

日本産ハコベ属の種子表面構造と分類形質としての有効性

高橋美穂子¹⁾ 菅原 敬^{2)*}

1) 東京都立大学理学部生物学科

2) 首都大学東京理工学研究科牧野標本館

Seed coat morphology and its systematic implication in some *Stellaria* species (Caryophyllaceae) from Japan

Mihoko TAKAHASHI and Takashi SUGAWARA

Seeds from 15 taxa of *Stellaria* (including *Myosoton*) distributed in Japan were examined by scanning electron microscope (SEM) in order to assess systematic implications of seed coat morphology. With a few exceptions, the seed coat morphology, particularly outer testa structures and wall thickening patterns were characteristic to each taxon. The seed coat structures obtained from the present study allowed the recognition of six types within the Japanese *Stellaria* taxa, and these recognized types partly corresponded with the infrageneric taxonomic treatments proposed by Mizushima (1965).

I はじめに

ハコベ属植物 (*Stellaria*) は、主にユーラシア大陸の温帯から寒帯にかけての地域 (一部アフリカにも分布) に広く分布するナデシコ科の一年草、あるいは多年草で、その種数は150~200種と見積もられている (Bittrich, 1993)。植物体は茎がよく分枝するために株状になることが多い。花は茎頂や葉腋に単生するか、あるいは集散花序となり、ふつう3個の花柱をもつ。日本列島からはこれまで18種が報告されている (北川, 1982; Akiyama, 2006) が、いずれも細い茎に小さな花をつける点はよく似た特徴である。ハコベ属の分類は、これまで主に花形態や葉柄の有無、葉や茎の毛の生え方などに着目して行われてきた (Mizushima, 1965; Bittrich, 1993)。しかし、花が全体的に小さく、開花期を過ぎたものではその分類が難しい面もある。また葉柄の有無や毛の量は葉の位置や個体によっても微妙に変化するため、他の形質への着目も必要である。

植物の種子は胚珠が成熟したもので、種子植物特有の散布体である。その形態は分類群によって特有の形態を示すことが指摘され、分類形質としても重要視されている (Hill, 1976; Cance & Bacon, 1984; Martinez-Ortega & Rico, 2001; 清水, 2001)。ナデシコ科植物では、種子の表面構造、特に外種皮細胞における多様性

が知られ、その形質はノミノツヅリ属 (*Arenaria*) やマンテマ属 (*Silene*) などにおいて種レベルの分類形質としてだけでなく、属を特徴づける形質としても活用されている (Wofford, 1981; Greuter, 1995)。ハコベ属植物においても、種皮表面構造に変異があることは早くから知られ、いくつかの日本産種で分類形質として活用されていた (Mizushima, 1965; 北村 & 村田, 1973; 北川, 1982; Akiyama, 2006)。しかし、これらはいずれも光学顕微鏡レベルでの観察に基づくもので、種皮表面構造が詳細に把握されているとは言い難い。

そこで本研究では、走査型電子顕微鏡 (SEM) を使って日本産ハコベ属植物の種子表面構造の特徴を明らかにするとともに、種子形態の分類形質としての有効性、ハコベ属分類システム (Mizushima, 1965) との対応を検討した。

II 材料と方法

今回の研究では日本産ハコベ属 (*Stellaria*) 植物18種 (Akiyama, 2006) のうち、エゾノミヤマハコベ *S. bungeana* Fenzl, ヤマハコベ *S. uchiyamana* Makino, エゾイワツメクサ *S. pterosperma* Ohwi の3種を除く、15種について観察をおこった (Table 1)。種子表面の観察には、野外から採集した種子サンプルを用いたが、一部の種については首都大学東京・牧野標本館 (MAK) に所蔵される標本資料から採取した種子サ

