

ラン科アツモリソウ属の生態～最近の研究を中心に

恵庭市 丹羽 真 一

はじめに

アツモリソウ属 *Cypripedium* は、ラン科のなかでもとりわけ特異な容姿を持ち、希少性も高いことから、植物愛好者の熱い関心を集めるグループである。しかし、不幸なことに、国内のいずれの種も、これまでの盗掘のせいにより野外で目にするのはほとんどできなくなってしまった。

私は2000年に、北海学園大の佐藤謙氏が行なっている夕張山系嵯山の希少植物調査に初めて参加し、そこでホテイアツモリとキバナアツモリソウを初めて見た。ただ、ここでも盗掘による個体数の減少は深刻である(佐藤2002)。また、2005年からは道南地方におけるコアツモリソウの保全活動にも参加している。これらの生育地では、研究者や地元有志らに公的機関が加わって、保全を目的とした継続的なモニタリングが行なわれているが、アツモリソウ属の各種が野外でどのような生活を送っているのかがよく分からず、手探りの状態である。

アツモリソウ属のうち、チョウセンキバナアツモリソウ、ホテイアツモリ、レブンアツモリソウ、アツモリソウは「種の保存法」(環境省 <http://www.env.go.jp/nature/yasei/hozonho/index.html>) の特定国内希少種に指定され、国などによる保全対策が取られているが、保護増殖事業を実体とした「生育地外保全」が優先されがちで

ある。一方、上述の保全調査はあくまで「生育地内保全」を念頭においたもので、私自身もすべての野生生物の保全は生育地内保全が基本とされるべきと考えている。生育地内保全ではまず生育地ごとの的確な診断が求められるが、そのためにも各種の生活史を把握しておくことは必須で、すでにある知見を有効に活用したいものである。また、保全に携わる関係者どうして既存の知見を共有することも、効率的な保全のためには重要である。

アツモリソウ属に関しては Cribb (1997) のモノグラフがあり、これによって世界中のアツモリソウ属の概要を知ることができる。しかし、本書は英文で書かれているうえに、すでに入手が困難になっていることから、普及の面で難がある。また、近年になって送粉者や繁殖特性、個体群動態などの新知見が世界各地から相次いで報告されている。私はアツモリソウ属の保全に関わりを持つようになったのを契機に、アツモリソウ属の生活史に関する国内外の文献を収集し、情報の整理を行なっている。種が異なる外国産アツモリソウ属の生活史特性をそのまま日本産の種に当てはめることはできないが、多くの有用な情報が含まれていると考えている。

今回本誌でラン科の小特集が組まれることになったので紙面への掲載をお願いした

次第である。野生生物としてのアツモリソウ類を理解するための資料になればと思う。

分類情報

主要図鑑(里見1982)によれば、世界に約40種、国内にはコアツモリソウ *C. debile*、クマガイソウ *C. japonicum*、キバナノアツモリソウ *C. guttatum* var. *yatabeanum*、アツモリソウ *C. macranthum* var. *speciosum*、カラフトアツモリソウ *C. calceolus* の5種が自生するとされる。クマガイソウには品種キバナクマガイソウ forma *urasawae*、キバナノアツモリソウには変種エゾノクマガイソウ var. *guttatum*、アツモリソウには変種レブンアツモリソウ var. *rebunense* とホテイアツモリ var. *hotei-atsumorianum* がそれぞれ知られる。なお、里見(1982)は道内産のキバナノアツモリソウがエゾノクマガイソウ var. *guttatum* に当たるとしているが、清水(1982)は中間型も多いとして採用に消極的である。一方、Cribb(1997)は日本産のキバナノアツモリソウに学名 *C. yatabeanum* を当て、*C. guttatum* とは別種として扱っている。海外の文献ではこれに従ったものが多いようである。また、エゾアツモリソウ(別名ドウトウアツモリソウ・サンセイアツモリソウ) *C. shanxiense* も道内に分布するとされている(Cribb 1997, 梅沢2007)。

近年、さまざまな生物群で遺伝子解析による系統関係の再検討が盛んで、アツモリソウ属についても行なわれている(Cribb 1997)。また、変種レベルでも同様の研究

が行なわれている。Jo et al. (2005)によれば、アツモリソウ *C. macranthos* の変種であるホテイアツモリ、レブンアツモリソウ、アツモリソウ(大陸産)の3者を遺伝的なレベルで区別することは可能であるとされる。ただしこの結論には異論も出されていて、河原・山下(2007)は、分析対象を広げると3者の区別は難しくなると述べている。なお、Jo et al. (2005)は、アツモリソウとカラフトアツモリソウの種間関係についても検討しており、算出された遺伝的距離から両者の種分化の時期を600~900万年前と推定し、日本列島が大陸から切り離された年代(1500~2000万年前)より後に種分化したため国内にカラフトアツモリソウが分布しないのではないかと推論している(礼文島のケースを例外として)。

また最近、アツモリソウ属の進化史を検討した論文が発表されている(Shefferson et al. 2007)。3大陸のアツモリソウ属15分類群90個体群からサンプリングし遺伝子解析にかけるというスケールの大きな研究で、日本産のコアツモリソウ、キバナノアツモリソウ、クマガイソウ、レブンアツモリソウ、アツモリソウも分析対象に含まれている。この論文ではアツモリソウ属各種に見られる菌根菌相の種特異性に着目し、共生菌(host)の転換や菌との共進化からアツモリソウ属の種分化の可能性を論じている。また、DNA塩基配列を用いたアツモリソウ類の系統解析も行なわれていて、コアツモリソウがアツモリソウやクマガイソウなどとは系統的に離れた、起源の古い種という結果が示されている。

