

令和 4 年 6 月 10 日現在

機関番号：11301

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2021

課題番号：19K16212

研究課題名(和文) 特殊な海流散布能力をもつマンネングサ属種群における海洋島進化仮説の検証

研究課題名(英文) Oceanic island evolution in genus *Sedum* with specialized oceanic current dispersal ability

研究代表者

伊東 拓朗 (Ito, Takuro)

東北大学・学術資源研究公開センター・助教

研究者番号：10827132

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：海洋島の植物種では，“種子や果実”の長距離分散能力喪失を伴った、海岸性から山地性への生育環境シフトを遂げることが知られている。小笠原諸島固有の山地性種ムニンタイトゴメ(以下ムニン)は、琉球列島産の海岸性種コゴメマンネングサ(以下コゴメ)を姉妹群とし、かつ智島列島には海岸集団が存在することから、本種群をモデルに海洋島進化過程の検証を行った。結果、智島列島集団は、近年コゴメが“殖芽”で海流分散して小笠原諸島に到達し、ムニンとの交雑を経て種分化を遂げた新種ムコジママンネングサであった。ムニンは山地性へシフトする過程で殖芽の海流散布能力を喪失しており、一般性と特殊性を有した海洋島進化を遂げていた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

智島列島初の固有植物となるムコジママンネングサの発見は、智島列島もまた他の島々とは異なる独自の生物相を発達させていたこと示す重要な発見となった。また、海浜植物では、種子や果実を海流にのせて長距離散布するものが多く知られているが、コゴメマンネングサの殖芽による海流散布は前例がなく、常識を覆す発見である。これは基本的に長距離散布を行わないベンケイソウ科マンネングサ属がなぜ小笠原諸島に分布しているのかという謎を解く鍵になりうる。さらにその長距離散布能力がムニンタイトゴメおよびムコジママンネングサでは鱗茎をつける進化に伴って喪失しており、一般性と特殊性を有した海洋島進化の一例を新たに示すことができた。

研究成果の概要(英文)：It is well known that plant species on oceanic islands undergo an habitat shift from coastal to montane habitats, associated with a loss of the ability of long-distance dispersal (LDD) of "seeds and fruits". Since the montane species *Sedum boninense*, endemic to the Bonin Islands, is sister to the coastal species *S. uniflorum* from the Ryukyu Archipelago and there is a coastal population on the Muko-jima Islands, I examined the evolutionary process of this species group as a model for the oceanic island evolution. The results showed that the Muko-jima Island pop. was a new species "*Sedum mukojimense*". In the past, *S. uniflorum* reached the Bonin Islands through the dispersal of "bulbs" by ocean currents, and *S. mukojimense* is thought to have speciated after secondary contact between *S. boninense* and *S. uniflorum*. *Sedum boninense* lost its LDD ability in the process of shifting to a montane habitat, and therefore underwent oceanic island evolution with both generality and uniqueness.

研究分野：進化生物学

キーワード：海洋島 海流散布 クローナル 分散 島嶼生物学 ベンケイソウ科 *Sedum* Crassulaceae

1. 研究開始当初の背景

一度も陸続きになったことがない海洋島に産する植物では、種子や果実の長距離分散によって祖先種が移入したのち、長距離分散能力の喪失を伴った海岸性から山地性へのニッチシフト等の独自の進化を遂げる例が一般的に知られている (Carlquist 1974; Takayama et al. 2005) . 一方で、日本列島から約 1,000 km 離れて位置する海洋島、小笠原諸島には、基本的に長距離散布を行わないベンケイソウ科マンネングサ属の一種であるムンタイトゴメ (以降ムニン) が例外的に分布している (図 1). 先行研究から、山地性種であるムニンは南西諸島固有の海岸性種コゴメマンネングサ (以降コゴメ) と姉妹群の関係にあることが示唆されており (Ito et al. 2018), 両種の共通祖先が何らかの形で小笠原諸島にたどり着き、海岸性から山地性へとニッチシフトしたと考えられるが、そのプロセスは多くが謎に包まれている. また、ムニンは双子葉類において極めて珍しい器官である鱗茎を地下につけ、夏は休眠するという特異な生態を示し、この形態形質も小笠原諸島において独自に進化した形質であると考えられる (図 1). 事前研究から、聳島列島に産するムニンが父島列島産とは異なる形態的特徴を有し、さらに海岸の崖地に生育することが分かった. このムニンの海岸集団の発見は、海岸性から山地性へとニッチシフトを検証する上でよいモデルとなると考えられる.



