

野生植物にみる多様な栄養繁殖戦略

荒木 希和子^{1,2}

¹滋賀県立大学環境科学部
〒522-8533 滋賀県彦根市八坂町 2500

²立命館大学総合科学技術研究機構
〒525-8577 滋賀県草津市野路東 1-1-1

Diverse strategies of vegetative reproduction in wild plants

Kiwako S. Araki^{1,2}

¹School of Environmental Science, The University of Shiga Prefecture,
2500, Hassaka, Hikone, Shiga, 522-8533, Japan

²Research Organization of Science and Technology,
Ritsumeikan University,
1-1-1, Nojihigashi, Kusatsu, Shiga, 525-8577, Japan

Keywords: life-history, reproductive strategy, rhizomatous plants, vegetative reproduction

DOI: 10.24480/bsj-review.14b6.00247

1. はじめに

野外ではある植物が一面に分布していたり、パッチを形成している様子をしばし目にする(図1)。これらは少なからず旺盛な栄養繁殖によって広がり、数mから数十mときに数百mにわたって広がっている場合もある(例えば Suyama et al. 2000; Araki et al. 2007; de Witte and Stöcklin 2010)。栄養繁殖は、栄養器官から生理的・物理的に独立な株(ラメット ramet)を増殖する個体(ジェネット genet, genetic individual)の能力と捉えられる(これをクローン成長(clonal growth), クローン繁殖(clonal reproduction)と呼ぶこともあるが本稿では一貫して栄養繁殖と記す)。栄養繁殖器官は株間の資源の輸送や貯蔵器官として機能することから、栄養繁殖を行う植物は環境により柔軟に応答することができ、ゆえにその挙動が着目されてきた。種子植物には種子による有性繁殖に加えて、この栄養繁殖を行う種が数多く存在し、栄養繁殖がジェネットの維持ひいては集団の存続に重要な役割を果たしている種も少なくない。また、栄養繁殖には形態や機能に多様な様式があり、その頻度や集団への寄与もさまざまである。Fisher and van Kleunen (2002)は栄養繁殖を行う植物の生活史を、栄養繁殖と有性繁殖による更新、栄養繁殖器官による繁殖様式、ラメットの選択的配置による柔軟な応答性、そして栄養繁殖器官によるラメット間の統合の程度によって特徴づけられるとしている。

本稿では、野外に生育する植物の生活史特性に基づいて、集団の維持における栄養繁殖の寄与と栄養繁殖器官の成長に関わる環境要因についての調査研究を紹介する。



図 1. 栄養繁殖を行う野生植物の集団の様子。

集団内には栄養繁殖により広がった株が分布していることがうかがえる（ただし外見から正確には判断できない）。(a) コンロンソウ (*Cardamine leucantha*); (b) ミズタガラシ (*Cardamine lyrata*); (c) *Cardamine trifolia*; (d) パイケイソウ (*Veratrum album* subsp. *oxysepalum*)。

2. 栄養繁殖の多様性

2-1. 栄養繁殖器官の多様性

栄養繁殖は、茎や根、葉、そして花といった植物体のあらゆる器官でなされる (Klimeš et al. 1997; Bell 2008)。いずれも無性的に新たな株を形成するという点で共通しているが、形態や発達過程は様々である。腋芽に由来する零余子（むかご）や頂芽に由来する不定芽を形成する様式のほかに、茎に由来する鱗茎や塊茎、送出枝・匍匐枝、地下茎、根に由来する塊根や横走根などの栄養繁殖器官を発達させて新たな株を形成する栄養繁殖様式が知られている（図 2）。茎に由来する栄養繁殖器官を用いるものは、主要な栄養繁殖様式であるとともに多様であるが、清水（1995）は地下部器官である地下茎には厳密には根茎・地下匍匐枝・球茎・塊茎・鱗茎に分類されるものがあるとしている。

