

平成 21 年 6 月 12 日現在

研究種目：基盤研究 (B)
 研究期間：2005 -2008
 課題番号：17380090
 研究課題名(和文) 隔離ブナ集団の繁殖能力低下をめぐる開花量とシイナと散布前虫害との関係の解明
 研究課題名(英文) Studies influences on unsound seed and pre-dispersal insect predation on annual fluctuations in flowering and in seed production of isolated populations of a beech *Fagus crenata*
 研究代表者
 鎌田 直人 (KAMATA NAOTO)
 東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授
 研究者番号：90303255

研究成果の概要：

ブナの結実に関係する要因として虫害としいなが重要である。しいなの原因として、近交弱勢の影響が示唆されていたが、有効花粉親数 (Nep) 値が低い母樹ほどしいなが多いという本研究でも指示された。種子生産は年輪生長にはほとんど影響していなかった。しいなや虫害種子の結実コストは、健全種子の約 40%と推定された。しいなや虫害種子が多いと、結実コスト/開花コスト比が低くなり、開花数の年次変動が小さくなることによって、開花数の変動が小さくなり、結果として虫害率が高くなるという悪循環に陥っている可能性が示唆された。

交付額

(金額単位：円)

| | 直接経費 | 間接経費 | 合計 |
|---------|------------|-----------|------------|
| 2005 年度 | 6,900,000 | 0 | 6,900,000 |
| 2006 年度 | 3,000,000 | 0 | 3,000,000 |
| 2007 年度 | 2,200,000 | 660,000 | 2,860,000 |
| 2008 年度 | 3,700,000 | 1,110,000 | 4,810,000 |
| 年度 | | | |
| 総計 | 15,800,000 | 1,770,000 | 17,570,000 |

研究分野：農学

科研費の分科・細目：林学・林学・森林工学

キーワード：ブナ、イヌブナ、豊凶、種子、物質収支、昆虫、熱量、炭水化物

1. 研究開始当初の背景

ブナは北海道黒松内低地を北限とし、鹿児島県高隈山に至るまで広く分布している。しかし、北海道や東北地方のブナに比べて、北陸や太平洋側のブナでは、種子生産の低い状態が続いている。石川県では、1995 年の豊作以来、2004 年まで一度も豊作がない。ブナの豊作は 3~7 年に 1 度といわれているので、異常な状態と考えられる。小集団のブナ林では、自家不和合性や近交弱勢によりシイナが増えるといわれており、共同研究者の向井は科研費 B で遺伝子レベルで近交弱勢のメカニ

ズムを解明しつつある。しかし、ブナが比較的広い範囲で残っている石川県の白山麓でも、種子生産量はきわめて低い状態で推移している。北陸地方では、クマの人里への出没が頻発しており、ブナとミズナラの不作が重なったことが原因の一つと推測されている。しかし、クマの生態はむろんのこと、天然林の種子生産量を調べた研究データは少なく、マスコミや社会の要求に対して研究者が十分な回答を与えられたといいがたい。クマなど野生動物の管理のうえでも、必要不可欠な基礎資料を提供できる。

