栽培下でのオオアブノメ *Gratiola japonica* Miq. の受粉と開花習性

津久井 孝 博*

Tsukui Takahiro: Floral phenology and pollination of Gratiola japonica Miq. in garden experiments

はじめに

オオアブノメ Gratiola japonica Miq. は、ゴマノハグサ科の1年草で、北海道から鹿児島県にかけての水田や沼などの湿った土壌に生育する絶滅危惧種(絶滅危惧 I 類)である(環境庁自然保護局野生生物課、2000)。初夏から初秋にかけて、白色で長さ5 mm程度の筒型の花を、葉腋に1個ずつつけ、そのほとんどは、閉鎖花であると報告されている(山崎、1981)。

本報では、前報(津久井,1999)から継続して 行なっている本種の花生態の観察から得られた, 以下の3つの課題について報告する.

- 1) これまでの野外集団および北大植物園の栽培株で観察した結果では、花はほとんどが花冠裂片が閉じた閉鎖花であったが、まれに花冠裂片の開きかけた花も見られた。そして今回、東北大植物園での栽培株に非常に低い頻度であるが雄蕊や雌蕊が外部から確認できる程度に花冠裂片の開いた開放花が観察できた。そこで栽培株で得られた開放花と閉鎖花の形態的差異を明らかにするために、花筒のサイズ比較を行なった。
- 2) 栽培株につく花のほとんどを占める閉鎖花では、開葯の段階のサイズに達してから短い時間で花冠ががくから脱落しているため、花が受粉機能を持っている時間は短いことが期待された。そこで実際の開花期間はどの程度で、またどの

- ような開花習性を示すのかを明らかにするため に、花の開花習性の継続観察を行なった。
- 3) 本種の果実の形成率(結果率)は非常に高く、その原因として、閉鎖花の構造に加えて、花冠 先端部が、がく裂片より1mm出た段階で開葯が起こり、自家受粉が早期に起こるためと考えられた。しかし受粉の際に花粉の移動が小さく、その花の結実が非常に良い場合は、受精を伴わない無融合種子形成(apomixis)の可能性を考える必要がある。そこで授粉実験を行ない、無融合種子形成が実際おこなわれているのか、また開葯時の柱頭の花粉受容能力を明らかにした。

材料と方法

実験観察のために1996年北海道旭川市の野外集団より採取した種子を北海道大学農学部附属植物園(現:北海道大学北方生物圏フィールド科学センター耕地圏ステーション植物園 所在地:北海道札幌市中央区)と東北大学理学研究科附属植物園(宮城県仙台市青葉区)で継代育成した栽培株を用いた(以下北大株と東北大株と略す).育成のために排水性と保水性の良い細粒の砂質土壌を用い、これに遅効性化成肥料を加え、直径30cmの鉢で栽培を行った。観察期間は種子が発芽して個体の成長が停止するまでの期間とし、東北大植物

^{* 〒980-0862} 仙台市青葉区川内 東北大学理学研究科附属植物園 e-mail: tsukui@mail.cc.tohoku.ac.jp Botanical Garden, Graduate School of Science, Tohoku University, Kawauchi, Aoba, Sendai 980-0862, Japan

開放花

園では、1999年は4月27日~7月30日、2000年は4月20日~7月29日、2001年は4月14日~8月5日であった。

花の形態を調べるために、いろいろなステージの花をランダムにサンプリングし、70%アルコールで固定した。その後、実体顕微鏡下で花筒の長さと幅、花冠先端部分からがく片先端部分までの長さを接眼マイクロメーターを用いて測定した。

授粉実験は1998年の北大株と1999年と2001年の 東北大株を用いて行なった. 葯が裂開する前に, 蕾から葯を取り除き (除雄), その後の結実を観 察した. また葯の裂開前に除雄した花に他家授粉 を行った.

花の開花習性を調べるために,2001年の東北大株の主茎の葉腋につく個々の花の発達段階を毎朝8:00に観察し,花筒サイズを測定した.

