

Andromonoecious sex expression and pollinia delivery by insects in a Japanese milkweed *Metaplexis japonica* (Asclepiadaceae), with special reference to its floral morphology

Hajime Tanaka, Takeo Hatano, Noriko Kaneko, Sugatako Kawachino, Osamu Kitamura, Yuriko Suzuki, Taeko Tada, Yoshihito Yaoi

日本の Milkweed ガガイモ (ガガイモ科) における花の雄花両性花同株性表現と昆虫による花粉塊授受、とくに花の形態との関係

田中 肇 秦野 武雄 金子 紀子 川内野 姿子 北村 治 鈴木 百合子 多田 多恵子 矢追 義人

要約

日本中部でガガイモの花生態学的研究をした。我々はこの花は雄花両性花同株で；両性花の比は61%であることを発見した。他のガガイモ科の花とは違い、ガガイモは雌蕊の頂端に柱頭のように見える、独特で特異な長い突出部を持つ。しかし、我々は、他のガガイモ科の花と同様に、本当の柱頭は花柱の側面にあることを確認した。蜜を求めて様々な昆虫が花を訪れた。それらの中で、最も効果的な送粉者はハラナガツチバチであった。花粉／胚珠比率は21であり、両性花の果実結実率は11%であった。

キーワード：雄花両性花同株、ガガイモ科、花の形態、ガガイモ、虫媒。

序

ガガイモ科の花は、単子葉植物におけるラン科と同じように、雄蕊と雌蕊が一体となって蕊柱を作ること、および花粉が花粉塊の形で授受されるという特徴をもつことから、長い間花生態学者の注意を引きつけていた。Sprengel (1793)がトウワタ属の花の構造と受粉機構の詳細を記述して以来、ガガイモ科の花の広範な研究が進展している(Müller 1873; Knuth 1899; Procter & Yeo 1973)。最近、トウワタ属の花粉分配の量的と形態的な観察がされ、結果(fruit set)に影響する要因と特異な遅効的自家不和合機構が報告された(Wyatt & Broyles 1990, 1994)。トウワタ属の花は2つの独立した子房をもつが多くの場合二つのうちただ一つが結実し、全体の結果は0.33 から5.0%と低い (Wyatt & Broyles 1990, 1994)。A. amplexicaulisの電子顕微鏡での研究は、柱頭面から入った花粉管は2つの子房のうち片方の一つにのみ渡されることを明らかにした (Tammy et al. 1990)。

ガガイモはガガイモ科の蔓性の多年草で、東アジアに広く分布し、中部日本の明るい環境に普通である。花は両性花と記され(Murata, 1981; Fu et al. 1999)、花期は7月から9月である。しかし、よく研究されたトウワタ属とは対照的にその受粉についての機構はほとんど知られていない。ツチバチ(Tanaka 1984)とミツバチ(Tanaka 1990)が花を訪れると報告されているが、それらの受粉への貢献は明らかでない。最近 Sugiura and Yamazaki (2005)が様々な蛾が日没後ガガイモの花を訪れ7種が口吻で花粉塊を運び出したと報告したが、日中に他の昆虫による受粉は入念に観察されなかった。そのうえ、トウワタ属の花とは形態的に異なったガガイモの花の独特の特徴、すなわち、花冠の外に突き出た異様な形の長い突出部の機能についてもほとんどわかっていない。日本と中国の分類学的記述では、雌蕊の花柱の先端上のこの突出部は柱頭と記されている(Ohwi 1953; Jia & Jia 1955; China Institute of Botany 1974; Murata 1981; Osada

1981, Fu et al. 1999)。しかし、他のガガイモ科の花はこのような突出部を欠き、柱頭は花柱の側面にある (Müller 1873; Knuth 1899; Procter & Yeo 1973)。このように、突出部の形態的特長とその受粉における役割は完全に闇につつまれて残っている。そこで我々はガガイモの花の形態と受粉生態を解明しようと試みた。その結果、我々はガガイモが両性花に加えて雄花も持つことを発見した。この論文では、とくに下記の疑問に重点を置いて我々の発見を報告する。

