

## 閉鎖花植物センボンヤリの二型種子からの個体補充

平 塚 明\*・佐 藤 英 寿\*

**要 旨** キク科の閉鎖花植物センボンヤリは春に開放花を、秋に閉鎖花をつくる。岩手県滝沢村の岩手県森林公園において個体群調査を行い、二型種子からの実生の定着率を調べた。閉鎖花実生より開放花実生の定着率が高かった。これに基づいて、多年生閉鎖花植物における親個体と子個体（開放花・閉鎖花）の関係を説明するモデルを提示した。開放花からの個体は親の近くへ、閉鎖花からの個体は親より遠くへ散布される。また、公園管理としての草刈りが、センボンヤリ個体群維持の一因となっていることを示した。

**キーワード** 閉鎖花、多年草、散布距離、定着率、センボンヤリ

### 序論

センボンヤリ *Leibnitzia anandria* (L.) Turcs. は、キク科センボンヤリ属の多年生閉鎖花植物である。根出葉がよく発達してロゼット状になり、春に開放花 (chasmogamous flower)、秋に閉鎖花 (cleistogamous flower) をつくる。一般に閉鎖花は、花冠の全体あるいは一部が開かず、自家受粉により種子をつくる花をさす。一方開放花は、普通に開いて受粉する花である。その受粉には自家受粉と他家受粉がある。閉鎖花植物が自家受粉・他家受粉をそれぞれどれだけ行うかは、種により、あるいは環境要因により異なる。センボンヤリの閉鎖花は頭花のつばみが閉じたまま受粉が起こるが、頭花の中で個々の小花は開花しており、厳密に言えば隣花受粉が行われている。

春のセンボンヤリ個体の草高は最大10cmである。頭花（開放花）は直径約1.5cmで、縁に一列の舌状花があり、中に筒状花がある。花被片は白く裏は紫を帯びている。葉は倒卵状楕円形であり、裏面にはくも毛が密生しているので白く見える（佐竹ら、2000）。

秋の個体は高さ30cmにもなり、春の個体より葉のサイズが大きく、葉数も多い。頭花はすべて筒

状花だけからなる閉鎖花である。そう果は紡錘形、冠毛は褐色である。分布は南千島・北海道から本州・樺太・シベリア・中国におよぶ（佐竹ら、2000）。花期は一般に4～6月と9～11月の2回である。

ここでは、開放花種子とは開放花からつくられた種子、閉鎖花種子とは閉鎖花からつくられた種子のことをさし、開放花個体とは開放花をつくっている個体、閉鎖花個体とは閉鎖花をつくっている個体をさす。センボンヤリは開放花と閉鎖花の「二型花」をつくる植物であり、また開放花種子と閉鎖花種子の「二型種子」をつくる植物だとも言える。

センボンヤリは閉鎖花種子と開放花種子による繁殖をおこなっているが、閉鎖花花茎の方が開放花花茎より長く、本数も多い。頭花数・種子数も春の開放花個体より秋の閉鎖花個体の方が多く、この種においては閉鎖花による繁殖が主であるようにみえる。

1個体に開放花と閉鎖花の両方をつける植物としては、56科287種が知られている（Lord, 1981）。その繁殖システムの意義について、従来は主に一年草を対象に研究が行われてきた。Shoen and

\* 岩手県立大学総合政策学部 〒020-0193 岩手県滝沢村滝沢字菓子

Lloyd (1984)は、とくに地中に閉鎖花をつける植物を念頭においた「near and far dispersal model」を提唱した。このモデルでは、地中の閉鎖花種子は、前年に親個体が生育していた環境と同じ環境に置かれる。したがって、その環境は閉鎖花種子にも適している確率が高いと仮定されている。しかし、閉鎖花種子が広く散らばることはないため、姉妹間競争が起こりやすく、生き残る子孫の数は限られる。一方、広く散布される開放花種子は、親個体とは異なる環境に到達する確率が高く、その環境が生育に適している確率は低くなると考えられている。しかし、種子は広く散らばるため姉妹間競争はほとんど起こらない。

