

令和元年6月24日現在

機関番号：82617

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2016～2018

課題番号：16K14798

研究課題名(和文)古揚子江が中国大陸から中琉球への植物の主要進入経路であったことを検証する

研究課題名(英文)Verification for major migration route of plants from China Continental to the central Ryukyus through old Yangtze River

研究代表者

國府方 吾郎 (Kokubugata, Goro)

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：40300686

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：中琉球(奄美・沖縄群島)固有で湿潤環境に生育するコバノミヤマノボタンやオオシマウツギなど複数植物の最近縁種が中国大陸に産することが分子系統解析によって示された。これらの植物は種子の長距離分散能力を欠き、渡海の可能性が極めて低いことから、それらの隔離分布成立を説明するには両地域を結ぶ古揚子江など陸伝いの湿潤な回廊が不可欠である。従って、「古揚子江流域は湿潤環境に生育する植物の中国大陸から中琉球への主要な進入経路であった」という仮説は高い可能性をもつと判断された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまで形態データから示唆されていた陸生植物における中国大陸-中琉球の隔離分布が本研究の分子データを用いた解析によって支持され、植物の新たな日本列島への主要進入経路が示唆された。本研究の成果は国際植物科学会議XIX(2018年、中国)で代表者が主催したシンポジウムの主要テーマとなり、今後、国際共同研究として更に発展させることになった。また本研究の成果を活用し、巡回展「琉球の植物」を沖縄県で開催した。

研究成果の概要(英文)：The molecular phylogenetic analyses revealed that certain plants taxa occurring at moist environments in the central Ryukyus (Amami and Okinawa Island Groups), such as *Tashiroea okinawensis* and *Deutzia naseana* var. *naseana*, had the most closely related taxa in China. These plants taxa unable to cross over sea because of lacking ability of long seed dispersal, and thus, route with moist environment on land is necessary for explain establishment of the disjunctive distribution patterns such as the Old Yangtze River. Therefore, it is concluded that a hypothesis of “the Old Yangtze River has been a major migration route for terrestrial plants from China Continental to the central Ryukyus” had high possibility.

研究分野：系統分類学

キーワード：中琉球 中国大陸 古揚子江 隔離分布 湿潤環境

## 1. 研究開始当初の背景

中琉球とは琉球列島の奄美群島と沖縄群島を含む地域を指し、これまでその中琉球への渡海できない陸生生物の主要な進入経路として、現在の九州・北琉球あるいは台湾・南琉球から中琉球に接続していた陸橋が一般的に提唱されてきた(例えば初島 1980)。ある植物がそれらのこれまで提唱されてきた経路で中琉球に進入した場合、その最も近縁な種・集団は、結果的に九州・北琉球または台湾・南琉球に産することが一般的に予想される。しかし、その予想に反する植物種が中琉球には存在する。例えば、分子データを用いた過去の研究から、奄美大島固有で湿潤環境に生育するヒメミヤマコナスビ (*Kokubugata et al.* 2010 および未発表)とヒロハタマミズキ、アマミヒイラギモチ (*Manen et al.* 2010) の最近縁種は中国大陸産と示唆されている。更に申請者の事前研究から、中琉球固有で湿潤環境に生育するオオシマウツギの最近縁種は北・南琉球産、九州産ではなく、中国大陸産と示唆された。この中琉球と中国大陸との間の最近縁性をもたらした要因を追求するためには、琉球列島の南北陸橋以外の中琉球への進入経路の可能性も考慮して研究を進める必要がある。

琉球列島が中国大陸と最終的に切り離された時期、つまり現沖縄トラフの形成時期はこれまで 700~500 万年前 (木村 2002)、520~300 万年前 (神谷 2007) と考えられてきた。しかし、近年の地質研究によって、その形成時期は 200~150 万年前とより新しいことが示され、更にそれ以前の揚子江 (以下、古揚子江) は中琉球付近を河口としていたことも地学分野の研究から示された (*Osozawa et al.* 2011)。

## 2. 研究の目的

以上の中琉球と中国大陸との間で示唆された複数植物の最近縁性、中琉球と中国大陸との古地理学的関係を踏まえ、本研究では「古揚子江流域は湿潤環境に生育する植物の中国大陸から中琉球への主要な進入経路であった」という仮説を設定し、その検証を行うことを目的とする。

