

学位論文題名

Variations in life-history strategy and reproductive performance of alpine plants under heterogeneous snow conditions

（異質積雪環境における高山植物の生活史戦略と繁殖特性の変異）

学位論文内容の要旨

生活史特性の個体群間変異は、これまで緯度や標高勾配といった地理的スケールでの比較が中心であった。しかし、強い選択圧が局所的スケールで働くとき、個体群間に側所的な生活史形質の分化が生じる可能性がある。高山生態系は、不均一な積雪分布を反映した環境のモザイク構造が顕著であり、雪解け時期の違いは高山植物の生育期間や成長・繁殖スケジュールに影響する。従って、高山植物は個体群間に側所的な生活史特性の分化が生じている可能性がある。本研究は、北海道大雪山系に広く分布する多年生草本植物ミヤマリンドウを用いて、局所的な積雪環境に対する高山植物の生活史適応の実態解明を目的とした。

第1章では、ミヤマリンドウの生活史特性を異なる積雪環境にある個体群間で比較した。ミヤマリンドウの地上茎は常緑葉を蓄積しながら数年間成長し、葉数が一定量に達すると開花・結実して枯死する「一回繁殖型」の生活史を有していた。常緑葉の資源貯蔵機能を調べるために、葉齢ごとの乾物重量と窒素含有量を比較した。若齢葉の乾燥重量、窒素含有量は雪解け直後に増大し、開花後減少した。一方で高齢葉では乾燥重量が雪解け直後から緩やかに減少した。高齢葉の摘葉・被覆処理実験では、摘葉処理のみで種子生産が減少したことから、蓄積葉は光合成器官としてではなく、繁殖資源貯蔵器官として機能していることが明らかとなった。次に、雪解け時期の異なる個体群間で生活史特性の比較を行った。雪解けの早い場所から遅い場所に沿って4つの調査プロット設置し、2005年から3年間、生長量、生存率、繁殖サイズ（蓄積葉数）を計測した。繁殖開始は地上茎のサイズに強く依存し、繁殖時の蓄積葉数は雪解けの遅い個体群で小さかった。年間の生長量（葉生産数）は雪解けの遅い個体群で小さく、また雪解けの遅い年に減少し、当年の生育期間を反映していた。一方、最も雪解けの早い個体群でも生長量の低下が示され、生存率も低かった。早い雪解けに伴う低温と強光障害や生育期の慢性的な土壤乾燥に起因する生理的ストレスが原因と考えられた。

野外で得られた個体群パラメータに基づいたシミュレーション計算から繁殖齢を推定したところ、繁殖に達するまでの期間は約7～9年で、個体群間で変異がみられた。雪解けの遅い個体群では年間の生長量は低い、繁殖サイズが小さいために繁殖齢はそれほど高くなかった。一方で、雪解けの最も早い個体群では、

成長速度が遅く、かつ繁殖サイズが大きいために、繁殖齢は大きかった。以上のように、雪解け時期の違いは、生育期間や生育環境に作用して、生長速度、生存率、繁殖齢、繁殖サイズなどの生活史特性が異なる個体群を形成していた。

第2章では、雪解け時期の異なる個体群間の開花スケジュール変異が、可塑的変異によるものか遺伝的変異によるものかを調べた。雪解けの遅い個体群では、果実成熟期間が不足するために種子生産に失敗する状況が頻繁に観察された。したがって、雪解けの遅い個体群には、短期間で開花・結実を行うような自然選択圧が作用している可能性が示唆された。そこで、雪解けの早い場所と遅い場所で交互移植実験を行い、開花時期の応答を2年間計測した。実際の開花時期は、移植された生育場所の雪解け時期により大きく変化した。同じ場所で由来の異なる個体を比べると、雪解けの遅い個体群由来の植物が早く咲く傾向が見いだされた。雪解けから開花までの温度要求性を比較したところ、雪解けの遅い個体群由来の植物は、雪解け後の速やかな開花を可能にする低い温度要求性を獲得しており、開花時期の変異は個体群間で遺伝的に分化した形質であることが示された。

