

学 位 論 文 題 名

Inter-population variation and the evolution of
mating systems in *Trillium camschatcense*

(オオバナノエンレイソウにおける繁殖様式の集団分化に関する
進化生態学的研究)

学位論文内容の要旨

被子植物の生活史特性は極めて多様に分化している。特に、集団の性型、送粉様式、自家受粉の利用などから決定される有性繁殖は、植物種によって大きく異なる。さらに、種内においても繁殖様式が集団分化している例は少なくない。本研究は林床性多年生草本オオバナノエンレイソウに注目し、本種における多様な繁殖様式の生態学的意義および、進化的背景を明らかにすることを目的とした。

第1章—オオバナノエンレイソウにおける自殖性の適応的意義

他殖性から自殖性への進化は被子植物における最も一般的な進化傾向の一つであり、多くの理論的、系統学的研究によって支持されている。自殖可能な個体は他殖のみを行う個体に対し、“遺伝子伝達の有利性”を持ち、強い花粉制限の下で種子生産を保証する“繁殖保証”というメリットも生じる。一方、自殖のデメリットとしては、“近交弱勢”や、他殖可能な胚珠数が減少する“胚株減価”が挙げられる。したがって自殖性進化の適応的要因を理解するには、これらメリットとデメリットを総合的に評価する必要がある。オオバナノエンレイソウは多回繁殖型多年生草本であり、種内に他殖のみ可能な自家不和合性(self-incompatible: SI)集団と、他殖に加え自殖も可能な自家和合性(self-compatible: SC)集団が存在する。本種のSC集団が、他殖から自殖への進化的帰結であるとすれば、自殖性に何らかの適応的意義が存在するものと予想される。そこで本研究は、野外における交配実験と遺伝解析から、繁殖様式の分化を生じた適応的要因を明らかにすることを目的とした。

交配実験の結果、どの集団でも量的な花粉制限は認められなかった。さらに、SC集団における潜在的な花粉親多様度はSI集団と同等であることが示され、自殖による“繁殖保証”は確認されなかった。しかし、SC集団では他殖が行われる前に、ほぼ全ての胚株が自殖に費やされ、顕著な“胚株減価”が認められた。さらに、“近交弱勢”は非常に強く、ほとんどの自殖種子は繁殖段階に達する前に死亡するため、“遺伝子伝達の有利性”も期待できないことが明らかになった。以上の結果から、オオバナノエンレイソウにおける自殖のメリットは検出されず、従来一般的に唱えられてきたSIからSCへの進化は本種では確認することができなかった。その一方で、SC集団は他殖に特化した繁殖様式が有利となる環境であったため、オオバナノエンレイソウにおけるSCとSI集団の進化は別の視点より確認する必要性が生じた。

第2章—オオバナノエンレイソウにおける自家和合性と自家不和合性集団の進化

SIからSCへの一方向的進化は、広い分類群を対象とした大規模な系統解析によって支持され

ている。しかしながら、個々の種における繁殖様式は分化してから長時間が経過しているため、進化を生じた適応的要因までは検証できない場合が多い。一方、近縁な分類群内に異なる繁殖様式が存在する場合、分化をもたらした適応的要因や、分布域拡大の履歴が検出できる可能性が高く、多面的な研究が可能になる。第2章では、SC集団とSI集団の系統関係を明らかにするために、北海道・東北地方のSC・SI、計39集団を対象に、cpDNAハプロタイプと核DNA上のSSR多型に基づく分子系統解析を行い、繁殖様式の進化的方向性について系統的観点と地理的観点から検討した。

系統解析の結果、オオバナノエンレイソウにおける全てのSI集団は比較的最近分化した、単系統群であることが判明した。また、強い統計的支持は得られなかったものの、SI集団がSC集団から派生していることも示唆された。この進化の方向性は地理的観点からも支持され、これまで十分に検証されてこなかったSCからSIの進化を初めて提示するとともに、植物におけるSC・SIの進化に関して新たな知見を示すことができた。

