

## バイケイソウのクローン成長と有性繁殖様式

著者	谷 友和
著者別表示	Tani Tomokazu
雑誌名	植物地理・分類研究
巻	53
号	2
ページ	181-186
発行年	2005-12-30
URL	<a href="http://hdl.handle.net/2297/00049783">http://hdl.handle.net/2297/00049783</a>

## 谷 友和：バイケイソウのクローン成長と有性繁殖様式

〒060-0810 札幌市北区北 10 条西 5 丁目北海道大学地球環境科学研究科；現住所〒930-8555 富山市五福 3190 富山大学極東地域研究センター

### Tomokazu Tani : Characteristics of clonal growth and sexual reproduction in *Veratrum album* subsp. *oxysepalum*

Graduate School of Environmental Earth Science, Hokkaido University, Sapporo 060-0810, Japan ; Present address : Center for Far Eastern Studies, Toyama University, Toyama 930-8555, Japan

#### Abstract

To assess the characteristics of clonal growth and sexual reproduction in *Veratrum album* subsp. *oxysepalum*, shoot architecture was examined by excavating plants. Non-flowering plants had pseudo-stems composed of leaf sheaths, and the shoot showed a monopodial growth with forming annual branches on the rhizomes. In contrast, flowering plants constructed aerial stems containing flower buds, by which the monopodial growth of shoots was terminated. All flowering plants produced 1-3 axillary buds in the basal part of aerial stems, which started clonal growth as daughter ramets in the next year after flowering. By clonal growth, sympodial branchings were caused on rhizomes. Non-flowering plants also had an ability to produce clonal ramets by causing sympodial branchings on rhizomes or producing runners from rhizomes, although the ramet production rarely occurred. The rhizomes of flowering plants survived after flowering less than six years in this study nevertheless other organs had already been shed. Therefore, connections between the mother and the daughter ramets were formed on rhizomes during the survival period of mother rhizomes. The joints on rhizomes were sometimes retained until the flowering phase of daughter ramets, otherwise, joints seem to be lost before flowering of daughter ramets. This suggests that sexual reproduction occurs once or twice during the lifetime of a plant in this species.

**Key words** : clonal growth, monopodial growth, rhizome, sympodial branching, *Veratrum album*.

#### はじめに

バイケイソウ (*Veratrum album* L. subsp. *oxysepalum* (Turcz.) Hultén) は、山地の林下や湿った草原に生育するユリ科シュロソウ属の大型多年草で、日本の北海道・本州中部以北とサハリン、千島、カムチャッカ、朝鮮半島、中国東北部に分布し (佐竹 1982；北村他 1992；奥田 1997)、しばしば小群落を形成する (奥田 1997)。空間占有能力が高い植物は活発なクローン成長を行っていることが多いため (Silvertown and Lovett Doust 1993；Hutchings 1997)、バイケイソウにおいてもクローン成長が行われていることが示唆されるが、詳細は明らかではない。「クローン成長」という用語は、「栄養繁殖」とほぼ同義である。しかし、親個体 (ラメット) と同一の形質を持った個体 (ラメット) が生産されることに対して「繁殖」とは呼ぶべきでないという

見解から、「クローン成長」または「栄養成長」と呼ばれることも多い (cf. 西脇 2003)。クローン成長様式の解明には地下部シュートの形態観察が必要である。

バイケイソウはいくつかの文献において一回結実性多年草 (monocarpic perennial herb) であることが予測されているが (高橋 1990；水島 1995)、そのことに言及していない文献も多く (牧野 1961；佐竹 1982；北村他 1992；奥田 1997)、成長と有性繁殖様式の実態は明らかではない。一回結実性多年草とは、開花・結実が一回限りで植物全体が枯死する多年草のことである (清水・梅林 1995；清水 2001)。このような性質を「一回繁殖性」と呼ぶこともあるが、クローン成長 (栄養繁殖) を行わない、厳密な意味での「一回繁殖性」を示す種は非常に少ないと考えられる (Silvertown 1987；Silvertown

and Lovett Doust 1993)。バイケイソウはクローン成長を行うことが予想されるため、本稿では「一回結実性」を用いた。一回結実性多年草は日本ではセリ科の数種に見られ（北川 1982）、ユリ科のウバユリ・オオウバユリでも知られている（Kawano 1975；佐竹 1982）。一回結実性の判定は開花後のシュートの消長様式を調べることにより可能である。そこで、本研究はバイケイソウの地上部と地下部のシュート形態の観察から、クローン成長様式と有性繁殖様式を解明することを目的とする。

