

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 13 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570096

研究課題名（和文）ハナガサノキ（アカネ科）における性表現の多様性とその進化

研究課題名（英文） Evolution of sexual systems in *Gynochthodes umbellata* and its allies (Rubiaceae)

研究代表者

菅原 敬 (SUGAWARA TAKASHI)

首都大学東京・大学院理工学研究科・准教授

研究者番号：10226425

研究成果の概要（和文）：

ハナガサノキ（アカネ科）は個体群間で性表現が異なる。小笠原諸島個体群は被子植物において稀な雄性両全性異株性を示すが、南西諸島個体群は雌雄異株である。小笠原個体群における雄性両全性異株性がどのように由来してきたのか、またその進化の背景には何があったのか、を探るために送粉生態学的ならびに分子系統学的側面から解析を試みた。その結果、従来南西諸島と小笠原個体群は同一種と扱われてきたが、単系統群を形成せず、系統学的に離れていることが判明した。また、この系統樹に基づくと、雄性両全性異株は雌雄異株から由来したことが示された。

研究成果の概要（英文）：

Gynochthodes umbellata (Rubiaceae) is differentiated among populations in sexual system. The populations occurring in the Bonin Islands are characterized by an androdioecious sexual system, which is rare found in angiosperm, while those distributed in the Ryukyu Islands are dioecious. I investigated the evolutionary transitions among different sexual systems within this plant group, and the ecological factors associated with these different systems from the viewpoint of phylogenetics and pollination ecology. The phylogenetical data showed that the *Gynochthodes* populations in the Bonin Islands did not form a clade with the populations distributed in the Ryukyu Islands, suggesting that they are distantly related each other. It was also suggested that the androdioecious sexual system found in the Bonin Island populations may have evolved from dioecy, since the related species including *G. umbellata* and its allies are functionally dioecious.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010 年度	1,500,000	450,000	1,950,000
2011 年度	1,700,000	510,000	2,210,000
2012 年度	500,000	150,000	650,000
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：ハナガサノキ, ムニンハナガサノキ, 性表現の進化, 雄性両全性異株, 系統

1. 研究開始当初の背景

ハナガサノキ属 (*Gynochthodes*; 以前は *Morinda* として扱われたが現在はこの

属名にまとめられている一群) 植物は、両性個体のみからなる種が多く、一部の種で雌雄異株が報告されるのみであった。ところが申

請者らの調査で、この属の一種であるハナガサノキ(*G. umbellata*)では、小笠原諸島個体群(ムニンハナガサノキ)は「雄性両全性異株(両性個体と雄個体が共存)」, 南西諸島個体群(狭義のハナガサノキ)は雌雄異株(雄個体と雌個体が共存)」であることが確認された。雄性両全性異株は極めて稀な性表現で、「これまで世界で数性報告されるのみである。もちろん小笠原諸島のような海洋島での出現は初めてである。大陸島個体群との間で性表現が異なってくると、小笠原諸島個体群はそもそも系統が異なる一群ではないかとの疑問が生じてくる。また、一方で雄性両全性がどのように進化してきたのか、という疑問も生じる。

2. 研究の目的

被子植物において、極めて稀に出現する雄性両全性異株(両性個体と雄個体が共存)は、雌雄異株から由来すると一般に考えられている。しかし、ハナガサノキ属では属内に両性を示す種が多いことから、両性からの進化が想定された。また、ハナガサノキでは、雄花の子房内に胚珠の痕跡が確認されることから、両性花から雄花が由来した可能性が考えられた。そこで本研究では、同種個体群間に雄性両全性異株と雌雄異株がみられるハナガサノキを対象にしながら、特異な性型への進化がどのように起こってきたのか、その進化の方向性や進化の要因を系統学的視点ならびに送粉生態学的視点から解明することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 研究資料の収集

南西諸島や小笠原諸島に分布するハナガサノキ個体群の系統関係を明らかにするために、東アジア地域、特に中国大陸南東部からミャンマーにかけての地域、そして台湾やフィリピンに分布するハナガサノキやその近縁種について、現地に足を運んでDNAサンプルの収集に努めた。また一部については台湾等の標本庫に保存される標本資料からのサンプリングを行った。サンプリングには連携研究者の協力をお願いした。

