

長野県におけるブナ人工林の地理的変異とその影響

—健全な広葉樹林整備のための地域集団における遺伝的多様性の研究—

小山泰弘

長野県の広葉樹種苗の中には、自家採取を行わずに購入している種子も多く、自家採取している場合も天然林からの採取事例は少なかった。

長野県のブナ天然林におけるDNAの地理的変異は、葉緑体DNA、核DNAともに日本海側の系統と太平洋側の系統が存在し、両者には比較的明瞭な地理的構造が認められた。

長野県内に植栽されているブナのほとんどは日本海側系統であり、自生地外の中南部に植栽すると、冬芽の先端が枯損する先枯れが発生した。先枯れは県北部では発生せず、また中南部でも樹高2mを超えると被害率が低下することから、植栽初期の成長停滞を招く被害と判断できた。同様の被害は苗畑でも発生しており、県北部産の種子に由来する苗を中部に植栽した場合には、やはり先枯れによる頂芽枯損が発生していた。

また、県内のブナ人工林の中には、日本海側の系統ではあるが、県内では認められない系統が植栽されており、これらの個体は県内由来の個体に比べて開葉時期が早かった。

キーワード：ブナ、葉緑体DNA、核DNAマイクロサテライト変異、地理的構造、開葉フェノロジー、

1 はじめに

1.1 研究の背景

ブナを始めとする広葉樹の種苗は、スギやヒノキなどの針葉樹とは異なり、林業種苗法の適用範囲外となるため、種苗配布区域に関する制限がなく、全国へ広く流通している（茨城県2005）。

ところが、北海道から九州まで全国各地に広く分布する冷温帯の代表樹種であるブナは、葉面積の違いで日本海側と太平洋側のブナを区分した経緯がある（林1969）ほか、樹型（日浦1996）や種皮厚（Maruta et. al. 1997）が日本海側と太平洋側で異なるなど、地理的変異が存在することで知られている。葉面積の地理的変異は、連続的な変異であることが確認されたものの（萩原1977）、遺伝的な変異を調べた結果でも核DNA（Hiraoka・Tomaru2009など）、ミトコンドリアDNA（Tomaru et. al. 1999など）、葉緑体DNA（Fujii et. al. 2002など）などで地理的変異が報告され、その多くが日本海側と太平洋側で遺伝的な変異があるとしている。

同一種でありながら、地域で形態的、遺伝的に異なっているのであれば、それぞれの地域で成立している集団は、環境に適合し独自に進化してきたと考えられる（Frankham et. al. 2002）。このため、同一種であっても自生地とは異なる場所へ植栽した場合には、環境不適合に伴う成長不良などが発生する可能性があるだけでなく、

将来的には地域外個体との交配による遺伝的攪乱などの問題が懸念されている（吉丸2004）。しかし、遺伝的な変異を考慮した植栽は、三宅島などで行われた（津村・岩田2002）程度で、検討事例は少ない。

1.2 研究の目的

これまでの研究によりブナには、日本海側と太平洋側では、形態的にも遺伝的にも変異が認められており、両地域にまたがる長野県では県内で変異が認められる可能性が高い。ところが、県内で生産されている広葉樹については、針葉樹とは異なり種子源が把握されていないため、天然林で地理的変異が見つかったとしても、その後の対策などを検討することが難しい。

そこで本研究では、長野県内における広葉樹種苗の種子源を明らかにするとともに、県内におけるブナの地理的変異について、遺伝学的な見地から解析を行った。さらに、異なる地域でブナを育てた場合の影響を調べるため、人工林及び苗畑での生育実態を調査した。

