

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 17 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26291087

研究課題名(和文) 林床植物の生活史モノグラフ研究—エンレイソウ属植物を事例に—

研究課題名(英文) Life history monograph on the genus Trillium

研究代表者

大原 雅 (OHARA, Masashi)

北海道大学・地球環境科学研究科(研究院)・教授

研究者番号：90194274

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,700,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、エンレイソウ属植物を対象に、1) 野外における個体のモニタリング調査による個体群生態学的なデータセットのほか、交配様式、送粉様式、そして種内の地域変異の有無を明らかにする。2) 個体の時間的・空間的情報を基盤とした個体群の遺伝的構造の把握と種分化プロセスの生態遺伝学的解析を行う。そして、1)と2)の内容に加え、3) 個体群統計学的情報と遺伝学的情報を集約した数理解析をおこない、個体群の維持機構を定量的に解明する。これらの3つの研究アプローチを統合してエンレイソウ属植物における「種の生活史の進化」に関するモノグラフを完成させることを目的として行った。

研究成果の概要(英文)：The present study aimed to make a life history monograph of the genus *Trillium*. First, we conducted demographic studies (long term monitoring survey of the each single individual including juvenile individuals) and reproductive biology (breeding and pollination systems) in the natural conditions. Second, we analyzed spatio-temporal genetic variations of each species and the processes of speciation, such as mechanisms of interspecific hybridization in the natural habitats and subsequent chromosome doubling. Third, we integrated all information obtained from demographic and reproductive studies, and established mathematical models to maintain the populations of each species including marginal populations of distribution ranges.

研究分野：植物生態学

キーワード：植物生活史 林床植物 植物個体群 繁殖特性 エンレイソウ属植物

1. 研究開始当初の背景

生物の「種(species)」をいかに認識するかという問題については、これまで幾多の議論がなされてきた。まず、種の類型学的認識(typology)の段階においては、個々の個体の持つ外部形態の形質が示す類似性に基づき、1つもしくはそれ以上のグループにまとめられ、同様な方法で認識された他の群と区別され、種の認識がされてきた。今日、われわれが「種」として認識する生物学的構造単位は、いずれもこの類型学的に認識された種を基礎としていることに違いない。

しかし、生物学的自然とそのもっとも基本的な構造単位である種に関する我々の認識が、いつまでもこうしたレベルにとどまっていたわけではない。ダーウィンによる進化論の提出以後、今日まで、生物学のさまざまな分野、とりわけ生物地理学、遺伝学、生態学の分野におけるめざましい研究の進歩によって、「種」はいずれも自然界にあっては個体群(集団)と呼ばれる空間的に一定の広がりをもった、個体の集合からなる基本的な内的構造をもった繁殖社会で、その中に豊富な変異を内包した実体であることが明らかにされた。そして同時に、変異の発現機構が解明され、また異なる分類群間における生殖的隔離を主とする隔離機構が、どのような過程を経て成立してきたか、またその逆にどのようにして崩壊してゆくか、さらにまた異なる分類群の交雑和合性の相違や稔性(fecundity)などを含む繁殖機構に関する特徴など、種のもつ生物学的特徴をもとにして「生物学的種(biological species)」が把握されるようになってきた。

一方、このような研究アプローチとは別に、生物の種をそれぞれ生活する実体としてとらえ、その生活要求の相違や繁殖社会としての個性や独立性を認め、それらの変化を通じて種分化の過程や機構を探ろうとする試みがなされてきた。しかし、動物の種に関する研究で一定の成果をあげたこの方法、植物を対象とした研究では、「種の生活」の内容がやや抽象的にしか論じられなかった。しかし、1960年代に入り、植物の種に関する研究は1つの転機を迎える。それは、植物の種に関する「生活史(life history)」や「適応戦略(adaptive strategy)」の比較生態学、あるいは比較生物学的研究の導入によりもたらされたものである。そのきっかけとなったのが、英国の植物生態学者 Harper (1967)の“A Darwinian approach to plant ecology”である。この論文は、Journal of Ecology と Journal of Animal Ecology の両誌に掲載され、多くの反響を呼び起こした。その後、植物の生活史と適応戦略の進化、個体群動態を含む個体群統計学(Demography)的アプローチによる生活史研究が多く行われるようになった。さらに、近年の分子マーカーの開発とその野外個体群への応用により、これまで困難とされてきた花粉や種子を介しての遺

