

## アマモ亜属の地理的変異—花序と仏炎苞のサイズと花数—

大森雄治\*

Geographical variation of the size of spadix and spathe and the number of flowers among the four species of the subgenus *Zostera* (Zosteraceae)

OMORI Y.\*

The widely distributed and polymorphic species, *Zostera marina*, has been studied from various viewpoints, whereas, the other three species in the subgenus *Zostera* endemic to the northwestern Pacific Ocean are little known except for a few diagnostic characters. In this study, the size and length-width ratio between spadix and spathe, and the number of flowers per inflorescence were measured among 14 populations of four species. The range of the variation of each character overlapped each other among four species. However, the combination of the spathe length and its length-width ratio divided the 14 populations into three groups; the wide spathe type (length=78.4 mm, width=9 mm, length-width ratio=8.7), the long spathe type (length=88.2-98.1 mm, width=7.4-8 mm, length-width ratio=11-13.1), and the slender spathe type (length=40.6-89.4 mm, width=3.5-5.7 mm, length-width ratio=11.7-19.1). *Zostera asiatica* falls in the wide spathe type, *Z. caulescens* belongs to the long spathe type, while *Z. caespitosa* and *Z. marina* fall in the slender spathe type. In *Z. marina* two groups were recognized; that is, the shorter group (length=40.6 mm in the Soya population) and the longer group (length=73.5-89.4 mm in other populations). The range of the variation of *Z. caespitosa* occupies the intermediate range between the two groups. It was concluded that three endemic species had a proper variation ranges in these quantitative characters and that *Z. marina* was considerably polymorphic in these characters.

### はじめに

アマモ属 (*Zostera* L.) は葯隔付属突起 (retinaculum) の有無などにより 2 亜属, アマモ亜属 *Zostera* とコアマモ亜属 *Zosterella* に分類される (DEN HARTOG, 1970)。前者にはオオアマモ (*Z. asiatica*)・スゲアマモ (*Z. caespitosa*)・タチアマモ (*Z. caulescens*)・アマモ (*Z. marina*) の 4 種が含まれ (DEN HARTOG, 1970), アマモ亜属のすべてが日本の沿岸に分布している。このため, 日本とその周辺地域はこのグループの分布の中心地であり, アマモ亜属が分化した地域と推定された (MIKI, 1934)。

アマモは北半球温帯のほとんどの沿岸で見られる広域分布種であり, 日本でも北海道から九州まで広く分布している。一方, 他の 3 種は分布域が狭く, 日本の周辺だけにみられ, オオアマモはサハリン・千島列島南部・北海道・朝鮮半島北部日本海側の寒流域で, タチアマモとスゲアマモは北海道・本州・朝鮮半島の温帯域で記録されている (MIKI, 1933)。分布域が重なる地域では互いに水温や水深ですみ分けているようであるが (MIKI, 1933), アマモとタチアマモはしばしば同所的に生えている (相生, 1989)。アマモ科植物はそのほかの海産顕花植物同様, 観察・採集上の制約が大きく, 種の認識が未だ不十分である上, 乾燥による変化が著しく, さく葉標

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

原稿受付 1992年10月10日 横須賀市博物館業績 第440号

キーワード: アマモ科, アマモ亜属, 地理的変異, 肉穂花序, 仏炎苞 Key words: Zosteraceae, *Zostera*, geographical variation, spadix, spathe

本から得られる情報だけでは種の同定がむずかしい。そのため、MIKI (1932) の記載から60年を経過した今日でさえ、日本各地の地域植物誌でもその分布記録は乏しい状況にある。

北米やヨーロッパで見られるアマモは、広葉型・狭葉型 (wide-leaved form and narrow-leaved one in DEN HARTOG, 1970) の種内変異が認められているが (SETCHELL, 1929; DEN HARTOG, 1970 など)、日本では区別されることはほとんどなく、日本周辺海域の固有な3種に関しては、MIKI (1932) の記載とそれに続く比較形態などの研究 (MIKI, 1933) 以後、アマモを含めた4種間の詳しい形態学的比較研究はなされていない。著者はこれまで、葉型 (大森, 1989)、生殖枝の形態 (大森, 1991a)、種皮の形態 (大森, 1991b) などを報告してきたが、本稿では3つの量的形質をとりあげて4種の花序における形態的特徴を明らかにしようとした。

