分子生態学的視点から見た植物の個体性

陶山 佳久 [1]

[1] 東北大学大学院農学研究科 附属複合生態フィールド教育研究センター
〒989-6711 宮城県大崎市鳴子温泉字蓬田 232-3

Individuality of plants: from a molecular ecological point of view

Yoshihisa Suyama[1]

[1]Kawatabi Field Science Center, Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University,
232-3 Yomogida, Naruko-onsen, Osaki, Miyagi, 989-6711, Japan

Keywords: bamboo, clonal plants, genet structure, plant-plant communication, somatic mutation

DOI: 10.24480/bsj-review.13c2.00232

１．はじめに

植物には，数千年もかけて巨大な樹体に生長する樹木や，栄養繁殖によって膨大な数に増殖するクローナル植物などがある（図 1）。このような植物では，それぞれの「個体」全体が基本的には同一ゲノムの細胞で構成されているはずであるが，同一個体内の異なる部位のゲノム内のどこかには体細胞突然変異による違いが存在する可能性がある。一方で，物理的に明らかに異なる複数の個体で構成されている一般的な植物個体群・群集では，個々の個体のほとんどは遺伝的にも空間的にも基本的には独立であると考えられる。しかしこのような異個体の集まりであっても，独立した個体間があたかも 1 つの個体のように情報を伝達して振る舞う現象も観察される。

以上のような植物の個体性に関わる知見は，近年の分子生態学的技術の発達によって急速に蓄積されるようになった。例えば，従来は困難だった個体識別分析が格段に容易になった

図１．巨大な樹体に生長する屋久島のスギ（左）と，地下で繋がっているササの地下茎（右）

ことにより，自然集団における高精度な個体性の把握が可能になった。また，大規模なゲノム情報分析によって，個体内のゲノム変異の探索も可能になっている。さらに，例えば自然集団における異なる植物個体からのシグナルによって，別個体の遺伝子発現が誘導される反応も検出できるようになった。

本稿では，このような近年の分子生態学的な分析によって把握できつつある植物の個体性に関わる話題について，特にタケ・ササ類の個体性に関する研究を中心に紹介する。このことにより，植物のユニークな個体性について議論するきっかけとなれば幸いである。

２．タケ・ササ類の個体性

２−１．タケ林やササ原のジェネット構造

「一山のタケが，地下茎で繋がった 1 つの個体かもしれない」などと言われることがある。これは本当だろうか。実は比較的身近な存在であるタケ林やササ原であっても，それらがいったい何個体で構成されているのか，1 個体がどれくらいの大きさなのかという個体性の実態は，ほとんどの場合よくわかっていない。そもそもタケ・ササの仲間は，地下茎による旺盛なクローナル生長をすることが知られている。しかも，種によっては数十年から百年以上の長寿命であり，さらに一回繁殖型の一斉開花性（広域同調開花：陶山ら 2010）という興味深い生態も知られている。したがって，例えば目の前にあるタケ林が，百年もの間ひたすら地下茎を伸長させて野山に広がり続けた末に，一斉に開花しているのかもしれない。しかし，生態学的にはそう単純な話ではないと考えられる。なぜなら，もしも長い年月の間，特定の個体がクローン繁殖を続けてジェネット（クローン）を巨大化させて一山を覆い尽くしたとすると，いざ開花した時には（図 2），周囲は自個体ばかりになっているという可能性が想定されるからである。つまり，遺伝子の交換が目的であるはずの有性繁殖時に，他個体との遺伝子交換が難しくなってしまうという矛盾した状況が容易に想像できてしまうのである（陶山 2015）。そこで，タケ・ササ類の個体の分布，すなわちジェネット構造が，実際にはどのようになっているのかを調べることにした。

