

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 6 日現在

機関番号：10102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25450198

研究課題名(和文) 島嶼における北限ブナ林の植生および遺伝変異の地理的構造と地史的な成立過程

研究課題名(英文) Geographic pattern and geological origin of floristic composition and genetic variation in the northernmost *Fagus crenata* forests in island around Japan.

研究代表者

並川 寛司 (Namikawa, Kanji)

北海道教育大学・教育学部・教授

研究者番号：90192244

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：北海道のブナは日本海側と太平洋側で異なるハプロタイプ(葉緑体DNA変異)を示す。太平洋側ブナは下北半島や北上山地のブナと同じハプロタイプをもち、日本海側ブナは津軽半島と同じハプロタイプを持つ。このことは、北海道のブナに2つの起源があり、現在北限に達しているのは日本海側のブナであることを示している。本研究では、奥尻島は日本海側にあるにも関わらず、太平洋側と同じハプロタイプを持つブナが多いことを示した。また、ブナ林の種組成も、東北地方北部(下北半島と北上山地)のブナ林と共通な複数の種で特徴づけられることを示した。これらの結果から、氷期、奥尻島は太平洋側ブナの逃避地の一つであったと推察される。

研究成果の概要(英文)：There are two haplotypes in chloroplast DNA of *Fagus crenata* (beech) in Hokkaido. The one is found in the Pacific side of Hokkaido and distributed to Shimokita Peninsula and Kitakami Mountains of Tohoku, northeastern Japan. The other occurs in the Japan sea side of Hokkaido and spread to the Tsugaru Peninsula of Tohoku. These facts suggest that there are two origins of beech in Hokkaido, and the haplotype of the Japan Sea side reached at their northern limit of Kuromatsunai Depression. In this study, while Okushiri Island located in the Japan Sea, dominant haplotype of beech in this island was the type occurred in the Pacific side of Hokkaido and northeastern parts of Tohoku. Further, species composition of beech forest in Okushiri Island is characterized by species common to those in northeastern Tohoku. These facts demonstrate that Okushiri Island might be one of refugia for beech having haplotype common to the Pacific side during the last glacial epoch.

研究分野：森林生態学

キーワード：種組成 葉緑体DNAハプロタイプ 逃避地 最終氷期

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、北海道本土においては黒松内低地帯を北限とするが、島嶼における北限は奥尻島にある。この島では、森林面積が8割を占めているが、そのうち約6割はブナ林である。このブナ林の種組成をみると、島の南東部ではチシマザサ、ヒメアオキ、オオバクロモジ、ヒメユズリハなど多雪地のブナ林を特徴づける種の出現頻度が高く、北西側ではこれらの種を欠き、島内の地理的位置による種組成の分化が予想された。

一方、ブナ個体群の葉緑体 DNA (以後 cpDNA) の変異に着目すると、北西側には Takahashi et al. (2008) の示したハプロタイプ B が、南東側にはハプロタイプ A が、その中間部では両者が混生していることが予備的な調査から明らかにされた。

これらの予備的な調査・研究から、奥尻島のブナ林には、北西側と南東側で種組成と分子遺伝学的マーカーからみた遺伝系統に関して地理的構造がみられることが予想された。

2. 研究の目的

奥尻島にみられる種組成および cpDNA の 2 つのハプロタイプの地理的構造は、本土においても知られている。日本海型気候下のブナ林と太平洋型気候下のブナ林では種組成に違いがみられる (佐々木・奥富 1977)。また、cpDNA ハプロタイプも日本海側と太平洋側の 2 つの系統に分けられる (Fujii et al. 2002; Okaura & Harada 2002)。このような種組成や cpDNA にみられる地理的構造は、地史的分布変遷によって形成されてきたと考えられている (Fujii et al. 2002, Okaura & Harada 2002)。奥尻島における種組成および cpDNA ハプロタイプの地理的構造も地史的な分布変遷の結果であると考えられることから、奥尻島における林分を対象に種組成および cpDNA ハプロタイプにおける地理的構造を詳細に調査し、奥尻島ブナ林にみられる 2 つの遺伝系統の地理的変遷、つまり、どこから、どのようにやってきたのかを明らかにすることを本研究の目的とした。

