

## サクラソウとトラマルハナバチ

### —植物の種の保全のためのポリネーターセラピーに向けて—

鷺谷 いづみ

#### 生物多様性と保全生態学

熱帯雨林のような原生的な自然だけでなく、私たちのすぐ身近な生活域の二次的な自然においても、ヒトの活動に起因する強い圧力をうけて、遺伝子、個体、個体群、種、生物群集、生態系、景観など、あらゆる生物学的階層において豊かさの喪失と変質が進行している。そのような生物界の全般的な貧困化の過程で失われつつあるものの総体を指し示す言葉として「生物多様性」(Wilson and Peter, 1986) という特殊な科学用語が生まれた(鷺谷, 1997)。そして、現在では、生物多様性の衰退や喪失を回避すべく、国際的にも国内的にも多様な事業が展開している。それは、生物多様性の喪失が、人類から、多様な価値の享受の可能性を奪うだけでなく、生物間相互作用で結ばれた多様な生物のネットワークによって成り立っている生態系の機能不全を招いてヒトの健全な生活、ひいては生存のための基盤さえ不可逆的に失わせる可能性が危惧されるからである。研究対象として生物やそのシステムに日常的に接触している生態学や進化学の研究者は、この問題には特に敏感にならざるを得ない。日々、研究対象の喪失や変質に直面しているだけでなく、適応進化という科学的にきわめて興味深いプロセスがどのように生物多様性に依存し、またそれを産み出すかについての思索を常としているからである。

そのような研究者の深い危機感のなかから、「生物多様性」という科学用語とともに生まれた研究分野が保全生物学と保全生態学である(鷺谷・矢原, 1996)。「危機回避のための使命の科学」としての保全生物学/生態学の性格

は、この分野の先駆者のひとりでもあるミッチェル・ソーレーの「保全生物学者になるということは生命を守るために力を尽くすことを誓うことにほかならない」(Soule, 1991)という言葉や、ウィルソンの「保全生物学は生命に対する深い愛情(生命愛 biophilia)に根ざしており、それは明らかに倫理的な価値観である」という記述(例えば、Wilson, 1992)によく表われている。

欧米に比べるとこの分野における研究で遅れをとった日本ではあるが、1996年に保全生物学・生態学の2冊の教科書(鷺谷・矢原, 1996; 樋口, 1996)が刊行され、同じ年に保全生態学研究会が発足し、「保全生態学研究」誌の発行も開始された。生物多様性の衰退の現状に照らしてみれば、研究活動も研究者もまだきわめて不十分といわなければならないが、生物多様性の保全を明確な目標とする研究活動が、次第に拡がりを見せつつあることだけは確かである。

#### 生育場所の分断・孤立化の桎梏

現在、種や個体群の絶滅をもたらす主要な要因として広く認識されているのは、生育場所の分断・孤立化に伴う個体群の縮小や孤立化である(Wilcox & Murphy, 1985; McNeely et al., 1990; 鷺谷・矢原, 1996)。それは、乱獲・過剰採集や侵入生物の影響化とともに、現代の生物多様性衰退の主要な原因と考えられている。

地球上のあらゆる場所で、森林、湿原、草原など、生物の生息・生育場所が、様々な開発や利用に伴い、面積を減じつつある。まず虫食い状に生育場所が失われ、やがて、開発面積のほ

うが残された生育場所の面積を上回るようになる。そして、ついには少数の生育場所の断片が開発された地域のなかに完全に孤立して存在するようになる。それとともに、孤立した生育場所には細分化された個体群が孤立して取り残される。