* 菅原 敬 〒192-0397 八王子市南大沢1-1

Table 1 調査した分類群とその採集地・標本データ

Taxa	Collection data and voucher specimens
<i>Stellaria alsine</i> Grimm var. <i>undulata</i> (Thunb.) Ohwi (ノミノフスマ) : Miyagi Pref., Naruko-machi, Kawando (Suzuki, K., MAK 275879); Nagano Pref., Narakawa-mura, Torii-pass (Takahashi, M., MAK345222); Nagano Pref., Oomachi-shi, Kashima (Sugawara, T., 27-7-2002)	
<i>S. aquatica</i> (L.) Scop. (ウシハコベ) : Nagano Pref., Oomachi-shi, Kashima (Sugawara, T., 14-7-2002); Tokyo Pref., Hachioji-shi, Minamiohsawa (Takahashi, M., MAK 359475); Shiga Pref., Eigenji-cho, Nihonkoba (Takahashi, M. MAK 345218); Mie Pref., Fujiwara-cho, Sakamoto (Takahashi, M., MAK 345216).	
<i>S. calycantha</i> (Leedeb.) Bong. (カンチャチハコベ) : Canada, Fort Simpson (Cody W. J. & Matte, J. M., MAK 14441)	
<i>S. diversiflora</i> Maxim. var. <i>diversiflora</i> (サワハコベ) : Mie Pref., Komono-cho, Mt. Fukuo-zan (Takahashi, M., MAK 345227); Shiga Pref., Eigenji-cho, Nihon-koba (Takahashi, M., MAK 345224)	
<i>S. fenzlii</i> Regel (シラオイハコベ) : Yamagata Pref., Mt. Iide-san (Nakahara, G., MAK 9664); Nagano Pref., Sakai-mura, Mt. Oiwa-yama (Yamazaki, T., MAK 51153); Nagano Pref., Chino-shi, Mt. Yatsuga-dake (Mizushima, M., MAK 60203)	
<i>S. filicaulis</i> Makino (イトハコベ) : Gunma Pref., Satoya (Takano, S., MAK 9374)	
<i>S. humifusa</i> Rottb. (エゾハコベ) : USSR, Murmansk (Skvortsov, S.K., MAK105968); USSR, Octpok (Eropoba, T., MAK65062)	
<i>S. longifolia</i> Muhl. ex Willd. var. <i>legitima</i> Regel (ナガバツメクサ) : Hokkaido, Tsubetsu-cho, Shimo-mogami (Matsuki, T., MAK122998)	
<i>S. media</i> (L.) Vill. (コハコベ) : Kyoto Pref., Mineyama-cho, Mineyama (Takahashi, M., MAK 345246); Tottori Pref., Tottori-shi, Kyusho (Takahashi, M., 28-3-2002); Hyogo Pref., Kinosaki-cho, Kinosaki (Takahashi, M., MAK 345243); Tokyo Pref., Machida-shi, Tamagawa-gakuen (Takahashi, M., MAK 345239)	
<i>S. monosperma</i> Buch.-Ham. ex D. Don var. <i>japonica</i> Maxim. (オオヤマハコベ) : Nagano Pref., Narakawa-mura, Toriii-pass (Sugawara, T., MAK 345248)	
<i>S. neglecta</i> Weihe (ミドリハコベ) : Tottori Pref., Tottori-shi, Kyusho (Takahashi, M., MAK 345248); Fukui Pref., Nyui (Takahashi, M., 30-3-2002); Shiga Pref., Eigenji-cho, Nihonkoba (Takahashi, M., 25-5-2002); Mie Pref., Fujiwara-cho, Sakamoto (Takahashi, M., 25-5-2002); Nagano Pref., Narakawa-mura, Torii-pass (Sugawara, T. & Takahashi, M., MAK 2052405)	
<i>S. nipponica</i> Ohwi var. <i>nipponica</i> (イワツメクサ) : Nagano Pref., Azumi-mura, Mt. Norikura (Takahashi, M., 29-9-2002)	
<i>S. radians</i> L. (エゾオオヤマハコベ) : Hokkaido, Shira-oi-cho (Suzuki, K., MAK 122998); Hokkaido, Kushiro-shi, (Satomi, N., MAK 99773)	
<i>S. ruscifolia</i> Pall. ex Schldl. (シコタンハコベ) : Hokkaido, Asahikawa-shi (MAK 9380)	
<i>S. sessiliflora</i> Y. Yabe (ミヤマハコベ) : Nagano Pref., Matsumoto-shi, Tobira (Sugawara, T., MAK 371221); Mie Pref., Fujiwara-cho, Sakamoto (Takahashi, M., MAK 345253); Shizuoka Pref., Mt. Akiba-san (Sugawara, T., 9-1-2002)	

