

令和 6 年 6 月 7 日現在

機関番号：16401

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2023

課題番号：20H03032

研究課題名（和文）太平洋型ブナの不稔メカニズムの解明

研究課題名（英文）Elucidation of the mechanism of an unfruitful phenomenon in Pacific-type beech trees

研究代表者

市榮 智明（Ichie, Tomoaki）

高知大学・教育研究部自然科学系農学部門・教授

研究者番号：80403872

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,500,000円

研究成果の概要（和文）：本研究は、日本の太平洋側に分布する太平洋型ブナの無結実現象に着目し、その現状やメカニズムを把握することを目的とした。太平洋型ブナは日本海型ブナと比べて遺伝的に異なる集団であるものの、遺伝的多様性の低下による近交弱勢は起こっておらず、雄花の稔性も認められた。一方で、小川群落保護林（茨城）のブナは10年以上に渡りほぼ無結実の状態が続き、ブナの樹冠での結実率も極端に低かった。開花枝をメッシュ袋などで覆ったところ高い結実率を示すことから、何らかの外敵によってブナの受精に障害が出ている可能性がある。太平洋型ブナを持続的に保護するためには、この外敵の存在を明らかにし、対策を講じる必要がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生態系の重要樹種であるにもかかわらず、長寿命かつ種子生産に豊凶性を持つために、これまで問題の深刻さに誰も気づいていなかった太平洋ブナの不稔現象について、その現状やメカニズムを遺伝・生理生態・生物間相互作用の観点から定量的に解明した世界初の研究である。太平洋型ブナの結実に影響を与える外敵の特定には至っていないものの、開花枝をネット等で覆うことで高い結実率を実現することを明らかにした。具体的なブナ個体群の保全方法を提示できたことは、社会的な課題である持続的な開発目標(SDGs)への貢献にもつながる。

研究成果の概要（英文）：In this study, we focused on the unfruitful phenomenon of Pacific-type beech (*Fagus crenata*) distributed over the Pacific side of Japan, and aimed to understand the current status and mechanism of this phenomenon. Although the Pacific-type beech has genetically distinct populations from those of the Sea of Japan-type beech, inbreeding depression due to reduced genetic diversity has not occurred in it, and male flower fertility was observed. On the other hand, beech trees in the Ogawa Forest Reserve (Ibaraki) have remained nearly unfruitful for more than 10 years, and the seed setting rate in the beech canopy was extremely low. High rates were shown when flowering branches were covered with mesh bags, suggesting that some external enemy may be impairing the fertilization of the beech. In order to sustainably protect the Pacific-type beech, it is necessary to clarify the existence of this enemy and take countermeasures against it.

研究分野：樹木生理生態学

キーワード：太平洋型ブナ 結実豊凶 温暖化 不稔 林冠 遺伝的多様性

1. 研究開始当初の背景

日本の冷温帯を代表する樹種であるブナは、北海道南部から九州にかけて広く分布する落葉広葉樹である。気候の違いや脊梁山脈などの地理的障害の影響により、日本海側の多雪地帯に生育するブナは日本海型ブナ、太平洋側の寡雪地帯に生育するブナは太平洋型ブナと呼ばれ、両者は遺伝的に異なる地域集団であることが分かっている。

多くがブナの気候的な分布限界付近に点在して分布する「太平洋型ブナ」は、現在進行中の地球温暖化に対し脆弱であると予想され、既にその直接・間接的な影響が太平洋型ブナの繁殖システムに現れている可能性がある。ブナは種子生産が大きく年変動する結実豊凶型の繁殖様式を示すことが知られ、およそ5~7年の間隔で豊作になるとされる。豊作年に落下する成熟種子の3~7割が健全種子となる日本海側ブナに比べ、太平洋型ブナは1~3割程度と元々低いものの、豊作年には太平洋型ブナでもhaあたり数万から数十万程度の実生の発生の報告がある。しかし近年、太平洋型のブナ林では凶作や無結実の年が長期間続くことが多く観察されている。

