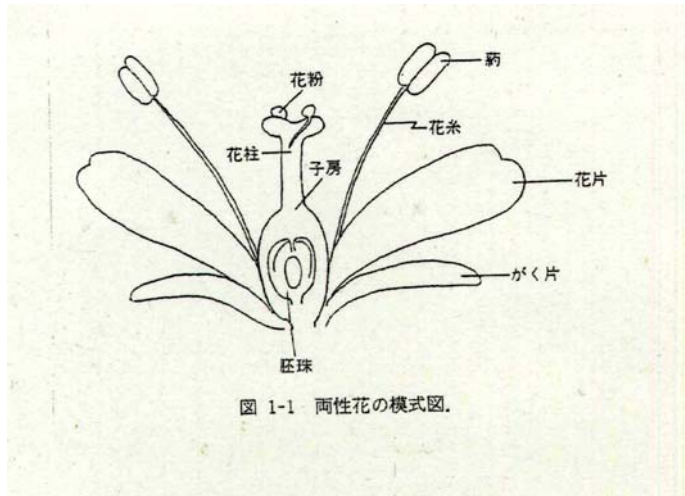


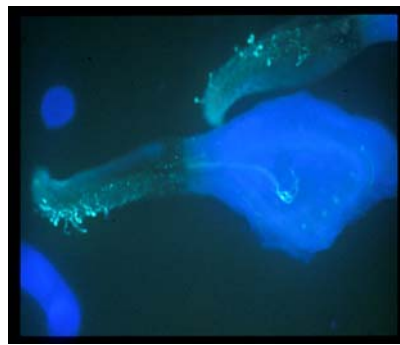
花と受粉

高等植物の有性繁殖は、花が形成され開花することから始まる。葯の花粉は風や動物によって雌蕊の柱頭へ運ばれる。これ一般に**花粉媒介 (pollination)** という。柱頭上に到達した花粉は発芽して花粉管を伸ばし、胚珠に達する。胚珠 (ovule) は中に胚囊 (embryosac) を包み込んだ組織で、のちに発達して種子になる。被子植物では、花粉管から放たれた 2 つの精核が、胚囊の中の卵核と極核と合体する (重複受精) ことにより受精が完了する。受精卵は発達して胚 (embryo) になり、胚珠は種子に、子房は発達して果実となる。



