

氏 名 加藤 健吾

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 1678 号

学位授与の日付 平成26年3月20日

学位授与の要件 複合科学研究科 極域科学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 遺伝情報を用いた南極昭和基地周辺に産するナシゴケ属および
ハリガネゴケ属蘚類の分類学的再検討

論文審査委員 主 査 教授 伊村 智
教授 小達 恒夫
准教授 内田 雅己
特任教授 神田 啓史 国立極地研究所
グループ長 樋口 正信 国立科学博物館
准教授 坪田 博美 広島大学

論文内容の要旨
Summary of thesis contents

南極の昭和基地周辺の露岩域に生育する蘚類の分類学的研究は、第1次および第3次南極観測隊による採集品に基づき、2科2属4種1変種の蘚類が報告された事に始まり、歴史的な変遷を経て、現在までに5科5属8種の蘚類が生育するとされてきた。しかしながら、これまでの研究は形態学的な分類に限られており、特に湖沼の底に生育する2種の水生蘚類と地上に生育するハリガネゴケ属 *Bryum* の種については未だ不明瞭な点が残されていた。この原因としては、湖沼のような水生環境や南極の地上の厳しい環境条件下では植物体の形態が変化しやすく、正常な発達が阻害されるためであると考えられている。本研究では、環境条件に影響を受けやすい形態形質ではなく、より客観的な形質と考えられる遺伝情報 (DNA の塩基配列) に基づく分子系統学的解析により、これらの不明瞭な点が残されている種を対象として分類学的な再検討を行った。

第3章で対象とした水生蘚類 (*aquatic moss*) は、*Bryum* cf. *korotkevicziae* として報告された後、現在までに多くの研究者により形態学的な検討が行われてきた種である。ナンゴケ属 *Leptobryum* の種である *L. pyriforme* もしくは *L. wilsonii* として同定されて以降は同属内の種と認識されてきたが、近年の研究では *Pohlia* 属へと転属され、新組合わせ *Pohlia wilsonii* として処理された。このように、*aquatic moss* の帰属は種レベル (*L. pyriforme* vs. *L. wilsonii*) だけでなく、属レベル (*Leptobryum* vs. *Pohlia*) でも不明瞭となっている状態であるため、分子系統学的位置と種の帰属を検討した。解析の結果、葉緑体遺伝子領域に基づく解析において、*aquatic moss* は *L. pyriforme* と *L. wilsonii* の2種のみからなる *Leptobryum* 属内に含まれ、*Pohlia* 属とは明らかに異なる事が明らかとなった。また、*aquatic moss* は、チリから採集された *L. wilsonii* のサンプルと葉緑体遺伝子領域において同一の配列を有する事、核 ITS 領域の配列においても極めて近似する配列を有していた事から、*L. wilsonii* として同定された。

第4章で対象とした湖沼に生育する水生の *Bryum* 属の種 (*aquatic Bryum*) は、*Bryum pseudotriquetrum* として初報告されて以降、現在に至るまで分類学的な検討はほとんど行われていない。本種の同定は、湖沼周辺の陸上に生育する *B. pseudotriquetrum* が水生化したという推測に基づいている事から、本研究ではより客観性の高い分子系統学的解析により *aquatic Bryum* の帰属を検討する事とし、宗谷海岸周辺の地上に生育する3種を含め、南極域に分布するとされている8種の *Bryum* 属の種との比較を行った。解析の結果、葉緑体遺伝子領域に基づく分子系統解析では、*aquatic Bryum* と海洋性南極に分布する希少種である *B. nivale* が同一の塩基配列を有しており、同じ OTU (分類学的操作単位) に含まれた。また、宗谷海岸周辺の地上から採集されたサンプルの中にも *aquatic Bryum* および *B. nivale* と同一の OTU に含まれるサンプル (*terrestrial Bryum*) が見つかった。核 ITS 領域に基づく解析においても、宗谷海岸の *aquatic Bryum* と *terrestrial Bryum* は、*B. nivale* と同一もしくは極めて近い配列を有している事が明らかとなった。形態学的には、*B. nivale* の主な特徴は、幅の広い葉形と葉基部において細胞が分化する事であるとされており、*terrestrial Bryum* はこれらの特徴を有しており形態学的にも類似する事が示され

(別紙様式 2)
(Separate Form 2)