生育場所の分断・孤立化に伴う個体群の細分化や孤立化は、有効な個体群サイズの縮小や個体群の上位の構造であるメタ個体群構造の破壊を通じて生物の絶滅可能性を高める (Menges, 1991; 鷺谷, 1993a, 1994)。さらに、孤立した生育場所の植物個体群では、繁殖に必要な生物間相互作用の喪失が個体群の遺伝的構造を変化させ、さらにいっそう絶滅を促進する可能性が考えられる (Janzen, 1974; Howe, 1984)。花粉を運搬する送粉昆虫が失われれば植物の種子繁殖に支障をきたすだけでなく、個体内での授受粉が個体間の授受粉を大きく凌ぎ、もし多少なりとも自殖能のある植物では、自殖が他殖を凌駕し、植物個体群の遺伝的変異自体が減少する可能性が大きい。生育場所の分断孤立化にう個体群の孤立化や送粉昆虫の喪失がどのような影響をもたらすかは、種ごとに大きく異なる繁殖システムのあり方や個体群の来歴によって大きく異なることが予想される。しかし、種子生産の失敗 (Jennersten, 1988; Bawa, 1990)、送粉の制限による有効な個体群の縮小や自殖への偏り (Bawa 1990; Menges, 1991; Aizen and Feisingr, 1994; Washitani et al., 1994a) など、いずれも個体群の存続や遺伝的変異の維持を困難にするような影響を及ぼすことが予測される。ところが、予測される悪影響については、どちらかといえば、理論的な考察が先行し、それを具体的に裏付ける経験的なデータを示すような研究は意外に少ない。

### サクラソウの保全生態学

サクラソウは、かつては北海道から九州まで、また低地から山地まで広く分布する普通種であった。しかし、現在ではレッドリストに掲載されるほどに衰退している。サクラソウはクローン (1つの種子から生じた芽生えから成長

した栄養体) の寿命が長いため、比較的安定した環境のもとでは、少数のクローンが完全に孤立していても、その衰退や変化に気づくことは難しい。種子からの新たなクローンの確立が無くとも、古いクローンが成長し、毎年花を咲かせるからである。

しかし、その種子生産は、訪花昆虫の有無、特にトラマルハナバチの女王 (北海道ではエゾトラマルハナバチ) の訪花の有無を通じて、生育場所の分断・孤立化の顕著な影響をうけていることが明らかになってきた (Washitani et al., 1991; 1994ab, 1996; Washitani, 1996)。本稿で紹介する事実は、生育場所の孤立化や生物間相互作用の変質がすでにサクラソウだけでなく多くの野生植物の繁殖成功や個体群の維持を危うくするものとなっていることを示唆するものである。著者らのサクラソウの保全生態学の研究は、未だに緒についたばかりともいえるような進展状況ではあるが、本稿では、その現状と将来の見通しをごく簡単に紹介してみることにする。

### サクラソウの異型花柱性

サクラソウは、異型花柱性というやや特殊な繁殖システムをもっている。同じ個体群の中に雌ずいや雄ずいの位置が異なる花をつける遺伝的タイプ (花型, モルフ) が認められる異型花柱性は、昆虫を利用した、クローン (ジェネット) 間の効率の高い送粉を淘汰圧として進化した他殖のための適応であると考えられている。異型花柱性植物の異なるモルフの花では、雌ずいと雄ずいの位置のほか、花粉の大きさ、柱頭の表面の形状、花粉や柱頭の不和合性に関する生理的性質なども異なる (鷺谷, 1993b)。サクラソウ属の植物では、普通、2タイプのモルフ、すなわち柱頭が高い位置、葯が低い位置にある長花柱花モルフと、それとちょうど逆の位置に柱頭と葯をもつ短花柱花モルフが、およそ1:1の個体比で含まれる。自家受粉も含めて同タイプの花の間の受粉では結実率は低い、異なるタイプ間の受粉ではよく結実するという性質、すなわち異型花柱性独特の自家・同型不和合性

