

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 23 日現在

機関番号：83811

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25840137

研究課題名(和文) 海洋島における海流散布植物の内陸環境への適応と進化

研究課題名(英文) Adaptation and evolution of coastal plants into inland habitat on oceanic islands

研究代表者

高山 浩司 (Takayama, Koji)

ふじのくに地球環境史ミュージアム・学芸課・准教授

研究者番号：60647478

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：南太平洋諸島に生育する海流散布植物オオハマボウの内陸 - 海岸集団の形態・遺伝的特徴を明らかにすることで、海洋島における海流散布植物の内陸適応の過程を解明することを目的とした。形態解析の結果、内陸集団の花は柱頭から雄ずい群まで距離が著しく短くなっており、自殖を促進するような形になっていた。分子系統学的解析の結果、オオハマボウは小笠原、タヒチ、マルケサス諸島の3箇所で独立に内陸適応を遂げたことが明らかとなった。また、南太平洋諸島の内陸集団と海岸集団の間では顕著な遺伝的分化は見られなかった。以上の結果は、オオハマボウが自動自家受粉を獲得しながら急速に内陸環境に適応した可能性を示唆された。

研究成果の概要(英文)：To understand the evolutionary process that coastal plants inhabited inland environments of oceanic islands, which were often observed in many oceanic islands, morphological and phylogenetic analyses were performed in *Hibiscus tiliaceus* (Malvaceae) in the South Pacific and Bonin (Ogasawara) Islands. Morphological analyses of flowers revealed that the distance between anther and stigma was significantly shorter in inland populations than coastal ones of *H. tiliaceus* in Marquesas Islands. The morphological changes observed in the inland populations should ensure automatic selfing and increase the number of seed sets in poor pollinator fauna in the oceanic islands. Phylogenetic analyses indicated independent origins of *H. tiliaceus* populations in the Bonin, Tahiti, and Marquesas Islands. There were no significant genetic differences between inland and coastal populations of *H. tiliaceus* in the South Pacific Island, indicating the rapid adaptation into inland habitats.

研究分野：植物系統地理学、島嶼生物学

キーワード：海洋島 種子散布 遺伝的多様性 南太平洋諸島 小笠原諸島

### 1. 研究開始当初の背景

世界各地の海洋島では、草本植物の木本化、雌雄性の分化、生態的ニッチのシフトなど、いくつもの生物進化の共通パターンが観察され、これらは島症候群 (island syndrome) と呼ばれている。特に、広域分布する種子海流散布植物が海洋島に侵入後、競争相手のいない内陸環境へ適応し、結果、長距離種子散布能力の喪失する現象は、世界各地の海洋島で記録されており、海洋島の生物多様性の創出に大きく貢献している重要な進化現象であると言える。ところが、どのくらいの時間で、どのような形質に変化が起り、そのような内陸適応が生じるのかは未だに解明されていない。

南太平洋諸島のオオハマボウ (アオイ科フヨウ属) の集団は、海岸から内陸の標高 1000m にまで生育している特殊な集団である。他地域ではオオハマボウの生育は海岸部のみに限られているのが普通である。また、申請者らのこれまでの研究で、小笠原諸島の内陸に生育する固有種モンテンボクはオオハマボウから分化したことが示唆されており、予備的な観察から種子の海流散布能力を喪失している可能性が示唆されている。申請者は、南太平洋および小笠原諸島の集団が異なる種分化段階にあり、この実験系に着目することで、海流散布植物から内陸種への種分化過程を研究できると考えた。



図1 小笠原・ソシエテ・マルケサス諸島で独立に生じたであろう海流散布植物の内陸環境への適応

### 2. 研究の目的

本研究ではこの実験系に着目し、海流散布植物が内陸環境へ適応する際の形態形質 (種子と花形態) の進化と遺伝的背景を解明することを目的とした。特にこれまで未解析である南太平洋諸島の集団の実態解明と形態的・遺伝的特徴を明らかにすることを主な目的とした。

