

北の森だより

No.29 令和4年12月

—目次—

研究紹介

- 日本産キイチゴの多様化の歴史 菊地 賢・・・2
- 枝あたりの数でみたトドマツ球果の豊凶について 関 剛・・・4
- 羊ヶ丘落葉広葉樹林の変遷 溝口 康子・・・6
—枯死量からみる40年の変化—

お知らせ

- 令和4年度北海道地域研究成果発表会 ……8



日本産キイチゴの多様化の歴史

チーム長(生態遺伝担当) 菊地 賢

はじめに

キイチゴといえば、みなさんが思い浮かべるのはタルトやケーキを彩るラズベリーやブラックベリーかもしれません。また山で、モミジイチゴやフユイチゴの実を摘んだことがある人もいます。

キイチゴ属は、世界中で 740 種ともいわれる種がある、多様な植物群です。日本でも38種の野生種が自生しています(図1)。

近年、世界各地で分子系統解析が行われ、キイチゴの属の多様化の理解や分類の見直しが進んでいます。しかし、日本のキイチゴ属植物については、研究が遅れていました。そこで、本研究では、日本産キイチゴをほぼ網羅した分子系統解析を行い、日本産キイチゴの起源や多様化の歴史を解明しました。

日本産キイチゴの起源と進化

本研究では、自生種38種のうち、35種を収集することができました。ここでは、葉緑体 *rbcL* 領域および遺伝子間領域 (*trnS-trnG* と *rpl20-rps12*)、核リボゾーム遺伝子 (ITS 領域) を解析に用いました。これは、国外の先行研究でこれらの遺伝子領域を用いているため、その遺伝子配列を参照することで、日本産キイチゴの起源を解明することが可能となるためです。

植物は、頻りに種間交雑を行い遺伝子の交換を行うため、遺伝子によって異なる系統関係を示すことも少なくありません。そのため、近年では、複数の遺伝子領域の系統樹を統合して「系統ネットワーク」を構築し、進化や種分化の実態解明を行うことが、主流となっています。図 2 は、葉緑体遺伝子と核 ITS 遺伝子の系統樹を統合してできた、キイチゴ

属の系統ネットワークです。この図に示されているように、日本産キイチゴは、3つの大きな系統的グループ(A~C)に分かれることが分かりました。

まず、グループ A は、キイチゴ属の進化過程のなかで、早期に分化を遂げた種群です。日本では、ホロムイチゴやコガネイチゴ、ベニバナイチゴ、ゴヨウイチゴ、ヒメゴヨウイチゴがこれに含まれます。これらのキイチゴは、草本あるいは匍匐性の低木になり、日本のなかでも中部地方以北に分布する、「北方系」のキイチゴであることが特徴です。特筆すべきは、ゴヨウイチゴです。ほかの4種は、ユーラシアや北米大陸に、同一種あるいは近縁種が分布しています。しかし、ゴヨウイチゴは、他に近縁種がない独自の系統であることが判明しました。ゴヨウイチゴは、長い歴史のなかで日本列島にだけ生き残ってきた遺存種だといえます。

グループ B は、ミヤマウラジロイチゴ、エビガライチゴ、フユイチゴなどを含む、分類学的にも多様なグループです。このグループについては種間の系統関係は明瞭ではありませんが、フユイチゴ類(分類学的には「*Chamaebatus* 亜属」。常緑の匍匐性の低木で、日本ではフユイチゴ、ハウロクイチゴ、シマバライチゴなどが含まれる)が派生的に生まれた系統であることなどが示唆されます。

興味深いのは、第三の系統(C)です。この系統には、分類学的に言えば「*Idaeobatus* 亜属に属する4つの節(モミジイチゴ節、バライチゴ節、ニガイチゴ節、ハスノハイイチゴ節)」が含まれます。日本産キイチゴの半数を占める 19 種がこの系統に属します。この系統に属する種は、コジキイチゴなどのように東



