



Title	ツルマメおよびダイズにおける開放花と閉鎖花の着花・結実動態
Author(s)	宮下, 京子; MIYASHITA, Kyoko; 松田, 晴光 他
Citation	北海道大学農学部農場研究報告, 31, 41-48
Issue Date	1999-03-29
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/13441">https://hdl.handle.net/2115/13441</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	31_p41-48.pdf



## ツルマメおよびダイズにおける開放花と閉鎖花の着花・結実動態

宮下 京子<sup>1)</sup>・松田 晴光<sup>1)</sup>・大原 雅<sup>1,\*)</sup>・三澤 為一<sup>2)</sup>・島本 義也<sup>1)</sup>

(<sup>1)</sup>北海道大学農学部植物遺伝資源学講座)

(<sup>2)</sup>北海道大学農学部附属農場)

(\*現：東京大学大学院総合文化研究科)

(1999年2月2日受理)

### 緒 言

被子植物では1つの花の中に雄性生殖器官である雄しべと雌性生殖器官である雌しべをもつ、いわゆる両性花をもつものが多い。しかし、両性花をもちながら同一個体上に、花弁を持ち開花して結実に至る「開放花」と、花弁を持たず開花することなく結実に至る「閉鎖花」という、形態上2つの異なる花を持つ植物が56科287種の植物群で知られている<sup>1)</sup>。

開放花は潜在的には他殖と自殖の両方を行うことが可能性であるが、閉鎖花は開花することなく蕾の中で同花受粉による自殖のみを行う。この2つの型の花は交配様式に関して異なる役割を持つため、花を形成するコストにおいても違いが認められる。すなわち、開放花は訪花昆虫を誘引して他殖を行うために、花弁の他、より多くの花粉を生産したり、蜜腺を発達させ蜜を分泌するためのコストが必要であるが、閉鎖花ではこのようなコストが軽減されている<sup>2)</sup>。さらに、この花の二型性は、生産された種子のサイズ、休眠性、発芽などの種子特性における差異をもたらすことも指摘されている<sup>1,3)</sup>。

栽培植物であるダイズ (*Glycine max* L.) は、同じく1年生草本のツルマメ (*G. soja* Sieb. et Zucc.) がその祖先型野生種と考えられている<sup>4,5)</sup>。このツルマメと栽培ダイズの間には、外部形態、生育型、種子の生理的特性などに関して様々な違いが存在する。したがって、ツルマメからダイズへの栽培化の過程では、草型の直立と分枝化、種子休眠性の喪失、難裂莢性の獲得、種子の大粒化などの形質が変化が生じたと考えられる<sup>6)</sup>。

一般に、野生種から栽培種への進化に伴い、限られた個体数で確実に収量を得るために、自家不和合性から自家和合性、あるいは他殖から自殖へと交配様式が変化している場合が多い<sup>7,8)</sup>。栽培ダイズにおいては主に自家受粉によって種子生産が行われていると考えられており、他家受粉の割合は3%以下と報告されている<sup>9,10)</sup>。野生種であるツルマメにおいても、主に自家受粉が行われ、花粉による遺伝子流動は限られたものと考えられていた<sup>11)</sup>が、FUJITAら<sup>12)</sup>はツルマメで13%を越える高い他殖率を示す野外集団を報告している。

このダイズおよびツルマメにおいても同一個体内に開放花と閉鎖花が形成される。したがって、他殖の程度と開放花ならびに閉鎖花の着花様式は密接に関連しており、さらにこの2つの型の花の着花様式ならびに着花から着莢、結莢に至る動態は、ツルマメからダイズへの進化を理解する上で非常に重要であると考えられる。

本研究では、ダイズとツルマメにおいて形成される開放花と閉鎖花の適応的意義を明らかにするために、この2つの花の型の着花から結莢に至るまでの動態を追跡するとともに、両花より得られた種子の次世代へ及ぼす影響の差異についても検討を行った。

### 材料および方法

供試材料として、ツルマメは北海道胆振支庁の鶴川流域と秋田県大曲市の雄物川流域の河原で採集された種子を用いた。一方、ダイズは開花日までの日数および結実日数に差異が認められる「白鶴の子」、「乙女早生」、「大船戸45」、「早生金」、「野起1号」の5品種を用いた。

