

【解説】

シリーズ：日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (2)

ブナ (ブナ科ブナ属)

戸丸 信弘^{*1}

はじめに

ブナ *Fagus crenata* Blume はブナ科ブナ属に属する高木の落葉広葉樹である。ブナ属は北半球に 10 種が知られ (Shen 1992 ; Denk 2003) 、日本にはブナの他にイヌブナ *Fagus japonica* Maxim. が分布する。ブナ属は、ブナが属する *Fagus* とイヌブナが属する *Engleriana* と呼ばれる亜属に分けられる。*Engleriana* は東アジアのみに分布する。2 つの亜属を分ける特徴として、通常、前者は単幹であるが、後者は萌芽形成により複数幹からなる株を形成する。形態・分子データによる系統推定によれば、*Engleriana* は *Fagus* との共通祖先から分化し、前者は単系統群、後者は側系統群となっている (Denk et al. 2005)。

ブナの性表現は、雌花と雄花を同一個体に付ける雌雄異花同株である。花粉は風で散布され、他殖によって種子が形成される。種子は重力と動物で散布される。典型的な隔年結実 (マスティング) をし、結実量の年変動は大きい (中静 2009)。

現在のブナの分布域は、北海道黒松内低地周辺から鹿児島県の高隈山までである (Horikawa, 1972) 。ブナは、日本の冷温帯落葉広葉樹林の優占種であり、そのような森林はブナ林と呼ばれる。現在のブナ林は北海道南部から中部地方までの日本海側に分布の中心がある。スギなどの人工造林やそれ以外の土地利用によりその分布域が分断・縮小されてきたが、現在においても比較的広い地域を覆っており、おおよそ標高 200-1,400m に分布する。一方、関東・中部地方の太平洋側から四国、九州地方にかけてのブナ林はほとんどが各山岳の標高 1,000m 以上に隔離分布している (図-1 ; 環境省自然保護局 2004) 。

日本海側と太平洋側の間には気候的環境に違いがみられ、特に冬季は日本海側では積雪量が多く、逆に太平洋側では乾燥する。この対照的な気候環境は、ブナ林の種

組成、構造、動態に大きな影響を及ぼし、日本海側の多雪地帯ではブナの優占度が高まって純林状の林が形成されるのに対し (日本海型ブナ林) 、太平洋側の寡雪地帯ではブナの優占度が低下し、他樹種との混交林が形成される (太平洋型ブナ林) (藤田 1987 ; 福嶋ら 1995) 。

本解説では、まず、ブナの形態・フェノロジー・生理的形質の地理的変異を述べる。次に、遺伝マーカーを用いることによって明らかにされてきたブナの遺伝的変異と遺伝的構造を述べる。

