

イズドコロ (ヤマノイモ科) の休眠性の生理的特徴

照井啓介^a, 岡上伸雄^b

^a岩手大学教育学部生物学教室 020 盛岡市上田

^b東北大学理学部生物学教室 980 仙台市青葉区荒巻字青葉

Dormant Peculiarities of *Dioscorea izuensis*

Keisuke TERUI^a and Nobuo OKAGAMI^b

^aDepartment of Biology, Faculty of Education, Iwate University, Morioka, 020 JAPAN;

^bBiological Institute, Faculty of Science, Tohoku University, Sendai, 980 JAPAN

(Received on July 19, 1993)

Dormancy of seeds and subterranean organs were compared among four *Dioscorea* species growing in the same locality of the Izu peninsula. The species compared were *D. izuensis* Akahori, a species endemic to the Izu peninsula, and three nonendemic species, *D. tokoro* Makino, *D. tenuipes* Franch. et Savat., and *D. japonica* Thunb. ex Murray. Of the four species, seeds of *D. izuensis* had the longest dormant period while those of the subterranean organs had the shortest dormant period. This suggests that *D. izuensis*, unlike the other three species, has the dormant features like that of the species growing in the more southern area. In contrast to the intact seeds, naked embryos of dormant seeds of *D. izuensis* germinated rapidly without marked dormant features like embryos of the other species. The peculiar dormant features of *D. izuensis* observed in the present study may have some relations to geohistoric nature of the Izu peninsula.

イズドコロ (*Dioscorea izuensis* Akahori) はヤマノイモ科ヤマノイモ属の植物であり、伊豆半島の東岸にのみ分布している (赤堀1963; 大井1978)。この地域に固有な種は他にもいくつか知られている (生物学御研究所1980)。固有種の成立や存続の経過の理解には、固有種の生理的な特徴を知ることが有用なことであろう。これまで著者らは東アジアのヤマノイモ属の主要な数種については分布の南北性との関連で (Okagami and Kawai 1982)、また、アパラチア、コーカサス、バルカン半島などに分布する第三紀遺存種については進化との関連で種子と地下器官の休眠性を種間で比較した (Terui and Okagami 1993)。イズドコロの休眠性については伊豆半島以外の地域から採取

したヤマノイモ属の他の種と比較してきた (Okagami 1986)。今回の研究では、イズドコロを基準とした比較を行うため、イズドコロを含むヤマノイモ属4種の種子を伊豆半島東岸の同一地点から採取し、種子と地下器官の休眠性、摘出胚の発芽能、地下器官の形成能など、休眠にかかわる性質を知る実験を行うとともに自然状態での成育状況を観察した。それらの結果を伊豆半島に固有なイズドコロと伊豆半島以外にも広い分布域を持つ他の3種との間で比較することにより、ヤマノイモ属の中でのイズドコロの休眠の生理的な特徴を知ることを試みた。

材料と方法

今回の実験に用いた種は、イズドコロ (*Discorea izuensis* Akahori), オニドコロ (*D. tokoro* Makino), ヒメドコロ (*D. tenuipes* Franch. et Savat.), ヤマノイモ (*D. japonica* Thunb. ex Murray) の4種である。Burkill (1960) に基づけば前3種は *Stenophora* 節に、最後の1種は *Enantiophyllum* 節に分けられる。

イズドコロは伊豆半島の東海岸の伊東から下田までの間の範囲の灌木林に分布しているとされている(赤堀1963; 大井1978)。この範囲内の2地点でイズドコロを見いだすことが出来た。実験に用いた4種の種子は、4種が近接して成育している静岡県伊豆半島の下田市付近で、11月中旬にそれぞれ10-20の野生株から採取した。種子の採取の際には、さく果ごと植物体から取り外して実験室に持ち帰り、数日風乾した後に種子を取り出した。種子はシリカゲルとともにデシケーター中に保管し、保管開始後約半年以内に実験に用いた。この保管期間中に、今回報告するレベルの休眠性の変化はほとんどない。ある特定の株由来の種子だけを実験に用いることがないように、採取した種子は種ごとに全量を混合して発芽試験に用いた。