ツルマメについては、鷓川および雄物川の2集団の種子を、1995年6月19日にペーパーポットに播種し、温室で育苗した。ツルマメの種子は強い硬実性を持つため、播種に先立ち紙ヤスリを用いて種皮に傷をつけた。播種後約20日が経過し、初生葉が展開した段階で、生育が均一な個体を選抜し、集団当たり20個体ずつを北海道大学農学部附属農場に定植した。ツルマメは蔓生を示すため、適宜支柱を立てて栽培した。

ダイズに関しては、「白鶴の子」は1995年に、「乙女早生」、「大船戸45」、「早生金」、「野起1号」の4品種に関しては1996年に実験に供した。「白鶴の子」は1995年5月29日に、他の4品種は1996年6月10日にペーパーポットへ播種した。ツルマメの場合と同様に、初生葉が展開するまで温室で育苗し、播種後約2週間目に圃場に定植し、栽培した。定植個体数は「白鶴の子」は80個体、他の4品種は各30個体である。

さらに、ツルマメ、ダイズともに定植した個体の中から健全な生育を示した個体を選抜し、その後、開放花と閉鎖花の着花状況、ならびに着莢、結莢に至るまでの追跡調査に用いた。この追跡調査には、ツルマメでは鷓川集団5個体、雄物川集団3個体を用いた。一方、ダイズに関しては「白鶴の子」15個体、「乙女早生」、「大船戸45」は各7個体、「早生金」、「野起1号」は各5個体を用いた。

調査は、着花時に観察されたすべての開放花と閉鎖花の着花日を記録すると共に、花托に異なる色のマーカーペンで標識を行い、その後の着莢・結莢状況ならびに枯死状況を毎日追跡した。また、開放花と閉鎖花由来の種子の特性を明らかにするために、結莢に至った莢は順次裂莢前に収穫し、一莢内の胚珠数と種子数を数え結実率を算出したほか、種子重の測定を行った。

## 結 果

### 1. 着花時期および着花数

ツルマメの開放花と閉鎖花の着花動態を図1に示した。鷓川集団のツルマメに関して観察された花の総数は1個体当たり平均1878個で、そのうち

開放花は45.2個、閉鎖花は1833個で開放花の割合は全体の2.9%であった。花卉を持つ開放花は開花翌日に花卉は枯れるが、開放花が認められたのは8月21日の開花開始から12日間で、閉鎖花は開放花が開花開始した翌日から着花を開始した。また、閉鎖花は開放花の3.8倍の46日間の着花期間を示した。雄物川のツルマメでは観察された花の総数は1個体あたり平均1315個で、そのうち開放花は12.3個で開放花の割合はわずか0.8%であった。

一方、図2にダイズの開放花と閉鎖花の着花動態を示した。観察された花の総数はツルマメよりもはるかに少なかったが、「野起1号」を除く4品種では開放花の占める割合が高かった。また、いずれの品種も開放花が閉鎖花よりも先に開花したが、ツルマメよりも開放花が長期間にわたって開花する傾向が認められた。

### 2. 着花および結莢数の推移

ツルマメにおける両花の着莢から結莢に至るまでの動態を表1に示した。両集団ともに着花後、生育段階の進行に伴い、開放花、閉鎖花ともに落花および落莢による数の減少が認められた。この減少は閉鎖花のほうが開放花よりも著しく、花から莢へ発達した割合（着莢率）は、鷓川集団では開放花が67.8%、閉鎖花が43.4%であった。さらに結莢へ進む段階でも閉鎖花に著しい減少が見られたのに対し、開放花は着莢した莢のほとんどが結莢に至った。したがって、着花から最終的に結莢に至った割合（結実率）は両集団ともに開放

表1 ツルマメの2自生集団の開放花と閉鎖花の着花数、着莢数および結莢数

	鷓川集団		雄物川集団	
	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花
着花数	45.2 (100)	1833.4 (100)	12.3 (100)	1302.7 (100)
着莢数	32.4 (67.8)	816.4 (43.4)	7.7 (62.4)	867 (68.6)
結莢数	30.4 (63.7)	581 (32.1)	6.7 (51.7)	390.7 (29.8)

