

# トチノキ花序の花数とサイズの違いが成熟果実数に及ぼす影響

谷口真吾<sup>1)</sup>

1) 琉球大学農学部 [shingota@agr.ryukyuu.ac.jp](mailto:shingota@agr.ryukyuu.ac.jp)

**摘要:** トチノキは、開花した花序ごとに両性花の 13.6~16.6% が結果し、残りの両性花と雄花はすべて落下した。トチノキの花序に成熟果実数の数十倍から数百倍ものきわめて多くの余剰花を開花させる意義は、繁殖に投資できる資源量の範囲内において、成熟に至る果実数の増減を制御させ得ることであり、両性花(胚珠)のうち、優れたものを選択的に結果させる幅を広げる効果があると考えられた。一方で、果実に成熟しない両性花は、種子生産には貢献しなくても、両性花の雄ずい花粉親として他の両性花を受粉・受精させる「雄機能」の役割が推察される。

**キーワード:** トチノキ, 花序, 花数, 性比, 余剰花, 果実

## 1. はじめに

日本には高木、低木、ツル類を含めて約 800 種類の広葉樹が自生するが、花の性型、花粉媒介、種子形成のプロセスなどが多様であり、繁殖様式は樹種ごとに特異なものである。多くの広葉樹は、有性生殖によって繁殖するので、種子生産の基礎となる繁殖機構を明らかにすることは重要である。樹木に限らず、植物の繁殖過程において注目されることのひとつに、成熟する果実数あるいは種子数よりもきわめて多くの花(余剰花)を咲かせる現象である。生産される果実、種子数は、受粉・受精前の花芽数とその後に花から果実の成熟までに至る過程でさまざまな物理的、生物的要因による未成熟果実の落下により決定されるものである<sup>5)</sup>。開花数に対する成熟果実の割合(結果率)は、変動の大きいことが知られている<sup>3, 5)</sup>。林業的に有用な広葉樹であるトチノキ(*Aesculus turbinata* Blume.) は特用樹的な要素が強く、地域資源を生かした地場産業の振興や林業の複合経営を考える上できわめて付加価値の高い樹種である。筆者らは、トチノキを樹実ならびに花蜜生産の特用樹として位置づけ、生殖生理機構や生殖生態、種子生産に関与する様々な要因を解明するため、開花結実機構とその繁殖特性を調査してきた。これまでの研究によって、トチノキの花序に咲いた花(両性花)のすべてが結実して果実に成熟するのではなく、花から果実成熟に至る過程で花自体や未成熟果実が多数脱落した<sup>1, 2, 6)</sup>。トチノキは未成熟果実の落下が多く、結果率は著しく低いことが明らかになっている<sup>1, 2, 6)</sup>。そこで本論は、果実に発達する両性花数と花序全体の花数ならびに花序サイズの違いが果実の繁殖成功に及ぼす影響を調査した。その上で、トチノキの花序に成熟果実数の数十倍から数百倍ものきわめて多くの余剰花を開花させる意義を考察した。

## 2. 材料と方法

### 2.1 調査木の概要

調査木は、鳥取大学農学部附属フィールドサイエンスセンター森林部門教育研究林「蒜山の森」(岡山県真庭市蒜山上徳山)の海拔 580~650 m の谷筋(通称:西ノ谷)に自生するトチノキ天然木 2 個体を用いた(蒜山 4 号木, 蒜山 19 号木)。調査木は着果を始めてから相当の年数を経ている生育段階のもので、胸高直径、樹高が付近の個体と比べても大きく、林冠を優占する構成木として成立している個体を選定した。

調査木は 2 個体とも、平均傾斜 7° の溪畔域に点在して生育している。なお、2 本の調査木には樹冠の四方を囲むように、高さ 9.5~11 m の建築用資材の鉄パイプを用いて階段状に観測足場が組まれており、樹冠上部までのアクセスは、観測足場から行った。花序を観察した供試個体のサイズ等を表 1 に示す。なお、両個体の樹齢は 70~80 年と推定された。

### 2.2 調査方法

豊作年であった 1996 年 5 月 20~23 日に、2 本の供試個体について、樹冠上部の強勢枝に開花する成熟花序にナンバリングし、花序のサイズ、雄花数、両性花数を計測した。計測した花序数は蒜山 4 号木が 23 花序、蒜山 19 号木が 24 花序であった。約 3 か月後の 8 月 20 日に果実数を計測した。

