

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 6 月 22 日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2020

課題番号：16K07783

研究課題名(和文)雌雄異株樹木の頻度の地域間変異を生む要因の探索

研究課題名(英文) Factors that generate interregional variation in the frequency of dioecious trees

研究代表者

名波 哲 (Nanami, Satoshi)

大阪市立大学・大学院理学研究科・准教授

研究者番号：70326247

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：雌雄異株植物では、両性植物に比べて強い花粉制限がかかったり種子散布範囲が狭くなり、集団の維持が難しくなると予想される。これらの不利を補うための生態特性として、雌雄異株植物が性的に早熟であることを実証的に示した。また、雌雄異株植物は鳥散布型の種子をもつ傾向があるとされており、種子散布に貢献する森林生鳥類を音声データにより探索した。さらに、クスノキ科内の雌雄異株樹種と雌雄同株樹種の間で近交係数を比較し、前者においては近親交配を回避されていることを示した。また日本で雌株だけがみついているヤマコウバシについて、日本中のサンプル間で遺伝的な変異がほとんど見られず、巨大なクローンであることが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

固着生活を送るにも関わらず、雌雄の機能を個体レベルで分業する雌雄異株植物が、両性植物が優占する中で、いかに個体群を維持しているのか、これはダーウィンも注目した難問である。本研究は、雌雄異株植物の各個体は1つの性の役割に集中投資できるため、両性植物よりも早熟であるという有利性を示した。さらに、異株植物が近親交配を避け、集団の遺伝的多様性を高く維持していることも、個体群の維持に役立っていると考えられた。一方で、ヤマコウバシのように極めて遺伝的多様性が低い集団も見られ、1本の親株だけで種子生産できるという長所の効果が十分に大きければ、集団の遺伝的多様性は必須のものではないことも示された。

研究成果の概要(英文)：Dioecious plants are expected to have stronger pollen limitation and narrower seed dispersal range than bisexual plants, making them more difficult to maintain their populations. To compensate for these disadvantages, we demonstrated that dioecious plants are sexually precocious than cosexual plants. Dioecious plants tend to have bird-dispersed seeds, and we searched for forest birds that contribute to seed dispersal using voice data. In addition, we compared the inbreeding coefficients between dioecious and cosexual species of the Lauraceae, and showed that inbreeding was avoided in the former. In *Lindera glauca*, of which only female plants have been found in Japan, showed little genetic variation among samples from all over Japan, indicating that the population in Japan is a huge clone.

研究分野：森林生態学

キーワード：性表現 雌雄異株 雌雄同株 個体群維持機構 遺伝的多様性 共存

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

森林樹木は種によって多様な性表現をもつ。多くは1株の中に雌雄の機能を備えた両性樹種であるが、中には個体レベルで性の役割を分業する雌雄異株樹種もある。雌雄異株樹種は、森林群集の樹木の多様性や動態を考える上で無視できないグループであるが、樹木の「性」を明確に意識した研究は限られている。本研究では、森林群集内の雌雄異株樹種の集団維持機構を明らかにすることを目的とする。大面積調査区を活用し、雌雄異株樹種と両性樹種の間で様々な生活史特性と遺伝的多様性を比べる。調査は温帯と熱帯で行い、結果の普遍性を検討する。本研究により樹木の多様な性の創出と維持の仕組みに迫る。

### 2. 研究の目的

植物は雌雄異株であることにより、強い花粉制限や狭い種子散布派になどの不利を背負う。実際に、雌雄異株植物は世界の被子植物の6%程度と少ない(Renner & Ricklefs 1995)。一方で、雌雄異株植物の割合は生活形や地域によって差があり、木本、低緯度地域、島嶼ほど高いことも知られている。本研究の核心をなす問いは、「雌雄異株植物が不利をどのように克服して両性植物と共存しているのか?」である。この問いに答えるために、雌雄異株樹種と両性樹種の間で、さまざまな生活史特性を比較し、雌雄異株樹種の有利性を探ることである。