(2) 野外での送粉昆虫相・送粉様式の調査

ハナガサノキ南西諸島個体群の送粉昆虫相、送粉様式については、主に奄美大島の生育地を用いて行った。この生育地は多くの個体が生育し、目の届く範囲で昆虫相

の把握や送粉行動の調査が容易にできる地域である。現地でマーキングした個体について送粉昆虫相の捕獲と同定に努めるとともに、送粉行動をビデオカメラで撮影した。また、それぞれの花型の開花エノロジー調査や各花で生産される蜜量について調査した。同様の調査は小笠原諸島個体群についても、母島と兄島で行った。昆虫の同定や送粉調査には共同研究者に協力をお願いした。

(3) 分子系統解析

ハナガサノキ属の系統学的解析は、すでにRazafimandimbison et al (2009)によって進められ、葉緑体のTrnT-F領域と核のETS、ITS領域が系統解析に有効であることが報告されている。しかし、彼らの解析には東アジアに分布種があまり含まれていないため本研究の解析には情報不足である。本研究では、Razafimandimbison et alの解析結果を基にして、これに東アジア産7種を含め、改めて系統解析を行った。さらに得られた系統樹に個々の種の性表現をマッピングして性型進化の方向性の推定を行った。

(4) ハナガサノキ近縁種の性表現についての文献調査

性型進化の方向を推定するためには、個々の種の性型についての情報が不可欠である。そのため、系統解析に用いた種の性型について文献等の資料を活用した。しかし、得られた情報は極めて限定的であった。

4. 研究成果

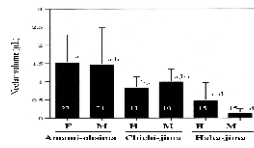
(1) 南西諸島と小笠原諸島個体群の送粉様式

南西諸島個体群(狭義ハナガサノキ)の雄花と雌花は多量の花蜜を生産するため、その蜜を求めて小型のハチ類、狩りバチ類、ハナアブ類、ツリアブ類、甲虫類、鱗翅目などが訪花した。しかし、ハナガサノキ花筒長は2ミリ程度と短いため、これらの中で有効な送粉昆虫は、訪花によって花に接触しやすい短い口吻をもつ小型ハチ類、狩りバチ類、ハナアブ類、甲虫類であることがわかった。

一方、小笠原個体群(ムニンハナガサノキ)では、オガサワラコハキリバチの訪花がわずかに見られたが、訪花の多くはセイヨウミツバチであった。これは小笠原諸島固有昆虫相の崩壊と密接に関連した現象と思われる。送粉昆虫相それ自体を比較することは難しいと思われたため、花蜜生産量を二つの個体群間で比較してみた。その結果、ムニンハナガサノキの花蜜量はハナガサノキに比べて有意に少ないことが判明した(Fig. 1)。ムニンハナガサノキは花蜜が少ないため、送粉者への報酬を花粉で補っている可能性が高い

ことが判明した．これらの成果の一部は Sugawara et al. (2010) で報告した．

Fig. 7



〈Fig. 1. 奄美と小笠原個体群の花の蜜量〉

(2) *Gynochthodes villosa* の性表現とその意義

中国からミャンマー北部にかけて分布する *G. villosa* の性表現を調査してみると，すでに機能的には雌雄異株に分化しているが，雌花には雄しべの痕跡が，雄花には花柱の痕跡を残している (Fig. 2)．これは明らかに二型花柱性から由来した雌雄異株性であることを示唆している (Sugawara et al. 2011)．同じ雌雄異株性でも南西諸島個体群のハナガサノキとは雄花に花柱の痕跡を残している点で異なる．この違いが何を意味するかは定かでないが，ハナガサノキ属において二型花柱性が存在することを示す紛れもない事実である．



〈Fig. 2. *G. villosa* 雌花 (左) と雄花 (右) 〉

(3) ハナガサノキ及東アジア産種の分子系統

葉緑体と核の3領域の塩基配列情報に基づいて作成した系統樹は下記の図の通りである (Fig. 3)．この系統樹から，小笠原個体群は南西諸島個体群と単系統群を形成せず，系統的には離れていることが判明した．これは従来分類学的に同種と見なす見解に一石を投じるもので，分類学的には小笠原個体群，すなわちムニンハナガサノキは独立した種とみなされることが判明した．

