

ファイトマー概念によるヤブマメ (*Amphicarpaea edgeworthii* Benth.) のつるの生長の記述

荒瀬輝夫^{*1)}・井上直人²⁾

(¹⁾京都大学・²⁾信州大学)

要旨: ヤブマメの種子生産に関わると考えられるつるの生長を解析するため、ファイトマー (植物単位) 概念に基づいて生育量、つるの分枝および伸長を分析した。種子生産特性の異なる4系統を150日間栽培し、開花期にサンプリングした。分枝は4次まで発生が認められ、どの系統でも2次分枝において分枝数およびファイトマー数が最大であった。主茎のファイトマー数および1次分枝数に系統間差が見られた。分枝の複雑さを記述するため、エントロピーに基づく各次位の分枝発生位置選択の可塑性 (H) と草型指数 (H') を算出した。H は2次分枝で最大となり、H' は高次の分枝ほど大きくなった。1次分枝の H および H' には、系統間差が存在し、両者の間に有意な正の相関が認められた。また、分枝を地上と地際とに分け、ファイトマーの長さのレンジと、一連のデータとして線形予測法を適用したときの F 値に基づき伸長可塑性指数 (PE) を算出した。地際1次分枝の PE には系統間差が見られ、地上分枝と地際分枝の PE の大小関係は系統によって異なっていた。H および H' と PE との間の相関は弱く、分枝発生位置選択の可塑性とファイトマー伸長の可塑性とはそれぞれ別の生態生理的背景をもつと考えられた。

キーワード: 可塑性, 伸長, つる性植物, ファイトマー, 分枝, ヤブマメ。

ヤブマメ (*Amphicarpaea edgeworthii* Benth.) は北海道から九州、東アジアからネパールにかけて分布するマメ科1年生草本であり (Turner and Fearing 1964), 地上に開放花・閉鎖花, 地下に閉鎖花という3つの種子生産様式をもつ (森田 1993)。この地下結実果はアイヌ民族によって重要な食用資源とされ、アハ、エハなどと称されてきた (古原 1992)。採集目的で人家の庭に移植され、繁茂している例 (北海道旭川市) も確認されており (荒瀬・井上 1998), 現在ヤブマメは採集から半栽培の段階に位置していると考えられる。野生のマメ類としては地下種子が大きく、多粒系の存在も報告されており (原沢 1986), また無毒なことから、食用タンパク資源として潜在的な能力の高い野生植物と考えられ、栽培化の可能性のある植物の資源として注目する価値がある。

ヤブマメの地上部はつる性で、茎自体が他に巻き付く基本的な生育特性を持つだけでなく、上方に巻き上がったリ、地面を這ったり、地中にもぐったりと外観的に複雑であり、系統および個体による差異も大きい (荒瀬・井上 1996)。わが国をはじめ単作の行われる国々では、*Vigna* 属の多くの種に見られるように、つる性、半つる性の品種より、受光態勢がよく密植できて多収を期待できるつるなし性の品種が要求されるようになった (前田 1987)。したがって、栽培化するに当たって、種子への乾物分配を高める意味からは、ヤブマメの茎葉の旺盛なつる性生長は問題となると考えられる。

ヤブマメをはじめ、多くのつる性植物の生育環境である「ヤブ」は、多種混合の予測不能なモザイク状の群落であり (Kershaw 1959), 放置して景観的に見苦しくなった場合に除伐するといった不定期な撓乱が加わる立地である。つる性という生育型は競争に強く、他の雑草の生育を

smothering effect によって抑制する (Bailey 1988) ので、異種間競争の激しいヤブに生育するヤブマメにはこのような地上部の競争能力が生存に不可欠である。こうしたつるの性質は熱帯地方における混作や間作といった農法において重要とされており (前田 1987), 熱帯草地のマメ科の牧草も、ほふくするものを含め、多くがつる性である (ハンフリーズ 1989)。したがって、草型の改良という視点から育種の過程で除かれてしまうことの多いつる性という性質について、その生態的意義を種子生産との関係において明らかにしておく必要がある。

ヤブマメでは、無限伸育性のため栄養生長と生殖生長が相互に関係しあい、地上茎のうち地下に貫入するものにも地下閉鎖花が着生するので地上部と地下部も相互に関係しあっている。このような関係から作物の資源として種子生産特性を分析するに当たって、まず、つるの生長を簡潔に記述する必要がある。しかし、つる性植物の生態の記述法は未だ確立されておらず、従来、つる性の作物や雑草に関して、そのつる性の生態的意義を種子生産との関係で扱った研究もきわめて少ない (原 1987, 堀 1984)。

つる性植物はヤブのような立地で葉面積を確保せねばならないため、1節1節を積み上げ、群落の環境条件に応じて分枝せねばならず、その生育パターンはかなり可塑性に富むと考えられる (第1図)。このような1節ごとの動きに注目する見方として module による分析がある (Harper 1980, Maillette 1992)。しかし module に基づく、花序や根などの地上部の栄養生長とは本来関わりのない部分まで共通の単位とみなすので、葉身、葉柄 (葉鞘)、節間、側芽、節を備えたファイトマー (植物単位; phytomer) 概念 (Evans and Grover 1940, Weatherwax 1931) によって生育を捉えることができれば、つる性植物

に関しては最も単純で合理的である。ファイトマーは作物の種類間で共通認識をもった見方と考えられるので(鳥越ら 1980), ヤブマメのつるの生長の分析をファイトマーに視点を定めて行うことにした。

