

アマモ属 (アマモ科) 海草の花の発生・形態学的研究

大森雄治 *

Floral development and morphology of *Zostera* (Zosteraceae)

OMORI Yuji*

キーワード: アマモ属, アマモ科, 海草, 花部形態, 発生

Keywords: floral development, floral morphology, seagrass, *Zostera*, Zosteraceae

アマモ科の花序に特異的な器官である葯隔 (connective) と、葯隔付属突起 (retinacule), および葯の発生の順序、発達程度がオオアマモ、スゲアマモ、タチアマモ、コアマモで明らかにされ、以下のような特徴が見出された。1) 葯の向軸側に発生する突起—葯隔—は、コアマモ亜属のコアマモおよびアマモ亜属のすべてに見られた。2) 葯の背軸側に発生し、コアマモ亜属に見られる突起—葯隔付属突起—は、アマモ亜属では見られなかったが、タチアマモでは痕跡な突起が時に見出された。3) 各生殖器官の発生の順序は、コアマモ *Z. japonica* では [葯隔付属突起→半葯→葯隔], タチアマモ *Z. caulescens* では [葯隔付属突起と半葯→葯隔], オオアマモ *Z. asiatica* とスゲアマモ *Z. caespitosa* では [半葯→葯隔], であった。4) 雌ずいはその発生初期から、雄ずいやその付属器官との合着などではなく、独立していた。従って、葯を挟んで、葯とは独立的に発生し、若い葯を保護するように発育する葯隔と葯隔付属突起は、スガモ属同様、花被とみなされる。

The floral structures of *Zostera asiatica*, *Z. caespitosa*, *Z. caulescens*, and *Z. japonica* found off the coast of the western part of the North Pacific Ocean were developmentally investigated. Floral developmental and morphological studies proved that the order of initiation and the degree of development of connective and retinacule, in particular, are different among species. 1) Connectives initiate in all the species investigated. 2) Vestigial retinacules occasionally initiate in *Zostera caulescens*. 3) The developmental sequence of reproductive organs is as follows: [retinacule→theca→connective] in *Z. japonica*; [retinacule, theca→connective] in *Z. caulescens*; [theca→connective] in *Z. asiatica* and *Z. caespitosa*. 4) Gynoeceia grow independently from other organs from the beginning.

はじめに

アマモ科の花は扁平な肉穂花序に2個の半葯 (theca: 各2室) からなる雄ずいといと1個の雌ずいが交互につき、雌雄が向かい合わせに2列に並ぶ。花葉の配列が特異で、構成要素が少なく単純なため、その花は両性とも単性ともみなされている。1個の花の構成や、雄ずいや雌ずい以外に花序を構成する付属器官の由来は未だに定説がない。

アマモ属の葯の向軸側には扁平な付属物があり、隔壁のように2列の花序を仕切っている。これは葯隔 (connective, 葯隔稜: 山下, 1983) とみなされている。葯の背軸側、葯隔と葯を挟んで反対側には、舌状の薬的器官があり、これまで苞葉、花被、または葯隔の突起などとみなされ、葯隔附属突起 (retinacule, 鱗片状突起: 山下, 1983) と呼ばれているが (Tomlinson, 1982), スガモ属, *Heterozostera* 属, アマモ亜属アマモ, コアマモ亜属の花序の発生学的研究では、この付属器官が花被に由来するものとみなされた (Soros-Pottruff and Posluszny,

1994; 大森, 2010)。

本研究では、これまで生殖器官の発生学的研究がなされてこなかった日本とその周辺の沿岸に固有な3種を含む4種—オオアマモ *Zostera asiatica*, スゲアマモ *Z. caespitosa*, タチアマモ *Z. caulescens* (以上北半球の広域分布種であるアマモ以外のアマモ亜属) およびコアマモ *Z. japonica* (コアマモ亜属)—を材料に、雄ずいと雌ずいの発生、及びこれらに附属する葯隔と葯隔附属突起の発生位置と発生順序などの発生様式を比較検討して、亜属間、種間の相違を明らかにし、アマモ属の花の基本構造を明らかにすることを目的とした。

