

令和 5 年 6 月 8 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19K06855

研究課題名(和文) 植物における環境依存的な花の性決定機構とその適応的意義の解明

研究課題名(英文) Adaptive significance and mechanism of environment-dependent sex determination in flowers

研究代表者

宮崎 祐子 (Miyazaki, Yuko)

岡山大学・学術研究院環境生命科学学域・准教授

研究者番号：20443583

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、雄性両全性同株のケツクサを用いて、個々の花の性を決定する環境シグナルと、野外生育環境においてその環境シグナルを利用することの適応的意義について明らかにした。環境シグナルは特に、日長条件と花序内の栄養状態が雄花を誘導するメカニズムに着目した。花序内で最初に咲く(B1)両性花が結実に成功すると、次に咲く(B2)花は雄花になるが、短日条件によってB2花は両性花になること、さらに、日長条件への応答性に栄養状態が関与することが示唆された。一年草であるケツクサは生育の終盤である秋には短日条件に応答して種子生産可能な両性花を生産することが適応的である可能性が考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

環境依存的な生物の性決定については動物や収量に直結する作物においてその仕組みの解明が進んでいるが、野生植物における環境依存的な個々の花の性表現の決定機構についてはほとんど明らかになっていなかった。本研究で新たに得られた知見は、進行する気候変動に対して自然生態系の一部である植物個体群が種子生産を介してどのように応答するかを検討する材料になり得る。

研究成果の概要(英文)：The purpose of this study was to clarify how plants respond to environmental signals to determine the sex of individual flowers and the adaptive significance of using these environmental signals in the natural environment, using andromonoecious species. We focused on the mechanism by which daylength conditions and nutrient availability within the inflorescence induce staminate flowers. We found that when the first perfect flower in the inflorescence (B1) succeeds in fruiting, the next flower (B2) becomes a staminate flower, but that short-day conditions induce the B2 flower to become perfect. Furthermore, the results suggest that nutrient availability plays a role in the responsiveness to daylength conditions. It was hypothesized that this annual herbaceous plant species may be adaptive to produce seed-producible perfect flowers in response to short-day conditions in the fall, the last stage of its growth.

研究分野：植物生態学

キーワード：環境依存的性決定 花の性 ツククサ 日長

## 1. 研究開始当初の背景

植物の性表現は多様性に富み、個体単位の性表現で見ると、全種子植物のうち 90%以上は個体が雌雄性を持たず、何らかの環境要因あるいは発達の過程によって個々の花の性が決定する。動物では環境依存的な性決定機構とその適応的意義について研究が進んでいる。一方、植物における環境依存的な性決定については、古くからその現象については報告されているが、どのようにして温度、日長、栄養状態等の複数の環境因子が性決定に作用するのか明らかになっていない。気温上昇などの気候変動は成長や種子生産を通じて植物の分布が変化させることが予測されている。環境依存的な性決定のメカニズムの解明は、植物の適応度の指標であり分布にも直接的に影響する種子生産の評価に不可欠であるが、多くのこれまでの研究では生育条件が管理される園芸作物を対象としており、野外に生育する植物種についてはほとんど明らかになっていない。

## 2. 研究の目的

本研究では、植物が両全性から雌雄性を獲得する進化の途中段階にあると考えられている表現型である雄性両全性同株(両性花と雄花を有する)ケツクサを用いて、環境要因、特に日長条件と栄養状態が花の性表現を決定するメカニズムを明らかにする。さらにそれらの環境条件が花の性決定のシグナルとなった適応的意義についての検討を試みる。

## 3. 研究の方法

ケツクサは野外の生育環境下では、一つの花序内で最初に咲く花(B1:図1)は両性花であり、B1 両性花が結果に成功すれば、次に咲く花(B2:図1)は雄花に、何らかの原因で失敗すればB2には両性花が誘導される。これまでの研究でB1 両性花の開花・受粉成功から24時間を経過すると、B1 両性花の結果を中断させてもB2は両性花にならないことが明らかになっている。そこで本研究では、以下の項目について研究を行った。

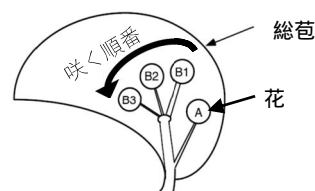


図1 ケツクサの花序 (Ushimaru et al. 2003 を改変)

