

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 18 日現在

機関番号：14101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25850101

研究課題名(和文)非平衡な林冠動態に対する森林群集の遺伝的多様性の応答機構の解明と予測技術の開発

研究課題名(英文) Responses of the genetic diversity of forest communities to typhoon disturbances under the non-equilibrium canopy condition and development of their prediction

研究代表者

鳥丸 猛 (TORIMARU, TAKESHI)

三重大学・生物資源学研究科・准教授

研究者番号：10546427

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：ブナ林の高木性の主要構成樹種であるブナ、ハウチワカエデ、イタヤカエデの稚樹群集の動態を解析した結果、三樹種全てにおいて台風攪乱の認められなかった期間に加入率が高くなった。このことから、台風攪乱の有無が稚樹サイズへの加入に影響を及ぼしていることが示唆された。コシアブラのマイクロサテライト遺伝マーカーを開発して集団内に弱い遺伝的構造を検出し、ギャップ形成にともなう遺伝的構造化が示唆された。集団内の雄性繁殖量の変異性と空間構造を同時に考慮に入れたシミュレーションモデルを構築して解析し、好適な光環境が繁殖個体の繁殖量の空間的なバラツキを増大させ、樹木集団の遺伝資源量の変動に影響を及ぼすことを示した。

研究成果の概要(英文)：The census of saplings were performed for *Fagus crenata*, *Acer japonicum*, and *A. micranthum*. The recruitment rates of the three species were higher in the period without typhoon disturbances compared to those with severe typhoon disturbances. This results suggested that the presence/absence of typhoon disturbance affects the recruitments of the sapling population. Microsatellite markers were developed for *Chengiopanax sciadophylloides*, which was applied in the 4-ha plot studied and a weak genetic structure could be found in the sapling population. This results coupled with the species regeneration mode suggested the genetic structuring related with gap formation. The simulation model, where the variance in male fecundity and its spatial configuration were simultaneously incorporated, suggested that male fecundities vary with spatially varying favorable light environments and thus affect the inter-annual variation of genetic resources in tree populations.

研究分野：森林生態遺伝学

キーワード：台風攪乱 稚樹 個体群動態 反復ギャップ 雄性繁殖量 マイクロサテライトマーカー ブナ林

1. 研究開始当初の背景

樹木集団の遺伝的多様性の低下・消失は、病虫害に対する抵抗性の低下や血縁個体間の交配による生残率の低い種子の生産(近交弱勢)を引き起こすことが知られているため、森林群集の現在の健全性と将来の存続可能性を検討する上で遺伝的多様性の時間・空間的变化(遺伝子動態)の解明が課題となっている。遺伝子動態を記述する集団遺伝学では、集団が常に死亡と加入の均衡のとれた動的平衡状態にあることを基礎とした確率論的モデルがこれまで提唱され、遺伝子の確率論的な移動分散が樹木集団内の遺伝的変異の程度(遺伝的多様性)とその空間分布(遺伝的構造)を特徴付けることが明らかになってきた。一方、森林生態学の分野では、国内・海外の様々なタイプの森林で大面積長期モニタリング調査が行われ、世界中の多くの森林タイプで認められる強風攪乱(台風、ハリケーン、暴風雨)は時間的・空間的に不均一に発生するため、森林群集は動的平衡状態ではなく、むしろ非平衡状態にあると認識されつつある。このことは、樹木集団における対立遺伝子の集団からの消失と集団内での拡散過程がこれまで集団遺伝学が仮定してきた確率論的過程(遺伝的浮動と「距離による隔離」によって説明される遺伝子流動)では十分に説明できないことを示唆する。特に、昨今認められる地球規模で進行している急激な気候変動は台風の発生頻度と規模を大きく変動させているため、強風攪乱に起因する樹木個体群の死亡・加入パターンも大きく変動することが予想される。したがって、樹木集団の遺伝子動態を予測するためには、自然攪乱によって創出される森林構造の不均一性が遺伝子の消失と加入・拡散過程にどのような影響を及ぼしているのかを解明する必要がある。

