

**科学研究費助成事業 研究成果報告書**

平成 29 年 8 月 28 日現在

機関番号：32686

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2013～2016

課題番号：25303010

研究課題名(和文) 中国横断山脈地域における植物進化・分化の化学的遺伝的側面からの理解

研究課題名(英文) Chemical and genetic study of plant evolution and speciation in the Hengduan Mountains of China

研究代表者

黒田 智明 (KURODA, Chiaki)

立教大学・理学部・教授

研究者番号：40158887

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：キク科Ligularia属について、中国横断山脈および近接する地域を広範に調査し、*L. fischeri* (和名：オタカラコウ)をはじめとして、多くの種で多様性のあることが判明した。化学成分、形態、および、rRNA遺伝子のITS領域の塩基配列の3つの指標を用いて調べたところ、浸透交雑が強く示唆される事例が多く見いだされた。その解析結果から、Ligularia属においては交雑と戻し交配が頻繁に起こり、交雑が化学的多様性の生成メカニズムの1つであることが推定された。また、*Eupatorium heterophyllum*などにおいても種内多様性が見いだされた。

研究成果の概要(英文)：Plants of Ligularia were extensively studied in the Hengduan Mountains and adjacent areas. Many Ligularia species including *L. fischeri* were found to harbor high chemical diversity with geographic distributions. The chemical composition, morphology, and the base sequence of the ITS regions in the rRNA gene were analyzed to identify F1 hybrids and introgressed individuals. The results on them suggested that hybridization frequently occurs in Ligularia and that it is an important mechanism in the generation of chemical diversity. Intraspecific diversity was also recorded for *Eupatorium heterophyllum* and some other plants.

研究分野：天然物有機化学

キーワード：中国横断山脈 多様性 天然物化学 系統樹 国際研究者交流

## 1. 研究開始当初の背景

研究の究極目的は、化学成分と DNA 解析を組み合わせるアプローチによって、植物の生産する二次代謝産物の多様化メカニズムを解明することである。本研究で題材としたキク科 *Ligularia* 属は中国横断山脈地域において進化・分化が現在進行中とされており、本研究目的に適した対象である。

我々は既に、中国雲南省北西部および四川省西南部において調査・採集した *Ligularia* 属植物を用い、多くの種に種内多様性(集団間の差異)が存在することを明らかにしてきた。主要種の多くがエレモフィラン型セスキテルペンを産し、同一種内でもフラノエレモフィラン類を生産するグループがエレモフィラン-8-オン類を生産するグループより生態的に優位であるとの仮説を提唱した(課題番号 16404008 および 21404009)。

## 2. 研究の目的

本研究は、上記成果を発展させ、さらに範囲を広げて調査することにより、*Ligularia* 属の多様化の全体像に迫ることを目的とした。その中で、次の2点を重点目標として設定した。すなわち、(1) *Ligularia* 属植物が孤立して生息する地域の調査、および(2) 雑種の調査・分析、である。地理的に隔離した地域の調査では、地理的要因が成分進化に与える影響を調べることが目的である。一方、これまでの調査から近縁種が多数混生する地域では雑種が見つかり、さらなる精査により、新しい雑種を求め、個体レベルで雑種と両親の成分と DNA 配列における種間の相同性・相違性を明らかにすることとした。これにより、新たな種の誕生につながる過程についての知見を得ることを目指した。

横断山脈地域の植物は非常に多様である。調査地域の特性を理解するため、他の植物調査も行った。中でも、*Eupatorium* 属(キク科)、*Salvia* 属(シソ科)、*Stellera* 属(ジンチョウゲ科)の植物は *Ligularia* 属と生育域が重なるため、同時に調査することが可能である。*Ligularia* 属を含め、これらの植物の中には漢方薬・民間薬として用いられているものもある。地域によって成分が異なるか否かは薬理研究のうえからも重要である。

