

タチアマモの生殖枝の特異性

大森雄治*

Peculiarity of the flowering shoot of *Zostera caulescens* (Zosteraceae)

OMORI Y.*

Comparative observation of the young and mature flowering shoots of *Zostera caulescens* MIKI was made with longitudinal and serial cross sections. Differing from the other species, *Z. caulescens* has main shoots ending in long foliage leaves. The results are as follows: 1) The top of the main shoot produces inflorescence in succession, although it has been regarded as a vegetative shoot, 2) It shows the monopodial branching and acropetal differentiation, which corresponds to the vegetative shoots of other *Zostera*. The flowering shoot of *Z. caulescens* has both reproductive and vegetative characters.

はじめに

アマモ属 (*Zostera*)・スガモ属 (*Phyllospadix*)・*Heterozostera* の3属からなるアマモ科は、海生であること、花序軸が扁平で片側だけに雄ずいと雌ずいが交互に2列に並ぶこと、花粉が糸状であることなどから生態学上や形態学上、古くから注目されてきた植物群である。3属中で最大のアマモ属は12種からなり、葉鞘や生殖枝の形態の相違から2亜属、アマモ亜属 (subgenus *Zostera*) とコアマモ亜属 (subgenus *Zosterella*) に分類されている (DEN HARTOG, 1970)。前者はアマモ (*Z. marina* L.)、オオアマモ (*Z. asiatica* MIKI)、タチアマモ (*Z. caulescens* MIKI)、スゲアマモ (*Z. caespitosa* MIKI) の4種からなり、すべてが日本沿岸に分布し、アマモを除く3種は日本周辺の固有種である (MIKI, 1933; DEN HARTOG, 1970)。アマモ以外の3種がいずれも顕著な形態学的特徴を有しているにもかかわらず、アマモ亜属に関する研究例はこれまでほとんどアマモに限定されてきた。

タチアマモの特徴の一つは、生殖枝先端が花序ではなく栄養シュートで終わることである (MIKI, 1933)。このタチアマモ生殖枝のシュート先端部に関し、その機能

が推察されてはいるものの (DEN HARTOG, 1970) 解剖学的に調べた研究はない。シュートの構造を明らかにすることは、発生学的に花序や花の構造を理解するためだけではなく、この生殖枝の形態学的、生態学的意味を明らかにするためにも必要である。

本研究ではタチアマモの生殖枝の先端部を解剖学的に観察して、若いシュートと発生の進んだシュート、さらにタチアマモとはかのアマモ亜属の生殖枝を互いに比較し、その構造を明らかにしたので報告する。

本稿をまとめるにあたり、ご助言いただいた大場秀章博士 (東京大学総合研究資料館)、西野栄正博士 (千葉大学教養学部) に深謝する。また、本研究の一部は平成2年度日本科学協会笹川科学研究奨励助成金研究番号2-077の研究助成によった。

材料と方法

研究に用いたタチアマモは、1990年3月9日に神奈川県横須賀市佐島天神島 (相模湾東岸: 35°13'N, 139°36'E) で採集し、FAAで固定したものである。十分に生育して、生殖枝主軸中部または下部の側枝に花序または若い果序ができていない個体を選び、主軸の先端から普通葉を

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

原稿受付 1991年9月28日 横須賀市博物館業績 第415号

キーワード: タチアマモ, 生殖枝, 解剖学, 形態, アマモ科 Key words: *Zostera caulescens*, flowering shoot, anatomy, morphology, Zosteraceae

切除し、最先端部から長さ約5 mmを切り取って試料とした。試料はエタノール・第3ブタノールシリーズによる脱水後、パラプラストに包埋し、厚さ7 μmの縦断及び横断切片を作り、ヘマトキシリン・サフラニン・ファストグリーンで染色した。アマモ属の葉序は2列互生であるので、軸を通り葉面に垂直な中央縦断面と連続横断切片を作り、両断面の観察から生殖枝の先端部の構造を明らかにした。また、比較のために、北海道上磯郡木古内町の海岸で1989年5月24日に採集したオオアマモの生殖枝のシュートも同様の方法でその縦断切片を作成した。