図1 日本産キイチゴ属植物の例

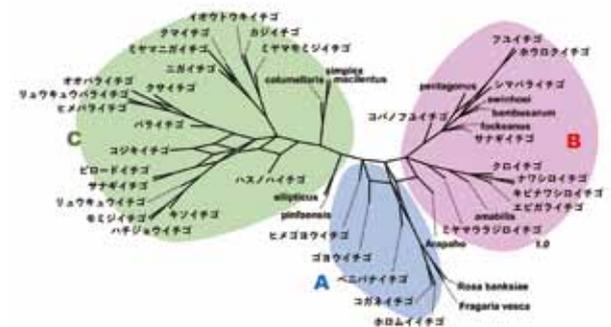


図2 葉緑体遺伝子および ITS 領域の系統樹を統合した系統ネットワーク。日本産キイチゴは、大きくA~Cの3つの系統グループに分かれた。

南アジアやインドにまで分布している種もありますが、主として東アジア固有であり、東アジアで多様化を遂げた系統ということが出来ます。また、この系統のキイチゴには、共通の特徴があります。それは、地下茎による栄養繁殖を行うことです。

栄養繁殖様式の進化

たとえば路傍で普通に見られるナワシロイチゴ(グループ B)を見てみましょう。ナワシロイチゴは、横に這いながら新しい株を形成して、繁茂していきます。キイチゴ属ではこのように、茎から発根、発芽して次の個体が繁殖する栄養繁殖を行うのが一般的です。ナワシロイチゴの場合、地面に這った茎の先が接地して発根し、娘株となります。このような栄養繁殖様式を「布石型」と呼ぶことがあります。

一方、グループ C の系統ではどうでしょうか。例えば林道の脇に生えるモミジイチゴは、1本1本の株は株立ちしていますが、地上茎で他の株とつながっているようには見えません。実はモミジイチゴは、長い地下茎を出して、その先から娘株が地上に顔を出す「地下分枝型」の栄養繁殖を行っています。

キイチゴ属では、「地下分枝型」と「布石型」の2種類の栄養繁殖様式が混在していて、種によってことなります。グループ C の系統では、この栄養繁殖様式が「地下分枝型」に特化しています。

「祖先形質解析」という手法で、キイチゴ属で栄養繁殖様式がどのように進化したのかを推定した結果が、図 3(1)です。その結果、キイチゴ属の原始的系統では「地下分枝型」と「布石型」が混在していましたが、進化の過程で徐々に特殊化していくことが示唆されました。

また、同じ解析を葉の形態についても行いました。ここでは葉の形態を、単葉(モミジイチゴやフユイチゴなど)、羽状複葉(バライチゴなど)、三出～掌状複

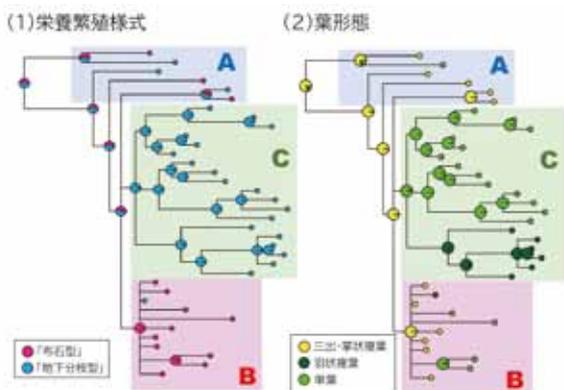


図3 祖先形質解析に基づく、キイチゴ属の栄養繁殖様式と葉形態の進化過程。系統樹の分岐上のパイチャートは、祖先種がどの形質を持っていたかの可能性を示している。

葉(エビガライチゴなど)に区別しています。

その結果、キイチゴでは三出～掌状複葉が祖先的形質であり、グループ C の系統ではそれが単葉または羽状複葉へと特化(固定化)していく傾向が見られました。

このように、日本のキイチゴの半数は、東アジアで多様化した系統に属するものであり、その多様化の過程で、形態的な特殊化を遂げていることが判明しました。

多様化の歴史

では、こうした日本産キイチゴの種分化や多様化は、いつ頃起こったのでしょうか。

遺伝子配列に変異が生じる速度は、ある程度一定であると考えられており、これを利用することで、生物種の系統分岐がいつ起こったか、推定することが可能です。また、化石記録を基に、分岐年代を補正(キャリブレーション)することで、推定はより確かなものとなります。