被子植物の両性花の模式図

被子植物は胚珠を包む子房が発達した植物群で、両性花は雄蕊と雌蕊の両方をもつ。花粉が発芽すると、花粉管が伸長し、胚珠に達し、受精が起こる。



(写真) キタコブシの花粉管

(左) 柱頭上での花粉発芽の様子
(右) 花粉管が子房まで伸長している様子

白色に光っているのが花粉管

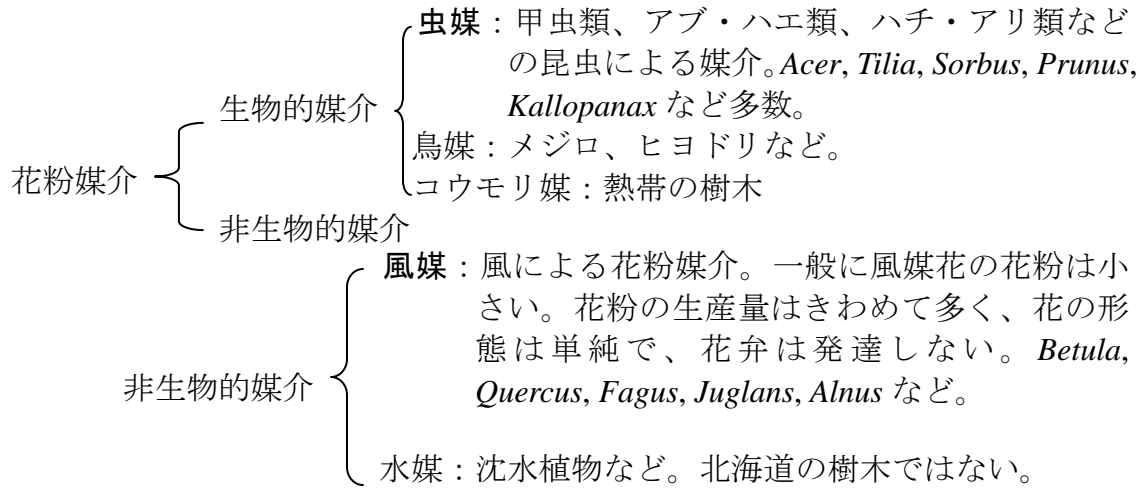
【基本的な用語】

適応度 (fitness): 1 個体が残す次世代の親個体 (繁殖個体) 数。血縁度で加重して合計した子数を**包括適応度 (inclusive fitness)** という。樹木の場合、寿命が長く、繰り返し繁殖するので、ある個体の子数を知ることは困難なので、生産される種子数や発芽した実生数で、適応度を評価することが多い。

自然選択 (natural selection): ある性質をもった個体の適応度が、他の個体の適応度より高ければ、その性質を発現する遺伝子が集団中に広がる。この過程を自然選択という。

花粉媒介

植物の繁殖における最初の難関が花粉媒介の成否である。



熱帯雨林の樹木の花粉媒介

熱帯雨林の樹木では、様々な花粉媒介方法が採用されている (Table 1)。もっとも顕著なのは、動物媒介種が多いことである。また特定の動物種に媒介される樹種が多いのも特徴であり、そのような樹種の花には、目立つ色彩・特殊化した器官形態・大型化などの生態的特性がみられる。これは、熱帯雨林では、各樹種の個体密度が低いため、特定の媒介者と共生関係を築くことによって、受粉確率を向上させるという戦略と考えられる。同じ昆虫媒介種でも、温帯の樹種の多くは小型の多種類の昆虫に媒介される樹種が多く、緑～白色の目立たない小型の花をつける種が多い。

TABLE 1. Frequency of different pollination species

| Pollinator type | No. of species* | | % Tree species |
|---------------------------|-----------------|------------|----------------|
| | Canopy | Sub-canopy | |
| Bat | 2 | 3 | 3.0 |
| Hummingbird | 1 | 6 | 4.3 |
| Small bee | 4 | 19 | 14.0 |
| Medium-sized to large bee | 23 | 22 | 27.5 |
| Beetle | | 12 | 7.3 |
| Butterfly | 1 | 7 | 4.9 |
| Moth | | | |
| Sphingid | 1 | 12 | 8.0 |
| Other | 6 | 7 | 7.9 |
| Wasp | 2 | 5 | 4.3 |
| Small diverse insect | 12 | 14 | 15.8 |
| Thrip | | 1 | 0.6 |
| Wind | | 4 | 2.5 |

* The number of species exceeds the total of 143 that we have investigated because species that seem to be pollinated by more than one group have been scored more than once for this tabulation.

花粉媒介の効率（成功率）

一般に、風媒は虫媒に比べて花粉媒介効率（成功率）が低いと考えられる。このため、風媒花をもつ樹種は集合して群落を形成する方が有利であり、単純林を形成する場合もある（カンバ林、ブナ林など）。種数の少ない温帯で風媒花が多く、熱帯では少ないと考えられている。また不確実な（不安定な）環境では、他殖を促進するシステム（虫媒）が選択されるとも考えられている（不確実性仮説）。

