

ヒガンバナの稔性と発芽について

瀬戸 良久・武市 早苗・中嶋 克行

Yoshihisa Seto, Sanae Takeichi and Katsuyuki Nakajima:
Seed Fertility and Germination of *Lycoris radiata*

はじめに

ヒガンバナ (*Lycoris radiata* Herb. $2n=3x=33$) は本州、四国、九州、沖縄の人里周辺に広く分布し、土手、農道脇、田の畔、水路沿い、公園の周縁や寺院などに群生している多年草である。本種の原産地は中国とされ、古い時代に日本に持ち込まれたとする説が有力である(有蘭, 1992; 栗田, 1998)。また、日本列島に分布するヒガンバナは、これまで知られている限りでは、すべての野外集団個体は花は咲くが種子をつけないとされ、「子房は下位で緑色、成熟しないので、種子はできない」との記述や(大橋ほか, 2008)、同質3倍体による不稔植物との記述がある(家永ほか, 1983; 山田, 1992; 永田, 2006; 多田, 2009)。しかしながら、本報告者らの観察では野生条件下で、自然結実したヒガンバナ花茎をしばしば認めることがあることから、2007年から2年間にわたり詳細な自然結実調査を行った。その結果、2008年に定点観測地の一群落でまとまった数の結実花茎を認めた。

そこで、本調査ではヒガンバナの開花から結実までの経過観察と共に、発芽率の調査を行い、小鱗茎を形成して出葉するまでの一連の経過等を観察したので報告する。

調査および試験方法

自然結実調査の方法

初回調査(2007年)

初回調査では、神奈川県海老名市上郷及び本郷地区の観察が容易な農道脇、土手、竹林の縁、落葉樹林の縁の4ヶ所を調査地とした(図1)。すべての花が開花してから約3週間後、子房が順調に肥大し、その横径(短径)が7mm以上の果実(蒴果)を有する花茎を調査対象とした。果実が成熟して胞背裂開し、種皮が黒色で光沢のある種子を完熟種子とした。なお、完熟種子ができるまでの花茎の変化等についても同時に記録した。

2年目の調査(2008年)

互いの群落地までの距離が約200mと近い農道脇(k-1)及び竹林の縁(k-2)を定点観測地として調査を継続した。この調査では自然条件下での着果率(肥大した子房の割



図1. 調査地の位置。a: 日本地図における位置; b: 神奈川県地図における位置。○: 海老名市上郷地区(K-1, K-2); ●: 海老名市本郷地区(H-1, H-2)。

合)と結実率を調べるために、すべての花が枯れてから14日後、子房の横径(短径)を調べた。初回調査の時に10個の子房について、発育した胚珠の状態を調べたところ、充実した胚珠は子房の横径が6.5mm以上あるものに認められたため、今回は横径6.5mm以上のものについて調査することにした。その後、最終的に結実するものの数と種子ができるまでの期間、種子の大きさ(短径)と重量、花茎の変化等について調査を行った。

種子発芽試験(2009年)

供試種子及び試験方法

2008年11月から12月に農道脇(k-1)で採取した53粒の完熟種子を、1粒ずつメッシュの袋に分け、過度の乾燥を防ぐためにチャック付ビニール袋に入れて、4~7℃

の低温条件下（冷蔵庫の野菜室）で保存したものを、翌年の2月1日に播種した。開封時3粒の種子が腐敗したため発芽試験には50粒の種子を供した。なお、ヒガンバナ種子の播き方並びに育苗方法については、以下の方法で試みた。市販の育苗培土（さし芽・種まきの土、プロトリーフ、東京）をプラスチック製小型プランター（長さ35.0×幅15.5×高さ15.0cm、下部に排水孔有り）に14cmの高さまで充填し、雨水で十分に灌水した後、割り箸の先端で培土表面に浅い溝を作り、1列10粒で5列、列幅2.5cmで重量順に播種した。ただし、播種後に覆土は行わず、代わりにモウソウチクの落葉で被覆し、庭の低木枝の下に静置した。その後、灌水等の人工的な管理は一切行わなかった。種子の発芽時期と発芽数