固着生活を行うにも関わらず、個体レベルで性機能を分業することは不利を背負うことは確かである。しかし見方を変えれば、1株で雌雄両方の役割を果たさなければならない両性植物に対し、雌雄異株植物は1つの性機能に集中投資できるため、両性植物よりも有利な点をもつ可能性がある。雌雄異株樹種の有利性を示した数少ない実証例として、メス株の種子生産数が両性樹種よりも1.6倍多いことを示した例があるが(Ibarra-Manriquez & Oyama 1992)、両性樹種をしのぐために必要な2倍の生産数には達していない。この結果は、雌雄異株樹種が1つの生活史特性だけでは両性樹種に追いつけないことを示している。本研究では、雌雄異株樹種が長い一生の中のさまざまな生活史段階で少しずつ有利性を積み重ね、それらの「積算効果」によって最終的に両性樹種と対等な個体群成長率を実現していると予想し、以下の3つの仮説を検証した。

- (1) 雌雄異株樹種は両性樹種に比べて早熟である。すなわち若齢であったり個体サイズが小さくても開花・結実する。
- (2) 雌雄異株樹種の雌株は、両性樹種よりも多くの果実を实らせるため、動物、特に主要な種子散布者である鳥類に対するディスプレイ効果が高く鳥類が多く集まる(Vamosi et al. 2007)。
- (3) 集団中の遺伝的多様性が高い。これは必ず言われることだが、実証例は見当たらない。

### 3. 研究の方法

(1) 奈良県春日山原始林において、18科26属の30樹種、雌雄異株樹種11種と両性樹種19種を開花状況を調査した。これらの種の生態特性、性表現、生活形、果実特性、最大個体サイズは様々である。調査対象種の個体を見つけた時、双眼鏡を用いて開花の有無を観察し、雌雄異株の種についてはその個体の性も記録した。個体のサイズとして、胸高幹直径(地上から130cmの位置の幹の直径、DBH)を測定した。調査は、様々な幹サイズの個体の十分な個体数20個体以上、かつ、さまざまな幹サイズのデータがそろうまで行われた。

(2) 早奈良県春日山原始林において、朝に双眼鏡を用いて対象木を訪れる鳥類の採食行動を観察した。カスミザクラ、ヒサカキ、ムクノキ、タラノキ、エゴノキ、カラスザンショウ、クマノミズキ、サンショウ、エゴノキ、タカノツメ、コシアブラを対象に、各種の結実期に調査を行った。観察は対象木1個体につき3日間1日あたり4時間、3日間で合計12時間調査した。鳥類の訪問時には、個体ごとに種名を記録し、ストップウォッチによる滞在時間(秒)の測定と、数取器による採食果実個数のカウントを行った。

(3) サンプルは、マレーシア・サラワク州のランビルヒルズ国立公園と奈良春日山原始林の2カ所で行った。ランビルヒルズ国立公園でのサンプリング対象種は雌雄異株樹種2種 *Litsea myristicaefolia*、*L. angulata*、両性樹種2種 *Cinnamomum racemosum*、*C. tahyanum* の合計4種(全てクスノキ科)とした。春日山でのサンプリング対象種は雌雄異株樹種2種 イヌガシ、シロダモ、両性樹種2種 ヤブニッケイ、ホソバタブの合計4種(全てクスノキ科)とした。さらに、日本各地からクスノキ科クロモジ属の4樹種、ヤマコウバシ、アブラチャン、クロモジ、ダンコウバイをサンプリングした。これら4樹種はいずれも雌雄異株であるが、ヤマコウバシは日本に雌株のみが見られ、アポミクスで種子を生産しているとされる。

全てのサンプルからDNAを抽出し、次世代シーケンサーを用いたRAD-Sequence法またはMIG-Seq法により多数の一塩基多型(SNPs)を検出した。得られたSNPsデータを用いて、各種の近交係数  $F_{is}$  や塩基多様度  $\pi$  を計算し、遺伝的多様性を評価した。

#### 4. 研究成果

(1) 個体群内の 50%の個体が開花する幹直径を繁殖開始サイズと定義した。繁殖開始サイズに有意な系統シグナルはみられず、系統的に近縁な種が似た相対サイズで開花を開始するわけではなかった。一方、雌雄異株樹種は両性株樹種よりも繁殖を開始する相対サイズが小さい傾向があった(図1)。繁殖開始相対サイズの平均 ± 標準偏差は雌雄異株樹種で  $0.165 \pm 0.073$ 、両性樹種で  $0.331 \pm 0.136$  であった。系統学的線形回帰モデルでは繁殖開始サイズの値が雌雄異株樹種と両性樹種で有意に異なることが示された。

