

同型孢子シダ植物の交配様式と集団構造

綿野泰行
(東京大学理学部)

はじめに

同型孢子シダ植物では配偶体世代が独立生活を行い、1つの配偶体上に造卵器と造精器の両方が形成される。この体制によって、1つの配偶体の卵と精子が受精を行うことが可能となる。1つの配偶体の卵と精子は遺伝的に全く同一なので、この両者が受精した場合に生じる孢子体は全ての遺伝子座で同型接合、つまり完全な純系である。この極端な自殖は、自配受精 intragametophytic selfing と呼ばれている。種子植物の自家受精では、別の配偶子どうしが受精するので半分の遺伝子座しか同型接合にならぬことを考えれば、自配受精の特殊性を理解できるだろう。自配受精は極端な自殖であるがゆえに、自殖の持つ役割り、およびその及ぼす効果を顕著にあらわすものと考えられる。それゆえ、高等植物における交配様式の進化を考える上で、同型孢子シダ植物の交配様式の解析はすぐれた実験系の1つとなりうると考えられる。特に近交弱勢 inbreeding depression と交配様式との関係を研究するには適していると思われる。

他殖性と自殖性の進化を考えた場合、単に繁殖効率だけを問題にすれば自殖性があることは明白である。しかし自家不和合性等の自殖をさけるシステムが進化してきた背景には、他殖性には繁殖効率の悪さをおぎなうだけの利点が存在することが示唆される。他殖性が進化することに対する説明として、大きく分けて2つの考え方がある。1つは、時間的および空間的に変化する多様な選択圧に対応するためには、遺伝的多様性を保持していることが有利であるという考え方である。もう1つは、近交弱勢をさけるためには他殖を行う必要があるというもので、この立場では他殖であることに対して、特に積極的な利点を認めない。突然変異による劣性有害遺伝子の出現は避けることのできない現象であり、この劣性有害遺伝子の発現を避けるためには他殖を行う必要があると考えるのである。前にも述べたように、自配受精では全ての遺伝子座が同型接合になるので、近交弱勢の効果は著しいと考えられ、それゆえ後者の立場からの解析に適している。そこでこの論文では、自配受精がどのような場合に、またどのような性質を持った種において行われているかということ、自配受精の持つ繁殖効率の良

さと近交弱勢の効果との相剋という観点から概説を行ってみたい。

移住・定着と自配受精

遠隔地への移動をになうものは、シダの場合、孢子体である。Baker (1955) は同型孢子シダ植物の配偶体が両性的であることに着目し、この性質は遠隔地への移住・定着 colonization に際して有利であろうと考えた。異型孢子シダ植物のように配偶体が単性であった場合、遠くに分散された異性の配偶体どうしが出会う確率は非常に小さいものであろう。それゆえ1個の孢子から自配受精をへて孢子体を形成できるという性質は、移住・定着においては有利であると考えられる。しかし問題は、自配受精により形成された孢子体は完全な純系個体になってしまうことにある。そのため大きな近交弱勢をこうむる危険性をひめている。

種子植物でも他殖性の種の場合、自殖により生じた個体に近交弱勢がみられることはよく知られている。同型孢子シダ植物では自殖により全ての遺伝子座が同型接合になるので、集団中の遺伝的荷重が同じだとした場合、その相対自殖成功率は種子植物の場合の2乗倍となる。実験的に配偶体を単離培養して自配受精を強制すると、孢子体を形成できない(胚致死)、または根ができないといった奇形が頻繁にみられる(Ganders, 1972)。 *Onoclea sensibilis*, *Thelypteris palustris* (Ganders, 1972), *Osmunda regalis* (Klekowski, 1970), *Pteridium aquilinum* (Klekowski, 1972), *Sadleria cyatheoides* (Holbrook-Walker & Lloyd, 1973) 等については調べられた個体のほとんどが致死遺伝子を持つことが明らかにされた。大量の劣性有害遺伝子が蓄積されていることから、これらの種が他殖性であることは明らかである。またこのような高い遺伝的荷重のもとでは、自配受精により健全な孢子体が形成される確率は非常に小さいと考えられる。

