

## 植物の性

性：同種の生物に雄と雌の区別があること。

高等植物の性：雄と雌の生殖器官（雄蕊と雌蕊）が、空間的にどのように配列されているかを意味する。植物の性は、個花レベル、個体レベル、集団レベルで、様々な性表現がある。

表 2-1 植物の性 (Lloyd and Webb, 1977 より作成)。

性的単型	sexually monomorphic = homophytic
種内の各個体は皆同じ型である (各個体は両性を持つ)。	
両性花	hermaphrodite 1花に両性の生殖器官がある。
雌雄同株	monoecy 1個体が雌花と雄花を持つ。
雌性両全同株	gynomonoecy 1個体が雌花と両性花を持つ。
雄性両全同株	andromonoecy 1個体が雄花と両性花を持つ。
多型性同株	polygamomonoecy 1個体が雌花、雄花、両性花などを持つ。
性的二型	sexually dimorphic = heterophytic
種内の各個体は異なる型である。	
雌雄異株	dioecy 雄個体と雌個体がある。
雌性両全異株	gynodioecy 雌個体と両性個体がある。
雄性両全異株	androdioecy 雄個体と両性個体がある。
多型性異株	polygamodioecy 雄花と両性花を持つ個体あるいは雌花の両性花を持つ個体と雄または雌個体とが混じる。
3型性	trioecy 雄個体、雌個体、両性個体が混じる。

表-1 開花特性

	開花時期	*個体全体 開花期間	性表現	花粉媒介	雌雄の重複期間*1	
					個体内	個花内
ノニレ	4月中～下	10日	両性花	風媒	同調	同調
ハルニレ	4月中～下	10日	両性花	風媒	同調	同調
カツラ	4月下～5月上	10日～2週間	雌雄異株	風媒	-	-
シラカンバ	4月下～5月上	20日	雌雄同株・単性花	風媒	重複	-
キタコブシ	4月下～5月上	2週間	両性花・雌性先熟	虫媒	重複	無
ブナ	5月上～中	10日	雌雄同株・単性花	風媒	重複	-
エゾヤマザクラ	5月上	1週間	両性花	虫媒	同調	同調
ハウチワカエデ	5月上～下	2週間	雌雄同株・機能的単性花・異熟性	虫媒	1.2日以下	-
ヤマモミジ	5月中～下	2週間	雌雄同株・機能的単性花・異熟性	虫媒	1.2日以下	-
オオモミジ	5月中～下	2週間	雌雄同株・機能的単性花・異熟性	虫媒	1.2日以下	-
ヤマグワ	5月下	10日	雌雄同株または異株・単性花または両性花	風媒	同調	(同調)
ミズナラ	5月下	10日	雌雄同株・単性花	風媒	重複	-
コナラ	5月下～6月上	2週間	雌雄同株・単性花	風媒	重複	-
アズキナシ	5月下	1週間～10日	両性花	虫媒	同調	同調
ナナカマド	5月下	10日～2週間	両性花	虫媒	同調	同調
オニグルミ	5月下～6月上	1週間～10日	雌雄同株・単性花・異熟性	風媒	無	-
ミズキ	5月下～6月上	1週間	両性花	虫媒	同調	同調
ハクウンボク	6月上	10日	両性花	虫媒	同調	同調
ハシドイ	7月下	10日	両性花	虫媒	同調	同調
シナノキ	7月上～下	2週間	両性花(機能的雄性両全同株)・雄性先熟	虫媒	重複	無

\*1 同調: 雌雄機能の成熟期間が大部分重なる  
重複: 雌雄機能の成熟期間が部分的に重なる

## 有性生殖の適応度:進化的戦略の基本式

有性生殖で、他個体と交雑して子どもをつくった場合、親の適応度は1/2である。両性個体の植物の場合、雌機能を通しての適応度と雄機能を通しての適応度があり、その合計が親個体としての適応度  $w$  となる。

