

分子データに基づくドクウツギ属の種間系統と 生物地理—ドクウツギは南半球起源か？—

横山 潤¹⁾・長谷部光泰²⁾

¹⁾東北大学大学院理学研究科生物学専攻 〒980-8578 仙台市青葉区荒巻

²⁾岡崎国立共同研究機構基礎生物学研究所 〒444-8578 岡崎市西郷中

Jun YOKOYAMA¹⁾ and Mitsuyasu HASEBE²⁾: Phylogeny and Biogeography of
Coriaria based on Molecular Data
—Did Coriaria originate in the Southern Hemisphere?—

¹⁾ Biological Institute, Graduate School of Science, Tohoku University Aoba, Aramaki, Aoba-ku,
Sendai, Miyagi 980-8578

²⁾ National Institute for Basic Biology, 38 Nishigounaka, Myo-daiji-cho, Okazaki 444-8585

Coriaria has the most conspicuous distribution of flowering plants. The genus is disjunctly distributed in four area of the world: Mediterranean; continental and insular eastern Asia, Pacific islands, and Central to South America. The phylogenetic relationship of 12 *Coriaria* species collected from the representative disjunct areas were inferred from partial sequences of *rbcL* and *matK* genes. Phylogenetic tree shows that the Chile-New Guinea-New Zealand-Pacific islands species and Central America-northern South America species form a monophyletic group and the Eurasian clade is more basal to them. The divergence time between the Eurasian group (Group 1) and the other species (Group 2) was estimated as 63 or 59 million years ago using *rbcL* and *matK* molecular clocks, respectively. These results do not support previous hypotheses which explain the disjunct distribution by continental drift. Instead of them, We propose new scenario that the present-day pattern was formed by several geographical migrations and separations in the Cenozoic.

Key words: *Coriaria*, biogeography, molecular systematics, *rbcL*, *matK*.

はじめに

ドクウツギ属 (*Coriaria*) は単独でドクウツギ科 (*Coriariaceae*) を構成すると考えられている特殊なグループで、その極端な隔離分布から、被子植物の中でもっとも興味深いグループの一つに数え上げられてきた。本属は、(1) 地中海沿岸、(2) 中央～東アジアおよび島嶼部 (日本、台湾、フィリピン)、(3) ニューギニア、ニュージラ

ンドおよび近隣の太平洋諸島、(4) メキシコ北部からチリにかけての中南米地域、の4地域に点在している (図1)。この大規模な隔離分布は他の被子植物では例がなく、その成立についてこれまでさまざまな仮説が提唱されてきた。Good (1930) は第三紀に両半球で発達した氷河が生育環境の分断をもたらしたと考えている。また彼は、両半球にまたがる分布を大陸移動のよるものと考えた。Melville (1966, 1981) は、ドク

