

学 位 論 文 題 名

Variations in reproductive characteristics and biological
interactions between sympatric alpine shrubs,
Phyllodoce caerulea and *P. aleutica*, along snowmelt gradients

（同所的な高山植物－エゾノツガザクラとアオノツガザクラ－の
繁殖特性と生物間相互作用に関する雪解け傾度に沿った種内変異）

学位論文内容の要旨

高山雪田に生育する近縁なツツジ科低木2種の高山植物（エゾノツガザクラとアオノツガザクラ）の結実成功と繁殖特性の関係を、花粉媒介昆虫を介した生物間相互作用に着目して、雪解け傾度に沿って調べた。調査地は、北海道大雪山系中央部の3つの雪田を選んだ（調査地名は HIS、GOS、PON）。それぞれの調査地で、雪解け傾度に沿って E プロット（雪解けが早い場所）、M プロット（中間の場所）、L プロット（遅い場所）の3調査区を設定した。雪解け時期には年変動があったが、調査区間の開花順序は年度にかかわらず一定であった。

第1章では、エゾノツガザクラとアオノツガザクラの結実成功と繁殖システムの雪解け傾度に沿った比較を行った。両種の開花は、各調査区で雪解けから約2週間後に始まり、約1週間続いた。各調査区での両種の開花時期はほぼ重なった。しかし、両種の開花比率は雪解け傾度に沿って変化し、E プロットではエゾノツガザクラの開花比率が多いが、L プロットでは、アオノツガザクラの開花比率がかなり高い状況となった。自然状態の結実成功度は、雪解け傾度にかかわらず、アオノツガザクラの方がエゾノツガザクラよりも高かった。この傾向は、調査地、年度にかかわらず一定であった。強制他家受粉による結実率に対する強制自家受粉の結実率を自殖能力の指標とした。また、強制自家受粉の結実率に対する袋かけ処理の結実率を自動的自家受粉能力の指標とした。エゾノツガザクラは、雪解け傾度にかかわらず低い自殖能力を示した。さらに、エゾノツガザクラは柱頭－葯間距離が長いために自動的自家受粉効率が低く、他殖依存性が高かった。一方、アオノツガザクラは、E、M プロットでは高い自殖能力を持つことが示されたが、L プロットでは自殖能力は非常に低かった。一方で、アオノツガザクラは、雪解け傾度にかかわらず柱頭－葯間距離が短いために自動的自家受粉能力が高かった。このため、L プロットでの自殖能力の低下は生理的な原因によると考えられた。

第2章では、マルハナバチの選好性がエゾノツガザクラとアオノツガザクラの繁殖システムにおよぼす影響について調べた。花蜜分泌量は、E、M プロットではエゾノツガザクラの方が多く、エゾノツガザクラの花蜜分泌量は雪解けの遅い場所で低下、L プロットでは両種の差がなくなる傾向があった。花蜜分泌量と各調査区の開花数から推定した花蜜現存量は、E、M プロットではエゾノツガザクラの方が多く、L プロットではアオノツガザクラの方が多くなる傾向があった。これは、エゾノツガザクラが、開花比率、花蜜分泌量ともに雪解け傾度に沿って低下するため、雪解け傾度に沿った生育期間の短縮に対

する生理的な耐性が低いことを反映していると考えられる。マルハナバチの訪花頻度は、E、M プロットではエゾノツガザクラの方が高かったが、L プロットではアオノツガザクラの方が高かった。花蜜現存量の変化によって、マルハナバチの訪花選好性が変化したと考えられた。花粉制限の程度は、エゾノツガザクラは L プロットで、アオノツガザクラは E、M プロットで高い傾向があり、マルハナバチの選好性の変化の傾向と一致した。このことは、エゾノツガザクラとアオノツガザクラの間にはマルハナバチをめぐる競争関係が生じていることを示している。1 章で明らかになったアオノツガザクラの雪解け傾度に沿った自殖能力の変異は、花粉制限の程度の変化に対応していた。アオノツガザクラは、マルハナバチの訪花頻度が低い E、M プロットで、補償的な繁殖システムとして自殖能力が高くなっていると推測された。このことから、ポリネーターめぐる同所的な植物の種間競争は、局所的な地域内でも繁殖システムの進化を引き起こす可能性があることを示唆した。

3 章では、マルハナバチの種間移動パターンがエゾノツガザクラとアオノツガザクラの種間不和合性におよぼす影響について調べた。エゾノツガザクラを訪れるマルハナバチは、E、M プロットではアオノツガザクラの花序から移動してくる割合が高かったが、L プロットではその割合は低かった。一方、アオノツガザクラを訪れるマルハナバチは、E、M プロットではエゾノツガザクラの花序から移動してくる割合が高く、L プロットでは低かった。このマルハナバチの種間移動パターンから、エゾノツガザクラは L プロットで、アオノツガザクラは E、M プロットで他種の花粉を受け取る危険性が高いと予測された。それぞれの種について、同種花粉、他種花粉、両種を混合した花粉を強制受粉させて結実率を比較した。エゾノツガザクラは雪解け傾度にかかわらず、花粉の種類による結実率の差がなく、アオノツガザクラの花粉に対して異種間不和合性がないことが示された。一方、アオノツガザクラは、E、M プロットではエゾノツガザクラの花粉ではほとんど結実せず、両種の混合花粉でも同種花粉のみの場合より結実率が低下する傾向があった。しかし L プロットでは花粉の種類による結実率の差はなかった。このようなアオノツガザクラの近縁種間不和合性の種内変異は、雪解け傾度に沿った他種花粉を受け取る危険性の変化パターンと一致していた。この結果は、ポリネーターの種間移動パターンが、防御的な繁殖システムとして近縁種間不和合性を形成する可能性があることを示唆した。