$$w = \frac{1}{2}(w_f + w_m)$$

$w_f$ : 雌機能を通しての適応度、 $w_m$ : 雄機能を通しての適応度

自然個体群では  $w_m$  を求めるのは困難なため、集団内でランダム交配するとして、

$$w_m = F \cdot \frac{m}{M}$$

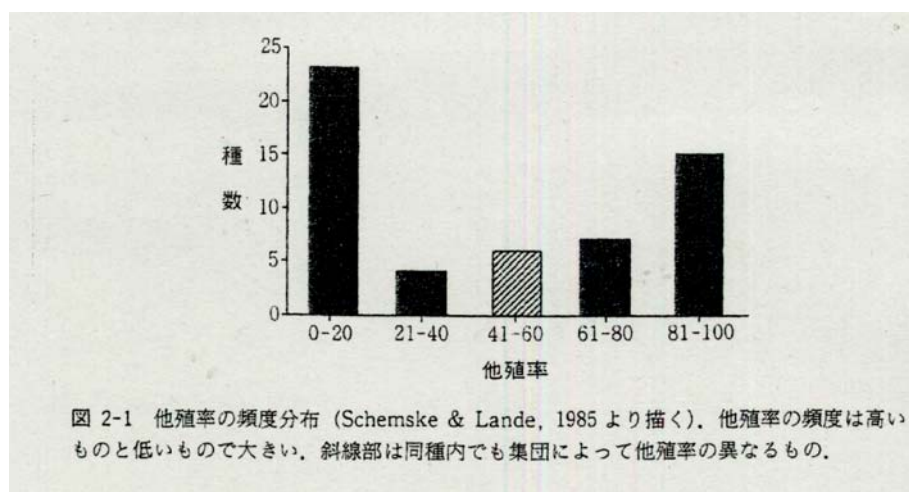
$m$ : 個体の雄花数、 $F, M$ : 集団の雌花数、雄花数

## 両性個体 (hermaphrodite) と自殖(self fertilization)

### 両性個体の有利さ

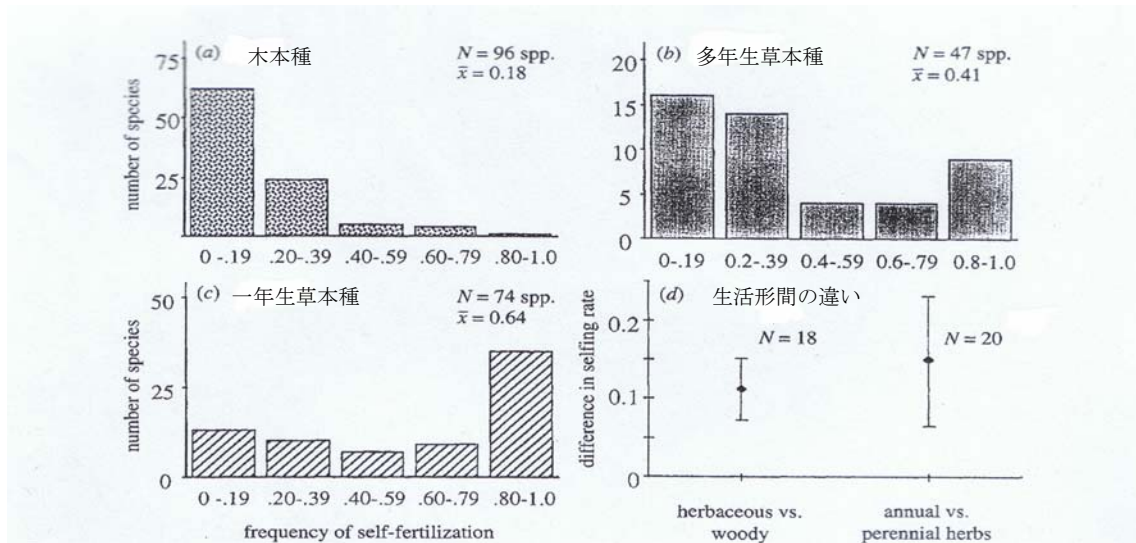
- 1) 両性個体の場合、有性生殖を確実にできる
- 2) わりと多くの被子植物では雌雄異熟性がみられるので、両性であっても資源利用的にはあまり無理はかからない
- 3) 媒介者のためのコストは、両性で共有した方が効率的

**自殖**: 自家受粉 (同一の花または個体内で受粉する場合) によって胚珠が受精し、種子がつくられる場合。自殖は、繁殖コストが少なく済む、確実に受粉できる、小集団化している場合に有利という特徴がある。しかし多くの植物では、**近交弱勢** (inbreeding depression: 自殖によってできた種子起源の植物の生残・成長が、他殖種子のものより劣る現象) がみられる。



