

## 論文の内容の要旨

森林科学専攻

平成 21 年度 博士課程進学

氏 名 石塚 航

指導教員名 後藤 晋

## 論文題目

### 北方針葉樹トドマツの標高に沿った局所適応の実態解明と将来予測への応用

生育環境が異なると、同一種内でも集団ごとに表現型の変異がみられる。自生する環境に特異な自然選択によって、集団がそれぞれの環境に適応するような遺伝的応答をすることを“局所適応”と呼ぶ。局所適応は、対象種の環境適応のメカニズムを理解するため、あるいは環境変化に対する応答を予測するために重要な概念である。近年、草本種では、相互移植試験に基づいて局所適応の実態解明が進んでいる。一方、木本種では、広い地理スケールの環境勾配に沿った局所適応は実証されるものの、狭い地域内スケールの環境勾配においてどの程度の局所適応が存在するかよく分かっていない。標高勾配は、狭い地域内スケールでも温度を主として大きく環境が変化するため、標高に沿った局所適応が存在することが考えられている。したがって、標高に沿った局所適応の実態を解明することは、対象種の将来の温暖化に対する応答を予測する上でも有用な知見となる。

北方針葉樹の一種であるトドマツ（モミ属、*Abies sachalinensis*）は、北海道全域にわたって分布する。本種は、北方林の主要構成種であり、有用な林業対象種である。本種のいくつかの形質に地域変異が存在することが古くから知られ、積雪勾配などの生育環境の変化に沿った適応的な変異が指摘されている。また、標高変異が存在することも知られているが、局所適応の有無は実証されていない。そこで本論文では、トドマツの標高別集団にどの程度の局所適応がみられるか、また、どのような形質の変異が適応に関わっているかについて検証するため実証的な研究を行った。さらに、その中で構築したモデルをもとに、温暖化を想定したときのトドマツ各集団の応答を予測する応用的な研究を行った。

本研究では、北海道中央部に位置する東京大学北海道演習林の標高勾配 (230~1,200m) を対象とした。この標高勾配に沿って 1974 年に“トドマツ標高間相互移植試験”が設定され、標高の異なる 8 採種集団の苗が 6 試験地へ植栽された。本研究ではまず、各集団がそれぞれの自生地において有利なパフォーマンスを示すホームサイト・アドバンテージがみられるかどうかを、この試験の長期データをもとにモデルを構築して検証した (第 2 章)。次に、局所適応に関わると予想される秋期の耐凍性獲得 (低温馴化) のフェノロジーに着目し、同試験地に生育する個体を用いた凍結試験によって標高に沿った変異 (標高クライン) が存在するかどうかを調べ、フェノロジーの違いにどのような温度応答の変異があるかを検証した (第 3 章)。さらに、1979 年より行われる“トドマツ高×低標高間相互交配試験”の試験個体から得られた自然交配実生の形質の変異を調べ、着目する形質の遺伝様式を検証した (第 4 章)。最後に、第 2 章で構築したモデルを用いて、将来の温暖化に対してトドマツの標高別集団のパフォーマンスがどのように変化するか、また、どのくらい温暖化に追従できるかを予測した (第 5 章)。

### トドマツ標高間相互移植試験を用いたホームサイト・アドバンテージの実証

トドマツ標高間相互移植試験におけるこれまでの継続的な測定記録と、2009 年に測定した 36 年生時のデータを用いて、樹高と生残率に対する遺伝子型と環境の効果を推定した。次に、樹高と生残率の積によって算出した生産力を指標として、採種集団と試験地間の標高差を軸にホームサイト・アドバンテージが成立するか否か、すなわち、標高差が小さいほど生産力が高いかどうかを検証した。その結果、植栽個体の樹高や生残率はいずれも遺伝的な支配を受けており、高標高産ほど樹高や生残率が低下する共通した標高クラインが認められた。モデルを用いて試験地ごとに採種集団の生産力と標高差の関係を調べた結果、採種標高より高標高へ移植する上方移植と採種標高より低標高へ移植する下方移植のいずれの場合においても、標高差が大きくなるほど生産力が低下するホームサイト・アドバンテージが成立することが示された (図 1)。これは、調査を行った全ての年齢 (10, 13, 18, 31, 36 年) で有意だった。また、上方移植の場合のみ、標高差の効果は年齢の経過に伴って増加した。36 年生時点では、上方移植のほうが下方移植よりも標高差の効果大きいことが示された (図 1)。以上より、トドマツにおいて標高に沿った局所適応が存在し、高標高地域ほど強い選択圧がはたらくことが示唆された。