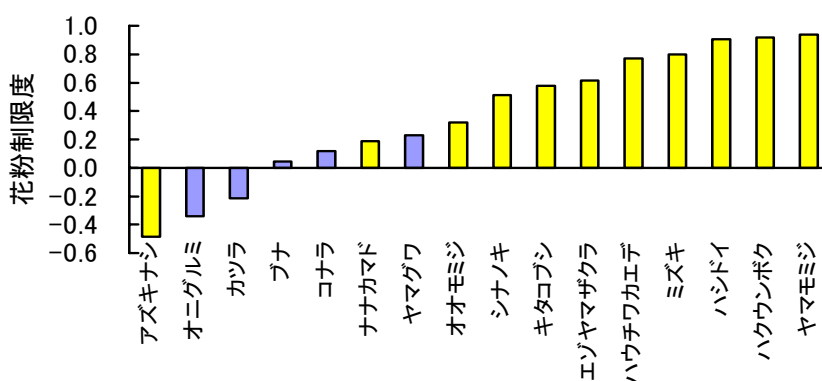


図-4 花粉制限度

$$(\text{花粉制限度}) = 1 - a/b$$

a: 自然受粉による初期生残率、b: 他家受粉による初期生残率。

黄色は虫媒樹種、青は風媒樹種を示す。

虫媒の有利さ

- 1) 花粉媒介効率が高い。
- 2) 風媒に比べると他殖の可能性が高い（近交弱勢の回避）。
- 3) 風媒に適していない環境への進出（不確実性仮説）。

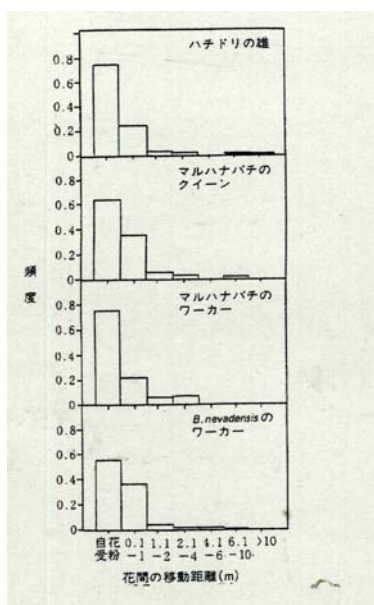
虫媒は、両性花および被子植物の進化とリンクして進化したと考えられ、二畳紀以降に著しく進化した。

虫媒による花粉の移動距離

一般に花粉の移動距離や花粉媒介者の移動距離の頻度分布は L 字型を示す。一般に媒介者の移動距離は数十 cm から数 m 程度とされるが、個体密度の低い樹木では長い（数百 m 以上）と推定される例が多い。

定花性

媒介動物が、複数の植物を利用しているにも関わらず、個々の個体は同じ種類の植物を連続的に訪問する性質を定花性という。2種類の植物（○×）があるとき、○○と××の頻度が期待値以上に高いときに定花性があるとする。各植物が 5:5 のときは○○と××の合計頻度が 50%以上（ $0.5^2+0.5^2$ ）、8:2 のときは 68%以上（ $0.8^2+0.2^2$ ）なら定花性がある。昆虫の記憶力が小さいことが要因と考えられている。ハチ類で定花性が高いといわれる。



(左図) 昆虫の花間の移動距離

昆虫の移動距離は短く、また短い距離の頻度が高い。つまり距離の近い花間での花粉のやりとりの頻度が高い。しかし自家不和合性などにより、必ずしも自家受粉頻度が高いとは限らない。

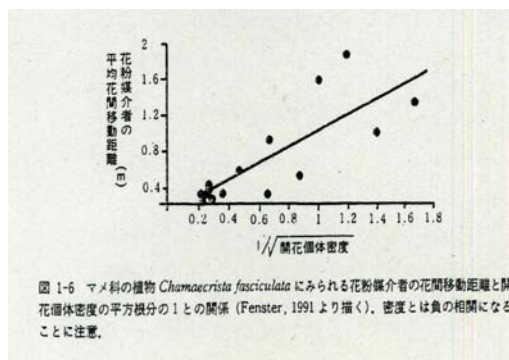


図 1-6 マメ科の植物 *Chamaecrista fasciculata* にみられる花粉媒介者の花間移動距離と開花個体密度の平方根の1との関係 (Fenster, 1991より描く)。密度とは負の相関になることに注意。

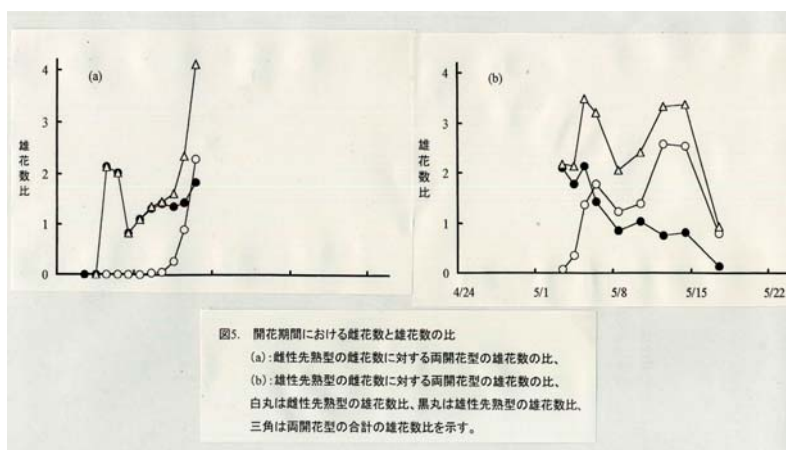
花粉と胚珠の比率(P/O 比)