ファイトマー概念はもともと, それぞれのファイトマーを均一な構造とみなし, 葉身が様々の器官に変態していくといった考え(鳥越ら 1980, 高橋 1988) から成り立っている。ファイトマーの葉, 節間などの大きさが可塑的であるのは当然のことである。しかし, ラミートの拡大に重要な, ほふく枝および根系の生育パターンに関するシミュレーションでは, 分枝の発生確率, 節間長が外部環境に対して可塑的に変化するとされており(Sutherland and Stillman 1988), これを, より多くの葉を展開するためのつるの生育に置き換えると, ファイトマー数や分枝数などの生育量の他, 分枝発生状態やつるの伸長も調査する必要がある。

そこで本研究では, 種子生産に関わると考えられるヤブマメのつるの生長について, 生育量ならびにつるの分枝発生と伸長をファイトマー概念に基づいて分析することを試みた。分枝, 伸長の可塑性は, それぞれのファイトマーの置かれた外部環境に反応した結果として現れるので, 予め不均一な外部環境を設定し, そこで得られた可塑性値を検討することが妥当と考えられる。しかし, つるの生長に関する解析法がなく, ヤブマメではどのような環境要因に反

応しているのか未知なので, 本実験では, 各個体を同一環境条件下で生育させ, 系統間差および種子生産との関係を明らかにできるつるの生長の記述法をまず確立しようとした。本報では, つるの生長のファイトマー概念による解析法について報告する。

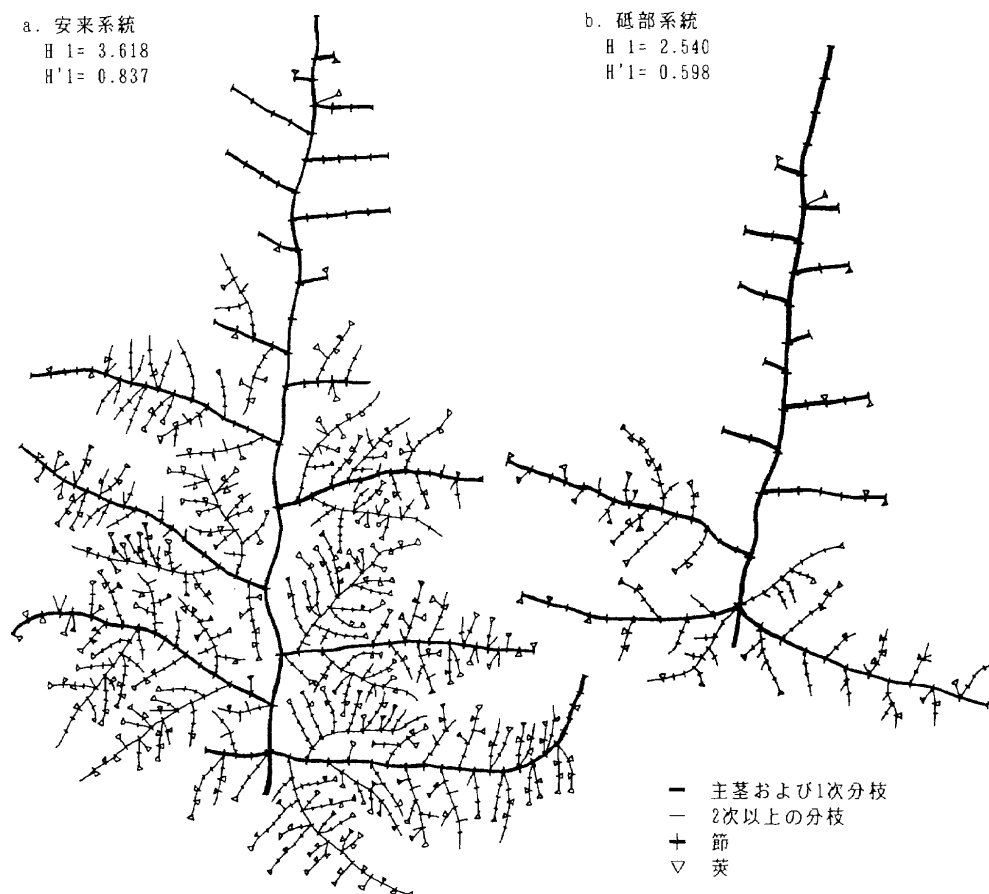
材料と方法

1. 供試系統の選択

つるの生長の分析に供試した4系統の生育地とそのスタンドの緯度, 標高, 景観, 遷移度および種組成を第1表に示した。スタンドの植生が類似したものとして, 遷移度のピーク(DS=5~15)にある系統の中から, 高緯度から低緯度まで, 八戸市(青森県), 神林村(新潟県), 安来市(島根県), および砥部町(愛媛県)の系統を選んだ。ここで, DSは, 生活型スペクトルから算出された遷移度であり, 沼田(1961)のDSを修正した浜端(1980)の式

$$DS = \sum_{i=1}^n l_i / n$$

で求めた(l_i は構成種*i*の生存年限, Th=1, H, G, Ch=10, N=50, M=100, n は出現種数)。なお, a) 八戸系統は現地調査で地上部の生育が貧弱であるが地下結実果が最大で, 1995年度の子備実験の結果からは, b) 神林系統は地下結実英数が多く, c) 安来系統は地下結実果が大粒で, d) 砥部系統は地下での種子生産が貧弱な代わり



第1図 ヤブマメの分枝の発生状態の例。

第1表 供試系統の生育地の特徴.