センボンヤリは多年生植物であり、親個体はその場に生き残る。親の近くに散布された種子は、姉妹間競争だけでなく、親子間競争にもさらされることになる。このように一年草とは大きく異なる状況が考えられる多年生閉鎖花植物については、別のモデルを立てられるだろう。多年生閉鎖花植物の開放花種子・閉鎖花種子がどのように散布され、定着するかを知ることは、閉鎖花植物の進化を考える上で重要である。本研究では、センボンヤリ個体群の構造と動態を調べ、開放花実生・閉鎖花実生の定着率を求める。

## 調査地

現在、岩手県森林公園（岩手県岩手郡滝沢村大字滝沢字菓子および砂込地内）がある場所は、かつて県の畜産試験場用地として利用されていた。当時は牧草地が主であり、一部はアカマツ (*Pinus densiflora* Sieb et Zucc.)・コナラ (*Quercus serrata* Thunb. ex Murray)・エゾハンノキ (*Alnus japonica* (Thunb.) Steud. var. *arguta* Call) などからなる森林であった。1970年代に牧草地の多くが放棄され、低木類が侵入していた。その後1982年からの生活環境保全林整備事業によって植栽や造成工事がおこなわれ、牧草地は散開林、森林は保護林・保全林へと変わり、現在の森林公園となった（岩手県盛岡農林事務所、1982年）。センボンヤリは畜産試験場時代にはみられなかったが、現在

は散開林内のシバ (*Zoysia japonica* Steud.) 草地に多数生育している。散開林の高木層はシラカンバ (*Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* (Miq.) Hara)、オオヤマザクラ (*Prunus sargentii* Rehder)、ヤマモミジ (*Acer amoenum* Carr. var. *matsumurae* (Koidz.) Ogata)、カラマツ (*Lalys kaempferi* (Lamb.) Carriere) などからなっている。低木層はほとんど欠いている。

森林公園完成後の散開林管理の一つとして年3回（6月・8月・9月）、林床の草刈りがおこなわれている。草刈り高は地上約5 cmである。

## 方法

### 個体群のサイズクラスと空間分布

2000年10月8日～15日にかけて、散開林内のセンボンヤリ個体群に1 m×1 mの方形区を2個（A・B）設置すると同時に、方形区内のセンボンヤリ全個体をマーキングし、個体位置（XY座標）・個体数・個体サイズ（最大葉長）・花茎数を記録した。最大葉長と個体重との相関が高いことは、すでに報告した（平塚ら、1994）ので、個体サイズを最大葉長で指標させた。

方形区Aは日当たりがよく、草本層の植被率は85%であった。センボンヤリは優占種だが、被度は45%であった。方形区Bはカラマツ林の近くで日当たりはよくない。草本層の植被率は85%、センボンヤリの被度は75%で圧倒的に優占していた。その後2001年5月28日～6月19日、2001年9月上旬、2001年10月7日～10月14日にかけて、マーキングした個体の生死・花成・個体サイズの追跡調査をおこなった。

センボンヤリが刈られないように、管理事務所 に依頼して、2001年の6月からA、B両方形区内の草刈りを中止してもらった。

### 種子重と冠毛重

2001年5月～6月に採集した開放花種子301個、同年9月～10月に採集した閉鎖花種子1,151個の重さを測定した。

## 結果

### 生活史

調査地におけるセンボンヤリの生活史は、以下のものであった。越冬していた個体は4月上旬に葉を展開した。一部の個体は花茎をあげ始め、4月下旬から5月上旬にかけて開放花を咲かせた。5月下旬から6月下旬にかけて開放花種子が散布され、8月から発芽を始めた。開放花種子の散布が終わると、個体は7月から8月にかけて葉数を増やし、葉のサイズも大きくなった。8月上旬から閉鎖花花茎をあげ始め、11月まで花期が続いた。閉鎖花種子散布は8月下旬にはじまり、11月下旬まで続いた。閉鎖花は、開放花より花期も種子散布期間も長かった。閉鎖花種子の一部はその年の秋に発芽した。12月上旬に多くの葉は枯れ、親個体は根茎で越冬した。また、夏から秋の終わりにかけて根茎が分離し、栄養繁殖をおこなう個体もあった。