一方、これらの器官を形態と機能により便宜的に分類すると、茎や枝状の器官を水平方向に伸長させてその先端に株を形成する水平型のものと、イモや球根を発達させてそこから新たな株を形成する肥大型のものに分けられる。機能的には、水平型の方が主に株間の資源輸送の役割を担うのに対し、肥大型は資源貯蔵器官として機能する。資源輸送機能は、離れたところに株を配置しても株間の物理的・生理的つながりを維持して栄養やシグナルをやり取

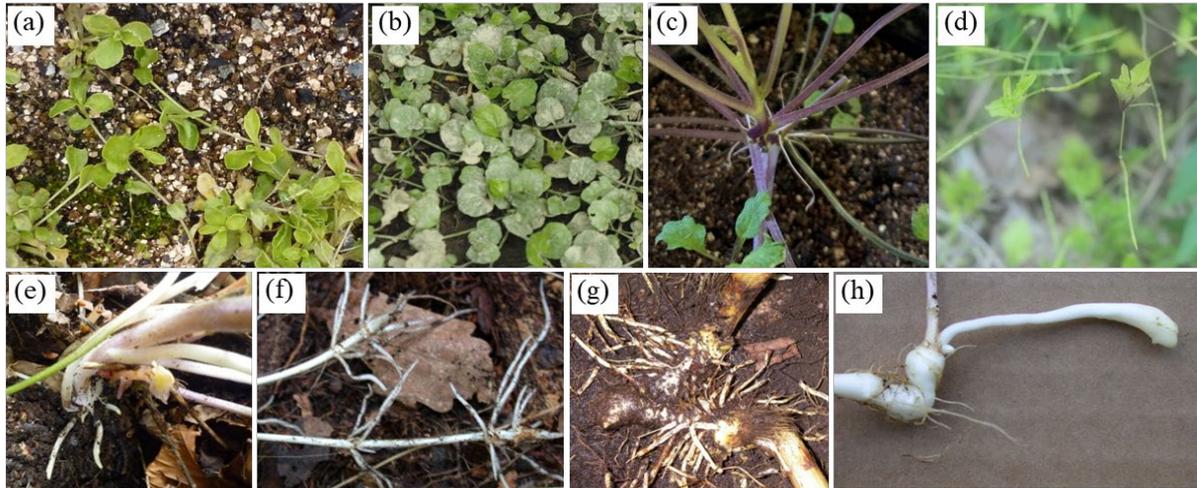


図 2. 多様な栄養繁殖器官と栄養繁殖様式の例。

(a) スズシロソウ (*Arabis flagellosa*) の地上匍匐枝; (b) ミズタガラシ (*Cardamine lyrata*) の地上匍匐枝; (c) *Cardamine flexuosa* の地上茎からの不定根; (d) ハクサンハタザオ (*Arabidopsis halleri*) の花からの不定芽; (e) コンロンソウ (*Cardamine leucantha*) の根茎; (f) スズラン (*Convallaria keiskei*) の根茎; (g) バイケイソウ (*Veratrum album* subsp. *oxysepalum*) の塊茎; (h) *Medeola virginiana* の塊茎。

りするような生理的統合 (physiological integration) を高めたり, 株間で食害や感染を危険分散 (risk spreading) させたり, 獲得しやすい資源を獲得して交換する分業 (division of labour) を行うことに機能し, 不均一性の高い環境や攪乱の多い環境において有効である (Jackson et al. 1985)。これに対して資源貯蔵機能は, 資源を貯えて不適な時期をやり過ごすことを可能にし, また貯蔵資源を使うことでサイズが大きく繁殖までの成長期間の短い株を形成できる。ゆえに, 貧栄養やストレスな環境での生育に適している。このような機能を組み合わせた栄養繁殖器官を持つことで, 環境に柔軟に応答する栄養繁殖植物の生活史戦略が進化してきたことから (Fisher and van Kleunen 2002; Franklin et al. 2021), 多様な栄養繁殖は植物の環境適応そして植物の多様化に寄与してきたと考えられる。