## 3. 研究の方法

### 研究組織 (総括: 國府方)

研究組織は申請者を総括とし、琉球列島の植物相に詳しい横田昌嗣氏 (琉球大学)、島嶼部の系統地理解析に詳しい中村剛氏 (北海道大学) に連携研究者として参加して頂く。また、江蘇省・浙江省の揚子江流域、山東省の黄河流域、福建省・広東省における採集、および台湾産サンプルの入手には、傳承新氏 (浙江大学) および鍾國芳氏 (國立臺灣大學) に研究協力者として協力して頂く。さらに、申請者が主指導教員となる大学院生の伊東拓朗氏 (東京農工大学) には研究協力者として採集および室内における実験等の補助をして頂く。

### 対象種の選定

本研究では、種群・種を対象単位と各解析を行う。

種群単位としては、過去の研究および申請者の事前研究で中琉球と中国大陸の間で最近縁性が示唆され、コパノミヤマノボタン (國府方の事前調査によって推定最近縁種は中国大陸産 *Bredia sinensis*; であることが判明; ノボタン科)、オオシマウツギ (種内変種オキナワヒメウツギを含む; 推定最近縁種は中国大陸産 *Deutzia rubens*; アジサイ科) 狭分布である中琉球固有 4 種、ヒメミヤマコナスビ (推定最近縁種は中国大陸産 *Lysimachia confertifolia*; サクラソウ科) など、およびそれらの同属 (節) 異種 (以下、関連種) を対象とする。

### 対象地域の選定

中琉球と中国大陸の間における最近縁性を考える上で、陸橋を伝って進入した植物が北・南琉球で絶滅し、中琉球で遺存的に残った可能性も否定できない。その可能性を評価するため、九州、台湾、台湾の対岸地域 (広東省・福建省) も本研究の対象地域とする。解析の結果、対象とする中琉球産植物の最近縁となる種・集団が北・南琉球に存在しなくても、九州、台湾、あるいは黄河流域、台湾の対岸地域に認められた場合、北・南琉球からの陸橋を伝った進入と、その後の分布縮小によって中琉球に遺存的に残った可能性がより高いと評価する。

### 系統解析・集団遺伝学的解析

まず、対象とする中琉球固有 4 種 (関連種を含む) と広域分布種 4 種において、系統解析を種間・集団間で行い、中国大陸との間で示唆された最近縁性のより厳密な検証、新たな最近縁性の発掘を行う。解析には核 DNA の ITS 領域・シングルコピー遺伝子、葉緑体 DNA の複数領域を用い、系統地理的パターン (ハプロタイプネットワーク解析、ベイズ系統解析、 $G_{ST}$ - $N_{ST}$  比較など) を明らかにして、古揚子江を伝った中琉球へ直接的な進入が過去に起こったことを検証する。

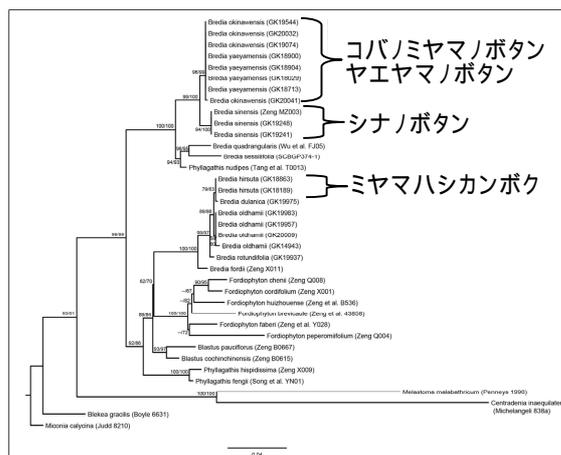
### まとめと成果発表

3 年間のデータをもとに「古揚子江流域は湿潤環境に生育する植物の中国大陸から中琉球への主要な進入経路であった」という仮説に対する最終的な検証を行う。

## 4. 研究成果

### 学術的成果

沖縄島固有のコバノミヤマノボタン・八重山群島固有のヤエヤマノボタンは隣接する台湾・日本本土産種よりも中国固有シナハシカンボクに最近縁であることを明らかにした。更に、これら3種は湿潤な環境に生育すること、種子分散能力が低いことより、この種群は琉球列島が大陸と陸続きだったときに古揚子江など湿潤な環境を伝って琉球進入したことが示唆された。更に、ネットワーク解析から中国→沖縄島→八重山群島の進入方向が示されたことより、中国大陸から中琉球に進入した後、琉球列島に分布拡大したことが示唆された。方向となったこと一方、分類見解の再検討を行ったところ、*Bredia* 属と扱うことが主流であったコバノミヤマノボタン・ヤエヤマノボタン・シナノボタンは単系統にまとまるものの、*Bredia* 属の基準種ハシカンボクを含むクレードに含まれなかったとより、*Bredia* 属から独立した *Tashiroea* 属と扱う見解が妥当であることを誌上発表した。



