

分布限界近くのカタクリの生態

(いしかわ ゆきお)

1956年東京生まれ、千葉大学園芸学部卒業、北海道大学大学院環境科学研究科単位取得退学、学術博士、現職：専修大学北海道短期大学みどりの総合科学科教授、専門分野：植物生態学、年輪生態学、趣味：森林調査、木工、カメラ

(ほんだ かずしげ)

1970年秋田生まれ、北海道大学農学部卒業、同大学院博士課程社会人特別修了、博士（農学）

現職：弘前大学農学生命科学部園芸農学科准教授

専門分野：花卉園芸学、植物遺伝育種学

趣味：演芸、痛飲、ヒマラヤ放浪、チャイルドセラピー

石川幸男・本多和茂

要約

分布限界に近いと考えられる北海道内の数地点でカタクリの地域個体群を観察したところ、分布域の中心である本州の個体群で従来に述べられてきた特性とは異なる姿が明らかになった。分布東限に近い端野では低い個体密度と小さい個体サイズに加えて、自殖性も獲得しているユニークな個体群が発見された。野外調査のデータをもとに、こうした地域個体群を守る意味を考える。

1.. カタクリの概要

カタクリは春先の落葉広葉樹林で見かけるユリ科の植物であり、こうした植物は一般に春植物といわれる。これは、上層の落葉広葉樹が展葉する前の春先だけでその年の地上部の活動をあらかた終えてしまう

ためである。本種を含むカタクリ属の植物は世界に二〇数種が分布し、アジア・ヨーロッパには、カタクリのほか、シベリア、コーカサスと東ヨーロッパに一種ずつが隔離的に分布する。これらは互いによく似ており、かつては日本のカタクリもヨーロッパ産の種と同一種と考えられていたという（河野 一九八八、二〇〇四）。一方で、北米大陸には多種が分布し、特に

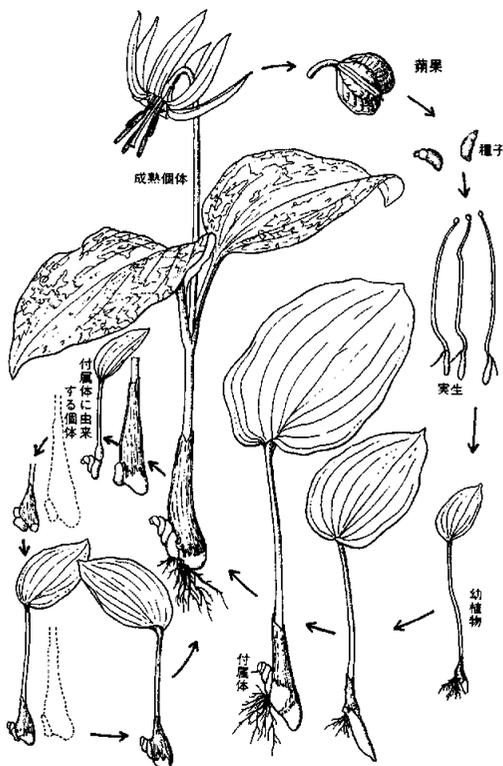


図1 カタクリの生活環（河野1982より引用する）

西海岸では種分化が著しくて一七種が分布するとされている。種としてのカタクリは日本全土のほかに、朝鮮半島、クナシリ島、南サハリンとロシア沿海地方、アムール地方に分布する。日本のカタクリに関しては上記の河野昭一博士のグループが本州で精力的に調査を行った結果、多くの特性が明らかにされている。カタクリの種子が散布されると、翌年の雪解け直後に細い麵のような実生を地上部にだして光合成を行う（図1）。この実生は二週間ほどで地上部を枯らしてしまい、その後は地下部に養分を蓄えて翌春まで休眠する。これを毎年繰り返しつつ少しずつ体を大きくして、稼いだ光合成産物を鱗茎に蓄えてゆく。この間、個体の葉は一枚であるものの、八年ほどすると二枚の葉をつけて開花する。開花した個体の多くはそのまま枯れるのではなく、翌年以降も生存し続け、開花したりしなかったりを繰り返す。開花した個体が種子を付けられるかどうかは、お