### 材料と方法

北海道立野幌森林公園内（43°2'N, 141°31'E）の林下に調査地を設定した。2004年4月24日、5月19日、6月14日に、調査地内に自生するバイケイソウを、さまざまなサイズが含まれるように合計28個体（34ラメット）を選び、ていねいに掘り取った。このうち8個体（8ラメット）が開花個体であった。掘り取った個体は水洗後、実体顕微鏡下で解剖・観察した。観察した28個体の特徴をAppendix 1にまとめた。本研究では、独立に存在できる最小の地上部・地下部器官を持つ形態上の単位をラメットと定義した（cf. Silvertown and Lovett Doust 1993）。複数のラメットが地下部で繋がっていた場合は、繋がったもの全体を個体と定義した。また、クローン成長によって生産された新株を子ラメット、それを生産した株を親ラメットと呼んだ（cf. 鈴木 2003）。

### 結果と考察

#### 地上部シュートの形態

非開花ラメットには地上茎が存在せず、莖葉基部の葉鞘（Fig. 1-ls）が集合して偽茎を形成していた。観察したすべての非開花ラメットにおいて、偽茎の基部中心に翌年に地上部シュートとなる頂芽の原基（Fig. 1-tb）が形成されていた。観察したラメットには側芽の原基は見られず、非開花段階では毎年、頂芽を発達させて単軸成長を行っていたと考えられた。一方、開花ラメットには地上茎（花茎）（Fig. 2 A, B-fs）が存在し、その周囲を葉鞘（Fig. 2 A-ls）が取り囲んでいた。頂芽が花芽に分化したため、開花年には単軸成長が終了することが予想された。すべての開花ラメットにおいて地上茎基部の葉腋部に側芽（Fig. 2 B-ab 1, 2, 3）が1~3個、120度の開度で形成されていた。側芽は内部に葉芽を有しており、翌年に子ラメットとして仮軸分枝を行うと考えられる。シュートの単軸成長が開花によって終了し、同時に仮軸分枝によってクローン成長を行う点は、一回結実性多年草であるウバユリ・オオウバユリと同様である（谷・高橋 1998；河野他 2004）。

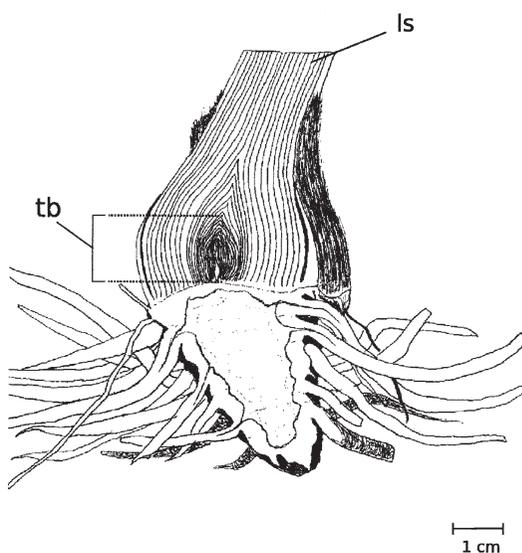


Fig. 1. A longitudinal section of basal part of above-ground organs and entire underground organs in a non-flowering plant. The observation was made on 14 June, 2004. ls, leaf sheath; tb, terminal bud for next year.

地上部シュートの基部には開花・非開花ラメット共に、普通葉とは異なる鞘状低出葉が存在し（Fig. 3-ca）、最も外側の低出葉の表面は繊維状であった（Fig. 3-fc）。同属種であるコバイケイソウでも繊維状の鞘状葉の存在が報告されている（清水・梅林 1995）。清水・梅林（1995）はコバイケイソウの地下部を示した図説において「越冬芽」を記載しているが、これは本研究において開花ラメットに見られた側芽（Fig. 2 B-ab 1, 2, 3）に相当するものと推察される。

