

トガクシショウマ (メギ科) の繁殖生物学

井上 健 (信州大・教養部・生物)

Inoue, Ken : Reproductive Biology of *Ranzania japonica* (Berberidaceae)

Abstract. Reproductive biology of *Ranzania japonica* (Berberidaceae), an endemic and endangered species in Japan, was investigated during 1989-1993. A flower of *R. japonica* showed movements of androecia when touched, self-compatibility, and protogyny. *R. japonica* needs pollinator service for fruit setting, and percent fruit set among populations greatly varied both temporally and spatially from 4.8 % to 100 %. Flower visitors were several species of bees, hover flies, and butterflies, and presumed predominant pollinators of *R. japonica* were queens of bumblebees (*Bombus hypocrita* and *B. diversus*). A flower of *R. japonica* matured into a white berry; seeds within it have elaiosomes and were dispersed by ants (*Aphaenogaster* sp.). Trashes of fruits presumably foraged by a bird were observed, suggesting bird dispersal as well. Conservation strategy for this endangered species is discussed.

トガクシショウマは日本の固有属植物であり、分類学的な観点からも重要な種であるうえ、もともと個体数も少なく最近の山草ブームにより減少の心配されている絶滅危惧植物種でもある (我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会, 1989)。絶滅危惧植物や稀少植物を保全するためには、その種の繁殖生態などその種の生活史上の特性を理解することが必要である (井上, 1990; 井上他, 1993)。トガクシショウマも保全のための方針を考える上で、その繁殖生態について理解する必要があるが、稀少植物であるためその繁殖生態はほとんど知られていなかった。そこで1989年から1993年にかけて、トガクシショウマの繁殖生態について調査を行い、いくつかの知見が得られたので報告する。トガクシショウマの個体群のサイズ構造については先に述べた (井上, 1991)。

材料と方法

調査地点: 調査は長野県北安曇郡白馬村白馬岳山麓の3カ所で行った。調査地点Sは標高1000 mのブナ林の林床、調査地点Nは標高1300 mのブナ林の林床、調査地点Hは標高1600 mでブナ帯上部のネマガリザサの優占する場所である。

送粉昆虫: 調査地点Nにおいて1989, 1990, 1991年の5月下旬の開花期に各1日花の前で訪

花昆虫およびその行動を記録した。

交配様式: 1990, 1991年に蕾の時期に袋かけを行い、開花後自家受粉を行った。また、1991年には開花直後で柱頭の未受粉の花に自家受粉を行い、交配後送粉昆虫を誘引しないように花被片をおよび雄蕊を除去し花托に糸でマーキングを行った。実験は主に調査地点Nの個体を用いた。

花の観察: トガクシショウマが他の多くのメギ科植物で報告されているように、雌性先熟を示すかどうかを開花直後の花の観察により確かめた。他のメギ科植物で報告されている接触刺激による雄蕊の運動をトガクシショウマの花も行うかどうかを雄蕊をピンセットにより刺激を与えることにより確かめた。

結果率: 1990年6月下旬および1991年7月上旬に3調査地点において開花した花の花柄の数と若い果実の数を数えた。結果率は若い果実の数を花柄数で割ることにより求めた。また1989年に採集した果実中の種子数を数えた。

種子散布: トガクシショウマの果実は熟すると白い液状果になり (図7)、種子はエライオソームらしいものをつけている (図9)。この果実および種子の散布者として鳥およびアリの可能性が考えられたので以下の実験を行った。1989年の7月に果実を採集し、知人の飼育しているジュウシマツに果実を与えて反応を観察した。1989年7月の調査地点Nおよび1991年7

月の調査地点Sにおいて熟した果実より種子を取り出し、林床に置きアリが種子を運ぶかどうかを観察した。同様の実験を、1991年7月にS地点の林床に隣接する河原および信州大学構内の芝生上でも行った。

実生の観察：1989年の7月に採集した種子を信州大学の圃場に播き、翌年発芽した実生の形態の変化を継続観察した。1989～1993年の5年間自生地において、実生の発芽が見られるかどうか調査を行った。また1991年の7月に自生地に種子を播き、翌年実生の発芽の有無をチェックした。

