

令和 3 年 6 月 3 日現在

機関番号：15201

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18K05727

研究課題名(和文) 隠岐諸島に生育する氷河期遺存樹種の更新戦略と遺伝的多様性

研究課題名(英文) Regeneration traits and genetic diversity of relic tree species in Oki islands

研究代表者

久保 満佐子 (Kubo, Masako)

島根大学・学術研究院環境システム科学系・准教授

研究者番号：70535468

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：日本海にある隠岐諸島では、氷河期の遺存的な樹種が暖温帯に生育するのが特徴である。氷河期遺存樹種の分布を調べた結果、北方系針葉樹のヒメコマツは山地の露岩地、クロベは海岸から山地まで、第三紀遺存種のカツラは溪流沿いに分布していた。冷温帯樹種のミズナラは海岸から山地まで生育するものの島の北側に偏って分布し、北西の季節風の影響により冷涼で降水量の多い環境が生育地となっていると考えられた。さらに、遺伝的多様性を調べた結果、クロベは隠岐諸島を氷河期の避難地とした可能性があった。隠岐諸島は日本の気候変動における樹木の変遷を知る上で重要な島嶼であるといえる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

隠岐諸島は日本で6番目に認定された世界ジオパークであり、暖温帯林に冷温帯の樹種が存在する植生の固有性は、世界ジオパークの認定に大きな役割を果たした。本研究成果は、こうした固有の森林植生の維持機構を明らかにし、さらに隠岐諸島が氷河期のレフュジアとして重要な役割を果たした可能性を示した。本成果は、隠岐諸島の森林資源の保全や活用における学術的基礎資料を提供するものである。

研究成果の概要(英文)：Oki islands have unique forests, where the relic tree species of the glacial age grow in the warm-temperate zone. In the result of the survey of the distribution of the relic species, *Pinus parviflora* grows on the rocky mountains, *Thuja standishii* grows from the coastal area to the mountain area, and *Cercidiphyllum japonicum* grows in the riparian area. Although *Quercus crispula* grows from the coastal to the mountain area, they distributed mainly in the northern area of the islands, because it's cool and it has a lot of precipitation due to the seasonal northwest wind. Also, in the result of the analysis of the genetic diversity, it is suggested that *T. standishii* made Oki Islands a refuge during the glacial age. Therefore, Oki Islands are important places for understanding the spread of trees by the climate change in Japan.

研究分野：森林生態学

キーワード：氷河期遺存樹種 隠岐諸島 ヒメコマツ クロベ ミズナラ カツラ

1 . 研究開始当初の背景

日本海の島嶼である隠岐諸島は本土の島根半島から北方 40 ~ 80 km , 北緯 36 ° ~ 36 ° 20 ' 東経 133 ° ~ 133 ° 25 ' の範囲に位置する (図 1) 。 4 つの有人島と 180 余りの無人島で構成され , 有人島の一つである島後島を含む島後と , 西ノ島 , 中ノ島 , 知夫理島の三つの有人島を含む島前の大きく 2 つの地域に区分される (隠岐ジオパーク推進協議会 2012) 。

隠岐諸島は大陸と日本列島の間に位置し , 氷河期には本土の島根半島と陸続きになっていた。隠岐諸島では , 暖温帯や冷温帯 , 亜高山帯の異なる植生帯に生育する植物種が一所に圧縮されているのが特徴である (宮脇 1983 , 杵村 1994) 。 これは , 最終氷期の最寒冷期からの温暖化に伴い , 隠岐諸島が本土と分離すると共に照葉樹林の分布拡大が起こり , それまでに多く生育していた冷温帯や亜高山帯の植物が衰退していつている中で現在の植生があるためと考えられている。また , 日本の代表的な樹種であるスギが隠岐諸島を氷河期のレフュジアとし , その後隠岐諸島から分布を拡大したのが現在の西日本のスギであると考えられており (Takahara ら 2001) , 隠岐諸島は日本産樹木の地史的変遷を把握する上で重要な地域である。しかし , 隠岐諸島における樹木組成や樹木の生態に関する調査は行われておらず , 樹木の遺伝構造に関する情報も少ない (津村・陶山 2015) 。 このため , 隠岐諸島における樹木組成の固有性や氷河期遺存樹種の生態および遺伝構造を調べ , 隠岐諸島のレフュジアの役割を明らかにする必要がある。