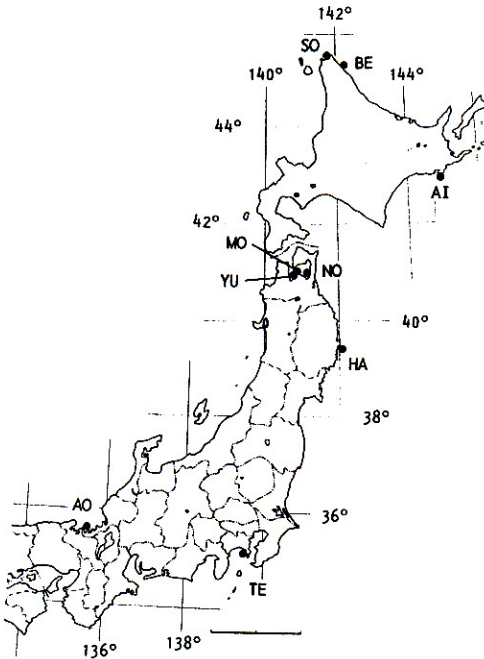
## 材料と方法

アマモを除く3種の主要な生育地が北日本であるため、調査地はおもに関東以北の東北日本で行った (Fig. 1)。採集地およびその略号 (鍵括弧内)・干潮線からの水深・採集日・採集者・証拠標本登録番号はTable 1の通りである。採集後FAA (ホルマリン・酢酸・エタノール=5:5:90混合液)、で固定し、花期または果期の仏炎苞 (花序を覆う苞葉の葉鞘部分) と肉穂花序の長さと幅をノギスで測定し、1花序中の雌しべの数を数えた (Fig. 2)。アマモ属の花序は雄しべと雌しべが2列に交互に並ぶので、花の数を雌しべの数で代表させた。このような量的な形質は個体や器官の成熟度合により大きな変異幅を示すと予想されたので、予備的な測定により、花期でも果期でも集団内ではほぼ安定した数値が得られることを確認した。ここでは、花柱が直立して仏炎苞から外に出ている時期を花期、果実が楕円体に膨らみ、種子が放出される前の時期を果期とした。また、同定はこれまで得ら

**Table 1.** Collection sites of subgenus *Zostera* in this study.

Species	Locality*	Date	Collector	Registered number
<i>Z. asiatica</i>	Aininkappu, Akkesi, HOKKAIDO [AI] 1.5–2m below MLW	1992.7.17	OMORI	YCM-V21379
<i>Z. caespitosa</i>	Yunoshima, Asamushi, Aomori, AOMORI [YU], 6–8m below MLW Noheji, AOMORI [NO]	1991.5.17	TAMURA	YCM-V21362
		1990.6.26	OMORI	YCM-V16021
<i>Z. caulescens</i>	Moura, Hiranai, AOMORI [MO] Hakozaki (Otsuchi Bay), Kamaishi, IWATE [HA], 4m below MLW Tenjinjima, Yokosuka, KANAGAWA [TE]	1990.6.26	OMORI	YCM-V16880
		1992.6.17	AIOI	YCM-V21991
		1990.4.7 (fl) 1991.6.9 (fr)	OMORI OMORI	YCM-V14562 no voucher
<i>Z. marina</i>	Soya, Wakkanai, HOKKAIDO [SO] 0.5m below MLW	1992.7.14	OMORI & OZAKI	YCM-V21989
	Beniya, Hamatonbetsu, HOKKAIDO [BE] 0.5m below MLW	1992.7.14	OMORI & OZAKI	YCM-V21378
	Aininkappu, Akkesi, HOKKAIDO [AI] 1–1.5m below MLW	1992.7.30	OMORI	YCM-V21884
	Moura, Hiranai, AOMORI [MO]	1990.6.26	OMORI	YCM-V16873
	Yunoshima, Asamushi, AOMORI [YU] 4–5m below MLW	1991.5.17	TAMURA	YCM-V21381
	Hakozaki (Otsuchi Bay), Kamaishi, IWATE [HA], 1–3m below MLW	1992.6.17	AIOI	YCM-V21990
	Aoto, Takahama, FUKUI [AO]	1990.5.23	OMORI	YCM-V16875
	Tenjinjima, Yokosuka, KANAGAWA [TE] 1m below MLW	1991.6.9	OMORI	no voucher

\* Abbreviations of each locality are given in brackets. MLW: mean low water.



