

<原著>

コマクサの生活史および繁殖特性 —日本産草本植物の生活史研究プロジェクト報告第6報—

千葉 悟志^{1)*} 清水 建美²⁾

1) 市立大町山岳博物館

2) 清水植物研究室

Life history of the *Dicentra peregrine* (Rudolph) Makino and propagation traits — Project report for life history flora of the Japanese herbaceous angiosperms VI —

Satoshi CHIBA and Tatemi SHIMIZU

I はじめに

コマクサ（別名：カラフトコマクサ）は北海道（大雪山系、幌尻岳、雌阿寒岳、知床山地）、本州（岩手山、秋田駒ヶ岳、蔵王山、燧ヶ岳、草津白根山、北アルプス、御嶽山、八ヶ岳）の高山帯に生育する多年草で（清水2002）、基岩との結びつきが強い（高橋1984）。

市立大町山岳博物館（長野県大町市）では、昭和35年から5年間、長野県の委託事業により「コマクサの保護栽培に関する研究」として、高山帯での生育地の特徴の解析とともに低標高地で栽培試験を行い、形態的特徴などについて報告した（平林1984）。

しかし、これまでにコマクサの発芽特性や、実生から開花に至るまでの生活史、さらには繁殖特性にかかる生物間関係についてはほとんど明らかにされていない。

本研究では、市立大町山岳博物館で栽培している個体（市内園芸業者より寄贈）を用いて、発芽から開花個体に至るまでの生活史とその間の形態的特徴を観察し、あわせて後立山連峰（蓮華岳、三ッ岳および烏帽子岳）の自生地において繁殖特性の観察を行い、知見を得たので報告する。

II 調査地概要

低標高地での調査は、長野県大町市にある市立大町山岳博物館（標高約766m）のコマクサ園（約35m²）で行った。

高標高地での調査は後立山連峰三ッ岳頂上直下（標

高約2,600m）、烏帽子岳山頂に至る登山道分岐点付近（標高約2,440m。以下、烏帽子岳¹⁾ならびに分岐点—烏帽子小屋間（標高約2,540m。以下、烏帽子岳²⁾の2地点および蓮華岳頂上直下（標高約2,740m。以下、蓮華岳¹⁾ならびに山頂—針ノ木小屋間の中間点（標高約2,640m。以下、蓮華岳²⁾の2地点で行った。

III 材料と方法

(1) 種子生産および発芽特性

2003年7月7日にコマクサ園で栽培する15個体から子房が熟した各1花をランダムに採取して、種子生産数を求めた。

2004年7月21日に三ッ岳、7月22日に烏帽子岳1および2において子房が熟した各50花をランダムに採取し、種子生産数を求めた。さらに、8月5日に蓮華岳1—2間およびその周辺において子房が熟した各100花をランダムに採取して、種子生産数を求めた。

2004年7月1日にコマクサ園で種子を採取し、形態を観察した後、川砂を土壌としたビニールポット（径9cm）10個に各50種子を蒔き、発芽特性について観察を行った。

(2) 実生から成植物に至るまでの形態的特徴

2003年5月16日からおよそ1ヶ月毎に、コマクサ園で発芽した個体を用いて、地上部および地下部の形態について観察を行った。

(3) 開花特性

2004年7月21日に開花直前（花冠外輪が反り返る前）のつばみを烏帽子岳1で120花、8月5日に蓮華岳1—2間およびその周辺で100花を対象に、葯の状

* 千葉悟志 〒398-0002 大町市大町

態について観察を行った。

2005年6月2～17日にコマクサ園において開花様式について観察を行った。

(4) 結実特性

2004年5月12日～6月5日にコマクサ園で、つぼみの段階でメッシュ状の袋を用いて処理を施したもの（袋がけ処理）、つぼみから葯を取り除いた後に袋がけを施したもの（除雄袋がけ処理）およびそのまま放置したもの（除雄処理）、除雄後に強制他家受粉の処理を施したもの（他家受粉処理）を各10花茎、設定し、2週間以上放置した後に回収して、観察を行った。

