

学位論文

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

**Molecular phylogeny and taxonomic revision on the moss genera
Leptobryum and *Bryum* from Syowa Station area, Antarctica**

平成 25 年 12 月博士（理学）申請

総合研究大学院大学複合科学研究科

極域科学専攻

加藤 健吾

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

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事が明らかとなってきた。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。これらの種において分類が困難となる原因は、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、分類学的に不明瞭な点が残されている種を対象とした再検討を行う事とした。

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。ナシゴケ属 *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。また、地史のおよび分子系統学的な証拠から、南極の湖沼における *L. wilsonii* は、本種の主な分布地である南米からの長距離分散により、完新世の間に移入してきた事が示唆された。現世の南極の陸上植物相、特に蘚苔類は、完新世以降の南極氷床の後退に伴う新たな侵入と定着によるものと推測されている。本研究は、一般的に認められているものの具体的なデータに乏しい上記の説に対する確かな研究例となった。

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おり、形態学的な証拠に乏しかった。そのため、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、昭和基地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、同じ系統学的位置に含まれた。また、昭和基地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* と同一の系統学的位置に含まれるサンプル (*terrestrial Bryum*) が見つかった。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、本研究では昭和基地周辺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。本種の大陸性南極における分布は知られておらず、本研究により昭和基地周辺を含む大陸性南極より始めて報告された。また、本来の研究目的とは外れるが、4種の推定未記載種が海洋性南極より新たに発見された。

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、南極域において *B. pseudotriquetrum* とされてきた種の同定が誤っていた可能性が強く示唆された。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、サンプル間の系統関係は不明瞭であり、現状のデータからはいずれの種においても分類群としての独立性が認められる事はなかった。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、南極域における *B. pseudotriquetrum* とされてきた種の分類に関する重大な問題が残されている事を明らかとした。

分子系統解析を用いた分類学的な研究は、南極域に生育する蘚苔類ではほとんど行われていない。解決できない例もあるものの、本手法は南極域における蘚苔類のように形態形質での分類が困難な場合、本研究においても示されたように分類学的改訂や新種・新産種の発見において極めて有効である。本研究を皮切りに、南極産の蘚苔類における分類学的研究は元より、生物地理学、分子生態学など多くの分野で分子系統学的手法を用いた研究が進められていく事が予想される。

Molecular phylogeny and taxonomic revision on the moss genera *Leptobryum* and *Bryum* from Syowa Station area, Antarctica

The moss taxonomy in Syowa Station area has a half-century history that started from the first Japanese Antarctic Research Expedition (JARE). Though five taxa were listed in the first publication at 1961, even for now only eight taxa have been listed as the moss flora of the area. Despite the low diversity, the taxonomy of some species, especially that of two aquatic moss species and terrestrial *Bryum* species, have been confused through the past examination based on the morphological features. It is considered that the confusions on these species attributed mainly to the morphological plasticity and poor growth of the plants caused by the submersion or the severe environmental conditions of Antarctica. In this study, therefore, the taxonomic revisions of the confused species are performed using the molecular phylogeny based on the DNA sequences (the chloroplast regions and/or the nuclear ribosomal ITS region) that are immune to the environmental stresses.

In the chapter 3, the taxonomy of an aquatic moss species (referred to as *aquatic moss* there) that had been firstly described as *Bryum* cf. *korotkevicziae* is featured. The *aquatic moss* has a long and confused taxonomic history as examined by some researchers. Though the species had been recently recognized as the species in the genus *Leptobryum* (i.e. *L. pyriforme* or *L. wilsonii*), it has been transferred to the genus *Pohlia* as the new combination *Pohlia wilsonii* in the most recent taxonomic treatment. Then, the taxonomic position of *aquatic moss*, which has been confused not only in the specific level (*L. pyriforme* vs. *L. wilsonii*) but also in the generic level (*Leptobryum* vs. *Pohlia*), is examined by the molecular phylogenetic analysis. Based on the results of the analyses, *aquatic moss* is assigned to *Leptobryum* that distantly related to *Pohlia* and determined to be conspecific with *L. wilsonii* described from South America due to having the complete or close identical DNA sequences with the species. Molecular and geohistorical evidence suggests that immigration of *L. wilsonii* into Antarctic lakes took place during the Holocene via long-distance dispersal from South America. The study gives a clear example of the widespread assumption that most of the Antarctic moss species are post-glacial immigrants.

In the chapter 4, the taxonomy of another aquatic moss species (referred to as *aquatic Bryum* there) that had been firstly described as *Bryum pseudotriquetrum* is featured. Though there has been not the taxonomic investigation any more than the first publication, the identification of the species may be depended on the assumption, which accounts the benthic plants were derived from terrestrial populations surrounding the lakes, rather than the morphological similarity. In this study, then, the taxonomic position of *aquatic Bryum* is examined by the molecular phylogenetic analysis

with comparing to the terrestrial species of the genus in Antarctica. The results show that the specimens of *aquatic Bryum* are assigned to the identical position with those of *Bryum nivale*, quite rare species occurring in maritime Antarctica. Moreover, as well as *aquatic Bryum*, some specimens from the terrestrial habitats in the Syowa Station area (referred to as *terrestrial Bryum* there) have close or completely identical DNA sequences with those from maritime Antarctica. Morphologically, the species are characterized by the broad shape and the differentiated basal cells of leaf. These morphological characters can be also observed in the specimens of *terrestrial Bryum* from the Syowa Station area, but not in those of *aquatic Bryum*. Though there are no morphological evidences in the latter specimens, in this study, based on the molecular evidences the identities of both *terrestrial Bryum* and *aquatic Bryum* were concluded as *B. nivale*. As a result, the species is newly added to the list of the moss flora of the Syowa Station area and continental Antarctica. Moreover, though apart from the primary purpose, through the study we found four putative new species only from maritime Antarctica.

In the chapter 5, the phylogenetic relationship among three related species of the genus *Bryum* in Antarctica (i.e. *B. pseudotriquetrum*, *B. archangelicum*, *B. pallescens*) is featured. The theme was mainly brought by the analysis of the chapter 4 where the identity of *B. pseudotriquetrum* in Antarctica (referred to as *Antarctic B. pseudotriquetrum* there) was questioned and moreover suggested the conspecificity with the latter two species. There are almost no genetic variations among the specimens of these species within the chloroplast DNA regions that used in the chapter 4, and then, in the analysis of this chapter, the nuclear ribosomal ITS region that is considered to be the faster evolving locus is used to clarify the relationships among them. As well as the chloroplast regions, the analysis based on the ITS region also shows the separation between the specimens of *Antarctic B. pseudotriquetrum* and those of *B. pseudotriquetrum* out of Antarctica in the phylogenetic tree. As a result, therefore, the conspecificity of Antarctic species with *B. pseudotriquetrum* out of Antarctica, which has been widely accepted for the last two or three decades, is considered to be refuted. However, the identity of the species has been not cleared yet because the phylogenetic relationships among candidate species (i.e. *B. archangelicum*, *B. pallescens*) were not resolved in the analysis. Though the taxonomy of these related species in Antarctica was not cleared, the study in this chapter brought new critical question regarding the taxonomy of the species that has been well known as one of the most dominant plants in Antarctica.

The molecular phylogeny on the bryophyte species in Antarctica have been rarely performed and this is the first comprehensive study using the approach. Though the approach is not necessarily valid as shown in the chapter 5, it must shed new lights on the bryophyte taxonomy through the revisions and the findings of new record and species as also shown in this study.

付録 地名リスト（本文中で言及されている亜南極・南極域の地名）

亜南極 (Subantarctic)

- ケルゲレン島 (Kerguelen Island)
- サウスジョージア島 (South Georgia Island)
- マリオン島 (Marion Island)

海洋性南極 (Maritime Antarctica)

- アレクサンダー島 (Alexander Island)
- アンバース島 (Anvers Island)
- ガリンデス島 (Galindez Island)
- キングジョージ島 (King George Island)
- サウスオークニー諸島 (South Orkney Islands)
- サウスサンドウィッチ諸島 (South Sandwich Islands)
- サウスシェットランド諸島 (South Shetland Islands)
- シグニー島 (Signy Island)
- ダンコ海岸 (Danco coast)
- デセプション島 (Deception Island)
- 南極半島 (Antarctic Peninsula)
- ピーターマン島 (Petermann Island)
- ブーベ島 (Bouvet Island)

大陸性南極 (Continental Antarctica)

- アメリーオアシス (Amery oasis)
- エンダービーランド (Enderby Land)
- オングル島 (Ongul island)
- クイーンメリーランド (Queen Mary Land)
- ケンプランド (Kemp Land)
- 宗谷海岸 (Sôya Coast)
- シューマッハオアシス (Schirmacher Oasis)
- スカーレン (Skallen)
- スカルブスネス (Skarvsnes)
- スコット島 (Scott Island)
- ストランニッパ (Strandnibba)
- ドローニングモードランド (Dronning Maud Land)
- バレニー諸島 (Balleny Islands)
- バンガーヒルズ (Bunger Hills)
- ビクトリアランド (Victoria Land)
- ピョートル 1 世島 (Peter I Island)
- フォード島 (Ford Island)
- ブライボークニーパ (Breivågnipa)
- フラッツンガ (Flatunga)
- プリンスオラフ海岸 (Prince Olav Coast)
- ベストフォールドヒルズ (Vestfold Hills)
- ラングホブデ (Langhovde)
- リーセルラルセン山 (Mt. Riiser-Larsen)
- ルンドボークスヘッタ (Rundvågshetta)

目次

第1章 序論

1-1 はじめに	9
1-2 南極の陸上環境と植物多様性	9
1-3 南極域における蘚苔類の特徴と重要性	11
1-4 昭和基地周辺に分布する蘚類の分類学的問題点	12
1-5 研究の目的	14

第2章 調査地・方法

2-1 調査地	
2-1-1 南極域の生物区系	15
2-1-2 昭和基地周辺の露岩域と湖沼	17
2-2 試料と方法	
2-2-1 試料	19
2-2-2 形態学的検討	19
2-2-3 DNA 解析	20

第3章 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

3-1 背景と目的	
3-1-1 はじめに	25
3-1-2 分類	25
3-1-3 目的	27
3-2 試料と方法	
3-2-1 試料	28
3-2-2 DNA 抽出・PCR・シーケンス	28
3-2-3 分子系統解析	29
3-2-4 ハプロタイプネットワーク解析	29
3-3 結果	
3-3-1 分子系統解析	31
3-3-2 ハプロタイプネットワーク解析	32
3-4 考察	34

第4章 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

4-1 背景と目的	
4-1-1 はじめに	39
4-1-2 分類	39
4-1-3 目的	41

4-2 試料と方法	
4-2-1 試料	42
4-2-2 DNA 抽出・PCR・シーケンス	43
4-2-3 葉緑体遺伝子に基づく分子系統解析	43
4-2-4 形態学的検討と種同定	44
4-2-5 葉緑体遺伝子と核 ITS 領域による <i>aquatic Bryum</i> と関連種群の解析	44
4-3 結果	
4-3-1 分子系統解析	46
4-3-2 南極産 <i>Bryum</i> 属既知 7 種と <i>aquatic Bryum</i> の系統学的位置	46
4-3-3 <i>aquatic Bryum</i> と関連種間におけるハプロタイプネットワーク解析	47
4-3-4 <i>aquatic Bryum</i> と関連種間における形態比較	48
4-3-5 既知 7 種に対応しないサンプルの形態学的検討	49
4-4 考察	51
第 5 章 陸上に生育する <i>Bryum</i> 属蘚類近縁 3 種の分子系統学的関係	
5-1 背景と目的	
5-1-1 はじめに	58
5-1-2 分類	58
5-1-3 目的	63
5-2 試料と方法	
5-2-1 試料	64
5-2-2 PCR・シーケンス・クローニング	64
5-2-3 葉緑体遺伝子に基づく分子系統およびハプロタイプネットワーク解析	65
5-2-4 核 ITS 領域に基づく分子系統およびハプロタイプネットワーク解析	65
5-3 結果	
5-3-1 分子系統およびハプロタイプネットワーク解析 (葉緑体遺伝子)	66
5-3-2 分子系統およびハプロタイプネットワーク解析 (核 ITS 領域)	67
5-4 考察	69
第 6 章 結論	74
謝辞	79
引用文献	80
表の部	
図の部	

第1章. 序論

1-1 はじめに

南極域における陸上生態系は主に体制の単純な生物（微生物、藻類、地衣類、蘚苔類、無脊椎動物）により構成されているという点において特徴的である。特有の厳しい環境条件は陸上生物の生育・生息に極限的な環境をもたらし、その環境に適応して生きる限られた生物種により構成される比較的単純な生態系は、生物の種間関係や環境への適応といった生態学における基本的な研究を行う上で格好のモデルを提供している。また、このような特徴的な生物相・生態系の構造や機能、成立した背景などを考察する上で、構成要素となる生物の種の実体と多様性を明らかにする事は非常に重要である。特に蘚苔類（コケ植物）は、南極陸上生態系の構成要素として主要な地位を占めており、その分類学的研究を進める事の意義は大きい。

本研究では、昭和基地周辺に生育する蘚類において、未だ問題点の残る分類群である ナシゴケ属 (*Leptobryum*) および ハリガネゴケ属 (*Bryum*) を対象とした分類学的な再検討を行い、それらの種の実体を解明することを目的に研究をおこなった。

1-2 南極の陸上環境と植物多様性

南極大陸は地球上で5番目に大きい大陸であり、地球の陸域面積の約10%を占める1400万 km²の面積を誇るが、陸地の大半は氷床で覆われ、地面が露出する露岩域と呼ばれる地域はわずか0.3-0.4%にすぎない (Fox & Cooper 1994; Lythe et al. 2000; Peat et al. 2007)。地球上の氷の90%以上を含む巨大な氷床により大陸の平均標高は約2300mに達する。高緯度、高標高、高アルベド（太陽光の反射率）に起因する南極大陸の寒冷な気候条件は、大気の乾燥や強風を引き起こす要因ともなり、陸上植物の生育にとって極限的な環境をもたらす事となる。慢性的な低温に加え、特に重大なストレスとなるのが液体の水の利用が困難な事に起因する乾燥である。南極域^{*}の陸上植物の大半は露岩域において夏季に生じる氷や雪からの融解水を利用する事で生育しているが、その生育期間は海洋性南極^{*}で約120-150

日 (El-Sayed & Fryxell 1993), 大陸性南極^{*}で約 40 日と短い (Kanda 1986).

南極域における陸上植生は、海洋性南極においてわずかに自生する 2 種の種子植物, *Colobanthus quitensis* (ナンキョクミドリナデシコ), *Deschampsia antarctica* (ナンキョクコメススキ) をのぞけば、非維管束植物 (藻類, 地衣類, 蘚苔類) により構成されている. 構成分類群の多様性が少ないだけでなく、種レベルでの多様性も低いことは、北極地方における各分類群の種多様性と比較する事でも明らかである (Bliss 1979; 神田 1982). 例えば、北極地方では樹木限界以北における維管束植物は約 900 種が知られている (Polunin 1959). それに対し、南極域では維管束植物は 2 種が自生するのみであり、亜南極域からでも約 70 種が自生 (Greene & Greene 1963; Greene & Walton 1975), 108 種が帰化もしくは外来種 (Frenot et al. 2005) として生育する事が知られるのみである. 高緯度地域の厳しい気候条件に適応し、生育する事が可能な地衣類と蘚苔類においても同様の傾向が見られる. 地衣類では北極のスバル諸島 (北緯 74° から 81°) からの 597 種 (Elvebakk & Hertel 1996) に対し、南極域からは 380 種 (Øvstedal & Lewis Smith 2001) が知られており、蘚苔類では北極のスバル諸島から 373 種 (Frisvoll & Elvebakk 1966), 北極アラスカ (北緯 66° から 71°) からの 548 種 (Steere 1978; Steere & Inoue 1978) に対し、南極域からは 138 種 (Bednarek-Ochyra et al. 2000; Ochyra et al. 2008a) が知られるのみである.

南極域における陸上植物の多様性の低さは、厳しい気候・環境要因に加え、地理的要因 (南極大陸が地理的に隔離されている事) や地史的要因 (ゴンドワナ大陸からの分裂とそれに続く新生代の氷河作用による植生の退行) を主な理由として考える事ができる. しかしながら、地衣類では南極域固有種が比較的多い (33.5% = 128/380 種: cf. Øvstedal & Lewis Smith 2001) のに対し、蘚苔類では南極域固有種が少ない (5.1% = 7/138 種: cf. Bednar-

* 本論文では「南極域」という用語を使用する場合、注釈のない限り生物地理学的な意味で用いる. 「海洋性南極」、「大陸性南極」といった用語は生物地理学的な区分を意味する用語であるが、これらの用語に関しては「2-1 調査地」にて詳述する.

ek-Ochyra et al. 2000; Ochyra et al. 2008a) という事からも、両分類群では現在の植物相を形成するに至った背景や過程が異なる（地衣類は更新世以前からの遺存的な種が多く、蘚苔類では完新世になってからの移入種が多い）という事が推測されている（Longton 1988）。現在の南極域における陸上植物相がどのような歴史的過程を経て形成されてきたのかという疑問は、南極域の生物学における伝統的な研究課題の1つであり、従来の地質学・氷河学的な証拠、植物地理学的観点に加え、分子系統学的手法による解析などを統合したアプローチが必要と考えられている（Convey et al. 2008）。

1-3 南極域における蘚苔類の特徴と重要性

南極域に自生する 2 種の種子植物を除くと、最も体制の複雑な植物は蘚苔類であるが、種数は他の非維管束植物（藻類、地衣類）に比べて少ない。これは、植物体の構造が複雑に分化しているために、南極の厳しい環境に適応するのが比較的困難になるためと考えられる。蘚苔類は種数こそは少ないが、群落の広がりや規模は南極域の陸上植物の中では最大で、その生産量も最大であると考えられている（神田 1991）。特に蘚類はしばしば密な芝生状の群落やパッチを構成するが、そのような蘚類のコロニーは保水能力に優れ、コロニー内部の温度を高く保つ事もできるため、極域の低温・乾燥環境下において適応的になるであろう。また、このような構造的特徴は、南極域の厳しい陸上環境に生存する多くの微小無脊椎動物にとって格好の生息場所を提供しており（神田 & 大山 1982）、それらの微小動物は蘚苔類のコロニー内に生育する藻類やバクテリアなどの微生物や枯死有機物、希に蘚苔類の植物体を捕食している事も知られている（Davis 1981; Longton 1988）。Janetschek (1963) は、南極において蘚苔類（Bryophyte）が微小動物の生息場所として重要な役割を果たしていることを認め、蘚類、地衣類、藻類により構成される肉眼的な植生構造を“Bryosystem”と名付けた。このような蘚苔類と微小動物（微生物）の間で見られる関係性は、南極域に限ったものではない。近年では、全球規模での炭素・窒素循環における蘚苔類の重要性の認識の高まりを受けて、蘚苔類とそこに生息する微小動物や微生物、それらの

生態学的関係を含めた系を指し“Bryosphere”という用語も提唱されている (Lindo & Gonzalez 2010).

地上だけでなく、南極の露岩域に存在する湖沼の底には、水生の蘚苔類に加え、藻類や藍藻類により構成されるマット状の植生が存在する事が広く知られており、現在までに南極の11地域の湖沼群から蘚類12種と苔類1種が報告されている (Bednarek-Ochyra et al. 2000, Li et al. 2009). 大陸性南極に位置する昭和基地周辺の露岩域に点在する湖沼では、蘚類2種を含むマット状の植生に加え、南極を含め世界の他地域の湖沼に類を見ないような特異な植生構造が発見されている. 大きなもので直径40cm 高さ80cmにも達する円柱状の構造は、蘚類のシュートと仮根が密に絡み合う事で構成・維持されており、「コケ坊主」と名付けられている (Imura et al. 1999). コケ坊主は、蘚類の他にも、多様な藻類や藍藻類、バクテリアなどの微生物に加え、微小無脊椎動物を内包している事 (Nakai et al. 2012a, b), さらにコケ坊主の内部では、藍藻類とバクテリアによる炭素・窒素循環系が存在している事が近年の研究により明らかとなってきた (Nakai et al. 2012c). 蘚類を主な構成要素とし、微小動物や微生物を含み、物質循環系をも内包しているコケ坊主は、典型的なBryosphereであると云える. 上述の例から見ても、南極における蘚苔類は種数こそ少ないものの、陸上生態系 (地上および湖沼) の構成要素として中心的な役割を果たす非常に重要な存在である事がわかる.

1-4 昭和基地周辺に分布する蘚類の分類学的問題点

昭和基地周辺の露岩域 (宗谷海岸, プリンスオラフ海岸) に分布する蘚類の分類学的研究は、Horikawa & Ando (1961) により第一次から第四次までの南極観測隊 (1957 - 1960年) により採集された標本に基づいて、2科2属4種1変種の蘚類が報告された事に始まった. そして、歴史的な変遷を経て、現在では5科5属8種の蘚類 — *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Hennediella antarctica* (Ångström) Ochyra & Matteri, *Hennediella heimii* (Hedw.) R.H. Zander, *Coscinodon lawianus* (J.H. Willis) Ochyra, *Bryum archangelicum* Bruch & Schimp.,

Bryum argenteum Hedw., *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb., *Pohlia wilsonii* (Mitt.) Ochyra. — が分布するとされてきた (e.g. 神田 1987; Kanda & Mochida 1992; Imura et al. 2003; Ochyra et al. 2008a). *Bryum pseudotriquetrum* と *Pohlia wilsonii* とされる種は、昭和基地周辺に点在する湖沼の底に生育する水生蘚類としても知られている。しかしながら、これらのうち3種 (*B. archangelicum*, *B. pseudotriquetrum*, *P. wilsonii*) に関しては、分類学的に不明瞭な点があり、それらは以下にあげる三つの問題点としてまとめられる。

第一に、昭和基地周辺の湖沼底に生育する水生蘚類の1種であり、最も近年の研究 (Ochyra et al. 2008a) では、*Pohlia* 属の種 (*P. wilsonii*) として同定された種に関する問題である。実際の所、本種の帰属は混乱しており、過去には *Bryum* 属 (e.g. Nakanishi 1977; Imura & Kanda 1986) や *Dicranera* 属 (Kanda & Iwatsuki 1989), *Leptobryum* 属 (e.g. Imura et al. 1992; Arts 2001) の種に分類・同定されてきた経緯がある。現在では、*Leptobryum* 属 もしくは *Pohlia* 属のいずれかに含まれると考えられているが、その帰属は確定されていない。

第二に、上述した水生蘚類 (*P. wilsonii*) とは別の種であり、Kanda & Iwatsuki (1989) により *Bryum pseudotriquetrum* として同定された水生蘚類の種に関する問題である。湖沼底に生育する本種は、茎が長く徒長し、葉が鈍頭になるなど、形態学的な特徴が不明瞭になる傾向にあるが、生育状況から湖沼周辺の地上に生育する同種が湖沼に侵入し水生化したものであると推測されてきた。しかしながら、不明瞭な形態学的特徴による同定と湖沼に侵入し水生化したという状況推測からは、陸上と湖沼底に生育する種の異同を判断する事は困難であると思われる。

第三に、地上に生育する *Bryum* 属の蘚類2種 (*B. pseudotriquetrum*, *B. archangelicum*) の異同に関する問題である。昭和基地周辺で発見された孢子体のついた *Bryum* 属の蘚類は、孢子体の形態学的特徴に基づき *B. archangelicum* として同定された (Kanda & Ochi 1986 as *B. amblyodon*). しかしながら、大陸性南極の気候環境では *Bryum* 属の孢子体が形成される事は極めて希であり、形成不全となる事も多い。同所的に生育する近縁種 *B. pseudotriquetrum* とは配偶体の形態が類似しており、孢子体を形成していない場合には両種

を区別する事がしばしば困難となる。現に Ochyra et al. (2008a) は, Kanda & Ochi (1986) により *B. archangelicum* として報告された標本の胞子体は不完全であり, 配偶体の形態は *B. pseudotriquetrum* に含まれると考えており, 昭和基地周辺に *B. archangelicum* が分布する事を認めていない。

1-5 研究の目的

昭和基地周辺では, Horikawa & Ando (1961) により新変種 *Bryum inconnexum* var. *fragile* Horikawa & Ando, 新種 *Bryum ongulense* Horikawa & Ando が記載されたように, 過去には新しい地域での調査が行われる度に蘚苔類の新種が記載されるような事もあった。特に *Bryum* 属では南極域の全土に渡って多くの新種が記載された。これは, 未知の環境だからというばかりではなく, 南極域のような過酷な環境下では, 植物体の形態変異や形成不全が起こりやすくなるために, 形態形質に基づいた分類作業が困難となる事に起因すると考えられる。実際, 第 1 章 4 節において記述した三つの問題点も同様の事に起因する。湖沼底に生育する 2 種の蘚類は水生化による形態変異のため, 地上に生育する *Bryum* 属の蘚類 2 種に関しては, 配偶体の形態変異と胞子体の形成不全のために分類作業が困難となっていたために他ならない。そこで, 本研究では, 環境の変化によって影響を受けやすい形態形質ではなく, 遺伝情報を用いる事で昭和基地周辺に産する蘚類において問題点が残る種を対象とした分類学的再検討を行う事を目的とした。

本研究論文は以下の項目で構成されている。第 2 章で調査地と研究方法についての概要を記述した後に, 第 3 章にて湖沼底に生育する *Pohlia* 属もしくは *Leptobryum* 属と目される種の同定, 第 4 章にて湖沼底に生育する *B. pseudotriquetrum* と目される種の同定, 第 5 章にて地上に生育する *Bryum* 属の近縁種群の系統関係 (種の異同) をそれぞれ検討し, 第 6 章にてこれらの結果をまとめ, 本研究の結論を記載する。

第2章. 調査地・方法

2-1 調査地

本研究では、大陸性南極に位置する昭和基地周辺の露岩域から採集された研究対象種の標本を検討するにあたり、大陸性南極の他2地域（ビクトリアランドおよびウィルクスランド: cf. Fig. 2-1）と海洋性南極の各地域（サウスサンドウィッチ諸島, サウスオークニー諸島, サウスシェットランド諸島, 南極半島地域: cf. Fig. 2-1), 南極域外から採集された標本との比較を行う. 各標本の採取地などに関する詳細情報は、関係する各章において示す事とし、本項では調査地である南極域に関しての一般的な事項を記載する.

2-1-1 南極域の植物区系 (気候環境と植物多様性)

南極域 (Antarctic region) は、地政学的には南緯 60° 以南に位置する地域として定義されており、南極大陸と棚氷、大陸周辺の島々を含む地域とされている. 一方、地理的条件に加え、気候環境 (年平均気温, 年間降水量) や陸上生物相などを反映し、生物地理学的に南極域 (Antarctic biome) を区分する試みもされてきた (e.g. Skottsberg 1905; Greene 1964; Holdgate 1977; Lewis Smith 1984b; Pickard & Seppelt 1984; Stonehouse 1989). 現在では生物地理学的な意味における南極域は、南緯 60° 以南の陸地に加え、南緯 60° 以北に位置するサウスサンドウィッチ諸島 (南緯 56° から 60°) やブーベ島 (南緯 54°) を含む地域として定義されており、さらに海洋性南極 (Maritime Antarctic) と大陸性南極 (Continental Antarctic) という2つの区分に分ける事が一般的になっている (Lewis Smith 1984b; Convey et al. 2001; Huiskes et al. 2006; Ochyra et al. 2008a). また、Kanda & Komárková (1997) では海洋性南極と大陸性南極に代えて、より厳密な地理的意味を加味した用語として、北方南極 (northern Antarctic) と南方南極 (southern Antarctic) という用語が用いられており、Bliss (1979) や Aleksandrova (1980), Longton (1988) などでも、南極域と北極域の植物帯を比較するために、南極域をそれぞれの用語を用いて区分がなされているが [e.g. cold-Antarctic &

frigid-Antarctic: Longton (1988)] , 本研究では, 現在のところ, 最も一般的な名称である海洋性南極と大陸性南極という用語を用いる.

海洋性南極は, 南緯 60° から南緯約 72° の間にある陸地 — 南極半島 (西部と北東部) とその周辺の島々 (アレクサンダー島, サウスシェットランド諸島, サウスオークニー諸島など) — に加え, 南緯 60° 以北に位置するサウスサンドイッチ諸島, ブーベ島を含む地域である (Fig. 2-1). 後者の2つの島は, 南緯 60° 以北に位置するが, 気候環境と植生の類似性から海洋性南極に含まれる. サウスサンドイッチ諸島とブーベ島を除いた (データ不明のため) 陸域の総合面積は, 約 12 万 km² であり, そのうち露岩域が占める面積は約 3.5% (約 4300 km²) とされている (Peat et al. 2007). 海洋性南極は, おおまかには南緯 65° を境に北部と南部に区分される. 北部は南部に比べ, 温暖で湿潤, より海洋性の気候 (気温の日較差・年較差が小さく, 降水量が多い) になるが, 月平均気温が 0℃を超えるのは夏期の 3-4 ヶ月間のみであり, 年平均気温は氷点下となる. 年間降水量は, 北部で 350-500 mm, 南部で 350 mm 以下となる. 植物種の多様性は高緯度になる (北部から南部) につれて低くなるが, その程度は蘚苔類に比べて地衣類においてより顕著であるとされている (Lewis Smith 1984b; Peat et al. 2007).

大陸性南極は, 南極半島 (西部と北東部) を除いた南極大陸の全域と大陸周辺の島々 (ピョートル 1 世島, バレニー諸島, スコット島など) を含む地域である. 陸域の総合面積は約 1185 万 km², そのうち露岩域が占める面積は約 0.35% (約 4 万 km²) であり, 陸地の大半は氷床で覆われている事になる (Peat et al. 2007). 大陸性南極は沿岸域 (Coastal), 山岳・氷河帯 (Slope), 中央氷原域 (Ice Plateau) と細分される (Weyant 1966; Lewis Smith 1984b). 通常, 後者はより内陸部に位置し, 大陸性気候 (気温の日・年較差が大きく, 降水量が少ない) が厳しくなる. 気候が比較的穏やかな沿岸域であっても, 夏期の月平均気温が 0℃を超える事は希であり, 冬期の平均気温は氷点下 5℃から氷点下 25℃, 平均年間降水量は 100 から 150 mm と少ない. 中央氷原域で観察される植物はわずかな地衣類や藻類, 藍藻類に限られる. 蘚苔類は沿岸域と山岳・氷河帯において観察されるが, 後者における分布は

希で、多様性も低くなる事が知られている (Lewis Smith 1984b; Peat et al. 2007; Ochyra et al. 2008a; Cannone et al. 2013). 大陸性南極では、海洋性南極でみられるように、高緯度になるにつれて必ずしも蘚苔類の多様性が減少するわけではない事も報告されている (Cannone et al. 2013). また, Green (1964) では、南極大陸を極点を中心とした 60° ごとの 6 つのセクター — Maud (西経 30° から東経 30°), Enderby (東経 30° から 90°), Wilkes (東経 90° から 150°), Ross (東経 150° から西経 150°), Byrd (西経 150° から 90°), Scotia (西経 90° から 30°) — に区分した. この区分は、大陸性南極における植物多様性の空間不均一性や群集構造を比較するために使用されている (Peat et al. 2007; Ochyra et al. 2008a; Cannone et al. 2013). 大陸性南極の範囲内では、Ross セクターにおいて最も蘚類の多様性が高くなり、大陸性南極に産する 24 分類群のうち少なくとも 14 分類群が分布し、その他 4 つのセクター (Maud, Enderby, Wilkes, Byrd) では、それぞれ 10 もしくは 11 種が分布するとされている (Ochyra et al. 2008a). Scotia セクター (海洋性南極域を除く) で、3 分類群と多様性が著しく低くなる事 (cf. Cannone et al. 2013) を除けば、大陸性南極の各セクターにおける蘚類の多様性の程度に大きな差はない.

2-1-2 昭和基地周辺の露岩域と湖沼

昭和基地 (南緯 69°35', 東経 39°35') は、リュツォ・ホルム湾の東岸 (宗谷海岸) にある東オングル島に位置する. 宗谷海岸とその東側のプリンスオラフ海岸を含めた地域が、通常、昭和基地周辺と呼ばれている (神田 1987). 宗谷海岸とプリンスオラフ海岸には、多数の露岩域 (地面が露出する場所) が存在するが (Moriwaki 2000), これらの内少なくとも 26 の露岩域において蘚類が採集されてきた (Kanda 1981, 神田 1987). フラッツンガ氷河 (南緯 68°51', 東経 40°00') を境にして、宗谷海岸は南西へ約 120 km, 白瀬氷河 (南緯 70°-71°, 東経 38°30'- 40°) まで、プリンスオラフ海岸は東に約 260km, 新南氷河 (南緯 67°52', 東経 44°38') まで伸びる (Moriwaki 2000). 新南氷河は、ドローニングモードランド (西経 20° から東経約 45°にかけての地域) とエンダービーランド (極点を中心に西経 20° から東経約

45°にかけての地域) の境となる場所でもある。昭和基地は、地理的にはドローニングモードランドに位置するが、Green (1964) の区分では Enderby セクターに含まれる事になる。Enderby セクターは、その他にも、リーセルラルセン山地域やアメリーオアシス、ベストフォールドヒルズなど数多くの露岩域を含む地域であり、露岩域の総面積7200 km²はRoss セクター (>21,000km²) に次いで大きい (Peat et al. 2007)。

昭和基地周辺、特に宗谷海岸の露岩域には数多くの多様な湖沼が点在する事が知られている。Imura et al. (2003) は、宗谷海岸の代表的な7つの露岩域 — 西オングル島、ラングホブデ、ブライボークニーパ、スカルブスネス、スカーレン、ルンドボークスヘッタ、ストランニッパ — にある73の湖沼の水質や地形に加え、湖沼底に生育する蘚類2種の分布をまとめている。

2-2 試料と方法

2-2-1 試料

本研究において検討した標本の内、昭和基地周辺からの標本は、著者の共同研究者（指導教官）である神田、伊村を始めとし、日本南極地域観測隊に参加した多くの研究者により採集・保存されてきたものである。国立極地研究所の植物標本庫（NIPR）に収蔵されていた神田による採集標本の他は、個人的に貸与（贈与）されたものを研究に用いた。海洋性南極からの標本は、広島大学理学部・山口富美夫教授により、サウスシェットランド諸島・キングジョージ島から 2006 年に採集された標本を貸与（贈与）されたものを研究に供した他、英国南極研究所の植物標本庫（AAS）より貸与された多くの標本を用いた。AAS からの貸与標本は全て、南極産の蘚類の分類学の専門家であるポーランド科学アカデミー・植物学研究所の Ochyra 博士により同定済の標本であり、ほとんどの標本が、南極域に産する蘚類のモノグラフとして近年に出版された “The illustrated moss flora of Antarctica” (Ochyra et al. 2008a) に検討標本として掲載されている。南極域外から採集された標本では、DUKE 大学の植物標本庫（DUKE）、広島大学の植物標本庫（HIRO）や NIPR からの貸与標本を用いた他、著者により自ら採集した標本や、研究協力者より個人的に貸与（贈与）された標本を用いて研究を行った。それぞれの標本の詳細に関しては、関係する各章（3 章, 4 章, 5 章）において示す。

2-2-2 形態学的検討

本研究で用いた標本は、通常、実体顕微鏡および光学顕微鏡を用いた観察により、形態学的に検討を行った後に DNA 解析に供した。実体顕微鏡（Olympus SZX7 もしくは Nikon SMZ1500）を用いて、標本中に含まれる植物体の観察やシュートの選別などを行い、選別したシュートの外部形態の観察・記録、写真の撮影を行った後にシュートを解体し、光学顕微鏡観察に用いるプレパラートを作成した。葉や生殖器官、無性芽などの形態は、光学顕微鏡（BX53, Olympus, Tokyo, Japan）を用い、観察・記録、写真の撮影を行った。

2-2-3 DNA 解析

本項では、本研究の3章 (*Leptobryum* 属), 4章と5章 (*Bryum* 属) において行う DNA 解析の一連の方法における共通事項に関して、以下に、a: DNA 抽出, b: PCR 反応, c: クローニング, d: PCR 産物の精製とシーケンス反応 e: アライメント, f: 分子系統解析, g: ハプロタイプネットワーク解析の項目を設けて記述する。解析により異なる点(特に e, f, g の項目)に関しては、各章において別途、記述を行う。

a: DNA 抽出

ゲノム DNA の抽出は、同一標本中に存在する可能性のある異なる種やクローンのコンタミネーションを避けるために、通常、顕微鏡による形態学的な検討を行ったものと同一のシュートに残された葉と茎を用いて行った。PCR 反応で増幅が確認されない場合には、形態の類似するシュート 1 ～数本の葉を用いて DNA 抽出をやり直した。試料の粉碎は、通常、タングステンカーバイドビーズ (QIAGEN, Hilden, Germany) もしくはジルコニアビーズ (TOMY SEIKO Co., Tokyo, Japan) により、破碎装置 FastPrep FP-100 (Qbiogene, Irvine, CA, USA) を用いて行った。DNA 抽出は基本的に、Murray & Thompson (1980) により用いられた CTAB 法を改変した方法により行ったが、サンプルによっては市販の DNA 抽出キット — DNeasy Plant mini Kit (QIAGEN, Hilden, Germany), E.Z.N.A. Forensic DNA Kit (Sigma, USA), DNAs-ici!-W (Rizo Co., Tsukuba, Japan) — を用いて行った。抽出後の DNA は、PCR 反応に用いた後に -20°C で冷凍保存した。

b: PCR 反応と増幅産物の精製

抽出したゲノム DNA を鋳型として用い、PCR 反応により、葉緑体遺伝子の 2 領域 — *rps4* (ribosomal protein S4 gene – *trn* S_{GGA}), *trnL-F* (*trn* L_{UAA} 5' exon - *trn* F_{GAA} 領域) — および核リボソーム RNA 遺伝子の ITS 領域 (ITS1-5.8S-ITS2) の DNA 配列の増幅を行った。これらの 3 つの遺伝子領域は蘚苔類を対象とした分子系統解析において最も頻用される領域

として知られている (Stech & Quandt 2010). PCR 反応により増幅する各領域を Fig. 2-3 に図示し、プライマーと反応条件を Table 2-1 に示した.

葉緑体遺伝子の *rps4* と *trnL-F* 領域は、葉緑体ゲノム上において *trn* T_{UGU} 遺伝子と 2 つの遺伝子間領域 (IGS: Intergenic Spacer) を介して隣接しているが、通常、それぞれ異なるプライマーセットを用いた PCR 反応により、独立して増幅される. これらの領域の PCR 反応は、基本的に両端のプライマーセット (*rps4*: *rps5* と *trnas*, *trnL-F*: *trnc* と *trnF*) を用いて全長を増幅したが、増幅が確認されない場合は、インターナルプライマーと両端のプライマーを組み合わせる事で増幅を行った. 各領域のインターナルプライマーは、本研究における対象種や Bryaceae の各種の DNA 配列を参考にして設計した.

核リボソーム RNA 遺伝子の ITS 領域 (核 ITS 領域: nrITS) は、18S rDNA と 5.8S rDNA, 26S rDNA に挟まれる形で存在する ITS1 と ITS2 領域の事であり、rDNA と合わせて核ゲノム中に反復配列として存在する事が知られる. 非コード領域であり、一般的に進化速度が速い事が知られるため、種内変異や近縁種間の系統解析において頻繁に用いられるが、挿入欠失変異も多く、近縁種間であっても正確なアライメントが困難になる事も多い. また、反復配列 (コピー) 間では、協調進化 (concerted evolution) により配列の均質性がとられているものの、コピー間の変異が生じる事も多く、正確な塩基配列の決定が困難になる事が知られている (Shaw et al. 2002). さらに、葉緑体遺伝子領域の PCR 反応と異なり、頻用されるプライマーセット (White et al. 1990) を用いた PCR 反応では、主に菌類のコンタミネーションに由来する非特異的増幅が起こりやすく、特に南極産の蘚類 (*Bryum* 属を含む) における ITS 領域の解析では問題になる事が多い (e.g. Stevens et al. 2007). そこで、本研究では、菌類に由来するコンタミネーションを排除する事を目的とした 3 つのプライマー (ITSBF, ITS1TF, ITSBR) を設計し、多くの場合、そのプライマーを用いて PCR 反応を行う事とした. これらのプライマーの内、後者の 2 つ (ITS1TF, ITSBR) は、研究対象種を含む *Bryum* 属の各種の配列を元に設計したものであり、第 3 章 (*Leptobryum* 属) における研究では用いなかった. また、葉緑体遺伝子の PCR 反応と同様に、通常は、両端のプライマーによ

り全長を増幅したが、増幅が確認されない場合には、インターナルプライマーと組み合わせて PCR 反応を行った。

PCR 反応の酵素は、通常、Takara ExTaq (Takara Bio, Shiga, Japan) を用いたが、増幅が確認されない場合は、Kod FX Neo (Toyobo, Osaka, Japan) を用いた。PCR 産物の増幅は、アガロースゲル電気泳動とエチジウムブロマイド染色により確認した。

c: クローニング

第4章および5章で扱った *Bryum* 属のごく一部のサンプルの核 ITS 領域は、ダイレクトシーケンスにより塩基配列を決定する事ができなかったため、クローニングを行う事とした。KOD FX Neo により増幅した PCR 産物は、TArget Clone -Plus- (Toyobo, Osaka, Japan) を用いて末端にアデニンを付加し、Takara ExTaq を用いて増幅した PCR 産物は直接、TOPO TA Cloning Kit for Sequencing (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA) による TA クローニングを行った。クローニング後のベクターをコンピテントセル DH5 α (Takara Bio, Shiga, Japan) に導入し、LB 寒天培地にて培養・スクリーニングした。培養後にシングルコロニーをピックアップし、M4, M13 プライマーによるコロニーダイレクト PCR (Takara ExTaq 使用) を行い、挿入断片 (PCR 産物) の有無を確認した。クローン間 (つまりコピー間) における変異の有無を確認するために、1 サンプルあたり少なくとも 3 クローンのシーケンスを行う事とした。

d: PCR 産物の精製とシーケンス反応 (DNA 塩基配列の決定)

PCR 反応による増幅産物は、ExoSAP-IT (GE Healthcare, Waukesha, WI, USA) を用い精製した後、BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit によるサイクルシーケンス反応を行った。サイクルシーケンス反応に用いるプライマーは、PCR を行う際に用いたプライマーか、シーケンス用に設計したインターナルプライマーを用いた (cf. Table 2-1)。シーケンス産物は、エタノール沈殿により精製した後、ABI Prism 3100 Genetic Analyzer により塩

基配列を決定した.

e: アライメント (塩基配列データの整列)

塩基配列データのアライメントは, 本研究で解析したサンプルの配列データだけでなく, 場合によっては DNA データベース (国際塩基配列データベース: DDBJ/EMBL/GenBank) から入手した配列データと合わせて行った.

