

## テンナンショウ属の開花・結実・花粉媒介・種子散布 —浅間山の事例—

### Flowering, fruiting, pollination, and seed dispersal in *Arisaema* : a case study at Mt. Asama

前田 夏樹\*

高橋 一秋\*\*

Natsuki MAETA

Kazuaki TAKAHASHI

#### 要約

浅間山山麓の標高 1,000m ~ 1,600m に自生するテンナンショウ属の種構成、標高分布、性表現、開花・結実フェノロジー、花序・果実序、果実・種子の形態的な特徴を把握するとともに、潜在的な花粉媒介者と種子散布者を特定し、花粉媒介者の訪問が結実に及ぼす影響を明らかにした。調査トランセクト (幅約 20m、総延長約 12km) 内に出現した個体の種名、標高、性、開花・結実状況を 2019 年と 2020 年の 6 月 ~ 11 月に記録し、花序に訪れた昆虫を両年の 6 月 ~ 7 月に捕獲した。果実序に訪れた鳥類と哺乳類を 2018 年 ~ 2020 年の 10 月 ~ 11 月にカメラトラップ法を用いて調査した。捕獲された昆虫の胸部サイズ、花序・果実序の各部位のサイズ、果実・種子のサイズと重さも計測した。出現した 4 種の中で、ヤマジノテンナンショウが最も多く、次いでコウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウ、ユモトマムシグサの順であった。ヤマジノテンナンショウは全標高域に出現したのに対し、コウライテンナンショウは低標高域から中標高域、ヤマトテンナンショウは低標高域と高標高域、ユモトマムシグサは高標高域にそれぞれ偏って出現する傾向が認められた。開花時期はユモトマムシグサが最も早く (5 月中旬)、次いでヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウ (5 月下旬)、ヤマトテンナンショウ (6 月上旬) の順であり、標高による顕著な違いは認められなかった。花序で捕獲されたキノコバエ科とクロバネキノコバエ科の昆虫の中で、エクセキア セリアタ *Exechia seriata* が最も多く、次いでキノコバエ科の一種、クロバネキノコバエ科の一種の順であった。これらの 3 種は、ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウの雌・雄花序で捕獲され、仏炎苞の開口部から侵入および脱出ができる胸部サイズを有していた。コウライテンナンショウでは、エクセキア セリアタが捕獲されなかった個体より捕獲された個体の方が結実に至った個体の数が有意に多く、ヤマジノテンナンショウでも同様の傾向が認められた。結実期間はいずれの種でも 10 月中旬 ~ 11 月下旬であり、標高による顕著な違いは認められなかった。果実序のサイズと果実の魅力度 (果肉湿重量 / 合計種子湿重量) は、種間で有意な違いが認められなかった。果実の採食行動が撮影された種はアカネズミとヤマドリ 2 種であった。以上の結果から、エクセキア セリアタはヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの 2 種にとって重要な花粉媒介者であることが示唆された。アカネズミとヤマドリは一般的に種子捕食者とされることから、有効な種子散布者を特定できなかった。

\* 環境ツーリズム学部学生

\*\* 環境ツーリズム学部教授

## Abstract

Here, we present the results of a detailed investigation into species of *Arisaema* occupying lower elevation (1,000–1,600 m) areas of Mt. Asama, Japan. Using transects 12 km in length and 20 m in width, we recorded the species, elevation, sex expression, and inflorescence and infructescence phenology and morphological characters of all encountered *Arisaema* species during 2019 and 2020. We further identified the potential pollinators and seed dispersers of these species and assessed the role of pollinators in fruit set. Insect visitors were captured, identified, and measured. Bird and mammal visitors to infructescences were investigated using remote cameras in 2018 and 2020. Of the four species encountered, *A. solenochlamys* was the most abundant, followed by *A. peninsulae*, *A. longilaminum*, and *A. nikoense* subsp. *nikoense*. The occurrence patterns of all species varied with elevation, excluding *A. solenochlamys*, which occurred across the elevation gradient. *A. nikoense* subsp. *nikoense* had the earliest flowering time (mid-May), followed by both *A. solenochlamys* and *A. peninsulae* (late June), and *A. longilaminum* (early July). Elevation did not influence flowering time in any species. Captured insects typically belonged to Mycetophilidae and Sciaridae. Of these, *Exechia seriata* was the most abundant, followed by a Mycetophilidae gen. sp., and a Sciaridae gen. sp., all of which had a chest size that allowed them to enter and escape through the spathe opening. Fruit set was more successful in *A. peninsulae* and *A. solenochlamys* that had been visited by *E. seriata*. All four species set fruit between mid-October and late November, and elevation did not influence fruiting time. We observed no difference in fruit attractiveness (pulp fresh weight/total seed fresh weight) among species. We observed *Apodemus speciosus* and *Syrmaticus soemmerringii* foraging the fruits. Our results indicate that *E. seriata* is an important pollinator for *A. solenochlamys* and *A. peninsulae*. Given that *A. speciosus* and *S. soemmerringii* are generally regarded as seed predators, we were unable to identify seed dispersers for *Arisaema*.

キーワード：標高分布、開花・結実フェノロジー、花序・果実序サイズ、果実・種子サイズ、生殖隔離、ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウ、ユモトマムシグサ、エクセキア セリアタ *Exechia seriata*

Key words: elevation, flowering/fruitlet phenology, inflorescence/infructescence size, flower/fruit size, reproductive isolation, *Arisaema solenochlamys*, *A. peninsulae*, *A. longilaminum*, *A. nikoense* subsp. *nikoense*, *Exechia seriata*

## はじめに

サトイモ科 *Araceae* テンナンショウ属 *Arisaema* は、世界では 14 節 180 種、日本では 51 種が確認されており、そのうち 44 種が日本固有種である (邑田 1995 ; 邑田 2011 ; 柿嶋 2012)。世界のテンナンショウ属の約 24% が分布する日本は、陸地面積が狭いにもかかわらず、形態が類似する多様な近縁種がみられることが特徴である (邑田 1995)。特に、テンナンショウ属の大半を占めているマムシグサ節は、多様な種分化が起こった種群であり、集団内あるいは集団間で著しい形態的な多型がみられる (邑田 1995 ;

邑田 2004)。それゆえに、マムシグサ節は、テンナンショウ属の中でも種の認識や同定が極めて難しいとされている (邑田 1995)。種分化が成立するためには、潜在的に交配が可能な集団間で交配を妨げる「生殖隔離」の遺传的機構が進化しなければならず (松井 2019)、その種の生態的特性や集団の歴史的な変遷が種分化を引き起こす主要な要因となる (津村・岩田 2003)。ここでいう生態的特性とは、繁殖様式 (無性生殖、有性生殖)、交配様式 (他殖性、自殖性)、花粉媒介様式 (風媒、動物媒)、種子散布様式 (重力散布、風散布、動物散布など)、一世代の寿命などを、

集団の歴史的な変遷とは、過去の分布から現在の天然分布に至った過程のことを意味する（津村・岩田2003）。

種分化のメカニズムは、集団の地理的な配置によって同所的・側所的・異所的種分化の3つに分類される（Butlin et al. 2008 ; Fitzpatrick et al. 2009 ; Mallet et al. 2009 ; 山口 2019）。これら3つの種分化で生殖隔離が成立してきた条件を整理してみると（松林・藤山 2016 ; 山口 2019）、同所的種分化では、花粉媒介のプロセスで、同種の花粉媒介者を利用しつつも開花時期が重ならない集団が発生してきたこ

と（季節的隔離）や、開花時期が重なっていた場合には異種の花粉媒介者を使い分けてきたこと（送粉者隔離）が、その条件である。一方で、異所的種分化では、花粉媒介や種子散布のプロセスで、集団間で移動する花粉や種子の長距離散布が起こらなかったこと（地理的隔離）が条件となる。側所的種分化では、同所的種分化と異所的種分化のそれぞれの条件が組み合わせられていたと考えられる。したがって、長い種分化の過程で多様化してきたテンナンショウ属の種群と花粉媒介者・種子散布者の関係には、生殖隔離を成立させてきた条件の多くが現在も維持さ

組み合わせパターン番号 Combination pattern no.	開花期 Flowering period	結実期 Fruiting period	花粉媒介者 Pollinator	種子散布者 Seed disperser	
1	同調 Synchronization	同調 Synchronization	同種 Same species	同種 Same species	
2			異種 Different species	異種 Different species	
3			異種 Different species	同種 Same species	
4			異種 Different species	異種 Different species	
5			非同調 Non-synchronization	同種 Same species	同種 Same species
6				同種 Same species	異種 Different species
7				異種 Different species	同種 Same species
8				異種 Different species	異種 Different species
9	非同調 Non-synchronization	同調 Synchronization		同種 Same species	同種 Same species
10				同種 Same species	異種 Different species
11			異種 Different species	同種 Same species	
12			異種 Different species	異種 Different species	
13		非同調 Non-synchronization	同種 Same species	同種 Same species	
14			同種 Same species	異種 Different species	
15			異種 Different species	同種 Same species	
16			異種 Different species	異種 Different species	

図1. 開花期と結実期の同調性および花粉媒介者と種子散布者の類似性に関する組み合わせのパターン。

Figure 1. Patterns in pollinator and seed disperser similarity and synchronization of flowering and fruiting periods.

れているであろう。ただし、種分化が異所的に起こったのち、地理的な変動や分布の移動によって、現在は同所的に分布する種群があるかもしれない。このような可能性も含みつつ、生殖隔離を成立させてきた「季節的隔離」「送粉者隔離」「種子散布者隔離」に関する条件は、開花・結実時期が同調的か非同調的か、利用する花粉媒介者・種子散布者が同種か異種かの組み合わせで16のパターンに整理できる(図1)。また、同所的に分布する種群が異種の花粉媒介者や種子散布者を利用している場合には、花序や果実序の形態が種間で異なっている可能性が考えられる。一方で、同種の花粉媒介者や種子散布者を利用している場合には、花序や果実序の形態が種間で類似している可能性が考えられ、その場合には、花粉媒介者や種子散布者をめぐる種間競争が発生しやすいと考えられるだろう。

日本の温帯地域では、テンナンショウ属の多くの種が、春季～夏季にかけて開花し、夏季～冬季にかけて結実する(邑田ほか2018)。開花期と結実期の大まかな傾向をみてみると(小林2017)、大半の種は4月～6月に開花を迎えるが、2月～4月に開花する早咲きの種と6月～7月に開花する遅咲きの種もみられる。結実期については、大半の種は10月～11月に結実を迎えるが、6月～8月に結実する早熟の種と11月～翌年1月に結実する晩熟の種もみられる。また、北海道の札文島や利尻島に分布する北方種のカラフトヒロハテンナンショウ *A. sachalinense* は5月～6月に開花し、10月に結実する(邑田ほか2018)。伊豆諸島に分布する南方種のシマテンナンショウ *A. negishii* は1月～3月に開花し、7月～8月に結実する(邑田ほか2018)。

雌雄異株であるテンナンショウ属は、雌株1個体に雌花序を、雄株1個体に雄花序をそれぞれ1つずつつける。稀に雌雄同株の個体が見られ、両性花序をつけたり、栄養状態によって性転換をしたりする(邑田1986; 邑田ほか2018)。特徴的な形態を有している花序は、複数の雌花あるいは雄花が集合した1つの花群、付属体、仏炎苞、花序柄の4つの器官から主に構成されている(図2)。花序柄から花群、花群から付属体の順で上に向かって伸びており、仏炎苞の下部(=筒部)が花群と付属体を筒状に覆い、仏炎苞の上部(=脛部)が葉状に展開して筒部上部の開口部を覆っている。花序の基本的な構造は、雌と雄の間で大きく異なることはないが、仏炎苞の筒

部下部にはわずかな違いがみられる(図2)。雄花序は筒部下部に小さな開口部を有しているのに対し、雌花序はこの開口部を有していない(田中1988; Vogel and Martens 2000; 邑田ほか2018)。したがって、雄花序の筒部に侵入した昆虫はその開口部を利用して外へ脱出できるが、雌花序の筒部に侵入した昆虫は外へ脱出できない。テンナンショウ属は、この仕組みによって受粉が達成する「ピットフォールトラップ方式の花粉受粉システム(pitfall-trap flower pollination system)」を発達させている(Nishizawa et al. 2005)。

テンナンショウ属の主な花粉媒介者はキノコバエ科 *Mycetophilidae* とクロバネキノコバエ科 *Sciaridae* の昆虫であり、これは国内外で共通している(Vogel and Martens 2000; Kakishima and Okuyama 2018; Kakishima et al. 2020)。Mochizuki and Kawakita (2018)によると、キノコバエ科とクロバネキノコバエ科の昆虫による送粉は植物全般では稀ではあるが、8科20属の被子植物で見られる受粉様式であるという。一方で、キノコバエ科とクロバネキノコバエ科以外のハエ目 *Diptera* の昆虫(Tanaka et al. 2013) やアザミウマ目 *Thysanoptera* の *Heterothrips arisaemae* (Richard 1980) も有効な花粉媒介者となっている可能性が指摘されている(邑田2018)。しかしながら、日本に自生するテンナンショウ属の送粉昆虫は多くの種で明らかにされておらず(田中1988)、花粉媒介者を種間で比較した先行研究はほとんど皆無である。

テンナンショウ属は、スポンジ状に膨らんだ黒紫色の軸の周りに、果実が集合した1つの果実序をつける。果実序の形態は種間で酷似しているものが多く、果実序から種を同定することは極めて難しい。果実のタイプは液果であり、3～5個の種子の周りに可食部を持つ構造をしている。また、テンナンショウ属の植物は毒(シュウ酸カルシウム)を持つことが特徴であり、果実にも含まれている(Svoboda et al. 2012; Suzuki and Maeda 2014)。液果は結実期の初期には緑色を呈しているが、中期から後期にかけて果実序の上部から下部に向けて液果が徐々に成熟していき、緑色から赤色へと変化していく。

日本におけるテンナンショウ属の主な種子散布者は、ヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis*、シロハラ *Turdus pallidus*、ルリビタキ *Tarsiger cyanurus*、ジョウビタキ *Phoenicurus auroreus* などの果実食

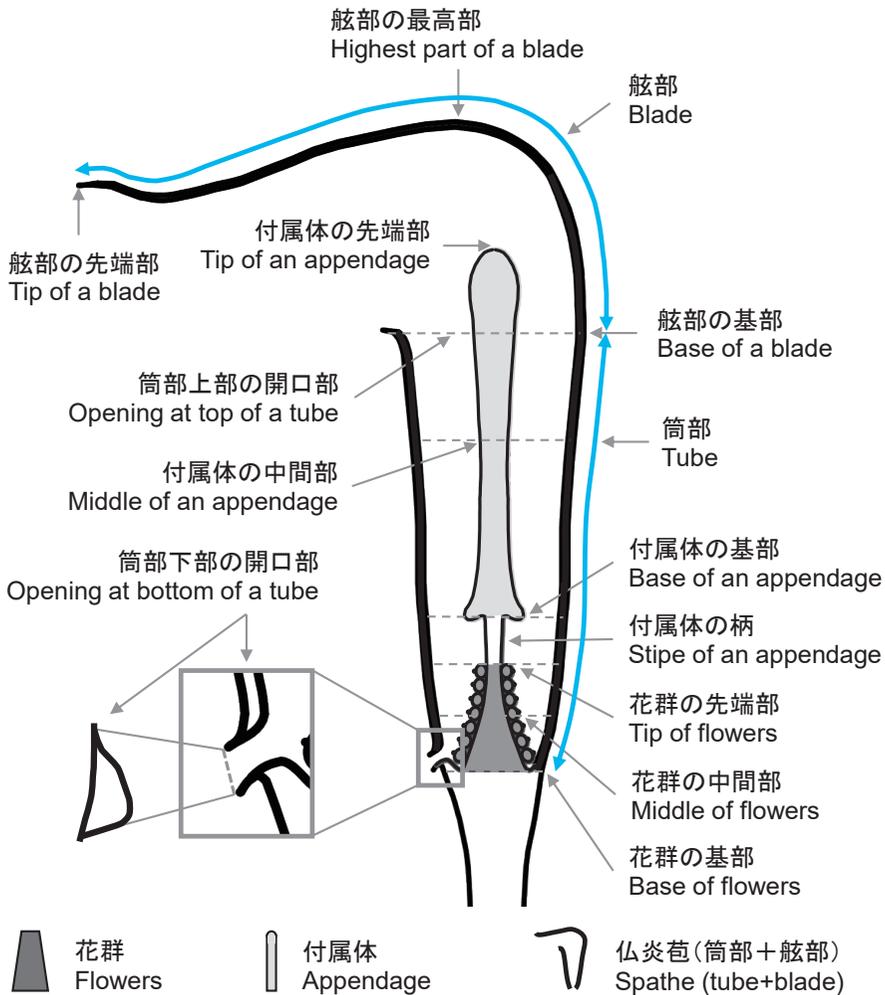


図2 雄花序の計測部位。

Figure 2. The measured parts of male inflorescences.

