

令和 4 年 6 月 4 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K06804

研究課題名(和文) 両親種が日本に現存する日本産異質4倍体シダ植物種は、いつどのように起源したか？

研究課題名(英文) When and how did Japanese allotetraploid fern species of which both parent species are extant in Japan originate?

研究代表者

綿野 泰行 (Watano, Yasuyuki)

千葉大学・大学院理学研究院・教授

研究者番号：70192820

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)：異質倍数体種が新規に確立するためには、親種との競争を避けるため、ニッチ分化が必要だという説がある。しかし、この異質倍数体種分化の生態学的側面については、いまだ決着がついていない。本研究では、事例を集積し一般化を進めるために、日本列島内で起源した可能性が高い「日本産異質4倍体シダ植物種の中で、その祖先二倍体種が共に日本列島に現存する」事例の発見に努めた。その結果、5例を新規に発見した。両親種が大きくニッチ分化しているノキシノブ属のクロノキシノブとイシガキウラボシの事例についてはニッチ解析を行い、最終氷期最大期(約2.1万年前)には近接して分布しており、現在より交雑の機会が大きかったと推定した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

日本列島内で起源した可能性が高い「日本産異質4倍体シダ植物種の中で、その祖先二倍体種が共に日本列島に現存する」事例を新規に5件発見した。既知の6例と合わせ、異質倍数体種とその両親種間の生態的ニッチ分化パターンの理解のための基盤が揃ったと言える。事例の中には両親種のニッチが大きく違い、現環境下では親種間の交雑の機会がないものもある。これらの事例では、第四紀における気候変動(氷期-間氷期)に伴う分布の変化が親種間の交雑の機会を与え、さらに倍数体種の定着を促進した可能性がある。

研究成果の概要(英文)：The successful establishment of polyploid species is hypothesized to be promoted by niche differentiation from the parental species. However, this ecological aspect of allopolyploid speciation remains controversial. In order to accumulate empirical data and find a trend, we tried to find new cases in that all of the parental diploid and allotetraploid species (trios) exist in the Japanese archipelago, suggesting that the allopolyploid species are likely to have originated in Japan. As a result, we found five new cases. Climate niche analyses on the trios of *Lepisorus nigripes* and *L. yamaokae* suggested that more opportunities for hybridization during the Last Glacier Maximum (ca. 2.1 mya).

研究分野：植物分類学

キーワード：異質倍数体 シダ植物 生態的ニッチモデリング ニッチシフト仮説 二次接触仮説 気候変動

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

一般的な異所的種分化では、異所性から種分化が始まり、異所的な進化の副産物として生殖的隔離が発達し、最後には同所的生育が可能になる。一方、倍数体化による進化は、最初から生殖的隔離が成立しているが(異なる倍数性による接合後隔離のみ)、親種との同所性からスタートする必要がある点で対照的である。このため新規に生じた倍数体個体は、親種からの繁殖干渉¹や、その他親種との競争にさらされる。倍数体が新しい“種”として確立するためには、この親種からの負の影響を逃れるため、親種とは異なる新規のニッチを獲得する必要があるという説がある(ニッチシフト仮説)²。近年、標本座標データと気候データに基づいてニッチをモデル化する手法(生態ニッチモデリングまたは種分布モデル)が発達し、ニッチを定量的に比較することが可能となった。しかし、この手法によるニッチシフト仮説の検証は、今のところ異質倍数体の進化過程に一貫した結果を与えていない^{3,4}。この問題の解決のためには、倍数体種の起源について明確な系統学的証拠を持った事例を用い、地理的状況や倍数体の起源年代を出来る限りそろえた検証が必要である。

¹Levin DA. 1975. *Taxon*. 24:35-43; ²Levin DA. 2003. *New Phytol.* 161: 91-96; ³Glennon KL *et al.* 2014. *Ecol. Lett.* 17:574-582; ⁴Marchant DB *et al.* 2016. *New Phytol.* 212:708-718.

