

熱帯アジアに分布するアカシア* ——分類、生育特性、病害——

黒田 宏之**

Acacia Species in Tropical Asia* —— phylogeny, habitats, diseases ——

Hiroyuki Kuroda*

概要

東南アジアのアカシア属について、分布・生育特性・分類などを概説した。病害の記述では、アカシアマングウムを例にあげた。健全な森林を維持管理するための DNA バーコードについても論じた。

1. はじめに

熱帯での木材生産は、長らく原生林の開発と伐採・利用が主流であった。近年、資源枯渇や環境保全の機運が高まり、熱帯でも持続的な木材生産に軸足が移りつつある。温帯地域では、持続的な木材生産の基盤となる人工林更新（世代交代）が普通に行われているが、熱帯では、人工林の歴史が浅いため、世代交代（更新）後に起こるかもしれない問題が検証されていない。ここでは東南アジアの熱帯人工造林の中で、木材やパルプ原料などのバイオマス資源として注目されているアカシアマングウム *Acacia mangium* に着目し、その生育特性や病害、系統分類学的な位置づけについて概説することで、熱帯アカシア林の生物学的な特性について考える。

2. 熱帯アカシア属の分布・生育特性・分類

アカシアマングウム *Acacia mangium*¹⁻⁵⁾ は、東モルッカ諸島、ニューギニア島、オーストラリア大陸北部に点在して天然分布する有用樹木で、熱帯を中心に世界各地に植林されている。いわゆるアカシア属（約 960 種）は、植物分類学上、マメ科 Mimosoideae（ネムノキ）亜科に属し、樹種により 0.5 m 程度の低木から 35 m 程度の高木となる。オーストラリア北部からインドネシアの熱帯アジアに生息する大部分のアカシアは乾燥地からやや湿潤な地域を好むので、本来は湿潤地や熱帯雨林を代表する樹木とはならない²⁾。しかし、*Acacia mangium* や *A. auriculiformis* は、例外的に湿潤な環境や荒地にも耐え、熱帯雨林の周辺にも分布できる。前者は後者より根が浅いため、台風で倒れるなどの被害を受けやすい。*A. mangium* は高温や酸性土壌には強いが、塩分濃度の高い土壌では成長が低下する¹⁾。

この属にはバイオマスを短いサイクルで生産できる樹種が存在し、ウェブ上でも検索できる³⁻⁴⁾。低木の *A. crassicarpa* や *A. difficilis* は亜熱帯地域のバイオマス生産や荒地の緑化先兵、いわゆるパイオニアプラントとして利用されている。マレーシアでは *A. aulacocarpa* と *A. richii* の導入例などがある。しかし、早く成長し土地を選ばないアカシア属の種は、時として侵略者として嫌われる。オース

*2011 年 9 月 14 日受理

**〒611-0011 宇治市五ヶ庄 京都大学生存圏研究所森林圏遺伝子統御分野
E-mail: hkuroda@rishi.kyoto-u.ac.jp

トラリア大陸北部、ニューギニア島原産の *A. auriculiformis* は、東南アジア、中国、インドばかりでなくアフリカ、南米にも植林されているが³⁾、一部の地域では野生化して生態系を乱すとされる⁶⁾。古い分類体系のアカシア属 (1,352 種) は南極と欧州を除く全ての大陸に分布している (図 1)。しかし、分子系統学や形態学的な研究から、この属の一部は複数の系統群⁸⁾に分かれることが判明した。そこで属全体を整理・再分類して 5 属に分け、各属に新たな名前を与える提議がなされた^{3, 5, 7)}。一番種の樹種数が多い属 (便宜的に *Racosperma* と記す) には、*Acacia mangium* や *A. auriculiformis* が存在し、オーストラリア大陸 (948 種) とその周辺の熱帯アジア (7 種) に分布している。次に大きな属 (*Senegalia* と記す) は、アメリカ大陸 (97 種)、アフリカ (69 種)、アジア (43 種)、オーストラリア (2 種) に分布する。3 番目の属 (*Acacia*) はアフリカ (73 種)、アメリカ (60 種)、アジア (36 種)、オーストラリア (7 種) が分布している。残りの 2 属 (*Acaciella*, 15 種と *Genus 'X'*, 13 種) は南北アメリカ大陸に分布する (図 1)⁷⁾。括弧内の樹種数は、全ての種の遺伝子情報が検定されているわけではないので、目安と捉えていただきたい。