伝子流動パターンの把握や他殖率や近交弱勢の推定など、繁殖生態学の領域における研究の目覚ましい進歩をもたらした。分子マーカーの開発・応用は、これまで野生植物では困難とされてきた花粉や種子を介しての遺伝子流動パターンの把握や他殖率や近交弱勢の推定を可能にしてくれた。また、性表現や交配様式の進化に関する研究においても、さまざまな先行研究を基礎とした仮説を設定し、花器官への資源投資や昆虫の訪花行動パターンなどを詳細に調査し、その仮説を検証するという研究アプローチが確立されてきている。

2. 研究の目的

我々が「種」として認識する生物学的単位は、個体の持つ外部形態の類似性に基づく類型学的に認識が基礎となっているが、自然界のすべての生種は、個体群(集団)と呼ばれる空間的に広がりを持った、個体の集合からなる繁殖社会を構成している。この「種」の維持機構は種が持つ「系統的制約」と「環境の制約」の相互関係の物中で維持されている。特に、移動により環境の影響を回避できない植物では、種の維持にとってこの両要素が非常に重要となる。本研究は、これまで繁殖生態、個体群生態、種分化などの多様な生活史特性が、種レベルで解明されてきた林床植物「エンレイソウ属植物の生活史」をモノグラフ化することで、系統群内(属内)で生じた植物の生活史の系統的進化を明らかにする先駆的研究となすことを目的として行った。

3. 研究の方法

本研究では、日本と北米大陸に隔離分布するエンレイソウ属植物46種のうち、希少種14種を除く32種を対象とする。そして、これまで研究代表者らが植物の生活史研究の軸として行ってきた、1)野外における個体のモニタリング調査による個体群生態学的データセットのほか、交配様式、送粉様式、そして種内の地域変異の有無を明らかにする。2)個体の時間的・空間的情報を基にした集団の遺伝的構造の把握と種分化プロセスの生態遺伝学的解析を行う。3)個体群統計学的情報と遺伝学的情報を集約した数理解析を行い、個体群の維持機構を定量的に解明する。これら3つアプローチを統合してエンレイソウ属植物における「種の生活史の進化」に関するモノグラフを完成させる。

1) 野外生態調査

a) 個体群動態:

対象とする個体群の数、網羅する個体数などに関して、調査デザインの統一を行い、モニタリングの継続を行う。また、遺伝解析に際して、実生を含む幼植物個体の採集が、追跡調査個体の成長に影響を及ぼすと考えられる植物の場合は、サンプリングを行うための反復用の調査区を設定する。個体群成立・維

持の機構を理解するため、異なる環境に成立する複数の個体群、あるいは個体群内に環境傾度のある調査地を選定し、土壌および光などの環境要因の解析のほか、個体群を構成する個体の生活史段階の環境に対する変異性を把握する。

b) 繁殖特性：

生活史特性の中でも、特に繁殖特性は個体群構造ならびに個体群の遺伝的構造に多大な影響を及ぼすため、各種の自家受粉率、強制他家受粉での結実率、花粉と胚珠の比率、雄蕊と雌蕊の空間配列、開花時期を測定し、花粉媒介昆虫への依存度や自家受粉効率を評価する。また、結実期に種子を採集し、種子発芽特性を調査する。

2) 生態遺伝学的解析

a) 個体群動態：

これまでの集団生物学では、個体群の遺伝的構造を把握する際の試料収集は、多くの場合集団から成熟個体のランダムサンプリングという手法を用いて行われている。しかし、本研究では、個体群動態調査に基づく時間的・空間的個体分布データをもとに、モニタリング対象個体の中で、生活史段階の異なる各個体（実生、未成熟個体、成熟個体）から葉を採集して、酵素多型分析により集団の遺伝的構造を把握する。

b) 繁殖特性：

各種個体群において、AFLP 分析とマイクロサテライトマーカーを用いて、自殖率と近交弱勢の程度を推定する。また、日本産エンレイソウ属植物に関しては、野外での種間交雑の実体を把握するため、遺伝子流動の解析と父系解析を行う。