2. 研究の目的

鳥取県大山に設置された4haプロットの主要構成樹種(ブナ、コシアブラ、ハウチワカエデ)を対象に、生態調査・遺伝分析を実施して個体群統計学的パラメータ(死亡・加入率)、繁殖パラメータ(他殖率、花粉・種子の移動分散)および遺伝的構造の程度を推定する。さらに、気象データから台風の発生頻度と強度に関するパラメータを推定し、反復ギャップの発生頻度を考慮した樹木集団の個体群動態に基づく遺伝子動態を記述する集団遺伝学モデルを構築する。

3. 研究の方法

(1) ブナ、コシアブラ、ハウチワカエデの成木・稚樹個体群動態の把握

4haプロット内に既に設置された0.3ha(50x60m)サブプロットにおいて、3樹種の成木(胸高直径5cm以上の幹)と稚樹(胸高直径5cm未満、樹高30cm以上の幹)の毎木調査を行う。そして、成木・稚樹個体群の死亡・加

入率を算出した。また、調査期間に調査地付近を通過した台風に関するデータを取りまとめ、樹木の群集・個体群動態と台風攪乱の関係性を解析した。

(2) 成木・稚樹集団の遺伝子型の決定および遺伝的構造の把握

サブプロット内のコシアブラの成木と稚樹から葉を採取してDNA抽出後、マイクロサテライトマーカーを用いて遺伝子型を決定する。その後、対立遺伝子の空間分布を解析して遺伝的構造の程度を把握した。

(3) 森林の群集構造の不均一性を考慮したモデルの構築

30m x 30mの仮想個体群を用いたシミュレーションモデルを構築し、個体群構造の不均一性が遺伝的多様性に及ぼす影響を評価した。モデルでは、雄性繁殖量(花粉生産量)を対数正規分布に従って発生させ、さらに異なる雄性繁殖量を示す個体を von Mises 分布に従って配置させた。花粉の移動パターンを exponential-power 分布および von Mises 分布に従ってシミュレートし、仮想個体群が受取る花粉の遺伝的多様性を解析した。

4. 研究成果

(1) 稚樹の個体群動態と台風攪乱の関係

大山付近を通過した台風は2009-11年と2013-15年の調査期間にそれぞれ4回と5回記録されたが、2011-13年には台風の通過は認められなかった(表1)。

表1 調査地付近を通過した台風の概況

	2009-2011	2011-2013	2013-2015	1989-2015の連続する2年間の中央値
接近した台風の頻度	4.0	0.0	5.0	3.0
最大風速(m/s)の最大値	19.7	-	21.3	13.6
最大瞬間風速(m/s)の最大値	22.1	-	29.8	15.2

毎木調査の結果、2009-11年におけるコミネカエデの稚樹の死亡率が他の調査期間よりも低かったが、その他の樹種では調査期間と死亡率に関連性は認められなかった(図1)。一方、三樹種全てにおいて、稚樹サイズへの加入率は台風攪乱の認められなかった2011-13年の調査期間で高かった。以上から、台風攪乱は幹の死亡ばかりでなく稚樹サイズへの加入にも影響を及ぼすことが明らかになった。

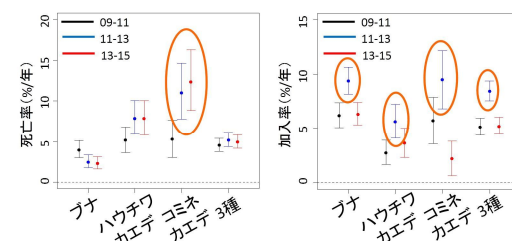


図1 調査期間ごとの死亡率と加入率

(2) コシアブラのマイクロサテライトマーカーの開発と自然集団への適用

次世代シーケンサーを用いてコシアブラのゲノム領域を網羅的に取得し、それらを解析した結果、15個のマイクロサテライトマーカーを開発することができた。それらの多型性を大山および白神山地のコシアブラ集団を用いて検証した。その結果、遺伝子座あたりの対立遺伝子数は2~13(平均4.8個)、ヘテロ接合度の期待値(遺伝子多様度)は0.215~0.895(平均0.560)であった。また、それらの15遺伝子座には連鎖不平衡は認められなかった。