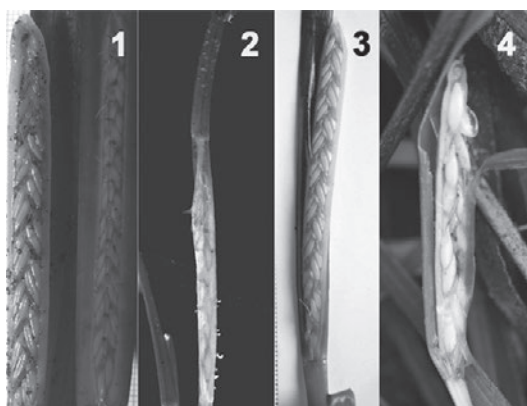
材料と方法

研究に用いた4種オオアマモ *Zostera asiatica* Miki, スゲアマモ *Z. caespitosa* Miki, タチアマモ *Z. caulescens* Miki, およびコアマモ *Z. japonica* Aschers. & Graebn. の採集地と採集日は第1表のとおり。採集した花序 (第1~4図) はFAA (ホルマリン: 氷酢酸: 50%エタノール

第1表 試料とその採集地・採集年月日

Table 1 Collection sites and dates of specimens.

species	collection site	collection date
<i>Zostera asiatica</i>	Aininkappu, Akkeshi, Akkeshi Bay, Hokkaido	June 26, 1993
	Namiita, Otsuchi, Funakoshi Bay, Iwate Pref.	July 13, 2004
<i>Zostera caespitosa</i>	Asamushi, Aomori, Mutsu Bay, Aomori Pref.	May 17, 1991
	Orikasa, Yamada, Yamada Bay, Iwate Pref.	May 19, 1995
	Oura, Yamada, Yamada Bay, Iwate Pref.	April 21, 2004
<i>Zostera caulescens</i>	Kirikiri, Otsuchi, Funakoshi Bay, Iwate Pref.	April 22, 2004
<i>Zostera japonica</i>	Nagai, Yokosuka, Odawa Bay, Kanagawa Pref.	May 25, 2005



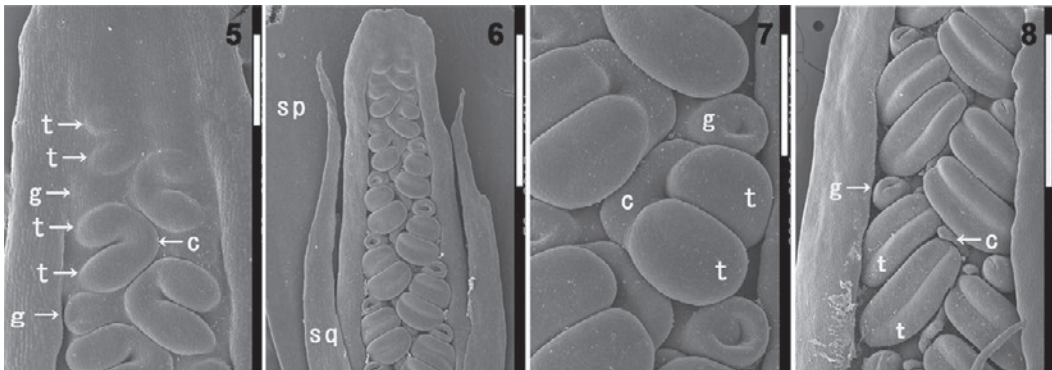
第1-4図 アマモ属の花序。1. オオアマモ *Zostera asiatica*. 2. スゲアマモ *Z. caespitosa*. 3. タチアマモ *Z. caulescens*. 4. コアマモ *Z. japonica*.

Fig. 1-4. Inflorescences of *Zostera*. 1. *Z. asiatica*. 2. *Z. caespitosa*. 3. *Z. caulescens*. 4. *Z. japonica*.

