

ハウチワカエデの雌雄異熟性

浅井達弘*

Dichogamy in fullmoon maple
(*Abies japonicum* THUNB.)
Tatsuhiko ASAI*

要 旨

1986年から1990年の開花期に北海道立林業試験場(美唄市)の樹木園と実験林でハウチワカエデの開花の様子を経時的に観察した。ハウチワカエデには、雄花の開花後に雌花が開花する雄花先熟花序と、雌花の開花後に雄花が開花する雌花先熟花序および雄花のみが開花する雄花序が存在した。実験林の95個体の調査では、雄花先熟花序のみからなる雄花先熟個体、雌花先熟花序のみからなる雌花先熟個体、雄花序のみからなる雄個体の他に、雄花序と雄花先熟花序の混在個体および雄花先熟花序と雌花先熟花序の混在個体が存在した。雄個体や2種類の花序の混在個体は少なく、大半は雄花先熟個体(47個体)と雌花先熟個体(43個体)であった。このような種内での雄花先熟個体と雌花先熟個体の混在は雌雄異熟(dichogamy)の一つの頂点とされ、Heterodichogamyと呼ばれている。雄花先熟個体と雌花先熟個体の間に、サイズ(胸高直径)の有意差は認められなかった。また、毎年、観察個体の3.4~5.6%の個体が、4年間では8個体(9.0%)が性表現を変えていた。雄個体やサイズの小さい個体が性表現を変える傾向がみられた。

雌花先熟個体の種子は雄花先熟個体の種子よりも有意に重く、発芽率は有意に高かった。他の条件が同じであると仮定して生残する子供の数(適応度)を比較すると、雌花先熟個体の種子(雌花)の方が雄花先熟個体のものよりも多い(高い)と考えられる。雄花と雌花の開花が雄花先熟個体と雌花先熟個体の間では時間的に逆になることから、同じ開花順序の個体間の交配が妨げられ、異なる開花順序の個体間の交配が促進されると考える。すなわち、雄花先熟個体の雄花は適応度の高い雌花先熟個体の雌花との交配が促進されることから、雄花の適応度は雄花先熟個体の方が雌花先熟個体よりも高いと考えられる。これらのことは、雌花先熟個体はより雌花に投資し、雄花先熟個体はより雄花に投資する方向への進化を促し、ついには雌雄異株への進化を示唆するものと考えられる。

キーワード：ハウチワカエデ、雌雄異熟、雄花先熟、雌花先熟、雌雄同株

はじめに

カエデ属植物の性表現には複雑なものが多く、極端な場合には個体の性表現が変化する種のあることが知られている(Hibbs&Fischer,1979;木下,1986;Primack&McCa11,1986,Matsui,1995など)。DeJong(1976)は、カエデ属の種において、雌雄同株(Monoecy)から雌雄異株(Dioecy)の方向への進化傾向が認められること、また、それぞれの進化段階に応じてさまざまな性表現を示す種が存在することを明らかにしている。一方、雌雄異熟(Dichogamy)は、もともと両性花の雌雄の成熟期が時間的に異なる現象に対して Sprengel が 1793

*北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido 079-0198

[北海道林業試験場研究報告第 37号 平成12年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No.37 March, 2000]

年に命名したものである (Stout, 1928)。その後、雌雄同株や雌雄異株などの植物において雌雄異熟が広く存在することがみだされている (Stout, 1928)。カエデ属の中では、*Acer platanoides* (Stout, 1938) や *A. saccharum* (Gabriel, 1968) を初め、多くの種に雌雄異熟が存在することが報告されている (DeJong, 1976)。

日本ではカエデ属に限らず、木本種の性表現や雌雄異熟に関する詳細な研究はほとんどなされていない。北海道に自生するカエデ属植物では、ヤマモミジ、イタヤカエデ、ハウチワカエデ、カラコギカエデ、オガラバナなどに雄花と両性花の存在することは古くから知られていて、雄性の雑居花あるいは雌雄雑居 (宮部・工藤, 1929~1931; 北村・村田, 1971) という性表現が用いられている。しかし、これらの種の両性花や雌雄異熟性について詳述した報告はみあたらない。

ハウチワカエデは北海道のいろいろな森林において最も普遍的に出現する樹種の一つである。樹高 1~2 m の小さい個体が開花・結実しているのがしばしば観察される。筆者は、1986 年の開花期に北海道立林業試験場 (美唄市) の樹木園と実験林で予備観察を行った。その結果、ハウチワカエデには、雄花の開花後に雌花が開花する雄花先熟個体、雌花の開花後に雄花が開花する雌花先熟個体および雄花のみが開花し続ける雄個体 (少数) のあることがわかった。さらに、1987 年から 1990 年に雄花先熟個体と雌花先熟個体について、出現頻度やサイズ、個花の開花時期、開花期間、寿命、種子重量や発芽率などの諸特性を調査・比較して、両者の相異を明らかにすることを試みた。

この報告の目的は、このような雌雄異熟と諸特性との関係をできるだけ詳細に記述し、ハウチワカエデの雌雄異熟の特徴を整理・検討することにある。

本研究を進めるにあたり、北海道立林業試験場の菊沢喜八郎 (現京都大学)、京都大学の木下栄一郎 (現金沢大学)、松井淳 (現東北大学)、山中典和 (現鳥取大学)、大阪教育大学の岡崎純子の各氏には有益なご助言をいただいた。また、北海道立林業試験場の故水井憲雄、清和研二 (現東北大学)、木幡靖夫、対馬俊之の各氏には現地調査にご協力いただいた。これらの方々に厚くお礼申し上げる。

材料と方法

2 種類の花

ハウチワカエデの花序は、通常、2 種類の花によって構成されている。一つは、8 本の長い花糸 (5 mm 以上) をもつ雄しべがあるだけで、雌しべがない雄花である (図-1 A)。もう一つは、8 本の短い花糸 (2~3 mm) を持つ雄しべと雌しべの両方がある花である。(図-1B)。花糸の長さの異なる雄しべの様子を経時的に観察すると、長い花糸を持つ雄しべは花粉をだすのに、短い花糸を持つ雄しべは花粉をださずにしおれてしまうことが分かる。つまり、短い花糸のある花は、雄の役割を果たしていないので、機能としては雌である。このように短い花糸のある花は、形態的には雄しべと雌しべがあって両性花として分類されるが、この報告では、機能を重視して雌花と呼ぶことにする。

花序の観察

花序の観察は、北海道立林業試験場 (美唄市光珠内、標高 50m) の樹木園の植栽木と、樹木園から直線距離で約 1.5km 離れた実験林 (標高 110~320m) にある二次林内のハウチワカエデを対象に実施した。

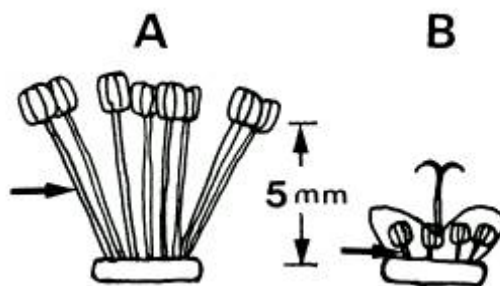


図-1 ハウチワカエデの 2 種類の花
A: 雄花 B: 雌花 (葯は花粉をださない)
花弁を取り除いた状態を模式的に示す。

Fig. 1. Schematic representation of two kinds of flowers in *Acer japonicum*.
A: male flower B: female flower, anthers do not dehisce.
Two arrows show filament of male and female flower, respectively.

