Kobe University Repository : Kernel

PDF issue: 2025-07-15

第4章 植物進化における性の役割 : ヒヨドリバナにおける有性型と無性型の生態

渡辺, 邦秋
常見, 直史

(Citation)
植物の自然史 : 多様性の進化学:56-71

(Issue Date)
1994-01-25

(Resource Type)
book part

(Version)
Version of Record

(URL)
https://hdl.handle.net/20.500.14094/90003416

第4章

植物進化における性の役割

ヒヨドリバナにおける有性型と無性型の生態

雌雄の配偶子が受精することで子孫をつくる有性生殖型生物があたりまえと考えられている我々の身のまわりに，無性生殖型植物が意外に多く存在することが明らかになってきた(図4.1)。無性的に種子をつけて繁殖するキク科のセイヨウタンポポ，ニガナ，ヒメジョオン，ヒヨドリバナ，イネ科のカラフトイチゴツナギ，タカネノガリヤス，イラクサ科のヤブマオ，アカソ，ドクダミ科のドクダミ，ツチトリモチ科のツチトリモチをはじめとする被子植物30科68属に加え，種子をつけずに栄養体繁殖をするヒガンバナ科ヒガンバナ，アヤメ科シャガ，ユリ科ヤブカンゾウなどである。最近，個々の種の生活史や繁殖特性，植物界での無性生殖の広がり等が詳しく調査され始めたのに加え，進化生態学者による理論的検討が進み，あらためて「進化にお

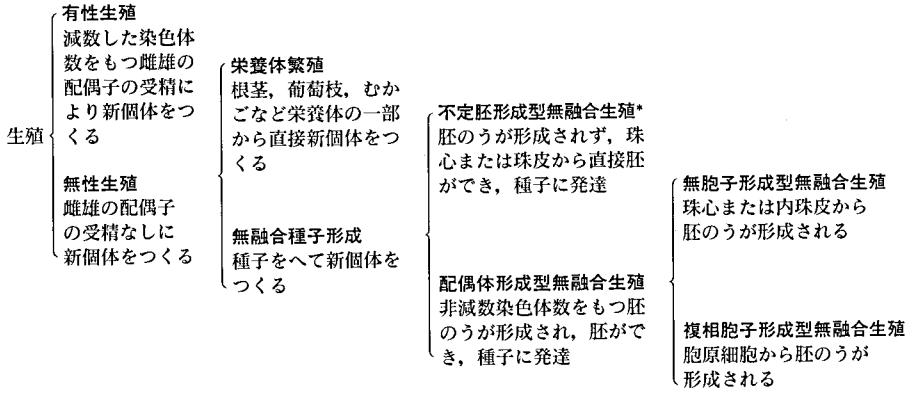


図4.1 種子植物の生殖様式。*不定胚形成型無融合生殖は，狭義の無融合種子形成には含めない研究者もいる。

ける性の役割」を問う気運が高まってきている。

4.1　無性生殖型はなぜ多数派になれないのか

有性生殖には，体細胞分裂に比べて複雑で長時間かかる減数分裂，栄養分に富む雄性配偶体(花粉)，雄花序，昆虫をひきつける花弁・香り・花蜜など生殖に関係した仕組，器官，構造，分泌物等が必要で無性生殖に比べ繁殖のコストが高くつく。また，有性生殖をする植物群では，集団の維持に多数の個体を必要とする場合が多く，同時に多数個体が侵入しないと新しい場所への定着が困難な場合が多い。しかし，減数分裂と受精という過程を通じて子孫をつくるため，親とは遺伝子の組合せの異なる子孫を生産できる(BOX 4.1参照)。一方，無性生殖では減数分裂と受精を省略して，非減数の卵細胞や体細胞から胚が発生して種子が形成されたり，親個体の一部から新個体を形成するため，雄の機能と構造，受粉や受精に関係した仕組等が必要なく繁殖のコストが安上がりで，その資源をより多くの子孫生産にまわせる。また，1個体からでも確実に子孫がふやせるため新しい生育地への侵入が容易という有利な面をもっている。しかし，子孫の遺伝子型は均一であるばかりか，親個体とも同じになる。