証拠標本：タチアマモ 液浸標本のみ

オオアマモ YCM-V(横須賀市自然博物館維管束植物資料)13197

用語と略号：海底を横走する根茎から水中に分枝して花序をつける枝は 'flowering shoot' (MIKI, 1932), 'generative shoot' (DEN HARTOG, 1970), 'erect shoot' (TOMLINSON, 1982) などと呼ばれているが、ここでは「生殖枝」とし、略号は以下の通りである。AB：主軸の腋芽, ab：側枝の腋芽, P1～P8：主軸の前葉(茎頂から降順), p：側枝の前葉, SA：主軸の茎頂, SE：仏炎苞, SI：肉穂花序, SQ：主軸の葉腋内小鱗片, sq：側枝の葉腋内小鱗片。

観察結果

生殖枝主軸先端の縦断面の観察によれば、茎頂とそのすぐ下の2、3個の側枝は若く、断面からその構造、すなわち葉や苞や花序などを判断することはできなかった(第1図1)。茎頂から離れた側枝ほど発生が進んでおり、成熟した花序や苞の形態と配列を基準に、若いシュートを発生の進んだものから順に遡って比較すると、形態的に未分化のシュートでも未発達の花序や苞を認識できた。

生殖枝の中部の側枝にできた若い肉穂花序と仏炎苞(第1図5)との比較から、形態的に未分化のシュート(第1図4、第3図)の構造は以下のように判断された。

第1図5では、1)中央上部の細胞層が10層以上あって厚く、発生初期の雌ずいや雄ずいが瘤状の膨らみとなっている器官は肉穂花序(SI)、2)その左右に見られる3細胞層の器官は、中央に葉面に対し垂直方向に長い細胞をもち、葉的器官であるので、花序を包む仏炎苞(SE)、その右側は側枝の腋芽(ab)、そしてこれらの両側に見られる葉的器官は、この側枝を包む前葉(p)であると判断された。

これら各器官の縦断面における配列を第1図5より若い第1図4と第3図に当てはめてみると、左(背軸側)から、側枝を包む前葉(第3図4～7:p)、側枝最下部の

仏炎苞の背軸側(第1図4、第3図6～9:SE)、側枝最下部の肉穂花序(第1図4、第3図6～9:SI)、仏炎苞の向軸側(第3図6、7:SE)、側枝の未熟な花序である腋芽(第1図4:ap、第3図4、5:SI, SE)、側枝を包む前葉(第3図4～9:p)となる。同様に、より上方の第5葉と第6葉の間の側枝のシュート(第1図3、第2図3)、第4葉と第5葉の間に見られる側枝のシュート(第1図2、第2図2)でも、その縦断面からこのような各器官の配列が比較的容易に認められた。

主軸の茎頂近くにあるさらに未熟な側生シュートで、縦断面では単なる突起と見られるような構造も、同様の比較により花序と仏炎苞として識別することができた(第1図1、第2図1)。

その結果、生殖枝先端部も普通葉だけでなく花序が作られており、発生の順序は基部から茎頂に向かって順次成長していることが観察された。以上の結果をまとめたのが第2図である。

一方、タチアマモの側枝のシュート(第1図2)とオオアマモのシュート(第1図6)は、タチアマモの主軸のシュートに比べ茎頂に隣接する花序の成長がかなり進んでおり、その差が顕著であった。このことからタチアマモの側枝とオオアマモは仮軸分枝とみなされる。しかし、各器官の配列などに違いは見られなかった。

以上のことから、長い普通葉で終わるタチアマモの特異な生殖枝主軸、すなわち普通葉に覆われた生殖枝先端部は未発育ながら生殖器官を有しており、外見とは異なり、栄養枝とみなすことはできない。また、タチアマモ生殖枝の分化の順序は、先端部ほど未熟であることから、求頂的であると考えられた(第4図)。

考察

生殖枝の形態

SETCHELL(1929)は生殖枝の形態がタチアマモによく似た *Zostera marina* var. *latifolia* の芽生えから数年にわたる成長課程を詳しく記載したが、その生殖枝の特異性に関しては言及していない。これに対し、MIKI(1933)はアマモ科の生殖枝を比較検討して以下の3型に分類した。1)根茎の主軸が生殖枝となり先端部は肉穂花序で終わる：アマモ・オオアマモ・スゲアマモ、2)根茎の主軸が生殖枝となりその先端部は肉穂花序でなく栄養枝で終わる：タチアマモ、3)根茎の側枝として生殖枝ができる：コアマモ・スガモ属。このようにタチアマモの生殖枝の形態は他種と著しく異なるため、種皮の形態とともにタチアマモの重要な特徴の一つであるとみなされた(MIKI, 1933)。

