

## アポイタチツボスミレにおける標高と 個体サイズに伴う閉鎖花生産の変化

舟越 健一<sup>1)</sup>・松山 周平<sup>1)</sup>

Elevation and plant size affect the production of cleistogamous flowers  
in *Viola sachalinensis* var. *alpina*

Kenichi FUNAKOSHI<sup>1)</sup> and Shuhei MATSUYAMA<sup>1)</sup>  
(Accepted 11 December 2020)

### 研究の背景と目的

植物の殆どは有性生殖を行う一方で無性生殖の手段を維持している。一部の植物は開放花 (chasmogamous flower : 普通の両性花。以下, CH) と閉鎖花 (cleistogamous flower : 開花せず芽の中で自家受粉が行われる花。以下, CL) の両花をつける開放花-閉鎖花混合交配戦略 (以下 CH-CL 混合戦略) をとっている (Zhang et al. 2018)。こうした植物の繁殖生態を明らかにすることは有性生殖の進化的意義を明らかにする手がかりとなる。

開放花と閉鎖花は異なる利点と欠点を持つ。開放花は他個体との異系交配により親とは遺伝的に異なる子孫を生み出す可能性があるという利点と、花の生産コストは高く他個体との交配ができなければ子孫を残すことができないという欠点を持つのに対し、閉鎖花は開放花に比べて花の生産コストが低く、局所適応性の高い子孫を生み出せるという利点と、近交弱勢のリスクが高まるという欠点を持つ (菊沢 1995)。

CH-CL 混合戦略は、親とは遺伝的に異なる子孫と局所適応性の高い子孫の両方を生み出す可能性があり、繁殖成功を最適化するとされている (Zhang et al. 2018)。しかし、CH-CL 混合戦略は繁殖成功度を高めるとする研究もあれば (Zhang et al. 2018)、種子の分散距離が短い閉鎖花の生産は近親間の競争を助長し、個体の生存と繁殖成功度を減少させるとする研究がある (Culley and Klooster 2007)。

閉鎖花の生産には効率的な資源分配及び資源利用を行う役割があり、CH-CL 混合戦略を行う植物種は周囲の環境条件の変化に応じて開放花と閉鎖花の

生産比率を可逆的に変化させると考えられている。例えば、生産コストの高い開放花に投資しても受粉が望めない環境条件、あるいは、開放花の生産に必要な投資ができない環境条件では閉鎖花を多く生産し、自家受粉による子孫を多く残すことを試みるようである (Diaz and Macnair 1998)。しかし、CH-CL 混合戦略を行う植物種が具体的にどのような環境条件で閉鎖花を生産するのかはよくわかっていない (Koontz et al. 2016)。閉鎖花生産をしないスミレ属草本は日光・栄養・花粉媒介者といった資源が容易に得られる環境に生育することが報告されているが (Culley and Klooster 2007)、未だ研究の余地を残す。

スミレ属は世界に 600 種ほど存在する多年草または一年草である (大橋ら 2016)。日本では約 50 種が認められており、オオバキスミレ類やタチツボスミレ類など独自の分化を遂げた植物群が知られている。北海道内では、アポイ岳等に見られる超塩基性岩帯の影響を受けて分化した固有変種が存在する (大橋ら 2016)。また、いくつかのスミレは、閉鎖花を作り、開放花では種子を作らないことも報告されている (大橋ら 2016)。

アポイタチツボスミレ (*Viola sachalinensis* var. *alpina*) は北海道のアポイ岳、夕張岳などの超塩基性岩地帯にみられ (梅沢 2007)、絶滅危惧Ⅱ類に指定されている変種である (米倉 2012)。アポイ岳では超塩基性岩がしばしば地表に露出するとともに、千島海流の影響を受けて発生した霧がつくり出す疑似高山条件により、局所的に植物にとって厳しい環境となっている (佐伯ら 1995)。

本研究では CH-CL 混合戦略を行う植物種が閉鎖

<sup>1)</sup> 農食環境学群環境共生学類環境植物学研究室

Environmental and Plant Biology Laboratory, Department of Environmental Sciences, College of Agriculture, Food and Environmental Sciences

