

## 深泥池浮島に生育するミツガシワ (*Menyanthes trifoliata* L.) の種子生産について

原 口 昭\*

Akira Haraguchi\*: Seed production of *Menyanthes trifoliata* L. in the floating mat in Mizorogaike Pond

【Abstract】Seed production of *Menyanthes trifoliata* was studied in the floating peat mat in Mizorogaike Pond, Kyoto. Differences in flower bud formation rate and seed setting rate were obvious among habitats of *M. trifoliata*. Beginning of flowering was also different among habitats. Inflorescences that began to flower late tended to have high seed setting rate. Relation between flowering time and seed setting rate was discussed with reference to the activity of pollinators.

### 序

深泥池は京都市街地の北部に位置する。この池には、暖温帯においては珍しく、厚い泥炭層からなる浮島がみられ、種々の北方系の遺存種が生育している。ミツガシワ (*Menyanthes trifoliata* L.) もそのような遺存種の一つで、深泥池は、日本におけるミツガシワの分布の南限となっている (Kokawa, 1961)。浮島の表面には、hummock (相対的に盛り上がったところ) および hollow (相対的に低くなったところ) と呼ばれる微地形が発達している。ミツガシワは hollow のほとんどの部分で優占種となっている。深泥池におけるミツガシワの生育環境はきわめて多様で、hollow の、比較的深い部分から浅い部分、さらには hummock の辺縁部にまで及んでいる。一方、浮島の辺縁部では、浮島の縁から周辺の開水域に向かってミツガシワ群落が発達し、根茎からなる筏 (floating raft) が形成されている。浮島内の池漕上にも同様な根茎の筏が形成されている。

生育場所の多様性にともない、同所的に生育する種も多様で、アゼスゲ (*Carex Thunbergii* Steud.)、オ

オイヌノハナヒゲ (*Rhynchospora fauriei* Franch.)、オオミズゴケ (*Sphagnum palustre* L.)、ケイヌノヒゲ (*Eriocaulon hondoense* Satake f. *pilosum* Satake)、シロイヌノヒゲ (*Eriocaulon sikokianum* Maxim.)、チゴザサ (*Isachne globosa* O. Kuntze)、ハリミズゴケ (*Sphagnum cuspidatum* Hoffm.)、ミミカキグサ (*Utricularia bifida* L.)、ヨシ (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) 等がミツガシワと同所的に生育している。

本研究では、ミツガシワの種子生産、および開花のフェノロジーを様々な生育場所において調べ、その生態学的意味を考察した。

### 方法

深泥池浮島上で、ミツガシワが生育している 27 地点を選び、1986 年 4 月から 5 月に、シュート密度 (4 月 24 日測定)・花序密度 (4 月 24 日測定)・果序密度 (5 月 15 日測定) を測定した。ここで、花序密度は、つぼみの状態及び開花状態にある花序の単位面積あたりの

\*京都大学理学部附属植物生態研究施設 (京都市左京区北白川西町) Laboratory for Plant Ecological Studies, Faculty of Science, Kyoto University, Kyoto (606-01), Japan

現住所 京大学生態学研究センター (京都市左京区北白川西町) Present address: Center for Ecological Research, Kyoto University, Kyoto (606-01), Japan

数を、また果序密度は、開花後、果実をつけるまで生残していた花序の密度を示している。

さらに、1986年5月15日に、各地点で1花序当りの小花の数(小花柄の数)および成熟した果実数を計数し、同時に、各地点2個ずつの果序を採取して、1果当りの種子数を計数した。

開花のフェノロジーについては、1986年3月から6月の間、4日から7日の間隔で現地を訪れ、上記27の各測定地点における開花個体の有無を記録した。また各測定日に、各測定地点にある全ての花序について花序の開花状態を、つぼみ・開花しているが頂花は開花していない・頂花が開花している・開花終了の4段階に分けて記録した。