一方、自配受精が実際におこっていて、移住・定着の際に一定の役割りを果していることを支持する報告もなされている。Lloyd (1974) はハワイ諸島において、いろいろな立地に生育する種の遺伝的荷重を調べ、溶岩地

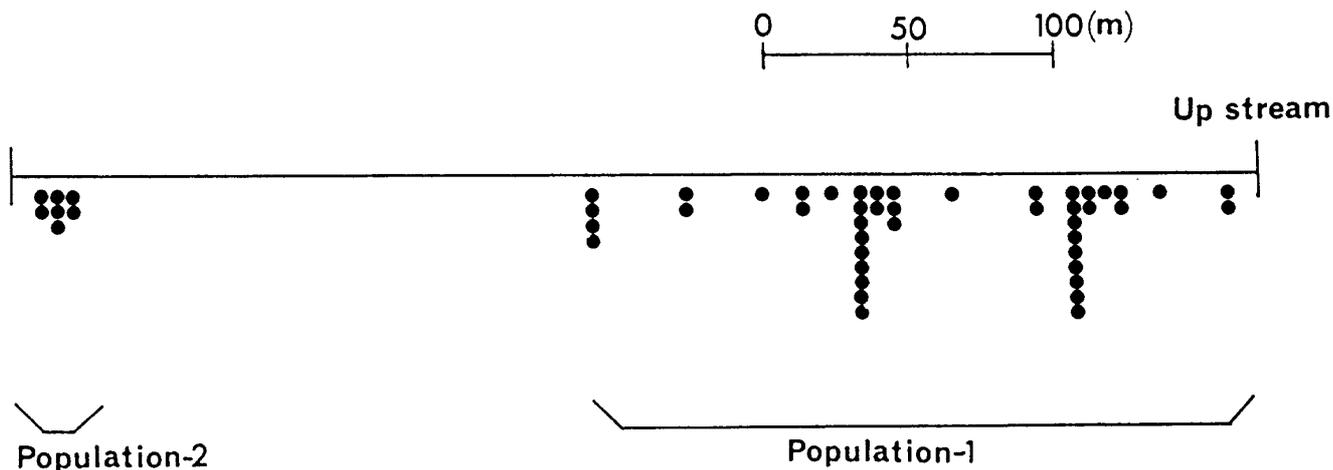


図1 盆堀川におけるヤシャゼンマイの胞子体の分布 (Watano, 1986)
横線は川を示し、黒丸は1個体を示す。

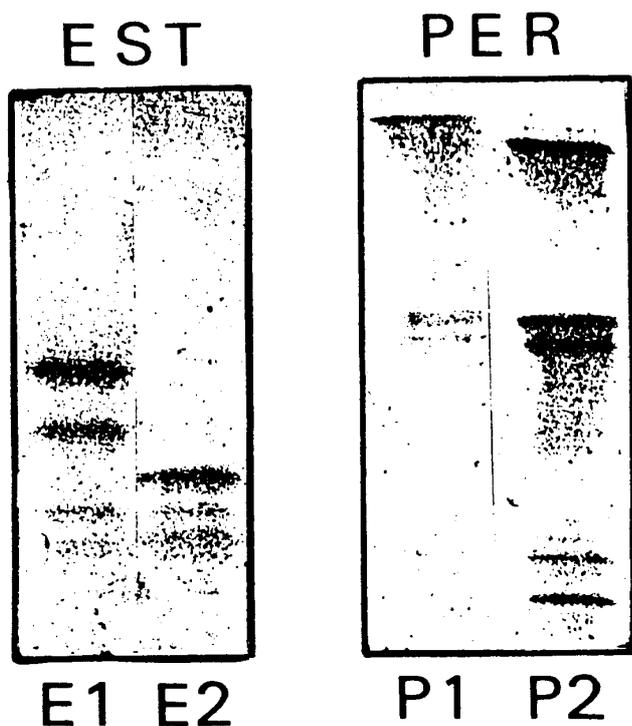


図2 ヤシャゼンマイの配偶体における EST と PER の表現型 (Watano, 1986).

