

ガガイモ科植物花粉塊の環境適応性

岡田洋子・近田文弘・伊藤道夫

静岡大学理学部生物学教室 〒422 静岡市大谷 836

Adaptability of Pollinia in Asclepiadaceae to Environmental Conditions

Youko OKADA, Fumihiko KONTA and Michio ITO

Department of Biology, Faculty of Science, Shizuoka University,
Ohyu 836, Shizuoka 422, Japan

(1991年4月11日受理)

In Asclepiadaceae, one anther usually produces one pair of pollinium (10 pollinia per flower), which is carried into stigmatic chambers by insects and germinate in nectar secreted in the chamber. Pollen grains in a pollinium are formed in each 4 of linear arrangement due to the division pattern in meiosis. In *Oxypetalum*, the pollen is able to germinate in 0-1.4M sucrose solution, showing high adaptability to osmotic pressure. A limited area in the side wall of pollinia for water absorption results in non-simultaneous germination in pollen, producing high ability of resistance against changes of environmental conditions.

Key words : Asclepiadaceae, *Oxypetalum*, Pollen germination, Pollinium, Pollination.

はじめに

ガガイモ科 (Asclepiadaceae) は、リンドウ目に属し、現在世界で約 220 属 2000 種が知られている。本邦には約 20 種を含む *Cynanchum* 属を中心に 6 属 29 種が自生する。一般に各種とも分布範囲が狭く、多くは山深い地域に限られる。しかし、花に特異的な形態的特徴を有すること、1つの葯当り 2 個の花粉塊を形成すること、その花粉塊は環境に対し幅広い適応性をもつことなど、興味ある科であるので紹介したい。結果の大部分は、*Oxypetalum caeruleum* cv. Blue Star (以下オキシペタルムと略す) から得た。この植物は、アルゼンチン原産の宿根草または半低木で、園芸品種として日本に輸入され、ハウス栽培されていて、春から晩秋まで店頭でブルースターの名前で出ている。

日本産の野生のガガイモ科植物の花期の短いのに比べ、長期にわたって花蕾を入手でき、1つの花序の中で花が次々開花するので、扱いやすい材料である。

花の形態および花粉形成

ガガイモ科の花は 5 数性で、5 枚の萼片、5 枚の花冠裂片、5 枚の副花冠片をもつ (図 1)。5 本の鱗片状の雄しべは、2 枚の心皮からなる雌しべに合着し、この科に特徴的な肉柱体 (gynostegium) と呼ばれる構造をとる。各雄しべには通常 2 個の葯室があり、各々に楕円体の花粉塊を形成するので、花 1 個あたり生産される花粉塊は 10 個である。隣合う 2 本の雄しべをまたぐように、花粉塊は 2 本の花粉塊柄と 1 個の小球 (corpusculum) によってつながれ、2 個が 1

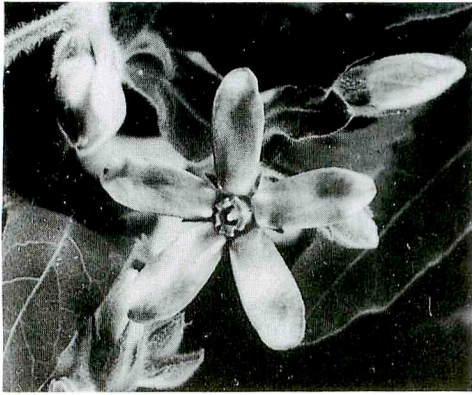


図1 ガガイモ科 *Oxyptalum caeruleum* の一園芸品種のブルースターの花 (原寸大)

組になっている。隣合う雄しべの間には、模式図(図2)に示されるように、柱頭室(stigmatic chamber)と呼ばれる小室がある。ガガイモ科では、1花につき5個あるこの小室が、花粉塊の受容部である。