植物の他殖率の頻度分布

他殖率の高い部分と低い部分で頻度が高い (他殖性と自殖性の頻度が高い) が、全体では分布は連続的である。



植物の生活形ごとの自殖率の分布

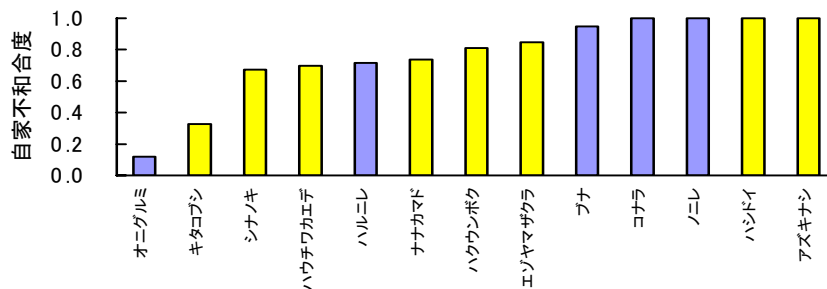


図-5 自家不和合度

自家不和合度 =  $1 - c/d$   
 c: 自家受粉による発芽種子の比率、d: 他家受粉による発芽種子の比率。  
 黄色は虫媒樹種、青は風媒樹種を示す。

### 自殖の場合の適応度

平均自殖率  $R$  の両性個体群で、他殖の種子の平均成功度（種子数×繁殖サイズに達するまでの生存率）を  $W_0$ 、自殖種子の平均成功度を  $W_1$  とする。他殖できなかった胚珠はすべて自殖するとして、そこへ自殖率が  $r$  ( $r > R$ ) の個体が侵入できる条件について考える。

自殖率  $r$  の個体の平均適応度  $w$  は、

$$w = rW_1 + 0.5(1-r)W_0 + 0.5(1-R)W_0$$

第1項は自殖種子、第2項は他殖種子、第3項は花粉による適応度である。これより

$$\frac{\partial w}{\partial r} = W_1 - 0.5W_0$$

$W_1 > 0.5W_0$  なら（自殖種子の成功度が、他殖種子の成功度の0.5倍より大きい）、 $\partial w / \partial r > 0$  であるから、自殖率を増大させる方向へ選択が働くと考えられる。

また、近交弱勢の程度を

$$\delta = 1 - \frac{W_t}{W_0}$$

とすると、 $\delta < 0.5$  (近交弱勢の程度が小さい) と  $\partial w / \partial r > 0$  であり  $r=1$  が進化的に安定、逆に  $\delta > 0.5$  のときは  $r=0$  が安定である。つまり植物集団は、自殖集団か他殖集団になる傾向があると予測される。

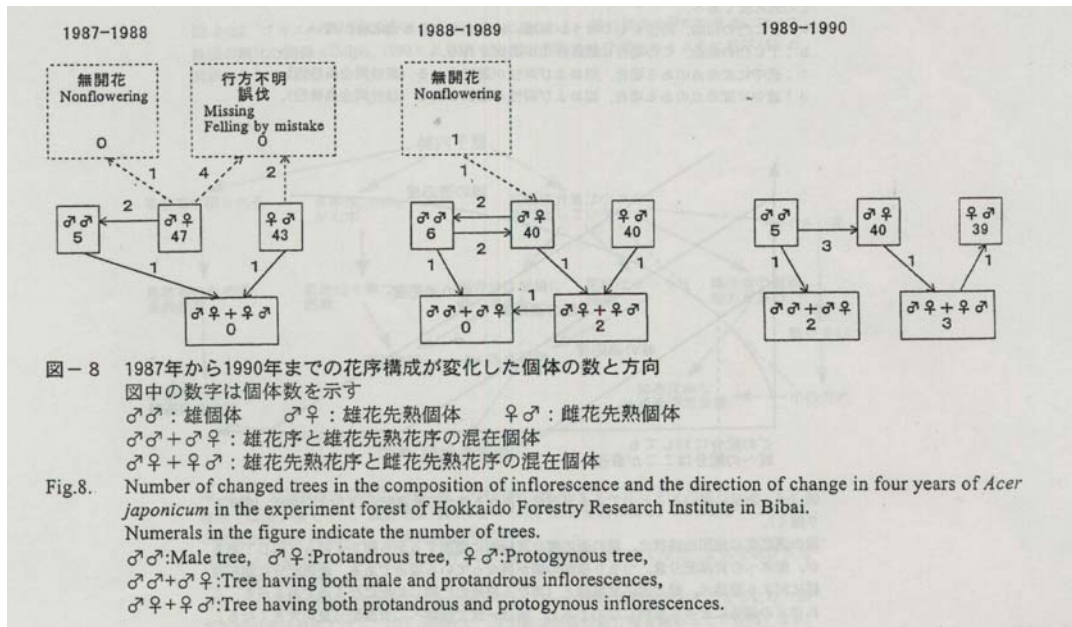
### 遠交弱勢 (outbreeding depression)

