

生物圏環境科学実験Ⅲ

植物の繁殖戦略の解析

作成者：11540512 瀬戸 龍一

提出日：2017 年 6 月 1 日



↑ マムシグサとセイヨウタンポポ

実習日時：

2017 年 5 月 1 日(月)～5 月 23 日(火)

5 月 1 日(月) キクザキイチゲの各部位の計測

5 月 8 日(月) 野外調査@呉羽丘陵 マムシグサの生態調査

5 月 9 日(火) 野外調査@呉羽丘陵 ショウジョウバカマの生態調査

5 月 15,16,22 日(月,火) 統計演習@理学部端末室

5 月 23 日(月) レポート作成

実習で用いた植物：

キクザキイチゲ *Anemone pseudoaltaica*

マムシグサ *Arisaema serratum*

ショウジョウバカマ *Heloniopsis orientalis*

実習内容：

1. キクザキイチゲの花アロメトリー解析

キクザキイチゲに関し、葉柄基部高,葉柄長,葉身長,花柄長,花被片数,花被片長,花被片幅,柱頭数,雄蕊数の 9 項目を計測をノギスを用いて行った。

2. マムシグサの個体サイズと繁殖の関係

無性個体と有性個体を 8 個体以上ずつ、計 20 個体以上選び、計測する。その際、雌個体が 2 個体以上含まれるようにする。

3. ショウジョウバカマの成長と繁殖の解析

様々なサイズの個体(無性個体、繁殖個体を含む)がなるべく均等に含まれるように 25 個体以上選んで計測する。

目次：

p.2～4 実習課題 1 イチリンソウ属数種の花アロメトリーの解析

p.5～8 実習課題 2 マムシグサの個体サイズと繁殖の関係

p.9～11 実習課題 3 ショウジョウバカマの成長と繁殖の解析

p12 謝辞,参考文献

実習課題 1

イチリンソウ属数種の花アロメトリーの解析

両性花における性投資量はどのように決まっているのか

キクザキイチゲ *Anemone pseudoaltaica*

キンポウゲ目キンポウゲ科イチリンソウ属

多年生草本であり、多回繁殖型の両性花である。有性生殖を行う。虫媒花である。

1. 計測した 1-9 番目の項目の変動係数(CV)をもとめ比較せよ。(各年ごとに値を求めて下さい)。

解析結果

計測した 9 つの形質において、STDEV.S 関数を用いて標準偏差を算出し、平均値で割ることによりそれぞれの形質において変動係数(CV)を算出した。

変動係数は平均値に対する標準偏差の割合を表す。すなわち変動係数が大きいほどデータのばらつきが大きいことを示す。

ここで各部位を個体間の変動が大きい部位と小さい部位に分類する。分類の際に右記の平均値 ($m=23.955$) を基準とすると結果は以下のようになる。

変動が大きい部位 ($m \geq 23.955$)

葉柄基部高, 葉柄長, 葉身長, 花柄長, 柱頭数

変動が小さい部位 ($m < 23.955$)

花被片数, 花被片長, 雄蕊数, 花被片幅

Stem height (葉柄基部高)	Leaf stem (葉柄長)	Leaf body (葉身長)
30.448	24.395	24.078
Flower stem (花柄長)	No perianth (花被片数)	Length perianth (花被片長)
31.299	16.350	14.066
Width perianth (花被片幅)	No pistil (柱頭数)	No anther (雄蕊数)
20.052	34.734	20.171