マルチプルアライメントは, ソフトウェア MEGA 5.05 (Tamura et al. 2011) に組み込まれているプログラムである MUSCLE (Edgar 2004) を用い, 遺伝子領域ごとに行った後に, 手動でアライメントの確認・修正を行い, 前半部と後半部のデータが不揃いな領域を削除した. なお, *rps4* の配列に関しては, *rps4* と *trnS* の間の遺伝子間領域は解析に用いないために削除した.

分子系統解析に用いるデータセットでは, 内部のアライメントが不明瞭になる (*trnL-F* と *nrITS* のみ), インデル (挿入欠失変異) やミックス塩基が含まれるサイトを除去した. ハプロタイプネットワーク解析に用いるデータセットでは, 基本的に種内もしくは近縁種間のサンプルをアライメントするために, アライメントが不明瞭になる事は少ない事, インデルの情報も解析に用いるためにミックス塩基を含むサイトのみを除去する事とした.

葉緑体遺伝子は, それぞれの領域でアライメント (サイトの除去などを含め) を行った後に, 各領域の配列を結合させたデータセットに基づき解析を行う事とした. また, 場合によっては, さらに核 ITS 領域の配列を結合させたデータセットを用い解析を行った.

f: 分子系統解析

分子系統解析は, 葉緑体遺伝子 2 領域のデータセット (3, 4, 5 章), 核 ITS 領域単独のデータセット (4, 5 章), 葉緑体遺伝子 2 領域と核 ITS 領域を結合させたデータセット (5 章) を用いて括弧内に示す章にてそれぞれ行った. それぞれの解析では, アライメントや配列

の結合後に完全に同一の配列になるサンプルは、データベースから入手したデータを含め、基本的に 1 つの OTU (Operational Taxonomic Unit) として取り扱うこととした (第 4 章の葉緑体遺伝子に基づく解析を除く, cf. 4-2-3).

分子系統樹の推定は、MEGA 5.05 を用い、最尤法、最節約法、近隣結合法によりそれぞれ解析を行った。最尤系統樹は、MEGA 5.05 により AIC (赤池情報量規準) に基づき最適と示唆された進化モデル (各章の解析で異なる) を使用し、近隣結合樹を初期系統樹にして CNI (近隣交換) アルゴリズムにより検索を行い推定した。最節約系統樹は、無作為配列付加による初期系統樹を基に CNI アルゴリズムによる検索を 10 回反復し、推定した。近隣結合樹の進化距離の計算は maximum composite likelihood (MCL) 法を用いて行った。それぞれの系統樹の信頼性は、ブートストラップ検定 (1000 回反復) により評価した。

3 つの方法により推定されたそれぞれの系統樹を比較し、全ての方法でトポロジーが一致し、かつブートストラップ値 50 以上で支持される枝に関しては、分岐が支持されると解釈し、最節約系統樹と近隣結合系統樹のブートストラップ値を併記した上で最尤系統樹のみを結果として示す事とした。

g: ハプロタイプネットワーク解析

本研究では、分子系統解析による結果を補完する事を目的としてハプロタイプネットワーク解析を用い、種内や近縁種間の系統関係を検討した。インデルを第 5 形質として取り扱う事、サンプル間の関係を視覚的に表現する事が可能である。本解析は、葉緑体遺伝子 2 領域のデータセット (3, 4, 5 章)、核 ITS 領域単独のデータセット (4, 5 章)、葉緑体遺伝子 2 領域と核 ITS 領域を結合させたデータセット (3, 5 章) を用いて括弧内に示す章にてそれぞれ行った。

ハプロタイプネットワークは、ソフトウェア TCS 1.21 (Clement et al. 2000)を用い、統計的最節約法 (statistical parsimony) により推定した。最節約確率 (parsimony connection limit) を 90 もしくは 95% に設定し、インデルは第 5 形質として処理した。

第 3 章 湖沼に生育する水生蘚類の分類学的再検討

3-1 背景と目的

3-1-1 はじめに

昭和基地周辺の露岩域 (宗谷海岸) に点在するいくつかの湖沼の底には, 2 種の水生蘚類が生育する事が明らかとなっている. これらの 2 種の水生蘚類は, 1975-1976 年の第 16 次南極観測隊により, 宗谷海岸に位置する露岩域の 1 つであるスカルプスネスの 17 の湖沼 (水深 2 - 5 m) から採集された標本群を基に報告された. 1 種は採集後まもなく *Bryum* cf. *korotkevicziae* として報告され (Nakanishi 1977), 残りの 1 種は採集から 13 年を経た後に Kanda & Iwatsuki (1989) により新たに見いだされ, 水生型の *Bryum pseudotriquetrum* として同定された. 後者の種は, 同定がなされてから今日まで帰属に変更がないのに対し, Nakanishi (1977) により報告された種の帰属は, 多くの検討を受け変遷してきたものの, 今なお不明瞭な状態にあると云える.

3-1-2 分類

本章で研究対象とする帰属の不明な水生蘚類の種 (本章では, 以降, 本種を *aquatic moss* と仮称する) は, 細長く徒長した茎に長方形-披針形の葉がついた植物体を有しており, 生殖器官は通常形成されない. 葉は葉縁に舷がなく, 中肋は細く先端に達しない. 平滑な仮根に薄茶色で球型の無性芽をつける事が多い (Fig. 3-1). 本種にまつわる分類学的混乱は, 主に水生化による植物体の形態可塑性と生殖器官の形成不全に起因すると考えられる. 以下の本文と Table 3-1 に, 本種に関連してこれまで行われてきた分類学的研究と帰属の変遷をまとめる.

Nakanishi (1977) は, 本種を *Bryum korotkevicziae* 及びその変種 *var. hollerbachii* (Savich-Lyubitskaya & Smirnova 1959, 1960) に類似するとしたが, 同時に本種の特徴的な無性芽により区別されうる事を指摘した. Ochi (1979) は, 植物体が細く, 生殖器官も形成され

ていないために判断ができないと考え、単に *Bryum* sp. に留めた。Imura & Kanda (1986) は、本種の平滑な仮根と球茎の無性芽を記載すると共に水生の *B. pseudotriquetrum* や *B. korotkevicziae* との相違点を指摘したが、帰属には言及しなかった。Kanda & Iwatsuki (1989)は、水生蘚類2種の分類学的再検討を行い、配偶体と無性芽の形態より本種を *Dicranella* sp. として同定した。Imura et al. (1992) は、無性芽より培養した植物体を観察し、雌雄同株 (同包) である事を確認、本種を *Leptobryum pyriforme* として同定したが、その後 Imura et al. (1999) は *Leptobryum* sp. に暫定的に留めた。Arts (2001) は、世界の *Leptobryum* 属の分類学的再検討を行い、*L. pyriforme* と *L. wilsonii* の2種を認め、さらに Kanda & Iwatsuki (1989) のスケッチを基に宗谷海岸の湖沼から採集された種を *L. wilsonii* として同定した。しかしながら、Imura et al. (2003) は、宗谷海岸の湖沼から採集された種が雌雄同株である事 (Imura et al. 1992) に言及し、Arts (2001) による同定を疑問視した (*L. wilsonii* は雌雄異株とされているため)。宗谷海岸から採集された本種に関する最新の分類学的見解は、Ochyra et al. (2008a) によるものである。Ochyra et al. (2008a) は、特に培養環境下では雌雄性は変化しうるため必ずしも種を決定するための証拠とはならないと主張し、Arts (2001) と同様に本種を *L. wilsonii* と同定した。また、彼らは *L. wilsonii* の一連のタイプ標本 (南米原産)を検討し、*L. wilsonii* と *Pohlia* 属 *Cacodon* 節 (*Pohlia* 属の無性芽をつける種群により構成される節)の間に形態学的類似性を認めたため、*L. wilsonii* を *Pohlia* 属へと転属し、新組み合わせ *Pohlia wilsonii* を提唱した。

L. wilsonii と *Pohlia* 属の間の形態学的な類似性は、以前からも他の研究者らによっても指摘されてきた事でもあり、実際に *Pohlia* 属の種 - *P. integra* (Cardot) A.J. Shaw - として認識されていた事もあった (Shaw 1985; Arts 1995)。しかしながら、近年の分子系統解析による研究では、*Leptobryum* 属 (*L. pyriforme* と *L. wilsonii* の2種)と *Pohlia* 属の系統類縁関係は遠く離れている事も明らかとなっている (e.g. Cox et al. 2000; Goffinet et al. 2001; Guerra et al. 2011)。また、現在、*P. integra* は Arts (2001) により *L. wilsonii* の異名として処理されている。

3-1-3 目的

南米に産する *L. wilsoni* と *Pohlia* 属の分類学的関係はさておき、宗谷海岸の湖沼から採集された *aquatic moss* における分類学的混乱は、水生化による植物体の形態可塑性と生殖器官の形成不全に起因すると考えられる。事実、蘚類では水生化により植物体の形態が変異する事はよく知られており、形態形質に基づく分類や同定が困難になる事も知られている (e.g. Lodge 1959; Priddie 1979).

そこで、本研究では分子系統解析を行う事により、宗谷海岸の湖沼から採集された *aquatic moss* の分類学的位置および種の帰属を明らかとする事を第一の目的とした。また、ハプロタイプネットワーク解析を行う事により、近縁種間における詳細な分子系統関係と遺伝的変異の程度について検討を行った。

3-2 試料と方法

3-2-1 試料

宗谷海岸における *aquatic moss* の分布は、3つの主要な露岩域 (ラングホブデ、スカルブスネス、スカーレン) に点在する 26 の淡水性の湖沼から報告されている。ほとんどの湖沼 (24 湖沼) はスカルブスネスにあり、残りの 2 湖沼はラングホブデとスカーレンにそれぞれ 1 つずつある (Imura et al. 2003 as *Leptobryum* sp.). 本研究では、3つの露岩域の 11 湖沼から採集された 14 サンプルを DNA 解析に供した (Table 3-2). その内 12 サンプルは、採集後にそれぞれ実験室において培養を行った試料からゲノム DNA を抽出した。その他の 2 サンプルは、採集後に冷凍保存されていたものを使用した。

本種は *Leptobryum* 属 (Arts 2001 as *L. wilsonii*; Imura et al. 1992 as *L. pyriforme*) もしくは *Pohlia* 属 (Ochyra et al. 2008a as *P. wilsonii*) に含まれると考えられてきたため、本研究では世界の様々な地域から採集された *L. pyriforme* 10 サンプルと南米から採集された *L. wilsonii* 4 サンプルを解析に加え、本種との系統関係を検討する事とした (Table 3-2). *L. pyriforme* 10 標本は、世界的範囲での系統地理学的研究に用いた 49 サンプル (加藤 未発表) の中から、種内変異幅が最大になるサンプルの組み合わせが含まれるようにして選んだ。*Pohlia* 属の種の塩基配列のデータは、DNA データベースに登録されているデータを使用した (Table 3-3).

3-2-2 DNA 抽出・PCR・シーケンス反応

本項は、基本的に「2-2-3 a, b, d」に準じて行った。前述していない事としては、DNA 抽出を CTAB 法のみで行った事、葉緑体遺伝子 2 領域 (*rps4*, *trnL-F*) の PCR 増幅にインターナルプライマーを用いなかった事が挙げられる。

3-2-3 分子系統解析

分子系統解析は、葉緑体遺伝子の 2 領域を結合したデータセット (cpDNA combined data) に基づいて行った。本研究で DNA 塩基配列を決定した 28 サンプル (Table 3-2) に加え、DNA データベースより入手した 61 サンプルのデータを用いた。データベースより入手したデータは、2 サンプルの *L. wilsonii* (Goffinet 5608, MUB 28078), 10 種の *Pohlia* 属 (10 サンプル) に加え、その他 43 属から 49 種 (49 サンプル) のデータを含んでいる (Table 3-3)。

総計 89 サンプルの塩基配列データのアライメントと分子系統解析は、「2-2-3 e, f」に記述した通りに行い、最節約系統樹と近隣結合系統樹のブートストラップ値を併記した最尤系統樹 (進化モデルには、GTR+G+I を使用) を解析結果として示した (Fig. 3-2)。

3-2-4 ハプロタイプネットワーク解析

分子系統解析の結果、宗谷海岸の湖沼から採集された *aquatic moss* は *Leptobryum* 属に含まれ、*L. wilsonii* と同種である事が示唆された (cf. Fig. 3-2)。しかしながら、分子系統解析に用いたアライメントは、類縁関係の遠い分類群を含めて行われていたため、*trnL-F* 遺伝子においてアライメントが不明瞭になる領域が除去されていた。それらの除去された領域の中には、*Leptobryum* 属内のサンプル間で変異のあるサイトも含まれていたため、属内の種と南極産の *aquatic moss* のサンプル間の正確な系統関係を確認するために、アライメントと解析をやり直す事とした。また、葉緑体遺伝子に加え、より進化速度の速いと考えられる核 ITS 領域を用い解析を行った。

属内の系統関係と遺伝的変異の程度は、ハプロタイプネットワークにより検討を行う事とし、葉緑体遺伝子 2 領域のデータセット (cpDNA combined data) と葉緑体遺伝子 2 領域と核 ITS 領域を結合したデータセット (cpDNA-nrITS combined data) を用いた 2 通りの解析を行った。cpDNA combined data に基づく解析では、本研究により塩基配列を決定した 28 サンプル (Table 3-2) に加え、データベースから入手した 2 サンプルの *L. wilsonii* のデー

タ (Goffinet 5608, MUB 28078: Table 3-3) を用いた. cpDNA-nrITS combined data に基づく解析では, 本研究により塩基配列を決定した 28 サンプルのみを用いた.

遺伝子領域のアライメントとハプロタイプネットワーク解析は, 基本的に「2-2-3 e, g」に準じて行い, 最節約確率は 95% に設定した. サンプル間の遺伝的変異は, 変異が起きているサイトの数と総サイト数のパーセンテージで示す事とした (この場合の各サイト数は, サンプル間でペアワイズアライメントを行った時の値である). 算出はソフトウェア BioEdit (Hall 1999) により行い, 手動で計算結果を確認した.

3-3 結果

3-3-1 分子系統解析

不完全なサイトを除去した後の cpDNA combined data は、総計 786 サイト (*rps4*: 518, *trnL-F*: 268)を含んでおり、その内、不変サイト数は 486, シングルトンサイト数は 143, 節約法情報サイト数は 157 であった. アライメントの結果, 2 サンプルの *L. wilsonii* (CHL2, CHL3)と 14 サンプルの *aquatic moss* は、完全に同一の塩基配列を有していたため、分子系統解析では 1 つの OTU として扱う事とした. その他にも、4 サンプルの *L. wilsonii* (BOL, CHL1, Goffinet 5608, MUB 28078), 9 サンプルの *L. wilsonii*, 2 サンプルの *Pohlia* (*P. annotina*, *P. camptotrachela*) はそれぞれ 1 つの OTU として扱う事とした. そのため、最終的には 62 OTU のデータを用い、分子系統解析を行った. 得られた最尤系統樹 (対数尤度 = -5198.97) を Fig. 3-2 に示す.

2 サンプルの *L. wilsonii* (CHL2, CHL3) と 14 サンプルの *aquatic moss* (AM1–AM14) からなる OTU は、4 サンプルの *L. wilsonii* と 10 サンプルの *L. pyriforme* からなる 3 つの OTU と共に、強く支持されるクレード (BS = 93 [ML]/95 [MP]/94 [NJ]) を形成した (Fig. 3-2). このクレードは、*L. wilsonii* と *L. pyriforme* のそれぞれの種を含む 2 つのサブクレードにより構成されている事から *Leptobryum* 属に対応するクレードという事になる. *Leptobryum* 属のクレードは、Meesiaceae と Splachnaceae に分類される種に近接し、それらと共に強く支持される上位のクレード (BS = 99/99/99) を形成した. Meesiaceae と Splachnaceae の種が含まれる事から、このクレードは Splachnales に対応していると認められる. 一方、*Pohlia* 属の 10 種は別の適度に支持されるクレード (BS = 82/89/93) に含まれた. このクレードは Guerra et al. (2011) で支持された Mniaceae-Mielichhoferiaceae 系統群に対応する. *Pohlia* 属の種の単系統性は支持されないが、*Pohlia* 属 *Cacodon* 節に属する 3 種 (*P. andalusica*, *P. annotina*, *P. camptotrachela*) は適度に支持されるクレード (BS = 86/84/88)を形成した.

3-3-2 ハプロタイプネットワーク解析

ハプロタイプネットワーク解析用にアライメントした (インデルを除去しない) cpDNA-nrITS combined data は, 総計 1719 のサイト (*rps4*: 570, *trnL-F*: 431, nrITS: 718) を含んでいた. cpDNA combined data と cpDNA-nrITS combined data のそれぞれのデータに基づく統計的最節約ネットワークを Fig. 3-3 に示す.

cpDNA combined data に基づくネットワーク (Fig. 3-3a)では, *L. wilsonii* の 2 サンプル (CHL2, CHL3) と *aquatic moss* の 14 サンプル (AM1-AM14) は, 同一のハプロタイプ (i.e. 同一の塩基配列)を有していた. *L. wilsonii* の 4 サンプル (BOL, CHL1, Goffinet 5608, MUB 28078) は 2 つのハプロタイプに分けられ, *L. pyriforme* の 10 サンプルは 6 つのハプロタイプに分けられた.

cpDNA-nrITS data に基づくネットワーク (Fig. 3-3b)では, 4 つの互いに独立したサブネットワークが形成された. サブネットワーク-1 とサブネットワーク-2 には, *L. wilsonii* と *aquatic moss* のサンプルが割り当てられる 5 つのハプロタイプが含まれ, サブネットワーク-3 とサブネットワーク-4 には, *L. pyriforme* のサンプルが割り当てられる 8 つのハプロタイプが含まれた. サブネットワーク 1 では, nrITS における変異でのみ分けられる 3 つのハプロタイプが近接していた. *aquatic moss* の 13 サンプル (AM2-AM14) は同一のハプロタイプに割り当てられ, *aquatic moss* の 1 サンプル (AM1) が割り当てられるハプロタイプとは 1 塩基のインデルにより分けられた. *L. wilsonii* の 2 サンプル (CHL2, CHL3) が割り当てられるハプロタイプは, *aquatic moss* のサンプルが割り当てられた 2 つのハプロタイプ (AM1, AM2-AM14) とは 1 塩基の置換と 3 または 4 塩基のインデルにより分けられていた. サブネットワーク 2 に含まれていた 2 つのハプロタイプは, それぞれ 1 つの *L. wilsonii* のサンプル (BOL, CHL1) に対応していた. これらの *L. wilsonii* と *aquatic moss* のサンプルが割り当てられた 5 つのハプロタイプの間で, 最も遠く離れているハプロタイプは CHL2-CHL3 と BOL であり, cpDNA の 7 サイト (全て塩基置換), nrITS の 62 サイトで変異 (塩基置換 21 サイト, インデル 41 サイト) が起きていた. これらのハプロタイプ間での遺伝的変異の程度は,

4.1% (変異サイト/総サイト数 = 69/1681) であり, これを *L. wilsonii* (*aquatic moss* を含む)の種内変異幅と仮定する. サブネットワーク-3と -4に含まれる *L. pyriforme* のハプロタイプ間では, 最も遠く離れているハプロタイプは AK3 と CHN もしくは USA であり, cpDNA の 3 サイト (全て塩基置換), nrITS の 56 サイトで変異 (塩基置換 19 サイト, インデル 37 サイト) が起きていた. これらのハプロタイプ間での遺伝的変異の程度は, 3.6 % (59/1630) であり, これを *L. pyriforme* の種内変異幅と仮定する. *L. wilsonii* (*aquatic moss* を含む)と *L. pyriforme* のハプロタイプの間で, 最も近いハプロタイプは AM1 と BEL-ZAF もしくは MEX-WANT であり, cpDNA の 13 サイト (塩基置換 12 サイト, インデル 1 サイト), nrITS の 119 サイトで変異 (塩基置換 29 サイト, インデル 90 サイト) が起きていた. これらのハプロタイプ間での遺伝的変異の程度は, 7.8 % (132/1688) であり, これを *L. wilsonii* と *L. pyriforme* の種間変異の最小値と仮定する.

3-4 考察

本研究により、チリで採集された *L. wilsonii* 2 サンプル (CHL2, CHL3) と宗谷海岸の湖沼から採集された *aquatic moss* 14 サンプル (AM1–AM14) が、葉緑体遺伝子の 2 領域において完全に同一の配列を有する事 (Fig. 3-3a)、核 ITS 領域においてほとんど同一の配列を有する事 (Fig. 3-3b; サブネットワーク-1) が明らかとなった。それに対応して、分子系統解析でも *aquatic moss* は、*Leptobryum* 属の *L. wilsonii* に対応するサブクレードに含まれた (Fig. 3-2)。従って、Arts (2001) により形態学的にも示唆されていたように、*aquatic moss* が *L. wilsonii* と同種である事が明らかとなった。また、分子系統解析の結果、*Pohlia* 属と *Leptobryum* 属は目レベルで異なる事も確認されたため、少なくとも分子系統学的な観点からは、Ochyra et al. (2008a) により提唱された新組み合わせ *P. wilsonii* は認められない事となる。

Leptobryum 属は、形態学的には、光沢のある洋梨型の朔と長く伸びる雌苞葉、球型の仮根性結節により特徴づけられてきた (e.g. Brotherus 1924; Arts 2001)。Arts (2001)は、*L. pottiaceum* Dusén, *L. escomelii* Thér., *L. stellatum* (Herzog) Broth., *P. integra* (Cardot) A.J. Shaw の 4 種を *L. wilsonii* の異名として処理し、属内に *L. pyriforme* と *L. wilsonii* の 2 種のみを認めたが、両種の種内分類群の存在は認めなかった。参考までに、Arts (2001)による検討を含め *L. wilsonii* に関する分類史を Fig. 4-1 にまとめた。本研究の cpDNA-nrITS に基づくハプロタイプネットワーク解析では、*L. wilsonii* (*aquatic moss* を含む) は 2 つのサブネットワークへと分けられた (Fig. 3-3b)。この結果は、それぞれのネットワークが属内の独立した分類群に対応する可能性があるということを示唆している。そのため、本研究では *L. wilsonii* の種内変異の幅を、*L. pyriforme* の種内変異幅、さらに *L. wilsonii* と *L. pyriforme* の種間変異と比較する事で評価する事を試みた。その結果、4.1%と算出された *L. wilsonii* の種内変異幅は、*L. pyriforme* の種内変異幅 (3.6%) よりわずかに高かったものの、種間変異の最小値よりは明らかに低かった。従って、現状の DNA 解析のデータからは、*L. wilsonii* 種内にある 2 つのサブネットワークを独立した分類群として認める事はできないと考えられる。しかしながら、*L.*

pyriforme にしても種内に独立したサブネットワークが存在しているために、種としての単一性が不明瞭である事からも、今回の結果を単純に考慮する事は難しい。 *L. wilsonii* と *L. pyriforme* の分類をより厳密にまとめるためには、タイプ標本を含めたより多くの標本を分子と形態により検討していく事が必要になると考えられる。

L. pyriforme は、世界広範種であり、攪乱環境や裸地へのパイオニア種としてよく知られており (e.g. Bradbury 2006), 過去に海洋性南極の デセプション島 (63°00' S, 60°40' W) (Lewis Smith 1984a) とガリンデズ島 (65°14' S, 64°14' W) (Ochyra & Tyshchenko 2006) から報告された事もある。前者の標本 (R.I.L. Smith 3644a) は本研究でも使用した。対照的に、*L. wilsonii* の分布はかなり限られている。南極の宗谷海岸以外の地域における本種の分布は、南米のいくつかの国 (アルゼンチン, ウルグアイ, エクアドル, チリ, ペルー, ボリビア) に集中しており、その他には、南アフリカのレソト王国 (Arts 1995 as *Pohlia integra*) と北アメリカのメキシコ (Cardot 1911 as *Webera integra* Cardot; Shaw 1982 as *P. integra*) からそれぞれ 1 標本が採集された事があるのみである。これらの地域から採集された標本のほとんどは、標高の高い場所 (海拔 1,300 m~4,600 m) の湿潤な環境 (e.g. 川原の土手や浸潤した地面, 濡れた岩) から採集されたものである (Arts 1995, 2001; Churchill et al. 2000)。本種は、このように湿潤な環境を好むが、湖沼のように完全な沈水環境から報告された事はないため、基本的には陸生 (地上性) のコケであると考えられる。しかしながら、南極域における *L. wilsonii* は、大陸性南極に位置する宗谷海岸とシューマツハオアシス (70°45' S, 11°38' E) の湖沼から報告されているものの、それ以外の陸上環境 (地上) からは報告された事がない。宗谷海岸の約 1,000 km 西方に位置するシューマツハオアシスでは、わずかな量の植物体が Zub 湖から一度だけ採集されている (Tewari & Pant 1996)。本研究では、その標本の入手ができなかったために検討は行っていないが、Tewari & Pant (1996) にある短い記載と葉と無性芽の写真からは、宗谷海岸の *aquatic moss* (*L. wilsonii*) と同種と判断される。これらの大陸性南極にある湖に生育する *L. wilsonii* の集団は、南極外の集団から地理的にも遠く隔離されており生育地の環境も異なっている事になる。

南極域にある湖沼に水生蘚類が生育している事は、よく知られている。現在までに、*L. wilsonii* を含め 12 種の蘚類 (南極の蘚類相の約 11%に相当する) が南極域の 11 地域にある湖沼群に生育する事が明らかとなっているが、これらの種は地上にも生育する事ができる水陸両生の蘚類である (Li et al. 2009). 12 種の内の 9 種は、分布が報告されている湖沼周辺の地面にも生育するため、Priddle (1979) でも示唆されているように、湖沼に生育する水生蘚類は周辺の地上に生育する同種に由来すると考えるのは妥当である。対して、残りの 3 種 [*Drepanocladus longifolius* (Mitt.) Paris, *Plagiothecium orthocarpum* Mitt., *L. wilsonii*] は、南極域では湖沼からしか報告されていない蘚類である。後者の 2 種と比べ、*D. longifolius* の集団は、北部海洋性南極 (cf. 2-1) にあるいくつかの湖沼から報告されており、亜南極や南米の同種の集団からは地理的にさほど離れていない (Li et al. 2009; Ochyra et al. 2008a). それに対し、*L. wilsonii* と同様に、シューマツハオアシスの Glubokoye 湖からのみ報告されている *P. orthocarpum* の集団 (Savich-Lyubitskaya & Smirnova 1964 as *P. simonovii* Sav. & Smirn.) は、南極域外の集団 (e.g. 亜南極のサウスジョージア島やケルゲレン諸島) から地理的に遠く離れている (Ochyra et al. 2008a). このように、*L. wilsonii* と *P. orthocarpum* の集団は、大陸性南極の湖において高度に隔離されていると考えられるために、どのような歴史的な過程や経路を経て、南極の湖沼へと移入してきたのかは興味深い問題であると云える。

チリからの *L. wilsonii* の 2 サンプル (CHL2 and CHL3) と南極湖沼からの 14 サンプル (AM1-AM14) の間では、遺伝的な変異はかなり少なかった (Fig. 3-3b; サブネットワーク-1). 蘚苔類の隔離分布されている集団において、このように遺伝的な相同性が高い場合、主に 2 つの説により説明される。遺存的に隔離された集団で過去から生育するが、進化速度が極めて遅いという説 (e.g. steno-evolution *sensu* Frey et al. 1999, 2010) と長距離分散により近年になって移入したという説である (e.g. Shaw et al. 2003; Vanderpoorten et al. 2008). 本研究の場合、現在の宗谷海岸の湖沼にみられる *L. wilsonii* の分布を説明する際には、後者の説が適用されると考えられる。前者の説 (i.e. 本種が南極域に少なくとも最終氷期最盛

期以前から遺存している) は、次に挙げるいくつかの証拠により否定されるためである。第一の証拠は、現在の宗谷海岸にみられる湖沼群は、完新世以降に形成されてきたと考えられている事である (Iwasa et al. 2000; Seto et al. 2002; Matsumoto et al. 2006, 2010)。例えば、宗谷海岸の湖沼において、現在までに報告されている最古の堆積物コア (スカーレン大池) の年代は、 $7,030 \pm 59$ 年前のものであるとされている (Matsumoto et al. 2010)。同様に、宗谷海岸の湖沼に水生蘚類の群落が形成されるようになったのも比較的最近であると考えられている。蘚類の遺骸が含まれている事が確認されている最古の堆積層は、あけび池からで 3200 年前の層 (瀬戸ら 2002)、なまず池からで 1110 年前の層 (Matsumoto et al. 2006) である。第二の証拠は、*L. wilsonii* は南極域において湖沼以外の陸上環境 (地上) から報告されていない事である。もし、*L. wilsonii* が宗谷海岸の湖沼が形成される以前の最終氷期の間、南極域の地上のレフュージアにおいて生存していたのなら、現在の地上においても個体群が残存している事が期待されるためである。これらの事を合わせて考慮すると、現在の宗谷海岸の湖沼において生育する *L. wilsonii* の集団は、完新世以降に南極域外の地域 (恐らくは、現在の本種の分布の中心である南米) から長距離分散により移入してきたという事が示唆される。固有の蘚類種が少ないという事実から、現在の南極域に分布するほとんどの種は、典型的には、最終氷期以降に他の地域から移入してきたというように推測されている (e.g. Convey et al. 2008; Ochyra et al. 2008a; Peat et al. 2007)。従来の地史的な証拠に分子系統学的な証拠を合わせる事で本研究により示された *L. wilsonii* の南極湖沼への移入過程は、この広く受け入れられている推測を支持する一つの例となった。

先に挙げた分類学的問題 (*L. wilsonii* の種内分類群の有無) の他、残された重要な研究課題として、*L. wilsonii* はどのような過程を経て現在の南極域の湖沼 (宗谷海岸とシェーマッハオアシス) でみられるような分布を広げてきたのかという問題が挙げられる。この過程は、南極域外からの移入と南極域の湖沼間での分散の頻度に依存すると考えられるため、本種の南極内外における集団の遺伝的多様性や遺伝構造解析を行うことにより明らかとできるかもしれない。本研究の結果では、宗谷海岸の湖沼で採集されたサンプルはほ

とんど同一の塩基配列を有していた。この事は、この地域の集団が遺伝的にほとんど同一である可能性を示唆しているが、本研究で解析したサンプルの数が少なく (14 サンプル)、また本集団は栄養生殖により維持されており遺伝的な変異も起こりにくい事が予想される事もあり、現在の結果からは結論を出すことが困難である。この問題を解決するためには、南極内外の集団からの多数のサンプルを用いて、多型性の高い遺伝マーカー (e.g. マイクロサテライトマーカー) を用いた集団遺伝学的解析を行うことが必要になると考えられる。

第4章 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

4-1 背景と目的

4-1-1 はじめに

南極域からは、現在までに 11 地域 (海洋性南極 5 地域, 大陸性南極 6 地域) の湖沼群において計 12 種の水生蘚類が分布する事が知られている (e.g. Li 2009). 中でも, *Bryum* 属の蘚類は, 最も多くの地域から報告されており, 宗谷海岸を含めた 6 地域 (海洋性南極 1 地域, 大陸性南極 5 地域) の湖沼群に分布している (Fig. 4-1; Savich-Lyubitskaya & Smirnova 1959, 1960; Light & Heywood 1975; Kaspar et al. 1982; Seppelt 1983; Kanda & Iwatsuki 1989; Wagner & Seppelt 2006). これらの湖沼から報告された *Bryum* 属の蘚類は, 現在では南極域の陸上環境において普遍的に分布する蘚類である *B. pseudotriquetrum* が水生化したものとして認識されている.

4-1-2 分類

南極域の湖沼から初めて報告された *Bryum* 属の蘚類は, クイーンメリーランドのバンガーヒルズ (66°18' S, 100°45' E) とその周辺の露岩域の湖沼から採集された標本に基づいて, 新種 *Bryum korotkevitziae* Sav. & Smirn. およびその新変種 var. *hollerbachii* Sav. & Smirn. として記載された (Savich-Lyubitskaya & Smirnova 1959, 1960). これらの 2 分類群は, その後の Seppelt (1983) の再検討により, 当時, 南極域に広く分布する蘚類種と考えられていた *Bryum algens* (Savich-Lyubitskaya & Smirnova 1972) の水生型であると同定され, 同種の異名として処理された. 南極域のその他の地域の湖沼から採集された標本も *B. algens* として同定されてきた (Light & Heywood 1975; Kasper 1982) が, 南極産の *Bryum* 属の分類学的研究が進められる中で, *B. algens* は *B. pseudotriquetrum* の異名として処理されている (Ochyra 1998). 宗谷海岸の露岩域にある湖沼からは, Kanda & Iwatsuki (1989) により, 水生型の *B. pseudotriquetrum* にあたる種が初めて報告された. Kanda & Ohtani (1991) により, 湖沼に生

育する本種の形態変異の程度が検討され・同定が再確認された以降は、分布や植生構造に関する研究 (Kanda & Mochida 1992; Imura et al. 1999, 2003) はあるものの、分類学的な研究は行われていない。

南極域の湖沼に見られる水生型の *B. pseudotriquetrum* の植物体は、地上の同種と比べ、典型的には、長く徒長した茎に小さめの葉がまばらにつくような形態を有する傾向にある (Seppelt 1983; Kanda & Ohtani 1991; Fig. 4-2). このような形態の相違点があるものの、湖沼の種が *B. pseudotriquetrum* (*B. algens*) として同定されてきたのには、類似した形態的特徴 (葉身細胞の形、細胞壁の網状構造、翼細胞の形、中肋の太さ) を有しているという事 (Kanda & Ohtani 1991) もあるが、むしろ現地での野外調査による分布や生態の観察に基づいた推測が重視されているように思われる。南極域の地上において *B. pseudotriquetrum* は、湖沼の周辺の地面や雪解け水による水流の周辺など、湿潤な環境に生育する事が多い。つまり、*B. pseudotriquetrum* は地上の生育地の環境から考えて、容易に沈水環境に適応できそうであり、水流を通じて湖沼に移入もできると推測され、形態的に類似する点もある事から、湖沼に生育する蘚類を地上の種である *B. pseudotriquetrum* として判断されたという事である (Kanda & Ohtani 1991). Seppelt (1983) においても、Vestfold Hills の湖沼の地上と流水中に生育する *B. algens* が観察され、植物体が長く徒長している (湖沼の植物体に似る) 事や植物体の断片が湖沼に流入している可能性を指摘し、湖沼の種を *B. algens* として同定している。これは、*Bryum* 属の蘚類に関わらず、南極域の湖沼に生育する水生蘚類の分類や移入起源を考察する上でも一般的に考慮されてきた事でもある。例えば、Light & Heiwood (1973, 1975) は、地上に生育する蘚類が水中環境に適応した結果、湖沼中に生育するようになったと述べているし、Priddle (1979) は、シグニー島 (サウスサンドイッチ諸島) の多くの湖沼の中に、地上に生育している蘚類の小さな塊が見つかる事から大量の蘚類が陸上から湖沼に移入していると判断し、同島の湖沼に生育するほとんどの水生蘚類は陸上の種に起源すると推測している。しかしながら、陸上の蘚類が湖沼に侵入し水生化したというこれらの説は合理的ではあるものの、あくまで状況証拠による推測に基づいたものであると云える。

湖沼に生育する蘚類が本当に陸上の種と同じであると結論を下すためには、形態学的な類似点からも種の同一性が判断されるべきであるが、第3章でも例を示したように、沈水環境で生育する蘚類の植物体は変異性のため形態的特徴から種の同一性を判断する事はしばしば困難となる事も事実である。

4-1-3 目的

本研究では、曖昧な形態的特徴に基づいて行われた宗谷海岸の湖沼に生育する *Bryum* 属の蘚類に関する種の同定を一旦白紙に戻し、遺伝情報を利用することで種の同定を再検討する事を目的とした。そのため、本章では以降本種を“*aquatic Bryum*”と仮称する。*aquatic Bryum* は、*B. pseudotriquetrum* を含め南極域の地上に分布するとされる *Bryum* 属の蘚類7種のいずれかに含まれる可能性が考えられるため、本研究ではこれらの7種と *aquatic Bryum* を対象とし、葉緑体遺伝子2領域の配列に基づく分子系統解析と形態学的な検討を行う事とした。また、葉緑体遺伝子に基づく分子系統解析により *aquatic Bryum* との近縁性が示唆された種群を対象とした、核 ITS 領域に基づく解析を行うことで、*aquatic Bryum* の種を同定する事を目的とした。

4-2 試料と方法

4-2-1 試料

現在までの分類学的な研究により、南極域に分布する *Bryum* 属の蘚類は 7 種 — *B. archangelicum*, *B. argenteum*, *B. dichotomum*, *B. nivale*, *B. orbiculatifolium*, *B. pallescens*, *B. pseudotriquetrum* — が認められており、海洋性南極からは 7 種全てが分布するが、大陸性南極では、これらの内の 4 種 — *B. archangelicum*, *B. argenteum*, *B. orbiculatifolium*, *B. pseudotriquetrum* — が分布するとされている (e.g. Ochyra et al. 2008a). 大陸性南極に位置する昭和基地周辺の露岩域では、*B. orbiculatifolium* を除く 3 種が分布する事が明らかとなっている (神田 1987). 昭和基地周辺の露岩域に分布する 3 種のいずれかが湖沼の *aquatic Bryum* に対応している事が地理的な条件からは妥当であると考えられるが、主に海洋性南極に分布する他の *Bryum* 属 4 種や南極域からは未知の *Bryum* 属の蘚類種に対応する可能性を考慮し、南極域の全土より収集できた限りでのサンプルを用いて解析を行う事とした。大陸性南極からの計 265 サンプル (昭和基地周辺の露岩域: 223, ビクトリアランド: 13, ウィルクスランド: 30) に加え、海洋性南極からの計 115 サンプル (南極半島: 27, サウスシェットランド諸島: 76, サウスオークニー諸島: 9, サウスサンドウィッチ諸島: 3), 総計 380 サンプルを DNA 解析に供した (Table 4-1). これらのほとんどのサンプルでは、異なる種やクローンが混入する危険性を避けるために、DNA 抽出はシュート 1 本を用いて行う事とし、DNA 抽出を行う前に、光学および生物顕微鏡を用いて形態学的特徴を検討した (プレパラートの作成, 写真撮影を含む). しかしながら、解析を進める便宜状、事前に種の同定を行わず、分子系統解析を行った結果を踏まえて形態を再検討する事で種を同定した。

Imura et al. (2003) では、宗谷海岸の 7 つの露岩域にある 73 湖沼を対象に水生蘚類の分布を調査し、6 つの露岩域の 38 湖沼において *aquatic Bryum* が分布する事を報告した。本研究では、その内の 3 つの露岩域 (スカルブスネス, ストランドニッパ, ラングホブデ) の 6 湖沼 (あげは池, 長池, 中天平池, B-1 池, 上釜池) から採集された *aquatic Bryum* 計 7 サンプルを DNA 解析に供した。1 サンプルは、採集後に実験室において培養を行った試料からゲノ

ム DNA を抽出し、残りの 6 サンプルは、採集後に冷凍保存されていたものを使用した (Table 4-1). また、本解析における参考情報として南極域外から採取された *Bryum* 属 4 種、計 14 サンプルを DNA 解析に供した (Table 4-1).

