

学位論文題名

Demographic genetics and reproductive biology of  
a clonal plant *Convallaria keiskei*

(クローナル植物スズランにおける  
個体群統計遺伝学ならびに繁殖生物学研究)

学位論文内容の要旨

クローナル植物は、種子繁殖とともにクローン成長を行うため、“個体”の認識が難しく、種の「生活史過程」という観点から、その繁殖特性ならびに野外集団維持を詳細に解明した事例が少ない。そこで本学位論文では、種子繁殖とともに地下茎によりクローン成長を行う林床性草本スズラン(*Convallaria keiskei*)を対象に、クローナル植物の繁殖特性と個体群の維持機構について明らかにすることを目的とし、個体群統計遺伝学ならびに繁殖生物学研究を行った。

(1) 交配様式と訪花昆虫について

有性繁殖に関わる特性を明らかにするため野外での交配実験を行い、スズランは自家不和合性を持つことを確認した。また訪花昆虫の観察からは、主にアブやコハナバチ、甲虫類などが有効なポリネーターとして寄与していることが明らかとなった。したがって、スズランの種子繁殖には、ポリネーターを介した異なるジェネット間での送粉が重要であることが示唆された。

(2) 集団内における花の分布とクローン構造

野外の自生集団内に100m×90mの調査区を設置し、さらにその中を5mの格子に区切り、集団全体のクローン構造を調査した。集団内の地上葉・花序はパッチ状の分布を示していた。各格子点上から採取した282サンプルについて酵素多型分析を行ったところ、94のジェノタイプが特定された。その結果、最も大きなジェネットは40m以上にわたって広がっている一方で、56の固有のジェノタイプが集団内に分散していることが明らかとなった。空間的自己相関分析では、ラメット・ジェネットの双方において、近隣に存在するものが遺伝的に近縁であるという空間的遺伝構造が示された。したがって、集団は種子繁殖とクローン成長により形成されているが、繁殖様式による分散パターンの違いと生育地環境の不均一性を反映し、集団内におけるジェネットの配置やラメットの分布は複雑であることが明らかとなった。

(3) 個体群構造とラメットならびにジェネットの動態

ラメットならびにジェネットの局所スケールでの空間構造とそれらの詳細な動態を明らかにするために、マイクロサテライトマーカーにより遺伝的に識別したラメットの経年追跡調査を行った。その結果、2~4m<sup>2</sup>のプロット内のほとんどのラメットが単一のジェネットに由来するものであることが確認された。Pair correlation関数による空間解析では、ラメットの

分布には集中的な分布から30cmに及ぶ一定間隔の分布までいくつかのパターンが見られたが、異なるジェネットのラメット間でより隣接する傾向が高かった。これは、ラメット密度の低いときにはラメット間の連結している距離を反映し、密度が高くなるにつれて集中的な分布に変化していくことを示している。

ラメットの追跡調査から、シュートは同じ位置から出るにも関わらず、開花は毎年異なるラメットで生じることが確認された。また、クローン成長による新たなラメットと種子実生の加入が見られたが、クローン成長によるラメットの生産は種子実生に比べて著しく多かった。このことから、集団の更新は主にクローン成長により行われるが、種子繁殖も集団の維持に寄与していると考えられる。クローン成長由来の新ラメットのサイズは、種子実生に比べてはるかに大きく親ラメットのサイズに近似しており、それによりジェネット内のラメットのサイズクラス構造は正規分布的な分布を示していた。そこで、ジェネットごとのラメットの経年変化データに正規分布モデルを用いてサイズ構造を比較すると、ジェネット間と同一ジェネットの年間で構造に違いが見られた。したがって、ラメットのサイズならびに成長や更新の違いによりジェネットのサイズ構造と成長パターンもジェネット間で異なることが示唆された。

#### (4) ラメット、ジェネットの繁殖動態

前項で動態を追跡したラメットを掘り起こし、地下茎の伸長とラメット間の連結を調査した。そして、地上部と地下部の調査結果を合わせることで、ラメットとジェネットの繁殖動態について解析を行った。その結果、ラメットレベルでは、個々のラメットは繰り返し開花を行うものの、連続して開花するものはほとんどなかった。また、地下茎を伸ばしてクローン成長を行った後に開花することが多く、同時に両方を行うことはほとんどないことも明らかとなった。一方、ジェネットレベルでは、ジェネットは旺盛なクローン成長により常に新ラメットを補充し、異なるラメットが毎年相互に開花することで種子繁殖を維持していると考えられる。さらに、同じラメットが毎年開花を持続しないという特性は、種子の分散場所を変化させるとともに、自家不和合性であるこの種においてクローン内の隣家受粉を回避する上でも適応的な戦略であることが推察された。

#### (5) 集団の空間的遺伝構造が繁殖成功に及ぼす影響

クローン成長による空間構造は花の分布パターンに影響し、ひいては種子繁殖を介した個体の繁殖成功に影響を及ぼすと考えられる。集団内における花及びジェネットの分布と結果率の関係を調べた結果、一定距離内に和合花粉を持つ花数が多いほど結果率が増加し、その傾向は花密度によって異なっていた。これより、結果率は限られた範囲からの和合花粉の供給量に大きく左右されることが示された。さらに、送粉者を誘引する花の量により、その程度は異なることが示唆された。したがって、自家不和合性を示すこの種では、花の分布や集団の構造がポリネーターの行動を介し、有性繁殖における繁殖成功に影響を与えることが明らかとなった。

