

文系学生のための生物学教材の改良、IV：
被子植物の蜜標、
その4 昼咲きと夜咲きの数種アカバナ科
マツヨイグサ属植物の花弁の反射スペクトル

山岡景行^{*)}

Improvement of Teaching-materials of Biology for
the Departments of Humanities Students IV:
Nectar Guide of the Flowering Plants, Part 4
Floral Reflectance Spectra of Several Diurnal and Nocturnal
Blooming Species of Genus *Oenothera* (Onagraceae).

Kageyuki YAMAOKA^{*)}

Abstract

The reflectance spectra of petals in several *Oenothera* species were examined to search which one was suitable using for demonstration experiments of day and evening classes. A species of 'evening primroses', *O. erythrosepala*, opened flowers at evening with a typical UV-absorbed nectar guide and closed at morning, and thus this species was suitable for evening classes but not for day classes. The flowers of 'pinkladies', *O. speciosa*, had an UV-absorbed nectar guide, but was a little obscure than that of *O. erythrosepala*. A naturalized population of this species spread widely in Japan was suitable for demonstration experiments of day and evening classes commonly, because the flowers opened at morning and kept blooming even in the night. The significance of 'nectar guides' of the nocturnal flowers expressed by UV and other lightwave ranges was discussed on the basis of visual spectra of nocturnal and crepuscular pollinators in relation with the spectra of moonlight and sunset light.

Keywords: 昼咲と夜咲の蜜標、UV-VIS 反射スペクトル、マツヨイグサ属

^{*)} 東洋大学自然科学研究室, 文学部中国哲学文学科気付〒112-8606 東京都文京区白山5-28-20

^{*)} Natural Science Laboratory, Toyo University, c/o Department of Chinese Philosophy and Literature. 28-20, Hakusan 5, Bunkyo-ku, Tokyo 112-8606, Japan
e-mail: yamaoka3@toyo.jp

はじめに

いわゆる蜜標の存在を、画像処理を行ってミツバチ的視覚をデモンストレーションすることを授業で行ってきた。また、蜜標部位と他の部位が紫外線-可視光（以下、UV-VISと表す）反射スペクトルで異なることを教室で実測するために適した被子植物の種を模索してきた。授業の進行上、6月中・下旬に、午前中から夜分にかけて開花する花が好ましい。2005年度以来、昼休を挟んだ午前と午後、および第2部の夜分に授業時間割が配当されているからである。可能ならば、昼夜の授業時間を通して共通に使用できる花であってほしい。

前報（山岡、2009a,b）でオオマツヨイグサ（*Oenothera erythrosepala*）とヒルザキツキミソウ（*O. speciosa*）の花の「擬似 UV カラー画像」、すなわちヒトの目に赤に見える波長域を除去した VIS 画像と UV 波長域を赤に変換した UV 画像を合成した、いわゆるミツバチカメラ（ビー・カム）的画像で、花の中央部が他と明瞭に異なる蜜標を持つことを報告した。今回はそれ等の花卉の波長 250～850nm の UV-VIS 反射スペクトル（山岡、2010）と擬似 UV カラー画像の関係を明らかにすると共に、身近なマツヨイグサ属数種のなかから入手しやすい数種を加えて比較した。

材料と方法

材料

千葉県柏市の路傍や自宅の庭などから採取した以下の種を用いた。何れも南北アメリカ原産であり、江戸時代以降観賞用としてもたらされた帰化植物である。

オオマツヨイグサ、‘redsepal evening primrose’（*Oenothera erythrosepala*）は夕刻に開花し、早朝に萎む、明瞭な夜咲き種である。

マツヨイグサ、‘Chilean evening primrose’（*O. stricta*）も明瞭な夜咲き種である。

ヒナマツヨイグサ、‘little evening primrose’（*O. perennis*）は明瞭な昼咲き種である。

ヒルザキツキミソウ、‘pinkladies’（*O. speciosa*）は、和名の通り昼咲きではあるが、夜間も開花している。

ユウゲショウ、‘rose evening primrose’（*O. rosea*）は和名の印象に反して昼咲き種である。なお、以上の種の同定は長田（1979）のマツヨイグサ属検索表に依った。

方法

(1) 擬似 UV カラー画像

前報（山岡、2009a）で報告した方法により、通常の VIS 画像と UV 透過フィルターを介した画像を作成し、VIS 画像から R 成分を除去し、UV 画像を R に変換した画像を合成した擬似 UV カラー画像を作成した。UV 透過フィルターとしては、先報では 260～380nm を透過し、340nm に透過ピークを有すると共に 700～750nm に二次透過帯を持つ

