

タニギキョウに見られる冬緑性と夏緑性の地域的違い

大野 啓一

千葉県立中央博物館

〒260-8682 千葉市中央区青葉町 955-2

E-mail: oonok@chiba-muse.or.jp

要 旨 房総半島高宕山において、多年生の林床草本であるタニギキョウ *Peracarpa carnosa* var. *circaeoides* (キキョウ科) のシュートのフェノロジーを調べた。また、南関東の他の数地域についても観察や植生調査資料によってそのフェノロジーを推定した。高宕山のタニギキョウは冬緑性を示し、新たなシュートは10月に出現して翌年6月に枯れ、7~9月には地上部は認められなかった。千葉県北部と三浦半島および箱根山麓においても、冬緑性だと推定された。一方、植生調査資料によれば、奥多摩の鷹ノ巣山ではタニギキョウの出現記録は5月中旬~10月上旬に限られ、丹沢山塊でもその記録は5月下旬~11月中旬であったことから、両地域のタニギキョウは夏緑性だといえる。したがって、タニギキョウは、冷温帯では夏緑性、暖温帯では冬緑性という、全く逆転したフェノロジーを示すと考えられる。本種の生育期間の平均気温が植生帯間で比較的類似していたことなどから、逆転が生じる要因としては、温度要因が重要であろうと考えた。すなわち、本種の冬緑性は、冷涼な環境を好む種が、暖温帯の夏期の高温条件を回避するための性質であり、フェノロジーの逆転は、異なる気候帯においてもある一定範囲の生育適温下で生活するための適応的变化だと考えられる。

キーワード: タニギキョウ, 林床草本, シュートフェノロジー, 冬緑性, 夏緑性, 気温。

シュートの季節的な生長様式、すなわちシュートフェノロジーは最も基本的な種特性であり、種の地理的・生態的分布を解析したり、さまざまな環境条件への植物の適応態様を知る上での基礎ともなる。そのため、樹木では図鑑や植物誌に常緑性・落葉性といったフェノロジー型が記載されていることが多い(佐竹ら, 1989; ほか)。しかし、草本では、図鑑や植物誌にフェノロジー型についての記載はほとんどみられないため、個々の種がどのような季節的生長様式をもっているのかを知ることができない。また、草本のフェノロジーは木本にくらべて多様で、常緑性・夏緑性のほか、木本にはほとんどみられない冬緑性・春緑性を示す種も認められる(Kawano *et al.*, 1982; Uemura, 1994a; 佐藤・酒井, 1980)。そのため、草本種それぞれのフェノロジーを明らかにするためには、一年を通じた定期的観察が必要である。

草本の多様なフェノロジー型のうち、春緑性はカタクリなどのいわゆる春植物(spring ephemerals)として広く知られている。該当種やそのフェノロジー、さらには光合成特性などについても研究がなされ、夏緑樹林林床の光環境の季節変化に適応したフェノロジー型だと解釈されている(Sparling, 1967; Kawano *et al.*, 1978)。また、常緑性や夏緑性についてもおもに光利用の観点からその適応的意義が考察されている(Kawano *et al.*, 1983)。一方、冬緑性については、フェノロジーが知られている種はノビルなどまだ数種に過ぎず(Kawano *et al.*, 1982; Uemura, 1994a)、その適

応的意義についての検討もほとんどなされていない。

本研究では、キキョウ科の多年生草本であるタニギキョウ *Peracarpa carnosa* (Wall.) Hook. fil. et Thompson var. *circaeoides* (Fr. Schm.) Makino のフェノロジーについて検討する。本種を対象とするのは、次の2つの理由による。

まず、タニギキョウは、既往の調査例(Kikuchi, 1976; 中越, 1980)では夏緑性だと考えられているが、観察によれば、房総などでは冬緑性を示すことである。このようなフェノロジー型の逆転は、帰化雑草であるムラサキカタバミからの報告(片岡ら, 1963; 大城・玉城, 1984)があるだけで、日本の自生種ではこれまで全く知られていない。種内に夏緑性・冬緑性の2型をもつ本種は、冬緑性の適応的意味を検討する材料として適している。

次に、タニギキョウ属 *Peracarpa* は単型属で、その唯一の構成種である *P. carnosa* はヒマラヤから中国、極東にかけて広く分布し、日本では本変種(var. *carnosa*)が沖縄を除く全国に分布することである。このように広い温度領域にただ1種が分布している事例である本種は、種の性質が地域の温度環境に応じてどのように適応的变化を遂げたかを考える上でも適した材料である。

本研究は、(1) 房総半島など暖温帯域のタニギキョウが冬緑性を示すことを観察によって明らかにし、同時に、(2) 冷温帯域では夏緑性という相反するフェノロジーをもつことを示すこと、を主目的として行っ

た。さらに、両者の比較に基づき、これまでほとんど検討されてこなかった冬緑性の生態的意義や、気候帯により冬緑性・夏緑性の逆転が生ずる原因についても推論を試みた。

調査地と方法

おもな調査地は、房総半島中部の千葉県君津市高宕山付近 (35°12' N, 140°00' E) である。本地域は房総丘陵の一角に位置し、高宕山 (標高 315 m)、八良塚 (標高 349 m) などのピークをもつ主稜線に多数の深い谷が入り込み、複雑で急峻な地形となっている。

気象庁 (2001) によると、調査地域の東北東約 10 km にある気象観測点 (坂畑, 標高 120 m) では、年平均気温 13.7°C、年降水量 2021.6 mm (いずれも 1979～2000 年の 22 年間の平均値) が記録されている。月平均気温は 3.4°C (最寒月 1 月)～24.8°C (最暖月 8 月) と、季節変化が顕著であり、1 月には月平均最低気温 -1.7°C まで冷え込む。

調査地域は暖温帯に位置し、植生的には全域が照葉樹林帯 (ヤブツバキクラス域) にあたるが、モミ・ウラジロガシなどからなる自然林の多くは人為により失われ、沢筋や緩斜面はスギ植林に、またその他の場所はコナラやアラカシなどの二次林、およびアカメガシワやカラスザンショウなどの先駆性夏緑樹林におおわれている。

タニギキョウは、調査地域内の沢筋や斜面下部の陰地にごく普通に群生する。このうち、標高約 155 m の沢筋岩上に成立した個体群を調査対象とした。この個体群におけるシュートの密度は、100 本/m² 以上に及んでいた。個体群の生育範囲内に低木・高木は生えていなかったが、隣接する斜面下部に生育するスギ (植林, 樹高約 20 m) やアラカシ、カラスザンショウの高木、およびタマアジサイ、シロダモ、アオキの低木によって個体群の上層は完全に被われていた。またこの場所は、沢の通常時の流水面上側約 1.3 m に位置する岩上の急斜面 (傾斜約 70°) で、北向き (N20°E) であるため直射日光はほとんど当たらない。土壌はごく薄い。林床には、ハイホラゴケが多く、他にジュウモンジシダ、ミゾシダ、イワガネゼンマイ、オリヅルシダなどのシダ植物、ウバミソウ、キミズ、ベニシュランが生育していた。

