

道ばたに生えるオオバコの成り立ち

東京大学 理学系研究科
石川直子, 塚谷裕一

はじめに

オオバコは、中国、台湾、日本、ロシア東部などの東アジア温帯域に広く分布し、道ばたや住居の庭先にもよく見られる多年生草本である。日本においてオオバコは、昔から身近な植物であったようで、古くは文学作品として平安時代の蜻蛉日記、やや時代を下って江戸時代の双鶴春秋花卉図（鈴木其一、1852年）や四季草花図屏風（「伊年」印）など淋派の絵画のなかにも登場する。本稿では、この身近な雑草であるオオバコについてとりあげる。

前半では、オオバコおよびオオバコ亜属植物の、系統分類学的、形態学的な知見について紹介する。オオバコは、オオバコ科、オオバコ属、オオバコ亜属に属する種である。オオバコ亜属は、オオバコ属の種の過半数を占め、北半球から南半球の広い範囲に分布し、多くの倍数体を含む分類群である。最近の私たちの研究から、このオオバコ亜属の植物が各地で雑種形成を繰り返すことで複雑な種間関係を構築してきたことが明らかにされた。ここではそれら研究内容について概説する。

後半では、矮小型オオバコと呼ばれる、オオバコの特異な進化形態について紹介する。この矮小型オオバコは、屋久島をはじめシカが多く生息する島嶼や、古い歴史を持つ神社・仏閣などにみられ、通常のオオバコと比較して顕著に

矮小化しているのが特徴である。例えば、三井寺（滋賀県）の境内では、地面にへばりつくように、あるいは小さな石の陰に隠れるようにして生える矮小型オオバコの姿を見ることができる。その矮小型オオバコの形態的特徴や、生育環境、また進化上考えられる成立要因などについて述べる。

(1) オオバコとオオバコ属の進化

花序と花形態の進化

オオバコは、オオバコ科オオバコ属オオバコ亜属オオバコ節の植物である。オオバコ科は、おおよそ90属1700種の植物を含む植物群である。オオバコ科は近年まで、オオバコ属のみからなる植物群とされてきたが¹⁰⁾、分子系統解析の結果をふまえて旧来のゴマノハグサ科の一部がオオバコ科に組み入れられたことで、多くの属を含む形になった¹⁾。オオバコ科に含まれる植物には、キンギョソウやジギタリス、オオイヌノフグリなど、美しい色の花卉や蜜腺のある花を咲かせる植物が多く見られる。こうした植物において、目立つ花色や蜜腺は、花粉のある場所まで虫や鳥などの動物を上手に誘い込んで受粉の手助けをさせる役割を果たす。

一方オオバコ属は、オオバコ科植物のうちにおいては、きわめて地味な花をつける植物群である。これは、オオバコ属の大部分の種が風媒花

であることと関連があると考えられる。オオバコや他のオオバコ属植物の花序や花をよくみると、多くの場合1) 花序は長く突出し、たくさんの花が密集してつく、2) 花弁は小さく、ほぼ無色、3) 花の構造は放射相称、4) 蜜腺はない、5) 雌性先熟などの特徴が見られる(図-1)。長く風で揺れやすい花序形態や、風媒の邪魔にならない小さな花弁など、類似した特徴は、他の系統において独立に進化した風媒花でも見られることが多い。花粉媒介の方法ごとに、共通した花形態が見られる現象は送粉シンドロームと呼ばれる。被子植物において、風媒花は動物媒介の花から、少なくとも65回は進化したとされるが、風媒花になるときの遺伝学的仕組みは明らかにされていない²⁾。オオバコ属は、*Aragoa* 属のような虫媒花の植物群から、比較的最近に

なって(およそ710万年前)、風媒花の植物群として進化したと推定される。そのため、風媒花の進化の仕組みを明らかにするために適した植物群としても注目される^{11), 12), 13)}。

