

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 10 日現在

機関番号：11601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440200

研究課題名(和文) 多回型同調的雌雄異熟性に注目した杯状花序の機能の解明

研究課題名(英文) Investigation of ecological function of cyathium with a focus on its multi-cycle synchronous dichogamy

研究代表者

黒沢 高秀 (Kurosawa, Takahide)

福島大学・共生システム理工学類・教授

研究者番号：80292449

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：トウダイグサ属トウダイグサ亜属の杯状花序の多回型同調的雌雄異熟の系統内分布と生態的意義を明らかにするため、詳しい開花習性および自家不和合性を調べた。その結果、多回型同調的雌雄異熟はトウダイグサ亜属に広く分布していること、系統進化の過程で少なくとも3回失われたまたは並行進化・再獲得されたこと、雌雄同熟のあり方が種類によって様々であることがわかり、一年生や越年生と雌雄同熟・自家和合性が結びついていることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：We studied the flowering phenology of each of the cyathia in the flowering shoots of 16 taxa and the self-incompatibility of 6 taxa of Euphorbia subg. Esula to reveal the distribution in the phylogeny of multi-cycled synchronous dichogamy and its ecological significance. Multi-cycled synchronous dichogamy was observed in 4 sections in Euphorbia subg. Esula; in 3 of these, we also observed adichogamy. It is suggested that this flowering habit is widely distributed and has been obtained or lost independently at least three times in the subgenus. Various flowering habits were observed among the adichogamous taxa. All of the studied annual or biennial taxa were both adichogamous and self-compatible, suggesting a close relationship between multi-cycled synchronous dichogamy/adichogamy and life history in the subgenus.

研究分野：植物分類学

キーワード：杯状花序 多回型同調的雌雄異熟 雌雄同熟 自家和合性 自家不和合性 トウダイグサ属トウダイグサ亜属 開花習性

1. 研究開始当初の背景

トウダイグサ科の中核をなすトウダイグサ連の花部形態はあまりに独特なため、「杯状花序 cyathium」という専門用語がたった一連のために用意されているほどである。杯状花序はその特殊性が目ざされ、古くから形態学および発生学の見地から研究がなされ、杯状花序が「花」ではなく偽花であること、その中で雄花が5つの単出集散花序に並ぶことなどは以前から明らかになっていた。しかし、杯状花序の構造はあまりに複雑なため、詳細な形態学的解釈や、どのように進化したかなどは最近明らかになったばかりである。それによると、杯状花序は頂生の雌花が二出集散の雄性部分花序に囲まれた有限密穂花序から、花序の短縮、雄性部分花序が二出から単出への単純化、雄花花被片の消失によって生じたとされる (Prenner & Rudall 2007)。これほど特殊化した花序であるにもかかわらず、杯状花序の機能は解明されておらず、その生態学的意義について研究した論文は少なかった。

申請者はこれまでアジア産のトウダイグサ科植物の分類学的研究を進めるとともに、トウダイグサ属トウダイグサ亜属のタカトウダイやシナノタイゲキのフェノロジーとその生態学的意義を研究してきた。その過程でタカトウダイやシナノタイゲキなどトウダイグサ属トウダイグサ亜属のいくつかの種において(1)杯状花序一つ一つはほぼ完全な雌性先熟で、雌花と雄花と一緒に咲くことはなく、(2)同じ次数の杯状花序同士は、雌花の花期も雄花の花期も同調し、(3)別の次数の杯状花序間では、花期がほとんど重ならない、という多回型で完全な同調的雌雄異熟性を示すことを発見した (黒沢 2012)。雌雄異熟性は様々なパターンが知られているが (Lloyd et al. 1986)、(単出集散)花序の(杯状)花序の(集散)花序が同調するような例は知られておらず、種子植物で最も複雑な雌雄異熟性を示すと考えられる。また、ノウルシやチャボタイゲキなどいくつかの種ではこのような雌雄異熟性は見られないことがわかった。

杯状花序の機能については、トウダイグサ属トウダイグサ亜属植物の杯状花序で雌性先熟が多く見られることが古くから知られていたほかは、トウダイグサ属トウダイグサ亜属やニシキソウ属の植物数種について訪花昆虫や自家和合性が数編の論文により報告されている(例えば Ehrenfeld et al. 1976)。それらによると、一部が鳥媒で、他は概してジェネラリストで小型の双翅目などに対応している程度の認識しかされておらず (Webster 1994)、杯状花序の特殊性に見合った独特のポリネーターとの関係は見いだされていなかった。

