

ヤブマメ (*Amphicarphaea edgeworthii* Benth.) のつるの生長と 子実生産との関係

荒瀬輝夫^{*1)}・井上直人²⁾・天野高久¹⁾

(¹⁾京都大学・²⁾信州大学)

要旨: ヤブマメのつるの生長と子実生産との関係を、ファイトマー概念に基づいて分析した。地下部ではファイトマー数と花莢数とに強い正の相関があった。分枝発生位置選択の可塑性 (H) は、ファイトマー数に強い影響を受けたが、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) は影響されなかった。2 次分枝の H' は地上花莢数と有意な正の相関があり、地際 1 次分枝の PE はファイトマー当り花莢数と有意な負の相関があった。地上部と地下部のファイトマー数の間には相対生長関係があり、地上部ファイトマー数と、地上から地下に貫入したファイトマー (PS) 数との相関が高く、子葉節から発生した地下ファイトマー (CS) 数との相関は低く、PS と CS を合計すると地上部との相関が最大となった。したがって、CS は地下部での補償生長機能をもつと推察された。地際 1 次分枝の PE と、地上から地下へのファイトマー貫入率とに負の相関が認められたことから、つるの平面的拡大と地下貫入による定着との間の拮抗関係が明らかとなった。PS と CS の関係や、H' と PE の変異をもとに、草型、本成り性の向上による栽培化が期待される。

キーワード: 可塑性, 子実生産, 伸長, つる, ファイトマー, 分枝, ヤブマメ。

ヤブマメ (*Amphicarphaea edgeworthii* Benth.) は、日本原産で唯一の地下結実マメ類であり、アハ、エハなどと称されてアイヌ民族によって重要な食用資源とされてきた (古原 1992)。地下種子千粒重は風乾重で 100~300 g で、現在、採集から半栽培の状態にあり (荒瀬・井上 1998 a), 多粒系の存在も報告され (原沢 1986), 無毒なため、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る。

ヤブマメは地下閉鎖花のほか、地上部にも開放花・閉鎖花を着生するという複雑な繁殖様式をもつ (福井・高橋 1975, 原沢 1986)。資源作物としてヤブマメの地下結実性を捉える場合、目的とする地下部での結実はもちろん、利用部位ではない地上部での生育や結実も同時に把握しなければ、子実生産の全容は明らかにできない。

ヤブマメの茎はつるであり、茎自体が他に巻き付く基本的な生長特性を持つだけでなく、上方に巻き上がったたり、地面を這ったり、地中にもぐったりと様々である。このような地上部の生長は、ヤブという生育地での激しい競争に勝つために重要と思われるが、作物化を目指して子実への乾物分配や受光態勢を改善する目的からは問題である。この点に関連して、北米に分布する同属の *A. bracteata* (hog peanut) について、Schnee and Waller (1986) は茎の長さを、Trapp and Hendrix (1988) は葉面積をもって地上部の生長量を表現し、植物体の大きさと繁殖様式との関連を生態学的な視点から分析した。しかしこれらの方法では、全体としての生長量と結実量との関係を見ることはできるが、可塑性に富む分枝や伸長などが子実生産に与える影響を明らかにすることはできない。また、ヤブマメは、葉が支柱の周りに集中してかたまりを形成するが、このような葉群の分布がランダムでない群落では、吸光係数

が変化するために生長解析が困難である (Inoue 1995)。このように、つるの独特の生育型には、従来の解析法では捉えきれない要素が多く、調査の妨げになっているといえる。

著者らは、ヤブマメのつるの生長を、ファイトマー概念に基づいて生長量を調査し、分枝、伸長の可塑性を記述することを試み、系統間差を明らかにすることができた (荒瀬・井上 1998 b)。したがって、ヤブマメの複雑なつるの生長と子実生産との関係について、ファイトマー概念に基づく分析を行うことにより、解明の糸口をつかめる可能性がある。

そこで、本実験ではファイトマー概念に基づいて、つるの生長量と結実量との関係、地上部と地下部の生長の関係、分枝および伸長の可塑性と子実生産との関係について調査した。これらをもとに、ヤブマメのつるの生長の生態的な意味について考察を行い、栽培化に関する展望を行った。

材料と方法

供試系統は、荒瀬・井上 (1998 b) が用いた八戸系統 (青森県, 北緯 40°30'), 神林系統 (新潟県, 38°10'), 安来系統 (島根県, 35°25'), 砥部系統 (愛媛県, 33°45') の 4 系統とし、実験場所と種子の前処理も同一とした。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。播種密度はポット当り 2 個体とした。ポットの土として、底に川砂を敷き、その上に培養土、パーク堆肥、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 で混合した土を詰めた。苦土石灰と過リン酸石灰 (各 10 g/ポット) を全層に施用した。支柱はおおよそ直径 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。また、ほふく茎（地下に貫入する分枝もあるが、不定根は形成されない）をはわせるために、土を入れた箱をポットの横に置いて、その上で生育させた。