種子の豊凶現象は、masting として、変動性や空間的同調性のメカニズムに関する多くの研究がある。そのメカニズムについても多くの仮説があり、至近要因としての物質収支仮説と、その他多くの究極要因に大別される。ブナは豊凶の差が大きい。ブナの豊凶に関しては、1980年代まではカテゴリカルなデータしかなかったが、1980年代後半からシードトラップを使った定量的な調査が始まり、散布前の虫害からのエスケープが、充実種子数を決定する上できわめて重要であることが、鎌田ら(2002)などいくつかの研究で示された。また、秋に翌年の冬芽を解剖して花芽率を計算し、前年の花芽率と比較することによって、豊凶の予測も可能になった。すなわち、前の年よりも花芽率が増えた場合には並作・豊作となり、花芽率が前の年と同程度か前の年よりも減った場合には、虫害からエスケープできないために凶作となる。一方、Isagi et al. (J. Theor. Ecol. 1996)の豊凶モデル(以下、Isagi モデル)によって、「環境の変動がなくても開花数の年次変動と個体間の同調性が作り出されること、結実コスト/開花コスト比が高いほど、開花数の年次変動幅が大きくなること」が示された。しかし、実際は、環境の変動によって、光合成量も、代謝も、生長への投資も毎年一定ではない。個体によっても差がある。しかも開花した花はすべて結実するのではなく、虫害になったりシイナになったりする。本研究では、至近要因としての物質収支仮説と、究極要因としての捕食者飽食仮説に、近交弱勢によるシイナの問題をリンクさせる。これまで個別に行われてきた生理学・遺伝学・生態学・モデルによるブナの豊凶現象の研究を、統合的に推進するものである。

2. 研究の目的

本研究は、従来モデルでは概念的に扱われてきたものの実際にはあまり計測されることのなかった、光合成産物の成長と貯蔵、繁殖への分配や開花・結実コストを調べることによって、ブナの開花数変動のメカニズムを明らかにしようとする点に特色がある。さらに、生理的なデータと遺伝的・生態学的な現象(シイナや虫害)を結びつけて、充実種子数の年次変動の仕組みを解明しようとする点で斬新な研究である。

ブナの隔離集団では近交弱勢によってシイナ率が高く、結実コスト/開花コスト比が下がるため、開花数の年次変動が小さくなると予想する。また、白山など北陸の母集団では、温暖化による光合成産物の増大によって、やはり開花数の年次変動が小さくなっているものと予想する。

本研究の成果は、これまで実際に計測され

ることのなかった種子生産に関係した物質収支を解明して、シイナや虫害とリンクして豊凶を予測できるようになることから、ブナ林の保全に与える意義は大きい。

3. 研究の方法

(1)開花数・結実数

標高の違いとブナの結実特性の関係を調べるために、標高 230m から 1280m の範囲の 9 箇所のブナ林で堅果生産量を比較した。調査は、シードトラップによる方法(1 林分 5 箇所)を用いて 8 ~ 10 年間行った。回収期間は 4 ~ 12 月(高標高域では 5 ~ 11 月)で、回収間隔は 9 月まで 1 ヶ月置きでそれ以降 2 週間置きとした。回収した堅果は、健全・未熟・しいな・虫害・鳥獣害別に仕分けした。通常、雌花には 2 個の種子ができるため、雌花は 2 倍して種子ベースの数にそろえ、単位面積あたりの落下数を計算した。

(2)結実コスト・虫害やシイナの結実コストの測定

開花から充実種子落下までの雌花由来器官をサンプリングする。ブナ種子は開花後 7 月までに急速に発達することが知られているため、この期間のサンプリング頻度を高にした。採集した種子は -30℃ で冷凍保存した。種皮発達前は丸ごと、種皮発達後は種子部と殻斗部に分けて、カロリーメータ(購入予定)で熱量を測定した。同様に葉や枝の熱量も測定した。

(3)生長のパターン解析

ブナの肥大成長のを調べるため、各プロット 10 本のブナの木にデンドロメータ(現有)を設置し、毎月 1 回の回収日に肥大成長を記録する。自動記録デンドロメータをとりつけ、肥大成長の季節変動と年次変動を明らかにする。また、成長錘を抜いて年輪を解析した。年輪の解析には、軟 X 線写真も併用した。

(4)近距離母樹間における両親間距離と交配頻度の関係および花粉プールの多様性の差異

6 母樹から採取した殻斗は実験室に持ち帰ってすぐに堅果を取り出し、合計で 2707 個の堅果を得た。これらの堅果を健全堅果(中身が詰まっている堅果)、虫害堅果、不健全堅果(シイナあるいは途中死した堅果)に区分した。得られた健全堅果の一部は低温湿層処理を約 2 ヶ月間行った後にプランターに播種し、発芽した実生 823 個体から子葉を採取し、成葉と同様の手順で冷凍保存した。

