

論文審査の結果の要旨および担当者

報告番号	※	第	号
------	---	---	---

氏 名 稲 永 路 子

論 文 題 目

The pattern of pollen dispersal and its adaptive significance at the seed
and seedling stages in *Fagus crenata*

(ブナの花粉散布パターンおよびその種子と
実生段階における適応的意義)

論 文 審 査 担 当 者

主 査	名古屋大学教授	戸 丸	信 弘
委 員	名古屋大学教授	肘 井	直 樹
委 員	名古屋大学准教授	中 川	弥 智 子
委 員	岐阜大学教授	向 井	讓

論文審査の結果の要旨

種子および花粉を介した遺伝子散布は、植物集団の遺伝的多様性と遺伝構造に強い影響を及ぼす。一般に、植物では種子散布よりも花粉散布の方が広域にわたるため、植物にとって花粉散布の方が遺伝子散布としてより重要であると考えられている。特に風媒樹種ではしばしば長距離の花粉散布が観察されている。しかしこれらのパターンは地理的スケールからの知見であり、局所スケールでは距離に依存した散布、すなわち近距離散布が高頻度であり、距離が長くなるにつれて頻度が急速に低下していく散布と、長距離散布の両者がみられる。集団内に遺伝的に近縁な個体が互いに近距離に分布する空間遺伝構造（SGS）が存在すると、距離依存散布によって近距離に位置する近縁個体間の交配（二親性近親交配）が増加し、さらに、この近親交配によってSGSが強められているかもしれない。逆に、長距離花粉散布によって異系交配が促進され、SGSが弱められているかもしれない。また、他殖性の植物では近交弱勢によって近親交配由来の個体が排除され、低い近交係数が維持されている可能性がある。他方、後代の遺伝子型は花粉散布と交配によって決定され、親から伝えられた遺伝子による遺伝的要因と定着場所の環境要因によって、後代のパフォーマンス（生存と成長）が影響されていると考えられる。しかし、上記に述べたような花粉散布パターンが後代のパフォーマンスにどのような影響を及ぼしているかについてはほとんど研究されていない。稲永路子は、花粉は風散布、種子は主に重力散布される森林樹木のブナを材料として、以下のように、ブナの花粉散布パターンと交配様式を明らかにし、種子および実生段階における花粉散布の適応的意義について検討した。

まず、ブナの連続大集団において、花粉散布パターンと交配様式を推定した。鳥取県大山のブナ林に設置された4 haプロット（200m×200 m）において、ブナの成木326個体および種子484個を用いて、マイクロサテライト7遺伝子座を遺伝マーカーとして遺伝解析を行った。成木集団内には弱い有意なSGSがあった。また、集団の花粉散布パターンは、局所スケールにおける距離に依存した散布（近距離交配が高頻度の散布）と遠距離散布の両方によって特徴づけられることがわかった。SGSがあり、距離依存の花粉散布が行われているが、成木と種子における個体レベルの近交係数はほとんど0であった。これは、健全種子を生み出す交配が遺伝的にランダムであることを示し、その理由として、SGSの程度が弱いこと、長距離花粉散布があること、自家不和合性や近交弱勢を含む交配後のメカニズムがあること、が考えられる。

次に、ブナの孤立小集団において、長距離花粉散布のポテンシャルを評価した。調査集団は、長野県松本市の牛伏寺集団およびその集団から7 km以内に存在する2集団（成木合計88個体）であった。それらの集団は周囲を二次林、人工林、農地、市街地に囲まれて孤立している。マイクロサテライト13遺伝子座を用いて、牛伏寺集団において2011年に生産された種子に由来する実生100個体の両親解析を行った。その結果、集団外からの花粉移入に由来する実生が6個体検出された。それらのうち4個体

は調査集団の 88 個体から検出されなかった対立遺伝子を保有していた。この調査では、ブナでは 7 km を越える長距離花粉散布によって種子が形成され得ることを実証した。

ブナの連続大集団において、ブナの実生の生残および成長における種子親と花粉親の遺伝的影響を調査した。2011 年に広さ 0.25ha (50m×50m) のサブプロットを 4 ha プロット内に設置し、樹高 30 cm 未満のブナ実生の位置、樹幹長、樹齡（芽鱗痕によって推定）を計測し、実験材料の葉を採取した。それらのうち、2006 年の豊作に由来する 4 年生実生 404 個体についてマイクロサテライト 9 遺伝子座を用いて両親解析を行い、距離が近い親候補を種子親、遠い親候補を花粉親とみなした。環境要因として、開空度と半径 50 cm 以内の同種実生個体密度を計測し、2013 年に実生の生残を確認し、樹幹長を再測定した。種子親が推定された実生 290 個体について、生残解析（一般化線形混合モデル）および成長解析（線形混合モデル）を行った結果、生残解析では実生の花粉親がプロット内由来の場合に負の効果、初期サイズおよび開空度に正の効果がみられた。成長解析では初期サイズのみで正の効果がみられた。両親解析ともランダム効果として種子親が有意に影響していた。種子親家系間に開空度の有意なばらつきがみられたことから、種子親の効果は種子親周囲の環境の効果で説明できることがわかった。一方、花粉親がプロット内にいる実生はプロット外にいる実生に比べて花粉散布距離が短いと考えられることから、実生の生残率が低くなる原因として、SGS が存在するために二親性近親交配による近交弱勢が考えられる。

以上の調査から、ブナの花粉散布パターンは近距離において高頻度となる距離依存散布と長距離散布からなることが確かめられた。また、長距離花粉散布、弱い SGS、受粉後メカニズムによって近親交配が回避、あるいは近親交配由来の接合体の死亡によって、結果的に、遺伝的にはランダムな交配が行われて種子が形成されていることが明らかとなった。一方、実生段階のパフォーマンスには花粉散布パターンの影響があり、長距離花粉散布に由来する実生では生残率が上昇することが示された。したがって、ブナの長距離花粉散布には、種子生産と生育初期段階において適応的意義があることが示唆された。

以上のように、稲永路子は、ブナの花粉散布パターンを明らかにし、風媒による長距離花粉散布の適応的意義について新たな知見を提供した。得られた研究成果は、森林遺伝学や森林植物学において高い学術的価値を有するものである。よって、当審査委員会は、本論文が博士（農学）の学位を授与するに十分な価値があるものと認め、合格と判定した。