フィルター U340 (ケンコー光学) を用いたが、このフィルターは長時間露光を要する欠点があり、風が吹き得る野外ではバンドパスフィルター BPB-42 (富士フィルム) を代用し、画像処理によって UV 透過画像に近づけた。今回はコールドフィルター SC0451 (朝日分光株式会社) を用いた (図 1)。BPB-42 は 420nm に透過率の 50% 程度のピークを持つが (山岡 2009a)、SC0451 は 319 ~ 453nm の波長域を 95% 透過するコールドフィルターであり、UV と B 領域の透過率が良好であるばかりでなく露光時間が短くてすみ、野外で使用するためには好ましい。このフィルターは 50mm 角型フィルターであり。角型フィルター用ホルダー (ケンコー光学) が使用可能であるが、ネジ込み式であるために着脱時にレンズの光軸にブレが生じやすい (山岡、2009a)。フィルムフィルターをワンタッチで着脱するためのテクニカルホルダー 2 (ケンコー光学) の、前面のネジ込み式フード部分を外し、62 → 52mm ステップダウンリングを介して 50mm 角型フィルター用ホルダーをネジ込んで固定すればワンタッチで光路に着脱し得る。組み合わせるレンズによって多少の「ケラレ」が発生することに注意しなければならない。

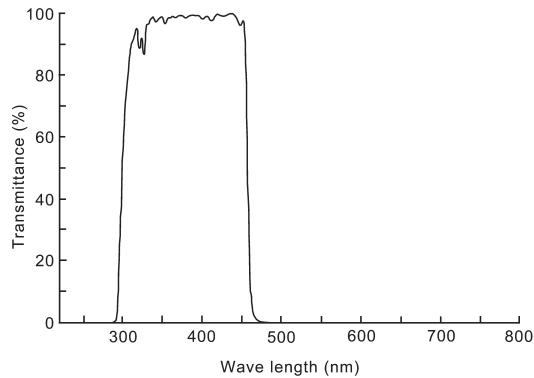


図 1 コールドフィルター SC0451 の透過スペクトル
朝日分光株式会社が製品と共に提供する測光データ (0957S1.UV1) を改編。

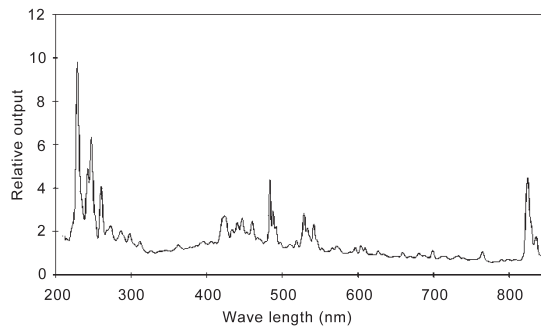


図 2 キセノン・フラッシュランプの分光特性
菅原研究所が公開している分光特性 http://www.sugawara-labs.co.jp/bigimages/FX-721_g03_b.gif を改編。

(2) 夜間撮影時のストロボ照明

夜咲きの花は VIS 画像、UV 画像ともストロボ (Canon Speedlite 430EXII) を用いて撮影した。問い合わせたが、メーカーは分光特性のデータを提供できないとのことで、閃光の分光特性を計測する装置を所有しないために UV 画像撮影に不安が残った。キセノン・フラッシュランプを使用しているはずであるから、浜松フォトニクスや菅原研究所が公開している分光特性を参考にした (図 2)。キセノン・フラッシュランプは 200 ~ 800nm の波長域をカバーし得るので夜間、あるいは光量不足時の補助光源として UV 域の照明に使用しても差し支えないと判断した。

(3) 花卉の反射スペクトル測定

山岡 (2010) の方法により、スペクトロフォトメーター USB2000 (Ocean Optics, USA) を用いて計測した。花卉の反射スペクトルは、一つの花から 1 枚の花弁をランダムに選び、図 3 に示す様に基部、辺縁部、および中間部の反射スペクトルを計測し、10 花の平均値を求めた。計測器の測定可能サイズは ϕ 1.5mm 以上である (山岡、2010)。ヒナマツヨイグサは花の直径が 10mm 前後で、1 枚の花弁の長さは 4mm 程度である。花弁を 3 部分に分けて計測することが難しく、このケースは基部と辺縁部に分けて計測した。

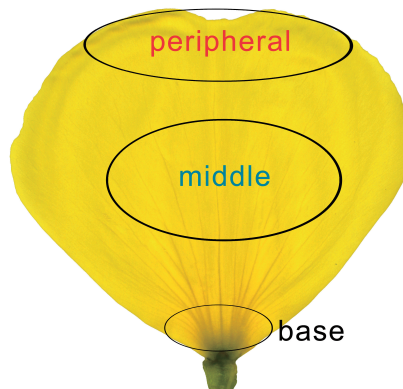


図 3 花卉反射スペクトル測定部位

一つの花からランダムに選んだ 1 枚の花弁の基部 (base)、辺縁部 (peripheral)、中間部 (middle) の 3 領域を測定部位とした。花弁が小さく中間部が計測できないケースは基部と辺縁部の 2 領域を測定部位とした。図 4 ~ 8 の c に示す反射スペクトルのプロット色は本図の 3 部位を示す色と一致する。