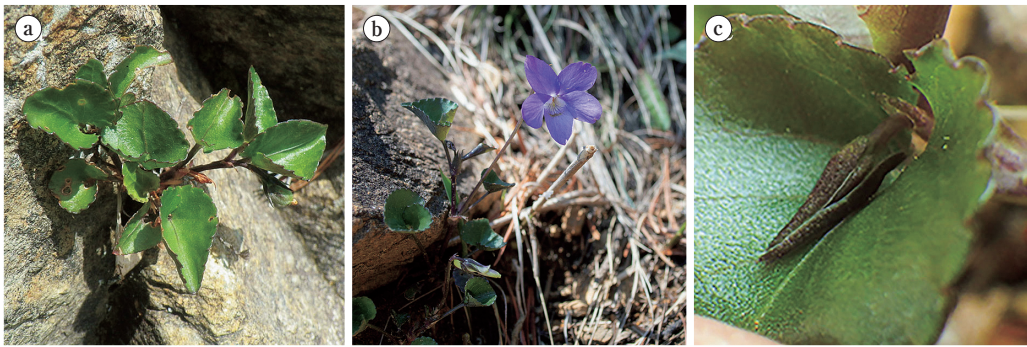


Fig. 1 Photographs of leaves (a), chasmogamous flower (b), and cleistogamous flower (c) in *Viola sacchalinensis* var. *alpina* at Mt. Apoi.

花生産を行う環境条件を推測するために、アポイ岳に生育するアポイタチツボスミレの開花特性と環境条件の関係を調べた。アポイ岳の標高の高さと超塩基性岩という二つの環境条件に着目し、これら二つの環境条件と閉鎖花生産との関係を調べた。一般に標高が高いほど気温が低くなり生育期間が短くなる。また、超塩基性岩は植物の生育を抑制することから、アポイタチツボスミレが生育している周辺土壤に岩石が多く露出しているほど閉鎖花生産率が高くなることが期待される。

### 材料と方法

#### 調査地

調査はアポイ岳（北海道様似郡様似町）で行った。アポイ岳は日高山脈支稜線西南端（北緯 42°6'20"、東経 143°16'40"）の山である。ダンかんらん岩、かんらん岩、斜長石かんらん岩といった超塩基性岩がそれぞれ層状を成した地層と、千島海流の影響を受けて発生した霧が成す疑似高山条件により、海岸線から 4 km の地点に超塩基性岩植物を含む固有の植生が発達している（渡邊 2001）。こうした植生は「アポイ岳高山植物群落」として 1939 年に国の天然記念物に指定されたが、ハイマツ林とキタゴヨウ林の侵入が原因でその面積は徐々に減少しており、近い将来森林に推移する事が懸念されている（渡邊 2001）。

#### 対象種

対象種はアポイタチツボスミレ (*V. sacchalinensis* var. *alpina*) である (Fig. 1)。本種はアポイ岳、日高山脈北部、夕張岳、天塩地方に分布するスミレ属の多年草である (いがり 2008)。アポイタチツボスミレはアイヌタチツボスミレ (*V. sacchalinensis*) が超塩基性岩の影響を受けて分化した超塩基性岩変形植

物であり、砂礫地に生えている個体は超塩基性岩の影響を受けて葉が表側に巻くものと、殆ど影響を受けず表側に巻かないものが存在する (大橋ら 2016)。本種の草丈は 5 cm ほどであり、植物全体が紫色を帯び、葉には光沢がある (いがり 2008)。本種は 5~6 月に開花する (いがり 2008)。開放花・閉鎖花の開花特性については詳しく報告されていない。

#### 調査項目

登山道を踏査し、発見したアポイタチツボスミレの位置をハンディ GPS (GPSMAP62s, Garmin International Inc, Kansas, USA) で記録した。開放花、閉鎖花、未開花の花芽、葉の数を一株ごとに記録した。個体間の光条件のばらつきを抑えるために、閉鎖林下の個体は調査対象から除外した。開放花と閉鎖花の数及び割合が時期によって異なるかどうかを調べるため、踏査は 5 月 10 日と 6 月 7 日に行った。5 月には 73 個体を記録し、6 月には 104 個体を記録した。6 月に記録した 104 個体のうち 70 個体は 5 月に記録したものと同一であり、34 個体を新たに記録した。