3. 研究の方法

(1) 調査地の概要

奥尻島、渡島半島、北上山地を含む東北地方北東部 (以後、東北北東部と呼ぶ) において、ブナが優占する林分を調査の対象とした (図 1 の ●)。調査地の標高は 24 m から 957 m の範囲にあるが、その 8 割以上は標高約 500 m 以下に位置している。調査した地域の気象資料 (気象庁 2002) によれば、暖かさの指数は 49°C・月 (渡島半島、函館市万豊敷) から 84°C・月 (早池峰山周辺、花巻市稗貫川) の範囲にあり、何れも冷温帯域に属していた。年降水量は 1144 mm (奥尻島稲穂) から 1707 mm (せたな町貝取潤) の範囲にあった。

(2) 植生資料の収集

ブナ林の種組成を明らかにするために、奥尻島、渡島半島、東北北東部、佐渡島において、面積 144 m² から 450 m² の調査区を合計 37 箇所を設定し、植生資料を得た。また、東北地方日本海側の低地に位置するブナ林で行われた植生調査資料 [環境省 (1980) 「日本の重要な植物群落、東北および新潟」、新潟県 (1987) 「ブナ自然林保全対策緊急調査報告書」] に示されているブナ林の植生資料 13 (図 1 の ●) を加え、合計 50 の資料について植物社会学的な表操作 (Ellenberg 1956) を行った。

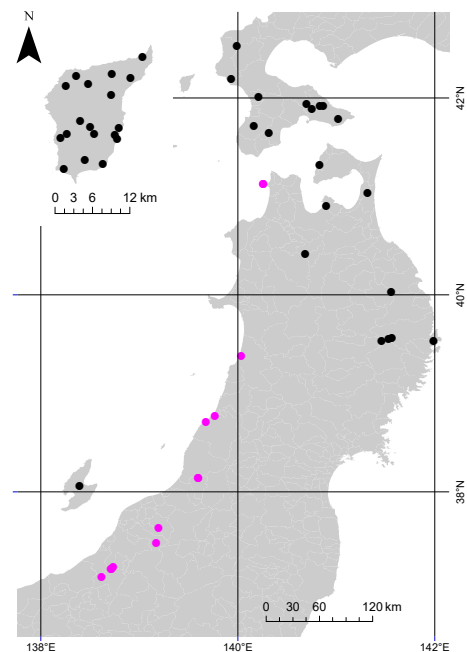


図 1. 調査地 (●) および文献調査地 (●) の位置。

(3) cpDNA ハプロタイプの同定

各調査地のブナから採取した葉を用い、各調査区におけるブナ個体の cpDNA のハプロタイプを同定した。

4. 研究成果

(1) 植物社会学的な植生の区分

植物社会学的な表操作の結果、ツルアジサイ、ツタウルシ、マイヅルソウなど 17 種の種群によって識別されるブナーツルアジサイ群落 (A 型) と、この種群を欠く典型群落 (B 型)、さらにその下位単位が区分された：

- ブナーツルアジサイ群落 (A 型)
 - エンレイソウ下位単位 (Aa 型)
 - ◇ ギンリョウソウ植分群 ((Aa1 型))
 - ◇ 典型植分群 (Aa2 型)
 - 典型下位単位 (Ab 型)
 - ◇ ギンリョウソウ植分群 ((Ab1 型))
 - ◇ 典型植分群 (Ab2 型)
- 典型群落 (B 型)
 - ユキツバキ下位単位 (Ba 型)
 - 典型下位単位 (Bb 型)

区分された6つの植生型の分布を図2に示す。A型(丸と三角)に属する調査区は、佐渡島の1箇所を除くと、奥尻島、渡島半島、東北北東部に分布していたのに対し、B型(四角)に属する調査区は東北日本海側にのみ分布していた。奥尻島では、A型のうち、北海道のブナ林では欠如あるいは稀な種(ミヤマイタチンダやシノグカグマ:福嶋ほか1984)を含む種群で識別されるAa1型(●)およびAb1型(▲)が多く(19調査区のうち17調査区)見られた。この2つの植生型は、渡島半島にもみられるが、東北北東部でも優勢であった(9調査区のうち5調査区)。このことは、奥尻島のブナ林が、植物社会学的に見た場合、東北北東部のブナ林と関係が深いことを示している。

