

## アケボノシュスランのシュートフェノロジーと生長様式

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

**要 旨** 暖温带～冷温帯の林床草本であるアケボノシュスラン *Goodyera foliosa* (Lindl.) Benth. var. *maximowicziana* (Makino) F. Maek. (ラン科) のシュートフェノロジーと茎の生長過程を、房総半島高宕山において調べた。軟質な葉は常緑性を示し、その寿命は1～2年であった。開葉は5～11月に、古い葉の枯死は6～10月に見られ、着葉枚数には大きな季節変化はなかった。シュートの先端(生長点)は常に地上数cmにあり、芽鱗に被われた越冬芽は形成されず、しばしば葉を開きかけのまま越冬した。茎は多汁質で、先端部が斜上・直立し、基部は長く匍匐して節から発根する傾伏茎であった。この形態は、シュート先端から新たな茎が生じるにつれ、斜上した部分がしだいに横臥していくことで生じ、その結果、葉をつけた地上茎は匍匐する根茎に転化した。1つのシュート上に配列する節間長や成葉長には季節に対応した長短がなく、そのため、多くの樹木で見られるような年に対応した分節構造は見られなかった。このようなシュートフェノロジーや生長様式は、日本の暖温带～冷温帯の草本ではほとんど例がなく、むしろ熱帯・亜熱帯の林床草本に類似している。また、凍結するような寒さに対して被害を受けやすい性質だとも考えられる。このような本種の一連の性質は、熱帯・亜熱帯を中心に分布する同属や亜族にもほぼ共通するようであり、系統上の性質が暖温带～冷温帯においても保持されたものだと解釈される。

**キーワード:** アケボノシュスラン, 林床草本, フェノロジー, 生長様式, 生育形, 植生帯

植物の生活様式は、個々の種がその生育環境へ適応する中で形成されてきたと考えられる。したがって、ある種が特定の生育環境に分布するに至った要因を知るためには、まず、その種が示すさまざまな生活様式を正しく把握することが必要である。さらに、その生活様式と生育環境との関係にどのような適応の合理性があるのかを検討することも重要である。本研究は、このような視点から、アケボノシュスラン *Goodyera foliosa* (Lindl.) Benth. var. *maximowicziana* (Makino) F. Maek. の個葉のフェノロジーや生長様式を記載し、生育環境との関係について考察を試みるものである。

個葉レベルのフェノロジーは、生活様式のさまざまな側面の中でも、光合成器官の時間的な配置戦略としてとりわけ重要である。葉群全体のフェノロジーの記載は古くから行われていたが、個葉レベルでの葉の動態が明らかにされるようになって初めて、植物の生存戦略として葉の季節動態が重視されるようになった(菊沢, 1986)。そのため、樹木では、個々の葉の開葉・落葉パターン、葉の寿命などについて既に多くの研究が行われている(Kikuzawa, 1983, 1995; 丸山・佐藤, 1990; Nitta and Ohsawa, 1997 など)。しかしながら、草本植物のフェノロジーについては、まだ研究例が少ない。林床草本のフェノロジーや光合成特性については、河野らによる一連の研究(Kawano *et al.*, 1978, 1982, 1983)が行われているが、それらでは葉

群全体の季節動態や個体内物質配分比の季節変化に重点が置かれ、個葉レベルでの開葉・落葉のパターンや葉の寿命については明らかではない。個葉レベルで草本の葉の動態が調べられた例にはYoshie (1995)があるに過ぎない。また、草本に関するこれら既往の研究は主として冷温帯落葉樹林域で行われており、暖温带～亜熱帯の照葉樹林域の草本のフェノロジーを記載した例はほとんどない。そこで本研究では、房総の照葉樹林域の草本であるアケボノシュスランの生活様式について、個葉のフェノロジーや生長様式の面から記載することを企図した。

本研究で対象とするアケボノシュスランは、ラン科の多年生草本で、北海道～九州の各地に分布する。本変種を対象とするのは、千葉県の暖温带域に生育する草本であるという以外に、次の2つの理由がある。第一に、別変種ツルクサシュスランなどを含めた種 *G. foliosa* は台湾、中国、ヒマラヤにかけて広く分布し(橋本・神田・村川, 1991)、また、*Goodyera* 属も亜熱帯や熱帯山地に由来すると考えられている(世羅・森, 1989)。本変種は、分布域が温帯域にまで及ぶが、季節的な生長様式の中にこういった地理的な由来がどのように現れているのかを見ることができると興味深い分類群である。第二に、本種(および本属の多くの種)の茎は、末端近くは立ち上がるが、基部は斜上または匍匐して、所々から根を出すという生育形態をもってしていることである(大井・北川, 1983; 里見, 1982)。こ

のような生育形態は、類縁を異にする他の草本にも散見されるが、その形成過程についての観察例はこれまでにない。本種は、その観察を行うのに適している。

#### 調査地と方法

調査は、房総半島中部の千葉県君津市高宕山付近(北緯 35°12′, 東経 140°00′), にて行った。本地域は房総丘陵の一角に位置し、高宕山(海拔 315 m), 八良塚(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℃ 年, 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℃ (1 月)~24.8℃ (8 月)と、季節変化が顕著であり、最寒月 1 月には月平均最低気温 -1.7℃ まで冷え込む。調査期間内の異常気象としては、2001 年 7 月には記録的な少雨が、2002 年 3 月には記録的な暖かさがそれぞれ千葉県内の気象官署で観測されており、調査地でも同様な異常気象が生じたものと考えられる。

気候的には調査地域全域が照葉樹林帯(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、またその他もコナラやアラカンなどの二次林、およびアカメガシワやカラスザンショウなどの先駆性樹林におおわれている。

調査地域の沢筋(標高約 155 m), 斜面下部のスギ植林(樹高約 20 m)の下にアケボノシュスラン個体群を見出した。この場所は、沢からの比高約 2 m に位置するテラス状の緩傾斜面(傾斜約 15°)で、北東向きであるためと、上層のスギや低木層のアオキ、カゴノキなどにより日光はほとんど当たらない。林床には、ほかにカンスゲやミゾシダ、コバノカナワラビ、ツルグミ、イワガネソウ、テイカカズラ、フユイチゴ、タイミンチバナが認められた。

1998 年 10 月に、このうちのシュート 2 本(結実シュート 1 本, 栄養シュート 1 本)を調査対象として選び、以後、2002 年 11 月までの約 4 年間、これらのシュート、およびこれらから分岐した新シュートの栄養生長の経過を、1~2 カ月に 1 度の頻度で観察し記録した。調査に際しては、各シュートのすべての葉と節、節間を個々に識別し、それぞれがどういう生長経過をたどるかがわかるように記録した。毎回の調査時には、それぞれの葉の状態、各節の地上高および発根の状態、そして各節間の長さを記録した。葉は成熟後にそのサイズ(葉身長と葉身幅)を測定した。また、追跡個体以外についても観察や標本の採集を随時行った。

#### 結 果

##### 1. シュートの全体的体制と生長様式

以下に示すとおり、アケボノシュスランは 9 月下旬に開花し、シュート上部が立ち上って葉をつけ、下部は匍匐して発根していた。葉は軟質で、茎は多汁質であった。また、単軸生長(monopodial growth)を示し、新たなシュートが分岐することで栄養繁殖を行うこともわかった。新シュートの発生時期は夏期に多いものの一定ではなかった。

Fig. 1 にはアケボノシュスラン 1 個体の体制を示した。この標本は、調査シュートから約 50 m 離れた別の個体群から、地下部を含めた一続きの生存植物体全てを採取したもので、2 本のシュートの先端には開花中の花序がある。これを採集した 2002 年 9 月 29 日のほか、2000 年 10 月 1 日、2001 年 9 月 25 日にも同一個体群で開花シュートを観察しているので、9 月下旬が調査地における本種の開花期であるといえる。各シュートには 2~3 cm の間隔で節が認められ、上部の節からは葉が、中部以下の節からは 1 本の根がそれぞれ生じている。両者の移行部では 1 節から葉と根