開放花と閉鎖花の数及び割合が周辺の環境によって異なるのかどうかを調べるために、6 月に記録した個体について個体周囲の環境を半定量的に記録した。調査は 8 月 7 日に行った。直径 30 cm の輪をアポイタチツボスミレ株が中心になるように置いてカメラで撮影し、輪の中の土壤全体に対して裸出している砂礫地の割合を目視で計測し、露岩率を得た。

#### 統計解析

開花特性を明らかにするために、花数と観測月 (5 月、6 月) の関係を、一般化線形混合モデル (generalized linear mixed model, GLMM) を用いたモデル選択により調べた。総花数、開放花数、閉鎖花数

を従属変数、観測月を独立変数とし、個体の違いをランダム変数としてモデルを作成し、独立変数を含むモデルと独立変数を含まないモデルとを比較して、独立変数が有意かどうかを調べた。また、花数のデータは5月、6月の両方でデータを取ることができた73個体のデータを用いた。

閉鎖花生産特性を明らかにするために、総花数、開放花数、閉鎖花数、開放花の割合、閉鎖花の割合と葉の数の関係を、一般化線形モデルを用いたモデル選択により調べた。総花数、開放花数、閉鎖花数、閉鎖花の割合をそれぞれ従属変数とし、葉の数を独立変数とした。

植物体の大きさと標高および露岩率の関係を明らかにするために、葉の数と標高、露岩率の関係を同様の方法で調べた。葉の数または露岩率を従属変数とし、標高を独立変数とした。モデル選択では独立変数を含むモデルと独立変数を除いたモデルを、尤度比検定を用いて比較した。

全ての統計解析にはR Version 3.31 (R Core Team 2018)を用いた。一般化線形混合モデルによる回帰にはRのlme4パッケージ(Bates et al. 2015)のglmer関数を用いた。glmer関数においてfamilyにはpoissonを指定した。一般化線形モデルによる回帰では、総花数、開放花数、閉鎖花数を従属変数とする場合にはfamilyにpoissonを指定し、閉鎖花の割合、露岩率を従属変数とする場合にはfamilyにbinomialを指定した。ただし、familyをpoissonに指定したときにoverdispersionがあった場合には、familyにquasipoissonを指定して再解析した。

## 結 果

### 開花特性

総花数および開放花数は5月から6月で有意に減少したのに対し (Fig. 2a,  $df=1$ ,  $\chi^2=8.588$ ,  $P=0.003$ , Fig. 2c,  $df=1$ ,  $\chi^2=21.087$ ,  $P<0.001$ ), 6月の閉鎖花数は5月の約10倍に増加した (Fig. 2b,  $df=1$ ,  $\chi^2=17.095$ ,  $P<0.001$ )。

### 閉鎖花生産特性

総花数、閉鎖花数、開放花数はいずれも葉の数に伴って増加した (Fig. 3)。総花数と開放花数のモデル選択において葉の数は有意な変数であった (総花数;  $\chi^2=62.127$ ,  $P<0.001$ , 開放花数;  $\chi^2=26.145$ ,  $P<0.001$ )。閉鎖花数のモデル選択では、葉の数は危険率0.10未満の変数であった ( $\chi^2=2.847$ ,  $P=0.092$ )。閉鎖花の割合は葉の数に伴って減少した