た. *aquatic Bryum* ではこれらの特徴が確認されなかったものの、遺伝的には *B. nivale* と区別されない事から、本研究では宗谷海岸の湖沼と地上から採集された *aquatic Bryum* と *terrestrial Bryum* を *B. nivale* として同定した。これにより、宗谷海岸の湖沼に生育する *Bryum* 属の種を陸上の *B. pseudotriquetrum* の水生型としてきた従来の見解は訂正される事となった。

第 5 章では、南極域の陸上に生育する *Bryum* 属の中で形態学的な類似性が指摘されてきた 3 種 — *B. pseudotriquetrum*, *B. archangelicum*, *B. pallescens* — の種の異同を検討し、南極産の *B. pseudotriquetrum* の帰属を決定する事を目的とした。これは、第 4 章の解析により“南極産の *B. pseudotriquetrum* (*Antarctic B. pseudotriquetrum*) が南極域外に産する *B. pseudotriquetrum* と異なり、*B. archangelicum* や *B. pallescens* と近縁もしくは同種とされる可能性”が示唆された事が主な背景にある。第 4 章の解析に用いた葉緑体遺伝子領域では分解能が低く、南極産の 3 種のサンプル間で塩基配列の差異がほとんどなかったため、第 5 章ではより進化速度の早い核 ITS 領域を用いて解析を行った。解析の結果、核 ITS 領域に基づく分子系統解析でも、葉緑体遺伝子領域による解析と同様、*Antarctic B. pseudotriquetrum* は南極外の *B. pseudotriquetrum* とは異なる系統学的位置にあることが、より明瞭に確認された。この事から、上述の“可能性”、つまり、南極域には *B. pseudotriquetrum* とされる種は分布しない事がより強く示唆された。また、南極域において *B. archangelicum* および *B. pallescens* として区別されてきた 2 種のサンプルは、同一の塩基配列を有していた事から同種である事が示唆されたのに対し、*Antarctic B. pseudotriquetrum* のサンプルとは異なる塩基配列を有していた事から、遺伝的に区別される事が示唆された。しかしながら、*B. archangelicum* と *B. pallescens* のサンプルが含まれた OTU と *Antarctic B. pseudotriquetrum* のサンプルが含まれる OTU の間の系統関係は不明瞭で、現状の分子系統解析のデータからは、両者がそれぞれ独立した分類群として認められるかどうかは定かではなかった。本研究では *Antarctic B. pseudotriquetrum* の帰属を最終的に決定する事はできなかったが、南極域には *B. pseudotriquetrum* とされる種は分布しない事や、これまで南極域において独立した種と考えられていた *B. archangelicum* と *B. pallescens* が同種である事を示唆するなど、南極産 *Bryum* 属の多様性研究に大きく貢献することができた。

本研究では、環境条件に影響を受けやすい形態形質ではなく、より客観的な形質と考えられる遺伝情報（DNAの塩基配列）に基づく分子系統学的解析により、分類学的に不明瞭な点が残されていた南極産蘚種を対象として分子系統学的な再検討を行ったものである。

南極の昭和基地周辺の露岩域に生育する蘚類の分類学的研究は、第1次および第3次南極観測隊による採集品に基づき2科2属4種1変種の蘚類が報告された事に始まり、歴史的な変遷を経て現在までに5科5属8種の蘚類が生育するとされてきた。しかしながら、これまでの研究は形態学的な分類に限られており、特に湖沼底に生育する2種の水生蘚類と地上に生育するハリガネゴケ属*Bryum*の種については未だ不明瞭な点が残されていた。この原因としては、湖沼のような水生環境や南極の地上の厳しい環境条件下では植物体の形態が変化しやすく、正常な発達が阻害されるためであると考えられている。

本論文は三部構成となっており、それぞれ1) 宗谷海岸の湖沼底に生育する水生蘚類の分類学的再検討、2) 宗谷海岸の湖沼底に生育する水生の*Bryum*属蘚類の分類学的再検討、3) 陸上に生育する*Bryum*属蘚類近縁3種の分子系統学的関係、である。