以上の調査に付随して、設定した27地点の植生調査を行った。調査は、1987年10月と1988年5月に行い、全出現種の被度を目測により測定した。データは、主として10月のものを用い、春に出現する種についてのみ5月のものを用いた。測定地点は、出現種の被度に基づいたクラスター分析により、7つのグループに分類された(原口、未発表)。ただし、この中の1グループであるミツガシワ純群落は、それぞれの生育場所の状態に応じて、池塘上に発達した群落・開水域に発達した群落・浮島 hollow 上に発達した群落の3群落に細分した。各グループの特徴は、以下の通りである。

1. 池塘上に発達したミツガシワ純群落；  
深さ約1.5m、直径約3mの円形の池塘上に発達した群落で、ミツガシワの純群落が、池塘



写真1 池塘(中央部の円形の部分)および、hollow(池塘の周辺部)のミツガシワ群落。

Photo 1 *Menyanthes trifoliata* community in pool(center)and hollow (marginal area of pool).

写真2 開水域のミツガシワ群落

Photo 2 *Menyanthes trifoliata* community in open water region.

写真3 ヨシ群落内のミツガシワ

Photo 3 *Menyanthes trifoliata* in *Phragmites australis* community.

表面を密に覆っている(写真1 中央部)。

2. 開水域に発達したミツガシワ純群落; 浮島辺縁部から開水域に向かって伸び出している密なミツガシワ純群落(写真2)。

3. 浮島 hollow 上に発達したミツガシワ純群落; 比較的深い hollow に発達したミツガシワ純群落でミミカキグサをわずかに伴う。ミミカキグサは8月頃に地上部に花茎を伸ばし始めるので、この調査を行った期間は、地上部はミツガシワのみにより占められていた。この群落は、hollow で最も広い面積を占めている(写真1 中央部の池漕の周辺部)。

4. ミツガシワ-シロイヌノヒゲ-ケイヌノヒゲ群落; 比較的浅い hollow に発達した群落で、泥炭表面に露出したミツガシワの根茎が随所にみられる。6月頃にシロイヌノヒゲ・ケイヌノヒゲが発芽し、9月から10月にかけてこれらの種が優占する群落になる。

5. ミツガシワ-オオイヌノハナヒゲ群落; hollow 上で、ミツガシワ群落の中にオオイヌノハナヒゲの株が点在している群落。オオイヌノハナヒゲは、直径10-30 cm程度の谷地坊主状の株を形成し、30-50 cm程度の間隔をおいて点在している。ミツガシワは株の合間に高密度で生育するが、株の内部に侵入しているものも見られる。

6. ミツガシワ-チゴザサ群落; hollow に見られるミツガシワとチゴザサとの群落。4月から5月中旬は、地上部はミツガシワによって占められているが、5月下旬頃からチゴザサの生長が始まり、8月以降はチゴザサの優占する群落になる。

7. ミツガシワ-アゼスゲ群落; hollow に見られるミツガシワとアゼスゲとの群落。3月にアゼスゲの展葉が始まり、ミツガシワの展葉が開始する4月初旬には、アゼスゲとミツガシワとが混合した群落になる。

8. ミツガシワ-ヨシ群落; hollow に見られるミツガシワとヨシとの群落。ヨシの展葉は5月中旬より始まるが、それ以前にも前年度の枯れ稈が残り、それを含まるとこの群落では年間を通じてヨシが優占している(写真3)。

9. ハリミズゴケ群落; hollow に見られるハリミズゴケの密な群落。直径1-10 m程度のハリミズゴケ群落が hollow 内にいくつか存在するが、その内部にミツガシワが点在している。

10. 浮島上の hummock; hummock の辺縁部には

オオイヌノヒゲ群落が発達し、この群落内にミツガシワが低密度で生育している。

## 結果

シュート密度は、ミツガシワ純群落(1, 2, 3)で、130-150 シュート/㎡であり、シロイヌノヒゲ-ケイヌノヒゲ群落(4)・チゴザサ群落(6)・ヨシ群落(8)においてもこれとほぼ同程度であった。アゼスゲ群落(7)・hummock(10)では、約100 シュート/㎡であり、オオイヌノハナヒゲ群落(5)・ハリミズゴケ群落(9)では40-50 シュート/㎡で、純群落と比べてかなり低かった(図1)。

