

ノアザミ（キク科）の開花期にみられる小花の形態変化 — 雌株と両性株の比較 —

小豆 むつ子¹⁾・布施 静香^{2)*}・高橋 晃^{2) 3)}

Morphological change of florets in the flowering period in *Cirsium japonicum* Fisch. ex DC. (Compositae) — comparison between female and hermaphrodite florets —

Mutsuko AZUKI¹⁾, Shizuka FUSE^{2)*} and Akira TAKAHASHI^{2) 3)}

Abstract

Cirsium japonicum is one of the gynodioecious herbs. We clarified the morphological differences between the female and hermaphrodite florets by an observation of their flowering stages in *C. japonicum*. Movement of stamen and pistil is basically same in both female and hermaphrodite florets, i.e., the filaments shrank, and the styles expanded and contracted, as the flowering stages progressed. In all the female florets, stamens are degenerated as to be not able to release the pollen. The degenerated stamens were recognized to divide into three types in the form. It was suggested that gynodioecy was probably evolved through several steps of degeneration of male organ. We observed that both the female and hermaphrodite flowers produced nectar from the nectar glands at their base of corolla-tube and also both were visited by insects. Therefore, insect-visitors can probably pollinate the flowers without regard to plant sex. Female flower gave birth to both female and hermaphrodite flower of next generation. It was supported that male sterility was inherited by nuclear genes.

Key words: *Cirsium japonicum*, degenerated stamen, floret, gynodioecy, sex expression

はじめに

日本産アザミ属植物は両性花のみをつける雌雄同株であると考えられてきた（北村ほか 1957, 北村 1981）。しかし, Kawakubo (1994) は, 南九州にのみ生育するノマアザミ (*Cirsium chikushiense* Koidz.) の形態と生態を調査し, 本種が雌性両全性異株であることを明らかにした。その後, 京都大学植物標本庫 (KYO) 収蔵のさく葉標本を用いて日本産アザミ属 68 種 (97 分類群)

が調査され, 29 種 (39 分類群) において雄性不稔株の存在が明らかになった (Kawakubo 1996)。

ノアザミ (*C. japonicum* Fisch. ex DC.) は Kawakubo (1996) によって雄性不稔株が確認され雌性両全性異株であることが示された種のひとつである。この種は他のアザミ属植物と同様同花受粉を避ける仕組みを持っており, 開花の進行に伴って小花の性が雄から雌へと変化することが知られている。開花の進行に伴う小花の形態変化については, 両性株では報告があるものの

¹⁾ 〒675-1115 兵庫県加古郡稲美町国岡 2 丁目 20-4 (ひととはく地域研究員)

Kunioka 2-20-4, Inami-cho, Hyogo 675-1115, Japan

²⁾ 兵庫県立人と自然の博物館 自然・環境評価研究部 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘 6 Division of Natural History, Museum of Nature and Human Activities, Hyogo. Yayoigaoka 6, Sanda, Hyogo 669-1546, Japan

* Corresponding author: Shizuka Fuse; fuse@hitohaku.jp

³⁾ 兵庫県立大学 自然・環境科学研究所 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘 6

Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo. Yayoigaoka 6, Sanda, Hyogo 669-1546, Japan

(田中 1947, 田中 1971), 雌株での報告は全くない. Kawakubo (1996) は岩手県, 京都府, 兵庫県, 岡山県, 愛媛県, 宮崎県の各産地で採集されたさく葉標本でノアザミの雄性不稔株を見出したが, 今回私達は本種の雄性不稔株 (雌株) を高知県四万十市において発見した. そこで本研究では, 雌株と両性株の生植物を用いてノアザミの小花を解剖し, 開花の進行に伴ってみられる両株小花の形態変化の相違を明確にするとともに, 雌性小花における退化的雄蕊の変異についても調査し, その結果について報告する.

