

様式 C-19、F-19-1、Z-19（共通）

## 科学研究費助成事業

## 研究成果報告書



令和 5 年 5 月 15 日現在

機関番号：14101

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2018～2022

課題番号：18K06377

研究課題名（和文）植物区系の境界地域における集団形成過程の解明

研究課題名（英文）Study on population formation process in boundary area of floraistic regions

研究代表者

福田 知子（Fukuda, Tomoko）

三重大学・高等教育デザイン・推進機構・特任講師（教育担当）

研究者番号：10508633

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,000,000 円

研究成果の概要（和文）：北東アジアにおけるユキノシタ科チシマイワブキ(*Micranthes*)属3種の集団形成過程を考察した。これらの種は核遺伝子の系統解析により大陸の*M. nelsoniana*のクレードと、複数種を含む大陸周縁部のクレードに大きく分かれ、後者はさらに5つの明瞭なクレードに分かれた。うち、東アジア区系に適応した*M. fusca*以外は、高山グループと島嶼グループの2系統を形成し、島嶼間や大陸-島嶼間で種を越えた遺伝子交流を行っていることが示唆された。本研究の結果、大陸周縁部の*Micranthes*属は独自の遺伝構成を持ち、この属の北東アジアでの遺伝的多様性に寄与していることが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

千島列島は周北極区系と東アジア区系が接する地域であり、この地域の集団は氷期・間氷期の気候変動による影響を受けて形成されたと考えられることから、その集団形成過程に関心が持たれる。しかし、サンプリングの難しさなどからこの地域に焦点を当てた研究はこれまでほとんど行われていなかった。本研究では、千島列島周辺での綿密なサンプリングに基づき、チシマイワブキ属3種の系統関係、遺伝構造を調べ、この地域で起こったと思われる遺伝子流動、交雑、倍数化などを推定した。この成果は北東アジアにおける系統地理的研究に新たな知見を加えた上で重要と考えられる。

研究成果の概要（英文）：The process of population formation of the 3 species of the genus *Micranthes* of the family Saxifragaceae in Northeast Asia was discussed. Phylogenetic analyzes of the nuclear genes revealed that these species were divided into a continental *M. nelsoniana* clade and a multi-species continental marginal clade, and the latter was further divided into five distinct clades. Among them, except for *M. fusca*, which adapted to the East Asian floral system, two lineages were observed: the alpine group and the island group. These groups had active gene exchange within and between the groups. Our results indicate that the continental marginal *Micranthes* plants has a unique genetic characteristics and contributes to the genetic diversity of this genus in Northeast Asia.

研究分野：植物系統地理学

キーワード：系統解析 生物地理 染色体数

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

## 1. 研究開始当初の背景

ユキノシタ科チシマイワブキ属のうち、シベリアイワブキ *Micranthes nelsoniana* は周北極地方に広く分布するが、近縁種はカムチャツカの *M. ohwii*, 日本を中心とするクロクモソウ *M. fusca*, 沿海州の *M. manchuriensis* など、東アジア地域にも分布している。千島列島は周北極区系と東アジア区系が接する地域であり、これらの植物は氷期・間氷期の気候変動による遺伝子流動・交雑などの影響を受けて形成された可能性がある。

## 2. 研究の目的

周北極区系と東アジア区系が接する地域である千島列島周辺において各種の集団の分布や遺伝的背景を調べることにより、日本～千島列島周辺域の植物相の基盤がどのように形成されたのかを明らかにしたい。そのため、東北アジアから大陸周縁部の島嶼にかけて、種間の系統関係や集団の遺伝構造を明らかにし、集団の分布変遷、交雑などについて推定する。

