

植物における性選択

性選択 (sexual selection) : 異性を獲得するのに有利な形質に選択が働き、進化するという考え方。

性選択の原理 (Bateman の原則) : 配偶子を大量につくることのできる雄間では雌をめぐっての競争**雄間競争 (male competition)**が生じるが、繁殖にふりむける資源に制限のある雌では、より優れた子を残すため雄を選考する**雌による選別 (female choice)**が生じる。これが**性選択の一般原理**であり、植物にも適用されるものと考えられる。植物では、性選択が作用する場面を受粉前、受精前、受精後に分けることができる。

受粉前 : この過程は雄間の競争過程であると考えられる。媒介者を通じた間接的競争。

受精前 : 受粉した後は、花粉間の競争がある。まず花粉の**発芽段階での競争**がある。次いで花粉管の伸長速度差によって**花粉管競争**が生じる。また受粉後受精までの段階では、花粉の発芽、花粉管の伸長、胚珠への受け入れ段階で、**雌植物による花粉の選別**が行われている。

受精後 : 受精した胚間では、親からの養分獲得をめぐって競争が生じると考えられる。また親は胚を選別し、中絶することができる(**接合子選別 zygote choice**)。これらを含めて配偶者選別という。親からの養分獲得をめぐっては**母と子の葛藤 (parent offspring conflict : 親は子を選別、各子は資源を得ようとする)**が発生する。

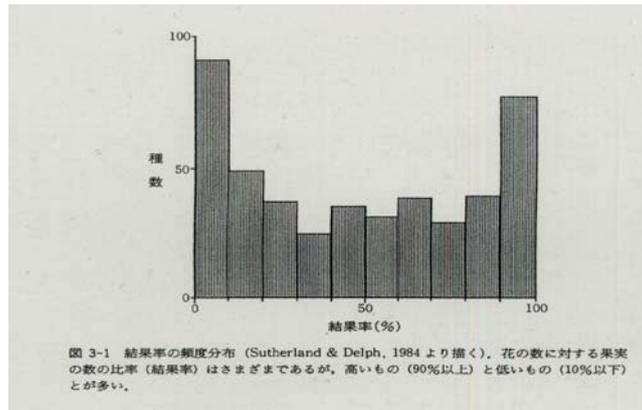
花の数と実の数

一般に、花から果実成熟にいたる過程で多くの花 (または未発達果実) が脱落する。

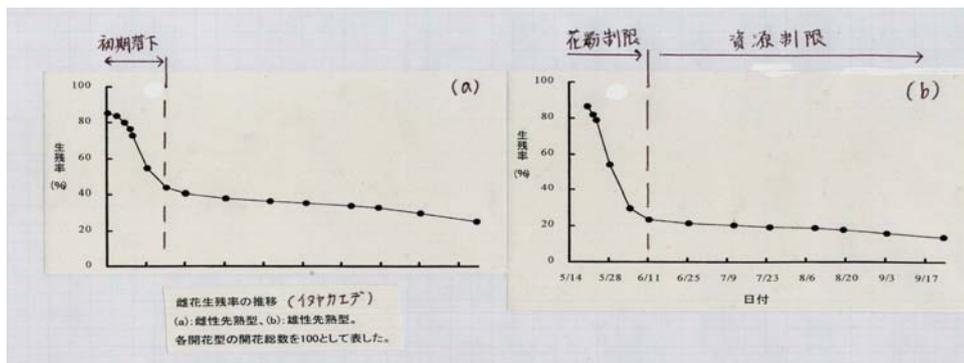
結実率 : 花は多く咲いても、果実になるのは小数であるというのは、多くの植物 (被子植物) で認められる。ある調査例では、結実率は 0~100% で、頻度分布は二山形であった。結実率が 10% 以下であっても、繁殖に用いられた全資源量 (雄花、雌花、中途脱落した未熟果実、成熟果実およびその付属物をつくるために用いられた物質、通常それらの器官の全乾燥重量で表す) に対する成熟果実の比はかなり高く、大型の果実をつける高木類では 10~60% である。

