

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 9 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2011～2014

課題番号：23770100

研究課題名(和文) 特異な性の維持機構とその進化 - 全く新しい性表現を持つ植物からのアプローチ

研究課題名(英文) Maintenance mechanisms on unique sex expression of *Zanthoxylum ailanthoides* (Rutaceae) and their evolution

研究代表者

布施 静香 (FUSE, Shizuka)

京都大学・理学(系)研究科(研究院)・助教

研究者番号：30344386

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：野生状態で生育するカラスザンショウ(ミカン科)6集団を対象に開花フェノロジー、花粉機能、訪花昆虫等の詳細な調査を行った。その結果、本種は、機能的雄性両全性異株という非常に珍しい性型である上、両性株は両性花ではなく雄花と雌花を別個に持ち、両性株の花序は約2週間のうちに雄性期から無性期を経て雌性期へと変化することが判った。性比は集団間で変異があることも判明し、植物の性進化のメカニズムの解明を進める上で重要な実例を示すことができた。

研究成果の概要(英文)：Flowering phenology, pollen fertility and pollinators of six native populations of *Zanthoxylum ailanthoides* (Rutaceae) were investigated in this study. As the results, it was turned out that this species is functionally androdioecious with only distinct male and female flowers in bisexual individuals. This type of functional androdioecium is the fifth report among the angiosperms. Furthermore the inflorescences of the bisexual individuals proved to shift from the male to female stages via sterile stage in about two weeks. These findings may provide important basis for better understandings of the evolution of maintenance mechanisms of plant sex expression.

研究分野：植物分類学

キーワード：雄性両全性異株 性表現 進化 カラスザンショウ イヌザンショウ

1. 研究開始当初の背景

われわれ人類を含む哺乳類ではオスとメスが別個体からなる雌雄異体が基本だが、植物の性にはさまざまな型があって多様性に富む。被子植物は、雌雄同株の祖先型から雌雄異株が進化したとされており、その進化経路はいくつか考えられているが、両性花から一気にオス個体とメス個体が分化したと考えるより、まずはメス(またはオス)が分化し、続いてオス(またはメス)が分化するというステップを経て進化したとするほうが考えやすい。そのため、中間段階である「雌株と両性株が同時に存在する」あるいは「雄株と両性株が同時に存在する」というパターンが、植物の性進化の研究において重要視されている。前者のパターンは自然界で多数見つかっているが、後者のパターンは殆ど見つかっておらず、世界中で数十種からしか報告されていない。

2010年、私達は兵庫県北東部の2箇所において後者のパターン(以下、雄性両全性異株)を示すと思われるカラスザンショウの集団を確認した。ミカン科カラスザンショウ(*Zanthoxylum ailanthoides*)は、新しく作られた林道の脇などに生える落葉広葉樹で典型的なパイオニア植物である。本種は今まで雌雄異株であると報告されていた。

日本で雄性両全性異株として報告されている植物は、一年生草本であるミヤマニガウリ(ウリ科)や、木本のマルバアオダモ(モクセイ科)等であるが、これらは雄株には雄花をつけ、両性株には両性花をつける植物である。一方、予備調査の段階で、カラスザンショウは、雄株には雄花をつけ、両性株には雄花と雌花を別個につけるように見受けられた。そして、カラスザンショウが今まで雌雄異株だとされてきたことから、両性株の雄花と雌花には、開花時期にギャップがあると予想された。

予備調査によって予想されたカラスザンショウの性表現は、雄性両全性異株の中でも極めて稀な性表現であると言える。そのため、植物の性の進化を考える上で非常に興味深い事例になると考えられた。そこで、カラスザンショウの性表現の実態を詳細に調査して集団の繁殖メカニズムの解明し、ミヤマニガウリやマルバアオダモ等の繁殖戦略と比較し、また共通性を見出すことで、雄性両全性異株の維持機構とその進化の解明に寄与できるだろうと考えた。

