

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 5 月 1 日現在

機関番号：11301
 研究種目：基盤研究（B）
 研究期間：2009～2011
 課題番号：21370006
 研究課題名（和文） 植物における、最適な花・胚珠生産戦略：新統一理論の提唱とその検証
 研究課題名（英文） Optimal flower and ovule production strategies in plants
 研究代表者
 酒井 聡樹（SAKAI SATOKI）
 東北大学・大学院生命科学研究科・准教授
 研究者番号：90272004

研究成果の概要（和文）：どのような大きさの花をいくつ作るのか、それぞれの花に胚珠をいくつ用意するのか(花・胚珠の生産戦略)。この戦略は、虫媒花において非常に多様に分化している。本研究では、余剰花の適応的意義・花の大きさと数のトレードオフ・訪花昆虫の誘引を統合し、最適な花・胚珠生産戦略を理論的に解析した。そして、その予測の検証実験も行った。

研究成果の概要（英文）：I analyzed optimal flower and ovule production in plants by developing a mathematical model. I also tested the prediction of the model.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	4,700,000	1,410,000	6,110,000
2010 年度	5,200,000	1,560,000	6,760,000
2011 年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
年度			
年度			
総計	13,900,000	4,170,000	18,070,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：環境・生態

キーワード：花・胚珠・繁殖・開花

1. 研究開始当初の背景

どのような大きさの花をいくつ作るのか、それぞれの花に胚珠をいくつ用意するのか(花・胚珠の生産戦略)。この戦略は、虫媒花において非常に多様に分化している。たとえばセリ類やキク類は、ごく少数の胚珠を持つ小さな花を多数着ける。これに対したとえばユリ類は、多数の胚珠を持つ大きな花を少数着ける。花あたり胚珠数も種間

で大きく異なり、一個から数千個まで様々である。花の数も、一ラメートが一つの花しか着けないものから、複数の花を着けるものまでである。

2. 研究の目的

なぜ、花・胚珠生産戦略はこのように多様に分化しているのであろうか。どのような要因が、この多様化をもたらしているの

であろうか。この疑問に答えるため、本研究では、受粉環境に依存した、最適な花・胚珠生産戦略を解析する。

最適な花・胚珠生産戦略を解明するためには、ある要因(下記の 1-3 を参照)が、花生産(個体あたりの花数など)と胚珠生産(花あたりの胚珠数など)にどのように影響するのかを統一的に解析することが必要である。しかしこれまでの研究は、どちらかへの影響のみに着目したものがほとんどであった。本研究では、花生産と胚珠生産への影響を統一的に捉え、花と胚珠の最適生産を解明することを試みる。具体的には、以下の三つを統合する。

1. 余剰花・余剰胚珠の適応的意義
2. 花の大きさと数のトレードオフ、種子の大きさと数のトレードオフによる制約
3. 訪花昆虫の誘引における、花の大きさと数の意義

先行研究(私自身の研究を含め)から、これらが主要因であると予想できるものである。しかしながらこれまでの研究は、これらのうちの一要因に着目して解析したものがほとんどであった。主要因を統一的に解析するのは、本研究が初の試みである。

以下で、三要因それぞれについて説明する。

余剰花・余剰胚珠の適応的意義

多くの植物で、実らない花(余剰花)・種子にならない胚珠(余剰胚珠)が存在することが知られている。他殖性の植物では、「果実数/花数」「種子数/胚珠数」ともに、数%~数10%であることが普通である。余剰花・余剰胚珠は無駄な存在に見える。それにも

関わらずなぜ存在するのであろうか。その進化要因に関する仮説がいくつか提唱されている。主なものを四つ紹介しよう。

◇ **予備仮説**: 食害に備えて多めに花を用意しているというもの。Ehrlén(1992)らが提唱。

◇ **資源待望仮説**: 種子生産に投資できる資源量や受粉量は花生産時には予測しにくい。そのため、多めに胚珠を作っておき、より多く種子生産できる場合に備えておくというもの。Kozłowski and Stearns(1992) や Sakai(1996, 1997) が解析。

◇ **選択的中絶仮説**: 受粉量や、受粉した花粉親の遺伝的質は花間で異なりうる。花を多めに作っておいて、受粉の量や質が悪いものを選択的に中絶するというもの。Stephenson(1981)らが解析。

◇ **雌雄対立仮説**: 雄親にとっては、種子発達のために雌親が供給する資源を、自分の花粉が受精させた胚珠だけで独占することが有利となる。そのため、受精させた胚珠による資源吸収速度を高める戦略が進化しうる(示唆する証拠あり)。これに対向するために雌親は、資源吸収速度が似た受精胚珠を選択的に残し、資源を均等に分配するというもの。Sakai(2007)が提唱。