太平洋型ブナ林で観察されるブナの不稔(無結実)メカニズムの解明は、貴重なブナ個体群の動態予測や保全方法の確立に重要な知見をもたらす。分布の南限や低山の山頂付近に分布するブナは、気候変動に伴う高温・乾燥化による個体群の消失が危惧されてきたが、長期間にわたる不稔現象は太平洋型ブナの消滅を加速させる要因になり得る。過去の研究では、孤立木やブナの優占度の低い林分において充実種子の生産が低下し、さらに太平洋型ブナにおいてブナヒメシクイなどによる種子食害の増加が報告されているが、いずれの地域でも大規模な開花年にはブナの充実種子が観察されてきた。長期間の完全な不稔現象は、これとは明らかに異なるメカニズムが働いている可能性が高く、ブナ個体群の保全のためにも早急にその解明が求められる。

2. 研究の目的

本研究は、太平洋型ブナ林で観察されるブナの不稔(無結実)現象のメカニズムに焦点を当て、温暖化や森林の孤立・断片化に伴うブナの繁殖システムの現状および対応策を提示することを目的とした。これまで未解明であったブナ個体群の長期間の不稔現象のメカニズムを、1)遺伝解析と交配実験を組み合わせる太平洋型ブナ個体群の稔性や遺伝的多様度を調べ、2)樹冠部での袋掛け実験や樹冠下に設置するリタートラップによって虫害率や虫害発生時期、また虫を排除した開花個体での健全種子の生産率を明らかにし、3)木部の肥大成長の経時変化や地域間差から、温暖化によるブナの生理状態の変化を検討した。

3. 研究の方法

本研究は、いずれも太平洋型ブナが分布する小川群落保護林(茨城県)、静岡大学中川根演習林(静岡県)、高知大学嶺北フィールド(高知県)、九州大学宮崎演習林(宮崎県)において行った(図1)。この内、九州大学宮崎演習林(宮崎県)については、調査期間中にブナの開花がみられなかったため、遺伝的多様度や交配実験などは調査せず、肥大成長量の調査のみ行った。また、肥大成長量調査については、上記の4カ所に加えて、日本海型ブナが分布する山形大学上名川演習林(山形県)および鳥取大学蒜山演習林(岡山県)でも調査を行った(図1)。

長期的な結実量の変動調査

小川群落保護林において、2010年から2020年の11年間、ブナ7個体の樹冠下にリタートラップを3基設置し、各年の開花・結実量の変動を調べた。

太平洋型ブナ個体群の遺伝的多様度の特定

小川群落保護林(茨城県)、静岡大学中川根演習林(静岡県)、高知大学嶺北フィールド(高知県)から、それぞれ37、41、37個体のブナ生葉から採取したDNAを用いて、マイクロサテライト8遺伝子座の遺伝子型を決定し、遺伝的多様度を推定した。また、過去に採取した全国のブナ12集団からMIG-seqによって塩基多型情報を収集し、集団構造を解析した。



図1 調査地の位置

開花個体における袋掛け実験

調査期間中にブナの開花が観察された小川群落保護林（茨城県） 静岡大学中川根演習林（静岡県）、高知大学嶺北フィールド（高知県）において、梯子やロープクライミングを駆使してブナの樹冠部にアクセスした。2020年に開花がみられた小川群落保護林では、同年4月に集団内の近距離・遠距離に位置する開花個体計4個体から花粉を採取し、5月初旬に他の開花6個体で人工交配実験を行った。また、交配実験を行わず、自然受粉の後に5月初旬に袋掛けする枝と、対照として自然受粉、袋掛けを行わない枝も設定して、同年11月まで毎月種子の状況を観察した。同年9月には対照として観察した枝を5mmメッシュのネットで覆って種子が落下しないように設定した。最終的に11月初旬に設定した全ての枝について、種子を回収して中身を確認し、充実、しいな、虫害種子に分類した。

2022年には静岡大学中川根演習林および高知大学嶺北フィールドのブナで開花がみられた。開花の確認が遅れて花粉の採取が困難であったため、両地域ともに同年4月に自然受粉を基本として不織布で枝を覆う枝と、通気可能なメッシュ素材のネットで覆う枝、対象として袋掛けを行わない開花枝を設定した。11月まで種子の状況を観察し、小川群落保護林と同様の方法で全ての種子を回収・分類した。