1986年の開花期に行った実験林の10個体に対する予備観察により、ハウチワカエデの花序は雄花と雌花の開花順序から、1. 雄花の開花後に雌花が開花する雄花先熟花序 2. 雌花の開花後に雄花が開花する雌花先熟花序 3. 雄花のみが開花する雄花序の3種類があることがわかった。各個体は多くの花序をつけたが、いずれの個体もどれか1種類の花序で構成されており、異なる種類の花序が混じることはなかった。そこでこの報告では、雄花先熟花序のみからなる個体を雄花先熟個体(♂♀)、雌花先熟花序のみからなる個体を雌花先熟個体(♀♂)、雄花序のみからなる個体を雄個体(♂♂)と呼ぶことにする。

しかし、1987～1990年の本調査で行った観察では、実験林で印を付けた95個体のなかに、2種類の花序がかなりの数で混じりあう個体が観察された。これらの個体は、混じりあう花序の種類に基づいて、この報告では次のように呼ぶことにする。すなわち、雄花序と雄花先熟花序の混在個体(♂♂+♂♀)および雄花先熟花序と雌花先熟花序の混在個体(♂♀+♀♂)である。

調査方法

樹木園の調査木は、1973年に実験林から移植されたハウチワカエデの中から大きさのほぼ等しい雄花先熟個体(樹高3.5m, 胸高直径6.3cm)と雌花先熟個体(樹高3.5m, 胸高直径5.4cm)を選んだ。1987年の開花期には雄花先熟個体と雌花先熟個体のそれぞれ21花序と48花序、1989年にはそれぞれ42花序と31花序に印を付けて、各々の花序上の雄花と雌花の数を記録した。1988年には雄花先熟個体の88花序と雌花先熟個体の67花序に印を付けて、雌花数のみを記録した。1990年には花序がまだ芽鱗に覆われている4月下旬に、雄花先熟個体と雌花先熟個体のそれぞれ20花序に印を付けた。以後、印を付けた花序内のすべての花の生育段階を5月25日まで毎日観察した。花の生育段階は、芽鱗の一部が破れて花序がみえる段階、葯(または柱頭)は裸出するが花被は閉じている段階、花被が全開する段階、葯(または柱頭)が萎縮する段階に区分して記録した。また、雄花については葯に指を軽く触れることによって花粉を放出するか否かを記録した。印を付けた花序の雌花については、各調査年の9月末時点の生残数(翼果数)を調べた。

実験林では、1987年の開花初期に、林道沿いに点在するハウチワカエデ95個体を無作為に選んで印を付け、それぞれの個体が雄花先熟であるか雌花先熟であるか、あるいは2種類の花序が混在する個体かを記録した。印を付けた調査木が雄花先熟である場合にはその後に雌花が、雌花先熟である場合にはその後に雄花が開花するか否かを調べた。同年の9月末に、それまでの間に誤って伐られたり、行方不明になった4個体を除く、91個体の胸高直径を測定した。なお、株立ちしているものについては、最も大きい株の胸高直径を測定した。

1988年、1989年および1990年の各開花期には、印を付けた89個体(1987年10月から1988年の5月までの間に林道にはりだしていた2個体が伐られた)について、1987年の開花期と同じ調査を行った。

1987年、1988年および1989年の10月には、できるだけ多くの個体から種子を採取した。採取種子は1個体100粒を目標にしたが、10粒程度しか採取できなかった個体があった。個体別に採取した種子を実験室へもち返り、外見から明らかに不稔と判定できるものを取り除いた後、翼を切除し、種子数を数え、重量を測定した。

1987年に採取した種子のうち、雄花先熟の6個体と雌花先熟の6個体の種子を同年10月下旬に北海道立林業試験場の苗畑に播種した。播種した種子数は、雄花先熟の1個体(36粒)と雌花先熟の1個体(44粒)を除いて、いずれも50～100粒であった。1988年と1989年の4、5月に発芽数を調べた。

結 果

花 の 数

表-1に、樹木園の雄花先熟個体と雌花先熟個体の1花序当たりの雄花数と雌花数の平均値を調査年別に示した。雄花先熟個体の雄花は、雌花の前に開花する雄花と、雌花の後に開花する雄花とに区分できる(図

表一 樹木園の雄花先熟個体と雌花先熟個体の1花序当たりの雄花数と雌花数

Table 1. Number of flowers per inflorescence of a protandrous and a protogynous tree in the arboretum of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai.

観察年 Observed year	花の種類 kind of flower	花序当たりの花数 Number of flowers per inflorescence		t 値 ¹ t-value ¹
		雄花先熟個体 Potandrous tree	雌花先熟個体 Protogynous tree	
1978		(21) ²	(48)	
	雄花 1 ♂ ₁	4.2±1.1 ³		
	雌花 ♀	2.2±0.5	1.3±0.4	6.27***
	雄花 2 ♂ ₂	3.4±1.7	6.9±2.5	5.66***
	合計 Total	9.9±2.1	8.1±2.8	2.55*
1988		(88)	(67)	
	雌花 ♀	2.5±0.9	1.6±0.7	7.12**
1989		(42)	(31)	
	雄花 1 ♂ ₁	4.3±1.3		
	雌花 ♀	2.6±1.3	2.5±0.5	0.09 ^{NS}
	雄花 2 ♂ ₂	2.3±1.2	3.5±1.4	4.25***
	合計 Total	9.1±2.3	6.1±1.2	6.67***
1990		(20)	(20)	
	雄花 1 ♂ ₁	6.3±1.6		
	雌花 ♀	3.7±1.4	1.9±0.9	4.71***
	雄花 2 ♂ ₂	4.1±3.2	6.8±1.7	3.26**
	合計 Total	14.0±4.3	8.7±2.1	5.04***

1) *, **, ***は、雄花先熟個体と雌花先熟個体の花数に、それぞれ5%、1%、0.1%の水準で有意差のあることを示す。また、NSは、有意差のないことを示す。(t 検定)。

2) 観察した花序数

3) 平均値±標準偏差

雄花 1 (♂₁) : 雌花 (♀) の前に開花する雄花

雄花 2 (♂₂) : 雌花の後に開花する雄花

1) Difference between number of flowers per inflorescence of a protandrous and a protogynous tree was tested by t-test. P<0.05, *P<0.01, ***P<0.001, ^{NS}not significant

2) Sample size (number of inflorescences)

3) Mean±S.D.

♂₁ : Male flower appeared before female flower,

♀ : Female flower,

♂₂ : Male flower appeared after female flower.

