

タチアマモ (*Zostera caulescens* MIKI : アマモ科) の直立枝の成長

大森雄治*

Observations on the growth of erect shoots in *Zostera caulescens*
MIKI (Zosteraceae)

OMORI Y.*

One of the morphological characterers of *Z. caulescens* is that its erect shoots project long foliage leaves at the top of the shoot as well as inflorescences. The ontogeny of this characteristic shoots was anatomically examined in Sagami Bay, central Honshu from 1990 to 1995, to clarify the morphological and ecological meanings of the shoots, and the ontogenetical variations were compared between warm- (Sagami Bay) and cool- (Otsuchi or Funakoshi Bay of the Sanriku-Kaigan, northern Honshu) temperate seas. The differentiation of lateral buds to inflorescence begins in December, although the erect shoots resemble vegetative leaves of the subterranean stems. The axes of the shoots grew quickly from February and began to ramify inflorescences from the lower part. The flowers of *Z. caulescens* bloomed in April and bore fruit from May to June. No axillary buds were transformed into inflorescences in June, and the erect shoots themselves began to fall off the rhizome in July. In September only foliage leaves from the rhizome were observed. Thus, *Z. caulescens* in Sagami Bay has the ability to differentiate inflorescences at the shoot apex with apical foliage leaves for at least five months from December to May, and continues to have leaves at the top of the erect shoots for seven or eight months from December to June or July. Thus the erect shoots play a vegetative role as well as a reproductive one. On the other hand, off the Sanriku-Kaigan, the erect shoots remained even in the middle of October, though no inflorescences were observed at the top of the erect shoots after August. Therefore the erect shoots play a vegetative role even from August to October after the fall of fruits off the Sanriku-Kaigan.

はじめに

タチアマモ (*Zostera caulescens* MIKI) をはじめとしたアマモ属海草は内湾砂泥地の生態系にとって大型の一次生産者であるばかりか、他の動物や植物に対して穏やかな生育環境を提供しているという意味でも、きわめて重要な構成種である。しかし、広域分布種のアマモ (*Z. marina* L.) を除き、日本沿岸固有のアマモ属 3 種はこれまで

その生態や生活史はほとんど明らかにされていない(相生, 1989b; 大森, 1993)。タチアマモは、海底に横走する地下茎から出る直立枝*の長さが 5 m を越え、他のアマモ属に比べ水深の深い (3 ~ 10m) 海底に生育する (MIKI, 1932)。タチアマモのもう一つの顕著な特徴は直立枝の先端が普通葉で終わることであり、他のアマモ亜属の直立枝の先端がすべて花序で終わっていることと著しい違いがある (MIKI, 1932)。大森 (1991) は本種の

* 横須賀市自然博物館 Yokosuka City Museum, Fukadadai 95, Yokosuka 238.

原稿受付 1995年9月30日 横須賀市博物館業績 第477号.

キーワード: 生殖枝, 直立枝, 生活史, タチアマモ, アマモ科 Key words: reproductive shoot, shoot growth, erect shoot, *Zostera caulescens*, Zosteraceae, life history

花期にこの直立枝のシュート頂付近に花序が形成されていることを観察し、外見的には栄養枝に見える直立枝の先端部が、少なくとも花期には直立枝が生殖枝であることを明らかにした。筆者はここ数年間三浦半島西部の相模湾と三陸海岸中部の大槌湾でタチアマモの形態と生活史を、とくに直立枝の形態に注目しながら比較研究しており(大森, 1994)、本報では直立枝のシュート頂の個体発生を解剖学的に明らかにしたので報告する。

タチアマモ採集の便宜をはかっていただいた東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター盛田孝一氏、試料の採集にご協力いただいた東京大学海洋研究所仲岡雅裕博士、相模湾海洋生物研究会の長谷川孝一氏、萩原清司氏、横須賀市自然博物館の林 公義氏に感謝する。また、三陸海岸でのアマモ類調査で採集にご協力いただき、常にアマモの生態に関しご教示いただいている東京大学海洋研究所相生啓子博士に感謝する。研究の一部は東京大学海洋研究所共同利用費(平成5, 6年度)によっている。