適応的意義に関するこれまでの研究はいずれも、余剰花か余剰胚珠の生産のどちらかのみ視点に絞ったものであった。しかし、余剰花と余剰胚珠は、切り離して考えるべきものではないはずである。なぜならば、余剰花があれば余剰胚珠は不要かもしれないし、余剰胚珠があれば余剰花は不要かもしれないからである。本研究では、これまで提唱されてきた仮説を、余剰花・余剰胚

珠の両者に適用することを試みる。

花の大きさと数のトレードオフ、種子の大きさと数のトレードオフによる制約

花や種子の大きさと数のトレードオフは、花・胚珠生産の制約要因となるものである。これまでの研究 (Smith and Fretwell 1974) では、単純に、「大きさ×数＝一定」という線形のトレードオフ関係が想定されていた。これに対し Sakai and Harada(2001) は、大きさと数のトレードオフ関係は非線形であることを予測した。すなわち、生産数が少ないほど、個々へ分配される資源量が多いため、全資源を吸収して発達を完了するまでの時間がかかってしまう。その間に、維持呼吸によって資源が目減りしていく。そのため、資源利用効率が落ち、生産物の総量(総花重量または総種子重量)は少なくなってしまうという予測である。

この予測を花生産に適用するならば、小さな花を多数作ることが、資源の利用効率という点では有利となる。花が小さくなるのに伴い、花あたりの胚珠数も少なくなる方向に選択を受けるであろう。

同様に種子の大きさも、資源利用効率という点においては、小さくなる方向へと選択を受けるであろう。これもやはり、胚珠を増やす要因となりうる。

それにくわえ種子の大きさと数のトレードオフは、他の側面においても花生産・胚珠生産に影響を与えると予測する。種子への資源分配は、果実への資源分配と、果実内での種子への資源分配という二段階を経て行われる。そのため、受精胚珠数(種子になる胚珠数)に花間で変異があるのなら、種子への資源分配が偏ってしまうかもしれない。なぜならば、受精胚珠の少ない果実はほ

ど、果実内での資源競争が少なく、資源を独占しやすいからである。そのため親植物にとっては、受精胚珠数の偏りが少なくなるような花生産・胚珠生産が有利となりうる。たとえば、多数の胚珠を持つ花を少数着けることで花間での受精率が平均化するならば、花数を減らす方向への選択圧となりうるであろう。

訪花昆虫の誘引

訪花昆虫の誘引に、花の大きさと数が影響していることは広く知られている。しかしこれまでの研究のほとんどは、花の大きさの影響か、花の数の影響かのどちらかのみを解析したものであった。花の大きさと数のトレードオフを考慮し、最適な大きさ(数)を解析した研究は少ない。

訪花昆虫の行動が、花の数を増やす方向への選択圧となるのか、花を大きくする方向への選択圧となるのか。さらには、その行動は、余剰花・余剰胚珠の生産にも影響するであろう。

本研究では、これら三要因を統合し、最適な花・胚珠生産戦略を理論的に解析する。そして、その予測の検証実験も行う。これにより、花・胚珠生産の多様性の進化要因の理解が大きく進むと期待できる。

3. 研究の方法

以下の解析を行う。

最適な花・胚珠生産戦略を理論的に解析する。

花の大きさと数などが、訪花昆虫の行動に及ぼす影響を実験的に調べる。理論的予測の検証を行う。

4. 研究成果

花内における胚珠の余剰生産(種子にならない胚珠の存在)は、花の余剰生産(果実にならない花の存在)同様に一般的な現象である。受粉花粉も資源も十分な状態でも、種子/胚

珠の比が 1 よりもかなり低い植物は多い。この現象の進化を説明する有力仮説に「選択的中絶仮説」がある。これは、胚珠を多めに作っておき、遺伝的質の低い花粉を受精したものを選択的に中絶するという仮説である。花粉管の伸長速度が遅い花粉ほど遺伝的質が低いため、遅く受精した胚珠を選択的に中絶していると考えられている。しかし、この仮説が本当に働くのかどうかの理論的解析は不十分である。本研究では、受粉と選択条件を三つの場合に分け、それぞれにおいて、この仮説が働くかどうかを理論的に検討した。

