

Phylogeny and divergence time estimation of Piperales

(コショウ目の系統と分岐年代推定)

Yukihiro Kobayashi 小林 千浩

序論

コショウ目は 基部被子植物の一群であるモクレン類の植物で、3 科(ウマノスズクサ科、ドクダミ科、コショウ科) 3000-4000 種からなり、ウマノスズクサ科は7属約600種、ドクダミ科は4属6種、コショウ科は5属約3600種を含む(Wanke ら (2007)、Jaramillo ら (2008)、Frenzke ら (2015))。コショウ目は全世界に広く分布し、生態的・形態的に極めて多様である。熱帯多雨林、温帯林、湿地、乾燥地など様々な環境に存在し、木本・つる植物・草本・寄生植物を含む(Tseng ら (1999)、Wanke ら (2007)、Frenzke ら (2015))。また、花は直径 30cm を超えるもの(*Aristolochia* の数種) から 2mm に満たないもの(*Peperomia*) まで存在する(Wanke ら (2007)、Frenzke ら (2015))。コショウ目には 500 種以上の種を含む巨大な属が3つ(サダソウ属、コショウ属、ウマノスズクサ属) 存在するが、これらの属がこれほど多くの種に多様化した過程は明らかにされていない。

コショウ目の分類を整理し、その起源や多様化・分布拡大の過程を解明するには、信頼性の高い分子系統樹の構築や分岐年代推定が不可欠である。コショウ目やコショウ目内の特定の分類群に焦点を当てた研究の多くでは、属間や亜属間の系統関係は高い解像度で解明されているが、種レベルの系統関係、特にコショウ属やサダソウ属の内部の系統関係については不明瞭な点が多い(Frenzke ら (2015)、Jaramillo ら (2008)、Martinez ら (2015)、Samain ら (2009)、Smith ら (2008)、Wanke ら (2006)、Wanke ら (2007))。Lim ら (2019)はサダソウ属について高解像度の系統樹を得ているが、アジアの大陸に産する種は解析に含まれていない。また、コショウ目の分岐年代推定については、Smith ら (2008)、Martinez ら (2015)、Lim ら (2019)

が解析を行っているが、コショウ目の化石記録は少なく、最も多くの化石データを使用している Limら(2019)でも化石数は 11 であるという問題があった。

本研究では、コショウ目の起源や分布拡大の過程を解明して、本目の多様性理解と分類の整理を進めるため、まず、多くの化石情報を用いて、信頼性の高い分岐年代推定を行い、コショウ目の大半を占める 3 つの属(サダソウ属、コショウ属、ウマノスズクサ属) が新世界と旧世界の間でどのように分布を拡大したかを推定する事を目的とした(第一章)。そして、巨大な 3 属の一つであるサダソウ属、特に最大の *Micropiper* 亜属(約 700 種を含む) について葉緑体領域に基づく分子系統樹を構築し、種レベルの系統関係を解明することを目的とした(第二章)。さらに、第二章で得られた系統関係を検証するため、核 ITS 領域に基づくサダソウ属 *Micropiper* 亜属の分子系統樹を構築した(第三章)。

材料・方法

第一章では、モクレン類 179 種(うちコショウ目 141 種) の葉緑体 *atpB-rbcL*、*rps16*、*rpl16*、*trnK*、*trnL-trnL-F* 領域の配列(36 種の配列を決定、143 種は GenBank から引用) と化石データ 44 個(うちコショウ目 9 個) に基づき、*fossilized birth-death model* を使用して分岐年代推定を行った。第二章では、コショウ科サダソウ属 24 種 36 個体の葉緑体 *atpB-rbcL*、*psbK-I*、*rpl16*、*rps16*、*trnG*、*trnK*、*trnL-L-F*、*trnS-G* 領域の配列を決定した。これに加えて 53 種の *trnK* 領域の配列と 2 種の *trnL-L-F* 領域の配列を GenBank から引用して最尤法とベイズ法で分子系統樹を構築した。また、染色体数や葉の二型性など計 8 種類の形態形質の観察を行った。第三章では、コショウ科サダソウ属 16 種 30 個体の核 ITS 領域を決定し、最尤法で分子系統樹を構築して得られた系統関係を葉緑体領域に基づく系統関係と比較した。

結果・考察

第一章では、多数の化石に基づき fossilized birth-death model を使用して解析を行った結果、従来よりも信頼性が高いと考えられる分岐年代推定が可能となった。コショウ目の 3 科(ウマノスズクサ科、コショウ科、ドクダミ科)はいずれも白亜期に起源したと考えられた。巨大な 3 属(サダソウ属、コショウ属、ウマノスズクサ属)の起源はいずれも白亜期後期と推定された。多くの枝の推定年代は先行研究と大きくは異ならなかったが、ドクダミ科については今回の研究で大きく古い年代が推定された。ウマノスズクサ属は新旧大陸間を頻繁に移動してきた一方で、コショウ属・サダソウ属の移動は稀な現象であると考えられた。サダソウ属の移動経路は、先行研究と同様に鳥による長距離分散であると考えられたが、コショウ属については、移動の時期や化石記録の位置から、ベーリング地域経由で分布を拡大した可能性も考えられた。

第二章では、サダソウ属 *Micropiper* 亜属の葉緑体領域に基づく系統関係から、*Micropiper* 亜属内に 7 つのクレードが認識され、これらは形態形質によって識別可能であった。これらは節相当の分類群と考えられたが、*Micropiper* 亜属約 700 種と比較して今回解析した種数は非常に少ないことから、正式な分類群として扱うことを見送り、7 クレードの名称を *Alatoid*、*Blandoid*、*Glabelloid*、*Glauroid*、*Japonicoid*、*Lanceolatoid*、*Rotundifoloid* とした。本研究で得られた系統関係に基づき、これまで分類上の扱いが確定していなかったオキナワスナゴショウをサダソウの変種とした。また、染色体観察の結果から、サダソウ属に 12 倍体 ($2n=132$) の種が存在することが明らかになった。

第三章では、サダソウ属 *Micropiper* 亜属の葉緑体領域に基づく系統関係と核 ITS 領域に基づく系統関係には 2 つの大きな不一致が見られた。系統樹の枝長からこれらの不一致は交雑によって引き起こされたと考えられた。葉緑体領域で認識された 7 つのクレードのうち、*Alatoid*、*Blandoid*、*Glabelloid*、*Glauroid*、*Japonicoid* について比較したところ、*Blandoid* 以外

の 4 つのクレードは核 ITS 領域に基づく系統樹でも認識され、これら 4 つのクレードを節相当の分類群として認識することの妥当性が確かめられた。