

(続紙 1)

京都大学	博士（人間・環境学）	氏名	山本 将也
論文題目	Evolutionary history and conservation genetics of <i>Primula</i> sect. <i>Reinii</i> (Primulaceae), an endangered endemic primrose group in Japan (サクラソウ属コイワザクラ節の進化史とその保全)		
(論文内容の要旨)			
日本列島は南北に長く、山地性の起伏に富んだ地形をもつ。距離や地形によって隔離された生物の集団は、遺伝子の流動が妨げられる傾向があり、集団間に遺伝的分化が徐々に蓄積していくことが一般的に知られている。植物における遺伝子流動は種子や花粉の移動に依存するために、分散能力が劣った植物の集団間では、遺伝的分化や種分化が進むと考えられる。日本列島では、第四紀における造山運動や気候変動によって、そこに生育する植物種の分布も大きく変化したと考えられ、この時期に植物種の多様性形成が活発化したことが想定される。本研究は、サクラソウ科のコイワザクラ節を構成する4種を対象にした。この植物群は北海道から九州までの幅広い緯度に生育するが、生育地は局限されており著しい隔離分布のパターンを示す。そのために、日本列島の複雑な地形や地史の影響を強く受けてきた固有植物群の一つとして考えられる。そこで本研究では、DNA系統解析や集団動態モデル、生態ニッチモデルなどの複合的なアプローチを用いて、その進化史を復元し、その多様化機構を明らかにすること、ならびに多くの絶滅危惧種を含むコイワザクラ節の保全に関する知見を得ることを目指した。 第一章では、分子系統解析とニッチ進化に関する統計モデリングを用いて、コイワザクラ節の起源と多様化過程を明らかにした。その結果、本節が姉妹群であるサクラソウ節から分化した年代が第四紀前期であること、および節内の系統分化は気候変動と造山運動によって異所的に促進されたことが示唆された。また、本州から四国、九州にわたって広域に分布するイワザクラは、本州中部の亜高山帯に局限して生育するコイワザクラと姉妹群を形成していた。この姉妹種は共通祖先から約110万年前に分岐したと推定され、それぞれの種が生育可能な気候適地（気候ニッチ）を拡げた速度を比較したところ、イワザクラで著しく速いことが示された。このことは、近縁種間における気候ニッチの分化が、種分化要因ならびに分布域形成要因として重要な役割を果たしたことを示唆している。また、コイワザクラ節の構成種は異所的種分化によって多様化を起こした可能性が示唆された。 第二章では、コイワザクラ節の他の2種であるヒダカイワザクラとテシオコザクラの種分化が、第四紀に異所的に起きたのかを検証した。この2種は北海道の中央部を縦断するように分			

布する蛇紋岩地帯の最北部と最南部に隔離分布しているが、共通祖先から派生した単型統群であることが第一章の解析でわかっている。両種の合計24集団384個体を対象にして、核DNAのマイクロサテライト12遺伝子座を用いた解析と葉緑体DNAのハプロタイプを同定して解析を行った。近似ベイズ計算による集団動態モデルで解析を行った結果、両種の種分化が約11万年前の最終間氷期に起きたこと、種分化は異所的なもので相互に遺伝子流動は無かったこと、しかしその後の最終氷期中に二次的接触による遺伝子流動が生じたことが明らかになった。また、テシオコザクラで集団サイズの著しい減少が推定されたことから、北海道最北部の蛇紋岩地帯が間氷期中にテシコザクラの逃避地として機能し、分断分布と集団ボトルネックが種分化を促進したことが示唆された。生態ニッチモデリングによる過去の分布適地予測においても、上記の集団動態を支持する結果が得られた。

このように、コイワザクラ節の中でもイワザクラとコイワザクラの分岐が110万年であるのに対して、北海道のヒダカイワザクラとテシオコザクラの分岐は約11万と新しいことは対比的である。その理由の一つとして、テシオコザクラの花冠が白色でロート状の形態をしているために、ヒダカイワザクラの花冠と形態や訪花昆虫が他種と異なることが予想された。そこで第三章では、両種の花形態の分化を検証すると共に、訪花昆虫を観察した。その結果、花冠の形態とサイズが両種間で有意に異なっており、テシオコザクラでは口吻が短いハナアブも訪花しており、ヒダカイワザクラを含む花冠が細長いサクラソウ属の訪花昆虫とは異なっていた。

最後に第四章では、コイワザクラ節の効果的な保全を行うために、鉱山開発によって絶滅が特に危惧されるチチブイワザクラの遺伝的特性を評価した。その結果、近親交配による遺伝的な負の影響が、小集団における繁殖成功を著しく低下させていることが示唆された。このことは、コイワザクラ節の希少種の保全計画の立案において、まず集団の遺伝的多様性を明らかにし、近親交配を避けることが重要であることを意味している。

