

クロヒナスゲ *Carex gifuensis* Franch. (Cyperaceae) におけるクローンの構造と季節変化

| | |
|-------|---|
| 著者 | 林 敏志, 小林 幹夫 |
| 著者別表示 | Hayashi Satoshi, Kobayashi Mikio |
| 雑誌名 | 植物地理・分類研究 |
| 巻 | 47 |
| 号 | 1 |
| ページ | 31-37 |
| 発行年 | 1999-08-31 |
| URL | http://doi.org/10.24517/00055247 |

林 敏志¹・小林幹夫²：クロヒナスゲ *Carex gifuensis* Franch. (Cyperaceae) におけるクローンの構造と季節変化

¹〒289-1721 千葉県匝瑳郡光町谷中 2986-12; ²〒321-8505 宇都宮市峰町 350 宇都宮大学農学部森林科学科

Satoshi Hayashi¹ and Mikio Kobayashi²: Clone structure and phenology of *Carex gifuensis* Franch. (Cyperaceae)

¹Yanaka 2986-12, Hikari-machi, Sosa 289-1721, Japan; ²Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, 350 Mine, Utsunomiya 321-8505, Japan

Abstract

Carex gifuensis had a strong tendency of vegetative reproduction by rhizomatous stolon to form a dense thicket. Clonal arrangement and dry matter allocation of this species were comparatively investigated among three locations: mixed *Fagus crenata*-*Cryptomeria japonica* forest on rocky steep slope at Togawa, the silvicultural *Cryptomeria* forest on thick humus gentle slope at Shimotsuke-osawa in Tochigi Prefecture and mixed *Quercus serrata*-*Cryptomeria japonica* forest on the bank of Kataji River in Gifu Prefecture. Clones were most densely aggregated in Togawa with shortest rhizomatous stolon and highest root production. The largest clone composed of 34 ramets connected by 31 rhizomatous stolons with 105.6cm of total length was found in Shimotsuke-osawa. Maximum leaf production was found at the end of September and new leaf production begun at November. Inflorescences were allocated at 0.36% at the end of April, whereas new inflorescences emerged at November in Togawa.

Key words: *Carex gifuensis*, clone structure, dry matter allocation, phenology, vegetative reproduction.

はじめに

Akiyama (1951) は極東アジア地域に分布するスゲ属植物の 63% にあたる 219 種 (変種, 品種を含む) が固有であり, さらにその 45% にあたる 98 種が日本列島固有種で, その 78% が本州に集中することを報告している。日本列島におけるスゲ属植物のこのような固有性の高さがもたらされた要因として, 生息環境の多様性ととも, 朝鮮半島, 南樺太, 千島列島, 南西諸島, 東シナ海域などを經由した他の地域との種の交流と比較的新しい地質時代における種分化の可能性を推定した。他方, 堀田 (1974) は日本の高山植物の中で周極要素と呼ばれるものの代表例の一つとしてタカネヤガミスゲ *Carex lachenalii* Schkuhr を挙げ, 第三紀周北極植物群や隔離分布種の例としてのスゲ属の分布要因や起原を考察すると同時に, スゲ属が, アザミ属, タンポポ属, ギボウシ属, ササ属などとともに日本

列島で多様に種を分化している群として, その適応と分化の実態を解明することの重要性を指摘した。

クロヒナスゲ *Carex gifuensis* Franch. は日本列島固有種で (Akiyama 1951), 岐阜, 三重及び栃木県に隔離分布し, 全国的には稀な植物であるが, 栃木県下の主として鹿沼, 今市, 日光地方の自然林やスギ・ヒノキなどの造林地の林床には極く普通にマット状の群落を作って出現する。しかし, クロヒナスゲの生活史の実態はこれまで十分に調べられてこなかった。秋山 (1955) により, 「根茎を多岐する」と記され, 栄養繁殖様式を持つ可能性が示唆された一方で, 吉川 (1958) によって, 詳細な描画とともに, 「根茎は木質で稍長く, 密に叢生し, 又は多岐して緩く叢生, 大株をなし匍枝を欠く。」と記述された。また, 『原色日本植物図鑑Ⅲ』(北村他 1964) には「そう生し地下茎は少し伸びる。」と記載されているが, 図には描かれていない。さらに,