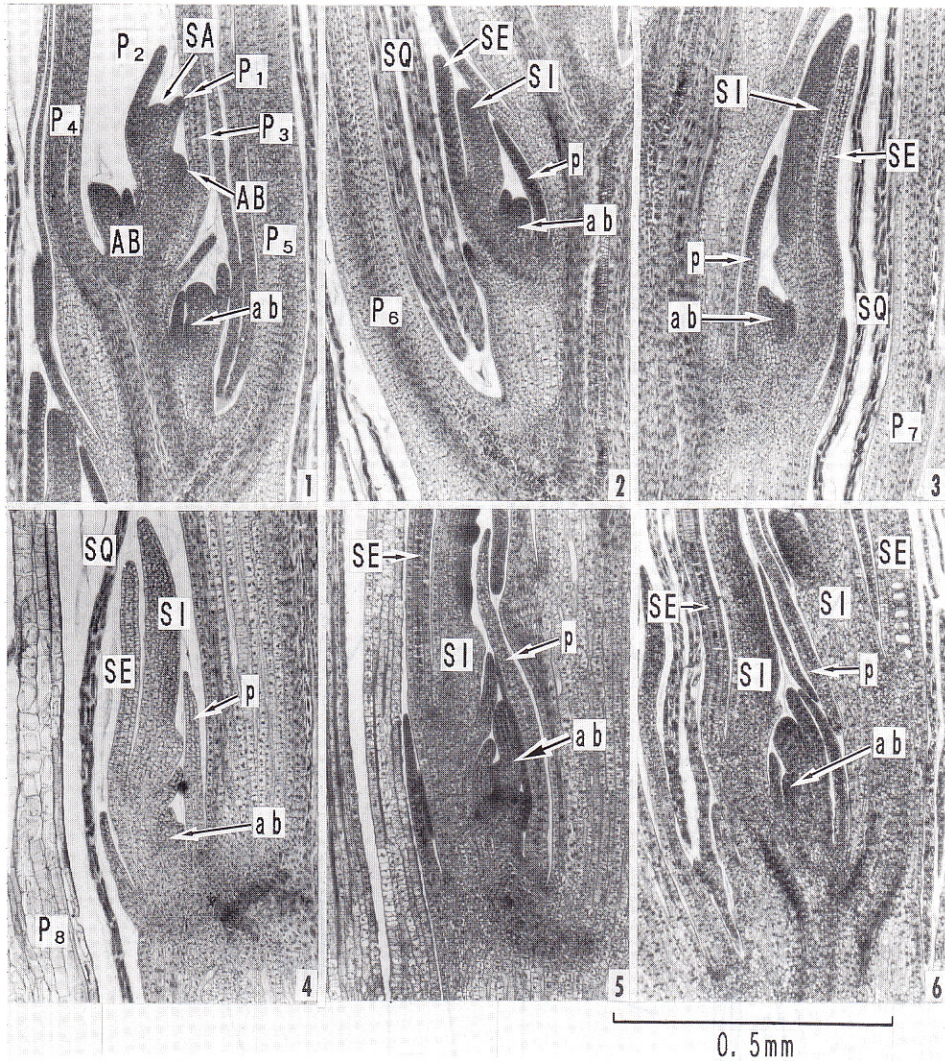


Fig. 1 Longitudinal sections of the flowering shoot of *Zostera caulescens* and *Z. asiatica*. **1**, apical part of axial shoot, from P1 (the youngest prophyll) to P5 (the fifth prophyll). **2**, lateral shoot between P5 and P6. **3**, lateral shoot of P6 and P7. **4**, lateral shoot between P7 and P8. **5**, young lateral shoot of *Z. caulescens*. **6**, young shoot of *Z. asiatica*. AB: axillary bud of main shoot, ab: axillary bud of the lateral shoot, P1-P8: prophyll of main shoot, p: prophyll of lateral shoot, SA: shoot apex, SE: spathe, SI: spadix, SQ: intervaginal squamule of main shoot, sq: intervaginal squamule of lateral shoot.

