

北海道東部における林床植物の開花フェノロジー

大西瑞木・神田房行
北海道教育大学釧路校・生物学研究室

Phenological study of flowering plants on forest floors in eastern Hokkaido

Mizuki OHNISHI and Fusayuki KANDA

Department of Biology, Hokkaido University of Education, Shiroyama 1-15-55, Kushiro 085-8580, Japan

Summary

Phenological study on 47 flowering plant species growing by the lakeside of Lake Harutori in Kushiro City, eastern Hokkaido, were carried to clear the factor(s) for determination the start time and period of flowering. The flowering, full bloom and closing flower periods of 20 individuals for each plant species were investigated from April 13th to September 20th in 2000.

The flowering of plant species could be observed during 4 months by the lakeside of Lake Harutori. There were two types of plant species for flowering, simultaneously flowering and flowering in turn. There seems to be some factors influencing the flowering, temperature and hours of sunlight may affect the flowering in spring. In summer maximum temperature of day and integrating temperature may affect it because of the decrease of hours of sunlight. Although it is believed that plants don't grow under 5°C, *Corydalis ambigua* and *Anemone raddeana* grew and had flowers under 5°C in early spring.

はじめに

日本には春夏秋冬という4つの季節があり、その季節を知るには1年中の気温の変化を知れば、だいたいの季節を知ることができる。また、雨の降り方や風の特徴からさらに細かい季節を知ることできる。

しかし、季節を決めるものは気温や降雨、風など個々の気候要素だけではなく、それらが組み合わさりおこる気象状態である。その季節の移り変わりを知らるために、個々の気候要素を観察するよりも適切な方法が植物でいえば植物の芽吹き、開花あるいは紅葉、落葉現象を調べ、これらによって季節の移り変わりを判断する方法である。つまり、植物が季節の移り変わりによって示す現象であり、これを『植物季節学 (Plant Phenology)』という。動物の場合「動物季節学」といい、両方を合わせて「生物季節学」と呼んでいる。この、生物季節学観察は様々な研究の基礎資料になっている (百瀬 1972)。

植物のフェノロジーを知るといことは、その植物の生育する場所の気候や気象を間接的に表すものであり、季節

の遅れや進みを植物の生活を通して知ることができる。また、植物の生活史の解明に役立つと共に、その生育地の気象が生物に及ぼす影響を知る上でたいへん役に立つ。

本研究では、開花の現象に注目し、春採湖畔における主にミズナラ・イタヤカエデ林の林床植物を材料 (表1) に開花のフェノロジー観察を行ない、開花開始決定要因を明らかにすることを目的とした。

調査地の概要

調査地である北海道釧路市における春採湖は、釧路市東部海岸にある海跡湖で、周囲 4.7 km、面積 36.1 ha の湖である。湖面は海拔 2 m で、北東～南西方向に細長くのび、くびれた形をしている。春採湖のまわりは海岸にみられるような台地が発達している。台地は釧路市の高台市街地をのせる「釧路面」といわれる海拔 60 m 以下、40 m 内外の平坦の地形面である。昭和 12 年、ヒブナの生息する湖として国の天然記念物に指定されている (春採湖共同調査団 1974)。

