

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 7 日現在

機関番号：16401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440213

研究課題名(和文) 溪流沿いと蛇紋岩地の狭葉化は相同か? : 異なる環境での類似形質の進化過程の解明

研究課題名(英文) Comparative morphology of leaves among ecotypes of rheophytic and serpentine environments

研究代表者

福田 達哉 (Fukuda, Tatsuya)

高知大学・教育研究部総合科学系生物環境医学部門・准教授

研究者番号：00432815

交付決定額(研究期間全体) : (直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文) : 様々な環境に生態型として分化しているキキョウ科植物のツリガネニンジンに関して、狭葉化によって河川沿いに適応した生態型の変化の可塑性を明らかにするために形態学的解析および解剖学的解析に加え栽培実験による解析を行った。栽培実験の結果、溪流沿いの生態型の葉は形態的に変化するものの、細胞の大きさには変化がないことが明らかとなり、この形態の変化は細胞数の増加によるものであることが明らかとなった。また、この結果から、ツリガネニンジンが河川沿いへは、細胞サイズを減少させる遺伝的变化を獲得することにより適応することができることが示唆された。

研究成果の概要(英文) : The environment including all the nonliving factors affects the living of plants, and some abiotic factors by itself can determine if a plant survives in a particular environment. Of these, the area along rivers and streams is one of particular environments and previous studies was reported that the ecotype of *Adenophora triphylla* var. *japonica* (Campanulaceae) has narrow lanceolate or cuneate leaves in riverside environment. Therefore, morphological, anatomical and cultivated analyses were conducted to clarify the plasticity of leaf morphology among ecotypes of *A. triphylla* var. *japonica*. Comparative studies of morphology and anatomy were indicated that there was no significant difference of cell size of leaves between the cultivated and the control individuals of rheophytic ecotype of *A. triphylla* var. *japonica*, suggesting that rheophytic ecotype of this species had gained the genetic variation to change the cell size of leaves in order to adapt into the environment of river sides.

研究分野：生物多様性管理学

キーワード：環境適応

## 1. 研究開始当初の背景

植物が多様な環境に対して形態的な適応を遂げることは、植物の生存戦略を考える上で最も重要な要素の一つである。これまでに申請者は植物の環境適応の研究として、河岸に生育する「溪流沿い植物」と呼ばれる植物群や、特殊岩地である蛇紋岩地に適応した植物群の解析を行ってきた。これらの研究結果から、溪流沿いと蛇紋岩地といった異なる環境下において、葉の長さに対して幅が短くなる狭葉化が共通に見られ、それが細胞数および細胞サイズの減少により導かれていることが明らかとなった。このことは、溪流沿いおよび蛇紋岩地における葉の適応的形態形成過程が、細胞レベルで類似したメカニズムで起きていることを示している。さらに、これらの植物のうちキキョウ科植物のツリガネニンジン(溪流型、蛇紋岩地型)とキク科植物のヤナギノギクを実験温室内の同一環境下に移植し、それぞれの陸上型であるツリガネニンジン、ヤマジノギクと比較を行った結果、葉形態は野外の状態とほとんど変化しないことも明らかとなった。つまりこれらの環境に特化した植物の形態は遺伝的に固定しているということになる。水流から受ける物理的影響を軽減する方向の進化と、過剰な金属イオンによる生理的乾燥状態に対する進化という、直接関係のない環境適応が類似した形態変化を伴っているということは、植物の形態進化を考える上で非常に重要な意義をもつと考えられ、その背景にあるメカニズムに興味を持たれる。

上記の研究のうちツリガネニンジンについては、溪流型および蛇紋岩地型それぞれ複数の集団をそれぞれ解析した。その結果、どの地点においても陸上型に対して狭葉化を示したが、その程度はそれぞれの地点で有意に異なっていることが明らかとなった。溪流型ツリガネニンジンの場合、タニガワコンギクの結果と類似しており、蛇紋岩地型ツリガ

ネニンジン(ヤナギノギク)の結果と同様の傾向を示す結果を得た。そのために溪流沿いと蛇紋岩地の異なる環境下における狭葉化が、陸上型からの単一もしくは複数回起源かといった課題だけではなく、それぞれ環境での狭葉化が同一の遺伝子によるものであるかといった新たな課題が生じた。そこでこれまで行ってきた申請者の研究成果を踏まえ、上述の狭葉化に関して、溪流沿いおよび蛇紋岩地に共通してみられるツリガネニンジンを対象に、植物の特殊環境への適応に関する遺伝的背景の研究を進展させる。