2-2. 栄養繁殖を行う植物の生活史戦略

個体の出生から死亡に至るまでの生活史過程において, 栄養繁殖を行うタイミングや頻度, 数は植物種によって異なり, その集団への寄与もさまざまである。上記で述べた特徴から栄養繁殖は, 有性繁殖が必ずしも高い確率で保証されない環境や, 高地や極地のように生育期間が短い場所で適応的な戦略であるとされるが, 比較的安定的な森林の林床の種にも多く見られる (河野 2004; Whigham 2004; Silvertown 2008)。ここでは, 異なる栄養繁殖戦略をもつスズラン (*Convallaria keiskei*) とオオウバユリ (*Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii*) の例を紹介する。スズランは種子から発芽後, 一枚から二枚葉へ成長して開花し, 地下茎を伸ばして栄養繁殖を行う (Ohara et al. 2006a)。オオウバユリも実生から年々成長し, 葉の数を増やして開花に至り, 鱗茎を発達させて栄養繁殖する (Ohara et al. 2006b)。どちらも主に落葉広葉樹林の林床に生育し, ゆっくり成長するため開花までに 10 年ほどかかる。種子繁殖

では、スズランは株が繰り返し開花する多回繁殖で自家不和合性なのに対して、オオウバユリは開花後に必ず枯死する一回繁殖で自家和合性を示す。実際にその動態を追跡調査したところ、5年間で栄養繁殖を行ったスズランの株のうち、栄養繁殖のみ行ったものと栄養繁殖の翌年に開花したものが、開花後に栄養繁殖したものより明らかに多く、種子繁殖より先に栄養繁殖を行うことがわかった (図 3a)。オオウバユリでは開花の年もしくはその数年前に基部に鱗茎を形成して栄養繁殖を行うが、全ての個体が鱗茎を作ることはなく、十分な・余剰な資源がある、より大きい株ほど栄養繁殖を行っていた

(Nishizawa and Ohara 2018)。

繁殖戦略は集団構造にも反映される。サイズ構造を表すと、オオウバユリでは圧倒的に種子由来の実生が多い分布であるのに対し、スズランでは中間的なサイズが多い一山型の分布をしており (図 3b-c)、スズランでは栄養繁殖による次世代の加入が集団構造に大きく寄与していると考えられる。さらに集団の空間分布でも、スズランではしばしば数 m から数十 m にわたって単一のジェネットが広がることもある (Araki et al. 2007)。それに対してオオウバユリで調べた例では、開花した株のごく近くに同じジェネット (遺伝子型) の株があるが、それ以外の株はほぼ違う遺伝子型であった。

すなわち、それぞれの栄養繁殖戦略をまとめると、スズランは資源の少ない小さい段階から地下茎を伸ばして栄養繁殖を行う。その後も一定期間は地上茎によって株間の繋がりを保ち、いずれかの株が再び地下茎を伸ばすこともある。一方で、オオウバユリは開花時かそれに近い成長段階で余剰の資源があるときのみ娘鱗茎を作る。また、スズランではジェネットや集団の維持に栄養繁殖の寄与が大きく、オオウバユリでは種子繁殖の寄与が大きく異なる戦略によって集団が維持されているといえる。