### 個体群のサイズクラスと空間分布

方形区A、Bとも、春に開放花花茎をもつ個体数は、秋に閉鎖花花茎をもつ個体数にくらべて少なかった(図1、2)。2000年秋に閉鎖花花茎をあげた個体はAで72個体(総個体数178の40.4%)、Bでは70個体(総個体数252の27.8%)であった。2001年春に開放花花茎をあげた個体はAで18個体(総個体数163の11.0%)、Bでは3個体(総個体数236の1.3%)と、少なくなった。また、Aでは2001年秋に総個体数が19に激減した(図1)。閉鎖花をつけた個体は6個体で、総個体数の31.6%であった。BではAほどの著しい個体数の減少はみられず、2001年秋の個体数は187、閉鎖花花茎をもつ個体数は67(総個体数の35.8%)であった(図2)。

2001年10月、方形区B(図3)では、2000年秋に散布された閉鎖花種子から発芽した実生と、2001年春に散布された開放花種子から発芽した実生が存在していた。2001年5月に確認された実生を2000年秋につくられた閉鎖花種子からの実生としてマーキングしていたので、2001年10月の時点

で両者を区別できた。開放花種子から発芽した実生(12個体)の方が、閉鎖花種子から発芽した実生(5個体)より多かった。

### 種子重と冠毛重

種子重について、開放花種子( $0.70 \pm 0.02\text{mg}$ )と閉鎖花種子( $0.68 \pm 0.15\text{mg}$ )の間に、有意な差は見られなかった(t検定、ns)。しかし冠毛の重さについては、閉鎖花種子の冠毛( $1.40 \pm 0.02\text{mg}$ )の方が、開放花種子の冠毛( $0.85 \pm 0.02\text{mg}$ )より有意に重かった(t検定、 $P < 0.01$ )。

## 考察

### 開放花種子と閉鎖花種子

開放花と閉鎖花の種子本体の重さに有意な差はなかったが、冠毛の重さは閉鎖花種子の方が有意に重かった。これは閉鎖花種子が、種子本体に対して長い冠毛をもっていることを意味している。平塚ら(1994)も宮城県仙台市のセンボンヤリ個体群における調査で、開放花種子の冠毛長(5.1mm)より閉鎖花種子の冠毛長(9.7mm)が長く、冠毛のついた種子の落下速度が開放花種子(102.4cm/sec)より閉鎖花種子(50.5cm/sec)の方が遅いことを示している。つまり閉鎖花種子の方が滞空時間が長く、風にのって、より遠くへ到達できることを意味している。センボンヤリは、より遠くへ閉鎖花種子を散布することによって新たな生育地を獲得したり、類似の遺伝的形質を持つ親個体との競争を避けることにより定着率を高めている、と考えられる。一方、他家受粉の可能性をもつ開放花による種子は、親とは異なる形質をもつ確率が高く、親個体近くに散布されても、同一資源をめぐる激しく競合する可能性は低いだろう。

2001年10月方形区Bでは、閉鎖花種子から発芽・定着した実生は5個だけだったのに対し、開放花種子からの実生は12個あった(図3、図4)。閉鎖花は1頭花あたり平均115個の種子をつくるのに対し、開放花は1頭花あたり平均18個の種子をつくるのが、観察の結果分かっている。2000年秋、方形区Bでは70個体が閉鎖花花茎を上げ、

頭花数は計92個であった。一個体で複数の閉鎖花  
花茎を上げるものもあったからである。一方、  
2001年春方形区Bでは、開放花花茎を上げた個体  
はわずか3個体で頭花も3個だった。つまり方形  
区Bでは、閉鎖花種子は2000年秋に10,580個散布  
され、開放花種子は2001年春に54個散布されたこ  
とになる。以上から、2001年10月までの方形区内  
への実生定着率は、閉鎖花種子が0.04%、開放花  
種子が22.22%となる。

閉鎖花種子の生産数の多さに対して、実生の定  
着率はかなり低い。散布距離が長いので方形区  
の外へ出ていく種子も多いだろうが、広く高密度に  
生育している個体群内に方形区を設けているの  
で、方形区の外から入ってくる閉鎖花種子も多い  
はずである。閉鎖花実生の定着率の低さについて  
は、さらに調査が必要である。一方、開放花種子  
は生産数はわずかだが、実生の定着率は高かった。