地名	緯度	標高	景観	DS	構成種		
青森県八戸市 十日市	40° 30'	10 m	新井田川河畔 橋の近く 開陽地	6.7	アレチマツヨイ クサノオウ ツルマメ ノボロギク ヒメジョオン オオアワダチソウ オオイタドリ カモガヤ ギンギシ クサヨシ	シロツメクサ スギナ セイヨウタンポポ ヒレハリソウ ヘラオオバコ *ヨモギ	
新潟県神林村 小岩内	38° 10'	15 m	荒川近くの水田 雑草の捨て場 用水路そば 開陽地	13.2	イヌビエ カモジグサ タチイヌノフグリ アオスゲ ギンギシ シロツメクサ スイバ スギナ ヌマトラノオ *ヨモギ	エビヅル	
島根県安来市 田頼	35° 25'	10 m	ダイズ畑わき 土手の斜面下 樹下でうす暗い	8.7	ウマゴヤシ カモジグサ ノゲシ ハコベ ヒメジョオン ミゾソバ ヤブツルアズキ アザミ イノコヅチ ウマノアシガタ	*オオチドメ カキドオシ クズ スギナ ススキ ゼンマイ ドクダミ ノコンギク ヒカゲスゲ フキ	ホラシノブ ミソナオシ ヨモギ ササ ツタ
愛媛県砥部町 麻生	33° 45'	30 m	砥部川河川敷 古い石垣そば 人家や国道の近 くのヤブ うす暗い	8.6	イシミカワ オオイヌノフグリ カモジグサ カラスノエンドウ カラスムギ アカネ イノコヅチ クズ ゲンノショウコ セイトカアワダチソウ	ムラサキカタバミ ヤブカラシ ヨモギ *ノイバラ	

*は優占種, DS は生活型組成をもとにした遷移度で, 本文を参照.

構成種はラウンケアの生活型 (Th, G・H・Ch, N, M)の順に配列し, 五十音順とした.

に地上部の生育と種子生産が旺盛であった。これらの供試系統は種子生産の特徴について系統間に相違があるので、そのベースとなるつるの生長に関しても大きな系統間差が現れることを期待できる。

2. 栽培方法

1996年5月24日、各系統の種子を1/5000 aワグネルポットに播種した(2個体/ポット, 1系統につき16ポット)。供試種子として、1995年に更新した地上閉鎖花種子を用いた。硬実であるため、5月8日、播種前処理として種皮をサンドペーパーで傷つけ、シャーレに置床して蒸留水を与えて恒温器内(28℃一定, 暗条件)で発芽させた。

ポットの底に川砂を敷き、その上に培養土、バーク堆肥、川砂、珪藻土焼成粒(2 mm 径, イソライト)、およ

び試験地(串本町須江)の畑土をそれぞれ体積比3:1:3:1:2、さらに苦土石灰と過リン酸石灰(各10 mg/ポット)を混合したものを詰めた。ポットは亜熱帯植物実験所のガラス温室に置いた。支柱はおよそ直径1 cm、長さ120 cmの篠竹で、草丈が15 cm位の時にポット当たり3本立てた。

3. 理論

(1) 分枝発生位置選択の可塑性

主茎の節から1次分枝が発生するとき、特別な処理(摘心、遮光など)をしていない限り、a) 分枝数の多い方が選択の中は大きく、b) 各分枝のファイトマー数にあまり差がない方が選択の際の偏りがないので、分枝発生位置についてより可塑的な生長と考えられる。そこで、分枝発生位置の選択の可塑性を、1次分枝では主茎の各節での、2

次分枝では1次分枝の各節でのいうように、各分枝へのファイトマーの配分比がどのような分布をしているか、という問題に置き換えて考えることができる。

全1次分枝ファイトマーのうち、主茎の第*i*節からの分枝上に発生したものの比率を p_i とする。「そのファイトマーは主茎の第*i*節から発生したものである」という情報のもつ情報量は、

$$\log_2(1/p_i) = -\log_2 p_i$$

これが確率 p_i で起こるので、情報量の期待値（エントロピー）（南 1993）は、

$$H = \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i \quad (1)$$

これは、1つのファイトマーが1次分枝上に発生するときの、選択のあいまいさを表す数値である。この式は2次、3次、および4次分枝についても同じである。なお、エントロピーが最大のときは、最もあいまいな $p_i = 1/n$ （ n は1次分枝を出した主茎のファイトマー数）である一様分布の状態で、

$$H_{\max} = \sum_{i=1}^n (1/n) \log_2(1/n) = \log_2 n \quad (2)$$

となる（南 1993）。

分枝数が同じならば、分布に偏りがなく一様な方がエントロピー値も高くなる訳であるが、配分比の状態が同じように偏っていても（2）式より、分枝数が多くなればエントロピー値は高くなる。これは選択の巾という意味から考えて妥当である。しかし、例えば分枝数4本で $H=2.0$ と

