

(総説)

## 日本における花生態学の歴史的概観 (2)

田中 肇

〒170 東京都豊島区南大塚2-18-9

(1996年8月19日 受理)

A Historical Review of Pollination Ecology in Japan (2)

Hajime TANAKA

### 昭和に入って の続き

#### 《農学・昆虫学などからの研究》

植物学としての花生態学が低迷し呻吟している間に、植物学の枠の外での研究は早くから進められ、多くの論文が発表されている。なかでも、栽培植物の受粉の研究は、農業生産に直接結びつくため詳細な研究がなされた。また、昆虫学の分野では、必須の食糧源である花をめぐっての、訪花昆虫の行動に関する興味深い論文などが発表されはじめた。

丹羽鼎三 (1930) は、キク属の野生4種を用いて風による受粉と昆虫による受粉の可能性を調査し、自然状態では虫媒受粉が主であること、栽培種 (文人菊) で風媒受粉・虫媒受粉それに人工受粉を試み、人工受粉された花の結果率が最も高いこと、キク5品種では同花受粉より他家受粉された花のほうが受精率が高いこと、などを明らかにした。

穀類では南鷹次郎・御園生義一 (1933) がコムギ、ライムギ、エンバクそれにモロコシについて、開花時刻・開花時間・開穎角度・開花順序や、それらと気象要素との関係を精査し「禾穀類ノ開花観察」として発表した。また、盛永俊太郎・栗山英雄 (1944) は「稻属植物の薬」の題のもとに、イネ属5種64品種の薬の性質について述べている。また岡彦一 (1967) はイネの花の形態・開花習性・受精・繁殖様式などについて述べ、「植物でも性に関する行動は相当に複雑である」と結んでいる。

田村輝雄・安田貞雄 (1942) はタバコの花の風媒受粉や昆虫による受粉それに同花受粉の可能性を実験的

に調査し、「大体虫媒稀に風媒と云ふ状態の様である」と解明している。

細胞レベルの研究では、岡部作一 (1932) がニガナは減数分裂をせずに「卵細胞カラ全ク授精ナシニ发生スル」と報告した。それを小野記彦 (Ono 1941) が人工受粉による実験で一度否定したが、後に「その後精査の結果、岡部氏の (1932) 報告する如く  $3n=21$  \dots\dots であることが明らかになった」と訂正している (小野 1944)。また岡部作一 (1951) は、それまでに研究された日本および近接産地のタンポポ属17種の染色体数を集約し、「*Taraxacum* の染色体数は基本数が8で diploid 種はすべて有性的な生殖を行なうが、triploid 以上の polyploid 種はいずれも習慣的に单為生殖を行なうものであることが明らかにされた」と述べている。

セイヨウミツバチの訪花については、多くの報告や著書がある (岡田一次 1958, 井上丹治 1963 ほか)。中でも関口喜一 (1949) や井上丹治 (1954) の著書は花の構造や受粉、花蜜の成分などについて述べたあと、各論でセイヨウミツバチが訪れる花の名と植物の形態の記載などがされ、蜜源や花粉源としての利用価値などが述べられており、花生態学的にも参考になる点が多い。

花の上の昆虫の行動に関しては、岡田一次ら (1951) の「ハナアブの日周期活動」、菊池俊英 (Kikuchi 1963, など) の花を訪れるさいの昆虫種間の優劣関係など興味深いものがある。

同花受粉での詳細な研究で著名な例は、内田万二 (1955) の「コナギの自花交合受粉」であろう。内田

は3ヶ月間に約800花について調査し、コナギの花は開花直前に1回と閉花後に2回、葯と柱頭が接して同花受粉すると、多数の図と写真を示して詳細に述べている。

花粉の形態について幾瀬マサ（1956）は、日本産の野生種をはじめ帰化種や栽培種を含む2236種もの植物の花粉の図や写真それに形態に関する詳細なデータを集成し『日本植物の花粉』として出版した。この花粉に関するデータは花粉の同定には無論、受粉様式と花粉粒との関係を考察するさいなどには、欠かせない資料である。その後類似の出版物（島倉巳三郎 1973、中村純 1980a, 1980b）はあるが、データの量からはいまだこれをしのぐものが無い。また、幾瀬（1965）は風媒花5種、虫媒花16種で、1個の葯内に作られる花粉数を調査し、枝20cmあたりに換算すると風媒花では“16,000万~10億個”，木本性虫媒花で“17万~400万個”，草本性虫媒花で“2万~80万個”であると、受粉様式による花粉粒数の差異を示している。

宮本（谷口）セツは1954年から1961年にかけて「日本産花蜂の生態学的研究」（谷口 1954, Taniguchi 1956, 宮本 1958, 1960a, 1960b, 1960c, 1960d, 1961a, 1961b, 1961c, 1961d, 1961e, 1961f, Miyamoto 1958, 1959）と題した一連の論文を発表した。これは“花蜂に関する生態学的に主要な問題の一つとして、訪花行動があげられる。……日本のこの方面の研究をみると、栽培植物の虫媒現象が育種学園芸学の問題としてとりあげられたことはあっても、昆虫学の面からは殆ど研究されていない。更に又野生植物の花とその訪花花蜂についての、欧米におけるような基礎的研究は殆どない”（谷口 1954）としてなされた研究である。そこには“日本産花蜂のほぼ全般にわたって”訪花活動期と訪花個体数の消長、訪花内容、訪花植物種などに関する膨大なデータが集積され、さらに花蜂の中舌長と花の蜜腺との関係（谷口 1954）、ミツバチとセイヨウミツバチの訪花習性の比較（Miyamoto 1958）など、興味深い検討や考察がなされている。そして農学者としての立場から“花と花蜂が豊富でかつ平衡を保って存在するとき、最も正常な花と花蜂との相互関係が成立し、有用植物の花粉媒介もまたなんらの障害もなく適当な花蜂種によってそれぞれ容易に行なわれるであろう”（宮本 1961f）と結んでいる。これらの研究の概要は「Outline of flower relationships of Japanese bees」（Miyamoto 1962）としてまとめられている。また、宮本（1959）は関連して「花蜂以外の訪花について」

