

## 林床に生育するキク科植物の生態

堀 良通・河原崎里子  
(茨城大学理学部)

### はじめに

キク科植物は南極大陸を除く全世界に1100から1200属、約23000種が分布している(小山, 1994)。その大部分の生育地は開けた場所で、林床のような暗い環境はまれである。また、生活形も一年生植物から多年生植物、草本から木本と多様である。キク科植物の多様性の一例として大洋島での木本化をあげることができる。*Scalesia* 属に関する詳細な研究によるとガラパゴス諸島には15種、4亜種、2変種の木本が分布している。それらは、木本であっても、成長が早い、軟材をもつ、幹の髄が大きい、一年目に開花するなど、明らかに草本の特徴を示す(Itow, 1995)。

日本には帰化植物も含めて79属約350種のキク科植物が分布しており(北村, 1981)、おもな生育地は明るい場所である。「日本の野生植物」(北村, 1981)に記述されたキク科植物322種のうち、林床に生育するのは全体の約20%である。林床に生育するのは非常に限られた分類群であり、コウモリソウ属 *Cacalia*、モミジハグマ属 *Ainsliaea*、ガンクビソウ属 *Carpesium*、ヤブレガサ属 *Syneilesis* などである。もともとキク科植物は明るい場所を本来の生育地として進化してきたものと理解される(小山, 1978)。

林床に生育するキク科植物の生活史を、とくに、物質生産や再生産過程の視点からみると、明るい場所に生育する植物と共通する点が多く見られる。顕著なのは花芽形成と開花時期である。後述するように、林床のキク科植物は夏から秋に開花する種が多く、開花は開花年の生育期間中の物質生産に規定されている。また、林床に生育するキク科植物の多くは、ほかの分類群の林床植物に比べて大型であるのも一つの特徴である。

林床のキク科植物の生態に関する研究は著しく少ない。Björkman & Holmgren (1963) は、アキノキリンソウ *Solidago virgaurea* の陽地クローンと陰地クローンの相互移植実験を行い、光合成能力の測定によってそれぞれがエコタイプであることを示し、陰地タイプは陽地に移植されると強光阻害を起こすことを明らかにしている。また、アキノキリンソウの生態分布(林, 1978)、ヤブレガサの光合成(Koizumi & Oshima,

1985)、ヤブレガサの繁殖と物質分配の研究(Nishitani & Kimura, 1993, 1995)、キッコウハグマの物質生産様式(堀・横井, 1985)、コウヤボウキ連3種の生活様式の比較(河原崎, 1993)などの研究例がある。

林床のキク科植物に関する詳細な生活史の解析および、ほかの林床植物や陽地のキク科植物との生態の比較検討は、陽地から陰地への植物の環境適応の解明に手がかりを与えるものと期待される。本論文では、われわれが調査してきた林床のキク科植物をおもに取り上げ、物質生産の観点から、その生態的特徴を述べる。

### 日本のキク科植物

日本に生育するキク科植物322種(北村, 1981)を一年生植物と多年生植物に分類し、それらの生育地の光環境、繁殖様式、散布様式、開花時期を検討した。さらに、80種について野外より採取した瘦果の重さを計測し、榎本(1992)の結果と併せて瘦果重の生態的意義を検討した。