結実率に作用する制限 (至近的制限)

花粉の制限 (pollen limitation) : 花数が果実数より多いことの至近要因として、花粉や資源の制限が考えられる。花粉制限には、花粉媒介者制限 (pollinator limitation) と和合性のある花粉が不足する花粉制限 (pollen limitation) がある。



資源制限 (resource limitation) : 花粉が十分にあっても、結実率は上昇しないあるいは 100% とならない例は多い。これは受精した胚を果実 (種子) に発達させる資源が不足していると考えることができ、資源制限 (resource limitation) という。資源としては、光合成による炭水化物と水、無機養分が重要である。



繁殖のコスト (cost of reproduction) : 植物の繁殖とは、同化産物を用いて花、果実、種子などを作ることであり、それらに用いられた同化産物量がコストである。ある年の繁殖は、その後の繁殖成功や生存率を低下させる可能性がある (コスト仮説)。

繁殖コスト研究の2つのアプローチ

- 1) 繁殖への資源配分 : 一般には“乾物重の配分 biomass allocation”として測定。ある年の同化産物の全乾物重量のうちの繁殖への配分量であり、植物の**繁殖努力 (reproductive effort)** として評価される。
- 2) 年次間の繁殖の関係 : ある年の繁殖が、翌年の成長や繁殖にどの程度影響するか測定する。繁殖のコストがひじょうに大きければ、翌年への影響が顕著であるはず。しかし年次間の繁殖や成長の関係は、種によって異なるようである。これは、種によって繁殖への資源配分比が異なること、開花結実のフェノロジーや光合成産物の転流のされ方、また花、果実や支持器官による光合成量が種によって異なるためと考えられる。

花の数が果実数よりも多いことに関する仮説(究極的制限)

- 1) **雄機能仮説**：雌機能、つまり種子生産につながらなくても、生産された花粉が他の花を受精させて雄としての機能を果たしている。
- 2) **媒介者誘引仮説**：作られた花は、花粉媒介者を誘引するのに役立っている。
- 3) **保険仮説**：他の花が損傷を受けたときには結実する。
- 4) **資源待望仮説**：条件がよく、資源が十分にある年には結実する。類似した仮説に**リザーブ仮説**がある。
- 5) **選択的結果仮説**：よい果実を選択的に結果させるために多くの花をつける。**選択的中絶説**ともいい、遺伝的に優れた種子が選択され、性選択説にとって重要な仮説である。

結実率

胚珠の数と種子の数

子房 (ovary) の中には1個または複数個の胚珠 (ovule) がある。胚珠に対する種子の割合を S/O 比 (seed/ovule ratio) という。これは一般に1より小さく、ある例では0.07~0.9という値が報告されている。種子数が胚種数より少ないことについては、**花粉数の不足、不和合性、花粉間・胚間の競争、母植物による選択的中絶**などの要因が考えられる。

不和合性 (incompatibility)

花粉や胚嚢に機能があるのに、生理的な原因から受精が行われないうとき不和合性があるという。雌蕊の柱頭、花柱、子房、胚珠のいずれかの段階で、不和合花粉の花粉管の伸長や受精が抑制される。不適配偶子を受精前に排除するシステムであり、受精後のシステム(中絶)とは異なる。一般には**自家不和合性 (self incompatibility)**がよく知られていて、一般に被子植物でよく発達し、裸子植物ではほとんどみられない。

自家不和合性には、**配偶体自家不和合性 (gametophytic self incompatibility)**と**孢子体自家不和合性 (sporophytic incompatibility)**がある。前者は、花粉の遺伝子型によって自家不和合となる場合であり、後者は花粉親によって自家不和合性が決まっているというもので、自家不和合性は細胞質を通じて生じるので、どの花粉の発芽も阻害される。一般に柱頭上において不和合花粉の発芽が阻害されることが多いが、それ以外の子房または胚珠の段階で受精に失敗する場合があります、**後発型自家不和合性 (late-acting self incompatibility)**といわれる。

