

# ツルアリドオシの異型花柱性

河野晃子・山品美紀・森田竜義

〒950-2181 新潟市五十嵐二の町8050 新潟大学教育人間科学部

Akiko Kawano, Miki Yamashina & Tatsuyoshi Morita: Heterostyly in *Mitchella undulata* Sieb. et Zucc. (Rubiaceae).

Faculty of Education and Human Sciences, Niigata University, 8050 Ikarashi-ni-no-cho, Niigata, 950-2181, Japan

## 1. はじめに

ツルアリドオシ (*Mitchella undulata* Sieb. et Zucc.) は、北海道から九州、韓国南部に分布するアカネ科ツルアリドオシ属の常緑多年生草本である。低山の林床や林縁のやや湿った場所に生育する。茎は地表を匍匐し、新潟県では5月下旬～6月中旬にかけ、茎の先端に筒状漏斗型、子房下位、白色の花を2個並んで着ける。

ツルアリドオシの花には、「株により花柱の長くつき出るものと、花柱が短く雄ずいの長く出るものと2型ある」と記載され(北村他 1984)、異型花柱性(heterostyly)の例に挙げられている(河野 1974)。異型花柱性は「種の起源」の著者であるチャールズ・ダーウィンにより、1862年にサクラソウ属において発見された現象である。サクラソウ属では長い雌しべと短い雄しべをもつ長花柱花を着ける個体と、短い雌しべと長い雄しべをもつ短花柱花を着ける個体がある。自然個体群における両タイプの株の比は1:1で、異なる型の花の間で受粉(適法受粉)すると受精するが、同じ型の花の間の受粉(不適法受粉)では受精しないことが知られており、他家受精を促進するメカニズムと考えられている(安田 1944、河野 1974、Richards 1986)。一般に異型雌しべは異型雄しべを伴っており、サクラソウ属の場合は花粉の大きさ、柱頭の乳頭突起の長さ、花柱組織の細胞の長さにも違いがある(安田 1944、河野 1974、Richards 1986)。

河野(1974)によると長花柱花と短花柱花を着ける植物は世界に21科125属が知られているが、アカネ科はその半分以上にあたる69属を占めて

いる。日本産の植物では、サクラソウやハクサンコザクラ等のサクラソウ属(サクラソウ科)、イワイチョウ(ミツガシワ科)、アサザ(リンドウ科)、ガガブタ(リンドウ科)、ミソハギ(ミソハギ科)、シロバナサクラタデ(タデ科)等において知られている。アサザ(鴛谷 1993)、サクラソウ(鴛谷 1997、西廣 2000)、シロバナサクラタデ(平塚・中尾 1996、西廣 2000)については詳細な研究がなされているが、他の植物の異型花柱性の実態は明らかでないのが現状である。本研究は、ツルアリドオシについて、(1)二型花の相違、(2)自然個体群における比率、(3)適法受粉、不適法受粉の有無について明らかにする目的で行なわれた。野外調査および受粉実験、花の観察に用いた材料の採取は、1994年に新潟県新発田市五十公野山において行なった。

## 2. 長花柱花と短花柱花の比較

5月下旬から6月上旬にかけ、ツルアリドオシの長花柱花と短花柱花それぞれ60個を FAA で固定し、形態の観察および計測に用いた。花の各部分の計測にはスケールルーペを用い、計測値の有意差の検定には等分散独立2試料t検定を用いた。計測値を表1にまとめてある。

### (1) 花冠の形態と大きさ

ツルアリドオシの花は筒状漏斗型の合弁花で、花冠の上部に4～5の裂片がある。内面には毛がある。これらの形質について、両型花の相違は認められなかった。また、花冠の長さ<sup>1</sup>と裂片の幅にも有意差は見られなかった(表1)。

表1. ツルアリドオシの短花柱花と長花柱花の形態比較(平均値±標準偏差で示す)

	短花柱花	長花柱花	t検定
花柱の長さ(mm)	9.30±1.16(60)	13.47±1.53(46)	**
花柱の組織細胞	短く幅太	長く幅狭	
柱頭の大きさ(mm)	2.04±0.41(60)	1.88±0.48(46)	ns
乳頭突起の形	短く幅太	長く幅狭	
雄ずいの長さ			
全体(mm)	10.46±1.29(193)	8.90±1.03(216)	**
癒着部分(mm)	7.02±1.08(17)	7.17±0.06(16)	ns
分離部分(mm)	3.26±0.65(17)	1.33±0.24(16)	**
葯の大きさ			
長さ(mm)	1.29±0.13(193)	1.19±0.14(216)	**
幅(mm)	0.77±0.11(193)	0.66±0.12(216)	**
1花あたりの花粉の数(個)	9443.8(10)	10738.9(10)	
花粉の大きさ(μm)	30.81±1.49(300)	28.80±1.37(300)	**
花冠の大きさ			
長さ(mm)	12.31±1.07(45)	12.46±1.17(63)	ns
幅(mm)	2.49±0.37(45)	2.54±0.49(63)	ns