- (1) 柱頭の位置はどこか：雌蕊の突出部か否か？
- (2) 花は昆虫によりどのように受粉させられるのか？
- (3) 雄花は両性花とどのように異なるか？
- (4) 結果率と花粉／胚珠比(P/O比)はどのくらいか、そして他のガガイモ科植物と雄性花両性花同株のガガイモとで、それら特性の相違はどれほどあるか？

#### 資料と方法

ガガイモ全体の形態と花は図1と2に描いた。花は総状花序につき、5裂した淡紫色か白い花冠は直径約1cm、内面に多数の白毛がある。袋果は数百の有毛の種子をいれる。花は2個の独立した上位子房をもつ。2本の花柱は上部で合着し、これお取り囲む5個の雄蕊の葯の外壁と癒合する。それぞれの葯は心臓形で膜質の覆いかぶっている。

花の形態と送粉者の観察、そして受粉と花粉発芽の実験は2002年、2003年と2004年の8月～10月(詳細は結果の項に挙げた)に中部日本の下記の場所；東京都世田谷区と町田市、神奈川県横浜市そして埼玉県さいたま市で行った。

#### 結果

##### 花粉塊の形態と花粉粒の数

5個の葯は一对の花粉塊を有して、隣り合った葯の2個の花粉塊は腕 (arm) を介して1個のクリップ (corpusculum) に結合している。花粉塊は黄褐色で楕円体、約550×300 μm。クリップは暗褐色、長さ約0.5 mm、細く垂直な割れ目がある (Fig. 3A)。花粉塊には約50 μmの不規則な形の花粉粒が入っている (図3B)。花粉塊あたりの粒数は約800個であった。

##### 花の形態と受粉機構

雌蕊は冠状の頭部を持ち、その末端は長さ5-8mmの白い突出部に伸長する。その先端は嘴状で、2裂するか全縁で柱頭のように見える (図1, 2)。しかし、その先端には粘液や乳頭突起は無く、花粉塊が付着するのは困難である。我々は野外で1千花以上検査したが、突出部に付着した花粉塊そしてその上での発芽は見出せなかった。我々はまた約50回、この部分への花粉塊付着を試みたが多くの場合失敗し、またもし人工的に付着させても、花粉塊はそこでは決して発芽しなかった。これらを総合して、我々はこの長い突出部の先端は花粉塊を受け取る機能的柱頭ではないと考えた。

雄蕊柱は各花糸の間に5個のV字形の細い裂け目を持ち、それらの5本の垂直の隙間の基部は雄蕊と子房との間の小部屋に向かって開き、その小室は雌蕊の冠部直下の柱頭室に続いている (図2, 3E, 4B)。ガガイモの花のこれらの構造はトウワタ属で報告されているのに似ている。我々はゆえにこの隙間は、トウワタ属におけるように、花粉塊の入り口だろうと仮定し、花粉塊を人工的に隙間に挿入することを試みた。

昆虫の口吻の代わりに、細い繊維を、蜜がたまっている花冠の底に挿入し、それから裂け目に沿って引き上げた。繊維の先端は容易に花粉のクリップの裂け目に捉えられ、花粉塊は花から取り除かれた。裂け目には多数の上向きの櫛状の細かい刺が両縁にあり上方が細まっていて、繊維の後方への移動を妨げている (図3C)。花粉塊のついた繊維を隙間に挿入し隙間に沿って引き上げると、花粉塊は腕から切り離され蕊柱の小室内に残り (Fig. 4B)、最終的に柱頭室内に位置した。そして花粉塊の凸状の表面 (普通柱頭に面している) から花粉管が発芽した。

