

氏 名 丸尾 文乃

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 1926 号

学位授与の日付 平成29年3月24日

学位授与の要件 複合科学研究科 極域科学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 Studies on restricting parameters of sexual reproduction in
the moss *Racomitrium lanuginosum*

論文審査委員 主 査 教授 伊村 智
教授 小達 恒夫
准教授 工藤 栄
客員教授 増澤 武弘 静岡大学
グループ長 樋口 正信 国立科学博物館
Professor Elisabeth Cooper
The Arctic University of Norway

論文の要旨

Summary (Abstract) of doctoral thesis contents

陸上植物において、ある種の分布の限界付近では有性生殖を行う個体の割合が減少し、無性生殖に対する依存が増加すると報告されている。この現象の原因の一つとして、分布の限界付近は種の生育に必要な環境の限界でもあるため、コストのかかる有性生殖への投資が減少するのではないかとされている。本研究では、有性生殖の限界付近において、有性生殖生活環を構成するどの繁殖要因が環境の変化に応答し、有性生殖を制限しているかを明らかにすることを目的とした。この目的を達成するために、(1) 標高傾度における有性生殖の制限状況、(2) フェノロジーと生育環境の関係、(3) 植物体と繁殖器官における形態上の雌雄差を調べた。本研究では、雌雄異株の蘚類であるシモフリゴケ (*Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.) を調査対象種とした。

(1) 標高傾度における有性生殖の制限状況

本研究では、気温、相対湿度、生育可能期間、紫外線などの環境要因を包括した環境傾度として標高を捉え、標高に沿ってシモフリゴケの有性生殖の状況（繁殖に関わる要因の値）を野外調査によって調べた。富士山（標高 3776 m）高山帯の標高 2400 m から 3700 m までの範囲でいくつかの繁殖要因を詳しく調べたところ、胞子体の形成は標高 3000 m 以下でのみ起きていた。また、標高 3000 m 付近では、発達途中で枯れた胞子体が多く確認された。いくつかの標高では、オスのみもしくはメスのみの生育しか確認できなかった。オスの配偶子嚢である造精器のシュートあたり、および一花序あたりの形成数は標高の上昇に伴って減少していた。メスにおいては、標高傾度のなかでの造卵器形成数の変化は見られなかった。胞子体の形成の制限の原因として考えられるのは、オスとメスの物理的距離が離れていることによる受精の機会の低下、オスの精子形成数の減少による受精の機会の低下、標高上昇に伴う気温の低下や積雪期の増加による生育可能期間の短縮による発達への影響などが考えられる。本研究における標高傾度の中では、オスのみが造精器の形成数の減少という反応を示し、オスとメスでは有性生殖に関わる要因の反応が異なることが明らかとなった。

(2) フェノロジーと生育環境の関係

本研究では、特に積雪によって制限される生育可能期間の長さが蘚苔類のフェノロジーにどのような影響を与えるのかを明らかにすることを目的とし、生育可能期間の長さが異なる 2 地点において、シモフリゴケのフェノロジーを比較した。冬季に長期間の積雪がある富士山奥庭（標高 2200 m 付近）と、降雪はあるが積雪として残ることのない伊豆大島の三原山（標高 645 m 付近）の 2 地点を調査地に選び、富士山では 2014 年 6 月から 11 月までの期間に 2 週間に 1 回、三原山では 2014 年 3 月から 2015 年 2 月までの期間に 1 ヶ月に 1 回サンプリングを行った。調査の結果、2 地点のフェノロジーのパターンは異なっていた。積雪によって生育可能期間が制限される富士山奥庭では、三原山に比べ、1) メスの配偶子嚢である造卵器と胞子体の発達期間が短い、2) 造精器の実質的な発達期間は長かった。2 地点とも、3) 受精のタイミングは多雨の時期である。三原山では、4) 造精器が受精のタイミングよりも前から成熟し精子を放出し続けており、5) 胞子散布も

(別紙様式 2)
(Separate Form 2)

冬季から春にかけて、長期間行われていた。積雪による生育可能期間の制限がある富士山奥庭では、造精器と孢子体が積雪下で約 4.5 ヶ月間生育を休止するにもかかわらず、梅雨時期における雌雄の同時成熟および孢子散布という、多くの蘚苔類で観察されているフェノロジーのパターンを示していた。これに対し、積雪のない三原山では、造卵器の成熟前から造精器が精子を放出し、孢子散布も冬期から開始するなど、特異なパターンであった。富士山奥庭では積雪に被覆される前後での造精器、孢子体の発達段階やサイズは同一であること、積雪直前で確認された発達段階前後で枯死した造精器、孢子体がほとんどみられないことから、積雪下では造精器と孢子体は休眠状態にあり、積雪は特に制限要因にはなっていないことが考えられる。三原山では造精器が冬期から精子を散布するために、造卵器の成熟したタイミングと精子散布のタイミングが重なるのがわずかな期間であり、このことから三原山はフェノロジーのタイミングにおける有性生殖の成功の限界付近であると考えられた。両地点とも、造精器と造卵器にはフェノロジーのパターンにおいても雌雄差があることが確認された。

