



岐阜大学機関リポジトリ

Gifu University Institutional Repository

ANITA植物群4種の受粉生物学

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2008-03-12 キーワード (Ja): チョウセンゴミシ, シキミ, サネカズラ, 受粉, タマバエ, 基部被子植物, 雌性先熟 キーワード (En): 作成者: 高橋, 弘, 山内, 克典 メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12099/2822

はしがき

初期被子植物の花の構造と分化に関する問題は、植物の系統進化学における中心課題の一つである。花の構造には受粉様式が深く関わっており、花の初期進化の解明には受粉様式の情報がかかせない。

20世紀半ば以降、最も原始的な被子植物をモクレン目（広義）とする主流の仮説の下に、この群を中心とする受粉生物学的な研究がされてきた。しかし、Qiu et al. (1999) や Soltis et al. (1999) などによる分子系統学的解析により、モクレン目は基部被子植物の中ではかなり上部に位置し、最基部には ANITA 植物群（アンボレラ科、スイレン目、シキミ科、トリメニア科、アウストロベイレヤ科、マツブサ科）が位置することが明確になった。

ANITA 植物群の位置が明確になった当初、これらの植物の受粉様式に関する研究は、スイレン目と北アメリカのシキミ属 1 種を除き、ほとんどなされていなかった。そこで、日本に産するマツブサ科マツブサ、チョウセンゴミシ、サネカズラ、及びシキミ科シキミの受粉様式を明らかにし、それらと花の構造との関係を解明することを試みた。

このような研究は、観察はもとより、人為交配などの実験も当植物の自生地で行わなければならない。それには天候を初めとして、予定を狂わす様々な障害が伴う。今回も、花の不作な年があったこと、開花期に天候が悪かったこと、実験植物が何者かによって荒らされたこと等、多くの障害に出会った。しかし、マツブサとサネカズラの受粉がタマバエとの共生によって行われていること、チョウセンゴミシやサネカズラのみならずシキミも自家和合性をもつことなど、極めて重要な事実を明らかにすることができ、研究期間中の論文出版までは至らなかったが、大きな成果を挙げたと考えている。

マツブサの自生地に関する情報をいただいた、故二村延夫氏に厚く御礼を申し上げます。

研究組織

研究代表者 高橋 弘 (岐阜大学教育学部教授)

研究分担者 山内克典 (岐阜大学教育学部教授)

交付決定額 (直接経費のみ)

平成 15 年度	1,800 千円
平成 16 年度	600 千円
平成 17 年度	500 千円
合計	2,900 千円

研究発表

学会発表

(1) 高橋 弘 「チョウセンゴミシの受粉生物学」

日本植物学会第 68 回大会 2004 年 9 月 11 日

(2) 高橋 弘 「サネカズラの受粉機構」

日本植物学会第 69 回大会 2005 年 9 月 22 日

出版物

(1) 高橋 弘 「ビナンカズラは男が目立つ」 < 埜田宏(監修) “森の花を楽しむ 101 のヒント” pp.108-109. 東京書籍、東京. 2005 年 3 月 31 日 >

ANITA 植物群 4 種の受粉生物学

被子植物の花の構造は受粉機構と密接な関わりをもっており、極めて多様な花は受粉様式の変化を伴って分化したと考えられる。従って、個々の花の構造の持つ意味を理解するためには、受粉様式の解明が欠かせない。被子植物の花の出現と初期進化においても、受粉様式が主要な関わりをもっていたことは間違いないと思われる。被子植物の進化初期における花の構造については、化石記録から多くの情報が蓄積されつつある（例えば Friis et al. 1986, 2000, 2001）。しかし、その受粉様式については化石からの情報はほとんどなく、その性質から今後も大きな期待はできないだろう。それ故、原始的な花構造をもつ現生被子植物における受粉様式の解明は、被子植物の進化初期における互いの関係を推定する上になくってはならない。

分子系統学的解析は、現生被子植物の中で ANITA 植物群（アンボレラ科 Amborellaceae, スイレン科 Nymphaeaceae, トリメニア科 Trimeniaceae, アウストロバイレヤ科 Austrobaileyaceae, シキミ科 Illiciaceae, マツブサ科 Schisandraceae）が系統の最基部に位置することを明らかにした（Qiu et al. 1999, 2000; Soltis et al. 1999; Parkinson et al. 1999; Barkman et al. 2000; APG II 2003）。この群に属する植物の受粉様式に関する研究は多くの種でなされてきた。これらは基本的に雌性先熟という共通性をもつものの、受粉機構は様々である。アンボレラ科の *Amborella trichopod*（雌雄異株）は多種類の昆虫により受粉するとともに、風によっても受粉する可能性があるという（Thien et al. 2003）。トリメニア科の *Trimenia moorei* にも多種類の昆虫が訪れ、やはり風による受粉の可能性があるという（Bernhardt et al. 2003）。これは自家不和合性をもつ。シキミ科の *Illicium floridanum* は主に川沿い群落の腐葉土と流れのハビタットから出現する多数の昆虫によって受粉する。この種は自家不

和合性と言われたが (Thien et al. 1983)、接合前の自家不和合性が明らかに存在しないことが示され、自家不稔は初期に働く近交弱勢による可能性が高い (Koehl et al. 2004)。スイレン科はかなり特殊化した受粉様式を持つものが多い。Victoria amazonica (Prance and Arias, 1975) や Nymphaea amazonum (Prance, 1980) は夜間花が開いて甲虫を誘引し、仮雄蕊等の食物を提供する。昼間は花を閉じて、少なくとも一部の甲虫はその中に留まり、翌朝成熟して開花した雄蕊の花粉を着けて移動する。Nymphaea odorata (Schneider and Chaney 1981) と Nymphaea elegans (Schneider 1982) は昼の比較的短期間花を開き、柱頭盤に満たした液体の中にハナバチを落とし込むことにより受粉する。Ondinea purpurea (Schneider 1983) はやはり柱頭盤に液体を満たして、ハナバチがそれに触れて花粉を残す。ただし、こちらの場合はトリックではない。Nuphar では報告されている種はどれもハナバチがポリネーターとして貢献し、ハエと甲虫が加わる場合がある (Schneider and Moore 1977, Ervik et al. 1995, Lippok and Renner 1997, Lippok et al. 2000)。Lippok et al. (2000) は、Nuphar の場合、ポリネーターはその地の昆虫種の相対的豊富さと、代わりの食物資源の豊富さによっているとしている。