図 1. 父島列島産ムンタイトゴメ

2. 研究の目的

本研究では、同種群について①全ゲノムスケールの遺伝解析からその種分化過程を推定し、②長距離散布能力の有無およびその喪失をニッチシフトに伴って経験しているのかどうかを検証することにより、本種群の祖先種がどのように小笠原諸島にたどり着き、海岸性から山地性へとニッチシフトを遂げたのか、海洋島進化プロセスの検証を行う。

3. 研究の方法

○形態比較

父島列島産および聳島列島産ムニン計 13 集団について植物体、花、葉、鱗片の形態および花期の比較を行った。

○系統解析

コゴメ 1 個体について、ゲノムシーケンス (GridION 及び HiSeqX) を行い、ドラフトゲノムを構築した. コゴメ 1 集団 1 個体、ムニン 3 集団 3 個体について、ゲノムリシーケンス (HiSeqX) を行い、構築したドラフトゲノムにマッピングし、一塩基多型 (SNPs) を検出した. さらに得られたリシーケンスデータから葉緑体全ゲノムの構築も行った. 核ゲノム SNPs および葉緑体全ゲノム配列について、それぞれ最尤系統樹の推定を行った.

○集団遺伝解析

父島列島産ムニン 13 集団 49 個体、聳島列島産ムニン 7 集団 48 個体、コゴメ 11 集団 93 個体について (図 2), MIG-seq (Suyama & Matsuki 2015) を用いて得た配列を作製したドラフトゲノムにマッピングして SNPs を検出し、サイズクラスタリングを行った.

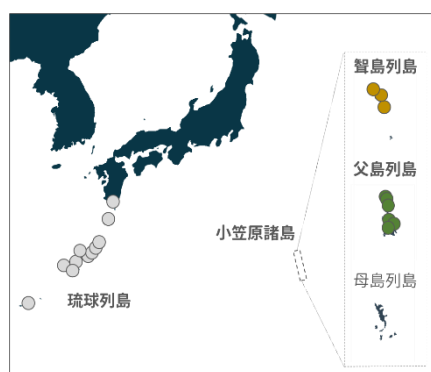


図 2. 各種サンプリング地点

○殖芽及び鱗茎の海水浮沈実験

父島列島産ムニンの鱗茎（地下） $n=40$ ，聳島列島産ムニンの鱗茎及び殖芽（地上） $n=29, n=25$ ，コゴメの殖芽 $n=100$ を人工海水に2ヵ月浮かべ，浮遊率（生存率）およびその浮遊日数を計測した。

○殖芽及び鱗茎の断面構造観察

父島列島産ムニンの鱗茎，聳島列島産ムニンの鱗茎及び殖芽，コゴメの殖芽の断面構造を電子顕微鏡（HITACHI, TM-1000）を用いて観察した。さらにデンプン粒をヨウ素ヨウ化カリウム染色によって染色したものを光学顕微鏡で観察した。

○殖芽及び鱗茎の含水率の推定

父島列島産ムニンの鱗茎（地下） $n=26$ ，聳島列島産ムニントイトゴメの鱗茎及び殖芽（地上） $n=24, n=17$ ，コゴメマンネングサの殖芽 $n=48$ について，生鮮重量および乾燥重量を計測し，その比から含水率を推定した。

4. 研究成果

① 新種ムコジママンネングサの記載

聳島列島産ムニンは，父島列島産ムニンと比較すると，葉や鱗茎の形がより扁平で大きい，花茎がより長い，海岸性，花期が遅いなどの点で異なることが判明した（図3）。以上のことから，従来ムニントイトゴメとされてきた聳島列島の植物を，発見地である聳島列島に因み，和名「ムコジママンネングサ」，学名「*Sedum mukojimense* Takuro Ito」と命名した（Ito et al. 2020）。聳島列島初の固有植物となるムコジママンネングサ（以降ムコジマ）の存在は，聳島列島もまた他の島々とは異なる独自の生物相を発達させていたこと示す重要な発見となった。