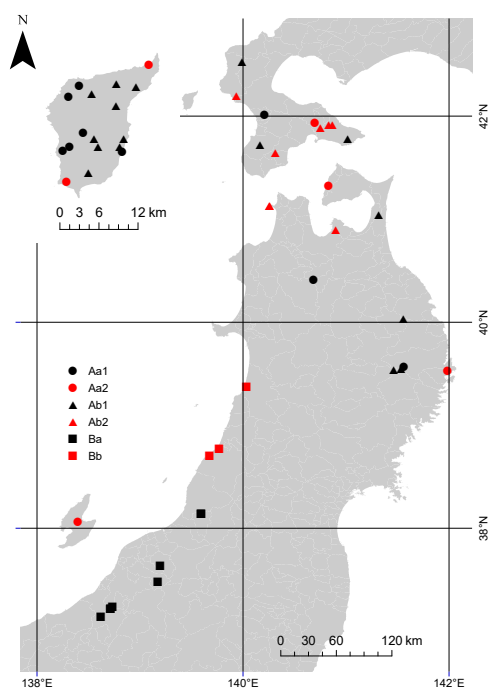


図2. 植生型の地理的分布.

奥尻島に限ってみると、Aa型(Aa1型●とAa2型●)は、島の西側沿岸部にみられたのに対し、Ab1型(▲)はより内陸側および東側にみられた。植生型の分布と地形(切峰面図)との関係みると(図3左)、Aa型の植生型は、冬季に大陸からの風を直接受けている可能性の高い西あるいは北西向き斜面や海岸沿いの相対的に標高の低い場所に見られた。また、Aa型の植生を特徴づけている種群には、温暖寡雪な立地に分布のモードを持つ種(植村ほか1986)が含まれていた。2016年3月7日に実測した積雪深の等値線図と植生型の分布をみると(図3右)、Aa型は積雪深30cm以下に分布する傾向がみられた。これらの事実は、奥尻島ブナ林の植生型にみられる地理的構造は、積雪深と密接な関係のあることを示している。

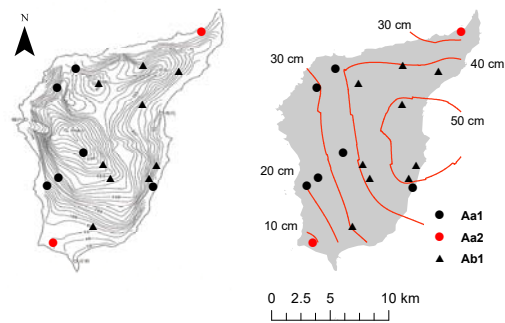


図3. 奥尻島の切峰面図(左)および積雪深(右)と植生型の分布.

(3) 各調査区のcpDNAハプロタイプ

各調査区のcpDNAハプロタイプとその分布を図4に示す。奥尻島の西および北側に位置する林分はBタイプであったのに対し、東および南側に位置する林分はAタイプであった。また、両タイプの分布する地域の間中に位置する林分では、二つのタイプが混生していた。一方、渡島半島の西側(亀田半島)にはBタイプが見られ、それ以外の西側の地域ではAタイプが見られたが、奥尻島の対岸に位置する林分では、二つのタイプが混生していた。一方、東北北東部の林分と佐渡島の林分はすべてBタイプであった。

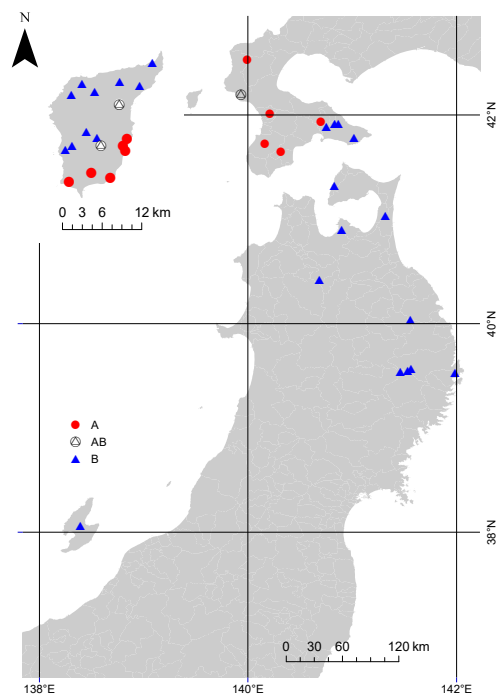


図4. ハプロタイプの分布.