なお、袋がけの際には対象花以外のつぼみはすべて取り除いた。処理ごとによって得られた種子（袋がけ無処理：40種子、除雄袋がけ処理：17種子、他家受粉処理：92種子）は7月1日に、川砂を土壌としたビニールポット（径9 cm）に播種して、観察を行った。

(5) 訪花昆虫

2004年8月5日（曇天、弱～強風、12:00—13:35）に蓮華岳において、視認によるコマクサへの訪花昆虫の調査を行った。

2005年7月20日（曇天、弱～中風、12:30—15:00）～21日（曇天、弱～中風、8:00—11:00）に蓮華岳において、コマクサへの訪花する昆虫の観察を行い、同時に写真およびビデオ撮影を行った。

さらに、2日間のビデオ映像をもとに種の判定および訪花回数を求めた。訪花回数は、コマクサの個体間の連続的な訪花を1回としてカウントし、その際、マルハナバチの吸蜜行動によって、花冠外輪と花冠内輪間から吸蜜するものを適法、花冠間から吸蜜をしていると思われるが確認が不十分なものを適法(?)、花冠上部から確実に吸蜜あるいは可能性の高い行動を示すものを盗蜜、盗蜜していると思われるが確認が不十分なものを盗蜜(?)、適法および盗蜜の行動が認められるものを両方、どちらか一方だけが確実なものを適性・盗蜜(?)または適性(?)・盗蜜とし、判断できないものを不明として、その割合を求めた。

(6) 種子散布様式

2003年7月11日にコマクサ園で採集した種子を用いて8月11日（晴天）にコマクサ園に隣接の花壇で、10種子を置き、観察を行った（2反復）。

IV 結 果

(1) 種子生産および発芽特性

種子は、漆黒で強い光沢があり、腎臓状円形で長さ

約2 mm。扁平で、へそは湾入部に位置し、珠皮起源の多肉質の付属物である白色の種枕が認められる（中山ほか2000；清水2001、写真1）。1蒴果あたりの種子数はコマクサ園で1—20個、平均10.3個（ $n=15$ ）、三ッ岳で4—23個、平均15.0個（ $n=50$ ）、烏帽子岳で8—19個、平均14.2個（ $n=50$ ）、蓮華岳で3—18個、平均11.6個（ $n=100$ ）であった。

蒴果は狭長楕円形で熟すとともに成長し、花冠内輪から棒状あるいは湾曲して突出し、左右2本ずつの縦に走る子房線にそって裂け、そこから種子が落下するか、花冠ごと地面に落下する。発芽は年内には見られず、翌年4月下旬から5月上旬に多く見られた。越冬1年目の発芽率は4—28%、平均12.8%（ $n=10$ ）であった。

(2) 実生から成植物に至るまでの形態的特徴

子葉は、こん棒状の1枚の異形子葉からなり、緑白色～薄緑色（写真2）。無毛。第1葉からは3出状に裂け、展葉するにつれ葉の切れ込みが深くなり、裂片の先端は尖る。葉表裏とも緑白色～薄緑色を呈し、無毛。葉柄の下部は赤紫色を呈する。葉は向軸側から生じ、1年目は花茎を持たず、10月になると地上部が枯死した（写真3および4）。

一方、地下茎上には9月に1個の定芽を生じ（写真5）、越冬後、4月から出芽がはじまり、早い個体では生じた1本の花茎が5月中に開花に至った（写真6）。

主根は白色で、不定根は成長とともに黄白色を呈し、放射状に横に這い、8月には長さ30cmを超えるものもあらわれた。

地下茎は二次根茎で、定芽は地下茎上に生じ、直下には、前年の枯れた芽鱗、葉柄あるいは花茎が宿存する（写真7）。

(3) 開花特性

花序は総状で、1—数花を頂生または腋生する。花は濃紅色～薄紅色で、稀に白色（白花品）。花冠は花冠内輪および花冠外輪が各2個からなり、花冠内輪の先端は合着し、花冠外輪は外側に反曲し、先端は船型。2枚の萼片は卵形で、縁には不揃いの荒いきょ歯があり、花冠と同色。

