

機関番号：34316
 研究種目：基盤研究(B)
 研究期間：2008～2010
 課題番号：20380093

研究課題名（和文） 極端な葉フェノロジー多型の進化適応的意義と種の絶滅・侵入リスク評価

研究課題名（英文） The adaptive evolution of contrasting leaf phenology among *Daphne* species and its implications on species current invasive-extinction risks

研究代表者

Thomas · Ting Lei (Thomas · Ting Lei)
 龍谷大学・理工学部・教授
 研究者番号：00388159

研究成果の概要（和文）:

多様な葉フェノロジーをもつジンチョウゲ属種（冬緑性・夏緑性・常緑性）は、それぞれの生育ハビタットで生存するための戦略として、葉フェノロジーを多様に進化させてきたことが、系統解析によって明らかになった。さらに、葉フェノロジーの多様な進化は葉の生理的特性に制限があることによって生じていたことが示唆された。これらの研究成果は、常緑性で北米で侵入種として問題となっている *D. laureola* の侵入成功要因や、希少種で夏緑性のチョウセンナニワズ (*D. pseudomezereum var. koreana*) の脆弱性要因の一部を説明することができると思われる。

研究成果の概要（英文）:

The diverse leaf phenology in *Daphne* (from summer deciduous to winter deciduous to evergreen) allows each species to survive in their respective habitats but the evolution of the contrasting leaf phenologies can be traced to ecophysiological constraints present in their phylogeny. The resulting phenological expression appears to be partly responsible for the invasive success of some evergreen species (*D. laureola*) and the vulnerability of other winter deciduous species (*D. pseudomezereum var. koreana*)

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	8,300,000	2,490,000	10,790,000
2009年度	3,100,000	930,000	4,030,000
2010年度	2,800,000	840,000	3,640,000
年度			
年度			
総計	14,200,000	4,260,000	18,460,000

研究分野：植物生理生態学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：1)ジンチョウゲ属 2)フェノロジー多様性 3)適応進化 4)適応戦略 5)生理生態特性 6)炭素収支モデル 7)分子系統 8)保全状況

1. 研究開始当初の背景

近年に至るまで、植物の環境適応に関して、個々の種の特性と環境条件との対応に

ついて多くの研究がなされてきた。しかし、ほとんどの研究では、これらの環境に適応した特性の系統発生的起源は、明らかに

されていなかった(Ackerly et al. 2000, Ackerly and Monson 2003)。これらの研究では、環境に対する適応的特性を特定する際に、系統が大きく異なる植物の種間比較を主な解析手法としていたためである。しかし、この手法には大きな限界がある。これらの植物は分子系統が根本的に異なるため、複数の異なる特性のうち、種の環境への適応を決定づける鍵となったものの特定が非常に困難であるということだ。

最近、植物の環境適応に関して、系統発生的に近縁な種群をモデルシステムとした研究が、BioScience (Ackerly et al. 2000) や Trends in Ecology & Evolution (Westoby and Wright, 2006) などの一流科学誌でとりあげられており、適応度に直接的に影響を与える特性の抽出には、もともとの系統差による影響の排除が重要であることが明確になってきた。それにも関わらず、その系統進化プロセスまで考慮に入れた、植物の環境適応に関する研究例はわずかしかない。さらに、系統発生に着目した例外的な研究のほとんどは、乾燥地などのストレス条件下に生育する植物をターゲットとしたもので(Knight and Ackerly, 2001)、森林生態系に生育する樹木を対象としておこなう本研究は世界的に例がない。

植物の適応度は、光合成を通じた年間の炭素獲得と密接に関わっていると考えられている。多くの植物は炭素固定を葉でおこなうため、資源獲得システムのありかた、すなわち葉の機能的適応が、近縁な植物種間の種分化の鍵となった可能性が高い。そこで本研究では、近縁種間で極端に異なる葉のフェノロジーをもつジンチョウゲ属をモデルシステムとして用い、多様な葉のフェノロジーを獲得するに至った進化プロセスを解明する。さらに、最終的にそれぞれの種の現在の生育ハビタットにおける保全状況と機能的特性(つまり葉のフェノロジー)によってもたらされる資源量から、ハビタットの適合性を検証する。

