

〈原著〉

サラシナショウマの葉節間の個体内分化の定量形態学 —信州の標高に応じたサイズと形の動態—

宋 立軍¹⁾ 佐藤 利幸^{2)*}

1) 信州大学大学院

2) 信州大学理学部

A quantitative morphology of leaf-internode differentiation of *Cimicifuga simplex* Wormsk with respect to altitudinal size-shape dynamics in Shinshu

Song LIJUN and Toshiyuki SATO

Key words: 比率, 標高, 花茎長, 節間長, 複葉長, 個体内分化, サイズ, サラシナショウマ, 信州 (長野県)

I はじめに

サラシナショウマ (*Cimicifuga simplex* Wormsk) はキンボウゲ科 (Ranunculaceae) サラシナショウマ属の多年生草本で、高さは1mにもなる。根茎はよく発達し、横に伸びる。茎は直立し、大形の2-3回3出複葉である。7-8月頃、茎頂に長い花茎を出し、単一あるいは分枝した花軸に総状花序を出し、密に有柄の白い花をつける (牧野 1973; 長野県植物誌編集委員会 1997)。

サラシナショウマは東アジアを中心として、北海道~九州、朝鮮半島、中国の主として温帯~亜寒帯に分布し、高山帯にも見られる。東ユーラシア大陸を中心に分布し、ヒマラヤからカムチャッカに至る (北村・田村 1974; 週刊百科編集部 1997)。サラシナショウマは日本では北海道から九州まで広く分布する、中部山岳域には西日本と東日本の要素が共存すると予想されている (Yamaji *et al.* 2005)。多くの変種に分けることもあるが区別は難しく広い分布をもつため、その生態的な多型が予想される。中部山岳は比較的狭い範囲にサラシナショウマの多型が混在するため個体内の比較研究には有利であり、比較形態からは種としての範囲が必ずしも明確ではない、個体内分化の研究は残された課題である。

そこでサラシナショウマ地上部の個体内分化と遺伝的分化の度合を対応させる基礎資料として、信州にお

ける標高別の個体内分化を解析するものである。ここでは葉と茎に着目してサイズと形 (比率) の個体内分化について、標高に応じた定量比較を試みた。

本研究では信州 (山岳域) に生育しているサラシナショウマについて標高の違いに応じた葉と茎のサイズと形 (比率) の個体内分化の度合と変異幅を解明し高地環境への可逆性を示す形質を特定したい。

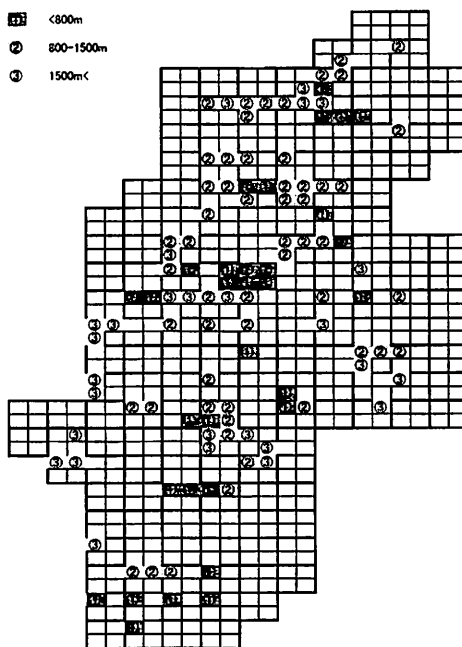


図1 標高別にみたサラシナショウマ標本の採集地点

* 佐藤利幸 〒390-8621 松本市旭3-1-1

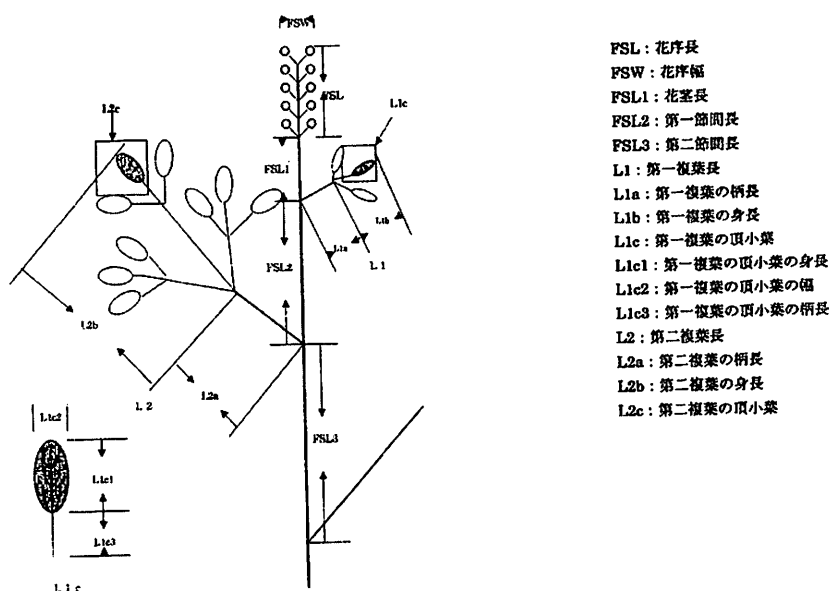


図2 サラシナショウマ地上部の模式図とその測定部位

表1 標高に応じたサイズ, サイズ差, 比率の平均値と標準偏差 (800m以下で $n=83$, 800—1500mで $n=46$, 1500m以上で $n=77$; $p<0.05$).