図２．一斉に開花したササの花序

２−２．一斉更新後 20 年が経過したササ個体群のジェネット構造

私たちの研究グループでは，個体群の更新履歴が明らかになっているチシマザサ個体群を対象として，ジェネット構造を明らかにするための分子生態学的研究を行ってきた。具体的には，青森県の八甲田山域において 1979 年におよそ 60ha の範囲で広域同調開花したチシマザサの個体群を対象として，その更新過程を追跡調査したことに始まる（Makita 1992）。更新初年の 1980 年には，1 平方メートルあたりおよそ 600 個体もの実生密度であったもの

が，10 年後の 1989 年にはおよそ 200 個体以下にまで減少した。その後，地下茎の伸長によって個体の識別が困難になったため，一斉更新開始後 21 年目にあたる 2000 年に，分子マーカーを用いたジェネット識別を行った。その結果，1 平方メートルあたりおよそ 18 個体にまで減少していることがわかった（図 3）。さらにその後 9 年間にわたって同様の調査を続けた結果，個体数は緩やかに減少を続け，1 平方メートルあたりおよそ 14 個体にまで減少していた。このように，確かに個体数は一斉更新後から急激に減少するが，次第にその個体数減少スピードは緩やかになり，このままではどう考えても一山が 1 ジェネットにはならないようであった。

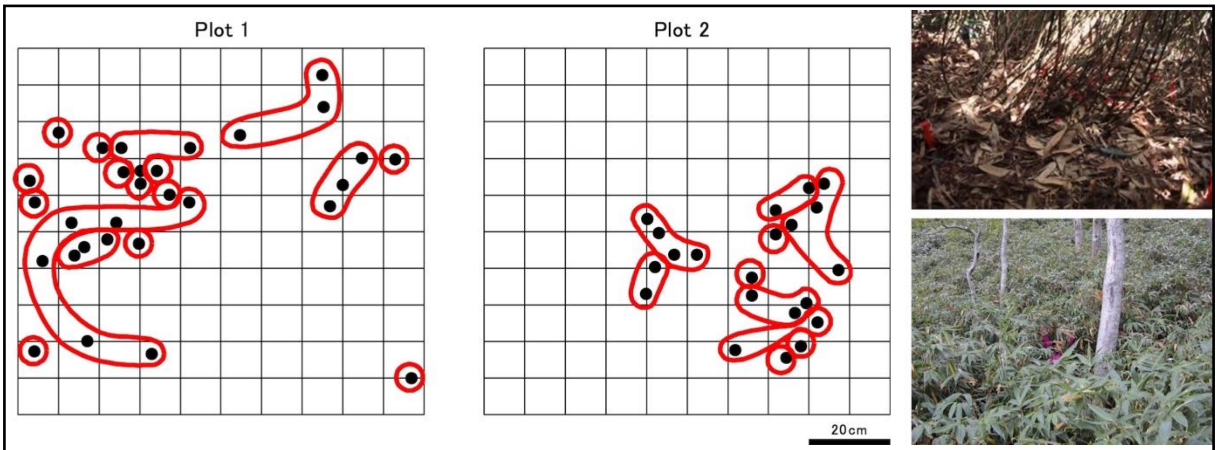

図３．DNA 分析によって推定された一斉更新後 21 年目のチシマザサ個体群のジェネット構造（左）と，調査プロット内の稈の様子（右上）および調査地の外観（右下）

1m×1m 調査プロット 2 つの例。●は調査プロット内の全稈の位置。同一ジェネットであると識別された稈は赤線で囲んだ。

２−３．広域同調開花したササ個体群のジェネット構造

それでは，開花期を迎えたササ個体群ではどのようなジェネット構造になっているのだろうか。数十年以上に一度の開花と言われている稀有なタイミングを捉えて調査するのはそれほど簡単ではないが，私たちは運良く好機を逃さずにデータを取得することができた。