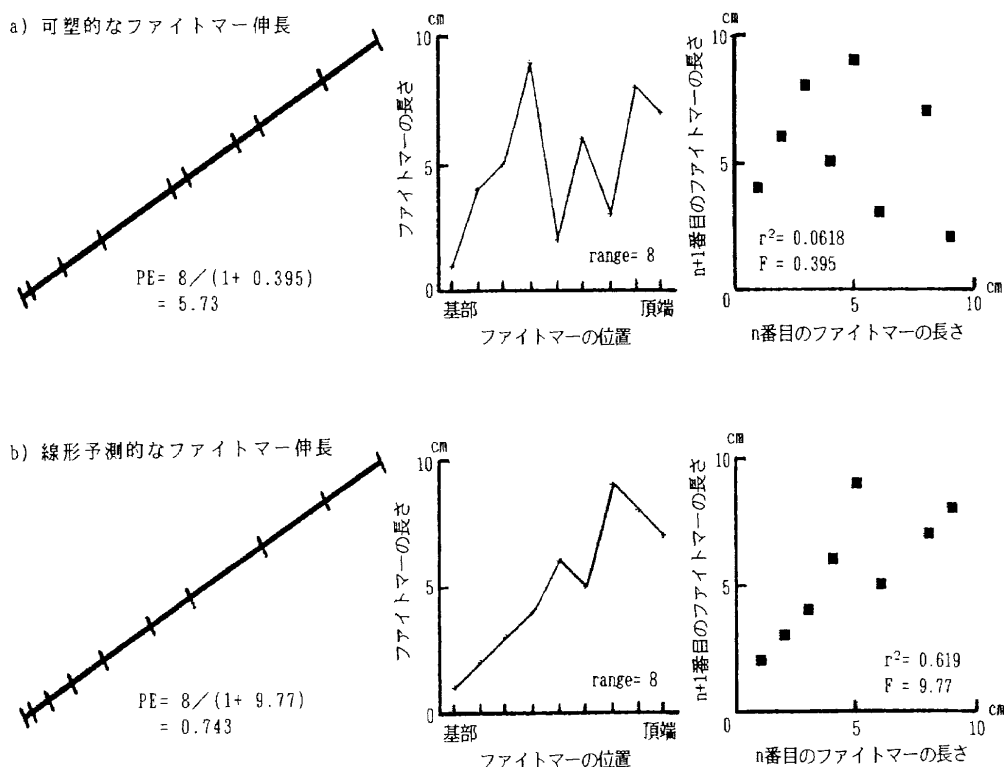
いう分枝系と、分枝数8本で同じく $H=2.0$ という分枝系とでは、値が同じでも後者ではかなりの偏りがあって数値が低く抑えられているので、ファイトマー当たりのエントロピーそのものだけでは外観的な分枝発生状態はイメージできない。異なる2個体の外観的な分枝発生状態を比較する目的からは、エントロピー値を加工して用いる必要がある。そこで、その分枝数で達成される最大のエントロピー（2）に対する実現値（1）の比、

$$H' = H/H_{\max} \quad (3)$$

を使うことで、分枝数に依存しない分枝の可塑性を比較することができる。（3）式は、生態学における多様性の平坦さの尺度（ピールー 1974）と同型であり、分枝に適用すると、いわば草型を表す指標となると考えられる。ここでは、 H' を、エントロピーによる草型指数と呼ぶことにした。

(2) ファイトマーの伸長の可塑性

ファイトマーの伸長の可塑性について、まず考えられる要素は長さの変異の巾（レンジ）である。しかし、例えば、規則正しく順に長くなる場合、長いものの次は長く短いものの次は短い場合などは、レンジや変動係数が大きくても、おそらく植物ホルモンの濃度勾配に従った規則性がある。不規則に加わる刺激に対する最も望ましい可塑的な反応は、反応の強さが大きく、かつ、刺激が終われば即座に反応が消滅することと考えられるので、長さのレンジの他に、長さの予測性を可塑性の要素として取り上げること



第2図 ファイトマーの伸長可塑性 (PE) の例。

a, bの分枝とも、長さ1, 2, ..., 9 cmのファイトマーからなり、その順序を変えてある。

とした。

第 i 番目の分枝の、基部から j 番目のファイトマーの長さを L_{ij} とおく。個々のファイトマーの長さについて、レンジ R を求める。

$$R = \text{Max}(L_{ij}) - \text{Min}(L_{ij}) \quad (4)$$

次に、1つ手前の状態からの次のファイトマーの状態を予測するものとして、目的変数を L_{i+1} 、説明変数を L_{ij} とした線形予測を行い、その相関係数 r を求める。しかし r では、データ数でその信頼性が変化し、 r^2 が低いとき自由度による調整法を用いると r^2 が負になる場合もある(川端 1978)。したがって、相関係数を用いるのはここでは不適当なので、 F 値、すなわち回帰からの(残差)分散 V_r に対する回帰による変動 V_R の比を求める (n は L_{ij} と L_{i+1} の比較対の数)。

$$F = V_R / V_r \\ = r^2(n-2) / (1-r^2) \quad (5)$$

R が大きいほど可塑性大、 F が小さいほど可塑性大であるから、この2つの要素をを同時に盛り込んだ指標をファイトマーの伸長可塑性(plasticity of phytomer elongation; PE)と呼ぶことにすると、最も単純な形は、

$$PE = R/F \quad (6)$$

と表現される。

ここで、 F が非常に小さい、つまり0に近い場合、 PE は飛びぬけて大きな値となることに注意が必要である。回

帰による分散 V_R の期待値は $E(V_R) = \sigma^2 + \beta^2 S_{xx}$ ($E(V_r) = \sigma^2$, 母回帰式 $y = \alpha + \beta x$) と、残差分散の項を含んでいる(森口 1957)。従って $F < 1$ のとき、 F の値は線形予測の残差によって支配されてしまう恐れがあり、しかも F は(6)式の分母にあるので、このときの差が拡大されて現れることになる。そこで、 F 値が最小で1となるように、強制的に初めから回帰による分散に残差分散を加えると、

$$F' = (V_R + V_r) / V_r \\ = F + 1$$

したがって、

$$PE = R / (F + 1) \quad (7)$$

という形になる。これは、 F が0のとき1、 F が ∞ のとき0になるような R への重みづけであるとも解釈される。モデル値による PE の計算例を第2図に示した。