2 . 研究の目的

本研究では , 隠岐諸島の樹木組成 , 氷河期遺存樹種の生態と遺伝構造を調べ , 隠岐諸島のレフュジアの役割を明らかにすることを目的とする。さらに , 同じ日本海に位置し , 氷河期に離島のままであった佐渡島と樹木組成や遺伝構造を比較し , 隠岐諸島の特性を明らかにする。

3 . 研究の方法

(1) 隠岐諸島の植物目録の作成

隠岐諸島に生育する樹種に関する公開された資料がないため , 資料を基に隠岐諸島の植物目録を作成し , そこから樹木リストを作成する。佐渡島も同様に , 資料を基に植物目録を作成し , そこから樹木リストを作成する。樹木リストから , 隠岐諸島と佐渡島の樹木組成の比較を行う。

(2) 氷河期遺存樹種の生態に関する調査

隠岐諸島における代表的な氷河期遺存樹種として , 照葉樹林の中に生育する冷温帯樹種のミズナラ , 溪畔林で優占する起源の古い被子植物であるカツラ , 北方系針葉樹のヒメコマツとクロベを調査対象種とした。

氷河期遺存樹種の生態を明らかにするため , 隠岐諸島の中での分布 , 個体群構造 , 群集構造を調べた。分布は踏査により個体の位置情報を GPS で記録し , その分布範囲と生育立地を GIS の解析により明らかにした。個体群構造は , 各個体の胸高直径と繁殖の有無 , 萌芽の有無と本数を毎木調査により調べた。生育地の群集構造は , Braun-Blanquet (1964) の植物社会学的な植生調査によって調べた。

(3) 氷河期遺存樹種の遺伝構造の解明

既に解析が行われたスギでは , 氷河期後に分布拡大した集団に比べ , レフュジアとなっていた隠岐諸島で遺伝的多様性が高かったことが報告されている。そこで , 氷河期遺存樹種のカツラとヒメコマツ , クロベの遺伝的多様性のレベルと遺伝的地域性について , 隠岐諸島と本州本土および佐渡島で比較した。

4 . 研究成果

(1) 隠岐諸島の植物相

隠岐諸島に分布する植物相に関して , 1960 年から 2019 年に発表された 50 の文献資料を用いてまとめた結果 , 1552 種 (シダ植物 185 種 , 種子植物 1283 種) の記録が確認された。島根県に分布することが確認できた 2562 種のうち 57% の種が隠岐諸島に生育していた。また , 隠岐諸島に生育する植物の 32% の種が絶滅の恐れのある種であった。隠岐諸島では 325 種が



図1 隠岐諸島の位置

木本類で、常緑高木が42種、常緑低木が40種、落葉高木が110種、落葉低木が88種、木本つる植物が45種であった。隠岐諸島は最高標高が607mで540m以下は暖温帯であるが、落葉性の木本類が多かった。

佐渡島では2042種(シダ植物184種、種子植物1858種)の記録が確認された。種子植物のうち427種が木本であり、常緑高木が51種、常緑低木が55種、落葉高木が167種、落葉低木が133種、木本つる植物が41種であった。

佐渡島は隠岐諸島よりも574種多く、佐渡島に自生し隠岐諸島にない木本種はセンリョウ科、スズカケノキ科、ドクウツギ科、オトギリソウ科、ミソハギ科、ゴマノハグサ科、アオギリ科、ギョリョウ科、サガリバナ科、カキノキ科、リョウブ科、ナス科、ノウゼンカズラ科であった。一方、隠岐諸島に自生して佐渡島にない木本種はスグリ科、ヤマモモ科、マチン科、イワタバコ科、キク科であった。

隠岐諸島に分布する被子植物の木本種332種と佐渡島に分布する被子植物の木本種474種の果実の種類と種子散布様式を比較すると、隠岐諸島では鳥散布が209種、風散布が50種、海流散布が1種、それ以外の海を渡れない散布様式の種が71種、散布様式が不明な種が1種あり、佐渡島では鳥散布が242種、風散布が101種、海流散布が3種、それ以外の海を渡れない散布様式の種が126種、散布様式が不明の種が2種であった。

