

令和 5 年 6 月 26 日現在

機関番号：58001

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2022

課題番号：18K14782

研究課題名（和文）種間相互作用から解明する琉球列島近縁低木2種の棲み分け

研究課題名（英文）Study on habitat isolation and interspecific interactions of two congeneric shrub species occurring in the Ryukyu Islands

研究代表者

渡邊 謙太（WATANABE, KENTA）

沖縄工業高等専門学校・技術支援室・技術専門職員

研究者番号：50510111

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：琉球列島の山地林には、異なる土壌に対応して、非石灰岩性と石灰岩性の2種の植物の種構成が大きく異なる森林が知られている。アカネ科ポチヨウジ属の近縁低木であるポチヨウジとナガミポチヨウジはこれら2種の森林それぞれの主要構成種である。本研究では、「これら2種のポチヨウジ属植物が、なぜ土壌の異なる森林に生育しているのか」を明らかにすることを試みた。その結果、これら2種の植物の土壌に対する生育適性の違いに加えて、2種の植物が互いの生育や繁殖に影響を与え合う「種間相互作用」が現在のこれらの植物の分布に重要であるということが明らかになってきた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、琉球列島の2タイプの常緑広葉樹林に異所的に生育するアカネ科の近縁種ポチヨウジ属ポチヨウジとナガミポチヨウジの棲み分けが、異なる土壌への適応と、近縁である両種の種間相互作用、並びに分布拡大の歴史的過程により引き起こされているということが明らかになってきた。このことにより、琉球列島の石灰岩林と非石灰岩林という異なる山地森林の成立過程の一端を明らかになった。また琉球列島に限らず、地球上の他の多くの森林においても同様の現象が生じていることは、蓋然性が高く、本研究は植物の分布と森林形成の過程についての理解に大きな進展をもたらすと期待される。

研究成果の概要（英文）：There are two distinct types of forests known from the Ryukyu Islands. These forests correspond to the soil types, namely limestone and non-limestone forests. *Psychotria asiatica* is usually growing in the non-limestone forest and *P. manillensis* is usually growing in the limestone forest; both species are essential species for each forest. These two species are phylogenetically closely related. Therefore, it is very interesting why these two species live in the different forest because this could be the key for the establishment of these two different forests in the Ryukyu Islands. Our results show that these two species have different levels of adaptation to the soil types, but also that intraspecific interactions play a very important role for the current distribution patterns.

研究分野：進化生態学

キーワード：種間相互作用 棲み分け 繁殖干渉 雑種 琉球列島 ポチヨウジ属 雌雄異花同株 土壌適応

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

【琉球列島の土壌と森林】植物の分布は気候・土壌・歴史(分散)・種間相互作用により決定され、気候や歴史を共有する狭い地域内では、特に土壌と種間相互作用が重要とされる(Krebs 2009)。琉球列島の森林は、2種の土壌に対応する非石灰岩性森林と石灰岩性森林に大別され、各々の構成種も大きく異なるが、その成立過程は未解明である。近縁な低木2種:ポチョウジとナガミポチョウジ(以下、ナガミ)はこの2つの森林にほぼ排他的に生育し、それぞれの森林の指標表徴種(植物群集のタイプを決める基準種)とされている(宮脇ら 1989)。

ポチョウジとナガミは、アカネ科ポチョウジ属(*Psychotria*)の樹木で、琉球列島の常緑広葉樹林を特徴づける低木層の主要構成種である。研究代表者らの移植・栽培実験からは、ポチョウジは石灰岩土壌で生育できないが、ナガミは潜在的に両方の土壌で生育できることがわかってきた。両種が鳥散布で分散性が高いことも考慮すると、ナガミが自然環境下で非石灰岩林に分布しない要因として、土壌以外に種間相互作用が大きく関与していると考えられた。