花粉細胞(小孢子)形成過程は、通常と同じく胞原細胞増殖期-前減数分裂期-減数分裂期-四分子期の順序でおこる。オキシベタルムの長さ0.8 mm(萼を除いた長さ)の蕾では、すでに胞原細胞の増殖は終わり、長方形の花粉母細胞が、花粉囊の短軸方向にほぼ平行に配列している。花粉母細胞の中央には、直径がほぼ細胞の幅を占める大きな核と、その中にヘマトキシリンで濃染される大きな仁がある。ただしこの種では、切片標本によって前減数分裂期から減数分裂合糸期の各時期を判定することは困難であり、1.0 mm-1.4 mmの蕾から得られた標本でも類似的核様相を示した。長さが0.8 mm-1.8 mmの蕾の花粉囊の横断切片で、1つの花粉囊に含まれる花粉母細胞の数を調べたところ、 72 ± 4 であった。すなわち、1つの花粉囊を形成する胞原細胞の分裂が6回、一部は7回であり、1個の花粉囊に含まれる花粉数は約290である。同じガガイモ科のガガイモ(*Metaplexis japonica*)では、花粉母細胞約60(胞原細胞6回分裂型)、イケマ(*Cynanchum caudatum*)ではそれぞれ約30(同じく5回分裂型)であった。

オキシベタルムにおいて1.8 mmの蕾では、花粉囊の成長に並行した花粉母細胞も成長し、核には、大きな仁とともに太糸期の染色体が観察された(図3 A)。2.8 mmの蕾の花粉母細胞は、減数第一分裂を終了し、長方形の花粉母細胞の中央に細胞壁が形成され、2細胞となっていた。長さ3.0 mmの蕾では、減数第二分裂が終了し、第一分裂と平行な面で分裂し、線形四分子

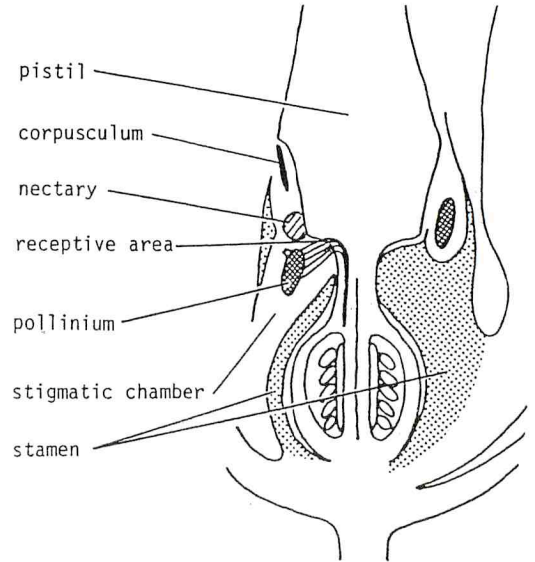


図2 ガガイモ科の肉柱体(gynostegium)の模式図。

を形成した(図3 B)。個々の花粉細胞は一様に円筒形であった。

3.5 mmの蕾は、外壁を持った1核性花粉細胞を含む。個々の花粉外壁は袋状で、袋の口はすべて葯の中心側を向き、かつ後部の花粉外壁の口を塞ぐように配列している(図3 C)。この外壁の方向性は、後の花粉発芽の方向性を決定する。花粉の中の生殖核は開花前に分裂し、3核性花粉である。花粉の中には、濃染される相似の2個の精核が観察される。花粉管核は、染色性が低い。

開花時、花粉塊全体は通水性のない蠟質の外壁に包まれている。葯室の一部が裂開して、ポケット状の葯室から長径0.7 mmの花粉塊が裸出する。花粉塊と雄しべとの間には間隙ができ、花粉塊は付属体を支えられている。双花粉塊は付属体によって、容易に葯室から引き抜くことができる。取り出した直後の花粉塊柄および花粉塊は、小球とほぼ同一平面上に張り出しているが、乾燥すると両腕が向軸側へほぼ90度折れ曲がり、受粉に適した形態をとる。⁽¹⁾

受粉及び花粉塊の発芽

ガガイモ科は虫媒花であり、小昆虫の脚などに小球が付着することで、1対の花粉塊が運搬される。花粉塊は柱頭室の中で、蜜腺から分泌された蜜によって発芽する。⁽²⁾ 花粉管は束になって伸長し、柱頭の基部のreceptive area(図3 D, E)から花柱に侵入する。⁽³⁾