## 3. 研究の方法

極東ロシア～アジアにかけて分布する *M. nelsoniana*, *M. ohwii*, *M. fusca*, *M. manchuriensis* について、シベリア～アラスカまでを含めて、特に日本～カムチャツカを中心にサンプリングを行い、それらの集団の遺伝解析を行った。*M. nelsoniana* は高次倍数体が含まれることが知られているため、一括したフラグメント解析などによっては正しい結果が得られない可能性がある。そこで、DDBJ からの ITS データも含めて、核 ITS 領域・葉緑体 4 領域の連結配列の系統関係を作成し、比較を行った。また、それぞれについてネットワーク解析を行い、遺伝グループの関係や交雑について推定した。集団ごとの塩基多様度などの統計解析も行った。一方、この地域の染色体数・倍数体についての情報を整理し、特に日本～カムチャツカのいくつかの個体について報告を追加した。さらに、クローニングの手法を用いて、北海道の 2 か所(利尻、大雪)の *M. nelsoniana* の倍数体の構成を調べて、その起源を推定した。

## 4. 研究成果

核 rDNA の ITS 領域 633bp に基づく 268 サンプルについての最尤法・ベイズ系統樹では、これらの種は *M. nelsoniana* を中心とした大陸クレードと複数種を含む島嶼クレードに分かれ、島嶼クレードはさらに、南千島の *M. fusca* を外群として、1) *M. fusca* (日本) 2) *M. manchuriensis*, 3) カムチャツカ+北海道を含む高山グループ 4) 千島中部～アリューシャンの 4 クレードに分かれた。いずれのクレードも高い BS 確率・事後確率でまとまった。大陸クレードは主にイルクーツク、ハバロフスク、サハリンなどの *M. nelsoniana* の大陸集団から成り、広範囲に分布しているにもかかわらず *M. fusca* より塩基多様度が低かった。一方、アリューシャン・千島・日本列島・沿海州南部を含む島嶼クレードは、4 種から構成され、各クレードが明瞭に分かれることから、島嶼地域は *M. nelsoniana* や近縁種の遺伝的な多様化に大きな役割を果たしたと考えられた。

葉緑体 4 領域 3590bp に基づく 154 サンプルについての系統解析では択捉南部以南～日本列島の *M. fusca* が明瞭にまとまったことから *M. fusca* は *M. nelsoniana* から明瞭に分化し、東アジア区系の環境に定着したと考えられる。一方、*M. nelsoniana*, *M. ohwii*, 択捉南部以北の *M. fusca* を含むグループについては、核と葉緑体の系統樹の矛盾が大きいことから、広範囲に亘って遺伝子交流が起こっている可能性が示唆された。特に上記の 3) の高山グループ、4) の千

島中部～アリューシャングループの各グループ内では、種を越えた交雑がみられた。さらに3),4)に相当する個体群の葉緑体配列のペアワイズ解析から、3),4)間にも交雑があることが示唆された。葉緑体配列との北海道高山の利尻(2n=50)・大雪(2n=80)の *M. nelsoniana* のクローニングを行った所、利尻は高山グループの遺伝子以外に大陸クレードの遺伝子、大雪では、大陸と千島～アリューシャンクレードの遺伝子を持っていたことから、*M. nelsoniana* や近縁種間では大陸-島嶼間や島嶼の中で複雑な遺伝子交流が起こっていることが明らかになった。

葉緑体ハプロタイプ 344 サンプルについてのネットワーク解析では、択捉南部以北の *M. fusca* は択捉南部以南の *M. fusca* とは別の *M. nelsoniana* と同じグループに含まれた。このことから、*M. fusca* は択捉南部から分布北限のシムシル島にかけて、*M. nelsoniana* と二次的に交雑していると考えられた。ITS ハプロタイプネットワークと比較した所、これらの交雑帯には *M. fusca* を母系とするものと *M. nelsoniana* を母系にするものがあったが、後者が大部分を占め、*M. nelsoniana* から *M. fusca* への浸透性交雑が中心であると考えられた。ただし交雑体には複数の葉緑体が関与していたことから、交雑がさまざまな組み合わせで起こっていることが示唆された。