【繁殖干渉】分布を決める種間相互作用としては競争と繁殖干渉が考えられる。これらの森林の林床低木層は光や養分をめぐる競争が激化するほど過密ではない。一方の繁殖干渉とは、種間交配により適応度を下げる種間相互作用で、種の排他的分布をもたらす(高倉ら 2010)。研究代表者の調査からポチョウジとナガミは花期や送粉者が重なり、雑種を作り、雑種第一世代(F1)は不稔のため、花粉の種間交換は繁殖に不利であり、両種の間には繁殖干渉が働くと考えられる。繁殖干渉では多数派が少数派を駆逐する正の頻度依存淘汰がかかる。非石灰岩土壌でポチョウジが先に分布していたと仮定すれば、繁殖干渉により後から来たナガミが侵入できないことを説明できるこの分布の順序は両種の倍数性(ポチョウジ4倍体 ナガミ8倍体)や系統関係を考慮すると蓋然性の高い仮説であると考えられた。

### 2. 研究の目的

本研究では「ポチョウジとナガミ2種の現在の分布は、土壌適性に加え、種間相互作用により決められた」との仮説を検証し、木本における繁殖干渉の実態と琉球列島の低木層植生の成立過程を解明することを目的とした。

### 3. 研究の方法

本研究ではポチョウジとナガミ2種の琉球列島における現在の異所的分布の要因を種間相互作用の観点から解明することを目指した。そのために、まず、2種間の繁殖干渉と交雑の実態を解明し、両種の土壌適性の詳細を明らかにするための調査を実施した。具体的には、a) 2種の性表現と繁殖の実態を明らかにし、b)実際にどの程度交雑が生じうるのか、c)また交雑個体がどの程度野外でみられるのかを確認する実験を実施した。また、土壌適性を調査するためには、a)水耕栽培、b)プランタによる移植実験、c)野外における相互移植実験を実施した。d)さらに、土壌適応に関する遺伝的背景を明らかにするために、遺伝子発現についても解析を実施した。

続いて、繁殖干渉の重要な条件となる「どちらが先に分布していたか」を系統地理解析から明らかにすることを目的とした集団遺伝学的解析、最後に、種間相互作用を考慮した生態ニッチモデルを構築し、他種の分布情報を仮定することで現在の分布をより精度良く予測できるかについての検証に取り組んだ。

## 4 . 研究成果

### ． 2 種間の繁殖干渉と交雑の実態

ポチヨウジは異型花柱性から進化した雌雄異株であることが分かっていたが、ナガミポチヨウジについては、異型花柱性を祖先とする種としては極めて珍しい雌雄異花同株を含む雑居性という複雑な性表現であることが分かった。生育地では、両種とも、ハエ、スズメバチ、アシナガバチなどにより送粉されていることが分かった。また両種が接近して生育していることなる森林の接触地域では、ポチヨウジのほうがナガミポチヨウジよりも花期が早いことが、花期の一部が重複しており、自然条件下で異種交配が生じうる可能性が明らかとなった。実際に人工授粉により異種交配を試みると、結果率は同種内に比べ著しく低いものの、結果することを確認した。また混合花粉による受粉でも結果率は著しく低下した。野外でも、比較的高い割合で雑種が生育していることが明らかとなったが、いずれも F1 雑種であり、それ以上の浸透性交雑等は生じていないことが明らかとなった。これらの結果は 2 種間で繁殖干渉が生じていることを示している。

### ． 両種の土壌適性

様々な条件下での移植実験から、ポチヨウジは本来の生育地である非石灰岩地の土壌である弱酸性土壌での生育に適していることが明らかとなった。一方のナガミポチヨウジについては、石灰岩地の土壌であるアルカリ性の土壌に加え、弱酸性の土壌、どちらにおいても良好な生育を示した。これらのことから、ポチヨウジが現在の生育地である非石灰岩地に分布していること、ナガミポチヨウジが石灰岩地に分布していることは、土壌適性からある程度説明されることが分かった。一方、ナガミポチヨウジが非石灰岩地に分布していないことについては、土壌適性のみからは十分な説明がつかないことが明らかとなった。また、それぞれの植物で共通して発現している土壌適応遺伝子、並びにそれぞれ固有に発現している遺伝子についても明らかとなった。これらが、実際にどの程度土壌適応にかかわっているかについては今後さらなる検証が必要である。