2. 葉長(葉柄長+葉身長)を独立変数、花被片長を従属変数として、直線単回帰分析を行ない傾きや切片が有意に 0 から異なるかどうかの検定も行う。

解析結果

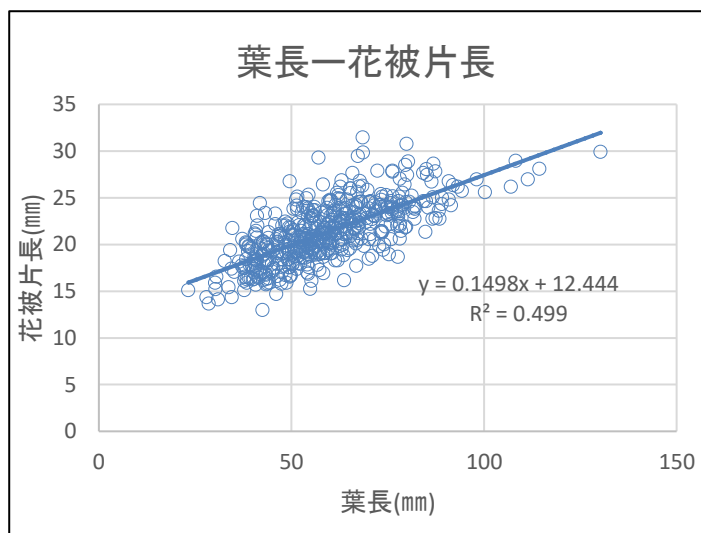
Excel を用いて 7 年分のデータをまとめて解析した。INDEX 関数を利用し、直線回帰の傾きと切片を求めた。また、それぞれの値が有意に 0 から異なるかを T.DIST.2T 関数を利用して検定した。検定結果は $P < 0.05$ である。よって、 $a, b = 0$ という帰無仮説を棄却し、 a, b の値はそれぞれ 0 から有意に異なる、という対立仮説を採用した。

検定により回帰直線の傾きと切片は 0 から有意に大きいことがわかった。よって葉長と花被片長には正の相関関係が存在する。

解析に用いたククザキイチゲの標本数は $N=503$ である。

* a : 回帰直線の傾き, b : 回帰直線の切片

	回帰直線	標準誤差	検定(P 値)	信頼区間(95%)
a	0.150	0.007	$P < 0.001$	0.137~0.163
b	12.444	0.409	$P < 0.001$	11.641~13.247



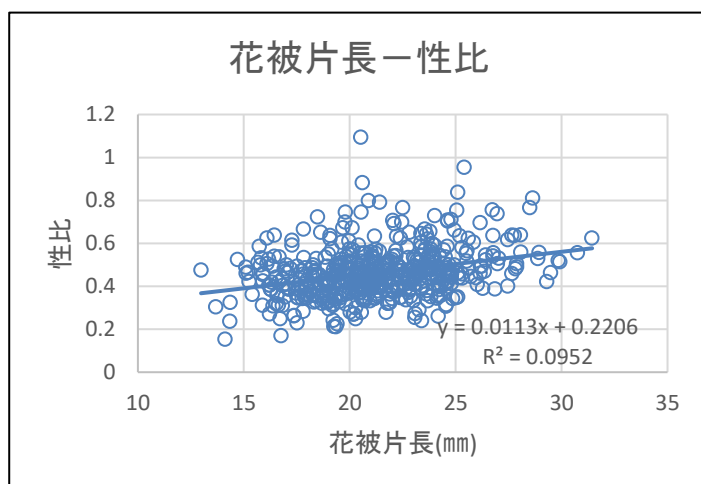
3. 花被片長を独立変数、性比(柱頭の数÷雄蕊の数)を従属変数として、直線単回帰分析を行ない、傾きや切片が有意に 0 から異なるかどうかの検定も行うこと。

解析結果

2 と同じく、7 年分($N=503$)をまとめて解析した。求めた回帰直線の傾きと切片をそれぞれ検定した。解析結果から、花被片長と性比には正の相関関係が存在する。

性比が 0.5 となる花被片長の値は 22~23 mm であることがわかった。

	回帰直線	標準誤差	検定(P 値)	信頼区間(95%)
a	0.011	0.002	$P < 0.001$	0.008~0.014
b	0.221	0.034	$P < 0.001$	0.155~0.287



考察

課題で得られた結果をそれぞれまとめる。1では各器官の変動係数を比較し、個体間で長さのバラツキが大きい器官と小さい器官に分類できることを示す。2は葉長と花被片長に正の相関関係を示す。3は花被片長と性比に正の相関関係を示す。これらの解析結果から両性花における性投資量はどのように決定されるか考察する。