左: コバノミヤマノボタンとその関連種

琉球列島産、日本本土産、中国産、台湾産の湿潤環境に生育ウツギ属種の系統関係を調べた結果、中琉球の奄美群島固有オオシマウツギと沖縄島固有オキナワヒメウツギは中国産種に、南琉球の西表島固有ヤエヤマウツギは台湾産種にそれぞれ近縁であることが示された。これらの結果より、オオシマウツギ・オキナワヒメウツギとヤエヤマウツギは独立して琉球列島に進入したこと、前者については古揚子江のような湿潤環境を伝って中琉球に進入した可能性が高いことが示唆された。その他、現揚子江流域と中琉球で隔離分布している可能性のある3種の植物を特定した(データ未発表)。



最近縁種が中国大陸に産する (*Lysimachia confertifolia*) と推定されている奄美大島固有種ヒメミヤマコナスビについては、分子系統解析の結果、*Lysimachia confertifolia* と他の中国産種と同じクレードに含まれた。よって最近縁種は中国産であることが示されたが、そのクレード内の詳細な系統関係を解明できず、最近縁種を特定するまでには至らなかった。今後、他の非コード DNA 領域を追加して最近縁種を特定するとともに、その進入経路を追跡する予定である。

以上の研究成果より、中琉球と中国大陸の湿潤な環境に隔離分布し、種子分散能力の低い植物種あるいは種群が複数存在することが示され、それらの分布成立を説明するには両地域をつなぐ古揚子江など陸伝いの湿潤な回廊の存在が不可欠であり、「古揚子江流域は湿潤環境に生育する植物の中国大陸から中琉球への主要な進入経路であった」という仮説は極めて高い可能性をもつと考えられる。

### その他の成果

平成29年7月23~20日、中国広東省で開催された国際植物科学会議 XIX において、代表者が主オルガナイザーとなり開催したシンポジウム「Plant phylogeography in East Asia (T2-46)」

において、本研究がテーマの一つとなり、活発な議論が行われた。その際、関係する東アジアの研究者と共に国際共同研究として進展させることで合意した。

平成 29 年 7 月 23~20 日、中国広東省で開催された国際植物科学会議 XIX において、代表者が主オルガナイザーとなり開催したシンポジウム「Plant phylogeography in East Asia (T2-46)」において、本研究がテーマの一つとなり、活発な議論が行われた。その際、関係する東アジアの研究者と共に国際共同研究として進展させることで合意した。