( )内の数字は計測した数, \*\*は  $p < 0.01$  で有意差あり, nsは有意差なしをそれぞれ示す。

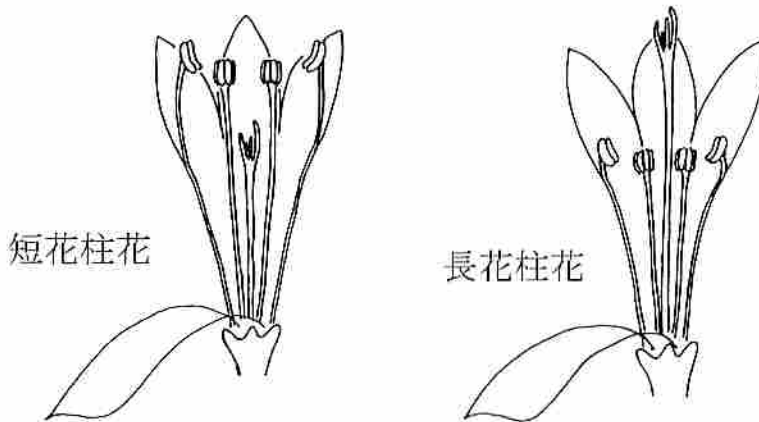


図1. ツルアリドオシの短花柱花と長花柱花。

(2) 雌ずいの形態

雌ずいは短花柱花では筒状の花冠に隠れているが、長花柱花では花冠から長く突き出ている(図1)。花柱(柱頭を含む)の長さの平均値は、短花柱花では約9.3 mm、長花柱花では約13.5 mmで有意差が認められた( $p < 0.01$ ) (表1)。しかし、頻度分布を見ると10~12 mm付近では重複していた(図2)。

花柱の組織細胞は長方形で、短花柱花に比べ

て長花柱花のほうが長く、幅が狭かった。

柱頭は両型花ともに先端が3~5本(通常4本)に分岐しており、その1本1本に乳頭状の突起が多数見られた。柱頭の大きさはやや短花柱花のほうが大きい有意差は認められなかった(表1)。柱頭の乳頭突起は、異型花柱性の植物のほとんどにおいて短花柱花より長花柱花のほうが長いことが知られているが(Richards 1986)、ツルアリドオシにおいても短花柱花で