肥大成長量調査

図1で示した6カ所すべての調査地において胸高直径30cm以上のブナの成木30個体から成長錐を用いて木部コアを採取し、過去50年間の年輪成長量を調べた。

4. 研究成果

長期的な結実量の変動調査

小川群落保護林のブナは、2010年以降の11年間で1m²あたり400個以上の種子を生産した年が4度見られた（図2）。しかし、いずれの年も充実種子の割合は極端に低く、最大でも2018年の2.4%、最低は2011・2014・2016・2019年の0%であった。そして、ほとんどの種子がブナヒメシンクイによる食害を受け、その年の6~7月中に落下した。袋掛け実験を行った2020年は、他の年に比べシイナ・未成熟種子の割合が非常に多く、全体の半数以上を占めた。これらの結果から、太平洋型ブナが分布する小川群落保護林では、例えば大量開花・結実があった年でも充実種子の供給は全く期待できず、ブナの更新に重大な問題が生じていることが明らかになった。

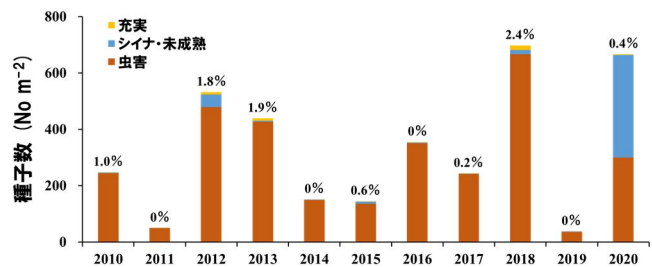


図2 小川群落保護林のブナの種子生産数とその内訳

太平洋型ブナ個体群の遺伝的多様度の特性

有効対立遺伝子数は、茨城、静岡、高知でそれぞれ、5.7, 7.9, 8.8, ヘテロ接合度の期待値は、0.82, 0.85, 0.86となり、集団間でほとんど差はなかった。また、近親交配の程度を示す近交係数も0からの有意なずれはなかった。これらのことから、これらのブナ集団では遺伝的多様性の低下による近交弱勢は起こっていないと考えられた。

各集団の局所的遺伝的構造を明らかにするため、個体間の距離と近縁係数(F_{ij})を調べた（図3）。その結果、静岡、茨城では距離階級0-25mにおいて期待されるよりも高い F_{ij} が観察された。このことから、これらの集団は近距離にある個体が互いに遺伝的に似通っていることが示唆された。一方、高知ではどの距離階級においても F_{ij} は95%信頼区間内に収まった。

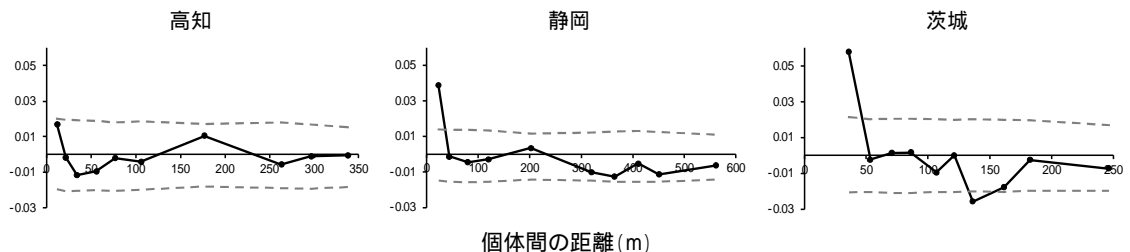


図3 近縁係数(F_{ij} , Loiselle et al. 1995)による局所的空間遺伝構造の解析。破線は95%信頼区間を示す

ブナ 12 集団から MIG-seq によって一塩基多型情報を収集し、集団構造を解析した。その結果、茨城、静岡、高知の 3 集団は太平洋型であることが示された（図 4）。また、太平洋型と日本海型のそれぞれで集団間の遺伝的分化 (F_{ST}) を推定した。その結果、日本海型で 0.008、太平洋型で 0.025 と推定され、太平洋型集団で比較的高い遺伝的分化が見られた。