このように、ANITA 植物群の多数の種で受粉様式に関する研究がなされてきたにも関わらず、マツブサ科については全く報告がない。また、シキミ科は多数の種を含み、その大部分が東アジアに分布するが、この科における受粉様式の研究は北アメリカの種においてなされているに過ぎない (Thien et al. 1983)。そこで、日本に野生するマツブサ科の 3 種 (Schisandra repanda, S. chinensis, Kadsura japonica) シキミ科の 1 種 (Illicium anisatum) について、受粉様式の解明を試みた。

材料及び方法

1. チョウセンゴミシ *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baillon

長野県南佐久郡南牧村の海ノ口（標高 1200 m）と野辺山（標高 1350 m）の 2 集団で観察と実験を行った。

交配様式を調べるため、人為受粉実験を行った。チョウセンゴミシは単性花をもつ。実験用の雄花と雌花の蕾を極めて細かい穴のあるポリエチレン袋で覆った。自家受粉は雄花の開花 2 日以内の新鮮な雄蕊の葯部位を、同一個体上の開花 2 日以内の雌花の柱頭に接触させることにより行った。他家受粉は同様の雄蕊を、他の個体の雌花雌蕊に接触させた。チョウセンゴミシは地下茎による栄養繁殖も行うため、同一クローンが多くある可能性がある。しかし、花の形質（大きさ、色、花被片の形等）はクローン間で大きな変異がある。人為他家受粉は異なる花型の個体の間で行った。受粉後の雌花は再び袋を被せ、花被片が落下して柱頭が変色するまでそのままにしておいた。アポミクシステストのために、雌花を蕾の時に袋を掛け、花被が落下して柱頭が変色した後、それを外した。

開花行程は海ノ口集団の雄花と雌花につき、それぞれ 30 個にマークして観察した。

訪花昆虫は両集団で合計 80 時間に渡って観察・採集した。

2. マツブサ *Schisandra repanda* (Sieb. Et Zucc.) Radlkofer

調査は高山市一宮、下呂市萩原町、富士宮市麓で行った。

アポミクシステストと自然受粉での結実率調査は一宮集団で行った。

訪花昆虫については、合計 60 時間、観察・採集を行った。

落下前の花を研究室に持ち帰り、タマバエとショウジョウバエの卵が付着し

ているかどうかを詳細に観察した。卵がある花は、湿らせた濾紙を敷いたシャーレに入れ、室温で観察を続けた。

雄花の花粉粒数は次の方法によった。各花の1個の雄蕊を少量の50%メタノールに入れて花粉を洗い出した。大部分のメタノールを蒸発させた後、コットンブルーで染色した後、全部の花粉を顕微鏡下で数えた。花は5個の雄蕊を持つので、この値の5倍を全花粉粒数とした。

3. サネカズラ *Kadsura japonica* (L.) Dunal

岐阜市の則松（標高 60 m）、伊洞（100 m）、長良志段見（100 m）、山県市伊自良（120 m）、美濃市片知（180 m）の自然集団、及び岐阜大学栽培植物（関市武儀町産）で観察と実験を行った。

人為交配実験は則松と伊自良の集団で行った。自然受粉の結実率は志段見集団でも調査した。人為交配に使用する花は蕾のうちに微細なメッシュの袋を掛けた。人為他家授粉は開花当日の雌花の雌蕊群の柱頭に、他個体の雄花の雄蕊群を優しく接触させることにより行った。人為自家受粉は同一個体の雌花と雄花の間で行った。いずれも午前中に受粉を行い、受粉した雌花は再び袋を掛けて、開花3日後の花被が落下してから袋を外した。アポミクシステストの雌花は蕾のうちに袋を掛け、花被の落下後に外した。

則松集団の1個体と岐阜大学栽培の3個体につき、日毎の開いた花の数とその性を記録した。記録は則松の個体は2004年と2005年に、栽培個体は2005年に行った。

訪花昆虫の調査・採集は合計80時間行った。

落下前の花を研究室に持ち帰り、タマバエとショウジョウバエの卵が付着しているかどうかを詳細に観察した。卵がある花は、湿らせた濾紙を敷いたシャーレに入れ、室温で観察を続けた。

雄花の花粉粒数は次の方法で求めた。(1) 雄蕊群の上部、中部、及び下部から1個ずつ、合計3個の雄蕊を、あらかじめ重量を測定した管ビンに入れ、少量の50%メタノールを加えて花粉粒を洗い出した。(2) 雄蕊は除去して、メタノールを蒸発させた後、少量の(約1 ml) コットンブルーを加えて染色し、これを基本サンプルとした。(3) それを十分攪拌して、あらかじめ重量を測定したスライドガラスの上に混合液をピペットで少量乗せ(小サンプル)、その全体の重量(スライドガラス+小サンプル)を測定した。その後、スライドガラスにとった小サンプル中の花粉粒を数えた。(4) 3の作業を5回反復した。(5) 基本サンプル中の花粉粒数を、(小サンプルの合計花粉粒数) × (基本サンプル重量/小サンプル合計重量) によって算出した。(6) 花の全花粉粒数は、(基本サンプル中の花粉粒数) × (雄蕊数/3) によって算出した。

4. シキミ *Illicium anisatum* L.