— 2 参照)。この報告では、雌花の前に開花する雄花を雄花 1 (♂₁)、雌花の後に開花する雄花を雄花 2 (♂₂) と呼ぶことにする。また、雌花先熟個体の雄花についても、雌花の後に開花するところから便宜上雄花 2 と呼ぶことにする。

1987 年の 1 花序当たりの雌花数と総花数 (合計) の平均値は、雄花先熟個体が 2.2 と 9.9 であり、雌花先熟個体の 1.3 と 8.1 より有意に多かった。一方、雄花 2 の数は雌花先熟個体 (6.9) の方が雄花先熟個体 (3.4) より有意に多かった。このような雄花先熟個体と雌花先熟個体の間の 1 花序当たりの花数の有意差は、1989 年の雌花を除いて、毎年共通して認められた。また、1 花序当たりの花数は調査年によって大きく変化した。雄花先熟個体では、雄花 1、雌花、雄花 2 のいずれの花も 1990 年で最も多く、最も少ない年の 1.5~1.8 倍であった。雌花先熟個体では、雌花は 1989 年で、雄花 2 は 1987 年で最多であり、最少の年のそれぞれ 1.9 倍と 2.0 倍であった。

表一 2 に、樹木園の雄花先熟個体と雌花先熟個体の個々の花序の総花数 (雄花と雌花の合計数) と種類別花数との相関係数を調査年別に示した。雄花先熟、雌花先熟の両個体とも、個々の花序の雄花 2 の数は総花数との間に有意な正の相関がいずれの調査年についても認められた。すなわち、総花数が多い花序ほど雄花 2 の数が増える傾向が認められた。しかし、個々の花序の雄花 1 と雌花の数については、総花数と有意な正の相関を示す年と示さない年とがみられた。このことは、雄花 1 と雌花の数は総花数と無関係に決まることのあることを示唆する。

表一2 樹木園の雄花先熟個体と雌花先熟個体の個々の花序の総花数と各種花数との相関係数

Table 2. Coefficient of correlation between the number of flowers of three kinds and the number of total flowers per inflorescence of a protandous and protogynous tree in the arboretum of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai.

花の種類 Kind of flower	観察年 Observed year					
	1987		1989		1990	
	雄花先熟個体 Protandous tree (21) ¹	雌花先熟個体 Protogynous tree (48)	雄花先熟個体 Protandous tree (42)	雌花先熟個体 Protogynous tree (31)	雄花先熟個体 Protandous tree (20)	雌花先熟個体 Protogynous tree (20)
雄花 1 ♂ ₁	0.520*		0.791***		0.365 ^{NS}	
雌花 ♀	0.200 ^{NS}	0.578***	0.654***	-0.105 ^{NS}	0.736***	0.625**
雄花 2 ♂ ₂	0.798***	0.981***	0.413**	0.865***	0.823***	0.902***

1) 観察した花序数

*, **, ***は、個々の花序に含まれる総花数と種類別花数に、それぞれ5%, 1%, 0.1%の水準で有意な関係にあることを示す。また、^{NS}は有意な関係のないことを示す。

雄花 1 (♂₁) : 雌花 (♀) の前に開花する雄花

雄花 2 (♂₂) : 雌花の後に開花する雄花

1) Sample size (number of inflorescences)

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001, ^{NS}not significant

♂₁ : Male flower appeared before female flower,

♀ : Female flower,

♂₂ : Male flower appeared after female flower.

開花時期と期間

ハウチワカエデの雄花や雌花は葯や柱頭が萎縮しても、花被はすぐには落下しない(浅井, 1997)ので、外観上開花が継続しているようにみえる。このため、外見上の開花期間と送粉(または受粉)が可能な期間とは大きく異なることが予想される。そこで、雄花と雌花の実質的な開花期間(寿命)を、個花の生育段階の観察をもとに次のように定めた。すなわち、雄花では葯の裸出後、花粉の放出が確認できる期間を、雌花では柱頭が裸出してから萎縮するまでの期間をそれぞれの開花期間とした。

図一2に、1990年に印を付けた樹木園の雄花先熟個体と雌花先熟個体の各20花序について、花の種類(雄花1, 雌花, 雄花2)別の開花期間を示した。図一2では、個体別に上から下へと総花数の多い花序の順に並んでいる。図一3には、図一2と同じ2個体各20花序について、1花序当たりの開花中の花数(平均値)を花の種類別、日付別に示した。

雄花先熟個体では、雄花1は4月26日から開花が始まり、花序内の雄花1が順々に開花し、4月29日から5月6日までは1花序当たり約1.0~1.5花が開花した。その後、急速に開花中の花数は減少した。雄花1と交代に、5月10日から雌花の開花が一斉に始まり、続く2日間でほぼ全部の雌花が開花した。最盛期(5月12日~14日)には1花序当たり約3.6花が開花した。雌花の最盛期を過ぎた頃から雄花2の開花が始まり、5月20日前後に雌花と雄花2の開花期がほぼ同時に終了した。このように、雌花の開花期間と雄花1のそれは重ならないが、雌花と雄花2には重なる期間が認められた。これらのことから、雄花先熟個体の雌花は雄花2と自家受粉が行われる可能性がある。なお、実験林の雄花先熟個体の花序に、開花直前から直後までの間、袋かけ処理を行った試験で結実(結実率は、袋かけを行わなかった無処理区の約1/2)が認められたことから、少なくとも雄花先熟個体には自家和合性があるとみてよい(未発表)。

一方、雌花先熟個体では、雌花は4月25日からの3日間でほぼすべてが開花し、最盛期には1花序当たり約1.8花が開花した。その直後の4月29日から雄花2の開花が始まり、雌花の開花期が終る5月4, 5日に1花序当たりの開花数は最盛期に達した(約1.6花)。以後、雄花2の開花数は漸減した。個々の花序についてみると、雌花と雄花2の開花期間が完全に分離しているものが約半数認められた(図一2)。これらの雌花の中には、他花序の雄花2の開花期間とも重ならないものもいくらか存在した。しかし、大半の

雌花の開花期間は同一花序または他花序の雄花2のそれと重なることから、雌花先熟個体においても自家受粉が行われる可能性はあるといえる。

雄花先熟個体の雄花1と雌花先熟個体の雌花の開花日は完全に一致し、開花期間の重なりは長かった。一方、雌花先熟個体の雄花2の開花日は雄花先熟個体の雌花のそれより数日間先行しており、開花期間の重なりは短かった(図-2, 3)。実験林の観察では、雄花先熟個体、雌花先熟個体の両者とも、比較的標高が高く、遅くまで雪が残る場所では開花時期が少し遅れるものの、それ以外の場所での開花時期はほとんど同じであった。したがって、雄花先熟個体と雌花先熟個体の開花時期や期間に関する上述の結果の多くは、そのまま雄花先熟グループと雌花先熟グループの開花時期や期間に適用できるものと考ええる。

図-4に、1990年に印を付けた樹木園の雄花先熟個体と雌花先熟個体の各20花序の個花の開花期間(寿命:日数)の頻度分布を花の種類別に示した。雄花(雄花1, 雄花2)では、雄花先熟と雌花先熟の両個体とも、開花日数1日の花が最も多かった。また、雄花先熟個体の雄花2では、葯が裸出し花被は全開するが花粉を放出することなく萎縮した花(開花日数0日)が全体の約40%を占めた。雄花の平均開花日数は、雄花先熟個体の雄花1で1.8日、雄花2で0.7日、雌花先熟個体の雄花2で1.5日であった。雌花の開花日数は、両個体とも2~9日の範囲にあり、平均開花日数は雄花先熟個体で6.6日、雌花先熟個体で5.3日であった。