プロット内のブナ 143 個体から採取した葉、および 6 個体の母樹から採取した堅果由来の実生の子葉から DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN)を用いて DNA 抽出を行った。それらはすべてマイクロサテライト 7 遺伝子座 (sfc0018, sfc0036, sfc0378, sfc1105,

sfc1143; FS1-03, SF4-46)における遺伝子型の決定を行った。決定した遺伝子型から最尤推定法による父性解析を実施した。

調査プロット内における母樹からの空間距離に対する交配頻度の差異を検討するため、20mごとに区切った距離階級別(0~20mから140~160mまで)の累積交配頻度を算出した。また、各母樹の全交配数に対する各距離階級内での累積交配数について比率の差の検定を行った。これに加えて、林分中央の3個体および林分南端の3個体ごとに方位角30°ごとの交配頻度も算出し、それと花粉親候補の頻度分布との差をコルモゴロフ・スミルノフ検定により検討した。

(5)「隔離集団の繁殖力低下に及ぼすシイナと開花数の変動と虫害」仮説

ブナでは自家不和合性や近交弱勢が認められており、隔離集団ではシイナが増加することが知られている。しかし、昆虫の食害は、捕食者飽食仮説に関連して広く一般的にブナの豊凶に影響を及ぼす重要な要因であることは認識されていたが、これまで特別に隔離集団と結びつけて議論されることはなかった。Isagiモデルによると、結実コスト/開花コストの比が高いほど開花数の年次変動が大きくなる。鎌田は、隔離集団とシイナと虫害に関する次のような新しい仮説を考えた。

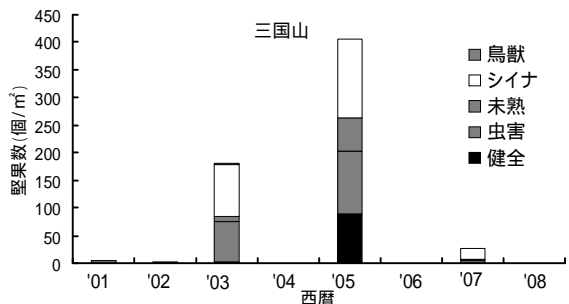
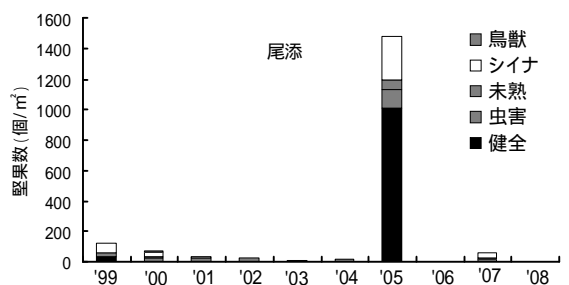
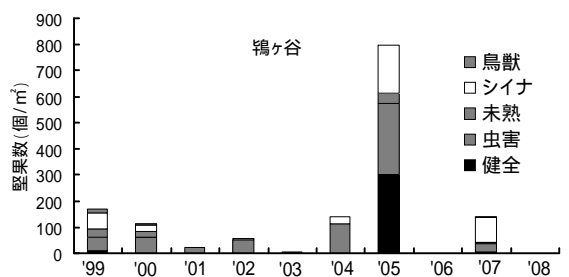
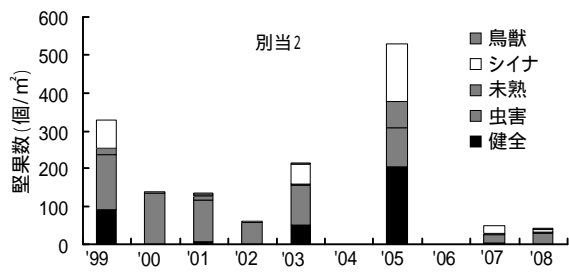
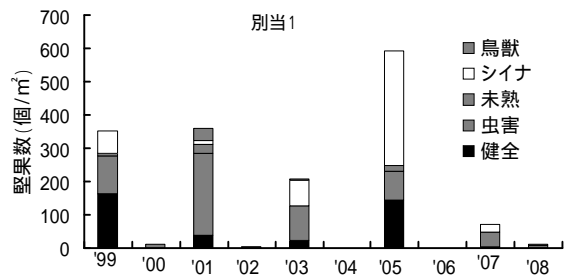
隔離集団では、近交弱勢によってシイナ率が高い。シイナは胚が発達しないため、健全な充実種子に比べると結実コストが格段に低いことが予想される。したがって、隔離集団では結実コスト/開花コストの比が低くなるため、開花数の年次変動が小さくなることが予測された。開花数の年次変動が小さいと捕食者の密度を十分に低く押さえ込むことができず、昆虫の食害からエスケープすることができない。すなわち、ブナの隔離集団では、大きな母集団よりもシイナと虫害の食害が強く働くために、繁殖能力が低下する。4年間でこの仮説を検証してきた。