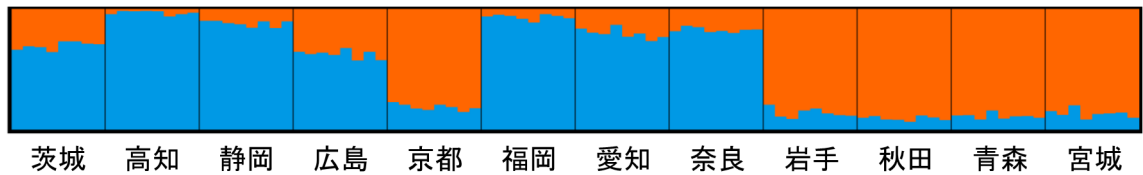


図 4 ブナ 12 集団の STRUCTURE による集団構造解析の結果 ($K=2$)

開花個体における袋掛け実験

小川群落保護林で行った人工交配実験は、雌花の柱頭の成熟時期とタイミングが合わず、やや遅い時期での授粉となったため、自然受粉 (+ 不織布) の結実率と比べるとやや結実率が落ちた（表 1）。しかし、花粉親の位置（遠距離・近距離）は結実率に関係はなく、花粉も稔性を持つことが示された。

茨城（小川群落保護林）、静岡（静岡大学中川根演習林）、高知（高知大学嶺北フィールド）のいずれにおいても、不織布で雌花を覆った条件での結実率は非常に高く、一方で同じ自然受粉条件でも袋掛けをしない対照区では結実率が明らかに低い値を示した（表 1）。通気が可能なメッシュ袋で覆った場合の結実率は、不織布で覆った場合と遜色が無いことから、病原菌やウイルスなどの影響ではなく、メッシュ内に侵入できない何らかの昆虫等が太平洋型ブナの低結実率に大きな影響を与えていることが考えられた。茨城や高知では、ブナヒメシクイによる食害がそれほど多く無かった年でさえ不織布で覆った場合と覆わない場合の結実率が極端に異なることから、現状では何らかの対応策を取らない限りブナの高い割合での結実は望めないことが考えられた。

処理内容	茨城	静岡	高知
人工授粉	19.2		
自家受粉	1.9		
不織布（自然受粉）	40.8	47.4	35.0
メッシュ袋（自然受粉）		34.1	27.7
対象（袋無し、自然受粉）	2.6	19.9	4.6

表 1 袋掛け実験時の各調査地のブナの結実率(%)

肥大成長量調査

調査した 6 地域のブナの相対成長率は、いずれの調査地点でも減少する傾向が見られた。日本海側の山形と鳥取、そして 6 地域の中で有意に対象木の平均胸高直径が小さかった高知において相対成長率が高く、他の太平洋側 3 地域で低い値を示した。気候因子との関係では、各調査地ともに年平均気温と相対成長率の間に有意な負の相関関係が見られた。今後は年輪解析で一般的に用いられる標準化等の処理を行って年輪の成長の地域間差を調査する必要があるものの、本研究から太平洋側のブナは日本海側に比べて低い肥大成長を示していることが明らかとなった。