(4) 太陽光と月光のスペクトル測定

スペクトロフォトメーター USB2000 の入力用ファイバー P100-2-UV-VIS (Ocean Optics) を、三脚に固定した 3 次元のマニピュレータに装着し、最大カウントが得られる太陽の方向や日没方向の夕焼け空、または月の方向にファイバーの受光部を向け、積分時間を太陽光は 3msec、夕焼け空と月光は 2sec として計測を行った。計測方法は山岡 (2010) に準じた。

結果

(1) オオマツヨイグサ (*O. erythrosepala*)

本種は夜咲きの花を咲かせる典型例として選定した。図 4a は日没直後にストロボの照明下で撮影した VIS 画像であり、同図 b はコールドフィルター SC0451 を装着してストロボ照明下で撮影した画像と同図 a に基づいて処理した擬似 UV カラー画像である。山岡 (2009a) で報告したとおり、花の中央部は暗緑色を呈し、UV を良く吸収する。

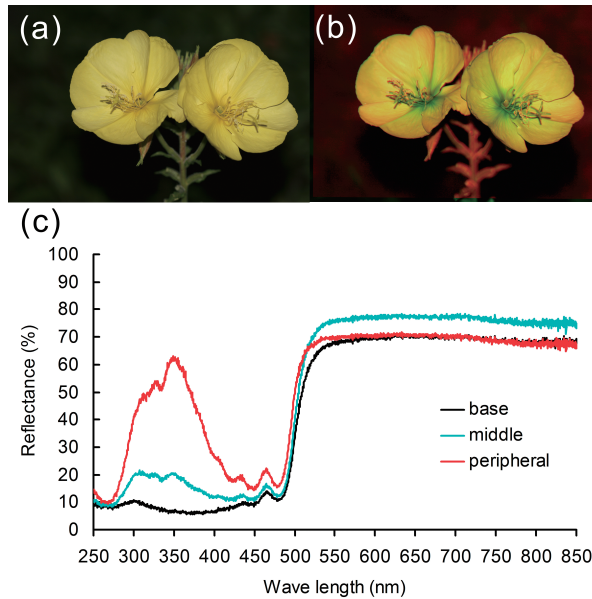


図 4 オオマツヨイグサ (*O. erythrosepala*) の蜜標の擬似 UV カラー画像と花弁反射スペクトル (a) 可視光 (VIS) 画像、(b) 擬似 UV カラー画像、すなわち VIS 画像から R 成分を除去した画像と UV 画像を R に変換した画像の合成画像、(c) 花弁の反射スペクトル。(c) の測定部位 base、middle、periphreal は図 2 に示す通りであり、10 花から計測した 10 データの平均値を示す。(以下、同様)。

図 4c は花弁の基部、辺縁部、および両者の中間部 (図 3 参照) で計測した反射スペクトルであり、近紫外部の反射パターンが特に大きく異なる。即ち、辺縁部は 350nm をピークとして 60% 程度反射する一方、花弁基部は近紫外部を殆ど反射せず、花弁中央部は両者の中間的で、20% 程度反射する。

(2) マツヨイグサ (*O. stricta*)

本種も夜咲きであり、花は夕刻に開花し翌朝には萎む。図 5a は日没直後にストロボの照明下で撮影した VIS 画像であり、図 5b は擬似 UV カラー画像である。前種に比べ花全体が緑がかり、UV の反射率が低いことを示す (図 5b)。

花弁反射率を見みると、前種に比べ全波長域で約 20% 程ほど反射率が低いが、花弁辺縁部と中央部の差異は少なく、波長 350nm UV 前後の近紫外部も最大 30~40% 反射するが、

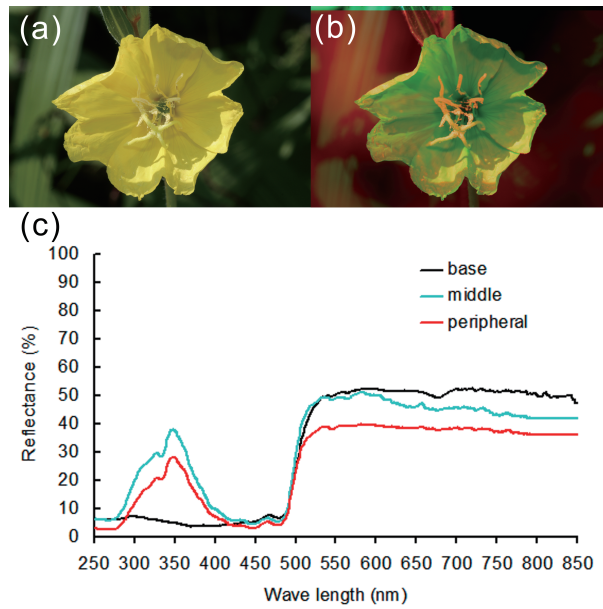


図5 マツヨイグサ (*O. stricta*) の蜜標の擬似 UV カラー画像と花卉反射スペクトル
(a) 可視光 (VIS) 画像、(b) 擬似 UV カラー画像、(c) 花卉の反射スペクトル。

