

ガマズミ属 *Viburnum* (Caprifoliaceae) 4 種の

開花及び結実フェノロジーと繁殖様式の比較

金沢大学教育学研究科理科教育専攻 (生物)
菅原小学校 吉本敦子

1. 研究の背景

植物の開花の時間的な変化を「開花フェノロジー」という。植物は種ごとに開花の時期が決まっていることが経験的に知られており、開花時期は系統的な要因によっておおよそ決まっている、と言われている：開花時期は共通祖先をもつ単系統のメンバーが共有している形質で長い進化的な歴史の中で決定されてきた。しかし、個々の種の開花時期は系統的制約以外の要因によって微調整されている、と同時に推測されている。現在、個々の植物の開花フェノロジーは降水量や温度などの物理的要因のみによって決まるのではなく、生物群集内の他の植物や動物などの生物間相互関係も重要な要因であると考えられている。また、開花時期は植物の生活型で異なるという研究もある。

植物の開花時期は群集内の植物と植物あるいは植物と訪花昆虫の関係によって決定されるという見解は、植物の開花は一年を通じて一様に起こるのではなく開花が集中する時期があること、ある植物の開花に合わせて特定の昆虫が出現すること、などの観察に基づいている。従って、植物の開花フェノロジーを知ることは群集内の生物間相互関係を明らかにする上で重要な事柄となる。

動物媒の植物において種間の開花時期の同調や分離の程度によって引き起こされる種子生産に対する効果は花粉媒介者の行動に直接的に依存している。したがって、開花フェノロジーと花粉媒介者の行動の関係が重要であり、開花時期と花粉媒介者が植物の繁殖成功に与える影響を評価する必要がある。今までの研究で開花時期と花粉媒介者の相互関係によって引き起こされた果実の残存率の減少にはいくつ

かの要因が知られている：①種間雑種形成 ②花粉量不足 ③近交弱勢（自殖による不稔種子形成あるいは実生の発育不全）④自家花粉干渉（柱頭上で自家花粉が他家花粉の受粉を妨害）。

開花時期を微調整している植物間相互作用を解明するには、系統的制約が無視できる近縁種間にみられる開花フェノロジーの比較が必要である。金沢大学角間キャンパス里山地区に生育する被子植物の開花フェノロジーが過去数年間にわたり調査された。その研究において、隣接して生育しているにもかかわらず属内の複数の種の花期が重複あるいは完全に分離する例（アケビ属、サクラ属、ガマズミ属、等）が報告された。そこで、近縁種間にみられる開花フェノロジーの比較のため、本研究は以下の理由でガマズミ属に注目した：①金沢大学角間キャンパス里山地区には 4 種のガマズミ属（ミヤマガマズミ、コバノガマズミ、ガマズミ、ヤブデマリ）が生育していること；②ミヤマガマズミ、コバノガマズミ、ヤブデマリは花期が重なっており、ガマズミはこれら 3 種と全く花期がずれていたこと（服部 2001, 2002, 中江 未発表, 吉本 未発表）；③いずれの種も生育個体数が多いこと；④低木で多数の花序をつけ観察や袋かけ実験・交配実験等が行いやすいこと。

2. 目的

本研究はガマズミ属 4 種間の開花時期の重なりやずれの要因を探ることを目的とし、以下の 4 点を明らかにする：①正確な開花および結実フェノロジーのパターンを把握すること、②交配様式を明らかにすること、③有効な訪花昆虫を明確にすること、④果実の残存率を測ること。

3. 方法

金沢大学角間キャンパス里山ゾーンに生育しているガマズミ属 4 種、ミヤマガマズミ・コバノガマズミ・ガマズミを各 2 2 個体、ヤブデマリを 1 1 個体、調査木として選んだ。ヤブデマリは装飾花を持ち、

生育地が他の3種とは異なる。

開花及び結実フェノロジー調査を行った。同時に交配実験（自動自家授粉、強制自家授粉（隣家授粉含む）、強制他家授粉、コントロール（自然状態に放置））を行った。

開花終了後3週目の残存率（果実数/開花個花数）を受粉評価として用いた。これは、果実は後半になると受粉不成功以外の要因（食害や発育不全あるいは物理的要因など）によって落ちる可能性があるためである。

開花の調査と平行して訪花昆虫の採集と観察をおこなった。同時に行動観察もおこなった。

種ごとの開花個花数比較・袋掛け実験における処理間の残存率の比較・開花時期が残存率に与える影響等をみるために一元配置の分散分析をおこなった。

残存率は $y = \arcsin(\sqrt{x})$ で変換後の値を用いた。分散分析で水準間に有意な差が出た場合、水準間の多重比較は Scheffe の方法を用い、有意水準を5%とした。