変動係数の解析結果から各器官は以下の様に分類できる。

○ 変動が大きい部位($m \geq 23.955$)

葉柄基部高,葉柄長,葉身長,花柄長,柱頭数

○ 変動が小さい部位($m < 23.955$)

花被片数,花被片長,雄蕊数,花被片幅

植物が発芽し、成長し、花を咲かせ一生を終えるまでに利用できる資源は有限である。そのため資源分配戦略は植物の生存戦略において重要である。変動係数の大きい器官である葉柄基部高、葉柄長、葉身長は個体の成長段階に差があることから説明できる。性投資量を考察する上で、植物の生殖に関わる器官である花被片数、花被片長、花被片幅、雄蕊数、柱頭数に注目する。柱頭数を除いて、生殖器官である花の形質は個体間で変動が小さい。利用できる資源量や成長段階に関わらず、優先的に資源を花被片や雄蕊の形成に分配した結果であると言える。一方、雌性形質である柱頭数は個体間の変動係数が大きい。これはキクザキイチゲが雄蕊の数(花粉量)と花被片の成長に資源を優先的に配分し、その後成長段階の大きな個体は胚珠の形成に資源を配分しているといえる。

葉長が大きく成長した個体では、形成される花被片も大きく成長することがわかる。花被片長-性比(柱頭の数÷雄蕊の数)には解析から正の相関関係があるため、十分に成長した個体は花被片長の伸長に資源をより多く分配し、集団の中でより雌性的な形質(胚珠)を発達させると考えられる。一方成長過程の個体は花被片も小さく、より花粉を多く作るために雄性的な形質を発達させていると考えられる。このようにキクザキイチゲは両性花でありながら、個体の成長段階により個体群全体として雄性形質を発達させる個体、雌性形質を発達させる個体にわかれ、個体群の適応度を大きくする戦略をとっていることがわかる。これは局所的配偶者競争が起こる環境中において性比に選択圧がかかった結果である。

キクザキイチゲにみられる性比の偏りは、花粉散布距離の短い虫媒の植物においては大きな個体ほど局所的配偶者競争が激しくなるために起こるとされる。移動ができない植物にとって、花被片の役割は花粉を送粉するためにポリネータを誘引するためだ。よって花被片を発達させる至近要因はポリネータをより強く誘引し受精の確率を高めることであり、また究極要因は局所的配偶者競争が起こる環境中で、最適な資源分配戦略を行い、適応度を上げるためだと考えられる。

実習課題 2

マムシグサの個体サイズと繁殖の関係

マムシグサの性はどのように決まっているのだろうか

マムシグサ *Arisaema serratum* サトイモ目サトイモ科テンナンショウ属

マムシグサは多年生草本であり、多回繁殖型である。性表現は単性花で雌雄異株であり有性生殖を行う。送粉システムは虫媒であり、ポリネータは主にキノコバエである。マムシグサの生活史は種子から発芽したのちはしばらく栄養成長を続けるが、生殖成長の始まりは雄個体からである。雄個体で経年成長し、光合成を通して獲得した資源を地下部に蓄えることにより、雌個体に性転換する。そのため通常、雌個体は雄個体よりも大型である。またテンナンショウ属はその性転換が可逆的に生じる特徴を持つ。

1. 無性個体雄個体、雌個体のそれぞれに対して基部直径を独立変数、小葉数を従属変数とした直線回帰分析を行った。

解析結果

2015,2017 年の 2 年分のデータをまとめて解析した。

Excel の INDEX 関数を利用し、直線回帰の傾きと切片を求めた。また、それぞれの値が有意に 0 から異なるかを T.DIST.2T 関数を利用して検定した。