## 3. 研究の方法

本研究においては、現地調査が重要な位置を占める。そのため、補助金は主として現地調査のための旅費および調査滞在費として使用した。この地域の *Ligularia* 属植物は多様化が進んでおり、開花時期にしか種同定ができないことから、現地調査は7月下旬-8月中旬に設定し、交通事情等を考慮して期間は3週間程度とした。

これまでの経験を踏まえ、試料(主として根)を乾燥させて抽出以降の操作を行った。また、乾燥過程での成分変化も考えられるため、野外採集時に一部の試料を未乾燥のまま

エタノールにて抽出し、TLC 分析および LCMS 分析に供するという方法を併用した。遺伝子解析用の試料は葉の一部をちぎって得た。

### (1) 現地調査

平成 25 年度は従来の調査地域から東に大きく離れた重慶市(南川区および城口県~巫溪县にかけての山岳地帯)を調査対象とした。平成 26 年度は雲南省西部の怒江流域の調査を行った。平成 27 年度は四川大地震の影響でしばらく調査できなかった地域、すなわち四川省汶川県~紅原県方面の調査を行った。平成 28 年度は青海省方面の調査を行った。

### (2) 成分分析および遺伝子解析

分析手法はこれまでの経験からほぼ確立されており、それに従った。テルペン成分の一次記述は TLC 上のエールリッヒ反応によってフラン化合物の有無を判別することで行った。さらに、LCMS および NMR 等の機器分析法を用いて主成分の構造を決定した。遺伝子研究は葉緑体 *atpB-rbcL* 間の非コード領域および核 ITS 領域の解析を行った。

### (3) 構造決定に有用な NMR データの提供

*Ligularia* 属からは高度に酸素官能基化されたピサボラン化合物がしばしば単離されるが、立体配置未決定の化合物が多い。そこで、モデル化合物の合成を行い、立体異性体間で NMR スペクトルの比較を行った。

## 4. 研究成果

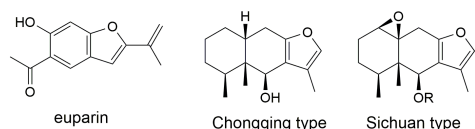
まず、中心的課題である *Ligularia* 属について主な成果を述べ、続いてそれ以外の植物について述べる。

### (1) *L. anoleuca* と *L. fischeri* の多様性

この両種は、近縁種の *L. veitchiana* も含めて互いに形態がよく似ており、分布域も重なっている。前回、*L. anoleuca* と *L. veitchiana* の一部について分析を行ったことに続き、今回新たに得た *L. anoleuca* と *L. fischeri* の試料の分析を行い、前回記録も含めて比較を行った。その結果、*L. anoleuca* には3つのケモタイプが存在することがわかったが、相互の違いは小さく、いずれもフラノエレモフィラン生産種であった。一方、*L. fischeri* は従来フラノエレモフィラン生産種とされていたが、他に euparin 型のベンゾフランを生産する集団の存在が明らかとなった。フラノエレモフィラン生産種では、四川産試料と重慶産試料との間に共通成分はなく、サブグループが存在すると考えられる。なお、同じ地域産の *L. anoleuca* と *L. fischeri* は成分が同じで遺伝的にも区別できなかった。

*L. fischeri* および *L. anoleuca* に加え、以前採集した *L. veitchiana* を含めて系統解析を行った。その結果、四川産のフラノエレモフィラン生産型、重慶産のフラノエレモ

イラン生産型、雲南産の *L. veitchiana* の3つのクレードが形成し、これらは化学成分とよく対応し、かつ地理的に分離した。またどのクレードにも属さない個体もあった。ベンゾフラン生産能は交雑によって得たものと推定した。*L. fischeri*、*L. anoleuca*、*L. veitchiana* の3種はひとつの大きなグループを形成しており、その中にベンゾフラン型とエレモフィラン型の2つの成分系統があると考えられる。