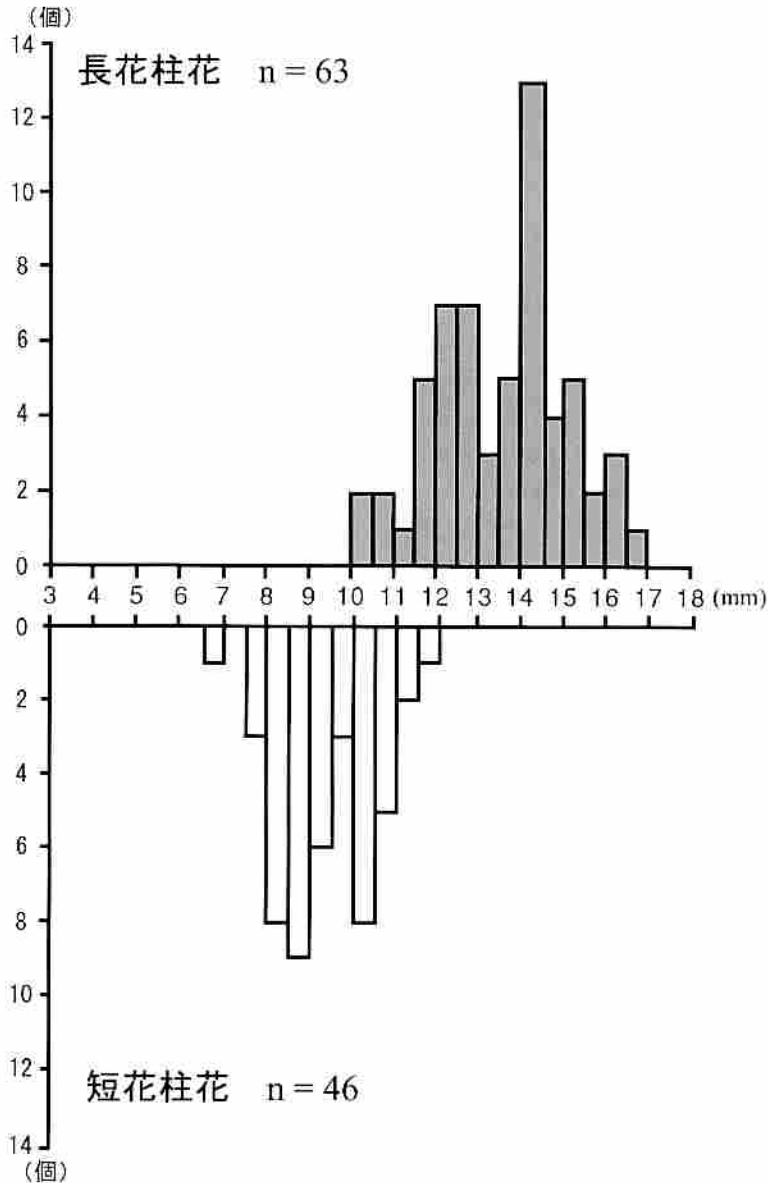


図2. ツルアリドオシの短花柱花と長花柱花の花柱の長さ(柱頭を含む)の頻度分布。

は太く短く、長花柱花では細くて長かった(図3)。

### (3) 雄ずいの形態

ツルアリドオシは通常4個(まれに5個)の雄ずいをもつ。雄ずいは短花柱花では花冠の外に突き出て見えるが、長花柱花では花冠に隠れている(図1)。花糸の下部が花冠と癒着しているため、癒着部分と分離した部分の長さを計測し、

合計したものを雄ずいの長さとした。雄ずいの長さは短花柱花のほうが有意に長く、平均値は短花柱花で10.5 mm、長花柱花で8.9 mmであった(表1、図4)。そのため柱頭は短花柱花では葯の下方に位置し、逆に長花柱花では葯の上方に位置することになるが、葯と柱頭は長花柱花のほうがより離れている(短花柱花で約1.3 mm、長花柱花で約4.8 mm)。雄ずいの長さとは花柱の長さには正の相関が認められた(相関係

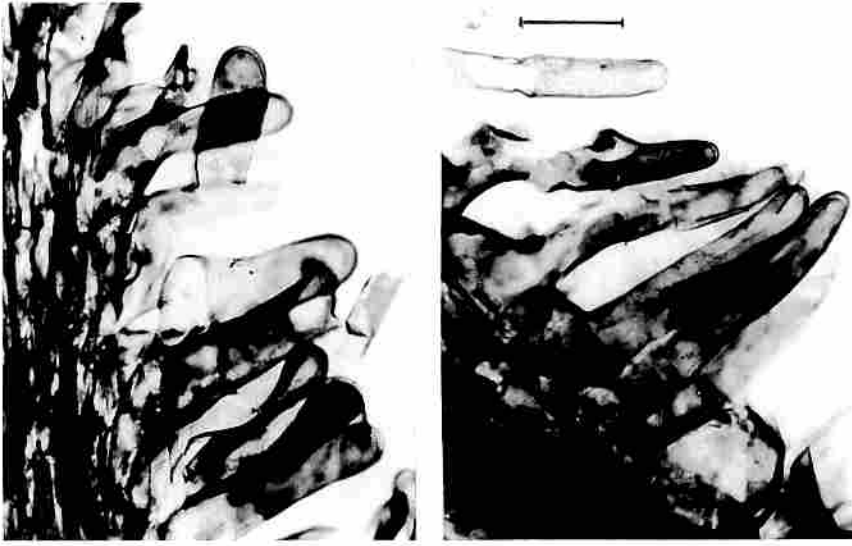


図3. ツルアリドオシの柱頭の乳頭突起の写真。左：短花柱花。右：長花柱花。写真中のスケールは0.5 mm.

