

<学術情報>

ブナの地理的変異研究と今後の展望

小橋寿美子^{1)*} 藤井紀行^{2)*} 岡 秀一^{3)*}

1) 東京都立大学大学院理学研究科地理科学専攻

2) 首都大学東京大学院理工学研究科生命科学専攻牧野標本館

3) 首都大学東京大学院都市環境科学研究科地理環境科学専攻

A review of the studies on geographical variation in *Fagus crenata* and the future prospects

Sumiko KOBASHI, Noriyuki FUJII and Shuichi OKA

I はじめに

ブナ (*Fagus crenata* Blume) は日本列島の冷温帯を代表するブナ科ブナ属の落葉高木で、北海道の黒松内から鹿児島の高隈山まで広域に分布し、様々な地理的変異を含んでいることが明らかにされている。ブナの葉に関してはその大きさ(葉面積)に違いがあり、それは北海道・東北地方から南西日本にかけて小さくなる地理的クラインを示すことが知られている(萩原1977)。また種子の形態や開葉期についても地理的変異が認められている(Hiura 1996; 橋詰ほか1997; Maruta et al. 1997)。さらに植物社会学的な観点から、日本海側と太平洋側のブナ林の間で林分構造、種構成、更新動態に違いがあることが知られている(藤田1986; 島野・沖津1994; 福岡ほか1995; Homma et al. 1999; Shimano 2006)。このようなブナの形態的な地理的変異、ブナ林の構造や種構成の地理的変異は、日本列島の気候、特に積雪環境の違いに適応して生じたものと考えられてきた(萩原1977; 藤田1986; 島野・沖津1994; 福岡ほか1995)。日本列島の日本海側は冬季の季節風により多雪環境となり、水分ストレスに弱いと考えられているブナ(Peters 1997)にとって、積雪は降水量の少ない開葉期・成長期の重要な水分供給源になる。現在の環境下においては日本海側多雪地域でブナは優勢し、ブナの優占度と積雪との間に相関関係が認められている(Shimano 2002, 2006; Matsui et al. 2004)。

一方、花粉分析の研究によれば、最終氷期最盛期

(約2万年前)のブナ林は北緯38度以南の海岸域に散在して分布していたこと、それ以降の温暖期に分布を急速に北上させ、北海道南部まで分布を広げたことなどが推定されている(Tsukada 1982; 那須1985)。また寒冷な氷期には対馬暖流の日本海への本格的な流入はなく、日本海側地域は現在のような多雪環境ではなくかなり乾燥した状態であったことが知られており(亀井ほか1981; 大場1983)、水分ストレスに弱いブナの生育には不適な環境だったと考えられる。このようにブナの分布は長い時間軸の中で過去の気候変動により大きく変化したことが予想され、現在見られるブナの地理的変異を理解するためには、そうした歴史的な要因も考慮する必要がある。

近年では遺伝情報を用いて、最終氷期以降の植物の分布変遷過程の推定が行われるようになってきた。特に葉緑体DNAやミトコンドリアDNAのオルガネラDNAは植物の分布変遷過程を推定する際の分子マーカーとしてよく使われている(Avise 2004)。オルガネラDNAは多くの被子植物において母性遺伝し(Soltis and Soltis 1998)、種子によってのみ移動するので、これらの示す地理的分布は種子の移動、つまり過去の分布の移住経路を反映している可能性が高いと考えられる(Hillis and Moritz 1990; Ennos 1994; Newton et al. 1999)。近年行われたブナのミトコンドリアDNAと葉緑体DNAの解析によると、それらの変異は明瞭な地理的構造を示すことが明らかとなっている(Tomaru et al. 1998; Koike et al. 1998; Fujii et al. 2002; Okaura and Harada 2002)。また核マーカーであるアロザイム解析においては、集団内の遺伝的変異に

* 小橋寿美子 〒087-0004 根室市光洋町3-80-5-20

地理的な勾配があることが知られている (Tomaru et al. 1997)。以上のようなブナの遺伝的な地理的変異についても、上述したブナの形態的な地理的変異と同様に、気候要因だけでなく過去の分布変遷過程も含めて説明されるべきであることを示唆している。