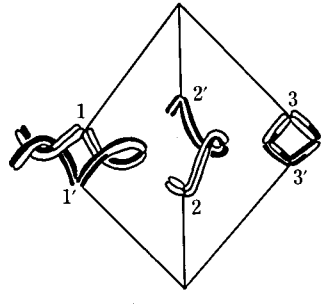
このように繁殖のコストと侵入のチャンスの面で非常に有利と考えられている無性生殖型(以下無性型)がなぜ有性生殖型(以下有性型)に置き換って，植物界で多数派にならないのだろうか*？　その理由として，次のようなことが考えられている。①正常に機能できる無性型を生じる突然変異は，それほど頻繁に生じていない。②無性型が，有性型と変わらない大きな花をつけたり，雄機能へもむだな投資を続けるならば，繁殖コストは有性型に比べ必ずしも安上がりとはいえない。③無性型は，有性型に比べ進化速度が桁違いに遅く，物理的環境の変化への適応や病原菌をはじめとする他の生物との共

* この問題の提起の仕方は，種子植物の大部分が有性型で，現存する無性型植物が有性型近縁群から二次的，散発的にさまざまな系統で派生してきているという状況に基づいてなされている。生物界における生殖様式の進化全体を考えた場合は，むしろ，無性型からなぜ時間やコストのかかる有性型が進化したのかを問うべきであろう。

BOX 4.1

減数分裂における染色体の組換えと混ぜ合せ

無性生殖では，親と遺伝的に同一の子孫をつくだすが，有性生殖では，減数分裂と受精という過程を通じて，組換え，染色体の混ぜ合せ，両親種の染色体組の組合せにより親とは遺伝的に異なる子孫をつくりだす。減数分裂の第一分裂前期～中期期間中，両親から由来した同じ遺伝子をもつ相同染色体は対合し二価染色体を形成する。太糸期に二価染色体の対合を安定化させるシナプトネマ構造上に組換え節と呼ばれる構造(この数はキアズマ数に対応)が出現し，染色体(遺伝子)の組換えが起きる。二価染色体が赤道面に配列する仕方はランダムで，各二価染色体当り2通り(たとえば母親由来の白抜き染色体1,2,3,父親由来の黒色の染色体1′,2′,3′,が図の上側にならぶか下側にならぶか)あり，その結果，一方の親で生産される配偶子における染色体の組合せは，二価染色体数を n とすると 2^n 通りになる。図のように $n=3$ の場合には，$2\times2\times2=8$ 通り(1,2,3:1,2′,3:1′,2′,3:1′,2′,3′:1,2′,3′:1′,2,3′:1′,2′,3:1,2,3′)になる。さらに，二価染色体に各1個のキアズマが形成され，そこで組換えが起きた場合，$2^{3+3}=64$ 通りの配偶子が形成されることとなる。この雌雄の配偶子が受精すれば $64\times64=4096$ 通りの子孫が生じる。もちろん，キアズマが形成される場所は母細胞毎に異なる。組合せ数は染色体数やキアズマ数の増加にともなって増加する。このようなメンデル式遺伝子のかきまぜに加え，最近では，染色体上に分断されている遺伝子の部分(エクソン)のかきまぜにより新しい組合せをつくり新しい機能をもつ遺伝子をつくりだすのにも有性生殖が有利に働くと考えられるようになってきた。



進化*に際し有性型に比べ不利になる。

有性型は遺伝的組換えを行ない，異なる遺伝子座に生じた突然変異を組合せることができるので，集団サイズが大きい場合，適応進化の速度が速い。しかし，この性質が自然選択上有利に働くためには，環境条件が早い速度で変化している必要がある。環境の変化がゆるやかなら，新しく生じた突然変異による適応的変化に関して有性型の組換えや混ぜ合せによる効果が無性型に比べてそれほど大きくないため，無性型の方がその繁殖特性のため有利になる。組換えの効果についてさまざまな理論的研究が行なわれた結果，非生物的環境要因の変化によって有性生殖が有利になる場合はきわめて限られていると結論されている。そのため，環境要因のなかで，生物的要因が重視されるようになってきた。

進化速度が速い病原菌と共進化する上での有性型の有利さが，最近，特に注目を集めている。病原菌は，宿主集団中で最も高頻度に存在する抵抗性遺伝子型に適応進化すると考えられている。無性型の子孫は親個体のクローンなので，地域集団は単数あるいは少数のクローンで構成されていると考えられる。このため，宿主植物のある特定のクローンに適応した特定の病原菌が出現し，感染すると，その集団の大部分が影響をうける。一方，有性型集団では，多様な遺伝子型をもつ子孫で構成されているため病原菌に対する抵抗性に差があり，特定の病原菌感染により集団全体が一度に影響をうけることは稀である。ただ実際の生物集団で，病原菌感染の効果が無性生殖に比べて有性生殖を有利にするほど大きいかどうかは，まだはっきりしていない。

