

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 17 日現在

機関番号：32658

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2015

課題番号：24710276

研究課題名(和文)有用樹木の利用・分散プロセスが、野外自然集団に及ぼす生態遺伝学的影響

研究課題名(英文) Effects of long-term human activities on the spatial and temporal genetic compositions of *Cinnamomum camphora*

研究代表者

亀山 慶晃 (Kameyama, Yoshiaki)

東京農業大学・地域環境科学部・教授

研究者番号：10447047

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：有用樹木として身近なクスノキを対象として、遺伝分析と野外調査を実施した。その結果、(1)日本のクスノキは固有の遺伝的地域性と更新能力を有しており、いわゆる外来種や史前帰化植物とは考えにくいこと、(2)日本集団の遺伝的多様性は、氷期のボトルネック効果によって中国・台湾の半分程度に低下していること、(3)近年の人間活動によって地域間(日本と中国・台湾)の遺伝的混合が生じており、適切な管理が求められること、などが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：Cinnamomum camphora has long been utilized by human-beings, which makes the natural geographic distribution of this tree unclear. The genetic analysis and field survey revealed that Japanese *C. camphora* populations held unique genetic composition and regeneration ability, but their genetic diversities were less than half those of Chinese and Taiwanese populations probably because of post-glacial bottleneck events. It should be noted that several individuals less than 100 cm of diameter at breast height were genetically admixed between regions (Japan vs. China and Taiwan), indicating the occurrence of human-induced genetic contaminations over several decades.

研究分野：分子生態学

キーワード：有用樹木 遺伝的地域性 遺伝子移入 クスノキ SSRマーカー

1. 研究開始当初の背景

外来生物が在来生物に及ぼす影響については、様々な方面から研究が進められ、外来生物法の制定や外来生物に関する管理手法の提言が行われてきた。さらに近年では、他の「地域」から持ち込まれる同一種に対しても、生物学的な交配障壁が存在しないために、遺伝的攪乱を引き起こす危険性が高いとの指摘がなされている。林学や造園学、緑化学の分野において地域性種苗という概念が確立し、種苗の生産や流通システムに関する活発な議論、研究が行われているのは、このような背景による(小林 2009 など)。

しかしながら、遺伝的攪乱という観点から地域性を議論するためには、集団の遺伝構造に基づく「地域性の定義(形成要因の究明)、遺伝的攪乱が生じる「時間的・空間的なプロセス」、遺伝的攪乱による「野外自然集団への影響」に関するデータが不可欠である。地域性の定義については、生産性や品質維持の観点からスギ、ヒノキ、マツの種苗配布区域が設定されている。しかし、広葉樹に関する区域設定は存在しない。何より、日本に生育する約 1200 種の樹木のうち、地理的な遺伝構造が分析されているのはわずか 20 種未満である(津村ら 2003)。遺伝的攪乱の時空間プロセスとその影響については、外来生物を対象とした研究はいくつかあるものの(例えば、Nentwig 2007, Davis 2009)、同一種の複数集団(地理的系統、亜種・変種、栽培品種、植栽集団など)を対象として、遺伝子流動の有無や強さ、それらの時空間的な変化と生態遺伝学的影響を評価した例は皆無である。

2. 研究の目的

野外自然集団の地域性には、時間的・空間的な隔離による地理的系統、生育地の環境や遺伝的差異に起因する亜種・変種などが存在する。加えて、人間による育種と植栽は、新たな遺伝子プールを形成し、野外自然集団との遺伝的交流(遺伝子攪乱)を引き起こす。現存集団の「地域性」を理解するには、地理的構造と遺伝的分化に関する系統地理学的視点だけでなく、遺伝的改良や植栽の規模、年代に関する社会学的視点が必要である。

現在まで、遺伝的攪乱の時空間プロセスについて研究が進んでいるのは、世代時間が短い動物や草本(特に作物)に限られている(Largiadèr 2007)。一方で、樹木には、集団内に著しい世代の重複が認められること、巨樹・巨木と呼ばれる傑出した長寿個体が存在すること、有用樹木については植栽集団の成立年代が明確であることなど、動物や草本には見られない特徴がある。過去から現在までの遺伝的組成の変化を再現する上で、樹木集団の遺伝分析は大きな意味を持っている。