## 花の性表現

我々はガガイモが蕊柱と子房の大きさで形態的に区別できる2型の花を持つことに気づいた(図. 4A, B, C)。我々はそれらをそれぞれ大きい花と小さい花と呼ぶ。大きい花の蕊柱は約4×4 mmで、底部に花粉塊を入れられる垂直な隙間が開いている。子房は約3mmで多数の胚珠をいれている。小さい花の蕊柱は3×3 mmで底部の隙間は閉じている。子房は長さ2mmで胚珠は未発達である。大きい花の隙間は蕾から花がしおれるまでの期間をとおして開いているが、小さな花のそれは常に閉じている。

花粉の発芽は、花粉塊が完全にほぐれないまま、27°Cの10%の蔗糖液の中で3時間以内に始まる。さいたま市で2004年9月27日に調査したとき、44対のうち27対(61%)の花粉塊が13時間のうちに発芽した。大きい花と小さい花の両方の花粉塊が同様な比で発芽した。

子房の花粉管を誘引する能力を大小の花で比較した。花柱を取り除いた子房を10%の蔗糖を含む1%の寒天上に置き、花粉塊を子房から1-2mmに置いた。その寒天板は18時間室温(約28°C)においた。図4Dに示したように、花粉管は大きい花の子房に強く誘引されたが、小さい花でははっきりしない(図 4E)。これらを総合して、我々は大きい花は両性花だが小さい花の機能は雄花だと結論した。花粉塊は両型のどの段階の花でも葯から容易に取り外せ、雌雄異熟性は認められなかった。

両性花の比をさいたま市で2004年9月30日に調査した。102花のうち62花(61%)は両性花だった。7個の両性花の14個の子房の胚珠の数は276-380 (n=14, 313±30.7 SD)個であった。両性花は2個の子房と10個の花粉塊を持つが雄花は子房を欠くので、花全体のP/O比は21.0と計算された。

## 訪花昆虫

花は甘く強い香りを持ち、花冠の底に多量の蜜があり、様々な昆虫が日中頻繁に訪れた(図 4F, G)。表1に2004年9月から11月に中部日本の4地点で観察した来訪昆虫を示した。一部の大きい昆虫は花粉塊を舌や下唇髭または脚の毛につけて運んだ(図 4H, I)。しかし、一部の小さな昆虫は舌または脚が雄蕊の割れ目の間に挟まれ花にとらえられる傾向があった。

## 受粉と結果(fruit set)

2個の雄花と18個の両性花の花粉塊をさいたま市で2004年10月2日に調査した。26対の花粉塊(26%)はすでに花から失われていた。7個の花粉塊が両性花の90個の柱頭室の中で見出され、柱頭室内の全ての花粉塊がすでに発芽していた。

2004年9月24日と30日にさいたま市で観察した総状花序上の花の数は、それぞれ6-40 (n=25, 19.9±7.5 SD) 個と2-37 (n=26, 16.3±7.9 SD)個で、そのうち開花していた花は1-15 個と0-8個であった。10個の若い果実が無作為に選んだ25総状花序上に見出された。普通は1総状花序あたり1果だが1個の総状花序に2個の若い果実がついていたものが2例あった。落ちた花の跡は146個であった。これらのデータから、我々は結果率が両性花の11%で全ての花の6.5%であると判定した。東京都世田谷区での調査で、566個の果実のうち14例(2.5%)で対の果実を生じていた。

## 考察

過去の文献は、ガガイモ科の花は両性花として記述しており(Honda & Sakisaka 1930; Ohwi 1953; Jia & Jia 1955; Murata 1981; Fu et al. 1999)、雄花の存在は知られていなかった。しかるに、我われの観察と実験で、ガガイモの花の39%は形態的にまた機能的に雄だということを示した。雄花の蕊柱は底部の隙間を欠き花粉塊が柱頭室に挿入できない。一方、雄花の花粉塊の形態と発芽能力は正常である。我々の知る限り、ガガイモは両性花と雄花の両方を持つと確認されたガガイモ科の最初の例である。