鳥類である (矢原 1988 ; Suzuki and Maeda 2014 ; Kobayashi et al. 2017 ; 邑田ほか 2018)。その他には、ヤマドリ *Syrmaticus soemmerringii*、キジ *Phasianus versicolor*、アカネズミ *Apodemus speciosus* も果実を利用する (Suzuki and Maeda 2014 ; Kobayashi et al. 2017 ; 邑田ほか 2018)。海外では、北米のチャイロコツグミ *Catharus guttatus* (Robert et al. 1985) やヒマラヤのツキノワグマ *Ursus thibetanus laniger* (Saroj et al. 2019) がテンナンショウ属の果実を利用することが報告されている。しかしながら、毒を有する果実の利用や種子散布については先行研究が少ない。

本研究では、長野県軽井沢町の浅間山山麓に分布するテンナンショウ属を対象に、種構成、標高分布、性表現、開花・結実フェノロジー、花序・果実序・果実・種子の形態的な特徴を把握するとともに、潜在的な花粉媒介者と種子散布者を特定し、花粉媒介者の花序への訪問が結実に及ぼす影響について明らかにすることを目的とした。また、種分化を支えてきた生殖隔離を満たす条件について考察した。

## 方法 調査地

調査は、長野県軽井沢町の浅間山山麓東斜面に位



図3 調査地。「地理院地図 Vector・淡色地図データ」(国土地理院) (<https://maps.gsi.go.jp/vector/>) をもとに作成。

Figure 3. A map showing the study area. Map data were obtained from the Geospatial Information Authority of Japan (<https://maps.gsi.go.jp/vector/>).

置する国設軽井沢野鳥の森の散策路、長倉山併用林道、信濃路自然歩道、小浅間山登山道に沿って定めた幅約20m、総延長約12kmの調査トランセクト内で行った(図3; 北緯 $36^{\circ} 22' 01'' \sim 24' 36''$ 、東経 $138^{\circ} 33' 44'' \sim 35' 46''$ 、標高1,000m~1,600m)。調査対象とした標高を2018年は1,000m~1,100m(長倉山併用林道)、2019年は1,000m~1,600m(軽井沢野鳥の森、長倉山併用林道、信濃路自然歩道、小浅間山登山道)、2020年は1,300m~1,600m(信濃路自然歩道、小浅間山登山道)とした。この地域の平均気温は $9.2^{\circ}\text{C}$ (最低: $-14.9^{\circ}\text{C}$ 、最高: $32.9^{\circ}\text{C}$ )、年間降水量は1,386.8mm、年間降雪量は73cm、最深積雪は28cmである。これらの気象データは調査地の中心から約10km離れた軽井沢特別地域気象観測所(標高999m)で2018年~2020年の3年間に記録されたデータから求めた。調査トランセクト沿いの植生は、国設軽井沢野鳥の森(標高1,000m)、長倉山併用林道(標高1,000~1,100m)、信濃路自然歩道(標高1,100m~1,400m)では「カラマツ植林およびミズナラ-ハルニレ林」、小浅間山登山道(標高1,400~1,600m)では「カラマツ植林およびミズ

ナラ-ダケカンバ林」である。植生は、環境省の第6回・第7回自然環境保全基礎調査植生調査(環境省自然環境局 生物多様性センター 2012)から特定した。

### 種構成、標高分布、性表現、開花・結実フェノロジー調査

テンナンショウ属の種構成、標高分布、性表現、開花期(開花時期と期間)を把握するために、2019年と2020年の6月~7月に3~6回、調査トランセクト内を踏査し、出現した開花個体の種名、標高、性(雌株、雄株、雌雄同株、不明)、開花状況(図2; 筒部の上部が閉じているか、筒部の上部が開き、舷部が展開しているか、筒部や舷部が萎れているか)を記録した。それぞれの種について、筒部の上部が開き、舷部が展開していた個体が最初に観察された日を「開花の開始時期」、筒部や舷部が萎れていた個体が最後に観察された日を「開花の終了時期」、開花の開始時期と終了時期の間を「開花期間」と定義した。出現した全ての開花個体の偽茎部に、個体識別のための目印(竹谷商事製の樹木用ナンバーテープ)をセロハンテープで巻きつけた。

結実期（結実時期と期間）を把握するために、2019年と2020年の8月～11月に3～4回、現地にて個体識別していた個体をモニタリングし、結実状況（結実の有無、1つの果実序の中で全ての果実が緑色で未成熟か、果実の全てが赤色で成熟しているか、1つの果実序の中で未成熟果実・成熟果実・その移行期の果実が混ざっているか、1つの果実序から全ての成熟果実が持ち去られて無くなっているか、偽茎部が倒れて果実序が地面に落下しているか）を記録した。それぞれの種について、果実序・上部（4分の1程度）の果実が完全に赤色に変化している個体が最初に観察された日を「結実の開始時期」、赤色に成熟した果実が果実序から全て持ち去れていた個体、あるいは果実序に赤色に成熟した果実が残っていても偽茎部が倒れ、果実序が地面に落ちていた個体が最後に観察された日を「結実の終了時期」、結実の開始時期と終了時期の間を「結実期間」と定義した。

出現した個体の同定には、「日本産テンナンショウ属図鑑」(邑田ほか2018)を用いた。

### 花序・果実序の計測

花序の形態的な特徴を把握するために、2020年に開花がみられた6月～7月に、現地にて個体識別をしていた個体を対象に、仏炎苞の筒部・舷部、付属体の各部位(図4; ㉔-3・4、10、11、12、㉔-18・19、23、25)を計測した(ヤマジノテンナンショウ: 雌15個、雄54個、コウライテンナンショウ: 雌・雄4個ずつ、ヤマトテンナンショウ: 雌3個、雄6個)。また、仏炎苞・筒部の中にある付属体や花群などの部位は、花序を解体しないと計測できなかったため、花序を研究室へ持ち帰り、詳細に仏炎苞の筒部・舷部、付属体、花群の各部位(図4; 1～28)を計測した(ヤマジノテンナンショウ: 雌・雄3個ずつ、コウライテンナンショウ: 雌・雄1個ずつ、ヤマトテンナンショウ: 雌・雄2個ずつ、ユモトマムシグサ: 雌・雄・両性1個ずつ)。また、これらの計測部位のうち、昆虫が雌・雄花序の仏炎苞・筒部に侵入する際に通過しなくてはならない筒部上部の開口部の幅(20、21)を「昆虫の侵入のしやすさ」、昆虫が雄花序の仏炎苞・筒部から脱出する際に通過しなくてはならない筒部下部の開口部の幅(10、11)と長さ(9)を「昆虫の脱出のしやすさ」に係するサイズとして定義した。

果序の形態的な特徴を把握するために、2019年に結実がみられた8月～10月に、現地にて個体識別をし

ていた個体を対象に、果実序の各部位(図4; 29～31)を計測した(ヤマジノテンナンショウ: 19個、コウライテンナンショウ: 13個)。

### 果実・種子の計測

果実・種子の形態的な特徴を把握するために、Masaki et al. (2012)と同じ方法を用いて果実・種子のサイズや重さを計測した。2018年と2020年に結実がみられた10月～11月に、ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ユモトマムシグサの3種を対象に、果実序を1個ずつ採取し、研究室へ持ち帰ってから計測を行った。計測項目は、果実の湿重量・乾重量・長さ・幅・厚さ、1果実当たりの総種子の湿重量・乾重量、1果実当たりの種子数、種子1個の長さ・幅・厚さとし、これらの値から、果実の含水率・体積、1果実当たりの総種子の含水率・体積、種子1個の体積、果肉の湿重量・乾重量・含水率・体積、果実の魅力度を算出した。果実の魅力度は、果実食者が得るベネフィット(果実食者が果実を採食する際に得られる果肉の量=果肉の湿重量)をコスト(果実食者が運ぶ種子の量=種子の合計湿重量)で割ったコスト・ベネフィット比として定義した(Witmer 1998)。

### 花序に訪れた昆虫の捕獲調査

2019年と2020年に開花がみられた6月～7月に、個体識別をしていた全ての個体を対象に、花序に訪れた昆虫を捕獲した。先行研究(Richard 1980; Kakishima and Okuyama 2018; Kakishima et al. 2019; Vogel and Martens 2000; Kakishima et al. 2020)でテンナンショウ属の花粉媒介者として報告されているキノコバエ科、クロバネキノコバエ科、ショウジョウバエ科を含むハエ目(双翅目)、アザミウマ目の他に、2mm以上の六脚亜門Hexapoda全般を調査対象とした。開花の開始時期に、雄花序については、仏炎苞・筒部に侵入した昆虫が筒部下部の開口部から脱出できないように、開口部の中に脱脂綿をピンセットで詰め込む処理を行った(Kakishima and Okuyama 2018)。雌花序については、このような開口部がないため、同様の処理を行う必要がなかった。開花期間の後半に、仏炎苞・筒部から脱出できなくなり、花群周辺で死亡していた昆虫をピンセットで捕獲した。なお、脱脂綿を詰め込む処理と昆虫の捕獲は1個体につき1回ずつ行った。捕獲された昆

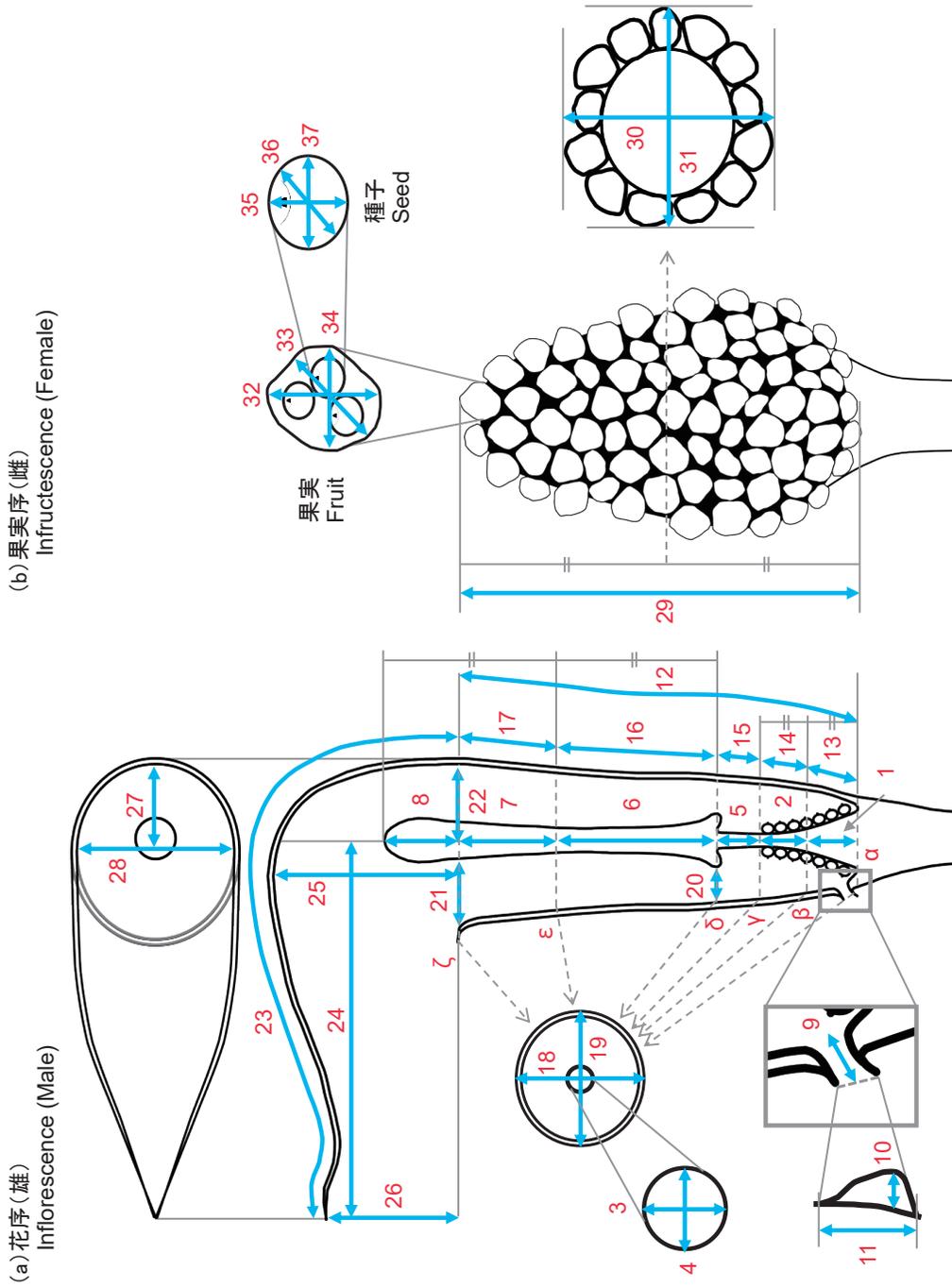


図4 花序と果実序 (果実・種子を含む) の計測部位。数字は各部位の計測箇所、ギリシヤ文字は広葉苞の筒部の計測位置を示す。

Figure 4. Measured parts of inflorescences and infructescences. Numerical characters and Greek letters indicate the measurement points of each floral/fruit part and the measurement positions on the cylindrical parts of the spathe, respectively.

