

高山に咲くダイヤモンドソウの進化史-高嶺の花のルーツを探る-

孫田 佳奈(生物)

1. はじめに

平日や休日に大学を不在にしていると、「また山に登っているのか」「今度はどこに出掛けているのか」「危なくないか」と噂されます。はい、大体その通りです。正確には、山にも行きますが、川にも行きます。離島にも行きます。たまには海外の森にも行きます。クマには気を付けています。

私の専門は植物系統進化学です。地球上の植物がどのように多様化し、新しい種が生まれてきたのか、また、それぞれの植物がどのような生存戦略をとりながら環境に適応してきたのか明らかにすることを目的に研究を進めています。野外調査やゲノム解析などを通してデータを収集し、植物の進化の歴史を解き明かしています。本記事では、私が 10 年ほどかけて研究してきた「ダイヤモンドソウ」という植物の進化過程についてご紹介させていただきます。

2. 植物進化の舞台としての日本列島

日本列島は、東アジアの東縁に連なる島々から成る列島です。南北約 2,000 km にわたって広がり、亜熱帯から亜寒帯までの幅広い気候帯を含むほか、海拔 0 m の海岸から 3,000 m を超える高山まで、多様な自然環境が存在しています。また、多くの山脈や独立峰が分布する複雑な地形は、地域ごとの気候の違いや生物集団の地理的隔離を生み出してきました。

日本列島に生育する植物の多くは、もともとユーラシア大陸から移入した祖先に由来すると考えられています。過去には大陸と日本列島が陸続きになった時代があり、その間に多くの植物が日本へ分布を広げました[1, 2]。その後、気候の変化に伴う海面上昇によって列島が大陸から隔離されると、植物は地域ごとに異なる環境へ適応しながら独自の進化を遂げてきました。一方で、日本列島の

中で新たに誕生し、固有種となった植物も少なくありません。これら豊かな生物多様性から、日本列島は世界 34 か所の生物多様性ホットスポットの一つに位置づけられています[3]。

日本列島では、脊梁山脈を境に日本海側と太平洋側で大きく異なる気候が形成されています。日本海側では年間を通じて湿潤な気候となり、世界有数の豪雪地帯が広がる一方、太平洋側は比較的乾燥した気候が見られます[4]。また、急峻な山地によって形成された河川では、夏季の台風や集中豪雨による洪水が繰り返され、畦畔には独特の環境が生み出されています[5, 6]。

このような環境の多様性は、多くの植物の適応進化を促してきました。例えば、激しい流れに適応した溪流植物、高山の低温や強風に適応した高山植物、乾燥した島嶼環境に適応した植物など、それぞれの環境に応じた特徴的な植物が進化しています[7-9]。このような特殊な環境への適応と地理的隔離が、日本列島の豊かな植物多様性を生み出す原動力となってきました。

3. 日本列島の高山植物

植物の分布は標高によって大きく移り変わります。日本の山岳地帯では、麓から山頂に向かって、山麓帯、山地帯、亜高山帯へと、垂直方向に植生帯が段階的に変化していきます。そして亜高山帯の上限、すなわち樹木がそれ以上高標高帯では生育できなくなる境界線を森林限界と呼びます。この森林限界を超えた、樹木が発達しない領域が高山帯であり、そこに生育する植物が「高山植物」です。森林限界の標高は緯度や地域によって異なりますが、富山県の立山黒部アルペンルート上だと約 2,400 m (室堂辺り)です。

高山帯は、樹木が生育できないほどの低温・強風・短い生育期間(冬が長く、夏が短い)という厳しい環境です。こうした環境に適応的な形態や生態特性を進化させてきた植物群が高山植物であり、過去の気候変動の影響(図 1)を強く受けながら分布域を変遷させてきました。氷期の寒冷な時期には低標高帯に広がり、間氷期の温暖な時期には高山帯へ逃避することで、現在の日本列島で見られるような、共通の種が山ごとに隔離分布するに至ったと考えられています。

