

## 論文の内容の要旨

論文題目 Phylogeographic and taxonomic study of the Japanese *Geranium*  
(日本産フウロソウ属の系統地理学的及び分類学的研究)

氏 名 倉田 正観

### 第1章

約 240 万年前以降、地球上では大規模な気候変動が繰り返されてきた。特に 100 万年前以降は、10 万年ごとに氷期と間氷期が繰り返されるようになり、それに伴い多くの生物が地理的分布を変動させられた。日本の草原性植物は、中国北東部及び極東ロシアに起源をもち、氷期に渡来したと考えられている。しかしこれまでに遺伝学的根拠は得られておらず、草原性植物の移動に関する仮説は未解明となっていた。また、日本の高山植物は、氷期にベーリング地方から渡来し、その後本州中部の山岳地帯を逃避地 (refugia) とし現在まで生き延びてきたと考えられている。近年の研究から、refugia はその遺伝構造の違いから複数の refugia に分断されることが分かり、refugia within refugia と定義されている。気候変動の繰り返しに伴い、複数回生物が refugia への移入を繰り返した場合、refugia 集団と移入集団とで二次的接触が起き、遺伝構造が複雑になる。日本の高山植物についても、複数回の南下・渡来が示唆されているものの、refugia 内における遺伝構造の複雑化すなわち refugia within refugia に関する議論は不足していた。

本研究では、日本列島において様々な分布域を持つフウロソウ属植物を用い、草原性植物及び高山植物の分布変遷史、複数回渡来に起因する高山植物の refugia within refugia の形成過程解明を目的とした。

### 第2章

草原性植物のツクシフウロとアサマフウロ (広義アサマフウロ・フウロソウ科; 以下ツクシ、アサマ) は最終氷期に東アジア大陸部より日本列島に分布を拡大させたと考えられている。阿蘇くじゅう地方の草原内の湿地にハビタットを特化させているツクシは草原環境の減少に伴い、個体数・集団数を減少させている。本研究では、10 組のマイクロサテライトマーカーを用い、広義アサマフウロの分岐年代推定、

今後の保全策を策定するための知見となる残存集団の遺伝的多様性と遺伝構造を確認した。

分岐年代推定の結果は、最終氷期に東アジア大陸部の集団から日本の集団が分岐し、その後完新世初期に日本国内の集団が二つに分かれたことを示唆していた（九州北部：ツクシ、本州中部：アサマ）。分布域の狭いツクシの方が分布域の広いアサマより遺伝的多様性が低下していた。また、集団間の遺伝的分化の程度は、阿蘇くじゅう地方の狭い地理的範囲に限定的に分布しているツクシの方が、広範囲に分布しているアサマに比べ顕著であることが分かった。これはツクシの残存集団が近隣の集団とは独立して遺伝的浮動の影響を受けてきたことを示唆している。すなわち、集団の分断・ハビタットの湿地への特化・集団間における遺伝的交流の低下がツクシの集団間の遺伝的分化を高めたと考えられた。

ツクシの生育する半自然草原は、人の手による管理（火入れ・採草・放牧）により維持されている。ツクシを含む草原性植物を保全するためにも、今後も適切な人の手による管理を継続していく必要がある。

### 第3章

温帯域の高山植物は氷期においては氷河に覆われていない場所や低標高地の草地を *refugia* とし、間氷期においては高標高地を *refugia* とした。近年の研究から、*refugia* は異なる遺伝構造を持った複数の *refugia* に分断されることが分かり *refugia within refugia* と定義されている。*refugia within refugia* の形成要因は分布域の分断化と複数回の生物集団の *refugia* への移入であり、世界各地で確認されている。

日本の高山植物は氷期に北方から本州中部まで南下し、間氷期や後氷期は本州中部の山岳地帯を *refugia* とし生き残ってきたと考えられている。これまでの系統地理学的研究から複数回の渡来が示唆され、北方系統と南方系統の分布境界周辺では両系統の二次的接触が確認されている。しかし、より南方に位置する本州中部山岳地帯における複数回渡来による遺伝構造の複雑化に関してはこれまで議論が不足していた。本研究では、エゾフウロ変種群（本州中部の高山帯に分布するハクサンフウロ、北日本の低標高地海岸草地に分布するエゾフウロ、ハマフウロ；以下ハクサン、エゾ、ハマ）を用い、日本列島における高山植物 *refugia* の遺伝構造の複雑化すなわち *refugia within refugia* の形成過程の解明を目的とした。

各集団の遺伝構造及び系統関係を推定したところ、本州中部山岳地帯の *refugia* は複雑な遺伝構造をしており、ハクサンの分布域の中にハマが遺存的に存在することが分かった。これはエゾフウロ変種群が複数回に渡り本州中部の山岳地帯へ移入したことを示している。本州中部に残るハマのうち、1 集団はハクサンとハマの中間的な系統であることが分かり、これは過去にハクサンとハマが二次的に接触し、遺伝的交流が起きたことを示している。したがって、エゾフウロ変種群は、日本列島において少なくとも 2 回北方より南下し、本州中部の山岳地帯で二次的接触が起き、それが *refugia* における遺伝構造の複雑化を引き起こしたと考えられた。本研究により、日本列島の本州中部山岳地帯では高山植物の複数回渡来に起因する *refugia within refugia* が形成されていることが示唆された。

