

小塩山のカタクリ集団における自家和合性の確認および  
自動自家受粉様式による果実形成

森井英樹<sup>1</sup>・長谷川匡弘<sup>2</sup>

Confirmation of self-compatibility and automatic self-pollination  
in the *Erythronium japonicum* Decne. population  
in Mt. Ojio, Kyoto Prefecture, Japan

Hideki MORII<sup>1</sup> and Masahiro HASEGAWA<sup>2</sup>

**Abstract:** It has been known that *Erythronium japonicum* Decne. had self-incompatibility, and seed form mainly by out crossing. However, we confirmed that the plants set fruits and seeds by automatic self-pollination in the population at Mt. Ojio, Kyoto Prefecture, Japan. As a result of our survey from 2011 to 2013, it was revealed that these population had self-compatibility and there were very few effective pollinators. When cross-pollination by hands was performed, it was confirmed that the fruits set and the number of seeds per fruit were higher than the under natural condition, suggesting that there was pollinator limitation. Automatic self-pollination and self-compatibility are advantageous in the extremely limited of effective pollinators, and it is possible that they have spread throughout the population.

**抄録:** カタクリは自家不和合性を有し、自家花粉による種子形成はほとんどなく、主に他家花粉による繁殖を行っていることが知られていたが、京都府小塩山のカタクリ集団において、自家和合性や自動自家受粉による果実・種子形成が確認された。この集団では、2011年から13年にかけての調査の結果、強制他家受粉を行うと、結果率、及び1果実あたりの種子数が、自然状態の結果率、平均種子数よりも上昇することが確認され、送粉者制限があることが示唆された。また、有効な訪花昆虫が極めて少ないこと、一定程度自家和合性が認められること、十数%程度の自動自家受粉による結果が認められることが明らかになった。自動自家受粉による繁殖は、有効な訪花昆虫が極めて限られる中では有利になり、集団中に広がった可能性が考えられる。

**Key words:** *Erythronium japonicum*; automatic self-pollination; effective pollinator; bumble bees; conservation; pollinator limitation

はじめに

カタクリ *Erythronium japonicum* Decne. は、落葉樹林の林床にしばしば大規模な集団をつくり、早春に開花するユリ科の植物である（河野, 2004）。東北、北陸などでは低標高地でも普通に見られ、規模の大きな集団が連続的に分布しているが、西日本では、大規模な集団は比較的少なく、分布も不連続となり、県別のレッドデータブックに掲載されていたり、自生地が保全されていたりする例も少なくない（河野, 2004; 県別レッドデータブックでは、例えば、島根県環境生活部自然環境課, 2013; 菅沼, 2017）。京都府においては比較的普通にみられるものの、南部や都市近郊では大規模な集団は少なく、小塩山のカタクリ集団は、西山自然ネットワークにより管理・保全されている（森井, 2014）。

カタクリは主に河野らにより繁殖生態の研究がすすめられ、通常栄養繁殖を行わないこと、長く突き出した柱頭により自殖が避けられ、ほとんど他家花粉による繁殖であること、自家不和合性を有し、自家花粉に

※大阪市立自然史博物館業績第500号（2021年12月1日受理）

<sup>1</sup> 大阪府茨木市 Ibaraki, Osaka, Japan

<sup>2</sup> 大阪市立自然史博物館 〒546-0034 大阪府東住吉区長居公園1-23

Osaka Museum of Natural History, 1-23 Nagai Park, Higashiumiyoshi-ku, Osaka 546-0034, Japan

Corresponding author: M. Hasegawa (e-mail: hasegawa@mus-nh.city.osaka.jp)