4. 調査方法

播種から約150日後の10月21日、全系統が開花の後に栄養生長が停止したと判断されたので、各系統5ポットずつ(神林系統は虫害等によるダメージを受けたために4ポット)をサンプリングし、個体ごとに地上部の分枝発生状態を描写した。これをもとに、主茎および1~4次分枝について分枝数およびファイトマー数を調べた。

分枝発生状態の図から、各節での分枝ファイトマーの配

第2表 各系統におけるファイトマー数および分枝数の平均値。

系統	主茎	分枝				全体
		1次	2次	3次	4次	
a) ファイトマー数						
八戸	17.9±2.4 a	129.6±45.0	222.9±116.6	94.2±50.2	2.0±1.2	452.1±210.7
神林	10.0±1.6 c	74.0±35.5	127.0±84.6	83.7±55.6	3.0±0.8	276.0±173.2
安来	13.8±2.9 b	87.5±42.9	156.7±145.9	79.3±128.6	8.0±11.0	342.7±323.3
砥部	13.3±1.6 bc	116.8±7.1	227.0±80.7	108.7±91.4	10.3±6.6	470.5±176.4
b) 分枝数						
八戸		18.7±4.8 a	69.6±28.9	43.0±22.3	2.0±1.2	127.3±57.2
神林		8.8±2.9 b	43.0±23.0	31.0±17.4	2.3±0.4	77.8±44.9
安来		14.5±2.8 a	53.5±39.3	38.5±57.3	6.8±8.8	112.0±104.1
砥部		17.2±1.2 a	61.2±7.4	49.2±32.0	8.7±5.4	132.8±43.6

数値のみの列と、数値右の同一文字は平均値間に有意差 ($p < 0.05$) がないことを示す。

なお、ヤブマメでは主茎は1本であるので、分枝数の主茎の欄は省いた。

第3表 各系統の n 次分枝のファイトマー当りの $(n+1)$ 次ファイトマー数および分枝数の平均値。

系統	1次/主茎	2次/1次	3次/2次	4次/3次
a) ファイトマー数				
八戸	6.7±2.8	1.5±0.52	0.29±0.15	0.009±0.010
神林	8.1±4.5	1.4±0.59	0.34±0.24	0.066±0.053
安来	6.3±2.4	1.5±0.61	0.36±0.27	0.049±0.034
砥部	8.9±1.5	1.9±0.61	0.42±0.24	0.029±0.029
b) 分枝数				
八戸	1.0±0.22	0.49±0.10	0.14±0.06	0.009±0.010
神林	0.9±0.34	0.54±0.08	0.13±0.08	0.043±0.023
安来	1.1±0.11	0.56±0.09	0.18±0.09	0.047±0.034
砥部	1.3±0.16	0.52±0.04	0.20±0.08	0.022±0.024

分比を読み取り、(1) (3) 式によって1~4次分枝のHおよびH'を求めた。また、伸長の可塑性の調査に当っては、1本の分枝として数の多い連続したデータの得られた1次分枝を対象とし、分枝を大きく地上と地際とに大別した。ここでは地際の分枝は、主茎の第1節(初生葉節)からの分枝と、地下(子葉の葉腋)からの分枝が地上に出たものとし、それより上位の節からの分枝は地上分枝とした。1本ではファイトマー数の少ない分枝が多かったため、地際および地上1次分枝でそれぞれ分枝をまとめ、各ファイトマーの長さをもとに、(4) (5) 式に従って長さのレンジ(R)と、1つ先の位置にあるファイトマーの長さへの線形予測の説明力(F値)を求め、(7) 式によってPEを算出した。

なお、本報でのサンプル数は所期の数(各系統2個体×5ポット)よりかなり少なくなっているが、これは実験の目的上、虫害等で主茎が摘心されたような個体は調査対象としなかったためである。

結 果

1. ファイトマー数および分枝数の系統間差異

ファイトマー数では、主茎について平均値間に有意差があり、八戸系統が平均18ファイトマーと、他の3系統(平均10~14ファイトマー)よりも有意にファイトマー数が多かった($p < 0.05$)。分枝のファイトマー数のばらつきは特に2~3次分枝で大きく、1~4次分枝および全体のファイトマー数に有意な系統間差はなかった。どの系統も2次分枝のファイトマー数が最も多く、全体のファイトマー数は平均値、標準偏差とも2次分枝の値の2倍程度となっていた。分枝数では、1次分枝のみ系統間に有意差が見られ、神林系統が平均9本と、他の3系統(平均14~19本)よりも有意に分枝数が少なかった($p < 0.05$)。系統内の個体間に分枝数のばらつきは、1次分枝を除いて大きく、2~4次分枝数および全分枝数に有意な系統間差はなかった(第2表)。以上のことから、ヤブマメの生長をファイトマー数、分枝数によって表すと、系統間、個体間で

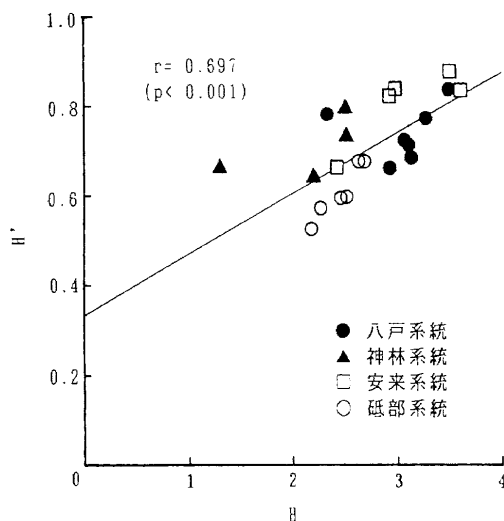
第4表 ファイトマー当たりの分枝発生位置選択の可塑性(H)とエントロピーによる草型指数(H')。