4. 研究成果

(1)開花数・結実数

調査の結果、健全堅果の生産および豊作年(健全堅果数が100個/m²以上の年と定義)の周期から、以下の3つに分けられた。1~2年に1度結実し、10年間に2度豊作年が訪れた林分(高標高域タイプ)。2~3年に1度結実し、8~10年間に1度豊作年が訪れた林分(中~低標高域タイプ)。3~5年に1度結実し、8年間に1度も豊作年が訪れなかった林分(低標高域タイプ)。林分単位では、健全率に対し開花数(正の相関)と虫害率(負の相関)が有意な関係を持ったことから、標高に無関係に開花数が少なく虫害率が高い年は健全率を下げる原因となってい

ることを示していた。標高と8~10年間の平均開花数・平均健全率・平均虫害率の間には有意な関係はみられなかったのに対し、標高と平均しいな率の間には有意な負の相関関係がみられた。また、平均しいな率と平均健全率の間でも有意な負の相関関係がみられたことから、低標高域での健全率の高低に対する主要な原因としてしいな率が関係していることが考えられた。以上のことから、低標高域のブナ林で結実周期が長く健全堅果生産数が少ない原因として、ブナの生育下限地帯での小規模分散化による高いしいな率が関係していると考えられた。



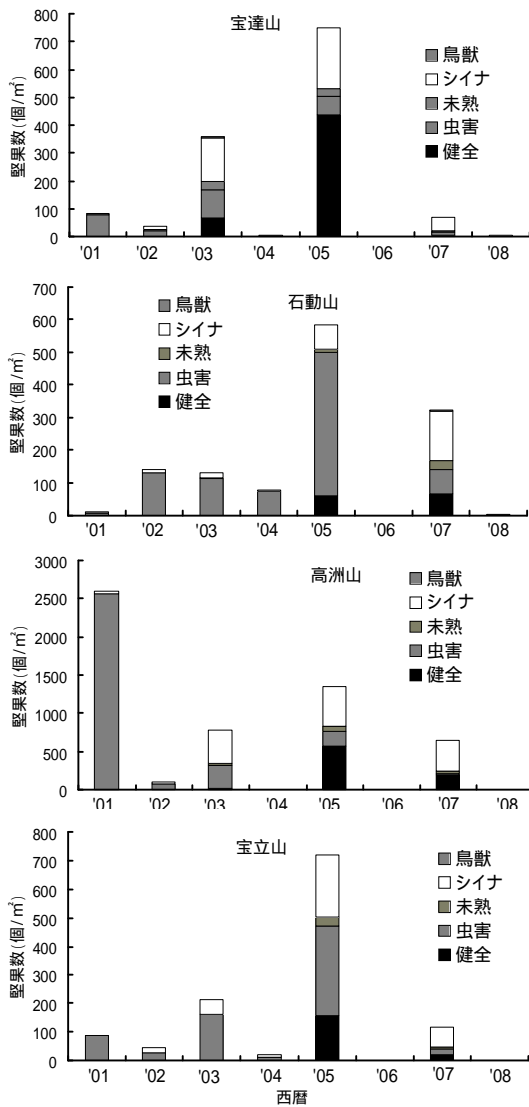


図1 石川県の9箇所のブナ林における種子の落下数と落下原因

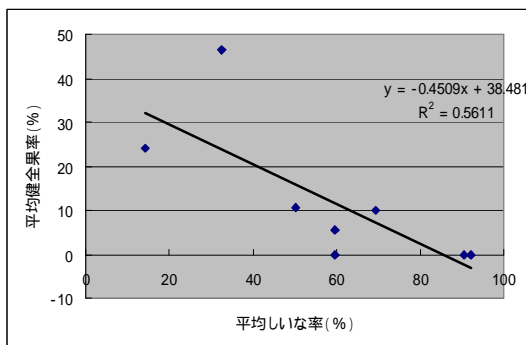