種子の休眠打破のための低温処理は、種子をプラスチックトレイ中の蒸留水で湿らせた脱脂綿上に置き、それぞれの種の種子の休眠を打破する最適な温度である0°C(ヤマノイモ)または5°C(他の3種)の恒温箱中にトレイを置くことにより行った。種子の発芽実験は、種子を9cmペトリ皿中の蒸留水で湿らせた脱脂綿の上に置き、一定温度の暗所で培養することにより行った。種子はペトリ皿当たり20から30個置き、通常2個のペトリ皿をもって一つの処理区とした。

種子からの胚の摘出と摘出胚の培養は下記のように行った。まず、種子をシャーレ中の湿らせた脱脂綿上に置き16時間21°Cに置き吸水させたのち、三角フラスコ中の逆性セッケン液(塩化ベンザルコニウム、武田薬品、大阪)の0.1%溶液に移し、わずかに減圧にして種子中への溶液の浸透を促したあと、10-15分振盪し洗浄した。続いて種子を次亜塩素酸ソーダ(関東化学、東京)の1%溶液に移し、10-15分間浸漬して滅菌したのち、

洗浄水中の塩素が硝酸銀によって検出されなくなるまで滅菌水で十数回洗浄した。滅菌し洗浄した種子を無菌箱の中の実体顕微鏡下でカミソリとピンセットにより解剖して胚を摘出し、摘出した胚を毛筆に付着させて寒天培地上に移し播種した。

摘出胚の培養のための寒天培地は、Murashige and Skoog (1962) の培地から edamine と植物ホルモンを除き、0.8%寒天(Agar Noble, Difco, Detroit, U. S. A.) と50mM sucrose(半井化学、京都)を加えた組成のものを用いた(Terui and Okagami 1989)。培地の成分は混合したあと、pHを6.0に調整して加熱滅菌し、培養容器として用いる50mlの三角フラスコ中に熱時に25mlずつ注入し、無菌箱内にて放冷し凝固させた。凝固時のpHの測定はCardy(堀場製作所、京都)を用いて行い、pHが5.8前後にあることを確認した。一つの三角フラスコ中の培地上に10-15個の摘出胚を播種し、シリコンセン(信越ポリマー、東京)で栓をし、一定温度の暗所で培養した。

種子と摘出胚の発芽率は、白色蛍光燈の数ルクス程度の照明下で数日おきに数分間観察した。種子の場合は、幼根が種子の外部に出たことが肉眼で観察されたときを発芽とした。摘出胚の場合は、幼根が約1mm伸びたとき(これは種子が発芽する時の胚の幼根の伸びとほぼ同じ長さの伸びである)をもって発芽と見なした。

地下器官の発芽実験には、種子からの芽生えを1シーズン栽培した植物に形成された地下器官を採取して用いた。地下器官採取のための芽生えの栽培は、底部に排水用の小穴をもつ60×40×10cmほどの内容積の発泡スチロール箱に8cmの厚さにパーミキュライトを入れ、深さ約2cmのところ十分に期間低温処理をして休眠状態を破った種子を播き、東北大学(仙台市青葉区荒巻字青葉)の無加温のガラス室内で発芽と成長を行わせることにより行った。形成された地下器官は地上部が枯れたあとの12月初旬に掘り上げ水道水で洗浄し、ポリエチレン製のトレイ(23×18×4cm)の底にしいた蒸留水で湿らせた脱脂綿上に地下器官を置き、トレイには密閉系にならないようにルーズにふたをして恒温箱に入れることにより発芽実験のための培養(暗所)を行った。芽が5mm伸

びたときをもって発芽と見なした。

地下器官の重量を測定する場合は、水道水での洗浄後、付着している水をふき取り風乾し、電子天秤 (HR-60, Hansen, 神戸) で1個ずつ測定した。

種子, 摘出胚, 地下器官の発芽実験は2回以上繰り返して行い, 同一の傾向が得られた実験結果を報告する。図中のいくつかの測定点に記した信頼限界は, 1回の実験結果についてのものである。