申請者は、多回型同調的雌雄異熟性が、杯状花序の機能、および一部のトウダイグサ属トウダイグサ亜属に見られる杯状花序の極

めて規則的な集散花序上の配置の意義を説明する鍵となると考えた。具体的には、杯状花序、およびその規則的な集散花序上の配置は、株全体の完全な雌雄異熟性を実現するための仕組みであり、自殖を高い割合で回避し、他殖を強く促進することにつながっているのではないかと考えた。また、杯状花序内の雌花、雄花の咲くタイミングを変えること、あるいは杯状花序間の開花のタイミングを変えることにより、簡単に雌雄異熟性を崩壊させ、他殖率を自在に変化させることが可能なことも、この特殊化した花序の特色ではないかと考えた。

杯状花序を持つトウダイグサ連は世界最大の花を持つラフレシアと近縁で、「真核生物の進化の中で最も劇的なサイズの変化の1つ」としても注目されている (Davis et al. 2007)。杯状花序の進化の詳細な形態学的解釈や、どのように進化したかについては Prenner & Rudall (2007) および Prenner et al. (2008) により最近明らかになったところであった。トウダイグサ属の分子系統学的研究は Steinmann & Porter (2002) および Bruyns et al. (2006) により行われ、主要な亜属や節の特徴や範囲が再定義された。トウダイグサ亜属はトウダイグサ属で初期に他の亜属と分かれたことまで明らかになっているが、亜属内の系統関係はほとんど明らかになっていなかった。

2. 研究の目的

申請者の事前の研究により、杯状花序、およびその規則的な集散花序上の配置により、株全体の完全な雌雄異熟性が実現していることが、明らかにされていた。本研究は、これにもとづき3つの仮説の検証を目的とした。

< 仮説 1 > 多回型同調的雌雄異熟性を示す種(あるいは集団)は、他殖率が高い。

< 仮説 2 > 雌雄異熟性の崩壊は様々な系統で何度か進化した。

< 仮説 3 > 雌雄異熟性が崩壊した種は、様々な他殖率を示す。

3. 研究の方法

本研究開始前に Narbona et al. (2011) がトウダイグサ亜属の2種で杯状花序の性表現や異熟性と自家和合性を調べた。このうち、*E. nicaeensis* は、1つの杯状花序はほぼ完全な雌性先熟で、同じ次数の杯状花序は開花と性表現が同調し、別の次数の杯状花序の花期は重ならなかった事を報告した。Narbona et al. (2011) は、*E. nicaeensis* が自家和合性であったため、雌雄異熟により自家受粉を避けて自殖を回避していると考えた。もう一種の *E. boetica* では同じ次数の杯状花序は同調せず、別の次数の杯状花序の花期は重なっていた。しかし、Narbona et al. (2011) が調べたのは、*Pithyusa* 節の2種のみであり、データも 32-42 株の3地上茎をマークし、8-11 回観察し

で得たのみであった。

このような状況の変化を考慮した上で、仮説2を検証するために、トウダイグサ亜属 32 分類群について、開花習性や性表現を観察した。また、特にトウダイグサ亜属 21 節中 8 節 16 種類 39 地上茎について、栽培下ですべての杯状花序に印をつけて花の状況を毎日観察した。また、杯状花序の雌雄異熟性の数的指標を考案し、種類ごとの特性を比較した。本研究開始後に発表されたトウダイグサ亜属の詳細な系統樹 (Riina et al. 2013) に形質を配置し、多回型同調的雌雄異熟性などの分布や、これが失われた系統樹上の位置を特定した。

仮説1および3を検証するために、多回型同調的雌雄異熟性を示す3種類、およびこれを示さない3種類について、自家受粉と他家受粉を行う交配実験を行い、自家不和合性を調べた。

4. 研究成果

図1にホルトソウ *Euphorbia lathyris* L. の開花習性を示す。ホルトソウでは多くの杯状花序が雌雄同熟で、同じ次数の杯状花序で雌雄が重なることが多かったが、別の次数の杯状花序が同時に咲く日は少なかった(黒沢未発表, 以下同様)。



図1 ホルトソウの1地上茎の開花習性。数字は杯状花序番号を示す。数字は1つの杯状花序の花序番号で、同じ桁のものが同じ次数の杯状花序を示す。黄緑は雌花の開花期、黄色は雄花の開花期を示す。Nは観察していないことを示す(黒沢未発表)。