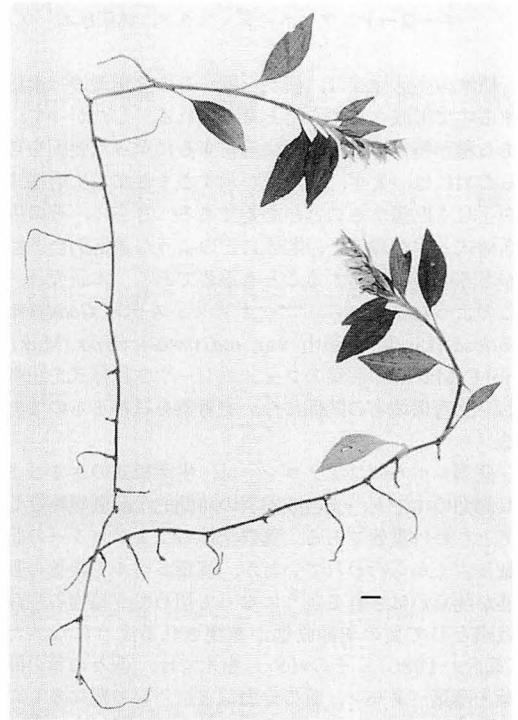
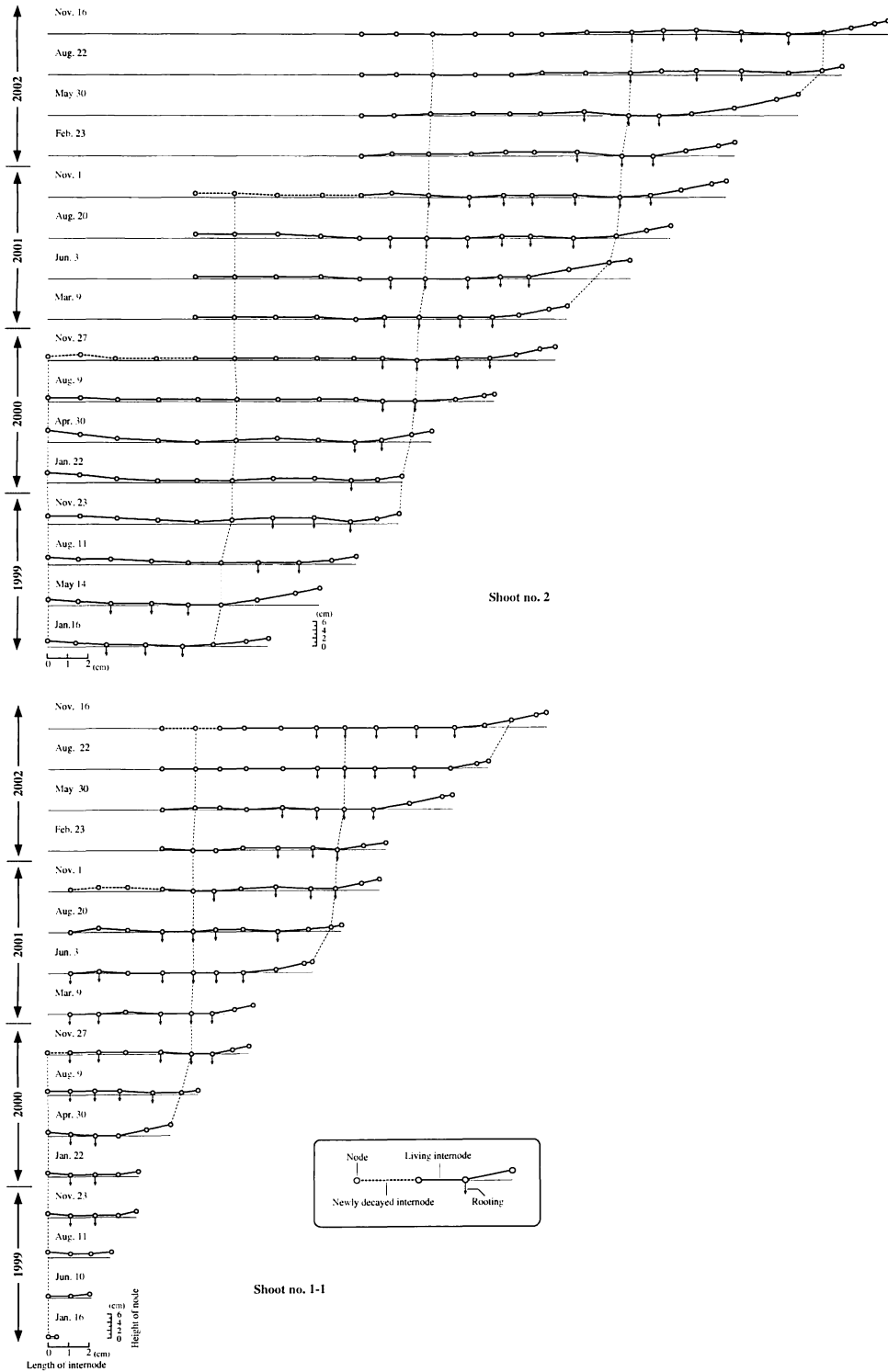


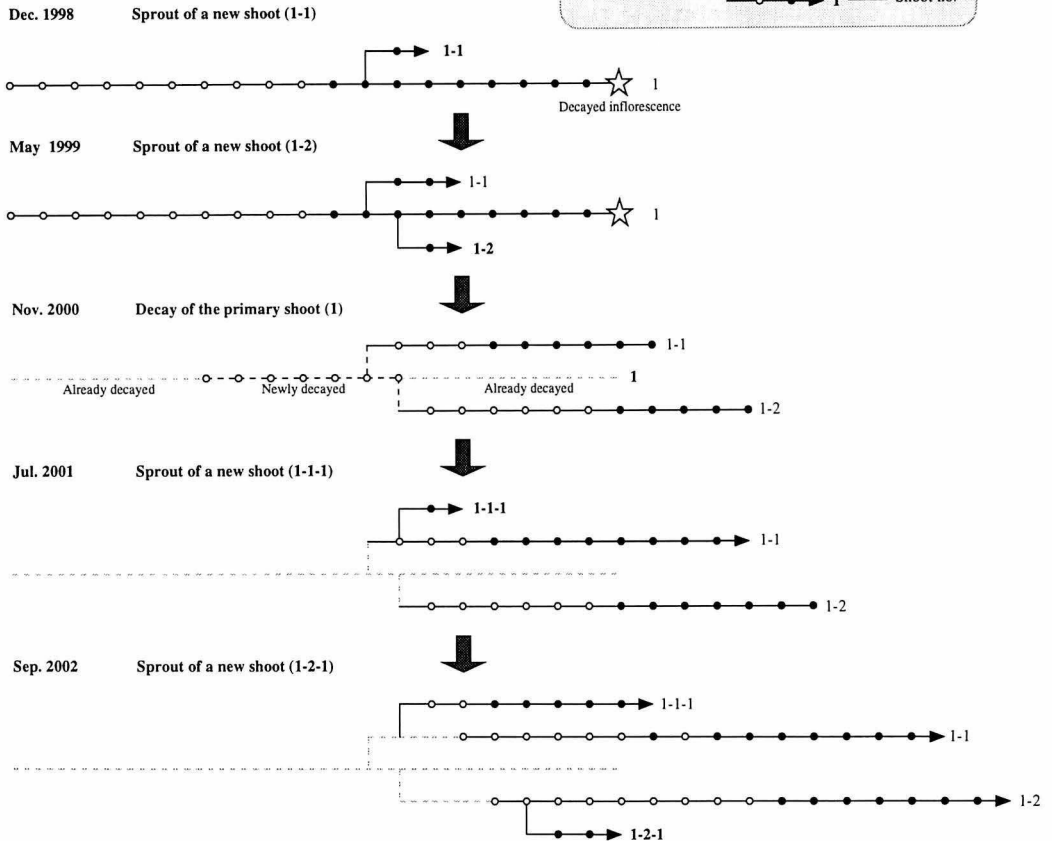
Fig. 1. Shoot architecture of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*. This specimen was elaborately collected to preserve whole living parts including leaves, roots and old stems. The horizontal bar under right represents 1 cm.

アケボノシュスランのシュートフェノロジーと生長様式

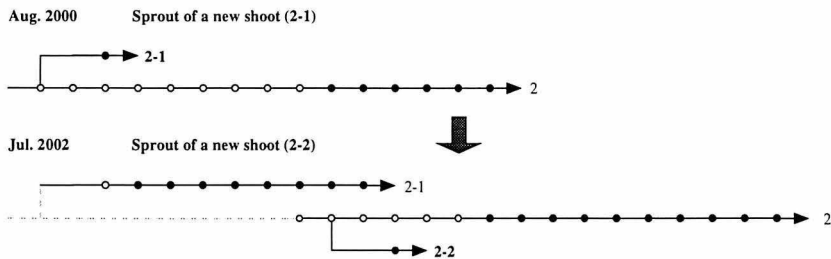


**Fig. 2.** Changing process of the shoot architecture of *Goodyera foliosa* var. *maximowcziana*. The side view of vegetative shoots drawn here is based on the measurements of node height and internode length at each observation. The same node of different observation dates is connected by a broken line at every five nodes.

## Shoot system 1



## Shoot system 2

Fig. 3. The development and growth of the shoot of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*.

の両方が生じている。2本のシュートはそれぞれこの移行部付近で湾曲し、生育時には湾曲部より上部のシュートは直立から斜上し、湾曲部より下部のシュートは地表を這って落ち葉に埋もれていた。2本の開花シュートは基部で連絡しているが、仔細に観察すると、最も基部にある4節（節間3つ）は別のシュートであり、2本の開花シュートはそれぞれこの古いシュートから分岐したものである。茎は採集時には肉質の円筒形であったが、標本では茎は圧されて厚みを失い、基部から先端付近まで扁平な断面となってい

た。葉は生存時には軟質であったが、標本では膜質となっていた。また、冬期（12月中旬）に同個体群において茎の状態を観察したところ、基部に近い匍匐した茎でも、指で圧するとその切り口から水分が半球形に浸出した。指でさらに圧を加えると茎は破碎された。

シュートの体制の経時変化を見るために、各節の地上高と各節間長の調査結果に基づいて、シュートの軸の側面図を作成した (Fig. 2)。これによると、図示した2つのシュートとも4年間、季節にかかわらず常に同様な体制を示し、軸の先端付近は斜上するが中部以下

は地表を匍匐していた。先に新たな軸が生長すると、その下の軸は次第に横臥を強めて地表を這うようになった。そして秋に古い節間が腐朽することで、シュート全体が前方に移動したようになった。接地し匍匐した中部以下の節からは発根していたが、より古い基部付近の節の根は枯れているか地上に露出していた。シュート先端部の2~3節は葉鞘におおわれていて確認できないため、実際にはFig. 2に示されているよりもやや上に生長点があると考えられる。そのため、生長点は1年を通じて地上2~4 cmに存在するといえる。

