



令和2年4月24日

独立行政法人国立科学博物館

日本の植物多様性を代表するカンアオイ類 ほぼ全種の進化の道筋を解明

独立行政法人国立科学博物館(館長:林良博)の研究主幹 奥山雄大(植物研究部)は、東京都立大学、龍谷大学、京都大学、中国・浙江理工大学との共同研究により、日本列島に49種もの固有種が存在し日本列島の植物の多様性を代表する植物でありながら解析困難であった「カンアオイ類」の進化・多様化の道筋を、超並列 DNA シーケンシングによる巨大データを利用した新しい遺伝子解析法により解明しました。これは、世界に36ある「生物多様性ホットスポット」の一つにも数えられている日本列島の豊かな植物相が成立した歴史的背景の一端に迫る成果と言えます。本研究成果は、2020年4月14日刊行の Annals of Botany 誌(イギリスの植物学国際誌・電子版)に掲載(発表)されました。

○研究のポイント

- ・日本列島で急速な多様化を遂げたカンアオイ類の進化系統関係は、従来の手法では解明が困難であったが、超並列 DNA シーケンシングによる巨大データを利用した新しい遺伝子解析法を取り入れることで問題が解決することを証明。
- ・日本産50種のうちの46種を含む、カンアオイ類(ウマノスズクサ科カンアオイ属カンアオイ節)のほぼ全種の系統関係を完全に解明。
- ・カンアオイ類の進化史を通じた分布の変遷を推定し、古くから1万年に数kmしか移動しないとまで言われてきたカンアオイ類の非常に低い分散能力がその著しい地域固有種の進化に関与することを裏付けた。

※ カンアオイ類とは

カンアオイの名前は「寒葵」に由来し、これは徳川家の家紋のモチーフとなっていることで有名な葵(フタバアオイ)に近縁で、冬でも葉が残る常緑性であることになみず。

葉の下で、地面すれすれに真っ暗な口を開けて咲くカンアオイ類の花は、まるで世界最大の花として知られるラフレシアのミニチュアのようなのですが、その色、形、香りが種ごとに著しく異なることも大きな魅力で、植物愛好家の間に強い人気があります。



ランヨウアオイ (カンアオイの1種)

本件についての問合せ

独立行政法人 国立科学博物館

担当研究員：奥山 雄大(植物研究部多様性解析・保全グループ)

筑波研究施設 研究活動広報担当：稲葉 祐一

〒305-0005 茨城県つくば市天久保4-1-1

TEL:029-853-8984 FAX:029-853-8998

E-mail:t-shuzai@kahaku.go.jp

研究成果の詳細について

【発表論文】

表題 : Radiation history of Asian *Asarum* (sect. *Heterotropa*, Aristolochiaceae) resolved using a phylogenomic approach based on double-digested RAD-seq data.

著者 : Okuyama, Y., Goto, N., Nagano, A. J., Yasugi, M., Kokubugata, G., Kudoh, H., Qi, Z., Ito, T., Kakishima, S., Sugawara, T.

掲載紙 : Annals of Botany

(イギリスの植物学専門国際誌・電子版、2020年4月14日付)

(URL) <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa072>

※本研究は、国立科学博物館総合研究「日本の生物多様性ホットスポットの構造に関する研究」の一環として行われ、また科研費（24657065, 25290085, 15H05604, 19H03292）、市村清新技術財団第28回植物研究助成の支援を受けています。