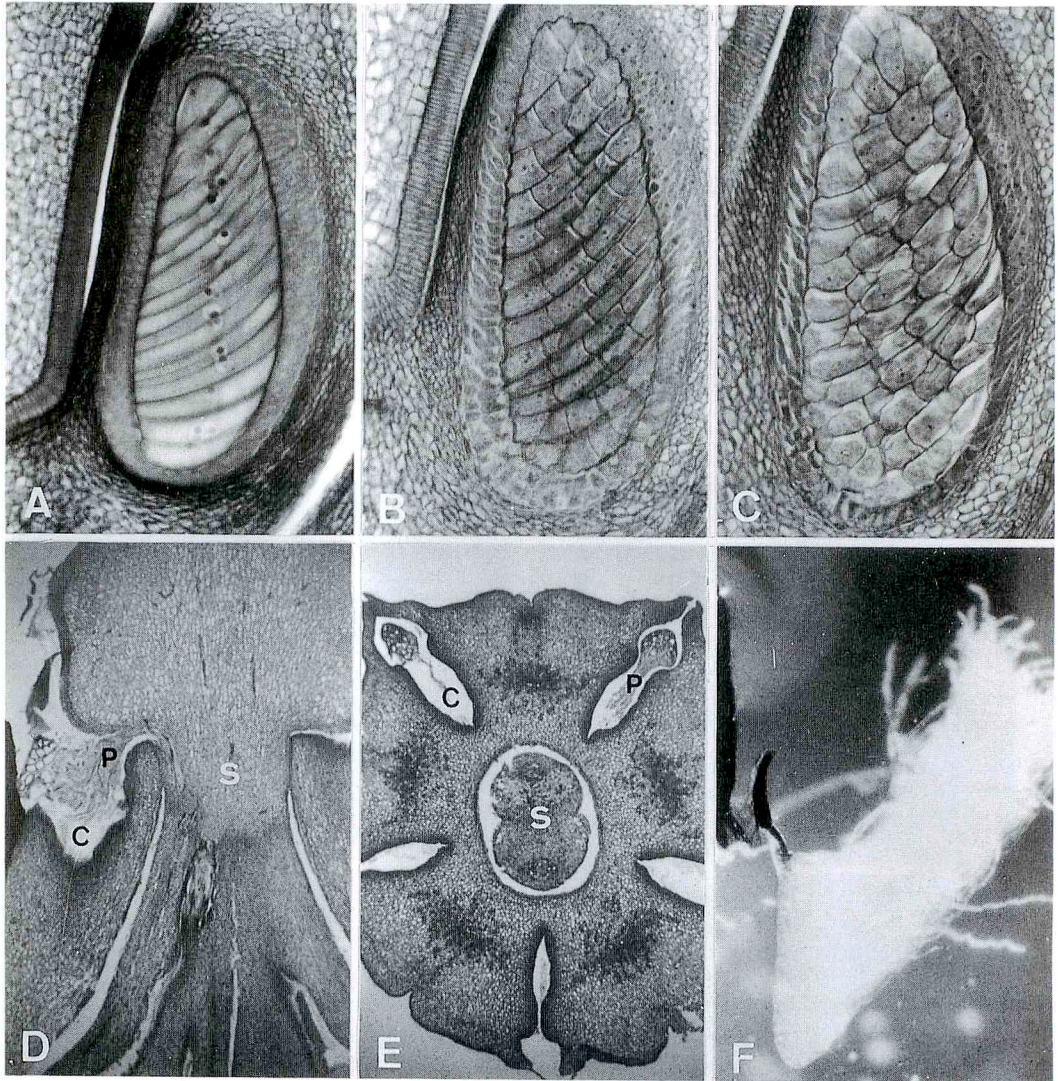


図3 オキシペタルムの花粉形成過程と受粉. A, 減数分裂太糸期の花粉母細胞を含む花粉嚢 ($\times 170$). B, 線状配列の四分子期 ($\times 150$). C, 若い花粉細胞期. 花粉は短軸に対し約 30 度の角度で配列している ($\times 160$). D, 肉柱体の縦断切片の一部. 柱頭室 (C) の花粉塊から多数の花粉管 (P) が花柱 (S) に侵入している ($\times 35$). E, 肉柱体中央部の横断切片. 2 つの柱頭室から花粉管の伸長が見られる ($\times 45$). G, 寒天発芽培地上での花粉塊からの花粉管の伸長. 100 本以上の花粉管が同一方向に伸長している ($\times 30$).

