

長野県におけるキツリフネ *Impatiens noli-tangere* L. (Balsaminaceae) の開花 フェノロジーと株あたり花数にみられる二型

篠原 義典 *・服部 充 **・市野 隆雄 **

Flowering phenology and number polymorphism of *Impatiens noli-tangere* L.
(Balsaminaceae) in Nagano prefecture Japan

はじめに

動物媒植物において開花フェノロジーや株あたりの開花数は、資源量（温度、利用可能な水資源など）や送粉者の季節的な動態による影響を受けている。なぜなら花を咲かせるためには資源を必要とし、さらに繁殖成功度（結実率）を上げるには開花フェノロジーを送粉者の発生時期や同種他個体の開花と同調させる必要があるからである（Rathcke & Lacey 1985, Kudo 2006）。たとえば利用可能な資源量の多い植物体の大きな植物種は、植物体の小さな植物種に比べ多くの花を長い期間にわたって咲かせることが明らかになっている（Schmitt 1983）。

植物が利用可能な資源量は、その植物が生育する環境条件（例えば、光条件、温度条件、水分条件）によって決定されている。特に、温度条件は植物が利用可能な資源を作り出すうえで重要な光合成に強く影響する（Körner 1999）。温度は標高と強い負の相関を示すため、一般的に植物種の光合成量は分布標高の高い集団で少なく、分布標高の低い集団で多い（Körner 1999）。そのため、植物集団の分布標高の違いによって、利用可能な資源量（光合成量）などに強く影響される植物の開花パターンが種内で異なる可能性が高い。

本研究で注目したキツリフネ *Impatiens noli-tangere* は、中部山岳地域において幅広い標高に分布する1年生草本である。本種において栃木県日光で行われた先行研究（Masuda & Yahara 1994）で開花フェノロジーと開放花および閉鎖花の生産数が、集団間で資源（特に光環境）と相関して異なる表現型に分化していた。また、光資源が多い明るい場所の集団では、光資源の少ない暗い場所の集団よりも開花時期が遅く生産する花数が多かった（Masuda & Yahara 1994）。これは、利用可能な資源の地域間変異に対する適応によって表現型の分化が生じ

たことを示唆していると Masuda & Yahara (1994) は考察している。しかし、その光環境と開花フェノロジーの間の相関は低標高の3集団（3集団共に標高 680m）の間でのみ強く検出され、高標高の2集団（標高 1200m に位置する光条件が比較的良好な集団と標高 1400m に位置する光条件が悪い集団）では開花フェノロジーは低標高の光資源の豊富な集団と乏しい集団の中間的なものを示し、光環境と開花フェノロジーの間の相関は見られなかった。これは、高標高の集団においてその植物が利用できる資源の基準量を決定する積算温度などが少なく、開花開始時期を決定する要因として光条件以上に温度などの標高によって変化する環境要因が強くはたらいたためであると考えられる。そこで、本研究では Masuda & Yahara (1994) と同様の開花に関わる現象が他の地域でも見られるか明らかにするとともに、その現象をもたらす要因について考察するため、長野県安曇野市の鍋冠山（標高 2194 m）に分布するキツリフネについて、標高の異なる5集団の間での開花フェノロジーと株あたり花生産数の変異を調べた。

材料と方法

キツリフネ *Impatiens noli-tangere*

キツリフネ *Impatiens noli-tangere* は、湿性環境に生育する夏緑性1年生草本である。本種は北半球の冷温帯に広く分布しており（河野他 2007）、日本においては南西諸島を除く全国に分布する（佐竹 1999）。本研究の調査地が存在する長野県における本種の分布標高は、標高 300m から 2000 m と幅広い（清水 1997）。

本種は自花受粉によって繁殖する閉鎖花と他花受粉によっても交配が可能な開放花を生産する（矢原 1995）。これらの繁殖様式の異なる花は、開花前のつぼみの段階で花弁を形成するかどうかによって識別できる。すなわち、花弁が形成されずに果実形成がなされたつぼみを閉鎖花として識別すること

* 北海道大学大学院地球環境科学研究院生態保全学分野

** 信州大学理学部生物科学科

〒390-8621 長野県松本市旭 3-1-1

ができ、一方で花弁を形成したつぼみを開放花と識別できる。開放花では、つぼみが形成されてから2週間ほどで開花し（杉田 2001）、主にトラマルハナバチ *Bombus diversus* によって送粉される（矢原 1995）。

