

春植物アマナの繁殖特性

尾関雅章¹

春植物アマナの繁殖特性を明らかにするため、長野県中部の自生地において、繁殖様式、結実特性および繁殖様式と鱗茎サイズの関係を調査した。アマナは、地下の鱗茎から生じるドロッパーの先端に1個の新たな娘鱗茎を形成する栄養繁殖と種子繁殖の二つの異なる繁殖様式をもつことが確認された。また、袋がけ実験の結果から、強い自家不和合性を示すことが明らかとなった。繁殖様式は鱗茎サイズによって異なっており、鱗茎直径の増大にともなって栄養繁殖の開始、ついで栄養繁殖から種子繁殖への推移が生じることが示唆された。

キーワード：春植物，絶滅危惧，生活史，栄養繁殖，ドロッパー

1. はじめに

アマナ *Amana edulis* (Miq.) Honda は、日本の東北地方から九州と朝鮮半島、中国東北部に分布するユリ科の多年生草本である。アマナは、日本では、主に湿った草地や畦畔などに生育する。アマナの生活環は、展葉、開花が早春のみに生じ、夏季には地上部が消失する春植物特有のものとなっている。

植物地理学上，“満鮮要素”と呼ばれる植物種群がある¹⁾。この種群は、中国東北部・朝鮮から日本列島に氷期に分布を広げたものと考えられ、現在の日本では、主に九州北部から中国地方・中部地方の草原に遺存的に生育している。アマナも、その地理分布や草原的な生育環境から、満鮮要素の一つとされる²⁾。満鮮要素の植物の多くにとって、畦畔や草地などの半自然草原が、レフュジアとして機能してきたとの指摘がある³⁾。しかし、半自然草原は、草原の農用利用の停止による植生遷移の進行や環境改変によって現在大きく減少しており、満鮮要素を含む草原生植物の多くが絶滅危惧種にリストされる状況となっている⁴⁾。アマナも、その生育地のうち22都府県で絶滅危惧種もしくは希少種にリストされており、本研究の調査地とした長野県では、絶滅危惧IB類に区分されている⁵⁾。

絶滅危惧植物の保全において、その種的生活史特

性や局所個体群の構造・動態を理解することは、その種の集団の維持に必要な基礎的情報をもたらす点で重要な意義をもつ^{6),7)}。特に、繁殖特性は、集団の構造・動態、ひいては存続に直接影響を与える重要な生活史特性である。

アマナの繁殖様式については、種子繁殖のほか鱗茎から生ずるドロッパー（紐状体）⁸⁾の先端に娘鱗茎を生じさせる栄養繁殖を行うことが知られている⁹⁾。しかし、この繁殖様式の違いが、どのような生育段階において生じるのかについては十分明らかとなっていない。また、種子繁殖における結実特性も把握されていない。

アマナを含む春植物に共通する特徴として、地下に同化産物の貯蔵器官をもつことが知られている¹⁰⁾。また、アマナに近縁¹¹⁾な春植物カタクリ *Erythronium japonicum* では、この地下部への光合成産物の貯留量に応じて葉面積や繁殖段階を移行させる例が知られている¹²⁾。そのため、アマナにおいても、地下に形成される鱗茎のサイズに応じて、成長段階や繁殖様式を変化させている可能性が考えられる。

そこで本研究では、アマナの繁殖特性を明らかにすることを目的として、(1)アマナの繁殖様式および結実特性、(2)アマナの繁殖様式と鱗茎サイズの関係について調査を行った。

1 長野県環境保全研究所 自然環境部 〒381-0075 長野市北郷 2054-120
(現：長野県環境部自然保護課 〒380-8570 長野市南長野幅下 692-2)

2. 調査地と方法

2.1 調査地

調査地は、長野県安曇野市のアマナ自生地（標高 880m, 生育面積：約 15m², 推定個体数：2000）とした。調査は、調査地に生育するアマナ個体を対象として行った。ただし、開花率の算出と、開花期後の栄養繁殖状況の調査のため、調査地内に 1m×1m の方形区 1 個を設けた（2008 年にのみ設置）。