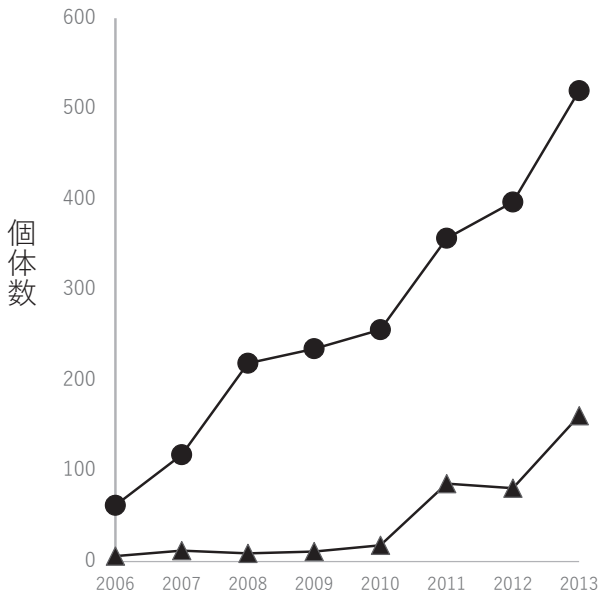


図1. 小塩山カタクリ集団の個体数の推移。●は全個体数の推移を、▲は実生数の推移を示す。2007年にシカの食害を防ぐためのネットが設置された(西山自然保護ネットワーク(2014)を改変)。

Fig.1. Changes in the number of individuals in the *Erythronium Japonicum* population in Mt. Ojio. ● indicates the total number of individuals, and ▲ indicates the number of seedlings. In 2007, a net was set up to prevent deer feeding damage.

ことから、小塩山のカタクリ集団においても、北見市の集団のように自家受粉による種子生産が行われている可能性が考えられた。また、より長時間・広範囲の調査により、小塩山のカタクリ集団の送粉にかかわる昆虫を特定することも、カタクリ集団の保全活動の方向性を探る上では重要である。植物の地域個体群の保全においては、当該集団における繁殖生態を詳細に調査し、その結果をその後の保全活動につなげていく必要がある。しかし、実際にこのような調査を行った上で保全活動につなげている事例は多くない。

本研究では、京都府小塩山においてカタクリの繁殖様式を調査し、送粉に関わる昆虫類を特定することで、今後の保全活動に活用する情報を得ることを目的とした。この目的のため、1) 小塩山のカタクリ集団において、2年間にわたり訪花昆虫調査を行うとともに、2) 自然状態での結果率はどの程度で、自家花粉により種子が生産される可能性について受粉実験を行うことにより明らかにした。本報告では、これらの結果について報告するとともに、小塩山のカタクリ集団の保全について考察する。

## 調査地・方法

### 調査地

調査地は京都府京都市西京区小塩山の北斜面の2か所である(N34.96, E135.63, alt. 600~640m, 図2)。周囲の山域にはアカガシ、ウラジロガシ、イヌブナが確認でき、毎年数cmの積雪をみる比較的冷涼な山地である。図2の西側の群生地は、およそ200㎡でカタクリの密度は約30株/1㎡、東側の群生地はおよそ120㎡でカタクリの密度は約25株/1㎡である。調査を行った範囲は西山自然保護ネットワークが1999年よりボランティアを募り、主にカタクリ・ギフチョウを保護している場所の一部である。周囲はニホンジカの生息地でありシカの食害から保護するため、2007年10月以降、カタクリ群生地は防鹿柵で囲われている。柵外の場所では、シカの食害から林の下層植生は単調化しており、シカが食べないアセビが優占していた。

よる種子形成はほとんどないことが明らかにされてきた(Kawano, 1982; Utech and Kawano, 1975; Kawano and Nagai, 1982; 河野, 1984)。しかし、カタクリの分布北限に当たる北海道北見市のカタクリ集団では、自家花粉による高い結果率が報告されているように、カタクリの繁殖生態は地域により異なる可能性があることが分かってきた(石川・本多, 2000; 石川・本多, 2008)。

小塩山の保護区内は当初、比較的密生度の高いカタクリの群生地であったが、2005年頃より急激な個体数の減少が続き、極端な谷では地上部がほとんど見られなくなり、1㎡の方形調査区の設定すら不可能な状態となった。原因はニホンジカ等による食害であり、2007年10月に止む無く3つの谷を動物避けネットで囲ったところ、急速に個体数を回復させ、2010年以降は発芽1年目の実生も多く確認されるようになった(図1)。このころから、想定される主な送粉者(ハナバチ類, チョウ類)を調査したが、確認数は非常に少なく、長時間観察していても訪花シーンを確認することは極めて稀であった。それにも関わらず集団の果実は一定程度実る

