

令和 4 年 5 月 23 日現在

機関番号：11101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18K05737

研究課題名(和文)ブナ集団における開芽時期の標高間変異と気候変動に対する進化的応答

研究課題名(英文)Altitudinal variation in leaf out phenology and its evolutionary response to climate change in *Fagus crenata* populations

研究代表者

石田 清 (Ishida, Kiyoshi)

弘前大学・農学生命科学部・教授

研究者番号：10343790

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：青森県八甲田連峰に生育するブナの集団を対象に、標高と晩霜時期の異なる複数地点で開芽観察及び気温と消雪日の観測を行い、林冠木の開芽積算温度の場所間変異が晩霜時期や消雪日と関係していることを明らかにした。また、本種の開芽積算温度が前年秋～当年春の冷温日数と相関していること、そしてその程度(開芽積算温度の表現型可塑性)に集団間変異があることを示した。さらに、各地点から種子を採取して標高の異なる複数の植栽試験地で栽培し、稚樹の開芽時期の産地間変異が産地の標高や晩霜時期に対応した遺伝的変異を反映していることを明らかにするとともに、気候温暖化による開芽日の早期化の程度も産地によって異なることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

自然集団を対象とした観測により明らかにしたブナの開芽時期の標高・地形間変異と表現型可塑性についての知見は、今後の気候温暖化に伴ってブナ集団の春の季節性が短期的にどのように変化するかを予測することに貢献する。また、標高別植栽試験によって明らかにしたブナの開芽日における表現型可塑性の遺伝的変異は、気候温暖化に伴う集団の進化的応答(次世代における開芽日の変化)の予測の基礎となる。環境変化に対する樹木集団の進化的応答のポテンシャルを推定した研究事例は少なく、本研究の成果は環境変動に対する樹木の適応可能性についての理解の深化に貢献するものといえる。

研究成果の概要(英文)：We studied local variations and phenotypic plasticity in leaf out phenology of *Fagus crenata* populations in the Hakkoda mountains, Aomori prefecture, on the basis of field survey at multiple areas with different altitudes and topographies. We revealed that observed local variation was related to the late frost regimes and the day of snow-melting. We also found that the temperature sum of budburst and that of leaf expansion correlated with the chilling days (chilling duration during autumn to spring before leaf out) and that the extent of phenotypic plasticity of the temperature sum differed between populations with different topographies. In plantation experiments, we observed that the day of budburst of seedlings differed between provenances with different altitudes and late frost regimes, indicating genetic variation along altitude and topographies. In addition, we suggested that the extent of phenological response to climate warming would differ between populations.

研究分野：森林生態学

キーワード：開葉フェノロジー 開芽積算温度 晩霜 消雪日 集団間変異 表現型可塑性 遺伝的変異 気候温暖化

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

落葉樹の開芽日は気温によって変わる可塑的な形質であるが、開芽積算温度(開芽に必要な冬～春の高温の積算値)などで表される開芽反応規格(気温の推移と開芽日との関係)には生育地の晩霜期間とその変動に適応した遺伝的変異があり(Lentz et al. 2013)、共通圃場で栽培した個体は産地によって異なる開芽日を示す。したがって、長く生残する樹木個体では、気候温暖化が急速に進行すると最適開芽日と実際の開芽日との間のずれ(ミスマッチ)が次第に大きくなり、その結果として最適な遺伝子型に比べて晩霜回避率や光利用効率が小さくなる可能性がある。その一方で、遺伝的多様性が高い集団では環境変動後に生じた世代で進化的応答(自然選択や相加遺伝分散による遺伝的変化)が起こるため(Jump et al. 2009)、世代交代に100年程度かかる樹木集団についても、幼木の遺伝的多様性が高ければ、1世代後に、温暖化に伴う迅速な進化的応答が生じてミスマッチが解消される可能性がある。以上の予想に関わる樹木集団の開芽反応規格の集団遺伝と進化についての研究は進展しておらず(Alberto et al. 2013)、開芽反応規格の進化的応答の速度に影響する遺伝的性質や要因についての知見も少ない。以上のことから、樹木集団の開芽時期には(1)標高や晩霜時期などの気象条件の傾度に沿ってどのような変異があるのか、また(2)気象条件の変動に対してどのような表現型可塑性が見られるか、そして(3)そうした場所間変異や表現型可塑性にはどの程度遺伝的変異が関与しているかが問題となる。

