

長井幸雄* ヒメニラの繁殖様式とその生物学的意義

Yukio NAGAI* : Reproductive Biology of *Allium monanthum* MAXIM.

種の分化・進化の問題を解明するために、植物の自然の中における具体的な存在様式（生活）を理解することが必要とされている（河野，1968）。特に、それぞれの種に固有な繁殖様式の解明は、この問題に対する一つの要であると考えられている（河野1968, '70； HARPER and OGDEN, 1970）。

ヒメニラ（*Allium monanthum* MAXIM.）は多年草で典型的な“春植物（spring ephemeral）”として知られ、地上部の展開期間が著しく短いことから、その具体的な生活様式は明らかではなかった。小倉（1955）はこの種にみられる匍枝（stolon）を持つ型と普通型（stolonを持たない）の形態・解剖学的特徴について詳しく研究し、それぞれの型がどの様に派生するかについて考察している。また、河野（1968, '69, '70）はこの種の物質経済様式について研究し、その他の温帯林の林床構成要素と比較している。

筆者はこの種の生活様式をより具体的に把握するために、その繁殖様式、特に栄養繁殖のシステムと物質経済について研究した。この予報では、さらに、その生物学的側面および温帯林生態系における位置についても考察してみた。

（材料）

材料として用いたものは、東京都東村山市秋津のクヌギ林の林床、富山市寺町城山のスギ植林地周辺および輪島市猿山のシナノキ・エゾイタヤ林の林床に生育する集団から採集したものである。観察および実験は1970年から1972年の3年間にわたり行なった。

（季節消長）

ヒメニラは四国・近畿地方以东の本州・北海道に分布し（大井, 1956；北村 et al., 1967）、温帯性夏緑林林床を主な生育地としている。秋津のクヌギ林を中心とする林床において、光の相対照度が最低50%前後、最高90%前後である2月中旬から地上へ同化器官を展開し、クヌギなどの落葉性高木が芽吹きはじめ相対照度が急下降する3月上旬から4月下旬にかけて開花する。相対照度が20%以下となる5月に入ると鱗茎だけを残し9月まで休眠に入る（河野, 1968）。高木層の落葉とともに林床の相対照度が再びもとの状態に戻る9月中旬に鱗茎より7本前後の根を出し、つづいて伸長成長を行ない、地中あるいはリッターの下で冬を越す。この様に、地上部の展開期間は2月下旬から4月下旬にかけてであるが、9月中旬からすでに生長が開始されており、地上への展開は冬の低温で抑えられていると考えられる。猿山と城山のヒメニラもほぼ同様の季節消長を示す（図1）。

（繁殖様式）

各集団から採集したものには様々の型のもが見られる。4月上旬において、この植物

* 金沢大学理学部植物学教室 Botanical Institute, Faculty of Science, Kanazawa University

には、地下あるいはリッターの下を這う匍枝の有無、葉の枚数、花の有無、新しく形成された小鱗茎の数などにより、図2に模式的に示した様な9つの型、すなわち1LS, 2LS, 2LSF, 1L, 1LF, 2L, 2LF, 3L, 3LF型が認められる。これらの型の各集団における割合は、秋津の集団においては、1LS, 2LSの匍枝を持つ型は32.8%, 1L型は47.6%,