【研究の背景】

日本列島は世界に36ある「生物多様性ホットスポット」の一つにも数えられている、世界でも有数の植物多様性を誇る地域です。日本列島の植物多様性の特色の一つとして、高い固有性をあげることができます。日本列島には約7,000種の維管束植物が自生していますが、およそ3分の1は日本以外では見ることのできない「日本固有種」です。この多様性、固有性の高い日本列島の植物相にあつて、特に多様性が際立っている植物の一群がカンアオイ類（狭義：ウマノスズクサ科カンアオイ属カンアオイ節）で、日本に分布する全種のうち1種を除く49種が日本固有です。（カンアオイの名前は「寒葵」に由来し、これは徳川家の家紋のモチーフとなっていることで有名な葵（フタバアオイ）に近縁で、冬でも葉が残る常緑性であることにちなみます。）一方でこれらの植物は国外においては台湾に10種、中国に2種が知られているのみであることから、日本列島がその多様化の舞台となっていると考えられます。また、カンアオイ類は種ごとにそれぞれ著しく異なる花の色、形、香りを有していることも特筆に値します（図1）。このような魅力的な特徴から、カンアオイ類は多くの植物研究者、植物愛好家に関心を持たれてきました。実際、多様かつ個性的な日本のカンアオイ類がどのような進化の歴史やメカニズムの結果生じたかという問題は植物学的にも進化生物学的にも大変興味深いテーマであると言えます。そこで筑波実験植物園ではカンアオイ類を植物の適応進化や種分化を理解するための重要な研究材料として注目し、リビングコレクションとして重点的に収集してきました。