## 2. 研究の目的

本研究では、溪流型および蛇紋岩地型ツリガネニンジンを含めた系統解析を行い、これらが近年急速に分化したという結論を得たため、それぞれの環境における狭葉化が少数の遺伝子に制御されているという仮説を提示した。そこで本研究では、狭葉化を示した各地点の溪流型および蛇紋岩地型ツリガネニンジンに関して、形態学的解析、解剖学的解析に加え栽培実験を用いた解析を行うことにより、形態的变化の可塑性に関する背景を明らかにすることを目的として研究を行った。

## 3. 研究の方法

狭葉化が示された溪流沿いおよび蛇紋岩地におけるツリガネニンジンは、これまで申請者が調査した集団(溪流型: 高知県四万十市四万十川流域、徳島県三好市吉野川流域、徳島県那賀郡那賀町那賀川流域、蛇紋岩地型: 高知県高知市一宮、高知県高知市新宮、高知県南国市岡豊)から採集を行い、陸上型ツリガネニンジンについてもこれまでの調査した集団(高知県香美市土佐山田町、高知県高知市筆山)から採集する。地上部が展開する時期である5月上旬から6月上旬にかけて30-50個体を目安に採集を行い、学内共有の

実験温室に移植する。それぞれの個体について 10 枚の葉の長さと幅を計測し、その平均値から個体固有の葉形指数（長さ／幅）を算出して、これまでの結果と比較し、各集団の葉の形態の安定性について検討する。またこれらの形態に関しては SUMP 法およびパラフィン切片法を用いた解剖学的解析を行い、栽培条件下における細胞レベルの変化を検討する。さらにツリガネニンジンの開花期である 9 月中旬頃からは、花の各器官の計測に加え、10 月下旬からは種子を含めた果実の計測を行い、栽培条件下における変化において検討する。

#### 4．研究成果

本研究の渓流型ツリガネニンジンの栽培個体と陸上型野生個体の葉の形態解析の結果、栽培個体の葉は、長さは有意に増加していたために陸上型野生個体とほぼ同長となったものの、幅に関しては、栽培前とほぼ変化が無く、陸上型野生個体とは渓流型の栽培前と同様に有意な差が認められた。またこの変化に関して細胞レベルでの変化を明らかにするために、解剖学的解析を行った。その結果、渓流型の細胞サイズは陸上型野生個体と栽培前後を通して有意な差が認められたのに対し、細胞数は栽培個体の栽培前後で有意に増加していたために、渓流型ツリガネニンジンの栽培による葉形態の変化は、主に細胞数の増加によって引き起こされていることが明らかとなった。また細胞サイズは栽培条件下においてほぼ変化することが無かったことから、ツリガネニンジンの陸上型が河川沿いに生育地を拡大し、その環境に適応することができた背景として、細胞サイズの縮小化といった遺伝的変異を獲得し、葉の横方向への伸長を抑えることができたために可能になったのではないかと考えられた。またこれとは別に蛇紋岩地型のツリガネニンジンは、細胞数を減少させることによる狭葉化

によって蛇紋岩という特殊がんに侵入することができたことが明らかとなっているおり、細胞サイズに関する違いは陸上型とは見られなかったことから、河川沿い環境と蛇紋岩環境におけるツリガネニンジンの狭葉化は、外部形態的には同様の変化により適応しているものの、解剖学的には異なるメカニズムによりそれぞれの環境に適応していることが明らかとなった。

このように明らかになった環境適応に関する解剖学的背景に関して、渓流沿い植物についてはツリガネニンジンが属するキキョウ科植物と系統的に比較的に近いクク科植物にもいくつか報告されており、それらのほとんどがツリガネニンジンと同様のメカニズムによって河川沿い環境に適応していることが明らかとなっている。系統的に異なる植物群における類似環境への適応メカニズムの相同性を本研究の方法を基に明らかにすることにより、今後は具体的な形態を司る遺伝子レベルでの研究へと進展すると考えられる。

#### 5．主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕(計 16 件)

1. Kumekawa Y, Yoshioka K, Kubose Y, Fujimoto H, Uemoto C, Ozaki Y, Ohga K, Nakayama H, Yokoyama J, Fukuda T. A new form of *Aster hispidus* Thunb. var. *leptocladus* (Makino) Okuyama, f. *tubuliflorus* Y. Kumekawa, J. Yokoy. & T. Fukuda (Asteraceae). Journal of Japanese Botany 92 (1): 49-51, 2016, (査読有)  
URL: <http://www.jjbotany.com/>

2. Kumekawa Y, Ito K, Miura O, Yokoyama J, Tebayashi S, Arakawa R, Fukuda T. Molecular phylogeny of *Kilungius insulanus* (Arachnida: Opiliones:

Epedanidae) in Amami-Oshima Island and Okinawa Island. *Edaphologia* 96: 1-7, 2015, (査読有)

