係が損なわれることについて多くの報告がある (Sih et al. 1987; Jennersten 1988; 富松ら 2005)。森林においてもその分断化は送粉昆虫の減少

¹Department of Agro-environment Science

²Zukasha Co. Ltd

*Corresponding to Yasuo Konno (e-mail: konno@obihiro.ac.jp)

により林内に生育する植物の結実率を低下させる (Aizen et al. 1994)。マルハナバチは作物を含む様々な植物の重要な花粉媒介者であり、森林性植物の送粉にも重要な役割を担っている (Goulson 2003)。社会性昆虫であるマルハナバチは、幼虫を育てるのに必要な餌資源の確保のため、活動期間を通じて常に開花植物を必要とする (鷲谷 1998)。しかし分断化された小さな残存林は、植物種の減少によりある特定の時期に咲く植物を失ってしまい、活動期間を通じて十分な餌資源をマルハナバチに供給できないことがある (紺野ら 1999 ; 丹羽ら 2002)。しかしマルハナバチは農耕地景観においては林内だけでなく、農地開拓以前には存在しなかった防風林や畔でも訪花を行っている (岡田 2004)。このため、残存林だけではなく、その周囲の人工環境における花資源量が農耕地景観におけるマルハナバチの個体群サイズを決める重要な要因となりうる。実際、周囲の花資源が少ないと考えられる住宅地の残存林では周辺に花資源が多いと考えられる農耕地の残存林にくらべて、春先に花粉送粉者が少なく、この時期に咲くエゾエンゴサク (*Corydalis ambigua*) の結果率が低いことが報告されている (八坂ら 1994)。

農耕地景観下には幅の狭い耕地防風林や畑の畔に取り残されたマルハナバチ媒花の森林性草本が存在することがある。林外の生育地でもマルハナバチ媒花森林性植物の結果率が高ければ、マルハナバチにとって森林外に生育する森林性草本からも餌をえられていることを示す。一方、森林性草本にとっては、本来の生育地ではない所でも新個体の加入により個体群を維持していける可能性を示す。

オオアマドコロ (*Polygonatum odoratum* Druce var. *maximowiczii* koidz) は本来林内に生育する森林性草本である。しかしまれに林外でも生育していることがある。オオアマドコロは自家不和合性であるため、種子生産には訪花昆虫による他殖が必須であり (紺野ら 1999)、主な訪花昆虫はマルハナバチといわれている (Gutián et al. 2001 ; 河野ら 2004)。そこで本研究ではオオアマドコロを用いて、結果率が残存林内と林外の

生育地である耕地防風林や畔とで異なるのかを確かめた。

材料と方法

対象種と調査地

オオアマドコロ *Polygonatum odoratum* var. *maximowiczii* は北部ユーラシアに広く分布する *Polygonatum odoratum* の変種であり、サハリン、南千島、ウスリー地方、北海道、本州北部に分布する多回繁殖型の森林性草本である。根茎を持ち、時に無性繁殖を行う (Gutián et al. 2001 ; 河野ら 2004)。花には雄花と両性花があり、1つの地上茎には雄花のみ、両性花のみ、あるいはその両方がつく。雄花は子房と花柱が萎縮しているか全く欠如している。果実は球形の黒い漿果で8月頃から熟してくる。自家不和合性で主にマルハナバチによって訪花される (Gutián et al. 2001 ; 河野ら 2004)。異なる地上茎であっても栄養生殖による同じジェネットである可能性がある。

調査は北海道十勝管内の芽室町北伏古にある畑に囲まれた残存林とその周辺の耕地防風林および畔で行った。残存林はその環境を林内と林縁に分け、林外を含めて全体として生育地を四つに区分した。残存林はおよそ 0.95ha ある落葉広葉樹林で優占樹種はヤチダモ (*Fraxinus mandshurica* Pupr. var. *japonica* Maxim) である。調査した林縁はこの林の林内南側部分に位置する。防風林は林の西側にあり、林からは 50 m 離れている。南北におよそ 250m あり、主にヤチダモとハルニレ (*Ulmus davidiana* Planch. var. *japonica* Nakai) によって構成されている。畔は林の西側に畑を挟んであり、調査林からは 370 m 離れている。南北におよそ 500m の長さで伸びており、一部にカラマツ (*Larix leptolepis* Gordon) が植えられている他は散生する低木しか木本はなく、夏期にはクサヨシ (*Phalaris arundinacea* L.) やイタドリ (*Reynoutria japonica* Houtt) など背の高い草本に覆われる。