(2) 調査地の春日山原始林ではさまざまな果実食鳥類が確認された(大矢・岡本ら 2017)。樹種と鳥類種の対応関係を見ると、カラスザンショウとクマノミズキが最も多い 8 種の鳥類に利用されていた。一方でエゴノキはヤマガラ 1 種のみ利用されており、樹種によって果実を採食する鳥類種やその種数は異なっていた。鳥類種の側から見ると、ヤマガラやシジュウカラ、シロハラのように特定の樹種のみを利用する種もあれば、メジロのようにエゴノキ、ムクノキ以外のすべての樹種に訪れている種もあった。樹種と鳥類種の対応関係は、樹種の性表現によって差は見られなかった。推定総結実数や樹冠サイズは、樹種間、樹木個体間で大きく違ったため、推定総結実数に対する鳥類の 1 時間当たり採食果実数の割合を比較した。この割合も、雌雄異株樹種と両性株樹種の間で差はみられなかった。

(3) 奈良県春日山原始林およびマレーシア・ランビルヒルズ国立公園におけるクスノキ科樹種の SNPs 解析の結果、両調査地とも、雌雄異株樹種の方が両性樹種よりも遺伝的多様性が高い傾向が認められた。これは少なくとも今回対象としたクスノキ科 8 種では、雌雄異株樹種の個体群の方が、同所的に生育する両性種樹種の個体群よりも遺伝的に多様であることを示す。雌雄異株樹種で遺伝的多様性が高い直接の理由はわからないが、両性樹種では自殖の可能性があるのに対して、雌雄異株植物は他殖しかしないことが関係しているのかもしれない。

日本国内から広く採取したクロモジ属樹種 4 種のうち、雌雄株の交配によって種子を生産するアブラチャン、クロモジ、ダンコウバイにおいて、ヘテロ接合の観察値は期待値に近く、近交係数はほぼ 0 であった。これらの結果は、他殖のみで繁殖する雌雄異株性の効果によるものと考えられた。遺伝的変異は母樹と種子間、集団内、調査域全体の順に増加した。これらの種の遺伝構造には地理的な分化が観察された。一方、ヤマコウバシの遺伝的変異は、母樹と種子間、集団内、調査域全体に PCR エラーとの有意な差は見られなかった。ヤマコウバシの集団内と集団間の遺伝的多様性は極めて低かった。アボミクスには交配をせずに単一の個体から集団を作ることができるという利点があり、それはヤマコウバシの遺伝的多様性が極端に低いという欠点を上回る可能性がある。このことが、本種が日本に広く分布している理由かもしれない。