自家不和合ではないが、他家花粉と自家花粉を混ぜて受粉すると、自家花粉による受精は成功しない場合がある。これはやはりなんらかの自家不和合があるものと考えて、**隠蔽的自家不和合性 (cryptic self incompatibility)**という。多くの植物で隠蔽的自家不和合性があると想定されている。自家不和合性と和合性とははっきりした非連続のものではなく、この両者を極端とし、多くの中間的型を含む連続的過程であると考えるのがよい。

非機会的受精

一般に植物の花の柱頭には、1 個体の雄親からの花粉だけが受粉するという事は少なく、何個体もの雄親の花粉により受粉することが多いと考えられる。柱頭に何個体もの花粉親からの花粉が到達した場合、胚珠はそれらの花粉により同じ確率で受精されて種子になるのか（**機会的受精 random fertilization**）、それとも花粉親によって確率は異なるのか（**非機会的受精 non-random fertilization**）。後者の場合は、花粉管の伸長速度が花粉親によって異なっているか、あるいは母植物によって選別が働いていることを示している。

非機会的受精が起こるメカニズムとしては、まず柱頭への到達花粉数の違いが考えられ、それ以外には、花粉の発芽率の違い、花粉管の競争、受精能力の違い、母親による花粉管の選別、母親による子（受精胚）の選別、受精胚の養分吸収能力の違いなどが考えられる。また単独花粉親によって受粉させた場合よりも複数花粉親による方が果実サイズ、平均種子サイズが大きいという場合がある。

花粉管の競争（pollen tube competition）

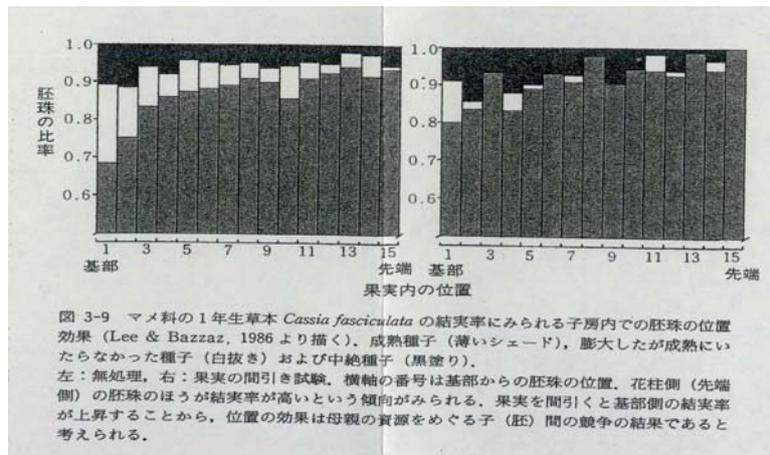
生物の雄の配偶子は雌の配偶子に比べてきわめて小さく、資源的に安価であるため大量に生産される（Bateman 則）。したがって**配偶者選択の主要課題は雄間の競争と雌による選別である**。植物の場合、雄間の競争は花粉管競争として端的に現れる。花粉管競争の前提となるのは、1)花粉制限が生じていないこと、2)花粉管の伸長速度の違いが遺伝的であること、3)速度の速い花粉が受精に成功する確率が高いこと、4)伸長速度の速い花粉によって受精された子植物は成長等も優れていることであるとされる。これら 1)~4)が実際に存在することは、観察や実験によって確かめられている。

花粉管競争によって優れた子ができるなら、母親の適応度が増大するのだから、母親となる植物は花粉管競争を助長させる仕組みを発達させている。多数の花粉粒が到達しないと花粉が発芽できないような化学制御がみられる。また異型花柱性から雌雄異株への進化過程で、長花柱型が雌へ進化したのは、花粉管の伸長距離が長く花粉管競争が厳しいという雄配偶子の選択の結果と考えられている。