材料と方法

ノアザミは本州から九州に分布する多年生草本で, 5 月から 8 月に開花し, 種子繁殖を行う植物である. 本研究では高知県および兵庫県の自然集団で材料植物を採集した (表 1). 高知県のノアザミ集団は四万十川に近い日当りの良い路傍に成立する雌株と両性株の混生集団であり, 兵庫県の集団は日当りの良い路傍に成立する両性株のみからなるごく一般的なノアザミ集団であった. 高知県集団では開花個体に加え, 雌株がつけていた種子を採取した. 種子は兵庫県稲美町で植木鉢に播種し, 発芽した実生個体は同町で栽培した.

栽培中の雌株に訪れた昆虫は写真撮影し同定を行った. また, 両性株については自生地で写真撮影し同様に同定した.

雌株と両性株の生の頭花から開花ステージの異なる小花をそれぞれ採取して解剖し, 小花の構造を肉眼と実体顕微鏡で観察した. また, 生植物を材料にして頭花の直径をノギスで測定した. 頭花の測定は雌蕊が最も長くなる雌性期初日に行った. 小花は生植物を材料にして花筒基部から花弁の先端までをノギスで測定した.

採集した集団からさく葉標本を作製し, 兵庫県立人と自然の博物館植物標本庫 (HYO) へ収蔵した.

結 果

小花の構造と性の変化

両性花および雌花の構造と性の変化は下記のとおりであった.

1) 両性花

雄性期 (図 1 A), 中性期 (図 1 B), 雌性期 (図 1 C) の順に性が変化した.

雄性期の両性花は, 先端部分に雄蕊の葯がよく見えており, 中にある雌蕊は見えない. 雄蕊は花糸の収縮によって葯の位置が下がり花粉が放出される. 葯は隣接したもののどうしが合生し花柱を囲んで筒状になっているため (図 1 F), 葯の位置が下がると花柱にある集粉毛 (図 1 e) によって花粉 (図 1 g) が押し出される. 花糸 (図 1 a) の収縮は昆虫の口吻などが花糸の突起物 (図 1 c) に接触することで生じるが, 接触しない場合も開花初日の夕方には収縮する. 雌蕊は受粉可能な状態ではない (図 1 A). 花蜜は蜜腺 (図 1 f) から分泌される. 中性期には, 葯が花柱にある集粉毛の位置よりも下がり, 花粉の放出は終了している. 雌蕊は雄性期と同様に受粉可能な状態ではない (図 1 B). 雌性期には, 花柱が雄性期よりも約 3mm 伸長し, 柱頭の先端と側面が開いて受粉可能な状態になる (図 1 C, 1 Go). 受粉が終了すると花粉を挟み込んだまま柱頭が閉じ, 花柱が収縮する (図 1 D, 1 Gp).

雄性期は, 小花レベルでは朝から当日の夕方までであった. ノアザミの小花は頭花の外側から内側に向かって順に咲くため, 頭花レベルでの雄性期は, 5 月上旬から 6 月中旬に開花した場合, 約 4 日間続いた. 全ての小花

表 1 ノアザミの採集地

性	採集地	証拠標本
雌株	高知県四万十市長走 alt. 50m	M. Azuki 101, S.Fuse 4642, 4643, 4644.
両性株	高知県四万十市長走 alt. 50m	M. Azuki 102, S.Fuse 4635, 4637, 4638.
	兵庫県神戸市北区淡河町勝雄 alt. 140m	M. Azuki 1.
	兵庫県加東市御所谷 alt. 170m	M. Azuki 103.
	兵庫県篠山市古坂 alt. 370m	M. Azuki 104.
	兵庫県篠山市後川下 alt.310m	M. Azuki 106.
	兵庫県篠山市曾地中 alt. 260m	M. Azuki 105.
	兵庫県篠山市畑市 alt. 260m	M. Azuki 107.