(不定胚形成を除く狭義の)無融合種子形成をする植物で「2倍体」が報告されている例はきわめて少なく，わずかにバラ科の *Potentilla argentea*，キンポウゲ科の *Ranunculus auricomus*，キク科の *Hieracium umbellatum*，イネ科の *Dichanthium annulatum* と *Panicum maximum* で見つかっているが，これら5種の野外集団では，2倍体－4倍体－2倍体と倍数レベルが可逆的

* 生物種間の相互作用が原因で起きる進化は，双方が進化の主体であるため，一方の種が他方に一方的に適応するという静的関係はありえない。一方の種が適応度をあげるように進化すると，他方もそれに対抗するような進化が起き，その進化がさらに前者の進化を促すという際限ない対抗的変化が続く。

に変化するサイクルが存在することも見つかっている。交配実験の結果から，これらの「2倍体」は，4倍体レベルで減数した卵が処女発生した複半数体と考えられており，真性の2倍体ではない。栄養体繁殖だけをするヒガンバナ($2n=3x=33$)，シャガ($2n=3x=36$)，ヤブカンゾウ($2n=3x=33$)も3倍体である。このように，被子植物の無性生殖は倍数体状態と結びついて成功しているケースが多い。植物では栄養体繁殖による無性生殖をするものが多いが，それらの多くは，有性生殖も同時に行なっており，生殖様式の違いによる効果を議論するには不適当なので，ここでは除外して考えることにする。

Bierzychudek(1985)は，系統的に近縁な群で生殖様式の違いについて意味のある比較が可能な無性型(倍数体)と有性型(2倍体)の両型を含む種複合体で両型の地理的分布と自生環境を広範に比較し，派生的に生じた無性型は祖先の有性型に比べて次のような一般的傾向があることを示した。①より大きな分布域をもつ。②より高緯度まで分布域を拡げている。③かつて氷河におおわれた場所へ，より多く侵入している。④より乾燥したり，より低温の地域へ分布している。⑤島のように隔離された環境に，より多く分布している。⑥ヒトが攪乱した環境に，より多く侵入している。しかし，このような無性型と有性型の分布パターンの違いは，無性型に結びついている倍数化の効果*でも説明がつくため，彼女は，倍数化の効果を無性型の特性から差し引いて考えなければ「進化における性の役割」を厳密に評価できないと賢明にも指摘している。

我々になじみの深いキク科のヒヨドリバナ複合体を例に，無性型と有性型の生態を詳しく比較し，両型がそれぞれどのような環境条件下で有利であり，その際，倍数化の効果と，それを差し引いた「進化における性の役割」をどの程度まで評価できるかを考えてみることにする。

---

* 一般に，倍数化した植物では，2倍体に比べ細胞のサイズがより大きくなり，その大型細胞を積み上げてつくる器官のサイズも増大し，植物体全体も大型化する。高い草丈，葉面積の拡大等は光をうけとるのに有利になり，高い物質生産が保証される。その結果より多くの花や種子をつけることが可能になる。大型細胞，大型個体を支えるためには細胞壁も厚くなるため，植物体全体も強壮になる。一方，倍数体では成長が遅れるため，早く成長し，短期間に開花，成熟が必要な環境では，倍数化は不利に作用すると考えられている。

4.2　ヒヨドリバナにおける有性型と無性型の生態

(1)分布と生育環境

キク科多年生草本のヒヨドリバナには，有性生殖により種子生産を行なう2倍体(2倍体・有性型)と無融合種子形成(複相胞子形成型無融合生殖)を行なう3・4・5倍体の倍数体(倍数体・無性型)がある。両型とも栄養体繁殖はしない。2倍体・有性型は，西南日本の一部と中国湖北省に分布が限定されているのに対し，倍数体・無性型は，日本全土，朝鮮半島，中国大陸に広く分布している(図4.2)。両型は地理的分布域を異にするだけでなく，性状や生育環境も明確に異なっている。2倍体・有性型は，草丈が50 cm以下と小