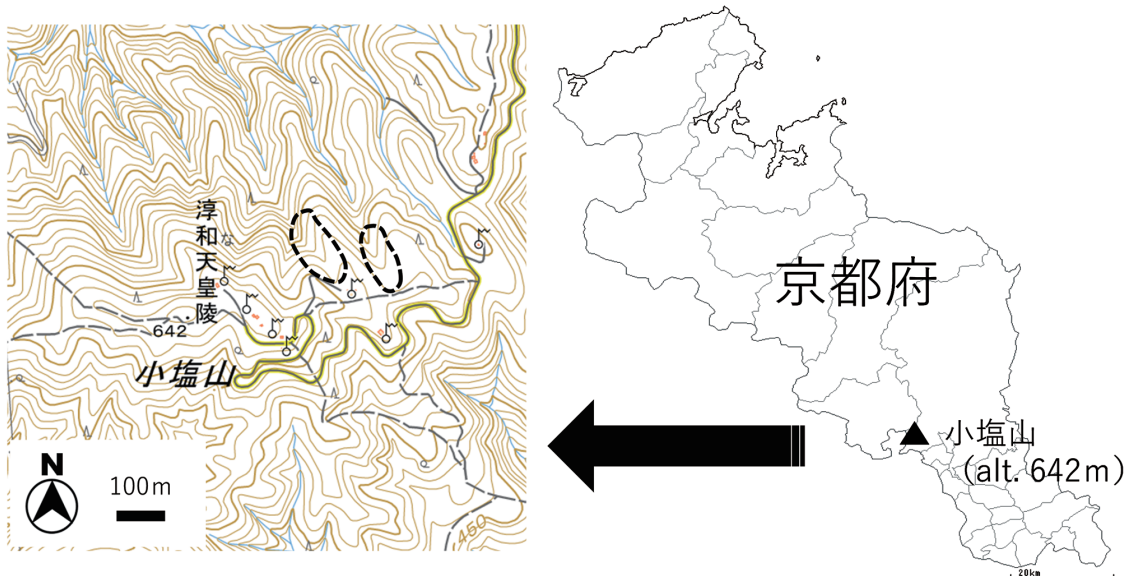


図2. 調査地。点線で囲まれた2カ所で調査を行った。※本図は電子地形図25000 (<https://maps.gsi.go.jp/>; 国土地理院) を加工して作成した。  
Fig.2. The study sites. The survey was conducted at two locations surrounded by dotted lines.

### 訪花昆虫の確認

調査は2012年及び2013年の4月の天候の安定した日に実施した。カタクリ群落のある北斜面の2つの谷（図2）に100mのラインを設定し、そのライン上を歩き、左右10m内で確認されたカタクリへの訪花記録がある昆虫（Kawano and Nagai, 1982; コマルハナバチ, ビロウドツリアブ, ギフチョウ, その他ハナバチ類等）をカウントするとともに、カタクリへの訪花が確認された場合は全て記録した。観察範囲内で訪花を確認した際に1とカウントし、連続訪花数については原則的に記録しなかった。これは、ライン上をゆっくり移動しながらの確認であるため、必ずしも観察範囲での最初の訪花を確認できるわけではなく、観察範囲内での正確な連続訪花数の把握が困難であること、連続訪花数が多いマルハナバチ類を追跡、確認する場合、調査人員一人をそれに割り当てる必要があり、その間の訪花昆虫調査が困難になるためである。ただし、2012年4月27日から28日にかけて、コマルハナバチの連続訪花数について、調査員を割り当てて記録した。歩きながらの調査時間は1日当たり1時間とし、2012年は4月5日、9日、10日、12日、15日、16日、18日、19日、23～25日、27～29日の合計14日間、2013年は、4月1日、4日、5日、8～10日、12～17日、20日、23日、25日、26日、27～29日の合計18日間行った。