植生型と同様、ハプロタイプの分布と積雪深との関係を奥尻島でみると(図5)、植生と積雪深との関係に比べやや不明瞭ではあるが、一定の関係が認められた。島の東側中央部の最も積雪の多い調査区ではハプロタイプ

ブ A がみられ、積雪深がやや小さくなる内陸側の調査区では、2 つのタイプが混生していた。

渡島半島の東側、亀田半島には、A、B 両方のハプロタイプがみられるが、ハプロタイプ A は最大積雪深 60 cm 以上に、ハプロタイプ B は 60 cm 以下に分布していた。また、奥尻島の対岸にみられる 2 つのハプロタイプが混生している調査地の最大積雪深は 60 cm であった。これらの結果から、ハプロタイプ A は相対的に多雪環境に、ハプロタイプ B は寡雪環境に偏って分布する傾向があると結論できる。

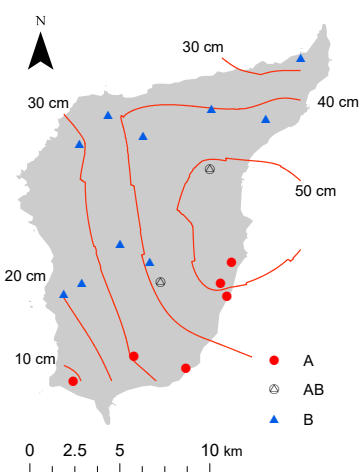


図 5. 植生型の分布と積雪深.

(4) 結論

寡雪環境に偏って分布するハプロタイプ B は東北北東部に分布し、津軽海峡を挟みその北の亀田半島へと連なって分布し、さらに距離をおいて奥尻島の西側に隔離的に分布していた。一方、多雪環境に分布するハプロタイプ A は、東北日本海側 (Fujii et al 2002 参照) から津軽海峡を挟み渡島半島の西側 (松前半島) に分布し、奥尻海峡を挟んで対岸 (奥尻島東側中央部) にも分布していた。

奥尻島と北海道本土との間にある奥尻海峡の深さ (最浅 600 m) から、リス氷期 (15 万年 BP) 以後、両者が陸続きになることはなかったと考えられている (大嶋 1990)。このことから、奥尻島におけるハプロタイプ B の存在は、ハプロタイプ B の地理的分布および積雪深との関係から考えると、奥尻島がこの寡雪に適応したタイプのブナの逃避地であった可能性を示唆している。一方、多雪環境に分布の中心をもつハプロタイプ A が、現在に比べより寡雪環境下にあった最終氷期、奥尻島に存在していた可能性は低いことから、このタイプのブナ個体は、氷期以降、何らかの過程を経て奥尻島に住みついたと推察される。