花序密度は、池漕(1)・開水域(2)の群落で最も高く、hollow の純群落(3)がこれについて高かった。ヨシ群落(8)や、シロイヌノヒゲ-ケイヌノヒゲ群落(4)ではこの群落より低く、以下、オオイヌノハナヒゲ群落(5)・アゼスゲ群落(7)・チゴザサ群落(6)・hummock(10)・ハリミズゴケ群落(9)の順に花序密度は低下した(図1)。花序数を、シュート数に対する比でみると、池漕(1)・開水域(2)の群落で30%以上と高く、hollow の純群落(3)・オオイヌノハナヒゲ群落(5)で15%とやや高い値を示した。その他の群落では、10%以下で低かった(図1a)。

果実をつけるまで生残していた花序(果序)の密度も、花序密度と同様な傾向を示したが(図1)、これを全花序に対する比(花序残存率)でみると、開水域の群落(2)・オオイヌノハナヒゲ群落(5)で70%以上ときわめて高く、池漕の群落(1)・hollow 純群落(3)・シロイヌノヒゲ-ケイヌノヒゲ群落(4)・チゴザサ群落(6)・hummock(10)で約50%で、かなり高い値を示したのに対し、アゼスゲ群落(7)・ヨシ群落(8)・ハリミズゴケ群落(9)では、ほとんど0%であり、他の群落と比較して著しく低かった(図1b)。

1果当りの種子数は、開水域の群落(2)・シロイヌノヒゲ-ケイヌノヒゲ群落(4)・チゴザサ群落(6)で多く、オオイヌノハナヒゲ群落(5)・ヨシ群落(8)できわめて少なかった(表1)。1花序当りの小花数は、生育地間で多少の差はあるものの、有意な差はみられなかった(表1)。これに対し、1花序当りの果実数は、生育地間で有意な差が認められた。すなわち、池漕の群落(1)・開水域の群落(2)・hollow の純群落(3)・チゴザサ群落(6)で有意に多かったのに対し、オオイ

ヌノハナヒゲ群落(5)・アゼスゲ群落(7)・ヨシ群落(8)・ハリミズゴケ群落(9)では、有意に少なかった。ここで、アゼスゲ群落(7)・ヨシ群落(8)・ハリミズゴケ群落(9)では、観測地点に生残した果序がまったくないか、あるいは非常に少なかったため、そのすぐ周辺部で採取したサンプルを用いて計数した。1花序中の全小花数に対する果実数の比(結実率)についても1花序当りの果実数と同様な結果が得られた(表1)。

開花のフェノロジーについては、開花をはじめて確認した日・開花した頂花を有する花序が当該地点の全花序の40%に達した日・開花の終了を確認した日を生育地間で比較した。ヨシ群落(8)・アゼスゲ群落(7)では開花が最も早く、ついで hollow の純群落(3)・池塘の群落(1)・開水域の群落(2)で開花が始まり、やや遅れてシロイヌノヒゲ・ケイヌノヒゲ群落(4)・オオイヌノハナヒゲ群落(5)・チゴザサ群落(6)・ハリミズゴケ群落(9)・hummock(10)で開花した(図2)。開花が始まってから、開花の最盛期(頂花の開花を基準として採用した)に至るまでの期間の長さは、開花の開始が遅いほど短い傾向があった。

考察

本研究では、ミツガシワの種子生産特性・開花のフェノロジーが、生育場所により異なることが明らかにされた。

種子生産に関しては、花芽形成率(図1a)・結実率(表1)に顕著な生育場所間の差が認められた。花芽形成率には、物質生産量が大きな影響を及ぼしていることが、Nishimura(1983)や、福原ら(1990)により示されている。ミツガシワの花芽の形成は9-10月であり、この時期に形成された花芽が越冬して翌年の4月に開花する。従って、花芽が形成されるか否かは開花の前年の生育期間の物質生産量の大小により決定されている可能性が大きい。カタクリ(*Erythronium japonicum* Decaisne)では、地下部の貯蔵乾物量が臨界点以上になった場合に限り花芽が形成されることが明らかにされているが(Yokoi,