表-1 花序を観察した供試個体のサイズ

個体	樹高 (m)	胸高直径 (cm)	樹冠直径 (m)	樹冠投影面積 (㎡)
蒜山 4 号木	16.0	66.3	23.5×20.4	424.6
蒜山 19 号木	17.0	50.2	18.0×16.5	287.4

### 3. 結果

#### 3.1 花序の高さ（主軸長）と花序あたりの花数

トチノキの性型は雌雄同株であり、当年枝の先端部に高さ10～25 cmの円錐花序をつけ、ひとつの花序の中に多数の雄花と少数の両性花を混生する。図-1のとおり、両個体とも花序の高さが12 cm以上であると、1花序あたり170個以上の雄花+両性花を着生した。花序の高さが15～20 cmでは、花序あたりの花数は300個前後で安定し、20 cmを超えると350～450個に増加する傾向を示した。供試した2個体の花序の高さは12.2～25.4 cmの範囲であり、花序あたりの花数（雄花数+両性花数）は、174～448個であった。

#### 3.2 花序の高さ（主軸長）と両性花数ならびに両性花率

両性花数、両性花率（花序あたりの両性花数を花序全体の合計花数で除した値）とも花序の高さが大きくなるにつれて増加する傾向であった（図-2、3）。花序の高さが15～20 cmの範囲では、両性花数は20個以下であるが、20 cmを超えると30～50個に増加した。両性花数は蒜山4号木2～52個（平均24.1個）、蒜山19号木1～48個（平均24.3個）であった。雄花数は、蒜山4号木158～438個（平均306.9個）、蒜山19号木172～432個（平均315.7個）であった。両性花率は花序の高さが20 cm以上になると増加する傾向であった。2個体における両性花率の最大値は16%、平均は蒜山4号木7.0%、蒜山19号木6.9%であった。雄花率の範囲は蒜山4号木83.7～99.2%、蒜山19号木87.1～99.6%であった。

#### 3.3 花序の高さ（主軸長）および花序あたりの花数と結果数

花序の高さと結果数の関係（図-4）は、蒜山4号木は、花序の高さが14 cm以上、同様に、蒜山19号木は、18 cm以上であれば結果した。花序の高さが大きくなるにつれて、結果数は増加する傾向であった。一方、図-5をみると、花序あたりの花数が多いほど、結果数も増加する傾向であった。両個体とも、花数が260個以上であると結果した。しかし、272～333個の花を咲かせたが結果数0の花序が4花序みられた。

#### 3.4 両性花率と結果数

図-6より、花序あたりの両性花率が高くなるにつれて、結果数は増加したが、蒜山4号では花序あたりの結果数が7個、蒜山19号では、8個で頭打ちとなった。

#### 3.5 両性花率と結果率

花序あたりの両性花率と結果率（花序ごとに結果した果実数を花序ごとの両性花数で除した値）の関係を図-7に示す。蒜山4号木では、両性花率1.3%以上で結果し、4.5～6.1%の範囲で結果率が30%（最大値31.8%）を超えた。しかし、それ以降、両性花率の増加とともに、結果率は7.9%まで低下した（平均16.6%）。また、蒜山19号木では、両性花率3.6%以上で結果し、6.6～8.6%の範囲で結果率が20%を超えた（最大値26.1%）。しかし、蒜山4号と同様、それ以降、両性花率の増加とともに、結果率は11.1%まで低下した（平均13.6%）。

#### 3.6 結果数の頻度分布

受粉・受精が終了した6月中旬ならびに幼果実が成熟した8月中旬の結果数の頻度分布を図-8、9に示す。6月中旬における幼果実は、両個体とも6～10個、21～25個の階級で二山のピークが生じた。8月中旬では結果数0個が最も大きい頻度を示した以外では、1～5個の結果数が最も高かった。なお、花序あたりの結果率は、蒜山4号木0～7個（平均3.7個）、蒜山19号木0～8個（平均3.8個）であった。