### ． 集団遺伝学的解析

MIG-seq 法により、集団遺伝学的解析を実施した。これらの結果により、ナガミポチヨウジがポチヨウジよりもより新しい時代に急速に分布を広げた可能性が示唆されているが、現在サンプルの追加も含め、より詳細な解析を進めている段階である。

### ． 種間相互作用を考慮した生態ニッチモデル

これまで構築したポチヨウジとナガミポチヨウジの分布を予測する生態ニッチモデルでは、土壌適応のみを要因として想定したモデルに比べ、種間相互作用を要因として想定することで、分布の精度が大幅に改善することが確かめられている。現在、分布データの追加等、引き続きモデルの改良に取り組んでいる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Watanabe Kenta, Shimizu Akira, Sugawara Takashi	4. 巻 9
2. 論文標題 Polygamous breeding system identified in the distylous genus <i>Psychotria</i>: <i>P. manillensis</i> in the Ryukyu archipelago, Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 PeerJ	6. 最初と最後の頁 e12318 ~ e12318
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.7717/peerj.12318	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Nakamura Masahiro, Terada Chisato, Ito Kinya, Matsui Kazuaki, 他	4. 巻 37
2. 論文標題 Evaluating the soil microbe community level physiological profile using <sc>EcoPlate</sc> and soil properties at 33 forest sites across Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 432 ~ 445
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1440-1703.12293	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 渡邊謙太	4. 巻 40 & 41
2. 論文標題 島と異型花柱性の生物学：小笠原・沖縄・ハワイから	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 種生物学会和文誌	6. 最初と最後の頁 181 - 208
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 渡邊謙太	4. 巻 16
2. 論文標題 「異型花柱性」を巡る生態学と進化生物学の今	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 沖縄工業高等専門学校紀要	6. 最初と最後の頁 31 - 45
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Iguchi Akira, Sanmiya Kazutsuka, Watanabe Kenta	4. 巻 7
2. 論文標題 Identification of genes encoding ALMT and MATE transporters as candidate aluminum tolerance genes from a typical acid soil plant, <i>Psychotria rubra</i> (Rubiaceae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PeerJ	6. 最初と最後の頁 e7739 ~ e7739
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7717/peerj.7739	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Hoshino Y, Watanabe K, Chen C, Takaso T and T Sugawara	4. 巻 94(6)
2. 論文標題 Distyly and Reproductive Nature of <i>Guettarda speciosa</i> L. (Rubiaceae) Occurring in Japan and Taiwan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Japanese Botany	6. 最初と最後の頁 242-253
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Suzuki Satoshi, Ataka Mioko, Djukic Ika, Watanabe Kenta 他	4. 巻 34
2. 論文標題 Harmonized data on early stage litter decomposition using tea material across Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 575-576
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12032	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 渡邊謙太	4. 巻 15
2. 論文標題 日本版「島の生物学」の展望	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 沖縄工業高等専門学校技術報告	6. 最初と最後の頁 20-22
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計30件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 8件）