4-2-2 DNA 抽出・PCR・シーケンス

本項では、南極域からの 380 サンプルと南極域外からの 14 サンプル、総計 394 サンプルの DNA 抽出と葉緑体遺伝子 2 領域 (*rps4*, *trnL-F*) の塩基配列の決定を行った (cf. Table 4-1). また、*aquatic Bryum* に関連する 16 サンプルに関して核 ITS 領域の塩基配列を決定した (cf. Table 4-4). DNA 抽出と PCR 反応、シーケンスは、基本的に「2-2-3 a, b, d」に準じて行ったため、本項での説明は割愛する。また、その内の 1 サンプル (No. 363; RILS11129B) では、核 ITS 領域の塩基配列をダイレクトシーケンスで決定する事ができなかったために、クローニング (cf. 2-2-3c) を行った後に、塩基配列を決定した。

4-2-3 葉緑体遺伝子 2 領域に基づく分子系統解析

分子系統解析は、葉緑体遺伝子の 2 領域を結合したデータセットに基づいて行った。本研究で DNA 塩基配列を決定した 395 サンプル (Table 4-1) に加え、DNA データベースから入手した 48 サンプル (2 科 8 属 45 種) のデータを用いて解析を行う事とした (Table 4-2)。DNA データベースからのデータは、現在の蘚類の分類体系 (Goffinet et al. 2008) において Bryaceae に含まれる属の種を中心に選んだが、*Rhodobryum* 属および *Brachymenium* 属が外群となるように設定して予備的な解析を行った際に、内群に含まれた Mniaceae の 3 種 (*Mielichhoferia megalocarpum*, *M. himalayana*, *Haplodontium reticulatum*) を含んでいる。なお、入手したデータは全て、Pedersen et al. (2003) もしくは Guerra et al. (2011) など解析に使用されたデータである。

総計 443 サンプルの塩基配列データのアライメントと分子系統解析は、「2-2-3 e, f」に準じて行い、最節約系統樹と近隣結合系統樹のブートストラップ値を併記した最尤系統

樹（進化モデルには、GTR+G を使用）を解析結果として示した (Fig. 4-1). しかしながら、本項の解析においては、南極産のサンプルと南極外のサンプルを区別して図示するために、両者の間で同一の配列になるサンプルがあっても例外的に別の OTU として扱い解析を行った（本研究で行う分子系統解析においては、通常、アライメント後に完全に同一の配列になるサンプルは、1 つの OTU として取り扱う事にしている; cf. 2-2-3 f).

4-2-4 南極域から採集されたサンプルの形態学的検討と種同定

葉緑体遺伝子 2 領域のデータセットに基づく分子系統解析により、南極産の 381 サンプルが割り当てられた 16 OTU の系統学的位置が推定された (cf. Fig. 4-3, Table 4-1). そこで、同一の OTU に含まれたサンプル群は、同一の種に分類される可能性が高い事を考慮に入れ、各 OTU に含まれたサンプル群の形態学的検討を行い、種の同定を試みた. 各サンプル (DNA 抽出に供したシュート) の形態は、同一のシュートの観察を行った際に撮影した写真と作成したプレパラートを確認した後、再度、標本を検討した. また、必要に応じて DNA の抽出から塩基配列の決定までをやり直した. 形態学的特徴は、過去の分類学的研究 (e.g. Ochyra & Ochi 1986; Kanda & Ochi 1986; Seppelt & Kanda 1986; Ochi & Kanda 1991; Ochyra 1998; Ochyra et al. 2008a) による各種の記載を参考とした. また、海洋性南極から採集された標本の多く (AAS からの貸与標本の全て) は、既に Ochyra et al. (2008a) で同定済みの標本であったが (cf. Table 4-1: Original identification), 本研究により同定を再検討した.

4-2-5 葉緑体遺伝子 2 領域と核 ITS 領域による *aquatic Bryum* と関連種群の解析

葉緑体遺伝子 2 領域のデータセットに基づく分子系統解析の結果 (cf. Fig. 4-3), *aquatic Bryum* と *terrestrial Bryum* (「4-3-2」で新たに仮称) の計 15 サンプルは、*B. nivale* と同定される種と同一の OTU に含まれる事が明らかとなった. また、同一の OTU としては扱わなかったが、データベースから入手した *B. turbinatum* と *B. uliginosum* とされる種のデータとも配列が一致した (cf. Fig. 4-3). しかしながら、分子系統解析に用いたアライメントは、類

縁関係が少し離れた分類群を含めて行われていたため、*trnL-F* 遺伝子領域においてアライメントが不明瞭になるサイトが除去されており、それらの中には *aquatic Bryum* や *terrestrial Bryum* のサンプル間で変異が起きているサイトも含まれていた。そこで、これらのサンプルと関連する種群のサンプルを対象として、葉緑体遺伝子 2 領域に加え、より進化速度の速いと考えられる核 ITS 領域の配列を用いたハプロタイプネットワーク解析により詳細な検討を行う事とした。解析に用いたサンプルの情報は、以下の本文と Table 4-4 に示した。

葉緑体遺伝子 2 領域の解析に用いるサンプルは、クレード C (cf. Fig. 4-3) に含まれたサンプルの内、本研究で塩基配列を決定した宗谷海岸の湖沼 (*aquatic Bryum*) と地上 (*terrestrial Bryum*) の計 14 サンプル、海洋性南極産の *B. nivale* 2 サンプル、OTU-9 の 1 サンプル、日本産の *B. turbinatum* 1 サンプルに加え、データベースから入手した *B. pallens*, *B. uliginosum*, *B. turbinatum*, *B. schleicheri* のデータ、総計 22 サンプルを用いた (Table 4-4)。塩基配列のアライメントとハプロタイプネットワーク解析 (parsimony limit = 90%) は、「2-2-3 e, g」に準じて行った。

上述の葉緑体遺伝子 2 領域の解析を行ったサンプルの中で、核 ITS 領域の配列が決定できた 16 サンプルに加え、データベースから入手した *B. uliginosum* 1 サンプル、総計 17 サンプル (Table 4-4) からなる核 ITS 領域のデータセットに基づき、ハプロタイプネットワーク解析を行った。なお、データベースから入手した *B. uliginosum* の核 ITS 領域の配列データは、葉緑体遺伝子配列 2 領域のデータが登録されていた標本とは異なる標本から得られたものである。塩基配列のアライメントとハプロタイプネットワーク解析 (parsimony limit = 90%) は、「2-2-3 e, d, f」に準じて行った。

4-3 結果

4-3-1 分子系統解析

443 サンプルからなる葉緑体遺伝子 2 領域のデータセットは、総計 765 サイト (*rps4*: 503, *trnL-F*: 262) を含んでおり、その内、不変サイト数は 636, シングルトンサイト数は 77, 節約法情報サイト数は 52 であった. アライメントの結果, 南極産の 381 サンプルは多くのサンプルが完全に同一の配列を有していたため, 16 OTU としてまとめられ (Table 4-1: OTU), それ以外の 62 サンプル (45 種) は 50 OTU としてまとめられた. そのため, 最終的には, 66 OTU のデータを用い, 分子系統解析を行った. 得られた最尤系統樹 (対数尤度 = -2272.70) を Fig. 4-3 に示す.

Rhodobryum 属 4 種および *Brachymerium* 属 2 種 (50TU) を外群として設定した系統樹には, ブートストラップ値 50 以上で支持される 6 つのクレード (A–F) が含まれた. クレード A と B の上位の分岐が支持される (BS = 77 / 78/82) 事を除けば, クレードに含まれない OTU やクレード間の系統関係は不明瞭であった. クレード A には, 南極産の 213 サンプルが含まれる OTU-1, 119 サンプルがそれぞれ含まれる OTU-2 – OTU-7 を含んでおり, 結果として南極産 381 サンプルの大半である 332 サンプルが含まれた. クレード B には OTU-8, クレード C には OTU-9 と -10, クレード D には OTU-11, クレード F には OTU-14, -15, -16 が含まれた. OTU-12 と -13 は, 分岐が支持されるクレードには含まれなかった.

4-3-2 南極産 *Bryum* 属既知 7 種と *aquatic Bryum* の系統学的位置

本項では, 南極域に分布する既知の *Bryum* 属 7 種に対応している OTU の分子系統学的位置を確認した (cf. 4-2-4) 後に, 宗谷海岸の湖沼から採集された *aquatic Bryum* が含まれる OTU を確認した. 結果を以下の本文と Table 4-1, Fig. 4-3 に示した. また, 既知 7 種の形態写真は Fig. 4-5 に, 形態学的特徴をまとめ Table 4-3 に示した.

OTU-1 から OTU-7 に含まれる 332 サンプルは, *B. pseudotriquetrum*, *B. archangelicum*, *B. pallescens* のいずれかの種 (Fig. 4-5a-c) に同定された. そのうちの OTU-2, -5, -7 に含まれ

るサンプル群は *B. archangelicum* 1 種のみに対応していたが、その他の 4OTU (-1, -3, -4, -6) に含まれるサンプル群は、2 種もしくは 3 種に対応していた。そのため、Fig. 4-3 では便宜上、OTU-1 から OTU-7 に対応する種群とそのサンプル数をまとめて示した。OTU-10 に含まれる 17 サンプルの内の 2 サンプルは *B. nivale* (Fig. 4-5d) , OTU-11 の 1 サンプルは *B. orbiculatifolium* (Fig. 4-5e) , OTU-14 の 6 サンプルは *B. dichotomum* (Fig. 4-5f) , OTU-15 と OTU-16 に含まれる計 6 サンプルは *B. argenteum* (Fig. 4-5g) にそれぞれ対応づけられた。3 種がまとめて含まれ、1 もしくは 2 塩基の置換のみでしか区別されない OTU-1 から OTU-7 とは異なり、後者の 4 種が対応する OTU は、互いに独立した系統学的位置を有していた。

宗谷海岸の湖沼から採集された *aquatic Bryum* の 7 サンプルは OTU-10 に含まれた。OTU-10 には、その他にも昭和基地周辺の地上から採集された 7 サンプル (以降、本研究では、昭和基地周辺の地上から採集されたこれらのサンプルを “*terrestrial Bryum*” と仮称する) に加え、上述したように *B. nivale* と同定される 2 サンプル (Fig. 4-5d) が含まれていた。また、同一の OTU としては扱わなかったが、データベースから入手した *B. turbinatum* と *B. uliginosum* とされる種のデータとも配列が一致していた。その他にも、日本産の *B. turbinatum* やデータベースから入手した *B. schleicheri* とされる種のデータが、同一のクレード (BS= 65/66/70) に含まれた。

4-3-3 *aquatic Bryum* と関連種間におけるハプロタイプネットワーク解析

22 サンプルを対象とした葉緑体遺伝子 2 領域のアライメントは、インデルを含めて総計 998 のサイト (*rps4*: 537, *trnL-F*: 461) を含んでおり、このアライメントを基にハプロタイプネットワークを推定した (Fig. 4-4a)。先に行った分子系統解析の結果 (cf. Fig. 4-3) では、*aquatic Bryum*, *terrestrial Bryum*, *B. nivale* の計 16 サンプル、データベースからの *B. turbinatum*, *B. uliginosum* の計 2 サンプルが同一の配列となったが、本解析の結果 (Fig. 4-4a) ではそれらの内で *aquatic Bryum* の 3 サンプルを含むハプロタイプ (AM29, AM30, L67) において共通した 2 塩基の置換変異がある事、データベースからの *B. uliginosum* の 1 サンプル

(BU1^{*}) では 5 塩基のインデルがある事が確認された. その他の *aquatic Bryum* と *terrestrial Bryum* の計 12 サンプルと *B. nivale* の 2 サンプル, データベースからの *B. turbinatum* 1 サンプル (BT2^{*}) は, 同一の配列を有しており, 主要なハプロタイプを構成した. 本解析に用いたその他のサンプルでは, 日本産の *B. turbinatum* 1 サンプル (BT1) は 1 塩基置換により, データベースからの *B. schleicheri* 1 サンプル (BS^{*}) は 6 塩基置換と 3 塩基のインデルにより, それぞれ主要なハプロタイプから区別された. *B. pallens* (BP^{*}) や OTU9 のサンプルは, 多くの塩基置換とインデルにより区別された.

核 ITS 領域のアライメントは, インデルを含めて総計 977 のサイトを含んでおり, 17 サンプルは 6 ハプロタイプへと割り当てられた (Fig. 4-4b). 90% parsimony limit では, 2 つのハプロタイプ (OTU9 と BU2^{*}) がネットワークにつながらなかったが, 条件を緩く設定 (limit = 50 step) して解析する事でつながったネットワークを参考情報として点線で示した. *aquatic Bryum* の 2 サンプル, *terrestrial Bryum* の 5 サンプル, *B. nivale* の 2 サンプルは, 同一の配列を有しており, 主要なハプロタイプを構成した. その他の 2 つ (AM12, AM48, S26), (AM30) のハプロタイプは, それぞれ 1 もしくは 3 塩基の変異により主要なハプロタイプから区別された. 日本産の *B. turbinatum* 1 サンプル (BT1) は, 最小で 4 塩基の変異により *aquatic Bryum* のサンプルを含むハプロタイプから区別された.

4-3-4 *aquatic Bryum* と関連種間 (*terrestrial Bryum*, *B. nivale*) における形態比較

Fig. 4-4 で示されたように, *aquatic Bryum* と *terrestrial Bryum*, *B. nivale* の多くのサンプルで, 葉緑体遺伝子と核 ITS 領域の配列が完全に一致した. このことから, これらのサンプルは同一の種に含まれる可能性が示唆される. そこで, これらのサンプルの形態学的特徴と類似性について検討する事とした. *aquatic Bryum* では, 本研究で DNA 解析に供した 7 サンプルの検討を行った. 地上から採集された *terrestrial Bryum* の 7 サンプルの内, 3 サンプルは採集者により既に培養されていたもので, 植物体が長く徒長するなど形態がかなり変異していたために, 本研究による検討からは除外し, 残りの 4 サンプルを用い検討を行う事と

した。海洋性南極から採集され *B. nivale* と同定された 2 サンプルは、アレクサンダー島から同所的に採集された標本であり、1 標本 (RILS 11130) は、融雪による水たまりの中から採集されたもので、水生化した蘚類の特徴である長く徒長した茎を有していたが、残りの 1 標本 (RILS 11129B) は、ハビタットに関する記載はなかったが、緩い構造のコロニーと植物体の形態から湿った地上 (連続標本である事からも、恐らく、水たまりの脇) から採集されたものと考えられる。そのため、アレクサンダー島と宗谷海岸の 2 地域の沈水環境と陸上環境からそれぞれ採集された標本を対象に形態学的な検討を行う事ができた。結果を以下の本文と Table 4-3 にまとめ、形態写真を Fig. 4-6 と 4-7 に示す。

Ochyra et al. (2008a) は、南極域に産する *B. nivale* の特徴的な形質として広卵形の葉と葉基部の細胞が上部の細胞と比べて顕著に分化する (細胞壁が緩くなり膨らむようになる) 事を指摘した。宗谷海岸の湖沼から採集された *aquatic Bryum* (Fig 4-6a) は、*terrestrial Bryum* (Fig 4-6b) や海洋性南極の *B. nivale* (Fig 4-6c, d) と比較し、葉の幅が細長くなる傾向にあった。葉の基部は、茶色になる事はあったが、上部の細胞と比べ顕著に分化する事はなく、わずかに長くなるか膨らむ程度であった (Fig. 4-7)。他の 3 者と比較し、植物体は細長く徒長し、葉が小さくなった。宗谷海岸の地上から採集された *terrestrial Bryum* では、葉の幅は広く、葉の基部の細胞は、上部の細胞と比べて顕著に分化した (準正方形~準円形に膨らみ、細胞壁は緩くなった)。この形態学的特徴は、Ochyra et al. (2008a) で指摘された *B. nivale* の特徴に合致しており、実際に、葉の形や特徴は海洋性南極の *B. nivale* に類似していた。

4-3-4 既知 7 種に対応しないサンプルの形態学的検討

南極域に分布する既知の *Bryum* 属 7 種や *aquatic Bryum* もしくは *terrestrial Bryum* に対応していた 362 サンプルは計 12 OTU に割り当てられた。それに対し、残りの 19 サンプル (全て海洋性南極からの採集標本) は、前述の 12 OTU とは異なる系統学的位置にある 4OTU (OTU-8, -9, -12, -13) へとそれぞれ割り当てられた (Fig. 4-1)。これらのサンプルの形態学的特徴を検討した結果を以下の本文と Table 4-3 にまとめ、形態写真を Fig. 4-7 に示し

た.

OTU-8に含まれた10サンプルは、他の南極産のサンプルが含まれるOTUとは独立した系統学的位置を有する事に加え、特徴的な形態形質 (Table 4-3: 比較的大型の植物体と葉, 黒い仮根が密集する事など) を有する事が確認された. 同様に OTU-9 に含まれた6サンプルも、独立した系統学的位置に加え、特徴的な形態形質 (Table 4-3: 比較的大型の葉, 葉基部は赤みを帯びない, 葉基部の細胞壁は緩くならない) を有していた. OTU-12 に含まれた2サンプルの系統学的位置は不明瞭であり、植物体が小型 (もしくは未発達) な事もあり、特徴的な形態形質は確認できなかった. OTU-13 に含まれた1サンプルは、OTU-12 と同様に系統学的位置は不明瞭であったが、特徴的な形態形質 (Table 4-3: 茎の下部の葉が細長く、披針形に近づく) を有する事が確認された.

4-4 考察

葉緑体遺伝子配列に基づく分子系統解析およびハプロタイプネットワーク解析の結果、宗谷海岸の露岩域に点在する湖沼から採集された水生の *Bryum* 属蘚類 (*aquatic Bryum*) は、海洋性南極に分布する種である *B. nivale* と同じ系統学的位置を示し (Fig. 4-3), 大半のサンプルで完全に同一の葉緑体遺伝子配列を有していた (Fig. 4-4a). さらに、宗谷海岸の地上から採集されたサンプルの中にも、割合としてはわずかであるが、*aquatic Bryum* および *B. nivale* と完全に同一の葉緑体遺伝子配列を有するサンプル (*terrestrial Bryum*) があった (Fig. 4-3, Fig. 4-4a). また、葉緑体遺伝子よりも進化速度が早いと考えられる核 ITS 領域においても、*aquatic Bryum* と *terrestrial Bryum* のいくつかのサンプルは、*B. nivale* と完全に同一の配列を有していた (Fig. 4-4b). これらのサンプルにおける塩基配列の同一性は、宗谷海岸の湖沼と地上に生育する *aquatic Bryum* と *terrestrial Bryum* が、海洋性南極に分布する *B. nivale* と同一の種である可能性を示唆していた. これらのサンプルの形態学的な検討を行った結果、*terrestrial Bryum* と海洋性南極の *B. nivale* 2 サンプルの間には、葉の形態学的特徴にかなり類似している点を確認された (Fig. 4-3, Table 4-3). そのため、形態学的な観点からも *terrestrial Bryum* と海洋性南極の *B. nivale* は、同一の種として判断する事ができると考えられる. それに対して、*aquatic Bryum* と *terrestrial Bryum* のサンプル間では、種の同一性が判断できるような明瞭な類似点は観察されなかった. これは、従来から指摘されているように、沈水環境で生育する蘚類は形態が変異しやすいためと考えられる. しかしながら、形態形質の類似性はなくとも、遺伝的な同一性および地理的な条件を考慮すると、両者は同種とするのが妥当であると考えられる. 以上のような遺伝的および形態学的な証拠と一部の推測に基づき、本研究では、宗谷海岸からの湖沼と陸上から採集された *Bryum* 属の種 (*aquatic Bryum* と *terrestrial Bryum*) を、*B. nivale* として同定した.

B. nivale Müll. Hal. は、Pöppig により 1829 年にチリの Bío-Bío 州より採集された標本に基づき Müller (1848) が記載した種であり、南極域からは Ochyra et al. (2008a) により海洋性南極のアレクサンダー島から採集された 2 標本 (Fig. 4-8) に基づいて報告された. 本種の

分布は、上述した2地域の他は、亜南極のマリオン島からの報告 (Ochyra & Hertel 1990 as *B. ellipsifolium*; Ochyra et al. 2008a) に限られており、世界的に極めて希な種であると考えられる。アレクサンダー島から採集された2標本は、融雪による水たまりと地上からそれぞれ採集された標本であったが、両生育型で葉の形態に顕著な相違は見られなかった。この事は、宗谷海岸における本種の湖沼と地上に生育型で見られる形態の相違と対比して考察すると興味深い。まず、本種は両地域において地上と水中の両方に分布するが、宗谷海岸の水中の生育環境は湖沼、アレクサンダー島では水たまりという違いがある。すなわち、永続的で安定した環境と一時的で不安定な(可能性のある)環境という違いである。アレクサンダー島に産する水たまりと地上の生育型を比べた際に、葉の形態がそこまで変化しないのは、安定した水中環境で長期間生育する事ができていないためであり、逆に、宗谷海岸の湖沼の生育型では、葉の形態が変化するに至るほどの時間を湖沼という安定的な環境で過ごしてきた事によるのかもしれない。宗谷海岸の本種で確認された地上と湖沼の生育型における形態変異の程度は、未だ十分に検討されているとは云えないために、より詳細な形態学的検討を行う必要がある。

上述してきたように、本研究では宗谷海岸の露岩域から新たに確認された種を、*B. nivale* として同定した。これは、率直に言うと、Ochyra et al. (2008a) の検討により、アレクサンダー島から採集された2標本が *B. nivale* として記載されていたために他ならない。彼らは、*B. nivale* のタイプ標本を検討し、本種の最も特徴的な形態形質として葉基部の細胞が顕著に分化する事を見だし、アレクサンダー島の標本を *B. nivale* として同定した。しかしながら、同時に *B. nivale* とされる種を確立するためには、より詳細な検討が必要である事も指摘している。これは、*B. nivale* が極めて希にしか分布しないために、本種の十分な標本数に基づいた検討ができておらず、近縁種群との比較をする際に必要となる種の範囲づけが困難となっているためであると云える。また、本種では朔(朔柄はタイプ標本に残っている)が見つからない事もあり、その点でも分類が困難となっていると考えられる。実際、これまでに本種を対象とした研究(目録の類は除く)は、ほとんどなく、Müller (1848) による原記

載と Ochyra et al. (2008a) 以外は, Ochi (1982, 1992) により検討され, 見解が述べられているのみである. これらの研究では, 特に以下に示す 2 種 (*B. turbinatum* と *B. schleicheri*) において, *B. nivale* との関連性が指摘されてきた. Ochi (1982) では, *B. nivale* (雌雄同株) を *B. turbinatum* (雌雄異株) の極端な形態変異型であると示唆したが, 葉形と雌雄性が異なることから, 本種を暫定的に有効種とした (現に Ochi が検討した JE 所蔵のアイソタイプには *B. turbinatum* と同定されたラベルが残されている). その後, Ochi (1992) は *Bryum* 属内の分類体系と有効種をまとめ, *B. nivale* を疑問種として扱った. また, *B. nivale* の原記載では, *B. schleicheri* (雌雄異株) が本種と類似する事が指摘されている (Müller 1848 as *B. turbinatum* var. *schleicheri*). Ochyra et al. (2008a) は, *B. turbinatum* よりも *B. schleicheri* が *B. nivale* に近縁である事を示唆し, *B. schleicheri* では雌雄性以外の形質は完全に一致すると述べた. 上記 2 種以外では, *B. cyclophyllum* が *B. nivale* に類似するが, 葉基部の形態ではっきり区別されると述べられている (Ochyra et al. 2008a). 従って, これらの研究で示唆されたように, *B. nivale* は *B. turbinatum* および *B. schleicheri* に最も近縁, もしくは同一の種である事も考えられる. その他にも, Spence (2011) では, *B. nivale* を除いた後 2 種と *B. uliginosum*, *B. pallens* の間での形態学的な関連性 (相違点と類似点) が述べられている.

B. nivale に最近縁と考えられる 2 種 (*B. turbinatum*, *B. schleicheri*) とその他にも関連性が指摘されていた 3 種 (*B. cyclophyllum*, *B. uliginosum*, *B. pallens*) は, 本研究の解析において関係性を検討することができた. 分子系統解析においては, これらの 5 種と *B. nivale* は, 同一のクレード C に含まれる事から, 遺伝的にも近縁な種である事が明らかとなり, 特に *B. turbinatum*, *B. uliginosum*, *B. schleicheri* の 3 種が近縁である事も示唆された (Fig. 4-3). 葉緑体遺伝子に基づくハプロタイプネットワーク (Fig. 4-4a) では, *B. schleicheri* (**BS**) と *B. uliginosum* (**BU1**) のサンプルに比べ, *B. turbinatum* の 2 サンプル (BT1 と **BT2**) で変異の数が少なくなった. 核 ITS 領域に基づくハプロタイプネットワーク (Fig. 4-4b) では, *B. turbinatum* (**BT2**) と *B. schleicheri* のサンプルを含まない事に加え, *B. uliginosum* として使用したサンプルが異なるために, 一概に比較はできないものの, *B. turbinatum* (BT1) のサンプ

ルで変異の数が少なく、*B. nivale* のサンプル群とネットワークでつながった。これらの結果から、遺伝的には *B. turbinatum* が *B. nivale* に最も近縁な種とされる可能性が示唆された。しかしながら、本解析において *B. nivale* と比較した各種のサンプルは、*B. turbinatum* の 1 サンプル (BT1) を除けば、データベースからのデータによるものであり、あくまで予備的な解析に他ならない。本研究では、宗谷海岸とアレクサンダー島に産する種を Ochyra et al. (2008a) による見解を踏まえ、暫定的に *B. nivale* として同定するが、将来的には、近縁性が推測される各種 (特に *B. turbinatum*, *B. uliginosum*, *B. schleicheri* の 3 種) のサンプルを世界中から収集し、詳細な遺伝的解析と各種のタイプ標本も含めた形態学的解析に基づく検討が必要になると考えられる。

Ochyra et al. (2008b) は、*B. nivale* を指し “It is very easy to distinguish by its deeply concave, broadly ovate to suborbicular leaves ~.” と述べ、葉の形態から他の南極産の蘚類と容易に区別されるという事を強調した。確かに、Ochyra et al. (2008a) で記載された 2 標本 (Table 4-1: No. 364, 365, Fig. 4-5X, Fig. 4-7) や本研究で検討した *terrestrial Bryum* 2 標本 (Table 4-1: No. 357, 358, Fig. 4-6, Fig. 4-8) は、葉の形態から他の南極産の *Bryum* 属の種と区別する事ができる。しかしながら、必ずしもこの種の同定は容易でない事も考えられる。本研究で再検討した Ochyra により同定された標本 65 点の中には記載に用いられた 2 標本以外にも、*B. nivale* (cf.) として同定された事のある標本 5 点 (Table 4-1; No. 197, 282, 286, 300, 333) が含まれていた。Ochyra et al. (2008a) では、No. 197 は検討標本にリストアップされていなかったが、他 2 点 (No. 286, 333) は *B. pseudotriquetrum* として再同定されていた。これは、2001 年の時点では、Ochyra が本種の特徴を正確に把握していなかったためと推測される。対して、その他の標本 2 点 (No. 282: PC 856, No.300: RILS 12179) は、2009 年以降に Ochyra により *B. nivale* (cf.) として新たに同定された標本であるため、同定はそれまでの知見に基づいて行われたはずである。しかしながら、本研究での再検討では、これらの標本は形態学的にも *B. nivale* ではなく、*B. pseudotriquetrum* として同定された。単に Ochyra による同定が間違っていた事や何らかのミスと考えられるが、この事からも本種の形態学的な同定に際

しては注意が必要である事が示唆される。

同様に、南極域の外で *B. nivale* として同定されてきた標本の情報に関しても注意が必要である。Ochyra et al. (2008a) は、タイプ産地 (チリの Bío-Bío) 以外にも、亜南極のマリオン島に *B. nivale* が分布する事 (Ochyra & Hertel 1990 as *B. ellipsifolium*) を報告したが、その他の地域からも少なくとも 3 例の *B. nivale* に関する記録がされている。1 つには、New York Botanical Garden (NY) の標本庫に収蔵されている標本がある。これは、チリナバリノ島から採集された標本 (W. R. Buck 41449) を Ochyra が 2002 年に *B. nivale* として同定したものであり、チリの蘚苔類フロラやチェックリストなどの文献にも *B. nivale* としてリストされている (Buck 2002, 2010; Müller F. 2009)。また、亜南極のケルゲレン島からは、*Bryum flaccidissimum* Cardot & Thér. という種が記載されていた (Theriot 1911)。この種は、過去に Ochi (1972) によりアイソタイプ (S-PA, Boissier, 1909, s. n.) が検討され、*B. weigeli* Spreng. の異名として処理された種である。その後、2002 年に Ochyra は *B. flaccidissimum* のシタイプ 2 標本 (PC0136629, PC0136630) を検討し、*B. nivale* として同定した^{*}。他の研究者により *B. nivale* として同定された標本も存在する。カリフォルニア大学の植物標本庫 (UC) には、ワシントンより採集され、2000 年に *B. nivale* として同定された標本 (D. H. Norris 98190) が収蔵されている。上記 3 例の情報は、いくつかのデータベース (GBIF, Global Plants, NYBG, CNABH) から容易に確認できる。しかしながら、UC 所蔵の標本はともかく、Ochyra et al. (2008a) では、自身で同定を行った前者 2 つの例に関しても全く触れていない事もあり、これらの情報の取り扱いには注意が必要であると考えられる。

4-1-2 で述べたように、宗谷海岸を含め南極域からは少なくとも 6 地域の湖沼群 (Fig. 4-1) において水生の *Bryum* 属蘚類の分布が確認され、*B. pseudotriquetrum* として処理されてきた。しかしながら、本研究により検討された限り、宗谷海岸の湖沼に生育する種は、

* Ochi の論文の中では、アイソタイプを検討したと記述してあり、Ochyra の検討した PC の標本はシタイプとして標本庫 (PC) に登録されている。Theriot 1911 の記載文ではタイプが指定されていない。

B. pseudotriquetrum とは異なる事が確認された事からも、他の地域の湖沼に分布する水生の *Bryum* 属蘚類に関しても分類を再検討する必要性がある事が考えられる。また、実のところ宗谷海岸の湖沼に分布する水生の *Bryum* 属蘚類の検討も十分であるとは言い難い。宗谷海岸では少なくとも 38 の湖沼において *Bryum* 属の蘚類が分布する事 (Imura et al. 2003) を考慮すると、本研究により検討されたサンプル数 (7 サンプル) では、宗谷海岸の湖沼群に分布する *Bryum* 属蘚類が本当に単一の種であるかどうかを確認するには不十分であると言わざるを得ない。これは、湖沼の蘚類のサンプルは採集自体が困難なため、本研究により検討を試みたサンプル数も 40 標本あまりと少なく、状態もよくないためか、多くのサンプルで DNA 解析 (PCR による増幅反応) が失敗した結果である。今後は、DNA 解析の手法 (DNA 抽出と PCR 反応) の改良と共に、多くの湖沼から採集されたなるべく状態のよいサンプルを確保し、検討を引き続き行う必要性があると考えている。

本研究における分子系統解析では、海洋性南極から採集された 19 サンプルが、南極域に産する既知の 7 種が割り当てられた 12OTU とは異なる系統学的位置にある 4OTU (OTU-8, -9, -12, -13) へと割り当てられた (Fig. 4-2)。これらの 4OTU に含まれるサンプルは、既知の 7 種とは異なる系統学的位置に加え、形態的にも区別されるため、それぞれ独立した種である事が示唆される。そこで、本研究ではこれらの 4 OTU (OTU-8, -9, -12, -13) に含まれるサンプルを、順に *Bryum* sp. [A], *Bryum* sp. [B], *Bryum* sp. [C], *Bryum* sp. [D] と仮に称する事とした* (Table 4-1; No. 333-348, 367-369)。*Bryum* sp. [A] として同定された 10 標本は、共通して、比較的大型で黒みを帯びる植物体と葉を有している点で特徴的だが (Fig. 4-7 a, Table 4-3), Ochyra et al. (2008a) により *B. pseudotriquetrum* として同定されていた 2 点の標本 (No. 333, 342) が含まれているように、南極産の *B. pseudotriquetrum* の形態に類似していた。南極産の *B. pseudotriquetrum* が含まれるクレード A の姉妹クレードであるクレード B に含まれている事から、系統学的にも比較的近縁な種であると示唆される (Fig. 4-3; OTU-8)。 *Bryum* sp. [B] として同定された 6 標本は、全てサウスシェットランド諸島のキングジョージ島から採集されたものである。比較的大きい広卵形の葉を有しており *B. nivale* に類似す

るが、細胞壁は緩くならず、上部と比べて変化しない点で区別される (Fig. 4-7b, Table 4-3). *Bryum* sp. [B]と *B. nivale* は、クレード C 内のそれぞれ別のサブクレードに含まれており、系統学的にも比較的近縁な種であると示唆される (Fig. 4-3; OTU-9). *Bryum* sp. [C] として同定された 2 標本は、Ochyra et al. (2008a) では、*B. orbiculatifolium* として同定されていた標本である。植物体や葉は小型であり、特徴を欠くが、葉基部が赤くなる点で *B. orbiculatifolium* とは区別されるが、未発達な *B. pseudotriquetrum* の植物体とは区別する事が困難である。*Bryum* sp. [D] として同定された 1 標本は、*Bryum* sp. [C]と同様に Ochyra et al. (2008a) では、*B. orbiculatifolium* として同定されていた標本である。茎の先端部の丸く小さい葉は、*B. orbiculatifolium* に類似するが、茎の下部の葉は、披針形に近づく点が特徴的であり、*B. orbiculatifolium* とは区別される。*Bryum* sp. [C] (OTU-12) と *Bryum* sp. [D] (OTU-13) の系統学的位置は不明瞭だが、既知 7 種、*Bryum* sp. [A] および *Bryum* sp. [B] はクレード A-D のいずれかに含まれているため、少なくともそれらの種とは離れた位置になる事が示唆される。

南極域から採集された *B. pseudotriquetrum*, *B. archangelicum*, *B. pallescens* の 3 種、総計 332 サンプルは、OTU-1 から OTU-7 のいずれかに対応しており、南極域外から採集された、もしくはデータベースに登録されていた *B. archangelicum* や *B. pallescens* のサンプルなどと合わせてクレード A に含まれた。これらの 3 種は、*Cladodium* 節に属し、形態学的にも比較的近縁な種であるとされている (Ochi 1992 as sect. *Caespiticia*; Ochyra et al. 2008a) 事からも妥当な結果であると云える。しかしながら、南極域外から採集された *B. pseudotriquetrum* と同定されるサンプルは、クレード B に含まれていた。この事は、南極域に分布する *B. pseudotriquetrum* とされる種が、南極域外に分布する *B. pseudotriquetrum* とは異なる種であり、むしろ *B. archangelicum* や *B. pallescens* とされる種に近縁もしくは同種とされる可能性を示唆している。*B. pseudotriquetrum* は、南極域 (特に大陸性南極) において最も普遍的に分布する蘚類としてよく知られており、本種を対象としてこれまでに多くの生物学的研究が行われている。もし、南極域に産する本種の帰属が変更されるような事があれば、南極の陸上生物学の研究に対して非常に大きな影響を与える事が予想されるだろう。

第5章 陸上に生育するハリガネゴケ属蘚類近縁3種の分子系統学的関係

5-1 背景と目的

5-1-1 はじめに

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb. は、世界的に広い分布域を持つ種であり、特に南極域—少なくとも大陸性南極—においては最も普遍的かつ豊富に分布する蘚類種であると考えられているが (e.g. Savich-Lyubitskaya & Smirnova 1972 as *B. algens*; Seppelt & Greene 1998; Convey et al. 2001; Lewis Smith 2005a; Cannone & Seppelt 2008; Cannone et al. 2013), 形態変異の幅が非常に広いという事もよく知られている (e.g. Nakanishi 1979 as *B. inconnexum*; Ochi 1979; Seppelt & Kanda 1986; Ochyra et al. 2008a). 生育環境などの変化によって生じると考えられる *B. pseudotriquetrum* の形態可塑性により、本種の同定はしばしば困難となり、形態の類似する近縁種2種—*B. archangelicum*, *B. pallescens*—との間の同定や分類に関しても未だ不明瞭な点が残されていると云える。

5-1-2 分類

Kanda & Ochi (1986) は、南極産の *Bryum* 属の分類に関し, “Vegetative characters are generally not available for taxonomic treatment for the following reasons: 1) the stems are extremely variable in length, thickness, foliation, branching, etc., 2) the leaves vary in size, shape, serrulation and revolution of margin, length and thickness of the costa, differentiation of border, etc. and 3) leaves are often damaged mechanically.” と述べた。この事からも、南極産の *Bryum* 属の種を正確に同定するためには、孢子体の形質や生殖器の配置 (雌雄性) が重要になる事は明らかである。しかしながら、南極域に産する *Bryum* 属の種では、ただ1種を除き基本的に孢子体を形成する事はなく、生殖器が形成されても雌雄性が変化している事が多い。さらに、まれに孢子体が形成されていても、未発達であったり、物理的に破損していたりする事も多く、分類形質として使いにくい。そのため、必然的に配偶体の形態に基づいて種の分類や同定が

行われるが、南極域の厳しい環境条件下では上述したように配偶体の形態が変異しやすい事も確かである。このような状況により、南極産の *Bryum* 属の分類学的研究が行われた初期には、多くの分類群が新記載される事となり分類学的な混乱を引き起こした。この初期の分類学的混乱は、Ochi (1970, 1976, 1979) により、それまでに南極域より新記載された多くの分類群が *B. pseudotriquetrum* の異名として処理された事に始まる近年の分類学的再検討により現在では、ほぼ収束したと云える。しかしながら、孢子体や生殖器の特徴が分類形質として使えないという根本的な問題点がある事には変わらず、南極域に産する *Bryum* 属 3 種の同定・分類には未だ不明瞭な点が残されていると云える。以下の本文において、これらの 3 種の発見の経緯や分類学的な問題点を列挙し、Fig. 5-1 に南極域内における分布、Table 5-1 に形態学的な形質の特徴点、Table 5-2 に大陸性南極に産する孢子体のついた *Bryum* 属の種に関する見解をまとめる。

Ochi (1979) では、南極域に産する *Bryum* 属の種を同定するにあたり、植物相の類似性を考慮し、3 パターンの地理的な分布 (世界広範種、両極分布種、亜南極に分布する種) を示す *Bryum* 属の中から計 14 種を選び、南極産の *Bryum* 属の種と形態学的な比較を行った。そして、南極産の *Bryum* 属の種に対応する候補を 4 種—*B. algovicum*, *B. stenotrichum*, *B. caespiticium*, *B. pseudotriquetrum*—へと絞り、これらと葉の形態の特徴を詳細に比較する事で、最終的に南極産の種を *B. pseudotriquetrum* (bimum type) として同定した。南極産の種が雌雄同株の倍数体 (n=20) とされている (Tatuno 1963 as *B. inconnexum*) のに対し、南極外に分布する通常の *B. pseudotriquetrum* が雌雄異株 (n=10) であり、*B. pseudotriquetrum* (bimum type) は雌雄同株 (n=20) として知られていたためである。

南極域に分布する *Bryum* 属において、頻繁に孢子体を形成する事が知られている唯一の種が *B. archangelicum* Bruch & Schimp. [= *B. amblyodon* Müll. Hal.] である。本種は、海洋性南極 (Ochyra & Ochi 1986) と宗谷海岸 (Kanda & Ochi 1986) のそれぞれの地域から採集された孢子体のついた *Bryum* 属の標本に基づき、ほぼ時を同じくして報告された。それぞれの地域から採集された *B. archangelicum* は、配偶体の特徴 (雌雄同株、分化した舷、長く突

出する中肋) と孢子体の特徴 (内朔歯の間毛は欠くか痕跡的, 荒い乳頭のある孢子) の組み合わせから, 南極域内外の *B. pseudotriquetrum* やその他の *Bryum* 属の種と区別されるとして, それぞれの報告において独立に本種として同定された (Table 5-1). Kanda & Ochi (1986) では, 宗谷海岸から採集された標本と Ochyra & Ochi (1986) で同定された海洋性南極産の *B. archangelicum* の標本の比較も行われ, 植物体 (仮根の密生の程度) や葉 (細胞の大きさ, 中肋の突出の程度, 葉縁の外曲の程度など), 内朔歯の長さなど, いくつかの相違点を見いだしたが, 同種である事が確認された. 以降, 現在までに海洋性南極においては多くの地域からの分布が報告されており (e.g. Chen et al. 1993; Ochyra 1998; Lewis Smith & Convey 2002, 2005b as *B. amblyodon*), 宗谷海岸周辺からも 8 ケ所の露岩域から標本が採集され, 現在では約 100 点の標本が標本庫 (NIPR) に収蔵されている (<http://antmoss.nipr.ac.jp>).