植物の形態や生理生態的性質は、過去繰り返された気候変動による空間的・時間的に変化する物理的環境条件や他の生物との相互作用を経て、それぞれの環境下で適応的なものが選択されてきた結果と考えられている (Futuyama 1986)。したがってブナで明らかとなっている形態的・生態的・遺伝的な地理的変異も、様々な歴史的過程や気候変動、他の植物との競争などを経て成立してきたと考えられる。しかし、ブナの地理的変異とその成立要因の間の関係についてはまだ断片的な検討しかなされていない。今後の研究の方向性としては考える要因をすべて再検討する必要がある。そこで本稿では、これまで行われてきたブナの形態的・遺伝的地理的変異に関する研究を整理し、それらの問題点や今後の課題について展望する。

II ブナの形態および生理生態的性質の地理的変異

(1) 葉

小池・丸山 (1998) は、積雪環境の異なる日本海側と太平洋側、その中間地域 (長野) のブナの苗 (2~5 年生) を同一環境下で育て、個葉の形態的・生理的性質を比較した。その結果、太平洋側を産地とするブナは、柵状組織が2層で発達しているが、日本海側のものはどの産地のものでも柵状組織が1層であまり発達していなかった。また比葉面積 (SLA, cm^2/g) と光合成速度との間には負の相関が見られ、太平洋側では SLA が小さく (葉面積が小さく葉が厚く光合成速度が高い)、一方、日本海側では SLA が大きい (葉面積は大きく葉が薄く光合成速度は低い) という傾向が見られた。中間地域の長野のブナでは SLA は小さく光合成速度も低い傾向が認められた。著者らはこれらの結果から、日本海側のブナは大きな葉面積を確保し、光を十分に受けることのできるような形態に、そして太平洋側では乾燥に耐性を持つ小型で厚い葉を備えることで、強光を十分に利用できるような形態に分化しているのではないかと考察している。

一方、日浦 (1993) は、全国から採取したブナの種子を播種し同一環境下で成長させた稚樹の葉の形態を比較した。その結果、野外の成木で得られた傾

向 (萩原1977) と同じく、南西日本から北東日本へ向かって葉の大きさが増大するクラインが認められた。SLA は北方産のほうが大きく、一方、形状比 (長さ/幅) は北方ほど小さくなり (北に向かうほど大きくて丸い)、相対的に薄い葉をつける傾向を示した。日浦 (1993) はこのような地理的差異を生じるのは、春先の開葉期の各地域の水分環境の違いに適応した結果であると示唆している。

以上の結果は、日本海側と太平洋側のブナにおける葉面積の地理的変異は形態だけでなく、生理生態学的にも遺伝学的にも両地域間で違いがあることを示唆している。光が弱く湿潤な環境では大きな葉が、光が強く乾燥しやすい環境では小さな葉が最適であることが水分・熱収支の観点から数理モデルによって導き出されており (Parkhurst and Loucks 1971; Givnish and Vermeij 1976)、このことは日本のブナについてもあてはまるといえるだろう。

(2) 種子

日浦ほか (1992) は日本列島各地からブナの種子を採取し、各地点の生育環境 (緯度、温量指数 WT) と種子重との関係を調べた。その結果、 WT との相関関係はみられなかったが、緯度と弱いながらも負の相関関係がみられた。つまり北方へむかって種子の重さが軽くなるという傾向が明らかとなった。また太平洋側と日本海側のブナで比較した結果、太平洋側種子のほうが日本海側種子よりも重い傾向にあった。このことは以下に述べる Maruta et al. (1997) においても同様な結果が得られている。ほかの植物において種子が重いほど発芽・定着する能力が大きく、水分ストレスに強いことなどが報告されている (Weis 1982; Stanton 1984)。このことがブナについてもあてはまれば、同じ環境下では太平洋側のブナ種子のほうが日本海側の種子よりも発芽・定着する能力が高いのかもしれない。