結果と考察

1. 開放花と閉鎖花の比較

2001年の東北大株では花冠裂片が全く開かず、そのままの状態で花冠全体が脱落する閉鎖花(図1-2)と、日中花被が外部から柱頭と葯が確認できる程度に開き、その後花冠が脱落する開放花(図1-3)の2種類がついた。蕾(図1-1)の

表1. 栽培条件下で見られた閉鎖花と開放花の花筒サイズの比較 2001年東北大栽培株で開葯が済み、十分に成熟

した	ステージ	の花を観察した.						
#のカノデ	年日安まっ世・東ル	平均値±標準偏差(最小値-最大値)						
花のタイプ	既祭化奴	花筒長 (mm)	花筒幅 (mm)					
閉鎖花	10	6.5±0.3 (6-6.9)	19+02(16-21)					

 6.8 ± 0.3 (6.5-7.1) 1.9 ± 0.2 (1.6-2.0)

ステージでは、花冠は、がく裂片内に収まっているために将来どのタイプの花になるかは区別はできなかった。花の区別は花冠先端部分ががく片より突出して成長した段階で判別ができた。開放花は、上部の節にごくわずかにつく程度で、2001年の東北大株の主茎についた74花のうちわずか3花(4%)であった。

表1は、閉鎖花と開放花の花筒サイズを比較した結果である。今回の観察の結果、両タイプの花筒幅の平均値と標準偏差の間には差は見られず、花筒長においても両タイプの花の間では統計的に有意な差は認められなかった(t検定 P>0.05)、閉鎖花が生育条件などに対して適応的に分化している場合は、開放花に比べて花冠や雄性器官のサイズの減少が見られることが報告されている(Lord、1981)。今後、花筒サイズ以外の生殖器

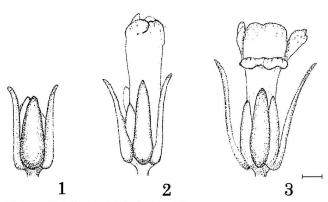


図1. 栽培条件下でみられた花の形態 花を上方から観察した.スケールは1mmである. 1. 蕾.この段階では開葯はしていない. 花筒の先端部分が,がく片よりも1mm突出するステージで開葯となる. 2. 閉鎖花. 3. 開放花.

官の形態についても細部まで比較し,両タイプの 花においてその分化の程度を検討する必要がある と考えられる.

2. 開花習性と開花期間

図2は花の開葯の時期を明らかにするために、 東北大株において花冠先端部からがく片先端部ま での長さと葯の裂開の程度との関係を調べた結果 である.前報(津久井,1999)では北大株におい て花のサイズと葯の裂開状態を調べ、花冠の先端 部分が、がく片から1mm突出した段階を開葯がお こるステージと考えた.今回の東北大株の観察で も、花冠先端からがく片先端までの長さが0.5mm 以上1mm未満のステージでは10%の花が開葯して いたが、花が1mm以上1.5mm未満のステージにな ると、開葯している花の割合が75%に増加してい た.この結果から、本報では便宜的に花冠先端部 分からがく片先端部分までの長さが1mmに達した 花は開葯が始まっているものとして考え、開花ス テージの指標の1つとした.

図3は主茎上につける花の開花習性を連続して観察した結果である。形成された花はすべて閉鎖花であった。1つの花の開花習性を観察すると、花は蕾の時期(図3の△)から、開葯(図3の○)の花冠サイズを経て、花冠を発達させ成熟する(図3の◎)。しかし、ほとんどの場合翌日の朝までには花冠は脱落(図3の●)することがわかった。またまれに株で初めて形成された花(最下位節の花)は花冠が脱落せずにそのまま萎縮(図3の×)して果実が肥大し始める時期まで残ることがあった。雄蕊の花糸基部は花筒に合着しているので、花冠全体が離脱することによって雌蕊と雄蕊は離れてしまい、それ以降の受粉はできない。そのため花冠の脱落を本種の花の受粉機能が完了した段階とみなすことができる。

本種は対生する葉の葉腋に1花ずつ着けるので、

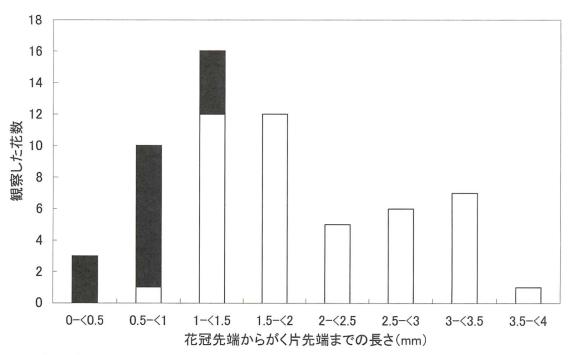


図 2. 花冠先端部からがく片先端部までの長さと葯の裂開の程度との関係 2000年から2001年の東北大株において、いろいろなステージの花を合計60個ランダムにサンプリングし液浸標本を作成、観察を行なった。花はいずれも閉鎖花であった。