Asclepias と Vincetoxicum のような、ガガイモ科の代表的な属の雌蕊先端は王冠状の柱冠に覆われている。しかしその柱冠の上面は花粉塊を受け付けない。ガガイモ科の花の受粉機構の研究から、柱頭は柱冠

の下の花柱の側面に存在すると完全に確立していた。つまり、花粉塊は5個の柱頭室で発芽し、室内の柱頭面が花粉管を受け取る(Müller 1873; Knuth 1899; Procter & Yeo 1973)。これらの事実は一部の古い日本の出版物に正しく引用されていた(Honda & Sakisaka 1930; Hayata 1935)。しかるに、ガガイモの花冠の中心から突き出た嘴状の形は、非常に目立ちかつ誤解されやすいために、もっと最近出版された日本と中国の文献では一般にこれを柱頭として記述されている。このような理由で、今までのところガガイモの花で本当の柱頭は位置を正確に突き止められていなかった。中国で見られる少数のガガイモ科の植物、たとえば *Metaplexis hemsleyana* や *Toxocarpus villosus* は長さはさまざまだが同じような突出部をもつ(China Institute of Botany 1974)。

我々の観察と実験はガガイモの柱頭状の突出部の先端は非受容であることを示した。花粉塊はその部分には付着せず、また発芽もしない。受粉実験と顕微鏡観察で、我々はガガイモの柱頭は、トウワタ属のように、柱冠の直下の花柱の側面に存在すると確認した。

Ikuse (2001)はガガイモの花粉塊は $300\text{-}320 \times 510\text{-}570 \mu\text{m}$ で、花粉粒は $22\text{-}70 \mu\text{m}$ だと報告した。我々は花粉塊あたりの花粉数はおよそ800個、子房あたりの胚珠数は313個だったと確定した。Wyatt et al. (2000) はガガイモ科4連の花粉塊あたりの花粉粒数は14個から445個、そして子房あたり胚珠数は4から229個と報告している。ガガイモの花粉塊あたり花粉粒数と子房あたりの胚珠数は彼らにより報告された範囲より大きい。ガガイモの花の両性花の比率は61%であった。我々のデータに基づき、ガガイモの花粉/胚珠(P/O)比は21.0であった。普通両性花の平均P/O比は3450であるが(Gruden 2000)、花粉粒が花粉塊として包装されているガガイモ科とラン科のそれはより低いと知られている。Gruden (2000)は10種のガガイモ科のP/O比は3.8-18.4の間にあると報告している。我々の結果はガガイモのP/O比が、たぶん雄花の存在のため、他のガガイモ科植物より少し高いことを示した。

最近Sugiura and Yamazaki (2005)はガガイモの花粉塊は夜行性の蛾の口吻の先端で運ばれ、昼行性の昆虫は重要な送粉者とは考えられないと報告している。しかし、我々は多数の昆虫が日中この花を訪れること、そして花粉塊を運ぶことを観察した。花粉塊は最も頻繁に訪れるオオハラナガツチバチとヒメハラナガツチバチによって運ばれ、それらは効果的な送粉者であることを示していた。頻繁に訪れた、甲虫のコアオハナムグリと、一回花上で観察されたトラマルハナバチも送粉者のようだ。対照的に、イチモンジセセリとホシヒメホウジャクのようなチョウ目には花粉の付着は稀にしか観察できず、長い口吻で蜜を吸うので、それらは蜜泥棒と思われる。アリやハエ、シロスジカタコハナバチそしてチョウのヤマトシジミなど、小さく力のない昆虫はしばしばそれらの口部または脚がクリップの割れ目または雄蕊間の隙間にかかり花から逃れられず、他の昆虫による受粉を妨害するようだ。このように、我々はガガイモが比較的大型で不規則に訪れる昆虫により送粉されると結論した。

全ての花の結果(fruit set)は6.5%であり、全ての花が両性花のトウワタ属の0.33-5.0%(Wyatt & Broyles 1990)より少し高い。対の果実をつけた花の比は2.5%で、トウワタ属の5.0-24.4%より低い(Wyatt & Broyles 1990)。