以上に述べたことから、ハウチワカエデの雄花と雌花の開花の特徴を次のように整理できる。すなわち、雄花は寿命の短い多数の花が入れ替わりながら開花し続けるために、個体としての開花期間は2~3週間と長い。一方、雌花は比較的寿命の長い少

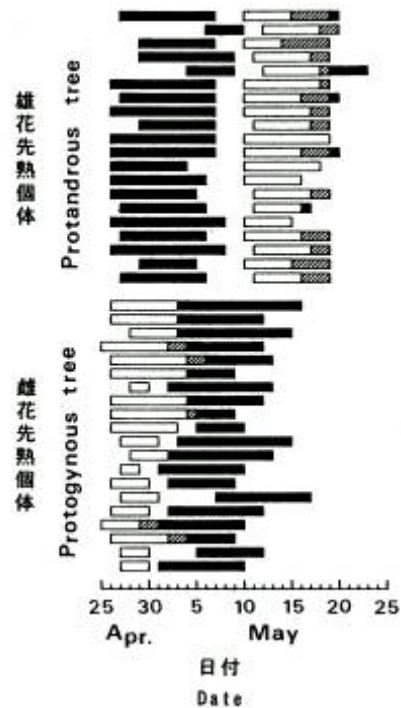


図-2 樹木園での1990年の雄花と雌花の開花時期と期間
黒塗りは雄花の、白抜きは雌花の、斜線は雄花と雌花の両者の開花時期を示す。
雄花先熟個体、雌花先熟個体の書く20花序を対照に観察した。

Fig. 2. Flowering time and duration of male (shaded) and female (unshaded) flowers of *Acer japonicum* in the arboretum of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai during 1990. The number of investigated inflorescences of a protandrous and a protogynous tree is 20. Stripe indicates overlap in flowering.

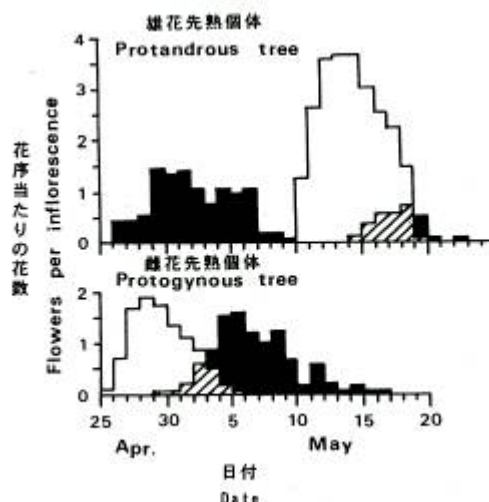


図-3 樹木園での1990年雄花と雌花の開花数の日変化
黒塗りは雄花の、白抜きは雌花の、斜線は雄花と雌花の両者の開花期間を示す。
雄花先熟個体、雌花先熟個体の各20花序を対象に観察した。

Fig. 3. Daily changes in the mean number of male (shaded) and female (unshaded) flowers per inflorescence of *Acer japonicum* in the arboretum of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai during 1990. The number of investigated inflorescences of a protandrous and a protogynous tree is 20. Stripe indicates overlap in flowering.

表-3 樹木園の雄花先熟個体と雌花先熟個体の雌花の生残率 (%)

Table 3. The survival ratio of female flowers of a protandrous and a protogynous tree in the arboretum of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai.

		観察年 Observed year				平均値 Mean	t 値 ¹ t-value 1
		1987	1988	1989	1990		
雄花先熟個体	Protandrous tree	10.3	31.1	55.5	14.8	28.0	0.0707 ^{NS}
雌花先熟個体	Protogynous tree	36.1	53.8	13.9	3.6	26.9	

- 1) NSは、雄花先熟個体と雌花先熟個体の雌花の生残率に有意差のないことを示す (t 検定)。
 1) Difference between survival ratio of female flowers of a protandrous and a protogynous tree was tested by t-test.
 NS not significant

数の花がほぼ一斉に開花するために、個体としての開花期間はおよそ 10 日間と短い。

雌花の生残

樹木園の調査木の雌花の未熟落下は、雄花先熟、雌花先熟の両個体とも 5 月下旬から 6 月上旬にかけて数多く認められた。その後の雌花(翼果)の落下は少なく、9 月中旬には成熟する。表-3 に、1987 年から 1990 年までの 4 年間の 9 月末の雌花の生残率(結果率)を示した。雄花先熟、雌花先熟の両個体ともに、雌花の生残率は観察年によって著しく異なった。1988 年は両個体ともに比較的生存率が高く、1990 年は低かった。しかし、1987 年と 1989 年は一方の個体で生存率が比較的高く、他方で低かった。この 4 年間の生存率の平均値は雄花先熟個体が 28.0%、雌花先熟個体が 26.9%で統計的に有意な差は認められなかった (t 検定, t=0.0707, d.f.=6, P>0.9)。

種子重量と発芽率

図-5 に、1987 年から 1989 年に実験林で採取した種子の個体別平均重量の頻度分布を示した。1987 年の種子重は採取直後の生重量、1988 年は 80°C の恒温器で 48 時間乾燥した絶乾重量、1989 年は種子貯蔵庫 (5°C) で 60 日経過後の半乾燥状態の重量である。1987 年採取種子では、雄花先熟個体の個体別平均種子重の平均値が 0.042g であるのに対し、雌花先熟個体のそれは 0.060g であり、統計的に有意な差が認められた (t 検定, t=3.622, f.=27, P<0.01)。1988 年採取種子では、雄花先熟個体と雌花先熟個体の平

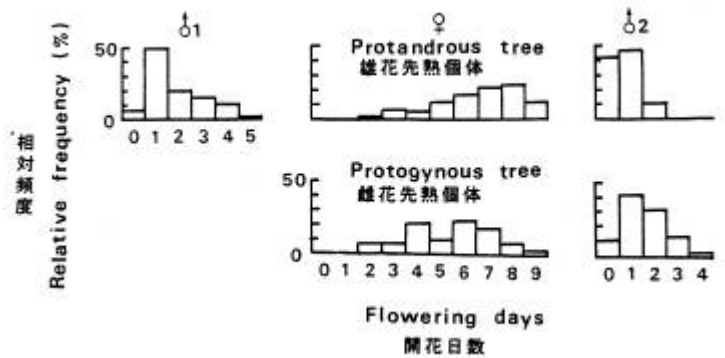


図-4 樹木園での 1990 年の雄花と雌花の寿命 (日数) に頻度分布
 雄花先熟個体, 雌花先熟個体の各 20 花序を対象に観察した。
 ♂₁: 雄花 1 ♀: 雌花 ♂₂: 雄花 2

Fig. 4. Frequency distribution of flower longevity in terms of flowering days of *Acer japonicum* in the arboretum of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai during 1990. The number of investigated inflorescences of a protandrous and a protogynous tree is 20.
 ♂₁: Male flower appeared before female flower, ♀: Female flower, ♂₂: Male flower appeared after female flower.

