

平成 30 年 5 月 15 日現在

機関番号：82617

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07204

研究課題名(和文)日本のシダ植物相の生物学的ユニットに基づく再評価

研究課題名(英文)Reevaluation of the pteridophyte flora of Japan based on biological units

研究代表者

海老原 淳(Ebihara, Atsushi)

独立行政法人国立科学博物館・植物研究部・研究主幹

研究者番号：20435738

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：日本に自生するシダ植物について、生殖様式と倍数性や種形成起源に関する可能な限り多くの情報を収集した上で、変種以上の分類群を生物学的実体と対応するように再検討し、必要なものについては分類・種の範囲の見直しをおこなった。その結果、新たな種名目録で692種(亜種・変種を含むと720種)が認められ、ヤブソテツ属・オオバノハチジョウシダ類・イノモトソウ属・フジシダ属など種の範囲が見直されたものを含む各分類群の分布・識別形質の情報が、広く利用可能な形で整理・公表された。

研究成果の概要(英文)：All the pteridophyte (fern and lycophyte) taxa native to Japan were reviewed based on newly collected information on reproductive modes, ploidy levels and speciation history, and the names and the species delimitation were revised in a number of groups including Pteris, Cyrtomium and Monachosorum. A species check list comprising 692 species (720 taxa when subspecies and varieties included) was compiled. The information on distribution and important distinguishing characters was integrated and published.

研究分野：植物分類学

キーワード：シダ植物 種 倍数性 植物相 種形成

## 1. 研究開始当初の背景

植物には高次倍数体が多く知られ、それらの多くは交雑と倍数化を経て形成された異質倍数体であると考えられており、特にシダ植物では網状進化と呼ばれる複雑な種形成が高頻度で起こっていることが知られている。

日本列島産のシダ植物は、これまでに染色体や孢子の観察による生殖様式・倍数性の情報や、DNA バーコードの情報など、その多様性の解明の鍵となる情報が豊富に収集されてきた。しかし、それらの情報は必ずしも集約されておらず、入手が容易でありながら倍数性等が不明な種もまだ多く残っていることから、それらの不足する情報を補完することでこれまで見逃されてきた種の実体を解明できることが期待された。さらに形態からの同定が困難で、分類学的問題があると目される分類群は、現在の分類が真の種の実体と対応していないことが同定の困難さにつながっていることが予想された。

## 2. 研究の目的

形態形質から定義されるものが大半であった日本産シダ植物(当初リストでは全733種)の「種」のユニットを、倍数性・生殖様式・系統の情報を加えた統合情報に基づいた厳密な「生物学的ユニット」に細分した上で、各ユニットの分布パターンを周辺国の情報も含めて地図化する。これにより、従来見逃されていた倍数性レベルの固有性等も含めて、周辺地域との本質的な植物相の比較を行う。固有種を多くはぐくむ日本列島の植物相の真の特性を、情報量が豊富な分類群であるシダ植物を活用して明らかにすることがねらいとする。

## 3. 研究の方法

### (1) 既存情報の収集

日本産種に関する倍数性・生殖様式に関する情報を、先行研究から徹底的に収集した。この際、日本を含む広域に分布する種については、海外における倍数性・生殖様式の報告の情報も収集した。日本・中国・インドなどでは、染色体報告の目録が出版されているが、これらには誤引用や漏れも多いことから、可能な限り原著にあたって情報収集するように努めた。

### (2) 倍数性・生殖様式の情報が無い種における新規情報収集

生材料を現地または二次育成地から収集し、主に根端細胞の体細胞分裂観察から染色体数(倍数性)を、孢子嚢あたりの孢子数から生殖様式(有性生殖/無融合生殖/不稔性)を判別した。種内に異なる倍数性・生殖様式が検出された種では、徹底して種内変異を調査するために多くの生材料を追加収集すると共に、標本庫に収蔵された標本の孢子・細胞サイズ観察から、倍数性・生殖様式を推定

した。

### (3) 分子系統解析

種内に複数のサイトタイプが混在していたり、網状進化が起こっていたりする可能性が高いと推定された分類群では、分子マーカー(葉緑体・核DNAマーカー)を用いて、網状進化を含む系統関係の解析を行った。