ンプルを用いた。なお、サンプルの採集データや証拠標本は Table 1 にまとめた。

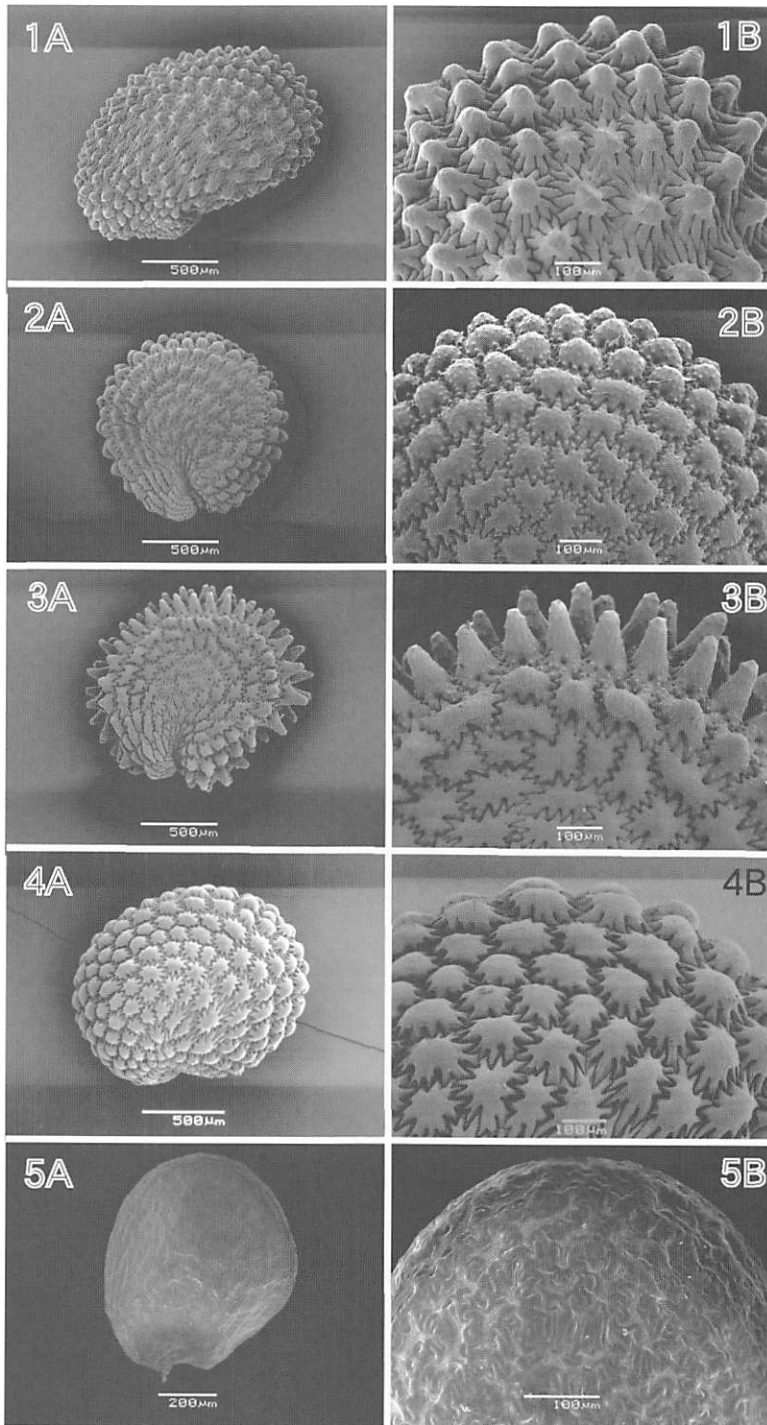
走査型電子顕微鏡 (SEM) を用いて種子表面構造を観察するために、野外から採集した種子は、FAA または 70% エタノールで固定した。その後、種子は t-ブタノールシリーズで脱水を進め、最終的に 100% t-ブタノールに置換した後、凍結乾燥装置 (JFD-300, JEOL) を用いて乾燥した。その後、アルミニウムの試料台に両面テープを貼り、その上に種子を固定し、イオンスパッタリング装置 (JFC-110E, JEOL) で 3 ~ 4 分金蒸着した後、SEM (JSM-5600LV, JEOL) で観察した。

