

令和 5 年 6 月 14 日現在

機関番号：14503

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2022

課題番号：19K16219

研究課題名（和文）都市化が種分化を促した？：同所的に生育するサギゴケ科植物の種分化機構の解明

研究課題名（英文）Does urbanization drive speciation?: a speciation mechanism in the co-occurring Mazus species.

研究代表者

山本 将也 (Yamamoto, Masaya)

兵庫教育大学・学校教育研究科・助教

研究者番号：80826834

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）：京都御苑で発見されたカワセミソウの進化的起源と花形態の適応的意義の解明を目指して研究を行った。DNA分析の結果、カワセミソウは隣り合って咲く近縁種と遺伝的に区別できることが示され、極めて最近に種分化が起きたことが示唆された。近縁種と比較して著しく伸長した花をつけるカワセミソウには、ほとんど昆虫が来ないが明らかとなり、これが同所的な環境で交雑を抑制している要因の一つと考えられた。しかしながら、なぜ適応的でない花をもつカワセミソウが京都御苑だけに生育するのか？については結論を得ることができなかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

一般的に、種分化は数万年から数十万年のタイムスケールで起こるものであるが、本研究では劇的な花形態の進化が数百年というオーダーで生じたことが示唆された。そして、極めて最近に分かれた姉妹種が隣り合って咲くにも関わらず、種の境界が強固に維持されていることも明らかになった。

本研究の成果は、新たな種が生まれること、そして、それが維持されること、という生物多様性研究の核心をなす課題に答えうる優れた系を発見した、という点で学術的意義が高いものとする。

研究成果の概要（英文）：This study aims to elucidate the evolutionary origins and reproductive systems of *Mazus quadrifidum* discovered in the Kyoto Gyoen National Park. DNA analysis showed the genetic distinctiveness of the species from its co-occurring sister species, *M. miquelii*. Furthermore, demographic analysis suggested a remarkably recent origin of *Mazus quadrifidum*. In the ecological investigation, no effective pollinator was found in the species, which has elongated corolla tube. The observed reproductive failure in the species may contribute to maintain the species boundary among the co-occurring sister species.

研究分野：生物多様性・分類

キーワード：種分化 都市化 ゲノムワイド MIG-seq 繁殖生態 集団遺伝

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

人間活動に伴う土地利用変化(都市化)は、植物送粉者間相互作用を劇的に変容させる。実際に都市部の植物集団では、花粉制限や外来種からの繁殖干渉によって繁殖成功率が低下する傾向にあることが示されてきた。一方で、都市化が花の密度や送粉者の訪花頻度の変化を介して、花の形態形質に影響を与えている可能性も示唆されている。このような現象は、特定の花形質に対して、極めて短期間に、そして強力な選択圧が働いた証拠であることから、植物送粉者相互作用を介した顕花植物の進化や多様化を考える上で新たな知見を提供するものである。しかし、実証的研究がようやく始まった段階であり、知見に乏しい。また、都市化による花の形態形質への影響が種分化を駆動するかどうかは十分に議論されてこなかった。

申請者はこれまで、サギゴケ属の2種サギゴケとカワセミソウを材料とし、都市化によってもたらされる花形質への選択圧が植物の種分化を促す可能性について研究を行ってきた。サギゴケは日本の山地や都市部で広く見られる他殖性植物である。一方で、カワセミソウは2000年に京都御苑(京都市内)で発見され、同所的に生育するサギゴケとは花形態が明瞭に異なることから新種として記載された分類群である。葉緑体DNAの複数領域を用いた解析からは、2種に遺伝的な違いは検出されず、ごく最近に分化したことが示唆された。

カワセミソウは約20mmの細長い花筒によって特徴づけられるが、これは姉妹種のサギゴケや同属の近縁種にはみられない。同所的に生育している姉妹分類群の間で見られるこのような花形態の著しい分化は、それを促す強い自然選択圧が彼らの生育環境に存在することを示唆している。しかしながら、現時点では2種の送粉様式について十分な理解が進んでおらず、カワセミソウの花形質がもつ適応的意義は未だ明らかではなかった。

これまでの申請者による研究は、2種が姉妹種であること、その種分化が最近に起きたことを示唆している。一方で、広域に分布するサギゴケのうち、いつどの系統からカワセミソウが派生したのかについては明らかになっていない。また、同所的に生育している2種の生殖隔離の程度や送粉様式、さらに都市と非都市環境下における訪花昆虫相の違いについても未解明である。これらは、都市化によってもたらされた新たな自然選択圧が、植物の種分化を駆動するかどうか、ということを検証する上で極めて重要な知見である。