### 自生地における結果率測定及び受粉処理方法

2011年から2013年にかけて、2カ所の群生地において自然状態での結果率の測定を行った。図2の西側の谷では群生地およそ200㎡、東側の谷では群生地およそ120㎡を対象として、開花数と結果数を記録した。また、一部の果実については、種子数のカウントも行った。各年2カ所の調査地において、無作為に2011年は48個体、2012年は88個体、2013年は87個体を抽出し、種子数をカウントした。

受粉様式を調べるため、強制他家受粉、強制自家受粉、自動自家受粉の3つの処理を行った。開花直前の蕾の段階で実験対象の個体を選択し、訪花昆虫をシャットアウトするためにネットで覆った。使用したネットは、遮光率が低い9000番のテトロンゴースを使用した（図3）。なお、ネットを被せた後は毎日花の状態を確認した。強制他家受粉、強制自家受粉の処理については、開花後人工受粉を行い再びネットで覆い、果実が成熟した後に、結果、結実の有無、及び種子数の調査を行った。

強制自家受粉、強制他家受粉は、雌しべが雄しべと同等以上に伸長し、柱頭が三裂していることを確認したうえで実施した。強制自家受粉は、開花した花の長短の雄しべ各1本ずつを用いた。雄しべをピンセット



図3. 受粉様式の調査のための袋かけ処理.

Fig.3. Bagged treatment for study of mating systems of *Erythronium Japonicum*.

に持ち去られた。このことから、果実裂開前に袋を装着したが、袋の装着不備等により種子が持ち運ばれた可能性のある果実は種子数のカウントより除外することとした。また、成熟した果実を確実に回収するために、5月中旬から下旬にかけて数回に分けて果実の確認を行った。

強制他家受粉処理は2011年に、強制自家受粉、自動自家受粉の各処理は2011年から2013年にかけて実施した。

## 結果

### カタクリの訪花昆虫

2012年、2013年共通してカタクリへの訪花が確認されたのは、コマルハナバチ、ピロウドツリアブ、ギフチョウの3種であった(表1)。コマルハナバチは女王バチのみの確認であった。2012年にはコマルハナバチは14日間で25例の訪花を確認し、訪花昆虫内では最も多かった。このほかでは、キムネクマバチ、ギフチョウ、ピロウドツリアブの訪花が確認されたものの、いずれも10例に達することはなかった。コマルハナバチの連続訪花数は2日間のみ確認したが、11例の訪花が確認され、平均19.1花(最小1, 最大66花)連続訪花した。

表1. 京都府小塩山のカタクリ集団における訪花昆虫類及びその訪花個体数.

Table 1. Insects of visited and its number of individuals in *Erythronium japonicum* population of Mt. Ojio.

		カタクリへの訪花個体数 ※()は調査範囲内での確認飛翔数	
		2012	2013
ハチ目	コマルハナバチ	25 (87)	2 (57)
	ニホンミツバチ	0 (4)	2 (14)
	キムネクマバチ	7 (7)	0 (9)
	その他のハチ目	0 (6)	2 (46)
ハエ目	ピロウドツリアブ	1 (20)	11 (116)
	ハナアブ科	0 (0)	2 (6)
チョウ目	ギフチョウ	9 (30)	6 (22)
	タテハチョウ科	0 (5)	0 (4)
	その他のチョウ目	0 (8)	0 (3)

2013年には、18日間の調査を行ったものの、コマルハナバチ女王の訪花は2例のみであった。その他には、ニホンミツバチ、ピロウドツリアブ、ギフチョウ、ハナアブ科等の訪花が確認されたものの、10例を超えていたのは、ピロウドツリアブの11例のみで、その他は訪花確認例数が極めて少なかった。