(単位: mm)

	FSL1	FSL2	FSL3	L1a	L1b	L1	L2a
<800m	81.96±57.14	162.75±86.29	229.88±75.45	8.4±6.4	23.31±11.38	32.52±19.44	49.22±36.35
800—1500m	61.15±49.37				49.71±39.4	62.37±52.69	
1500m<	54.55±25.56	162.27±82.28	247.67±84.11	11.18±22.47	53.99±48.49	65.17±69.74	47.83±35.72

	L2b	L2	FSL2-FSL1	FSL3-FSL2	FSL3-FSL1	L1b-L1a	L2b-L2a
<800m	121.52±75.71	170.7±109.36	84.79±51.31	101.5±49.02	173.5±60.37	20.8±12.93	73.57±38.44
800—1500m						29.92±21.17	82.09±40.09
1500m<	143.08±59.58	190.91±91.73	100.32±72.95	115.27±66.57	197.8±89.88	33.74±18.84	103.43±27.47

	L2a-L1a	L2b-L1b	L2-L1	FSL1/FSL2	FSL1/FSL3	FSL2/FSL3	L1/L2
<800m	42.49±35.2	96.12±71.49	138.61±103.6	0.51±0.19	0.27±0.12	0.56±0.15	0.23±0.16
800—1500m							
1500m<	30.37±17.75	93.18±38.97	123.55±51.36	0.37±0.14	0.21±0.11	0.54±0.21	0.38±0.26

II 材料と方法

信州大学植物標本庫 (SHIN) の長野県産サラシナショウマの植物標本約200枚を用いて標高ごと (①800m以下, ②800m~1500m, ③1500m以上) に分けた (図1)。花のある標本それぞれについて上部の葉と茎の形態 (Bell 1991) の計測を行った (図2)。そ

れらの平均値, 標準偏差を算出した。まず, サイズ計測値として花茎長 (FSL1), 節間長 (FSL2, FSL3), 複葉身長 (L1b, L2b), 複葉柄長 (L1a, L2a), 複葉長 (L1, L2) などの平均値と標準偏差を計測した。次に, 計測した値を用いて (FSL2-FSL1), (FSL3-FSL2), (FSL3-FSL1), (L2-L1), (L1b-L1a), (L2b-L2a), (L2b-L1b), (L2a-L1a) の平均値と標

準偏差を計算した。さらに形として (FSL1/FSL2), (FSL1/FSL3), (FSL2/FSL3), (L1/L2) の平均値と標準偏差を計算した (表1)。

III 結 果

3-1 サイズ (FSL1, L1, L1b)

花茎長 (FSL1) は図3 (左) に示すように、花茎長は標高が高まると短くなる傾向がある。800m 以下では $81.96\text{mm} \pm 57.14$ で1500m 以上では $54.55\text{mm} \pm 25.56$ で有意差がある ($p < 0.05$)。第一複葉長 (L1) は図3 (中) に示すように、第一複葉長は標高が高まると長くなる傾向がある。800m 以下では $32.52\text{mm} \pm 19.44$ で800m-1500m では $62.37\text{mm} \pm 52.69$ で有意差があり ($p < 0.05$)、800m 以下では $32.52\text{mm} \pm 19.44$ で1500m 以上では $65.17\text{mm} \pm 69.74$ で有意差がある ($p < 0.05$)。第一複葉身長 (L1b) は図3 (右) に示すように、第一複葉身長は標高が高まると長くなる傾向がある。800m 以下では $23.31\text{mm} \pm 11.38$ で800m-1500m では $49.71\text{mm} \pm 39.4$ で有意差があり ($p < 0.05$)、800m 以下 $23.31\text{mm} \pm 11.38$ で1500m 以上では $53.99\text{mm} \pm 48.49$ で有意差がある ($p < 0.05$)。

3-2 サイズの差異 (L1b-L1a, L2b-L2a)