山縣市伊自良、本巢市日当、郡上市大和の集団で観察と実験を行った。

人為交配実験は伊自良集団で行った。自然受粉の結実率は日当集団でも調査した。実験用の花は蕾のとき。極めて細かい穴のあるポリエチレン袋で覆った。自家受粉は明らかに雌性期と思われる花の柱頭に、同一個体の開葯間もない雄性期の花の葯部位を接触させることにより行った。他家受粉は同様の雌性期の花の柱頭に、他の個体の雄性期の雄蕊を接触させた。他家授粉用の花粉源となる花は、明らかに形質(大きさ、色、花被片の形等)の異なる個体からのものを用いた。受粉後の雌花は再び袋を被せ、花被片が落下するまでそのままにしておいた。アポミクシステストのための花も蕾の時に袋を掛け、花被が落下した後を外した。シキミはシュートの先に節間の詰まった数枚の葉を叢生する傾向があり、それぞれの葉の腋に花を着けることがある。その場合は、花がシュートの先に数個かたまって着く。そのような小枝では、人為授粉とアポミクシ

テストのための実験花は 1 つのみを残して、他の花は除去した。放任授粉による結実率の調査は、全ての花を対象にした。

結 果

開花行程

1. チョウセンゴミシ (図 1)

調査集団においては、多くの個体が雌雄同株で、少数が雄花あるいは雌花のどちらかだけを着けた。これは Ueda (1989) の指摘と一致する。

開花は全体的に植物の基部から先端に向かって進行した。雌雄同株の個体は開花初期に雄花を基部から咲かせていき、上部に雌花を咲かせる傾向が強かった。雌花に偏る個体においては雄花は最基部の辺りに着き、雄花に偏る個体においては雌花は先端部に着いた。(この傾向は植物内では雄性先熟性であることを意味する。両性花の基部被子植物が雌性先熟であることを考えると、雌雄異花の場合はその傾向からはずれることになる。) 花は葉を数枚密生した新しい側生シュート上にそれぞれの葉腋から出る。そのセットの花は通常全部が同性の花であったが、希に異性花が混じっていた。

同一集団内では、雌花のみを着ける個体(雌固体)が少し早く開花を始めた。雄花を着ける個体は数日遅れて開花を始めた。

雌花は花被が開いたときには柱頭が receptive のように見え、雄花は開花とほぼ同時に葯が裂開した。雌花も雄花も、開花後約 1 週間して花被が落下した。雌花の柱頭はその間 receptive のように見えた。

2. マツブサ (図 5)

多くの個体は雌雄異株であったが、希に雌雄異花同株の個体があった。雌雄

異花個体では、大部分が雄花で雌花は数個しかなく、大多数の雌花の中に雄花が混在するような個体はなかった。

雄花は夕方 5 時～7 時に開き始める。翌朝 4 時半にはほとんどが完全に開いていたが、一部の花は 3～5 分咲きであった。大部分の雄花は次の朝までに花柄以外の花全体が落下した。雌花は夕方花被が緩んでくるが、大部分の花は翌朝に開き始め、8 時までにはほぼ完全に開く。花被は翌日の午前中までは着いているが、2 日目の朝までにはほとんど落下する。未受粉の花でも雌蕊群は直ぐに落下することはないが、1 週間以内に花柄から離脱する。

開花期は、萩原集団も一之宮集団も全体としては6月中旬から7月上旬であった。しかし、個体により、開花開始に最大1週間の差があった。雌個体はほぼ1週間の内に開花を完了し、非常に多くの花を着ける雄個体では最初の花から最後の花まで約2週間かかった。

3. サネカズラ (図9)

サネカズラの花はほとんどが単性で、調査した個体は雌雄同株であった。ごく希に、両性花が生じた。その両性花は半球型の花床の上半分に雌蕊が、下部に雄蕊があった。花は早朝に開き、大部分の個体では、雄花は翌朝までには落下し、雌花の花被は翌日(2日目)の夕方までに落下する。しかし、雄花が落下せずに樹上で腐敗し、雌花の花被も着いたまま腐敗する個体が希にあった。観察した植物個体はどれも雄花が先に咲き、雌花は雄花が開花し始めてから1週間以上遅れて開花し始めた。全体的に7月下旬から9月下旬まで、少しずつ開花していった。

4. シキミ (図14)

シキミの開花進行は気温によって大きな影響を受けるように見えた。温暖な

日が続くときは、約 10 日間で次のような経過をたどった。花蕾は花被が緩んで膨らむと、翌日開花した。花被片の先が離れて中が見えるようになってから、その翌日（開花 2 日目）まで、雌蕊の花柱・柱頭部は外へ曲がって、内側にある柱頭は露出した。この時期雄蕊群は互いに密着したままであった。3 日目になると雌蕊は直立してきて、先端のみが外へ曲がるだけであった。雄蕊群は外方向へ広がり始めて、互いに間隔が開いてきて、外輪雄蕊は開葯を始めた。4 日目は雌蕊は完全に直立して先端まで互いに密着し、柱頭部は内側へ位置するため見えなくなった。雄蕊群は全部開葯した。6 日目には外輪雄蕊の花粉はほとんどなくなった。8 日目には内輪雄蕊でも花粉はほとんどなくなった。9 日目までは花被は着いたままであったが、10 目からは花被片と雄蕊が離脱し始め、それから数日間で全ての花被片と雄蕊が落下した。しかし、雌蕊群は、受粉しない花でも、すぐには離脱せずに、1 ヶ月近く着いたままであった。