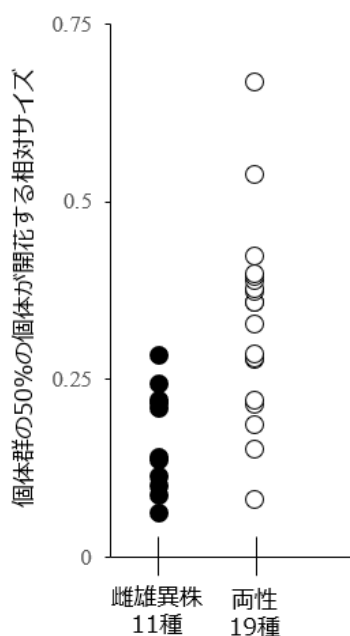


図 1. 奈良県春日山原始林における雌雄異株樹種 11 種と両性樹種 19 種の繁殖開始相対サイズの比較 (Ohya et al. 2017 より作成)。

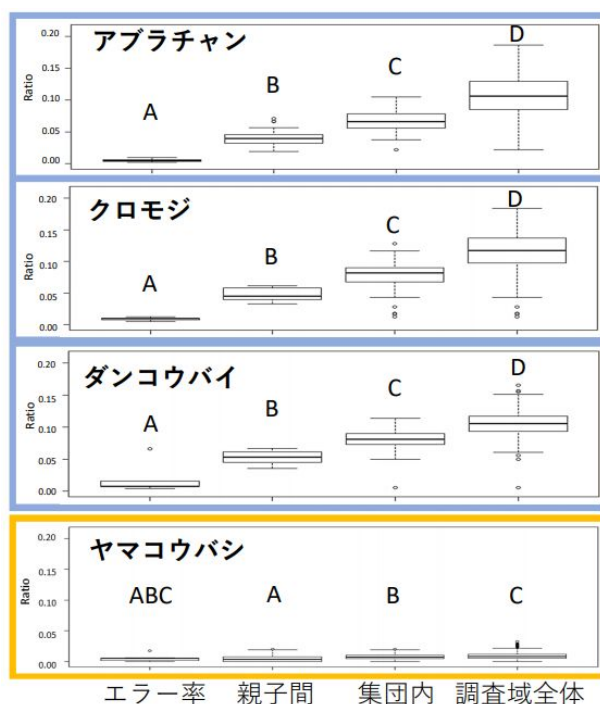


図 2. 日本国内のクロモジ属 4 種における個体間の遺伝的変異の比較。アルファベットが異なるペアは有意な差があることを示す (Wilcoxon test) (Nakamura et al. 2021 より作成)。

<引用文献>

- Renner SS & Ricklefs RE (1995) Dioecy and its correlations in the flowering plants. *American Journal of Botany*, 82, 596-606.
- Ibarra-Manriquez G & Oyama K (1992) Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of Botany*, 79, 383-394.
- Vamosi JC, Zhang Y & Wilson WG (2007) Animal dispersal dynamics promoting dioecy over hermaphroditism. *American Naturalist*, 170, 485-491.
- 大矢樹・岡本真帆・武田紗季・伊東明・名波哲 . (2017) 春日山原始林において観察記録が途絶えた鳥類の音声による再確認 . *地域自然史と保全*, 39, 61-70.
- Ohya I, Satoshi Nanami S & Itoh A (2017) Dioecious plants are more precocious than cosexual plants: A comparative study of relative sizes at the onset of sexual reproduction in woody species. *Ecology and Evolution*, 7, 5660-5668.
- Nakamura M, Nanami S, Okuno S, Hirota SK, Matsuo A, Suyama Y, Tokumoto H, Yoshihara S & Itoh A (2021) Genetic diversity and structure of apomictic and sexually reproducing *Lindera* species (Lauraceae) in Japan. *Forests*, 12, 227.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Itsuki Ohya, Satoshi Nanami, Akira Itoh	4. 巻 7
2. 論文標題 Dioecious plants are more precocious than cosexual plants: A comparative study of relative sizes at the onset of sexual reproduction in woody species	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 5660-5668
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/ece3.3117	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 大矢樹, 岡本真帆, 武田紗季, 伊東明, 名波哲	4. 巻 39
2. 論文標題 春日山原始林において観察記録が途絶えた鳥類の音声による再確認	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 地域自然史と保全	6. 最初と最後の頁 61-70
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Mizuho Nakamura, Satoshi Nanami, Seiya Okuno, Shun K. Hirota, Ayumi Matsuo, Yoshihisa Suyama, Hayato Tokumoto, Shizue Yoshihara, Akira Itoh	4. 巻 12
2. 論文標題 Genetic diversity and structure of apomictic and sexually reproducing Lindera species (Lauraceae) in Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Forests	6. 最初と最後の頁 227
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/f12020227	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計19件（うち招待講演 0件/うち国際学会 4件）

