

アマモ科海草エビアマモ *Phyllospadix japonicus* Makino

の花の発生

大森雄治*

Floral development of *Phyllospadix japonicus* Makino (Zosteraceae)

OMORI Yuji *

キーワード：エビアマモ，アマモ科，花部形態，発生，海草

Key words: *Phyllospadix japonicus*, Zosteraceae, floral morphology, development, seagrass

日本周辺に固有なスガモ属エビアマモの花を器官発生の観点からにその特徴を明らかにした。エビアマモでは扁平で舌状の肉穂花序の縁に沿って葯隔付属突起 (retinacule) が並び、その向軸側に雄ずいといと雌ずいといが交互につき、これが軸を挟んで左右に2列あつて、基部から順に発生する。最初に、花序軸の縁側の葯隔付属突起と、その内側の2個の半葯 (theca)、それを連結する葯隔 (connective) が、ほぼ同時に現れ、半葯と葯隔は互いに連結し、U字形またはV字形の隆起となる。葯隔はそれ以上発達せず、葯隔付属突起がよく発達し、成熟時には雄ずいといや雌ずいといを完全に覆う。雌花序では半葯はその後葯室が完全に萎縮する仮雄ずいといであり、雌ずいといのみが発達する。雄花序では発生当初から雌ずいといはなく、雄ずいといと葯隔付属突起からなる。このようなエビアマモの生殖器官の発生学的特徴は北アメリカ大陸太平洋沿岸に分布する *Phyllospadix scouleri*, *P. torreyi* と多くの点で類似していることが明らかになった。

The floral development of *Phyllospadix japonicus* found off the coast of the southern part of Japan and the South Korea was investigated. A retinacule, two thecae, and a connective which compose a male flower initiate almost the same time, and then two thecae connected with a connective appear U-shaped or V-shaped. Gynoecea initiate as radial outgrowths between the sets of the male organs. After initiation the connective stops developing and the retinacule continues to develop to completely cover gynoecea and staminodes in the female inflorescences and stamens in the male ones which have no gynoecea. The developmental features of the flower of *P. japonicus* are similar to those of *P. scouleri* and *P. torreyi* distributed off the west coast in North America.

はじめに

アマモ科の生殖器官は仏炎苞 (Fig. 5: sp) に包まれ、扁平な肉穂花序 (Fig. 5: sd) の片面 (向軸側) に2個で1対の半葯 (各2室からなる) と1個の雌ずいが上下に交互につき、左右に向かい合わせに2列に並ぶ。アマモ属は雌雄同株だが、スガモ属は、雌ずいと仮雄ずいからなる雌花序と、雄ずいだけからなる雄花序があり、雌雄異株である (Fig. 1, 3)。このように花葉の配列が特異で、構成要素が少なく単純なため、それらは両性花とも単性花ともみなされ、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。

花には雌ずいと葯だけでなく、葯の向軸側には2個の葯を連結する付属物があり、アマモ属などでは隔壁のように軸を挟んで左右各1列に並んだ花序を仕切っていることがあり、これは葯隔 (connective) とみなされている (Tomlinson, 1982)。一方、葯の背軸側、葯を挟んだ葯隔の反対側には、舌状の葉的器官があり、これまでに、苞葉、花被、または葯隔の突起などとみなされ、葯隔付属突起 (retinacule) と呼ばれている。北米産スガモ属2種の花序の発生学的研究によれば、この付属器官は花被に相当するとみなされている (Soropotruff and Posluszny, 1994)。

本研究では、日本とその周辺の太平洋西北部沿岸に分布するスガモ属エビアマモの雌ずいと雄ずいの発生、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北アメリカ産2種と比較検討し、本種の花の基本構造とその器官発生学的特徴を明らかにすることを目的とした。

