

【解説】

気候条件に関連した50年生ニホンカラマツの成長の産地間変異

永光 輝義^{*1}・長坂 壽俊¹・吉丸 博志¹・津村 義彦¹

はじめに

産地試験 (provenance test) とは、異なる産地の種苗をいくつかの試験地に植栽し、その形質と生存や成長などを測定する実験である (Morgenstern 1996)。この実験の背景には、異なる産地の種苗の形質に地理的な遺伝的変異があることが想定されている。一方、樹木の形質は、植栽された場所の環境の影響も受ける。そのため、産地間の遺伝的変異を明らかにするには、試験地の環境による変異を分離する必要がある。また、樹木の形質は、産地の環境に適応していることが多いと考えられる。したがって、産地と似た環境条件の試験地で、生存や成長などの適応度成分が高くなる傾向が予想される。この傾向は、局所適応 (local adaptation) と呼ばれ、産地と試験地との交互作用として検出される (Crispo 2008)。よって、複数の産地と複数の試験地とをクロスした設計の産地試験は、産地間の遺伝的変異や局所適応を明らかにするためにとっても有効である。

林業樹種でも、その形質に地理的変異があり、局所適応がみられることに注意が払われてきた。種苗配布区を設定して地元の種苗を用いることが推奨されたり、さまざまな地域の遺伝資源を確保して多様な環境に適した育種素材を整備することが進められてきた (森林総合研究所 2011)。それらの事業のために科学的な指針を示す実験が産地試験であり、さまざまな林業樹種で産地試験地が造成された。最も大規模な産地試験は、ロッジポールパインを用いてカナダのブリティッシュコロンビアで1974年に始まった Illingworth provenance trial であり、なんと140産地と60試験地を有する設計になっている (Rehfeldt et al. 1999)。これほど多数の試験地があると、それぞれの産地の形質がさまざまな試験地の環境に対してどのように変わるのか、すなわち表現型可塑性 (phenotypic plasticity) を検出し、その反応基準 (reaction norm) を推定することができる。この産地試験の結果から、年平均気温に対す

る20年生形質の反応基準が明らかになった (Wang 2006)。そして、この反応基準をもとに、将来の温暖化にともなう生育適地がどのように変化するか、種苗配布をどのように対応させていくべきかが検討されている (Aitken and Whitlock 2013)。このように、産地試験から得られる知見は温暖化対策にも役に立っている。

産地試験は、実験室で行われるわけではなく、山林のなかに造成された広い試験地で行われることが多い。したがって、試験地の内部の環境条件も変化に富む。このような試験地内の環境の変異も、統計モデルで適切に表現できるようになってきた。たとえば、「隣は似ている」という空間的自己相関を取り入れることによって、試験地内の環境変異を推定することができる (間瀬・武田 2001)。環境変異を正確に推定できれば、産地間の遺伝的変異や産地と試験地との交互作用の推定精度も上がる。統計理論と計算能力の向上により高度な統計モデルを産地試験の測定値に当てはめることができるので、過去のデータの再解析によって新たな知見が得られるかもしれない。

50年前に始まったニホンカラマツの産地試験

ニホンカラマツ (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière マツ科) は、カラマツ属のなかで最も南に分布する日本固有の種である。自然分布域は、本州の中央部に限られている。北限と東限は宮城県の馬ノ神岳、南限は静岡県の上住山、西限は石川県の白山である (図-1)。自生地は山岳に限られ、垂直分布は標高900 m から2,800 m までの範囲にある。ニホンカラマツは成長が良く、本州だけでなく北海道や海外にも造林されてきた (Kurinobu 2005)。

旧西ドイツの Schmalenbeck 林木育種研究所長の W. Langner 博士の提案と、林野庁林業試験場の岩川盈夫育種科長らの協力により、1956年にニホンカラマツの産地試験が国際的規模で実施された (Toda and Mikami 1976)。9