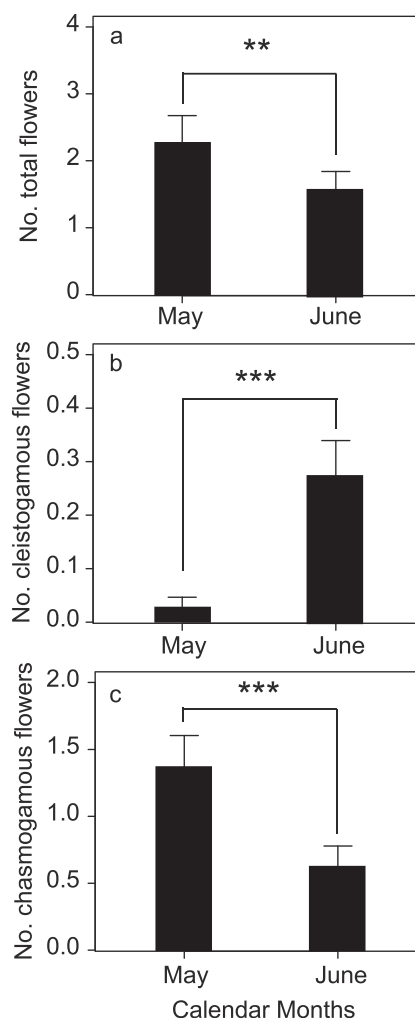


Fig. 2 Numbers of total (a), cleistogamous (b), and chasmogamous flowers (c) per plant in *V. sachalinensis* var. *alpina* on May and June 2019 at Mt. Apoi. Boxes and bars show means and standard errors. Asterisks indicate that the calendar month was significant parameter (\*\*,  $P<0.01$ , \*\*\*,  $P<0.001$ ) in the model selection.

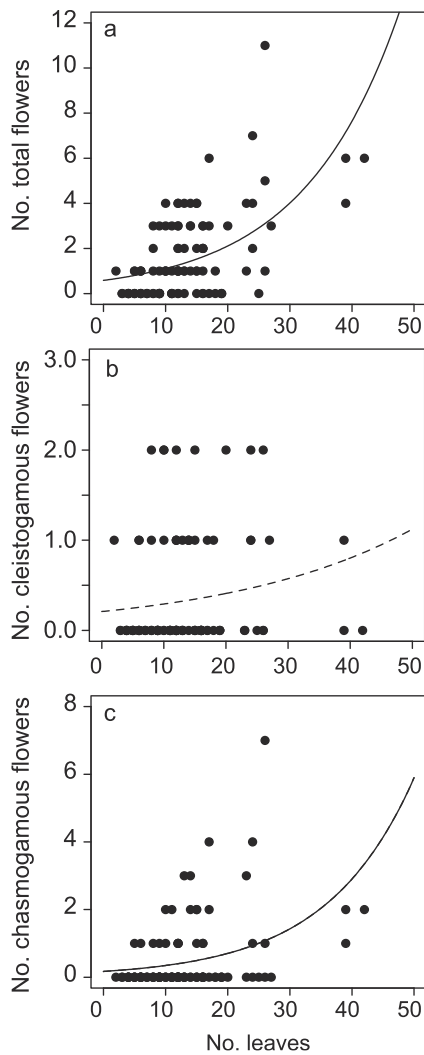
(Fig. 4)。閉鎖花の割合のモデル選択において葉の数は有意な変数であった ( $\chi^2=5.320$ ,  $P=0.021$ )。

葉の数と露岩率は標高に伴って増加した (Fig. 5)。葉の数と露岩率のモデル選択において標高は有意な変数であった (葉の数;  $\chi^2=19.883$ ,  $P=0.027$ , 露岩率;  $\chi^2=202.29$ ,  $P=0.012$ )

## 考 察

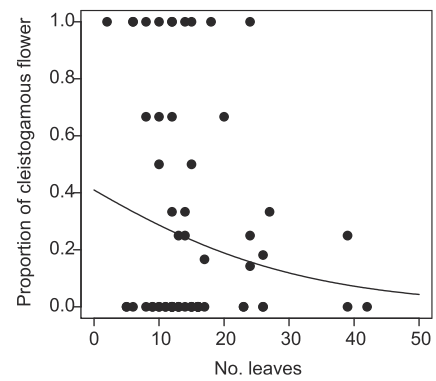
### 開花特性

アポイタチツボスミレにおいて、6月の総花数と開放花数が5月より多く、閉鎖花数が5月より少なかったことは (Fig. 2), アポイタチツボスミレの開花ピークが5月であり、開花ピーク時に開放花が多

