

学 位 論 文 題 名

Hybridization and ecological adaptation  
in the genus *Quercus* (Fagaceae)

(コナラ属〔ブナ科〕の雑種形成と生態的適応)

学位論文内容の要旨

コナラ属はおよそ 500 種からなるブナ科最大の属であり、アジアの熱帯域および北半球の温帯域に広く分布している。特に冷温帯落葉広葉樹林では主要な要素であり、経済的価値も高いことから、これまで様々な方面から精力的な研究がなされてきた。本学位論文では、主に本属の冷温帯樹種であるミズナラとカシワの雑種形成と生態的適応について研究を行った。第一章から第三章では、本属の日本産樹種の系統関係、遺伝的分化、生態的・遺伝的分化、雑種個体の同定および食葉性昆虫に対する抵抗性について報告する。第四・五章では、種子の発芽時期が実生の生存に与える影響、雄花と種子生産量の年次変動の適応的側面について扱った。

第一章 日本産コナラ属樹種の系統と遺伝的分化

本章では、核の legumin 遺伝子と葉緑体 DNA の trnT-trnL intergenic spacer を用いて、日本産コナラ属 13 種の系統関係を明らかにするとともに、交雑する種間としない種間での遺伝的分化の程度を比較した。一般に交雑親和性は遺伝的に分化するほど低下すると考えられ、交雑する種間に比べ、しない種間の方がより遺伝的距離が大きいと推測される。両遺伝子を統合した塩基配列を最大節約法によって解析した結果、これら 13 種は、形態分類の結果と同様、狭義コナラ群、クヌギ群、アカガシ亜属に分かれた。しかし、これら 3 群間の系統関係、および狭義コナラ群・アカガシ亜属内の系統関係については明確にならなかった。また、用いた二つの遺伝子領域は単独の解析では異なる分岐型を示したが、これは交雑による種間の遺伝子移動、または祖先配列が残存したことによると考えられた。一方、狭義コナラ群内、クヌギ群内の交雑する種間の遺伝的距離とアカガシ亜属内の交雑しない種間の遺伝的距離の間には有意な差は観察されなかった。アカガシ亜属に属する種では生殖隔離に働く機構が遺伝的分化に比べ比較的速く進化したと考えられる。

第二章 カシワとミズナラの雑種形成と生態的分化

カシワとミズナラの種間雑種個体の検出するとともに、親樹種間の形態・生態・遺伝的分化を明らかにするため、北海道石狩の両種の混成林の 105 個体について、葉の諸形質、DNA マーカー (AFLP 法)、種特異的潜葉性昆虫 (ホソガ科キンモンホソガ属) の種構成を調べた。葉の諸形質は判別分析に、AFLP マーカーについては主座標分析に供した。なお、判別分析については、ミズナラ純林 2 カ所、カシワ純林 1 カ所から採集した各 50 個体の葉の計測値を対照群として用いた。その結果、調査木 105 個体のうち、8 個体が種間交雑に由来すると推定された。また、葉の諸形質とキンモンホソガ属の種構成は親樹種間で明瞭な差を示し、雑種検出にも有効であった。AFLP マーカーは、親樹種間では違いが見られたものの、その程度は小さく、雑種検出には必ずしも有効ではなかった。AFLP マーカーのように適応にあまり関与しない