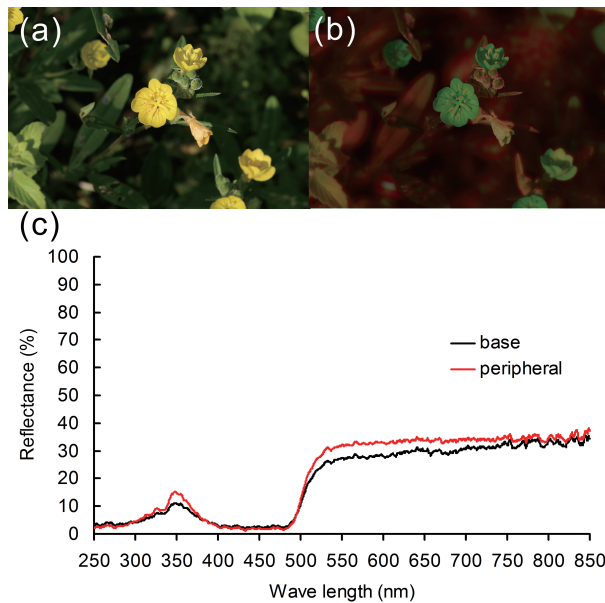


図6 ヒナマツヨイグサ (*O. perennis*) の蜜標の擬似 UV カラー画像と花卉反射スペクトル
(a) 可視光 (VIS) 画像、(b) 擬似 UV カラー画像、(c) 花卉の反射スペクトル。

基部は近紫外部を良く吸収する (図 5c)。

(3) ヒナマツヨイグサ (*O. perennis*)

前2種が英名で 'evening primrose' と呼ばれている夜咲き種であるのに対し、本種は 'little evening-primrose' と呼ばれるが、別名 'small sundrops' と呼ばれる昼咲きの種である。図 6a は太陽光下で撮影した VIS 画像であり、図 6b はコールドフィルター SC0451 を装着して撮影した画像と図 6a に基づいて作製した擬似 UV カラー画像である。花全体がほぼ均一に緑掛がかっており、花冠全域の UV の反射率が低い (図 6b)。

花卉のサイズが測定器の測定限界サイズ ϕ 1.5mm に比べて相対的に小型であるために花卉の反射スペクトルを3部位に分けて計測することが出来ず、辺縁部と基部からの計測である。花卉の反射率を見みると花卉辺縁部と基部は殆ど差がなく、波長 350nm 前後の近紫外部は最大 10 ~ 15%、550nm より長波長側も約 30% の反射率を示す (図 6c)。

(4) ヒルザキツクミソウ (*O. speciosa*)

本種は和名の通り早朝に開花するが、使用した千葉県柏市付近のポピュレーションは夜分も開花している。図 7a は太陽光下で撮影した VIS 画像であり、図 7b は擬似 UV カラー画像である。VIS 画像ではピンクの覆輪を周辺部に持ち、中央部は白に近い地色にピンクの脈が走り、基部は暗い黄緑色を呈する。擬似 UV カラー画像では、辺縁部および脈はやや強い赤味を呈し中央部も赤味が強く、一定程度 UV を反射していることを示すが、花卉基部は強い緑色を呈し、UV の反射率が低いことを示す (図 7b)。

花卉反射率 (図 7c) は、花卉辺縁部は 550nm より長波長側を 70 ~ 80% 反射すると共に 300 ~ 350nm の近紫外部を 20% 程度反射する。花卉中央部は 550nm より長波長側を 30% 程度反射する一方で近紫外部は数% 程度しか反射せず、また 550nm あたりに反射率 20% 程度の鞍部がある。この花卉は、特に花卉中央部は白地にピンクの脈が発達しているが (図 7a)、反射率計測上は白地とピンクの脈の平均値が計測されていると見るべきである。

(5) ユウゲシヨウ (*O. rosea*)

本種は早朝に開花し、夕刻には萎む昼咲きの花を持つ。図 8a は太陽光下で撮影した VIS 画像であり、図 8b は擬似 UV カラー画像である。VIS 画像に比べ、擬似 UV カラー画像は明度が低く、また花卉基部が暗緑色を呈する。すなわち、花冠全域で UV の反射率が低いことを示すと共に、花卉基部は殆ど全く UV を反射しない。

