

イチヨウウキゴケの生活史 1 水田環境における生殖器官 ならびに孢子体の成長の観察

前田 雅子^{1)*}・秋山 弘之²⁾・芦谷 美奈子³⁾

Life history of *Ricciocarpos natans* L. 1. Development of sexual organs and sporophytes in rice field conditions

Masako MAEDA^{1)*}, Hiroyuki AKIYAMA²⁾ and Minako ASHIYA³⁾

Abstract

Life history of a floating liverwort, *Ricciocarpos natans* (Ricciaceae, Hepatics), growing at irrigated rice fields, was observed twice a week from May 8th, 2014 to July 28th, 2014 in Shiga Prefecture, Central Japan. Positions, numbers, and developing stages of antheridia, archegonia, and sporophytes of *R. natans* were recorded for every five thalli in a total of 23 observations. Antheridia were first found in 10 days after irrigation in the rice field, and production of antheridia continued by the end of July. On the other hand, archegonia were first found in late May. Fertilization was confirmed in the beginning of June and so on. Embryos rapidly grew and matured spores in black color were observed during the middle of June and the middle of July.

It was confirmed that the dorsal grooves of thalli begin spreading with the development of reproductive organs, as well as sporophytes. Normal growth of sporophytes was significantly disturbed by shortage of water supply caused by artificial midsummer drainage in late June. We confirmed that sporophytes of *R. natans* could be produced even in autumn, but it was only under the accidental, exceptionally favorable conditions for production of sexual organs and fertilization.

Key words: midsummer drainage, Ricciaceae, *Ricciocarpos natans*, rice field, seasonal growth.

キーワード: イチヨウウキゴケ, 季節成長, 中干し, 水田, ウキゴケ科.

(2016年7月26日受付, 2016年10月15日受理)

はじめに

イチヨウウキゴケ *Ricciocarpos natans* (L.) Corda はウキゴケ科の単型属であるイチヨウウキゴケ属の雌雄同株の苔類で、汎世界的に分布することが知られている

(Schuster, 1992). 大小の池沼や川の止水域の他、日本では水田や休耕田で多く生育している (児玉, 1972; Shirasaki, 1996; 秋山, 1998; 富永, 2005; 前田, 2010). 生育地、生育量ともに減少しているとして環境省 (2015) のレッドリストで準絶滅危惧に指定されて

¹⁾ 滋賀県立琵琶湖博物館フィールドレポーター 〒525-0001 滋賀県草津市下物町 1091 番地. Lake Biwa Museum Field Reporter, Shiga, Oroshimo-Cho 1091-banchi, Kusatu-shi, Shiga 525-0001, Japan

²⁾ 兵庫県立大学 自然・環境科学研究所/兵庫県立人と自然の博物館 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘 6. Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo/ Museum of Nature and Human Activities, Hyogo, Yayoigaoka 6, Sanda-shi, Hyogo 669-1546, Japan

³⁾ 滋賀県立琵琶湖博物館 〒525-0001 滋賀県草津市下物町 1091 番地. Lake Biwa Museum, Shiga, Oroshimo-Cho 1091-banchi, Kusatu-shi, Shiga 525-0001, Japan

* Corresponding author

いるが、滋賀県では県の西部と北部を中心として広く分布している (前田, 2010). 同じ場所に長年にわたって継続して生じる事例は少なく, その理由は不明だが, 大きな群落が翌年には消えることも珍しくない. 著者らの観察では, 大型のコイ科魚類による摂食, 昆虫のマダラミズメイガ類 (*Elophila*) の幼虫による食害も少ない.

本種の葉状体は背面がイチョウの葉に似た形をしており, 二叉状に分枝して成長し, ある程度大きくなると葉状体が二つに分裂して個体数を急速に増やす. 葉状体先端の頂端細胞によって成長するため, 葉状体先端になるほど新しく, 基部になるほど古い. イチョウウキゴケの葉状体は通常は細長いリボン状の腹鱗片を裏面に密生させる水生型で, その名がしめすように水面にバランスを取って浮遊生活する. しかし, 水が引いて土に接すると仮根を発達させ, 湿った土壤に定着する陸生型に変化する (Schuster 1992). 個体数を増やすには上記のような葉状体の分裂による栄養繁殖だけでなく, 有性生殖によって生じる胞子を通じての繁殖がある. 有性生殖による胞子体形成は, 稀であるとする報告 (児玉, 1972; 秋山, 1998; Schuster, 1992) と一般的とする報告 (Shirasaki, 1996; 富永, 2005) の両方がある. また, 英国のように胞子体がこれまでに全く見つかっていない地域もある (Paton, 1999). この違いが地理的変異によるのか, あるいは生育環境によるのかは不明であり, 興味深い課題である.

日本の水田に生育する本種の生活史は, Shirasaki (1996) と富永 (2005) によって詳しく調べられている. 彼らによると, 本種の生活史, 特に胞子体が形成される時期は水田の栽培ごよみに密接に関連している. しかし, 特定の集団に注目してイチョウウキゴケの繁殖季節を追

った研究はこれまでにない. そこで本研究では, 有性生殖を行う集団が水田の水環境の変化にともなって生殖器官ならびに胞子体を発達させるようすを経時的に観察し, 胞子体形成の季節変化を明らかにすることを目的として調査を行った.