両性花の花粉数と胚珠数の比を P/O 比という。胚珠は、花粉よりもきわめて高価である（投資される資源量が多い）ため、P/O 比は 1 より大きいのが普通。P/O 比は進化的に選択された形質であり、各種の交配システムや生息立地などと一定の関係がみられる。交配システムとの関係では、自殖性の種より他殖性の種で P/O 比が高い傾向がある。自家受粉する閉鎖花 6 種の平均 P/O 比は 4.7 である（胚珠を結実させるのに必要な最低の花粉数）のに対し、他殖性の 25 種の平均は 5800 という調査結果がある。

TABLE 1. Breeding systems and mean pollen-ovule ratios of species in Appendix I.

| OCI | Breeding System | N= | $\frac{P}{O}$ \bar{x} of $\bar{x} \pm$ S.E. | $\log \frac{P}{O}$ \bar{x} of $\bar{x} \pm$ S.E. |
|-----|----------------------|----|--|---|
| 0 | Cleistogamy | 6 | 4.7 \pm .7 | .65 \pm .07 |
| 1 | Obligate autogamy | 7 | 27.7 \pm 3.1 | 1.43 \pm .05 |
| 2 | Facultative autogamy | 20 | 168.5 \pm 22.1 | 2.15 \pm .06 |
| 3 | Facultative xenogamy | 38 | 796.6 \pm 87.7 | 2.81 \pm .05 |
| 4 | Xenogamy | 25 | 5859.2 \pm 936.5 | 3.65 \pm .06 |

一般には、樹木は他殖性の種が多く、草本種に比べると P/O 比は大きい。また樹木では虫媒花の P/O 比は風媒花よりも高い傾向があると思われる。個体群レベルで考えると、個体密度が高いと個体群全体の（雄花/雌花）比は小さくなると予想される（イタヤカエデの例、まだデータ不足）。



各種の生息立地との関係では、攪乱地に生活する種や遷移初期種で P/O 比が小さく、遷移後期種で特定のポリネーターに花粉媒介を頼る種で P/O 比が大きい。攪乱地の種や遷移初期種は純群落を形成する傾向があり（受粉確率が高い）、また自殖性の種も多く、このため P/O 比が小さいと考えられる。遷移後期種は多くは他殖性であり、また特定のポリネーターに頼る種では受粉確率があまり高くないため（ポリネーター密度が小さいため）、P/O が高い傾向があるのではないかと考えられる。

TABLE 5. Correlations between pollen-ovule ratios and successional stage.

| Successional stage | Number species | \bar{x} of $\frac{P}{O} \pm S.E.$ | $\log \frac{P}{O}$ \bar{x} of $\bar{x} \pm S.E.$ |
|--|----------------|-------------------------------------|---|
| Highly disturbed | 23 | 135.6 \pm 23.5 | 1.93 \pm .09 |
| Early successional | 24 | 588.7 \pm 100.3 | 2.65 \pm .07 |
| Late successional Pollinators unpredictable | 23 | 1877.4 \pm 423.6 | 3.09 \pm .09 |
| Late successional Pollinators predictable | 15 | 7251.5 \pm 1396.1 | 3.72 \pm .10 |

媒介者を集める植物の戦略

花粉媒介者を集めるために、植物は大きな花あるいは数多くの花をつけて目立ちやすくするとともに、蜜・オイル・花粉などの媒介者に対する報酬を用意している。これら媒介者誘引のための投資は、配偶子（胚珠、花粉）を作るための投資とトレードオフ（両立しない関係。一方が増加すれば、他方が減少する関係）にある。

