

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 12 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2010～2013

課題番号：22255003

研究課題名(和文)小笠原諸島の植物相の起源と進化を分子植物地理学的に探る

研究課題名(英文)Phylogeographical studies on the origin and evolution of plants in the Bonin Islands, Japan

研究代表者

村上 哲明(Murakami, Noriaki)

首都大学東京・理工学研究科・教授

研究者番号：60192770

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 36,400,000円、(間接経費) 10,920,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、小笠原諸島に生育する植物種の起源地を推定するために、小笠原諸島とその近隣地域で現地調査を行い、小笠原産のものと同種および近縁種と考えられる植物種を採集した。分子系統地理学的解析の結果、小笠原諸島固有植物ムニンハナガサノキ(アカネ科)は、これまで同種と扱われてきたハナガサノキよりむしろ台湾から中国南東部に分布する*Gynochthodes parvifolia*と最も近縁であることが示されたことから、この植物は東アジア起源であることが示唆された。また、雄性両全性異株という被子植物では稀な性表現を示すムニンハナガサノキは雌雄異株から進化したことも示唆された。

研究成果の概要(英文)：In the present study, we conducted a molecular phylogeographic analysis of several taxa to elucidate the geographical origin of the species occurring in the Bonin Islands, Japan. We collected several plant materials from the Bonin Islands and its surrounding areas, such as the Ryukyus, Taiwan, the Philippines, Guam, and the Hawaiian Islands. Our phylogenetic results showed that *Gynochthodes boninensis* (Rubiaceae), endemic to the Bonin Islands is most closely related to *G. parvifolia* from Taiwan rather than *G. umbellata*, which was treated as the same species as *G. boninensis*. This result suggests that *G. boninensis* may have originated from a progenitor native to eastern Asia. *Gynochthodes boninensis* is reported to have an androdioecious sexual system, which is rare in flowering plants, whereas its closely relatives, *G. parvifolia* and *G. umbellata* are dioecious. The androdioecious sexual system of this species may have evolved from dioecy.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物多様性・分類

キーワード：分類学 小笠原諸島 植物 植物地理学 進化

1. 研究開始当初の背景

小笠原諸島(以下、小笠原と記述する)は一度も大陸と陸続きにならなかったことがない「海洋島」であり、一番近い大きな陸地(本州)からでも約1000kmも離れている。現在、小笠原には維管束植物が102科327種自生しており、そのうち約40%が固有種である(豊田2003)。山崎(1970, 1981)は、押し葉標本を用いた近隣地域の植物群との比較形態学的研究から、(1)小笠原の山地林に生育する植物種の多くが九州南部~琉球列島、台湾、中国、さらには東南アジアの熱帯地域に同種あるいは近縁種が分布すること、(2)海岸や山地の岩場に生育するものは、ポリネシア(ハワイなど)やミクロネシア(サイパン、グアムなど)に近縁種が分布することを報告している。

このように小笠原の植物種については、形態の比較によってその起源地が既に大まかに推定されている。しかも、距離的な近さから、琉球列島が起源である植物種が多いのではないかと考えられてきた。ところが、我々によるいくつかの小笠原の山地林の植物種について琉球列島のものと同種と分子レベルの比較を行った結果では、この仮説は支持されていない。例えば、シダ植物の例として、小笠原に分布するシマオオタニワタリ類(チャセンシダ科)の種は、琉球列島に分布するヤエヤマオオタニワタリと同種と考えられてきた。しかし、葉緑体 *rbcl* 遺伝子(約1200塩基対)の配列を比較してみると、沖縄本島、石垣島、西表島、南北大東島のもが互いに全く同じか、違っても1塩基に対して、小笠原のものはそれらとは5-6塩基も配列が異なっていた。*rbcl* 遺伝子の塩基配列が1塩基置換するのに平均して1-数百万年かかることを考えると、小笠原と琉球のものは起源が異なっている可能性が高い。よって、小笠原のものより類似した *rbcl* 遺伝子をもつシマオオタニワタリ類を近隣地域で再検索する必要がある。また、被子植物の例として、小笠原に自生するセンダン、四国、九州、琉球列島に分布するセンダンと同じものと考えられてきた。しかし、核の遺伝マーカーを用いた遺伝的比較を行うと、小笠原産(父島、母島、南硫黄島)のものは、四国、九州、琉球列島のものとは遺伝的に大きく分化していることが分かった。さらに、琉球から街路樹として父島に移植されたセンダンは、それら同士では交雑して子孫を残しているのに対して、小笠原に自生するセンダンとは全く交雑しないことも我々の研究によって明らかになった。センダンは中国大陸の東南部にも分布するので、小笠原のセンダンは琉球ではなく、中国大陸に起源を求めるべきであろう。