虫は、現地でマイクロチューブ (5ml, 2ml) に1個体ずつ入れ、ラベリングをしたのち、エタノール (99.6%) 処理を行った。

研究室へ持ち帰った昆虫を双眼実体顕微鏡下 (7~45倍) で観察し、形態的な特徴から種の同定を行った。同定には、「日本昆虫目録第8巻 双翅目 第1部 長角亜目 - 短角亜目無額囊節」(中村ほか 2014)、「知られざる双翅目のために」(Kumazawa「知られざる双翅目のために Information on Diptera of Japan」<https://diptera-bio.jimdo.free.com/> 最終閲覧日 2020年12月16日)、「進化する昆虫図鑑」(川上ほか「新・理科教材データベース 動物の世界 進化する昆虫図鑑」<http://www.ha.shotoku.ac.jp/~kawa/KYO/SEIBUTSU/DOUBUTSU/500KonchuTop/index.html> 最終閲覧日 2021年1月5日)を用いた。また、捕獲されたキノコバエ科とクロバネキノコバエ科の昆虫で、かつ形態的な特徴の違いから分類されたグループの中から状態の良い個体を1つずつ選び出し、DNA バーコーディングによる種の同定を試みた(株式会社AHCに委託)。

### 捕獲された昆虫の体サイズの計測

捕獲された昆虫の体サイズと「昆虫の侵入のしやすさ」「昆虫の脱出のしやすさ」に関係する開口部のサイズを比較するために、花序で捕獲された昆虫のうち、先行研究でテンナンシヨウ属の花粉媒介者として報告されているキノコバエ科、クロバネキノコバエ科を含むハエ目(双翅目)の昆虫を対象に、胸部の高さと幅を計測した。

### 果実序に訪れた鳥類・哺乳類のカメラトラップ調査

2018年~2020年の3年間に結実がみられた10月~11月に、カメラトラップ法を用いて果実序に訪れた鳥類と哺乳類を調査した。それぞれの結実個体から約1.5m離れた地点に、園芸用のイボ竹を2本ずつ束ねて打ち込み、地上から約1mの高さに、静止画と動画がセットで撮影できるセンサーカメラ(株式会社キヤムズ製 LTL ACORN Ltl-6210MC、Campark 社製 Campak T45)を1台ずつ固定した。コウライテンナンシヨウでは4個体(2018年:1個体、2019年:2個体、2020年:1個体)、ヤマジノテンナンシヨウでは9個体(2018年:2個体、2019年:3個体、2020年:4個体)に1台ずつカメラを設置した。撮影された静

止画と動画を分析して、果実序に訪れた鳥類と哺乳類の種を特定し、果実を採食したかどうかは、必ず動画で判断した。採食行動が観察された種については、一般的に果肉を餌として利用し、種子を無傷で排泄する種子散布者と、種皮を破壊し、その中身を餌として利用する種子捕食者に分類した。採食行動は観察されなかったが、果実序の近くを通過した種についても調査対象とした。

### データ解析

テンナンシヨウ属の個体数はその種と標高の違い、その種と性(雌株・雄株・雌雄同株)の違いによって偏りがみられるか、昆虫の個体数はその種と捕獲された花序の性によって偏りがみられるかを明らかにするために、それぞれの個体数の比率を比較した。それぞれの種で、有効な花粉媒介者(キノコバエ科やクロバネキノコバエ科の昆虫)を特定した上で、それらの昆虫による雌花序への訪問が結実に至るか否かによって効果があるかどうかを明らかにするために、これらの昆虫が訪れた雌花序のうち、結実に至った個体数と結実に至らなかった個体数の比率を比較した。結実に至らなかった個体数に比べ、結実に至った個体数の方が有意に多かった場合に、有効な花粉媒介者であると判断した。これらの比較には、Fisherの正確確率検定を用いた。また、Kruskal-Wallis検定とBonferroni補正のMann-Whitney U検定による多重比較検定、あるいはt検定を用いて、花序・果実序の形態的な特徴として計測した各部位の値を、一元配置分散分析(ANOVA)とTukeyのHSDによる多重比較検定を用いて、果実・種子の形態的な特徴として計測した部位の値を、それぞれ種間で比較した。なお、これらの比較では、個体数が少ないために、データを取ることができなかった種もあった。解析には、無料統計ソフトEZR(Easy R)(Var. 1.41 2019/10/1)(Ver. 3.6.1 2019/7/5)を用いた。

### 結果

#### 種構成と標高分布

調査トランセクト内に出現したテンナンシヨウ属は、2019年、2020年ともに、ヤマジノテンナンシヨウ、コウライテンナンシヨウ、ヤマトテンナンシヨウ、ユモトマムシグサの4種であり、これらの個体数は種や標高の違いによって有意な偏りが認められた(図

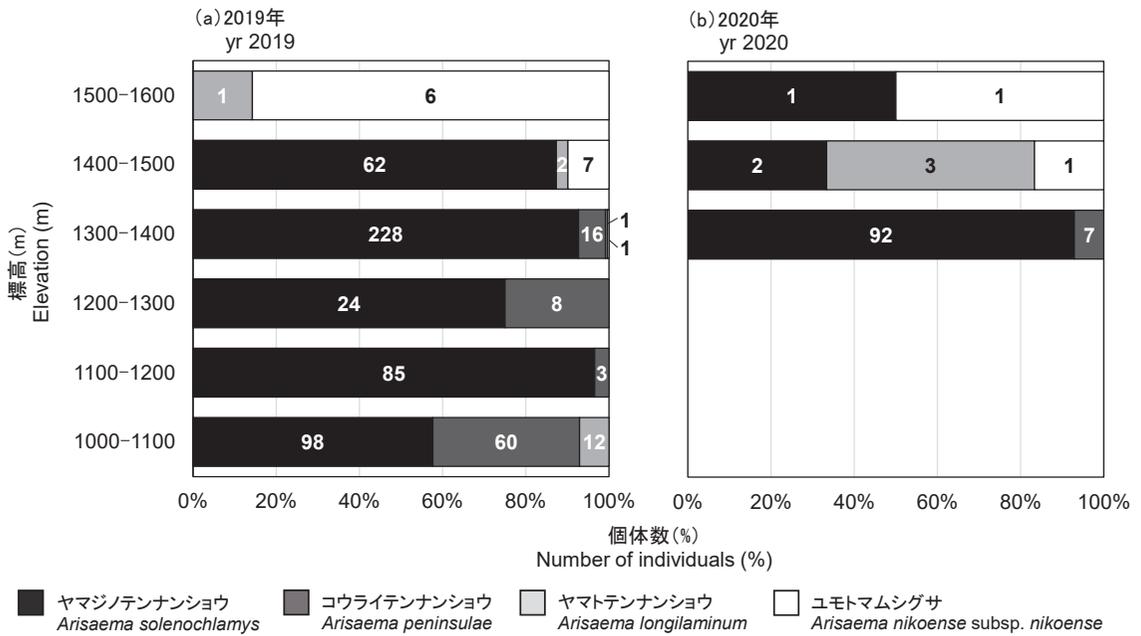


図5.各標高で観察されたテンナンショウ属4種の個体数。  
 Figure 5. The number of individuals of four *Arisaema* species observed at each elevation.

5 ; Fisher の 正 確 確 率 検 定、2019 年 :  $p < 0.01$ 、2020 年 :  $p < 0.001$ 。これら 4 種 の 個 体 数 を み て み る と、2019 年、2020 年 と も に、ヤ マ ジ ノ テ ン ナ ン シ ョ ウ が 最 も 多 く (2019 年 : 497 個 体、2020 年 : 95 個 体)、次 い で コ ウ ラ イ テ ン ナ ン シ ョ ウ (2019 年 : 87 個 体、2020 年 : 7 個 体)、ヤ マ ト テ ン ナ ン シ ョ ウ (2019 年 : 16 個 体、2020 年 : 3 個 体)、ユ モ ト マ ム シ グ サ (2019 年 : 14 個 体、2020 年 : 2 個 体) の 順 で あ っ た。そ れ ぞ れ の 種 が 出 現 し た 標 高 域 を み て み る と、ヤ マ ジ ノ テ ン ナ ン シ ョ ウ は 全 標 高 域 (1,000m ~ 1,600m) に 出 現 し て い た の に 対 し、コ ウ ラ イ テ ン ナ ン シ ョ ウ は 低 標 高 域 から 中 標 高 域 (1,000 ~ 1,400m)、ヤ マ ト テ ン ナ ン シ ョ ウ は 低 標 高 域 (1,000 ~ 1,100m) と 高 標 高 域 (1,300 ~ 1,600m)、ユ モ ト マ ム シ グ サ は 高 標 高 域 (1,300 ~ 1,600m) に そ れ ぞ れ 偏 っ て 出 現 す る 傾 向 が み ら れ た (図 5)。こ れ ら 4 種 が そ れ ぞ れ 分 布 し て い た 標 高 域 の 重 な り を み て み る と、全 標 高 域 に 分 布 し て い た ヤ マ ジ ノ テ ン ナ ン シ ョ ウ は、そ の 他 3 種 (コ ウ ラ イ テ ン ナ ン シ ョ ウ、ヤ マ ト テ ン ナ ン シ ョ ウ、ユ モ ト マ ム シ グ サ) が そ れ ぞ れ 分 布 し て い た 標 高 域 を 全 て 含 む 形 で、こ れ ら 3 種 と 分 布 が 重 な っ て い た。一

方 で、分 布 が 低 標 高 域 から 中 標 高 域 に 偏 っ て い た コ ウ ラ イ テ ン ナ ン シ ョ ウ と、分 布 が 高 標 高 域 に 偏 っ て い た ユ モ ト マ ム シ グ サ は、分 布 が 一 部 し か 重 な ら な い 傾 向 が 認 め ら れ た。そ れ 以 外 の 2 種 間 (コ ウ ラ イ テ ン ナ ン シ ョ ウ と ヤ マ ト テ ン ナ ン シ ョ ウ、ヤ マ ト テ ン ナ ン シ ョ ウ と ユ モ ト マ ム シ グ サ) で は、半 分 以 上 の 標 高 域 で 分 布 が 重 な っ て い た。

性 表 現

個 体 数 は、種 や 性 (雌 株、雄 株、雌 雄 同 株) の 違 い に よ っ て 有 意 な 偏 り が 認 め ら れ た (図 6 ; Fisher の 正 確 確 率 検 定、2019 年、2020 年 :  $p < 0.001$ )。2019 年 の 個 体 数 を み て み る と、雌 株 よ り 雄 株 の 方 が 多 か っ た 種 は ヤ マ ジ ノ テ ン ナ ン シ ョ ウ、コ ウ ラ イ テ ン ナ ン シ ョ ウ、ユ モ ト マ ム シ グ サ、雄 株 の み が 出 現 し た 種 は ヤ マ ト テ ン ナ ン シ ョ ウ、雌 雄 同 株 も 出 現 し た 種 は ユ モ ト マ ム シ グ サ で あ っ た。ま た、花 序 の 有 無 は 確 認 で き た も の の、萎 れ に よ っ て 形 状 が 大 き く 変 化 し て し ま っ た た め、性 を 特 定 で き な っ た 個 体 が、ヤ マ ト テ ン ナ ン シ ョ ウ で 4 個 体、ユ モ ト マ ム シ グ サ で 1 個 体 づ つ あ っ た。2020 年 の 個 体 数 を み て み る と、

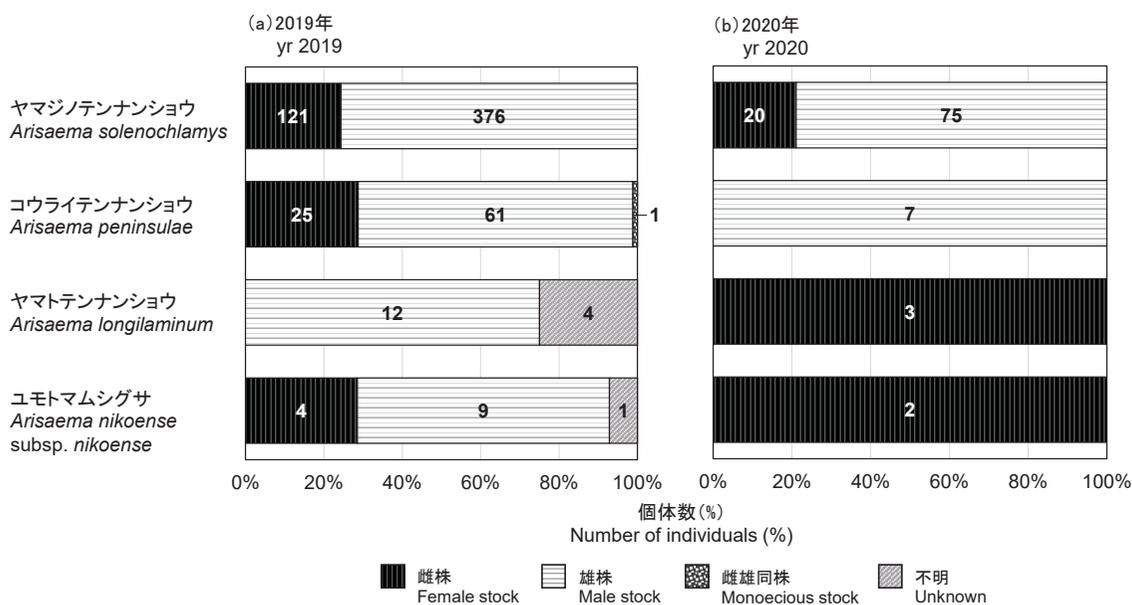


図 6. テンナンショウ属 4 種の雌株・雄株・雌雄同株の個体数。

Figure 6. The number of female, male, and monoecious individuals of four *Arisaema* species.

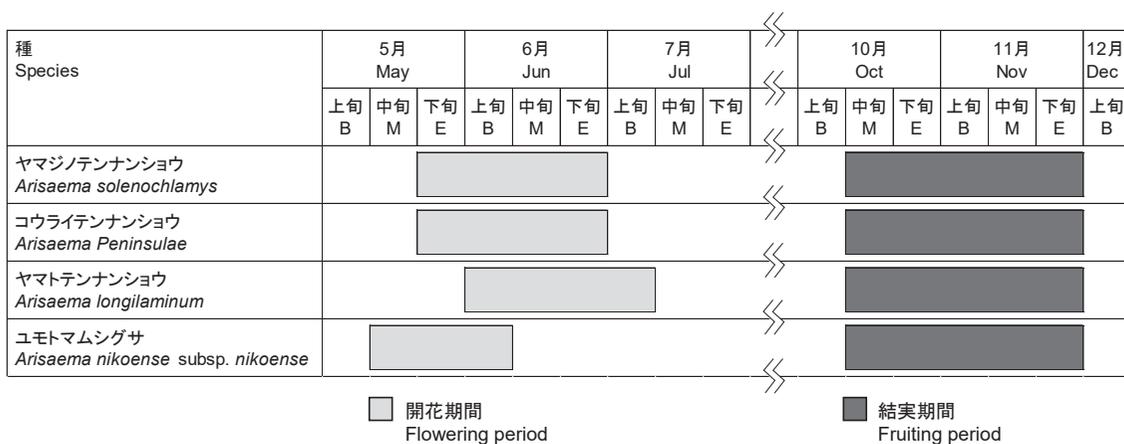


図 7. テンナンショウ属 4 種の開花・結実フェノロジー。

Figure 7. Flowering and fruiting phenology of four *Arisaema* species.