キイチゴ属で分岐年代推定を行った結果(図4)、グループ A に属する系統は今から 2500~1900 万年前に分岐し、一方、約 1800 万年前頃から、グループ C 系統の多様化が始まったことが推測されました。

このように本研究から、日本のキイチゴが辿ってきた多様化の歴史、進化の過程がわかってきました。このように、日本列島の生物多様性の成り立ちを知ることは、科学的な興味だけでなく、生物多様性を保全していくうえでの基礎的な知見として、重要な意義を持つものです。

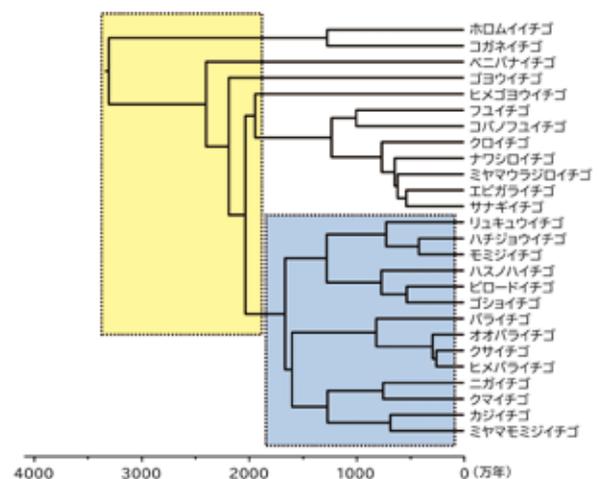


図4 キイチゴ属の分岐年代推定の結果(ITS 領域による)。図では、日本産キイチゴを抜粋して示している。破線(黄塗)はグループ A の系統の分岐年代を、破線(青塗)はグループ C 系統の多様化年代を示す。

枝あたりの数でみたトドマツ球果の豊凶について

森林育成研究グループ 関 剛

はじめに

トドマツの種子の豊凶は、北海道における天然林への若い樹木個体の新規加入、造林用の苗木生産等に関わるため、古くから関心が持たれてきました。種子は松ぼっくり状の実「球果」で生産されます。種子の豊凶を知るには、同じ山域でも標高の違いによる変異⁽¹⁾もあることから、現地での球果の確認が重要です。球果は、樹冠の上部において、主に枝の上面で形成されます。このため球果の有無の確認には技術と時間を要します。確実に球果数を知るには高所作業車を用いる⁽²⁾方法もありますが、機材の安全な設置が必須です。近年では、無人航空機による上空からの撮影画像から球果を判定し、豊凶の評価に使用する方法も開発されています⁽³⁾。

一方、球果数の確認後における豊凶の判断に関し、統一された基準はありません。その状況をふまえ、17年間の枝あたりの雌花芽数の変動に着目しました。雌花芽は球果に成長する器官です。豊凶判断の目安として着目した理由は、雌花芽の段階で明瞭な凶作が存在するためです。

トドマツの雌花芽は初夏に伸長した枝の軸上に形成されます。休眠後、雌花芽は翌年開花して受粉します。受粉した年の秋に種子が飛散します。当年枝の伸長は1年1回のため、雌花芽の生産された年は枝の伸長年から推定できます。

推定された雌花芽数による豊凶の特徴

雌花芽数の年による変動は、後志地方喜茂別町中山峠付近の国有林で針広混交林に生育する、幹の通直なトドマツ林冠木で調査しました。成長段階では、雌花芽数の計測対象期間前に成熟していたと推定される個体を調査対象としました(表1)。年齢については、生長錐サンプルを得た高さまでの樹高成長の変異幅を考慮して、推定年齢の範囲を示しています。