結果

1. 種子の発芽

1983年11月11日に4種の種子を採取し, 発芽実験を行った。種子を吸水後ただちに11から26°Cのあいだの3°Cおきの一定温度で70日間培養した

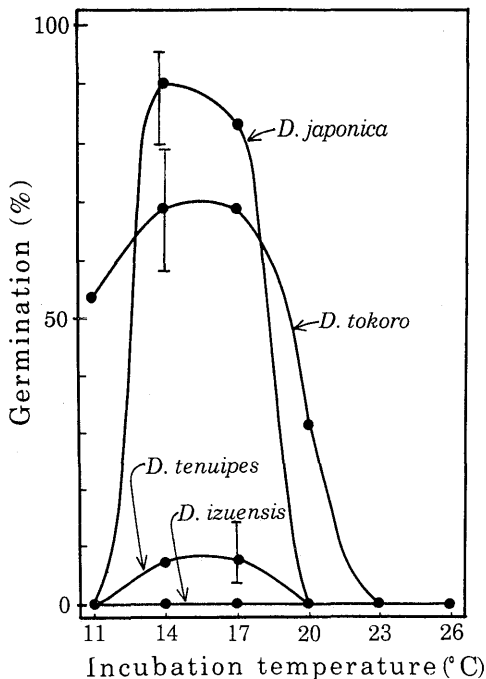


Fig. 1. Germination abilities under various temperatures of seeds of the four species of *Dioscorea*. The seeds were collected from Shimoda, Izu Peninsula in 1983. Incubation of the seeds were performed with distilled water in the dark at temperatures ranging from 8°C to 26°C for 70 days in Petri dishes. Vertical bars indicate confidence limits at the 90% level for a single experiment. 野外観察を行った地点に成育していた4種のヤマノイモ属植物の種子のいろいろな温度における70日間の発芽。

結果を Fig. 1に示す。イズドコロの種子は全く発芽しないが, 他の3種の種子はある程度の率で発芽した。ヤマノイモは14と17°Cで80-90%の高い発芽率を示したが他の温度では全く発芽していない。オニドコロは30-70%程度の発芽率であるがより広い温度範囲で発芽している。ヒメドコロは14と17°Cでわずかに発芽しただけであった。

次に, 1984年11月10日に前年と同じ場所から採取した種子をそれぞれの種の休眠打破に最適な温度でいろいろな期間の低温の前処理を行ったあと, 4種に共通して発芽に好適な温度である17°Cで培養し, 休眠打破に必要な低温前処理期間の種ごとの違いを見た (Fig. 2)。結果は実験開始後150日め, 即ち低温処理の期間に17°Cでの培養の期間を加えた日数が150日間の発芽率である。これにみられるように, オニドコロとヤマノイモは低温処理をせずともある程度発芽し, 低温処理の期間が長くなるに従い発芽率が上昇したが, 100%の発芽率が得られるまで完全に休眠を打破するための低温の必要期間はオニドコロでは短く, ヤマノイモでは長い。ヒメドコロとイズドコロとは低温処理0日の場合には17°Cでの培養期間が150日の長さにも及んでも全く発芽しない。100%に近い発芽率を得るにはヒメドコロでは60日以上, イズド

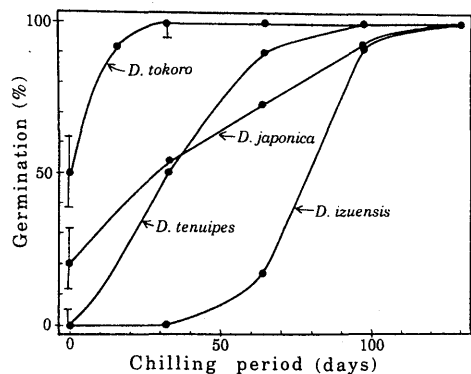


Fig. 2. Germination abilities of pre-chilled seeds of the four species of *Doiscorea* in 1984. Seeds were incubated at 17°C after various periods of pre-chilling at 0°C in *D. japonica* or at 5°C for the other species. Germination percentages were counted at the 150th day from the start of pre-chilling. Vertical bars indicate confidence limits at the 90% level for a single experiment. ヤマノイモ属4種の種子に, いろいろな期間の低温処理を施した後の発芽能。

コロでは100日近くの低温処理が必要である。

以上のようにイズドコロの種子は、長期間の低温前処理を行わないと十分な率の発芽が起こらず、同じ地点に成育している同属の近縁種に比べて非常に強い休眠性をもっていることが見いだされた。他の種は分布地の南北性に応じて休眠期間の長さには種内変異が認められているが（岡上1990）、それぞれの種のもっとも休眠期間が長い集団の種子よりも、イズドコロの種子の休眠期間は長い。