花粉や種子の分散距離が短いと、集団が狭い地域に隔離されるという状況が生じる。そのような集団が、その地域の環境に適応していると、遠交弱勢が生じることがある。

## 植物の性表現

性 (sex) : 雄か雌という不連続な概念

性表現 (gender) : 雌雄が 1 個体に同居している場合、相対的な雌らしさ、雄らしさの程度を連続的に表す概念。一般には、雌雄の配偶子数、あるいは雌雄の花量などの表現型性表現で表されることが多い。植物種によっては、性表現には経年的な変化が認められる。



## 両性個体の性配分

### 性配分モデル

両性個体からなる集団における最適な性配分について考える。個体  $i$  の適応度を  $w_i$  とすると、雌機能を通じた適応度  $F_i$  と雄機能を通じた適応度  $M_i$  の和となる。

$$w_i = F_i + M_i$$

集団が  $K$  個体で構成され、 $j$  番目の雌機能経由の個体  $i$  の適応度を  $F_j$  とすると、

$$w_i = F_i + \sum_{j=1}^K F_j c_i$$

$c_i$  : 個体  $i$  の雄機能の集団中の雌をめぐる競争のシェア、ランダム交配集団なら  $c_i = M_i / \sum M_j$

ここで、他個体の雌を通しての適応度  $F_j = \text{const.}$  とすれば、

$$w_i = F_i + K F_j c_i$$

雄機能への資源配分比を  $a$ 、雌機能へは  $1-a$  とし、 $F, M$  は資源配分量と直線関係にあるとする。

$$F = 1-a, \quad M = a$$

すべての資源を雌機能に振り分けたときにつくることのできる種子数を  $n$ 、種子の生存率を  $r$  とする。いま集団全体が  $a_1$  という配分比をとっているとすれば、その適応度  $w_1$  は

$$w_1 = nr(1-a_1) + Knr(1-a_1) \left( \frac{a_1}{Ka_1} \right) = 2nr(1-a_1)$$

ここである個体が  $a_2$  という配分比をとると、その適応度は

$$w_2 = nr(1-a_2) + Knr(1-a_1) \left( \frac{a_2}{Ka_1} \right)$$

これを  $a_2$  で偏微分すると

$$\frac{\partial w_2}{\partial a_2} = -nr + nr \frac{1-a_1}{a_1} = nr \left( -1 + \frac{1-a_1}{a_1} \right)$$

$\partial w_2 / \partial a_2 = 0$  とすると ( $a_2$  が変化しても  $w_2$  は変化しない)

$$-1 + \frac{1-a_1}{a_1} = 0$$

これから

$$a_1 = \frac{1}{2}$$

つまり、逆に言うと、集団中の各個体が雌雄に 1/2 ずつ配分していれば、これからずれた配分比の個体が生じて、それは集団中には広がらないことを示す。ランダム交配集団では、1/2 の配分が**進化的に安定な戦略 (ESS)** である。



**進化的安定戦略 (ESS: evolutionary stable strategy)** : 集団内のすべての個体がある戦略を採用しているとき、その戦略と異なる戦略が突然変異によって生じても、自然選択の力によって集団内に広がることができないような多数個体が採用している戦略を進化的に安定な戦略という。