2000 年 3 月～2003 年 9 月までの約 3 年半の間、毎年 2 個体ずつを選定し (計 8 個体)、その生長経過を 1～2 カ月に 1 度の頻度で観察し記録した。本種の地上部はほとんど分枝しないため、1 個体は 1 本のシュートからなる。ただし、本種は地下部のほふく根茎が分枝して栄養繁殖をするので、各個体はクローンの一部である。調査に際しては、調査個体のすべての葉を個々に識別し、それぞれの葉の状態 (開きかけ、成葉、変色、枯れなど) を記録した。

以上の経時的な追跡観察に加え、南関東の暖温帯域におけるタニギキョウのフェノロジーについて知るために、千葉県北部の佐倉市下勝田 (35°41' N, 140°16' E, 標高約 20 m) と印旛村山田 (35°46' N, 140°15' E, 標高約 30 m)、および三浦半島の神奈川県逗子市森戸川 (35°17' N, 139°36' E, 標高約 50 m)、箱根山麓の神奈川県小田原市入生田 (35°14' N, 139°7' E, 標高約 250 m) において、2003 年 10 月～2004 年 1 月に現地観察および標本採取をおこなった。

また、冷温帯におけるタニギキョウのフェノロジーを調べるために、同じ南関東である奥多摩の鷹ノ巣山 (35°50' N, 139°00' E) の 6 地点 (1,400 m 付近の沢源流域にあるシオジ自然林) における植生調査資料 (未発表, 調査年 1980～1985 年)、および丹沢山塊の植生に関する文献 (星ら, 1997; 村上・中村, 1997; 大野・尾関, 1997) 中の群落組成表について、それぞれタニギキョウが出現した調査日を調べた。さらに、関東以外の地域のフェノロジーに関する文献 (Kikuchi, 1976; 中越, 1980) に記録されている冷温帯のタニギキョウのフェノロジーとも比較した。

結 果

1. 房総半島におけるタニギキョウのシュートフェノロジー

Fig. 1 に、高宕山の調査日における各シュートの個々の葉の状態と、それらの季節的な生長・枯死の経過を示す。高宕山のタニギキョウのシュート (地上茎と葉) は冬緑性を示すことが明らかとなった。

まず開葉については以下のとおりであった。いずれのシュートも 7～9 月には認められなかったが、10～11 月になると地上茎が伸びはじめ、新たな葉を数枚開いた。その後、葉を順次開き続けながら冬を迎え、1～2 月においても茎の先端には展開中の葉が認められゆっくりとした葉の展開が続いた。3～4 月上旬に数枚の葉を開いて開葉は完了し、シュートの頂端につばみをつけた。累積の開葉枚数は 10～13 枚であった。

葉の枯れについてみると、一部のシュートでは、早期に開いたシュート下部の葉が 4 月に黄化して枯れた。シュート上部の葉、およびシュート下部に残る葉は、5 月末～6 月前半に黄化し、7 月には茎を含む地上部全体が消失していた。葉の生存期間は約 2～7 カ月であった。開葉時期が 10 月～4 月と長期にわたるのに対し、枯れる時期は 4～6 月と短期であるため、後に開いた葉ほど短命な傾向があった。

開花・結実についてみると、4 月中旬～下旬にシュートの先端に 1 つの花を開いた。果実は 5 月中旬に熟した。果実は裂開することなく、果柄や果皮が腐ることによって、種子は親個体の周辺に散布されるようであった。