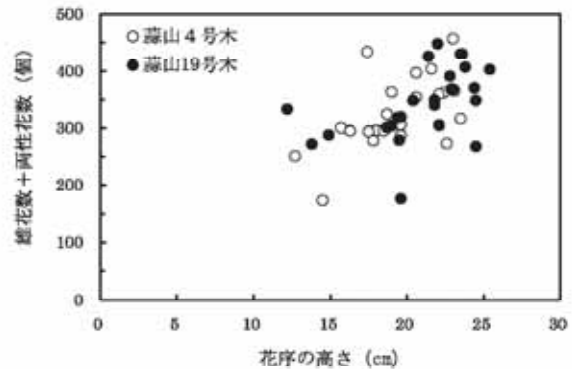


図-1 花序の高さと花序あたりの花数（雄花数+両性花数）

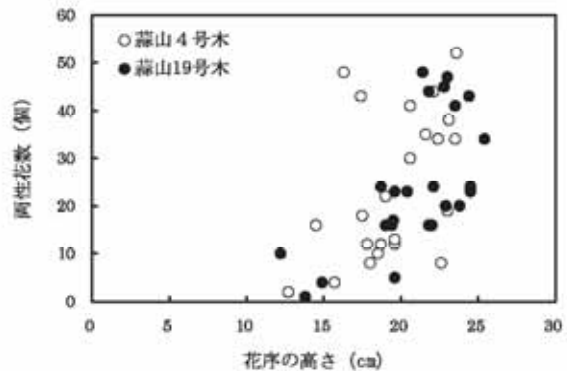


図-2 花序の高さと両性花数

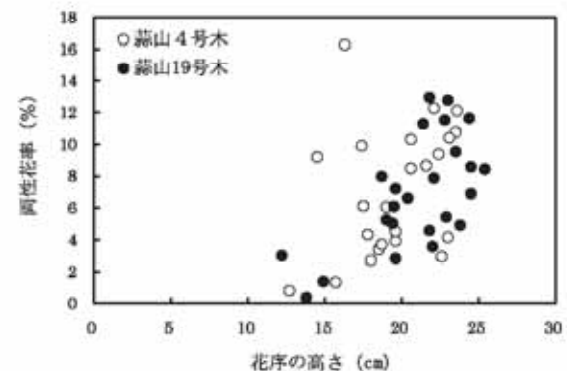


図-3 花序の高さと両性花率

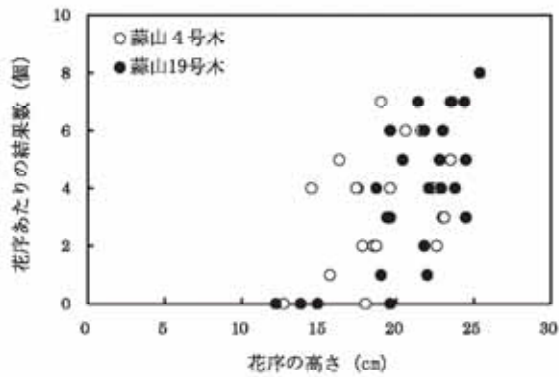


図-4 花序の高さと花序あたりの結果数

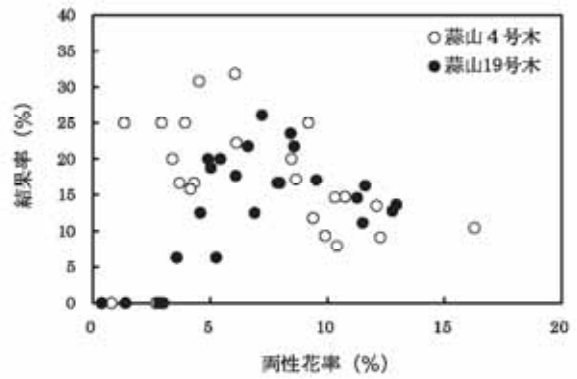


図-7 両性花率と結果率

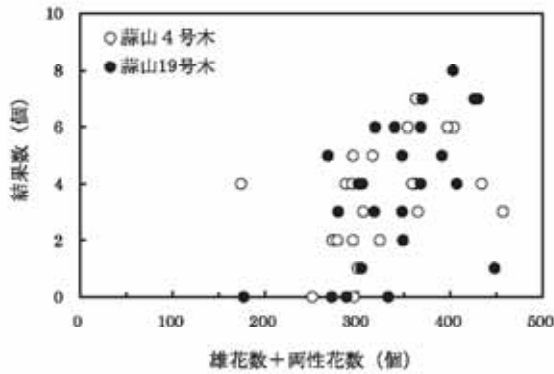


図-5 花序あたりの花数（雄花数と両性花数）と結果数

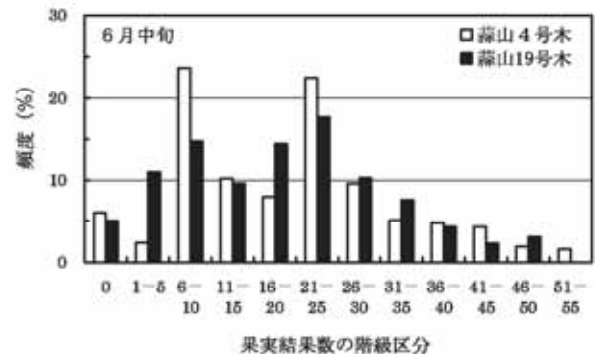


図-8 果実の結果数の頻度分布（6月中旬の結果数）

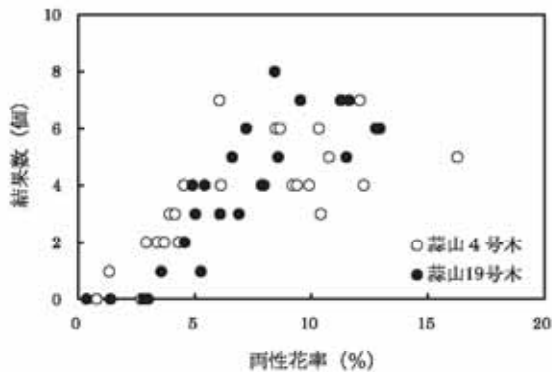


図-6 両性花率と結果数

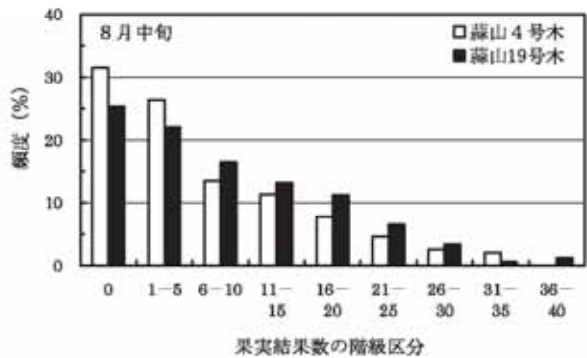


図-9 果実の結果数の頻度分布（8月中旬の結果数）

#### 4. 考察

トチノキの花序は、豊作年においては、樹冠下部から上部域までの樹冠全体に着生した。花序採取時の観察では樹冠上部の外側の日当たりの良い枝だけでなく、樹冠内部の日当たりの悪い枝にも着生する傾向であった。ところで、