(2) 氷河期遺存樹種の生態

ヒメコマツとクロベ

<分布と個体群構造>

隠岐諸島を踏査してヒメコマツの分布を調べた結果、島後で5つの主な生育地が確認された(表1)。5つの生育地で160個体のヒメコマツが確認され、標高は180mから560mまで幅広く分布した。ただし、全個体の約75%が生育地2と生育地3がある標高300m未満に分布し、そのうちの85%以上が胸高直径10cm未満の小径木であった。また、直径30cm以上の大径木はどの生育地でも確認された。全個体の胸高直径と結実の有無を調べた結果、ヒメコマツは直径10cm未満から結実が確認された。ヒメコマツが生育する土質を土壌、岩盤、岩盤のり面に区分して調べた結果、直径30cm以上の大径木は土壌に生育する個体が60%以上と多く、直径10cm未満の小径木は70%以上が岩盤と岩盤のり面に生育していた。ヒメコマツは四方位全ての斜面方位に生育していたが、最も個体数が多かった生育地2(n=68)が北向き斜面であり、生育地全域においても南向きより北向き斜面で多かった。

島後におけるヒメコマツの生育する地質を調べた結果、島後にある地質54種類のうち、ヒメコマツは11種類の地質で確認された(図2)。Ttr(流紋岩溶岩)が46個体と最も多く、次いでMG(ミグマタイト質片麻岩)が36個体であった。島後の地質で最も多いのはOrt・Orm・Oru(流紋岩及び貫入岩)であるが、それらでヒメコマツの生育は確認できず、ヒメコマツ個体が多く確認された生育地2(n=68)と生育地3(n=52)はTtr(流紋岩溶岩)やMG(ミグマタイト質片麻岩)であった。

ヒメコマツ各個体の健全度について、5:樹冠はよく繁り枯れ枝は見当たらない、4:樹冠の一部(1/3以下)に枯れ枝がある、3:樹冠の半分程度(1/3~2/3)が枯れている、2:樹冠の大部分(2/3以上)が枯れている、1:ごくわずかの枝葉が残る、の5段階(尾崎 2014)で評価した結果、健全度1および2の個体が各1個体確認され、ヒメコマツ全個体の80%以上が健全度5であった。

<群集構造>

ヒメコマツの生育地の植生調査の結果、多くの調査区で高木層のヒメコマツはモミ、アカマ

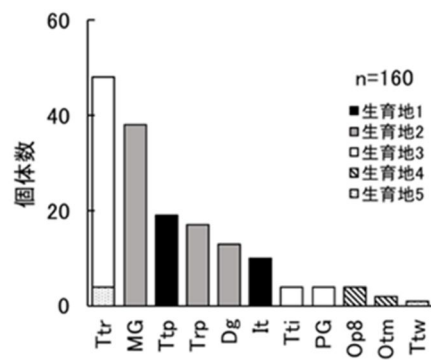


図2 ヒメコマツが生育する地質

Ttr: 流紋岩溶岩, MG: ミグマタイト質片麻岩, Ttp: 流紋岩火砕岩, Trp: 流紋岩~デイサイト火山岩, Dg: 細粒黒雲母花崗岩および文象花崗岩, It: 粗面岩, Tti: 流紋岩・斑状流紋岩貫入岩, PG: 泥質片麻岩, Op8: 流紋岩・粗面岩火砕岩, Otm: 粗面岩溶岩および貫入岩, Ttw: 流紋岩溶岩

表1 ヒメコマツの生育地の概要

	生育地1	生育地2	生育地3	生育地4	生育地5
地区	布施	布施	西郷	都万	中村
土質	岩石地 普通酸性暗赤色土	普通酸性暗赤色土 普通粘土集積赤黄色土	普通酸性暗赤色土 普通粘土集積赤黄色土	普通酸性暗赤色土 普通粘土集積赤黄色土	普通酸性暗赤色土 普通粘土集積赤黄色土
地形	斜面と尾根	谷を含む斜面と尾根	谷を含む斜面と尾根	谷を含む斜面と尾根	斜面と尾根
標高	500~560 m	200~250 m	170~270 m	350~400 m	270~340 m
WI	82.1°C・月	98.6°C・月	98.6°C・月	87.3°C・月	92.5°C・月
CI	-11.2°C・月	-4.3°C・月	-4.3°C・月	-8.6°C・月	-6.0°C・月