染色体数調査では、2n=24, 50 など、千島列島周辺に特有な染色体数がみられた。2n=24 はオネコタン島(千島列島北部)の *M. nelsoniana* でみられたが、カムチャツカ南部の *M. ohwii* と染色体数も葉緑体ハプロタイプも共有していることから、両者の間で交雑が起こっている可能性が示唆された。千島列島北部の *M. nelsoniana* は変種 var. *insularis* とされ、子房が赤く花弁も白～ピンクの個体が見られるが、これは赤い子房・花弁を持つ *M. ohwii* の影響と考えると説明できる。パラムシル島(千島列島北部)の *M. nelsoniana* は2n=50であったが、同じ染色体数は利尻にも、上記の択捉南部以北の *M. fusca* の中にも含まれており、交雑の可能性が疑われる。染色体数の変異が大きい *M. nelsoniana* に対し、択捉南部以南の *M. fusca* は大部分が2n=30(国後(2n=45,60)と本州の1か所(2n=45)で、*M. fusca* は染色体数でも安定していた。

*M. nelsoniana* は高次倍数体(2n=80, 84)として知られていたが千島列島周辺では2n=24,26,28,30,50 が観察された。一方、日本の *M. nelsoniana* (チシマイワブキ var. *reniformis*)は利尻(2n=50)、大雪(2n=80)、北アルプス(2n=ca.100; タテヤマイワブキ var. *tateyamensis*)と染色体数が増える(2n=ca.100 は *M. nelsoniana* の染色体数の報告としては最多)。このような倍数化は *M. nelsoniana* の分布南限における適応的な意味を持つと考えられる。

本研究の結果、東北アジアのチシマイワブキ属の近縁3種は、アリューシャン・千島・日本列島を含む大陸周縁部の島嶼部で多様化していることが分かった。さらに、千島-アリューシャン沿いの集団、カムチャツカ-北海道の高山集団については、島嶼内や島嶼-大陸間で非常に複雑な遺伝子交流・交雑が起こっていることが明らかになった。この地域特有の染色体数も独特な倍数化を推進する原因になったと考えられる。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 4件／うち国際共著 3件／うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Fukuda T.	4. 巻 6
2. 論文標題 Morphology, chromosome numbers and growth condition of <i>Micranthes fusca</i> (Maxim.) S. Akiyama et H. Ohba (Saxifragaceae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Bulletin of the college of liberal arts and sciences, Mie University	6. 最初と最後の頁 13-23
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Fukuda T., Linnik E. V.	4. 巻 21
2. 論文標題 Morphology and habitat of <i>Micranthes fusca</i> (Maxim.) S. Akiyama et H. Ohba (Saxifragaceae).	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters	6. 最初と最後の頁 313-319
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Fukuda T.	4. 巻 6
2. 論文標題 Morphology, chromosome numbers and growth condition of <i>Micranthes fusca</i> (Maxim.) S. Akiyama et H. Ohba (Saxifragaceae).	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 三重大学教養教育院研究紀要	6. 最初と最後の頁 13-23
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Fukuda T., Ikeda H.	4. 巻 94
2. 論文標題 A New Chromosome Count for <i>Micranthes nelsoniana</i> var. <i>reniformis</i> (Saxifragaceae) from Mts. Taisetsu-zan, Hokkaido, Japan.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Japanese Botany	6. 最初と最後の頁 78-81
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.51033/jjapbot.94_2_10925	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 福田知子, 松本直樹, 東海林亨, 河合久仁子	4. 巻 8
2. 論文標題 「春香山」でのエゾクロクモソウ(ユキノシタ科)確認報告.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 東海大学紀要・生物学部	6. 最初と最後の頁 13-15
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Tamura S., Fukuda T., Pimenova E.A., Petrunenko E.A., Krestov P.V., Chernyagina O. A., Tsuboi H., Takahashi H., Nishikawa Y., Shimamura T., Fujita H., Nakamura K.	4. 巻 373
2. 論文標題 Molecular testing on the hybrid-origin hypothesis of an alpine serpentine plant <i>Saxifraga yuparensis</i> (sect. <i>Bronchiales</i> , <i>Saxifragaceae</i> ) endemic to Mt. Yubari, Hokkaido, Japan.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 53-70