### 一年生植物と多年生植物の割合

キク科では一年生植物が全体の15.4%、多年生植物が84.6%を占め、多年生が多い(図1)。一年生植物の

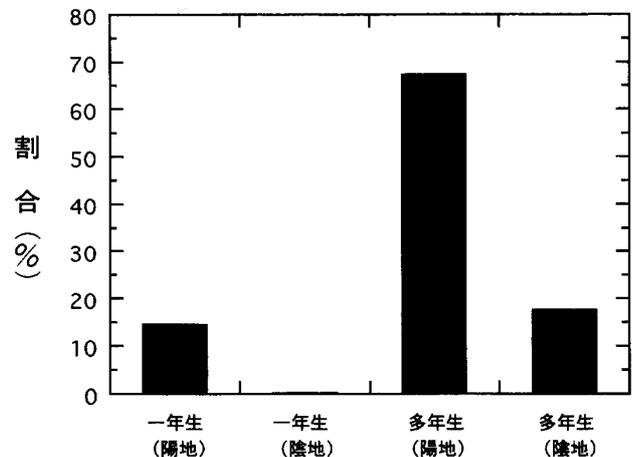


図1. キク科植物における1年生植物と多年生植物の割合。

生育地は、ヤブタバコを除いて、すべて明るい場所である。一方、多年生植物においては陽地に生育する種が79%、陰地に生育する種が21%である。被陰された環境に生育する種は多年生植物の中で21%と比較的多くを占めるが、それらは限られた分類群で、おもなものは、コウモリソウ属、モミジハグマ属、コウヤボウキ属 *Pertya*、ガンクビソウ属の種である。

### 繁殖様式

陽地に生育する種と陰地に生育する種では開花を開始する月が異なっている(図2)。4月から6月に開花を

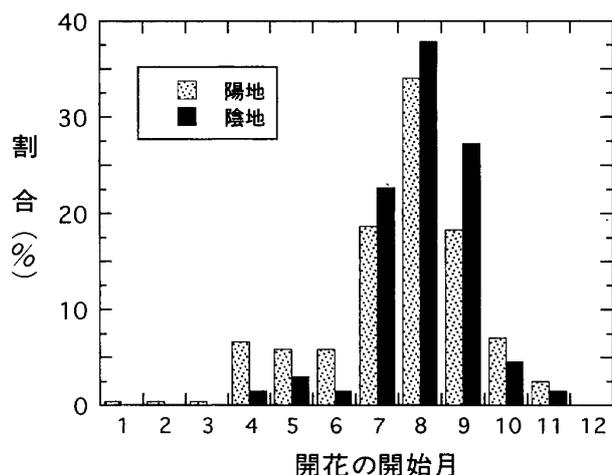


図2. 陽地と陰地に生育するキク科植物の開花開始月の分布。

開始する種は、陽地に生育する種では19.6%、陰地の種では6.1%である。陰地の種は開花時期を夏から秋により顕著に集中している。

植物の開花現象は植物体のサイズをも含めて、物質生産の規定を強く受ける。春に開花する植物のほとんどでは花芽は前年にすでに作られており、春には成長し、開花するのみである。すなわち、春に開花する植物は、前年の物質生産に規定されて有性繁殖行動が決定されていることになる。一方、夏から秋に開花する植物では、開花する年の生育期間中の物質生産に規定されて、開花が決定される。植物の物質生産を規定する主な要因は、光合成能力、葉面積、生育期間長、光強度、水環境などである。

日本の林床のキク科植物は、数種を除いて、すべて夏から秋に開花する(北村(1981)より算出)。これは、林床に生育するキク科植物の多くの種では有性繁殖がその年の物質生産に依存して起きていることを強く示唆している。林床に生育するキク科以外の植物では大部分の種において有性繁殖が前年の物質生産によって規定されていることとは対照的である。多くの林床植物種は春に開花が集中している(河原崎・堀, 未発表)。ユリ科の

チゴユリなどに見られるように多くの林床草本では、前年の夏から秋には翌年の葉数が決まり、花芽の有無も決まっており、葉の展開が終了するのとほぼ同時に開花する(Hori *et al.*, 1985)。