もに大型のハナバチ類によって他個体の花粉が運ばれるかどうかにかかっている。本州における調査ではカタクリは典型的な他殖型の植物とされ、媒介昆虫によって他個体の花粉を付着させられて他家受粉に成功すれば、受精して結果することができるとされている。

一方で、カタクリには、これ以外にも地下部の鱗茎に十分に養分が蓄えられた場合に、付属体を形成して栄養的に、すなわち遺伝的に寸分とも異なるらないクローンを作る場合も知られている。図1の左下に描かれているループがそれだが、その貢献度合いは小さいと考えられており、私たちがこの面は調査していない。

2.. 北海道でのカタクリの生態

(1) 分布概要、サイズ構成と個体群動態

以前から北海道のカタクリの分布は日本海側に偏るとされてきた。河野(二〇〇四)の分布図においても、大雪、日高両山脈より西側に多く分布しており、これを越えると分布地がぐっと減る。その中で網走の近くにポツンと分布している点があるが、わたくしたちが一九九〇年以来、調査を行っている端野町(現在は北見市端野町)の個体群である。この調査は、当協会の依造三前会長が専修大学北海道短期大学教授だったころに、調査依頼を受けられたことがきっかけとなった。わたくしたちが職場の同僚であったことから首を突っ込ませていただいた、というのが発端である。

この個体群(図2)は、地元役場の建設課に在職していた原田仁臣さんが発見し、その後は端野町歴史民俗資料館の大橋秀規さんをはじめとす

る皆さんとも共同して、調査を継続してきた。この個体群に加えて、比較対照のために旭川市(突哨山)、新十津川町(ピンネシリ)や黒松内町でも調査を行っている。先に述べたカタクリの分布範囲では、クナシリ島にも分布情報があるので、厳密には端野の個体群は分布東限ではない。また北海道全体を考えても、ロシアの沿海地方やアムール地方にも分布していることから、北限ともいえない。しかし、東ないし北の分布限界に近い、ということではある。事実、端野の個体群は、これから示すように北海道内の他の個体群や本州の個体群と比較した場合にやや特殊な生態を持つっており、またその特性は北海道内で徐々に変化している様相を見せている。

ところで、ここで用いている個体群とは、ある特定の地域の同種植物の集まりを示す生態学用の



図2 端野町のカタクリ個体群の様子(2004年5月12日)

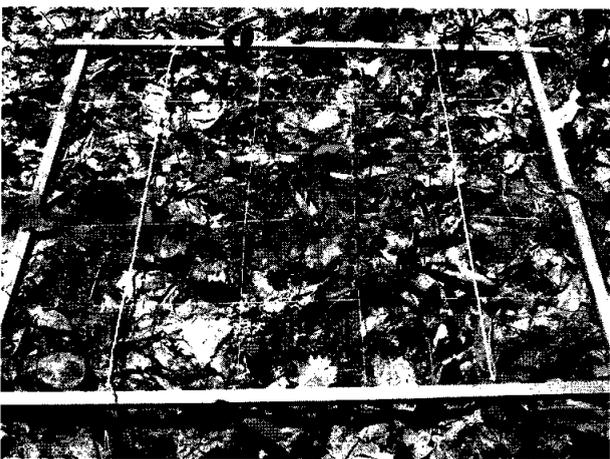


図3 方形枠によるプロット調査の状況(端野、2006年5月9日 大橋秀規氏撮影)

語である。植物、動物に関わらず個体群は生態学であつてもつとも基本的な単位の一つであり、個体群内での各個体の成長と死亡、他個体との関係は生態学的過程のもつとも基本的な事項といえる。こうした過程は定期的な調査によって明らかにすることができ、このような調査をモニタリングできないセンサスとよび、個体群動態の究明には欠かすことができない。端野でモニタリングを開始した一九九〇年には、調査区内の個体数と大きさのみを調査していたが、一九九八年以降は、図3に示したような枠で区画するプロットで個体識別を行い、個体単位で毎年の調査を行うように順次移行した。これらの結果の一部を使って、以下に端野などの道内各地の個体群のモニタリングから明らかになった特性を紹介する。