本研究はガガイモの受粉機構のいくつかの基礎的な事実を解明した。それらは、花の性表現、来訪昆虫、花粉/胚珠比率そして果実の総りを含む。しかし、解明すべき多くの問題が残っている。雌蕊の上の長くて顕著な突出部の生理的機能、自家不和合の可能性、蜜と匂い源は興味ある将来の問題である。

#### 謝辞

ハナバチ目の種の同定と他の昆虫に関する様々な情報をいただいた熊本大学理学部の杉浦真博士に感謝する。またこの論文の作成のために親切な援助をいただいた京都大学名誉教授の河野昭一博士に感謝する。



図1。日本の **Milkweed** ガガイモ。(A) 両性花。(B) 雄花。(C) 稔った果実。(D) 若い果実。(E) 毛のある種子。図 川内野。

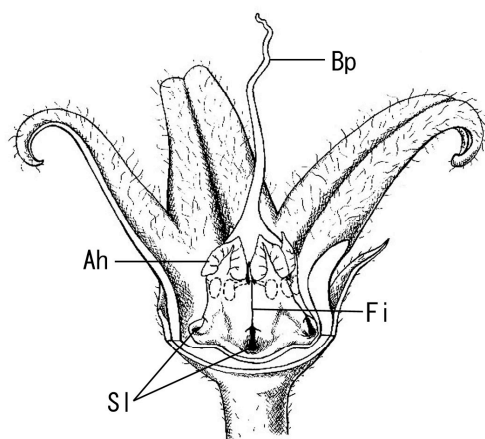


図2。ガガイモの花。花冠の前面は取り除いてある。**Ah** ; 葯の覆い, **Bp** ; 雌蕊先端の嘴状の突出部、**Fi** ; 裂け目, **Sl** ; 隙間。図 川内野。

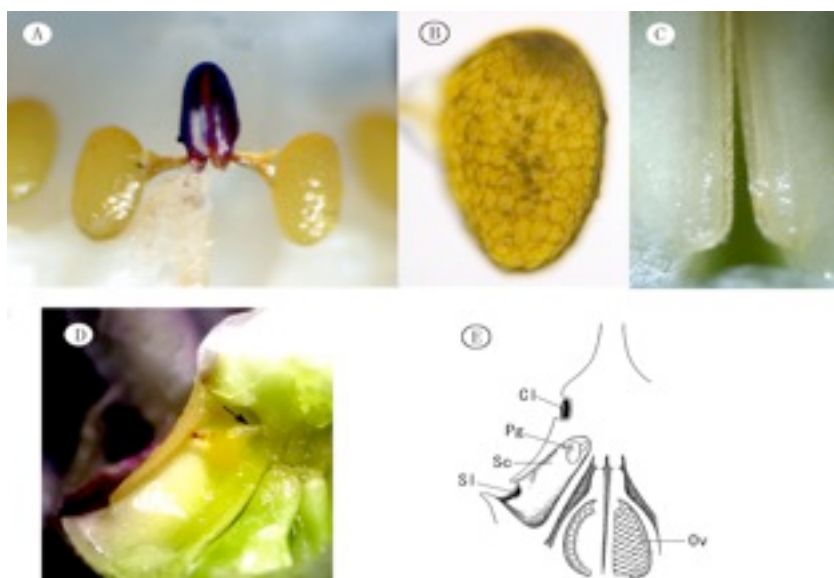


図3。(A) 花の中の一対の花粉塊。前面の雄蕊は取り除いてある。(B) 花粉塊中の花粉粒。花粉塊は10%蔗糖の中で一部透明化し顕微鏡の下で観察した。花粉塊中の花粉粒の数はこの写真をもとに、およそ800個と推定された。(C) 雄蕊間の裂け目の縁の櫛のような上向きの刺。(D) 柱頭室内で発芽した花粉塊。(E) ガガイモの花の縦断面。Cl; クリップ, Ov, 子房と胚珠, Pg; 花粉室内で発芽した花粉塊, Sc; 柱頭室, Sl; 隙間。写真 北村 (A), 矢追 (B & C), 田中 (D), 岡川内野 (E)。