**Fig. 1** Map showing localities collected the subgenus *Zostera*. scale: 200 km. abbreviations of the localities are shown in Table 1.

知見—おもに種皮と生育型—から行った。観察した試料の証拠標本はすべて横須賀市自然博物館(YCM)に保管されている。

### 結果

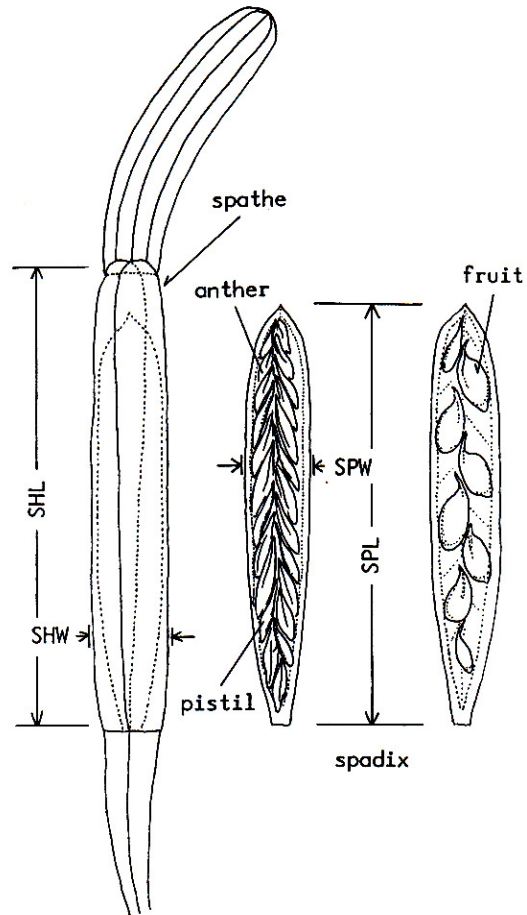
各形質—仏炎苞の長さ、幅とその比、花序の長さ、幅とその比、1花序中の雌しべの数—の計測結果の平均値と標準偏差を計算したところ、集団ごとに比較的よくまとまっていた。種別・集団別にまとめられた各形質の計測平均値と標準偏差・標本数をTable 2にまとめ、各標本の仏炎苞の長さ、幅の比と仏炎苞の長さを散布図で示した(Fig. 3)。

#### 1. 同一集団での花期と果期のサイズの相違

オオアマモとタチアマモの各1集団で果期と花期の花(果)序を比較した結果、いずれも果期の方が大きく、仏炎苞と花序は開花期以後も結実期まで伸長を続けていることがわかった。

#### 2. 種ごとの変異傾向

##### 1) オオアマモ



**Fig. 2** Spathe and spadix of subgenus *Zostera*. SHL: spathe length, SHW: spathe width, SPL: spadix length, SPW: spadix width.

オオアマモは北海道東部の厚岸アイニンカップ(AI)では群生地から採集することができたが、他の地域では打ち上げ採集による散発的な採集しかできず、1集団のデータしか得ることができなかった。しかし、アイニンカップ以外の根室友知、厚岸白浜、木古内(以上各1試料)、函館大森海岸(3試料)、の試料はどの計測値もアイニンカップ集団の変異内に含まれていた。

オオアマモの仏炎苞と肉穂花序は長さがほぼアマモと同じでありながら、幅がアマモ亜属中もっとも広く、従って縦横比は最低で、幅広い仏炎苞と花序をもっていた。花の数はタチアマモとともにもっとも多く、平均15個であった。