開花パターンの観察

標高が異なる集団間で開花フェノロジーに変異があるかを調べるために、長野県安曇野市鍋冠山の分布標高の異なる A から E までの 5 集団（表 1）においてつぼみ（開放花と閉鎖花を含む）を生産している株の割合を 2013 年 6 月 18 日から 7 月 16 日まで 1 週間ごとに調べた。調査日ごとに各集団からキツリフネを 9-22 株ランダムに選定し、各株についてつぼみ形成の有無を記録した。なお調査を行った 5 集団間の距離は、550 m から 1420 m であった。予備調査から、集団間、集団内において明確に開花（つぼみ生産）フェノロジーの異なる 2 つの表現型多型を区別することができた。「早咲き型」の株は、6 月 25 日以前につぼみの生産を開始し、一方で「遅咲き型」の株は、6 月 25 日以降につぼみの生産を開始した。そこで、つぼみの生産開始時期から判別したそれぞれの表現型について株ごとの開放花生産数と閉鎖花生産数の季節的な推移を 2013 年 6 月 28 日から 10 月 4 日まで C 集団と D 集団において

14 回にわたって調べた（早咲き型： $n = 25$ 、遅咲き型： $n = 7$ ）。各調査地につぼみをすべてに標識をつけ後日つぼみが開放花もしくは閉鎖花のどちらかであったかを記録した。花生産の時期については、開放花はつぼみが花弁を形成し開花した時点で生産されたとし、一方で閉鎖花はつぼみが花弁を形成しないまま果実を形成したときに生産されたとした。また、本研究では調査期間を通じて生産された開放花と閉鎖花を足し合わせたものを総生産花数として扱った。

統計解析

開花フェノロジーの異なる 2 つの表現型の間で生産する花数に違いがあるかを調べるため、Wilcoxon の順位和検定を用いて早咲き型と遅咲き型の間で開花期間中に生産された閉鎖花と開放花を合わせた総花生産数を比較した。この解析は、JMP v. 9.0 (SAS Inc, Cary, NC) を用いて行った。

結 果

開花フェノロジー

調査した集団の中でも比較的高い標高に位置する集団（集団 A、B）において調査を開始した時点ですべての株がつぼみの生産を開始していた（早咲き

表 1 調査を行ったキツリフネ集団の地理的情報

集団名	北緯	東経	標高 (m)
A	N36°16' 38.8	E137°49' 21.7	1300
B	N36°16' 51.2	E137°49' 37.7	1180
C	N36°16' 57.7	E137°49' 47.9	1130
D	N36°16' 27.5	E137°49' 50.0	970
E	N36°16' 07.8	E137°49' 58.5	850



図 1 調査集団におけるキツリフネのつぼみ生産フェノロジー。
数値は、つぼみ生産数／調査株数を表している。

型、図 1)。一方で、調査した集団の中でも比較的低い標高に位置する集団 (集団 D、E) においては、多くの株が 7 月 9 日から 7 月 16 日につぼみを生産し始めた (遅咲き型、図 1)。また、調査した集団の中で中程度の標高に位置する集団 C においては、調査を開始した時点で約 1 割の株がつぼみを生産していたが、その後 1 カ月の間につぼみを生産する個体の割合は増加しなかった (図 1)。この集団においては、7 月 16 日以降につぼみを生産する株が増加した。これらのことから、調査集団において 6 月からつぼみを生産するキツリフネ株 (早咲き型) と 7 月中旬からつぼみを生産するキツリフネ株 (遅咲き型) が存在することが明らかになった。また、早咲き型はより高い標高に遅咲き型はより低い標高に、それぞれ分布する傾向が認められた (図 1)。

早咲き型は、閉鎖花を最初に生産し、その後に開放花を生産するという花生産フェノロジーを示した (図 2)。一方で、遅咲き型は、閉鎖花と開放花を同時に生産するという花生産フェノロジーを示した (図 2)。また、早咲き型株は、遅咲き型株に比べ生産する開放花と閉鎖花を合わせた総花生産数が少なかった (早咲き型: 総花生産数 = 107.92 ± 10.93 , 遅咲き型: 総花生産数 = 659.57 ± 81.08 , Wilcoxon

の順位和検定, $Z = 3.97$, $P < 0.001$)。

考 察

本研究の結果は、Masuda & Yahara (1994) と同様に、キツリフネにおいて、開花フェノロジーが異なる表現型多型 (早咲き型、遅咲き型) が存在しさらにそれぞれの多型の間で株あたりの花生産数が異なっていることを示している (図 1 & 2)。早咲き型は、遅咲き型に比べ利用可能資源 (光や積算温度など) の乏しい高い標高に優占して分布していた (図 1)。この結果は、利用可能な資源の地理的変異によってキツリフネの開花パターンが地域適応しているという Masuda & Yahara (1994) の予測を裏付けている。さらに、この二型のそれぞれが優占する集団の中間の標高に位置する集団 (集団 C) において、両方の型が混棲している様子が観察できた (図 1)。そのため、今回確認された開花フェノロジーが異なる二型は、表現型可塑性によって生じたものではなく、Masuda & Yahara (1994) が共通園圃実験により示したように遺伝的に固定されたものであると考えられる。

