

【解 説】

断片化したシデコブシ集団において集団の構造が自殖率と雌性・
雄性繁殖成功に及ぼす影響鈴木 節子^{*1}・永光 輝義¹・戸丸 信弘²

はじめに

植物集団が断片化すると、交配相手や送粉者が不足するため、個体の種子生産量や他殖率は低下する (Eckert et al. 2010)。その結果、個体の繁殖成功は低下し、自殖由来の子孫が増えるため次世代の適応度も低下する可能性がある (Ellstrand and Elam 1993)。また、断片化によって集団間の遺伝子流動が減少するため、遺伝的浮動による遺伝的多様性の低下をもたらす可能性もある (Aguilar et al. 2008)。木本種は、長寿命で集団外からの遺伝子流動量が比較的多いため、生育地の断片化による影響を受けにくいとされている (Kramer et al. 2008)。しかし、最近のメタ解析によると、断片化によって木本種も草本種と同じくらい遺伝的変異が減少することが示唆されている (Vranckx et al. 2011)。

花粉が動物によって媒介される植物種においては、断片化の影響を評価することは特に難しい。それは、送粉者の行動が集団のサイズや孤立の程度、個体密度、個体サイズなどによって変化するためである (Sih and Baltus 1987)。混合交配様式の樹木では小さく断片化した集団で自殖率が上昇する傾向がある (Coates et al. 2007)。また、断片化された集団では遺伝子の移入が増加し、花粉散布距離も増加する傾向がある (Bacles and Ennos 2008)。しかし、集団への遺伝子の移入だけでなく、集団外への遺伝子の移出もまた、集団間の遺伝的な連結性を維持するために重要である (Lander et al. 2010)。よって、断片化が交配パターンに与える影響を評価するためには、集団間の遺伝子流動の方向性と頻度を考慮する必要がある。

現在生じている集団間の遺伝子流動の方向性と頻度を定量化するためには、母樹から直接採取した種子の父親を探す父性解析が有効である。Adams and Birkes

(1989) 以来、複数の花粉散布モデルが提案されてきた。中でも Klein et al. (2008) は、父親候補から母樹までの距離、母樹との開花期間の重複度で評価される父親候補の繁殖力と散布曲線を同時に推定する方法を提案した。しかし、断片化した集団では個体サイズや母樹までの距離、開花の重複度などの個体の特徴だけでなく、集団サイズ、父親候補と母樹が同じ集団に属しているかなどの集団の特徴も繁殖パターンに影響するだろう。よって、雄性繁殖成功の決定要因を明らかにするためには、個体と集団の両方の要因を含んだモデルが必要である。

本研究では、絶滅が危惧される日本固有種シデコブシの断片化された集団を対象に、花粉散布、自殖率、雌性・雄性繁殖成功を調べた。シデコブシは混合交配様式であり、かなりの自殖種子が生産されるため、集団の断片化が交配パターンに与える影響を評価するのに適している。まず、結果・結実率から雌性繁殖成功を推定した。次に、父性解析を行い種子の父親を決定した。父性解析の結果から、自殖率、花粉散布曲線、雄性繁殖成功を推定した。最後に、雌性繁殖成功と自殖率に母樹サイズ、局所ジェネット密度、集団サイズ、近隣集団サイズが与える影響、雄性繁殖成功に交配距離、ジェネットサイズ、集団サイズ、地理的な隔離が与える影響を評価した。本稿では BMC Ecology 誌に掲載された論文 (Setsuko et al. 2013) を改変して紹介する。

材料と方法

シデコブシと調査地の概要

シデコブシは愛知、岐阜、三重県にのみ分布する落葉小高木で、小さな川沿いや湿地に生育する。環境省

* E-mail: setsukos@affrc.go.jp

1 ずきせつこ、ながみつてるよし 森林総合研究所森林遺伝研究領域

2 とまるのぶひろ 名古屋大学大学院生命農学研究科

のレッドリストで準絶滅危惧種に指定されている。春先に雌性先熟の両性花を咲かせ、花粉は虫によって媒介される。最も訪花頻度の高い昆虫は小型の甲虫である。果実は集合果で、1果実あたりの種子数は多くて40個程度である。