調査地と方法

特定の集団に着目して生活史を調査するため, イチョウウキゴケが毎年一定量以上の密度で見られ, かつ, 滋賀県で一般的な農法および耕作時期の栽培をしている水田を1筆選んで経時的な観察を行った. 滋賀県大津市今堅田1丁目の水田を対象に2014年4月3日に調査を開始したが, 2か月後にこの水田のイチョウウキゴケの生育状況が悪化 (葉状体が小型化) したため, これ以上の調査続行は困難と判断し, 同地点から北北西3.5 kmの大津市和邇中の水田に調査地を変更した. 両水田はともに琵琶湖の西岸に位置しており, 今堅田は標高86mの湖岸低地, 和邇中は標高102mの扇頂部の棚田にある. 気候は瀬戸内海気候区と日本海気候区の境界域にあたり, 秋から冬にかけて時雨やすい (彦根地方気象台, 1993). そのため冬季には土壤が常に湿っている場所である. 調査した両水田の栽培ごよみは, 荒起し4月18日, 水入れから田植えまでを5月5日から5月8日, 中干し (イネの分けつがある程度進んだ時期に水を一旦抜くこと) 開始6月21日, 中干し後の再湛水7月4日, 稲刈り9月15日であった (図1).

上記の通り, 2014年4月3日から6月6日までは大津市今堅田1丁目の水田, 6月9日から7月28日までは同市和邇中の水田で行った. 調査頻度は水田の水入れまでは週1回, 水入れ以後は週2回とし, 調査日ご

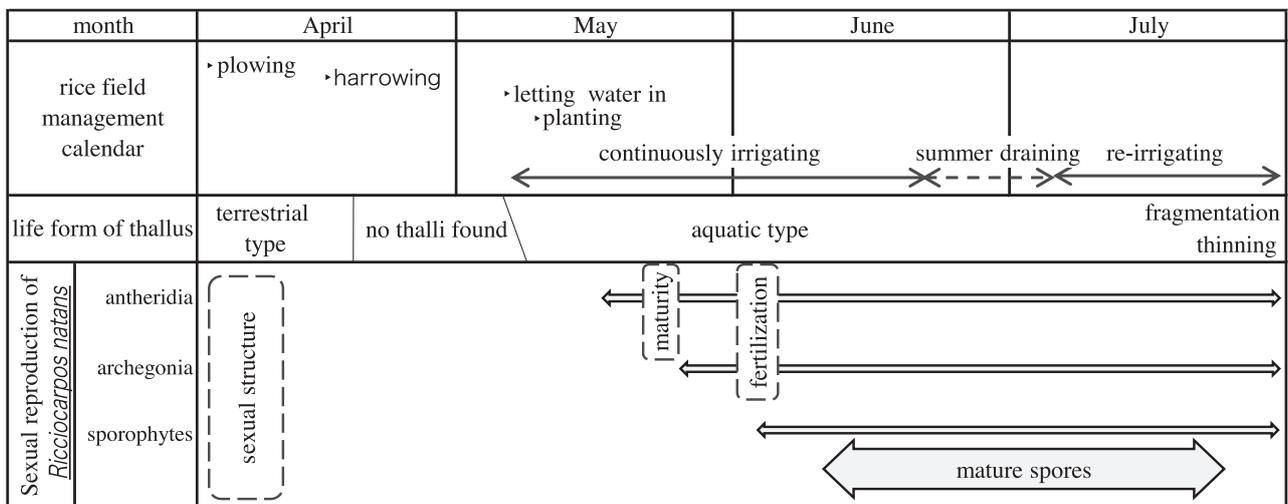


図1 調査水田の耕作暦と生殖器官および胞子体の形成時期.

Fig. 1. A calendar showing the timing of irrigation activities, as well as of formation of sexual organs (antheridia and archegonia) and sporophytes in *Ricciocarpos natans* at the rice fields observed.

とに葉状体を5個体（当日の代表的なサイズで大小を交えて）採集して調査サンプルとした。なお、中干し後の再湛水により水没した葉状体が多数あったが、顕微鏡観察がおこなえないほど腐敗が進んだものは調査対象から除外している。葉状体は二叉状分枝を繰り返して成長するため、葉状体の最も新しい節を第1節、その次以降をそれぞれ第2節、第3節、第4節と呼ぶことにする。通常、水生型の各葉状体は第3節あるいは第4節まで存在することが多い。生殖器官ならびに受精によって生じる孢子体は、葉状体背面の溝（以下、背面溝と呼ぶ）にそって生じる。得られたサンプルに特別な処理を施さずそのまま、両刃カミソリを用いて背面溝にそって薄い切片を作り、光学顕微鏡下で観察して生殖器官および孢子体の数と発達度合いを観察・記録した。その際、一つの葉状体のすべての節についてその背面溝を調べるのではなく、葉状体の基部節から先端節まで、各背面溝をそれぞれ1断面で代表させた。すなわち、最も基部にあたる節では調べる溝は1本であり、その次の節ではそこから二叉する2本の背面溝のうちの1本を調べる。続けてその先の二叉する節では合計4つの節があるが、4本の溝のうちの1本を、さらに先の節では8本のうちの1本というように、葉状体を構成する各節の1切片のみを検鏡して生殖器官ならびに孢子体の数を確認している。このような計測方法を採用したのは、イチョウウキゴケは二叉状に分枝して次々と新たな節を生じるように成長するため、同じレベルの節に生じる生殖器官・孢子体は生育段階がそろっていると見なせるためである。なお、切片の観察で確認できた数値をもって、その葉状体の各節につくられた生殖器官・孢子体数の代用としている。

蘚苔類の生殖器官・孢子体の成長については、Greene (1960)による区分けが良く用いられている。しかしながら、今回調査するイチョウウキゴケが属するウキゴケ科では、造精子・造卵器は葉状体に埋没し、また孢子体は退化傾向が著しく形態の単純化が進んでいるため、Greene (1960)による区分けを適用するのは困難である。そのため、以下のようなより簡便な区分けを行った。