帯に生育する *Nephrolepis exaltata* では、遺伝的荷重がほとんど0に近いことを明らかにした。このことは、この種が頻りに自配受精を行っていることを示唆する。遷移初期の先駆種 pioneer では高い移住・定着能力 colonizing ability を持つことが必須であると考えれば、自配受精と移住・定着とは密接な関係にあると言えるかもしれない。また Klekowski (1972) は新大陸各地の *Pteridium aquilinum* について遺伝的荷重を調べ、ガ

ラパゴス諸島の個体のみが極端に低い値を示すことを明らかにし、ガラパゴス諸島の集団は自配受精による移住・定着により形成されたのではないかと推定した。この報告は、一般に高い遺伝的荷重を持つ *Pteridium aquilinum* のような種でも、自配受精による移住・定着がおこなっている可能性を示した点で重要だと思われる。

この自配受精による移住・定着は、海洋島への移住・定着といった大規模な場合だけでなく、ずっと小規模な場合にもおこなっていることが考えられる。そのような例として、ヤシャゼンマイ *Osmunda lancea* の場合 (Watano, 1986) について次に述べてみたい。

ヤシャゼンマイの交配様式と集団構造

ヤシャゼンマイは、溪流沿いの、増水時には水没するような明るい岩上に生育する種で、2倍体 ($2n = 44$) である。この種において、遠隔地への移住・定着において自配受精が生じているかどうかを確かめるため、各地の集団について、その集団構造をアイソザイムマーカーを用いて解析した。1個の胞子の移住・定着によって形成された集団は、他集団からの移入がない場合、全く遺伝的に均一な集団になる。この移住・定着にともなう創始者効果 founder effect をめやすにして、自配受精による移住・定着がおこなっていることを確認することが可能だと考えられる。東京都盆堀川の集団についての解析の結果、そのような例を発見することができた。

盆堀川は多摩川水系の秋川の支流である。盆堀川におけるヤシャゼンマイの分布を調べた結果、図1の範囲にのみ生育することが分った。これより上流でも下流でもヤシャゼンマイをみつけることはできなかった。図1における胞子体の分布から、2つの集団を認識することが

表1 集団1および集団2において調べた個体の遺伝子型 (Watano 1986)

遺伝子型	集団1	集団2
E1E1 P1P1	13	0
E1E2 P1P1	3	0
E2E2 P1P1	0	4
E1E1 P1P2	1	0
E1E2 P1P2	5	0
E2E2 P1P2	1	0
E1E1 P2P2	1	0
E1E2 P2P2	0	0
E2E2 P2P2	0	0

できる。上流側の集団(集団1)は比較的広い範囲に連続的に分布している。一方、下流側の集団(集団2)は、集団1から約150 m離れた所に小さくかたまって分布し、個体数もずっと小さい。この2集団についてEST(エステラーゼ)とPER(パーオキシダーゼ)の多型をマーカーとして集団構造の解析を行った。この2種の酵素の各表現型、E1とE2、P1とP2(図2)は、配偶体世代で1:1に分離することが確かめられている。

解析の結果を表1に示す。集団1はEST, PER共に多型であった。またその遺伝子型頻度はハーディ・ワインバーグ平衡によく一致する(表2)。それゆえ集団1の個体は他殖により形成されたと考えられる。一方、集団2は単型で、1つの遺伝子型(E2E2 P1P1)に固定していた。この遺伝子型は集団1で調べた個体にはなく、集団1におけるE2E2 P1P1の期待値は2.8%という低い値になる。

約150 mしか離れていない集団間で、なぜこのような遺伝的分化がみられるのであろうか。集団2は集団1から分散された1個の孢子から形成されたと考えれば、説明がつくと考えられる。盆堀川にはこの2集団しかないので、集団2は集団1から派生したと考えるのが妥当であろう。集団1にはE2E2 P1P1という遺伝子型は稀であるが、孢子の遺伝子型で考えれば、E2P1は期待値で17%も生産される。それゆえ、E2P1という遺伝子型の孢子から集団2が形成されることは十分にありうることであり、今まで他の孢子の移入が成功しなかったため単型的な状態にあるのであろう。