#節の位置		観察期間(6-26, June.)																			
	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
栽培株1																					
#4	0	0	×																		
#5	1				Δ	O	0	0													
#6			Г						Δ	0	0	0	0								
#6										Δ	$\overline{\Delta}$	Δ	0	0							
#7	1												Δ	O	0						
#7															Δ	O	0				
#8	1																Δ	0	0	0	
#8	1						 											Δ	Ŏ	0	
#9													-							Ō	0
#9	1		T-		1					-										Ť	Δ
栽培株2	1		Г										_								
#2	1		T	<u> </u>	Δ	0	7	i i												,	10.0
#3						Δ	0	0	0			35.5				-10				100	
#4	1		1					Ť	_			Δ	0						1,1	10.00	. 1
#5	1											-				Δ	Δ	0	0		
#6				1													7			0	0
#6																					Δ
栽培株3									-												
#4	1					Δ	O	0	0												
#5	1	<u> </u>										Δ	0	0	0						
#6	1	<u> </u>													Δ	0	0				
#6	1																Δ	0	0	0	
#7	1	1																	O	0	0
栽培株4	1																				
#4		\vdash			Δ	0	0	0													
#5	1		1	1	1	Ī			Δ	Δ	0	0	0								
#6				1	1								Ť	Δ	0	0					
#7			7				-11-76									Ť		Δ	0	0	
#8	1	1	T	1	T	1				1									Ť	Ī	0
栽培株5	+	1	T	T	1	1	<u> </u>	 	 	1		T-	1	<u> </u>		T					
#4	+	\vdash	\vdash	\top	1	1			Δ	Δ	0	0	×								
#5	+	T	\top	\top	T		<u> </u>	\vdash			Ť	_		O	0		1				
#6	+	T	T		T								1	Ī			\Box	Δ	Δ	O	0

図3. 地上茎における個々の花の開花パターン 2001年6月6日から26日までの期間,東北大株5個体の主茎につく花を株の開花が始まってから すべて観察した. 花はすべて閉鎖花であった. 記号は, 蕾の段階(△), 開葯が始まる段階(○), 花筒が成熟した段階(◎), 花筒が脱落(●) あるいは萎縮(×) した段階をそれぞれ示す.

1つの節あたり 2 花をつける. 開花パターンをみると(図3), 1つの地上茎では, 開葯後の成熟したステージの花を持つ節は1つだけである.

表2は、東北大株において、花冠サイズが開葯のステージに達したと観察された時点から、その

花の花冠が脱落するまでの日数 (開花期間)を年ごとにまとめたものである. 1999年の栽培株での平均開花期間は1.4日で、2000年のそれは1.2日、2001年では1.5日であった. この結果から、ほとんどの花は葯の裂開後、約1日半でその受粉機能

表2. 葯の裂開から花筒が脱落するまでの日数 観察した花はすべて閉鎖花であった.

調査年	栽培地	観察花数	日数 平均値±標準偏差
1999	東北大	29	1.4±0.5
2000	東北大	23	1.2 ± 0.4
2001	東北大	71	1.5 ± 0.6

を失うと考えられる.

3. 無融合種子形成の有無と柱頭の花粉受容能力

表3は1998年の北大株と1999年と2001年の東北大株における授粉実験の結果を示したものである.本種の花はほとんどが閉鎖花で結果率が高いことは前報(津久井,1999)で示したが,2001年の東北大株においても,栽培下で放任して自然に受粉させた花は,すべて果実となった.一方,除雄した花は,すべて果実を形成しなかったことから,無融合種子形成は起こらず,果実の形成は自家受粉によるものと考えられる.

また開葯前に人工的に除雄した花に、他の株の花粉を他家授粉したところ、花はすべて果実となった。また人工授粉によって得られた種子は発芽能力があり、翌年には繁殖能力をもつ個体へ成長した。この結果から、柱頭は開葯前にすでに花粉を受容する能力があることがわかる。更に柱頭は他の株の花粉も受容でき、自家受粉でも他家授粉でも常に100%の果実形成を行なうことが明らかとなった。

表3. オオアブノメにおける受粉実験の結果

0			
処理・観察年	栽培地	処理した 花の数	果実数
除雄・1998	北大	4	0
除雄·1999	東北大	11	0
除雄・2001	東北大	10	0
他家受粉・1998	北大	4	4
他家受粉・1999	東北大	10	10
他家受粉・2001	東北大	10	10
放任·2001	東北大	199	199