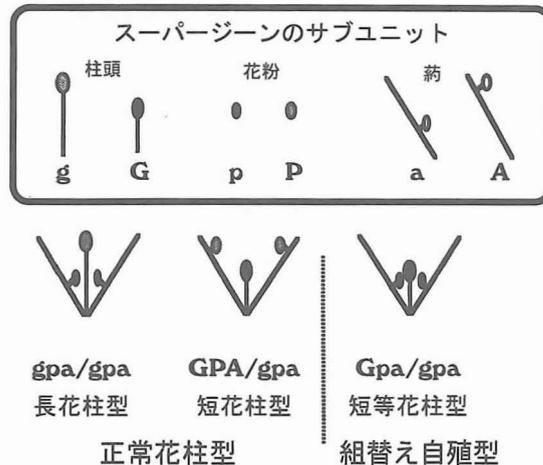


図1 サクラソウ属の異型花柱性に関するスーパージーンモデル。モデルではスーパージーンはそれぞれが2つずつの対立遺伝子を有する3つのサブユニットからなると仮定している。図中同じパターンで影をかけた柱頭とやくの中にできた花粉のあいだには和合性がある。スーパージーンに関する劣性ホモ接合体の表現型は、長花柱型、ヘテロ接合体は短花柱型である。したがって、異型間の交配は、遺伝的にはもどし交配となり長花柱型と短花柱型が1:1で生じる。自家和合性をもつ等花柱型は、スーパージーンの内部で起こる組替えに起因する。サクラソウでは、ごく低頻度で短等花柱型が認められる。(Washitani, 1996より改図)

が認められる。

サクラソウ属の植物の野生集団の中には、雌ずいといと雄ずいを同じ高さにもち、しかも生理的にも自家和合で「自殖（自家受粉など個体内での受粉による種子繁殖）」をする等花柱花モルフが見つかることがある。等花柱花は、異型花柱性を支配するスーパージーンと呼ばれる遺伝子の内部での組み替えによって生じるものと推測されている（図1）。昆虫による送粉が十分であれば、組み替え型の等花柱花遺伝子が集団の中に広がることはなく、この異常花型ともいうべき等花柱花モルフはごく稀にしか見られない。自殖の子孫の生存力や繁殖力が他殖の子孫に比べて劣るという現象、つまり近交弱勢のため低い頻度にとどまっているものと推測されている。しかし、昆虫による送粉サービスが不十分になると、昆虫に頼らなくとも種子を生産できる等花柱花個体の方が繁殖上有利になり、集団の中でその勢力を拡大し、極端な場合には異型花柱性そのものが失われることもあることが推測されている（Charlesworth and Charlesworth, 1979）。サクラソウ属の中には、祖先種

の異型花柱性が崩壊して等花柱花だけが取り残されたと解釈できる単型種が少なからず存在するからである。

サクラソウもその繁殖システムにおいてはサクラソウ属の植物の典型といえる。すなわち、基本的には2型からなる異型花柱性であるが、ごくまれに等花柱花モルフが存在する。

### トラマルハナバチの女王の花

サクラソウの花には、豊かな自然の残されている自生地では各種の蝶やハナダカハナアブなどが訪れるが、種子生産につながる有効な送粉昆虫はトラマルハナバチ（広義、北海道ではその亜種のエゾトラマルハナバチ）の女王である（Washitani et al., 1994）。

サクラソウを訪花したトラマルハナバチの女王を捕らえてその口器の付着花粉を走査型電子顕微鏡で調べてみると、長花柱花の花粉と短花柱花の花粉（大きさが違うため区別して計数することができる）は口器の異なる部分に互いにある程度分離して付着していることがわかる（図2）。そのような花粉の付き分けは、異型性