種子表面構造を記述するにあたって、種皮形態の命名は主に Stearn (1992) のタイプ分けに従った。

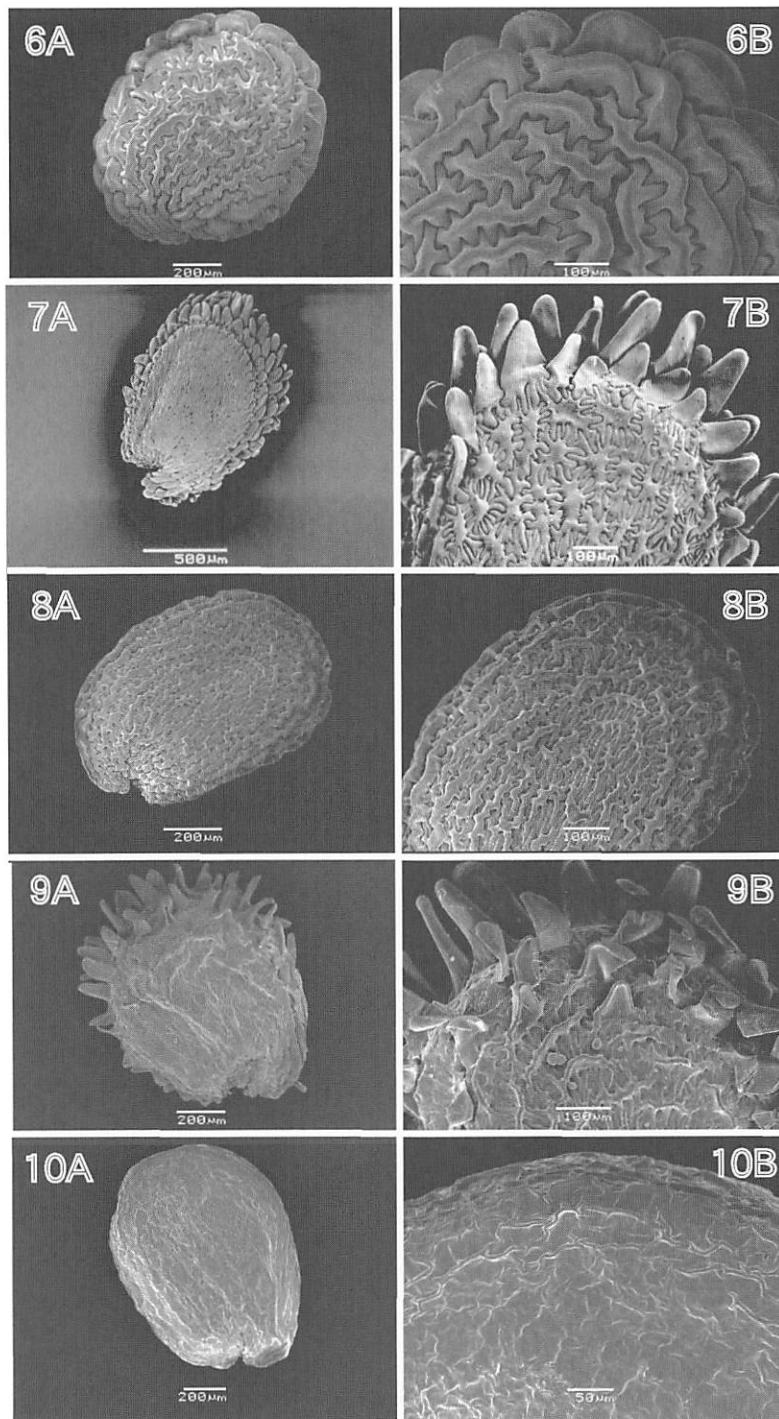
III 結 果

日本産ハコベ属植物の種子サイズは、0.5mm ~ 2.5mm の範囲にあり、種間で微妙に異なる。今回の SEM 観察で得られた日本産ハコベ属 15 種の種皮形態は、Figs. 1 ~ 15 に示す通りである。