一方、ナツトウダイ類 *E. sieboldiana* Morren & Decne. では杯状花序は完全な雌性先熟による雌雄異熟で、同じ次数の杯状花序

で雌雄が重なることがほとんどなく、別の次数の杯状花序が同時に咲く日もほとんどなかった。トウダイグサ *E. helioscopia* L. では、多くの杯状花序が雌雄同熟で、同じ次数の杯状花序で雌雄が重なることが多く、別の次数の杯状花序が同時に咲く日も多かった。

雌雄同熟であった杯状花序の割合を a, 同じ次数の杯状花序で雌雄が重なる日の割合を b, 別の次数の杯状花序が同時に咲く日の割合を c とすると、ホルトソウは a 値が 0.96-1.00, b 値が 0.5-0.77, c 値が 0-0.17 であった。ヒメナツトウダイも同様であった。これらは a 値と b 値が高いため、杯状花序が雌雄同熟で、同じ次数の杯状花序で雌雄が重なることにより雌雄同熟の傾向が強いと考えられる。ナツトウダイ類は a 値が 0, b 値が 0-0.14, c 値が 0-0.09 であった。*E. nicaeensis*, *E. myrsinites*, タカトウダイ, シナノタイゲキ, ハクサンタイゲキ, フジタイゲキ, ヒュウガタイゲキ, マルミノウルシなども同様であった。これらは a 値, b 値, c 値とも低いため、杯状花序が雌雄異熟で、同じ次数の杯状花序内の雌花と雄花の開花が同調し、異なる次数の杯状花序の花期が重ならない事により、多回型同調的雌雄異熟の傾向が強いと考えられる。トウダイグサは a 値が 0.43-0.60, b 値が 0.70-0.79, c 値が 0.52-0.80 であった。チャボタイゲキ, ノウルシも同様であった。これらは a 値, b 値, c 値とも高いため、杯状花序が雌雄同熟で、同じ次数の杯状花序で雌雄が重なり、異なる次数の杯状花序の花期が重なることにより雌雄同熟の傾向が強いと考えられる。イワタイゲキは a 値が 0.27-0.57, b 値が 0.07-0.16, c 値が 0 であった。*E. amygdaloides* も同様であった。これらは a 値が高いため、杯状花序が雌雄同熟であることにより雌雄同熟の傾向が強いと考えられる。このように、雌雄同熟のあり方は、様々であった。

Riina et al. (2013) のトウダイグサ亜属の系統樹に今回明らかになった多回型同調的雌雄異熟性の分布を配置した(図2)。その結果、多回型同調的雌雄異熟は少なくとも4節にみられ、トウダイグサ亜属に広く分布していることがわかった。また、これらのうち3節で雌雄同熟の種類もあることから、雌雄異熟性はトウダイグサ亜属の系統進化の過程で何度か失われたまたは並行進化・再獲得されたことがわかった。

また、本研究でおこなった分子系統学的研究の結果から姉妹群の可能性のあるノウルシとイワタイゲキはいずれも多回型同調的雌雄異熟が見られないが、ノウルシでは同じ次数の杯状花序で雌雄が重なり、異なる次数の杯状花序の花期が重なるのに対し、イワタイゲキでは同じ次数の杯状花序で雌雄が重ならず、異なる次数の杯状花序の花期が重ならない。このように近縁な雌雄同熟の種類でも開花習性に相違が見られた。ナツトウダイ類が多回型同調的雌雄異熟を示すのに対し

て、これと姉妹群と考えられるヒメナツトウダイでは1つの杯状花序内で雌雄同熟なため、同調的雌雄異熟は示さない。このように、近縁種間で開花習性や性表現が分化している例が見られることがわかった。

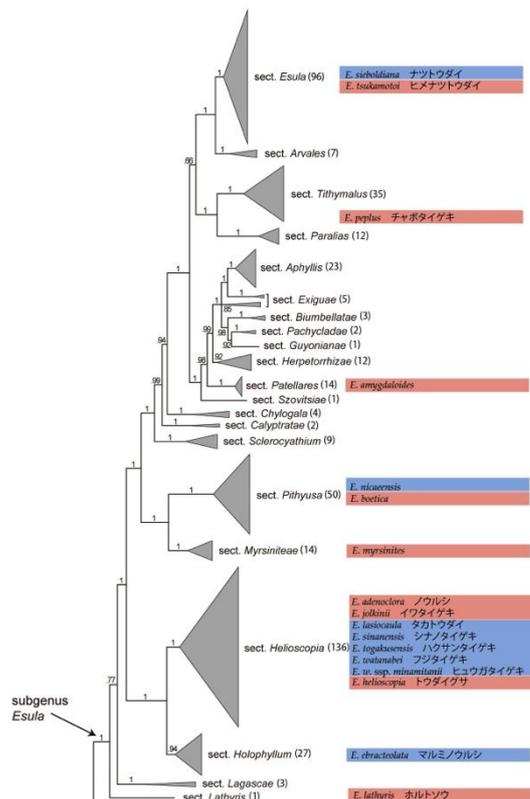


図2 トウダイグサ亜属の系統と多回型同調的雌雄異熟および雌雄同熟の分布。青は多回型同調的雌雄異熟を示す種類、赤は示さない種類。Riina et al. (2013) の *ndhF* と *ITS* にもとづく分子系統樹に本研究の結果を配置 (黒沢他 未発表)。