#### 地下部シュートの形態とクローン成長様式

バイケイソウの根茎は直線状に斜上または横走し、毎年の成長により年枝（Fig. 3-ab）が形成された。直線状に伸長する根茎の形成様式にはシュートの単軸成長によるものと仮軸成長によるものが知られているが（熊沢 1979）、バイケイソウでは、非開花年の単軸成長により直線状の根茎が形成されたと考えられた。掘り取った28個体の根茎長は1.2~12.3 cmの範囲に及び、3~14年分の年枝が形成されていた（Appendix 1）。根茎の各年枝内には皺状の葉痕（Fig. 3-ls）が観察された。根は毎年、新たな根茎年枝から伸長し、当年~3年前に形成された根（Fig. 3-cr）は白色を帯びていたが、3~5年前に形成されて残存する根（Fig. 3-or）は黒味を帯びていた。それ以前に形成された根はすでに消失し、根

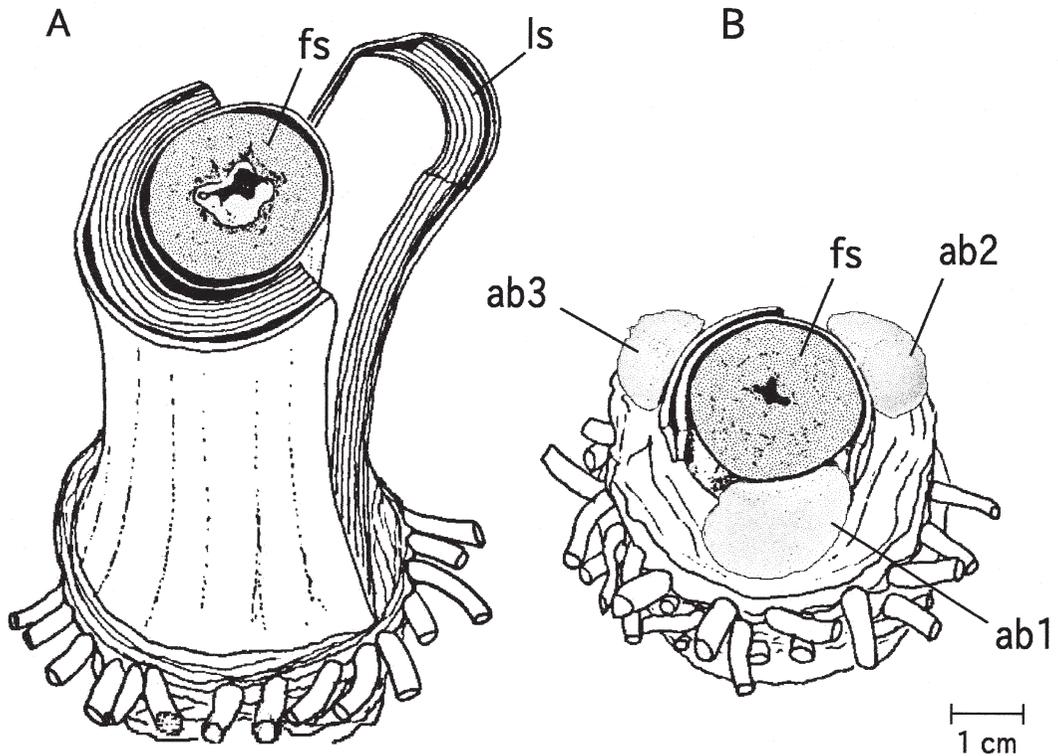


Fig. 2. Basal part of aboveground organs in flowering plants observed on 19 May, 2004. The tip parts of roots were cut. A, a part of leaf sheaths was peeled; B, All leaf sheaths were removed. ab 1-3, axillary bud; fs, flower stalk; ls, leaf sheath.

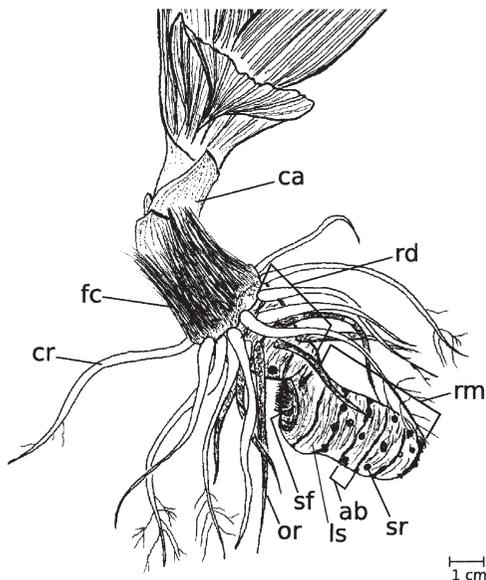


Fig. 3. Basal part of aboveground organs and entire underground organs in a non-flowering plant. The observation was made on 24 April, 2004. ab, annual branch of a rhizome; ca, cataphyll; cr, current-year root; fc, fibrous cataphyll; ls, leaf scar; or, old root; rd, rhizome of the daughter ramet; rm, rhizome of the mother ramet; sf, scar of a flower stalk; sr, scar of a root.