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、個体ごとに地上部と地下部の両方についてファイトマー数、分枝数、分枝状態、花莢数、および花莢の着生した位置を記録した。地下ファイトマーには、a) 地下子葉の葉腋から分枝してもともと地下にあったもの（以下、cotyledonary subterranean branch; CS と略）と、b) 地上から貫入してきたもの（以下、penetrated subterranean branch; PS と略）の2種類があるので、CS数、PS数を調査した。また、花莢数について、地上花莢数（A）と地下閉鎖花数（S）から、地下閉鎖花の占める割合（ $S/(S+A)$ ）を求めた。ヤブマメでは、地際をはう分枝と、上位の節から発生して上向きに巻き付く分枝とで形態が大きく異なるので（第1図）、本報では、地際のはう分枝は主茎の第1節（初生葉節）からの分枝、および地下（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発生した分枝を地上分枝とした。

エントロピーによる分枝発生位置選択の可塑性（H）、草型指数（H'）、ファイトマーの伸長可塑性（PE）の算出

には荒瀬・井上（1998b）の手法を用いた。すなわち、例えば1次分枝のHおよびH'は、

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

$$H' = H/H_{\max} \quad (2)$$

ここで、 p_i は全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、 n は1次分枝を出した主茎のファイトマー数、 H_{\max} は p_i が一様分布してHが最大となる状態で $H_{\max} = \log_2 n$ である。また、ファイトマーの伸長可塑性は、

$$PE = R/(F+1) \quad (3)$$

ここで、Rは分枝の個々のファイトマーの長さのレンジ、Fはファイトマーの長さの一連のデータに線形予測を応用して得られた自己回帰分析のF値である。

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. ファイトマー数と花莢数との関係

まず、地下部について、地下ファイトマー数と地下閉鎖花数との関係を見ると、第2図のようになった。高度に有意な正の相関（ $r=0.97$; $p<0.001$ ）が認められ、4系統と



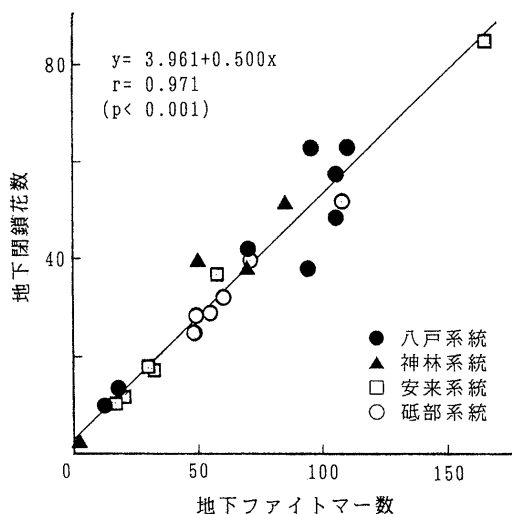
第1図 ヤブマメの分枝の発生部位別の変異。

京都市宝ヶ池の自生個体（1997年10月10日）を模写した。

左：地上の巻きつき茎（1次分枝），

右上：地際をはう茎（1次分枝）と地下に貫入した分枝，

右下：地下子葉節からの分枝。



第2図 地下ファイトマー数と地下閉鎖花数との関係。

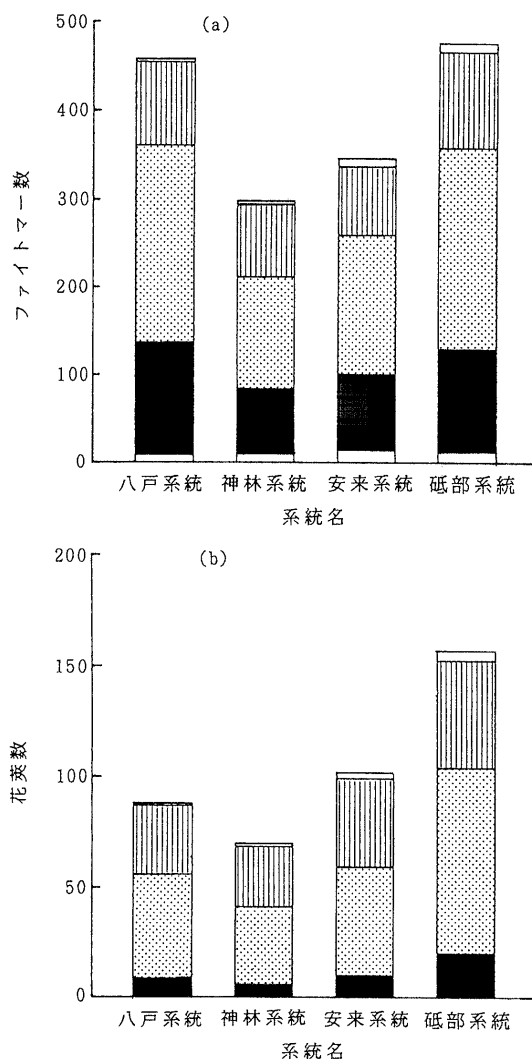
も回帰式の傾き 0.501 の回帰直線上にのっており、どの系統も地下ファイトマー数が増加すれば同じように地下閉鎖花数も増加することがわかった。