括弧内の数値は着花数に対する比率

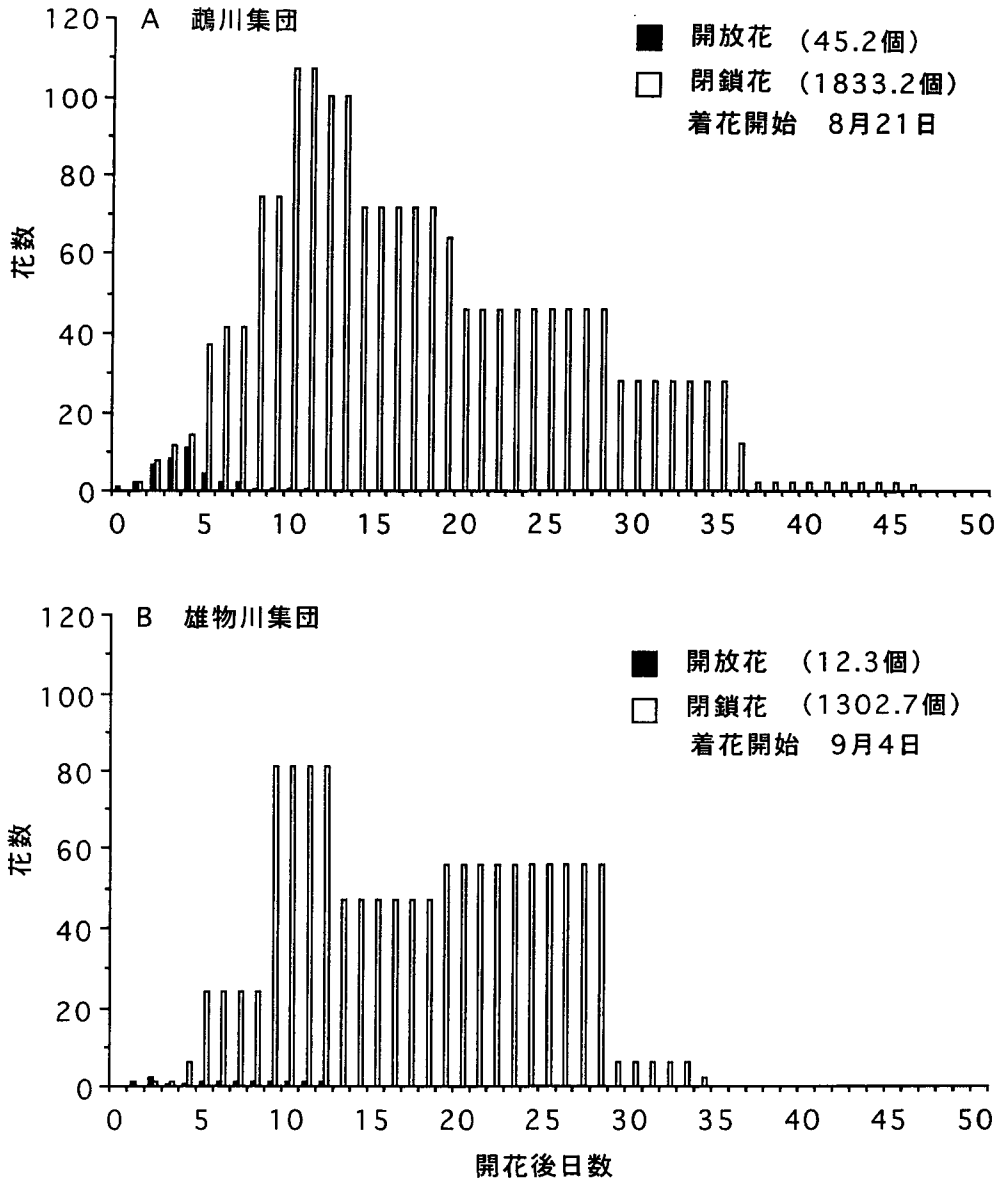


図1 ツルマメ2集団における開放花と閉鎖花の着花日と着花数の変化

花が閉鎖花よりもはるかに高かった。

一方、ダイズに関してはツルマメと同様、生育段階の進行に伴い開放花、閉鎖花ともに落花および落莢による数の減少が認められた(表2)。しかし、ツルマメの場合と異なり、「白鶴の子」および「早生金」ではすべての生育段階で開放花の占める割合が閉鎖花を上回っていた。また、この2品種では花から莢に発達する過程における閉鎖花の