開花は日中に生じ、頂花で最初に開花が生じ、続いて花茎の最下位の腋花で、それ以後は下部から上部に沿って腋花が順に開花する（写真8および9）。

子房は狭長楕円形で、柱頭は扁平で半透明、左右が耳状となり、先端は2本の角状となる（写真10）。お

しべは、子房を挟んで外側に湾曲し、各3本からなり、一部が合着している（合着おしべ）。挟まれた中央のおしべは2本のおしべよりも長く突出し、花冠外輪の基部から先端に沿って湾曲することからハート型となる。葯は底着で黄色。花粉は黄白色を呈する。葯の裂開は開花直前に生じていて（烏帽子岳：73.3%（ $n=120$ ）、蓮華岳：65.0%（ $n=100$ ））、葯と柱頭の位置は空間的にわずかに離生するのみで、したがって、柱頭は裂開した葯の花粉で覆われることが多い。

(4) 結実特性

種子は、袋かけ処理で40種子、他家受粉処理で92種子、除雄処理で17種子が生産された。一方で、除雄袋かけ処理では、種子は生産されなかった。

発芽は、他家受粉処理で7個が発芽したのみで、袋かけ処理および除雄処理では見られなかった。

(5) 訪花昆虫

2004年の烏帽子岳1の調査では、コマクサ群落周辺で、タカネニガナ (*Ixeris alpicola*)、ミヤマコゴメグサ (*Euphrasia insignis*)、アオノツガザクラ (*Phyllodoce alpina*)、ミネズオウ (*Loiseleuria procumbens*)、ハクサンシャクナゲ (*Rhododendron brachycarpum*)、コイワカガミ (*Schizocodon soldanelloides* f. *alpinus*)、ミヤマトウキ (*Angelica acutiloba* var. *iwatensis*)、ミヤマキンバイ (*Potentilla matsumurae*)、タカネツメクサ (*Arenaria arctica* var. *hondoensis*) などの開花が見られ、コマクサ群落では、わずかにクモasmミレ (*Viola crassa* var. *alpicola*) が開花していた。コマクサへは7月22日にイチモンジセセリ (*Parnara guttata* guttata), 7月22日および23日にミヤマモンキチョウ (*Colias palaeno*) の訪花を目撃したが、訪花は稀で吸蜜の確認までには至らなかった。また、コマクサへ頻繁に訪花する昆虫も確認することはできなかった。

2004年の蓮華岳1の調査では、コマクサ群落内にタカネシオガマ (*Pedicularis verticillata*)、トウヤクリンドウ (*Gentiana algida*)、シラネニンジン (*Tilingia ajanensis*)、クモasmミレ、タカネツメクサ、イワツメクサ (*Stellaria nipponica*)、オヤマソバ (*Polygonum nakaii*) などの開花が見られた。コマクサの花にはマルハナバチによると思われる盗蜜痕が認められ、群落内へは、オオマルハナバチ (*Bombus hypocrita*) と思われるマルハナバチが飛翔したものの、コマクサへの訪花は観察でなかった。また、ヒメアカタテハ (*Cynthia cardui*) の訪花を確認したが、吸蜜の確認

までには至らなかった。また、頻繁に訪花する昆虫も確認することはできなかった。

一方、2005年の蓮華岳1の調査では、コマクサ群落内にタカネシオガマ、クモasmミレ、ウメハタザオ (*Arabis serrata* var. *japonica* f. *grandiflora*)、タカネツメクサ、イワツメクサなどの開花が見られた。

コマクサへは、コヒオドシ (*Aglais urticae* connexa) およびイチモンジセセリ、マルハナバチ属 (*Bombus*)、ハナアブ科 (*Syrphidae*) の一種が訪花したが、チョウおよびハナアブの訪花は稀で、チョウについては吸蜜の確認までには至らず、ハナアブについては花冠にとまったにすぎなかった。

