

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 8 日現在

機関番号：15401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26440219

研究課題名(和文)ピロウの杜の起源：隔離分布は植物の文化的利用によってもたらされたのか？

研究課題名(英文)The origin of isolated *Livistona chinensis* populations: have they been introduced by humans?

研究代表者

山田 俊弘 (Yamada, Toshihiro)

広島大学・総合科学研究科・准教授

研究者番号：50316189

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：ピロウは、琉球・薩南諸島に分布するヤシ科植物であるが、九州北部や四国南西部など、分布の中心から離れた島嶼部にも隔離的な分布が見られる。こうした隔離分布について、遺存種仮説や海流散布仮説が提唱されているが、ピロウが自生しない本州においてもピロウは宮中の祭祀において重要な役割を果たしてきたことから、古代琉球とヤマトの文化交流の結果、九州・四国に持ち込まれ定着したとする説もある。本申請課題では、隔離ピロウ集団の起源解明を目的に、分布域全域を網羅した集団遺伝学的解析を行った。その結果、分布域北端に位置する九州北部の隔離集団については海流散布では説明がつかず、人為起源の可能性が高いことが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：*Livistona chinensis* var. *subglobosa* is a subtropical fan palm distributed mainly in the islands of the Ryukyu Archipelago, Japan. Some small populations are also established on islands around northern Kyushu and Cape Ashizuri, Shikoku. Several hypotheses have been proposed for the origin of these remote populations with respect to dispersal vectors and suitable climate for population establishment. On the other hand, folklorists focused on the fact that *L. chinensis* var. *subglobosa* has had a crucial role in traditional shrine rituals, and considered that the remote populations were introduced by ancient peoples for cultural uses. To test these hypotheses, we examined the genetic relationship among 23 populations using 13 nuclear microsatellite loci. Our Bayesian clustering revealed that three populations around northern Kyushu showed closest affinity with Yonaguni Island population (the south-westernmost population), suggesting they could have been introduced by ancient peoples.

研究分野：植物生態学

キーワード：集団遺伝 系統地理 マイクロサテライト

1. 研究開始当初の背景

ピロウ *Livistona chinensis* var. *subglobosa* は台湾、琉球諸島、薩南諸島および九州南部の亜熱帯気候の島嶼部に分布の中心を持つヤシ科の植物であるが、福岡県の沖ノ島、長崎県の阿値賀島、大分県の竹野浦、高知県の蒲葵島など、分布の中心から数百 km 離れた地域にも孤立して隔離分布する。その形態的特異性からピロウ研究の歴史は深く、大正時代から遺存種仮説 (中野 1925¹) や海流散布仮説 (本多 1918²、正宗 1951³) など、特徴的な地理的分布の形成過程に関する複数の仮説が提唱され、現在もその検証が行われている (Nakanishi 2010⁴、Yoshida et al. 2000⁵)。

中野(1925)により提唱された遺存種仮説は、ピロウの種子が海水に浮きにくいことに基づくもので、ピロウは中国大陸と日本列島が陸続きであった約 1500-150 万年前に、琉球諸島および薩南諸島に形成された陸橋に沿って徐々に分布拡大を果たし、その後の海水面上昇に伴い九州・四国と周辺島嶼部の隔離集団が形成されたと考えるものである。Nakanishi (2010) は、九州周辺の島嶼部の植物相調査をもとに、アリ散布のキノクニスゲや重力散布のハカマカズラなど、分散能力の低い複数の植物種がピロウと酷似した地理的分布を持つことを明らかにし、この大陸遺存種仮説を支持している。

一方、海流散布仮説 (本多 1918、正宗 1951) は、ピロウの生育における気象条件に着目したもので、今よりも気温が低かった氷河期に、比較的生育条件の整った琉球諸島に生育していたピロウが、最終氷期以降の気温の上昇と生育適地の拡大に伴って、海流 (黒潮) による偶発的な長距離散布により分布拡大を果たしたと考えるものである。Yoshida ら (2000) は、RAPD および RFLP 法に基づく遺伝解析から、九州南部および周辺島嶼部のピロウ集団が必ずしも近い系統関係を示さないことを明らかにし、これらの集団は偶発的な長距離海流散布により独立的に形成されたと結論付けている。

これら 2 つの仮説は、ピロウの生育地特性と散布様式に基づくものであるが、民俗学者の柳田國男 (1875-1962) は、植物の文化的利用、特にピロウと信仰の関係に着目し、上述の 2 つの仮説とは全く異なる視点から、ピロウの隔離分布について、人によって持ち込まれた人為起源仮説を提唱している。ピロウの分布の中心にあたる琉球諸島では神はピロウを伝って降臨すると考えられ、本土の神社に相当する聖域「御嶽(ウタキ)」にはピロウが生育し、祭祀に用いる扇や敷物はピロウの葉で作られる。同様に、九州・四国および周辺島嶼部の隔離ピロウ生育地には神社があることが多く、ピロウが自生しない本州の神社においてもピロウが植栽され祭祀に使用