地上部のファイトマー数と地上花莢数との関係は、全体で見ると相関は高度に有意 ($r=0.82$; $p<0.001$) であったが、地下部でのファイトマー数と閉鎖花数ほどは緊密な関係ではなかった。そこで、主茎、1~4次分枝に着生した花莢数を調査すると、2次分枝で最も多く（全地上花莢数の48~54%）、次いで3次分枝で多く（同31~39%）、1次分枝の花莢数は全地上花莢数の10%前後、主茎および4次分枝の花莢数はごく少数であった（第3図）。1次分枝の花莢数について、砥部系統が 19 ± 9.2 個（平均 \pm 標準偏差）と、他の3系統（6~9個）より有意に多かったが、他の分枝の花莢数、全地上花莢数では系統間に有意差は見られなかった。第3図で、1次から3次分枝のファイトマー数 (a) と花莢数 (b) のグラフを比較すると、2次および3次分枝ではファイトマー数の大小に花莢数が強く影響されていたが（相関係数はそれぞれ $r=0.86$, 0.98 ; $p<0.001$ ）、1次分枝ではあまり関連がなかった ($r=0.38$; ns)。

また、ファイトマー当り花莢数（全花莢数/全ファイトマー数）は八戸系統で0.20と、他の3系統（0.27~0.33）より有意に少なかった。一方、地下莢の占める割合は八戸系統で0.52であり、他の3系統（0.26~0.32）より有意に高かった（第1表）。

2. 地上部と地下部のファイトマー数の関係

地上部と地下部との間に、ファイトマー数において相対生長関係があるかどうかを見るため、ファイトマー数の対数値をとって比較した。地上部全ファイトマー数と地下ファイトマー数との関係（対数値）は、全系統で回帰式の傾きは1.07で、相関は高度に有意 ($r=0.87$; $p<0.001$) であった（第4図）。よって、ファイトマー数の増加に関し



第3図 地上部のファイトマー数 (a) と花莢数 (b)。

下から順に主茎、1次~4次分枝の系統ごとの平均値を表し、サンプル数は八戸、神林、安来、砥部系統それぞれ7、4、6、6である。

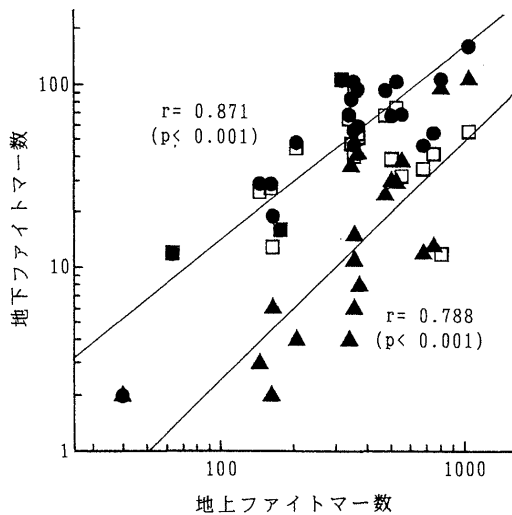
第1表 ヤブマメのファイトマー当り花莢数と地下莢の占める割合 ($S/(S+A)$)。

系統	ファイトマー 当り花莢数	$S/(S+A)$
八戸	0.198 ± 0.031 b	0.518 ± 0.160 a
神林	0.274 ± 0.018 a	0.319 ± 0.114 b
安来	0.326 ± 0.038 a	0.258 ± 0.061 b
砥部	0.322 ± 0.063 a	0.257 ± 0.131 b

A, Sはそれぞれ地上花数, 地下閉鎖花数をさす。

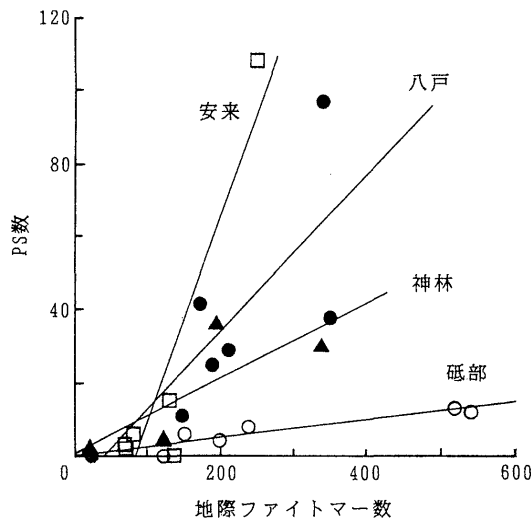
数値右の同一文字は平均値間に有意差 ($p<0.05$) がないことを示す。

て、地上部と地下部との間に相対生長関係が認められた。ここで、CS数、PS数についてそれぞれ地上部ファイトマー数と同様な比較を行ったところ、相関係数はそれぞれ $r=0.42$ ($p<0.10$), $r=0.79$ ($p<0.001$) となった（第4図）。