*E-mail: nagamit@ffpri.affrc.go.jp

¹ ながみつ てるよし、ながさか かずとし、よしまる ひろし、つむら よしひこ 森林総合研究所

つの地域（富士山、甲武信岳、八ヶ岳、南アルプス、日光、草津、浅間山、北アルプス、木曽）から25の産地が選ばれ（図-1、表-1）、各産地で約20本の母樹から種子が採取され、それらの混合種子から苗木が育成された。各産地の苗木は、試験地に区画された方形のプロットに1.8 m間隔で植栽された。

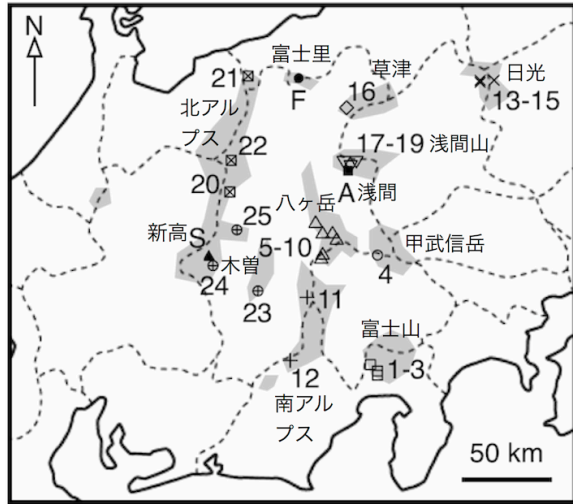


図-1 ニホンカラマツの産地試験に用いた 9 つの地域の 25 産地（表-1 の 1-25）と 3 つの試験地（A、F、S）の位置。灰色の範囲は自然分布域を示す。

そして、9 年生の形質と生存や成長が長野県の試験地で測定された（三上 1971）。その結果、富士山の産地は早霜に弱い成長は最も良い、甲武信岳と八ヶ岳の産地は成長は良いが諸害に弱い、日光の産地は気象害に強く成長は中から良、草津と浅間山の産地は成長に劣るが気象害には強い、北アルプスの産地は成長が最も悪い蓮華岳を除き中程度、そして南アルプスと木曽の産地は総合評価に劣る、と報告された。植栽後 12 年目に、残存本数が植栽本数の約 50%になるように千鳥型に間伐された。

さらに、約 30 年生の幹の胸高直径、樹高、曲がりおよび枝の長さ、太さ、角度と落枝性が長野県の 4 試験地で測定された（長坂ら 2011）。その結果、幹の直径と樹高の産地間の分散成分はそれぞれ 44%と 33%であったが、産地試験地交互作用の分散成分はそれぞれ 4%と 7%にすぎなかった。その他の形質では、産地間の分散成分が 11-70%を占め、産地試験地交互作用の分散成分が 0-22%となった。よって、表現型可塑性は比較的小さく、異なる試験地でも産地間の形質の優劣は安定していたと言える。成長に優れた産地として、富士山のすべての産地と甲武信岳、八ヶ岳、日光の一部の産地が挙げられた。

植栽後50年目に、長野県の3試験地（浅間、富士里、新高）で測定が行われた（図-1）。すべての残存木について、幹の胸高直径と樹高が測定され、幹の曲がりおよび枝の長さ太さが1、2、3のスコアで記録された（Nagamitsu et al. 2013）。このようなスコアは統計処理しにくいので、プロット内の残存木についてスコアの平均値を求め、正規分布する変数として扱った。なぜなら、中心極限定理によって、どのような確率分布の変数でもその平均値は正規分布に近づくからである。同様に、幹の直径と樹高もプロットの平均値を解析に用いた。なぜなら、幹の本数（密度）および直径と樹高から得られる断面積合計と材積指数（断面積合計と樹高との積）も、各プロットからひとつの測定値しか得られないからである。

浅間、富士里、新高の試験地は、それぞれ100、96、72プロット（産地あたり4、4、3プロット）で構成されている（Nagamitsu et al. 2013）。各プロットには、21.6×21.6 mに144本または12.6×21.6 mに84本の苗木が植えられた。浅間には25産地すべて、富士里と新高には北アルプスの蓮華岳（21）を除く24産地の苗木が植えられた。プロットの配置は試験地によってまったく異なっていた。そのため、配置の違いによって産地の形質推定値に偏りが生じるかもしれない。そこで、プロットの配置（空間構造）にもとづいて「隣のプロットは似ている」という空間的自己相関をcar.normalを用いて統計モデルに組み込んだ。そして、蓮華岳を除く24産地の材積をWinBUGSによって推定した。その結果は、それぞれの試験地における各産地のプロットを単純な反復とした統計モデルの推定結果とほとんど違わなかった（図-2）。よって以下では、解析を単純にするために、空間構造を考慮せず、プロットを単純な反復として扱う統計モデルを用いた。

