

博士論文要約 (Summary)

2019年 4月入学

連合農学研究科 地域環境創生学専攻

氏名 杉本 咲

タイトル	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
<p data-bbox="209 629 300 663">序 章</p> <p data-bbox="209 707 1372 1010">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。</p> <p data-bbox="209 1016 1372 1319">ブナ <i>Fagus crenata</i> Blume 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。</p> <p data-bbox="209 1326 1372 1628">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したとともに、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。</p> <p data-bbox="209 1756 1286 1789">第1章 晩霜体制と関連した地形の変異と開葉フェノロジーの集団間変異との関係</p> <p data-bbox="209 1834 1372 1980">ブナの開葉フェノロジーにおける地形の変異に沿った集団間変異を明らかにするために、気温や異なる地形（山腹斜面および盆地）に生育しているブナ林冠木における開葉時期および開葉積算温度について調査した。本研究では、冬芽が伸長して芽鱗が開き始め、葉原基が見えるようになった時期を「開芽」、また、個々の葉が展開し始めて見えるよう</p>	

になり、その葉面積が完全に葉が展開した時の面積の50%未満である時期を「展葉」と定義した。以降、「開葉」は開芽と展葉の両方を意味する。1つの山岳地域内において、晩霜が遅い時期に発生する盆地に生育する集団は、山腹斜面集団と比較して開葉時期が遅いのか否かについて調査するために、北日本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）設置した。はじめに、気象条件の生態学的な重要性を評価するために、10年間（9シーズン）にわたって気温を測定し、気温と冷温日数および最終晩霜日の地形間変異について分析した。また、12地点のうち6地点（山腹斜面4地点；盆地2地点）に生育する集団について、気温を測定した10年間のうち5年間にわたって開葉フェノロジーの観察を行い、開葉時期および開葉積算温度の集団間変異について分析した。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、晩霜体制の局所的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。

第2章 | 冷温日数の年変動に対応した開葉フェノロジーの表現型可塑性

冷温日数に対する開葉フェノロジーの表現型可塑性の程度は地形間で異なるのかについて明らかにするために、第1章で行った気温の測定および開葉フェノロジーの観察で得られたデータを用いて、2つの異なる地形（すなわち、山腹斜面と盆地）に生育する集団を比較することによって、冷温日数に対する開葉時期の表現型可塑性（冷温日数の変動による開葉フェノロジーの年度間変異）の集団間変異について分析した。開葉フェノロジーの観察を行った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。

第3章 | 晩霜時期の空間的変異に対応した開葉フェノロジーの局所適応

晩霜体制の空間的変異に対するブナ集団の開葉フェノロジーの局所適応を明らかにするため、安全余裕度の集団間・地形間変異について分析を行った。このため、第1章で行った気温の測定および開葉フェノロジーの観察で得られたデータを用いて、2つの異なる地形（すなわち、山腹斜面と盆地）に生育する集団を比較することにより、最終晩霜日および最終重度晩霜日を基準とした安全余裕度（最終晩霜日もしくは最終重度晩霜日から開葉日までの日数）と晩霜体制に関連する地形との関係性を分析した。なお、本研究では、「最終晩霜日」を春期において最後に日最低気温が0℃を下回った日、「最終重度晩霜日」を春期において最後に日最低気温が-3℃を下回った日と定義した。また、重度晩霜日の基

準とした気温 -3°C は、ブナの葉組織の半数致死温度に相当する。安全余裕度（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余裕度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余裕度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。

第4章 | 晩霜体制の空間的変異に対応した開葉フェノロジーの遺伝的変異

本調査地に生育するブナについて、晩霜時期、および晩霜時期に影響する地形変異（山腹斜面と盆地）と標高に注目して開葉フェノロジー2形質（開芽日および開芽積算温度）における遺伝的変異の程度と傾向を明らかにすることを目的とした。なお、本章では、晩霜時期の指標として最終重度晩霜日を用いた。目的を達成するために、開葉フェノロジー2形質について、（1）現地における集団間変異は晩霜時期の場所間変異とどのように関係しているか、（2）集団間および家系間にはどの程度の遺伝的変異が存在しているか、（3）遺伝率はどの程度高いか、（4）集団間の遺伝的変異のパターンは晩霜害で生じる自然選択の空間的変異によって説明できるか、の4つの問題を設定し、生育地における観察と植栽実験に基づいて分析を行った。生育地における観察では、第1章で行った気温の測定および開葉フェノロジーの観察で得られたデータを用いて、最終重度晩霜日や地形変異、標高勾配との関係に着目して生育地における集団間変異のパターンを分析した。また、植栽実験では、生育地で開葉フェノロジーを観察した6地点のうち5地点（山腹斜面4地点；盆地1地点）に由来する稚樹の開葉フェノロジーを圃場で3年間観察し、形質値の産地間（すなわち、5地点間）および産地内家系間の遺伝的変異を分析するとともに、集団間の遺伝的分化の程度の遺伝率を推定した。さらに、産地間の遺伝的変異と産地の最終重度晩霜日との関係を分析した。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た。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 $0.08\sim 0.15$ 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。さらに、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、 $0.68\sim 0.75$ 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。

第5章 | 総合考察

ブナの開葉フェノロジーに集団間変異をもたらす進化的要因について、本調査地域には晩霜体制に大きな空間的変異があるにもかかわらず、全ての集団で最終重度晩霜日よりも2週間以上遅く開芽していたことから、どの集団も同程度の安全余裕度があることが示さ

れた。この結果は、ブナ集団の開葉フェノロジーが晩霜体制の空間的変異に対して局所適応していることを示している。また、このような局所適応は、晩霜体制が異なるそれぞれの地域において、晩霜が開葉の早い個体を淘汰することによって遺伝的分化が生じた結果であると考えられる。したがって、晩霜体制の空間的変異に対する開葉フェノロジーの局所適応は、ブナ集団の開葉フェノロジーに集団間差をもたらす進化的要因であるといえる。本研究のような、花粉を介した遺伝子流動が生じ得る狭いスケールにおいて、地形に起因する晩霜体制の空間的変異に対応した開葉時期の局所適応と遺伝的分化についての報告事例はなく、本研究で得られた新しい知見である。さらに、今回得られた知見は、落葉樹における開葉時期の適応進化についての理解を深化させることに貢献する。一方で、晩霜体制の空間的変異に対する開葉時期の局所適応には、冷温日数に対する開葉時期の表現型可塑性とその遺伝的変異も関わっている可能性があるため、これらについても今後調査を進める必要がある。

※注1 博士論文要約はインターネットの利用により公表されるので、記載内容については十分注意してください。

※注2 公表できない「やむを得ない事由」(特許、知的財産等に係る部分)は記載しないでください。

※注3 全体で4頁～5頁程度を目処にしてください。