減少がより著しかった。「乙女早生」と「大船戸45」に関しては、生育段階の進行に伴い、両花がほぼ同じ割合で減少する傾向がみられ、この結果、着莢した全莢数に対する開放花の割合は花の段階とほとんど変わらなかった。「野起1号」は閉鎖花の割合が高かったが、生育段階の進行に伴う閉鎖花の顕著な減少が認められ、最終的な結実率は開放花で66.8%、閉鎖花は44.3%であった。

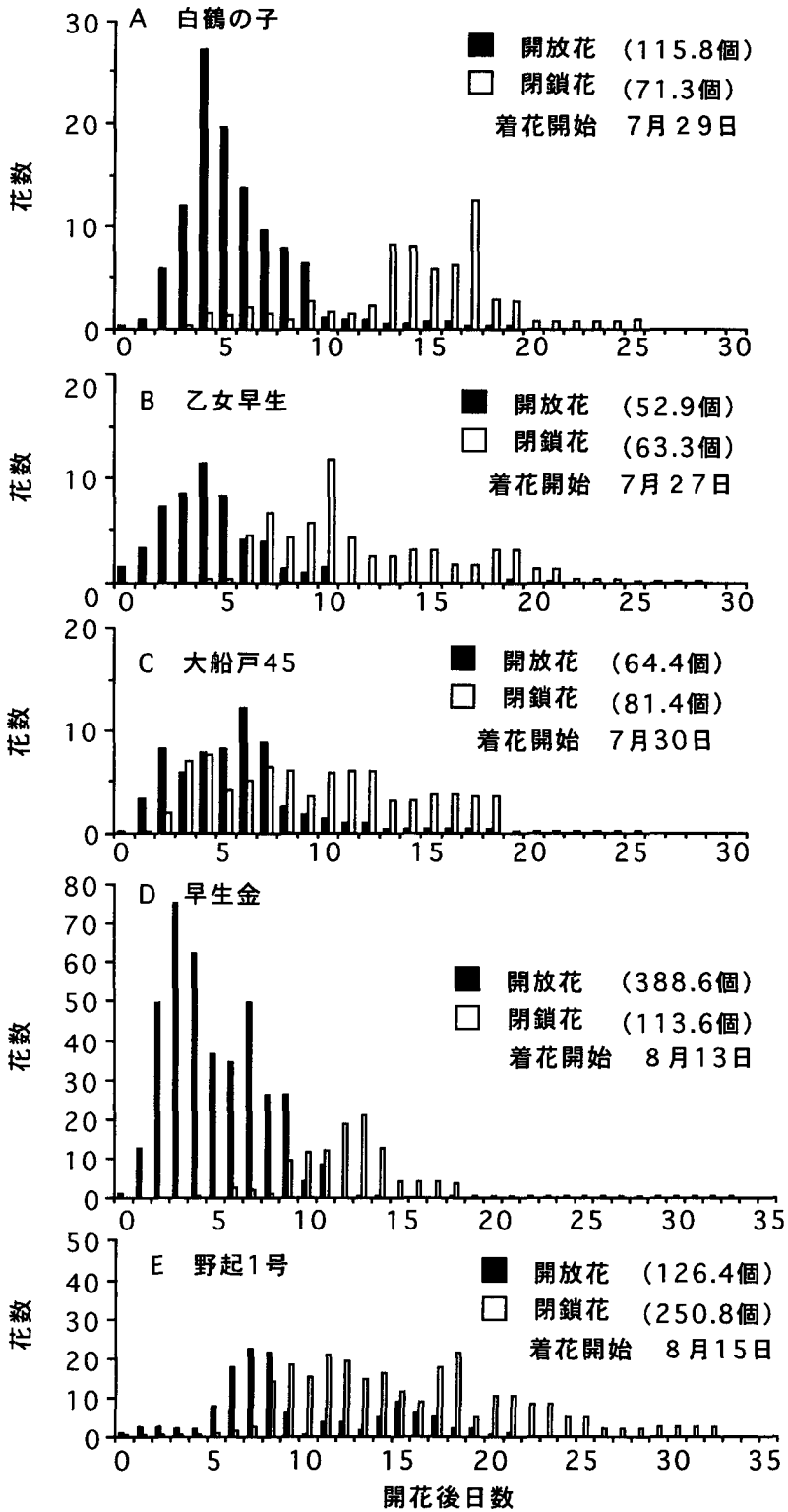


図2 グイズ5品種における開放花と閉鎖花の着花日と着花数の変化

表2 ダイズ5品種における開放花と閉鎖花の着花数、着莢数および結莢数

	白鶴の子		乙女早生		大船戸45		早生金		野起1号	
	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花
着花数	115.8 (100)	71.3 (100)	52.9 (100)	63.3 (100)	64.4 (100)	81.4 (100)	388.6 (100)	113.6 (100)	126.4 (100)	250.8 (100)
着莢数	81.7 (70.4)	25.7 (36.1)	37.3 (70.4)	42.7 (67.7)	51.7 (81.4)	61 (75.9)	292 (75.3)	38.4 (34.4)	110.2 (86.5)	187.4 (74.9)
結莢数	77 (66.4)	21.3 (29.8)	36.7 (69.5)	40.1 (63.9)	50.1 (78.9)	54.4 (66.5)	220.8 (57.2)	5.8 (4.7)	75.2 (66.8)	80 (44.3)

括弧内の数値は着花数に対する比率

### 3. 種子特性

ツルマメの一莢内の平均胚珠数は、鶴川集団が雄物川集団より高い値を示したが、集団内ではともに開放花と閉鎖花で近似した値を示した(表3)。一方、一莢内で実際に生産された平均種子数では、鶴川集団で開放花の方がより多くの種子を生産する傾向があったが、両者間に統計的に有意な差異は認められなかった。また、鶴川集団では平均種子結実率(胚珠数に対して生産された種子数の割合)は開放花の方が閉鎖花より高かった。さらに、平均種子重(種子一粒の重さ)は、両集