雌花芽数の推定対象の枝は、幹の先端で分枝後3-5年目に相当する、枝の主軸としました(図1)。森林の上層に出ている幹の先端では1-5本の枝が分枝します。調査対象として、それぞれの年齢の枝で損傷等のない枝を選びました。雌花芽の確認は、調査対象個体に登って過去に伸長した部位の年齢等を確定後、痕跡(球果、枯死した雌花の軸など)の有無を調べました。調査対象年あたりで個体あたり3本、17年間で最大51本の枝を調査しました。古い枝での確認作業では、枝の表面を覆う着生植物

および付着した樹脂とほこりの除去を行いました。

表1 雌花芽数の変動を推定した個体。樹高はスチールメジャーによる計測値。年齢の推定では、種子発芽後に幹が地表付近で複数年にわたって匍匐する可能性もあることから、地表面から上方に伸長した期間の長さを推定年齢としました。

個体	樹高 (m) (1998秋)	樹高 (m) (2015秋)	地表面での推定 年齢 (1998秋)
1	17.7	21.7	71 - 80
2	16.9	20.7	62 - 71
3	18.3	21.9	59 - 62
4	19.8	22.9	65 - 68
5	19.1	22.9	62 - 71
6	15.8	21.2	47 - 74



図1 雌花芽数の確認・推定の対象とした枝の位置。当年枝が伸長終了した、秋の状態です。数字は幹の先端から分枝してからの成長期間の回数を示します。矢印の範囲で示した部位が雌花芽確認の対象です。幹が伸長を続けていることから、過去の雌花芽痕跡の確認では、より低い位置の古い枝も確認の対象とします。

17年間を通した当年枝あたりの雌花芽数では、調査対象個体の半数以上で、雌花芽の確認されない枝が半数以上を占めていました(表2)。一方、枝あたりの雌花芽数が4個以上になる場合も確認されました(表2)。雌花芽を全く生産しない枝と複数の雌花芽を生産する枝がそれぞれ特定の年に集中していれば、個体としての豊凶が明瞭である可能性

が示唆されます。

表2 個体ごとの調査対象の枝における、雌花芽数が0であった枝および4個以上であった枝の占める割合。両者の合計値を100%から引いた値が、枝あたりの雌花芽数が1-3個であった当年枝数の割合に相当します。

個体	雌花芽数0の 当年枝数割合 (%)	雌花芽数4個以上の 当年枝数割合 (%)
1	56.9	7.8
2	25.5	35.3
3	52.9	17.6
4	74.5	11.8
5	45.8	22.9
6	61.2	14.3

個体ごとでの雌花芽の豊凶については、幹の先端で分枝した枝の数を反映するように算出しました。例えば、3年生の枝に対し、枝あたりの雌花芽数と個体あたりの3年生の枝数の積を求めました。4、5年生の枝でも同様に算出し、これら3つの積の和と3-5年生の枝の総数から、個体ごとに枝あたり平均値を算出しました。

秋の時点での枝あたりの平均雌花芽数においては、年による明瞭な変動が確認されました(図2)。豊作については、調査個体の半数以上での枝あたり雌花芽数が4個以上の年において、調査個体すべてで枝あたり雌花芽数が平均1個以上でした(2007、2010、2013)。一方、凶作については、2000、2011、2014年に調査個体のすべてで枝あたりの雌花芽数が平均1個未満でした。この3つの凶作年の前年には、すべての調査個体で枝あたり平均1個以上の雌花芽が確認されていました。

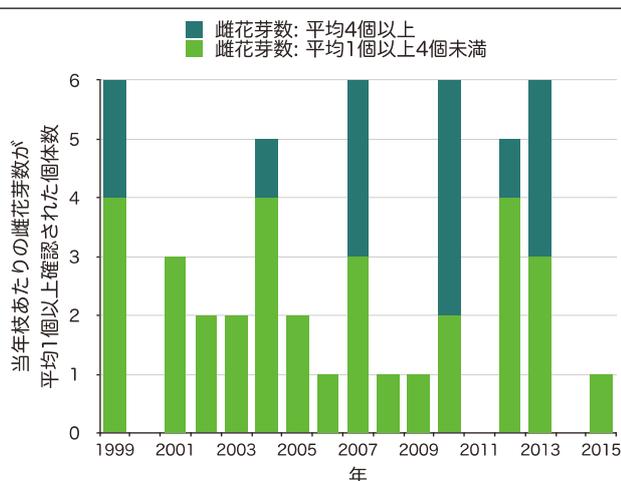


図2 秋の時点における、当年枝あたりの雌花芽数が平均1個以上確認された調査個体の数。彩色部分のない年では、観測対象の個体すべてで枝あたりの雌花芽が平均1個未満であったことを示します。濃色の部分では、枝あたりの雌花芽数が4個以上の個体数を示します。