調査地は名古屋市近郊の海上の森である。この地域は古くから里山として利用されてきたため、もともとは落葉広葉樹林が優占していたが、近年は放棄され二次遷移によって常緑広葉樹が優占しつつある。この地域に分布するシデコブシ8集団(Y、T、A、B、C、D、E、F、図-1)を対象に調査を行った。それぞれの集団は互いに隣接しているが、尾根によって隔てられている。これらの集団内において2002-2004年にかけて開花調査を行い、開花ジェネットの根元位置と胸高直径を測定した。

雌性繁殖成功の測定と発芽実験の方法

2005年3月、6集団(Y、T、A、B、C、F)から、集団あたり3-14母樹(集団平均8.3母樹、計50母樹)を対象に、個体あたり11-96花(個体平均33花、計1648花)にマーキングをし、同年8月に果実を回収した。1つの心皮に2つの胚珠が含まれているため、胚珠数は心

皮数×2で求めた。ジェネットごとの結果率は(採取された果実数/マークした花数×100)、結実率は(あるジェネットから採取した果実に含まれていた総健全種子数/あるジェネットから採取した果実の総胚種子数×100)で求めた。ジェネット全体の胚珠が健全種子となる確率は、(結果率×結実率/100)で求められ、これを雌性繁殖成功と定義した。

採取した種子は果肉を外し低温湿層処理を行った後、ジェネットごとに、得られた種子が30個未満の場合は全ての種子を、30個以上の場合は30個の種子を播種した。全部で493個体の実生が得られた。

父性解析の方法と自殖率の推定

父性解析を行うために、シデコブシと同属のホオノキで開発されたマイクロサテライト10座(Isagi et al. 2001; Setsuko et al. 2005)を用いて、8集団の開花ジェネット計306個体と発芽した実生493個体の遺伝子型を決定した。

実生の父性解析は、開花ジェネット306個体を父親候補として、プログラムCERVUS ver. 3(Kalinowski et al. 2007)を用いて行った。実生が自殖由来か他殖由来かを父性解析の結果より決定した。自殖率はジェネットごとに(自殖由来の実生数/解析実生数×100)で算出した。

雌性繁殖成功と自殖率に影響を与える要因

雌性繁殖成功と自殖率に影響を与える要因を調べるために、一般化線形モデル(確率分布二項分布、リンク関数ロジット関数)を用いて解析を行った。説明変数は母樹サイズ(ジェネット内の最大DBHの幹の胸高断面積)、局所ジェネット密度(あるジェネットの半径x m内に存在する開花ジェネットの胸高断面積合計、xは5、10、…、50 mの5 m刻みで10階級から最適値を選択)、集団サイズ(集団に属する開花ジェネットの胸高断面積合計)、近隣集団サイズ(対象とする母樹から半径300 m以内の集団サイズの合計)とした。

花粉散布パラメータの推定と有性繁殖成功に影響を与える要因

父性解析によって父親を決定し、その花粉散布イベントを、調査地内における花粉散布曲線の推定に用いた。距離r(m)のときの花粉散布確率dは、指数べき乗関数を用いて以下の式で示される。