## (2) *L. hodgsonii*

本種(日本名:トウゲブキ)は中国、日本、および極東ロシアに分布しており、前回、日本産と中国雲南省産の違いを報告した。今回はさらに広範囲に調査を行い、四川省中部、甘粛省南部、重慶市北部、および雲南省西部にて試料を得、それらの分析を行った。その結果、雲南産を除き、脂肪酸およびそのトリグリセリドが得られるのみであったが、一部試料からは -humulene やピサポラン化合物が得られた。一方、雲南産試料からはフラノエレモフィラン化合物が得られた。ITS 領域の塩基配列においても、雲南産試料とその他の試料は明確に分離した。雲南産とそれ以外との成分の違いは遺伝的な違いによるものと推測される。

本種は *Ligularia* 属の中では古い種とされているが、雲南産以外は成分的にも“古いタイプ”の可能性が考えられる。なお、ピサポランはエレモフィランとともに *Ligularia* 属の主要成分のひとつである。ピサポラン化合物が“古い種”と考えられている本種から得られたことは、*Ligularia* におけるピサポラン生産能は進化の比較的早い段階で獲得した可能性も考えられる。

## (3) *L. vellerea* と *L. melanothyrsa*

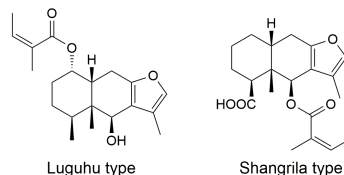
この両種は分類上互いに近縁種であり、形態はよく似ている。我々の調査した範囲では、*L. vellerea* は雲南省内に非常に多いのに対し、*L. melanothyrsa* は四川省南西部に分布しているが稀である。前回、*L. vellerea* はフラノエレモフィラン生産種であるが、雲南省香格里拉県産と雲南四川省界の瀘沽湖地区産とでは置換様式に違いがあることを報告した。今回、2試料の *L. melanothyrsa* を得て成分研究を行ったところ、瀘沽湖に近い四川省九龍県産、雲南省香格里拉県産ともに、それぞれの地区の *L. vellerea* の成分とよく対応していることが判明した。また、DNA 塩基配列においても同じ地区の両種を区別することはできなかった。

上記に加え、新たに雲南省香格里拉県および四川省塩辺県にて得た *L. vellerea* 試料の分析を行った。その結果、DNA 解析では、前

者は *L. cyathiceps* との雑種、後者は *L. kanaitzensis* との雑種と判定された。しかし、成分分析ではそれぞれ典型的な *L. vellerea* 成分が得られるのみで、交雑相手に由来する成分は検出されなかった。雑種形成後、戻し交配によって *L. vellerea* の形態および化学成分が現れてきた可能性が考えられる。

以上をまとめると、両種は化学成分および ITS 領域塩基配列において区別できず、大きく2つのケモタイプに分けられる。すなわち、6,15位が酸化されたフラノエレモフィランを主成分とする Shangrila 型、および1,6位が酸化されたフラノエレモフィランを主成分とする Luguahu 型である。文献データも総合すると、Luguahu 型は瀘沽湖から四川省南部にかけて分布しており、Shangrila 型は雲南省香格里拉地区から麗江を経て昆明まで分布していると考えられる。

なお、雲南省香格里拉県では、Shangrila 型 *L. vellerea* の他、*L. cymbulifera* や *L. tongolensis* が多く、これらは共通して15位の酸化されたフラノエレモフィランを生産する。15位の酸化されたフラノエレモフィランの生産が生態的に優位な地位と関係があるのか、興味の持たれるところである。



## (4) *L. brassicoides* と *L. liatroides*

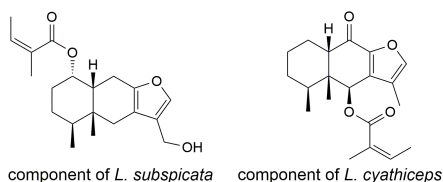
この両種はともに四川省に分布しており、互いに形態がよく似ている。どちらも過去に成分研究例はない。今回、四川省南部の木里県で得た *L. brassicoides*、および四川省北西部の甘孜県、白玉県、および徳格県にて得た *L. liatroides* について分析を行った。その結果、*L. brassicoides* からは1(10)位に二重結合を有するフラノエレモフィラン誘導体が、*L. liatroides* からはフラノエレモフィラン-1,10-ジオール誘導体が、それぞれ主成分として得られた。