『新日本植物誌』(大井 1983)には「根茎はやや短く、叢生して木質となり、匍枝がない。」と記載されている。そこで、本研究では、クロヒナスゲのクローンの観察及び乾物器官分配比を計測することによって、その生活史の一端を明らかにすることを試みた。

調査地と方法

(1) 調査地

栃木県及び岐阜県における調査地の位置を Fig.1 に、調査地におけるクロヒナスゲの生育状況を Fig.2 に示した。栃木県今市市砥川(以下砥川)は標高 498m、母岩のチャートや流紋岩が所々に露出し、かなり急峻な斜面(斜度 30° 、方位 $N 40^\circ E$)のため、腐植層の堆積が悪い。クロヒナスゲは比較的腐植層の堆積の良い場所を中心に生えているが、他方で岩の上に直接根を張り、マット群落を形成している(Fig.2 A)。植生はブナスズダケ群落に隣接したスギ造林地である。今市市下野大沢町(以下大沢)は標高 287m、緩やかな斜面(斜度 12° 、方

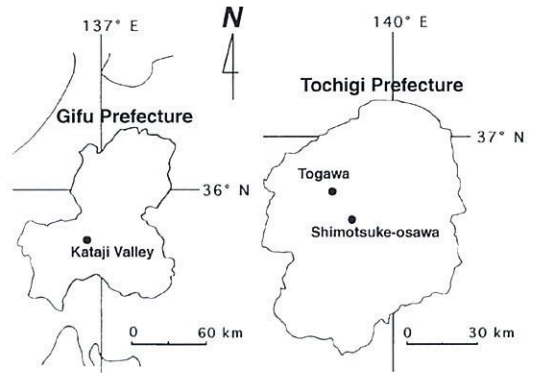


Fig. 1. Map showing study sites in Gifu and Tochigi Prefectures, Japan.