調査地は、落葉広葉樹二次林の林縁部で、林内から流下する小溪流に接するやや湿性の草地である。アマナの展葉から開花期にかけては、アマナ、カタクリ、フキ *Petasites japonicus*, キジムシロ *Potentillafragarioides* var. *major*, スギナ *Equisetum arvense*, ゲンノシヨウコ *Geranium thunbergii*, ヨモギ *Artemisia indica* var. *maximowiczii* がそれぞれ被度約 10%以下でみられるが、5月下旬以降はフキが優占する。

なお、調査地では、栄養繁殖由来で遺伝的に親ラメットと同一な娘ラメットが生育していることが想定された。しかし、野外調査において遺伝子型の異なるジェネット（遺伝的個体）の識別は困難であったことから、本研究では、独立した鱗茎および葉と花茎からなる植物体を「個体」として扱うこととした。

2.2 繁殖様式

2009 年～2012 年の開花期に、調査地に生育する計 137 個体（2009 年：23 個体、2010 年：12 個体、2011 年：27 個体、2012 年：75 個体）を鱗茎まで掘り上げ、親鱗茎の長径と短径、葉数、開花数、ドロッパーの本数を計測した。

この調査結果にもとづき、アマナの繁殖型を、葉数と栄養繁殖、種子繁殖の有無によって類型化した。栄養繁殖特性として、当年の鱗茎の残存状況と新たな鱗茎の生成状況、ドロッパーの残存状況について、方形区内で標識した 43 個体を開花期終了後に掘り上げ確認した（2008 年 6 月 13 日実施）。

種子繁殖特性として、集団の開花率、開花個体の結実、開花個体の翌年の開花について調査した。開花率は、方形区内に生育する全個体数と開花個体数を開花期に確認し算出した（2008 年 4 月 21 日実施）。

また、いったん開花した個体の翌年の開花について、調査地で 2011 年に開花した 35 個体を標識し、2012 年の開花期に開花数を確認した。

2.3 結実特性

自然条件下における結実状況を確認するため、調査地全域で 2010 年～2012 年に開花した計 56 個体 64 花（2010 年：5 個体 5 花、2011 年：17 個体 19 花、2012 年：34 個体 40 花）を標識し、各年とも 6 月中旬に種子数を確認した。

また、アマナの交配様式を明らかにするため、2011 年に袋がけ実験（強制自家受粉）を行った。開花前の同年 4 月 16 日に 18 個体 18 花、4 月 21 日に 2 個体 2 花の計 20 花のつぼみにナイロンメッシュバッグを用いた袋をかけた。開花後の同年 4 月 24 日にこれらの花に人工自家受粉処理を行い、ひきつづき袋掛けをした状態でその後の結実状況を確認した。

2.4 繁殖様式と鱗茎サイズの関係

繁殖型間で鱗茎直径を比較した。鱗茎サイズの指標として、鱗茎の平均直径（鱗茎の長径と短径の平均値）を用いた。鱗茎直径の比較には Kruskal-Wallis の検定を用い、Holm の方法により多重比較を行った（後述する 2LD 個体は、1 個体が確認されたのみであったため比較対象から除外した）。

開花個体の花数の違いによる鱗茎直径の比較には、Mann-Whitney の U 検定を用いた。

繁殖型間の鱗茎直径の境界サイズについて、栄養繁殖と開花の発生確率（栄養繁殖もしくは開花を 1、非栄養繁殖（開花個体を除く）もしくは非開花を 0）を予測するロジスティックモデルを最尤推定し、それぞれの確率が 0.5 となるサイズから推定した¹³⁾。すべての統計解析には、R 3.0.2¹⁴⁾を用いた。

また、本研究で用いた植物名および分類体系は、米倉（2012）¹⁵⁾に拠った。

3. 結果

3.1 繁殖様式

開花期に鱗茎を掘り上げた計 137 個体の繁殖型は、1L:1 枚葉でドロッパーのない未繁殖個体（44 個体）、1LD:1 枚葉でドロッパーの生じた栄養繁殖個体（73 個体）、2LD:2 枚葉でドロッパーが生じ開花しなかった栄養繁殖個体（1 個体）、2LF:2 枚葉で開花した種子繁殖個体（19 個体）の 4 型に区分された（図 1）。

調査個体では、3 枚以上の葉をつけた個体は確認されなかった。また、開花個体は全て 2 枚葉で、かつドロッパーは確認されなかった。1LD、2LD 個体で確認されたドロッパーの本数はいずれも 1 本であった。