表1 春採湖において調査した植物のリスト

種名	科	高さ	花数	花色	
エノエンゴソウ	Corydalis ambigua	ケシ	15~20	1~30	白~青~紫
アズマイチゲ	Anemone raddeana	キンボウゲ	15~25		白
キハナノアマナ	Urtica lancea	ユリ	15~20	1~5	黄色
フクジュソウ	Adonis vernalis	キンボウゲ	10~30		黄色
ヒメイチゲ	Anemone debilis	キンボウゲ	5~15		白
フクキノソウ	Pachyzancla terminalis	ツゲ	20~30	1~30	白
オキナノエリレイソウ	Trillium kamtschaticum	ユリ	30~70		白
ニリンソウ	Anemone flaccida	キンボウゲ	15~25	1~2	白
オドリコソウ	Lamium album var. barbatum	シソ	30~50	1~20	白~淡紅色
マイヅルソウ	Misanthemum dilatatum	ユリ	10~25	1~20	白
エゾノチヂキスミレ	Viola acuminata	スミレ	20~40		白~紫色
クロユリ	Fritillaria kamschaticensis	ユリ	15~30	1~4	黒褐色
ツバハネソウ	Paris tetraphylla	ユリ	20~40		黄色緑色
オオアマドコロ	Polygonatum odoratum var. maximowiczii	ユリ	60~100	2~4	白
ツボスミレ	Viola blandaefloras	スミレ	5~20		白
コウライテンナンショウ	Ascaena pensuata	サトイモ	30~80	密生	黄緑色
エノケイチゴ	Fragaria ananass	バラ	10~15	1~5	白
コンロンソウ	Gardamine leucantha	アブラナ	40~70	1~30	白
ハイケイソウ	Veratrum grandiflorum	ユリ	60~150	密生	白
ヤマキソウ	Aruncus dioicus var. tenuiflorus	バラ	30~100	密生	白
シヨウキンネウゲ	Ranunculus acris var. nipponicus	キンボウゲ	20~25	1~5	黄色
カラマツソウ	Dalium aquilegifolium var. intermedium	キンボウゲ	60~80	1~15	白
クサノソウ	Oxalis corniculata var. asiatica	ケシ	30~80	1~10	黄色
ゼンテイカ	Hemerocallis esculenta	ユリ	50~70	1~3	黄色
エゾノササミ	Cerasium pechense	キク	50~150	1~5	赤紫
エゾオヤマハコベ	Stellaria radiana	ナデシコ	40~80	1~10	白
オオハナウド	Hieracium dulce	セリ	150~200	密生	白
エゾノモウコウ	Fibrorhiza yessoensis	バラ	50~100	密生	ピンク
エゾフウロ	Geranium yessoense	フウロソウ	30~60	1~3	ピンク
エゾノツナミソウ	Scutellaria pekinensis var. yessoensis	シソ	30~60	1~10	紫
オオハユリ	Lilium cordatum var. plebeium	ユリ	100~150	1~20	白
ミミコウモリ	Cacalia auriculata var. kamtschatica	キク	60~120	1~30	白
ミツモツソウ	Potentilla cryptotaenae var. yuzurana	バラ	50~70	1~5	黄色
キンミズヒキ	Agrimonia japonica	バラ	60~100	密生	黄色
キツリフネ	Impatiens noli-tangere	ツリフネソウ	40~80	1~5	黄色
ホザキシモツケ	Spizaea salicifolia	バラ	100~200	密生	ピンク
クサフジ	Vicia gracilis	マメ	100~200	密生	紫
オオハコソウ	Rubus hirta	キク	100~200	1~10	黄色
トモエソウ	Hespericum ascyron	オトギリソウ	50~100	1~5	黄色
クルマバナ	Chepodium chinense var. parviflorum	シソ	15~40	1~20	ピンク
ツリガネニンジン	Aconophora purescens	キキョウ	40~90	1~10	紫
オオイトドリ	Polygonum sachalinense	タデ	100~300	密生	白
ネジバナ	Spiranthes sinensis	ラン	10~30	密生	ピンク
マコトノカサネ	Polygonum orientale	タデ	100~200	1~5	ピンク
エゾトリカブト	Aconitum yessoense	キンボウゲ	70~120	1~20	紫
アキノキリンソウ	Sedago rigida var. asiatica	キク	70~100	密生	黄色
オカトラノオ	Lysimachia clethroides	サクラソウ	70~100	密生	白

また、湖畔における植物群落の構成比は、高木層構成種 33 種 (8.0%)、低木層構成種 29 種 (7.0%) 草本層構成種 349 種 (84.9%) である (釧路市 1988)。樹林帯はごく一部にしかなく、太平洋に面しているため樹林を海風から守る風衝林ができています (田中 1963)。春採湖畔で観察できる草花は 300 種あまりである。釧路地方に分布している植物は約 1,000 種、そのうち草花として親しまれているのは約 600 種であるから、約半数が春採湖畔に生育しているといふことになる (釧路市立博物館 1994)。

調査方法

調査は春採湖畔にて、2000 年 4 月 13 日から 2000 年 9 月 20 日まで観察を行なった。どこに何の種が生育しているか、また雪解けなどの情報がほとんどなかった為、3 月の下旬から雪解けの状態を把握しつつ、発芽した植物がないかコースを決めてほぼ毎日観察を行なった。また、9 月 20 日というのは、最後の調査種の個体が閉花した次の日である。

林床に発芽した植物を同定し、1 種につき 20 個体に標識番号をつけ調査株を選定し、以下の開花・満開・閉花の定義に沿って開花のフェノロジーを原則として毎日観察した。ただし、20 個体見つからなかったフクジュソウ、クロユリ、オオハユリ、オオハコソウ、トモエソウ、