### (1) B2 つぼみ内での花器官の形態観察と網羅的遺伝子発現解析

ケツクサの雄花は雌ずいが伸長せず、胚珠が未熟となった花である。トウモロコシやキュウリをはじめとする他の多くの雌雄異花同株植物においても、雌雄それぞれの花は一度両性花の段階を経るが、片方の性の生殖器官が途中で退化することで雌雄の性が分化する、類似したしくみを持っている。一方、植物の雌雄性は系統毎に独立に獲得されたものであり、その決定因子は同一ではない。そこで、ケツクサにおいても全ての花は分化初期は両性花としてスタートするが、分化の途中で何らかのシグナルにより雌ずいおよび子房の発達が中断されて雌機能を失い、結果として雄花として機能するという仮説を立てた。この仮説において何がシグナルとなっているのかを網羅的に把握するため、両性花および雄花としての機能が決定した直後のB2 つぼみを用いた網羅的遺伝子発現解析を行った。



図2 B1 開花から24時間後のB2 つぼみ(雌ずいおよび子房)

B1 両性花の開花と同時に受粉を行い、そのまま結果を成功させる、あるいは花柱の除去により失敗させる処理を行い、それぞれから得られるB2花のつぼみをB1開花から24時間後に採取し、がくおよび花弁を除去したサンプル(図2)を用いてRNA-seqを行った。また、実体顕微鏡で雌ずいおよび子房の形態を測定し、外部形態の差異について観察した。

### (2) 生態型による日長への応答の違いとその適応的意義

生育環境における日長が異なる生態型について、B1 両性花の結果後であってもB2花に両性花が誘導されるのに必要な暗期の長さが異なるよう適応しているか、という問いに答えるための実験を行った。実験のために必要な生態型は新たに採取を行う計画であったが、出張が制限される状況下で入手には時間を要したが、北海道系統および神戸系統を用いて実験を行った。実験は、繁殖可能な大きさまで成長したポット植栽個体を用いて、日長条件3条件(14.5L/9.5D、12L/12D、8L/16D)で行った。

また、B1 両性花の結果後であってもB2に両性花が誘導される連続した長さの暗期を、赤色光で中断する光中断を行い、B2に両性花が誘導されなくなるかどうか、さらに赤色光照射の直後に遠赤色光を照射して光中断の効果が打ち消される(B2に両性花が誘導される)かどうかを実験し、ケツクサの個々の花の性決定にフィトクロムをシグナルとして用いているかどうかを検討した。実験には人工気象器および(国研)国立環境研究所内のガラス室を用いた。

## 4. 研究成果

### (1) B2 つぼみ内での花器官の形態観察と網羅的遺伝子発現解析

B1の開花から24時間後におけるB2 つぼみ内の雌ずいおよび子房の長さや大きさには、B1の

結果の成功処理と B1 の花柱の除去処理との間で差は認められなかった。

B1 の結果の成功処理および B1 の花柱の除去処理を行った B2 つぼみ内の雌ずいおよび子房についての RNA-seq の結果は edgeR (Robinson et al. 2010) を用いて比較し、発現量が変化している遺伝子を抽出した。また、Gene Ontology に基づいて結果を整理し、発現変動遺伝子だけが持つ GO term が全遺伝子の持つ GO term に比べ、どれくらい異なっているのかを topGO (Alexa & Rahnenfuhrer 2016) を用いたエンリッチメント解析によって評価した。

(以下、結果については公表差し控え期間終了後に掲載します)

(2) 生態型による日長への応答の違いとその適応的意義

(以下、結果については公表差し控え期間終了後に掲載します)

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 K. Murakami, K. R. Katsuhara, A. Ushimaru	4. 巻 24
2. 論文標題 Intersexual flower differences in an andromonoecious species: small pollen-rich staminate flowers under resource limitation	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Biology	6. 最初と最後の頁 259-265
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/plb.13383	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 K.R. Katsuhara, Y. Tachiki, R. Iritani, A. Ushimaru	4. 巻 109
2. 論文標題 The eco-evolutionary dynamics of prior selfing rates promote coexistence without niche partitioning under conditions of reproductive interference	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Ecology	6. 最初と最後の頁 3916-3928
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2745.13768	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 K. Masuda, A. Ushimaru	4. 巻 -
2. 論文標題 Prior selfing occur in larger flowers in a mixed mating species with delayed selfing	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/2021.12.08.471669	査読の有無 無
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 -