Fig. 3には調査シュートの生長発達の過程を示した。当初2本であったシュートは、4年間のうち1本が枯死する一方、分岐により4本の娘シュートと2本の孫シュートが新たに生じて合計7本に増えた。また、期間中に調査シュートでは開花は見られなかった。ここでは、シュート No. 1 とこれから分岐したシュート群をシュート系1、シュート2とその分岐シュート群をシュート系2とする。

Fig. 3を見ると、シュート系1, 2とも、栄養シュート（開花しなかったシュート）の先端は新たな節間と葉を伸ばし、単軸生長を続けていた。単軸生長は複数年にわたって続き、例えばシュート No. 2 は4年間の全調査期間にわたってその先端（生長点）が生存して新たな節間と葉を生じた。但し、シュート No. 1 では花序を頂生して生長は止まっており、開花の翌秋には全体が枯死した。枯死に先立ち中部の2つの節の腋芽が相次いで伸び、娘シュート No. 1-1 と 1-2 が分岐した。これらの複数の娘シュートは母シュートが枯死することで分離独立し、栄養繁殖に結びついた。また、栄養シュート (No. 2, 1-1, 1-2) についても基部付近の節から娘シュート (No. 2-1, 2-2, 1-1-1, 1-2-1) が分岐し、その後、母シュートの分岐部付近が枯死・腐朽することで娘シュートが分離し、栄養繁殖を遂げた。さらに、新たなシュートが生じる時期を見ると、夏期にその頻度が高かったがその時期は一定しなかった。すなわち、新シュートの最初の普通葉が開いた時期を見ると、5月（シュート No. 1-1）、7月（1-1-1, 2-2）、8月（2-1）、9月（1-2-1）、12月（1-1）であり、7~9月が多いもののばらつきが大きかった。

## 2. 葉の動態

調査の結果、以下のようにアケボノシュスランは常緑であり、その着葉数はシュートの発育に伴って増加するものの、季節に対応した変化はほとんど見られないことがわかった。葉の生存期間は1~2年で、開葉は5~11月に、葉の枯死は7~10月にそれぞれ見られたが、冬にもシュートの先端に開きかけの葉が認められる場合が多かった。

まず、着葉数（シュート上に生存している葉の数）

の時期的な変化を、Fig. 4にまとめた。これによれば、新たに生じたシュート (No. 1-1, 1-1-1, 1-2, 1-2-1, 2-1, 2-2) は、発生後半年~1年間は葉の数を増やし、6枚程度の葉を開いた後、着葉数はほぼ頭打ちとなった。既存のシュート (No. 2) も、ほぼ6~8枚の葉数で推移した。季節変化については、7月頃は他の季節に比べて1~3枚着葉数が増える傾向があったが、この傾向が認められないシュートや年もあり、全体的に着葉数の季節変化は顕著ではなかった。冬期にも着葉数の減少は見られないことから、本種は完全な常緑種であるといえる。

Fig. 4には、葉の状態についての内訳も示した。これを見ると、少数（1~2枚）の開きかけの葉や変色した葉が、いろいろな季節に散発的に認められた。逆にいえば、落葉樹で観察されるような、開きかけの葉もしくは変色した葉が特定の季節に集中するといった傾向は全く見られなかった。冬期、シュートの先端付近に開きかけの葉をもつ場合が9例あったが、これをもたない場合も5例あり、シュートや年によりまちまちであった。開きかけのまま越冬していた葉は、翌春（4月以後）にその展開を再開して成葉となった。しかし、越冬に際して、芽鱗が生じるなどの特別な構造をもつ越冬芽は本種のシュートには全く認められなかった。

次に、開葉数と枯死葉数の季節変化をFig. 5に示した。Fig. 5を見ると、開葉も枯死葉も晩秋~春（11~4月）には生じていないことがわかる。開葉は5~11月の比較的長期にわたって見られ、1~2カ月に1枚の割合で新たな葉が順次展開した。但し、顕著ではないものの、7~8月に一時開葉のペースが鈍る傾向が認められた。年間の開葉枚数はほとんどの場合4枚で、年やシュートによる大きな違いは認められなかった。一方、葉の枯死は7~10月に多く認められた。開葉よりはやや時期的な集中性が見られ、7~8月には2枚の葉を相次いで枯らす場合が多かった。新たに発生したシュートでは、発生後約1年間は枯死する葉がなかった。しかし、その後は年2~6枚（平均3.5枚）の葉が枯れ、年やシュートによるばらつきが大きかった。枯死葉が多かった場合（2000年のシュート No. 1-2, および2002年のNo. 2）、その枯死葉の一部は、生存時に既に虫害または機械的損傷により葉身が失われており（Fig. 4）、損傷により枯死葉数が通常より多くなったものと考えられる。また、上述のとおり、着葉枚数は6~8枚で、年間に約4枚が開き約3.5枚が枯れるということから、本種の葉群は毎年その約半分ずつが入れ替わっていることになる。

さらに、Fig. 6には個々の葉の生存期間を算出しその頻度分布を示した。ここでの葉の生存期間とは、葉が成葉に達してから枯死するまでの期間を指す。Fig. 6によれば、葉の生存期間には6~25カ月と大きなばらつきが見られ、13カ月、17カ月、23~25カ月に

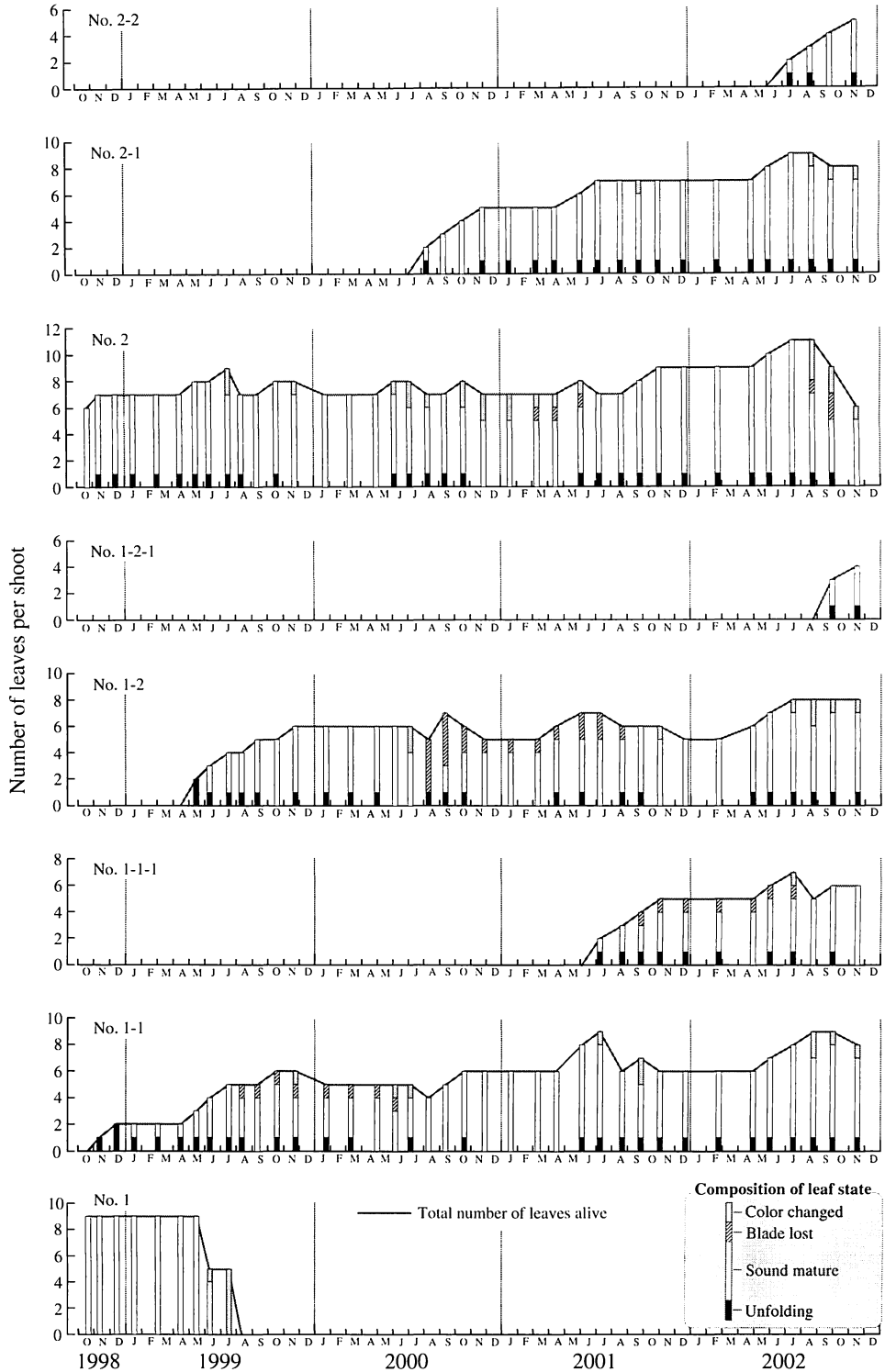


Fig. 4. Changes in number of leaves alive on the shoots and the composition of leaf state for *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*.

