

乗鞍岳に生育するコバイケイソウ及びバイケイソウの

性表現・花生態に関する研究

菅原 敬 (信州大・理学部・生物)

Takashi Sugawara: Preliminary investigation on sex expression and floral biology of *Veratrum stamineum* and *V. album* var. *oxysepalum* (Liliaceae) occurring in Mts. Norikura.

Key words: 性表現, バイケイソウ, 標高差, 雄性両全性同株, 雄性先熟

はじめに

乗鞍岳の亜高山帯から高山帯にかけて点在する湿地や湿潤な斜面には、ユリ科のコバイケイソウ (*Veratrum stamineum* Maxim.), そしてバイケイソウ (*Veratrum album* L. var. *oxysepalum* Hulten) が多数生育する (清水, 1990). 前者は花被が白色であるが、後者は黄緑色の花被をもつため、開花をみれば簡単に識別することができる。これら植物では性型の異なる花の分化が指摘され、コバイケイソウについては同一個体内に雄花と両性花をもつ雄性両全性同株 (andromonoecy) であることが報告されている (北村他, 1973; 佐竹, 1982). 一方、バイケイソウについては雄花や雌花がある (北村他, 1973), あるいは両性 (佐竹, 1982) などと報告に不一致が見られ、性表現の実態が必ずしも正確に把握されていない。さらに個体内、あるいは花序内において性型の異なる花がどのように分布するのか、ほとんどわかっていない。このような性型の分化は被子植物の多様性の一側面にすぎないが、被子植物の繁殖に強く結びついた重要な特性でもある。本研究ではこれら二種の集団内における性型の実態を明らかにするとともに、もし性の異なる二型の花が存在するならば、それらが個体内でどのように分布しているのか、また標高の違いに対応して二型の花の割合がどう変化するのか、送粉様式は

どのようになっているのか、など二種の花の繁殖に関わる特性について調査を進めてきた。調査は今始まったばかりであるが、ここではこれまでに得られた知見について若干の考察をまじえて報告する。なお、この報文は1994年の特定研究の報告書をまとめ直したものである。

調査地及び調査方法

コバイケイソウの調査は乗鞍岳東斜面の標高2100m, 2500m, 2600mの3箇所、バイケイソウについては同じ東斜面の標高2600mの地点1箇所でおこなった。2100mの調査地は亜高山帯の谷に沿って広がる小さな湿地で、コバイケイソウに混じってニッコウキスゲやスゲ類が多数群生する。また、湿地の周囲にはシラビソ・オオシラビソを中心とした針葉樹林が広がっている。標高2500m, 2600mの地点はハイマツ林の広がる高山帯に位置し、周囲にはモミジカラマツ、ミヤマダイコンソウなど開花期を同一にする高山植物が多数みられる。2600mの地点ではコバイケイソウとバイケイソウがほぼ同所的に生育するが、1993年・1994年の調査ではバイケイソウの開花に半月ほどの遅れがみられた。開花中、各標高地点で花茎のランダムサンプリングを行い、また花部形態の詳細な観察や花粉稔性をチェックするために花序の一部をFAAで固定

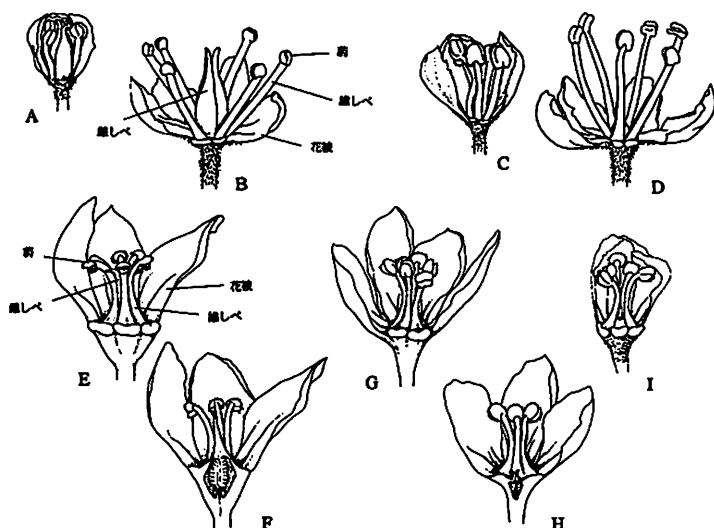


図1. コバイケイソウならびにバイケイソウの両性花と雄花。コバイケイソウ両性花のつぼみ (A) と開花した花 (B), ならびに雄花のつぼみ (C) と開花した花 (D), バイケイソウ両性花 (E) とその縦断面 (F), ならびに雄花 (G) とその縦断面 (H), そしてつぼみ (I)。