気温が低いときには進行が遅れた。低温が続くときは、雌蕊の花柱が閉じるのに 6 日以上、花被片が落下するのに 20 日以上を要することがあった。

結実率

1. チョウセンゴミシ

人為受粉実験の結果を表 1 と 2 に示す。「結実花」は集合果に 1 個以上の果実ができたものを指す。また、各結実花の結実率（成熟果実数／雌蕊数）の平均値も示した。

海ノ口集団における他家授粉と自家授粉の結実花率には有意な差は見られなかった ($\chi^2 = 0.108$)。海ノ口集団と野辺山集団の他家授粉における結実花率の間にも有意差はなかった ($\chi^2 = 0.026$)。また、海ノ口集団での他家授粉と自家授粉による結実花の結実率についても、数値にはいくらか違いはあったが（前者は 0.424 ± 0.284 、後者は 0.237 ± 0.208 ）、統計学的には有意な差は

なかった ($P = 0.205$)。従って、海ノ口集団は、近交弱勢が働いている可能性があるものの、自家和合性はあるといえる。アポミクシステストの花は全く結実しなかった。

2. マツブサ

自然受粉による結実率は、萩原集団では $32/39 = 0.821$ 、宮村集団では $23/30 = 0.767$ であった。アポミクシステスト（萩原集団）では 23 花とも結実しなかった。

3. サネカズラ

サネカズラの人為受粉実験の結果を表 3 に示す。「結実花」は、1 個以上の子房が果実に発達したと判断した集合果を指す。人為授粉は全ての雌蕊を受粉させたかどうかを確認することが困難であったため、各集合果についての結実率は示してない。

他家授粉と自家授粉の結実率には有意な差は見られなかったので ($\chi^2 = 0.901$)、自家和合性があるといえる。また、これらの値は則松における放任受粉の結実率とも有意な差がなかった。アポミクシステストの花は全て結実しなかった。

4. シキミ

シキミの人為受粉実験の結果を表 4 に示す。「結実花」は 1 個以上の子房が果実に発達したと判断した集合果を指す。

他家授粉と自家授粉の結実率には有意な差は見られなかったので ($\chi^2 = 0.0011$)、自家和合性があるといえる。放任授粉による結実率は、伊自良集団は 13.2%、本巢集団では 6.5% であった。アポミクシステストの花は全て結実しなかった。

訪花昆虫

1. チョウセンゴミシ

表5に訪花昆虫のリストを示す。チョウセンゴミシの花へは多数の昆虫種が訪れた。特に双翅目は14種、甲虫目は7種が確認された。ほとんどの昆虫は、雄花では主に花粉を食べ、雌花では雌蕊をなめ回るが、花被をなめることもある(図2-4)。

アザミウマは全体的には高頻度で訪花したが、時期と集団により、頻度が異なるように見えた。野辺山集団では開花期初期は訪花頻度が比較的低かったが、中期から後期にはほとんどの花に複数の個体が見られた。一方、海ノ口集団では開花期全体を通して、約1割の花に見られたに過ぎない。アザミウマは雌花と雄花の両方に見られ、雌花に訪れた個体にもチョウセンゴミシの花粉が付着しているものがあつたことから、極めて有効なポリネーターと考えられる。

次いで訪花頻度が高かつた昆虫はハネカクシ科の2種であつた。これらも雌花と雄花を訪れ、雌花を訪れた個体にチョウセンゴミシの花粉付着がみられ、有効なポリネーターと思われる。他の昆虫の訪花頻度は低かつた。しかし、セダカコガシラアブは雌花にも雄花にも訪れることが確認されており、また雌花に訪れたネウスオドリバエの体にチョウセンゴミシの花粉が付着していることから、これらも受粉に貢献していると考えられる。

2. マツブサ

タマバエ、ショウジョウバエ、アリ、ハサミムシ、フタモンウスキメクラガメ、ゾウムシが訪れた(表6)。これらのうち最も多く訪花したのはタマバエであり、また雄花と雌花の両方に訪れたものはタマバエのみであつた。

雄花では、花被が開き始める夕方、タマバエがしばしば花蕾の先に止まっていて、花が少し開くと中に入った(図6)。花が完全に開く翌朝は、より多くの

タマバエが訪問した。雌花は通常朝開き、タマバエの訪問はその朝以降になった。雌花へのタマバエの訪問頻度は雄花よりは少ないように見えた。雄花で捕らえたほとんどのタマバエには体に多数のマツブサの花粉が付着しており、雌花で捕らえた多くのタマバエにもマツブサの花粉が付着していた（図8）。

花を注意深く観察したところ、雄花にはタマバエの卵とショウジョウバエの卵が産み付けられていた（図7）。多く見られた場所は、集合雄蕊の花粉囊間の割れ目奥と、花被片の内面（向軸面）であった。花被片では縁に沿った場所によく見られたが、それ以外の場所のしばしば見られた。縁でない産卵場所は窪んでおり、親昆虫が窪みをつくってからその中に産卵するものと思われる。そのような窪みには、普通1個の卵が産み付けられていた。花被片の縁辺にある卵も、必ずしも多数あるとは限らなかった。このような産卵状況から、タマバエは一回の産卵で多数の卵を産み付けることはないと思われる。しかし、同じ花の違う場所に複数回産卵するか否かは不明である。雌花ではタマバエの卵が見られ、主に花被片の内面（向軸面）であったが、希に雌蕊にも見られた。雌花の花被片における産卵状況も雄花と同様であった。雄花にはショウジョウバエの卵が、タマバエと同様の場所に産み付けられているものがあつた。しかし、ショウジョウバエの卵は少なかった。雌花にはショウジョウバエの卵は観察されなかった。

これらの卵が付着した集合雄蕊と花被片をシャーレに入れて観察したところ、1日から2日の間に卵が孵化し、小さな幼虫が這い出した（図7）。ショウジョウバエの幼虫は1週間以内に蛹化し、それから1週間以内に羽化して成虫になった。タマバエの幼虫は飼育中は蛹化せず、2週間以内に行方が分からなくなるものが多く、死亡するものも見られた。