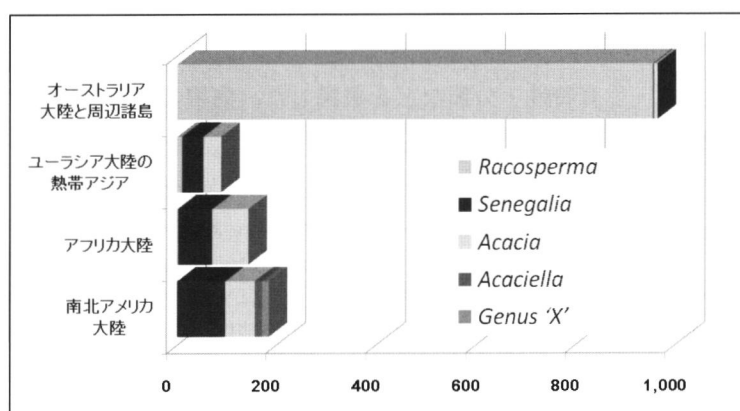


図 1 : 5 つの属からなるアカシア分類群の天然分布と樹種数。横軸は各属に存在する樹種数を示す。正式な属名は審議中である (本文参照)

ここまで読んで気づかれた方もあると想像するが、アカシマンギウムは *Racosperma* 属になってしまう。*Acacia* の属名は、命名上の基準種である *Acacia nilotica* に見られる鋭いトゲを指すギリシャ語の *akazo* (*sharpen*) に由来する。新たに属名を決める場合、命名規約としては、基準種 (*Acacia nilotica*) の属するグループがアカシア属となる。言い換えると、アカシマンギウムは *A. nilotica* とは系統が異なるため *Acacia* の属名をつけることができない。しかし、この *Racosperma* 属は千種近い樹種数からなる系統的に単一のグループであり、名称変更にも異論が続出した⁸⁻⁹⁾。2011 年 5 月時点で学名批准の困難な状況は続いている⁹⁾。以上の経緯を説明するために、図 1 には未決定の属名をあえて記載した。日本ではアカシマンギウム *Acacia mangium* が一般的な呼称なので、本文でも基本的にこの慣習に従う。なお、アカシアの命名について脱稿後の動きを補足する。国際植物科学会議 (2011 年 7 月、メルボルン) の命名委員会で、オーストラリアのアカシアを *Acacia* 属とすることが議決された。*A. nilotica* を含むアカシア属には、新たな名前の付与を検討することとなった。

3. アカシマンギウムの病害

人工林生産業者は、高収量を得るために種の遺伝的な変異を少なくしようとする傾向があり、また、本来の分布域外に植栽することもある。種内の変異、樹齢の変異、遺伝的変異 (多様性) などが減じると、病原菌の発育と蔓延に都合がよい状態となる¹⁰⁾。この点が生物多様性を重要と考える理由の 1 つである。病害発生は巨大な経済的損失を発生させるという認識に至ることができれば、人工林における病害発生の早期の検知と防除の重要性がわかる。今日まで、アカシマンギウムでは深刻な病気の発生は報告されていない。しかし、この樹種が完全に病気にかからないということではない。以下にこれまでに報告された病例について要約する¹⁰⁻¹⁷⁾。なお、植林され始めて長年月を経っていないので、人工林が更新された場合、ここに示した以外の病気が発生する可能性は捨てきれない。

苗木は、土壌や種子の衛生管理を徹底することによって制御することが可能と考えられている（表1）。一方、成木では、根腐れ^{10, 12-13}、心材腐朽（芯腐れ）^{10, 13-17}、葉の病気¹⁰が主な病害で、大面積に症状が広がると制御が難しくなる。このうち根腐れは症状が進むと木が枯れる深刻な病気であり、芯腐れは木材生産する植林地では歩留まりの低下を引き起こすため問題となる（表1）。