50 年生樹木の形質と材積の成長曲線

試験地の間で 50 年生樹木の形質にばらつきがみられた（Nagamitsu et al. 2013）。標高が高く傾斜が急な新高では、幹の密度が高いが直径と樹高は小さかった。浅間では、逆の傾向がみられた。さらに、枝の長さ太さが大きく、幹の曲がりも大きかった。富士里では、それらの中間的な値となった。このように、幹の数とサイズとに試験地の間で逆の傾向がみられた。

これらの形質の分散分析により、産地、試験地、両者の交互作用、誤差の分散成分を求めた。その結果、試験地間の分散は、幹の密度、直径、樹高で大きかったが（70-81%）、これらのばらつきが打ち消し合って、断面積

表-1 ニホンカラマツの産地試験に用いた9つの地域の25産地の標高と50年生樹木の植栽面積あたり断面積と材積の平均値

産地番号	地域名	産地名	標高 (m)	断面積合計 (m ² ha ⁻¹)	材積指数 (m ³ ha ⁻¹)
1	富士山	天神峠	1320	48.4	1158
2	富士山	三合目	1760	47.8	1096
3	富士山	静岡	1600	52.4	1236
4	甲武信岳	梓山	1500	41.6	975
5	八ヶ岳	稲子	1775	35.6	841
6	八ヶ岳	海ノ口	1750	39.2	924
7	八ヶ岳	蓼科	1600	28.9	890
8	八ヶ岳	豊平	1700	40.7	918
9	八ヶ岳	立沢下部	1450	41.4	952
10	八ヶ岳	立沢上部	1750	40.7	953
11	南アルプス	甲斐駒ヶ岳	1500	33.6	776
12	南アルプス	赤石大沢岳	2000	28.9	628
13	日光	赤沼	1360	40.4	934
14	日光	光徳	1490	40.8	921
15	日光	野州原	1700	44.4	1001
16	草津	万座	1750	38.0	887
17	浅間山	水ノ登下部	1900	34.0	764
18	浅間山	杓掛	1425	35.2	753
19	浅間山	追分	1700	29.1	605
20	北アルプス	上高地	1620	37.9	860
21	北アルプス	蓮華岳	2180	26.7 ^a	584 ^a
22	北アルプス	高瀬入下部	1380	33.8	752
23	木曽	木曽駒ヶ岳	1800	34.0	790
24	木曽	御岳	1380	38.9	881
25	木曽	鉢盛山	1920	37.7	847

^a 浅間試験地のみ値。

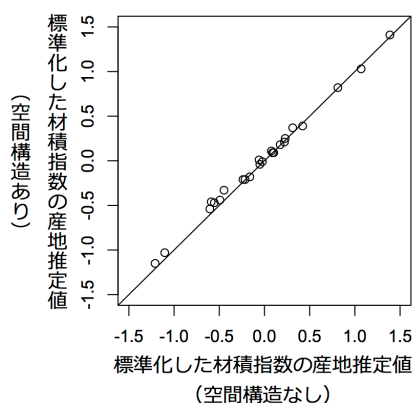


図-2 プロットを単純な反復とした統計模型(横軸)とプロットの配置の空間的自己相関を組み込んだ統計模型(縦軸)による標準化した材積指数の産地推定値の関係。

と材積では小さくなった (3-9%)。逆に、断面積と材積では、産地間の分散が大きく (27-33%)、産地と試験地との交互作用の分散 (8-12%) を上回った。幹の曲がりや枝の太さにも産地間の分散 (11-26%) が認められたが、産地試験地交互作用の分散は小さかった (0-6%)。これらの結果は、断面積、材積、樹冠サイズといった成長形質に産地間の遺伝的変異があり、それらの表現型可塑性は比較的小さいことを示唆している。