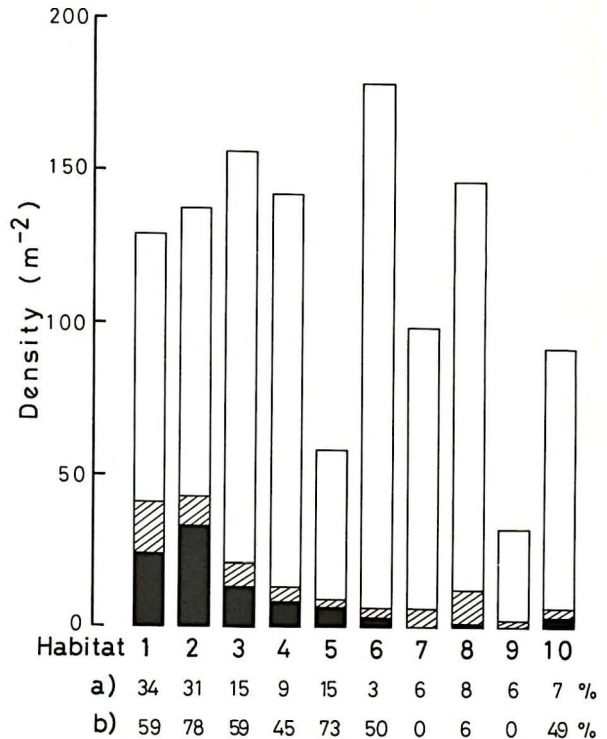


図1 深泥池浮島上に生育するミツガシワのシュート密度(白抜き部分上端まで)・花序密度(斜線部分上端まで)・果序密度(黒塗部分)、および、a) 全シュート数に対する花序数比(花序密度/シュート密度)・b) 全花序数に対する果序数比(果序密度/花序密度)。生育場所の番号は以下の通りである。  
 1. 池塘上のミツガシワ純群落, 2. 開水域のミツガシワ純群落, 3. 浮島 hollow 上のミツガシワ純群落, 4. ミツガシワーシロイヌノヒゲ・ケイヌノヒゲ群落, 5. ミツガシワーオオイヌノハナヒゲ群落, 6. ミツガシワーチゴザサ群落, 7. ミツガシワーアゼスゲ群落, 8. ミツガシワーヨシ群落, 9. ハリミズゴケ群落, 10. 浮島上の hummock。各群落の説明は本文を参照。

Fig. 1 Shoot density (top of open area), inflorescence density (top of hatched area) and infructescence density (top of closed area) of *Menyanthes trifoliata* in the floating mat in Mizorogaike Pond. a) rate of inflorescence density per shoot density (inflorescence/shoot) b) rate of infructescence density per inflorescence density (infructescence / inflorescence). Habitats are 1. *Menyanthes trifoliata* community on pool, 2. *M. trifoliata* community on open water, 3. *M. trifoliata* community on hollow, 4. *M. trifoliata*-*Eriocaulon sikokianum*-*Eriocaulon hondoense* f. *pilosum* community, 5. *M. trifoliata*-*Rhynchospora fauriei* community, 6. *M. trifoliata*-*Isachne globosa* community, 7. *M. trifoliata*-*Carex Thunbergii* community, 8. *M. trifoliata*-*Phragmites australis* community, 9. *Sphagnum cuspidatum* community, 10. Hummock (*Sphagnum palustre* community). Details are presented in the text.