### 自然状態での結果率及び受粉処理結果

自然状態での結果率は年変動が大きく、18.5%～41.4%まで変化が見られた(表2)。一株当たりの平均種子数も年による変動が大きかったものの、2011年は7.1、2012年は12.0、2013年は7.8となり、結果率の高かった2012年では比較的高い値を示したが、概ね少ない傾向にあった(表2)。2011年に強制他家受粉処理を20株に対して行ったところ、10株で果実が実り、一果実当たりの平均種子数も30.5と高い値となった(表3)。

2011年から2013年にかけて行った強制自家受粉処理、及び自動自家受粉処理の結果を表3に示した。いずれの処理でも果実が成熟し、強制自家受粉処理をしたものでは、結果率が25% (2012年) 及び20.8% (2013年) にもなった。一果実当たりの種子数は少なく、いずれの年も10以下(平均5.6及び3.5)であった。自動自家受粉処理でも果実が実った。2011年は、10処理中1株(結果率は10%)、2012年には20処理中3株(結果率は15%)で、2013年には26処理中3株(結果率は11.5%)であった。一株当たりの種子数は、強制自家受粉処理のもの大きく変わらなかった。

表2. 京都府小塩山におけるカタクリの結果率。

Table 2. The fruits set of *Erythronium japonicum* population in Mt. Ojio.

	2011	2012	2013
開花数	2246	1506	1273
結果数	416	624	391
結果率 (%)	18.5	41.4	30.7
一果実当たりの平均種子数※	7.1 (1-34)	12.0 (2-33)	7.8 (1-31)

※平均値、()内は最小値及び最大値

表3 京都府小塩山のカタクリ集団における強制他家受粉、自家受粉処理を行った場合の結果率、種子数。

Table 3. Fruits set and number of seeds when cross-pollination and self-pollination treatment were performed in the *Erythronium japonicum* population of Mt. Ojio, Kyoto Prefecture.

処理	実施年	実施株数	結果数 ※1	一果実当たりの種子数 ※2
強制他家受粉	2011	20	10 (50.0)	30.5 (12-58)
強制自家受粉	2011	20	0 (0)	0
	2012	20	5 (25.0)	5.6 (1-9)
	2013	24	5 (20.8)	3.5 (1-8)
自動自家受粉	2011	10	1 (10.0)	9
	2012	20	3 (15.0)	5.3 (1-9)
	2013	26	3 (11.5)	6.3 (1-11)

※1: ()内は結果率 (結果数/処理した花数×100)

※2: 平均値、()内は最小値及び最大値

### 考察

本研究により、小塩山カタクリ集団は自家和合性を有しており、一定の割合で自動自家受粉も行っていることが明らかとなった。以下に、小塩山カタクリ集団の訪花昆虫、集団の種子生産数に対する自動自家受粉の役割、今後の集団の保全について考察を行う。

#### 小塩山のカタクリ集団における訪花昆虫の少なさと送粉の不確実性

訪花昆虫の頻度については年変動もあるものの、全体的に非常に少なく、カタクリへの訪花を目撃するのはかなり稀であった。特に、Kawano and Nagai (1982) が指摘する送粉に有効と考えられている大型のハナバチ類としては、コマルハナバチ、キムネクマバチが確認されたのみであった。しかし、このうちキムネクマバチについては、小塩山のカタクリ集団で観察されたすべての訪花で盗蜜行動が確認された(図4)。著者らの観察では、河野らの調査地である富山県など北陸～東北日本海側のカタクリと比較して、小塩山のものはやや花サイズが小さかった。このため、富山県のカタクリでは、体がたく口吻の短いキムネクマバチでも花の正面から潜り込んで吸蜜することが可能だが、小塩山の集団ではこのような吸蜜方法が困難なため、花の側面や後方からの盗蜜が中心となっていた。このため、キムネクマバチは小塩山のカタクリ集団では、ほとんど送粉には貢献していないと考えられる。従って、小塩山のカタクリ集団における送粉に有効な大型ハナバチはコマルハナバチのみと考えられる。このような花サイズと訪花行動の地域による違いや、それに伴う有効なポリネーターの変化は、カタクリでは十分な研究が進んでおらず今後の課題である。