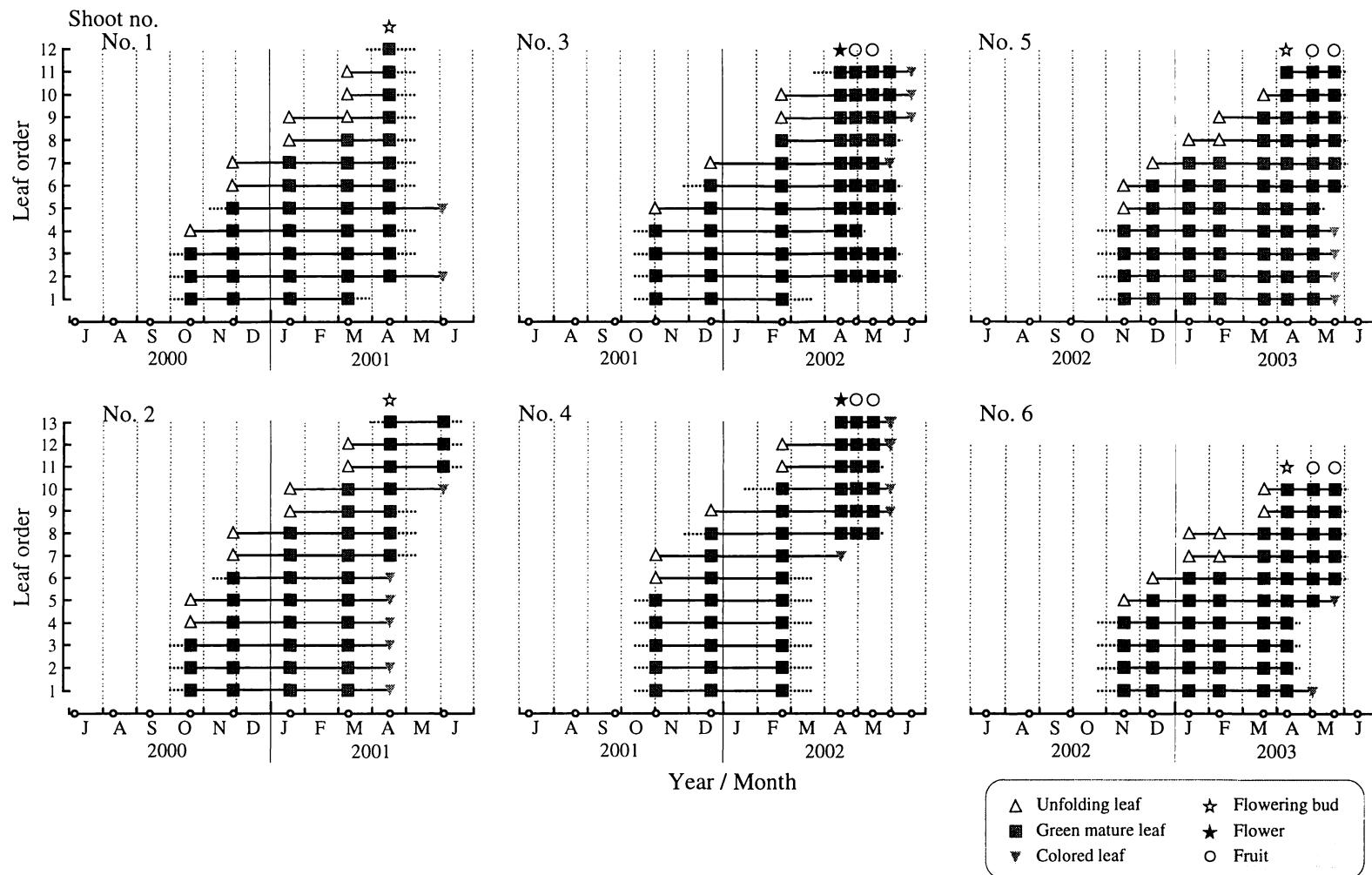


Fig. 1. The life courses of every leaves on six shoots of *Peracarpa carnosae* var. *circaeoides* on Mt. Takago in Boso Peninsula. Observation dates are presented by open circles on the horizontal axis. The vertical array of symbols represents a series of developmental stages of leaves arranged from the proximal (lower in the array) to the distal (upper) nodes on the shoot observed at the date. The horizontal lines penetrating the symbols show the life courses for each leaf. Dotted line represents an uncertain period.

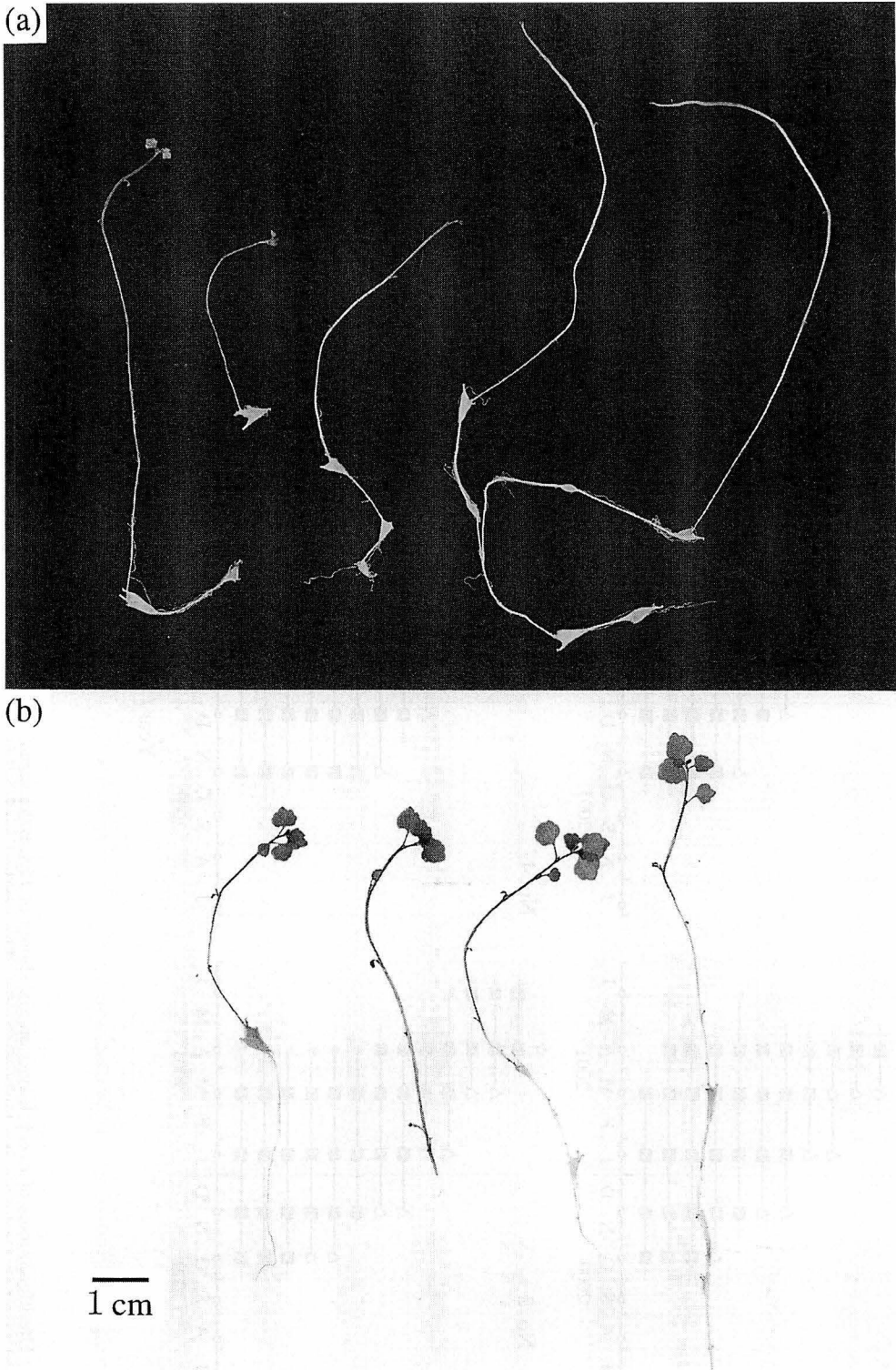


Fig. 2. New sprouts of *Peracarpha carnosa* var. *circaeoides* at Yamada in Inba-mura, northern Chiba. (a), collected on Nov. 10; (b), collected on Dec. 14. The scale is common to (a) and (b).



Fig. 3. The growth state of *Peracarpa carnosa* var. *circaeoides* in late autumn and early winter in southern Kanagawa. (a), along Morito River in Miura Peninsula on Nov. 22; (b), at Iryuda on the foot of Mts. Hakone on Jan. 3.