Maruta et al. (1997) は、日本海側産と太平洋側産のブナ集団から種子を採集し、集団間におけるブナの果皮の厚さを比較した。その結果、太平洋側産の果皮は日本海側産のものよりも有意に厚いことが明らかとなった。さらに降雪前の秋から翌年の雪解けまでの間、日本海側産と太平洋側産のブナの種子を太平洋側に埋め、春先での種子の死亡率やその後の発芽種子の生存率を調べた。その結果、太平洋側のブナの種子は、日本海側産のものよりも死亡率が低く、また発芽種子の生存率は日本海側集団のもの

よりも高いことが示された。以上の結果から Maruta et al. (1997) は、太平洋側産のブナの種子が日本海側産のものに比べて耐寒・耐乾性が高いのではないかと結論づけている。種子の乾燥害は、積雪がないことによる凍結によって生じると考えられている (Shimano and Masuzawa 1998)。多雪地域の種子は散布後間もなく降雪を受け、発芽期まで積雪によって低温・乾燥から守られるが、寡雪地域の種子は低温・乾燥にさらされやすい環境下で越冬することになる。このような積雪環境の違いが太平洋側と日本海側の種子の形態や生理生態的性質にあらわれていると推測されている (日浦1993; Maruta et al. 1997)。

III ブナの遺伝的変異

(1) アロザイム多型の研究

酵素多型を検出するアロザイム解析は、主に集団内・間の遺伝的多様度や遺伝子流動を調べるための核マーカーとして用いられる。これまでの研究では、本州中部から北海道にかけての集団を解析した Takahashi et al. (1994) と分布域全体を扱った Tomaru et al. (1997) がある。後者の研究では、ブナの分布域から23集団624個体の試料を採集し、アロザイム解析を行っている。9酵素11遺伝子座を解析した結果、北海道・東北、北陸の集団で遺伝的組成が似ていること、関東から九州集団は比較的集団間分化が生じていることが明らかとなった。さらに南西日本から東北・北海道に向けて遺伝的変異（ヘテロ接合度）が低下していく傾向が認められた。Tsukada (1982) の花粉分析によれば、最終氷期のブナ林は北緯38度以南の海岸域に散在して分布していたことが推定されている。さらに温暖な後氷期になると、特に日本海側の地域においては多雪環境が発達し、ブナ林が急速に分布拡大したことが知られている。これらのブナの最終氷期以降の分布変遷過程に関する仮説は、上記のアロザイム解析の結果によって支持されると Tomaru et al. (1997) は述べている。つまり北海道から北陸にかけてのブナ林において集団間の類縁度の高さや集団内の遺伝的変異性の低さの説明として、後氷期のブナ林の急速な分布拡大による遺伝的浮動の結果であると説明している。

(2) オルガネラ DNA 解析

Tomaru et al. (1998) は、分布域を網羅するようにブナのミトコンドリア DNA の地理的変異を調査

した。17集団409個体のサンプルを用いて、制限酵素多型解析 (RFLP 法) により多型を検出している。その結果、8種類のハプロタイプが検出され、それらは明瞭な地理的構造を持って分布していることが明らかとなった。例えば、北海道から東北にかけてタイプ I が、関東～紀伊半島にかけてタイプ IV、四国～九州南部にはタイプ VIII が分布していた。著者らは、こうしたミトコンドリア DNA ハプロタイプの地理的な構造が、ブナの過去の分布変遷過程を反映しているのではないかと考察している。つまり Tsukada (1982) の花粉分析で明らかとなった北東日本におけるブナ林の急速な分布拡大や南西日本における限定された分布移動といったシナリオと矛盾しない結果であると考えている。

