

【解 説】シリーズ

ブナの保全単位設定に関する保全遺伝学的研究

小山 泰弘^{*,1}

はじめに

数百年にわたって生き続けるものもある樹木が、健全に生育していくためには、気象条件や天敵などの環境条件に適応していることが必要である。このため、樹木を植栽する場合は、環境条件の不適合をできるだけ避けるため、植栽地からできるだけ近い場所で得られた種苗を用いることが望ましいと考えられている (Montalvo and Ellstrand 2000)。日本国内で最も多く植栽されたスギでは、太平洋側産のスギを日本海側へ植栽すると雪害を受けやすい (前田ら 1992) ことなどから、林業種苗法により種苗配布区域が区分され、気象条件の異なる地域への種苗の移動ができない。

近年、森林の持つ多面的機能の高度発揮への期待などから、「針広混交林化」や「広葉樹林化」の推進が図られるようになり、人工植栽により広葉樹を導入する事例も増加している。ところが広葉樹は、林業種苗法で規定している対象樹種とはなっていないため、種苗の配布区域が定められておらず、全国規模で流通している (茨城県林業技術センター 2005)。さらに広葉樹種苗の産地についても、種子を専門業者から購入している事例や、植栽木で構成される公園等から種子を採取していることも多い (小山 2005)。すなわち現在、植栽されている広葉樹は、原産地が特定できないことが多く、環境条件が異なることで植栽木が健全に育たない可能性もある。一方で植栽木が成長したとしても、周辺の自生個体との間で交雑を繰り返すと、自生集団への遺伝的な影響も危惧され (津村・岩田 2003)、地域の遺伝的固有性が失われるなどのおそれがある。

木材生産を目的とする植栽であれば、植栽木が健全に生育すれば問題はないが、広葉樹を植栽する場合の目的は木材生産に限らない。近年、地域本来の植生を復元または再生することを目的として広葉樹が植栽される場合もある。このようにして植栽された樹木は、地

域の生態系の中に組み込まれることから、地域の遺伝的な変異も考慮に入れておく必要がある。

このためには、遺伝的に分化した集団を混合せずに、個別の遺伝的管理をすることが必要であり、このような管理の単位を「保全単位」とする考え方が整理されている (Riddle and Hafner 1999)。保全単位は、遺伝的な分化がなく、適応性が異なる集団を一つのまとまりとして捉えている。保全単位の設定は、現在成立している天然林集団の遺伝的な地理的変異を把握し、植栽した場合の環境適応性も把握した上で、定める必要がある。

本研究で対象としたブナは、北海道南部から九州まで分布する高木性落葉広葉樹であり、地域の自然再生のために造林される事例が増えている。ブナは、葉面積が日本海側と太平洋側で大きく異なる (林 1969) ことに加えて、多くの適応的な表現形質に地理的な変異が認められている。さらに、中立な遺伝的変異にも葉緑体 DNA (Fujii et al. 2002 など) や核マイクロサテライト (Hiraoka and Tomaru 2009) 等の遺伝マーカーを用いた集団遺伝学的な研究が行われており、表現形質と同様に日本海側と太平洋側との間に遺伝的な分化が確認されている。

ブナの地理的変異の多くが、日本海側と太平洋側の間で異なることが多いため、両者間での種苗を移動させると、上記に述べたような問題が発生する可能性がある。日本海側と太平洋側の両地域にまたがる長野県は、県内に大きな変異が認められる可能性があり、同一県内でブナの種苗を移動させた場合でも何らかの影響が発生する可能性が考えられる。

そこで、本研究では、長野県におけるブナの保全単位を定めることを目的とした。調査は、長野県を中心としたブナ天然林集団を研究材料として、中立な遺伝的変異である葉緑体ゲノムと核ゲノムの地理的変異を調査した。さらに、適応的な表現形質と考えられる葉面積の変異を調べ、これらの結果を参考として、異なる地域間でのブナ苗木の移植試験を行った。これらの

* E-mail: beech@go.tvm.ne.jp

¹ こやま やすひろ 長野県林業総合センター

団の系統と異なる多雪地域由来の苗木が植栽されていたことがわかった。

核ゲノムの地理的変異

母性遺伝する葉緑体ゲノムで遺伝的な構造が確認されたものの、現在の天然林集団の遺伝的な状況を反映させるためには、花粉流動の影響も考慮して核ゲノムの地理的変異を確認する必要がある。核マイクロサテライト変異を対象とした分布域全体での先行研究 (Hiraoka and Tomaru 2009) では、日本海側と太平洋側で大きく異なっていたが、長野県内の調査は行われていないため、県内の区分が不明である。

