

## 論文

雌雄異株性のフクギにおける性表現ならびに果実の生残と成熟過程\*<sup>1</sup>谷口真吾\*<sup>2</sup> · 西原史子\*<sup>2</sup> · 中須賀常雄\*<sup>2</sup>

谷口真吾・西原史子・中須賀常雄：雌雄異株性のフクギにおける性表現ならびに果実の生残と成熟過程 九州森林研究 61：21-25, 2008 フクギの繁殖様式を解明するため、2007年5月の開花から種子が成熟落下する9月下旬までの期間、琉球大学構内に植栽されたフクギ2個体群の性比、開花期、性表現ならびにモジュール単位での果実の生残と成熟過程を調査した。2個体群の性比は雄個体数が雌個体数よりも多く、雄個体数が雌個体数の1.1倍と1.6倍であった。開花期は雄個体、雌個体とも5月下旬～6月中旬と7月上旬～9月中旬の2期間に認められた。前半の開花は雄個体が雌個体よりも5日早く開花し、後半の開花は雌個体が雄個体よりも4～6日早く開花した。花の性表現は、「雄花」、「雌花」、正常な雄蕊と正常な雌蕊をもつ「両性花」の3性であった。フクギの性型は単純な雌雄異株ではなく、不安定で複雑な性表現をもつ不完全性の雌雄異株である可能性が推察された。果実の生残過程は、受粉・受精（結実）後の幼果実落下期、果実数の安定期、種子成熟期の3パターンに区分できた。果実の成熟は、果実数の安定期までに著しく肥大するパターンであった。

キーワード：フクギ、性表現、雌雄異株、性比、果実生残

## I. はじめに

オトギリソウ科 (Guttiferae) フクギ属 (*Garcinia* L.) のフクギ (*Garcinia subelliptica* Merr.) は雌雄異株性の常緑高木として熱帯、亜熱帯域に広く分布する有用樹である。フクギの幹は直立し、樹高4～7mになる。沖縄本島を含む亜熱帯島嶼域においては、防風林、防潮林、防火林、屋敷林(垣)、街路樹、風致林として植栽される。

フクギは雄花、雌花の単性花がそれぞれ別の個体(雄個体、雌個体)に配置される雌雄異株であるが、仲里ほか(1992)は雌雄同株個体の存在と同株個体に両性花と雄花を確認している。このため、厳密には「雄性両全性同株」の性表現をもつ個体の存在がうかがわれる。しかしながら、フクギにおける性表現や性比の変動、個体の性型(性差)の変化に関する因子についての議論はない。

このような観点から、フクギ個体群の維持機構を明らかにするためには、フクギの繁殖様式を解明する必要がある。そこで本研究では、琉球大学構内に植栽された個体群の性表現(性比)と開花期ならびに果実の生残と成熟過程を調査したので報告する。

## II. 材料と方法

## (1) 調査地の概況

調査地は、国立大学法人琉球大学(沖縄県中頭郡西原町千原1)の構内2箇所に植栽されたフクギ並木である。個体群の性表現(性比)と開花期に関する調査には、農学部前46本(胸高直径の範囲10～22cm, 平均樹高5.2m)、第二体育館前32本(胸高直

径の範囲12～22cm, 平均樹高4.8m)の合計78本を供試した。双方の個体群は、直線距離で約400m離れており、ともに1列の列状に植栽され、植栽間隔は約2.0mであった。農学部前はアスファルト車道の中央分離帯に、第二体育館前はアスファルト車道の法肩部分に植栽され、樹齢はともに約15年生であった。さらに、果実の生残と成熟過程に関する調査を農学部前46本のうち、3本の個体(A, B, C)において実施した。

## (2) 調査方法

性比調査は5月29日と6月4日の2回、個体ごとに目視にて実施した。開花期については個体ごとに5月3日～9月20日の期間に12回、目視調査を実施した。

フクギの花は、モジュールの基本単位である単枝上(当年以前の伸長枝)の節の部分にいくつかのつぼみがひとつかたまりに東生する。仲里ほか(1992)はこの花群の花数の違いにより性表現が異なることを報告している。このため、農学部前46個体のうち、ランダムに選んだ22個体について、2007年5月22日、個体別に地上高2.0m以下の単枝上に開花したつぼみ状態の花群を識別し、その群ごとの花数を数えた。