##### 2) スゲアマモ

アマモの宗谷(SO)集団を除き、もっとも小型の仏炎



**Table 2.** Comparison of spathe and spadix size and the number of pistils in subgenus *Zostera*.

Species and locality	Number	Character means±S.D.						
		Spathe length(L) (mm)	Spathe width(W) (mm)	Spathe L/W	Spadix length(L) (mm)	Spadix width(W) (mm)	Spadix L/W	No. of pistils
<i>Z. asiatica</i>								
AI (fr)	52*	78.4±10.9	9±1.1	8.7±0.5	66.3±7.6	6.7±0.7	9.9±0.6	14.8±1.7
AI (fl)	20	61±15.8	8±1.1	7.5±1.1	55.4±12.3	6.1±0.6	9±1.3	12.1±2.2
<i>Z. caespitosa</i>								
YU (fr)	16	54.7±4.4	4.2±0.2	13±1.2	42.9±6.7	3.6±0.3	11.8±1.6	7.3±1.4
NO (fr)	12	56.3±10.1	4±0.6	13.9±1.3	49.2±12	3.3±0.4	15±2.4	8.5±2.3
<i>Z. caulescens</i>								
MO (fr)	11	88.2±11.4	8±0.8	11±0.8	73.5±11	6.3±0.5	11.6±1	14±2.3
HA (fr)	6	98.1±18.7	7.4±0.9	13.1±1.1	79.4±11.5	5.9±0.6	13.4±0.8	11.8±3.1
TE (fr)	8				76.8±6.6	6.4±0.4	12±0.6	17.8±2.9
TE (fl)	4	81.5±5.7	7.6±0.5	10.7±0.3	67±7.1	6±0.3	11.2±0.8	13.8±1.9
<i>Z. marina</i>								
SO (fr)	25	40.6±6.5	3.5±0.5	11.7±0.8	31.7±6	2.7±0.3	11.6±1.6	6.3±1.1
BE (fr)	7	74.9±5.4	4.5±0.4	16.7±1.1	58.1±5.7	3.5±0.4	16.5±2.1	13.3±0.8
AI (fr)	11	76.6±10.1	4.6±0.3	16.7±1.3	66.7±7.5	4.3±0.4	15.7±1.3	13.7±1.6
MO (fr)	9	73.5±13.6	4.5±0.5	16.5±2.9	61.9±13.6	3.8±0.3	16.3±3.3	10.8±2.7
YU (fl)	5	79.2±11.8	5.4±0.5	14.6±1.3	58.3±7.2	4.2±0.4	13.9±1	12.6±1.3
HA (fr)	17	81.9±15.7	5.7±0.5	14.3±1.9	64.7±10.6	4.6±0.4	14.1±1.5	12.2±1.9
AO (fr)	9	89.4±10.5	4.7±0.2	19.1±2.3	67.1±8.5	4.2±0.2	15.9±1.7	12.1±1.8
TE (fr)	12				57.1±7.8	4.1±0.5	14±2.5	11.3±1.9

fl: flower stage, fr: fruit stage, \*38 samples in the case of spathe.

苞と花序をもつのがスゲアマモであった。花の数も少なく平均8個であった。仏炎苞の形状は縦横比13-14で、中間的なものであり、アマモの変異内に含まれていた。スゲアマモでは地理的に近い2集団(YUとNO, いずれも陸奥湾)を調べたためか、集団間の差はほとんど認められず、よくまとまっていた。

### 3) タチアマモ

タチアマモはアマモ亜属中もっとも長い仏炎苞と花序をもち、幅はオオアマモに次いで広がった。仏炎苞の形状はオオアマモとアマモの中間的なものであった。花の数は最も多く、12個(箱崎, HA)から18個(天神島, TE)あった。

### 4) アマモ

北海道最北端の宗谷から太平洋岸は相模湾(TE), 日本海側は若狭湾(AO)までの8集団で比較したところ、アマモは変異の幅が大きく、かつ集団間で差異が著しい

ことがわかった。一方、アマモの仏炎苞の縦横比はオオアマモ、タチアマモに比べかなり大きく、それらとの違いは明瞭であった。集団間の比較では、宗谷(SO)集団で仏炎苞の長さが40mm, 花序の長さ32mmとアマモ亜属中最小の花序をもち、花の数も6個と最少であり、若狭湾青戸(AO)集団では宗谷の2倍以上の長い花序をもち、花の数は2倍の12個であった。他の集団は青戸集団より仏炎苞の長さが短いものの、他の形質では青戸集団とほぼ同じであった。

## 考 察

### 1. アマモ亜属内の変異

これまでアマモ亜属4種を比較した例としては、生育型や種子の形態(MIKI, 1932; 1933)以外に、生殖器官に関しては、子房の長さ2-3mm, 花柱の長さ1-2.5mm, 柱頭の長さ2-3.5mmという範疇に4種がすべて含まれるとされる(DEN HARTOG, 1970)。日本近海の固有種3種に関して、DEN HARTOG(1970)も、