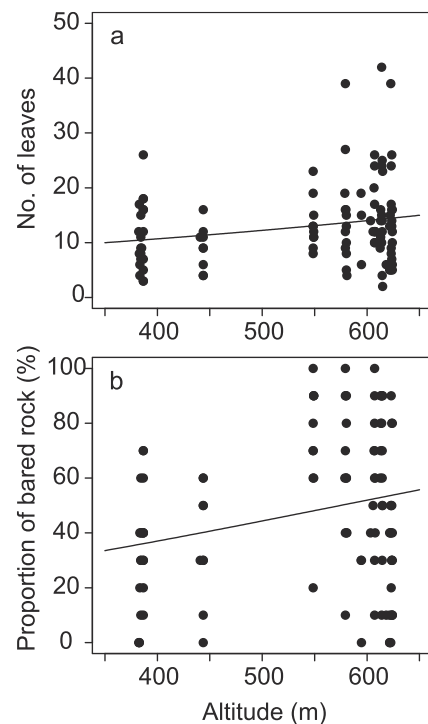


**Fig. 3** Relationships between number of leaves per plant and number of total (a), cleistogamous (b), and chasmogamous flowers (c) per plant in *V. sacchalinensis* var. *alpina* at Mt. Apoi. The regression curves were based on generalized linear model. Solid lines denote that the independent variable ("no. leaves") was significant ( $P < 0.05$ ) for each model selection. Dashed line denotes that the independent variable was marginally significant ( $P < 0.10$ ).

く、後に減少することを示唆している。アメリカ(ミネソタ州, オンタリオ州東部の森林)に生育するスミレ属草本の *Viola pubescens* は4~5月の開花期中, 始めに開放花といくつかの閉鎖花を生産し, 数週間後に開放花生産を中断して閉鎖花生産に資源利用を切り替える開花特性を持つことが報告されている(Culley and Klooster 2007)。本研究では花芽数の記録は5月と6月の2回のみであるが, スミレ属のアポイタチツボスミレは同様の開花特性を持って



**Fig. 4** Relationship between number of leaves per plant and proportion of cleistogamous to total flowers per plant in *V. sacchalinensis* var. *alpina*. The regression curve was drawn based on generalized linear model. Solid lines denote that the independent variable ("no. leaves") was significant ( $P < 0.05$ ) in the model selection.



**Fig. 5** Relationship between altitude and the number of leaves per plant (a) and proportion of bared rock area around plant (b) in *V. sacchalinensis* var. *alpina* at Mt. Apoi. Solid lines denote that the independent variable ("altitude") was significant ( $P < 0.05$ ) in the model selection.

いと推測される。

開放花を先に生産し閉鎖花を後に生産することは, 環境条件の変化に対応した効率的な資源分配及び種子生産方法を提供する意味があるとされる

(Diaz and Macnair 1998)。 *V. pubescens* は林冠の形成による日照量の低下に反応して開放花生産を中止し閉鎖花のみを生産し始めることが報告されているが (Culley and Klooster 2007)、アポイタチツボスミレは疎開された環境に多く見られることから、 *V. pubescens* とは異なる環境要因にตอบสนองして閉鎖花生産を行なっているのかもしれない。

#### 閉鎖花生産特性

総花数と葉の数との正の相関と (Fig. 3a)、閉鎖花の割合と葉の数との負の相関は (Fig. 4)、アポイタチツボスミレは個体サイズが大きいものほど花芽を多く生産し、閉鎖花の割合を減らす傾向にあることを示している。個体サイズが大きいものほど花を多く生産し、閉鎖花の割合を減らす傾向は同じスミレ属の *V. sororia* やカリフォルニア州に生育するミゾホオズキ属草本の *Mimulus nasutus* でも報告されており (Diaz and Macnair 1998, Culley and Klooster 2007)、CH-CL 混合戦略を行う草本では、個体サイズが大きいほど開放花の割合が増加する傾向があるのかもしれない (Diaz and MacNair 1998)。この現象は、個体サイズが大きくなるほど側茎の数や根の長さが増加し、それに比例し獲得した資源量が多くなることで異系交配を目的とした開放花の生産により多くの資源を配分できるためと解釈されている (Diaz and Macnair 1998)。アポイタチツボスミレにおいて個体サイズが大きくなるほど開放花の割合が増加していたことは、獲得した資源量に依存して開放花を増やしていたものと推測される。

