

Spatio-temporal genetic structure in plant populations: Evolutionary and ecological processes of population maintenance in perennial herbs

（植物集団の時空間的遺伝構造：
多年生植物の進化生態学的集団維持プロセスについて）

学位論文内容の要旨

固着性の植物は環境の変化を移動により回避することができないため、集団の生態的・遺伝的構造はその種のような生活史特性と生育地環境の相互作用の帰結と考えられる。植物の生活史において種子散布や花粉流動は唯一の移動の機会であるが、その距離と方向はこれらを媒介する要因によって大きく左右される。さらに、種子散布や花粉流動を通じ親世代の空間構造を基礎とした世代更新によって遺伝構造が集団内・間に生じる。したがって、集団の時空間的遺伝構造を明らかにすることにより、様々な環境条件下でその集団がどのように成立・維持されてきたかという過程を理解することが可能である。今日、野外の生態学の分野においても酵素多型分析、AFLP分析、マイクロサテライトマーカー分析など遺伝解析技術の向上により、複雑で多くの個体から構成される植物集団の遺伝構造を解析することが可能となった。そのため様々な環境において集団維持に関わる進化的・生態的なプロセスを理解する有効な手段として集団遺伝解析が用いられるようになった。

本研究では、集団の遺伝構造が生活史を反映した集団成立・維持プロセスとその履歴に密接に関わって構築されることに注目し、生育地の環境とこれらのプロセスの関係を、遺伝構造を解析することによって明らかにする。まず注目したのは高山環境における雪解け時期の不均一性という環境変動である。高山において雪解け時期は、標高の異なる集団間に、また局所的な集団内にも異なる開花フェノロジーを生じさせる。これらの開花フェノロジーの違いは、花粉流動による遺伝子流動を妨げるために集団間・集団内に空間的な遺伝構造を生じさせる可能性がある。そこで、雪解け時期という環境変動と重要な生活史プロセスの1つである花粉流動に注目し、第1章では、高山性カタクリ集団間の、第2章では、同集団内の遺伝構造について解析し検討した。さらに第3章では生育地の分断孤立化という環境変動と集団成立・維持に関わる様々なプロセスとの関係について詳細に明らかにした。多年生植物集団の時空間的遺伝構造は、主に花粉や種子を介しての遺伝子流動と種子散布後に生じる様々な生活史プロセスによって構築されるが、この時空間的遺伝構造が環境変動の変動によってどのように変化していくかについての研究例は少ない。第3章では、生育地分断化という環境変動によって遺伝学的・個体群統計学的影響を受けていることが明らかになっている多年生草本オオバナノエンレイソウ集団を対象に、このような環境の変化がどのように植物集団の遺伝構造に反映されるかを明らかにすることを目的とした。

1. 高山環境下における雪解け時期が高山性カタクリ集団間の遺伝構造に与える影響について

本章では、北米コロラドロッキー山脈に自生する高山性カタクリ (*Erythronium grandiflorum*) を対象に、集団間の遺伝構造を明らかにし、開花フェノロジーの差異により局所的な遺伝的分化が生じているかを検討した。同一山域に位置し、標高に沿って開花フェノロジーが異なる3集団 (IR: 3230m, KP: 3070m, CC: 2930m) の遺伝的多様性を酵素多型分析を用いて比較し、集団間のそれぞれの遺伝的距離を明らかにした。その結果、標高の最も高いIR集団とその他の集団間に有意な差異が認められ、開花フェノロジーが集団の遺伝的分化に影響を与える可能性が示された。しかし、地理的にも大きく離れるこの3集団の遺伝的分化には標高差以外の様々な環境要因が関与しており、開花フェノロジーの効果のみを要因として解釈することはできなかった。

2. 高山環境下における雪解け時期が高山性カタクリ集団内の遺伝構造に与える影響について

本章では、第1章よりもさらに小さな空間スケールで高山性カタクリの集団内の遺伝構造を明らかにし、開花フェノロジーの効果が局所的な遺伝的分化を生じさせているかを検討した。標高3340mに自生するカタクリ集団内に調査区 (250 × 70m) を設定し、開花フェノロジーの観察を2年間行った。その結果、調査区内に消雪時期の違いにより開花フェノロジーが異なる22個のパッチが確認され、各パッチを開花順に大きくEarly・Middle・Lateの3段階に区分した。また各パッチから開花個体の葉を採取し、酵素多型解析を行った。結果、パッチ間に有意な遺伝的分化が認められた。しかし、各パッチ間の遺伝的分化には、地理的距離の効果も受けている可能性があるため、遺伝的距離 (遺伝的分化の程度) と開花フェノロジーの異なり程度との関係をPartial Mantel testにより地理的距離の効果をまじえて検討を行った。その結果、パッチ間の遺伝的距離は、地理的距離とも相関が認められたが、開花フェノロジーの異なり程度とも有意な相関があることが明らかになった。以上のことから、高山では消雪時期の違いによる局所的な開花フェノロジーの違いが遺伝構造を生じさせていることが明らかになった。