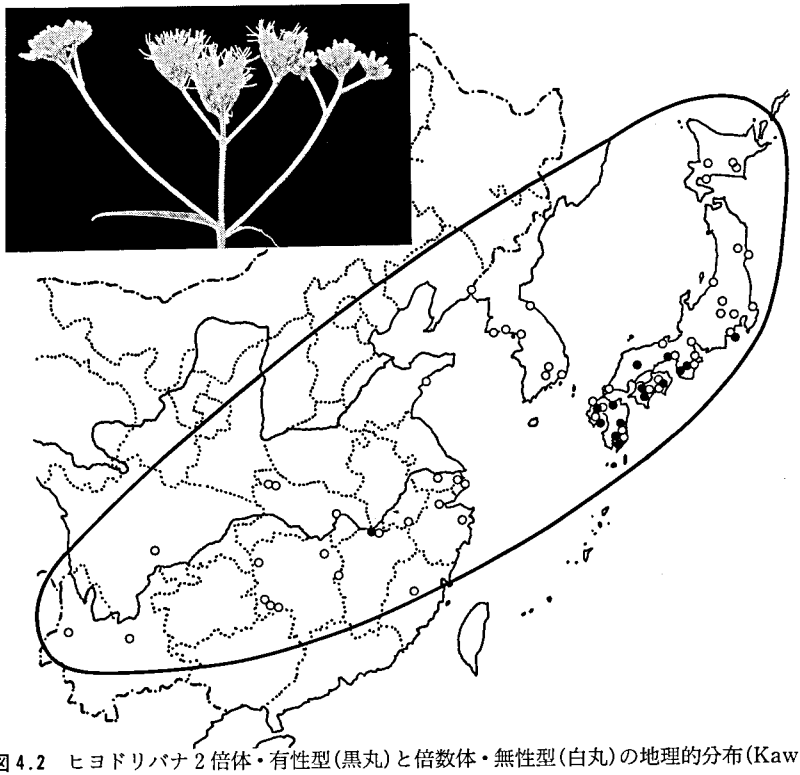


図4.2　ヒヨドリバナ2倍体・有性型(黒丸)と倍数体・無性型(白丸)の地理的分布(Kawahara et al., 1989より)。2倍体・有性型の分布域は，小さく限定されている。

型個体が多く，周囲に高茎草本のない山地の急斜面や岩の上，割れ目などの場所で，比較的薄暗い環境に生育している。一方，倍数体・無性型は，草丈が1～2 mと大型の個体が多く，高茎草本がはえる開けた山地草原や林縁，まばらな林下など，比較的明るく光をめぐる競争が激しい環境に生育している。

(2)倍数体・無性型の優れている点

多年草の適応度は，その生涯を通しての繁殖成功度で測る必要があり，生涯の生産種子数，発芽率，生存率などを総合して評価される。

両型の分布が重なる九州北部の野外集団で開花した個体の種子稔実率，個体当りの頭花数，個体当りの種子数を調査した。稔実率(図4.3・上)を比較すると2倍体・有性型で68%，倍数体・無性型で34%と，2倍体・有性型が約2倍も高い。しかし，頭花数(図4.3・中)は中央値で比べてみると倍数体・無性型が2倍体・有性型よりも約20倍も多い。稔実率，頭花数，1頭花内

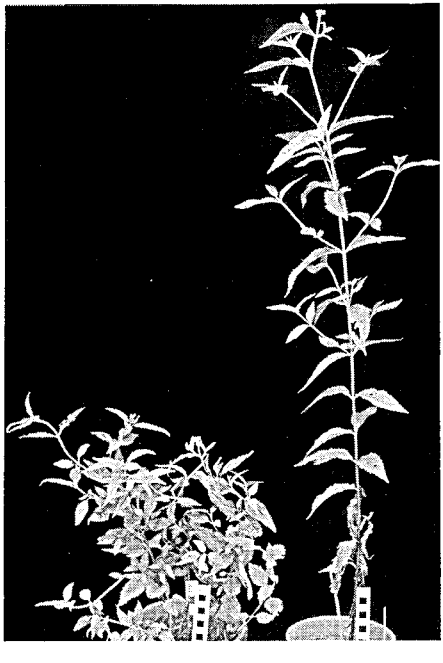


写真4.1　ヒヨドリバナ倍数体・無性型(右)と2倍体・有性型(左)を実験園で育てたものの比較

の花数(5個)を掛けて推定した種子数(図4.3・下)は，同じく中央値で比較すると倍数体・無性型が2倍体・有性型に比べて約8倍の種子を生産していることがわかった。

倍数体・無性型のこの高い種子生産性は，無性生殖あるいは倍数化の効果のいずれによるものだろうか？　ヒヨドリバナの倍数体・無性型では，減数分裂の進行は異常であるが花粉が生産されている場合が多い。また，送粉昆虫を呼ぶための花弁もつくられている。つまり，繁殖に2倍体・有性型とかわらぬコストをかけているばかりか種子稔実率も低く，安い繁殖コストによる効率的種子生産という無性生殖の有利な点がほとんど実現されていない。つまり，理論的に予想される無性型の有性型に対する有利性をはるかにこえ