そこで、長野県とその周辺に成立するブナ天然林集団を対象として、日本海側から太平洋側までの間を広く網羅した 25 集団を対象として、平均 30.5 個体 (15 ~ 64 個体) の新鮮葉または冬芽を用いて DNA を抽出し、先行研究で解析に用いた 14 座を使い、遺伝子型を決定後にデータ解析を行うことで、集団の地理的傾向を調査した。

調査したブナ天然林集団について、集団間の D_A 距離に基づく近隣結合法を用いた集団系統樹を作成したところ、日本海側と太平洋側の集団間に明瞭な遺伝的分化は認められず、日本海側と太平洋側の間で緯度に沿った連続的な変異が生じていた (図-2)。特に、本研究で調査した内陸部に位置する集団 (11 ~ 14) は、図-1 に示す葉緑体ゲノムでは太平洋側と判断されたが、核マイクロサテライトの解析では、日本海側の系統とも太平洋側の系統とも判断できなかった。

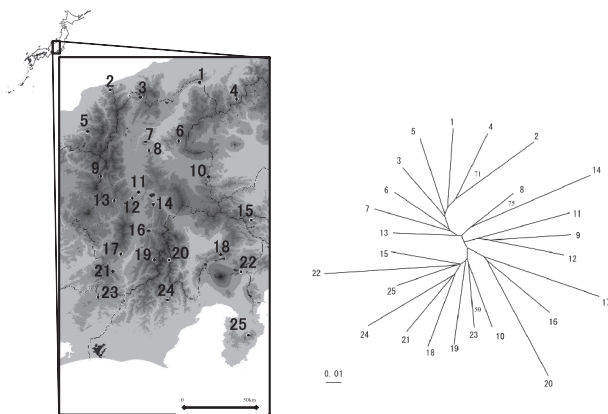


図-2 本州中央部において核ゲノムの地理的変異を調査したブナ天然林 25 集団の位置 (左) と D_A 距離にもとづく近隣結合樹

葉面積の地理的変異

ブナの葉面積は、日本列島の南から北、および西から東に向かって大きくなる傾向があり (萩原 1977)、産地試験の結果から遺伝的に固定された変異であると考えられている (小池・丸山 1998) ことから、適応的な表現形質の一つと考えられる。

そこで、長野県とその周辺に成立するブナ天然林 38 集団を対象として、各集団の林冠到達木 3 ~ 10 個体の根元から落葉を採取し、葉面積を測定した。なお、乾燥等の影響を考慮して、少雪少雨にあたる長野県中部のブナ天然林集団を多くした。

今回の結果、本州中央部のブナ天然林集団の葉面積は、日本海側と太平洋側の間で緯度に沿った連続的な変異となっていたが (図-3)、経度との間には関係が認められなかった。

なお、葉面積と気象条件との関係を調べたところ、温度指数との関係が高かったものの、葉面積の大小に影響を与えると考えられる生育期間の降水量との関係は認められなかった。すなわち、葉面積の変異は気象的な要因ではなく、遺伝的な影響が大きいと判断された。

相互移植試験

前項までの結果から、長野県を含む本州中央部では、中立マーカーを用いた遺伝的変異と適応的な表現形質の変異の双方が確認された。遺伝的形質と表現形質の双方が地域間で異なる事例があるスギでは、産地を越

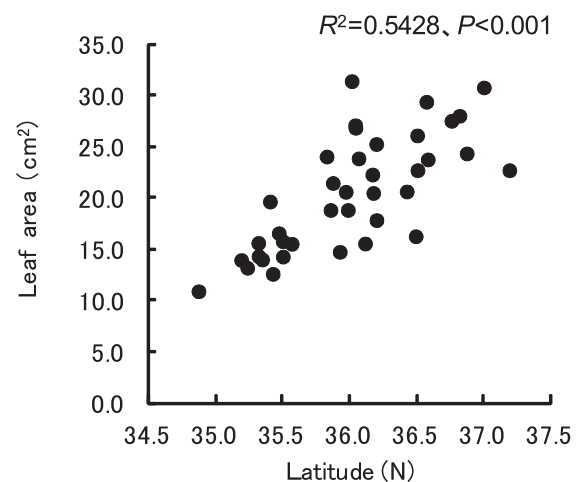


図-3 ブナ天然林 38 集団における緯度と葉面積との関係

えた植栽を行うことで成長への影響が指摘され、種苗の移動が制限されていることから、ブナでも同様の問題が発生する可能性があると考え日本海側ブナ集団と太平洋側ブナ集団で採取した種子から得られた苗木を、日本海側と太平洋側で移植させた。