系統	H			
	1次	2次	3次	4次
八戸	3.07±0.33 a	5.07±1.18	4.76±0.89	0.75±0.83
神林	2.15±0.49 b	4.38±1.05	4.35±0.89	1.13±0.33
安来	3.11±0.42 a	4.79±0.96	4.02±1.49	1.99±1.81
砥部	2.49±0.20 b	5.40±0.44	5.10±0.88	2.32±1.64

系統	H'			
	1次	2次	3次	4次
八戸	0.741±0.057 ab	0.853±0.068	0.956±0.006	1.000±0.000
神林	0.708±0.060 b	0.883±0.052	0.924±0.027	0.937±0.089
安来	0.808±0.075 a	0.881±0.028	0.957±0.011	0.992±0.008
砥部	0.607±0.054 c	0.911±0.056	0.954±0.018	0.957±0.022

数値のみの列と、数値右の同一文字は平均値間に有意差($p < 0.05$)がないことを示す。

$H' = H/H_{\max}$ 。



第3図 1次分枝の分枝発生位置選択の可塑性(H)とエントロピーによる草型指数(H')との関係。

第5表 ファイトマーの伸長可塑性(PE)の位置ならびに系統による差異。

系統	地上1次分枝	地際1次分枝
八戸	0.444±0.317	3.369±2.490 a
神林	0.926±1.189	2.910±1.834 ab
安来	0.653±0.571	0.767±0.524 b
砥部	2.194±1.677	0.699±0.541 b

数値のみの列と、数値右の同一文字は平均値間に有意差($p < 0.05$)がないことを示す。

第6表 分枝発生位置選択の可塑性(H)、エントロピーによる草型指数(H')と、ファイトマーの伸長可塑性(PE)との相関係数。

		H		H'	
		1次	2次	1次	2次
PE	地上1次	-0.175	0.073	-0.338	-0.117
	地際1次	0.088	-0.118	0.058	-0.400

変異が大きいことが明らかとなった。

また、 n 次分枝のファイトマー当たりの $(n+1)$ 次ファイトマー数および分枝数は、すべての系統で分枝が高次になるにつれて減少した。分枝ごとに見ると、主茎～3次分枝の値とも有意な系統間差は見られなかった(第3表)。

2. 分枝発生位置選択の可塑性

各系統におけるファイトマー当たりの分枝発生位置選択の可塑性(H)と、エントロピーによる草型指数(H')の平均値は第4表の通りである。 H に関して、系統ごとに見ると、いずれの系統でも2次分枝と3次分枝が高い値となっており、分枝数、ファイトマー数の多さを反映する結果となった。系統間では、1次分枝の H の平均値間に有意差が認められた($p < 0.01$)。安来、八戸系統が砥部、神林系統より有意に高い H の値を示した。

エントロピーによる草型指数(H')は4系統とも分枝が高次になるにつれて1に近い値をとった。外観的な草型を決めていると思われる1次分枝の H' の平均値について、系統間に有意差($p < 0.01$)が存在した。砥部系統は他の3系統より、神林系統は安来系統より、有意に H' の値は低かった。砥部系統では $H' = 0.607$ と低く、分枝の発生の偏りを表現することができた。また、1次分枝について H と H' との散布図を描くと第3図のようになり、高い正の相関($r = 0.70$, $p < 0.01$)が見られた。分枝発生位置選択の可塑性(H)の低い個体はエントロピーによる草型指数(H')が低く、外観的には分枝の発生の偏った生長をしていることがわかった。

3. ファイトマーの伸長可塑性

系統間で平均値を比較すると、地上1次分枝のPEの値は個体によるばらつきが大きかったため有意差はないものの、砥部系統が高い値を示した。地際1次分枝のPEは系統間に有意差($p < 0.05$)が見られ、八戸系統が安来、砥部系統より有意に高い値となった(第5表)。各系統で地上分枝と地際分枝のPEの値の大小を比較すると、4系統の中に3つの異なる傾向が見出された。すなわち、1次分枝のPEの値が、a) 地上より地際で大きい系統: 八戸($p < 0.05$)、神林($p < 0.30$)、b) 地上、地際とも小さい系統: 安来、c) 地際より地上で大きい系統: 砥部($p < 0.10$)である。

伸長可塑性と分枝発生位置選択の可塑性との関係を見るため、地上および地際1次分枝のPEと1次および2次分枝ファイトマーの H および H' との相関を調べたところ、相関係数は第6表のようになった。いずれの比較対でも有意な相関は得られなかった。

考 察

4系統とも、主茎のファイトマー数と1次分枝数は、個体間のばらつきが小さく、比較的個体変異の小さい形質で

あると考えられ、系統間に遺伝的差異があったことが示唆された(第2表)。それ以外のファイトマー数や分枝数は個体間で変異が大きかった。このように、主茎ファイトマー数および1次分枝数は系統に固有の生育の特徴を表すものとして重要であり、分枝のファイトマー数および2次以上の分枝数は可塑的な生長、換言すれば環境の不均一さを表すものとして重要であると推察される。

しかし、 n 次分枝のファイトマー当たりに発生する $(n+1)$ 次ファイトマー数、分枝数を算出すると、主茎～3次分枝とも有意な系統間差は見られなかった(第3表)。このことは、a) ファイトマー数および分枝数の系統間、個体間変異が大きく(第2表)、b) 分枝の発生状態も変異が大きい(第1図)にも拘らず、ファイトマーあたりのファイトマー、分枝の発生数に換算してしまうと有意な差を見いだせないことを示している。したがって、絶対数の比較だけでは不十分であり、以下に検討するような、分枝発生の可塑性を簡便かつ具体的に表す指標が必要と考えられる。