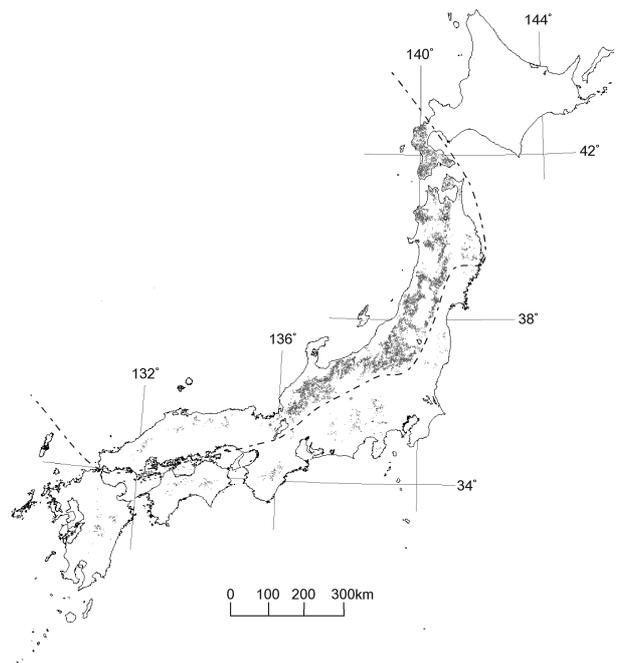


図-1 ブナ林の分布 (環境省自然保護局 2004)
点線は日本海型・太平洋型ブナ林を分ける植生学的な境界 (藤田 1987 ; 福嶋ら 1995) 。

* E-mail: tomaru@agr.nagoya-u.ac.jp

¹ とまる のぶひろ 名古屋大学大学院生命農学研究科

形態・フェノロジー・生理的形質の地理的変異

わが国の広葉樹の中では、ブナは、形態やフェノロジー、生理的形質の地理的変異がよく調べられている樹種である。ブナにおいて最もよく知られている形態形質の変異は、葉面積であり、南西から北東に向かって大きくなるというクラインがある(萩原 1977)。堅果のサイズは葉面積とは反対に南西から北東に向かって小さくなるクラインがある(Hiura et al. 1996)。また、果皮の厚さは、大太平洋側で厚く、日本海側で薄くなる傾向がある(Maruta et al 1997)。形態形質等の表現形質は遺伝的な支配を受けているだけでなく、環境の影響も受けて、表現型の可塑性を示すことがある。したがって、上記の形質の地理的変異には環境の影響があると思われる。

地理的な変異を示す形質がどの程度遺伝的な支配を受けているかは、異なる集団の個体を1カ所に集めて植栽し、同一環境条件下で調べるか(圃場試験、または産地試験)、あるいは異なる集団の間で個体を相互に移植して調べれば(相互移植試験)明らかにすることができる。ブナ稚樹の葉形や樹形についての圃場試験によると、自然集団で見られた傾向と同様に、葉面積は南西から北東に向かって増加するクラインがある。また、南西から北東に向かって葉の形状比(長さ/幅)は低下、比葉面積(葉面積/乾重)では増加するクラインが存在する(日浦 1993)。樹形については、日本海側の葉面積の大きな集団は円筒形なのに対して、太平洋側の葉面積の小さな集団は扁平な樹形を形成する傾向がある(Hiura et al. 1998)。次に、ブナの開芽期についての産地試験によると、南西から北東に向かって開芽時期が早まるクラインがある(橋詰ら 1996)。ブナ稚樹の光合成機能についても圃場試験を行われている(小池・丸山 1998)。それによると、大太平洋側のブナは日本海側のもの比べて、光飽和の光合成速度が高く、高温期の光合成速度の低下が大きく、また、葉の細胞が膨圧を失うときの水ポテンシ

ャルや飽水時の浸透ポテンシャルが低い。また、これらは葉の形態・内部構造と関連している(これらの結果は大太平洋側のブナは、強光を利用することができて、高温に対する気孔調節能力が高く、乾燥耐性が高いことを示唆する(小池 2008))。圃場試験や産地試験によって明らかとなった地理的変異を示す形質については、遺伝的な要因がはたらいていると考えられるだろう。

遺伝的変異

アロザイムとマイクロサテライト(simple sequence repeat; SSR)を用いた集団遺伝学研究によって、分布域全体を対象としたブナの核ゲノムの遺伝的変異が調べられている(Tomaru et al. 1997; Hiraoka and Tomaru 2009)。

アロザイムによる遺伝的変異の調査では(Tomaru et al. 1997)、全集団の遺伝子多様度 H_T と集団内の遺伝子多様度の平均 H_S はそれぞれ0.194 と 0.187であった。また、遺伝的分化の指数である G_{ST} は0.038であった(表-1)。ブナにおいても集団内変異は高いが、集団間分化は低いという長命な木本植物の一般的傾向(Hamrick and Godt 1989; Hamrick et al. 1992)がみられた。しかし、その変異には地理的傾向があり、集団内変異は南西から北東に向かって低下し、集団間の遺伝的分化も低下していた。

次に、SSRを用いて核ゲノムの遺伝的変異が調べられた(Hiraoka and Tomaru 2009)。SSRの遺伝子座あたりの対立遺伝子数(A)は、アロザイムのものよりも一桁多く(アロザイム: 2.66、SSR: 14.52)、 H_T も H_S もアロザイムのものの約4倍の値を示した(それぞれ0.862と0.839;表-1)。これは、マイクロサテライトは突然変異率が高く、非常に高い多型性を示す(Hancock 1999)という特徴をよく表している。一方、 G_{ST} は2つのマーカーで同じような値になった(アロザイム: 0.038、SSR: 0.026)。 G_{ST} や F_{ST} は集団内の遺伝的変異の程度に大き

