

高山の多雪環境がもたらす生物多様性メカニズムの解明

雪解け傾度による遺伝変異の空間パターン

生態環境科学専攻 地域生態系学講座

博士課程 2年 平尾 章 (指導教官: 工藤 岳)

1. 背景

高山の多雪環境では、不均等な積雪分布によって空間的、時間的に多様な環境が生じる。景観構成要素の一つである雪田に生育する植物(雪田植物)は、雪解けによって生育開始時期が規定されるため、雪解け時期によって生活史スケジュールが異なる個体群がモザイク状に存在する。遺伝的多様性メカニズムのモデル系として雪田植物をとりあげられる場合、次の特徴が掲げられる。(1)個体群間の開花時期の異相により花粉経路の遺伝子流動が制限されるため、近接個体群間の遺伝的分化が期待される。(2)異なった生活史スケジュールを持つ結果、個体群動態や自然選択の差異を反映した遺伝的多様性が生じる可能性がある。さらに雪田という景観特性はコンパクトな地域の中で明瞭な環境傾度をもつため、遺伝変異の空間パターンに対する景観特性の影響を明らかにする景観遺伝学(Landscape genetics: Manel et al., 2003)のモデル系としても最適である。また高山生態系は極地ツンドラとともに地球温暖化の影響を真っ先に受ける環境の一つである。温暖化によって積雪分布や消雪時期が変化すれば雪解け傾度という景観特性が変化することになるので、現在の遺伝変異パターンの記録は重要であろう。そこで本研究では、高山の多雪環境を代表する北海道・大雪山において、遺伝変異の空間パターンと雪解け傾度という景観特性の関係を明らかにするために雪田植物個体群の遺伝構造を解析した。

2. 調査方法

2000年に北海道・大雪山ヒサゴ沼周辺に3つの雪解け傾度(雪解け早期, 中期, 晩期)を持つ調査地を3km範囲で3ヶ所選び、3×3(地理的位置×雪解け傾度)配列のプロットを設定した。対象植物として多年生の雪田草本であるハクサンボウフウ(*Peucedanum multivittatum*)、エゾヒメクワガタ(*Veronica stelleri*)、ミヤマリンドウ(*Gentiana nipponica*)の開花フェノロジーを2000~2002年に記録し、各プロットから40個体の葉を採取し解析材料とした。アクリルアミドゲル電気泳動によって分離した酵素多型(アロザイム)を遺伝マーカーとして用いた(Table 1)。遺伝変異パラメーターとして、各種の遺伝子多様度をもとめた。局所個体群間および個体群グループ間の遺伝的分化係数は、Wright's F -statisticsを用いて評価した。また遺伝距離と地理的距離およびフェノロジカルな距離の相関をpartial Mantel testにより検定した。

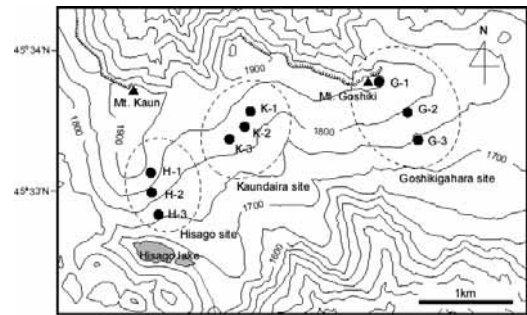


Fig. 1 Location of the tree study sites; Hisago (H), Kaundaira (K), Goshikigahara (G). Each site has three plots arranged along the snowmelt gradient; early (1), middle (2), and late snowmelt (3) plot.