分枝発生位置選択の可塑性は2次分枝で最大となっており、ファイトマー数、分枝数とも2次分枝で最も多いので、(2)式を反映した形になっている。個々のファイトマーが発生する場所を選択し、その累積したものが全体の分枝発生状態であるため、選択数であるファイトマー数、および選択枝の数である分枝数が大きいほど H が大きいことは合理的である。しかし、ファイトマー数で見ると、各系統で3次分枝は概ね2次分枝の半数ほどであるが(第2表)、 H の値は3次と2次でかなり近い値となっている(第4表)。このことから、 H はファイトマー数や分枝数などの植物体の大きさを反映するものの、これらとは異なる内容を表す数値であると考えられる。

エントロピーによる草型指数(H')は、2次以上の分枝では次第に1に近づいていた。実際の分枝発生状態では2次以上の分枝は長大となるものが少なく、少ないファイトマー数からなる多数の分枝ができるので、 H の値が H_{\max} に近づくためであると考えられる。系統間で異なっていたのは1次分枝の H' で、2次以上の分枝と比較すると、系統平均で0.6から0.8と広い範囲にわたっていた。したがって、分枝発生位置選択の可塑性の最も富むのは2次分枝であるが、外見的な生長の偏りでは1次分枝が最も可塑的であると考えられる(第4表)。

1次分枝数は系統によって比較的均一であり、その生長の偏りに系統間差が見られるということは、いわば外観的な草型が系統によって特徴的であることを示唆している。1次分枝の H' が低いことは、ヤブマメではファイトマーの発生が地際分枝に偏っていることを意味している(第1図)。また、1次分枝の H' は H と正の相関を有していたが(第3図)、 H' が低いような頂芽優勢の強い個体では分枝の発生位置選択も限られてしまって H は抑えられてしまうと考えられる。したがって、頂芽優勢に関連した植物

ホルモンのレベルの差異が H と H' の背後にあると推察される。ヤブマメではしばしば地上から地下に分枝が貫入して地下閉鎖花をつけるので、このような草型の分化は種子生産との関連を考える際には重要と考えられる。

地際 1 次分枝におけるファイトマーの伸長可塑性 (PE) は系統間で有意差があり、とくに、八戸、神林系統と砥部系統では地上分枝と地際分枝の値の大小が逆転していた。本実験では地上と地際という分枝の分けかたをしたが、このように主茎上における分枝の位置によって PE の値が異なっていることは、ラッカセイの場合 (高橋・屋敷 1982) のように分枝の機能が分化していることを示唆するもので興味深い (第 5 表)。ここで、地上と地際で環境が異なるために、同一個体内の分枝でも計算上 PE が異なる値となった可能性も考えられる。しかし、a) 八戸、神林系統と砥部系統では反応が正反対で、b) 同じ条件で全個体が生育している、という 2 点から、少なくとも系統によってファイトマーの伸長可塑性は異なると考えられる。PE が高いことは、新ファイトマーを作ること新たに環境から刺激を受容して可塑的な伸長をしていることになり、生育環境の探索を、PE の値が地上分枝で高い砥部系統では上方方向に、地際分枝で高い八戸、神林系統では水平方向に重点を置いて行っていると考えられる。一方、地上、地際分枝とも低い安来系統では規則正しく伸長する傾向があり、ファイトマーの可塑的伸長による生育環境探索能力は低いと思われる。

このような系統間の差異がなぜ生じたかは明らかではないが、生存率、種子生産、および生育地の拡大に関わりをもつことが予想される。伸長現象に自己回帰分析を応用した例として、Kumazawa and Kumazawa (1971) はオオアレチノギクの節間長をコレログラム解析し、その周期性と葉序との関係を明らかにした。本報では周期性ではなく、長さの予測性から伸長可塑性を明らかにすることができた。また、伸長可塑性と分枝発生位置選択の可塑性、エントロピーによる草型指数との相関は低かったことから、これらの生長可塑性の生理的背景は異なるものと推察された (第 6 表)。

本実験では、スタンドの遷移度 (DS) から判断して、植生的には遷移の進行が同じような生育地の系統を選んで供試した。しかし、ヤブマメの主茎のファイトマー数と 1 次分枝数のような生育量の構成要素の他、分枝発生位置選択の可塑性 (H)、エントロピーによる草型指数 (H')、およびファイトマーの伸長可塑性 (PE) の値や、地上、地際といった個体内の位置による PE の大小関係に系統間差が存在していた。植生遷移の状態が同一でも、分枝や伸長というつの生長の性質が系統により異なることは、ヤブマメにおけるつる性という特殊な生育型の生態的機能を明らかにし、育種や作物化を目指す上でも重要である。今後、このようなつの可塑的伸長が種子生産に及ぼす影響について報告する予定である。

謝辞: 本実験を進めるにあたり、京都大学農学部雑草学研究室の伊藤操子教授、草薙得一前教授、信州大学農学部 1 期の伊藤敏子教授に多くの御助言を頂いた。厚く謝意を表します。また亜熱帯植物実験所の古田康郎氏、近畿大学国際生物資源学科の斎藤一興氏のご厚意と援助に、深く感謝いたします。