さらに、これらのマイクロサテライトマーカーを用いて大山4haプロット内に生育するコシアブラ集団の遺伝的構造を分析した。その結果、194個のコシアブラの幹の遺伝子型が決定され、181個の遺伝子型が識別された。それらの中で、170個(93.9%)の遺伝子型は単一の幹でのみ認められたが、11個(6.1%)の遺伝子型はそれぞれ複数(2本)の幹で認められた。それらの11個の遺伝子型についてクローンの識別の有効性を示す  $P_{sex}$  を算出した結果、9個の遺伝子型で統計的に有意に小さい  $P_{sex}$  値 ( $1.15 \times 10^{-5} \sim 1.38 \times 10^{-2}$ ) が認められた。これら9個の遺伝子型について同じ遺伝子型をもつ2本の幹間の空間距離を算出した結果、6個の遺伝子型ではお互いの幹が5m以上離れていた。一方、 $P_{sex}$  値が統計的に有意ではないが2本の幹が同じ根元位置にあるケースも認められた。

同祖係数を用いたコレログラムによって、コシアブラ集団の遺伝的構造を調べた結果、下層木では0~10mの距離階級で有意な正の空間自己相関が認められた(図2左)。また、上層木では60~70mの距離階級で有意な負の空間自己相関が認められた(図2右)。

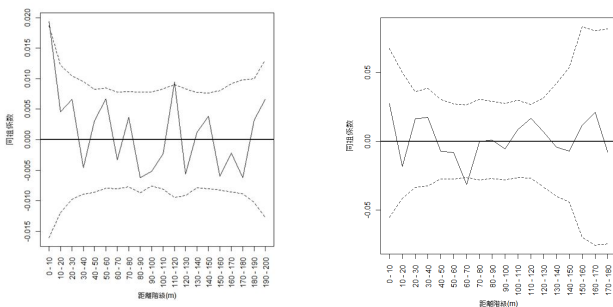


図2 コシアブラ下層木(左図、樹高8m未満)と上層木(右図、樹高8m以上)の同祖係数コレログラム。実線:観察値、点線:1000回の無作為化シミュレーションの95%信頼区間。

以上のように、コシアブラの下層木では近距離の階級で有意な正の空間自己相関が認められ、遺伝的構造の存在が明らかになった。コシアブラは光環境の良好な林冠ギャップで更新する種であることが知られているた

め、パッチ状に形成される林冠ギャップに同じ母樹由来の種子が散布されたのかもしれない。また、上層木では遺伝的構造が認められなかった。これは、集団の成長に伴って自己間引きが起こるため、血縁個体が近傍から排除されていることが考えられた。

(3) 集団内の雄性繁殖量の変異性と空間構造を同時に考慮に入れたシミュレーションモデルの構築

仮想集団内の空間構造が交配パターンに及ぼす影響を解析した。その結果、繁殖個体の花粉生産量の空間分布がランダムである場合、花粉生産量の個体間のバラツキが大きくなるほど種子の遺伝的多様性は低下する傾向が認められた。また、異なる花粉生産量を示す個体が集団中で偏って分布している場合、等方向性の花粉散布パターンを示す集団では種子の遺伝的多様性は個体の空間構造の影響を受けないが、非等方向性の花粉散布パターンを示す集団では異なる花粉生産量を示す個体の空間構造の偏りの程度によって種子の遺伝的多様性はばらつく傾向が認められた(図3)。以上から、集団内の交配パターンには、どの程度の繁殖量(花粉生産量)を示す個体がどのように配置しているかが重要であり、このことから台風攪乱によって発生する非ランダムなギャップ形成によって創出される好適な光環境が繁殖個体の繁殖量の空間的なバラツキを増大させ、樹木集団の遺伝資源量の変動に影響を及ぼすことが示唆された。