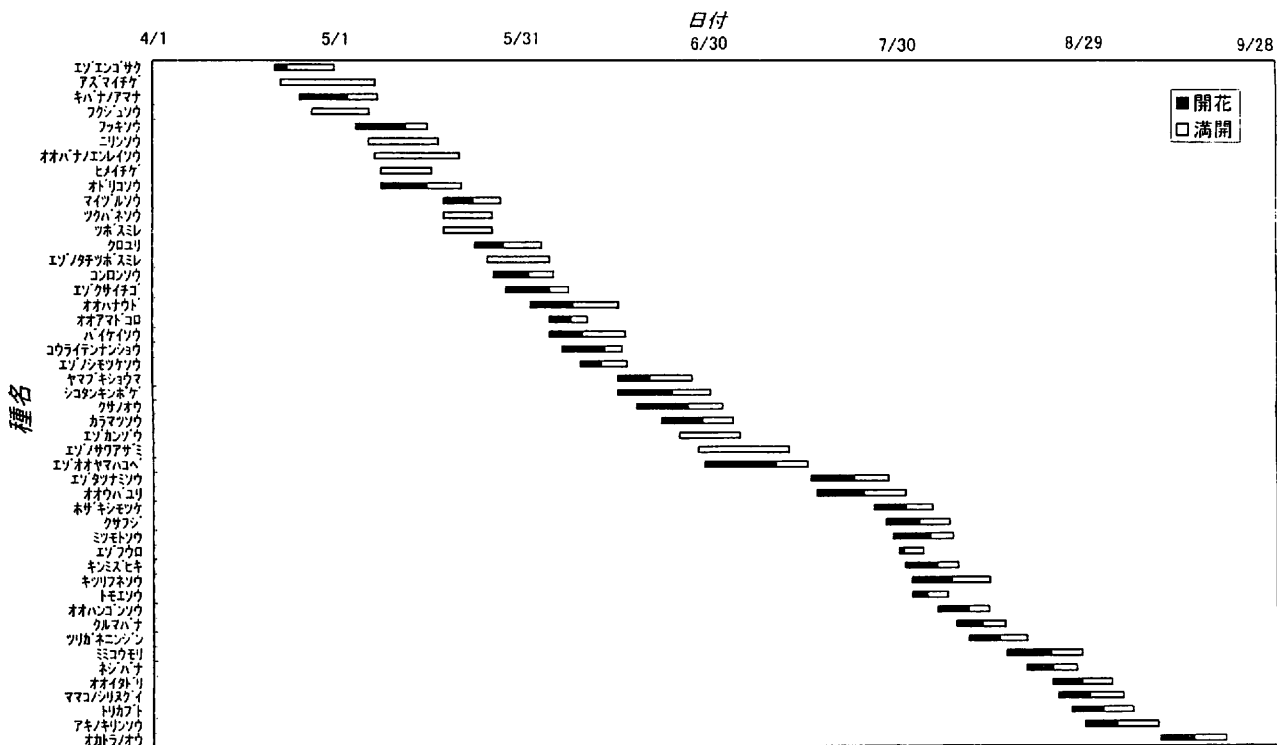


図1 春採湖における林床植物 47 種の開花期間。

クルマバナ、ツリガネニンジン、ネジバナ、エソトリカブト、オカトラノオウの10種については、選定できた個体数のみ観察を行なった。また、観察中の個体が観測不能になった場合、その個体の近くに生育し、開花・満開の状況がほぼ同じものに標識番号を付け替えた。ただし、条件の合う個体がない場合は付け替えなかった。

開花開始日の決定要因を明らかにするためには、環境要因として1月1日から開花日までの積算温度と積算日数、積算日照時間を用いるがデータが1年分しかないため、データの比較はできなかった。また、温度についてはエゾエンゴサク、アズマイチゲは生育ゼロ点の5℃が通用しないため、その2種は除いて算出した。データにある雪解け日