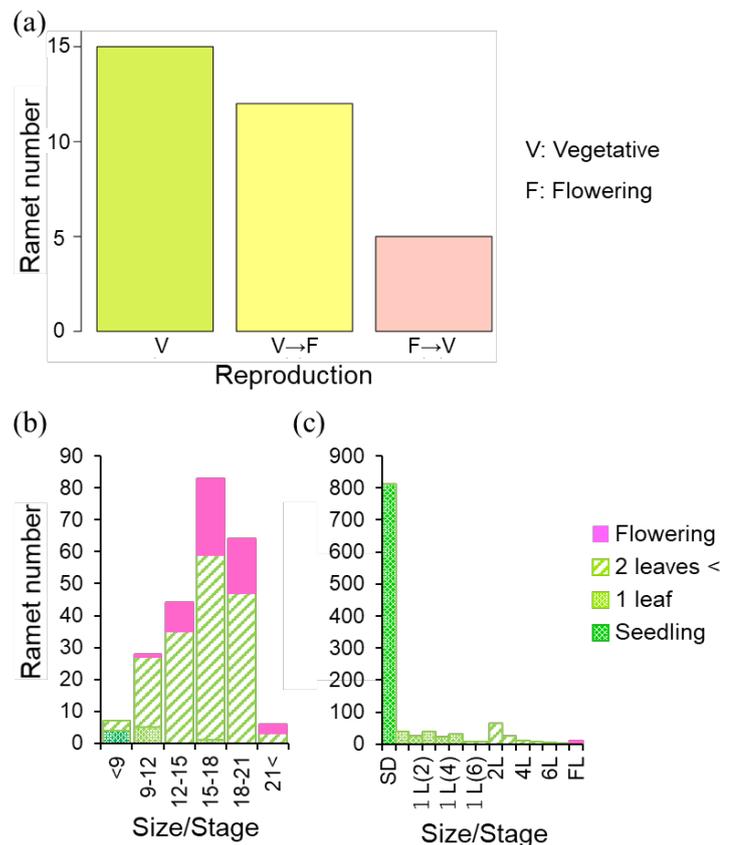


図 3. 栄養繁殖パターンと集団のサイズ構造.

(a) スズランの栄養繁殖を行った株 (ラメット) の繁殖順序ごとの頻度 (5年間の集計); (b) スズランのサイズ構造 (サイズは葉身の長さでステージ分け); (c) オオウバユリのサイズ構造 (サイズは葉数と大きさとでステージ分け)。スズランは Araki and Ohara (2008), オオウバユリは Araki et al. (2010) のデータをもとに作成。

3. 栄養繁殖器官の環境応答性

3-1. 栄養繁殖器官の伸長と株の配置

形態的特徴は機能的な特異性にも関わる。その一つに水平な伸長型の栄養繁殖器官である匍匐枝や地下茎では、栄養繁殖器官を伸長させる際に、周囲の環境をあたかもセンシングして資源を探索するように伸長し、器官を柔軟に発達させてより良い場所に新たな株を配置するような応答性を示す。この表現型可塑性は

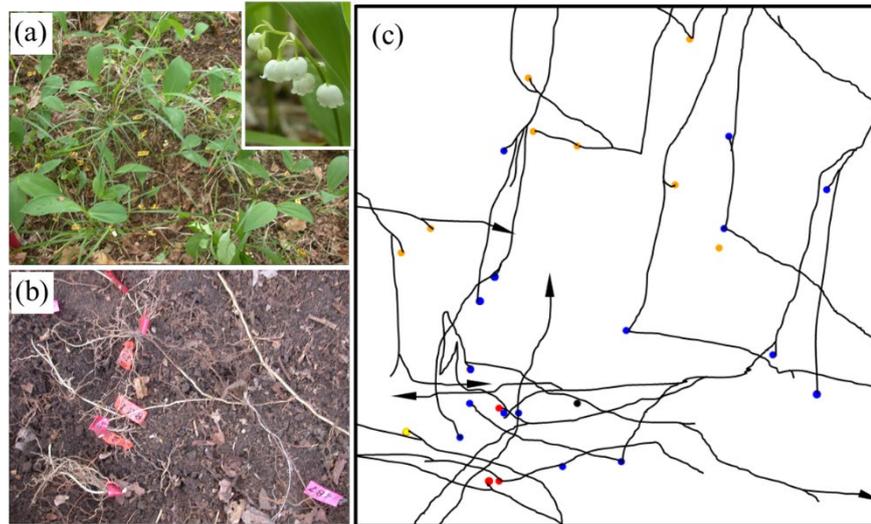


図4. スズラン (*Covallaria keiskei*) の集団を地上・地下から観察した様子。

(a) 地上部から見た場合; (b) 地下部の地下茎と根を掘り起こした場合; (c) 地下茎のつながりを記録した図 ($1 \times 1 \text{ m}^2$)。○：ラメットの位置、各色：ジェネット、▲：芽の位置。