※筆者はこれまでの報告(大森, 1990; 1991; 1994)で花序をつけるタチアマモのシュートを花枝や生殖枝と表現してきたが、本研究によってこのシュートの先端に出る普通葉が一時的なものでなく(場合によっては果実が落ちた後も残っている)、このシュートが栄養枝としての役割大きいことが判明した。生殖枝と表記したのではこのシュートの役割の一面だけを強調することになるので、今後は直立枝と表記する。

材料と観察方法

タチアマモの直立枝は、1990年3月～1995年6月まで神奈川県横須賀市西部の相模湾に面した横須賀市自然博物館付属天神島臨海自然教育園で採集し、三陸海岸では1992～1994年に大槌湾の岩手県釜石市箱崎と1993年には船越湾の岩手県上閉伊郡大槌町吉里吉里で採集した。その直立枝先端部は FAA (フォルマリン: 氷酢酸: 50% エタノール = 1: 1: 18) で固定しそのまま保存した。証拠標本はすべて横須賀市自然博物館維管束植物資料 (YCM-V) として保管されている。試料はエタノール・ブタノールシリーズで脱水後包埋し、厚さ10～20 μ m の直立枝先端部の縦断切片を作成した。切片は Hema-toxylin, Fast green, Safranin の3重染色を行い、プレパラートとした。

観察結果

1990年から1995年までに得られた標本から、タチアマモの直立枝とそのシュート頂付近の形態の変化を発生段

階を追って記載する。アマモ属の葉序は二列互生で花序軸と葉の中央を通る面で花序軸の縦断切片をつくると、すべての腋芽の縦断面が得られる。この断面を観察すると、その形態から側枝に葉や花序が分化している様子が判断できるので(大森, 1991)、腋芽の形態から花序の分化の有無を判断した。

○相模湾(神奈川県横須賀市佐島天神島及び笠島周辺)における個体発生の経過

12月18日: 直立枝は先端の普通葉が70cmほどに伸張していたが、直立茎は短いうえに葉鞘に包まれ、外部からはまだ見られなかった。しかし、腋芽はすでに花序への分化を始めており、第4の腋芽には明らかな花序が見られた(Fig. 1)。

1月14日: 直立茎が伸長し、直立枝の葉鞘中に直立茎が見える個体が見られたが、多くは60～90cmの長さの普通葉だけが見られた。

2月26日: 直立枝の下方には10～20cmの直立茎が現れ、先端の普通葉はさらに伸張り100～140cmになった。側枝はまだ見られないが、シュートの先端部の腋芽には花序が明らかに分化していた(Fig. 2)。

3月23日: 直立茎は最長70cmほどに伸張り、普通葉も最長150cmほどであった。側枝は少数の個体で1, 2本分枝していた。第4以降の腋芽では花序が分化していた(Fig. 3)。