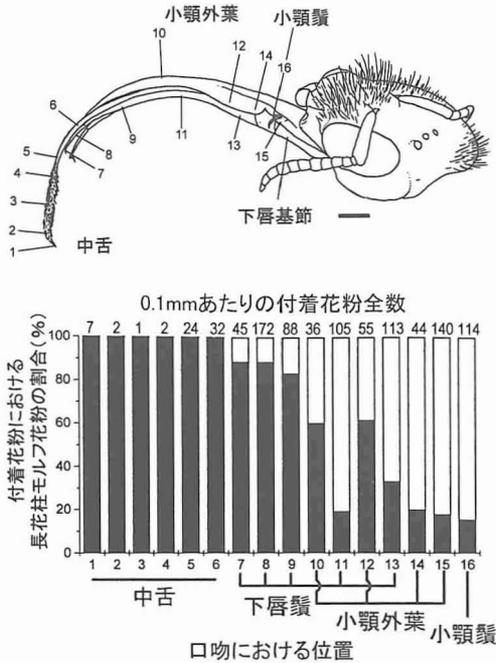


図2 エゾトラマルハナバチの頭部の構造とサクラソウ花粉の付着パターン

(Washitani et al., 1994b より改図)

花柱性における特殊な花の形態の適応的な意義に関するダーウインの先見的な仮説 (Darwin, 1877) の前提ともいえる条件である。すなわち、このような花粉の付き分けは、トラマルハナバチがサクラソウの異なるモルフ間の送粉を促進するのに有効であることを示唆する。さらに、サクラソウの開花時期、花筒の長さなどの花の形質は、早春に冬眠から醒めて新しいコロニーを創設するために自ら盛んに蜜や花粉を集めるトラマルハナバチ女王を淘汰圧として進化したものと考えると理解しやすい (Washitani et al., 1994b)。すなわち、開花期は女王の巢外活動の時期に一致し、花筒の長さ=蜜の深さは女王の舌の長さに見事に一致しているのである。

### 送粉者失った個体群の運命の予測

市街地の中に孤立した保護区のサクラソウ個体群において種子生産を調べてみると、それは概して低調で、ごく低頻度で存在する等柱花モルフと一部の長花柱花にだけかなりの種子生産が認められる (Washitani et al., 1994a)。このような種子生産のパターン、つまり、概して

低く、モルフ間の違いが目立つというパターンが、送粉昆虫不在による花粉の供給不足によってもたらされたものであることは、訪花昆虫の連続的モニタリングや柱頭への付着花粉の分析や花粉添加実験によって証明された (Washitani et al., 1991)。

送粉昆虫の失われた保護区の例にみられる、上述の種子生産のモルフ間差は、非常に大きな自然淘汰を示唆する。つまり、等花柱モルフがきわめて強い選抜を受ける可能性が考えられる。サクラソウは個体 (ジェネット) の寿命が長いので、短期間に影響が表れることはない。しかし、世代を経て、個体群の将来にどのような影響を及ぼす可能性があるかを予測することは、サクラソウの長期的な保全を考える上で重要である。そこで、サクラソウ属の異型花柱性の遺伝モデルであるスーパーゼーンモデル (Dowrick, 1956, Charlesworth and Charlesworth, 1979, Lewis and Jones, 1992) を下敷きにした集団遺伝モデルによるシミュレーションによってそれを検討してみた (Washitani, 1996)。仮定した送粉昆虫の活動レベルと近交弱勢の大きさに応じて、各花型頻度の世代を迫る変化にはいろいろなパターンが表れる (図3) が、それらは、大きく2つにわかれる。スーパーゼーン優性遺伝子の表現型である短花柱型が集団から失われるか、それとも安定的に維持されるかのいずれかである。ここで注目すべき点は、かなり大きな近交弱勢を仮定しても、送粉昆虫のサービスが不十分であれば必ず短花柱型モルフは早晩集団から失われてしまうということである。短花柱モルフの喪失は、この種特有の繁殖システムである異型花柱性そのものの崩壊を意味するとともに、本来ごく低い頻度でしか集団内に存在しない等花柱モルフの子孫 (等花柱モルフと劣性ホモの表現型である長花柱モルフ) が集団内で圧倒的に優勢となるため、遺伝的変異が大幅に失われる可能性が大きい。

