

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 28 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2010～2013

課題番号：22570088

研究課題名(和文)フウロソウ属植物の不可解な分布様式を解明する、繁殖干渉理論の実証的研究

研究課題名(英文)Effect of reproductive Interference on distributional relationships in Geranium

研究代表者

西田 佐知子(Nishida, Sachiko)

名古屋大学・博物館・准教授

研究者番号：10311490

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円、(間接経費) 870,000円

研究成果の概要(和文)：植物には、気温や地質条件などでは説明できない不可解な分布様式を示すものがある。このような分布は、繁殖干渉という、繁殖過程で他種(とくに生殖機構が似ている近縁種)が悪影響を与える現象で説明できる可能性がある。そこで本研究では主にフウロソウ属植物などを用い、繁殖干渉が植物の分布に及ぼす影響について調査と解析を行った。

その結果、フウロソウ属の中でも繁殖干渉が見られること、それが近縁種の棲み分けなどに関わっている可能性があることを確認した。

研究成果の概要(英文)：Reproductive Interference (RI) has been gaining an attention for its explanatory power in distributional relationships between closely related species. We focused on several plants including Geranium species and investigated if RI between the congeneric species affected on their distributional relationships.

Based on our study, we found that a pair of Geranium species exerted RI to each other, which might be a reason for their habitat partitioning. We also recognized a strange distributional pattern for *G. robertianum* in Japan, in which a few populations were known to be restricted as endangered but other populations were recently found supposedly as invasive plants. Our molecular phylogenetic analyses suggest that the recently found populations are more likely naturalized from sources outside Japan.

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：繁殖干渉 フウロソウ属 生物地理

## 1. 研究開始当初の背景

植物の中には不可解な分布様式を示すものがあり、生物地理学的には謎だとされてきた。たとえば、同じ種が中間に空白地帯を残したまま南北に分れて分布していたり、ある地域では特殊な地質にしか分布しない種が、他地域では地質に関わりなく生育していたりする。これらの分布様式は気温や地質条件では説明できない。今までこのような分布は各種個別の歴史的事情が強調され、共通した要因について説明が試みられることはなかった。しかし、生物の分布を説明する要因として新しく、繁殖干渉という理論が提唱されるようになった。

繁殖干渉とは、他種（とくに生殖機構が似ている近縁種）によって引き起こされる、繁殖過程における適応度の低下をいう。1980年代にハチドリに寄生するダニの研究から提唱されていたが、2008年より、植物も含めたより広い生物での現象として注目されるようになった。植物での繁殖干渉は、近縁種の花粉がめしべに付くことで悪影響を受ける結果、結実率が低下するなどの形であらわれる。繁殖干渉では、干渉を受ける側の子孫が減る結果、次世代では干渉する側の頻度がより大きくなる。つまり、次世代で干渉の悪影響がより強くなるという、正のフィードバックを伴う。そのため、片方の種の繁殖干渉が若干大きいだけでも、世代を比較的短期間繰り返すだけで生物の分布を塗り替えるような強い効果をもたらさう。

この繁殖干渉の植物における影響については、申請者を含め複数の研究者によって、外来種を使った検証研究が進んでいる。たとえば申請者らは2008年、セイヨウタンポポによるカンサイタンポポの駆逐という外来種問題に、繁殖干渉が強く関わっていることを明らかにした。この研究に続いて2009年、外来種問題を扱うオランダの国際雑誌には、

タンポポに関する新たな検証研究や、外来オナモミ類における分布現象に関する研究などが次々発表されるようになった。

このように、外来種による繁殖干渉の研究は進みはじめているが、一方、この理論が野生植物の分布において考慮されたことはまだほとんどない。人為的に導入された外来種は特殊だとして、野生植物同士の関係とは切り離して考えられるせいかもしれない。しかし、野生植物でも繁殖に関するシステムに違いはなく、繁殖干渉が過去に働いて分布に影響を及ぼした可能性は十分ある。