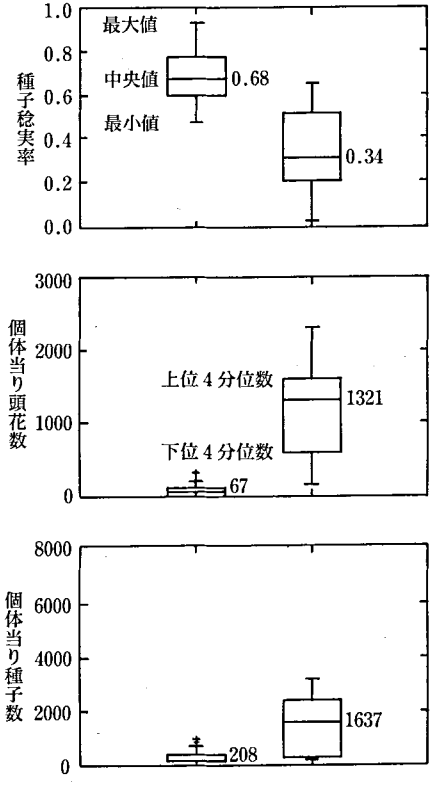


図4.3　2倍体・有性型(左)と倍数体・無性型(右)の種子稔実率(上)，個体当りの頭花数(中)，個体当りの種子数(下)(常見,未発表)。倍数体・無性型の種子生産性は，2倍体・有性型に比べ有意に高い。

る種子生産性は，倍数化による効果の可能性が高い。そこで倍数体・無性型の高い種子生産性を実現させていると考えられる物質生産量と開花習性を2倍体・有性型と比較してみた。

自生地での草丈は2倍体・有性型が平均20.4 cm，倍数体・無性型が99.4 cmと有意に異なり，開花個体の頻度分布も両型で大きく異なる(図4.4)。2倍体・有性型は，より小さいサイズで開花している。倍数体・無性型は，より大きいサイズで開花するためより多くの資源を種子生産に投資することができる。開花・結実が晩秋までずれこむ倍数体・無性型では，低温が引き金になって地下部への資源の還流がはじまる。このため稔実率の低下をひきおこしていると予想される(このような傾向は秋咲きの植物に多くみられる)。さらに2倍体・有性型が生育している光環境(相対光量子密度10％程度)よりも暗い3段階の光条件と3段階の栄養条件をさまざまに組合せた9実験条

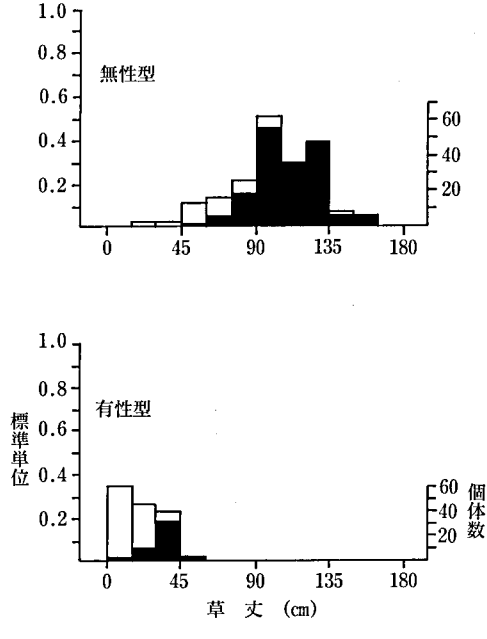


図4.4　自然集団における草丈の頻度分布(常見，未発表)。上：無性型河原谷集団，下：有性型九千部山集団。左縦軸は，各階級値を標準偏差で割り，標準化した値(標準単位)を用いて表示。黒塗部分は開花個体，白抜き部分は非開花個体を示す。