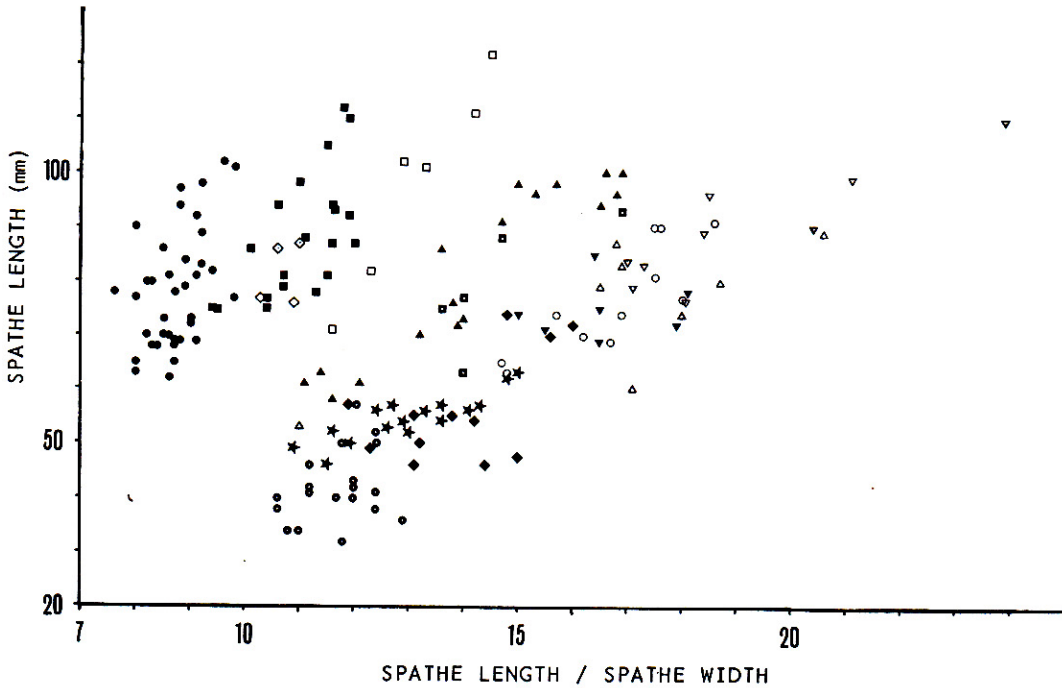


Fig. 3 Scattergram showing the correlation between the spathe length and the ratio of spathe length / spathe width. *Z. asiatica*: ● [AI], *Z. caespitosa*: ★ [YU], ◆ [NO], *Z. caulescens*: ■ [MO], □ [HA], ◇ [TE], *Z. marina*: ◎ [SO], ▼ [BE], ○ [AI], △ [MO], □ [YU], ▲ [HA], ▽ [AO].

PHILLIPS and MENEZ (1988) も MIKI (1932, 1933) の報告以上の記載は行っていない。今回の比較観察では、少数ながら葯の長さを測定したが、すべて5-6mmと種間でほとんど変わらなかった。雌しべや雄しべの比較では、4種間で明瞭な差がほとんど認められないといえる。

これに対し、今回比較した仏炎苞の形態では、大きさと縦横比の組み合わせにより、少なくとも、オオアマモとタチアマモは互いに区別され、それらとアマモ・スゲアマモとは明瞭に区別された。スゲアマモの仏炎苞は幅が狭く(オオアマモの1/2)、短いという特徴があり、オオアマモ、タチアマモとの違いは明かとなったが、変異幅の大きいアマモに包含された。

## 2. アマモの変異

宗谷のアマモは他の集団に比べ、最小の花序と最少の花数をもつという特徴がはっきりしており、アマモの1地域変異とも考えられる。北米大西洋岸のアマモでは、1花序中の花の数の最大は11であり(CHURCHILL and RINNER, 1978)、これは日本沿岸のアマモではこの宗谷集団の数値にはほぼ一致する。

SETCHELL (1929) は、アマモを2変種、地中海や大西

洋に見られる狭葉型の *var. typica* と太平洋で見られる広葉型の *var. latifolia* に分け、従来 *Z. pacifica* とされたものについてもアマモと同様、種子には約20本の稜があることを確認して、それもアマモの1型とみなした。

同様に DEN HARTOG (1970) は、従来 *Z. latifolia* または *Z. pacifica* とされた広葉型アマモでは全形や葉が大きいことを除き、ほかの器官にアマモとの相違がなく、しかも量的形質の変異が互いに重なり合うことを確認し、これら2つの分類群を認めなかった。さらに広葉型がやや深い水深6-10mに多く、狭葉型が浅海や潮間帯に限られ、中間型がないことから、遺伝的に異なる2型を認めたが、腊葉標本だけでは広葉型の狭葉個体と狭葉型の広葉個体の区別がつかず、葉の幅が場所により大きな変異を示すことから、2つの型は *Z. marina* という1分類群の2つの表現型であると結論した。