(3) 植物体の形態における雌雄差

標高傾度や生育環境による、雌雄の繁殖器官の形成状況やフェノロジーの差を生じた原因の一端を明らかにするために、種の基本的情報である植物体の形態における雌雄差および生育地の差について調べた。これまでの調査地である富士山高山帯、富士山奥庭と三原山の三地点で採取したサンプルの形態を詳細に比較した。二次枝および三次以降の枝数、シュートあたりの配偶子嚢数、花序あたりの配偶子嚢数は、オスがメスよりも有意に多かった。シュートあたりの造卵器の数などのいくつかの繁殖要因では生育地による差が確認できたが、生育地に対する差においても、雌雄差が確認された。

本研究をまとめると、標高傾度において孢子体形成に至る有性生殖の成功は標高 3000 m 以下に限られており、標高変化に対する繁殖要因の応答に雌雄差があることが原因の一つとして考えられた。この雌雄差を生じた原因として、フェノロジーと生育環境の関係を調べたところ、フェノロジーのパターンが雌雄で異なっており、オスと孢子体は成熟に長い時間を要するため、高標高では低温や短い生育可能期間の影響を受けている可能性が示唆された。また、積雪は生育環境の短縮をもたらすものの、厚い積雪の被覆を受ける環境では造精器や孢子体は発達を休止するだけで、本種においては有性生殖の制限要因となっていないことが明らかとなった。一方で、強風により雪が飛ばされ積雪の薄い高標高地においては、冬期の低温や乾燥等からの積雪による保護が果たされておらず、造精器や孢子体の発達は阻害を受けている可能性が示唆された。植物体の形態においても雌雄差が確認され、二次枝や配偶子嚢の数はオスのほうがメスよりも有意に多いということが明らかとなった。この形態の雌雄差が標高変化における雌雄差にどのように寄与しているかは本研究では明らかにできなかったが、生殖器官への資源分配の戦略に雌雄差がある可能性が考えられる。

(別紙様式 3)
(Separate Form 3)

博士論文審査結果の要旨

Summary of the results of the doctoral thesis screening

出願者、丸尾文乃氏の博士論文審査会を、1月12日と20日の2回に分けて開催した。12日は所内審査員3名と国内からの所外審査員2名による審査を日本語で、20日は所内審査員3名と国外からの審査員1名による審査を英語で実施した。

本博士論文は、「*Studies on restricting parameters of sexual reproduction in the moss *Racomitrium lanuginosum**」と題し、分布の限界付近において雌雄異株の蘚類シモフリゴケの有性生殖が制限されてゆく過程を、雌雄の生殖器官形成の頻度や数、フェノロジーなどに着目して詳細に検討したものである。

本論文は全6章から構成され、第1章で研究の背景について述べ、第2章で研究対象種とした蘚類シモフリゴケについての分類・生態学的な詳細情報、フィールド調査を行ったサイトの地理的情報および測定された気象情報がまとめられている。

第3章では、富士山の高山帯をフィールドとして標高2400mから3700mまで、200mごとに設定されたサイトにおける有性生殖生活環のパラメーターを調べた結果、孢子体の形成が標高3000m以下に限られていること、雄性配偶子嚢の形成数が標高の上昇に伴って減少していることが示された。雌性配偶子嚢の形成には標高による変化はみられず、雄の減少が孢子体形成の制限要因となっている可能性が示され、この原因として標高上昇に伴う気温の低下や、積雪に覆われる期間が長くなることが推測された。

第4章では、雌雄差の原因を明らかにする目的で、低温で冬期に積雪に覆われる富士山奥庭と温暖でほぼ積雪のない大島三原山の2地点において、一年間のシモフリゴケのフェノロジーが詳細に比較された。その結果、奥庭では、積雪下では雄性配偶子嚢、孢子体は休眠状態にあり、積雪は特に制限要因にはなっていないと結論づけられた。一方三原山では、雄性配偶子嚢が受精のタイミングよりも前から成熟し精子を放出し続けており、孢子散布も発芽定着に不適な冬季から春にかけて長期間行われていることが明らかとなった。雌雄の配偶子嚢成熟のタイミングにズレが生じていることから、本種にとっては積雪の無い三原山はむしろ雌雄のフェノロジーによる有性生殖の限界付近にあると考えられた。

第5章では、植物体の分枝や配偶子嚢数などの形態情報について、雌雄差や地域差が詳細に比較された。多くのパラメーターについて生育地による差が確認されたが、そこにも大きな雌雄差があることが明らかとなった。

第6章では総合的な考察が行われ、寒冷な富士山高山帯と温暖な三原山の双方で、フェノロジーのパターンにおける雌雄差が、有性生殖の制限要因となっていることが示された。

本論文は、これまで孢子体形成の有無で議論されてきた蘚苔類の有性生殖について、雌雄の配偶子嚢のフェノロジーに着目して詳細に制限要因を検討したもので、材料とした蘚苔類のみならず広く生物全体の繁殖生態学に対して新たな知見と視点を示しており、この分野の発展に貢献するものである。また、博士論文の内容の一部は、主著として査読付き国際誌『*Polar Science*』に英語論文1篇、査読付き国内誌『蘚苔類研究』に日本語論文1篇として発表されており、研究コミュニティからも評価されている。以上より、本論文は博士論文として、十分な水準であると審査員全員一致で認められた。