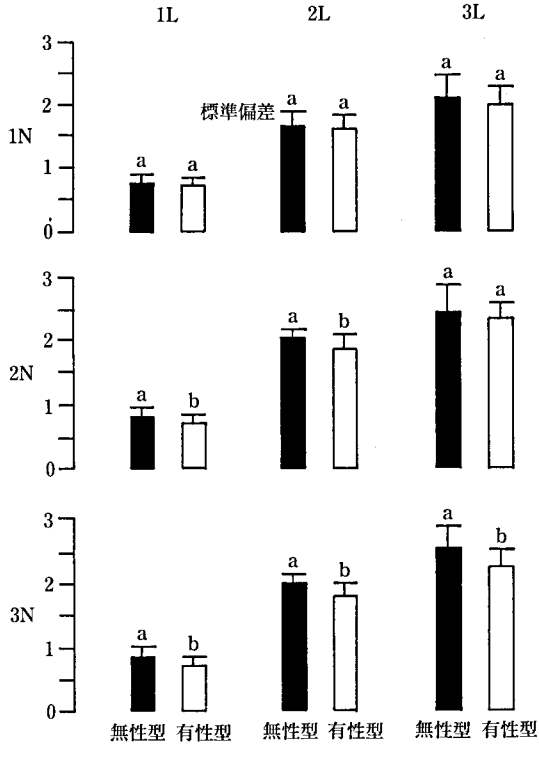


図 4.5　3光条件と3栄養条件下で混植し，10月末まで栽培した後，無性型と有性型の乾燥重量を比較したもの(常見，未発表)。1L：相対光量子密度1%，2L：4%，3L：10%，1N：液体肥料ハイポネックス500倍液につける頻度0回／月，2N：2回／月，3N：3回／月。縦軸の目盛りは常用対数値。標準偏差の上の記号が同じ場合は統計的に有意差がなく，異なる場合は，有意差があることを意味する。3Lが有性型自生地の光条件に相当。

件下で両型植物を栽培し，10月末に個体の乾燥重量を比較をしてみた(図4.5)。その結果4条件下で有意差は認められず，他のすべての条件下で倍数体・無性型の方が2倍体・有性型よりも個体の乾燥重量が重く，物質生産量が多いことが明らかになった。倍数体・無性型の生育する良好な光環境下では，倍数体・無性型の物質生産量が多いことはいうまでもない(図4.7の移植実験における草丈の比較参照)。このような物質生産量の違いが2倍体・有性型と倍数体・無性型の個体サイズや種子生産数の差を生じる原因と考えられ，

これは生殖方法の違いによる効果というよりも2倍体－倍数体間に一般的にみつかっている倍数化による効果であることは明らかである。

(3) 2倍体・有性型の優れている点

2倍体・有性型が倍数体・無性型に置き換らずに独自の地理的，生態的分布をもっているからには，低い物質生産性や低い種子生産性という不利を補う何らかの優れた点をもっているはずである。前に述べたように，それぞれの自生地における開花臨界サイズを比較すると，2倍体・有性型は小さく，倍数体・無性型は大きい(図4.4)。このことを先の光と栄養条件を組合せた9実験条件下で検証してみた。倍数体・無性型は，無性型の自生地よりも暗い光条件であるこれらの実験条件下すべてでまったく開花が見られなかった。これに対して，2倍体・有性型は，2Lと3L光条件下では，いずれの栄養条件下でも開花が見られた。図4.6は，2倍体・有性型の開花個体頻度が最も高かった3L，3N条件下(ほぼ有性型自生地の条件に対応)におけるサイズ構成を頻度分布で示したものである。このデータと図4.4のデータをつきあわせて考えると，2倍体・有性型には開花できる薄暗い条件下では倍数体・無性型には開花できないことが明らかである。

また，3L光条件下における茎・根比(乾燥重量比)の比較では，2倍体・有性型は地上部へ，倍数体・無性型は地下部への資源の投資の割合が高かった。3L光条件下で2倍体・有性型が開花するのは，地上部へより多くの資源をまわして早く繁殖するためであり，一方，倍数体・無性型の開花個体がまったくないのは，次年度以降の繁殖にそなえて地下部により多くの資源を分配した結果であろうと考えられる。

このことから，2倍体・有性型の自生する薄暗い環境では，倍数体・無性型の物質生産性が低下し開花までには長い期間が必要で，生産種子数も減少すると予想される。

この予想を自生地で検証してみた。福岡県九千部山では車道をはさんで2倍体・有性型が3L光条件に対応する比較的薄暗い林床に，倍数体・無性型が，相対光量子密度50％程度の開けた明るい林縁に自生している場所がある。それぞれの自生地に3か所の実験区を設定した。各実験区に実生を18