日本列島には約 500 種の高山植物がありますが、その由来は大きく 2 つのタイプに分けられます。多くの植物は、周北極や大陸などに起源をもち、氷期に日本列島まで分布を広げ、その後の温暖化の中で高山帯にわずかに生き残った「遺存的分布」のタイプです[10-12]。それに対して、日本列島の低標高帯に生育していた植物が気候変動をきっかけとして高山帯へと進出し、適応進化することで高山植物化していったタイプもあります[8, 13-16]。

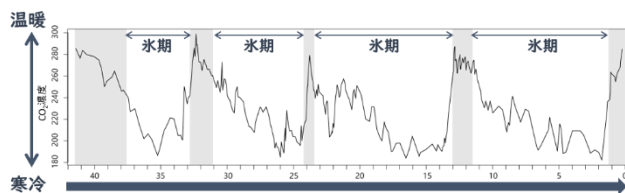


図 1. 大気 CO₂濃度の長期変動曲線(Petit et al., 1999 改変)。縦軸は大気中の CO₂濃度(ppmv)、横軸は時間(万年)を表す。大気中の CO₂濃度が高い時期には気温も高く、低い時期には気温も低かったことが示されている。

4. 日本列島で多様化しているダイモンジソウ

ダイモンジソウ(大文字草)という植物をご存知でしょうか。秋になると漢字の「大」の字に見える花を咲かせる可愛らしい植物です(図 2)。



図 2. 標準型ダイモンジソウ(2022 年 10 月、富山県黒部市)。

ユキノシタ科ユキノシタ属ユキノシタ節に分類される多年生草本の本種は、中国大陸、朝鮮半島、日本列島(北海道～屋久島)、極東ロシアに分布します。広い地域に分布する本種ですが、とりわけ日本列島においては生育環境が多様化しており、それに応じて形態や生態特性の

変異が著しく、種内分類群として認識されてきました(図 3)。日本列島に広く分布するダイモンジソウ(標準型)は林床や林縁の湿った岩場に生育する植物で、葉は腎円形で浅く切れ込みます。北海道と本州中部の高山帯に生育するミヤマダイモンジソウ(高山型)は全体的に小型で、開花時期は 6 月末～8 月頃と、他よりも早いです。西日本の溪流沿いにはナメラダイモンジソウ(溪流型①)とウチワダイモンジソウ(溪流型②)が生育します。葉が深く切れ込むナメラダイモンジソウは主に日本海側に、葉の基部がクサビ型で全体的に細くなるウチワダイモンジソウは主に太平洋型に分布します。他にも、房総半島南部および伊豆諸島には、葉が厚くて毛深く、また開花時期が遅いイズノシマダイモンジソウ(島嶼型)が生育し、屋久島にはごく小さな葉をもつヤクシマダイモンジソウ(矮小型)が生育します。

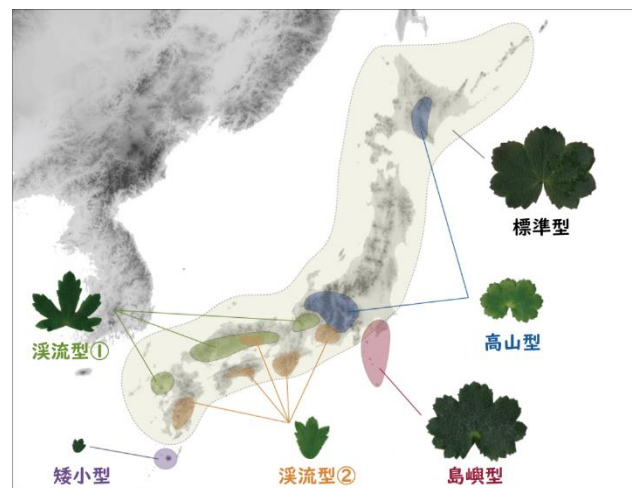


図 3. 日本列島におけるダイモンジソウ種内分類群の分布。

これまでの研究より、ダイモンジソウの日本列島集団は約 704 万年前(中新世後期)にユーラシア大陸集団と分岐して生じたことが明らかになっています。長い期間に大陸集団から地理的に隔離されていた日本列島集団は、気候変動によって集団の拡大/縮小を繰り返す中で、約 366 万年前に南北の 2 系統に分かれました。そして、その後南日本系統が北方から南方に分布を拡大する過程において、各地域で小集団が高山帯や溪流、島嶼に進出することで、強い自然選択を受けることで、特殊な種内分類群が進化してきたことが推察されています[17]。