なお、アツモリソウ属の種数について最近の論文 (Bänziger, Sun and Luo 2005, Shefferson et al. 2007) では、「およそ45種」との記述が見られるほか、Cribb (1997) は47種に2変種を加えた49分類群を提示している (Cribbは全体を11節 sectionに分け、最大の *Cypripedium* 節についてはさらに2亜節に分けている)。

以下では、国産種については基本的に和名を用いるが、誤解のおそれがあるケースについては学名を併記し、外国産の種については学名を用いる。なお、アツモリソウには *macranthum* と *macranthos* の二つの種小名が混在するが、Cribb (1997) は原記載に基づくなどの理由で後者を採用している。ここでは基本的に Cribb に準拠しておく。

分布

ラン科の中では、アツモリソウ類は北方や山岳域に進出したグループといえる。同じアツモリソウ亜科の他属はすべて熱帯や亜熱帯に分布するので (里見1982)、この点から見ても特異である。特にカラフトアツモリソウは寒帯性の植物で、新大陸を除いた周極分布を見せる (Kull 1999)。一方、*C. passerinum* はアラスカを中心とした北米大陸の寒帯に分布する (Cribb 1997)。また、ヒマラヤから雲南にかけての山岳部には24種ものアツモリソウ類が分布し、特に *C. himalaicum* や *C. tibeticum* は標高4,000m以上の高山に生育する (Cribb 1997)。

日本国内の分布は次のようになっている (環境省2000)。カラフトアツモリソウは北

海道、チョウセンキバナアツモリソウは秋田県、キバナアツモリソウは九州 (熊本県)・四国 (高知)・静岡県以北の本州・北海道、コアツモリソウは四国 (高知と徳島)・愛知県以北の本州・北海道、クマガイソウは九州・本州・北海道にそれぞれ生育が知られている (絶滅した地域も含まれる)。またアツモリソウのうち、変種ホテイアツモリは中部地方と北海道、レブンアツモリソウは北海道礼文島、アツモリソウは京都以北の各地にそれぞれ生育が知られている (絶滅した地域も含まれる)。

国外の分布や学国産の種の分布については、Cribb (1997) に分布図があるのでそちらを参照されたい。

生育環境

すべて地生で、草原性と林床性の種が含まれる。国産では、キバナアツモリソウやアツモリソウ (ホテイアツモリとレブンアツモリソウを含む) は前者に当たり、亜高山や海岸の風衝草原にみられるが、アツモリソウは海岸に近いカシワ林に生える例も知られる (高橋2001)。また、ホテイアツモリはかつて、石灰岩の山塊である後志大平山や夕張山系の峯山にまとまって生育していたことから、好石灰植物と考えられる。峯山の土壌pHは6.45~8.25で、ホテイアツモリがよく生育する草原部では6.45という報告がある (渡辺・佐藤1971)。この値は中性ないし弱酸性を示すが、周辺の森林植生と比べれば相対的に高めであると思われる。一方、コアツモリソウやクマガイソウは後者に当たり、北海道内に限ればコ

アツモリソウはヒノキアスナロなどの温帯性針葉樹林下に多く、クマガイソウはスギ人工林に多いといわれる。

Cribb (1997) は、アツモリソウ属の生育環境について次のように述べている。種によって針葉樹林、落葉樹混交林、湿地、草原などさまざまな環境に生育し、それぞれがある程度決まった光環境や土壌環境に適応している。森林性の種では伐採などで光環境が変化してもすぐには集団の維持に問題ないが、繁殖はかなり抑制されることがある。また、森林か草原かによらず全般に痩せ地で、水はけのよい土壌に生育するという。Cribb (1997) を読んでいて興味深いのは、湿原 (bog) に生育する種や石灰岩地に生育する種がかなりあることである。アツモリソウ属にとっては土壌の化学特性がもっとも重要な環境要因であるという意見も引用されている。化学特性が、共生菌である菌根菌類の生育に強く影響するからである。アジア産のアツモリソウ属は石灰岩地に多いことから好石灰植物が多く含まれるのは間違いないが、生育地の土壌pHなどの情報は不足しており、もっと調査が必要だとしている。

情報が少ないとされる中国奥地のアツモリソウ属生育地についても、最近の論文から生育環境をうかがうことができる。四川省の *C. plectrochium* の自生地は、標高2,020mの溪谷の低木帯のギャップにあり、土壌pHが6.73~6.85とされている (Li et al. 2008)。また、雲南省北西部の *C. guttatum* の自生地は、標高3,490mの北東向き斜面にあって、低木に囲まれた草原状となってい

る (Bänziger et al. 2005)。この自生地の特徴は、毎年秋になるとヤク *Bos grunniens* が現れて植物を激しく採食すること、*C. flavum*、*C. tibeticum*、*C. yunnanense* が混生することである。Zhanga et al. (2007) によれば、雲南地方の *C. guttatum* は、開放的な場所から林内のような閉鎖的環境まで幅広く生育しており、光条件によって生理的な光合成特性を臨機応変に変えて対応しているという。直射光よりは45%遮光のときに光合成速度が最大になるとも述べられている。

北米の *C. fasciculatum* の自生地は、標高が460~3,100mとさまざまで、常緑針葉樹林の林床に多い (Lipow, Bernhardt and Vance 2002)。また、バージニア州西部の標高約800~1,000mにある *C. reginae* の2つの自生地はともに石灰岩地で、一方は常に湧水によって湿っている (土壌pHは6.2~6.8) のに対し、もう一方は乾いた混交林内 (土壌pHは5.8~6.4) にある (Kéry and Gregg 2004)。

ヨーロッパのカラフトアツモリソウ *C. calceolus* については、Kull (1999) の総説が参考になる。本種は主に、低木層や草本層が薄い落葉広葉樹林または針広混交林の林床に生えるが、まれに高標高域の開放地にも生える。岩屑斜面には少なく、石灰質の土壌によく生える。またロシアでは、カルシウム分を含んだ湧水地や湿った草原に生えるという。海洋性の気候よりもやや大陸的な気候を好むことから、冬季の凍結ストレスを回避できる林床や湧水地を好むことが考えられる。生育地の土壌特性は、