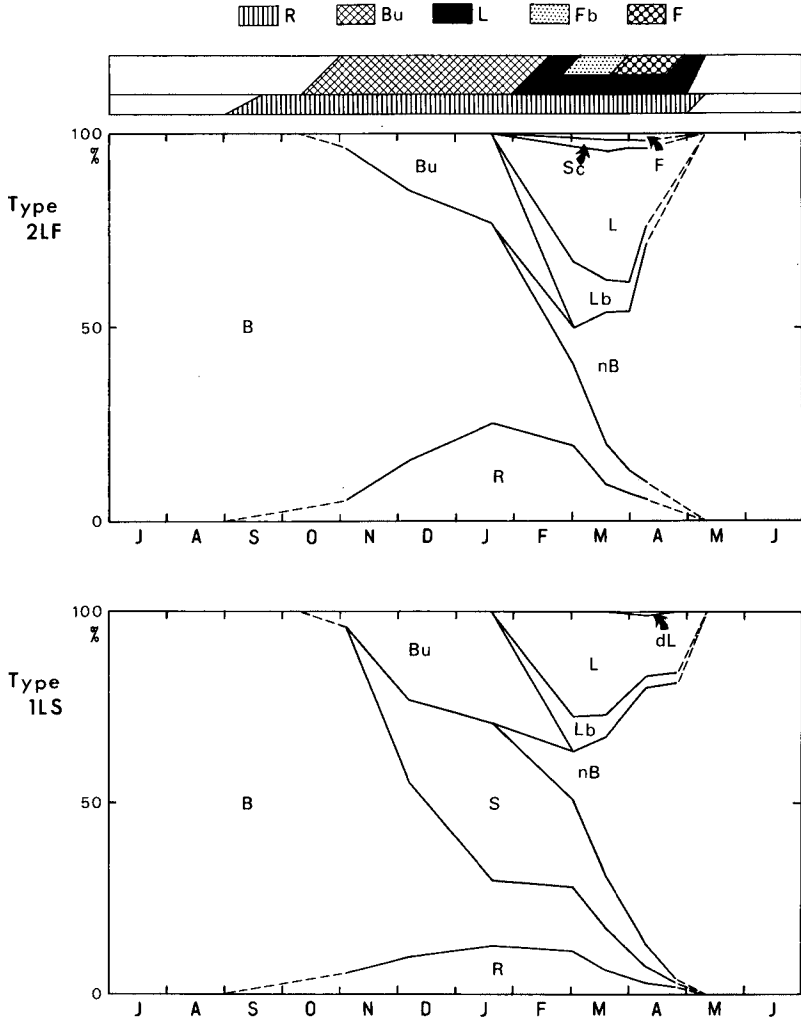


図1. 季節消長を示す模式図および2LF型と1LS型の1個体当りの乾燥重量の器官相対値の季節的推移。B: 鱗茎, R: 根, S: 匍枝, Bu: 芽, nB: 新しく形成された小鱗茎, Lb: 葉の基部, L: 葉, dL: 枯葉, Sc: 花茎, Fb: 花芽, F: 花。

NO. TYPE	1	2	3	4
1LS				
2LS				
2LSF				
1L				
1LF				
2L				
2LF				
3L				
3LF				

図2. 繁殖型の模式図。No. は新しく形成された小鱗茎の数を示す。NB:新しく形成された小鱗茎, S:匍枝, DB:ほとんど貯蔵物質が消費された鱗茎, F:花。

2L型は8.5%, 1LF, 2LF, 3LFの花を有する個体の割合は11.1%であった。一方, 城山の集団では1LS型が45.7%, 1L型が42.8%, 花を付ける個体は11.5%, 猿山の集団では1LS型が38.5%, 1L型が40.4%, 2L型が21.1%で花を有する個体は発見できなかった(図3)。以上, いずれの集団においても匍枝を有する型の占める割合は30~45%と比較的高い割合を示す。なお, 秋津と城山の集団より採集した有性個体は, いずれも雌性個体のみであった**

上に示した様々な型がどの様にして生ずるかについては, 形態学的な見地から小倉(1955)により考察されている。筆者が行った栽培実験の結果は小倉の報告とほぼ一致する。1LS, 1L, 1LF, 2LFの各型は, 次年度にはいずれの型も1LS