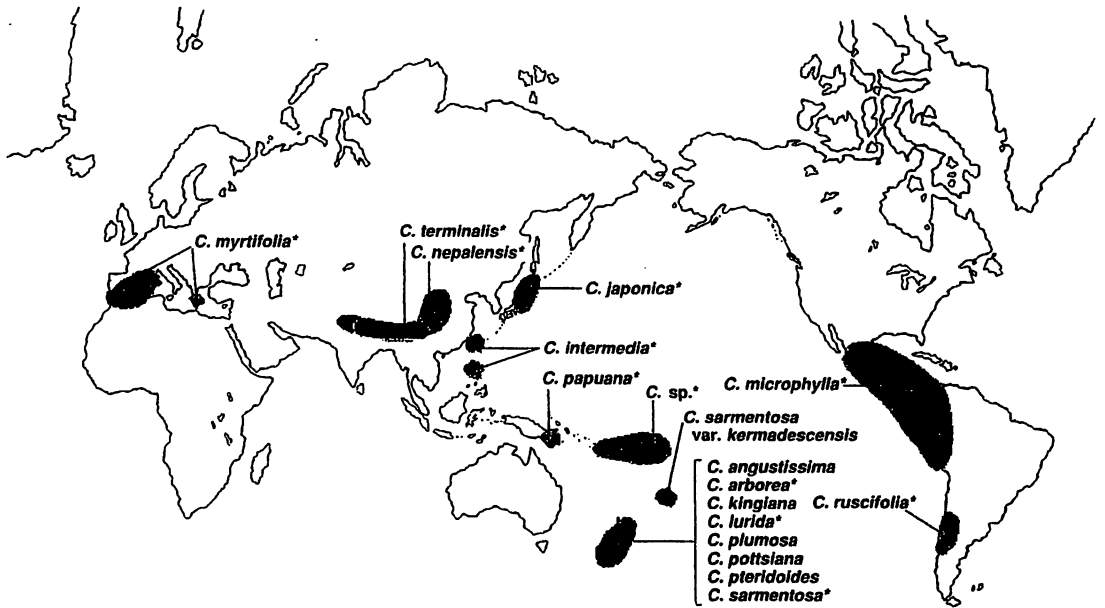


図1. ドクウツギ属の分布. Good (1930), Melville (1981), 堀田 (1974), 大場 (1993) による. *印は本研究で用いた種を示す.

ウツギ類は Gondwana 大陸に起源し、白亜紀初期に太平洋にあった「大陸」を伝って北半球に分布を広げたと考えた。しかしこのような大陸の存在は、地球科学的にはこれまで示されていない。Croizat (1952) は、ドクウツギ類は南半球から太平洋諸島を伝って北半球に分布を広げたとの考えを示した。Schuster (1976) は、Gondwana 大陸に起源したドクウツギ類がインド亜大陸によってアジアに分布を広げたと考えた。しかしこれらの仮説の妥当性を検討した研究はこれまでなかった。

これらの仮説の検証のためには、正確な系統関係を明らかにすることが重要である。しかしドクウツギ類は、系統情報をもつ形態的形質に乏しく（しかし戸部 (1993) を参照）、被子植物内の系統的位置も長らく議論的であった（ムクロジ目-ミカン目に近縁：Scholz 1964, Takhtajan 1980, Dahlgren 1983, Thorne 1983；キンボウゲ目内：Croizat 1952, Corner 1976）。このような分類群では、DNA の塩基配列といった分子データが系統解析の情報源として有効である。被子植物全体を対象とした分子系統解析から、ドクウツギ科に最も近縁なグループはシュウカイドウ科、ウリ科、ナギナタソウ科、コリノカルプス科であることが明らかとなった（Chase et al. 1993, Swensen et al. 1996, Angiosperm Phylogeny Group 1998, Savolainen et al. 2000）。これらを外群に用いてドクウツギ属内の分子系統解析を行えば、本属の隔離分

布の成立過程に関する強力な証拠が得られると考えた。

そこでわれわれは、葉緑体 DNA 上の *rbcl* および *matK* 遺伝子の塩基配列を用いてドクウツギ属内の種間系統関係を解析し、これまで提唱されている本属の隔離分布の成立に関する仮説の検証を試みた (Yokoyama et al. 2000)。

ドクウツギ属内の系統関係

ドクウツギ類の分布域の主な部分をカバーするように 12 種（分類学的位置の未確定な 1 種（フィジー産）を含む）をサンプリングし（図 1）、各種について *rbcl* の部分配列 1224 塩基対と *matK* の部分配列 1192 塩基対の合計 2416 塩基対を用いて系統解析を行った。2 つのデータセットを合わせて解析した場合の不一致の程度を示す Mickevich-Farris incongruence index (IMF: Mickevich and Farris 1981) の値は小さく (0.0029)、両方の遺伝子の配列を合わせて解析しても問題ないと判断された。したがって以下では、両遺伝子のデータを合一して解析した結果に基づいて議論を進める。

シュウカイドウ (*Begonia evansiana*)、ナギナタソウ (*Datisca cannabina*) を外群とし、最節約法、近隣結合法、最尤法の 3 つの方法で得られた系統関係は基本的にほとんど変わらなかった（図 2）。ドクウツギ属の中で、ユーラシア大陸に分布する種群は単