盆堀川の集団2のような、1個の孢子から形成された遺伝的に均一な集団はその後どのような運命をたどるのであろうか。おそらく、他集団からの移入が生じ、派生した元の集団との遺伝的分化の程度は小さくなっていくものと考えられる。Klekowski (1973)は、この集団の成長の過程において、行われる交配様式に変化がおこる

表2 集団1における遺伝子型と対立遺伝子頻度 (Watano 1986)

酵素	遺伝子型			対立遺伝子頻度		近交係数
	E1E1	E1E2	E2E2	E1	E2	
Est	15	8	1	0.79	0.21	-0.01
	P1P1 P1P2 P2P2			P1	P2	F(IS)
	16	7	1	0.81	0.19	0.04

可能性を示唆した。自配受精により新しく集団が形成された場合、集団中の劣性有害遺伝子の保有量は大きく減少する。それゆえ新しい集団では、自配受精が行われる率は、高い遺伝的荷重を持つ集団におけるよりもずっと大きいと考えられる。また孢子体の密度の小さな初期段階では、同じ孢子体由来の配偶体間他殖(種子植物の自殖に相当)も高い頻度でおこるのであろう。その後、孢子体の密度の増加、他集団からの移入による遺伝的荷重の導入、突然変異の蓄積といった要因が加味され、最終的にはほとんど他殖ばかりを行う集団になるという過程を考えることができる。

倍数性と自配受精

Klekowski & Baker(1966)は、同型孢子シダ植物では異型孢子シダ植物や被子植物と比較して、その染色体基本数が著しく多い(同型孢子シダ植物: 37.5, 異型孢子シダ植物: 12.7, 被子植物: 16.0)ことを指摘し、基本数からみた2倍体は遺伝的には高次倍数体である可能性を示唆した。また、この高次倍数性を獲得することにより、自配受精を頻繁に行うことが可能になっているのだと主張した。倍数化がおこれば遺伝子は重複することになる。そのため配偶体は遺伝的には単相ではなくなり、自配受精による同型接合体頻度 homozygosity の増加は抑えられる。しかし前に述べたように、多く

表3 配偶体における生殖器官形成の推移と倍数性の関係 (Masuyama 1975)

倍数性	各型の出現頻度			分類群数計
	A型	B型	C型	
2x	13	5	3	21
4xと6x	1			1
4xか6x	1	18	2	21
不明	2		1	3

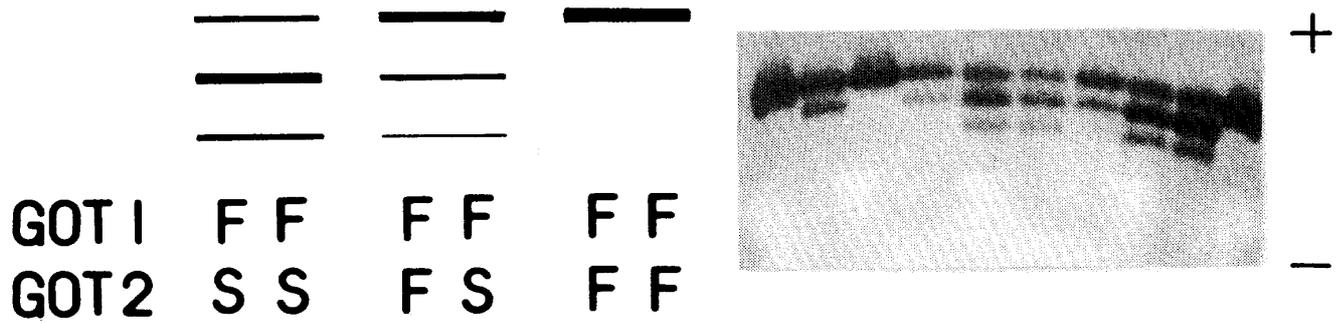


図3 イノモトソウの胞子体における GOT の表現型と対応する遺伝子型 (綿野 未発表)