2019年とは傾向が異なり、雌株より雄株の方が多かった種はヤマジノテンナンショウのみであり、逆に雌株が雄株より多かった種はヤマトテンナンショウとユモトマムシグサ、雄株のみが出現した種はコウラ

イテンナンショウであった。

**開花期**

開花時期は、ユモトマムシグサが最も早く (5月中

旬～6月上旬)、次いでヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウ(5月下旬～6月下旬)、ヤマトテンナンショウ(6月上旬～7月上旬)の順であった(図7)。開花期間は、ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウが約40日間と長く、ユモトマムシグサが約30日間であった(図7)。1個体当たりの開花期間は、ヤマトテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマジノテン

ナンショウが約20日間、ユモトマムシグサが約12日間であった。これらの開花時期と開花期間は、いずれの種でも標高による顕著な違いは認められず、その違いはおおよそ5日未満であった。開花の開始時期が4種の中で最も早かったユモトマムシグサでは、ヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの開花と重ならない期間が10日間程度、ヤマトテンナンショウの開花と重ならない期間が20日間程度、

種 Species	雌花序 Female inflorescence	雄花序 Male inflorescence	果実序 Infructescence
ヤマジノテンナンショウ <i>Arisaema solenochlamys</i>			
コウライテンナンショウ <i>Arisaema peninsulae</i>			
ヤマトテンナンショウ <i>Arisaema longilaminum</i>			
ユモトマムシグサ <i>Arisaema nikoense</i> subsp. <i>nikoense</i>			

図8. テンナンショウ属4種の雌花序・雄花序・果実序。

Figure 8. Female and male inflorescences and infructescences of four *Arisaema* species.

表 1. テンナンショウ属 3 種の花序の形態的な特徴。値は平均値を示す。数字は各部位の計測箇所、ギリシャ文字は仏炎苞の筒部の計測位置を示す。詳細は図 2 に示す。アルファベットの違いは有意差があることを示す (Bonferroni 法による多重比較検定、 $p < 0.05$ )。

Table 1. Morphological characteristics of the inflorescences of three *Arisaema* species. Values represent means. Numerical characters and Greek letters indicate the measurement points of each floral part and the measurement positions on the cylindrical parts of the spathe, respectively; see Figure 2 for further details. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ , Bonferroni's multiple comparison test).

種 Species	性 Sex	n	付属体 Appendage		仏炎苞 Spathe		筒部 Cylindrical part				舷部 Blade	
			ζ-3 (mm)	ζ-4 (mm)	10 (mm)	11 (mm)	12 (mm)	ζ-18 (mm)	ζ-19 (mm)	22 (mm)	23 (mm)	
ヤマジ/テンナンショウ <i>Arisaema solenochlamys</i>	雌 Female	15	5.6 a (7.4, 3.7)	6.1 a (7.8, 4.2)	2.6 a	5.2 a	72.0 a (80, 50)	19.8 a (24.5, 14.0)	23.2 a (29.9, 15.8)	21.9 a (28.9, 15.7)	83.3 a (120, 50)	
	雄 Male	53	4.9 a (9.2, 2.6)	5.5 a (9.4, 3.0)	2.6 a (4.5, 1.3)	5.2 a (9.2, 2.6)	65.0 a (85, 45)	17.8 a (24.3, 11.6)	20.8 a (29.2, 15.1)	18.9 a (29.0, 11.4)	77.2 a (110, 56)	
コウライテンナンショウ <i>Arisaema peninsulae</i>	雌 Female	4	2.5 ab (2.8, 2.3)	2.7 ab (2.8, 2.7)	2.6 a	5.4 a	65.5 ab (72, 60)	13.1 b (15.4, 11.3)	17.2 a (21.0, 14.4)	23.5 a (27.0, 18.9)	75.3 ab (85, 65)	
	雄 Male	4	2.4 b (2.8, 2.1)	2.6 b (3.0, 2.4)	2.6 a (3.2, 2.2)	5.4 a (6.3, 4.2)	53.8 ab (60, 50)	13.2 b (15.4, 11.2)	17.0 a (19.7, 13.8)	19.0 a (22.0, 16.0)	68.8 ab (75, 60)	
ヤマトテンナンショウ <i>Arisaema longilaminum</i>	雌 Female	3	4.4 ab (8.4, 2.3)	4.7 ab (8.7, 2.6)	2.6 a	5.5 a	68.7 ab (90, 56)	20.0 ab (23.7, 17.6)	23.3 a (27.9, 20.1)	20.5 a (22.6, 17.4)	100.0 a	
	雄 Male	6	2.9 b (3.5, 2.2)	3.2 b (4.0, 2.4)	2.6 a (3.1, 2.1)	5.5 a (6.7, 4.8)	54.5 b (65, 48)	18.3 ab (20.6, 16.0)	19.8 a (22.0, 16.1)	15.9 a (18.3, 11.8)	120.0 b (140, 107)	



表 2. 続き  
Table 2. continued

種 Species	性 Sex	n	筒部 Cylindrical part																舷部 Blade							
			16	17	α-18	α-19	β-18	β-19	γ-18	γ-19	δ-18	δ-19	ε-18	ε-19	ζ-18	ζ-19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
ヤマジノテンナンショウ	雌	Female	3	16.5	19.7	18.1	18.3	16.5	18.2	15.2	16.5	14.8	16.1	14.4	16.7	17.3	21.2	3.3	7.1	9.4	73.3	14.8	17.5	-35.9	9.8	37.0
<i>Arisaema solenochlamys</i>	雄	Male	3	16.3	16.2	11.3	11.1	11.0	12.2	10.1	12.3	10.5	13.0	11.8	15.3	14.7	19.5	2.7	6.1	10.6	78.3	7.0	20.8	-38.4	6.4	35.4
コウライテンナンショウ	雌	Female	1	14.1	16.3	14.9	15.9	14.0	14.9	11.1	12.3	8.2	11.1	11.0	12.9	11.0	16.5	2.6	5.9	10.0	70.0	49.1	25.9	2.4	4.6	20.3
<i>Arisaema peninsulatae</i>	雄	Male	1	6.1	8.1	5.6	6.9	8.1	8.4	6.4	8.7	7.0	9.1	7.5	10.6	6.4	10.3	2.5	3.5	10.0	45.0	21.4	15.8	26.9	2.6	10.3
ヤマトテンナンショウ	雌	Female	2	21.8	22.7	18.5	18.2	16.2	17.4	15.2	15.7	14.3	15.4	14.0	16.8	13.0	19.0	4.1	6.2	11.7	110.0	58.7	24.0	-46.1	4.5	23.8
<i>Arisaema longilaminum</i>	雄	Male	2	16.5	18.0	10.8	11.3	10.2	11.0	9.7	11.2	10.4	12.0	12.6	13.0	13.3	16.1	3.3	6.2	10.7	75.0	29.5	14.8	-41.2	4.4	24.4
ユモトマムシグサ	雌	Female	1	24.9	10.6	11.2	11.5	13.6	13.7	13.2	14.6	13.7	14.7	19.2	21.2	22.4	26.0	3.8	8.7	12.3	78.8		25.8		13.8	36.5
<i>Arisaema nikoense</i> subsp. <i>nikoense</i>	雄	Male	1	15.6	17.2	13.1	12.8	14.0	13.9	14.5	13.8	14.6	14.9	16.5	18.0	22.5	25.5	4.7	9.2	11.7	67.4		27.6		12.6	37.3
	両性	Bisexual	1	16.0	18.7	9.6	9.8	11.3	11.4	12.5	12.8	12.9	13.9	17.1	17.7	16.7	23.7	3.4	7.3	7.8	73.3	45.0	10.4	-18.6	6.3	42.8

それぞれ認められた。コウライテンナンショウとヤマジノテンナンショウの開花時期はほぼ一緒に、かつ開花期間もほぼ重なっていたが、開花の開始時期は、コウライテンナンショウの方が早く、ヤマジノテンナンショウと開花が重ならない期間が5日間程度、認められた。また、開花の開始時期が4種の中で最も遅かったヤマトテンナンショウでは、ヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの開花のピークを過ぎた時期から開花が始まっており、開花期間の後半10日間程度は、その他3種と開花が重なっていなかった。

### 花序の形態的な特徴

図8に、調査期間中に撮影した花序(雌と雄)の写真を示す。野外で花序を採集・解体することなく、計測を行ったヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウの3種を比較してみると、一部の部位のサイズに有意な違いが認められた(表1; Bonferroni法による多重比較検定、 $p < 0.05$ )。具体的には、付属体の幅(図4; ζ-3、ζ-4)はコウライテンナンショウとヤマトテンナンショウの雄花序よりヤマジノテンナンショウの雌花序・雄花序の方が有意に大きかった。仏炎苞・筒部の長さ(図4; 12)はヤマトテンナンショウの雄花序よりヤマジノテンナンショウの雌花序・雄花序の方が有意に長く、筒部の幅(図4; ζ-18)はコウライテンナンショウの雌花序・雄花序よりヤマジノテンナンショウの雌花序・雄花序の方が有意に広がった。仏炎苞・舷部の長さ(図4; 23)はヤマジノテンナンショウの雌花序・雄花序よりヤマトテンナンショウの雌花序・雄花序の方が有意に長かった。一方で、雌・雄花序の仏炎苞への「昆虫の侵入のしやすさ」に関係する筒部上部・開口部の幅(図4; 10、11)と雄花序の仏炎苞からの「昆虫の脱出のしやすさ」に関係する筒部下部・開口部の幅(図4; 22)については、種間で有意な違いがみられなかった(表1; Bonferroni法による多重比較検定、 $p \geq 0.05$ )。また、これらの部位のサイズは、これら3種ともに、雌花序と雄花序の間で有意に異ならなかった(表1; Bonferroni法による多重比較検定、 $p \geq 0.05$ )。

野外で花序を採取し、研究室に持ち帰ったのち、花序を解体しながら計測したヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウ、ユモトマムシグサの4種を比較してみると、一部の

種 Species	雌花群 Female flowers	雄花群 Male flowers	両性花群 Bisexual flowers
ヤマジノテンナンショウ <i>Arisaema solenochlamys</i>			
コウライテンナンショウ <i>Arisaema peninsulae</i>			
ヤマトテンナンショウ <i>Arisaema longilaminum</i>			
ユモトマムシグサ <i>Arisaema nikoense</i> subsp. <i>nikoense</i>			

図9. テンナンショウ属4種の雄花群・雌花群・両性花群。

Figure 9. Female, male, and bisexual flowers of four *Arisaema* species.

部位のサイズが異なる傾向がみられた(表2)。具体的には、仏炎苞・筒部の長さ(図4;5~8)と幅(図4;  $\delta \sim \zeta$  -3・4)は、ヤマジノテンナンショウ、ヤマトテンナンショウ、ユモトマムシグサよりコウライテンナンショウの方で値が低く、いずれの種でも雄より雌の方で値が高くなる傾向がみられた。「昆虫の侵入のしやすさ」に関係する筒部上部・開口部の幅(図4;21)と筒部中部・開口部の幅(図4;20)は、ともにユモトマムシグサで広く、ヤマジノテンナンショウとヤマトテンナンショウで中程度、コウライテンナンショウで狭くなる傾向と、いずれの種でも雄より雌の方が広くなる傾向がみられた。また、「昆虫の脱出のしやすさ」に関係する雄花序の筒部下部・開口部の幅(図4;10,11)と長さ(図4;9)は、ともにヤマトテンナンショウで値が高く、ヤマジノテンナンショウで中程度、コウライテンナンショウで値が低くなる傾向がみられた。なお、ユモトマムシグサの筒部下部・開口部については、花序の萎れによって形状が変化してしまったため、計測ができなかった。

図9に、調査期間中に花序を採集・解体して取り出した花郡の写真を示す。花群の長さ(図4;1,2)と幅(図4;  $\alpha \sim \gamma$  -3・4)は、ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウよりユモトマムシグサの方で値が低く、いずれの種でも雄より雌の方で値が高くなる傾向がみられた。

### 花序で捕獲された昆虫

2019年には、キノコバエ科の一種 *Mycetophilidae* gen. sp. のタイプ1(図10a)、同科のタイプ2(図10b)、クロバネキノコバエ科の一種 *Sciaridae* gen. sp. (図10c) が花序で捕獲され、1個体ずつDNAバーコーディングによる種の同定を試みた。その結果、キノコバエ科の一種のタイプ1は塩基配列の一致度が98.95%でエクセキアセリアタ *Exechia seriata* と判定された。したがって、本研究ではキノコバエ科の一種のタイプ1をエクセキアセリアタと同種、あるいは極めて遺伝的に近い近縁種として特定した。同科のタイプ2とクロバネキノコバエ科の一種については、DNAの増幅に失敗したため、種の同定ができなかった。2020年には、同年にも捕獲されたキノコバエ科の一種のタイプ2を1個体のみ、DNAバーコーディングによる種の同定を試みたが、再びDNAの増幅に失敗した。

2019年、2020年の2年間で捕獲されたキノコバエ科とクロバネキノコバエ科の昆虫の個体数をみてみると、エクセキアセリアタが52個体と最も多く、次いでキノコバエ科の一種が4個体、クロバネキノコバエ科の一種が1個体であった(表3)。その他の昆虫の個体数をみてみると、ケバエ科の一種 *Bibionidae* gen. sp. が1個体、ガガンボ下目の一種 *Tipulomorpha* fam. gen. sp. が1個体、カスミカメムシ科の一種 *Miridae* gen. sp. が1個体、ヨコバイ科の一種 *Cicadellidae* gen. sp. が1個体、ハムシ科の一種 *Chrysomelidae* gen. sp. が2個体、コブハサミムシ *Anechura harmandi* が16個体であった(表3、図10d~i)。

ヤマジノテンナンショウの花序で捕獲された昆虫の個体数は、昆虫種や花序の性の違いによって有意な偏りが認められた(図11; Fisherの正確確率検定、 $p < 0.001$ )に対し、コウライテンナンショウとヤマトテンナンショウの2種については、このような有意な偏りは認められなかった(図11; Fisherの正確確率検定、 $p \geq 0.05$ )。

ヤマジノテンナンショウでは、雌花序、雄花序ともに、キノコバエ科の一種とクロバネキノコバエ科の一種は捕獲されなかったが、エクセキアセリアタ(計38個体)が最も多く捕獲され、次にコブハサミムシ(計13個体)が多く捕獲された。また、ガガンボ下目の一種とハムシ科の一種が雌花序で、ヨコバイ科の一種が雄花序で、それぞれ1個体ずつ捕獲された。コウライテンナンショウでは、エクセキアセリアタ(計12個体)が、雌花序、雄花序、両性花序の全てで捕獲され、雌花序のみでクロバネキノコバエ科の一種(1個体)が捕獲された。また、雌花序、雄花序ともに、コブハサミムシ(計3個体)が捕獲され、ハムシ科の一種が雌花序で、ケバエ科の一種が雄花序で、それぞれ1個体ずつ捕獲された。ヤマトテンナンショウでは、雌花序、雄花序ともに、エクセキアセリアタ(計2個体)とキノコバエ科の一種(計4個体)が捕獲され、カスミカメムシ科の一種(1個体)が雄花序で捕獲された。ユモトマムシグサの花序では、捕獲された昆虫はいなかった。

その他にも、22個体の昆虫が捕獲されたが、捕獲時にすでに腐敗が進んでおり、種の同定はできなかった。

(a) エクセキア セリアタ  
*Exechia seriata*



(b) キノコバエ科の一種  
Mycetophilidae gen. sp.



(c) クロバネキノコバエ科の一種  
Sciariidae gen. sp.



(d) ケバエ科の一種  
Bibionidae gen. sp.



(e) ガガンボ下目の一種  
Tipulomorpha fam. gen. sp.



(f) カスミカメムシ科の一種  
Miridae gen. sp.