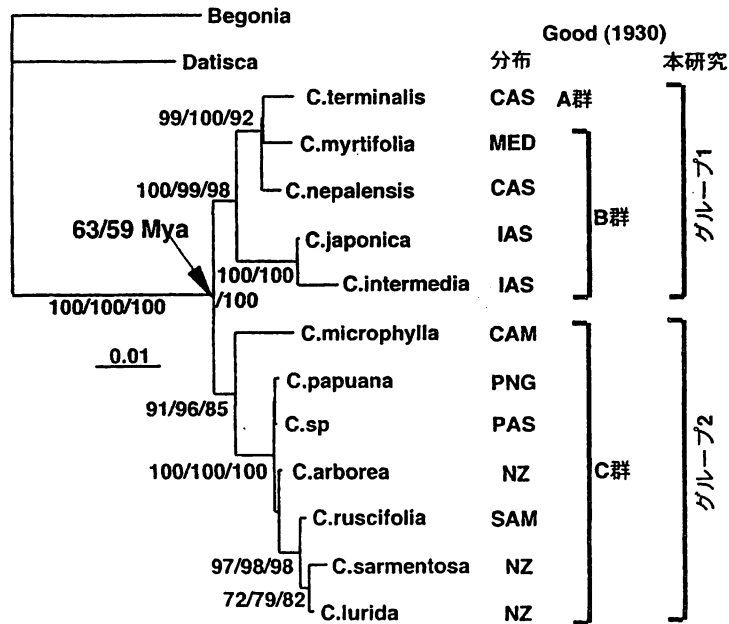


図2. rbcLおよびmatKの塩基配列に基づくドクウツギ属の系統関係。最尤系統樹を示す ($ln=-5524.8$)。最節約法、近隣結合法による系統樹の樹形も基本的には変わらない。各枝の数字は、3つの方法でのブーストラップ解析の結果を示す(最節約法/近隣結合法/最尤法)。分布の略号は、CAM=中米、CAS=アジア大陸部、IAS=アジア島嶼部、MAD=地中海沿岸、NZ=ニュージーランド、PAS=太平洋諸島、PNG=パプアニューギニア、SAM=南米。

系統群となり、その中にさらに2つの単系統群(地中海沿岸の *C. myrtifolia* とアジア大陸部の *C. terminalis*, *C. nepalensis* で構成される群と、アジア島嶼部に分布する *C. japonica* と *C. intermedia* で構成される群)が認められた。一方、それ以外の7種も大きな単系統群を構成し、その中では中米から南米北部に分布する *C. microphylla* が最初に分岐し、その他の南半球の種群は単系統となった。その中で、さらにチリの *C. ruscifolia* とニュージーランドの *C. sarmentosa*, *C. lurida* の3種が単系統群を形成することが示された。

過去にこの系統関係に最も近い分類体系を提唱していたのは Good (1930) である。Good は、分布、花序形態、冬芽の鱗片形態、花の性表現を基準に、ドクウツギ属内に3群(A-C)を認めた。A群は *C. terminalis* のみからなり、他のドクウツギ属植物と異なり、花序が頂生する顕著な特徴を持つ。B群には *C. terminalis* を除くユーラシア大陸産の全種 (*C. intermedia*, *C. japonica*, *C. myrtifolia*, *C. nepalensis*) を含めた。本研究で用いた上記5種以外の種は、Good のシステムではすべてC群に含まれる。C群は腋生花序の基部に葉状の苞がある点で、鱗片状の苞しか持たないB群と区別される。われわれの今回の解析結果から、GoodのA群とB群は合せて一つのグルー

プとすべきであるが、C群に関しては系統的にまとまっており、グループとして妥当であることが示された。したがって、ドクウツギ属に二つのグループ、グループ1(GoodのA群とB群をあわせたもの)とグループ2(GoodのC群に対応)を認めるのが適当であると考えられる。

分子データから見たドクウツギ属の生物地理

分子データを用いた生物地理学的研究の大きな利点の一つとして、分子時計を仮定した絶対年代の推定がある程度可能な点が挙げられる。もちろん塩基配列は、常に完全に「時計」のように時間に対して変異を刻む訳ではなく、被子植物では生活史や世代時間などの影響を受けることが知られている(Bousquet et al. 1992, Li 1993, Hasebe et al. 1998)。そこで相対速度テスト(Wu and Li 1985)を行って、分子進化速度の一定性を検討した。その結果、*C. intermedia* とフィジー産の *C. sp.* を除いて、すべての種で帰無仮説は棄却されなかった。したがって、この2種を除いて分岐年代の推定を行った。

分岐年代推定には、編年のための基準点が必要である。産出年代が確実で現生種との対応が明かな化石が多数存在すれば望ましいが、ドクウツギ属は化石記録に乏しく、しかもほとんどが葉、花粉、種子