野生の多年生の草本植物では年齢を知ることはできないし、個体全体の大きさ、たとえば個体重を測ることも掘り取らなければならないために実現は難しい。これに対して、ここでいうカタクリのサイズとは、葉の長径と短径を測った結果から算出している。調査の初めの頃、許可を得ていくつかの個体を掘り起こし、葉の形を楕円形と仮定して求めた値と葉の面積を測る機器で実測した値との相関を求めて、回帰式を作成した。それ以降、計算で求めた面積をこの式を用いて補正して、葉面積としている。

実生、未開花、および開花という三つの発達段階に分けてプロットごとの平均の個体数（個体密度）の推移を見た場合、端野では調査を開始した一九九〇年には七〇／㎡を超える個体が見られたものの、その翌年には四五／㎡へと減少した（図4）。その後も一九九〇年の水準に回復することはなく、一九九六年以降はおよそ二〇／㎡前後で推移している。密度がまだ高かった一九九四年までを見ると実生が一〇／㎡を越えて多かつたことから、これらが一九九六年以降の水準、つまり数個体／㎡程度とすると、基本的に個体密度が二〇／三〇／㎡程度の個体群といえる。これに対して旭川の個体群は観察期間が一九九八年からと短いものの常に五〇／㎡を越えており、開花個体も一〇／㎡を越えていてよく発達している。その一方で実生は端野なみに少なく、年変動が大きいことがわかる。二〇〇〇年から観察を開始した黒松内の個体群は、ちょうど端野と旭川の間程度の個体密度といえるだろう。

（図5）。端野の個体群では実生を除いた一〇cm²未満

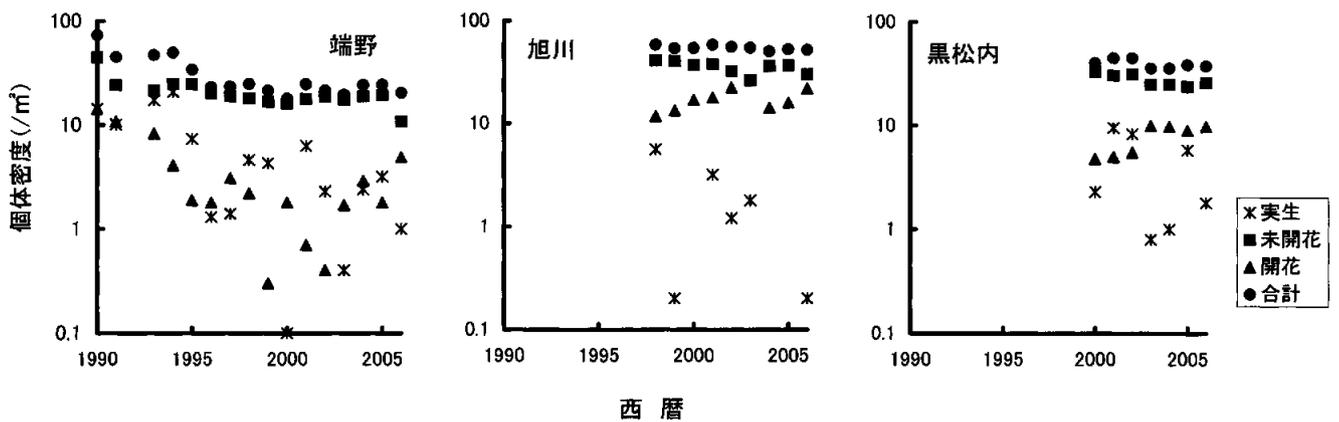


図4 端野、旭川と黒松内における個体群の推移。端野での1992年は調査を行わなかったためにデータが存在しない。また旭川での2000年、2004年と2005年には実生が皆無であったので、データ存在しない。縦軸が対数目盛であることに注意。