適湿で窒素分が少なく、CaやAlイオンに富み、pHは7.0以上であることが多い。光条件に関しては、ある程度の明るさを好み、相対照度で5~7%が最適であるという研究例がある。

生活形

すべて多年草で地下に根茎を持っている。

アツモリソウ（ホテイアツモリとレブンアツモリソウを含む）やカラフトアツモリソウなどでは、複数の地上茎を持つ株（clump）をしばしば形成する。カラフトアツモリソウでは、70本を超える地上茎を持つ株もあるという（Nicolé et al. 2005）。国内の図鑑類にはこれらの種の栄養繁殖に関する記述は見当たらないが、園芸書（栃の葉書房編1999）によると、アツモリソウの地下部はごく短い地下茎で連結された複数の越冬芽（新芽）と偽球茎（バルブ）、硬く短い根からなっている。また、Kull (1999) には、22年間にわたる地下茎の成長過程が図示されており、分岐によって栄養繁殖することが述べられている。したがってこの株は栄養繁殖の結果であるとみなせるが、遺伝的に異なるクローン（ジェネット）が集合しているケース（multiclone）もある。Brzosko et al. (2002) は、ポーランドのカラフトアツモリソウ(3集団)についてアロザイムを調べ、1株平均2.7~4.9本の地上茎（ラメット）を持ち、これらは平均2.1~2.7のクローンから構成されていることを明らかにしている。

一方、キバナアツモリソウやクマガイソウなどは、長い根茎を伸ばして栄養繁殖

を行なう。林床性のクマガイソウでは、ギャップのような生育適地を探すための移動・分散手段という面も大きいだろう。また、アツモリソウ（レブンアツモリソウとホテイアツモリを含む）が直立茎を持ち、葉を階段状に付けるのに対し、クマイガイソウやコアツモリソウでは2枚の葉を水平に広げる。後者は林床植物に一般的な受光体勢で、上方から到達する弱い光を受け取るようにしているものと解釈できる。なお、日本産アツモリソウ属の中でコアツモリソウの小ささは際立っている。

花のつき方と構造

外国産には一つの茎に複数の花をつける種もあるが、日本産の種ではすべて、花は茎頂に一つだけ付く。花はややうつむき加減につき、2枚の葉の下側に花梗が伸びるコアツモリソウではこの傾向が著しい。

各3枚ずつの外花被と内花被、蕊柱、子房からなり、左右相称型となるなど、ラン科一般に共通する特徴を持つ。にもかかわらず、袋状の大きな唇弁のおかげでアツモリソウ属の花には他のラン科植物と比べても特異な印象を受ける。

唇弁の上部には穴（入り口）がある。この唇弁には、訪花昆虫を視覚的に引き寄せるディスプレイ機能がある。花には蜜腺がない（無報酬花）にもかかわらず、訪花昆虫に蜜を期待させる効果があると思われる。必ずしもモデルになる植物（花）があるとは限らないので（ただし Sugiura et al. (2001) は、レブンアツモリソウの花はネムロシオガマの花に擬態しているとみなしている）、

狭義の擬態には当たらないが、花と昆虫が築き上げた「送粉生態系の常識」に依存した詐欺行為といえる。また、もう一つの重要な機能としては、訪花昆虫を入り口から内部へ誘い込み、出口を求める訪花昆虫の動きをコントロールしながら的確に送粉を行なわせるというものである。巧妙な蕊柱の形態や配置によって適切に機能するような仕掛けになっている。

唇弁の大きさは種によって異なるが、唇弁の大きさと入り口の口径は誘引したい訪花者の大きさに対応していると考えられる。ただし、種内変異も大きいようである。例えば、レブンアツモリソウの唇弁の幅は20.2~38.3mmと、同一集団内でも最小と最大で2倍近い差があり、この変異は植物体サイズに依存しているらしい (Sugiura et al. 2001)。

一般にラン科植物では、花粉は花粉塊として葯の中に蓄えられているが、アツモリソウ属では花粉塊を作らず粘液中に混じるようにして存在するという (里見1982)。

花の匂い

レブンアツモリソウでは、花によってはかすかな匂いがするという (Sugiura et al. 2001)。同じように、*C. tibeticum* でもかすかに果実の匂いがするとされる (Li et al. 2006)。*C. tibeticum* の匂いの成分はエチルアセテートで、訪花昆虫をだますのに有効ではないかと考えられている。また、*C. plectrochilum* についても芳香成分が調べられており、ケトン的一种が優占することが分かっている (Li et al. 2008)。

一方、コアツモリソウや *C. fasciculatum* (Seevers and Lang 2005) のように林床性の種の中には、キノコのような独特の臭いを出すものも知られている。

開花フェノロジー

生育環境が種によってかなり異なるにもかかわらず、道内ではすべての種が5~6月に開花する。世界的に見ても5~7月前半に開花する種が多い (Cribb 1997)。夕張山系の岨山での観察では、毎年、ホテイアツモリのほうがキバナノアツモリソウよりも1~2週間ほど早く咲く。海岸や亜高山帯の風衝草原ではこの時期、高茎草本の伸長初期~中期にあたり、植生高はまだそれほど高くはないので、開花中の花はよく目立つ。一方、落葉広葉樹林では林冠が閉塞して林床が暗くなる時期に当たるが、常緑針葉樹林では光環境の面では前後の季節と比べてそれほど大きな違いはない。