4. まとめと今後の課題

オオアブノメが開葯の時期を早め、早期に自家 受粉を完了することや、開葯から1日半程度と受 粉可能な期間が短いことは, 本種が開花習性にお いても訪花昆虫による送粉に頼らず、自家受粉に よる自殖を行なう方向へ分化していることを示し ていると考えられる. 大滝 (1980) は、水草類の 開花時間は1株に多数開花するものでは1日花が 多いと記述している. 本種は、茎が成長し、ある いは分枝して節が増えるごとに花数を増す. 本種 で観察された短い開花期間は, 生育地での不時の 滞水などのダメージに対して早期に結実を完了さ せ,種子を分散するために有利にはたらくことに 加えて、湿地といった湿潤な生育地は花粉媒介昆 虫の訪花活動に制限を与える場合が予想される. そのために、本種はこのような環境条件に開花習 性を含めた受粉様式が対応して分化している可能 性が考えられる.

本種と近縁で湿生植物であり、閉鎖花を持つ種 は多い. 山崎(1953)は本種と同属のカミガモソ ウ Gratiola fluviatilis Koidz. のほとんどは閉 鎖花であるようだと報告している. またキクモ Limnophila sessiliflora Blume は水中葉に閉鎖 花を形成するとされ、アブノメ Dopatrium junceum (Roxb.) Buch.-Ham., サワトウガラシ Deinostema violaceum (Maxim.) T. Yamaz. ヤマルバノサワトウガラシ Deinostema adenocaulum (Maxim.) Yamaz. では、上部の 葉腋で開放花をつけ, 中部以下の葉腋に閉鎖花を つけることが報告されている(山崎, 1981). また 閉鎖花の形成にとって光要因の関与を指摘する報 告もいくつかあり、例えば、アゼナ Lindernia procumbens (Krock.) Borbas は秋に閉鎖花をつ けるという(牧野, 1961). そして帰化種のアメリ カアゼナ Lindernia dubia (L.) Pennell は開放 花の他に閉鎖花もみられ、閉鎖花の頻度は光要因 の影響を受けるという報告がある(Ikeda and Miura, 1994).

これまでの研究でオオアブノメはほとんどが閉鎖花であるもののわずかながら開放花もつけること、そして閉鎖花は自家和合性を示すことに加えて、他の株の花粉に対しても柱頭が和合性をもち100%の果実形成を示すことが明らかとなったが、今後、近縁種の閉鎖花の形態と機能との比較を行いながら、本種の開放花及び閉鎖花の分化や生育環境との関連性についてさらに詳しく調べる必要がある。

謝辞

本報をまとめるにあたり、初校からご指導戴いた東京都立大学理学研究科牧野標本館 菅原敬助 教授に心から感謝申し上げます。

また本研究に対して常に有益なご意見を下さり、 北大植物園では研究の継続を勧めてくださった北 海道大学総合博物館 高橋英樹教授にお礼を申し 上げます。

東北大植物園において本研究を行うにあたりご 理解を戴き、本稿に対して有益なご教示を戴いた、 東北大学理学研究科附属植物園 園長 鈴木三男教 授にお礼申し上げます. 圃場管理では東北大学理 学研究科附属植物園 八島光雄、高橋幸一、荻荘 美穂の3氏の協力を得ました. 記して感謝致しま す、なお本研究の一部は、平成13年度科学研究費 補助金(奨励研究(B))(課題番号13917004)の 助成を受けました。

参考文献

- Ikeda, E. and R. Miura, 1994. A note on the proportion of cleistogamous flowers in *Lindernia dubia* (L.) Pennel (Scrophulariaceae) in a paddy field. Weed Research, Japan 39(3):177-179.
- 環境庁自然保護局野生生物課編,2000. 改訂・日本の 絶滅のおそれのある野生生物―レッドデータ ブック―8 植物 I (維管束植物):526. 財団 法人 自然環境研究センター,東京.
- Lord, E.M., 1981. Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution. Botanical Review 47:421-449.
- 牧野富太郎, 1961. 牧野新日本植物図鑑:557. 北隆館, 東京.
- 大滝末男, 1980. 水生植物の概観. 日本水生植物図鑑: 286-302, 北隆館, 東京.
- 津久井孝博, 1999. 栽培条件下におけるオオアブノメ Gratiola japonica Miq. の茎と花の観察. 水草研究会会報 66:10-14.
- 山崎 敬, 1953. サワトウガラシ属とその類縁 (1). 植物研究雑誌 28(5):129-133.
- 山崎 敬, 1981. ゴマノハグサ科. 佐竹義輔・大井次 三郎・北村四郎・亘理俊治・富成忠夫編『日 本の野生植物 草本Ⅲ 合弁花類』: 97-121. 平凡社,東京.