これら2つの事例が示すとおり、小笠原の植物相は、形態が似ていることと距離的に近いことで琉球由来のものが大部分であるという仮説は必ずしも当てはまらず、小笠原の

植物の起源はもう少し広い範囲を対象にして、またDNAレベルのマーカーも活用して推定していく必要があることから、本研究を開始した。

2. 研究の目的

(1)小笠原に分布する植物種と、海外・国内の起源候補地域に生育する近縁種のDNA情報を比較することで、小笠原に自生する植物種の起源地を信頼性高く推定する。
(2)小笠原と推定起源地域の間で、生育環境、送粉昆虫、種子散布動物、共生菌類、花の性表現などの比較をすることで、小笠原に自生する植物は移入後、島内でどのような進化的変化を遂げたか明らかにする。

3. 研究の方法

(1)小笠原とその近隣地域: フィリピン共和国(2011.01)、中国南東部(2011.02)、奄美大島(2011.03)、グアム(2011.06)、台湾北部と蘭嶼島(2011.09)、オアフ島(2011.09)、マレーシア(2012.02)で現地調査を行い、小笠原産のものと同種および近縁種と考えられる植物種の採集を行った。
(2)サンプルからDNAを抽出し、葉緑体 *rbcl*、*trnT-F*、*rps16*、核ITS、ETSの塩基配列をDNAシーケンサーにより解読した。
(3)得られた塩基配列に基づいて、ベイズ法、最尤法、最節約法で系統樹をそれぞれ構築し、小笠原に分布する植物種の起源地を推定した。
(4)得られた系統樹に、訪花昆虫や花の性表現の情報を重ね合わせることで、小笠原の植物種が示す生態的・形態的特徴はどのような進化的変化を遂げたものか推定した。

4. 研究成果

本研究では、*Gynochthodes* 属(アカネ科)とアオガンピ属(ジンチョウゲ科)の植物について、小笠原(父島、母島、兄島)とその近隣地域に分布する同種、あるいは近縁種を概ね採集し、塩基配列の比較および起源地推定を行うことができた。その成果を以下に示した。

(1) 小笠原諸島固有植物ムニンハナガサノキの起源と性表現の進化

ムニンハナガサノキ *Gynochthodes boninensis* は、アカネ科の常緑藤本で、小笠原諸島の固有植物である。この植物は、被子植物において極めて稀な雄性両全性異株 (androdioecy: 雄株+両性株) という性表現を示す。本研究では、ムニンハナガサノキの起源を明らかにするとともに、特異な性表現の由来を推定するために、アジアから太平洋地域に分布する同属の藤本植物29種61サンプルを対象に、核ITSとETSおよび葉緑体 *trnT-F* の塩基配列にもとづく系統解析を行った。

系統解析の結果、小笠原固有植物ムニンハ

ナガサノキは単系統群となり、これまで同種として扱われてきたハナガサノキ *G.*

umbellata より、台湾から中国南東部に分布する *G. parvifolia* に最も近縁であることが示された。これらの結果から、ムニンハナガサノキは東アジア起源であることが示唆された。小笠原諸島の植物相は、琉球列島や台湾、フィリピンなどの地域の植物相と類似することが知られており (Kobayashi and Ono, 1987)、本研究においても、ムニンハナガサノキを例に分子レベルで小笠原諸島の植物相の成立プロセスを支持した。

次に、系統樹上に性表現を重ね合わせて、ムニンハナガサノキの雄性両全性異株化の進化過程を推定した。ムニンハナガサノキは雄性両全性異株であるのに対し、その近縁種 *G. parvifolia*、ハナガサノキ、*G. villosa* はすべて雌雄異株 (dioecy: 雄株 + 雌株) である。よって、ムニンハナガサノキが示す雄性両全性異株は雌雄異株から進化したことが示唆された。一般的に、雄性両全性異株は雌雄異株から進化したと考えられており、*Datisca glomerata* と *Mercurialis annua* でこの仮説が支持されている。本研究においても、この仮説を支持した。

小笠原諸島のような海洋島では雌雄異株化した植物が比較的多く自生することが知られている (雌雄異株植物の割合: ハワイ諸島 14.7%、トンガ 16%、グアム 13%、小笠原諸島 9%)。しかし、ムニンハナガサノキは現在までのところ、小笠原諸島で唯一の雄性両全性異株植物であり、この植物の進化的意義は非常に興味深い。ムニンハナガサノキの雄性両全性異株化は、小笠原での独特な送粉昆虫相に適応した可能性が考えられるので、今後は、小笠原諸島と起源地での詳細な生態学的な調査から性表現の進化過程に関する知見を得ていきたい。