も報告している。

応用面に深く踏み込んだ研究として、和田・中野茂（1937）はソバのセイヨウミツバチによる受粉の有効性を報告している。末次勲とその共同研究者（1960）はレンゲソウの赤色の花の品種と白色の花の品種とを用いて、自然交雑率などを調査し“レンゲは自然状態では他家受精率が非常に高いが、ある個体が受精される花粉は比較的近辺の個体からのものである確率が高いことが推測され風媒花における とりかこみ 採種法の原理がレンゲ品種の特性維持にも適用できる”とした。村上馨（1964）は同じマメ科のアカツメクサの花を訪れたハチの種類を調査し、“授粉昆虫としては野生蜂特にヒゲナガバチ（*Eucera sochabilis*）が主体をなすが、一般に野生蜂は訪花頻度が少なく……ミツバチ利用によりこれを補うれば、その果たす役割への期待が持たれる”とし、さらにレンゲソウの

“新しい採種地を求める場合”的判定方法を提唱している。福島正三・磯村静夫（1964）は実験圃場に9種のマメ科植物を栽培し、花への昆虫の飛来数を調査した。その結果“中舌の長い昆虫は短筒花からも集みつができると思われるのに長筒花をえらび、中舌の短小なものでも長筒花から花粉をあつめられると考えられるのに短筒花を選択することがうかがわれ”，またハチの個体数の“日変化とみつ量の変化とを対比すると、2, 3のマメ科植物では両者がよく平行することがわかった”という。

果樹は自家不和合性を示すものがほとんどで、それらの受粉に関連する基礎的な研究（猪瀬敏郎ら 1962, 猪瀬敏郎・向井武勇 1963, 中西テツ・一井隆夫 1978a, 1978b, 1978c など）や、人工受粉方法（猪瀬敏郎 1959, 石渡英夫 1966, など）、「ミツバチ花粉ダンゴの果樹受粉利用への実験」（岡田ら 1969）や、飼養昆虫による受粉（小林森巳 1967, 1970 など）も試みられている。そして、小林（1981）は農作物の虫媒受粉に関する研究を集大成し『園芸作物の受粉と花粉媒介昆虫—その増殖と利用』を著わした。

以上の一連の研究は、いわゆる植物学者が受粉の生態に再び注目する以前からなされており、花生態学に関連した農学や昆虫学の面からの研究の進展と、植物学での遅れた出発とは対照的である。しかも、方法論においても基礎資料としても多くの情報を提供し、花生態学の進展に大きく貢献している。こうした植物学の周辺からの研究の今後の進展も大いに期待される。

## 新しい花生態学

### 《分類進化学の中で》

1960年代に入り日本の花生態学はようやく目覚め、新しい時代に入った。

その直前の、1956年茅野博・野田昭三は「授粉様式の違いによる隔離と交雑」と題した解説の中で、”種がその特徴を維持していくためには……他の種から隔離されていることが必要である。……オダマキ属の場合……授粉を媒介する動物の種類が異なるという授粉様式の相違によって隔離されている”と、Grant (1952) の論文などを紹介している。彼らは海外での研究の流れの変化を感じ取っていたものと思われるが、ここでは単なる紹介にとどまり、この方面的研究の必要性などには言及しなかった。

分類進化学の中で、花生態学的視点からの研究の重要性を認識し、研究の先鞭をつけたのは福田一郎と河野昭一である。福田 (1961) は“数年にわたってエンレイソウ属植物の集団遺伝学的研究に従事して来たが、この分野における見地からも、自然集団における交配様式、更には又、種間雑種形成に関して、訪花昆虫の役割は是非とも調査を必要とする”として、“1957年5月26日から6月2日にわたって、エンレイソウ属植物の生育地である”9地点を訪れ、“滞在時間中にその植物において見かけた昆虫のすべてを採集した”その結果から“エンレイソウ属植物中、特にエンレイソウに飛来している昆虫が少ないことは、この種においては自植率が他種に比べて高いという推定が成立し、実際に細胞学的研究によって確認されんとしている”また調査地の一つ“平取では、複雑な立地条件、豊富な昆虫相の下で2種間雑種が認められている”とし、それらの成果を「交配様式と種分化」(福田 1980)としてまとめた。

河野昭一 (1965) は、エゾキスゲとエゾゼンティカの隔離が一部の地方で破壊されて雑種を生じている様子を、分類学的見地から研究したデータ (Kawano 1961)に基づき論じた。そのさい、花器の構造と送粉昆虫の体制および行動性向の違いによっても隔離が起ることを、主にアメリカの研究を例として挙げながら解説している。さらに季節的隔離、内生殖的隔離を含め“種分化の問題と隔離機構は再びこうして分類・進化学者 (biosystematists) の中心的課題の一つになりつつある”と展望を記した。ここでは花生態学的研究とは明記してはいないが、種を論じるにあたって、受粉現象を無視できないことを示唆している。

こうして日本の花生態学がようやく目覚めた1966年に、中野治房は Kugler (1966) の著書を翻訳し『クーグレル花生態学』(クーグレル, H 1966)として出版した。これは花生態学が博物学から生物学へと移行する過程にある著書だが、この学問全般を日本語で概観する機会をもたらしたすばらしい出版物であった。しかし、刊行時期が日本の花生態学の劇的な進展よりやや早かったため、再版することなく絶版となってしまい、はなはだ惜しまれる存在である。