2015-17	N	M	F
a	0.511	0.767	0.435
b	3.255	8.053	16.494
検定 a	P<0.0001	P<0.0001	P=0.009
検定 b	P<0.0001	P<0.0001	P<0.0001

a は回帰式の傾き

b は回帰式の切片を表す。

標本数：

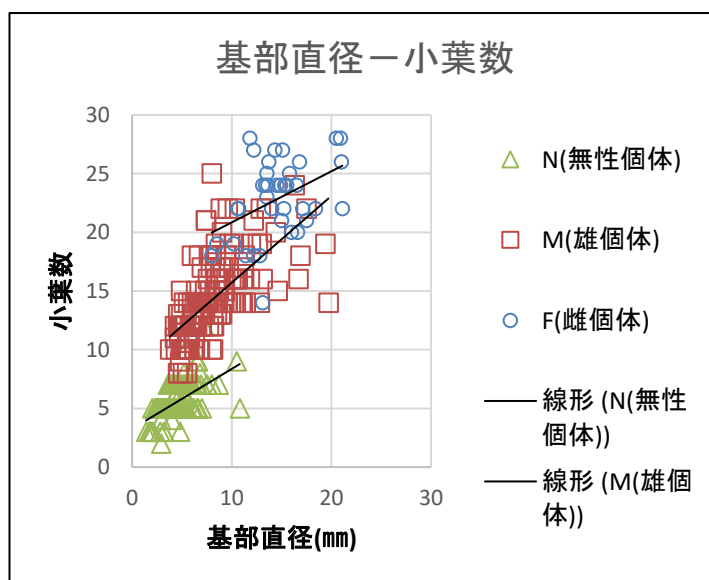
N=167,M=167,F=36

解析結果から、基部直径の大きさは

F>M>N である。

また直線回帰の傾きは M が最大である。これは M において、基部直径—小葉数が最も強い正の相関を持つことを説明する。

すべての数値は $P<0.05$ より、直線回帰の傾きと切片は有意に 0 から大きい。



2. 無性個体、雄個体、雌個体に対して、小葉数－小葉長のピアソンの相関係数を求めよ。算出された相関係数が統計的に有意であるかどうか、有意水準 $\alpha=0.05$ で検定せよ。

解析結果

2015,2017 年の 2 年分のデータをまとめて解析した。

Excel の PEARSON 関数を利用し、直線回帰の傾きと切片を求めた。また、それぞれの値が有意に 0 から異なるかを T.DIST.2T 関数を利用して検定した。

標本数：

N=167,M=167,F=36

解析結果から得られたピアソンの相関係数により、

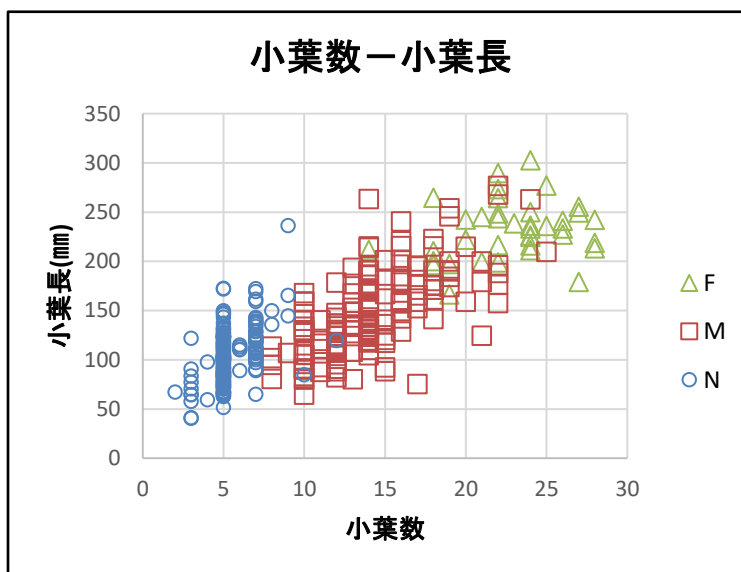
Nにおいて、"正の相関がある"

Mにおいて、"正の相関がある"

Fにおいて、"相関がない"