以上の結果からただちに、野外での開放花種子  
からの実生定着率が閉鎖花種子より高いとは単純  
にいけない。今回くらべた開放花種子からの実生  
と閉鎖花種子からの実生は、種子がつくられた時  
期が3～6カ月ちがっている。閉鎖花種子の方が  
つくられてからの時間が長く、それだけ定着率が  
低下する可能性があったはずである。現段階では、  
開放花種子から夏に発芽した実生が、翌年の春に  
どれぐらい生き残るかは分かっていない。

また、閉鎖花種子は、散布後すぐには発芽して  
いない可能性がある。大量に散布され、また室内  
発芽実験(平塚ら、未発表)で9割以上の高い発  
芽率を示したにもかかわらず、野外で閉鎖花種子  
から発芽した実生の数はわずかである。冬をはさ  
んでの閉鎖花種子の定着率や、埋土種子について  
も調べてみる必要があるだろう。

閉鎖花の進化についての「near and far disper-  
sal model」(Shoen and Lloyd, 1984)は一年生を  
もとにして考えられたモデルである。このモデル  
に準じれば、一年草では開放花種子は親よりも遠  
くへ、閉鎖花種子は親の近くへ散布されたときに、  
もっとも適応度が高まることになる。しかし、親  
個体が生き残り、その場を占め続ける多年草では、

むしろ、この関係は逆になると予想される。閉鎖  
花種子からの発芽個体は親と遺伝形質が似てお  
り、同一資源をめぐる親との激しい競争が予想  
されるのに、小さな実生から出発しなくてはなら  
ない。親と遺伝形質が異なる割合の高い開放花種  
子からの実生の方が、親の近くで生き残る確率は  
高くなると予想される。つまり、多年生閉鎖花植  
物では閉鎖花種子は親よりも遠くへ、開放花種子  
は親の近くへ散布された方が、それぞれの適応度  
を高めることになるだろう。今回のセンボンヤリ  
個体群で得られた開放花種子・閉鎖花種子それぞ  
れからの実生定着率のちがいは、この予測をわず  
かながら支持している。同じく多年生閉鎖花植物  
のコミヤマカタバミ (*Oxalis acetosella* L.) にお  
いて、閉鎖花種子が開放花種子より遠くに散布(機  
械散布)され(Berg, 2000a)、開放花種子の発芽  
率が種本来の環境で高い傾向がある(Berg,  
2000b)との結果が得られている。しかし閉鎖花  
種子との間に定着率の明瞭なちがいを見いだすに  
は至っていない。

大量につくられる閉鎖花種子の多くが親の近く  
に集中して散布された場合、強い姉妹間競争が起  
こる可能性が高くなる。閉鎖花種子の強い散布力  
は、親子間競争および姉妹間競争からの「逃避」  
(Howe & Smallwood, 1982)を意味している。と  
同時に、新しい生育地を占める機会を増やす「移  
住」(Howe & Smallwood, 1982)の機能ももって  
いる。

一方、少量つくられるだけで散布力が弱い開放  
花種子に、散布本来の意義を求めるのは難しい。  
さらに、開放花でもかなりの率で自家受粉を行う  
ことが報告(平塚ら、1994)されているし、一方、  
ポリネーターが開放花を頻繁に訪れる様子は観察  
されていない。センボンヤリ集団における開放花  
の他家受粉の意義については再考が必要である。  
と同時に、開放花・閉鎖花をあわせもつ繁殖シス  
テムを考えるには遺伝学的アプローチの他に、物  
質の効率的な使い方からみることも重要である  
(Hiratsuka & Hayashi, 1999a, 1999b, 2000)。セ  
ンボンヤリは生産した物質を開放花・閉鎖花によ

る種子生産につかうだけでなく、地下部への貯蔵にもまわす。個体がある大きさ以上になると、地下部が分離して栄養繁殖を行うことがある。栄養繁殖の繁殖体は、種子繁殖の繁殖体よりはるかに大きい。貯蔵物質の効率的な使途として、有性繁殖（開放花・閉鎖花）、栄養繁殖、その他の機能について評価しなければならない。このうち、栄養繁殖は遺伝的に同一の個体を増やす手段であり、その点では閉鎖花による繁殖と競合する。