その後、河野 (1969) は著書『種と進化』で“自然淘汰の結果、どのような受粉体系が発達してきたか、その因果関係と過程については依然として多くの問題が残されている。ただ、このようにして分化・発展した受粉体系は種集団の遺伝学的構造と種の進化的運命の決定に大きく関与してきたであろう”と述べている。また、河野 (1974) は著書『種の分化と適応』で“植物の交配および繁殖システムは、種個体群の存続にとって決定的ともいえる役割を果たしているが、それぞれ、個々の種個体群にみられる他殖機構と自殖機構との間の、一種の動的平衡状態のなかに、しばしば、その群がたどった歴史的経過と自然淘汰がはたらいてきた背景とを知ることができる。種の内的構造の分化を十分に理解するためには、これらの観点を踏まえて考察する必要があるだろう”としている。さらに河野 (1978) は「花と昆虫」と題した、4回にわたる解説記事の末尾を“私は‘相互進化’、‘相互適応’の現象こそ、まさに今日地球上に存在するあらゆる生物の進化史とその機構をさぐる上で最もっとも重要で、かつ魅力にあふれた、現代の生物学者が取りくまねばならない命題であると信じて止みません”と結んでいる。

この思想に基づいた Utech and Kawano (1975, 1976) の研究は、カタクリやチゴユリ・ホウチャクソウの花の生態についても深く踏みこんだ論文となっている。同じ思想の流れのうえに以下に示す、木俣美樹男 (1977), 鈴木和雄・清水晃 (1982), 鈴木和雄 (1983), 井上健 (Inoue 1979, 1983a, 1983b) の論文が成立している。

ここで木俣 (1977) はサギゴケ属2種の繁殖様式を比較するなかで、移植したムラサキサギゴケを用いて昆虫の訪花頻度調査を行なった。この研究は送粉現象を事前の現地調査なしに、生育地から切り離した環境で調査するという誤りをおかしているものの、実験により花と昆虫の関係を明らかにしようとした、日本の植物学の範疇では最初の研究として評価できるものである。

鈴木・清水（1982）はイカリソウとキバナイカリソウとの中間型変異個体の分類学的評価を、送粉様式の面から切り込み、鈴木（1983）はイカリソウ属3種の隔離に關し、送粉昆虫の行動面から分析している。

井上健はランの送粉者の調査にあたり、夜間、燈火採集をし飛来したすべての昆虫をチェックして送粉昆虫を確定していくなど、精力的な調査をしている。そのなかでタカネトンボのモモブトカミキリモドキによる送粉の報告（Inoue 1981）は、ランの甲虫による送粉例としても興味がある。こうした綿密な計画のもとになされた徹底的な調査の結果は、ツレサギソウ属の2新種を発表するにあたり、ハチジョウアイノコチドリでは両親にあたるハチジョウツレサギとハチジョウチドリが共有する送粉昆虫エグリツマエダシャクが、キソチドリとホソバノキソチドリとの自然雑種キソチドリモドキでは、共有する送粉昆虫である中型のヤガ、シャクガが雑種形成に関与しているとの推定となっている（井上 1983a）。彼はさらにツレサギソウ属10種3亜種1品種について、花の形態や機能と送粉昆虫との対応からその進化過程を論じており、種を花生態学的観点からみごとに捕えている（井上 1983b）。

### 《開花した花生態学》

こうした、分類進化学の流れ中で取り上げられるのは虫媒受粉をする植物が主であり、内容は少数の種について詳細な調査がなされるが、植物界全般を概観できるようなデータは出てこなかった。また、風媒花や同花受粉花はなぜか研究対象とされないままであった。その空白を埋めるかのように、花の生態的魅力にひかれたアマチュアや専門外の立場の研究者が、多くの種の受粉様式を報告し、花の性や受粉様式の生態的意義を論じている。

田中忠次は中学校の教壇に立ちながら、早くから昆虫と花との関係に興味をもち、昆虫学的立場から多くの種の花の構造とその送粉昆虫について報告している。すなわちタラノキの雄性先熟を1949年に、タニウツギのクマバチによる盗蜜、アオギリのハナバチによる送粉、サワギキョウの花柱による花粉の押し出し、またノアザミ、オオマツヨイグサ、アキギリ、ダイモンジソウおよびハナショウブの受粉については著書『自然に拾う』（田中忠次 1950）に、さらにギボウシとナルコユリ（1952）、およびリンンドウ（1972）の送粉昆虫はトラマルハナバチであることを報告している。

森川国康（1968a, 1968b）は外国の文献を引用して、虫媒花の進化を解説した。ここではもう目的論的解釈

に陥ることを極度にきらっていた時代の影響は全たくぬぐいられ、のびのびとした表現がとられている。

田中肇はアマチュアで、いわゆる花部生態学時代の博物学的な方法論によっているが、マメ科11種の受粉様式（1964a）、キク科31種の受粉様式（1970b, 1971a, 1971b）、アカザ属3種（1971d）、イネ科25種（1974b, 1975a）など、多くの日本の野生植物種について調査・報告し、それらを「花生態学概要」（田中肇 1973b）として集成し、それを基に『花と昆虫』（1974a）、『虫媒花と風媒花の観察』（1976a）を刊行した。さらに、花粉のサイズの生態的な意義（1975b）や、「花粉散布様式と花の性表現」（1976b）に触れたり、紫外線写真と可視光線による花の観察で、ハナバチ媒花にガイドマークの存在比が高いことを明らかに（Tanaka 1982）するなど、総括的な考察を試みている。さらに、沼田眞・田中肇（1982）と田中肇（1984）の「植物群落の遷移にともなう受粉様式の変化」の論文では、植物群落の遷移と受粉様式を関連づけて群落組成を解析し、“攪乱された土地では同花受粉型+無配生殖型の比が高く、その後しだいに風媒受粉型の比が高まり、それらがバイオニアとなっている。群落が重層化するにしたがい、内部では虫媒受粉型、ときに鳥媒受粉型を含む動物媒受粉の比が増大していく”ことを示した。