位置効果

マメ科の植物のように細長い子房内に胚珠が一行に並んでいる場合、胚珠の位置によって結実率や種子重が異なることがある。これはおそらく胚珠の位置によって、花粉管の到達時期に遅速があること、母親から配分される資源の得やすさが異なることなどの理由によるものであろう。このような現象は位置効果（**position effect**）といわれる。子房内の位置によって結実率が異なるとすれば、母親の資源をめぐる胚間の競争の結果であると考えてよい（図 3-9）。

種子の選択的中絶: 中絶は果実単位だけでなく、果実内の胚珠単位でも生じる。



親子間の矛盾

性選択の第 1 段階は花粉が柱頭に到達するまでの段階 (受粉段階) であり、第 2 段階は受粉してから受精に至るまでの段階である。ここまでは、雄植物によって生産された花粉と雌植物との関係が主要な点である。第 3 段階は受精後であり、受精胚と雌植物の関係が問題となる。つまり主要な点が、雌雄関係から親子関係に変わるのである。

血縁度: ある 2 個体が祖先を共通する遺伝子 (同祖遺伝子) をどれだけ共有するかという率。通常の有性生殖では、母と子、父と子間の血縁度は $1/2$ であり、また同父母兄弟 (兄弟姉妹) 間でも $1/2$ 、祖母と孫では $1/4$ である。

被子植物では胚嚢に花粉管が到達すると 2 個の精核がそれぞれ卵核と極核と合体して、受精胚と胚乳ができる。これは重複受精と呼ばれ、被子植物に特有の受精様式である。胚は父親の遺伝子セットと母親の遺伝子セットをそれぞれ 1 組もった $2n$ の組織であるが、胚乳は一般には父親の遺伝子セット 1 組と母親の遺伝子セット 2 組をもった $3n$ の組織である。受精胚を含む胚珠は発達して種子になるが、その中では珠皮 (種皮) の部分は母親の組織である。被子植物の生殖器官は母親とは遺伝子構成の異なる組織が母親と物理的につながっている。

包括適応度: 適応度とは自分の残す遺伝子セットの数である。包括適応度とは、**個体の適応度と血縁度で重みをつけた血縁個体の適応度の和**である。母親の包括適応度は、 $[\text{種子の数}] \times [\text{種子の生存確率}] \times [\text{母親と種子との血縁度}]$ である。子 (受精胚) の包括適応度は $[\text{自分の数}(1)] \times [\text{自分の生存確率}] \times [\text{自分との血縁度}(1)] + [\text{兄弟姉妹の数}] \times [\text{生存確率}] \times [\text{自分の兄弟姉妹に対する血縁度}]$ である。

母親の選別の機構

種子植物と他の陸上植物との違いは、種皮が種子を包むことと、母親の投資が減数分裂以後に生じることである。子に資源を供給するのは母親であるから、

母親の方に調節の主導権があると考えられる。母親が子を早期に中絶したり、子が一定以上の資源を母親から引き出さないようにする機構が自然選択によって発達しており、子を母親の組織で完全に覆う種皮は、資源配分の制御機構であるという考えがある。また被子植物の胚嚢を包む木化組織や珠皮と胚嚢の間の内皮などの組織も、母親が子をコントロールするための組織であると解釈されている。