造精子の発達段階の区分は、造精子が精子を放出する前か後かのみを区別し、精子放出前のものだけを造精子として数えた（表1のantheridia stage；以下同じ）。また、造卵器についても、受精前のもののみを造卵器数とした。受精の有無については、造卵器の頸部下が赤く変色したものについて受精が起こったと判断している。

造卵器ならびに受精後の孢子体（孢子囊）の発達は、以下に示す6段階に区分した。すなわち(1)受精前の造卵器 (archegonia stage), (2)受精後～孢子囊内に胞原細胞が生じる段階（胚期；embryo stage), (3)孢子母細胞が生じて減数分裂直前までの段階（孢子母細胞期；

spore mother cell stage), (4)減数分裂を経て共通の膜に包まれた四分子となる四分孢子期 (spore tetrad stage), (5)各孢子（半透明）が独立した単粒として存在する未熟孢子期 (premature spore stage), (6)各孢子が黒色で不透明の状態になった黒熟孢子期 (matured blackish spore stage) である。なお、本研究では孢子が黒く不透明になる時期をもって、孢子の成熟が完了したとみなしている。また、受精が行われず崩壊した造卵器と途中で生育が止まったと判断される孢子体について、その数を合計して別途集計した。

このほか予備調査として、2013年5月3日から2014年3月22日にかけて、葉状体サンプルを採集したのと同じ今堅田の水田において、孢子体の発達と稲刈り後の葉状体の消長についての観察を行った。さらに、補足調査として、生育地や生育環境が異なる集団の孢子体形成を観察するため、県内各地の水田において2014年6月から7月にかけて1, 2回の採集を行った。水田と恒常的な水環境下との比較をするために、2012年7月21日に滋賀県野洲市の水田で孢子体をつけた集団を採集し、2013年8月9日まで屋外に設置した水槽で栽培した。

結果と考察

イチョウウキゴケの生活形

イチョウウキゴケは水面を浮遊する時期にだけ孢子体を形成することが広く知られている (Garber, 1904; Schuster, 1992)。しかし地面で生育する個体であっても、水分が十分に保たれた環境（湿地など）では孢子体を生じることが稀にある (富永, 2005)。本調査では、2014年7月12日に滋賀県長浜市酔の水田において、転作中（大豆栽培）の畑の畝に生育する葉状体において、黒熟した孢子を持つ孢子体を確認した。ここでは湧水によって土壌が軟泥化しており、葉状体は仮根を持つ陸生型ではなく、腹鱗片を発達させた水生型になっていた。富永 (2005) は土にしっかりと定着していない葉状体にも孢子体が形成されると報告しているが、おそらく陸生型ではなく、水生型の葉状体であった可能性がある。孢子体形成との関係を浮遊するかどうかを求めるのではなく、葉状体が水生型か陸生型かを基準にするのが良いと思われる。

葉状体において生殖器官・孢子体が生じる位置

葉状体背面の各節中央部には、浅くて明瞭な背面溝が長軸方向に走っている (図2a)。葉状体の横断面で見ると背面溝は逆Y字状をしている。逆Y字の股の部分に造精子・造卵器が生じる (Garber, 1904)。すなわち、

表皮層が葉状体内部に深く切れ込んで背面溝を形成し、溝の両側が接する構造になっているが (図 2b), 生殖器官の形成が始まるとその生長・発達に伴って背面溝は左右に幅が広がり、上から見ると、開いた溝の底に白みがかった底床部が確認できるようになる (図 2c). 胞子体が成熟する頃には、背面溝の底床部が幅 0.6 ~ 1 mm 程度まで広がる (図 2d). 滋賀県内各地の水田で観察した胞子体形成の見られない集団では、背面溝は閉じたままであるか、あるいはごく僅かに開くのみであった。よって、背面溝の幅が広がることは、生殖器官がつけられ有性生殖が行われていることの、外部から肉眼で容易に確認できる形態的特徴であるとみなせる。

精子を放出する以前の造精器は背面溝底床部の組織に埋没しており、その上部が底床部の表面に届く程度の位置に形成される (Garber, 1904). 最大で高さ 200 ~

300 μm に達し、背面溝が広がっている時には、造精器群の上部が露出し、その上にゼリー状の物質 (半透明で薄緑色または薄紫色) が盛り上がっているのを目視できる。一方、造卵器は受精直前には約 300 μm の長さには達し、多くの苔類の造卵器と同様にフラスコ形をしており、その頸部先端が背面溝底床部から僅かに頭を出すような位置を占める。造卵器の基部は造精器のそれよりもやや低い位置にあることが多い (図 3a). また、後述するように、造精器は造卵器よりも早期に形成されるため、発育中の造卵器と精子を放出する前の造精器が一つの節に同時に存在することは稀である。

造精器や造卵器は背面溝底床部に沿って、それぞれ 2 ~ 3(4) 列でやや交互に並んで配置される。葉状体の頂端部で発生を開始した有性生殖器官は葉状体の成長とともに後方に移動するため、若い生殖器は先端側の節