播種後、定期的に被覆した落葉を除いて発芽時期の確認を行った。発芽数は種皮を破り胚軸が3mm以上に伸長した個体数とした。

種子発芽から小鱗茎形成までの経過

種子発芽から小鱗茎形成までの経日変化を調査すると共に、伸長した幼根（胚軸）の変化も同時に観察し、牽引根の形態が出現する時期を調べた。

小鱗茎形成後の出根及び出葉時期

小鱗茎形成後、全ての小鱗茎を掘り起こした。計測後、同プランターに植え戻して新根の出根時期、出葉時期そして葉の伸長の様子を観察し、枚数を調べた。葉の伸長については、出葉後3日おきに土の表面から葉の先端までの葉長を測定した。

結 果

自然結実調査

初回調査

表1に示すように、それぞれ生育環境の違う4ヶ所の調査地における結実率を調べたところ、農道脇0.019%、

表 1. 自然結実調査結果（2007 年）

自生地	地区	総花数	結実数	結実率（%）	結実花茎の変化（本数）
農道脇	K-1	15,710	3	0.019	変化なし（2）・枯れ上がり（1）
竹林の縁	K-2	8,410	6	0.071	変化なし（3）・枯れ上がり（3）
土手	H-1	7,530	1	0.013	枯れ上がり（1）
落葉樹林の縁	H-2	5,540	3	0.054	変化なし（1）・枯れ上がり（2）

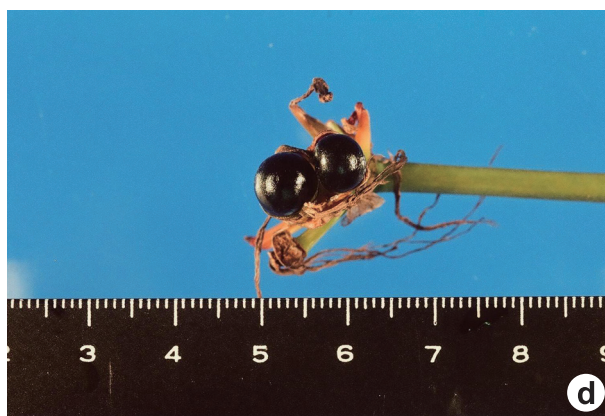
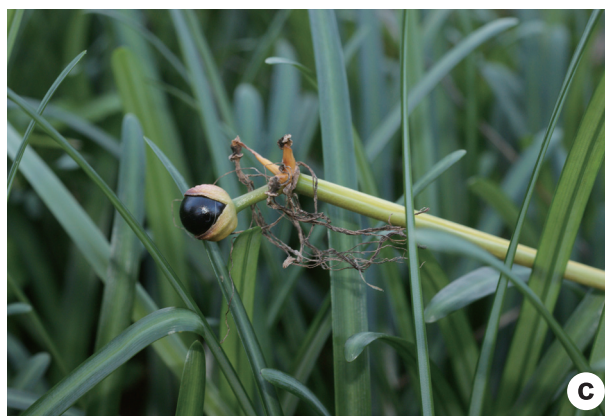


図 2. 結実花茎の実際。a, b：結実花茎に枯れ上がりを認めるもの；c, d：結実花茎に変化のないもの。a：花茎のほぼ中央まで枯れ上がりを認めた；b：果実と柄のみを残して花茎はすべて枯れ上がってしまったもの；c：一般的に目にする結実花茎、ひとつの果実に1個の種子；d：ごくわずかに観察された結実花茎、ひとつの果実に2個の種子。

表 2. 自然結実調査結果 (2008 年)

自生地 (地区)	花数での調査					花茎数での調査				
	A : 総花数	B : 肥大した 子房数*	C : 結実数	B/A : 肥大した 子房の割 合 (%)	C/A : 結実率 (%)	a : 総花茎数	b : 肥大した 子房を認 める花茎 数*	c : 結実花茎 数	b/a : 肥大した 子房を認 める花茎 の割合 (%)	c/a : 結実花茎 の割合 (%)
農道脇 (K-1)	16,422	214	53	1.30	0.32	2,709	198	53	7.31	1.96
竹林の縁 (K-2)	8,555	106	7	1.24	0.082	1,142	101	7	8.84	0.61

* : 本文参照. 農道脇 (K-1) の開花から閉花 = 9 月 8 日 ~ 10 月 8 日, 開花盛期 = 9 月 23 日 ~ 9 月 28 日. 竹林の縁 (K-2) の開花から閉花 = 9 月 3 日 ~ 10 月 6 日, 開花盛期 = 9 月 20 日 ~ 9 月 25 日.