花卉反射率では (図 8c)、花卉辺縁部と中央部は共に 550nm を中心とする吸収帯があり、450nm をピークとする青領域が 30% 台、650nm よりも長波長側の赤領域は 40% 台反射する、色相的には赤味が強い紫のスペクトルを示す。花卉基部は 450nm より長波長側を 10 ~ 20% 反射する一方で、近紫外部は数% しか反射しない。

考察

昼夜利用可能な教材の選定

図 4 に示すオオマツヨイグサ (*O. erythrosepala*) は、VIS 画像では全く認識し得ない蜜

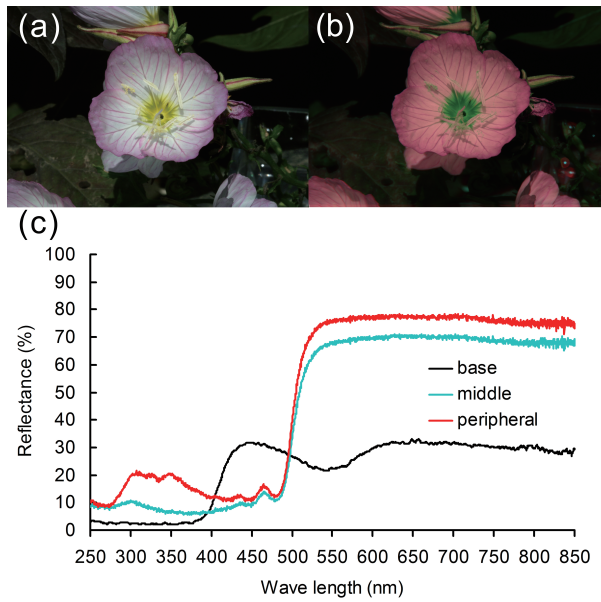


図7 ヒルザキツキミソウ (*O. speciosa*) の蜜標の擬似 UV カラー画像と花卉反射スペクトル (a) 可視光 (VIS) 画像、(b) 擬似 UV カラー画像、(c) 花卉の反射スペクトル。

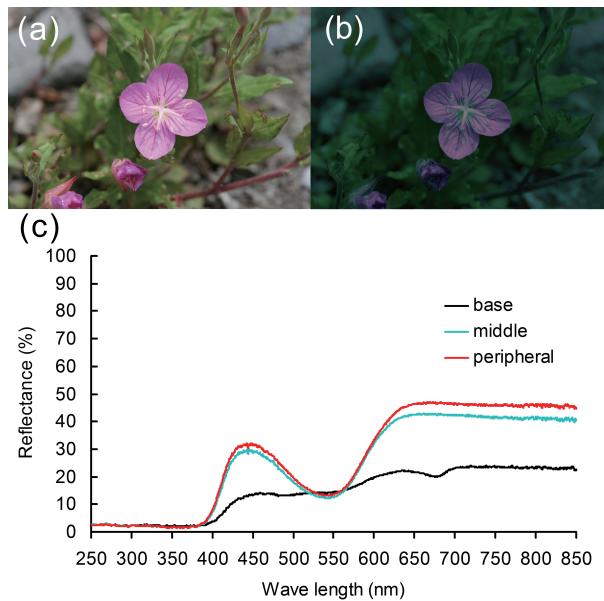


図8 ユウゲシヨウ (*O. rosea*) の蜜標の擬似 UV カラー画像と花卉反射スペクトル (a) 可視光 (VIS) 画像、(b) 擬似 UV カラー画像、(c) 花卉の反射スペクトル。

標が擬似 UV カラー画像では UV 吸収パターンとして花弁基部に明瞭に表れることの「意外性」と、反射スペクトルでも基部が辺縁部や中心部とは明瞭に異なる UV 吸収パターンを示すことから、使用できる条件ならばインパクトが強いデモンストレーション実験材料である。しかしながら、夕暮れ時に開花し、明け方には萎んでしまうので、夜の授業には使えるが、開花の日周性を制御しなければ昼の授業に使うことはできない。図5のマツヨイグサ (*O. stricta*) も基本的には同様である。

図6のヒナマツヨイグサ (*O. perennis*) と図8のユウゲシヨウ (*O. rosea*) は、擬似 UV カラー画像も、反射スペクトルも共に花弁の部位による UV 吸収パターン差異が小さく、また、夕刻には萎んでしまうために教材としては好ましくない。