### 個体群の種子生産と送粉サービス

さて、トラマルハナバチは、サクラソウを訪

るときには花冠に爪をたててしがみつくと(図4)ので、色素が抜けた爪痕を残す(図5)。その爪痕の有無や量によって、私たちは、サクラソウがマルハナバチの訪花をどの程度受けたかを、少なくとも個体群間で比較することが可能である(Washitani et al., 1994b)。

今でもサクラソウの自生地が数多く残されている北海道南部において、多数の個体群の種子生産のパターンの比較することにより、トラマルハナバチ女王の訪花がある所(訪花が観察され、多くの花に爪痕が見られる)とない所(訪花が観察されず、花には爪痕がまったくみられない)では、そのほかの環境要因の違いによらず、種子生産量とそのモルフ間パターンが大きく異なることが明らかにされた。つまり、トラマルハナバチの女王が訪れることで十分な送粉のサービスがあるところでは、長花柱花モルフも短花柱花モルフも種子を十分に生産するのに対して、それが無い生育場所では、概して種子生産は振るわず、特に短花柱花モルフの種子生産が低い(Matsumura and Washitani, 未発表)。

### サクラソウの種子生産が指標するもの

サクラソウの種子生産を健全な状態に保つための重要な条件は、有効なポリネータであるトラマルハナバチの女王がサクラソウの花を訪れることである。すなわち、トラマルハナバチの個体群がその地域に維持されていることが前提となる。

トラマルハナバチは、蜜や花粉を提供する花が春から夏までほぼ途切れることなく咲き続ける地域でなければ、コロニーを発達させ個体群を維持することができない。つまり、地域の豊かなフロラは、トラマルハナバチの個体群存続のための条件として、間接的にはサクラソウの種子生産の水準をも決めることになる。トラマルハナバチはネズミなど小動物の古巣などを利用して地下に営巣すると考えられている。そのような古巣の数が限られていれば、その供給数によって地域のトラマルハナバチのコロニーの数が制限される。したがって、古巣を提供する小動物が十分に生息していることも、間接的にサクラソウの種子生産に影響を与える。

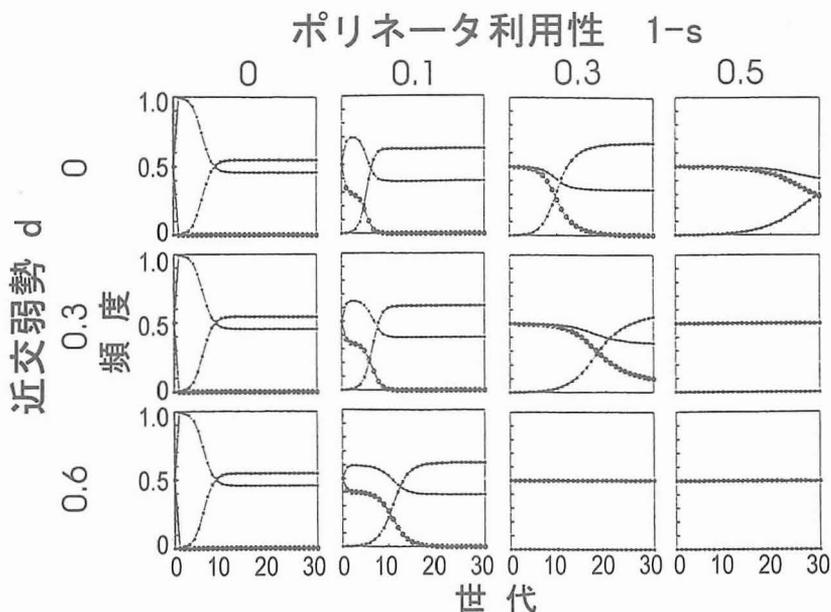


図3 いろいろな水準のポリネータ利用性 (Pollinator availability,  $1-s$ ) と近交弱勢 ( $d$ ) のもとでのモデル集団における長花柱型、短花柱型、および等花柱型の頻度の世代を追った変化。

●長花柱型, ○短花柱型, ■等花柱型

(Washitani, 1996 より改図)