(1) 一つの花内の全胚珠が受精するためには一回の訪花で十分である。花粉選択は個々の花単位で行われる（花粉にとっては、同じ花に受粉した花粉が競争相手）。

(2) 一つの花内の全胚珠が受精するためには複数回の訪花が必要である（受精時間に胚珠間でずれが生じる）。花粉選択は個々の花単位で行われる。

(3) 花粉選択は複数の花単位で行われる（花粉にとっては、他の花に受粉した花粉も競争相手）。一回の訪花で全胚珠が受精するとする。

解析の結果、(1) の場合には余剰胚珠は進化せず、(2) の場合には、余剰胚珠は進化しうるものの、花粉管の伸長速度に基づいた選択的中絶は有利とならないことがわかった。むしろ、ランダムな中絶の方が有利である。(3) の場合には、余剰胚珠と、花粉管の伸長速度に基づいた選択的中絶が進化しうるものの、その進化条件は狭い。以上のことから、「選択的中絶仮説」が働く条件は、これまで考えられていたよりも狭いと結論した。

被子植物の種子には以下の 3 タイプがある。

(1) 有胚乳種子。

(2) 無胚乳種子：胚が早期に胚乳を吸収してしまい、胚（子葉）が、母体から直接資源を吸収するようになる。

(3) 無胚乳種子：種子完成時には、胚による吸収のために胚乳は消失している。しかし、種子発達時には胚乳が存在しているため、胚による資源の直接吸収は行われない。

なぜ、このような 3 タイプが進化したのであろうか。

本研究では、資源吸収における雌雄の対立が 3 タイプの進化をもたらしたという仮説を提唱する。多くの被子植物では、胚乳のゲノム比は雌親由来：雄親由来 = 2 : 1 である。そのため資源吸収において、雌親の要求が通りやすい状況にある。一方、胚のゲノム比は雌親由来：雄親由来 = 1 : 1 である。したがって、胚による直接吸収が行われれば、雄親の要求がより通りやすくなりうる。そのため、胚による直接吸収が起きるかどうかに関して、雌雄の対立が生じうる。

ゲーム理論を用いて、上記の仮説が働くかどうかを調べた。受精胚珠の胚乳は、母体からの資源吸収を開始する。つづいて、胚による、胚乳からの資源吸収が起こりうる。種子成熟前に胚乳が完全に吸収された場合は、胚による母体からの直接吸収が起こる。こうした吸収速度には、雌雄由来の遺伝子はそのゲノム比に応じて影響する。胚乳による母体からの吸収・胚による胚乳からの吸収・胚による母体からの直接吸収のそれぞれには、過吸収成長による死亡コストが伴う。種子発芽にかかる時間が短くなるため、胚乳よりも胚に資源を貯蔵しておく方が有利であるとも仮定する。

解析の結果、以下のことがわかった。有胚

乳種子は、胚による胚乳からの吸収および胚による母体からの直接吸収の死亡コストが高い場合に進化する。上記 (2) の無胚乳種子は、胚による母体からの直接吸収の死亡コストが低い場合に進化しうる。これら以外の場合は上記 (3) の無胚乳種子が進化しうる。この場合、種子完成時に胚乳がちょうど消失することが進化的に安定である。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 8 件)

1. Matsuhashi, S., Sakai, S., and Kudo, H. (2011) Temperature-dependent fluctuation of stamen number in *Cardamine hirsuta* (Brassicaceae). International Journal of Plant Sciences in press. 査読有

2. Sakai, S. (2011) Evolution of exalbuminous seeds as a result of competition between maternally-derived and paternally-derived genes. Evolutionary Ecology Research 12:855-871. 査読有

3. Sakai, S. (2010) With whom is the gene in conflict in offspring production?: synthesis of the theories of intragenomic and parent-offspring conflict. Journal of theoretical Biology 266:367-373. 査読有

4. Inoue, M. N., Makino, T. T., Yokoyama, J., and Sakai, S. (2010) *Bombus terrestris* be a stronger competitor against native species?: comparison of foraging efficiency of and native bumblebee species. Applied Entomology and Zoology 45:71-75. 査読有

5. Ito, K. and Sakai, S. (2009) Optimal defense strategy against herbivory in plants: Conditions selecting for induced defense, constitutive defense, and no-defense. Journal of theoretical Biology 260:453-459. 査読有

6. Sakai, S. and Kojima, T. (2009) Overproduction and selective abortion of

ovules based on the order of fertilization revisited. Journal of theoretical Biology 260:430-437. 査読有

7. Oguro, M. and Sakai, S. (2009) Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gracilipes* (Iridaceae). Plant Ecology 202:221-234. 査読有

8. Morinaga, S.-I., Kumano, Y., Ota, A., Yamaoka, R., and Sakai, S. (2009) Day-night fluctuations in floral scent and their effects on reproductive success in *Lilium auratum*. Population Ecology 51:187-195 査読有

[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：
出願年月日：
国内外の別：

○取得状況 (計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

[その他]
ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

酒井 聡樹 (SAKAI SATOKI)

東北大学・大学院生命科学研究所・准教授

研究者番号：90272004

(2) 研究分担者

()

研究者番号：

(3) 連携研究者
()

研究者番号：