URL:[http://ci.nii.ac.jp/vol\\_issue/nels/AN00334874\\_ja.html](http://ci.nii.ac.jp/vol_issue/nels/AN00334874_ja.html)

3. Kumekawa Y, Kilmaskossu M, Mori M, Miyazaki A, Ito K, Arakawa R, Fukuda T, Matanubun H, Yamamoto Y. Changes in Plant Species during Succession in a Sago Forest. *American Journal of Plant Sciences* 5 (24): 3526-3534, 2014, (査読有)  
DOI: 10.4236/ajps.2014.524369

4. Hayakawa H, Kakimoto N, Matsuyama K, Ohga K, Ito K, Tebayashi S, Ikeda H, Arakawa R, Fukuda T. Local Variation of Leaf Morphology in *Bulbophyllum drymoglossum* (Orchidaceae). *Environment Control in Biology* 52 (4): 241-247, 2014, (査読有)  
DOI: 10.2525/ecb.52.241

5. Kumekawa Y, Ito K, Tsurusaki N, Hayakawa H, Ohga K, Tebayashi S, Arakawa R, Yokoyama J, Fukuda T. Phylogeography of the Laniatorid Harvestman *Pseudobiantes japonicus* and Its Allied Species (Arachnida: Opiliones: Laniatores: Epedanidae). *Annals of the Entomological Society of America* 107 (4): 756-772, 2014, (査読有)  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1603/AN13107>

6. Takei S, Yoshioka K, Yamada S, Hayakawa H, Yokoyama J, Ito K, Tebayashi S, Arakawa R, Fukuda T. Morphological Study of *Glochidion obovatum* under Heavy Browsing Pressure by Sika Deer. *American Journal of Plant Sciences* 5 (9): 1345-1351 2014, (査

読有)

DOI: 10.4236/ajps.2014.59148

7. Takei S, Yoshioka K, Yamada S, Hayakawa H, Yokoyama J, Ito K, Tebayashi S, Arakawa R, Fukuda T. The Length and Density of Prickles on *Zanthoxylum ailanthoides* (Rutaceae): A Comparison of Japanese Islands with Different Sika Deer Browsing Pressures. *American Journal of Plant Sciences* 5 (3): 332-337, 2014, (査読有)  
DOI: 10.4236/ajps.2014.53046

8. Hayakawa H, Ohga K, Miyata H, Arakawa R, Ito K, Tebayashi S, Ikeda H, Fukuda T. Phylogenetic background of a glabrous individual of *Spiranthes sinensis* var. *amoena* (Orchidaceae) collected in Kochi Prefecture, Japan. *Journal of Phytogeography and Taxonomy* 61 (1): 45-50, 2013, (査読有)  
DOI: 10.13140/2.1.1402.4321

9. Takei S, Yoshioka K, Yamada S, Hayakawa H, Yokoyama J, Ito K, Tebayashi S, Arakawa R, Fukuda T. Comparative Morphology of Prickles of *Rubus croceacanthus* (Rosaceae) in Kashima Island and Its Neighbouring Areas. *Journal of Plant Studies* 3 (1): 96-102, 2014, (査読有)  
DOI: 10.5539/jps.v3n1p96

10. Matsui R, Takei S, Ohga K, Hayakawa H, Yoshida M, Yokoyama J, Ito K, Arakawa R, Masumoto T, Fukuda T. Morphological and Anatomical Variations in Rheophytic Ecotype of Violet, *Viola mandshurica* var. *ikedaeana* (Violaceae). *American Journal of Plant Sciences* 4 (3): 859-865, 2013, (査読有)

DOI: 10.4236/ajps.2013.44106

11. Ohga K, Muroi M, Hayakawa H, Yokoyama J, Ito K, Tebayashi S, Arakawa R, Fukuda T. Coastal Adaptation of *Adenophora triphylla* var. *japonica* (Campanulaceae). American Journal of Plant Sciences 4 (3): 596-601, 2013, (査読有)

DOI: 10.4236/ajps.2013.43078

12. Kumekawa Y, Miyata H, Ohga K, Hayakawa H, Yokoyama J, Ito K, Tebayashi S, Arakawa R, Fukuda T. Comparative Analyses of Stomatal Size and Density among Ecotypes of *Aster hispidus* (Asteraceae). American Journal of Plant Sciences 4 (3): 524-527, 2013, (査読有)

DOI: 10.4236/ajps.2013.43067

13. Takei S, Ohga K, Hayakawa H, Yokoyama J, Ito K, Tebayashi S, Arakawa R, Fukuda T. Comparative Analysis of Prickles on *Rubus sieboldii* (Rosaceae) between Grazed and Ungrazed Areas in Southwestern Shikoku, Japan. Journal of Plant Studies 2 (1): 152-157, 2013, (査読有)