戦略を  $x$  とし、適応度関数を  $f$  とすると、 $f(x)$  が  

$$f(x^*) > f(x) \quad (x^* \neq x)$$
 なら、 $x^*$  は ESS である。

これが保証される数学的な条件は、

1)  $\partial^2 f / \partial x^2$  は、 $x=x^*$  あるいはその近傍においては  $\partial^2 f / \partial x^2 < 0$

2)  $\partial f / \partial x$  は、 $x=x^*$  にて  $\partial f / \partial x = 0$ 、その近傍においては、 $x < x^*$  では  $\partial f / \partial x > 0$ 、 $x > x^*$  では  $\partial f / \partial x < 0$  である。

### 適応度の増加が配分比と直線関係でない場合

すべての資源を雌機能へ配分したときの種子数を  $n$ 、その生存率を  $r$ 、雄機能への配分比を  $a$ 、個体数を  $K$  とし、雄器官の量を  $a^y$ 、雌器官を通じた適応度を  $(1-a)^z$  とすると、上の式は

$$w_2(a_2, a_1) = nr(1-a_2)^z + Knr(1-a_1)^z \frac{a_2^y}{Ka_1^y}$$

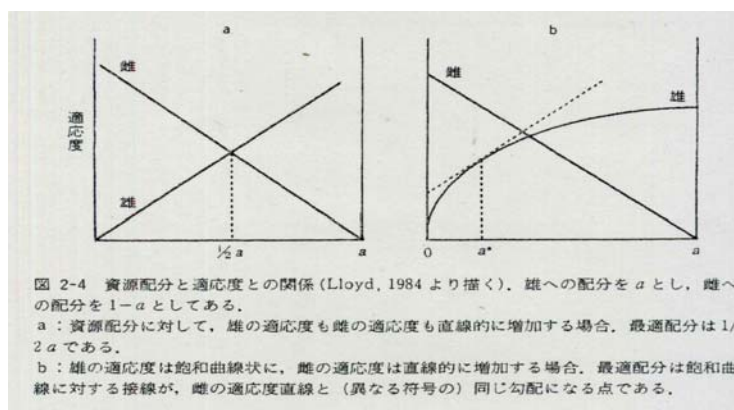
したがって

$$\frac{\partial w_2}{\partial a_2} = nr \left[ -z(1-a_2)^{z-1} + \frac{y(1-a_1)^z}{a_1^y} a_2^{y-1} \right]$$

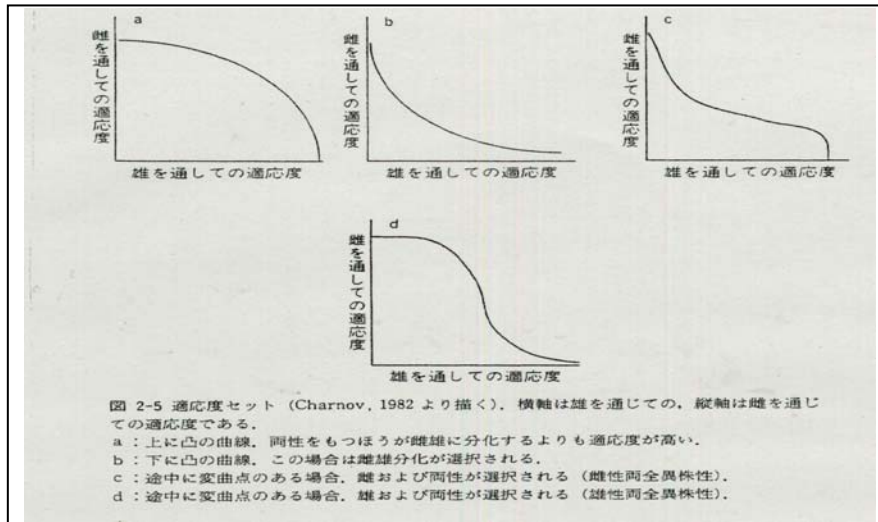
ここでもまだ  $a_1, a_2$  が残っていて、このままでは最適戦略が求められないが、最適戦略はすべての個体が採用していて、戦略  $a$  のとき  $\partial w / \partial a = 0$  である。上式で  $a_1 = a_2 = a$  とし、 $\partial w / \partial a = 0$  とすると、

$$\frac{1-a}{a} = \frac{z}{y}$$

つまり  $y, z$  の大きい方へより多く配分するのが最適戦略となる。ただし  $\partial^2 f / \partial x^2 < 0$  のためには、 $2yz < y+z$  を満たさなければならない。