などの部分化石なので (Pragowski 1970, Gregor 1980, Muller 1981, Ozaki 1991), 現生種との対応がつかないのが現状である。その中で, 南フランスから産出した漸新世 (約 3000 万年前) の化石 (*C. longaeba*) は, 花序を含むシュートの形態がまるで押し葉標本のようによく保存されている (Saporta, 1865)。この化石は長い総状花序を頂生し, 現生の *C. terminalis* によく似ている。*C. terminalis* 以外のドクウツギ属植物はすべて腋生花序をつけるので, この化石種が *C. terminalis* に近縁なのは明かである。われわれは, 頂生花序をこの 2 種の共有派生形質とみなし, *C. longaeba* を *C. terminalis* の姉妹種として, *C. terminalis* が *C. myrtifolia*, *C. nepalensis* と分岐した時点を 3000 万年の基準点とした。本研究で得られた塩基配列から, ドクウツギ属の同義置換サイトにおける塩基置換率 (Ks) は, *rbcL* で $1.7 \times 10^{-10} \pm 0.2 \times 10^{-10}$ 塩基/サイト・年, *matK* で $3.6 \times 10^{-10} \pm 0.9 \times 10^{-10}$ 塩基/サイト・年であった。これはこれまで報告されている木本性の植物とは同程度である (Albert et al. 1993)。この値を用いて分岐年代を計算すると, グループ 1 とグループ 2 が分岐した時期は, *rbcL* では 63.1 ± 14.7 Mya, *matK* では 59 ± 9.7 Mya となった。

これまでのドクウツギ属の隔離分布形成に関する仮説は, 本属の起源を Gondwana 大陸東部に求め (Croizat 1952, Melville 1996, 1981, Schuster 1976), そこから北半球へ分布を広げてきたと考える点で一致しているが, 想定しているその経路はさまざまである。Croizat (1952) は, 太平洋諸島を島つたいに北半球に分布を広げたと想定した。Melville (1996, 1981) は, ニューギニアの *C. papuana* と台湾・フィリピンの *C. intermedia* が姉妹種関係にあり, 後者が南半球からユーラシア大陸に分布を広げる契機となり, 現在のユーラシア大陸の種は *C. intermedia* から分化したと考えている。Schuster (1976) はインド亜大陸に乗った祖先種がユーラシア大陸に到達して分化したと想定している。新大陸に関しては, Melville も Schuster も南米から中米へ分布を拡大したと考えており, *C. microphylla* と *C. ruscifolia* が姉妹種関係にあると想定している。

われわれの解析結果は, (1) ユーラシア大陸の種群 (グループ 1) とそれ以外の種群 (グループ 2) がまず分岐し, (2) グループ 2 の中では唯一北半球に分布する *C. microphylla* が最初に分岐し, (3) 南半球の各種の分岐はその後に生じたことを示している。この結果からは, Croizat や Melville が想定した, 太平洋諸島を介した北半球への分布拡大は支持できない。特に種間関係を細かく特定している Melville

の仮説と, 今回の系統解析の結果は, 太平洋諸島の経路と新大陸の経路のいずれについても全く異なっている。Schuster (1976) の仮説についても, 新大陸の経路は Melville と同様に支持されない。インド亜大陸は, およそ 1 億年以上前には他の Gondwana 大陸由来の陸塊と離れていたと考えられており (Norton and Sclater 1979), インド亜大陸に乗ってユーラシア大陸にわたったとすれば, グループ 1 とグループ 2 の分岐は, 本研究で推定された年代よりもっと古くなるはずである。

