

| | |
|-------|--|
| タイトル | 水生風媒植物ミクリ属における雑種の起源と進化 Phylogeny of a Wind-Pollinated Aquatic Plant, <i>Sparganium</i> (Typhaceae), with reference to the origins and evolution of hybrids |
| 所属・氏名 | ニュージーランド・カンタベリー大学生物科学部 伊藤 優 School of Biological Sciences, University of Canterbury, New Zealand Yu ITO |
| 派遣期間 | 2011年10月10日～2012年9月30日 October 10, 2011 – September 30, 2012 |
| 研究機関 | Department of Biology, University of Saskatchewan 112 Science Pl. Saskatoon, SK, S7N 5E2 Canada |
| 研究指導者 | Assoc. Prof. Hugo Cota-Sánchez |

Abstract

The aquatic genus *Sparganium* comprising 14 species distributed principally in the northern hemisphere was investigated from the point of view of evolution and systematics. The molecular phylogenetic analysis using chloroplast DNA sequence revealed two major clades, one with two species and the other with the rest of all, which is different from the current taxonomy, i.e., two subgenera with respective seven species (Cook and Nicholls 1986, 1987). The latter clade represented both submerged and emerged species, and, given the outgroup and the sister clade are all emerged species, submerged species have been multiply evolved, at least four times in the history of the evolution of *Sparganium*. Of the four submerged lineages, one involved morphologically similar emerged and submerged twin species, which divergence time was statistically calculated, dating back to the last glacial period (ca. 3.5 mya). Further examination using nuclear ITS sequences with primary focus on putative hybrids found in Canadian herbaria followed, yet no specimens has been confirmed as hybrids so far, indicating that historically documented putative hybrids are likely to be a result of phenotypic plasticity. Instead, it seems speciation through habitat transition, i.e., submerged versus emerged, has been more contributed to the diversity of the genus.

背景

植物において最も高度に多様化した分類群として被子植物が挙げられ、その数は 20 万種以上とも言われている。今日見られるこの多様性には、突然変異と自然選択による種分化が大きな貢献をしてきたことは疑いもないが、交雑による新たな遺伝子獲得もまた大きな貢献をしてきたと言われている。近年では、DNA 解析を駆使した実証的研究により、繰り返し雑種形成を起こしながら複雑な進化を遂げてきた植物群が数多く明らかにされてきた結果、被子植物の多様性理解は飛躍的に深まった。しかし一方で、その進化は決して一様ではなく、種子散布能力や受粉様式などの分類群の特性とともに独自の進化を持っていることも明らかになってきた。これはすなわち、生物多様性の本質的理解には、様々な分類群で見られるパターンの比較が重要であることを示唆している。

前述した被子植物にあって、例外的に多様性研究が進んでいない分類群として水生植物が知られている。水生植物の多様性研究を妨げる大きな要因として、広域分布種が多いことがあげられる。これはすなわち、外部形態などに大きな種内変異を生じさせ、多種との識別を困難にさせる。一方で、風媒や水中媒など種間での花粉流動に制限が無いことと、渡り鳥散布や海流散布などの高い分散能力を備えている場合が多いため、容易に雑種形成を起こす事も知られており、さらに多様性研究を困難にしてきた。本研究で着目したミクリ属はその好例であり、花粉が風に乗って広い範囲を移動するため、容易に雑種が形成されると考えられてきた。近年編纂されたモノグラによれば、北半球冷温帯を中心に分布する全 14 種のうち、実に 9 種もが雑種形成に関与しているとされている (Cook and Nichols 1986, 1987)。一方で、水生植物には沈水環境と陸生環境で大きく異なる形態を示す、い

わゆる表現型可塑性が広く知られており、中間的形態をもとに推測された推定雑種は、多くの場合がこれで説明できる可能性も考えられた。

そこで本研究では、以下の方針で研究を進めることとした。

1. 外部形態の中間型をもとに推測された推定雑種の標本を実際に検討する。
2. 推定雑種とされた標本を合わせた分子系統解析を行う。
3. 雑種と表現型可塑性の双方の可能性について、分岐年代推定を行う。

材料と方法

ミクリ属の分布中心となるカナダで、標本庫収蔵の乾燥標本をもとに網羅的な外部形態比較を行った。

また、その一部を合わせたアジア・欧州・北米の24地域から計64サンプルを採集し、DNA情報を用いた分子系統解析を行った。さらに、文献調査から得られた化石記録を分子系統解析に加えて、各分岐の年代を統計学的に推定した。

結果と考察

標本検討を行った結果、北米で雑種とされている標本の多くは、表現型可塑性に起因する可能性が強く示唆された。具体的には、推定雑種における中間型は、多くの場合、環境による変異が大きい葉形態によって推定されていたことが明らかとなった。

続いて行った分子系統解析は、上述した標本検討の結果を支持した。つまり、葉形態に見られる中間型である推定雑種は遺伝的に区別しうるものであり、予備的に行った核 ITS 配列をヘテロに持つようなサンプルは得られていない。一方で、典型的な標本では葉形態が大きく異なる抽水種 *S. emersum* と沈水種 *S. angustifolium* が、遺伝的に最近縁関係にある姉妹群であることが明らかとなった（図