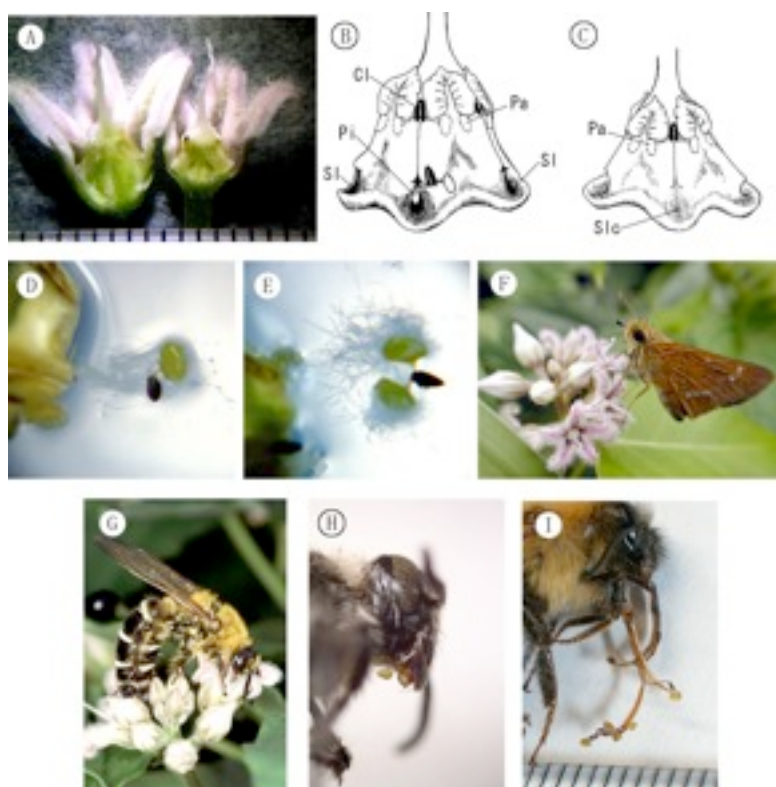


図4。(A) 両性花(左)と雄花(右)の比較。(B) 両性花と (C) 雄花の蕊柱。Cl; クリップ, Pa; 葯の中の花粉塊, Slc; 雄花の閉じた隙間。(D) 寒天上で両性花の子房による花粉管の誘引を雄花の活性 (E) と比較する。(F) 花を訪れているイチモンジセセリ。(G) 花を訪れているオオハラナガツチバチ。(H) 口部に花粉塊をつけたシロスジカタコハナバチ。(I) 口吻に多数の花粉塊をつけたトラマルハナバチ。写真 田中(A, F, & H), 矢追(D & E), 多田(G & I), 図 川内野(B & C)

表1 ガガイモの花の昆虫来訪者

昆虫	場所	花粉塊の付着
Hymenoptera<ハチ目>		
Megacampsomeris grossa <オオハラナガツチバチ>	SA,SE	+
Campsomeriella annulata <ヒメハラナガツチバチ>	SA	+
Xylocopa appendiculata circumvolans <クマバチ>	SA	
Bombus diversus <トラマルハナバチ>	SA	+
Lasioglossum occidens <シロスジカタコハナバチ>	SA	+ or - and c
Polistes snelleni <コアシナガバチ>	SA	-
<アシナガバチの一種>	SA	-
<スズメバチの一種>	SA	
Lasius spathepus <クサアリモドキ>	YO	c
Monomorium intrudens <ヒメアリ>	MA	c
Diptera <ハエ目>		
Stomorhina obsoleta <ツマグロキンバエ>	SA	-c
<キンバエの一種>	SA	-c
Lepidoptera <チョウ目>		
Pseudzizeeria maha <ヤマトシジミ>	SA	-c
Parnara guttata <イチモンジセセリ>	SA,SE	+ or -
Pelidas mathias oberthueri <チャバネセセリ>	SA	-
Gurelca himachala sangaica <ホシヒメホウジャク>	SA	-
Coleoptera <コウチュウ目>		
Oxycetonia jucunda <コアオハナムグリ>	MA,SE	+
Acanthoscelides obtectus <インゲンマメゾウムシ>	SA	+
Beetle	MA	+