2. 研究の目的

青森県八甲田連峰に分布する落葉樹ブナ *Fagus crenata* を対象に、標高と晩霜時期の異なる複数地点で開芽観測及び気温と積雪環境の観測を行い、開芽時期の場所間変異・年度間変異及びそれらと気象条件との関係を解明する。さらに、各地点から種子を採取して植栽試験を行い、開芽時期の場所間変異や表現型可塑性に関わる遺伝的変異の実態を明らかにするとともに、気候温暖化に伴うミスマッチの程度を評価する。

3. 研究の方法

(1) 開芽時期の標高変異: 青森県八甲田連峰において標高・地形(斜面 vs 盆地)の異なる12地点に2011年以降、インターバルカメラと気温ロガーを設置してブナ林冠木の開芽日や秋から春の気温、消雪日を観測している。この観測で得られたデータを用いて開芽積算温度(閾値温度5、起算日1/1)と環境条件(標高、消雪日、3~5月の平均気温、最終晩霜日)との関係を分析する。(2) 開芽・展葉時期の集団内変異と表現型可塑性: 同連峰の6地点において2014~2018年にブナ林冠木30~59個体を対象に目視による開芽時期の観測を行い、開芽積算温の集団内変異(集団内個体間分散)の程度を分析するとともに、冷温日数(開芽前年9/1~当年4/1における日平均気温0~5の日の日数)の年変動に対応した開芽積算の表現型可塑性を評価する。(3) 開芽時期の遺伝的変異と気候温暖化に伴うミスマッチ: 同連峰において標高の異なる5地点からブナ種子を採取して青森県内の植栽試験地3地点(標高30~900m)において栽培し、3年生稚樹の開芽日を観察した。このデータを用いて春の温暖化に伴う消雪時期の早期化が稚樹開芽日にどのような影響を及ぼすかを調べるとともに、開芽日と晩霜害との関係を分析した。

4. 研究成果

(1) 開芽時期の標高変異

観測データの分析により、高標高地と盆地のブナ集団において開芽積算温度が増加する傾向が認められた(図1)。一般に盆地は斜面よりも晩霜発生時期が遅いことから、盆地の集団では晩霜を回避するように遅い開芽日が進化したことが示唆される。一方、盆地を除く斜面の9集団で開芽積算温度を分析した結果、斜面において開芽時期を規定している主要な環境条件は消雪日と春の平均気温であり、標高ではないことが明らかとなった(図2)。高標高地において開芽日が遅いの

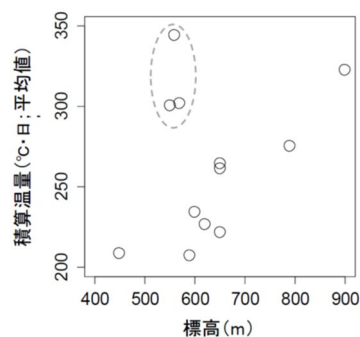


図1 ブナの開芽積算温度と標高との関係 点線内3点は盆地集団

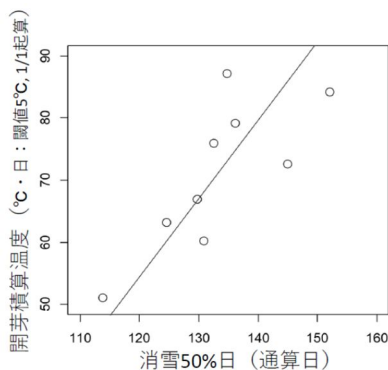


図2 斜面に分布する集団における開芽積算温度と消雪日の関係 直線はLMMの期待値を示す

は高標高地で消雪日が遅いためであるといえる。多雪山地の消雪遅延地では、春の積雪は林冠木の根系を冷却するため、根系が旺盛に活動できる消雪後に開葉するように遅い開芽日が進化したことが示唆される。