一方、群落内に飛翔したのは、オオマルハナバチのワーカーならびにオス、ニッポンヤドリマルハナバチ (*Bombus norvegicus japonicus*) のメス、ヒメマルハナバチ (*Bombus beaticola*) のワーカーおよびナガマルハナバチ (*Bombus cousobrinus wittenburgi*) の計4種で、そのうち、コマクサへの訪花は、オオマルハナバチのワーカーならびにオス、ニッポンヤドリマルハナバチのメスおよびナガマルハナバチの3種であった。

3種によるコマクサへの総訪花時間はビデオ映像から28分58秒で、合計訪花回数は71回であった。そのうち、オオマルハナバチによる訪花が全体の76% (53回) を占め、オオマルハナバチと思われるが確認が不十分なもの18% (13回) を合わせると、コマクサへ訪花するマルハナバチの94%がオオマルハナバチであったことが明らかになった (図1)。

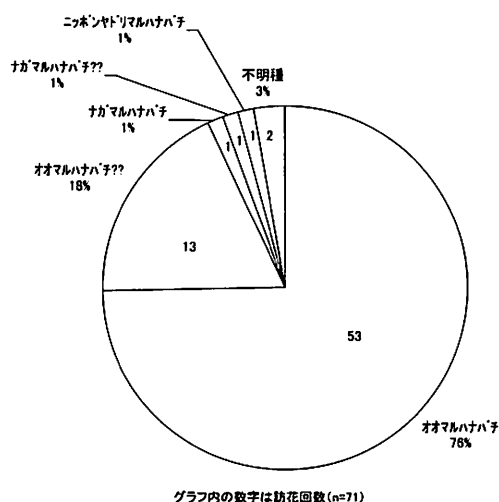
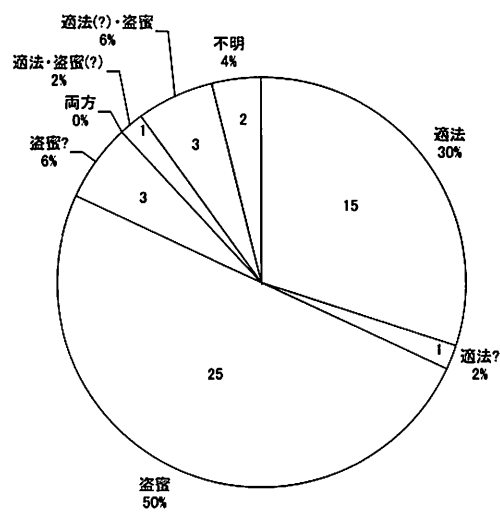


図1 コマクサに訪花するマルハナバチの割合

一方、ナガマルハナバチ (1回) ならびにナガマル

ハナバチと思われるマルハナバチ（1回）およびニッポンヤドリマルハナバチ（1回）の訪花はそれぞれ1%にすぎなかった。

オオマルハナバチの吸蜜行動を観察した結果、盗蜜が50%、盗蜜(?)が6%であったのに対して、適法および適法(?)は、それぞれ30%および2%で、オオマルハナバチの訪花の半分以上は盗蜜であったことが明らかにになった（写真10および図2）。



グラフ内の数字は吸蜜回数(n=50)

図2 マルハナバチの吸蜜方法

一方、適法および盗蜜の両方による吸蜜行動は認められず、適法・盗蜜(?)および適法(?)・盗蜜もそれぞれ2%および5%にすぎず、オオマルハナバチの訪花は適法あるいは盗蜜のどちらかの行動に偏る傾向が示された。

また、蓮華岳1で撮影した写真81枚のうち、連続撮影による重複映像および映像が鮮明でなく種が判断できないものを除いた50枚を解析した結果、すべてがオオマルハナバチで、適法0枚、盗蜜20枚、盗蜜(?)15枚、不明15枚であった。