採餌行動 (Foraging behavior) と呼ばれており (Bell 1984), 水平に伸長する器官 (スパーサー) の長さを変化させて、近くもしくは遠くに株を配置することができるというものである。例えばウコギ科チドメグサ属の匍匐枝によって栄養繁殖を行う *Hydrocotyle bonariensis* を使った圃場実験において、競争種がパッチ状に占有しているプロットでは、競争種のパッチで株間の距離 (Internode) を伸ばして早く空きパッチ (良い環境) へ移る。一方で、周囲に妨げるものがないプロットでは、分枝数 (Branching) を増やして株密度を高めるという挙動を示し、周囲環境に対して応答を変化させることが確認された (Cain and Damman 1997)。また、物理的環境が不均一な条件で、同属の在来種と侵略的外来種の株の配置パターンを調べた栽培実験では、外来種の方が資源の乏しい環境ではよりサイズの大きな株を少なく分布させており、行き着いた環境に応じて可塑的に形態を変化させて性能を高め、環境に適応して競争力を高めていることが示唆された (Chen et al. 2019)。

しかしながら、野外では環境は様々な要因によって不均一である上に、地下茎を伸長させる種では地上からその挙動がわからず、その伸長パターンや環境応答に関する知見は限定的である (例えば Logofet 2016; Tomimatsu et al. 2020)。スズランでは地上からは図4aのように見えて、掘ってみると地下茎が出てくるが、全体を掘ってみてもとにかく入り組んでいて複雑である (図4)。広域で場所や年ごとの違いを調べた場合でも、栄養繁殖の頻度やパターンを把握することはできたとしても、株の配置に好適な場所や伸長方向のパターンを見出すことは困難であった。

3-2. 遺伝子発現からみた地下茎の環境応答性

地下茎は茎から発達した栄養繁殖器官である。よって地下茎は茎頂分裂組織に由来するものの、土壤中を水平方向に伸長しその先端に次世代の娘株を形成する。ゆえに地下茎による栄養繁殖は土壤環境にも影響を受けると考えられるが、地上から観察できないため、地下部の栄養繁殖器官の挙動や応答性は十分理解されていない。そこで地下茎をもつアブラナ科のコンロンソウ (*Cardamine leucantha*) を対象に地下茎の器官特異的な環境応答性から栄養繁殖戦略の解明を進めてきた。コンロンソウは多年草であるが、親株は翌年には枯死して栄養繁殖でつくられた娘株のみが地上に残るため、疑似一年草 (pseudo-annual) ともよばれる生活史をもつ (Araki et al. 2021)。したがって地下茎が伸長して新たな株を生産することは、その親株の存続とジェネットの生存に必須であり、複数の株が生産された場合のみ株の増殖 (繁殖) に寄与する。