### 分布と草刈りの関係

本調査では、公園管理の一環として行われている草刈りを、2001年の6月から調査方形区内に限って中止してもらった。草刈りによってセンボンヤリが刈られてしまい、データがとれない恐れがあったためである。しかし、予想に反して2001年秋に方形区Aの個体数は激減した（図1）。これは、草刈りを行わなかったためにイタドリ（*Reynoutria japonica* Houtt.）などの大型草本が成長し、センボンヤリは競争に負けてしまったからだと考えられる。草刈り条件は方形区B（図2）でも同様だったが、もともとBではセンボンヤリが高い被度を占めており、大型草本を含む他種が少なかったため、その影響は少なかったらしい。

では草刈りが行われていたときに、なぜセンボンヤリの個体群は維持されていたのだろうか。これは草刈りがセンボンヤリにとって有利に働いたからだと考えられる。

センボンヤリの葉はややロゼット状であり、根元から出た多くの葉が、地表近くに放射状に広がっている。草丈が高くなる植物に比べ、センボンヤリは草刈りの影響を受けにくい。開放花の花茎には高さ5 cm程度のものも多いので、こちらの影響も比較的小さい。これに対して閉鎖花個体の花茎は長く、高さ30 cmに達するものもある。一個体が多くの花茎をあげ、最大6本にも達する。ここで重要なのは、複数の花茎を一斉に伸ばすのではなく、時間を追って順次伸ばしてくるということである。草刈りのタイミングにより、5 cm以上の高い花茎は切られてしまうが、まだ伸びきって

いない花茎は生き残り、その後成長して開花・結実に至る。一部でも切られてしまうのは個体にとって損失だが、花にかかる物質コストを低く抑えている閉鎖花繁殖システムが、多少の損失を補っているのではないだろうか。

1983年に実施された植生調査（岩手県盛岡農林事務所、1983）では確認されていなかったセンボンヤリが、現在の森林公園に広く分布しているのは、こうした人間の干渉にあらかじめ適応していたからだと考えられる。今回二つの方形区を設置したのは、かつては放棄牧草地であり、さらにそれ以前は牧草地であった場所である。もしセンボンヤリが侵入したとしても、地表面の草をむしり取るように食べるグレイザー（grazer）である牛馬のために、生き残れなかったであろう。人間による草刈りという管理は、グレイザーの植食による圧力ほど強くはないが、他の高茎大型草本の繁茂を抑えるには充分であったと考えられる。

### 参考文献

- Berg, H. 2000a. Differential seed dispersal in *Oxalis acetosella*, a cleistogamous perennial herb. *Acta Oecol.* 21: 109-118.
- Berg, H. 2000b. Offspring performance in *Oxalis acetosella*, a cleistogamous perennial herb. *Plant Biology* (Stuttgart) 2: 638-645.
- 平塚明・工藤洋・芝池博幸. 1994. 閉鎖花センボンヤリの個体群動態. 日本生態学会第41回大会講演要旨集、日本生態学会.
- Hiratsuka, A. & Hayashi, N. 1999a. Chasmogamy and cleistogamy in *Chloranthus serratus* (Chloranthaceae) I. Dependence of flower production on resources. *Journal of Policy Studies* 1: 117-128.
- Hiratsuka, A. & Hayashi, N. 1999b. Chasmogamy and cleistogamy in *Chloranthus serratus* (Chloranthaceae) II. Resource allocation to chasmogamous flowers, cleistogamous flowers, and reservation. *Journal of Policy Studies* 1: 353-363.
- Hiratsuka, A. & Hayashi, N. 2000 Chasmogamy and cleistogamy in *Chloranthus serratus* (Chloranthaceae)

III. Seed dispersal by ants. *Journal of Policy Studies* 1: 153-161.

Howe, H. F. & Smallwood, J. 1982 Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-208.

岩手県盛岡農林事務所. 1983. 滝沢生活環境保全林整備調査委託事業報告書. 岩手県.