一方、Fujii et al. (2002) は、日本列島を対象にしたブナの葉緑体 DNA の地理的変異を調べた。45集団109個体のサンプルを用いて、葉緑体 DNA の塩基配列を比較したところ、合計13種類のハプロタイプが検出され、それらは明瞭な地理的構造を持って分布していることが明らかとなった (図1)。この地理的構造は、上記のミトコンドリア DNA で見られた傾向とほぼ同じである。さらに葉緑体 DNA ハプロタイプ間の系統解析の結果、大きく2つの系統 (Clade I と Clade II+III) に分かれ、それぞれ主に北東日本・日本海側と南西日本・太平洋側に分布していることが分かった (図1)。こうした結果をもとに著者らは、ブナの過去の分布変遷において、日本海側と太平洋側に沿った2つの移住経路が存在したのではないかと推論している。

ところで、ミトコンドリア DNA と葉緑体 DNA の両者の解析から、本州中部の太平洋側におけるハプロタイプの特異な分布が明らかとなった。つまり図1にあるように、葉緑体 DNA の2つの系統は大まかには日本海側と太平洋側に分かれているが、本州中部では Clade I に属するハプロタイプ (D と E) を持つ集団が太平洋側にも分布し、Clade II に属するタイプ F が関東地方と紀伊半島において隔離分布しているのである。これは日本海側の系統が太平洋側に張り出しているようにも見える。しかし、当然のことながら本州中部の太平洋側のブナは、葉の形態やアイソザイム多型からみて太平洋側タイプのものである。また植物社会学的な観点からも太平洋側タイプのブナ林が分布している。このような分布の要因については今後解決されるべき課題である。

IV 今後の展望

以上述べたように、ブナの地理的変異に関しては様々な知見が蓄積されつつある。そして日本列島の日本海側と太平洋側において地理的な分化が生じていることが外部形態的、生理生態学的、遺伝学的にも示された。しかし両地域間の様々な形態的・生理生態的な特徴が、遺伝子レベルでどのような自然選択を受けて進化（分化）してきたのかについてはまったく研究がなされていない。そこで日本海側気候と太平洋側気候にそれぞれ適応的と考えられる対立遺伝子を探索することができれば、実際にどのような選択を受けたのかを推定することができると思われる。現在適応的な遺伝子の探索に関する研究は、QTL 解析や様々なア

プローチにより行われている (Gonzalez-Martinez et al. 2006)。例えば、Tsumura (2006) では、日本産針葉樹スギの太平洋側に分布するオモテスギと日本海側に分布する変種ウラスギについて、ESTs (Expressed Sequence Tags) をもとにしたマーカーを用いて、変種間でいくつかの対立遺伝子において頻度に大きな差がみられることを明らかにしている。ESTs マーカーは、実際に植物体内で発現している遺伝子の部分配列であるので、適応的分化を起こした遺伝子座を検出しやすいことが期待される。そこでブナにおいて同様な解析することにより、遺伝子レベルでどのような選択を受けたのかを明らかにすることができるかもしれない。