図2 石川県の9箇所のブナ林における9年間の平均しいな率と平均健全果率の関係

(2) 結実コスト・虫害やシイナの結実コストの測定

ブナの雌花由来器官は、開花後1ヶ月の間に重量が急激に発育した。単位重量あたりの

熱量は、7月までは葉と差が見られないが、8月中旬以降急激に増加した。その結果、雌花由来器官の総熱量には、開花後と8月中旬以降の2回の増加期が認められた。これら2回の増加期の間にはほとんど増加しなかった(「停滞期」)。凶作の年のブナヒメシクイの食害は、この「停滞期」の間にほとんど終了する。したがって、ブナヒメシクイに食害されるものの投資量は、熱量レベルで充実種子の約40%と推定された。この投資量は、受精が失敗してできるシイナへの投資量とほぼ同等であった。虫害は停滞期までに食害されるものが大部分であることから、ブナの投資パターンは虫害による損失をうまく回避するように適応しているものと考えられた。

また、ブナヒメシクイが加害する時点では、しいなと受精成功した雌花ゆらいのものは、区別することができないことから、ブナヒメシクイは、しいなと健全果を区別することなく加害しているものと推測された。この点でも、適応的と考えられた。

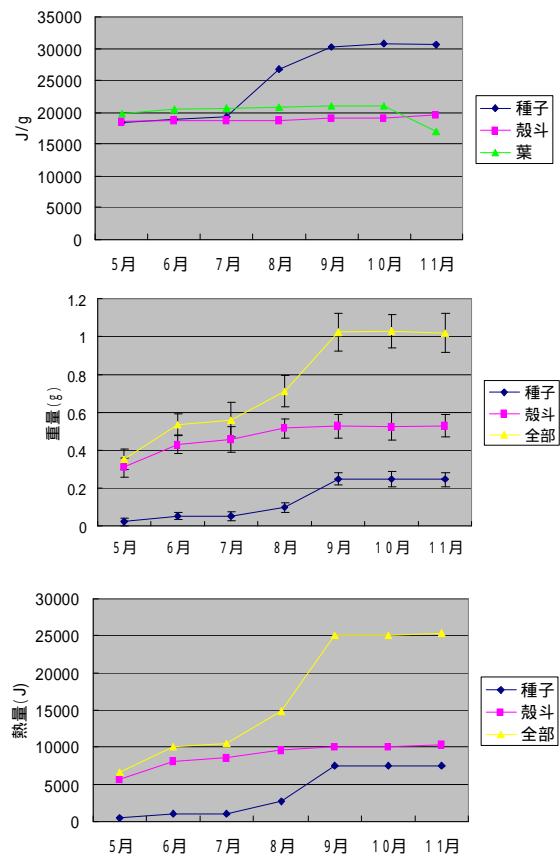


図3 ブナ種子の発達に伴う熱量の季節変化(上:単位重量あたりの熱量,中:乾燥重量,下:総熱量)