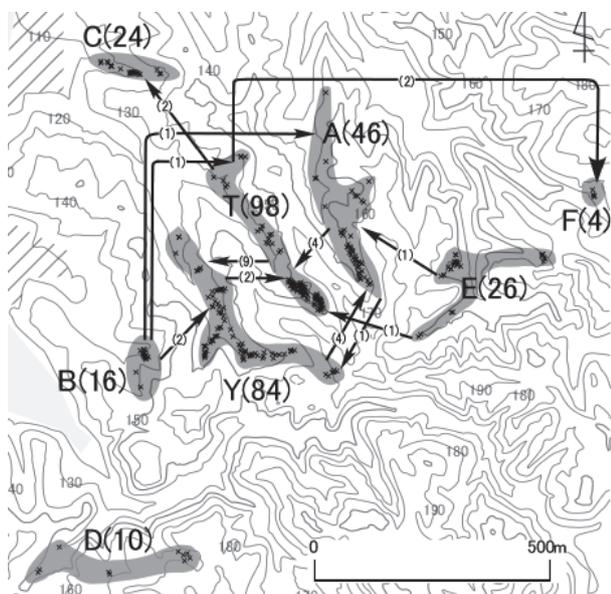


図-1 シデコブシ集団の分布と集団間花粉流動。アルファベットは集団名、それに続く括弧内は開花個体数、×印はジェネットの根元位置、灰色のエリアは集団のまとまり、矢印は父性解析で得られた集団間花粉流動、矢印上の数字は集団間花粉流動の回数を示す。

$$d = \frac{a^2 b}{2\pi\Gamma(2/b)} \exp(-[ar]^b)$$

Γ はガンマ関数、 a はスケールパラメーター、 b はシェイプパラメーターである。 b の値によって分布の形が決まる。例えば、指数関数分布($b=1$)、正規分布($b=2$)、fat-tailed分布($b<1$)、thin-tailed分布($b>1$)などである。

この散布曲線に基づき、雄性繁殖成功を評価した。母樹*i*は父親候補*j*との間に n_{ij} 個の種子を生産する。 p_{ij} は父親候補*j*が母樹*i*の父親となる確率であり、以下の式で示される。

$$p_{ij} = \frac{f_{ij} \exp(-[ar_{ij}]^b)}{\sum_{k=1(k \neq i)}^{N-1} f_{ik} \exp(-[ar_{ik}]^b)}$$

f_{ij} は父親候補*j*の母樹*i*に対する雄性繁殖成功、 r_{ij} は父親候補*j*と母樹*i*の距離(m)である。雄性繁殖成功 f_{ij} は、以下の式で示される。

$$f_{ij} = s_{ij}^\alpha t_{ij}^\beta \exp(\gamma u_{ij})$$

s_{ij} は父親候補*j*の母樹*i*に対するサイズ比(*i*のサイズ/*j*のサイズ)、 t_{ij} は父親候補*j*の属する集団サイズと母樹*i*の属する集団サイズの比(*i*の集団サイズ/*j*の集団サイズ)、 u_{ij} は集団の違い(*i*と*j*が同じ集団(0)、異なる集団(1))である。 α 、 β 、 γ はそれぞれ s_{ij} 、 t_{ij} 、 u_{ij} のパラメーターである。 M 個体の母樹と N 個体の父親候補の交配尤度関数は以下の様に示される。

$$L(n, r, s, t, u | a, b, \alpha, \beta, \gamma) = \prod_{i=1}^M \prod_{j=1(j \neq i)}^{N-1} p_{ij}^{n_{ij}}$$

各パラメーター(a 、 b 、 α 、 β 、 γ)の事後分布は、JAGS(Rのパッケージrjags)のMCMCサンプリング法を用いて推定した。まず、各パラメーターの初期値($a=b$

$=1$ 、 $\alpha=\beta=\gamma=0$)を与え、他のパラメーターを固定したときの事後分布(条件付事後分布)から、パラメーター値のサンプリングを行った。次に、このサンプリングを20,000ステップ行い、初期値の影響がある初期の2,000ステップを捨て、パラメーターの頻度分布を得た。なお、この作業は3つのchainで行い、20ステップごとのパラメーター値を抽出した。そして、これらのMCMCサンプルから、パラメーター推定値の中央値と95%信用区間を得た。