2007 年，京都北部で広域同調開花したチュウゴクザサの個体群を対象として，ジェネット識別だけでなく，生産された種子の花粉親特定などを含めた詳細な分子生態学的調査が行われた（Matsuo et al. 2014）。開花個体群の中に設置した 10m×10m の調査区内には 4648 稈が分布しており，そのうち開花した 2712 稈の中で DNA 分析することができた 2583 稈をジェネット識別した結果，111 のジェネットが分布していることがわかった。すなわち，開花期を迎えたササ個体群であっても，決して一山 1 ジェネットになっているわけではなかった。つまり，多くの個体が混ざり合った状態で分布して一斉に開花したのである（図 4）。これならば，長年かけてようやく開花に至ったときに，多くの他個体と晴れて遺伝子交換ができるというわけである。ちなみに，種子親としても花粉親としても，大きなジェネットサイズの個体ほど多くの種子の親として種子生産に貢献していた。また，大きな個体であっても自殖率が高くなることはなかった。つまり，他個体と混ざり合う分布構造になることによ

って，開花期における個体巨大化のデメリットを軽減させることができ，長期に及ぶクローン成長のメリットを発揮させていたというわけである（Matsuo et al. 2014）。

同様に複数個体が混ざり合った状態で広域同調開花した現象は，インド北東部のミゾラム州で調査されたタケの仲間においても確かめられている（陶山 2015）。

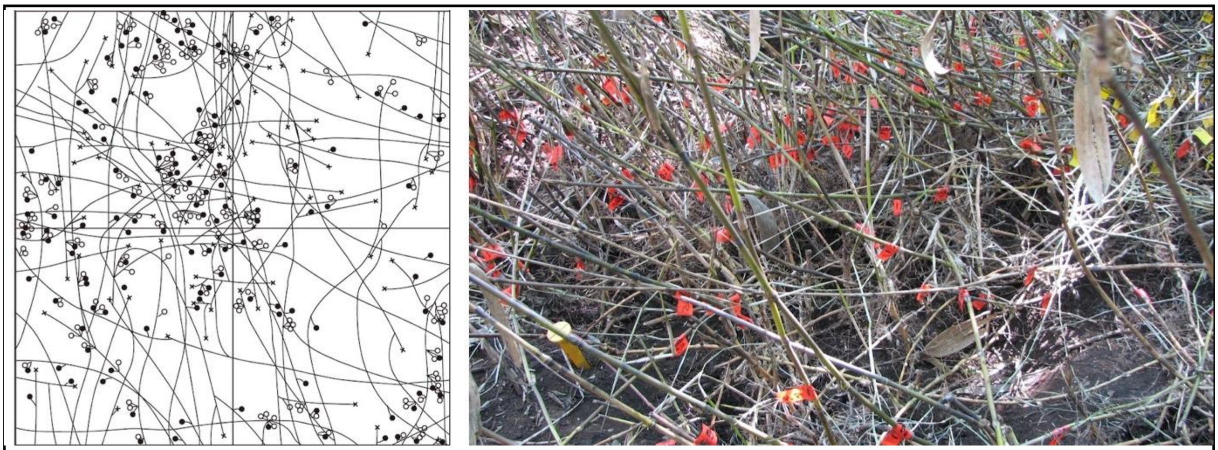

図４．広域同調開花したチュウゴクザサ個体群における 2m×2m 地表剥ぎ取り調査区における地下茎（線），生存稈（黒丸），死亡稈（白丸）の位置図（左）と，地表を剥ぎ取った調査区の様子（右）