Fig. 1 には示していないが、2000年3月から観察した2本のシュートも、4月末にはすべての葉が生存していたが、6月上旬に半数が消失、残り半数が黄化しており、7月上旬には地上部が消失していた。

以上のように、タニギキョウのシュート（地上茎と葉）が10月に出現して6月に枯れ、7月～9月には存在しないというパターンは、2000～2003年ではほぼ共通していた。すなわち、房総半島高宕山のタニギキョウは、秋に地上部を展開して越冬し、夏期に休眠するという性質、すなわち冬緑性を示すことが確認された。

2. 千葉県北部および神奈川県南部における晩秋～初冬のタニギキョウの状態

千葉県北部と三浦半島、箱根山麓において、晩秋～初冬のタニギキョウは、新たなシュートを伸長中または地上に展開したばかりの状態であった。

佐倉市下勝田と印旛村山田において、それぞれ2003年10月25日と11月10日には、地上にタニギキョウのシュートは認められなかった。しかし、地表直下には、新たなシュートが伸長しているのが確認された。印旛村山田にて11月10日に採取した標本(Fig. 2a)では、三角形に肥厚した地下茎の節から糸状のシュートが伸び始めており、一部のシュートではその先端付近に2～3枚の小さな普通葉を開きかけているのが認められる。同地で12月14日に採取した標本(Fig. 2b)では、糸状のシュートの先端付近に3～4枚の新葉が開いており、茎頂にはさらに開きかけの葉が認められる。印旛村山田では11月に地上部が展開するといえる。佐倉市下勝田のタニギキョウも、2003年10月25日採取の標本はFig. 2aとほぼ同様であり、12月14日採取の標本はFig. 2bと同様であったことから、やはり11月に地上部が展開すると考えられる。

三浦半島（神奈川県逗子市森戸川）における、2003年11月22日のタニギキョウの状態はFig. 3aのようであった。Fig. 3aに写っている生植物のすべてはタニギキョウであり、いずれも、スギの落葉の間から斜上する茎に数枚の葉を開き、さらに先端に1～2枚の新葉を展開中であることがわかる。このような状態は、同日、森戸川の溪岸の各所にて認められた。また、箱根山麓（小田原市入生田）における、2004年1月3日のタニギキョウの状態はFig. 3bのようであった。4～5枚の新葉を開いており、茎頂には1～2枚の葉を開きかけた状態で越冬していた。

3. 奥多摩と丹沢におけるタニギキョウの出現季節

奥多摩や丹沢の夏緑樹林帯（ブナクラス域）では、タニギキョウは以下のように5～10月に記録されていた。

奥多摩の鷹ノ巣山6地点（標高1,400 m付近のシオジ林）において、タニギキョウが記録された調査日と記録されなかった調査日をFig. 4に示した。これを見ると、タニギキョウは5月中旬～10月上旬に記録されている。また、調査地点TS-3においては、4月中旬と5月初めには調査したにもかかわらず発見されなかった。同様に、TS-5やTS-13では、10月下旬と11月上旬に調査した際には発見されなかった。これらのことから、鷹ノ巣山においてタニギキョウは、地上部を5月上旬に展開して10月中旬に枯らし、冬期には休眠する夏緑性を示すと考えられる。

丹沢山塊の植生調査報告（星ほか、1997；村上・中村、1997；大野・尾関、1997）の群落組成表において、タニギキョウが出現した調査資料の調査日の分布をFig. 5に示した。これらの調査において、タニギキョウは標高955～1,580 mの計66地点で記録され、その日付をみると、5月下旬から11月中旬にまでにわたっていた。これ以前と以後は植生調査自体がお

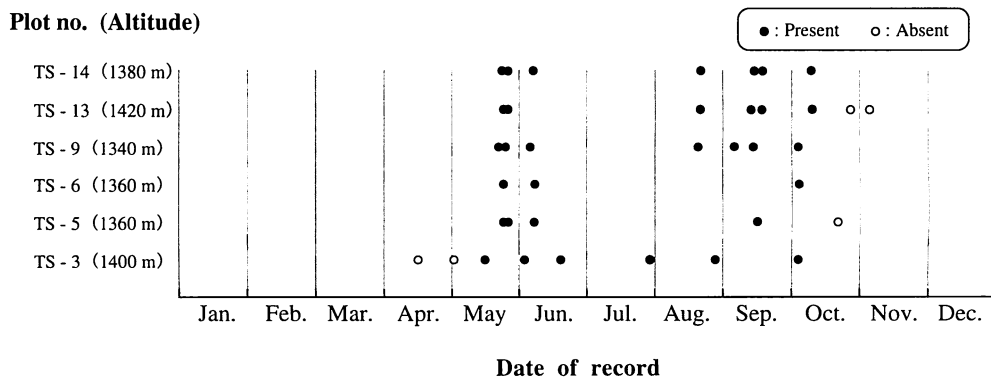


Fig. 4. The presence and absence of *Peracarpa carnosus* var. *circaeoides* in the seasonally repeated records on floristic composition in six stands dominated by *Fraxinus spaethiana* on Mt. Takanosu in western Tokyo. Unpublished data obtained in 1980–1985 by the author.

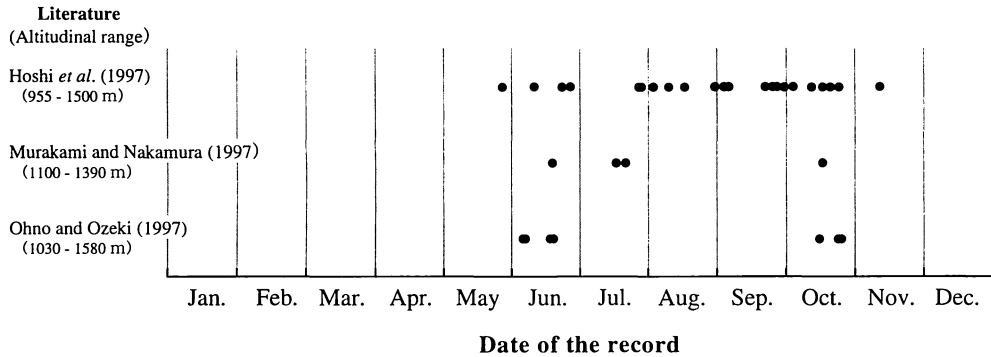


Fig. 5. The seasonal distribution of occurrence of *Peracarpa carnosa* var. *circaeoides* on Mts. Tan-zawa. Dates of the published vegetational records in which this species occurred were plotted.