豊凶の指標としての枝あたりの数

観測で得られた結果から、枝あたりの雌花芽数は球果の豊凶の指標の候補として使えそうです。雌花芽はサイズが小さいことから、現場への適用では、開花中の雌花・成長途上の球果を上空から撮影して確認するのが現実的です。

個体ごとの観測では、雌花芽生産の個性があります(図2)。このため、林分あたりの豊凶を検出するには、観測個体数を多くすることが、個体あたりで観測する枝の数を多くするよりも有効であると予想されます。一方で、枝あたりの平均雌花芽数が4個以上の個体が多い年には調査対象個体すべてで平均雌花芽数が1個以上、すなわち事実上の豊作となっていました。豊作の検出に関し、枝あたりの雌花芽、球果の数における、「平均4個以上」は一つの目安として利用できる可能性があります。

引用文献

- (1) 倉橋明夫・濱谷稔夫(1981)トドマツの垂直分布に伴う変異. 東京大学農学部演習林報告 71:101-151.
- (2) Hisamoto Y & Goto S (2017) Journal of Forest Research 22 (3):195-198.
- (3) 花岡創(2021)日本森林学会誌 103:372-377.

羊ヶ丘落葉広葉樹林の変遷

－枯死量からみる 40 年の変化－

寒地環境保全研究グループ 溝口 康子

はじめに

札幌市南部に位置する焼山(標高 262m)は北海道に多くの人が入植した 1900 年前後に数回の山火事があったことが記録されていて、山の名前の由来となったと考えられます。この焼山周辺は羊ヶ丘と呼ばれ、シラカンバをはじめとする落葉広葉樹林が広がっています(写真 1)。山火事後に成立したこの森林には、樹齢 100 年を超えるようなシラカンバも見られます。山火事や風害などの跡地にいち早く侵入する先駆樹種(パイオニア)のシラカンバの寿命は 100 年前後とされていて、羊ヶ丘では別の樹種への遷移が進んでいる最中です。

1974 年に林業試験場北海道支場(当研究機関の前身)が羊ヶ丘に移転したのを機に羊ヶ丘実験林が設定され、落葉広葉樹林の調査が開始されました。その後 2004 年の台風 18 号により多くの樹木



写真 1 羊ヶ丘に広がる落葉広葉樹林



写真 2 2004 年の台風による被害の様子

が風倒により枯死し(写真 2)、林相に大きな変化が生じています。

樹木は光合成によって CO_2 を吸収する一方、枯死すると、微生物により分解され CO_2 として大気に放出されます。そのため、森林全体の CO_2 吸収・放出量を見積もるためには、枯死木の量は重要な要素となります。そのため、本数だけでなく量にも着目して枯死木の変化を調査しました⁽¹⁾。

本数と現存量(乾燥重量)の変化

調査開始当初、シラカンバは本数では全体の 5 割、現存量(乾燥重量)にすると 6 割を占めていました。2004 年の台風で樹木の本数、現存量は激減しましたが、シラカンバの割合は大きく変わりませんでした。しかし、2009～2010 年ごろから急激にシラカンバの割合は低下しました(図 1)。シラカンバが減少している一方、シラカンバ以外の本数、現存量が増加していることが原因です。