結果

送粉昆虫：訪花昆虫としてはマルハナバチ類・コハナバチ類・ピロウドツリアブ・ギフチョウが観察された(図1～4)。昆虫の訪花行動の観察からマルハナバチ類、特にオオマルハナバチの越冬女王が最も有効な送粉者と推定された。1989年にはオオマルハナバチの越冬女王は1日のうち朝日のあたる午前8時過ぎに出現し、トガクシショウマの花を一つづつ沢の上流から下流方向に移動しながら、開花している大部分の花を訪花した。オオマルハナバチの訪花はその日はその1回だけであった。同様の訪花パターンは1990年にも見られたが、訪れたトガクシショウマの花は2個前後と少なく訪花時間も午前11時と少し遅かった。マルハナバチ類への報酬は花蜜であった。コハナバチ類は1989、1990、1991年と毎年訪花が観察された。コハナバチ類は主に花粉採集のために訪花していた。1991年にはトガクシショウマの花にピロウドツリアブおよびギフチョウの訪花吸蜜が観察された。

交配様式：自家受粉と袋かけを併用した処理を行った5個の花のうち4個が結実した。また、自家受粉後花被片などを除去した9個の花のうち6個が結実した。

花の観察：トガクシショウマの花は他のメギ科植物同様、開花直後には雄蕊の葯は裂開せず雌性先熟であることが観察された(図5)。トガクシショウマの蜜腺を刺激したところ、雄蕊は瞬間的に内側に動き、柱頭に接触する

表1. 3調査地点における1990年、1991年のトガクシショウマの結果率

調査地点	調査年	平均結実率(%)	標準偏差	サンプル数
H	1990	100.0	0.0	8
H	1991	79.2	40.1	6
N	1990	83.9	34.0	190
N	1991	4.8	21.0	188
S	1990	28.1	41.9	47

ことが観察された(図6)。柱頭に接触していた雄蕊は15分ほどすると元の位置に戻った。

結果率：1990年と1991年に調査した3箇所の集団で結果率は場所や年により大きく変動する事が見いだされた(表1)。1990年の調査地点Nと1990年および1991年の地点Hではほとんどの花が結実したのに対し、1991年の地点Nではほとんど結実がみられなかった。地点Sでは20数パーセントの結果率であった。1果実中の種子数は平均で11.6個(標準偏差3.9, 測定数31)で最大22個であった。

種子散布：アリによるトガクシショウマの種子散布の実験結果を表2にまとめる。アシナガアリ属の1種(ヤマアシナガアリまたはアシナガアリ)が自生地において種子を運搬することを確認した(図11)。アシナガアリ属の1種はトガクシショウマの種子の存在に気がつくと熱心に種子を巣に持ち帰った。同様の実験を自生地に隣接する河原で行ったところトビイロシワアリは種子に関心を示さなかった。信大構内の芝生上でも同様の実験を行ったところ、クロヤマアリは種子を運んだのに対し、クロオオアリは種子に関心を示さなかった。アリによる種子散布は同じメギ科のイカリソウでも報告されている(鈴木, 1990)。

果実の果肉はジューシーでなめけると甘味が感じられた。自生地ですら鳥によると思われる果実の食痕が見られた。鳥による果実の摂食と種子散布の可能性を確かめるため、飼育されているジュウシマツに食べさせたところ非常に熱心に果肉部分を食べ、種子を周囲に撒き散らした(図10)。これらの事はトガクシ

表2. トガクシショウマの種子の
アリ散布の実験結果

アリの 種類	調査地点	種子散布 の有無
アシナガアリ 属の1種	地点S, ブナ林床	+
トビイロシワアリ	地点S, 河原	-
クロヤマアリ	信大構内, 芝生上	+
クロオオアリ	信大構内, 芝生上	-

ショウマの種子散布がアリ散布と鳥散布の二重散布であることを示している。

実生の観察：自生地で7月に採取した種子を圃場に播種した所、翌年4月いくつかの種子の発芽が観察された。1年目の実生個体は2枚の子葉の他に1枚の実葉をつける。実葉は直径約1.5 cm, 大きな個体と異なり葉は分裂しない単葉である(図12)。実葉は1枚のみ着けるだけで越冬した。2年目の個体の葉は分裂し、3小葉をつける。1年目の実生の実葉が分裂しないのはイカリソウと同じである(鈴木, 1990)。自生地で単葉の1年目の実生を探したところ、19992年に1個体だけ確認することが出来た。前年のマークがこの実生個体の近くに残っていたのでこの実生個体は前年にアリ散布実験の際アリにより巣に運ばれた種子由来の個体である可能性が高かった。

