

論文審査の要旨

博士の専攻分野の名称	博 士 (理 学)	氏名	井 上 侑 哉
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 ①・② 項該当		
論文題目			
<p>Systematics of the moss family Pottiaceae with special reference to the origin of sporophyte diversity in East Asian <i>Weissia</i></p> <p>(セン類センボンゴケ科の系統・分類学的研究：東アジア産コゴケ属の孢子体多様化の起源に着目して)</p>			
論文審査担当者			
主 査	准教授	坪田 博美 (附属宮島自然植物実験所)	
審査委員	教 授	草場 信 (附属植物遺伝子保管実験施設)	
審査委員	教 授	鈴木 克周	
審査委員	教 授	高橋 陽介	
審査委員	教 授	山口 富美夫	
審査委員	グループ長	樋口 正信 (国立科学博物館)	
〔論文審査の要旨〕			
<p>コケ植物は、現生陸上植物でもっとも原始的な体制をもち、陸上植物の基部系統群と考えられている。コケ植物は単相の配偶体が生活環の主体をなす点で他の陸上植物（維管束植物：複相の孢子体が生活環の主体をなす）とは体制が大きく異なる。維管束植物は孢子体の大型化・複雑化を経て劇的な多様化を果たしてきた。コケ植物では一般的に、配偶体で形態的可塑性が高く、種間だけでなく種内でも多様な形態変異がみられる。一方、コケ植物の孢子体は配偶体から多くの制約を受けており、配偶体に比べて保存的で均質な形態を有している。それにも関わらず、コケ植物のセン類のいくつかの群では孢子体の形態的多様性が高い分類群が見られる。このことは、コケ植物において孢子体形態を多様化へと導く機構が潜在的に備わっていることを示唆し、その多様化を系統的枠組みの中で明らかにすることは陸上植物の形態進化を理解する点で生物科学上大きな意義をもつ。</p> <p>本研究で対象とするセンボンゴケ科 <i>Pottiaceae</i> はセン類の中でもっとも多くの種を擁し、コケ植物の中では孢子体の形態的多様性が高い分類群である。その中でもコゴケ属 <i>Weissia</i> は、配偶体の形態に比べて孢子体の形態が著しく多様化しており、一般的にみられる孢子嚢（蒴）に蓋が分化し蒴壁が規則的に裂開して孢子が放出される裂開果種と、蒴に裂開のための特別な構造が発達していない閉鎖果種、さらに両者の形質状態を部分的に備えた種を同属内に擁している。したがって、本科はコケ植物に潜む孢子体の形態多様化機構を解明する上でモデルとなりうる分類群である。本科の系統関係や分類体系に関しては形態情報にもとづいて 19 世紀初頭より繰り返し検討されてきたが、多様な環境への適応とそれに伴う大規模な形態変化や平行進化などの要因により、亜科以下の分類群間の関係はおろか科そのものの範囲さえ的確に捉えきれていない。したがって、形態とは独立した分子情報にもとづく系統・分類学的再検討が望まれている。そこで本研究ではセンボンゴケ科の系統関係にもとづいて分類体系の再構築を行い、本科にみられる多様な孢子体形</p>			

態の起源について理解することを目的とした。本論文は、序論、第 1–3 章、総合討論からなっている。序論では、陸上植物の系統におけるコケ植物およびセン類の位置とセンボンゴケ科の分類に関する研究史について概説している。第 1 章ではセンボンゴケ科の範囲を再定義するため、本科が含まれる単列蒴歯セン類の網羅的な分子系統解析を行った。その結果、センボンゴケ科への帰属が疑問視されてきたセンボンウリゴケ属 *Timmiella* とクロコゴケ属 *Luisierella* がセンボンゴケ科からは独立した系統群を形成することを示した。両属は向軸面のみがマミラ状に膨れる葉身表面や、左螺旋にねじれた蒴歯または蒴蓋により他の科から区別できることから、センボンウリゴケ科 *Timmiellaceae* (新科) として扱うことを提案した。また、センボンゴケ科を右螺旋にねじれた蒴歯または蒴蓋などの形質状態により特徴づけられる単系統群として再定義した。第 2 章では再定義したセンボンゴケ科に含まれる分類群を対象に亜科間の系統関係を再検討するため、本科では解析が進んでいなかった葉緑体 *rbcL* 遺伝子の塩基配列を複数属で決定し、葉緑体 *rps4* 遺伝子の配列と合わせてコドン置換モデルによる系統解析を行った。その結果、従来の分子系統学的研究では系統的位置が不明瞭だったエゾネジクチゴケ属 *Streblotrichum* が既存の 3 亜科とは独立したクレードを形成することが示され、独立したエゾネジクチゴケ亜科 *Streblotrichoideae* (新亜科) として扱うことを提案した。また、本科を特徴づける右螺旋にねじれた蒴歯が科内の複数の系統で消失と出現を繰り返していることから、形態的可塑性がセンボンゴケ科の孢子体形態の多様化に関わっていることを示した。第 3 章ではセンボンゴケ科の孢子体形態多様化の詳細を具体的に明らかにするため、本科の中でも孢子体形態の著しい多様化を遂げたコゴケ属を対象に形態比較と分子系統解析を行った。その結果、本属の孢子体は形態学的に 8 つに類型化できることが明らかになった。また、属内において急速な孢子体形態の多様化と交雑由来と推定される種の存在が示唆された。さらに日本産コゴケ属閉鎖果種を対象に分類学的再検討を行い、4 種 (新種 1 種と新組合せ 2 種を含む) を認めた。以上の結果はコゴケ属における種間の生殖的隔離の弱さを系統情報から支持するものであり、本属の急速な孢子体形態多様化には形態の大きく異なる種間の遺伝的交流が関与していることが示唆された。総合討論では第 1 章から第 3 章の結果を踏まえて、センボンゴケ科のセン類全体の中での系統的位置と、亜科間の系統関係にもとづく分類体系の再構築、コケ植物の孢子体の形態進化について議論した。