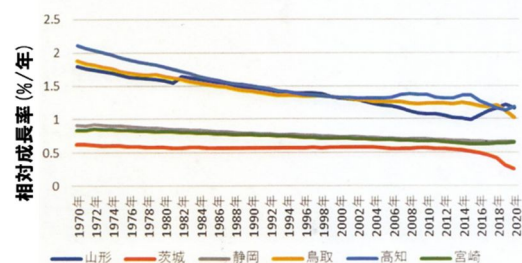


図 5 1970 年から 50 年間の各調査地の相対成長率の変化

以上の結果から、太平洋型ブナは日本海型ブナと比べて遺伝的に異なる集団であるものの、遺伝的多様性の低下による近交弱勢は起こっておらず、雄花の稔性も認められることから現状でも本来は種子生産が見込めることが明らかとなった。一方で、実際に小川群落保護林では 10 年以上にもわたってほぼ無結実の状態が続いており、小川群落保護林と高知大学嶺北フィールドのブナは自然条件下で樹冠部でも結実率が極端に低いことから、ブナヒメシクイによる食害だけでなく、他の外敵の影響によってブナの受精に障害が出ている可能性がある。ブナヒメシクイの動態の解明に加え、新たにこの外敵の存在を明らかにし、対策を講じなければ、今後も太平洋型ブナの種子生産はほとんど期待できず、更新も極めて困難であると思われる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Igarashi Shuichi, Yoshida Shohei, Kenzo Tanaka, Sakai Shoko, Nagamasu Hidetoshi, Hyodo Fujio, Tayasu Ichiro, Mohamad Mohizah, Ichie Tomoaki	4. 巻 204
2. 論文標題 No evidence of carbon storage usage for seed production in 18 dipterocarp masting species in a tropical rain forest	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Oecologia	6. 最初と最後の頁 717 ~ 726
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00442-024-05527-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Nomura Yuki, Matsuo Tomonari, Ichie Tomoaki, Kitayama Kanehiro, Onoda Yusuke	4. 巻 224
2. 論文標題 Quantifying functional trait assembly along a temperate successional gradient with consideration of intraspecific variations and functional groups	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant Ecology	6. 最初と最後の頁 669 ~ 682
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11258-023-01329-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 上谷 浩一	4. 巻 12
2. 論文標題 日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (40) ハナガガシ (ブナ科コナラ属)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 森林遺伝育種	6. 最初と最後の頁 68 ~ 72
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.32135/fgtb.12.2_68	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ellsworth, D.S., Crous, K.Y., De Kauwe, M.G., Verryck, L.T., Goll, D., Zaehle, S., Bloomfield, K.J., Ciais, P., Cernusak, L.A., Domingues, T.F., Dusenge, M.E., Garcia, S., Guerrieri, R., Ishida, F.Y., Janssens, I.A., Kenzo, T., Ichie, T., et al.	4. 巻 13
2. 論文標題 Convergence in phosphorus constraints to photosynthesis in forests around the world	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 5005
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-022-32545-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Jucker, T., Fischer, F.J., Chave, J., Coomes, D.A., Caspersen, J., Ali, A., Panzou, G.J.L., Ichie, T., et al.	4. 巻 28
2. 論文標題 Tallo: A global tree allometry and crown architecture database	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Global Change Biology	6. 最初と最後の頁 5254 ~ 5268
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gcb.16302	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Kamiya Koichi, Ogasahara Misato, Kenzo Tanaka, Muramoto Yasuharu, Araki Takuya, Ichie Tomoaki	4. 巻 13
2. 論文標題 Genetic Diversity and Structure of Quercus hondae, a Rare Evergreen Oak Species in Southwestern Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Forests	6. 最初と最後の頁 579 ~ 579
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/f13040579	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 長井 宏賢、五十嵐 秀一、高橋 花甫里、市栄 智明	4. 巻 62
2. 論文標題 林相の異なる小面積植生パッチから成る森林における哺乳類の生息地選択性評価	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 森林立地	6. 最初と最後の頁 81 ~ 89
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18922/jjfe.62.2_81	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 上谷浩一, 小笠原実里, 田中憲蔵, 村本康治, 市栄智明
2. 発表標題 ブナ科の希少種ハナガガシの地理的遺伝構造
3. 学会等名 第133回日本森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 市栄 智明
2. 発表標題 小川試験地のブナの20年
3. 学会等名 小川試験地35周年記念シンポジウム「長期試験地を維持していく意味 - 小川試験地、これまで、これから - 」(招待講演)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 小池 孝良、北尾 光俊、市栄 智明、渡辺 誠	4. 発行年 2020年
2. 出版社 共立出版	5. 総ページ数 264
3. 書名 木本植物の生理生態	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	上谷 浩一 (Kamiya Koichi) (80638792)	愛媛大学・農学研究科・教授 (16301)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	田中 憲蔵 (Tanaka Kenzo)		
研究協力者	久米 朋宣 (Kume Tomonori)		

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	宇佐美 敦 (Usami Atsushi)		
研究協力者	五十嵐 秀一 (Igarashi Shuichi)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関