## 2. 研究の目的

そこで申請者はフウロソウ属をはじめとする植物を使って、今まで不可解とされてきた野生植物の分布様式を、繁殖干渉で解明したいと考えた。

フウロソウ属は、世界の温帯に約430種分布している。その分布様式には気候などでは説明のつかないものが多く、生物地理学的に興味深い謎を残している。

たとえば、日本では石灰岩地2地域にしか分布しない種が、海外では石灰岩以外の環境に広く分布する。ヨーロッパでは限られた分布しかしない種には、アメリカなどで侵略種として問題になっている種もある。また、ともに全国的に分布し同所的に生育するとされる2種が、実際には住み分けている可能性もみられる。これらの分布様式については、他の多くの野生植物同様、統合的説明が試みられたことはない。

そこで申請者は、フウロソウ属の中で不可解な分布を示す種などを中心に、繁殖干渉という生物間の相互作用を検証したいと考えた。

### 3. 研究の方法

具体的には、ヒメフウロ、ゲンノショウコとミツバフウロなどを対象に、これらについて各地での分布の詳細を調査し、分布の実態・相互間作用の有無を観察した。

ヒメフウロに関しては全国の植物愛好家に協力を仰ぎ、各地に最近見つかった個体群のサンプルを入手し、それらと滋賀および徳島の石灰岩地に局地的に生育している個体について、葉緑体DNA (trn L-F, trn HpsbA) および核DNA (ITS) の塩基置換配列を用いた分子系統解析を行った。また、栽培実験を行い、最近見つかった個体群由来の種子と石灰岩に局地的に分布する個体由来の種子で、石灰の多少による発芽の違いを比較した。

ゲンノショウコとミツバフウロについては、滋賀県北部で両者が分布する地域において、両種の相対頻度と結実率の関係を調査したほか、人工授粉を行い相手種の花粉による悪影響を調べた。雑種形成の可能性について、アロザイムを用いた分析も行った。また、個体レベルでの詳細な分布を調査し、両種が小さな空間スケールで見えた場合は棲み分けを行っているのではないかどうかを検証し、さらにその個体の分布と日照条件および湿度環境の関係を調査した。

これらフウロソウ属の研究のほか、繁殖干渉自体のメカニズムを調べるため、タンポポを用いて花粉と雌しべ間の相互作用を観察した。

### 4. 研究成果

ヒメフウロについては、滋賀県と徳島県の4ヶ所から採取した石灰岩地に生育する個体群、国内15カ所の新しく見つかった個体群、市販されているイギリス原産個体などを解析に用いた結果、系統樹は最近見つかった集団、イギリス原産の個体、日本の従来分布にある集団の大きく3つのクレードに分かれた。新しく見つかった集団の由来はまだ

不明であるが、日本在来の集団からの逸出とは考えにくい結果となった。なお、アメリカなどに帰化している個体はイギリス原産の栽培品と同じクレードに含まれた。そのことから、日本で新しく見つかった集団はアメリカなどへ帰化している系統とも異なる可能性が示唆された。種子の栽培の結果は、最近見つかった個体群由来の種子も、石灰岩地に局地的に生育する個体群由来の種子も、石灰の多少に関わらず発芽をすることが確認できた。これらの結果より、ヒメフウロの分布は石灰岩だけが要因で決定しているわけではないことが示唆された。しかし、この分布様式に繁殖干渉という現象がどのように関わっているのかについてはまでは明らかにできず、今後の課題として残された。

ゲンノショウコとミツバフウロについては、野外調査によって両種が相手種に繁殖干渉を与えている可能性が示唆された。この結果と、人工授粉による結実率変化についての結果を総合すると、両種の繁殖干渉プロセスには雑種形成が関わっている可能性が示唆された。また、個体レベルでの分布調査により両種の棲み分けの可能性が示唆されたが、棲み分けと日照・湿度条件の間には強い相関は見られなかった。

繁殖干渉の具体的なメカニズムについては、近畿地方のカンサイタンポポとトウカイタンポポに各種の花粉を人工授粉し、在来タンポポの雌しべがどのような反応を示すかを比較した。その結果、まず在来2種の雌しべどちらも、柱頭には多くの花粉管が観察されるのに、花柱では2、3本、子房では1、2本の花粉管しか通さないことを確認した。つぎに、同種花粉のみ、または同種とセイヨウタンポポの混合花粉を授粉した際には、在来2種の雌しべ内で花粉管の通り方に違いはなかったが、セイヨウタンポポの花粉のみを授粉した場合、近畿地方