ル=1:1:18)で固定して保存した。固定された花序から、花序の発生初期から開花までの各発生段階の花序を切り出し、エタノールによる脱水処理後、酢酸イソアミルに置換し、臨界点乾燥 (日本電子製JCPD-5) を行い、走査型顕微鏡 (日立製S-2250N) による観察と撮影 (加圧電圧10kV, 撮影倍率30~300倍) を行った。アマモ科の、前後に扁平な肉穂花序はいずれも仏炎苞 (第6, 9, 17図: sp) に抱かれ、左右両側面から葉鞘内鱗片 (図6, 9, 13, 17図: sq) に包まれているので、花序と花の観察と撮影にはそれらを一部取り除いている。

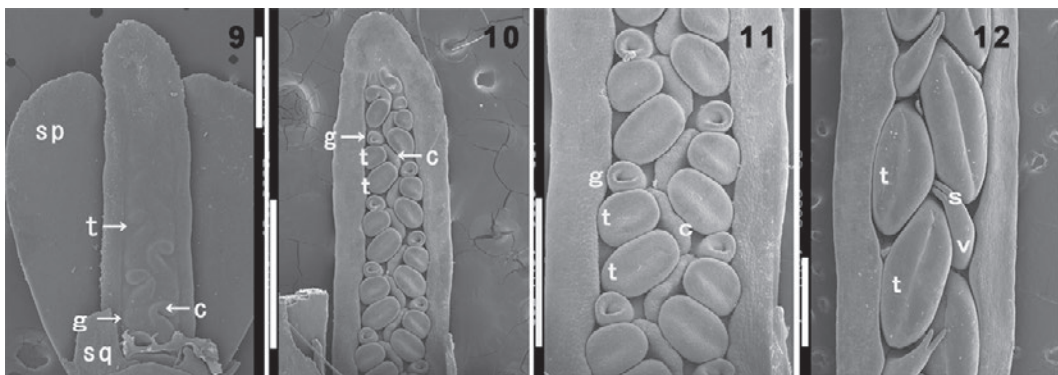
結 果

オオアマモとスゲアマモは、生殖器官の構成要素が同じで、その形状が異なるものの、発生様式はほぼ同様なもので、2種をまとめて記載し、他の2種は種ごとに記載する。



第5-8図 オオアマモ *Zostera asiatica* の生殖器官の発生. 5, 6. 花の発生は1対の半葯(t)の隆起から始まる. 葯の向軸側に葯隔(c)ができ, 2個の半葯が連結される. ほぼ同時に雌ずい(g)が隆起する. 7. 半葯(t)は扁平な楕円形になる. 雌ずい(g)は中央が窪み, 円筒形になる. 8. 半葯(t)はさらに細長くなり, 中央部縦に溝ができる. 葯隔(c)は舌状になり, 先は裂片化する. 雌ずい(g)は開口部が閉じ, 球形になる. c: 葯隔, g: 雌ずい, sp: 仏炎苞, sq: 葉鞘内鱗片, t: 半葯. スケールバーは, 5, 7: 200 μ m, 6, 8: 1 mm.

Figs. 5-8 Initiation and development of reproductive organs of *Zostera asiatica*. 5, 6. Pairs of thecae (t) initiate as oval outgrowths. Connectives (c) initiate on the adaxial side to connect the thecae. Gynoecia (g) initiate as spherical outgrowths. 7. The thecae (t) flatten out. The gynoecia (g) become cylindrical. 8. The thecae (t) become ellipsoid in shape with a longitudinal groove. The gynoecia (g) become spherical with cleft. c: connective, g: gynoecium, sp: spathe, sq: squamule, t: theca. Scale bars: 5, 7= 200 μ m, 6, 8=1 mm.



第9-12図 スゲアマモ *Zostera caespitosa* の生殖器官の発生. 9. 1対の半葯(t)の隆起から始まる. 葯の向軸側に葯隔(c)ができる. ほぼ同時に雌ずいが隆起する. 10, 11 (第10図の拡大図). 葯隔(c)は半葯とは独立して隆起し, 葉状になる. 半葯(t)はさらに隆起して小判形になり, 中央が縦にへこみ始める. 雌ずい(g)は中央が窪み, 円筒形になる. 12. 半葯(t)は細長くなり, 縦に溝ができる. 雌ずい(g)も先は伸張して花柱(s)となる. c: 葯隔, g: 雌ずい, s: 花柱, sp: 仏炎苞, sq: 葉鞘内鱗片, t: 半葯, v: 子房. スケールバーは, 9, 11: 500 μ m, 10, 12: 1 mm.