各論文によれば、レブンアツモリソウでは5月下旬~6月下旬 (Sugiura et al. 2001)、中国四川省 (標高2,020m) における *C. plectrochilum* では4月下旬~5月下旬 (Li et al. 2008) となっている。また、*C. fasciculatum* の場合、オレゴン州 (標高460m) では4月下旬~5月中旬、アイダホ州 (標高1,200~1,250m) では5月下旬~6月中旬、コロラド州 (標高3,000~3,100m) 6月中旬~7月中旬と場所によってかなり異なる (Lipow, Bernhardt and Vance 2002)。

また、レブンアツモリソウの花の寿命は平均10日以上あるというが (Sugiura et

al. 2001)、熱帯のラン科植物でみられるような、少ない送粉機会を補うための極端な花の長寿命化はないとみてよいだろう。また、大きな花ほど遅く咲き出し、遅くまで咲いている傾向があるというが、風衝地では強風で傷みやすいため、どの花も開花期間が短くなるという (Sugiura et al. 2001)。

自家和合性の有無と他殖性

レブンアツモリソウには自家和合性がある (Sugiura et al. 2001)。また、*C. tibeticum* (Li et al. 2006) やエストニアのカラフトアツモリソウ (Kull 1998) でも自家和合性があるとされている。アメリカ・コロラド州の *C. fasciculatum* では、人工自家受粉処理でも人工他家受粉処理の結果率 (82.4%) と同レベルの値 (78.0%) が得られている (Lipow, Bernhardt and Vance 2002)。*C. plectrochium* では人工他家受粉処理の結果率 (90%) に比べて若干劣るものの、人工自家受粉処理でも高い結果率 (80%) が得られている (Li et al. 2008)。

すべての種で交配システムが調べられているわけではないが、アツモリソウ属では一般的に自家和合性を有するようである。しかし、アツモリソウ属植物では柱頭と葯が位置的に離れており (雌雄離熟)、自殖を避ける仕組みが発達している。例外的に、エゾアツモリソウ *C. shanxiense* は自殖する仕組みを備えており (花粉が液体状で垂れて柱頭につく)、採集されている標本の花はすべて結実しているという (Cribb 1997)。

送粉者

花の形態から他のラン科植物同様、虫媒花であることは容易に想像されるが、これまで観察記録は非常に限られていた。この理由は、自生地が限られることにもよるが、訪花者に対して花蜜や花粉を提供しない無報酬花 (rewardless flower) であるため、通常の植物に比べて訪花頻度がきわめて少ないことによる。しかし近年、野外生態学者らによって精力的な調査が行なわれ、送粉者に関する新情報が続々と集まりつつあるので詳しく紹介したい。

国内では熊本大の杉浦直人准教授らのグループがこの分野をリードしている。長野県のアツモリソウ *C. macranthos* var. *speciosum* の自生地では、アツモリソウの花でハナアブやセセリチョウを含む訪花昆虫が観察され、このうちアカアシメハナバチ *Andrena ruficrus rabicrus* の雌とセイヨウミツバチ *Apis mellifera* の働きバチが花粉を運搬している様子が観察されている (Sugiura et al. 2002)。

一方、礼文島では、ニセハイイロマルハナバチ *Bombus pseudobaicalensis* の女王バチがレブンアツモリソウの送粉を行なっている様子が観察されている (Sugiura et al. 2001)。唇弁の中に入り込んでいるのが観察されたマルハナバチは3個体で、うち2頭が胸部背面に花粉のかたまりをつけていたという。レブンアツモリソウの生育地にはこのほかにエゾトラマルハナバチ・エゾヒメマルハナバチ・エゾオオマルハナバチもいて、これらも有効な送粉者である可能性が高いと考えられている。こう

した知見からは、近縁のホテイヤツモリも、唇弁の大きさなどからマルハナバチによる送粉が強く示唆される。

また最近になって、中国からアツモリソウ属の訪花昆虫の観察記録が次々と発表されている (Bänziger et al. 2005, Li et al. 2006, Bänziger et al. 2008, Li et al. 2008)。それらによると、中国南西部の *C. guttatum* では、数種のコハナバチ *Lasioglossum* が送粉している (Bänziger et al. 2005)。また、*C. yunnanense* はコハナバチの一種 *Lasioglossum zonulum euronotum* に、*C. flavum* はヒメハナバチ類 *Andrena* spp. によってそれぞれ送粉されている (Bänziger et al. 2008)。*C. yunnanense* の花は日本産のアツモリソウ *C. macranthos* var. *speciosum* に酷似する。前出の Sugiura et al. (2002) は、花粉の運搬こそ確認していないが、同属のツヤハラナガコハナバチ *L. laeviventre* やタカネコハナバチ *L. calceatum calceatum*、ニッポンコハナバチ *L. nipponense* がアツモリソウに訪花していることを報告しており、これらもアツモリソウの送粉を担っている可能性は高いと考えられる。

アツモリソウ *C. macranthos* に近縁と考えられる *C. tibeticum* は、*Bombus lepidus*、*B. lucorum*、*B. hypnorum* (日本産アカマルハナバチの亜種) などに送粉されている (Li et al. 2006)。*C. tibeticum* を訪花するマルハナバチには働きバチも含まれるが、送粉が成り立つのは女王バチが訪花したときだけだという。一

方、四川省の *C. plerctrochilum* でもマルハナバチ *B. hypnorum* の女王の訪花が観察されているが、送粉には貢献していないという (Li et al. 2008)。ただし、この論文に掲載されている「large bee」(本文中にトウヨウミツバチ *Apis cerana* とある) の写真は誤りで、ナミハナアブによく似たハナアブが写っている。