結果と考察

自殖率と雌性繁殖成功

解析した493実生の父親は全て8つの集団内に存在していた。また、493実生のうち自殖に由来したものは57実生であった(11.56%)。この値は、混合交配様式のシデコブシ、同属のホオノキで過去に示された値と一致する(Hirayama et al. 2007; Tamaki et al. 2009)。一般化線形モデルによる解析の結果、自殖率は母樹サイズが大きく、半径25m以内の局所ジェネット密度が低いと自殖率が高くなることが示された(表1)。先行研究では、シデコブシの自殖率は集団レベルではほぼ同じ値であるが、集団内の個体間ではばらつくことが示されている(Tamaki et al. 2009)。それにも関わらず、本研究では自殖率は局所個体密度の低下に伴い増加していた。局所密度が低いと他殖花粉が不足するため、種子生産の減少を補うために自殖率が増加したのだろう。

集団ごとの雌性繁殖成功は平均4.00%(0.98 - 6.50%)であった。また、一般化線形モデルによる解析の結果、雌性繁殖成功は、母樹の属する集団サイズ、近隣の集団サイズ、母樹サイズが大きく、半径50m以内の局所ジェネット密度が低いほど増加することが示された(表-1)。集団サイズ、近隣集団サイズが大きい

表-1 シデコブシの雌性繁殖成功と自殖率を最もよく説明する一般化線形モデルの説明変数とその係数

| 応答変数 | 説明変数 | 係数 | S.E. | p 値 |
|--------|-----------------|----------|---------|--------|
| 雌性繁殖成功 | 切片 | -4.20200 | 0.05343 | <0.001 |
| | 母樹サイズ | -0.00256 | 0.00074 | <0.001 |
| | 局所ジェネット密度 (50m) | -0.00056 | 0.00004 | <0.001 |
| | 集団サイズ | 0.00055 | 0.00003 | <0.001 |
| | 近隣集団サイズ | 0.00013 | 0.00001 | <0.001 |
| 自殖率 | 切片 | -1.21029 | 0.47454 | <0.05 |
| | 母樹サイズ | 0.12485 | 0.06044 | <0.05 |
| | 局所ジェネット密度 (25m) | -0.00534 | 0.00105 | <0.001 |

と、当該集団や近隣集団における開花量が多いため、それに誘引される送粉者の数を増やすことに繋がり、結果として雌性繁殖成功の増加をもたらしたのだろう。一般化線形モデルによって選択された最適モデルの係数を比較すると、当該集団サイズは近隣集団サイズの4.4倍も高い値を示しており、送粉者は主に当該集団の資源に依存し、近隣集団の資源は補助的に利用しているようだ。また、集団間の送粉イベントは稀であり、地理的な隔離と共に送粉成功は低下していたため、送粉者の行動のほとんどは集団内に制限されていると考えられる。

一方で、局所ジェネット密度が高いと雌性繁殖成功が低下しており、これには以下の2つの可能性が考えられる。まず、近縁個体間の交配によって適応度が低下する二親性近親交配によるものである。集団内で近距離の個体ほど血縁的に近くなる空間自己相関が生じていた場合、局所ジェネット密度が高い場所ほど二親性近親交配は生じやすくなる。しかし、シデコブシの成木集団では空間自己相関がないことが既に示されている (Setsuko et al. 2004) ため、この可能性は支持されない。2つ目の可能性は、近隣個体間の送粉者をめぐる競争によるものである。個体密度が高くなると植物個体間で送粉者をめぐる競争が生じるという研究例がある (Spigler and Chang 2009 ; Ward et al. 2013)。花粉散布曲線によるとほとんどの花粉流動は50m以内で生じ (図-2)、局所ジェネット密度のスケールとも一致している。つまり、送粉者の数が限られ、またその行動も局所的なため、局所的な送粉者をめぐる競争が生じたのだろう。

母樹サイズが大きいと雌性繁殖成功が低下し、自殖率を増加させていた。シデコブシでは、1つの花が雌期から雄期へと変化する。雌期の花には報酬がないが、その形を報酬 (花粉) のある雄期の花に擬態させて送粉者を誘引しているとされる (鈴木 2012)。そして、それぞれの花の開花時期がずれて開花するため、開花量が多いジェネットにおいては隣花授粉が生じやすくなる。一方、シデコブシでは自家花粉を受けた胚の36-38%は中絶してしまう (Hirayama et al. 2007)。隣花授粉によって自家受粉率が上昇するが、その一部は中絶してしまうため雌性繁殖成功が低下したのだろう。そして、健全種子まで発達した自殖種子によって自殖率が増加したと考えられる。