Table 1 Genetic markers as allozymes and hierarchical F -statistics of three snowbed-herb species

Species	Locus number (polymorphic)	Enzymes	F_{IS}	F_{ST}	F_{SR} (geographical)	F_{SR} (phenological)
<i>Peucedanum multivittatum</i>	7(5)	AAT, EST, GDH, 6PGD, PGM, SKD, TZO	-0.028	0.021***	0.012*	0.005
<i>Veronica stelleri</i>	10(5)	AAT, EST, GDH, MDH, 6PGD, PGI, TZO	0.234***	0.071***	0.001	0.036**
<i>Gentiana nipponica</i>	11(7)	AAT, EST, 6PGD, PGM, MDH, TZO	0.076***	0.041***	0.008	0.017**

*: $P < 0.08$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$

2. 結果

雪田草本 3 種の遺伝子多様度の集団平均は、ハクサンボウフウ: 0.115、エゾヒメクワガタ: 0.121、ミヤマリンドウ: 0.127 であり、多年生草本における平均的な値 (Hamrick & Godt, 1989) を示した。近交係数を示す F_{IS} はエゾヒメクワガタおよびミヤマリンドウの 2 種で有意な正の値を示し、任意交配が認められなかった (Table 1)。局所個体群間の遺伝的分化は穏やかなレベル ($F_{ST} = 0.02-0.07$) で生じており、遺伝構造が認められた (Table 1)。対象の各 3 種において、局所個体群間の遺伝距離はハクサンボウフウでは地理的な距離の影響を、エゾヒメクワガタとミヤマリンドウではフェノロジカルな距離の影響を受けており、2 つの景観傾度のうち片一方が距離による隔離 (isolation by distance) 効果を及ぼしていた (Fig. 2)。遺伝的な階層構造として個体群グループ間の分化係数も小さい値 ($F_{RT} < 0.04$) ながら検出された。遺伝構造のパターンは種によって異なっていたが、距離による隔離の効果と対応するように地理的傾度または雪解け傾度のどちらかの影響を受けた階層構造を示した (Table 1, Fig. 4)。後者の影響を受けた遺伝構造を示す種では、雪解け傾度に沿った対立遺伝子頻度のクラインが認められた (Fig. 3)。

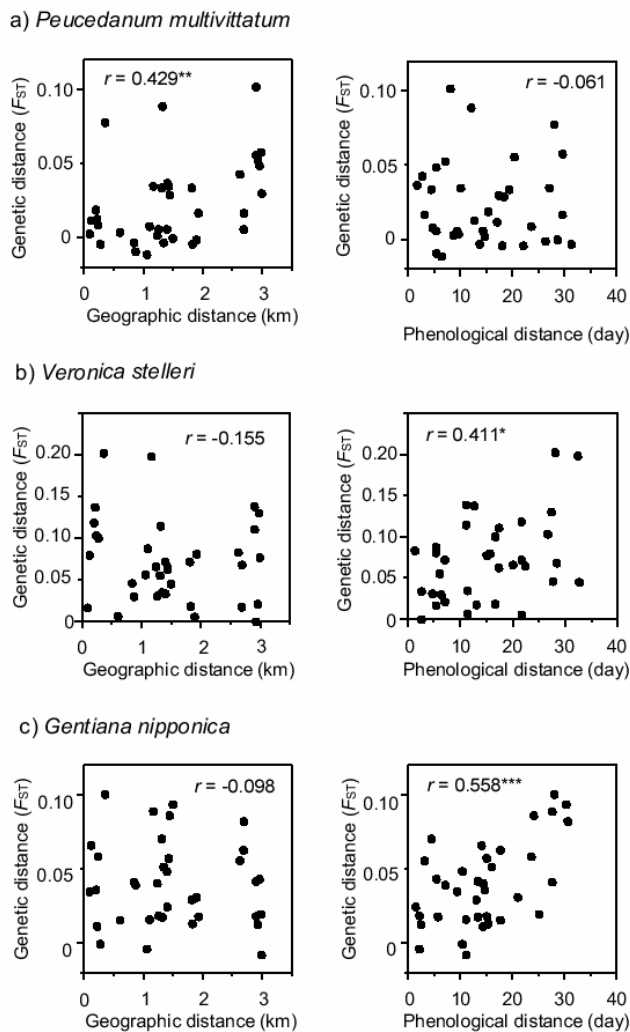


Fig. 2 Relationships between genetic distance (pairwise F_{ST}) and geographic distance or phenological distance, for all pairs of nine populations of three snowbed-herb species. *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$, by partial Mantel test.