〔学会発表〕 計15件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 増田佳奈、邑上夏菜、勝原光希、宮崎祐子、丑丸敦史
2. 発表標題 ツユクサにおける送粉環境に適応した花形質の集団間変異
3. 学会等名 2021年度日本生態学会近畿地区会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 増田佳奈、邑上夏菜、勝原光希、宮崎祐子、丑丸敦史
2. 発表標題 送粉環境に適応したツユクサの花形質
3. 学会等名 第53回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 増田佳奈、勝原光希、宮崎祐子、丑丸敦史
2. 発表標題 混殖種ツユクサの先行自家受粉は他殖の機会を減少させるか？
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 宮崎祐子、佐藤弘大、井上智美、赤路康朗、勝原光希、邑上夏菜、丑丸敦史
2. 発表標題 雄性両全性同株ケツユクサの個花における柔軟な性決定メカニズム
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 佐藤弘大、宮崎祐子、勝原光希、邑上夏菜、廣部宗、兵藤不二夫、丑丸敦史
2. 発表標題 ケツユクサの可塑的な性決定メカニズム：花序内の資源動態に着目して
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 増田佳奈, 邑上夏菜, 勝原光希, 宮崎祐子, 丑丸敦史
2. 発表標題 ツククサの花形質の集団間変異は送粉環境への適応か? : 野外調査と栽培実験による検証
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 勝原光希, 佐藤弘大, 兵藤不二夫, 宮崎祐子
2. 発表標題 花びらは使い捨ての消耗品か? 一年生草本ケツククサを用いた花資源回収の可能性の検証
3. 学会等名 第52回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 勝原光希, 宮崎祐子, 丑丸敦史
2. 発表標題 繁殖干渉が集団の自殖率や遺伝構造に与える影響: 在来ツククサ属草本を用いて
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 宮崎祐子, 佐藤弘大, 井上智美, 赤路康朗, 勝原光希, 邑上夏菜, 丑丸敦史
2. 発表標題 雄性両全性同株ケツククサの個花における日長と養分環境依存的性決定
3. 学会等名 日本生態学会第67回全国大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐藤弘大, 宮崎祐子, 勝原光希, 邑上夏菜, 廣部宗, 兵藤不二夫, 丑丸敦史
2. 発表標題 ケツユクサにおける花の可塑的な性決定と花序内資源量の関係
3. 学会等名 日本生態学会第67回全国大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 増田佳奈, 邑上夏菜, 勝原光希, 宮崎祐子, 丑丸敦史
2. 発表標題 都市域と里山域での自殖率の集団間比較：一年生草本ツユクサを用いて
3. 学会等名 日本生態学会第67回全国大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 宮崎祐子, 佐藤弘大, 井上智美, 赤路康朗, 勝原光希, 邑上夏菜, 丑丸敦史
2. 発表標題 日長と養分環境に応答した雄性両全性同株ケツユクサの花の性制御
3. 学会等名 2019年度中国四国地区生物系三学会合同大会広島大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宮崎 祐子, 佐藤 弘大, 原 里美, 勝原 光希, 赤路 康朗, 井上 智美, 邑上 夏菜, 丑丸 敦史
2. 発表標題 雄性両全性同株ケツユクサにおける花の環境応答型性決定
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中田泰地, 丑丸敦史
2. 発表標題 多様な都市環境における在来植物の適応戦略の多様性-一年生草本ツクサを用いて-
3. 学会等名 第54回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中田泰地, 中濱直之, 近江戸伸子, 丑丸敦史
2. 発表標題 在来一年生草本ツクサの形質進化の検証-多様な都市環境に着目して-
3. 学会等名 第70回日本生態学会
4. 発表年 2023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	丑丸 敦史  (Ushimaru Atsushi)  (70399327)	神戸大学・人間発達環境学研究所・教授   (14501)	
研究分担者	井上 智美  (Inoue Tomomi)  (80435578)	国立研究開発法人国立環境研究所・生物多様性領域・主幹研究員   (82101)	

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
---------	---------