花粉散布と雄性繁殖成功

他殖に由来する436実生のうち30実生が異なる集

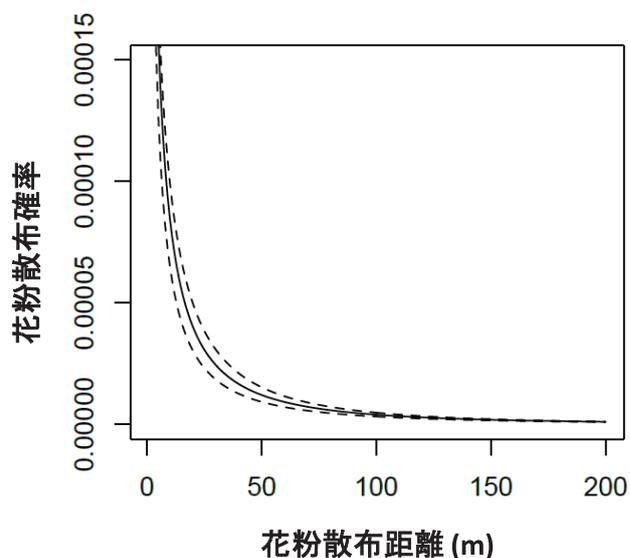


図-2 MCMCサンプリングによって得られたスケールパラメーター (a) とシェイプパラメーター (b) によって推定された花粉散布曲線。実線はa、bの中央値、破線は95%信用区間を用いた時の花粉散布曲線を示す。

団間の交配によって生じていた (6.88%)。集団間の交配イベントのうち頻度が高かったのは、TからY (9回)、AからT (4回)、YからA (4回) であった (図-1)。父性解析を行った8集団中7集団で花粉流動が観測された。中央のA、T、Yの集団は花粉の移入・移出の両方が生じていたが、周辺の集団は移入のみ (C、F)、あるいは移出のみ (B) しか生じていなかった。

MCMCサンプリング法を用いて推定したスケールパラメーター (a) とシェイプパラメーター (b) の中央値と95%信用区間を用いて花粉散布曲線を推定した (図-2)。シェイプパラメーター $b = 0.206$ で花粉散布曲線は分布の裾の重い fat-tailed 分布であり、花粉散布距離は平均602 m、95%信用区間は95 - 7962 m であった (表-2)。 $b = 0.206$ はこれまでに報告された虫媒の木本種のどの値よりも小さい (Austerlitz et al. 2004 ; Byrne et al. 2008 ; Dick et al. 2003 ; Hardy et al. 2004 ; Klein et al. 2008 ; Mimura et al. 2009 ; Oddou-Muratorio et al. 2005)。シデコブシの花粉散布曲線は散布距離に大きなばらつきがあり、頻繁な短距離散布と低頻度の長距離散布で特徴づけられた。

3つの雄性繁殖成功に関するパラメーターは、母樹に対する父親のサイズ $\alpha = 0.711$ 、母樹の集団に対する父親の集団サイズ $\beta = -0.302$ 、母樹と父親の集団の違い $\gamma = -0.575$ と推定された (表-2)。雄性繁殖成功は、母樹

表-2 MCMCサンプリングによって得られた各パラメーターの中央値と95%信用区間

| パラメーター | 中央値 | (95% CI) |
|---------------------|---------|--------------------|
| <i>a</i> スケールパラメーター | 239.709 | (18.107, 1522.016) |
| <i>b</i> シェイプパラメーター | 0.206 | (0.182, 0.257) |
| α ジェネットサイズ比 | 0.711 | (0.593, 0.832) |
| β 集団サイズ比 | -0.302 | (-0.752, 0.156) |
| γ 集団の違い | -0.575 | (-1.105, -0.021) |