MIKI (1932, 1933)が注目し、強調したように、タチアマモの生殖枝はシュートの先端が長い普通葉で終わっており(大森, 1989), 見かけ上先端だけが栄養枝のようである。しかし、本研究の結果、タチアマモの生殖枝は普通葉がよく発達し、主軸最先端部側枝にも花序が見られるシュートであると結論づけられ、構造からは栄養枝で終わるとはいえないものであった。また、タチアマモ

側枝やオオアマモのシュートは形態的にアマモの生殖枝(MIKI, 1933)と類似しており、仮軸分枝と考えられ(第4図2), タチアマモ主軸のシュートはアマモ根茎, すなわち栄養枝(MIKI, 1933; TOMLINSON, 1982)と類似し、単軸分枝と考えられる(第4図2)。

茎頂の位置と生殖枝における分化の方向

MIKI (1933)はアマモの生殖枝では頂端にできるとみ

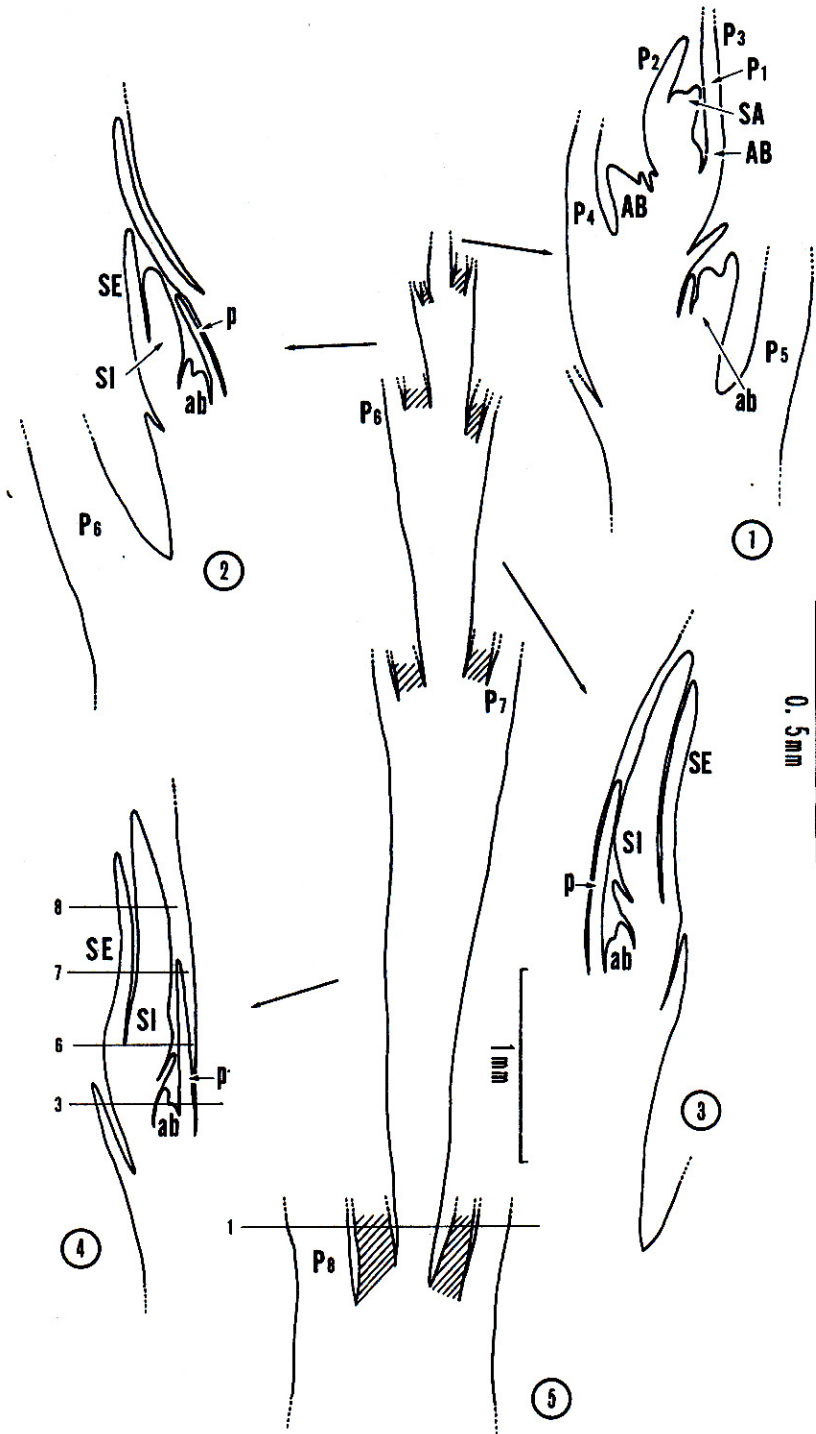


Fig. 2 Longitudinal sections of the flowering shoot of *Zostera caulescens*. 1-4, main and lateral shoots. The figure numbers from 1 to 4 correspond to those in Fig. 1. 5, main axis between P5 and P8. Oblique lines: intervaginal squamule. Abbreviations are the same as in Fig. 1.