分布域の広いカラフトアツモリソウでは地域間で送粉者が多少異なり、スウェーデンではヒメハナバチ類 (*Andrena*) やコハナバチ類 (*Lasioglossum* と *Halictus*)、チェコスロバキアでは大型のヒメハナバチ類 (*A. tibialis* や *A. nigroaenea* など) がそれぞれ送粉しており、イングランドではヒメハナバチ類 (*A. scotica* や *A. haemorrhoea*) に加えて帰化昆虫であるセイヨウミツバチも送粉者になっているという (Kull 1999)。大型の甲虫やマルハナバチも訪花することがあるが、大きすぎて花を壊してしまい、送粉には役立っていないようである。

クマガイソウの送粉者については論文等による報告は見つからないが、マルハナバチが送粉する場面を図解で紹介している書籍がある (永野 1992)。唇弁などの大きさはレブンアツモリソウやホテイヤツモリに匹敵すること、比較的暗い林床で開花することを考えると、マルハナバチが主要な送粉者であると推察される。しかし、今後の詳細な報告が待たれる。

このように見てくると、アツモリソウ属ではコハナバチ類とヒメハナバチ類が一般的な送粉者であることがわかる。これらの小型ハナバチ類は著しく種分化し、個別に

見れば特異な生活史を持つものもあるが、グループ全体としては温帯以北において普遍的なものである(加藤1993)。一方、マルハナバチを積極的に利用するレブンアツモリソウなどはやや例外的なのだろう。海岸や亜高山の風衝草原、温帯の暗い林床などでは、強風や低温などで小型昆虫の飛翔行動が制約されやすく、大型で体温維持にすぐれたマルハナバチに有利な環境である(ハインリッチ1991)。このような環境に進出したアツモリソウ属植物が、送粉効率を高めるために花(特に唇弁)を大型させて、マルハナバチ媒花に進化してきたというシナリオも成り立つ。もっとも、小型ハナバチ類に比べるとマルハナバチは個体数が少ないので小型ハナバチ類が送粉するとされたアツモリソウ類でも今後マルハナバチが送粉する例が発見される可能性は残る。

林床性の種には例外的なものもある。Bänziger et al. (2005) に、引用ながらコアツモリソウ *C. debile* の訪花者に関する記述がある。それによると、本種の花にはマッシュルームに似た匂いがあるので、おそらくはキノコ食の小型双翅目昆虫が送粉者になっているだろうというのである。一方、*C. fasciculatum* も、独特な花の形や色、臭いがあることから以前はキノコ食の小型双翅目昆虫が送粉者になっているだろうと考えられていた。しかし実際のところは、寄生蜂(diapriid wasp)である *Cinetus* 属の一種に送粉されている(Seevers and Lang 2005)。*C. fasciculatum* の花に集まる双翅目昆虫はこの寄生蜂の宿主で、送粉には関与していなかった。寄生蜂によ

る送粉のメカニズムは分かっていないが、花が宿主を引き寄せ、その宿主を求めて集まってきた寄生蜂が送粉を行なうという複雑な仕組みがあることが示唆されている。両種には林床性のほかにも、小型種という共通項がある。コアツモリソウの送粉昆虫に関しても今後の調査が待たれるところである。

なお、同じアツモリソウ亜科(slipper orchid)に属する *Paphiopedilum* ではハナアブ(hoverflies)が主な送粉者になっている(Cribb 1997, Bänziger et al. 2005)。また、*Phragmipedium* ではハチ(bees)とハナアブ類 Syrphidae (hoverflies)が送粉するとされる(Dodson (1966)を引用した Bänziger et al. (2005)の孫引き)。*Paphiopedilum* や *Phragmipedium* は熱帯性の植物である。

結果率および種子生産

レブンアツモリソウでは、自然条件下における結果率(花のうち果実になったものの割合)が8.3%と低く、人為攪乱のある環境では1.2%とさらに下がる(Sugiura et al. 2001)。エストニアのカラフトアツモリソウ *C. calceolus* では、11年間にわたり3,500個もの花が調べられ、10.5%という結果率が得られている(Kull 1998)。低い結果率は送粉者の不足が要因であると考えられている。文献調査を行なった Neiland and Wilcock (1998)によると、*C. canadidum* (北米)の結果率は11.6%、*C. acaule* (北米)は2.8%となっている。このように見てくると、アツモリソウ属では概

して結果率が低いといえる。無報酬花であるため、訪花頻度が著しく少ないことを考えれば当然だが、大掛かりな「装置」(唇弁)を備えていながらこれほど結実の失敗が多いのは不可解ともいえる。ただし例外もあり、*C. plectrochilum* の結果率を二年間調べたところ、46%ないし39%と他のアツモリソウ属に比べて高いものであった (Li et al. 2008)。また、寄生蜂 (diapriid wasp) に送粉される *C. fasciculatum* でも18~69%という高い結果率が記録されている (Lipow, Bernhardt and Vance 2002)。

ラン科の種子は一般的に非常に微細で、果には膨大な数が含まれている。しかし Kull (1999) は、カラフトアツモリソウの種子は温帯性のランの中では最も大きく、蒴果当たりの種子数は5,940~16,700個としている。また、Nicolé, Brzosko and Till-Bollraud (2005) は5,540~23,470個としている。

交雑

人工交配による育種が示すように、自然界でも複数種が混生する場合には交雑が起こる。カラフトアツモリソウとアツモリソウの自然雑種 *C. × ventricosum* は北半球各地に分布する (Kull 1999, Jo et al. 2005)。中国西部では *C. tibeticum*、*C. flavum*、*C. smithii* の3種は同所的に生育しており、同時期に開花する。このうち *C. tibeticum* と *C. flavum* は送粉者を共有しないので交雑はしないが、*C. tibeticum* と *C. smithii* は送粉者を共有するので自然交雑するという (Li et al. 2006)。