表-1 ブナにおけるアロザイム変異とマイクロサテライト変異の比較

遺伝マーカー	集団数/ 座数	n	A	H_T	H_S	G_{ST}	G'_{ST}	文献
アロザイム	23/11	71.3	2.66 (0.06)	0.194 (0.049)	0.187 (0.046)	0.038 (0.006)	0.047 (0.009)	Tomaru et al (1997)
マイクロサテ ライト	23/14	34.7	14.52 (0.37)	0.862 (0.023)	0.839 (0.025)	0.026 (0.005)	0.168 (0.024)	Hiraoka and Tomaru (2009)

n : 集団あたりの個体数、 A : 遺伝子座あたりの対立遺伝子数、 H_T : 全集団の遺伝子多様度、 H_S : 集団内の遺伝子多様度の平均、 G_{ST} : 遺伝的分化の指数、 G'_{ST} : 標準化した遺伝的分化の指数(Hedrick 2005)。括弧内の数字は標準誤差。

く依存し、集団内の遺伝的変異が高いとこれらの値は低くなるという問題がある。したがって、集団内の遺伝的変異の程度が異なる種間や遺伝子座間では G_{ST} や F_{ST} を比較することができない。この問題に対処した指数の1つとして G_{ST} を標準化した Hedrick の G'_{ST} がある (Hedrick 2005)。アロザイムと SSR それぞれについてこの G'_{ST} を求めると、SSR (0.168) はアロザイム (0.047) よりもずっと大きな値となった (表-1)。 G'_{ST} の値にもとづけば、SSR の遺伝的分化はアロザイムのものよりもずっと大きいと解釈される。次節で説明するように、アロザイムでは検出できなかった地理的遺伝構造が SSR で検出されたのは、この遺伝的分化の差異で説明されると思われる。

アロザイム変異と同様に、集団内変異は南西から北東

に向かって低下していたが、これは日本海側の集団で変異の地理的クラインがあるからである (図-2)。アロザイム変異と同様に、集団内変異は南西から北東に向かって低下していたが、これは、日本海側の集団で最終氷期最盛期 (LGM) 後の気候の温暖化・湿潤化にともない北東へ急速な分布拡大したとき生じた創始者効果か、最終氷期には北東ほど生育環境が悪かったので集団サイズが減少して (ボトルネック)、遺伝的浮動の影響が強くなったためか、あるいはそれらの両方が原因となり、北東の集団ほど遺伝的変異が減少したためであると考えられる。また、太平洋側集団のうち九州の集団で低い集団内変異がみられた。これは、後氷期と、もしかしたら最終氷期の間にも、集団の孤立と集団サイズの減少によって遺伝的浮動が生じて変異が低下したためであると考えられる。

地理的遺伝構造

分布域全体を対象としたブナの地理的遺伝構造は、ミトコンドリア DNA と葉緑体 DNA (cpDNA) を用いた系統地理学的研究、および先に述べたアロザイムと SSR を用いた集団遺伝学的研究によって調べられている (Tomaru et al. 1998 ; Koike et al. 1998 ; Fujii et al. 2002 ; Okaura and Harada 2002)。

cpDNA の塩基配列変異を用いた系統地理学的研究 (Fujii et al. 2002) では、13 種類のハプロタイプが検出され、それらは大きく2つの主要なクレード (分岐群) に分けられた (図-3)。そのうちクレード I は主に日本海側に分布している。もう1つの主要なクレードはクレード II とクレード III から構成され、その分布は中部地方の大太平洋側においてクレード I によって分断されているが、主に大太平洋側に分布している。cpDNA の変異から、概して太平洋側と日本海側に分布する2系統が存在していることが示唆された。LGM のレフュージアの分布とその後の移住ルート、Tsukada (1982a, 1982b) の仮説および推定されている約2万年前の植生図 (Tsukada, 1985) を参考にして、明らかとなったハプロタイプの地理的分布から考察すると、西南日本のブナはほとんどが内陸の高標高地へ移動するだけで、分布を北東方向に広げることではできなかったようである。また、東北日本では、北緯38度以南の日本海側と大太平洋側に存在していたレフュージアからそれぞれ日本海側と大太平洋側を北上した、すなわち東北日本の移住ルートには2つのルートがあったようにみえる。東北日本においてLGM以降にブナが急速に北上したようにみえるのは、花粉分析から推