DNA 領域は交雑により種間を移動するが、適応的形質である形態・生態的性質に関与する遺伝子は種間ではあまり移動しないと考えられた。

### 第三章 雑種個体と親樹種個体に対する昆虫の食害

第二章において、石狩でカシワとミズナラが交雑していることが明らかになった。この林における雑種個体の頻度は 5.2%であったが、交配が無作為に起ると考えるならば、この頻度は低すぎると考えられる。これは、交配が選択的か、雑種個体の生存率が低いか、その両方の理由によるものである。これまでのさまざまな植物雑種に関する研究において、雑種個体は植食性昆虫によって甚大な被害を受け、生存率が低くなることが観察されている。そこで、本章では、植食性昆虫による負荷を雑種個体と親樹種間で比較した。比較にあたり、親樹種および雑種個体では展葉時期、生育環境が若干異なり、また植食性昆虫の密度も展葉時期、環境により異なる場合もあったため、共分散分析で補正を行った。その結果、雑種個体上の潜葉性昆虫の密度は、一般的にカシワとミズナラの間であるか、またはどちらかの親に近い値であった。また肉食性昆虫による食害の程度も親樹種の間であった。このことから、植食性昆虫は雑種個体の生存率を低下させる要因にはなっていないと結論された。これらの 2 種、さらにコナラ属の多くの種が雑種形成をしながらも、形態的および生態的特性を維持している機構については、さらなる研究が必要である。

### 第四章 発芽時期の違いが実生の生存に与える影響

冷温帯林に生息する多くの植物では、春の早い時期に発芽した実生は、遅く発芽した実生より、生存率が高いことが知られている。もし常にそうであるなら、遅く発芽する性質は淘汰されると考えられる。しかしながら、多くの植物において発芽時期は長期間にわたることが報告されている。本章では、カシワ・ミズナラ・コナラの 3 種について、1) 種子の発芽時期に変異があるかどうか、2) 変異がある場合、早い時期に発芽した実生と遅く発芽した実生では生存率が異なるかどうか、また何故変異が維持されているかを明らかにすることを目的とした。人為埋土種子を用いた実験の結果、3 種とも、発芽は 5 月中旬から 8 月後半まで続き、早く発芽した実生は遅く発芽した実生よりも生存率が高かった。実生の死亡要因の一つであったウドンコ病菌(*Microsphaera alphitoides*)は 7 月に多く見られ、発芽の比較的遅かった実生が感染した場合に死亡率が高くなった。一方、昆虫による食害の程度は、発芽の早いものほど大きかった。これは、コナラ属成木の葉は展葉直後の 5 月中旬から 6 月中旬に集中的に食害されるが、この時期に発芽した実生も成木同様に激しい食害を受けるためと考えられた。本研究においては、食害は大きな死亡要因ではなかったが、過去の研究では重要な死亡要因として働く場合も観察されている。このように実生の生存率が時間的・空間的に変動するならば、長期間にわたる発芽が維持されうると考えられた。

### 第五章 雄花の年次変動

種子生産量の年変動は多くの樹木で観察されているが、雄花生産量の年変動についての報告はない。雄花生産量の年変動とその適応的な役割を明らかにするため、石狩のカシワ林に生育する 40 個体について 8 年間にわたり雄花と種子の生産量を調査した。その結果、雄花の生産量の年変動は個体内でも個体群内でも、種子生産量の年変動より小さかった。また、個体間での生産量の同調の程度は、雄花の方が種子より低かった。個体内では当年雄花の生産量と種子生産量は正の相関を示したが、その相関は高くなかった( $r=0.16$ )。当年雄花と前年種子の生産量の間には有意な相関はなかった。一方、種子生産量が大きく変動する個体では、雄花生産量も大きく変動した。以上の結果から、種子生産量の年変動は捕食者回避のための適応的な形質だと考えられたが、雄花生産量の年変動に関しては適応的な解釈は難しく、種子生産量変動機構の副産物である可能性が示された。一方、個体間での雄花生産量の同調性が低いことは、他個体と花粉量を競合させないための進化の結果と考えられた。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 木 村 正 人  
副 査 教 授 大 原 雅  
副 査 助 教 授 工 藤 岳

学 位 論 文 題 名

## Hybridization and ecological adaptation in the genus *Quercus* (Fagaceae)

(コナラ属〔ブナ科〕の雑種形成と生態的適応)