以上のことがわかった。

ピアソンの相関係数	小葉数－小葉長	検定
N	0.504	P<0.001
M	0.665	P<0.001
F	0.221	P=0.181



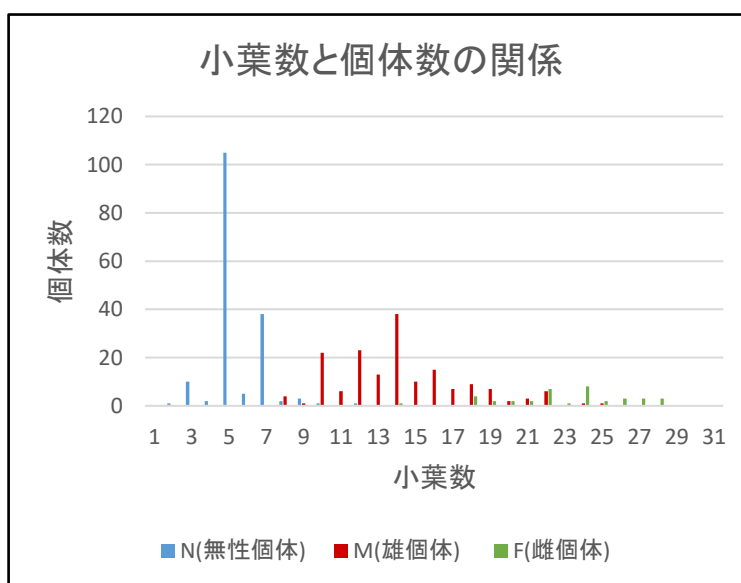
右図は小葉数と個体数の関係を小葉長ごとに示す棒グラフである。

このグラフからわかる、N,M,F 個体を代表する小葉数を以下に示す。

N=5 枚

M=14 枚

F=24 枚



3. 無性個体、雄個体、雌個体それぞれにおいて、基部直径と小葉数の平均値と標準偏差を算出せよ。その上で、無性個体と雄個体の基部直径と小葉数の平均値が有意に異なるかどうか、また、雄個体と雌個体の基部直径と小葉数の平均値が有意に異なるかどうかを 2 標本 t 検定を用いて検定せよ。またそれぞれの平均値の差の 95%信頼区間を算出せよ。

解析結果

2015,2017 年の 2 年分のデータをまとめて解析した。

Excel の AVERAGE 関数を利用し、平均値を求め、STDEV.S 関数により標準偏差を算出した。2 標本 t 検定では、2 標本の等分散を仮定し、T.TEST 関数を利用した。

検定の結果、P 値はいずれも $P < 0.05$ であり、それぞれの性別間の基部直径と小葉数の平均値は有意に異なることが分かった。個体間のそれぞれの形質において 95%信頼区間値の差が存在するといえる。

標本数：

N=167,M=167,F=36

	基部直径(平均)	小葉数(平均)
N	4.42±1.49	5.51±1.35
M	8.02±2.96	14.24±3.41
F	14.59±3.20	22.84±3.33

t 検定	無性個体－雄個体	雄個体－雌個体
基部直径	$P < 0.001$	$P < 0.001$
小葉数	$P < 0.001$	$P < 0.001$

95%信頼区間	無性個体－雄個体	雄個体－雌個体
基部直径	3.34~3.86	6.03~7.11
小葉数	8.45~9.01	7.99~9.21



考察

課題から得られた結果をまとめる。1は基部直径と小葉数には正の相関関係があることを示す。2は無性個体と雄個体において小葉数と小葉長には正の相関関係があるが、雌個体には相関関係がないことを示す。3は無性個体と雄個体、雄個体と雌個体について基部直径と小葉数の平均値から母集団の推定を行い、平均値により異なる母集団(無性、雄、雌)が有意に存在することを示す。

マムシグサは成長段階に応じて無性個体→雄個体→雌個体と可逆的な性転換する。1において各個体の形成できる小葉数は、支持器官である偽茎の直径に依存することがわかる。小葉を支持し続けるためには段階的に支持器官を発達させる必要がある。2と併せて考えると、成長段階の低い無性個体と雄個体は資源を偽茎の直径の拡大と小葉の形成、伸長に大きく分配する。一方、成長段階の高い雌個体は偽茎と小葉の形成に資源を分配し続けるが、小葉の伸長への資源の分配を行っておらず、その分の資源を生殖器官の形成などへ分配していると考えられる。