上述したように、葉緑体 DNA の解析において、日

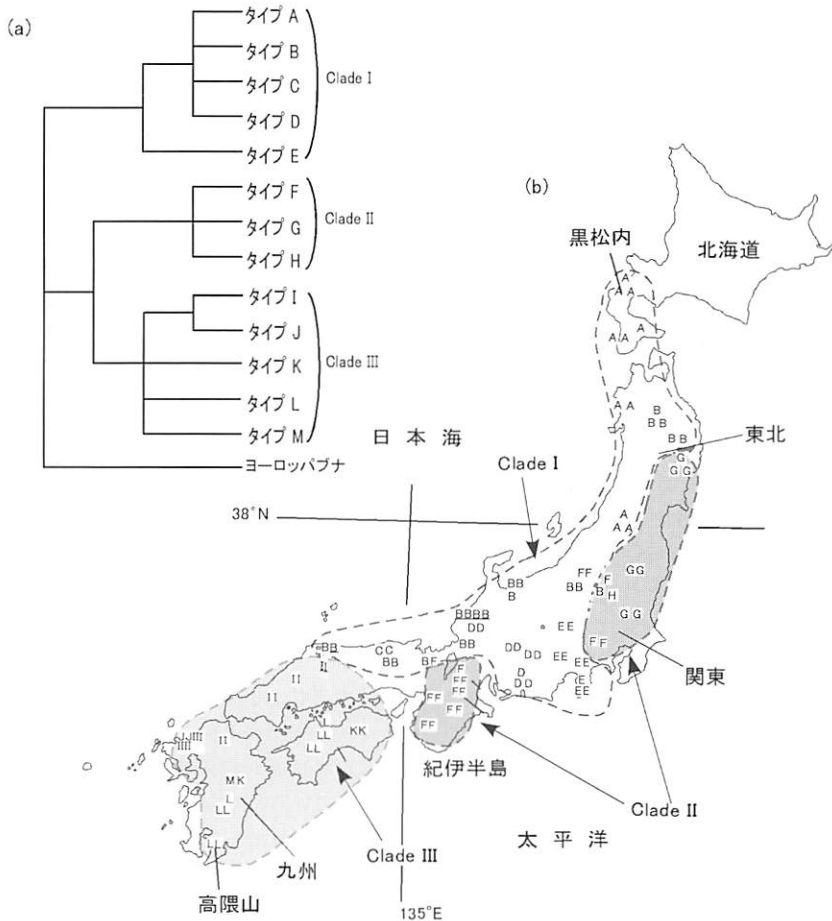


図1 ブナの葉緑体 DNA の地理的変異とハプロタイプ間の系統関係 (Fujii et al. 2002を改変)。(a)ハプロタイプ間の最節約系統樹。主要な2つの系統 (Clade I と Clade II+III) の存在が推定された。(b)13種類の葉緑体 DNA ハプロタイプ (A-M) の分布。

本海側の系統 (Clade I) は本州中部地域で太平洋側に張り出すような分布を示した (図 1)。この分布パターンはブナの本州中部における分布変遷過程を反映している可能性がある。つまり、何らかの理由により、本州中部において日本海側の系統が分布を広げたのかもしれない。これまでは太平洋側と日本海側間の分化

という単純な枠組みで議論がなされてきたが、本州中部地域においては他地域とは異なる分化過程・分布変遷過程をたどった可能性がある。そこでこの本州中部地域に着目した研究を進めることも重要な研究テーマと言えるだろう。Kobashi et al. (2006) では、ブナの関東南西部における葉緑体 DNA の地理的変異を解析