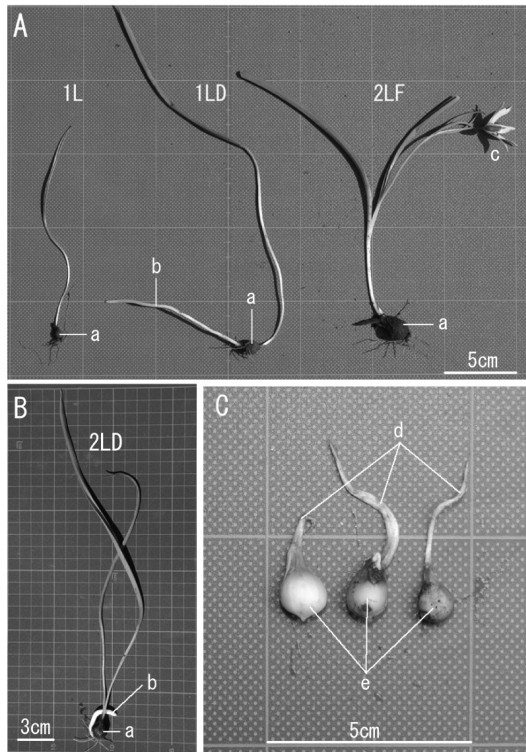


図1 アマナの繁殖型(A:2009年4月18日, B:2012年4月28日)とドロッパーの先端に形成された娘鱗茎(C:2008年6月13日)
 1L: 1枚葉でドロッパーのない未繁殖個体,
 1LD: 1枚葉でドロッパーの生じた栄養繁殖個体,
 2LD: 2枚葉でドロッパーが生じ開花しなかった栄養繁殖個体,
 2LF: 2枚葉で開花した種子繁殖個体.
 a: 親鱗茎, b: ドロッパー, c: 花, d: 枯損し切断したドロッパー, e: ドロッパーの先端に形成された娘鱗茎.

開花期終了後に掘り上げた鱗茎では、当年の鱗茎は外皮はあるものの内部は消費されてしなびた状態であった。新たな鱗茎が当年の鱗茎に接して1つ生成されていた。また、当年の鱗茎から生じていたドロッパーは、地下で枯損、切断していた。そのため、ドロッパーの先端に1個新たに形成された娘鱗茎が地中に独立していた(図1)。

種子繁殖については、調査地では1~3花をつけたアマナが確認された。開花率は、方形区の調査から3.2%であった(開花個体:4, 未開花個体:121)。また、開花個体を翌年追跡調査した結果、35個体中34個体(97.1%)が再び開花していた。

3.2 結実特性

開花後の結実状況を確認した64花は、いずれも結

実せず、結実率は0%であった。

強制自家受粉実験を行った20花については、いずれの花も結実しなかった。

3.3 繁殖様式と鱗茎サイズの関係

開花期に掘り上げた鱗茎の直径は、平均 7.60 ± SD2.91mm であった。

繁殖型(1L・1LD・2LF)間で鱗茎サイズを比較すると、いずれの組み合わせでも有意な差が認められ(Kruskal-Wallisの検定, $P < 0.001$, Holm法による多重比較, $P < 0.001$)、2LF, 1LD, 1Lの順で鱗茎サイズが大きかった(図2)。

また、鱗茎サイズ調査個体中、2LF個体は1花ないし2花をつけた。1花をつけた2LF個体の鱗茎サイズと、2花をつけた2LF個体の鱗茎サイズには有意な差は認められなかった(Mann-WhitneyのU検定, $P = 0.0572$)。

鱗茎直径(b)における栄養繁殖と開花の境界サイズについて、それぞれの発生確率(栄養繁殖: $P(s)$, 開花: $P(f)$)を予測するロジスティックモデルが得られた(式1, 式2, 図3)。このモデルから得られる、それぞれの繁殖様式の鱗茎直径の境界サイズの推定値は、栄養繁殖については5.80mm、開花については10.72mmとなった。