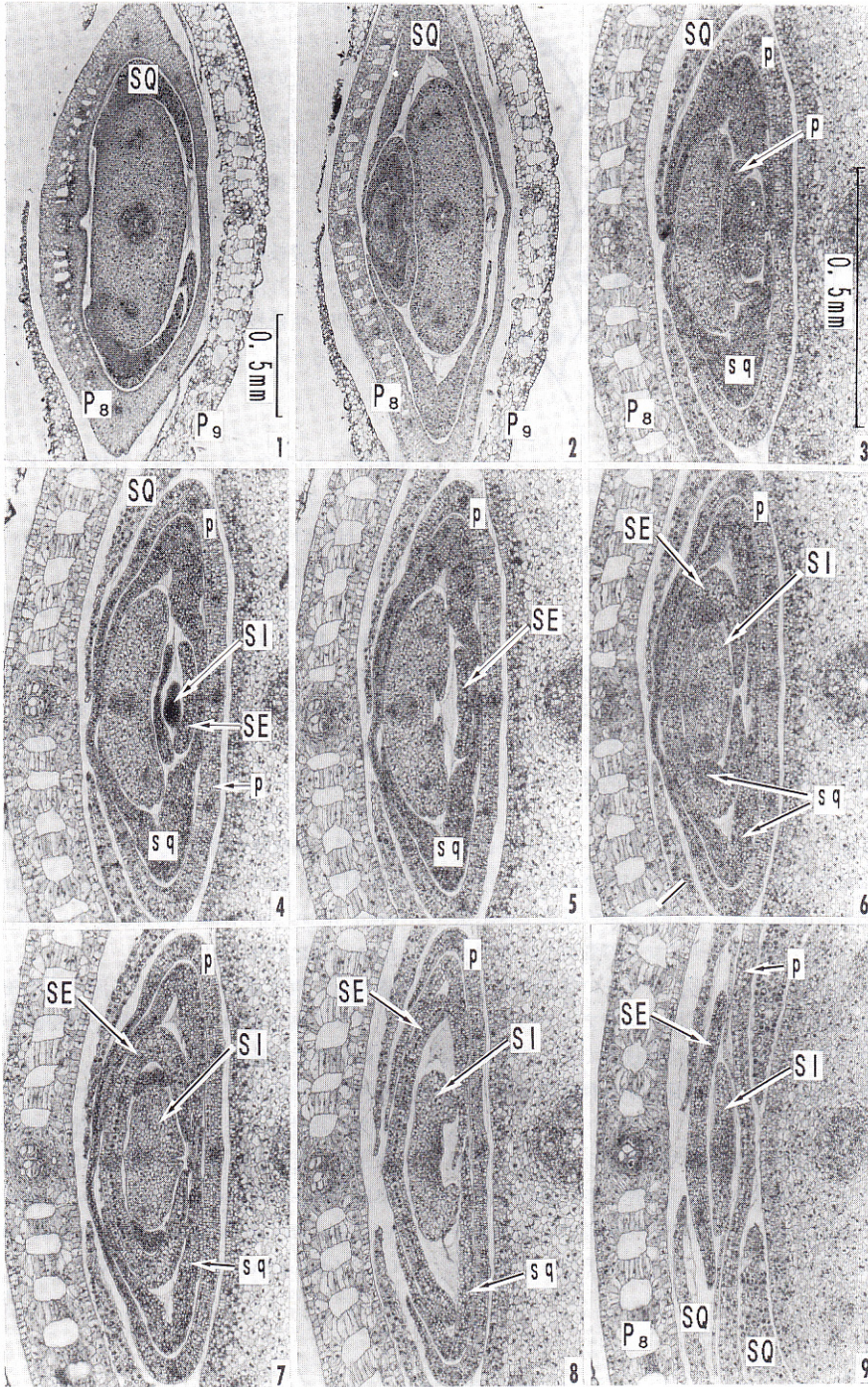


Fig. 3 Cross sections of a lateral shoot, which is situated between P7 and P8 of *Zostera caulescens*. The level of these cross sections are indicated by corresponding numbers in Fig. 2-④. 1, internode just above P8. 2, basal part of the lateral shoot. 3, the next shoot grows at the adaxial side. 4-5, basal part of spathe. 6, basal part of spadix. 7-8, middle part of the spadix. 9, upper part of the spadix. Abbreviations are the same as in Fig. 1.