これらの研究で、エゾノツガザクラとアオノツガザクラは、花粉媒介昆虫であるマルハナバチをめぐる競合関係にあることが明らかになった。また、マルハナバチの共有によるポリネーション効率の変化は、繁殖特性に作用するほど強いことが示された。さらに、雪解け傾度に沿ったマルハナバチをめぐる種間の競合関係の変化は、繁殖特性の種内変異をもたらすことが示唆された。

学位論文審査の要旨

主査	教授	甲山隆司
副査	教授	戸田正憲
副査	助教授	大原雅
副査	助教授	露崎史朗
副査	助教授	工藤岳

学位論文題名

Variations in reproductive characteristics and biological interactions between sympatric alpine shrubs, *Phyllodoce caerulea* and *P. aleutica*, along snowmelt gradients

(同所的な高山植物－エゾノツガザクラとアオノツガザクラ－の繁殖特性と生物間相互作用に関する雪解け傾度に沿った種内変異)

花粉媒介昆虫を共有する近縁種が共存するには、何らかの繁殖特性の分化が必要である。そしてその分化形態は、生育環境に応じて動的に変化することが予測される。本研究は、高山雪田に生育する近縁ツツジ科低木2種（エゾノツガザクラとアオノツガザクラ）の結実成功と繁殖特性の種内変異を、雪解け傾度に沿った花粉媒介昆虫（マルハナバチ属）を介した生物間相互作用に着目して調べた。調査は北海道大雪山系中央部の3つの雪田で行った。それぞれの雪田では30-40日間の雪解け日変異が認められたので、それぞれにE-plot（雪解けが早い場所）、M-plot（中間の場所）、L-plot（遅い場所）の3調査区を設定した。

第1章では、エゾノツガザクラとアオノツガザクラの結実成功と交配システムの比較を行った。両種の開花は各調査区内ではほぼ同調しており、雪解けから約2週間後に始まり、約1週間続いた。両種の開花比率は雪解け傾度に沿って変化し、E-plotでエゾノツガザクラの比率が高く、L-plotでアオノツガザクラの比率がかなり高い状況となった。自然状態の結実成功度は、いずれの調査区においてもアオノツガザクラがエゾノツガザクラよりも高かった。エゾノツガザクラは、いずれの個体群においても自殖能力が低く、他殖依存性が高かった。一方、アオノツガザクラはEとM-plotで高い自殖能力を持っていたが、L-plotでは自殖能力は非常に低かった。L-plotでの自殖能力の低下は、生理的自家不和合性によるものと考えた。

第2章では、マルハナバチの選好性がエゾノツガザクラとアオノツガザクラの交配システムにおよぼす影響について調べた。調査区あたりの推定花蜜現存量は、EとM-plotではエゾノツガザクラの方が多いが、L-plotではアオノツガザクラの方が多かった。これは、生育期間の短縮に対するエゾノツガザクラの生理的制約を反映していると考えた。マルハナバチの訪花頻度は花蜜現存量の変化パターンと一致しており、EとM-plotではエゾノツガザクラの方が高く、L-plotではアオノツガザクラの方が高かった。花粉制限の程度は、エゾノツガザクラはL-plotで、アオノツガザクラはEとM-plotで高い傾向があり、マルハナバチの選好性の変化の傾向と一致した。このことは、エゾノツガザクラとアオノツガザクラの間にはマルハナバチをめぐる競争関係が生じていることを示唆している。アオノツガザクラは、マルハナバチの訪花頻度が低いEとM-plotで補償的な繁殖システムとして自殖能力を高めていると推論した。

第3章では、マルハナバチの種間移動パターンが種間不和合性におよぼす影響について調べた。エゾノツガザクラを訪れるマルハナバチは、L-plotではアオノツガザクラの花序から移動してくる割合が高かった。一方、アオノツガザクラを訪れるマルハナバチは、EとM-plotではエゾノツガザクラの花序から移動してくる割合が高かった。この種間移動パターンから、エゾノツガザクラはL-plotで、アオノツガザクラはEとM-plotで他種の花粉を受け取る危険性が高いと予測した。それぞれの種について、同種花粉、他種花粉、両種を混合した花粉を強制受粉させて結実率を比較した。エゾノツガザクラはいずれの個体群においても花粉の種類による結実率の差がなく、アオノツガザクラの花粉に対して異種間不和合性がなかった。一方、アオノツガザクラはEとM-plotで異種花粉ではほとんど結実せず、両種混合花粉でも同種花粉のみの場合より結実率が低下する傾向があった。しかしもっぱら同種間で花粉媒介が行われているL-plotでは、花粉の種類による結実率の差はなかった。アオノツガザクラの雪解け傾度に沿った種間不和合性変異は、他種花粉を受け取る危険性の変化パターンと一致しており、花粉媒介昆虫の種間移動パターンが生殖隔離システムとして近縁種間不和合性を形成することがわかった。

以上の研究で、エゾノツガザクラとアオノツガザクラは、花粉媒介昆虫であるマルハナバチをめぐる競合関係にあり、マルハナバチの共有によるポリネーション効率の変化は、植物の繁殖特性に作用する選択圧となっていることが明らかになった。さらに、雪解け傾度に沿ったマルハナバチをめぐる近縁種間の競合関係の変化は、局所的な個体群間においても繁殖特性の種内変異をもたらすことが示唆された。これらの研究成果は、植物の繁殖特性進化の解明に大きく寄与するものであると評価される。

申請者は、調査の困難な高山帯で長期間にわたる詳細な研究を遂行し、生態学的に大変興味深い現象を明らかにした。その研究アプローチは精力的かつ合理的であり、大学院課程における研究実績は高く評価できる。従って、審査員一同は申請者が博士（地球環境科学）の学位に相当する資格を有するものと判定した。