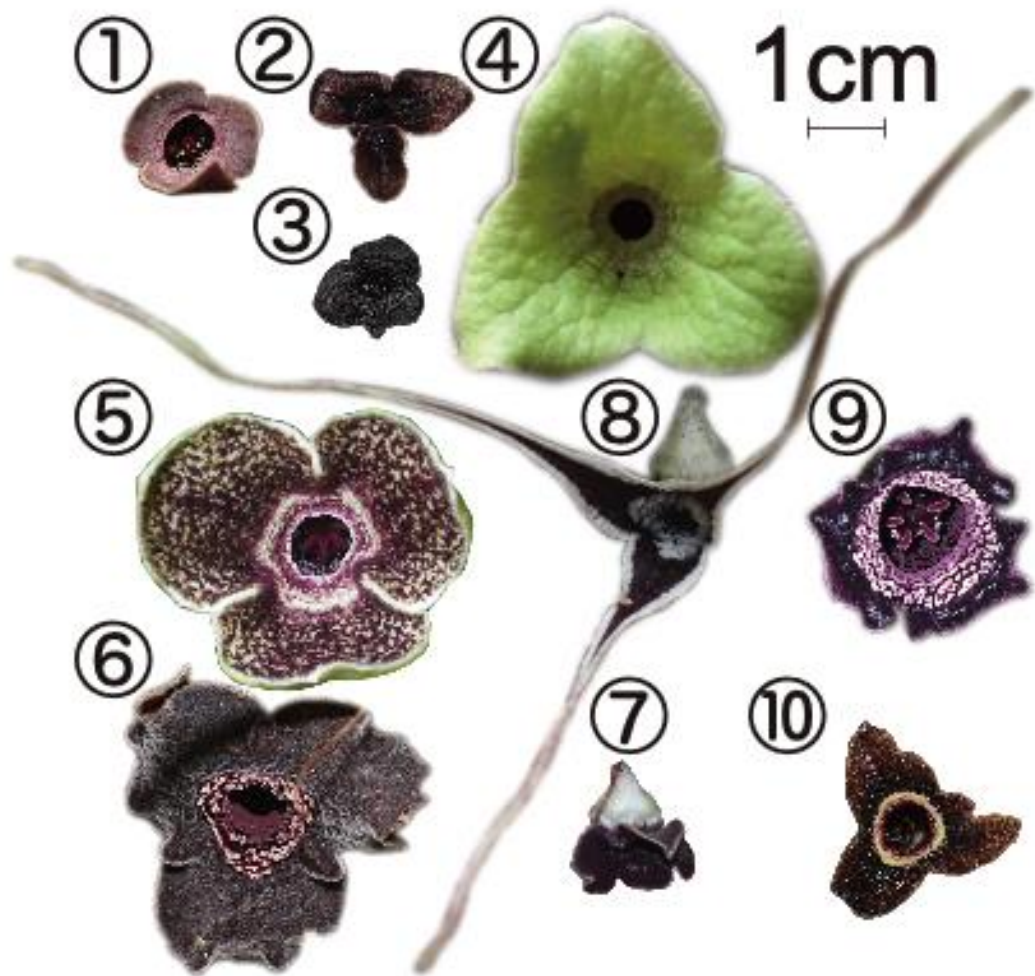


図 1 : カンアオイ類 (狭義) の花の多様性。今回の研究で明らかになった 10 の種群をそれぞれ代表する種の花の写真を示している。①トコウ (中国浙江省産) ②アサルム・イキャンゲンセ (中国浙江省産) ③エクボサイシン (沖縄県西表島産) ④フジノカンアオイ (鹿児島県奄美大島産) ⑤ヤクシマアオイ (鹿児島県屋久島産) ⑥タイリンアオイ (山口県産) ⑦サンヨウアオイ (山口県産) ⑧オナガカンアオイ (宮崎県産) ⑨タマノカンアオイ (東京都産) ⑩ナンカイアオイ (高知県産)

【研究の内容】

このように古くから注目されてきたカンアオイ類ですが、そこに含まれる種間の進化系統関係については長く未解明なままでした。これは、おそらくこれらの種の多様化が急速に起きたために、従来の遺伝子解析法 (サンガー法) で得られるような限られた量のデータでは、何らかの結論を得るのに不十分であったためと考えられます。そこで私たちは、近年広く使われるようになってきた超並列 DNA シーケンシングを利用した新しい遺伝子解析技術 (ddRAD-seq 法) で得られる大規模データに着目し、進化系統解析における従来法 (サンガー法) との有用性の比較を試みました。この比較解析を行うため、日本産 50 種のうち 46 種を含むカンアオイ類 54 種 128 個体をサンプリングし、

その進化系統関係の解明を試みました。またこれと並行して、現在の種分類体系が分子系統樹に合致し遺伝的に妥当なものであるかどうかについても検証を試みました。その結果、サンガー法を用いた従来の系統解析の手法では意味のある系統関係の情報がほとんど得られないこと、一方で ddRAD-seq 法を用いれば十分なデータが得られ、極めて解像度の高い分子系統樹を推定することが可能であることが示されました（図2）。また、現在の種分類体系が概ね遺伝的に妥当であることも確認できました。

この他に、カンアオイ節で最も初期に他の種から分かれたのは中国東海岸に分布する落葉性の種「トコウ *Asarum forbesii*」であり、それ以外のカンアオイ節の種は9つの系統群（カントウカンアオイ種群、ミヤコアオイ種群、サカワサイシン種群、サンヨウアオイ／キンチャクアオイ、タイリンアオイ種群、オオバカンアオイ種群、奄美種群、沖縄—台湾種群、アサルム・イキャンゲンセ）に分かれ、それぞれは狭い地域に限られて分布していることを明らかにしました。さらに、カンアオイ節が多様化の過程でどのように分布を変遷させてきたのかについても推定に成功し（図2）、過去の移動分散はほとんどの場合極めて近傍に限られてきたらしいということも示すことができました（図3）。この結果は、かつて東京帝国大学植物学教室教授の前川文夫博士がカンアオイの移動分散能力について述べた「1万年で数 km」という推定ともだいたい合致するものでした。

今回の研究結果は、カンアオイ類のような急速に多様化を遂げた生物群であっても、超並列 DNA シーケンシングを利用した解析技術によって従来困難であった系統関係解明が可能となったことを明瞭に示した貴重な事例と言えます。その上で、分類、進化の研究において多くの興味深い現象があるにも関わらず未解明の部分が多かったカンアオイ類の研究基盤を整えた点において大きな進歩となりました。

【今後の展望】

カンアオイ類のほとんどの種を網羅した詳細な系統関係が解明されたことで、今後はどのような進化のメカニズムがカンアオイ類の多様化に関与したかを解明することが可能になります。例えばカンアオイ類の花はきのこなどに擬態することで、花粉を運ぶ昆虫（送粉者）をだまし繁殖を達成していると考えられています。今回推定された系統樹から花の形質（色、形、香り）の進化の繰り返しパターンが特定できるようになることで、送粉者をだます擬態に有効に働いているのはどのような形質か、それはどのような仕組みで進化したのかなどを解明する足がかりになります。また、九州南部に自生するヒュウガカンアオイ、トイミサキカンアオイといった未記載種をはじめとして、日本列島に自生するカンアオイ類にはまだ複数の新種が含まれていることなど、分類学的に興味深い知見が今回得られたため、今後これらの種の記載を含め、系統学的裏付けを伴ったカンアオイ類の分類学的整理を進めてゆく予定です。