トチノキは虫媒花である<sup>2)</sup>。有力な訪花昆虫は、マルハナバチをはじめとするハナバチ類である<sup>2)</sup>。Stephenson<sup>4)</sup>は *Catalpa speciosa* の花粉媒介者である訪花昆虫の訪花習性を調べ、花序のサイズならびに花序あたりの花数の増加によって訪花頻度が顕著に高くなることを花序の「ディスプレイ効果」と称した。そして、花粉媒介者が最初に訪れる樹冠の部位は、樹冠上部の外側が著しく多く、その結果、他家花粉の提供を受けやすくなり、花のディスプレイ効果によって他家花粉の獲得成功に大きく寄与していることを指摘した。

本研究では、Stephenson<sup>4)</sup>の報告した花序の「ディスプレイ効果」の一端を検証するために、樹冠上部の強勢枝に開花した花序のみを選択的に採取し調査した。花序サイズは12 cm 以上になると花序の主軸長が大きいほど1花序あたりの花数(雄花数+両性花数)が増加した。さらに、花序あたりの両性花数、両性花率とも、花序サイズが大きくなるにつれて増加する傾向であった。この現象は、繁殖に投資できる資源量の豊富な状態においては、花序あたりの両性花の割合が高くなることを示唆するものである。しかしながら、両性花率が最大で16%であったことは、親木の限りある資源の両性花への供給の多少に密接に関連している可能性があり、両性花へと器官(花器)分化させる花数にはおのずと限界があることを示唆するものであった。本研究では訪花昆虫の訪花習性を同時に観測していないので、Stephenson のディスプレイ効果<sup>4)</sup>の全容を考察できないが、少なくとも、樹冠上部の強勢枝に着花する花序は、サイズならびに花序あたりの花数、そして果実に成熟する両性花数が増加傾向となる現象が確認された。