(2) 日本および周辺域に分布するアオガンピ属植物の系統関係

アオガンピ属は、東アジアからオーストラリアおよび太平洋の島嶼域に約 70 種分布する。日本では、小笠原諸島固有植物ムニンアオガンピと琉球から台湾南部、フィリピンに分布するアオガンピが知られ、両種は近縁と考えられてきた。本研究では、日本および周辺域に分布するアオガンピ属植物の遺伝的な実体を明らかにするために、葉緑体 *rbcL*、*rps16*、*trnT-F*、核 ITS の塩基配列にもとづく分子系統解析を行った。

系統解析の結果、アオガンピ属植物は 3 つのクレードを形成した: (1) 小笠原諸島固有植物ムニンアオガンピーハワイ諸島固有種

パラオ産 *Wikstroemia elliptica* クレード、(2) 琉球列島、台湾南部、蘭嶼島産アオガンピクレード、(3) 台湾北部と緑島産 *W. indica* クレード。これまでの比較形態学的研究において、ムニンアオガンピはアオガンピと類縁関係にあるとされてきたが、本研究により、

小笠原諸島固有植物ムニンアオガンピは、アオガンピよりむしろハワイ諸島固有種やパラオ産の植物種と系統的に近いことが示された。ただし、ムニンアオガンピの起源地については、近縁種間の遺伝的な類縁性が高く、精度の高い系統樹を構築することができなかったため、起源地を推定することができなかった。今後は、進化速度の速い分子マーカーを用いて分子系統解析を行い、ムニンアオガンピの起源地を明らかにする予定である。

5. 主な発表論文等

(雑誌論文) (計 10 件)

Tsuneki, S., Kato, H. & Murakami, N. 2014. Ecological and genetic differentiation in *Persea boninensis* (Lauraceae) endemic to the Bonin (Ogasawara) Islands. *Plant Sp. Biol.* 29 (1): 16-24 査読有
DOI:10.1111/j.1442-1984.2012.00383.x

Sugai, K., Suzuki, S., Nagamitsu, T., Murakami, N., Kato, H. & Yoshimura, H. 2013. Genetic differentiation in *Elaeocarpus photiniifolia* (Elaeocarpaceae) associated with geographic distribution and habitat variation in the Bonin (Ogasawara) Islands. *J. Plant Res.* 126 (6): 763-774 査読有
DOI:10.1007/s10265-013-0571-5

Oguri, E., Sugawara, T., Peng, C-I., Yang, A. T. Y. & Murakami, N. 2013. Geographical origin and sexual-system evolution of the androdioecious plant *Gynochthodes boninensis* (Rubiaceae), endemic to the Bonin Islands, Japan. *Mol. Phylogenet. Evol.* 68 (3): 699-708 査読有
DOI:10.1016/j.ympev.2013.04.019

Oguri, E., Yamaguchi, T., Tsubota, H., Deguchi, H. & Murakami, N. 2013. Geographical origin of *Leucobryum boninense* Sull. & Lesq. (Leucobryaceae, Musci) endemic to the Bonin Islands, Japan. *Ecol. Evol.* 3 (4): 753-762 査読有
DOI:10.1002/ece3.492

Oguri, E., Yamaguchi, T., Kajita, T. & Murakami, N. 2013. Microsatellite markers for *Leucobryum boninense* (Leucobryaceae), endemic to the Bonin Islands, Japan. *Appl. Plant Sci.* 1 (5): 1200399 査読有
DOI:10.3732/apps.1200399

Tomizawa, Y., Shinmura, Y., Wee, A. K. S., Takayama, K. et al. (他 18 名、Murakami, N.=18 番目、Kajita, T.=22 番目). 2013. Development of 11 polymorphic microsatellite markers for *Xylocarpus granatum* (Meliaceae)

using next-generation sequencing technology. Conservation Genet. Resour. 5 (4): 1159-1162 査読有
DOI:10.1007/s12686-013-9990-9
Sugita, N., Ootsuki, R., Fujita, T., Murakami, N. & Ueda, K. 2013. Possible spore dispersal of a bird-nest fern *asplenium setoi* by Bonin flying foxes *Pteropus pselaphon*. Mammal Study 38 (3): 225-229 査読有
DOI:10.3106/041.038.0301
Kato, S., Ohi-Toma, T., Murakami, N. & Kato H. 2013. Development of microsatellite markers from four *Pittosporum* taxa (Pittosporaceae) endemic to the Ogasawara (Bonin) Islands with cross-amplification in Ogasawara *Pittosporum* and *P. tobira*. Conservation Genet. Resour. 5 (1): 185-190 査読有
DOI:10.1007/s12686-012-9764-9
Sugai, K., Suzuki, S., Uchiyama, K., Murakami, N., Kato, H. & Yoshimura, H. 2012. Development of EST-SSR markers for *Elaeocarpus photinifolia* (Elaeocarpaceae), an endemic taxon of the Bonin Islands. Am. J. Bot. 99 (2): e84-e87 査読有
DOI:10.3732/ajb.1100391
Tsuneki, S., Sugawara, T., Watanabe, K. & Murakami, N. 2011. Sexual differentiation in *Ligustrum micranthum* (Oleaceae), endemic to the Bonin (Ogasawara) Islands. Acta Phytotax. Geobot. 62 (1): 15-23 査読有