の接続痕 (Fig. 3-sr) が残っていた。根茎の先端部は腐蝕・脱落していた。

観察した 28 個体のうち、3 個体は根茎に二又の分枝 (Fig. 4-A) を、1 個体は三又の分枝 (Fig. 4-B) を生じていた。分枝した部分に花茎痕 (Fig. 4-sf) または、枯死した花茎基部 (Fig. 4-fs) が観察されたため、根茎分枝は開花年に形成された側芽 (子ラメット) が親ラメットに接続したままクローン成長を続けることによって形成されると考えられる。また、分枝数は開花ラメットに形成された側芽数を反映していると予想され、側芽が 1 個の場合は Fig. 3 のように花茎痕部で根茎が屈曲していた。根茎に分枝を持つすべての個体において、分枝元である親ラメットの根茎は断面が新鮮な乳白色を帯び、明らかに生存していた。根茎に分枝を持つ 5 個体では子ラメットの根茎に最大で 6 年枝が形成されていたことから、根茎は開花後 6 年程度生存することがあると考えられる。ゆえに、バイケイソウの生活様式は開花の翌年にラメットの全器官が枯死し、開花年に生産された子ラメット (娘鱗茎) が直ちに独立するウバユリ・オオウバユリ (Kawano 1975; 佐竹 1982) のものとは異なっていた。

今回の観察では、根茎分枝を持ちながら分枝部分

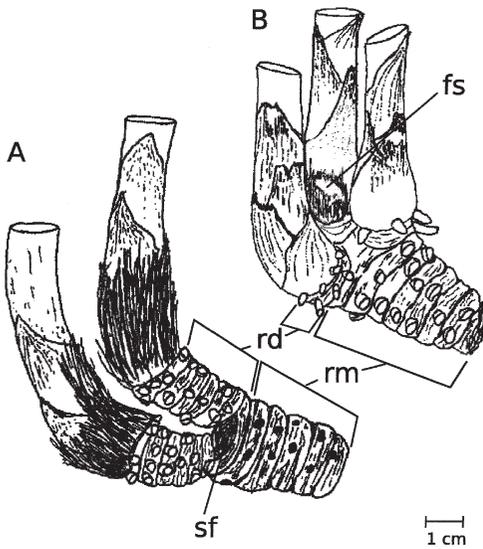


Fig. 4. Plants having rhizome branching. All roots were removed. A, a plant showing sympodial branching with two lateral branches observed on 24 April, 2004; B, a plant with three lateral branches observed on 19 May, 2004. Roots of the mother ramet were alive in this plant, fs, short stump of the shed flower stalk; rd, rhizome of the daughter ramet; rm, rhizome of the mother ramet; sf, scar of a flower stalk.

に花茎痕を持たない個体が 1 個体確認された (Fig. 5 A-dr)。これは非開花段階においてクローン成長が行われることを示している。しかし、非開花段階における側芽の形成・発達過程は不明であった。また、他の 1 個体では、葉芽 (Fig. 5 B-lb 1, 2) を有する走出枝 (Fig. 5 B-dr) により子ラメットが形成されていた。この走出枝は二分分枝し、一方の葉芽 (Fig. 5 B-lb 2) は分化が不十分であった。この個体も花茎痕がなく、非開花段階においてクローン成長が行われたと考えられる。非開花段階における子ラメットの生産はこれら 2 個体以外には見られず、少なくとも本調査地においては、パイケイソウのクローン成長は主に開花段階で行われていると考えられる。

#### 有性繁殖様式

根茎に分枝を持つ 10 個体中、2 個体は調査年に開花段階に達していた。これらの個体は、親ラメットの根茎が生存する間に、それに接続して成長を続ける子ラメットが開花に至るため、生存中に 2 度の開花を経験したことになる。そのため、パイケイソウは一回結実性草本の定義 (清水・梅林 1995; 清水 2001) に当てはまらないと考えられる。これ