昭和基地周辺の露岩域以外にも, 大陸性南極からは南ビクトリアランドとケンプランドの 2 地域において孢子体のついた *Bryum* の標本が採集された事がある (Fig. 5-1). 南ビクトリアランドからは, Rastorfer (1971 as *B. antarcticum*) により採集され室内で培養されていた材料中にいくつかの孢子体が形成された事が報告された. その他にも, 1995 年に Lewis Smith により 2 標本 (Lewis Smith & Convey 2002), 1998 年に Imura により 4 標本 (未発表) の孢子体のついた *Bryum* が採集されている. ケンプランドからは, フォード島の 2 地域から, Filson & Willis (1975 as *B. algens*) と Seppelt & Kanda (1986) により孢子体のついた *Bryum* がそれぞれ採集された. しかしながら, 昭和基地周辺の露岩域より採集されている *B. archangelicum* を含め, 大陸性南極から採集されている孢子体のついた *Bryum* の標本 (Imura による採集品を除く) の同定に関しては, 研究者 (Kanda & Ochi, Seppelt, Ochyra) の間での見解が統一されていないように思われる (Table 5-2). Kanda & Ochi (1986) では, Rastorfer (1971) と Filson & Willis (1975) により報告された孢子体のついた *Bryum* を昭和基地の周辺に産する *B. archangelicum* と同種である可能性が高いと判断した. Seppelt & Kanda (1986) は, Seppelt 自身によりケンプランドから採集した孢子体のついた *Bryum* を *B. pseudotriquetrum* として記載した上で, その他の大陸性南極に産する孢子体のついた *Bryum* (Rastorfer 1971;

Filson & Willis 1975) や *B. archangelicum* (Kanda & Ochi 1986) の葉の形態は、大陸性南極に産する胞子体のついてない *B. pseudotriquetrum* に類似すると述べた。Ochyra et al. (2008a) は、ケンプランドに産する胞子体のついた *Bryum* (Filson & Willis 1975; Seppelt & Kanda 1986) を Seppelt & Kanda (1986) の見解と同様に *B. pseudotriquetrum* と判断し、さらに昭和基地の周辺に産する *B. archangelicum* も *B. pseudotriquetrum* に含まれる可能性が高いとした。つまり、昭和基地周辺を含めた大陸性南極に産する胞子体のついた *Bryum* を *B. archangelicum* とする見解 (Kanda & Ochi 1986)、もしくは *B. pseudotriquetrum* とする見解 (Seppelt & Kanda 1986; Ochyra et al. 2008a) の2つに分かれているという事である。これは、配偶体の特徴がどちらの種に類似するかという判断もあるが、大陸性南極に産する胞子体のついた *Bryum* (昭和基地周辺に産する *B. archangelicum* を含む) に見られる胞子体の特徴 (退化した朔歯と間毛) を、どう解釈しているのかによるところが大きいと考えられる (Table 5-1)。南極外に産する *B. archangelicum* の胞子体は、痕跡的な間毛からなる内朔歯に特徴づけられる (Holyoak 2004; Spence 2011)。対して、南極外に産する *B. pseudotriquetrum* では、間毛は長く、appendiculate している (Zolotov 2000; Spence 2011)。従って、素直に解釈するのであれば、痕跡的な間毛からなる内朔歯を有する南極産の胞子体のついた *Bryum* (昭和基地周辺に産する *B. archangelicum*) は *B. archangelicum* であると考えるのが妥当なはずである。対して、Ochyra et al. (2008 p. 478, 485) は、大陸性南極に産する胞子体のついた *Bryum* で見られる痕跡的な間毛は、南極の厳しい環境条件により正常な発達もしくは破損したためと解釈した (Seppelt & Kanda 1986 には、胞子体に関する記述は全くないが、恐らく同様に解釈していると考えられる)。しかしながら、Ochyra et al. (2008a) によるこの見解は、明らかに都合のよい解釈であるように思える。また、大陸性南極に産する胞子体のついた *Bryum* を *B. pseudotriquetrum* とする判断は、海洋性南極に分布する *B. pseudotriquetrum* で胞子体がほとんど発見されないという事から考えても奇妙である。海洋性南極より環境条件の厳しい大陸性南極において *B. pseudotriquetrum* が胞子体を形成する頻度が高いという事になってしまうからである。

南極域に産する *Bryum* 属の種で *B. pseudotriquetrum* と *B. archangelicum* に形態学的に類似する種には他に *B. pallescens* がある。本種は Ochi & Kanda (1991) により海洋性南極のアンバース島から採集された 1 標本に基づいて南極新産種として記載された。検討された標本には孢子体はついていなかったが、葉の形態の特徴（細い卵状から楕円状披針形で先端が長く錐状に尖る、中肋が長く突出するなど）から近縁種と区別する事ができると判断され、*B. pallescens* として同定された (Table 5-1)。しかしながら、本種の大きな特徴である雌雄独立同株 (autoicous) の植物体は、南極産の *B. pallescens* では確認されず、むしろ雌雄共立同株 (synoicous) になる傾向にある事も報告された。Ochi & Kanda (1991) による報告以降、*B. pallescens* は海洋性南極の各地域において希ではあるが分布する事が報告されており (e.g. Chen et al. 1993; Ochyra 1998; Lewis Smith 2005a,b), 朔や朔歯が欠落してる事が多いが、孢子体を形成する事もある事が報告されている (Ochyra et al. 2008a)。大陸性南極における分布は未だ報告されていない (Fig. 5-1)。

B. pseudotriquetrum, *B. archangelicum*, *B. pallescens* の 3 種は、南極外においては、配偶体の形態に加え、孢子体（朔歯と間毛）や雌雄性の特徴により明らかに区別する事ができる。しかしながら、南極域に分布するこれらの 3 種では、孢子体を形成する事（*B. archangelicum* では頻繁に形成するとされるが）があっても、分類形質としては使いにくく、雌雄性は 3 種ともに雌雄独立同株 (*B. pallescens* は不明瞭) となり区別する事ができない。主な分類形質として用いられる配偶体の形質（葉の形、中肋の突出の程度、乾燥時の葉の縮れなど）が未発達だったり、連続的な変異に含まれたりするような場合には、種の区別や同定を行う事がしばしば困難になる事が知られている (Kanda & Ochi 1986)。

上述してきたように、従来から南極域に産する *Bryum* 属の 3 種の分類・同定—特に大陸性南極に産する孢子体のついた *Bryum* 属の種が *B. pseudotriquetrum* と *B. archangelicum* のどちらに帰属するのかという事—に関しては、問題が残っているように考えられた。しかしながら、第 4 章における葉緑体遺伝子に基づく分子系統解析においては、南極域において *B. pseudotriquetrum* とされてきた種が、南極域外に分布する *B. pseudotriquetrum* とは異な

る種であり、むしろ *B. archangelicum* や *B. pallescens* に近縁もしくは同種とされる可能性が示唆された。つまり、南極産の 3 種を曖昧になりがちな配偶体の形態学的特徴により区別してきた事がそもそもの間違いで、本来これらの 3 種は遺伝的には区別されるようなものではなかったという可能性が浮上した事になる。そのため、本章では、南極外に産する *B. pseudotriquetrum* と区別するために、暫定的に南極産の *B. pseudotriquetrum* を “Antarctic *B. pseudotriquetrum*” という分類群として仮称する。

5-1-3 目的

第4章において行った葉緑体遺伝子に基づく分子系統解析では、南極産の *Bryum* 属において近縁種とされてきた 3 種—Antarctic *B. pseudotriquetrum*, *B. archangelicum*, *B. pallescens*—を明瞭に区別する事はできなかった。そこで、本研究では、葉緑体遺伝子に加え、より進化速度の速い遺伝子領域である核 ITS 領域の配列を用いた解析により、南極域において形態学的に定義されてきたこれら 3 種の区別の可否と類縁関係に関して検討する事とした。第 4 章により新たに示唆された Antarctic *B. pseudotriquetrum* の種の帰属 (*B. archangelicum* や *B. pallescens* との種の同一性) を解明する事を最終的な目的とし、その中で、従来からの問題とされていた昭和基地周辺に産する *B. archangelicum* を含め大陸性南極に産する胞子体のついた *Bryum* 属の種の帰属に関しても検討を行う。

5-2 試料と方法

5-2-1 試料

本章では、南極域から採集された計 381 サンプルの内、第 4 章における葉緑体遺伝子領域による分子系統解析においてクレード A に含まれ、形態学的に *Antarctic B. pseudotriquetrum*, *B. pallescens*, *B. archangelicum* のいずれかとして同定された計 332 サンプル (Fig. 4-3, Table 4-1; No. 1-332) を対象に、核 DNA の ITS 領域 (nrITS) の塩基配列を決定し、解析を行う事とした。同様に、第 4 章において解析した南極域外から採集された同 3 種の計 13 サンプル (Table 4-1; No. 381-393), クレード A の姉妹クレード B に含まれた事から上記 3 種との近縁性が示唆された *Bryum* sp. [A] 10 サンプル (Table 4-1; No. 333-342) に関しても比較に用いるため ITS 領域の配列を決定した。これら、本章にて解析を行う総計 355 サンプル (と DNA データベースからの 5 サンプル) の情報を Table 5-3 にまとめた。これらのサンプルの中には、昭和基地周辺から採集される胞子体をつけた *Bryum* 属の標本の他、背景にて述べた Lewis Smith & Convey (2002) や Imura (未発表) により大陸性南極のビクトリアランドから採集された胞子体をつけた標本 (Table 5-3; No. 145, 146, 148-150) も含まれている。

5-2-2 PCR・シーケンス・クローニング

第 4 章にて、本章で解析する総計 355 サンプルの DNA 抽出と葉緑体遺伝子 2 領域の塩基配列は決定されていたために、本項では、これらのサンプルの核 ITS 領域の配列を決定した。核 ITS 領域の PCR 反応およびシーケンスは、基本的に「2-2-3 b, d」に準じて行ったため、本項での説明は割愛する。また、ごく一部のサンプル (No. 289, 290, 304, 306, 388) では、ダイレクトシーケンスで塩基配列を決定する事ができなかったために、クローニング (cf. 2-2-3c) を行った後に、塩基配列を決定した。

5-2-3 葉緑体遺伝子 2 領域に基づく分子系統およびハプロタイプネットワーク解析

第 4 章で行った葉緑体遺伝子 2 領域の配列に基づく分子系統解析 (cf. Fig. 4-3) では、類縁関係が離れた分類群を含めて行われていたため、*trnL-F* 遺伝子領域においてアライメントが不明瞭になるサイトが除去されており、それらの中には、本章で解析の対象とするサンプル間で変異が起きているサイトも含まれていた。そこで、本章ではこれらの 355 サンプル (Table 5-3; No. 1-342, 381-393) を対象として、改めて葉緑体遺伝子 2 領域の配列に基づく解析を行う事とした。

分子系統解析では、第 4 章で解析した *B. turbinatum* と *B. nivale* (as *aquatic Bryum*) の計 2 サンプル (cf. Table 4-1; No. 351, No. 394) を外群として用いて解析を行い、ハプロタイプネットワーク解析では、外群は含めずに 355 サンプルを対象として解析を行った。それぞれの方法における塩基配列のアライメントは「2-2-3 e」、分子系統解析 (最尤法に用いる進化モデル: HKY) は「2-2-3 d」、ハプロタイプネットワーク解析 (parsimony limit = 90%) は「2-2-3 f」に準じて行った。

5-2-4 核 ITS 領域に基づく分子系統およびハプロタイプネットワーク解析

本章で核 ITS 領域の塩基配列を新たに決定した 355 サンプル (Table 5-3; No. 1-342, 381-393) に加え、DNA データベースから入手した *B. pseudotriquetrum* (Table 5-3; P53, P54, P55, P57, P58) のデータ、計 360 サンプルの核 ITS 領域のデータセットを用い解析を行った。分子系統解析には、第 4 章において核 ITS 領域の配列を決定した *B. nivale* (as *aquatic Bryum*) と *B. turbinatum* の 2 サンプルを外群として含めた計 362 サンプルを対象として解析を行い、ハプロタイプネットワーク解析では、外群は含めずに 360 サンプルを対象として解析を行った。

それぞれの方法における塩基配列のアライメントは「2-2-3 e」、分子系統解析 (最尤法に用いる進化モデル: T92+G+I) は「2-2-3 d」、ハプロタイプネットワーク解析 (parsimony limit = 90%) は「2-2-3 f」に準じて行った。

5-3 結果

5-3-1 分子系統およびハプロタイプネットワーク解析 (葉緑体遺伝子 2 領域)

分子系統解析用にアライメントした外群 2 サンプルを含めた 357 サンプルからなる葉緑体遺伝子 2 領域のデータセットは、総計 863 サイト (*rps4*: 510, *trnL-F*: 353) を含んでいた。357 サンプルが割り当てられた 19 OTU のデータセットに基づいて分子系統解析は行われた。得られた最尤系統樹 (対数尤度 = -1362.87) を Fig. 5-2 に示す。南極産の 332 サンプルは、*rps4* 領域は 2 タイプ (A もしくは B タイプ) へ、*trnL-F* 領域は 7 タイプ (a, b, c, d, e, f, g タイプのいずれか) へと分けられ、組み合わせると計 9 つの OTU (Aa, Ab, Ad, Ae, Af, Ag, Ba, Bb, Bc) へと分けられた (Table 5-3)。これらの 9 OTU と *B. archangelicum* の 1 OTU (3 サンプル) と *B. pallescens* の 3 OTU (4 サンプル) によりクレード A が構成され、南極外の *B. pseudotriquetrum* の 3 OTU (6 サンプル) と *Bryum* sp. [A] の 1 OTU (10 サンプル) によりクレード B が構成された。第 4 章の分子系統解析 (cf. Fig. 4-3) と同様にクレード A と B はそれぞれブートストラップにより支持されたが、クレード A 内の系統関係も同様に不明瞭なままであった。

ハプロタイプネットワーク用にアライメントした 355 サンプルからなる葉緑体遺伝子 2 領域のデータセットは、総計 902 サイト (*rps4*: 510, *trnL-F*: 392) を含んでいた。上述の分子系統解析用のアライメントと同様に、南極産の 332 サンプルは 9 ハプロタイプへと割り当てられ、その他の各種のサンプルも同様の組み合わせで計 8 つのハプロタイプへと割り当てられた (Fig. 5-3)。

最節約確立 (parsimony limit) 90% の条件下では、日本産の *B. pseudotriquetrum* の 4 サンプルを含むハプロタイプ (JPN; No. 388-391) がつながらなかったが、その他のハプロタイプはネットワークを形成した。インデル変異を別とすれば南極産の 332 サンプルからなる 9 ハプロタイプの間には、最大でも 3 サイトの置換変異しかない事、*Bryum* sp. [A] や南極外のサンプルを含めた 16 ハプロタイプの間でも、最大で 5 サイトの置換変異しかない事が確認された。このように葉緑体遺伝子の 2 領域では、南極内外のサンプルにおいて、わずか

な変異しか起きてない事が確認された。

しかしながら、わずかな変異であっても、種や採集地によりハプロタイプとしてまとまる傾向も確認された。例えば、*rps4* 領域が B タイプとなるハプロタイプ (Ba, Bb, Bc) は、南極産の *B. archangelicum* と *B. pallescens* のサンプルのみで構成されており、ハプロタイプ Ad は大陸性南極 (昭和基地周辺) からの *B. archangelicum* のサンプル、ハプロタイプ Ag は海洋性南極 (キングジョージ島) からの *B. pseudotriquetrum* のサンプルから構成されるように種や採集地によりまとまるハプロタイプが確認された。一方、計 201 サンプルと最も多くのサンプルが含まれる主要なハプロタイプ Aa や次いで多くのサンプル (77 サンプル) が含まれるハプロタイプ Ab では、南極産の *Bryum* 属 3 種のサンプルが含まれており、種や採集地によるまとまりが見られないハプロタイプも存在した。

5-3-2 分子系統およびハプロタイプネットワーク解析 (核 ITS 領域)

分子系統解析用にアライメントした外群 2 サンプルを含めた 362 サンプルからなる核 ITS 領域のデータセットは、総計 700 サイトを含んでいた。362 サンプルのそれぞれが割り当てられた 24OTU のデータセットに基づいて分子系統解析は行われた。得られた最尤系統樹 (対数尤度 = -1430.99) を Fig. 5-4 に示す。南極産の 332 サンプルは、12 の OTU* へと分けられた。これらの 12OTU と *Bryum* sp. [A] の 1 OTU (10 サンプル)、*B. archangelicum* の 1 OTU (3 サンプル) と *B. pallescens* の 3OTU (4 サンプル) によりクレード A が構成され、南極外の *B. pseudotriquetrum* の 5OTU (11 サンプル) によりクレード B が構成された。Fig. 5-2 で示した葉緑体遺伝子 2 領域による分子系統解析と同様に A と B のそれぞれのクレードはブートストラップにより支持された。また、クレード A の内部に確認される *B. archangelicum*

* 分子系統解析のアライメントでは OTU 07 と OTU 09 に含まれるサンプルは配列が同じになるため同一の OTU として処理されるが、後述のネットワーク解析では別のハプロタイプとして区別されるために、ここではそれが分かるようにするため併記してある。

の 1 OTU と *B. pallescens* の 3 OTU からなるサブクレードもブートストラップにより支持された。しかしながら、葉緑体遺伝子 2 領域に基づく解析 (cf. Fig. 5-2) ではクレード B に含まれていた *Bryum* sp. [A] が、本解析 (核 ITS 領域) では、クレード A に含まれる事となった。

ハプロタイプネットワーク用にアライメントした 360 サンプルからなる核 ITS 領域のデータセットは、総計 831 サイトを含んでいた。南極産の 332 サンプルは 13 ハプロタイプへと割り当てられ、その他の各種のサンプルも同様の組み合わせで計 10 つのハプロタイプへと割り当てられた (Fig. 5-5)。最節約確立 (parsimony limit) 90% の条件下では、南極外の各種のサンプルからなる 8 ハプロタイプは、南極産のサンプルと *Bryum* sp. [A] のサンプルからなる 13 ハプロタイプとネットワークがつながらなかった。また、南極産のサンプルから構成されるハプロタイプ 07 は、26 サイトでの連続的なインデルのために、ネットワークにつながらなかった。

葉緑体遺伝子 2 領域による解析と同様に、核 ITS 領域によるハプロタイプネットワーク解析でも、南極産のサンプルは種や採集地によりハプロタイプへとまとまる傾向がある事も確認された。例えば、4 つのハプロタイプ (04, 05, 10, 12) は *B. archangelicum* もしくは *B. pallescens* の複数のサンプルから構成されており、2 つのハプロタイプ (03, 13) では海洋性南極からの *B. pseudotriquetrum* のサンプルによって構成されていた。しかしながら、143 サンプルと最も多くのサンプルが含まれる主要なハプロタイプ 01 に含まれるサンプルは、全て大陸性南極からのものであり、ほとんどが *B. pseudotriquetrum* のサンプルであったが、*B. archangelicum* と同定される 2 サンプル (No. 148, 149) も含まれていた。ハプロタイプ 07 に含まれるサンプルも全て大陸性南極からのものであるが、*B. pseudotriquetrum* と *B. archangelicum* のサンプルが混在していた。

5-4 考察

本研究では、昭和基地周辺と大陸性南極の他の地域（ビクトリアランド）から採集された胞子体のついた *Bryum* 属の標本 13 サンプルを *B. archangelicum* として同定した (cf. Table 5-3; No. 53, 54, 145, 148, 149, 150, 237, 245, 246, 247, 249, 250, 253). これは, Kanda & Ochi (1986) による主張 (cf. Table 5-2) と同様に, 本研究で検討した限りでは, 海洋性南極に産する *B. archangelicum* と比較して配偶体の形態学的特徴に大きな差異が確認されなかったためでもある. 同様に, 胞子体がついていなくとも配偶体の形態学的特徴から *B. archangelicum* として同定されるサンプルとして昭和基地周辺から 52 点, ビクトリアランドからは 3 点が確認された. 昭和基地周辺から採集され *B. archangelicum* として同定された 64 サンプルのうちのほとんど (55 サンプル) は, 核 ITS 領域に基づくハプロタイプネットワークにおいて, 海洋性南極の *B. archangelicum* のサンプルが含まれるのと同じハプロタイプ 04 と 10 に含まれた (cf. Fig. 5-7). その他の 9 サンプルの内 5 サンプルは, ハプロタイプ (OTU) 10 と同一のクレードに含まれるハプロタイプ 12 に (cf. Fig. 5-4), 残りの 4 サンプルは, それぞれ 2 サンプルがハプロタイプ 01 と 09 に含まれた. この事は, 昭和基地周辺に産する *B. archangelicum* と同定されるサンプルの多く (ハプロタイプ 04, 10, 12 に含まれる 60 サンプル) が海洋性南極に産する *B. archangelicum* と遺伝的には区別されない同一の種である事を示唆している. しかしながら, ビクトリアランドから採集され *B. archangelicum* として同定された 7 サンプル (145, 146, 148, 149, 150, 151, 155) は, ハプロタイプ 01 もしくは 07 に含まれており, 大陸性南極に産する *Antarctic B. pseudotriquetrum* と同定される多くのサンプルと遺伝的には区別されなかった. この事から, ビクトリアランドに産する胞子体のついた *Bryum* 属は, 配偶体の形態学的特徴は昭和基地周辺や海洋性南極に産する *B. archangelicum* に類似すると判断されるものの, 遺伝的には *Antarctic B. pseudotriquetrum* と同一の種である事が示唆された. *B. pallescens* と同定された 17 サンプルは, ハプロタイプ 04, 05, 10 の 3 つのハプロタイプへと割り当てられ, 同一のハプロタイプに含まれる *B. archangelicum* のサンプルと遺伝的には区別できなかった事から, 南極域において形態学的

に区別されてきたこれらの 2 種は遺伝的には同一の種とされる可能性が示唆された。また、昭和基地の周辺（リーセルラルセン山地域、エンダービーランド）からは、形態学的に *B. pallescens* として同定されるサンプル (No. 240, 241) が本研究により初めて確認された。

系統関係に着目し種を認識する概念が「系統学的種概念」であり、通常、単系統性により種の範囲が定められる。第 4 章で行われた分子系統解析では、南極域で *B. pseudotriquetrum* とされる種と南極内外の *B. archangelicum* と *B. pallescens* はクレード A、南極域外に産する *B. pseudotriquetrum* はクレード B とそれぞれ姉妹関係にある別のクレードに含まれた (cf. Fig. 4-3)。このような場合、南極内外で *B. pseudotriquetrum* とされてきた種は非単系統群である事になり、系統学的種概念からは 1 種として認める事が困難になるため、厳密に種を定義する場合にはどちらか一方のクレードを *B. pseudotriquetrum* とし、他方を別の種として扱う必要性が生じる。つまり、この場合には、南極産の *B. pseudotriquetrum* が別の種として取り扱う事となる。このような観点の下、示唆されるようになった仮説 — 南極域において *B. pseudotriquetrum* とされてきた種 (*Antarctic B. pseudotriquetrum*) が、南極域外に分布する *B. pseudotriquetrum* とは異なる種であり、*B. archangelicum* や *B. pallescens* に近縁もしくは同種とされる可能性がある — を検証し、*Antarctic B. pseudotriquetrum* の種の帰属を解明する事が本研究の第一の目的であった。そして、本章で新たに行った核 ITS 領域に基づいた分子系統解析においても、葉緑体遺伝子に基づく解析と同様の系統関係がより明瞭に確認されたため (cf. Fig. 5-4)、この仮説はより強く示唆される事になった。このように現状のデータからは、*Antarctic B. pseudotriquetrum* は、南極内外の *B. archangelicum* や *B. pallescens* に近縁する分類群であると考えられるが、問題はこれらの種間の類縁関係がどうなっているのか、同一の種とされるのかどうかという事である。

本項の冒頭で述べたように、核 ITS 領域に基づく解析により、南極域において形態学的に異なる種として分類されてきた *B. archangelicum* と *B. pallescens* のサンプルは、遺伝的には区別されない事が示唆された。対して、*Antarctic B. pseudotriquetrum* は、ハプロタイプ 01 と 07 に含まれるいくつかの *B. archangelicum* と同定されたサンプルを除けば、独立した

ハプロタイプにまとまる傾向がある事から, *Antarctic B. pseudotriquetrum* は南極産の *B. archangelicum* と *B. pallescens* とは遺伝的に独立した分類群である可能性が示唆された. しかしながら, 現状のデータからはこれらの分類群の類縁関係 (分類群の同一性) を判断する事は困難となっている. これは, 核 ITS 領域による分子系統解析では, 南極産の 332 サンプルが割り当てられるそれぞれの OTU の間の系統関係は, クレード A1 と A2 を除いて, ブートストラップ値により支持される事はなかったためである. 同様に, 核 ITS 領域と葉緑体遺伝子の 2 領域を結合させたデータセットを用いた分子系統解析においても, 上流の系統関係が支持される事はなかった (data not shown). これは, 本研究で対象としたような近縁分類群間の系統関係を推定するためには, 解析に用いた遺伝子領域 (*rps4*, *trnL-F*, *nrITS*) の分解能が低いために他ならない. 南極産の両分類群の系統関係を解明するためには, 核 ITS 領域と同程度かより進化速度の速い遺伝子領域やマイクロサテライト領域など多型性の高い遺伝子マーカーを用いた解析を行う事が必要不可欠であると考えられる. そのような領域を利用して解析を行った結果, *Antarctic B. pseudotriquetrum* の OTU と *Antarctic B. archangelicum* / *pallescens* の OTU がそれぞれ単系統群としてまとまるのであれば, それぞれをひとつの種として割り当てる事も可能となり (Fig. 5-8a), 逆に *Antarctic B. pseudotriquetrum* の OTU と南極産の *B. archangelicum* と *B. pallescens* を含む OTU が入れ子状になるような系統関係が支持されるのであれば, 両分類群をあわせて 1 つの種に割り当てる事も可能になる (Fig. 5-8b) と考えられる.

本章の研究は, *Antarctic B. pseudotriquetrum* の種の帰属を検討する上で, 同じく南極域に分布し近縁とされる2種 — *B. archangelicum* と *B. pallescens* — を候補種として検証した研究であるとも云える. しかしながら, *Antarctic B. pseudotriquetrum* を *B. archangelicum* や *B. pallescens* のいずれかに帰属させる事はできず, 逆に南極域において *B. archangelicum* と *B. pallescens* と区別されてきた種が同種である可能性を示唆する結果となった. つまり, *Antarctic B. pseudotriquetrum* のみならず, 南極域において *B. archangelicum* と *B. pallescens* とされる種の分類学的地位に関しても検討を行う必要性がでてきたという事である. 本研究

において新たに示唆されたこれらの分類学的問題点は、背景においても述べてきたように、胞子体の形態が分類に使用することができないという事に結局のところ帰着するのかもしれない。本章の背景と Table 5-1 にて述べたように、南極域に産する *Antarctic B. pseudotriquetrum* と *B. pallescens* の集団では、胞子体が形成される事はごく希で、形成されても退化したり奇形となったり、物理的に破損しがちであるという事が知られている (Ochyra et al. 2008a)。そのため、結局、胞子体をつける標本であっても *B. archangelicum* と区別ができなくなるのだろう。しかしながら、極めて希だと思われるが、南極外の *B. pseudotriquetrum* や *B. pallescens* に特徴的な appendiculate した間毛を有する状態の胞子体も見つかる事があるようである。これは、Ochyra et al. (2008a) により、*B. pseudotriquetrum* と *B. pallescens* としてスケッチされている標本に確認される。*B. pseudotriquetrum* として朔歯と appendiculate した間毛がスケッチされている標本は、現在では *B. pseudotriquetrum* の異名として処理されている *B. perangustidens* Cardot (Cardot 1911 as sp. nov.) のタイプ標本である (Lectotypified by Ochyra et al. 2008a)。この標本 (Gain 176: PC 所蔵) は、南極半島の東海岸に位置するピーターマン島から 1909 年に採集されたものであった。*B. pallescens* として朔歯と appendiculate した間毛がスケッチされている標本 (VK 601: KRAM 所蔵) は、南極半島のダンコ海岸から採集されたものである。この事から海洋性南極において、南極外の同種で見られる胞子体の特徴を持つ *B. pseudotriquetrum* や *B. pallescens* が存在する事も示唆される。本研究では、標本が貴重な事もあり、胞子体をつけている標本があっても、それらの胞子体の形態に関しては検討をほとんど行なってこなかったが、今後は胞子体の形態の検討も含めて研究を進める必要性があると考えられる。

南極域に産する *Antarctic B. pseudotriquetrum*, *B. archangelicum*, *B. pallescens* の種の帰属を検討するためには、南極域で採集される標本だけでなく、結局のところ南極外に産する近縁と目される種群の標本を含めた検討を行う事が必要不可欠である。本解析において解析した南極域外からの各種の標本は、日本や中国、北欧など北半球の地域より採集されたものであり、地理的な範囲が限られている上に標本点数も少なく、不十分であったと云

わざるを得ない。今後は、世界各地、特に南半球より採集され、同定に信頼の置ける標本を用いて検討を行う必要がある。しかしながら、南極外に産する *B. pseudotriquetrum* や *B. archangelicum*, *B. pallescens*, それらの近縁種群に関しても分類学的に不明瞭な点や同定が困難となる例もあり、同定に信頼の置ける標本を集めるという作業は容易ではない。

第6章 結論

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、Horikawa & Ando (1961) により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、未だ不明瞭な点が残されている種があった。本研究では、これらの種を対象として葉緑体遺伝子の2領域 (*rps4* および *trnL-F*) と核 ITS 領域の配列に基づいた解析による分類学的な再検討を行う事を目的とした。第3章では宗谷海岸の湖沼に生育する水生蘚類で近年の研究により *Leptobryum* 属もしくは *Pohlia* 属と目されていた種を対象として検討を行い、*L. wilsonii* として同定した。第4章では宗谷海岸の湖沼に生育する水生の *Bryum* 属の種を対象として検討を行い、*Bryum nivale* として同定した。第5章では南極域の地上に分布する *Bryum* 属の近縁種とされている3種を対象として検討を行った。南極域において *Bryum pseudotriquetrum* とされてきた種が、南極外の同種と異なる可能性が強く示唆されたが、*B. archangelicum* や *B. pallescens* とは区別される傾向にあり、本研究ではその帰属を決定する事はできなかった。また、昭和基地周辺に分布する孢子体を形成する *Bryum* 属の種は、海洋性南極に分布する *B. archangelicum* と同種である事が確認されたが、*B. pallescens* とも区別する事ができなかった。そのため、南極域における両種は形態学的に区別されてきたものの、同種とされる可能性が示唆された。表 (Table 6-1) に上記の結果をまとめ、以下の本文に各章の研究の概要をまとめたものを記載する。

第3章で対象とした水生蘚類 (*aquatic moss*) は、Nakanishi (1977) により *Bryum* cf. *korotkevicziae* として初報告された後、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 (cf. Table 3-1)。Imura et al. (1992) により、*Leptobryum pyriforme* として同定されて以降は、同属内の種と認識されていたが (Imura et al. 1999, 2003 as *Leptobryum* sp.; Arts 2001 as *L. wilsonii*)、Ochyra et al. (2008a) により *Pohlia* 属へと転属され、新組合わせ *Pohlia wilsonii* として処理された。上述のように、*aquatic moss* の帰属は研究者により見解が異なり、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ったため、本研究において分子系統学的解析を行い、種の帰属と分子系統学的位置を検討する事とした。結果、葉緑体遺伝子領域に基づく分子系統解析において *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 (cf. Fig. 3-2)。また、*aquatic moss* のサンプルはチリから採集された *L. wilsonii* の2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類似する配列を有する事が明らかとなった (cf. Fig. 3-3)。これらの結果から、本研究では *aquatic moss* を *L. wilsonii* であると結論づけ、Ochyra et al. (2008a) により提唱された新組合わせ *Pohlia. wilsonii* を棄却した。*aquatic moss* が *L. wilsonii* と同種であるという見解は、Arts (2001) により既に形態学的に示されていた事であり、本研究によって分子系統学的にも示されたという事になる。また、*aquatic moss* を含め *L. wilsonii* と同定されたサンプル群は、遺伝的に2つのグループ (cf. Fig. 3-3b; サブネットワーク-1, -2) に分けられる事から、それぞれのグループが独立した分類群となる可能性が示唆されたが、現状のデータからは判断する事ができなかった。*L. wilsonii* のタイプ標本を含めたより多くのサンプルを集め、分子と形態の両面から検討を行い、分類群としての独立性を検討する事が今後の課題である。

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、Kanda & Iwatsuki (1989) により *Bryum pseudotriquetrum* として初めて報告された後、Kanda & Ohtani (1991) を除いて、現在に至るまで分類学的な検討は行われていない。Kanda & Iwatsuki (1989) による本種の同定は、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もあったため、本研究ではより客観性の高い分子系統学的解析を行う事で *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。結果、葉緑体遺伝子領域に基づく分子系統解析において、*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 OTU に含まれた (同一の配列を有していた)。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 *aquatic Bryum* および *B. nivale* と同一の OTU に含

まれるサンプル (*terrestrial Bryum*) が存在した (cf. Fig. 4-3). 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* のサンプルは、*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 (cf. Fig. 4-4b). 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いる事もあり形態学的に類似する事が示された。しかしながら、*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* 属を *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。*B. nivale* は、南極域からは海洋性南極に位置するアレクサンダー島 (Ochyra et al. 2008a)、南極域外からはタイプ産地であるチリのビオビオ州 (Müller 1848) と亜南極のマリオン島 (Ochyra & Hertel 1990 as *B. ellipsifolium*) からのみ報告されている希少種であり、大陸性南極からの発見は本研究が初めてとなる。しかしながら、希少種という事もあり本種の分類学的検討は十分に行われてきたわけではなく、*B. turbinatum* や *B. schleicheri* と同一種とされる可能性も指摘されている (Ochi 1982; Ochyra et al. 2008a). 本研究における解析でも、これらの2種と *B. nivale* は葉緑体遺伝子領域の配列が同一もしくは近似していることから、遺伝的にも近縁である事が示唆された (cf. Fig. 4-3). 近縁性が推測される種群のサンプルを世界中から収集し、詳細な遺伝的解析と各種のタイプ標本も含めた形態学的解析を行い、各種の変異幅や独立性を検討する事が今後の課題である。

第5章では、南極域の地上に生育する *Bryum* 属の蘚類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* — の分子系統学的関係を調べ、各種の異同を検討し、南極産の *B. pseudotriquetrum* の帰属を決定する事を目的とした。これは、昭和基地周辺を含め大陸性南極に産する胞子体のついた *Bryum* 属の種の帰属が不明瞭となっていた問題もあるが (cf. Table 5-2), むしろ第4章の解析 (cf. Fig. 4-3) 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, 南極産の 3 種間で塩基配列の差異が少なく, 明瞭な系統関係が確認されなかったため, 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. 結果, 葉緑体遺伝子領域に比べ, 核 ITS 領域においては南極産のサンプル間における塩基配列の差異は多くなり, 分子系統解析 (cf. Fig. 5-4) では, 葉緑体遺伝子領域による解析と同様の系統関係 — *Antarctic B. pseudotriquetrum* は南極外の *B. pseudotriquetrum* と異なるクレードに含まれ, *B. archangelicum* および *B. pallescens* と同一のクレードに含まれる — がより明瞭に確認された. このことから, 上述の “可能性” はより強く示唆される事になったが, 本研究の目的は冒頭に述べた様に, この可能性の後半部 — “*Antarctic B. pseudotriquetrum* が *B. archangelicum* や *B. pallescens* と近縁もしくは同種とされる可能性” — ひいては 3 種の関係性を詳細に検討する事にある. そこで, 以下に本目的に関連して特筆される結果と考察を列挙する. [1] ハプロタイプ 01 と 07 には, 大陸性南極から採集された *Antarctic B. pseudotriquetrum* のほとんどのサンプルが含まれた他, 大陸性南極のビクトリアランドから採集され, 本研究により *B. archangelicum* として同定した 9 サンプル (内 5 サンプルは胞子体をつけた標本) が含まれた (cf. Fig. 5-5). この事は, ビクトリアランドに産する胞子体をつける *Bryum* 属の種は, *Antarctic B. pseudotriquetrum* に含まれる可能性を示唆している. ビクトリアランドから採集され胞子体をつけていた 2 標本 (cf. Table 5-3: No. 145, 146) は, Lewis Smith & Convey (2002) や Ochrya et al. (2008a) により既に *B. pseudotriquetrum* と同定されていた事からも, 本研究によるこれらの 9 サンプルの形態学的同定が単に間違っていた事が考えられる. [2] *Antarctic B. pseudotriquetrum* に含まれるサンプル ([1]で *B. archangelicum* と誤同定した 9 サンプルを含め) は, *B. archangelicum* や *B. pallescens* のサンプルとは異なるハプロタイプに含まれたことから遺伝的には区別される可能性が示唆された (cf. Fig. 5-5). [3] 昭和基地周辺から採集され, *B. archangelicum* として同定されたサンプル (内 8 サンプルは胞子体をつけた標本) の多くは, 海洋性南極の同種のサンプルと同じハプロタイプ (04, 10) に含まれた (cf. Fig. 5-5). こ

れにより、昭和基地周辺に産する胞子体のついた *Bryum* は、Kanda & Ochi (1986) で指摘されたように海洋性南極に産する *B. archangelicum* と同種である事が確認された。[4] 昭和基地周辺と海洋性南極に産する *B. archangelicum* のサンプルの多くは、海洋性南極に産する *B. pallescens* のサンプルと同一のハプロタイプ (04, 05, 10) に含まれた (cf. Fig. 5-5)。つまり、南極域において形態学的に区別されてきたこれらの 2 種は、遺伝的には区別されない同種である事が示唆された。[5] クレード A 内部の上部枝の多くはブートストラップにより支持されず、南極産のサンプルからなる OTU 間の系統関係は不明瞭であった。[1] – [5] を含め、本研究は以下のようにまとめられる。“南極域において形態学的に *B. archangelicum* と *B. pallescens* として区別されてきた 2 種は同種であると考えられ、Antarctic *B. pseudotriquetrum* とは遺伝的に区別される可能性が示唆されるが、両者が含まれる OTU 間の系統関係は不明瞭なために種の異同を判断する事はできなかった。そのため、本研究の目的であった Antarctic *B. pseudotriquetrum* の帰属は決定する事ができなかった。また、新たに南極域において *B. archangelicum* と *B. pallescens* として区別されてきた種が同種とされる事も示唆されたために、これらの種の帰属も問題点として残される事となった。” OTU 間の系統関係が不明瞭となるのは、本研究で解析に用いた葉緑体遺伝子と核 ITS 領域の分解能が低いために他ならない。今後は、核 ITS 領域と同程度かより進化速度の速い遺伝子領域やマイクロサテライト領域など多型性の高い遺伝子マーカーを用いた解析を行う事が必要不可欠であると考えられる。また、Antarctic *B. pseudotriquetrum* と南極産の *B. archangelicum* と *B. pallescens* の種の帰属を決定するためには、結局のところ南極外に産する近縁と目される種群の標本を含めて検討を行う事が必要になるだろう。

謝辞

本研究を遂行し、学位論文をまとめるに当たり、以下の多くの方々からご協力をいただきました。ここに深く感謝の意を表します。

国立極地研究所・伊村智教授には終止懇切丁寧なご指導と有益なご助言、貴重な試料をご提供いただくと共に、研究生活を辛抱強く見守っていただきました。同研究所・神田啓史特任教授には、技術的なご指導やご助言に加え、コケ植物を研究する楽しさを学ばせていただきました。同研究所・内田雅己准教授には、研究に関しての御指導と激励を頂き、本論文をご校閲頂きました。また、同研究所・小達恒夫教授、国立科学博物館陸上植物研究グループ・樋口正信グループ長、広島大学大学院理学研究科・坪田博美准教授には、本論文をご校閲いただき、有益な議論とご助言をいただきました。

英国南極観測局・Helen Peat 博士、デューク大学・Jonathan Shaw 教授 および Molly McMullen 氏には、多くの貴重な標本をご貸与いただきました。また、ウーロンゴン大学・Sharon Robinson 教授、広島大学大学院理学研究科・山口富美夫教授、京都大学生態学研究センター大園享司准教授、国立極地研究所・辻本恵博士、同研究所・小林悟博士、都留文科大大学・上野健博士、早稲田大学高等研究所・田邊優貴子助教、総合研究大学院大学・丸尾文乃さんには、貴重な試料をご貸与・ご提供いただきました。国立極地研究所・小林八千代さん、上西ひろみさんには、標本管理に際してご協力をいただきました。

慶應義塾大学生物学教室・有川智己准教授には、研究を進める上で多くの的確なご助言をいただきました。新領域融合研究センター・瀬川高弘特任助教には、DNA 実験と解析に関してご指導をいただきました。同センター・植竹淳博士には、野外調査や顕微鏡観察に関してご指導いただきました。同センター・渡辺憲一氏には、DNA 実験全般にわたり多くの補助をいただきました。国立極地研究所・小杉真貴子博士、高村友海博士には、本研究発表を行うにあたり多くのご助言をいただきました。都留文科大大学・別宮有紀子教授には、多くのご助言と研究生活への励ましをいただきました。国立極地研究所・白石和行所長には、本学への入学に際しご紹介を頂き、卒業に至るまでの長い間の研究生活を見守っていただきました。

最後に、私の今までの人生を見守り支援していただきました友人、そして両親に改めて心より感謝いたします。

引用文献

- Aleksandrova VD (1980) The Arctic and Antarctic: their division into geobotanical areas. Cambridge University Press, Cambridge. (English translation by D. Löve of the original Russian book from 1977.)
- Arts T (1995) *Pohlia integra* (Card.) Shaw a neglected species, recorded from South Africa and South America. J Bryol 18: 791-796
- Arts T (2001) The moss genus *Leptobryum* and the identity of *Pohlia integra*. J Bryol 23: 325-330
- Bednarek-Ochyra H, Vana J, Ochyra R, Lewis Smith RI (2000) The liverwort flora of Antarctica. Cracow, Polish Academy of Sciences, Institute of Botany: xvi + 236 + [2] pp.
- Bliss LC (1979) Vascular plant vegetation of the Southern Circumpolar Region in relation to antarctic, alpine, and arctic vegetation. Can J Bot 57: 2167-2178
- Bradbury SM (2006) Response of the post-fire bryophyte community to salvage logging in boreal mixedwood forests of northeastern Alberta, Canada. Forest Ecol Manag 234: 313-322
- Brotherus VF (1924) Musci (Laubmoose). In: Engler A, Prantl K (ed) Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2nd edn. 10: pp143-478.
- Buck WR (2002) Preliminary Key to the Mosses of Isla Navarino, Chile (Prov. Antártica Chilena). Published by the author: Bronx, NY. 147 pp.