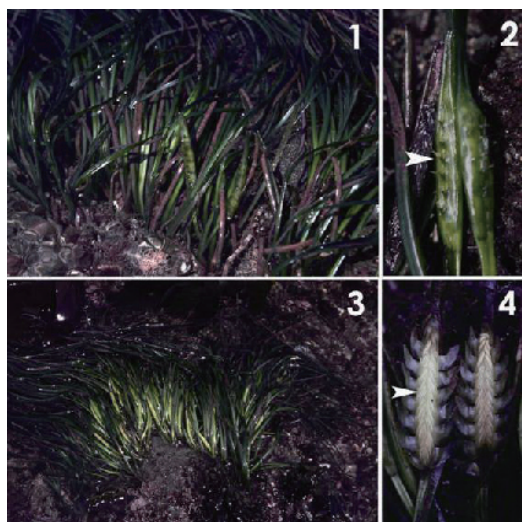
材料と方法

研究に用いた材料は Table 1 の通り。採集した試料は FAA (ホルマリン: 氷酢酸: 70% エタノール = 1:1:18) で固定して保存し、固定された花序から、花序の発生初期のものから開花するまでのさまざまな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) または凍結乾燥 (日立社製 ES-2030) を行い、走査型顕微鏡 (日立製 S-2250N または同社製 SEMEDX Type N S 3000) による観察と撮影 (加速電圧 10kV または 15kV, 撮影倍率 30 ~ 300 倍) を行った。

結 果

雌花序と雄花序の構成

雌花序では、雌ずい (g) と2個の半葯 (t) で1組となった仮雄ずいが上下に交互に並び、その雌ずいと雄ずいの列が花序の軸の左右に向かい合わせに互い違いに



Figs. 1-4 Growth habit and inflorescence of *Phyllospadix japonicus* in Shichiriga-hama, Kamakura, Kanagawa Pref. **1**, Female plant on April 27, 2005. **2**, Female inflorescence, on April 15, 1991, The styles and the stigmata (arrow head) stick out of the retinacules and the spathe. **3**, Male plant, on March 21, 1996. **4**, Male inflorescence, on March 21, 1996. The anthers (arrow head) are exposed to seawater or to the surface of the sea because the retinacules open outwards.

並ぶ (Fig. 6)。雄花序では2個の半葯で一組となった雄ずいが軸をはさんで2列に並ぶ (Fig. 17)。いずれも仮雄ずい、雄ずいの背軸側には葉状の葯隔付属突起 (r) があり、向軸側に折れ込んで、雌ずいと仮雄ずい、あるいは雄ずいを完全に覆う。

花期には、雌花序では雌ずいが熟しても、葯隔付属突起は開かず、重ねあわされた葯隔付属突起の間から糸状の花柱が海中に出る (Fig. 2: arrow head)。雄花序では花期に葯隔付属突起が両外側に、観音開き状に開いて、成熟した花粉をもつ雄ずいを裸出する (Fig. 4: arrow head)。

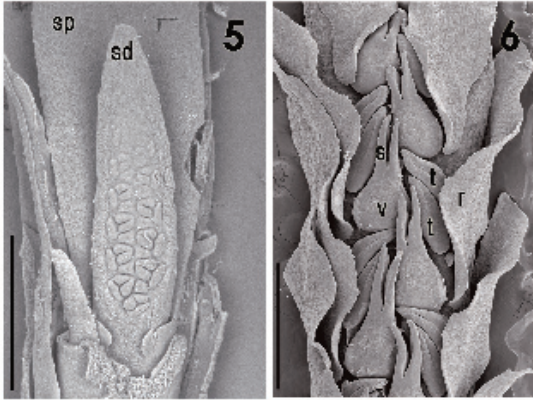
雌花序と雌花、仮雄ずいの器官形成

扁平な舌状の花序軸 (sd) の表面に最初に現われるのは、長楕円形の突起として現われる葯隔付属突起 (retinacule) である (Figs. 7, 8, 9: r)。続いて葯隔付属突起の向軸側にそれとほぼ垂直方向にほぼ平行に並んだ2個の長楕円形の突起として半葯 (theca) が現われる (Fig. 7: t)。葯の頂端側にはほぼ円形の突起が現われ、これが雌ずいとなる (Fig. 7: g)。

2個の半葯の向軸側には半葯を連結するように突起、葯隔 (connective) が現われ (Fig. 8: c)、これを介して2個の半葯はU字形またはV字形の突起となる

Table 1 Collection site and date of specimens, *Phyllospadix japonicus*.