こなわれていなかった。

考 察

1. タニギキョウのフェノロジーの地域的な類似と相違

本研究によって、房総半島中部の高宕山のタニギキョウは、10～6月に地上に出現する冬緑性であることが判明した。千葉県北部においても、11月に新たな茎と葉を地上に展開していた。神奈川県南部（三浦半島と箱根山麓）においても、それぞれ11月下旬と1月上旬に、数枚の成葉を開き、さらに展葉中のシュートが認められた。その状態は、同じ時期の高宕山の本種の状態 (Fig. 1) と類似している。一方、奥多摩の鷹ノ巣山のタニギキョウは5～10月に出現する夏緑性であると考えられる。丹沢においては、12～4月の出現の有無は不明ではあるが、夏緑性（冬に枯れる場合）または常緑性（冬に枯れない場合）であり、少なくとも高宕山のように冬緑性ではないことが判明した。

本研究で対象とした千葉県や神奈川県、東京都においては、これまでタニギキョウのフェノロジーに関する研究例はない。しかし、次のような二つの断片的な記載がある。まず板橋 (2002) は、自作写真集において、千葉県本埜村のタニギキョウの図版説明に「林縁の日影にひっそりと白い小花を咲かせ、夏には姿を消してしまう。」と記している。この記載と本研究の観察とを総合すると、千葉県北部のタニギキョウは冬緑性だと考えられる。また、横須賀市教育研究所のホームページ (<http://www.edu.city.yokosuka.kanagawa.jp/saiji/index71.htm>) の中には、タニギキョウの写真とともに「……初夏には姿を消してしまいます。」との記述がみられる。この記述と本研究の観察とをあわせると、三浦半島のタニギキョウも冬緑性だと考えられる。

これに対して、青森県八甲田山と広島県比婆山では、タニギキョウはともに夏緑性であることが知られている。すなわち、Kikuchi (1976) は八甲田山の標高

900 m 地点において 87 種の植物のフェノロジーを通年観察し、その中でタニギキョウについては、5月中旬に開芽し、10月下旬に葉が枯れること、6月下旬に開花して8月中旬に結実することを見出している (Fig. 6)。また、中越 (1980) は比婆山の標高 900～1,200 m の範囲において、123 種の植物のフェノロジーを通年観察し、その中でタニギキョウについては、4月中旬に開芽し9月末に葉が枯れ、6月上旬に開花して9月上旬に結実することを明らかにしている (Fig. 6)。さらに、生物学御研究所 (1972) では、那須地方において4月下旬～6月下旬に花が見られ、7月中旬～10月中旬に実が見られたと記されていることから、同地方でもタニギキョウは夏緑性を示すと考えられる。

以上の事例を相互に比較すると、八甲田山や比婆山、鷹ノ巣山のタニギキョウは夏緑性で、その出現時期は高宕山でタニギキョウの地上部が無い時期にほぼ相当する。逆に、高宕山のタニギキョウは冬緑性で、その出現時期はそれらの地域で地上部が無い時期にほぼ相当している (Fig. 6)。また、八甲田山や比婆山と高宕山とは、生育期間における開花の相対的な時期や開葉の期間も大きく異なり、八甲田山や比婆山では、生育期間の初期に開花するのに対し、高宕山ではその終期に開花している。本種はシュートの先端（頂芽）につばみをつけるため、開花時期の少し前が、開葉が完了する時期とみなせる。高宕山では長期（約6カ月）にわたって葉を開き続けるのに対し、八甲田山や比婆山では地上にシュートが出現してから約1カ月で開葉が終了している。すなわち、高宕山では順次開葉、八甲田山や比婆山では一斉開葉であり、開葉様式にも大きな違いがみられる。

なお、Uemura (1994b) は北海道においてタニギキョウを常緑草本に分類している。しかし、調査地やその具体的なフェノロジーが示されていないので、ここでの検討対象からは除くこととする。

以上の結果をまとめると、冬緑性が確認（高宕山）

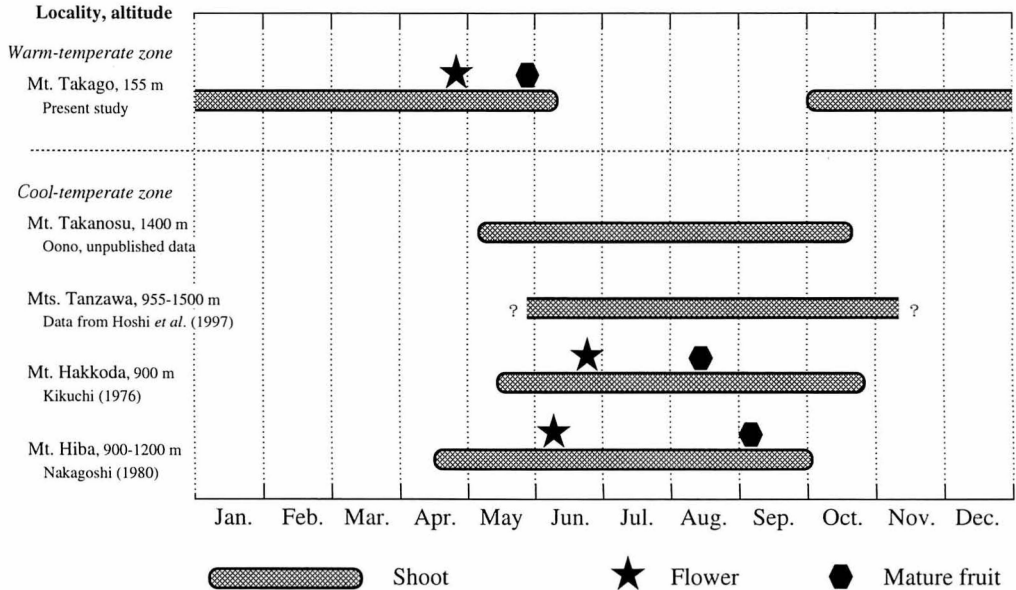


Fig. 6. Comparison of the shoot phenology of *Peracarpa carnosa* var. *circaeoides* among the different localities. No data on reproductive phenology were obtained for Mt. Takanosu and Mts. Tanzawa.

あるいは推定（千葉県北部，三浦半島，箱根山麓）されたのは，南関東の低地～丘陵である。いずれも標高300 m未満で，気候的には暖温帯（照葉樹林帯，ヤブツバキクラス域）に相当する。また，夏緑性が確認（鷹ノ巣山，八甲田山，比婆山）あるいは示唆（丹沢，那須）されたのは，本州の山地（標高900 m以上）で，冷温帯（夏緑樹林帯，ブナクラス域）に相当する。

すなわち，南関東において暖温帯のタニギキョウは冬緑性を示すが，冷温帯のタニギキョウは夏緑性であると考えられる。本種には植生帯によって生育期間が夏冬逆転した，異なるフェノロジー型が存在するといえる。

2. タニギキョウのフェノロジーと光環境

高宕山のタニギキョウの開葉時期や落葉時期は，これまで報告されている他の冬緑性植物のそれと類似している。フェノロジーが明らかにされている冬緑性の種は少ないが，本州中部（東京都や富山県）では次のような事例がある。ノビル *Allium grayii* (ユリ科) は9月下旬～10月上旬に新葉を開き，6月下旬に枯れるという (Kawano and Nagai, 1975)。また，ムラサキケマン *Corydalis incisa* (ケシ科) は10月に新葉を展開し6月上旬に枯れ，ヒガンバナ *Lycoris radiata* (ヒガンバナ科) は10月上旬に新葉を展開し6月上旬に枯れることが知られている (Kawano *et al.* 1982)。これらの開葉時期や落葉時期は，高宕山のタニギキョウと類似している。これら3種は葉の耐陰性が小さいことから，冬緑性は，春緑性と同様に上層の樹木による