アケボノシュスランのシュートフェノロジーと生長様式

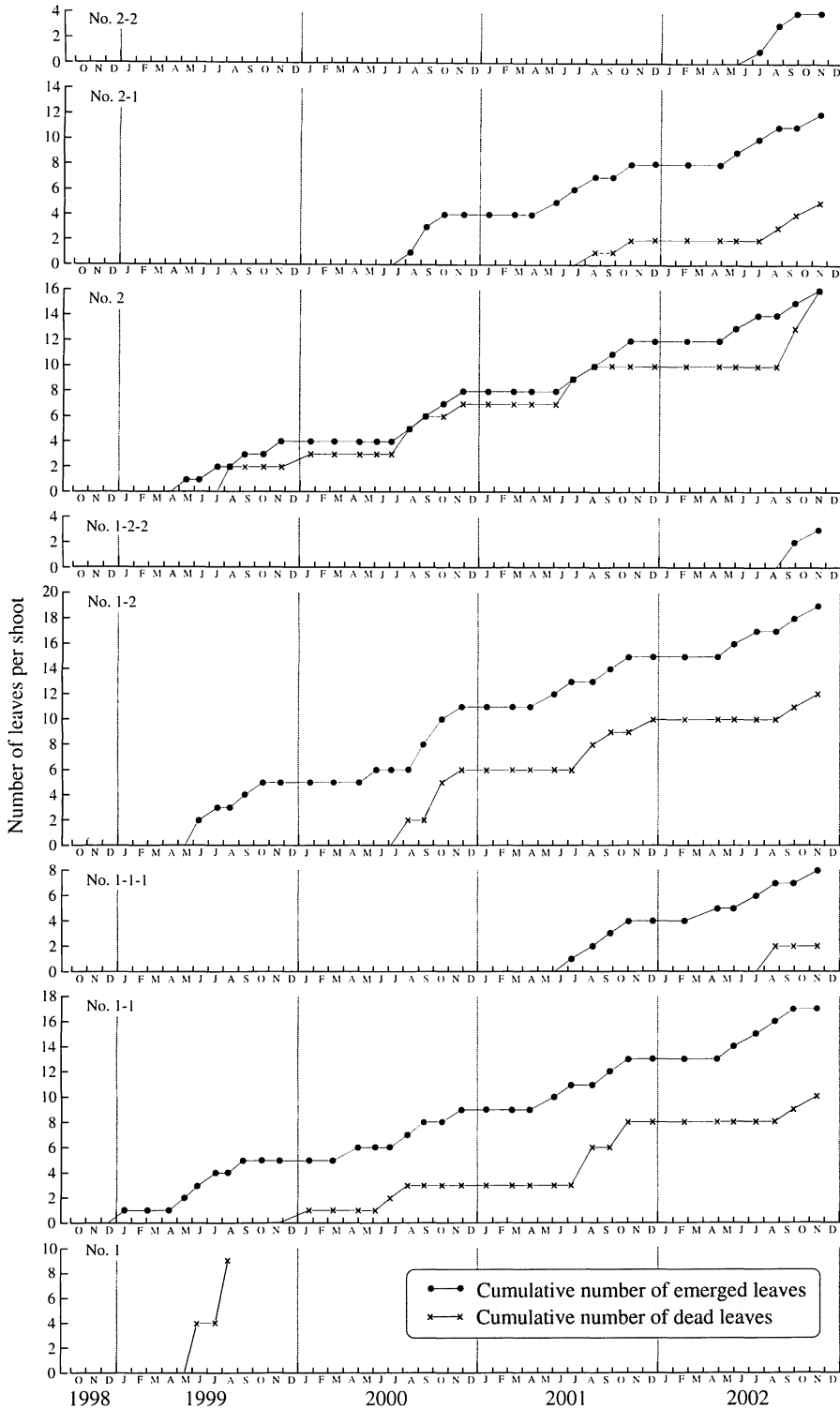


Fig. 5. Patterns of leaf emergence and leaf death for the shoots of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*.

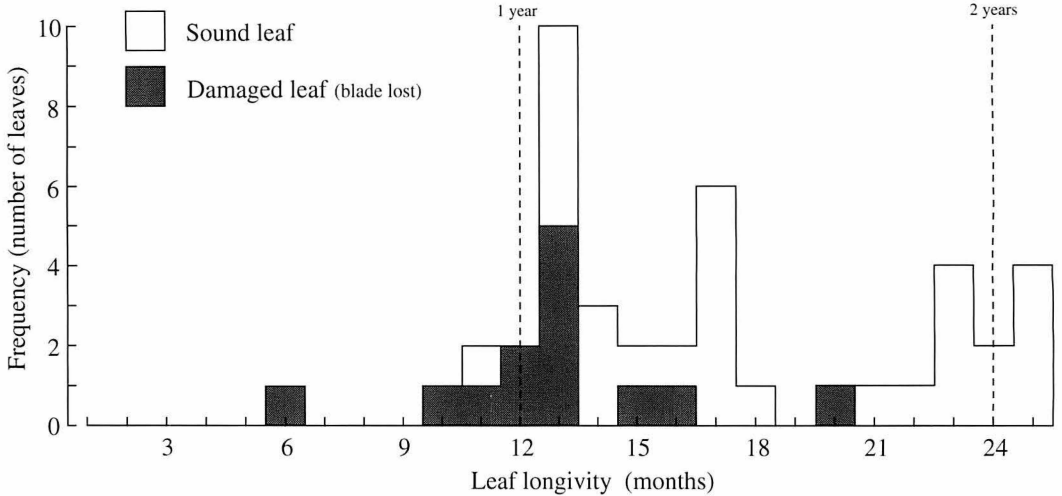


Fig. 6. The frequency distribution of leaf longevity of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*.

ピークが認められた。平均の生存期間は16.7カ月 ( $n=43$ ) であるが、葉身が失われるなどの被害を受けた葉は健全葉より短命であった。健全葉の生存期間はほぼ1~2年といえ、平均は18.4カ月 ( $n=30$ ) であった。また、15カ月未満で枯れた短命な健全葉9枚のうち6枚は新シュートの1枚目と2枚目の葉なので、新シュート基部の葉は短命な傾向があった。

### 3. 軸の動態

アケボノシュスランの軸（節間）は、以下に詳述するように、1年以上の長期にわたり伸長を続け、冬に生長を止めても翌春に伸長を再開する性質が認められた。また、伸長を止めた後にもその節間は生存し、生存期間は2~5年と推定された。

まず、1つのシュート (No. 2) のすべての節間の生長経過をFig. 7に示した。アケボノシュスランでは、生長初期の節間は葉鞘に覆われて見えないため、ここではその節間の上端の節に生じる葉が開き始めた時期を節間の伸長開始時期とした (図中の矢印)。Fig. 7のとおり、節間伸長は飽和型のカーブを描いた。すなわち、伸長速度は葉鞘から露出した直後（実線の折れ線の始まり）は大きい、しだいに鈍ってグラフは頭打ちになる。頭打ちまでの期間は、節間の推定伸長開始時期（矢印）からは約1~1年半、露出後からは約3~9カ月であった。しかし、その後も1~2年間はごくわずか（年1mm程度）ながら伸長が認められた。冬をまたぐ場合、秋まで伸長して冬には伸長を止め、翌春にまた伸長を再開するという挙動を示した（節間7, 10, 14, 18, 19参照）。古い節間は秋にまとまって枯死し、10~11月に4節分の節間が腐朽した (Fig. 7)。図示したシュート以外でも、節間の枯死はこの時期のみに認められた。

次に、節間の生存期間をFig. 8に示した。ここでは、上述のようなその節間の推定伸長開始時期から腐朽時期までの期間を生存期間とし、調査期間中に両時期が含まれた節間のみについて図示した。Fig. 8では、節間の生存期間は2~3年半の範囲であった。しかし、Fig. 7の節間10は調査終了時で約4年間生存しており、これが翌秋まで生存すると、その生存期間は約5年に達することになる。Fig. 8に示されている生存期間はやや過小であり、節間による生存期間のばらつきもより大きいものと考えられる。

### 4. 分節構造

アケボノシュスランのシュートには、葉の大小や節間の長短による繰り返しのパターン（分節構造）がほとんど認められず、季節変化に対応した分節構造が現れなかった。

Fig. 9には、調査したシュートについていたすべての成熟葉の葉身サイズを、古い葉から新しい葉の順で下から上に配列した。これを見ると、季節や年に対応した葉身サイズの大小はほとんど認められない。小さなサイズの葉が介在するのは、新シュートが母シュートからの分岐により生じた場合のみであった（シュート No. 1-1, 1-2, 2-1, 1-1-1, 2-2）。その際には、シュートの最基部に、葉身をもたない鱗片状の低出葉が1~2枚、そして、ごく小さな葉身をもつ普通葉がこの順番で出現した。また、その年の最初に展開した葉はそれ以外の葉に比べてやや小さい傾向が認められたが、顕著ではなかった。Fig. 9に示されている以外に、花序を有するシュートでは、花序に近い先端ほど葉のサイズが小さくなっていた (Fig. 1)。