それぞれの試験地で、幹の密度、直径、樹高、曲がりおよび枝の太さと長さの産地平均値の主成分分析を行った (図-3)。その結果、第一主成分がこれらの形質の分散の38-42%に寄与し、樹冠のサイズ (幹の直径、枝の太さと長さ) を表していた。第二主成分は16-21%に寄与し、幹のサイズ (幹の直径と樹高)

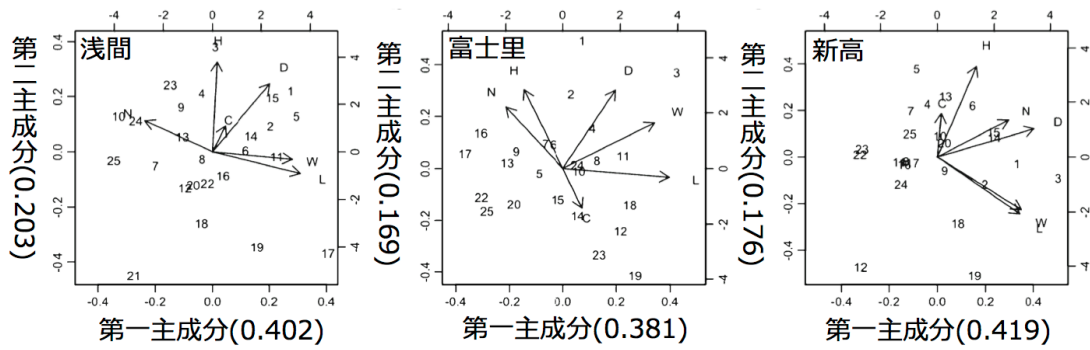


図-3 試験地ごとの50年生樹木の形質（幹のN密度、D直径、H樹高、C曲がり、枝のW太さ、L長さ）による産地（表-1の1-25）の主成分分析。軸の数値は各主成分の寄与率を示す。

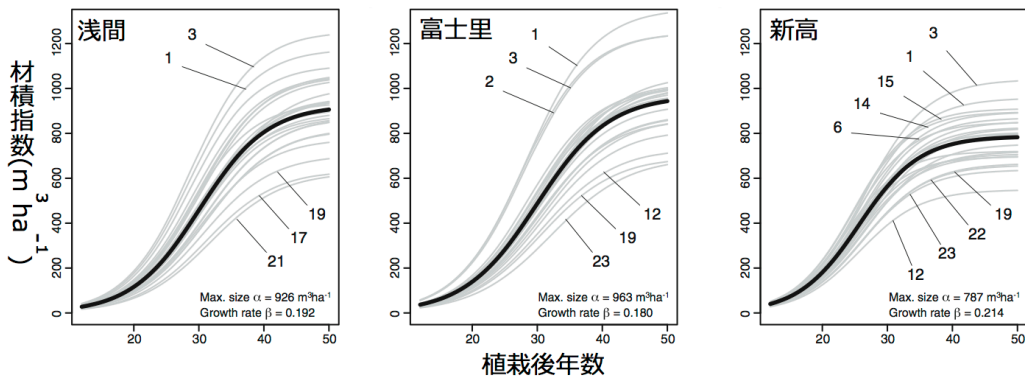


図-4 試験地ごとの50年間の材積指数の平均成長曲線（太線）と各産地の成長曲線（細線）。番号は産地を示す（表-1）。試験地ごとの最大サイズと成長速度も示す。

を表していた。浅間と富士里の試験地では富士山（1-3）の産地が、新高試験地では日光（13-15）の産地が大きな幹と樹冠のサイズを示した。局所適応の観点から、浅間試験地では浅間山（17-19）の産地が、富士里試験地では草津（16）や北アルプス（20、22）の産地が、新高試験地では木曾の産地（23-25）が大きな幹と樹冠のサイズと示すと思われたが、そのような傾向はなかった。