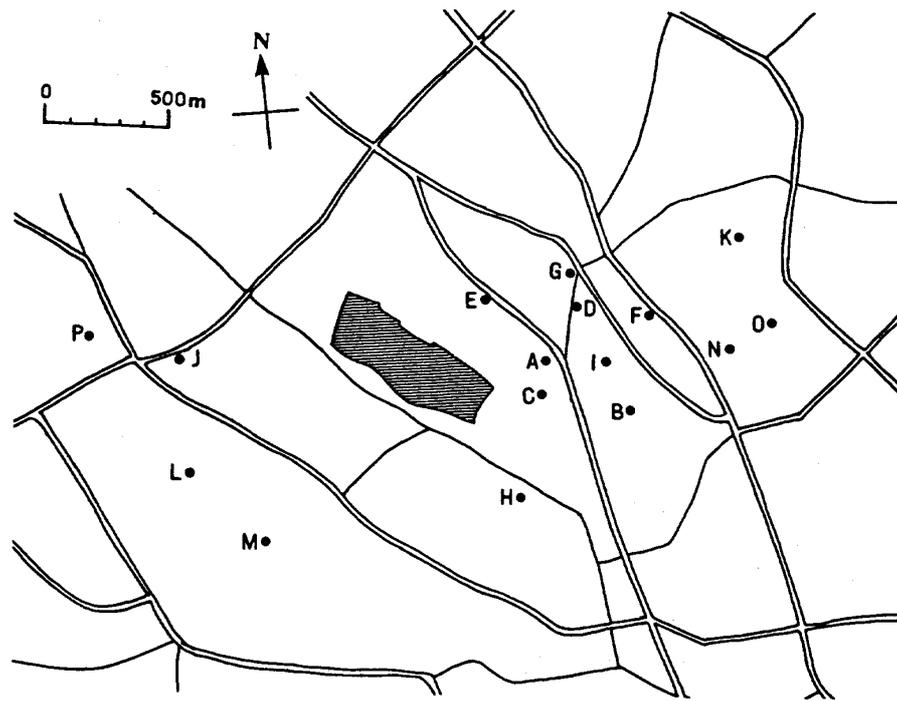


図4 東京都文京区において調査したイノモトソウ集団の場所 (綿野 未発表)
斜線部は東大理学部附属植物園。

の2倍体種が他殖性であることが分ってきた。またアイソザイムをマーカーとして遺伝解析を行った結果、*Pellaea andromedifolia* (Gastony & Gottlieb, 1982, 1985) や *Bommelia hispida* (Haufler and Soltis, 1984) では倍数性の遺伝様式は認められなかった。それゆえ2倍体種は、やはり2倍体であるのが一般的だと考えられる。たとえ現在の基本数が倍数化の結果もたらされたものとしても、現在では2倍体化 diploidization が完了しているのではないかと考えられる。それでは現生の倍数体種についてはどうだろうか。これらの種では遺伝子重複が起きていることは明らかである。倍数化は自殖と結びつくのであろうか。

Masuyama (1975) は46種について配偶体における生殖器官の形成の推移を観察し、造精器と造卵器をずら

して形成するA型と、同時に併行して形成するB型にタイプ分けを行った。A型とB型は、分類群には相関が認められなかったが、2倍体にはA型が多く、倍数体にはB型が多いという傾向が明らかとなった(表3)。B型は自配受精をすすめる方向への適応だと考えられ、倍数体種では自配受精が頻繁に行われている可能性がある。情報があまりに少ない現段階では一般化は不可能であるが、倍数体種が自然条件下で頻繁に自配受精を行っている例として、イノモトソウ *Pteris multifida* の場合について次に述べてみたい。

イノモトソウの交配様式と集団構造

イノモトソウは4倍体 ($2n = 116$) で、市街地の石

表4 東京都文京区におけるイノモトソウ集団の遺伝子型と対立遺伝子頻度 (綿野 未発表)