果実の生残と成熟過程の調査は、農学部前46個体のうち、ランダムに選んだ3個体について、2007年6月15日～9月28日(105日間)に15回実施し(平均7日間隔)、個体別のモジュールごとに果実を識別して、果実数、果実の高さと幅をノギスで計測した。

果実成熟期の判定は、果実内に含まれる種子に発芽力が生じる段階とした。すなわち8月以降5回にわたり(3日, 12日, 17日, 24日, 31日)、調査個体の近隣個体から得た果実内の種子を取り出し(1回の平均調査種子数10粒)、種子の両極を通り切断した縦断面の胚の外観的な成長によって判断した。しかし、胚を観察

\*<sup>1</sup> Taniguchi, S., Nishihara, F. and Nakasuga, T. : Studies of gender in flower production, survival and maturity process of fruit in dioecious *Garcinia subelliptica* Merr. trees

\*<sup>2</sup> 琉球大学農学部 Fac. Agric., Univ. of the Ryukyus, Senbaru, Nishihara-Cho, Okinawa 903-0213

したサンプル数が少なかったため、種子成熟までの確定的な判定は困難であった。そこで、胚の成熟以外に果実外皮の変色と未成熟果実の落下収束状況の2因子を付加して、成熟期を総合的に判断した。

### Ⅲ. 結果

#### (1) 性比

フクギ個体群の性比を図-1に示す。農学部前の46本は、雄個体28本、雌個体17本、開花しなかった株1本であった。また、第二体育館前の32本は、雄個体17本、雌個体15本であった。2個体群の雄個体、雌個体、不明株の割合について差の検定を行ったところ、有意な差はなかった (Kruskal Wallis test  $P = 0.1017$  ( $> 0.05$ ),  $\chi^2 = 4.5714$ ,  $\chi^2(0.95) = 5.9915$ )。個体群の性比は雄個体数が雌個体数よりも多く、雄個体数は雌個体の1.1倍と1.6倍であった。

#### (2) 開花期

農学部前と第二体育館前の個体別に観測した開花期を図-2に示す。フクギはつぼみの時期が年2回、開花期が年4回であった。雄個体(雄花)の開花期は5月下旬~6月中旬と8月中旬~8月下旬の2期間であった。また、雌個体(雌花)の開花期は5月

旬~6月中旬, 7月上旬~7月中旬, 8月上旬~8月下旬, 9月中旬の4期間であった。5月下旬から6月中旬までの開花では、雄花が雌花よりも5日早く開花した。8月上旬から9月上旬の開花では、雌花が雄花よりも4~6日早く開花した。7月上旬と9月中旬の雌花の開花に対応する雄花の開花は認められなかった。一方、つぼみの時期は2期間あった。すなわち、5月下旬から7月中旬までの開花期間に対するつぼみの時期は5月中旬~5月下旬、また、8月上旬から9月中旬までの開花期間に対するつぼみの時期は7月下旬~8月中旬であった。つまり、つぼみの中には1か月~1.5か月の間、つぼみの状態で雌花としての開花を待つものもあった。

#### (3) 花群数による性表現の違い

雄個体、雌個体の花群ごとに東生した花数を図-3に示す。

大多数の個体がつぼみであった時期の農学部前個体群について、花群ごとに東生した花数を数えた。調査した花群数は、雄個体16個体の2028花群、雌個体6個体の289花群であった。雄個体の花群に東生した花数は1~55個の範囲であり、花群ごとの花数は1~20個までの頻度が97%を占めた。花群ごとの平均の花数は、7.7個であった。雌個体の花群に東生した花数は1~5個の範囲であり、花数1個の花群が51%を占めた。花群ごとの平均の花数は1.9個であった。