すべての産地の断面積と材積を比較すると、富士山（1-3）、甲武信岳（4）、日光（13-15）の産地で大きく、南アルプス（11、12）と浅間山（17-19）で小さいことがわかる（表-1）。浅間試験地では、北アルプスの蓮華岳（21）の産地がきわめて小さい断面積と材積を示した。よって、50年生樹木の形質の結果から、自然分布域の南東側の産地で成長が良く、北西側の産地で悪いことがうかがえる。

植栽後9-12年、31-32年、50年目の材積指数を使って、それぞれの試験地における成長曲線を推定した（Nagamitsu et al. 2013）。成長曲線は、ロジスティック関数に従い、初期サイズ、最大サイズ、成長速度によって

決まる。ある産地の材積指数の各プロットの測定値は、期待値 m と3回の測定年次に応じた分散 θ_1 、 θ_2 、 θ_3 の正規分布に従うとする。産地 i の材積の期待値 m_i は、次のような植栽後年数 x のロジスティック関数で決まるとする。

$$m_i = a_i / [1 + \gamma \exp(-b_i x)]$$

$$a_i = \alpha + \delta_i$$

$$b_i = \beta + \varepsilon_i$$

ここで、どの産地も同じ初期サイズ γ を持つとする。産地 j の最大サイズ a_j は、平均 α と産地 j の効果 δ_j との和で、産地 j の成長速度 b_j は、平均 β と産地 j の効果 ε_j との和である。産地 j の効果 δ_j と ε_j は、平均が0で、分散がそれぞれ $1/\rho$ と $1/\tau$ の正規分布に従う。そして、 α 、 β 、 γ 、 θ_1 、 θ_2 、 θ_3 、 ρ 、 τ の事後分布を、JAGS3.0.2を用いてMCMCにより推定した。

推定された成長曲線から、新高試験地では他の試験地

と比べて、平均最大サイズ α が小さく、平均成長速度 β が大きいことがわかった(図-4)。また、最大サイズへの産地の効果は、富士山(1-3)、八ヶ岳(6)、日光(14、15)の産地で正となり、南アルプス(12)、浅間山(17、19)、北アルプス(21、22)、木曽(23)の産地で負となった。一方、成長速度への産地の効果が0からずれている産地はみられなかった。よって、50年間の成長曲線の最大サイズから、自然分布域の南東側の産地で成長が良く、北西側の産地で悪いことがわかった。

長野県の試験地で得られたこれらの結果は、しかし、欧州や北米の試験地で得られた結果とは異なる。カナダでは、長野県での産地試験と共通する20産地について調べられた結果、草津、木曽、甲武信岳の産地で19年生樹木の材積が大きかった(Park and Fowler 1983)。フランスでは、36年生樹木の幹と枝の形質が12産地について調べられたが、それらの遺伝的変異に明瞭な地理的傾向はみられなかった(Paques 1996)。このように、自然分布域の範囲外では産地間変異の順位が違うようだ。長野県内の試験地では産地と試験地との交互作用が小さかったが、大きな地理的スケールで試験地を設定すると産地試験地交互作用が検出されるかもしれない。したがって、より大きな環境条件の違いに対しては、表現型可塑性が現れる可能性がある。

成長形質の遺伝的変異と産地の気候条件との相関

成長形質にみられるこのような地理的な遺伝的変異は、産地の環境からのどのような選択圧を反映しているのだろうか。ここでは、産地の環境として気候条件に注目する。そこで、WorldClim から、25産地と3試験地の位置(解像度30秒)における気候変数(BIO1-19)を得た。それらの変数のうち、互いに独立性が高い9つの変数(b01年平均気温、b04気温季節変動、b05最暖月最高気温、b06最寒月最低気温、b12年降水量、b13最湿月降水量、b14最乾月降水量、b15降水量季節変動、b19最寒季降水量)にもとづいて、産地と試験地の主成分分析を行った(図-5)。その結果、気候条件の分散の49%を説明する第一主成分は、多雨と低温であり、標高と関連していた。つまり、標高が高くなると、気温が低下し、雲ができて降水量が増えることを表していた。第二主成分は、気候条件の分散の19%を説明し、大きな気温季節変動と小さな降水量季節変動および最寒季と最乾月の降水量を表していた。すなわち、冬季に雪が多く寒さが厳しい日本海側気候と、その逆の太平洋側気候との対比を表していると思