2. 研究の目的

植物の異質倍数体進化のパラダイムの構築に向けて、日本列島を舞台にしたシダ植物の異質倍数体種分化の事例を網羅的に調査し、生態的分化パターンの一般則を見つけることを目的とした。日本列島内で最近(第四紀)に起源した可能性が高い事例として、“日本産異質4倍体シダ植物種の中で、その祖先二倍体種が共に日本列島に現存する事例”に注目した。

3. 研究の方法

新規の異質4倍体の事例を発見・証明するため、形態的中間性と倍数性から候補事例を選び出した。イノデ属イノデ亜属については、入手可能な全ての2倍体と4倍体の有性生殖種について分子系統学的解析を行い網羅的に探索した。倍数体種では遺伝子座が重複しているため、PCR産物からの配列決定が困難な場合がある。本研究ではSSCP電気泳動法を利用して効率よくホメオログ(異質倍数体において異なるサブゲノムに属する相同遺伝子)を分離した^{1,2}。分子系統解析は基本的にFujiwara *et al.*³に従った。

標本の分布情報(緯度・経度)については、Ebihara and Nitta⁴の標本在データの二次メッシュに丸められていない元データの供与を受けた。ノキシノブ属については、新規在データの追加を行った。気候変数は、Worldclim ver. 1 (<http://www.worldclim.com/>)から現在(1960-1990)と過去(LGM)の2.5分角(約5km四方)メッシュの19種類のbioclimate変数を入手した。標本在データは、RパッケージのSpThin⁵を用いて2.5分角内で重複するデータを除いた。Rパッケージを用いて、異質倍数体種とその両親種のトリオの在データの19種類のbioclimate変数間のピアソン相関係数を求め、相関係数の絶対値が0.8を超えないように変数を選んだ。種分布モデルはMaxEnt 3.4.1⁶を用いてデフォルトのAuto featureで作成した。20回試行し、平均値のモデルを使用した。ニッチ類似度(Schoener's D)とニッチ幅(Levins' B1)の推定および、種分布モデルのIdentity testは、ENMTools 1.4.4⁷を用いた。主成分分析に基づくニッチ空間解析は、Rパッケージのecospat⁸を用いた。

¹Ebihara A. *et al.* 2005. *Am. J. Bot.* 92:1535-1547; ²Jaruwattanaphan T. *et al.* 2013. *Syst. Bot.* 38:15-27; ³Fujiwara T. *et al.* 2018. *J. Plant Res.* 131:945-959; ⁴Ebihara A, Nitta JH. 2019. *J. Plant Res.* 132:723-738; ⁵Aiello-Lammens ME *et al.* 2015. *Ecography* 38:541-545; ⁶Phillips SJ, Dudík M. 2008. *Ecography* 31:161-175; ⁷Warren D *et al.* 2010. 33:607-611; ⁸Di Cola V. *et al.* 2017. *Ecography* 40:774-787.

4. 研究成果

(1)異質4倍体のトリオ

日本産異質4倍体シダ植物種の中で、その祖先二倍体種が共に日本列島に現存する事例として新たに5例を発見した。既知の7例と合わせて全体で11例となる(表1)。情報元で#と書いたものは本研究で得た未成果である。未発表のケースについて以下に簡潔に述べておく。

表 1. 異質 4 倍体とその祖先 2 倍体種が全て日本に現存するトリオ

	異質4倍体種	祖先2倍体種		情報元
1	ハイホラゴケ属 ホクリクハイホラゴケ*	ハイホラゴケ	ヒメハイホラゴケ*	1
2	イズハイホラゴケ*	ハイホラゴケ	オオハイホラゴケ	1
3	ミウラハイホラゴケ*	ヒメハイホラゴケ*	オオハイホラゴケ	1
4	リュウキュウオオハイホラゴケ	リュウキュウハイホラゴケ	オオハイホラゴケ	1
5	ヒメシダ属 メニコウシダ	ニコウシダ	イワハリガネワラビ*	2
6	ミヤマワラビ属 コゲジゲジシダ	オオゲジゲジシダ	ホウライゲジゲジシダ	3, #
7	ノキシノブ属 クロノキシノブ*	ノキシノブ*	ナガオノキシノブ*	4
8	イシガキウラボシ*	コウラボシ*	ホテイシダ*	#
9	オシダ属 オクマワラビ	クマワラビ	クリシマイワヘゴ	5
10	イノデ属 アヅマイノデ*	サカゲイノデ*	カラクサイノデ	#
11	ツヤナシ/イワシロイノデ	サカゲイノデ	トヨグチイノデ*	#
12	カナワラビ属 ナンゴクナライシダ	ホソバナライシダ	ヒロハナライシダ	#

*, 日本固有種

イシガキウラボシ *Lepisorus yamaokae* Seriz.