結果率と花粉制限

オオアマドコロの結果しなかった花は開花後まもなく落花するが、花柄は花がなくなった後も残る。この特徴を利用して、果実期に花柄の数と果実の数から結果率を推定した。結果率の計算には雌花のみを対象とした。開花直前の2005年6月4日から6月9日にかけて番号を書いた標識テープをつけて地上茎を識別した。林内で54地上茎(343花)、林縁で57地上茎(420花)、防風林で39地上茎(124花)、畔で54地上茎(353花)を選んだ。花数や個体サイズが結果率に影響を与える可能性(Guitián 2001)考慮して、地上茎を選ぶ際には地上茎あたりの花数の分布がそれぞれの生育地でなるべく広くかつ一様になるように選んだ。ただし防風林では生育する個体が小さかったため、地上茎あたりの花数の平均値も他の調査地に比べ有意に低かった(防風林以外: 7.30 ± 4.53 花(平均 \pm 標準偏差、165 個体)、防風林: 3.56 ± 2.37 花(39 個体), t 検定, $p < 0.001$)。標識テープをつけた全ての地上茎で花数を記録し、全ての花を自然受粉させた。雄花を分析から除くため、開花期に各花の性を調べた。性の判断は柱頭が見えるか、花被の上から触ってみて、子房のふくらみが確認できるかで決定した。柱頭と子房のどちらも確認できなかった花を雄花とした。8月1日に、標識テープをつけた地上茎の果実数を記録した。観察された花数と果実数から調査地ごとに結果率を求めた。ただし結果率は、結果した花数/雌花数である。また生育地による花粉制限の違いを確かめるために、各生育地で人工授粉を行った。林内で8個体(18花)、林縁で8個体(29花)、防風林で8個体(19花)、畔で9個体(50花)を選び人工授粉を行った。花粉は10m以上離れた地上茎のものをを用いた。自然受粉の花と同様に8月1日に各花が結果したかどうかを記録した。生育地ごとに自然受粉の結果率と人工授粉の結果率から花粉制限率を自然受粉による結果率/人工授粉による結果率として評価した。各果実内の種子数や種子が発芽能力を持つかについては調べなかった。

訪花昆虫

生育地を歩きオオアマドコロを訪花しているマルハナバチの種類とカーストを記録した。ただしエゾオオマルハナバチとエゾコマルハナバチとを、またニセハイイロマルハナバチとハイイロマルハナバチとを区分しておらず、それぞれこの地域で優占しているエゾオオマルハナバチ、ニセハイイロマルハナバチとした。

分析

生育地の違いが自然受粉による結果率に与える影響を χ^2 検定で評価した。人工授粉による結果率は期待度数5未満のセルが25%以上あったのでFisherの正確確率検定を行った。また人工授粉と自然受粉の結果率の違いを生育地ごとにFisherの正確確率検定で検定した。また四つの調査地をまとめて、自然受粉と人工授粉で結果率が異なるかをMantel-Haenszel検定で評価した。さらに、生育地間で花粉制限率、すなわち自然受粉の結果率/人工授粉の結果率、が異なるかを知るために χ^2 検定を行った。ただし、この検定における実測値は各生育地の自然受粉による結果数であり、期待値は4つの生育地にわたる花粉制限率の平均値に各生育地の調査花数(ただし雄花を除く)をかけたものである。分析にはSPSS ver 14.0 (SPSS 2006)を用いた。