同じ方法で蓮華岳2で撮影した写真15枚のうち4枚を解析した結果、こちらもすべてがオオマルハナバチで、適法が1枚、盗蜜が1枚、不明が2枚であった。一方、ビデオ映像（33秒）では、オオマルハナバチおよびナガマルハナバチの2種の訪花が記録され、オオマルハナバチは盗蜜と思われる行動であったのに対して、ナガマルハナバチは適法な吸蜜行動であった。

さらに、蓮華岳1のビデオ映像および写真を用いて、適法および盗蜜する個体別に花粉荷の保有の有無につ

いて解析して検討した結果、花粉荷の保有の有無に関わらず、適法あるいは盗蜜が行われていることから、吸蜜方法と花粉荷の保有の間に関係を見出すことはできなかった。

(6) 種子散布様式

1ヶ月間、自然状態で保存した種子の種枕は薄茶色を帯びていたが、フタフシアリ亜科（Myrmicinae）によって1回目は15分のうちに全てが運ばれ、2回目は1時間15分後までに8個が運ばれ、さらにその45分後には残りが1個となった。そして翌朝、巣外で種枕（エライオソーム）がはずされた4個の種子を確認した（写真11および表1）。

表1 アリによる種子散布時間

	時間		残種子数
1回目	12:50		10
	13:05		0
2回目	13:25		10
	13:40		7
	14:10		4
	14:25		3
	14:40		2
	14:55		2
	15:10		2
	15:25		1
	16:55		1
	17:25		1

V 考 察

処理ごとの種子生産にあたっては、期間中に強風に見舞われることが度々発生し、袋がけ処理を施した一部で茎が折れたり、傷ついたり、なかにはちぎれて袋ごと飛ばされるものもあり、種子生産に影響が及んだことが考えられる。一方で、除雄処理で種子生産されたのは、処理の際に葯が割れて柱頭に花粉が付着したか、あるいはコマクサ園でも確認されているマルハナバチの訪花により受粉がなされたのかもしれない。

種子の休眠打破には、少なくとも冬期の低温にさらされる必要があると思われる。しかしながら、発芽実験では、いずれも発芽率は低い値で、袋がけ処理、他家受粉処理および除雄処理による種子では、全く発芽が見られなかった。高山植物にはもともと、発芽率の低い植物種もあるが（白山高山植物研究会（編）2005）、一方で種子発芽は、環境条件の違いによって影響されることもあり（Shimono & Kudo 2005；増沢 1997）、コマクサの発芽率の低い原因については明らかにすることはできなかった。

発芽後は、早い個体で2年目に開花に至った。一方、7—8月に烏帽子岳、蓮華岳および唐松岳で異形子葉を持つ個体を観察した結果、すべてが異形子葉のみか、あるいは第1葉が展葉した状態で、8月のコマクサ園の最も多い個体では10葉を生じていることから、成長には大きな差が認められ、高標高地では開花個体に至るまでに長い年月を要することが伺える。これは、ひとつに低標高地では、一般に市販されている液肥(HB-101, (株)フローラ)および固形肥料(マグアンプK, (株)ハイネクスジャパン)を少量、用いて不定期に散布していることから、栄養分が豊富となり、それによって成長量が大きくなったためと考えられる。低標高地での観察では、9月に根茎に1個の定芽を確認したのみであったが、高標高地では8月に数個の定芽が形成されるとの指摘もある。

開花は温度、日長、水分条件などのさまざまな環境条件で異なるが、高山植物の開花は積算温度によってもっとも影響を受け、実際には植物が経験する温度は消雪が影響を及ぼすため、消雪が早い低標高地では高標高地よりも開花が早く生じることになる。

開花は日中で、花茎の頂花が最初に生じ、その後は最下位の腋花から上位にかけて順に生じる。柱頭は開花直前に自らの花粉で覆われることが多く、コマクサの場合は、実験から自家和合性であると考えられ、自家和合性の特徴を有する種は、虫媒花植物でも多く知られ、自家不和合性から花粉制限によって進化したと考えられている(矢原 1995; 丑丸 2000)。