オオバコ属の分類とオオバコ亜属の分布拡大

オオバコ属は約200種を含む植物群で、内部は、5つの亜属に分けられている(*Albicans*亜属, *Bougueria*亜属, *Coronopus*亜属, *Psyllium*亜属, オオバコ亜属)¹³⁾。例えばオオバコは、オオバコ亜属に属する植物である。そのオオバコ亜属は、さらに5節に分けられている(オオバコ節, *Virginica*節, *Oliganthos*節, *Mesembrynia*節, *Micropsyllium*節)。興味深いことに、主な分布地は節ごとに異なっている。*Virginica*節は南北アメリカ, *Oliganthos*節は南アメリカとオーストラリア・ニュージーランド周辺の高山地帯, *Mesembrynia*節はオーストラリア・ニュージーランド周辺とアジア, オオバコ節はアフリカ大陸からユーラシア大陸, 北アメリカに分布する¹⁰⁾。

植物が世界の異なる大陸に分布するとき、一般にその分布拡大は、大陸移動あるいは、海流や渡り鳥による長距離輸送が原因であると考えられる。分岐年代推定の結果から、オオバコ属は、大陸移動よりもずっと最近になって進化した植物群であることが明らかにされている¹³⁾。そのためオオバコ亜属の各節の分布は、長距離輸送により確立されたと考えられている。オオバコ属植物の種子は、種皮に多糖が含まれており、水を含むとねばねばして、いろいろなものに張り付く性質を持つ。大陸間をまたがるような移入は、種子が鳥の足などに張り付き、その鳥が海を越えることで起きたのではないかと推定されている¹³⁾。

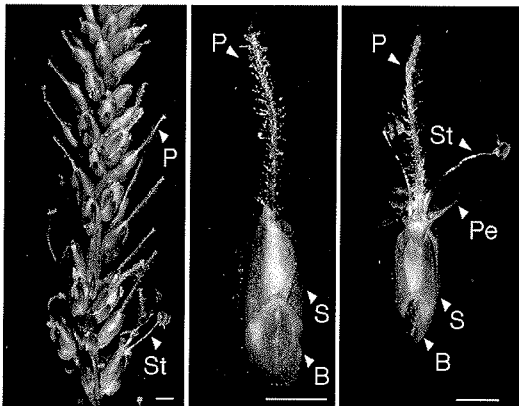


図-1 オオバコの花序と花の形態

オオバコの花序には沢山の花が密集してつく(左)。花の発達は求頂的に進み、花序の上の方の花は下の方の花よりも未熟な状態にある。花は、1枚の苞葉、4枚のがく、4枚の花弁(基部は筒状に合着する)、4本の雄しべ、1本の雌しべで構成される。またオオバコの花は雌性先熟で、他花受粉が促進された状態にある。1つ1つの花では、まず雌しべだけが先に成熟して、がくの外に伸び(中)、その後、雄しべが伸びる(右)。スケール=1 mm, P: 雌しべ, St: 雄しべ, Pe: 花弁, S: がく, B: 苞葉

国内のオオバコ属植物とオオバコ倍数性の起源

日本国内でみられる主なオオバコ属植物は、ヘラオオバコ、ツボミオオバコ、エゾオオバコ、オオバコ、トウオオバコ、セイヨウオオバコ、タイワンオオバコ、そして高山植物であるハクサンオオバコの8種である。ヘラオオバコは *Albicans* 亜属に属するが、あとはすべてオオバコ亜属に含まれる。またヘラオオバコ、ツボミオオバコ、セイヨウオオバコは、帰化種として国内に入ってきた種である。

上記8種のうち、オオバコと、トウオオバコ、セイヨウオオバコ、タイワンオオバコ の4種は、ごく近縁の関係にある。これらの種は互によく似た外見を持つが、倍数性、主な分布域、1つの果実あたりに含まれる種子数に違いが見られる。

繰り返しになるが、オオバコは4倍体である。その倍数性の起源は、意外にも、ごく最近まで明らかにされていなかった。一般に、倍数体には、同一ゲノムの重複により生じる同質倍数体と、2種類以上の異なるゲノムからなる異質倍数体の2種類があり、異質倍数体は、異なる2種による雑種形成の後、ゲノム全体が倍加することで形成される。最近私たちの行なった分子系統学的解析により、オオバコは、2倍体セイヨウオオバコと“未知の2倍体種”との間で雑種形成した後、雑種ゲノム全体が倍加して形成された異質4倍体であることが分かった（図-2 注：セイヨウオオバコとトウオオバコは非常に近縁で、ここで行なわれた分子系統解析の解像度では両者を区別することが不可能である。そのため正確にはセイヨウオオバコ以外にトウオオバコもオオバコの雑種親の候補と考えられる）⁹⁾。“未知の2倍体種”の候補としては、エゾオオバコと比較的近縁な関係にある2倍体種が想定される⁹⁾。