被陰を回避するための季節的な適応だと解されている (Kawano *et al.*, 1982)。

しかし，タニギキョウの冬緑性は，春緑性のような光環境の季節変化に適応した性質であるとは考えにくい面がある。それは，以下に述べるように，(1) 高宕山におけるタニギキョウの地上部消失時期および出現時期は，それぞれ夏緑樹の林冠の開葉と落葉時期とは対応していないこと，(2) 冷温帯ではタニギキョウは夏緑樹の被陰下に生育していること，による。

高宕山における林床の光環境の季節変化や樹木のフェノロジーについては資料が得られていないが，東南東約14 kmに位置する清澄山周辺（標高約250 m）における樹木フェノロジーの調査結果 (Watanabe, 1978) が参考になる。それによると，落葉樹の開芽期は4月であり，57種中50種 (88%) は4月末までに芽ぶくという。また，落葉樹の紅葉期は11～12月であり，47種 (82%) がこの2カ月に紅葉・黄葉するという。地理的・標高的に近い高宕山の調査地においても，ほぼ同様だと考えられる。

一方，高宕山のタニギキョウの葉の多くが枯れるのは5月下旬～6月上旬であり，落葉樹の開芽期より約1カ月以上遅い。これは，カタクリなどのいわゆる春植物（春緑性）の葉が，林冠木の開葉にほぼ同調して枯れる (太田, 1996) のと比べても約1カ月遅い。また，その新葉が開くのは10月中旬であり，これは落葉樹の紅葉期より約1カ月早い。すなわち，高宕山のタニギキョウの生育期間は，落葉樹の落葉期間と一致しているとは言えない。

また、冷温帯において、タニギキョウはブナ林やシ
オジ林などの自然林の林床に多く出現し、林冠木に
よって被陰された環境で生活している。例えば、前述
の鷹ノ巣山でタニギキョウが生育していたのはシオジ
やサワグルミが優占する発達した自然林であった。同
様に、丹沢山塊でタニギキョウが記録されていた林分
の多くは、ブナ林（ヤマボウシ・ブナ群集、オオモミ
ジガサ・ブナ群集など）であった（星ほか、1997；村
上・中村、1997；大野・尾関、1997）。日本全国のブ
ナ林の種組成を体系づけた福嶋ほか（1995）でも、本
種は各地のブナ林に出現しており、ハルニレーシオジ
オーダーの要素として扱われている。このように、冷
温帯ではタニギキョウは発達した夏緑樹林下に生活し
ており、耐陰性は比較的高いと思われるべきである。高宕
山周辺においては、植栽されたスギなどの常緑樹に
よって一年中被陰される林床にタニギキョウの個体群
が見られることも多い。

これらのことから、暖温帯のタニギキョウが示す冬
緑性という性質の意義が、夏緑樹に被陰される時期を
避けるためだとは考えにくい。

3. タニギキョウのフェノロジーと温度環境

次に、タニギキョウのフェノロジーの逆転現象を気
温との関係から検討した結果、以下の2つの推定に
至った。すなわち、(1) 冬緑性は夏期に休眠する性質
であり、夏期の高温を回避する上で有効だと考えられ
ること、(2) 冷温帯と暖温帯とで生育期間が夏冬逆転
する現象は、年間の気温範囲が異なる地域でも、ある
一定の温度条件下で生活するために生じた可能性が考
えられること、である。その理由は以下のとおりであ

る。

タニギキョウの生育期間の気温を地域間で比較した
ところ、冷温帯域と暖温帯域で類似していた。Fig. 7
は、高宕山、および鷹ノ巣山、比婆山、八甲田山のタ
ニギキョウの生育期間（ここでは、地上部が存在する
期間）の気温の範囲を、最寄りの気象観測点における
日平均気温の旬別平年値（気象庁、2001）と気温通減
率（ $0.6^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ ）から推定したものである。推定され
た本種の生育期間の気温（日平均気温の旬ごとの平均
値）の範囲は、高宕山（生育期間：10月上旬～6月上
旬）では $2.8\sim 18.9^{\circ}\text{C}$ 、八甲田山（5月中旬～10月下
旬）では $5.0\sim 18.9^{\circ}\text{C}$ 、鷹ノ巣山（5月上旬～10月中
旬）では $8.8\sim 17.9^{\circ}\text{C}$ 、比婆山（4月中旬～9月下旬）で
は $5.5\sim 19.9^{\circ}\text{C}$ であった。低温側では値がややばらつ
くが、高温側では高宕山と他の3地点の値は比較的よ
く一致することがわかる。また、高宕山では夏期に
 24.7°C （8月中旬）まで気温が上がるが、この期間タ
ニギキョウは休眠している。八甲田山、鷹ノ巣山、比
婆山では、冬期にそれぞれ -8.6°C （1月下旬）、 -4.4°C
（同）、 -4.7°C （同）まで気温が低下するが、この期間
はタニギキョウは休眠している。すなわち、高宕山
（暖温帯）と八甲田山・鷹ノ巣山・比婆山の3地点
（冷温帯）とは、年間の気温の範囲は大きく異なるに
もかわらず、タニギキョウの生育期間については、旬
平均気温が約 $3\sim 20^{\circ}\text{C}$ の範囲内にあって重複し、とく
に高温側の限界はほぼ一致しているといえる。これ
は、本種が暖温帯では夏に休眠し、冷温帯では冬に休
眠するためである。いいかえれば、冷温帯で夏緑性、
暖温帯で冬緑性とフェノロジー型が逆転することは、
異なる気候帯においても、一定の温度条件下で地上部

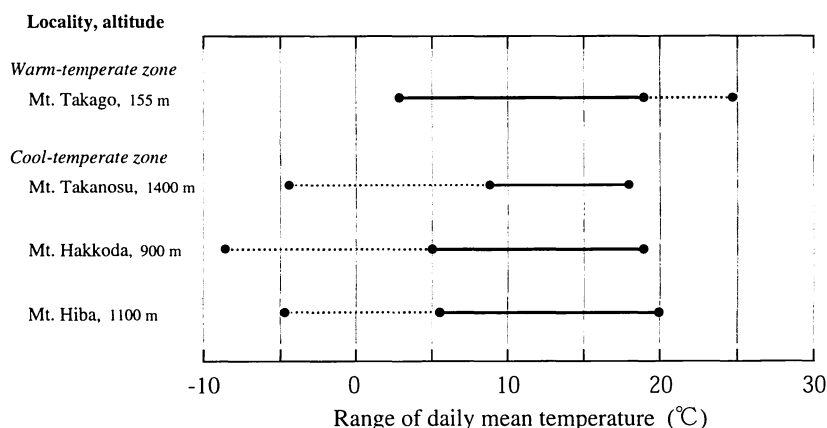


Fig. 7. The presumed range of air temperature experienced by *Peracarpa carnosa* var. *circaeoides*. The solid line represents the range of daily mean temperature for the growth period, and the dotted line for the dormant period. The daily mean temperature at each locality was estimated with lapse rate based on the normals (Japan Meteorological Agency, 2001) at the nearest meteorological station, i.e. Sakahata for Mt. Takago, Ogouchi for Mt. Takanosu, Sukayu for Mt. Hakkoda and Takano for Mt. Hiba.