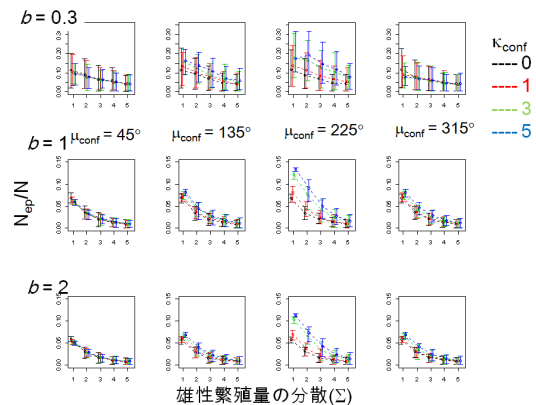


図3 異なる雄性繁殖量を示す個体の空間配置の不均一性に基づく母樹が受取る花粉の遺伝的多様性の変異。b:exponential-power関数の裾の広さを表すパラメータ。μconf:異なる雄性繁殖量を示す個体の集団内における分布の偏向方向。κconf:花粉散布の偏りの強さ。N/Nep:花粉の遺伝的多様性の指標。

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 13 件)

上田衛・鳥丸猛・長谷川幸子・宮武新次郎・坂本竜彦 (2016) 市街地緑地と都市近郊林における鳥類相の種組成. 中部森林研究 64, 61-64. 査読有

福井忠樹・赤田辰治・土井絵里子・鳥丸猛 (2016) 高倉森とサンスケ沢におけるブナおよびハウチワカエデの機能形質と食害率. 白神研究 11, 3-13. 査読有

Torimaru T., Takeda Y., Matsushita M., Tamaki I., Sano J., Tomaru N. (2015) Family-specific responses in survivorship and phenotypic traits to different light environments in a seedling population of *Fagus crenata* in a cool-temperate forest. *Population Ecology* 57, 77-91. 査読有

Funda T., Wennström U., Almqvist C., Torimaru T., Andersson B., Wang X-R. (2015) Low rates of pollen contamination in a Scots pine seed orchard in Sweden: the exception or the norm? *Scandinavian Journal of Forest Research* 30, 573-586. 査読有

鳥丸猛・成田真智子・井頭千明・石田祐宣・伊藤大雄・赤田辰治 (2015) 高倉森とサンスケ沢におけるブナの開花年次変動と気象要因および立地条件との相関解析. 白神研究 10, 12-21. 査読有

渡邊慎二・鳥丸猛・木佐貫博光 (2015) 松阪市碧川の北限集団におけるハマボウの開花フェノロジーと結実との関係. 中部森林研究 63, 31-33. 査読有

田畑早紀・小山(中井)亜理沙・鳥丸猛・万木豊・木佐貫博光 (2015) 山地渓谷林の下層を優占する萌芽性樹木の幹の生残に動物の摂食が与える影響. 中部森林研究 63, 61-64. 査読有

吉田貴彦・木佐貫博光・鳥丸猛 (2015) 三重大学附帯施設演習林内における標高傾度に応じた中間温帯林の樹種の組成と多様性. 中部森林研究 63, 65-68. 査読有

Torimaru T., Okayama T., Kumagai Y., Akada S. (2014) Development and characterization of microsatellite loci in the sub-canopy tree *Chengiopanax sciadophylloides* (Araliaceae) using next-generation sequencing technology. *Conservation Genetics Resources* 6, 799-801. 査読有

Inanaga M., Nakanishi A., Torimaru T.,

Nishimura N., Tomaru N. (2014) Distance-dependent but genetically random mating in a Japanese beech (*Fagus crenata*) population, *Botany* 92, 795-803. 査読有

玉木一郎ほか 13 名 (10 番目: 鳥丸猛) (2014) 第 4 回森林遺伝学若手勉強会の報告, 森林遺伝育種 3, 37-41. 査読無

Torimaru T., Wennstrom U., Andersson B., Almqvist C., Wang X-R. (2013) Reduction of pollen contamination in Scots pine seed orchard crop by tent isolation. *Scandinavian Journal of Forest Research* 28, 715-723. 査読有

Torimaru T., Akada S., Ishida K., Matsuda S., Narita M. (2013) Spatial associations among major species in a cool-temperate forest community under heterogeneous topography and canopy conditions. *Population Ecology* 55, 261-275. 査読有

〔学会発表〕(計 14 件)

鳥丸猛・松下通也・鈴木聖・松山信彦 雌雄異株性低木種ヒメアオキのパッチの開花比・性比に影響を及ぼす要因. 第 63 回日本生態学会大会, 2016 年 3 月 24 日, 仙台国際センター(宮城県仙台市)