加えて、小塩山の集団では訪花する昆虫類の種数も限られていた。河野らの富山県八尾町における研究では、キムネクマバチ、トラマルハナバチ、コマルハナバチ、ヒゲナガハナバチ類、キマダラハナバチ類、ヒメハナバチ類、ギフチョウがカタクリへ訪花し、送粉に貢献していると考えられているが(Kawano and Nagai,



図4. カタクリから盗蜜をするキムネクマバチ (吉野久司氏撮影).  
Fig.4. *Xylocopa appendiculata circumvolans* robbed nectar from *Erythronium japonicum*.



図5. 自動自家受粉の様子。柱頭の裂開と同時に自家花粉が附着する。  
Fig.5. Auto self-pollination of *Erythronium japonicum* in Mt. Ojio population. The self-pollen adheres at the same time as the stigma dehiscence.

1982), 小塩山ではトラマルハナバチ, ヒゲナガハナバチ, キマダラハナバチ類, ヒメハナバチ類の訪花は確認されなかった。トラマルハナバチは, コマルハナバチとともに本州から九州にかけてふつうにみられるマルハナバチだが (木野田ら, 2013), 京都府では市街地周辺での減少が著しいとされ, 京都府レッドデータブックでは準絶滅危惧種とされている (遠藤, 2015)。小塩山周辺においてはトラマルハナバチの個体数が少ないため, カタクリへの訪花は確認されなかったものと考えられる。ヒゲナガハナバチ類は, より明るい環境を好む傾向があり, 暗い森林に囲まれたカタクリ群生地周辺では少ないかもしれない。なお今回の調査では, 原則的に観察範囲内での訪花を確認した時点で1とカウントし, 連続訪花数は限られた日しか記録していないが, コマルハナバチ女王の連続訪花数は非常に多くなる場合があり, 1回の訪花で多くの花を受粉させる可能性は考えられる。

小塩山の集団での自然結果率は, 年変動が大きいものの, 低い年は20%を切った。また, 種子数も平均で10以下に過ぎなかった。河野らの富山県での調査では, 1個体あたりの平均種子生産数は20.5にもなり (Kawano and Nagai, 1982), 小塩山の結果はこれと比較するとかなり少ない値である。ところが, 強制他家受粉

処理を施した場合, 結果率は5割にもなり, 果実当たりの種子数も大幅に増加した (表3)。Kawano and Nagai (1982) の他家受粉処理をした場合の結果率 (58%) よりもやや低くなったのは, 処理を行った2011年の果実形成期に気温が低く霜が降りるような日が多かったことが影響していると考えられる。訪花昆虫の観察結果とも合わせて考えると, 小塩山のカタクリ集団では, 送粉者が極めて少なく, 果実・種子形成に対し, 強い送粉者制限があると考えられる。

#### 自家和合性及び自動自家受粉による種子形成の確認

カタクリは一般に自家和合性はほとんどなく, 他家受粉により種子形成していると考えられてきた (Kawano and Nagai, 1982; 河野, 1984)。河野らの研究では, 開花前の蕾に袋がけをして放置した場合, 全く種子が形成されなかった (Kawano and Nagai, 1982)。ところが, カタクリ分布北限に近い自生地である北海道北見市の集団では, 比較的高い自家和合性と自動自家受粉による種子形成が確認されている (石川・本多, 2000)。北見市の集団では, マルハナバチを中心とした訪花昆虫が極めて少なく, 集団の維持にこのような自

家受粉様式が貢献していると考えられている（石川・本多，2008）。北見市の例のように極端に孤立した集団でなくても、今回の小塩山のように、自家和合性が確認され、また、自動自家受粉による結果率も北見市の事例と同様であった。つまり、河野らにより明らかにされてきたカタクリの繁殖生態とは異なる結果となった。カタクリの繁殖様式の地域による違いはこれまで十分に調査されていないが、特に個体群が孤立しており、マルハナバチなどの大型のハナバチ類が少ない西日本で、花形態の変異とともに調査する必要があるだろう。