Lord, E. M. 1981. Cleistogamy: a tool for the study of

floral morphogenesis, function and evolution. *Bot. Rev.*, 47: 421-449

佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫. 2000. 日本の野生植物Ⅲ. pp.259 平凡社.

Shoen, D. J. and Lloyd, D. G. 1984 The selection of cleistogamy and heteromorphic diaspores. *Biol. J. Linn. Soc.*, 23: 303-322.

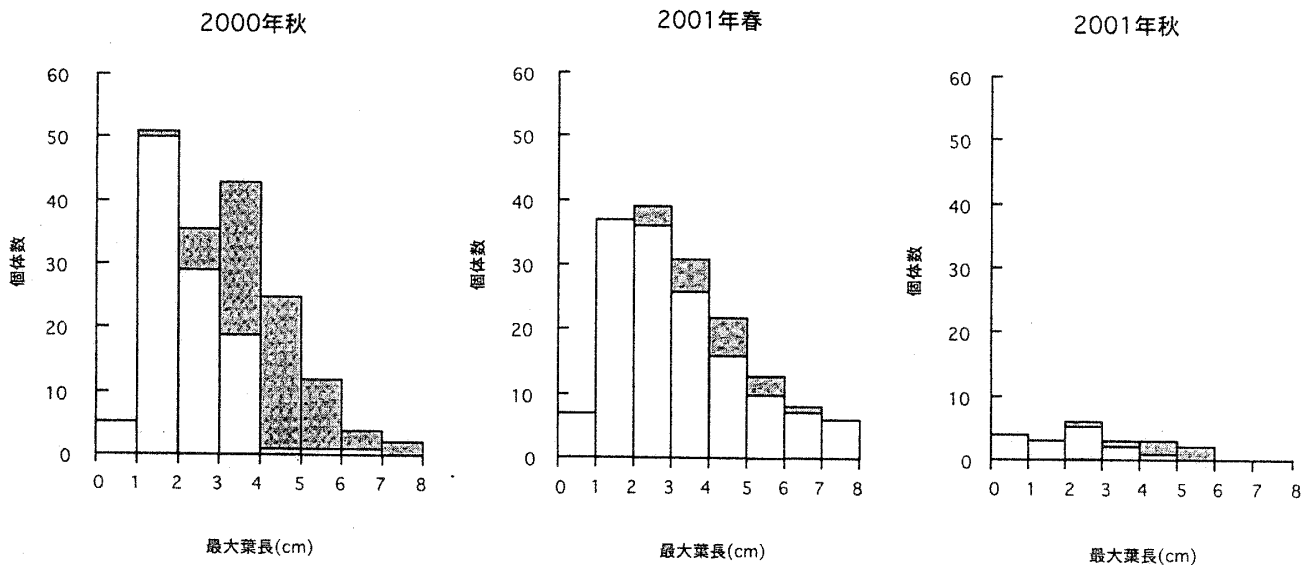


図1 方形区Aの個体サイズ頻度分布

個体サイズは最大葉長によるクラス分け。白抜きが無花個体、灰色が有花個体。方形区は1×1 m。

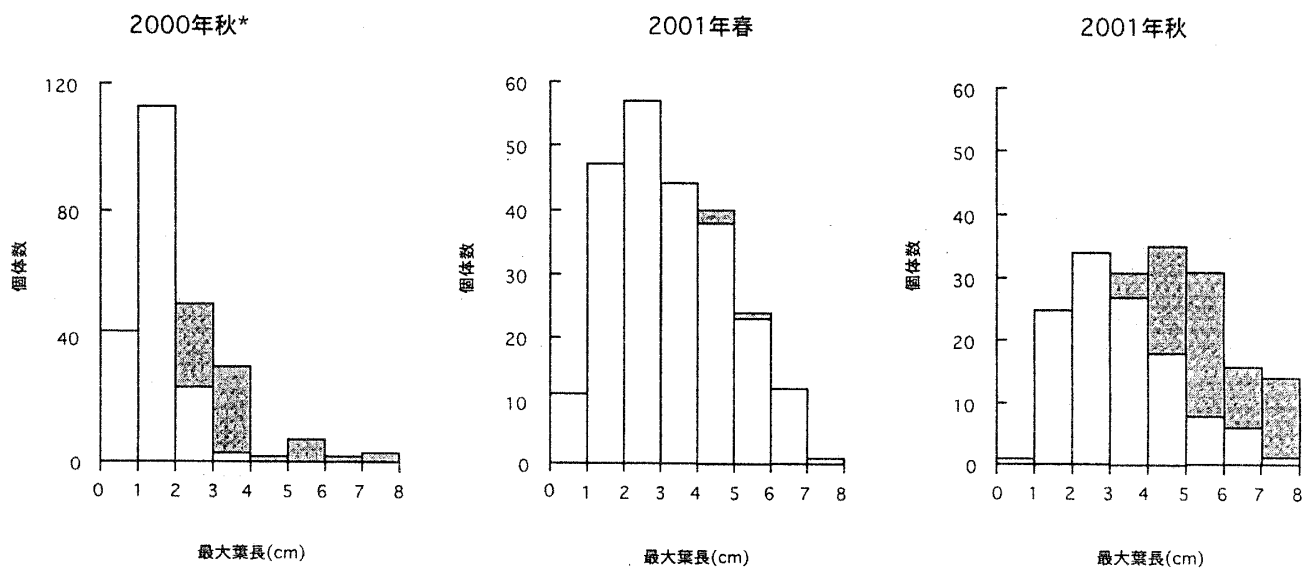


図2 方形区Bの個体サイズ頻度分布

個体サイズは最大葉長によるクラス分け。白抜きが無花個体、灰色が有花個体。方形区は1×1 m。

\*2000年秋だけ、縦軸のスケールが違うことに注意。

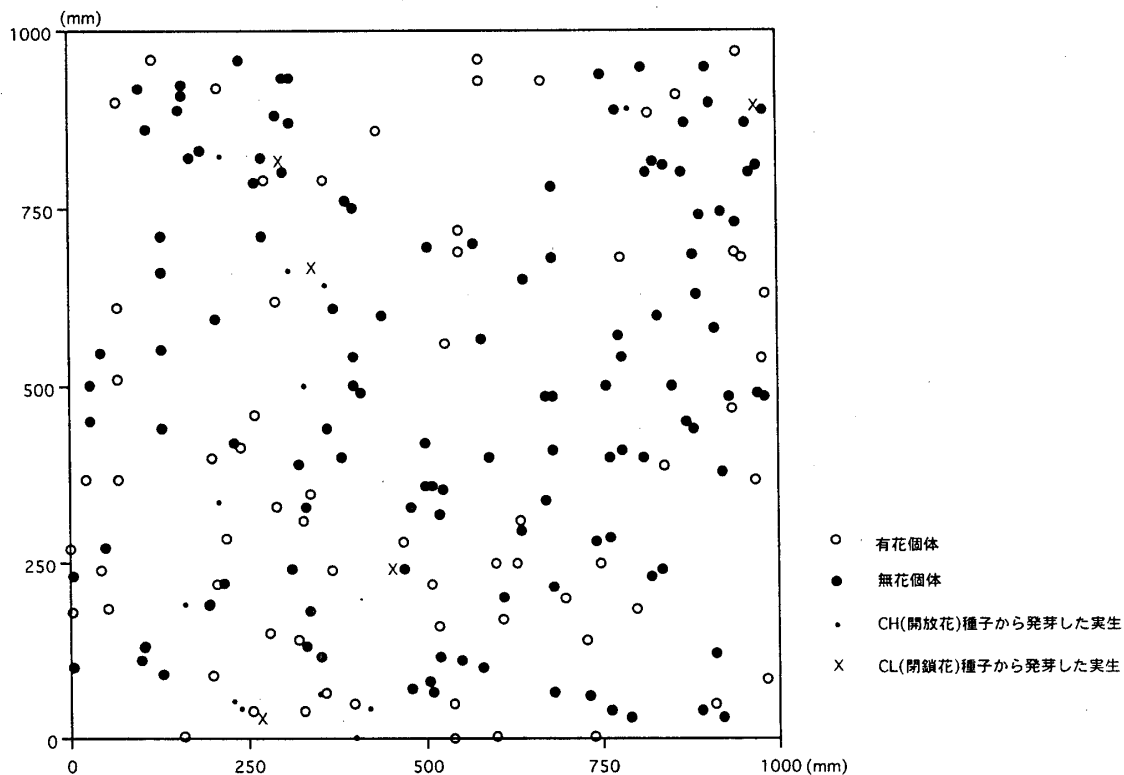


図3 個体の空間分布 (2001年10月・方形区B)