両種は分類上、*L. dictyoneura* に近い。*L. brassicoides* から得られた化合物は *L. dictyoneura* あるいは *L. virgaurea* の一部のケモタイプに似ている。*L. brassicoides* と *L. dictyoneura* に共通成分も見られたが、*dictyoneura* は雲南省に分布する種であり、直接に関係しているとは考えにくい。今回得られた化合物の多くは6位に酸素官能基を有し、かつ1(10)位に二重結合を有するエレモフィランであり、同様の化合物は多くの種から単離されている。これらの化合物群はエレモフィランの中でもひとつの大きな系統と考えられる。さらに、両種の成分はエレモフィラン化合物の3位に酸素官能基がないことも特徴として挙げられる。

(5) *L. subspicata* x *L. cyathiceps*

雑種形成は進化過程において重要な役割を果たしていると考えられる。今回、調査の中で幾つかの雑種個体を発見する機会があった。生態系を乱さないように最小限の試料を採集し、それらの分析を行った。

雲南省香格里拉県の天池湖畔にて *L. cyathiceps* と *L. subspicata* (あるいは *L. lamarum*) との雑種を 3 試料 (試料 A, B, F) およびその親 3 試料 *L. subspicata* (同 C) *L. lamarum* (同 D) *L. cyathiceps* (同 E) を採集した。ITS 領域塩基配列を調べた結果、試料 A, E, F は *L. cyathiceps*、試料 C は *L. subspicata* とそれぞれよく一致したが、試料 B, D は塩基の重なりが多く、どちらも雑種と判定した。成分分析では、試料 A からは、*L. subspicata* / *L. lamarum* の特徴成分である subspicatin 類 (1-アシルオキシフラノエレモフィラン) および *L. cyathiceps* の特徴成分である 9-オキシフラノエレモフィラン類がともに得られ、試料 B からは 9-オキシフラノエレモフィラン類のみが得られた。試料 C, D, E からはそれぞれの種の特徴成分が得られた。試料 F では両親の成分が検出されたが、試料 A と異なり、subspicatin 類は検出されなかった。これは戻し交配の過程で subspicatin 生産能が失われたことを意味する。交雑と戻し交配を繰り返す中で多様性が生じていると考えられる。



以上を別の角度からまとめると、試料 A, B, D, F は雑種であるが、試料 A (および F) *B*、および D はそれぞれ ITS 塩基配列、化学成分、および形態において純粋種と区別できなかった。これは雑種研究においていろいろな角度からアプローチすることの重要性を物語っている。

(6) *L. duciformis* のつくる雑種

上記と同じ天池湖畔にて *L. cyathiceps* と *L. duciformis* との雑種、および *L. duciformis* と *L. yunnanensis* との雑種と思われる個体を発見し、これらの親と考えられる個体とともに成分を比較検討した。*L. yunnanensis* は過去の成分研究例がないため、剣川県にて採集した試料についても調べた。

まず、ITS 領域の塩基配列の決定を行い、それぞれの試料が雑種であることを確認した。さらに、天池の *L. yunnanensis* 配列は剣川県産の同種より雑種に近く、*L. duciformis* との交雑を経験しているものと推定された。成分分析では、*L. cyathiceps* と *L. duciformis* との雑種からは cacalol をはじめとして典型的な *L. cyathiceps* の成分が得られ、LCMS 分析でも成分は *L.*

*cyathiceps* に非常に近いことが示された。一方、*L. duciformis*、*L. yunnanensis*、およびその両種の雑種からはフェニルプロピド化合物などが得られるのみで、セスキテルペンの存在は認められなかった。