根腐れは複数の担子菌類が原因で、「赤腐れ」（red rot）は *Amauroderma* cf. *parasiticum*, *Ganoderma philippii* により、褐色腐朽は *Phellinus noxius* や *Tinctoporellus epimiltinus* により、白色腐朽は *Rigidoporus lignosus* により引き起こされる。芯腐れは白色腐朽菌の *hymenomycetes* 担子菌類により起こる。対策としては、抵抗性の品種開発などが有効と考えられている。*A. auriculiformis* の心材フェノール性化合物量は *A. mangium* の約 5 倍存在し、心材成分の多さが芯腐れに対する抵抗性に関係すると推定された¹⁵。モデル植物における抵抗性の分子機作と対比できる情報蓄積¹⁸や病害防御の戦略構築は必要であるが、興味深い結果である。アカシア・ハイブリッドと呼ばれる *A. mangium* と *A. auriculiformis* の交配種は、強度や比重などの材質が *A. mangium* より優れており、芯腐れも少ないとされている。このハイブリッドは1代雑種であり挿し木による繁殖が可能で、事業化が進みつつある¹⁹⁻²¹。一方で、Pink disease によるハイブリッド生産量減少の報告²²もある。

表1:アカシアマンギウムで報告された病害

病名と特徴	病原体	防除等	宿主／病原体
苗木枯病 (damping off): 芽生えが土壌から出る前に枯れる場合と、土壌中の根がやられて、結果として地上部が枯れる場合がある。前者は、誤って播種ロットの発芽率が悪いと判断されることがある。	<i>Chaetomium</i> sp., <i>Curvularia</i> sp., <i>Cylindrocladium</i> sp., <i>Fusarium solani</i> , <i>Fusarium</i> sp., <i>Pythium</i> sp., <i>Phytophthora</i> sp., and <i>Rhizoctonia solani</i>	土壌と種子の殺菌・消毒	苗木／カビ ¹¹⁾
ウドンコ病 (powdery mildew): 蜘蛛の巣状の白い斑紋が新葉から成熟葉や葉状体にひろがり、葉面上部が菌糸や胞子でうどん粉様の白い粉で覆った状態になる。	<i>Oidium</i> sp., <i>Erysiphe acaciae</i>	薬剤の葉面散布	苗木／カビ
茎瘤 (stem galls): 苗木の地上部に、褐色で表面がなめらかな直径 1~2 mm の球状塊が集まってつく。	桿状グラム陰性バクテリア (未同定)	衛生管理の徹底。傷ついた苗木を除去、感染植物の焼却など。抵抗性品種開発は有効。	苗木／細菌
枝枯れ (dieback): 苗木の先端が壊死しはじめ、それが下方へ広がり枝枯れが起こる。通常被害は小さいので防除対象となることはめったにない。	<i>Fusarium oxysporum</i> , <i>Phoma</i> sp., <i>Lasiodiplodia theobromae</i> などが病原部から分離されているが病原菌は未同定。	殺菌剤の散布	苗木／カビ
斑点病 (leaf spots): 若い葉のみならず葉状体に起こる。通常大きな被害となることはない。	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> , <i>Glomerella cingulata</i> , <i>Lasiodiplodia theobromae</i> , <i>Fusarium</i> sp., <i>Gloeosporium</i> sp., <i>Corynespora</i> sp., <i>Hendersonula</i> sp.	殺菌剤の散布	苗木／カビ
Charcoal root disease: 根から侵入して、地上部の生育阻害と退緑色が観察される。深刻な被害の記載はない。根の変色が病名の由来。	<i>Macrophomina</i> sp. (根に病気をもたらすカビ)	土壌の殺菌・消毒	苗木／カビ
根こぶ (root knot): 生育阻害と葉の淡緑色～黄色化が観察され、しおれやすくなる。こぶは楕円形 (1.5-2.5 cm × 1.0-2.0 cm) で木化している。	<i>Meloidogyne</i> sp. (根こぶ線虫)	殺線虫剤の土壌投与。連作を避け、線虫のつかない作物を間に植える。休閑期を設ける、	苗木／線虫