1. 発表者名 Kenta Watanabe
2. 発表標題 Evolution and adaptive radiation of flowers triggered by pollinator shift in the Hawaiian Psychotria.
3. 学会等名 Congress of Animal Behavior and Ecology. National Taitung University, Taitung, Taiwan (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Mauro Galetti, Kenta Watanabe et al.
2. 発表標題 Frugivory can be explained by latitude and island size
3. 学会等名 the Birds of Caribbean Conference (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡邊謙太
2. 発表標題 太平洋島嶼に産するボチョウジ属植物の性表現の多様性と繁殖（シンポジウム「小笠原諸島に生育する植物の起源，性表現，送粉共生系～海外・琉球との比較から～」）
3. 学会等名 日本植物学会（第85回大会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 棚橋優花，渡邊謙太，山本薫，村上哲明，加藤英寿
2. 発表標題 広域分布種サクラソウ科ハマボスの小笠原諸島における夜行性昆虫へのポリネーターシフト
3. 学会等名 日本植物学会（第85回大会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 菅原敬, 内貴章世, 渡邊謙太, 柿嶋聡, 藏屋英介, 荻原弘貴
2. 発表標題 二型花柱性ポロポロノキの送粉様式と花香成分・遺伝的変異との関連
3. 学会等名 日本植物分類学会 (第21回大会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 儀武澗大・渡邊謙太・Chien-Fan Chen・井口 亮
2. 発表標題 琉球列島におけるシラタマカズラの遺伝的集団構造の解明
3. 学会等名 沖縄生物学会 (第59回大会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡邊謙太
2. 発表標題 日本産被子植物に見られる異型花柱性
3. 学会等名 日本植物分類学会 (第20回大会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 渡邊謙太
2. 発表標題 日本の南方島嶼域に分布する異型花柱性植物
3. 学会等名 日本生態学会 (第68回大会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 小林 峻, 渡邊 謙太, 藏屋 英介, 當山 瑛子, Somsak PANHA, Nattawadee NANTARAT, Jumlong PLAKSANOI, Surachet WAENGSOOTHORN, Chi-Cheng LIAO, Stephan W. GALE, 傳田 哲郎, 伊澤 雅子
2. 発表標題 東・東南アジアにおける哺乳類媒植物(マメ科トピカズラ属)の香気成分
3. 学会等名 日本生態学会(第68回大会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 渡邊謙太
2. 発表標題 だから島の生物は面白い!
3. 学会等名 日本生態学会(第68回大会) Jr.生態学講座(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Manuel Nogales, Kim McConkey, Tomas A. Carlo, Debra Wotton, Peter Bellingham, Anna Traveset, Aaron Gonzalez-Castro, Ruben Heleno, Kenta Watanabe, Haruko Ando & Donald Drake
2. 発表標題 A global review of frugivory and seed dispersal on islands
3. 学会等名 7th Frugivores and Seed Disersal Symposium. Corbett Landscape, India(国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 渡邊謙太, 水澤怜子, 阿部晴恵, 丑丸敦史
2. 発表標題 世界の島嶼生物学と日本の島々
3. 学会等名 オンライン集会 「日本から発信する島嶼生物学 世界の島嶼生物学で日本が果たしうる役割を考える」
4. 発表年 2021年



1 . 発表者名 Kenta WATANABE, Adam WILLIAMS, Steve PERLMAN, Wendy KISHIDA, David LORENCEE and Donald DRAKE
2 . 発表標題 Evolution of dioecism in Hawaiian Psychotria species
3 . 学会等名 International conference on Island Evolution, Ecology, and Conservation 2019. University de La Reunion, La Reunion, France. ( 国際学会 )
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Manuel Nogales, Kim McConkey, Tomas A. Carlo, Debra Wotton, Peter Bellingham, Anna Traveset, Aaron Gonzalez-Castro, Ruben Heleno, Kenta Watanabe, Haruko Ando & Donald Drake
2 . 発表標題 A global review of frugivory and seed dispersal on islands
3 . 学会等名 7th Frugivores and Seed Disersal Symposium. Corbett Landscape, India ( 国際学会 )
4 . 発表年 2020年

1 . 発表者名 Touyama A, Kuraya E, Watanabe K
2 . 発表標題 Determination of aroma characteristics of Alpinia formosana via DH-TD-GC-MS
3 . 学会等名 50th International Symposium on Essential Oils. University of Veterinary Medicine, Vienna, Austria ( 国際学会 )
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Kuraya E, Touyama A, Watanabe K
2 . 発表標題 Aroma characteristics of Alpinia zerumbet grown in the Ryukyu Islands using DH-TD-GC-MS
3 . 学会等名 50th International Symposium on Essential Oils. University of Veterinary Medicine, Vienna, Austria ( 国際学会 )
4 . 発表年 2019年

1. 発表者名	Manuel Nogales, Kim McConkey, Tomas A. Carlo, Debra Wotton, Peter Bellingham, Anna Traveset, Aaron Gonzalez-Castro, Ruben Heleno, Kenta Watanabe, Haruko Ando & Donald Drake
2. 発表標題	A global review of frugivory and seed dispersal on Islands
3. 学会等名	International conference on Island Evolution, Ecology, and Conservation 2019. University de La Reunion, La Reunion, France (国際学会)
4. 発表年	2019年