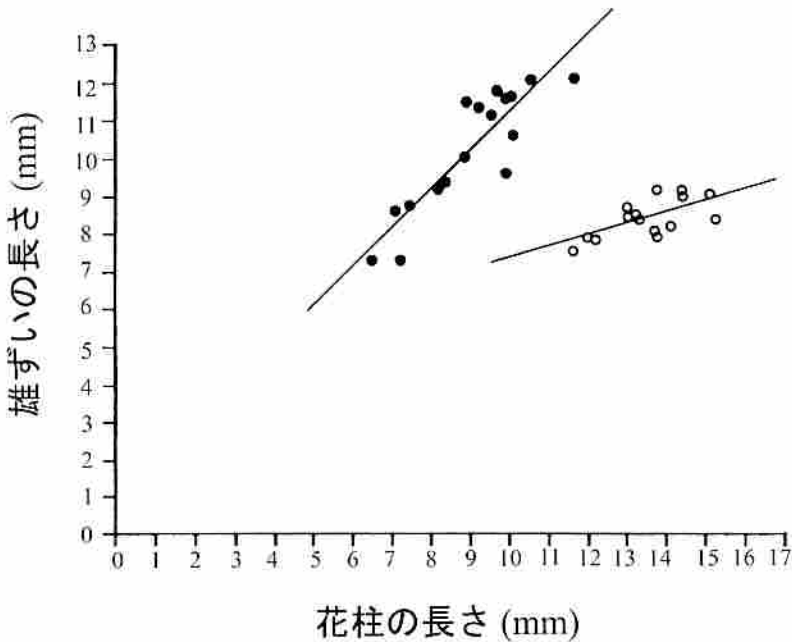


図4. ツルアリドオシの花柱の長さと同士の長さの散布図。●は短花柱花、○は長花柱花。

数は、短花柱花で約0.88、長花柱花で約0.63)。回帰直線の傾きは短花柱花のほうが大きかった(図4)。

雄ずいの癒着部分の長さは両型花において有意差がなかったが、分離部分に差があり(表1)、短花柱花の長く突き出た雄ずいは分離部分が長いことによることがわかった(図5)。癒着部分

と分離部分の長さには、短花柱花では正の相関( $r=0.72$ )が、長花柱花では負の相関( $r=-0.46$ )が認められた。

葯の大きさは長さ、幅ともに短花柱花のほうが少し大きく、平均値の差は有意であった(表1)。

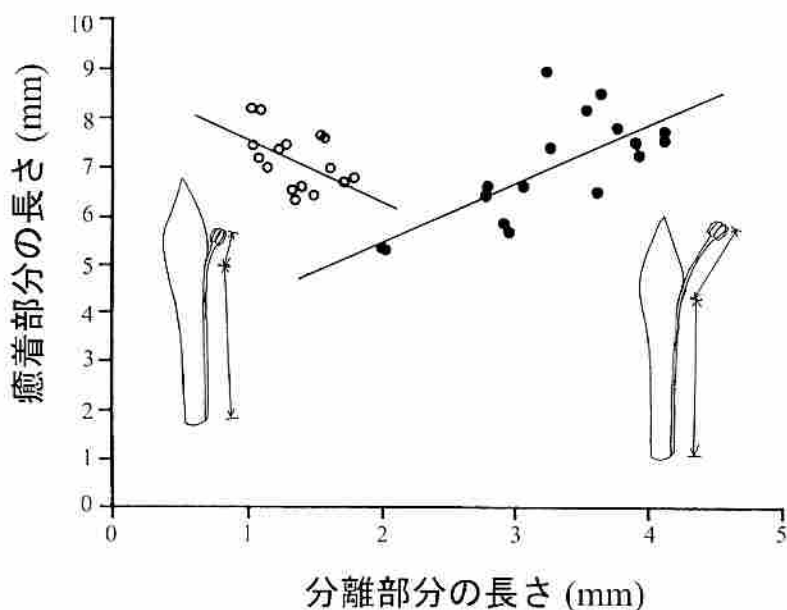


図5. ツルアリドオシの雄ずいの分離部分の長さとお癒着部分の長さの散布図。●は短花柱花、○は長花柱花。

#### (4) 花粉粒の形態と大きさ

花粉粒表面を低真空型走査型電子顕微鏡(日本電子5300LV)により観察した。両型花ともに球形で表面に細かい網目状の構造があり、4個の溝状の発芽孔に沿って微細突起が見られた(図6)。花粉表面の網目は長花柱花のほうが多少粗いように見えたがより高倍率の走査電子顕微鏡による精査が必要である。