** これまで各地の標本について調べた限りでは, 両性および雌性個体のみであった。雄性のみ発現する個体が有るか否かは問題である。

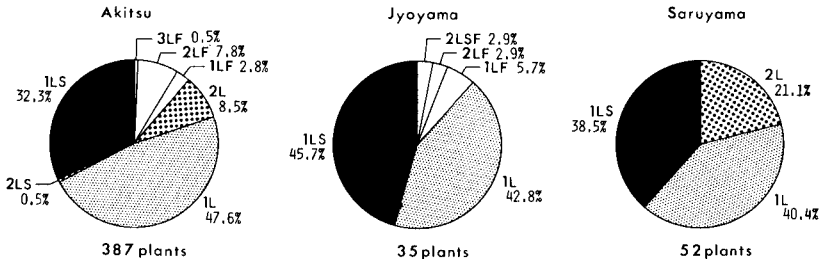


図 3. 秋津, 城山, 猿山の各集団の繁殖型の構成割合。

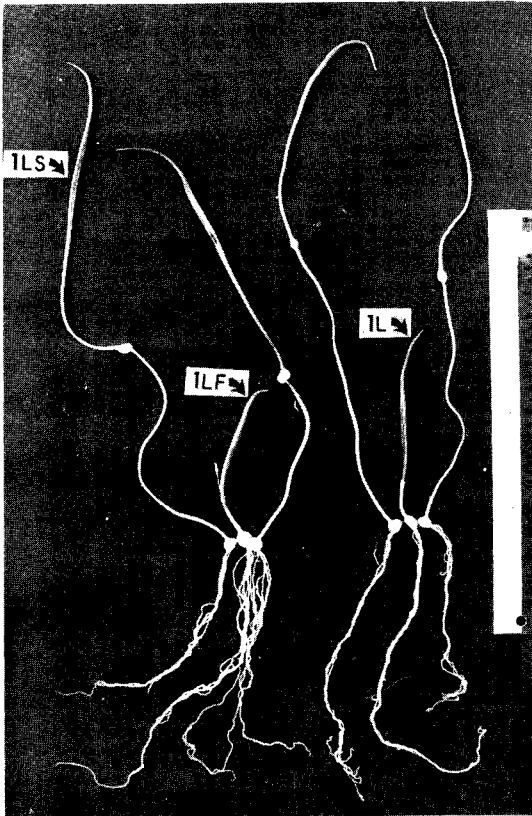


写真1. 2LF型より次年度に生じた型。

型を生じた(表1)。ただし(e)と(h)の場合は1LS型を生じなかったが、これは前年度の個体が形成した小鱗茎が1個の場合であった。(j)と(k)については、前年度の2LF型の個体が形成した小鱗茎の数が3個であり、その内の2個が1LS型になった(写真1)。これらの事実により、何れの型においても、新しく形成された小鱗茎の数が2個以上であれば、1個を残し他はすべて匍枝を有する型になると考えられる。従って、もしある集団を構成するすべての個体がそれぞれ2個の小鱗茎を形成するとすれば、ほぼ50%が匍枝を有する型になると考えられ、各集団において1LS型が高割合を占める事実とほぼ一致する。

*** 表1 参照

表1. 4型の繁殖型から翌シーズンに派生して生じた全ての繁殖型。

Previous year	Succeeding year
Type-1LS	(a) Type-1LS and Type-1L (b) Type-1LS and Type-2L (c) Type-1LS and Type-1LF (d) Type-1LS and Type-2LF
Type-1L	(e) Type-1L (f) Type-1LS and Type-1L (g) Type-1LS and Type-1LF
Type-1LF	(h) Type-1LF (i) Type-1LS and Type-1L
Type-2LF	(j) Type-1LS, Type-1LS and Type-1L (k) Type-1LS, Type-1LS and Type-1LF

(物質経済と栄養繁殖の関係)

河野(1968, '69, '70)はヒメニラは同化物質の使い方に関して一年草的であると報告している。すなわち1LS, 2LS, 2LFSの匍枝を有する型では、休眠期間中鱗茎に貯蔵されていた同化物質のほぼ全てを消費して生長し、新しく形成した同化器官で光合成を行ない、生産した同化物質を匍枝の先端に通常2個の小鱗茎を形成して貯える(図1)。この様に同化物質の使い方が一年草的であるのは匍枝を有する型のみならず、他の型のすべてについても同様である。すなわち1L, 2L, 2LF型などでは、同化物質がほとんど消費されてしまった鱗茎内に、新しく生産した同化物質を通常2個あるいは3個の小鱗茎を作って貯える(図1)。

各型の1個体当りの乾燥重量が最大となる4月上旬において、1個体の重さを比較すると2LF型が最も重く、1LS型と2L型はほぼ等しく、1L型は最も軽い(表2)。また

表2. 1個体が最大重量に達した時の各型の重さ。

Type	1L	1LS	2L	2LF
Dry weight per plant (g)	0.064	0.078	0.081	0.130

同時期における1個体当りの乾燥重量の器官別相対値は、各型とも新しく形成された小鱗茎に1個体の重さのほぼ60~80%が分配される。しかし、2LF型においては花部への分配比は2%程度にすぎない(図1)。今回調べた有性個体は全て雌性であった。従って、これら3つの自然集団では有性繁殖はほとんど行なわれておらず、著しく栄養繁殖に片寄っていると考えられる。

(考察)

同化物質の使い方が各型とも一年草的であること、同一型の個体から次の年に花を付けるものと付けないものが生じること(表1)から、花の有無は主に新しく形成された鱗茎

の貯蔵同化物質の量により決定され、生育地の栄養条件や光条件などの環境要因が大きく関与しているとみることが出来る。従って、生育環境により集団の各型の構成割合、特に有性個体の割合が大きく左右されると考えられる。

今回研究対象とした3つの集団の内、秋津と城山の集団において、有性個体はすべて雌蕊のみを有し、集団の性比は雌性100%の状態にあり、種子形成は行なわれていない。一般に種子植物の性型分化は雌雄両全型を原型とし、これが雄性化または雌性化することにより単性的な雌雄同株または異株型が生じるとされている(小野, 1969)。ヒメニラの個性と雌雄性、性発現の機構に関しては未知の点が多い(小倉, 1955; 大井, 1956; 井原, 1960, '61)。少なくとも、この種の祖型では、雌雄両全型で種子生産による個体再生産も可能であったものが、何らかの淘汰圧が働き、これら3つの集団に代表されるような構成個体の性比が著しく片寄って、ほとんど雌性100%で、栄養繁殖のみにより個体群が維持されている様な状態を生み出すに至ったと思われる。