した。花粉稔性のチェックにはコットンブルー染色液（稔性のチェックによく使用される染色液）を用い、花粉を一晩染色した後、顕微鏡下で細胞質や核のないもの、歪な形のものを正常花粉から区別し、発芽能力のない花粉とした。訪花昆虫の調査ならびに花における昆虫の行動観察は、晴天の日中、しかも気温が上昇してくる午前11時ごろから午後1時頃の間におこなった。

結果と考察

1. 性型の異なる二つの花

コバイケイソウ

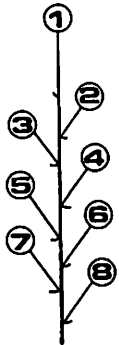
これまで報告（北村他, 1973; 佐竹, 1982）されてきたように、乗鞍岳に生育するコバイケイソウにおいても同一個体内に形態の異なる二型の花、すなわち両性花と雄花と見なしうる花を識別することができた（図1）。両性花は中央に三心皮性の雌しべ、その周りに6本の雄しべと6枚の白い花被をもつ放射相称型である。雌しべは秋（9月頃）にはかなり高い割合で果実をつくる（定量的なデータは別

表1. コバイケイソウ及びバイケイソウにおける両性花と雄花の花粉稔性 (%)

種名	性型	平均 (SD)	N
コバイケイソウ	両性花	83.4 (15.5)	5
	雄花	92.8 (6.8)	5
バイケイソウ	両性花	93.5 (3.5)	6
	雄花	92.0 (4.7)	6

表2. コバイケイソウ及びバイケイソウ個体内における両性花と雄花の分布

コバイケイソウ					バイケイソウ				
花序の位置		両性花率(%)	S D	N	花序の位置		両性花率(%)	S D	N
A タイプ	1	96.3	5.9	33	1	91.9	6.1	8	
	2	0.9	2.5	33	2	0	0	8	
	3	0.2	0.6	33	3	0	0	8	
	4	0.1	0.5	33	4	0	0	8	
	5	0.4	2.1	28	5	0	0	8	
	6	0	0	20	6	0	0	8	
	7	0	0	8	7	0.5	1.3	8	
B タイプ	1	100.0	0	4	8	0	0	4	
	2	59.8	15.5	4	9	0	0	2	
	3	50.7	24.8	4	10	0		1	
	4	39.5	27.3	4					
	5	29.6	22.9	4					
	6	29.6	30.5	4					
	7	39.7	23.2	2					
	8	5.6		1					



に報告する)。雄しべは長い花糸で直立し、その先端には小さな葯をつける。また、葯は開花とともに上方に裂開する。両性花雄しべにおける花粉の染色性は雄花同様に高く（平均80%以上；表1参照）、正常に発芽しうる能力をもっていると推定される。雄花では雌しべの発達が比較的若いつぼみの段階で停止し、開花期には雌しべが痕跡的に残るのみである。また子房内の胚珠も小さく未熟な状態に留まっている。一方、雄しべは両性花同様に直立し、それら花粉の染色性も高い（表1）。したがって、コバイケイソウは両性花と雄花とを同一個体内にもつ雄性両全性同株（andromonoecy）とみなすことができる。

両性花は開花とともに葯が裂開し、多数の花粉を放出する。一方、雌しべ柱頭（花柱の先端部に位置する）の発達はこの時点ではまだ完了せず、乳頭状組織もみられない。開花から遅れて（時間的に開花からどれほど遅れるのか、今回の調査では把握していない）花柱の先端部が開裂し、そこから乳頭状組織が現れ、受粉の体制が完了する。いわゆる雄性先熟性を示す花である。