1983年産種子での結果（Fig. 1）と1984年産種子での結果（Fig. 2）とで、両方に共通する条件であるところの低温処理をせず17°Cで培養した場合、発芽率の値は異なっているが、オニドコロとヤマノイモが低温処理無しでもある程度は発芽し、ヒメドコロがほとんど発芽せず、イズドコロが全く発芽していないという種間の違いの傾向は一致している。種間でのこのような違いの傾向は、この両年だけに限らず、また他の地点から採取した種子においても、例年見られている。

2. 摘出胚の発芽

1983および1984年に採取した地点と同じ場所から1988年11月11日にイズドコロの種子を採取し、低温前処理を施していない深い休眠状態にある種子から胚を摘出し、胚を8°Cから38°Cまでの間のいろいろな温度で30日間培養した。摘出胚は寒天培地上で、20°Cから26°Cの間ではほぼ全数が急速に発芽し、その外側の低温側でも高温側でもかなりの率で発芽した（Fig. 3）。これは、*Stenophora* 節の他種と同じ性質である（Terui and Okagami 1993）。この結果から *Stenophora* 節においては種子の発芽能は種ごとに異なるが、胚は同じ性質をもっているということが、イズドコロを含めても成り立つことが分かった。なお、今回用いた4種のうちヤマノイモは *Enantiophyllum* 節に属し、摘出胚の発芽のための栄養要求性が *Stenophora* 節のものとは少し異なる（未発表）。

3. 地下器官の発芽、肥大、耐寒性

ヤマノイモ属はすべて多年生草本であり、地下に越冬生の休眠器官を形成する。1984年産の種子を各種とも数百個ずつ播種し、ひとシーズン（1985年6月から12月）成育させたのち、形成さ

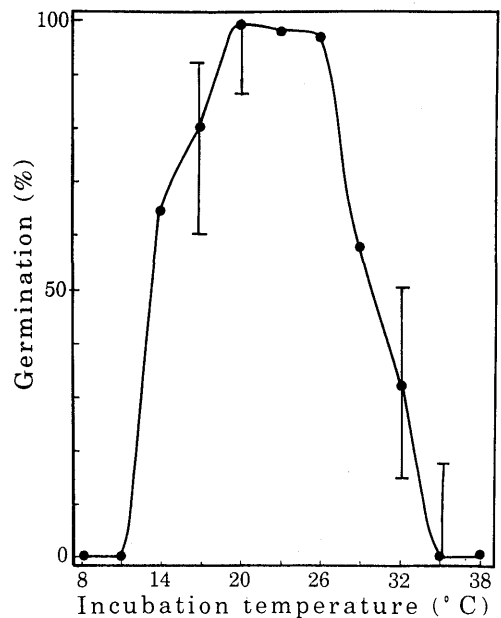


Fig. 3. Germination abilities of naked embryos of *D. izuensis* under various temperatures for 30 days. The embryos were incubated with the medium (Terui and Okagami 1989), which lacked the hormones and edamine of the Murashige and Skoog's (1962) medium. The seeds used were collected in 1988. Vertical bars indicate confidence limits at the 90% level for a single experiment. イズドコロの休眠種子から摘出した胚のいろいろな温度下での発芽能。

れた地下器官を採取し、4種の地下器官にはほぼ共通する発芽好適温度である20°Cで培養した際の発芽の時間経過をFig. 4に示す。イズドコロの地下器官は、他の種よりも早く全数が発芽する。ヤマノイモはゆっくりと発芽率が上昇し、100%近くまで発芽する。オニドコロとヒメドコロは100%発芽までは至らず、既報した鹿児島産の種子の芽生えに形成されたもの（Okagami 1986）と同じく低温処理を行わないと100%の発芽には至らない。以上のように、イズドコロの地下器官は種子の場合（Figs. 1-2）とは反対に他の3種に比べて発芽しやすい。伊豆半島では、イズドコロの地下器官は12月初旬には芽を地中で既に1cmほど伸ばしているが、他の3種の地下器官はそのような発芽はしていない。