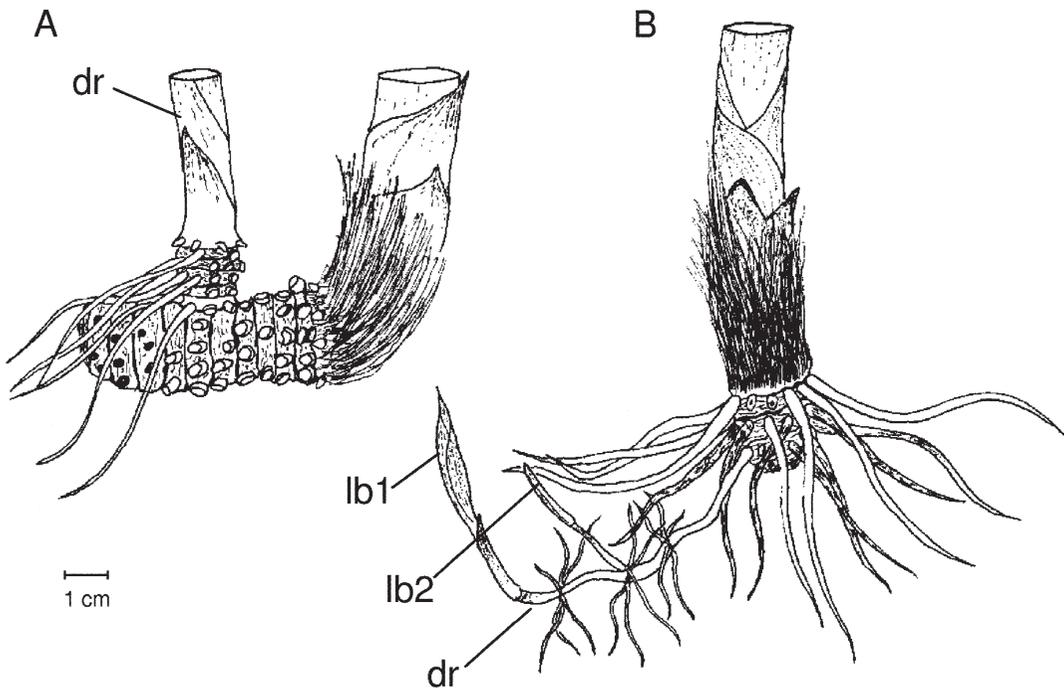


Fig. 5. Clonal growth in non-flowering plants. A, clonal growth with forming a rhizome branching observed on 19 May, 2004; B, clonal growth with forming a runner observed on 24 April, 2004. dr, daughter ramet; lb 1, 2, leaf bud (lb 2 is undeveloped).

ら2個体は、共に子ラメットの根茎に6年枝が形成されており、バイケイソウはクローン成長によって6年程度で開花段階に達すると推察された。今回の観察では根茎に2つ以上の花茎痕は観察されず、1ラメットの生存中の有性繁殖の回数は最大でも2回であると考えられる。

一方で、観察年に開花段階であった6個体を含む、多くの個体の地下部には親ラメットの根茎が残存しておらず、これらの個体は種子から直接に発達したラメットであるか、クローン成長で産出された後、親ラメットの根茎が早期に消失したラメットであると考えられる。本調査地では、20 m<sup>2</sup>の区画内に計137個体のバイケイソウが出現したが、そのうち葉数が2枚以下の実生個体数は3個体のみであった(谷 未発表)。このことから本調査地において有性繁殖による新規加入は少なく、多くはクローン成長に由来する個体であると考えられる。親ラメットと子ラメットの根茎における接続が、子ラメットの開花前に消失する場合、親ラメットが属する個体の生存中の開花回数は1回となる。バイケイソウの個体当たりの有性繁殖回数は、開花後に親ラメットの根茎が消失する時期によって1回または2回になると推察される。

#### 謝辞

本研究を行うにあたり、工藤 岳氏に御支援を頂いた。石井 博、石橋史朗、長谷川成明、平林結実、堀端 聡の各氏には、野外調査に御協力を頂いた。また、本稿をまとめるにあたり、久米 篤、和田直也氏に御助言を頂いた。