花の寿命

花の寿命も花粉媒介と関連性があると予想されるが、あまりはっきりした傾向

はみられない。比較的明瞭な傾向は、熱帯では寿命の短い花（1日花）が多く、温帯で春咲く花や高山の花の寿命が長いことである。温度が高いと花の維持コストが大きく、また媒介者数も多いので、受粉確率は高くなると考えられる。

蜜の分泌

蜜の分泌量を時間的に変化させることで、必要なタイミングで媒介者を誘引し、受粉確率を高めることができる戦略である。雌雄異熟性の花では、効果的と考えられる。

誇示効果 (display effect)

花が集中していると、媒介者に対する誇示効果が生じ、比例的以上に媒介者を引きつけることができる。単花よりも、花序が媒介者誘引には効果的である。北海道の樹木で虫媒花である樹種は、単花でなく、花序をつける種が多い。また個体群レベルでも、花密度が高い場合受粉率が向上する例がみられる（熱帯雨林の一斉開花、北海道のハクウンボク）。

単花 *Prunus*

花序 *Magnolia*, *Sorbus*, *Phellodendron*, *Acer*, *Tilia*, *Kalopanax*, *Cornus*, *Syringa*, *Styrax*

群落レベルでの開花

ある植物群落では、各植物の開花期は、少しずつ重なり合いながらも種ごとにずれているのが通常である。これは媒介者を巡る種間競争の結果生じたと考えられる。植物群落が孤立化あるいは種の多様性が失われると、開花フェノロジーが途絶え、植物の結実率に負の影響をあたえる。

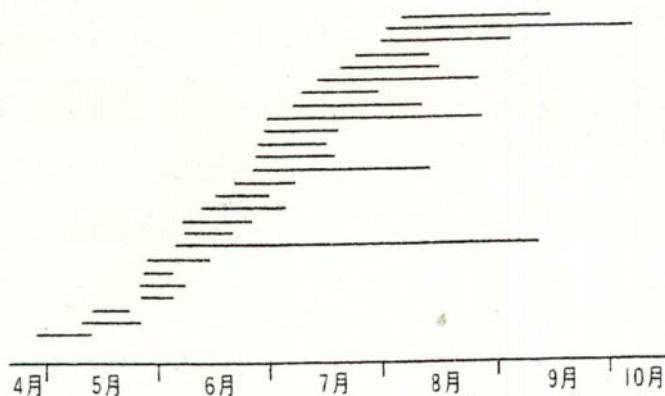


図 1-17 植物群落の開花フェノロジー (Heinrich, 1975 より描く)。1つの線は植物1種の開花期間を示していて、1年を通じていろいろな花が咲いていることがわかる。