予備的な実験の結果によれば、イズドコロの地

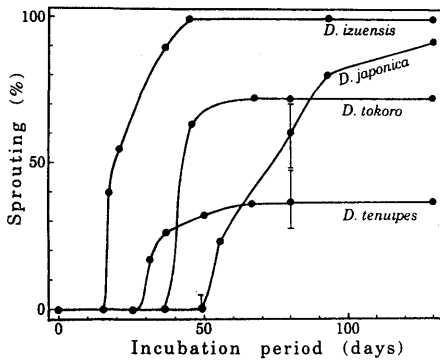


Fig. 4. Sprouting abilities of subterranean organs of the four species of *Dioscorea*. The seeds collected in 1984 were germinated and cultivated in a greenhouse for one growing season. The subterranean organs were incubated immediately after harvest in early December. Vertical bars indicate confidence limits at the 90% level for a single experiment. ヤマノイモ属4種の種子を播種し、温室内で一シーズン成長を行わせた。形成された地下器官を12月初旬に掘り上げ20°Cで培養したときの発芽の時間経過。

下器官の耐寒温度は他の3種よりも高く0°C前後である。ちなみに、仙台の東北大学の圃場の露地で、他の3種の地下器官や近畿地方を北限とするカエデドコロ (*D. quinqueloba* Thunb. ex Murray) の地下器官は越冬できるが、イズドコロの地下器官は越冬できない。一方、種子は、イズドコロのものも他の種のものも耐寒性が強く、吸水した状態であっても少なくとも-5°Cでは死なない。

ヤマノイモ属の地下器官の大きさや形状などは種によって異なっていることが知られている。イズドコロの地下器官の大きさの特徴を知るため、1983年に採取した4種の種子をそれぞれ20個ずつ播き、発芽した植物を温室内の同一条件でひとシーズン成長させ、形成された地下器官(1種当たり20個)の重量を1個ずつ測定し、1個あたりの平均重量と標準偏差を算出したところ、イズドコロ(124.7±32mg)、ヒメドコロ(650.5±317mg)、オニドコロ(549.4±350mg)、ヤマノイモ(703.0±340mg)となり、イズドコロは他の種に比べると地下器官が小型でありしかも大きさが揃っているという特徴があることが分かった。イズドコロの地下器官の肥大成長の速度の小ささは種子から芽生えた1年目ばかりでなくその後も続く。野生

株の地下器官も、イズドコロのものももっとも小さい。このような地下器官の小ささは、地下器官から発芽したshootの伸長速度が、他の種に比べるとイズドコロは遅く、また最終的に到達する巻きつき高さも他の種よりも低いことと関係があるものと考えられる。

考 察

今回の観察によって、イズドコロは同じ地点に生育している伊豆半島に固有ではない種に比べて種子の休眠期間が長く(Figs. 1-2)、地下器官の休眠期間は短い(Fig. 4)ことがわかった。このようなイズドコロの種子と地下器官の休眠性を、この属のいくつかの種における分布の南北性と休眠期間の長さとの関係(Okagami 1986)に照らすと、今回比較した他の3種よりも、さらにはこれら3種よりも南方(近畿地方以南)を分布域とするカエデドコロよりも、暖地の種に相当する休眠性である。イズドコロがこのような休眠性を持っていることには、伊豆半島一帯が過去から現在まで温暖であり、殊にイズドコロが生育している半島の東岸は温暖であって特に冬の気温が高いこと(生物学御研究所1980)が、原因している可能性が考えられる。

また、現在、イズドコロが他の3種に比べて、伊豆半島のなかでも極めて限られた地点にしか生育していないことには、結果の3に述べた地下器官の耐寒性の低さが大きく関与しているであろう。種子の発芽から種子の生産まで少なくとも3年以上はかかるイズドコロは、成育地点の周囲の、地下器官が越冬できないような寒冷な地を越えられないため、他の温暖な地に進出することができないのであろう。イズドコロは、冬期に加温をすれば、緯度が約3度半高緯度の仙台でも自然日長下で正常な成長を行うので、日長は分布域の限定要因(少なくとも北の方向への)にはなっていないものと考えられる。

一般に休眠打破作用を持つ植物ホルモンとされているジベレリンは、ヤマノイモ属の植物の地下器官やむかごに対しては顕著な休眠誘導作用を持っており、これらの器官の自然状態での休眠期間は内生ジベレリンの量と、ジベレリンによって活性