3) 数理生態学的解析

各種個体群に関する個体群統計学的データをもとに繁殖率、死亡率、種子繁殖依存率、栄養繁殖依存率をパラメータに持つ個体群の絶滅確率推定のための数理モデルを作成し、さまざまなパラメータ依存性について解析を行う。特に、(1) 種子繁殖依存率、栄養繁殖依存率と絶滅確率との関係、(2) 繁殖率と死亡率との間に相関がある場合の繁殖率と絶滅確率の関係、(3) 成熟個体の生存率と絶滅確率の関係に着目して、モデルを構築する。具体的には、

a) 繁殖成功と集団の空間構造：

集団の空間的構造が種子繁殖または、北米産エンレイソウ属植物で見られる栄養繁殖に与える影響を空間解析により特定。

b) 生活史パラメータの設定：

種子繁殖と栄養繁殖、さらには雌雄個体の空間分布の個体群動態への寄与を定量的に推定し、個体ごとの生活史パラメータを設定。

c) 推移確率行列モデル：

各個体（ジェネット）の推移確率行列モデルを構築し、メタ個体群モデルに広げること

で集団レベルでのモデルを確立。ただし、因子間の関係（一般線形化も含む）を回帰モデルで表現できる保証はなく、予測不能な関係でも柔軟に対応するベイズ型ノンパラメトリック推定法も活用する。

4. 研究成果

本研究では、さまざまな研究を展開することができた。以下に、日本産のエンレイソウ属植物を対象に実施した「種内集団の地理的分化と種分化過程」に関する成果を示す。

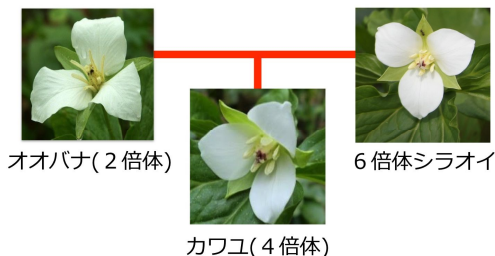
(1) オオバナノエンレイソウの分布域の決定要因

分布限界が生じるメカニズムを明らかにすることは生態学における中心的な課題である。生物種の分布に関する“abundant center model (ACM)”では、存在量が分布域の中心で最大となり、分布限界に近づくにつれ減少することが予測されている。このような存在量の地理的変異は、成長や繁殖に関わる適応度成分を反映している可能性がある。そこで、東北地方を分布の南限とするオオバナノエンレイソウ (*T. camschatcense*) を対象として、分布限界の生成に寄与する適応度成分の特定を試みた。

分布南限から緯度勾配に沿った 15 の個体群において、複数の適応度成分を測定した。その結果、生育密度と個体群サイズは中緯度（分布域の中心）で最大となり、ACM の予測を支持していた。個体サイズは、低緯度（分布南限）の個体群ほど小さかった。シカによる果実の被食圧が大きかった個体群を除けば、種子生産量は低緯度の個体群ほど少なかった。幼植物の加入率は中緯度で最大となり、低緯度もしくは高緯度になるにつれて低くなった。以上の結果から、分布南限の個体群では、分布域の中心に比べて個体サイズが小さい、種子生産量が少ない、幼植物の加入率が低いことが明らかとなり、これらの適応度成分が分布南限の生成に寄与している可能性が示唆された。

以上のことより、存在量や複数の適応度成分が地理的変異を示すことが明らかとなった。しかし、特定の個体群のみが異なる挙動を示している場合があるため、集団数を増やした上で、緯度勾配に沿った存在量と適応度成分の地理的変異の再検証を行った。その結果、分布南限に近い低緯度の個体群ほど、個体サイズが小さくなる傾向が見られた。また、大型動物による被食圧が高かった個体群を除くと、低緯度の個体群ほど種子生産量が少なかった。また、幼植物の加入率と種子重量は中緯度で最大となり、低緯度もしくは高緯度になるにつれて小さくなった。以上の結果から、分布南限の個体群では種子生産量が少なく、種子重量が小さいことが、幼植物の低い加入率に寄与している可能性が示唆された。分布南限において種子生産量や種子重量に影響を及ぼす要因としては、個体数が少な

とにより、同所的に生育するオオバナノエンレイソウ(2倍体)との交雑の可能性が想定され、4倍体カワユエンレイソウの分化の背景が備わったことになる。



今後は川湯においてより大規模な染色体量の測定、外部形態の詳細な観察などの調査を行い、4倍体カワユエンレイソウを発見すると共に、今回得られた仮説を基に葉緑体や核遺伝子の解析によってその形成過程を明らかにしていく予定である。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計2件)

1. Yoshima A & Ohara M. (2016) Reproductive biology of *Clintonia undensis*. *Plant Species Biology* (DOI:10.1111/1442-1984.12170). (査読有)
2. Shinohara Y, Yamagishi H, Hayamizu M, Onishi O & Ohara M. (2016) Reproductive ecology of *Viola mirabilis* var. *subglabra* representing intermediate flowering characteristics between stemless and stemmed *Viola*. *Plant Species Biology* (accepted). (査読有)