(2) 開芽・展葉時期の集団内変異と表現型可塑性

盆地の集団は斜面の集団よりも開芽積算温度の集団内個体間分散が有意に大きかった。盆地周縁の斜面に生育する集団の開芽積算温度は小さいことから、斜面から盆地への一方向的な遺伝子流動(花粉や種子の移入)によって盆地集団内で開芽時期に関わる遺伝変異が増大していることが示唆される。冷温日数の年変動に対応した開芽積算温度の表現型可塑性については、開芽積算温度は冷温日数の多い年(シーズン)に小さくなる傾向が認められた。開芽積算温度における表現型可塑性の程度(両変数における回帰直線の傾き)は盆地と斜面で有意に異なり、盆地集団が斜面集団に比べて開芽時期の可塑性が小さいことが示唆された(図3)。展葉積算温度についても、斜面の集団では積算温度と冷温日数との間に同様の負の相関が認められたが、盆地の集団では逆に正の相関が認められた。以上のような盆地と斜面の開芽・展葉積算温度の可塑性の違いは、盆地における遅い晩霜時期に対する盆地集団の適応進化の結果を表している可能性があり、今後の検討が必要である。

(3) 開芽時期の遺伝的変異と気候温暖化に伴うミスマッチ

植栽稚樹の開芽日は、どの標高の植栽地についても最も標高が低い場所由来のもので最も早くなる傾向が認められた(図4)。一方、全ての植栽地で盆地由来の稚樹の開芽が最も遅かった。この結果は、上述の地形間・標高(消雪日)に対応した開芽時期の場所間変異が遺伝的変異を反映していることを示している。同一産地の稚樹についてみると、標高が低い植栽地で育てた稚樹ほど早く開芽する傾向が認められた。この結果は、温暖化に伴う消雪日の早期化に対して稚樹が可塑的に応答し、開芽日を早めることを示している。また、標高に対応した開芽日の表現型可塑性の程度(変化量)にも遺伝的変異が認められ、低標高産の稚樹が最も大きな可塑性を示す一方で、盆地産は最も小さな可塑性を示した。さらに、最も標高が低い植栽試験地でのみ晩霜害が認められ、その被害(受害率と晩霜による死亡率)は開芽が早い個体ほど大きかった(図5)。これらの結果から、気候温暖化に伴う季節性のミスマッチは、開芽日の可塑性が高い低標高地の集団で起こる可能性が高いと予想される。この予想を検証するため、より長期にわたる観測が必要である。