4月9日: さらに直立茎が伸張り、下方の側枝の花序には開花中の花が見られた。腋芽は花序が分化していた。

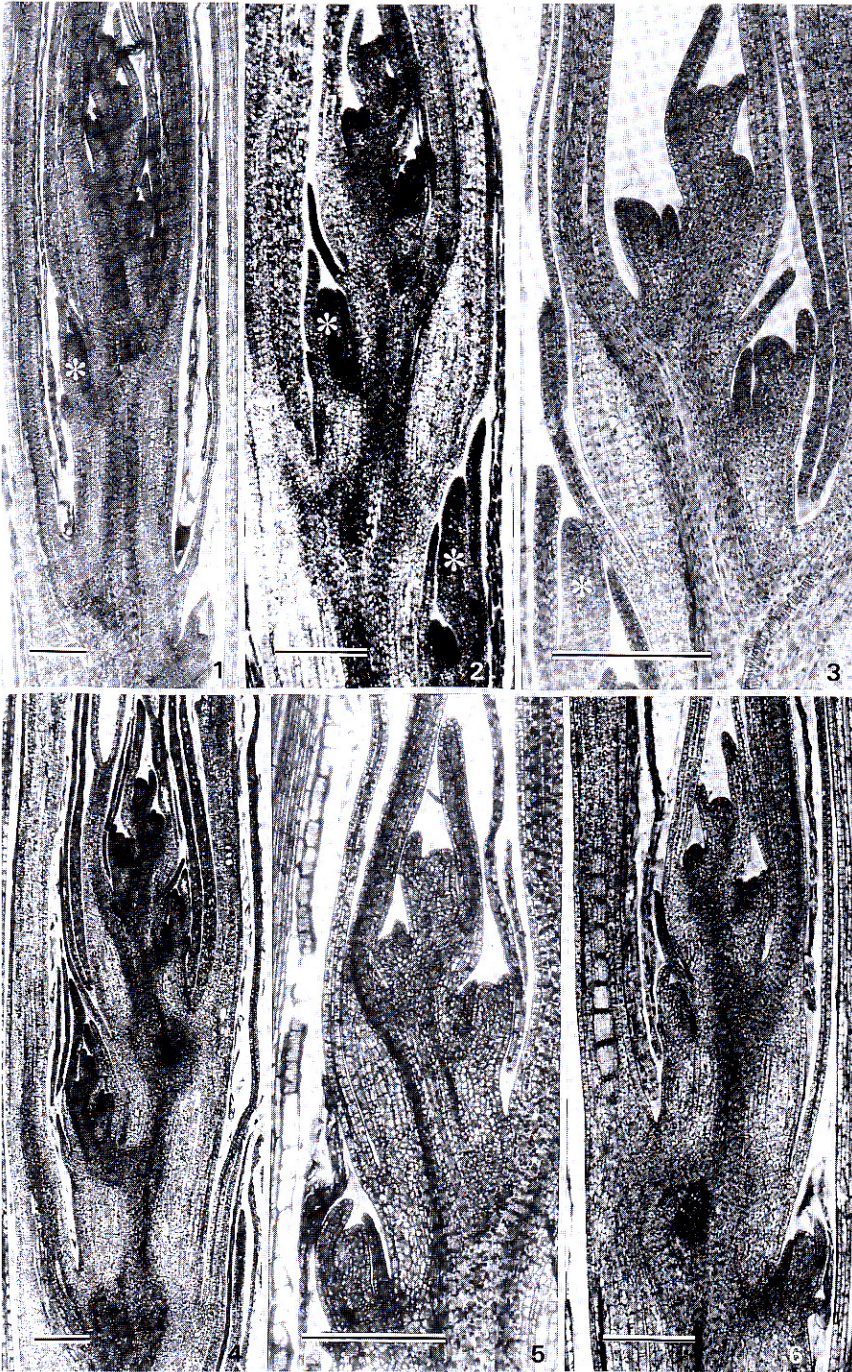
5月13日: 4月とはほぼ同様で、直立枝先端の普通葉の伸張は2月からほぼ同じ値を示し、普通葉のサイズは成熟個体で150cmほどであるといえる。花序は下方から次々に開花し、最下の花序は果実になり始めていた。

6月10日: 直立茎はさらに伸張り、最長256cmを示した。側枝の花序の多くは果実になっていた。直立枝シュート頂の下方には4個の腋芽が見られ、いずれも花序への分化は認められなかった(Fig. 4)。

7月16日: 側枝はほとんど脱落して花序または果実は見られなかった。シュート頂付近の腋芽は3個見られ、いずれも花序は分化していなかった(Fig. 5)。

○大槌湾(岩手県釜石市箱崎)における個体発生の経過

5月18日: 普通葉の長さは102cm、直立茎の長さは118cmがそれぞれの最大値を示した。側枝は22個体中2個体で分枝して花序をつくっていたが、ほとんどの個体は開花していなかった。成長段階は相模湾の個体群の3月に相当する。



Figures 1-6 Longitudinal sections of the erect shoot of *Zostera caulescens* MIKI. 1: An inflorescence (*) begins to develop from an axillary bud between the sixth and the seventh prophylls in December. 2: Inflorescences are just developing in lower buds in February. 3: Inflorescences are differentiating one after another in March. 4, 5: No inflorescences are observed in June (Fig. 4) and July (Fig. 5). 6: No inflorescences are observed in October. 1~5: Sagami Bay, 6: Funakoshi Bay of the Sanriku-kaigan. Scale bars indicate 0.1 mm.