Figs. 9-12 Initiation and development of reproductive organs of *Zostera caespitosa*. 9. Pairs of thecae (t) initiate as oval outgrowths. Connectives (c) initiate on the adaxial side to connect the thecae. Gynoecia (g) initiate as spherical outgrowths. 10, 11 higher magnification of Fig. 10. The connectives (c) grow independently from the thecae to become leaf-like in shape. The thecae (t) become ellipsoid in shape with a longitudinal groove. The gynoecia (g) become cylindrical with a hollow. 12. The thecae (t) increase in length. Long styles (s) form at the top of the gynoecia. c: connective, g: gynoecium, s: style, sp: spathe, sq: squamule, t: theca, v: ovary. Scale bars: 9, 11=500 μ m, 10, 12=1 mm.

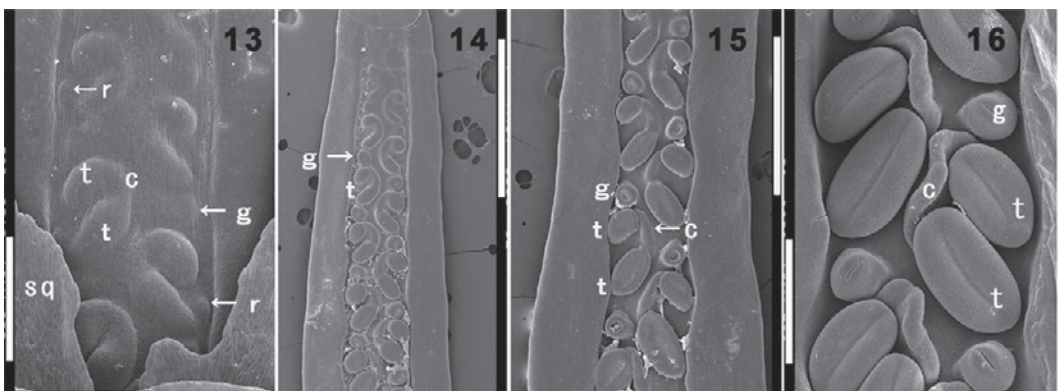
オオアマモ (第5-8図)・スゲアマモ (第9-12図) : 1対の半葯 (第5, 9図: t) の隆起から始まり, 楕円形のふくらみとなり, 葯の向軸側には葯隔ができる。半葯はさらに隆起し, 2個の扁平な楕円体となり, 葯隔 (第5, 10図: c) は2個の半葯を連結するようにかすがい状になる。ほぼ同時に雌ずい (第5, 10図: g) が円筒形に隆起する。半葯はさらに細長くなり, 中央部が凹み, 縦に1本の溝ができる (第8, 12図: t)。葯隔は扁平な葉的な器官として盛り上がり舌状になり, 先は裂片化する (第8, 11図: c)。雌ずいは半球状に隆起し, やがて中央部がくぼみ, 円筒状となる (第7, 11図: g)。さらに窪みを取り囲むように子房壁が盛り上がり, 開口部は閉じ, 球形になる (第8図: g)。雌ずいは伸長して細長くなり, 先端部は2個の突起となり, 花柱と子房が分化する (第12図: s, v)。オオアマモ, スゲアマモとも葯隔付属突起は見られない。

タチアマモ (第13-16図) : 前2種同様に1対の楕円形のふくらみとして半葯 (第13図: t) が現れるが, ほぼ同時に2個の半葯の背軸側中央部に突起 (第13図: r) が現れることがある。葯のふくらみが大きくなるにつれ, 葯の向軸側が隆起して, 葯隔 (第13図: c) となり, 2個の半葯が連結される (第15図: c)。雌ず

いはドーム状の突起として現れ (第13, 14図: g), やがて円筒形になる (第15図: g)。半葯の中央部に溝ができ (第16図: t), 葯隔は扁平に盛り上がり, 先端部は裂片化する (第16図: c)。雌ずいは開口部が閉じる (第16図: g)。

