

## 学 位 論 文 要 旨

### Discovery of unique parallel adaptive radiations of genus *Sedum* (Crassulaceae) in a continental island Taiwan and verification of its evolutionary process

台湾産マンネングサ属 (ベンケイソウ科) における  
特殊な平行適応放散の発見とその成立要因の検証

生物生産科学専攻 農学研究科

伊東 拓朗

適応放散，すなわち急速に分岐する系統内において，生態的および表現型の多様性が進化することは，種分化における最も重要な過程の一つとして捉えられてきた。近年植物では，世界中の高地環境において，適応形質が不明な急速な種多様化である“放散”が数多く報告されている。しかしながら，適応形質を明らかにした“適応放散”の報告は数少ない。そこで本研究では，特に台湾の高地における様々な環境に生育し，著しい種多様化を遂げているマンネングサ属に着目して，分子，形態，生理学的解析手法を用いて，高地環境における新たな適応放散例の探索とその成立要因を検証した。

分子系統学的解析から，台湾産マンネングサ属は2つの系統からなり，中でも各系統内の高地に生育する種間の遺伝的距離は，他地域産マンネングサ属種に比べて極めて小さいことが明らかとなった。この結果から，各系統が急速な種多様化と劇的な生態的分化を経験しており，少なくとも2つの独立した“放散”が台湾の高地環境で起きたことが示唆された。

祖先系統の分布域を推定した結果，各系統における祖先系統は，日本と中国から陸橋を通じて独立的に移入したことが示唆された。また，分岐年代推定の結果からは，各系統において，特に高地性種がそれぞれ86万年と82万年前から急速に種多様化を遂げたことが明らかになった。これは台湾における造山運動の開始から最終時期（約500-100万年前）にあたる鮮新世-更新世におおよ

そ合致することから、陸橋を通じて2つの系統が移入した後、山脈のアップリフトに伴って台湾産マンネングサ属種は環境適応と種分化を遂げたことが考えられる。

さらにそれらの適応形質を明らかにするために、形態学および生理学的解析を行った。形態学的解析から、台湾産マンネングサ属種は葉断面の円形度が明乾燥環境に生育する種では大きな値、すなわち球状の葉形態を示し、暗湿潤環境に生育する種では小さい値、すなわち扁平な葉形態を持つことが明らかになった。上記の形態は、特に乾燥ストレスや光合成効率の点から各環境に適応的であることが考えられるため、2つの放散で独立的に適応的な葉形態を獲得していたことが明らかになった。さらに生理学的解析として、安定炭素同位体比解析を用いて光合成特性の評価を行った。得られた $\delta^{13}\text{C}$ 値からは、明乾燥環境では weak CAM 型、暗湿潤環境では C3 型光合成を駆動している可能性があり、光合成特性が環境と関係している可能性が示唆された。以上より、台湾産マンネングサ属種は少なくとも湿度や光環境に対し、葉断面の円形度を適応形質とする平行適応放散であることが示唆された。

本研究結果として、大陸島台湾の高地環境におけるマンネングサ属の劇的な生態的分化を伴う特殊な平行適応放散の発見をここに報告する。2つの独立した適応放散が、ごく限られた地域内において部分的に生息地を共有するような類似した環境適応を遂げて起きた例は植物では初めての報告となる。そして新しい生態的地位の占有には、光や水分環境に対して適応的な葉形態の獲得が主に寄与したと考えられる。また高地環境を有する大陸島という台湾の地理的特性により、独立的な移入と造山運動を経て、平行適応放散は引き起こされたと考えられる。

加えて、九州南部から琉球地域を経て、台湾およびフィリピン（バタン島）の海岸の岩場に分布しているハママンネングサ（*Sedum foromosanum*）を網羅的に収集し、形態・生態比較及び系統解析によって分類学的な再検討を行った。結果、男女群島産ハママンネングサは他地域産ハママンネングサとは異なり、4数性の花をつける点や秋咲き性に加え、萼や果実形態、不規則分枝をする点で異なっていた。さらに系統解析では中国の山地に固有の *S. tetractinum* とクレードを形成し、基準産地となる台湾産ハママンネングサとは別クレードに位置した。これはすなわち大陸から移入した集団が男女群島で残存し、島嶼化とともに種分化したものと考えられる。以上より、これまでハママンネングサと取り扱われてきた男女群島産集団を独立したダンジョマンネングサ（*Sedum danjoense*）として新種記載した。