第3章では、開花スケジュールと繁殖成功の個体群間変異を調べた。ミヤマリンドウの花序は複数の雄性先熟花から構成される。雌性期間は受粉タイミングに強く依存するため、個体群間の受粉頻度の違いは雌性期間を変化させていた。花序内で遅く咲く花では雄性に偏った開花パターンを示し、種子生産能力も減少し、雄機能に特化していた。2006年から2008年にかけて開花の季節性の違いと繁殖成功の関係を調べたところ、結実成功率は花粉媒介者であるマルハナバチの訪花頻度の影響を受け、開花の遅い個体ほど高くなった。一方、雪解けの遅い個体群では、受粉に成功しても結実期間の不足により種子生産に失敗するケースが多く観察された。第1章で示されたように、雪解けの遅い個体群で生産花数が少なくなる理由として、開花がシーズン後期に起こる状況では、雄機能を通しての繁殖成功が見込めないことが主要因であると推察された。雪解けの遅い個体群での花生産の減少は、繁殖サイズの減少を引き起こした要因と考えられた。

以上の研究により、ミヤマリンドウの繁殖成功を決定する要因は雪解け傾度に沿って異なることが判明した。雪解けの早い場所では花粉媒介者の活性が種子生産の制限要因であるのに対して、雪解けの遅い場所では速やかな開花による種子成熟期間の確保が重要であることが明らかにされた。その結果、雪解けの早い場所では花生産と繁殖サイズを大きくする特性が、雪解けの遅い場所ではより小さいサイズで繁殖を開始する特性が獲得されたと考えられる。さらに、開花スケジュールも局所的環境の違いを反映して、可塑的な応答と遺伝的な調節が作用していることが明らかとなった。本研究により、高山生態系に特有の季節性を介した選択圧が作用し、それによって隣接した個体群間に生活史特性変異が生じていることが明らかとなった。このような環境傾度に沿った側所的な選択圧と生活史変異は、高山植物の適応戦略を理解する上で非常に重要となる。また、積雪環境の変化が高山生態系に及ぼす影響を予測する際にも重要な知見となる。

学位論文審査の要旨

主査	准教授	工藤	岳
副査	教授	甲山	隆司
副査	教授	高田	壯則
副査	教授	大原	雅

学位論文題名

Variations in life-history strategy and reproductive performance of alpine plants under heterogeneous snow conditions

(異質積雪環境における高山植物の生活史戦略と繁殖特性の変異)

生活史特性の個体群間変異に関する研究は、主に緯度や標高勾配を用いた地理的スケールの比較が中心であった。しかし、強い選択圧が局所的スケールで働くとき、個体群間に側所的な生活史形質の分化が生じる可能性がある。本研究は、高山生態系に形成される雪渓が作り出す雪解け時期の違いに着目し、高山多雪環境に広く分布する多年生草本植物ミヤマリンドウを用いて、局所的な積雪環境に対する高山植物の生活史適応の実態解明を目的としている。

第1章は、ミヤマリンドウの生活史特性を異なる積雪環境にある個体群間で比較したものである。ミヤマリンドウの地上茎は常緑葉を枯らさずに蓄積しながら数年間成長し、葉数が一定量に達すると開花・結実して枯死する「一回繁殖型」の生活史を有していることを見いだした。常緑葉の光合成機能と資源貯蔵機能を調べるために、葉齢ごとの乾物重量と窒素含有量の季節変化の定量と、部分摘葉・被覆実験を行った。その結果、蓄積葉は光合成器官としてではなく、炭素貯蔵器官として機能しており、蓄積された炭素は繁殖年に若い葉の急速な成長に使われ、その光合成機能の向上に寄与することが明らかにされた。

