

令和元年5月29日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04837

研究課題名(和文) 近交弱勢を避ける道：その戦略の進化の統一的理解

研究課題名(英文) How to avoid self-fertilization: clarifying its evolution

研究代表者

酒井 聡樹 (Sakai, Satoki)

東北大学・生命科学研究科・准教授

研究者番号：90272004

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：自殖を避ける戦略として、配偶体型または孢子体型の自家不和合性・雌雄異熟・雌雄離熟(およびこれらの組み合わせ)などが進化している。こうした戦略の進化条件を、自家不和合性に焦点をあてて統一的理解することを試みた。

自家不和合性は、自家受精を遺伝的に防ぐシステムであり、被子植物に普遍的に見られる。しかし、既存の理論ではその進化条件は非常に厳しい。この矛盾を解消するため、自家不和合性は、自殖というよりも近親交配を避けるために進化したという説を提唱した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

自家不和合性は、生物学における重要な研究対象となっている。本研究で提唱した、自殖というよりも近親交配を避けるために進化したという説は、これまでの研究を大きく変えるものである。自殖に関するこれまでの研究では、近親交配の影響はほとんど見過ごされてきた。本研究により、近親交配の影響を調べる研究が加速的に進むと期待される。

配偶体型または孢子体型の自家不和合性・雌雄離熟・雌雄異熟に着目し、それらの進化を統一的理解するという試みもこれまで行われてこなかった。これらを統合した本研究により、近交弱勢を避ける戦略の進化の理解が大きく進展すると考えている。

研究成果の概要(英文)：To avoid self-fertilization, two types of self-incompatibilities, herkogamy, and dichogamy have evolved. I examined the evolution of these strategies, particularly examining self-incompatibilities.

I proposed a new hypothesis that self-incompatibilities have evolved not to avoid self-fertilization but to avoid kin-fertilization.

研究分野：植物生態学

キーワード：近交弱勢 近親交配 自殖

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 研究の学術的背景

自殖を避ける

被子植物の大多数は雌雄同株である。そのため、自殖が起こりうるという宿命を負っている。自殖によって出来た胚は、近交弱勢により、成長速度や生存率が低下する。そのため、自殖を避けるための様々な戦略が進化している。自殖に関する研究は、ダーウィン以来、生物学の一つの重要課題となっている。

自殖は、同じ花の花粉が柱頭に付く同花受粉、または、個体内の他の花の花粉が付く隣花受粉によって起こる。同花受粉を避ける効果があるのが雌雄異熟・雌雄離熟である(これらには、性的干渉を避ける効果もある)。雌雄異熟では、葯の裂開時期と柱頭の成熟時期とが異なる。雌雄離熟では、葯と柱頭とが離れて位置する。一方、同花受粉・隣花受粉ともに絶つのが自家不和合性である(下記参照)。雌雄異熟または雌雄離熟であり、かつ自家不和合性を備えている種も非常に多い(Barrett 2003)。(異型花柱性の種もあるが、やや少数派であるので本研究では触れない。)

自家不和合性とは?

自家不和合性は、自家受精を遺伝的に防ぐシステムであり、被子植物の半数が備えている。自家花粉の識別は S 遺伝子座によって制御されている。この遺伝子座は、雄側(花粉または葯)で発現する識別遺伝子と雌側(雌しべ)で発現する識別遺伝子とからなる。そして、多数の対立遺伝子が分化している(S_1, S_2, S_3, \dots と区別される)。花粉(または花粉親)が持つ S 対立遺伝子と雌しべが持つ S 対立遺伝子とが合致すれば自家受精が阻止される。ただし、同じ S 対立遺伝子を持っている他個体とも交配不可となる。

自家不和合性の遺伝的機構は植物群によって異なっている(Takayama and Isogai 2005)。配偶体型の自家不和合性では、花粉が持つ S 対立遺伝子が識別の対象となる。孢子体型の自家不和合性では、花粉親が持つ S 対立遺伝子が識別の対象となる。ただし孢子体型では、たとえば $S_1 S_2$ という遺伝子型の親個体において、 S_1 と S_2 の両方が発現する場合(共優勢)と、どちらのみが発現する場合(優劣性あり)とがある。

被子植物において、配偶体型が少なくとも 4 回、孢子体型が少なくとも 10 回独立に進化した

と推定されている(Igicら2008)。

自家不和合性の進化条件は厳しい

その普遍性にも関わらず、自家不和合性の初期進化の条件(Sakai and Wakoh 2014)も、維持される条件 (Gervaisら2014)も厳しい。近交弱勢が非常に高いことに加え、自家花粉の受粉率(柱頭に付いた花粉の内の自家花粉の割合)が非常に高いことが求められるのである。こうした条件を満たす植物が稀というわけではない。しかしながら、上述のように、雌雄異熟や雌雄離熟を備えておりながら自家不和合性の種も非常に多い。実際、さまざまな種の自殖率を調べた論文(Goodwillieら2005)を見ると、自家不和合性の種において、自殖率が非常に高い種は少数派である。このように既存の理論では、自家不和合性の進化と維持とを説明することが難しい。