図4 サクラソウの花を訪れるエゾトラマルハナバチ

上で述べたような間接的な影響を考慮すると、サクラソウの種子生産は、地域の生物共生のネットワークの豊かさの指標であるといえる。つまり、サクラソウの良好な種子生産が認められる地域であれば、そこではトラマルハナバチの個体群も維持されており、豊かなフロラや小動物のファウナが存在するとみることができる。言い換えれば、サクラソウのようなレッドデータ種の遺伝的な変異を維持し、個体群の保全をはかろうとする場合にも、「生育場所」という空間的範囲を越えて、地域の景観を問題にしなければならないということである。

さて、北海道の低地の調査地で、サクラソウの本来の生育場所であるカシワ林はわずかな面積しか残されていないものの、場所によっては良好な種子生産が認められるのは、開発が進んでいるとはいえ、この地域での土地利用の主要な形態が牧場であることと無関係ではないであろう。マルハナバチは農業に弱い昆虫である。北アメリカの研究からは、農薬の使用によって、花蜂相は壊滅的な打撃を受けることが明らかにされている (Tepedino, 1979)。しかし、牛馬を育成する牧場では、農薬の使用は制限されているため、水田や畑の広がる地域に比べてマルハナバチの個体群が維持されやすいのではないかと推測される。また、海岸に近いこの地方で、ヒトがその生活のために防風林を必要としたことが、この地方の本来の自然を特徴づける落葉広葉樹林でありサクラソウの生育場所でもあるカシワ林の存続を保障したのであろう。

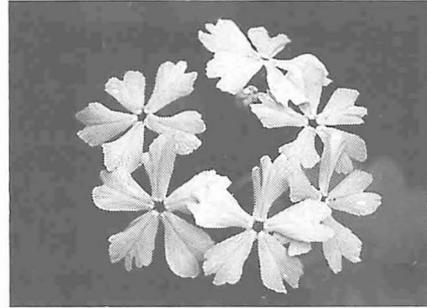


図5 マルハナバチの爪痕が残されたサクラソウの花。爪痕は組織が壊死した白い点やひっかけ傷として残る。

つまり、サクラソウの生育のための条件の存否も、その地域の産業やヒトの暮らしのあり方によって大きく左右されているといえる。

### ポリネータセラピーにむけて

生育場所の分断・孤立化によって種子による繁殖に問題を抱えている野性植物は、サクラソウに限らずさまざまな野生植物が同じ様な問題を抱えていると思われる。特に、林床など比較的安定な環境に適応している植物は生育場の分断・孤立化の深刻な影響を受ける可能性がある。

個体群があまりに小さくなりすぎたため、同種の配偶のパートナーが得られない場合には、たとえば、ポリネータが希に訪れたとしても確実な授粉もたらされる可能性は低い。そのような状況に置かれている種については、ヒトが配偶相手となりうる、遠く隔たった個体間で花粉を運んで計画的に人工授粉を施し、種子を採って増殖させるというような、かなり深く人為が係わる管理を行なってはじめて、残された遺伝的な変異を保ちながら個体群を維持させることができる。

一方、ある程度の大きさの個体群が残されているがポリネータ不在のために種子ができない場合には、ポリネータセラピー、すなわち、失われた送粉昆虫を同じ地域から多少の増殖を経て再導入することが有望な管理方法となると思われる。ポリネータセラピーを有効に行うためには、次のような事柄を十分に明らかにしてか