2. 研究の目的

当初計画では、カラスザンショウを対象にして、以下の研究を行うことを目的とした。

(1) カラスザンショウの雄性両全性異株の実態

2010年度に予備調査を行った兵庫県北東部の2集団において、個体ごとの開花スケジュール(開花フェノロジー)を詳細に調査し、

特異な性型の実態を明らかにする。

(2) 雄性両全性異株性の安定性評価

本種は遺伝的な集団間分化が比較的大きいことが知られている(Kamiya et al. 2008)。そこで、複数集団を対象として調査を実施し、この性型が種としての特徴なのか、或いは、予備調査を行った集団の特有の繁殖様式なのかを明らかにする。

(3) 雄株と両性株の繁殖成功度の比較

雄株と両性株の稔性に違いがあるか否かを明らかにするため、花粉発芽率・花粉管伸長を比較する。さらに、雄性株・両性株の花粉の混合粉を各個体に人工授粉し、DNAマーカーによる父系解析により、結実率の差を調査する。また、訪花昆虫の種類と行動を比較し、野外で実際に起こっている受粉成功度の違いについても明らかにする。

(4) 雄性両全性異株の維持機構

カラスザンショウを用いた今回の研究結果とミヤマニガウリ・マルバアオダモ等の先行研究の結果を比較し、雄性両全性異株の進化・維持機構について考察を行う。

3. 研究の方法

(1) カラスザンショウの性型の実態調査

2010年度に予備調査を行った兵庫県北東部の2集団において、全成熟個体(28個体)の位置を地図上にプロットして個体識別をした後、開花フェノロジーを詳細に調査した。具体的には、個体毎に雄花・雌花の開花期間、開花時間を調べた。

カラスザンショウは高さ15メートルにもなる高木で、約1ヶ月におよぶ開花期間中は連日の観察が必要であるため、在野の植物研究者である牛島氏らと共に調査を遂行した。

なお、樹齢による性の変化を考慮するため、全成熟個体の樹齢推定も行った。

(2) 花粉機能の調査

調査対象とした全個体の花粉をコットンブルー法で染色し、花粉稔性の調査を行った。例えば、一見、雄性両性異株に見える集団であっても、両性株の雄花の花粉に稔性がなければ、機能的には雌雄異株ということになる。この調査により、カラスザンショウが機能的にも雄性両性異株であるのかどうかを確認した。

(3) 訪花昆虫の調査

カラスザンショウは虫媒花であることが知られている。そこで、訪花昆虫の種類と行動を雄株の雄花、両性株の雄花、両性株の雌花に分けて調査し、比較を行った。

(4) 花数の調査

雄株の雄花と両性株の雄花の花数を調査

した。

(5) 父系解析のための花粉混合粉人工授粉実験

オス個体の雄花、両性個体の雄花から得られた花粉を混合して雌花に人工授粉を行い、花粉間で競争を行わせ、結実した種子を採取して父系解析を試みた。

(6) カラスザンショウにおける雄性両全性異株性の安定性評価と性比の地理的変異

雄性両全性異株性の安定性を評価するために、兵庫県と大阪府の6集団について性比を調査した。同時に性比の地理的変異についても調査した。

(7) イヌザンショウの性表現

イヌザンショウ (*Z. schinifolium*) は、カラスザンショウと同属の落葉広葉樹であり、カラスザンショウと同所的に生育することがある。そこで、本種の性表現についても調査した。

4. 研究成果

(1) カラスザンショウの性型

雄株には雄花をつけ、両性株には雄花と雌花をつけるタイプの雄性両全性異株であった。雄株花粉、両性株花粉ともに95%以上の高い花粉稔性を示したことから、機能的にも雄性両全性異株であることが判った。

両性株の花序では雄花が咲いた後に雌花が咲くという性の時間的差異が確認された。なお、個々の雄花の寿命は1日であるが、1つの花序に多数の雄花がつき、それらが順に咲くため、1つの花序が雄の性を示す期間は数日間だった。

同一個体内の花序間における開花ステージの変化はほぼ同調しており、集団内における開花ステージの変化は非同調であった。また、個体の性は1日で完全に変化してしまう場合があった。