花粉粒の直径の計測にはFAAで固定した材料を用い、長花柱花と短花柱花について300個ずつ光学顕微鏡のマイクロメーターにより計測した(10個の葯から各30個)。花粉粒の直径は短花柱花のほうがやや大きく(短花柱花で平均30.8 $\mu$ m、長花柱花で平均28.8 $\mu$ m)、有意差があった(表1)。これはサクラソウ属において知られている短花柱花の花粉のほうが大きいという事実(安田 1944)と一致する。

1個の花の花粉数を10個ずつ全ての葯についてプランクトン計数板を用いて数えた。花粉数は長花柱花のほうが多く平均約10700個(最小8730-最大11691)、短花柱花では平均約9400個(最小6913-最大11267)であった(表1)。つまり、短花柱花は花粉数は少ないが花粉粒は大きく、長花柱花は花粉数は多いが花粉粒は小さいということになる。

#### 3. 自然個体群における長花柱花と短花柱花の比率

野外調査を行なった五十公野山は標高60~80mの丘陵で、ツルアリドオシは比較的急峻な斜面に生育していた。ツルアリドオシが優占する場所に3m $\times$ 3mのコドラートを4箇所設置し、5月28日から6月11日にかけて、短花柱花と長花柱花で色分けした数字を付けたテープを葯の約1cm下にはり位置をマッピングした。コドラート1と2は、高木層にアカマツ・スギ・コナラ、低木層にユキツバキ、草本層にはオオイワカガミ、スゲ属、ワラビ等が生育していた。コドラート3では、高木層にスギ、草本層にシシガシラ、チマキザサが混生していた。また、コドラート4は高木層を欠き、チマキザサとツルアリドオシが混生していた。

コドラート内の花数は、最大がコドラート3の632個、最小がコドラート4の44個と大きな相違を示した(表2)。コドラート3は林床は比較的暗いが草本層が貧弱なためより開放的であり、一方コドラート4では高木層を欠くがササが優占しており、ツルアリドオシにとっての光環境はコドラート3のほうが好適だったと考えられる。

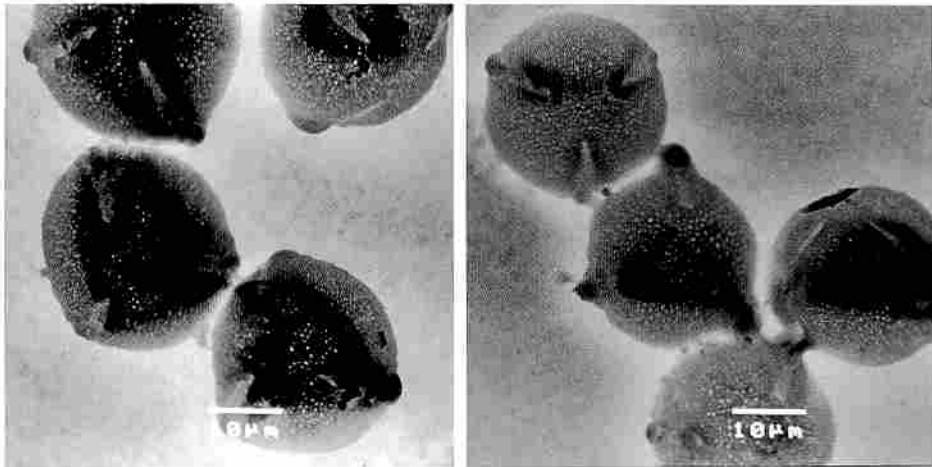


図6. ツルアリドオシの花粉粒の走査型電子顕微鏡写真. 左: 短花柱花, 右: 長花柱花. 写真中のスケールは0.1 μm.

表2. 五十公野山の各コドラートにおけるツルアリドオシの花数(個)

	コドラート				合計
	No 1	No 2	No 3	No 4	
短花柱花の数	117	95	360	21	593
長花柱花の数	71	196	272	23	562

ツルアリドオシは長い匍匐茎を伸ばすので個体識別が困難である。掘り取って調べたところ、大きい株では長さ4 mに及び9個の短花柱花を着けていた。それゆえ、長花柱花を着ける株と短花柱花を着ける株の比率は明らかにできなかったが、長花柱花と短花柱花が同じ株に着くことはないことを確認した。短花柱花と長花柱花の比率はコドラートごとに大きく異なっていたが、合計すると短花柱花593個、長花柱花563個ではほぼ1:1であった(表2)。果実期の7月中旬に結実の有無を調べ、結実率を求めた。結実率には17%~60%の間のばらつきが見られ、両型花とも花数が少ないコドラート4では結実率も低い値を示した(表3)。また、花数が少ない型が結実率は高いという傾向が認められた(表3)。例えば、コドラート3では、花数は短花柱花が88個も多く、結実率は20.5%も低い。コドラート1も同様に長花柱花の結実率が高く、逆にコドラート2では短花柱花の結実率が高い。これは花数が少ない型のほうが異型花の花粉を受粉する機会が多いためと考えら