結果

生育地の違いと結果率

結果率は生育地によって有意に異なっており(χ^2 検定, $p < 0.001$)、畔で79.0%と高く、林縁で65.2%と低かった(表1)。しかし、人工授粉をすると、結果率はすべての生育地で上昇し、生育地間の有意な違いが見られなくなった(Fisherの正確確率検定, $p = 0.657$)。ただし、人工授粉しても結果率の相対的な値は畔で高く林縁で低いという自然受粉と似た傾向を示した(表1)。人工授粉による結果率の上昇は平均8.3%(レンジ5.0-12.8%)であったが、自然受粉と比べて人工授粉の結果率が有意に高い生育地はなかった(χ^2 検定, $p >$

0.05)。この違いは全ての生育地をまとめても有意とはならなかった (Mantel-Haenszel 検定, $p=0.116$)。また自然受粉による結果率は人工授粉による結果率の

表 1. 自然受粉と人工授粉による結果率 (%)。括弧内は花数で、雌花のみを対象とした。

	生育地				P*
	林内	林縁	防風林	畔	
自然受粉	69.7 (343)	65.2 (420)	66.5 (121)	79.0 (353)	<0.001
人工授粉	77.8 (18)	72.4 (29)	78.9 (19)	84.0 (50)	0.657
自然受粉/人工授粉	89.6	90.1	84.2	94.0	0.738
人工授粉-自然受粉	8.1	7.2	12.8	5.0	

*: 自然受粉と自然受粉/人工授粉は χ^2 検定、人工授粉は Fisher の正確確率による

84.2% (防風林) から 94.0% (畔) の範囲にあり、この割合に生育地間での有意な差はなかった (χ^2 検定, $p>0.738$)。

訪花昆虫の種類

オオアマドコロへの訪花が観察されたのはエゾトラマルハナバチ (*Bombus diversus tersatus* Smith)、ニセハイイロマルハナバチ (*Bombus pseudobaicalensis* Vogt)、アカマルハナバチ (*Bombus hypnorum koropokkrus* Sakagami et Ishikawa) であった。これらはすべて在来のマルハナバチ類である。エゾトラマルハナバチの訪花が観察された全訪花の 74% を占めた (表 2)。エゾトラマルハナバチは全ての生育地で訪花が確認された。ニセハイイロマルハナバチは林縁、防風林、畔の 3 生育地で訪花が確認され、アカマルハナバチは林縁と畔の 2 生育地で訪花が確認された。調査地内で訪花が確認されたマルハナバチは全て女王バチであつ

表 2. オオアマドコロに訪花していたマルハナバチの種類と生育地別の観察数

	林内	林縁	防風林	畔	合計
エゾトラマルハナバチ	2	11	3	1	17
ニセハイイロマルハナバチ	0	1	2	1	4
アカマルハナバチ	0	1	0	1	2

た。ただし、調査地外の農家の庭に植えられていたオオアマドコロにアカマルハナバチの働きバチの訪花が 1 例あった。マルハナバチ以外の訪花昆虫にはアリ類、コハナバチ類、ヒラタアブ類が観察された。

考察

自然受粉により結果率には生育地間で差があったが、残存林の生育地が林外の生育地よりも値が高いということはなかった (表 1)。人工授粉による結果率に対して自然受粉による結果率が 84% 以上あったことから、いずれの生育地においても大きな花粉制限は起きていなかった。訪花昆虫はほとんどがマルハナバチ類であり (表 2)、高い結果率をもたらすぐらゐにオオアマドコロを訪花していたことになる。

訪花昆虫を農耕地景観下で保全するという観点からこの結果を評価するならば、オオアマドコロは林外でも訪花昆虫に餌資源を提供して貢献しているといえる。またオオアマドコロの個体群維持の観点から評価すれば、本来の生育地が減少してしまった現在、これらの場所も地域の個体群維持のために貴重な生育地となっている可能性があることを示す。しかし個体群が維持されるには種子生産が行われているだけでなく、生産された種子が繁殖個体まで成長できなくてはならない。同じ森林性草本であるオオバナノエンレイソウでは分断された小さな生育地でも種子生産は行われているが、林縁効果により実生の加入が少ないことが報告されている (富松ら 2005)。林外では光の量や土壌中の水分量などが林縁と似ているため、オオアマドコロでも実生の加入が難しく、さらにその後の生存も難しいかもしれない。したがって、林外の生育地としての可能性を考えるうえで、これらの場所での個体群構造や実生の死亡率を調査し、それを林と比較することにより林外での個体群動態の特徴を知る必要があるだろう。また個体群の孤立化によってもたらされる遺伝的多様性の低下を林外の生育地が防ぐかという点からの評価も必要である。コリドーによりつながれたパッチ間では花粉の移動が増加することがわか