配偶体型の自家不和合性なのか、孢子体型の自家不和合性なのか 配偶体型と孢子体型の自家不和合性はそれぞれ、どのような条件下で進化しやすいのであろうか。配偶体型に比べ孢子体型は、初期進化を起こしにくく思える。配偶体型に比べ孢子体型の方が、交配可能な他個体が限定されやすいからである。たとえば、 s_1s_2 という遺伝子型の親個体由来で s_1 を持つ花粉は、配偶体型の場合、 s_1 を持つ個体のみと交配不可となる。一方孢子体型の場合、初期進化の段階では識別遺伝子の優劣性は進化しておらず、共優勢であったと考えることが自然である。この場合 s_1 花粉は、 s_2 を持つ個体とも交配不可となりうる。他殖上のこうした不利点にも関わらず、なぜ、孢子体型が独立に10回も進化したのであろうか。こうした問題も未解明である。

(2)本研究で明らかにすること

本研究では、近交弱勢を避ける戦略の進化を統一的に理解することに挑む。配偶体型および孢子体型の自家不和合性・雌雄異熟・雌雄離熟に着目し、それぞれが単独またはいくつかの組み合わせで進化する条件の解明を試みる。以下が、本研究の着眼である。

2. 研究の目的

近親交配の効果を考慮した、自家不和合性の進化のモデルを構築する。そして、配偶体型および孢子体型それぞれについて、自家不和合性の集団に自家不和合性の遺伝子が侵入する条件(初

期進化の条件)、 自家不和合性の集団に、自家和合性の遺伝子が侵入できない条件(維持条件)を調べる。解析では、近親交配の影響および、雌雄異熟・雌雄離熟の状態に依存した、自家花粉の受粉率・他個体への送粉率の違いを考慮する。これらに依存して、初期進化および維持の条件がどう変化するのかを見る。これらの解析により、「雌雄異熟 雌雄離熟 雌雄異熟かつ離熟 4)雌雄異熟も離熟もなし」という四つの状態と、「配偶体型 孢子体型」の自家不和合性の二つとが、どのような組み合わせで進化しやすいのかを明らかにする。

近交弱勢が、植物の開花戦略

3．研究の方法

数理モデルを用いた理論的解析：自家不和合性の進化モデルを、配偶体型と孢子体型のそれぞれについて構築する。そして、自家不和合性が初期進化する条件および維持される条件を解析する。

数理モデルの予測の検証：草本多種を用いて、数理モデルの予測の検証を行う。

系統解析による検証：配偶体型または孢子体型の自家不和合性の種を含む分類群を対象に、網羅的な系統解析を行う。そして、雌雄異熟・雌雄離熟・配偶体型の自家不和合性・孢子体型の自家不和合性がどのように進化しているのかを解析する。

4．研究成果

自家不和合性の初期進化の条件を数理モデルにより解き明かした。自家不和合性は自家受精を防ぐシステムであり、多数回独立に進化している。共通しているのは、雄側遺伝子と雌側遺伝子があり、両者が完全連鎖している点である。しかし、自家不和合性がどのようにして進化したのかは謎であった。雌雄両遺伝子となる2つの突然変異が、完全連鎖した部位に起きる可能性は低いからだ。本研究では、完全連鎖した部位に出現しなくても、雌雄遺伝子が広がっていくことを示した。完全連鎖が必須ではないということであり、自家不和合性の進化条件はかなり緩くなる。

近交弱勢が、花への食害と花の防御に対してどのような影響を与えるのかも解析した。その結果、事前防御はほとんど行われなくなるを見出した。近交弱勢が、花の蜜分泌に与える影響も解析した。その結果、訪花者による連続訪花を避ける現象に影響を与えていることが解明された。

5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 2 件)

Wakabayashi, K., Oguro, M., Itagaki, T., and Sakai, S. (2018) Floral induced and constitutive defense against florivory: comparison of chemical traits in 12 herb species. *Plant Ecology* 219:985-997. 査読有り

Misaki, A., Itagaki, T., Matsubara, Y., and Sakai, S. (2018) Intra-flower variation in nectar secretion: secretion patterns and pollinator behavior in male- and female-phase flowers. *American Journal of Botany* 105:842-850. 査読有り

〔学会発表〕(計 0 件)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称 :

発明者 :

権利者 :

種類 :

番号 :

出願年 :

国内外の別 :

取得状況 (計 0 件)

名称：

発明者：

権利者：

種類：

番号：

取得年：

国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6．研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：牧 雅之

ローマ字氏名：Maki Masayuki

所属研究機関名：東北大学

部局名：学術資源研究公開センター

職名：教授

研究者番号（8桁）：60263985

(2)研究協力者

研究協力者氏名：板垣 智之

ローマ字氏名：Itagaki Tomoyuki

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。