蜜は過剰に分泌されると、柱頭室からあふれ雄蕊の根元に溜る。蜜は外氣と接しているので、天候などによってその濃度・浸透圧は変化に富む。⁽²⁾ 人工的に受粉した実験では、花粉管が24時間以内に胚珠に達することが確認された。

0.5 M しょ糖を含む寒天発芽培地上で、オキシペタルム花粉塊は、約10分後吸水して膨潤し、約1時間後、双花粉塊の外縁・上部から花粉管が伸長を開始する。その後、縁の上部から下部にかけて徐々に新しい花粉管が出現し、約12時間後、ほとんどの花粉が発芽していると思われ、花粉管は束になって伸長する(図3F)。

走査型電子顕微鏡によると、吸水した花粉塊の発芽部域には、notches⁽⁴⁾と呼ばれる溝の存在が確認される(図4A)。notchesは、双花粉塊の外縁・上部に編目状に広がる構造であり、外壁が比較的薄い部分と

言われている。花粉塊の吸水は notches に限定されるため、花粉の発芽は notches 付近—花粉塊の外縁・上部—の花粉から始まる。

すべての花粉管は、双花粉塊の外縁部から「偏性発芽」をする。ただし、花粉塊発芽の方向性は、花粉塊をその長軸に対して縦横に切断し、発芽溝以外の部分に吸水条件を与えても同様である。すなわち、分断された花粉塊2個はそれぞれ、本来伸長すべき方向に花粉管を伸長する。

発芽しかけた花粉塊の外壁を取り除くと、同じ方向に口を向けた裂状の花粉細胞が観察される(図4B)。花粉管は、花粉壁の袋の口に当たる部分より現れ、その前に配列する花粉の間を伸長する。花粉塊を酵素処理(酵素液: Macerozyme R-10 0.5%, しょ糖 0.3 M)して花粉壁を除いた単離花粉の発芽の様相より(図4C)、袋状の壁が個々の花粉の吸水部位と、

