

Evolution of agamosperous dandelions through hybridization between sexual native and agamosperous introduced species

満行, 知花

<https://hdl.handle.net/2324/1441058>

出版情報：九州大学, 2013, 博士（理学）, 課程博士
バージョン：
権利関係：やむを得ない事由により本文ファイル非公開（3）

氏名	満行 知花
論文名	Evolution of agamospermous dandelions through hybridization between sexual native and agamospermous introduced species (有性在来種と無融合性外来種との雑種化を通じた無融合性タンポポの進化)

論文審査の結果の要旨

多くの生物が有性生殖を行う一方で、一部の生物では無性生殖が広く見られる。本研究の材料とされたタンポポ属の植物もその例である。タンポポ属では、無性生殖によって種子を形成する種が約 2000 種知られており、一方で有性生殖によって種子をつくる種は約 50 種のみである。無性生殖には、花粉生産への資源を種子生産へと再配分することによって種子生産を増やすことができるという利点がある一方で、組換えや分離によって子孫に遺伝的な変異が生じないために、適応進化の速度が遅くなる。このため、病原体との共進化においては、有性生殖が有利であるという仮説が有力視されている。タンポポ属の無性生殖種には花粉を生産する系統と生産しない系統があり、後者では理論的予測どおり種子生産が増えるという報告がある。しかし、多くのタンポポ属無性生殖種において機能的花粉が作られており、これは進化途上の非適応的状態だろうと指摘されてきた。

本研究は、このような従来の仮説に対して、タンポポ属無性生殖系統の花粉が、有性生殖種との交雑によって雑種を作る機能を維持しており、このような花粉を通じての有性生殖によって維持されているという考えを支持するデータを提示した。セイヨウタンポポはヨーロッパ原産で明治時代に日本に帰化・定着した外来種である。わが国に定着しているのは、3 倍体で無融合種子生殖（受精前に発達をはじめる無性的種子による繁殖）を行う系統である。最近、このセイヨウタンポポと、在来のニホンタンポポ（2 倍体、有性生殖）の間の雑種（3 倍体または 4 倍体、無融合生殖能を持つ、以下雑種タンポポと呼ぶ）が、日本各地にひろがっていることが発見された。しかしこの雑種タンポポが、明治時代にセイヨウタンポポが進入した時点で生じ、その後無性生殖によって維持されてきたものか、それとも現在も繰り返し生じているものかは不明であった。前者ならば、花粉生産を減らして種子生産に再配分する方向で進化することが理論的に予想される。一方で後者ならば、無性生殖タンポポが、種子を無性的に作る一方で、花粉によって有性生殖を行う能力を維持しており、この有性生殖の有利さのために、機能的花粉を作り続けている可能性がある。

いずれかを検証するために、有性生殖を行うニホンタンポポと無性生殖を行うセイヨウタンポポおよび雑種タンポポが混生している集団からニホンタンポポの種子を採集し、播種して芽生えた後代個体を育成した結果、430 個体中 1 個体が、形態的特徴・DNA 配列・染色体数・花粉形状と染色性から、雑種と判定された。この雑種種子が形成された集団の開花個体を DNA 配列によって調査した結果、254 個体中 245 個体（96.5%）は雑種タンポポであり、セイヨウタンポポは 3.5%のみであった。このため、雑種種子は雑種タンポポとニホンタンポポの戻し交雑によって生じた可能性が高いと判断された。雑種タンポポでは、卵が受精前に発達するので、戻し交雑は雑種タンポポの花粉がニホンタンポポの卵を受精することで生じたと考えられる。この結果から、セイヨウタンポポや雑種タンポポが無性的に種子を作る一方で、機能的な花粉生産を続けているのは、花粉による雑種形成（有性生殖）が繰り返され、その子孫がしばしば増えているためであると考えられる。

このような雑種形成由来の子孫が増える過程では、病原体に対する対応進化の速度が速いという有性生殖の利点が発揮されているのかもしれない。この可能性を検証するための基礎資料として、タンポポ属植物における耐病性遺伝子を発現遺伝子とゲノムから探索し、その特徴づけを行った。葉のmRNAを抽出し、cDNA配列を次世代シーケンサーで決定することにより得られた39,904 contig配列をシロイヌナズナ・レタスの耐病性遺伝子配列と比較することにより、176個の耐病性遺伝子配列を得た。また、レタスの保存的領域をもとに設計したプライマーを用いてPCRでゲノム配列を増幅する方法も使って、耐病性遺伝子候補配列をさらに732個探索した。これらの結果、レタスで知られている耐病性遺伝子サブファミリー20のうち14がタンポポでも確認された。さらに、タンポポ特有のサブファミリー(既知のサブファミリーとの塩基配列の相同性が70%以下)が3つ確認された。レタスとタンポポで共有されている耐病性遺伝子サブファミリーのうち、RGC1、RGC4ではタンポポにおいてそれぞれ240配列、252配列が確認され、著しく多様化していた。レタスで著しく多様化しているRGC2、およびタンポポ特有のサブファミリーでも、RGC1、RGC4よりは遺伝子数が少ないものの、高い多様性が認められた。これらの遺伝子の多様性は、タンポポ特有の病原体との共進化によることが示唆された。シロイヌナズナの耐病性遺伝子RPP13では地域間で配列の違いはなく、平衡選択によって多様な遺伝子型が維持されていると考えられている。タンポポの有性生殖種の地域集団間で耐病性遺伝子の配列を比較したところ、やはり地域間で配列の有意な違いは認められず、地域を超えて多様な遺伝子が維持されていた。雑種タンポポの耐病性遺伝子をニホンタンポポ、セイヨウタンポポと比較した結果、3つの耐病性遺伝子サブファミリー(RGC1,RGC2,RGC4)で雑種特有のクラスターが計11個認められた。この結果は、雑種タンポポの耐病性遺伝子がニホンタンポポ、セイヨウタンポポの代表的な配列をそのまま引き継いでいるのではなく、両親種では頻度が低い特定の遺伝子が増えていることを示唆している。これらの結果は、タンポポ属においてタンポポ特有の病原体との共進化が起きていることを支持し、無性生殖系統が進化の終点ではなく、交雑を通じて多様化を遂げていることを明らかにした研究として、生態学・進化学の分野で価値ある業績であると認める。

よって、本論文は博士(理学)の学位論文に値するものと認める。