開花・満開・閉花の定義（沼田 1978; 中越 1980; 下島 2000）は以下のようにした。

開花…花序または株の中のひとつでも花が咲いたら開花とする

満開…株の80%が咲きそろったら満開とする

株につき花がひとつの場合は開花と満開が同時とする

閉花…ひとつでも花卉が腐変・脱落した時点を閉花とする
花卉のないエンレイソウについては柱頭が黒変した時点を閉花とする

は釧路市内で観測された記録である（釧路気象台 2000）。

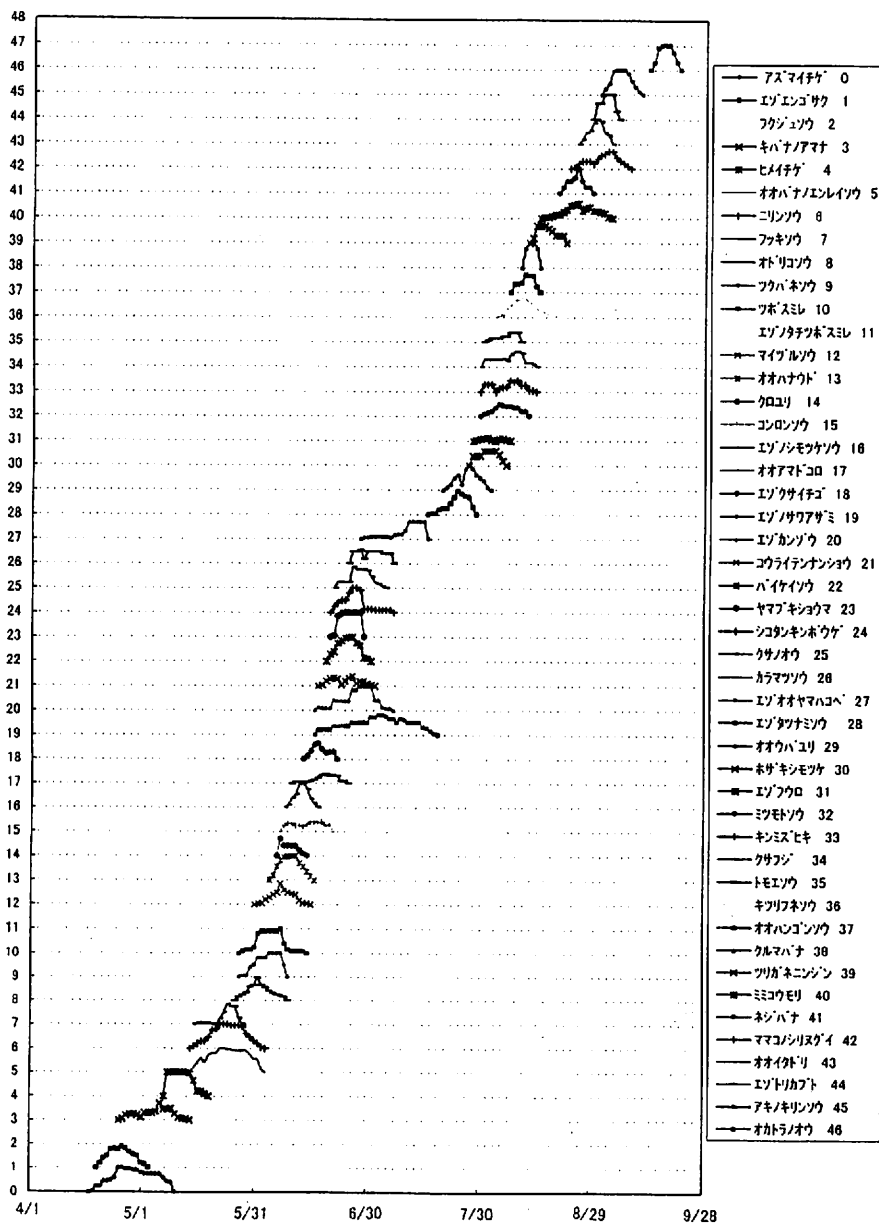


図2 林床植物47種のそれぞれの開花割合。