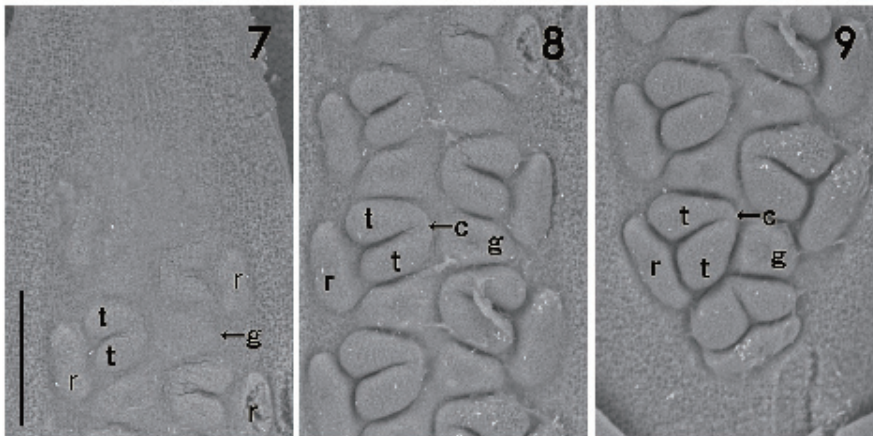
Collection site	date
Sosogi-kaigan (曾々木海岸), Wajima, Ishikawa Pref.	March 16, 2004
Shichirigahama (七里ガ浜), Kamakura, Kanagawa Pref.	February 7, 2005
Shichirigahama, Kamakura, Kanagawa Pref.	January 29, 2006
Shichirigahama, Kamakura, Kanagawa Pref.	February 12, 2006

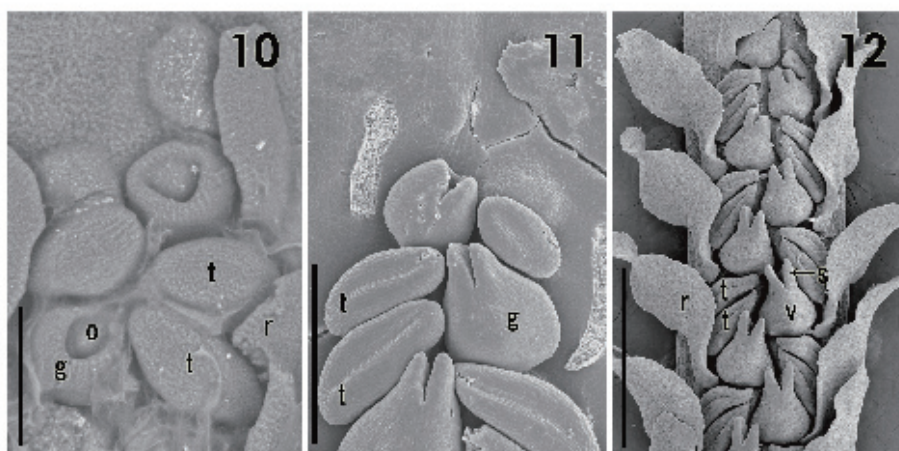
**Figs. 5-6** Female inflorescences of *Phyllospadix japonicus*. Scale bar = 1 mm. **5**, Early developmental stage of female inflorescence. **6**, Later developmental stage of female inflorescence. r: retinacule, s: style, sd: spadix, sp: spathe, t: theca, v: ovary.

(Fig. 8, 9: t). 半葯はさらに成長するが、葯隔は成長をやめるので、2個の半葯は平行に並んだ長楕円形のふくらみとなる (Fig. 10: t). 半葯には縦方向に溝ができ、さらに縦方向への伸長を続け、細長くなる (Fig. 12, 13: t). 雌ずいが成熟するころには、半葯の溝は深くなり、半葯の全形は紡錘形から扁平な舟形となる (Fig. 14: t). この時期でも葯隔は小さなふくらみとして、2個の半葯を連結していることがわかる。