- Buck WR, Goffinet B (2010) Preliminary key to the mosses of Isla Navarino, Chile (Prov. Antártica Chilena). *Nova Hedwigia Beihelf* 138: 215-229
- Cardot J (1911) Diagnoses préliminaires de mousses mexicaines (8e article). *Rev Bryol* 38: 1-5
- Cannone N, Seppelt RD (2008) A preliminary floristic classification of southern and northern Victoria Land vegetation, continental Antarctica. *Antarctic Science* 20: 553–562
- Cannone N, Convey P, Guglielmin M (2013) Diversity trends of bryophytes in continental Antarctica. *Polar Biol* 36: 259–271
- Chen FD, Li XD, Kanda H (1993) An investigation of the bryophytes in the Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. *Antarctic Research (Chinese Edition)* 5: 46-50
- Churchill SP, Griffin III D, Munõz J (2000) A checklist of the mosses of the tropical Andean countries. *Ruizia*, 17: 1-203.
- Clement M, Posada D, Crandall K (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol Ecol*, 9: 1657–1660
- Convey P, Lewis Smith RI, Hodgson DA, Peat HJ (2001) The flora of the South Sandwich Islands, with particular reference to the influence of geothermal heating. *J Biogeogr* 27: 1279–1295
- Convey P, Gibson JAE, Hillenbrand CD, Hodgson DA, Pugh PJA, Smellie JL, Stevens MI (2008) Antarctic terrestrial life - Challenging the history of the frozen continent? *Biol Rev* 83: 103-117

- Cox CJ, Goffinet B, Newton AE, Shaw AJ, Hedderson TAJ (2000) Phylogenetic relationships among the diplolepidious-alternate mosses (Bryidae) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequences. *Bryologist* 103: 224-241
- Davis RC (1981) Structure and function of two Antarctic terrestrial moss communities. *Ecological Monographs* 51: 125–143
- Edgar RC (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res* 32: 1792-1797
- El-Sayed SZ, Fryxell GA (1993) Phytoplankton. In: Friedmann EI (ed) *Antarctic microbiology*. Wiley-Liss, New York, p 65–122
- Elvebakk A, Hertel H (1996) Part 6. Lichens. In: Elvebakk, A. & Prestrud, P. (eds.) *A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria*, pp. 271-359. Norsk Polarinstitut, Oslo.
- Filson RB, Willis JH (1975) A fruiting occurrence of the *Bryum algens* Card. in East Antarctica. *Muelleria* 3: 112-116.
- Fox AJ, Cooper APR (1994) Measured properties of the Antarctic Ice Sheet derived from the SCAR Antarctic digital database. *Polar Rec* 30: 201–206
- Frey W, Stech M, Meißner K (1999) Chloroplast DNA-relationship in palaeoaustral *Lopidium concinnum* (Hypopterygiaceae, Musci). An example of steno-evolution in mosses. *Studies in austral temperate rain forest bryophytes 2*. *Plant Syst Evol* 218: 67–75

- Frey W, Pfeiffer T, Stech M (2010) Geomolecular divergence patterns of Gondwanan and Palaeoaustrian bryophytes - An overview. *Studies in austral temperate rain forest bryophytes* 34. Nova Hedwigia 91: 317-348
- Frenot Y, Chown SL, Whinam J, Selkirk PM, Convey P, Skotnicki M, Bergstrom DM (2005) Biological invasions in the Antarctic: Extent, impacts and implications. *Biol Rev Camb Philos Soc*: 80 45-72
- Frisvoll AA, Elvebakk A (1996) Part 2. Bryophytes. In: Elvebakk, A. & Prestrud, P. (eds.) A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria : 57-172. Norsk Polarinstitut, Oslo.
- Holdgate MW (1997) Terrestrial Ecosystems in the Antarctic. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 279, 5-25
- Holyoak DT (2004) Taxonomic notes on some European species of *Bryum* (Bryopsida: Bryaceae). *J Bryol* 26: 247-264
- Janetschek H (1963) On the terrestrial fauna of the Ross-Sea area, Antarctica (Preliminary report). *Pacific Ins.* 5: 305-311
- Goffinet B, Cox CJ, Shaw AJ, Hedderson TAJ (2001) The bryophyta (mosses): Systematic and evolutionary inferences from an *rps4* gene (cpDNA) phylogeny. *Ann Botany* 87: 191-208
- Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (2008) Morphology and classification of the Bryophyta. In: *Bryophyte Biology*, 2nd edition (Goffinet, B. & Shaw, A.J., eds.)

Greene SW, Greene DM (1963) Check list of the sub-Antarctic and Antarctic vascular flora. Polar Rec 11: 411-418

Greene SW (1964) Plants of the land. "In: R. E. Priestley, R. J. Adie & G. de Q. Robin (eds.) Antarctic research : a review of British scientific achievement in Antarctica. London, Butterworth: 239-253

Greene SW & Walton DWH (1975) An annotated check list of the sub-Antarctic and Antarctic vascular flora. Polar Rec 17: 473-484

Guerra J, Jiménez-Martínez JF, Cano MJ, Jiménez-Fernández, JA (2011) A contribution to the phylogenetic study of Mielichhoferiaceae-Mniaceae (Bryophyta) based on molecular sequence data. Nova Hedwigia 93: 47–56

Hall T (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp Ser 41:95-98

Horikawa Y, Ando H (1961) Mosses of the Ongul Islands collected during the 1959-1960 Japanese Antarctic Research Expedition. Hikobia 2: 160-178

Huiskes A, Convey P, Bergstrom D Eds., (2006). Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems. Kluwer, Dordrecht.

Imura S, Kanda H (1986) The gemmae of the mosses collected from the Syowa Station area, Antarctica. Mem Natl Inst Polar Res Spec Issue 44: 241-246

- Imura S, Higuchi M, Kanda H, Iwatsuki Z (1992) Culture of rhizoidal tubers on an aquatic moss in the lakes near the Syowa station area, Antarctica. *Polar Biosci* 5: 177-179
- Imura S, Bando T, Saito S, Seto K, Kanda H (1999) Benthic moss pillars in Antarctic lakes. *Polar Biol* 22: 137-140
- Imura S, Bando T, Seto K, Ohtani S, Kudoh S, Kanda H (2003) Distribution of aquatic mosses in the Sôya Coast region, East Antarctica. *Polar Biosci* 16: 1-10
- Iwasa T, Bando T, Nakamura T, Imura S (2000) The environmental changes presumed by AMS 14C ages of algal sediments in Antarctic lakes, near the Syowa Station. *Sum Res Using AMS Nagoya Univ* 11:74-80 (in Japanese with English Abstract)
- Kaspar M, Simons GM, Parker BC, Seaburg KG, Wharton A, Lewis Smith RI (1982) *Bryum* Hedw. collected from Lake Vanda, Antarctica. *Bryologist* 85: 424-430
- Kanda H (1981) Flora and vegetation of mosses in ice-free areas of Soya Coast and Prince Olav Coast, East Antarctica. *Hikobia Supplement* 1: 91-100
- Kanda H (1986) Moss communities in some ice-free areas along the Soya Coast, East Antarctica. *Mem. Natl. Inst. Polar Res. Special Issue*, 44: 229-240
- 神田啓史 (1982) 南極の科学 7 生物, 南極の陸上生物, 蘚苔類, 国立極地研究所編, 古今書院: 219-246
- 神田啓史 (1987) 南極昭和基地周辺の蘚苔類, 国立極地研究所. 83 p 東京

神田啓史 (1991) 南極の科学 1 総説, 生物, 陸上の生物, 国立極地研究所編, 古今書院:
219-234

Kanda H, Iwatsuki Z (1989) Two aquatic mosses in the lakes near Syowa Station, Continental
Antarctica. *Hikobia*, 10: 293-297

Kanda H, Komárková V (1997) Antarctic terrestrial ecosystems. In: Wielgolaski FE (eds)
Ecosystems of the world 3—Polar and alpine tundra. Elsevier, Amsterdam, pp 721–761

Kanda H, Mochida Y (1992) Aquatic mosses found in lakes of the Skarvsnes region, Syowa station
area, Antarctica (extended abstract). *Polar Biosci* 5: 177-179

Kanda H, Ochi H (1986) Fruiting plants of *Bryum* found in the vicinity of Syowa Station, Antarctica.
Mem. Natl. Inst. Polar Res. Special Issue 44: 220-228

Kanda H, Ohtani S (1991) Morphology of the aquatic mosses collected in Lake Yukidori,
Langhovde, Antarctica. *Polar biosci* 4: 114-122

神田啓史, 大山佳邦 (1982) 南極の科学 7 生物, 南極の陸上生物, 陸上動物, 国立極地研
究所編, 古今書院: 247-280

Lewis Smith RI (1984a) Colonization and recovery by cryptogams following recent volcanic activity
on Deception Island, South Shetland Islands. *Br Antarct Surv Bull* 62:25–51

Lewis Smith RI (1984b) Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic, in R.M. Laws
(ed.), *Antarctic Ecology*, Academic Press, London, pp 61-162

- Lewis Smith RI (2005a) Bryophyte diversity and ecology of two geologically contrasting Antarctic islands. *J Bryol* 27: 195-206
- Lewis Smith RI (2005b) The bryophyte flora of geothermal habitats on Deception Island, Antarctica. *J Hattori Bot Lab* 97: 233-248
- Lewis Smith RI, Convey P (2002) Enhanced sexual reproduction in bryophytes at high latitudes in the maritime Antarctic. *J Bryol* 24: 107-117
- Li SP, Ochrya R, Wu PC, Seppelt RD, Cai MH, Wang HY, Li CS (2009) *Drepanocladus longifolius* (Amblystegiaceae), an addition to the moss flora of King George Island, South Shetland Islands, with a review of Antarctic benthic mosses. *Polar Biol* 32: 1415-1425
- Light JJ, Heywood RB (1973) Deep-water moss in Antarctic lakes. *Nature* 242: 535–536
- Light JJ, Heywood RB (1975) Is the vegetation of continental Antarctica predominantly aquatic? *Nature* 256: 199 – 200
- Lindo Z, Gonzalez A (2010) The Bryosphere: An Integral and Influential Component of the Earth's Biosphere. *Ecosystems* 13:612-627
- Lodge E (1959) Effects of certain cultivation treatments on the morphology of some British species of *Drepanocladus*. *J Linn Soc Lond Bot* 56: 218-224
- Longton RE (1988) Biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge, Cambridge University Press: 391 pp.

- Lythe M, Vaughan DG, BEDMAP Consortium (2000) BEDMAP– Bed topography of the Antarctic, BAS Misc., 9 Edn., SCAR/BAS, Cambridge
- Matsumoto GI, Komori K, Enomoto A, Imura S, Takemura T, Ohyama Y, Kanda H (2006) Environmental changes in Syowa Station area of Antarctica during the last 2300 years inferred from organic components in lake sediment cores. *Polar Biosci* 19: 51–62
- Matsumoto GI, Tani Y, Seto K, Tazawa T, Yamamuro M, Watanabe T, Nakamura T, Takemura T, Imura S, Kanda H (2010) Holocene paleolimnological changes in Lake Skallen Oike in the Syowa Station area of Antarctica inferred from organic components in a sediment core (Sk4C-02). *J Paleolimnol* 44: 677-693
- Moriwaki K ed. (2000) Gazetteer of eastern Dronning Maud Land, Antarctica. National Institute of Polar Research, Tokyo
- Müller F (2009) An updated checklist of the mosses of Chile. *Archive for Bryology* 58: 1-124
- Müller C (1848) *Synopsis Muscorum Frondosorum Omnium Hucusque Cognitorum* 1: 1-812
- Murray MG, Thompson WF (1980) Rapid isolation of high-molecular-weight plant DNA. *Nucleic Acids Res* 8: 4321–4325
- Nadot S, Bittar G, Carter L, Lacroix R, Lejeune B (1995) A phylogenetic analysis of monocotyledons based on the chloroplast gene *rps4*, using parsimony and a new numerical phenetics method. *Mol Phylogenet Evol* 4: 257-282

- Nakai R, Abe T, Baba T, Imura S, Kagoshima H, Kanda H, Kanekiyo A, Kohara Y, Koi A, Nakamura K, Narita T, Niki H, Yanagihara K, Naganuma T (2012a) Microflorae of aquatic moss pillars in a freshwater lake, East Antarctica, based on fatty acid and 16S rRNA gene analyses. *Polar Biol* 35:425–433
- Nakai R, Abe T, Baba T, Imura S, Kagoshima H, Kanda H, Kohara Y, Koi A, Niki H, Yanagihara K, Naganuma T (2012b) Eukaryotic phylotypes in aquatic moss pillars inhabiting a freshwater lake in East Antarctica, based on 18S rRNA gene analysis. *Polar Biol* 35: 1495-1504
- Nakai R, Abe T, Baba T, Imura S, Kagoshima H, Kanda H, Kohara Y, Koi A, Niki H, Yanagihara K, Naganuma T (2012c) Diversity of RuBisCO gene responsible for CO₂ fixation in an Antarctic moss pillar. *Polar Biol* 35: 1641-1650
- Nakanishi S (1977) Ecological studies of the moss and lichen communities in the ice-free areas near Syowa Station, Antarctica. *Antarct Rec* 59: 68-96
- Nakanishi S (1979) On the variation of leaf characters of an Antarctic moss, *Bryum inconnexum*. *Mem Natl Inst Polar Res Spec Issue* 11: 47-57
- Ochi H (1970) A revision of the subfamily Bryoideae in Australia, Tasmania, New Zealand and the adjacent islands. *J Fac Educ Tottori Univ Nat Sci* 21: 7-67
- Ochi H (1972) A revision of African bryoideae, Musci (First Part). *J Fac Educ Tottori Univ Nat Sci* 23: 1-126.
- Ochi H (1979) A taxonomic review of the genus *Bryum*, Musci in Antarctica. *Mem Natl Inst Polar Res Spec Issue* 11: 70-80

- Ochi H (1982) A revision of the Bryoideae (Musci) in southern South America. J. Fac. Educ. Tottori Univ. Nat. Sci. 31: 11-47
- Ochi H (1992) A revised infrageneric classification of the genus *Bryum* and related genera (Bryaceae, Musci). Bryobrothera 1: 231-244
- 越智春美 (1976) 南極産 *Bryum inconnexum* Card. の帰属について. 蘚苔地衣雑報 7: 116-117.
- Ochi H, Kanda H (1991) New additions of bryaceous mosses (Musci, Bryaceae) to the Antarctic flora. Proc NIPR Symp Polar Biol 4: 123-126
- Ochyra R (1998) The moss flora of King George Island Antarctica. Polish Academy of Sciences, W. Szafer Institute of Botany, Cracow.
- Ochyra R, Hertel H (1990) Contribution to the moss flora of the subantarctic island Marion. Polish Bot Stud 1: 19-34
- Ochyra R, Lewis Smith RI, Bednarek-Ochyra H (2008a) The illustrated moss flora of Antarctica. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ochyra R, Lewis Smith RI, Bednarek-Ochyra H (2008b) New and rare moss species from the Antarctic. Nova Hedwigia 87: 457-477
- Ochyra R, Ochi H (1986) New or otherwise interesting species of the genus *Bryum* (Musci, Bryaceae) in the Antarctic. Acta Bot Hung 32: 209-219

- Ochyra R, Singh SM (2008) Three remarkable moss records from Dronning Maud Land, continental Antarctica. *Nova Hedwigia* 86: 497-506
- Ochyra R, Tyshchenko O (2006) *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson. In: Blockeel T (ed) New national and regional bryophyte records, 13. *J Bryol* 28: 151-152
- Øvstedal DO, Lewis Smith RI (2001) Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Peat HJ, Clarke A, Convey P (2007) Diversity and biogeography of the Antarctic flora. *J Biogeogr* 34: 132–146
- Pedersen N, Cox CJ, Hedenäs L (2003) Phylogeny of the moss family Bryaceae inferred from chloroplast DNA sequences and morphology. *Syst Bot* 28: 471-482
- Pickard J, Seppelt RD (1984) Phytogeography of Antarctica. *J Biogeogr* 11: 83-102.
- Polunin N (1959) Circumpolar Arctic Flora. Oxford University Press, Oxford
- Priddle J (1979) Morphology and adaptation of aquatic mosses in an Antarctic lake. *J Bryol* 10: 517–529
- Rastorfer JR (1971) Vegetative regeneration and sporophyte development of *Bryum antarcticum* in an Antarctic environment. *J Hattori Bot Lab* 34: 391-397

- Sabovljevic M, Frahm JP, Herbiniaux U (2005) Taxonomic value, systematic position and the origin of German populations of *Isothecium holtii* Kindb, based on molecular data. *Lindbergia* 30: 107-112
- Savich-Lyubitskaya LI, Smirnova ZN (1959) New species of *Bryum* Hedw. from the Bunge Hills. *Inf Byull Sov Antarkt Eksped* 7:34–39 (in Russian)
- Savich-Lyubitskaya LI, Smirnova ZN (1960) New variety of *Bryum korotkevicziae* Sav.-Ljub. et Z. Smim. *Inf Byull Sov Antarkt Eksped* 17: 25-27 (in Russian)
- Savich-Lyubitskaya LI, Smirnova ZN (1964) A deep-water member of the genus *Plagiothecium* Br. et Sch. in Antarctica. *Inf Byull Sov Antarkt Eksped* 49:33–39 (in Russian)
- Savich-Lyubitskaya LI, Smirnova ZN (1972) *Bryum algens* Card. - the most wide-spread moss in East Antarctica. *Trudy Sovetskoy Antarkticheskoy Ekspeditsiy* 60: 328-345 (in Russian).
- Seppelt RD (1983) The status of the Antarctic moss *Bryum korotkevicziae*. *Lindbergia* 9:21–26
- Seppelt RD, Kanda H (1986) Morphological variation and taxonomic interpretation in the moss genus *Bryum* in Antarctica. *Mem. Natl Inst. Polar Res., Ser. E* 37: 27-42
- Seppelt RD, Green TGA (1998) A bryophyte flora for Southern Victoria Land, Antarctica. *New Zealand Journal of Botany* 36: 617-635
- Seto K, Imura S, Bando T, Kanda H (2002) Paleoenvironment of Holocene recorded in Antarctic lakes. *Gekkan Chikyu*, 24, 31-36 (in Japanese)

- Spence JR (2011) Bryaceae, family description, Missouri Botanical Garden, Dec. 20, 2011,
<http://www.mobot.org/plantscience/BFNA/bfnamenu.htm>, Dec. 10, 2013
- Stonehouse B (1989) Polar Ecology. Blackie, Glasgow, 222 pp.
- Shaw AJ (1982) *Pohlia* Hedw. (Musci) in North and Central America and the West Indies. Contr
 Univ Michigan Herb 15: 219-295
- Shaw AJ (1985) The correlation between taxonomy and peristome structure in the Bryaceae. J
 Hattori Bot Lab 59: 79-100
- Shaw AJ, Werner O, Ros RM (2003) Intercontinental mediterranean disjunct mosses: Morphological
 and molecular patterns. Am J Bot 90: 540–550
- Shaw AJ, McDaniel SF, Werner O, Ros RM (2002) New frontiers in bryology and
 lichenology—phylogeography and phylodemography. Bryologist 105: 373–383
- Skottsberg (1905) On the zonal distribution of the South Atlantic and Antarctic vegetation. Geogr J
 24: 655-663
- Souza-Chies TT, Bittar G, Nadot S, Carter L, Besin E, Lejeune B. (1997) Phylogenetic analysis of
 Iridaceae with parsimony and distance methods using the plastid gene *rps4*. Plant Systemat
 Evol 204: 109-123
- Stech M, Quandt D (2010) 20,000 species and five key markers: The status of molecular bryophyte
 phylogenetics. Phytotaxa 9: 196–228

- Steere WC (1978) The mosses of Arctic Alaska. *Bryophytorum Bibliotheca*, 14: i-x + 1-508
- Steere WC, Inoue H (1978) The Hepaticae of Arctic Alaska. *J Hattori Bot Lab* 44: 251-345
- Stevens MI, Hunger SA, Hills SFK, Gemmill CEC (2007) Phantom hitch-hikers mislead estimates of genetic variation in Antarctic mosses. *Pl Syst Evol* 263: 191–201
- Taberlet P, Gielly L, Pautou G, Bouvet J (1991) Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol Biol* 17: 1105-1109
- Tatuno S (1963) Zytologische Untersuchungen über die Laubmoose von Antarktis. *Hikobia* 3: 269-274
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S (2011) MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol Biol Evol* 28: 2731-2739
- Theriot I (1911) Diagnoses d'espèces et de variétés nouvelles de mousses, 9e article. *Bull. Géogr. Bot.* 21: 269–272
- Tewari SD, Pant G (1996) Some moss collections from Dakshin Gangotri, Antarctica. *Bryol Times* 91:7
- Vanderpoorten A, Devos N, Goffinet B, Hardy OJ, Shaw AJ (2008) The barriers to oceanic island radiation in bryophytes: Insights from the phylogeography of the moss *Grimmia montana*. *J Biogeogr* 35: 654-663

- Wagner B, Seppelt RD (2006) Deep-water occurrence of the moss *Bryum pseudotriquetrum* in Radok Lake, Amery Oasis, East Antarctica. *Polar Biol* 29: 791-795
- Weyant SW (1966) The Antarctic climate. Antarctic soils and soil forming processes. Antarctic Research Series, 8, 47–59.
- White T, Burns T, Lee S, Taylor J (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ (ed) PCR protocols. A guide to methods and applications. San Diego: Academic Press, Inc. pp. 315-322
- Zolotov VI (2000) The genus *Brum* (Bryaceae, Musci) in middle european Russia. *Arctoa* 9: 155-232

表の部

学位論文

「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」

Region	Primer	Use	Direction	Sequence 5' – 3'	Reference
<i>rps4</i>	rps5	*	forward	ATGTCCCGTTATCGAGGACCT	Nadot et al. 1994
	trnas	*	reverse	TACCGAGGGTTCTGAATC	Souza-Chies et al. 1997
	rpsIntF	**	forward	CCTACAATTCCTGGAGCAAG	this study
	rpsIntR	**	reverse	CCTCAGGTTTACACCGATAAC	this study
<i>trnL-F</i>	trnC	*	forward	CGAAATCGGTAGACGCTACG	Taberlet et al. 1991
	trnF	*	reverse	ATTTGAACTGGTGACACGAG	Taberlet et al. 1991
	trnIntF	**	forward	TGCAGAGACTCAATGGAAGC	this study
	trnIntR	**	reverse	AAATTGGACTCTATCTTTATCC	this study
nrITS	ITS1	*	forward	TCCGTAGGTGAACCTGCGG	White et al. 1990
	ITSBF	*	forward	CATTAAACCTTATCATTTAGAGGAAGGAG	this study
	ITS4	*	reverse	TCCTCCGCTTATTGATATGC	White et al. 1990
	25R	*	reverse	TCCTCCGCTTAGTGATATGC	Stech 1999
	ITSBR	*	reverse	CGCAGACAGGTCCTCGTGGAG	this study
	ITSD bryo	**	forward	CTCTCAGCAACGGATATCTTG	Sabovljevic et al. 2005
	ITSC bryo	**	reverse	GCAATTCACACTACGTATCGC	Sabovljevic et al. 2005
	ITS1TF	**	forward	GCTCGGACACGAGTTGAATC	this study
	ITSIntF1	***	forward	TCCTCTTCAAGGCTGCATTC	this study
	ITSIntF4	***	forward	CTAAGTCCCACAAGACTTGAG	this study
	ITSIntR4	***	reverse	GCCAAATTCCTCCATTTTCA	this study
	ITSIntR7	***	reverse	TGTGGAACCTCGCACGCACTC	this study

Table 2-1 Primers used for amplifying and sequencing genomic regions used in this study.

* = external primer; ** = internal primer; *** = primer used in sequencing only.

Reference	Taxonomic treatment of the aquatic moss (subject or content of the study)
Nakanishi (1977)	<i>Bryum cf. korotkevicziae</i> or <i>Bryum cf. korotkevicziae</i> var. <i>Hollerbachii</i> (the first report of the moss in lakes of the Sôya Coast region)
Ochi (1979)	<i>Bryum</i> sp. (a taxonomic review of the genus <i>Bryum</i> in Antarctica)
Imura and Kanda (1986)	<i>Bryum</i> sp. (the description of rhizoidal tubers of the moss)
Kanda and Iwatsuki (1989)	<i>Dicranella</i> sp. (a taxonomic study of two aquatic moss species in the Sôya Coast region)
Imura et al. (1992)	<i>Leptobryum pyriforme</i> (the description of cultured plants of the moss)
Imura et al. (1999)	<i>Leptobryum</i> sp. (the first report and description of moss pillars)
Arts (2001)	<i>Leptobryum wilsonii</i> (a taxonomic review of the genus <i>Leptobryum</i>)
Imura et al. (2003)	<i>Leptobryum</i> sp. (a distribution survey of aquatic mosses in the Sôya Coast region)
Ochyra et al. (2008)	<i>Pohlia wilsonii</i> (the latest comprehensive taxonomic monograph of Antarctic mosses)

Table 3-1 Taxonomic history of the aquatic moss found in lakes of the Sôya Coast region

Taxon	Location	Voucher specimen (Herbarium)	Sample ID	GenBank accession number		
				<i>rps 4</i>	<i>trn L-F</i>	ITS
<i>Leptobryum pyriforme</i>	Belgium. Gent	20120531-0001 (NIPR)	BEL	AB795407	AB795617	AB795589
<i>Leptobryum pyriforme</i>	Canada. Nunavut	Allen 19666 (DUKE)	CAN	AB795408	AB795618	AB795590
<i>Leptobryum pyriforme</i>	China. Hebei	Sulayman 10354 (HIRO)	CHN	AB795409	AB795619	AB795591
<i>Leptobryum pyriforme</i>	Mexico. Concepción del Oro	Cardenas 1155 (DUKE)	MEX	AB795410	AB795620	AB795592
<i>Leptobryum pyriforme</i>	South Africa. Grahamstown	Vanderpoorten 214 (DUKE)	ZAF	AB795413	AB795623	AB795595
<i>Leptobryum pyriforme</i>	USA. Alaska Fairbanks	19910315-0117 (NIPR)	AK1	AB795404	AB795614	AB795586
<i>Leptobryum pyriforme</i>	USA. Alaska Shumagin islands	Schofield 106046 (DUKE)	AK2	AB795405	AB795615	AB795587
<i>Leptobryum pyriforme</i>	USA. Alaska Chirikof island	Schofield 117938 (DUKE)	AK3	AB795406	AB795616	AB795588
<i>Leptobryum pyriforme</i>	USA. Missouri	Anderson 26021 (DUKE)	USA	AB795411	AB795621	AB795593
<i>Leptobryum pyriforme</i>	West Antarctica, Deception island	R.I.L. Smith 3644a (AAS)	WANT	AB795412	AB795622	AB795594
<i>Leptobryum wilsonii</i>	Bolivia. La Paz	Lewis 87-1222 d-6 (DUKE)	BOL	AB795418	AB795628	AB795600
<i>Leptobryum wilsonii</i>	Chile. Potosí	Moreno 12908 (DUKE)	CHL1	AB795419	AB795629	AB795601
<i>Leptobryum wilsonii</i>	Chile. Biobío Province	Goffinet 5573 (DUKE)	CHL2	AB795420	AB795630	AB795602
<i>Leptobryum wilsonii</i>	Chile. Biobío Province	Goffinet 5577 (DUKE)	CHL3	AB795421	AB795631	AB795603
aquatic moss	Langhovde, Lake Akebi-Ike	20120531-0038 (NIPR)	AM1	AB795417	AB795627	AB795599
aquatic moss	Skallen, Lake Koke-Numa	20120531-0036 (NIPR)	AM2	AB795425	AB795635	AB795607
aquatic moss	Skarvsnes, Lake A-7-Ike	20120531-0019* (NIPR)	AM3	AB795414	AB795624	AB795596
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Ageha-Ike	20120531-0014* (NIPR)	AM4	AB795415	AB795625	AB795597
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Ageha-Ike	20120531-0020* (NIPR)	AM5	AB795416	AB795626	AB795598
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Hotoke-Ike	no specimen registered*	AM6	AB795422	AB795632	AB795604
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Hotoke-Ike	no specimen registered*	AM7	AB795423	AB795633	AB795605
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Jizo-Ike	20120531-0009* (NIPR)	AM8	AB795424	AB795634	AB795606
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Kuwai-Ike	20120531-0008* (NIPR)	AM9	AB795426	AB795636	AB795608
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Naga-Ike	20120531-0048* (NIPR)	AM10	AB795427	AB795637	AB795609
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Namazu-Ike	no specimen registered*	AM11	AB795428	AB795638	AB795610
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Nise-hyoutan-Ike	20120531-0021* (NIPR)	AM12	AB795429	AB795639	AB795611
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Nise-hyoutan-Ike	20120531-0040* (NIPR)	AM13	AB795430	AB795640	AB795612
aquatic moss	Skarvsnes, Lake Shimo-tenpyo-Ike	20120531-0047* (NIPR)	AM14	AB795431	AB795641	AB795613

Table 3-2 Specimens sequenced in this study, including location, voucher (herbarium), sample ID, and GenBank accession number for *rps4*, *trnL-F* and ITS. Voucher specimens marked with asterisks were used for culturing.

Genus	Species	Voucher specimen (Herbarium)	GenBank accession number	
			<i>rps 4</i>	<i>trn L-F</i>
<i>Acidodontium</i>	<i>Acidodontium heteroneuron</i> (Spruce ex Mitt.) Broth.	Churchill 13550 (NY)	AF521673	AY150341
<i>Amblyodon</i>	<i>Amblyodon dealbatus</i> (Hedwig) Bruch & W.P. Schimp.	Schofield 89289 (DUKE)	AY499653	AY501425
<i>Anacolia</i>	<i>Anacolia menziesii</i> (Turner) Paris	Miller 8103 (MO)	AF491029	AF497135
<i>Anomobryum</i>	<i>Anomobryum julaceum</i> (Schrader ex P. Gaertn., B. Mey. & Scherb.) Schimp.	Cox 112 (RNG),	AF023786	AF023739
<i>Aplodon</i>	<i>Aplodon wormskioldii</i> (Hornem.) R. Br.	Nimis (NY)	AY039047	AY039072
<i>Aulacomnium</i>	<i>Aulacomnium androgynum</i> (Hedw.) Schwägr.	J. R. Shevock 16833 (UC)	AY857766	AY857795
<i>Bartramia</i>	<i>Bartramia stricta</i> Brid.	Longton 4871 (RNG)	AF023799	AF023756
<i>Brachymenium</i>	<i>Brachymenium nepalense</i> Hook.	Long 23614 (E)	AY078338	AY078311
<i>Brachymitrium</i>	<i>Brachymitrium jamesonii</i> Taylor	Litt 117 (NY)	AY499627	AY501399
<i>Bryum</i>	<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	Hedderson 10385 (RNG)	AY078318	AY078291
<i>Cyrtomnium</i>	<i>Cyrtomnium hymenophyllum</i> (Bruch & Schimp.) Holmen	Hedderson 4779 (RNG)	AF023792	AF023764
<i>Dicranum</i>	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	Rumsey 18/2/99 s.n. (Pers. Herb.)	AF234158	AF234159
<i>Epipterygium</i>	<i>Epipterygium tozeri</i> (Grev.) Lindb.	Cano, MUB 21892 (MUB)	JF277306	JF277340
<i>Funaria</i>	<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	Price 2258 (G)	AJ845203	AJ847853
<i>Haplodontium</i>	<i>Haplodontium reticulatum</i> (Hook.) Broth.	Cox 1306/00 (DUKE)	AF521692	AY150360
<i>Hedwigia</i>	<i>Hedwigia ciliata</i> (Hedw.) P. Beauv.	Hedderson 11771 (RNG)	AJ251309	AF233587
<i>Imbriobryum</i>	<i>Imbriobryum alpinum</i> (Huds. ex With.) N. Pedersen	Hedderson 11428 (RNG)	AF023783	AF023738
<i>Leiomitrium</i>	<i>Leiomitrium plicatum</i> (P. Beauv.) Mitt.	Goffinet 823 (Pers. Herb.)	AY618359	AY636029
<i>Leptobryum</i>	<i>Leptobryum wilsonii</i> (Mitt.) Broth.	Goffinet 5608 (DUKE)	AF306992	AY501424
<i>Leptobryum</i>	<i>Leptobryum wilsonii</i> (Mitt.) Broth.	Cano & Jiménez, MUB 28078 (MUB)	JF277301	JF277335
<i>Leptostomum</i>	<i>Leptostomum macrocarpum</i> (Hedw.) Bach. Pyl.	Fletcher s.n. (RNG)	AF023790	AF023744
<i>Leptostomum</i>	<i>Leptostomum inclanans</i> R. Br.	Streimann, 15467 (RNG)	AY078313	AY078287
<i>Leucolepis</i>	<i>Leucolepis acanthoneura</i> (Schwägr.) Lindb.	R. R. Hales 4883 (UC)	AY857789	AY857821
<i>Meesia</i>	<i>Meesia muelleri</i> C. Müll. & Hampe	Streimann 53400 (H)	AY499648	AY501420
<i>Meesia</i>	<i>Meesia triquetra</i> (H. Richter) Ångström	Schofield 99251A (DUKE)	AF306995	AY501419
<i>Meesia</i>	<i>Meesia uliginosa</i> Hedw.	Schofield 93204 (DUKE)	AF306994	AY501418
<i>Mielichhoferia</i>	<i>Mielichhoferia bryoides</i> (Harv.) Wijk & Margad.	Hedderson 11713 (RNG)	AF023794	AF023765
<i>Mielichhoferia</i>	<i>Mielichhoferia elongata</i> (Hoppe & Hornsch.) Wijk & Margad.	Shaw sn (RNG)	AF023793	AF023766
<i>Mnium</i>	<i>Mnium hornum</i> Hedw.	Guerra et al., MUB 28763 (MUB)	JF277309	JF277343
<i>Neomeesia</i>	<i>Neomeesia paludella</i> (Besch.) Deguchi	Goffinet 5862 (DUKE)	AF306993	AY501421
<i>Orthodontium</i>	<i>Orthodontium lineare</i> Schwägr.	Hedderson s.n. (RNG)	AF023800	AF023768
<i>Orthotrichum</i>	<i>Orthotrichum affine</i> Schrad. ex Brid.	Vitt Exs. 43 (DUKE)	AY618365	AY636021
<i>Paludella</i>	<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.	Vitt 34205 (DUKE)	AF306996	AY501422
<i>Pentastichella</i>	<i>Pentastichella pentasticha</i> (Mont.) Müll. Hal. ex Thér.	Goffinet 5489 (DUKE)	AY618373	AY636009
<i>Philonotis</i>	<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	Virtanen 2056 (H)	AF491031	AF497121
<i>Phyllocladophora</i>	<i>Phyllocladophora falcifolia</i> (Schwägr.) Crosby	Buck 32969 (NY)	AF143074	AF161167
<i>Plagiobryum</i>	<i>Plagiobryum uliginosum</i> (Brid.) N. Pedersen	Hakelien s.n. (S)	AF521690	AY150358
<i>Plagiomnium</i>	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J. Kop.	Cano, MUB 28651 (MUB)	JF277324	JF277358
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia andalusica</i> (Höhn.) Broth.	Guerra, MUB 21460 (MUB)	JF277302	JF277336
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia annotina</i> (Hedw.) Lindb.	Guerra, MUB 22534 (MUB)	JF277303	JF277337
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia campotrichella</i> (Renauld & Cardot) Broth.	Guerra et al., MUB 23665 (MUB)	JF277305	JF277339
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia chilensis</i> (Mont.) A.J. Shaw	Cano, MUB 18036 (MUB)	JF277317	JF277351
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	Gallego et al., MUB 17925 (MUB)	JF277325	JF277359
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia elongata</i> Hedw.	Guerra, MUB 27402 (MUB)	JF277314	JF277348
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia longicollis</i> (Hedw.) Lindb.	Brugués, MUB 22225 (MUB)	JF277310	JF277344
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia melanodon</i> (Brid.) A.J. Shaw	Guerra et al., MUB 28437 (MUB)	JF277308	JF277342
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	Cano, MUB 27489 (MUB)	JF277318	JF277352
<i>Pohlia</i>	<i>Pohlia wahlenbergii</i> (F. Weber & D. Mohr) A.L. Andrews	Muñoz, MUB 15768 (MUB)	JF277307	JF277341
<i>Ptychostomum</i>	<i>Ptychostomum pallescens</i> (Schleich. ex Schwägr.) J.R. Spence	Hedderson 10487 (RNG)	AY078333	AY078306
<i>Rhacocarpus</i>	<i>Rhacocarpus purpurascens</i> (Brid.) Paris	D. H. Norris 77393 (UC)	AY857792	AY857823
<i>Rhizogonium</i>	<i>Rhizogonium novae-hollandiae</i> (Brid.) Brid.	Streimann 36688 (RNG)	AF023827	AF023752
<i>Rhodobryum</i>	<i>Rhodobryum spathulatum</i> (Hornsch.) Pócs	Redfearn 35546 (DUKE)	AF521695	AY150363
<i>Rosulabryum</i>	<i>Rosulabryum capillare</i> (Hedw.) J.R. Spence	Hedenäs B11066 (S)	AF521682	AY150350
<i>Schizymenium</i>	<i>Schizymenium campylocarpum</i> (Arn. & Hook.) A.J. Shaw	Cano & Jiménez, MUB 28187 (MUB)	JF277313	JF277347
<i>Splachnum</i>	<i>Splachnum ampullaceum</i> Hedw.	Schofield 99074 (DUKE)	AY039044	AY039069
<i>Tayloria</i>	<i>Tayloria splachnoides</i> (Schleich. ex Schwägr.) Hook.	Hakelien 19.8.1992 (H)	AY039062	AY039087
<i>Tayloria</i>	<i>Tayloria froelichiana</i> (Hedw.) Mitt. ex Broth.	Long 20882 (DUKE)	AY039059	AY039084
<i>Tetraplodon</i>	<i>Tetraplodon mnioides</i> (Sw. ex Hedw.) Bruch & Schimp.	Shaw 9082 (DUKE)	AY499644	AY501416
<i>Timmia</i>	<i>Timmia austriaca</i> Hedw.	Schofield 98363 (DUKE)	AF223035	AF229892
<i>Trachycystis</i>	<i>Trachycystis microphylla</i> (Dozy & Molk.) Lindb.	CB84 (SHNU)	FJ572592	FJ572445
<i>Voitia</i>	<i>Voitia nivalis</i> Hornsch.	Long 26833 (DUKE)	AY039051	AY039076

Table 3-3 Voucher information for the 61 samples downloaded from DNA databases, listed as follows: genus, species, voucher specimen (herbarium), and GenBank accession numbers for *rps4* and *trnL-F*

No.	Specimen	Original determination (year)	Determination in IMFA	Determination by the author	OTU	rps 4	trn L-F	Region	Locality 1	Locality 2	Collection (Herbarium)
1	T 20	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	East Ongul Island	M. Tsujimoto
2	TO 43-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	East Ongul Island	T. Osono
3	SK 1A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Kobayashi
4	T 08	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
5	T 09	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
6	T 11	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
7	T 12	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
8	T 14	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
9	T 56	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
10	T 62	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
11	TO 4-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
12	TO 4-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
13	TO 4-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
14	TO 4-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
15	TO 5-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
16	TO 6-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
17	TO 6-3A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
18	TO 6-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
19	TO 8-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
20	TO 8-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
21	TO 10-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
22	TO 15-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
23	TO 16-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
24	TO 16-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
25	TO 16-4A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
26	TO 16-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
27	TO 46-1A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
28	TO 46-3B	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
29	TO 46-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
30	TO 7-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
31	T 65	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
32	TO 7-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
33	TO 8-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
34	TO 8-5B	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
35	TO 9-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
36	TO 10-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
37	TO 12-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
38	TO 12-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
39	TO 12-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
40	TO 12-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
41	TO 17-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
42	TO 17-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
43	TO 17-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
44	TO 17-4A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
45	TO 17-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
46	R 4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	S. Imura
47	T 79	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	M. Tsujimoto
48	T 80	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	M. Tsujimoto
49	TO 50-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
50	TO 50-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono

Table 4-1 Specimen used in the phylogenetic analysis (cf. Fig. 4-3). Original determination by Dr. Ochyra are shown with the species name and the determination year. Determination in IMFA (the Illustrated Moss Flora of Antarctica: Ochyra et al. 2008) are shown with the species name when cited.