左図は松尾ら（2010）の図を改変。

２−４．ササ個体が巨大化することもある

ただし，これまでに調べられてきたササ類のジェネット空間分布構造の中には，条件によってはしばしば個体が巨大化していた例も報告されている。例えば，この分野の先駆的な研究として長野県の菅平高原で調べられたクマイザサの例では，およそ 300m 以上もの範囲にわたって広がっている個体が見つかっている（Suyama et al. 2000）。また，秋田県の十和田湖南岸域で調べられたチシマザサの例では，この個体群での広域同調開花時に開花せずに残されたササのパッチが少数の個体によって占められていることがわかった。その中でも最もジェネットサイズの大きなものは，およそ 3,400 平米の範囲に広がる 70,000 本もの稈を有する個体であることが報告された（松尾ら 2008）。さらに，北海道の苫小牧において調べられたオモエザサの例では，およそ 3ha にも広がる巨大な個体が分布し，それが 4 年間にわたって部分的に開花していったことが報告されている（Miyazaki et al. 2009）。そのほか，札幌の羊ヶ丘で調べられたオクヤマザサの例では，10m×50m 調査区内に分布した 1267 株のうち，93％もの株が同一ジェネットであった（Kitamura and Kawahara 2009）。

これらの例は，「一山 1 ジェネット」とまではいかないものの，時としてそれに近いような広範囲を占める個体にまでササ類が生長しうることを示している。

３．同一個体内に生じうる体細胞突然変異

長い年月をかけて植物が巨大な個体になるまでには，膨大な回数の体細胞分裂を続ける必要がある。したがって，巨大な同一個体内のゲノム内のどこかには，体細胞突然変異による

塩基配列の違いが存在するのではないかと考えられる。実は前節で説明したササの巨大個体では，そのような突然変異が検出されている。松尾ら（2008）が調べたチシマザサでは，実際に地下茎が繋がっていることを確かめた別の稈のサンプルの遺伝子型が，ある位置から先の稈でマイクロサテライトの繰り返し数が 1 回分異なる遺伝子型になっていることが確認されている。同様の現象はオクヤマザサの例でも観察されており（Kitamura and Kawahara 2009），これらは変異が生じやすいことが知られているマイクロサテライト部位に生じた体細胞突然変異によるものだと考えられる。

そこで，このような突然変異が巨大な植物のゲノム中にどの程度蓄積されているのかを把握したいと考え，まずはゲノムワイド DNA 分析法の 1 つである MIG-seq 法（Suyama et al. 2015; 2022）を用いて簡便にゲノム内の突然変異を探索してみた。その例の 1 つとして，世界一の体積にまで生長することが知られているジャイアントセコイア 2 個体（樹高約 90m，樹齢 1200 年以上）から採取した 5 および 7 ヶ所の葉で検出された 2713 領域（217,040bp）の塩基配列を調べた。その結果，個体間ではおよそ 200 ヶ所で一塩基変異が検出されたが，それぞれの個体内では全く違いが検出されなかった（陶山ら 未発表データ）。この結果は，同一個体（サンプル）から得られた遺伝子型の再現性データという意味では素晴らしいが，残念ながら体細胞突然変異の検出という目的は達成されなかったことを意味する。よく考えてみると，一般的に知られている体細胞突然変異率の低さと比較してみれば，たとえ樹齢千年を超える個体であっても数十万塩基程度のデータ取得では不十分なのである。

それならばということで，全ゲノムを解読して個体内の突然変異を探索してしまえ，ということになり，本特集に寄稿した佐竹暁子さんらとさらに研究を展開することになった。詳しくは佐竹さんの稿と，今後の論文発表等をご覧いただきたい。

４．植物個体間のコミュニケーション

ここまでの話で注目してきたように，長い年月をかけて巨大な個体にまで生長しうる植物も興味深いが，生態系内における多くの植物種の分布様式としては，遺伝的にも物理的にも基本的には独立である複数の個体の集合体であることが普通であろう。つまり，一般的な植物個体群・群集では，もちろん地下茎で繋がっているタケ・ササ類などのクローナル植物が分布することもあるが，多くの場合いわゆる独立した個体性を認識することができる。しかし，このような異なる個体間においても，例えば障害や食害のシグナルが揮発性化学物質によって個体間で情報伝達されることがわかっている。私たちの研究グループでは，このような植物個体間コミュニケーションの実態を，より大規模で複雑な系としての森林生態系において把握したいと考え，自然林に優占するブナを対象とした研究を開始した。