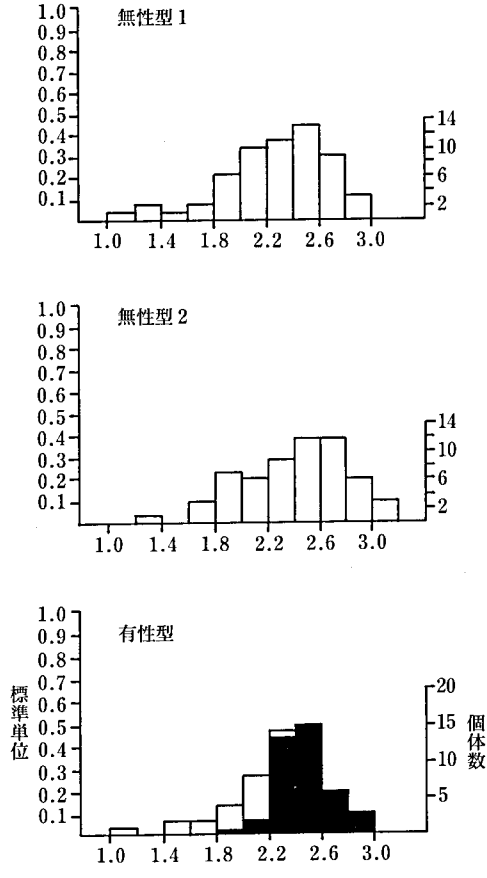


図4.6　3L，3N条件下での単植実験における倍数体・無性型と2倍体・有性型の開花成熟サイズの違い(常見，未発表)。黒塗りの部分は開花個体を示している。横軸の目盛りは乾燥重量の常用対数値。単位はmg。有性型は九千部山集団20個体から採取した種子を混合して播種。無性型1は，有性型集団の近くに自生していた1株から採取した種子を，無性型2は，その場所から4 km離れた場所に自生していた1株から採取した種子をそれぞれ播種して生じたクローン。

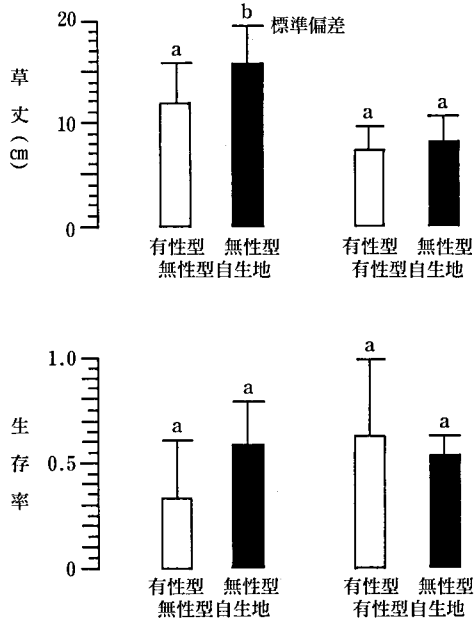


図 4.7　移植個体の各自生地での 10 月末における草丈と生存率(常見，未発表)。凡例は図 4.5 と同じ。

個体ずつ計 108 個体を 7 月に移植し，10 月の終わりにそれらの生存率と成長量を測定した。その結果，2 倍体・有性型自生地では，生存率，成長量ともに両型の間に有意な差はみられなかった。一方，倍数体・無性型自生地では倍数体・無性型の草丈が有意に高く，生存率も顕著に高かった(図 4.7)。

これまで述べてきたヒヨドリバナの倍数体・無性型と 2 倍体・有性型のそれぞれの優れている点は，性の有無に関係なく，倍数体と 2 倍体間で一般的にみつかる倍数化の効果で説明できそうである。倍数体の草丈が大きくなり，葉面積が広くなる性質は，明るく光をめぐる競争が強い環境下では高い物質生産と種子生産を実現する点で有利になるが，2 倍体が自生している薄暗い環境では，必ずしも有利にならない。つまり，ヒヨドリバナ倍数体・無性型の成立と地理的分布の拡大には，倍数体であることの利点が大きく寄与していることが明らかである。もちろん，無融合種子形成能の獲得も新しい生育地への侵入と定着を容易にしたことは間違いない。

しかし，九千部山の実験結果でみられるように，2倍体・有性型自生地で，倍数体・無性型が，生存率，物質生産量とも2倍体・有性型と有意な差がないにもかかわらず2倍体・有性型自生地に侵入・定着できない理由は，必ずしも明確になっていない。倍数化の効果以外に両型の自生地での顕著なすみ分けをひきおこす要因はないのだろうか？