考察

実験に用いたサンプル数が少ないが、自家受粉により果実および種子が形成されたのでトガクシショウマは自家和合であると考えられる。トガクシショウマの栽培個体1個体において自然に果実が形成されることがあるという報告(石黒ゆり子・渡辺平三郎, 私信)もトガクシショウマの花の自家和合性を示している。自家和合と雄蕊の運動機構を持つにも関わらず、結果率は年や場所により大きな変動を示した(表1)。このことは自家受粉を行うにせよ結実に昆虫の訪花が必要なことを示している。結果率の変動は春先の送粉昆虫のトガクシショウマへの訪花頻度が年や場所

により変動するためと思われる。トガクシショウマの主要な送粉昆虫はマルハナバチ類の越冬女王と推定されるが、マルハナバチ類のトガクシショウマへの訪花頻度は、越冬に成功したマルハナバチ類自身の個体群密度および同時期に開花している他の植物との競争などの影響を受けるであろう。一般に早春に林床で開花する虫媒花の草本植物は、ヤナギ類などの木本植物や他の草本植物との競争で、送粉昆虫の欠乏になりがちであることが報告されている(Schemske et al, 1978)。トガクシショウマの開花期には近くにカタクリ、ニリンソウ、オオイワカガミなどの草本植物が開花しており、同様にマルハナバチ類の訪花を受けていた。トガクシショウマがこれらの植物との送粉昆虫をめぐる誘致合戦に勝ち、誘致に成功した年には結果率が非常に高くなるものと思われる。

コハナバチ類は1991年には訪花頻度が高い割に、結果率が低かったので、あまり有効な送粉昆虫であると思われる。ギフチョウやピロウドツリアブはその頭部は雄蕊に接触しないので有効な送粉昆虫ではないと判断された。

メギ科植物の花では昆虫の吸蜜の際の刺激による雄蕊の運動により葯と柱頭が接触する。この運動は自殖を促進する機構と一般的に考えられている(例えば、河野, 1974, 図151)。しかし、この運動は花の終わりまでに何回も繰り返され、花粉が少しづつ放出されていくので、この運動は送粉者に花粉を擦り付け、送粉を成功させる意味が大きいと思われる。雌性先熟で葯の裂開していないトガクシショウマの花に花粉を付着した昆虫が訪花すれば他殖が成立することになる。雌性先熟に加えマルハナバチ類はトガクシショウマの複数の花に順次訪花するのでトガクシショウマはかなりの割合で他殖を行っていると推定される。一方、コハナバチ類はトガクシショウマのひとつの花の上で花粉採集のためかなりの時間滞在するのでコハナバチ類の活動の結果、種子は主に自家受精により形成されるものと推定される。

トガクシショウマの個体群のサイズ構造を先に報告した(井上, 1991)。サイズ構造は開花個体を含む大きな個体に偏り、1年目の実生個体は見いだされなかった。トガクシショウマの個体群は種子からの新生個体の流入がほとんど見られず、定着した個体の生存率が高いという特徴を持つ個体群であると考えられる。

年により果実および種子の生産がかなりあるにも関わらず、実生個体がほとんど見られないのは果実の散布前後の種子の死亡率が大きいことを示唆している。トガクシショウマの果実は鳥散布とアリ散布により散布されていると思われるが、この二つの散布が有効に行われることにより実生が定着できるのかもしれない。

鳥による種子散布は果実が鳥により食べられ、種子が糞として排泄される周食型の散布が有名である(例えば, van der Pijl, 1982; 岡本・湯本, 1994)。しかしながら、トガクシショウマの比較的柔らかい種子やエライオソームは消化管を通るうちに消化されてしまう可能性が高いので、消化管を通した種子散布の有効性には疑問が残る。トガクシショウマの鳥による種子散布の形態として最も可能性が高いと思われるものは、飼育しているジュウシマツで見られたような鳥が果肉のみを食べ、種子を吐き戻すタイプの周食型ではないだろうか。トガクシショウマの自生地周辺に生息し吐き戻しを行うことの知られている鳥としてジョウビタキやヒヨドリが挙げられる(中村浩志, 私信)。自生地で吐き戻されたと思われる種子の摂食痕が観察された(図8)が、吐き戻し種子の中に生存力のある種子があれば鳥による散布が行われたことになる。