第一複葉の身長と柄長の差 (L1b-L1a) は図4 (左) に示すように標高が高まると大きくなる傾向がある。800m 以下では $20.8\text{mm} \pm 12.93$ で1500m 以上では $33.74\text{mm} \pm 18.84$ で有意差がある ($p < 0.05$)。第二複葉の身長と柄長の差 (L2b-L2a) は図4 (右) に示すように標高が高まると大きくなる傾向がある。800m 以下では $73.57\text{mm} \pm 38.44$ で1500m 以上では $103.43\text{mm} \pm 27.47$ で有意差がある ($p < 0.05$)。

3-3 形 (FSL1/FSL2, L1/L2)

花茎長と第一節間長の比率 (FSL1/FSL2) は図5 (左) に示すように標高が高まると小さくなる傾向がある。800m 以下では 0.51 ± 0.19 で1500m 以上では 0.37 ± 0.14 で有意差がある ($p < 0.05$)。第一複葉長と第二複葉長の比率 (L1/L2) は図5 (右) に示すように800m 以下では 0.23 ± 0.16 で1500m 以上では 0.38 ± 0.25 で有意差がある ($p < 0.05$)。

IV 議 論

サラシナショウマの根茎は乾燥してから漢方薬として利用される場合もある。和名のサラシナは晒菜の意味で、若葉を摘んで水に晒して食べたためとされる (佐竹ほか 1982)。そのためツムラ研究所を中心に

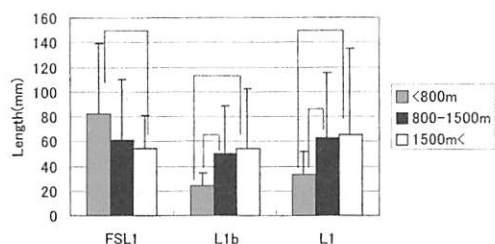


図3 標高に応じた花茎長、複葉身長と複葉長及び有意差 ($p < 0.05$)

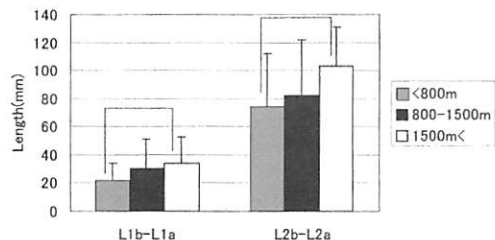


図4 標高に応じた第一、二複葉身長と柄長の差異及び有意差 ($p < 0.05$)

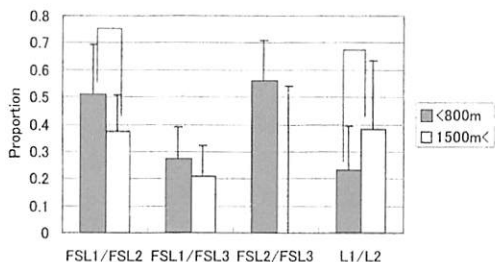


図5 標高に応じた花茎長と第一節間長、第一節間長と第三節間長、第二節間長と第三節間長、第一複葉長と第二複葉長の比率及び有意差 ($p < 0.05$)

中国及び日本各地のサラシナショウマの葉効に着目した遺伝組成の研究が進められ、中部山岳域で三つの遺伝型が示されている (Yamaji *et al.* 2005)。また形態的多型も示唆されてきたが (長野県植物誌編集委員会 1997)、その比較形態の定量解析は行われてこなかった。

本研究ではじめて成熟個体における葉や茎の大きさと形に差異が標高に応じて見られることを明らかにした。しかしながら結果のように調査検討した10パラメータの組み合わせから数十のサイズと形のうち有意差の見られるものは極少数である。

結果をまとめると以下となる。パラメータも標高ごとに明瞭な区別はできた (有意差がある)。すなわち、標高の形態分化は見出せる。

形質ごとに平均値の比較を行うと以下①に示したバ

ラメータでは標高が高まるにつれて減少する。①花茎長 (FSL1), 花茎長と第一節間長の比率 (FSL1/FSL2), これらは繁殖支持器官への投資量の減少をともし基本的には繁殖器官への投資量の減少を意味する。ヨーロッパアルプスでのダイコンソウ属植物で見られた種間差と同様な傾向である (Sato & Korner 1990)。中部山岳地域での生育期間の短縮が地域・種をこえた収斂現象を導くとも言えよう。