*L. duciformis*、*L. kongkalingensis*、*L. nelumbifolia* から成る集団には 4 つのケモタイプがあり、以前の研究において、*L. duciformis* などにおけるセスキテルペン生産能は雑種形成を経て獲得したと推定した。今回の結果は、エレモフィラン型の起源のひとつとして *L. cyathiceps* との雑種形成が考えられることを示唆している。

(7) *L. tongolensis* x *L. cymbulifera*

両種の雑種個体を、四川省南西部および雲南省北西部の 2 か所にて発見し、それぞれの地における親種とともに分析を行った。両種は分類上近縁で、化学成分も似通っており、いずれも 15 位の酸化されたフラノエレモフィラン化合物を生産する。まず、ITS 領域の塩基配列から両種の交雑種であることを確認した。さらに、四川産の *L. cymbulifera* と雲南産の *L. tongolensis* でも塩基の重なりが多く、これらの試料は戻し交配の結果と考えられる。化学成分では、特徴成分の分析から、雲南省の雑種は両親の成分を、四川省の雑種は主として *L. cymbulifera* の成分を含むことがわかった。

一方、以前、雲南省のほぼ同じ場所にて採集した *L. tongolensis* 試料について LCMS の再測定を行ったところ、*L. cymbulifera* の特徴成分である tetradymol の存在が確認された。今回の *L. tongolensis* 試料では検出されおらず、両者を比較すると、一方は戻し交配の間に tetradymol 生産能は失われたことになり、他方は維持されたことになる。雑種形成から戻し交配を経て他種の成分を取り込む過程が記録されたと考えている。

(8) その他の *Ligularia* 種

今回新たに数種の成分多様性について調べた。*L. longihastata* では、四川省康定県産試料からはエレモフィラン - 8 - オン化合物が主成分として単離され、同省白玉県産試料からはフラノエレモフィラン化合物が単離された。一方、ITS 領域の塩基配列では、化学成分の明らかな違いとは対照的に、試料間に目立った違いは見られなかった。

*L. wilsoniana* では、重慶市にて採集した 4 試料のうち 3 試料の成分構成は同じで、1 試料は異なっていた。ITS 領域の塩基配列においても異なっており、ケモタイプの違いは遺伝的なものと推定される。両タイプに共通成分は無かったものの、どちらも主成分はフラノエレモフィランであり、成分差は小さいと言える。

その他、*L. lingiana* からエレモフィラン化合物と ocimene との Diels-Alder 付加体を含む 5 つの新規化合物を単離し、また *L.*



*przewalskii* からエレモフィランビスラクトン化合物を得た。

以前報告した種についても、一部で新たな知見が得られた。四川省巴塘県および理塘県にて得た *L. subspicata* から新奇なオルトエステルを含む幾つかの化合物を得た。また、四川省産 *L. virgaurea* からは、多くの新物質とともに山紫苑に含まれるグアイアン化合物を単離した。山紫苑は *Ligularia* のどれかの種とされているが、実際に *Ligularia* から単離されたのは初めてである。

四川省北部産の8つの *L. nelumbifolia* 試料の分析を行い、うち1試料から *ligularol* を単離した。*L. nelumbifolia* は横断山脈地域に多い種であるが、フラノエレモフィラン化合物が得られたのは初めてである。ITS 領域の塩基配列では塩基の重なりが各所で見られ、過去に交雑があったことが示唆された。フラノエレモフィラン生産能は交雑を経て獲得したと考えられる。*L. nelumbifolia* および関連種は横断山脈地域に非常に多く、特に川筋に多い。一方、フラノエレモフィラン生産種は草原などに多く、川筋には少ない。フラノエレモフィラン生産能の獲得と生育環境の関係に今後の興味が持たれる。