(g) ヨコバイ科の一種  
Cicadellidae gen. sp.



(h) ハムシ科の一種  
Chrysomelidae gen. sp.



(i) コブハサミムシ  
*Anechura harmandi*



図 10. テンナンショウ属 4 種の雌花序・雄花序・両性花序で捕獲された昆虫。

Figure 10. Insects captured at female, male, and bisexual inflorescences of four *Arisaema* species.

## 捕獲された昆虫の体サイズと花序の開口部のサイズの比較

エクセキア セリアタ、キノコバエ科の一種、ケバエ科の一種を対象に、胸部の高さと幅を比較してみると、ケバエ科の一種（高さ:1.70mm、幅:1.18mm、 $n=1$ ）が最も値が高く、次いでエクセキア セリアタ（高さ:1.09mm、幅:0.83mm、 $n=10$ ）、キノコバエ科の一種（高さ:1.01mm、幅:0.83mm、 $n=3$ ）の順であった（表4）。ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウ、ユモトマムシグサの4種のうち、「昆虫の侵入のしやすさ」に関係する筒部上部・開口部の幅（図4;21）が最も大きかった種はユモトマムシグサ（雌花序:8.7mm、雄花序:9.2mm）、最も小さかった種はコウライテンナンショウ（雌花序:5.9mm、雄花序:3.5mm）であった（表2）。また、これらの幅を、エクセキア セリアタ、キノコバエ科の一種、ケバエ科の一種の胸部サイズは大きく下回っていた。同様に、「昆虫の侵入のしやすさ」に関係する筒部中部・開口部の幅（図4;20）が最も大きかった種はヤマトテンナンショウ（雌花序:4.1mm）とユモトマムシグサ（雄花序:4.7mm）、最も小さかった種はコウライテンナンショウ（雌花序:2.6mm、雄花序:2.5mm）であり、これらの幅を、エクセキア セリアタ、キノコバエ科の一種、ケバエ科の一種の胸部サイズは下回っていた。したがって、これら3種の昆虫は、いずれも筒部上部・中部の開口部から侵入できる体サイズを有していた。

「昆虫の脱出のしやすさ」に関係する雄花序の筒部下部・開口部の幅（図4;10、11）を、ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウの3種間で比較してみると、野外の計測（表1）ではほぼ違いがみられなかった（10:2.6mm、11:5.2~5.4mm）のに対し、採集した花序の計測（表2）では、最も大きかった種がヤマトテンナンショウ（10:1.5mm、11:4.2mm）、次いでヤマジノテンナンショウ（10:1.2mm、11:3.7mm）、コウライテンナンショウ（10:1.0mm、11:2.5mm）の順であった。すなわち、野外の計測値では、これらの幅を、エクセキア セリアタ、キノコバエ科の一種、ケバエ科の一種の胸部サイズが下回っていたのに対し、採集した花序の計測値ではエクセキア セリアタとキノコバエ科の一種は下回っていたが、ケバエ科の一種については上回っていた。「昆虫の脱出のしやすさ」に関

係する雄花序の筒部下部・開口部の長さ（図4;9）を比較してみると、ヤマトテンナンショウ（3.4mm）で最も長く、次いでヤマジノテンナンショウ（3.3mm）、コウライテンナンショウ（1.3mm）の順であった。したがって、エクセキア セリアタとキノコバエ科の一種は、いずれも筒部下部の開口部から脱出できる体サイズを有していたが、ケバエ科の一種については、3種ともに、サイズが小さい雄花序では脱出できない体サイズを有していた。

## エクセキア セリアタの雌花序への訪問が結実に及ぼす影響

捕獲された個体数が最も多かったエクセキア セリアタを対象に、エクセキア セリアタが捕獲された雌花序と捕獲されなかった雌花序の間で、結実まで至った個体と至らなかった個体の数を比較してみると、2019年には、コウライテンナンショウで、エクセキア セリアタが捕獲されなかった個体より捕獲された個体の方が結実に至った個体の数が有意に多く（図12; Fisherの正確確率検定、 $p < 0.05$ ）、ヤマジノテンナンショウでも同様の傾向が認められた（Fisherの正確確率検定、 $p < 0.06$ ）。2020年については、有意な違いが認められなかった（Fisherの正確確率検定、 $p \geq 0.05$ ）。

## 結実期

4種ともに、結実時期は10月中旬~11月下旬、結実期間は約50日間であった（図7）。1個体当たりの結実期間は、ヤマトテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマジノテンナンショウが約30日間、ユモトマムシグサが約25日間であった。これらの結実時期と結実期間には、いずれの種でも標高による顕著な違いが認められず、その違いはおおよそ5日未満であった。

## 果実序と果実の形態的な特徴

図8に、調査期間中に撮影した果実序（成熟期）の写真を示す。果実序のサイズ（長さ、幅、厚さ）を、ヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの2種間で比較してみると、有意な違いは認められなかった（表5;t検定、 $p \geq 0.05$ ）。計測はできなかったが、野外で果実序を直接観察したところ、ユモトマムシグサの果実序のサイズはその他の3種よりも小さい傾向がみられた。

表3. テンナンショウ属4種の花序を訪れた時に捕獲された昆虫。  
Table 3. Insects captured while visiting the inflorescences of four *Arisaema* species.

種 Species	ヤマジノテンナンショウ <i>Arisaema solenochlamys</i>		コウライテンナンショウ <i>Arisaema peninsulae</i>		ヤマトテンナンショウ <i>Arisaema longilaminum</i>		ユモトマムシガサ <i>Arisaema nikoense</i> subsp. <i>nikoense</i>	
	2019年 yr 2019	2020年 yr 2020	2019年 yr 2019	2020年 yr 2020	2019年 yr 2019	2020年 yr 2020	2019年 yr 2019	2020年 yr 2020
エクセキア セリアタ <i>Exechia seriata</i>	28	10	12		1	1		
キノバエ科の一種					1	3		
Mycetophilidae gen. sp.								
クロハネキノコバエ科の一種			1					
Sciaridae gen. sp.								
ケバエ科の一種			1					
Bibionidae gen. sp.								
ガガンボ下目の一種								
Tipulomorpha fam. gen. sp.		1						
カスミカメムシ科の一種							1	
Miridae gen. sp.								
ヨコバイ科の一種		1						
Cicadellidae gen. sp.								
ハムシ科の一種	1		1					
Chrysomelidae gen. sp.								
コブハサミムシ <i>Anechura harmandi</i>	13		3					

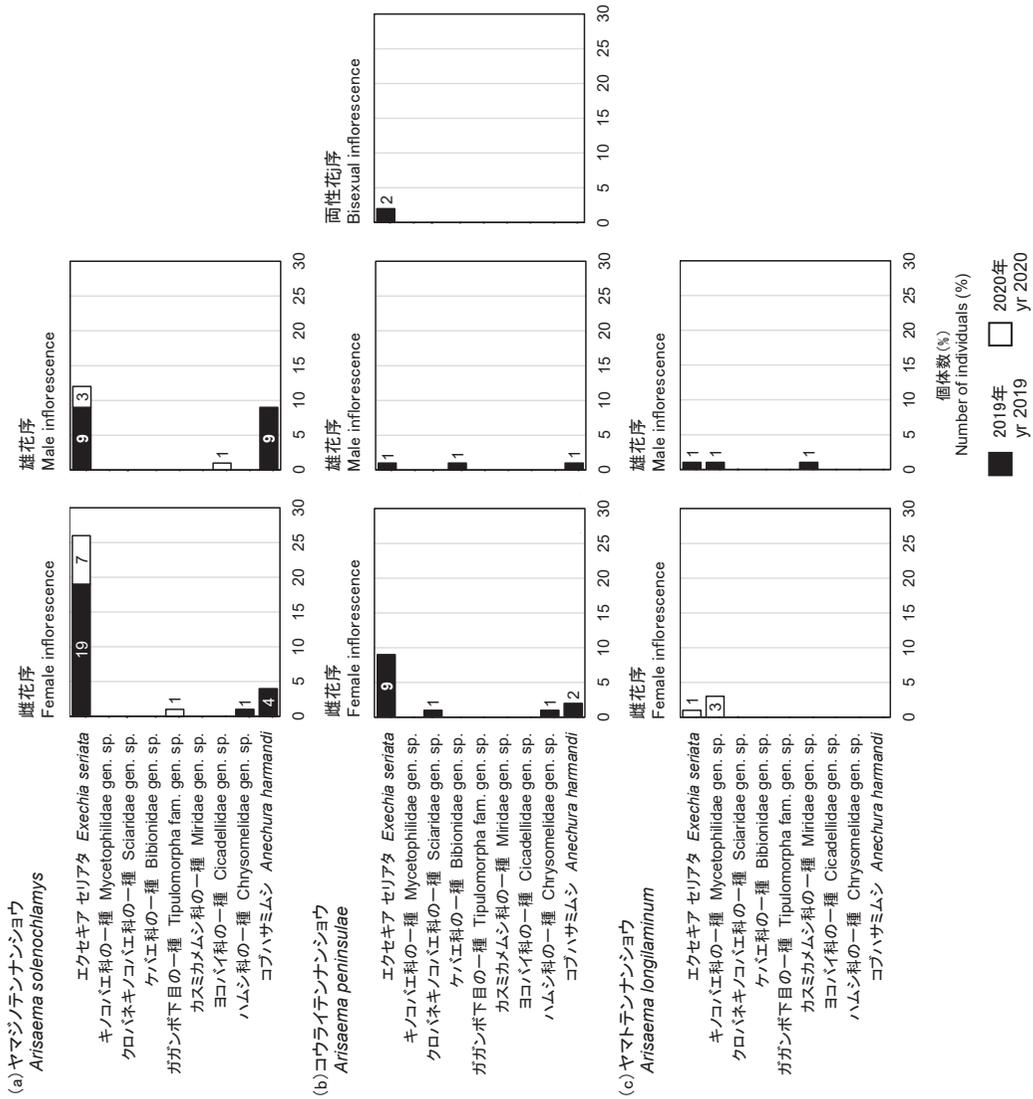


図 11. テンナンシヨウ属 4 種の雌花序・雄花序・両性花序に訪れた時に捕獲された昆虫の個体数。  
 Figure 11. The number of insects captured while visiting female, male, and bisexual inflorescences of four *Arisaema* species.

表 4. テンナンショウ属 3 種の花序で捕獲された昆虫の胸部サイズ。

Table 4. Chest size of insects captured from the inflorescences of three *Arisaema* species.

種 Species	n	胸部 Chest	
		高さ Height (mm)	幅 Width (mm)
エクセキア セリアタ <i>Exechia seriata</i>	10	1.09 (1.21, 0.73)	0.83 (0.91, 0.73)
キノコバエ科の一種 Mycetophilidae gen. sp.	3	1.01 (1.07, 0.97)	0.83 (0.90, 0.73)
ケバエ科の一種 Bibionidae gen. sp.	1	1.70	1.18

表 5. テンナンショウ属 2 種の果実序の形態的な特徴。計測項目は、長さ (L)、幅 (W)、厚さ (T) である。数字は各部位の計測箇所を示す。詳細は図 2 に示す。括弧の外側の値は平均値、括弧内の左側は最大値、右側は最小値を示す。n はサンプル数、ns は有意差なし (t 検定、 $p \leq 0.05$ ) を示す。

Table 5. Morphological characteristics of the infructescences of two *Arisaema* species. Measurements are provided for length (L), width (W), and thickness (T). Numerical characters indicate the measurement points of each fruit part; see Figure 2 for further details. Values outside, to the left, and to the right of parentheses represent the mean, maximum, and minimum, respectively, and n and ns represent the sample size and non-significance (t-test ;  $p \leq 0.05$ ), respectively.

種 Species	n	長さ L 32 (cm)	幅 W 33 (cm)	厚さ T 34 (cm)
ヤマジノテンナンショウ <i>Arisaema solenochlamys</i>	19	6.7 (11.0, 5.0)	4.3 (7.0, 2.8)	3.8 (7.0, 2.7)
コウライテンナンショウ <i>Arisaema peninsulae</i>	13	6.8 (10.5, 3.5)	4.7 (7.5, 2.8)	4.1 (5.8, 2.4)
t検定 t-test		ns	ns	ns

果実と種子のサイズや重さをヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ユモトマムシグサの 3 種で比較してみると、ユモトマムシグサはヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウと比べ、果実 1 個の湿重量、1 果実当たりの種子数、1 果

実当たりの合計種子の湿重量の値が有意に低く、含水率が有意に高かった (表 6 ; Tukey の HSD 検定、 $p < 0.05$ )。果肉の湿重量はコウライテンナンショウよりヤマジノテンナンショウの方が有意に重く、果肉の含水率はヤマジノテンナンショウとコウライテン

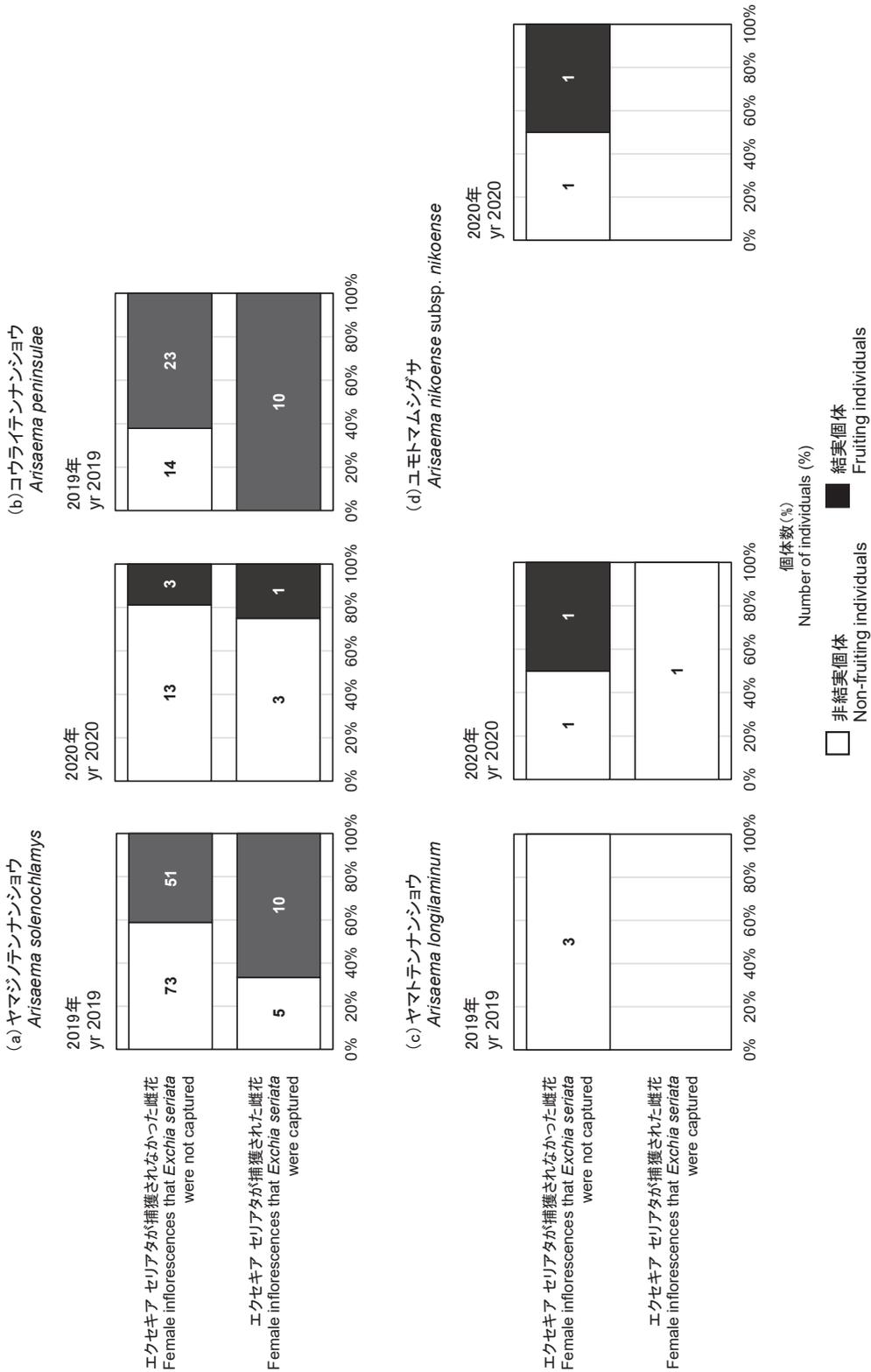


表 6. テンナンシヨウ属 4 種の果実・種子・果肉の形態的特徴。計測項目は、湿重量 (FW)、乾重量 (DW)、含水率 (MC)、長さ (L)、幅 (W)、厚さ (T)、体積 (V)、1 果実当たりの種子数 (No. seeds) である。数字は各部位の計測箇所を示す。詳細は図 2 に示す。括弧の外側の値は 30 サンプルの平均値、括弧内の左側は最大値、右側は最小値を示す。異なるアルファベットには有意差があることを示す (Tukey の HSD 検定、 $p < 0.05$ )。果実食の哺乳類・鳥類に対する果実の魅力度は、果実食者が果実を採食する際に得られる果肉の量) をコスト (果実食者が運ぶ種子の量) で割ったコスト・ベネフィット比として定義される。