$$p(s) = 1 / (1 + \exp(-0.89(b - 5.80))) \quad \text{(式1)}$$

$$p(f) = 1 / (1 + \exp(-1.81(b - 10.72))) \quad \text{(式2)}$$

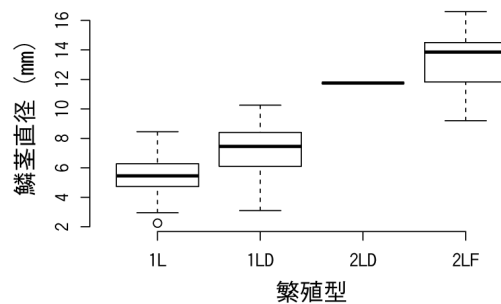


図2 アマナの繁殖型別の鱗茎直径

1L: 1枚葉でドロッパーのない未繁殖個体,
 1LD: 1枚葉でドロッパーの生じた栄養繁殖個体,
 2LD: 2枚葉でドロッパーが生じ開花しなかった栄養繁殖個体,
 2LF: 2枚葉で開花した種子繁殖個体.
 太実線は中央値, 箱の上下端は第3四分位数と第1四分位数, ひげの上下端は最大値と最小値を示す。

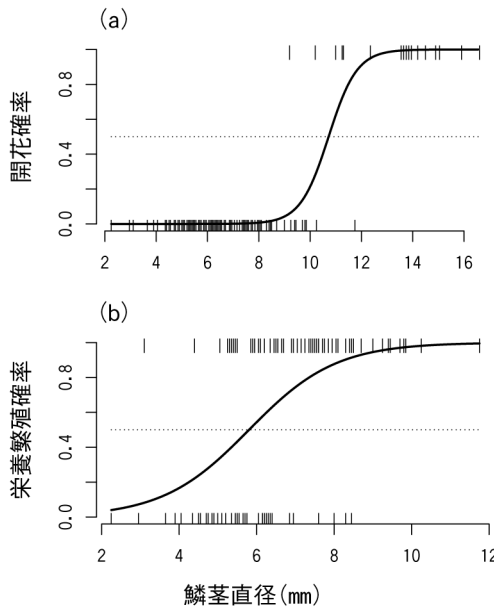


図3 アマナの鱗茎直径と(a) 開花・(b) 栄養繁殖の発生確率
 開花もしくは栄養繁殖を1、非開花もしくは非栄養繁殖(開花個体を除く)を0とした。曲線は推定されたロジスティックモデルによる予測値。

4. 考察

アマナは、ドロッパーの先端に新たな娘鱗茎を形成する栄養繁殖と、種子繁殖の二つの異なる繁殖様式をもつことが確認された。栄養繁殖と種子繁殖の特性は、以下のようにまとめられる。なお、未繁殖個体(繁殖型: 1L)については、親鱗茎が消費され新たな鱗茎が1つ形成されるが、ドロッパーや開花は生じない。

- (1) 栄養繁殖(繁殖型: 1LD・2LD): 通常1枚葉、まれに2枚葉の個体で生じる。親鱗茎が消費され新たな鱗茎が1つ形成され親鱗茎が更新されるのに加えてドロッパーをのぼし、ドロッパーの先端に娘鱗茎が形成される。このドロッパーが、娘鱗茎の形成にともない消失することにより、娘鱗茎は、新たに独立した親鱗茎となる。
- (2) 種子繁殖(繁殖型: 2LF): 通常2枚葉の個体で生じる。親鱗茎が更新されるがドロッパーは生じず、種子繁殖が行われる。種子繁殖段階の個体の多くは、翌年以降も種子繁殖を行う。

また、結実特性として、袋がけ実験(強制自家受

粉実験)の結果から、アマナは強い自家不和合性を示すものと考えられる。

アマナの繁殖型と鱗茎サイズの関係から、栄養繁殖の開始および、栄養繁殖から種子繁殖への推移が鱗茎サイズに依存して生じることが示唆された。この鱗茎サイズは、アマナに近縁なカタクリと同様に¹²⁾、同化産物の貯留量に依存するものと考えられる。ただし、その開花率は3.2%と低く、集団内の繁殖型の構成では、未繁殖個体と栄養繁殖個体が多数を占めるものと考えられる。

今回の調査地では、複数年にわたる調査でも、アマナの結実は確認されなかった。種子繁殖のほかに、より鱗茎サイズの小さい段階で栄養繁殖も行うアマナの繁殖特性は、結実率が低く実生による新規加入個体が乏しい場合でも、集団を維持する上で重要な役割をはたしているものと考えられる。