以上のように本論文は、コケ植物セン類の孢子体形態の多様化に関する系統・分類学的研究であり、多様な孢子体形態が知られるセン類センボンゴケ科について取り組んだものである。この過程で、精度の高い系統推定にもとづいた分類体系の再構築と、孢子体形態の多様化の背景に異種間の遺伝的交流が関わるという事実をコケ植物ではじめて示し、センボンゴケ科を対象とした分類学的な成果を提案した。これらの成果は孢子体の形態的多様性が高く分類学的な問題を抱えている他の分類群にとどまらず幅広い分類群に潜む分類学的問題の解決に新たな視点と指針を与えたものとして高く評価される。また、孢子体形態の進化とその多様化の起源の観点から陸上植物の初期進化の解明にも大きく貢献するものとして評価される。

以上、審査の結果、本論文の著者は博士 (理学) の学位を授与される十分な資格があるものと認める。

公表論文

- (1) Inoue, Y. & Tsubota, H. 2017. Lectotypification and taxonomic identity of *Astomum japonicum* G.Roth (Pottiaceae, Bryophyta). *Cryptogam. Bryol.* 38: 85–90.
- (2) Inoue, Y. & Tsubota, H. 2016. Systematics of the family Pottiaceae (Bryophyta) with special reference to the familial and subfamilial circumscriptions. *Hikobia* 17: 117–129.
- (3) Inoue, Y. & Tsubota, H. 2014. On the systematic position of the genus *Timmiella* (Dicranidae, Bryopsida) and its allied genera, with the description of a new family Timmiellaceae. *Phytotaxa* 181: 151–162.

参考論文

- (1) 井上侑哉・久保晴盛・内田慎治・向井誠二・坪田博美. 2016. 広島県宮島におけるクマノゴケ（イクビゴケ科，蘚類）の生育状況. *蘚苔類研究* 11: 216–218.
- (2) 井上侑哉・久保晴盛・内田慎治・向井誠二・坪田博美. 2016. 40年ぶりに生育が再確認された広島県のイサワゴケ（カタシロゴケ科，蘚類）. *植物研究雑誌* 91: 186–190.
- (3) Suzuki, T., Inoue, Y. & Tsubota, H. 2015. *Diphyscium* (Diphysciaceae, Bryopsida) species newly found in Japan. *Hattoria* 6: 63–73.
- (4) 片桐知之・坂本雄司・井上侑哉・嶋村正樹. 2015. 60年ぶりに確認された尾瀬ヶ原のヤチゼニゴケ. *蘚苔類研究* 11: 120–122.
- (5) 井上侑哉・長谷信二・坪田博美. 2014. センボンウリゴケ（センボンゴケ科，蘚類）の新産地と日本国内での分布. *植物研究雑誌* 89: 189–192.
- (6) Suzuki, T., Inoue, Y., Tsubota, H. & Iwatsuki, Z. 2013. Notes on *Aptychella* (Sematophyllaceae, Bryopsida): *Yakushimabryum longissimum*, syn. nov. *Hattoria* 4: 107–118.
- (7) Inoue, Y., Uchida, S. & Tsubota, H. 2013. Notes on rhizoidal tubers in *Tortula truncata* (Pottiaceae, Bryophyta) from Japan. *Hikobia* 16: 299–302.
- (8) Inoue, Y., Tsubota, H., Sato, H. & Yamaguchi, T. 2012. Phylogenetic note on *Pachyneuropsis miyagii* T.Yamag. (Pottiaceae, Bryophyta). *Hikobia* 16: 221–228.
- (9) 井上侑哉・立石幸敏・片桐知之・坪田博美. 2012. *Trichocolea japonica* (新称：イボイボムクムクゴケ) の新産地. *蘚苔類研究* 10: 291–292.
- (10) Inoue, Y., Tsubota, H., Kubo, H., Uchida, S., Mukai, S., Shimamura, M. & Deguchi, H. 2011. A note on *Pottia intermedia* (Turner) Fűrnr. (Pottiaceae, Bryopsida) with special reference to its phylogeny and new localities in SW Japan. *Hikobia* 16: 67–78.

他 15 編, 計 25 編