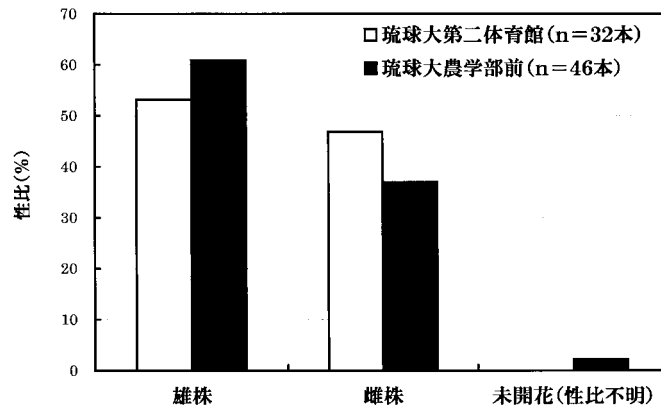


図-1. フクギ個体群の性比

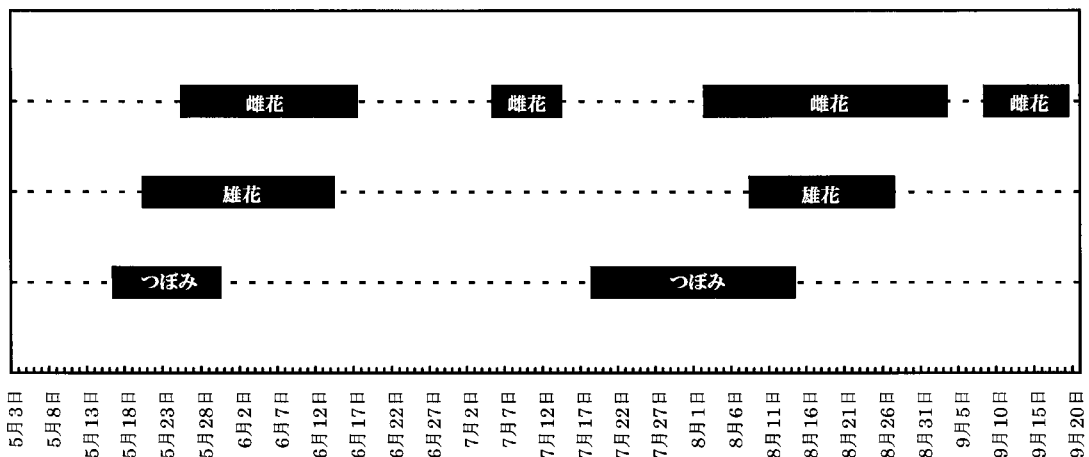


図-2. フクギの開花期

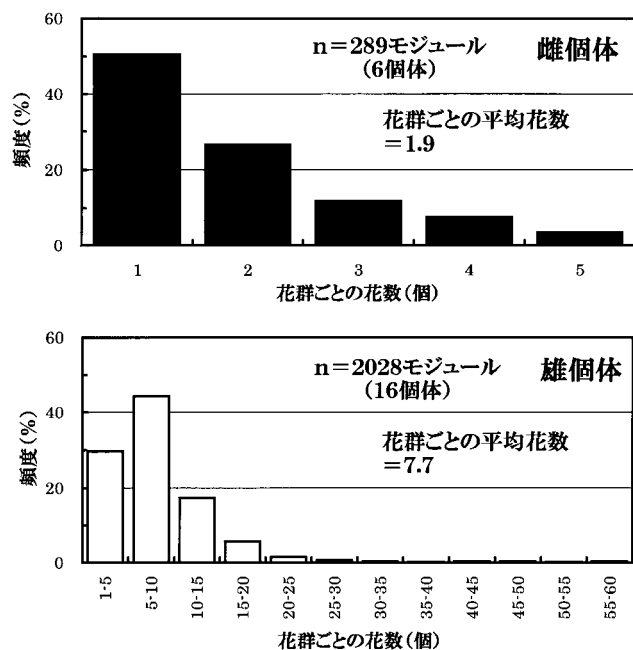


図-3. 雌株・雄株における花群ごとの花数

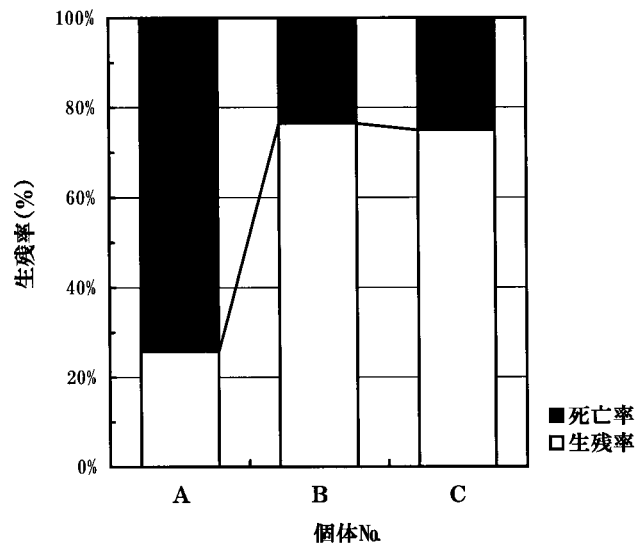


図-4. 東生した果実群ごとの生存率



写真-1. 雄個体に開花した両性花(雌蕊と雄蕊がある)

## (4) 花の形態と性型の違い

フクギの性表現は花の形態から、雄個体の雄花は、雄蕊のみであり、雌個体の雌花は、雌蕊と退化した雄蕊で構成されていた。しかし、仲里ほか(1992)が指摘する「両性花」の開花が確認された。確認日は8月4日であった。農学部前の個体群において、雄個体に着生した単枝上に両性花4花の開花を確認した(写真-

1)。観察した個体数は46本中1個体のみであった。両性花は、写真-1のように、正常な形態の雌蕊と雄蕊を有していた。

## (5) 果実の生残

供試した3個体の果実の生残率を図-4に示す。3個体とも開花が終わる(雌花の花弁が子房の付け根より1枚ずつ落下する)とともに、子房がふくらみ幼果実に成長した。

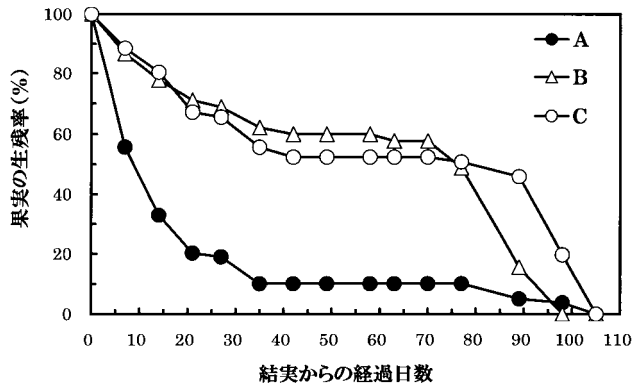


図-5. 果実の生残曲線