そこで今回の分子系統解析と分岐年代の推定結果から, ドクウツギ属の隔離分布の形成過程に関する以下のような新たなシナリオを提唱したい。グループ 1 の分岐と, グループ 2 内で *C. microphylla* が最初に分岐することから考えて, ドクウツギ属は北半球のどこか (ユーラシア大陸か北米大陸かは決定できないが) に起源したと考える。*C. longaeba* が, 近縁種と考えられる *C. terminalis* が現在は分布していない南フランスから産出したことを考えると, 少なくともユーラシア大陸では, ドクウツギ属植物は現在より広く分布していたであろう。グループ 1 とグループ 2 の分岐は, およそ 6000 万年前と推定する。このころはユーラシア大陸と北米大陸が現在より近接しており (Smith and Briden 1977, Briggs 1987, Hughes 1994), 北極周辺は温帯性の植物が生育する, 現在よりも温暖な状態であった (Chaney 1947, Woldstedt 1954, Axelrod 1960, Kobayashi and Shikama 1961)。したがって, グループ 1 とグループ 2 の共通祖先が周極地域を通じて分布を北半球に広く展開することが可能であったと考えられる。グループ 1 の現在の分布は大きくアジアと地中海沿岸に隔離している。*C. myrtifolia* がグループ 1 の中でも派生的な位置にあるため, おそらくグループ 1 の祖先種は, ユーラシア大陸に広く分布し, その後の気候変動に伴う氷河の形成で分断されたものと考えられる (Good 1930)。

一方, 北米大陸に分布していたであろうグループ 2 の祖先種からは, *C. microphylla* につながる系統と, それ以外の南半球に分布する種群につながる系統が分化した。前者は中米の陸橋が形成された後, 現在の中米から南米北部にかけての分布域をしめるようになったと考えられる。後者は, おそらく長距離散布によって太平洋諸島にたどり着き, ニューギニア, フィジー, ニューゼalandなどに展開して分化を遂げた。チリに分布する *C. ruscifolia* は, 地理的により近くに分布する *C. microphylla* からではなく, 太平洋諸島からの長距離散布によって現在の分布域を占めるようになったと考えている。

しかしこのシナリオには 2 つ大きな弱点がある。

まず、北米からドクウツギ属の化石が発見されていないため、グループ2の祖先が本当に北米に生育していたのか、決定的な証拠がない点である。そして、北米-太平洋諸島-南米の移動経路が明かではないことである。前者については化石を探す以外の解決策はないが、後者については、ドクウツギ属と同様に、新大陸と太平洋諸島に分布する他の植物の分子

系統解析をおこなって比較することにより、共通の移動経路が見えてくるかもしれない。今後の研究が期待される。

最後に、本研究は、岩槻邦男教授（放送大学）、鈴木三男教授（東北大学）との共同研究であることを付記する。

引用文献

- Albert, V. A., Chase, M. W. and Mishler, B. D. 1993. Character-state weighting for cladistic analysis of protein-coding DNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 752-766.
- Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.
- Axelrod, D. I. 1960. The evolution of flowering plants. *In* S. Tax, (ed.), *The evolution of life*, pp. 227-305. University of Chicago Press, Chicago.
- Bousquet, J., Strauss, S. H., Doerksen, A. H., and Price, R. A. 1992. Extensive variation in evolutionary rate of *rbcL* gene sequences among seed plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 89: 7844-7848.
- Briggs, J. C. 1987. *Biogeography and plate tectonics*, Elsevier, Amsterdam.
- Chaney, R. W. 1947. Tertiary centers and migration routes. *Ecol. Monogr.* 17: 140-148.
- Chase, M. W., Soltis, D. E., Olmstead, R. G., Morgan, D., Les, D. H., Mishler, B. D., Duvall, M. R., Price, R. A., Hills, H. G., Qiu, Y.-L., Kron, K. A., Rettig, J. H., Conti, E., Palmer, J. D., Manhart, J. R., Sytsma, K. J., Michaels, H. J., Kress, W. J., Karol, K. G., Clark, W. D., Hedroen, M., Gaut, B. S., Jansen, R. K., Kim, K.-J., Wimpee, C. F., Smith, J. F., Furnier, G. R., Strauss, S. H., Xiang, Q.-Y., Plunkett, G. M., Soltis, P. S., Swensen, S. M., Williams, S. E., Gadek, P. A., Quinn, C. J., Eguiarte, L. E., Golenberg, E., Learn Jr., G. H., Graham, S. W., Barrett, S. C., Dayanandan, S., and Albert, V. A. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528-580.
- Corner, E. J. H. 1976. *The seeds of dicotyledons*. 2 vols, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Croizat, L. 1952. *Manual of phytogeography, or, An account of plant-dispersal throughout the world.*, Junk, The Hague.
- Dahlgren, R. M. T. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *Bot. J. Linnean Soc.* 80: 91-124.
- Good, R. D. O. 1930. The geography of the genus *Coriaria*. *New Phytol.* 29: 170-198.
- Gregor, H.-J. 1980. Seeds of the genus *Coriaria* Linne (Coriariaceae) in the European Neogene. *Tert. Res.* 3: 61-69.
- Hasebe, M., Ando, T., and Iwatsuki, K. 1998. Intrageneric relationships of maple trees based on the chloroplast DNA restriction fragment length polymorphisms. *J. Plant Res.* 111: 441-451.
- 堀田 満. 1974. 植物の進化生物学 III 植物の分布と分化. 三省堂, 東京.
- Hughes, N.F. 1994. *The enigma of angiosperm origins*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Kobayashi, T. and Shikama, T. 1961. The climatic history of the Far East. *In* A. E. M. Nairn, (ed.), *Descriptive Palaeoclimatology*, pp. 292-306, Interscience Publishers, New York.
- Li, W.-H. 1993. So, what about the molecular clock hypothesis? *Curr. Opin. Genet. Dev.* 3: 896-901.
- Melville, R. 1966. Continental drift, Mesozoic continents and the migrations of the angiosperms. *Nature* 211: 116-120.
- Melville, R. 1981. Vicarious plant distributions and paleogeography of the pacific region. *In* G. Nelson and D. E. Rosen, (eds.), *Vicariance Biogeography*, pp. 413-435. Columbia Univ. Press, New York.
- Mickevich, M. F., and Farris, J. S. 1981. The implications of congruence in *Menidia*. *Syst. Zool.* 30: 351-370.
- Muller, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *Bot. Rev.* 47: 1-142.
- Norton, I. O. and Sclater, J. G. 1979. A model for the evolution of the Indian Ocean and the breakup of Gondwanaland. *J. Geophys. Res.* 84: 6803-6830.
- 大場秀章. 1993. ドクウツギの分類と生物地理. *遺伝* 47: 39-43.