集団名 (個体数)	遺伝子型			対立遺伝子頻度		
	FF	FS	SS	F	S	F(IS)
A (18)	18	0	0	1.0	—	
B (20)	19	1	0	0.98	0.02	
C (19)	19	0	0	1.0	—	
D (20)	20	0	0	1.0	—	
E (19)	19	0	0	1.0	—	
F (30)	3	4	23	0.17	0.83	0.52
G (20)	20	0	0	1.0	—	
H (20)	20	0	0	1.0	—	
I (20)	18	1	1	0.93	0.07	
J (40)	10	21	9	0.51	0.49	-0.05
K (37)	9	7	21	0.34	0.66	0.58
L (20)	20	0	0	1.0	—	
M (20)	20	0	0	1.0	—	
N (18)	17	1	0	0.97	0.03	
O (40)	20	6	14	0.58	0.42	0.69
P (20)	1	0	19	0.02	0.98	
平均				0.78	0.22	0.44

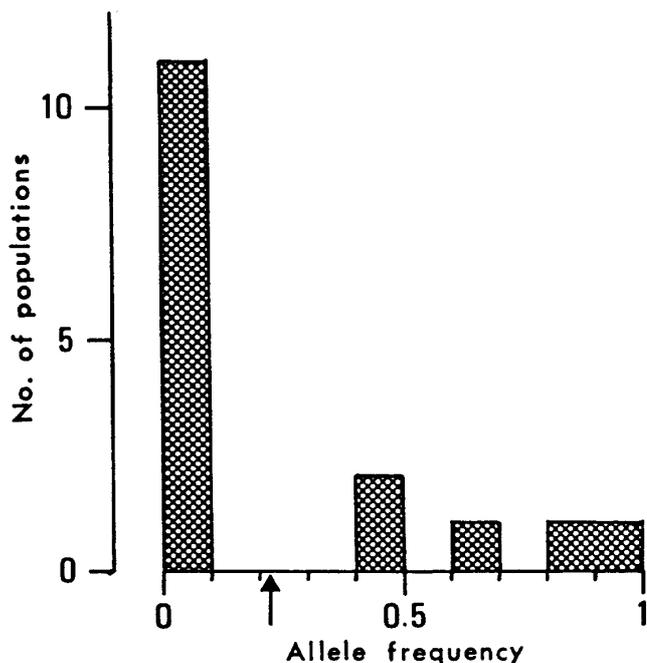


図5 東京都文京区におけるイノモトソウ集団の got-S の遺伝子頻度の分布 (綿野 未発表). 矢印は全集団の遺伝子頻度の平均値.

垣でよくみかけるシダである。予備的な調査により、GOT (グルタミン酸オキザロ酢酸トランスアミナーゼ) に多型があることが分り、これをマーカーにして解析を行った。胞子体を材料とした場合、イノモトソウでは3種類の表現型が見られる(図3)。GOTはダイマー酵素であり、また遺伝子重複がおこなっていることを考慮すると、一方の遺伝子座 (GOT-1) ではFに固定しており、もう一方 (GOT-2) はFとSの多型になっていると解釈できる。このGOT-2の多型をマーカーとして東京都文京区の16集団 (図4) について解析した結果、次の3つの点が明らかとなった。第1に、平均で約4割の胞子体が自配受精により形成されたと推定されること。第2に、各集団の遺伝子頻度には大きなかたよりがみられること。第3に、集団ごとの近交係数には大きな変異があることである。

表4はGOT-2の多型についての解析結果を示している。近交係数は、集団内多型があり、頻度が低い方の対立遺伝子の頻度が1割以上の4集団について計算したが、その平均値は0.44であった。同じ胞子体由来の配偶体間のお互に他殖 intergametophytic selfing はおこなっていないと仮定すると、近交係数と自配受精により形成された胞子体の率は同じになる。イノモトソウは密度の高い集団を形成するので、同じ胞子体由来の配偶体間のお互に他殖は無視できるほど少ないと考えられ、約4割の胞子体が自配受精により形成されたと推定される。