ら失われた送粉昆虫を再導入することが必要であろう。

① 有効な送粉昆虫の種類：サクラソウの場合はトラマルハナバチ

② 十分な送粉を保障する送粉昆虫の個体数：送粉昆虫が単位時間あたりに授粉する花数を測定し、植物の開花数、開花フェノロジーなどを考慮し推定する。

③ その送粉昆虫の存続可能な個体群サイズを推定する生態の調査を通じて：明らかにする必要があるが、トラマルハナバチの場合には今後の課題

④ 送粉昆虫の個体群維持にとって重要な資源や条件：やはり、今後の課題

②と③の推定値のうちの大きな方を目標にして送粉昆虫を導入する必要がある。

導入にあたっては、④で明らかにされた送粉昆虫の個体群維持のための花資源や巣場所などの資源を保障するためのプランをたて、保全の対象とする植物の生育場所とその周辺地域にそれを確保する。例えば、自然の巣場所が限られている場合には人工の巣場所を用意したり、季節によって花が不足することが予想される場合には、周辺地域に、花の途切れる季節に蜜源となりうる植物を植栽するなど。同じ地域から採集した昆虫を人工的に増殖してから再導入する際には、室内での増殖を何世代も継続することで意図せずして何らかの人為選抜をかけてしまうことのないよう、遺伝的な変異性の維持にも十分に配慮することが肝要である。人工的な飼育条件にのみ適応したものが選抜されて遺伝的に単純化してしまうと、野外での生存や繁殖に重要な役割を担う耐病性、営巣場所探索能力、採餌能力などにおける優れた性質と関連する遺伝子が失われ、室内での増殖率が大きい、それとはまったく異なる野外の環境条件ではうまく定着できないような集団ができてしまう可能性もある。ポリネータセラピーの実現にむけて、もっとも困難な問題としてあげられることは、野性の植物の種子生産にとって本質的に重要な役割を果たすマルハナバチのような昆虫の生態について、私たちが必ずしも十分な知識を

もちあわせているとはいえないことである。送粉昆虫の野外における生態を十分に明らかにし、その個体群維持の鍵となる事項を把握するような基礎的な研究の進展なしには、ポリネータセラピーは「絵に描いた餅」でしかない。また、遺伝的な変異についての情報も有効なセラピーを行うためには欠かすことができない。

送粉昆虫と花の相互作用を花の繁殖成功と昆虫の採餌という面から捉える研究においては、これまでに多様な成果があげられている。しかし、送粉昆虫の栄養摂取という面から両者の関係を量的に評価する、いわば「送粉昆虫の栄養学」、さらには訪花昆虫の「住居学」や「保健学」、といった研究分野を発展させることなしには、有効なポリネータセラピーをデザインすることが難しい。また、私たちは、ポリネータセラピーという実用的な目標を掲げることにより、花と昆虫の繁殖をめぐる共生の生態学を、個体レベルから個体群、さらには景観のレベルへとスケールアップさせることができる。さらに、ポリネータセラピーは、保全のための管理であると同時に、個体群・生態系レベルでの仮説を実験的に検証するまたとない機会をも与えてくれるはずである。そのような理由から、良きパートナーであるトラマルハナバチを失ったサクラソウに再びトラマルハナバチを与えるための、個体群あるいはそれより高次の生物学的階層にも視点をおいた研究を、今後も多くの方々の御協力を仰ぎながら続けていきたいと考えている。

(〒305 つくば市天王台 1-1-1 筑波大学生物科学系)

#### 引用文献

- Aizen, M. A. and P. Feinsinger. 1994. *Ecology* 75:330-351.
- Bawa, K. S. 1990. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21:399-422.
- Charlesworth, B. and D. Charlesworth. 1979. *Am. Nat.* 114: 467- 498.
- Darwin, C. 1887. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species.* John Murray, London. 352 pp.
- Dowrick, V. P. J. 1956. *Heredity* 10:219-236.
- 樋口広芳 (編). 1996. *保全生物学*. 東京大学出版会.