竹林の縁 0.071%, 土手 0.013%, 落葉樹林の縁 0.054% と, 極めて低い結実率ではあるが調査地すべてに結実花茎を認めた。

結実した花茎 13 本のうち 7 本に花茎の枯れ上がり変化を認めた。その変化は果実が成熟して胞背裂開する 2 ~ 3 週間ほど前になると, 花茎の基部に黄化が現れ, その後ゆっくりと上方に向かって枯れ上がる現象である (以後、「枯れ上がり花茎」と呼ぶ)。やがて花茎頂部に達するまでに果実が胞背裂開して完熟種子が認められるもので, すべての調査地で確認された (図 2)。なお, 種子を形成した花茎の大半は倒れ込むような形で接地しているが, わずかではあるがほぼ直立した状態で見つかることもあった。

2 年目の調査

自然条件下での着果率 (肥大した子房の割合) と結実率を調べた結果, 各花ごとの肥大した子房の割合は農道脇 1.30%, 竹林の縁 1.24% とほぼ同じ位の比率であったが, その結実率においては農道脇 0.32%, 竹林の縁 0.082% であった。以上のことを花茎数で調べたところ, 結実花茎の割合は農道脇 1.96%, 竹林の縁 0.61% であり, 農道脇では花茎 50 本中の約 1 本に結実花茎を認める結果であった (表 2)。

11 月 5 日から 12 月 5 日までの期間に得られた完熟種子は計 53 粒であった。黒い種皮をかぶった完熟種子の大きさと重量は, 直径が 6.1 ~ 8.0mm, 重量は 114 ~ 275mg であった (図 3)。

枯れ上がり花茎からできた種子及び花茎変化を認めずにできた種子の数は, 採取した 53 粒の種子の平均重量 (191mg) よりも軽いものが, 枯れ上がり花茎では 39 粒中 25 粒であったのに対し, 花茎に変化を認めないものは 14 粒中 1 粒であった。

種子発芽試験

種子の発芽時期と発芽数

低温条件下で保存した種子の発芽能力の有無を確認したところ, 50 粒中 13 粒の発芽を認めた。また, その種

子の発芽時期は 3 月下旬から 4 月上旬にかけて集中して見られた。次に枯れ上がり花茎からできた種子の発芽能力の有無を調べたところ, 13 粒中 5 粒が発芽した。

さらに発芽した種子の重量を調べたところ, 図 3 に示すように 160mg 未満のものには発芽が認められなかった。一方, 160mg を超える種子は 36 粒であり, その中の 13 粒に発芽を認めた。

発芽後の様相

種子発芽から小鱗茎形成までの経過においては, 13 例中 10 例が図 4 に示すとおりであった。まず地上で種皮を破り, 胚軸をすばやく地中に伸ばし, 約 5cm 以上伸長した後, 種皮から 1.5cm 程度離れた部位から約 1cm ないし 1.5cm 下方のところまでが膨らみはじめ, 日を増すごとに肥大し, やがてヒョウタン形様の形状となった後, 子葉部分が枯死した。数日間その状態を保った後, 外皮は次第に褐色に変化しはじめるが, 同時に根 (胚軸)