観察では、コマクサへはマルハナバチ、ハナアブおよびチョウのなかまによる訪花が見られ、吸蜜はマルハナバチのみで認められた。マルハナバチは飛翔能力に優れ、寒冷地に適応した昆虫で、高山植物や極地植物にとって花粉媒介者として重要な役割を果たしている(須賀 1999; 工藤2000b)。そして、花と送粉者の関係が相互に特定化してくると、それらの間には密接な形態的対応が認められ(Proctor & Yeo 1973; 鈴木・福田 1999)、コマクサは、マルハナバチを送粉者として適応したマルハナバチ媒花と考えられる。花粉媒介は、花冠内輪の側面から外輪との間にマルハナバチが頭部を潜り込ませることにより、脚をかけた花冠内輪が逆方向に押され、それとともに側面の隙間からおしべおよびめしべが同時にあらわれ、マルハナバチの腹部内面に花粉が付着し、別の花に訪ずれると柱頭に受粉される仕組みとなっている(田中 1991)。しかしながら、オオマルハナバチには盗蜜の習性があ

り(須賀 2002)、観察時も訪花の際には蜜源付近の花冠上部に穴をあけるか、あるいはそれ以前にあけられた穴から盗蜜する行動が見られ、盗蜜痕は白花品においても認められた。この盗蜜痕はこれまでに後立山連峰唐松岳自生地(標高約2,540m)においても観察しているが、盗蜜痕が確認できるのは、開花した花がほとんどで、蓮華岳の観察では、つぼみに盗蜜痕が観察されたのは7個($n=100$)にすぎなかった。これは、花蜜の分泌が開花後に生じているためと推測される。

訪花したオオマルハナバチ、ニッポンヤドリマルハナバチおよびナガマルハナバチの3種のうち、合計訪花回数の大半がオオマルハナバチで占めていた。しかしながら、オオマルハナバチは適法による吸蜜よりも盗蜜による行動の割合が高いことを示した。一方、ナガマルハナバチでは盗蜜は認められず、適法の吸蜜のみであったが、訪花回数はナガマルハナバチと思われるものとあわせても2%にしか過ぎない。また、ニッポンヤドリマルハナバチは、花冠正面に押し掛かるような体勢で花冠内輪および外輪の両花冠の間に口吻を差し込む形で、ほかの2種のマルハナバチのように花冠内輪を足がかりに側面から吸蜜するには至らなかった。蓮華岳で計測したコマクサの花冠長(花冠外輪が反曲前で葯が裂開したつぼみ)は2.05—2.5mm、平均2.26mmで、映像のニッポンヤドリマルハナバチの体長は花冠に対して同長かやや短い。このため、ニッポンヤドリマルハナバチは体を丸めて花冠内輪を足がかりに側面から吸蜜する体勢になるのが困難で、吸蜜できる箇所を探したり、あるいは吸蜜できる体勢を試みようとする株内の花間を徘徊していたのかもしれない。

なお、オオマルハナバチと思われるマルハナバチの適法な吸蜜は、2003年8月22日に唐松岳自生地においても目撃および写真撮影をしている。

したがって、コマクサの花粉媒介者はオオマルハナバチおよびナガマルハナバチの2種の可能性が高く、そのうちコマクサへもっとも有効な花粉媒介を行っているのは、訪花回数から、オオマルハナバチである可能性が高い。また、オオマルハナバチの盗蜜の割合は適法よりも高い値を示したが、盗蜜および適法の両方を確実に行う行動は本研究では確認できず、むしろ吸蜜方法はどちらか一方である傾向が示され、これは個体により選択する吸蜜方法に偏りがあったためと考えられる。つまり、適法を行う個体は、連続的に花間を移動しても適法な吸蜜を行い、盗蜜を行う個体は、花