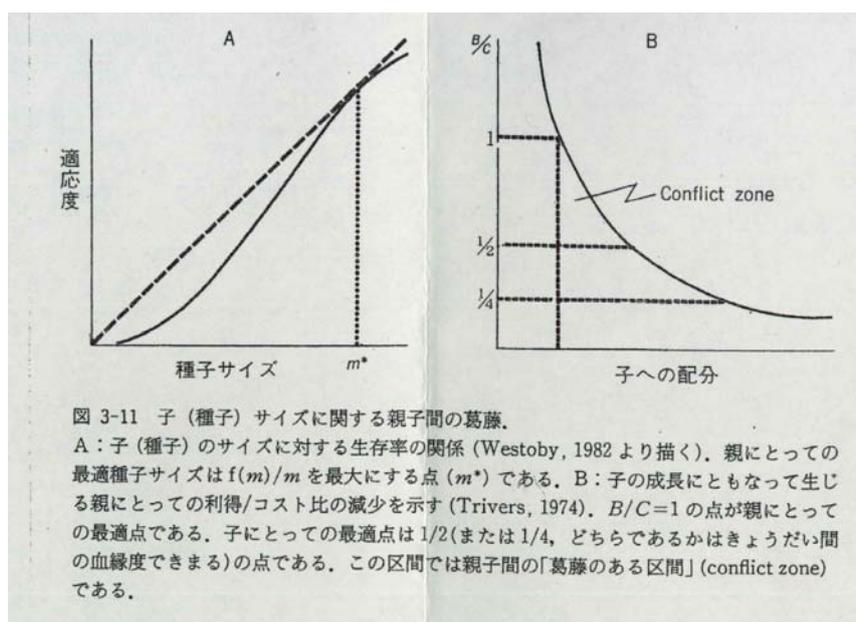
親から子への資源配分と種子サイズの分布

一般にある植物種の生産する種子サイズはきわめて安定した値を示し、変動が小さい。植物体のサイズや 1 つの植物体が生産する種子数の違い（これらは通常 $10^3 \sim 10^5$ 倍にも達する）に比べれば、種子サイズの種内変異は小さい。これに対して、母親からの資源配分がほぼ最適種子サイズの付近へ行われているという説明が考えられている。

一般に子の生存率は、母親からの資源配分の増加にともない S 字型に増大すると考えられる (図 3-11)。子の生存率は、子への資源配分量 (m) の関数 $f(m)$ であるとする。また母親が繁殖に用いることのできる資源量 (M) 一定であるとする。子の数を n とすると、母親の適応度 ϕ は $\phi = nf(m)$ である。 $n = M/m$ であるから、

$$\phi = M \frac{f(m)}{m} \quad \text{である。}$$

母親の適応度を最大にするためには、 $f(m)/m$ を最大にするような配分 m にすればよい。これは $f'(m) = f(m)/m$ をあたえる点であり (Smith & Fretwell モデル)、グラフ的には原点から引いた直線が曲線と接する点である。



一般に種子サイズの変異は小さいが、それでも野外個体では、個体内の種子間でも 5~10 倍程度の変異がみられることがある。これについては、適応論的説明として、1)母親の資源配分量の調節によって種子サイズの変異が生じる (性選択説)、2)異質環境では混合種子サイズが最適である (混合戦略説)、また種子サイズに対する選択圧が弱いことに帰する 3)兄弟姉妹間競争が激しい場合、種子数を増加させず資源量に応じて種子サイズを増大させる、さらに 4)植物の生理的・形態的制約から最適サイズへの調節が困難などの説明がある (完全に確かめられたものはない)。

親子間の矛盾と子間の競争

親の立場からすると、各子に均等に投資するのが最適であるが、子の立場からみると、それをこえてもっと資源配分にあずかった方がよい。親の立場からみた子への最適投資量は、子の立場からみた最適量よりも少ない。血縁度を考慮すると、親子の血縁度は 0.5、子自身の血縁度は 1、そして子間の血縁度は繁殖様式によって異なるが、血縁度を考慮した包括適応度を考えると、資源配分をめぐって親子間の矛盾が予測される。

種子数を減らすことによって、残された種子の適応度がどれだけ増大すれば、種子を中絶させてもよいかは、親の立場と子の立場で異なる。母親の適応度 (M_f) は次のように表される。

$$M_f = Nf(N)r_m$$

r_m は母親の子に対する血縁度、 N は子の数、 $f(N)$ は子の適応度で、子 1 個体が親になれる確率である。子の数を n 個体減らした場合の適応度は、

$$M_f' = (N-n)f(N-n)r_m$$

この両式から、種子を 1 個減らしてもよい条件 ($n=1$) は

$$f(N-1)/f(N) > N/(N-1)$$

である。血縁度は消去されている。つまり N が小さいほど子の中絶しにくいことがわかり、 $N=2$ のときは、親の立場からすれば、1 子中絶することにより残りの 1 個が 2 倍以上の適応度をえるのでなければ中絶できない。