第4図 ヤブマメの地上と地下のファイトマー数の関係。

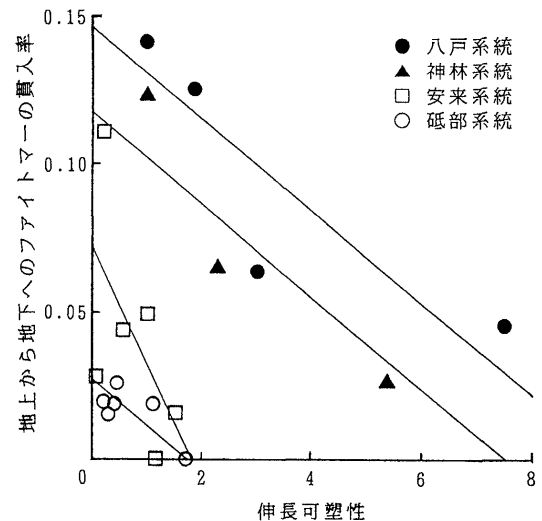
- 地下の総ファイトマー数,
- ▲ 地上から地下に貫入したファイトマー (PS) 数,
- 地下子葉節から発生したファイトマー (CS) 数。



第5図 地際ファイトマー数と地上から地下に貫入したファイトマー数との関係。

- 八戸系統: $y = -9.32 + 0.215x$, $r = 0.776$ ($p < 0.05$)
- 神林系統: $y = 0.599 + 0.103x$, $r = 0.787$ ($p < 0.30$)
- 安来系統: $y = -46.2 + 0.558x$, $r = 0.911$ ($p < 0.02$)
- 砥部系統: $y = 0.110 + 0.024x$, $r = 0.909$ ($p < 0.02$)

地際のファイトマー数と、地上部から地下に貫入したファイトマー (PS) 数とを比較すると第5図のようになった。系統ごとに見ると、いずれも地際ファイトマー数が増加すれば PS 数が増加する傾向を示したが、共分散分析の結果、回帰式の傾きに有意差 ($p < 0.01$) があり、増加の仕方は系統間に差があることが読み取れた。特に、八戸、安来系統では地下への貫入率が高く、対照的に砥部系統では低い傾向を示した。八戸、安来系統の回帰直線はともに y 切片が負であった。



第6図 地際1次分枝のファイトマーの伸長可塑性と、地上から地下へのファイトマーの貫入率との関係。

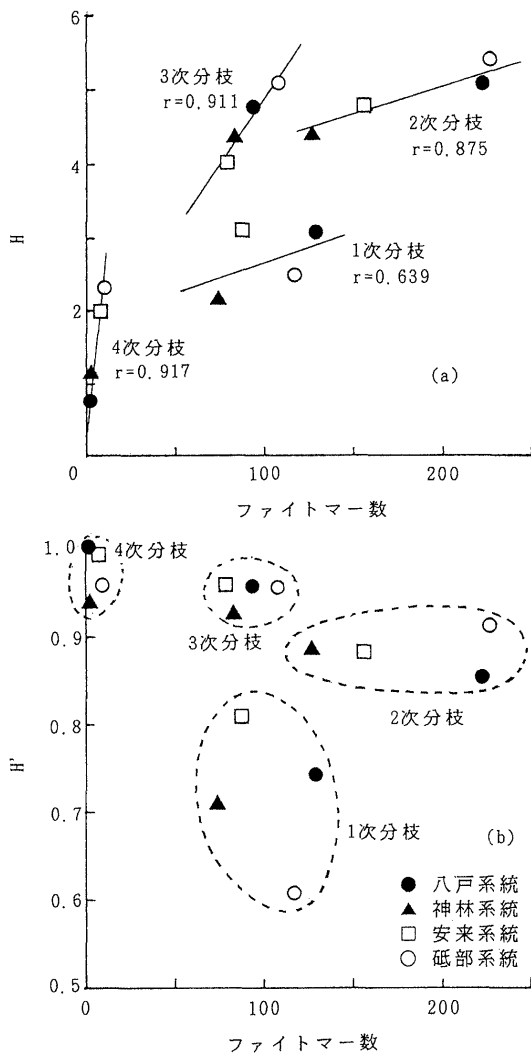
- 八戸系統: $y = 0.147 - 0.0156x$
- 神林系統: $y = 0.117 - 0.0156x$
- 安来系統: $y = 0.071 - 0.0384x$
- 砥部系統: $y = 0.027 - 0.0156x$