団で開放花がより大型の種子を生産する傾向があり、鶴川集団で統計的に有意と認められた。

ダイズに関しては、一莢内平均胚珠数はいずれもツルマメよりも低い値を示し、「大船戸45」を除く4品種では、開放花、閉鎖花ともに近似した値を示した(表4)。また、一莢内の生産種子数、種子結実率、種子重に関してはすべての品種において開放花の方が高い値を示した。特に種子重に関しては「白鶴の子」と「早生金」で統計的有意差が認められた。

表3 ツルマメにおける開放花と閉鎖花の種子結実特性

	鶴川集団		雄物川集団	
	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花
一莢内胚珠数	3.41	3.51	2.80	2.95
一莢内種子数	3.20	2.96	2.42	2.58
種子結実率(%)	93.7	82.6 ***	87.1	87.1
種子重(mg)	31.8	26.4 *	27.0	21.1

両花間での有意差 (t検定: \*; p<0.05, \*\*\*; p<0.001)

表4 ダイズ5品種における開放花と閉鎖花の種子結実特性

	白鶴の子		乙女早生		大船戸45		早生金		野起1号	
	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花	開放花	閉鎖花
一莢内胚珠数	2.24	2.29	2.31	2.36	2.88	2.65**	2.4	2.51	2.16	2.16
一莢内種子数	1.91	1.79	1.99	1.92	2.26	2.14	2.24	2.01	2.02	1.91
種子結実率(%)	86.6	79.9	85.9	81.6	78.7	80.5	93.3	77.6	94.2	88.3**
種子重(g)	0.41	0.36***	0.35	0.32	0.32	0.30	0.14	0.11*	0.23	0.21

両花間での有意差 (t検定: \*; p<0.05, \*\*; p<0.01, \*\*\*; p<0.001)