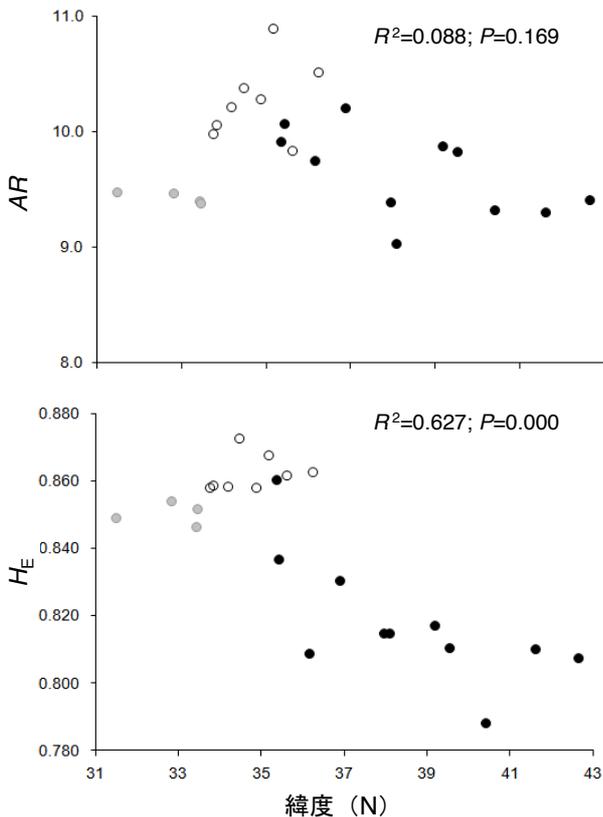


図-2 ブナ23集団における集団の位置(緯度)と集団内の遺伝的変異との関係

AR:アレリックリッチネス、 H_E :ヘテロ接合度の期待値。
●は日本海側集団、●は九州集団、○は九州以外の大太平洋側集団。九州集団を除いて検定すると緯度もアレリックリッチネスと有意な関係となった ($R^2=0.449, P=0.002$)。Hiraoka and Tomaru (2009)。