交配実験により、雌雄同熟性のホルトソウ、トウダイグサ、および雌雄異熟性のナツトウダイ類の一部(アマミナツトウダイ)が自家和合であることがわかった。一方、雌雄同熟性のノウルシ、雌雄異熟性の *E. myrsinites* は自家不和合であった。雌雄異熟性のタカトウダイおよびシナノタイゲキは部分的自家不和合であった。雌雄同熟性のものは、自家和合であるものと自家不和合であるものにはっきり分かれた。調査した3節3種の一年草・越年草はいずれも雌雄同熟性で自家和合性であった。このように、雌雄異熟性は、自家和合性や生活史特性と関連がある事が示唆された(以上黒沢他 未発表)。

<引用文献>

Bruyns, P. V., Mapaya, R. J. and T. Hedderson. 2006. *Taxon* **55**: 397-420.
 Davis, C. C., Latvis, M., Nickrent, D. L., Wurdack, K. J. and D. A. Baum. 2007. *Science* **315**: 1812.
 Ehrenfeld, J. 1976. *American Journal of*

Botany **63**: 406-413.
 Lloyd, D. G. and C. J. Webb. 1986. *New Zealand Journal of Botany* **24**: 135-162.
 Narbona, E., Ortiz, P. L., Arista M. 2011. *PLoS ONE* **6**: e20668. doi: 10.1371/journal.pone.0020668..
 Prenner, G. and P. J. Rudall. 2007. *American Journal of Botany* **94**: 1612-1629.
 Prenner, G., Hopper, S. D. and P. J. Rudall. 2008. *Australian Systematic Botany* **21**: 153-161.
 Riina, R., Peirson, J. A., Geltman, D. V., Molero, J., Frajman, B., Pahlevani, A., Barres, L., Morawetz, J. J., Salmaki, Y., Zarre, S., Kryukov, A., Bruyns, P. V. & Berry, P. E. 2013. *Taxon* **62**: 316-342.
 Steinmann, V. W. and J. M. Porter. 2002. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **89**: 453-490.
 Webster, G. L. 1994. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **81**: 3-32.
 黒沢高秀. 2012. *新しい植物分類学 II*: 186-199.

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1件)

黒沢高秀・木下覺・田淵武樹・成田愛治・中村俊之・小川誠・茨木靖, 2014, 徳島県のナツトウダイ類(トウダイグサ科)の形態と分布, 徳島県立博物館研究報告, 査読なし, 24号, 83-86.

[学会発表](計3件)

黒沢高秀・山下由美・兼子伸吾, トウダイグサ属トウダイグサ亜属の系統内に見られる多回型同調的雌雄異熟性の分布, 日本植物分類学会第15回大会 2016年3月6-8日, 富山大学(富山県富山市).
 黒沢高秀・山下由美・兼子伸吾, 毎日観察するとわかることがある〜トウダイグサ属における杯状花序のタイミングの妙と多回型同調的雌雄異熟性の分布, 日本植物分類学会第14回大会 2015年3月6-8日, 福島大学(福島県福島市).
 山下由美・兼子伸吾・東隆行・國府方吾朗・藤井紀行・黒沢高秀, 形態での分類が難しい日本産トウダイグサ属トウダイグサ亜属を分子系統から探る, 日本植物分類学会第13回大会, 2014年3月21-23日, 熊本大学(熊本県熊本市).

[図書](計1件)

黒沢高秀分担執筆(大橋広好他編), 平凡社, 改訂新版日本の野生植物, 2016年, 印刷中

〔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

黒沢 高秀 (KUROSAWA, Takahide)
福島大学・共生システム理工学類・教授
研究者番号：80292449

(2) 研究分担者

兼子 伸吾 (KANEKO, Shingo)
福島大学・共生システム理工学類・准教授
研究者番号：30635985

(3) 研究協力者

山下 由美 (YAMASHITA, Yumi)
福島大学・共生システム理工学研究科・博士後期課程