PS 数に関するこのような系統間差を、つるの生長の可塑性から分析したところ、地際1次分枝の PE 値が高いほど、4 系統すべてにおいて、地上からのファイトマーの地下への貫入率は低下した (第6図)。共分散分析からは、4 系統における回帰式の傾きの差は有意でなく、高さの差が高度に有意 ($p < 0.01$) であった。回帰直線の傾きは、八戸系統、神林系統、安来系統、砥部系統でそれぞれ 0.014, 0.020, 0.038, 0.011 で、グラフから明らかに安来系統の傾きは他の 3 系統と離れた値であると思われるので、ダミー変数を用いた回帰分析を行った。その結果、安来系統を除く 3 系統で回帰直線の傾きを同じと見なしたときに回帰式が最適となり、直線の傾きは -0.0156 、切片は八戸、神林、砥部系統でそれぞれ 0.147, 0.117, 0.027 という高度に有意な相関が得られた ($r = 0.95$; $p < 0.001$)。なお、安来系統での切片は 0.071, $r = 0.57$ ($p < 0.10$) であった。

地下への貫入率とその他の可塑性値との間には、1 次分枝の H' 値との間に弱い正の相関 ($r = 0.47$; $p < 0.05$) があった以外、いずれもほとんど関連が認められなかった。また、全地上ファイトマー数との間に弱い正の相関 ($r = 0.51$; $p < 0.05$) があった。

3. つるの生長の可塑性値と子実生産との関係

ファイトマー数が花莢数に強く影響していることから (第2図, 第3図), まず可塑性値とファイトマー数との関連を分析した。1~4 次分枝でそれぞれファイトマー数と分枝位置選択の可塑性 (H), エントロピーによる草型指数 (H') とを比較すると、H の値では各次とも有意な直線



第7図 1～4次分枝におけるファイトマー数と、エントロピーに基づく分枝発生位置の可塑性 (a) および草型指数 (b) との関係。

関係にあった。一方、 H' の値とファイトマー数との間にはほとんど相関が認められなかった (第7図)。

ファイトマーの伸長可塑性 (PE) は地上1次分枝と地際1次分枝について調査したので、その両者と、1次分枝の地上ファイトマー数および地際ファイトマー数を比較した。地上1次ファイトマー数、地際1次ファイトマー数と

の相関は、地上1次分枝の PE でそれぞれ $r = -0.24$, 0.10 , 地際1次分枝の PE でそれぞれ $r = 0.09$, -0.17 と、いずれも低かった。

H はファイトマー数との相関が高く、ファイトマー数の効果を間接的に表すことになるので、ファイトマー数と関連の薄い1～3次分枝の H' 、地上、地際1次分枝の PE と、地上花莢数、地下閉鎖花数、全花莢数、地下閉鎖花の占める割合 ($S/(S+A)$)、およびファイトマー当り花莢数との相関係数を第2表に示した。2次分枝の H' と地上花莢数、全花莢数、 $S/(S+A)$ との間に有意な相関 (それぞれ $r = 0.52$, 0.48 ($p < 0.05$), -0.72 ($p < 0.01$)) があった。 $S/(S+A)$ との負の相関は、地下閉鎖花数と負の相関が見られなかったので、単に地上花莢数が分母の大小に影響した結果と推察される。また、地際1次分枝の PE とファイトマー当り花莢数との間に有意な負の相関 ($r = -0.63$; $p < 0.01$) が認められた。その他の比較対では有意な相関は得られなかった。

考 察

1. ファイトマー数と花莢数との関係

地下ファイトマー数と地下閉鎖花数との相関関係は緊密であり、各系統が同一の回帰直線上にあった (第2図)。換言すると、地下部の分枝においては、系統や個体によらず一定の割合で花莢の着生が見られた。側芽が花莢に展開するか否かを、置かれた環境条件から考察すると、実験中、ヤブマメの地下分枝は1/5000 a ワグネルポットの底にまで達するようなものではなく、ほとんどが地表から5 cm 内外の同じような比較的浅い所にあったので、地下分枝に関しては光、温度、湿度などの条件の差異の少ない土中環境にあると言える。したがって、花莢の着生の割合が一定していたことには、このような外的な環境の均一さが背後にあったと推察される。

また、地上部の2次以上の分枝でも、ファイトマー数と花莢数の相関関係は強かった。これは、地上部の分枝やファイトマーの伸長が可塑的であっても、光を求めて方向づけられる高次の分枝は分枝構造のより外側にあるので、これらの側芽は数多くの生長点の中でも似たような外的な環境条件にあるためと推察される。

第2表 H' および PE と花莢数との相関係数。

可塑性値		花莢数			$S/(S+A)$	ファイトマー 当り花莢数
		A	S	S+A		
H'	1次分枝	0.011	0.237	0.067	0.213	-0.214
	2次分枝	0.515*	0.098	0.479*	-0.719**	0.384
	3次分枝	0.335	-0.026	0.300	-0.313	0.119
PE	地上1次	-0.224	-0.179	-0.233	-0.024	-0.012
	地際1次	-0.353	-0.034	-0.314	0.279	-0.630**

*, **はそれぞれ相関係数が $p < 0.05$, $p < 0.01$ で有意であることを示す。

A, S はそれぞれ地上部、地下部をさす。

しかしながら、植物体全体としてのファイトマー当り花莢数には系統間差があった (第1表)。1次分枝ではファイトマー数と花莢数との関連が薄かった (第3図)、1次分枝の側芽の生長が影響して、一種の収穫指数であるこの値が変化したことが考えられる。

