

(続紙 1)

京都大学	博士（人間・環境学）	氏名	東 広之
論文題目	Evolutionary history of <i>Schizocodon</i> (Diapensiaceae), an endemic genus in Japan (日本固有属、イワカガミ属（イワウメ科）の進化史)		
(論文内容の要旨)			
現存する生物の多様性は分岐進化を繰り返した結果として生じたものであり、その進化史を明らかにすることは、進化生物学の中心的課題である。系統進化や分布変遷の歴史を明らかにすることに加えて、種分化の際にどのような生殖隔離が見られるかを明らかにすることも重要な課題である。とりわけ、異なる環境に生育することで交配の可能性を減じってしまう生育地隔離は、遺伝子流動の重大な障壁であると考えられている。本研究では、気候条件が顕著に異なる日本海側と太平洋側に別種が生育するイワカガミ属<i>Schizocodon</i>（イワウメ科）に着目して、その進化史を明らかにした。イワカガミ属は常緑の多年草で、茎は細く地を這う特徴があり、2種がブナなどの落葉広葉樹の林床や高山帯の岩場、溪畔の崖の上などに生育する。 本論文は、研究の背景や概要を説明する序論に始まり、実験研究を記述する第1章から4章で構成されている。 第1章では、イワウメ科の分子系統樹を構築することによって、イワカガミ属の分類学的位置を明らかにした。これまでイワカガミ属の分類には、独立した属とする説と広義イワウチワ属に含める説が並立してきた。核DNAの8領域の塩基配列を用いた系統解析の結果、イワカガミ属は単系統群であり、狭義イワウチワ属よりも、形態的に異なるイワウメ属に近縁であることが示された。したがって、イワカガミ属は独立した属であると結論づけられた。 第2章では、イワカガミ属内の分類について、増幅断片長多型（AFLPs）を用いて再評価を行った。その結果、イワカガミ（<i>S. soldanelloides</i>）とヒメイワカガミ（<i>S. ilicifolius</i>）の2群が認められた。種内分類群については、イワカガミの変種とされるオオイワカガミ（<i>S. soldanelloides</i> var. <i>magnus</i>）が遺伝的まとまりを形成しなかったのに対して、ヒメイワカガミ（<i>S. ilicifolius</i> var. <i>ilicifolius</i>）とヤマイワカガミ（<i>S. ilicifolius</i> var. <i>intercedens</i>）はそれぞれ別のクラスターを形成した。また、ヒメイワカガミの変種とされてきた屋久島産のヒメコイワカガミ（<i>S. ilicifolius</i> var. <i>minimus</i>）は、イワカガミと遺伝的まとまりを作った。さらに、種のまとまりを支持したAFLPsの結果に対して、葉緑体DNAハプロタイプはイワカガミとヒメイワカガミで共有されており、しかも地理的遺伝構造をもっていた。AFLPsと葉緑体DNAの系統の不一致から、過去にイワカガミからヒメイワカガミへの一方向的な遺伝子浸透があったことが示唆された。また、葉緑体DNAハプロタイプの多様度が大きかったことと、生態ニッチモデルによって最終氷期のイワカガミの分布が中部地			

域に推測されたことから、イワカガミの最終氷期の退避地は中部地域であったことが示唆された。

第3章では、第2章の結果を受けて、屋久島産ヒメコイワカガミの標本の調査と形態比較を行い、ヒメコイワカガミは、葉の形態からイワカガミの種内変異であると結論づけた。そして屋久島固有のヒメコイワカガミに*Schizocodon soldanelloides* var. *minimus* (Makino) H.Haraという学名を提案した。

第4章では、まず、イワカガミ属の進化過程における集団動態を明らかにするため、集団動態モデルを適用した。その結果、まず、イワカガミとヒメイワカガミの種分化時に、両者の間に遺伝子流動がなかったことが示された。このことは、イワカガミ属の種分化は、異所的種分化であったことを示唆している。さらに、ヒメイワカガミの種内分化後に、一方向的な遺伝子流動が3パターンあったことが示された。すなわち、イワカガミから狭義のヒメイワカガミへ、イワカガミからヤマイワカガミへ、そして狭義ヒメイワカガミからヤマイワカガミへの遺伝子流動である。この結果は、AFLPsと葉緑体DNAによる系統地理解析によって示唆された、イワカガミから広義ヒメイワカガミへ一方向的な遺伝子浸透があったとする第2章における推測と一致する。種分化時に遺伝子流動が無かったこと、また、最終氷期にイワカガミが分布を縮小していたという系統地理解析の結果を踏まえると、更新世の気候変動により両種の分布域が重複したことで二次的に接触し、遺伝子流動が起こったと推測された。次に、イワカガミ属2種の間でどのような生育環境の違いがあるかを検証するため、19の気候要素の比較を行った。その結果、主に降水量の多寡が、2種の生育環境の違いになっていることが明らかとなった。さらに、生育地隔離の強さを推計するため、イワカガミ属の各分類群の生態ニッチモデルを相互に比較した。その結果、イワカガミとヒメイワカガミの種間の生育地隔離が、ヒメイワカガミ変種間の生育地隔離の強さを上回っていた。この生育地隔離の程度の相違は、種間の遺伝子流動が変種間の遺伝子流動よりも小さかったという結果と符合している。これらの結果は、生育地隔離が遺伝子流動を制限するという見解と一致しており、生育地隔離が生殖隔離に重要な役割を果たしていることを示している。