### 第4章

日本の高山植物はその分布的特徴から 6 つの要素に分類されている。そのうち太平洋要素は北東アジアから北米西部にかけて北太平洋を取り巻く形の分布域を持つ植物群であり、日本はこの植物群の分布域の南端に位置している。高山植物の分布変遷を考慮し、この植物群は氷期にベーリング地方周辺から東アジア方面に分布域を拡大させたと考えられてきた。しかし、近年の研究から、この植物群は従来の分布変遷仮説であるベーリング地方から東アジア方面ではなく、東アジアからベーリング地方へと分布を

拡大させていった可能性が示唆され始めた。これは、高山植物のうち太平洋要素に分類される植物群の分布変遷を考える上で重要な候補地域が複数存在することを示している。本研究では、北米西部から日本列島にかけて分布するチシマフウロを用い、太平洋要素の高山植物がどのような分布変遷を遂げ、分布変遷を考える上で重要な地域がどこに存在するかを解明することを目的とした。

21 集団から 70 個体を採取し、集団の遺伝構造を比較したところ、北海道とベーリング地方の集団は明確に遺伝構造が異なっており、特に、ベーリング地方からブリティッシュコロンビアにかけては遺伝構造が均質で遺伝的変異も確認されなかった。また、集団間の遺伝的分化を確認したところ、ベーリング地方の集団においては、集団間の遺伝的分化の値は低く、集団間の地理的距離は千キロ以上あるにもかかわらず地理的距離と遺伝的距離の間に有意な相関関係はなかった。また、全集団を北海道集団、利尻・礼文島集団、ベーリング集団に分け、その集団動態についての近似ベイズシミュレーションを実施したところ、最終氷期中期以降に 3 集団が分岐したと推定された。また、チシマフウロの近縁種の構成を地域ごとに比較すると、東アジア大陸部には 3 種自生し、北海道、ベーリング地方、ブリティッシュコロンビアにはチシマフウロしか分布しないことが分かった。したがって、チシマフウロは東アジア大陸部で種分化したと考えられた。

以上の結果から、太平洋要素のチシマフウロは、東アジアにおいて種分化後、最終氷期に入り北海道・ベーリング地方に分布を拡大させ、定着した。その後、特にベーリング地方より東においては、限られた集団が最終氷期中期以降に急激に分布を拡大させたと考えられた。しかし、高山植物は、複数の分布変遷シナリオを持つ可能性が示唆されている。今後も広域分布する様々な分類群を用い、系統地理学的研究を継続する必要がある。

## 第 5 章

日本には 13 種のフウロソウ属が生育し、変種も報告されている。これらは種子散布様式や生活環、花弁の長さ、花序数の違いをもとに 5 つの節 (Section) に分類されている。分類体系は、系統関係も反映している必要があり、そのためには分子系統解析が有効である。これまでに核及び葉緑体の部分領域にもとづく日本産フウロソウ属の系統推定が実施されているが、解析解像度の低さやタクソンサンプリングの問題から系統関係は不明なままとなっていた。本研究では、葉緑体全ゲノムシーケンスとゲノムワイド SNP を用いることで変種レベルの系統関係を解明した。

系統推定の結果、Section ごとにクレードを形成したことから、従来の分類体系は系統関係を反映していると言える。しかし、いくつかの変種・品種については、学名の組み換えの必要性を示す結果となった。エゾグンナイフウロ (*G. onoei* Franch. et Sav. var. *onoei* f. *yezoense* (H.Hara) Yonek.) は、グンナイフウロ (*G. onoei* var. *onoei* f. *onoei*) の品種とされているが、系統推定の結果、チシマフウロ (*G. erianthum* DC.) と近縁であった。したがって、グンナイフウロはチシマフウロの変種として扱うことが妥当である。また、ホコガタフウロ (*G. tripaltitum* R.Knuth var. *hastatum* (H.Hara) T.Yamaz.) は、コフウロ (*G. tripartitum* R.Knuth) の変種とされているが、系統推定の結果、記載時の通り、独立した分類群として扱うことが妥当と考えられた (*G. hastatum* Nakai)。

## 第 6 章

草原性植物、高山植物ともに最終氷期の気候変動の影響を受け、現在の分布が形成されたことは間違

いないだろう。高山植物は、間氷期 refugia である本州中部山岳において、複数回移入に起因する refugia within refugia の存在が示唆された。また、高山植物は、従来ベーリング地方を起源とし、氷期に東アジアへと分布を拡大させてきたと信じられていた。しかし、本研究から、高山植物の一部には、東アジアを起源とし、最終氷期に北米西部まで分布を拡大させたものが存在することが分かった。この結果は本研究の新規性の高さを示している。

フウロソウ属植物は、地中海沿岸に起源し、約 2000 万年前に北アメリカ大陸、約 500 万年前に東アジア大陸に到達したと考えられている。本研究から、東アジアから北アメリカ方面への移動の可能性が示唆された。今後北アメリカ大陸の分類群も含め解析を進めることで、フウロソウ属の北半球における分布変遷を解明できるだろう。