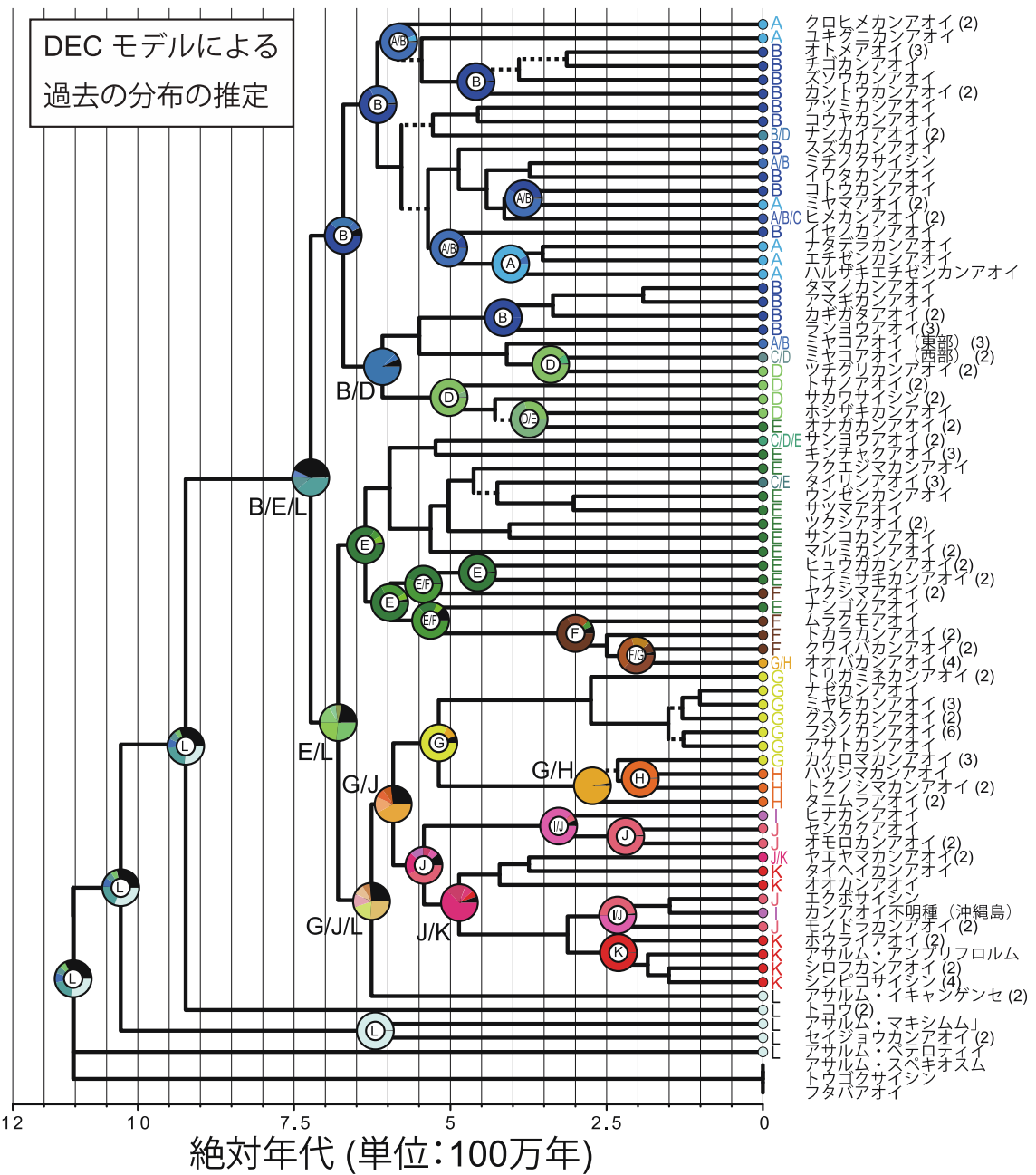


図 2 : 最尤法を用いて推定したカンアオイ類 (狭義) 54 種の系統関係。横軸は推定された分岐年代を示している。A-L は現在カンアオイが分布している地域を 12 に分割した領域を表しており (図 3 参照)、系統樹の主要な分岐点において推定される過去の分布地域を円グラフで示している。

