

	スギト 梓	
氏 名	杉本 咲	
本籍（国籍）	青森県	
学位の種類	博士（農学）	
学位記番号	連研第 842 号	
学位授与年月日	令和 5 年 3 月 2 3 日	
学位授与の要件	学位規則第 5 条第 1 項該当課程博士	
研究科及び専攻	連合農学研究科 地域環境創生学専攻	
学位論文題目	ブナにおける晩霜体制の空間的変異に対応した開葉フェノロジーの種内変異に関する生態学的研究 （ Ecological studies on intraspecific variation in leaf out phenology of <i>Fagus crenata</i> associated with spatial variation of the late frost regime ）	
学位審査委員	主査 弘前大学教授	石田 清
	副査 弘前大学准教授	山尾 僚
	副査 岩手大学教授	真坂 一彦
	副査 山形大学准教授	吉村 謙一

論 文 の 内 容 の 要 旨

21 世紀における深刻な環境問題の一つに挙げられている地球温暖化は、森林群集の生物多様性と生態系の機能に様々な影響を及ぼすと予想されている。温帯域における落葉樹の開葉フェノロジーに及ぼす影響についてみると、気候温暖化は春季の気温上昇によって開芽の早期化をもたらすことが示唆されている。開葉の早期化は光合成期間を長くする一方で、晩霜害の増加をもたらす可能性がある。晩霜害が増加するにつれて、樹木集団は晩霜を回避するために開葉時期を遅延させる方向に進化することが予想される。気候温暖化の長期的な影響を予測するためには、開葉時期と晩霜体制（晩霜の発生時期とその頻度）との関係を明らかにすることが不可欠である。

ブナは北日本の多雪山地に優占する落葉広葉樹であり、他の優占樹種よりも開葉時期が早いために晩霜害を被りやすく、晩霜害の発生によって分布北限地が決まっている可能性がある。先行研究より、春季の高温と秋季から冬季にかけての冷温日数（日平均気温が 0～5℃である日の日数）および日長という 3 つの非生物学的要因が、ブナ属の環境条件に応じた開葉時期の表現型可塑性に関与していることが示されている。このため、晩霜体制に対する開葉フェノロジーの局所適応は、日長および冷温日数に対する表現型可塑性の影響を含んだ、開葉日と開葉積算温度の変化と関連している可能性がある。

本研究では、（1）ブナの開葉時期における種内変異の実態を解明すること、（2）本種の開葉時期に変異をもたらす要因と変異の生成メカニズムについて考察することを目的として調査を行った。青森県の八甲田連峰において標高や地形の異なる調査地を 12 地点（山腹斜面：9 地点、盆地：3 地点）設置し、10 年間にわたって気温の測定を実施するとともに、盆地に生育している 2 集団（盆地集団）と山腹斜面に生育している 4 集団（山腹斜面集団）のブナ林冠

木における開葉フェノロジーの観察を5年間にわたって行った。また、開葉フェノロジーの観察木から種子を採取して弘前市内の圃場に播種し、発芽した個体の開葉フェノロジーを観察した。