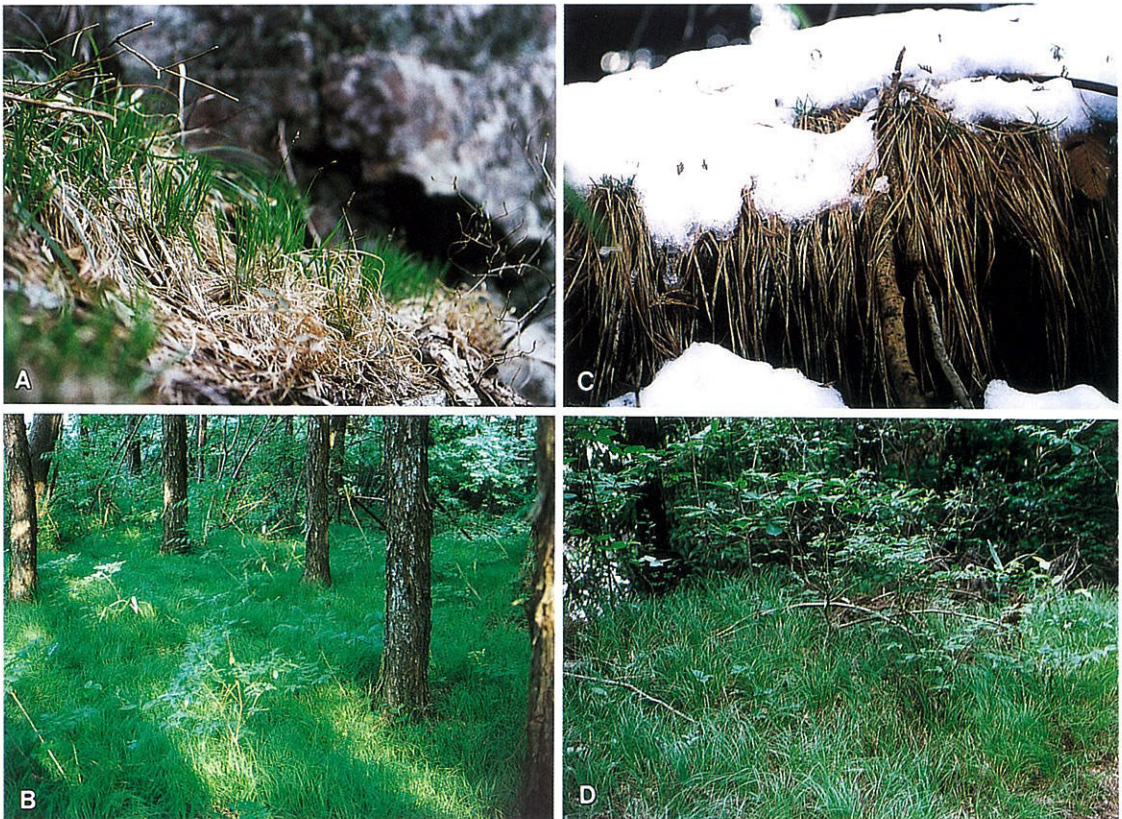


Fig. 2. Field photographs of local populations of *Carex gifuensis* at Togawa, Apr. 21, 1996 growing on rock (A) ; at Shimotsuke-osawa, May 25, 1996 on *Cryptomeria* silvicultural stand (B) ; at Shimotsuke-osawa, Jan. 6, 1997 underneath snow-cover with emerging new leaves from ramet base (C) ; at Kataji River side, Jun. 2, 1996 (D).

位 N 25° W) で腐植層の堆積も良い。そのため、クロヒナスゲは斜面全体を被覆するように生えている (Fig.2 B)。

岐阜県片知渓谷 (以下片知) は岐阜県美濃市の北北西約 10km に位置し、長良川の支流の一つである片知川畔で、標高 480 m、斜面は幾分急である (斜度 18°, 方位 S 20° E)。砥川の調査地と比較して土壌の堆積は良く、平坦な場所を中心としてパッチ状にクロヒナスゲの群落が見られる (Fig.2 D)。植生はモミーシキミ群集コナラ二次林スギ造林地である (後藤 1992)。

(2) 材料と方法

クローンの観察と試料の採取は、砥川、大沢では 1996 年 4 月から 12 月にかけて 2 ヶ月に 1 度の割合でそれぞれ合計 5 回及び 6 回、片知では 1996 年 6 月 2 日に 1 回実施した。調査に用いた個体の証拠標本は宇都宮大学農学部森林科学科の標本庫に保管した。クロヒナスゲの株を 40x40cm の大きさでマット状に採集し、各クローンの匍匐枝、ラメット、葉、根、花序を模式図化して配置を正確にスケッチした。その後、それぞれの器官に分け、乾燥器で 85°C、48 時間乾燥し、重量を計測した。各器官と全体の乾燥重量の比を器官分配比とした。

結果と考察

(1) クローンの構造

ラメットは地下茎あるいはイチゴに顕著に見られるような匍匐枝 (ストロン) によって親植物から発生した根・茎・葉もしくは枝を持った一つのまとまりであり、親植物と切り離されると独立の生活を営む能力を持つクローン生長の単位と見なされる (Harper 1977)。したがって、一つの親植物は匍匐枝を出しながら次々とラメットを発生させて大きなクローンを形成する。このようなクローン生長は、多年生草本にとりわけ顕著に発達認められる栄養繁殖の 1 形態と見なすことができる (河野 1984 a)。栄養繁殖を行う雑草や林床植物の生活史や進化について数多くの研究が報告されているが (河野 1984 a, b)、林床を基本的な生活の場とし、日本列島で多様な種を分化しているスゲ属の生活史や種生物学的観点からの研究は多くはない。本研究では、クロヒナスゲにおけるクローンの構造を観察調査するにあたり、スゲ属植物の稈や根茎の構造に関する益村 (1993) の解説を参考とした。すなわち、スゲ属の茎には、先端に花序を持ち花茎を成す稈、花後に新たなシュートを伸ばし、やがて倒れて地上匍匐枝となる稈 (例: ヤガミスゲ)、及び、しばしば長く伸びて地下匍匐枝を形成する根茎 (例: シラスゲ)、