## 考 察

今回の調査で、ツルマメおよびダイズにおいて1個体上に開放花、閉鎖花の両方の着花が確認されたが、ツルマメに関しては開放花の割合は鷓川集団が約3%、雄物川集団が1%以下と低かった。閉鎖花は、花卉等への投資を減らし、その分できるだけ多くの種子を生産するためにこのような多大な数となっており、一方、開放花は投資が大きいため、割合が低くなっていると考えられる。生育段階の進行に伴う落花、落莢による減少は、閉鎖花が著しく、着莢、結莢に至る割合（着莢率、結莢率）は開放花が閉鎖花よりも高い傾向が認められた。さらに、その後結莢まで至り、形成された種子のサイズは開放花がより大型である傾向が認められた。また、開放花が閉鎖花よりも早い時期に着花をしていた点も重要である。ツルマメにおいてこの少数の開放花が閉鎖花よりも高い割合で着莢、結莢に至り、大型の種子を形成したことは、早い時期に着花することで養分を獲得する上で有利となったことが1つの要因として考えられる。

開放花は、他殖の可能性を持つ点で閉鎖花と大きく異なる。他殖が行われた場合、遺伝的な組み換えによって質の異なる種子を生産し、多様な子孫を残す有利さを持つ花である。今回の調査でツルマメにおいては開放花が閉鎖花よりも極めて低い割合で着花が認められたが、この開放花と閉鎖花のバランスは環境条件などによって大きく影響を受けることが知られている。閉鎖花はコストがかからない花であるので、条件が悪く十分な生産活動ができない場合や未熟な植物でも閉鎖花を着花させることが可能である。開放花、閉鎖花の開花のフェノロジーに関して、WALLER<sup>13)</sup>やSCHEMSKE<sup>14)</sup>は、ツリフネソウ属の *Impatiens capensis* において、開放花の割合は光環境に影響を受け、また、開放花は閉鎖花よりも優先して生産されることを報告している。一方、SIMPSON<sup>15)</sup>は、同じく *I. capensis* において、閉鎖花が開放花よりも早い時期に着花し、さらに開放花と閉鎖花の割合が集団間で異なることを報告している。今回の調査では特に雄物川集団のツルマメに

おいて開放花の割合が非常に低い傾向が認められた。しかし、採集地での観察において開放花の開花が目立ち、また13%を越える高い他殖率も報告されている<sup>12)</sup>。よって圃場において得られた開放花の割合が、日長条件の影響のため、自生地での雄物川集団の開放花率よりも低くなっている可能性が考えられた。

得られた結果とツルマメからダイズへの進化との関連に関しては、着花様式の調査において、ダイズの各品種は、他殖の可能性のある開放花の割合がツルマメよりも高い値を示した。この結果は、野生種から栽培種への進化は他殖から自殖への変化を伴う場合が多いとされることとは一致せず<sup>7,8)</sup>、栽培化に伴う交配様式の変化の一定の傾向を見いだすことはできなかった。

## 摘 要

ダイズとその祖先野生種ツルマメにおいて形成される開放花、閉鎖花の適応的意義を明らかにするため、この2つの型の花の着花様式、着花から結莢に至るまでの動態の観察を行った。

ツルマメにおいては、着花数は閉鎖花の割合が著しく高かった。開放花は、早い時期に着花しているのに対し、閉鎖花は長期間着花が認められ着花のピークは開放花よりも遅い時期であった。ダイズにおいては、開放花の割合はツルマメよりも高く、早い時期に着花したが、閉鎖花の着花期間は、ツルマメよりも短かった。

ツルマメ、ダイズともに着花後、着莢・結莢にかけて、両花において数の減少が認められ、着莢率と結莢率において開放花の方が高い傾向が認められた。

種子特性に関しては、ツルマメにおいて、開放花の方がより高い種子結実率を示し、さらに、大型種子を形成する傾向が認められた。ダイズに関しても同様の傾向が認められた。

開放花が閉鎖花に比べ、大型の種子を形成していたことから、種子サイズの生育への影響を調査した結果、開放花に由来した個体の初期生育が閉鎖花に由来した個体よりも適応性が優れている可能性が示唆された。