エゾオオバコは、北海道および本州、九州の主として日本海岸の海岸砂地に生える種で、オオバコ亜属、*Mesembrynia* 節に属し、オオバコ節のセイヨウオオバコとは異なる分類群に属する。このことは、オオバコ亜属内部では、節の異なる植物同士でも交雑が可能であることを示している。

オオバコ亜属における網状進化

Rahan (1996) は、オオバコ属の大部分の種を含む213種についての詳細な形態観察と比較を行い、それまで混乱していたオオバコ属の分類を整理した¹⁰⁾。その際、同時に、過半数の種における染色体数を報告している。それによるとオオバコ属には多くの倍数体が含まれることが分かる。特にオオバコ亜属は、染色体数が報告されている種の7割弱が倍数体であり、もっとも倍数性の高いものは16倍体である。これらはどのように成立したのだろうか。

上述のオオバコの倍数性起源を明らかにした分子系統解析にもとづき、16種の倍数体を含む24種のオオバコ亜属植物の系統関係を調べた。その結果、オオバコを含め11種が異質倍数体、

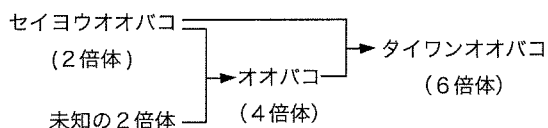


図-2 オオバコの倍数性起源と網状進化
オオバコ（4倍体）は、セイヨウオオバコ（2倍体）と未知の2倍体種が交雑してできた雑種（2倍体）の、ゲノム全体が倍加することによりできた異質4倍体である。タイワンオオバコは、外見はオオバコに非常に良く似ているが、6倍体で、国内では沖縄県に多くみられる。タイワンオオバコは、セイヨウオオバコとオオバコの交雑由来の異質6倍体である。セイヨウオオバコやオオバコのように雑種形成を繰り返すことを網状進化と呼ぶ。

1種が同質倍数体で、解析にもちいた倍数体のほとんどは異質倍数体であることが明らかとなった。また6倍体のタイワンオオバコは、オオバコとセイヨウオオバコの雑種が起源の異質倍数体であった(図-2)⁵⁾。セイヨウオオバコやオオバコのように、種分化の後に繰り返し雑種形成が起きて新しい種が形成される現象は、網状進化と呼ばれる。網状進化は、オオバコ亜属に限らず、シダや種子植物の多くの分類群で一般的に見られる現象で、種の多様化を促進する働きがあるとされる¹⁵⁾。

(2) 矮小型オオバコの進化

次にオオバコの種内の変異、特に矮小型変異について述べる。

矮小型オオバコの生育環境

矮小型オオバコとは、通常のオオバコに比べて顕著に小さな葉と短い花茎を持つオオバコの総称である(図-3)。主な生育地には、屋久島(鹿児島県)、宮島(広島県)や金華山(宮城県)、奈良



図-3 三井寺の矮小型オオバコ

三井寺の境内に生える矮小型オオバコ。写真に示した個体は、ロゼット全体でも十円玉よりわずかに大きいほどのサイズしかない。三井寺産の矮小型オオバコは、日本で最初の植物図鑑とされる本草図譜(江戸時代)にも描かれており、そこには「葉は小指の大きさにて穂は短小なり」という説明文もみられる⁶⁾。

公園(奈良県)、三井寺(滋賀県)や南禅寺(京都府)をはじめ古い歴史を持つ神社・仏閣があげられる^{4), 8)}。矮小型オオバコの自生地、特に屋久島や宮島、金華山では、オオバコに限らず様々な植物種の矮小化現象がみられる^{14), 17), 18), 19), 20)}。例えば、屋久島のイッスンキンカはアキノキリンソウの矮小型であり、ヤクシマモジズリはモジズリの矮小型である。屋久島では、その他、数十種にも及ぶ矮小型植物が知られている¹⁹⁾。