#### 引用文献

- Hutchings, M. J. 1997. Resource allocation patterns in clonal herbs and their consequences for growth. Bazzaz F. A. and Grace, J. (eds.). Plant resource allocation, pp. 161-189. Academic press, San Diego.
- Kawano, S. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants II. The concept of life history strategy in plants. J. Coll. Lib. Arts, Toyama Univ., Japan (Nat. Sci.) 8 : 51-86.
- 河野昭一・大原 雅・増田準三. 2004. ウバユリ(ユリ科). 河野昭一(監). 植物生活史図鑑I春の植物1, pp. 49-56. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 北川政夫. 1982. セリ科. 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II 離弁花類, pp. 276-290, pls. 250-272. 平凡社, 東京.
- 北村四郎・村田 源・小山鐵夫. 1992. バイケイソウ. 原色日本植物図鑑草本編III 単子葉類改訂版, p. 149, pl. 41. 保育社, 大阪.
- 熊沢正夫. 1979. 地中茎の異形. 植物器官学, pp.144-156. 裳華房, 東京.
- 牧野富太郎. 1961. ばいけいそう. 牧野新日本植物図鑑, p. 831. 北隆館, 東京.
- 水島未記. 1995. 野幌森林公園におけるバイケイソウ *Veratrum album* subsp. *oxysepalum* の訪花昆虫と受粉について. 北海道開拓記念館研究紀要 23 : 93-99.
- 西脇亜也. 2003. ジェネットとラメット. 巖佐 庸・松本忠夫・菊沢喜八郎(編). 生態学事典, pp. 197-198. 共立出版, 東京.
- 奥田重俊. 1997. バイケイソウ. 奥田重俊(編). 日本野生植物館, p. 503. 小学館, 東京.
- 佐竹義輔. 1982. ユリ科. 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I 単子葉類, pp. 21-51, pls. 11-48. 平凡社, 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.
- 清水建美. 2001. 図説植物用語事典. 323 pp. 八坂書房, 東京.
- Silvertown, J. W. 1987. The demography of some plant populations. Silvertown, J.W. (ed.). Introduction to plant population ecology, second edition, pp. 77-107. Longman Scientific and Technical, Harlow.
- Silvertown, J. W. and Lovett Doust, J. 1993. Introduction to plant population biology. 210 pp. Blackwell Science, Oxford.
- 鈴木準一郎. 2003. クローナル植物. 巖佐 庸・松本忠夫・菊沢喜八郎(編). 生態学事典, p. 130. 共立出版, 東京.
- 高橋秀男. 1990. バイケイソウ. 高橋秀男(監). 野草大図鑑, p. 459. 北隆館, 東京.
- 谷 友和・高橋英樹. 1998. オオウバユリの鱗茎とシュートの構造. 植物地理・分類研究 46 : 109-112.

(Received March 8, 2005; accepted November 22, 2005)

Appendix 1. Number of leaves, characteristics of rhizomes, and production of clonal ramets in 28 plants excavated in 2004

No.	No. of leaves	Oldest age of annual branches in rhizome	Rhizome length <sup>†</sup> (cm)	No. of clonal ramets developed on mother rhizomes	Date
1	7	5	3.5	1	24 April
2	12	11	7.4	1	24 April
3	5	3	1.7	—	24 April
4	10	4	1.6	1**	24 April
5	17	12	10.5	—	24 April
6	10	6	4.2	2	24 April
7	10	6	5.3	2	24 April
8	17	12	12.3	1	24 April
9	15	14	10.1	1	24 April
10	15	12	9.0	—	24 April
11	14	12	9.3	—	24 April
12*	20	6	7.2	—	19 May
13*	19	5	6.7	—	19 May
14*	22	5	7.4	—	19 May
15*	24	6	9.0	—	19 May
16	11	11	7.1	2	19 May
17	13	10	7.7	1***	19 May
18	11	7	4.7	3	19 May
19	12	8	8.3	—	19 May
20	10	7	6.2	—	19 May
21	12	7	2.3	—	14 June
22	7	4	1.2	—	14 June
23	11	5	1.8	—	14 June
24	9	4	1.6	—	14 June
25*	23	5	9.0	—	14 June
26*	21	9	7.4	—	14 June
27*	26	10	9.1	1	14 June
28*	19	8	8.5	1	14 June

<sup>†</sup> For plants with two or three lateral branches, longest lengths in rhizome are measured.

\*Flowering plant.

\*\*Clonal growth occurred in a non-flowering plant with forming a runner.

\*\*\*Clonal growth occurred in a non-flowering plant with forming a rhizome branching.