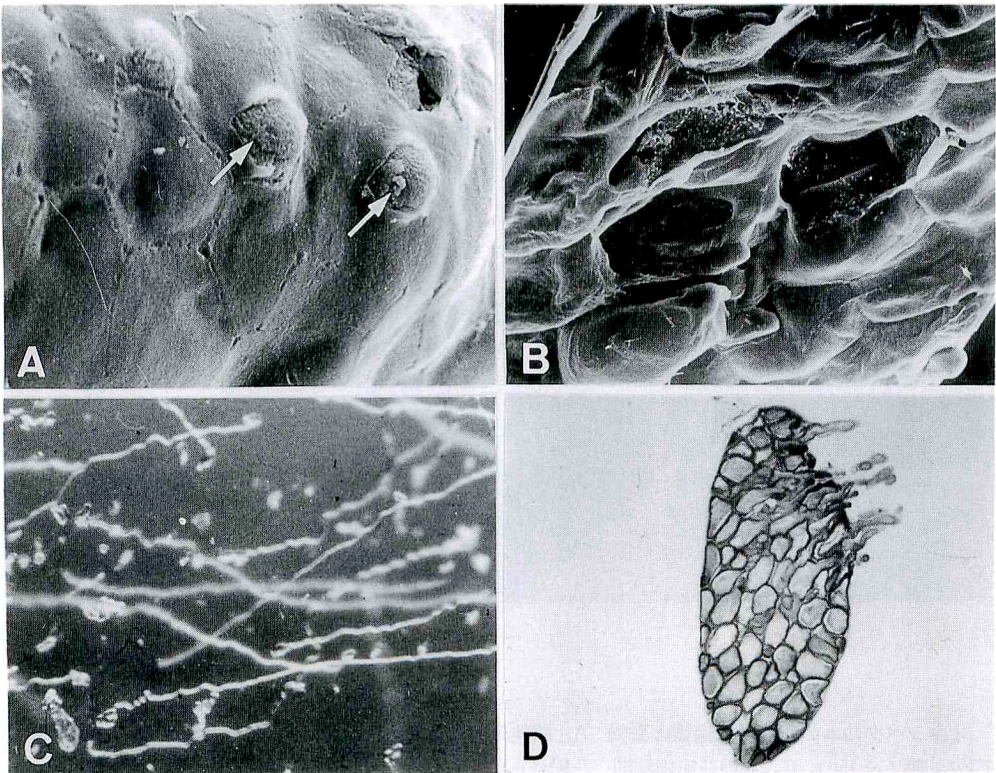


図4 オキシペタルム花粉の発芽 A, 花粉塊表面に見られる notches と塊壁から伸長直前の花粉管(矢印)($\times 750$)。B, 花粉塊外壁を取り除いた花粉塊。花粉管は、一方向へ伸長する。($\times 410$)。C, 酵素処理による単粒花粉 0.5 M しょ糖培地上での発芽($\times 40$)。D, 一部発芽した花粉塊の縦断切片。内部の花粉は発芽していない($\times 90$)。

同時に花粉管の伸長方向を限定すると判断できた。以上の結果から、花粉塊の偏性発芽は、花粉を取り巻く二重構造（花粉塊外壁及び花粉壁）によることがわかった。このような機構による、花粉管伸長の形態からは、受粉時の密集効果が期待される。

発芽した花粉塊の切片標本では、花粉塊の吸水部に近い花粉—花粉四分子の最前列の花粉—が発芽したとき、より内部にある花粉はまだ発芽していない（図4D）。0.5 M しょ糖培地で、1個の花粉塊から伸長する花粉管の数を1時間毎に測定したところ、少なくとも6時間の直線的に花粉管の本数が増加し、1つの花粉塊の中の花の間には、「非同調的発芽」が明らかであった。比較として単粒花粉のテッポウユリ花粉の発芽を調べた結果、3時間で発芽率の上昇が停止した。

浸透圧に対する適応性

ガガイモ科では花粉は柱頭に直接つくのではなく、柱頭室という小空間に入り、蜜に浸され発芽する。蜜は外界と接するのでその組成・浸透圧は物理的（蒸発・希釈）、および生物的（微生物・酵素）要因によって大幅に変化する。⁽²⁾ ガガイモ科花粉の浸透圧適応性の程度を調べるため、オキシペタルム花粉塊をしょ糖濃

度0 Mから0.1 M間隔で2 Mまでの寒天発芽培地で発芽実験を行った。なお、0.5 M しょ糖培地における花粉塊としての発芽率はほぼ100%であった。

花粉塊は0 Mから1.4 Mの範囲で発芽した（図5）。しょ糖無添加培地において、花粉発芽は約2時間後より始まる。花粉管は、伸長開始直後ほとんどが破裂し、一部の花粉管だけが、伸長した。この培地は無機塩類を含むが、水道水や蒸留水に花粉塊を浮かべても、花粉管の伸長がおこった。0.3 Mから0.7 Mまでの間で、花粉は最もよく発芽し花粉管を伸長する（図3F）。発芽は1時間以内に始まり、花粉管は束になって伸長した。しょ糖濃度が高くなるにつれ、花粉管はまとまって伸長する傾向にあった。1 M以上では、発芽開始に2-5時間要し、花粉管は螺旋状に縮れ、密集した束の状態伸長する。培地上に柱頭の切片を置くと、屈曲伸長を軽減する効果があった。培地のしょ糖濃度が1 M未満では、ほとんど24時間以内に花粉管の先端が破裂し伸長を停止するが、1 M以上では、24時間後でも花粉管は破裂することなく遅々とした伸長を続けた。