3. サネカズラ

花にはハエ類、ハチ類、アリ類、甲虫類等の小型の昆虫と小さなクモ類が訪れた(表7)。これらの中で最も多く訪れた昆虫はタマバエ(未同定)であった(図10)。タマバエは、雄花では花被片と雄蕊群の花粉囊の隙間に産卵した(図11)。産卵数の多い雄花では各隙間に1個から数個の卵があった。雄蕊群には花粉囊の間以外産卵できるような隙間はほとんどない。花被片への産卵は通常内面のみで、内側の花被片により多く、それぞれの花被片では基部に多く見られた。タマバエは、花粉囊の隙間に産卵する際、必然的に体に花粉が付着するが、花粉囊が裂開すると大量の花粉が雄蕊群の表面全体に広がるため、雄蕊群の上を移動し、花被片への産卵する時にも体に花粉が付着しやすいと考えられる。雌花では主に花被片に産卵したが、雌花の雌蕊の隙間や柱頭腋にも少数の卵が見られることがあった。雌花でも花被片の卵は全て内面に見られた。雌花を訪れた多数のタマバエの体にサネカズラの花粉が付着していたこと(図13)、受粉した柱頭にタマバエの体毛とみられるものが高頻度で付着していたことから、タマバエは極めて有効なポリネーターと思われる。

タマバエの卵は1~2日後に孵化する(図12)。その時、ほとんどの個体では雌花の花被片と雄花全体は地上に落下しているが、希にみられる非落下性の個体では樹上で腐敗し始めた花器官の上で孵化する。この幼虫をシャーレで飼育したところ、約10日後から蛹化、羽化して、成虫になるものがあった。

次に訪花頻度の高い昆虫はタマバエ寄生性とみられる小さなハチであった(図12)。このハチも雄花と雌花の両方を訪れ、雌花を訪れた個体にもサネカズラの花粉が付着していることがあった。ショウジョウバエ(未同定)も雄花と雌花の両方を訪れて(図10)、タマバエと同様に産卵したが、訪花頻度は低く、産卵数も少なかった。

4. シキミ

シキミの花には鞘翅目、双翅目、膜翅目、クモ目の動物が訪れた（表8）。鞘翅目のほとんどの種と双翅目のオドリバエ科とキノコバエ科の種は、雌性期と雄性期の両方を訪問した（図15-18）。これらの昆虫は花の中を動き回り、花器官の表面を舐めるような行動が観察され、雌性期の花では柱頭にもよく触れ、雄性期の花では花粉に接触することが多かった。また、他の昆虫を含め、雄性期の花では花粉を採餌する行動がよく見られた。膜翅目の昆虫は主に雄性期の花を訪れたが、ハエヤドリクロバチ科の種は雌性期の花にも訪れた（図19）。クモ目の種は花の中に長い間留まったままのものが多かった。

花粉粒数

マツブサの雄花は、雄蕊1個当り2,199個、合計10,996個の花粉粒をもっていた。サネカズラの雄花は、雄蕊1個当り2,274個、合計79,172個の花粉粒を生産した（表9）。

議 論

マツブサはほとんど専らタマバエによって受粉すると見られる。タマバエは雄花と雌花に両方に訪れて産卵する。雄花は夕方から開き始め、雌花は早朝に開く。タマバエは開き始めた雄花に多数訪れる。これらの何割かは翌日雌花を訪れると思われる。実際、雌花で採取された多くのタマバエの体にマツブサの花粉が付着していた。マツブサの花の産卵状況から、タマバエは少なくとも数個以上の卵をもっているにもかかわらず、一カ所に多数の卵が集合していることがないので、何カ所かに分散して産卵するものと思われる。このような習性は単性花のマツブサにとって好都合である。一方、マツブサの花は、タマバエ

が産卵場所として利用するのに適した形質を持っている。雄蕊群における向かい合った花粉囊の間隙は、恐らく産卵に好まれる場所であろう。5つの間隙の奥には、ほぼ必ず産卵されていた。そこへの産卵時には、タマバエの体に確実に花粉が付着するであろう。花被片は肉厚であり、窪みをつくりやすい。タマバエが雄蕊群だけでなく、花被片にも産卵することは重要である。なぜならば、雌花では、希に雌蕊に産卵することはあっても、主要な産卵場所は花被片だからである。すなわち、花被片が二次的な産卵場所であるならば、雌花への訪問はあまり期待できないことになる。雄蕊群は水分をたっぷり含み、花被片は肉厚であるため、簡単には乾燥して萎れることなく、それらに付着する小さくて表皮が薄い卵を乾燥から守ることに明らかに貢献している。卵は1～2日で孵化して幼虫になる。これは、花が短命で、しかも雄花では全体が、雌花では花被片が早期に落下することと対応している。雄花が先に開くことは短命の単性花での受粉効率に貢献している。幼虫は花組織か含有物を食物源とするように見える。

サネカズラもほとんどタマバエによって受粉するように見える。この受粉機構も基本的にマツブサと同様である。すなわち、タマバエは雄花では花被片内面と雄蕊群の花粉囊の隙間に産卵した。雌花では、雌蕊の隙間や柱頭腋にも少数の卵が見られることがあったが、大部分の卵は花被片に産まれていた。雌花でも花被片の卵は全て内面に見られた。雌花を訪れた多数のタマバエの体にサネカズラの花粉が付着していたこと、受粉した柱頭にタマバエの体毛とみられるものが高頻度で付着していたことから、タマバエは極めて有効なポリネーターと思われる。サネカズラの花被片も肉厚であり、花は短命である。大部分の個体は、雄花は開花1日目の夕方までに、雌花の花被片は開花2日目の夕方までにはほとんど落下する。タマバエの卵は1～2日後に孵化する。希にみられる非落下性の個体では樹上で腐敗し始めた花器官の上で孵化するが、この時花