#### (9) *Cremanthodium* 属

*Cremanthodium* 属は *Ligularia* 属に近く、チベット高原および隣接する横断山脈地域に生育している。両属は互いに関係していると考えられている。今回は四川省の6か所で採集した *C. lineare* var. *lineare* の成分研究を行った。その結果、3試料からはフラノエレモフィラン化合物が主成分として単離され、残る3試料からはエレモフィラン-8-オン類が単離された。DNA 解析でも、6試料は成分分析の結果と対応して明確に2つのクレードに分かれた。これらの結果は、2つのケモタイプが遺伝的に分離している可能性を示している。加えて、両タイプで葉の形に違いが見られた。2つのグループは地理的に分離しておらず、地理的隔離が分離の理由とは考えにくい。*C. lineare* におけるフラノエレモフィラン生産能は *Ligularia* あるいは近縁属から獲得した可能性がある。なお、*Cremanthodium* からフラノエレモフィランが得られたのは今回が初めてである。

#### (10) *Eupatorium* 属、*Stellera* 属、および *Saussurea* 属

我々は横断山脈地域の植物多様性に関する研究の一環として *Ligularia* および *Cremanthodium* 以外の植物についても調べている。その中で、*Eupatorium heterophyllum* の調査を行い、雲南省の北西部で5試料、東部で1試料、四川省南部で2試料を得、その成分分析を行った。全試料からゲルマクラン型セスキテルペンが得られたが、雲南省東部の1試料を除き、主成分は *hiyodorilactone A* であった。雲南省東部の1試料は他の7試料

とケモタイプが異なると推定される。今回初めて種内多様性の存在が示されたが、進化論的な議論のためには、さらなるデータの蓄積が必要である。

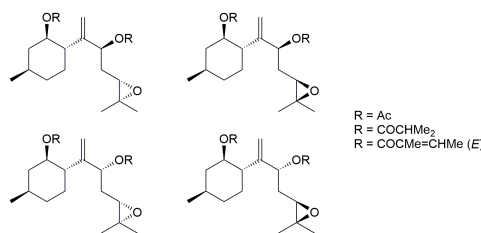
*Stellera chamaejasme* についても調べた。四川省の8か所で採集した試料の成分分析を行ったところ、得られたピフラバノン化合物の構造から4試料ずつ大きく2つのケモタイプに分けられた。一方は甘孜盆地地域、他方はそれ以外となり、地理的な分離が見られた。しかし、*Ligularia* に比べると両ケモタイプ間の違いは小さかった。

*Saussurea* 属植物についても引き続き調査を行った。前回の *S. ketochaete* に引き続き、*S. hieracioides*, *S. stella*, *S. graminea*, および *S. tatsienensis* の成分分析を行い、どの種においても主成分はジイン(またはトリイン)化合物であることを見出した。これは、同地域にて採集した *S. ketochaete* と同じ傾向であり、ジイン化合物が横断山脈地域の *Saussurea* の特徴成分であることを示唆している。

シソ科 *Salvia* 属植物についても前回に引き続き調査を行い、四川省で得た *S. przewarskii* の根から、新規アピエタン型ジテルペンを単離した。

#### (11) ビサボラン化合物の合成

ビサボランはセスキテルペンの主要骨格のひとつであり、数多くの化合物が得られているにもかかわらず、8位と10位の立体配置は多くの化合物において未決定のままである。そこで、図に示す可能な4つの立体異性体を合成し、そのNMRスペクトルを比較することで、構造決定に有用なデータを提供することとした。(-)-イソプレゴールを出発物質として合成した化合物の<sup>1</sup>H NMRスペクトルの比較を行ったところ、C<sub>6</sub>D<sub>6</sub>中およびCD<sub>3</sub>ODでの測定結果を併用することにより、8位と10位の立体配置を決定することが可能であるとの結論に至った。



#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計57件)

A. Shimizu, R. Hanai, Y. Okamoto, M. Tori, J. Yu, X. Gong, C. Kuroda, *Chemical Constituents in Hybrids of *Ligularia tongolensis* and *L. cymbulifera*: Chemical Introgression in *L. tongolensis**, *Chemistry and Biodiversity*, **2016**, *13*, 837-844. 査読有