5. 高山帯に生育するダイモンジソウ

本州中部の高山帯(北アルプス、白山、中央アルプス、南アルプス、八ヶ岳など)には、ミヤマダイモンジソウ(高山型ダイモンジソウ、以降「高山型」)が生育しています。高山帯の草原や岩場に生育するという点において、山地帯の森林に生育する標準型ダイモンジソウ(以降、「標準型」)とは区別できます(図 4)。また、全体的に小型であること、開花時期が早いことから、標準型ダイモンジソウとは区別できます(図 5)。



図 4. 標準型ダイモンジソウ(上)と高山型ダイモンジソウ(下)の生育環境。

「高山帯」という生育環境の特殊性によって標準型と区別されてきた高山型ですが、山域によって生育環境と形態、生態特性に違いが見られます。北アルプスや白山といった日本海側の高山では、山頂直下の雪渓や雪田脇の、いわゆる高山の「お花畑」に生育するのに対して、中央アルプスや南アルプス、八ヶ岳といった太平洋側の高山では、山の稜線の岩場に生育します。葉形態と開花時期も異なり、北アルプス・白山の高山型は長毛に覆われ

た柔らかい葉をもち、雪解け直後に開花するのに対し、中央・南アルプス・八ヶ岳の高山型は厚くて頑丈な葉をもち、夏(雪解けから時間が経った後)に開花します(表 1)。

表 1. 高山型ダイモンジソウが示す山域の表現型の違い。

	日本海側	太平洋側
	北アルプス・白山	中央・南アルプス・八ヶ岳
生育環境	山頂直下の雪渓や雪田そば	稜線の岩場
葉形態	明るい緑色 長毛に覆われる 柔らかい 葉柄が長く、立ち上がる	濃い緑色 毛は少ない 厚くて頑丈 岩に張り付くように生える
開花時期	雪解け直後(6月下旬-7月)	夏(8月上旬)



図 5. 高山型ダイモンジソウ(2021 年 7 月、白山)。白い花を咲かせている植物がダイモンジソウ。

5.1. 野外集団を対象とした遺伝解析

私は、高山型ダイモンジソウがどのように進化してきたのかを明らかにするために、遺伝解析を行いました。まずは中部地方の山々を歩き、実験に植物個体(葉)を採集しました。(採集に際して、国や都道府県など必要な許可を取得しました。)北アルプスの白馬岳、槍ヶ岳、白山と、中央アルプスの木曽駒ヶ岳、南アルプスの赤石岳を対象に、それぞれの山域の高山帯に生育する「高山型」と、山の下の方の山地帯に生育する「標準型」を区別して、合計 20 集団 126 個体の葉を採集しました。抽出した DNA を ddRAD-seq 法でシーケンスし、ゲノム中の遺伝変異を取得しました。それを用いて、遺伝構造解析と集団動態解析を行いました。

5.2. 日本海側—太平洋側の遺伝的分化

個体間の遺伝的距離に基づいてネットワーク解析を行った結果が図 6 です。全 126 個体の遺伝的な近縁関係が線で結ばれたネットワークとして示されています。この結果、日本海側(北アルプス、白山)と太平洋側(中央-南アルプス)は遺伝的に区別できることが明らかになりました。そして、日本海側の高山型と標準型はそれぞれ遺伝的にまとまるものの、太平洋側においては、高山型と標準型はそれぞれ遺伝的にまとまらないことがわかりました。