表1. 深泥池浮島に生育するミツガシワの1果当りの種子数・花序当りの小花数・花序当りの果実数及び結実率。平均値 ± 標準偏差 (サンプル数)。\*) それぞれの項目について、同じアルファベット記号を付した数値間 (生育地間) には、Duncan's multiple range testにおいて、 $\alpha = 0.05$  で平均値に有意な差が認められなかった。\*\*) 観測地点に果序がなかったので、その近傍にて果序を採取した。

Table 1. Seeds per capsule, florets per inflorescence, capsules per inflorescence and seed setting rate of *Menyanthes trifoliata* in ten habitats in the floating mat in Mizorogaike Pond. Means are given  $\pm$  SD (sample number). \*) Means sharing the same letter are not significantly different by Duncan's multiple range test at  $\alpha = 0.05$ . \*\*) Samples were collected beside the site because there were no infructescence in the site.

Habitat	Seeds per capsule	Florets per inflorescence	Capsules per inflorescence	Seed setting rate
Pool	12.0 $\pm$ 6.3 abc*) (46)	30.1 $\pm$ 7.9 a (11)	13.9 $\pm$ 6.1 a (11)	49.2 $\pm$ 25.2 a (11)
Open water	16.3 $\pm$ 8.9 ab (21)	30.2 $\pm$ 3.6 a (5)	16.0 $\pm$ 4.5 a (5)	54.3 $\pm$ 19.1 a (5)
<i>Menyanthes</i> community on hollow	10.6 $\pm$ 5.4 bc (215)	28.1 $\pm$ 8.7 a (54)	11.9 $\pm$ 5.3 ab (54)	44.7 $\pm$ 19.5 ab (54)
<i>Eriocaulon</i> community	17.2 $\pm$ 7.4 a (39)	18.1 $\pm$ 10.5 a (10)	12.9 $\pm$ 8.4 a (10)	72.1 $\pm$ 19.7 a (10)
<i>Rhynchospora</i> community	4.3 $\pm$ 3.7 d (10)	30.6 $\pm$ 8.1 a (5)	3.2 $\pm$ 4.1 c (5)	8.9 $\pm$ 9.4 c (5)
<i>Isachne</i> community	16.5 $\pm$ 5.4 ab (12)	19.7 $\pm$ 9.0 a (3)	12.7 $\pm$ 8.1 a (3)	61.4 $\pm$ 13.6 a (3)
<i>Carex</i> community**)	7.3 $\pm$ 3.8 cd (3)	19.0 [a] (1)	3.0 [c] (1)	15.8 [bc] (1)
<i>Phragmites</i> community	6.5 $\pm$ 5.7 cd (42)	27.3 $\pm$ 6.7 a (32)	4.3 $\pm$ 2.6 bc (32)	16.8 $\pm$ 12.1 bc (32)
<i>Sphagnum</i> community**)	4.0 $\pm$ 4.7 d (4)	24.5 $\pm$ 0.7 a (2)	2.5 $\pm$ 3.5 c (2)	10.0 $\pm$ 14.1 c (2)
Hummock	14.1 $\pm$ 10.5 ab (26)	20.0 $\pm$ 7.3 a (7)	9.0 $\pm$ 5.5 abc (7)	53.3 $\pm$ 38.9 a (7)

1976; Kawano et al., 1982)、ミツガシワの場合にもこれと同様な花芽形成機構が存在している可能性が大きい。

本研究から明らかなように、池渚の群落 (1) と開水域の群落 (2) での花芽形成率が、hollowの泥炭上に発達した群落 (3-10) と比較して顕著に大きい、これは、前者ではミツガシワ根茎の年間生長量が後者の

それよりはるかに大である事と関係していると考えられる。例えば、開水域の群落 (2) では、ミツガシワ根茎の年間生長量が、 $21.7 \pm 7.2$  (g-dry weight  $\cdot$  year $^{-1}$   $\cdot$  shoot $^{-1}$ ) であったのに対し、hollowの純群落に生育するミツガシワでは、 $1.1 \pm 0.6$  (g-dry weight  $\cdot$  year $^{-1}$   $\cdot$  shoot $^{-1}$ ) であった (原口, 未発表)。このことは、生育期間内に十分な物質生産を行ったシュートでのみ花芽