浜島繁隆（1976）は「ガガブタの二型花と集団内の有効な交配について」調査し報告している。これは二型花の結実に触れた、日本では最初の記述である。

岡本素治（1976, 1977, 1983）は詳細な観察により、イヌビワの花のイヌビワコバチによる複雑な受粉方法を解明した。イチジクとその花粉を媒介するコバチ *Blastophaga* についてはしばしば紹介されており（早田文蔵 1935, 安田篤 1936 など）、またイチジク属のイヌビワ、イタビカズラ、アコウそれにガジュマルの果嚢からでるコバチ類は、石井悌（1935）によって報告されている。しかし、コバチが日本産イチジク属植物を受粉する具体的な様子はほとんど知られていないかったので、上記の岡本の一連の研究の意義は大きい。

水媒受粉は、調査地や調査活動が水域という条件に制約されるため研究報告は少ない。しかし水草研究者も花生態学的研究の必要を感じとり、研究活動の一部として水媒受粉に関する報告もなされている。原田市太郎（1974）は水草の受粉様式について述べ、特にアマモなど海産水草の花粉形態と受粉作用との関係について考察を加えている。また浜島繁隆（1979）は著書の中でマツモとクロモの水媒受粉について観察報告し

ている。

こうした研究の展開の中にあって、沼田真（1979）は『生態学方法論』の「植物の適応と進化」の項において、生態学が目的論をぬぎする過程を述べる中で、 “たしかに花と昆虫の関係などについての、安易な目的論的解釈はつまらるべきであろうが、生物の生活の中にある事実を観察して、その正確な実態をすることがまず必要であろう” と花と昆虫との関係を例に、植物があらわす生活現象の解釈のしかたについての見解を述べ、目的論的解釈を避けようとして後退しそうした教育行政を批判している。この思想は、花の生態を含む植物の生活に関して新しい解釈を試みようとする研究者たちを、支持し力づけるものであった。

以上に記したように、植物の生活を明らかにしながら種を見つめ種を論じようとする流れの中で、1960年代を境に、繁殖システムの一環として受粉機構の解明が必要とされ、受粉現象に触れる論文が多くなり、受粉様式をもって植物群落の組成を解析する試みもなされている。ここにきて花生態学は、日本の植物学の中にその市民権を復活することができ、また生態学の中にも新しい足場を築くことになった。こうしてながい間、独自の研究をわずかしか持たなかった我が国の花生態学は、近年に至ってようやく花開こうとする意欲をみせてきたのである。

### 昭和時代の各論

1960年代以後は花生態学に関連した論文や報告が急増し、それら全てを歴史の流れの中にとらえることは困難である。しかし、上記のように変転してきた日本の花生態学は、今後数年で爆発的発展をするであろうことが予想される。その発展の直前の様子を書きとめておく意味で、昭和に入って1983年までに発表された花生態学関連の論文や報告を列挙しておく。（この原稿を整理しなおしている、1996年の時点から見るとこの予想は的中し、アマチュアの身では全体像をつかみきれないほどの爆発的展開をした）

#### 《虫媒花》

花生態学で中心的論題となったのは、常に虫媒花であった。そこには花と昆虫との相互適応という世界が広がっており、そのからみ合った糸を解きほぐす作業は魅力に満ちて、心躍らせる課題だからであろう。

森川国康（1942）は、松山市でシュンランの花粉塊をつけたシロオビツツハナバチを採集したと、報告し

ている。

大野正男は甲虫の研究者であり、広範な文献収集で知られているが、ニリンソウの訪花昆虫（1966）と、カキランのマダラコシボソハナアブによる送粉（1968）を報告している。

田中肇は前出の論文以外に、雄蕊が花粉を弾き飛ばすミヤマハハソ（1960）、訪花昆虫の吸蜜姿勢と受粉との関係をキツネノマゴ（1961a）で、両性花と雄花があり両性花は雄性先熟であるヤツデの花（1961b）、イタドリの雄花と雌花に来る昆虫の種の比較（1966）、クガイソウの送粉昆虫の多様性（1970a）、ツリフネソウ（1965a）やノハナショウブ（1971c）の花を訪れた昆虫の行動、下唇に雌雄蕊を入れているヤマハッカ（1972）、スズメガによるクサギの送粉（1973a）、セイタカアワダチソウの送粉昆虫（1977a）、ギンリョウソウのトラマルハナバチによる送粉（1978a）、ツユクサの受粉様式（1978b）、双翅目によるハンゲショウの送粉（1979a）、スミレ属2種の受粉（1979b）、ヤマツツジの花の構造とアゲハ属のチョウによる送粉（1980a）などを報告している。その他総論的な著作（1968a, 1968b, など）にも多くの観察例を挿入している。

石川光春は1968年にシランの花のセイヨウミツバチによる送粉について報告したが、その年の11月に没し絶筆となつた。

渡辺光太郎・市河三次（1976）はセイタカアワダチソウの群落内およびその周辺で空中飛散花粉の調査をし、最も多い日には群落内で1日 1cm<sup>2</sup>あたり 819 粒を数えたという。これは当時関心が高まっていた本種の花粉症の抗原性に関連した調査であったが、虫媒花の範疇にある花の風による花粉飛散の研究としても注目に値する。