先行研究では，植栽したブナ個体の間で確かに傷害や食害による匂いのシグナルが伝達され，匂いを受容した近隣別個体の食害防衛力が向上したと考えられる現象が示されている（Hagiwara and Shiojiri 2020; Hagiwara et al. 2021）。そこで，このような現象が自然生態系の中でどのように生じているのかを確かめるために，著者の勤務地である東北大学川渡フィールドセンター内にある広大なブナ林において大規模操作実験を実施した。具体的には，ブナ林の中に高さ 20m の林冠タワーを建て，そのタワーからアクセスできる 1 個体全体に対して，

およそ 90%の葉を半分に切除し，食害を模した匂い放出個体とした。また，その周囲に分布するブナ個体 126 本を対象として，それらと匂い放出個体との遺伝的近縁度，被食防衛に関わる植物ホルモンの蓄積量，植食性昆虫による食害度，病原菌による病害度等を調べた。その結果，複雑な環境要因の影響を受けながらも，自然林の中においても植物間コミュニケーションによって異なる個体間がダイナミックに影響しあっている実態が見えつつある。詳しくは，今後の論文発表等にご期待いただきたい。

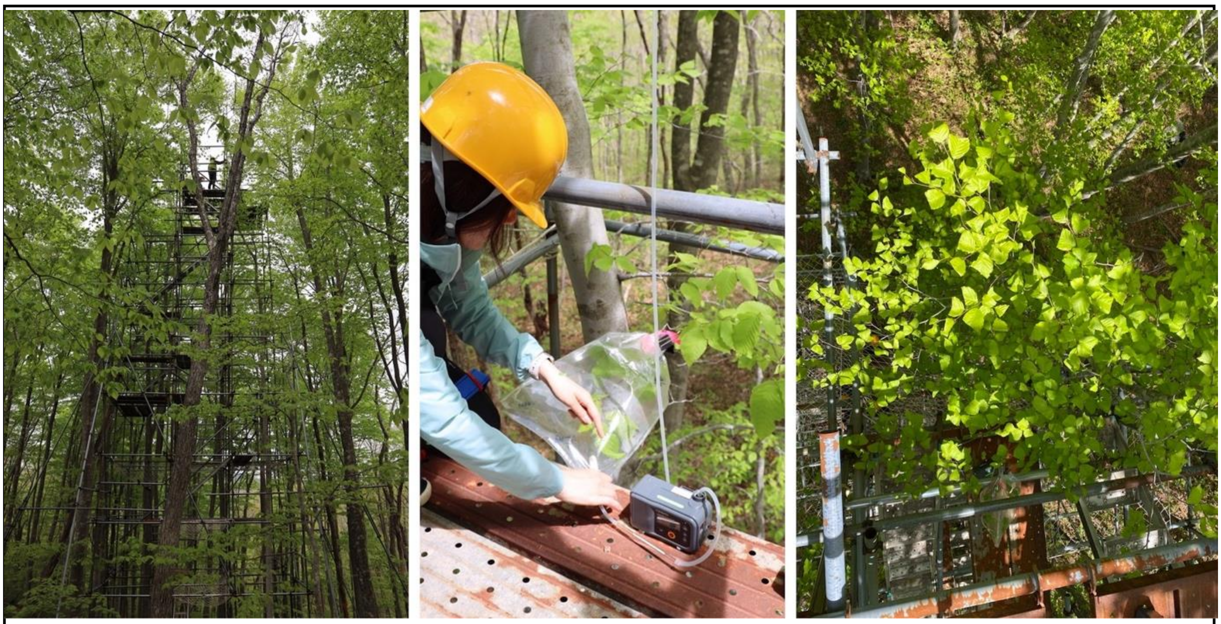

図５．ブナ林内に設置された高さ 20m の林冠アクセスタワー（左），ブナの葉からの揮発性化学物質を捕集する作業（中），食害を模して個体全体のおよそ 90%の葉を半分に切除した状態（右）