元々はコウラボシ *L. uchiyamae* (Makino) H.Itô と混同されていたが、芹沢によって分離された。染色体数はイシガキウラボシが $2n=140$ の 4 倍体⁶、コウラボシが $2n=70$ の 2 倍体である⁷。核の *GapCp* と *IBR3* 遺伝子を用いた系統解析により、コウラボシとホテイシダ *L. annuifrons* (Makino) Ching との間の異質 4 倍体である事が明らかとなった。ホテイシダは $n=35$ の 2 倍体である⁸。母方の祖先はコウラボシである。イシガキウラボシは、ほぼ分布域をカバーする静岡県・三重県・高知県の合計 7 地点から採集したが遺伝的変異は無く、単一起源である可能性がある。両親種のニッチは、表 1 の中でおそらく最も大きく分化している。このトリオのニッチ比較については後述する。

アヅマイノデ *Polystichum microchlamys* (H.Christ) Matsum. var. *azumiense* Seriz.

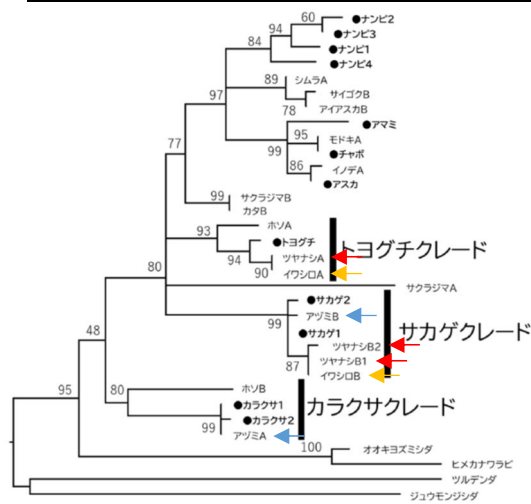


図 1. 3 つの核遺伝子 (*GapCp*, *PgiC*, *AK1*) の結合配列の最尤系統樹

カラクサイノデ *P. microchlamys* var. *microchlamys* とサカゲイノデ *P. retrosopaleaceum* (Kodama) Tagawa の形態的中間性が指摘されていた⁹。アヅマイノデは $n=82$ の 4 倍体だが、カラクサイノデとサカゲイノデは共に 2 倍体である^{10,11}。核遺伝子 (*GapCp*, *PgiC*, *AK1*) を用いた系統解析を行った (図 1)。4 倍体であるアヅマイノデからは 2 種類の配列 (A と B) が得られたが、一方はカラクサククレード、もう一方はサカゲクレードに位置した (図 1 の青矢印)。したがって、カラクサイノデとサカゲイノデの間の異質 4 倍体である事が明らかとなった (図 1)。母方の祖先はカラクサイノデである。カラクサイノデは高山帯、サカゲイノデは山地帯に生育するが、アヅマイノデはまさにその中間標高域に生育する。

ツヤナシイノデ *P. ovatopaleaceum* (Kodama) Sa.Kurata var. *ovatopaleaceum* とイワシロイノデ *P. ovatopaleaceum* var. *coraiense* (H.Christ ex H.Lév.) Sa.Kurata