キク科の瘦果重(風乾重)はハハコグサの $4 \times 10^{-3}$ mgからオナモミの $3.7 \times 10$ mgまで幅広い変異を示す(図3)。風散布型の瘦果について一年生植物と多年生植物を比較すると、1000粒あたりの平均瘦果重は一年生植物では $300 \pm 94$ mg ( $n=20$ , 平均 $\pm$ SE), 多年生植物では $2283 \pm 508$ mg ( $n=47$ )であり、多年生植物の瘦果は有意に重いことがわかる。また、多年生植物を生育地別にみると、明るい場所に生育する種では1000粒あたりの平均瘦果重は $2324 \pm 518$ mg ( $n=46$ ), 陰地では $6041 \pm 1419$ mg ( $n=10$ )であり、明るい生育地をもつ種では2.6倍と重かった。瘦果が重いことは、大きな実生をつくることを意味し、実生の定着をより確実なものとしていると考えられる。動物散布の種は数が少ないために、その特徴を決定することはできないが、瘦果は風散布の種より重い傾向にある。また、センボンヤリのように、春と秋の2回開花し、それぞれの果実生産の様相が異なる二型花の例もある(森田, 1990)。センボンヤリは春に開放花をつけ、秋に閉鎖花をつける。秋の花では頭花あたりの小花数は春の花の約3倍になり、瘦果の冠毛は春の花の瘦果に比べて長い。秋の花では花茎が長く、よりたくさんの瘦果をより遠くへ散布させる機構であろう。

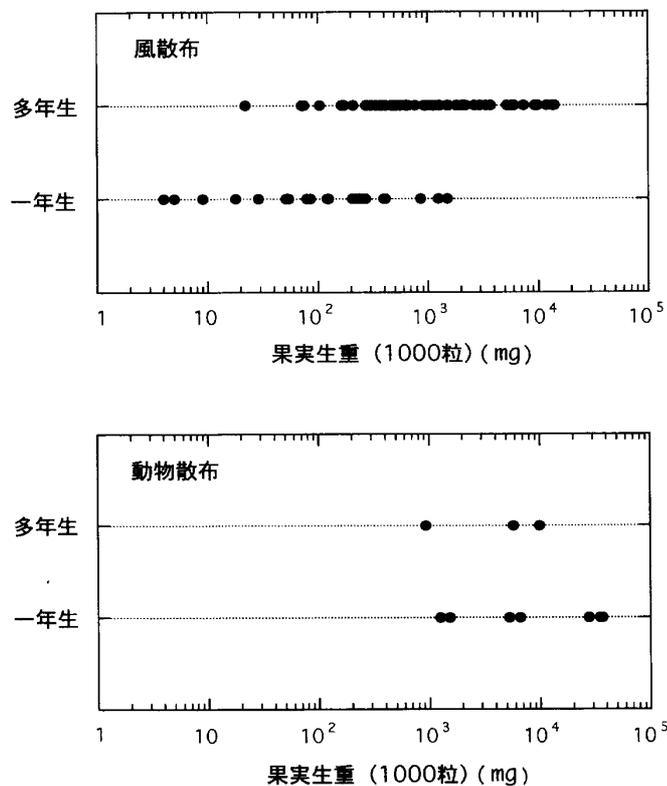


図3. キク科植物の果実重の分布。

## 生活様式

## 出葉様式

一般に、林床植物では出葉数は前年に決まっており、出葉数は生育期間中の光強度に影響されることはほとんどない。林床のキク科植物でも同様に生育期間中の葉数の増加はほとんど見られない。林床のキク科植物では、光強度の制限によって栄養成長が止まるために出葉が強制的に停止され、開葉状態となるが、キク科植物は潜在的には生育期間中に連続的に葉数を増加させる性質を持っている。葉の形成の停止は、物質分配において栄養成長から生殖成長への切り換えが起きたことを意味している。一方、連続的な出葉は、その切り換えが明瞭に起こらず、栄養成長が継続しているものと理解される。栄養成長から生殖成長への物質分配の切り換え時期が、物質生産の状況によって変更されることは、モデルと実験の両方で確かめられている (Hori & Oshima, 1986; Iwasa & Dan, 1989; Yokoi, 1976)。生産力が低下すると、次世代に残す同化産物を最大にする最適切り換え時期 (栄養成長から生殖成長への) はより早くなる。極端な場合には、葉を展開し終えたら、新たな葉を出すことなく、栄養成長から生殖成長に切り換えると、次世代に残す部分は最大となる。大部分の林床植物は、生育条件が好転したような場合、栄養成長を続けた方が次世代に残す物質量を大きくできるにもかかわらず、栄養成長から生殖成長へ切り換える性質をもっている。たとえば、チゴユリやホウチャクソウでは、一斉開葉の後、順次開葉へ移行したとき、次世代に残す物質量がより大きくなる。このような条件下でも、この2種は栄養成長を停止する。なぜ、このような栄養成長から生殖成長への切り換え現象が維持されるのかは不明である。芽の分化などの形態形成の制約によって新たな葉が形成されないのかも知れない。