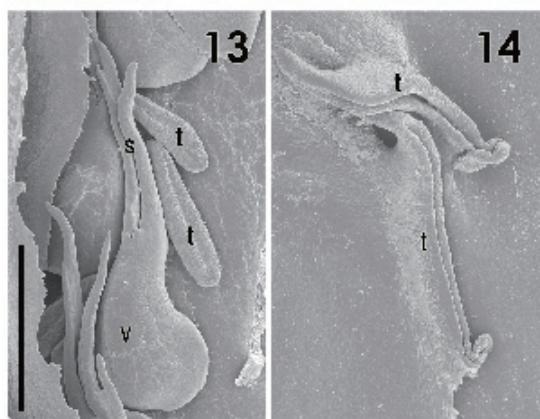
一方、雌ずいは円形の突起の周縁部がよく成長し、ドーナツ型になる (Fig. 10: g)。へこんだ中央部には胚珠ができる (Fig. 10: o)。雌ずいは成長するにつれて球形となり、くちばしのような2個の突起ができ (Fig. 11: g)、子房と花柱に分化する。子房は水滴形になり (Fig. 12: v)、さらに横方向に伸張し、扁平になり (Fig. 13: v)、花柱はさらに伸長する (Fig. 13: r)。

葯隔付属突起は成長に伴って扁平化し (Fig. 10: r)、葉状になって、向軸側に折れ曲がり (Fig. 12: r)、生殖器官を覆う。

**Figs. 7-9** Initiation of reproductive organs of female inflorescences of *Phyllospadix japonicus*. Scale bar = 200 μ m. **7**, Initiation of retinacules, thecae, and gynoecium. Anthers initiate as two thecae. **8**, Initiation of connectives. **9**, Retinacules become longer along the margin of spadix. A pair of thecae becomes U-shape or V-shape. c: connective, g: gynoecium, r: retinacule, t: theca, v: ovary.



Figs. 10-12 Middle developmental stage of female inflorescences of *Phyllospadix japonicus*. **10**, Ovules (o) initiate on the inner portion of gynoecia. Connectives (c) stop developing. Scale bar = 200 μ m. **11**, Short styles begin to form at the top of the gynoecia. Thecae (t) become longer and have longitudinal grooves. Scale bar = 500 μ m. **12**, The styles become longer. scale bar = 1 mm. r: retinaculum, g: gynoecium, o: ovule, r: retinaculum, t: theca, v: ovary.



Figs. 13-14 Later and final developmental stage of female inflorescences of *Phyllospadix japonicus*. Scale bar = 1 mm. **13**, Ovaries become flat, and styles and thecae become longer. **14**, Locules of the thecae (t) completely wilt. r: retinaculum, s: style, t: theca, v: ovary.

雄花序と雄花の器官形成

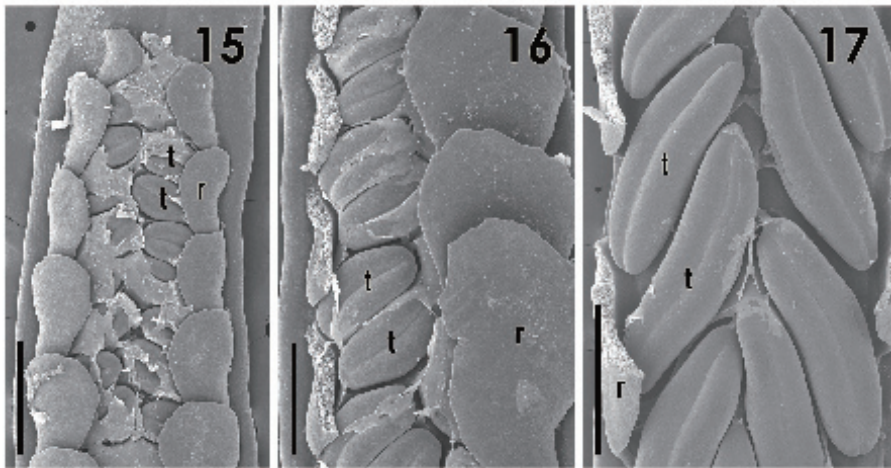
葯隔はほとんど発達せず、楕円形となった2個1組の半葯はほぼ平行に並び (Fig. 15: t), やがて縦に1本の溝が入る (Fig. 16: t). 葯隔付属突起は扁平で葉状となり (Fig. 15: r), 向軸側に曲がり始める。半葯はさらに成長して長楕円形からやや曲がった紡錘形となる (Fig. 17: t). 葯隔付属突起は完全に半葯を覆う。