バイケイソウ

バイケイソウにおいても同一個体内に性型の異なる二型の花、すなわち両性花と雄花が認められた。花粉の染色性はいずれの花でも

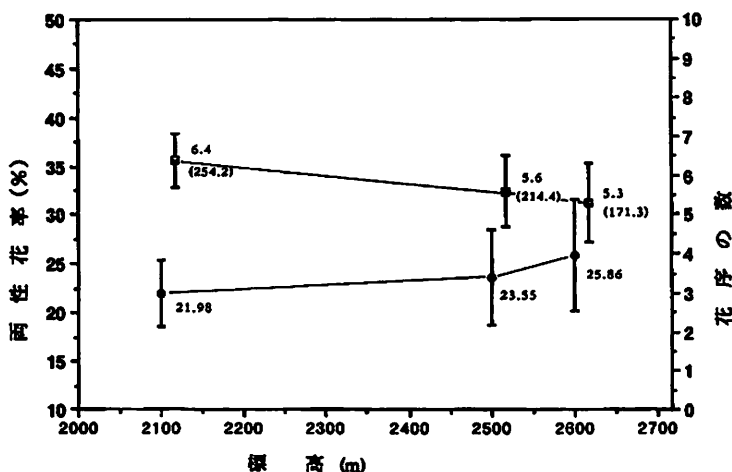


図2. コバイケイソウの花序数と両性花率の標高による変異。□は花序数の平均値と標準偏差を表す。なお、() 内の数字は花茎についた総花数を示す。●は両性花率（両性花の数／総花数）の平均値と標準偏差を表す。

高く（表1）、また両性花の雌しべでは胚珠の正常な発達が認められ（図1）、種子の形成もみられる。したがって、バイケイソウもコバイケイソウ同様に両性花と雄花からなる雄性両全性同株（andromonoecy）とみなすことができるであろう。花の基本構造はコバイケイソウと同じであるが、雌しべの位置や柱頭の向き、葯の裂開方向、花被とおしべの相対長に違いが見られる。これらの違いは後述の送粉様式とも密接に関連するのでここで触れておく。

バイケイソウの両性花では、花の中心に位置する子房（3心皮性）に寄り添うよう6個の雄しべがやや屈曲して直立する。その外側には6枚の黄緑色の花被があり、3個ずつ輪生して斜上する（図1）。花被は明らかに雄しべや雌しべより長く、その基部は肥厚し、しかもまわりより濃い緑色で目立つ色彩になっている（図3参照）。この植物では、開花と同時に葯が横向き、ないし斜め下方に裂開する。そして、花糸の間からややかぎ状に曲がった花柱の先端を出す。これは、コバイケイソウの場合とは大きく異なる構造である。花柱の先端部には柱頭が形成され、柱頭の成熟はコバ

イケイソウ同様、花粉の放出よりも遅れる（雄性先熟性）。

2. 花茎内における二型の花の分布

コバイケイソウならびにバイケイソウは高く直立した花茎を一本出し、その上部に数個の花序をつける。似たように複数の花序をつけるセリ科の雄性両全性同株植物ではすべての花序に両性花と雄花とをもつことが知られている（Lindsey, 1982; Webb, 1984）。コバイケイソウやバイケイソウの場合はどうなのだろうか。各花序ごとに二型の花の分布を調査し、その割合を花序ごとにまとめたものが表2である。コバイケイソウならびにバイケイソウにおける二型の花の分布パターンは基本的に同じと見なすことができそうである。しかし、ともに大きく二つのタイプに分けることができる。一つは両性花が頂生花序に集中するパターン（ここでは便宜的にAタイプとする）である。他は、両性花が頂生花序に生じるだけでなく、側生花序にも多数生じる、いわゆる分散型の分布パターン（便宜的にBタイプとする）である。Bタイプはセリ科植物で見られる分布パターンに類似したもので

表3 コバイケイソウ及びバイケイソウにおける花茎あたりの花序数, 総花数, 両性花率の標高による変異 (平均値±標準偏差; Nはサンプル数)

コバイケイソウ	2100m (N=10)	2500m (N=8)	2600m (N=15)
花序の数	6.4±0.7	5.6±0.9	5.3±1.0
花の総数	254.2±71.0	214.4±47.2	171.3±43.8
両性花率（％）	21.98±3.35	23.55±4.86	25.86±5.73
バイケイソウ			2600m (N=8)
花序の数	8.1±1.4		
花の総数	103.1±24.4		
両性花率（％）	22.18±3.76		

ある。これら二つの分布パターンについて詳しくみると:

Aタイプ — コバイケイソウでは頂生花序花の平均96.3%が, バイケイソウでは91.9%が両性花である。わずかに出現する雄花は多くの場合頂生花序の末端に生じるが, 基部の花が雄性になっていることも極くまれにみられる。