② ムニントイトゴメ種群の特異な種分化過程の解明

系統解析及び集団遺伝構造推定の結果，ムコジマの核全ゲノムはムニンに近い配列を有する一方で，なんと葉緑体全ゲノムは，コゴメと近い配列を有していた（図4）。これは，近年琉球列島に分布するコゴメが長距離分散してムニンと二次的接触をした後，ムニンの一方方向性戻し交雑による葉緑体捕獲が起きた結果としてムコジマが生じた可能性を示唆するものである。すなわち，海岸性のムコジマは，海岸性であるコゴメから山地性のムニンへとニッチシフトを遂げる途上にあるのではなく，コゴメとの二次的接触に由来して海岸性を維持している可能性が示唆された。

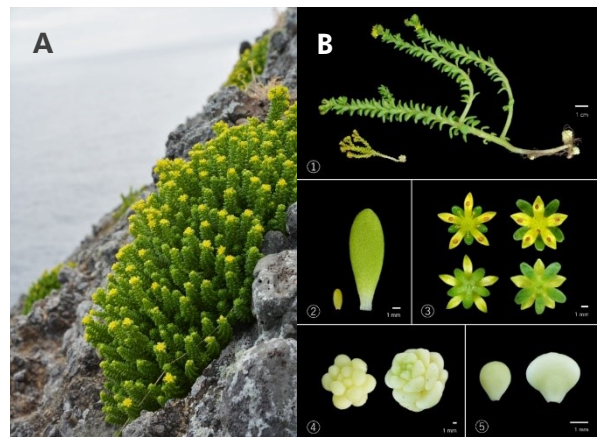


図3. A: ムコジママンネングサの自生地, B: 父島列島産ムニントイトゴメ (各図左) 及びムコジママンネングサ (各図右) の形態比較. 1: 全草 2: 葉 3: 花 4: 鱗茎 5: 鱗片

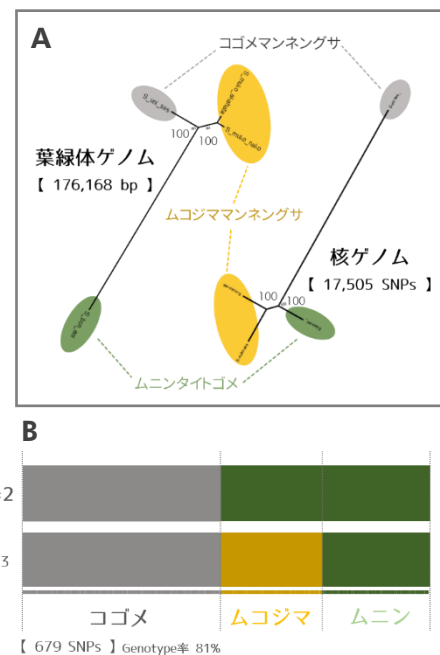


図4. A: 葉緑体全ゲノム及び核全ゲノムSNPsに基づく最尤系統樹, B: ベイズクラスタリングによる核ゲノムSNPsに基づく集団遺伝構造推定結果

③ 殖芽による海流散布能力の発見

上述の結果から、コゴメが近年なんらかの方法で長距離分散を遂げたことが示唆された。そこで、コゴメを栽培実験していたところ、大量につけた殖芽によって散布されることがわかった。実際に自生地に生態観察を行った結果、殖芽が波打ち際に大量に転がっていたため、コゴメは殖芽で海を越えて海流散布する可能性を見出した。そこでムニン種群の殖芽及び相同な器官である鱗茎を用いて海水浮沈実験を行った結果、コゴメの殖芽は2カ月以上にわた