の 3 種類がある。以下の結果に示すように、クロヒナスゲのクローン形成において、その基本的単位となるラメットを繋ぐ器官は、その断面形状が鈍三稜形をなすことなどから、地上匍匐枝に匹敵するものとみなされる。吉川 (1958) がクロヒナスゲの記述にあたって「匍匐枝を欠く」と表現したのは、この観点から地下匍匐枝を欠くことを指したものと判断される。



Fig. 3. Sketch of a part of a clone of *Carex gifuensis* from Kataji River side (Jun. 2, 1996; Hayashi 277).

Fig.3 に片知のクローンの一部のスケッチを示した。親株から伸びた地上匍匐枝は、地表面に沿ってアーチ状に伸び、ラメットを形成する。地上匍匐枝の断面は鈍三稜形をなし、長さは 3-5cm で、時に 10cm を超す場合もある。1 つのラメットから複数の地上匍匐枝を伸ばすこともある。ラメットは稈、花茎、根から成る。稈は 2-5cm で斜上し、鞘は濃赤色で先端から柔らかな葉を展開する。葉の幅は 1.5-2mm で長さは夏季には 20-30cm となり、表面に細かい毛を持つ。葉は枯れても脱落しないまま次の新葉を展開する。稈はさらに伸びて、その先端が節状に膨らむものもある。花茎は主にクローンの最先端の株 (ラメット) から抽出し、長さ 10-20cm で先に 2-3 個の小穂をつける。頂小穂は雄性、狭披針形で濃赤色、長さ 1cm 程度である。側小穂は 1-2 個つき、雌性、楕円形で長さ 2-3mm 程度であ

る。クローンの先端から 3 番目程度までのラメットには生葉をつけ、それより根元の方では根と枯れ葉のみとなり、中心付近では節の跡が残るのみとなる。このような基本的な構造は砥川、大沢、片知に共通したものであったが、Fig.2 C に示すように、11 月段階から 12 月-1 月の積雪下においても、新葉が展開しているのが砥川・大沢両調査地で観察された。また、砥川ではこの時期に稈がほとんど伸びていないいくつかの花序が観察された (Fig.4)。



Fig. 4. Newly emerging inflorescences of *Carex gifuensis* on Dec.8,1996 in Togawa.

(2) クローンの配置と比較

各調査地のクロヒナスゲの群落の 40x40cm あたりにおけるクローンの配置を模式化した図を Fig.5 に示した。片知の試料は 6 月 2 日に得られたものであるが、砥川と大沢において、4 月から 12 月にかけてクローンの基本的な構造に大きな変化がない

ことを確認のうえ、花序の発生に差を認めた 12 月 8 日時点の試料を参照した。図中、実線は地上匍匐枝、波線は根を表す。また、ラメットは丸印で示したが、3 枚以上の生葉を持つものを黒丸、2 枚以下のものを白丸で表し、丸の大きさは任意でサイズの差には特別な意味は無い。花序を持つラメットには矢印を付けた。3 調査地中、最大のクローンは大沢で観察された 34 ラメットから成り、31 本の地上匍匐枝によって結ばれた全長 105.6cm におよぶものであった。この図に示されるように、クロヒナスゲはいずれの調査地においても、必ず大小のクローンを形成して生息することが明らかとなった。図から直観的に判断されることは、クローンの分布の仕方と各ラメットを繋ぐ地上匍匐枝の長さには差があることであった。すなわち、砥川の各クローン中の地上匍匐枝の長さが短く、ラメットが互いに凝集して配置するのに対して、大沢では地上匍匐枝が均一に長く、ラメットがほぼ等間隔で緩く配置することであった。また、片知のクローン数が砥川、大沢に比べはるかに多く、地上匍匐枝の長いものが目立った。2 枚以下の葉をつけたラメットの比率は砥川、大沢、片知でそれぞれ 57%、62% 及び 84% であった。片知が特に高いのは、採集時期が早く、若いラメットが多かったためと判断される。