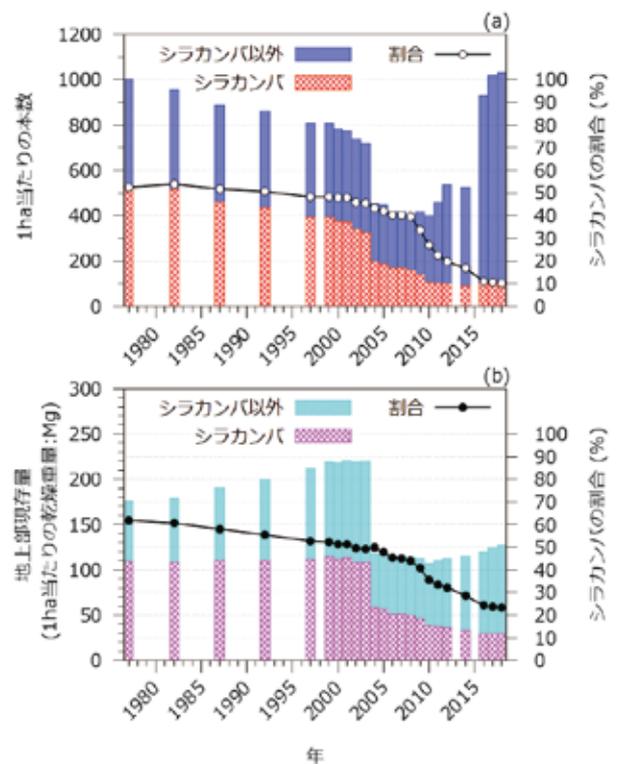


図 1 長期調査区の単位面積当たりの本数と地上部現存量(乾燥重量)およびシラカンバの割合

2004 年の台風被害の程度とその後の枯死量の変化

2004年の台風による被害は、場所によって大きく異なっていたため、これまで行ってきた長期調査区だけでは森林全体を反映できる値が得られないと判断し、平均的な被害エリアと長期調査区を含む強度の被害エリアに調査区を拡大しました。

強度の被害エリアの枯死の大半はシラカンバが占めていました(図2)。平均的な被害エリアでもシラカンバの枯死量が多いことには変わりありませんが、その比率は強度の被害エリアほどではありませんでした。また、平均的な被害エリアの枯死木の乾燥重量は、強度の被害エリアより多くなっていました。これらの理由は、平均的な被害エリアの方が老齢の大きなシラカンバが2004年の台風の際多く生き残り、それらの枯死が続いているためです。

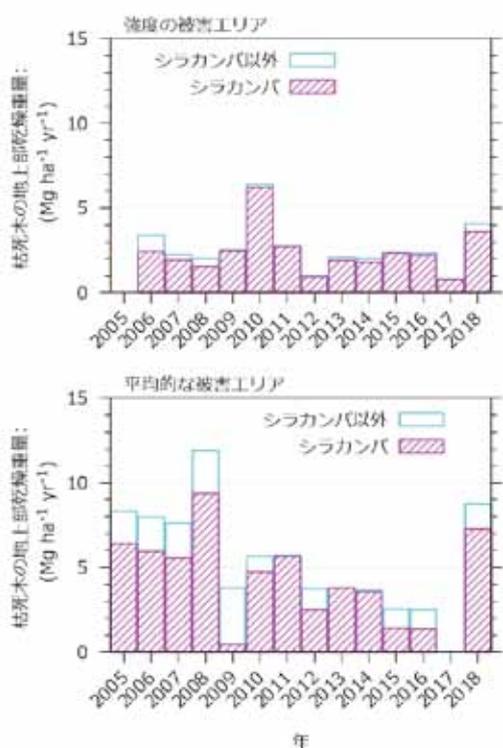


図2 被害の程度の異なる2つエリアの枯死量の変化

本数から計算した枯死率と乾燥重量から計算した枯死率

全体の量に対して枯死した量の割合を枯死率といいます。一般的には枯死率は本数から計算することが多く、過去の調査は本数から計算した枯死率はしばしば記載がみられますが、乾燥重量から計算した枯死率の記載は、台風などの被害調査などを除いてあまりありません。しかし、森林のCO₂吸収・放出量を予測するモデルでは、乾燥重量から計算した枯死率は重要なパラメータの一つです。そこで、この二つの枯死率の差の有無について調べました。