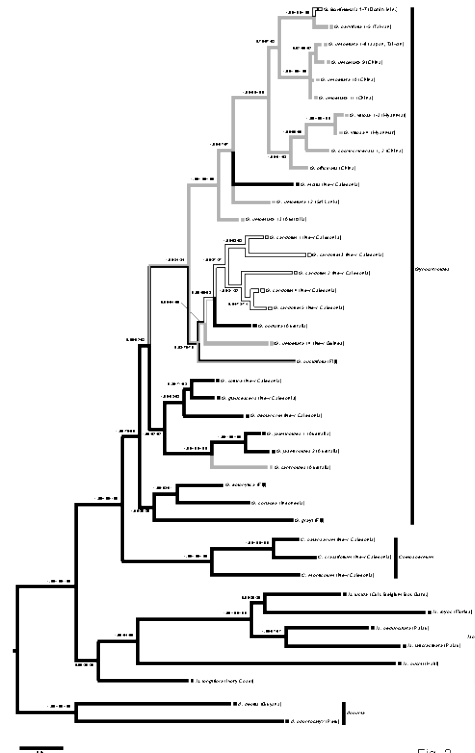


Fig. 3

〈Fig. 3. ハナガサノキと関連種の分子系統〉

一方でムニンハナガサノキは台湾や中国大陸南東部に分布する *G. parvifolia* と姉妹群を形成した．この事実は狭義のハナガサノキよりむしろ *G. parvifolia* に近縁であることを示唆する．したがって，性型進化の方向性についても *G. parvifolia* との比較が不可欠であることが判明した．

なお，狭義のハナガサノキは多系統になったため，その実体については今後さらなる調査研究が必要であることも判明した．

系統ならびに下記に述べる性型進化の方向性については，Oguri et al. (2013, in press) で報告した．

(4) ハナガサノキ類における雄性両全性異株の進化

雄性両全性異株性を示すムニンハナガサノキは，系統的には台湾や中国大陸南東部に分布する *G. parvifolia* に最も近縁で姉妹群を形成することが判明したため，*G. parvifolia* との性表現の比較を行った．この種の性表現については最近 Liu et al. (2012) が，機能的に雌雄異株であることを報告している．この報告を参考に，またハナガサノキとその周辺の種においても雌雄異株性の種が共通して見られることから，ムニンハナガサノキの雄性両全性異株性は雌雄異株性から由来した可能性が高いことが示唆された．これは先に Nishide et al. (2009) によって提唱された両全性由来の可能性を否定する

結果で、本研究の大きな成果の一つでもある (Fig. 4). しかし、より系統樹の基部には両全性・異型花柱性の種も見られる (Fig. 3) ため、潜在的に両全性の特性を残してきた可能性も考えられた。今後のより広範な調査研究も必要である。

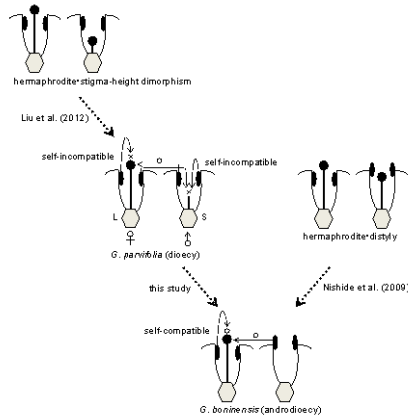


Fig. 4

<Fig. 4. ハナガサノキ小笠原個体群における雄性両全性の進化>

(5) 今後の課題

すでに上での述べたように、系統樹を見るとハナガサノキが多系統であることがわかる。この種はアフリカ東部から東アジアにかけての広い地域に分布するとされているが、系統関係から推定されるように単純に一つの系統群とはみなすことができない。したがって、今後は東アジア以外の地域に産する植物について性表現の実態も含めて、分類学的にも再検討していくことが必要であろう。

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 9 件)

- ① Oguri, E., T. Sugawara, C.-I. Peng, T. Y. Yang & N. Murakami (2013) Geographical origin and sexual-system evolution of the androdioecious plant *Gynochthodes boninensis* (Rubiaceae), endemic to the Bonin Islands, Japan. *Molecular Phylogenetics and Evolution* (in press). 査読有。
- ② Sugawara, T., K. Watanabe & M. Tabata (2013) Distyly in *Psychotria serpens* (Rubiaceae) occurring in the Ryukyu Islands, Japan. *Acta Phytotaxonomica*