葉の数と露岩率が標高に伴って増加していたことは (Fig. 5a)、アポイタチツボスミレが標高の高いところ、あるいは露岩率が高いところのような条件に対して局所適応性を持つ可能性を示唆している。葉の数は個体サイズの指標と考えられることから、葉の数と標高の正の相関は、アポイタチツボスミレは高標高で生育が良いことを示している。ただし、高標高の気温・降水量などの非生物的条件が本種の生育を促進したということではないかもしれない。標高が高くなるほど気温は低下し、植物が利用可能な資源量は減少するが、高標高地などでは種内・種間競争が緩和されることによって、ある種の植物の生存可能性が高まることが指摘されている (Bruun et al. 2006)。アポイ岳において標高に伴って露岩率が高くなっていったことは (Fig. 5b)、個体の周辺に他の植物が生育していないという種内・種間競争が緩和されていることと関わりがあるのかもしれない。

スミレ属草本の *V. pubescens* は競争侵入種に対

し脆弱であるという報告があり (Culley and Grubb 2003)、周辺植物個体の密度が増加し、種内・種間競争が激しくなると光・栄養素・花粉媒介者の利用可能性が低下して閉鎖花が増加する傾向が知られている (Culley and Klooster 2007)。本研究では花粉媒介者や種内・種間競争について調べているわけではないが、標高が低く、露岩率の低いところでアポイタチツボスミレの閉鎖花の割合が高くなっていったことは、種内・種間競争や送粉者の影響を反映しているのかもしれない。

アポイ岳におけるアポイタチツボスミレの生育地

アポイ岳では高山植生帯にハイマツが侵入することで高山植物群落の生育地が減少していることが指摘されている (渡邊 2001)。現在のところ、アポイタチツボスミレの生育地の減少は報告されていない。しかし、アポイタチツボスミレが高山植生帯を好むようであるという結果は、ハイマツの高山植生帯への分布拡大はアポイタチツボスミレの生育地にも影響を及ぼすことを示唆している。

#### 総括

本研究では、アポイタチツボスミレの開放花・閉鎖花の開花特性を調べ、本種の開花ピークは5月であり、開花ピーク時に開放花を多く生産し、ピーク後に閉鎖花を生産する開花特性を持つことを明らかにした。また、花数は個体サイズに依存して多くなるものの、閉鎖花の割合は個体サイズに伴って減少した。さらに、アポイタチツボスミレは高標高地ほど個体サイズが大きい傾向があり、本種は種内・種間競争といった生物的要因に繁殖成功を左右されやすく、アポイ岳における森林域の拡大は本種の生息地の減少を引き起こす原因になるのかもしれない。

#### 謝 辞

環境植物学研究室の工藤風雅さん、伊藤緑音さん、板垣龍季さん、増田純太さんには野外調査でご協力頂きました。環境植物学研究室の皆様には、本研究に対して多くの有益なご意見をいただきました。以上の皆様方に、心よりお礼申し上げます。

#### 引用文献

- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1): 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Bruun H, Moen J, Virtanen R, Grytens J, Okansen L,