っており (Townsend et al 2005)、防風林や畔は孤立した残存林間をつないでいるコリドーとなりうるので、これらの生育場所は残存林間の花粉の移動を助ける可能性がある。林地と林外で花粉のやりとりが行われるためには同一個体が送粉者として両者を行き来しなければならない。今回の調査では林地と林外のどちらでも同じ種類のマルハナバチが観察された (表 2)。今後、防風林や畔が花粉の移動を通じて残存林个体群の遺伝的多様性に貢献するかどうかを知るためには、同一個体のマルハナバチが両方の景観を行き来するかどうかを確かめる必要がある。

引用文献

Aizen MA, Feinsinger P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chacco Serrano'. *Ecological Application* 4:378-392

Goulson D. *Bumblebees: their behaviour and ecology*, 2003, Oxford University Press Inc, New York

Guitián J, Guitián P, Medarno M. 2001. Causes of fruit set variation in *Polygonatum odoratum* (Liliaceae). *Plant Biology* 3:637-641

Jennersten O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae) : effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2:359-366

河野昭一, 大原雅, 田村実, 広瀬智之. 2004. アマドコロ. 河野昭一監修, 植物生活史図鑑Ⅱ:春の植物 No.2, pp.57-64, 北海道大学図書刊行会, 札幌

紺野康夫, 瀬島恵, 八坂通泰, 西脇有紀, 岡山恵美, 田部和子. 1991. 帯広市近郊に生育する植物 60 種の袋掛け処理下における結実率. *野生生物保護* 4:49-58

丹羽真一, 渡辺修, 渡辺展之. 2002. 都市緑地におけるマルハナバチ類の生息可能性:開花種の多様性に基づく予測. *野幌研究* 1:3-12

岡田梨江. 2004. 残存林とそれを囲む農耕地における

マルハナバチの植物利用. 帯広畜産大学畜産環境科学科平成 15 年度卒業論文. 1-33

Sih A, Baltus M-S. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68:1679-1690

富松裕・大原雅. 2005, 林床植物个体群の存続を脅かす要因—オオバナノエンレイソウの保全生物学—. 種生物学学会編, 草木を見つめる科学:植物の生活史研究, pp.163-182, 文一総合出版, 東京

Townsend PA & Levey DJ. 2005. An experimental test of whether habitat corridors affect pollen transfer. *Ecology* 86:466-475

鷲谷いづみ, サクラソウの目—保全生態学とは何か—, 第 1 版, 1998, 地人書館, 東京

八坂通泰, 須山由紀, 川崎文主, 紺野康夫. 森林の孤立化が 3 種の多年草の結果率に与える影響. *日本生態学会誌* 44:1-7 (1994)

Summary

Fruit set ratios of a forest understory, self-incompatible perennial plant, *Polygonatum odoratum* (Liliaceae), were surveyed in a remnant forest and its vicinity under a cultivated landscape in Memuro-cho, Hokkaido. The survey was carried out in 4 habitats, which were interior of a forest, an edge of it, a windbreak and a field boundary. The former two were those in the remnant forest and the latter two were those in the vicinity of the forest. Fruit set ratios in open pollination were higher than 65% for the 4 habitats. It was not higher for the forest habitats than for the habitats out of the forest. Addition of xenogamous pollens on the stigma of flowers raised the fruit set ratio by 5.0 to 12.8%. As a result, the ratio of open pollination to artificial xenogamous pollination was higher than 84% in the fruit set ratio, not showing severe pollen limitation

for *Polygonatum odoratum*. Observed pollinators were *Bombus diversus tersatus*, *B. pseudobaicalensis* and *B. hypnorum koropokkrus*, which were all native bumblebees to this area