et Geobotanica (in press). 査読有。

- ③ Watanabe, K., A. Shimizu and T. Sugawara (2013) Dioecy derived from distyly and pollination in *Psychotria rubra* (Rubiaceae) occurring in the Ryukyu Islands, Japan. *Plant Species Biology* (in press). 査読有。
- ④ Sugawara, T. (2012) A Taxonomic study of *Asarum celsum* and its allied plants (Aristolochiaceae) distributed in Amami-oshima Island, southwestern Kyushu, Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 62: 61-68. 査読有。
- ⑤ Pfosser, M., B. Y. Sun, T. F. Stuessy, C. G. Jang, Y. P. Guo, T. Kim, K. C. Hwan, H. Kato & T. Sugawara (2011) Phylogeny of *Hepatica* (Ranunculaceae) and origin of *Hepatica maxima* Nakai endemic to Ullung Island, Korea. *Stapfia* 95: 16-27. 査読有。
- ⑥ Tsuneki, S., T. Sugawara, K. Watanabe & N. Murakami (2011) Sexual differentiation in *Ligustrum micranthum* (Oleaceae), endemic to the Bonin (Ogasawara) Islands. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 62: 15-23. 査読有。
- ⑦ Nakada, M. & T. Sugawara (2011) Floral dimorphism and gynodioecy in *Thymus quinquecostatus* (Lamiaceae). *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 62: 25-34. 査読有。
- ⑧ Sugawara, T., N. Tanaka & J. Murata (2011) Dioecy derived from distyly in *Morinda villosa* Hook. f. (Rubiaceae) occurring in Hukaung Valley, Kachin State, Myanmar. *Journal of Japanese Botany* 86: 9-14. 査読有。
- ⑨ Sugawara, T., M. Kobayakawa, M. Nishide, K. Watanabe, M. Tabata, K. Yasuda & A. Shimizu (2010) Dioecy and pollination of *Morinda umbellata* subsp. *umbellata* (Rubiaceae) in the Ryukyu Islands. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 61: 65-74. 査読有。

[学会発表] (計 7 件)

- ① 小栗恵美子・菅原 敬・横山 潤・村上哲明 (2013) 日本及び周辺域に分布するアオガンピ属植物の系統解析. 日本植物分類学会第 12 回大会 (千葉).
- ② 渡邊謙太・T. Y. A. Yang・菅原 敬 (2012) 琉球列島及び台湾 7 集団におけるナガミボチョウジの雌雄性. 第 44 回種生物学シンポジウム (滋賀).
- ③ 小栗恵美子・菅原 敬・彭 鏡毅・村上哲明 (2012) 小笠原諸島固有種ムニンハナガ

サノキ（アカネ科）の起源と性表現の進化を探る．日本植物分類学会第11回大会（大阪）．

- ④渡邊謙太・菅原 敬（2011）沖縄本島産ナガミボチョウジ（アカネ科）の雌雄同株性．第43回種生物学会シンポジウム（富士吉田）
- ⑤菅原 敬・田中伸幸・渡邊謙太（2011）*Morinda*属（アカネ科）2種に見られる雌雄異株性：それらの由来は異なる？形態比較からの考察．日本植物学会第75回大会（東京）．
- ⑥ Watanabe, K. & T. Sugawara (2011) Floral polymorphism of *Psychotria manillensis* in Ryukyu Islands. East Asian Botany: International Symposium 2011, Tsukuba.
- ⑦ Sugawara, T., N. Tanaka & J. Murata (2011) Dioecy derived from distyly in *Morinda villosa* (Rubiaceae) occurring in Hukaung Valley, Kachin State, Myanmar. East Asian Botany: International Symposium 2011, Tsukuba.

〔図書〕（計1件）

菅原 敬（2012）ムニンハナガサノキとハナガサノキ（アカネ科）ー花の性表現とその進化．戸部博・田村実（編著），新しい植物分類学 II，講談社，pp.211-219. 査読有．

〔その他〕

ホームページ等

この研究の成果は，本学が主催するオープンユニバティーにおいて「小笠原の植物の性の多様性と進化」（2012年8月）の演題で，また教員リカレントでは「小笠原産固有植物における性表現の多様性と進化」（2012年8月）の演題で，それぞれ講演を行った．

6. 研究組織

(1) 研究代表者

菅原 敬 (SUGAWARA TAKASHI)

首都大学東京・大学院理工学研究科・准教授

研究者番号：10226425

(2) 研究分担者

清水 晃 (SHIMIZU AKIRA)

首都大学東京・大学院理工学研究科・助教

研究者番号：10315749

(3) 連携研究者

東馬 哲雄 (TOMA TETSUO)
東京大学・理学系研究科・助教
研究者番号：10376527

田中 伸幸 (TANAKA NOBUYUKI)
高知県牧野記念財団・研究員
研究者番号：40393433