



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	The evolutionary process of masting behavior in a perennial herb, <i>Veratrum album</i> : its ecological significance and the physiological mechanism [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	伊藤, 陽平
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	甲第15716号
Issue Date	2024-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/91858
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Yohei_Ito_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士（環境科学）

氏 名 伊藤 陽平

学 位 論 文 題 名

The evolutionary process of masting behavior in a perennial herb, *Veratrum album*: its ecological significance and the physiological mechanism

（多年生植物バイケイソウにおける一斉開花結実現象の進化プロセス：
その生態的意義と生理的メカニズム）

植物の一斉開花・結実現象（以下一斉開花）は、数年間隔で起こる花や種子の大量生産が個体群内や個体群間の多くの個体で同調する現象である。一斉開花は植食性昆虫や花粉媒介昆虫の個体群変動を引き起こし、それらの捕食者にも影響を及ぼすため、陸域生態系の動態にも強く影響する。従って、一斉開花の進化的な意義や生理的メカニズムの解明は、生態学において極めて重要である。これまでの一斉開花の研究は、主に木本植物の種間比較を中心に行われており、草本植物を対象とした研究や種内変異に着目した研究はごく少ない。

一斉開花パターンは、同調性と周期性により構成されている。その生態的意義として、植食者からの食害回避（捕食者飽和仮説）や、送粉者を誘引することによる受粉効率の向上（送粉者誘引仮説）が有力視されている。また、一斉開花を引き起こす生理学的メカニズムとして、何らかの気象合図（トリガー）や、繁殖に投資する資源蓄積状態が関係するとされている。従って、一斉開花に作用する選択圧や環境条件の個体群間の違いによって、一斉開花の同調性や周期性は変異することが予想されるが、その進化プロセスを実証した研究はほとんどない。標高の異なる個体群間では、一斉開花の同調性や周期性に変異がみられる例が少数の種で確認されている。標高傾度に沿って生物的・非生物的状况は急速に変化するため、低地と高地個体群間では異なる一斉開花特性が進化している可能性がある。本研究では、多年生草本植物であるバイケイソウ（*Veratrum album*）における一斉開花現象の進化プロセスを解明することを目的として、北海道内に生育する多数の低地と高地個体群間で、一斉開花の同調性と周期性の生態学的意義と生理学的メカニズムを調べた。

第1章では、一斉開花の生態学的意義（究極要因）を明らかにするために、北海道の低地5個体群と高山6個体群で、開花同調の程度とその選択圧の関連性を調べた。すべての調査個体群で開花個体割合が明瞭に変動する豊作年と凶作年が存在し、本種における一斉開花現象の普遍性が確認された。一方で、開花同調の程度は、高山個体群よりも低地個体群で高かった。低地と高山両個体群において、開花同調が起きた一斉開花年に繁殖器官の食害率が低下し、捕食者飽和仮説を支持する結果となった。しかし、潜在的な食害圧は標高間で異なり、低地個体群ではハエ目幼虫による花茎食害が顕著であり、さらに鱗翅目幼虫による種子食害も強く作用していたのに対し、高山個体群では花茎食害が見られず、種子食害の強度も比較的小さかった。開花同調と関連した受粉効率の向上は、低地個体群でのみ検出された。以上から、個体群内の開花同調性の強さは、生育地の選択圧を

反映していることが示された。低地個体群では、強度の食害圧を回避するために、同調性の顕著な開花特性が進化したと考えられた。

第2章では、個体群間の同調性を引き起こす制御機構（至近要因）の解明を目的として、北海道全域の23個体群（低地16個体群と高山7個体群）の一斉開花パターンを比較し、個体群間の空間的同調性やその規定要因について解析を行った。低地個体群では1~6年間隔で不定期に一斉開花する傾向があったのに対し、多くの高山個体群では隔年で一斉開花する規則的なパターンが見られた。低地個体群間の同調性は全道スケールで起こっており、同調性と地理的距離には明瞭な関係は見られなかった。また、標高の異なる個体群間では、同調性が極めて低かった。低地個体群と高山個体群の両方で、生育期の気温が例年よりも低かった年の2年後に、一斉開花が起こる明瞭な傾向が見られた。開花の温度感受性は個体群間で異なっており、高山個体群と比べて低地個体群は低温環境により敏感に応答して、一斉開花が起こっていた。以上から、バイケイソウの低地と高山個体群間では温度感受性の違いによって一斉開花の挙動が明瞭に異なっており、その結果、標高の異なる個体群間では同調性が崩れる傾向にあることが示された。

第3章では、個体群内の一斉開花周期の決定要因である「資源収支仮説」の検証を行った。繁殖を制限する資源通貨として炭素の重要性を評価して、低地と高山個体群間で生じている異なる一斉開花周期は炭素収支バランスで説明できるのかを検証した。貯蔵器官に蓄積された炭素量は、繁殖個体で著しく枯渇しており、炭素は繁殖を制限する重要な資源通貨であることが示された。高山環境では低地と比べて、1シーズン中に光合成によって固定される炭素量が多く、また、一回の繁殖に投資される総資源量が少なかった。高山個体群では繁殖に必要とされる炭素資源を短期間で蓄積できるため、低地個体群に比べて開花周期が短いと考えられた。

一斉開花特性とそれに作用する選択圧やその制御機構の関係については、これまでの研究では主に種間比較によるアプローチが一般的であり、単一種における一斉開花特性の個体群間変異を包括的に実証した研究は殆どなかった。本研究により、バイケイソウ個体群における一斉開花の同調性は、繁殖器官の食害回避が進化的な選択圧として強く作用しており（一部受粉の効率化も選択圧として検出された）、低温気象条件を合図（環境トリガー）に花芽形成が起こることで生じていることが明らかとなった。食害圧が強く作用している低地個体群では、より厳密に開花を同調させる傾向が顕著であり、開花同調性は生育場所毎の選択圧の強さに応じて進化することが示された。また、一斉開花の周期性は低地個体群と高山個体群間で明瞭に異なっており、この違いは開花の合図となる温度条件と繁殖に要する炭素資源の蓄積期間の組み合わせによって説明可能であることが示された。低地個体群と高山個体群間では一斉開花の周期性が明瞭に異なっており、標高差の大きい個体群間で開花同調性が顕著に低くなっていた。以上の結果から、生育地の選択圧に応答して異なる開花同調性・周期性が局所的に進化することが示され、個体群間の一斉開花パターンを変動させる環境勾配として「標高差」が重要な役割を果たしていることが明らかとなった。