

論文審査の結果の要旨

論文提出者氏名：土松隆志

他殖的状态から自殖的状态への進化的推移は、被子植物においてもっとも一般的な現象のひとつである。自殖は近交弱勢を伴うものの、交配相手がいない環境でも種子を残せるという繁殖保証の観点、自殖由来の種子は自分のゲノムだけを伝えられるという伝達効率の観点から有利だと考えられている。本研究は植物の自殖性進化の遺伝的・生態的背景をより深く理解するために行なわれたものである。

本論文は4章よりなる。第1章は、総合イントロダクションであり、自殖性進化の研究についてこれまでの研究を精査し、問題点を整理した。そして、従来の自殖性進化に関する研究の多くは、自殖の適応的意義についての報告であり、他殖から自殖への進化を引き起こす突然変異の特定やその分子進化など、遺伝的背景に関する研究は数少ないことを指摘した。

第2章では自殖性進化の遺伝的背景を明らかにするために、アブラナ科シロイヌナズナを用いた研究を行っている。シロイヌナズナ属において祖先的な状態は自家不和合性に基づく他殖的状态であり、自家不和合性の不活化にともない複数種で独立して自殖性が進化したことが知られている。この際、どの遺伝子に起きたどのような突然変異により自殖性が起源したのかという問題についてはいまだ不明な点が多い。この問題に対し、論文提出者は自家不和合性を担う *S* 遺伝子座を詳細に解析した。

シロイヌナズナ属の他殖種は、雄側因子 *SCR* と雌側因子 *SRK* からなる *S* 遺伝子座により自家不和合性を持つ。そこで近縁他殖種ハクサンハタザオから *S* 遺伝子全長を単離し、シロイヌナズナと配列を比較することにより、*SCR* 内の逆位が、シロイヌナズナの自家不和合システムの不活化と、自殖性の進化をもたらした可能性を示した。次に、多殖種のハクサンハタザオを花粉親とした種間交配実験を行い、シロイヌナズナの7系統で不和合反応があり、*SRK* 以外の雌側因子がシロイヌナズナのいくつかの系統で依然として機能しうることを示している。これは雄側因子が自家不和合性進化の原因であることを強く示すものである。さらに本結果は機能する *SRK* 遺伝子座を形質転換した実験によって裏付けられた。

この突然変異を持つ遺伝子座がヨーロッパのシロイヌナズナ集団に過去にどのように広まっていったのかを分子集団遺伝学的に解析し、*S* 遺伝子座の周辺対立遺伝子のパターンは集団構造とよく合致したのに対し、*S* 遺伝子座上においてはこのパターンは見られないことを発見した。この結果は、自殖性を担う突然変異を持つ *S* 遺伝子座が、集団の融合拡大期に自然選択を受けて急速に集団中に広まったことを示唆するものである。また、組換え率や集団サイズを考慮した定量的な進化シミュレーションを行い、観察されたパターンが中立進化で再現される可能性は極めて低いことを確認し、*S* 遺伝子座の進化に自然選択が関与していると結論づけた。

これらの成果は、モデル植物としてよく研究されているシロイヌナズナの利点、近縁野生種の解析と種間交配、分子集団遺伝学的解析やシミュレーションなどを組み合わせたきわめて独自性の高い研究アプローチにより成し遂げられたものであり、国際的に高い評価を得ている。

第3章では自殖に関連する性質である性配分についての理論的な検討を行った。性配分とは、限られた資源を親が雄と雌にどのように振り分けるかという問題であり、自殖などで近親交配が進むほど、雌に偏らせて資源を配分することが進化的に安定であることが知られている。本研究では、これまでほとんど重視されてこなかった種子休眠の影響を加えた数理モデルを構築して時間的な分散の効果を評価した。さらに花粉と種子による空間的分散と種子休眠による時間的分散を組込んだシミュレーションを行うことにより、自殖以外にも、花粉

散布・種子休眠などの種子・花粉の時空間的な分散の効果が性配分に影響をもたらすことを理論的に明らかにした。

第4章は総合討論であり、雄側の突然変異がシロイヌナズナにおける自家和合性・自殖性の起源に重要な役割を果たしたこと、雌側におきた自家和合変異よりも雄側に起きた自家和合変異の方が、集団中に広まりやすいという可能性が指摘されている。また、シロイヌナズナ以外の種においても、雄側の変異が原因で自家和合性が起源した可能性が示唆されている。シミュレーション解析を行なった結果、雄側の変異の広まりやすさは、花粉制限・自家和合個体の自殖率・性配分比などいくつかの生態学的なパラメータに強く影響を受けることを明らかにしている。

以上のように本研究は、モデル植物として広く研究されているシロイヌナズナを用いた自殖性進化と、自殖に伴う性配分を、分子遺伝学、集団遺伝学などさまざまなアプローチにより解明を試みたものあり、研究手法は独自性が高く、その成果は大きな学術的貢献として認められる。したがって、本審査委員会は博士（学術）の学位を授与するにふさわしいものと認定する。