形質ごとに平均値の比較を行うと以下②に示したパラメータでは標高が高まるにつれて増加する。②第一複葉の葉身長 (L1b), 第一複葉長 (L1), 第一複葉の葉身長と柄長の差 (L1b-L1a), 第二複葉の葉身長と柄長の差 (L2b-L2a), 第一複葉長と第二複葉長の比率 (L1/L2)。これらの形質は光合成器官のサイズ増加を補償している。短期間に光合成による物質生産を可能にするための個体内分化への馴化現象と言えるかも知れない。ブナの葉やマイヅルソウでの葉サイズの北日本での増加 (河野 1974) やオンダ属における高地での細胞サイズや葉サイズの増加 (中西ほか 2004) と同じ傾向である。高地における大きな葉は寿命が短い可能性がある (菊沢 2005)。ただし高い光合成をもち軽い (単位面積での重量が少ない) 葉形質の特性をもつ可能性がある。今後の課題である。さらに、低地から高地にかけて複葉は大型化していた。複葉の葉身長と柄長の差, 第一複葉長と第二複葉長の比率が大きくなることは, 同じ花茎葉でも第一と第二の葉形態分化が促進されていることを示す。これは①での収斂と対応しており, 機能分化 (花茎葉と根出葉) が拡大するダイコンソウ属と同じ傾向につながる (Sato & Korner 1990)。なお結果では, 標高差による違いを各サイズと形 (比率) について強調してまとめたが, 変動係数 (100X 標準偏差/平均値) の違いも形質ごとと標高ごとに違うことも読み取ることができる (表1, 図3)。有意差が認められた形質でも一般にはサイズの変動係数が比率のものより大きい。L1やL1b (第一葉長や葉身長) は800m以上でばらつきが大きいことが読み取れる (河野ほか 1993)。

すべてをまとめると, 種分化まではいかずともいくつかの形質で標高増加による環境要因への馴化の萌芽が見られたと結論できる。広い分布をもつ植物種は個体内での葉のサイズと形を調節しつつ生活史を調節し生活環を維持しているようである (堀田 1974; 館岡 1984; 佐藤 1987)。この研究はサラシナショウマの種内構造を理解するうえで重要な基礎資料であり, 細

胞配列さらには薬理的な構成成分と対応しているならば有益な情報となろう (小松ほか 1996)。この報告の基本となった修士論文 (宋 2005) では山岳域と標高別の形態分化の定量比較を行ったが, いずれも有意差は見られなかった。しかし変動係数に関しては形質と山岳域・標高でクライン (しだいに変わる) を見出すことができた。すなわち狭い中部山岳の森林植生や植生成立 (土田 1987; 水野 2001) および山岳の寒冷気候に対応して形質が可塑性を伴い動態していることには疑いがない (酒井 1996; 増沢 1997)。

参考文献

- Bell A.D. (1991) Plant Form. Oxford University Press.
- 堀田 満 (1974) 植物の進化生物学III 植物の分布と進化. 三省堂.
- 河野昭一 (1974) 植物の進化生物学II 植物の分化と適応. 三省堂.
- 河野昭一・石栗義雄・工藤 洋・芝池博之 (1993) 植物における形質発現と表現型可塑性にみられる集団分化. 種生物研究, 17: 21-32.
- 菊沢喜八郎 (2005) 葉の寿命の生態学: 個葉から生態系へ. 共立出版, 東京.
- 小松かつ子・李 曉波・山路誠一・難波恒雄 (1996) 漢薬 (升麻) の生薬学的研究 (第一報) *Cimicifuga* 属植物の地下部の一般的形態及び *C. simplex* の形態変異と本種に由来する (升麻) について Natural Medicines, 50(3): 222-231.
- 増沢武弘 (1997) 高山植物の生態学. 東京大学出版社.
- 水野一晴 (2001) 植生環境学. 古今書院.
- 牧野富太郎 (1973) (新) 日本植物図鑑. 北隆館.
- 長野県植物誌編纂委員会 (1997) 長野県植物誌. 信濃毎日新聞社.
- 中西由佳・増沢武弘・福原 隆・佐藤利幸 (2003) 信州中央部の標高に応じたオンダ属の種, 個体, 葉脈, 細胞密度の分布. 信州大学環境科学, 25: 97-105.
- 酒井 昭 (1996) 植物の分布と環境適応. 朝倉書店.
- 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・冨成忠夫 (1982) 日本の野生植物II. 平凡社.
- 佐藤利幸 (1987) ジュウモンジシダの葉形質にみられる地理的クラインと安定性. Acta Phytotax. Geobot, 38: 375-395.
- Sato, T. and Christian K. (1990) Altitudinal variation

of leaf venation in four species of *Geum* in the Austrian Alps. *Flora*, 184: 137-149.

- 週刊百科編集部 (1997) 植物の世界 8. 朝日新聞社.
- 宋 立軍 (2005) 信州におけるサラシナショウマ地上部の定量比較形態—標高と山岳域の違いに着目して. 信州大学大学院地球生物圏科学修士論文, 松本 (信州大学理学部).
- 館岡亜緒 (1983) 植物の種分化と分類. 養賢堂.
- 土田勝義 (1987) 長野県の植生. 信濃毎日新聞社.
- Yamaji, H. *et al.* (2005) 核リボゾーム DNA, ITS 領域に基づく, キンボウゲ科サラシナショウマ属サラシナショウマ (広義) の生物地理学的研究. 植物研究雑誌 (印刷中).