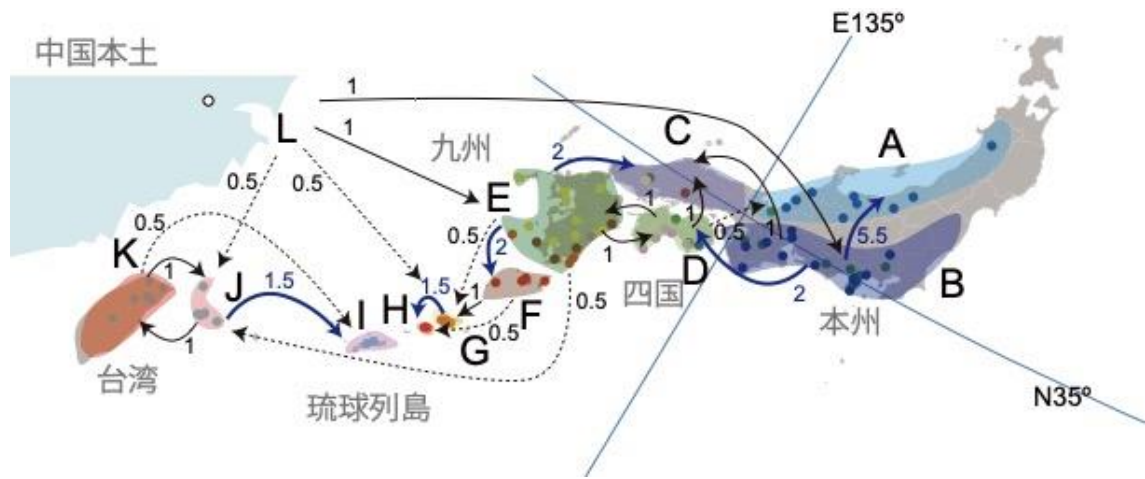


図3：今回の研究で得られた分子系統樹から推定されたカンアオイ類の移動分散のパターン。矢印のそばに示した数字はその方向に起きた移動分散回数の推定値。63回の移動分散のうちほとんどはそれぞれの領域の中（図に示されていない）か、隣り合った領域間で起きていることが分かる。

【用語解説】

超並列 DNA シーケンシング

ふつう 300 塩基かそれ未満の短い DNA 塩基配列を超並列に解読する技術で、ここ 10 年ほどで急速に普及した。従来の DNA 塩基配列決定法であるサンガー法に比べ数万倍の巨大な塩基配列データを一度に取得することができる。

ddRAD-seq 法

2 種類の制限酵素（特定の 6 塩基を認識して DNA を切断する酵素）でサンプルのゲノム DNA を切断し、異なる 2 種類の制限酵素によって切断された DNA 分子の両端だけを超並列 DNA シーケンシングによって配列決定する技術。一般に真核生物の全ゲノム配列はデータ量が膨大で超並列 DNA シーケンシングを用いても取り扱いが困難だが、適度にその情報量を縮約することができる。それゆえ多くのサンプル間で塩基配列情報を比較する遺伝解析に有用な技術として注目されている。

分子系統樹

DNA の塩基配列、たんぱく質のアミノ酸配列といった配列情報を持つ分子の情報をサンプル間で相互に比較することによって生物（サンプル）の進化の系譜を推定し、それを樹形図で表したもの。分子系統樹を推定する手法は複数あるが、今回の研究では最尤法と SVD-quartets 法を採用している。

DEC モデル

分散・絶滅・分岐進化モデル。生物の分布変遷の地史的プロセスに関して提唱されている確率モデルのひとつで、生物の過去の分布や移動分散パターンの分子系統樹を利用した推定などに用いられる。