3から基部直径について、無性個体—雄個体は約4mm、雄個体—雌個体は6~7mmの差が有意に認められる。また小葉数について無性個体、雄個体、雌個体で8~9mmの有意な差がある。小葉数と個体数のグラフも合わせて考えると、これらの形質は個体群内でその個体の成長段階の指標に利用できる。

マムシグサはキノコバエをポリネータとし、雌雄異株の植物である。そのため局所的配偶者競争が起こる。これは個体の適応度を減少させる。そのためマムシグサは可逆的な性転換という適応戦略を取る。個体群内で個体の性は年により変化するが個体群内の性比は雄：雌=9：1でほぼ一定である(Ohmatsu 2010)ことが示されている。このようにマムシグサの繁殖と性転換は様々な要因に影響を受けるゲームの状況にあるといえる。



↑ポリネーターであるキノコバエを待ち構えるクモ。
マムシグサを巡る複雑な連鎖が想像される。

実習課題 3

ショウジョウバカマの成長と繁殖の解析

個体サイズと繁殖量の関係はどのようなになっているのか。

ショウジョウバカマ *Heloniopsis orientalis* ユリ目ユリ科ショウジョウバカマ属

ショウジョウバカマは多年生草本で高い繁殖型の両性花である。根茎は太く短い。根出葉は多数つき、光沢があり、枯れないで冬を越す。花は数花が短い総状花序になって花茎の頂につき、横向きまたは下向きに開く。花が終わっても花被片や雄蕊は残存し変色する。繁殖様式は種子による有性生殖と不定芽による無性生殖を行う。個々の花は雌雄異熟である、雌性先熟である。花茎は果実が熟するころまで伸び、50~60 cmとなる。

1. 無性個体、繁殖個体それぞれに対し、越冬葉の枚数を独立変数、越冬葉の長さを従属変数とした直線単回帰分析を行ない傾きや切片の 95%信頼区間の推定を行なえ。

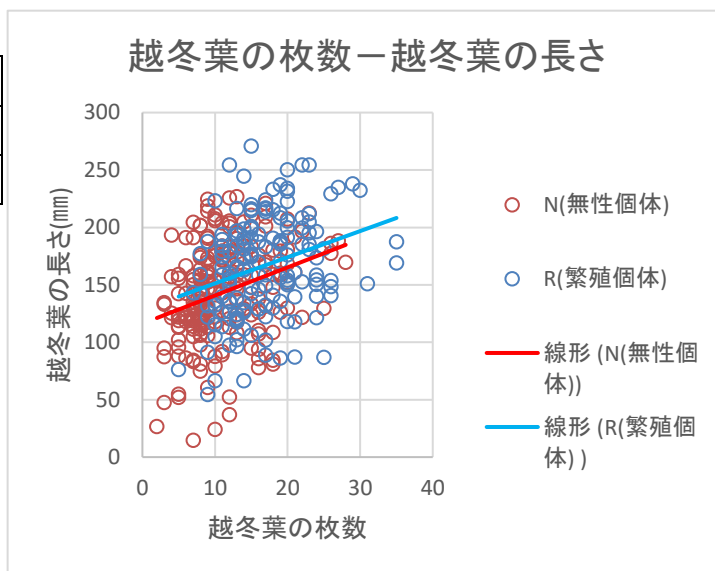
解析結果

無性個体

	回帰直線	標準誤差	信頼区間(95%)
a	2.448	0.552	1.360~3.536
b	116.248	6.716	103.006~129.49

繁殖個体

	回帰直線	標準誤差	信頼区間(95%)
a	2.28	0.60	1.09~3.47
b	128.41	10.57	107.55~149.28



直線回帰の傾きと切片と信頼区間を算出した。それぞれの信頼区間は 0 を含んでいないので、a,b の値はすべて、統計的に 0 から有意に大きいことがわかる。解析に用いたショウジョウバカマの標本数はそれぞれ(N=206,R=162)である。