樹齢と性に相関はなかったため、樹齢による性の変化は考えにくかった。また、フェノロジーを調査した3年間は全て同一の性であった。

雄株は両性株よりも圧倒的に多数の雄花をつけた。

(2) イヌザンショウの性型

カラスザンショウと同じく、雄株には雄花をつけ、両性株には雄花と雌花をつけるタイプの機能的雄性両全性異株であった。雄株花粉、両性株花粉ともに95%以上の高い花粉稔性を示したことから、機能的にも雄性両全性異株であることが判った。

カラスザンショウと同じく、両性株の花序では雄花が咲いた後に雌花が咲くという性の時間的差異が確認された。なお、個々の雄花の寿命は1日であるが、1つの花序に多数の雄花がつき、それらが順に咲くため、1

つの花序が雄の性を示す期間は数日間だった。

カラスザンショウと同じく、同一個体内の花序間における開花ステージの変化はほぼ同調しており、集団内における開花ステージの変化は非同調であった。

(3) 雄株の繁殖成功度

植物が雄性両全性異株を維持するためには、雄株は両性株の少なくとも2倍以上の繁殖成功度を持っていなければならないと考えられている。本研究では、以下の点において、雄株花粉が両性株花粉よりも結実に有利であることが示唆された。

雄株の方が両性株よりも雄としての期間が長く、花粉提供に寄与していることが示唆された。

雄株と両性株では訪花昆虫の種類に有意な差がなかったが、訪花頻度は雄株の方が圧倒的に高かった。

(4) 性型の安定性と性比の地理的変異

カラスザンショウの6集団について成熟個体の性を確認したところ、いずれの集団においても雌株は確認されなかった。また、各集団の性比については、雄株：両性株=1:1.3~2.9であった。これにより、カラスザンショウの雄性両全性異株性は種の特徴として安定しており、地域によって性比が異なることが明らかになった。

また、イヌザンショウ2集団についても同様の調査を行ったところ、両集団とも雌株は確認されず、一つの集団内においては、雄株よりも両性株の方が多かった。

(5) 本研究によって、ミカン科のカラスザンショウとイヌザンショウが、機能的雄性両全性異株の植物であることが明らかになった。両種とも山野に普通に生育する植物であるが、同属のサンショウ (*Z. piperitum*) が雌雄異株であること、カラスザンショウとイヌザンショウの両性株は雄花を咲かせる時期と雌花と咲かせる時期が異なっているため、さく葉標本や短期間の観察ではどちらか一方の性しか確認できないこと、カラスザンショウは高木のため花を確認することが困難であること等から、今まで雌雄異株であると誤認されてきたと思われる。

本研究では、雄性両全性異株が進化し維持されるための交配様式として考えられている要因のうち、「雄株の高い繁殖成功度」と「高い外交配率」について、それらを裏付けられると思われる実際の観察結果を得ることが出来た。

雄性両全性異株は、そもそも非常に珍しい性型であることが知られているが、今までに報告されている雄性両全性異株植物の殆どは両性株には両性花をつけるタイプであった。本研究で明らかになったカラスザンショウは、両性株には雄花と雌花をつけるタイプ

であるため、極めて珍しい性型であると言える。雄性両全性異株の多様性を明らかにする事は、植物の性進化のメカニズムの解明を進める上で重要である。

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)

[学会発表](計2件)

S. Fuse, K.Ushijima, T. Ushijima and N. Kurosaki. New reports of androdioecious species from Rutaceae. XVIII International Botanical Congress. 2011年7月28日. The Melbourne Convention & Exhibition Centre, Melbourne, Australia.

布施静香・牛島清春・牛島富子・黒崎史平。サンショウ属植物の性型に関する新報告。2011年12月10日。一般財団法人人材開発センター富士研修所，山梨。

6. 研究組織

(1)研究代表者

布施 静香 (FUSE, Shizuka)

京都大学・大学院理学研究科・助教

研究者番号：3 0 3 4 4 3 8 6

(2)研究分担者

()

研究者番号：