それらの場所では、なぜ植物の矮小化が起きているのだろうか。まず屋久島、宮島、金華山、奈良公園では高密度に生息するシカによる食害が著しく、植物は接触・傷害ストレスを受ける。またさらに屋久島や金華山は花崗岩のため土壤が貧栄養である。一方、三井寺や南禅寺などの古い歴史を持つ神社・仏閣では、境内で頻繁に行われる掃き掃除や除草が、土壤の貧栄養化をもたらすと共に、接触・傷害ストレスの原因となると考えられる⁸⁾。一般に、土壤中の窒素量は成長を正に制御し、接触・傷害ストレスは、傷害応答に関わる植物ホルモン(エチレンやジャスモン酸)の合成を介して、成長を負に制御することが知られている。つまりそれらの場所でみられる植物の矮小化は、接触・傷害ストレスや貧栄養により誘導されていると考えられる。

ここで重要なのは、植物がストレスの有無や栄養条件に応じて、新たに形成される器官の大きさを変える能力、すなわち可塑性を持つということである。植物において、表現型の可塑性は、環境変動に対処する手段として様々な局面で発揮される。例えば、葉の形態形成に関わる可塑性で良く知られている例として、被陰反応がある。被陰条件下のシロイヌナズナの葉では、葉身部分の発達が抑制され、葉柄部分の発達が促進される。この現象は、葉により光が当たる



図-4 同一条件で同一期間栽培した標準型オオバコと矮小型オオバコ。

日本各地の標準型オオバコと矮小型オオバコを種子から同一条件で同一期間栽培した。各個体で矢尻で示した葉は、本葉第5葉。上段：標準型オオバコ；左から岡崎（愛知県），美女平（富山県），本郷（東京都）。中段：タイプ1矮小型オオバコ；左から奈良公園（奈良県），種子島（鹿児島県），屋久島（鹿児島県）。下段：タイプ2矮小型オオバコ；左から三井寺（滋賀県），宮島（広島県），南禅寺（京都府）。スケール=5cm

よう、葉柄を伸ばして葉の位置をずらす意味があると理解される^{7), 22)}。

オオバコの可塑的矮小化と遺伝的な矮小化

オオバコの矮小化が、形態形成の可塑性によるものであれば、ストレスのない良好な生育環境に移植すると、矮小形質は失われるはずである。しかし実際に、奈良公園、屋久島、種子島、三井寺、南禅寺、宮島の矮小型オオバコをもちいて移植実験を行ったところ、いずれの産地の矮小型オオバコでも葉面積は標準型よりも小さく、ストレスがない環境下でも矮小形質は保たれる傾向にあることが分かった（図-4）。このことからオオバコの矮小化には、可塑的な成長抑制だけでなく、遺伝的要因も関わるということが分かる。また矮小化に関わる可塑性と遺伝的要因の度合いは産地によって異なり、その程度に

よって2つのタイプに分けられた⁴⁾。1つ目は可塑性による矮小化の度合いが比較的大きく、遺伝的要因の関わる度合いはやや低いタイプであり（タイプ1：奈良公園，屋久島，種子島），もう1つは、矮小化の原因の大部分を遺伝的な要因に帰することができるタイプである（タイプ2：三井寺，南禅寺，宮島）。

矮小型オオバコの葉の形態形成

矮小型オオバコの葉は、どのような原因で小さくなっているのだろうか。一枚あたりの葉の面積は、細胞数と細胞サイズの積として表すことが可能である^{3), 16)}。そこでストレスのない環境下で栽培した矮小型と標準型のオオバコにおいて、葉に含まれる細胞数と細胞サイズを調べた。その結果、矮小型の葉に含まれる細胞数は、標準型に比べ顕著に少ないが、矮小型の細胞サイズは標準型と変わらないことが明らかになった^{23), 24)}。このことから、遺伝的要因によるオオバコの矮小化は、葉の細胞増殖を活性化する機能の欠損によると考えられる。

そこで次に自生地の接触・傷害ストレスを再現し、その効果を調べるため、オオバコとシロイヌナズナを、低濃度の1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC:エチレンの前駆体であり、植物体内でACC酸化酵素の働きにより、酸化的に分解されてエチレンに変換される)、あるいはジャスモン酸存在下で栽培した。その結果、オオバコとシロイヌナズナの両方で、葉面積は小さくなり、葉が小さくなった理由は細胞数のみの減少に帰することができた²³⁾。

ところで、シロイヌナズナでは、葉が小さい変異体が数多く単離されている。しかしそれらの変異体の葉で、細胞数のみが減ることはまれで、多くの場合、細胞の数とサイズの両方に変

