

## 学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士（環境科学）

氏 名 柴田 あかり

## 学 位 論 文 題 名

Maintenance mechanism of gynodioecy in a summer-deciduous shrub, *Daphne jezoensis*  
(夏期落葉性低木ナニワズにおける雌性両全性異株の維持機構)

顕花植物には多様で複雑な性システムがみられる。性システムの安定化や進化をもたらすメカニズムの解明は進化生物学において未だに大きな課題の一つである。被子植物において両性花のみをつける両全性が最も一般的であり、全種のうち約70%を占める。これは、固着性の植物にとって、両性である方が交配機会を高めることができるためとされる。一方で、性の分化（雌雄異株；雌個体と雄個体が個体群を構成）も約6%の種で見られる。被子植物において、雌雄異株は両全性の祖先から進化したとされている。両全性から雌雄異株への進化経路の一つに雌性両全性異株（雌個体と両性個体が個体群を構成）を介したのがあり、これをG-D経路と呼ぶ。この経路は、雌個体が両性個体群に侵入する前期段階と、両性個体が雄個体と置き換わる後期段階から成る。しかしながら、この雌性両全性異株から雌雄異株への進化的移行に関して、信憑性や一般性を問う議論がある。特に、後期課程の進化的意義について言及した研究は少ない。いくつかの研究では、両性個体が自動自家受粉で種子を作り、繁殖保証として機能する場合、厳しい花粉制限下では両性個体を維持し得ると報告している。G-D経路の可能性と一般性を理解するために、雌性両全性異株植物の両性個体の繁殖特性と繁殖成功度を調べる研究が必要である。林床性低木種であるナニワズ（ジンチョウゲ科）は、形態的に雌性両全性異株とされている。先行研究では、両性個体の雌機能（種子生産能力）は雌に比べて著しく低かった。そのため、本種の性システムはG-D経路の後期段階に位置すると予測される。本研究では、雌性両全性異株は安定的な性システムになり得るのか、または雌雄異株への移行段階にあるのかについて検証を行い、雌性両全性異株の進化的・生態的意義を明らかにすることを目的とする。

第1章では、ナニワズの分布域を通じた調査を行い、性システムの地理的変異と遺伝的分化を評価した。現在の性システムが雌雄異株への移行途中にあるのであれば、各個体群に作用している自然選択圧の違いを反映して、個体群間で両性個体の雌機能（結実能力・自殖能力）に差異が生じていると予測した。分布域南限を含む14個体群において繁殖特性を調べ、マイクロサテライトマーカーを用いて自然個体群の自殖率と個体群間の遺伝的分化の程度を評価した。南限付近の個体群に比較的大きな遺伝的分化が見られたものの、性システムと両性個体の雌機能には大きな違いがみられなかった。全ての個体群で両性個体は自殖種子を生産していたことから、自家和合性は一般的であるといえる。しかし、十分量の花粉を供給しても両性個体の結実率は低かったことから、いずれの

個体群においても両性個体は雄バイアスな性機能を有していることがわかった。この著しく低い結実能力により、両性個体の種子生産者としての貢献、繁殖保証としての機能は極めて低いといえる。これらのことから、本種では分布域を通して雄バイアスの両性個体をもつ雌性両全性異株が安定的な性システムであることがわかった。

第2章では、ナニワズの種子生産を抑制する要因について検討した。第1章では、いずれの個体群でも雌個体と両性個体それぞれにおいて、自然条件下で種子生産が低い傾向がみられた。種子生産の過程は、受粉、受精、受精後の成功の3つから構成される。本章では、授粉処理、花粉管の柱頭での発芽・伸長の観察、施肥や被陰処理による野外での資源操作実験を行なった。両性個体では、花粉の質が種子生産に影響した。自家受粉による結実率は他家受粉より低く、自家受粉は両性個体の種子生産を抑制する一つの要因といえる。また、両性花においても花粉管の発芽・伸長は正常に起こっており、両性花の低い結実能力は、受精過程の阻害によるものではなかった。さらに、光環境や養分状態などの生育環境は、雌・両性個体双方ともに種子生産の主要な抑制要因ではないことが示された。これらのことから、ナニワズの低い種子生産能力は、受粉、受精、資源状態のいずれからも説明できず、内的な生理機構により低いレベルに抑えられていると考えられた。

第3章では、ナニワズにおいて雄バイアスの両性個体をもつ雌性両全性異株が安定化している理由を検討した。自然条件下での適応度と、雌と雄機能間のトレードオフを評価した。近交弱勢の大きさを評価するために、授粉・発芽実験を行い、雄機能を通しての成功度を求めるためにマイクロサテライトマーカーを用いた父性解析を行なった。また、木本植物であるナニワズの繁殖パフォーマンスを長期的に調べるために、開花結実履歴を記録した長期モニタリングデータを用いて解析を行なった。その結果、両性個体の自家受粉由来の種子において比較的強い近交弱勢が検出され(0.59)、自殖種子の発芽能力が低いことが判明した。両性個体では、種子生産が潜在的に低いことに加え、その約半分が自殖によるものであった。これらのことから、両性個体は適応度の多くを雌機能ではなく、雄機能から得ているといえる。花粉親としての雄成功度は花数に依存して増加しており、両性個体は多くの花を生産する方向の選択圧を受けていることがわかった。多くの果実生産を行なった翌年は花生産を低下させており、また、長期的にみても、高い結実能力を有する個体は花生産と繁殖成功度が低いことがわかった。したがって、花生産を維持できる程度の低い結実能力を有する両性個体が適応的であると考えられた。

本研究は、被子植物の性システムの多様化に関して新たな知見をもたらした。ナニワズの一連の研究を通して、雄バイアスの両性個体をとまなう雌性両全性異株は、必ずしも雌雄異株への移行途中にあるわけではなく、一つの安定した性システムになり得ることが明らかになった。本種において、両性個体の雌機能は著しく低いいため、個体群内での種子生産者としての貢献は極めて低い。一方で、少数の果実を生産することによるコストが小さいことが、両性個体の維持すなわち雌性両全性異株の安定化をもたらすことが示唆された。さらに、自動自家受粉による種子生産能力をもつことから、移入・定着段階での繁殖保証機能も両性個体の維持に貢献する可能性が新たに考えられた。