コンロンソウの地下茎は、3-4月に花茎が伸長すると同時に水平方向へ伸長しはじめる (図5)。地下茎の遺伝子発現レベルでの特性を調べるため、開花期の地下茎・シュート (花)・根の先端および葉の RNA-seq を行い、トランスクリプトームを解析したところ、開花期の地下茎の遺伝子発現は地上部シュートと根の両方に似たパターンを示し、中でも生物防御や光受容など、環境応答に関連する遺伝子の発現パターンが根と共通であることがわかった (Araki et al. 2020)。特にアブラナ科植物で生物への防御応答に関わるとされる ER body がコンロンソウの地下茎にも存在することが確認された。ER body は忌避物質の生成に関与する β グルコシダーゼを含む小胞体由来の細胞小器官である (例えば Matsushima et al. 2002; Ogasawara et al. 2009; Yamada et al. 2020)。コンロンソウでは、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) の根や胚軸にみられる ER body に関連する遺伝子 (*BGLU23/PYK10*, *NAI2* など) と相同な遺伝子の発現が根と地下茎で高くなっていた。さらに、シロイヌナズナの子葉で誘導的にみられる ER body に関連する遺伝子 (*BGLU18*) もコンロンソウ地下茎で高く、地上部と地下部の両方の特性を併せ持つ全体の発現パターンと矛盾しなかった。

さらに野外に生育する株では、地下茎の先端が伸長途中で枯死して伸長を停止するものが少なからず見られる。その原因は明らかになっていないが、枯死している地下茎がある株では、枯死している地下茎がない健全な株と比べて、地下茎の防御応答性が高い傾向が見られている。そして、地下茎の防御応答は個株のフェノロジーによっても変化し、これらは土壤

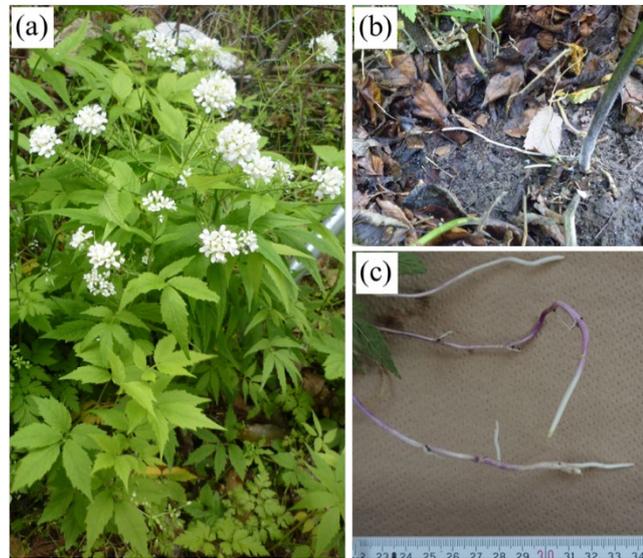


図5. コンロンソウ (*Covallaria keiskei*) の株と地下茎の伸長の様子。

(a) 開花期の地上部; (b) 地下茎が伸長している株; (c) 伸長している地下茎の先端。

の生物性や物理性によって異なる傾向が見られている。さらに地下茎には根や土壌中とは異なる微生物叢が形成されており、器官特異的な相互作用が繁殖戦略にかかわっているかもしれない。疑似一年草では、少なくとも一本の地下茎を生存させて新たな株をつくるのがその親株の存続に必須であり、このような応答性はある地下茎が枯死した場合でも残りの地下茎を維持して、次世代の株の適応を高めることに寄与する可能性がある。

以上より、地下茎の環境応答には、地上と地下の環境が関わっており、季節変化や土壌環境に安定的な応答性を維持しつつ、土壌中の環境変化に柔軟に応答することが考えられる。野外で見られる複雑な地下茎の配置には、このような植物地下部の応答性と土壌生物を含めた土壌環境との関係が関わっていることが示唆される。植物の栄養繁殖が生物群集や生態系の土壌機能にも大きく関わるということが指摘されており (Ott et al. 2019; Franklin et al. 2021) , 今後着目すべき点の一つである。

今後の展望

栄養繁殖を行う植物は生態学において広く扱われており、特に環境に対して柔軟に応答する特異的な挙動が注目されてきた (例えば Abrahamson 1980; van Groenendael and de Kroon H 1990; de Kroon and van Groenendael 1997) 。そのメカニズムはあまり着目されてこなかったが、野外の栄養繁殖植物の分子生物学的な解析が進むことで、その機能や環境応答性に関して新たな知見が得られるかもしれない。コンロンソウの遺伝子発現解析では、一見してわからないような地下茎の地下部での応答性の一端が確認できた。