(4)病原菌に対する抵抗性の違い

ヒヨドリバナの野外集団で，ウドンコ病菌やTLCウイルス(Tabacco Leaf Curl Virus)に感染した個体に多数でくわす。TLCウイルスに感染した個体は，葉脈を中心に黄化し，キンモンヒヨドリと呼ばれることもあった。TLCウイルスは，もともとタバコやトマトに感染するウイルスとして同定されたものである。その後，接ぎ木実験により，ヒヨドリバナやスイカズラの葉に黄色い葉斑を形成するウイルスと同じであることが確かめられた。現在までのところ，TLCウイルスは日本列島の野生植物では，ヒヨドリバナとスイカズラが特異的宿主と考えられている。

TLCウイルスがヒヨドリバナの適応度に及ぼす影響を調べるために，九州北部の有性型7集団，無性型9集団についてTLCウイルスの感染率を調査した。有性型では，一集団で19%とやや高い感染率を示したが，他の集団では，ほぼ0%で，平均感染率は4%であった。一方，無性型は，感染率40%以上の集団が4つあり，平均感染率は27%であった。無性型のTLCウイルス感染率は，有性型に比べ有意に高かった(図4.8)。

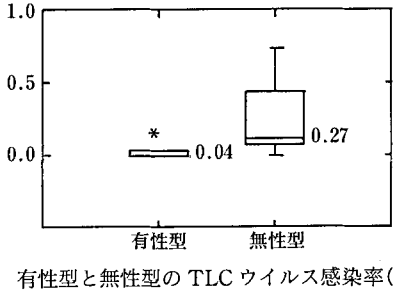


図4.8　有性型と無性型のTLCウイルス感染率(常見，未発表)。無性型の感染率が有意に高い。

また，TLCウイルス感染頻度の高かった無性型集団で，TLCウイルス感染個体28個体と非感染個体39個体の種子稔実率を調査したところ，平均稔実率は感染個体で45%，非感染個体では55%であり，感染個体は非感染個体に比べ，種子稔実率が有意に低かった(図4.9)。つまり，無性型が有性型に比べTLCウイルスに感染しやすく，しかも，TLCウイルスに感染すると種子稔実率の低下が起きている。さらに，有性型自生環境下では開花までに年数がかかり，TLCウイルスに感染する確率が高くなることを考慮すれば，有性型に比べ無性型の有利性がかなり低くなる。当然，野外では，ヒヨドリバナはTLCウイルスだけではなく，他のさまざまな病原菌の感染にもおびやかされている。

ヒヨドリバナ無性型における高いTLCウイルス感染率とウイルス感染個体で種子稔実率が低下するという結果は，有性型が無性型に比べ病原菌との共進化の上で有利で，多様な生物的環境に対処できるという考えを支持するものである。また，有性型と無性型の生育環境の違いも，同様の考えで説明できそうである。生物群にとっては，非生物的環境要因による選択よりも，被食や病気などの生物的要因による選択の方がより深刻で壊滅的影響をうけると予想される。植食者の存在やその密度，病原菌との圧力関係で，各生物群が有性生殖や無性生殖の有利な点をどのように実現し，際限ない進化ゲームに勝ち残るためにどのような遺伝系(genetic system)や生活史特性を採用し，どのような生育環境下で世代維持ができるかが決っていると考えられている。つまり，環境条件が多様で，複雑で，永続性があり，遷移が極相に達

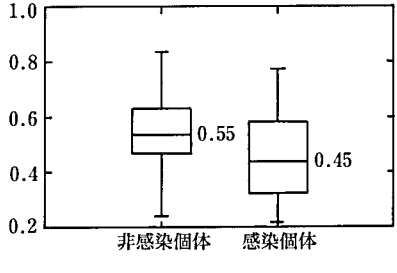


図4.9　無性型のTLCウイルス感染個体と非感染個体の種子稔実率(常見，未発表)。感染個体の種子稔実率は有意に低い。

しているような閉鎖的植物社会では，動植物の種多様度も高く，病原菌の種類や数も多い。このような条件下では少数の大型で新しい遺伝子型をもつ種子をつくりだし，他の生物との共進化にも十分対応できる有性型植物が優占してくると考えられる。一方，環境の攪乱が頻繁に起こり不安定で，遷移が初期で停滞しているような開放的植物社会やヒトがつくりだしたような無機的環境条件下では，植食者の密度が低く，病原菌の種類や数も少ないと考えられる。こうした環境下では，適応した遺伝子型のコピーを大量に生産できる倍数体・無性型が進出して優占してくると予想される。有性型植物が優占していた植生の破壊につれて無性型植物が有利になる生育地が拡大し，我々の身のまわりに進出してきた無性型植物が最近になっていやがうえにも目につきはじめたといえるのかもしれない。　（渡辺邦秋・常見直史）