Table 6. Morphological characteristics of the fruits, seeds, and pulp of four *Arisaema* species. Measurements are provided for fresh weight (FW), dry weight (DW), moisture content (MC), length (L), width (W), thickness (T), volume (V), and the number of seeds within a fruit (No. seeds). Numerical characters indicate the measurement points of each fruit part; see Figure 2 for further details. Values outside, to the left, and to the right of parentheses represent the mean, maximum, and minimum of 30 samples, respectively. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ; Tukey's HSD test). Fruit attractiveness to frugivorous mammals and birds is defined as a ratio between the benefit (the amount of pulp that is obtained by consuming the fruit) and the cost (the amount of seeds that the frugivore must carry)

種 Species	果実色 Fruit color	種子 Seed											
		FW (g)	DW (g)	MC (%)	L (mm)	W (mm)	T (mm)	V (mm <sup>3</sup> )	No. seeds	FW (g)	DW (g)	MC (%)	V (mm <sup>3</sup> )
ヤマジノテンナンシヨウ <i>Arisaema solenochlamys</i>	赤色 Red	0.183 a (0.267, 0.066)	0.065 a (0.105, 0.014)	0.63 a (0.97, 0.45)	7.09 a (8.18, 5.21)	6.99 a (9.44, 4.53)	5.69 a (7.78, 4.10)	152.46 a (250.8, 64.4)	3.07 a (5.1)	0.065 a (0.124, 0.008)	0.040 a (0.073, 0.005)	0.39 a (0.52, 0.36)	44.2 a (83.5, 6.0)
コウライテンナンシヨウ <i>Arisaema peninsulae</i>	赤色 Red	0.182 a (0.338, 0.074)	0.073 a (0.137, 0.028)	0.60 a (0.64, 0.57)	6.34 b (7.32, 5.15)	7.09 a (9.73, 4.50)	152.73 a (290.4, 65.4)	3.23 a (6.1)	0.083 a (0.144, 0.029)	0.054 b (0.089, 0.019)	0.35 b (0.40, 0.23)	55.6 a (100.8, 20.2)	
ユネトマムシノオ <i>Arisaema nikoense</i> subsp. <i>nikoense</i>	赤色 Red	0.138 b (0.222, 0.085)	0.029 b (0.071, 0.001)	0.80 b (0.99, 0.57)	6.48 b (7.35, 5.51)	6.03 b (7.59, 4.45)	105.32 b (201.7, 55.9)	2.00 b (4.1)	0.034 b (0.100, 0.0003)	0.021 c (0.046, 0.0002)	0.39 a (0.55, 0.34)	22.5 b (60.8, 0.2)	

表 6. 続き

Table 6. continued

種 Species	種子 Seed				果肉 Pulp				果実の魅力度 Fruit attractiveness			
	1個 Single	長さ L (mm)	幅 W (mm)	厚さ T (mm)	体積 V (mm <sup>3</sup> )	湿重量 FW (g)	乾重量 DW (g)	含水率 MC	体積 V (mm <sup>3</sup> )	果肉湿重量/合計種子湿重量 Pulp FW / Total seed FW		
ヤマジノテンナンショウ <i>Arisaema solenochlamys</i>	3.20 a (3.60, 2.34)	3.17 a (3.68, 2.52)	2.70 ab (3.46, 1.85)	37	14.6 a (20.7, 6.0)	0.118 a (0.159, 0.056)	0.025 a (0.057, 0.005)	0.79 a (0.96, 0.51)	108.29 a (186.9, 50.6)			2.27 a (8.65, 1.09)
コウライテンナンショウ <i>Arisaema peninsulae</i>	3.20 a (3.74, 2.39)	3.52 b (3.92, 2.67)	3.02 a (3.75, 2.33)		18.0 b (27.2, 7.8)	0.097 b (0.151, 0.043)	0.019 a (0.057, 0.005)	0.81 a (0.96, 0.58)	97.16 a (208.4, 40.1)			1.29 a (3.25, 0.89)
ユモトマムシグサ <i>Arisaema nikoense</i> subsp. <i>nikoense</i>	2.90 b (3.37, 1.96)	2.96 a (3.86, 0.95)	2.43 b (3.77, 0.20)		12.3 a (24.1, 0.2)	0.110 ab (0.194, 0.028)	0.012 b (0.029, 0.001)	0.88 b (0.99, 0.67)	87.32 a (182.1, 29.5)			17.75 a (307.00, 0.28)

ナンショウよりユモトマムシグサの方が有意に高かった (Tukey の HSD 検定,  $p < 0.05$ )。果実の魅力度 (果肉湿重量/合計種子湿重量) については、3 種間で有意な違いが認められなかった (Tukey の HSD 検定,  $p \geq 0.05$ )。

#### 果実序に訪れた哺乳類と鳥類

2019 年、2020 年の 2 年間で撮影された哺乳類は、ホンシュウジカ *Cervus nippon centraris* (21 個体) が最も多く、次いでアカネズミ (18 個体)、ニホンイノシシ *Sus scrofa leucomystax* (8 個体)、ニホンカモシカ *Capricornis crispus* (3 個体)、ニホンツキノワグマ *U. thibetanus japonicus* (2 個体)、ホンドテン *Martes melampus melampus* (2 個体) の順であった (図 13a ~ f、表 7)。鳥類は、ヤマドリ (2 個体) とモズ *Lanius Bucephalus* (1 個体) であった (図 13-g, h、表 7)。そのうち、果実の採食行動が確認された種は、アカネズミ (1 個体) とヤマドリ (1 個体) の 2 種であった。アカネズミがコウライテンナンショウの果実序まで登って果実の中の種子を採食する行動と、ヤマドリがヤマジノテンナンショウの果実序の横を通過する際に果実をついばみ、果実を丸呑みする行動が確認された。

#### 考察

##### 浅間山山麓におけるテンナンショウ属の分布

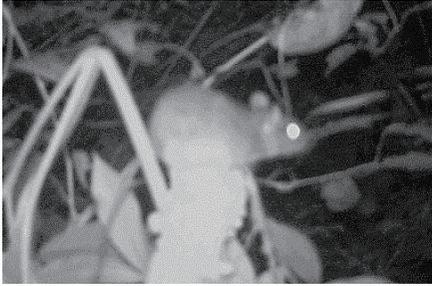
日本に分布するテンナンショウ属のうち、オオマムシグサ *A. takedae*、コウライテンナンショウ、ヤマザトマムシグサ *A. galeiforme*、ヤマジノテンナンショウ、ヤマトテンナンショウ、ユモトマムシグサの 6 種が、これまでに軽井沢町で分布が確認されている種である (邑田ほか 2018)。そのうち、本研究で分布が確認された種は、ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウ、ユモトマムシグサの 4 種であった。残り 2 種の主な生育地を調べてみると、オオマムシグサは明るく湿った草原を好むとされており (邑田ほか 2018)、ヤマザトマムシグサは林床にみられるが、軽井沢町内では、本研究の調査トランセクトから東に 4km 以上離れた旧軽井沢や碓氷峠に自生するとされている (邑田 1995)。このことから、これら 2 種の分布が確認できなかった主な理由としては、調査トランセクト内に生育に適した環境が含まれなかったことや、適した環境が含まれていたとしても分布域と重ならな

表 7. テンナンシヨウ属 4 種の結実個体に訪れ撮影された哺乳類と鳥類の行動と個体数。  
 Table 7. The behavior and number of mammals and bird species photographed visiting fruiting individuals of four *Arisaema* species.

綱 Class	種名 Species	行動 Behavior	ヤマジノテンナンシヨウ <i>Arisaema solenochlamys</i>	コウライテンナンシヨウ <i>Arisaema peninsulae</i>	
			2019年 yr 2019	2020年 yr 2020	
哺乳 Mammal	アカネズミ <i>Apodemus speciosus</i>	果実採食 Feeding fruit	1	2020年 yr 2020	
		通過 Passed	3	2019年 yr 2019	
	ホンシュウジカ <i>Cervus nippon centralis</i>	通過 Passed	5	12	
	ニホンイノシシ <i>Sus scrofa leucomystax</i>	通過 Passed	1	2	
	ニホンカモシカ <i>Capricornis crispus</i>	通過 Passed	2	1	
	ニホンキノログマ <i>Ursus thibetanus japonicus</i>	通過 Passed		2	
	ホンドテン <i>Martes melampus melampus</i>	通過 Passed		2	
	鳥 Bird	ヤマドリ <i>Syrnaticus soemmerringii</i>	果実採食 Feeding fruit	1	
			通過 Passed	1	
		モズ <i>Lanius bucephalus</i>	通過 Passed		1
		通過 Passed		1	

(a) アカネズミ

*Apodemus speciosus*



(b) ホンシュウジカ

*Cervus nippon centraris*



(c) ニホンイノシシ

*Sus scrofa leucomystax*



(d) ニホンカモシカ

*Capricornis crispus*



(e) ニホンツキノワグマ

*Ursus thibetanus japonicus*



(f) ホンドテン

*Martes melampus melampus*



(g) ヤマドリ

*Syrnaticus soemmerringii*



(h) モズ

*Lanius bucephalus*



図 13. テンナンショウ属 4 種の結実個体に訪れ撮影された哺乳類と鳥類。

Figure 13. Mammals and birds photographed visiting fruiting individuals of four *Arisaema* species.

かったことが考えられる。また、本研究では、ユモトマムシグサの分布は「カラマツ植林およびミズナラ-ダケカンバ林」の高標高域に偏っていた。一般的に、ユモトマムシグサはブナ林帯から亜高山帯にかけての林床に分布する(芹沢 1986; 邑田ほか 2018)。これまでの報告と標高分布は一致していたが、植生については異なっていた。

テンナンショウ属の性表現は、無性株、雄株、雌株、稀に雌雄同株の4つからなり、そのサイズは雌株が最も大きく、雄株、無性株の順で小さくなるのが一般的である(邑田ほか 2018)。無性株のサイズが小さい理由は繁殖個体に達していない若い個体だからであるが、雌株と雄株のサイズの違いは、個体の生育年数や栄養状態に関係しており、栄養状態が良くなり、十分に発育できると、雄株から雌株へと性の転換が起こる(邑田 1986)。性比は雄株に偏っており(丸井ほか 2004; 小林ほか 2010)、ウラシマソウ *A. urashima* では、性比(雄株/雌株)が3~5程度であること、普通葉が11~12枚になると無性株から雄株へ、13~14枚になると雄株から雌株へ、と性転換が起こることが知られている(Takasu 1987)。これらのことから、個体数が多く、雌株の割合が高いほど、その種にとって、そのエリアが生育適地であると考えられる。本研究でヤマジノテンナンショウは個体数が最も多く、雌株の割合は20%を上回っていたことから、このエリアは生育適地であると考えられる。その他の3種については、2019年と2020年のいずれかの年で雌株の割合が20%を上回っていたものの、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウ、ユモトマムシグサの順で個体数が減少していったことから、このエリアに占める生育適地の割合がヤマジノテンナンショウよりも小さかったことが推測される。

### 開花フェノロジーと花序の形態的な特徴から探る花粉媒介者の特徴

4種の開花時期をこれまでの報告(小林 2017; 邑田ほか 2018)と比較してみると、いずれの種でも、開花の開始時期が1週間程度、遅れていたのに対し、開花の終了時期はほぼ一致していた。開花の開始時期が遅れていたのは、調査地の標高が高く、冷涼な気候であったためだと考えられる。また、開花時期・期間はヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの間でほぼ一致し、これらの2種と大半は重

なりつつも、ユモトマムシグサが前に10日程度、ヤマトテンナンショウが後ろに10日程度ずれる傾向は、これまでの報告と一致していた。しかし、ユモトマムシグサとヤマトテンナンショウの開花時期・期間は、これまでの報告では完全に重なっていなかったのに対し、本研究では10日程度の重なりがみられた。以上の結果から、ヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの開花時期は同調的であったものの、ヤマトテンナンショウとユモトマムシグサの開花時期はほぼ非同調的であること、ヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの2種とヤマトテンナンショウとの同調性、あるいはユモトマムシグサとの同調性については、ともに中間程度の重なりを持っていたことが明らかになった。

仏炎苞・筒部への「昆虫の侵入のしやすさ」に係る開口部(侵入口)の幅は、種によって異なる傾向がみられた。また、いずれの種でも、この幅が雄より雌の方で広がる傾向がみられたが、これは雄株と雌株のサイズの違い(丸井ほか 2004)が反映された結果だと考えられる。一方で、雄花序からの「昆虫の脱出のしやすさ」に係る開口部(脱出口)のサイズについては、その幅が広く、長さが短い方が仏炎苞・筒部から脱出がしやすいと考えることができる。このサイズも種によって異なる傾向がみられたが、ヤマトテンナンショウでは開口部の幅が広く、脱出しやすいものの、その長さは長く、脱出しにくいのに対し、コウライテンナンショウでは開口部の幅が狭く、脱出しにくいものの、その長さは短く、脱出しやすいため、これらの影響は相殺されることになり、結局、脱出のしやすさは種によって大きく異なるのではないかと考えられる。また、これらの侵入口と脱出口のサイズは、捕獲されたキノコバエ科とケバエ科の昆虫3種の胸部サイズを上回っていたことから、これらの3種は仏炎苞の開口部から侵入および脱出ができる体サイズを有していることが明らかになった。これは、同科の昆虫のわずかな体サイズの違いが、その昆虫の侵入や脱出を許すか否かに大きな影響を与え、花粉媒介者を選択するような形態的な違いを花序は進化させてこなかったことを示唆しているであろう。この結果は、昆虫の誘引にとって匂いが重要だとされる先行研究(Vogel and Martens 2000; Kakishima et al. 2019)と矛盾はないといえる。