また、Fig. 10では、各シュートの節間長を基部から先端の順で配列し、その長短の変化を見た。これを見

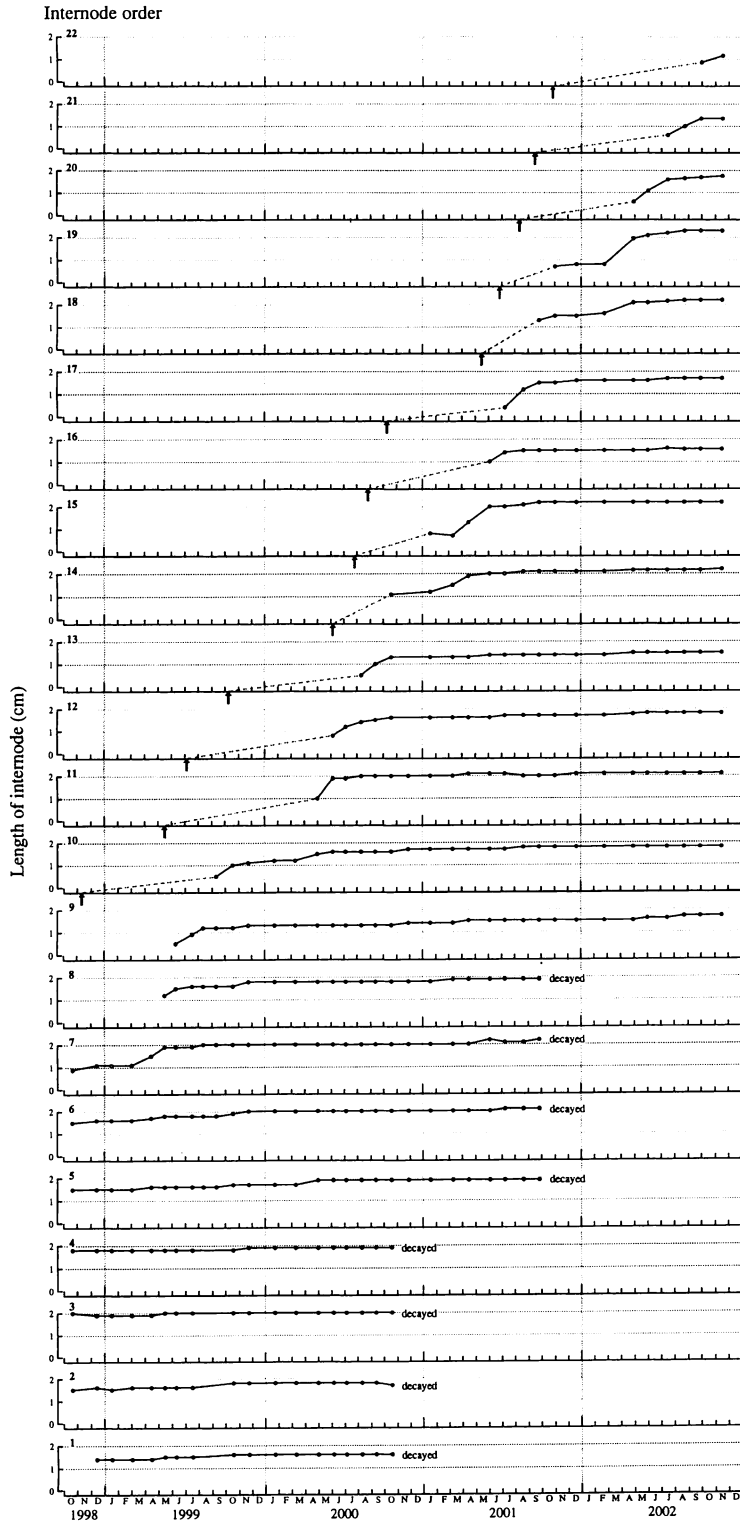


Fig. 7. The growth curves of all the internodes arranged on shoot no. 2. The upward arrows on the horizontal axis indicate the timing of growth initiation of each internode presumed by the emergence of leaf tip on its distal end.

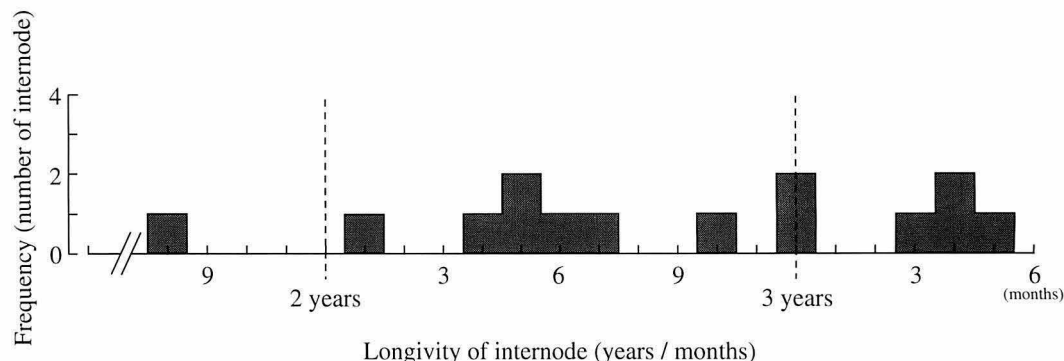


Fig. 8. The frequency distribution of internode longevity of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*.

ると、節間長についても季節や年に対応した長短のパターンはほとんど認められず、多くは1~2 cmであった。シュートの先端付近では、先の節間ほど短い傾向があったが、これらは伸長途中の未熟な節間であり、その長短の傾向は時間とともに解消されると考えられる。その他、節間長が短いのは、新シュートとして最初に伸ばした最基部の節間であった。

## 考 察

### 1. 軟質の常緑葉をもつ草本性地表植物

調査の結果、アケボノシュスランの葉は軟質であるが常緑で、1~2年の寿命をもつ。また、斜上する多年生の地上茎をもち、生長点は年間を通じて地上2~4 cmにあることが判明した。茎は多汁質で、指で破碎できるなど木質化は全く認められず、確実に草本であるといえる。Raunkiaerの生活形では、地表植物(Chamaephyte)に相当する。

本種が常緑草本であることは既に知られている(牧野・前川・原・津山, 1961)。また、本種を含むシュスラン属とその近縁属の葉が、草質からやや肉質であることも知られている(大井・北川, 1983)。このような性質は、房総など南関東の森林に生育する他の常緑草本の多くとは、葉質や生活形(地上茎の有無、生長点の高さ)などの点で異なっている。他の常緑草本、すなわちヤブラン、オオバジャノヒゲ、カンアオイ、スハマソウ、イチヤクソウ、コセリバオウレン、キッコウハグマなどは革質の葉を着けている。また、地上茎をほとんどもたず、葉はすべて地際からロゼット状に出るので、冬期の生長点は地表付近にある。Raunkiaerの生活形では、半地中植物(Hemicryptophyte)であり、アケボノシュスランとは異なる。

ブナ林の植物の生活形については浅野(1964)の報告がある。それによれば、調査された290種中地表植物は9種のみであり、草本の大部分は半地中植物または地中植物(Geophyte)である。これら地表植物の多くも木本性のツル植物で、草本で地表植物と考えられ

ているのはツルリンドウのみである。したがって、冷温帯夏緑林には草本性地表植物はごく稀だといえる。

房総に分布する常緑性の林床草本の中にも、サツマイナモリおよびキミズなど、多年生の地上茎に軟質の葉を着け、冬期でも生長点が地上にある地表植物が少数存在する(大野, 2001)。しかし、この2種は、琉球~中国南部にかけて分布し、房総を分布北限としているので、亜熱帯性の草本だといえる。

一方、上記のようなアケボノシュスランの生活形は、むしろ熱帯多雨林や亜熱帯照葉樹林の林床草本と類似している。Richards (1996) は、熱帯多雨林の地上生草本にはロゼット状のものはまれであり、多くは数年生存する多汁質の地上茎をもつと述べている。地中植物や半地中植物は少なく、草本性地上植物(herbaceous phanerophyte)であるという。また、葉質は薄く軟質で、硬葉や照葉の種は少ないという。Kiew (1986) も、熱帯多雨林の林床草本2種の葉は、厚壁組織が乏しく、膨圧で支えられていると述べているので、それらの葉は軟質であると考えられる。鈴木(1952)は台湾低地の亜熱帯照葉樹林に優占するキミズ類(*Elatostema*, *Pellionia*)について、“常緑の地表植物で、機械組織は発達せず、膨圧によって体形を保ち、葉面は軟質”と記している。これらの性質は、アケボノシュスランと類似する。

アケボノシュスランの葉の動態についても、冷温帯・暖温帯の林床に生える常緑草本とは違いが見られる。従来、日本の常緑草本は葉などの地上部の更新の様式から大きく2つに分けられている(Kawano *et al.*, 1983; 河野, 1984)。1つは最低3年分の地上部をもち、徐々にその新旧交代を行うもの(常緑I型)であり、もう1つは、1シーズンのうちに地上部すべての新旧を入れ替え、シーズンの前半または後半には1年分の地上部しかもたないもの(常緑II型)である。アケボノシュスランは、約2年分の葉を着け、その半分を毎年徐々に入れ替えているので、葉の保有年数の点ではI型とII型の間中間的な性質をもっている。ま