の雄性期が終了した翌朝、一斉に雌性期へ移行した。つまり、開花1日目に開花した小花の中性期は1日目の夕方から5日目の夜明け前まで続くが、開花4日目に開花した小花の中性期は4日目の夕方から5日目の夜明け前までしかなかった。雌性期では、各小花の柱頭は頭花の外側から順に開き、1～2時間のうちに全ての柱頭が開いた。柱頭は小花が咲いた順に関係なく受粉した順に閉じ、花柱が収縮した。頭花レベルでの雌性期は数日続いた。

(a: 花糸, b: 葯, c: 花糸の突起物, d: 花柱, e: 集粉毛 (柱頭すぐ下の膨らんだ部分から雌蕊の先端まで生じるが、柱頭すぐ下の膨らんだ部分で長くなる), f: 蜜腺, g: 花粉, h: 冠毛, i: 花冠に合着する花糸, j: 隣接した雄蕊をつなぐ半透明の膜, k: 雄蕊の向軸側展開図, l: 雄蕊の背軸側展開図, m: 1個の雄蕊の側面図, n: 雄性期の雌蕊, o: 雌性期の雌蕊, p: 受粉終了後の雌蕊, q: 柱頭)

2) 雌花

雄性期がなく、中性期 (図2B)、雌性期 (図2C) の順に変化した。退化した雄蕊 (図2b, 図2F) は花粉を生産しないかまたは正常に花粉を放出できなかった。花蜜は少なくとも開花直後には蜜腺 (図2f) から分泌され、花筒に溜まっていた。

中性期は、雌蕊が受粉可能な状態ではない。花糸は両性花と同様に昆虫の口吻などが花糸の突起物 (図2c) に接触すると収縮し、接触しない場合も開花初日の夕方には収縮する (図2B)。雌性期は、花柱が中性期よりも約3mm伸長し、柱頭の先端と側面が開いて受粉可能な状態になる (図2C, 2Go)。受粉が終了すると花粉を挟み込んだまま柱頭が閉じ、花柱が収縮する (図2D, 2Gp)。

中性期は、小花レベルでは開花直後から始まった。両性花と同様、小花は頭花の外側から内側に向かって順に咲くため、頭花レベルでの中性期は5月上旬から6月中旬に開花した場合、約4日間続いた。全ての小花が開花した翌朝、ほぼ一斉に雌性期へ移行した。つまり、開花1日目に開花した小花の中性期は1日目の朝から5日目の夜明け前まで続くが、開花4日目に開花した小花の中性期は4日目の朝から5日目の夜明け前までであった。雌性期では、各小花の柱頭は頭花の外側から順に開き、ふつう1～2時間のうちに全ての柱頭が開いた。柱頭は小花が咲いた順に関係なく受粉した順に閉じ、花柱が収縮した。頭花レベルでの雌性期は数日続いた。

(a: 花糸, b: 退化した葯, c: 花糸の突起物, d: 花柱, e: 集粉毛 (柱頭すぐ下の膨らんだ部分から雌蕊の先端まで生じるが、柱頭すぐ下の膨らんだ部分で長くなる), f: 蜜腺, h: 冠毛, i: 花冠に合着する花糸, j: 隣接し

た雄蕊をつなぐ半透明の膜, n: 中性期の雌蕊, o: 雌性期の雌蕊, p: 受粉終了後の雌蕊, q: 柱頭)

頭花

両性株の小花は雄性期からはじまるので開花直後の頭花は葯が目立ち、雌蕊は見えなかった (図3A)。一方、雌株の小花は中性期からはじまるので開花直後から雌蕊が露出しており、葯は目立たなかった (図3B)。葯は雌蕊や花冠よりも濃色をしているため、雌株の頭花は、両性頭花よりも白っぽく見えた。頭花の直径は雌株で平均28.84mm、両性株で平均43.73mmと、雌株の頭花は両性株の頭花よりも有意に小さかった (t検定: $P < 0.01$) (表2)。それぞれの頭花を構成する小花のサイズを計測したところ、花筒から花弁の先端までの長さは雌株で平均13.21mm (± 1.60 , $n=12$)、両性株で平均20.45mm (± 1.28 , $n=14$)であり、雌株の小花は両性株の小花よりも明らかに小さかった。また、頭花あたりの小花の数では、雌株で平均121.3個 (± 20.1 , $n=15$, 長走)、両性株で平均154.5個 (± 43.9 , $n=28$, 勝雄)と、雌株の小花は両性株の小花よりも少ない傾向があった。よって、頭花サイズの違いは小花のサイズと頭花あたりの小花の数に起因していると考えられた。