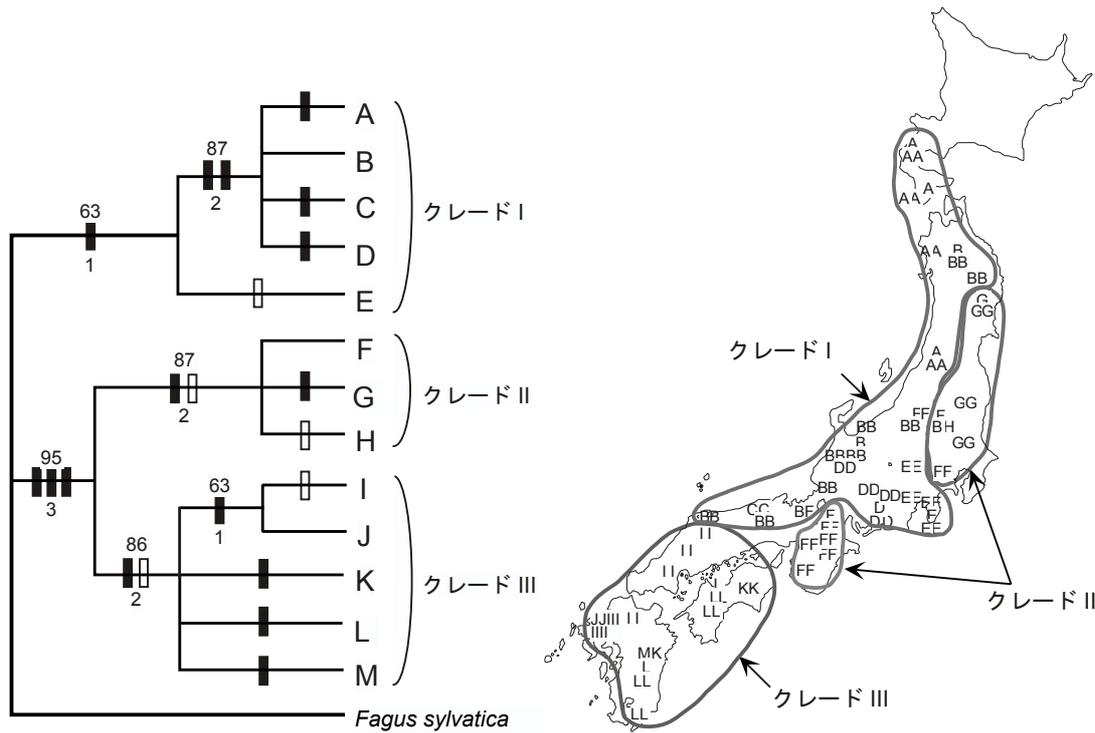


図-3 ブナの葉緑体 DNA ハプロタイプ (A~M) の最節約系統樹 (左) と地理的分布 (右)
 左図の系統樹は 675 個の最節約系統樹の厳密合意樹。枝の上の数字は 1000 回繰り返しのブートストラップ値、下の数字は崩壊指数。黒棒は塩基置換、白棒は挿入欠失の変異を示す。右図中のアルファベット 1 文字は 1 個体のハプロタイプを示す。Fujii et al. (2002)。

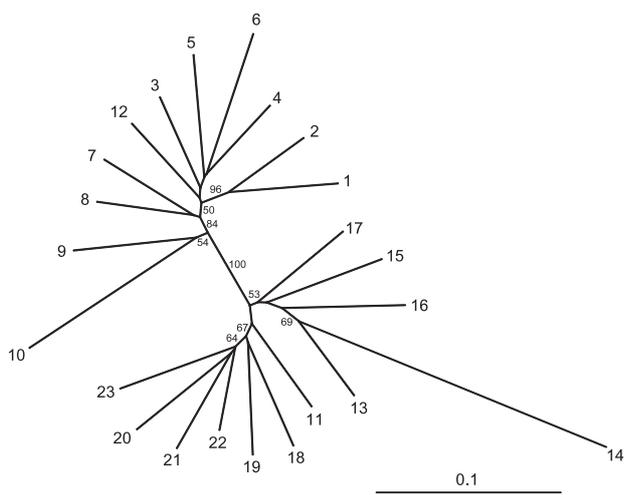


図-4 ブナ 23 集団における集団間の D_A 距離にもとづき近隣結合法によって作成された集団系統樹
 1-10, 12: 日本海側集団、11, 13-23: 大太平洋側集団。
 小さな数字は 2000 回繰り返しのブートストラップ値(ただし、50%以上のみ)。Hiraoka and Tomaru (2009)。

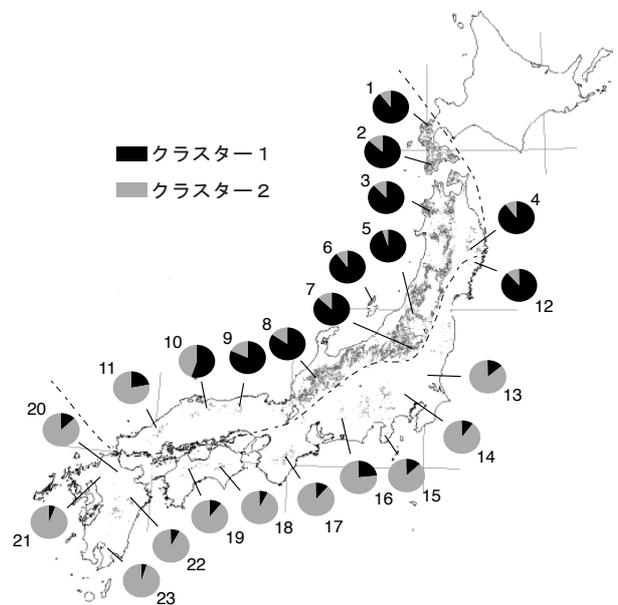


図-5 ブナ 23 集団における STRUCTURE 解析によって得られた $K=2$ のときのクラスタの地理的分布
 円グラフは各集団におけるクラスタの割合を示す。点線は日本海型・太平洋型ブナ林を分ける植生学的な境界(藤田 1987; 福嶋ら 1995)。Hiraoka and Tomaru (2009)。