これらの視点に基づき、本研究の対象種としてクスノキを選定した。クスノキは日本、台湾、中国南部を中心に広く分布し、古来か

ら利用されている有用樹木である。日本では、1903 年から 1962 年まで、樟脳生産を目的として、国家的な管理・運営が行われていた。この間、樟脳の製造目的以外での伐採は堅く禁止され、1962 年時点で、公社直結造林地の面積は 4000ha に及んでいた。樟脳生産が行われなくなった現在でも、公園や街路樹など、特に都市緑地の整備に利用されている。このように、クスノキでは樟脳生産や木材生産を目的とした植栽林、緑化や街路樹生産を目的とした生産林、信仰対象としての巨樹・巨木などが同一地域に混在している。そのため、例えば日本のクスノキの由来についても、在来、外来、史前帰化など諸説あり、科学的なデータは皆無に等しい。

以上の視点に基づき、本研究では特に、(1)クスノキの遺伝的地域性とその形成プロセス、(2)日本における発芽・更新の可否、(3)これらに基づく適切な保全単位の提言、を目的として調査を行った。

3. 研究の方法

(1) マイクロサテライト遺伝分析

クスノキ集団の遺伝的多様性と遺伝的分化、遺伝的構造を明らかにするため、日本 504 (うち東日本 178、西日本 217、九州 109)、中国 125 (うち福建省 185、上海 41)、台湾 74、計 804 個体から試料(葉)を採取した。採取に合わせて、生育地の環境や集団の履歴等を記録し、ジェネットの胸高直径(DBH)を測定した。採取した試料はシリカゲルで乾燥させ、CTAB 法で DNA を抽出した後、Kameyama (2012) が開発したマイクロサテライト遺伝マーカー 11 遺伝子座を用いて PCR と GeneScan を実施した。得られた遺伝子型データに基づき、集団の遺伝的多様性(アレル数、有効アレル数、プライベートアレル数)、集団の遺伝的分化(F_{st} 、 G_{st})、集団の遺伝的構造と遺伝的混合を評価した。

(2) 野外での発芽・成長調査

日本におけるクスノキの自然更新の可否を検証するため、2012 年 11 月 12 日に神奈川県真鶴半島の林床で種子を採取し、果皮を除去した後、同年 11 月 16 日に関東地方の落葉広葉樹林(神奈川県早野梅ヶ谷特別緑地保全地区)に播種した。播種を行った落葉広葉樹林は 30~40 年にわたって管理が放棄され、アズマネザサが繁茂している。研究代表者である亀山らは、川崎市と東京農業大学地域環境科学部との連携協定に基づき、2010 年からアズマネザサの刈り取り管理を実施してきた。ここに、刈り取りの有無と地形に応じて 9 つのプロットを設置し、120 粒ずつ播種するとともに、林床の光環境(光合成有効放射吸収率: fAPAR)、土壌含水率、地表面温度を測定した。2013 年 5 月の発芽確認後、2015 年 12 月まで各個体の生存及び成長を記録した。

4. 研究成果

(1) 集団の遺伝構造

クスノキ集団のアレル数(観察された対立遺伝子の数)、有効アレル数(各アレルの頻度に基づいてアレル数を補正したもの)、プライベートアレル数(その集団だけで観察された対立遺伝子の数)を比較すると、東日本・西日本・九州の遺伝的多様性は福建・上海・台湾と比較して著しく低く、特にプライベートアレルはほとんど存在しないことが示された(表1)。

表1. 集団の遺伝的多様性(遺伝子座あたりの平均±標準偏差)

	個体数	アレル数	有効アレル数	プライベートアレル数
東日本	178	9.7±1.4	3.8±0.4	0.09±0.09
西日本	217	11.1±1.1	3.5±0.3	0.27±0.20
九州	109	8.8±0.9	3.7±0.3	0.18±0.12
福建	185	18.8±1.8	7.6±0.9	2.18±0.59
上海	41	13.9±1.3	7.3±0.7	0.27±0.14
台湾	74	17.3±1.8	8.9±1.2	1.73±0.33