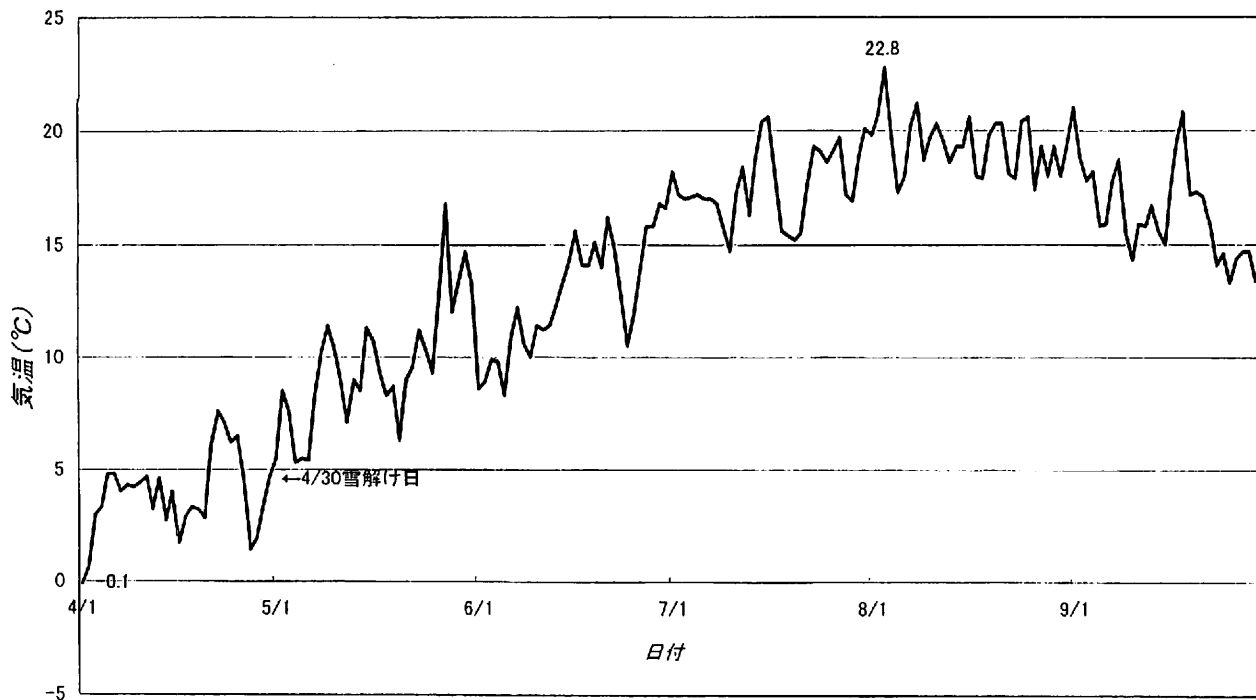


図3 釧路市に於ける2000年4月から9月にかけての日平均気温の推移。

結 果

春採湖半では4月終わりから9月半ばまで、さまざまな花を観察できる。表1に今回春採湖で観察した47種の林床植物のリストを示した。また、図1にこれら47種の林床植物の開花期間を示した。図からわかるように、春採湖においてこれら47種の植物が春から秋にかけて連続的に

次々と開花していることがわかる。

図2に調査された47種のそれぞれの植物について開花割合がどう変化するかを示した。この図からそれぞれの種において、一斉に開花するものと順次開花するものとがあることがわかる。