No.	Specimen	Original determination (year)	Determination in IMFA	Determination by the author	OTU	rps 4	trn L-F	Region	Locality 1	Locality 2	Collection (Herbarium)
51	TO 51-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
52	TO 51-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
53	T 76	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	M. Tsujimoto
54	T 78	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	M. Tsujimoto
55	S 2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
56	S 5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
57	S 8	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
58	S 10	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
59	S 25	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
60	T 02	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
61	T 15	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
62	T 16	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
63	T 18	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
64	T 19	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
65	T 28	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
66	T 30	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
67	T 32	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
68	T 34	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
69	T 36	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
70	TO 18-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
71	TO 18-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
72	TO 18-4A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
73	TO 19-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
74	TO 19-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
75	TO 19G-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
76	TO 19G-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
77	TO 19G-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
78	TO 19G-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
79	TO 20-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
80	TO 20-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
81	TO 20G-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
82	TO 21-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
83	TO 21-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
84	TO 21-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
85	TO 22-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
86	TO 22-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
87	TO 22-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
88	TO 25-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
89	TO 25-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
90	TO 25-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
91	TO 25-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
92	TO 25-5A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
93	TO 25-5B	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
94	TO 28-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
95	TO 28-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
96	TO 29-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
97	TO 29-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
98	TO 29-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
99	TO 29-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
100	TO 30-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono

Table 4-1 continued

No.	Specimen	Original determination (year)	Determination in IMFA	Determination by the author	OTU	rps 4	trn L-F	Region	Locality 1	Locality 2	Collection (Herbarium)
101	TO 30-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
102	TO 30-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
103	TO 30-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
104	TO 30-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
105	TO 31-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
106	TO 31-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
107	TO 35-1B	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
108	TO 35-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
109	TO 35-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
110	TO 35-4A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
111	TO 35-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
112	TO 36-1A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
113	TO 36-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
114	TO 36-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
115	TO 38-1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
116	TO 38-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
117	TO 38-5A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
118	TO 39-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
119	TO 39-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
120	S 9	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
121	S 12	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
122	S 20	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
123	S 21	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
124	S 22	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
125	S 28	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
126	T 03	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
127	T 27	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
128	T 38	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
129	T 39	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
130	TO 18-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
131	TO 21-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
132	TO 34-1A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
133	TO 29-3A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
134	T 45C	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	M. Tsujimoto
135	T 48	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	M. Tsujimoto
136	T 54	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	M. Tsujimoto
137	TO 40-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	T. Osono
138	TO 40-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	T. Osono
139	TO 40-5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	T. Osono
140	TO 42-2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	T. Osono
141	TO 42-4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	T. Osono
142	TO 41-3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	T. Osono
143	TO 41-4A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	T. Osono
144	St 2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Strandnibba	S. Imura
145	RILS 10130	<i>B. archangelicum</i> (2006)	→ <i>B. pseudotriquetrum</i> →	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Cape King	R.I. Lewis Smith (AAS)
146	RILS 9646	<i>B. archangelicum</i> (2006)	→ <i>B. pseudotriquetrum</i> →	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Harow Peaks	R.I. Lewis Smith (AAS)
147	TN 38	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Edmonson Point	S. Imura
148	TN 127	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Edmonson Point North	S. Imura
149	TN 230	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Cape King	S. Imura
150	TN 231	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Cape King	S. Imura

Table 4-1 continued

No.	Specimen	Original determination (year)	Determination in IMFA	Determination by the author	OTU	rps 4	trn L-F	Region	Locality 1	Locality 2	Collection (Herbarium)
151	TN 232	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Cape Sastrugi	S. Imura
152	TN 274	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Edmonson Point	S. Imura
153	TN 284	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Edmonson Point	S. Imura
154	TN 285	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Edmonson Point	S. Imura
155	TN 294	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Harrow Peaks	S. Imura
156	TN 305	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Edmonson Point South	S. Imura
157	TN 311	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	1	*	*	Continental	Victoria Land	Gondwana Lake	S. Imura
158	RH1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
159	RH2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
160	RH3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
161	RH4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
162	RH5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
163	RH6	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
164	RH7	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
165	RRB1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
166	RRB2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
167	RRB3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
168	RRB4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
169	RRB5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
170	RRB6	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
171	RRWB1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
172	RRWB3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
173	RRWB4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
174	RSB2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
175	RSB3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
176	RSB4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
177	RSWB1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
178	RSWB3	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
179	RSWB4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
180	RSWB7	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
181	SCB1	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
182	SCB2	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
183	SCB4	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
184	SCB5	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
185	SCB6	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
186	SCB7	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
187	SCB8	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Continental	Wilkes Land	Casey	S. Robinson
188	PC 874	<i>B. pallescens</i> (2009)	"not cited" →	<i>B. archangelicum</i>	1	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	P. Convey (AAS)
189	RILS 8846	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	1	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
190	RILS 9489	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	1	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
191	RILS 9132	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	1	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Leonie Islands	R.I. Lewis Smith (AAS)
192	AM 94A	<i>B. pallescens</i> (2001)	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i> cf.	1	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Brabant Island	A. Moffat (AAS)
193	RILS 11931B	<i>B. archangelicum</i> (2005)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	1	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
194	RILS 4007	<i>B. archangelicum</i> (2006) →	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i>	1	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
195	RILS 11933	<i>B. pallescens</i> (2005)	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i>	1	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
196	RILS 5272	<i>B. pallescens</i> (2001)	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i> cf.	1	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Loubet Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
197	RILS 10912	<i>B. nivale</i> (2001)	"not cited" →	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
198	DM 105	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	D. Mason (AAS)
199	DM 52C	<i>B. archangelicum</i> (1996)	<i>B. archangelicum</i> →	<i>B. pallescens</i> cf.	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	D. Mason (AAS)
200	TY 26468B	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)

Table 4-1 continued

No.	Specimen	Original determination (year)	Determination in IMFA	Determination by the author	OTU	rps 4	trn L-F	Region	Locality 1	Locality 2	Collection (Herbarium)
201	TY 26470A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
202	TY 26471A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
203	TY 26472	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
204	TY 26536	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
205	TY 26648	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
206	TY 26651	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
207	TY 26652	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
208	TY 26653	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
209	TY 26654	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
210	TY 26655	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
211	TY 26662	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
212	TY 26664	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
213	TY 26707	—	—	<i>B. archangelicum</i>	1	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
214	T 04	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	2	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
215	T 26	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	2	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
216	TO 28-5A	—	—	<i>B. archangelicum</i>	2	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
217	TO 34-2	—	—	<i>B. archangelicum</i>	2	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
218	TO 34-3B	—	—	<i>B. archangelicum</i>	2	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
219	La 69	—	—	<i>B. archangelicum</i>	3	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Imura
220	T 05	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	3	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
221	T 60	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	3	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
222	TO 1-1	—	—	<i>B. archangelicum</i>	3	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
223	TO 1-5	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	3	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
224	TO 4-5	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	3	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
225	TO 9-4	—	—	<i>B. archangelicum</i>	3	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
226	TO 10-1A	—	—	<i>B. archangelicum</i>	3	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
227	TO 10-5	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	3	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
228	RILS 11642C	<i>B. pallescens</i> (2006)	<i>B. pallescens</i> →	<i>B. archangelicum</i>	3	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
229	RILS 11929	<i>B. pseudotriquetrum</i> (2005)	<i>B. pseudotriquetrum</i> →	<i>B. archangelicum</i> cf.	3	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Trinity Peninsula	R.I. Lewis Smith (AAS)
230	RILS 10800	<i>B. pallescens</i> (2001)	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i> cf.	3	*	*	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
231	RILS 10911	<i>B. pallescens</i> (2001)	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i>	3	*	*	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
232	RILS 5162	<i>B. pallescens</i> (2006)	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i> cf.	3	*	*	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
233	RILS 8052A	<i>B. pallescens</i> (2006)	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i>	3	*	*	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
234	DM 79A	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	3	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	D. Mason (AAS)
235	Skar 1	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Imura
236	TO 7-5	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
237	R 5	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	S. Imura
238	T 77	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	M. Tsujimoto
239	TO 49-1	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
240	TO 49-4	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
241	TO 49-5	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
242	TO 53-1	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
243	TO 53-4	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
244	TO 54-1B	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
245	F 271	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagshetta	H. Kanda (NIPR)
246	F 273	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagshetta	H. Kanda (NIPR)
247	F 318	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagshetta	H. Kanda (NIPR)
248	F 836	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagshetta	H. Kanda (NIPR)
249	Rund 8	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagshetta	S. Imura
250	Rund 3	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagshetta	S. Imura

Table 4-1 continued

No.	Specimen	Original determination (year)	Determination in IMFA	Determination by the author	OTU	rps 4	trn L-F	Region	Locality 1	Locality 2	Collection (Herbarium)
251	TO 28-2	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
252	T 46	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	M. Tsujimoto
253	St 7	—	—	<i>B. archangelicum</i>	4	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Strandnibba	S. Imura
254	T 17	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	5	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	M. Tsujimoto
255	TO 44-1B	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	East Ongul Island	T. Osono
256	La 2-1	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Imura
257	La 27- 2	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Imura
258	SK 2A	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Kobayashi
259	SK 221	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Kobayashi
260	T 7	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
261	T59B	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
262	TO 5-1A	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
263	TO 5-2	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
264	TO 5-3	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
265	TO 6-1A	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
266	TO 7-4A	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
267	TO 9-1A	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
268	TO 9-5	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
269	TO 10-3	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
270	TO 15-3	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
271	TO 15-5	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
272	TO 46-3A	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
273	TO 54-3B	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
274	S 17	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
275	TO 20-5	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
276	TO 21-2	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
277	TO 34-4A	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
278	TO 34-5	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
279	TO 38-2A	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
280	RILS 9300	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
281	RILS 9356	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
282	PC 856	<i>B. nivale</i> (2009)	"not cited" →	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	P. Convey (AAS)
283	RILS 11934	<i>B. pseudotriquetrum</i> (2005)	<i>B. pseudotriquetrum</i> →	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
284	RILS 10656	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Graham Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
285	RILS 9164A	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Lagoon Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
286	RILS 5343	<i>B. nivale</i> (2001) →	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Biscoe Islands	R.I. Lewis Smith (AAS)
287	RILS 11958	<i>B. archangelicum</i> (2005)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
288	RILS 3967A	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
289	RILS 4219C	<i>B. pallescens</i> (2002)	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i> cf.	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
290	RILS 8808	<i>B. archangelicum</i> (2006)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
291	RILS 3967B	<i>B. pseudotriquetrum</i> (2006)	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
292	RILS 4219B	<i>B. pseudotriquetrum</i> (2002)	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	R.I. Lewis Smith (AAS)
293	RILS 10598B	<i>B. archangelicum</i> cf. (2001)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Reptile Ridge	R.I. Lewis Smith (AAS)
294	RILS 10900	<i>B. pseudotriquetrum</i> (2001)	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
295	PC 123B	<i>B. pseudotriquetrum</i> (1997)	<i>B. pseudotriquetrum</i> →	<i>B. pallescens</i> cf.	6	*	*	Maritime	South Sandwich Islands	Candlemas Island	P. Convey (AAS)
296	RILS 6696A	<i>B. archangelicum</i> (2001)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
297	DM 94B	<i>B. pseudotriquetrum</i> (1997)	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	D. Mason (AAS)
298	RILS 11340*	<i>B. pseudotriquetrum</i> (2002)	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
299	RILS 11528	<i>B. pallescens</i> (2002)	<i>B. pallescens</i> →	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
300	RILS 12179	<i>B. nivale</i> cf. (2011)	"not cited" →	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)

Table 4-1 continued

No.	Specimen	Original determination (year)	Determination in IMFA	Determination by the author	OTU	rps 4	trn L-F	Region	Locality 1	Locality 2	Collection (Herbarium)
301	TY 26468C	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
302	TY 26469A	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
303	TY 26471B	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
304	TY 26476	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
305	TY 26478	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
306	TY 26480	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
307	TY 26631	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
308	TY 26643	—	—	<i>B. archangelicum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
309	TY 26660	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
310	TY 26395	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
311	TY 26537	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
312	TY 26538	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
313	TY 26539	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
314	TY 26557	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
315	TY 26560	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
316	TY 26571	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
317	TY 26575	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
318	TY 26576	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
319	TY 26577	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
320	TY 26578	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
321	TY 26592	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
322	TY 26593	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
323	TY 26594A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
324	TY 26645A	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
325	TY 26646	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
326	TY 26649	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
327	TY 26650	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
328	TY 26661	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
329	TY 26663	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
330	TY 26708	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
331	TY 26709	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	6	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
332	RILS 10777	<i>B. archangelicum</i> (2001)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	7	*	*	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
333	RILS 10761	<i>B. nivale</i> (2001)	→ <i>B. pseudotriquetrum</i> →	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
334	TY 26594B	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
335	TY 26609	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
336	TY 26610	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
337	TY 26611	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
338	TY 26612	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
339	TY 26613	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
340	TY 26746	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
341	TY 26617B	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
342	Li 7 (Fig. 219)	<i>B. orbiculatifolium</i> (2001)	→ <i>B. pseudotriquetrum</i> →	<i>Bryum</i> sp. [A]	8	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Nelson Island	X. Li (AAS)
343	TY 26468A	—	—	<i>Bryum</i> sp. [B]	9	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
344	TY 26469B	—	—	<i>Bryum</i> sp. [B]	9	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
345	TY 26470B	—	—	<i>Bryum</i> sp. [B]	9	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
346	TY 26642	—	—	<i>Bryum</i> sp. [B]	9	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
347	TY 26645B	—	—	<i>Bryum</i> sp. [B]	9	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)
348	TY 26647	—	—	<i>Bryum</i> sp. [B]	9	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	T. Yamaguchi (HIRO)

Table 4-1 continued

No.	Specimen	Original determination (year)	Determination in IMFA	Determination by the author	OTU	rps 4	trn L-F	Region	Locality 1	Locality 2	Collection (Herbarium)
349	AM 29	—	—	<i>aquatic Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Imura
350	AM 30	—	—	<i>aquatic Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Imura
351	AM 12	—	—	<i>aquatic Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
352	L. 67	—	—	<i>aquatic Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
353	AM 24	—	—	<i>aquatic Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
354	TY 2	—	—	<i>aquatic Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	Y. Tanabe
355	AM 48	—	—	<i>aquatic Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
356	TO 20-2	—	—	<i>terrestrial Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
357	TO 20G-4	—	—	<i>terrestrial Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	T. Osono
358	S 26	—	—	<i>terrestrial Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
359	TM 53	—	—	<i>terrestrial Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	S. Imura
360	T41	—	—	<i>terrestrial Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	M. Tsujimoto
361	T44	—	—	<i>terrestrial Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	M. Tsujimoto
362	T50	—	—	<i>terrestrial Bryum</i>	10	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	M. Tsujimoto
363	RILS 11129B (Fig. 214)	<i>B. orbiculatifolium</i> (2002) →	<i>B. nivale</i>	<i>B. nivale</i>	10	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
364	RILS 11130 (Fig. 214)	<i>B. orbiculatifolium</i> (2002) →	<i>B. nivale</i>	<i>B. nivale</i>	10	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
365	RILS 11239 (Fig. 216)	<i>B. orbiculatifolium</i> (2002)	<i>B. orbiculatifolium</i>	<i>B. orbiculatifolium</i>	11	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
366	RILS 11155	<i>B. orbiculatifolium</i> (2002)	<i>B. orbiculatifolium</i> →	<i>Bryum</i> sp. [C]	12	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island.	R.I. Lewis Smith (AAS)
367	RILS 11181	<i>B. orbiculatifolium</i> (2002)	<i>B. orbiculatifolium</i> →	<i>Bryum</i> sp. [C]	12	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
368	RILS 11158B	<i>B. orbiculatifolium</i> (2002)	<i>B. orbiculatifolium</i> →	<i>Bryum</i> sp. [D]	13	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
369	RILS 8062	<i>B. orbiculatifolium</i> (2000) →	<i>B. argenteum</i> →	<i>B. dichotomum</i>	14	*	*	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
370	PC 107D	<i>B. dichotomum</i> (1997)	<i>B. dichotomum</i>	<i>B. dichotomum</i>	14	*	*	Maritime	South Sandwich Islands	Candlemas Island	P. Convey (AAS)
371	RILS 11164A	<i>B. dichotomum</i> (2002)	<i>B. dichotomum</i>	<i>B. dichotomum</i>	14	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
372	RILS 11237	<i>B. dichotomum</i> (2002)	<i>B. dichotomum</i>	<i>B. dichotomum</i>	14	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
373	RILS 11289	<i>B. dichotomum</i> (2002)	<i>B. dichotomum</i>	<i>B. dichotomum</i>	14	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
374	RILS 11313B	<i>B. dichotomum</i> (2002)	<i>B. dichotomum</i>	<i>B. dichotomum</i>	14	*	*	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	R.I. Lewis Smith (AAS)
375	PC 137D	<i>B. argenteum</i> (1997)	<i>B. argenteum</i>	<i>B. argenteum</i>	15	*	*	Maritime	South Sandwich Islands	Candlemas Island	P. Convey (AAS)
376	TO 11-2	—	—	<i>B. argenteum</i>	16	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	T. Osono
377	TO 52-1	—	—	<i>B. argenteum</i>	16	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Riiser-Larsen	T. Osono
378	SK 2B	—	—	<i>B. argenteum</i>	16	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Kobayashi
379	SK 3B	—	—	<i>B. argenteum</i>	16	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	S. Kobayashi
380	T59A	—	—	<i>B. argenteum</i>	16	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	M. Tsujimoto
381	F 3037	—	—	<i>B. archangelicum</i>	—	*	*	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	H. Kanda (NIPR)
382	F 3052	—	—	<i>B. archangelicum</i>	—	*	*	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	H. Kanda (NIPR)
383	F 3039	—	—	<i>B. archangelicum</i>	—	*	*	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	H. Kanda (NIPR)
384	KS 2147	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	—	*	*	China	Xinjiang	Kanas nature reserve	T. Sonoyama (HIRO)
385	KK 668	—	—	<i>B. pallescens</i>	—	*	*	Japan	Yamanashi prefecture	Mt. Fuji	K. Kato
386	FM 059	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	—	*	*	Japan	Yamanashi prefecture	Mt. Fuji	F. Maruo
387	FM 077	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	—	*	*	Japan	Yamanashi prefecture	Mt. Fuji	F. Maruo
388	KK 344	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	*	*	Japan	Saitama prefecture	Chichibu	K. Kato
389	KK 421	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	*	*	Japan	Nagano prefecture	Mt. Shiraiwadake	K. Kato
390	KK 433	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	*	*	Japan	Nagano prefecture	Mt. Shiraiwadake	K. Kato
391	TY 14438	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	*	*	Japan	Hiroshima prefecture	—	T. Yamaguchi (HIRO)
392	F 3042	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	*	*	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	H. Kanda (NIPR)
393	HK	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	*	*	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	H. Kanda (NIPR)
394	TU	—	—	<i>B. turbinatum</i>	—	*	*	Japan	Yamanashi prefecture	Mt. Kitadake	T. Ueno

Table 4-1 continued

Family	Genus	Species	Voucher (Herbarium)	<i>rps4</i>	<i>trnL-F</i>	Reference
Bryaceae	<i>Acidodontium</i>	<i>Acidodontium heteroneuron</i> (Spruce ex Mitt.) Broth.	Churchill 13550 (NY)	AF521673	AY150341	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Acidodontium</i>	<i>Acidodontium megalocarpum</i> (Hook.) Renauld & Cardot	Churchill & Rengifo 17473 (H)	AY078315	AY078289	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Acidodontium</i>	<i>Acidodontium seminerve</i> Hook. f. & Wilson	Cox 1284 (DUKE)	AF521675	AY150343	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Brachymenium</i>	<i>Brachymenium angolense</i> (Welw. & Duby) A. Jaeger	van Rooy 1494 (H)	AY078324	AY078297	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Brachymenium</i>	<i>Brachymenium pulchrum</i> (Mitt.) Paris	Redfearn 33676 (DUKE)	AF023788	AF023759	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum algovicum</i> Sendtn. ex Müll. Hal.	Hill 30192/98 (DUKE)	AF521678	AY150346	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum alpinum</i> Huds. ex With.	Hedderson 11428 (RNG)	AF023783	AF023738	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum arachnoideum</i> Müll. Hal.	Weber & Wittmen B-110701 (DUKE)	AF521679	AY150347	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum archangelicum</i> Bruch & Schimp.	Hedenäs J88-649 (S)	AF521680	AY150348	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum archangelicum</i> Bruch & Schimp.	Hedderson 10471 (RNG)	AF023787	AF023742	Cox & Hedderson 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	Hedderson 10385 (RNG)	AY078318	AY078291	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum bicolor</i> Dicks.	Een B35678 (S)	AF521681	AY150349	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum blandum</i> Hook. f. & Wilson	Streimann 53645 (H)	AY078319	AY078292	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum caespiticium</i> Hedw.	Hedderson 10985 (RNG)	AF023784	AF023741	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum capillare</i> Hedw.	Hedenäs B11066 (S)	AF521682	AY150350	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum cellulare</i> Hook.	Retief et al. 1138 (H)	AY078331	AY078304	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum cyathiphyllum</i> Dixon & Herzog	Magill 7065 (NY)	AF521683	AY150351	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum cyathophyllum</i> (Schwägr.) Bruch & Schimp.	Hedenäs B11296 (S)	AF521684	AY150352	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum donianum</i> Grev.	Hedderson 11190 (RNG)	AF023785	AF023743	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum elegans</i> Nees	Cano, MUB 23486 (MUB)	JF277329	JF277363	Guerra et al. 2011
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum funkii</i> Schw. gr.	Hedderson 11246 (RNG)	AY078332	AY078305	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum gemmiparum</i> De Not.	Hedderson 11247 (RNG)	AY078336	AY078309	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum lisae</i> De Not.	Shevock 16616/97	AF521685	AY150353	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum meesioides</i> Kindb.	Schofield 96705 (DUKE)	AF521686	AY150354	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum moravicum</i> Podp.	Cano, MUB 28691 (MUB)	JF277330	JF277364	Guerra et al. 2011
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum muehlenbeckii</i> Bruch & Schimp.	Hedderson 10488 (RNG)	AY078337	AY078310	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum pachytheca</i> Müll. Hal.	Streimann 50154 (NY)	AF521687	AY150355	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum pallens</i> Sw.	Hedenäs NT90-165 (S)	AF521688	AY150356	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum pallescens</i> Schleich. ex Schwägr.	Hedderson 10487 (RNG)	AY078333	AY078306	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum pallescens</i> Schleich. ex Schwägr.	Guerra et al, MUB 28773	JF277328	JF277362	Guerra et al. 2011
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb.	Cox 960/00 (DUKE)	AF521689	AY150357	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb.	Gallego, MUB 28441	JF277327	JF277361	Guerra et al. 2011
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum purpurascens</i> (R. Br.) Bruch & Schimp.	Hedderson 10463 (RNG)	AY078329	AY078302	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum radiculosum</i> Brid.	Vanderpoorten, 4832 (Pers. Herb.)	AY082594	AY082596	Cox & Hedderson 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum rudemale</i> Crundw. & Nyholm	Vanderpoorten, 2847 (Pers. Herb.)	AY082593	AY082595	Cox & Hedderson 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum schleicheri</i> Schwägr.	Guerra, MUB 18597 (MUB)	JF277333	JF277367	Guerra et al. 2011
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum turbinatum</i> (Hedw.) Turner	Cano, MUB 18574 (MUB)	JF277334	JF277368	Guerra et al. 2011
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum uliginosum</i> (Brid.) Bruch & Schimp.	Hakelien s.n. (S)	AF521690	AY150358	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Bryum</i>	<i>Bryum wrightii</i> Sull.	Hedderson 10478 (RNG)	AY078330	AY078303	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Plagiobryum</i>	<i>Plagiobryum demissum</i> (Hook.) Lindb.	Steere, 63-368 (RNG)	AY078334	AY078307	Cox & Hedderson 2003
Bryaceae	<i>Plagiobryum</i>	<i>Plagiobryum zierli</i> (Dicks. ex Hedw.) Lindb.	Hedderson 3888 (Pers. Herb.)	AY078335	AY078308	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Rhodobryum</i>	<i>Rhodobryum giganteum</i> (Schwa) gr. Paris	Longton 5073 (RNG)	AF023789	AF023737	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Rhodobryum</i>	<i>Rhodobryum keniae</i> (Müll. Hal.) Broth.	Peiold & Kochemoer 3154 (RNG)	AY078326	AY078299	Pedersen et al. 2003
Bryaceae	<i>Rhodobryum</i>	<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	Wallace, SN82 (RNG)	AY078325	AY078298	Cox & Hedderson 2003
Bryaceae	<i>Rhodobryum</i>	<i>Rhodobryum spathulatum</i> (Hornsch.) Pocs	Redfearn 35546 (DUKE)	AF521695	AY150363	Pedersen et al. 2003
Mniaceae	<i>Haplodontium</i>	<i>Haplodontium reticulatum</i> (Hook.) Broth.	Cox 1306/00 (DUKE)	AF521692	AY150360	Pedersen et al. 2003
Mniaceae	<i>Mielichhoferia</i>	<i>Mielichhoferia himalayana</i> Mitt.	Long 26909 (DUKE)	AF521694	AY150362	Pedersen et al. 2003
Mniaceae	<i>Mielichhoferia</i>	<i>Mielichhoferia megalocarpum</i> (Arn.) A. Jaeger	Arts 106/01 (DUKE)	AF521693	AY150361	Pedersen et al. 2003

Table 4-2 Voucher information for the 61 samples downloaded from DNA databases, listed as follows: family, genus, species, voucher specimen (Herbarium), GenBank accession numbers for *rps4* and *trnL-F* and the reference.

OTU	1 - 7			8	9	14	15-16
Taxon	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. pallescens</i>	<i>Bryum</i> sp. [A]	<i>Bryum</i> sp. [B]	<i>B. dichotomum</i>	<i>B. argenteum</i>
Number of examined specimens	45 + 176	26 + 68	15 + 2	10	6	6	1 + 4
Distribution	maritime & continental	maritime & continental	maritime & continental	maritime	maritime	maritime	maritime & continental
Stems	length (cm)	(0.3-) 1.0 - 7.5 (-30.0)	0.5 - 2.0 (-2.5)	1.0 - 4.0 (-6.5)	1.5 - 4.0	0.9 - 1.4	0.2 - 1.0
Leaves	shape	ovate - or oblong-lanceolate, broadly ovate to suborbicular	ovate to lanceolate or oblong-lanceolate	ovate- or oblong-lanceolate to nearly triangular	ovate to oblong, obovate or lingulate	ovate, broadly ovate to oblong, oblong-lanceolate	ovate, broadly ovate, oblong-ovate
	length (mm)	0.4 - 2.8	1.2 - 3.5	1.5 - 3.2	(0.8-) 1.2 - 2.2 (-2.7)	(1.1-) 1.5 - 2.6	0.5 - 1.0
	width (mm)	0.3 - 1.2	0.5 - 1.2	0.7 - 1.2	0.6 - 1.5	0.6 - 1.9	0.4 - 0.6
	costa length	subpercurrent to short-excurrent, seldom ceasing below the apex	short to long-excurrent	long-excurrent	subpercurrent to percurrent	subpercurrent to percurrent	percurrent to long-excurrent
	border (margin)	unbordered or bordered	unbordered or bordered	bordered	unbordered or bordered	bordered	not or indistinctly bordered
	Coloration at the base	reddish	reddish	reddish	reddish	—	—
Other characters for the species discrimination	leaves: flexuose and shrunken when dry	leaves: straight or only weakly contorted when dry	leaves: spirally twisted when dry	brackish leaves and plants. leaves: twisted at apex when dry	leaves: flexuose or shrunken basal leaf cells not lax	Leafy bulbils in the upper leaf axils	colourless and hyaline in upper half of the leaf
Data sources	Kanda1987, Ochyra et al. 2008	Kanda & Ochi 1986, Ochyra et al. 2008	Ochi & Kanda 1991, Ochyra et al. 2008	this study	this study	this study, (Ochyra et al. 2008)	this study, (Ochyra et al. 2008)

OTU	10				11	12	13
Taxon	<i>B. nivale</i> (aquatic)	<i>B. nivale</i> (terrestrial)	<i>aquatic Bryum</i>	<i>terrestrial Bryum</i>	<i>B. orbiculatifolium</i>	<i>Bryum</i> sp. [C]	<i>Bryum</i> sp. [D]
Number of examined specimens	1	1	7	7	1	2	1
Distribution	Alexander island (maritime)		Soya Coast region (continental)		maritime & continental	maritime	maritime
Stems	length (cm)	1.0 - 2.5	1.0 - 2.5	0.5 - 1.4 (-4.0)	0.6 - 1.8	0.4 - 0.5	0.2 - 0.3
Leaves	shape	ovate to broadly ovate	ovate, broadly ovate to suborbicular, concave	oblong to ovate, ovate-lanceolate	ovate, broadly ovate to suborbicular, concave	broadly ovate to suborbicular, deeply concave	oblong, lingulate
	length (mm)	1.2 - 1.7	1.6 - 1.9	0.5 - 1.1	0.8 - 1.6	0.5 - 0.7	0.3 - 0.6
	width (mm)	0.9 - 1.4	1.5 - 1.8	0.2 - 0.6	0.6 - 1.5	0.3 - 0.6	0.3 - 0.4
	costa length	subpercurrent to percurrent	subpercurrent to percurrent	subpercurrent to percurrent	subpercurrent to percurrent	ceasing well below the apex	subpercurrent or ceasing below the apex
	border (margin)	unbordered	unbordered	not or indistinctly bordered	unbordered	unbordered	unbordered
	Coloration at the base	brownish	—	brownish	brownish	—	reddish
Other characters for the species discrimination	basal leaf cells: elongated, sometimes lax & turgid	basal leaf cells: subquadrate - suborbicular, sometimes lax & turgid	basal leaf cells: somewhat elongated	basal leaf cells: subquadrate - suborbicular, sometimes lax & turgid	leaves: small & strongly concave	small plants & leaves (undeveloped ?)	stem leaves become narrowly
Data sources	this study, (Ochyra et al. 2008)	this study, (Ochyra et al. 2008)	this study	this study	this study, (Ochyra et al. 2008)	this study	this study

Table 4-3 Summary of some morphological characters of samples assigned to each OTU. The order of OTUs is arranged for the sake of comparison between related species. Number of specimens that collected in maritime or continental Antarctica is indicated with the orange- or purple-letters. The key characters for each taxon are indicated with red-letters. Except, the data of *B. pseudotriquetrum*, *B. archangelicum* and *B. pallescens*, the characters of each species are reviewed in this study with reference to Ochyra et al. (2008).

No.	Sample ID	Name (species)	GenBank accession number			Region	Locality 1	Locality 2	Locality 3	Specimen (Herbarium)
			<i>rps</i> 4	<i>trn</i> L-F	nrITS					
343	OTU9	<i>Bryum</i> sp. [B]	*	*	*	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	Barton Peninsula	TY 26468A (HIRO)
349	AM29	<i>aquatic Bryum</i>	*	*	—	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	Lake Kamikama Ike	AM 29
350	AM30	<i>aquatic Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	Lake Kamikama Ike	AM 30
351	AM12	<i>aquatic Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	Lake Ageha Ike	AM 12
352	L67	<i>aquatic Bryum</i>	*	*	—	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	Lake B1 Ike	L. 67
353	AM24	<i>aquatic Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	Lake Naga Ike	AM 24
354	TY2	<i>aquatic Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	Lake Naga Ike	TY 2
355	AM48	<i>aquatic Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	Lake Naka-tenpyo Ike	AM 48
356	O20-2	<i>terrestrial Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	North of Suribati Ike	TO 20-2
357	O20G-4	<i>terrestrial Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	North of Suribati Ike	TO 20G-4
358	S26	<i>terrestrial Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	Suribati-Valley	S 26
359	TM53	<i>terrestrial Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	East of L. Nise-Hyotan Ike	TM 53
360	T41	<i>terrestrial Bryum</i>	*	*	—	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	NW. of Koke Numa	T41
361	T44	<i>terrestrial Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	—	T44
362	T50	<i>terrestrial Bryum</i>	*	*	*	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	NW. of Koke Numa	T50
363	RILS11129B	<i>B. nivale</i>	*	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	Striation Valley	RILS 11129B (AAS)
364	RILS11130	<i>B. nivale</i>	*	*	*	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	Striation Valley	RILS 11130 (AAS)
394	BT1	<i>B. turbinatum</i>	*	*	*	Japan	Yamanashi prefecture	Mt. Kitadake	Shirakaba-sawa	TU s.n.
—	<u>BT2</u>	<i>B. turbinatum</i>	JF277334	JF277368	—	—	—	—	—	Cano, MUB 18574 (MUB)
—	<u>BP</u>	<i>B. pallens</i>	AF521688	AY150356	—	—	—	—	—	Hedenäs NT90-165 (S)
—	<u>BS</u>	<i>B. schleicheri</i>	JF277333	JF277367	—	—	—	—	—	Guerra, MUB 18597 (MUB)
—	<u>BU1</u>	<i>B. uliginosum</i>	AF521690	AY150358	—	—	—	—	—	Hakelier s.n. (S)
—	<u>BU2</u>	<i>B. uliginosum</i>	—	—	EU878225	China	Hebei	—	—	L.B. Li 20071392 (HBNU)

Table 4-4 Specimens used for the haplotype network analyses. Sample IDs highlighted with underlines are data obtained from the DNA database. GenBank accession number marked with asterisks are not prepared in this time.

Species			<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. pallescense</i>
Number of specimen examined			45 + 176	26 + 68	15 + 2
Distribution			maritime & continental	maritime & continental	maritime & continental
Gametophyte	Stems	length (cm)	(0.3-) 1.0 - 7.5 (-30.0)	0.5 - 2.0 (-2.5)	1.0 - 4.0 (-6.5)
	Leaves	shape	ovate - or oblong-lanceolate, broadly ovate to suborbicular	ovate to lanceolate or oblong-lanceolate	ovate- or oblong-lanceolate to nearly triangular
		length (mm)	0.4 - 2.8	1.2 - 3.5	1.5 - 3.2
		width (mm)	0.3 - 1.2	0.5 - 1.2	0.7 - 1.2
		costa length	percurrent to short-excurrent, seldom ceasing below the apex	short- to long-excurrent	long-excurrent
		border (margin)	unbordered or bordered	unbordered or bordered	bordered
		Coloriation at the base	reddish	reddish	reddish
	Other characters for the species discrimination		leaves: flexuose and shrunken when dry	leaves: straight or only weakly contorted when dry	leaves: spirally twisted when dry
Sexual condition (& fertility)			synoicous (frequent)	synoicous (frequent)	synoicous ? (very rare)
Sporophyte	Peristome features		cilia: mostly reduced	cilia: reduced	cilia: mostly reduced
	Frequency (& condition)		very rare (mostly aborted)	frequently (often aborted)	occasionally (mostly aborted)
Data sources			Seppelt & Kanda 1986,	Kanda & Ochi 1986,	Ochi & Kanda 1991,
			Ochyra et al. 2008	Ochyra et al. 2008	Ochyra et al. 2008
Non-Antarctic plant	Sexual condition		dioicous (rarely synoicous)	synoicous	autoicous (rarely synoicous)
	Peristome features		cilia: long, appendiculate	cilia: reduced	cilia: long, appendiculate

Table 5-1 Summary of some morphological characters of three related *Bryum* species. The data was extracted from Table 4-3 and newly added the information about sporophyte of Antarctic and Non-Antarctic collection. The key characters for the species are indicated with red-letters.

Reference	Ochyra & Ochi (1986)	Kanda & Ochi (1986)	Seppelt & Kanda (1986)	Rastorfer (1971)	Filson & Willis (1975)	Lewis Smith (2002*)
Original identification by authors or collector	<i>B. archangelicum</i> (as <i>B. amblyodon</i>)	<i>B. archangelicum</i> (as <i>B. amblyodon</i>)	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. antarcticum</i>	<i>B. algens</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>
Locality	Maritime Antarctica	Soya Coast				
Ochyra & Ochi (1986)	<i>B. archangelicum</i>	—	—	—	—	—
Kanda & Ochi (1986)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	<i>Bryum</i> sp.	<i>B. archangelicum</i> cf.	<i>B. archangelicum</i> cf.	—
Seppelt & Kanda (1986)	—	<i>Bryum</i> sp.	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>Bryum</i> sp.	<i>Bryum</i> sp.	—
Ochyra et al. (2008)	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	<i>B. pseudotriquetrum</i>
Other notes				<i>B. antarcticum</i> is synonymized as <i>H. heimii</i> (cf. Ochyra et al. 2008)	<i>B. algens</i> is synonymized as <i>B. pseudotriquetrum</i> (cf. Ochyra 1998)	Ochyra once identified them as <i>B. archangelicum</i> , but revised again.

Table 5-2 Summary of hitherto reports of fruiting *Bryum* from Antarctic region and taxonomic treatments of them in each reference.

No.	Specimen	c.fr.	Original determination	Determination in IMFA	Determination by the author	OTU ID		Region	Locality 1	Locality 2	Accession number for GenBank			Collection (Herbarium)
						cpDNA	nrITS				rps 4	trn L-F	nrITS	
1	T 20	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	East Ongul Island	*	*	*	M. Tsujimoto
2	TO 43-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	East Ongul Island	*	*	*	T. Osono
3	SK 1A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	S. Kobayashi
4	T 08	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
5	T 09	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
6	T 11	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
7	T 12	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
8	T 14	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
9	T 56	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
10	T 62	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
11	TO 4-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
12	TO 4-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
13	TO 4-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
14	TO 4-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
15	TO 5-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
16	TO 6-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
17	TO 6-3A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
18	TO 6-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
19	TO 8-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
20	TO 8-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
21	TO 10-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
22	TO 15-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
23	TO 16-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
24	TO 16-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
25	TO 16-4A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
26	TO 16-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
27	TO 46-1A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
28	TO 46-3B	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
29	TO 46-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
46	R 4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	S. Imura
47	T 79	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	M. Tsujimoto
48	T 80	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	M. Tsujimoto
49	TO 50-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
50	TO 50-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
51	TO 51-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
52	TO 51-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
55	S 2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
56	S 5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
57	S 8	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
58	S 10	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
59	S 25	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
60	T 02	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
61	T 15	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
62	T 16	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
63	T 18	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
64	T 19	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
65	T 28	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
66	T 30	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
67	T 32	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
68	T 34	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto

Table 5-3 Specimens used in the molecular analyses in this study with OTU IDs. Fruiting specimens are marked with circles in the column c.fr. Though all of the specimens loaned from the herbarium AAS are identified by Dr. Ochyra, the species names are shown when the determination is different from that by the author.