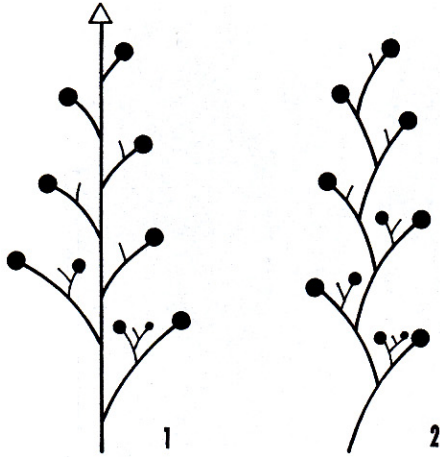


Fig. 4 Branch construction. 1, *Zostera caulescens*. 2, *Z. marina* [redrawn from Fig. 2 of MIKI (1933)]. ●: terminal inflorescens, △: indeterminate growth.

なされる花序は偽頂端であり、最先端の肉穂花序の基部の突起を主軸のシュートの茎頂とみなした。そして茎頂に隣接する花序がより下方の花序よりも発生が進んでいるので、生殖枝は栄養枝とは異なり求根的に分化するとみなした。

本研究の結果、タチアマモ生殖枝では、アマモとは異なり、茎頂は最先端部にできることが確認された。生殖枝の分化の方向に関しては、タチアマモの主軸では求頂的であり、アマモの主軸やタチアマモの側枝とは逆であることが明らかになった。一方、アマモの栄養枝が求頂的の分化を示す(MIKI 1933)ことは、タチアマモの主軸の生殖枝が、分化傾向においては栄養枝的であることを示していると考えられ、これは外見上から判断された主軸の性質と一致する。

タチアマモの生殖枝主軸先端の特異なシュートは普通葉の成長が著しく、側枝が十分に発達しない結果であることが明らかとなったが、一方でその生殖枝の分化様式が栄養枝と類似していることは、タチアマモの生殖枝が栄

養枝的傾向を持ち興味深い。

タチアマモはアマモより深いところに生育するにもかかわらず、その栄養枝はそれほど長くないので、アマモに比べ弱い光量で光合成を行わなければならない(寺脇・飯塚, 1985; 寺脇ほか, 1986; 相生, 1989)。長い生殖枝の先端に長く幅の広い普通葉を展開することは、水深の浅いところで太陽光をより強く受け、効率よく光合成をし、栄養枝の光合成を補うことができる。タチアマモがアマモより深いところで生育できる理由はまだわからないが、生殖枝先端に普通葉を生じることも大きく関係していると考えられる。

引用文献

- 相生啓子 1989. アマモの生育環境. 水草研究会会報, (37): 5-7.
- DEN HARTOG C. 1970. *The sea-grasses of the world*. North-Holland Publ.
- MIKI S. 1932. On sea-grasses new to Japan. *Bot. Mag. Tokyo*, 46: 774-788, pl. 8.
- MIKI S. 1933. On the sea-grasses in Japan (I) *Zostera* and *Phyllospadix*, with special reference to morphological and ecological characters. *Bot. Mag. Tokyo*, 47: 842-862, pl. 3.
- 大森雄治 1989. タチアマモとオオアマモの花枝と葉の形態. 横須賀市博研報, (37): 55-59.
- SETCHELL W.A. 1929. Morphological and phenological notes on *Zostera marina* L. *Univ. Cal. Publ. Botany*, 14: 389-452.
- 寺脇利信・飯塚貞二 1985. 三浦半島小田和湾におけるアマモ属3種の生長と成熟. 昭和60年度日本水産学会秋季大会講演要旨集: 29.
- 寺脇利信・川崎保夫・飯塚貞二 1986. 三浦半島小田和湾におけるアマモ属3種の季節的变化. 昭和61年度日本水産学会秋季大会講演要旨集: 55.
- TOMLINSON P.B. 1982. *Helobiae (Alismatidae)*. Vol. VII, *Anatomy of the monocotyledons*. (ed. METCALFE, C.R.) Clarendon Press., Oxford.