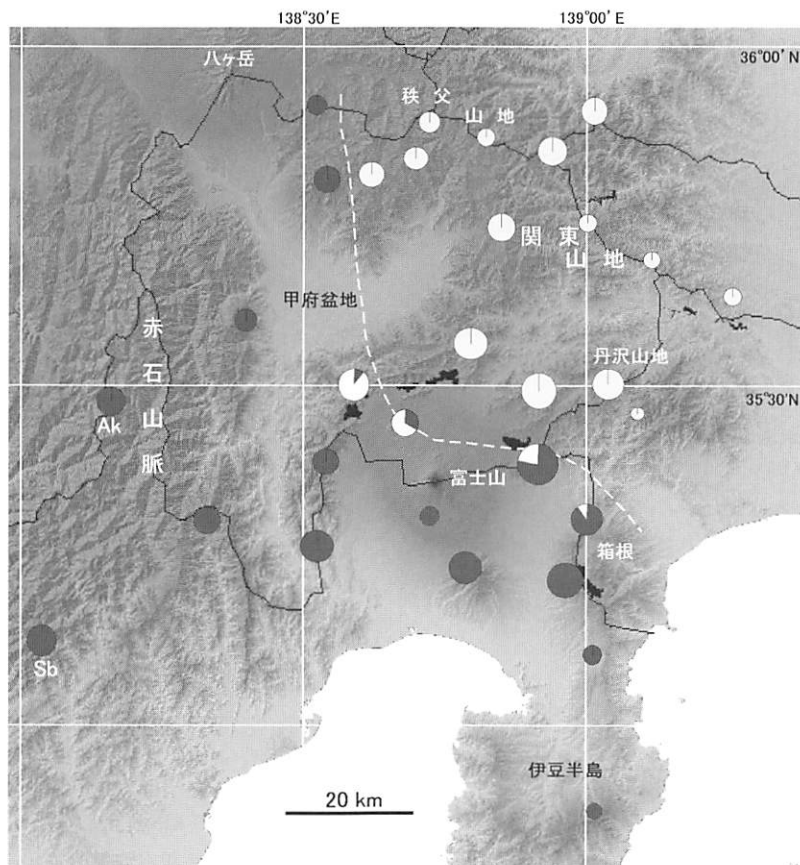


図2 関東南西部におけるブナの葉緑体 DNA ハプロタイプの分布 (Kobashi et al. (2006) に、新たに加えた集団の解析結果を含む)

丸の大きさは各集団のサンプル数を表し、黒と白の丸の色はそれぞれハプロタイプ E' と F' を表す。白破線はハプロタイプ E' (Clade I) と F' (Clade II) の推定境界線である。図中の Ak, Sb は新たに解析された集団で、それぞれ赤石岳、蕎麦粒山を表す。

した。その結果、日本海側と太平洋側の系統が、箱根から富士山北部そして関東山地西部を境に接触していることが明らかになった（図2）。今後このような接触域が成立した要因を明らかにするために、関東南西部における降水量や気温などの気候条件や土壌条件、そして地形発達などの地史についても検討する必要がある。さらにこの接触域周辺の集団を用いた形態の詳細な比較解析やマイクロサテライト解析による系統間

の遺伝子流動の有無を確認することを行う必要があるだろう。

謝 辭

本稿の作成にあたり、首都大学東京牧野標本館の菅原敬先生には貴重なご意見をいただきました。心より感謝申し上げます。

文 献

- Avice, J. C. (2004) Molecular markers, natural history, and evolution. 2nd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc
- Ennos, R. A. (1994) Estimating the relative rate of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity*, 72: 250-259.
- Fujii, N., Tomaru, N., Okuyama, K., Koike, T., Mikami, T. and Ueda, K. (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae). *Plant Systematic Evolution*, 23: 21-33.
- 藤田 昇 (1986) 日本海側のブナ林と太平洋側のブナ林の構造と組成. 種生物学研究, 10: 1-13.
- 福岡 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的な新体系. 日本生態学会誌, 45: 79-98.
- Futuyma, D. J. (1986) Evolutional biology. 2nd ed. Sinauer Associates.
- Givnish, T. J. and Vermeij, G. J. (1976) Size and shapes of liane leaves. *American Naturalist*, 110: 743-778.
- Gonzalez-Martinez, S. C., Krutovsky, K. V. and Neale, D. B. (2006) Forest-tree population genomics and adaptive evolution. *New Phytologist*, 170: 227-238.
- 萩原信介 (1997) 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.
- 橋詰隼人・李 廷鎬・山本福壽 (1996) ブナの開葉期の産地および家系による差異. 日本林学会誌, 78: 363-368.
- Hills, D. M. and Moritz, C. (1990) Molecular systematics. Sinauer Associates Inc., Massachusetts
- 日浦 勉 (1993) ブナの樹形の地理変異. 北海道の林木育種, 36: 16-19.
- 日浦 勉・小山浩正・五十嵐恒夫 (1992) ブナ, ミズナラの種子と実生の形態の地理変異. 日林北支論 40: 53-55.
- Hiura, T., Koyama, H. and Igarashi, T. (1996) Negative trend between seed size and adult leaf size throughout the geographical range of *Fagus crenata*. *Ecoscience*, 3: 226-228.
- Homma, K., Akashi, N., Abe, T., Hasegawa, M., Harada, K., Hirabuki, Y., Irie, K., Kaji, M., Miguchi, H., Mizoguchi, N., Mizunaga, H., Nakashizuka, T., Natume, S., Niiyama, K., Ohkubo, T., Sawada, S., Sugita, H., Takatsuki, S. and Yamanaka, N. (1999) Geographical variation in the early regeneration process of Siebold's Beech (*Fagus crenata* BLUME) in Japan. *Plant Ecology*, 140: 129-138.
- 亀井節夫・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ (1981) 最終氷期における日本列島の動・植物相. 第四紀研究, 20: 191-205.
- Kobashi, S., Fujii, N., Nojima, A. and Hori, N. (2006) Distribution of chloroplast DNA haplotypes in the contact zone of *Fagus crenata* in the southwest of Kanto District. *Journal of Plant Research*, 119: 265-269.
- 小池孝良・丸山 温 (1998) 個葉からみたブナの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. and Mikami, T. (1998) Mitochondrial DNA variation follows a geographic pattern in Japanese beech species. *Botanical Acta*, 3: 87-92.
- Maruta, E., Kamitani, T., Okabe, M. and Ide, Y. (1997) Desiccation-tolerance of *Fagus crenata* Blume seeds from localities of different snowfall regime in central Japan. *Journal of Forest Research*, 2: 45-50.
- Matsui, T., Yagihashi, T., Nakaya, T., Tanaka, N. and Taoda, H. (2004) Climatic controls on distribution of *Fagus crenata* forest in Japan. *J Vegetation Science*, 15: 57-66.
- 那須孝悌 (1985) 先土器時代の環境. 「岩波講座日本考古学 2 人間と環境」, pp. 51-109, 岩波書店
- Newton, A. C., Allnutt, T. R., Gillies, A. C. M., Lowe, A. J. and Ennos, R. A. (1999) Molecular phylogeography, intraspecific variation and the conservation of tree species. *Trends Ecol Evol*, 14: 140-145.
- 大場忠道 (1983) 最終氷期以降の日本の古環境. 月刊地球, 5: 37-46.
- Okaura, T. and Harada, K. (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese Beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity*, 88: 322-329.
- Parkhurst, D. F. and Loucks, O. L. (1971) Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, 60: 505-537.
- Peters, R. (1997) Beech Forests. Kluwer Academic