2. 無性個体、繁殖個体それぞれに対し、独立変数を越冬葉の枚数、従属変数を当年葉の枚数とした直線単回帰分析を行ない、傾きや切片の95%信頼区間の推定を行なった。

解析結果

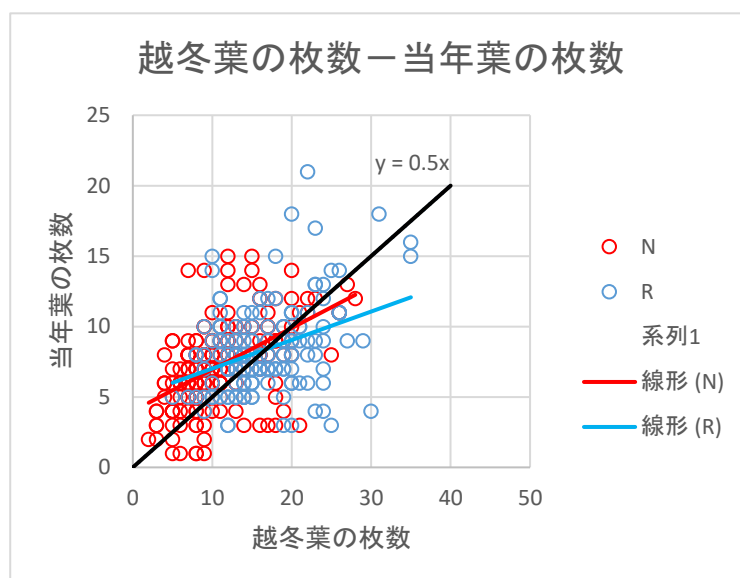
無性個体

	回帰直線	標準誤差	信頼区間(95%)
a	0.30	0.03	0.23~0.36
b	4.00	0.42	3.17~4.83

繁殖個体

	回帰直線	標準誤差	信頼区間(95%)
a	0.202	0.042	0.156~0.248
b	4.992	0.732	4.193~5.791

1と同様に直線回帰の傾きと切片と信頼区間を算出した。それぞれの信頼区間は0を含んでいないので、a,bの値はすべて、統計的に0から有意に大きいことがわかる。原点を通る直線と回帰直線の交点は無性個体、繁殖個体ともに約18枚であった。