Bタイプ — 頂生花序はもちろんのこと側生花序においても高い頻度で両性花を生じる。この場合, 両性花は花序の基部よりに, 雄花は末端よりにみられる。基部よりに両性花が生じるという傾向は先に触れたセリ科の雄性両全性同株の植物を含む多くの植物で報告されている (Webb, 1984)。これには, 花芽の形成が花序内で求頂的に進むという花序の発達とも密接な関わりがありそうである。

野外調査ではいずれの種においてもAタイプが高い頻度 |コバイケイソウでは89% (33/37), バイケイソウでは80% (8/10) の割合| でみられ, また各標高地点でも (今回のデータはコバイケイソウの場合に限られるが) Aタイプの優占が認められた。このことから, Aタイプを二型の花の基本的分布パターンとみなすことができるであろう。両性花が頂生花序に, 雄花は側生花序に集中するのはどうしてか, また側生花序にまで両性花

が生じるのはどうしてか, という疑問がのこるが, これには植物ホルモン、土壌塩類、光、温度、などによる生理的調節や植物体における資源の分配との関連性が考えられる (小野, 1963; Primack and Lloyd, 1980参照)。

3. 標高による変異

コバイケイソウは亜高山帯から高山帯にかけて広く見られる。標高によって花序の総数や花の総数, 二型の花 (両性花と雄花) の割合にどのような変化が見られるのだろうか。その変化を見るために, ここでは高い頻度で出現するAタイプの分布パターンに着目し, 標高ごとの両性花の割合, 花序数をまとめたのが表3ならびに図2である。今回の調査では各地点でのサンプル数が必ずしも十分ではないが, 興味深い変異の傾向が認められた。その一つは, 標高が高くなるにつれて花序数・花の総数が減少することである。もう一つは, 標高が高くなるにつれて両性花の割合が増加する傾向にあることである。標高が高くなることによる花序数の減少は, 実質的には雄花の減少をまねき, それが相対的に両性花の割合を増しているとみることができるであろう。あるいは, 逆に標高が下がるにつれて雄花が増加しているとも考えることも可能である。いずれにしても, 標高差に対応して両