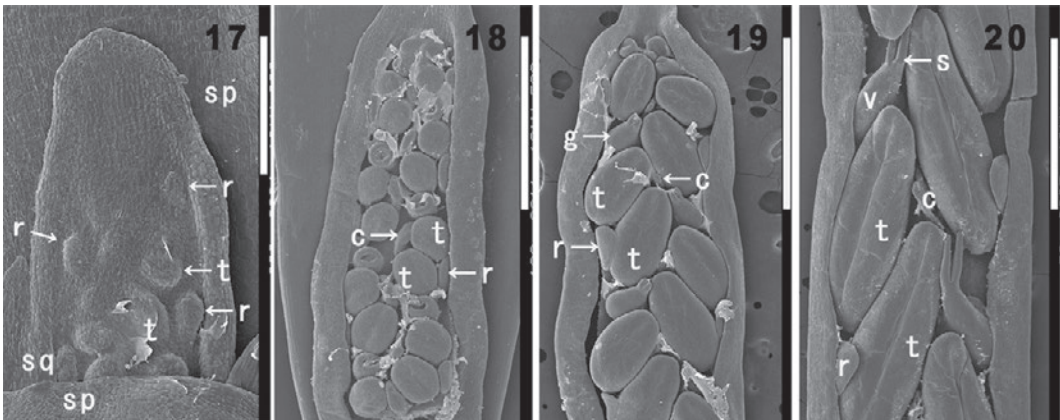
コアマモ (第17-24図) : 花序軸の縁の少し内側に突起, 葯隔付属突起が現れ, 続いて1対の半葯が現れる (第17図: t)。葯隔付属突起は扁平に盛り上がる (第17図: r)。葯隔付属突起と葯隔 (第18図: r, c) はほぼ同形同大である。葯隔は花序軸方向に伸張する。半葯が膨らむにつれ, 葯の向軸側に葯隔が現れ, 2個の半葯は連結される (第18図: c)。半葯が円形から楕円形のふくらみとなり (第19図: t), 中央部に溝ができるころには葯隔が扁平になり, 先端はやや裂片化する (第20図: c)。葯隔付属突起は舌状に伸張するが, 葯が成長しても, あまり大きくならず, 開花期でさえ葯の一部を抱く程度である (第20図: r)。葯隔 (第20図: c) は2列する生殖器官を仕切るようになる。雌ずいは滴形になり (第19図: g), さらに伸長して先端部は2個の突起となり, 花柱と子房が分化する (第20図: s, v)。

さらに, 葯隔と葯隔付属突起の発生をさらに詳しく



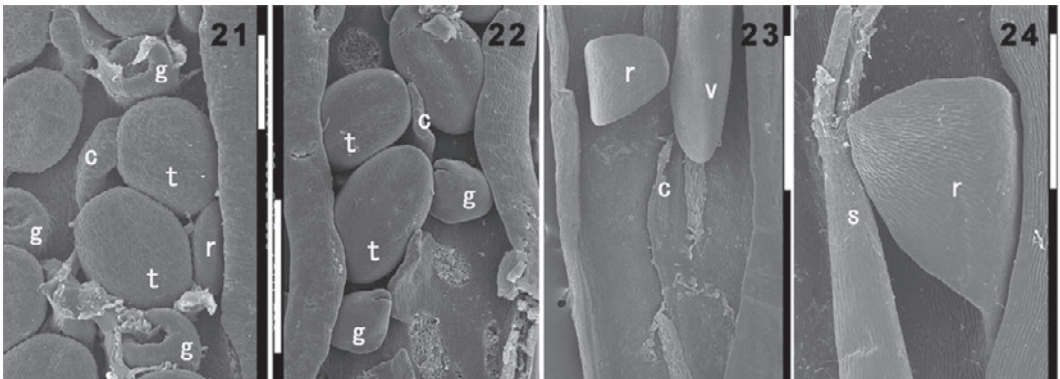
第13-16図 タチアマモ *Zostera caulescens* 生殖器官の発生。13. 半葯 (t) は2個の楕円形の隆起として現れる。一对の半葯の背軸側に葯隔付属突起と推定される突起 (r) が現れることがある。葯が大きくなるにつれ, 葯の向軸側も隆起し, 葯隔 (c) が現れる。14. 一对の半葯 (t) が葯隔 (c) によって連結され, U字形になる。雌ずい (g) も現れる。15. 半葯 (t) と葯隔 (c) は独立し, 半葯は楕円形になり, 葯隔は細長く隆起する。16. 半葯 (t) の中央部に溝ができ, 葯隔 (c) はさらに隆起して葉状になり, 先端部は裂片化する。雌ずい (g) は開口部が閉じる。c: 葯隔, g: 雌ずい, r: retinaculum, sq: 葉鞘内鱗片, t: 半葯。スケールバーは, 13: 200 μ m, 14, 15: 1 mm, 16: 500 μ m。