<引用文献>

- Ellenberg, H. 1956. Grundlagen der Vegetationsgliederung, I Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Einführung in die Phytologie (ed. Walter H.). Eugen Ulmer, Stuttgart.
- 福嶋 司・梨本 真・渡辺 至. 1984. 北海道のブナ林に関する植物社会学的研究. 千葉大園学報 33 : 117-131.
- 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.
- 環境庁. 1980. 日本の重要な植物群落, 東北. 大蔵省印刷局, 東京.
- 環境庁. 1980. 日本の重要な植物群落, 新潟. 大蔵省印刷局, 東京.
- 気象庁. 2002. メッシュ気候値 2000. (財) 気象業務支援センター, 東京.
- 新潟県. 1987. ブナ自然林保全対策緊急調査報告書.
- Okaura T. & Harada K. 2002. Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity*, 88: 322-329.
- 大嶋和雄. 1990. 第四紀後期の海峡形成史. 第四紀研究 29 : 193-208.
- 佐々木好之・奥富 清. 日本のブナ林. 「日本の植生」(宮脇 昭編著), 204-215. 学研, 東京.
- Takahashi M., Hara, M., Fujii N., Suyama Y., Watanabe A., Fukatsu E. & Tomaru N. Phylogeography of *Fagus crenata* revealed by chloroplast SNPs. The proceedings of the 8th IUFRO International Beech Symposium. 37-39.
- 植村 滋・武田義明・中西 哲. 1986. 北海道の温帯植物の気候環境傾度に対する反応特性. 日本生態学会誌 36 : 141-152.
5. 主な発表論文等
(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)
- [雑誌論文] (計 4 件)
- ①北村系子・松井哲哉・小林 誠・齋藤 均・並川寛司・津田吉晃. ブナ北限集団の遺伝的多様性と北進過程. 森林立地, 査読有, 58, 2016, 印刷中.
- ②田中信行・井関智裕・北村系子・齋藤 均・津山幾太郎・中尾勝洋・松井哲哉. 北海道におけるブナの潜在生育域と分布北限個体群の実態. 森林立地, 査読有, 58, 2016, 印刷中.
- ③Kitamura K., Matsui, T., Kobayashi, M., Saitou, H., Namikawa K., Tsuda Y. Decline in gene diversity and strong genetic drift in the northward-expanding marginal populations of

Fagus crenata. Tree Genetics & Genomes.
査読有. 11, 2015. DOI:
0.1007/s11295-015-0857-y

- ④Filipo A. D., Pederson N., Baliva M., Brunetti M., Denella A., Kitamura K., Knapp H. D., Schirone B., Piovesa G. The longevity of broadleaf deciduous trees in Northern Hemisphere temperate forests: insights from tre-ring series. *Frontiers in Ecology and Evolution*, section Plaocology. 査読有. 15, 2015.
<http://dx.doi.org/10.2289/fevo.2015.00046>

[学会発表] (計6件)

- ①並川寛司・北村系子・松井哲哉・高橋 誠.
島嶼における北限, 奥尻島ブナ林の種組成とハプロタイプとの関係について. 第63回日本生態学会大会. 2016年3月21日. 仙台国際センター(仙台市).
- ② Matsui T., Kitamura K., Kobayashi M., Namikawa K., Saito H., Itaya A., Koto N., Haruki M., Terazawa N., Tanaka N. History and age structure of *Fagus crenata* in the northward-expanding populations in Japan. "Ecology and Silviculture of Beech" 10th Internatina Beech Symposium IUFRO Working Party. 2015. Sep. 1~6. Kstamonu (Turkey).
- ③ Kitamura K., Kikuchi N., Namikawa K., Matsui T., Tsuyama I., Terazawa K., Ishizuka W. Gene diversity accumulation during initial beech forests regeneration at the northward distribution front - Results from experimental and empirical populations. "Ecology and Silviculture of Beech" 10th International Beech Symposium IUFRO Working Party. 2015. Sep. 1~6. Kstamonu (Turkey).
- ④並川寛司・松井哲哉・北村系子・菊池葉香.
島嶼における北限, 奥尻島ブナ林の種組成の特徴 - 道南および東北地方との比較から -. 第62回日本生態学会大会. 2015年3月20日. 鹿児島大学郡元キャンパス(鹿児島市)
- ⑤津田祥吾・並川寛司・北村系子・松井哲哉.
奥尻島および渡島半島低地ブナ天然林の葉緑体DNAの変異. 第125回日本森林学会. 2014年3月28日. 大宮ソニックシティー(大宮市).
- ⑥佐々木祥世・並川寛司・北村系子・松井哲哉.
島嶼におけるブナの北限, 北海道奥尻島のブナ林の種組成と林分構造. 植生学会第18回大会. 2013年10月13日. 仙台市戦災復興記念館(仙台市).

6. 研究組織

(1)研究代表者

並川 寛司 (NAMIKAWA, Kanji)
北海道教育大学・教育学部・教授
研究者番号: 90192244

(2)研究分担者

北村 系子 (KITAMURA, Keiko)
国立研究開発法人森林総合研究所・北海道支所・研究員
研究者番号: 00343814

(3)連携研究者

松井 哲哉 (MATSUI, Tetsuya)
国立研究開発法人森林総合研究所・研究員
研究者番号: 20414493