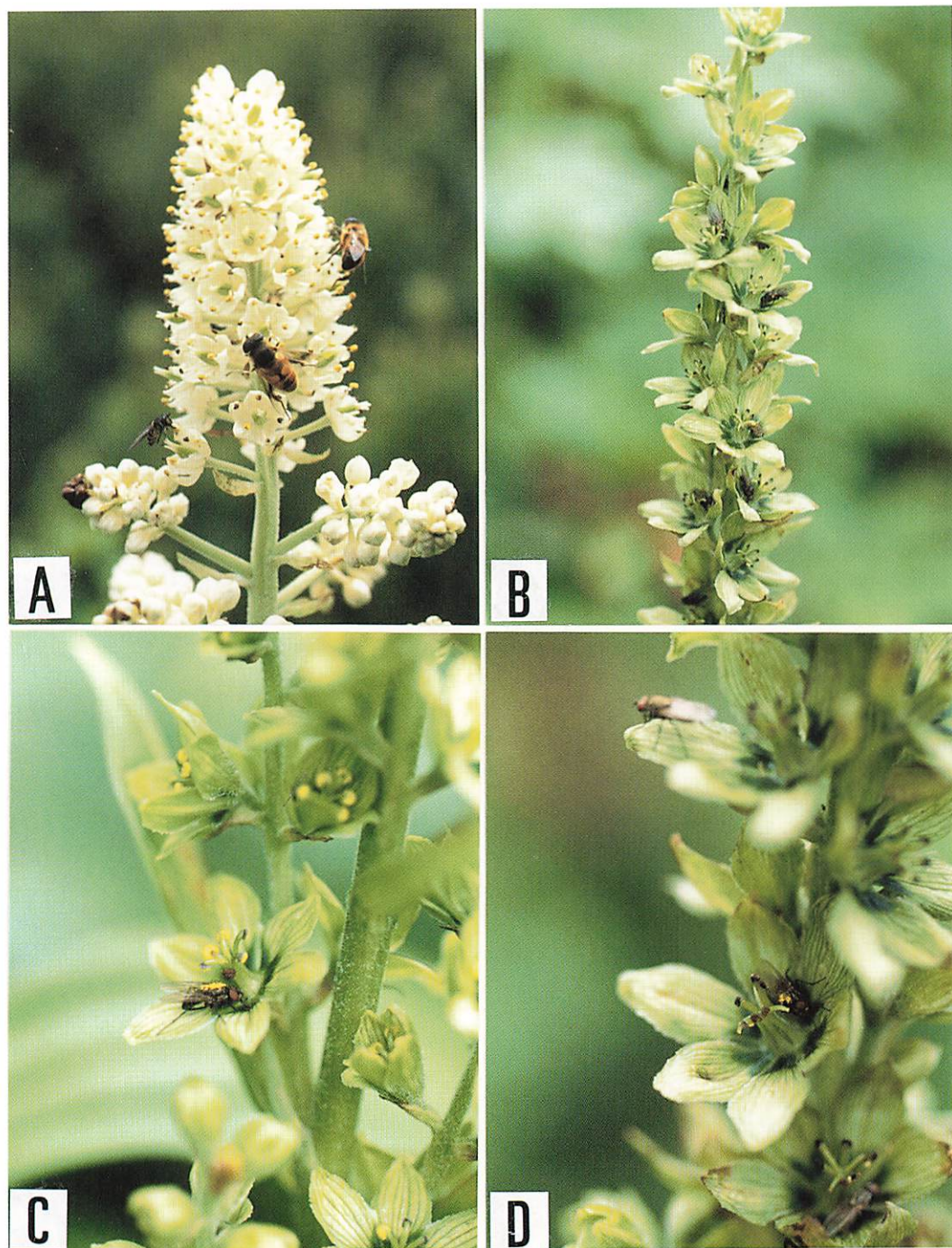


図3. コバイケイソウおよびバイケイソウの送粉昆虫。 A: コバイケイソウに訪花したハナアブ類, ヒラタアブ類。盛んに花蜜や花粉をなめている。 B: バイケイソウに訪花したハナバエ類。 C: バイケイソウの雄花を訪れたハナバエ類。花被基部をなめ、そのからだの背部には花粉が付着する。 D: バイケイソウの両性花を訪れたハナバエ類。花粉を付着したハナバエ, そしてその上方には花粉を付着した柱頭がみえる。

性花と雄花の割合が変化することは繁殖（果実や種子の形成）に大きな影響を与えるはずである。この変化が何を意味し、またどのように決定されてくるのか、今後への課題でもある。

ところで、標高が高くなることによる花序数の減少には、生育期間の問題、つまり標高が高くなるにつれ雪解けがおそくなり、そのために光合成期間が短くなり、次年度へのエネルギーの蓄積が少なくなる、ということとも関係がありそうである。しかし、バイケイソウ属植物についての実証的研究はいまだ行われていない。ここでのもう一つのなぞは両性花に混じって存在する一見過剰（？）とも思える雄花の生態学的役割である。

4. 送粉昆虫との対応

雄性両全性同株は内交配を避け、外交配を促進する機構として一般に受け取られることが多いが、雌雄異熟（雄性と雌性の成熟が時間的にずれる）を示す植物や自家不和合性をもつ植物にもみられることから、雄性両全性同株の進化を説明するには必ずしも十分とはみなされていない（Bawa and Beach, 1981; Bertin, 1982a）。むしろ、送粉昆虫との関連性を重視する見解もみられ、雄性化した花（花の集まり）は送粉昆虫をより強く誘引するためのディスプレイではないかとも考えられている（Primack & Lloyd, 1980; Bertin, 1982b）。虫媒花にとって送粉昆虫との対応は繁殖のための重要な要素である。花粉をもった花の集まりは、送粉昆虫にとっても魅力である。過剰とも思われる雄花の役割をさぐるための基礎として、まず、コバイケイソウやバイケイソウの開花習性、送粉様式について調査を進めてみた。

すでに述べたように、二種の間には雄しべや雌しべの向き、葯の裂開方向、花被のサイズなどに違いがみられる。それらの違いに対応するように送粉様式も異なっていることが今回の調査を通じて初めて明らかになってき