1. 発表者名	渡邊謙太, 水澤怜子, 阿部晴恵, 丑丸敦史
2. 発表標題	世界の島嶼生物学と日本の島々.自由集会「日本から発信する島嶼生物学 世界の島嶼生物学で日本が果たしうる役割を考える」
3. 学会等名	日本生態学会(第67回大会) 名城大学. 2020年3月4日 大会中止によるみなし発表
4. 発表年	2020年

1. 発表者名	渡邊謙太, 水澤怜子, 阿部晴恵
2. 発表標題	「日本から発信する島嶼生物学 世界の島嶼生物学で日本が果たしうる役割を考える (Island Biology from Japan: the role of Japan in the global island biology)」
3. 学会等名	自由集会 企画者 日本生態学会(第67回大会) 名城大学. 2020年3月4日 大会中止によるみなし発表
4. 発表年	2020年

1. 発表者名	渡邊謙太, 安里咲空良, 山城瑠唯, 大兼颯, 川満日向子, 園田美穂子
2. 発表標題	小笠原諸島と琉球列島に見られる動物被食散布性果実の特性比較
3. 学会等名	種生物学会(第51回大会) 2019年12月6日コテージヒムカ(宮崎大学)
4. 発表年	2019年

1. 発表者名 藏屋英介, 當山瑛子, 渡邊 謙太
2. 発表標題 琉球諸島に生育する月桃 (Alpinia zerumbet) の香気特性
3. 学会等名 第63回 香料・テルペンおよび精油化学に関する討論会・秋田大学、2019年9月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 當山瑛子・藏屋英介・渡邊謙太
2. 発表標題 琉球諸島に生育するクマタケラン (Alpinia formosana) の香気特性
3. 学会等名 第63回 香料・テルペンおよび精油化学に関する討論会・秋田大学、2019年9月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 安里 咲空良, 萩野 航, 渡邊 謙太
2. 発表標題 ボチョウジ属2種の遺伝的隔離機構の解明
3. 学会等名 第4回高専生サミット・鶴岡工業高等専門学校 2019年9月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 リーキア美海, 大兼颯, 森本元, 茂田良光, 渡久地豊, 三宮一宰, 渡邊謙太, 萩野航
2. 発表標題 鳥糞から探る沖縄島の種子散布共生系
3. 学会等名 第4回高専生サミット・鶴岡工業高等専門学校 2019年9月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡邊謙太
2. 発表標題 島の植物に雌雄異株が多いのはなぜか?
3. 学会等名 日本生態学会 (第66回大会) 自由集会 W01 「植物にはなぜ多様な性表現がみられるのか? 実証研究が果たす役割」
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡邊謙太・安里咲空良・山城瑠唯・大兼颯・川満日向子・園田美穂子
2. 発表標題 琉球列島と小笠原諸島に生育する動物散布性樹木の果実特性
3. 学会等名 沖縄生物学会 (第56回大会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 大兼颯・リーキア美海・森本元・茂田良光・渡久地豊・萩野航・三宮一宰・渡邊謙太
2. 発表標題 鳥糞から探る沖縄島の種子散布共生系
3. 学会等名 沖縄生物学会 (第56回大会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宮城愛夏, 渡邊 謙太, 善岡祐輝, 井口亮
2. 発表標題 沖縄島におけるポチョウジ属 2 種の棲み分けと根圏菌叢の多様性解析
3. 学会等名 沖縄生物学会 (第56回大会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宮城愛夏, 渡邊 謙太, 善岡祐輝, 井口亮
2. 発表標題 琉球列島の森林に棲み分ける近縁低木2種における共生菌根菌の多様性評価
3. 学会等名 種生物学会 (第50回大会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 渡邊謙太
2. 発表標題 孤島の森の花の不思議 ~ 誰が為にその花は咲く? ~
3. 学会等名 2018第三回首都大学東京 公開講座
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 種生物学会 (分担)	4. 発行年 2021年
2. 出版社 文一総合出版	5. 総ページ数 256
3. 書名 花と動物の共進化をさぐる	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関