根腐れ (Root Rots): 初期は貧栄養症状に似る。葉は黄色く小さくなり、若いシュートがしおれる。症状が進むと、多くの根が腐り樹冠が枯れあがり枯れてしまう。感染した根は、感染菌の種類によって、特色のある瘡蓋 (根状菌糸束) で覆われている。	<i>Ganoderma</i> sp. (最も一般的、根状菌糸束は暗赤色), <i>Phellinus</i> sp. (根状菌糸束は球状で堅い褐色、年を経るとより黒くなる), <i>Rigidoporus lignosus</i> , (根状菌糸束は白い糸状、ゴム園で被害)	人工林更新時に、問題となりえる病気。枯損木・廃材・切株の焼却・土壌消毒が有効だが、植林面積が広い場合、コストや労力面で、实际的でない。	成木／カビ
Pink disease: 枯れ枝上に葉がしなびて残る樹皮の病気。初期には枯損樹皮表面にピンクから白色の斑紋が現れる。症状が進むと、樹皮全体にピンクの菌糸が広がる。後期では、樹皮は汚い白色に変わる。枝の樹皮は剥離し、樹皮にひび割れや瘤ができる。	<i>Corticium salmonicolor</i> Berk. & Br. (担子菌), <i>Penthicodes farinosa</i> (ハゴロモの1種) が媒介。	感染・落枝した小枝を焼却する。被害が深刻なら殺菌剤散布・消毒。ゴムノキ、コショウなど熱帯の多くの作物・樹木で多くの報告がある。	成木／カビ
心材腐朽・芯腐れ (Heart Rot): 通常、木材の全体積の1割程度が腐朽するが、時に心材全体に腐朽がおよび木材としての価値がなくなる。主に切枝の直りきらない傷から病原菌が侵入し、心材の変色と腐朽が起こる。外見上はわかりにくい、枯れ枝、傷、癌腫などが病兆となる。腐朽した心材色には変異があり、いくつかの病原菌が存在。	傷害を受けた後、 <i>Ceratocystis fimbriata</i> , <i>Chalara</i> sp., and <i>Phialophora</i> sp.などが最初に侵入して、宿主樹木の防御系を乱す。その後に腐朽菌 <i>Phellinus noxius</i> , <i>Trametes</i> sp., <i>Forms</i> sp.が侵入すると考えられている。	現時点では対処法がない。傷口の治療は効果がないことがわかった。サラワクの罹病率は半島のそれより低い、南スマトラの罹病率が低いなどの報告がある。	成木／カビ

4. DNA バーコード

生物種の同定は、「国際 DNA バーコードプロジェクト」により塩基配列による種同定の方法論が規格化され、また、大量の塩基配列情報が短時間に得られるようになったことで、生態系における微生物を含む生物種の同定が急速に進みはじめた。この国際プロジェクトは、2～3種類の遺伝子の部分塩基配列を2～3次元バーコードに見立て、これらの塩基配列の違いから生物種を同定することで、生態系における生物多様性保全や生物利用に役立てる意図がある。動物では比較的早期に対象遺伝子が確立されたが、植物種同定のための対象遺伝子は、2009 年になって、基本方針がまとめられた (表 2)²³⁻²⁵⁾。アカシア属において、DNA バーコード情報が完備している種は、今のところ、*Acacia exuvialis*, *Acacia nigrescens*, *Acacia tortilis* などわずかな樹種に過ぎない。将来的には、分析対象とする遺伝子の選択改良によって、樹種特定のみならず個体識別や品種識別に DNA バーコード情報が利用できるようになると考えられる。また、病原菌の同定や土壌微生物相の情報が容易に明らかになり、その防除や生育管理に役立つものと思われる。

