

## 論文審査の結果の要旨

氏名 朴 贊 浩

無配生殖とそれに伴う3倍体倍数性は植物の進化、多様化に深くかかわっていることが知られていたが、無配生殖様式の起源についてはほとんどわかっていなかった。とりわけ、有性生殖種間に生じた不稔の雑種が無配生殖を進化させる過程については明らかにされていない。本論文はその起源の解明に寄与した研究である。まず、関連する先行研究成果を要領良くまとめ、本論文の研究を開始するに至った問題を浮き彫りにしている。研究対象となったハコネシケチシダはこれまで不稔の種間雑種と見られていたが、東大附属植物園内のシダ園で本シダの幼植物が相当数繁殖していることに着目して、本シダが無配生殖をしている可能性を考えたのが研究の端緒となった。観察の鋭さと仮説提唱の独創性は本論文作成の重要な礎となっている。ハコネシケチシダがシダ園という人工的な環境ながら胞子によって自然繁殖することを、細胞分類学的手法を用いて明らかにした。次に、胞子形成過程を観察し、良形の胞子が異常な胞子形成過程を経て、平均的には低頻度ではあるが個体によってさまざまな頻度でつくられることを明らかにした。胞子発芽・配偶体培養実験を行い、良形胞子の一部は発芽し配偶体に成長し、配偶体の一部が無配生殖（狭義）によって次世代の胞子体を形成することを明らかにした。これによって、ハコネシケチシダは不完全ではあるが無配生殖する能力をもつことを示すことができた。この結果は、正常な無配生殖をする植物では内部倍数化を伴った非減数胞子形成が起こることに比べて、本シダの無配生殖が異質な胞子形成パターンを巻き込んでいること示すものであり、意義深い初めての発見であ

る。さらに、シダ園での自然繁殖が無配生殖によるものであることを、電気泳動法を用いた酵素多型分析と分子系統解析によって示した。その結果、シダ園の幼植物は、シダ園周辺で栽培されている個体の内の 12 個体の親植物から生じたことになり、ハコネシケチシダの無配生殖が多くの個体で起こることを示した。これは、人工発芽・培養実験、酵素多型分析と分子系統解析を巧に組み合わせて、無配生殖の進化の初期段階を初めて明らかにした非常に興味深い発見である。

ハコネシケチシダの幼植物の由来を探る研究の過程で、本シダの親個体に遺伝的変異があることが示された。これは、有性生殖種間の雑種から無配生殖種がそれぞれの種で 1 回だけ進化したとする従来の研究結果とは異なる興味深い結果である。これを手がかりにして論文提出者は、北海道を除く日本各地（大韓民国南部にも）に分布するハコネシケチシダの自生個体の遺伝的多型を酵素多型分析および分子系統解析によって調べた。その結果、2 有性生殖母種の内、母親・父親種が異なる組合せの交雑によって生じたハコネシケチシダの個体が多数ある場合の他、塩基配列が異なる個体もあり、調べた 57 個体中 34 個体（約 60%）が互いに独立に生じたと推定した。このような種の著しい多数回起源は本論文が最初の報告である。この注目に値するパターンは、1 回起源の種分化を含む無配生殖種の種分化のパターンをうまく説明でき、今後の種分化研究の方向を指し示すといえる。さらに、進化の初期段階にある無配生殖種であるハコネシケチシダが、無配生殖の遺伝的制御系が確立していない状態で多数回起源したと推定した。これは、非減数胞子が形成されるような突然変異が起こると、それから配偶体における無配生殖（狭義）を誘発する効果が生じるとする仮説（1 遺伝子説）に合致する結果であり、無配生殖の進化について研究をすすめる上できわめて

有力なデータを示したといえる。このように、本論文は無配生殖種の進化の初期段階を示すことを通して、無配生殖の進化の解明に大きく貢献した。

なお、本論文の染色体数 (3.1, 4.2, 5.1), 胞子形成 (3.3, 4.3, 5.2), 発芽 (3.4, 4.4, 5.3) の部分は、加藤雅啓との共同研究であるが、論文提出者が主体となって分析および検証を行ったもので、論文提出者の寄与が十分であると判断する。

したがって、博士（理学）の学位を授与できると認める。