れる。マッピングした図を参照した結果、長花柱花と短花柱花が混合して分布しているところや両者の境界では結実率が高く、一方の型のみが咲いていた場所では低い傾向が見られたが例外もあった。

#### 4. 適法受粉、不適法受粉の有無

受粉実験は五十公野山のコドラートとは別の場所において、6月中旬に行なった。高木層にコナラ、ヤマザクラがあり、草本層には他の種がほとんどない比較的明るい場所である。あらかじめ長花柱花と短花柱花を別の場所で採取しておき、受粉させる直前にピンセットで雄ずいを取り、開花直前のつぼみを選んで柱頭に花粉を付着させた。人工受粉を終えた花は小さな紙袋で覆い、約12日後に袋をはずし色分けしたビニールテープを貼り、7月中旬に結実の有無を調べた。4通りの人工受粉(①短花柱花の花粉を長花柱花の柱頭につける、②短花柱花の花粉を短花柱花の柱頭につける、③長花柱花の花粉

表3. 五十公野山の各コドラートにおけるツルアリドオシの結実率(%)

	コドラート			
	No 1	No 2	No 3	No 4
短花柱花の結実率	46.1	45.6	33.6	17.1
長花柱花の結実率	60.0	28.2	54.1	35.3

表4. ツルアリドオシにおける4通りの人工受粉の結実率(%)

	短花柱花の花粉	長花柱花の花粉
短花柱花の柱頭	13.5	94.6
(37/40)*	(6)**	(35)**
長花柱花の柱頭	97.2	19.2
(36/40)*	(35)**	(7)**

\*: 果実期に確認できた花の数/受粉させた花数. \*\*: 結実数.

を短花柱花の柱頭につける、④長花柱花の花粉を長花柱花の柱頭につける)を、それぞれ40組ずつ行なった。

異型花間の受粉では、94.6%と97.2%という高い結実率を示したが、同型花同士の場合は13.5%と19.2%という低い値を示した(表4)。このことからツルアリドオシも適法受粉、不適法受粉を示すことが明らかになった。しかし、不適法受粉であるにもかかわらず、低率ではあるが結実が見られた(表4)。この理由として次の3つが考えられる。①花粉親として開花している花を用いたので、すでにハナバチ等により訪花され異型花の花粉が混入した可能性、②同型花の間に弱い和合性が存在する可能性、③ホモスタイルの株が存在している可能性である。Richards(1986)は、サクラソウ属において低頻度ではあるが自家和合性を示すことがあると述べ、長花柱花が自家受精したものを long-homostyle と短花柱花の自家受精したものを short-homostyle と呼び、homostyle 間では受精が可能であると述べている。前述したように、短花柱花と長花柱花の花柱の長さの頻度分布に重複する部分が見られたことは、long-homostyle と short-homostyle の存在を示唆しているのかもしれないが、この点は今後さらに厳密な検討が必要とされる。

## 引用文献

- 平塚 明・中尾 良, 1996. シロバナサクラタデは異型花柱性種である. 植物研究雑誌 71: 98-104.
- 河野昭一, 1974. 植物の進化生物学Ⅱ「種の分化と適応」. 三省堂, 東京.
- 北村四郎・村田源・堀 勝, 1984. 原色日本植物図鑑草本編(1)合弁花類(改訂版). 保育社, 東京.
- 西廣 淳, 2000. 花の形: 二型花柱性植物における花の形態変異と繁殖成功. 種生物学会編, 「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, 東京.
- Richards, A. J. 1986. Plant Breeding Systems. Allen & Unwin, New South Wales.
- 安田貞雄, 1944. 高等植物生殖生理学. 養賢堂, 東京.
- 鷺谷いづみ, 1993. 霞ヶ浦におけるアサザの異型花柱性と種子繁殖. 種生物学研究 17: 59-63.
- 鷺谷いづみ, 1997. 異型花柱性植物の種子繁殖と送粉. 井上健・湯本貴和(編), シリーズ地球共生系3「昆虫を誘い寄せる戦略」. 平凡社, 東京.

(2005年2月14日受理)