春採湖の林床植物の開花時期に影響を及ぼす環境要因を探るために釧路市に於ける2000年4月から9月につ

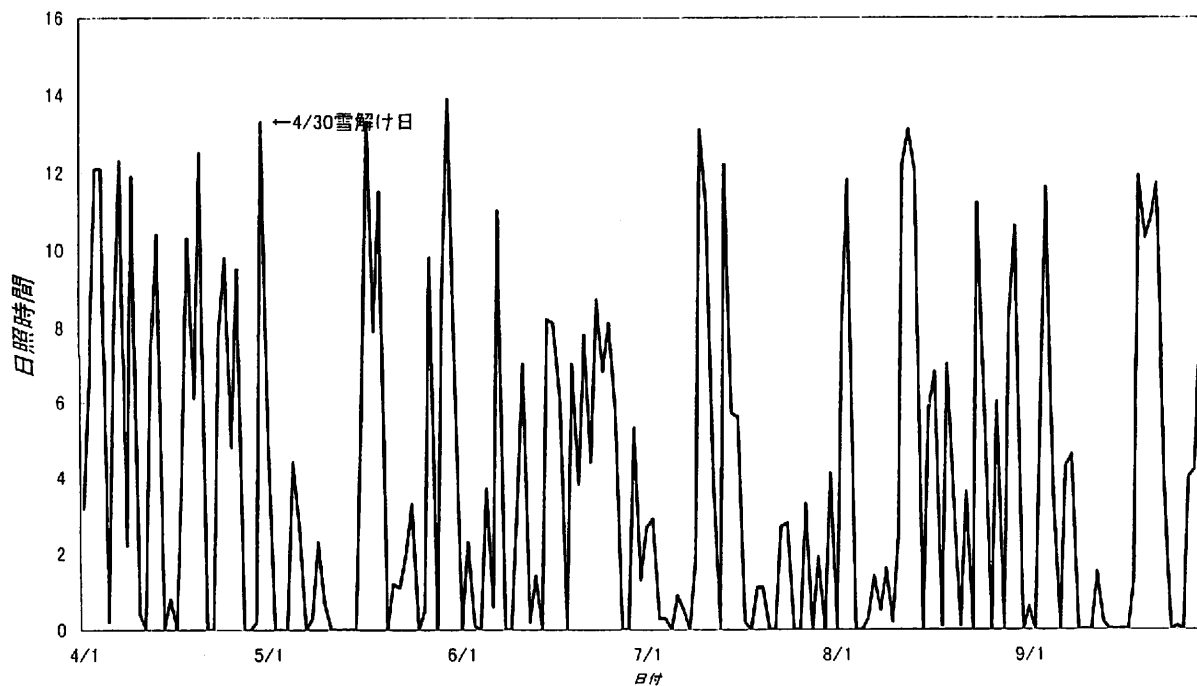


図4 釧路市に於ける2000年4月から9月にかけての日照時間の推移。

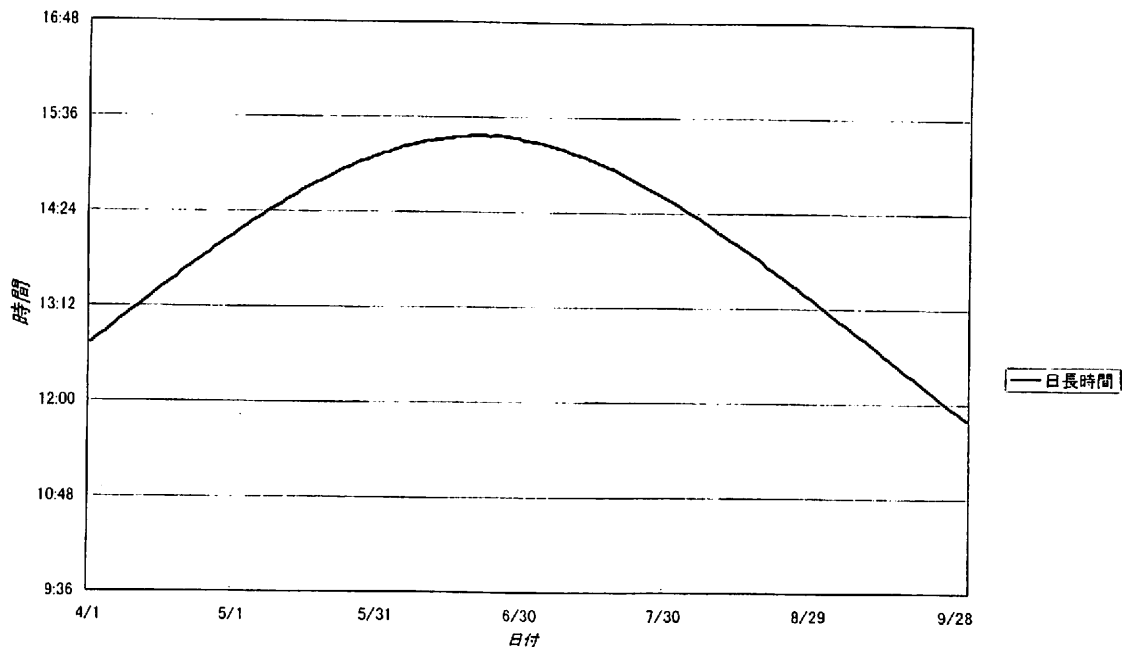


図5 釧路市に於ける2000年4月から9月にかけての日長時間の推移。

日平均気温 (図3)、日照時間 (図4)、日長時間 (図5) および日最高気温と最低気温の推移を図で示した。今回の調査では2000年のデータしかないのでこれらの要因のどれが開花に関係しているかは明らかではないが、開花種の多い5月終わりから6月は日長時間が長いことから、種によっては植物の開花には日長時間も影響していることが示唆される (図5)。

また、植物は普通 $+5^{\circ}\text{C}$ 以上にならないと成長しないといわれているが、今回エゾエンゴサク、アズマイチゲは平均気温が $+5^{\circ}\text{C}$ 以下でも開花、成長していた (表2)。これは、春植物の成長には平均気温ではなく、最高気温 (図6)