- Angerbjörn A (2006) Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17: 37-46.
- Culley T, Grubb CJ (2003) Genetic effects of habitat fragmentation in *Viola pubescens* (Violaceae), a perennial herb with chasmogamous and cleistogamous flowers. *Molecular Ecology* 12: 2919-2930.
- Culley T, Klooster R (2007) The Cleistogamous Breeding System: A review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms. *The Botanical Review* 73: 1-30.
- Diaz A, Macnair M (1998) The effect of plant size on the expression of cleistogamy in *Mimulus nasutus*. *Functional Ecology* 12: 92-98.
- いがりまさし (2008) 増補改訂日本のスミレ. 287pp, 山と溪谷社, 東京.
- 菊沢喜八郎 (1995) 植物の繁殖生態学. 283 pp, 蒼樹書房. 東京.
- Koontz MS, Weekley WC, Haller JS, Menges SE (2016) Patterns of chasmogamy, a mixed-mating strategy in an endangered perennial. *Annals of Botany PLANTS* 9: 61-9.
- 大橋広好, 門田裕一, 邑田 仁, 米倉浩司, 木原 浩 (2016) 日本の野生植物 3 バラ科~センダン科. (スミレ科. 門田裕一編, 604pp, 平凡社. 東京) 209-225.
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- 佐伯圭右, 柴 正敏, 板谷徹丸, 大貫 仁 (1995) 北海道, 日高帯南部における変成岩および深成岩の K-Ar 年代とその意味. 岩鉱 90 : 297-309
- 梅沢 俊 (2007) 新北海道の花. 462pp, 北海道大学出版社, 北海道.
- 渡邊定元 (2001) アポイ岳超塩基性岩フロラの 45 年間 (1954~1999) の変化 地球環境研究 2001 3 : 25-48.
- 米倉浩司 (2012) 日本維管束植物目録. 邑田仁編, 380 pp. 北隆館, 東京.
- Zhang L, Sun Q, Zhao J, Zhang Y (2018) Plasticity in the reproductive strategy of a clonal cleistogamous species, *Pseudostellaria heterophylla*. *Plant Ecology* 219: 1493-1502.

## 要 旨

アポイタチツボスミレは開花と閉鎖花をつけるスミレの一種である。開花と閉鎖花をつける植物において閉鎖花生産に影響を与える要因を推測するために、アポイ岳においてアポイタチツボスミレ (*Viola sachalinensis* var. *alpina*) の分布および個体周辺の露岩率と開花や閉鎖花の数及び割合を調べた。

アポイ岳では5月の総花数および開花数は6月よりも多く、5月の閉鎖花数は6月よりも少なかった。これは開花の開花のピークは5月であり、閉鎖花は開花のピーク後に増加する傾向が見られた。総花数、開花数、閉鎖花数は葉の数に伴って増加した。一方、閉鎖花の割合は葉の数に伴って減少した。これらはアポイタチツボスミレでは個体サイズが大きいものほど花を多く生産し、閉鎖花の割合を減らしていることを示しており、生育条件が良い個体は他殖に多く配分することを示唆した。葉の数は標高に伴って増加しており、アポイタチツボスミレはアポイ岳の高山植物帯で生育条件が良いと考えられた。個体周辺の露岩率は標高に伴って高くなっており、高山植物帯でアポイタチツボスミレの生育が良いことと関係があるのかもしれない。

## Abstract

*Viola sachalinensis* var. *alpina*, an endemic Japanese violet, produces both chasmogamous and cleistogamous flowers. We aimed to determine factors affecting the production of cleistogamous flowers in this species on Mt. Apoi, Hokkaido, Japan. Of the total number of flowers produced by an individual, a greater number of chasmogamous flowers were produced in May relative to June, when cleistogamous flowers made up a greater proportion. Therefore, anthesis likely peaks in May for *V. sachalinensis* var. *alpina*, and cleistogamous flowers are produced after most of the chasmogamous flowers have bloomed. The number of chasmogamous and cleistogamous flowers per plant increased with increasing leaf number, but the proportion of cleistogamous flowers decreased with leaf number. This suggests that large plants tend to produce more flowers overall, but fewer cleistogamous flowers. Plants growing in relatively mild environmental conditions allocated more resources

to outbreeding than those in less favourable conditions. Leaf number per plant increased with elevation, indicating that this species may perform best in high-elevation alpine vegetation areas. Finally, we found a positive correlation between elevation and bare rock cover around individuals, which may be a key finding for understanding the habitat preferences of *V. sacchalinensis* var. *alpina*.