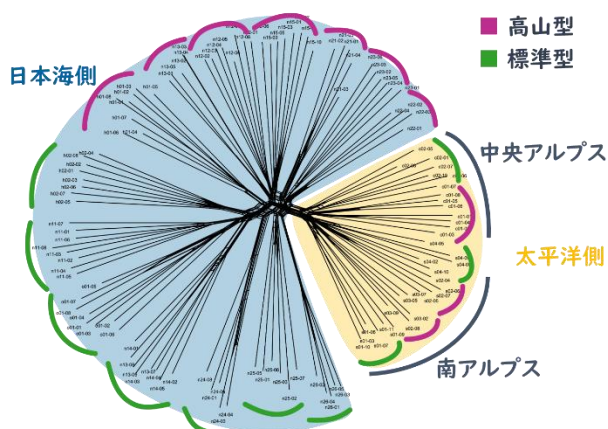


図 6. ネットワーク解析の結果。個体間の線の長さが遺伝的距離を示す。

5.3. 集団分岐のパターンと年代の推定

次に、クラスタリング解析を行った結果、日本海側と太平洋側では、ネットワーク解析同様の、遺伝的分化が示されました(図 7 左)。さらに、日本海側においては高山型(黄色)と標準型(青色)はそれぞれ異なる遺伝組成を示すことがわかりました。そこで、①日本海側-標準型、②日本海側-高山型、③太平洋側(標準型と高山型を含む)の 3 つのクラスターに分け、3 つのクラスターの分岐順序を最尤法で推定しました。いくつかの予想される分岐モデルへの当てはまりを AIC で比較した結果、日本海側と太平洋側が分岐した後に日本海側で高山型と標準型が分岐したモデル(図 7 右)が最も支持されました。この時の分岐年代は、日本海側と太平洋側の分岐が約 31.7 万年前、日本海側の高山型と標準型の分岐が約 3.17 万年前であると推定されました。

さらに、中央アルプスと南アルプスの高山型と標準型の分岐年代をフルベイズ推定したところ、それぞれ 8,800 年

前と 11,000 年前と算出されました。

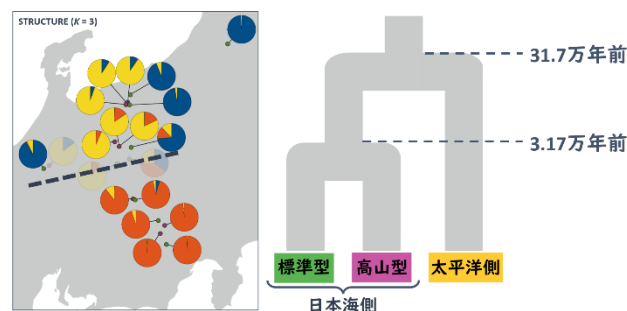


図 7. クラスタリング解析の結果(左)と支持された分岐モデル(右)。(左)各円は 1 集団を表す。円グラフは集団ごとに 3 つのクラスター(青、黄、赤色)に帰属する確率を示している。半透明で示した集団は分岐モデルの推定には用いていない。(右)時間軸は上部が過去、下部が現在を表し、集団の分岐の歴史を模式的に示す。

5.4. 高山型ダイモンジソウはどのように進化してきたか

以上の結果より、高山型ダイモンジソウがどのように進化してきたかは、以下のように考察されます。

- ・ 中部地方の高山型ダイモンジソウは、日本海側では 1 回、太平洋側では山域ごとに複数回の起源をもつ
- ・ 日本海側の高山型は最終氷期(3.17 万年前)に標準型から分かれて適応進化してきた(「高山型化」が起きた)
- ・ 太平洋側の高山型は後氷期(約 1 万年前以降)に標準型から隔離されることで形成された(「高山型化」は起きなかった)

日本海側の高山型と標準型は全体として明瞭な遺伝的分化がある一方で、太平洋側は中央アルプス・南アルプスでは高山型と標準型の遺伝的分化はなく、山域ごとに遺伝的なまとまりを示すことがわかりました(図 6)。このことから、中部地方の高山型は、日本海側で 1 回、太平洋側では山域ごとに複数回の起源をもつことがわかりました。

高山型ダイモンジソウの進化プロセスには、第 4 紀(約 260 万年前から現在まで続く最も新しい地質時代)の気候変動(氷期-間氷期サイクル)が強く影響したと考えられます。この時代には、中部地方の山脈は地理的な隔離となり、ブナなどの温帯性樹木において、日本海側と太平洋

側では異なるレフュージア(氷期における逃避地)を形成してきました[18]。基本的にダイモンジソウは山地帯の森林に生育するので、これら樹木と同様に分布変遷したことが推察されます。その時の集団分化の影響が、現在の遺伝的差異として検出されたわけです。