これらの研究については、以下の研究項目により実施した。

2章では、長野県内で生産されている広葉樹全体を対象として、生産者からの聞き取り調査により種子源を把握した。

3章では、長野県におけるブナの地理的変異を検討するため、既往の文献等で地理的変異が

報告されているもののうち、葉緑体DNAと核DNAによる解析を行い、長野県内での地理的変異を整理した。

4章では、実際に山地へ植栽された人工林で葉緑体DNA解析による種子源の推定を行い、自生地とは異なる地域へ植栽した場合の生育状況を調査した。

5章では、長野県で生産されているブナ苗木の生産状況を調査して、自生地とは異なる環境で苗木生産を行った場合の影響を調べた。

6章では、これまでの結果を受けて、長野県におけるブナ人工林の地理的変異とその影響についてまとめとした。

なお、本報告は環境省地球環境保全等試験研究「自然再生事業のための遺伝的多様性の評価技術を用いた植物の遺伝的ガイドラインに関する研究」として、2005～2009年度(平成17～21年度)にかけて実施したもので、得られた成果の一部は林木育種研究発表会(小山2005)、植生学会(小山ら2006、小山2007)、日本森林学会(小山ら2007、高橋ら2007、小山2009a、高橋ら2009、小山ら2010b、平岡ら2010a、Koyama et. al. in press)、日本生態学会(高橋ら2008、小山・陶山2009)、日本森林学会中部支部大会(小山ほか2010)、種生物学会(平岡ら2010b)、長野県環境科学研究会(小山・橋爪2009)及び長野県植物研究会(小山2009c)で発表するとともに、樹木医学研究(小山2009b)、大町山岳博物館の機関誌(小山2010)などで発表した。

あわせて、(財)林木育種協会、長野県山林種苗協同組合、(財)日本植木協会、NPO法人森林再生支援センター等が主催する講演会においても研究内容を公表し、山林種苗生産に関わる生産者や山林種苗を利用する関係者に対する普及啓発も行った。

2. 長野県における広葉樹苗木の生産実態

2.1 目的

長野県における山林苗木の生産量は、2008年度には215万本で、うち90万本が広葉樹であり、広葉樹の苗木生産では、全国でもトップクラスに位置づけられている。

そこで、本県における広葉樹苗木の生産実態について、2002年に長野県林務部及び長野県山林種苗協同組合との共同調査した内容をとりまとめた。本章は林木育種研究発表会で発表した内容(小山2005)に準じている。

2.2 方法

調査は、長野県山林種苗協同組合に加盟する組合員のうち、広葉樹種苗を生産している35名を対象として、生産樹種ごとに種子採取場所、採取方法及び苗木生産量について面接による聞き取り調査を行った。

今回の調査では、32種類の広葉樹あわせて150件の情報が得られたが、生産者により樹種数が異なるため、生産量が少ない樹種については特定の生産者のみの情報も含まれた。

2.3 結果と考察

2.3.1 種子採種源

生産者が育成している広葉樹の種子の採種源のうちで、種子源が特定できたのは、自家採取している場合に限られた。35名の生産者のうちで、100%自家採取した種子を用いていた生産者は7名に留まり、半数の生産者は育成苗木の種子はすべて購入しているので、採種源は不明との回答だった(図2-1)。

種子を購入している生産者から購入先を尋ねたところ、同業の生産者間で種子を取引している事例も多かったが、種苗生産をしていない広葉樹の種子採種を生業としている専門家から複数の生産者が種子を購入していた。専門家によると種子源に関しては、種子の豊凶を睨みながら採取できる場所を探しているため、特定の場所がないという理由で、採種場所は明言されなかった。しかし、凶作などで注文に応じられない場合は、県内外に複数居る専門家同士で採取可能な樹種の情報を交換し、注文に対応しているとのことだった。