ガガイモ科のガガイモ、およびイケマの花粉塊も、ともに、0 Mから1.3 Mまでのしょ糖濃度で発芽可能である（表1）。浸透圧に対する適応性の比較とし

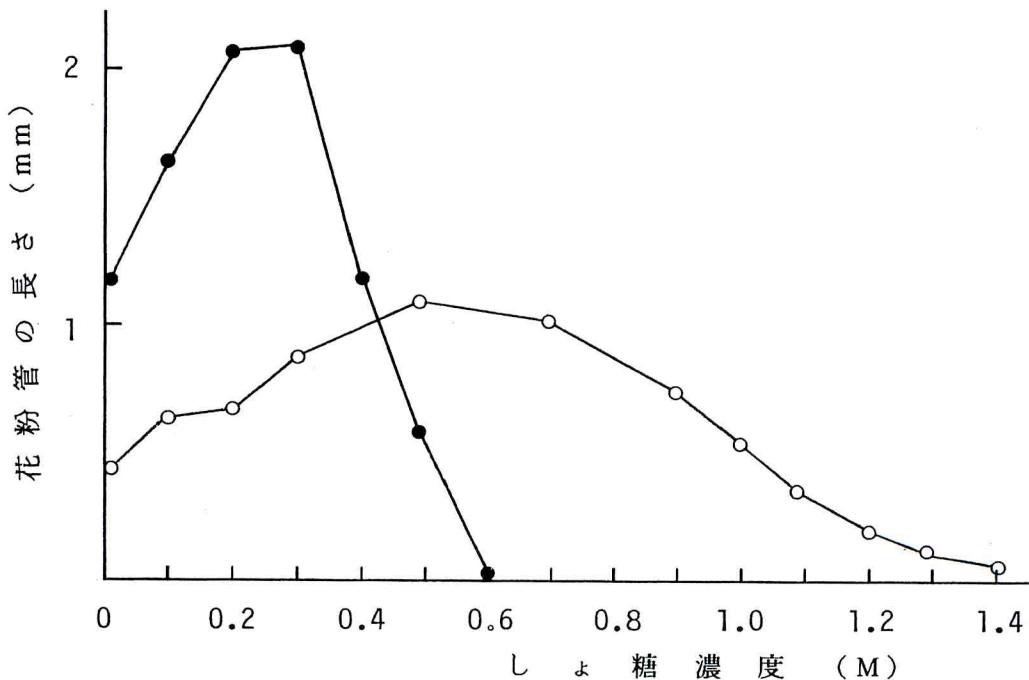


図5 オキシペタルムとテッポウユリにおける発芽培地のしょ糖濃度と6時間後の花粉管伸長との関係 ○—オキシペタルム、●—テッポウユリ。

表1 ガガイモ科3種の花粉塊における24時間後の発芽としょ糖濃度との関係

Species	しょ糖濃度 (M)							
	0	0.1	0.2-0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4
<i>Oxypetalum caeruleum</i>	++	++	+++	+++	++	++	+	+
<i>Metaplexis japonica</i>	±	+++	+++	++	++	±	±	-
<i>Cynanchum caudatum</i>	+	+++	+++	+++	+++	++	++	+

注：発芽は花粉塊1個当りの花粉管の本数で表示。

+++，100本以上；++，30-100本；+，10-30；±，10本以下；-，未発芽。

でテッポウユリ花粉の発芽を0-1.0 M しょ糖培地上で調べたが、0-0.5 M の範囲で発芽したにとどまり（図5）発芽・伸長に適する浸透圧条件は0.2-0.4 M の範囲に限定されていた。

以上述べたように、ガガイモ科植物花粉は一般に幅広い浸透圧適応性をもつと考えられる。この科は、複雑な受粉機構に加え、受粉単位として1花につき10個の花粉塊を産するだけであり、発芽および花粉管伸長の場が浸透圧条件の変化しやすい蜜中である。オキシペタルムの柱頭室のサイズから推定して、花粉塊の挿入位置によっては、花粉管はごくわずかの伸長で receptive area に達する（最長でも2 mm）。受粉機構の複雑さと花粉塊の少なさを補償し、受粉した場合の受精の確実性を高める、1つの機構と考えられる。

環境変化に対する適応性

ガガイモ科では、乾燥状態における花粉塊の生存能力の強さが知られており、限られた受粉の機会を生かす上での1つの特徴とされている⁽⁵⁾。オキシペタルムの開花直前の花から花粉塊を無菌的に取り出し、ある期間常温で乾燥状態に置いた後、0.5 M しょ糖培地に移して発芽させた。3日間、花粉管の長さ及び本数は、葯から取り出して直ちに発芽させたものと同様である。乾燥3日後から徐々に花粉管の本数は減少し、花粉管の最終長も短くなる傾向にあったが、約2週間、束状または数本の花粉管を伸長した。