これらの種では、種皮形態に個体間での変異がほとんど認められず、それぞれの種は種皮表面の突起の有無や周縁部の突起の有無、あるいは突起上の小粒の有無などに固有の特徴を示していることが確認された。

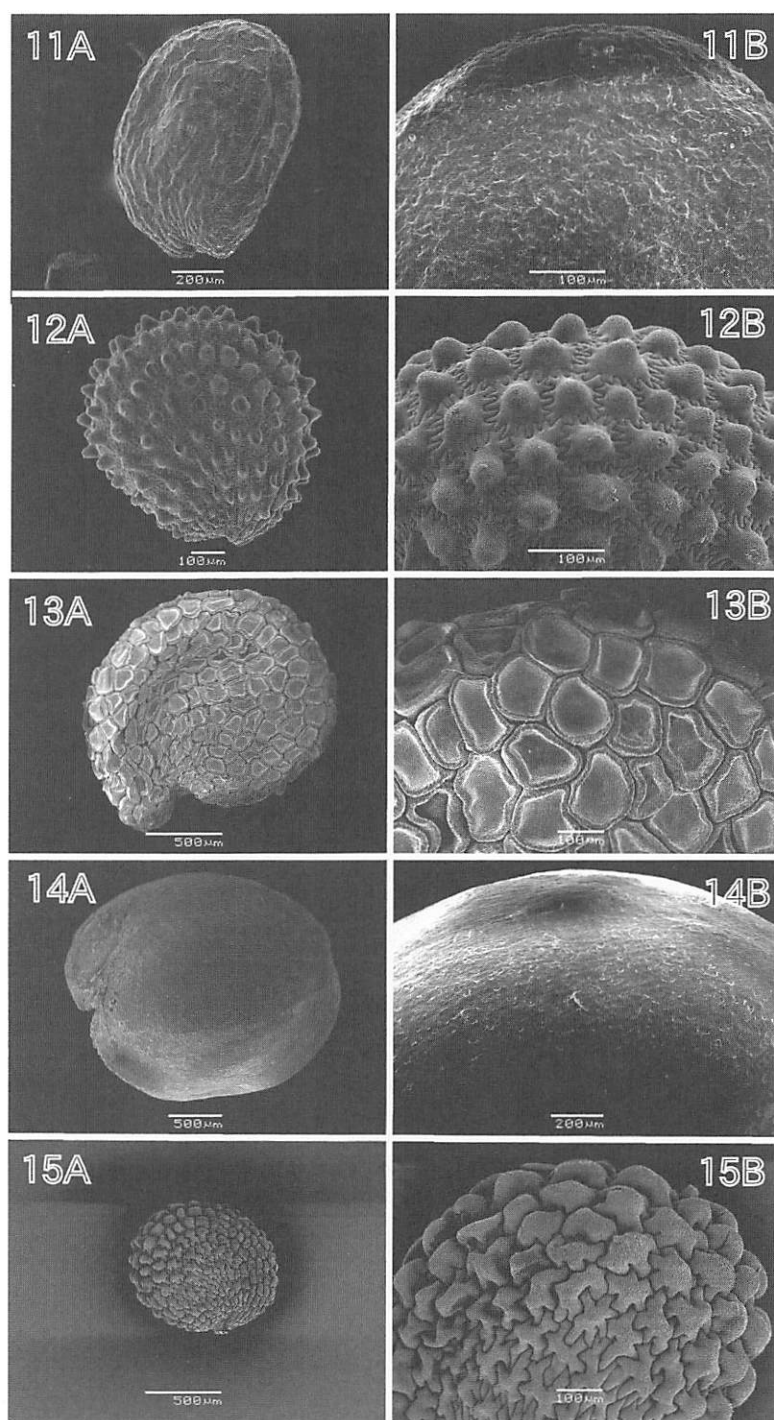
Stearn (1992) による種皮表面構造のタイプ分けに従うと、15 種は次のような六タイプに分類することができる (Table 2 参照)。サワハコベやノミノフスマは種皮全体にいぼ状の突起がみられる、“いぼ状型”