観察地点. MA: 町田市, SA: さいたま市, SE :世田谷区, YO: 横浜市。

花粉塊:+;付着,-;付着せず, c:雄蕊間の割れ目またはクリップの裂け目に捉えられた昆虫



## References

- China Institute of Botany (1974) *Iconographia Cormophorum Sinicorum*. Science Press, Beijing (in Chinese).
- Fu L., Chen T., Lang K. & Hong T. (1999) *Higher Plants of China*, Vol. 9. Qingdao Publishing House, Qingdao (in Chinese).
- Gruden R. W. (2000) Pollen grains: why so many? In : *Pollen and Pollination*. (Eds A. Dafni, M. Hesse & E. Pacini) pp. 143-165. Springer, Wien.
- Hayata B. (1935) *Taxonomy of Plants (Shokubutsu Bunruigaku)* Vol. 2. Uchidarokakuho, Tokyo (in Japanese).
- Honda M. & Sakisaka M. (1930) *Systema Plantarum Japonicarum*. Sogokagaku Shuppan Kyokai, Tokyo (in Japanese).
- Jia Z. & Jia Z. (1955) *Illustrated Flora of China*. Zhonghua Shuju, Shanghai (in Chinese).
- Ikuse M. (2001) *Pollen Grains of Japan*, 2nd ed. Hirokawa Publishing, Tokyo (in Japanese).
- Knuth P. (1899) *Handbuch der Blütenbiologie II*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Müller H. (1873) *Die Befruchtung der Blumen durch Insecten und die Gegenseitigen Anpassungen Beider*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Murata G. (1981) *Asclepiadaceae*. In: *Wild Flowers of Japan III*. (Eds Y. Satake, J. Ohwi, S. Kitamura, S. Watari & T. Tominari) Heibonsha, Tokyo (in Japanese).
- Ohwi J. (1953) *Flora of Japan*. Sibundo, Tokyo (in Japanese).
- Osada T. (1981) *Colored Guide of Wild Herbs with Artificial Key to their Families*. Hoikusha, Osaka (in Japanese).
- Proctor M. & Yeo P. (1973) *The Pollination of Flowers*. Collins, London.
- Sprengel C. K. (1793) *Das Entdeckte Geheimnis der Nature im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Mayer & Müller, Berlin.
- Sugiura S. & Yamazaki K. (2005) Moth pollination of *Metaplexis japonica* (Apocynaceae): pollinaria transfer on the tip of the proboscis. *J. Plant Research* 118:257-262.
- Tammy L., Sage T. L., Broyles S. B. & Wyatt R. (1990) The relationship between the five stigmatic chambers and the two ovaries of milkweed flowers: a three-dimensional assessment. *Israel J. Botany* 39:187-196
- Tanaka C. (1984) Bee visiting flowers (1). *Amica* 28: 43-58. (in Japanese).
- Tanaka C. (1990) Honeybee visiting flowers. *Journal of Biological Society of Toyama* 30: 68-81. (in Japanese).
- Wyatt R. & Broyles S. B. (1990) Reproductive biology of milkweeds (*Asclepias*): Recent advances. In: *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. pp. 255-272. (Ed S. Kawano). Academic, London.
- Wyatt R. & Broyles S. B. (1994) Ecology and evolution of reproduction in milkweeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:423-441.
- Wyatt R., Broyles S. B. & Lipow S. R. (2000) Pollen-ovule ratios in milkweeds (*Asclepiadaceae*): an exception that probes the rule. *Systematic Botany* 25: 171-180.