図3は大型の枯死木が多かったかどうかの指標

となる枯死木一本毎の乾燥重量の平均値と、乾燥重量をもとに計算した枯死率から本数をもとに計算した枯死率を引いた値の関係をプロットしたものです。本数から求める枯死率は、樹木の成長段階によって変化します。稚樹や小径木ほど枯死率は高く、活力のある上層木では低いことが知られています。したがって、上層木が健全な状態を保っている場合、図3の枯死率の差はマイナスと考えられます。長期調査区では、2004年の台風被害以前はほぼマイナスでした。強風によるダメージが影響していたと考えられる2005、2006年や冠雪害のあった2010年、再度台風による被害がみられた2018年などはプラスとなりました。強風などの被害が起こると、枯死率の差はプラスになる傾向がみられました。また、大型の枯死木の多かった平均的な被害エリアでは多くの年でプラスになりました。平均的な被害エリアでは、老齢の大型のシラカンバの枯死が継続していたことが要因です。このように、林冠構成木の衰退によっても、枯死率の差がプラスとなることわかりました。

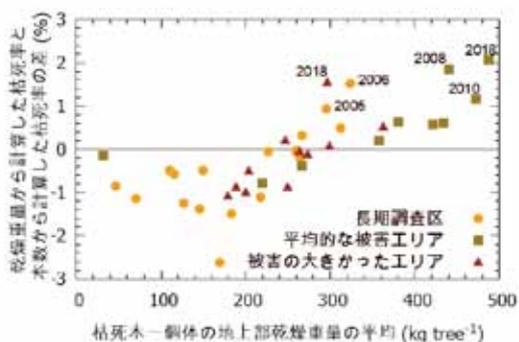


図3 枯死木の平均個体乾燥重量と乾燥重量から求めた枯死率と本数から求めた枯死率の差の関係

おわりに

40年にわたる長期の調査の結果、羊ヶ丘ではまさに主要樹種がパイオニアのシラカンバから別の樹種に移行している段階だということがわかりました。さらに、乾燥重量から計算した枯死率は、本数から計算した枯死率とは一致せず、状況によって両者の関係性は異なることが明らかになりました。森林のCO₂吸収・放出量予測に不可欠な乾燥重量から計算した枯死率の情報はまだ十分でなく、今後データの蓄積が望まれます。

引用文献

- (1) 溝口ら(2021) 老齢シラカンバを含む落葉広葉樹林の枯死率の変化—個体数および現存量をもとにした枯死率の違い—. 日本森林学会誌 103: 291-296.

◎令和4年度北海道地域研究成果発表会のお知らせ

令和4年度北海道地域研究成果発表会を開催します。

日時：令和5年2月13日(月) 13:30～

会場：共済ホール

札幌市中央区北4条西1丁目1 共済ビル6F

動画配信：当日の発表を後日動画配信します。

なお、新型コロナウイルス感染症の状況によっては、会場開催を中止する場合があります。この場合、動画配信のみとなります。詳細は、開催日が近くなりましたら森林総合研究所北海道支所ホームページに掲載します。<https://www.ffpri.affrc.go.jp/hkd/index.html>

北海道支所構内の風景から



豊作のシラカンバ



風に吹きよせられたシラカンバ種子

国立研究開発法人 森林研究・整備機構 森林総合研究所北海道支所 研究情報誌
『北の森だより』 No.29 (27号よりユニバーサルデザインフォントを使用しています)

編集・発行 国立研究開発法人 森林研究・整備機構 森林総合研究所北海道支所(担当:地域連携推進室)

〒062-8516 北海道札幌市豊平区羊ヶ丘7番地

TEL(011)851-4131 FAX(011)851-4167

URL <https://www.ffpri.affrc.go.jp/hkd/>

印刷 ひまわり印刷株式会社

〒053-0815 北海道苫小牧市永福町2丁目1-4

TEL(0144)74-4500 FAX(0144)74-1151

令和4年(2022年)12月28日発行

本誌から転載・複写する場合は、森林総合研究所北海道支所の許可を受けて下さい。

この印刷物は、印刷用の紙へリサイクルできます。



エコマーク商品
古紙パルプ配合率60%
19 107 003
王子製紙株式会社