ところで、果実の成熟期は種子縦断面の胚の成長状況、果実外皮の変色、未成熟果実の落下推移の3因子によって総合的に判断した。果実内種子の胚のわずかな痕跡は、8月3日に確認された。その後8月12日まで胚の輪郭はまだ不明瞭であったが、8月17日、24日の段階で胚は完全に成熟し、明瞭な胚の形成が確認された。果実の外皮は8月12日以降に橙黄色に変色した。さらに未成熟果実の落下は8月17日以降には生じなかった。以上3つの因子による総合的判断により、果実の成熟期は、結実から70日経過後（8月24日）以降とした。

種子の成熟期も果実と同様に結実から70日以降となり、70日以前の果実落下は死亡と判断した。この基準でKaplan-Meier法により生残率を算出した。その結果、A個体の生残率は25.8%、B個体の生残率は76.5%、C個体の生残率は75.0%であった。Logrank testによって2個体ごとに生残率の差の検定をおこなったところ、A個体とB個体間では1%水準で有意差があった( $P=0.0050$  ( $<0.01$ ),  $\chi^2=7.8725$ ,  $\chi^2(0.99)=6.6349$ )。また、A個体とC個体間では1%水準で有意差があった( $P=0.0002$  ( $<0.01$ ),  $\chi^2=13.895$ ,  $\chi^2(0.99)=6.6349$ )。しかし、B個体とC個体間では有意差が認められなかった( $P=0.9857$  ( $>0.05$ ),  $\chi^2=0.0003$ ,  $\chi^2(0.99)=3.8415$ )。すなわち、果実の生残パターンには2パターンが認められ、種子の成熟時期に至るまでの果実の落下率は38~90%の範囲であった。