WIとCIの値は生育地1では標高500m、生育地2・3では標高200m、生育地4では標高400m、生育地5では標高300mとして求めた。

ツ、スギ、クロベ、ウラジロガシ、スタジイ、ミズナラと共に生育し、調査区によってはアカシデやイヌシデなども生育していた。亜高木層ではアカマツとクロベと共に生育していた。低木層でもアカマツ、クロベと共に生育し、その他の低木種にはヒサカキ、ユキグニミツバツツジがよく見られた。このため、アカマツとクロベは低木層から高木層まで共に生育する樹種であった。一方、暖温帯の優占樹種であるスタジイと共に生育するのも本生育地の特徴であった。

カツラ

<分布と個体群構造>

カツラは渓流域に多く分布し、島後の中央に位置する中条から北東に位置する布施に向かう林道沿いに多く確認された。特に、布施にある自然回帰の森の中谷源流域では密度の高い優占群落を確認された。自然回帰の森は天然スギの巨木林として知られており、その谷部にカツラがスギやイタヤカエデ、ケヤキ、サワグルミと共に生育していた。

中谷源流域のカツラの分布と個体サイズ、萌芽本数を調べた結果、約2haに178個体のカツラが確認された。主幹の胸高直径10cm未満の個体が127個体と最も多く、最大の胸高直径は126cmであった。カツラ178個体のうち47個体が萌芽を発生し、全ての直径階級で萌芽を発生している個体を確認されたが、直径10cm未満の個体は萌芽を発生している個体の割合が約11%と低かった。一方、直径20cm以上ではほとんどの個体が萌芽を発生していた。主幹の直径が4cm未満の個体は斜面下部の谷部にまとまって分布し、直径30cm以上の個体は斜面上部に多く、直径が大きい個体は点在する傾向があった。萌芽を発生している個体は斜面上部に多かった。

隠岐諸島に生育するカツラの種子の発芽率を明らかにするため、東日本の代表的な溪畔林である奥秩父の大山沢溪畔林に生育するカツラと近縁種のヒロハカツラとの比較を含め、2019年の10月から12月に採取した種子を用いて発芽実験を行った。その結果、中谷源流域のカツラの種子の重量および発芽率は東日本のカツラのものと同程度であり(図3, 4)、発芽の最適温度である25℃では中谷源流域のカツラの発芽率(19%)の方が高かった(図4)。

大山沢溪畔林と中谷源流域のカツラ個体群の特性を比較すると、直径30cm以上の個体は大山沢ではha当たり12.6本、個体あたりの萌芽本数は9.2本であるのに対し、中谷源流域ではha当たり45.2本、個体あたりの萌芽本数は24.9本となり、中谷源流域のカツラは高密度で分布し、多くの萌芽を発生していた。さらに、種子は同程度の発芽力を持っていた。

ミズナラ

<分布と生育立地>

隠岐諸島におけるミズナラ群落は島前の中ノ島と知夫理島では存在しないことが確認されているため、島後と西ノ島の二島を調査対象とし、調査ルートで確認された樹高2m以上のミズナラを単木と群落に区別して各位置情報を記録した。その結果、ミズナラの分布は、西ノ島では北に位置する高崎山(434.6m)周辺に限られ、主に島後に分布していた。

島後では、ミズナラの群落は579群落、単木が825地点確認され、群落と単木共に島の北側に多く、南側には少ない傾向があった(図5)。特に、島の南西に位置する都万の横尾山(572.8m)周辺の山地帯に多く、その他に島の北に位置する五箇と島の中心に位置する中条の境の時張山(521.6m)周辺、島の北東に