#### 《訪花昆虫》

花を訪れた昆虫のリストとしては、先にあげた宮本（Miyamoto 1962 など）の研究を頂点とし数多く見られる。主なものとして、高倉康雄（1953）はモンシロチョウが訪れた花の名と飛来数とを記した、田中忠次は収集した文献の訪花昆虫のリストを整理し「花にくる虫」（1959a, 1959b, 1959c, 1959d, 1960a, 1960b）、「花にくる昆虫の目録（1）」（1970）、「蛾の訪花について」（1982a）、「蝶の訪花」（1982b）、「ユキノシタ科植物の訪花昆虫」（1983）などとして発表している。

また、田中肇（1979c, 1980c）は花の形と訪花昆虫の関係について論じている。

### 《鳥媒受粉》

日本には鳥媒花が少ないとおり、報告はわずかである。総論の項に記した Watanabe (1936) のヤッコソウのメジロによる送粉の研究が、正面から取り組んだ最初のものであろう。田中肇はソメイヨシノ (1977b) と、ヤブツバキ (1980b) で鳥による花粉媒介と、鳥による花の被害について述べている。このほかは、メジロやヒヨドリがザンカやツバキの蜜を吸う (糸山徳太郎 1947, 宇田川龍男 1974 など) と記すにすぎず、花生態学に寄与するほどのものはない。

### 《風媒花》

風媒花は、花が小さく多くは色彩がじみで、受粉現象も単純であり、注目される機会が少ない。そのため風媒花に関する報告はまれである。また、風媒花に関連して空中花粉の観測 (幾瀬マサラ 1962 など) があるが、これはむしろ花粉アレルギーの要因の調査の一環として為されることのほうが多い。

田中肇はスズメノヤリとオオバコの花の性変化と形態の類似性 (1964b), などについて報告している。

古越隆信 (1980) はスギの育種に関連して、花粉飛散距離自殖率などを実験により調査し、経済的育種への応用について述べている。

解説記事としては「風媒花の生活」(田中肇 1983a), 「風媒花の形とその機能」(田中肇 1983b) がある。

### 《同花受粉花》

同花受粉花は開放花で同花受粉をする花と閉鎖花とに分けられる。

開放花で同花受粉をする花としては、前出の内田万二 (1955) のコナギの例のほか、ランの同花受粉に関しては、ギンランとササバギンラン (田中肇 1965b), ニイタカチドリ (Inoue 1979) などが注目される。

閉鎖花では、佐竹義輔・伊藤栄子 (1964) はスミレ属 35 種を調査し、いずれも閉鎖花を生じ、しかも開放花においては“観察不成功に終わったもの 2~3 を除いては自花受精して結実、種子を生じることが明らかになった”という。

閉鎖花全般にわたる記述は田中肇 (1976a) や原沢伊世夫・山田卓三 (1980) などによりなされている。

## あとがき

江戸時代から 1983 年までの花生態学の歴史を概観した。現在は第 2 期ブームとも呼べるほど花生態学が

進展しており、関連の論文や出版物が次々と刊行されている。特に昨 1995 年には、花生態学にある程度関連した本が 4 冊も出版されている。ただ、そのうちの 2 冊は内容が理論に終始し、花の生態的具体例にはほとんど触れていない。たしかに、博物学的な多様性を記載するのみでは生態学の進展は望めないが、明治中期の理論のみに走った第 1 期ブームの後での花生態学の衰退を思うとき、現在の花生態学が同じ轍を踏まないことを願い、さらに旺盛な研究意欲が、絶滅が危惧されている植物を含む花の生態の多様性を極めるためにも、向けられることを願うものである。

**追補** 本稿 (1) の p44 左中程で、田中貢一 (1908) の文を引用し “普通ノすみれ (*Viora Patrinii DC.*) .....” としたところ、 “*Viora patrinii DC.* はシロスマリである” とのご指摘をいただいた。ここでは田中貢一の文をそのまま引用したもののだが、スマリには *Viora patrinii DC. var. macrantha* Maxim. が当たっていたこともあり (大井 1965), 田中貢一はスマリ (*V. mandshurica* W. Becker) を指していたものと考えている。読者に誤解を招かないよう追補した。

## 文 献

- \* 印は断片的なコピーあるいは引用されていた文献。
- 茅野 博・野田昭三. 1956. 授粉様式の違いによる隔離と交雑. 採集と飼育 18, 247-250.
- 福田一郎. 1961. エンレイソウ属植物の訪花昆虫について. 東京女子大学論集, 12, 23-34.
- . 1980. 交配様式と種分化. 種生物研究, IV, 21-31.
- 福島正三・磯村静夫. 1964. 昆虫の訪花活動と植物花における二、三の性質. 関西病虫害研究会報, 6, 22-35.
- \* Grant, V. 1952. Isolation and hybridization between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens*. El Aliso, 2, 341-360.
- 古越隆信. 1980. スギの受粉様式と種子の生産. 種生物研究, IV, 10-20.
- 浜島繁隆. 1976. ガガブタの二型花と集団内の有効な交配について. 植物研究雑誌, 54, 319-320.
- . 1979. 『池沼植物の生態と観察』 110 + 6pp. ニュー・サイエンス社, 東京.