アツモリソウ属の交雑は、開花時期や送粉者、生育空間の相違によって、生殖隔離が保たれている2種が、人為的な攪乱や自然災害などを契機として出会うことによって起こり、交雑個体は親種どうしの中間的な性質を示すことが多い (Cribb 1997)。ごく近縁種どうしで交雑が生じると、中間形質を作るので分類学的な混乱をもたらすことがある。Cribb (1997) には、自然雑種として4雑種が掲載されている。

種子繁殖によるリクルート

エストニアのカラフトアツモリソウ個体群では、結果率と実生の発生数に明瞭な相関がなく、定着適地の量が実生発生数の制約要因になっていると考えられている (Kull 1999)。蒴果当たりの種子数は約1万個にも及ぶが、このうち実生になることができるのは6個程度と推定されている。実生の定着適地としては、他の植物の被覆が少なく日当たりがよく、コケむした湿った場所であるという。これは、本種の実生が乾燥に弱いことと関係している。

カラフトアツモリソウでは種子が発芽してもしばらくはプロトコーム (後述) の状態で過ごし、地上に現れるまでに4年かかるといわれる (Nicolé et al. 2005)。そのため種子から開花するまでの期間は、カラフトアツモリソウでは少なくとも6~10年 (Kull 1999) あるいは8~10年 (Nicolé et al. 2005) 必要といわれる。レブンアツモリソウの人工栽培でも、種子から開花までに約7年を要するという報告がある (<http://www.naist.jp/japanese/shinc>

haku/news/2006news/20060915.htm)。野外では実生段階の不確実性が高く、種子から開花するまでの期間を明確にするのは容易ではないだろう。種子繁殖による個体群への加入量は、栄養繁殖による加入量のわずか200分の1ともいわれる(Kull 1998)。

菌根菌との共生関係

ラン科植物は普遍的に菌根菌と共生している。しかし、この共生関係はラン科植物の偏利性が強く、特に種子の発芽には菌の助けが不可欠な場合が多い。ラン科の種子は非常に微細で、胚が未分化なうえに胚乳を欠き、自力で発芽することができないからである。また、発芽後もプロトコームと呼ばれる地下茎の状態に菌根菌に依存した生活を送る。さらに、十分に成長し開花段階に到達した後も、しばしば1～数年に及ぶ長期休眠をすることがあり、このようなときにも菌根菌に依存した生活を送っていると考えられている。このようなことから、ラン科植物は腐生植物と同様に、菌従属栄養植物とされる。

一般的な植物と菌根菌との関係は拡散的な共生関係で、種特異性はあまり高くないとされるが、ラン科の各種はそれぞれ限られた菌根菌と結びついている。アツモリソウ属植物にはもっぱら *Tulasnellaceae* 科の菌類(例えば *Tulasnella* など)が共生する(Shefferson et al. 2008)。

休眠性

種子の長期休眠は多くの植物でよく知ら

れているが、それ以外の生育段階での長期休眠はこれまであまり注目されてこなかった。ラン科植物では、開花段階に達した個体でも1年以上の期間、一度も茎を伸ばすことなく地中で待機することができ、しかもこのような性質が他の分類群に比べて顕著である。こうした休眠を、種子休眠と区別する意味で成体休眠 (adult whole-plant dormancy) と呼ぶ。

種子休眠では代謝をほぼ完全に抑制できるのに対して、成体休眠は休眠中も呼吸消費を避けられないため、限られた条件でしか適応的ではない。ラン科では、呼吸消費量を菌根菌による栄養分の供与によって補っているのではないかと考えられている。Schefferson, Kull and Tali (2005) は、環境ストレス(動物による被食など)が引き金となって休眠が誘導され、個体の生存率を上げることに役立っていると考えている。

なお、休眠個体数の推定には、野生動物の個体数推定に用いられることの多い再捕獲法 (mark-recapture model) が応用されている。

種子にも休眠性があるようだが(Kull 1999, Nicolé et al. 2005)、詳しいことはよく分かっていないようである。

個体群動態

カラフトアツモリソウの個体群では、経年的な個体数変動が調べられている(Kull 1999, Nicolé et al. 2005)。Kull (1999) は、8つの個体群においてそれぞれ4～21年間カウント調査した結果を示しているが、いずれの個体群も緩やかな増加を示してい

る。また、Nicolé et al. (2005) は、11年間にわたる個体群調査のデータを用いて、推移行列を使った解析を行なっている。シミュレーションの結果、調べられた3つの個体群ではいずれも100年後の増加率が1に近似し、個体数が非常に安定的であることが示されている。これほど個体群が安定的であるのには理由があり、個体の寿命が長いことに加えて、先に述べた成熟個体の休眠が関与していることが示唆されている。ただし小規模な個体群は環境変動の影響に敏感なため、シードバンク（埋土種子集団）の寿命いかんでは消滅の可能性があると予想されている。シードバンクの実態についてはよく分かっていないらしい。

また、北米の *C. reginae* でも11年間に及ぶ個体群の長期観察が行なわれている (Kéry and Gregg 2004)。ここではオジロジカによる採食圧にさらされており、フェンスによってそれを排除した効果や気象現象の影響について検討している。それによれば、被食を止めても生存率は増加傾向を示さず、遅霜の日数や年間降水量も生存率に影響していなかった。ただし、前年の早春 (3~5月) の降水量が少ないと生存率が下がることが明らかになった。影響が現れるタイムラグに注意しつつ、気象条件が個体群動態に与える影響を調べるべきであるとしている。

寿命

Kull (1999) によれば、カラフトアツモリソウ個体群の多くの個体は30年以上経過したもので、中には100年以上の個体も含

まれるという。Nicolé et al. (2005) も、カラフトアツモリソウの平均寿命は110~350年に及ぶと推定している。

植食者

中国雲南省の山岳地にあるアツモリソウ類の生育地では、ヤク (野牛) による強い採食圧を受けているが、アツモリソウ類は比較的採食を免れているという (Bänziger et al. 2005)。これはアツモリソウ類が低木類の茂みの中に生育していることが多いため、茂みからはみ出した果実の部分だけはよく食べられている。