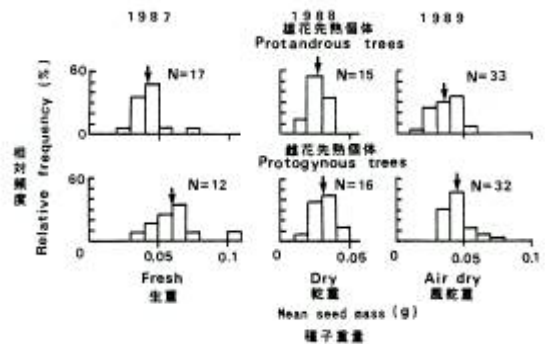


図-5 採取種子の平均重量の頻度分布
 矢印と N は、それぞれ平均値と採種個体を示す。

Fig. 5. Frequency distribution of the mean seed mass of *Acer japonicum* in the exoeriment forest of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai in 1987, 1988 and 1989. Arrows and N indicate the mean of the mean aeed mass and number of trees from which seeds were collected.

均値はそれぞれ 0.027g と 0.031g であり、有意水準には達しなかったものの雌花先熟個体の種子の方が重かった (t 検定, $t=1.793$, $d.f.=29$, $0.05 < P < 0.1$)。1989 年採取種子では、雄花先熟個体と雌花先熟個体の平均値はそれぞれ 0.036g と 0.045g であり、やはり雌花先熟個体の種子の方が有意に重かった (t 検定, $t=3.963$, $d.f.=63$, $P < 0.001$)。

図-6 に、苗畑に播種した雄花先熟個体 (6 個体) と雌花先熟個体 (6 個体) の平均種子重と発芽率の関係を示した。なお、発芽は 1988 年と 1989 年の両年にわたって観察されたので、ここでは両年の発芽数の合計から発芽率を算出した。

播種した雄花先熟個体と雌花先熟個体の平均種子重量の平均値はそれぞれ 0.045g と 0.065g であり、1987 年に採取した種子全体の傾向 (図-5) と同じように、雌花先熟個体の種子の方が雄花先熟個体のそれよりも重い傾向がみられたが有意水準には達しなかった (t 検定, $t=1.575$, $d.f.=10$, $0.2 > P > 0.1$)。図-6 に示したように、大きい (重い) 種子の発芽が必ずしも良好であるとはいえず、平均種子重量と発芽率の間には有意な相関関係は認められなかった ($r=0.413$, $d.f.=10$)。しかし、雄花先熟個体と雌花先熟個体の発芽率の平均値を比較すると、前者が 11.2% であるのに対し後者は 37.7% であり、統計的に有意な差が認められた (t 検定, $t=3.041$, $d.f.=10$, $P < 0.05$)。

雄花先熟個体と雌花先熟個体の出現頻度および直径の頻度分布

1987 年に調査した実験林のハウチワカエデ 95 個体のうち、雄花先熟個体は 47 個体、雌花先熟個体は 43 個体、雄個体は 5 個体であった。このように、雄個体は少なく (全体の 5.3%)、雄花先熟個体と雌花先熟個体の数はほぼ同じであった。なお、雄花先熟個体では雄花 2 の出現する個体 (大多数) と出現しない個体が存在したが、ここでは両者を区別しなかった。

図-7 に、実験林の雄花先熟個体と雌花先熟個体の胸高直径階別の頻度分布を示した。雄花先熟、雌花先熟のどちらも胸高直径が 2~5 cm の小さい個体が多く、10 cm 以上の個体は少なかった。両者の平均胸高直径はほぼ等しく (雄花先熟個体 5.38 cm, 雌花先熟個体 5.35 cm)、統計的な有意差は認められなかった (Mann-Whitney の U 検定 (大試料), $Z=0.21$, $P > 0.8$)。また、雄個体には胸高直径が 1~4 cm の小さい 4 個体と調

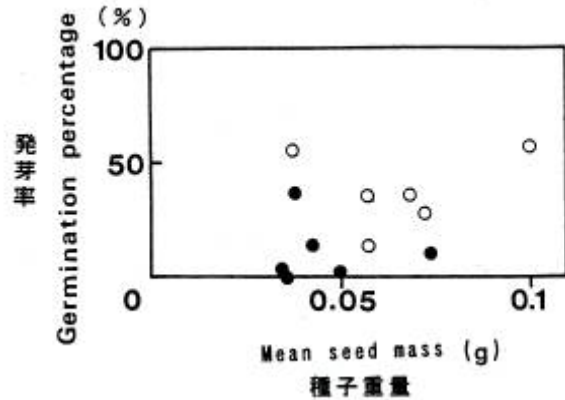


図-6 平均種子量と発芽率の関係
● : 雄花先熟個体 ○ : 雌花先熟個体

Fig. 6. Relationship between the mean seed mass in 1978 and germination percentage of the seed.
● : Protandrous tree, ○ : protogynous tree.

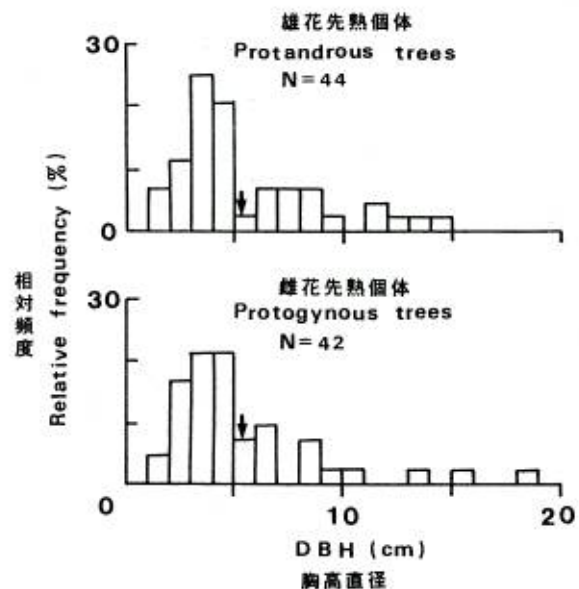


図-7 雄花先熟個体と雌花先熟個体の胸高直径の頻度分布
Fig. 7. Frequency distribution of DBH (diameter at breast height) of *Acer japonicum* in the experment forest of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai in 1987. Arrows and N indicate mean diameter and sample size (Number of trees) .