1) 宗谷海岸の湖沼底に生育する水生蘚類の分類学的再検討

対象とした水生蘚類は、種レベル (*L. pyriforme*もしくは*L. wilsonii*) だけでなく、属レベル (*Leptobryum*もしくは*Pohlia*) でも不明瞭となっている状態であるため、分子系統学的位置と種の帰属を検討している。葉緑体遺伝子領域に基づく解析の結果、この水生蘚類は *L. pyriforme*と*L. wilsonii*の2種のみからなる*Leptobryum*属内に含まれ、*Pohlia*属とは明らかに異なる事が明らかとなった。また、チリから採集された*L. wilsonii*のサンプルと葉緑体遺伝子領域において同一の配列を有する事、核ITS領域の配列においても極めて近似する配列を有していた事から、この水生蘚類は*L. wilsonii*として同定された。本種は南極新産となる。

2) 宗谷海岸の湖沼底に生育する水生の*Bryum*属蘚類の分類学的再検討

湖沼に生育する水生の*Bryum*属の種は、*Bryum pseudotriquetrum*として初報告されて以降、現在に至るまで分類学的な検討はほとんど行われていなかった。より客観性の高い分子系統学的解析によりこの水生*Bryum*の帰属を検討するため、宗谷海岸周辺の地上に生育する3種を含め、南極域に分布するとされている8種の*Bryum*属の種との比較を行っている。解析の結果、葉緑体遺伝子領域に基づく分子系統解析では、水生*Bryum*と海洋性南極に分布する希少種である*B. nivale*が同一の塩基配列を有していた。また、宗谷海岸周辺の地上から採集されたサンプルの中にも水生の*Bryum*および*B. nivale*と同一の塩基配列を有するサンプルが見つかった。核ITS領域に基づく解析においても、宗谷海岸の水生の*Bryum*と陸上の*Bryum*は、*B. nivale*と同一もしくは極めて近い配列を有している事が明らかとなったため、これらを*B. nivale*として同定した。これにより、宗谷海岸の湖沼に生育する*Bryum*属の種を陸上の*B. pseudotriquetrum*の水生型としてきた従来の見解は否定される事となった。宗谷海岸の地上と湖沼に生育することが明らかとなった*B. nivale*は、東南極新産となる。

3) 陸上に生育する*Bryum*属蘚類近縁3種の分子系統学的関係

(Separate Form 3)

南極域の陸上に生育する *Bryum* 属の中で、形態学的な類似性が指摘されてきた3種、*B. pseudotriquetrum*、*B. archangelicum*、*B. pallescens*の種の異同を検討し、特に南極産の *B. pseudotriquetrum*の帰属を決定する事を目的としている。核ITS領域を用いた分子系統解析の結果、南極産の *B. pseudotriquetrum*は南極外の *B. pseudotriquetrum*とは異なる系統学的位置にあることが明瞭に確認された。また同様に、南極域において *B. archangelicum*および *B. pallescens*とされてきたサンプルも、南極外のそれらの種の塩基配列とは異なることが明らかとなり、これら3種の種名としては別のものを当てる必要があることとなった。一方で、南極内における *B. pseudotriquetrum*、*B. archangelicum*、*B. pallescens*のサンプルが含まれるOTUの間の系統関係は不明瞭で、現状の分子系統解析のデータからは、これらが独立した分類群として認められるかどうかは定かではなかった。本研究では当初の目的である南極産の *B. pseudotriquetrum*の帰属を最終的に決定する事はできなかったが、南極域には *B. pseudotriquetrum*、*B. archangelicum*、*B. pallescens*とされてきた種は分布しないこと、南極内におけるこれら3種の分類群は明確に識別できない事を示唆するなど、南極産 *Bryum* 属の多様性研究に大きく貢献している。

以上の結果から、昭和基地周辺にはチリに分布する *Leptobryum wilsonii*が湖沼底に、南米及び南極半島域に分布する *Bryum nivale*が陸上と湖沼底に確認され、これら2種が蘚類フロラに追加されることとなった。同時に、地上に生育するとされた *B. pseudotriquetrum*および *B. archangelicum*の種名は不適當であり、南極半島域を含めてこれら近縁なグループの再検討が必要であることが示された。これにより、南極半島域を含めた南極全域での蘚類の多様性情報は、大きな見直しを余儀なくされることになった。本論文では手法的に新しいものは無いが、丹念にデータを積み重ねて南極産蘚類の混乱していた分類に切り込み、重要な結果を導いている点が高く評価された。

なお、本研究のうち、1) 宗谷海岸の湖沼底に生育する水生蘚類の分類学的再検討、の内容は国際英文学術誌(Polar Biology)に投稿され、すでに出版されている。以上のことから、本論文は極域科学専攻の学位論文に値するものと認められた。