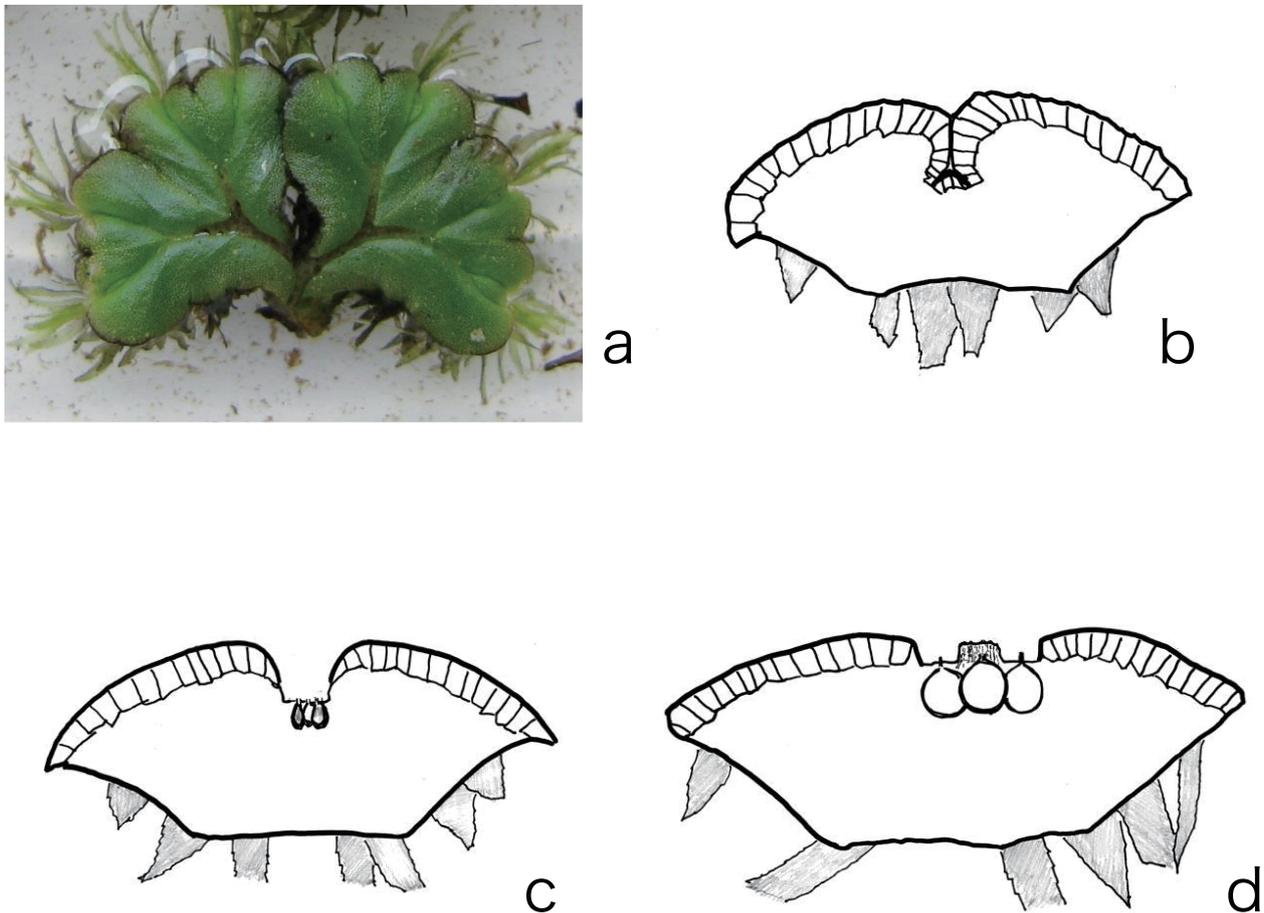


図 2 イチョウウキゴケの背面溝の模式図。 2a: 二叉状に分枝する葉状体。本図の葉状体は第 4 節まで有している。背面溝は、各節の中央部を基部から先端部にいたるまで連続して長軸方向にのびている。 2b: 葉状体の横断面における背面溝。背面中央部で逆 Y の字の形をして深く切れ込む。 2c: 開きかけた背面溝底床部に、埋没する造精器が見られる。 2d: 胞子体成熟時期の背面溝は大きく開いている。中央の胞子体の上にある盛り上がりは、精細胞放出後の造精器の痕跡。

Fig. 2. Schematic profile of dorsal grooves of *Ricciocarpos natans*. 2a: A thallus with dichotomous branchings sections in three times. Dorsal grooves are developed in all sections. 2b: Transverse section of a thallus. A dorsal groove running in the center is tightly closed. 2c: Thallus with three developing antheridia at the bottom of a dorsal groove. Note that the groove becomes wider. 2d: Developing sporopyte at the bottom of a widely opened dorsal groove.

で、発達が進んだ生殖器は基部側の節で見られることになる (Schuster, 1992). 5月8日以降に採集したサンプルについて、5つの葉状体で確認された造卵器・造精器の各節ごとの合計数、ならびに受精により生じた孢子体を各段階の各節ごとに合計した数を表1に示す。造精器および造卵器は、先端の第1節、第2節を中心にして第3節まで見られた。5月には葉状体がすでに第3節まで分化するにもかかわらず、第2節にのみ両生殖器が認められる。これは葉状体がまだ小さく(幅5~11mm, 長さ3~7mm程度)、植物体をある程度の大きさに成長させるまで生殖器が生じなかったためと考えられる。黒熟孢子を持つ成熟した孢子体は、葉状体のもっとも基部側の節を中心に分布するが、調査期間の後期には先端側(第2節や第3節)においても確認されるようになった。このことから、一つの葉状体において受精と胚の成長が継続して起こっていることがわかる。