このように、広葉樹種子は、生産者の自家採取によるだけでなく、種子採取の専門家が存在

このため、シラカンバのように若齢木で種子が採取できる樹種は、苗畑で生産中の緑化木等

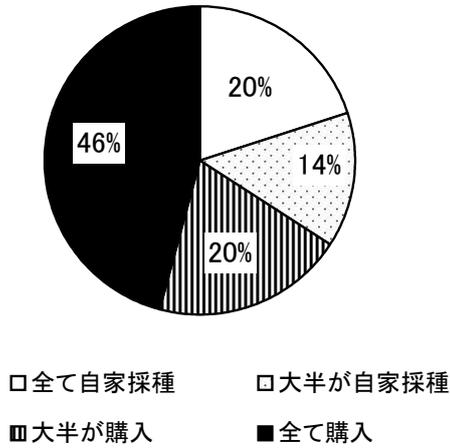


図 2-1 広葉樹種子の入手方法

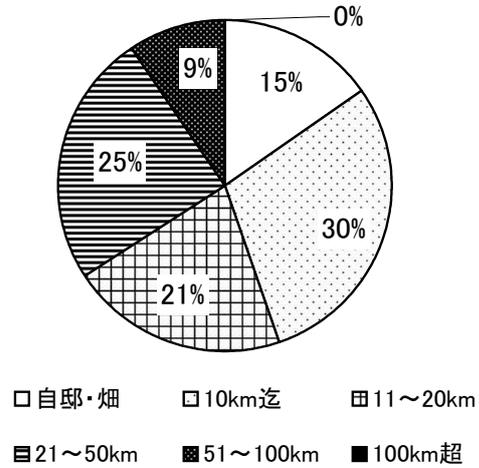


図 2-2 採種源までの距離

表 2-1 広葉樹の主な採取場所

採取場所	主な樹種	選定理由
山林	コナラ・ミズナラ・ブナ・トチノキ	同一樹種が集団で生育している
苗畑	シラカンバ・イタチハギ・ソヨゴ	幼齢期から実を付けるもの
庭木	ヤマボウシ・ヤマモミジ・オオヤマザクラ	近くに花や葉のきれいな個体がある
公園・神社	ケヤキ・カツラ・クヌギ・サクラ類・モミジ類	整備された平坦地にあり取りやすい
河川敷	ニセアカシア・サウグルミ	個体数が多い
道路脇	カツラ・イタチハギ・ホオノキ・ヤマハンノキ	高所作業車が入る

し、彼らが全国規模のネットワークを構築して注文に応じている実態が明らかとなった。また、聞き取り調査の中では、凶作年にケヤキなどの種子が韓国など海外から輸入されることがあるとのことで、種子採取を行う専門家のネットワークが国際的になっている可能性も示唆された。

2.3.2. 種子採取場所

自家採取している種子の採種源は、表 2-1 に示す 6 種類の場所だった。

数千本以上の単位で行われる苗木生産には、種子量がかかり必要である。しかし、種子の結実時期は、苗木生産も忙しい時期に当たり、種子採取に集中して労力をかけることが難しいため、採種場所は採取のしやすさを最優先としていた。

を活用していた。その他の樹種でも庭先を始め、近隣の神社や公園など、自宅から近い場所で効率的に採取できる場所が選択されていた。

実際に、採種源までの距離を尋ねると、日帰りでも現地での採取時間が確保できるような距離だった(図 2-2)。生産地から遠くまで採取に出かける場合も、100km を超えるような遠隔地はなく、50km を超える場合は、ブナ、ミズナラ、トチノキなど結実齢が高いために庭木などでは種子生産が困難であることに加えて、種子サイズが大きいために、一定量を確保するためには多くの採種木が必要となる樹種だった。これらの樹種については、山林での採取が多くなっていたが、急傾斜地などでは種子採取が難しいため、採取に適した立地環境を求めて、仕方なく遠隔地へ向かっていた。

なお、図 2-1 で自家採取と購入を併用してい

た生産者は、自身の苗畑や庭などの近接地で採取できる樹種に関して自家採種を行い、遠隔地まで出かける必要があると判断した樹種を購入していた。

また、遠隔地で自家採取を行っている生産者は、採取時にできるだけ多くの種子を確保して同業者へ販売しているとのことで、生産者同士が協力することで、ある程度の種子を確保している状況が伺えた。

さらに、種子採取の専門家から種子を購入している生産者によると、自家採取や生産者間取引よりも確実に種子が確保でき、苗木の生産が効率的になることが最大のメリットであると認識していた。

なお、自家採取を行っている種子採取地として85か所が報告されたが、これらのうち83か所は長野県内だった。長野県外の事例は長野県境に近い岐阜県でミズナラを採取している事例と、新潟県中越地域でブナを採取している事例の2例で、県外とはいえ長野県に近い場所だけだった。

また、ブナに関して採取場所として挙げられたのは、長野県北安曇郡小谷村、飯山市、野沢温泉村と新潟県十日町市で、一部には市町村界を超えた種子採取も行っているとのことだった。

2.3.3. 種子の採取方法

種子の採取方法としては、落下した種子を集める、種子のもぎ取りを行う、枝ごと切除して種子を採取する方法の3通りだったが、それぞれ、採取環境が異なった。

落下した種子を集めるのは、クヌギ・ミズナラ・ブナ・ケヤキ等が対象で、公園やキャンプ場のように平坦地で林床が整理されている場所を選んでいった。

種子をもぎ取る樹種は、シラカンバやソヨゴ、ガマズミなど樹高が低いうちから種子をつけるものに限られていた。これらは、苗畑で生産中の緑化木や庭木などからの種子採取が大半を占めた。

枝ごと切除して種子を採取する樹種は、風散布などで種子が飛散するために落下後は集められないものや、枝の切除の方が容易に採取できる樹種を対象としていた。これらの採取に当たっては、高枝切りだけでなく、高所作業車なども活用していた。このため、河川堤防沿いや