カラフトアツモリソウでは、鱗翅目幼虫による花被片の被食や、ヤチネズミ voles や家畜の羊による根茎の被食が知られている (Kull 1999)。

北米 (バージニア州西部) の *C. reginae* では、オジロジカに被食されて強い影響を受けている場所がある。数年にわたってシカの高い被食圧 (シュートレベルの被食率が65~95%) にさらされた結果、花数や茎数が激減したという報告があり、保全対策として金網フェンスが設置されている (Kéry and Gregg 2004, Gregg 2004)。しかし一方で、別の *C. reginae* の個体群では、狩猟によってシカが減少した結果、スギの更新や植生遷移が進み、光環境が悪化して著しく衰退した例もあるという (Cribb 1997)。

保全

アツモリソウ属の減少は世界中で問題となっている (Cribb 1997, Kull 1999,

Nicolé et al. 2005)。栽培熱による盗掘が主なものであるが、森林伐採や排水事業などによる生育地の破壊も拍車をかけている。これまでに紹介した研究の多くが自然保護区内で行なわれていることも、アツモリソウ類をめぐる状況の厳しさを暗示している。

このような状況からアツモリソウ類の多くは、各国のレッドデータブックや保護対象種に指定されている。冒頭でも述べたように、日本では種の保存法（絶滅のおそれのある野生動植物の種の保存に関する法律）で、チョウセンキバナアツモリソウ、ホテイアツモリ、レブンアツモリソウ、アツモリソウを指定している。また、ワシントン条約（絶滅のおそれがある野生生物の取り引きの規制）のリストにも大半の種が掲載されている。

生育地の保全はいかにあるべきだろうか。礼文島では度重なる大規模な盗掘を受けて、大規模に保護柵で生育地全体を囲うという手段がとられている。一方、夕張山系の嵯山では入山規制によって一般登山者の立ち入りが厳しく制限されている（佐藤2002）。また、いずれの場所でも、開花期を中心に監視員によるパトロールが行なわれている。保護柵の設置は盗掘を抑止するという点では効果的だが、それだけでは生育地保全として十分ではない可能性もある。Sugiura et al. (2001) は、人間の攪乱がレブンアツモリソウの結果率を低下させているのは間違いないと指摘する。鉄府の保護区は開花期に一般開放され、一日に最大1,500人も観光客が入場する。このような状況では送粉者のマルハナバチが花に近づけず、受

粉率が低下してしまうので、入場者数を制限すべきであると提言する。一般にマルハナバチの女王は警戒心が強いので、こうした指摘は強い説得力がある。礼文島ではレブンアツモリソウが大きな観光資源になっており、簡単には調整できない面もあるだろうが、繁殖の失敗は将来的に影響を及ぼし続けることが危惧される。

また、保全を目的とした研究も進められている。レブンアツモリソウについては平成8年から環境庁（当時）と農林水産省が、チョウセンキバナアツモリソウについては平成16年から環境省と農林水産省が、それぞれ保護増殖事業を開始し（http://www.env.go.jp/nature/yasei/hozonho/esp_a5.html）、国内の研究者らがこれに参画している。Sugiura et al. (2001) による送粉者の発見もこれらの成果であり、個体群動態や遺伝変異（河原・山下2007）についても明らかになりつつある。

Nicolé et al. (2005) は、カラフトアツモリソウの生育地にはラン科植物が豊富に生えていることに着目し、カラフトアツモリソウをアンブレラ種とみなして生育地を保全することを提唱している。同様の状況は日本においてもそのまま当てはまることであろう。

おわりに

アツモリソウ属について、最近の約10年間で送粉生態や個体群動態などが調べられ、保全上重要な知見が次々と積み上げられていることが分かる。また、野生生物としての興味深い像が浮かび上がりつつある。私

の情報収集や整理が不十分な項目もあるが、それらについては今後、新たに発表される論文の情報などと合わせて改めて整理したいと思う。特に、各国で実際に取り組みられている保全プログラムなどについても収集・整理が必要であると感じている。

謝辞

熊本大の杉浦直人氏には以前、ラン科植物の送粉生態やハナバチ類に関する貴重な文献類を多数ご提供いただきました。本論の執筆に当たってはこれらが大変参考になり、また執筆のきっかけの一つにもなりました。末筆ながらここに記して謝意を表したいと思います。

引用文献

- Bänziger, H., Sun, H. and Y. Luo (2005) Pollination of a slippery lady slipper orchid in south-west China: *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 148(3) 251-264.
- Bänziger, H., Sun, H. and Y. Luo (2008) Pollination of wild lady slipper orchids *Cypripedium yunnanense* and *C. flavum* (Orchidaceae) in south-west China: why are there no hybrids? *Botanical Journal of the Linnean Society* 156(1), 51-64.
- Brzosko, E. (2002) Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2002, 139, 67-77.
- ※abstractのみ
- Brzosko, E., Wroblewska, A. and M. Ratkiewicz (2002) Spatial genetic structure and clonal diversity of island populations of lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) from the Biebrza National Park (Northern Poland) *Molecular Ecology* 11, 2499-2509.
- Cribb, P. (1997) Slipper orchids of Borneo. 118pp. Natural History Publication, Kota Kinabalu.
- Cribb, P. (1997) The genus *Cypripedium*. Timber Press, Portland, OR.
- Gregg, K.B. (2004) Recovery of showy lady's slippers (*Cypripedium reginae* Walter) from moderate and severe herbivory by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Zimmerman) *Natural Areas Journal* 24, 232-241.
- ※abstractのみ
- ハインリッチB. (1991) (井上民二監訳) マルハナバチの経済学. 291pp. 文一総合出版.
- Jo, S., Ochiai, M., Furuta, K. and K. Yagi (2005) Genetic analyses of genus *Cypripedium* found in northern Japanese islands and related species endemic to northeast China. *園芸学雑誌*74(3): 234-241.
- 環境庁自然保護局野生生物課編 (2000) 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—8 植物 I (維管