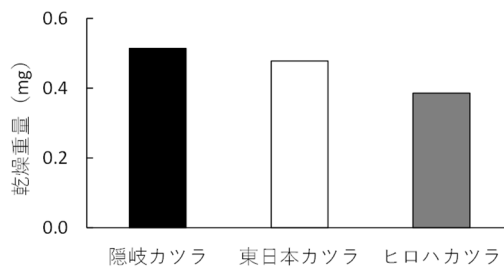


図3 カツラ種子の重量

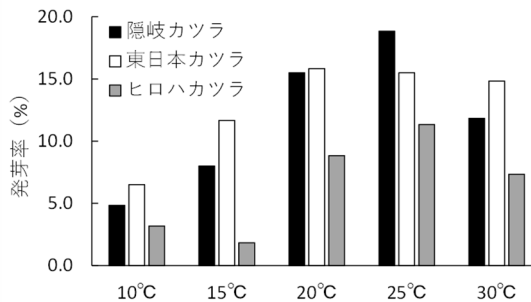


図4 カツラの発芽率

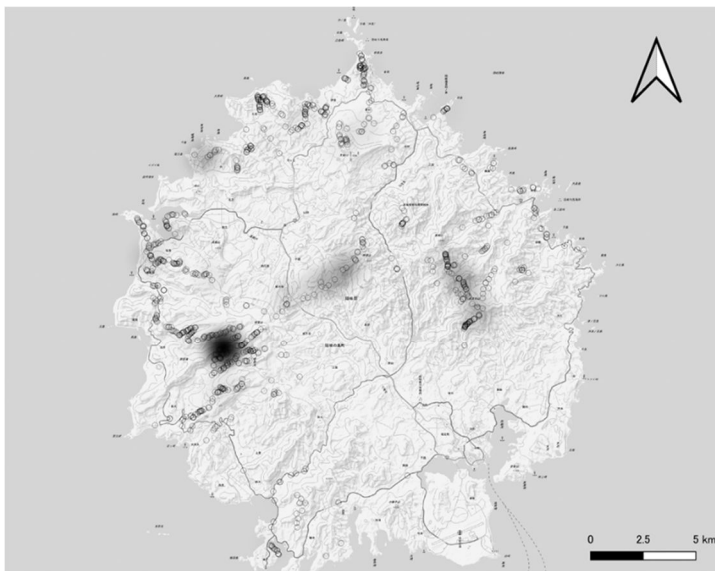


図5 島後におけるミズナラの分布

○は単木を示し、色の黒い地域は群落が多いことを表す。

位置する布施と中条の境にある大満寺山（607.7 m）周辺に多かった。群落と単木共に標高 0~602 m に分布し、標高が低い方が単木が多く、高い方が群落が多い傾向があった。島後のミズナラ群落は暖温帯から冷温帯への移行域である標高 400~500 m で 218 群落と多く、島後のミズナラ群落の 38% を占めた。さらにその 80% の 175 群落が都万にあった。標高 0~400 m には合計 299 群落あり、その 67% の 199 群落が五箇にあった。

島後におけるミズナラ群落の分布条件を明らかにするため、要因を標高、斜面方位（北、南、東、西）、旧村町（中、五箇、布施、都万）として解析した結果、ミズナラ群落は高い標高と北向き斜面、五箇で分布しやすいことが示された。

隠岐諸島におけるミズナラの群落は、島前の西ノ島の最北にある高崎山を南限とし、主に島後に分布していた。島後では、群落はより冷涼で水分条件が維持される北向き斜面や高標高に多く、地域では島の北西に位置する五箇に多かった。隠岐諸島は対馬暖流の影響を受ける地域にあるが、さらに大陸からの冷涼な北西の季節風の影響を受ける。このため、隠岐諸島の中でも、冷涼で降水量の多い条件で氷河期遺存樹種のミズナラが多く生育することが示唆された。