Figs. 1–5. Seeds of *Stellaria*. 1 : *S. diversiflora* var. *diversiflora* (サワハコベ). 2 : *S. media* (コハコベ). 3 : *S. neglecta* (ミドリハコベ). 4 : *S. sessiliflora* (ミヤマハコベ). 5 : *S. calycantha* (カンチャチハコベ).



Figs. 6-10. Seeds of *Stellaria*. 6 : *S. longifolia* var. *legitima* (ナガバツメクサ), 7 : *S. nipponica* var. *nipponica* (イワツメクサ), 8 : *S. filicaulis* (イトハコベ), 9 : *S. ruscifolia* (シコタンハコベ), 10 : *S. humifusa* (エゾハコベ).



Figs. 11–15. Seeds of *Stellaria*. 11 : *S. fenzlii* (シラオイハコベ). 12 : *S. alsine* var. *undulata* (ノミノフスマ). 13 : *S. radians* (エゾオオヤマハコベ). 14 : *S. monosperma* var. *japonica* (オオヤマハコベ). 15 : *S. aquatica* (ウシハコベ).

(Tuberculate type) であった (Figs. 1 & 12)。一方、ミヤマハコベやウシハコベは種皮全体に低い丘状の隆起がみられる“小丘型” (Colliculate type) であった (Figs. 4 & 15)。同様の形態はコハコベやミドリハコベ、そしてイワツメクサにおいても見られるが、コハコベ (Fig. 2) では種子周縁部にいぼ状の突起 (Tuberculate) を、そしてミドリハコベ (Fig. 3) やイワツメクサ (Fig. 7) では種子周縁部に刺状の突起 (Aculeate) をもっていた。刺状の突起も両種の間で微妙に異なる。ナガバツメクサ、イトハコベ、そしてシコタンハコベも種皮表面の形態は基本的に小丘状とみなされるが、個々の小丘がやや細長くひだ状に隆起する、“小丘ひだ状型” (Colliculate-favulariate type) であった。これら3種の中で、シコタンハコベだけはさらに種子周縁部に刺状の突起 (Aculeate) をもっていた。エゾオオヤマハコベは、皿形の隆起が網目状に発達する、“網目皿状型” (Reticulate-acetabuliform type) であった (Fig. 13) が、これは日本のハコベ属のなかにあつては極めて特異な形である。これらとは

対照的に、カンチャチハコベ、エゾハコベ、シラオイハコベでは種皮表面の隆起が明瞭でなく、種皮全体に弱い隆起がしわ状にみえる“しわ状型” (Rugose type) であった (Figs. 5, 10 & 11)。一方、オオヤマハコベでは種皮に突起やしわ状の隆起が全くみられない、“平滑型” (Smooth type) であった (Fig. 14)。

IV 考 察

1. 種皮表面構造の分類形質としての有効性

日本産ハコベ属の分類では、葉柄の有無、葉や茎における毛の有無、花卉と萼片の長さの比、胚珠の数などが分類形質として使われ、種子形態は一部の種の分類に使われるのみであった (Akiyama, 2006)。今回のSEMを用いた観察により、ハコベ属植物種皮表面の微細な構造がより鮮明になり、一部の種 (しわ状型を示す3種) を除いて、多くの種が固有の特徴をもっていることが明らかになった。従来、コハコベとミドリハコベは雄蕊の数や種子表面の突起の有無で区別されることが多い (Akiyama, 2006) が、これらはむしろ