- 束植物). 660pp. 自然環境研究センター.
 加藤 真 (1993) 送粉者の出現とハナバチの進化. 『花に引き寄せられる動物』 pp33-78. 平凡社.
- 河原孝行・山下直子 (2007) レブミアツモリソウの保全生物学. 研究レポート97, 1-6. 森林総合研究所北海道支所.
- Kéry, M. and K. B. Gregg (2004) Demographic analysis of dormancy and survival in the terrestrial orchid *Cypripedium reginae*. *Journal of Ecology*, 92, 686-695.
- Kull, T. (1998) Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 126 (1-2): 27-38. ※abstractのみ
- Kull, T. (1999) *Cypripedium calceolus* L. *Journal of Ecology* 87: 913-924.
- Li, P., Luo, Y. B., Bernhardt, P., Yang, X. Q. and Y. Kou (2006) Deceptive pollination of the Lady's Slipper *Cypripedium tibeticum* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 262: 53-63. ※abstractのみ
- Li, P., Luo, Y. B., Bernhardt, P., Kou, Y. and H. Perner (2008) Pollination of *Cypripedium plectrochilum* (Orchidaceae) by lasioglossum spp. (Halictidae): the roles of generalist attractants versus restrictive floral architecture. *Plant Biology* 10: 220-230.
- Lipow, S. R., Bernhardt, P. and N. Vance (2002) Comparative rates of pollination and fruit set in widely separated populations of a rare orchid (*Cypripedium fasciculatum*). *Int. J. Plant Sci.* 163(5):775-782.
- 永野 巖 (1992) クマガイソウ「フィールドウォッチング6 野原の野草ウォッチング」, pp92-95. 北隆館.
- Neiland, M. R. M. and Christopher C. Wilcock (1998) Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85(12): 1657-1671.
- Nicolé, F., Brzosko, E. and I. Till-Bollraud (2005) Populations viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence. *Journal of Ecology* 93, 716-726.
- 小田倉正国・深田孝彦 (1988) 野生蘭の栽培と増殖—入門種から一般種、栽培困難種までの育て方・ふやし方—. 池田書店.
- 大井次三郎 (1975) アツモリソウ属. 「日本植物誌」 pp399-401. 至文堂.
- リチャードB. プリマック・小堀洋美 (1997) 保全生物学のすすめ—生物多様性保全のためのニューサイエンス—. pp399. 文一総合出版.
- 里見信生 (1982) ラン科ORCHIDACEAE. 「日本の野生植物 I」 pp187-235. 平凡社.
- 佐藤 謙 (2002) 岨山の石灰岩植生 (II) 2000~2001年における現状. 北海学園大学学園論集111: 1-39.
- SeEVERS, J. and F. Lang (2005) CONSERVATION ASSESSMENT for

- Cypripedium fasciculatum* Kellogg ex S. Watson. 33pp. USDA Forest Service Region 6 and USDI Bureau of Land Management, Oregon and Washington.
- Shefferson, R. N., Kull, T., and K. Tali (2005) Adult whole-plant dormancy induced by stress in long-lived orchids. *Ecology*. 86: 3099-3104.
- Shefferson, R. N., Taylor, D. L., Weib., M., Garnica, S., McCormick, M. K. Adams, S., Gray, H. M. Kull, T., Tali K., Yukawa, T., Kawahara, T. Miyoshi, K. and Y. Lee (2005) The evolutionary history of mycorrhizal specificity among lady's slipper orchids. *Evolution*. 61(6): 1380-1390.
- 清水建美 (1982) アツモリソウ属 *Cypripedium* L. 「原色新日本高山植物(II)」 p116. 保育社, 大阪.
- Sugiura, N., Fujie, T., Inoue, K. and K. Kitamura (2001) Flowering phenology, pollination, and fruit set of *Cypripedium macranthos* var. *rebunense*, a threatened Lady's Slipper (Orchidaceae). *J. Plant Res.* 114:171-178.
- Sugiura, N., Inoue, K. and M. Goubara (2002) Notes on the pollination of *Cypripedium macranthos* var. *speciosum* and *Dactylorhiza aristata* (Orchidaceae). *Acta Phytotax. Geobot.* 53(1): 85-88.
- 杉浦直人 (2002) ランの花とハナバチとの不思議な絆. 「ハチとアリの自然史」 pp 213-228. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 杉浦直人 (2004) マルハナバチをあざむくランの花. 千葉県立中央博物館監修「あっ!ハチがいる!」 pp92-93. 晶文社出版.
- 高橋 諄 (2001) 門別町の植物. pp32. 門別町教育委員会, 北海道.
- 枅の葉書房編 (1999) 別冊山野草「アツモリソウ—全国のマニアが教える栽培攻略法—」. pp95. 枅の葉書房, 枅木県.
- 梅沢 俊 (2007) 新北海道の花. pp462. 北海道大学出版会, 札幌.
- 渡辺定元・佐藤 謙 (1971) 北海道・空知・嵯山の石灰岩地帯の植物相 (一). *北陸の植物*19: 7-15.
- Zhanga, S., Hu, H. Xua, K., Lia, Z. and Y. Yanga (2007) Flexible and reversible responses to different irradiance levels during photosynthetic acclimation of *Cypripedium guttatum*. *Journal of Plant Physiology* 164, 611-620. ※abstractのみ
- (さっぽろ自然調査館)