

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 6 月 10 日現在

機関番号：82617

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K15182

研究課題名（和文）6年周期一斉開花植物コダチスズムシソウにおける生物時計の進化

研究課題名（英文）Evolution of biological clock in a 6-year periodical mass-flowering plant, *Strobilanthes flexicaulis*

研究代表者

柿嶋 聡 (Kakishima, Satoshi)

独立行政法人国立科学博物館・分子生物多様性研究資料センター・特定非常勤研究員

研究者番号：30648580

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,500,000円

研究成果の概要（和文）：植物の中には、タケの仲間のように、集団が2年を越える一定の周期で一斉開花枯死する生活史をもつ植物（周期植物）がある。周期植物は、数年から数十年という特定の周期で一斉に繁殖・死亡を繰り返すことから、3年以上の長い時間を測る生物時計を持つと考えられる。そこで、沖縄島で発芽から6年目に一斉開花し枯れるキツネノマゴ科イセハナビ属コダチスズムシソウにおける生物時計の進化を明らかとすることを目的に研究を行った。その結果、コダチスズムシソウは多回繁殖型の多年草から一回繁殖型の多年草を経て、周期的一斉開花型となっていることが推定された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

タケのような周期植物の一斉開花・枯死が生じると、周囲の動植物へ大きな影響を与えることから、古くから現象としては着目されながらも、開花周期が長いために研究は限定的であった。本研究の結果、周期植物の進化は、段階的に生じるケースがあることが明らかとなり、今後なぜ周期植物が進化するのか研究していく上で、各段階で周期性（発芽から開花までの時間が固定）、同調性（個体間で開花が同調）、一回繁殖性（開花後に枯死）のそれぞれの進化要因を検証することが可能になった。

研究成果の概要（英文）：Periodical plants such as some bamboos exhibit mass flowering and death in a fixed cycle of more than two years. Periodical plants are considered to have a biological clock counting three or more years because the plants repeat synchronous reproduction and death in a species-specific cycle of more than two years. We have examined the evolution of the biological clock in *Strobilanthes flexicaulis* (Acanthaceae) that flowers and dies simultaneously after six year from germination on Okinawa Island, Japan, by field researches and molecular phylogenetic analyses. Our study suggested that *S. flexicaulis* have evolved from a polycarpic perennial to a periodical mass flowering plant via a monocarpic perennial.

研究分野：進化生態学

キーワード：一斉開花 周期性 同調性 一回繁殖 生活史 種分化 生物時計 繁殖様式

1. 研究開始当初の背景

周期生物は、2年を越える特定の周期で一斉に繁殖・死亡を繰り返す生物で、動物(周期ゼミ)と植物(イネ科タケ類、キツネノマゴ科イセハナビ属)の双方に見られる(Janzen 1976)。周期ゼミの大発生周期は13年もしくは17年、タケの周期は多くが数十年、最も長い種類で120年という長い周期を持つ。また、周期生物は、孵化もしくは発芽から繁殖までの期間が一定であるため、長期間を測る生物時計システムを持つと考えられる。その獲得過程を明らかにするためには、周期性を持たない近縁種との比較が欠かせない。しかし、周期ゼミは近縁種が不明であり、タケ類では周期が非常に長いため、周期性の確認例そのものが少ない。これらのことから周期生物の実態解明はほとんど進んでおらず、短い周期で比較研究のできる生物を対象に研究を進める必要があった。

そのような状況下で申請者は、キツネノマゴ科植物コダチスズムシソウ(以下、コダチ)が、沖縄島で6年という比較的短い周期で一斉開花・枯死を繰り返すことを明らかにした(Kakishima et al. 2011、図1-A,B)。これは、周期植物の生活史を定量的に明らかにした初めての例である。コダチは栽培下でも基本的に発芽から6年目に開花し、挿し木をしても発芽からの時間の記憶は維持された。一方で、近縁種のオキナワスズムシソウ(以下、オキナワ)は毎年開花する(図1-C)。これらの植物の属するキツネノマゴ科イセハナビ属には、他にも一斉開花が報告された種が多くあり(Tsukaya et al. 2012)。分子系統解析から、周期的一斉開花は属内で複数回平行的に進化したことが推定されている(Moylan et al. 2004)。そこで、コダチが沖縄島以外でも一斉開花が生じているか予備的な調査を行ったところ、八重山諸島や台湾のコダチは開花する個体が毎年あり、一斉開花しないことが分かった。以上のように、周期が比較的短く、周期性を持たない近縁種や種内の地域個体群が存在することから、コダチは周期生物研究のモデル生物として最も適した系であると考えられた。

