

## 多様な環境に適応・進化してきた林床植物の生活史戦略

大原 雅

現在、地球上には約26万種の植物が生育している。これらの祖先の多くは白亜紀に出現した。しかし、私たちが認識する「種 (species)」は、外部形態などに代表される形質によって定義され、その類似性によって「種」というカテゴリーに分類されている。その「種」というカテゴリーでくくられた個体の集合は、世代を受け継ぐという繁殖の仕組みを、さまざまな地球環境の変化に適応させ、そして持続的に維持している。そして、その種や分類群として確立されてきた形態、機能上の「系統的制約」と「生育環境の制約」の相互作用の中で種がどのように生きているのかを明らかにするのが「生活史研究 (life history study)」である。

いかなる生物種も単独で生きているのではない。特に、自ら積極的に動くことができない(固着生の)植物においては、ある限定された空間の中でのまとまり、すなわち「個体群・集団 (population)」を形成している。そして、その個体群を取り巻く「群集 (community)」の中の他の動植物との相互作用など、その植物の生活史は、固着生という言葉からくる静的なものではなく、とても動的(ダイナミック)である。本講義では、北海道を代表的する林床性の多年生植物、オオバナノエンレイソウ、スズラン、オオウバユリの3つの植物に焦点をあて、その多様な生活史戦略を紹介する。

### 1) オオバナノエンレイソウの生活史

北大の校章にデザインされているオオバナノエンレイソウ *Trillium camschatcense* は、日本においては東北地方(青森、秋田、岩手の3県)と北海道全域に分布する。

まず、種子繁殖を担う交配様式を明らかにするために、北海道各地の集団(20集団)で開花前の蕾に対してさまざまな処理を施してみた。まず、開花前に、6本の雄しべを取り去る除雄処理を行い、自花の花粉では受粉ができない状況を作ってみた。その結果、いずれの集団でも種子結実が認められ、どの集団でも他殖が可能であることが示された。さらに、この他殖における花粉の媒介様式を明らかにするために、除雄後の花にメッシュのネットを掛け、虫が訪花できないようにしたところ、すべての集団で種子ができなかつ

78 M. OHARA AND S. KAWANO



図1: オオバナノエンレイソウの生活史

た。したがって、オオバナノエンレイソウの花粉は昆虫たちによって運ばれているおり、訪花昆虫の観察からコウチュウ目やハエ目の昆虫のほか、時にはマルハナバチのような大型の社会性昆虫も花粉を媒介していることが明らかになった。一方、開花前のつぼみに袋をかけ、自花の花粉のみが雌しべの柱頭に付着するようにしたところ、道南、道央、道北地方の集団では、種子が結実し、「自家和合性」が存在することが確認された。しかし、日高・十勝地方の集団の中には種子が全く作られないものが出てきた。人工的な自家受粉を行っても、種子の形成が認められなかったことから、この袋かけにより種子が形成されなかった集団は自分自身の花粉では種子を作らない「自家不和合性」を持ち、種子形成は他殖によって行われていることが明らかになった。

次に、交配実験を行った集団からオオバナノエンレイソウの葉を採集し、酵素多型分析に基づく各集団の遺伝的多様性の解析を行った。その結果、日高・十勝地方の集団は高い遺伝的多様性を示したのに対し、北部・南部に位置する集団では遺伝的多様性が低く、これらの地域集団では自殖と他殖の両方が行われていることが明らかになった。それに対し、日高・十勝地方の集団では、虫媒による完全他殖を行っており、高い遺伝的多様性が維持されていることが明らかになった。このように、オオバナノエンレイソウは、形態的には同じ「種」でありながらも、地域集団によって生活史戦略が異なっているのである。

## 2) スズランの生活史

スズランは世界に3種が知られており、園芸的にはドイツスズランが有名である。しかし、日本にも野生のスズラン *Convallaria keiskei* が自生し、種子繁殖と地下茎が横に長く伸びるクローン成長を行う。