雌株の退化雄蕊

退化した雄蕊の有無は株ごとに安定しており、雌株の頭花は全て雌性小花から構成されていた。68個の頭花で観察された雌性小花は、雄蕊の形状から大きく3タイプに分けることができた。タイプ1は隣接した葯どうしの結合が全くないもの (図2F①, 2F②)、タイプ2は葯どうしの結合が弱いので正常に花粉が放出できないもの (図2F③)、タイプ3は葯の長さが均等でないために5個の雄蕊の葯で構成される筒状の構造がねじれたものである。タイプ1は葯構造が完全に壊れており花粉粒は確認できなかった。タイプ2は葯の膜構造 (図2j) が破れやすく正常な筒状の形態にはならないが、葯どうしが合生している部分に花粉粒があるのを確認することができた。タイプ3はねじれのために葯構造が壊れており花粉粒は確認できなかった。花粉粒が確認できたタイプ2の4個体についてコットンブルーによる染色で花粉稔性を調べたところ、1個体については22.2%しか稔性がなかったが (総観察花粉数=2141)、3個体についてはいずれも98.5%を超える十分な稔性が確認された (総観察花粉数=2141, 2304, 3091)。

訪花昆虫

開花中、両性花にはナミアゲハ、アオスジアゲハ、ツマグロヒョウモン、ツバメシジミ、イチモンジセセリ、チャバネセセリ、オオスカシバ、セイヨウミツバチ、ニ

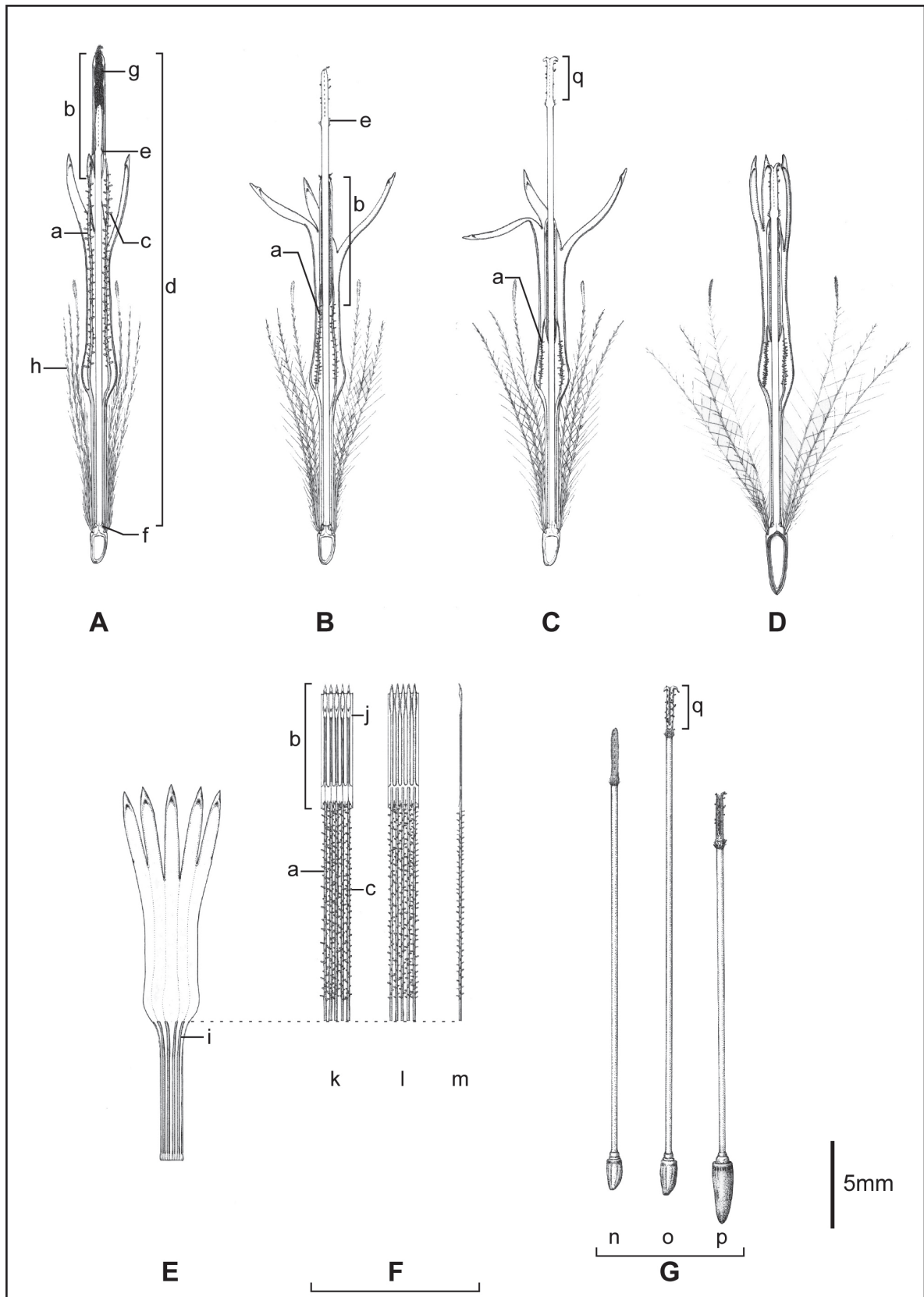


図1 ノアザミにおける両性花の構造

雄性期の小花の縦断面図 (A) 花粉放出が始まった直後の様子を示す, 中性期の小花の縦断面図 (B), 雌性期の小花の縦断面図 (C), 受粉が終了した小花の縦断面図 (D), 花冠の展開図 (E), 雄蕊 (F), 雌蕊 (G). 花糸 (a), 葯 (b), 花糸の突起物 (c), 花柱 (d), 集粉毛 (e), 蜜腺 (f), 花粉 (g), 冠毛 (h), 花冠に合着する花糸 (i), 隣接した雄蕊をつなぐ半透明の膜 (j), 雄蕊の向軸側展開図 (k), 雄蕊の背軸側展開図 (l), 1 個の雄蕊の側面図 (m), 雄性期の雌蕊 (n), 雌性期の雌蕊 (o), 受粉終了後の雌蕊 (p), 柱頭 (q). (兵庫県神戸市北区淡河町勝雄)