2. つるの生長の可塑性と栄養生長との関係

分枝発生位置選択の可塑性 (H) は、ファイトマー数との相関が高かった (第7図 a)。n 次分枝の H の算出には、そのファイトマー数および分枝数が用いられるので、n 次の H が n 次分枝の大きさの影響を受けることは合理的である。このように、H は選択の可塑性であるために、分枝発生位置の選択が多岐にわたるほど大きいので、ファイトマー数の示す植物体の大きさを強く反映した指標であるといえる。

エントロピーによる草型指数 (H') は、Hmax で H を割って相対化したためにそれらとの相関の低い指標となり (第7図 b)、植物体の大きさに無関係な、分枝へのファイトマー配分の偏りである「草型」のようなものを指していると考えられる。つる性植物では葉群の分布が群落の上層に集中したり、上層から下層まで幅広くなったりしてしまうので (原 1987, 堀 1984, 中世古ら 1979)、草型の特定が難しいと思われるが、H' のような指標を用いて生育の型を数量化できると考えられる。

ファイトマーの伸長可塑性 (PE) とファイトマー数との間にもほとんど相関が認められなかった。これは、分枝の混みあいの程度によって、外的な環境が変化するためファイトマーの長さ自体は影響されられると思われるが、その可塑性はあまり影響されないことを指している。このように、PE は生長量とあまり関係がなく、また H' との相関も低いので (荒瀬・井上 1998 b)、H' とともにつるの生長を解析していく上で有用であると期待される。

3. エントロピーによる草型指数と子実生産との関係

ヤブマメの1次分枝では、2次以上の分枝と異なり、ファイトマー数と花莢数との関係が薄かった (第3図)。また、1次分枝の側芽の生長の偏り、すなわち2次分枝のファイトマー数の偏りを示す2次分枝の H' は、地上花莢数と有意な正の相関関係にあった (第2表)。1次分枝上の側芽の展開は2次分枝数を決定するので、2次分枝のファイトマー数や花莢数に影響すると考えられる。さらに2次分枝が3次分枝に影響する、というように、1次分枝の側芽の展開は地上部全体の生長に関わっていくと思われる。

木本性の植物では、休眠状態の側芽は生存と次年度の生長において重要とされているが (Maillette 1990)、ヤブマメは一年草なので、分枝として発生しない側芽は利用されないまま枯死するだけである。草本植物では、側芽が分枝、花のいずれとして發育するか (または停止したままか) は種子生産の上で重要な選択であり、側芽が花に發育する

場合はその側芽だけであるが、分枝すると、發育が時間的にずれるものの、その分枝上の複数の側芽から花を展開することができる。よって、主茎の基部の側芽からは分枝し、生育後期に作られた末梢近くの側芽は花芽となるのが種子の多産性の上で最適な構造であるとされる (Smith 1984)。ヤブマメでは系統によっては主茎の頂端近くの側芽まで盛んに分枝しており (荒瀬・井上 1998 b)、上記の最適な構造に比べると過繁茂あるいは徒長した状態である。つる性をもつ作物である半つる性のインゲンマメ、カンショでは、過繁茂した場合に、受光態勢が悪化し、非同化部分の呼吸による消費が増大して、子実や塊根への乾物を転流する効率が悪くなることが報告されている (品川・原 1987, 津野・藤瀬 1963)。しかしながら、ヤブマメは他種の被圧を受けるヤブという環境にある雑草で、主茎の側芽は支柱となる植物の茎に密着していて群落内部にあるので、H で表されるような側芽が好適環境を求めて分枝する能力は、収穫指数は落ちても生存のために不可欠であると考えられる。その結果、多くの側芽ができるが、これらの時間的に發育の遅れた側芽から生殖生長期に花莢を展開させる能力は、H' と関わりがあると推察された (第2表)。したがって、H' は分枝の偏りのような栄養生長の外見だけでなく、生育期間を通じての側芽の生長の活力を示すような値であると考えられる。

本実験では登熟期前にサンプリングを行っているので、展開した花莢がどの程度登熟するかは未知である。*A. bracteata* の地上花の登熟歩合は、開放花で 23%、閉鎖花では生育終了時まで着生が続くために 9% と低いと報告されている (Schnee and Waller 1986)。H' はソース量を示すファイトマー数との関係が低いので、ヤブマメにおいても、地上花が生育後期まで多く展開することによって、むしろ登熟歩合が低下していた可能性もある。

4. 地上と地下とのファイトマー数の関係

地下では閉鎖花数はファイトマー数に決定的に支配されていたので (第2図)、地下ファイトマー数の多少を見ることは、ヤブマメが地下で子実生産をどの程度行っているかの考察につながると考えられる。全地上ファイトマー数との関連は、地上から貫入した地下ファイトマー (PS) 数とは強く、初めから地下に発生した地下ファイトマー (CS) 数とは弱く、合計値では最も緊密となった (第4図)。草型を示す1次分枝の H' がファイトマー数に影響されない (第7図)、全地上ファイトマー数が増加すれば地際ファイトマー数も増加すると考えられる。地際ファイトマー数が増加すれば地下への貫入の機会も増大するので、系統によってその率は異なるが PS 数はいずれの系統でも増加していた (第5図)。したがって、全地上ファイトマー数と PS 数との間に相対生長関係があったのは、地際ファイトマーを介しての現象であると考えられる。