生殖器・孢子体発達の時期と中干の影響

始めに、孢子体形成に関する観察結果について、次に生殖器・孢子体数の経時変化と中干しの影響について述べる。

2013年秋からの継続観察にもとづき、耕起前の4月3日に採取した葉状体(幅2~5mm)は陸生型越冬個体由来であることを確認している。この葉状体の背面溝

はしっかりと閉じており、切片を見ても生殖器の形成は確認できなかった。その後、荒起しによる攪乱のため本種は一時的に見られなくなったが、田植えが終わった5月8日には、幅3~8mmの葉状体が水面に散在しているのを確認した。この日の採集個体のうちの4個体は、葉状体の基部表面に紫色の変色が見られることから越冬した葉状体由来の個体と判断されたが、それらを含めて5個体すべてに生殖器は見出されなかった。5月16日(水入れ後8日目)に得た5個体中の1個体で4個の造精器を確認した(表1)。この造精器はすでに全長300μmに成長していた。5月23日には5個体中の3個体において計13個の成熟した造精器を、さらに6月2日には裂開して精細胞放出後の造精器を5個体において計36個以上、放出前の造精器を3個体において計14個を確認するとともに、すでに生じていた造卵器の頸部先端に群がる精子を確認した。それ以後も確認した造精器数に大きな変化はなかったが、7月28日には5個体中の1個体で造精器5個が確認されたのみで、大きく数を減じた。

造卵器は5月23日(水入れ後15日目)に5個体中の1個体において1個を初認した(表1)。受精前の造卵器から黒熟した孢子をもつ孢子体に至る発達段階ごとの初認日を列挙すると、受精および胚期が6月2日、孢子母細胞期および四分孢子期が6月9日、未熟孢子

survey date in 2014	antheridia stage					archegonia stage					embryo stage					spore mother cell stage					spore tetrad stage					premature spore stage					matured blackish spore stage					
	1st	2nd	3rd	4th	5th	1st	2nd	3rd	4th	5th	1st	2nd	3rd	4th	5th	1st	2nd	3rd	4th	5th	1st	2nd	3rd	4th	5th	1st	2nd	3rd	4th	5th	1st	2nd	3rd	4th	5th	
5/8	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	
5/11	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	
5/14	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	
5/16	0	4	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	
5/19	0	9	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	
5/23	0	10	3	0	-	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	
5/26	2	13	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	
6/2	4	6	4	0	-	3	2	0	0	-	2	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	
6/6	8	2	0	0	-	0	0	0	0	-	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	
6/9	0	0	0	0	-	1	1	0	0	-	2	3	0	0	-	0	2	4	0	-	0	6	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	1	0	-	
6/13	21	20	3	0	0	3	2	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6/16	9	10	2	0	-	3	0	1	0	-	7	3	4	0	-	0	3	4	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	1	-	0	0	0	12	-	
6/21	0	2	2	0	0	0	1	0	0	0	7	5	2	1	0	2	4	1	0	0	1	1	2	0	0	0	2	0	1	0	0	0	3	5	1	
6/23	1	6	4	0	0	0	1	0	0	0	9	4	2	0	0	1	5	3	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	2	
6/27	8	5	2	0	0	4	0	0	0	0	4	2	2	1	0	2	5	1	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1	2	0	0	6	11	8		
6/30	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3	0	0	2	2	9	0		
7/4	8	5	0	0	-	1	2	2	0	-	2	1	0	0	-	0	0	1	0	-	0	1	1	1	-	0	0	2	0	-	0	1	5	12	-	
7/7	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	2	5	8	3		
7/14	5	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	3	2	0	0	0	4	0	2	0	0	0	2	0	0	0	4	3	0		
7/18	2	10	0	0	-	6	3	1	0	-	3	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	1	1	0	-	
7/22	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	9	5	0	0	0	1	4	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	7	2	
7/25	11	0	0	0	-	2	0	0	0	-	6	1	0	0	-	7	3	0	0	-	2	0	0	0	-	0	0	1	0	-	0	0	0	0	-	
7/28	5	0	0	0	-	2	0	0	0	-	13	2	0	0	-	7	9	0	0	-	0	2	0	0	-	0	2	1	0	-	0	0	0	0	-	
total	88	118	20	0	0	27	13	4	0	0	65	30	15	2	0	20	38	18	0	0	3	21	21	3	0	0	6	11	5	0	0	6	28	79	16	

表1 葉状体の各節における生殖器および孢子体の各発達段階の個数
各節の切片で確認された生殖器、孢子体の葉状体5サンプルの合計値。数値の0は確認なし、-は対象とする節の不在を示す。鎖線は調査地の変更を示す。

Table 1. Total numbers of sexual organs (antheridia and archegonia) and sporophytes found in each section of thallus (sum of 5 samples). Note that observing rice field had been changed between 6th and 9th of June. "0" means the absence of both sexual organs and sporophytes; "-" means the absence of such section in the observed thallus.