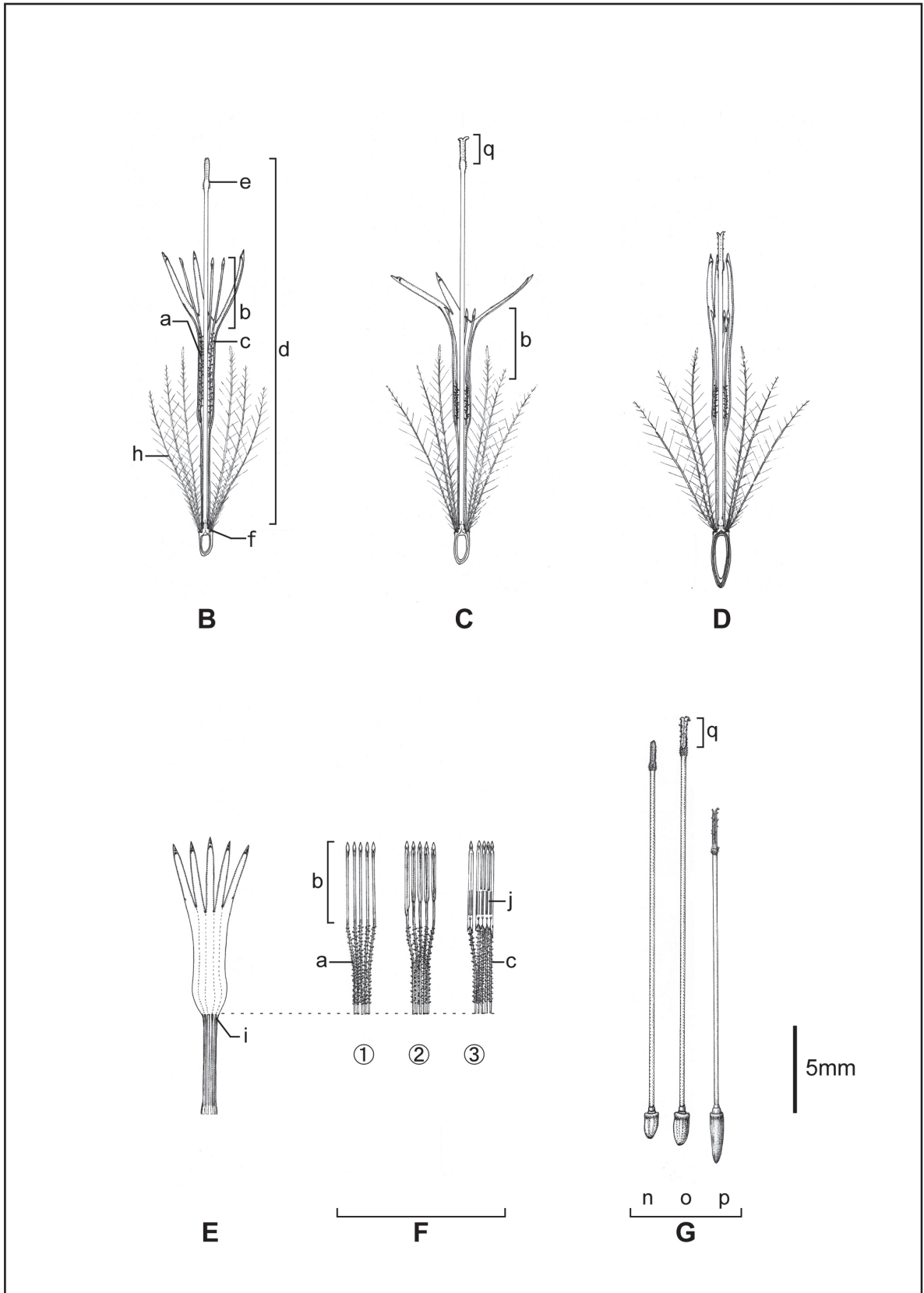


図2 ノアザミにおける雌花の構造

中性期の小花の縦断面図 (B), 雌性期の小花の縦断面図 (C), 受粉が終了した小花の縦断面図 (D), 花冠の展開図 (E), 雄蕊 (F), 雌蕊 (G). 花糸 (a), 退化した葯 (b), 花糸の突起物 (c), 花柱 (d), 集粉毛 (e), 蜜腺 (f), 冠毛 (h), 花冠に合着する花糸 (i), 隣接した雄蕊をつなぐ半透明の膜 (j), 中性期の雌蕊 (n), 雌性期の雌蕊 (o), 受粉終了後の雌蕊 (p), 柱頭 (q). B, C, D は F ①タイプの雄蕊を持つ個体. (高知県四万十市長走)