(3) 生長のパターン解析

クロスデイティングの結果、16 個体 25 コア試料について年代照合をすることが出来た。これを元に、1688~2006 年(318 年間)

の年輪幅クロノロジー及び年輪内最大密度クロノロジーを作成した。個体間平均相関係数は、年輪幅で0.29、年輪内最大密度で0.14であった。健全果数との関係において、年輪幅、年輪内最大密度共に有意な相関は認められなかった。気候要素との関係について、年輪幅では前年12月の月平均気温と正の相関、前年11月の降水量と正の相関、当年9月の降水量と負の相関、そして前年5月、12月の日照時間と負の相関が認められた(図2)。年輪内最大密度では、当年7月の月平均気温と正の相関、前年10月の降水量と正の相関、当年1月、8月の降水量と負の相関が認められた。年輪内最大密度と日照時間との間には有意な相関が認められなかった。

年輪幅及び年輪内最大密度と健全果数との間には有意な相関が認められなかった。しかし、結実のあった年の年輪幅及び年輪内最大密度は、前年より低くなる傾向がみられた。このことから、健全果数は肥大成長に多少は影響を与えていると考えられる。また、年輪幅、年輪内最大密度共に8、9月の降水量と負の相関関係にあった。また、有意な相関は認められなかったが、8、9月の日照時間と正の相関を示す傾向がみられた。このことから、降水そのものではなく、降水にともなう日照時間の減少が生育に対し負に働いていると考えられる。また、年輪幅、年輪内最大密度共に、冬期の気候要素と高い相関が認められたが、落葉期の気候要素と何故関係があるのかについては不明である。

一方で、葉食性昆虫のブナアオシャチホコによる食害の影響は、年輪に顕著に現れ、とくに、大発生翌年の年輪幅が大きく落ち込んだ。

(4) 近距離母樹間における両親間距離と交配頻度の関係および花粉プールの多様性の差異

父性解析の結果、近距離で交配頻度が高くなる傾向が共通して観測されたが、両親間距離に対する累積交配頻度の上昇傾向は母樹毎に異なり、4haの調査プロット外からの花粉の移入率は15.7%から33.8%の間で変動した。花粉プールにおける対立遺伝子の豊富さの値は8.524から12.803と全母樹を通して同程度となったが、有効花粉親数(Nep)値は2.941から16.340と大きく変動し、Nep値の低い母樹では不健全堅果の生産される割合が高かった。これらの結果から、花粉散布のパターンや堅果充実率は近距離母樹間である程度一致するものの、母樹の立地環境により変動する可能性が示された。

(5) 「隔離集団の繁殖力低下に及ぼすシイナと開花数の変動と虫害」仮説

ブナでは自家不和合性や近交弱勢が認め

られており、隔離集団ではシイナが増加することが知られていたが、有効花粉親数(Nep)値が低い母樹ほど不健全堅果率が高いという、本研究の結果でも支持された。また、石川県のブナ林間で調べた結果では、9年間の平均健全果率としいな率は負の相関関係が認められたことから、しいなが健全果率を毛呈する上で重要な要因となっていた。また、標高の低い場所ほどしいな率が高かったことから、小集団化による遺伝的多様性の低下がしいな率を高くする原因のひとつと推測された。また、しいなは結実コストとしては健全果の40%、主要種子害虫であるブナヒメシンクイが食害する時期の結実コストも同等で、しかも、ブナヒメシンクイはしいなになるべき種子と健全果になるべき種子を区別せずに食害している可能性が示唆された。主要種子害虫であるブナヒメシンクイの食害が終わる時期から、ブナは種子に養分を急激に投入して、種子は急激に生長する。この生長パターンは虫害による損失という点から見てきわめて適応的と考えられた。