集団の遺伝的差異(F_{st} , G_{st})を比較すると、いずれの指標においても、東日本・西日本・九州の集団は、福建・上海・台湾の集団とは大きく異なっていることが示された(表2)。

表2. 集団の遺伝的分化(下側: F_{st} 、上側: G_{st})

	東日本	西日本	九州	福建	上海	台湾
東日本	-	0.058	0.052	0.565	0.482	0.593
西日本	0.020	-	0.061	0.588	0.530	0.626
九州	0.017	0.021	-	0.562	0.485	0.594
福建	0.128	0.138	0.122	-	0.177	0.272
上海	0.118	0.134	0.114	0.027	-	0.236
台湾	0.133	0.146	0.127	0.038	0.033	-

個体レベルでのSTRUCTURE解析の結果、(1)遺伝的クラスタの推定値は2つであること、(2)日本と中国・台湾の個体は明瞭に区分されること、(3)各地域(日本と中国・台湾)内部の遺伝的構造は不明瞭であり、(4)一部で地域間の遺伝的混合が認められること、などが示された(図1)。さらに、各個体のサイズ(DBH)と地域間の遺伝的混合の程度をグラフにしたところ、(1)遺伝的混合はDBH100cm以下(およそ100歳以下)の個体に集中していること、(2)混合個体は、人為的な影響が強い場所に多く生育していることが示された(図2)。

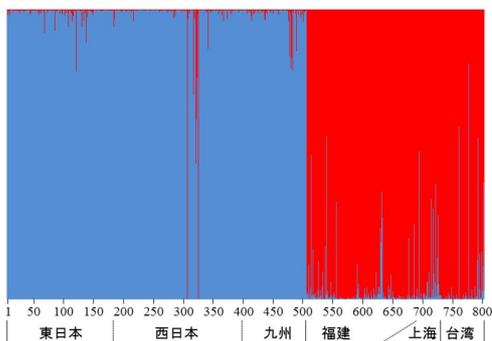


図1. 集団の遺伝的クラスタ

(横軸: 各個体、縦軸: 遺伝的クラスタの割合)

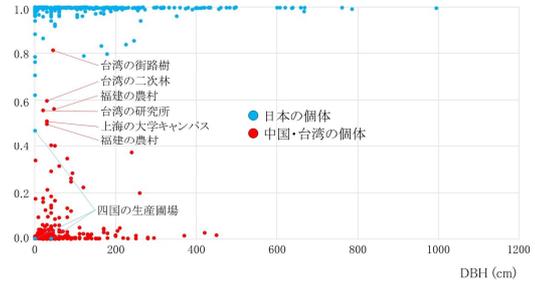


図2. サイズ依存的な遺伝子移入

(縦軸: 日本を特徴付ける遺伝的クラスタの割合)

(2) 日本での発芽・定着の可否

播種実験を行った調査地の環境条件は表3の通りである。アズマネザサが密生した無処理区では、光合成有効放射吸収率($fAPAR$)の年平均値は地形(プロット)に関わらず0.90以上の値を示し、平均が0.92であった。一方、刈り取り区の $fAPAR$ はギャップ以外の場所で0.82~0.84、ギャップでは0.75となり、無処理区と比較して10%程度の光合成有効放射が確認された。土壌含水率は刈り取り区の尾根で0.08、無処理区の谷で0.41、平均で0.25となり、特に地形の影響を強く受けていた。地表面温度は刈り取りによってやや上昇するものの、大きな差異は認められなかった。

クスノキの発芽と成長は林床の光環境に強く依存しており、無処理区では南斜面を除いてほとんど発芽しなかった(表2)。さらに、比較的高い発芽率を示した無処理区の南斜面でも、3年以内に全ての実生が死亡した。一方、刈り取り区では、種子発芽率は平均0.44、3年後の生存率は平均0.77と高い値を示し、稚樹の樹高も平均40.9cmに達した。さらに、 $fAPAR$ が最も低いギャップでは、種子発芽率は0.23と低いものの、その後の生存率は100%、平均樹高は101cmであり、発芽後の生存率と成長量が極めて高かった。