地表に生存力のある種子が散布されたとして、定着可能なセーフサイトが限られていることも考えられる。観察例が少ないが、アリにより運ばれた種子から実生が発芽したと推定できるので、トガクシショウマが自生地で発芽するためにはアリにより発芽に好適な場所に運ばれる必要があるのかもしれない。アリは種子のエライオソームを取った後、種子

を栄養塩類や有機物に富んだアリのごみ捨て場に捨てることが知られており(Beattie, 1985)、この養分がアリ散布種子の定着に役立つと言われている(岡本・湯本, 1994 参照)。また、トガクシショウマの自生地は急峻な斜面なので、種子が土の中に埋められるということ自体が実生の定着にとって重要なかもしれない。

1989年に調査地点Nでアリ散布の実験を行ったが、その場所で活動しているアリを見いだすことが出来ず、種子も運搬されなかった。調査地点Nでかなりの結実が見られる年もあるにも関わらず、実生が見いだされないのは、アリの活動が活発でないことが1因かもしれない。

トガクシショウマの個体群は特殊な生育環境の中で新しい個体の流入は少ないものの最近まで安定した個体群を形成していたものと推定される。トガクシショウマの個体群のサイズ構造のデータなどから、トガクシショウマが種子から開花するまで5年程度はかかるかと推定される。また、新しい個体の流入による個体群の回復が困難なため、人間による開花個体の採集は即個体群の衰退につながる。トガクシショウマの自生地の個体群の現状維持を計るだけでも、採集は禁止する必要がある。トガクシショウマの個体群を現在より増加させるためには、採集禁止に加え、アリによる種子散布の有効性など種子および実生の定着条件をより詳しく吟味した後、人為的に種子の生存率を増加させるための方策を講ずる必要性があると思われる。

謝辞

北海道大学の東正剛博士にはアリの同定をして頂いた。信州大学の中村浩志博士からは鳥について有益なコメントを頂いた。植物愛好家の石黒ゆり子、渡辺平三郎の両氏には栽培個体について貴重なコメントを頂いた。野外調査には信州大学の自然誌ゼミの学生諸君の協力を得た。特に柳楽聡君からはギフチョウの写真の提供を受けた。また、本研究は文部省科件費重点領域「地球共生系」、同総合研究「陸上植物の絶滅と保全の生物学」、日本生

命財団より一部助成を受けた。記して謝意を述べたい。

引用文献

Beattie, A. J. 1985. *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms*, 182pp, Cambridge University Press.

井上 健 1990. ツキヌキソウ (スイカズラ科) の繁殖生物学 -予備的な報告-. 長野県植物研究会誌 23: 1-4.

井上 健 1991. カタクリ, タデスミレ, トガクシソウの集団のサイズ構造. 長野県植物研究会誌 24: 10-14.

井上 健・鷲谷いづみ・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.

河野昭一 1974. 種の分化と適応, 407頁, 三省堂.

岡本素治・湯本貴和 1994. 種子散布の生物学 (岡田博他 編) 植物の自然史, 37-55頁, 北海道大学図書刊行会.

Schemske, D. W., Willson, M. F., Melampy, M. N., Miller, L. J., Verner, L., Schemske, K. M., and Best, L. B. 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology* 59: 351-366.

鈴木和雄 1990. 日本のイカリソウ, 187頁, 八坂書房.

van der Pijl, L. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*, 214pp, Springer-Verlag.

我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会 1989. 我が国における保護上重要な植物の現状, 320頁, 日本自然保護協会・世界自然保護基金日本委員会.