No.	Specimen	c.fr.	Original determination	Determination in IMFA	Determination by the author	cpDNA	nrITS	Region	Locality 1	Locality 2	rps 4	trn L-F	nrITS	Collection (Herbarium)
69	T 36	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
70	TO 18-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
71	TO 18-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
72	TO 18-4A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
73	TO 19-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
74	TO 19-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
75	TO 19G-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
76	TO 19G-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
77	TO 19G-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
78	TO 19G-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
79	TO 20-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
80	TO 20-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
81	TO 20G-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
82	TO 21-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
83	TO 21-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
84	TO 21-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
85	TO 22-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
86	TO 22-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
87	TO 22-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
88	TO 25-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
89	TO 25-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
90	TO 25-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
91	TO 25-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
92	TO 25-5A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
93	TO 25-5B	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
94	TO 28-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
95	TO 28-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
96	TO 29-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
97	TO 29-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
98	TO 29-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
99	TO 29-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
100	TO 30-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
101	TO 30-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
102	TO 30-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
103	TO 30-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
104	TO 30-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
105	TO 31-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
106	TO 31-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
107	TO 35-1B	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
108	TO 35-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
109	TO 35-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
110	TO 35-4A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
111	TO 35-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
112	TO 36-1A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
113	TO 36-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
114	TO 36-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
115	TO 38-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
116	TO 38-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
117	TO 38-5A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
118	TO 39-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono

Table 5-3 continued

No.	Specimen	c.fr.	Original determination	Determination in IMFA	Determination by the author	cpDNA	nrITS	Region	Locality 1	Locality 2	rps 4	trn L-F	nrITS	Collection (Herbarium)
119	TO 39-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
134	T 45C	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	M. Tsujimoto
135	T 48	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	M. Tsujimoto
136	T 54	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	M. Tsujimoto
137	TO 40-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	T. Osono
138	TO 40-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	T. Osono
139	TO 40-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	T. Osono
140	TO 42-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	T. Osono
141	TO 42-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	T. Osono
144	St 2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Dronning Maud Land	Strandnibba	*	*	*	S. Imura
147	TN 38	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	01	Continental	Victoria Land	Mt. Melbourne	*	*	*	S. Imura
148	TN 127	○	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Aa	01	Continental	Victoria Land	Mt. Melbourne	*	*	*	S. Imura
149	TN 230	○	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Aa	01	Continental	Victoria Land	Mountaineer Range	*	*	*	S. Imura
158	RH1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
159	RH2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
160	RH3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
161	RH4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
162	RH5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
163	RH6	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
164	RH7	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
165	RRB1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
166	RRB2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
167	RRB3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
168	RRB4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
169	RRB5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
170	RRB6	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
171	RRWB1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
172	RRWB3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
173	RRWB4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
174	RSB2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
175	RSB3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
176	RSB4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
177	RSWB1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
178	RSWB3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
179	RSWB4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
180	RSWB7	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
181	SCB1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
182	SCB2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
183	SCB4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
184	SCB5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
185	SCB6	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
186	SCB7	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
187	SCB8	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	01	Continental	Wilkes Land	Casey	*	*	*	S. Robinson
30	TO 7-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	02	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
197	RILS 10912	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
200	TY 264688	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
201	TY 26470A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
202	TY 26471A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
203	TY 26472	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
204	TY 26536	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
205	TY 26648	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
206	TY 26651	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
207	TY 26652	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
208	TY 26653	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
209	TY 26654	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
210	TY 26655	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
211	TY 26662	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
212	TY 26664	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ag	03	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)

Table 5-3 continued

No.	Specimen	c.fr.	Original determination	Determination in IMFA	Determination by the author	cpDNA	nrITS	Region	Locality 1	Locality 2	rps 4	trn L-F	nrITS	Collection (Herbarium)
219	La 69	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ba	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	S. Imura
220	T 05	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Ba	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
221	T 60	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Ba	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
222	TO 1-1	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ba	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
223	TO 1-5	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Ba	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
224	TO 4-5	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Ba	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
225	TO 9-4	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ba	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
226	TO 10-1A	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ba	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
227	TO 10-5	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Ba	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
228	RILS 11642C	—	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i>	<i>B. archangelicum</i>	Ba	04	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
229	RILS 11929	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. archangelicum</i> cf.	Ba	04	Maritime	Antarctic Peninsula	Trinity Peninsula	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
230	RILS 10800	—	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	Ba	04	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
231	RILS 10911	—	—	—	<i>B. pallescens</i>	Ba	04	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
232	RILS 5162	—	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	Ba	04	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
233	RILS 8052A	—	—	—	<i>B. pallescens</i>	Ba	04	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
254	T 17	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Bb	04	Continental	Dronning Maud Land	Scarvnes	*	*	*	M. Tsujimoto
235	Skar 1	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	S. Imura
236	TO 7-5	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
237	R 5	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	S. Imura
238	T 77	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Bc	04	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	M. Tsujimoto
239	TO 49-1	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Bc	04	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
240	TO 49-4	—	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	Bc	04	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
241	TO 49-5	—	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	Bc	04	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
242	TO 53-1	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
243	TO 53-4	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
244	TO 54-1B	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
245	F 271	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagssetta	*	*	*	H. Kanda (NIPR)
246	F 273	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagssetta	*	*	*	H. Kanda (NIPR)
247	F 318	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagssetta	*	*	*	H. Kanda (NIPR)
248	F 836	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagssetta	*	*	*	H. Kanda (NIPR)
249	Rund 8	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagssetta	*	*	*	S. Imura
250	Rund 3	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Rundvagssetta	*	*	*	S. Imura
251	TO 28-2	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Scarvnes	*	*	*	T. Osono
252	T 46	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	M. Tsujimoto
253	St 7	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Bc	04	Continental	Dronning Maud Land	Strandnibba	*	*	*	S. Imura
188	PC 874	—	<i>B. pallescens</i>	"not cited"	<i>B. archangelicum</i>	Aa	05	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	*	*	*	P. Convey (AAS)
189	RILS 8846	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Aa	05	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
190	RILS 9489	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Aa	05	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
191	RILS 9132	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Aa	05	Maritime	Antarctic Peninsula	Leonie Islands	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
192	AM 94A	—	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	Aa	05	Maritime	Antarctic Peninsula	Brabant Island	*	*	*	A. Moffat (AAS)
193	RILS 11931B	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Aa	05	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
194	RILS 4007	—	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i>	Aa	05	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
195	RILS 11933	—	—	—	<i>B. pallescens</i>	Af	05	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
196	RILS 5272	—	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	Aa	05	Maritime	Antarctic Peninsula	Loubet Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
198	DM 105	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Aa	05	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	*	*	*	D. Mason (AAS)
199	DM 52C	—	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. pallescens</i> cf.	Aa	05	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	*	*	*	D. Mason (AAS)
213	TY 26707	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Aa	05	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)

Table 5-3 continued

No.	Specimen	c.fr.	Original determination	Determination in IMFA	Determination by the author	cpDNA	nrITS	Region	Locality 1	Locality 2	rps 4	trn L-F	nrITS	Collection (Herbarium)
133	TO 29-3A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	06	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
31	T 65	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
32	TO 7-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
33	TO 8-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
34	TO 8-5B	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
35	TO 9-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
36	TO 10-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
37	TO 12-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
38	TO 12-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
39	TO 12-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
40	TO 12-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
41	TO 17-1	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
42	TO 17-2	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
43	TO 17-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
44	TO 17-4A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
45	TO 17-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
120	S 9	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
121	S 12	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
122	S 20	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
123	S 21	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
124	S 22	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
125	S 28	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
126	T 03	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
127	T 27	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
128	T 38	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
129	T 39	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
130	TO 18-5	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
131	TO 21-4	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
132	TO 34-1A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
142	TO 41-3	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	T. Osono
143	TO 41-4A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Aa	07	Continental	Dronning Maud Land	Skallen	*	*	*	T. Osono
145	RILS 10130	○	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. archangelicum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Cape King	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
146	RILS 9646	—	<i>B. archangelicum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. archangelicum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Harrow Peaks	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
150	TN 231	○	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Mountaineer Range	*	*	*	S. Imura
151	TN 232	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Deep Freeze Range	*	*	*	S. Imura
152	TN 274	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Mt. Melbourne	*	*	*	S. Imura
153	TN 284	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Mt. Melbourne	*	*	*	S. Imura
154	TN 285	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Mt. Melbourne	*	*	*	S. Imura
155	TN 294	—	—	—	<i>B. archangelicum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Southern Cross Mountains	*	*	*	S. Imura
156	TN 305	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Mt. Melbourne	*	*	*	S. Imura
157	TN 311	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Aa	07	Continental	Victoria Land	Northern Foothills	*	*	*	S. Imura

Table 5-3 continued

No.	Specimen	c.fr.	Original determination	Determination in IMFA	Determination by the author	cpDNA	nrITS	Region	Locality 1	Locality 2	rps 4	trn L-F	nrITS	Collection (Herbarium)
234	DM 79A	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ba	08	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	*	*	*	D. Mason (AAS)
53	T 76	○	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Aa	09	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	M. Tsujimoto
54	T 78	○	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Aa	09	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	M. Tsujimoto
255	TO 44-1B	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	East Ongul Island	*	*	*	T. Osono
256	La 2-1	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	S. Imura
257	La 27- 2	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	S. Imura
258	SK 2A	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	S. Kobayashi
259	SK 221	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	S. Kobayashi
260	T 7	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
261	TS9B	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	M. Tsujimoto
262	TO 5-1A	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
263	TO 5-2	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
264	TO 5-3	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
265	TO 6-1A	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
266	TO 7-4A	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
267	TO 9-1A	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
268	TO 9-5	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
269	TO 10-3	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
270	TO 15-3	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
271	TO 15-5	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
272	TO 46-3A	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Langhovde	*	*	*	T. Osono
273	TO 54-3B	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Enderby Land	Mt. Riiser-Larsen area	*	*	*	T. Osono
274	S 17	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	S. Imura
275	TO 20-5	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
276	TO 21-2	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
277	TO 34-4A	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
278	TO 34-5	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
279	TO 38-2A	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
280	RILS 9300	○	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
281	RILS 9356	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
283	RILS 11934	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
285	RILS 9164A	○	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Maritime	Antarctic Peninsula	Lagoon Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
287	RILS 11958	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
288	RILS 3967A	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
289	RILS 4219C*	—	—	—	<i>B. pallescens cf.</i>	Ab	10	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
290	RILS 8808*	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
293	RILS 10598B	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Maritime	Antarctic Peninsula	Reptile Ridge	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
295	PC 123B	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i>	<i>B. pallescens cf.</i>	Ab	10	Maritime	South Sandwich Islands	Candlemas Island	*	*	*	P. Convey (AAS)
296	RILS 6696A	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
301	TY 26468C	—	—	—	<i>B. pallescens cf.</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
302	TY 26469A	—	—	—	<i>B. pallescens cf.</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
303	TY 26471B	—	—	—	<i>B. pallescens cf.</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
304	TY 26476*	○	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
305	TY 26478	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
306	TY 26480*	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
307	TY 26631	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
308	TY 26643	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
309	TY 26660	—	—	—	<i>B. pallescens cf.</i>	Ab	10	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
332	RILS 10777	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ae	10	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
284	RILS 10656	○	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ab	11	Maritime	Antarctic Peninsula	Graham Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
214	T 04	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ad	12	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
215	T 26	—	—	—	<i>B. archangelicum cf.</i>	Ad	12	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	M. Tsujimoto
216	TO 28-5A	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ad	12	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
217	TO 34-2	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ad	12	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono
218	TO 34-3B	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	Ad	12	Continental	Dronning Maud Land	Scarvsnes	*	*	*	T. Osono

Table 5-3 continued

No.	Specimen	c.fr.	Original determination	Determination in IMFA	Determination by the author	cpDNA	nrITS	Region	Locality 1	Locality 2	rps 4	trn L-F	nrITS	Collection (Herbarium)
282	PC 856	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	Antarctic Peninsula	Alexander Island	*	*	*	P. Convey (AAS)
286	RILS 5343	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	Antarctic Peninsula	Biscoe Islands	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
291	RILS 39678	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
292	RILS 42198	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	Antarctic Peninsula	Danco Coast	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
294	RILS 10900	O	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
297	DM 948	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	*	*	*	D. Mason (AAS)
298	RILS 11340	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
299	RILS 11528	—	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pallescens</i>	<i>B. pseudotriquetrum</i> cf.	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
300	RILS 12179	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	Deception Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
310	TY 26395	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
311	TY 26537	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
312	TY 26538	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
313	TY 26539	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
314	TY 26557	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
315	TY 26560	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
316	TY 26571	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
317	TY 26575	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
318	TY 26576	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
319	TY 26577	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
320	TY 26578	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
321	TY 26592	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
322	TY 26593	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
323	TY 26594A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
324	TY 26645A	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
325	TY 26646	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
326	TY 26649	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
327	TY 26650	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
328	TY 26661	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
329	TY 26663	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
330	TY 26708	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
331	TY 26709	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	Ab	13	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
333	RILS 10761	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Orkney Islands	Signy Island	*	*	*	R.I. Lewis Smith (AAS)
334	TY 26594B	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
335	TY 26609	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
336	TY 26610	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
337	TY 26611	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
338	TY 26612	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
339	TY 26613	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
340	TY 26746	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
341	TY 26617B	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Shetland Islands	King George Island	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
342	LI 7 (Fig. 219)	—	—	—	<i>Bryum</i> sp. [A]	—	—	Maritime	South Shetland Islands	Nelson Island	*	*	*	X. Li (AAS)
381	F 3037	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	—	—	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	*	*	*	H. Kanda (NIPR)
382	F 3052	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	—	—	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	*	*	*	H. Kanda (NIPR)
383	F 3039	—	—	—	<i>B. archangelicum</i>	—	—	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	*	*	*	H. Kanda (NIPR)
384	KS 2147	—	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	—	—	China	Xinjiang	Kanas nature reserve	*	*	*	T. Sonoyama (HIRO)
385	KK 668	—	—	—	<i>B. pallescens</i>	—	—	Japan	Yamanashi prefecture	Mt. Fuji	*	*	*	K. Kato
386	FM 059	—	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	—	—	Japan	Yamanashi prefecture	Mt. Fuji	*	*	*	F. Maruo
387	FM 077	—	—	—	<i>B. pallescens</i> cf.	—	—	Japan	Yamanashi prefecture	Mt. Fuji	*	*	*	F. Maruo
388	KK 344*	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Japan	Saitama prefecture	Chichibu	*	*	*	K. Kato
389	KK 421	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Japan	Nagano prefecture	Mt. Shiraiwadake	*	*	*	K. Kato
390	KK 433	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Japan	Nagano prefecture	Mt. Shiraiwadake	*	*	*	K. Kato
391	TY 14438	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Japan	Hiroshima prefecture	—	*	*	*	T. Yamaguchi (HIRO)
392	F 3042	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	*	*	*	H. Kanda (NIPR)
393	HK s.n.	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Norway	Svalbard islands	Ny-Ålesund	*	*	*	H. Kanda (NIPR)
—	P53	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Ireland	W. Co. Mayo	shore of Lake Cullin	—	—	DQ381781	Holyoak 03-121 (S; B90020)
—	P54	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Ireland	W. Co. Mayo	Achill island	—	—	DQ381774	Holyoak 03-249 (S; B90021)
—	P55	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Norway	Troms	Lyngen	—	—	DQ381779	Hedenäs (S; B82757)
—	P57	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i>	—	—	Sweden	Gotland	Fårö island	—	—	DQ381772	Hedenäs (S; B65900)
—	P58	—	—	—	<i>B. pseudotriquetrum</i> var. <i>bimum</i>	—	—	Sweden	Södermanlands	Västerhaninge	—	—	DQ381780	Hedenäs (S; B90015)

Table 5-3 continued

Habitat	Past taxonomic treatment	Taxnomic change or finding by this study	Taxonomic note or status
Terrestrial	<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	—	
	<i>Hennediella antarctica</i> (Ångström) Ochyra & Matteri	—	
	<i>Hennediella heimii</i> (Hedw.) R.H. Zander,	—	
	<i>Coscinodon lawianus</i> (J.H.Willis) Ochyra	—	
	<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	—	
	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.	Antarctic <i>Bryum pseudotriquetrum</i>	Different species from <i>B. pseudotriquetrum</i> , but unidentified
	<i>Bryum cf. archangelicum</i> Bruch & Schimp.	<i>Bryum archangelicum</i>	Genetically indistinguishable from <i>B. pallescens</i> in Antarctica
Lake	—	<i>Bryum nivale</i> Müll. Hal.	New to continental Antarctic
	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.	<i>Bryum nivale</i> Müll. Hal.	
	<i>Leptobryum</i> sp.	<i>Leptobryum wilsonii</i> (Mitt.) Broth.	—

Table 6-1. Taxonomic conclusion in this study

図の部

学位論文

「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」

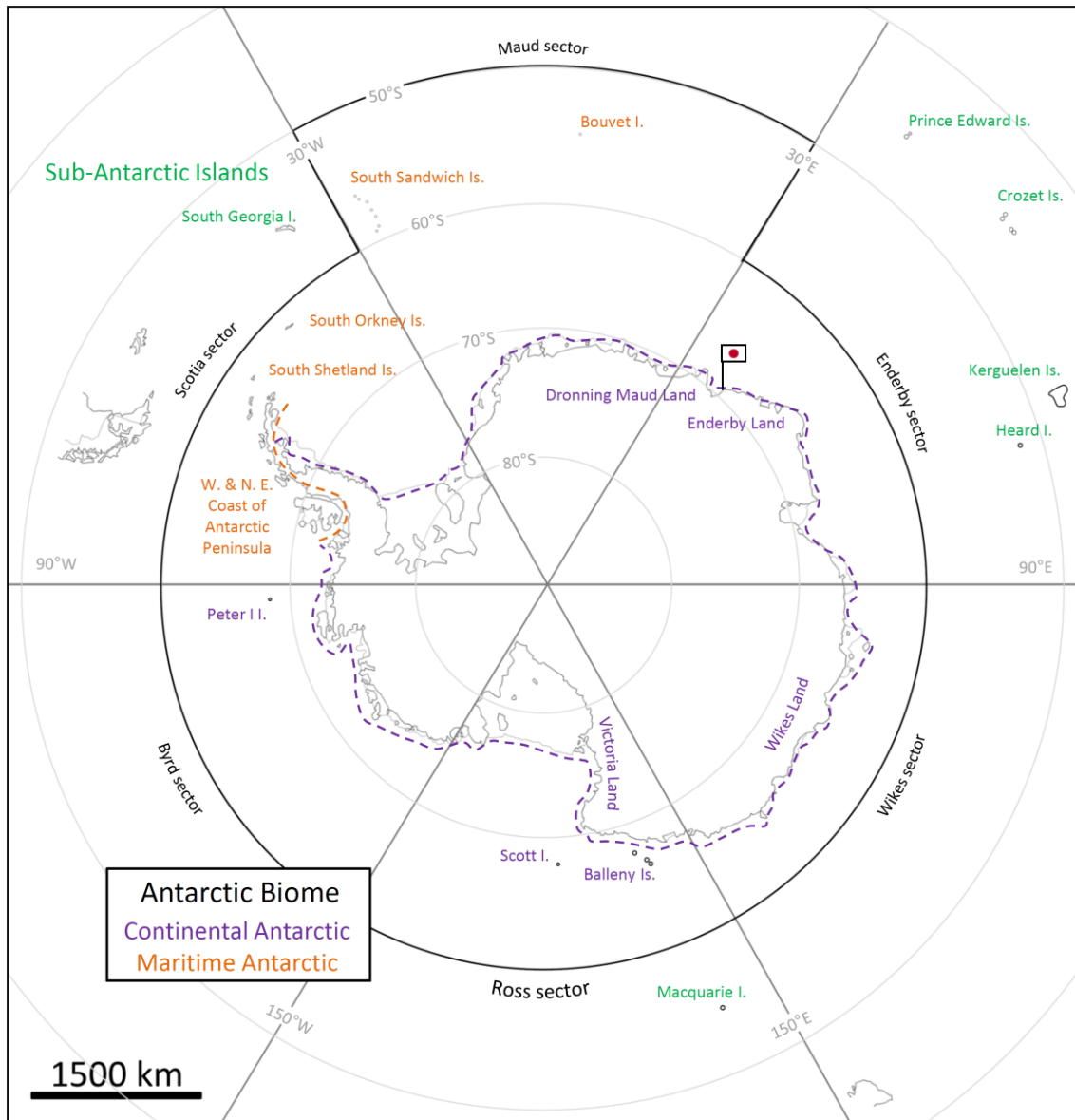


Fig. 2-1 Map of Antarctica, showing the biogeographic region (i.e. continental & maritime Antarctic) and the sectors

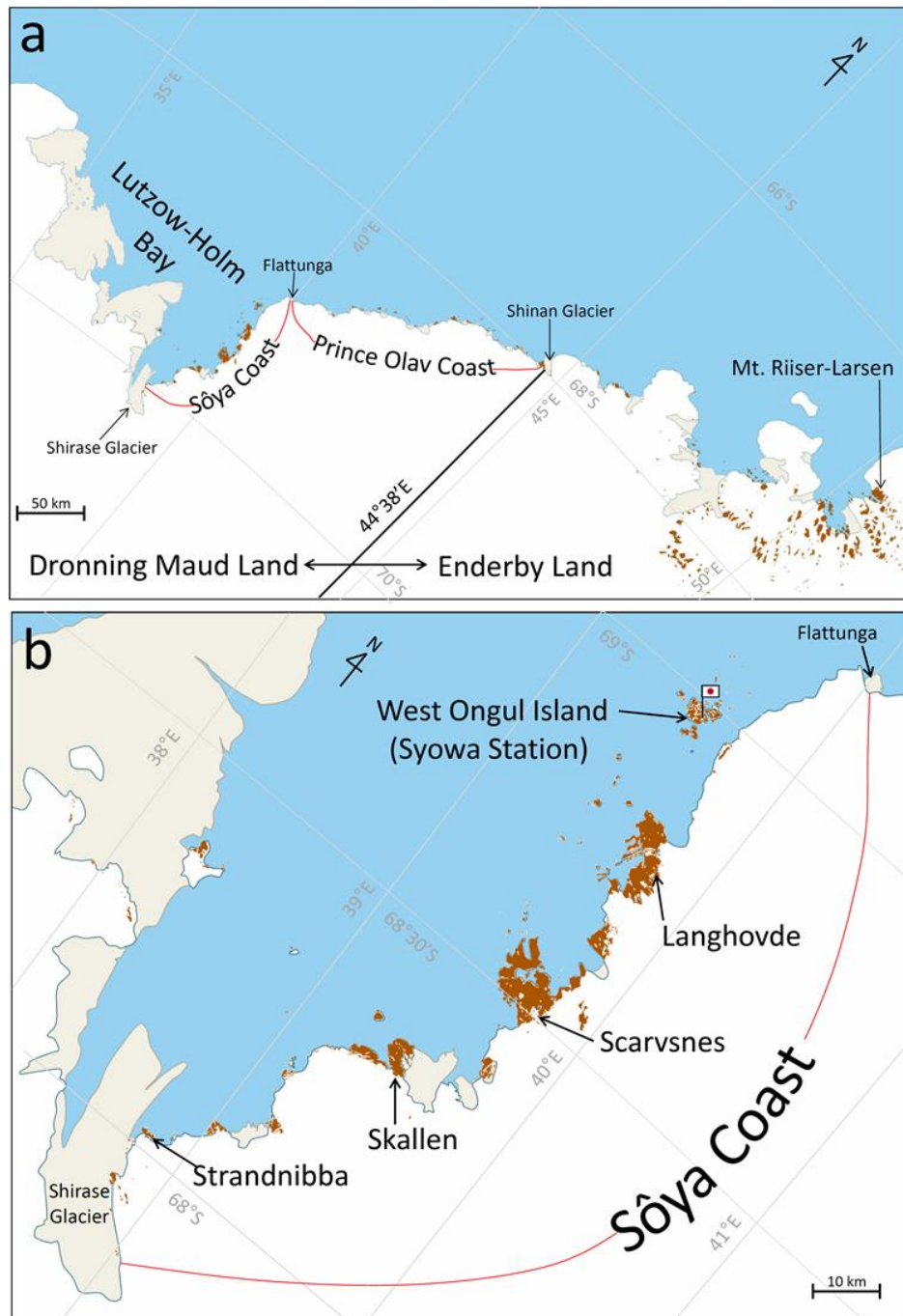


Fig. 2-2 Map of the Sôya Coast, the Prince Olav Coast and the adjacent regions (a). The enlarged map of the Sôya Coast region, showing the locality of Showa Station and the name of the ice-free areas where the samples used in this study were collected (b). The place-names in the maps are cited in the text. The brown colored areas represent that there are nunataks (i.e. the mountain peak projecting ice-sheet) or coastal ice-free areas. The maps are provided from Antarctic Digital Database Version 6.0 (<http://www.add.scar.org/index.jsp>).

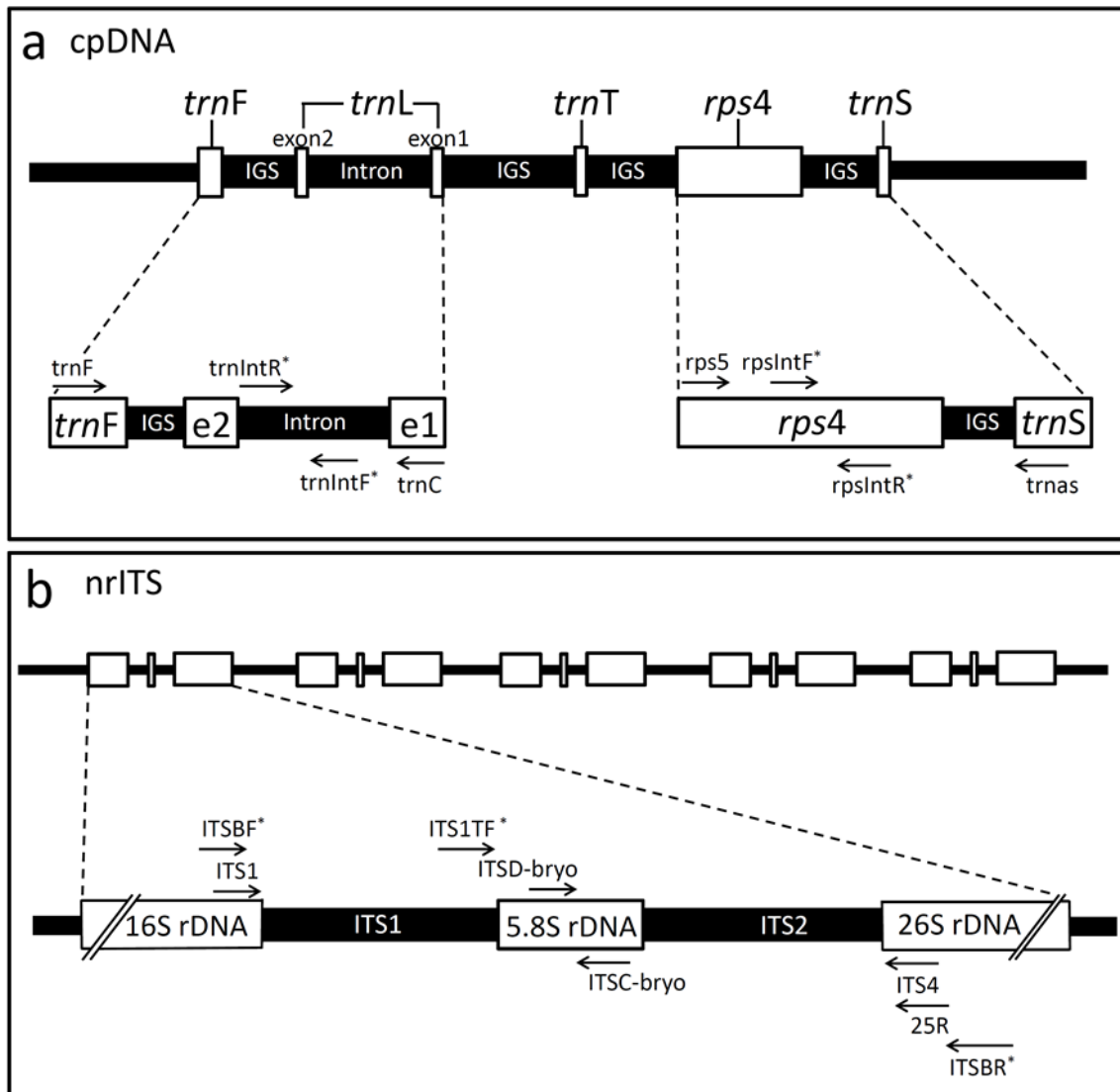


Fig. 2-3 Sequences of cpDNA regions (a) and nrITS region (b) with position and direction of PCR amplification primers used in this study. The primers marked with asterisks are developed by the author.

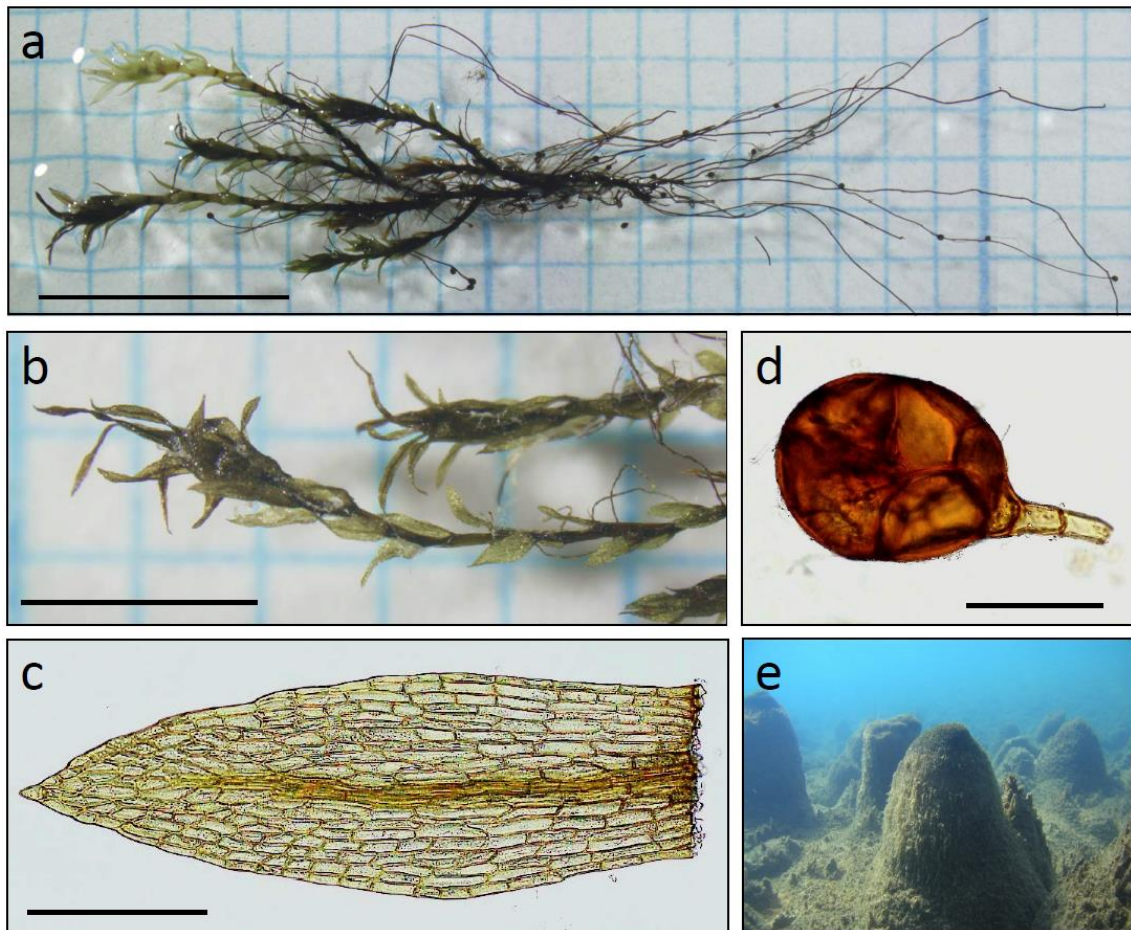


Fig.3-1 Photographs of the aquatic moss and the moss pillars. (a) Habit, wet; (b) upper stem portion, dry; (c) stem leaf; (d) rhizoidal tuber; (e) moss pillars found in lake Hotoke-ike. Scale bars: a, 5.0 mm; b, 2.0 mm; c, 200 μ m; d, 100 μ m

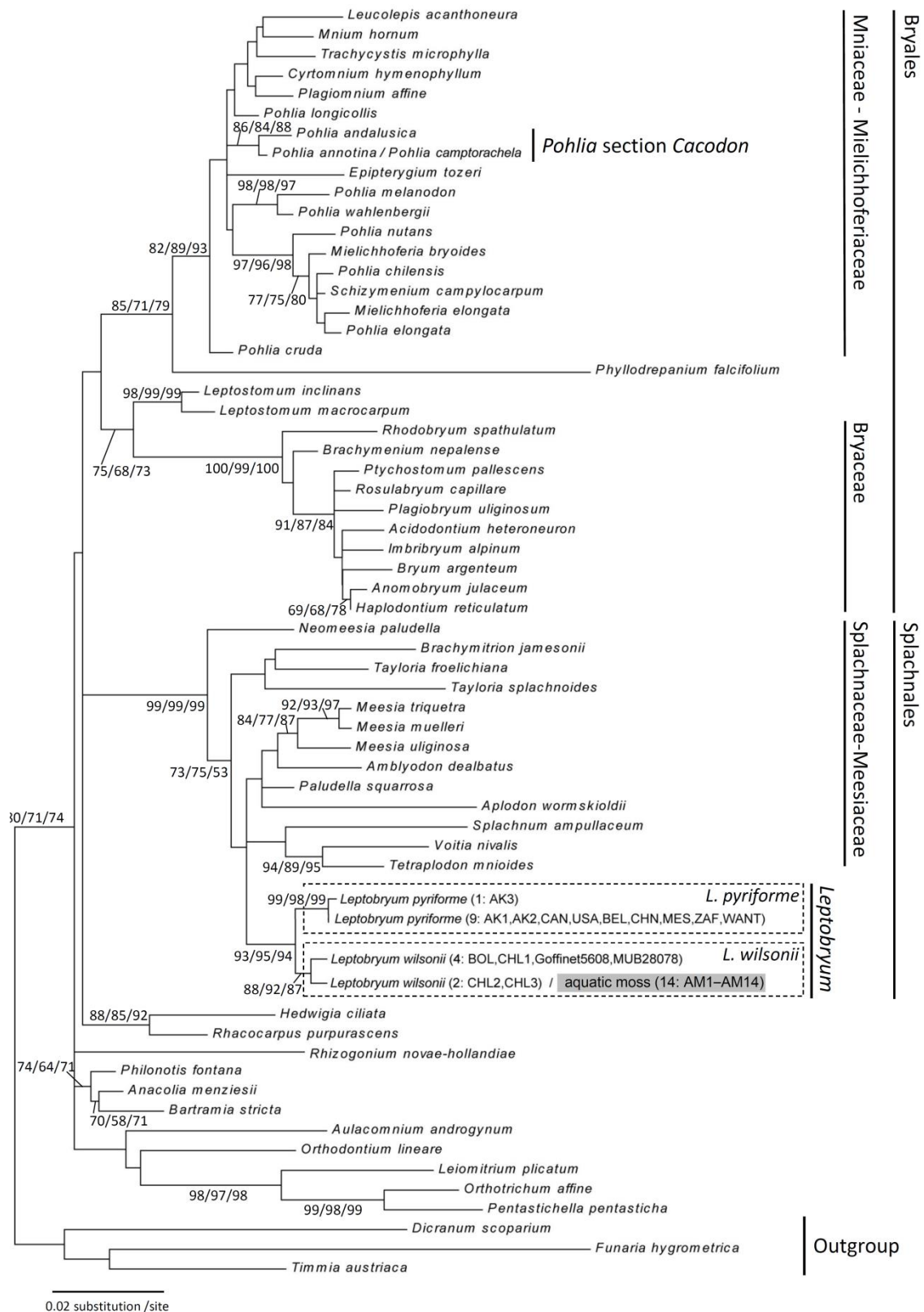


Fig. 3-2 Maximum likelihood tree (ln-likelihood = -5198.97) based on cpDNA regions, with the phylogenetic position of the aquatic moss highlighted in gray. Number of samples and sample IDs are listed in parentheses. Numbers near branches are bootstrap support values above 50 for branches recovered using maximum likelihood, maximum parsimony, and neighbor-joining methods

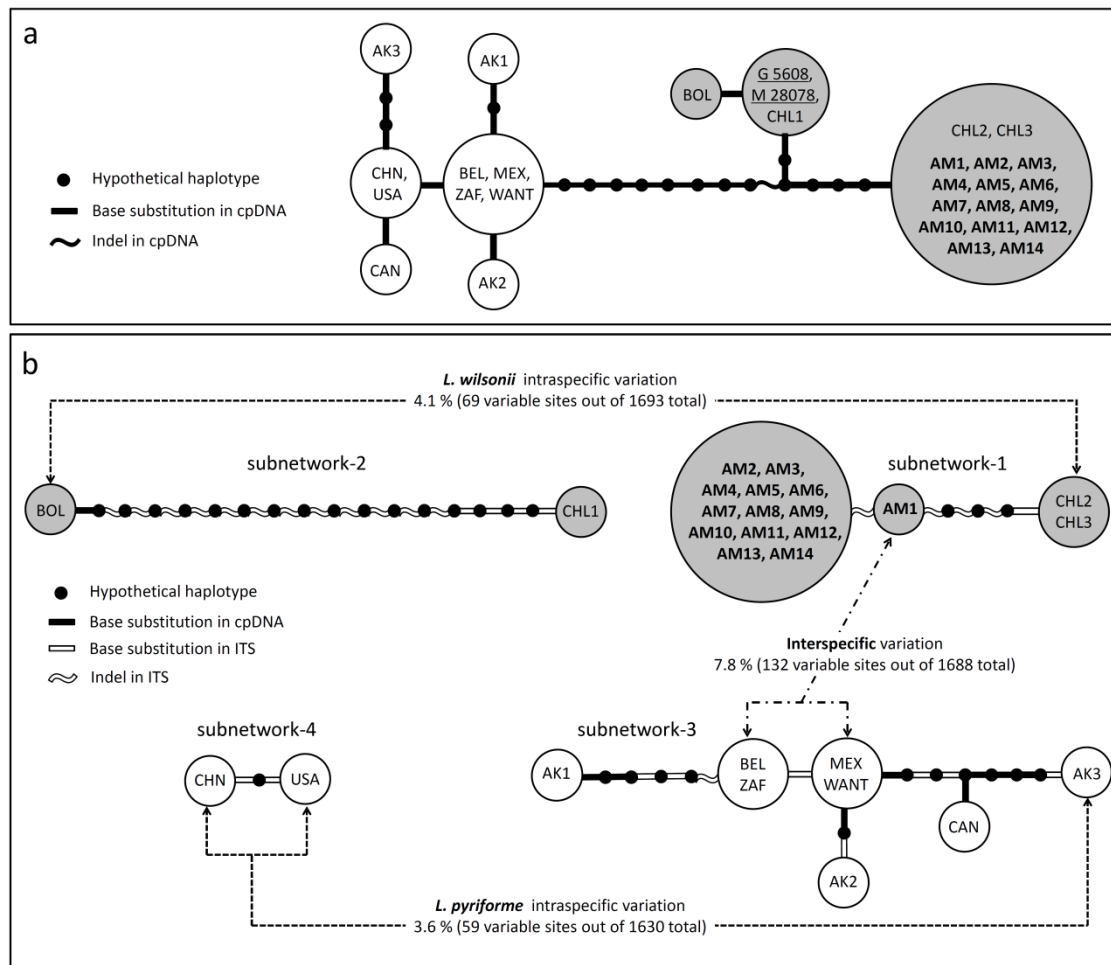


Fig. 3-3 Statistical parsimony networks for studied samples of two *Leptobryum* species and the aquatic moss. (a) The network for 30 samples based on cpDNA sequences. Samples from DNA databases are underlined and abbreviated; G 5608 corresponds to Goffinet 5608 and M 28078 to MUB 28078. (b) The network for 28 samples based on cpDNA-ITS combined sequences. Circle size is proportional to the number of samples assigned to an identical haplotype. Haplotypes with gray backgrounds consist of samples of *L. wilsonii* and the aquatic moss. Haplotypes with white backgrounds consist of samples of *L. pyriforme*. A filled circle represents a hypothetical haplotype. The straight and wavy line connecting each haplotype represents a single base substitution and a single indel between them. The colors of straight and wavy lines indicate whether the variations occurred in cpDNA regions (black) or the ITS region (white). Sample IDs of the aquatic moss are indicated in bold type. Bidirectional arrows with comments show the genetic variation between designated haplotypes.

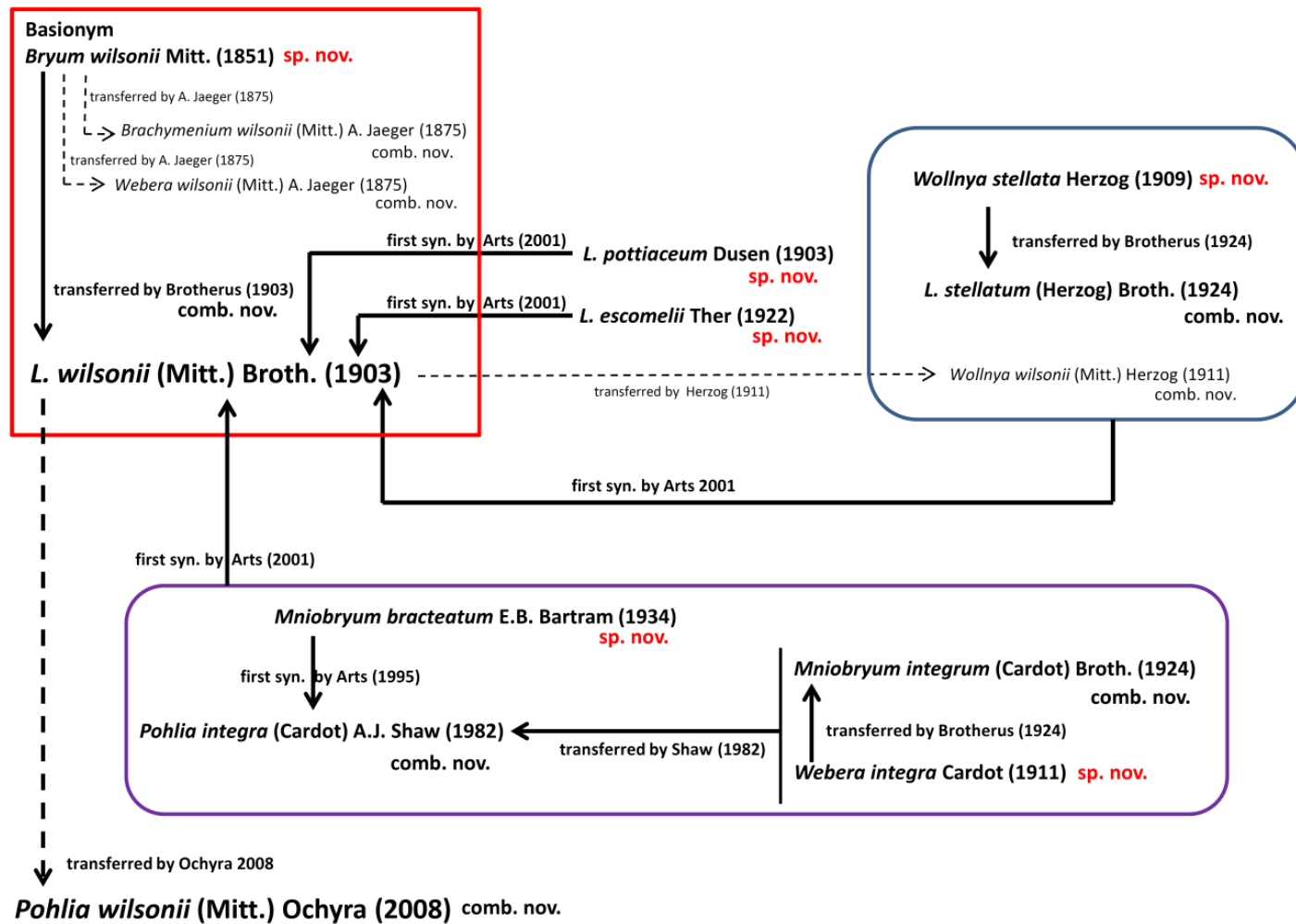


Fig. 3-4 Nomenclature history of *Leptobryum wilsonii* (Mitt.) Broth.