次に、Table 1 にクローン数、ラメット数、及び各ラメット間の地上匍匐枝の長さの計測値の比較一覧を示し、各調査地間のクローンの大きさと地上匍匐枝の長さの平均値の差の有意性について一元配置法による分散分析の結果を表示した。砥川、大沢、片知のそれぞれにおけるクローン数は 18、8 及び 24 個で、それぞれ 204、117 及び 265 株のラメットから成っていた。各ラメットを繋ぐ地上匍匐枝の長さの平均は 1.9、3.3 及び 3.2cm で、各調査地間の差は危険 0.5% で有意であった。長さの最大、最小と標本標準偏差値 (Sx) を比較すると、砥川が最

Table 1. Comparison of clone structure of *Carex gifuensis* population among three sites as shown in Fig. 5

| Study site (date) | Clone length (cm) | | | | | | Ramet no. | Rhizomatous stolon length (cm) | | | | | | Inflorescence no. |
|-------------------------|-------------------|------|-------|------|------|-------|--------------|--------------------------------|-------|------|------|------|-------|----------------------|
| | no. | mean | max. | min. | Sx | total | | no. | mean* | max. | min. | Sx | total | |
| Togawa (Dec.8,1996) | 18 | 19.3 | 53.7 | 4.3 | 15.5 | 347.2 | 204 | 185 | 1.9 | 7.1 | 0.4 | 1.12 | 347.2 | 19 |
| Osawa (Dec.8,1996) | 8 | 42.7 | 105.6 | 11.2 | 37.0 | 341.2 | 117 | 105 | 3.3 | 7.0 | 1.0 | 1.39 | 346.5 | 0 |
| Kataji (Jun. 2,1996) | 24 | 33.1 | 83.7 | 2.1 | 24.2 | 794.1 | 265 | 236 | 3.2 | 13.4 | 0.7 | 2.08 | 752.8 | 4 |

*Significant at $p < 0.005$, $F(2, 523) = 39 > 5.3$.