4. 結果と考察

1) 正確な開花フェノロジー

ミヤマガズミ、コバノガズミ、ヤブデマリは花期が一部重なっているが、それぞれ開花のピークはずれていた。ガズミは他の3種とは、完全に花期がずれていた（図1）。

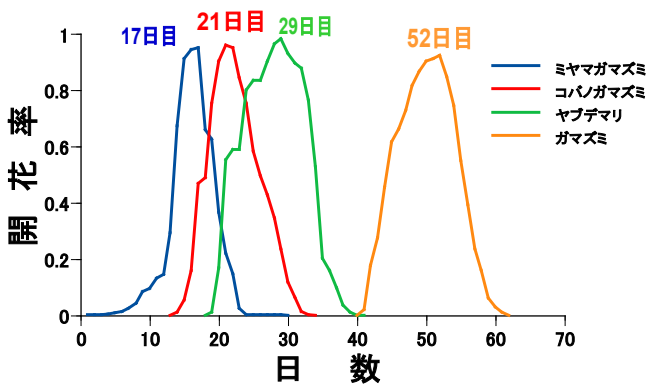


図1 ガズミ属4種 開花率の時間的変化

2) 交配様式

・ミヤマガズミ、ガズミ：強制他家授粉の果実の残存率は強制自家授粉の果実の残存率より有意に高かった（図2,3）。また、強制自家授粉と自動自家授粉はほとんど結実しなかった。この結果から、ミヤマガズミ、ガズミは自家不和合性が高いことがわかった。

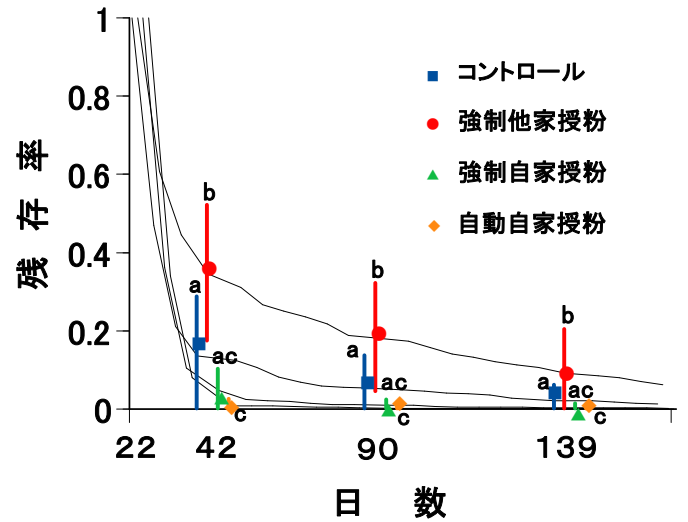


図2 ミヤマガズミ 果実の残存率の時間的推移

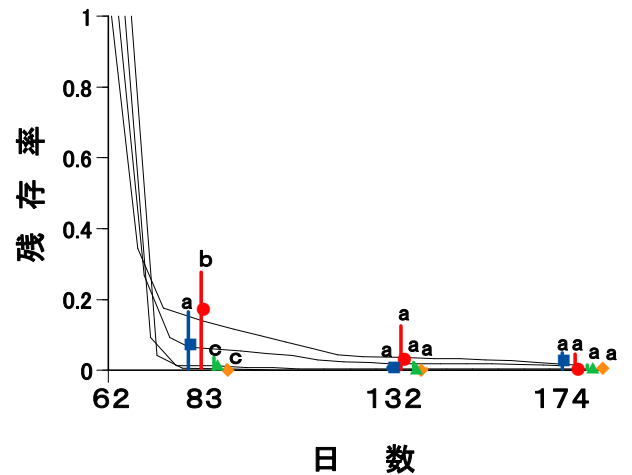


図3 ガズミ 果実の残存率の時間的推移

・コバノガズミ：強制自家授粉と強制他家授粉の果実の残存率に差がなかった（図4）。ゆえにコバノガズミは、自家和合性が高い。また、自動自家授粉の果実の残存率がコントロールより有意に低かった。この結果は、果実を作るためには花粉媒介者の存在が不可欠であることを意味する。