その後も気候変動に応じて分布の拡大/縮小を繰り返し、最終氷期(およそ7万年前から1万年前まで続いた最も新しい寒冷期)中の約3.17万年前には、日本海側で形成された集団の1つが、高山環境への適応を遂げ、「高山型化」したのでしょう。一度進化した高山型は、その後の氷期には低標高帯に広がり、間氷期にはそれぞれの山の高山帯へ逃避することで、現在の飛び石状の分布(山ごとの隔離分布)に至ったと推察できます。

一方で太平洋側では、最終氷期中には「高山型化」は起こらなかったと考えられます。高山型と標準型の遺伝的分化は小さく、後氷期(約1万年前から現在まで続く温暖な時代)まで高山型と標準型は分化していませんでした。冷涼な気候と多少の明るさを好むダイモンジソウの生態特性を踏まえると、後氷期の温暖化における森林の拡大に伴って、集団が「高山帯」と「山地帯(特に河川沿い)」に集団が分断化されたことによって、現在の高山型と標準型に分化したと推察できます。つまり、太平洋側では、今まさに高山型化が起きている最中であると考えられます。

これまで、日本海側も太平洋側も、高山帯に生育するダイモンジソウは「高山型」と一括りにしていました。しかし、先に述べた通り、山域ごとに生育環境と形態、生態特性の違いが見られます。これら表現型の違いは、本研究の遺伝解析より明らかになった進化プロセスに対応します。特に、日本海側は、世界でも有数の積雪量を誇る地域であり、高山帯には雪渓や雪田が多く発達します。そのような雪田環境では、例えばミヤマキンバイなどの高山植物で雪田への適応進化が報告されています[19]。ダイモンジソウでも同様に、日本海側の特殊な環境への適応進化が起きたことで、標準型とは明瞭に区別できる「高山型」が進化してきたのでしょう。したがって、日本海側の高山に生育するダイモンジソウこそが、『ホンモノの高山型ダイモンジソウ』であると考えられます。

7. あとがき

富山県立大学教養教育センターのHP用記事ですので、せっかくなら富山にまつわる植物の研究成果を発表できたらと考え、高山型ダイモンジソウの話を選んでみました。高山型ダイモンジソウは、富山県の山だと、立山(室堂)などで見ることができます。標準型ダイモンジソウは、称名滝の遊歩道沿いや、大学近くだと牛岳(二本杉からの登山道)などで見ることができます。

ちなみに、1年ほど前の教養教育センターのマンスリーコラム(vol. 31)では早月尾根の山行記(植物観察記)を書かせていただきました。みなさん、お気づきでしたか。文章中に「ダイモンジソウ」が2回登場していました。そうです、「標準型」と「高山型」です。誤植ではありません、伏線です(回収成功)。

この記事が、皆さまが街や山で植物を見かけたとき、「この植物はどのように進化してきたのだろう」と思いを巡らせるきっかけになれば幸いです。

8. 謝辞

本研究の遂行にあたり、多くの皆さまに多大なるご支援とご協力をいただきました。この場をお借りして、心より御礼申し上げます。池田啓先生(東京大学)、永野惇先生(龍谷大学・慶應義塾大学)、瀬戸口浩彰先生(京都大学)をはじめ、多くの方々に、サンプリングやサンプル情報のご提供、解析に関するご助言、分子実験などにおいて多大なるご協力をいただきました。

また、2026年度教養教育センターHP担当の小原まり子先生ならびに教養教育センターの先生方には、本記事の執筆の機会をいただきましたことに深く感謝申し上げます。

参考文献

1. Qiu YX, Sun Y, Zhang XP, Lee J, Fu CX, Comes HP: **Molecular phylogeography of East Asian *Kirengeshoma* (Hydrangeaceae) in relation to Quaternary climate change and landbridge configurations.** *New Phytologist* 2009, **183**(2):480-495.
2. Wen J, Nie ZL, Ickert-Bond SM: **Intercontinental**