また、回帰直線の傾きの急な八戸、安来系統で y 切片

が原点付近ではなく負になっていた。全地上ファイトマー数と地下への貫入率とに正の相関があったことから、全地上ファイトマー数とPS数が単純な1次式ではなく、下に凸の曲線であり、地上部が込み合ってくると、遮蔽などによって地際の環境条件が変化し、PSが増加しやすくなる可能性が示唆された。

もともと地下に発生したファイトマー（CS）数は全地上ファイトマー数との関係が低く、PS数と込みにすると相関が最大になることから、地下子葉の葉腋から発生するCSには、PS数に対応して、全体の地下ファイトマー数が地上部との関係で一定の割合にあるように調整する働きがあると考えられた。これは、好適な環境下で地上部の生育が良好で、PSが多数となる場合にはCSの生育はきわめて劣り、不適な環境下で地上部の生育が貧弱なときには、相対的にCSの生育は促進されることをさすと考えられた。本実験はポット試験であり、根圏が制限されているなど、野外の自生地や圃場とは異なる生育条件であるが、CSに地下部における補償生長の機能があることが明らかになった。上で述べたように地下部や高次の分枝ではファイトマー当りの花莢数が一定である一方で、このようなファイトマー数の可塑性に変異が見られた点は、生育環境に対応した個体内の地上-地下の関係を考える上で興味深い。

5. 伸長可塑性と子実生産との関係

草地に生える *Ranunculus repens* L. のほふく枝の節間長は、親株の生育環境の影響が少なく、節の置かれた生育環境によって、草地内では長く、好適な裸地のもぐら穴では短くなるという伸長の可塑性が報告されている (Waite 1994)。この例と同じように、ヤブマメのファイトマーの伸長可塑性は、不適な環境を伸長によって早く通過して、好適環境で伸長を抑えて長く滞在するという生活域の探索と拡大に役立つであろう。一方、地上から地下へのファイトマーの貫入率が高く、地下に貫入するファイトマーが増えれば直線的に地下閉鎖花も増加するので (第2図)、親個体の近隣に多くの種子を確実に残すことができる。ヤブマメでは、PEが高いほど、地下への貫入率は低下していた (第6図)。このPEに基づく分析により、発芽した場所から可塑的伸長によって別の場所へ生活域を拡大することと、その場所に地下種子生産によって定着することとは、拮抗関係にあることが推察された。その回帰直線の高さが異なることは、拡大と定着という機能の強さの差異を、傾きが異なることは互いに及ぼす負の効果の強さの差異を表していると考えられた。

PEによって地下への貫入率が影響され、PS数が変化するものの、PEが地下での子実収量にまで影響を与えない (第2表) のは、PSの増減がCSによって打ち消される結果と考えられる。しかし、植物体全体で見ると、地際1次分枝のPEはファイトマー当り花莢数と有意な負の相

関があり (第2表)、可塑的な伸長は結局のところ収穫指数を低下させている。この理由は本実験では不明であるが、ヤブマメのような野生植物においては、何らかの形で収穫指数を犠牲にして、このような競合能力を高めているという解釈もできる。

このような生育地の拡大対定着という性質や、伸長の可塑的な個体では収穫指数が低下するという現象を、PEを用いて表すことができたことから、他のつる性およびほふく性の生態的特性を解明することも可能と考えられる。また、本実験では播種期、生育条件や支柱は均一としたが、このような環境条件に対するヤブマメの生長の可塑性値の変化は、子実生産にも影響すると考えられるので、今後の課題である。

6. つるの生長からみたヤブマメ栽培化への展望

以上のように、前報 (荒瀬・井上 1998b) および本報から、食用作物の資源植物であるヤブマメのつるの生態、地上部-地下部の関係についていくつかの知見が得られた。残念ながら年次反復がないために、変異の大きい個々の形質の値自体は、本実験の栽培条件に限定されたものであるが、形質間の関係についてはヤブマメに本来備わっている質的な性質であると判断される。これらを踏まえて栽培化への展望を行ってみたい。

地下での子実収量を増加させることがヤブマメ栽培化の鍵であり、そのためには地上部の生育を確保せねばならないが、同時に地上部の花莢数を抑えて子実生産を地下部に集中させる必要がある。この点では、地際の分枝を増加させて、地下により多くのファイトマーを貫入させることが効果的と思われるが、受光態勢も悪くなり、作業する上でも効率の悪い草型となる。また地上部やPSの閉鎖花の着生は生育後期まで続くため、PS上の地下種子の大きさのばらつきも大きいと報告されている (Schnee and Waller 1986)。したがって、本成り性をも考慮した栽培や作物化を目指すためには、地上から地下への貫入率の小さな系統を選択すべきである。かつ、PSとCSの関係から、地際をはって地中に潜るような分枝の伸長を抑えると、その補償作用として子葉の葉腋からの地下分枝が増加すると推察されたので、このような管理法によって、地下でCSの占める割合を増大させることが有効と考えられる。