われる。

標高と関連した気候第一主成分は、樹冠サイズを表す50年生樹木の成長形質の第一主成分とも、材積成長の最大サイズとも相関しなかった(多重検定の $P=1.000$)。一方、日本海側と太平洋側の気候と関連した気候第二主成分は、すべての試験地で、樹冠サイズを表す形質第一主成分($-0.68 < r < -0.61, P < 0.009$)および材積成長の最大サイズ($-0.68 < r < -0.47, P < 0.043$)において統計的に有意な負の相関を示した(図-6)。すなわち、日本海側気候(気候第二主成分が正)の産地において樹冠サイズが小さく、材積成長の最大サイズが小さかった。これらの結果は、成長形質にみられる地理的な遺伝的変異は、日本海側気候と太平洋側気候との違いに相関しており、その気候条件が選択圧としてはたらいた可能性を示唆している。

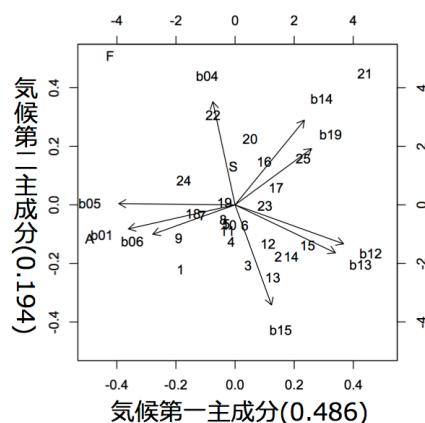


図-5 気候条件(本文に述べた9変数)による産地と試験地の主成分分析。軸の数値は各主成分の寄与率を示す。

おわりに

ニホンカラマツの遺伝的変異は産地の気候条件と相関し、日本海側気候の産地で樹冠サイズが小さく幹の成長の最大サイズが小さいことが明らかになった。この結果は、降雪や積雪に耐えられるような、樹冠が小さく年輪が細かく幹が丈夫な性質を日本海側気候の産地のニホンカラマツは遺伝的に持っていることを示唆している。ミトコンドリアDNAハプロタイプの遺伝的構造は日本海側と太平洋側とに分化していないので(San Jose-Maldia et al. 2009)、進化的に中立な遺伝的構造の副産物としてこの遺伝的変異を説明することは難しい。

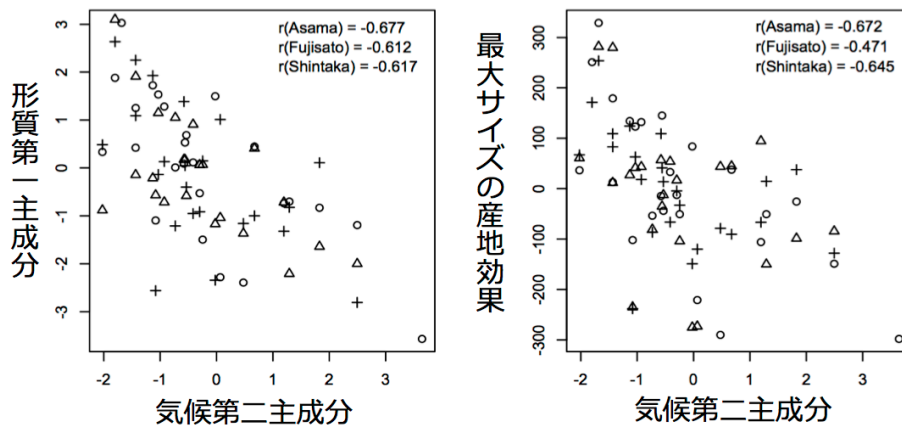


図6 各産地における、日本海側気候を表す気候第二主成分と樹冠サイズを表す形質第一主成分および材積指数の成長曲線の最大サイズの産地効果との相関。異なる記号は異なる試験地（丸は浅間、三角は富士里、十字は新高）を表し、それぞれの試験地での相関係数も示す。