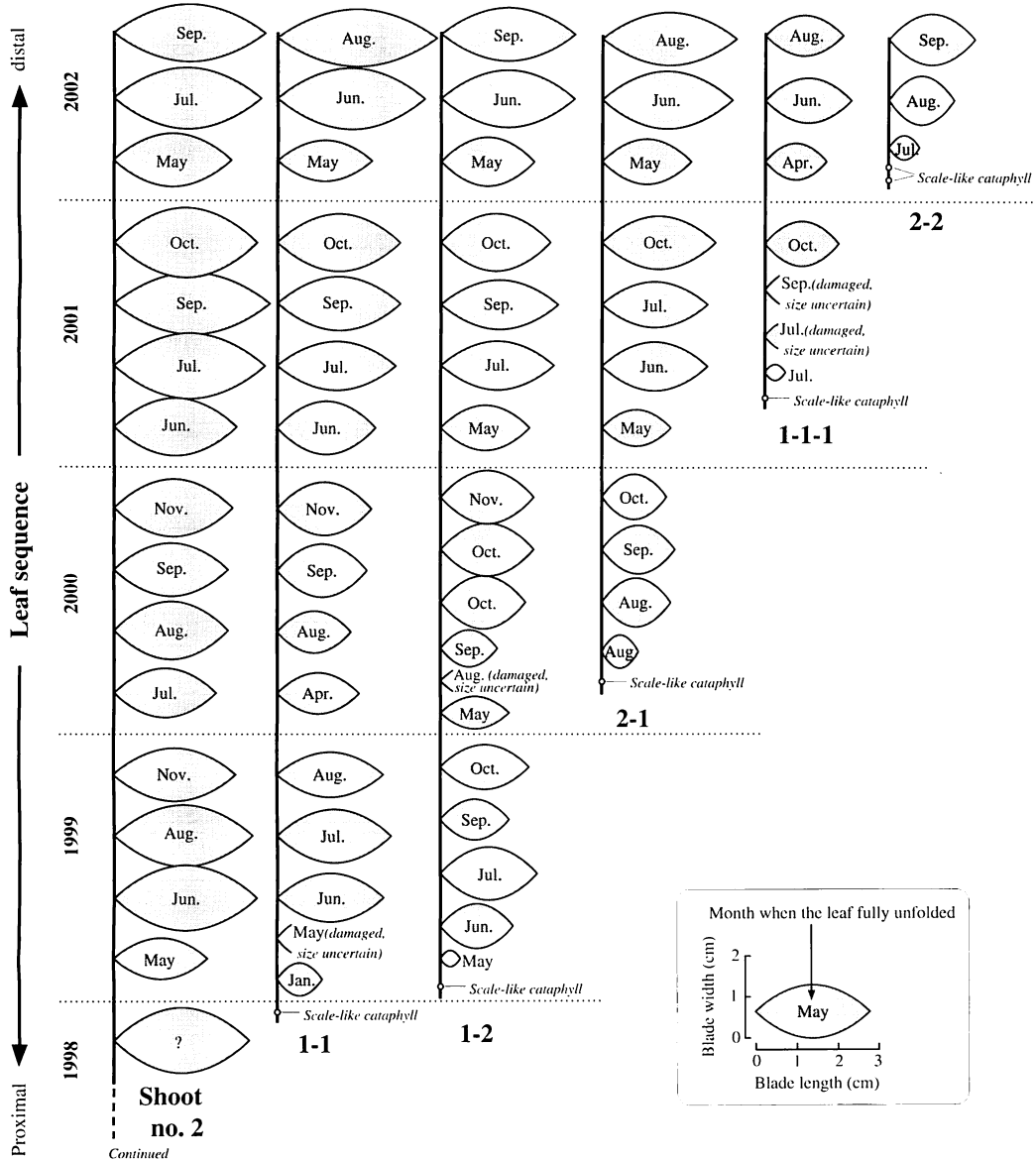


Fig. 9. The leaf size arrangements on each shoot of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*. All the mature leaves arranged on a shoot from the proximal (below) to the distal portion (upper) are illustrated here with size proportionate to the blade length and width.

た、個々の葉の開葉が記録された常緑草本は少ないが、フッキソウやイチヤクソウ類では、その年に開くすべての葉が5月頃にはほぼ一斉に展開を始める (Yoshie, 1995). ヤブランなどの上述の常緑草本も5月頃に同様にして新葉が一斉に展開をする (大野, 未発表). これらに対してアケボノシュスランは、5~11月の長期に新葉を1枚ずつ順々に開く点で、他の冷温帯・暖温帯林床生の常緑草本の開葉パターンとは大きく異なる。

熱帯多雨林に生える草本の葉の動態については資料

が少ないが、アケボノシュスランとの類似性が認められる。Kiew (1986) は半島マレーシアにおいて調査した4種中3種の草本の葉の寿命が18~24カ月であると報告した。これは、アケボノシュスランの葉の寿命と共通する。また同時に、開葉パターンでは、通年連続して生じる種1種と、3~6月と8~12月の2季に分かれて生じる種3種があり、いずれも1枚の葉が伸展するまでに3カ月以上の長期を要すると報じた (Kiew, 1986). アケボノシュスランとは、複数の当年葉が一斉に開くのではなく、順次に葉を開くというパ

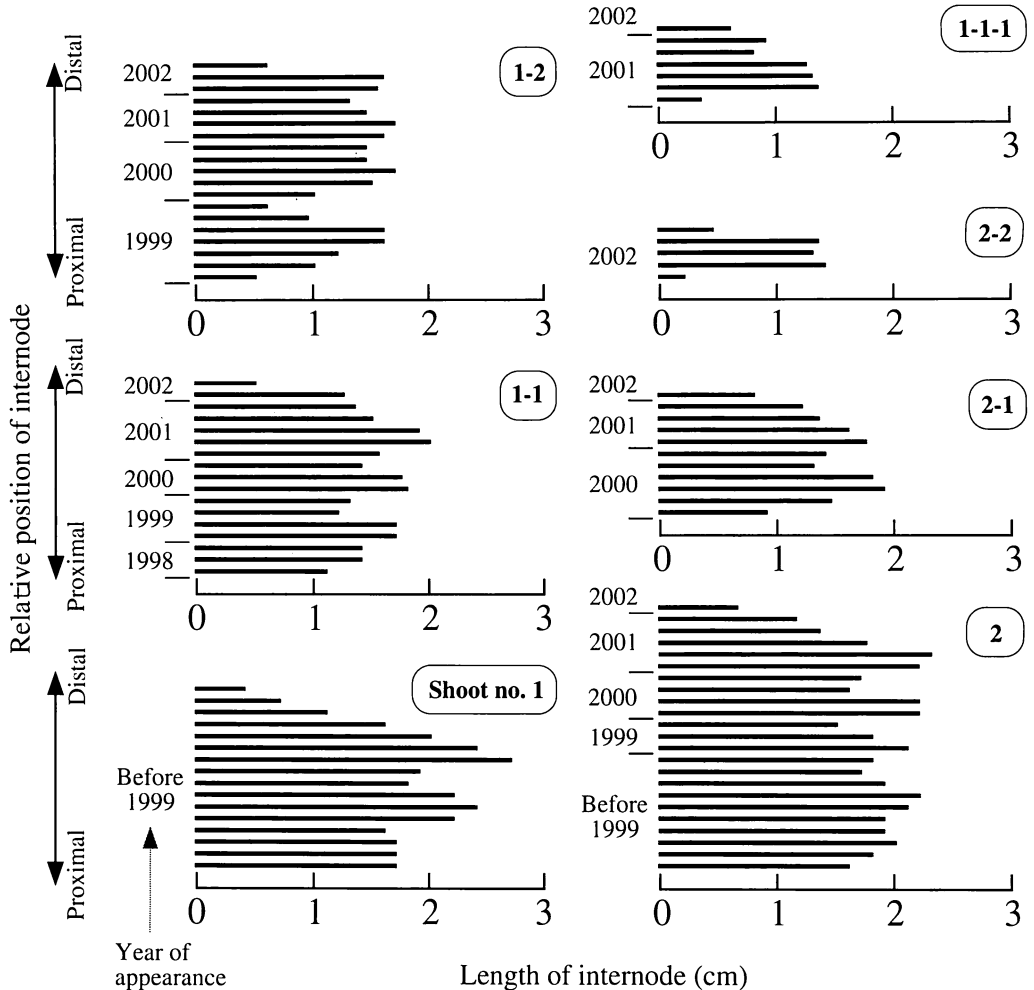


Fig. 10. The arrangements of the internode length of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*. All the internodes arranged successively on a shoot from the proximal (below) to the distal portion (upper) are illustrated.

ターンが共通し、個体として葉面積の展開期間が長い点も共通である。また、アケボノシュスランの開葉は、12～翌4月に休止するとともに、不明瞭ながら7～8月頃にもペースダウンする傾向が認められた。開葉の2季性がごく弱く認められるといえ、この面でも熱帯多雨林の林床草本との類似性がある。

以上のことから、アケボノシュスランが示す多汁質の茎や、軟質の常緑葉をもつ草本性地表植物という生活形、および長期の順次開葉などは、熱帯や亜熱帯の林床草本と類似する性質だといえる。

## 2. 茎の傾伏生長

アケボノシュスランの茎の形状は、傾伏茎 (Decumbent stem; 清水, 2001) に相当すると考えられる。すなわち、その先端部は直立～斜上して葉を着

るが、中部以下では長く地表を匍匐して各節より発根している。茎の上部は湾曲して、葉を着けた地上茎部分から発根した地下茎部分へと連続的に移行する。

特徴的なのはその形成過程である。すなわち、先端部の伸長とともにその下の地上茎は順次傾斜を強めて匍匐するようになり、地下茎 (二次根茎: 清水・梅林, 1995) へと変化していくこと、またその茎は多年生であることなどが明らかとなった。本研究のように傾伏茎の形成過程を詳細に追跡した報告はこれまでない。このような傾伏茎の形成には、次のような大きく2つの過程がありうる。1つは、当初は地表あるいは地下浅くを匍匐した茎が後に斜めに伸びる場合であり、2つ目は、立ち上がっていた茎がしだいに寝て匍匐する場合である。本研究により、アケボノシュスランの傾伏茎は後者により形成されたことが確認された。この