一方、花序サイズおよび花数と結果率の関係は、花序サイズが大きく、花序あたりの花数(雄花数+両性花数)が多いほど、結果率も増加する傾向であった。2, 3の例外があったが、花序サイズ(主軸長)が14 cm 以上、花序あたりの花数が260個以上であると結果する傾向であった。花序あたりの両性花率と結果率の関係は、両性花率1.3~3.6%以上で結実した。そして、4.5~8.6%の範囲で最大26.1~31.8%の結果率を示した。しかし、それ以上の両性花率であっても、結果率は増加しなかった。また、花序あたりの両性花率が高くなるにつれて、結果率は増加したが、1花序あたりに結実する果実数の限界量(最大8個)があり、それ以上は、両性花率が高くなっても結果率は増えなかった。トチノキは開花後の5月下旬~6月中旬にかけて、花序の総花数のうち雄花の全数と両性花が発達した幼果実の80~90%が落下する現象が認められている<sup>2, 6)</sup>。6月中旬における幼果実数は、1花序あたり6~10個、21~25個の階級で二山のピークがみられたが、果実の成熟がほぼ完了した8月中旬では、6月中旬でみられたピークも解消され、結果数0個を筆頭に1~5個、6~10個の順で結果数が減少する頻度傾向を示した。果実の未成熟落下は、限られた資源の制約下における雌器官による選択的脱落の結果であると考えられる。さらに、両個体

とも花序あたりの平均結果数は、3.7~3.8個であったが受粉・受精後、雌器官である花序の資源の制約下で選択されてきた幼果実の重量を支えられる物理的要因などで結果数が決められていることが推測された。すなわち、両性花の結果率が低く、果実にならない両性花が多数開花する現象は、花粉の量や質が制限になっていることに加えて、受粉・受精後の資源制限によって、繁殖に投資できる資源に見合うだけの果実生産量に制限されているものと考えられる。

トチノキの花序に成熟果実数と比べるときわめて多くの余剰花を開花させる意義を考察する。トチノキの花序は開花した両性花の平均13.6~16.6%が結果し、残りの両性花と雄花は全量が落下した。このように両性花の結果率が低い現象は、花粉の量と質の2つが制限になる花粉制限と受粉・受精後に獲得された資源量に見合うだけの果実数、つまり繁殖に投資できる資源の不足によって制限を受けるという資源制限、他にも果実の捕食者による制限が考えられる。結実に結びつかない花(余剰花)の役割については、両性花を含めて多くの花が一斉に開花することによって、花粉媒介者である訪花昆虫を引き寄せる(誘引する)働き(いわゆるStephensonのディスプレイ効果<sup>4)</sup>)と、たくさんの両性花(胚珠)のうち、優れたものを選択的に結果させるために両性花や幼果実の選択の幅を広げるという効果が付加されたものと推定される。これは、いわゆるディスプレイ効果とともに、繁殖に投資できる資源量の範囲内において、成熟に至る果実数の増減を制御させ得ることを示すと考えられる。そして果実に成熟しない両性花は、種子生産には貢献しなくても両性花の雄ずいから生産された雄(つまり花粉親)の花粉は、他の両性花を受精させる「雄機能」としての役割が推察される。

#### 引用文献

- 1) 橋詰隼人(1987)トチノキの結実と果実の発達, 成熟, 広葉樹研究4: 29-37.
- 2) 橋詰隼人・谷口真吾(1996)トチノキの結実習性と種子の品質について, 日林論107: 169-172.
- 3) Kikuzawa, k. (1989) Floral biology and evolution of gynodioecism in *Daphne kamtchatica* var. *jezoensis*, Oikos56: 196-202.
- 4) Stephenson, A. G. (1979) An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae), Evolution33: 1200-1209.
- 5) Stephenson, A. G. (1981) Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions., Annual Review of Ecology and Systematics12: 253-279.
- 6) 谷口真吾・橋詰隼人・山本福壽(2003)トチノキ果実の発育過程と未熟落果, 日林誌85: 340-345.

(2007.6.25 受理)