表2: DNA バーコードとして用いられる遺伝子

植物の国際基準	葉緑体 DNA 上の2つの領域 (<i>rbcL</i> と <i>matK</i>) を骨子にする。詳細に識別する必要がある場合には、いくつかの領域 (<i>trnH-psbA</i> など) を併用。
植物	葉緑体 DNA の <i>matK</i> や <i>rbcL</i> 領域で比較 → 属の同定は可能、種の同定は難しい。
	葉緑体 DNA の <i>matK</i> と <i>rbcL</i> 領域に加え、 <i>trnH-psbA</i> 遺伝子間領域の情報を併用する → 多くの植物で「種」の同定が可能になる
	<i>rbcL</i> による同定率*: 被子・裸子・シダ植物 > 95%。 <i>matK</i> による同定率*: 被子植物 (90%) > 裸子植物 (83%) > シダ植物 (10%)。 * PCR 増幅と塩基配列決定の成功率
魚類や昆虫類	ミトコンドリア DNA や核 DNA 上のリボソーム遺伝子 ITS 領域の短い配列を比較 → 種の同定が可能
ITS	Internal Transcribed Spacer (ITS: 遺伝子間領域)。リボソーム RNA (rRNA) 遺伝子に挟まれた領域。たとえば、(18S) - ITS - (5.8S) - ITS - (28S) のように並んでいる。この例では、ITS 領域は、2 つの ITS と 3 つの rRNA 遺伝子が一繋がりで転写された後、2 つの ITS が切り出される。

<i>matK</i>	葉緑体 DNA に含まれる遺伝子で、イントロンを切り取る酵素 (maturase K) をコードする。葉緑体 DNA の中では比較的進化速度が速いため、植物の系統解析に良く用いられる。
<i>rbcL</i>	葉緑体 DNA に存在するリブローズ-2-リン酸カルボキシラーゼ (RuBisCO) の大サブユニットをコードする遺伝子。光合成に関与する遺伝子で陸上植物に普遍的に存在し、多くの植物で塩基配列が決定。コケ類・裸子植物・被子植物間など、離れた系統の解析に使用。種によっては近縁植物間の配列変異が少なく、属間や種間解析には不適。
<i>trnH-psbA</i>	配列が長いうえに反復配列が多く含まれる --> 短い配列の比較を目的とするバーコーディングには必ずしも適切ではない