栄養繁殖は野外に生育する植物にとって集団の維持に重要な戦略であるが、時に旺盛な栄養繁殖より侵略的外来種として脅威となることもあれば、農作物としてその機能が活用されることもある。今後モデル植物や農作物種を対象に解明されてきた栄養繁殖メカニズムの知見や多角的なアプローチを用いることで、多様な栄養繁殖戦略の理解が深まることを期待したい。

謝辞

本稿で紹介した研究を行うにあたり、北海道大学の大原雅教授ならびに京都大学の工藤洋教授をはじめ、多くの方々のお世話になりました。またこれらの研究の一部は科研費

(19K06861, 19H03294) の助成を受けて行いました。この場を借りてお礼申し上げます。本稿の執筆にあたっては、企画オーガナイザーである別所-上原奏子博士と天野瑠美博士ならびに日本植物学会電子出版物編集委員会に心より感謝申し上げます。

引用文献

- Abrahamson W (1980) Demography and vegetative reproduction. In: Solbrig, OT (ed), Demography and evolution in plant populations: Botanical monographs, Volume 15. Olympic Marketing Corp, pp. 89–106.
- Araki KS, Nagano AJ, Nakano RT, Kitazume T, Yamaguchi K, Nishimura-Hara I, Shigenobu S, Kudoh H (2020) Characterization of rhizome transcriptome and identification of a rhizomatous ER body in the clonal plant *Cardamine leucantha*. Sci Rep 10:13291. doi: 10.1038/s41598-020-69941-9

- Araki K, Ohara M (2008) Reproductive demography of ramets and genets in a rhizomatous clonal plant *Convallaria keiskei*. *J Plant Res* 121: 147–154. doi: 10.1007/s10265-007-0141-9
- Araki K, Shimatani K, Nishizawa M, Yoshizane T, Ohara M (2010) Growth and survival patterns of *Cardiocrinum cordatum* var. *glunii* (Liliaceae) based on a 13-year monitoring study: Life history characteristics of a monocarpic perennial herb. *Botany* 88: 745–752. doi: 10.1139/B10-041
- Araki K, Shimatani K, Ohara M (2007) Floral distribution, clonal structure, and their effects on pollination success in a self-incompatible *Convallaria keiskei* population in northern Japan. *Plant Ecol* 189: 175–186. doi: 10.1007/s11258-006-9173-9
- Araki KS, Tsujimoto M, Iwasaki T, Kudoh H. (2021) Life-history monographs of Japanese plants 14: *Cardamine leucantha* (Tausch) O. E. Schulz (Brassicaceae). *Plant Species Biol* 36: 542–553. doi: 10.1111/1442-1984.12345
- Bell AD (1984) Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology. In Dirzo R, Sarukhan J (eds), *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer, Sunderland, pp. 48–65.
- Bell AD (2008) *Plant form: An illustrated guide to flowering plant morphology*. Timber Press.
- Cain ML, Damman H (1997) Clonal growth and ramet performance in the woodland herb, *Asarum canadense*. *J Ecol* 85: 883–897. doi: 10.2307/2960609
- Chen D, Ali A, Yong XH, Lin CG, Niu XH, Ai-Ming Cai AM, Dong BC, Zhou ZX, Wang YJ et al. (2019) A multi-species comparison of selective placement patterns of ramets in invasive alien and native clonal plants to light, soil nutrient and water heterogeneity. *Sci Total Environ* 657: 1568–1577. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.12.099
- de Kroon H, van Groenendael J (1997) *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers.
- de Witte LC, Stöcklin J (2010) Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Ann Bot* 106: 859–870. doi: 10.1093/aob/mcq191
- Fischer M, van Kleunen M (2002) On the evolution of clonal plant life histories. *Evol Ecol* 15: 565–582. doi: 10.1023/A:1016013721469
- Franklin S, Alpert P, Salguero-Gómez R, Janovský Z, Herben T, Klimešová J, Douhovnikoff V (2021) Next-gen plant clonal ecology. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 49: 125601. doi: 10.1016/j.ppees.2021.125601
- Jackson JBC, Buss LW, Cook RE (1985) *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, New Haven.
- 河野昭一 (監修) (2004) 植物生活史図鑑 I 春の植物 No. 1. 北海道大学図書刊行会, 札幌
- Klimeš L, Klimesova J, Hendriks R, van Groenendael J (1997) Clonal plant architecture: a comparative analysis. In: de Kroon H, van Groenendael J (ed), *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, pp. 1–30.
- Logofet DO (2016) Estimating the fitness of a local discrete-structured population: From uncertainty to an exact number. *Ecol Model* 329: 112–120. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2016.02.015
- Matsushima R, Hayashi Y, Kondo M, Shimada T, Nishimura M, Hara-Nishimura I (2002) An endoplasmic reticulum-derived structure that is induced under stress conditions in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 130: 1807–1814. doi: 10.1104/pp.009464