- 原田市太郎. 1974. 水草の形態・細胞などのあれこれ. 遺伝, 28(8), 4-11.
- 原沢伊世夫・山田卓三. 1980. 身近な植物の教材化 3 閉鎖花をつける植物. 「昭和45年度文部省科学研究費総合研究(A)研究成果録」(今堀宏三編), 29-34.
- 早田文蔵. 1935. 『植物分類学第二卷 被子植物篇』 582+57pp. 内田老鶴園, 東京.
- 幾瀬マサ. 1956. 『日本植物の花粉』 303+12pp. 廣川書店, 東京.
- . 1965. 薬中の花粉粒の数並びに大きさについて. 第4紀研究, 4, 3-4.
- ・伊藤愛子・佐藤昌子. 1962. 空中飛散花粉について. 植物研究雑誌, 37, 33-43.
- 猪瀬敏郎. 1959. 和梨の人工授粉に関する研究. 埼玉県立農業試験場研究報告, 14, 1-34.
- ・向井武勇. 1963. 和梨の結実に関する研究 II. 品種別の結実性について. 農業及園芸, 38, 1119-1120.
- ・———・郷 隆雄. 1962. 和梨の結実に関する研究 I. 自家授粉について. 農業及園芸, 37, 1665-1666.
- Inoue,K. 1979. The peculiar structure of column in *Platanthera brevicalcarata*. J.Jap. Bot. 54, 285-288.
- . 1981. Beetle pollination of *Platanthera chorisiana* (Orchidaceae), J.Jap. Bot. 56, 213-218.
- 井上 健. 1983a. ラン科ツレサギソウ属の推定自然雜種2種. 植物研究雑誌, 58, 185-192.
- . 1983b. ツレサギソウ属の送粉と進化. 種生物学研究, 7, 58-71.
- 井上丹治. 1954. 『養蜂必携 蜜源植物綜説』 219+4pp. アヅミ書房, 東京.
- . 1963. 『ミツバチの世界』 153+3pp. 保育社, 大阪.
- 石井 悅. 1935. 無花果類の小蜂に就て. 植物及動物, 3, 66-70.
- 石川光春. 1968. シランとその送粉. 遺伝, 22(11), 30-34.
- 石渡英夫. 1966. 千葉県長十郎ナシにおける人工受粉のやり方とその成果. 農耕と園芸, 21(6), 136-137.
- 河野昭一. 1965. 植物と隔離. 遺伝, 19(3), 7-11.
- . 1969. 『種と進化-適応の生物学』 190+7pp. 三省堂, 東京.
- . 1974. 『種の分化と適応』 407+6pp. 三省堂, 東京.
- . 1978. 花と昆虫-その共存の世界 4. インセクタリウム, 8, 226-230.
- Kawano, S. 1961. On the natural hybrid population of *Hemerocallis*. Can.J.Bot. 39, 667-681.
- ・Y. Nagai. 1982. Further obserbation on the reproductive biology of *Erythronium japonicum* Decne. (Liliaceae). J. Phyto-geography and Taxonomy, XXX, 90-97.
- Kikuchi, T. 1963. Studies on the coaction among insects visiting flowers III. Dominance relationship among flower-visiting flies, bees and butterflies. Sci.Rep.Tohoku Univ.Ser.IV (Biol.), 29, 1-8.
- 木俣美樹男. 1977. サギゴケ属 *Mazus* の繁殖様式と生活型. 種生物研究, I, 31-38.
- 小林森巳. 1967. 果樹花粉媒介昆虫の増殖利用法. 農業及園芸, 42, 467-478.
- . 1970. リンゴのシマハナアブによる花粉媒介効果とその増殖法. 農業及園芸, 45, 505-508.
- . 1981. 『園芸作物の受粉と花粉媒介昆虫-その増殖と利用』 142+9pp. 誠文堂新光社, 東京.
- \* Kugler, H. 1955. 『Einführung in die Blütenökologie』 Gustav Fischr Verlag, Stuttgart.
- クーゲル, H. (中野治房訳, 1966) 1955. 『クーゲル花生態学』 260+6pp. 廣川書店, 東京.
- 牧田 弘. 1966. リンゴの人工受粉のやり方. 農耕と園芸, 21(6), 62-63.
- 南鷹次郎・御園生義一. 1933. 禾穀類ノ開花觀察. 北海道帝国大学農学部付属農園特別報告, 4, 1-98.
- 宮本セツ. 1958. 日本産花蜂の生態学的研究 VII. 生態昆虫, 7(2), 60-74.
- . 1959. 花蜂以外の蜂類の訪花について. 生態昆虫, 8, 31-45.
- . 1960a. 日本産花蜂類の生態学的研究 XIV. 昆蟲, 28(2), 65-86.
- . 1960b. 日本産花蜂類の生態学的研究 XV. 昆蟲, 28(2), 123-130
- . 1960c. 日本産花蜂類の生態学的研究 XVI. 昆蟲, 28(3), 153-164.
- . 1960d. 日本産花蜂類の生態学的研究 XXI. 生態昆虫, 8(3), 120-137.
- . 1961a. 日本産花蜂類の生態学的研究 XX. 日本應用動物昆虫学会誌, 5(1), 28-39.