自動自家受粉処理は、開花する前からテトロンゴースをかけて訪花昆虫をシャットアウトするが、開花した際に花に触れないように慎重にテトロンゴースをあけてみると、柱頭にすでに花粉がついている個体も見られた（図5）。小塩山のカタクリは、河野らにより調査されている集団よりも、葯-柱頭間距離が短く、自家花粉が柱頭に付着しやすい状況にあるのかもしれない。自動自家受粉処理により、3年間にわたり10%以上の結果率が得られていることから、小塩山のカタクリ集団においては、結果率が低い年にはその半分程度の果実が昆虫の訪花が必要ない自動自家受粉により生産されていた可能性がある。小塩山のカタクリ集団は、2006年ごろからニホンジカ等の食害により個体数がかかり減少した。その後、防鹿柵の設置により個体数を急激に回復させ、2010年ごろからは発芽1年目の実生も多数確認されるようになった（森井，2014）。小塩山のように訪花昆虫が極めて限られる地域においては、このような個体数の回復に自家和合性を有していること、また、自動自家受粉を行う能力があることが有利に働いた可能性がある。

### 小塩山のカタクリ集団の保全に向けて

小塩山のカタクリ集団は、2007年に防鹿柵を設置して以降、個体数を回復させ、現在も西山自然保護ネットワークによって手厚く保全されており、個体数も安定している。防鹿柵設置後は、総個体数、個体密度ともに上昇し、柵の設置後3年目以降は実生の確認も増加しており、一時的な個体数回復といった観点からは保全は成功していると考えられる。一方で、訪花昆虫は2006年以降断片的に観察され、本研究によりまとまった調査が初めてされたが、いずれもカタクリへの訪花頻度は低く、送粉に有効とされている大型のハナバチ類の訪花は稀であった。2021年でも本集団の結果率は依然として低く、カタクリの訪花昆虫も少ないため（吉野，2021）、自家花粉による種子生産の割合が高い状態は現在も変わっていないものと考えられる。自家受粉による繁殖は一時的な個体数の回復にはある程度の効果があるが、長期的にみると、個体群の維持にとって不利になるかもしれない（鷲谷・矢原，1996）。本集団の個体に強制他家受粉処理をすると、結果率・種子数ともに大幅に上昇することから、強い送粉者制限が存在するのは確かである。小塩山のカタクリ集団の有効な送粉者と考えられるマルハナバチ類の生活史も考慮した保全計画を立て、実行していくことが望ましい。

マルハナバチ類は多くの植物の送受粉を担っているが、多くの地域で減少していると考えられている（Goulson et al., 2008）。日本でも、特にシカの食害によって、季節を通して開花植物が減少、あるいは特定の植物に偏り、マルハナバチ類が減少もしくは、種類によっては見られなくなることが報告されている（Kato and Okuyama, 2004; Sakata and Yamasaki, 2015）。また、マルハナバチ類は、季節を追って様々な花を利用することが知られているが、シカの食害に伴う植生の単調化により、開花フェノロジーの断絶が起これ、そのためにマルハナバチの個体数が減少したと考えられる例も知られている（赤羽ほか，2016）。小塩山周辺でもシカによる食害が目立ち、植生が単調化しているため、マルハナバチ類など大型のハナバチ類が種数、個体数ともに減少している可能性がある。本研究を実施した小塩山のカタクリ集団では、中心となる送粉者はマルハナバチ類と考えられるが、これらの送粉者の訪花頻度が長期的に低く抑えられた場合、カタクリ集団の維持にも悪影響を及ぼすかもしれない。このようにシカの食害による影響は、カタクリを食べることによる直接的なものだけではなく、送粉者を介した間接的な効果も考慮する必要がある。今後の保全対策として、カタクリ集団の周囲の樹木を伐採することなどが考えられているが、マルハナバチの利用する開花植物は意識的に残すなどの配慮が必要であろう。カタクリだけの単調な環境を作っただけでは、個体群の永続的な維持は困難になる。今後は、送粉者であるマルハナバチ類の利用する様々な植物・環境も含めた広域的な保全対策が必要と考えられる。