2. 研究の目的

本研究では、都市部で同所的に生育し、花形質が著しく分化したサギゴケ科植物2種を材料とし、ゲノム網羅的な遺伝子解析と送粉生態学的手法を用いることで、種分化過程における都市化の相対的な貢献度を解明することを目指すものである。具体的には、カワセミソウの系統的起源、種間における生殖隔離の有無、花形態の適応的意義を明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

カワセミソウの系統的起源

カワセミソウとサギゴケの種分化過程を復元するために、カワセミソウは域外保全集団を含む3集団、サギゴケは分布域を網羅するように全国から80集団を採集した。ゲノムを網羅的に解析するMIG-seq法を用いて、合計400個体の塩基配列情報を取得し、SNPsの検出を行った。得られたSNPs情報を基に、系統解析や集団動態推定などの集団遺伝学的解析を行った。

種間における生殖隔離の推定

で取得したSNPs情報を用いて、カワセミソウとサギゴケが同所的に生育する集団を対象に、種間の遺伝子流動の程度を推定した。これに加えて、実際に交配実験を行い、交雑によって種子が形成されるのか、また、雑種に稔性があるのかを確認した。

花形態の適応的意義

2種が同所的に生育する集団を対象に、訪花昆虫の種類と頻度を野外観察によって確認した。また、結実期には結果率や結実率も測定し、2種の繁殖成功率を比較した。

4. 研究成果

カワセミソウの系統的起源

約500SNPsを取得し解析したところ、カワセミソウの遺伝的独自性が強く示唆された。また、サギゴケには地理的な遺伝構造が存在することが示唆され、東日本、中部～近畿、中国～九州の集団が遺伝的なクラスターを形成した。集団動態モデルを推定したところ、カワセミソウは近畿地方のサギゴケ集団から分岐したモデルがもっとも支持され(事後確率97%)、推定された分岐の年代は約100年前(95%HPD: 31-264)と極めて最近であることが示唆された。

種間における生殖隔離の推定

MIG-seq法により得られた遺伝データを基に、2種が同所的に生育する集団の種間にお

る遺伝子流動の程度を推定したところ、遺伝子流動がほとんど生じていないことが示唆された。その一方で、人工交配ではF1世代を簡単に作成することができ、その稔性も認められた。なお、F1個体の花はサギゴケと同様の花形質を示した。

花形態の適応的意義

訪花昆虫観察の結果、近縁種のサギゴケではビロードツリアブやハナバチ類、特にマルハナバチ・コハナバチ・ハキリバチの仲間が高い頻度で訪花することが明らかとなった。その一方で、カワセミソウでの訪花頻度は極めて低く、サギゴケの1/20にも満たなかった。また、カワセミソウだけに訪花する昆虫もみられず、ほとんどの訪花者は採餌行動を示さなかった。結実期の調査からは、結実しているカワセミソウの個体は認められなかったものの、直前に草刈りが入ったこともあり、正確な繁殖状況は明らかにすることができなかった。人工交配実験からは、カワセミソウにはサギゴケと同様に自家不和合性が備わっていることが強く示唆された。以上の結果から、カワセミソウの花形態に適合する送粉者が存在しないことが、種間での交雑を抑制しているのではないかと推察された。