次に、キッコウハグマ *Ainsliaea apiculata* を例に、林床のキク科草本の出葉様式をみてみよう。キッコウハグマは林床に生育する常緑草本である。林床では、実生の生育期間中には2から4枚の本葉をつける。開花までの期間は最短で3年である (堀・横井, 1987)。実験室内の明るい条件下で実生を栽培すると、花茎が出現するまで連続的に葉をつけ、発芽後約3ヶ月には、野外で3年目にやっと花茎をつける良く成長した個体と同じ葉数になる (図4)。夏緑草本のカシワバハグマ *Pertya robusta*, オクモミジハグマ *Ainsliaea acerifolia* var. *subapoda*, オヤリハグマ *Pertya triloba*, フクオウソウ *Prenanthes acerifolia* なども、春の葉の展開を終えた後、生育環境の光強度に依存して、葉を連続的に出す。林床に生育するキク科植物の出葉様式は物質生産の

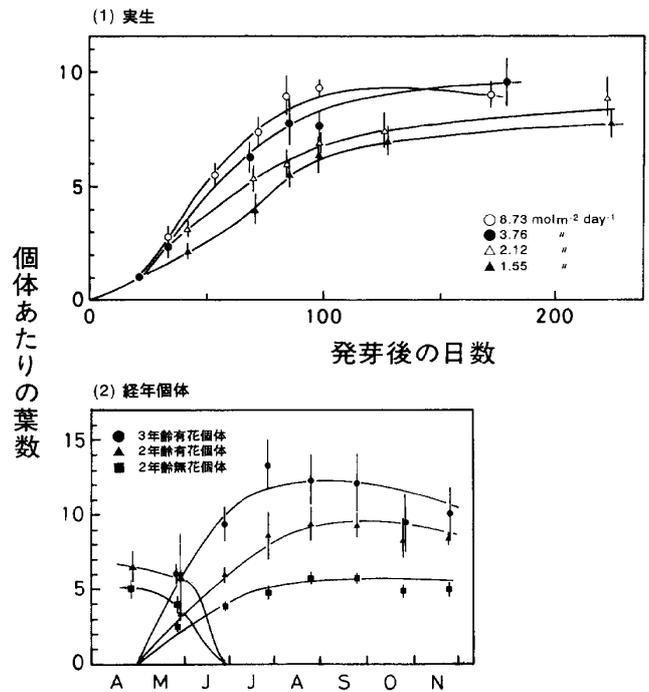


図4. キッコウハグマの実生および経年個体の出葉数の時間変化 (堀・横井, 未発表)。

規定を強く受け、一斉開葉型に近い出葉様式を示している。しかし、生育環境の違いによって、出葉様式が変化するのがキク科植物の特徴である。出葉様式の点からみると林床のキク科植物は、擬似林床植物といえる。