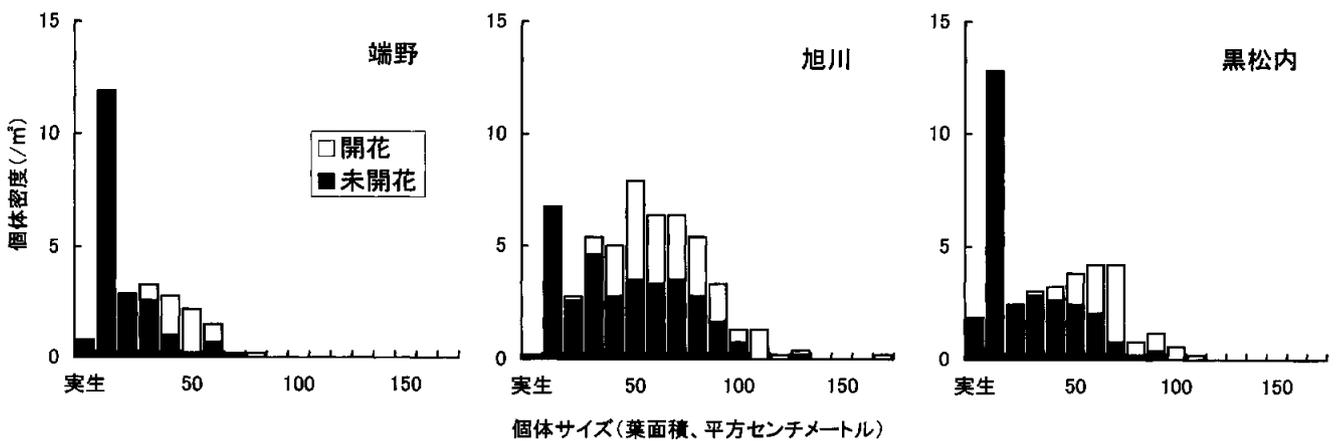


図5 端野、旭川と黒松内における2006年の個体サイズの頻度分布。

満の個体が多くと多く、サイズが大きいほど個体数は減少し、最大のサイズは八〇cm²程度と小さかった。黒松内でも一〇cm²未満の個体が多と多いものの、五〇cm²以上七〇cm²未満の二クラスにも小さなピークがあり、その後は急減していた。旭川の個体群では一〇cm²未満の個体はやや少なく、四〇cm²以上五〇cm²未満のクラスの個体が多ととも多かった。最大サイズは大きく、端野の二倍以上に達していた。なお、この図で描かれている二〇〇六年には実生密度が全般に少なかったものの、図4のように年によつては一〇/m²を越えることもある。その一方で共通性もあり、少なくとも二〇cm²程度の大きさにならないと開花個体にはなれないことがわかる。

端野では、調査開始以来、個体群の増殖も踏まえて一部の場所では林床のササの刈り取りを行ってきた。旭川での観察個体群にほど近い嵐山公園内の北邦野草園では、園路に沿った林縁部のササを刈り取ることによつて、足の踏み場もないほどにカタクリを高密度にさせている。このことを確認した当時、北邦野草園を管理なさつていた米倉武美さんの話では、最初はササの下に被圧されていてポツポツとしか見えなかつたカタクリが、刈り取りを数年することによつて短期間に増えたということだった。端野においてわたくしたちは、カタクリをなるべくありのままの状態で保全管理することを目的としているとはいへ、自然観察の材料や保全活動への理解を高めるためにも、一部では見栄えのよい姿、つまりたくさんの開花個体が群生する状況にもつて行こうと考え、ササの刈り取りを行った。刈り取れば、旭川と同じようにカタクリが数年でぐつと増えるだろうと期待し

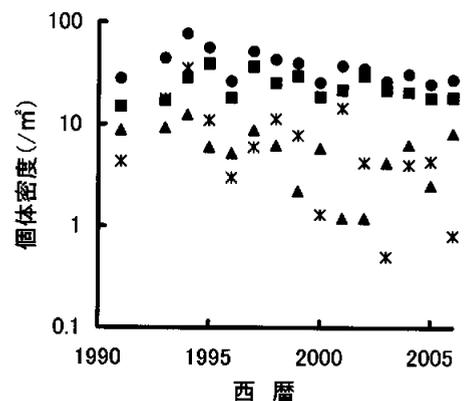


図6 端野においてササを刈り取っているプロットにおける個体群の推移。図4と同様に1992年のデータは存在しない。

て。

しかし、実際は期待に反して、刈り取りの成果はなかなか顕著になつてこない(図6)。刈り取りを開始した一九九一年以降、ほとんどの年で実生、未開花個体、開花個体ともに刈り取りを行わないプロットよりも多いものの、年々増加しているというわけではない。近年は二五から三〇/m²の間で変動しており、刈り取らないプロットより数個体多い程度にとどまつている。