3. 森林の分断・孤立化が林床植物オオバナノエンレイソウの空間遺伝構造に与える影響

北海道十勝地方では1880年代からの急速かつ、大規模な農地開拓に伴い、森林が伐採され現在では大小さまざまな孤立林が点在する景観が一般的である。オオバナノエンレイソウは北海道の低地林を代表する林床性多年生草本で、これらの孤立林の林床にも多く見られる。このような生育地分断化は地球上の生物多様性を脅かす主な要因であり、近年、遺伝学的・個体群統計学的視点の両面から研究が進められている。これまでオオバナノエンレイソウ集団に関しても孤立林では種子生産が減少していること、実生の加入率が低いこと、また遺伝的多様性が減少していることなどが明らかにされている。本章では、同様に酵素多型を用いてまず多年生林床植物オオバナノエンレイソウ集団内の空間遺伝構造がどのような集団維持プロセスを反映して構築されているのかを異なる生育段階の構造を比較することによって詳細に明らかにした。さらに孤立林と大規模林での集団間で遺伝構造を比較し、生育地の分断化がどのように空間遺伝構造に反映されるかを検討した。それぞれの集団内の調査区の個体の位置を記録し葉を採取し、酵素多型を用いて遺伝解析を行い、遺伝子型を決定した。空間遺伝解析には空間自己相関係数と量的に空間遺伝構造を評価する S_p 値を用いた。その結果オオバナノエンレイソウ集団の空間遺伝構造とその形成要因が明らかになり、また集団間比較から生育地分断化が繁殖および生育段階構造を背景とした遺伝構造に大きな影響を及ぼしていることが明らかになった。

これまで植物集団の遺伝構造の解析は、比較的大きな地理的スケールで行われてきたが、本研究は生育環境の変動性を含む細かいスケールで解析を行うことにより、生活史を背景とした多年生植物集団の維持機構に関する新たな知見を提供するものである。また地球温暖化による影響を最も受けやすい高山生態系ならびに人為的なインパクトを受けやすい身近な低地林生態系の環境保全に関しても有用な基礎的知見を提供するものである。

学位論文審査の要旨

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

学 位 論 文 題 名

Spatio-temporal genetic structure in plant populations: Evolutionary and ecological processes of population maintenance in perennial herbs

(植物集団の時空間的遺伝構造：

多年生植物の進化生態学的集団維持プロセスについて)

固着性の植物は、環境の変化を移動により回避することができないため、集団の生態的・遺伝的構造は遺伝子流動を含む様々な生活史特性と生育地環境の相互作用の帰結と考えられる。したがって、集団の時空間的遺伝構造を明らかにすることにより、その集団がどのように成立・維持されてきたかという過程を理解することが可能である。本研究では集団の遺伝構造が生活史を反映した集団成立・維持プロセスとその履歴に密接に関わって構築されることに注目し、様々な生育地の環境条件とこれらのプロセスの関係を、いくつかの地理的・地形的スケールの遺伝構造を解析することによって明らかにした。

まず、高山環境における雪解け時期の不均一性に着目した。高山において雪解け時期は標高の異なる集団間、また局所集団内でも開花フェノロジーの変異を生じさせる。そこで、北米コロラドロッキー山脈に自生する高山性カタクリ (*Erythronium grandiflorum*) を対象に、集団間ならびに集団内の遺伝的分化について解析を行った。第1章では、同一山域に位置し、標高に沿って開花フェノロジーが異なる3集団 (IR:標高 3230m, KP:3070m, CC:2930m) の遺伝的距離を酵素多型解析により比較した。その結果、標高の最も高い IR 集団と他の2集団間に有意な差異が認められ、開花フェノロジーが集団の遺伝的分化に影響を与える可能性が示された。しかし、立地環境の異なるこの3集団の遺伝的分化には多様な環境要因が関与しており、開花フェノロジーの効果のみを遺伝的分化の単一の要因として解釈することはできなかった。第2章では、標高 3340m に位置するカタクリ集団内に調査区 (250×70m) を設定し、微地形の違いによる局所的な開花フェノロジーの差異と集団内の遺伝的分化との関係を調査した。調査区内には雪解け時期の違いにより開花フェノロジーが異なる22個のパッチが認識され、開花順に大きく Early・Middle・Late の3段階に区分した。各パッチ内の開花個体より葉を採取し、酵素多型解析を行った結果、パッチ間に有意な遺伝的分化が認められた。さらに遺伝的距離 (遺伝的分化の程度)、開花フェノロジー、地理的距離の効果の関係を Partial Mantel test により検討した。その結果、パ

ツチ間の遺伝的距離は地理的距離と開花フェノロジーの両者と有意な相関を示した。以上のことから、高山では雪解け時期の違いによる局所的な開花フェノロジーの変異性も遺伝構造を生じさせる主要因の1つであることが明らかになった。

第3章では生育地の孤立・分断化という人為的環境変動に着目した。北海道十勝地方では1880年代からの急速かつ、大規模な農地開拓に伴い森林が伐採され、現在では大小さまざまな孤立林が点在する景観が一般的である。オオバナノエンレイソウ (*Trillium camschatcense*) は北海道の低地林を代表する林床性多年生草本で、これらの孤立林の林床にも多く見られる。そこで、同一林内の生育段階の異なる個体間の空間遺伝構造を比較するとともに、孤立林と連続林の集団間で比較を行い、生育地の分断化がどのように空間遺伝構造に反映されるかを検討した。その結果、オオバナノエンレイソウ集団の空間遺伝構造の形成過程が明らかになるとともに、また集団間比較により生育地の分断化が繁殖および生育段階構造を背景とした遺伝構造に大きく影響を及ぼしていることが明らかになった。

これまで植物集団の遺伝構造の解析は、比較的大きな地理的スケールで行われてきたが、本研究は生育地環境の変動性を含む詳細なスケールで解析を行うことにより、生活史を背景とした多年生植物集団の維持機構に関する新たな知見を提供するものとして評価できる。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、大学院過程における研鑽や取得単位などもあわせ、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。