試験に用いたブナの種子は、豪雪地域の日本海側に位置する長野県下高井郡野沢温泉村産 (JS) と、少雪地域の太平洋側に位置する山梨県南都留郡山中湖村産 (PO) とした。この種子で育てた苗木を、豪雪地域の長野県北部の下水内郡栄村 (Sakae) と、少雪地域の長野県中部の塩尻市片丘 (Shiojiri) 及び長野県東部の小海町 (Koumi) へ植栽して試験地とした。試験地では、2年3ヶ月間にわたって樹高と被害の有無、生死等について調査した。

その結果、日本海側の栄では、太平洋側産 (PO) 産の稚樹で被害が多く、日本海側産 (JS) の稚樹では被害が少なかった (図-4 上段)。枯死を含めた被害の多くは主軸の折損や幹曲りなどの雪害によるものだった。

一方の塩尻と小海では、太平洋側産の稚樹で被害が少なく日本海側産の個体で被害が多かった (図-4 中段、下段)。両試験地では、苗木の大半が枯損や成長不良となった。成長不良となった原因の多くは、春になっても

主軸の先端部が開芽せずに、主軸の下部のみが開芽する「先枯れ」によるもので、冬季に樹体内の水分通導に障害が発生し、先端部が枯死した凍害の一種と考えられた。

この結果、植栽木の樹高は、どの試験地においても種子の産地間で差が生まれ、種子の原産地に近い環境の方が良好な成長をしていた。しかし、健全木の樹高成長には種子産地間では差がなかったことから、ブナは原産地と同様の環境下へ植栽すれば健全に生育する可能性が高いが、原産地と異なる環境へ植栽すると、冬期に成長が阻害される可能性があることが示唆された。

保全単位の設定

保全単位の設定方法

以上のように、ブナでも種苗の移動による成長阻害が針葉樹の場合と同様に確認されたことから、種苗の移動を行わないための判断基準として、長野県内に「保全単位」を設定する必要がある。保全単位は、自然条件の違いで区分することが基本であるが、種苗の移動を規制することを考えると、保全単位を設定した後の施策が実効性のあるものにする必要がある。このためには、私たちでもわかりやすいような明瞭な境界によって区分されるのが適切である。そこで、本研究では、林業種苗法で示した種苗の配布区域と同様に境界線を引く手法を採用することにした。

保全単位は、中立的な遺伝的変異に加えて、適応的な遺伝的変異も考慮すべきである (津田2011)。そこで、本研究で実施した中立的な遺伝的変異と、適応的な表現形質である葉面積の地理的変異を考慮した。さらに、移植試験の結果と、ブナ林の植生分布 (福島ら1995) を考慮して、長野県におけるブナの保全単位を検討した。

今回の調査結果からの検討

本研究では葉緑体ゲノムと核ゲノムの2種類で中立的な遺伝的変異を調査した。その結果、葉緑体ゲノムでは長野県北部に見られたハプロタイプ B が日本海側に広く分布する系統であり、長野県の中南部に見られたハプロタイプ D、E、F はいずれも太平洋側に分布している (Fujii et al. 2002) ことから、現在の長野県のブナ集団を日本海側と太平洋側の集団に区分すると、ハプロタイプの B とそれ以外に分けるのがよいと判断した。