Figs. 13-16 Initiation and development of reproductive organs of *Zostera caulescens*. 13. Pairs of thecae (t) initiate as oval outgrowths. The outgrowths presumed to be retinacules (r) appear occasionally on the abaxial side of the thecae. Connectives (c) initiate on the adaxial side of the thecae. 14. The pairs of thecae (t) joined by the connectives (c) become U-shape. 15. The thecae (t) become ellipsoid. The connectives (c) grow in length. 16. A longitudinal groove appears on the surface of the thecae (t). The connectives (c) become leaf-like. The openings of the gynoecia (g) close. c: connective, g: gynoecium, r: retinaculum, sq: squamule, t: theca. Scale bars: 13=200 μ m, 14, 15=1 mm, 16=500 μ m.



第 17-20 図 コアマモ *Zostera japonica* の生殖器官の発生. 17. 花序軸の縁の少し内側に葯隔付属突起 (r) が現れ、続いて一对の半葯 (t) が現れる. 18. 葯隔付属突起 (r) は葉状に盛り上がる. 半葯が膨らむにつれ、半葯の向軸側に葯隔 (c) が現れ、葯隔付属突起とともに一对の半葯を挟む. 19. 半葯 (t) は円形から楕円形のふくらみとなり、中央部に溝ができるころには、葯隔 (c) がさらに扁平になり、先端はやや裂片化する. 20. 葯隔付属突起 (r) は舌状に伸張するが、葯が大きくなっても、あまり大きくならず、開花期でさえ、葯の一部を抱く程度である. c: 葯隔, g: 雌ずい, r: 葯隔付属突起, s: 花柱, sp: 仏炎苞, sq: 葉鞘内鱗片, t: 半葯, v: 子房. スケールバーは, 17: 200 μ m, 18: 500 μ m, 19, 20: 1 mm.

Figs. 17-20 Initiation and development of reproductive organs of *Zostera japonica*. 17. Retinacles (r) initiate as outgrowths on the margins of the spathe. Initiation of pairs of thecae (t) follows the retinacles. 18. The retinacles (r) become leaf-like. The connectives (c) initiate on the adaxial side of the thecae. 19. The thecae (t) become ellipsoid with a longitudinal groove on the surface. The connectives (c) become lobed at the margin. 20. The retinacles (r) grow tongue-like to subtend the thecae. c: connective, g: gynoecium, r: retinacle, s: style, sp: spathe, sq: squamule, t: theca, v: ovary. Scale bars: 17= 200 μ m, 18=500 μ m, 19, 20=1 mm.



第 21-24 図 コアマモ *Zostera japonica* における葯隔付属突起・葯隔の発生. 21 (第 18 図の拡大図). 葯隔付属突起 (r) と葯隔 (c) はほぼ同形同大であり、1 対の半葯 (t) を挟んで対をなす. 22. 葯隔 (c) は花序軸方向に伸張して扁平. 23. 葯隔付属突起 (r) は伸長して舌状に、葯隔 (c) はほぼ軸に沿って並び、2 列する生殖器官を軸方向に仕切るようになる. 24. 開花し、葯が脱落した後の葯隔付属突起 (r) と花柱 (s) の一部. c: 葯隔, g: 雌ずい, r: 葯隔付属突起, s: 花柱, t: 半葯, v: 子房. スケールバーは, 21: 100 μ m, 22, 24: 500 μ m, 23: 1 mm.