平成 29 年度、沖縄県の 6 機関の博物館・植物園等で開催された巡回展「琉球の植物」において、本研究の成果を用いた展示を行い、社会発信に努めた。

## 5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計 11 件)

1. **Kokubugata, G.**, K. Nakamura, W. Kuo, Z. Qi, K. Chung, C. Fu, Y. Suzuki and M. Yokota, 2019. Reappraisal of *Tashiroea* as a genus independent of *Bredia* (Melastomataceae) based on molecular data. *Phytotaxa*, 387: 75-83.
2. **Kokubugata, G.**, Y. Suzuki and M. Yokota, 2019. Molecular evidence for hybridization events involved in the origin of *Ardisia walkeri* (Primulaceae) revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence data. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B*, 45: 9-17.
3. Ito, T., C. Yu, and **G. Kokubugata**, 2018. Reconsiderations of distribution and taxonomic status of infraspecific taxa in *Sedum japonicum* (Crassulaceae) based on morphological and molecular data. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B*, 44: 73-83.
4. Ito, T., H. Nakanishi, Y. Chichibu, K. Minoda & **G. Kokubugata**, 2017. *Sedum danjoense* (Crassulaceae), a new species of succulent plants from the Danjo Islands in Japan. *Phytotaxa* 309 (1): 23-34.
5. Ito, T., C. Yu, K. Nakamura, K. Chung, Q. Yang, C. Fu, Z. Qi & **G. Kokubugata**, 2017. Unique parallel radiations of high-mountainous species of the genus *Sedum* (Crassulaceae) on the continental island of Taiwan. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 113: 9-22.
6. Umemoto, H., C. Park, C. Fu, T. Ito, M. Yokota & **G. Kokubugata**, 2016. Taxonomic reconsideration of *Celtis biondii* var. *insularis* in the Miyako Island Group of the Ryukyus based on morphological and molecular data. *The Journal of Phytogeography and Taxonomy* 63: 67-75.
7. 梅本巴菜・横田昌嗣・國府方吾郎, 2016. 屋久島におけるヒメサギゴケ(ハエドクソウ科)の再発見. *沖縄生物学会誌* 54: 33-37.
8. Ito, T., C. Yu, & **G. Kokubugata**, 2018. Reconsiderations of distribution and taxonomic status of infraspecific taxa in *Sedum japonicum* (Crassulaceae) based on morphological and molecular data. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B* 44: 73-83.
9. **Kokubugata, G.** & M. Yokota, 2017. The chromosome numbers of four Gesneriaceae species native to Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B* 43: 57-61.
10. **Kokubugata, G.**, T. Ito & M. Yokota, 2016. Confirmation of the occurrence of *Portulaca okinawensis* var. *amamiensis* (Portulacaceae) in Kakeroma Island of the Ryukyu Archipelago, Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B*, 42: 67-71.
11. Abe, A., T. Nakasone & **G. Kokubugata**, 2016. Noteworthy collection records of *Lipocarpus microcephala* (Cyperaceae) and *Polygala chinensis* (Polygalaceae) from Kume Island of the Ryukyus, Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B*, 42: 73-76.

[学会発表](計 18 件)

1. 國府方吾郎・伊東拓朗・鈴木裕美子・村上哲明・横田昌嗣, 2019. ハウチワノキにおける核 DNA データを用いた小笠原・琉球への進入の追跡. 日本植物分類学会第 18 回大会, 八王子. 要旨集 p. 37.
2. 伊東拓朗・横田昌嗣・國府方吾郎, 2019. RAD-seq 解析により明らかになったハママンネングサ種内における隠蔽系統の存在. 日本植物分類学会第 18 回大会, 八王子. 要旨集 p. 40.
3. 國府方吾郎, 2018. 琉球の植物多様性. 朝日地球会議 2018, 千代田区. 要旨集, p. 31. (招待講演)
4. Kokubugata, G., 2018. Integration of red list of East Asia and comparison of threatened seed plants. *East Asian Plant Diversity and Conservation 2018, Hangzhou. Proceedings*, p.41.
5. 國府方吾郎・海老原淳・阿部篤志・齊籐由紀子・天野正晴・横田昌嗣, 2018. データベース「琉球の植物」からわかった植物地理学的知見. 日本植物学会第 82 回大会, 広島. 要旨集, p. 195.
6. 山田孝幸・國府方吾郎・藤井伸二・福田知子・牧雅之, 2018. 島嶼偏在性隔離分布種モクレイシの分布変遷: 葉緑体 DNA 変異解析・生態ニッチモデリング・MIG-seq を用いた推定. 日本植物分類学会第 17 回大会, 金沢, p. 54.