図7に示すヒルザキツキミソウ (*O. speciosa*) は、花弁基部が VIS 画像では暗緑黄色であるが擬似 UV カラー画像では強い緑色に変わるので、オオマツヨイグサが擬似 UV カラーで表れる対比に比べるとインパクトが小さいが、目的には適合する。また、反射スペクトルもオオマツヨイグサに比べると差異が小さいものの、基部と辺縁部で UV の吸収程度が明瞭に異なるので、教材としてはそれなりに評価できる。ただし、「ミツバチは不思議なことにほとんど行かない」と、我が国の代表的ミツバチ研究者の一人が近著で述べている(佐々木, 2010)。花冠の反射スペクトルからすればミツバチの可視光域の反射光を十分に含んでおり、ミツバチが認識し難い花とは思われないが、訪れないとすれば蜜腺の位置やネクターの分泌時間帯など別の理由でなければならない。図10にヒルザキツキミソウの花の矢状断面を示す。蜜腺は長さ約 10mm の hypanthium^{注)}の底部に存在し(Weberling, 1989)、口吻が長いポリネーターでなければ吸蜜は不可能で、ミツバチには吸蜜が難しいかもしれないが、カリフォルニア産のヒメハナバチ *Melandrena* の仲間は *Oenothera* を訪花するというので(Linsley, 1958)、現時点で本種をミツバチが訪花しない理由は不明である。

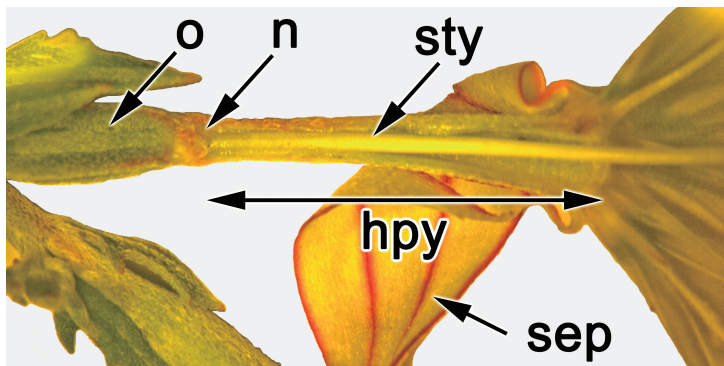


図9 ヒルザキツキミソウの蜜腺
矢状断面を示す。hpy: hypanthium、n: 蜜腺、o: 子房、sep: 萼片、sty: 花柱。

^{注)} 心皮以外の花葉が子房の下からでた筒状や皿状構造の縁に着くとき、その筒状構造を言う⇒花床筒、萼筒(岩波「生物学事典、第4版」)。

千葉県柏市周辺のヒルザキツキミソウは朝に開花し、夜分まで開花している。本種は北米大陸では地域により開花時間帯が異なるという。Texas や北東 Mexico 等、北米大陸南部では早朝に開花し夜分に閉じるが、北部のポピュレーションは夜分にも開花している傾向があると言い (Lady Bird Johnson Wildflower Center)、ポピュレーションの原産地によって開花時期が異なる可能性がある。長田 (1979) は我が国に帰化した本種を「夜から昼にかけて開花」と記載し、「1950 年頃関東に野生化していることがわかった」とノートを付している。関東地方、少なくとも千葉県北西部に広く繁茂しているポピュレーションは、早朝に開花し、夜分も開花しているので、反射特性と相俟って昼夜共通に使用可能な教材たり得る。

夜咲き種に UV 等の「蜜標」が認められる意義について

(1) 夜咲きの役割

一般的に、開花時間はポリネーターの活動に適応して進化すると考えられているが、カンゾウ類、‘daylily’ (*Hemerocallis fulva*) とユウスゲ、‘nightlily’ (*H. citrina*)、両者の自然交配種、および人為的 F1 で開花時間を調べ、人為的 F1 は昼咲きの形質を、自然交配種は不連続な 2 つの開花時間帯を示すことから、*Hemerocallis* は小さな突然変異の蓄積が昼咲きから夜咲きが進化したのではなく、ほんの幾つかの遺伝子が昼咲きと夜咲きを支配している、と考えられている (Hasegawa, *et al.*, 2006)。植物側のこのような事情とポリネーターの活動の結果が開花時期を決めていると考えざるを得ない。

最近我が国にも広く分布している帰化植物であるナデシコ科のマツヨイセンノウ (*Silene alba*) は雌雄異株で、白色の花を夕方から夜間に開花し、温湿度条件にもよるが翌日あるいは数日開閉を繰り返すというが、Young (2002) は日暮れから明け方まで雌花を枝ごと包み込むことによってスズメガやヤガ等の夜行性昆虫による受粉を阻止し、あるいは逆に明け方から日暮れまでミツバチ、ハチ、ハエを中心とする昼行性ポリネーターの訪花を阻止した結果が成熟した種子数に及ぼす影響を調べている。さらに、雄花の花粉を UV 励起蛍光色素で染色し、夕暮れまたは明け方に染色された花粉が付着した花を UV 照明で検出し、花粉の移動距離を比較している。その結果、昼間にポリネーターの訪花を阻止した場合、夜間に阻止した場合よりも成熟した種子数が約 2 倍になること、花粉の移動を夜間に許した場合、昼間に許した場合より移動距離が約 3 倍長いことを報じている。