日本・北米・ネパールに分布するテンナンショウ

属の主な花粉媒介者はキノコバエ科とクロバネキノコバエ科の昆虫であり (Sasakawa 1993 ; Vogel and Martens 2000 ; Nishizawa et al. 2005 ; Barriault et al. 2009 ; Tanaka et al. 2013 ; Kakishima and Okuyama 2018 ; Kakishima et al. 2020)、テンナンショウ属のピットフォールトラップ方式の花粉受粉システムに最も適した昆虫であると指摘されている (Vogel and Martens 2000 ; Nishizawa et al. 2005)。本研究でも、同じ2科に属する3種の昆虫が、ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ヤマトテンナンショウの雌・雄花序に訪問していることが明らかにされた。特に、キノコバエ科のエクセキアセリアタが主要な訪問者であることを突き止められたことは大きな成果である。エクセキアセリアタ *Exechia seriata* (Meigen 1830) は欧州に広く分布することが知られているが、北海道でも観察例がある (Global Biodiversity Information Facility 「Free and open access to biodiversity data」 <https://www.gbif.org/species/1612631> 最終閲覧日 2021年1月14日)。また、エクセキアセリアタによるヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの雌花序への訪問が結実を促進させていたことから、この2種にとってエクセキアセリアタが重要な花粉媒介者であることが示唆された。

先行研究をみても、ホロテンナンショウ *A. cucullatum* を対象とした研究では、テンナンショウ属の多くの種群で、異なる昆虫群集の使い分けによる「送粉者隔離」が、同所的に分布するキシダママシグサ *A. kishidae* とムロウテンナンショウ *A. yamatense subsp. yamatense* との生殖隔離を成立させる上で重要であることを報告している (Kakishima et al. 2020)。ユキモチソウ *A. sikokianum* とアオテンナンショウ *A. tosaense* を対象とした研究では、開花時期がずれることで成立する「季節的隔離」と「送粉者隔離」が、この2種の生殖隔離を実現させ、共存を可能にしているだろうと指摘している (Matsumoto et al. 2019)。さらに、Matsumoto et al. (2019) によれば、テンナンショウ属のある種群は、標高分布と開花時期に違いを生じさせることによって、異なるキノコバエ科の昆虫を誘引し、選択的な受粉による強固な生殖隔離を実現している可能性があるという。この報告では、標高分布の違いによる「地理的隔離」も生殖隔離に影響を及ぼすことと、生殖隔離に対する寄与は「地理的

隔離」「季節的隔離」よりも「送粉者隔離」の方が大きかったことが明らかにされている。

本研究の結果は先行研究とは異なり、ヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの2種については、ともに同種の昆虫を利用しており、かつ標高分布の重なりも大きく、開花時期も同調的であった。これらの結果は「送粉者隔離」「地理的隔離」「季節的隔離」の3つが成立していない可能性が高いことを意味しており、どのように生殖隔離が実現できているのか、謎が残された。その理由について、3つの可能性が考えられる。1つ目は、形態的な特徴からエクセキアセリアタに分類した同定が間違っており、他の種が含まれているかもしれない。2つ目には、すでに種分化が確立しており、他の種の花粉が運ばれてきても、受粉が達成できず、交雑が起こらない可能性が挙げられる。3つ目に、花序が放出する匂いを使った昆虫のコントロールに関する新たな仮説を提示したい。調査中に、花序が放つ匂いがそれぞれの種で異なっていることに気がついた。テンナンショウ属のある種群では、昆虫の誘引に花の匂い (短鎖脂肪酸アルデヒドとアルコールなどの揮発性化合物) が重要な役割を担っている (Vogel and Martens 2000 ; Kakishima et al. 2019)。多くの植物にとって重要な花粉媒介者とされているマルハナバチ類は、同じ種類の花を連続して訪問する行動 (定花性) を持つ (Heinrich 1976, 1979 ; 石井 2006) が、花の色や形、匂いの違いがみられる場合に、定花性がより顕著になることが知られている (Gegear and Lavery 2001, 2005)。このような定花性をエクセキアセリアタが持つのであれば、同種内の「送粉者隔離」が成立するであろう。匂いで昆虫をコントロールし、同種の昆虫でも同種の雄・雌花序間を移動させることができる「匂いによる送粉者の選択的な誘引戦略」を進化させてきたのかもしれない。

一方で、コウライテンナンショウとヤマトテンナンショウでは、ともにエクセキアセリアタが観察されつつも、その個体数は少なく、その他にもクロバネキノコバエ科の一種がコウライテンナンショウのみで、キノコバエ科の一種がヤマトテンナンショウのみで、それぞれ観察された。この2種は、標高分布の重なりが中程度で、開花時期の同調性も中間程度の重なりをみせていた。また、ヤマトテンナンショウと訪れる昆虫を特定できなかったユモトママシグサの2種は、標高分布の重なりが小さく、開花時期も

非同調的であった。ユモトマムシグサとコウライテンナンショウの2種は、標高分布の重なりが最も小さく、開花時期の同調性については中間程度の重なりをみせていた。したがって、これらの組み合わせの2種間については、「送粉者隔離」「季節的隔離」「地理的隔離」のうち、いずれかが成立し、生殖隔離が実現できている可能性も残された。

個体数は少なかったが、双翅目のガガンボ下目とケバエ科の昆虫が、ヤマジノテンナンショウの雌花序とコウライテンナンショウの雄花序で観察された。ウラシマソウを対象にした研究では、双翅目の昆虫も花粉媒介者である可能性が指摘されている (Tanaka et al. 2013)。また、カントウマムシグサ *A. serratum* を対象に長野県松本市で行われた研究では、キノコバエ科とクロバネキノコバエ科の他に、ノミバエ科 Phoridae、タマバエ科 Cecidomyiidae、ユスリカ科 Chironomidae、ヌカカ科 Ceratopogonidae、ハヤトビバエ科 Sphaeroceridae、カメムシ科 Hemiptera も確認されている (Nishizawa et al. 2005)。本研究では、カスミカメムシ科、ヨコバイ科、ハムシ科、コブハサミムシも花序の中で観察されており、その中にはコブハサミムシのような捕食者も含まれていた。このことは放花昆虫相が多様であり、敵対関係などの複雑な生物間相互作用が花序をめぐって繰り広げられている可能性がみえてきた。今後のさらなる究明が必要であろう。

### 結実フェノロジーと果実序の形態的な特徴から探る種子散布者の特徴

4種の結実時期をこれまでの報告 (小林 2017; 邑田ほか 2018) と比較してみると、いずれの種でも、結実の開始時期は1週間程度、遅れていたのに対し、結実の終了時期はほぼ一致していた。結実の開始時期が遅れていたのは、開花と同様、調査地の標高が高く、冷涼な気候であったためだと考えられる。また、結実時期・期間も4種間でほぼ一致しており、同調的であった。

果実序のサイズを比較してみると、ヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウの2種間では異なっていなかったが、ユモトマムシグサはその他の3種より小さい傾向がみられた。また、果実のサイズや重さを比較してみると、ヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウよりユモトマムシグサの方が、果実・種子のサイズは小さく、果肉の水分は多かつ

た。したがって、ユモトマムシグサの果実序と果実は、その他の3種と異なる形態的な特徴を有していたが、果実の魅力度については、種による違いが認められなかった。これらの結果は、果実序や果実に形態的な違いを発達させて、種子散布者を選択するような進化が発達してこなかったことを示唆している。鳥類が果実を丸呑みすることができるかどうかを左右する果実の幅の最大値と最小値を、ヤマジノテンナンショウ (最大値: 9.44、最小値: 4.53)、コウライテンナンショウ (最大値: 9.73、最小値: 4.50)、ユモトマムシグサ (最大値: 7.59、最小値: 4.45) の3種で比較してみると、いずれもその差は2倍程度であった。それに対して、種子散布者として知られる代表的な鳥類のくちばしの幅は、ヒヨドリで 13.3mm、シロハラで 12.1mm、メジロ *Zosterops japonicus* で 6.1mm である (Noma and Yumoto 1997)。これらの比較から、ヒヨドリとシロハラはいずれのサイズの果実も丸呑みできるが、メジロは小型の果実しか丸呑みできないことが推測される。したがって、テンナンショウ属はさまざまなサイズの果実を生産することで、多様な鳥類を種子散布者として利用できるよう、果実の形態を進化させてきたのかもしれない。一方で、スポンジ状に膨らんだ軸の周りに果実が集合した形状をしている果実序は、大型の哺乳類にとっても魅力的なサイズであり、地面から果実序までの高さも発見されやすく、採食しやすい高さではないだろうか。このような果実序の形態的な特徴やディスプレイの方法は、大型の哺乳類へのアピールかもしれない。

Kobayashi et al. (2017) は、テンナンショウ属の12種 (夏季に果実を成熟させるハリマムシグサ *A. minus*、ミミガタテンナンショウ *A. limbatum*、セツピコテンナンショウ *A. seppikoense*、タカハシテンナンショウ *A. nambae*、ヒガンマムシグサ *A. aequinoctiale*、ウワジマテンナンショウ *A. undulatifolium* subsp. *uwajimense*、秋から冬季にかけて果実を成熟させるムサシアブミ *A. ringens*、ホソバテンナンショウ *A. angustatum*、キシダマムシグサ、アオオニテンナンショウ *A. peninsulae* var. *masadanum*、ムロウテンナンショウ、ナンゴクウラシマソウ *A. thunbergii* subsp. *Thunbergii*) を対象に果実を利用する鳥類・哺乳類を調査し、夏季成熟種ではヒヨドリ、秋～冬季成熟種ではシロハラ、ヤマドリ、ヒヨドリが果実を採食していたことを

報告している。ミミガタテンナンシヨウとカントウマムシグサを対象にした研究では、ヒヨドリ、ルリビタキ、シロハラ、ヤマドリが主な果実食鳥類であり、アカネズミによる果実の採食も確認されたとしている (Suzuki and Maeda 2014)。その他にも、キジ (Kobayashi et al. 2017)、ジョウビタキ (矢原 1988)、ソウシチヨウ *Leiothrix lutea* (東條・中村 1999) による果実の採食も報告されている。また、カントウマムシグサを対象にした種子の播種実験では、ヒヨドリが排泄した種子の発芽率が 100%、シロハラが 98.8%、種子をそのまま播種した場合が 97.1%であったことから、ヒヨドリとシロハラが有効な種子散布者であると結論づけている (大石ほか 2020)。

本研究で撮影された哺乳類・鳥類のうち、果実の採食が確認された種は、哺乳類ではアカネズミ、鳥類ではヤマドリであった。この結果は先行研究と一致していた。しかしながら、ヤマドリは餌を砂囊の中で磨り潰すため、種子捕食者の可能性が高いと考えられる (Yoshikawa et al. 2009)。同様に、アカネズミについても、果実の採食が確認された個体の地面には、種子が破碎された食痕が残っていたことから、種子捕食者だと考えられる。一般的に、アカネズミは種子捕食者としての側面が強いが、種子を貯蔵する習性を持っており、食べ残された種子の一部が発芽することがあることから、重要な種子散布者になる場合もある (箕口 1993; 菊沢 1995)。Takahashi and Kamitani (2013) によれば、アカネズミはさまざまな種類の液果の種子を餌として利用し、一部は分散貯蔵する可能性を指摘している。したがって、テンナンシヨウ属の種子散布者になりうる可能性も否定できないであろう。しかしながら、本研究では、有効な種子散布者となりうる果実食鳥類などの動物種を特定できなかった。

本研究で果実食鳥類による果実の利用が観察されなかった理由としては、調査地が標高の高い山地帯であることから、これらの果実食鳥類の夏の繁殖地や秋の渡りルートから外れていたことが考えられる。これまでに留鳥のヒヨドリが亜高山帯で繁殖した事例の報告はなく、その分布や繁殖も低山帯に集中する (石田 1987; 山口・斎藤 2009; 森本 2011)。また、ヒヨドリ、ツグミ、シロハラ、メジロなどの果実食鳥類は秋の渡りルートに海岸線から平野部を経て低山帯を利用するとされている (Noma and Yumoto 1997; Takanose and Kamitani 2003; 平田ほか

2009; 村田ほか 2011; 中田ほか 2011)。

本研究で確認された哺乳類のうち、ニホンツキノワグマについては果実の採食は確認されなかったものの、コウライテンナンシヨウの近くを通過する個体が確認された。国内では、京都府とその周辺で実施された調査で、カントウマムシグサの葉を採食していた報告 (Narita et al. 2006) や、丹沢地域で実施された調査で、夏季にテンナンシヨウ属の葉を採食していたという報告もある (Koike et al. 2013)。海外では、インド・ネパールに生息するヒマラヤツキノワグマ *U. thibetanus laniger* が食糧不足の時期にテンナンシヨウ属 (*A. tortuosum* var. *curvatum*、他) の果実、葉、根茎の全体を利用していたという (Saroj et al. 2018; Tawqir et al. 2018; Rabin 2019)。テンナンシヨウ属が持つ毒 (シュウ酸カルシウム) (Svoboda et al. 2012; Suzuki and Maeda 2014) が由来と考えられるカルシウムが、アメリカグマ *U. americanus* の体内から検出された事例もあるが、中毒を引き起こす濃度ではなかったという (Svoboda et al. 2012)。本研究で確認された 4 種の果実も、ニホンツキノワグマによって利用される可能性があるかもしれない。

### 生殖隔離が成立する条件

開花期と結実期の同調性および花粉媒介者と種子散布者の類似性に関する組み合わせの 16 パターン (図 1) のうち、本研究で確認された 4 種がそれぞれのパターンに当てはまるのかを、得られた結果とその考察に基づいて検討してみる。ヤマジノテンナンシヨウとコウライテンナンシヨウについてはパターン 1、あるいは 2 (開花期: 同調、結実期: 同調、花粉媒介者: 同種、種子散布者: 同種あるいは異種)、ヤマトテンナンシヨウとユモトマムシグサについてはパターン 9、10、11、あるいは 12 (開花期: 非同調、結実期: 同調、花粉媒介者: 同種あるいは異種、種子散布者: 同種あるいは異種)、それ以外の種の組み合わせについてはパターン 1、2、3、4、9、10、11、あるいは 12 (開花期: 同調あるいは非同調、結実期: 同調、花粉媒介者: 同種あるいは異種、種子散布者: 同種あるいは異種) という結果となった。そのうち、花粉媒介のプロセスで「季節的隔離」が成立する種の組み合わせは、ヤマトテンナンシヨウとユモトマムシグサの組み合わせのみであり、「送粉者隔離」が成立する種の組み合わせについては特定することが

できなかった。また、花粉媒介のプロセスで「地理的隔離」が成立する種の組み合わせは、コウライテンナンショウとユモトマムシグサの組み合わせのみであった。したがって、生殖隔離が成立する条件を満たしている種の組み合わせは、コウライテンナンショウ・ヤマトテンナンショウの2種とユモトマムシグサであると推測される。一方、種子散布のプロセスで散布距離に極めて大きな違いがみられ、「送粉者隔離」と同様な効果を持つ「種子散布者隔離」が起こるかどうかについては、その判断に耐えられる結果が得られなかった。しかしながら、先行研究によると、同種の果実食鳥類を利用している種群が多かったことに加え、仮に異種を利用していたとしても同じ鳥類であれば、散布距離に大きな違いがみられないと推測されるため、このような「種子散布者隔離」が成立する可能性は極めて低いと考えられる。