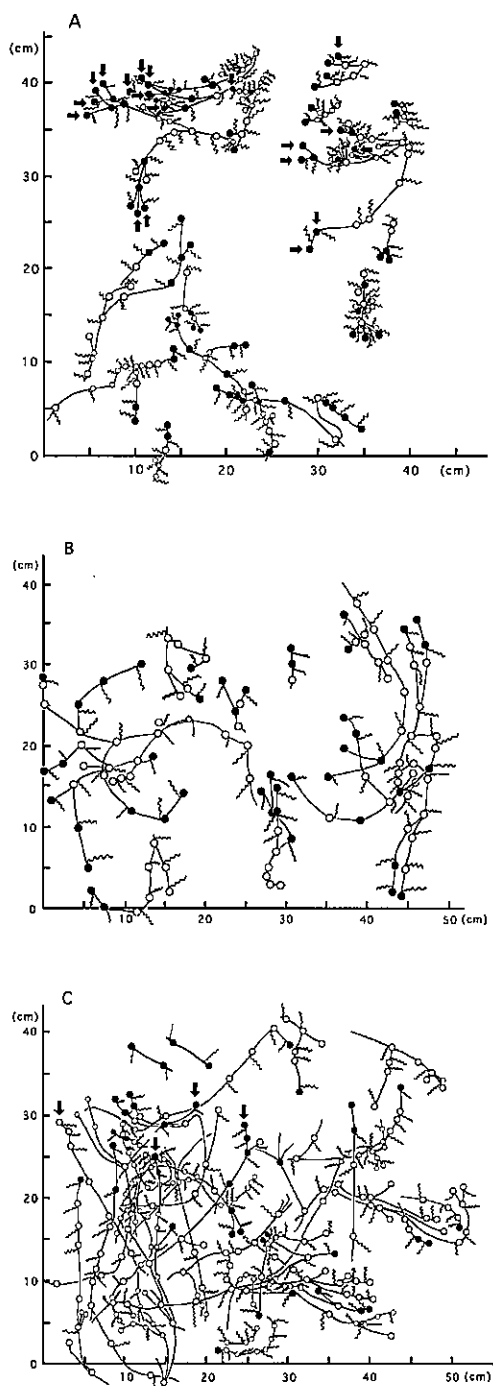


Fig. 5. Clonal arrangement of *Carex gifuensis* at Togawa, Dec. 8, 1996 (A) ; at Shimotsuke-osawa, Dec. 8, 1996 (B) ; and at Kataji River side, Jun. 2, 1996 (C). Closed circle: ramet with more than three leaves; open circle: ramet with less than two leaves; bold line: rhizomatous stolon; wave line: root; arrow: inflorescence. The size of circle is arbitrary and no meanings.

も短いところでよくまとまり、大沢では長さの上限は砥川とほぼ同じで、平均の1.7倍の範囲でまとまるのに対して、片知が最もバラツキが大きく、最大13.4cmに達するものもあった。砥川と大沢における各地上匍匐枝の長さには有意な差が認められるにもかかわらず、それぞれの総計が347.2cmと346.5cmとなり、ほとんど差が無いのは、砥川では地上匍匐枝の長さが短いのにに対して、数が多く、ラメット数も多いことに因っている。これらの結果はFig.5から直観的に得られた判断を裏付けている。また、各ラメット間の地上匍匐枝の長さを積算した各クローン当たりの全長の平均には有意差が認められなかった。これは、Fig.5のところどころに2-3株のラメットのみからなる小さなクローンが分散して示されるように、採集の過程で断片化したクローンを含むためと判断される。また、全クローンの総延長はそれぞれ347.2、341.2及び794.1cmであった。若い新葉に包まれるように発生し、ほとんど稈が伸びていない状態の花序が砥川で19本観察されたのに対して、大沢では全く見られなかった。

(3) 乾物器官分配比に見る季節変化

Fig.6に砥川及び大沢における乾物器官分配比の変化を示した。図中の略号は花序(FI)、生葉(L)、枯葉(Ld)、地上匍匐枝(Rh)、及び根(Ro)を示す。片知の6月2日に1度採集して得たデータを、比較のためにそれぞれの図中に挿入して示した。

花序への分配比は砥川の5月25日、大沢の4月29日にはいずれも0.36%、片知の6月2日では0.08%であった。砥川、大沢ともに9月段階で花序はラメットから脱落して消滅した。砥川では稈の伸びていない花序が11月上旬から観察され、12月8日には0.36%が計測されたのに対して、大沢では皆無であった。4月下旬には両地点ともに同率の分配比が観測されたことから、2地点における個体群の花の季節消長の相違が示唆された。

生葉への分配比は砥川、大沢ともそれぞれ9月24日時点で51.4%及び45.8%と最大に達した後、砥川において9月下旬にむけ、より急激に減少した。枯葉の比率が最大に達するのは砥川では11月3日、大沢では12月8日であった。このことは、砥川では9月下旬から11月初旬にかけて、その年に伸びた葉がいきなり枯れることを意味している。生葉への分配比が12月8日時点で砥川、大沢それぞれ9.5%、11.6%であったものが、4月21日、4月29日時点では、それぞれ15.9%、19%へと各1.7倍、1.6倍に増加した。その意味について、Fig.2Cに示すように、冬季に積雪下においても新葉が伸びつづけることに加えて、3月下旬の雪解け直後の短期間に急激な増加が起こる可能性が考えられるが、花

序の発生変化の追跡も併せた積雪期から早春にかけての今後の詳しい調査が期待される。

地上匍匐枝は砥川4月21日、大沢4月29日でそれぞれ40.9%及び42.9%と最大であるが、砥川では9月24日時点で最小の26.5%になった後、12月8日には29.8%とわずかに増加した。大沢では5月25日には25.7%へと激減した後、徐々に増加し、12月8日には39.3%と4月下旬時点の92%に達した。両調査地における地上匍匐枝への分配率がほぼ同率で維持されているが、その生態学的意義を把握するためには、片知溪谷など、地理的に隔たった他の地域における器官乾物分配比の季節変化を調査し、比較対照することが有効であろう。