このようないくつかの状況を総合的にみると、端野の個体群は分布限界に近い厳しい環境でなんとか持ちこたえている、という印象を受ける。その一方で、旭川や黒松内はぐつと恵まれている条件下にあるように見える。このことは、次に示す次世代を確保する繁殖の局面においても同様であった。

(2) 繁殖実態

個体群が安定的に存続するためには、新規個体のリクルートが不可欠である。このリクルートを

保証するのが繁殖に他ならない。端野で調査を始めて数年したころ、ゴールデンウィークであるにも関わらず雪が降つて、開花間近かのカタクリが埋もれてしまつて調査ができなかつた年があり、こんな年には繁殖できるのだろうか、と考えた。本州ではカタクリの花粉媒介昆虫はクマバチなどの大型のハナバチが重要だとされているものの(河野 一九八八)、そういった端野で調査しているとマルハナバチ類などの羽音を聞くことがあまりない。そこで、端野と旭川などで訪花昆虫相を調べ、昆虫がつけている花粉数を数えるとともに、どの程度の個体が果実をつけるか(結果という)調査した。

主要な訪花昆虫としては、ビロウドツリアブやタネバエのような双翅目昆虫、エゾスジグロシロチョウなどの鱗翅目昆虫も訪花していたが、エゾオオマルハナバチ、エゾコマルハナバチとアカマルハナバチの三種のマルハナバチ類と、ヒメハナバチ科などの小型のハナバチが数多く訪花していた(石川と本多 一九九九)。本州で重要なクマバチとギフチョウは北海道に分布せず、ヒメギフチョウも道東部ではあまり見かけない。体につけているカタクリ花粉数でも、マルハナバチ類と小型のハナバチで平均が約七〇〇〇粒と一三〇〇〇粒と多かつた一方で、双翅目の昆虫に付着しているカタクリ花粉は一桁から二桁少なかつた。したがつてマルハナバチ類や小型のハナバチ類が主要な花粉媒介者と考えられる。この調査には、北海道教育大学札幌校生物教室の並川寛司先生と教室の皆さんに協力していただいていた。

端野でマルハナバチ類と小型のハナバチ類を込みにした場合の、カタクリの開花個体一個体当た

りの訪花頻度、すなわち開花期中にこれら昆虫に訪花される回数を推定したところ、〇・一五から〇・二〇回程度にしかならなかった。これは、北海道内でのエゾエンゴサクでの観察例（一個体当たり九・二回、Higashi et al. 1988）や北米のカタクリ属の一種（一個体、一時間当たり〇・五三回、Mottan 1986）に比して桁違いに低い。また実際の自然状態での結果率が三五%から六五%程度なので、それに達していないことになる。しかもこの値は、不思議なことに旭川や新十津川などでの自然状態での結果率より高いことが多かった。観察していない時間帯にも訪花されている可能性も否定できないとはいえ、訪花されたからといって常に十分に受粉できるわけではないことも勘案すれば、端野の訪花頻度では自然状態の結果率を説明できない。自分の花粉で結果できる、すなわち自殖でもしていればともかく、河野さんたちの研究でカタクリは典型的な他殖型の種とされているので、どうしたものかと思案した。

そこで、まさかとは思いつつも強制授粉実験を行ったところ、自個体の花粉で結果した。強制自家授粉で結果することは自家和合性を獲得していることであり、しかも、その結果率は端野で約六〇%、旭川で約二〇%、新十津川でも五%程度となり、分布の東限から北海道南部にかけて、生態的な傾度を形成しているようにも見えた。黒松内では、現在も実験を行っている。しかも、端野では強制自家授粉も行わずに、外から昆虫が他個体の花粉を持ってこないように袋掛けしたままに放置しておいても結果する個体もあった。この現象を自動自家受粉といい、まさに自殖していることになる。このように、北海道のカタクリは、端野