や日照時間 (図4) が影響していることを示唆しているのではないと思われる。

考 察

フェノロジー現象は気温に左右されると言われているが、林床の植物の場合、著しく変動する光環境も大きく影響する。雪解け直後の早春は、上層木の葉がまだ茂っていないため十分な光が林床に到達する。また、雪解け直後は、気温が低く、春に開花する春植物は気温の低い時期に開花・成長をしなくてはならないが、春植物は季節的に変動

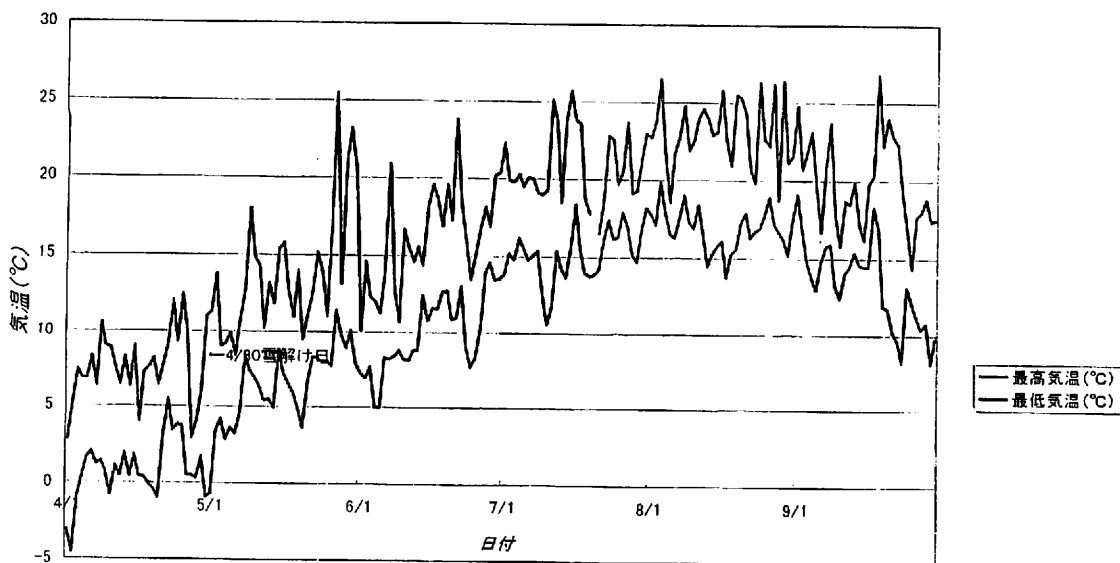


図6 釧路市に於ける2000年4月から9月にかけての日最高気温と最低気温の推移。

表 2 2000 年の調査における平均開花日と開花時期に影響を与えると考えられる環境要因

種名	平均開花日	1/1からの積算温度(°C)		積算日照時間(hr)	蕾明け日から積算日数
		±0°C以上	+5°C以上		
エゾエンゴサク	4月20日	78.9		710	-10
アスマイチゲ	4月21日	81.7		722.5	-9
キバナノアマナ	4月24日	102.5	20.8	730.2	-6
フクジュソウ	4月26日	115.2	33.5	744.8	-4
フクキソウ	5月3日	145.2	47.5	772.9	3
ニリンソウ	5月5日	158.1	60.4	772.9	5
オオバコノエンレイソウ	5月6日	163.6	65.9	777.3	6
ヒメイチゲ	5月7日	169	71.3	780	7
オトギリソウ	5月7日	169	71.3	780	7
イヌビロソウ	5月17日	264.8	167.1	788.9	17
ツクバネソウ	5月17日	264.8	167.1	788.9	17
ツボスミ	5月17日	264.8	167.1	788.9	17
クロユリ	5月22日	306.4	208.7	822.8	22
エゾノタチツボスミ	5月24日	327.2	229.5	825.9	24
ユウロソウ	5月25日	337.5	239.8	829.2	25
エゾクサイチゴ	5月27日	359.6	249.1	829.2	27
オオハナウド	5月31日	416.5	318.8	862.3	31
オオアマトコロ	6月3日	447.3	349.6	871.1	34
ハイケイソウ	6月3日	447.3	349.6	871.1	34
コウライテンナンショウ	6月5日	467	369.3	871.2	36
エゾノモツケソウ	6月8日	498.4	400.7	886.4	39
ヤマブキソウ	6月14日	585.3	467.6	898.3	45
ソコタンキノボク	6月14日	585.3	467.6	898.3	45
カサノウ	6月17日	608.5	510.8	914.6	48
カマツソウ	6月21日	685.8	568.1	931.5	52
エゾカンゾウ	6月24日	709.6	611.9	952.4	55
エゾノウアサミ	6月27日	745.9	648.2	973	58
エゾオヤマハコバ	6月28日	761.7	664	973	59
エゾタンシク	7月14日	1030.8	933.1	1017.1	75
オウバユリ	7月15日	1049.6	951.9	1029.3	76
ホザキシモツケ	7月24日	1207.3	1109.6	1045.7	85
カサヅ	7月26日	1245	1147.3	1048.5	87
ミツモトソウ	7月27日	1264.1	1166.4	1048.5	88
エゾアウロ	7月28日	1283.8	1186.1	1051.8	89
キヌヒキ	7月29日	1301	1203.3	1051.8	90