DOI: 10.5539/jps.v2n1p152

14. Sunami T, Ohga K, Muroi M, Hayakawa H, Yokoyama J, Ito K, Tebayashi S, Arakawa R, Fukuda T. Comparative Analyses of Hairless-Leaf and Hairy-Leaf Type Individuals in *Aster hispidus* var. *insularis* (Asteraceae). Journal of Plant Studies 2 (1): 1-6, 2013, (査読有)

DOI: 10.5539/jps.v2n1p1

15. Hayakawa H, Matsuyama K, Nozaki-Maeda A, Hamachi H, Minamiya Y, Ito K, Yokoyama J, Arakawa R, Fukuda T. New Natural Hybrid

of *Arisaema* (Araceae), Distributed around Mt. Yatsuzura, in Shikoku, western Japan. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 63 (2): 77-86, 2013, (査読有)

URL: [http://ci.nii.ac.jp/vol\\_issue/nels/AA11586265\\_jp.html](http://ci.nii.ac.jp/vol_issue/nels/AA11586265_jp.html)

16. Matsuyama K, Hayakawa H, Muramatsu Y, Ito K, Tebayashi S, Arakawa R, Yokoyama J, Fukuda T. Variation in the Leaf Number of *Arisaema iyoanum* subsp. *nakaianum* and *A. ovale* var. *ovale* (Araceae). American Journal of Plant Sciences 4 (1): 38-41, 2013, (査読有)

DOI: 10.4236/ajps.2013.41006

[学会発表](計12件)

1. 早川宗志・濱地秀徳・小沼明弘・横山潤・福田達哉. 四国におけるテンナンショウ属植物の雑種形成と形態的多様性. 日本植物分類学会・第15回大会・富山・2016年3月

2. 吉岡憲弘・糸川義雅・二部野友樹・藤本悠・前川富貴・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉. 異なる海岸地における植物の環境適応戦略. 日本植物学会中四国支部会・第72回大会・松山・2015年5月

3. 前川富貴・糸川義雅・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉. イヌビワとホソバイヌビワの形態学的研究. 日本植物学会中四国支部会・第72回大会・松山・2015年5月

4. 竹井将吾・吉岡憲弘・植本千晴・尾崎祐未・井上聡史・糸川義雅・大賀教平・早川宗志・横山潤・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉. シカの高密度生息島嶼における植物の物理的防御の発達に関する研究. 日本植物学会中四国支部会・第71回大会・岡山・2014年5月

5. 吉岡憲弘・竹井将吾・糸川義雅・植本千晴・尾崎祐未・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉．溪流沿い植物アワモリショウマを用いた葉形態の河川間比較．日本植物学会中四国支部会・第 71 回大会・岡山・2014 年 5 月

6. 植本千晴・竹井将吾・糸川義雅・吉岡憲弘・尾崎祐未・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉．スミレの海岸地適応に関する形態学および細胞学的研究．日本植物学会中四国支部会・第 71 回大会・岡山・2014 年 5 月

7. 尾崎祐未・竹井将吾・糸川義雅・植本千晴・吉岡憲弘・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉．シソ科植物（セイヨウキランソウ）を用いた保全遺伝学的研究．日本植物学会中四国支部会・第 71 回大会・岡山・2014 年 5 月

8. 二部野友樹・糸川義雅・吉岡憲弘・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉．ハマヒサカキの海岸地適応に関する形態学的研究．日本植物学会中四国支部会・第 72 回大会・松山・2015 年 5 月

9. 藤本悠・糸川義雅・吉岡憲弘・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉．蛇紋岩地におけるコックバネウツギの形態学的研究．日本植物学会中四国支部会・第 72 回大会・松山・2015 年 5 月

10. 竹井将吾・大賀教平・早川宗志・横山潤・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉．四国におけるシカの生息域とハウロクイチゴ及びカラスザンショウの物理的防御の関連性に関する研究．日本植物学会中四国支部会・第 69 回大会・徳島・2013 年 5 月

11. 植本千晴・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉．全寄生植物の鱗片葉に関する形態学的研究．日本植物学会中四国支部会・第 69 回大会・徳島・2013 年 5 月

12. 柿本成美・伊藤桂・手林慎一・荒川良・福田達哉．ツククサとマルバツククサの相対成長に関する比較形態学的研究．日本植物学会中四国支部会・第 69 回大会・徳島・2013 年 5 月

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

福田 達哉 (FUKUDA, Tatsuya)

高知大学・教育研究部総合科学系生物環境医学部門・准教授

研究者番号：00432815