### 3. 研究の方法

本研究では、主に3つの手法を用いて、南太平洋諸島におけるオオハマボウの進化過程の解明をおこなった。南太平洋諸島を中心としたフィールド調査による対象植物の生育状況の把握と解析試料の採集、

遺伝解析による集団の起源と集団分化の解明、外部形態観察による適応形質の解明である。については、平成 25 年度に小笠原諸島の父島と母島から 600 点の遺伝子解析用の試料と種子を収集し、仏領ポリネシアのタヒチ島、ヌクヒバ島、ヒバオア島、ウアフカ島から 800 点の資料と種子を収集した。また現地での植生調査をおこなった。に関しては、当初予定していた GBS 法による一塩基多型の検出が DNA の品質上困難であったことから、核および葉緑体 DNA の通常シーケンスに方法を変更し、解析をおこなった。に関しては、種子の浮遊実験と訪花に関連する花形態の計測を実施した。

### 4. 研究成果

#### 生育状況の把握と解析試料の採集

南太平洋諸島の 4 島 (タヒチ、ヌクヒバ、ヒバオア、ウアフカ) 14 地点 (海岸集団: 4 地点、内陸集団 10 地点) で生育状況の調査を行い、オオハマボウが生育する海岸および内陸のいずれにおいても、本種が優占種の林分を構成していた。また、南太平洋諸島のタヒチ島では、特定の地域・標高帯 (0m, 100-200m, 650m) にのみオオハマボウが出現するのに対して、マルケサス諸島の各島では、ほぼ全ての標高帯に連続的にオオハマボウの林が存在することが明らかとなった。両諸島の環境条件や土壌、並びに植生の詳しい分析から、このような違いが生じる要因を探っていくことが今後必要である。

#### 遺伝解析による集団の起源と集団分化

オオハマボウ及び近縁種では、種内の遺伝的多様性が極めて低いことが指摘されている (Takayama et al. 2006, 1059-1071, Molecular Ecology)。そこで本研究では、新しく開発した葉緑体全長増幅用のプライマーと次世代シーケンサーを用いることで、オオハマボウ及び近縁種の葉緑体の全長配列を決定し、オオハマボウ種内に特異的に見られる 10 箇所の突然変異を特定した。突然変異箇所を効率よく解析できるプライマーを選定し、塩基配列の決定をおこなった。

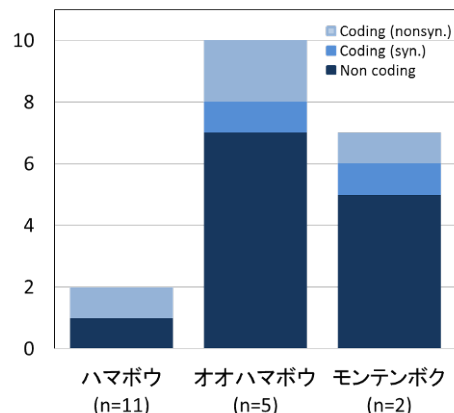


図2 オオハマボウと近縁種の種内の一塩基多型

分子系統解析の結果、タヒチ島とマルケサス諸島各島（ヌクヒバ、ヒバオア、ウアフカ）の集団の起源が異なる可能性が示唆された。一方で、いずれの集団からも、太平洋～インド洋の他の地域にも共通して見られる遺伝子型のみが検出されたことから、オオハマボウが南太平洋諸島に定着してから、あまり時間が経っていないことと推測された。

さらに、内陸集団と海岸集団の比較では、有為な遺伝的差異は見られないことが明らかになった。両集団が遺伝的に分化していないことは、内陸への侵入適応が急速に生じた可能性を示唆している。