表3. 落葉広葉樹林下での発芽・成長調査の結果

	谷	南斜面	北斜面	尾根	ギャップ	平均
(a) 無処理区						
$fAPAR$ *	0.93	0.92	0.9	0.93	-	0.92
土壌含水率*	0.41	0.2	0.27	0.22	-	0.28
地表面温度(°C)*	14.1	14.4	14.2	14.4	-	14.3
種子発芽率(N=120)	0.03	0.36	0.02	0.00	0.00	0.08
発芽後生存率(3年後)	0.00	0.00	0.00	-	-	0.00
稚樹の平均樹高(cm)	-	-	-	-	-	-
(b) 刈り取り区						
$fAPAR$ *	0.82	0.82	0.84	0.82	0.75	0.81
土壌含水率*	0.29	0.18	0.31	0.08	0.27	0.23
地表面温度(°C)*	14.4	15.2	14.0	14.9	14.8	14.7
種子発芽率(N=120)	0.31	0.54	0.53	0.57	0.23	0.44
発芽後生存率(3年後)	0.68	0.55	0.78	0.82	1.00	0.77
稚樹の平均樹高(cm)	33.7	26.5	23.9	19.2	101.1	40.9

*中島ほか、保全生態学研究(2016)を一部改変(ギャップは未公表データ)

(3) まとめ

本研究の結果から、(1)クスノキはギャップのような明るい環境で発芽・定着しており、日本でも自然更新が可能であること、(2)日本のクスノキは固有の遺伝的地域性を有しており、いわゆる外来種や史前帰化植物ではないこと、(3)日本のクスノキの遺伝的多様性が低いのは、人為的な持ち込み(創始者効果)ではなく、氷期のボトルネック効果(集団サイズの縮小)によるものと推察されること、(4)近年になって日本と中国・台湾の間で遺伝子移入が生じていること、が明らかとなった。

遺伝子移入(地域間の遺伝的混合)がクスノキの適応度や集団の存続可能性に及ぼす影響は不明であり、遺伝的混合が確認された個体数は、全体の総数からみれば比較的少ないと考えることもできる。しかし、本研究では様々なサイズの個体を多様な集団から採取することを優先したため、例えば、クスノキの生産圃場や街路樹にはより多くの混合個体が生育している可能性がある。また、日本集団と中国・台湾集団の遺伝的差異は極めて明瞭であり、少なくとも予防的な観点では種子や個体を両地域間で移動させることは避けるべきである。

本研究の成果は、由来が不明だったクスノキの起源と遺伝的地域性を明らかにしたのみならず、巨樹・巨木を分析することによって数百年～数千年前の遺伝的特性を把握し、それらが自然科学的要因と社会科学的要因の双方によって時間的・空間的に変化してきたことを示すものであり、極めて独創的である。また、クスノキの需要は特に中国国内で急増しており、適切な利用・管理方法を考える上でも重要な基礎を提示できたと考える。

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0件)

〔学会発表〕(計1件)

亀山慶晃, 古道潤, Jingxiu Li, Yen-Hsueh Tseng, 鈴木貢次郎. 日本のクスノキは外来種か?. 日本生態学会. 2016年3月(宮城県・仙台市)

〔図書〕(計1件)

鈴木貢次郎, 亀山慶晃, 李景秀. 中国福建省のクスノキの巨木 (In: 山口裕文・金子務(編), 「中尾佐助の照葉樹林文化論」を読み解く - 多角的視座からの位置付け) 北海道出版界, pp 450 (印刷中)

〔産業財産権〕

なし

〔その他〕

なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

亀山 慶晃 (KAMEYAMA Yoshiaki)
東京農業大学・地域環境科学部・教授
研究者番号: 10447047

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

鈴木 貢次郎 (SUZUKI Kojiro)
東京農業大学・地域環境科学部・教授
研究者番号: 80256643