次に、雪解け時期の異なる個体群間で3シーズンに渡り、生長量、生存率、繁殖サイズ（蓄積葉数）を計測した。雪解けの遅い個体群では、生育好適期間の制約により年間の生長量が小さく、繁殖開始サイズも小さいことが示された。一方、最も雪解けの早い個体群では、早い雪解けに伴う低温強光障害や土壌乾燥に起因する生理的ストレスにより生長が制約され、生存率も低いことが示された。野外で得られた個体群パラメータに基づいたシミュレーションから地上茎の繁殖到達齢を推定したところ、芽生えから繁殖に達するまでに7～9年を要することが示された。雪解けの遅い個体群では年間の生長量は低い、繁殖サイズが小さいために繁殖齢はそれほど高くなかった。一方で、雪解けの最も早い個体群では、成長速度が遅く、かつ繁殖サイズが大きいために、繁殖齢は最も高かった。また、死亡率が高いために、個体としての存続時間が短いと推測された。以上のことから、生長速度、生存率、繁殖齢、繁殖サイズなどの生活史特性が異なる個体群が雪解け傾度に沿って形成されていることを明らかにした。

第2章では、雪解け時期の異なる個体群間で観察された開花特性変異が、可塑的変異によるものか遺伝的変異によるものかを移植実験により明らかにした。雪解けの早い場所と遅い場所で交互移植実験を行ったところ、実際の開花時期は移植された場所の雪解け時期により大きく変化した。同じ移植場所で比べると、雪解けの遅い個体群由来の植物が早く咲く傾向が見いだされた。雪解けから開花までの温度要求性を比較したところ、雪解けの遅い個体群由来の植物は、雪解け後の速やかな開花を可能にする低い温度要求性を獲得しており、開花時期の変異は個体群間で遺伝的に分化した形質であることが示された。雪解けの遅い個体群では、果実成熟期間の不足により種子生産に失敗する状況が頻繁に観察され、短期間で開花・結実を行うような自然選択圧が作用している可能性を強く示唆するものである。

第3章は、雌雄異熟性に着目した開花スケジュールと繁殖成功の個体群間変異について調べたものである。ミヤマリンドウの花序は複数の雄性先熟花から構成される。雄性期間に比べて、雌性期間は受粉タイミングに強く依存し、個体群間の受粉頻度の違いは雌性期間を変化させていた。花序内で遅く咲く花は、雄性に偏った性表現を示し、種子生産能力が低かった。3シーズンに渡る開花時期と繁殖成功の関係を調べたところ、受粉成功率は花粉媒介者であるマルハナバチの訪花頻度の影響を受け、雪解けの早い個体群では開花時期が遅くなるほど受粉成功が高くなった。一方、雪解けの遅い個体群では、受粉に成功しても結実期間の不足により種子生産に失敗するケースが多く観察され、短期間で開花を完了する性質が有利となることが示された。雪解けの遅い個体群で花生産数が少なくなる理由として、雄機能を通しての繁殖成功が見込めないことが主要因であると推察された。雪解けの遅い個体群での花生産数の減少は、繁殖サイズの減少を引き起こした要因とも考えられた。

以上の研究により、高山植物の適応度に作用する要因は、雪解け傾度に沿って異なることが判明した。雪解けの早い場所では、初夏の低温乾燥ストレスと花粉媒介者の活性の低さが制限要因であった。一方、雪解けの遅い場所では、生育シーズンの短さが強く制限となっており、速やかな開花による種子成熟期間の確保が重要となっていた。その結果、雪解けの早い場所では花生産と繁殖サイズを大きくする特性が、雪解けの遅い場所では小さいサイズで繁殖を開始し、雪解け後速やかに開花する特性が獲得されたと考えられる。本研究により、高山生態系に特有の季節性を介した選択圧が強く作用し、それによって隣接した個体群間に生活史特性変異が生じていることが明らかとなった。環境傾度に沿った側所的な選択圧と生活史変異の解明は、高山植物の適応戦略を理解する上で非常に重要な研究成果であると同時に、植物の適応進化の研究においても重要な知見を供したと評価できる。

申請者は、過酷な高山環境での野外調査を精力的に継続し、緻密なデータに基づくシミュレーション解析を行い、これまで研究例が非常に限られている高山植物の生活史変異を明確にすることに成功した。研究者として誠実かつ熱心であり、国内外での研究発表も積極的に行い、経験を積んできた。審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、大学院博士課程における研鑽や修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。