街路樹、道路の脇など車が走行できる場所に近接していることが条件になっていた。

2.4. まとめ

長野県内で生産している広葉樹種苗の種子源を調べると、生産者の約半数は種子源が不明だった。生産者が自家採取を行っている種子の場合は、長野県内から採取することがほとんどだったが、全国ネットワークを持つ種子採取の専門家が存在している実態が明らかとなったことで、購入している種子については産地系統が不明瞭であると判断できた。

県内で自家採取している種子では、採取のしやすさで採取場所が限定されており、生産者ごとに産地はほぼ特定できた。このため、採取が容易な庭木などの植栽木や苗畑で育苗中の苗木からも種子採取が行われていた。また、ケヤキやサクラ類、カエデ類は、公園での採種も多く、植栽起源の種子が含まれていることが明らかとなった。公園や街路樹などの植栽木は、県外からの納入も多く、産地が異なる可能性もあることから、県内産の自生集団と同一であるとは言えなかった。

なお、県内での造林面積が多いミズナラやコナラ、ブナなどは、公園等での植栽事例が少ないことから山林の採取が多かったが、採取場所は平坦で林床の整理されているキャンプ場など特定の場所に集中しており、同一か所で複数の生産者が競合する場合もあった。加えて、キャンプ場などのように林床の一部が整理されている場合にはその場所でのみ種子が採取されているため、実際には特定の採種木から採取している事例も多かった。

3 長野県におけるブナの地理的変異

3.1. 目的

ブナは、全国レベルでの遺伝的な地理的変異が見つかっている(Hiraoka・Tomaru 2009 など)が、長野県のように日本海側と太平洋側の系統が混じり合う可能性がある領域での調査はほとんどされていない。境界領域にかかる研究では、富士山周辺の関東山地を対象として、葉緑体DNAを用いて、境界領域におけるハプロタイプの変化を調査しており、2 km 程度の短い距離でハプロタイプが明瞭に入れ替わることが報告されており(Kobashi et. al. 2002)、長野県内でも明瞭な区分が出る可能性が高い。

そこで、長野県内の遺伝的な変異を調査して、長野県内における遺伝的変異の実態を明らかにすることとした。本稿の一部は、日本森林学会へ報告(Koyama et. al. in press)したほか、日本森林学会(小山ら 2010b)などで発表したものである。

3.2. 方法

3.2.1. 研究対象

長野県におけるブナの遺伝的変異を見るため、これまでに全国レベルで調査されたブナの研究成果を元に本県の状況について比較検討することとした。その際、本県の置かれている状況が他県と対比できるように、過去に報告された研究成果を活用して、長野県内の実態を解明することとした。そこで今回は、ブナの葉緑体DNA(Fujii et. al. 2002)と核DNAのマイクロサテライト変異(Hiraoka・Tomaru 2009)に注目し、両者が検討した全国の地理的変異の解析方法に準じて、長野県内における葉緑体DNA及び核DNAの地理的変異を整理した。

3.2.2. ブナ葉緑体DNAのハプロタイプ分析

長野県全域のブナ天然林のほぼ全域を網羅するため、集団として成立しているブナ林40集団290個体から分析試料として新鮮葉を採取した。採取は、個体間距離が50m以上離れたブナ成木5個体以上から行った。しかし、長野県の中部ではこうした面積を有するブナ林が少なかったため、県中部などの8集団では孤立木を含む1～4個体のブナ試料も収集した(表3-1、図3-1)。