Table 2 Mizushima(1965) による日本産ハコベ属の分類システムと今回のSEM観察による種皮表面微細構造

Taxa	Seed coat surface sculpture
Subgen. <i>Stellaria</i>	
Sect. <i>Stellaria</i>	
Subsect. <i>Stellaria</i>	
<i>S. bungeana</i> (エゾノミヤマハコベ)	—
<i>S. diversiflora</i> var. <i>diversiflora</i> (サワハコベ)	Tuberculate (いぼ状型)
<i>S. media</i> (コハコベ)	Colliculate (小丘型); margin tuberculate (周縁部いぼ状)
<i>S. neglecta</i> (ミドリハコベ)	Colliculate (小丘型); margin aculeate (周縁部刺状)
<i>S. sessiliflora</i> (ミヤマハコベ)	Colliculate (小丘型)
Subsect. <i>Larbreia</i>	
<i>S. uchiyamana</i> (ヤマハコベ)	—
<i>S. calycantha</i> (カンチャチハコベ)	Rugose (しわ状型)
<i>S. longifolia</i> var. <i>legitima</i> (ナガバツメクサ)	Colliculate-favulariate (小丘ひだ状型)
<i>S. nipponica</i> var. <i>nipponica</i> (イワツメクサ)	Colliculate (小丘型); margin aculeate (周縁部刺状)
<i>S. filicaulis</i> (イトハコベ)	Colliculate-favulariate (小丘ひだ状型)
<i>S. ruscifolia</i> (シコタンハコベ)	Colliculate-favulariate (小丘ひだ状型); margin aculeate (周縁部刺状)
<i>S. humifusa</i> (エゾハコベ)	Rugose (しわ状型)
<i>S. fenzi</i> (シラオイハコベ)	Rugose (しわ状型)
<i>S. alsine</i> var. <i>undulata</i> (ノミノフスマ)	Tuberculate (いぼ状型)
Sect. <i>Fimbriopetala</i>	
<i>S. radians</i> (エゾオオヤマハコベ)	Reticulate-acetabuliform (網目皿状型)
Sect. <i>Schizotechium</i>	
<i>S. monosperma</i> var. <i>japonica</i> (オオヤマハコベ)	Smooth (平滑型)
Subgen. <i>Myosoton</i>	
<i>S. aquaticum</i> (ウシハコベ)	Colliculate (小丘型); margin tuberculate (周縁部いぼ状)

種子周縁部に発達する突起の形や表皮細胞上に見られる小粒の有無に着目することで容易に区別することができる (Figs. 2 & 3)。また、エゾハコベやノミノフスマの植物体外観はよく似ているが、エゾハコベの種子表面は“しわ状型” (Fig. 10)、ノミノフスマの種子表面は“いぼ状型” (Fig. 12) であるため、それぞれを容易に区別することができる。これらの例でもわかるように、ハコベ属の種皮表面の微細構造は、それぞれの分類群を同定するための分類形質として有効である。

種子表面の微細な構造の違いが生態的にどのような意味をもつかは不明であるが、オオヤマハコベに見られる特異な“平滑型” (Fig. 14) の種子は、この植物の種子が果皮から分離することなく、果実として分散されることに関連している可能性もある。

2. 従来の分類システムと種子形態との対応関係

日本産ハコベ属植物についての分類システムは主に Mizushima (1965) によって提案されてきた。それによると、日本のハコベ属は花柱の数、花卉の切れ込み状態、あるいは胚珠の数等に基づいて、2 亜属、すなわち *Stellaria* 亜属と *Myosoton* 亜属に分類され、前者 *Stellaria* 亜属はさらに 3 節 (sect. *Stellaria*, sect. *Fimbripetala*, sect. *Schizotechium*) に分類されている (表 2 参照)。この分類システムの興味深い点は、研究者によっては別属 *Myosoton* (北川, 1982; Bittrich, 1993)、あるいは *Malachium* (北村 & 村田, 1973) として扱われるウシハコベを、*Stellaria* 属内の亜属に位置づけていることである。