定された最終氷期の北限よりも北方の各地にレフュージアがあり、それらレフュージアから個体数が増加していったためであるという議論がある(前田 1991; 滝谷・萩原 1997)。また、近年の北アメリカやヨーロッパのブナ属の研究報告でも、LGM のレフュージアは従来考えられていたものよりもっと北に存在していたため、急速な北方への分布拡大はなまったことが議論されている(McLachlan et al. 2005; Magri et al. 2006)。ブナにおいて、cpDNA の分析領域を増やし、分布域全体を網羅する多地点のブナのハプロタイプが決定され、詳細な系統地理的分布図が作成された(M Takahashi et al. unpublished)。得られた分布図から、東北日本のハプロタイプの分布はずっと複雑であり、その分布は単純な北進では説明できないように思われる。

アロザイムの集団遺伝学的研究では、上記の cpDNA の研究で示されたような日本海側と太平洋側の2つの系統に分かれることはなかった(Tomaru et al. 1997)。しかし、SSR を用いると、集団系統樹(図-4)やSTRUCTURE 解析によるクラスターの地理的分布(図-5)から日本海側集団と太平洋側集団の間に強い遺伝的分岐があった。これは、核ゲノムにも日本海側系統と太平洋側系統があることを示唆する。また、この2系統は、特に中部地方太平洋側で不一致がみられるが、cpDNA の2系統におおよそ対応する。日本海側と太平洋側の集団間に明瞭な遺伝的分岐がみられ、大きく二つの系統が種内に存在するようになったのは、日本海側と太平洋側の集団を分ける脊梁山脈などの山脈が、歴史的に遺伝子流動の地理的障壁となってきたことが考えられる。すなわち、たとえばつての間氷期や現在の後氷期に遺伝子流動が生じていた(あるいは生じている)としても、間氷期よりも期間の長い氷期には日本海側と太平洋側の海岸地域のレフュージアに隔離されたために、この遺伝的分岐が生じたと考えられる。ただし、核ゲノムの2系統の分布を分けるような地理的障壁がない地域では、2つのクラスターの混合があり、遺伝的組成にクラインがみられる(Y Koyama et al. unpublished)。

おわりに

脊梁山脈などの地理的障害は、核ゲノムの日本海側系統と太平洋側系統の分化を促したと考えられるが、同時に、対照的な気象環境をもたらしている。興味深いことは、これら2つの系統の地理的分布は日本海型と太平洋型のブナ林の分布によく合っていることである。また、緯度方向には日照時間など光環境の差異がある。これら

2つの系統は実際にそれぞれの生育環境に適応していると考えられ、その適応は何らかの遺伝子の発現によってもたらされているのだろう。その適応的遺伝子には、太平洋側と日本海側などの間で分化がみられると予想される。

近年、針葉樹人工林から広葉樹林という本来の森林植生に転換させて、公益的機能や生物多様性保全の機能を発揮させようと広葉樹が植林されている。一方、枯死個体の増加や更新不良により存続が危ぶまれている森林において、広葉樹を植栽して植生を回復(復元)しようとする取り組みが行われている事例がある。このような広葉樹造林や植生回復において特に注意しなければならないことは、植栽する苗木の由来である(Hufford and Mazer 2003; 吉丸 2004)。スギやヒノキなどの造林樹種では、林業種苗法によって種苗の配布区域が定められているが、ブナをはじめとする広葉樹にはそれが全くない。そのため、一部の調査で明らかになったように、広葉樹では、苗木の産地が考慮されることなく広域に流通されているようである(茨城県林業技術センター2005)。明らかとなったブナの地理的遺伝構造は、ブナの種苗配布区域や保全単位の設定に不可欠な情報となると考えられる(森林総合研究所 2011)。

引用文献

- Denk T (2003) Phylogeny of *Fagus* L. (Fagaceae) based on morphological data. *Plant Systematics and Evolution* 240: 55-81
- Denk T, GW Grimm, V Hemleben (2005) Patterns of molecular and morphological differentiation in *Fagus* (Fagaceae): phylogenetic implications. *American Journal of Botany* 92: 1006-1016
- Fujii N, Tomaru N, Okuyama K, Koike T, Mikami T, Ueda K (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematics and Evolution* 232: 21-33
- 藤田昇 (1987) ブナ林構成樹種の太平洋型分布と日本海型分布. *植物分類・地理* 38: 311-329
- 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
- 萩原信介 (1977) ブナにみられる葉面積のクラインについて. *種生物学研究* 1: 39-51
- Hamrick JL, Godt MJW (1989) Allozyme diversity in plant species. In: Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, Weir BS