間を移動しても盗蜜を行うものと考えられる。さらに、吸蜜方法と花粉荷の保有の有無について検討した結果、関係を見出すことはできず、やはり個体により吸蜜方法が異なり、集められた花粉はコマクサ以外の植物からのものと推測される。

また、2004年の烏帽子岳1では、コマクサ群落付近にヒメマルハナバチの営巣を確認したものの、観察中にヒメマルハナバチがコマクサへ訪花することはなく、2005年の蓮華岳1でもヒメマルハナバチの群落への飛翔を確認したが、コマクサへ訪花することはなかった。マルハナバチは種、または個体によって口吻長が異なり、それに応じて選択する花形態も異なる（ハインリッチ 1991）。

以上のことから、コマクサにとってすべてのマルハナバチの種、あるいは個体が有効なポリネーターになりうるわけではないと考えられ（鷲谷ほか 1997）、また、有効と思われるマルハナバチがどれだけ他家由来の花粉を媒介し、結実に貢献しているのかは不明で、多くの花では自家受粉による種子生産がなされている可能性もある。

種子には、エライオソームが付属し、アリはそのエライオソームによって誘引され、実験では短時間のうちに種子が巣に運ばれた。供試種子は1ヶ月を経過していたが、エライオソームの誘引効果は低下しないと推測される。2回目の実験では、エライオソームがはずされた1個の種子が残され、翌日には巣の周辺でエライオソームがはずされた種子が残されていた。これは、アリがエライオソームの部分だけを食料としたためと考えられ、アリは種によって異なるが、不要となった種子をこみ捨て場や巣外に捨てることが知られている（中西 1993）。コマクサ園では、さらにアシナガアリ属の一種（*Aphaenogaster* sp.）およびアミメアリ？（*Pristomyrmex punctatus* ?）によって種子が運ばれるのを確認している。したがって、低標高地ではコマクサとアリとは相利共生の関係が成り立ち、エライオソームは散布に有効的に働いていたと考えられる。また、高標高地でもヤマアリ属の一種（*Formica* sp.）が種子に興味を示すことがあったが（写真12）、本研究では高標高地におけるアリとの関係については明らかにすることはできなかった。

また、2004年8月4日および7日に、蓮華岳1において、イワヒバリが多いときで、11羽が飛来し、蒴果が熟したものと思われる花ばかりをついばんでいたが、これは種子の採餌が目的であったと思われる。

コマクサの繁殖特性をさらに理解するには、本研究の結果をふまえ、高標高地での当年生実生の生存率、開花に至るまでの生活史および生物間相互作用を解明することが必要である。

謝 辞

烏帽子岳、三ッ岳および蓮華岳の調査にあたっては、中信森林管理署から許可を得て行った。日本産草本植物の生活史研究プロジェクトに参加されている方々からは貴重な資料の提供や有益な助言をいただいた。須賀丈氏（長野県保全環境研究所自然環境チーム動植物生態ユニット）にはマルハナバチの同定および原稿を完成させるにあたり、生物間相互作用に関して有益な助言をいただいた。アリの同定は吉村正志氏（アリ類データベース作成グループ）にいただいた。上條文吾氏（烏帽子岳小屋）、百瀬曉氏（針ノ木小屋）ならびに中川恵一氏（唐松岳頂上山荘）には、現地調査の際に便宜を図っていただいた。調査には清水博文氏（市立大町山岳博物館）に協力いただいた。記してお礼申しあげる。

引用文献

- Proctor, M & Yeo, P (1973) Insect-pollinated flowers-II. The Pollination Of Flowers. 183-229.
- Shimono, Y & Kudo, G (2005) Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. *Ecological Research* (20): 189-197.
- 辻丸敦史 (2000) 花の性：両性花植物における自家和合性と自動的自家受粉の進化。花生態学の最前線～美しさの進化的背景を探る～（種生物学会編）。文一総合出版、75-95.
- 工藤 岳 (2000 a) 高山植物の開花フェノロジーと結実成功。高山植物の自然史（工藤岳編）。北海道大学図書刊行会、117-130.
- 工藤 岳 (2000 b) 大雪山のお花畑が語ること—高山植物と雪溪の生態学—。京都大学学術出版会、81-104.
- 清水建美 (2001) 図説 植物用語事典。八坂書房、114-116.
- 清水建美 (2002) 山溪ハンディ図鑑 8 高山に咲く花。山と溪谷社、297.
- 須賀 丈 (1999) 中部山岳高山帯のシャクナゲ属2種に訪花するマルハナバチ—日本のマルハナバチ群