一方子の適応度および子の数を n 個減らした場合の子の適応度はそれぞれ

$$O_f = f(N) + (N-1)f(N)r_0$$

$$O_f' = f(N-n) + (N-n-1)f(N-n)r_0$$

である。ただし r_0 は子間の血縁度。親の場合と同様に、子にとって種子を 1 個減らしてもよい条件は、

$$f(N-1)/f(N) > (1+(N-1)r_0)/(1+(N-2)r_0)$$

である。これを r_0 の関数とみれば、 r_0 が大きくなるにつれて、右辺の比も大きくなり、中絶させにくくなる。 r_0 を 0.5 とすると、

$$f(N-1)/f(N) > (1+N)/N$$

$N=2$ のとき、残りの子の適応度が 1.5 倍以上であれば中絶してもよい。またこれらの関数は右下がりの曲線となり、種子数が多いほど中絶させやすいことが予測される。これらの予測や各種の比較によってえられた支持データは、**子間の競争が重要であることを示唆している。**

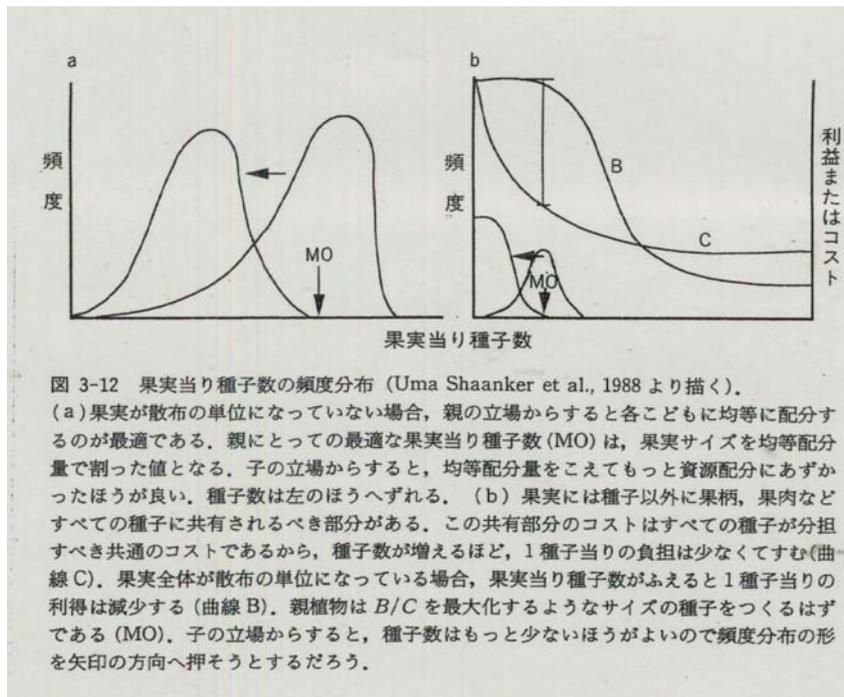


図 3-12 果実当り種子数の頻度分布 (Uma Shaanker et al., 1988 より描く)。

(a) 果実が散布の単位になっていない場合、親の立場からすると各こどもにも均等に配分するのが最適である。親にとっての最適な果実当り種子数 (MO) は、果実サイズを均等配分量で割った値となる。子の立場からすると、均等配分量をこえてもっと資源配分にあずかったほうが良い。種子数は左のほうへずれる。(b) 果実には種子以外に果柄、果肉などすべての種子に共有されるべき部分がある。この共有部分のコストはすべての種子が分担すべき共通のコストであるから、種子数が増えるほど、1 種子当りの負担は少なくてすむ(曲線 C)。果実全体が散布の単位になっている場合、果実当り種子数がふえると 1 種子当りの利得は減少する(曲線 B)。親植物は B/C を最大化するようなサイズの種子をつくるはずである (MO)。子の立場からすると、種子数はもっと少ないほうがよいので頻度分布の形を矢印の方向へ押そうとするだろう。