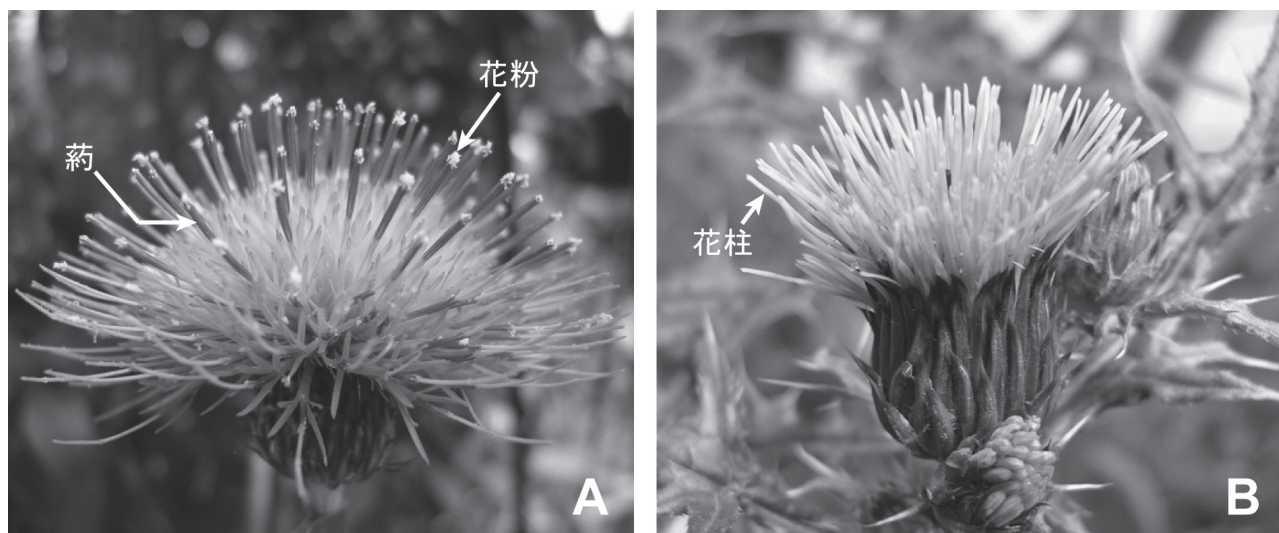


図3 ノアザミの頭花

A: 両性株の頭花, B 雌株の頭花. 両性株の小花は雄性期からはじまるので開花直後の頭花は葯が目立つ. 雌株の小花は中性期からはじまるので開花直後から雌蕊が目立つ. 葯は雌蕊や花冠よりも濃色をしているため, 雌株の頭花は両性頭花よりも白っぽく見える. (雌株は中性期の写真, 両性株は雄性期～中性期の写真で, 頭花の内側につく小花から花粉が放出されており, 外側につく小花は中性期に移行しているのが分かる).

ホンミツバチ, ホソヒラタアブの訪花が観察された. 一方, 雌花にはナミアゲハ, ツバメシジミ, ニホンミツバチ, コマルハナバチ, ツヤハナバチの一種, ホソヒラタアブの訪花が観察された. 特にナミアゲハとミツバチは両性花・雌花ともによく訪れ吸蜜していた. ホソヒラタアブは両性花では長く滞在して花粉を舐めていたが, 雌花ではすぐに飛び立った.

雌株から生じた個体の性

雌性頭花ひとつ分の種子 (67 個) から 51 個体が発芽し, そのうち 33 個体が開花した. 開花した個体の性を調べると 73% の 24 個体が雌株, 27% の 9 個体が両性株だった.

考 察

両性花, 雌花とも雌蕊は開花後一旦伸長し, 受粉後縮むことが明らかになった. また, 雄蕊は両性花では雄性期以降, 雌花では開花後から縮むことが明らかになった. 雌蕊の長さの変化は殆どが花柱の伸縮によるものであり, 雄蕊の長さの変化は花糸が縮むことによるものだった.

ノマアザミの雌株の頭花は両性株の頭花に比べて小さいが (Kawakubo 1994), ノアザミの雌株の頭花も両性株に比べて明らかに小さかった. 隣接した葯どうしの結合が全くない雌性小花からなる雌株は, 生植物であれば, 外観から容易に両性株と区別できた.

Kawakubo(1994)は退化的雄蕊の変異について, 雄

表2 ノアザミの頭花の直径.

* 平均値に有意な差が認められた ($t=19.69$, $P<0.01$).

		個体数	平均値 ± 標準偏差	最少値 ～最大値
雌性頭花	長走	68	$28.84 \pm 4.39^*$	15.5 ~ 39.5
両性頭花	御所谷	11	42.89 ± 5.50	33.3 ~ 52.9
	古坂	18	42.30 ± 3.70	34.8 ~ 49.3
	後川下	8	45.11 ± 3.54	39.2 ~ 49.6
	曾地中	13	46.90 ± 2.72	42.8 ~ 51.7
	畑市	14	42.42 ± 4.23	33.5 ~ 47.8
		64	$43.73 \pm 4.29^*$	33.3 ~ 52.9

(単位: mm)