まず、種子繁殖に関わる交配実験の結果により、スズランは自分の個体の花粉では種子を作らない自家不和合性を持つことが明らかになっている。つまり、同じクローン内の花の間の花粉のやり取りでは、種子が結実しない。スズランの香り引き寄せられ、蜜を求めてやってくる虫たちは、直接自分たちあるいは自分たちの子どもへの食料を得るために訪花する。昆虫たちからみると、その餌がスズランのどの個体由来であろうが問題ではなく、より効率的に餌を集めることが重要である。そうすると、1つの個体がクローン成長によって、大きくなりすぎると訪花昆虫は同じ個体内に滞在する確率が高くなる。そうすると、結

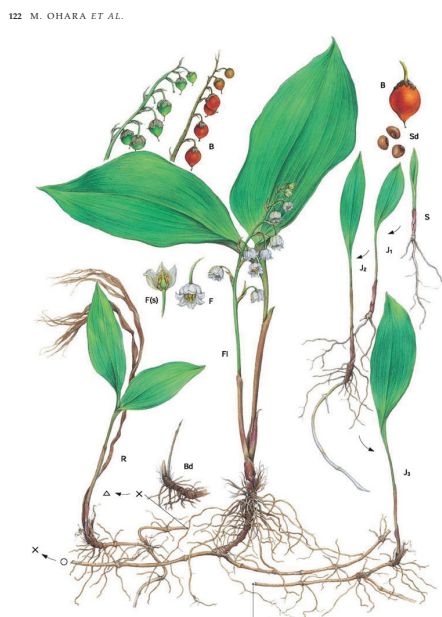


図2:スズランの生活史

局、花粉は同じ個体内を移動するだけで、種子結実には結びつかないことになる。

そこで、スズランのクローンの広がりを知るために、北海道十勝地方のスズラン群生地に100m×90mの調査区を設定し、その中を5m×5mのメッシュに区切り、各メッシュの交点からスズランの葉を採集し、酵素多型にもとづく共通した遺伝子型の分布を調査した。その結果、この調査区内では89個もの遺伝子型が認識され、さまざまな遺伝子型を持つ個体がモザイク状に隣接し、密生していることが分かった。

以上のことから、種子繁殖とクローン成長を行うスズランは、クローン成長により同一個体がある程度まとまって分布する一方で、集団は遺伝的に多様な個体で構成されており、個体が接する部分では、訪花昆虫の移動により異なる個体間で花粉の移動が行われ、種子繁殖が行われる。そして、種子から発芽した実生個体はクローン成長により個体の定着を強化する。このようなクローンの水平方向の広がり、同じように定着した他の個体と接する可能性を高め、個体内での受粉の確率を軽減する。このようにスズランは種子繁殖とクローン成長が相互に機能する巧みな生活史戦略をもっている。

### 3) オオウバユリの生活史

多年生植物では、開花に到達したあと、その後も開花、結実を繰り返す多回繁殖が一般的であるが、なかには長い年月をかけて開花に到達しながらも、一度の繁殖で個体が枯死してしまうものがある。このような植物は「一回繁殖型多年生植物」と呼ばれ、木本性低木のササやタケ、そしてここで紹介するオオウバユリ *Cardiocrinum cordatum* が、これに相当する。