また、つるの分枝と伸長の可塑性について、余分な地上部での花莢数の増加を抑えるためにH'は小さく、収穫指数が低下しないようにPEが小さい系統が望ましい。PEが小さい場合は貫入率が增大するが、この関係に第6図のような系統間差があったことは、上記のような系統を選出するのが可能であることが期待できる。

このように、ヤブマメの栽培化に関して、幾つかの具体的な方策を提示できたので、今後、実際の圃場試験に移り、栽培化の試みを押し進めていく予定である。

謝辞: 本実験を進めるにあたり、栽培管理や著者らの串

本町での生活などご厚意をいただい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に深く感謝いたします。また、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、信州大学農学部の俣野敏子教授に多くの御助言を頂いており、厚く謝意を表します。

引用文献

- 荒瀬輝夫・井上直人 1998a. 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.
- 荒瀬輝夫・井上直人 1998b. 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. 日作紀 67: 529—537.
- 福井重郎・高橋正道 1975. 本邦産 *Amphicarpaea* 属植物の開花・結実習性の系統間変異. 岩大農報 12: 321—327.
- 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.
- 堀良通 1984. つる植物の生活. 遺伝 38(4): 26—31.
- Inoue, N 1995. Solar radiation extinction coefficients of component species in orchardgrass-alfalfa mixture sward as influenced by nitrogen application rates. J. Japan Grassl. Sci. 41: 183—187.
- 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.
- Maillette, L. 1990. The value of meristem states, as estimated by a discrete-time Markov chain. Oikos 59: 235—240.
- 中世古公男・後藤寛治・浅沼興一郎 1979. 大豆・小豆・菜豆の生産生態に関する比較生態学的研究 第2報 葉群構造と茎葉の形態的性質との関係. 日作紀 48: 92—98.
- Schnee, B.K. and D.M. Waller 1986. Reproductive behavior of *Amphicarpaea bracteata* (Leguminosae), an amphicarpic annual. Amer. J. Bot. 73: 376—386.
- 品川裕二・原正紀 1987. インゲンマメの育種. 小島睦夫編, わが国におけるマメ類の育種. 農林水産省農業研究センター, 茨城県谷田部町. 456—466.
- Smith, B.H. 1984. The optimal design of herbaceous body. Am. Nat. 123: 197—211.
- Trapp, E.J. and S.D. Hendrix 1988. Consequences of mixed system in the hog peanut, *Amphicarpaea bracteata*, (Fabaceae). Oecologia (Berlin) 75: 285—290.
- 津野幸人・藤瀬一馬 1963. 甘藷の乾物生産に関する研究 第2報 群落の乾物生産と乾物生産構造. 日作紀 31: 285—288.
- Waite, S. 1994. Field evidence of plastic growth responses to habitat heterogeneity in the clonal herb *Ranunculus repens*. Ecol. Res. 9: 311—316.

Relations between the Climbing Growth and Seed Production of *Amphicarpaea edgeworthii* Benth.: Teruo ARASE^{*1)}, Naoto INOUE²⁾ and Takahisa AMANO¹⁾ (¹⁾Fac. of Agr., Kyoto Univ., Kyoto 606-8502, Japan; ²⁾Shinshu Univ.)

Abstract: The relationships between the climbing growth and the seed production in yabumame (*Amphicarpaea edgeworthii* Benth.) were analyzed based on the phytomer concept. An intensively positive correlation was found between the number of subterranean cleistogamous flowers and phytomers. The plasticity of branching construction (H) was influenced by the number of phytomers, whereas the entropical plant type index (H') and the plasticity of phytomer elongation (PE) were not affected. The H' of secondary branches significantly correlated positively to the number of aerial flower pods. The PE of primary branches close to the ground significantly correlated negatively to flowers per phytomer. The numbers of aerial and subterranean phytomers were under such an allometric relationship that the number of aerial phytomers had a significant correlation with the number of penetrated subterranean phytomers (PS), a lower correlation with the number of cotyledonary subterranean phytomers (CS), and the most intense correlation with the total (PS+CS). So CS was presumed to compensate subterranean growth. The PE of primary branches close to the ground correlated negatively to the aerial-phytomer penetration percentage into soil, revealing the trade-off relationship between the emigration by climbing stem and the settlement by penetration into soil. The relationship between PS and CS and variations in H' and PE is appreciated as clues to improve the plant type and seed allocation to geocarpic seed production around the root for domestication.

Key words: *Amphicarpaea edgeworthii* Benth., Branching, Climbing plant, Elongation, Phytomer, Plasticity, Seed production.