化が見られる³⁾。これをふまえると、オオバコの遺伝的要因による矮小化とエチレン・ジャスモン酸による矮小化の両方で、葉が細胞数のみの減少により小さくなることは興味深い。あるいは、それらの矮小化は共に、葉の細胞増殖制御に関わる、同一遺伝子群の機能抑制（あるいは欠損）が原因なのかもしれない。

矮小型オオバコの進化

ここまで述べて来たように、オオバコの矮小化には、可塑性と遺伝的要因の2つの要因が関わっている。生態学的な研究において、植物の可塑性を支える遺伝制御系にはコストがかかるため、可塑性が高い方が有利になる環境条件は意外に狭いという報告がある²¹⁾。これをもとにして、オオバコの矮小形質が遺伝的に固定される過程を説明する仮説を立てた²²⁾。その仮説とは次のようなものである。「矮小型オオバコの自生地において、オオバコは、何世代もの間、安定的にストレスのある状況下に置かれてきた。上述のように、安定的にストレスのある環境下では、可塑性を保持することはコストの無駄遣いになるため、可塑性は失われる方向にある。つまり矮小型オオバコでは、そうした環境下で可塑性（特に葉の細胞増殖の活性化に関わる機能）が失われ、矮小形質が固定化されたと考えられる。」もしもこの仮説が正しいとすれば、オオバコの遺伝的要因による矮小化の原因遺伝子は、可塑性による矮小化で機能が抑制される遺伝子と同一であると予測される。今後は、それらの遺伝子を単離し、仮説の検証を行なうことで、可塑性と形態の進化について理解を深めたい。

おわりに

ここまでオオバコ属とオオバコに関する、分

類学および形態進化の話題を中心に紹介した。オオバコやその近縁種に関する研究は、まだまだ発展途上である。分類学の分野では、近年、複数のグループにより分子系統学的な研究が盛んに行なわれるようになり、オオバコ属やその近縁の植物群の系統関係が急速に明らかにされつつある。一方、形態形成など分子遺伝学をベースとする研究分野は、今後、さらなる研究基盤の整備が必要な状況にある。上述のようにオオバコの推定母種の1つであるセイヨウオオバコは2倍体で、ライフサイクルが短く、また自家受精もするため遺伝学的解析が可能である。またフローラルデッピング法による簡便な形質転換系が確立されている⁹⁾。今後、このセイヨウオオバコをモデル植物として、オオバコ属の研究がさらに大きく発展することを期待したい。

引用文献

- 1) APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for orders and families of flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc. 141: 399-436.
- 2) Friedman, J. and S.C.H. Barrett 2008. A phylogenetic analysis of the evolution of wind pollination in the angiosperms. Int. J. Plant Sci. 169: 49-58.
- 3) Horiguchi, G., U. Fujikura, A. Ferjani, N. Ishikawa and H. Tsukaya 2006. Large-scale histological analysis of leaf mutants using two simple leaf observation methods: identification of novel genetic pathways governing the size and shape of leaves. Plant J. 48: 638-644.
- 4) Ishikawa, N., J. Yokoyama, H. Ikeda, E. Takabe, and H. Tsukaya 2006. Evaluation