### (4) 分類の改変と種名目録の編纂

現在広く認識されている分類群が、解明された生物学的実体と対応していないと判断された種(群)においては、種の定義の見直しを行った。見直し結果を反映させて新たな日本産種名目録を作成した。

### (5) 新分類見解の普及

生物学的実体に対応するように改変された分類の普及のために、学術論文での発表を行った他、普及書で成果(各種の分布、重要な識別形質)を公表すると共に、全国各地の植物研究家から新たな同定結果を報告して、成果の定着に努めた。

## 4. 研究成果

### (1) 既存情報の収集

各分類群の倍数性・生殖様式の情報を文献・染色体データベース等から収集した。さらに、申請者が作成した「アジア産シダ植物学名チェックリスト」を活用して、種概念の異見解にも注意を払いながら、各分類群の分布域に関する情報を整理した。日本産分類群のうち、国内産個体の倍数性・生殖様式について約74%について1件以上の報告があることが把握された。海外産の個体において日本国内で知られているものとは異なる倍数性・生殖様式が報告されている事例が約90種について見出された。種・亜種・変種に限って見ると全体の約22%(161)の分類群に種内倍数体の存在が確認された。

### (2) 倍数性・生殖様式の情報が無い種における新規情報収集

合計14種3雑種(リュウキュウキジノオ、ホソバコウシュンシダ、サツマハチジョウシダ、ヤクシマハチジョウシダ、ツクシヤワラシダ、台湾ハシゴシダ、コウラボシ、ミヤマヘビノネゴザ、ニセコシノサトメシダ、コウライイヌワラビ、ムクゲシケシダ、ヒュウガシケシダ、コウライイヌワラビモドキ、リュウキュウイタチシダ、コバヤシカナワラビ、イイノカナワラビ、ホクリクイヌワラビ)について、生材料を入手し、日本産個体の倍数性と生殖様式を初めて明らかにした。他にハチジョウシダモドキ、台湾ハリガネワラビ、ミョウギシダなどについて新たなサイトタイプを見出した

### (3) 分子系統解析

特に複雑な種分化を起こしていると考え

られた以下の群について DNA 解析のための材料収集を日本及び周辺地域から高密度に行った：ヒメシダ科ミゾシダモドキ類・ハシゴシダ類、メシダ科シケシダ属、ナヨシダ科ウスヒメワラビ属、コバノイシカグマ科フジシダ属、コケシノブ科アオホラゴケ類。それぞれの葉緑体・核 DNA マーカーを用いた系統解析結果と、別途得られた倍数性・生殖様式の情報から、それぞれの群における種形成過程が推定された。

8 倍体の高次倍数体が知られるヒメシダ科ミゾシダモドキ類では 4 倍体化後に二次的な種分化を起こした可能性が示唆された。一方 2,3,4 倍体が知られるアオホラゴケでは、各サイトタイプの日本列島での分布がほぼ把握され、北方型 2 倍体と南方型 2 倍体およびそれらの交雑に起源する異質倍数体の存在が明らかになる一方で、2 倍体と 4 倍体の交雑起源と推定される 3 倍体が広域に分布していることも明確になった。さらにフジシダ属では、従来日本固有種と考えられていたヒメムカゴシダが、現在日本に産しないムカゴシダを片親に持つ不稔雑種あることが明らかになり、類を見ない国をまたいだ雑種形成の事例を報告した。

#### (4) 分類の改変と種名目録の編纂

本研究で得られた成果、及び最近発表された研究成果を反映させながら最新版の種名目録を作成し、694 分類群(種・亜種・変種)に整理された。イノモトソウ科オオバノハチジョウシダ群と、オシダ科オニヤブソテツ類については、明らかになった生物学的実体と一致するように、分類の改変を行った。前者については、有性生殖型をオオバノハチジョウシダ、無融合生殖型をオオバノアマクサシダと再定義した。後者については、学名が正式に発表されていない状態であった北方型 2 倍体と南方型 2 倍体を、それぞれ亜種ヒメオニヤブソテツ、ムニンオニヤブソテツとして正式に記載した。定義を改めた。また、本研究で得られた知見の一部を国際的なシダ植物の系統研究グループに提供し、最新の高次分類体系である「PPGI 体系」に反映させた。

#### (5) 新分類見解の普及

解明された真の生物学的ユニットに基づく分類の普及を図るため、日本産全シダ植物について、10km メッシュ単位の分布図と識別に重要な形質を集約した普及書を出版した。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 7 件)

Nakato, N. and A. Ebihara, Chromosome Numbers of Eleven Ferns in Japan (Athyriaceae, Dryopteridaceae and Tectariaceae)、

Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B、査読有、Vol. 44、2018、pp. 23-30.