- 集の長期モニタリングに向けて一. 長野県自然保護研究所紀要(2). 長野県自然保護研究所, 85-91.
- 須賀 丈 (2001) 中部山岳高山帯におけるマルハナバチ類の訪花ならびにオオマルハナバチによるコマクサの盗蜜の記録. 長野県自然保護研究所紀要(4) 別冊 2. 長野県自然保護研究所, 13-22.
- 鈴木和雄・福田陽子 (1999) 花形態の多様性と送粉者—マルハナバチとマルハナバチ媒花との形態的対応—. 生物の科学 遺伝53(1), 蓑華房, 21-26.
- 高橋秀男 (1984) 礫地にはえる高山植物 (大町市史編集委員会 (編)). 大町市史(1)自然環境. ぎょうせい, 673-675.
- 田中 肇 (1991) ハナバチを誘う高山の女王. Field Watching (4) 夏の野山を歩く (河野昭一監修). 北隆館, 98-101.
- 中西弘樹 (1994) 種子ひろがる 種子散布の生態学. 平凡社, 138-140.
- 中西至大・井之口希秀・南谷忠志 (2000) 日本植物種子図鑑. 東北大学出版会, 328.
- 白山高山植物研究会 (編) (2005) 白山麓における高山植物の馴化試験【平成10年度～平成16年度】. 丸藤
- 平林国男 (1984) コマクサの保護と増殖 (大町市史編集委員会 (編)). 大町市史(1)自然環境. ぎょうせい, 1106-1112.
- ベルンド・ハインリッチ (1991) マルハナバチの経済学 (井上民二監訳). 文一総合出版, 160-175.
- 牧野富太郎 (1988) 改訂増補 牧野新日本植物圖鑑. 北隆館, 196.
- 増沢武弘 (1997) 高山植物の生態学. 東京大学出版会, 74-96.
- 矢原徹一 (1995) 花の性—その進化を探る—. 東京大学出版会, 150-201.
- 鷲谷いづみ・鈴木和雄・加藤 真・小野正人 (1997) マルハナバチハンドブック. 文一総合出版, 38-41.

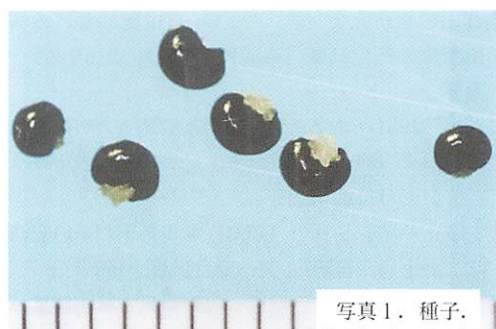


写真1. 種子.

写真2. 異形子葉および第1葉
(2003. 5. 16).写真3. 第5葉まで展葉した当年生
実生 (2003. 7. 16).写真4. 第10葉まで展葉した当年生
実生 (2003. 8. 16).

写真5. 越冬芽 (2003. 9. 16).



写真6. 開花個体 (2004. 5. 25).



写真7. 芽鱗の下には前年の芽鱗および葉柄が残る.



写真8. 開花順 (①→⑤→④→③→②の順で開花が生じる).



写真9. 花の構造 (左:花の断面, 中央:おしべ, 右:めしべ).



写真10. 吸蜜をするオオマルハナバチ (適法とした体勢).



写真11. エライオソームに誘引されて種子に集まってきたアリ.



写真12. 種子にやってきたアリ (烏帽子岳).