1)。そこで分岐年代推定を行ったところ、その分岐は最終氷河期に相当する 300 年前ごろであることが明らかとなった（図 1）。これら 2 種は、現在では *S. emersum* はより南方に、*S. angustifolium* はより北方に分布していることを考慮すると、地球上の気温が下がった氷河期に、祖先種と考えられる抽水種が南方へと逃避した一方で、一部の個体群は比較的環境変動を受けにくい沈水環境へと適応進化したと推測された。以上のことから、ミクリ属では、異なる生活型、抽水種と沈水種、への適応的な種分化が生じたが、一方でそれぞれの表現型可塑性はある程度保たれており、これが歴史的な推定雑種の誤認識につながったと結論した。

その他、ミクリ属の進化を探る過程で、系統と分類に関する以下の事象が明らかになった。まず、最近のモノグラフである Cook & Nichols (1986, 1987) で提唱された 2 つの亜属 (*Sparganium*, *Zanthosparganium*) は支持されず、広義ミクリとその他の 2 つのまとまりが有意に支持された。

また、東アジア及びオセアニアに隔離分布するヒメミクリ (*S. subglobosum*) は、近縁種から 100 万年前以降に分化したことが明らかとなった。今後は、今回着目できなかった旧大陸へ解析中心を移行させ、ミクリ属全体の進化系統を明らかにする。

図表

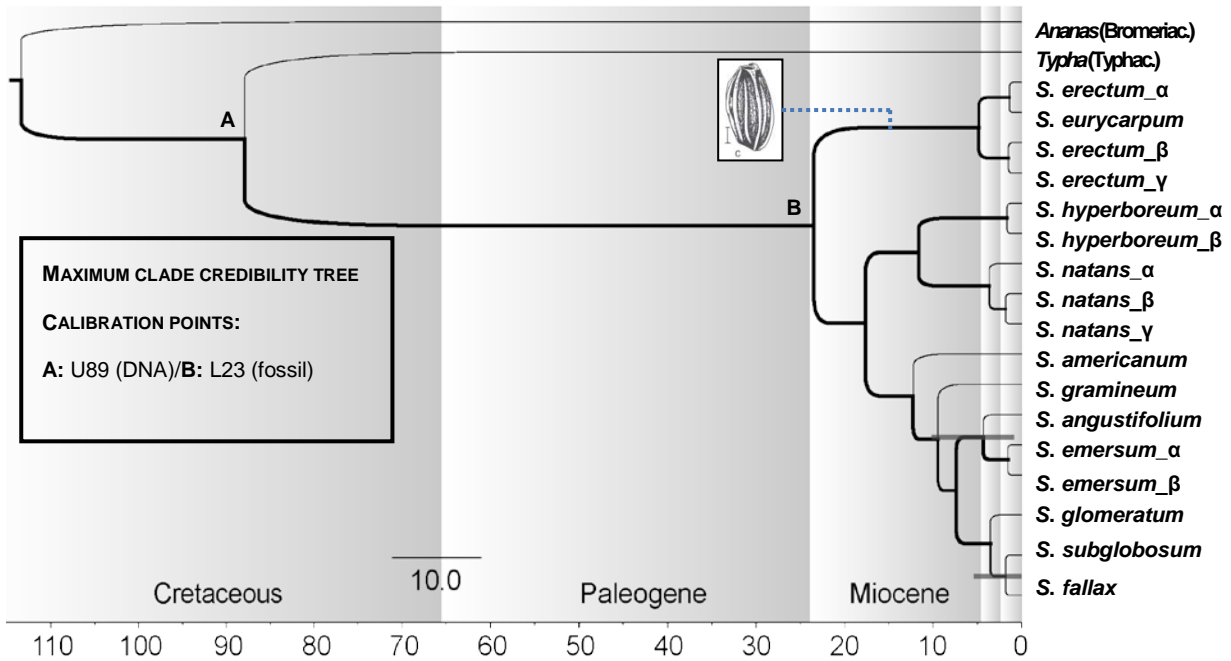


Fig. 1. A dated molecular phylogeny for *Sparganium*. Fossil constraint values and secondary node calibration values are given for the *Sparganium* stem and Typhaceae root, respectively (Arrows A and B). Gray bars represent 95% confidence intervals for the estimated mean dates.

参考文献

Cook, C.D.K. & M.S. Nicholls 1986: A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 1. Subgenus *Xanthosparganium* Holmberg. Bot. Helv. 96, 213–267.

Cook, C.D.K. & M.S. Nicholls 1987: A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 2. Subgenus *Sparganium*. Bot. Helv. 97, 1–44.

成果

1. Yu Ito, Hugo Cota-Sanchez, Changkyun Kim, Norio Tanaka. A phylogenetic view of habitat transitions in the aquatic genus *Sparganium* (Typhaceae). 日本植物分類学会第 1 1

回大会 大阪 2012 年 3 月 (口頭, **O-14**)

2. Yu Ito, Hugo Cota-Sanchez, Changkyun Kim, Norio Tanaka. A phylogenetic view of habitat transitions in the aquatic genus *Sparganium* (Typhaceae). Botany 2012 (63rd Annual Conference of the American Botanical Society). Columbus (OH), USA. July, 2012.

(Oral, **No. 300**).