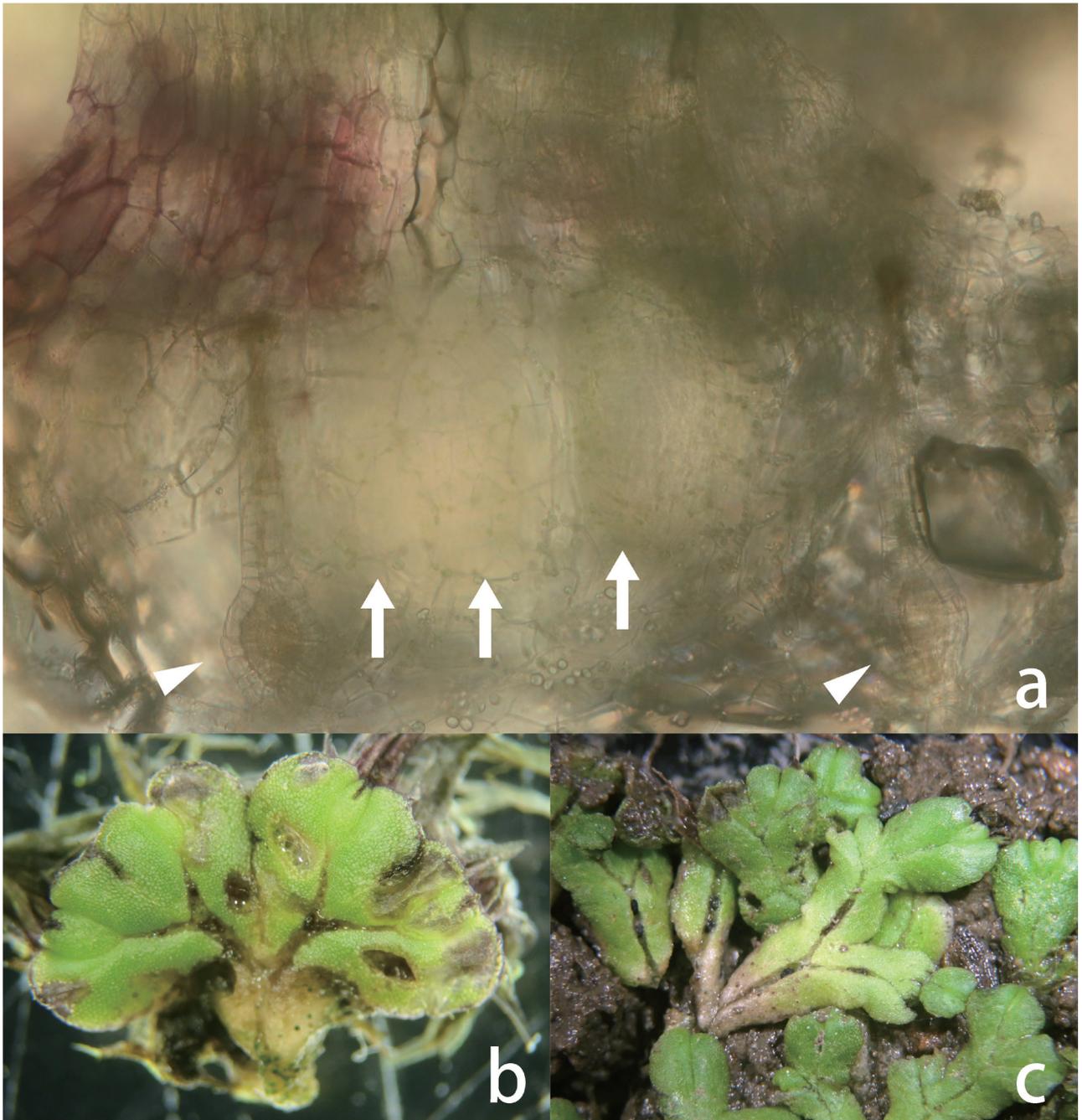


図3 a: 背面溝の縦断面における造精子器と造卵器の位置。造卵器の基部（矢頭）は造精子器の基部（矢印）よりも低い位置にある。（2014年6月20日撮影）。b: 中干して田面に定着し、再湛水後に水没した結果傷んだ葉状体。（2014年7月14日撮影）。c: 秋に胞子を成熟させた個体。

Fig. 3. a: Close-up of a transverse section of a thallus with three antheridia (in the central) and two archegonia (on both sides). Note that the positions of bottoms of archegonia (indicated by two arrow heads) are lower than those of antheridia (by three arrows) [photograph taken on June 20th, 2014]. b: A thallus (settled on the soil since midsummer drainage) suffering serious damages by submersion in water [photograph taken on July 14th, 2014]. c: A thallus of *Ricciocarpos natans* showing matured sporophytes containing blackish spores at the base of a widened dorsal groove [photograph taken on September 5th, 2013].

期が6月16日、黒熟胞子期が6月9日であった。中干し（6月21日開始）によって田面の水が無くなって以降もしばらくは土壌に湿り気があり、胚は成熟した胞子体へと順調に成長を継続した。しかし、土壌の乾燥が進むとともに葉状体に萎びが生じ、6月末には未受精のまま崩壊する造卵器や、受精後に内部が空洞化したり灰

色化したりする胚など、発育不全と判断される造卵器・胞子体が観察数の少なくない割合（6月27日が13%、6月30日は32%）を占めるようになった。

水田の再湛水（7月4日）以降は、再び水面に浮遊できた葉状体では第1節において新たな生殖器の形成と発達盛んになった。その一方で、土に密着したまま水

底に取り残された葉状体（仮根を出す個体は非常に少ない）は、水没によって背面の分解が進むとともに、胞子体が正常に発育することなく腐敗する結果となった（図 3b）。すでに黒熟した段階に達していた胞子体は、腐敗した葉状体の中でも最後まで正常に保たれて残った。7月14日には水底にある葉状体では腐敗が進行して切片による観察が行えなくなった。またこの頃からは水深が1～5 cm くらいの浅水になったため、同日以降は水没していない個体すなわち浮遊した葉状体、あるいは田面の高位置の泥土上ないし稲株の分けつした茎の間に入り込んでいる葉状体を調査サンプルとして採集した。しかし、葉状体の小型化や薄片化（気室層が薄くなるとともに節が細くなる）、さらに水から離れた場所の個体の乾燥枯死により、水田内のイチョウウキゴケ葉状体の数が急減し、7月下旬には地上に葉状体を見出すのが困難になった。個体数減少の理由は不明であるが、黒熟胞子体を多数つけた後は葉状体が衰弱するよう見え、さらに盛夏の高温・日照などの自然条件による小型化、薄片化を経由して葉状体が崩壊することが考えられる。

生殖器官および胞子体の数は、葉状体の大きさの影響を受ける。そのため、葉状体あたりの総数と比較すると、成長に伴う分枝あるいは物理的攪乱により葉状体が分離してサイズが小さくなった場合に、葉状体の節の数が減少し、生殖器官および胞子体の数を過小評価することになり、季節変化を正確に表さなくなる可能性がある。そこで、生殖器官・胞子体の数と形状の経時的変化についての検討では、5つの葉状体サンプルにおける各節毎の合計数ではなく、以下の方法で算出した葉状体の1節あたりの平均個数を用いた。すなわち、ひとつの葉状体における生殖器官・胞子体の総数を節ごとに計測した数値から推定し、その後に葉状体の節の数の総数で割って、1節あたりの平均値を求めている。