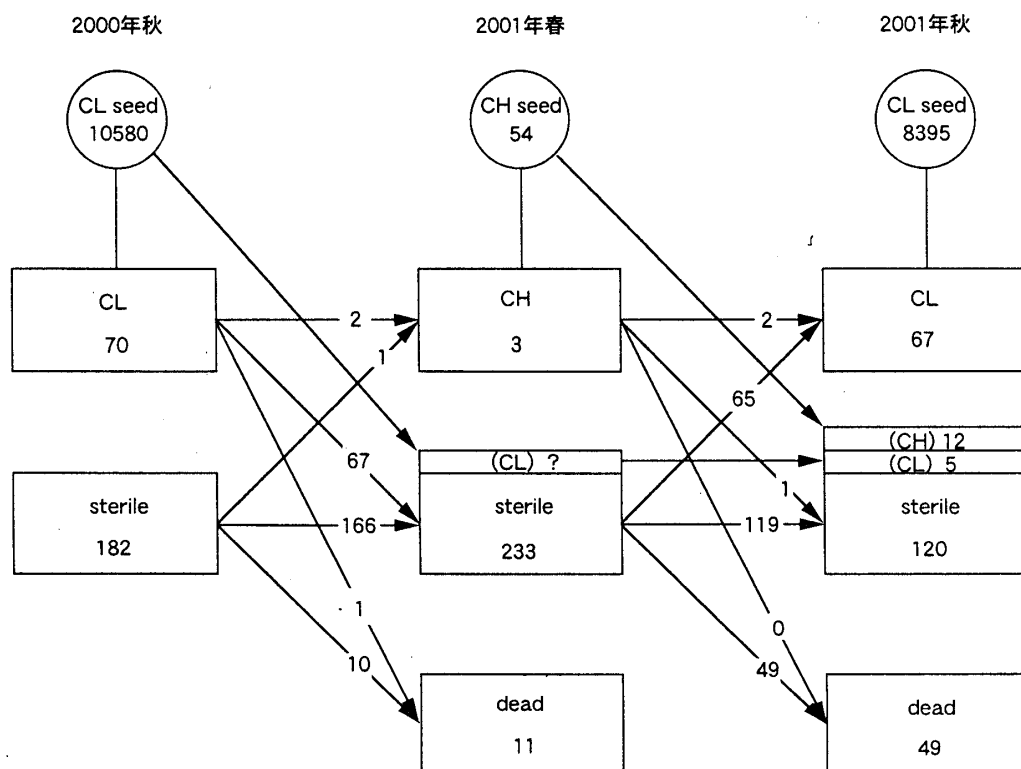


図4 2000年秋から2001年秋までの方形区Bの個体群変動

CL (閉鎖花をあげている個体)、CH (開放花を上げている個体)、sterile (無花個体)、dead (死亡個体)、CL seed (生産された閉鎖花種子)、CH seed (生産された開放花種子)。各ブロック内および矢印上の数字は個体数を表す。

## Seedling establishment of a cleistogamous perennial, *Leibnitzia anandria*

Akira Hiratsuka and Eijyu Satoh

**Abstract**

*Leibnitzia anandria* (L.) Turcs., a perennial cleistogamous plant, produces chasmogamous flowers in spring and cleistogamous flowers in autumn. Seedling establishment rates of seedling from two types of seed were observed. Establishment rate of chasmogamous seedlings was higher than that of cleistogamous seedlings. Chasmogamous seeds were dispersed near their parents, but cleistogamous seeds were away. New model describing the relation between parents and seedlings in perennial cleistogamous plants is proposed.

**Key words**

cleistogamous flower, perennial plant, dispersal distance, establishment, *Leibnitzia anandria*