が同じ集団に属し、父親のサイズが大きく、父親の属している集団が小さい方が高くなることが示された。長距離花粉散布が可能であるにも関わらず、集団間の交配頻度は集団内の交配頻度の約半分 ($\exp(\gamma u_{ij}) = e^{-0.575} = 0.563$) であった。集団間に存在する尾根が、遺伝子流動の地理的な障壁となっているようだ。

一般的に花粉による遺伝子の移入は小さな集団では増加するという (Bittencourt and Sebbenn 2007)。このパターンは個体あたりの授粉成功はともかく、大集団からはより多くの花粉が移出するためだと考えられる。一方、本研究ではジェネットあたりの雄性繁殖成功は大集団よりも小集団の方が高い傾向にあった。これは、大集団内の送粉者は花資源が多いので集団内のジェネットを順番に巡り、めったなことでは他集団に移動しないが、小集団の送粉者は資源が少ないためにその集団での滞在時間が短く、すぐに他の集団へと向かうと予想される。そのような送粉者の行動が小集団における集団間遺伝子流動の頻度を増加させていると考えられる。

雄性繁殖成功はジェネットのサイズが大きい方が高かった。サイズの大きいジェネットは隣花授粉のために雌性繁殖成功は低下するが、一方で雄性繁殖成功は高まることが示された。

おわりに

本研究では、集団構造が交配様式や繁殖成功に影響を与えていることが示された。集団の断片化は、集団サイズの低下、集団の地理的な隔離を増加させ、雌性および雄性繁殖成功を低下させていた。

長距離花粉散布は不可能ではないが、頻度は低いものであった。大集団のジェネットは高い雌性繁殖成功を示したが、雄性繁殖成功は低い傾向にあった。また、大きなジェネットは雌性繁殖成功と他殖率が低かつ

たが、雄性繁殖成功は高かった。絶滅危惧種を保全する際、大きな個体がある大きな集団が選択させることが多い。しかし、今回の研究結果から集団はサイズに応じて異なる役割を果たしていることが示された。保全を行う際は、種子生産と集団間の遺伝子流動を維持するためにも、大きな集団だけでなく小さな集団もまた保全していくことが重要である。

謝 辞

本研究では、名古屋大学森林生態生理学研究室の皆さんのご協力やご意見を頂いた。また、愛知県海上の森センターには調査を許可して頂いた。本研究はJSPS科研費 1707746、2110333、14206017、16380100、および環境省の助成を受けたものである。記して感謝する。

引用文献

- Adams WT, Birkes DS (1989) Mating patterns in seed orchards. Proceedings of the 20th Southern Forest Tree Improvement Conference, Charleston, SC, USA
- Aguilar R, Quesada M, Ashworth L, Herrerias-Diego Y, Lobo J (2008) Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17: 5177–5188
- Austerlitz F, Dick CW, Dutech C, Klein EK, Oddou-Muratorio S, Smouse PE, Sork VL (2004) Using genetic markers to estimate the pollen dispersal curve. *Molecular Ecology* 13: 937–954
- Bacles CFE, Ennos RA (2008) Paternity analysis of pollen-mediated gene flow for *Fraxinus excelsior* L. in a chronically fragmented landscape. *Heredity* 101: 368–380
- Bittencourt JVM, Sebbenn AM (2007) Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. *Heredity* 99: 580–591
- Byrne M, Elliott CP, Yates CJ, Coates DJ (2008) Maintenance of high pollen dispersal in *Eucalyptus wandoo*, a dominant tree of the fragmented agricultural region in Western Australia. *Conservation Genetics* 9: 97–105
- Coates DJ, Sampson JF, Yates CJ (2007) Plant mating