第3章—オオバナノエンレイソウにおける雄蕊矮小化個体の発見と集団毎の出現頻度

これまで、オオバナノエンレイソウは両性花を顕花する雌雄同株植物として認識されてきた。しかしながら、野外調査を行うなかで、複数の集団において正常な両性個体に混在して雄蕊が矮小化した個体が存在することを発見した。第1章の結果からも本種のSC集団は、花粉制限が存在せず、近交弱勢が非常に強いいため、機能的に雌性が生じ得る状況であった。そこで第3章では雄蕊矮小化個体を雌性と見なすことができるか検証するために、その性機能、繁殖成功、集団間での出現頻度を野外実験と遺伝解析実験から調査した。

調査の結果、雄蕊矮小化現象は個体の雄機能を完全に不稔化する、遺伝的に固定された形質であることが明らかになった。また、これら雌性個体はSC集団中で他殖に特化し、自殖に伴う近交弱勢を回避することで、両性個体を上回る雌成功を得ていた。この結果を支持するように、雌個体の出現頻度はSC集団で高く、近交弱勢が生じないSI集団ではほとんど出現しなかった。したがって、オオバナノエンレイソウの繁殖様式を理解するためには、雌性両全性異株集団を考慮に入れる必要があることが示された。

第4章—オオバナノエンレイソウにおける雌個体の出現頻度が集団の繁殖様式に与える影響
多くの雌性両全性異株植物において、雌頻度が集団間で異なることが報告されている。さらに、両性個体の繁殖成功は雌頻度によって変化し、集団の繁殖様式に影響を及ぼすと考えられている。オオバナノエンレイソウで新たに発見された雌個体は、その高い繁殖能力から、出現頻度によってSC集団の繁殖様式や遺伝的多様性に多大な影響を与えることが予想される(第3章)。第4章では雌の出現頻度が異なる、22のSC・SI集団において遺伝解析実験を行い、出現頻度に対する他殖率・近交係数・遺伝的多様性との関連性を調査した。

解析の結果、雌の出現頻度が低いSC集団は自殖に依存した繁殖を行い、低い遺伝的多様性を示した。一方、出現頻度が高いSC集団は両性個体が雄として機能することで、機能的な性的二型性が生じていた。さらに、これらのSC集団はSI集団と同等の、高い遺伝的多様性を維持していることが明らかになった。以上の結果から、オオバナノエンレイソウにおけるSC集団の繁殖様式は雌の出現頻度によって大きく異なり、本種において複雑で多様な繁殖様式が分化していることが示された。

一連の研究により、オオバナノエンレイソウにおける繁殖様式は極めて多様に分化していることが証明された。さらに、本種で得られた生態的・進化的発見は、他の分類群で十分な検証が行われていなかったものが多く、繁殖様式に関する多面的かつ包括的な研究をもたらす新たな発見は、オオバナノエンレイソウにとどまらず、被子植物における繁殖様式の進化を理解する上で非常に有意義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

Inter-population variation and the evolution of mating systems in *Trillium camschatcense*

(オオバナノエンレイソウにおける繁殖様式の集団分化に関する
進化生態学的研究)

被子植物の生活史特性は極めて多様に分化している。特に、集団の性型、送粉様式、自家受粉の利用などから決定される有性繁殖は、植物種によって大きく異なる。さらに、種内においても繁殖様式が集団分化している例は少なくない。本研究は林床性多年生草本オオバナノエンレイソウを対象に、本種における多様な繁殖様式の生態学的意義および、進化的背景を明らかにすることを目的とし行ったものである。以下に、学位論文の内容を要約する。