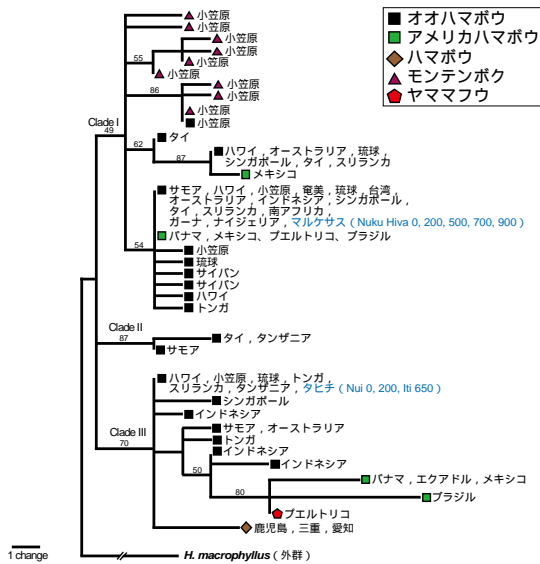


図3 葉緑体 DNA の塩基配列に基づく系統樹

#### 外部形態観察による適応形質の解明

種子を容器中の水に浮かべる浮遊実験を実施した結果、タヒチ島の内陸集団（標高200-250m）の一部の個体で、種子の浮遊能力が失われていることが明らかとなった。水に浮くことができない種子は、内部の空隙が非常に狭かった。種子浮遊能力の喪失は、小笠原諸島の固有種モンテンボクでも観察され（Kudoh et al. 2013, 591-597, Pacific Science）、広域分布種のオオハマボウから独立して、同じ形質の進化が生じた可能性が示唆された。しかし、今回は解析に用いることができた南太平洋諸島由来の種子の数が少なく、統計的な処理をするには至らなかった。今後、サンプル数を増やし、特に種子の成熟段階や結実時期と種子浮遊能力の関連性について慎重に検討する必要がある。

花の各形質を計測した結果、南太平洋諸島のヌクヒバ島、ヒバオア島の内陸集団では、柱頭から雄蕊群までの距離が著しく短くなっていることが明らかとなった。小笠原諸島のモンテンボクにおいても、同じ傾向が観察されており、このような形質の進化は訪花昆虫相の少なさに起因する自殖性の獲得と密接に関わっていることが議論されている（Hirota et al. 2000, 27-50, Ogasawara Research）。ヌクヒバ島での現地観察では、内

陸集団は雲霧に被われることが多く、昆虫が花に訪花している様子を観察することができなかった。一方で海岸集団では、日中ミツバチ属の昆虫が多く訪花しており、果実の結実数も内陸集団に比べて明らかに多かった。今後、季節を変えて定期的な観察を行い、訪花昆虫相の違いと自殖との関連性を明らかにすることが必要である。

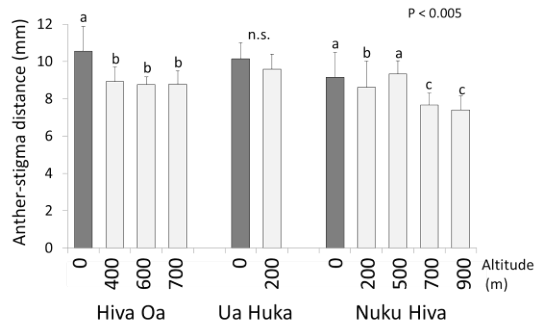


図4 標別集団毎の柱頭と雄蕊群までの距離



図5 内陸集団（左）と海岸集団（右）の花柱

本研究によって、広域分布する海流散布植物のオオハマボウは、小笠原諸島、タヒチ島、マルケサス諸島の少なくとも3箇所独立に内陸適応を遂げていることが示された。小笠原諸島では既に別種への進化しており、遺伝的な差異も明瞭であるが、南太平洋諸島の内陸海岸集団では遺伝的分化が見られず、比較的最近内陸への分布を拡大したと考えられる。内陸集団で観察された花形態の変化は、自動自家受粉を促進するための適応であると推測され、内陸への侵入過程において、結実率の低下を引き起こさない仕組みが重要である可能性を示唆している。