参考文献

- 1) Pinyopusarerk, K., Liang, S. B., Gunn, B. V., Taxonomy, distribution, biology and use as an exotic. In “*Acacia mangium* Growing and Utilization”, Awang, K., Taylor, D. eds. pp.1-19, Winrock International and FAO, 1993.
- 2) Boland, D.J. *et al.*, Forest Trees in Australia, pp.147-167, Nelson-CSIRO, 1985.
- 3) Maslin, B. R., Orchard, A. E., West, J., The nomenclatural history of *Acacia*, <http://www.worldwidewattle.com/infogallery/taxonomy/nomen-class.pdf>.
- 4) <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/taxgenform.pl>
- 5) Orchard, A.E., Maslin, B. R., Proposal to conserve the name *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae) with a conserved type, *Taxon* **52**, 362–363, 2003.
- 6) PIER (Pacific Islands Ecosystems at Risk). 2002. Invasive Plant Species: *Acacia auriculiformis*. , Available: <http://www.hear.org/pier>
- 7) Brummitt, R. K., Report of the Committee for Spermatophyta: 55. Proposal 1584 on *Acacia*, *Taxon* **54**, 826–829, 2004.
- 8) Luckow, M. *et al.*, *Acacia*: the case against moving the type to Australia, *Taxon* **54**, 513–519, 2005.
- 9) Moore, G. *et al.*, *Acacia*, the 2011 Nomenclature Section in Melbourne, and beyond, *Taxon* **59**, 1188-1195, 2010.
- 10) Lee, S. S., Diseases. In “*Acacia mangium* Growing and Utilization”, Awang, K., Taylor, D. eds. pp.203-223, Winrock International and FAO, 1993.
- 11) Tarigan, M., Roux, J., Wyk, M. V., Tjahjono, B., Wingfield, M.J., A new wilt and die-back disease of *Acacia mangium* associated with *Ceratocystis manginecans* and *C. acaciivora* sp. nov. in Indonesia., *S. Afr. J. Bot.*, doi:10.1016/j.sajb.2010.08.006, 2010.
- 12) Glen, M., Bougher N. L., Francis, A.A., Nigg S.Q., Lee S.S., Irianto, R., Barry, K. M., Beadle, C. L., Mohammed, C.L. *Ganoderma* and *Amauroderma* species associated with root-rot disease of *Acacia mangium* plantation trees in Indonesia and Malaysia, *Aust. Plant Pathol.* **38**, 345-356, 2009.
- 13) Caroline L. Mohammed, Karen M. Barry and Ragil S.B. Irianto, Heart rot and root rot in *Acacia mangium*: identification and assessment, Potter, K., Rimbawanto, A. and Beadle, C., eds., 2006. Heart rot and root rot in tropical *Acacia* plantations. pp. 24-33, Proceedings of a workshop held in Yogyakarta, Indonesia, 7–9 February 2006. Canberra, ACIAR Proceedings No. 124, 2006.
- 14) Barry, K. M., Irianto, R. S. B., Santoso, E., Turjaman, M., Widyati, E., Sitepu, I. and Mohammed, C. L., Incidence of heartrot in harvest-age *Acacia mangium* in Indonesia, using a rapid survey method, *Forest Ecology and Management*, **190**, 273–280, 2004.
- 15) Barry, K. M., Mihara, R., Davies, N. W., Mitsunaga, T. and Mohammed, C. L., Polyphenols in *Acacia mangium* and *A. auriculiformis* heartwood with reference to heartrot, *J. Wood Sci.*, **51**, 615–621, 2005.
- 16) Mihara, R., Barry K. M., Mohammed C. L. *et al.*, Comparison of antifungal and antioxidant activities of *Acacia mangium* and *A. auriculiformis* heartwood extracts, *J. Chem. Ecology*, **31**, 789-804, APR 2005.
- 17) Barry, K.M., Irianto, R.S.B., Tjahjono, B., Tarigan, M., Agustini, L., Hardiyanto, E.B. and Mohammed, C.

- L., Variation of heart rot and extractives with provenance of *Acacia mangium*, *Forest Pathology*, **36**, 183–197, 2006.
- 18) Umezawa, T., Suzuki, S., Shibata, D., Tree biotechnology of tropical *Acacia*, *Plant Biotech.*, **25**, 309–313, 2008.
 - 19) Ibrahim, Z., Reproductive Biology, In “*Acacia mangium* Growing and Utilization”, Awang, K., Taylor, D. eds. pp.21-34, Winrock International and FAO, 1993.
 - 20) Sedgley, M., Harbard, J., Smith, R. M. M., Wickneswari, R., Griffin, A. R., Reproductive biology and interspecific hybridisation of *Acacia mangium* and *Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth, *Austral. J. Bot.*, **40**, 37-48, 1992.
 - 21) Chin-Hong, N. G., S.-L. Lee, K. Kit-Siong N. G., N. Muhammad and Wickneswari Ratnam, Mating system and seed variation of *Acacia* hybrid (*A. mangium* × *A. auriculiformis*), *J. Genet.*, **88**, 25–31, 2009.
 - 22) Parasurama, Janagiri and S. T. Naik, Monetary losses in *Acacia* hybrid due to pink disease caused by *Corticium salmonicolor*, *Karnataka J. Agri. Sci.*, **18**(2), 443-446, 2005.
 - 23) CBOL Plant Working Group, A DNA barcode for land plants, *Proc. Nat. Acad. Sci.* **106**, 12794–12797, 2009.
 - 24) Fazekas, A. J. *et al.*, Are plant species inherently harder to discriminate than animal species using DNA barcoding markers?, *Mol. Ecol. Resources.* **9** (Suppl. 1), 130–139, 2009.
 - 25) Wojciechowski, M. F., Lavin, M. and Sanderson, a phylogeny of Legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *MatK* gene resolves many well-supported subclades within the family, M. J., *Amer. J. Botany*, **91**(11), 1846–1862, 2004.