イワシロイノデとトヨグチイノデは中軸の鱗片の形と付き方によって変種レベルで区別されている。Ebihara¹² によって、葉緑体 DNA ではトヨグチイノデ *P. ohmurae* Sa.Kurata とクレードを形成することが分かってきた。葉緑体 DNA と核遺伝子 (*GapCp*, *PgiC*, *AK1*) を用いた系統解析 (図 1) によって、両変種ともに、トヨグチイノデを母方、サカゲイノデを父方とする異質 4 倍体と判明した (図 1 赤とオレンジ矢印)。AK1 においてツヤナシイノデに 1 塩基の変異が見つかったのみで、両変種の遺伝的分化ははっきりしない。

イノデ亜属におけるその他の知見

4 倍体のイノデ *P. polyblepharon* (Roem. ex Kunze) C.Presl から *GapCp* と *AK1* では 2 種類の配列が得られ、一方は 2 倍体のアスカイノデ *P. fibrillosopaleaceum* (Kodama) Tagawa、もう一方は 2 倍体のアマミデンダ *P. obae* Tagawa のものと近縁であった。葉緑体 DNA 系統樹¹³ ではイノデはアマミデンダより台湾固有の 2 倍体である *P. parvipinnulum* Tagawa との方が近縁である。したがって、*P. parvipinnulum* を母方、アスカイノデを父方とした異質 4 倍体だと推測されるが、核 DNA での検証が必要である。アスカイノデが日本固有であることから、日本で起源した可能性もある。

ナンゴクナライシダ *Arachniodes fargesii* (H.Christ) Seriz.

芹沢¹⁴によって、広義のナライシダから分離され、ホソバナライシダ *A. borealis* Seriz. とヒロハナライシダ *A. quadripinnata* (Hayata) Seriz. subsp. *fimbriata* (Koidz.) Seriz. の異質 4 倍体ではないかと示唆されていた。染色体数のデータもこの仮説と矛盾はない(高宮 私信)。大分県にはホソバナライシダに類似した 4 倍体が存在しており(高宮 私信)、ここで“オオイタ”と仮称する。核の *GapCp* と葉緑体の *rbcL* 遺伝子を用いた解析により、ナンゴクナライシダも“オオイタ”もホソバナライシダを母方、ヒロハナライシダを父方とした異質 4 倍体であると分かった。*GapCp* のヒロハナライシダ由来のホメオログでは、ナンゴクナライシダと“オオイタ”では配列が異なっており、独立起源の可能性がある。

(2) 異質 4 倍体とその祖先親種のニッチ比較

表 1 の事例のうち、標本在データの整理がついていて、トリオの 3 種ともが十分な標本分布を持ち信頼できる種分布モデルを作成できた 6 例(クロノキシノブの西型と東型¹⁵を別けて解析した)について倍数体と祖先親種のニッチのカテゴリー分けを Marchat et al.¹⁶ に従って行った(表 2)。

表 2. 日本産異質 4 倍体とその祖先親種のニッチ比較とカテゴリー分類

	ニッチ幅 (B1)		ニッチ類似度 (D)		ニッチカテゴリー Marchant et al. (2016)
	親1 vs. 親2	親1 vs. 倍	親2 vs. 倍	親2 vs. 倍	
ホクリクハイホラゴケ	0.270	0.349	0.556	0.600	Expansion
ハイホラゴケ (親1)	0.132				
ヒメハイホラゴケ (親2)	0.179				
イズハイホラゴケ	0.130	0.564	0.730	0.553	Expansion
ハイホラゴケ (親1)	0.126				
オオハイホラゴケ (親2)	0.046				
メニッコウシダ	0.172	0.490	0.629	0.694	Contraction
イワハリガネワラビ (親1)	0.224				
ニッコウシダ (親2)	0.181				
クロノキシノブ_東型	0.258	0.229	0.545	0.407	Expansion
ノキシノブ (親1)	0.183				
ナガオノキシノブ (親2)	0.073				
クロノキシノブ_西型	0.334	0.229	0.624	0.363	Expansion
ノキシノブ (親1)	0.183				
ナガオノキシノブ (親2)	0.073				
イシガキウラボシ	0.040	0.093	0.508	0.125	Contraction
コウラボシ (親1)	0.052				
ホテイシダ (親2)	0.086				