- disjunctions between eastern Asia and western North America in vascular plants highlight the biogeographic importance of the Bering land bridge from late Cretaceous to Neogene. *Journal of Systematics and Evolution* 2016, **54**(5):469-490.
3. Mittermeier RA, Myers N, Mittermeier CG, Robles Gil P: **Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions:** CEMEX, SA, Agrupación Sierra Madre, SC; 1999.
 4. Uemura S: **Snowcover as a factor controlling the distribution and speciation of forest plants.** *Vegetatio* 1989, **82**(2):127-137.
 5. Oguchi T, Saito K, Kadomura H, Grossman M: **Fluvial geomorphology and paleohydrology in Japan.** *Geomorphology* 2001, **39**(1-2):3-19.
 6. Nakamura K, Tockner K, Amano K: **River and wetland restoration: lessons from Japan.** *BioScience* 2006, **56**(5):419-429.
 7. Mitsui Y, Nomura N, Isagi Y, Tobe H, Setoguchi H: **Ecological barriers to gene flow between riparian and forest species of *Ainsliaea* (Asteraceae).** *Evolution* 2011, **65**(2):335-349.
 8. Kikuchi R, Jae-Hong P, Takahashi H, Maki M: **Disjunct distribution of chloroplast DNA haplotypes in the understory perennial *Veratrum album* ssp. *oxysepalum* (Melanthiaceae) in Japan as a result of ancient introgression.** *New Phytologist* 2010, **188**(3):879-891.
 9. Yamada T, Kodama K, Maki M: **Floral morphology and pollinator fauna characteristics of island and mainland populations of *Ligustrum ovalifolium* (Oleaceae).** *Botanical Journal of the Linnean Society* 2014, **174**(3):489-501.
 10. Ikeda H, Setoguchi H: **Phylogeographic study of *Phyllodoce aleutica* (Ericaceae) in the Japanese archipelago.** 2013.
 11. Ikeda H, Senni K, Fujii N, Setoguchi H: **Survival and genetic divergence of an arctic-alpine plant, *Diapensia lapponica* subsp. *obovata* (Fr. Schm.) Hultén (Diapensiaceae), in the high mountains of central Japan during climatic oscillations.** *Plant Systematics and Evolution* 2008, **272**(1):197-210.
 12. Ikeda H, Yoneta Y, Higashi H, Eidesen PB, Barkalov V, Yakubov V, Brochmann C, Setoguchi H: **Persistent history of the bird-dispersed arctic-alpine plant *Vaccinium vitis-idaea* L.(Ericaceae) in Japan.** *Journal of plant research* 2015, **128**(3):437-444.
 13. Higashi H, Sakaguchi S, Ikeda H, Isagi Y, Setoguchi H: **Multiple introgression events and range shifts in *Schizocodon* (Diapensiaceae) during the Pleistocene.** *Botanical Journal of the Linnean Society* 2013, **173**(1):46-63.
 14. Kimura T, Yamada T, Sakaguchi S, Ito M, Maki M: **Multiple colonizations and genetic differentiation in goldenrod populations on recently formed nearshore islands.** *Journal of Biogeography* 2022, **49**(5):836-852.
 15. Sakaguchi S, Kimura T, Kyan R, Maki M, Nishino T, Ishikawa N, Nagano AJ, Honjo MN, Yasugi M, Kudoh H: **Phylogeographic analysis of the East Asian goldenrod (*Solidago virgaurea* complex, Asteraceae) reveals hidden ecological diversification with recurrent formation of ecotypes.** *Annals of botany* 2018, **121**(3):489-500.
 16. Kato H, Yamada K, Ueda M, Takahashi H, Kawano S: **Chloroplast DNA variations in *Veratrum* L.(Liliaceae) based on restriction site analysis.** *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 1997, **47**(2):203-211.
 17. Magota K, Sakaguchi S, Lee J-S, Yamamoto M, Takahashi D, Nagano AJ, Setoguchi H: **Phylogeographic analysis of *Saxifraga fortunei* complex (Saxifragaceae) reveals multiple**

origins of morphological and ecological variations in the Japanese Archipelago. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 2021, **163**:107230.

18. Hiraoka K, Tomaru N: **Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan.** *Journal of Plant Research* 2009, **122**(3):269-282.
19. Hirao AS, Shimono Y, Narita K, Wada N, Kudo G: **Ecotypic divergences of the alpine herb *Potentilla matsumurae* adapted to fellfield–snowbed habitats across a series of mountain sky islands.** *American journal of botany* 2019, **106**(6):772-787.