Figs. 21-24 Development of retinacle and connective of *Zostera japonica*. 21. higher magnification of the Fig. 18. Retinacles (r) and connectives (c) are almost the same in shape and size. 22. The connectives (c) become leaf-like. 23. The retinacles (r) grow to be tongue-like. The connectives (c) grow along the axis of the spathe. 24. The retinacle (r) and a part of the style (s) after the fall of the thecae. c: connective, g: gynoecium, r: retinacle, s: style, t: theca, v: ovary. Scale bars: 21=100 μ m, 22, 24=500 μ m, 23=1 mm.

第2表 アマモ科の生殖器官の発生順序.

Table 2 Developmental order of reproductive organs in Zosteraceae.

species	stage 1	stage 2	stage 3	stage 4	reference
<i>Phyllospadix</i>					
<i>P. japonicus</i>	retinacule	thecae, connective	gynoecium		3*
<i>P. scouleri</i>	retinacule	thecae, connective	gynoecium		1*
<i>P. torreyi</i>	retinacule	thecae, connective	gynoecium		1*
<i>Heterozostera</i>					
<i>H. tasmanica</i>	retinacule	thecae, connective	gynoecium		2*
<i>Zostera</i> (<i>Zosterella</i>)					
<i>Z. japonica</i>	retinacule	thecae	connective	gynoecium	4*
<i>Z. muereii</i>	retinacule	thecae, connective	gynoecium		2*
(<i>Zostera</i>)					
<i>Z. asiatica</i>	thecae	connective	gynoecium		4*
<i>Z. caespitosa</i>	thecae	connective	gynoecium		4*
<i>Z. caulescens</i>	(retinacule), thecae	connective	gynoecium		4*
<i>Z. marina</i>	thecae, connective	gynoecium			2*

1*: Soros-Pottruff and Posluszny, 1994, 2*: Soros-Pottruff and Posluszny, 1995, 3*: 大森, 2010, 4*: this study.

く観察すると、ほぼ同形同大に突起として発生した両者は(第21図: c, r, 第18図の一部を拡大)、やがて花序軸の長軸方向に伸長し、扁平で幅の広いものになる(第22図: c)。葯隔は花序軸に左右に並ぶ生殖器官を中央部で仕切るようになり(第23図: c)、葯隔付属突起は舌状に発達し、生殖器官の一部を覆う(第23, 24図: r)。

考 察

以上のことから、葯隔および葯隔付属突起はアマモ属2亜属及びスガモ属が共有する器官であるとともに、発生の順序、発達の程度は属間、亜属間、種間で異なることが明らかになった。雌ずいの発生では顕著な相違は見られなかったが、葯、葯隔、葯隔付属突起の発生には以下のような特徴が見出された。

葯の向軸側に現れる突起は、アマモ亜属においてもすべての種に見られ、発達の程度はさまざまではあるが、発生部位やその後の合着などから、従来どおり(Tomlinson, 1982) 葯隔とみなすことが妥当である。アマモ属では、葯隔が盾のように発達し、2列に並ぶ雄ずい雌ずいの列の仕切りようになる(第23図: c, 葯隔稜Konnektivekamm: 山下, 1983) のに対し、スガモ属では葯隔はほとんど発達しない(Soros-Pottruff and Posluszny, 1994; 大森, 2010)。

葯の背軸側に現れる突起は、コアマモ亜属に見られるが、アマモ亜属には見られず、葯に隣接するものの、葯とは独立して発生し、発生時期も異なり、

発生過程を通して葯と合着することではなく、葯や雌ずいとは独立した器官と考えられる。コアマモ亜属では発生初期には葯隔も葯隔付属突起も同等に発達し、後期には葯隔付属突起だけが舌状によく発達する(第24図: r)。しかし、生殖器官を完全に覆うことはない。スガモ属では葯隔付属突起がさらによく発達し、開花期には葯も雌ずいも覆う。