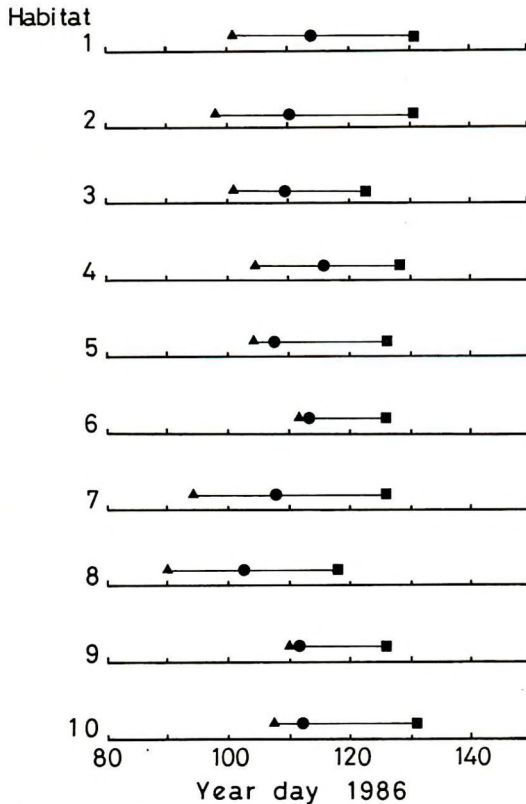


図2 深泥池浮島上に生育するミツガシワの開花フェノロジー。開花の開始を確認した日(▲)・開花した頂花を持つ花序の比率が当該地点の全花序の40%を越えた日(●)・開花の終了を確認した日(■)。生育場所の番号は、図1を参照。

Fig. 2 Flowering phenology of *Menyanthes trifoliata* in the floating mat in Mizorogaike pond. The day of beginning of flowering(▲), the day that the rate of the inflorescence with terminal flower exceeds 40% of total inflorescences at each study site(●) and the day of ending of flowering(■). Habitats are the same as in Fig. 1.

形成が起こるといように、花芽形成に関する物質生産量の臨界点の存在を示唆している。図1に示した花序数は、実際に開花した小花を持つ花序の数で、花芽から開花に至る間に枯死する花芽がかなり多いため、花芽数と花序数との間には隔たりがあるが、生育場所間の差の傾向はいずれで比較しても同様である。なお、生産量の生育地間の差は、根圏の酸素環境の差に起因していると考えられる。すなわち、泥炭中では酸素の供給状態が悪い

ので、泥炭上に発達する群落における生産量は、比較的酸素の供給が良好な開水域に発達する群落の生産量より小さくなっているのではないかと考えられる。

一方、結実率を左右する要因としては、開花のフェノロジー特性の影響が考えられる。ミツガシワは虫媒花であり、深泥池ではハナアブ科のハナダカマガリモンヒメハナアブやシマハナアブなどが主たる訪花昆虫である(遠藤, 1981)。また、1989年4月に行った花序への袋かけ実験では、袋かけをした14花序のうち、結実期まで生残した7花序186小花の全てが結実しなかった(同地域の1989年の結実率は、平均79.9%)事から考えて、ミツガシワの結実には、昆虫の訪花が不可欠であることがわかる。従って、開花時の訪花昆虫の活動が結実率を左右すると考えられる。結実率と頂花の開花日との関係を見てみると、開花が早い生育地での結実率は低く、開花が遅れるにつれて結実率が上昇していることがわかる(図3)。これは、気温の上昇にともなって訪花昆虫の活動が活発になるためではないかと考えられる。訪花昆虫の活動には、障害物や花の密度も関係するため、一概にはそう言い切れないが、4月初旬は気温の上昇が著しいため、気温と、それに伴う訪花昆虫の活動の結実率に与える影響は無視できないと思われる。

開花のフェノロジーに影響を及ぼす要因としては、地点間の温度の差や地下部の環境の差(根への酸素供給状態など)、種間関係などが考えられるが、これに関しては、現在研究を進めているところである。