DOI: 10.1002/cbdv.201500227

A. Shimizu, Y. Suzuki, R. Hanai, Y. Okamoto, M. Tori, X. Gong, C. Kuroda, Chemical and genetic similarity and diversity of *Ligularia anoleuca* and *L. fischeri* collected in the Hengduan Mountains of China, *Phytochemistry* **2014**, *102*, 137-144. 査読有,  
DOI: 10.1016/j.phytochem.2014.03.019

Y. Saito, M. Ichihara, K. Takiguchi, Y. Tanio, Y. Okamoto, R. Hanai, C. Kuroda, T. Kawahara, X. Gong, M. Tori, Chemical and Genetic Diversity of *Cremanthodium lineare*, *Phytochemistry* **2013**, *96*, 184-190. 査読有,  
DOI: 10.1016/j.phytochem.2013.08.009

〔学会発表〕(計 93 件)

黒田智明・柴山千絵美・井上恭輔・岡本育子・通元夫・齋藤義紀・花井亮・龔洵, 中国四川省および重慶市産 *Ligularia fischeri* の成分系列, 第 60 回香料テルペンおよび精油化学に関する討論会 (2016 年 10 月 29 日、東京農業大学 (北海道網走市))

Y. Saito, Y. Takashima, A. Kamada, S. Iga, M. Taniguchi, K. Hoshiyama, C. Hayami, K. Nakashima, Y. Okamoto, M. Tori, R. Hanai, X. Gong, C. Kuroda, Chemical and genetic diversity of *Ligularia virgaurea*, The 2015 International Chemical Congress of Pacific Basin Societies (Pacifichem2015, December 16, 2015, Honolulu, USA)

通元夫・齋藤義紀・市原麻由・岡本育子・龔洵・花井亮・黒田智明, 中国四川省産 *Cremanthodium lineare* の化学的遺伝的多様性および関連種の化学成分, 第 55 回天然有機化合物討論会 (2013 年 9 月 19 日、同志社大学 (京都府京都市))

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.rikkyo.ne.jp/web/kuroda/hengduan.html>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

黒田 智明 (KURODA Chiaki)  
立教大学・理学部・教授  
研究者番号: 40158887

### (2) 研究分担者

花井 亮 (HANAI Ryo)  
立教大学・理学部・教授  
研究者番号: 30287916

通元夫 (TORI Motoo)  
徳島文理大学・薬学部・教授  
(現: 名誉教授)  
研究者番号: 90163956  
(平成 25 年度 ~ 平成 26 年度)

岡本育子 (OKAMOTO Yasuko)  
徳島文理大学・薬学部・助教  
研究者番号: 30598610

齋藤 義紀 (SAITO Yoshinori)  
長崎大学・医歯薬総合研究科・准教授  
研究者番号: 30441588

大崎 愛弓 (OHSAKI Ayumi)  
日本大学・文理学部・准教授  
研究者番号: 50161360

廣田 洋 (HIROTA Hiroshi)  
理化学研究所環境資源科学研究センター・研究嘱託 (平成 26 年度末時点)  
研究者番号: 00126153  
(平成 26 年度)

八百板康範 (YAQITA Yasunori)  
東北医科薬科大学・薬学部・准教授  
研究者番号: 40296017

兼目裕充 (KENMOKU Hiromichi)  
徳島文理大学・薬学部・准教授  
研究者番号: 10399438

中島勝幸 (NAKASHIMA Katsuyuki)  
徳島文理大学・薬学部・講師  
研究者番号: 80299338  
(平成 26 年度 ~ 平成 28 年度)

臼杵克之助 (USUKI Yoshinosuke)  
大阪市立大学・大学院理学研究科・准教授  
研究者番号: 30244651  
(平成 27 年度 ~ 平成 28 年度)

### (3) 研究協力者

龔 洵 (GONG Xun)  
昆明植物研究所・研究員

郝 小江 (HAO Xiaojiang)  
昆明植物研究所・元所長