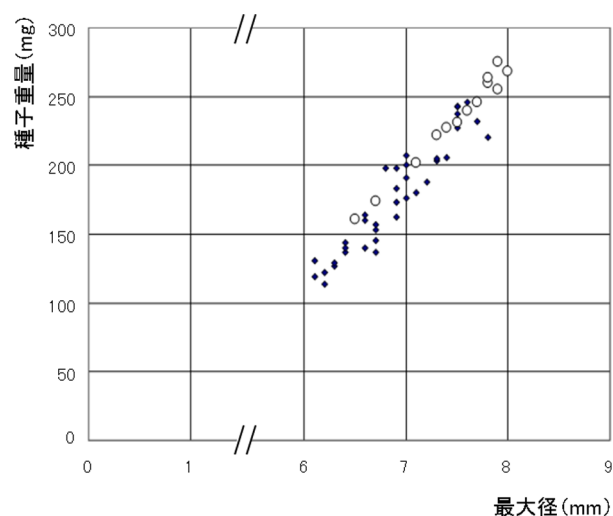


図 3. 種子の大きさと重量. ○ : 発芽を認めた種子 ; ◆ : 発芽が認められなかった種子.

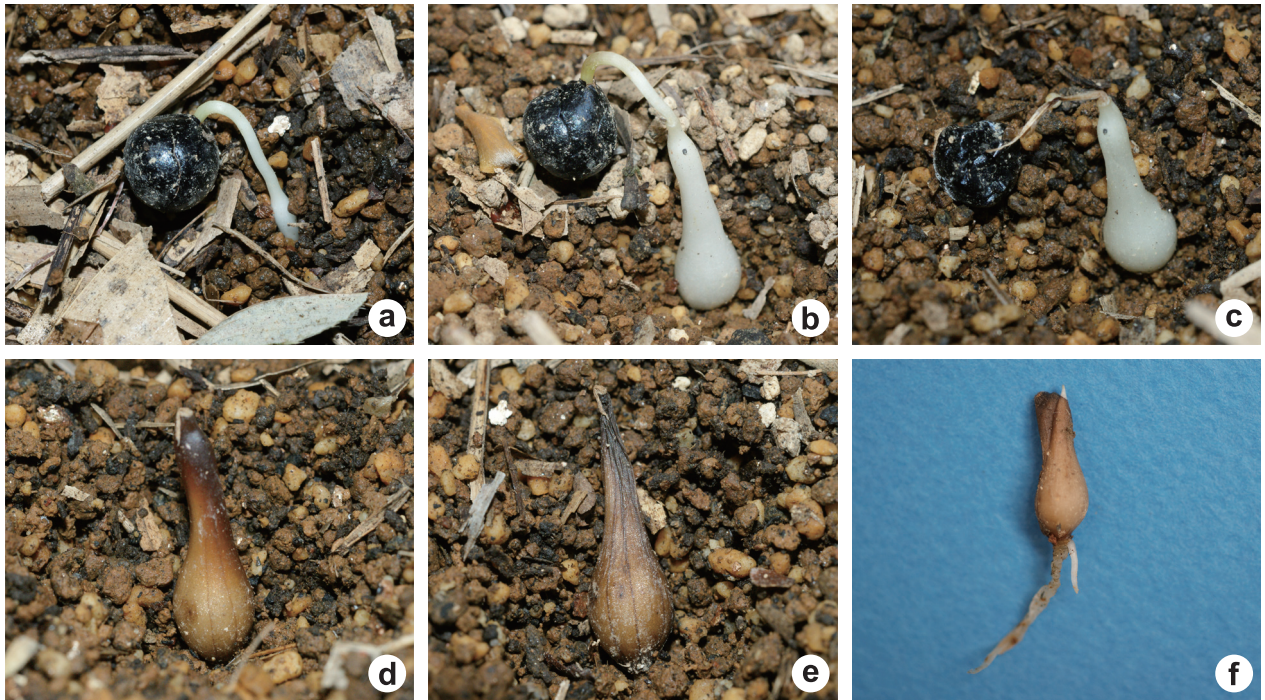


図4. 種子発芽から小鱗茎完成までの経過（13例中10例）. a：4月5日—種子発芽，4月25日—小鱗茎形成を認める；b：5月23日—小鱗茎の肥大を認める；c：6月1日—子葉が枯死；d：6月14日—根は枯れ始め，鱗茎内に水溶液貯留，外皮褐色調；e：6月27日—小鱗茎完成，外皮は乾燥し，根は枯死して膜様；f：8月下旬—新根が出根.