葯隔と葯隔付属突起、維管束走向の解析からも葯との密接な関係が示され(山下, 1983)、それらはシバナ属やヒルムシロ属の花被片と相同であると推定されており、アマモ亜属の場合も他のアマモ科と同様、単なる葯の付属物ではなく、花被または包葉(山下, 1983; Soros-Pottruff and Posluszny, 1994; Tomlinson and Posluszny, 2001) とみなされる。

アマモ亜属であってもタチアマモでは葯隔付属突起が発生最初期に現れることが今回明らかにされた。痕跡的とはいえ、タチアマモの花序で、コアマモ亜属に共通してみられる葯隔付属突起が見出されたことは、アマモ属の中で葯隔付属突起をコアマモ亜属では保持され、アマモ亜属では消失したことを示すものと考えられる。しかし、DNAによる分子系統解析ではオオアマモがアマモ亜属4種の中でもっとも最初に分岐する(Tanaka et al., 2003) ので、タチアマモの痕跡的な葯隔付属突起が、タチアマモがコアマモ亜属との系統的近さを示し、アマモ亜属の中でもっとも祖先的であることを示すものではない。

コアマモ亜属では葯隔付属突起がまず隆起し、次にその向軸側の2個の半葯、そしてそれを連結する葯

隔が、少し遅れるか、ほぼ同時に現れ、半葯と葯隔を介して互いに連結し、馬蹄形のふくらみとなる。スガモ属では葯隔付属突起、葯と葯隔、雌ずいの順に規則的に発生する (Soros-Pottruff and Posluszny, 1994; 大森, 2010)。

これまでに解析されたアマモ科スガモ属2種、アマモ属5種の各生殖器官の発生の順序を比較すると、第2表のようにまとめられる。

謝 辞

東京大学海洋研究所、同国際沿岸海洋研究センター、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所、東北大学浅虫臨海実験所、岩手県山田町大沢漁業協同組合、横須賀市長井町漁業協同組合には試料収集の便宜を図っていただいた。国際沿岸海洋研究センターの盛田孝一氏、大沢漁協の道又 純氏、浅虫臨海実験所の田村清一氏には海草の採集で、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所向井宏博士、仲岡雅裕博士、河内直子氏には海草藻場の生態学的研究での共同作業で、相生啓子博士には野外調査はもとより海草研究全般にわたって、東京大学総合研究博物館大場秀章教授には走査型電子顕微鏡の利用の便宜で、同博物館富田綾子氏には試料の処理と撮影に、それぞれご支援とご協力をいただいた。以上の方々に深謝する。

引用文献

- 大森雄治 2010. アマモ科海草エビアマモ *Phyllospadix japonicus* Makino の花の発生. 横須賀市博研報 (自然), (57): 31-35.
- Soros-Pottruff C. L. and Posluszny U. 1994. Developmental morphology of reproductive structures of *Phyllospadix* (Zosteraceae). *Int. J. Pl. Sci.*, **155**: 405-420.
- Soros-Pottruff C. L. and Posluszny U. 1995. Developmental morphology of reproductive structures of *Zostera* and a reconsideration of *Heterozostera* (Zosteraceae). *Int. J. Pl. Sci.*, **156**: 143-158.
- Tanaka N., Kuo J., Omori Y., Nakaoka M. and Aioi K. 2003. Phylogenetic relationships on the genus *Zostera* and *Heterozostera* (Zosteraceae) based on *matK* sequence data. *J. Plant Res.*, **116**: 273-279.
- Tomlinson P. B. 1982. Helobiae (Alismatidae). In Metcalfe C. R. ed. *Anatomy of the Monocotyledons*. VII. 522 pp.+16 plates. Oxford.
- Tomlinson P. B. and Posluszny U. 2001. Generic limits in the seagrass family Zosteraceae. *Taxon*, **50**: 429-437.
- 山下貴司 1983. ヒルムシロ科ベニアマモ亜科の比較発生. 14ページ. 昭和56,57年度科学研究費補助金 (一般研究B) 研究成果報告書.