12 地点における気象条件の地形間変異について分析した結果、晩霜体制は地形間で異なり、盆地の方が山腹斜面よりも温暖な時期に晩霜が発生しやすいことが示唆された。また、異なる環境条件下に生育する6集団における開葉フェノロジーの集団間変異について分析した結果、盆地集団は標高に関わらず山腹斜面集団よりも開葉積算温度が大きい傾向が認められ、晩霜体制の局所の変異は開葉フェノロジーに集団間変異をもたらす非生物学的要因の1つであることが示唆された。さらに、この6集団について、冷温日数に対する開葉フェノロジーの表現型可塑性について分析した結果、全ての集団において冷温日数が多い年ほど開芽日が早く、開芽積算温度が小さくなる傾向が示された。しかしながら、開芽積算温度における表現型可塑性の程度は地形間で異なり、盆地集団の方が山腹斜面集団よりも小さかった。展葉積算温度については、山腹斜面集団では開芽積算温度と同様に冷温日数と負の相関を示したが、盆地集団では正の相関を示した。これらの結果は、晩霜体制が異なる地形によって表現型可塑性の程度とパターンが分化していることを示唆している。安全期間（開芽日または展葉日と晩霜日との差）については、最終晩霜日基準の安全期間に地形間差が認められた一方で、最終重度晩霜日基準の安全期間は地形間で有意に異ならなかった。このことから、ブナ集団はそれぞれの生育地の晩霜体制に対して局所適応していることが示唆される。また、林冠木の開芽時期に基づいた分析により、林冠木の開芽日および開芽積算温度は地形との関係を示しているだけでなく、最終重度晩霜日との正の相関を示すことが明らかとなった。この結果から、本種は山腹斜面においても最終重度晩霜日が遅い場所で遅く開芽することが示唆される。一方、植栽実験に基づいた分析により、調査地域のブナ稚樹の開芽日と開芽積算温度には有意な産地間変異と家系間変異があることが明らかとなった。この結果は、この地域におけるブナ集団の間でフェノロジー形質が遺伝的に分化していること、また集団内にも遺伝的変異があることを示している。開芽日と開芽積算温度における集団間の遺伝的分化の程度を示す Q_{st} 値は 0.08~0.15 であり、集団間の遺伝的分化に分断選択が生じていることが示唆された。家系値と母樹値の回帰から推定したこれらの形質の遺伝率は、0.68~0.75 と高かった。以上の結果より、晩霜体制の空間的変異に対して本種の開葉時期が局所適応していること、そして、その結果としてこれらの形質が集団間・地形間で遺伝的に分化していることが明らかとなった。

論文審査の結果の要旨

地球温暖化は森林生態系の組成と機能に様々な影響を及ぼしている。落葉樹の開葉時期に及ぼす影響については、気候温暖化は開葉の早期化をもたらす一方で、晩霜害の増加をもたらすと指摘されている。森林群集に及ぼす気候温暖化の長期的な影響を予測するためには、開葉時期の適応進化と晩霜体制との関係を明らかにする必要がある。そこで、学位申請者の杉本氏は、晩霜体制の空間的変異に注目して、北日本で優占する落葉広葉樹ブナの開葉時期の変異の実態とその生成機構を明らかにするための研究を行った。まず杉本氏は、青森県八甲田連峰において晩霜発生時期が遅い盆地と山腹斜面のブナ集団の開葉時期を5年間観察し、盆地集団は山腹斜面集団よりも開葉積算温度が大きいことを明らかにした。晩霜体制の空間的変異は開葉時期の集団間変異をもたらす要因であることが示唆される。また、冷温日数に対する開葉時期の表

現型可塑性についての分析から、晩霜体制が異なる盆地と山腹斜面の間で表現型可塑性の程度とパターンが分化していることも明らかとなった。さらに、安全余裕度の分析から、ブナ集団の開葉時期が各生育地の晩霜体制に対して局所適応していることを示唆する結果が得られた。また、観察木の種子を用いた植栽実験により、ブナ稚樹の開芽時期に集団間の遺伝的変異があり、その変異が産地の最終晩霜日と正に相関していること、そして開葉時期の遺伝率が他種での報告例と同様に高いことが明らかとなった。以上の結果は、晩霜体制の空間的変異に対するブナの開葉時期の局所適応が自然選択によってもたらされており、それによって開葉時期が集団間で遺伝的に分化していることを示している。本研究のように、詳細な調査に基づいて、地形変異に起因する晩霜体制の空間的変異に沿った開葉時期の局所適応とその生成メカニズムを体系的に明らかにした樹木集団についての研究事例はこれまでなく、新規性の高い知見が得られたといえる。これらの知見は、落葉樹の開葉時期の適応進化と晩霜体制の空間的変異との関係を明示しており、落葉樹の開葉時期の適応進化のメカニズムの理解に貢献するものである。以上より、本審査委員会は「岩手大学大学院連合農学研究科博士学位論文審査基準」に則り審査した結果、本論文を博士（農学）の学位論文として十分価値のあるものと認めた。

学位論文の基礎となる学術論文

Saki Sugimoto and Kiyoshi Ishida (2022) Interpopulation variation in leaf out phenology of *Fagus crenata* along topographic variation associated with the late frost regime in the Hakkoda Mountains, northern Japan. *Ecological Research*. 1-14. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12379>.