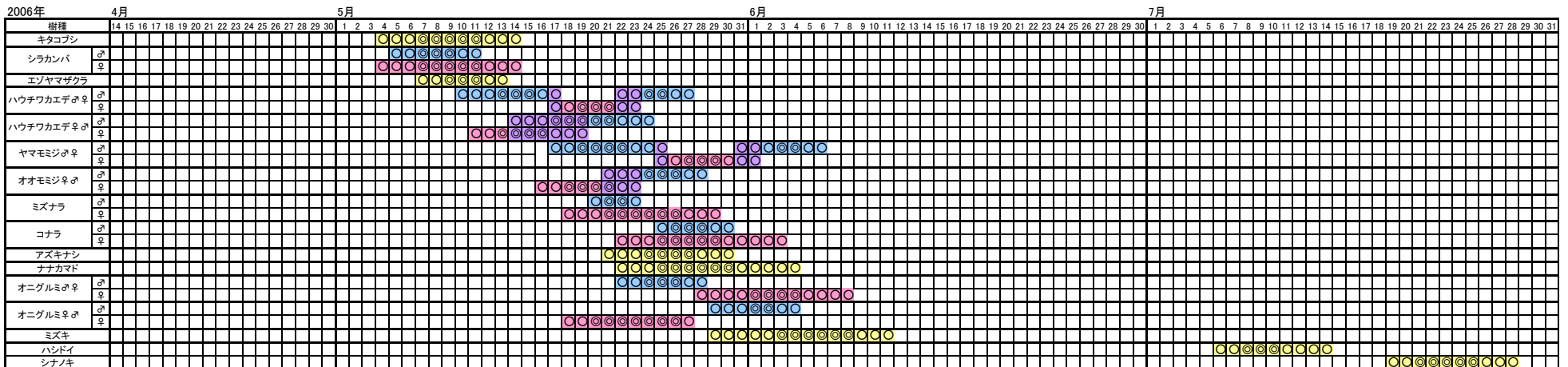
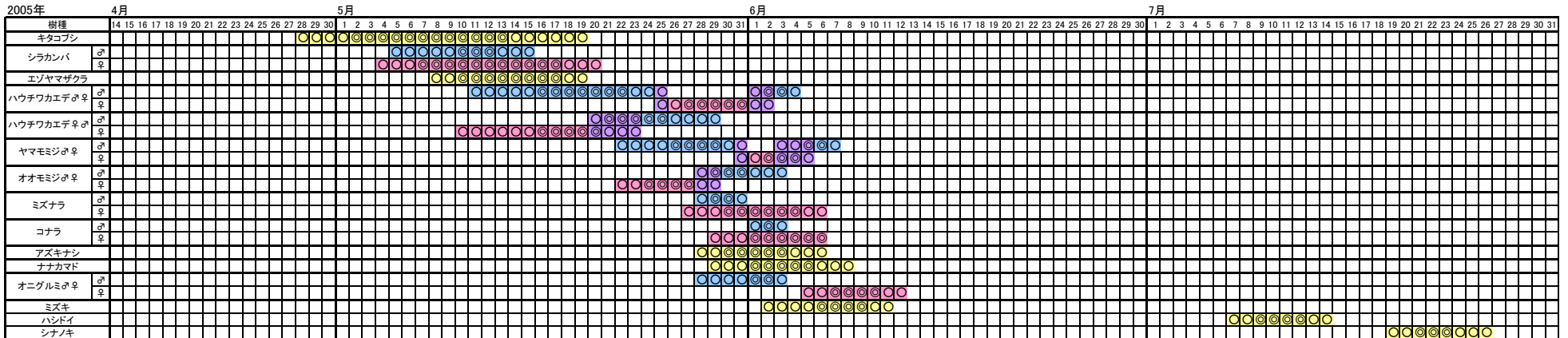
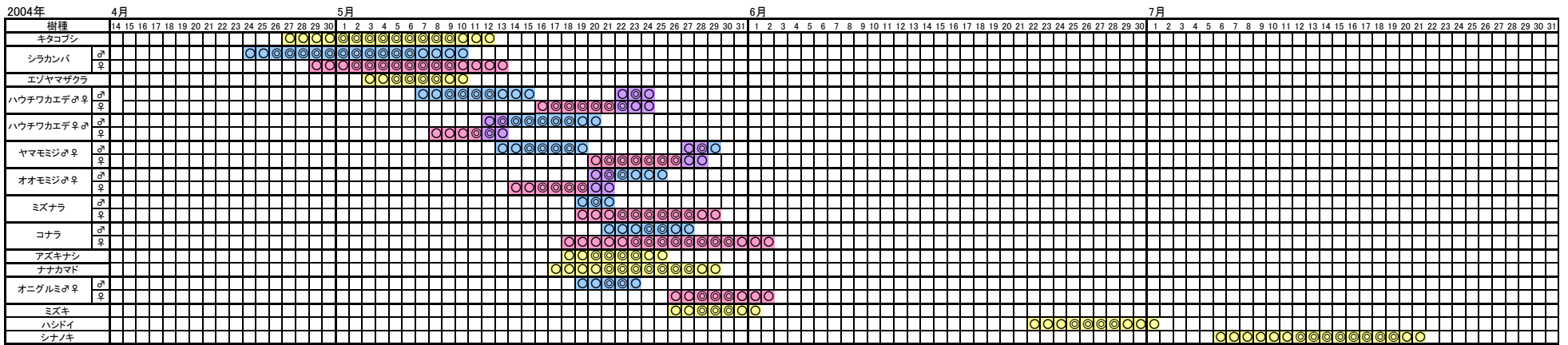


図-2 開花フェノロジー

○：開花初期または後期 ◎：開花最盛期

* 青は雄花、赤は雌花、黄色は両性花の開花を示す。 * 紫は雌雄異熟性のカエデ類で雄花、雌花の同時開花を示す。