化される休眠誘導系の強さによって制御されていると考えている (Tanno et al. 1992). イズドコロの地下器官は、ヤマノイモ属の他の種に比べると、処理したジベレリンに対する反応が非常に弱い (Okagami and Tanno 1993) ため、休眠誘導系の働きが他の種に比べて弱いものと思われる。今回観察されたようなイズドコロの地下器官の休眠期間の特徴的な短さは、生理的な機構から見ると、休眠誘導系の働きの弱さに基づくところが大きいものと考えられる。

イズドコロの種子の摘出胚は広い温度範囲で急速に発芽した (Fig. 3). *Stenophora* 節の他のメンバーの胚も同じ性質をもっており、これは、第三紀に生じたと思われる隔離の前に *Stenophora* 節が普遍的にもっていた胚の生理的な性質であって、それが種間に違いの出るほどまでには変化せずに現在まで残ったものであると考えている (Terui and Okagami 1993). イズドコロも同じ経過をとったものであろう。一方、イズドコロの種子の休眠期間は非常に長く (Figs. 1-2), この休眠性は、胚乳単独か、または胚と胚乳との相互関係に起因していると考えられるが、他の種ともどもその生理的なメカニズムはまだ分かっておらず、種間の休眠期間の違いをもたらしている生理的な機構は不明である。

今回イズドコロの休眠について観察されたような性質が、他の属のこの地に固有な種とその近縁の固有でない種とのあいだにも普遍的にみられる性質かどうか、また、既にヤマノイモ属のいくつかの種間や種内の集団間について推定されているような遺伝的距離 (Terauchi et al. 1992) のイズドコロと他の種との間の場合、などの点をも考え合わせることができれば、伊豆半島における固有種の成立や存続の経緯について、より理解を深めることが可能となろう。

シオノギ製薬油日ラボラトリーズの武内康義博士からはイズドコロの育成場所についての情報をお知らせ頂き、浜松医科大学の鮫島道和博士には種子の採取にご助力を頂いた。お二人に感謝申し

上げる。

引用文献

- 赤堀 明 1963. 伊豆半島産のヤマノイモ科植物の一
新種. *Acta Phytotax. Geobot.* **19**: 161-163.
- Burkill I. H. 1960. The organography and the evolution of
Dioscoreaceae, the family of the Yams. *Jour. Linn.
Soc. London (Bot.)* **56**: 319-412.
- Murashige T. and Skoog F. 1962. A revised medium for
rapid growth and bioassay with tobacco tissue cul-
tures. *Physiol. Plant.* **15**: 473-497.
- 大井次三郎 1978. 改訂増補新版 日本植物誌 顕花
篇. 至文堂, 東京.
- Okagami N. 1986. Dormancy in *Dioscorea*: Different tem-
perature adaptation of seeds, bulbils and subterranean
organs in relation to north-south distribution. *Bot.
Mag. Tokyo* **99**: 15-27.
- 岡上伸雄 1990. 分布の南北性と休眠の温度依存性と
の関係 (ヤマノイモ属の場合). *種子生態 No. 19*,
1-32.
- Okagami N. and Kawai M. 1982. Dormancy in *Dioscorea*:
Differences of temperature responses in seed germina-
tion among six Japanese species. *Bot. Mag. Tokyo*
95: 155-166.
- and Tanno N. 1993. Gibberellic acid-induced prolon-
gation of the dormancy in tubers or rhizomes of sev-
eral species of East Asian *Dioscorea*. *Plant Growth
Regulation* **12**: 119-123.
- 生物学御研究所 1980. 伊豆須崎の植物. 保育社, 大
阪
- Tanno N., Yokota T., Abe M. and Okagami N. 1992.
Identification of endogenous gibberellins in dormant
bulbils of Chinese yam, *Dioscorea opposita*. *Plant
Physiology* **100**: 1823-1826.
- Terauchi R., Chikaleke V. A., Thottappilly G. and Hahn
S. K. 1992. Origin and phylogeny of Guinea yams as
revealed RFLP analysis of chloroplast DNA and
nuclear ribosomal DNA. *Theor. Appl. Genet.* **83**: 743
-751.
- Terui K. and Okagami N. 1989. Dormancy in *Dioscorea*:
Rapid germination of detached embryos from dor-
mant seeds of *D. tokoro*. *Plant and Cell Physiol.* **30**:
287-293.
- and —. 1993 Temperature effects on seed germina-
tion of East Asian and Tertiary relict species of
Dioscorea (*Dioscoreaceae*). *Amer. J. Bot.* **80**: 493-
499.