- of morphological and molecular variation in *Plantago asiatica* var. *densiuscula*, with special reference to the systematic treatment of *Plantago asiatica* var. *yakusimensis*. J. Plant Res. 119: 385-395.
- 5) Ishikawa, N., J. Yokoyama, and H. Tsukaya 2009. Molecular evidence of reticulate evolution in the subgenus *Plantago* (Plantaginaceae). Am. J. Bot. 96: 1627-1635.
 - 6) Iwasaki, K. 1828. Ohobako (in Japanese). Honzozufu 19: 3.
 - 7) Kozuka, T., G. Horiguchi, G. T. Kim, M. Ohgishi, T. Sakai and H. Tsukaya 2005. The different growth responses of the *Arabidopsis thaliana* leaf blade and the petiole during shade avoidance are regulated by photoreceptors and sugar. Plant Cell Physiol. 46: 213-223.
 - 8) Nakayama, Y. 1996. Genecological studies on *Plantago asiatica* L. s. l.: Morphological characteristics of a dwarf type of *P. asiatica* in the Shinto shrine and temple ecosystem (in Japanese with English summary). Weed Res. 41: 332-338.
 - 9) Pommerrenig, B., I. Barth, M. Niedermeier, S. Koop, J. Schmid, R. A. Dwyer, R. J. McNair, F. Klebl and N. Sauer 2006. Common plantain. A collection of expressed sequence tags from vascular tissue and a simple and efficient transformation method. Plant Physiol. 142: 1427-1441.
 - 10) Rahn, K. 1996. A phylogenetic study of the Plantaginaceae. Bot. J. Linn. Soc. 120: 145-198.
 - 11) Reardon, W., D. A. Fitzpatrick, M. A. Fares and J. M. Nugent 2009. Evolution of flower shape in *Plantago lanceolata*. Plant Mol. Biol. 71: 241-250.
 - 12) Reeves, P.A. and R.G. Olmstead 1998. Evolution of novel morphological and reproductive traits in a clade containing *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae). Am. J. Bot. 85: 1047-1056.
 - 13) Ronsted, N., M. W. Chase, D. C. Albach and M. A. Bello 2002. Phylogenetic relationships within *Plantago* (Plantaginaceae): evidence from nuclear ribosomal ITS and plastid *trnL-F* sequence data. Bot. J. Linn. Soc. 139: 323-338.
 - 14) Seki, T. 1975. A flora of vascular plants of Itsukushima (Miyajima) Island, southwestern Japan (in Japanese with English summary). In Island eds. Committee for the urgent investigation of the primeval forest and scenic reserves of Itsukushima (Miyajima) Land and life in Itsukushima, Hiroshima, pp. 221-332.
 - 15) Soltis, P. S. and D. E. Soltis 2009. The Role of Hybridization in Plant Speciation. Annu. Rev. Plant Biol. 60: 561-588.
 - 16) Tsukaya, H. 2002. Interpretation of mutants in leaf morphology: genetic evidence for a compensatory system in leaf morphogenesis that provides a new link between cell and organismal theories. Int. Rev. Cytol. 217: 1-39.
 - 17) Tsukaya, H. 2005. Molecular variation of *Spiranthes sinensis* (Orchidaceae) in Japan, with special reference to systematic treatment of seasonally differentiated

- groups and a dwarf form, f. *gracilis*, from Yakushima Island. J. Plant Res. 118: 13-18.
- 18) Tsukaya, H., R. Imaichi and J. Yokoyama 2006. Leaf-shape variation of *Paederia foetida* L. in Japan: reexamination of the small, narrow leaf form from Miyajima Island. J. Plant Res. 119: 303-308.
- 19) Yahara, T., H. Ohba, J. Murata and K. Iwatsuki 1987. Taxonomic review of vascular plants endemic to Yakushima Island, Japan. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo III 14: 69-119.
- 20) Yokoyama, J., T. Fukuda and H. Tsukaya 2003. Morphological and molecular variation in *Mitchella undulata*, with special reference to the systematic treatment of the dwarf form from Yakushima. J. Plant Res. 116: 309-315.
- 21) van Kleunen, M. and M. Fischer 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. New Phytol. 166: 49-60.
- 22) 塚谷裕一 2007. 植物の表現型可塑性とその進化. 植物の進化. 秀潤社, 東京 pp.116-118.
- 23) 石川直子, 塚谷裕一 2008. 植物の個体サイズの環境適応進化機構の解明-シロイヌナズナと矮小型オオバコを用いた解析- (1) 環境科学総合研究所年報 27: 1-10.
- 24) 石川直子, 塚谷裕一 2008. 植物の個体サイズの環境適応進化機構の解明-シロイヌナズナと矮小型オオバコを用いた解析- (2) 環境科学総合研究所年報 27: 11-18.

新版

日本原色 雑草図鑑

雑草の全体的な感じは写真で、識別のポイントとなる細部は細密図で、という最もわかりやすい図鑑の基本形を作り出した初の図鑑。主要種はステージを追った写真を、類似雑草は区別点がわかるような写真を掲載。すべての種の生活型を記号で示す。560余種。写真1,020点。

沼田真・吉沢長人／編集 B5判 414頁 定価10,290円(本体9,800円)

全国農村教育協会 〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
TEL.03-3839-9160 FAX.03-3833-1665
<http://www.zennokyo.co.jp>