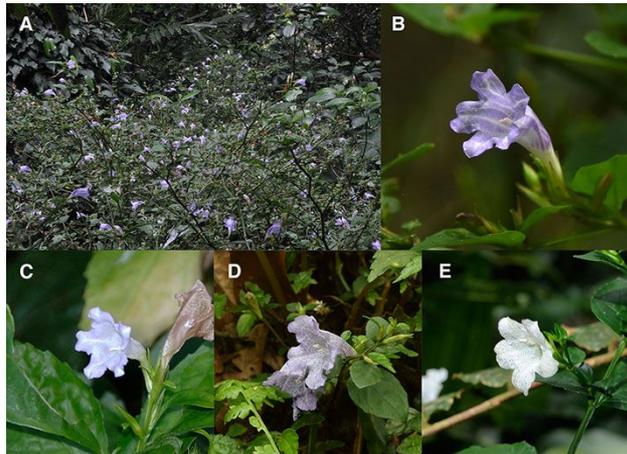


図1. コダチスズムシソウと近縁種の開花の様子。A: コダチの一斉開花。B: コダチの花。C: オキナワの花。D: *S. rankanensis* の花。E: *S. lanyuensis* の花。Kakishima et al. 2011 を改変。

2. 研究の目的

本研究は、周期生物の進化の理解に欠かせない、周期を決めている生物時計システムとその獲得過程を明らかにすることを目指し、具体的には以下のような目的で研究を行った。

(1) 野外調査を行い、コダチの地域集団間での生活史の違いや近縁の台湾固有2種の生活史を明らかとする。分子系統解析を行い、祖先形質を推定することで、生物時計システムの獲得過程を明らかにする。

(2) 予備的な実験から、気温がコダチの開花に関わっていることが推定されたため、気温を制御した栽培実験を行うことで、コダチの生物時計がどのように6年を測っているのか解明する。

(3) 発芽から開花までの各成長段階での遺伝子発現変動を調べることで、6年を測るのにキーとなる時計遺伝子(周期遺伝子)を探索する。

(4) その他の植物や周期ゼミについても、野外調査などにより、生活史や進化の解明を進め、生活史の進化メカニズムの一般則を探索する。

3. 研究の方法

(1) コダチと近縁種について、沖縄、台湾各地において3年間野外調査を行い、開花個体数の年変動、一回繁殖性の有無(開花後に枯死するかどうか)を調べた。

(2) 葉緑体DNA3領域、核DNA1領域の塩基配列を決定し、コダチとその近縁種間の系統関係を明らかにした。RAD-seq法により、より詳細な系統関係を推定した。

(3) 予備的な栽培実験から、低温期間が長いほうが、早く開花することが予測されたことから、気温を制御した栽培実験を行い、コダチの生物時計がどのように環境シグナルを利用して6年を測っているのか推定した。

(4) 発芽から開花までの各成長段階でのRNAを抽出し、RNA-seqを行い、遺伝子発現変動を調べた。

(5) コダチの近縁種以外の植物や周期ゼミについても、野外調査などにより、生活史や進化の解明を進めた。

4. 研究成果

(1) 野外調査の結果、八重山諸島では一斉開花しないが、ほとんどの個体は開花後に枯れることから、基本的に一回繁殖型であり、台湾のコダチは一斉開花せずに、同じ個体が複数年に渡り開花を繰り返す多回繁殖型であることが確定した(図2)。さらに、近縁で台湾の離島である蘭嶼の固有種 *S. lanyuensis* は一斉開花せず、同じ個体が複数年に渡り開花を繰り返す多回繁殖型であり、*S. rankanensis* の台湾北部の集団では、匍匐性の植物のため繁殖型は不明であったが、毎年開花が見られたことから、一斉開花しないと推定された(図2)。しかし、研究期間の最後に、*S. rankanensis* の別集団において一斉開花が観察されたことから、地域集団間で生活史が異なる可能性も含め、より詳細な観察を行う必要がある。なお、この集団は8年前にも一斉開花らしき現象が確認されており、8年周期で一斉開花が生じている可能性がある。