- Howe, H. F. 1984. *Biol. Conserv.* 30:261-281.
- Janzen, D. H. 1974, *Nat. History* 83:48-53.
- Jennersten, O. 1988. *Conserv. Biol.* 2:359-366.
- Lewis D. and D. A. Jones. 1992. IN *Evolution and Function of Heterostyly* (ed. by S.C. H. Barrett). Springer-Verlag, Berlin. pp. 129-150.
- McNeeley, J. A., K. R. Miller, W. V. Reid, R. A. Mittermeier and T. B. Werner. 1990. *Conserving the World's Biological Diversity*. IUCN, Gland, Switzerland; WRI, CI, SSF-US and the World Bank, Washington, D.C. 193 pp.
- Menges, E. S. 1991. *Genetics and Conservation of Rare Plants* (eds. by D. A. Falk and K. E. Holsinger). Oxford University Press, New York. pp. 45-61.
- Soule M. E. 1991. *Conserv. Biol.* 5:255.
- Tepedino V. J. 1979. *Great Basin Naturalist Memories* 3: 139-150.
- 鷲谷いづみ. 1993a. 個体群生態学会会報 50:19-26.
- 鷲谷いづみ. 1993b. 昆虫を誘い寄せる戦略 (井上健・湯本貴和 編), 平凡社. pp. 103-136.
- 鷲谷いづみ. 1994. *科学* 64:617-624.
- Washitani I. 1996. *Conserv. Biol.* 10: 59-64.
- 鷲谷いづみ. 1997. *生物の科学 (遺伝 別冊 9号)* pp. 7-12
- Washitani, I., H. Namai, R. Osawa and M. Niwa. 1991. *Plant Species Biol.* 6:27-37.
- Washitani, I., R. Osawa, H. Namai and M. Niwa. 1994a. *J. Ecol.* 82:571-579.
- Washitani, I., M. Kato, J. Nishihiro, and K. Suzuki. 1994b. *Plant Species Biol.* 9:169-176.
- Washitani, I., Y. Okayama, K. Sato, H. Takahashi and T. Ogushi. 1996. *Res. Popul. Ecol.* 38, 249-256
- 鷲谷いづみ・矢原徹一. 1996. 保全生態学入門—遺伝子から景観まで. 文—総合出版社. 270 pp.
- Wilcox, B. and D. Murphy. 1985. *Am. Nat.* 125: 879-887.
- Wilson E.O. 1992. *The Diversity of Life*. W.W. Norton & Company, New York. (邦訳: ウィルソン「生命の多様性」I, II 岩波書店), 559 pp.
- Wilson, E. O. and F. M. Peter (eds.). 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington DC. 521 pp.
- IZUMI WASHITANI. *Primula sieboldii* and *Bombus diversus* : toward pollinator therapy for plant species conservation. *Honeybee Science* (1997) 18 (3) : 129-136. Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, 305 Japan.

Habitat fragmentation ranks among the major causes of species extinction. In addition to small population sizes and destruction of effectual metapopulation structure, impairment of species interactions essential to reproduction may have an additional detrimental effect on isolated plant populations in fragmented habitats. Plant species with sophisticated entomophilic breeding systems such as heterostyly are likely to be vulnerable to these detrimental effects of pollinator loss. A conspicuous example of such effects is seen in *Primula sieboldii* E. Morren, a heterostylous clonal herb endemic to Japan and adjacent East Asia. Although the species was once common and occurred in a range of moist habitats throughout Japan, in recent years it has declined and is currently included in the national Red List as vulnerable.

Among the visitors to *P. sieboldii* flowers, *Bombus diversus* queens are thought to be the most important pollinators based on several lines of evidence. Inter-habitat comparisons showed a significant correlation between the seed set of heterostylous morphs and the visitation of queen bumblebees, which was assessed by claw marks left by the visiting bees on flower petals.

In isolated population of the species, fertility selection for a self-fertile, homostyle morph due to pollinator loss was demonstrated. To predict genetic consequences of the selection, I developed a deterministic genetic model based on a classical "supergene" model, and studied the effects of pollinator availability on temporal changes of morph frequencies through model simulation. Fast, irreversible loss of the thrum morph from the population was predicted. To prevent the breakdown of the normal breeding system of the species, active management for conservation should include pollinator therapy, i.e., reintroduction and reestablishment of suitable pollinator populations.