される。ピロウは古代より最も神聖視された植物で、天皇の代替わり式の性質を持つ大嘗祭においては現在も天皇が禊を行う百子帳の屋根材として用いられている。柳田國男はこうしたピロウと信仰の関係や特徴的な隔離分布から、著書「海南小記⁶」において「九州・西日本に見られるピロウの茂りはおそらくは人為によるものである」と述べ、九州・四国および周辺島嶼部の隔離ピロウ集団は、古代琉球とヤマトの文化的交流の結果として、琉球諸島から持ち込まれ定着したものと結論付けている。こうした人為起源仮説を裏付ける歴史的な記録や書物は見つかっていないが、Yoshida ら (2000) の遺伝解析における九州南部および周辺島嶼部のピロウ集団の独立した系統関係は、海流散布仮説だけでなく人為起源仮説によっても説明が可能である。

このように、ピロウの隔離分布の形成過程については、大正時代から興味深い 3 つの仮説が立てられ、現在もその検証が行われているが、未だその疑問の解明には至っていない。何故なら、従来の遺伝学的手法では集団間の系統関係は把握できるものの、「いつ」それぞれの集団が形成されたのか等、「集団の系譜 (形成年代や形成過程)」を正確に推定することが困難であったためである。

2. 研究の目的

近年の遺伝子解析技術および統計学的手法の目覚ましい発展により、詳細な系統関係の把握と、それに基づく集団の形成年代、形成過程の推定が可能になってきた。例えば、マイクロサテライト遺伝子座は、多型性が極めて高いという特徴により、個体群内の親子特定や個体識別などに効果的であるが、他にも集団遺伝学的な利用法として、遺伝的多様性、個体群間の遺伝的關係、系統地理学的な評価など、集団の系譜の解明などにも応用可能である。

本研究では、特徴的な地理的分布を示すピロウを対象に、九州・四国およびその周辺島嶼部の隔離集団の起源を解明することを目的とする。ピロウの分布域全域を包含する全 23 集団 (図 1) を対象とし、高い遺伝的多型を示すマイクロサテライト遺伝子座 13 座における多型情報に基づく遺伝解析から、上述の 3 つの仮説 (1. 遺存種仮説、2. 海流散布仮説、3. 人為起源仮説) を再検証することで、九州・四国および周辺島嶼部の隔離ピロウ集団の起源を明らかにする。

3. 研究の方法

分布域全域を包含する 23 集団から採取した計 408 個体について、マイクロサテライト遺伝子座 13 座における遺伝子型を判別し、

得られた多型情報に基づき STRUCTURE 解析を用いて集団間の遺伝的関係を把握した。

その後、遺伝的多様性の指標となる対立遺伝子多様度や固有対立遺伝子数、地理的距離と遺伝的距離の関係などを、STRUCTURE 解析で得られた集団グループ間で比較することで、隔離集団の形成過程の推定を行った。

なお、STRUCTURE 解析は、任意の仮想祖先集団数を与えたときに、集団の遺伝的組成に基づいて、各集団をベイズ統計により各祖先集団へ確率的に配分するもので、遺伝的組成の類似性に応じて集団間の遺伝的関係を可視化する解析である。

4. 研究成果

STRUCTURE 解析の結果 (図 1) 九州北部の一部の隔離集団を除く 20 集団は、生物地理区の境界でもある渡瀬線付近を境に、奄美諸島以南とトカラ列島以北 (隔離集団を含む) で異なる 2 つのクラスターに振り分けられた。

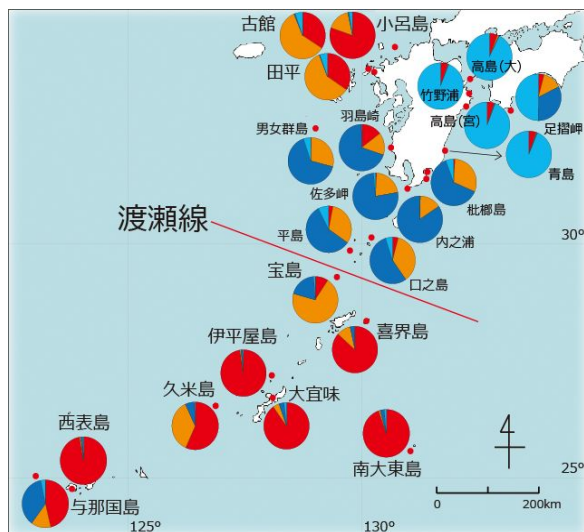


図 1 全 23 集団を 4 つの祖先集団に配分したときの STRUCTURE 解析の結果。渡瀬線を境に異なる遺伝構造が形成された一方、九州北部の 3 集団 (田平、古館、小呂島) は奄美諸島以南の集団と類似した遺伝構造を示した。