Ebihara, A., N. Nakato and T. Jaruwattanaphan, A new taxonomic treatment for the apogamous counterpart of *Pteris terminalis* (Pteridaceae)、Phytotaxa、査読有、Vol. 314、2017、pp. 73-80.

<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.314.1.5>

Ebihara, A., S. Matsumoto, J. Mazumdar and K. Yamamoto, Updates of taxonomic treatments for ferns of Japan 2. *Athyrium* and *Cyrtomium*、Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B、査読有、Vol. 43、2017、pp. 19-25.

The Pteridophyte Phylogeny Group (著者 94 名の 17 番目)、A community-derived classification for extant lycophytes and ferns、Journal of Systematics and Evolution、査読有、Vol. 54、2016、pp. 563-606.

<http://dx.doi.org/10.1111/jse.12229>

Kuo, L.-Y., A. Ebihara, W. Shinohara, G. Rouhan, K. R. Wood., C.-N. Wang and W.-L. Chiou, Historical biogeography of the fern genus *Deparia* (Athyriaceae) and its relation with polyploidy、Molecular Phylogenetics and Evolution、査読有、Vol. 104、2016、pp. 123-134.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.004>

Ebihara, A., N. Nakato, V. B. Amoroso, A. Hidayat and L.-Y. Kuo, *Monachosorum arakii* Tagawa (Dennstaedtiaceae) is a relict “international hybrid: A reassessment of the *Monachosorum* species、Systematic Botany、査読有、Vol. 41、2016、pp. 586-595.

<http://dx.doi.org/10.1600/036364416X692307>

Nakato, N. and A. Ebihara, Chromosome numbers of 18 ferns in Japan: Toward completion of chromosome information in Japanese ferns、Bulletin of National Museum of Nature and Science, series B、査読有、Vol. 42、2016、pp. 25-40.

[http://www.kahaku.go.jp/research/publication/botany/download/42\\_1/BNMNS\\_B42-1\\_25.pdf](http://www.kahaku.go.jp/research/publication/botany/download/42_1/BNMNS_B42-1_25.pdf)

[学会発表](計 4 件)

Ebihara, A., Current condition of diversity information on Asian ferns and lycopods: an overview through the

Asian Red List compilation、  
International Botanical Congress XIX  
(国際学会)、2017年7月23~29日、  
深圳(中国)

海老原淳・中藤成実・阿部篤志、日本産  
アオホラゴケ(コケシノブ科)の倍数性  
と系統、日本植物分類学会第16回大会、  
2017年3月10~11日、京都大学(京都  
府・京都市)

Ebihara, A. and N. Murakami、A  
preliminary hotspot map of  
endangered fern and lycophyte species  
in Asia、East Asian Plant Diversity and  
Conservation 2016(国際学会)、2016  
年8月23~25日、東京大学弥生キャン  
パス(東京都・文京区)

海老原淳・石渡友梨・平山裕美子・今市  
涼子、西表島の「未知種配偶体」はナン  
バンホラゴケだった、日本植物学会第79  
回大会、2015年9月6~8日、新潟コン  
ベンションセンター(新潟県・新潟市)

〔図書〕(計2件)

海老原淳、学研プラス、日本産シダ植物  
標準図鑑2、2018、507p.

海老原淳、学研プラス、日本産シダ植物  
標準図鑑1、2016、475p.

〔その他〕

ホームページ等

Ebihara, A., Ito, M., Nagamasu, H.,  
Fujii, S., Katsuyama, T., Yonekura,  
Yahara, T. 2016. Fern GreenList ver.  
1.01, (<http://www.rdplants.org/gl/>)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

海老原 淳 (EBIHARA, Atsushi)

国立科学博物館・植物研究部・研究主幹  
研究者番号：20435738

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

中藤 成実 (NAKATO, Narumi)