## 光合成

ふつう、林床植物の最大光合成速度の範囲は  $2 \sim 10 \mu \text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  である (Björkman, 1981; Larcher, 1995)。報告例は少ないが、キク科の林床植物も同じ範囲の最大光合成速度を示す。茨城県最北端のコナラ・アカシデ・ブナなどからなる落葉樹林の林床に同所的に生育するカシワバハグマ、オヤリハグマ、オクモミジハグマの3種は、ほぼ同じ光合成の季節変化を示す (図5) (河原崎, 1993)。光合成速度は、新葉の展開直後に最も高くなり、 $6 \mu \text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  前後の値を示すが、その後減少し夏季には  $3 \mu \text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  前後となる。また、暖温帯域の落葉広葉樹林の林床に生育するヤブレガサ *Syneilesis palmata* でも同様に、光合成速度は葉の展開直後に最も高く、 $10 \mu \text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  を示し、その後夏季には  $5 \mu \text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  まで減少する (図5) (Koizumi & Oshima, 1985)。いずれの植物でも新葉の展開直後の光合成速度が最も高く、夏季には  $3 \sim 5 \mu \text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  になる。河野 (1984) は、光合成機能の違いから落葉性多年草を、3型に分類している。絶対的陰地植物は生育期間を通して光補償点と光飽和点の低い陰葉をもち、条件的陰地植物は、展開直後の林床が明るい時期には、陽葉型の光合

( $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

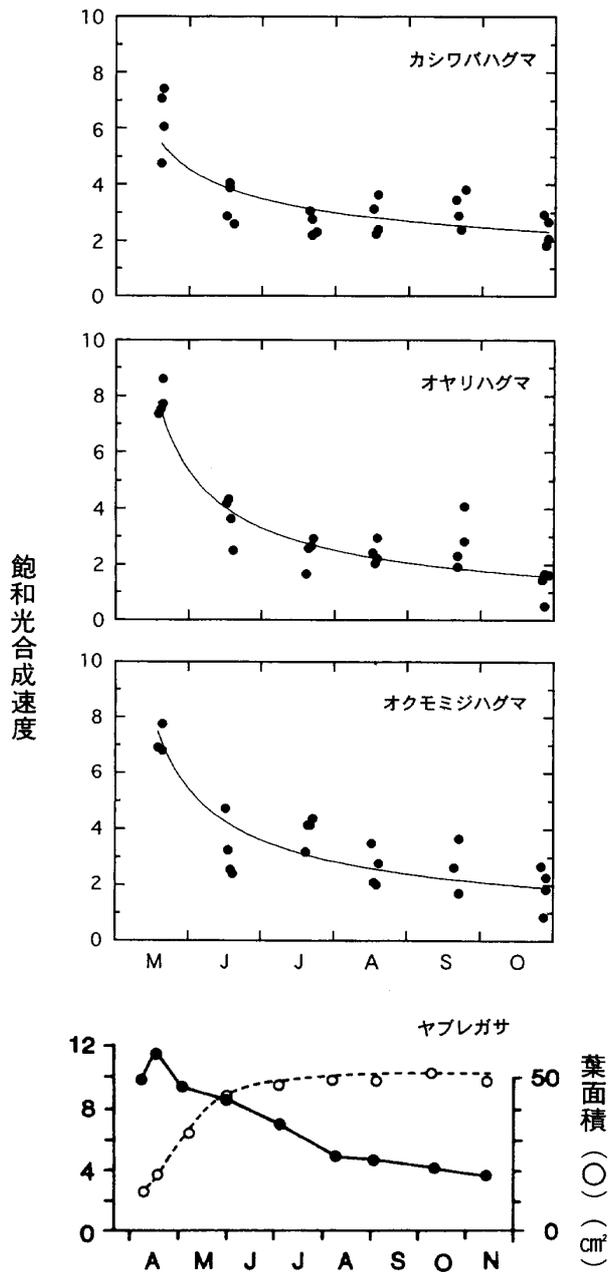


図5. カシワバハグマ, オヤリハグマ, オクモジハグマ, ヤブレガサにおける最大光合成速度の季節変化 (河原崎, 1993; Koizumi & Oshima, 1985).