根への分配比は砥川では12月8日に20.3%と最大であったものが翌年の11月の13.8%へと徐々に減少することを示唆したのに対して、大沢では11月3日時点で10.2%と最大を示すものの、その他の時期には5.3%から7.4%の範囲を推移した。

両調査地の季節変化における全体的な特徴は、砥川では葉への分配比の変化がより急激なこと、根への分配が多く、また、地上匍匐枝と合わせた部分の変化が緩やかなことである。先にみたクローンの構造的特徴とも併せてこれらの違いを考察すると、両調査地の標高差が約200mあり、砥川は岩盤の上に腐植層が浅く堆積した急峻な沢の斜面で水分条件が絶えず変化し季節変化の著しいブナ林、大沢は腐植層が厚く堆積し、水分条件の一定した緩やかな斜面で年間を通じて変化の乏しいスギ造林地であるという生息環境の違いに関わるものと考えられる。一方、片知におけるクローンの構造は砥川と大沢の間を示すが、器官分配比の結果は砥川により近い様相を持つことが示唆された。これは、片知の集団が川畔に成立した中間温帯的な植生という生息環境の特色を反映したものとみなされるが、砥川・大沢における調査結果と対比させた今後における周年変化の調査が必要である。

Kawano et al. (1982) は陽葉型、準陰葉型及び陰葉型を含む14種の温帯性落葉樹林の林床植物の季節消長、乾物器官分配比、および光合成活性の変化を追跡調査して常緑性と落葉性、多年生多回繁殖型と1回繁殖型の生活史上の進化傾向を推測した。ここで陰葉型植物の例として取り上げられたフタバアオイ *Asarum caulescens* Maxim. とウスバサイシン *A. sieboldii* Miq. はともに落葉性で生活史の大半を地下茎と根に依存した生活を送っている点で共通し、季節変化のパターンは本研究で取り上げたクロヒナスゲと類似した特徴を持っている。同じフタバアオイ属でありながら各器官への分配の仕方は互いに異なり、フタバアオイでは地下茎への投資が