蕊の長さや花筒内における雄蕊の位置 (花糸と花筒との合着位置) を調査し, 両性花の正常な雄蕊よりも短く低くなることを明らかにした. また, 本研究の図2F①に相当すると思われる退化的雄蕊の一形態を報告した. 今回の観察では, 花粉粒が生産されるにもかかわらず正常に花粉が放出できないため, 雌性化しているタイプが新たに見つかった. このタイプは雄性機能はないものの痕跡とは言えない程度に雄性器官が発達していた. このように雄蕊の退化は様々な程度で起こっており, 雌性小花の形態構造は一定していなかった. 花粉に着目すると, 稔性のある花粉粒を生産できる→稔性のある花粉粒を生産できない→花粉粒を全く生産できない, というステップがあり, 隣接する葯をつなぐ膜構造に着目すると, 膜構造が堅固である→膜構造の脆弱化→膜構造の非形成, というステップがあった. 従ってノアザミは両性花から

段階的な雄性器官の崩壊を経て雌性両全異株性を獲得したことが示唆された。雌株は雄蕊や花粉粒の生産コストを節約していると考えられるが、ノアザミの雌花は形態が安定していないことから、比較的最近になって雌株を分化させたのかもしれない。

今回の観察で、ノアザミは両性花のみならず雌花でも蜜の分泌が確認された。ノマアザミには、イチモンジセセリ、ホシホウジャク、ミツバチ等が両性株・雌株の区別なく非常によく訪問して吸蜜しており、それら訪花昆虫の体には花粉粒がついていると報告されている (Kawakubo 1994)。また、花粉を食べるハナアブは、雌性頭花の上にもとまっていると報告されている (Kawakubo 1994)。ノアザミには、ナミアゲハが両性株・雌株の区別なくよく訪問して吸蜜していた。雌株にとって中性期の数日間は訪花昆虫へ花蜜を提供するだけになってしまうが、雌性期には花蜜を求める昆虫によって株の性に殆ど左右されずに交配していると推測される。

本研究では、雌株が自然交配でつけた成熟種子を野外で採取して播種した。その結果、雌株から生じた子世代は雌株と両性株の両方であった。これは、Lewis (1941) の雌性両全性異株の進化条件のモデルにおいて、雄性不稔が核遺伝子で支配されていることを支持している。また、子世代は雌株：両性株が 24：9 であり、雌株が両性株の 2.5 倍以上であるので、ノアザミの雄性不稔は優性遺伝子によって制御されているのかもしれない。雌株が生育する集団が更に見つかれば、アザミ属の性表現の進化に関する研究がよりすすむだろう。

謝 辞

本研究は、ひとはく地域研究員養成事業および兵庫県立人と自然の博物館植物リサーチクラブ専修科の課題研究として行われた。兵庫県立人と自然の博物館の高野温子博士には、研究を進める上でご助言をいただいた。国立科学博物館の門田裕一博士には、日本産アザミ属全般についてご教示いただいた。兵庫県立人と自然の博物館の八木剛主任研究員には、訪花昆虫の一部を同定していただいた。白木量氏には、双眼実体顕微鏡を譲っていただいた。また「植物リサーチクラブ」および「植物リサーチクラブ専修科」で共に学んだ受講生メンバーの皆さまから、終始ご支援と励ましをいただいた。これらの方々に厚く御礼を申し上げます。

文 献

- Kawakubo, N. (1994) Gynodioecy in *Cirsium chikushiense* Koidz. (Compositae). Ann. Bot. 74: 357-364.
- Kawakubo, N. (1996) Male sterility and gynodioecy in Japanese *Cirsium*. Acta Phytotax. et Geobot. 46(2): 153-164.
- 北村四郎・村田源・堀勝 (1957) キク科. 所収：原色日本植物図鑑. 保育社, 大阪, 草本編 I, pp. 2-89.
- 北村四郎 (1981) キク科. 所収：佐竹義輔ら編, 日本の野生植物. 平凡社, 東京, 草本 III, pp. 156-235.
- Lewis, D. (1941) Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants. New Phytol. 40: 56-63.
- 田中肇 (1971) キク科数種の受粉 II. 採集と飼育. 33(2): 34-40.
- 田中忠次 (1947) ノアザミの花. 採集と飼育. 9(12): 240-242.

(2009 年 7 月 26 日受付)

(2009 年 9 月 1 日受理)