## 謝辞

本研究に関しては、京都大学理学部附属植物生態研究施設の皆様に、様々な助言をいただきました。また、統計解析の一部は、京都大学大型計算機センターにおいて行いました。

## 要旨

京都市、深泥池浮島泥炭地において、ミツガシワ(*Menyanthes trifoliata*)の種子生産特性を調べた。ミツガシワの花芽形成率および結実率には生育場所間の差が顕著に認められた。また、開花の開始時期にも生育場所間の差が認められた。開花時期と結実率との間には、開花時期が遅くなるほど結実率が高くなるという傾向が認められた。開花時期と結実率との関係を、訪花昆虫の活動との関連から考察した。

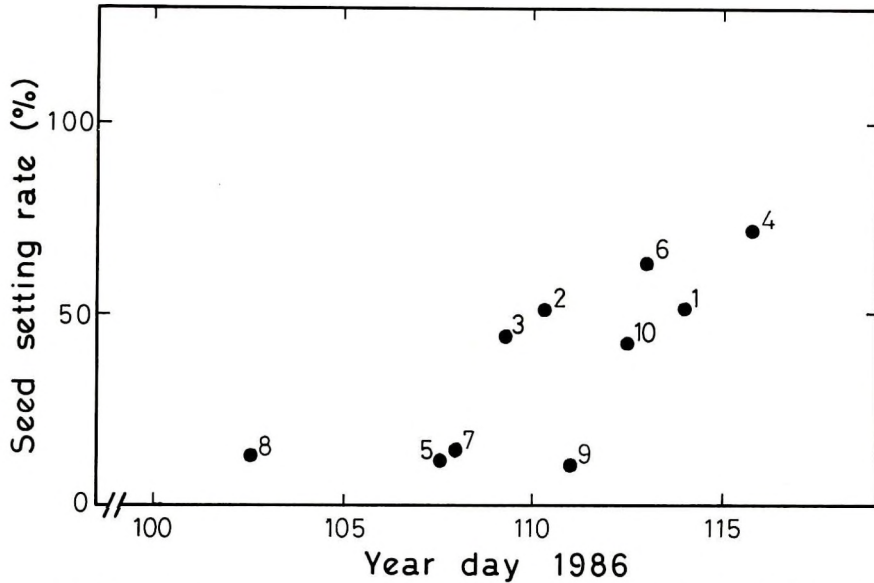


図3 深泥池浮島に生育するミツガシワの開花時期と結実率との関係。開花時期（横軸）は、開花した頂花を持つ花序の比率が当該地点の全花序の40%を越えた日で示してある。生育場所の番号は、図1を参照。生育場所7および9には観測地点に果序がなかったので、近傍にて採取した。

Fig. 3 Seed setting rate and the day that the rate of the inflorescence with terminal flower exceed 40% of total inflorescence at each study site. Habitats are the same as in Fig. 1.

#### 引用文献

遠藤 彰、1981、深泥池のミツガシワの訪花昆虫相。

『深泥池の自然と人』深泥池学術調査報告書：  
268-276 京都市文化観光局。

福原晴夫・高田香・堀川恵理子、1990。多雪地帯における山地湖沼の陸水生生態学的特徴と水生植物。  
水草研究会会報 (42)：4-11。

Kawano, S., Hiratsuka, A. & Hayashi, K., 1982.  
Life history characteristics and survivorship of *Erythronium japonicum*. The productive and reproductive biology of flowering plants V. OIKOS 38: 129-149.

Kokawa, S., 1961. Distribution and phytogeography of *Menyanthes* remains in Japan. J. Biol. Osaka City Univ., 12: 123-151.

Nishimura, M., 1983. Rhizome growth and matter production of the common buckbean, *Menyanthes trifoliata* L. Physiol. Ecol. Japan 20: 115-128.

Yokoi, Y., 1976. Growth and reproduction in higher plants II. Analytical study of growth and reproduction of *Erythronium japonicum*. Bot. Mag. Tokyo 89: 15-31.