このように北米やヨーロッパでは、種レベルでアマモ以外の分類群はアマモ亜属内に認められなかった。しかし、アマモの生活史を詳細に記録した SETCHELL (1929) の図を見ると、*Z. marina var. latifolia* とされるスケッチの中には、生殖枝の先端が葉で終わっているものもあり、これはタチアマモ固有の形質であると考えられて



いる (MIKI, 1933; 大森, 1991a)。北米の広葉型アマモとタチアマモあるいはオオアマモ, 日本の小型アマモと大西洋・地中海のアマモは互いに比較検討の余地があると考えられる。

アマモ広葉型の出現には海水温と相関することが SETCHELL (1929) により報告されている。日本でも複数種が混生するところでの, 通年の成長解析や生活史の比較研究が必要とされる。さらに多年生アマモよりサイズが大きく, 生育環境はより深い水深で夏期には低塩分になる地域でみられるという1年生アマモ (今尾・伏見, 1985) の検討も必要であろう。

最近, 1個のアマモ場は単一のクローンでできているのではなく, 外交配がアマモの再生産に大切な役割を担っていることが明らかにされた (COX, 1992)。一方で, 小集団間の変異を分析すると, 空間的に独立した藻場間の遺伝子流動が低いことがわかり, 新たな藻場の形成に際して, アマモ場の遺伝子構成は遺伝的浮動と創始者効果に大きな影響を受けることも判明した (COX, 1992)。アマモの変異の幅はかなり大きいものの, 集団ごとに比較的よくまとまり, しかも互いにその変異は連続していたという今回の結果でもこれを示唆するものと考えられる。より広範囲に比較することでアマモのもつ多様性をさらに認識する必要がある。一方, このようなアマモの大きな変異にもかかわらず, オオアマモやタチアマモの変異は小さく, よくまとまっているといえる。

**謝辞** 本稿をまとめるに際し, 多くのご助言をいただいた大場秀章博士 (東京大学総合研究資料館) に深謝する。また, アマモ類の収集では, 田村清一氏・倉石立氏 (東北大学理学部附属臨海実験所), 相生啓子博士 (東京大学海洋研究所), 向井宏教授 (北海道大学理学部附属臨海実験所), 小崎昭則氏 (神奈川県植物誌調査会), 飯泉仁博士 (北海道区水産研究所), 高島八千代氏 (釧路市博物館), 吉田忠生教授 (北海道大学理学部), 新井章吾氏 (海藻研究所), 文献に関して, 山下貴司博士 (お茶の水女子大学理学部)・横地洋之博士 (東海大学沖縄地域研究センター) にお世話になったので, 記して感謝する。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。

## 引用文献

- 相生啓子 1989. アマモの生育環境. 水草研会報, (37):5-7.
- CHURCHILL A.C. and RINER M. 1978. Anthesis and seed production in *Zostera marina* L. from Great South Bay, New York, U.S.A. *Aquatic Botany*, 4:83-93.
- COX P.A. 1992. Surface and submarine pollination in the seagrass *Zostera marina* L. *Bot. Jour. Linnean Soc.*, 109:281-291.
- DEN HARTOG C. 1970. *The sea-grasses of the world*. 275 pp. 31 plates. North-Holland Publ. Co.
- 今尾和正・伏見浩 1985. 浜名湖におけるアマモ (*Zostera marina* L.) の生態, 特に一年生アマモの成立要因. 藻類, 33:320-327
- 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.
- MIKI S. 1934. On the sea-grasses in Japan (III), general consideration on the Japanese sea-grasses. *Bot. Mag. Tokyo*, 48:171-178.
- 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 (自然), (37):55-59.
- 大森雄治 1991a. 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 1991b. 日本産アマモ科4種の種皮形態. 日本植物分類学会第21回大会発表要旨集:18.
- PHILLIPS R. P. and MENEZ E. G. 1988. *Seagrasses*. Smithsonian contributions marine science, no. 34. 104 pp.
- SETCHELL W. A. 1929. Morphological and phenological notes on *Zostera marina* L. *Univ. California Publ. Bot.*, 14:389-452.