3. 繁殖個体に対して、越冬葉の枚数を独立変数とし、花の数を従属変数とした直線回帰分析を行ない、傾きや切片の95%信頼区間の推定を行なった。

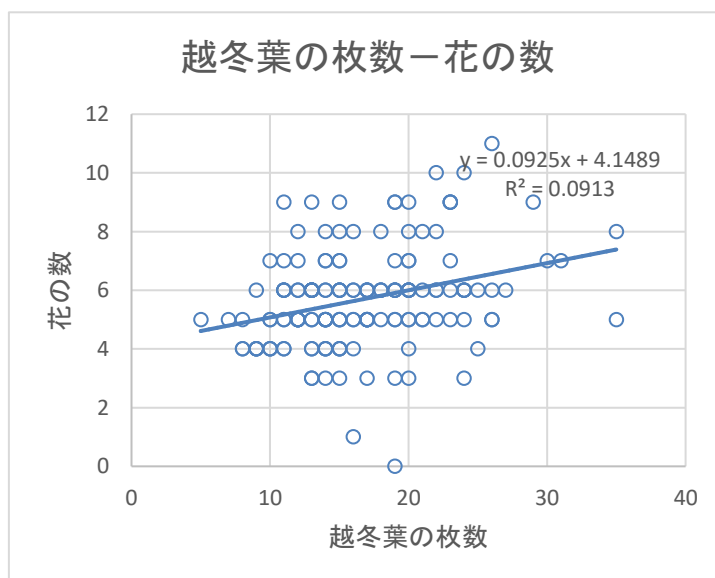
解析結果

繁殖個体

	回帰直線	標準誤差	信頼区間(95%)
a	0.093	0.023	0.047~0.14
b	4.15	0.047	3.35~4.95

1,2と同様に直線回帰の傾きと切片と信頼区間を算出した。それぞれの信頼区間は0を含んでいないので、a,bの値はすべて、統計的に0から有意に大きいことがわかる。

よって越冬葉の枚数と花の数には正の相関が存在する。



考察

課題から得られた結果をまとめる。1は越冬葉の長さと枚数には無性個体、繁殖個体共に正の相関あることを示す。越冬葉には一年葉と二年葉があり、越冬葉の枚数は成長段階の高い個体で多くなる。また繁殖個体の方が切片、すなわち越冬用の長さの値が大きい。これは成長により、無性個体→繁殖個体に変化する性質を統計的に説明しているといえる。2は越冬葉の枚数と当年葉の枚数には正の相関関係があることを示す。グラフには原点を通る傾き 0.5 の直線を加えた。無性個体、繁殖個体の傾きの 95%信頼区間は 0.5 より小さく、切片の 95%信頼区間は 0 を含んでいない。

無性個体の切片の 95%信頼区間は 3.17~4.83 である。よって無性個体の当年葉は 4 枚以上からつけることがわかる。同様に繁殖個体の切片の 95%信頼区間は 4.19~5.59 であるから繁殖個体は 5 枚以上の当年葉を形成する。すなわち当年葉を 5 枚形成した時点で無性個体が繁殖個体に変化するために十分な資源を持つといえる。

無性個体、繁殖個体の回帰直線と $y=0.5x$ の直線の交点は越冬葉の枚数が約 18 枚付近である。初期の越冬葉を構成する割合が一年葉と二年葉で等しいと仮定すると $y=0.5x$ 上に位置する点は脱落する二年葉の枚数を示す。

すなわち $y=0.5x$ より上部では、形成される当年葉の枚数>脱落する二年葉の枚数となる。よって越冬葉の枚数が 18 枚までは個体の葉の枚数は増加する。

一方 $y=0.5x$ より下部では、形成される当年葉の枚数<脱落する二年葉の枚数となり、個体の葉の枚数は減少する。

よってショウジョウバカマは越冬葉の枚数が 18 枚ほどになると、当年葉の形成のための資源を支持機関や、生殖器官などに再分配すると考えられる。花が終わっても花茎を伸長させるために資源を配分するように、植物が寿命を全うするためには以上のような最適な資源分配戦略をとることが重要である。

3は越冬葉の枚数と花の数には正の相関があることを示す。切片の 95%信頼区間が 3.35~4.95 であるので繁殖個体は 4 つ以上の花で花序を形成することがわかる。越冬葉を十分に展開し、光合成により十分に資源を蓄えたのち、生殖器官の形成に資源を配分すると考えられる。

ショウジョウバカマの花は雌蕊が先に成熟し、その後葯が裂開する雌性先熟である。これは自らの花粉を受粉する自殖を避ける方法である。同じ植物体でありながら、その開花期間の中で雌雄の成熟する時期が異なることにより、実質的な雌花、両性花、雄花として機能する。これは自殖を避けるうえで、有効な資源分配戦略といえる。



↑ ショウジョウバカマのロゼットと花序

参考文献：

2007 種生物学会 「花生態学の最前線~美しさの進化的背景を探る~」 文一総合出版

2010 大原 雅 「植物の生活史と繁殖生態学」 海游舎

2015 大原 雅 「植物生態学」 海游舎

実習の資料

生態学の資料

謝辞：

3種の植物の形態に関する実習を通して植物生態学や植物の生活史について広く浅く押さえられたと思います。植物が適応度を上げるために限られた資源の中でどのような生存戦略をとっているのか、また統計学を用いた考察は初めて学習する内容でとても刺激的でした。それぞれの課題もちょうどよい量と内容でした。実習を行うにあたって準備をしていただいた石井先生をはじめ研究室のTAの方々にお礼申し上げます。ありがとうございました。