引用文献

- 荒瀬輝夫・井上直人 1996. ヤブマメの地下結実性に関する研究 (1) エントロピーによるヤブマメの分枝特性の記述. 日作紀 65 (別 1): 180—181.
- 荒瀬輝夫・井上直人 1998. ヤブマメ (*Amphicarpaea edgeworthii* Benth.) の開花・結実習性の地理的変異. 日作紀 67: 384—391.
- Bailey, D.R. 1988. Weed control in tropical pastures. In Skerman, P.J., D.G. Cameron and F. Riveros eds., Tropical forage legumes. FAO, Rome. 136—147.
- Evans, M.W. and F.O. Grover 1940. Developmental morphology of the growing point of the shoot and the inflorescence in grasses. Jour. Agr. Res. 7: 481—520.
- 浜端悦治 1980. 都市化に伴う武蔵野平地部二次林の草本層種組成の変化—都市近郊の森林植生の保全に関する研究 I—。日生態誌 30: 347—358.
- 原慶太郎 1987. 森林構造とつる植物葉群の空間的配置. 中西哲博士追悼植物生態・分類論文集: 303—307.
- 原沢伊世夫 1986. ヤブマメ. 採集と飼育 48: 455.
- Harper, J.L. 1980. Plant demography and ecological theory. Oikos 35: 244—253.
- 堀良通 1984. つる植物の生活. 遺伝 38 (4): 26—31.
- ハンフリーズ, L.R. 1989. 熱帯草地入門—草種・造成・管理・利用. 北村征夫・前野休前・杉本安寛訳. 農山漁村文化協会, 東京. 65—78.
- 川端幸蔵 1978. 自由度調整済み重相関と偏相関. 奥野忠一編, 応用統計ハンドブック. 養賢堂, 東京. 132—135.
- Kershaw, K.A. 1959. An investigation of the structure of a grassland community. J. Ecol. 47: 31—53.
- 古原敏弘 1992. 食素材の採取と栽培. 萩中美枝・畑井朝子・藤村久和・古原敏弘・村木美幸, 日本の食生活全集 48 聞き書 アイヌの食事. 農山漁村文化協会, 東京. 175—176.
- Kumazawa, M. and M. Kumazawa 1971. Periodic variations of the divergence angle, internode length and leaf shape, revealed by correlogram analysis. Phytomorph. 21: 376—389.
- 前田和美 1987. マメと人間—その 1 万年の歴史—. 古今書院, 東京. 256—271.
- Maillette, L. 1992. Seasonal model of modular growth in plants. J. Ecol. 80: 123—130.
- 南敏 1993. 情報理論 (第 2 版). 産業図書, 東京. 5—31.
- 森口繁一 1957. 初等数理統計学. 培風館, 東京. 140—145.
- 森田竜義 1993. 異なる光条件下における開放花・閉鎖花, 二型種子の使い分け—ヤブマメの場合—. 東北大学遺伝生態研究センター編, IGE シリーズ 17 植物の形質発現と環境適応機構. 東北大学遺伝生態研究センター, 仙台. 21—26.
- 沼田真 1961. 生態遷移における問題点—とくに二次遷移と遷移診断について—. 生物科学 13: 146—152.
- ピーラー, E.C. 1974. 数理生態学. 南雲仁一監訳. 産業図書, 東京. 240—

257.
 Sutherland, W.J. and R.A. Stillman 1988. The foraging tactics of plants. *Oikos* 52: 239–244.
 高橋芳雄・屋敷隆士 1982. ラッカセイの結果枝について一定義及び生態・形態的特徴一. 日作紀 51(別1): 135–136.
 高橋義人 1988. 形態と象徴 ゲーテと「緑の自然科学」. 岩波書店, 東京. 222–231.
 鳥越洋一・進士宏・栗原浩 1980. ダイズの発育形態と収量成立に関する研究. 第1報 主茎の節間伸長と分枝の発育との関係. 日作紀 50: 191–198.
 Turner, B.L. and O.S. Fearing 1964. A taxonomic study of the genus *Amphicarphaea* (Leguminosae). *Southwest. Nat.* 9: 207–218.
 Weatherwax, P. 1931. The ontogeny of the maize plant. *Bull. Torrey Bot. Club* 57: 211–219.

Description of the Climbing Growth of *Amphicarphaea edgeworthii* Benth. with Reference to Phytomer Concept :
 Teruo ARASE^{*,1)} and Naoto INOUE²⁾ (¹⁾*Fac. of Agr., Kyoto Univ., Kyoto 606-8502, Japan ;* ²⁾*Shinshu Univ.*)

Abstract : As a threshold to investigate the climbing growth relative to seed production in yabumame (*Amphicarphaea edgeworthii* Benth.), the plant size, branching construction, and elongation of the climbing stem were analyzed with reference to phytomer concept. Four strains with different characteristics of seed production were grown for 150 days and harvested during their flowering period. Branching development was observed up to the 4th order. The production of branches and phytomers were maximal at the secondary order in each strain. A significant difference was detected among strains in the number of main-stem phytomers and in the number of primary branches. Since the branching pattern was too complex to analyze, the plasticity of branching construction (H) and the plant-type index (H'), based on entropy, were calculated in each branch order. H was maximal at secondary branches, and H' increased as the branch order rose in each strain. A significant difference existed in H and H' of primary branches among strains, and the two significantly correlated positively. Branches were classified into "aerial" and "close to the ground." The plasticity of phytomer elongation (PE) was calculated on the basis of range among phytomer lengths and the F-value by linear prediction applied to those as serial data. The PE of primary branches close to the ground was significantly different among strains. The order of PE magnitude between aerial branches and close-to-ground branches was dissimilar among strains. The plasticity of branching construction and of phytomer elongation appeared to have different ecophysiological backgrounds, since neither H nor H' hardly correlated to PE value.

Key words : *Amphicarphaea edgeworthii* Benth., Branching, Climbing plant, Elongation, Phytomer, Plasticity.