被片と雄蕊群は乾燥することはなかった。

マツブサとサネカズラは類似した受粉機構をもつが、受粉戦略に違いも見られる。共生相手のタマバエはそれぞれ 1 種に限定している。マツブサは花期が短くほぼ 2 週間のうちに完了するのに対して、サネカズラは 2 ヶ月に渡る。ポリネーターのタマバエはこの開花期間と対応した生活史を持っているように見える。マツブサに来るタマバエは開花期間中、世代を繰り返すことはないが、サネカズラに来るタマバエは開花する 2 ヶ月間に数世代が交代する可能性が高い。マツブサの雄花における雄蕊群は 5 個の雄蕊からなっているが、サネカズラでは多数 (20-50) の雄蕊からなっており、サネカズラの雄蕊群はより多くの産卵を受けやすい構造をしていて、実際多くの卵が見られた。また、1 つの雄花がつくる花粉はサネカズラの方が圧倒的に多い。しかし、マツブサは一度に極めて多くの雄花を咲かせることにより、産卵場所を十分に提供し、個々の花の花粉粒は少ないにも関わらず、全体の花粉量を非常に多い。長い開花期間をもつサネカズラでは、開花期初期は雄花が多く、雌花は後半に多くなる。開花期初期はタマバエの訪花が比較的少ないことから、サネカズラは「始め大量の雄花を産卵・飼育場所として提供し、多数のタマバエ成虫が発生してから、雌花を咲かせて効率のよい受粉をする」という繁殖戦略をもつと考えられる。一方、マツブサの開花戦略は、年 1 回発生するタマバエに合わせて短期間に集中することのように見える。

チョウセンゴミシは同属のマツブサやサネカズラとは全く異なる受粉様式を示す。花被片は比較的薄い、雌花と雄花はともに約 1 週間活力を保持するように見え、多様な昆虫によって受粉するジェネラリストである。雄蕊は細長く、数個が基部以外離生する。これらのことは、チョウセンゴミシの受粉様式がより原始的で、マツブサの受粉様式は特殊化したものであることを強く示唆する。ANITA 植物群の他の種においても、形態的特殊化をしていない種はジェネ

ラリスト型の受粉様式を持っている：*Amborella trichopod* (Thien et al. 2003)、*Trimenia moorei* (Bernhardt et al. 2003)、*Illicium floridanum* (Thien et al. 1983)。

マツブサ科 Schisandraceae はマツブサ属 *Schisandra* とサネカズラ属 *Kadsura* の2属に分類されてきた (Buchheim 1964; Hutchinson 1973; Cronquist 1981; Keng 1993; Takhtajan 1996; Saunders 1998, 2000)。それらに従うと、異なる属に所属するマツブサ *Schisandra repanda* とサネカズラ *Kadsura japonica* が同様の特殊化した受粉様式をもち、チョウセンゴミシ *Schisandra chinensis* は同属のマツブサとは全く異なる、より原始的な受粉様式を示すことになる。サネカズラ属の中にも離生する雄蕊からなる雄蕊群を持つ種があり、それらの雄蕊の形態は、チョウセンゴミシや他のマツブサ属における離生する雄蕊の形態に類似する (Saunders 1998, 2000)。従って、これらの分類が正しいければ、マツブサとサネカズラの類似した受粉様式と類似した雄蕊形態は平行進化の結果であるとみるべきであろう。しかし、サネカズラ属の中に離生雄蕊型の雄蕊群をもつ種が雄蕊の形態まで類似する平行進化が起きえる確率はそれほど高いとは思えない。これらのことは、マツブサ科の分類における再検討の必要性を強く示すものである。

シキミ *Illicium anisatum* の花の寿命は、気温に大きな影響を受けるように見える。温暖な日が続く場合には寿命は約 10 日である一方、低温の日が多くなれば 20 日以上も寿命を保つ。性相も気温の影響を受けるものの、雌性期は前半の約 1/4–1/5 で、後の大半の期間は雄性期である。長い雄性期の後半は花粉がほとんどなくなる。長い花の寿命は、昆虫の活動を制限するほどの低温な日が続きがちな早春に開花するシキミにとって、適応度を上げるために重要である：花粉の受け取りと放出の期間を増すとともに、昆虫誘引機能を増大する。

シキミには多様な昆虫が訪花し、その大部分は受粉に貢献するよう見えた。

Thien et al. (1983)は *Illicium floridanum* に多種多様な昆虫がポリネーターになることを報告したが、甲虫類はあまり訪花しなかつたという。シキミにおいては、甲虫類は頻繁に訪花し、重要なポリネーターであった。

ANITA 植物群の中で自家不和合性が報告されている種は *Trimenia moorei* のみである (Bernhardt et al. 2003)。*Illicium floridanum* は自家不和合性と報告されたが (Thien et al. 1983)、接合前の自家不和合性が明らかに存在しないことが示され、自家不稔は初期に働く近交弱勢による可能性が高いという (Koehl et al. 2004)。シキミは自家和合性を示した。また、チョウセンゴミシとサネカズラも自家和合性を持つ。これらのことは、進化初期の被子植物は自家不和合性であったとする仮説には不利な証拠となるだろう。

文 献

- APG (The Angiosperm Phylogeny Group). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc. 141: 399-436.
- Barkman, T. J., Chenery, G., McNeal, J. R., Lyons-Weiler, J., Ellisens, W. J., Moore, G., Wolfe, A. D. and dePamphilis, C. W. 2000. Independent and combined analyses of sequences from all three genomic compartments converge on the root of flowering plant phylogeny. PNAS 97: 13166-13171.
- Bernhardt, P., Sage, T., Weston, P., Azuma, H., Lam, M., Thien, L. B. and Bruhl, J. 2003. The pollination of *Trimenia moorei* (Trimeniaceae): floral volatiles, insect/wind pollen vectors and stigmatic self-incompatibility in a basal angiosperm. Ann. Bot. 92: 445-458.