- (eds) Plant Population Genetics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp 43-63
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles S (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forest* 6: 95-124
- Hancock JM (1999) Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms In: Goldstein DB, Schlötterer C (eds) *Microsatellite: Evolution and Applications*. Oxford University Press, New York, pp 1-9
- 橋詰隼人・李延鎬・山本福壽 (1996) ブナの開芽期の産地および家系による差異. *日本林学会誌* 78: 363-368
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633-1638
- 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
- 日浦勉 (1993) ブナの樹形の地理的変異. 北海道の林木育種 36: 16-19
- Hiua T (1998) Shoot dynamics and architecture of saplings in *Fagus crenata* across its geographical range. 12: 274-280
- Hiura T, Koyama H, Igarashi T (1996) Negative trend between seed size and adult leaf size throughout the geographical range of *Fagus crenata*. *Ecoscience* 3: 226-228
- Horikawa Y (1972) *Atlas of the Japanese flora, an introduction to plant sociology of East Asia*. Gakken, Tokyo
- Hufford KM, Mazer SJ (2003) Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 147-155
- 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
- 環境省自然保護局編 (2004) 日本の植生 II. 自然環境研究センター, 東京
- 小池孝良 (2008) ブナの環境応答特性の地域変異 - 光合成機能と葉の形態・構造 -. 寺澤和彦・小山浩正編, ブナ林再生の応用生態学, 文一総合出版, 東京, pp 213-233
- 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: 23-28
- Koike T, Kato S, Shimamoto Y, Kitamura K, Kawano S, Ueda K, Mikami T (1998) Mitochondrial DNA variation follows a geographic pattern in Japanese beech species. *Botanica Acta* 111: 87-92
- 前田禎三 (1991) 日本のブナ. 村井宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編 *ブナ林の自然環境と保全*. ソフトサイエンス社, 東京, pp 12-34
- Magri D, Vendramin GG, Comps B, Dupanloup I, Geburek T, Gömöry D, Latalowa M, Litt T, Paule L, Roure JM, Tantau I, van der Knaap WO, Petit RJ, de Beaulieu J-L (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171: 199-221
- Maruta M, Kamitani T, Okabe M, Yuji I (1997) Desiccation-tolerance of *Fagus crenata* Blume seeds from localities of different snowfall regime in central Japan. *Journal of Forest Research* 2: 45-50
- McLachlan JS, Clark JS, Manos PS (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 56: 2088-2098
- 中静透 (2009) ブナ. 日本樹木誌編集委員会編, 日本樹木誌. 日本林業調査会, 東京, pp 577-590
- Okaura T, Harada K (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity* 88: 322-329
- Shen CF (1992) A monograph of the genus *Fagus* Tourn. ex L. (Fagaceae). PhD dissertation, The City University of New York, New York
- 森林総合研究所 (2011) 広葉樹の種苗の移動に関する遺伝的ガイドライン. <http://www.ffpri.affrc.go.jp/pubs/chukiseika/documents/2nd-chukiseika20.pdf>
- 滝谷美香・萩原法子 (1997) 西南北海道横津岳における最終氷期以降の植生変遷. *第四紀研究* 36: 217-234
- Tomaru N, Mitsutsuji T, Takahashi M, Tsumura Y, Uchida K, Ohba K (1997) Genetic diversity in *Fagus crenata* (Japanese beech): Influence of the distributional shift during the late-Quaternary. *Heredity* 78: 241-251
- Tomaru N, Takahashi M, Tsumura Y, Takahashi M, Ohba K (1998) Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. *American Journal of Botany* 85: 629-636
- Tsukada M (1982a) Late Quaternary development of *Fagus* forest in the Japanese archipelago. *Japanese Journal of Ecology* 32: 113-118
- Tsukada M (1982b) Late Quaternary shift of *Fagus* distribution. *Botanical Magazine of Tokyo* 95: 203-217
- Tsukada M (1985) Map of vegetation during the last glacial maximum in Japan. *Quaternary Research* 23: 369-381
- 吉丸博志 (2004) 広葉樹の植林における遺伝子攪乱-地域性消失の危惧-. *林業技術* 748: 3-7