また、栄養繁殖由来の個体は、その親個体と同一の遺伝子型をもつ。そのことが、自家不和合性を通じて、アマナの結実率の低下をもたらしている可能性が考えられる。

また、アマナの集団では、遺伝的に違いのある個体の数は、独立した地上部(葉や花茎)で識別される個体数よりも少ないことが考えられる。アマナの保全において、遺伝的多様性の確保のためには、その繁殖特性を考慮して、できるだけ多くの個体を維持することが必要になるものと考えられる。

なお、一般に、栄養繁殖由来の新規加入個体は実生個体に比べて大型で、定着率も高い。そのため、アマナの繁殖における種子繁殖と栄養繁殖の配分が、アマナ個体群の遺伝構造のほかサイズ構造にも反映されることが考えられる。これらの点については、今後、繁殖様式の配分が異なる集団間の比較により検討したい。

謝 辞

本研究を実施するにあたり、長野県烏川渓谷緑地環境管理事務所、烏川渓谷緑地市民会議、長野県安曇野建設事務所のご協力をいただいた。烏川渓谷緑地市民会議植物班の村田實氏、中村光子氏、浅川とよ子氏には、現地調査において多大なご協力をいただいた。長野県環境保全研究所の大塚孝一氏、横井力氏には調査実施にあたり、協力や助言をいただいた。ここに記して深謝致します。

文 献

- 1) 堀田満 (1974) 植物の進化生物学 III 植物の分布と分化. 三省堂, 東京.
- 2) 村田源 (1988) 日本の植物相 その成り立ちを考える 17. 大陸要素の分布と植生帯. 日本の生物 2(6) : 21-25.
- 3) 須賀丈 (2008) 中部山岳域における半自然草原の変遷史と草原性生物の保全. 長野県環境保全研究所研究報告 4 : 17-31.
- 4) 環境省 (2012) 第4次レッドリストの公表について (お知らせ). URL : <http://www.env.go.jp/press/press.php?serial=15619> (2013年11月確認).
- 5) 長野県 (2002) 長野県版レッドデータブック～長野県の絶滅のおそれのある野生生物～維管束植物編. 長野県.
- 6) 井上健・鷺谷いづみ・倉本宣 (1993) 長野県稀少植物の保全に関する研究覚書. 長野県植物研究会誌 26 : 1-4.
- 7) 河野昭一 (2005) 植物の集団生物学における生活史研究の役割—個体群統計遺伝解析とその評価. 種生物学会 (編) 「草木を見つめる科学植物の生活史研究」, pp. 9-51. 文一総合出版, 東京.
- 8) 清水建美 (2001) 図説 植物用語事典. 八坂書房, 東京.
- 9) 安井佳代 (2005) アマナの生活史. 岐阜県植物研究会誌 21 : 10-13.
- 10) 大野啓一 (1995) 春植物の生活様式と生育環境. プランタ 38 : 8-13.
- 11) Hayashi, K. and Kawano, S. (2004) Bulbous Monocots Native to Japan and Adjacent Areas—Their Habitats, Life Histories and Phylogeny. IXth International Symposium on Flower Bulbs Abstract pp. 43-58.
- 12) Kawano, S., Hiratsuka, A., and Hayashi, K. (1982) Life history characteristics and survivorship of *Erythronium japonicum*. OIKOS 38: 129-149.
- 13) 島谷健一郎・河原崎里子・荒木希和子 (2008) 統計数理研究所共同研究レポート 219 野生植物の生活史研究における統計モデルの活用—多年生林床草本の空間的個体群動態解析—. 統計数理研究所.
- 14) R Development Core Team (2013) R: A Language and Environment for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL: <http://www.R-project.org> (2013年9月確認).
- 15) 米倉浩司 (2012) 日本維管束植物目録. 北隆館, 東京.

Bulb size-dependent reproduction of *Amana edulis* (Miq.) Honda

Masaaki OZEKI¹

¹ Nagano Environmental Conservation Research Institute, Natural Environment Division,
2054-120 Kitago, Nagano 381-0075, Japan
(present: Nagano Prefecture, Environment Department, Nature Conservation Division,
692-2 Habashita, Minami-Nagano, Nagano 380-8570, Japan)