の生活を営むことにつながっている。

一方、光合成には適温があり、冬緑性や春緑性の植物の場合、10～20℃と比較的低温であるとされる。例えば、代表的な春緑性の草本であるカタクリでは、5～20℃の温度条件で高い光合成速度を示すという(Kawano *et al.*, 1978). Larcher (1995) は、冬型1年草と春季性地中植物の光合成の適温は、10～20℃であるとしている。これらの値は、上記タニギキョウの生育期間の気温と類似している。すなわち、冬緑性や春緑性は、光合成に不適な夏期の高温(20℃＜)を回避するという面で合理的である。前述のように、タニギキョウの冬緑性は、夏緑樹による被陰を回避するためとは考えにくい。しかし、暖温帯の夏の高温を回避する上では有効であると考えられる。

これまでに、日本国内で気候帯によって生育期間を夏冬逆転させることが知られている唯一の種はムラサキカタバミ *Oxalis corymbosa* L. (カタバミ科)である。ムラサキカタバミは、畑や空き地などに群生する南米原産の帰化雑草であり、花粉に稔性がないため結実せず(近田, 2003), 国内のものは同一クローンが鱗茎で増えたものだと考えられる。埼玉県では3～12月に生育する夏緑性であるが(片岡ほか, 1963), 沖縄本島では10～5月に生育する冬緑性である(大城・玉城, 1984)。すなわち、暖温帯で夏緑性、亜熱帯で冬緑性を示す。この原因として、ムラサキカタバミには開葉に適した気温範囲があり、それが本州では春～秋に、沖縄では秋～翌春に相当するためだと推定されている(中川, 1990)。この事例は、遺伝的な性質が同一でも温度環境が異なると、夏緑性と冬緑性との間でフェノロジー型が逆転しうること示している。

ムラサキカタバミの事例から推定すると、タニギキョウにおけるフェノロジーの逆転現象も、生育に適した温度条件となる季節が地域的に異なるためではないかと考えられる。すなわち、冷温帯では寒すぎる冬期に休眠するために夏緑性を示し、暖温帯では暑すぎる夏に休眠するために冬緑性を示すのではないかと推論する。

タニギキョウは、暖温帯～亜寒帯にまで広く分布するが、出現頻度が高いのは冷温帯である。まず本変種の水平分布をみると、琉球や伊豆諸島・小笠原を除く北海道～九州に広く分布し、北はさらに南千島・樺太・カムチャッカにまで及んでいる(佐竹, 1981)。次に垂直分布では、関東地方と中部地方において低地から2,000 m以上の亜高山帯にまで分布する。すなわち、標本による記録によれば、栃木県では86～2,250 m(栃木県自然環境調査研究会植物部会, 2003), 長野県では500～2,380 m(清水・長野県植物誌編纂委員会, 1997), 富山県では30～2,400 m(富山市科学文化センター, 2003), 新潟県では10～1,980 m(池上・石沢, 1984)の標高域に生育している。さらに植

生学的には、ハルニレーシオジョーダーの要素で、全国各地のブナ林にも出現することが示されたり(福岡ほか, 1995), サワグルミ群団を特徴づける種として扱われている(Sasaki, 1979)。沢筋のシオジやサワグルミの林、湿性のブナ林に結びついた種であるといえる。房総のタニギキョウは低地遺存ブナ帯要素であるとの見方もある(千葉県環境部自然保護課, 1999)。

このように、全域標高400 m以下の房総半島に分布するタニギキョウは、その分布域の中で最も温暖な地域に生育している集団の一つである。房総半島で示すタニギキョウの冬緑性は、もともと冷涼な環境を好む本種が温暖な気候下で示したフェノロジー的な適応ではないかと考えられる。

南関東以外においても暖温帯のタニギキョウははたして冬緑性を示すのか、また、夏緑性と冬緑性のタニギキョウの間で何らかの遺伝的な分化があるのか、さらに、タニギキョウではなぜ類例の少ないフェノロジーの逆転が生じたのか、などについては今後さらに検討していく必要があるだろう。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、千葉県佐倉市のタニギキョウの生育地について御教示いただいた木村研一さん、印旛村山田の生育地を御教示いただき標本資料も御提供いただいた林信子さん、宮川栄子さん、吉田祥子さん、小田原市入生田の生育地を御教示いただいた神奈川県立生命の星・地球博物館の勝山輝男さん、そして逗子市森戸川の生育地を御案内いただいた磯谷達宏博士、小川みふゆ博士に深く感謝申し上げます。

引用文献

- 千葉県環境部自然保護課. 1999. 千葉県の保護上重要な野生生物—千葉県レッドデータブック—植物編. 435 pp.
- 星 直斗・山本詠子・吉川菊葉・川村美岐・持田幸良・遠山三樹夫. 1997. 丹沢山地の自然林. *In* 丹沢大山自然環境総合調査報告書, pp. 175-257+付表. 神奈川県環境部, 横浜.
- 福岡 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武豊・常富 豊. 1995. 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. 日本生態学会誌 45: 79-98.
- 池上義信・石沢 進(編). 1984. 新潟県植物分布図集. 第5集. 514 pp. 植物同好じねんじょ会, 新潟.
- 板橋一好. 2002. 畦道の華やぎ—板橋一好写真集II—. 63 pp. 信毎書籍出版, 長野.
- 片岡孝義・荒川正雄・塩原迪徳. 1963. 畑作多年生雑草ムラサキカタバミの生態と防除に関する研究. 雑草研究 2: 55-59.
- Kawano, S., J. Masuda and H. Takasu. 1982. The productive and reproductive biology of flowering plants. IX. Further studies on the assimilation behavior of temperate woodland herbs. *J. Coll. Lib. Arts. Toyama Univ. (Nat. Sci.)* 15: 101-160.
- Kawano, S., J. Masuda, H. Takasu and F. Yoshie. 1983. The productive and reproductive biology of flow-