- Buchheim, G. 1964. Reihe Magnoliales. *In* H. Melchior (ed.) "A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien", pp. 108-131. Gebereuder Norntreger, Berlin.
- Cronquist, A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia University Press, New York.
- Ervik, F., Renner, S. S., Johanson, K. A. 1995. Breeding system and pollination of *Nuphar luteum* (L.) Smith (Nymphaeaceae) in Norway. *Flora* 190: 109-113.
- Friis, E. M., Crane, P. R. and Pedersen, K. R. 1986. Floral evidence for Cretaceous chloranthoid angiosperms. *Nature* 320: 163-164.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. and Crane, P. R. 2000. Reproductive structure and organization of basal angiosperms from the Early Cretaceous (Barremian or Aptian) of western Portugal. *Int. J. Pl. Sci.* 161:S169-S182.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. and Crane, P. R. 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature* 410: 357-360.
- Hutchinson, J. 1973. The Families of Flowering Plants. Oxford University Press, Oxford.
- Keng, H. 1993. Schisandraceae. *In* K. Kubitzki (ed.) "The Families and Genera of Vascular Plants", pp. 589-592. Springer-Verlag, Berlin.
- Koehl, V., Thien, L. B., Heij, E. G. and Sage, T. L. 2004. The causes of self-sterility in natural populations of the relictual angiosperm, *Illicium floridianum* (Illiciaceae). *Ann. Bot.* 94: 43-50.
- Parkinson, C. L., Adams, K. L. and Palmer, J. D. 1999. Multigene analyses

- identify the three earliest lineages of extant flowering plants. *Current Biology* 9: 1485-1488.
- Prance, G. T. 1980. A note on the pollination of *Nymphaea amazonum* Mart. & Zucc. (Nymphaeaceae). *Brittonia* 32:505-507.
- Prance, G. T., Arias, J. R. 1975. A study of the floral biology of *Victoria amazonica* (Poepp.) Sowerby (Nymphaeaceae). *Acta Amazonica* 5: 109-139.
- Qiu, Y., Lee, J., Bernasconi-Quadroni, F., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Zanis, M., Zimmer, E. A., Chen, Z, Savolainen, V. and Chase, M. W. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404-407.
- Qiu, Y., Lee, J., Bernasconi-Quadroni, F., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Zanis, M., Zimmer, E. A., Chen, Z, Savolainen, V. and Chase, M. W. 2000. Phylogeny of basal angiosperms: analysis of five genes from three genomes. *Int. J. Pl. Sci.* 161:S3-S27.
- Saunders, R. M. K. 1998. Monograph of *Kadsura* (Schisandraceae). The American Society of Plant Taxonomists, America.
- Saunders, R. M. K. 2000. Monograph of *Schisandra* (Schisandraceae). The American Society of Plant Taxonomists, America.
- Schneider, E. L. 1982. Notes on the floral biology of *Nympaea elegans* (Nymphaeaceae) in Texas. *Aquatic Botany* 12: 197-200.
- Schneider, E. L. 1983. Gross morphology and floral biology of *Ondinea purpurea* den Hartog. *Aust. J. Bot.* 31: 371-382.
- Schneider, E. L., Chaney, T. 1981. The floral biology of *Nymphaea odorata* (Nymphaeaceae). *Southwest. Nat.* 26: 159-165.

- Schneider, E. L. and Moore, L. A. 1977. Morphological studies of the Nymphaeaceae. VII. The floral biology of *Nuphar lutea* subsp. *macrophylla*. *Brittonica* 29: 88-99.
- Soltis, P. S., Soltis, D. E. and Chase, M. W. 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple chloroplast genes as a tool for comparative biology. *Nature* 402:402-404.
- Takhtajan, A. 1996. *Diversity and Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Thien, L. B., White, D. A. and Yatsu, L. Y. 1983. The reproductive biology of a relict-*Illicium floridanum* Ellis. *Amer. J. Bot.* 70: 719-727.
- Thien, L. B., Sage, T. L., Jaffre, T., Bernhardt, P., Pontieri, V., Weston, P. H., Malloch, D., Azuma, H., Graham, S. W., McPherson, M. A., Rai, H. S., Sage, R. F. and Durpe, J.-L. 2003. The population structure and floral biology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90: 466-490.
- Ueda, K. 1988. Sex change in a woody vine species, *Schicandra chinensis*, a preliminary note. *J. Jpn. Bot.* 63:23-25.

表 1. チョウセンゴミシの海ノ口集団における人為授粉実験の結果

	サンプル数	結実花数	結実率 (%)	結実花の種子数		
				範囲	平均	SD
他家授粉	15	13	86.7	2-20	10.0	5.8
自家授粉	27	23	81.5	1-37	7.7	8.2
放任受粉	19	9	47.4	1-21	11.8	6.9

表 2. チョウセンゴミシの野辺山集団における人為授粉実験の結果

	サンプル数	結実花数	結実率 (%)	結実花の種子数		
				範囲	平均	SD
他家受粉	39	35	89.7	2-16	9.7	3.6
袋掛け放置	140	0	0	—	—	—
放任受粉	150	69	46.0	1-21	5.9	4.2