このように集団間の選択圧の違いによって、開花フェノロジーや株あたり花数に対して遺伝的に固定された変異が生じていることを数多くの研究が示してきた (Vasket & Sauer 1971; Jonas & Geber 1999; Körner 1999; for a review see Elzinga et al. 2007)。例えば、Schemske (1984) は、ツリフネソウ属の *Impatiens pallida* において、葉が植食者によって激しく食害される林内に生育する株では、開花期が早くなるような進化が生じていることを示した。また、Waser (1978, 1983) は、*Ipomopsis aggregata* の開花期が、*Delphinium nelsonii* との共存域に限って送粉者を巡る競争を避けるように、*D. nelsonii* と花期が重ならないよう進化していることを示した。

今後は、キツリフネの早咲き型と遅咲き型がそれぞれどのような適応的意義をもっているかについて環境要因と二型出現比率の相関を調べるとともに両型のキツリフネ株を相互移植することによって、それぞれの表現型が母集団においてより高い適応度をもつこと (ホームサイドアドバンテージ) を示す必要がある。このような研究は、異質な環境への適応がどのようにして現在の植物の種多様性を生み出したかを理解する上で、我々に深い洞察を与えてくれるはずである。

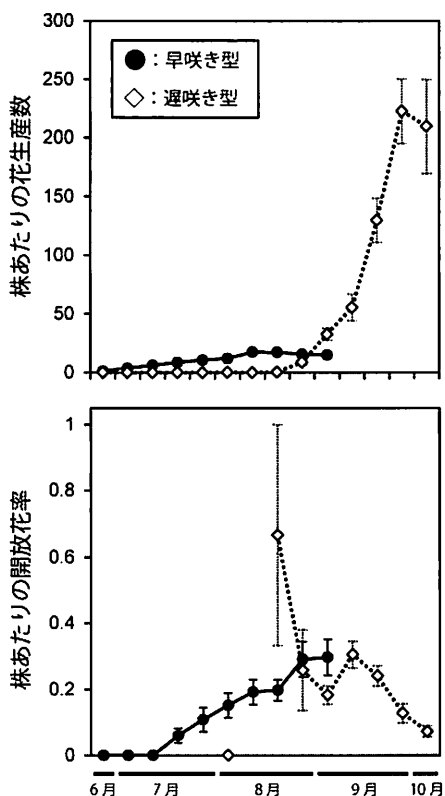


図 2 キツリフネの早咲き型と遅咲き型における花生産数と開放花の割合 (平均値 $\pm$ 標準誤差)。

謝 辞

本研究に対して有益な助言を下さった信州大学理学部生物科学科の長野祐介氏に感謝申し上げる。本研究は、文部科学省特別教育研究費「中部山岳地域の環境変動の解明から環境資源再生をめざす大学間連携事業」から一部助成を受け実施した。

引用文献

- Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G. (2007) Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 22(8): 432-439.
- Jonas CS, Geber MA. (1999) Variation among populations *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *Amer. J. Bot.*, 86: 333-343.
- Korner C. (1999) *Alpine plant life*. Springer, Verlag Berlin Heidelberg.
- 河野昭一, 高須英樹, 林一彦 (2007) 植物生活史図鑑Ⅲ 夏の植物 No.1. 北海道大学出版会, 北海道.
- Kudo G. (2006) Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. *Ecology and evolution of flowers* (Harder and Barrett eds.), Oxford Univ. Press Inc., New York, pp.139-158.
- Masuda M, Yahara T. (1994) Reproductive ecology and a cleistogamous annual, *Impatiens noli-tangere* L., occurring under different environmental conditions. *Ecol. Res.*, 9:67-75.
- Rathcke BJ, Lacey EP. (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* 16: 179-214.
- 佐竹義浦 (1999) ツリフネソウ科. 日本の野生植物草本Ⅱ 離弁花類 (佐竹義輔, 大井次三郎, 北村四郎, 亙理俊次, 富成忠夫編), 平凡社, p.235
- Schemske D. W. (1984) Population structure and local selection in *Impatiens pallida* (Balsaminaceae), a selfing annual. *Evolution*, 38:817-832.
- Schmitt J. (1983) Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia*, 59:135-140.
- 清水建美 (1997) ツリフネソウ科. 長野県植物誌. 信濃毎日新聞社、長野、pp.842-843.
- 杉田浩美 (2001) ツリフネソウとキツリフネ. 植物の世界 草本編 (下) (河野昭一編), Newton Press, pp.56-57.
- Vasek FC, Sauer RH. (1971) Seasonal progression of flowering in *Clarkia*. *Ecology* 52: 1038-1045.
- 矢原徹一 (1995) 花の性 - その進化を探る. 東京大学出版会
- Waser NM. (1978) Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology*, 59:934-944
- Waser NM. (1983) Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. *Handbook of experimental pollination ecology* (Jones C. E., Little R. J. eds). Scientific and Academic Editions, New York. pp. 277-293.