- ering plants. XI. Assimilation behavior of several evergreen temperate woodland plants and its evolutionary-ecological implications. J. Coll. Lib. Arts. Toyama Univ. (Nat. Sci.) 16: 31-55.
- Kawano, S. and Y. Nagai. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategy of three *Allium* species in Japan. Bot. Mag. Tokyo 88: 281-318.
- Kawano, S., H. Takasu and Y. Nagai. 1978. The productive and reproductive biology of flowering plants. IV. Assimilation behavior of some temperate woodland herbs. J. Coll. Lib. Arts. Toyama Univ. (Nat. Sci.) 11: 33-57.
- Kikuchi, T. 1976. A phenological record for the wild plants in the botanical garden of the Mt. Hakkoda Botanical Laboratory of the Tohoku University, 1962-1965. Ecological Review 18: 225-232.
- 気象庁(編). 2001. アメダス(地域気象観測) 12年値. In 12年値(統計期間 1971~2000年) CD-ROM. 気象業務支援センター, 東京.
- 近田文弘. 2003. カタバミ科. In 清水建美(編), 日本の帰化植物, pp. 124-126. 平凡社, 東京.
- Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology, 3rd. ed. 506 pp. Springer, Berlin.
- 村上雄秀・中村幸人. 1997. 丹沢山地における動的・土地的植生について. In 丹沢大山自然環境総合調査報告書, pp. 122-167. 神奈川県環境部, 横浜.
- 中川恭二郎. 1990. ムラサキカタバミ. In 河野昭一・田中 肇(編), Field Watching 2. 秋の野山を歩く, pp. 30-33. 北隆館, 東京.
- 中越信和. 1980. 比婆山における森林植物の植物季節学的研究. ヒコピア 8: 399-415.
- 大野啓一・尾関哲史. 1997. 丹沢山地の植生(特にブナクラス域の植生について). In 丹沢大山自然環境総合調査報告書, pp. 103-121+付表. 神奈川県環境部, 横浜.
- 大城幸尚・玉城光一. 1984. ムラサキカタバミの生態と防除. 沖縄県農業試験場研究報告 9: 67-72.
- 太田和夫. 1996. 妙音沢斜面林の植生. In 新座市栄一丁目緑地等植生調査業務報告書一妙音沢斜面林の自然一, pp. 91-124. 新座市都市整備部公園緑地課, 新座・財団法人日本自然保護協会, 東京.
- Sasaki, Y. 1979. Der Verband Pterocaryion rhoifoliae in Japan. In Miyawaki, A. and S. Okuda (eds.). Vegetation und Landschaft Japans, pp. 213-226. The Yokohama Phytosociological Society, Yokohama.
- 佐竹義輔. 1981. キキョウ科. In 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫(編), 日本の野生植物, 草本編 III, pp. 149-155. 平凡社, 東京.
- 佐竹義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫(編). 1989. 日本の野生植物. 木本編. I. 321 pp., II. 305 pp. 平凡社, 東京.
- 佐藤利幸・酒井 昭. 1980. 北海道のシダ植物の葉の植物季節. 日本生態学会誌 30: 369-375.
- 生物学御研究所(編). 1972. 那須の植物誌. 395 pp. 保育社, 大阪.
- 清水建美・長野県植物誌編纂委員会(編). 1997. 長野県植物誌. 1,735 pp. 信濃毎日新聞社, 長野.
- Sparling, J. H. 1967. Assimilation rates of some woodland herbs in Ontario. Bot. Gaz. 128: 160-168.
- 栃木県自然環境調査研究会植物部会. 2003. 栃木県自然環境基礎調査. とちぎの植物 II—栃木県自然環境基礎調査収集標本目録一. 534 pp. 栃木県林務部自然環境課, 宇都宮.
- 富山市科学文化センター. 2003. 富山市科学文化センター収蔵目録 16. 373 pp.
- Uemura, S. 1994a. Pattern of leaf phenology in forest understory. Can. J. Bot. 72: 409-414.
- Uemura, S. 1994b. Climatic preference and frequent co-occurrence of boreal and temperate plants in Hokkaido Island, northern Japan. Vegetatio 112: 113-126.
- Watanabe, R. 1978. Seasonal division based on the phenological records in two different climatical regions of Japan. Bull. Inst. of Nature Educ., Shiga Heights, Shinshu Univ. 17: 19-32.

(2004年2月17日受理)

Regional Difference between Winter-green and Summer-green Habit of *Peracarpa carnos* var. *circaeoides* (Campanulaceae)

Keiichi Oono

Natural History Museum and Institute, Chiba
955-2 Aoba-cho, Chuo-ku, Chiba 260-8682, Japan
E-mail: oonok@chiba-muse.or.jp

Shoot phenology of *Peracarpa carnos* (Wall.) Hook. fil. et Thompson var. *circaeoides* (Fr. Schm.) Makino, a perennial forest herb of Campanulaceae, was studied and compared between the warm-temperate and the cool-temperate zone in southern Kanto, central Japan. In the warm-temperate zone, the growth process of shoots was monitored periodically on Mt. Takago in Boso Peninsula, and the state of shoot growth in late autumn and early winter was observed at four local populations in northern Chiba and southern Kanagawa. In the cool-temperate zone, the growth periods were estimated by published and unpublished vegetational records collected on Mt. Takanosu in western Tokyo and on Mts. Tanzawa in Kanagawa. On Mt. Takago, this species showed winter-green phenology in which the new shoots sprouted in October and died in next June with no above-ground part alive between July and September. The sprouting of new shoots in autumn was observed also in northern Chiba and southern Kanagawa. Contrastingly, the occurrence of this species was confined to the period between mid-May and early October on Mt. Takanosu, and from late May to mid-November on Mts. Tanzawa. The literatures on phenology of plants on Mt. Hakkoda in northern Honshu, and on Mt. Hiba in western Honshu, both located in the cool-temperate zone, also present summer-green habit of this species. Therefore, this species exhibits contrasting pheno-

logical habits depending on climate zone, *i.e.* winter-green in the warm-temperate zone and summer-green in the cool-temperate zone. The range of mean air temperature during the growth period was similar among the areas, 3–19°C on Mt. Takago and 5–20°C on Mt. Hakkoda and Mt. Hiba.

Thus, the winter-green habit in the warm-temperate zone may be significant for avoiding unfavorable higher temperature in summer. Such a phenological reversal might have occurred as an adaptive shift to grow within a certain optimum range of temperature in different climate zone.