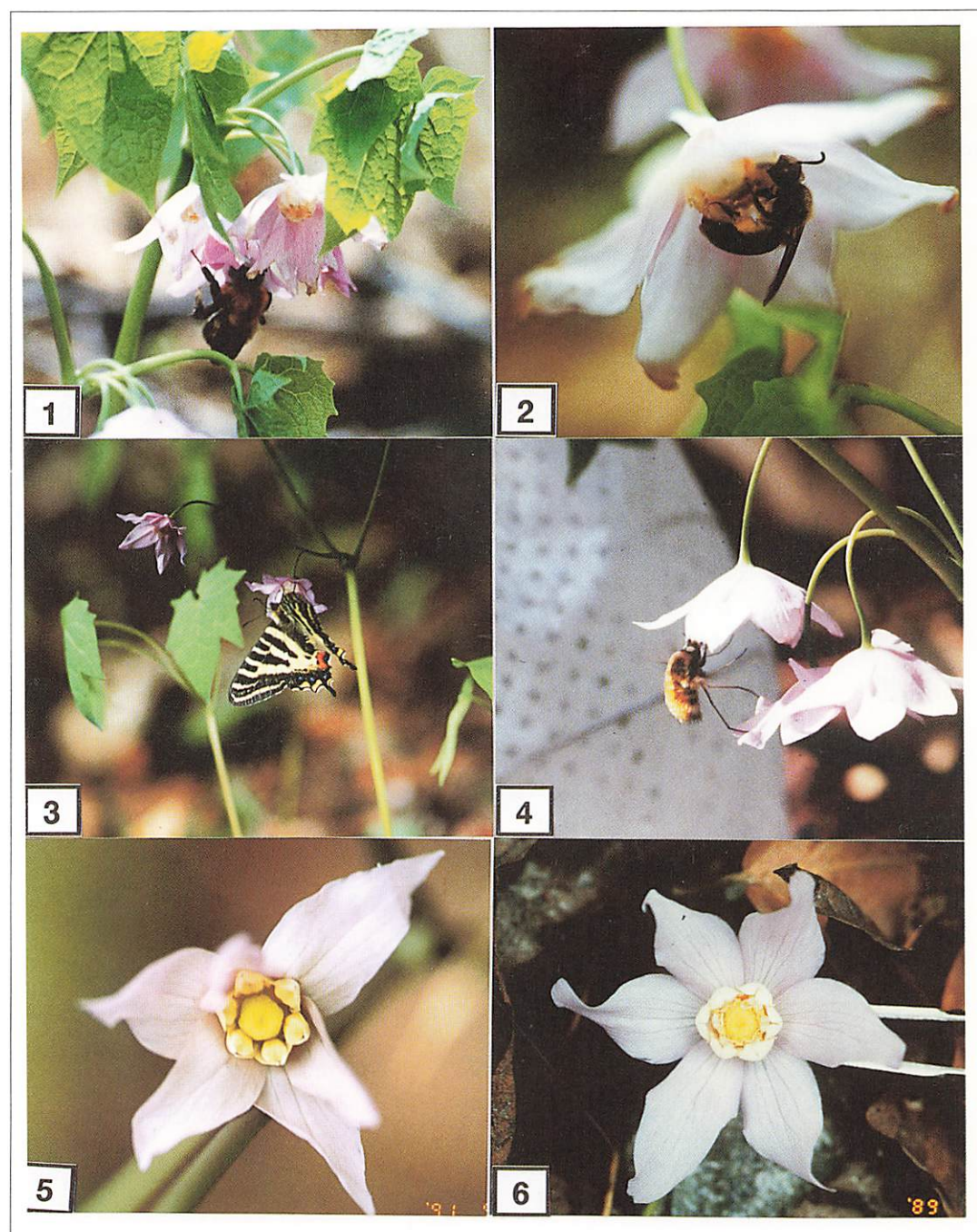


図1-4. トガクシショウマの訪花昆虫; 図1, トラマルハナバチの越冬女王; 図2, コハナバチ属の1種; 図3, ギフチョウ; 図4, ビロウドツリアブ. 図5-6. トガクシショウマの花; 図5, 開花直後の花, 雌性先熟を示す; 図6, 刺激による雄蕊の運動を示す. Figs. 1-4. Visitors of *Ranxania japonica*; Fig. 1, A queen of *Bombus diversus*; Fig. 2, *Lasioglossum* sp.; Fig. 3, *Leudorfia japonica*; Fig. 4, *Bombylius major*. Figs. 5-6. A flower of *R. japonica*; Fig. 5, A justly opened flower, showing protogyny; Fig. 6, Showing movement of androecia.