適応度セット：雌雄を通しての適応度の関係を表した図。曲線の形状によって最適戦略が異なり、両性戦略、雌雄異株戦略などが進化しうることを示す。



雌雄異株性、雌性両全異株性、雄性両全異株性は、両性個体から進化したと考えられる。

### 雌雄同株

(単性花をつける) 雌雄同株性は、自殖の回避が大きな選択圧となって、両性花から進化したと考えられている。両性花と異なる利点は次のよう。

- 1) 雌器官と雄器官が空間的に分離しているので、自殖率が低い
- 2) 雌雄花の比率の変更が容易である

花序単位では両性である樹木でも、小花単位では (機能的に) 単性であるものもみられる (例えば *Acer*)。

### 性転換

一部の動物でサイズの有利性モデル (個体サイズによって機能的性が異なる) が知られている。植物では、“雌として卵を生産する能力は個体のサイズとともに増大する。これに対して、交配がランダムに行われる場合には、小さな雄でも十分に繁殖が可能で、雄としての繁殖力はサイズにそれほど左右されない” という仮説が考えられる。樹木では、*Acer* 属の種でサイズにともなう性転換がみられる。またサイズに依存しない経年的な性転換も知られる (*Acer*)。

※ 樹木では、必ずしもサイズ依存的に雌へ変わるとは限らないと考えられる。例えば、ひじょうに受粉確率が低い種では、もともと繁殖への投資が小さい段階で (つまり個体が小さい段階) 少量の雄花を生産しても、繁殖成功はほとんど望めない。このような状況では、比較的サイズが小さい段階ではより雌へ投資し (雌は子どもを生産する上では確実性の高い性であるため)、資源に余裕があるときに雄への投資を増大させるという戦略が考えられる。受粉確率を考慮に入れた繁殖モデルでは、このような戦略が ESS と求められている場合もある (樹木ではまだ具体例はないようである?)。

## 雌雄異株性の種における性比(雄個体数:雌個体数比)

### 高木類における雌雄異株性の頻度

被子植物では雌雄同株→雌性(雄性) 両全異株→雌雄異株へ進化したと考えられている。植物全体に比較すると、高木類では雌雄異株性の樹種の頻度が高いといわれている。

TABLE 1. *Floral sexuality and canopy position*<sup>a</sup>

Floral sexuality	% Species in		% Species overall
	Canopy	Sub-canopy	
Hermaphroditic ( <i>N</i> = 218)	63.2	66.4	65.5
Monoecious ( <i>N</i> = 38)	9.5	12.2	11.4
Dioecious ( <i>N</i> = 77)	27.4	21.4	23.1

<sup>a</sup> Deviations from overall frequency were measured by  $\chi^2$  statistic;  $\chi^2$  (for canopy species) = 0.911, N.S.;  $\chi^2$  (for subcanopy species) = 0.144, N.S.

コスタリカの熱帯雨林における高木類の性表現 (Bawa *et al.* 1985: *Am. J. Bot.* 72)

北海道の自生高木類の性表現(佐藤孝夫:北海道樹木図鑑)

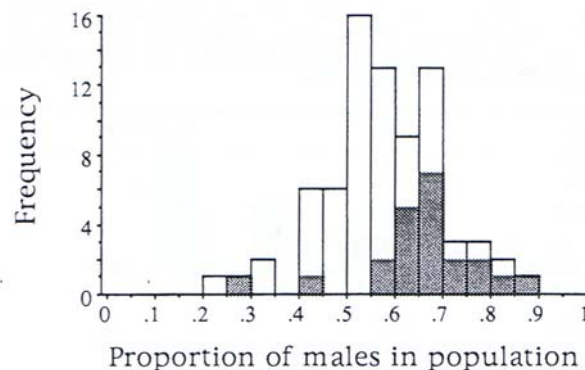
性表現	針葉樹類		広葉樹類	
	種数 (%)	代表的な樹種	種数 (%)	代表的な樹種
両性花	0		25 (37)	ニレ類、モクレン類、バラ科、シナノキ類
雌雄同株*	5 (83)	マツ科	24 (35)	クルミ類、カバノキ科、ブナ科、カエデ類
雌雄異株**	1 (17)	イチイ	19 (28)	ヤナギ類、カツラ、キハダ、ニガキ、タモ類