- Ozaki, K. 1991. Late Miocene and Pliocene floras in central Honshu, Kanagawa Pref. Mus., Yokohama.
- Praglowksi, J. 1970. Coriariaceae. In G. Erdtman, (ed.), World Pollen Flora, pp.15-22, Scandinavian University Books, Copenhagen.
- Saporta, G. de. 1865. Etudes sur la vegetation du Sud-Est de la France a l'epoque tertiaire, 2 (3). Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 5. 3: 212-217.
- Savolainen, V., Chase, M. W., Hoot, S. B., Morton, C. M., Soltis, D. E., Bayer, C., Fay, M. F., de Bruijn, A. Y., Sullivan, S. and Qiu, Y.-L., 2000. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. Syst. Biol. 49: 306-362.
- Scholz, H. 1964. Sapindales. In H. Melchior, (ed.), A. Engler's syllabus der Pflanzenfamilien 2: 277-288, Gebruder Borntraeger, Berlin.
- Schuster, R. M. 1976 Plate tectonics and its bearing on the geographical origin and dispersal of angiosperms. In C. B. Beck, (ed.), Origin and early evolution of angiosperms, pp. 48-138. Columbia Univ. Press, New York.
- Smith, A. G. and Briden, J. C. 1977. Mesozoic and Cenozoic Paleogeographical Maps. Cambridge University Press, Cambridge.
- Swensen, S. M. 1996. The evolution of actinorhizal symbioses: evidence for multiple origins of the symbiotic association. Amer. J. Bot. 83: 1503-1512.
- Takhtajan, A. L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). Bot. Rev. 46: 225-359.
- Thorne, R. F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. Nord. J. Bot. 3: 85-117.
- 戸部 博. 1993. ドクウツギ属の珠皮の進化と系統. 遺伝 47: 28-33.
- Woldstedt, P. 1954. Die allgemeinen Erscheinungen des Eiszeitalters. Ferdinand Enke, Stuttgart.
- Wu, C.-I., and Li, W.-H. 1985. Evidence for higher rates of nucleotide substitution in rodents than in man. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 82: 1741-1745.
- Yokoyama, J., Suzuki, M., Iwatsuki K. and Hasebe, M. 2000. Molecular phylogeny of *Coriaria*, with special emphasis on the disjunct distribution. Mol. Phylogen. Evol. 14: 11-19.