査水中の最大個体 (21 cm) が存在した。

個体の花序構成の変化

1987～1990年の調査期間中に、毎年少数であるが、花序構成を変化させる個体が出現した(図-8)。1987年に印を付けた実験林の95個体のうち、1987～1988年の間に切られたり行方不明になったものを除いた89個体は、1988年の1個体を除いて、調査期間中毎年開花した。花序構成が変化した個体は、1987～1988年に4個体、1988～1989年に8個体、1989～1990年に6個体であった。毎年、調査個体の4.5～9.0%の個体が花序構成を変えていた。表-4に、調査年度別に花序構成の変化した個体の出現率を示した。花序構成の変化した個体の出現率は、有意水準に達しなかった1987～1988年を除いて、いずれの調査年においても雄個体が雄花先熟個体および雌花先熟個体よりも有意に高かった。

調査期間中を通して、最も多かった花序構成の変化は雄個体(♂♂)から雄花先熟個体(♂♀)への変化であり、次に多かったのはその逆の変化であった。雄個体から雄花序と雄花先熟花序の混在個体(♂♂+♂♀)への変化および雄花先熟個体から雄花先熟花序と雌花先熟花序の混在個体(♂♀+♀♂)への変化がそれらに次いで多かった。しかし、雄個体や雄花先熟個体から雌花先熟個体(♀♂)への変化やその逆の変化は認められなかった(図-8)。

花序構成の変化した個体を詳しく調べると、雄花先熟個体から雄個体へと変化し、その翌年に再び雄花先熟個体に戻るといのように、1987～1990年の調査期間中に花序構成が2回または3回変化したものが6個体認められた。つまり、この期間中の花序構成の変換事例数は18であるが、変換個体数は11(調査個体の12.4%)であった。これら11個体の1987年時点の平均胸高直径は2.7 cm(1.0～4.5 cm)であり、この期間中に花序構成が変化しなかった78個体の平均胸高直径5.6 cmに比べて有意に小さかった(表-5)。また、1987年時点で雄個体であった5個体のうち、胸高直径の小さい4個体はこの期間中に別の花序構成へと変化した。全調査木中の最大個体は一度も花序構成を変えなかった。

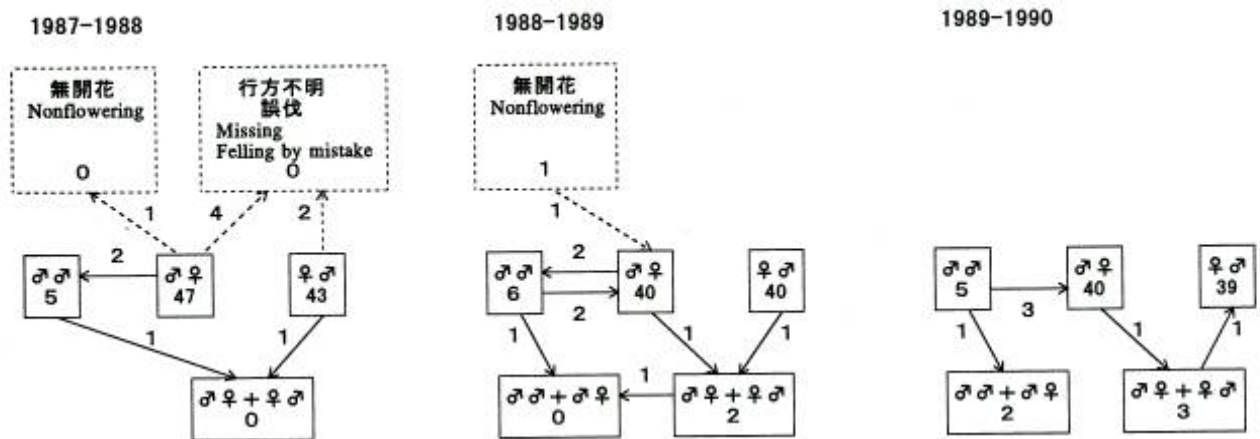


図-8 1978年から1990年までの花序構成が変化した個体の数と方向

図中の数字は個体数を示す。

♂♂ : 雄個体 ♂♀ : 雄花先熟個体 ♀♂ : 雌花先熟個体

♂♂+♂♀ : 雄花序と雄花先熟花序の混在個体

♂♀+♀♂ : 雄花先熟花序と雌花先熟花序の混在個体

Fig. 8. Number of changed trees in the composition of inflorescence and the direction of change in four years of *Acer japonicum* in the experiment forest of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai.

Numbers in the figure indicate the number of trees.

♂♂ : Male tree, ♂♀ : Protandrous tree, ♀♂ : Protogynous tree,

♂♂+♂♀ : Tree having both male and protandrous inflorescences,

♂♀+♀♂ : Tree having both protandrous and protogynous inflorescences.

表-4 花上構成の変化した個体の出現率

Tabl 4. The ratio of changed trees in the composition of their inflorescence during each period in the experiment forest of Hokkaido forestry Research Institute in Bibai.

		観察年 Observed year		
		1987-1988	1988-1989	1989-1990
雄個体	Male tree	0.2 (5) ¹	0.5 (6)	0.8 (5)
雄花先熟個体	Protandrous tree	0.048 (42)	0.05 (40)	0.025 (40)
χ^2 値 ²	χ^2 value ²	1.736 ^{NS}	10.90 ^{***}	27.03 ^{***}
雌花先熟個体	Protogynous tree	0.024 (41)	0.025 (40)	0 (39)
χ^2 値 ³	χ^2 value ³	3.305 ^{NS}	14.83 ^{***}	34.31 ^{***}

- 1) 観察した個体数
- 2), 3) ***は、雄個体における変化個体の出現率に対して 0.1%水準で有意差のあることを示し、NS は、有意差のないことをそれぞれ示す (カイ 2 乗検定)。
- 1) Sample size (number of trees)
- 2) Ratio of changed trees in the composition of their inflorescence between male trees and protandrous trees was compared by χ^2 test.
*** P<0.001, NS not significant
- 3) Ratio of changed trees in the composition of their inflorescence between male trees and protogynous trees was compared χ^2 test.
*** P<0.001, NS not significant

表-5 花序構成の変化した個体のサイズ

Tabl 5. The size of changed trees in the composition of their inflorescence during observed period in the experiment forest of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai.

	花序構成が変化した個体 Changed trees in the composition of their inflorescence	花序構成が変化しなかった個体 Unchanged trees in the composition of their inflorescence	t 値 ¹ t-value ¹
観察した個体数 Sample size	11	78	
平均胸高直径 Mean of diameter at breast height	2.7 cm	5.6 cm	2.717 ^{**}

- 1) **は、花序構成の変化した個体と変化しなかった個体の胸高直径に 1%の水準で有意差のあることを示す (t 検定)
- 1) Difference between diameter at breast height of changed and unchanged trees in the composition of their inflorescence was tested by t-test.
** P<0.01 (t-test)

考 察

ハウチワカエデの性表現

今回の調査結果に基づいてハウチワカエデの種としての性表現について整理してみる。個花には雄花と雌花の2種類がある (図-1)。雄花と雌花の開花順序の違い (雌雄異熟) を無視すると、花序には、雄花のみからなる花序と雄花と雌花が混在する花序の2種類が存在する。個体については、雄花序のみからなる個体 (雄個体) と雌雄の混在花序のみからなる個体および雄花序と雌雄の混在花序からなる個体が存在する。これらの結果、集団としての性表現は、大多数の個体が雄花と雌花の両方をもつことから雌雄同株 (Monoecy) とするのが適切であろう。小数の雄個体の存在をも考慮した適当な性表現は今のところみあたらない。

Mayer & Charlesworth (1991) は、機能的には雄花あるいは雌花である花が、みかけ上は両性花であるような雌雄異株を Cryptic dioecy と呼んでいる。この考えに倣うと、ハウチワカエデは機能的には雌花である花が、みかけ上は両性花であるような雌雄同株であるので、Cryptic monoecy と呼ぶのがよいのかもしれない。