考 察

以上の結果, 扁平な花序の両縁に縦に連なる葯隔付属突起と, 雌花序では2列に並んだ雌ずい, 雄花序では同じく2列に並んだ1対2個の半葯からなるスガモ属エビアマモの生殖器官は, 雌花序では発生の初期に雌ずいと雌ずいの間に1対2個の半葯からなる仮雄ずいが現れるが, 開花期には完全にしおれてしまい, 雄花序では雌ずいに相当する器官の形成は発生当初からまったく見られないこと, また, 雌雄両花序とも発生初期にあった葯隔が開花期にはまったく見られないことが明らかになり, このような器官発生学上の形質はアマモ属ではなく, スガモ属特有のものであることが判明した。

また, スガモ属エビアマモの半葯, 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。葯隔付属突起がまず隆起し, その向軸側の2個の半葯, それを連結する葯隔が, 続いて現れ, 葯と葯隔は互いに連結し, V字形またはU字形のふくらみとなる。葯隔付属突起, 半葯, 雌ずいの順に花序の基部から規則的に発生する。このような器官発生学的な特徴は, *P. scouleri* と *P. torreyi* (Soros-pottruff and Posluszny, 1994) によく類似し, 共通の特徴と見なされる。

半葯の向軸側に現れる突起は, 発生部位や発生順序, その後の合着などから, 従来どおり葯隔とみなすこと, 2個の葯は独立した雄ずいではなく, 2個の半葯で1個の雄ずいであるとみなす (Soros-pottruff and Posluszny, 1994) ことが妥当である。また, アマモ属では, 葯隔が盾のように発達し, 2列に並ぶ雄ずいと雌ずいの列



Figs. 15-17 Middle and later developmental stage of male inflorescences of *Phyllospadix japonicus*. **15**, Young thecae are elliptic in shape with a longitudinal groove. Scale bar = 500 μ m. **16**, Retinacules (r) completely cover thecae (t) and thecae become oblong. scale bar = 500 μ m **17**, Thecae (t) become longer and narrower. Scale bar = 1 mm. r: retinacule, t: theca.

の仕切り（葯隔稜 Konnectivkamm：山下，1983）のようになるが，スガモ属では葯隔はほとんど発達しない。

器官発生学および維管束走向の解析からも2個の半葯と葯隔稜と葯隔付属突起が雄性生殖器官の1単位とみなされ，シバナ属やヒルムシロ属の葯とそれを包む花被片の組み合わせと相同と考えられ，花被片の両端が葯隔稜と葯隔付属突起に相当するとみなされている（山下，1983）。葯隔付属突起は，今回の結果からも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。エビアマモを含むスガモ属では葯隔付属突起はさらによく発達し，開花期には半葯も雌ずいも覆い，その機能からも花被に相当するとみなされており（Soros-pottruff and Posluszny, 1994; Tomlinson and Posluszny 2001），今回のエビアマモから得られた知見もこれを支持するものである。

アマモ科の雌ずいが1心皮雌ずいなのか複数の心皮に由来するのか，また，雄ずいの背軸側の突起が隣接する雌ずいをも包む花被とし，それらを両性花とみなすのか，あるいは雄ずいだけの花被とし，それらを雄花とみなすのかはこれまでの解析からも（Soros-pottruff and Posluszny, 1994），そして今回の発生学的解析でも未解決である。

謝 辞

鎌倉市漁業協同組合には七里ガ浜でのエビアマモの収集の便宜を図っていただき，走査型電子顕微鏡の撮影の一部は日立ハイテクの受託解析センタに委託した。相生啓子博士には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

- Soros-Pottruff C. L. and Posluszny U. 1994. Developmental morphology of reproductive structures of *Phyllospadix* (Zosteraceae). *Int. J. Pl. Sci.*, **155**:143-158.
- Tomlinson P. B. 1982. *Helobiae (Alismatidae)*. Vol. VII. In Metcalfe C. R. ed. *Anatomy of the Monocotyledons*. 559 pp. Clarendon Press.
- 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. 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. 14 ページ.