

(続紙 1)

京都大学	博士（人間・環境学）	氏名	三井 裕樹
論文題目	Ecological speciation at riparian habitats in perennials of the genus <i>Ainsliaea</i> (Asteraceae) (溪畔環境におけるキク科モミジハグマ属 (<i>Ainsliaea</i>) 多年草の生態的種分化)		
(論文内容の要旨)			
自然界における新しい生物種の形成は、地理的に分断された集団間で、長い年月をかけて遺伝的分化が蓄積し、生殖隔離が生じることによってもたらされる、という考えがこれまで一般的に支持されてきた。しかし、近年の分子遺伝学的解析により、生物は異なる生態環境へと適応し、自然選択を受けることによって、ごく短期間に、しかも地理的な分断を必要とせずに、「生態的種分化」を起こす可能性が示されてきている。本研究は、キク科モミジハグマ属の植物を対象にして、周期的に起こる洪水で水没するような川岸（溪畔帯）に生育する葉の細い溪畔種と、照葉樹林あるいは落葉樹林の林床に生育する葉の広い林床種で、生態的種分化が起こったかを検証した。また、両種の種分化が、どの程度の時間スケールで起こるかを明らかにすることを目指した。 まず第一章と第二章では、東アジアに分布するモミジハグマ属の 28 種 6 変種を対象にして分布域全体を網羅するように採集し、葉緑体 DNA と核 DNA の 3 領域の塩基配列情報を、合計約 2,080 bp にわたって解析した。最節約法によって分子系統樹を作成したところ、中国南東部や琉球列島の特定の地域や島嶼に分布する溪畔種は、異なる系統に帰属する多系統群であることが明らかになった。一方で、各地の溪畔種は、それぞれに隣接して分布する林床種と単系統になり、対応する姉妹種はそれぞれ遺伝的にごく近縁であった。したがって、溪畔種は、各地域で異なる祖先から独立に、比較的短期間に分化したことが示唆された。 第三章では、溪畔環境への適応が、林床種から溪畔種への分化を促す要因であるかを明らかにするため、屋久島固有の溪畔種ホソバハグマと林床生の姉妹種キッコウハグマが同所的に生育する地点において、集団の遺伝的変異を、9 種類の核マイクロサテライトマーカーを用いて詳細に解析した。また、各個体の葉形態と生育場所の光環境、河川からの距離についても計測した。その結果、これらの 2 種は、異なる洪水・光環境に適応することで、溪畔－林床という環境勾配の中で、明瞭に住み分けていることが明らかになった。また、集団遺伝学的解析によって、種間交雑に由来する雑種の存在が示さ			

れたが、2 種間で遺伝子浸透の形跡はほとんど検出されなかった。これらの結果は、溪畔帯と林床という対照的な生態環境がもたらす分断化選択によって、ホソバハグマとキッコウハグマとの間に生殖隔離が生じていることを示唆している。

第四章では、溪畔帯という攪乱が強い環境に生育する植物が、どのようにして集団を維持し、水系内や水系間で種子や花粉の分散を行っているのかを検証した。研究対象には、屋久島の 10 水系 18 集団に生育するホソバハグマ 297 個体を用いた。そして、核と葉緑体 DNA のマイクロサテライトマーカー、各 5 遺伝子座と 4 遺伝子座を用いて集団遺伝構造を解析した。その結果、ホソバハグマは水系内で上流から下流への分散を行い、また洪水による攪乱で集団の消滅と再形成を繰り返しながら個体群を維持していることが推定された。これらの結果は、ホソバハグマが溪畔帯の生態環境に対して適応的な生活史戦略を持っていることを示している。

第五章では、この生態的分化の過程を、集団遺伝学の集団分化モデル（IM モデル：Isolation with Migration model）を用いて解析した。屋久島固有の溪畔種ホソバハグマとその姉妹種キッコウハグマ、さらに、沖縄島固有の溪畔種ナガバハグマとその姉妹種オキナワハグマを分布域全体から採集し、核遺伝子領域 10 遺伝子座の配列 4,502bp を決定した。IM モデルによる分岐年代推定の結果、ホソバハグマとキッコウハグマは約 25,000 年前（最終氷期に該当）に分岐し、ナガバハグマとオキナワハグマは約 9,000 年前（後氷期に該当）という、非常に新しい年代に分岐したことが示された。また、それぞれの分化の過程で、溪畔種と林床種の間に遺伝子流動が存在したことが統計的に支持され、異所的な分断があったとする分化モデルは棄却された。現在の各種の分布や、分岐年代における琉球列島の地形を考慮すると、溪畔種は、最終氷期あるいは後氷期において、林床種から生態的種分化によって派生した可能性があると考えられる。