だけではなく他の個体群でも多少なりとも自家和合性を獲得しており、本州の個体群とは交配様式が異なっていることが明らかとなった。この授粉実験には、北海道大学大学院農学研究科の加藤芳文君も協力してくれた。加藤君がさらに気象条件も検討してくれた結果、端野では年間の気象条件が他地に比べて低く、さらに開花期中に訪花できる時間も短いことがわかつている。

また、こうした授粉実験とほぼ同時平行して、北海道大学大学院農学研究科の近藤哲也先生たちにカタクリ種子の発芽特性を説明していただいた。当初、わたくし（石川）がカタクリ種子の発芽の様子を観察しようと簡単な発芽実験を行っても、うんともすんともいわなかった。一般に温帯地域以北に生育する植物の種子は冬の低温刺激によって休眠から覚めて発芽する種が多いので、数週間に渡って低温に晒したあとに水で湿らせたる紙上に置いてみたものの、まったく発芽しない。そこで散布直後からカタクリの種子を採取してその内部を継続的に観察したところ、種子の中では次世代の体のものである胚が著しく未発達であり、夏の高温に続いて秋の程度の温度を経験すると胚が発達し、その後、一月には発芽が起ることがわかった（Kondo et al. 2002）。北米での研究を参照して行った室内での発芽実験の結果も、野外での発芽特性と整合的な結果となった。カタクリの実生が雪解け直後に地上に現れるのだから発芽も同時期だろうと考えていた私たちにとっては驚きだった。実は一二月の発芽後に地表でじっと待機していて、その後、雪解け直後にいち早くダッシュできる体勢を整えているということになる。

3…カタクリの今後と調査の意義

私たちのカタクリの調査研究は、本業のかたわらにいろいろな方の協力を頂きながら継続してきた。旭川での繁殖特性の調査においては、旭川大学経済学部の出羽寛先生に大変お世話になっている。その間、北海道のカタクリならではの特性も徐々に解明されてきた。端野では、調査していた個体群が町の文化財に指定され（現在は北見市指定の文化財）、また保護団体である「たんのカタクリと森の会」が立ち上げられた。この会では、カタクリ個体群だけではなく、それが生育する落葉広葉樹林そのものを保護することも目的としており、環境整備、普及啓蒙、さらには調査活動も行われている（たんのカタクリと森の会二〇〇七）。カタクリの生育地は、地権者から寄贈された部分もあつてかなりの面積が守られることになっており、今後も安泰だろう。私たちの調査が、こうした保護活動を支える植物学的な裏づけとなることのできたことは、ささやかながら誇らしい気がする。

ここで述べた調査方法、特に個体群動態に関する調査方法は、決して特異なものではない。個体識別がしやすいくらいの、ほどよい密度の場所で、図3に示した内辺1mの方形枠で区画したプロットで調査を行えば誰でも実施可能である。欲張ってあまり密度の高いところに設定すると、前年の個体が翌年に出てきた場合にどれがどれかわからなくなってしまうので、注意が必要だ。むしろ、密度が少なくくらいの場所が調査しやすいので、プロット数を多くして個体数を稼いだほうが良い。こうした方法で数年間のモニタリングを続け

れば、サイズクラスごとの生存率が推定でき、実生の加入数も明らかにできる。これを用いれば、行列モデルを用いた個体群動態のシミュレーションモデルが簡単に構築できるし、それによって当該個体群の存続可能性分析も可能になる。今日、こうした個体群モニタリングに基づいた存続可能性分析は、保全生態学の基本的方法となっている。保全生態学の概念と手法は鷲谷と矢原(一九九六)やアクチャカヤほか(二〇〇二)に詳しく、後者を購入すれば個体群の行列シミュレーションモデルをはじめとしたソフトも出版社のホームページからダウンロードできるので、興味のある方はぜひ勉強して欲しい。