表 3. チョウセンゴミシの海ノ口集団と野辺山集団における雌花の雌蕊数

集団	サンプル数	平均	標準偏差
海ノ口	44	27.4	7.6
野辺山	104	17.4	4.3

表 4. サネカズラの伊自良集団における人為授粉実験の結果。放任受粉は則松集団の値。

	サンプル数	結実花数	結実率 (%)
他家受粉	27	18	66.7
自家受粉	20	13	65
袋掛け放置	26	0	0
放任受粉	55	38	69.1

表5. チョウセンゴミシへの訪花動物（海ノ口と野辺山の2集団）

動物名	訪問花の性
双翅目 Diptera	
コガシラアブ科 Acroceridae	
セダカコガシラアブ <i>Oligoneura nigroaenea</i> (Motschulsky)	雌、雄
オドリバエ科 Empididae	
ネウスオドリバエ <i>Empis flavobasalis</i> Matsumura (?)	雌
種2	雄
種3	雄
ハナアブ科 Syrphidae	
ヨツボシヒラタアブ <i>Xanthandrus comtus</i> Harris	雄
ハモグリバエ科 Agromyzidae	
種1	雄
種2	雌
ガガンボ科 Tipulidae	
種1	雌、雄
タマバエ科 Cecidomyiidae	
種1	雌
種2	雌
キノコバエ科 Mycetophilidae?	
種1	不明

表 5 (続き)

動物名	訪問花の性
科不明	
種 1	雄
種 2	雌
種 3	雌
鞘翅目 Coleoptera	
ハネカクシ科 Staphylinidae	
キイロハナムグリハネカクシ <i>Anthobium parallelum</i> Sharp	雌、雄
種 2	雌、雄
ジョウカイモドキ科 Melyridae	
種 1	雌
ケシキスイムシ科 Nitidulidae	
<i>Eपुरaea</i> sp. (?)	雄
カミキリムシ科 Cerambycidae	
種 1	雄
ハムシ科 Chrysomillidae	
種 1	雄
科不明	
種 1	雄

表 5 (続き)

動物名	訪問花の性
毛翅目 Trichoptera	
科不明	
種 1	雄
総翅目 Thysanoptera	
科不明	
種 1	雌、雄
膜翅目 Hymenoptera	
トビコバチ科 Encyrtidae	
種 1	雌
クモ目 Araneae	
種 1	雄

表 6. マツブサへの訪花動物

動物名	訪問花の性
革翅目 Dermaptera	
ハサミムシ科 Psalididae	
種 1	雄
半翅目 Hemiptera	
メクラカメムシ科 Myridae	
フタモンウスキメクラガメ	
Lygus (Neolygus) honshuensis Liannavouri	雄
膜翅目 Hymenoptera	
アリ科 Formicidae	
種 1	雄
双翅目 Diptera	
タマバエ科 Cecidomyiidae	
種 1	雌、雄
ショウジョウバエ科 Drosophilidae	
キイロショウジョウバエ <i>Drosophila malenogaster</i> Meigen	雄
甲虫目	
ゾウムシ科 Curculionidae	
種 1	雄

表 7. サネカズラへの訪花動物

動物名	訪問花の性
鞘翅目 Coleoptera	
種 1	雄
半翅目 Hemiptera	
種 1	雄
種 2	雄
膜翅目 Hymenoptera	
ハラビロクロコバチ科 Platygasteridae	
種 1	雌、雄
アリ科 Formicidae	
種 1	雄
双翅目 Diptera	
タマバエ科 Cecidomyiidae	
種 1	雌、雄
種 2	雄
シヨウジョウバエ科 Drosophilidae	
キハダジョウバエ <i>Drosophila lutea</i> Kikkawa and Peng	雄
鞘翅目 Coleoptera	
ハムシ科 Chrysomellidae	
種 1	雄
クモ目 Araneae	
種 1	雌、雄

表 8. シキミの訪花動物

動物名	訪問花の性
鞘翅目 Coleoptera	
カミキリムシ科 Cerambycidae	
ヒナルリハナカミキリ <i>Acmaeops minuta</i> Gebler	雌
クロルリハナカミキリ <i>Anoploderomorpha kishiii</i> Nakane	雄
クスイモドキ科 Byturidae	
クスイモドキ <i>Byturus affins</i> Reitter	雌、雄
ハムシ科 Chrysomllidae	
ルリマルミノハムシ <i>Nonarhtra cyaneum</i> Baly	雄
ルリナガスネトビハムシ <i>Psylliodes difficiltis</i> Baly	雌、雄
ケシクスイムシ科 Nitidulidae	
ムネアカチビケシクスイ <i>Meligethes denticulatus</i> Heer	雌、雄
テントウムシ科 Coccinellidae	
テントウムシ <i>Harmonta axyridis</i> Pallas	雌、雄
双翅目 Diptera	
アミカ科 Blepharoceridae	
ヤマトアミカ <i>Bibiocephala japonica</i> Alexander	雄
オドリバエ科 Empididae	
種 1	雄
種 2	不明

表 8 (続き)

動物名	訪問花の性
クロバエ科 Calliphoridae	
種 1	雄
キノコバエ科 Mycetophilidae	
種 1	雌、雄
種 2	雌
膜翅目 Hymenoptera	
ヒメバチ科 Ichneumonidae	
チビフシオナガヒメバチ <i>Coccygomimus nipponicus</i> Uchida	雄
ハエヤドリクロバチ科 Diapriidae	
種 1	雌
ハバチ科 Tenthredinidae	
種 1	雄
ジガバチ科 Sphecidae	
種 1	雄
クモ目 Araneae	
種 1	雌、雄

表 9. マツブサとサネカズラの雄花における花粉数の比較 (平均±標準偏差)

	マツブサ	サネカズラ
サンプル花数	12	10
雄蕊数	5 ± 0	36.5 ± 36.5
1 個の雄蕊の花粉粒数	2,199 ± 550	2,274 ± 712
全雄蕊の花粉粒数	10,996 ± 2,748	78,173 ± 17,551