一方、形態を重視する立場からみると、上述の性表現は大きく異なってくる。材料と方法で述べたように、ハウチワカエデの雌花は、裂開しないものの葯（花粉）があるので、両性花とみなされる。したがって、種としての性表現は、大多数の個体が雄花と両性花をもつことから雄性同株（Andromonoecy）となり、雄個体の存在をも考慮すると Andropolygamy となる。これらの性表現は、ハウチワカエデに対してこれまで記載されてきた雄性の雑居花（宮部・工藤，1929～1931）や雌雄雑居（北村・村田，1971）などの性表現と同じものである。このことは、ハウチワカエデに対する従来の性表現が、機能よりも形態を重視する立場から記載されてきたことを示している。

次に、性表現ではないが、雄花と雌花の開花順序の違い（雌雄異熟）を考慮した種としての用語を検討してみる。この場合、花序には雄花序、雄花先熟花序および雌花先熟花序の3種類が存在し、個体には雄個体、雄花先熟個体、雌花先熟個体、雄花序と雄花先熟花序の混在個体および雄花先熟花序と雌花先熟花序の混在個体の5種類が存在した（図-8）。Stout（1928）は雌雄異熟性の一つの頂点として、種内での雄花先熟個体と雌花先熟個体の混在をあげていて、これを Heterodichogamy と名付けている。ハウチワカエデには雄花先熟個体と雌花先熟個体があり、この両者が集団の大多数を占めていることから、ハウチワカエデは Heterodichogamy を示す種といえる。カエデ属の他の種では *Acer platanoides* (Stout, 1938) や *A. saccharum* (Gabrie, 1968) などが Heterodichogamy を示す種とされている。北海道に自生するカエデ属植物では、少なくともヤマモミジとイタヤカエデは、今回のハウチワカエデと同様に、雄花先熟個体と雌花先熟個体、雄個体のあることを確認している。この2種も Heterodichogamy であると考えてよい。

個体の性表現の変化

ハウチワカエデは、その花序構成によって、雄個体、雄花先熟個体、雌花先熟個体、雄花序と雄花先熟花序の混在個体および雄花先熟花序と雌花先熟花序の混在個体に5区分できた（図-8）。これらのうち、雄個体から他の4者への変化あるいは4者から雄個体への変化は、雄個体から両性個体（雌雄同株）あるいは両性個体から雄個体という性表現の変化を伴う。しかし、雄個体を除いた4者間相互の変化は、4者がいずれも雄花と雌花から構成されている両性個体なので、性表現は変わらない。

ハウチワカエデの花序構成の変化した個体のうち、1987～1988では4例中3例が、1988～1989では8例中5例が、1989～1990では6例中4例が性表現の変化を伴った（図-8）。花序構成の変化（個体数）と性表現の変化の間には正の相関が認められた。結局、毎年、調査個体の3.4～5.6%の個体が、4年間では8個体（9.0%）が性表現を変えていた。

Hibbs&Fischer（1979）は、北アメリカ東部で *Acer pensylvanicum* の開花個体243の性を調査し、199個体が雄個体、31個体が雌個体で残りの13個体が雌雄同株であることを確認した。彼らはその翌年に24個体の性表現が変化したこと、雄個体から雌雄同株、雌雄同株から雌個体への定向的な変化を示す個体が多いことを明らかにした。また、Primack&McCa11（1986）は、*A. rubrum* の79個体の雄花序数と雌花序数を7回（年）調べ、これをもとに個体の Functional femaleness（機能的な雌性度）を計算した。その結果、55個体が常に雄個体、12個体が常に雌個体、残りの12個体は Functional femaleness が大きく変化したことを報告している。

ハウチワカエデと *A. pensylvanicum* や *A. rubrum* の性表現の変化しやすさを比較してみる。3つの報告では、調査した年数や個体数が異なるので、1年当たりの性表現の変化個体の出現率（性表現の変化した個体数を調査年数から1を減じた調査間隔数と全個体数で除した値）を算出した。この値は、ハウチワカエデで3.0%、*A. pensylvanicum* で9.9%、*A. rubrum* で2.5%であった。この値で比較する限り、ハウチワカエデの性表現の変化しやすさは *A. rubrum* に近いといえる。次に、同じ個体の2回以上の変化と調査年数を考慮に入れてみる。ハウチワカエデで既表現の変化した8個体のうち、4個体が2回以上変化していた。同様に、*A. rubrum* では性表現の変化した12個体のうち、9個体が2回以上変化していた（Primack&McCa11, 1986）。このことは、ハウチワカエデや *A. rubrum* では、一度性表現が変化した個体は再度変化する確率がかなり高くなること

を示唆する。したがって、これらの樹種では調査年数が長くなると、性表現を複数回変化させる個体が増えるために、1年当たりの変化個体数は少なくなる傾向が認められた。1年当たりの変化個体の出現率が最も低かった *A. rubrum* においても、特定の調査年においては7個体 (8.9%) が変化していた (Primack & McCall, 1986)。この年の変化個体の出現率は、ハウチワカエデの最多年 (1988~1989) の 5.6% よりも高く、*A. pensylvanicum* の 9.9% と比較しうる値である。このように、同じ個体の2回以上の変化や調査年数の長さを考慮に入れると、ここにあげた3種では性表現の変化しやすさには大きな違いがないのかもしれない。

次に、性表現の変化の仕方や変化個体の大きさについて検討する。テンナンショウ属の植物では、個体があるサイズに達すると雄が急激に減少して雌ばかりになる種の多いことが知られている (木下, 1986)。今回調査したハウチワカエデの雄花先熟個体と雌花先熟個体の間にサイズ (胸高直径) の差は認められなかった (図-7)。ただし、花序構成が変化した個体の出現率は、雄個体で最も高く、ついで雄花先熟個体で高く、雌花先熟個体では低かった (表-4)。また、花序構成が変化した11個体の平均胸高直径は、変化しなかった78個体に比べて有意に小さかった (表-5)。これは、雄個体、その中でもサイズの小さい個体は変化しやすいことを示す。

このような変化が将来も継続するのであれば、現在ほぼ等しい雄花先熟と雌花先熟の個体数やサイズ分布が変わっていくのかもしれない。しかし、花序構成を変化させた個体はサイズが小さいことや元の花序構成に戻るものも多いことなどを考慮すると、雄花先熟と雌花先熟の個体数の比やサイズ分布は現在とあまり大きく変化しないものと考えられる。

一方、雌花先熟個体やサイズの大きい個体の花序構成は安定しているとみてよい。

雄花先熟個体と雌花先熟個体の適応度

Primack & McCall (1986) は、*A. rubrum* 79個体の雄花序数と雌花序数をもとに、個体の適応度 (Fitness) を計算し、各性タイプの適応度を比較した。彼らは、すべての種子の発芽する確率や実生の定着する確率、さらにすべての花粉の受精する確率が等しいことを仮定している。これらの仮定はハウチワカエデにも適用できるであろうか？