巨大柱状サボテン *Marginatocereus marginatus* は夜咲きだけでなく昼咲きの両性花を持つと言う。メキシコ南部の Tehuacan 渓谷では、夜間是他種とポリネーターを獲得する熾烈な競争に曝され、昼間はポリネーターであるハミングバードが少ない厳しい環境であるために、昼咲きと夜咲きの花を有することは、確実に授粉するフェイルセーフ・システムであると言う (Dar *et al.*, 2006)。

(2) 夜行性または薄明薄暮性 (crepuscular) ポリネーターに対する戦術

夜咲きの花が視覚的に意味があるとするれば、夜行性または薄明薄暮性ポリネーターの視覚スペクトルに適応していなければならない。

夜行性ポリネーターの代表的脊椎動物としては、コウモリ類 (Baker, 1961; Dar *et al.*, 2006, etc.) が良く知られている。一般的に、脊椎動物の薄明薄暮視は「明暗視」であって

コウモリ類は桿体が薄明薄暮視を司る視細胞と言われている。ところが、夜行性の訪花コウモリの一種、パラスシタナガコウモリ (*Glossophaga soricina*) は300～400nmの近紫外部から600nmまでを見ることが出来るという (Winter *et al.*, 2003)。

昆虫類の夜行性ポリネーターとしては鱗翅目の夜行性のガ、特にスズメガ科とヤガ科 (Kelber *et al.*, 2002, 2003, etc.) が良く知られているが、インド産クマバチ (carpenter bee) の一種 *Xylocopa tenuiscapa* は薄明薄暮性、*X. tranquebarica* は完全な夜行性であることが知られている (Somanthan *et al.*, 2008a,b)。また、カリフォルニア産のヒメハナバチ *Melandrena* の一種も日の出40分前から日の出30分後にかけて *Oenothera* を訪花すると言う (Linsley, 1958)。

Costa Rica産で、タバコスズメガ (*Manduca sexta*) が吸蜜するの10種の白い花はUVを反射せず (White, *et al.*, 1994)、*M. sexta* の摂食行動にとって波長440nmをピークとする青リセプターが主に重要であることが報告されているが (White, *et al.*, 1994; Culter *et al.*, 1995, etc.)、同じく夜行性のスズメガの一種ベニスズメ (*Deilephila elpenor*)、'White-lined sphinx' (*Hyles lineata*)、'Bedstraw Hawk-moth' (*H. gallii*) は、ヒトやミツバチが色彩を

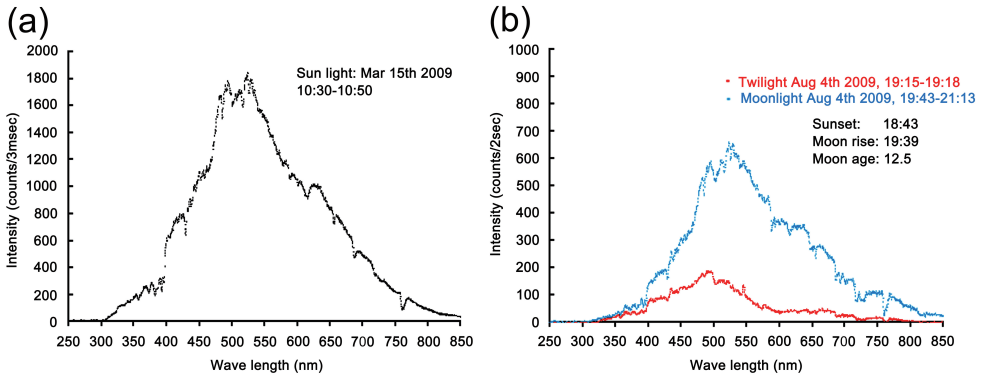


図10 太陽光と月光のスペクトル

(a) 太陽光：太陽光10回の平均値 (2009年3月15日、晴天、10:30～10:50)；(b) 夕焼けおよび月光、赤：落日方向の夕焼け空10回の平均値 (2009年8月4日、晴天、19:15～19:18。日没18:43)；青：月光10回の平均値 (2009年8月4日、晴天、19:48～21:13。月齢12.5日、月の出19:39)。

識別できない薄明薄暮の条件下でも花の色を学習できるという (Kelber *et al.*, 2003)。すなわち、夕暮れや明け方、あるいは夜間であっても、夜行性または薄明薄暮性のポリネーター達にはUVを含む色覚を持つものが存在することになる。