有性生殖を行なっている期間の造精器、造卵器、胞子体（胞子嚢）それぞれの発達について、葉状体1節あたりの生殖器官・胞子体数を経時的にまとめたものが図4である。造精器は観察期間を通じて継続的に形成されていることがわかる（図4a）。造卵器は造精器よりも少し遅れて生じ、また1節あたりのつくられる個数が少ないものの、造精器と同様に観察期間を通じて形成されている（図4b）。胚期における1節あたりの平均値は造卵器、四分胞子期、未熟胞子期、黒熟胞子期の各期よりも値が高かった（図4c）。これは胚期の胞子体が頻繁に見られたことを示し、発達過程において胚期が長い期間を占めることが推察される。また、胚期および胞子母細胞期は6月末から7月上旬にかけて1節あたりの数値が減少し、その後7月末にかけて再び高くなる傾向がみられた（図4c, 4d）。四分胞子期および未熟胞子期の1節あたりの平均値は観察期間の後半に、また黒熟

胞子体期では6月中旬から7月中旬にかけてピークを示した（図4e, 4f, 4g）。未受精で崩壊した造卵器と受精後に成長が止まった胞子体を合わせた数の1節あたりの平均値は、6月下旬以降に急増し、7月14日以後は減少に転じた（図4h）。これは、胚期と胞子母細胞期の1節あたりの平均値の数の変動と対照的であった。

これらの結果から、イチョウウキゴケは越冬した葉状体が水田の水入れ後ただちに浮遊体になって生殖器官を発達させること、水域における先行研究（Garber, 1904）の報告と同様に、初めに造精器、次いで造卵器を形成することがわかる。5月初頭に水を入れる水田では、5月下旬には造精器が成熟して精細胞の放出がはじまり、6月上旬に造卵器が成熟するのを待って受精に進む。受精した造卵器は約2週間で黒熟する胞子をもつ成熟した胞子体（胞子嚢）に至ることが推定される。

水田に生育するイチョウウキゴケ集団がどの時期に胞子体を形成するかについては、これまでに宮崎県日南市（水谷, 1973）で6, 7月、新潟県（Shirasaki, 1996）で6月末～8月、北海道札幌市（持田ら, 2002）で8月、栃木県で6月～8月と10月（富永, 2005）という報告がある。本調査では盛夏に入る前の6月中旬から7月中旬にかけてであった。胞子体形成時期にこのような違いが見られるのは、水の存在と生殖器官・胞子体の発達が密接に関係することから判断すると、水田におけるイネの栽培ごよみ（特に灌水と中干し）が場所によって異なることが影響したものと考えられる。

黒熟した胞子が完成する時期は、水田の中干しが始まる時期と重なる。富永（2005）は稲刈り前の落水が胞子体形成を阻害する要因としているが、中干し時期は胞子体の成熟時期にあたるため、より大きな影響を与えることが考えられる。7月初めに造卵器や発達初期の胞子体の数が減少し、逆に崩壊した造卵器と途中で発生を止めた胞子体が著しく増加するのは、中干しによる水分不足と再湛水による葉状体の水没が胞子体形成に強く影響したことを示唆する。すなわち、崩壊した造卵器が中干し開始1週間後から増加したことから（図4h）、葉状体の周囲に十分な水が存在せず精子が造卵器に到達できないことが原因であり、富永（2005）が指摘するように、受精阻害が大きな要因と考えられる。また、前述したような6月下旬にみられた胞子体の発育不全から、水分不足が胞子体の発達に対しても影響を与えたことが考えられる。再湛水後に崩壊した造卵器が多数見られたのは、水没によって葉状体の維持・生長が困難となり、造卵器の発育に支障をきたしたことが想定される。一方、四分胞子期以後の段階では1節あたりの形成値に顕著な減少がなかったことから（図4e, 4f, 4g）、中干しの影響は特に造卵器および胞子体の初期段階において強く表れることがわかる。

秋の孢子体形成

今回調査を行った滋賀県大津市和邇中の水田において、稲刈り後の9月末になって陸生型で非常に小型の葉状体が多数密集して生じているのを見出した（これらは孢子体から放出された孢子の発芽による新生個体と推定されるが、詳細は別報において報告する予定である）。これらの葉状体には翌春まで孢子体が形成されることはなかった。しかし補足的観察を行った別の2ヶ所では、成熟した孢子体をごくわずかであるが見出したので、その様子を以下に示す。

(1) 2013年9月5日に大津市今堅田の水田において、黒熟孢子をもつ孢子体をつけた葉状体を見出した（1個体あるいは2個体と推定される、図3c）。初夏の孢子体形成が一段落した8月3日以降はどの葉状体も背面溝を閉じていたが（つまり生殖器官の形成が行われていなかった）、8月27日に背面溝がやや開く個体が見られ、この個体のみが結果として成熟した孢子体を持つにいった。この孢子体をつけた葉状体は、田面の窪みで軟泥状になった土の上に生育していたが、多数の仮根をもつ陸生型の形態を示した。著者らが現地で確認した限りでは、そのほかの多数の葉状体には有性生殖の兆候は見られず、その後の観察においても孢子体は確認できなかった。