のカンサイタンポポでは子房まで花粉管が通る花が多いのに対し、トウカイタンポポでは花柱か子房の手前で花粉管が通らなくなっていることを確認した。これらの結果から、タンポポの雌しべでは花粉管の選別が花柱や子房に入る際に行われ、近畿地方のカンサイタンポポの雌しべはセイヨウタンポポの花粉管をまちがって受け入れてしまうのに対し、トウカイタンポポの雌しべはセイヨウタンポポの花粉を途中で拒絶できることが示唆された。近畿地方のカンサイタンポポの雌しべは、セイヨウタンポポの花粉をまちがって受け入れたあと種子を作るのに失敗し、子孫の数を減らしてしまうと考えられる。この結果は過去の研究と合わせると、植物の繁殖干渉について至近要因（花粉 - 雌しべ間での具体的なメカニズム）から個体群変動までを考慮した世界で初めての研究となった。

#### 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 5 件)

高倉耕一・西田佐知子・西田隆義 (2010) 植物における繁殖干渉とその生態・生物地理に与える影響. 分類 10: 151-162. (査読有り)

Nishida S., K-I. Takakura, T. Nishida, T. Matsumoto and M. M. Kanaoka (2012) Differential effects of reproductive interference by an alien congener on native *Taraxacum* species. *Biological Invasions*. 14: 439-447. (査読有り)

Nishida, S., H. Azuma, A. Naiki and M. Ogawa (2012) Molecular phylogenetic analyses of *Geranium robertianum* populations recently found in Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 62 (2/3): 79-87. (査読有り)

Sato, Y., K.-I. Takakura, S. Nishida and T. Nishida (2013) Dominant Occurrence of Cleistogamous Flowers of *Lamium amplexicaule* in relation to the Nearby Presence of an Alien Congener *L. purpureum* (Lamiaceae)., *ISRN Ecology* doi.org/10.1155/2013/476862. (査読有り)

Nishida S., M. M. Kanaoka, Y. Hashimoto, K-I. Takakura, T. Nishida (2013) Pollen-pistil interactions in reproductive interference: comparisons of heterospecific pollen tube growth from alien species between two native *Taraxacum* species. *Functional Ecology*, in press. (査読有り)

〔学会発表〕(計 6 件)

西田佐知子 / 2010 年 12 月 / 繁殖干渉の知見が植物系統分類・植物地理にもたらすもの / 京都 / 第 4 2 回種生物学学会シンポジウム

Nishida, S., M. M. Kanaoka, K-I. Takakura, T. Nishida, T. Matsumoto / 2011 年 3 月 / Pollen behaviour explains the different intensity of reproductive interference between *Taraxacum* relatives / Tsukuba, Japan / East Asian Botany: International Symposium 2011.

西田佐知子・東浩司・西田隆義・小川誠 / 2011 年 9 月 / 絶滅危惧のはずなのに - 日本各地に現れたヒメフウロ - / 東京 / 日本植物学会第 75 回大会.

西田佐知子・東浩司・内貴章世・小川誠 / 2012 年 3 月 / 絶滅危惧で侵入種である日本のヒメフウロ / 大阪 / 日本植物分類学会第 11 回大会.

西田佐知子・金岡雅浩・橋本桂佑・高倉耕一・

西田隆義 / 2014 年 3 月 22 日 / タンポポ  
における繁殖干渉メカニズム / 熊本 / 第  
13 回日本植物分類学会

西田佐知子・金岡雅浩 / 2014 年 3 月 14 日 /  
外来タンポポはなぜ強い? - 在来種への  
繁殖干渉メカニズム - / 広島 / 日本生態  
学会第 61 回大会 (自由集会)

[その他]

ホームページ等

[http://www.num.nagoya-u.ac.jp/outline/s  
taff/nishida/laboratory/index.html](http://www.num.nagoya-u.ac.jp/outline/staff/nishida/laboratory/index.html)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

西田 佐知子 (SACHIKO NISHIDA)  
名古屋大学・博物館・准教授  
研究者番号: 10311490

### (2) 研究分担者

( )

研究者番号:

### (3) 連携研究者

西田 隆義 (TAKAYOSHI NISHIDA)  
滋賀県立大学・環境科学部・教授  
研究者番号: 60208189

高倉 耕一 (KO-ICHI TAKAKURA)  
大阪市立環境科学研究所・研究員  
研究者番号: 50332440