2. 研究の目的

本研究では、(1)ジンチョウゲ属の分子系統解析から種分化の生じた年代を決定し、葉のフェノロジーの多様化の生じた系列発生的な道筋を明らかにする。(2)各生育地における生理生態特性と環境測定により炭素収支の最適化モデルを構築し、それぞれの葉のフェノロジーが光合成生産を最大化する適応戦略として説明されるかどうかを調べる。

これを通じて環境への適応を決定付ける機能的特性としての、葉のフェノロジーの有意性を検証する。(3) フィールドにおいて個体群の適応度を評価し、構築した炭素収支の最適化モデルの有効性をテストする。(4)以上の各結果を総合して、現在の生育ハビタットにおけるそれぞれの種の保全状況とハビタットへの適合度を検証し、環境変動下における種の脆弱性と新たな生態系への侵入可能性を明らかにする。

3. 研究の方法

本研究は、生理生態特性、生育環境条件のデータから得たパラメーターに基づき適応戦略を検証し、分子系統解析から種分化の年代配列を調べることにより、各種の葉のフェノロジーの適応進化のプロセスを解明する。それぞれの種の現在の生育地における保全状況との関連性を調べることにより、将来の環境変化によって、その種の脆弱性が強まるのか、もしくは分布範囲を広げ侵入性が高まるのかを評価した。なお、本研究の葉の機能的特性部分については、龍谷大学院生の渡辺卓也氏が研究協力者として参加する。国内のジンチョウゲ属の解析に加えて、北米で侵入種となっている *D. laureola* を対象に、Parks Canada, Vitoria BC の Conan Webb と Todd Kohler を研究協力者として共同で系統分析、個体群調査をおこなった。

4. 研究成果

生理生態的特性

標高の高い山の林冠のオープンな場所に生育する夏緑性のチョウセンナニワズは、標高の低い落葉広葉樹林内に生育する冬緑性のオニシバリよりも祖先種であることが明らかとなった。オニシバリは、林冠が閉鎖する暗い夏の間林床で生存するために必要な生理的可塑性を獲得できなかったため、葉のフェノロジーをシフトさせることで、林内が暗い間は余計なコストをかけないため葉を落とし休眠状態を保つという戦略を獲得したものと考えられる。フィールドでの環境条件をシュミレーションし実験室で生育させたオニシバリの年間獲得炭素量を推定したところ、夏は葉を落とし、秋と春に光合成をおこなうというフェノロジーパターンで、年間炭素量が最大になることが明らかとなった。

常緑性の *D. laureola* は、カナダの西部を中心とした北米に侵入しており、その侵入成功要因について調べた。この種は、約12%の相対照度の林内でもっともよく繁茂しており、直達光のあたる明るい場所は好まないことが明らかとなった(図1)。このような条件下において、この種は1年中光合成を行うことが可能であり、それによって獲得した資源を利用して多数の果実をつけ、それが鳥散布によって広がっていることが明らかとなった。これらの結果から侵入成功要因として、西カナダに豊富に分布する針広混交林内の光環境がこの種の生存ハビタットとして最適であることと、同じハビタットを利用している鳥がベクターとなって定着と分布拡大を促進していることが考えられた。

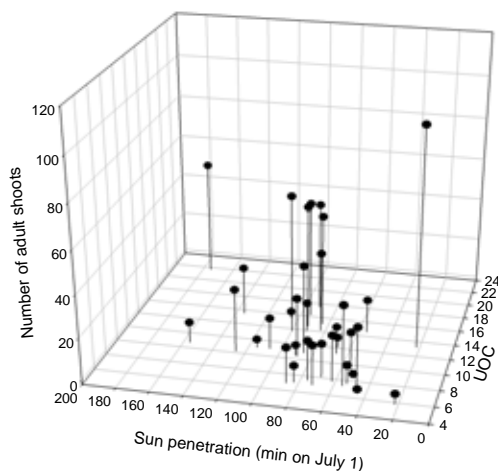


図1 . *D. laureola* のシュート数 (number of adult shoot per m²) と光環境との関係 (P<0.05)。散乱光(UOC)と直達光の両方の光要因から解析した。