今後の課題としては、本研究で観察された種子浮遊能力の喪失と自殖性の進化が他の海流散布植物ではどのように生じているのかを明らかにすることが挙げられる。また、島症候群と呼ばれる他の進化パターンが生じる過程についても、様々な植物に着目し解明していくことで、海洋島における生物進化の総理解が深まると考えられる。

#### 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)

Koji Takayama, Byung-Yun Sun, Tod F. Stuessy, Genetic consequences of anagenetic speciation in endemic angiosperms of Ullung Island, Korea. *Journal of Japanese Plants*, in press (査読有)

URL: <http://www.jjbotany.com/>

Koji Takayama, Patricio López-Sepúlveda, Josef Greimler, Daniel J. Crawford, Patricio Peñailillo, Marcelo Baeza, Eduardo Ruiz, Gudrun Kohl, Karin Tremetsberger, Alejandro Gatica, Luis Letelier, Patricio Novoa, Johannes Novak, Tod F. Stuessy, Genetic consequences of cladogenetic vs. anagenetic speciation in endemic plants of oceanic islands. *AoB Plants*, psv102, 2015 (査読有)  
DOI: 10.1093/aobpla/plv102

高山浩司, 海洋島の生物多様性・海洋性研究所 Ocean Newsletter, 367, 6-7 (査読無)  
URL:  
[https://www.spf.org/opri-j/projects/information/newsletter/backnumber/2015/367\\_3.html](https://www.spf.org/opri-j/projects/information/newsletter/backnumber/2015/367_3.html)

Tod F. Stuessy, Koji Takayama, Patricio López Sepúlveda, Daniel J Crawford, Interpretation of patterns of genetic variation within endemic plant species of oceanic islands. *Botanical Journal of Linnean Society*, 174, 276-288, 2014 (査読有)  
DOI: 10.1111/boj.12088

Hiroshi Kudoh, Koji Takayama, Naoki Kachi, Loss of seed buoyancy in *Hibiscus glaber* on the Oceanic Bonin Islands. *Pacific Science*, 67, 591-597, 2013 (査読有)  
DOI: <http://dx.doi.org/10.2984/67.4.9>

〔学会発表〕(計6件)

山本崇・津田吉晃・高山浩司・永嶋礼子・立石庸一・梶田忠, 汎熱帯海流散布植物ハマアズキ(マメ科)を用いた太平洋内の「見えない壁」の探索. 日本植物分類学会, 2016年3月5-8日, 富山大学(富山県・富山市)

高山浩司・山本崇・梶田忠, ソシエテ・マルケサス諸島における内陸性オオハマボウの集団分化. 日本植物学会, 2015年9月6-8日, 朱鷺メッセ:新潟コンベンションセンター - (新潟県・新潟市)

山本崇・津田吉晃・高山浩司・永嶋礼子・立石庸一・梶田忠, 汎熱帯海流散布植物ハマアズキ(マメ科)の集団遺伝解析. 日本植物学会, 2015年9月6-8日, 朱鷺メッセ:新潟コンベンションセンター - (新潟県・新潟市)

高山浩司, 汎熱帯海流散布植物の系統地理～海を渡る植物を追いかけて～. 日本樹木学会千葉支部年会, 2014年4月27日, ホテルプラザ菜の花(千葉県・千葉市)

高山浩司, 葉緑体 DNA 全塩基配列に基づくハマボウ(アオイ科)の空間的遺伝構造の解明. 日本植物学会, 2014年9月12-14日, 明治大学(神奈川県・川崎市)

〔図書〕(計1件)

高山浩司: 海を渡る植物の航海記: 汎熱帯海流散布植物の分子系統地理(分担執筆). 系統地理学: DNAで解き明かす生きものの自然史, 文一総合出版, 81-100, 2013

〔その他〕

ホームページ等

<https://www.fujimu100.jp/research/researcher/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高山 浩司(TAKAYAMA, Koji)

ふじのくに地球環境史ミュージアム・学芸課・准教授

研究者番号: 60647478