#### (6) 果実の生残曲線

果実の生残曲線を図-5に示す。果実の生残過程はつぎの3パターンに区分できた。すなわち、開花が終わり受粉・受精(結実)後の幼果実の落下時期が6月中旬~7月下旬までの35日間(幼果実落下期)、ついで果実数が安定する7月下旬~8月下旬までの35日間(果実数の安定期)、種子に発芽力が発生し、成熟する8月下旬~9月下旬までの35日間(種子成熟期)であった。

#### (7) 果実の成熟過程

果実の成熟過程を図-6に示す。3個体間の着生していた果実の高さ(Kruskal Wallis test  $P=0.4932$  ( $>0.05$ ),  $\chi^2=1.4135$ ,  $\chi^2(0.95)=5.9915$ )ならびに果実の幅(Kruskal Wallis test  $P=0.1665$  ( $>0.05$ ),  $\chi^2=3.5850$ ,  $\chi^2(0.95)=5.9915$ )の双方はともに統計的な有意差はなかった。結実後35日が経過(7月下旬)すると成熟期とほぼ同じ大きさに達した。フクギ果実の成熟は、果実数の安定期までに著しく肥大するパターンであった。

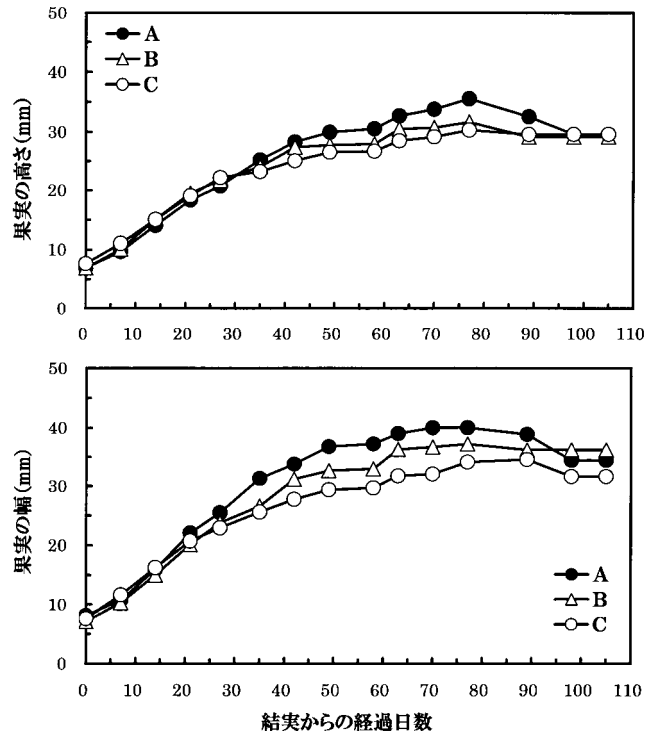


図-6. 果実の高さ、幅の変化

## IV. 考察

### (1) 性比(性表現)と開花期

2個体群の性比を比較すると、双方とも雄個体数が雌個体数よりも多かった(雌個体数<雄個体数:1.1倍と1.6倍)。自然個体群において雌雄異株性の性表現を示す植物では、個体の性比は生育環境によって、雄や雌に偏ることが知られている(例えば Sakai, 1990)。しかしながら、本研究で供試したような人工植栽由来の個体群の性比の偏りが、生育環境による影響であると断定できる先行研究等は見あたらず、現時点では自然個体群の性比の偏りと一概に比較することは危険性が高い。いずれにせよ、今後、複数年にわたる調査が必要と考えられるものの、供試した個体群の性比は1:1から雄個体への偏りがみられた。

つぎに、個体の性表現について考察する。フクギは雄個体、雌個体とも花は当年枝以前の単枝の節の部分に束生する。花群ごとの花数を計測すると、雄個体と雌個体による性表現の特徴が認められた。雄個体の花群に束生した平均の花数は7.7個(1~55個の範囲)であった。また、雌個体の花群に束生した平均の花数は1.9個(1~5個の範囲)であった。このように、雄個体では花群の花数は多く、雌個体では少ないという明瞭な性差が認められた。木本種においては、花序あたりあるいは個体あたり花数は、雄個体の方が多い傾向にある(Allen, 1986; Carr, 1991)。フクギにおいても、束生する花群の花数に雌雄差が発生する要因として雄個体と雌個体には異なる選択圧が掛かることが容易に推察される。すなわち、多くの雌雄異株性植物では繁殖生態の特徴のひとつに、雄と雌の繁殖に係るコストの差がある(例えば Carr, 1991)。雄の生産する雄蕊や花粉は生産コストが低いが、雄としての繁殖成功を高めるためには、繁殖に配分されるコストにより