6月24日：普通葉の長さは5月とほぼ同様だが、直立茎は最大255cmであった。側枝も2～5本が分枝しており、成長段階は相模湾の4、5月に相当する。

8月29日：普通葉や直立茎の長さは6月とほぼ同様だが、側枝は全て脱落していた。シュート頂付近に腋芽は1個見られたが、花序は未分化であった。

10月19日：直立茎はさらに伸張り、最大350cmを示し、直立枝全長は最大436cmであった。シュート頂付近に腋芽は5個見られたが、いずれも花序は分化していなかった。

○船越湾(岩手県大槌町吉里吉里)における記録

10月19日：直立茎の最大値は591cm、先端の普通葉と合わせ、直立枝の最大値は687cmであったが、いずれも側枝はすでに脱落して見られなかった。シュート頂付近の腋芽は3個しか見られず、花序は分化していなかった(Fig. 6)。

考 察

相模湾におけるタチアマモの直立枝の成長は外見上の変化(大森, 1994)とシュート頂付近の解剖学的観察から次のようにまとめられる。

相模湾のタチアマモでは、12月に直立枝はすでに地下茎から分枝し、直立茎は見られず普通葉のみが見られるだけであるが、シュート頂付近の腋芽はすでに花序に分化している。1月には直立茎が伸長を始め、2月には直立茎が現れて直立枝の茎と葉が外見上も区別できるようになる。3月には側枝も分枝し始め、4月には下方の側枝の花序から順に開花しはじめる。5月には下方の花序から結実し始め、6月にはほとんどが果実になる。7月には果序が直立枝から脱落する一方、シュート頂付近の腋芽はもはや花序に分化せず、栄養期のシュートを示し、地下茎のシュート(TOMLINSON, 1982)と区別できない。9月にはすでに直立枝が地下茎から脱落しており、地下茎の普通葉だけで、新たな直立枝はまだ認められない。

以上のことから、相模湾のタチアマモは12月(水温14°C)から7月(水温23.6°C)までの、少なくとも8カ月間は生殖枝先端に普通葉をつけ、地下茎から出る普通葉と共に、生殖枝でありながら同時に栄養枝としての機能も果たしていると考えられる。真夏でも水温が低く20°Cを越えることの希な三陸海岸(大槌湾の水温は1981-1985年の平均で、6月12.0°C、7月15.2°C、8月19.8°C、9月19.7°C、10月17.3°C)では花序が脱落した後も、直立枝は地下茎から脱落しないばかりか、さらに

伸張を続け、水深に応じて5～7mにまでなる。タチアマモの葉が、海水の透明度が落ちる夏期に水温が高く光量の多い水面近くにあるということは、直立枝先端の普通葉が地下茎から出る普通葉よりも効率よく、地下茎の成長を助けていることが考えられる。アマモでは花序が成熟すると共に、直立枝は脱落し(相生, 1989a)、その直立枝はタチアマモのような栄養枝的役割はあまりないと考えられる。また、相模湾では12月から6月(水温21.7°C)までの7カ月間はシュート頂から分化する腋芽は次々と花序になり、直立茎の伸張に伴って次々に開花結実するが、7月中旬にはすでに果序がすべて脱落している。このことから相模湾では水温が20°Cを越える6月末から7月には直立枝が脱落し始めるだけでなく、シュート頂付近の腋芽が花序を作らず、生殖期のシュートから栄養期のシュートに変化することが明らかとなった。