まず、種子の発芽率では、雌花先熟個体の方が雄花先熟個体よりも有意に高かった (図-6)。また、種子重量でも雌花先熟個体の方が雄花先熟個体よりも有意に重かった (図-5)。ハウチワカエデは林内という予測性の高い、安定した環境で生育する樹種である。このような環境下では、一般的により大きい種子が種内および種間の競争に有利と考えられている (Silvertown, 1987; Seiwa & Kikuzawa, 1991 など)。すなわち、定着についても種子の大きい雌花先熟個体の方が有利といえる。このようなことから、種子の発芽や実生の定着に関しては、Primack & McCall (1986) の仮定をそのままハウチワカエデに適用するのは困難であるといえる。雌花先熟個体の種子の方が発芽や定着に有利ということは、他の条件が同じであるとすると、雌花の適応度は雌花先熟個体の方が雄花先熟個体よりも高いことを意味する。

雄花の適応度に関してはどうか。まず、雄花と雌花の開花日の重なりから受精の可能性について検討してみる。樹木園での観察によると、雄花先熟個体の雄花2の開花時期は雌花先熟個体の雌花のそれとは完全にずれており、同一個体 (あるいは他の雄花先熟個体) の雌花の開花後期と重なるだけであった (図-2, 3)。このように雄花先熟個体の雄花2では、送粉対象の雌花が存在しない (雌花先熟個体) か、存在しても開花後数日を経ている (雄花先熟個体) ので受精の可能性は低くなると考えられる。一方、雄花先熟個体の雄花1と雌花先熟個体の雌花の開花時期は完全に一致していた。また、雌花先熟個体の雄花2の開花時期は雄花先熟個体の雌花のそれより数日間先行していた。これらのことから、受精の可能性は、雄花先熟個体の雄花1が最も高く、ついで雌花先熟個体の雄花2が高く、雄花先熟個体の雄花2が最も低いと考えてよい。次に、送粉対象の雌花の適応度を考慮してみよう。適応度が高い雌花先熟個体の雌花へ送粉できる雄花が有利なことは明らかである。つまり、送粉対象の雌花の適応度の面からみても、雄花の適応度は雄

花1で最も高いといえる。反対に、適応度の低い雄花先熟個体の雌花にしか送粉できない雄花先熟個体の雄花2の適応度が最も低いといえる。雄花2の適応度の低さは、花粉を放出することなく萎縮した雄花(図-4の開花日数0日)の割合が40%以上を占めていたことと関係があるのかもしれない。すなわち、受精の可能性や送粉対象の適応度の低さが、雄花2の雄としての機能の半分近くを喪失させているように考えられる。

以上に述べてきたように、雌花では雌花先熟個体の、雄花では雄花先熟個体の雄花1の適応度がより高いといえる。このことは、雌花先熟個体はより雌花に投資し、雄花先熟個体はより雄花1に投資する方向への進化を促し、ついには雌雄異株への進化を示唆するものかもしれない。ハウチワカエデの雌雄異熟を表現する Heterodichogamy は、雄花先熟個体の雄花1と雌花先熟個体の雌花の開花時期を一致させることにより、このような進化の方向を支え、導く役割を果たしているようにみえる。

文 献

- 浅井達弘 1997 樹木だより ハウチワカエデ. 光珠内季報 109 : 8-10.
- Dejong, P.C. 1976 Flowering and sex expression in *Acer* L. A biosystematic study. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 76-2 : 1-201.
- Gabriel, W. J. 1968 Dichogamy in *Acer saccharum*. Bot. gaz. 129 : 334-338.
- Hibbs, D.E. and Fischer, B.C. 1979 Sexual and vegetative reproduction of striped maple (*Acer pensylvanicum* L.). Bull. Torrey Bot. Club. 106 : 222-227.
- 木下栄一郎 1986 植物の雌雄性と性転換. 数理科学 No.280 : 35-42. サイエンス社.
- 北村四郎・村田源 1971 原色日本植物図鑑木本編 (I). 401pp. 保育社 大阪
- Matsui, K. 1995 Sex expression, sex change and flowering habit in an *Acer rufinerve* population. Ecological Research 10 : 65-74.
- Mayer, S.S. and Charlesworth, D. 1991 Cryptic dioecy in flowering plants. TREE vol. 6, no. 10 : 320-324
- 宮部金吾・工藤祐舜 1929~1931 北海道主要樹木図譜. 75 p 北海道庁 札幌
- Primack, R.B. and McCall, C. 1986 Gender variation in a red maple population (*Acer rubrum*; *Acerceae*) : A seven-year study of a "polygamodioecious" species. Amer. J. Bot. 73 : 1239-1248.
- Seiwa, K. and Kikuzawa, K. 1991 Phenology of tree seedlings in relation to seed size. Can. J. Bot. 69 : 532-538.
- Silvertown, J. 1987 Introduction to plant population ecology. 229p Longman Scientific & Technical Essex England
- Stout, A.B. 1928 Dichogamy in flowering plants. Bull. Torrey Bot. Club 55 : 141-153.
- Stout, A.B. 1938 The flowering behavior of Norway maples. J. New York Bot. Gard. 39 : 130-134.

Summary

Flowering behavior of *Acer japonicum* both in the arboretum and the experiment forest of Hokkaido Forestry Research Institute in Bibai had been observed from 1986 to 1990. Three types of innorescence, protandrous inflorescence that male flower opened before, male flower, protogynous inflorescence that female flower opened before female flower and male inflorescence that only male flower opened, were recognized. According to observation of 95 trees in the experiment forest, five types of tree, namely, protandrous tree that was composed of only protandrous inflorescence, protogynous tree that was composed of only protogynous inflorescence, male tree that was composed of only male inflorescence, tree that was composed of both male and protandrous inflorescence and tree that was composed of both protandrous and protogynous inflorescence, were recognized. The latter three types were few. Most trees were protandrous trees or protogynous trees.

The state that both protandrous and protogynous trees appear in a species such as *Acer japonicum* is called heterodichogamy. The size or diameter at breast height of trees did not show significant difference between protandrous trees and protogynous trees. 3.4 to 5.6 percent of observed trees changed their sex expression every year, consequently eight trees (9.0 percent) changed theirs during the four observed years. There was a tendency for both male trees and small size trees to change their sex expression.

Mean seed mass of protogynous tree was significantly heavier than that of protandrous tree. Germination percentage of protogynous tree was also significantly higher than that of protandrous tree. Accordingly, it is expected that fitness of female flower is higher in protogynous tree than protandrous tree. The flowering time of male and female flowers were reciprocal between protandrous trees and protogynous trees. Such a condition may obstruct cross-pollination for trees with the same sequence of flowering and promote cross-pollination for trees with the different sequence of flowering. In this way, the cross-pollination between male flower of protandrous tree and female flower of protogynous tree having higher fitness will be promoted. Consequently, it is considered that fitness of male flower is higher in protandrous tree than protogynous tree. It suggests that these things promote an evolutionary direction that protandrous tree invests more in male flower and protogynous tree invests more in male flower and at last this species turn into dioecy.

Keywords : *Acer japonicum* THUNBT., ,dichogamy, protandry, protogyny, monoecy