\* 単性花で雌雄同株、雄性(雌性)両全同株性を含む。

\*\* 雄性(雌性)両全異株性、3型性も含む。

### 性比の偏り

雌雄異株性の植物個体群では、性比に偏り(雄バイアス, 雌バイアス)がみられることがある。高木類では雄バイアスの例が多い。



熱帯の高木類の性比 (Thomas & LaFrankie 1993: *Ecology* 74)

雄の個体数比を示してあり、影部は性比が 1:1 と有意に異なるもの。



## 性比バイアスに関する仮説

**繁殖コスト説(Differential reproductive cost hypothesis)** : 雄個体の繁殖過程は、開花し、花粉を飛散させれば終了するが、雌個体では、開花—受粉に続いて、果実(種子)を成熟させることが必要である。一般に果実(種子)の成熟には大きな投資が必要であるため、雄個体と雌個体では、繁殖への投資量に差があると考えられている。繁殖投資は雌で大きいため、繁殖開始サイズは雌で大きく、繁殖後の成長や生残率は雌で低下すると考えられる(繁殖のコスト)。このため、雌の死亡率が高く、個体群の性比は雄バイアスとなると考えられる(Lloyd & Webb 1977)。

植物の性差 (Obeso 2002: New Phytol. 155)

	NS	M > F	F > M
Variables related to SSD			
Size			
Woody species	20	21	4
Herbaceous species	8	6	20
RGR			
Woody species	5	9	1
Herbaceous species	1	1	0
Variables related to DSD			
Vegetative propagation			
Woody species	4	0	2
Herbaceous species	2	3	0
Survival			
Woody species	1	9	0
Herbaceous species	0	4	3
Frequency of reproduction			
Woody species	2	21	0
Herbaceous species	1	7	0
Reproductive allocation			
Woody species	1	0	11
Herbaceous species	2	0	9

M>F は雄の方が優れていることを、F>M は雌の方が優れていることを示し、各項目に該当する種数を示している。

**サイズ有利性仮説(Size advantage hypothesis)** : 繁殖に対する投資量は雌の方が大きいので、個体サイズが小さく、生産あるいは貯蔵資源量が小さいときは雄として繁殖し、個体サイズが大きくなり資源量が十分になったら雌として繁殖を行うという説。植物では通常小サイズ個体の個体数が多く、小サイズ個体は雄として繁殖するため、雄バイアスが生じ、また雌雄間でサイズ分布に差が生じる。この仮説が成り立つには、個体の成長にともなって性転換が生じる必要がある(Charnov 1982)。

**環境決定説(Environmental sex determination hypothesis)** : 光・水分・養分などの環境条件が良好であれば、光合成生産量や貯蔵資源量を増大させることができる。雌では繁殖への投資量が大きいため、環境条件がよい立地では雌比が高くなり、条件が劣悪な立地では雄比が高くなるという説。個体群ごとの性比にバイアスが生じるだけでなく、雌雄の空間分布にも差が生じる。ただしこの説で

も、少なくともある成長段階においては、性表現が可變的であることが必要 (Charnov & Bull 1977; Freeman *et al.* 1976)。

これらの仮説は、すべて雌の繁殖投資量が雄より大きいことを仮定している。多くの種では、この仮定が成り立つことが多いが、高木類では実測された例は少ない。一般には、開花に対する投資量は雄で大きく、繁殖全体に対する投資量は雌で大きいことが多い。しかし必ずしもそうではないと考えられる例もみられる。またこれらの仮説は互いに排他的ではない。

#### 北大構内のヤマグワの根元直径階別個体数

性表現	0~10(cm)	10~20(cm)	20~(cm)
雄個体	23 n.s	9 n.s	3
雌個体	33 n.s	8 n.s	12 *

n.sは雌雄の個体数の比が1:1と異なっていないことを、\*は5%水準で有意差があることを示す( $\chi^2$ 検定)。