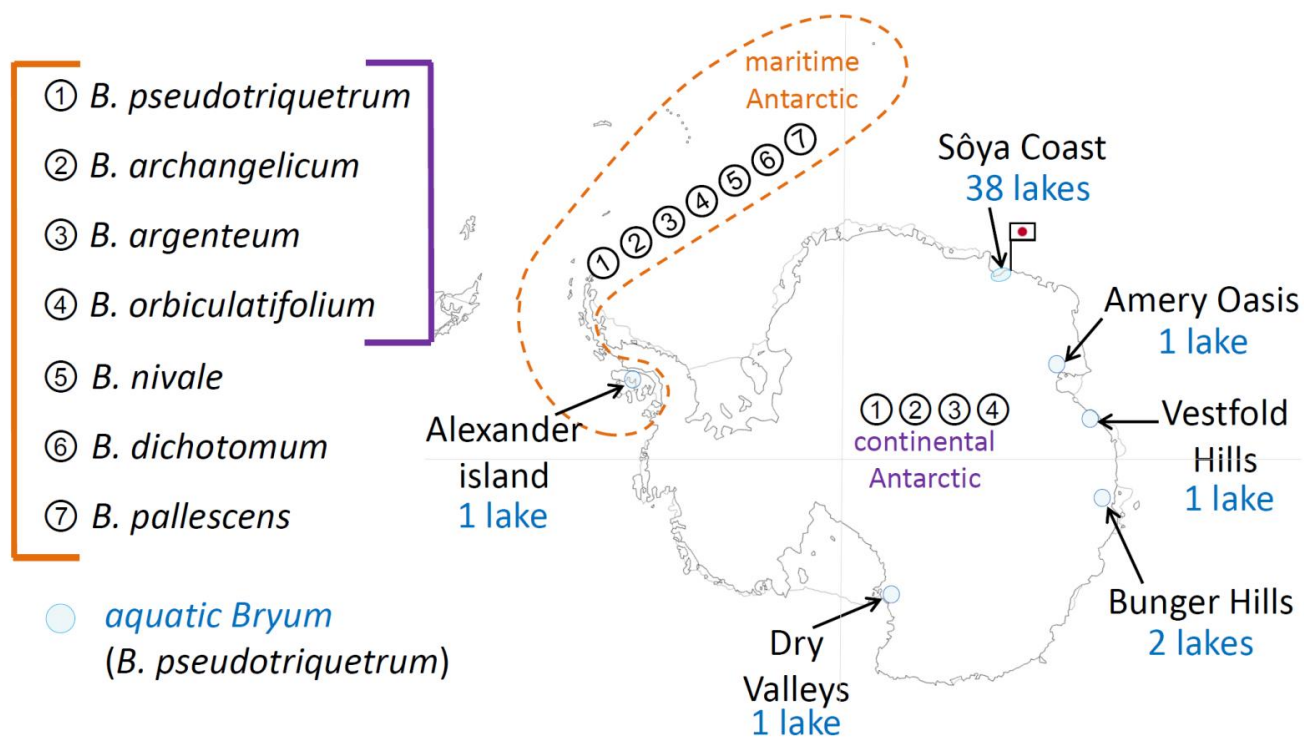


Fig. 4-1 The distribution of aquatic *Bryum* and seven *Bryum* species in Antarctic region.



Fig. 4-2 The photograph of *aquatic Bryum* (*B. pseudotriquetrum*) in lakes of the Sôya Coast region

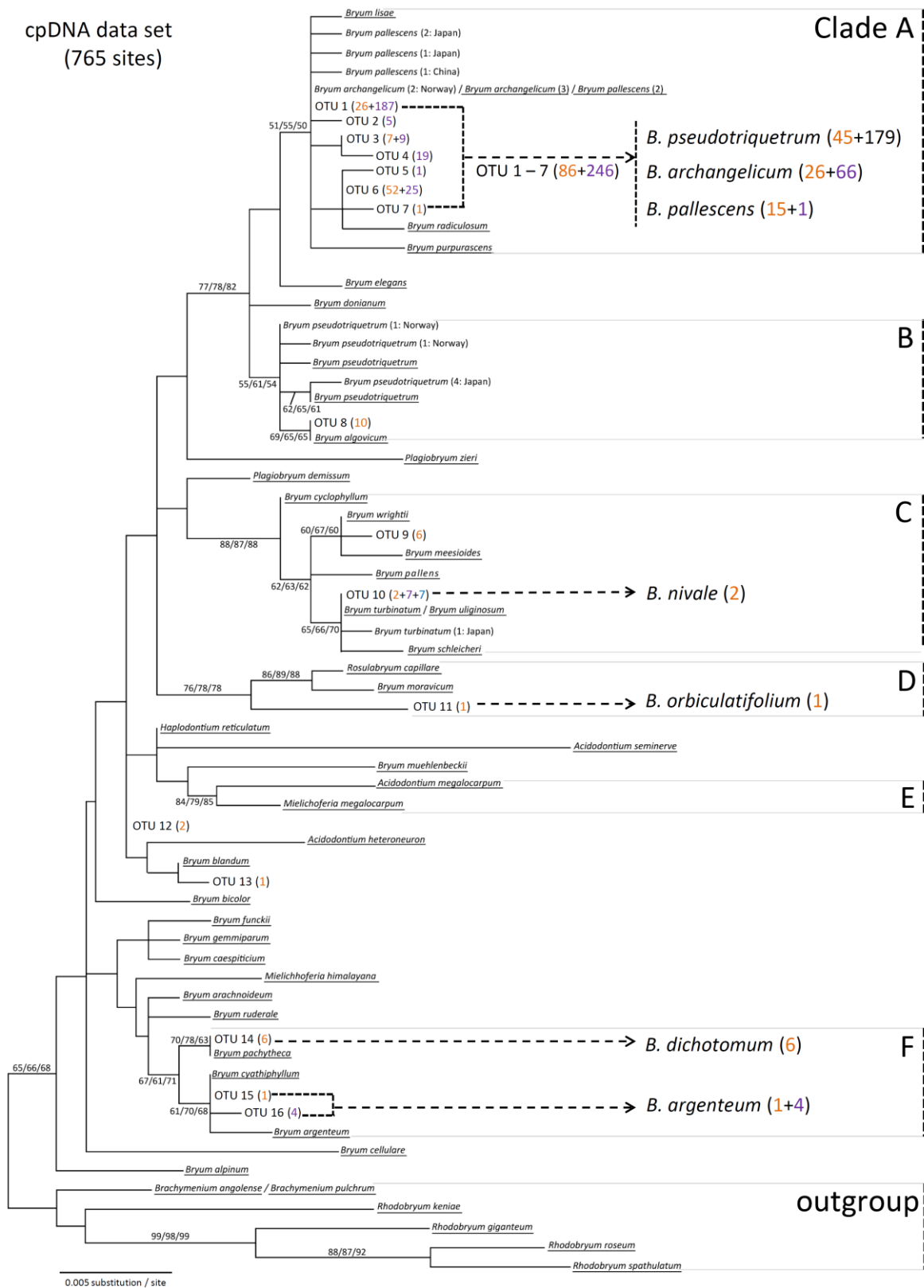


Fig. 4-3 Maximum likelihood tree (ln-likelihood = -2272.70) based on cpDNA showing relationships among 66 OTUs. OTUs indicated with number include samples from Antarctic. The number of Antarctic samples included in each OTU is shown with orange (maritime) and purple (continental) in the parenthesis. Numbers near branches are bootstrap support values above 50 for branches recovered using maximum likelihood, maximum parsimony, and neighbor-joining methods.

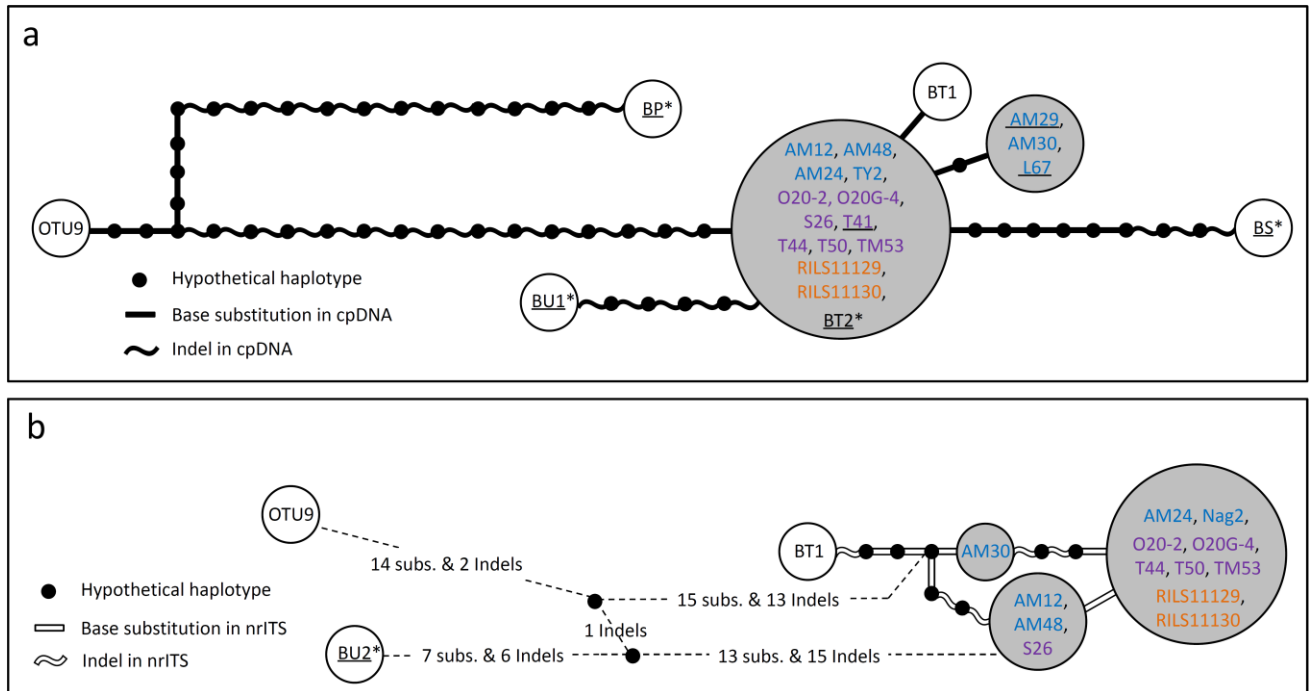


Fig. 4-4 Statistical parsimony network for 22 samples based on cpDNA combined data set (a). Statistical parsimony network for 16 samples based on nrITS data set (b). Sample IDs (cf. Table 4-5) are listed in each haplotype. Sample IDs marked with the asterisks are not used in another analysis and with the underlines are data obtained from the DNA database. Circle size is proportional to the number of samples assigned to an identical haplotype. Haplotypes with gray backgrounds include samples of *aquatic Bryum*, *terrestrial Bryum* and *B. nivale*. A filled circle represents a hypothetical haplotype. The straight and wavy line connecting each haplotype represents a single base substitution and a single indel between them.

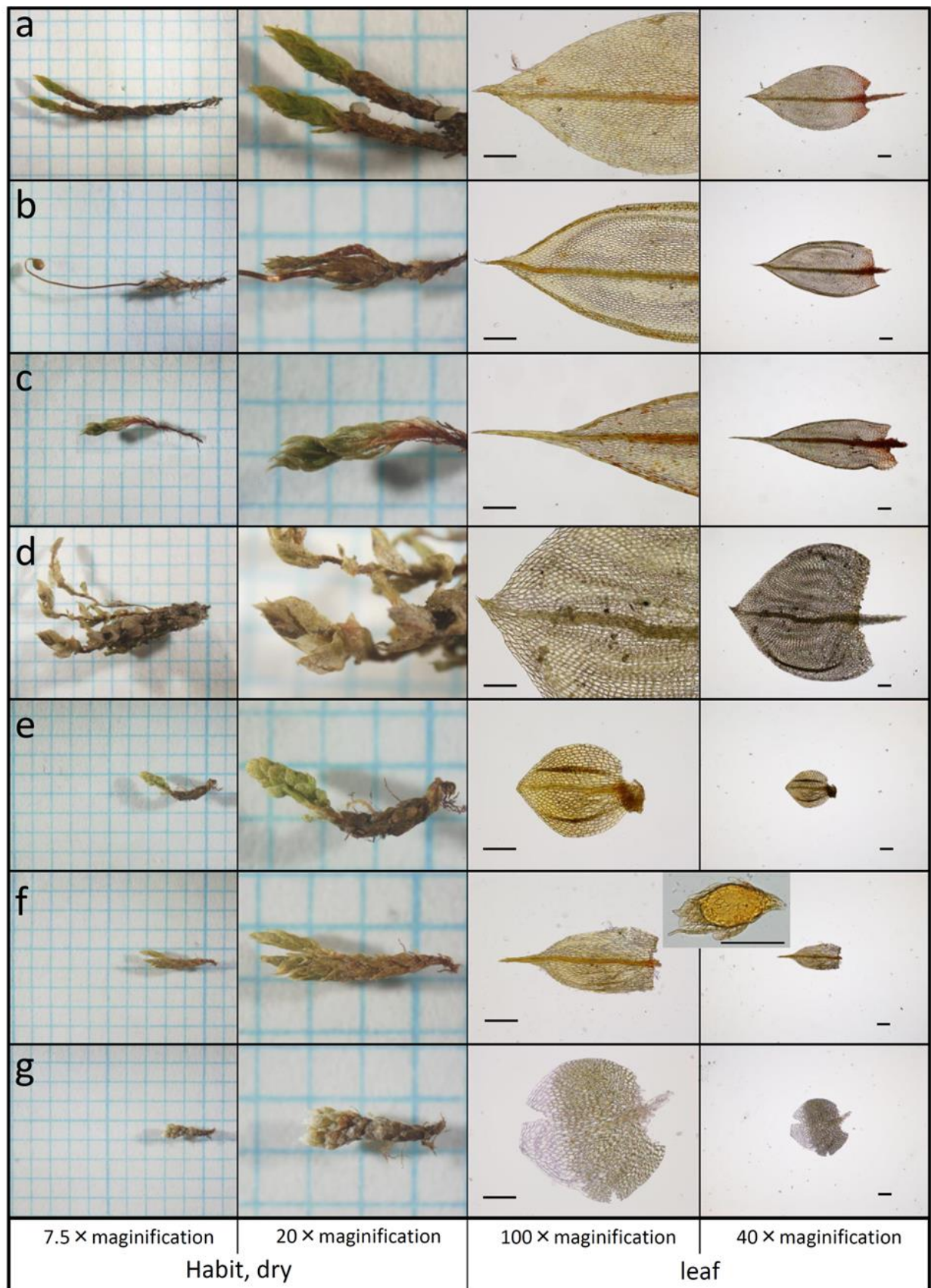


Fig. 4-5 Microphotographs of seven recognized species of *Bryum* in Antarctica. a: *B. pseudotriquetrum*, b: *B. archangelicum*, c: *B. pallescens*, d: *B. nivale*, e: *B. orbiculatifolium*, f: *B. dichotomum*, g: *B. argenteum*. Mesh sizes and the bars are 1×1 mm and 200µm.

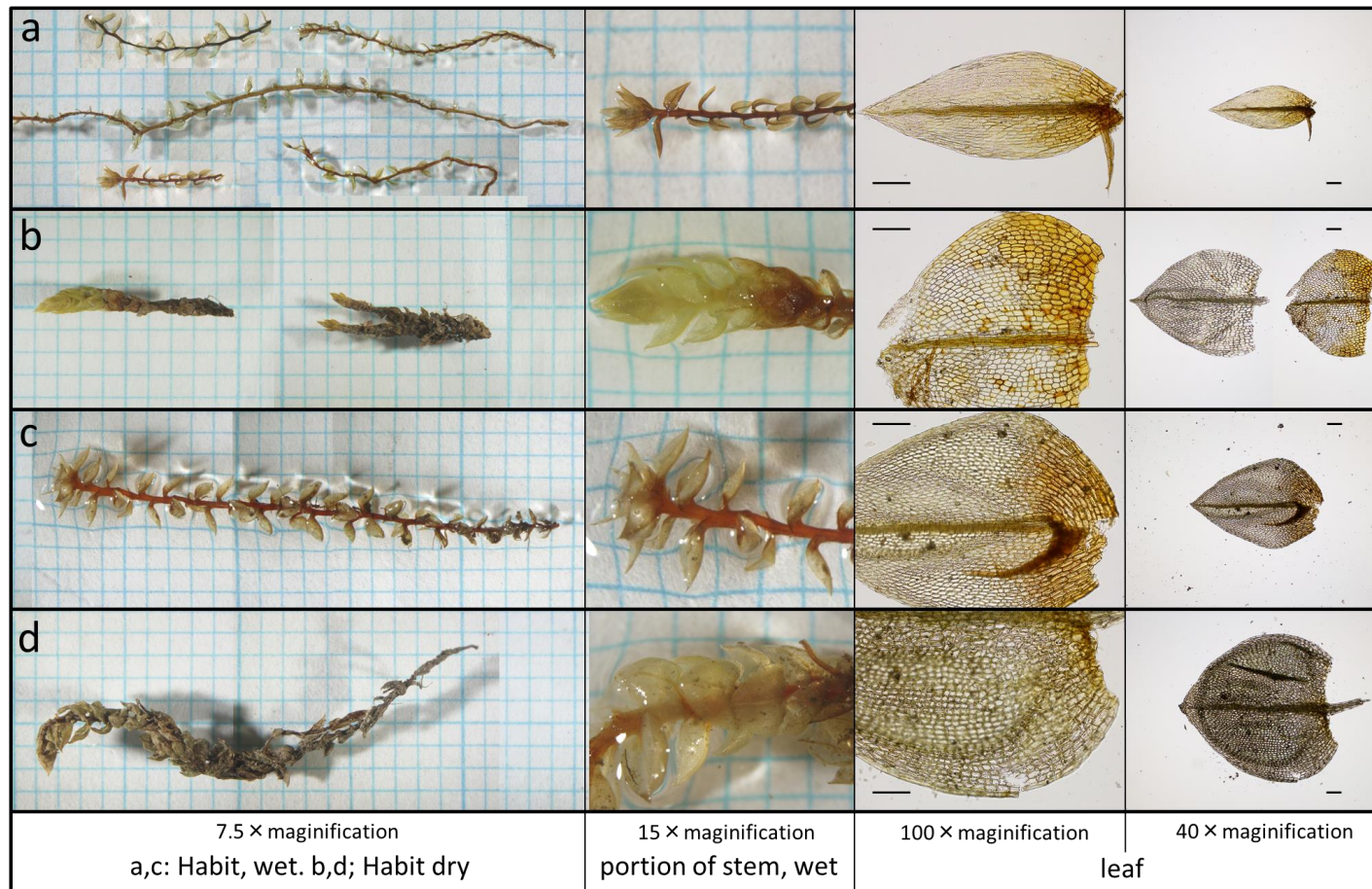


Fig. 4-6 Microphotographs of *aquatic Bryum* and *terrestrial Bryum* from Sôya Coast region and *B. nivale* from maritime Antarctica. a: *aquatic Bryum*, b: *terrestrial Bryum*, c: *B. nivale* collected from the melt pool (RILS 11129B), d: *B. nivale* collected from the terrestrial ground (RILS 11130). Mesh sizes and the bars are 1×1 mm and 200µm.

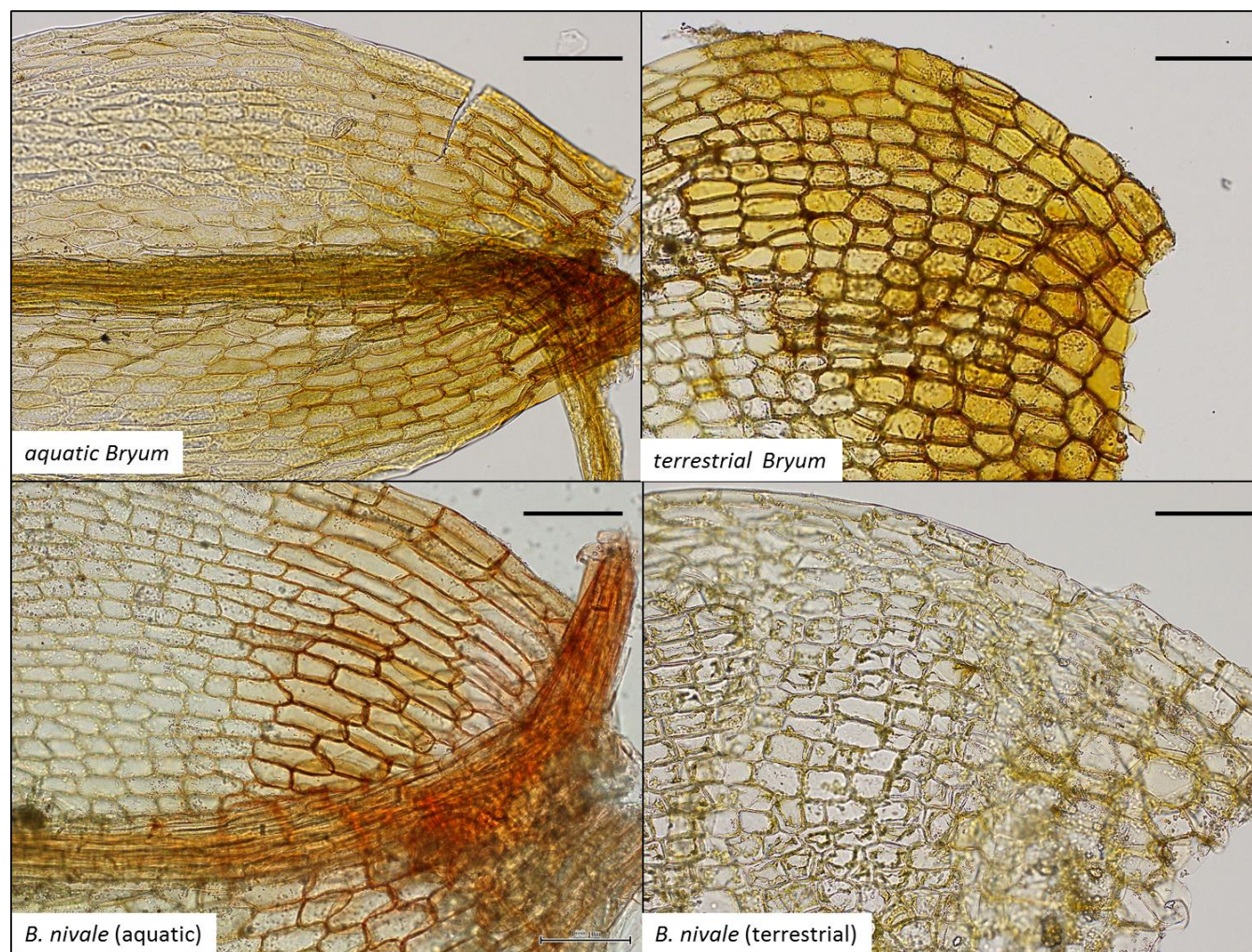


Fig. 4-7 Microphotographs of the basal part of leaves of *aquatic Bryum* and *terrestrial Bryum* from Sôya Coast region and *B. nivale* from maritime Antarctica. Bars are 100µm.

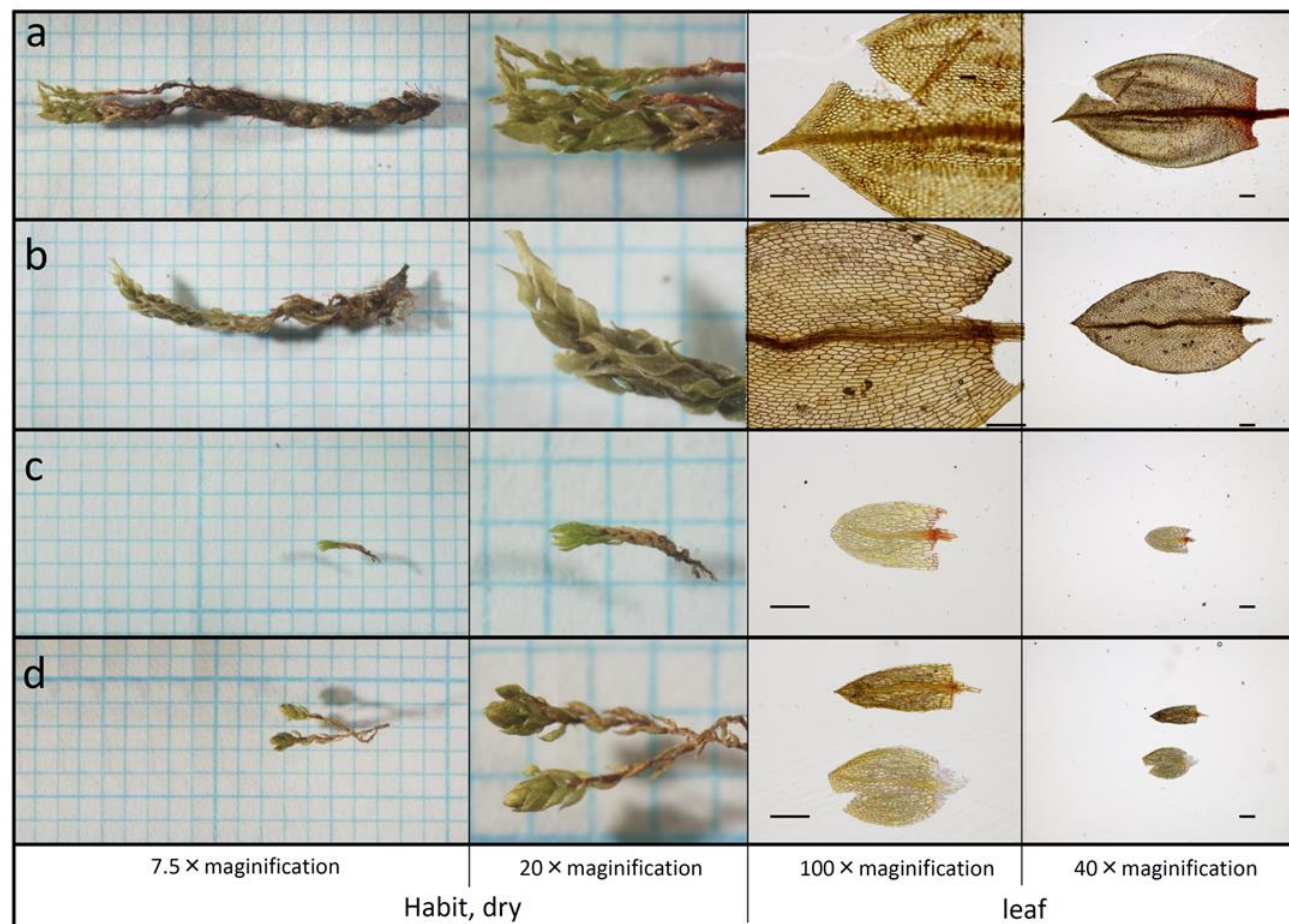


Fig. 4-8 Microphotographs of four unidentified species of *Bryum*. a: *Bryum* sp. [A], b: *Bryum* sp. [B], c: *Bryum* sp. [C], d: *Bryum* sp. [D]. Mesh sizes and the bars are 1×1 mm and 200µm.

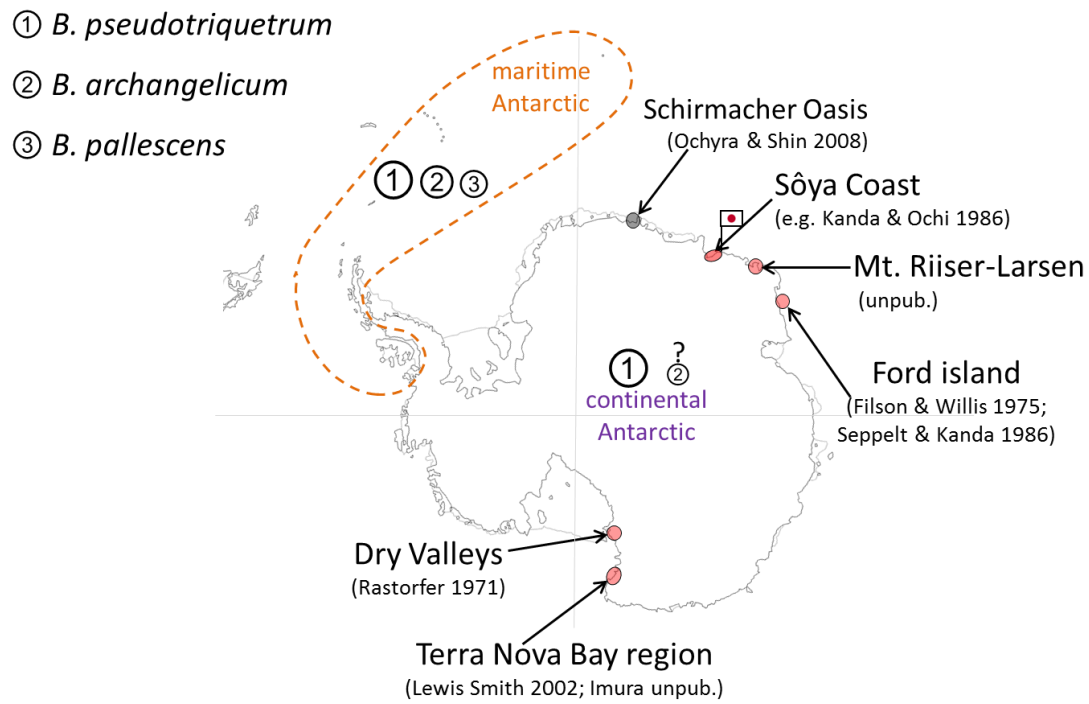


Fig. 5-1 Distribution of three related *Bryum* species in Antarctica. The size of circled number corresponds to relative frequency of each species in the region. The locations marked with red circle indicated where specimens of fruiting *Bryum* were found. The location marked with gray circle indicated where specimens of *B. archangelicum* (non-fruitlet) were reported by Ochyra & Shin (2008).

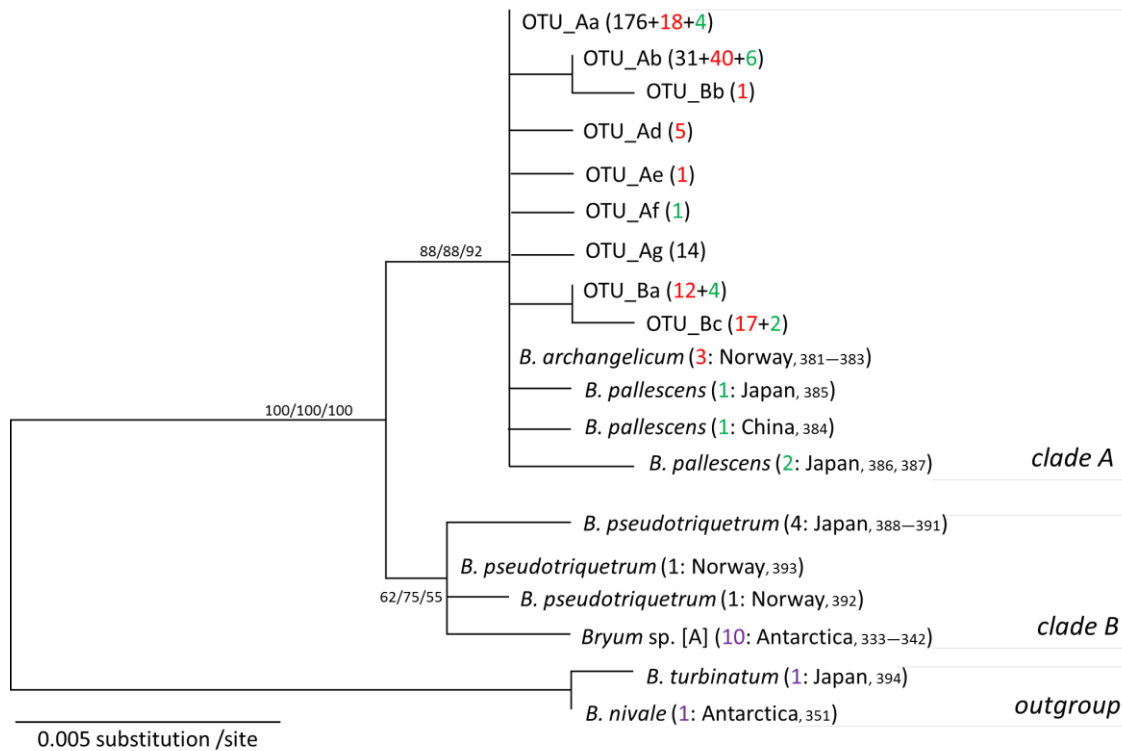


Fig. 5-2 Maximum likelihood tree (ln-likelihood = -1362.87) based on cpDNA sequences showing relationships among 19 OTUs. OTUs indicated only with number include samples from Antarctica. The number shown with colors are correspond to specimens of each species (black; *B. pseudotriquetrum*, red; *B. archangelicum*, green; *B. pallescens*, purple; the other species). The other OTUs include samples from out of Antarctica are indicated with number of specimens, localities and sample IDs. Numbers near branches are bootstrap support values above 50 for branches recovered using ML, MP, and NJ methods.

cpDNA
902 bp

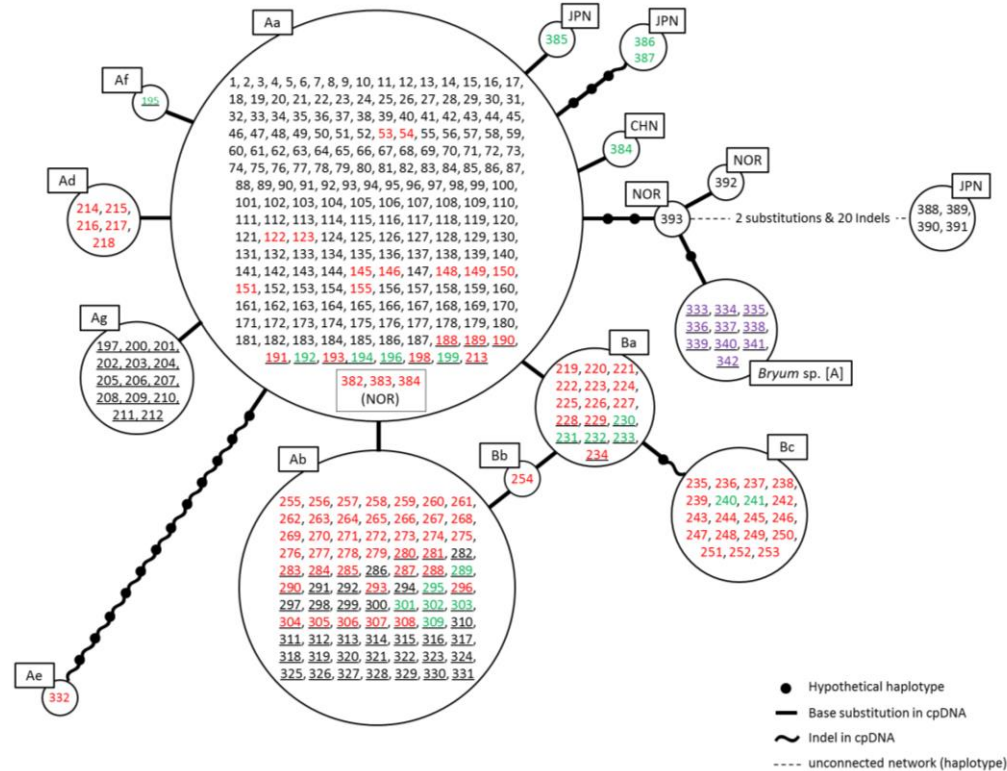


Fig. 5-3 Haplotype networks based on cpDNA sequences for 332 samples of three related *Bryum* species from Antarctic and the other 23 samples from Antarctic and Non-Antarctic. Each sample is indicated with sample ID and shown with colors correspond each species (black; *B. pseudotriquetrum*, red; *B. archangelicum*, green; *B. pallescens*, purple; the other species). The IDs indicated with underlines are the samples from maritime Antarctica. Square tags represent the name of haplotypes, localities or species. A filled circle represents a hypothetical haplotype. The straight and wavy line connecting each haplotype represents a single base substitution and a single indel between them. The unconnected network or haplotype under the 90 % parsimony connection limit is linked with the dotted line by manually and indicated with the number and type of the variations for reference.

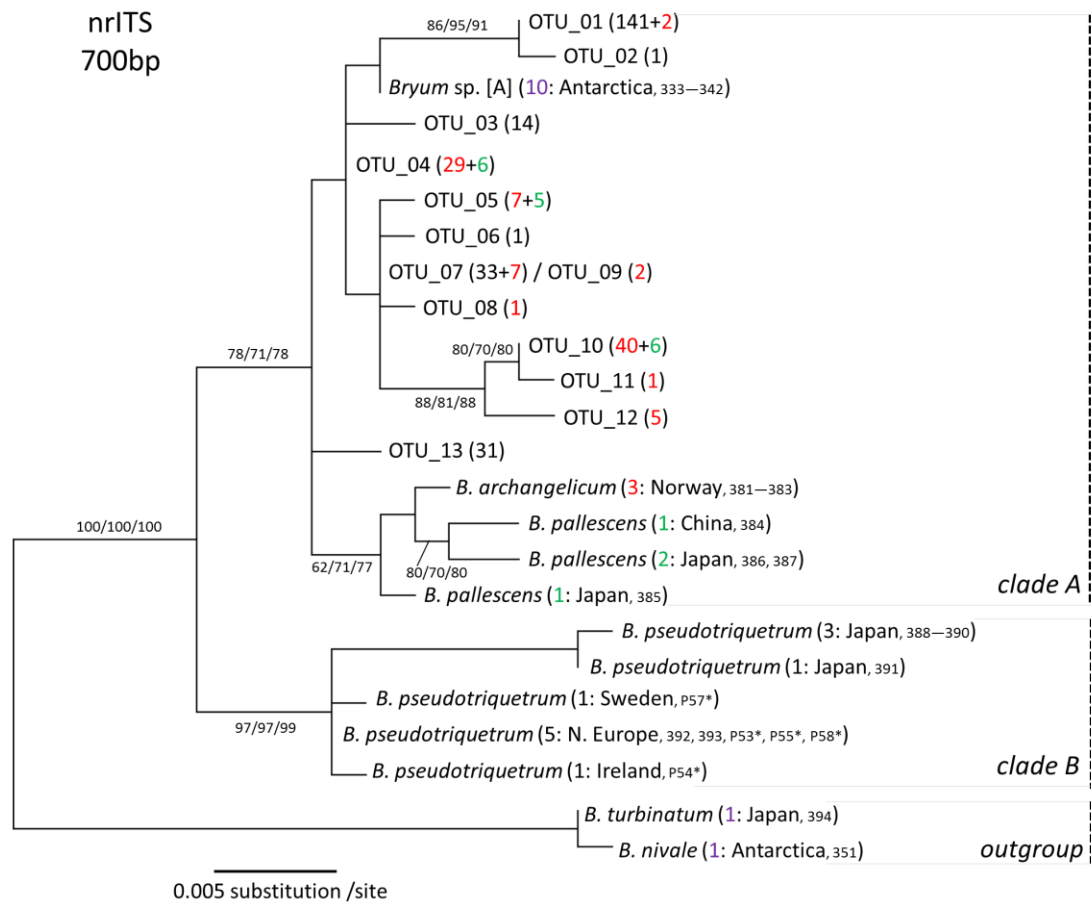


Fig. 5-4 Maximum likelihood tree (ln-likelihood = -1430.99) based on nrITS sequences showing relationships among 24 OTUs.