日本に自生するジンチョウゲ属のうち、ナニワズ、オニシバリ、コショウノキ、カラスシキミについて、それぞれ性表現は雌雄異株であると報告されていたが、両性株と雌株をもつ雌性両全異株であることが明らかとなった。また、その中でも、常緑であるコショウノキ、カラスシキミは自家和合性が高いが、冬緑性のナニワズ、オニシバリは低く、より雌雄異株に近い性表現に機能的分化が進んでいることが明らかとなった。暗い林内では、ポリネーター制限があるため、両全性をもつほうが有利であったものと思われる。

系統解析の結果、カラスシキミ・コショウノキを含む常緑性のものは、単系統でより基部で分岐し、祖先的であった。ナニワズを含

む落葉性の種もまた単系統であったが、こちらが派生的であり、さらに夏緑性のチョウセンナニワズから冬緑性のナニワズ・オニシバリが生じていた。これらの結果を照らし合わせてみると、葉のフェノロジーが常緑 夏緑性 冬緑性、性表現は、両全性 雌雄異株性へと機能的分化が進み、これらの形質を獲得したことによって生育環境が、常緑樹林内からより明るい落葉広葉樹林へと移っていったものと推定された。本研究は学術誌への発表により、進化学に寄与するとともに、温暖化や人工林化を含む森林の変化に伴う森林植物の絶滅リスク評価に役立てることができる。

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2件)

Lei Thomas. 2011. We are surrounded by invasive species - how did they get here what are they doing to our environment? 龍谷理工ジャーナル, 23-1巻19-23頁 査読無し

山下直子. 2010. 葉と花にユニークな特徴を持つ植物-ジンチョウゲ属. 森林総合研究所関西支所研究情報 96巻3頁 査読無し

[学会発表](計7件)

山下直子, Lei Thomas. 異なる光環境で生育させた里山樹種35種の生理・形態的可塑性、日本森林学会大会発表データベースVol. 122 (2011) 2011年3月26日、静岡大学

山下直子, 河原孝行, Lei Thomas. ジンチョウゲ属低木種の繁殖と成長に与える光環境の影響、第24回種生物シンポジウム プログラム・講演要旨、p6、2010年12月11日 京都大学

山下直子, Lei Thomas. 放置された里山林に出現する林内低木種の光環境への適応について、2010年代のための里山シンポジウム-どこまで理解できたか、どう向き合っていくか-講演要旨集、p. 53-54、2010年10月30日、大阪市立自然史博物館

河原孝行, 吉村研介, 山下直子, 宮浦富保, Lei Thomas, 吉丸博志. 植物分類群及び山地識別におけるバーコード情報の可能性、日本森林学会大会発表データベースVol. 121(2010)、2010年4月3-5日、筑波大学

河原孝行, 東馬徹, 邑田仁, 山下直子, 宮浦富保, Lei Thomas. 日本産ジンチョウゲ属/*Daphne*/の分子系統とフェノロジー進化、日本植物分類学会第9回大会、2010年3月26日、愛知教育大学

Lei Thomas, 山下直子. 里山における二酸化炭素吸収源としての樹木の効果的な管理技術の開発、龍谷大学里山学研究センター2009年度年次報告書p.82、2010年3月

Lei Thomas. 雌性両全異株ナニワズの繁殖特性、第20回龍谷大学理工学部新春技術講演会、2009年1月14日、大津プリンスホテル

6. 研究組織

(1) 研究代表者

Thomas・Ting Lei (Thomas・Ting Lei)
龍谷大学・理工学部・教授
研究者番号：00388159

(2) 研究分担者

宮浦 富保 (MIYaura TOMIYASU)

龍谷大学・理工学部・教授

研究者番号：90222330

近藤 倫生 (KONDOH MICHIO)

龍谷大学・理工学部・准教授

研究者番号：30388160

河原 孝行 (KAWAHARA TAKAYUKI)

独立行政法人森林総合研究所・北海道支所・グループ長

研究者番号：70353654

山下 直子 (YAMASHITA NAOKO)

独立行政法人森林総合研究所・関西支所・主任研究員

研究者番号：70353901

(3) 連携研究者