以上の結果から、スズランのラメットは生活史の初期段階からクローン成長を行い、その後ラメットが成長して開花段階に達すると、開花と成長を交互に繰り返すという生活史過程を持つことが明らかになった。そして、種子繁殖により新たなジェネットが更新され、クローン成長によって存在するジェネットの定着が確立されることにより、集団が維持されていることが解明された。集団内に見られたジェネットの多様性、ならびにサイズや動態のジェネット間での違いは、遺伝的な変異も環境の不均一性と作用して集団維持に寄与する可能性を示している。さらに確立された集団の構造は、ポリネーターを介して現在の有性繁殖成功に影響を及ぼしていることが明らかになった。

したがって、クローナル植物においては、繁殖特性の直接的な影響だけでなく、繁殖特性と集団構造との相互の関係が間接的に集団維持に寄与しているものと考えられる。そして、クローナル植物の生活史研究においては、野外生態調査、遺伝解析、数理解析などのさまざまな手法を統合し、ラメット、ジェネット、集団という異なる階層レベルを包括的に把握することが重要であると考えられる。

# 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 准教授 工 藤 岳

学 位 論 文 題 名

## Demographic genetics and reproductive biology of a clonal plant *Convallaria keiskei*

(クローナル植物スズランにおける  
個体群統計遺伝学ならびに繁殖生物学研究)

クローナル植物は、種子繁殖とともにクローン成長を行うため、“個体”の認識が難しく、種の「生活史過程」という観点から、その繁殖特性ならびに野外集団維持を詳細に解明した事例が少ない。そこで本学位論文では、種子繁殖とともに地下茎によりクローン成長を行う林床性草本スズラン(*Convallaria keiskei*)を対象に、クローナル植物の繁殖特性と個体群の維持機構について明らかにすることを目的とし、個体群統計遺伝学ならびに繁殖生物学研究を行った。以下に、学位論文の内容を要約する。

### (1) 交配様式と訪花昆虫

有性繁殖に関わる特性を明らかにするため野外での交配実験を行い、スズランは自家不和合性を持つことを確認した。また訪花昆虫の観察からは、主にアブやコハナバチ、甲虫類などが有効なポリネーターとして寄与していることが明らかとなった。したがって、スズランの種子繁殖には、ポリネーターを介した異なるジェネット間での送粉が重要であることが示唆された。

### (2) 集団内における花の分布とクローン構造

野外の自生集団内に 100m×90m の調査区を設置し、さらにその中を 5m の格子に区切り、集団全体のクローン構造を調査した。各格子点上から採取した 282 サンプルについて酵素多型分析を行ったところ、94 のジェノタイプが特定された。その結果、最も大きなジェネットは 40m 以上にわたって広がっている一方で、56 の固有のジェノタイプが集団内に分散していることが明らかとなった。空間的自己相関分析では、ラメット・ジェネットの双方において、遺伝的に近縁なものがより近隣に存在する空間的遺伝構造が示された。

### (3) 個体群構造とラメットならびにジェネットの動態

ラメットならびにジェネットの局所スケールでの空間構造とそれらの詳細な動態を明らかにするために、マイクロサテライトマーカーにより遺伝的に識別したラメットの経年追跡調査を行った。その結果、プロット内のほとんどのラメットが単一のジェネットに由来するものであることが確認された。Pair correlation 関数による空間解析では、異なるジェネットのラメット間でより隣接する傾向が高かった。これは、ラメット密度の低いとき

にはラメット間の連結している距離を反映し、密度が高くなるにつれて集中的な分布に変化していくことを示している。

#### (4) ラメットとジェネットの繁殖動態

動態を追跡したラメットを掘り起こし、地下茎の伸長とラメット間の連結を調査した。そして、地上部と地下部の調査結果を合わせることで、ラメットとジェネットの繁殖動態について解析を行った。その結果、ラメットレベルでは、個々のラメットは繰り返し開花を行うが、連続して開花するものはほとんど観察されなかった。一方、ジェネットレベルでは、ジェネットは旺盛なクローン成長により常に新ラメットを補充し、異なるラメットが毎年相互に開花することで種子繁殖を維持していると考えられる。さらに、同じラメットが毎年開花を持続しないという特性は、種子の分散場所を変化させるとともに、自家不和合性であるこの種においてクローン内の隣家受粉を回避する上でも適応的な戦略であることが推察された。

#### (5) 集団の空間的遺伝構造が繁殖成功に及ぼす影響

集団内における花及びジェネットの分布と結果率の関係を調べた結果、一定距離内に和合花粉を持つ花数が多いほど結果率が増加し、その傾向は花密度によって異なっていた。これより、結果率は限られた範囲からの和合花粉の供給量に大きく左右されることが示された。さらに、送粉者を誘引する花の量により、その程度は異なることが示唆された。したがって、自家不和合性を示すこの種では、花の分布や集団の構造がポリネーターの行動を介し、有性繁殖における繁殖成功に影響を与えることが明らかとなった。

本学位論文は、クローナル植物の研究において、繁殖特性の直接的な影響だけでなく、繁殖特性と集団構造との相互の関係が間接的に集団維持に寄与するという新たな知見を提供するものである。さらに、野外生態調査、遺伝解析、数理解析などのさまざまな手法の統合、またラメット、ジェネット、集団という異なる階層レベルでの解析など、クローナル植物の生活史研究における新たな学問展開を提供する観点からも意義深いと言える。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、大学院博士課程における研鑽や取得単位などもあわせ、申請者が博士（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。