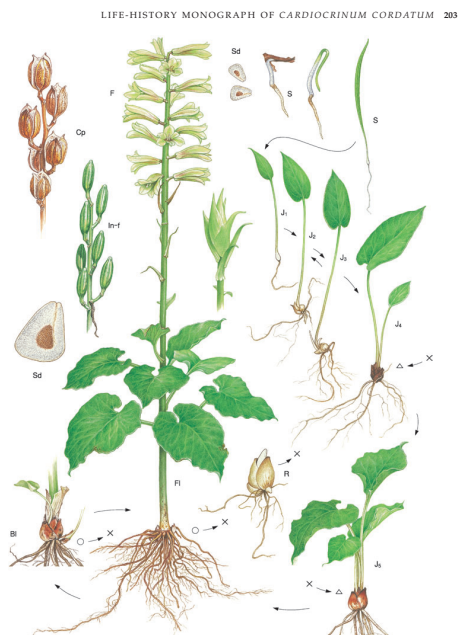


図3: オオウバユリの生活史

オオウバユリは花を介した「種子繁殖」と地下の鱗茎による「栄養繁殖」の2つの繁殖を行う。種子から発芽したあとは、1枚葉の状態で経年成長し、地下部（鱗茎）の肥大成長とともに2枚、3枚とロゼット葉の枚数を増やし、その後開花する。オオウバユリは花の奥には蜜線があり、蜜を求めてマルハナバチをはじめとするさまざまな昆虫が訪花する。果実の中には風散布に適した翼をもつ種子を大量に形成される。一方、親の鱗茎上に娘鱗茎が形成される栄養繁殖では、娘鱗茎の数は少ないものの種子からのスタートとは異なり、いきなり大きな1枚葉や2枚葉を持つ個体が形成される。一生に一度しか繁殖しないことと、2つの異なる繁殖様

式がオオウバユリの生活史戦略の中でどのように機能しているのでしょうか。

オオウバユリは北海道の低地性落葉広葉樹林林床に一般的にみられる植物であるが、調査集団として、札幌市近郊でより自然が残る野幌森林公園から北海道大学構内や北大付属植物園のように大都会の中心に孤立的に存在する集団など、環境の大きく異なる4つの集団(野幌、千歳、植物園、北大)を選定した。それぞれの個体群に5m×5mの調査区を設定し、調査区内の全ての個体に印を付け、それらの生存、成長、枯死などを丹念に追跡調査するとともに、4つの集団で交配実験を行った。

この4つの集団における交配実験(除雄処理)の結果、野幌森林公園のように自然度が高く、訪花昆虫相も豊かと考えられる環境では除雄処理個体でもコントロールと同じ結実を示したが、それ以外の場所では除雄処理個体はコントロールと比較して結実が低下していた。一方、栄養繁殖は、各集団で同じように行われているのであろうか? オオウバユリは種子繁殖と栄養繁殖の両方を行うが、必ずしもすべての開花個体が娘鱗茎を形成するわけではなく、さらに、野幌に比べて、北大と植物園の個体の多くが開花時に娘鱗茎を形成していることが明らかになった。

そして、野幌と北大の2カ所で、5m×5mの調査区を設定し、その中のすべての開花個体の遺伝子型を3年間比較した。オオウバユリは一回繁殖型なので開花個体はすべて前年度とは異なる個体である。その結果、野幌では北大よりも多様な遺伝子型がみられ、また年ごとの変化も顕著であった。それに対して、北大では遺伝子型の数も少なく、また3年間で遺伝子型の変化も少ない。これらの結果から、自然環境のより豊かな野幌森林公園にくらべ、都心に位置する北大では個体群の孤立化が進むことにより、昆虫の訪花が減少し、種子の生産効率が低下しているのである。その一方で栄養繁殖への依存がより高くなっているために、同じ遺伝子型を持つものが成長し、開花個体として登場してきているため、遺伝的多様性も低下しているのである。このように、オオウバユリは、一回の繁殖という制約の中で、現在生育する環境に合わせて、生活史戦略を見事に適応させている。

#### 4) まとめ

今回紹介した、オオバナノエンレイソウ、スズラン、オオウバユリの3種は、北海道では一般的な林床植物である。しかし、さまざまな植物群に関する生活史研究の積み重ねにより、これらの野の花たちにおいて、「系統的制約」と「生育環境の制約」の両方のバランスの中で、多様な生活史戦略が進化させてきていることが明らかになってきた。さらに、同じ種であっても、その地域の生育環境に適応し、その生活史戦略を変化させることも分かってきた。したがって、自然保護、環境保全ということを考えるにあたっては、画一的な保全対策ではなく、種レベルでの生活史特性の把握と、集団レベルでの生活史特性の変異もきちんと把握した、適切な対策が必要となる。従って、「生活史研究(life history study)」は、環境保護のための重要な基礎研究と言えるであろう。