[学会発表](計10件)

1. 川村弥司子, 山岸洋貴, 大原雅, 富松裕. 緯度勾配に沿ったオオバナノエンレイソウ個体群の適応度の比較. 第62回日本生態学会. 鹿児島. 2015年3月19日
2. 佐々木駿, 川村弥司子, 山岸洋貴, 大原雅, 富松裕. オオバナノエンレイソウの分布域の決定要因: 緯度勾配に沿った適応度成分の比較. 第63回日本生態学会全国大会. 仙台国際センター. 2016年3月22日
3. 荒木希和子, 島谷健一郎, 大原雅. クローン成長の推移行列モデル-地下茎伸長のダイナミクス-. 第63回日本生態学会全国大会. 仙台国際センター. 2016年3月22日
4. 相田大輔, 大原雅. 道東地方における白い花弁を持つエンレイソウ属植物の分化と繁殖. 第48回種生物学会. キロ口. 2016年12月2日-4日
5. 荒木希和子, 島谷健一郎, 大原雅. 地下茎伸長のダイナミクス - クローン成長の

推移行列モデル構築 -. 第48回種生物学会. キロ口. 2016年12月2日-4日

6. 久保田涉誠, 大原雅. 北海道におけるオオバナノエンレイソウの系統地理学的考察. 第48回種生物学会. キロ口. 2016年12月2日-4日
7. 佐々木駿, 山岸洋貴, 大原雅, 富松裕. オオバナノエンレイソウにおける繁殖成功度の緯度に沿った変異とその制限要因. 第48回種生物学会. キロ口. 2016年12月2日-4日
8. 相田大輔, 大原雅. 日本産エンレイソウ属植物の分化と繁殖-白い花弁を持つ種に着目して-. 2016年度日本生態学会北海道地区大会. 札幌. 2017年3月3日
9. 佐々木駿, 山岸洋貴, 大原雅, 富松裕. オオバナノエンレイソウにおける繁殖成功度の緯度に沿った変異とその制限要因. 第64回日本生態学会全国大会. 早稲田大学. 2017年3月14日-18日
10. 山岸洋貴, 堀井雄治朗, 久保田涉誠, 石崎智美, 相田大輔, 大原雅. 雑種起源種コゾマエンレイソウ集団の系統地理と花器形態に関する集団間変異の解析. 第64回日本生態学会全国大会. 早稲田大学. 2017年3月14日-18日

[図書](計5件)

1. Ohara M. (2014) 「*Trillium*」In: Iwatsuki K, Bufford DE and Ohba H (eds) 「Flora of Japan Vol. IVb」 講談社. (査読無)
2. 大原雅. (2014) 「現代生物科学-生物多様性の理解-」(分担加筆) 5: 植物の多様な繁殖様式 (P74-89). 6: 植物の個体発生と環境適応 (P93-105). 10: 植物群落の動態 (P161-173) NHK出版. (査読無)
3. 大原雅. (2015) 「植物生態学」(単著) 海游舎. (査読無)
4. 大原雅. (2016) 「植物学の百科事典」(分担加筆) 日本植物学会編(日本育種学会編集協力) 4. 生態: 植物の繁殖戦略 (P256-257). クローナル植物 (P260-261). 丸善出版. (査読無)
5. Ohara M. (2016) 「Liliaceae」In: Iwatsuki K, Bufford DE and Ohba H (eds) 「Flora of Japan Vol. IVb」 講談社 (査読無)

[産業財産権]

出願状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

取得状況（計0件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

http://noah.ees.hokudai.ac.jp/e_and_g/o_hara/

6. 研究組織

(1) 研究代表者

大原 雅 (OHARA, Masashi)

北海道大学・地球環境科学研究科(研究院)・
教授

研究者番号：90194274

(2) 研究分担者

富松 裕 (TOMIMATSU, Hiroshi)

山形大学・理学部・准教授

研究者番号：40555398

山岸 洋貴 (YAMAGISHI, Hiroki)

弘前大学・白神自然環境研究所・助教

研究者番号：40576196

石崎 智美 (ISHIZAKI, Satomi)

新潟大学・自然科学系・助教

研究者番号：20632433

高田 壯則 (TAKADA Takenori)

北海道大学・地球環境科学研究科(研究院)・
教授

研究者番号：80206755

(3) 連携研究者

()

研究者番号：

(4) 研究協力者

()