- . 1961b. 日本産花蜂類の生態学的研究 XIX. 日本応用動物昆虫学会誌, 5(2), 92-97.
- . 1961c. 日本産花蜂類の生態学的研究 XXII. 生態昆虫, 9(1), 1-8.
- . 1961d. 日本産花蜂類の生態学的研究 XXIII. 昆蟲, 29(1), 4-13.
- . 1961e. 日本産花蜂類の生態学的研究 XXIV. 昆蟲, 29(1), 28-35.
- . 1961f. 日本産花蜂類の生態学的研究 XXV. 日本生態学会会誌, 11, 38-49.
- Miyamoto, S. 1958. Biological studies on Japanese bees. X. Sci. Rep. Hyogo Univ. Agric. 3, 99-107.
- . 1959. Biological studies on Japanese bees. XII. Sci. Rep. Hyogo Univ. Agric. 4(1), 35-40.
- . 1962. Outline of flower relationships of Japanese bees. Acta Hymenopterologica, 1, 393-455.
- 糀山徳太郎. 1947. 目白 I. 生物界, 1, 44.
- 森川国康. 1942. 雑記 I シュンランの虫媒. 昆虫界, 10, 541-543.
- . 1968a. 花の進化と虫媒. 植物と自然, 2(7), 8-13.
- . 1968b. 続花の進化と虫媒. 植物と自然, 2(8), 10-12.
- 盛永俊太郎・栗山英雄. 1944. 稲属植物の薬. 植物学雑誌, 58, 688-690.
- 村上 馨. 1964. 訪花蜂による赤クローバー受粉ならびに種子生産上の諸条件に関する研究. 北海道農業試験場報告, 65, 1-75.
- 中村 純. 1980a. 日本産花粉の標徴 II (図版). 大阪市立自然史博物館収蔵資料目録, 12, 1-157.
- . 1980b. 日本産花粉の標徴 I. 大阪市立自然史博物館収蔵資料目録, 13, 1-91.
- 中西テツ・一井隆夫. 1978a. ウメ無花粉品種の結実要因に関する研究 I. 開花期の2, 3の要因と結実傾向について. 神戸大農研報, 13, 61-67.
- . 1978b. ウメ無花粉品種の結実要因に関する研究 II. 受粉の様相と結実について. 神戸大農研報, 13, 69-73.
- . 1978c. ウメ無花粉品種の結実要因に関する研究 III. 訪花昆虫の飛来と結実について. 神戸大農研報, 13, 75-80.
- 丹羽鼎三. 1930. 菊の授粉及自花不受胎に就て. 日本学術協会報告, 6, 479-487.
- 沼田 真. 1979. 『生態学方法論』 393pp. 古今書院, 東京.
- ・田中 肇. 1982. 植物群落の遷移にともなう受粉様式の変化. 日本生態学会誌, 32, 207-212.
- 岡 彦一. 1967. イネの花の観察. 遺伝, 21(9), 47-50.
- 岡部作一. 1932. にがなノ单為生殖 (予報). 植物学雑誌, 4, 6, 518-523.
- . 1951. タンポ、属の染色体数について. 遺伝の綜合研究, 2, 3-6.
- 岡田一次. 1958. ミツバチと花. 新昆虫, 11(1), 2-7.
- ・東 紀男・平井 雄・西野謙二. 1951. 花に集まるハナアブ類の日周期活動と微気象. 新昆虫, 4(7), 23-24.
- ・竹内一男・宮島郁子. 1969. ミツバチ花粉だんごの果樹受粉利用への一実験. 玉川大学農学部研究報告, 9, 61-70.
- 岡本素治. 1976. イヌビワコバチの産卵. Nature Study, 22, 111-112.
- . 1977. イヌビワとイヌビワコバチ. Nature Study, 23, 113-116.
- . 1983. イチジク属の受粉のしくみ. 種生物学研究, VII, 82-92.
- 大井次三郎. 1965. 『日本植物誌』 1560pp. 至文堂, 東京.
- 大野正男. 1966. ニリンソウ観察雑記. 植物趣味, 27 (2), 2-4.
- . 1968. カキランとその訪花昆虫. 植物研究雑誌, 43, 57-60.
- 奥山春季. 1939. かぢのきノ花粉弾出ニ就テ. 植物研究雑誌, 15, 460-462.
- Ono, N. 1941. Zytologische Studien an Cichorieae III. Das Karyotyp und die Befruchtungsweise von *Ixeris dentata*. Bot. Mag. Tokyo, 55, 17-24.
- 小野記彦. 1944. ニガナの染色体. 植物学雑誌, 58, 79.
- 佐竹義輔・伊藤栄子. 1964. 日本産スミレ属の分類学的研究 1. 閉鎖花について. 国立科学博物館研究報告, 7, 111-125.
- 関口喜一. 1949. 『日本の養蜂植物』 259+12pp. 柏葉書院, 東京.
- 島倉巳三郎. 1973. 日本植物の花粉形態. 大阪市立自然史博物館収蔵資料目録, 5-122.
- 末次 熱・伊東達雄・宮本松太郎・山崎信藏・土屋茂. 1960. レンゲの自然交雑率に関する実験. 育種