一方で核ゲノムの地理的変異は、日本海側と太平洋側の間の連続的な変異であった。この結果は、分布域全体において日本海側と太平洋側では明瞭な遺伝的な

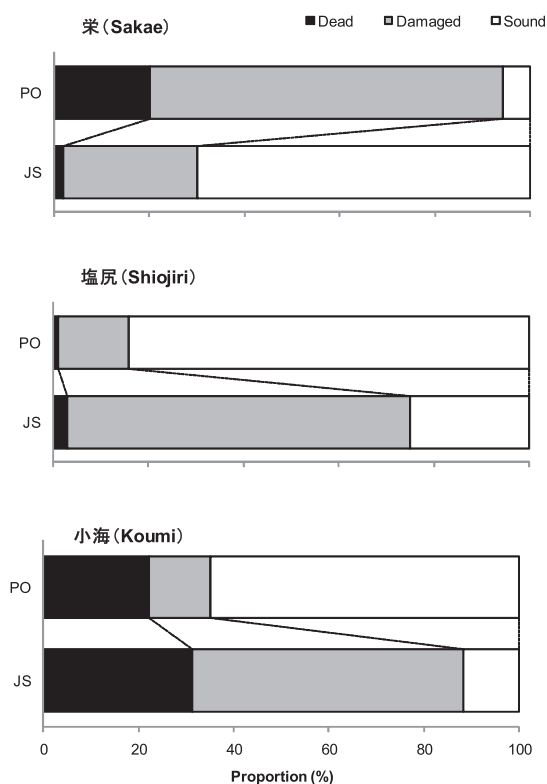


図-4 3つの移植試験地における2つの種子産地 (JS: 日本海側、PO: 太平洋側) 由来のブナ稚樹の枯死、被害、健全個体割合

分化があるとする結果とは異なった (Hiraoka and Tomaru 2009) が、適応的な形質である葉面積の変異が連続的であったことと一致していた。

植生区分からの検討

日本のブナ林の群落構造は、日本海型のブナ・チシマザサ群団と太平洋型のブナ・スズケ群団に区分される (福島ら 1995)。長野県における両者間の境界は、長野県の中部を分断しており、この境界線は最深積雪深 50 cm と近似する (土田 1987)。積雪の多寡がブナ林の群落境界を定めているということは、日本海側の多雪地帯と太平洋側の寡雪地帯の間でのブナの移動は好ましくないとした、今回の移植試験の結果とも関連している。さらに、群落の境界は、葉緑体ゲノムの地理的変異から示された日本海側と太平洋側のブナ集団の境界とも近似していた。

参考までに、ブナ群落の境界付近に成立するブナ集団について、既往の植生結果を検討したところ、日本海型と太平洋型のブナ林に典型的に出現する植物種が混生するなど明瞭な区分が難しい群落も認められた。このことから、群落境界も厳密なものではなく、一定の幅を持った緩やかな境界であると解釈できた。

長野県のブナ保全単位の設定

以上の議論からすると、長野県におけるブナの保全単位は、長野県の中部を境界として日本海側と太平洋側の2つに分けられると考えられる。また、境界付近では遺伝的な区分と植生区分のそれぞれに曖昧な場所がみられることから、厳密な境界ではなくより実効性に配慮した境界がよいと考えられる。針葉樹の種苗配布区域を定めている林業種苗法においても、種苗配布区域は原則として都道府県単位で区分されており、同一県内に配布区域が区分されている長野県の場合でも、行政指導の観点から県の広域行政圏と一致させており、北部の日本海側が北信、長野、北安曇3地方事務所管轄区域、南部の太平洋側が佐久、上小、諏訪、上伊那、下伊那、木曽、松本の7地方事務所管轄区域が該当している。

長野県におけるブナ林の境界は、葉緑体ゲノムの地理的変異から示される境界とおおよそ一致し、多雪地と寡雪地間での種苗の移動を避けるべきとした移植試験の結果とも関連しており、重要と考えられる。さらに、針葉樹の種苗配布区域も、松本地方事務所管内の一部を除けばほぼ一致していた。

松本地方事務所管内には、移植試験を行った塩尻市が含まれ、この周辺には太平洋側の系統を植栽するこ

とが望ましい。しかし、飛騨山脈に近い松本市安曇 (旧安曇村) と安曇野市では、葉緑体ゲノムや核ゲノムの系統が日本海側に属すると考えられ、ブナ林の種組成でも日本海型と考えられた。これらの結果を踏まえると、松本地方事務所管内は、原則として太平洋側に含まれるが、飛騨山脈に近い安曇野市及び松本市安曇 (旧安曇村) は、日本海側に含めることが適切と判断される。

これらの結果を総合して、長野県のブナ保全単位は、針葉樹の種苗配布区域と同様に広域行政圏の区分である地方事務所の管轄区域で南部と北部に分けるが、松本地方事務所の管内については、松本市安曇と安曇野市のみを北部へ組み込み、そのほかの松本地方事務所管内は南部に区分することが望ましいと定めた (図-5)。なお、移植試験の結果でも明らかなように、保全単位の境界を越えた種苗の移動は、生残や成長への影響が大きいだけでなく、ブナの自生個体との交雑によってもたらされる将来的な悪影響が生じないようにするためにも、避けるべきである。このため、長野県の北部は日本海側系統のブナを、南部は太平洋側系統の苗木を植栽する必要がある。