コナラ属はおよそ 500 種からなるブナ科最大の属であり、アジアの熱帯域および北半球の温帯域に広く分布している。本属の多くの樹種は経済的にも有用であり、人間生活との関わりも深い。現在、コナラ属樹種からなる森林の今後については、いくつかの問題が提起されている。一つは、雑種形成による種の同一化である。2 種の頻繁な交配による種の同一化がいくつかの植物で報告されているが、本属の多くの種も頻繁に種間雑種を形成することから、同様の問題が起りうると考えられる。本属樹種は、森林生態系内での役割が大きく、多くの生物が本属樹種を利用していることから、種の同一化は他の森林生物の多様性に多大な影響を及ぼすと考えられる。もう一つは、更新に関する問題である。本属樹種の多くは山火事などの大規模な攪乱が起った際に、一斉更新と言われており、多くの成熟した森林では、本属樹種の稚樹・実生が少ないと報告されている。しかし、森林管理が進み、山火事・洪水などの大規模攪乱が起り難い現在において、本属樹種がどのように、自然状態で更新できるかは、生態学的にも、森林管理のうえでも重要な問題である。

本学位論文は、以上のような問題提起に基づき、本属樹種の、雑種形成による個体群の特性の変化、及び森林更新に関わる種子生産、実生の発芽の生態的適応についての研究を行ったものである。

まず、本属の日本産樹種の系統関係を分子的手法により明らかにするとともに、近縁種間においては交雑可能性と遺伝学的距離には関係がないことを示した。次に、北海道における本属の代表的樹種であり、自然界で交雑していると考えられるカシワとミズナラについて、葉の形質、DNA (AFLP) マーカー、種特異的潜葉性昆虫相を両種が同所的に存在する海岸林で比較し、AFLP マーカーは他の二形質に比べ種間の違いが小さいことを明らかにした。この結果は、AFLP マーカーのように適応にあまり関与しない DNA 領域は交雑により種間を移動するが、適応的形質である形態・生態的性質に関与する遺伝子は種間ではあまり移動しない可能性があることを示している。また、本調査林では、雑種個体の頻度は低いこと (5.2%)、そして、この低い出現頻度は少なくとも雑種個体に対する植食性昆虫の選択的な加害によるものではないことを示した。

次に、森林更新に関わる実生の発芽時期と生存に關与する生物的要因について、カシワ・ミズナラ・コナラの種子をさまざまな森林・雑木林に植栽することによって調査した。多くの冷・温帯林植物で報告されているように、本研究で用いた樹種の発芽も長期間に及ぶこと、そして春の早い時期に発芽した実生の方が遅い時期に発芽した実生に比べ、生存率が高いことを明らかにした。さらに早い時期に発芽した実生の葉の食害率は、遅く発芽した実生の葉に比べて高いこと、早い時期に発芽する実生の生存を低下させるウドンコ病の出現は場所・年によって大きく変化することを明らかにした。これらの結果から、数ヶ月にも及ぶ種子発芽時期の分散は、時間的・空間的に変化する様々な生物要因に対して適応した結果であると結論した。

次に、8年間に及ぶ種子と雄花の生産量の観察から、雄花の生産量の年変動は個体内でも個体群内でも種子生産量の年変動より小さいこと、個体間での生産量の同調の程度は雄花の方が種子より低いこと、個体内では当年雄花の生産量と種子生産量は正の相関を示すがその相関は高くはなく( $r=0.16$ )、当年の雄花の生産量と前年の種子の生産量の間には有意な相関はないこと、種子生産量が大きく変動する個体では雄花生産量も大きく変動することを示した。これらの結果は、種子生産量の年変動は捕食者回避のための適応的な形質であるという仮説を支持すること、雄花生産量の年変動に関しては適応的な解釈は難しく、種子生産量変動機構の副産物である可能性があることを示した。

以上の成果から、コナラ属では交雑する樹種間でも、種の適応的な形質は独立しており、雑種形成による種の同一化は起らないであろうと結論した。また、本研究は、コナラ属の種子生産、実生の展葉における生態的適応の一側面を明らかにした。審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程における研鑽や取得単位なども併せ申請者が博士(地球環境科学)の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。