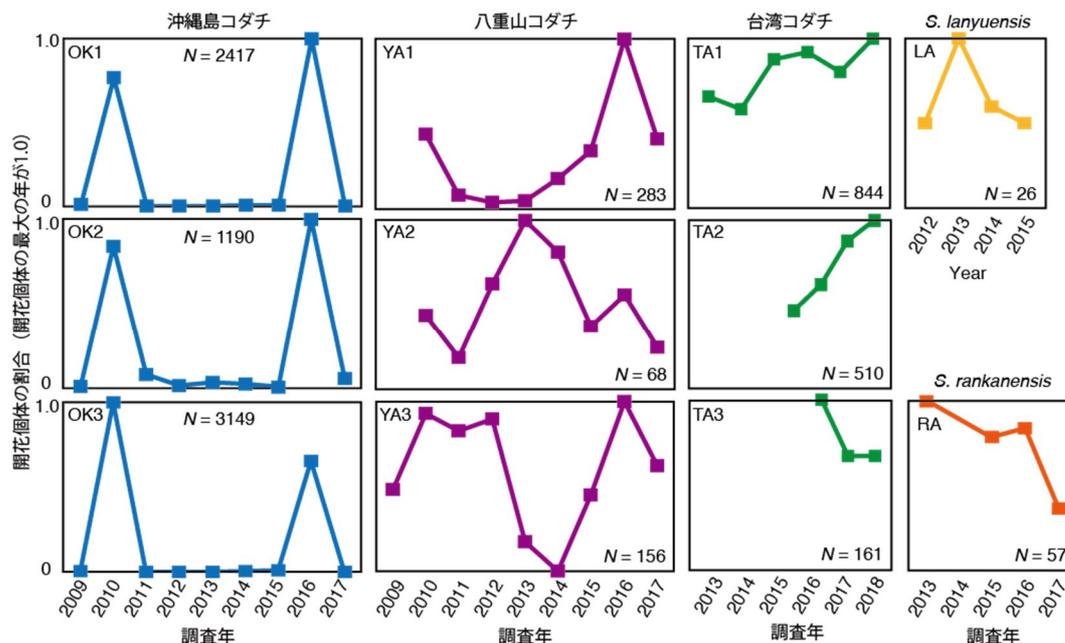


図2. 開花個体数の年変動。Kakishima et al. 2011 を改変。

(2) 葉緑体 DNA3 領域、核 DNA1 領域の分子系統解析から、多回繁殖型の多年草オキナワがもっとも祖先的であり、台湾の固有2種がよりコダチと近縁であることが分かった。野外調査の結果と合わせ、周期的一斉開花一回繁殖型の生活史は、多回繁殖型の多年草から、一回繁殖型の多年草を経て、進化してきたことが推定された(Kakishima et al. 2019, 図3)。さらに、RAD-seqの結果から、沖繩島と八重山諸島のコダチと姉妹群になるのは、台湾島のコダチではなく、*S. lanyuensis* であることが示唆されてきたことから、分類学的な整理の必要性も含め、詳細な分析を進めている。