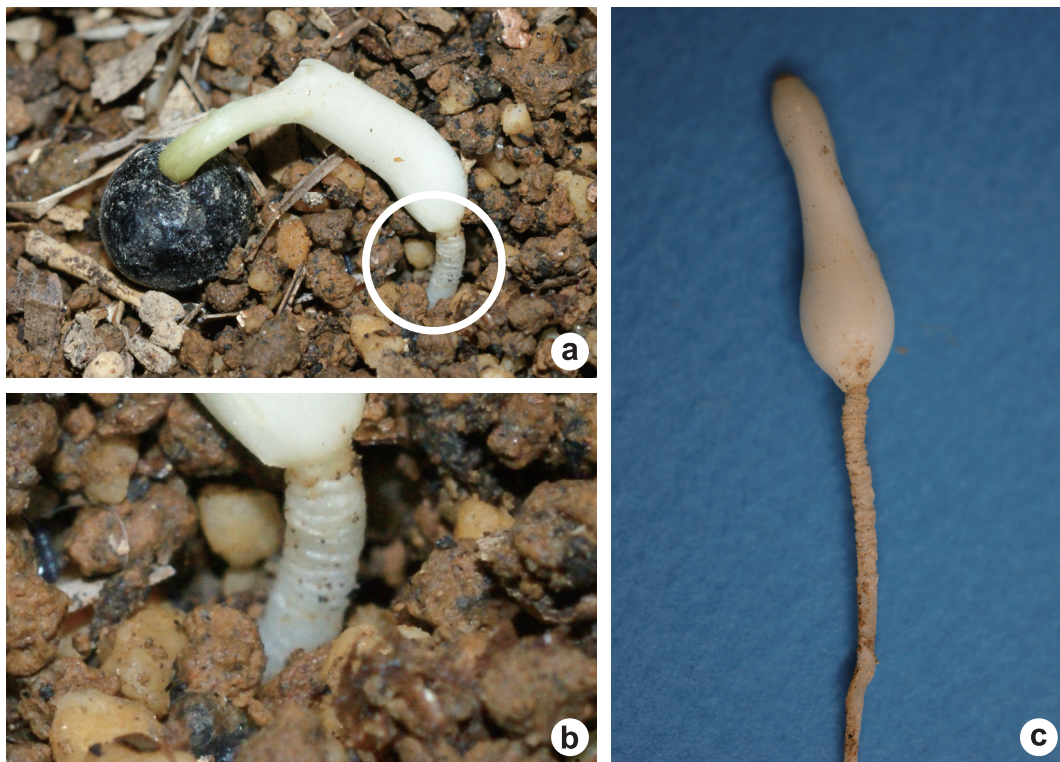


図5. 牽引根の発現. a：小鱗茎の肥大に伴って牽引根の形状がはっきりと認められるようになる；b：aで示した○内を拡大したもの；c：子葉枯死後の牽引根.

が枯れ始め、発芽から 85 日前後で小鱗茎を形成させた。これらの過程を経てできた小鱗茎の重量は 93 ～ 212mg (平均 162mg) あった。

牽引根への変化については、種子発芽から 30 日程度を経過すると、小鱗茎の形態も半ば出来はじめるが、この時期に小鱗茎直下の幼根部分に細い縞模様が出現し、牽引根としての形態変化が確認できるようになった。小鱗茎の肥大に伴い縞模様は明瞭となり、子葉が枯死するころに著明となった(図 5)。その後、小鱗茎の外皮が褐色に変化しはじめると、日を増すごとに根は水分を失って軟化し、小鱗茎完成時に根は枯死して膜様となった。小鱗茎形成後の発根及び出葉時期

8 月下旬に枯死した 2 個を除く 11 個の小鱗茎について、小鱗茎形成後の新根の発根時期を調べたところ、種子の発芽から 91 日から 160 日(7 月上旬から 9 月上旬)までの間に発根が観察された。その内訳は 91 日から 120 日までに 2 個、121 日から 150 日までに 8 個、151 日から 160 日までに 1 個であった。