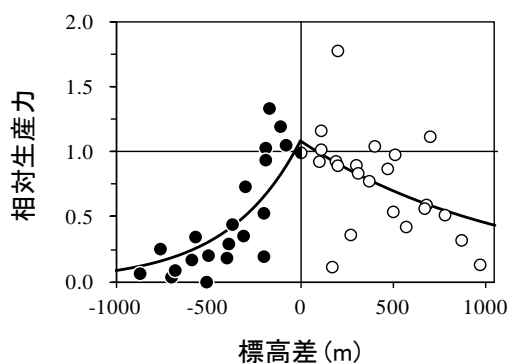


図 1. 採種地—試験地間の標高差と自生集団に対する相対生産力との関係

36 年生時の樹高と生残率を用いて相対生産力を算出した。横軸の標高差は、負の値が上方移植された場合、正の値が下方移植された場合を示し、自生集団の標高差は 0 である。ホームサイト・アドバンテージの検証結果を回帰曲線で示す。

## 秋の低温馴化タイミングにおける変異

耐凍性の獲得に関わる低温馴化タイミングについて、適応的な標高クラインの有無、ならびに低温馴化の調節に関与すると考えられる温度応答にどのような遺伝変異があるかを検証した。上述した相互移植試験の生育個体から 2010 年 10~11 月に時期を変えてシュートを採取し、 $-30^{\circ}\text{C}$  の凍結試験を行った。その結果、秋期の耐凍性に明瞭な標高クラインがあることが示された。低温馴化タイミングは遺伝的支配を強く受けること、高標高ほど早い時期に耐凍性を高めることが明らかになった。次に、“積算温量モデル”を用いて現地の気温変化から低温馴化過程を推定し、モデル内のパラメータにおける標高別集団の変異を検証した。その結果、低温量の積算に関わる“閾値温度”において低温馴化タイミングに影響する標高変異があることが明らかになった。すなわち、温度応答における感度の違いが標高に沿った局所適応に重要な役割を果たすと示唆された。

## 遺伝的背景の異なる実生後代における変異とその遺伝様式

トドマツ高×低標高間相互交配試験地から 2009 年に自然交配種子を採取し、2010 年春にそれらを圃場に播種し、2 成長期にわたる育苗試験を行った。採取した種子の母親は、高標高由来、低標高由来、およびそれらの交雑家系、と遺伝的背景がそれぞれ異なっている。実生後代のフェノロジーや成長形質に母親の遺伝的背景の違いが影響したか否かを調べた結果、発芽時期や低温馴化タイミング、苗高や針葉サイズに有意な遺伝変異があり、相加的な作用が検出された。遺伝効果のパターンが標高クラインのパターンに一致したことから、これらの形質が標高に沿って局所適応する上で重要な形質であると推察された。

## 将来の温暖化に対する集団別応答の予測

第 2 章で構築したモデルを応用し、将来の温暖化に対するトドマツ標高別集団の応答予測を行った。応答予測は、標高間相互移植試験において下方移植した場合の応答から予測できると想定した。その際、集団がどのくらい環境変化に対して応答できるかという“可塑的応答”の評価と、環境変化時に予測される応答は変化後の環境にどのくらい合っているかという“応答の最適性”の評価の両方から集団の応答を評価した。可塑的応答の評価から、集団による程度の差はあるものの、トドマツはある程度の温暖化ならば生産力の向上がみられることが示された。しかし、応答の最適性の評価から、現在生育する集団が示すと予想される生産力は、温暖化後の環境に適した遺伝子型が示すと予想される生産力よりも、 $2^{\circ}\text{C}$  の温度上昇で約 30%、 $4^{\circ}\text{C}$  の上昇で約 50% 低くなると推定された。すなわち、トドマツは現在の環境に局所適応しているために、この遺伝的制約によって最適な生産力が実現できないと考えられた。

本研究より、トドマツは生育するそれぞれの標高環境に遺伝的に応答し、標高に沿った局所適応を示すことが実証された。局所適応の程度は高標高ほど強く、秋期のフェノロジー調節などの遺伝的応答により高標高の寒冷な環境へ適応することが重要だと考察された。また、遺伝的制約によって将来の温暖化に追従できないと予測された。したがって、もし可塑的応答の程度が大きい他種が存在する場合、競争下で不利になると考えられた。将来の森林動態を把握する上で、主要種の局所適応の実態理解が必要だと考えられる。