このように本研究の結果は、第四紀の気候変動と日本列島の地理的特徴が、列島内での異所的種分化を促進してきたことを示すものであり、日本の生物多様性の基盤となる地域固有種の進化史と保全に対して重要な示唆を与えるものである。

(論文審査の結果の要旨)

第四紀の気候変動や造山運動に伴う植物種の分布域の変化や断片化は、地史的スケールでは異所的種分化を促進して種多様性を高める一方で、短期的には集団サイズを減少させて絶滅の可能性を引き上げたと考えられる。日本列島は大規模な地殻変動によってもたらされた複雑な地形と南北に長く多様な気候条件を持つ弧状列島であり、狭い国土であるにもかかわらず高い生物多様性を示す。この日本列島で進化多様性を創り出した要因や、多様性を維持した機構を明らかにすることは、進化生物学や保全生物学における重要な課題の一つである。この研究で用いられたサクラソウ属のコイワザクラ節は、著しい隔離分布のパターンを示す四種で構成されることに特徴があり、日本列島の複雑な地形や地史の影響を強く受けて、異所的な種分化を起こした固有植物群の一つとして考えられる。

本研究は、複合的なアプローチを用いてその進化史を復元し、その多様化機構を明らかにすること、ならびに多くの希少種を含む本節の保全に関する知見を得ることを目的とした。まず分子系統解析と気候ニッチの進化に関する統計モデリングを用いて、コイワザクラ節の起源と多様化過程を明らかにした。葉緑体DNAの6領域を用いた分子系統解析の結果は、本節が姉妹群であるサクラソウ節から分化した年代が第四紀前期であること、および節内の系統分化は気候変動と造山運動によって異所的に促進されたことを示唆した。また、本州、四国、九州の低地から亜高山帯までの広い標高帯に分布するイワザクラは、本州中部山岳地帯の亜高山帯だけに生育するコイワザクラと姉妹群を形成し、比較的早い気候ニッチの拡大を経験したことが示された。このように本研究は、近縁種間における気候ニッチの分化が、種内系統の異所的な分化ならびに分布域形成を決めた重要な要因であったことを明確に示したことに於いて高く評価される。

また、この二種は共通祖先から約110万年前に分岐したのに対して、北海道の蛇紋岩地帯の南北に隔離分布するヒダカイワザクラとテシオコザクラでは約11万年前のとても新しい時代に分岐したことは対照的である。この解析ではマイクロサテライト12遺伝子座を用いた集団動態モデルで解析を行うことによって、結果が不明瞭になりがちな第四紀末期における分岐年代推定と遺伝子流動の検出を可能にしており、本研究の優れた成果であると評価されよう。また、DNAベースの集団動態モデルの結果が、気候データを用いた生態ニッチモデリングを適用した解析結果と一致していることは、相互の結論の信頼性を高めている。これらの解析は、種分化様式がやはり異所的なものであること、種分化が最終間氷期に起きたこと、最終氷期中に二次的接触があつて、この際に両種の間で双方向性の遺伝子流動があつたことを示唆している。テシオコザクラがヒダカイワザクラと二次的接触をもちながらも、他種とは大きく異なる花形態を発達させて独立種として維持できたことは興味深い現象である。本研究はこれに対して、北海道北部の蛇紋岩地帯への隔離と集団サイズの著しい減少、

遺伝的ボトルネックをもって説明している。花の形態と訪花昆虫相の分化も、両種が比較的短期間に種分化を起こすことに貢献したと予想される。これらの知見は、短期間における姉妹種の生殖隔離と種分化を促進した重要な要因であると評価される。

コイワザクラ節の構成種、構成亜種には、絶滅が危惧される希少植物種が多く含まれる。そこで効果的な保全を行うために、その遺伝的特性を評価する試みについても申請者は行っている。その結果、近親交配による遺伝的な負の影響が、小さな集団における繁殖成功を著しく低下させていることが示唆された。そして、コイワザクラ節の希少種の保全計画においては、まず集団の遺伝的多様性を明らかにして、近親交配を避けることが重要であることを指摘した。この研究で用いられたチチブイワザクラでは、実際に遺伝的な劣化が進んで次世代更新が困難になっており、これらの知見は今後の保全施策に大きく貢献するものである。

このように本研究の結果は、系統分類学や系統地理学、集団遺伝学、生態学などの様々な手法を駆使した緻密なデータ分析をもとに、第四紀の気候変動と日本列島の地理的特徴が、列島内での異所的種分化を促進してきたことを示すものであり、日本の生物多様性の基盤となる地域固有種の進化史と保全に対して重要な示唆を与えるものである。成果の多くは、国際誌に掲載されている。本学位論文は、時間軸を通じた生物の動的な存在様式を探究する相関環境学専攻 自然環境動態論講座にふさわしい内容を備えたものといえる。

よって、本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値あるものと認める。また、平成30年1月15日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。

要旨公表可能日： 平成 年 月 日以降