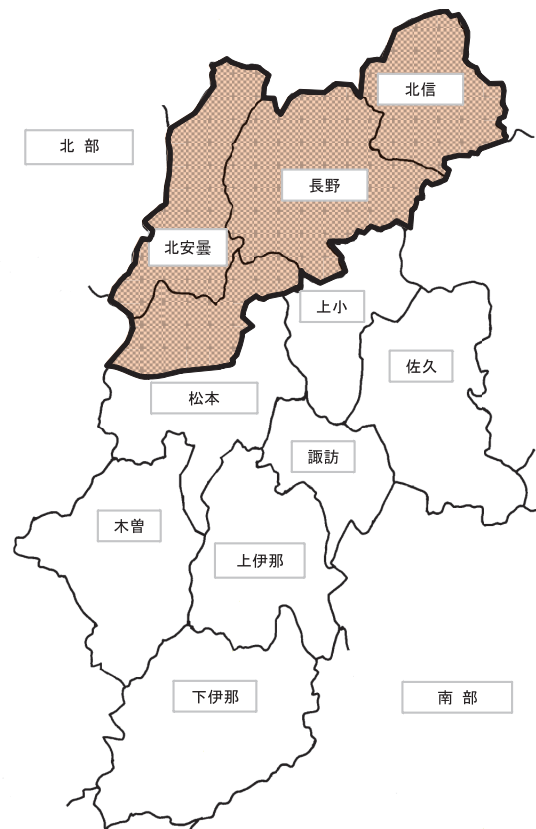


図-5 長野県のブナ保全単位

おわりに

本研究では、長野県およびその周辺に分布するブナ天然林集団の中立的な遺伝的変異と適応的な遺伝的変異を詳細に調査することに加えて、移植試験を行うことで、長野県におけるブナの保全単位を設定した。今回の結果から見て、ブナは日本海側と太平洋側の間での遺伝的変異が大きく、両者での種苗の移動を避けるべきであることから、長野県と同様に日本海側の多雪地域から太平洋側の寡雪地域までが含まれている岐阜県や兵庫県、福島県のような地域では、ほぼ同じ手法により県内を二分する保全単位を設定することが望まれる。とはいえ、保全単位は一度設定すればそれで終了するわけではない。地球温暖化などによる環境条件の変化や、遺伝解析技術の進化など更なる研究の進展によって、適宜変更していくことが必要になる。すなわち、保全単位は常に新しい情報を盛り込みながら更新を繰り返す順応的な管理が必要であると考えられる。

なお、本稿は2012年3月に名古屋大学に提出した博士学位論文の内容について紹介したものである

引用文献

- Fujii N, Tomaru N, Okumura K, Koike T, Mikami T, Ueda K (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae). *Plant Systematics and Evolution* 23: 21–33
- 萩原信介 (1977) ブナに見られる葉面積のクラインについて. *種生物学研究* 1: 39–51

- 林弥栄 (1969) ブナ. 林弥栄, 有用樹木図説 (林木編), 196–197. 誠文堂新光社, 東京
- Hiraoka K, Tomaru N (2009) Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan. *Journal of Plant Research* 122: 269–282
- 福嶋 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武豊・常富 豊 (1995) 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. *日本生態学会誌* 45: 79–98
- 茨城県林業技術センター (2005) 茨城県内での広葉樹の生産状況. 茨城県林業技術センター資料 29: 1–48
- 小池孝良・丸山 温 (1998) 個葉からみたブナ背腹性の生理的側面. *植物地理・分類研究* 46: 23–38
- 小山泰弘 (2005) 長野県における広葉樹苗木の生産流通実態. *林木の育種特別号*: 17–19
- 前田雅量・矢野進治・上山泰代・榎谷金治 (1992) 兵庫県におけるスギ在来品種の生育 (I) —南但地方31年生品種試験地の生育状況—. *兵庫県林業試験場研究報告* 38: 54–64
- Montalvo AM, Ellstrand NC (2000) Transplantation of the subshrub *Lotus scoparius*: testing the home-site advantage hypothesis. *Conservation Biology* 14: 1034–1045
- Riddle BR, Hafner DJ (1999) Species as units of analysis in ecology and biogeography: time to take the blinders off. *Global Ecology Biogeography* 8: 433–441
- 土田勝義 編 (1987) 長野県の植生. 信濃毎日新聞社, 長野
- 津田吉晃 (2011) 森林樹木の遺伝的多様性保全と生態リスク. *日本生態学会誌* 60: 349–359
- 津村義彦・岩田洋佳 (2003) 遺伝的変異性を考慮した緑化とは. *日本緑化工学会誌* 28: 470–475