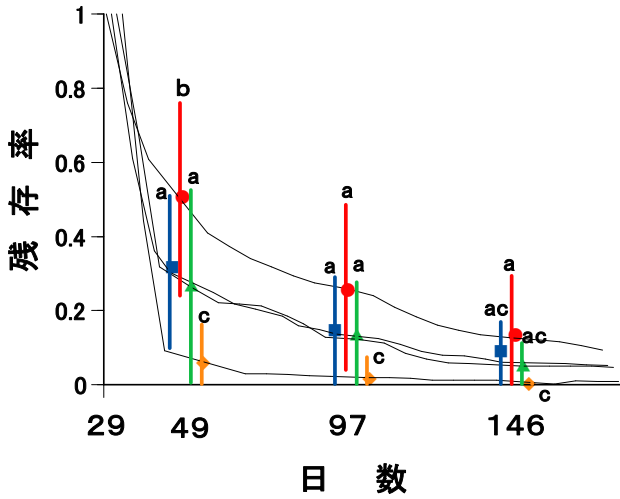


図4 コバノガズミ 果実の残存率の時間的推移

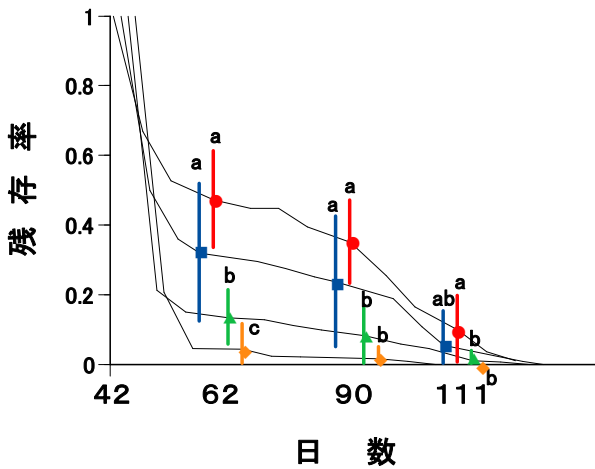


図5 ヤブデマリ果実の残存率の時間的推移

・ヤブデマリ：強制他家授粉と強制自家授粉の果実の残存率で差があった。しかし、強制自家授粉と自動自家授粉の果実の残存率で差があった（図5）。したがって、ヤブデマリは自家和合性が高い。また、自動自家授粉の残存率はコントロールより有意に低かった。また、自動自家授粉の果実の残存率がコントロールより有意に低かった。この結果から、ヤブデマリは果実を作るためには花粉媒介者の存在が不可欠であることを意味する。

3) 訪花昆虫

ガズミ属を訪れた昆虫は主に甲虫であった。その中でミヤマガズミとコバノガズミの両種の訪花量が多く、体に花粉をつけていた種は、大型のベニカミキリ、ヒラタハナムグリであった。したがって、ミヤマガズミとコバノガズミの花粉媒介者は同じであるといえる。両種に訪花していた甲虫は上記の大型甲虫以外にもキバネホソコメツキ等の小型の甲虫がいた。しかし、これらは、有効な訪花昆虫ではないと考える。なぜならば、両種の花の形態的特徴から、小型の甲虫は体に花粉をつけることができにくいこと、小型甲虫は花序上をほとんど動かないことによる。

4) 花粉不足と開花時期の自然選択

ミヤマガズミは本種のみ開花するステージIで、強制他家授粉の残存率はコントロールの残存率と有意差がなかった。コバノガズミが同時に開花するステージIIで、強制他家授粉の残存率はコントロールの残存率より有意に高かった（図6）。この結果から、ミヤマガズミはステージIIにおいて、ミヤマガズミを訪花する花粉媒介者が不足しているということは、ミヤマガズミとコバノガズミとの間に花粉媒介者を巡る競争が起こっている可能性を強く示唆している。ミヤマガズミはコバノガズミと開花時期を分離させて花粉媒介者を巡る競争を回避する方向に自然選択は働くと予想される。

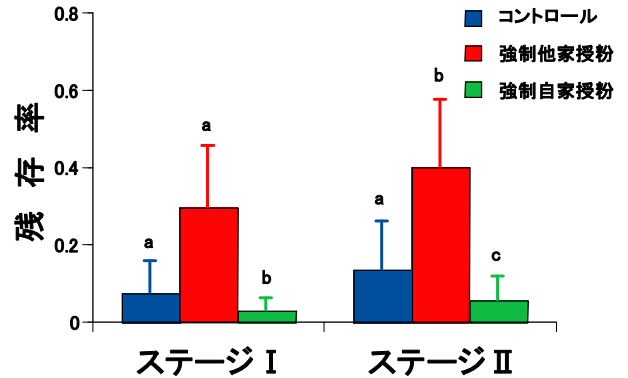


図6 ミヤマガズミ 3 処理間の果実の平均残存率

5) 近交弱勢と開花時期の自然選択

コバノガズミはステージII・III（IIIはコバノガズミのみ開花）で、強制他家授粉の果実の残存率はコントロールと有意差がなかった（図7）。すなわち花粉は十分足りている。これは、コバノガズミが自家和合性により、自家花粉、隣家花粉を利用していることを示唆している。また、ステージIIで、強制他家授粉の果実の残存率は強制自家授粉の残存率より有意に高かった（図7）。これより、近交弱勢の可能性がある。すなわち、コバノガズミはステージIIでミヤマガズミとの間に花粉媒介者を巡る競争があったとしても、訪花昆虫の減少を自家受精で補っている。また、自家花粉あるいは隣家花粉による受精の結果、近交弱勢が起きる可能性がある。この場合、コバノガズミの自然選択はミヤマガズミと開花時期を分離させて他殖率を高める方向に働くと考えられる。

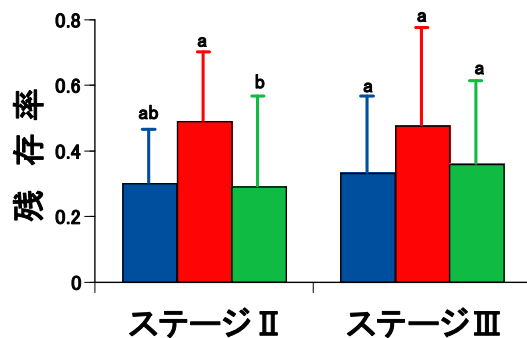


図7 コバノガズミ 3 処理間の果実の平均残存率