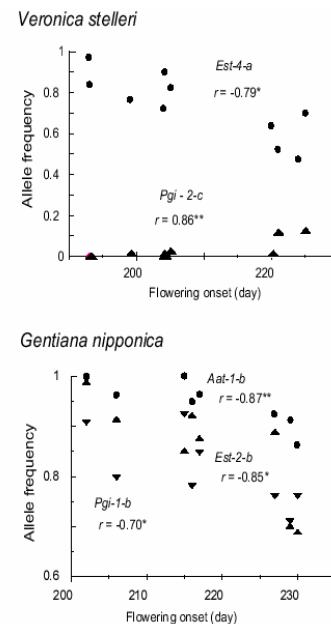


Fig. 3 Clines in allele frequencies along a snowmelt gradient. *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$, by Spearman's correlation test

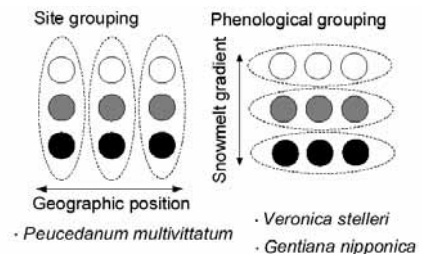


Fig. 4 Hierarchical genetic structure of three snowbed-herb species

3. 考察

地域内の遺伝変異は、階層的な空間スケール（個体群内、個体群間、個体群グループ間、地域全体など）で分割して評価することができる。本研究地域における全遺伝変異のうち、個体群内で保持している割合は 95%前後であり、残りの変異を個体群間および個体群グループ間で保持している。そして開花フェノロジーが分離しているにも関わらず個体群間の遺伝的分化は穏やかなレベルであり、有効な遺伝子流動が生じていることが推察された。したがって生活史スケジュールに異相をもつ雪田植物個体群は、遺伝子流動によって互いに交流をもつメタ個体群として捉えることができる。しかしながら同所的に共存する雪田植物であっても、遺伝変異の空間パターンは種によって異なっていた。雪解け傾度に沿った階層構造を示す種では、傾度に沿った遺伝子頻度のクラインが生じており、クラインが階層構造に寄与していると考えられる。遺伝子頻度のクラインは、不完全な開花フェノロジーの隔離によって飛び石的に生じた遺伝子流動または雪解け傾度による自然選択の結果であろうと推察される。一般にアロザイム変異は中立マーカーだと考えられているが、幾つかの研究では選択形質と連鎖することで自然選択の影響を受けること、特に自殖条件下では高頻度の連鎖不平衡によって影響を受けやすいことが報告されている（e.g. Hedrick, 1986）。本研究において、雪解け傾度に沿った遺伝子頻度クラインが認められたエゾヒメクワガタとミヤマリンドウでは近交係数 F_{IS} が正の値を示しており、自殖による連鎖不平衡が生じているのかもしれない。しかしながらの正の F_{IS} 値は、個体群の細分化を意味する可能性もあるため、直接的な自殖率の推定や小スケールの遺伝構造の解析による検証が必要である。

4. まとめ

雪田植物個体群は景観特性としての地理的位置または雪解け傾度の影響を受けて、階層的なメタ個体群構造を形成していた。雪解け傾度の影響を反映した遺伝構造を持つ種では、開花フェノロジーの分離による遺伝子流動の制限もしくは自然選択によって遺伝変異の空間パターンが形成されていた。

5. 今後の解析予定

本調査地において、開花時期の異相が花粉媒介昆虫の質的・量的変化をもたらし、植物の結実成功を左右することが明らかになっている（Kudo, 1993）。そこで高多型性マーカーであるマイクロサテライト DNA を用いて個体群内の質的結実成功（自殖または多殖）を定量化する予定である。遺伝子流動のパターンから景観レベルでの遺伝構造成立メカニズムを理解していきたい。

(学会発表)

- 平尾章、工藤岳（2002）雪田草本植物のメタ個体群構造．第 49 回日本生態学会，仙台[3.29]
- Hirao A & Kudo G (2003) Genetic structure of snowbed-herb metapopulations: comparisons along snowmelt gradients. The Society of the study of species biology, the international symposium "Diversity of reproductive systems in plants: ecology, evolution and conservation", Sapporo [10.16]