このように本研究では、溪畔－林床という環境勾配の中で、植物が 2 つの異なる環境へと適応し、自然選択を受けることによって、地理的な分断を必要とせずに、かつ短期間で、生態的種分化を起こすことを実証した。そして、この種分化様式が側所的にもたらされてきた可能性があることを示唆した。

(論文審査の結果の要旨)

本論文は、頻繁に洪水が起こる溪畔環境に適応した植物種（溪畔種）を対象にして、林床に分布する近縁種（林床種）との適応分化の過程を明らかにし、生育環境への適応とそれにならう種分化を示そうとしたものである。溪畔種は、洪水による自然選択圧を受けることによって、細い葉という適応形質を進化させている。また、対照的な広い葉をもつ林床種が隣接して分布することから、溪畔種は、林床種が溪畔帯へと適応することによって進化したと予想される。さまざまな生態環境への適応は、生物の種分化や多様性形成をもたらす原動力であるとい一般的に認識されているが、適応分化を促す主要な環境要因を特定することは困難である場合が多い。この点において、本研究では溪畔種と林床種の近縁種間で、形態、生理生態、そして遺伝学的な比較解析を行うことで、具体的な環境適応に伴う種分化の過程を検証することができると期待され、この研究が計画される背景となっている。

溪畔種は多様な分類群で並行的に進化を遂げているが、これまでにその系統関係が詳しく研究されたことはほとんどなかった。本研究では、キク科の多年生草本であるモミジハグマ属を対象として、分布の全域から集めたサンプルを用いて分子系統解析を行い、複数の溪畔種の系統関係を検証した。その結果、各地域の溪畔種は、隣接して分布する林床種と単系統群を形成することを明らかにし、溪畔種が各地域で異なる祖先から独立に分化してきたという仮説を実証した。

このような系統関係を確認したうえで、さらに溪畔種と隣接する姉妹種の生態的、遺伝的分化を詳細に解析し、溪畔－林床環境への植物の適応分化に関する重要な知見を見出した。まず、比較栽培実験や生理実験により、流水圧と光の強さという環境因子に対して、溪畔種と林床種が適応的に分化していることを実証し、同じ場所に生育する（同所的な）自然集団においても、狭い地理的スケールで環境勾配に沿って住み分けていることを明らかにした。また、複数の同所集団では、種間交雑によって稔性をもつ雑種がつくられているにもかかわらず、溪畔種と林床種の間での遺伝子流動は制限されていることを示した。これらの知見は、溪畔－林床という対照的な生態環境に由来する分断化選択によって、移住個体や雑種が淘汰されることで、遺伝子流動が制限されていることを示唆している。これらの結果は、具体的な生態環境への適応に由来する「生態的な生殖隔離」を示した研究として評価することができる。

さらに本研究は、複数の核遺伝子座を用いた集団遺伝学的解析を行い、この生態的分化が2万5000年前（最終氷期）あるいは9000年前（後氷期）という非常に新しい時代に起こったことを示した。これまでに溪畔種と林床種の分岐年代を検証した研究例はなく、この成果は溪畔種の起源の解明に重要な知見を与えるものである。また、解析で用いられたIsolation with Migra

tionモデル（IMモデル：移住を伴う分化モデル）は、近縁な姉妹種間の分岐年代を推定するとともに、歴史的な遺伝子流動の有無を統計的に検証することができる。したがって、生態的分化に起因する種分化プロセスを検証するための優れた手法であると評価されている。このIMモデルを用いて、遺伝子流動が全く起こらなかったという帰無仮説を棄却することで、過去においては溪畔種と林床種の上に遺伝子流動が存在したことを明示し、両者が分化の過程で地理的に接触したことを明らかにした。これらの結果から、溪畔種と林床種の分化は、溪畔－林床の環境勾配の中で、側所的に起こった可能性が示唆された。ただし、溪畔環境への適応分化が、その初期段階においては異所的であり、現在の側所的分布が二次的接触によって起こっている可能性が考えられるため、より分化の初期段階にある溪畔種を用いた比較解析を行うことが今後の研究課題である。

このように本研究は、系統分類学や集団遺伝学、生理生態学などの様々な手法を駆使した緻密なデータをもとに、生態環境と自然選択が植物の種分化をもたらす過程を明らかにしたものである。その成果は、植物が様々な自生地環境に適応することによって、ごく短期間に、しかも地理的な分断を必要とせずに種分化を起こすことに関して、重要な知見を与えるものである。これらの成果の多くは、国際誌において高く評価され論文として公表されている。したがって、本学位申請論文は、史的時間軸を通じて生物が示す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言える。

よって、本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値のあるものと認める。また、平成23年1月12日、論文内容とそれに関連した事項について口頭試問を行った結果、合格と認めた。

Webでの即日公開を希望しない場合は、以下に公表可能とする日付を記入すること。

要旨公開可能日： 年 月 日以降