図5は各集団の遺伝子頻度のかたよりを示している。

遺伝子頻度のヒストグラムは全集団の平均値を中心とした山型ではなく、両極にかたよった分布を示している。中立的なマーカーについて、このような遺伝的な集団間分化がおこる原因としては、遺伝的浮動 genetic drift と創始者効果 founder effect が考えられる。遺伝的浮動がおこるためには、集団間の遺伝的交流がある程度限られた状態で、何回も世代が交代する必要がある。しかしこのように距離的に近い集団間で有効な隔離が働いているとは考えにくいし、また市街地の石垣に生育する多年草のイノモトソウでは、何回も世代が交代しているとは思えない。それゆえ、おそらく集団形成に際して創始者効果が働き、集団形成後まだ他集団からの移入があまりおこなっていないため、このような集団間分化がみられるのであろう。集団形成に際して想定される創始者効果は、前に述べたような1個の胞子による移住・定着によってもたらされたものかもしれない。イノモトソウのように頻りに自配受精をおこなっている種では、自配受精による移住・定着は極めて一般的ではないかと考えられる。

近交係数の集団間変異は、O集団の0.69からJ集団の-0.05まで非常に大きい。前に述べた集団の成長にともなう交配様式の変化という観点からみるならば、近交係数は集団の年齢の関数として理解できるかもしれない。

ただイノモトソウのような自配受精を頻繁に行う倍数体種では、近交弱勢の効果はあまり問題ではなく、集団の成長にともなう密度の増加によって他殖が促進されるとも考えられる。どちらが正しいかについては今後具体的な検証が必要である。

倍数体と自殖性との関係は、種子植物においても指摘されている (Baker, 1959)。しかし、自配受精の特殊性を考えた場合、種子植物におけるよりもさらに明白な関係が示されるのではないかと考えている。多くの種について、その交配様式の情報が集積されることを望みたい。

引用文献

- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* **9** : 347-349.
- Baker, H. G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* **24** : 177-191.
- Gastony, G. J., & L. D. Gottlieb. 1982. Evidence for genetic heterozygosity in a homosporous fern. *Amer. J. Bot.* **69** : 634-637.
- Gastony, G. L., & L. D. Gottlieb. 1985. Genetic variation in the homosporous fern *Pellaea andromedifolia*. *Amer. J. Bot.* **72** : 257-267.
- Ganders, F. R. 1972. Heterozygosity for recessive lethals in homosporous fern populations: *Thelypteris palustris* and *Onoclea sensibilis*. *Bot. J. Linn. Soc.* **65** : 211-221.
- Holbrook-Walker, S. G., & R. M. Lloyd. 1973. Reproductive biology and gametophyte morphology of the Hawaiian fern genus *Sadleria* (Blechnaceae) relative to habitat diversity and propensity for colonization. *Bot. J. Linn. Soc.* **67** : 157-174.
- Haufler, C. H., & D. E. Soltis. 1984. Obligate outcrossing in a homosporous fern: field confirmation of a laboratory prediction. *Amer. J. Bot.* **71** : 878-881.
- Klekowski, E. J. 1970. Population and genetic studies of a homosporous fern - *Osmunda regalis*. *Amer. J. Bot.* **57** : 1122-1138.
- Klekowski, E. J. 1972. Evidence against genetic self-incompatibility in the homosporous fern *Pteridium aquilinum*. *Evolution* **26** : 66-73.
- Klekowski, E. J. 1973. Genetic load in *Osmunda regalis* populations. *Amer. J. Bot.* **60** : 146-154.
- Klekowski, E. J. & H. G. Baker. 1966. Evolutionary significance of polyploidy in the Pteridophyta. *Science* **153** : 305-307.
- Lloyd, R. M. 1974. Mating systems and genetic load in pioneer and non-pioneer Hawaiian Pteridophyta. *Bot. J. Linn. Soc.* **69** : 23-35.
- Masuyama, S. 1975. The sequence of the gametangium formation in homosporous fern gametophytes II. Types and their taxonomic distribution. *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku B* **16** : 71-86.
- Watano, Y. 1986. Genetic life history of the homosporous fern *Osmunda lancea*. In: K. Iwatsuki et al. (eds.), *Modern Aspects of Species*, p.211-219, University of Tokyo Press.