(論文審査の結果の要旨)

現存する生物多様性は、分岐進化の繰り返しによって形成されたと考えられている。分岐進化が起こるとき、地理的分断、気候の変化、集団サイズの変動、遺伝子流動に対する障壁の確立等の複合的要因が影響する。そのために、生物の進化史を明らかにすることは生物多様性形成機構の解明につながるもので、重要な研究課題である。本論文は、日本列島の生物多様性がどのように形成されてきたのかを明らかにするためにイワカガミ属（イワウメ科）に焦点をあてて、その進化史を解明したものである。

本研究で着目したイワカガミ属の分類学的扱いについては、独立した属であるとする説と広義イワウチワ属に含める2説が従来から並立してきた。第1章では、複数の核領域の塩基配列を用いてイワウメ科の系統解析を行うことにより、広義イワウチワ属が側系統群であることを示した。イワカガミ属は単系統群であるものの、形態的に異なるイワウメ属とクラスターを形成した。狭義イワウチワ属は単系統群であり、中国南西部に生育する*Berneuxia*とクラスターを形成する可能性があった。このような結果から、イワカガミ属は独立した属として扱うことが分子系統樹と合致する分類であると結論づけた。これら4属の分岐が非常に新しいことは、属の取り扱いに再検討が必要であることを示しているが、これまで混乱してきたイワウメ科の系統関係を明らかにしたことは評価できる成果である。

第2章では、ゲノム網羅的な多型である増幅断片長多型（AFLPs）の解析と、葉緑体DNAのハプロタイプ解析を併用して、イワカガミ属の分子系統と系統地理構造を調べている。イワカガミ属はイワカガミとヒメイワカガミの2種から構成されるとされてきたが、AFLPs解析を行って系統ネットワークを作成した結果、この2種が遺伝的にもまとまりをもつ種であることが確認された。その一方で、葉緑体DNAハプロタイプはイワカガミとヒメイワカガミの間で共有されており、しかも東北北部、中部地域北部、中部地域南部、関西以西のそれぞれの地域で遺伝構造をもっていた。ヒメイワカガミの中に独特の固有ハプロタイプも見いだされたことから、過去にイワカガミからヒメイワカガミへの一方向的な遺伝子浸透があった可能性を示唆した。遺伝子浸透自体は植物において必ずしも珍しい現象ではないが、この研究では、一方向的、かつ地域ごとに何回も並行して遺伝子浸透が起きたことを示唆しており、植物の分布変遷の歴史を考える上で、興味深い結果である。

また第2章では、ヒメイワカガミの1変種とされてきた屋久島産のヒメコイワカガミが、遺伝的にはイワカガミに帰属することが明らかになった。この結果を受けて第3章では、屋久島産のイワカガミ属植物の形態観察と標本調査を行い、ヒメコイワカガミが形態学的にもイワカガミに帰属するべきことを明らかにした。そしてイワカガミの変種にするように学名の組みかえを行っている。本論文の特徴の一つは、このように、

分類学的な課題にも取り組んで結果を得ていることがあげられる。

第4章では、イワカガミ属植物の進化過程における詳細な集団動態を明らかにするため、集団動態モデルを適用している。その結果、イワカガミとヒメイワカガミの種分化時に、遺伝子流動がなかったことから、イワカガミ属の種分化は異所的種分化であったと結論した。さらに、ヒメイワカガミが狭義ヒメイワカガミとヤマイワカガミに種内分化した後に、イワカガミから広義ヒメイワカガミへの一方向的な遺伝子流動があったことが示され、このことは第2章の一方向的遺伝子浸透という示唆を裏付けるものであった。以上の一連の結果は、種分化時には遺伝子流動のない異所的種分化であったにもかかわらず、その後の気候変動の影響によって二次的に接触したことで遺伝子流動が起きたことを示す希有な成果である。現存する生物種の進化において、第四紀に激しく起きた気候変動が、生物種の分布に大きな影響を及ぼし、相互の交雑を繰り返しながらも集団の遺伝的分化が進んでいたことを示した研究であり、優れた業績である。

さらに第4章の後半において、イワカガミ属2種の生育地の分化には、主に降水量の多寡が影響していたことを生態ニッチモデルで明らかにした。日本列島においては環境が多様であり、植物の種多様性も高いが、本研究の知見は両者の関係について、説明の一端を担うものである。さらにこの章では、分類群毎に分布適地のモデル比較を行い、生育地隔離の強さを推定している。とくに着目すべき知見は、気候要素による2種間の生育地隔離が、遺伝子流動を制限するという見解と一致していたことである。この結果は、生物種間における生殖隔離が起きるためには生育地隔離が大きな役割を果たすことを示しており、種分化と気候の関係に重要な示唆を与えている。

以上のように、本論文は、分子系統解析、系統地理解析、形態分類、生態ニッチモデル、集団動態モデル、生態地理的解析といった多分野にわたる手法を複合的に活用することによって、イワカガミ属が更新世の気候変動の影響を受けながら多様化する過程を明らかにした先駆的研究である。そのため、本研究は、生物多様性研究や進化研究に重要な貢献をもたらしたものと評価できる。相関環境学専攻自然環境動態論講座の目的の1つは、生物多様性をもたらす機構の解明であるため、本論文は、本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あるものと認める。また、平成27年1月20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、京都大学学位規定第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、著作権に係わる制約がなくなるまでの間、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27年 5月 31日以降