2.0 M しょ糖に保存したオキシペタルム花粉でも、乾燥した場合と同様、0.5 M しょ糖培地で正常に発芽する。保存3日後から、花粉管の数は急激に減少し、最終長も短くなるが、保存5日まで数本の花粉管を伸長した。類似の実験結果が過去 *Asclepias syriaca* で得られている⁽⁵⁾。以上のように、発芽できない条件に置かれた花粉塊は花の中で生存し続け、周囲が発芽に適した条件になると発芽する⁽⁵⁾。

またガガイモ科では、花粉発芽が蜜によっておこることに加え、花の構造上、花粉の発芽途中でも花粉塊を取り巻く環境が変化する可能性がある。前述したように、花粉塊の形態とその発芽の機構から、環境条件変化に対する耐性が予想されたので、以下の実験を行った。

0.5 M しょ糖培地に置いたオキシペタルム花粉塊を、3時間後に（発芽可能な範囲（0.2 M, 1.0 M）の浸透圧条件の培地へ移動した。より低い浸透圧条件の培地に移された場合、伸長しかけた花粉管はすべて破裂した。しかし約1時間後、花粉塊から新しく花粉管が伸長を始めた。これは花粉塊内部に残っていた花粉が、移された培地に適応して発芽したと解釈される。より高い浸透圧条件の場合、発芽しかけた花粉管は一時的や伸長停止の後、再び花粉管を伸長した。また、発芽し難い条件（0 M, 1.4 M）に置いた花粉塊も、花粉塊内部の花粉の発芽前に、適当な培地（0.5 M）に移動すると、通常の花粉管伸長を示した。

さらに、0.5 M 培地で3時間発芽させたオキシペタルム花粉塊を一定期間常温で乾燥条件に置き、その後もとの培地に戻した時も、花粉塊内部に残った花粉は、発芽して花粉管を伸長した。乾燥期間に従い、伸長する花粉管の長さ、本数共に減少したが、乾燥5日の花粉塊でも、数本の花粉管を伸長した。

以上述べたように、ガガイモ科植物の花粉は環境条件変化に対し高い耐性をもつ。構造的には、まず花粉全体が通水性のない外壁に覆われ、互いの隙間なく配列しているため、それらは急激な環境変化の影響を直接受けにくいと考えられる。また花粉塊の外壁が、吸水部を1箇所限定して花粉の非同調的発芽をおこすために、受粉単位としては1個の花粉塊に2回以上の受粉が可能となる。単粒花粉にはみられない、塊状花粉としての環境耐性機構である。浸透圧条件に対する幅広い適応性ととも、受精の確実性を高める機構といえる。

おわりに

ガガイモ科植物における花の基本的構造および受粉機構は、この科に共通な特異性であり、受粉過程において多大に不利な条件を負っている。しかし花粉塊は、限られた受粉の機会を最大に生かすため、環境に対する幅広い適応性・耐性をもつ。この科における種の保存の1つの戦略は、花粉塊が担っているといえよう。

なお、ブルースターを提供いただいた清水市の平井康雄氏にお礼申し上げる。本研究の一部は文部省科学研究費一般研究 (No.63540549) により援助された。

引用文献

- (1) Lynch, S. P.: The floral ecology of *Asclepias solanoana* Woods. *Madroño* **24**, 159-177 (1977).
- (2) Kevan, P. G., D. Eisikowitch and B. Rathwell: The role of nectar in the germination of pollen in *Asclepias syriaca* L. *Bot. Gaz.* **150**, 266-270 (1989).
- (3) Bookman, S. S.: The floral morphology of *Asclepias speciosa* (Asclepiadaceae) in relation to pollination and clarification in terminology for the genus. *Amer. J. Bot.* **68**, 675-679 (1981).
- (4) Galil, J. and M. Zeroni: On the organization of the pollinium in *Asclepias curassavica*. *Bot. Gaz.* **130**, 1-4 (1969).
- (5) Eisikowitch, D., P. G. Kevan, S. Fowle and K. Thomas: The significance of pollen longevity in *Asclepias syriaca* L. under natural conditions. *Pollen et Spores* **29**, 121-128 (1987).