- 学雑誌, 10, 69-74.
- 鈴木和雄. 1983. イカリソウ属の送粉様式. 種生物学研究, VII, 72-81.
- ・清水晃. 1982. イカリソウとキバナイカリソウ(メギ科)間の2次的推移変異と送粉様式. 東京都高尾自然科学博物館研究報告, 11, 1-12.
- 高倉康男. 1953. モンシロチョウが訪れた花. 新昆虫, 6(4), 30.
- 田村輝雄・安田貞雄. 1942. 煙草の花の受粉法に就て. 植物及動物, 10, 313-315.
- 田中忠次. 1949. 四つの花. 採集と飼育, 11, 22-26.
- . 1950. 『自然に拾う』, 128pp. 内田老鶴圃, 東京.
- . 1952. 花の観察. 採集と飼育, 14, 197-200.
- . 1959a. 花にくる虫(1). 採集と飼育, 21, 116-117.
- . 1959b. 花にくる虫(2). 採集と飼育, 21, 187.
- . 1959c. 花にくる虫(3). 採集と飼育, 21, 252-253.
- . 1959d. 花にくる虫(4). 採集と飼育, 21, 287-288.
- . 1960a. 花にくる虫(5). 採集と飼育, 22, 124-125.
- . 1960b. 花にくる虫(6). 採集と飼育, 22, 150.
- . 1970. 花にくるこん虫の目録(1). 昆虫と自然, 5(11), 23-29.
- . 1972. リンドウの花. 採集と飼育, 34, 90-91.
- . 1982a. 蛾の訪花について. 富山生物学会会誌, 21・22, 11-21.
- . 1982b. 蝶の訪花. 富山昆虫同好会会誌 AMICA, 27, 207-255.
- . 1983. ユキノシタ科植物の訪花昆虫. 富山県生物学会会誌, 23, 13-29.
- 田中 肇. 1960. ミヤマホウソの受粉のしかた. 採集と飼育, 22, 345・354.
- . 1961a. キツネノマゴの受粉のしかた. 遺伝, 15(9), 54-54.
- . 1961b. ヤツデの受粉のしかた. 採集と飼育, 23, 358-359.
- . 1964a. マメ科若干種の受粉のしくみ. 自然科学と博物館, 31, 140-148.
- . 1964b. スズメノヤリとオオバコの花. 採集と飼育, 26, 327.
- . 1965a. ツリフネソウの花とこん虫. 採集と飼育, 27, 225-227.
- . 1965b. キンラン属3種の受粉. 植物研究雑誌, 40, 187-189. ——. 1966. イタドリの花とこん虫. 採集と飼育, 28, 141-143.
- . 1968a. 虫媒花の同花受粉. 採集と飼育, 30, 26-29.
- . 1968b. 雄性先熟の虫媒花. 採集と飼育, 30, 270-275.
- . 1970a. クガイソウの受粉と昆虫. 採集と飼育, 32, 194-196.
- . 1970b. キク科数種の受粉 I. 採集と飼育, 32, 339-343.
- . 1971a. キク科数種の受粉 II. 採集と飼育, 33, 34-40.
- . 1971b. キク科数種の受粉 III. 採集と飼育, 33, 85-91.
- . 1971c. ノハナショウブの虫媒受粉. 植物研究雑誌, 46, 251-256.
- . 1971d. アカザ属3種の受粉. 採集と飼育, 33, 138-139.
- . 1972. ヤマハッカの受粉-マメのまねをしたヤマハッカ. 植物研究雑誌, 47, 250-253.
- . 1973a. クサギの蛾による花粉媒介. 植物研究雑誌, 48, 209-214.
- . 1973b. 花生態学概要. 花粉, 5, 13-22.
- . 1974a. 『花と昆虫』 151+2pp. 保育社, 大阪.
- . 1974b. イネ科野生種の受粉(1). 植物研究雑誌, 49, 309-313.
- . 1975a. イネ科野生種の受粉(2). 植物研究雑誌, 50, 25-31.
- . 1975b. 風媒性被子植物の花粉粒径(1). 花粉, 7, 3-4.
- . 1976a. 『虫媒花と風媒花の観察』 109+10pp. ニュー・サイエンス社, 東京.
- . 1976b. 花粉散布様式と花の性表現. 日本花粉学会会誌, 18, 75.
- . 1977a. セイタカアワダチソウの送粉昆虫. 花粉, 11, 6-7.
- . 1977b. ソメイヨシノの花と鳥. 植物と自然, 11(6), 16.
- . 1978a. ギンリョウソウの受粉. 植物研究雑誌, 53, 201-202.
- . 1978b. ツユクサの受粉. 採集と飼育, 40,

- 646-648.
- . 1979a. ハンゲショウの受粉. 植物研究雑誌, 54, 221-224.
- . 1979b. スミレヒタチツボスミレの受粉. 遺伝, 33(10), 108-111.
- . 1979c. 花型と来訪昆虫の頻度. 日本花粉学会会誌, 24, 86-87.
- . 1980a. ヤマツツジの受粉. 採集と飼育, 42, 210-211.
- . 1980b. ヤブツバキの鳥媒受粉. 採集と飼育, 42, 382-383.
- . 1980c. 花も昆虫を選ぶ. インセクタリウム, 17(4), 4-9.
- . 1983a. 風媒花の生活. 植物と自然, 17(4), 2-4.
- . 1983b. 風媒花の形とその機能. 採集と飼育, 45, 152-155.
- . 1984. 植物群落の遷移にともなう受粉様式の変化. 日本生態学会誌, 34, 209-216.
- Tanaka, H. 1982. Relationship between ultra-violet and visual spectral guidemarks of 93 species of flowers and pollinators. J.Jap.Bot. 57, 146-159.
- 田中貢一. 1908. すみれノ生殖ニ就テ. 植物学雑誌, 22, 83-85.
- 谷口セツ. 1954. 日本産花蜂の生態学的研究 1. 兵庫農科大学研究報告, 1, 81-89.
- Taniguchi, S. 1956. Biological studies on Japanese bees III. Sci.Rep.Hyogo Univ.Agric. 2(2), 37-51.
- 内田万二. 1955. コナギの自花交合受粉. 採集と飼育, 17, 34-37.
- 宇田川龍男. 1974. 『原色鳥類検索図鑑』 北隆館, 東京.
- Utech, F.H. & Kawano, S. 1975. Biosystematic studies in *Erythronium* (Liliaceae-Tulipeae) I. Floral biology of *E. japonicum* Decne. Bot. Mag. Tokyo, 88, 163-176.
- • ———. 1976. Biosystematic studies on *Disporum* (Liliaceae-Polygonatae) I II. Floral biology of *D. sessile* D. Don and *D. smilacium* A. Gray from Japan. Bot.Mag. Tokyo, 89, 159-171.
- \*和田・中野 茂. 1937. 蜜蜂が蕎麦の結実に及ぼす影響. 畜産試験場年報, 6, 145-147.
- Watanabe, K. 1936. Morphologisch-biologische Studien über die Gatlung *Mitrastemon* III. Jap.J.Bot. 12, 769-773.
- 渡辺光太郎・市河三次. 1976. セイタカアワダチソウ *Solidago altissima* L. の開薬と花粉飛散について. 花粉, 9, 10-13.
- 安田 篤. 1936. 『増訂改版 植物学汎論』, 517+49pp. 博文堂, 東京.