た。しかし、この違いは、性型の分化や花茎内における二型の花の分布パターンの変化、それ自体には影響を与えていないようである。

訪花昆虫としてコバイケイソウの場合には、ハナアブ類、ヒラタアブ類、クロバエ類、ハナバエ類などが認められた（図3A）。これらの昆虫は花の密集した花序に着地すると活発に動きまわりながら花蜜や花粉をなめている。コバイケイソウの花では、雄しべや雌しべが直立し、葯が上方に裂開するため、着地した昆虫の腹部に花粉が付着することになる。花粉を求めて花序の上を移動する間に、花粉を付着した昆虫の腹部は葯と同じ高さに位置する柱頭に接触することになる。したがって、これらの訪花昆虫はいずれも有効な送粉昆虫と見なすことができるであろう。花が小さく放射相称型、しかも花形の特殊化しない花では、ごくふつうに認められる送粉昆虫である（田中, 1993参照）。

バイケイソウの場合には、ハナバエ類が最も頻繁に訪花するのが観察された（図3B）。その他にヒラタアブ類、ハナアブ類などの訪花もわずかに確認されるが、最も有効な送粉昆虫はハナバエ類と考えられる。訪花したハナバエ類は花被へ着地した後、花粉を食べることなく、肥厚した花被の基部を盛んになめている。この時、ややおじぎをするよう外側に屈曲した雄しべ先端部の葯から花粉がハナバエの背部にタイミングよく付着するのである（図3C）。一方、葯のすぐとなりには雌しべの柱頭（花柱の先端部）があるため、花粉を付着した昆虫の背部が柱頭に接触することで受粉することになる（図3D）。したがって、この場合には葯や柱頭の位置と花被との空間にうまくからだのサイズが一致する昆虫、それが最も有効な送粉昆虫になりうる。これには、小型のハナバエ類が最も適するであろう。

コバイケイソウの花からは、開花期を通じて強い臭い（芳香とは言い難い）が放出されている。これが、送粉昆虫への広告としても重要な役割を果たしているものと推定される。

また昆虫への報酬には花蜜や花粉が使われているようである。一方乗鞍岳のバイケイソウはコバイケイソウのように強く臭うことはない(大町市黒沢高原には、花被が白く、強い臭いを放つ個体群がみられる。また、北欧産の亜種 *Veratrum album* ssp. *lobelianum* では強い臭いが放出されるとの報告 (Daumann, 1967) がある) が、いくぶん芳香が感じられる。この芳香がバイケイソウへの送粉昆虫誘引にどの程度重要かは今回の調査ではわからないが、花被基部の発達した蜜腺から分泌される花蜜はハナバエ類への重要な報酬になっている。これに対して、花粉は虫への報酬としてあまり役立っていないようである。

今回の調査では送粉昆虫の種類や送粉の様式がある程度わかってきたが、今後は上記の見解への検討を加えていくために、両性花における雌雄異熟の程度、自家不和合性の程度、種子形成の状況、雄性花序を人為的に除去した場合の送粉昆虫や種子形成に及ぼす影響などを探っていくことが必要であろう。最後に、今回の調査にあたり種々便宜をはかってくださった環境庁中部山岳国立公園管理事務所ならびに松本営林署にお礼申し上げます。

参考文献

- Bawa, K. S. and J. H. Beach (1981) Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 254-274.
- Bertin, R. I. (1982a) The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evolutionary Theory* 6: 25-32.
- Bertin, R. I. (1982b) The ecology of sex expression in red buckeye. *Ecology* 63: 445-456.
- Daumann, E. (1967) Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Veratrum album* ssp. *lobelianum* (Bernh.) Rchb. *Osterr. bot. Z.* 114: 134-148.
- 北村四郎, 村田源, 小山鉄夫 (1973) 原色日本植物図鑑 草本編 (III) 単子葉類 (保育社)
- Lindsey, A. H. (1982) Floral phenology patterns and breeding systems in *Thaspium* and *Zizia* (Apiaceae). *Syst. Bot.* 7: 1-12.
- 小野知夫 (1963) 植物の雌雄性 (岩波書店)。
- Primack, R. B. and D. G. Lloyd (1980) Andromonoecy in the New Zealand montane shrubmanuka, *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). *Amer. J. Bot.* 67: 361-368.
- 佐竹義輔 (1982) ユリ科. 日本の野生植物 I (佐竹義輔他編, 平凡社)。
- 清水建美 (1990) 乗鞍の植生と植物. 乗鞍の自然 (清水建美編, 信農毎日新聞社) 23-98.
- 田中 肇 (1993) 花に秘められたなぞを解くために—花生態学入門— (農村文化社)。
- Webb, C. J. (1984) Pollination specialization and protogyny in *Myrrhidendron donnellsmithii* (Umbelliferae). *Syst. Bot.* 9: 240-246.