栄養繁殖によるムカゴ形成、分球などは、有性繁殖による種子生産の効率の低さを補って、種族維持に関して安全性を保持する役割を果たしていると考えられている。一方、有性繁殖は遺伝的資質の recombination と segregation の役割を果たしており、その結果生みだされる種子は個体の分散力を高め、また生活に不適な時期を切り抜けるための休眠性が発達しているなどの独特な役割を果たしている。有性・無性の両繁殖様式を持つ種において、その種の生活環境の生態的条件がどの様にこの両様式の発達に関与してきたか、また現在作用しているかは重要な問題となる。先にも述べた様に、ヒメニラは著しく栄養繁殖に片寄った状態にあり、しかもその繁殖様式は特異的である。とりわけ、各集団において副枝を有する型が高い割合を有することは、この繁殖システム、特に1LS型がこの種の地域個体群において一定の分散力の維持と個体密度の調節に役立っているものとみなされる。さらに、9種類も認められた繁殖型の発現が、どの程度生態的な影響を受けているのか、あるいは発現が栄養状態によるものか、はたして遺伝的に発現が制御されているのかなどの問題が未解決である。具体的には、

- (1) それぞれの型がどの程度遺伝的に固定しているのか。
 - (2) 各地の集団の繁殖型の個体構成はどの様になっているか。
 - (3) いかなる環境条件の下で、集団の各繁殖型構成の割合が変化するのか。
- などの問題点が今後の研究課題として残されている。

最後に、御教示いただいた富山大学の河野昭一先生、調査に際し御便宜をいただいた橋本竹二郎先生・河野研究室のみなさん、並びに本誌掲載の機会と有益な助言をいただいた金沢大学の里見信生先生に心から御礼申し上げます。

References

HARPER, J. L. and OGDEN, J. 1970. The reproductive strategy of higher plants.

**** ただし、この点については他の地域の集団の性的構成に関して、より詳細に研究する必要がある。

- I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris*
L. J. Ecol. 58 : 681-698.
- 井原正昭, 1960, 1961. ネギ属 (*Allium* L.) の分類学的研究 (二), (四) 北陸の植物
9 : 46-49, 10 : 42-46.
- 河野昭一, 1968. 実験分類学の立場——植物の生活から——. 日本植物分類学会報 2 :
23-29.
- , 1969. 種と進化——適応の生物学——. 三省堂
- KAWANO, S. 1970. Species problems viewed from productive and reproductive
biology. I. Ecological life histories of some representative members
associated with temperate deciduous forests in Japan — A preliminary
discussion — J. Coll. Lib. Arts, Toyama Univ., 3 : 181-213.
- 北村四郎, 村田源, 小山鉄夫, 1967. 原色日本植物図鑑, 草本編Ⅲ単子葉類. 保育社.
- 大井次三郎, 1956. 日本植物誌. 至文堂.
- OGURA, Y. 1955. Abnormal growth in *Allium monanthum*. Bot. Mag. Tokyo 68 :
76-80.
- 小野知夫, 1969. 植物の雌雄性. 岩波書店.

Summary

1. A tiny wild onion species, *Allium monanthum* MAXIM., which is a typical spring ephemeral of temperate woodlands, ranges from Hokkaido to northern and central Honshu, and Shikoku in distribution, extending also to Korea, Manchuria and Ussuri. In the present study, seasonal growth cycle, reproductive systems, and dry matter economy of this species were studied.
2. It became evident that this species predominantly propagates by the vegetative method, and the following nine reproductive types designated as 1LS, 2LS, 2LSF, 1L, 1LF, 2L, 2LF, 3L, and 3LF were distinguished. Figure 2 diagrammatically illustrates all nine reproductive types discovered in this study. Only female plants were found in all three populations investigated, and sexual reproduction deemed quite ineffective, since no male plant exists within the populations.
3. The constitutions of various reproductive types just described above in three natural populations, *i. e.*, Akitsu situated in the Kwanto plain on the Pacific side of Honshu, Jyoyama in Toyama City, and Saruyama near Wajima City in Noto Peninsula protruding into the Japan Sea were investigated in detail. Figure 3 shows compositions of nine reproductive types in the above three wild populations, in all three of which 1LS type most predominantly occurs, *i. e.*, 32.3% in Akitsu population, 45.7% in Jyoyama population, and 38.5% in Saruyama population, respectively.

-
4. The proportional distributions of dry matter and its seasonal changes in underground as well as aerial organs of 2LF and 1LS types are exhibited in Figure 1. It became clear that, as far as dry matter economy is concerned, this species is essentially the same as that found in annual plants. In the early stage of their growth cycle, they grow rapidly by consuming food reserves stored in bulbs which were produced in the previous year, but the entire reserved product (C_R) is consumed during the growing period, and then newly produced matter $CC(mC_R)$, is accumulated in new bulbs formed. In the present investigation, it was found that m ranges from 1 to 4, but 2 or 3 is usually most predominant.
-