Isagiモデルによると、結実コスト/開花コストの比が高いほど開花数の年次変動が大きくなる。隔離集団では、近交弱勢によってシイナ率が高い。シイナは胚が発達しないため、健全な充実種子に比べると結実コストは40%で、結実コスト/開花コストの比が低くなる(40%)ため、開花数の年次変動を小さくしていることが示唆された。開花数の年次変動が小さいと捕食者の密度を十分に低く押さえ込むことができず、昆虫の食害からエスケープすることができない。また、虫害果の結実コストもしいなと同様に低いことから、虫害自体も結実コスト/開花コストの比を低くすることによって、開花数の年次変動を小さくなり、その結果虫害率が高くなる悪循環に陥っている可能性が示唆された。

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2件)

花岡 創・袴田康子・向井 謙(印刷中)ブナ(*Fagus crenata*)近距離母樹間における個体間距離と交配の頻度および花粉プールの多様性の差異. 日本森林学会誌

Kitamura K., Kobayashi M., Kodani J., Yada Y. Genetic diversity of small isolated remnant beech (*Fagus crenata*) populations in Noto Peninsula. Ann. Report Interdiscipl. Res. Inst. Environ. Sci. 27: 23 - 33.

〔学会発表〕(計6件)

竹原優子・安江恒・鎌田直人・武田孝志・徳本守彦(2006)八甲田山・八幡平に生育するブナの肥大成長におよぼす気候要素,種子結実,食葉性昆虫の影響.第55回日本林学会中部支部大会(2006年10月富山市)

涌井幸子・安江恒・鎌田直人・武田孝志・徳本守彦(2008)秩父演習林のブナ肥大成長と気候要素及び結実との関係解析.第58回日本木材学会大会(2008年3月20日つくば国際会議場)

本戸三保子・三好圭・飯尾淳弘・鎌田直人・角張嘉孝(2007)余剰生産量にもとづくブナの豊凶予測.日本森林学会大会(2007年4月2日九州大学)

鎌田直人・小谷二郎・澤田晴雄(2007)ブナヒメシンクイの食害に適応したブナ種子の発達経過.第54回日本生態学会大会(2007年3月愛媛大学)

花岡創・袴田康子・向井譲(2008)林内・林縁におけるブナ(*Fagus crenata*)の花粉を介した遺伝子流動の差異.第57回日本森林学会中部支部大会(2008年10月11日岐阜大学)

小谷二郎・鎌田直人(2009)標高の違いがブナの結実特性と豊凶周期に与える影響.第56回日本生態学会大会(2009年3月19日岩手県立大学)

〔図書〕(計3件)

鎌田直人(2008)ブナの種子食昆虫の生態 p53-70 「ブナ林再生の応用生態学」寺澤和彦・小山浩正編(文一総合出版),310p.

鎌田直人(2008)生物間の相互作用と森の昆虫のダイナミックス p64-73 「エコロジー入門 森の不思議を解き明かす」(矢原徹一責任編集)(文一総合出版),96p.

向井譲(2008)ブナ受粉の分子生態学 p71-79 「ブナ林再生の応用生態学」寺澤和彦・小山浩正編(文一総合出版),310p.

6. 研究組織

(1)研究代表者

鎌田直人(KAMATA NAOTO)
東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授

研究者番号:90303255

(2)研究分担者

安江恒(YASUE KOH)
信州大学・農学部・准教授
研究者番号:00324236

(3)連携研究者

角張嘉孝(KAKUBARI YOSHITAKA)
静岡大学・農学部・教授
研究者番号:60126026

向井譲(MUKAI YUZURU)
岐阜大学・応用生物科学部・教授
研究者番号:80283349

小谷二郎(KODANI JIRO)
石川県林業試験場・森林環境部 専門研究員
研究者番号:40450811