Publishers.

- Soltis, D. E. and Soltis, P. S.(1998) Choosing an approach and an appropriate gene for phylogenetic analysis. In: Soltis DE, Soltis PS, Doyle JJ (eds.) Molecular systematics of plant II DNA sequencing. Kluwer Academic Publishers, pp 1-42.
- Shimano, K.(2002) Regeneration dynamics, causal factors, and characteristics of Pacific Ocean-type beech (*Fagus crenata*) forests in Japan. *Folia Geobotanica*, 37: 275-296.
- Shimano, K. (2006) Differences in beech (*Fagus crenata*) regeneration between two types of Japanese beech forest and along a snow gradient. *Ecological Research*, 21: 651-663.
- 島野光司・沖津 進 (1994) 関東周辺におけるブナの自然林の更新. 日本生態学会誌, 44 : 283-291.
- Shimano, K. and Masuzawa, T.(1998) Effects of snow accumulation on survival of beech (*Fagus crenata*) seed. *Plant Ecology*, 134: 235-241.
- Stanton, M. L.(1984) Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology*, 65: 1105-1112.
- Takahashi, M., Tsumura, Y., Nakamura, T., Uchida, K. and Ohba, K.(1994) Allozyme variation of *Fagus crenata* in northeastern Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 1071-1074.
- Tomaru, N., Mitsutsuji, T., Takahashi, M., Tsumura, Y., Uchida, K. and 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. and Ohba, K.(1998) Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. *American Journal of Botany*, 85: 629-636.
- Tsukada, M.(1982) Late-Quaternary shift of *Fagus* distribution. *Botanical Magazine Tokyo*, 95: 203-217.
- Tsumura, Y.(2006) The phylogeographic structure of Japanese coniferous species as revealed by genetic markers. *Taxon*, 55: 53-66.
- Weis, I. M.(1982) The effect of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Canadian Journal of Botany*, 60: 1868-1974.