Expansion: B1, 倍数体 > 両親; D, 倍数体と親 > 親間平均

Contraction: B1, 倍数体 < 両親; D, 倍数体と親 < 親間平均

Intermediacy: B1, 親 < 倍数体 < 親; D, 倍数体と親 > 親間平均

Novelty: D, 倍数体と親 < 親間平均

ニッチ類似度(D)は、倍数体種と祖先種間では、0.125 から 0.730 の範囲で平均は 0.528 であった。一方、両親種間では、0.093 から 0.564 の範囲で平均は 0.326 であった。北米に固有な異質 4 倍体のトリオについて解析した Marchat et al.¹⁶ では 13 例(うち 10 例がシダ植物)を扱い、倍数体種と祖先種間の平均が 0.42、両親種間の平均が 0.30 であった。北米大陸と日本列島という空間スケールの違いにも関わらず、両親種間の平均値がほとんど同じである点は興味深い。北米でも日本でも、倍数体種と祖先種間の平均が両親種間の平均より大きいのは、倍数体種が基本的には両親種のニッチの中間性を示すためだと解釈できる。ニッチのカテゴリー分類では、ニッチ幅が両親種より大きい Expansion が 4 例、そして両親種より小さくなる Contraction が 2 例となった。Marchat et al.¹⁶ では 13 例中の大部分(8 例)を占めた、ニッチ幅が両親種の中間となる Intermediacy が無い点特徴的である。親種間のニッチが平均より大きく分化しており、異質 4 倍体に東西の遺伝的分化が観察されるクロノキシノブについて以下に詳細にニッチの分析を行う。

クロノキシノブ祖先親種のノキシノブとナガオノキシノブの気候変動に伴う分布変化

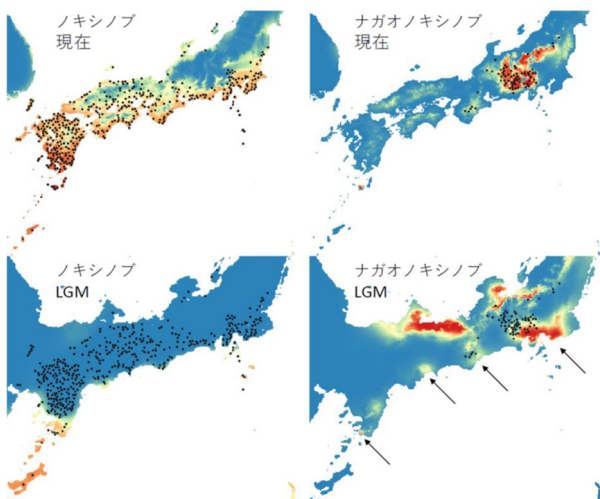


図 2. ノキシノブの現在の分布と、最終氷期最大期(LGM)における分布推定。黒点は現在の分布地点。

った(図 2 下)。ナガオノキシノブは、LGM において関東から東海東部の太平洋沿岸域に集中した分布を示す。他に分布確率は相対的に低い、紀伊半島東南部の海岸域、四国南部、九州南

ニッチ類似度(D)は、倍数体種と祖先種間では、0.125 から 0.730 の範囲で平均は 0.528 であった。一方、両親種間では、0.093 から 0.564 の範囲で平均は 0.326 であった。北米に固有な異質 4 倍体のトリオについて解析した Marchat et al.¹⁶ では 13 例(うち 10 例がシダ植物)を扱い、倍数体種と祖先種間の平均が 0.42、両親種間の平均が 0.30 であった。北米大陸と日本列島という空間スケールの違いにも関わらず、両親種間の平均値がほとんど同じである点は興味深い。北米でも日本でも、倍数体種と祖先種間の平均が両親種間の平均より大きいのは、倍数体種が基本的には両親種のニッチの中間性を示すためだと解釈できる。ニッチ