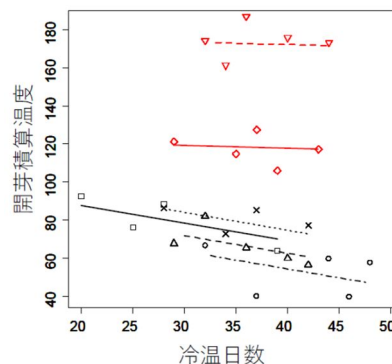


図3 開芽積算温度と冷温日数との関係
赤線：盆地集団の期待値
黒線：斜面集団の期待値

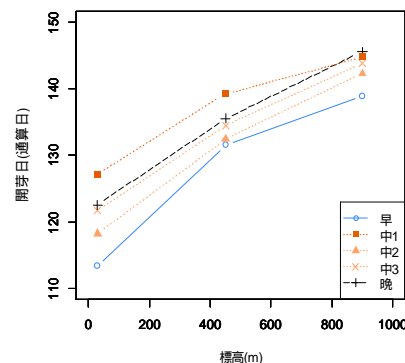


図4 開芽日と植栽標高との関係
白丸(青線): 低標高集団の期待値
赤四角(赤点線): 盆地集団の期待値

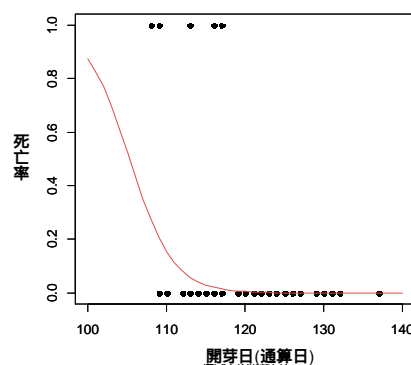


図5 晩霜による死亡率と開芽日との関係
赤線：期待値 (GLMM)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 石田清・倉内優衣・中林綾香	4. 巻 26
2. 論文標題 東北地方における絶滅危惧種エゾノウワミズザクラの集団構造と開花結実特性	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 東北森林科学会誌	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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 Oribe Y, Morioka M, Shirahama C, Kawabe S, Nabeshima E, and Ishida K.	4. 巻 69
2. 論文標題 A novel tight cylindrical mold for epoxy resin embedding allows enhanced microscopic analysis of microcores extracted from woody plants.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Dendrochronologia	6. 最初と最後の頁 125875
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.dendro.2021.125875	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 渡辺陽平・白濱千紘・石田清	4. 巻 103
2. 論文標題 多雪山地におけるブナとミズナラのすみ分けの実態とその生成要因	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 日本森林学会誌	6. 最初と最後の頁 379-390
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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 Tamaki I, Wadasaki N, Ishida K and Tomaru N.	4. 巻 36
2. 論文標題 Reciprocal crosses between <i>Magnolia stellata</i> and <i>Magnolia Kobus</i> do not show significant reproductive barriers in seed formation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant species biology	6. 最初と最後の頁 596-601
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1442-1984.12344	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 -

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 高木広陽・石田清
2. 発表標題 産地の積雪量・降霜頻度の違いはブナのフェノロジーに影響するか
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 杉本咲・石田清
2. 発表標題 ブナの開葉時期における表現型可塑性の集団間・集団内変異とそのメカニズム
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 蛭名敢大・石田清
2. 発表標題 多雪地と少雪地のブナ (<i>Fagus crenata</i>) における集団遺伝構造と葉形質の比較
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Tomaru, N., N. Wadasaki, K. Yukiotoshi, I. Tamaki, S. Suzuki, K. Ishida
2. 発表標題 Effects of a native invasive species, <i>Magnolia kobus</i> , on the persistence of a rare species, <i>M. stellata</i> .
3. 学会等名 XXV IUFRO World Congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 高木広陽, 石田清
2. 発表標題 消雪時期がブナ当年生実生の生存に及ぼす影響
3. 学会等名 日本生態学会東北地区大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Sugimoto, S. Ishida K.
2. 発表標題 Intraspecific variation in leaf phenology and frost hardiness of leaves in a deciduous tree, <i>Fagus crenata</i> , in relation to the frost regime in spring and autumn.
3. 学会等名 International Symposium on Environmental Response Mechanisms in Plants and Animals (Iwate University)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石田清, 杉本咲, 川邊慎也, 宮沢良行
2. 発表標題 消雪の早晩がブナ林冠木の開葉時期に及ぼす影響.
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 渡辺陽平, 白濱千紘, 石田清
2. 発表標題 多雪山地におけるブナとミズナラの棲み分けの実態とその生成要因
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 高木広陽, 石田清
2. 発表標題 多雪山地におけるブナ当年生実生の生存とフェノロジー：相互移植実験による検討
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 杉本咲, 石田清
2. 発表標題 ブナにおける葉フェノロジーの集団間・集団内変異：春季の凍結が開葉時期に及ぼす影響
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 織田一喜, 織部雄一朗, 石田清
2. 発表標題 多雪山地に侵入した外来樹種ニセアカシアが受ける雪害。
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 杉本咲・石田清
2. 発表標題 ブナにおける葉フェノロジーの集団間・集団内変異と集団遺伝構造
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 杉本咲・石田清
2. 発表標題 ブナにおける葉フェノロジーの集団間・集団内変異：開葉・落葉時期と耐凍性
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 本多和茂・石田清ほか	4. 発行年 2021年
2. 出版社 弘前大学出版会	5. 総ページ数 102
3. 書名 白神学入門 2021	

〔産業財産権〕

〔その他〕

なし

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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------