(2) 2012年7月21日に野洲市入町の水田に生育するイチョウウキゴケ集団から水生型の葉状体を採集し、屋外に設置した水槽で継続して栽培を行った。孢子体の形成は同年7月26日まで継続して観察されたが、8月に入ると傷んだ葉状体の比率が増え、多くは水面下に沈んだ。生き残った葉状体も8月後半以降に伸長した節の背面溝はしっかりと閉じたままであり、有性生殖の兆候を示さなかった。ところが同年10月2日から10月10日にかけて、同じ浮遊栽培集団において再び黒熟した孢子をもつ孢子体を見出した。ただし、栽培する約400個体のうち孢子体をつけているのは9個体のみで、その確認期間も10日足らずと短く、その後は孢子体を見出すことはなかった。

9月以降の秋期における孢子体形成に関しては、水路と湿地状の廃田において10月上旬まで認められるという報告（富永，2005）の他、晩秋（岩月，2001）との記述もある。したがって、本来は秋まで孢子体を形成する能力があるのだが、何らかの環境要因が影響して秋には形成しなくなるとも考えられる。著者らによる上記2件の観察事例では、集団のごく一部の個体にのみ孢子体が生じており、その形成期間が短いこと、また滋賀県内で同時期に観察を継続していた他の場所（6ヶ所）では孢子体の形成が見られなかったことなどから考えると、秋期の孢子体形成は好条件が重なって例外的に生じた可能性が高い。特に秋の水田は通常は水が抜かれて乾燥し

ており、本種が水生型の葉状体となりえる環境が期待できない。イチョウウキゴケにとって、秋期における孢子体形成はたまたま条件が整った場合の偶発的なものであり、本来の孢子体形成期間ではないと考えられる。

謝 辞

本研究にあたっては、滋賀県立琵琶湖博物館の方々にご協力とご助力をいただきました。特に、「はしかけ」の石井千津さんにはスペイン語論文の翻訳、鈴木隆仁学芸員には情報提供や有益な助言、林竜馬学芸員と楠岡泰元学芸員には顕微鏡使用と研究活動への支援、大塚泰介学芸員にはデータ解析についての有益な助言をいただきました。皆様に心からお礼を申し上げます。

要 旨

滋賀県大津市のイチョウウキゴケ（苔類，ウキゴケ科）の有性生殖を行う集団において、2014年5月8日から7月28日の間、週2回合計23回にわたり、各回とも葉状体5個体を対象に造精子・造卵器が形成される位置と数、ならびに孢子体への成長過程を記録した。5月初旬の水田の水入れのあと10日前後で造精子の形成が確認され、その後全期間中を通じて造精子が見出された。一方造卵器は5月の下旬から確認でき、6月初頭に受精が始まった。受精した胚はすばやく成長し、6月中旬から7月中旬にかけて黒熟した孢子を生じた。生殖器官ならびに孢子体の発達にともない、葉状体中央部の溝の形状が広がることを確認した。6月下旬に中干しによって水田の水が抜かれると、水不足などによって孢子体の成長が著しく阻害され発育不全となる事例が急増した。イチョウウキゴケの孢子体は秋にも生じるが、偶然の好条件が重なることによる例外的な事象であると考えられる。

文 献

- 秋山弘之 (1998) 無性的に繁殖する蘚苔類の遺伝的多様性 —ウキゴケとイチョウウキゴケの事例から—。蘚苔類研究, 7(5), 152–160.
- Garber J. F. (1904) The life history of *Ricciocarpus Natans*. *Botanical Gazette*, 37(3), 161–177.
- Greene, S. W. (1960). The mature cycle, or the stages of development of gametangia and capsules in mosses. *Transactions of the British Bryological Society*, 3, 736–745.
- 彦根気象台 (1993) 滋賀県の気象。彦根気象台 (編), 四季の気象。大蔵省印刷局, 東京, 227 p.
- 岩月善之助 (2001) 日本の野生植物コケ。平凡社, 東京, 357 p.

- + 192 plates
環境省(編)(2015) 環境省レッドリスト 2015, 植物II (蘚苔類).
4 p.
[<http://www.env.go.jp/press/files/jp/28076.pdf>] (2016年
8月30日参照)
- 児玉務(1972) 近畿地方の苔類 第2部ウロコゴケ目(2), フタ
マタゴケ目, ゼニゴケ目, 近畿地方でのコケ類の分布. 大阪
市立自然科学博物館収蔵資料目録第4集. 大阪市立自然科学
博物館, 大阪, 117 p.
- 前田雅子(2010) 「イチョウウキゴケを探そう」 調査報告. 琵琶湖
博物館フィールドレポーターだより 2010年度第1号, 2-6.
- 水谷正美(1973) *Ricciocarpus natans* の孢子体. 蘚苔地衣雑報,
6(5), 85.
- 持田誠・山崎真実・内田暁友(2002) 札幌市近郊のイチョウウキ
ゴケ産地. 水草研究会会報, 76, 40-42.
- Paton, J. A. (1999). *The Liverwort Flora of the British
Isles*. Harley Books, Suffolk, 626 p.
- Schuster, R.M. (1992) *The Hepaticae and Anthocerotae
of North America, Vol.6*. Field Museum of Natural
History, Chicago, 937 p.
- 滋賀県生きもの総合調査委員会(編)(2016) 滋賀県で大切にすべ
き野生生物 滋賀県レッドデータブック 2015年版. 滋賀県
自然環境保全課, 大津, 368 p.
- Shirasaki, H. (1996) Distribution and ecology of
Ricciocarpus natans in Niigata Prefecture and its
adjacent region, central Japan. *Proceedings of the
Bryological Society of Japan*, 6(11), 209-215.
- 富永孝昭(2005) 栃木県およびその隣接地域におけるイチョウ
ウキゴケの分布と生態. 栃木県立博物館研究紀要—自然—, 22,
11-18.