５．おわりに

こうして，あらためて植物の「個体」の実態を考えてみると，私たちヒトをはじめとする一般的な動物の個体性とは異なるイメージで捉える必要があると感じる。同一と思っていた個体内が実は異なるゲノムを持っていたり，別物と思っていた別個体とは実は繋がっていたり，植物の「個体」とは，かなり緩やかな存在として考えた方がよさそうである。分子生態学をはじめとする技術の発展によって，今後もその実態がより明らかになっていくであろうことが楽しみである。

謝辞

タケ・ササ類の研究に関しては，主に松尾歩，蒔田明史，齋藤智之，富松裕，柴田昌三の各氏を中心とする研究グループ，個体内変異に関しては，佐竹暁子，日浦勉，石井弘明の各氏，ブナのコミュニケーションに関しては，萩原幹花，塩尻かおり，石原正恵の各氏らとの共同研究の成果をもとにして執筆した。また，JSPS 科研費 JP17H06478, JP15H04518, JP23380088, JP26650141 などの助成を受けた成果が含まれる。ここに記して感謝の意を表する。

引用文献

Hagiwara T, Shiojiri K. (2020) Within-plant signaling via volatiles in beech (*Fagus crenata* Blume). J Plant Interact 15: 50–53. doi: 10.1080/17429145.2020.1742393

Hagiwara T, Ishihara MI, Takabayashi J, Hiura T, Shiojiri K. (2021). Effective distance of volatile cues for plant–plant communication in beech. Ecol Evol 11: 12445–12452. doi: 10.1002/ece3.7990

Kitamura K, Kawahara T. (2009) Clonal identification by microsatellite loci in sporadic flowering of a dwarf bamboo species, *Sasa cernua*. J Plant Res 122: 299-304. doi: 10.1007/s10265-009-0220-1

Makita A. (1992) Survivorship of a monocarpic bamboo grass, *Sasa kurilensis*, during the early regeneration process after mass flowering. Ecol Res 7: 245–254. doi: 10.1007/BF02347093

松尾歩，陶山佳久，山月融心，藤晋一，蒔田明史（2008）DNA 分析によって検出されたチシマザサの大ジェネット．Bamboo Journal 25: 64–73.

松尾歩，陶山佳久，蒔田明史（2010）チュウゴクザサとチシマザサにおける地下茎の分枝・伸長様式とジェネットの空間分布構造．日本生態学会誌 60: 81–88.

Matsuo A, Tomimatsu H, Suzuki J-I, Makita A, Suyama Y. (2014) Female and male fitness consequences of clonal growth in a dwarf bamboo population with a high degree of clonal intermingling. Ann Bot 114: 1035–1041. doi:10.1093/aob/mcu176

Miyazaki Y, Ohnishi N, Takafumi H, Hiura T. (2009) Genets of dwarf bamboo do not die after one flowering event: evidence from genetic structure and flowering pattern. J Plant Res 122: 523–528. doi: 10.1007/s10265-009-0241-9

Suyama Y, Obayashi K, Hayashi I. (2000) Clonal structure in a dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. Mol Ecol 9: 901–906. doi: 10.1046/j.1365-294x.2000.00943.x

陶山佳久，鈴木準一郎，蒔田明史（2010）タケ・ササ類の一斉開花に関する一考察．日本生態学会誌 60: 97–106.

陶山佳久（2015）48 年周期で生まれ変わるタケ．新田梢，陶山佳久（編）生物時計の生態学 −リズムを刻む生物の世界．11–28．文一総合出版，東京

Suyama Y, Matsuki Y. (2015) MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. Scientific Reports 5: 16963. doi: 10.1038/srep16963

Suyama Y, Hirota SK, Matsuo A, Tsunamoto Y, Mitsuyuki C, Shimura A, Okano K. (2022) Complementary combination of multiplex high-throughput DNA sequencing for molecular phylogeny. Ecol Res 37: 171–181. doi: 10.1111/1440-1703.12270