この Mizushima (1965) の分類システムと種子表面形態との対応関係を比較してみると、sect. *Fimbripetala* (エゾオオヤマハコベを含む節) と sect. *Schizotechium* (オオヤマハコベを含む節) は、それぞれ“網目皿状型” (Reticulate-acetabuliform type)、“平滑型” (Smooth type) で特徴づけられる (Table 2)。これらは、他節の種にはみられない、それぞれ固有の種皮形態である。従ってこの分類システムともよく対応した特徴と言える。一方 sect. *Stellaria*、この節は日本産の多くの種を含んでいるが、その種皮形態は決して一様でなく、様々なタイプが見られ、亜節 (subsection) レベルの分類システムとは必ずしも一致しない。

すでに述べたように、ウシハコベは花柱が 5 本であるため、3 本の花柱しかもたない他種から区別され別

属 *Myosoton* として扱われることが多かった (北川, 1982; Bittrich, 1993)。しかし、最近ではハコベ属 *Stellaria* に含める見解も見られる (Akiyama, 2006)。今回の調査で、ウシハコベの種皮表面形態は“小丘型” (Colliculate type) であることがわかった (Fig. 15)。これは sect. *Stellaria* 内の他種にも共通してみられる特徴で、種皮表面細胞の形態においてもハコベ属との間に大きな違いは認められなかった。種皮表面形態とハコベ属緒種の系統との関連についてはまだ明らかではないが、ウシハコベの分類学的位置づけについては、他の形質を含めた再検討が今後必要である。

V 謝 辞

最後にこの研究を進めるにあたり、有益なご助言をくださった若林三千男先生、加藤英寿先生、藤井紀行先生、そして試料の収集に協力くださった牧野標本館研究室の皆さまに深く感謝します。

VI 引用文献

- Akiyama, S. (2006) *Stellaria* L. In: Iwatsuki, K., D. E. Boufford & H. Ohba (eds.), Flora of Japan IIa: 190–195, Kodansha.
- Bittrich, V. (1993) Caryophyllaceae. In: Kubitzki, K., J. G. Rohwer and V. Bittrich (eds.), The Families and Genera of Vascular Plants II, 206–236, Springer-Verlag.
- Chance, G. D. and J. D. Bacon (1984) Systematic implications of seed coat morphology in *Nama* (Hydrophyllaceae). Amer. J. Bot., 71: 829–842.
- Greuter, W. (1995) *Silene* (Caryophyllaceae) in Greece: a subgeneric and sectional classification. Taxon, 44: 543–581.
- Hill, R. J. (1976) Taxonomic and phylogenetic significance of seed coat microsculpturing in *Mentzelia* (Loasaceae) in Wyoming and adjacent western States. Brittonica, 28: 86–112.
- 北川政夫 (1982) ハコベ属 *Stellaria* L. 佐竹義輔他編, 日本の野生植物 II, 36–39. 平凡社.
- 北村四郎・村田源 (1973) 原色日本植物図鑑, 草本編 (II)・離弁花類. 保育社.
- Martinez-Ortega, M. M. and E. Rico (2001) Seed morphology and its systematic significance in some *Veronica* species (Scrophulariaceae) mainly from the

- western Mediterranean. *Plant Syst. Evol.*, 228 : 15–32.
- Mizushima, N. (1965) A conspectus of the genus *Stellaria* in Japan I&II. *J. Jap. Bot.*, 40 : 90–96, 250–256.
- 清水建美 (2001) 植物用語事典. 八坂書房.
- Stearn, W. (1992) *Botanical Latin*, 4th ed. David & Charles, Newton Abbot.
- Wofford, B. E. (1981) External seed morphology of *Arenaria* (Caryophyllaceae) of the southeastern United States. *Systematic Botany*, 6 : 126–135.