出葉時期については、種子の発芽からおおよそ 170 日から 180 日後(9 月下旬)に一齐に鱗茎から第 1 本葉が出葉した。葉は線形で質が厚く、深緑色で光沢があり、幅は 1.9 ～ 3.1mm (平均 2.45mm)、長さは 7.9 ～ 16.6cm (平均 12.2cm) に達した。第 1 本葉の出葉から 60 日程度経過した頃に 11 例中 9 例が第 2 本葉を出葉し、第 1 本葉の長さの約 1/3 ～ 1/2 まで伸長することが観察された。葉の伸長とその時期については図 6 に示すとおりであり、翌年の 4 月下旬頃に第 1 本葉が先端から枯れ始め、5 月下旬に枯死した。その後、第 2 本葉も同様に約 1 ケ月遅れて、6 月下旬にはすべて枯死した。

考 察

本研究でははじめにヒガンバナの野外集団について、結実率を調査した。ヒガンバナは 1 花茎当たりに子房が 5 ～ 8 個存在するものの、枯死により最終的には、図 2 に示す通りほとんどの花茎に 1 個の子房が残ることが確

認された。このため、本調査では花数および花茎数についての結実割合を求めた。花数より求めた結実率が花茎より求めたものより低く示されたことは、全ての子房に結実がおこらないことを反映した結果と考えられる。

これまでヒガンバナの種子は発芽しないものと報告されている(栗田, 1998)。一方で小山(1980)は充実した乾燥に強い種子を用いたところ、発芽を確認している。我々も予備実験では、種子を室温に保存していたところ、種子は乾燥・萎縮した状態となり、その後、播種しても発芽は見られなかった。このため、2 年目の調査では乾燥を防ぐ目的で供試種子をチャック付ビニール袋内で保存した。同時に種子が凍結しないよう、4 ～ 7℃の低温条件下で播種まで保存した。その結果、50 粒中 13 粒(26.0%)に発芽が確認された。さらに発芽した種子の重量を調べたところ、ヒガンバナの発芽は、種子の重量が大きいもののほど発芽率が高くなる傾向があると推察された。今後、実数を増やして種子を保存する際の温度及び湿度、種子重量が発芽に与える影響を調査していく予定である。

ヒガンバナの近縁種として知られているキツネノカミソリについては、10 月に種子が自然散布された際に、一部は初根するが、大部分のものは春より発芽がおこることが報告されている(河野, 2007)。今回の調査結果では、ヒガンバナの種子の発芽が 3 月下旬から 4 月上旬にかけて確認されたことより、発芽時期についてはキツネノカミソリとほぼ同様であると思われる。

ヒガンバナの種子発芽から小鱗茎形成までの経過についての報告は本報がはじめてである。種子はまず地上で種皮を破り、胚軸を地中に伸ばした後、種皮から 1.5cm 程度離れた部位に小鱗茎を形成した。すなわち、種子の胚乳内に蓄えた物質を、すべて鱗茎の形に置き換えた後、子葉部分が枯死し、次いで根(胚軸)も枯れ、発芽から 85 日前後で小鱗茎を完成させたと考えられる。さらにその小鱗茎の肥大に伴い牽引根の発現が確認されたことより、ヒガンバナは栄養繁殖のみならず、種子からも鱗茎を形成する性質を有していることが示唆された。