一方、相模湾のタチアマモとは異なり、夏にも直立枝が脱落せず、秋まで直立枝が見られる三陸海岸のタチアマモは、夏の高温期には側枝にできる花序がすべて果実となって脱落し、8月下旬以降はシュート頂付近の腋芽は花序に分化せず、栄養期シュート頂を示していることから、タチアマモでは日長や水温の変化により直立枝のシュート頂が変化することが示唆された。

このように、相模湾と三陸海岸のタチアマモは生育形や種子の形態などからは間違いなく同じタチアマモと認められるが(MIKI, 1932, 1933; 大森, 1992; OMORI, 1994)、その生活史はかなり異なっており、花期の違いだけではなく(相生, 1989a)、直立枝の役割も異なっていると考えられる。タチアマモは他のアマモ属に比べはるかに長い直立枝をもち、その先端に普通葉をつけることで他種に比べより深いところに生育でき(相生, 1989a)、その上その直立枝の生育期間が長くなることで、南北に長いために日長や水温の変化の著しい日本列島沿岸で、陸奥湾や三陸沿岸など水温の低い地域に分布を拡大することができたと考えられる。

まとめ

1) タチアマモ(*Zostera caulescens* MIKI)の生活史を明らかにする目的で、直立枝シュート頂の個体発生を相模湾と三陸海岸大槌湾・船越湾で得られた試料により解剖学的に観察した。

2) 相模湾では、直立枝は12月にはすでに地下茎から伸びており、そのシュート頂付近の腋芽がすでに花序に分化していることが確認され、2月から5月まではシュート頂付近の腋芽には次々と花序ができていたが、花序が次々に果序となる6月以降は花序に分化する腋芽は認め

られず、シュート頂は生殖期から栄養期へ変化したとみなされる。

3) 直立枝先端の普通葉は12月から7月まで8カ月間見られたが、その間シュート頂は5月までは生殖期、6月以降は地下茎と同じく栄養期シュート頂となり、タチアマモの直立枝は生殖枝と栄養枝の役割をあわせもつことが明らかになった。

4) 相模湾に比べ水温の低い三陸海岸に生育するタチアマモは夏以降は直立枝から果序が脱落し、シュート頂付近にも若い花序は認められないが、10月まで直立枝に葉を残す。そのため、三陸沿岸のタチアマモの直立枝は、花後すぐに脱落する相模湾産のものに比べ、栄養枝としての役割が大きいと考えられる。

引用文献

- 相生啓子 1989a. 海草の生態とその保護, 沿岸の浅海に生える海の水草. 採集と飼育, **51**(8): 352-356.
- 相生啓子 1989b. アマモの生育環境. 水草研究会会報, (37): 5-7.
- MIKI S. 1932. On seagrasses new to Japan. *Bot. Mag. Tokyo*, **46**(552): 774-788, pl. 8.
- MIKI S. 1933. On the seagrasses in Japan (I) *Zostera and Phyllospadix*, with special reference to morphological and ecological characters. *Bot. Mag. Tokyo*, **47**(564): 842-862.
- 大森雄治 1991. タチアマモの生殖枝の特異性. 横須賀市博研報(自然), (39): 45-50.
- 大森雄治 1992. アマモ亜属の地理的変異—花序と仏炎包のサイズの花数—. 横須賀市博研報(自然), (40): 69-74.
- 大森雄治 1993. 日本固有のアマモ科植物の研究の歴史と現状. 水草研究会会報, (51): 19-25.
- OMORI Y. 1994. Seed anatomy of subgenus *Zostera*. *Proceedings of international workshop on seagrass biology Kominato 1993*: 45-50.
- 大森雄治 1994. タチアマモ(アマモ科)の相模湾における生殖枝の季節変化. 横須賀市博研報(自然), (42): 65-69.
- TOMLINSON P.B. 1982. *Helobiae (Alismatidae)*. Vol. VII. *Anatomy of the monocotyledons*. (METCALFE C.R. ed.) Clarendon Press.