1. 発表者名 上羽亮太郎, 名波哲, 永見侑大, 伊東明
2. 発表標題 日本産樹木における液果の反射スペクトルと生育環境との関係
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 永見侑大, 名波哲, 伊東明
2. 発表標題 果実の反射スペクトルの変化に伴う訪鳥数と採食果実数の推移
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 中村瑞穂, 名波哲, 伊東明, 陶山佳久, 廣田峻, 松尾歩
2. 発表標題 日本産クロモジ属樹種4種の遺伝的多様性と遺伝構造
3. 学会等名 2020年度日本生態学会近畿地区会例会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Mizuho NAKAMURA, Satoshi NANAMI, Akira ITOH, Yoshihisa SUYAMA, Shun HIROTA, Ayumi MATSUO
2. 発表標題 Comparison of genetic diversity among <i>Lindera</i> species (Lauraceae) with different reproductive systems
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 永見侑大, 名波哲, 伊東明
2. 発表標題 果実の成熟に伴う鳥類の採食行動の変化
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Okamoto M, Ohya I, Tahara D, Itoh A, Nanami S
2. 発表標題 Seed dispersal network between birds and woody plants in the Kasugayama Forest Reserve, a primary evergreen broad-leaved forest, Japan
3. 学会等名 The 8th East Asian Federation of Ecological Societies International Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ohya I, Nanami S, Itoh A
2. 発表標題 Dioecious plants compensate for reproductive disadvantages by precocious flowering
3. 学会等名 The 8th East Asian Federation of Ecological Societies International Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nanami, S., Hideyuki Kawaguchi, H., Akira Itoh, A
2. 発表標題 Effects of an invasive tree <i>Nageia nagi</i> (Podocarpaceae) on flowering sex ratio and reproductive activity of a dioecious tree <i>Neolitsea aciculata</i> (Lauraceae)
3. 学会等名 The 8th East Asian Federation of Ecological Societies International Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 名波 哲, 永野 惇, 手塚 あゆみ, 伊東 明
2. 発表標題 雌雄異株樹木における対立遺伝子組成の雌雄株間の違い
3. 学会等名 第66回日本生態学会年次大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ohya I, Itoh A, Nanami S, Tan S, Mohamad MB
2. 発表標題 Phylogeny and ecological traits of dioecious trees in a tropical rain forest in Borne
3. 学会等名 The 55th Annual Meeting of Association of Tropical Biology and Conservation (ATBC) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 岡本 真帆・大矢 樹・武田 紗季・伊東 明・名波 哲
2. 発表標題 春日山原始林における植生間の鳥類多様性の比較と植生タイプとの関係
3. 学会等名 日本生態学会平成29年度近畿地区会例会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 大矢樹・伊東明・名波哲・Stuart Davies・Sylvester Tan・Mohizah B. Mohamad
2. 発表標題 ボルネオ島熱帯雨林樹木の性表現と生態特性の相関
3. 学会等名 第27回日本熱帯生態学会年次大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 岡本 真帆・大矢 樹・武田 紗季・伊東 明・名波 哲
2. 発表標題 奈良県春日山原始林における鳥類群集の多様性と植生タイプとの関係
3. 学会等名 日本鳥学会2017年度大会
4. 発表年 2017年



1. 発表者名 田原大督・岡本真帆・大矢樹・伊東明・名波哲
2. 発表標題 糞から抽出したミトコンドリアDNAの塩基配列による鳥類の種同定
3. 学会等名 日本生態学会第65回全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 岡本真帆・大矢樹・田原大督・伊東明・名波哲
2. 発表標題 春日山原始林における鳥類の種子散布ネットワーク
3. 学会等名 日本生態学会第65回全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 大矢樹・伊東明・名波哲・Davies, Stuart・Sylvester Tan・B. Mohamad Mohizah
2. 発表標題 ボルネオ熱帯雨林における雌雄異株樹種の系統関係と生態特性
3. 学会等名 日本生態学会第65回全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 松澤和史・名波哲・大田明咲奈・神丸千明・永野惇・手塚あゆみ・伊東明
2. 発表標題 雌雄異株植物ナギにおける当年生実生の性比の母樹間の比較
3. 学会等名 日本生態学会第65回全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 大矢樹, 名波哲, 伊東明 (大阪市立大学・院理)
2. 発表標題 雌雄異株樹木は雌雄同株樹木より早熟か?
3. 学会等名 日本生態学会第64回全国大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 岡本真帆 (大阪市立大学・理), 大矢樹 (大阪市立大学・院理), 武田紗季 (大阪市立大学・理), 伊東明 (大阪市立大学・院理), 名波哲 (大阪市立大学・院理)
2. 発表標題 奈良県春日山原始林における植生タイプ間での鳥類の種組成と種多様性の違い
3. 学会等名 日本生態学会第64回全国大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	伊東 明  (Itoh Akira)  (40274344)	大阪市立大学・大学院理学研究科・教授   (24402)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
マレーシア	サラワク森林研究所			
マレーシア	Forest Department Sarawak			
アメリカ合衆国	Center for Tropical Forest Science			