ノキシノブは暖温帯域の照葉樹林の岩上または樹上に着生して生育する。一方、ナガオノキシノブは、冷温帯域の落葉樹林の樹上に着生して生育する(図 2 上)。両種間の自然雑種は確認されていない。Fujiwara et al.¹⁵ は、遺伝的に分化しているロノキシノブ西型と東型が近畿以西と中部以東でほぼ側所的に分布していることを示した。同様な日本列島での東西分化は、樹木種でよく報告されており、最終氷期における東西の隔離された避難地(リフュージア)からの氷期後の分布拡大パターンを示していると解釈されている。Fujiwara et al.¹⁵ は、この議論にヒントを得て、クロノキシノブの東西型は、最終氷期に東西のリフュージアにおいて、独立に倍数化して生じたという仮説を提唱している。本研究では、この妥当性を検証するため、最終氷期最大期(LGM)における、両種の分布の推定を行

端に離散的に分布適地を持つ(図2 矢印)。ノキシノブは、LGMにおいて九州南部以南を除いて、ほとんど大きな分布を失うと推測された。しかし、ナガオノキシノブに予想される離散的なリフュージア近傍に非常に小さなリフュージアが存在した可能性がある。ナガオノキシノブでは中国地方の日本海側に大きな分布適地が存在するが、ノキシノブの生育適地が日本海側に存在しない。したがって、クロノキシノブの形成に至ったリフュージアが存在したとすれば、図2の矢印の4地点のいずれかであろう。

ニッチ空間の比較

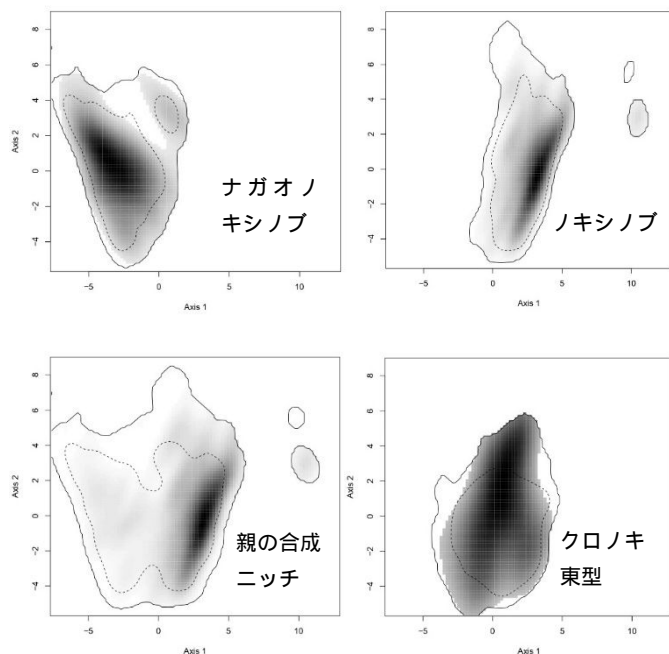


図3. 異質4倍体クロノキシノブ東型とその祖先親種のニッチのEcoSpat解析

クロノキシノブ東型とその祖先親種のニッチを、主成分分析に基づいて解析した。図3の4つのグラフの横軸はbio4, 6, 9と強く関連した気温に関係する主成分1で、縦軸は12, 16, 18と強く関連した降水量に関係する主成分2である。ノキシノブとナガオノキシノブのニッチ分化は主成分1に対応しており、おそらく日本列島における冷温帯-暖温帯の軸に相当すると考えられる。クロノキシノブの分布は、両親のニッチのほぼ境界となる主成分1が0あたりに集中しており、まさに両親種の合成ニッチの中間部分を大きく占めることがわかる。表2に示した通り、クロノキシノブ東型は親種より大きなニッチ幅を持ち、ニッチカテゴリーとしてはExpansionと評価された。これは親種があまり利用していない、中間ニッチを占める事が可能になったのが理由であろう。

Marchant et al.¹⁶の北米での事例13例、そして本研究の日本での事例

6例を合わせて、ニッチカテゴリーにおいて、Noveltyを示したのは1例(北米の*Polypodium saximontanum*)のみである。従って、親種とのニッチ中間性(少なくとも一方の親種とのニッチ類似度が親種間より大きい)を維持したままでも倍数体の確立が可能である事は確かであろう。現在投稿中であるが、表2で最も親種間のニッチ分化が大きいイシガキウラボシの事例では、一方の片親のニッチに似る非対称的なニッチ中間性を示す。この場合、気温や降水量といったマクロな環境でのニッチシフトでなく、親種であるコウラボシの海岸岩上生という特殊なニッチからの交雑による開放が重要であったのだと考えられる。