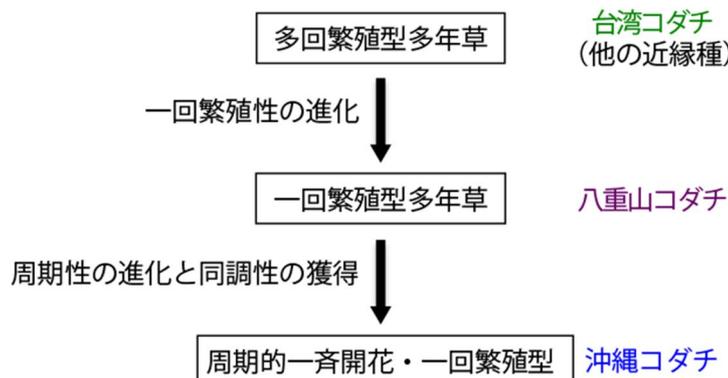


図3. 推定された周期的一斉開花・一回繁殖型の進化過程。Kakishima et al. 2011 を改変。

(3) 低温での栽培期間の長さを変えた複数の条件で栽培実験を行い、コダチの生物時計が低温に対して、どのような反応を示すか検討したところ、低温期間が長いほうが早く開花する傾向は見られたが、同じ条件でも個体間で開花のタイミングが大きく異なった。栽培下でのストレスが原因である可能性があるため、条件検討を改めて進めている。

(4) 発芽から開花までの各成長段階での遺伝子発現を調べたが、多くのサンプルにおいて定量性の低いデータが得られたことから、再度条件検討を行い、分析を進めている。

(5) コダチと同属の *S. wallichii* が台湾において一斉開花することを発見した。*S. wallichii* は中国では一斉開花しないが、ヒマラヤ地域では一斉開花することが知られており、分布の両端で一斉開花することがわかった。周期ゼミの研究から、異なる周期を持つ種間で遺伝子流動が生じているにも関わらず、3つの系統で繰り返し異なる周期への進化が生じていることが明らかとなった。生活史の進化メカニズムの一般則を探求するため、その他の植物についても生活史の解明を進めた。

引用文献

- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347–391.
- Kakishima, S., J. Yoshimura, H. Murata, and J. Murata. 2011. 6-year periodicity and variable synchronicity in a mass-flowering plant. *PLoS ONE* 6: e28140.
- Moylan, E. C., J. R. Bennett, M. A. Carine, R. G. Olmstead, and R. W. Scotland. 2004. Phylogenetic relationships among *Strobilanthes* s.l. (Acanthaceae): evidence from ITS nrDNA, trnL-F cpDNA, and morphology. *American Journal of Botany* 91: 724–735.
- Tsukaya H., Kakishima, S., Hidayat, A., Murata, J., Okada, H.. Flowering phenology of the nine-year plant, *Strobilanthes cernua* (Acanthaceae). *Tropics* 20: 79–85. 2012.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Satoshi Kakishima, Yi-shuo Liang, Takuro Ito, T.-Y. Aleck Yang, Pei-Luen Lu, Yudai Okuyama, Mitsuyasu Hasebe, Jin Murata, Jin Yoshimura	4. 巻 9
2. 論文標題 Evolutionary origin of a periodical mass flowering plant	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 4373-4381
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/ece3.4881	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 Satoshi Kakishima, Yudai Okuyama	4. 巻 44
2. 論文標題 Pollinator assemblages of <i>Arisaema heterocephalum</i> subsp. <i>majus</i> (Araceae), a critically endangered species endemic to Tokunoshima Island, Central Ryukyus	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series B, Botany	6. 最初と最後の頁 173-179
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 Gene Kritsky, Roy Troutman, Dan Mozgai, Chris Simon, Stephen M Chiswell, Satoshi Kakishima, Teiji Sota, Jin Yoshimura, John R Cooley	4. 巻 63
2. 論文標題 Evolution and geographic extent of a surprising northern disjunct population of 13-year cicada brood XXII (Hemiptera: Cicadidae, Magicicada)	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 American Entomologist	6. 最初と最後の頁 E15-E20
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/ae/tmx066	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 Satoshi Kakishima, Yudai Okuyama	4. 巻 44
2. 論文標題 Floral scent profiles and flower visitors in species of <i>Asarum</i> Series <i>Sakawanum</i> (Aristolochiaceae)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series B, Botany	6. 最初と最後の頁 1-11
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 Tomochika Fujisawa, Takuya Koyama, Satoshi Kakishima, John R. Cooley, Chris Simon, Jin Yoshimura, Teiji Sota	4. 巻 1
2. 論文標題 Triplicate parallel life cycle divergence despite gene flow in periodical cicadas	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 26
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-018-0025-7	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 Yudai Okuyama, Nana Goto, Atsushi J. Nagano, Masaki Yasugi, Goro Kokubugata, Hiroshi Kudo, Zhechen Qi, Takuro Ito, Satoshi Kakishima, Takashi Sugawara	4. 巻 -
2. 論文標題 Radiation history of Asian Asarum (sect. Heterotropa, Aristolochiaceae) resolved using a phylogenomic approach based on double-digested RAD-seq data	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Annals of Botany	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) 10.1093/aob/mcaa072	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 Satoshi Kakishima, Masahiro Sueyoshi, Yudai Okuyama	4. 巻 46
2. 論文標題 Floral visitors of critically endangered Arisaema cucullatum (Araceae) endemic to Kinki Region of Japan	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B, Botany	6. 最初と最後の頁 45-51
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 -