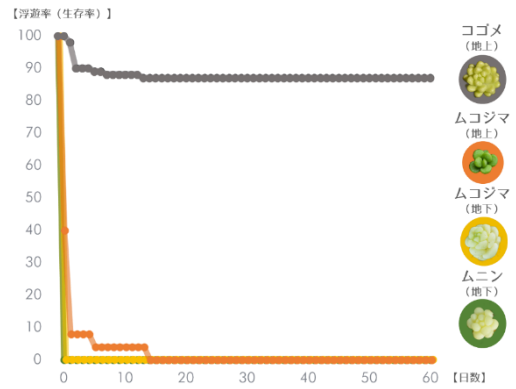


図 5. ムニン種群の鱗茎および殖芽の海水浮遊率と日数

って約 90%が海水に浮き続け、生存していることが分かった (図 5)。一方で、ムニンの鱗茎及びムコジマの鱗茎及び殖芽は実験開始直後にほとんどが沈み、枯死した。したがって、ムコジマは、近年コゴメが“殖芽”の海流散布によって琉球列島から小笠原諸島に長距離分散し、ムニンと二次的な接触を起こした可能性が強く示唆された。海浜植物では、種子や果実を海流にのせて長距離散布するものが多く知られているが、殖芽による海流散布は前例がなく、進化的に意義のある発見となった。さらにその長距離散布能力がムニンおよびムコジマでは鱗茎をつける進化に伴って喪失しており、これもまた海洋島進化の一例であると考えられる。

④ 海洋島進出に伴う分散能力の喪失

なぜムニン及びムコジマの鱗茎、殖芽で海流散布能力が失われたのかを電子顕微鏡を用いた形態観察および含水率の定量によって検証した。電子顕微鏡による観察の結果、コゴメのムカゴは小さなデンプン粒を少量しか蓄積しないのに対し、ムコジマおよびムニンの鱗茎は大きなデンプン粒を大量に蓄積し、ムコジマの地上ムカゴはコゴメの殖芽とムコジマおよびムニンの鱗茎の中間的なデンプン粒を蓄積することがわかった (図 6)。含水率を比較しても、デンプン粒の蓄積量に応じて含水率が変動し、コゴメでは大量の水分を貯蔵しているのに対し、ムコジマおよびムニンの鱗茎の水分含量は相対的に低く、ムコジマの殖芽はその中間的な値を示した (図 7)。したがって、ムコジマおよびムニンの鱗茎は比重の大きいデンプンを大量に蓄積し、海水浮遊能力を喪失した可能性が高いことが示唆された。

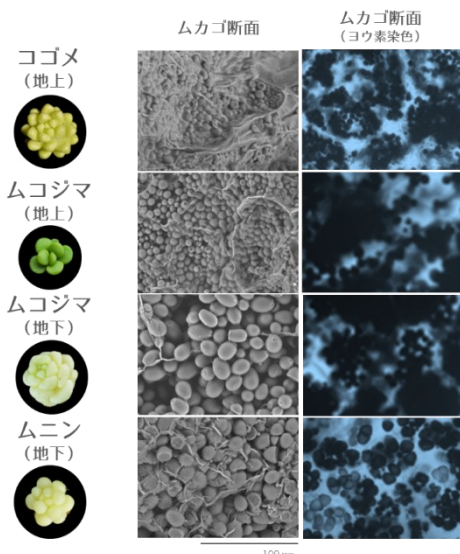


図 6. ムニン種群の鱗茎および殖芽の断面構造 (左) と細胞内に含まれるヨウ素染色したデンプン粒 (右)