（3）氷河期遺存樹種の遺伝構造

カツラの隠岐集団、クロベの隠岐と佐渡集団、ヒメコマツの隠岐集団とキタゴヨウの佐渡集団でマイクロサテライトマーカーによる遺伝解析を行った。その結果、カツラは本州溪畔林の他の集団よりも遺伝的多様性が低いことが明らかになった。一方、クロベは点在する西日本の他の地域の集団よりも隠岐集団の遺伝的多様性が高いことが明らかになり、最終氷期には隠岐諸島をレフュジアとして、現在まで大きな集団を維持してきた可能性が示された。ヒメコマツの隠岐集団とキタゴヨウの佐渡集団については、本州の集団（房総丘陵と両神山）と比較したところ、隠岐集団は本土の他の集団と有意な差はなく、個体数が多い健全な集団（両神山）と同程度の遺伝的多様性を保持していた（図 6）。その一方、佐渡集団は他の 3 集団より有意に遺伝的多様性が低かった（図 6）。佐渡集団の遺伝的多様性が低かった理由として、島嶼に位置する集団、分布の辺縁にある集団といったことが考えられるが、今後、佐渡島を網羅するようなサンプリングによる解析や、他の地域のキタゴヨウ集団との比較を行う必要がある。

（4）今後の課題

離島には各島特有の地史や気候、人為的な影響を反映した特有の森林植生が成立することがある。日本列島の一島嶼である隠岐諸島も、その地史と気候条件のもとで特有の森林植生が維持されている可能性がある。ただし、隠岐諸島の中での各地域の微気候に関するデータはなく、今後詳細を明らかにしていく必要がある。また、地質やその他の関連する要因を含め、隠岐諸島特有の生態系を明らかにしていくことが求められる。

< 引用文献 >

- Braun-Blanquet J (1964) Pflanzsoziologie, 3Aufl. Springer-Verlag, Wein.
 宮脇 昭 (1983) 日本植生誌 4 中国. 北隆館, 東京.
 隠岐ジオパーク推進協議会 (2012) 隠岐ジオパークガイドブック. 隠岐ジオパーク推進協議会, 島根.
 尾崎煙雄 (2014) 房総の絶滅危惧ヒメコマツ個体群の現状と保全の試み. Bunrui 14(1):9-18.
 杵村喜則 (1994) 隠岐諸島の植生と植物相. 山陰地域研究 10:25-33.
 Takahara H, Tanida K, Miyoshi N (2001) The Full-glacial Refugium of *Cryptomeria japonica* in the Oki Island, Western Japan. Jpn J Palynol 47(1):23-33.
 津村義彦・陶山佳久 (2015) 地図でわかる樹木の種苗移動ガイドライン. 文一総合出版, 東京.

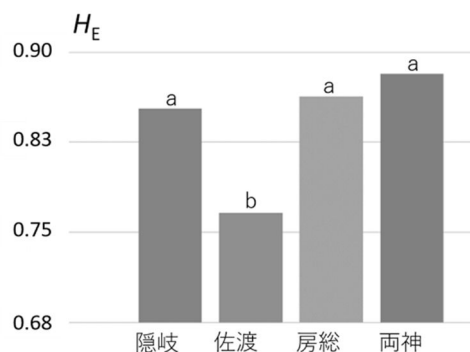


図6 ヒメコマツの隠岐諸島、房総丘陵、両神山の各集団とキタゴヨウの佐渡島集団のヘテロ接合度の期待値
 図中のアルファベットは有意差を示す (p < 0.05)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 須貝杏子・毛利元樹・久保満佐子・井上雅仁・亀山智史・林蘇娟	4. 巻 18
2. 論文標題 隠岐諸島の維管束植物目録	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 島根県立三瓶自然館研究報告	6. 最初と最後の頁 7-30
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Worth James R. P., Tamaki Ichiro, Tsuyama Ikutaro, Harrison Peter A., Sugai Kyoko, Sakio Hitoshi, Aizawa Mineaki, Kikuchi Satoshi	4. 巻 13
2. 論文標題 Genetic Distinctiveness but Low Diversity Characterizes Rear-Edge Thuja standishii (Gordon) Carr. (Cupressaceae) Populations in Southwest Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Diversity	6. 最初と最後の頁 185 ~ 185
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/d13050185	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 関谷佳希・久保満佐子・須貝杏子
2. 発表標題 SSRマーカーを用いた隠岐諸島のカツラの遺伝子流動の解明
3. 学会等名 日本生態学会第67回全国大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	崎尾 均 (Sakio Hitoshi) (20449325)	新潟大学・佐渡自然共生科学センター・教授 (13101)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	須貝 杏子 (Sugai Kyoko) (20801848)	島根大学・学術研究院農生命科学系・助教 (15201)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関