端野のカタクリ調査を始めたころには、ここで紹介したような特性を持つていることなど、想像もしなかった。一つの種の中でも、地域の個体群はそれぞれに各地の環境に適応して生活していることをわたくしたちの一連の調査は示している。地域個体群の保全は、生物多様性保全の中でも中心的な考え方である。わたくしたちの調査結果は、ある意味で自然保護の象徴となりやすい可憐なカタクリだけではなく、どこにでもあるありふれた種であっても、どこかの地域個体群がなくなってしまうということにはならないことを明瞭に示している。その個体群が、同種の他の個体群とは異なった特性を進化させているかも知れないからである。原理的には、日本の野生植物約八〇〇〇種すべてで、すべての地域個体群の生態的特性が明らかになってもいい。その実現には困難さが伴うとはいえず、新しい時代の自然誌としてこの視点は欠かせない。読者の皆さんが、それぞれに興味を持つ種のどこかの地域個体群で、同様の関心を

持っていただけることを期待したい。

文献

アクチャカヤ、バークマン、ギンズバーク (楠田尚史、小野山敬一、紺野康夫 訳) (二〇〇二) コンピュータで学ぶ応用個体群生態学。文一総合出版。

Higashi, S., Ohara, M., Arai, H. and Matsuo, K. (1988): Robber-like pollinations: overwintered queen bumblebees foraging on *Corydalis ambigua*. *Ecological Entomology*, 13: 411-418.

石川幸男、本多和茂(一九九九): 分布限界近くにおけるカタクリ孤立個体群の保全に関する研究(第4報) 訪花昆虫相と花粉媒介者。専修大学北海道短大紀要(自然科学)、二六。

河野昭一(一九八二) 2。カタクリの生活史と個体群統計学。pp.二〇—四一。河野昭一(編)植物の生活史と進化2。培風館。

河野昭一(一九八八) カタクリの生活史。pp.六〇—九一。河野昭一(監修) *Newton special issue 植物の世界* 第一号。教育社。

河野昭一(二〇〇四) 植物生活史図鑑Ⅰ 春の植物 No.1。北海道大学図書刊行会。

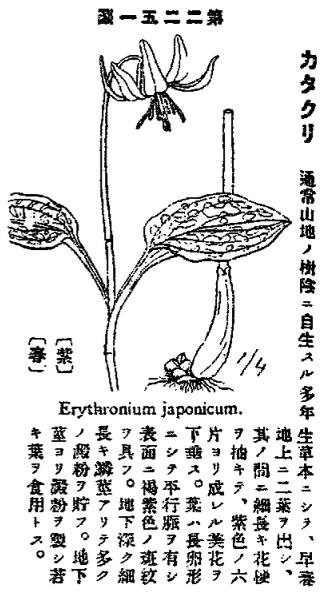
Kondo, T., Okubo, N., Miura, T., Honda, K. and Ishikawa, Y. (2002): Ecophysiology of seed germination in *Erythronium japonicum* (Liliaceae) with underdeveloped embryos. *American Journal of Botany*, 89: 1779-1784.

Motten, F. A. (1986): Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. *Ecological Monographs*, 56(1): 21-42.

たんのカタクリと森の会(編) (二〇〇七) 小さなカタクリの大きな秘密 端野のカタクリと森のお話。たんのカタクリと森の会。

鷲谷いずみ、矢原徹一(一九九六) 保全生態学入門。文一総合出版。

八〇年前の植物図鑑に見るカタクリ



村越三千男『集成新植物図鑑』(大地書院、一九二八)から

カタクリ 通常山地ノ樹陰ニ自生スル多年生草本ニシテ、早春地上ニ葉ヲ出シ、其ノ間ニ細長キ花梗ヲ抽キテ、紫色ノ六片ヨリ成レル美花ヲ下垂ス。葉ハ長卵形ニシテ平行脈ヲ有シ表面ニ褐紫色ノ斑紋ヲ具フ。地下深ク細長キ鱗莖アリテ多数ノ粉粉ヲ貯フ。地下莖ヨリ發粉ヲ製シ若キ葉ヲ食用トス。

Erythronium japonicum.