ような生長様式は、従来の生育形（沼田・浅野, 1969）では十分に表現されていなかった。例えば、沼田・浅野（1970）では、アケボノシュスランと同様の生長様式をもつサツマイナモリについて、“直立型、匍匐型”と併記されている。生育型としては本来、直立型でも匍匐型でもない独立したタイプとして認識すべきであり、傾伏型または基部はふく型（大野, 1997）と称すべきものであろう。そこでここでは、単なるシュートの外形だけでなく、時間的なその生長挙動と姿勢変化を含めて、アケボノシュスランの傾伏茎が示すような生長様式を傾伏生長（Decumbent growth）と呼ぶ。

熱帯多雨林や亜熱帯の照葉樹林には、傾伏生長をする草本が少なくないと考えられる。Richards（1996）は、熱帯多雨林では、相互に連絡した地上茎が後に匍匐して土中に埋もれていたり、茎の下部が傾いてそこに突っかえ棒状の支持根が出る草本が少なくないことを報告している。Kiew（1986）もマレーシアの熱帯多雨林で普通な4種の草本のうち、2種は下部が匍匐して発根する草本であることを記している。鈴木（1952）は、台湾の照葉樹林の陰湿な林床に優占するキミズ類が“根茎は地面に接して横走し発根する”と記しており、これらも傾伏茎であると考えられる。大野（1997, 2001）は、房総を北限とし、東アジアの主として亜熱帯に分布するサツマイナモリが傾伏生長をすること、また、外見的に傾伏茎をもっている草本種は琉球～台湾の照葉樹林の主要草本種のうち約40%に達すると述べている。これに対し、冷温帯の夏緑林の草本ではフタバアオイ（高須, 1984）やフッキソウ（清水・梅林, 1995）が傾伏茎を有することが示されているが、その種数は少ない。

これらのことから、アケボノシュスランの傾伏生長は、熱帯～亜熱帯の林床草本と類似した性質であるといえる。

### 3. 均一な分節構造

アケボノシュスランの葉のサイズや節間長には、年に対応した大小・長短がほとんどない。芽鱗に包まれた冬芽も形成されない。そのため、年枝に相当するような形態的な繰り返しのパターンが形成されず、外見上、年や季節に対応した生長経過を認めることができない。これは、調査地のように気候の季節性が明瞭な地域の植物としては異例である。

日本本土の草本の多くは、地上茎痕、葉痕、節間長などの地下部の形態に繰り返しのパターンが認められ、そこから年に対応した生長経過を読み取ることができる（清水・梅林, 1995）。また、冷温帯の林床生草本は、普通葉とは多少とも分化した芽鱗を着ける（Yoshie and Yoshida, 1989）。また、Nitta and Oh-sawa（1998）によれば、本調査地に近接した清澄山の

代表的な常緑樹13種中12種でも、芽鱗または葉身の退化した高出葉からなる冬芽が形成され、普通葉が裸芽をつくる1種でも、普通葉のサイズに明瞭な季節変化があることが示されている。すなわち、日本の暖温帯～冷温帯では、樹木・草本ともに、葉のタイプ（普通葉 vs. 鱗片葉）や大小、またはシュート構造には年に対応した変化があるのが普通である。

一方、熱帯ではシュートが休みなく伸び続ける“常伸 evergrowing”，およびある周期で間歇的に何枚かの葉を開いては休む“隔伸 intermittent growth”と呼ばれる伸長様式が知られている（郡場, 1947; Koriba, 1958）。それによれば、常伸するシュートは葉に大小がなく節間の長さも均一であり、隔伸するシュートでは葉の大小と節間の長短があるという。アケボノシュスランのシュートの構造は、郡場の指摘した常伸するシュートの特徴に一致する。アケボノシュスランは、12月～翌4月に開葉を停止するので常伸とはいえない。しかし、前述のように5～11月には葉をガラガラと順々に開くこと、開葉を停止する季節にもシュート頂端に開きかけの葉を着けたままの場合が多い。これらのことは、本種は本来は常伸であるが、冬の寒さによって展葉や節間伸長が止められ、春になるとまた展葉と節間伸長を再開しているのだ、と解することができる。

季節性のない熱帯でも、森林上層を占める樹種の大部分は隔伸を示し、常伸を示す樹種は伐採跡地や路傍などに生える先駆性の木に多いという（山田, 1991）。しかしまた、山田は同時に、低木など森林下層の樹種の多くは常伸であろうと推定している。前述のように熱帯の林床草本に常伸を示す種も認められている（Kiew, 1986）。このことから、アケボノシュスランの均一なシュート構造は、熱帯林の林床草本にみられる常伸という性質に関係していると考えられる。

### 4. アケボノシュスランの生長様式の適応的意味

アケボノシュスランの形や生長様式は、前述のような熱帯・亜熱帯の林床草本との類似性だけでなく、適応戦略という面からもこれら温暖な気候帯の林床環境に結びついていると推定される。すなわちその性質の多くは、より多くの生産を挙げ、被害やコストを最小にするという面から見て、凍結する冬をもつような気候下では不利なのに対して、凍結が起きないような温暖な気候下の林床環境では有利だと考えられる。本種の耐凍性や生理生態的な特性は全く不明であるが、およそ次のようなことが推論できる。

まず、草本性地表植物という性質、とりわけ多汁質な茎や軟質な葉を地表直上に保つての越冬は、低温にさらされやすく、また凍結にも弱いと考えられる。吉江・酒井（1981）は、北海道で、地表植物、半地中植物を含む各種生活形の植物の耐凍性を比較した。それに

よると、耐凍性は地表植物>半地中植物>地中植物の順で前者ほど高く、最低温度は地上1 cm<地表面<地中の順で後者ほど高かった。また同時に、フッキソウなどの常緑・冬緑草本では、植物体の含水量の低下が耐凍性の増大に関係していると推論している。これによれば、アケボノシュスランは、微気候的に最も冷えやすい空間に、含水量の高い（したがって耐凍性を高めにくい）シュートを展開し、生長点や展開途中の葉を保持していることになる。冬が寒冷な地域では被害を受けやすい性質だと考えられる。一方、凍結のない温暖で湿潤な条件下では、同じ性質が有利に作用する。軟質の葉で越冬が可能ならば、革質の常緑葉に比べて小さな構築コストで葉の寿命や光合成期間を長くすることができると考えられる。高い含水量は、膨圧を利用しての葉やシュートの体制保持にも貢献し、少ない支持コストで高く生長したり、多くの葉面積を展開することにつながる。また、地表植物は春により高い位置からシュートの生長を再開できるので、光環境の確保や他種との競争の上でも有利であろう。

次に、長期間の順次開葉という本種の性質も、冬が寒冷で長期にわたる場合には不利である。すなわち、常緑草本であっても、夏～秋に葉を開くと、新葉の高い同化能力が寒さによって発揮されないまま傷害や老化で低下してしまうおそれがある。そのため、葉を造ったコストを上回る生産を上げにくくなる。実際、冬が寒冷な冷温帯域では、多くの林床草本は春～初夏の比較的短期間に開葉を完了する（Yoshie, 1995; 大野, 1996）。一方、冬が温暖で気温の年較差が少なく、また常緑樹林下で光条件の季節変化も小さければどうであろうか。長寿命の葉ではいつ開いてもその生産量に大差を生じないので、長期に順次開葉しても損とはならないであろう。さらにその場合、旧葉の挙げた生産物を新葉の形成に直接用いることができ、貯蔵に伴うコスト（貯蔵器官の形成や貯蔵物の目減りなど）を要しない。本種のような小型で貯蔵器官をもたない草本では、このことは有利な性質となりうる。

傾伏生長と環境条件との関係については不明な点が多いが、次のようなことが考えられる。傾伏生長は、冷え込みの影響を受けやすい地表付近に茎や生長点をもつ（前述）ので寒冷地には適さないだろう。また、根張りが浅いので、土壌表層が乾燥した場所や不安定な立地にも適さない。一方、傾伏生長の利点としては、植物体の入れ替え速度（turn over rate）が小さく抑えられている点、および栄養繁殖に結びつきやすい点が考えられる。すなわち、傾伏生長では、多年生茎をもちその最も古くなった部分から順次枯らすことができる。そのため、茎の寿命が1年未満の草本や、直立型（古い茎を枯らすと末端の新しい部分まで一緒に失われる）の多年生茎をもつ植物と比較して、葉量に対する turn over rate を低くできる。この性質は、林床の

ような低生産環境では有利であろう。傾伏生長ではまた、節の腋芽が伸びて分離独立すれば、移動や分散のための器官（匍匐根茎など）のコストをかけることなく栄養繁殖を遂げることができる。熱帯多雨林や温帯林の林床でも傾伏生長による栄養繁殖が少なくないことが報じられている（Richards, 1996; 高須, 1984）。以上のようなことから、傾伏生長は、温暖で暗い林床、とくに湿性で安定した環境（例えば、常緑広葉樹林の林床）により適応的ではないかと考えられる。熱帯多雨林や亜熱帯～暖温帯の照葉樹林の林床はこのような条件にあてはまる。

## 5. 系統的な性質との関連

上述のようなアケボノシュスランの諸性質（多汁質の茎、軟質の常緑葉、草本性地表植物、傾伏生長、均一な分節構造など）は、熱帯～亜熱帯の林床を中心に分布する近縁分類群とも共通する。したがって、このような諸性質は、本来温暖な環境に適応した性質が、系統上の制約のもと、比較的寒冷な暖温帯～温帯に分布する本変種にまで引き継がれたものと解釈される。