## 謝辞

故・河野昭一氏, 内貴章世氏(琉球大学), 志賀隆氏(新潟大学)には, 調査・解析に際し様々なご助言・ご指導を頂いた。また, 西山自然保護ネットワーク・カタクリ調査班の川畑美穂子氏, 佐川克弘氏, 坂梨孝文氏, 谷口睦子氏, 中川洋介氏, 吉野久司氏には調査に際し様々にご協力いただいた。2名の査読者の方には貴重なご意見をいただいた。厚く感謝申し上げる。

## 引用文献

- 赤羽俊亮・日野貴文・吉田剛司 2016. エゾシカの高密度化に対するマルハナバチ群集の応答. 森林野生動物研究会誌 41: 1-9.
- 遠藤 彰 2015. トラマルハナバチ. 京都府自然環境保全課 編, 京都府レッドデータブック2015 第1巻 野生動物編. 京都府自然環境保全課, 京都府, 339p.
- Goulson, D., Lye, G. C. and Darvill, B. 2008. Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology* 53: 191-208.
- 石川幸男・本多和茂 2000. 1999年度端野町カタクリ個体群調査報告書. 端野町, 12pp.
- 石川幸男・本多和茂 2008. 分布限界近くのカタクリの生態. 北海道の自然 46: 7-12.
- Kato, M. and Okuyama, Y. 2004. Changes in the biodiversity of a deciduous forest ecosystem caused by an increase in the Sika deer population at Ashiu, Japan. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University* 29 (4) : 437-448.
- Kawano, S. 1982. On the Abnormal Vegetative Growth and Reproduction in *Erythronium japonicum* (L.) DECNE. (Liliaceae). *The Journal of Phytogeography and Taxonomy* 30 (1) : 53-55.
- 河野昭一 1984. カタクリの生活史と個体群統計学. 河野昭一 編, 植物の生活史と進化② 林床植物の個体群統計学, 培風館, 東京, pp.20-41.
- 河野昭一 2004. カタクリ (ユリ科). 植物生活史図鑑 春の植物 No.1. 北海道大学図書刊行会, 札幌, pp. 1-7.
- Kawano, S. and Nagai, Y. 1982. Further Observations on the Reproductive Biology of *Erythronium japonicum* (L.) DECNE. (Liliaceae). *The Journal of Phytogeography and Taxonomy* 30 (2) : 90-97.
- 木野田君公・高見澤今朝雄・伊藤誠夫 2013. 日本産マルハナバチ図鑑. 北海道大学図書刊行会, 札幌, 191pp.
- 森井英樹 2014. 生態調査で明らかになった小塩山のカタクリ. 西山自然保護ネットワークニュース別冊, 西山自然保護ネットワーク, 京都府, 8pp.
- Sakata, Y. and Yamasaki, M. 2015. Deer overbrowsing on autumn-flowering plants causes bumblebee decline and impairs pollination service. *Ecosphere* 6 (12) Article 274.
- 鳥根県環境生活部自然環境課 2013 改訂 しまねレッドデータブック2013 植物編～鳥根県の絶滅のおそれのある野生生物～. 鳥根県環境生活部自然環境課, 鳥根県. 141p.
- 菅沼孝之 2017. カタクリ. 奈良県レッドデータブック改訂委員会 編, 大切にしたい奈良県の野生動植物 奈良県レッドデータブック 2016 改訂版. 奈良県くらし創造部景観・環境局 景観・自然環境課, 奈良県, 480p.
- Utech, F. H. and Kawano, S. 1975. Biosystematic studies in *Erythronium* (liliaceae-tulipeae) I. Floral biology of *E. japonicum* Dence. *The Botanical Magazine, Tokyo* 88: 163-176.
- 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. 文一総合出版, 東京, 272pp.
- 吉野久司 2021. 送粉昆虫調査報告. 西山自然保護ネットワークニュース. 西山自然保護ネットワーク, 京都府, 3p.