[学会発表](計14件)

山田 香菜子、角川(谷田辺) 洋子、加藤 英寿、村上 哲明「日本産ヤエヤマオオタニワタリの実態」
日本植物分類学会第13回大会
2014年3月21日 熊本大学
須貝 杏子、鈴木 節子、永光 輝義、村上 哲明、加藤 英寿、吉丸 博志「小笠原諸島父島列島におけるシマホルトノキの生育環境に対応した遺伝的分化」
日本植物分類学会第12回大会
2013年3月15日 千葉大学
小栗 恵美子、菅原 敬、横山 潤、村上 哲明「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
2013年3月15日 千葉大学
山田 香菜子、角川(谷田辺) 洋子、加藤 英寿、村上 哲明「シマオオタニワタリ類の受精と胞子体の発生」
日本植物分類学会第12回大会
2013年3月15日 千葉大学
須貝 杏子、鈴木 節子、永光 輝義、

村上 哲明、加藤 英寿、吉丸 博志「シマホルトノキにおける生育環境に応じた遺伝構造と分化維持要因」
日本生態学会第60回大会
2013年3月6日
静岡県コンベンションアーツセンター
常木 静河、加藤 英寿、吉田 圭一郎、村上 哲明「野外集団における自然選択の検出～小笠原産タブノキ属植物と材料として～」
日本進化学会第14回大会
2012年8月22日 首都大学東京
山田 香菜子、角川(谷田辺) 洋子、村上 哲明「日本産シマオオタニワタリ類の前葉体の成長過程の観察」
日本植物分類学会第11回大会
2012年3月23日 大阪学院大学
小栗 恵美子、菅原 敬、彭 鏡毅、村上 哲明「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過程を探る」
日本植物分類学会第11回大会
2012年3月23日 大阪学院大学
須貝 杏子、鈴木 節子、村上 哲明、加藤 英寿、吉丸 博志「小笠原諸島の固有木本種にみられた明瞭な遺伝構造シマホルトノキにおける事例」
日本植物分類学会第11回大会
2012年3月23日 大阪学院大学
Sugai, K., Murakami, N. & Kato, H.「Genetic structure of *Symplocos* (Symplocaceae) in the Bonin (Ogasawara) Islands using microsatellite markers」
XVIII International Botanical Congress
2011年7月28日 Melbourne Exhibition and Convention Centre
Tsuneki, S., Murakami, N., Yoshida, K. & Kato, H.「Detecting initial stage of ecological speciation in the genus *Persea* on the Bonin Islands, Japan」
XVIII International Botanical Congress
2011年7月28日 Melbourne Exhibition and Convention Centre
Sugai, K., Mori, K., Murakami, N. & Kato, H.「Assessment of genetic disturbance in the wild populations of *Meria azedarach* L. in the Bonin (Ogasawara) Islands」
East Asian Plant Diversity and Conservation 2010
2010年8月20日 Seoul National University
山田 香菜子、谷田辺 洋子、村上 哲明「シマオオタニワタリ類の親子判定に有用な核マーカーの開発」
日本植物学会第74回大会
2010年9月11日 中部大学

常木 静河、村上 哲明、吉田 圭一郎、
加藤 英寿「小笠原産タブノキ属植物の
適応放散的種分化について」
日本植物学会第74回大会
2010年9月11日 中部大学

6. 研究組織

(1) 研究代表者

村上 哲明 (MURAKAMI, Noriaki)
首都大学東京・大学院理工学研究科・教授
研究者番号：60192770

(2) 研究分担者

可知 直毅 (KACHI Naoki)
首都大学東京・大学院理工学研究科・教授
研究者番号：30124340

瀬尾 明弘 (SEO Akihiro)
京都大学・大学院理学研究科・研究員
研究者番号：30378567

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

林 文男 (HAYASHI Fumio)
首都大学東京・大学院理工学研究科・准教授
研究者番号：40212154

(3) 連携研究者

邑田 仁 (MURATA Jin)
東京大学・大学院理学系研究科・教授
研究者番号：90134452

横田 昌嗣 (YOKOTA Masatsugu)
琉球大学・理学部・教授
研究者番号：90166885

梶田 忠 (KAJITA Tadashi)
千葉大学・大学院理学研究科・准教授
研究者番号：80301117

加藤 英寿 (KATO Hidetoshi)
首都大学東京・大学院理工学研究科・助教
研究者番号：50305413

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

古川 聡子 (FURUKAWA Toshiko)
首都大学東京・大学院理工学研究科・助教
研究者番号：00221565