研究開始当初、カワセミソウとサギゴケの間に遺伝的な違いは存在しないと予想していたが、一連のDNA分析の結果はそれらの予想を大きく裏切るものであった。その一方で、独自の花をもつカワセミソウに特定のパートナーが存在する可能性は低く、本研究の結果からは、カワセミソウの花形態の進化が適応的であること、そして、種分化が都市化と関連するもの、と結論づけることはできなかった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計13件（うち査読付論文 9件 / うち国際共著 5件 / うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Ikeda Masafumi, Yamamoto Masaya	4. 巻 17
2. 論文標題 Ideology in Science Textbooks for Japanese Students in East Asian Colonies: Focusing on Plant Species that Appear in Manchuria Textbooks	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Eurasia Journal of Mathematics, Science and Technology Education	6. 最初と最後の頁 em1947 ~ em1947
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.29333/ejmste/9757	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 Yamamoto Masaya, Sugawara Honami, Fukushima Kazuhiro, Setoguchi Hiroaki, Kurata Kaoruko	4. 巻 12
2. 論文標題 Genetic and reproductive characterization of distylous <i>Primula reinii</i> in the Hakone volcano, Japan: implications for conservation of the rare and endangered plant	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Threatened Taxa	6. 最初と最後の頁 17263 ~ 17275
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11609/jott.6532.12.17.17263-17275	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 向陽康人、山本将也、笠原恵	4. 巻 33
2. 論文標題 兵庫県高等学校における分子生物学実験の実態に関する一考察：アンケート結果から見えたこと	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 兵庫教育大学学校教育学研究	6. 最初と最後の頁 121-128
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 無
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 -
1. 著者名 上野勝典, 上野由貴枝, 山本将也	4. 巻 95
2. 論文標題 高知県と岐阜県で見られるフデリンドウ (リンドウ科) の花の小型化	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 植物研究雑誌	6. 最初と最後の頁 162-166
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 オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamamoto M, Takahashi D, Yu CC, Setoguchi H	4. 巻 65
2. 論文標題 Development and characterization of EST-SSR markers in creeping mazus (<i>Mazus miquelii</i>), and cross-amplification in five related species	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Taiwania	6. 最初と最後の頁 249-252
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 山本将也, 平誠	4. 巻 14
2. 論文標題 遺伝子解析に基づく両神山産コイワザクラ (サクラソウ科) の分類学的考察	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 埼玉県立自然の博物館研究報告	6. 最初と最後の頁 11-16
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 オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 山本将也	4. 巻 56
2. 論文標題 京都御苑固有植物カワセミソウ (サギゴケ科) の系統的位置付け	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 兵庫教育大学研究紀要	6. 最初と最後の頁 189-193
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 無
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 -

1. 著者名 Yamamoto Masaya, Takahashi Daiki, Horita Kiyoshi, Setoguchi Hiroaki	4. 巻 124
2. 論文標題 Speciation and subsequent secondary contact in two edaphic endemic primroses driven by Pleistocene climatic oscillation	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Heredity	6. 最初と最後の頁 93 ~ 107
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41437-019-0245-8	査読の有無 無
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 -

1. 著者名 Yamamoto M, Takahashi D, Yu CC, Setoguchi H	4. 巻 65
2. 論文標題 Development and characterization of EST-SSR markers in creeping mazus (<i>Mazus miquelii</i>), and cross-amplification in five related species.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Taiwania	6. 最初と最後の頁 249-252
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.6165/tai.2020.65.249	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 山本将也、平誠	4. 巻 14
2. 論文標題 遺伝子解析に基づく両神山産コイワザクラ (サクラソウ科) の分類学的考察	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 埼玉県立自然の博物館研究報告	6. 最初と最後の頁 11-16
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 オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamamoto M, Takahashi D, Horita K, Setoguchi H	4. 巻 124
2. 論文標題 Speciation and subsequent secondary contact in two edaphic endemic primroses driven by Pleistocene climatic oscillation.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Heredity	6. 最初と最後の頁 93-107
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41437-019-0245-8	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 山本将也	4. 巻 56
2. 論文標題 京都御苑固有植物カワセミソウ (サギゴケ科) の系統的位置付け	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 兵庫教育大学研究紀要	6. 最初と最後の頁 189-193
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 無
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 上野勝典, 上野由貴枝, 山本将也	4. 巻 95
2. 論文標題 高知県と岐阜県で見られるフテリンドウ (リンドウ科) の花の小型化	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 植物研究雑誌	6. 最初と最後の頁 163-167
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 オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計7件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 山本将也, 長澤耕樹, 伊東拓朗, 陶山佳久, 高橋大樹
2. 発表標題 京都御苑固有植物カワセミソウの進化的起源と姉妹種サギゴケの遺伝構造
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 向陽康人, 山本将也, 笠原恵
2. 発表標題 高等学校におけるバイオテクノロジーに関する実験の教材開発
3. 学会等名 日本生物教育学会第105回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山本将也
2. 発表標題 岩に生えるサクラソウの進化史・生態・保全
3. 学会等名 2020年度日本植物分類学会講演会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山本将也
2. 発表標題 絶滅危惧植物チチブイワザクラの保全に向けた遺伝的多様性解析
3. 学会等名 第52回種生物学シンポジウム 2020年12月
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 宮本佳奈, 山本 将也, 倉田薫子
2. 発表標題 絶滅危惧植物チチブイワザクラ <i>Primula reinii</i> var. <i>rhodotricha</i> の保全に向けた遺伝的多様性解析
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 孫田佳奈, 山本将也, 高橋大樹, 永野惇, 瀬戸口浩彰
2. 発表標題 日本列島において多様化したダイモンジソウ群の系統進化
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 山本将也
2. 発表標題 日本固有のサクラソウ属植物における種分化と保全の研究
3. 学会等名 日本植物分類学会第19回大会
4. 発表年 2020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
---------	---------