日本海側の多雪気候が成長形質の遺伝的変異の選択圧であったかどうかは、これから検証すべき仮説であり、いくつかの問題点を解決しなければならない。まず、小さい樹木サイズによって、どれくらい降雪や積雪への耐性が高まるのかを定量的に評価しなければならない。また、成長形質だけでなく、降雪や積雪への耐性に直接かかわる形質も調べる必要がある。もしかしたら、降雪や積雪は選択圧ではなく、多雪気候に関連した他の環境条件に成長形質は適応しているのかもしれない。次の問題点は、後期更新世から完新世にかけての気候変動である（小野・五十嵐 1991）。本州の中央部の山岳にニホンカラマツの分布域が縮小したのは、最終氷期終了後とされている。最終氷期には、本州の低地や西部にも分布域が広がり、対馬海流の縮小によって日本海側の冬季降雪量も低下していた可能性がある。したがって、過去の気候変動のなかで成長形質の遺伝的変異をもたらすほどの選択圧がはたらき続けたのかどうかは、慎重に検討する必要がある。

他の針葉樹に目を向けると、スギなどの主要樹種の種苗配布区域は太平洋側気候と日本海側気候との境界で分けられることが多い。自然分布域が限られたニホンカラマツでも、同様の区分が有効かもしれない。

謝辞

ニホンカラマツ産地試験地の維持管理に尽力された中部森林管理局と北信・東信・木曾森林管理署の方々へ感謝いたします。そして、50年生樹木の形質測定に協力していただいた菊地賢、伊原徳子、鈴木節子、藤井沙耶花、西山嘉彦、吉村研介、金谷整一、島田健一、津田吉晃、森口喜成、大谷雅人、内山憲太郎、増田真佑の諸氏にお礼申し上げます。

なお、Nagamitsu et al. (2013) の産地3は誤りで、この解説の表-1、図-5、6 が正しいことを申し添えます。

引用文献

- Aitken SN, Whitlock MC (2013) Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 367–388
- Crispo E (2008) Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1460–1469
- Kurinobu S (2005) Forest tree breeding for Japanese larch. *Eurasian Journal of Forest Research* 8: 127–134

- 間瀬茂・武田純 (2001) 空間データモデリング—空間統計学の応用 (データサイエンスシリーズ7). 共立出版, 東京
- 三上進 (1971) カラマツの産地特性. 林木の育種 66: 2-5
- Morgenstern EK (1996) Geographic variation in forest trees: Genetic basis and application of knowledge in silviculture. UBC Press, Vancouver
- Nagamitsu T, Nagasaka K, Yoshimaru H, Tsumura Y (2013) Provenance tests for survival and growth of 50-year-old Japanese larch (*Larix kaempferi*) trees related to climatic conditions in central Japan. Tree Genetics and Genomes 10: 87-99
- 長坂壽俊・吉村研介・明石孝輝 (2011) カラマツ産地試験の長野県内試験地における産地の特性評価と地域区分. 日本森林学会誌 93: 179-186
- 小野有五・五十嵐八枝子 (1991) 北海道の自然史: 氷期の森林を旅する. 北海道大学出版会, 札幌
- Paques LE (1996) Genetic diversity in larch: II. Results of 36 years of provenance testing with Japanese larch. Annals of Forest Science 53: 69-78
- Park Y, Fowler D (1983) A provenance test of Japanese larch in eastern Canada, including comparative data on European larch and tamarack. Silvae Genetica 32: 3-4
- Rehfeldt GE, Ying CC, Spittlehouse DL, Hamilton, DA (1999) Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: Niche breadth, climate change, and reforestation. Ecol Monographs 69: 375-407
- San Jose-Maldia L, Uchida K, Tomaru N (2009) Mitochondrial DNA variation in natural populations of Japanese larch (*Larix kaempferi*). Silvae Genetica 58: 234-241
- 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. 森林総合研究所, つくば
- Toda R, Mikami S (1976) The provenance trials of Japanese larch established in Japan and the tentative achievements. Silvae Genetica 25: 209-216
- Wang T, Hamann A, Yanchuk A et al. (2006) Use of response functions in selecting lodgepole pine populations for future climates. Global Change Biology 12: 2404-2416