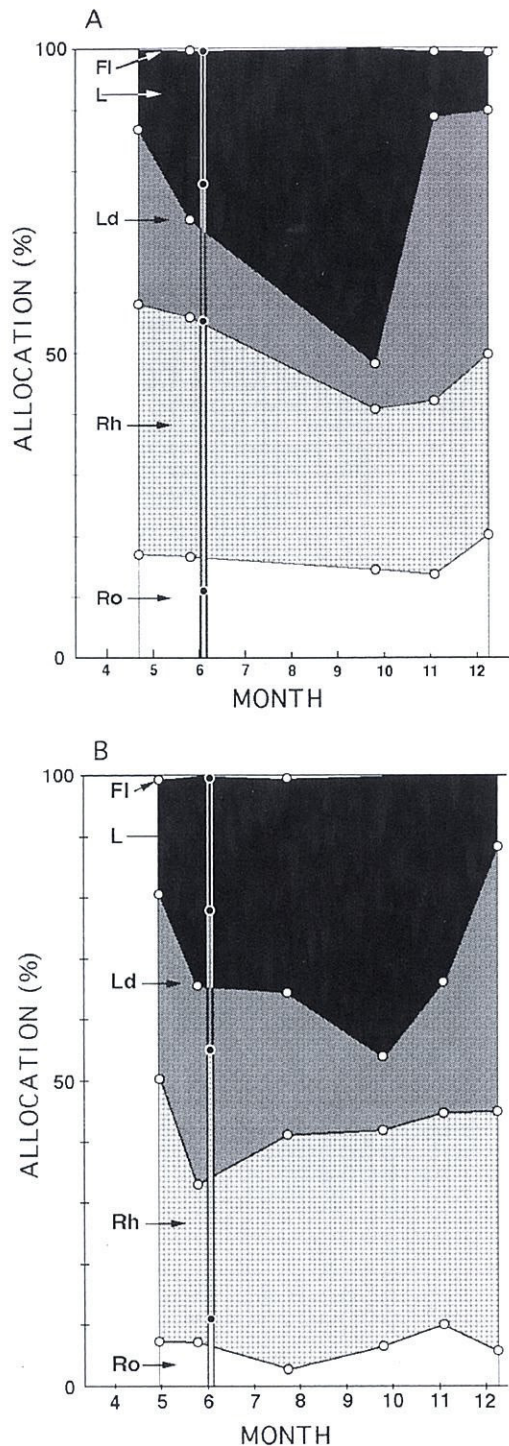


Fig. 6. Dry matter allocation into the component organs in *Carex gifuensis* at Togawa (A) and Shimotsuke-osawa (B). FI: inflorescences; L: live leaves; Ld: dead leaves; Rh: rhizomatous stolons; Ro: roots. Insertion in each graph showed the data obtained from Kataji River side on Jun. 2, 1996.

常に50%以上を占めながら一定し、その分だけ根への分配が少量となって変動する。4月から5月にかけて増加した葉への投資は夏の間じゅうほぼ一定に維持され、9月から11月上旬にかけて緩やかに減少する。これとは対照的に、ウスバサイシンでは、両器官への分配比が逆転し、根への投資が年間を通じて50%以上を占めて変動するのに対して地下茎への分配が少量となって変動する。葉への投資は5月から始まり7月下旬に最大に達した後、ただちに10月下旬に向けて減少する。これらの乾物器官分配比にみる変化の様相はフタバアオイの型がクロヒナスゲにおける大沢の集団の型に、ウスバサイシンの型が砥川の集団の型に対応づけられる。また、クロヒナスゲの砥川におけるクローンが大沢の場合に比し、短くつまった地上匍匐枝によって結ばれ集中したラメットからなり、花序へのより早い時期からの投資などの特徴を持つことは、ウスバサイシンのクローンの構造や繁殖特性との類似性を暗示するが、クロヒナスゲのそれぞれの場所における集団の年齢構成や実生の動態などに関する詳細な調査研究が必要である。ウマノズクサ科とカヤツリグサ科とでは全くかけ離れた系統群であるが、類似した生息環境に対する適応進化の方向を示すものとして、種生物学的な立場からの今後の研究の進展が期待される。

謝辞

岐阜県で調査を行うにあたり、岐阜県立海津高等学校教諭の後藤稔治氏には片知溪谷と金華山に案内していただいたうえ、貴重な資料を送っていただくなど、大変お世話になりました。記してお礼を申し上げます。

引用文献

- Akiyama, S. 1951. Geographical distributions of Carices indigenous to the Far Eastern Region of Asia. *J.Fac.Sci., Hokkaido Univ. Ser. V*, 7: 101-136.
- 秋山茂雄. 1955. 極東亜産スゲ属植物. 257 pp. 北海道大学. 札幌.
- 後藤稔治. 1992. スゲ属植物の生育立地に関する生態学的研究. *岐阜県植物研究会誌* 9: 1-14.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. 892 pp. Academic Press, London.
- 堀田満. 1974. 植物の進化生物学 III 植物の分布と分化. 400 pp. 三省堂, 東京.
- Kawano, S., Masuda, J. and Takasu, H. 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.* 15: 101-160.
- 河野昭一. 1984 a. 植物の生活史と進化①雑草の個体群統計学. 148 pp. 培風館, 東京.
- 河野昭一. 1984 b. 植物の生活史と進化②林床植物の個体群統計学. 183 pp. 培風館, 東京.
- 北村四郎・村田源・小山鐵夫. 1964. 原色日本植物図鑑 草本編(III) 単子葉類. 265 pp. 保育社, 大阪.
- 大井次三郎. 1983. 新日本植物誌(北川政夫 改訂). p.319. 至文堂, 東京.
- 益村聖. 1993. スゲのかたち. *すげの会会報* 4: 9-20.
- 吉川純幹. 1958. 日本スゲ属植物図譜 第三卷. 281 pp. 北陸の植物の会, 金沢.
- (Received November 9, 1998; accepted February 23, 1999)