¹Ebihara A. et al. 2005. Am. J. Bot. 92:1535-1547; ²Ebihara A; ²Ebihara A et al. 2020. Phytotaxa 477:229-242; ³Fujiwara T. et al. 2021. 72(3):205-226; ⁴Fujiwara T. et al. 2018. J. Plant Res. 131:945-959; ⁵Hori K. et al. 2019. Cytologia 84:135-141; ⁶Mitui K. 1971. J. Jpn. Bot. 46:19-32; ⁷Nakato N, Ebihara A. 2016. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. B. 42:25-40; ⁸Mitui K. 1970. J. Jpn. Bot. 45:84-90; ⁹Serizawa S. 1970. J. Jpn. Bot. 45:262-266; ¹⁰Daigobo S. 1973. J. Jpn. Bot. 48:337-344; ¹¹Mitui K. 1976. Bull. Nippon Dental Univ., General Edu. 5:133-140; ¹²Ebihara A. 2011. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. B. 37:63-74; ¹³Le Péchon et al. 2016. BMC Evol. Biol. 16:55; ¹⁴芹沢. 1986. J. Jpn. Bot. 61:48-56; ¹⁵Fujiwara T et al. 2020. PLoS ONE 15:1-28; ¹⁶Marchant BD, Soltis DE, Soltis PS. 2016. New Phytol. 212:708-718

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Tao Fujiwara, Yasuyuki Watano	4. 巻 15
2. 論文標題 Independent allopatric polyploidizations shaped the geographical structure and initial stage of reproductive isolation in an allotetraploid fern, <i>Lepisorus nigripes</i> (Polypodiaceae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLoS ONE	6. 最初と最後の頁 e0233095
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0233095	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 Tao Fujiwara, Junki Ogiso, Sousuke Ishii, Kei Togo, Narumi Nakato, Shunsuke Serizawa, Yi-Shan Chao, Hyoung-Tak Im, Atsushi Ebihara, Yasuyuki Watano	4. 巻 in press
2. 論文標題 Species Delimitation in the Phegopteris decursivopinnata Polyploid Species Complex (THELYPTERIDACEAE)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxonomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 205-226
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/apg.202102	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

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 2件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 石井 壮佑・佐橋 紀男・綿野 泰行
2. 発表標題 モトマチハナワラビを含む日本産オオハナワラビ属の系統解析
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 綿野 泰行
2. 発表標題 分子マーカーが描くパターンに耳を傾ける
3. 学会等名 日本植物分類学会2020年度講演会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 綿野 泰行・江頭 翼・Jose Said Gutierrez-Ortega・藤原 泰央
2. 発表標題 インガキウラボシはコウラボシとホテイシダの異質四倍体である
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 綿野 泰行
2. 発表標題 分子マーカーを用いた植物の小進化・種分化機構の解明
3. 学会等名 日本植物分類学会第19回大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石井 壮佑・綿野 泰行・佐橋 紀男
2. 発表標題 モトマチハナワラビを含む日本産オオハナワラビ属の系統解析
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 杉田 晴哉・海老原 淳・芹沢 俊介・綿野 泰行
2. 発表標題 アヅミノデを含むイノデ亜属植物の起源二倍体種の探索
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 杉田 晴哉・海老原 淳・芹沢 俊介・綿野 泰行
2. 発表標題 アヅミイノデを含む4倍体イノデ亜属植物の起源二倍体種の探索
3. 学会等名 日本植物分類学会21回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 石井 壮佑・佐橋 紀男・綿野 泰行
2. 発表標題 モトマチハナワラビを含む日本産オオハナワラビ属の系統解析～6倍体3サブゲノムの解体～
3. 学会等名 日本植物分類学会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			
その他の国・地域(台湾)	Kaohsiung Medical University			
韓国	Chonnam National University			