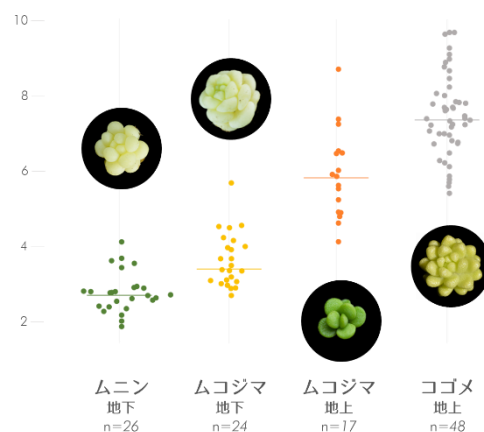


図 7. ムニン種群の鱗茎および殖芽の含水率

引用文献：

- Carlquist, S. (1974). *Island biology*, 660 pp. Columbia University Press, New York, NY and London, 581, 5279.
- Ito, T., Yu, C. C., & Kokubugata, G. (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, Botany*, 44(2), 73-83.
- Ito, T., Goto, M., Nakano, H., & Kokubugata, G. (2020). A new species of succulent plants from the Mukojima group of the Bonin Islands, Japan: *Sedum mukojimense* (Crassulaceae). *Phytotaxa*, 450(2), 188-198.
- Suyama, Y., & Matsuki, Y. (2015). MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. *Scientific reports*, 5(1), 1-12.
- Takayama, K., OHI - TOMA, T. E. T. S. U. O., Kudoh, H., & Kato, H. (2005). Origin and diversification of *Hibiscus glaber*, species endemic to the oceanic Bonin Islands, revealed by chloroplast DNA polymorphism. *Molecular Ecology*, 14(4), 1059-1071.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 ITO TAKURO、GOTO MASAFUMI、NAKANO HIDETO、KOKUBUGATA GORO	4. 巻 450
2. 論文標題 A new species of succulent plants from the Muko-jima group of the Bonin Islands, Japan: <i>Sedum mukojimense</i> (Crassulaceae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 188 ~ 198
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.450.2.4	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 Yamada Takayuki、Kokubugata Goro、Fujii Shinji、Chen Chien Fan、Asakawa Akira、Ito Takuro、Maki Masayuki	4. 巻 -
2. 論文標題 Refugia during the last glacial period and the origin of the disjunct distribution of an insular plant	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Biogeography	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jbi.14090	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 該当する
1. 著者名 Ito Takuro、Yu Chih-Chieh、Yokota Masatsugu、Kokubugata Goro	4. 巻 148
2. 論文標題 <i>Sedum formosanum</i> subsp. <i>miyakojimense</i> (Crassulaceae), a new subspecies from Miyako-jima Island of the Ryukyu Islands, Japan	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PhytoKeys	6. 最初と最後の頁 51 ~ 70
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/phytokeys.148.48957	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 該当する
1. 著者名 Murakami Shoki、Ito Takuro、Asakawa Akira、Fujii Shinji、Maki Masayuki	4. 巻 26
2. 論文標題 Development of microsatellite markers for <i>Meliosma arnottiana</i> (Sabiaceae) disjunctively distributed in the Japanese archipelago	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 455 ~ 458
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/13416979.2021.1941561	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 Iwata Hiroyuki, Ito Takuro, Kokubugata Goro, Takayama Koji	4. 巻 7
2. 論文標題 The complete chloroplast genome of a coastal plant, <i>Euphorbia jolkinii</i> (Euphorbiaceae)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Mitochondrial DNA Part B	6. 最初と最後の頁 569 ~ 570
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/23802359.2022.2055502	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 -

〔学会発表〕 計4件(うち招待講演 0件/うち国際学会 0件)

1. 発表者名 伊東 拓朗, 國府方 吾郎
2. 発表標題 特殊な海流散布能力をもつマンネングサ属種群における海洋島進化
3. 学会等名 日本生態学会第67 回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 伊東 拓朗, 後藤 雅文, 中野 秀人, 馬場 隆士, 横田 昌嗣, 國府方 吾郎
2. 発表標題 マンネングサ属種群の小笠原諸島における海洋島進化プロセス
3. 学会等名 日本植物分類学会第19 回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 伊東拓朗, 馬場隆士, 柿嶋聡, 横田昌嗣, 牧雅之, 國府方吾郎
2. 発表標題 新種発見が紐解く小笠原諸島に分布するマンネングサ属種群の進化史
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 村上将希, 伊東拓朗, 浅川彬, 山田孝幸, 田金秀一郎, 藤井伸二, 松尾歩, 陶山佳久, 牧雅之
2. 発表標題 フシノハアワブキ(広義)の隔離分布形成過程の検証
3. 学会等名 日本植物分類学会第21回大会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔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