〔学会発表〕 計12件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 柿嶋 聡、奥山雄大
2. 発表標題 腐肉、発酵物、キノコに擬態する花：その進化メカニズムの解明に向けて
3. 学会等名 日本進化学会第20回大会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 柿嶋 聡
2. 発表標題 確率的な現象が生み出す多様性：繁殖戦略の進化と多種共存
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 柿嶋 聡
2. 発表標題 周期的一斉開花植物の生活史進化と生殖隔離
3. 学会等名 第50回種生物学シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 柿嶋 聡、都野 展子、保坂 健太郎、伊東 拓朗、奥山 雄大
2. 発表標題 ユキモチソウのキノコ擬態による近縁種との生殖隔離
3. 学会等名 日本植物分類学会第17回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Satoshi Kakishima
2. 発表標題 Evolutionary origin of a periodical mass flowering plant
3. 学会等名 The 46th Naito Conference on “Mechanisms of Evolution and Biodiversity”（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 柿嶋 聡、岡本 朋子、菅原 敬、奥山 雄大
2. 発表標題 カンアオイ属における著しい花香の多様化と明らかになりつつあるその送粉様式
3. 学会等名 日本植物学会第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 柿嶋 聡、鈴木俊貴
2. 発表標題 メジロの盗蜜が6年周期一斉開花植物・コダチスズムシソウに与える影響
3. 学会等名 日本鳥学会2017年度大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 柿嶋聡、鈴木俊貴
2. 発表標題 一斉開花は盗蜜率を緩和するか？ 6年周期植物コダチスズムシソウにおける検証
3. 学会等名 第49回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 柿嶋 聡、岡本 朋子、菅原 敬、奥山 雄大
2. 発表標題 カンアオイ属で繰り返し進化した臭い花：その送粉様式との関連性
3. 学会等名 日本植物分類学会第16回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 柿嶋聡、松本哲也、芹沢俊介、邑田仁、奥山雄大
2. 発表標題 網羅的な送粉者相調査とMIG-seqを用いた系統解析から見えてきた日本産テンナンショウ属の多様化メカニズム
3. 学会等名 第51回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 柿嶋聡、松本哲也、大野順一、星山耕一、大西憲太郎、伊東拓朗、常木静河、芹沢俊介、邑田仁、奥山雄大
2. 発表標題 ゲノムワイド SNP データを用いた系統解析から明らかになるテンナンショウ属マムシグサ節の多様化と送粉様式の進化
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 柿嶋聡、曾田貞滋
2. 発表標題 周期生物とその生態・進化問題
3. 学会等名 第35回個体群生態学会大会（招待講演）
4. 発表年 2019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
研究協力者	吉村 仁 (Yoshimura Jin)		

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	長谷部 光泰 (Hasebe Mitsuyasu)		
研究協力者	奥山 雄大 (Okuyama Yudai)		
研究協力者	伊東 拓朗 (Ito Takuro)		
研究協力者	邑田 仁 (Murata Jin)		
研究協力者	梁 イー碩 (Liang Yi-shuo)		
研究協力者	楊 宗愈 (Yang T.-Y. Aleck)		
研究協力者	呂 佩倫 (Lu Pei-Luen)		
研究協力者	塚谷 裕一 (Tsukaya Hirokazu)		

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 協力 者	永野 惇 (Nagano Atsushi)		