奄美諸島以南では高い遺伝的多様性と集団固有のアリルが観察されたのに対し、トカラ列島以北では多様性が低く、特定のアリルのみが高い頻度で観察された (表 1)。これは奄美諸島以南の集団が温暖な気候帯において安定的に存在してきたのに対し、トカラ列島以北の集団は最終氷期以降など比較的最近の分布拡大によって形成されたことを示唆するもので、両地域ともに地理的距離と遺伝的隔離の間に相関がなかったことを考慮すると、こうした分布拡大は黒潮による海流散布によってもたらされたと考えられた。

地域集団	集団名	n	NA	AR	AR (地域内平均)
琉球・奄美	与那国島	9	39	2.37	1.98 ^a
	西表島	8	23	1.62	
	南大東島	5	50	3.52	
	久米島	9	23	1.43	
	大宜味	5	15	1.12	
	伊平屋島	17	43	2.26	
	喜界島	22	24	1.51	
トカラ～九州南東部	宝島	39	34	1.65	1.37 ^b
	平島	24	29	1.62	
	口之島	21	26	1.73	
	佐多岬	34	32	1.49	
	内之浦	10	16	1.21	
	枇榔島	48	35	1.69	
	羽島崎	8	15	1.12	
	男女群島	10	16	1.14	
	青島	32	16	1.05	
	高島 (宮)	19	19	1.29	
	竹野浦	8	15	1.08	
	高島 (大)	4	15	1.15	
	足摺岬	18	23	1.51	
九州北部	田平	11	13	1.00	1.10 ^b
	古館	12	16	1.11	
	小呂島	35	21	1.20	

表 1 STRUCTURE 解析で得られた 3 つの地域集団における遺伝的多様性の比較 (多重比較検定: Tukey の一元配置分散分析)。

n: 個体数、NA: 対立遺伝子数、AR: Allelic richness.

一方、分布域北端に位置する九州北部の隔離集団については、STRUCTURE 解析におけるクラスター数に依らず常に琉球諸島の集団と同じクラスターに振り分けられた。こうした傾向は海流散布では説明がつかず、九州北部の隔離集団が社叢林内に存在することや、ピロウは古代より最も神聖視された植物で神道における祭祀に利用されることから人為起源である可能性が高いと考えられた。

つまり、ピロウにおける特徴的な隔離分布は、(1) 海流散布に伴う温帯域への分布拡大と、その後の気温の低下に伴う個体群の消滅・縮小による隔離集団の形成、および(2) 信仰等に係る人為的な植栽に起因した自然分布域外への持ち出し、の 2 つのイベントにより形成されたと結論付けられた。

引用文献

1. 中野治房 (1925) 宮崎鹿兒島兩縣下二於ケル植物. 天然紀念物調査報告植物之部第二輯. 内務省, 東京, pp 1-27.
2. 本多静六 (1918) 日州青島蒲葵林ノ成立及保護法. 史蹟名勝天然紀念物第二卷.
3. 正宗 巖 敬 (1951) ピロウ *Livistona chinensis* MART. の分布法に關する一考察. 生態学会報. 1: 47-48.
4. Nakanishi H (2010) Distribution and ecology of islet biases plants in northern Kyusyu, Japan. *Vegetation Science*. 27: 1-9.
5. Yoshida N, Nobe R, Yamada T, Ogawa K, Murooka Y (2000) Origin of Fan Palm (*Livistona chinensis* R. Br. Var. *subglobosa* Becc.) in Aoshima, Japan. *J Biosci Bioeng*. 90: 447-452.
6. 柳田國男 (1956) 海南小記. 角川書店, 東京.

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 1 件)

- 1) Kondo T., Kajita R & Yamada T. (in press)
Development and characterization of 20 polymorphic microsatellite markers for *Livistona chinensis* R. Br. var. *subglobosa* Becc., a fan palm in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Plant Species Biology*. 査読有, 2017

[学会発表](計 1 件)

- 1) 梶田梨絵・近藤俊明・大谷雅人・中村剛・横田昌嗣・奥田敏統・山田俊弘. 遺伝子に刻まれたピロウの歴史 九州・四国に点在するピロウ集団はいかにして成立したのか. 第 62 回日本生態学会、鹿児島、2015 年 3 月 19 日. (ポスター賞「優秀賞」受賞)

[図書](計 0 件)

[産業財産権]

出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

[その他]

ホームページ等: 該当なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山田 俊弘 (YAMADA Toshihiro)
広島大学・総合科学研究科・教授
研究者番号: 50316189

(2) 研究分担者

近藤 俊明 (KONDO Toshiaki)
広島大学・国際協力研究科・特任准教授
研究者番号: 40391106

(3) 連携研究者

大谷 雅人 (OHTANI Masato)
兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・准教授
研究者番号: 50582756

(4) 研究協力者

栗田 博之 (KURITA Hiroyuki)
大分県教育委員会・参事