夜行性のポリネーターがUVを含む色覚を持つとすれば、薄明薄暮や夜間の光源の分光特性を調べておかなければならない。図10aは晴天の250～850nmの太陽光放射スペクトルであり、典型的な太陽放射スペクトルを示している。図10bは晴天の日没直後の落日方向の夕焼け空のスペクトルと、月齢12.5日の月の出10分後から2時間以内に計測した月光のスペクトルである。夕焼け空がReileigh散乱により昼の太陽光に比べ、600nmよりも長波長側が相対的に強くなっていることは当然であるが、400nm以下の近紫外部も相対的には強い。一方、月光はこの波長域では太陽光のスペクトルとほぼ相似形のスペ

クトルを示している。感度の問題さえクリアできれば、薄明薄暮の時期、および夜間でも月光に照らされる条件があればポリネーター達が UV を含めた色彩視が可能と考えることが出来る。したがって、夜咲きの、または薄明薄暮咲きの花が、薄明薄暮光、あるいは月光に照らされていれば、UV を含む波長域の反射パターンによる蜜標を持つことは生殖戦略上、極めて重要である、と考えることが出来る。「星明かり」ではどうなるか、は不明である。

引用文献

- Baker, H.G. (1961) The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *The Quarterly Review of Biology* **36**, 64-73.
- Cutler, D.E., Bennett, R.R., Stevenson, R.D. and White, R. H. (1995) Feeding behavior in the nocturnal moth *Manduca sexta* is dedicated mainly by blue receptors, but where are they located in the retina? *J. Exp. Biol.* **199**, 1909-1917.
- Dar, S., del Coro Arizmendi, M. and Valiente-Banuet, A. (2006) Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereae: Cactaceae) in Central Mexico. *Ann. Botany* **97**, 423-427.
- Hasegawa, M., Yahara, T., Yasumoto, A. and Hotta, M. (2006) Bimodal distribution of flowering time in a natural hybrid population of daylily (*Hermerocallis fulva*) and nightlily (*Hermerocallis citrina*). *J. Plant Res.*, **119**, 63-68.
- Kelber, A., Balkenius, A. and Warrant, E.J. (2002) Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. *Nature* **419**, 922-925.
- Kelber, A., Balkenius, A. and Warrant, E.J. (2003) Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Integr. Comp. Biol.*, **43**, 571-579.
- Lady Bird Johnson Wildflower Center (© 2010) Native Plant Database, *Oenothera speciosa*, The University of Texas at Austin.
<http://www.wildflower.org/explore/>
- Linsley, E. G. (1958) The ecology of solitary bees. *Hilgardia* **27**, 543-599.
- Somanathan, H., Borges, R.M. Warrant, E.J. and Kelber, A. (2008a) Nocturnal bees learn landmark colors in starlight. *Current Biology* **18**, R996-997.
- Somanathan, H., Borges, R.M. Warrant, E.J. and Kelber, A. (2008b) Visual ecology of Indian carpenter bees I: Light intensities and flight activity. *J. Comp. Physiol. A.* **194**, 97-107.
- Weberling, F. (1989) *Morphology of Flowers and Inflorescences* (translated by R.J. Pankhurst), Cambridge University Press, Cambridge and New York, pp.432.
- White, R.H. , Stevenson, R.D., Bennett, R.R. and Cutler, D.E. (1994) Wavelength discrimination and the role of ultraviolet vision in the feeding behavior of hawkmoths. *Biotropica* **26**, 427-435.
- Winter, Y., López, J. and von Harversen, O. (2003) Ultraviolet vision in a bat. *Nature* **425**, 612-614.

Young, H.J. (2002) Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). *American J. Botany* **89**, 433-440.

浜松ホトニクス (2009) キセノンフラッシュランプシリーズカタログ。

http://jp.hamamatsu.com/resources/products/etd/pdf/Xe-F_TLS1003J01.pdf

長田武正 (1979) 日本帰化植物圖鑑、6版、北竜館、東京、pp.254。

佐々木正巳 (2010) ハチから見た世界、海遊舎、東京、pp.413。

菅原研究所 (2006-2007) 分析機器測光用高安定キセノンフラッシュランプ、キセノン管 FX-721。

<http://www.sugawara-labs.co.jp/strobo6.html>

山岡景行 (2009a) 文系学生のための生物学教材の改良、Ⅳ：被子植物の蜜標。その1 紫外線画像処理。東洋大学紀要自然科学篇 **53**、53-67。

山岡景行 (2009b) 文系学生のための生物学教材の改良、Ⅳ：被子植物の蜜標、その2 蜜標の擬似紫外線カラー画像。東洋大学紀要自然科学篇 **53**、69-87。

山岡景行 (2010) 文系学生のための生物学教材の改良、Ⅳ：被子植物の蜜標。その3 軽便な UV-VIS 反射スペクトロスコープ。東洋大学紀要自然科学篇 **54**、69-85。