成特性を有し, 林床が暗くなる時期には陰葉型の光合成特性に変化する準陰葉をもち, 春植物は光飽和点の高い陽葉をつける。これまでに測定された林床のキク科草本は条件的陰地植物の光合成特性を有しているものが多い。アキノキリンソウ *S. virgaurea* の陰地エコタイプは他の林床キク科植物に比べると  $13\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  と高い光合成速度を示している。また, 陽地エコタイプは,  $17\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  の最大光合成速度を示し, 陰地エコタイプの1.3倍の光合成速度を示している (Björkman & Holmgren, 1963)。

### 季節的成長

生育期間中に作られた同化産物の総量, 季節的な分配様式, 各器官への分配様式などは繁殖様式と同様に植物の生活を規定する重要な要素である。

茨城県最北部の冷温帯下部のミズナラ・ブナ林の林床に生育するカシワバハグマ, オヤリハグマ, オクモジハグマ, フクオウソウの4種および茨城県水戸市の暖温帯上部のコナラ・アカシデ林の林床に生育するコウヤボウキ *Pertya scandens* の純生産の季節的分配を図6に示す。いずれの種も5月と6月の間に年純生産の50%から80%を得ている。この時期は, 生育地の光条件が良く, かつ植物の光合成能力の高い時期である。物質生産の観点からみると, これらは春植物的な特徴を示している。

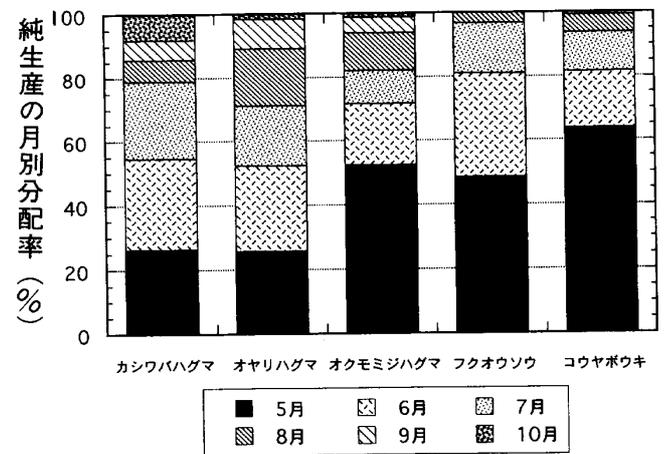


図6. カシワバハグマ, オヤリハグマ, オクモジハグマ, フクオウソウ, コウヤボウキの純生産の月別分配率 (河原崎, 1993; 安部・堀, 未発表)。

キッコウハグマを例に, 季節的な成長を詳しくみてみよう。本葉を1枚から4枚出した実生と2年齢の有花個体における純生産の季節的配分と純同化率の季節変化を図7と図8に示す。本葉を2枚以上出した実生の純生産量は, 本葉をそれぞれの枚数をつけた後の値である。本葉がそれぞれの枚数を出現する以前には, その本葉数より少ない実生よりは少なくとも多くの純生産を行っていたと考えられる。本葉を4枚もつ実生の純生産は, ほかの実生に比べて著しく高い。この時期の純生産は, 1枚葉の実生では4枚葉の実生の10%, 2枚葉の実生では21%, 3枚葉の実生では48%である。光環境の良い場所の実生は, より多くの本葉を出現し, 大きな純生産をあげることができる。純生産の季節配分は6月半ばから8月の夏季に高く, その時期の生産量は年純生産の88%を占める。キッコウハグマにおいて物質生産の主要な時期が前述の5種より1ヶ月ほどずれるのは, 新葉の展開時期が遅れるためである。純同化率は, 実生でも

(mg dw)