- Nishizawa M, Ohara M (2018) The role of sexual and vegetative reproduction in the population maintenance of a monocarpic perennial herb, *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii*. *Plant Species Biol* 289–304. doi: 10.1111/1442-1984.12223
- Ogasawara K, Yamada K, Christeller JT, Kondo M, Hatsugai N, Hara-Nishimura I, Nishimura M (2009) Constitutive and inducible ER bodies of *Arabidopsis thaliana* accumulate distinct β -glucosidases. *Plant Cell Physiol* 50: 480–488. doi: 10.1093/pcp/pcp007
- Ohara M, Araki K, Yamada E, Kawano S (2006a) Life-history monographs of Japanese plants. 6: *Convallaria keiskei* Miq. (Convallariaceae). *Plant Species Biol* 21: 119–126. doi: 10.1111/j.1442-1984.2006.00157.x
- Ohara M, Narumi T, Yoshizane T, Okayasu T, Masuda J, Kawano S (2006b) Life-history monographs of Japanese plants. 7: *Cardiocrinum cordatum* (Thunb.) Makino (Liliaceae). *Plant Species Biol* 21: 201–207. doi: 10.1111/j.1442-1984.2006.00166.x
- Ott JP, Klimešová J, Hartnett DC (2019) The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. *Ann Bot* 123: 1099–1118. doi: 10.1093/aob/mcz051
- 清水建美 (1995) 日本草本植物根系図説. 平凡社, 東京.
- Silvertown J (2008) The evolutionary maintenance of sexual reproduction: Evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *Int J Plant Sci* 169: 157–168. doi: 10.1086/523357
- Suyama Y, Obayashi K, Hayashi I (2000) Clonal structure in a dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. *Molecular Ecology* 9: 901–906. doi: 10.1046/j.1365-294x.2000.00943.x
- Tomimatsu H, Matsuo A, Kaneko Y, Kudo E, Taniguchi Y, Saitoh T, Suyama Y, Makita A (2020) Spatial genet dynamics of a dwarf bamboo: clonal expansion into shaded forest understory contributes to regeneration after an episodic die-off. *Plant Species Biol* 35: 185–196. doi: 10.1111/1442-1984.12272
- van Groenendael JM, de Kroon H (1990) Clonal growth in plants: regulation and function. SPB Academic Publishing.
- Whigham DF (2004) Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35: 583–621. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105708
- Yamada K, Goto-Yamada S, Nakazaki A, Kunieda T, Kuwata K, Nagano AJ, Nishimura M, Hara-Nishimura I (2020) Endoplasmic reticulum-derived bodies enable a single-cell chemical defense in Brassicaceae plants. *Commun Biol* 3: 21. doi: 10.1038/s42003-019-0739-1