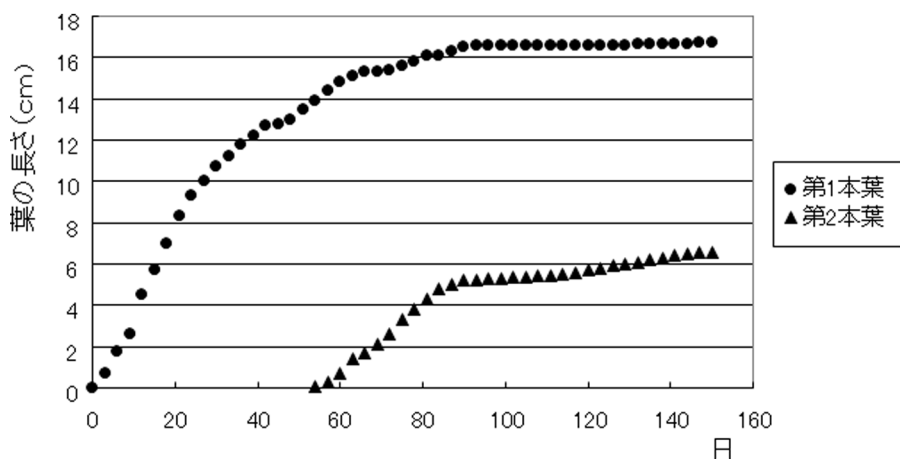


図 6. 二葉の伸長とその時期. 第 1 本葉が出葉した日を 0 日とした.

ヒガンバナの鱗茎からの出葉時期と葉の伸長については既に報告されている（森・坂西，1977；松江，1985）。今回，種子より形成された小鱗茎からの出葉時期を調べたところ，第1本葉については出葉時期，葉の伸長共にこれらの報告と同様であった。このため，実生からの出葉であっても，鱗茎の分球により栄養繁殖したものと似た性質を保持している可能性が示唆された。

本研究で，ヒガンバナの野外集団のなかには開花・種子形成するものが存在し，しかも種子は正常に発芽する能力を有していることが明らかとなった。このことから，完全不稔ではなく極めて低稔性の植物であり，発芽するための条件がととのった際には低頻度ながら種子繁殖を行っている可能性がある。

今後の課題としては，花茎の枯れ上がり変化の有無による種子形成に差がみられるか，花数と花茎数による結実率の検討及び出葉の際に見られた第2本葉については，ヒガンバナの性質を明らかにするために，今後も同様の調査を行い再現性や有意差を求める必要があると思われる。加えてヒガンバナは日本全国に分布している植物である。本調査では神奈川県県央地区での結果であるため，地域により発芽時期や様式に差異があるか，今後検討していく予定である。

本発芽試験において得られた実生個体は，現在のところ育苗段階にあり，まだ開花を見るに至っていないが，これらの個体より2倍体あるいは異数体が出現する可能性があることから，新しい形質をもったヒガンバナが見られるものと期待される。また，これらの個体の詳しい経年成長の過程がわかってくれば，ヒガンバナが種子発芽からどれほどの年数をかけて開花することができるかが判明する。これらの点については今後も調査を継続して明らかにする予定である。

謝 辞

自然結実調査の方法について木村亮介博士（琉球大学亜熱帯島嶼科学超域研究推進機構）から多大な指導を頂いた。この場をお借りして篤く御礼申し上げる。

引用文献

- 有蘭正一郎，1992. ヒガンバナの渡来に関する諸説．愛知大学文学論叢，(100): 521-538.
- 大橋広好・邑田 仁・岩槻邦男，2008. 新牧野日本植物図鑑．879pp. 北隆館，東京．
- 河野昭一，2007. キツネノカミソリ．河野昭一 編，植物生活史図鑑 III 夏の植物 No.1, pp.49-55. 北海道大学出版会，札幌．
- 栗田子郎，1998. ヒガンバナの博物誌．5+181pp. 研成社，東京．
- 小山松治郎，1980. ヒガンバナの人為自家受粉より得た F1 植物．同志社家政，14: 27-30.
- 多田多恵子，2009. 里山の植物ハンドブック，身近な野草と樹木．163pp. 日本放送出版協会，東京．
- 永田芳男，2006. 秋の野草．321pp. 山と溪谷社，東京．
- 松江幸雄，1985. ひがんばんな．9+123pp. 凸版印刷株式会社，東京．
- 森 源次郎・坂西義洋，1977. ヒガンバナ科（Amaryllidaceae）の球根植物の生育開花修正に関する研究（第1報）．園芸学会雑誌，45(4): 389-396.
- 山田卓三，1992. 野草大百科．388pp. 北隆館，東京．
- 家永善文・岡村はた・橋本光政・平畑政幸・藤本義昭・前田米太郎・室井 綽，1983. 図解植物観察事典，pp.518-519. 地人書館，東京．

瀬戸良久・武市早苗・中嶋克行：

たけいち醫學研究所（野草研究班）