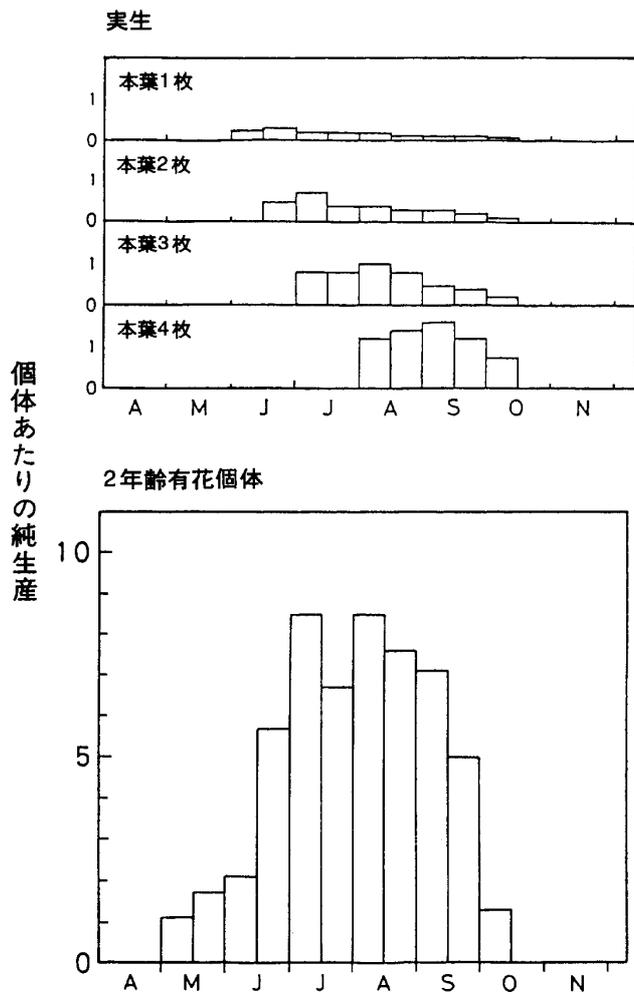


図7. キッコウハグマの実生と2年齢の有花個体における純生産の季節変化 (堀・横井, 1987).

2年齢の有花個体でも4月から6月の林床が明るく光合成能力の高い時期に増大する(図8)。同化率は、7月の後半に減少するが、日中の平均気温が10℃以上である9月まではほぼ一定である。実生における純同化率の季節変化は、本葉数の違いによって著しく異なる。高い純同化率を維持した実生は、連続的に本葉を展開する。一方、1枚葉の実生は6月はじめから、2枚葉と3枚葉の実生は7月なかばから、4枚葉の実生は9月なかばから、純同化率を減少させる。4枚葉の実生の純同化率が減少する時期は、2年齢の有花個体と同じである。展開した葉の少ない実生は、被陰などの環境ストレスを受けたことが示唆される。4枚葉の実生は環境の好適な場所に生育していたと推察される。しかし、本葉を4枚展開した実生は著しく少ない。さらに、実生の生残率は、展開した葉数と正の相関関係にある。

いずれの植物でも、前述した光合成特性に関連して、林床の明るい時期に高い物質生産をあげているのが重要な特徴である。

ま と め

以上のように限られた知見ではあるが、林床のキク科植物は、出葉様式や繁殖様式、さらには光合成特性などから典型的な陰性植物ではなく、条件的なあるいは擬似的な陰性植物であることが示唆される。本来は明るい開けた環境下に適応していた植物が、林床の時間的にも空間的にも安定した光環境に適応してきたものと推察される。

(mg dw cm<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>)