アケボノシュスランは、シュスラン属 (*Goodyera*) に属し、さらにキバナシュスラン属 (*Anectochilus*)、ヒメノヤガラ属 (*Hetaeria*) など30以上の属とともにシュスラン亜族 (Subtrib. *Goodyerinae*) を構成する（郎ほか, 1999）。これらシュスラン亜族の種では、ほぼ共通して、“葉は草質または多少肉質”、“茎は基部が斜上または匍匐して、所々から根を出す”などの性質がみられる（大井・北川, 1983; 里見, 1982）。前川 (1971, 1978) では、シュスラン亜族に対応する群は *Physurinae* とされているが、同様なことが述べられている。さらに、さまざまな植物誌（例えば、郎ほか, 1999）に描かれているシュスラン亜族のほとんどの種のシュートは、アケボノシュスランと同様な体制をもち、匍匐し発根した茎の節間がほぼ等間隔であることも見てとれる。これらのことから、シュスラン亜族の多くの種が軟質の葉をもち、傾伏生長をする草本性地表植物で、均一な分節構造をもつことが類推できる。このような性質は、前述のように、熱帯・亜熱帯の林床において、温暖・湿潤な環境を活用しつつ、乏しい光環境という不利な条件を克服する上で適応的だと考えられる。

シュスラン属のほとんどの種はアジアの熱帯から亜熱帯にかけての地域に分布し（世羅・森, 1989; 前川, 1971）、中国では台湾～雲南の華南地域の山地林林床に大部分の種が分布している（郎ほか, 1999）。また、シュスラン亜族の各属の多くもアジアの亜熱帯を中心に分布する（郎ほか, 1999）。したがって、本研究で明らかにされた房総のアケボノシュスランの諸性質は、熱帯～亜熱帯の林床環境に適応し、亜族レベルの系統

的な性質となったものが暖温帯にまで受け継がれたものと解することが適当である。

アケボノシュスランは、南千島、北海道～九州、奄美大島、朝鮮（里見，1982），および台湾の山地（林，1975）に分布するとされ、暖温帯～冷温帯域に分布する。上記のような諸性質は、日本の生育環境における適応で獲得されたものではなく、系統的な性質が、環境適応上は本来やや寒冷に過ぎる気候下においても温存されているものだと考えられる。今後、アケボノシュスランが北日本などの冷温帯域で、どのように生活しているのか、上述のような諸性質を保持しているのか、あるいは冬の寒さからどのように回避しているのか、などについて検討する必要がある。

## 引用文献

- 浅野貞夫. 1964. ブナ林内における植物の生活型. *In* 丹沢大山学術調査報告書（国立公園協会編）. pp. 184-201. 神奈川県，横浜.
- 橋本 保・神田 淳・村川博美. 1991. 野生ラン. 295 pp. 家の光協会，東京.
- 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.
- 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(2): 101-160.
- Kawano, S., J. Masuda, H. Takasu and F. Yoshie. 1983. The productive and reproductive biology of flowering plants XI. Assimilation behavior of some evergreen temperate woodland plants and its evolutionary-ecological implications. *J. Coll. Lib. Arts. Toyama Univ. (Nat. Sci.)* 16(1): 31-65.
- 河野昭一. 1984. 林床植物の生活史と進化. *In* 植物の生活史と進化 2. 林床植物の個体群統計学（河野昭一編）. pp. 1-19. 培風館，東京.
- Kiew, R. 1986. Phenological studies of some rain forest herbs in Peninsular Malaysia. *Kew Bulletin* 41 (3): 733-746.
- Kikuzawa, K. 1983. Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. I. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61: 2133-2139.
- 菊沢喜八郎. 1986. 葉の生存戦略—森林樹木を中心として. *日本生態学会誌* 36(3): 189-203.
- Kikuzawa, K. 1995. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Can. J. Bot.* 73: 158-163.
- 気象庁. 2001. 平年値（統計期間1971～2000年）CD-ROM.（財）気象業務支援センター，東京.
- 郡場 寛. 1947. 馬來特にシンガポールに於ける樹木生長の週期に就て（1）. *生理生態* 1(2): 93-109.
- Koriba, K. 1958. On the periodicity of tree-growth in the tropics. *Gardens' Bulletin, Singapore* 17(1): 11-81.
- 郎 楷永・陳 心啓・羅 毅波・朱 光華. 1999. 中国植物志 17. 551 pp. 科学出版社，北京.
- 前川文夫. 1971. 原色日本のラン. 495 pp. 誠文堂新光社，東京.
- 前川文夫. 1978. 日本固有の植物. 204 pp. 玉川大学出版部，町田.
- 牧野富太郎・前川文夫・原 寛・津山 尚. 1961. 牧野新日本植物図鑑. 1060 pp. 北隆館，東京.
- 丸山幸平・佐藤智子. 1990. ブナ林の生態学的研究（35）—ぬくみ平の夏緑林構成樹種の年生活様式（予報）—. 新潟大学農学部演習林報告 23: 49-84.
- Nitta, I. and M. Ohsawa. 1997. Leaf dynamics and shoot phenology of eleven warm-temperate evergreen broad-leaved trees near their northern limit in central Japan. *Plant Ecology* 130: 71-88.
- Nitta, I. and M. Ohsawa. 1998. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at the northern limit in east Asia. *Annals of Botany* 81: 115-129.
- 沼田 眞・浅野貞夫. 1969. 日本植物生態図鑑. 総論. 39 pp. 築地書館，東京.
- 沼田 眞・浅野貞夫. 1970. 日本植物生態図鑑 2. 173 pp. 築地書館，東京.
- 大井次三郎・北川政夫. 1983. 新日本植物誌，顕花篇. 1716 pp. 至文堂，東京.
- 大野啓一. 1996. 夏緑林の草本の生活. *In* ブナ林の自然誌（原 正利編）. pp. 113-156. 平凡社，東京.
- 大野啓一. 1997. 照葉樹林の草本. *In* 照葉樹林の生態学（原 正利・米林 伸編）. pp. 41-52. 千葉県立中央博物館，千葉.
- 大野啓一. 2001. 林床草本のフェノロジーと生活. *In* 千葉県の自然誌 本編 5 千葉県の植物 2—植生—（千葉県史料研究財団編）. pp. 580-601. 千葉県，千葉.
- 高須英樹. 1984. フタバアオイの生活史. *In* 植物の生活史と進化 2. 林床植物の個体群統計学（河野昭一編）. pp. 133-156. 培風館，東京.
- Richards, P. W. 1996. *The Tropical Rain Forest*. 2nd ed. 575 pp. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- 林 讃標. 1975. 台湾闊科植物 1. 271 pp. 南天書局，台北.
- 里見信生. 1982. ラン科. *In* 日本の野生植物 I.（佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編）. pp. 187-235. 平凡社，東京.
- 世羅徹哉・森 和男. 1989. ラン類：グッディエラ属. *In* 園芸植物大事典 5. pp. 339-341. 小学館，東京.
- 清水建美. 2001. 図説植物用語事典. 323 pp. 八坂書房，東京.
- 清水建美・梅林正芳. 1995. 日本草本植物根系図説. 262 pp. 平凡社，東京.
- 鈴木時夫. 1952. 東亜の森林植生. 137 pp. 古今書院，東京.
- 山田 勇. 1991. 東南アジアの熱帯多雨林世界. 422 pp. 創文社，東京.
- Yoshie, F. 1995. Interhabitat variation in growth characteristics of temperate herbaceous perennials. *Can. J. Bot.* 73: 735-745.
- 吉江文男・酒井 昭. 1981. 生活形及びハビタットの関連からみた植物の耐凍性. *日本生態学会誌* 31(4): 395-404.
- Yoshie, F. and S. Yoshida. 1989. Wintering forms of perennial herbs in the cool temperate regions of Japan. *Can. J. Bot.* 67: 3563-3569.

（2003年2月25日受理）

**Shoot phenology and growth habit of  
*Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*  
(Orchidaceae)**

Keiichi Oono

Natural History Museum and Institute, Chiba  
955-2 Aoba-cho, Chuo-ku, Chiba 260-8682, Japan

Shoot phenology and stem growth of *Goodyera foliosa* (Lindl.) Benth. var. *maximowicziana* (Makino) F. Maek. (Orchidaceae), a terrestrial forest herb distributed in the warm-temperate and cool-temperate zone, were investigated at Mt. Takago in Boso Peninsula, Japan. The soft leaves proved to be evergreen with longevity of *ca.* 1–2 years. Number of leaves alive on the shoot scarcely showed seasonal fluctuation as a result of successive leaf emergence from May to November and withering of old leaves from June to October. The apex of shoot, which consistently remained at few centimeters above the soil surface, produces no winter bud covered by scales and often overwintered with unfolding leaf. The stem was sappy

and showed a decumbent form in which the distal part was erect or ascending and the basal part was prostrate rooting at the nodes. This stem form was maintained by a gradual downward inclination of the distal ascending portion as the shoot top produces new stem segment ahead, resulting a transformation of a leafy shoot into a prostrate rhizome. The length of internodes and mature leaves arranged on a shoot showed no seasonal fluctuation, and hence the absence of distinct morphological segmentation correspondent to the annual growth. These habits on shoot phenology and stem growth are scarcely presented in other herbaceous species growing in the warm-temperate to cool-temperate zone, and are similar rather to some forest herbs in the tropical or subtropical zone. Also, the growth habits as above might be vulnerable to the freezing coldness. Such a series of habits of this species is reportedly common to the genus and subtribe (Goodyerinae) of Orchidaceae distributed mainly in the subtropical and tropical zone as well, and is interpreted as a phylogenetic constrained traits preserved even in the warm-temperate and cool-temperate zone.