キツツネソウ	7月30日	1317.9	1220.2	1053.7	91
トモエウ	7月30日	1317.9	1220.2	1053.7	91
オオハコソウ	8月3日	1397.4	1299.7	1065.8	95
カラムバナ	8月6日	1457.3	1359.6	1077.6	98
ツクバネニンジン	8月8日	1495.5	1397.8	1079.3	100
ミコウモリ	8月14日	1613.6	1515.9	1109.3	106
ネジバナ	8月17日	1672.8	1575.1	1222.3	109
オオイトドリ	8月21日	1748.8	1651.1	1144.4	113
マモシロスイ	8月22日	1769.1	1671.4	1144.5	114
トリカブト	8月24日	1805.1	1707.4	1148.1	116
アキノリソウ	8月26日	1846.1	1748.4	1165.3	118
オオトウモロコシ	9月7日	2065	1967.3	1211.7	130

する光環境のギャップに入り込み、うまく適応していると言える。これは、上層木の開葉フェノロジーが作り出した生態的ニッチにうまく適応しているといえる(大原1999)。

開花時期の決定要因は、温度や降水、日照、日長などの無機的环境要因が影響しているという研究がある(Rathecke and Lacey 1985)が、他にも様々な環境要因が関係していると考えられる。また、開花日はそれぞれの種

によってずれが生じる。これは、花粉媒介者の競争に関係があるとも考えられている(菊沢1995)。

結果を見ると、開花した個体の多い日は気温が前日と比べ高くなり、また日照時間も長い。高温は植物体や花の生理的な部分に大きく影響し、また花粉媒介昆虫の活動を盛んにさせ、受粉を短期間で成功させるというメリットがある。したがって、温度環境は開花期間に直接的に影響しているだけではなく、間接的にも影響しているのではないかと思われる。

開花要因は季節ごとに異なるという研究がある(下島2000)が、今回は春に咲く植物は日照時間、気温が共に大きく影響していたと考えられるが、初夏あたりになると日照時間は減るため、初夏に咲く植物は必ずしも日照時間が影響しているのではないと思われる。

植物の繁殖に大切なのは、いくつ花を咲かせ、どのように花粉が運ばれ、いくつ花が結実するかである。個々の種の繁殖特性が多様な開花パターンや生活史をつくっているのではないだろうか。

引用文献

- 大原 雅(編) 1999. 花の自然史—美しさの進化学—
 菊沢 喜八郎 1995. 植物の繁殖生態学 蒼樹書房
 釧路気象台 2000. 1月～9月 気象月報
 釧路市 1988. 春採湖及び周辺環境保全基礎調査報告書; 植物部門
 釧路市立博物館 1994. 春採湖(釧路市立博物館解説シリーズ6)
 下島 晶子 2000. 冷温帯林床植物の開花フェノロジー 北海道大学大学院地球環境科学研究科 修士論文
 田中 瑞穂 1963. 釧路の植物(釧路叢書: 第5巻) 釧路市
 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 Hikobia 8: 399-415.
 沼田 真(編) 1978. 草地調査法ハンドブック 東京大学出版会
 「春採湖」共同調査団 1974. 春採湖(釧路叢書: 第15巻) 釧路市
 百瀬 成夫 1972. 日本の動植物季節前線図 丸ノ内出版
 Rathecke, B. and Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annu.Rev.ecol.syst. 16:179-21.