(1) オオバナノエンレイソウにおける自殖性の適応的意義

オオバナノエンレイソウは種内に他殖のみ可能な自家不和合性 (self-incompatible: SI) 集団と、他殖に加え自殖も可能な自家和合性 (self-compatible: SC) 集団が存在する。本種の SC 集団が、他殖から自殖への進化的帰結であるとすれば、自殖性に何らかの適応的意義が存在するものと予想される。そこで、野外における交配実験と遺伝解析から、繁殖様式の分化を生じた適応的要因を明らかにすることを目的とした。

交配実験の結果、どの集団でも量的な花粉制限は認められなかった。さらに、SC 集団における潜在的な花粉親多様度は SI 集団と同等であることが示され、自殖による“繁殖保証”は確認されなかった。しかし、SC 集団では他殖が行われる前に、ほぼ全ての胚株が自殖に費やされ、顕著な“胚株減価”が認められた。さらに、“近交弱勢”は非常に強く、ほとんどの自殖種子は繁殖段階に達する前に死亡するため、“遺伝子伝達の有利性”も期待できないことが明らかになった。以上の結果から、オオバナノエンレイソウにおける自殖のメリットは検出されず、従来一般的に唱えられてきた SI から SC への進化は本種には当てはまらないことが示された。

(2) オオバナノエンレイソウにおける自家和合性と自家不和合性集団の進化

SC 集団と SI 集団の系統関係を明らかにするために、北海道・東北地方の SC・SI、計 39 集団を対象に、cpDNA ハプロタイプと核 DNA 上の SSR 多型に基づく分子系統解析を行い、繁殖様式の進化的方向性について系統的観点と地理的観点から検討した。系統解析の結果、オオバナノエンレイソウにおける全ての SI 集団は比較的最近分化した、単系統群であることが明らかになった。

(3) オオバナノエンレイソウにおける雄蕊矮小化個体の発見と集団毎の出現頻度

これまで、オオバナノエンレイソウは両性花を顕花する雌雄同株植物として認識されてきた。しかしながら、野外調査を行うなかで、複数の集団において正常な両性個体に混在して雄蕊が矮小化した個体が存在することを発見した。そこで、この性機能、繁殖成功、集団間での出現頻度を野外実験と遺伝解析実験から調査した。

調査の結果、雄蕊矮小化現象は個体の雄機能を完全に不稔化する、遺伝的に固定された形質であることが明らかになった。また、これら雌性個体は SC 集団中で他殖に特化し、自殖に伴う近交弱勢を回避することで、両性個体を上回る雌成功を得ていた。この結果を支持するように、雌個体の出現頻度は SC 集団で高く、近交弱勢が生じない SI 集団ではほとんど出現しなかった。したがって、オオバナノエンレイソウの繁殖様式を理解するためには、雌性両全性異株集団を考慮に入れる必要があることが示された。

(4) オオバナノエンレイソウにおける雌個体の出現頻度が集団の繁殖様式に与える影響

オオバナノエンレイソウで新たに発見された雌個体は、その高い繁殖能力から、出現頻度によって SC 集団の繁殖様式や遺伝的多様性に多大な影響を与えることが予想される。そこで、雌の出現頻度が異なる、22 の SC・SI 集団において遺伝解析実験を行い、出現頻度に対する他殖率・近交係数・遺伝的多様性との関連性を調査した。

解析の結果、雌の出現頻度が低い SC 集団は自殖に依存した繁殖を行い、低い遺伝的多様性を示した。一方、出現頻度が高い SC 集団は両性個体が雄として機能することで、機能的な性的二型が生じていた。さらに、これらの SC 集団は SI 集団と同等の、高い遺伝的多様性を維持していることが明らかになった。以上の結果から、オオバナノエンレイソウにおける SC 集団の繁殖様式は雌の出現頻度によって大きく異なり、複雑で多様な繁殖様式が分化していることが示された。

本学位論文における、オオバナノエンレイソウの繁殖様式に関する多面的かつ包括的な研究がもたらした新たな知見は、オオバナノエンレイソウにとどまらず、被子植物における繁殖様式の進化を理解する上で非常に有意義であると考えられる。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。