7. 伊東拓朗・國府方吾郎, 2018. 磯間嶽固有でなかったサツマンネングサ. 日本植物分類学会第 17 回大会, 金沢, 要旨集, p. 65.
8. 伊東拓朗・横田昌嗣・國府方吾郎, 2017. 海岸性マンネングサ属における特殊な分散様式の発見. 日本植物学会第 81 回大会, 野田, 要旨集, p. 150.
9. 伊東拓朗・中西弘樹・横田昌嗣・國府方吾郎, 2017. ハママンネングサは複数別分類群を内包する-男女群島および宮古島から発見された新種-. 日本植物分類学会第16回大会, 京都, 要旨集, p. 29.
10. 山田孝幸・國府方吾郎・藤井伸二・牧雅之, 2017. 島嶼偏在性隔離分布種モクレイシの分布変遷: 葉緑体 DNA 変異解析と生態ニッチモデリングを用いた推定. 日本植物学会第 81 回大会, 野田, 要旨集, p. 197.
11. Kokubugata, G., 2016. An integrated red list of East Asian Plants. 2016 EABGN Meeting & International Symposium, Sharing Experience in Management and Education in Botanical Gardens and Arboreta, Seoul. Abstract, pp 141–155.
12. Ito, T., C. Yu, K. Nakamura, K. Chung, Q. Yang, C. Fu and G. Kokubugata, 2016. Unique parallel radiations of genus *Sedum* (Crassulaceae) in a continental island of Taiwan. East Asian Plant Diversity and Conservation 2016 (Tokyo). Abstract p. 41.
13. 伊東拓朗・游旨价・鍾國芳・國府方吾郎, 2016. 台湾産マンネングサ属の平行的な適応放散と光合成型シフト. 日本植物学会第 80 回大会, 沖縄, 要旨集, p. 146.
14. Kokubugata, G., 2016. An integrated red list of East Asian Plants. 2016 EABGN Meeting & International Symposium, Sharing Experience in Management and Education in Botanical Gardens and Arboreta, Seoul, pp 141–155.
15. 梅本巴菜・中村剛・楊親二・Chan-Ho Park・横田昌嗣・國府方吾郎, 2016. ヒメサギゴケ(ハエドクソウ科)における分子系統解析と形態比較による分類再検討. 日本植物分類学会第 15 回大会, 富山, 要旨集, p. 22.
16. 伊東拓朗・游旨价・鍾國芳・國府方吾郎, 2016. 台湾におけるマンネングサ属の適応放散はなぜ起きたのか. 日本植物分類学会第 15 回大会, 富山, 要旨集, p. 29.
17. 中村剛・G. Sancho・國府方吾郎・P. Forster・傳田哲郎・横田昌嗣・S. Wagstaff, 2016. 西太平洋地域と南米に分布する広義コケセンボンギク属(キク科)の系統分類と生物地理. 日本植物分類学会第 15 回大会, 富山, 要旨集, p. 40.
18. Ito, T., C. Yu, K. Nakamura, K. Chung, Q. Yang, C. Fu and G. Kokubugata, 2016. Unique parallel radiations of genus *Sedum* (Crassulaceae) in a continental island of Taiwan. East Asian Plant Diversity and Conservation 2016 (Tokyo). Abstract p. 41.

〔図書〕(計 8 件)

1. 國府方吾郎, 2017. イワタバコ科. 大橋広好・門田裕一・木原浩・邑田仁・米倉浩司(編) 日本の野生植物 4, 平凡社, p. 35–37.
2. 國府方吾郎, 2017. ハナミズナ科. 大橋広好・門田裕一・木原浩・邑田仁・米倉浩司(編) 日本の野生植物 4, 平凡社, p. 143.
3. 國府方吾郎, 2017. オシロイバナ科. 大橋広好・門田裕一・木原浩・邑田仁・米倉浩司(編) 日本の野生植物 4, 平凡社, p. 146–147.
4. 國府方吾郎, 2017. スペリヒユ科. 大橋広好・門田裕一・木原浩・邑田仁・米倉浩司(編) 日本の野生植物 4, 平凡社, p. 151–152.
5. 國府方吾郎, 2017. サガリバナ科. 大橋広好・門田裕一・木原浩・邑田仁・米倉浩司(編) 日本の野生植物 4, 平凡社, p. 176.
6. 國府方吾郎, 2017. マチン科. 大橋広好・門田裕一・木原浩・邑田仁・米倉浩司(編) 日本の野生植物 4, 平凡社, p. 305–307.
7. 國府方吾郎, 2016. シュウカイドウ科. 大橋広好・門田裕一・木原浩・邑田仁・米倉浩司(編) 日本の野生植物 3, 平凡社, pp. 126–127.
8. 國府方吾郎, 2016. トウツルモドキ科. 大橋広好・門田裕一・木原浩・邑田仁・米倉浩司(編) 日本の野生植物 2, 平凡社, p. 100.

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称:  
 発明者:  
 権利者:  
 種類:  
 番号:  
 出願年:  
 国内外の別:

## 取得状況（計 0 件）

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年：  
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

日本産絶滅危惧植物のグローバルレッドリスト

<http://www.kahaku.go.jp/research/db/botany/redlist/index.html>

琉球の植物

[http://www.kahaku.go.jp/research/activities/project/hotspot\\_japan/ryukyus/index.html](http://www.kahaku.go.jp/research/activities/project/hotspot_japan/ryukyus/index.html)

## 6 . 研究組織

### (1)研究分担者

### (2)研究協力者

研究協力者氏名：横田 昌嗣

ローマ字氏名：Masatsugu Yokota

研究協力者氏名：中村 剛

ローマ字氏名：Koh Nakamura

研究協力者氏名：傅 承新

ローマ字氏名：Cheng-xin Fu

研究協力者氏名：鐘 國芳

ローマ字氏名：Kuo-fang Chung

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。