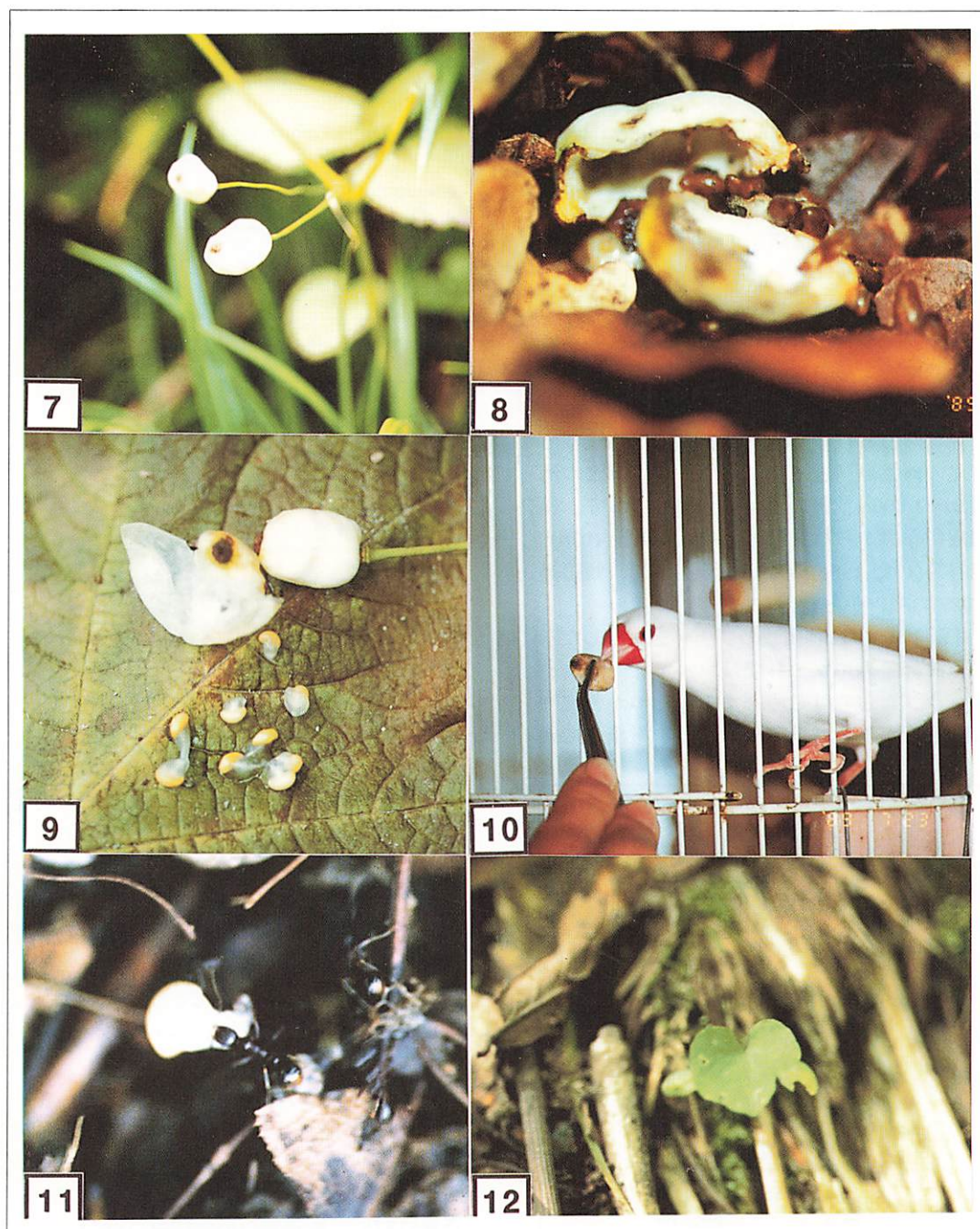


図7, トガクシショウマの白い液果. 図8, 鳥によると思われる果実の摂食痕. 図9, トガクシショウマの種子, エライオソームを持つ. 図10, ジュウシマツによる果実の摂食実験. 図11, アシナガアリ属の1種による種子の運搬. 図12, 1年目の実生, 葉は分裂しない単葉である. Fig. 7. White berries of *Ranzania japonica*. Fig. 8. Trashes of fruits presumably foraged by a bird. Fig. 9. Seeds of *R. japonica* showing elaiosomes. Fig. 10. Cage experiment on foraging a fruit by *Lonchura striata* var. *domestica*. Fig. 11. Seed dispersal by *Aphaenogaster* sp. Fig. 12. A seedling of first year with a undissected simple leaf.