## 引用文献

1. Lloyd, D.G. (1984) Variation strategies of plants in heterogeneous environment. *Biol. J. Linn. Soc.*, **21**: 357-385.
2. Darwin, C (1877) Different forms of flowers on plant of the same species. Murray and Co. London.
3. MacNamara, J., and Quinn, J.A. (1977) Resource allocation and reproduction in populations of *Amphicarpum purshii* (Gramineae). *Amer. J. Bot.* **64**: 17-23.
4. Hymowitz, T. (1970) On the domestication of the soybean. *Econ. Bot.* **24**: 408-421.
5. Hymowitz, T. and Newell, C.A. (1981) Taxonomy of the genus *Glycine*, domestication and uses of soybeans. *Econ. Bot.* **35**: 272-288.
6. Hardley, H.H. and Hymowitz, T. (1973) Speciation and Cytogenetics. In Soybeans: Improvement, production and uses. Edited by B.E. Caldwell. Am. Soc. Agron. Inc. Publi. Madison. pp.97-116.
7. Oka, H.I. and Morishima, H. (1971) The dynamics of plant domestication: cultivation experiments with *Oryza perennis* and its hybrid with *O. sativa*. *Evolution*. **25**: 356-364.
8. Rick, C.M. and Dempsey, W.H. (1969) Position of the stigma in relation to fruit setting of the tomato. *Bot. Gaz.* **130**: 180-186.
9. Kiang, C. (1987) Geometric position of genotypes, honeybee foraging patterns and out-crossing in soybean. *Bot. Bull. Acad. Sin.* **28**: 1-11.
10. Ahrent, D.K. and Caviness, C.E. (1994) Natural cross pollination of twelve soybean cultivars in Arkansas. *Crop Sci.* **34**: 376-378.
11. Kiang, Y.T., Chang, Y.C. and Kaizuma, N. (1992) Genetic diversity in natural populations of wild soybean in Iwate Prefecture, Japan. *J. Hered.* **83**: 325-329.
12. Fujita, R., Ohara, M., Okazaki, K. and Shimamoto, Y. (1997) The extent of natural cross pollination in wild soybean (*Glycine soja*). *J. Hered.* **88**, 124-128.
13. Waller, D.W. (1979) The relative cost of self- and cross-fertilized seeds in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *Evolution*. **34**: 747-761.
14. Schemske, R. (1978) Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *Bull. Torrey Bot. Club* **104**: 361-367.
15. Simpson, R.L., Leck, M.A. and Parker, V.T. (1985) The comparative ecology of *Impatiens capensis* Meerb. (Balsaminaceae) in central New Jersey. *Bull. Torrey Bot. Club* **112**: 295-311

## Flowering and Fruiting Dynamics of Chasmogamous and Cleistogamous Flowers in Wild and Cultivated Soybeans

Kyoko MIYASHITA<sup>1)</sup>, Harumitsu MATSUDA<sup>1)</sup>, Masashi OHARA<sup>1,\*</sup>,  
Tamekazu MISAWA<sup>2)</sup> and Yoshiya SHIMAMOTO<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>Laboratory of Plant Genetics and Evolution, Faculty of Agriculture, Hokkaido University

<sup>2)</sup>Experimental Farms, Faculty of Agriculture, Hokkaido University

\*Present address : Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo

(Received February 2, 1999)

### Summary

In order to understand the significance of chasmogamous and cleistogamous flowers in wild (*Glycine soja*) and cultivated (*G. max*) soybeans, we investigated the dynamics of flowering, podding and fruiting of both flower types by careful daily observation. For the experiments, *G. soja* seeds collected from two different wild populations were used, and five soybean cultivars were also selected.

In both wild and cultivated soybeans, the plants produced the chasmogamous flowers first, and subsequently the cleistogamous flowers were observed. The total numbers of flowers produced per plant in *G. soja* were 4-16 times higher than those in *G. max*. However, most of the flowers observed in *G. soja* were cleistogamous flowers. By contrast, many chasmogamous flowers were observed in the cultivated soybeans. In spite of the low number of chasmogamous flowers produced, percentages of fruiting of the chasmogamous flowers were high, while the corresponding figures of the cleistogamous flowers were low.

There was no notable differences in the numbers of ovules and seeds per pod between the flower types in both wild and cultivated soybeans. However, single seed weight of the chasmogamous flowers were heavier than those of the cleistogamous flowers.