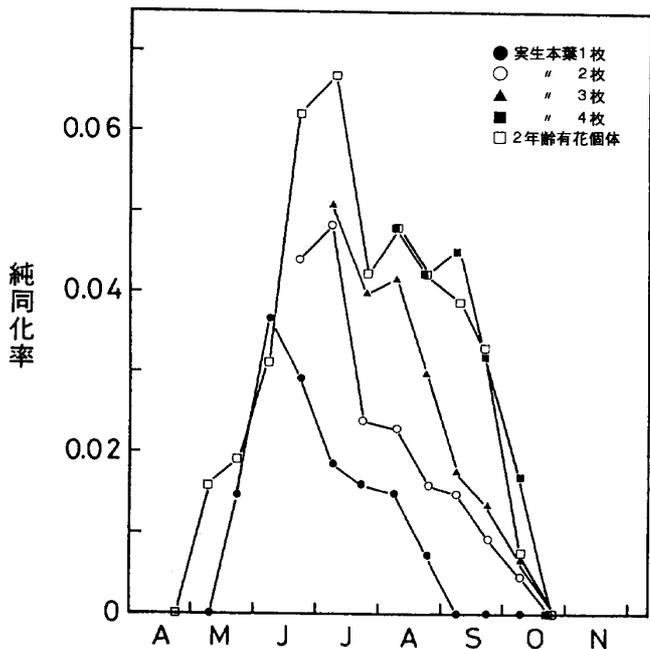


図8. キッコウハグマの実生と2年齢の有花個体における純同化率の季節変化 (堀・横井, 1987).

引用文献

Björkman, O. & P. Holmgren. 1963. Adaptability of photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiologia Plantarum* 19 : 854-889.

Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler (eds.), *Physiological Plant Ecology I*. p.57-107. Springer-Verlag, Berlin.

榎本敬 1992. 雑草種子の収集と保存に関する研究 平成3年度科学研究費研究成果報告書

林一彦 1978. アキノキリンソウ(広義)の生態分布. *種生物学研究* 2 : 65-76.

堀良通・横井朝子 1987. 冷温帯域に生育するキッコウハグマの光合成, 生長および個体群動態 昭和61年度科学研究費研究成果報告書 植物の物質生産・再生産過程の温度および光環境に対する馴化

## ・ 適応の研究

- Hori, Y. & Y. Oshima. 1986. Life history and population dynamics of the Japanese yam, *Dioscorea japonica* Thunb. I. Effects of initial plant size and light intensity on growth. *Botanical Magazine, Tokyo* 99 : 407-418.
- Hori, Y., T. Yokoi & Y. Yokoi. 1987. Production dependence of vegetative propagation in *Disporum similacinum* A. Gray. *Ecological Research* 2 : 243-253.
- Itow, S. 1995. Phytogeography and ecology of *Scalesia* (Compositae) endemic to the Galapagos Islands. *Pacific Science* 49 : 17-30.
- Iwasa, Y. & D. Cohen. 1989. Optimal growth schedule of a perennial plant. *American Naturalist* 133 : 480-505.
- 河野昭一 1984. 林床植物の生活史と進化 河野昭一 (編) 植物の生活史と進化 2 p. 1-19. 培風館
- 河原崎里子 1993. 冷温帯域に生育するコウヤボウキ連3種 (オヤリハグマ, カシワバハグマ, オクモミジハグマ) の生活様式の解析. 茨城大学修士論文 p. 82.
- 北村四郎 1981. 日本の野生植物 草本(I) p. 156-235. 平凡社
- Koizumi, H. & Y. Oshima. 1985. Seasonal changes in photosynthesis of four understory herbs in deciduous forest. *Botanical Magazine, Tokyo* 98 : 1-13.
- 小山博滋 1978. キク科植物について 種生物学研究 2 : 1-12.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology* (3rd ed.). Springer, Berlin.
- 森田竜義 1990. センボンヤリ フィールドウォッチング 2. p. 94-95. 北隆館
- Nishitani, S. & M. Kimura. 1993. Resource allocation to sexual and vegetative reproduction in a forest herb *Syneilesis palmata* (Compositae). *Ecological Research* 8 : 173-183.
- Nishitani, S. & M. Kimura. 1995. Contrasting demographic characteristics of seeds and vegetative propagules in an understory herb *Syneilesis palmata* (Compositae). *Plant Species Biology* 10 : 1-10.
- Yokoi, Y. 1976. Growth and reproduction in higher plants. I. Theoretical analysis by mathematical models. *Botanical Magazine, Tokyo* 89 : 1-14.
- 横井洋太 1984. 物質生産系としての植物とその生活 遺伝 38(4) : 32-38.

(1996年8月7日受領)