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.373.1.2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Fukuda T., Adachi T., Nakamura K.	4. 巻 97
2. 論文標題 Chromosome number of <i>Micranthes nelsoniana</i> var. <i>tateyamensis</i> ( <i>Saxifragaceae</i> ).	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Japanese Botany	6. 最初と最後の頁 241-245
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) 10.51033/jjapbot.97_4_11189	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 福田 知子, 河合 久仁子, 大舘 智志, Linnik Elena	4. 巻 8
2. 論文標題 国後島におけるチシマクロクモソウ(ユキノシタ科)の調査と哺乳類の観察報告.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 三重大学全学共通教育センター研究紀要	6. 最初と最後の頁 29-38
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計12件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 福田知子, Linnik E.
2. 発表標題 エソクロクモソウ（ユキノシタ科チシマイワブキ属）の系統地理解析と種内分類との対応.
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Fukuda T., Linnik E.
2. 発表標題 Phylogeny of <i>Micranthes fusca</i> (Saxifragaceae) and haplotype analysis.
3. 学会等名 The 9th East Asian Plant Diversity and Conservation -Virtual Symposium, Sungkyunkwan University, Korea. (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 福田知子, 足立敏文, 中村剛
2. 発表標題 タテヤマイワブキ（ユキノシタ科）の染色体数と系統的位置の推定.
3. 学会等名 日本植物分類学会第21回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 福田知子, Linnik E.
2. 発表標題 クロクモソウ（ユキノシタ科チシマイワブキ属）の分子系統地理.
3. 学会等名 日本生態学会大会日本生態学会第69回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 福田知子, 石川 直子, Chernyagina O.A., Barkalov V. Yu., Taran A.A., Yakubov V.V., Marchuk E.A., Linnik E.V., 玉木 一郎
2. 発表標題 極東地域におけるチシマイワブキ属 <i>Rotundifoliae</i> 節植物(ユキノシタ科)の遺伝構造.
3. 学会等名 日本植物分類学会第20回大会(2021年3月8-10日, オンライン開催)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 福田 知子(三重大・教養)
2. 発表標題 エゾクロクモソウ(ユキノシタ科チシマイワブキ属)の分布と系統推定
3. 学会等名 日本生態学会大会(オンライン開催)2021年3月
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 福田知子, Chernyagina O.A., Barkalov V. Yu., Taran A.A., Yakubov V.V., Marchuk E.A., Linnik E.V., 石川 直子, 玉木 一郎
2. 発表標題 千島列島周辺域におけるチシマイワブキ属 <i>Rotundifoliae</i> 節植物(ユキノシタ科)のcpDNAに基づく遺伝構造.
3. 学会等名 日本植物分類学会第19回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 福田知子, 大島康宏, 中村剛之
2. 発表標題 エゾクロクモソウと近縁種(ユキノシタ科チシマイワブキ属)の訪花昆虫調査.
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1．発表者名 福田 知子, Chernyagina O.A., Taran A.A., Barkalov V. Yu, 池田 博
2．発表標題 千島列島におけるシベリアイワブキと近縁種の葉緑体ハプロタイプの地理的変異
3．学会等名 日本植物分類学会第18回大会 3/6-9 首都大学東京 南大沢キャンパス
4．発表年 2019年

1．発表者名 福田 知子, 大島 康宏, MUTIN V.A., SOROKINA V.S., LELEY A.S.
2．発表標題 エゾクロクモソウと近縁種（ユキノシタ科チシマイワブキ属）の訪花昆虫観察と送粉者の推定
3．学会等名 2019年3月15-19日 日本生態学会大会 神戸国際会議場・神戸国際展示場
4．発表年 2019年

1．発表者名 福田 知子
2．発表標題 極東ロシア研究機関との研究協力推進への試み
3．学会等名 北大植物園シンポジウム「北海道，韓国，極東ロシアの希少植物と保全のためのネットワーキング」2019年3月21日 北海道大学農学部総合研究棟（招待講演）（国際学会）
4．発表年 2019年

1．発表者名 福田知子, 石川 直子, Chernyagina O.A., Barkalov V. Yu., Taran A.A., Yakubov V.V., Marchuk E.A., Linnik E.V., 玉木 一郎
2．発表標題 核・葉緑体領域の比較からみた シベリアイワブキと近縁種の遺伝構造.
3．学会等名 日本植物分類学会第22回大会（2023年3月1-5日，千葉大学）
4．発表年 2023年



〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------