できるだけ多くの花粉と花粉媒介者の報酬となる花蜜を生産し、送粉の確率を高めることが重要となる。一方、雌では、生産された雌蕊（胚珠）が受精するのに充分量の花粉が確保される場合、繁殖成功を高めるために限られた資源量の中でできるだけ多くの胚珠を生産し、格段にコストの高い果実や種子の生産を行う。このような観点から考えると、雄個体の雄花では、より多くの花粉を生産し、報酬である花蜜を生産して有力な花粉媒介者を多く集めるために、より多くの花群を東生する個体を選択されてきたと考えられる。さらに、雄個体において東生する多くの雄花の花群は、フクギ個体群の繁殖成功を高めるために訪花昆虫の訪花回数を高め、より多くの訪花昆虫を引き寄せて花粉を雌個体の雌花に運んでもらうための雄個体の「ディスプレイ効果」(Schaffer and Schaffer, 1979) の機能を果たしているものと考えられる。

フクギの性差のひとつとして、開花パターンの違いも認められた。雄個体と雌個体では開花の開始期が少しずれており、5月下旬から6月中旬では、雄個体が咲き始め、少し遅れて雌個体が咲き始めた。この現象は雌雄異株性の植物に広く知られている(山中, 1989)。しかし、8月上旬から8月下旬の開花はその逆であった。この開花現象に対して、現段階では進化的な解釈からの説明はできず、複数年の観察が必要である。

フクギの花の性型は、雄個体の雄花（雄蕊のみ）、雌個体の雌花（雌蕊+退化した雄蕊）と厳密には「雄性両全性同株」として、雄個体の雄花（雄蕊）と同時に着生する両性花（正常な形態の雌蕊と雄蕊を有する）を確認した。雌雄個体の分化を考察するには、両性花の発現の変動に関与する要因を明確にする必要があるが、確認個数が少なかったことにより、両性花が何によって生じるのかは、現段階では結論づけることができない。いずれにしても、

フクギの性表現は単純な雌雄異株ではなく、性型は不安定であり、「雄花」、「雌花」、「両性花」の3性の複雑な性表現をもつ不完全性の雌雄異株植物であることが推察された。

## (2) 果実の生残と成熟過程

果実の落下率は38~90%の範囲であった。結実後の幼果実の落下原因は、柱頭や子房に傷害のある不完全花の存在、受粉・受精の失敗、幼果実の成長に必要な資源の欠乏、昆虫や動物の食害、物理的なダメージなどがその要因として考えられる。今後、この問題の解決のため、花粉の送受粉に有益に寄与する花粉媒介者の特定を含めて、ポリネーションのメカニズムと成長に必要な資源量をめぐる幼果実間の競争等の現象を解明していく必要がある。

一方、本研究はフクギ果実の成熟期を外部（果皮の色）や内部（胚形成）形態のみで判断した。今後、追試を計画しているが、TCA法による比色試験ならびに種子発芽試験によって、種子の発芽活性と発芽率の関係を調査する必要がある。

## 引用文献

- Allen, G. A. (1986) *Can. J. Bot.* 64 : 1216-1220.  
 Carr, D. E. (1991) *Oecologia* 85 : 381-388.  
 仲里長浩ほか (1992) *日林九支研論* 45 : 35-36.  
 Sakai, A. (1990) *Ecology* 71 : 571-580.  
 Schaffer, W. M. and Schaffer, M. V. (1979) *Ecology* 60 : 1051-1069.  
 山中典和 (1989) クロモジの一生. (Newton special issue 植物の世界第4号. 河野昭一監修, 143pp, 教育社, 東京). 80-83.  
 (2007年11月19日受付; 2008年2月12日受理)