### 花粉媒介者と種子散布者をめぐる種間競争

本研究で確認された4種がそれぞれ種分化を確立されていて、交雑が起こらないと仮定して、花粉媒介者と種子散布者をめぐる種間競争が発生しやすい種の組み合わせについて考察する。まず花粉媒介のプロセスをみてみると、同種の昆虫（エクセキアセリアタ）を利用していたヤマジノテンナンショウとコウライテンナンショウは、花粉媒介者をめぐる種間競争が発生しやすいと考えられる。*A. triphyllum*を対象にカナダで行われた研究では、キノコバエ科の昆虫の花序への訪問率は低く、20～40%の雌・雄花序に、平均1.5頭の昆虫が訪問している程度だと報告されている (Barriault et al. 2009)。このことから、訪問頻度の低い昆虫を獲得するための種間競争が激しくなる可能性もあるだろう。ヤマトテンナンショウは、これらの2種と同種の昆虫を利用していたものの、個体数は少なく、他のキノコバエ科の一種を利用していたことから、種間競争を回避するために他の種を利用している可能性が考えられた。種子散布のプロセスについては、有効な種子散布者になりうる動物種を特定することができなかったため、起こりうる種間競争についても推測できなかった。ただし、先行研究では同種の果実食鳥類が利用されることと、本研究から標高の高い山地帯では種子散布者が少ないことを根拠にすると、種子散布者をめぐる種間競争が発生しやすい条件は整っていると考えられる。

### おわりに

本研究で残された課題は、ユモトマムシグサに訪れる昆虫を特定できなかったこと、一部のキノコバエ科とクロバネキノコバエ科の昆虫についてはDNA分析による種の同定に失敗したこと、形態的な違いによる昆虫の同定が正確だったかどうか、有効な種子散布者となる鳥類・哺乳類を特定できなかったことが挙げられる。今後は、これらの課題の解決に取り組む、種分化を成立させてきた生殖隔離のメカニズムや花粉媒介者と種子散布者をめぐる種間競争について紐解いていきたい。

### 謝辞

本研究の一部は2019年度長野大学「夢チャレンジ」「はじめの一步」部門による助成を受けて実施された。高野宏平氏（長野県環境保全研究所自然環境部研究員）、柿嶋聡氏（独立行政法人国立科学博物館分子生物多様性研究資料センター特定非常勤研究員）および星山耕一氏（フリーランス植物調査人）には、調査手法について有益なご助言をいただいた。調査では長野大学環境ツーリズム学部里山再生学ゼミナールの学生6名（甘利大河、新井 梓、井出 萌、神通川雅史、芳賀由奈、吉久保綸美）にご協力いただき、有意義な議論の場もいただいた。以上の方々に深く感謝したい。

### 引用文献

- Barriault I, Barabe D, Cloutier L, Gibernau M (2009) Pollination ecology and reproductive success in Jack-in-the-pulpit (*Arisaema triphyllum*) in Québec (Canada). *Plant biology*, 12(1):161-171
- Butlin RK, Galindo J, Grahame JW (2008) Sympatric, parapatric or allopatric: the most important way to classify speciation? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363(1506):2997-3007
- Fitzpatrick BM, Fordyce JA, Gavrillets S (2009) Pattern, process and geographic modes of speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(11):2342-2347

- Gegear RJ, Lavery TM (2001) The effect of variation among floral traits on the flower constancy of pollinators. In: Chittka L, Thomson JD (eds) Cognitive ecology of pollination. Cambridge University Press, UK, pp 1-20
- Gegear RJ, Lavery TM (2005) Flower constancy in bumblebees: a test of the trait variability hypothesis. *Animal Behaviour*, 69(4):939-949
- Global Biodiversity Information Facility (2001) Free and open access to biodiversity data. <https://www.gbif.org/species/1612631>, 最終閲覧日2021年1月14日
- Heinrich B (1976) The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecological Monographs*, 46(2):105-128
- Heinrich B (1979) "Majoring" and "minoring" by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. *Ecology*, 60(2):245-255
- 平田令子, 平井周作, 畑 邦彦, 曾根晃一 (2009) 鹿児島大学構内におけるヒヨドリの秋季の渡りの観察. 鹿児島大学農学部演習林研究報告, 36:23-27
- 石田 健 (1987) 山中湖の東京大学富士演習林周辺の鳥類群集 I . 概説. *Strix*, 6:66-79
- 石井 博 (2006) ポリネーターの定花性. *日本生態学会誌*, 56(3):230-239
- 柿嶋 聡 (2012) 日本列島におけるテンナンショウ属の交雑研究. *The Japanese Society for Plant Systematics*, 12(1):21-29
- Kakishima S, Okuyama Y (2018) Pollinator assemblages of *Arisaema heterocephalum* subsp. *majus* (Araceae), a critically endangered species endemic to Tokunoshima Island, central Ryukyus. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series B, Botany*, 44(4):173-179
- Kakishima S, Tuno N, Hosaka K, Okamoto T, Ito T, Okuyama Y (2019) A specialized deceptive pollination system based on elaborate mushroom mimicry. *BioRxiv*
- Kakishima S, Sueyoshi M, Okuyama Y (2020) Floral visitors of critically endangered *Arisaema cucullatum* (Araceae) endemic to Kinki region of Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series B, Botany*, 46(1):47-53
- 環境省自然環境局 生物多様性センター (2012) 生物多様性センター 自然環境調査 Web-GIS. <http://gis.biodic.go.jp/webgis/>, 最終閲覧日 2021 年 1 月 13 日
- 川上紳一, 長澤美穂, 東條文治, 松本早野香, 上田康信, 園原由美子, 江川 直 (2001) 新・理科教材データベース 動物の世界 進化する昆虫図鑑. <http://www.ha.shotoku.ac.jp/~kawa/KYO/SEIBUTSU/DOUBUTSU/500KonchuTop/index.html> 最終閲覧日 2021 年 1 月 5 日
- 菊沢喜八郎 (1995) 植物の繁殖生態学. 蒼樹書房, 東京都
- 小林禧樹 (2017) テンナンショウと共に 30 年 ヒガンナムシグサ郡の調査・研究から見えてきたもの. *日本植物分類学会*, 17(2):113-127
- Kobayashi T, Kitamura S, Murata J (2017) Differentiation of fruiting phenology and seed dispersal of *Arisaema* (Araceae) in Japan: the effect of fruiting season on the rates of fruit removal by avian frugivores. *Journal of Japanese Botany*, 92(4):199-213
- 小林禧樹, 荒金正憲, 平野修生, 渡辺邦秋, 邑田 仁 (2010) 大分県産のオガタテンナンショウ *Arisaema ogatae* Koidz. (サトイモ科). *日本植物分類学会誌*, 10(1):49-55
- Koike S, Nakashita R, Naganawa K, Koyama M, Tamura A (2013) Changes in diet of a small, isolated bear population over time. *Journal of Mammalogy*, 94(2):361-368
- Kumazawa T (2013) 知られざる双翅目のために Information on Diptera of Japan. <https://diptera-bio.jimdofree.com/>, 最終閲覧日 2020 年 12 月 16 日
- Mallet J, Meyer A, Nosil P, Feder JL (2009) Space, sympatry and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 2332-2341
- 丸井英幹, 山崎俊哉, 梅原 徹, 黒崎史平, 小林禧樹 (2004) 絶滅危惧種ハリマムシグサ (*Arisaema minus* (Serizawa) J.Murata) の保全対策としての移植事業 I 生育環境と移植条件. *保全生態学研究*, 9(2):173-182
- Masaki T, Takahashi K, Sawa A, Kado T, Naoe S, Koike S, Shibata M (2012) Fleshy fruit characteristics in a temperate deciduous forest

- of Japan: how unique are they? *Journal of Plant Research* 125(1):103-114
- 松林 圭, 藤山直之 (2016) 生態的種分化—適応の視点から多様化のメカニズムを探る—. *日本生態学会誌*, 66(3):561-580
- 松井 圭 (2019) “種”のちがいを量る. *日本生態学会*, 69(3):171-182
- Matsumoto TK, Miyazaki Y, Sueyoshi M, Senda Y, Yamada K, Hirobe M (2019) Pre-pollination barriers between two sympatric *Arisaema* species in northern Shikoku Island, Japan. *American Journal of Botany*, 106(12):1612-1621
- 箕口秀夫 (1993) 野ネズミによる種子散布の生態的特性. *動物と植物の利用しあう関係* (鷲谷いづみ・大串隆之編), 236-253. 平凡社, 東京
- Mochizuki K, Kawakita A (2018) Pollination by fungus gnats and associated floral characteristics in five families of the Japanese flora. *Annals of Botany*, 121(4):651-663
- 森本 元 (2011) 日本の高山(亜高山帯)におけるヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis* の出現. *Strix*, 27:105-112
- 邑田 仁 (1986) 日本産テンナンショウ属の分類形質と分類 (2) 花梗の長さや胚珠-数特にヒガンマムシグサとムロウマムシグサに関連して. *日本植物分類学会誌*, 37(1-3):27-41
- 邑田 仁 (1995) マムシグサ郡の多様性. *日本植物分類学会誌*, 46(2):185-208
- 邑田 仁 (2004) テンナンショウ属分類の最近の進展. *植物地理・分類研究*, 52(2):123-126
- 邑田 仁 (2011) 原色植物分類図鑑 日本のテンナンショウ. 株式会社北隆館, 東京都
- 邑田 仁, 大野順一, 小林禱樹, 東馬哲雄 (2018) 日本産テンナンショウ図鑑. 株式会社北隆館, 東京都
- 村田麻理恵, 中森純也, 永松 大 (2011) 鳥取大学鳥取キャンパスの鳥類相と季節変動. *山陰自然史研究*, 6:25-36
- 中田 誠, 南 沙織, 千葉 晃, 伊藤泰夫, 小松吉蔵, 赤原清枝, 市村靖子, 沖野森生, 佐藤 弘, 太刀川勝喜, 藤澤幹子 (2011) 新潟市の海岸林における鳥類捕獲数の経年変化と森林遷移との関係. *日本鳥学会誌*, 60(2):178-190
- 中村剛之, 三枝豊平, 諏訪正明 (2014) 日本昆虫目録 第8巻 双翅目 第1部 長角亜目-短角亜目無額囊節. 権歌書房, 福岡県
- Narita R, Sugimoto A, Takayanagi A (2006) Animal components in the diet of Japanese black bears *Ursus thibetanus japonicus* in the Kyoto area, Japan. *Wildlife Biology*, 12(4):375-384
- Nishizawa T, Watano Y, Kinoshita E, Kawahara T, Ueda K (2005) Pollen movement in natural population of *Arisaema serratum* (Araceae), a plant with a pitfall-trap flower pollination system. *American Journal of Botany*, 92(7):1114-1123
- Noma N, Yumoto T (1997) Fruiting phenology of animal-dispersed plants in response to winter migration of frugivores in a warm temperate forest on Yakushima Island, Japan. *Ecological Research*, 12(2):119-129
- 大石里歩子, 前田大成, 北村俊平 (2020) 日本の温帯林におけるサトイモ科カントウマムシグサの種子散布者としての鳥類の有効性: 果実の持ち去り量と発芽への影響. *Bird Research*, 16(0):A1-A14
- Rabin K (2019) Genetics, ecology and conservation of Himalayan black bears (*Ursus thibetanus laniger*) in Annapurna Conservation Area of Nepal. *Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers: HUSCAP*
- Richard WR (1980) Pollen movement and reproduction in *Arisaema triphyllum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 107(4):539-542
- Robert AJ, Mary FW, John NT, Robert IB (1985) Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecological Society of America*, 66(3):819-827
- Saroj P, Achyut A, Sean C. P. C (2018) Diet and macronutrient niche of Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in two regions of Nepal during summer and autumn. *Ecology and Evolution*, 9(7):3717-3727
- Sasakawa M (1993) Fungus gnats associated with flowers of the genus *Arisaema* (Araceae) Part 1. Mycetophilidae (Diptera). *Japanese journal of entomology*, 61(4):783-786
- 芹沢俊介 (1986) ヨモトマムシグサ (広義) の分類. *植物研究雑誌*, 61(1):22-29

- Suzuki T, Maeda N (2014) Frugivores of poisonous herbaceous plants *Arisaema* spp. (Araceae) in the southern Kanto district, central Japan. Yamashina Institute for Ornithology, 45(2):77-91
- Svoboda NJ, Belant JL, Fitzgerald SD, Beyer DE, Duquette JF, Cooley TM (2012) Aspiration pneumonia in an American black bear. International Association for Bear Research and Management, 23(1):1-5
- Takahashi T, Kamitani T (2013) Is there a risk-dilution effect of naturally fallen fruits on post-dispersal seed predation by wood mice? Annals of forest science, 70(4):381-390
- Takanose Y, Kamitani T (2003) Fruiting of fleshy-fruited plants and abundance of frugivorous birds: phenological correspondence in a temperate forest in central Japan. Ornithological Science, 2(1):25-32
- Takasu H (1987) Life history studies on *Arisaema* (Araceae) I. Growth and reproductive biology of *Arisaema urashima* Hara. Plant Species Biology, 2(1-2):29-56
- 田中 肇 (1988) テンナンショウの受粉. (株式会社教育社編集企画センター 編) Newton special issue 植物の世界第2号, 69. 教育社, 東京都
- Tanaka N, Sasakawa M, Murata J (2013) Pollinators of *Arisaema thunbergii* subsp. *urashima* (Araceae) in Japan. Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series B, Botany, 39(1):21-24
- Tawqir B, Tapajit B, Kamal P, Qamar Q, Sambandam S (2018) Understanding patterns of distribution and space-use by *Ursus thibetanus* in Khangchendzonga, India: Initiative towards conservation. Mammalian Biology, 92(1):11-20
- 東條一史, 中村秀哉 (1999) ソウシチョウ *Leiothrix lutea* の糞中に見出された植物種子. 日本鳥学会誌, 47:115-117
- 津村義彦, 岩田洋佳 (2003) 遺伝的変異性を考慮した緑化とは. 日本緑化工学会誌, 28(4):470-475
- Vogel S, Martens J (2000) A survey of the function of the lethal kettle traps of *Arisaema* (Araceae), with records of pollinating fungus gnats from Nepal. Botanical Journal of the Linnean Society, 133(1):61-100
- Witmer MC (1998) Do seeds hinder digestive processing of fruit pulp? Implications for plant/frugivore mutualisms. The Auk, 115(2):319-326
- 矢原徹一 (1988) 鳥に運ばれる種子. (株式会社教育社編集企画センター 編) Newton special issue 植物の世界第2号, 72-75. 教育社, 東京都
- 山口 諒 (2019) 種分化ダイナミクスと数理モデル—生殖隔離進化の促進要因を探る—. 日本生態学会誌, 69(3):151-169
- 山口恭弘, 斎藤昌幸 (2009) 茨城県南部におけるヒヨドリの営巣密度予測と環境利用. 日本鳥学会誌, 58(2):179-186
- Yoshikawa T, Isagi Y, Kikuzawa K (2009) Relationships between bird-dispersed plants and avian fruit consumers with different feeding strategies in Japan. Ecological Research, 24(6):1301-1311