鳥丸猛・若林真隆・佐野淳之・永松大・松下通也・稲永路子・戸丸信弘・西村尚之 台風攪乱がブナ老齢林を構成する主要樹種の稚樹の個体群動態に及ぼす影響. 第 127 回日本森林学会大会, 2016 年 3 月 29 日, 日本大学生物資源科学部(神奈川県藤沢市)

土井絵里子・赤田辰治・石田清・松下通也・鳥丸猛 白神山地高倉森調査区における成木群集の動態と実生・稚樹群集の空間分布パターンの解析. 第 127 回日本森林学会大会, 2016 年 3 月 28 日, 日本大学生物資源科学部(神奈川県藤沢市)

國嶋俊輔・鳥丸猛・大宮泰徳・赤田辰治 乾燥ストレスによるブナ実生の成長遅延と乾燥応答性 FcMYB1603 の発現. 第 127 回日本森林学会大会, 2016 年 3 月 28 日, 日本大学生物資源科学部(神奈川県藤沢市)

福井忠樹・鳥丸猛・赤田辰治 ブナのタンニン合成経路に働く傷害誘導性遺伝子の探索. 第 127 回日本森林学会大会, 2016 年 3 月 28 日, 日本大学生物資源科学部(神奈川県藤沢市)

鳥丸猛・櫻井創・赤田辰治・石田清・檜垣大助 白神山地サンスケ沢ブナ天然林にお

ける森林動態．第 126 回日本森林学会大会、  
2015 年 3 月 28 日、北海道大学（北海道札幌  
市）

福井忠樹・鳥丸猛・赤田辰治 白神山地高  
倉森およびサンスケ沢における主要構成樹  
種の機能形質の比較．第 126 回日本森林学会  
大会、2015 年 3 月 27 日、北海道大学（北海  
道札幌市）

田畑早紀・小山（中井）亜里沙・鳥丸猛・  
万木豊・木佐貫博光 動物の摂食および自然  
攪乱がチドリノキの萌芽更新に与える影  
響：幹サイズ構造における 10 年間の変化．  
第 126 回日本森林学会大会、2015 年 3 月 27  
日、北海道大学（北海道札幌市）

赤田辰治・國嶋俊輔・森野祥多・大宮泰徳・  
鳥丸猛 産地の異なるブナ実生の乾燥条件  
下における成長量の変異とその遺伝的解析．  
第 126 回日本森林学会大会、2015 年 3 月 28  
日、北海道大学（北海道札幌市）

齋藤晶・赤田辰治・西谷信一郎・松下通也・  
永松大・鳥丸猛 雌雄異株性低木種ヒメアオ  
キの性特異的遺伝マーカーの開発、第 126 回  
日本森林学会大会、2015 年 3 月 28 日、北海  
道大学（北海道札幌市）

鳥丸猛・檜垣大助・赤田辰治・石田清 白  
神山地サンスケ沢における森林群集の構造．  
第 125 回日本森林学会大会、2014 年 3 月 29  
日、大宮ソニックシティ(埼玉県大宮市)

赤田辰治・高橋瑛・三津谷慎治・軽部栄樹・  
諏訪邑子・鳥丸猛・石田清 ブナ実生の成長  
に及ぼす乾燥ストレスの影響と遺伝子型竹  
井の分析．第 125 回日本森林学会大会、2014  
年 3 月 29 日、大宮ソニックシティ(埼玉県大  
宮市)

稲永路子・松下通也・鳥丸猛・中西敦史・  
西村尚之・戸丸信弘 ブナ老齢林におけるブ  
ナ実生同齡集団の成長・生残に影響を及ぼす  
環境および遺伝的要因．第 125 回日本森林学  
会大会、2014 年 3 月 29 日、大宮ソニックシ  
ティ(埼玉県大宮市)

岡山巧・成田真智子・原田拓真・赤田辰治・  
鳥丸猛 白神山地高倉森におけるハウチワ  
カエデ集団の父性繁殖成功、第 125 回日本森  
林学会大会、2014 年 3 月 29 日、大宮ソニッ  
クシティ(埼玉県大宮市)

## 6．研究組織

### (1)研究代表者

鳥丸 猛 (TORIMARU TAKESHI)

三重大学・生物資源学研究所・准教授

研究者番号：10546427