- systems and assessing population persistence in fragmented landscapes. *Australian Journal of Botany* 55: 239–249
- Dick CW, Etchelecu G, Austerlitz F (2003) Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology* 12: 753–764
- Eckert CG, Kalisz S, Geber MA, Sargent R, Elle E, Cheptou P–O, Goodwillie C, Johnston MO, Kelly JK, Moeller DA, Porcher E, Ree RH, Vallejo–Marín M, Winn AA (2010) Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 35–43
- Ellstrand NC, Elam DR (1993) Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217–242
- Hardy OJ, Gonzalez–Martinez SC, Colas B, Freville H, Mignot A, Olivieri I (2004) Fine–Scale Genetic Structure and Gene Dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). II. Correlated Paternity Within and Among Sibships. *Genetics* 168: 1601–1614
- Hirayama K, Ishida K, Setsuko S, Tomaru N (2007) Reduced seed production, inbreeding, and pollen shortage in a small population of a threatened tree, *Magnolia stellata*. *Biological Conservation* 136: 315–323
- Isagi Y, Honjo M, Washitani I (2001) Development of microsatellite markers for *Primula sieboldii* using degenerate oligonucleotide–primed PCR–amplified DNA. *Molecular Ecology Notes* 1: 22–24
- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC (2007) Revising how the computer program cervus accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology* 16: 1099–1106
- Klein E, Desassis N, Oddou–Muratorio S (2008) Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. IV. Whole interindividual variance of male fecundity estimated jointly with the dispersal kernel. *Molecular Ecology* 17: 3323–3336
- Kramer AT, Ison JL, Ashley MV, Howe HF (2008) The paradox of forest fragmentation genetics. *Conservation Biology* 22: 878–885
- Lander TA, Boshier DH, Harris SA (2010) Fragmented but not isolated: Contribution of single trees, small patches and long–distance pollen flow to genetic connectivity for Gomortega keule, an endangered Chilean tree. *Biological Conservation* 143: 2583–2590
- Mimura M, Barbor RC, Potts BM, Vaillancourt RE, Watanabe KN (2009) Comparison of contemporary mating patterns in continuous and fragmented *Eucalyptus globulus* native forests. *Molecular Ecology* 18: 4180–4192
- Oddou–Muratorio S, Klein EK, Austerlitz F (2005) Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent–offspring analysis. *Molecular Ecology* 14: 4441–4452
- Setsuko S, Ishida K, Tomaru N (2004) Size distribution and genetic structure in relation to clonal growth within a population of *Magnolia tomentosa* Thunb. (Magnoliaceae). *Molecular Ecology* 13: 2645–2653
- Setsuko S, Nagamitsu T, Tomaru N (2013) Pollen flow and effects of population structure on selfing rates and female and male reproductive success in fragmented *Magnolia stellata* populations. *BMC ecology* 13: 10
- Setsuko S, Ueno S, Tsumura Y, Tomaru N (2005) Development of microsatellite markers in *Magnolia stellata* (Magnoliaceae), a threatened Japanese tree. *Conservation Genetics* 6: 317–320
- Sih A, Baltus MS (1987) Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679–1690
- Spigler RB, Chang S–M (2009) Pollen limitation and reproduction varies with population size in experimental populations of *Sabatia angularis* (Gentianaceae). *Botany* 87: 330–338
- 鈴木節子・永光輝義・石田清・戸丸信弘 (2012) シデコブシの訪花昆虫と雌性繁殖成功との関係. *中部森林研究* 60: 37–42
- Tamaki I, Ishida K, Setsuko S, Tomaru N (2009) Interpopulation variation in mating system and late–stage inbreeding depression in *Magnolia stellata*. *Molecular Ecology* 18: 2365–2374
- Vranckx G, Jacquemyn H, Muys B, Honnay O (2011) Meta–analysis of susceptibility of woody plants to loss of genetic diversity through habitat fragmentation. *Conservation Biology* 26: 228–237
- Ward M, Johnson S, Zalucki M (2013) When bigger is not better: intraspecific competition for pollination increases with population size in invasive milkweeds. *Oecologia: Oecologia* 171: 883–891