試料の収集は2004～2008年にかけて行い、改変CTAB法により全DNAを抽出したのち、

葉緑体DNAの解析を行った。

ブナの葉緑体DNAについては、Fujiiら(2002)が分布域全域を網羅した45集団109個体について、葉緑体DNAの

ハプロタイプの変異及びタイプとしては、Fujiiら(2002)によって報告された全国を13に区分するタイプ(A～M)を用いた。

3.2.3. ブナ核DNAのマイクロサテライト変異

葉緑体DNA解析を行った長野県内のブナ林の中で、全県下を広く網羅するとともに核DNAの集団解析が可能と考えられる12集団を調

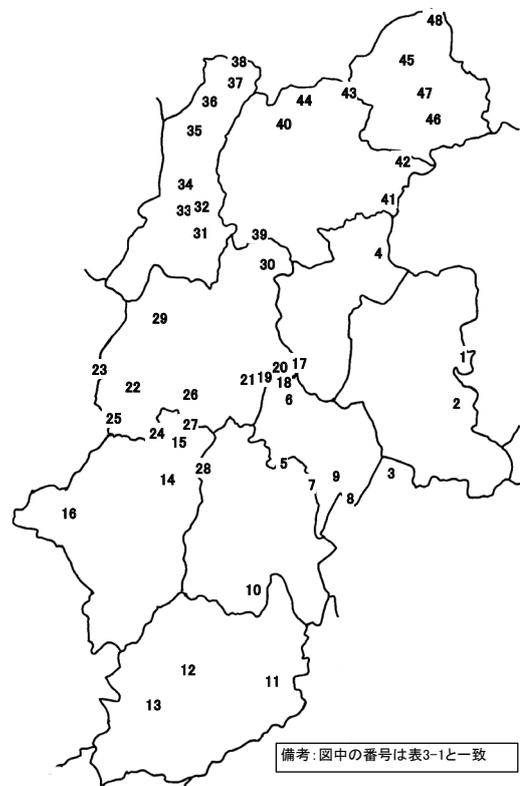


図3-1 ブナ葉緑体DNA調査地位置図

表 3-1 葉緑体DNA解析を行ったブナ集団

番号	地事所	市町村名	調査地名	緯度	経度	標高(m)	個体数
1	佐久	佐久市	内山牧場	36° 14'	138° 36'	1,260	5
2	"	小海町	茂来山	36° 06'	138° 32'	1,300	5
3	"	北杜市	清里	35° 55'	138° 25'	1,325	5
4	上小	上田市	大洞	36° 30'	138° 19'	1,270	6
5	諏訪	茅野市	守屋山	35° 58'	137° 59'	1,600	15
6	"	下諏訪町	樋橋	36° 06'	138° 06'	1,200	3
7	"	富士見町	入笠山	35° 54'	138° 10'	1,820	2
8	"	"	葛窪	35° 53'	138° 18'	1,030	2
9	"	"	乙事	35° 55'	138° 16'	1,050	2
10	上伊那	中川村	陣馬形	35° 40'	137° 59'	1,330	5
11	下伊那	飯田市	蛇洞	35° 27'	138° 01'	1,450	5
12	"	阿智村	松沢山	35° 24'	137° 42'	1,400	6
13	"	"	治部坂	35° 20'	137° 40'	1,350	5
14	木曾	木曾町	城山	35° 51'	137° 41'	1,120	5
15	"	木祖村	水木沢	35° 59'	137° 43'	1,230	5
16	"	王滝村	うぐい川	35° 43'	137° 37'	1,000	9
17	松本	松本市	扉峠	36° 10'	138° 07'	1,630	5
18	"	"	二ツ山	36° 09'	138° 05'	1,800	6
19	"	"	前鉢伏	36° 09'	138° 02'	1,600	1
20	"	"	悪沢	36° 10'	138° 06'	1,300	5
21	"	"	牛伏寺	36° 09'	138° 01'	1,000	5
22	"	"	白骨	36° 09'	137° 37'	1,400	1
23	"	"	安房峠	36° 12'	137° 36'	1,600	6
24	"	"	境峠	36° 02'	137° 42'	1,450	5
25	"	"	野麦峠	36° 02'	137° 36'	1,500	5
26	"	塩尻市	霧訪山	36° 03'	137° 56'	1,200	5
27	"	"	榎川桑崎	36° 01'	137° 53'	1,050	18
28	"	"	権兵衛峠	35° 52'	137° 51'	1,550	5
29	"	安曇野市	蝶が岳	36° 18'	137° 45'	1,500	4
30	"	筑北村	四阿屋山	36° 25'	138° 03'	1,380	10
31	北安曇	大町市	海ノ口	36° 35'	137° 51'	900	5
32	"	"	南鷹狩山	36° 30'	137° 53'	1,100	5
33	"	"	小熊山	36° 33'	137° 49'	1,100	16
34	"	"	青木湖	36° 36'	137° 50'	1,000	8
35	"	白馬村	猿倉	36° 44'	137° 47'	1,300	22
36	"	小谷村	南小谷	36° 48'	137° 52'	1,340	5
37	"	"	鎌池	36° 52'	137° 58'	1,180	5
38	"	"	雨飾山	36° 53'	137° 58'	1,300	26
39	長野	長野市	聖山	36° 29'	138° 02'	1,200	5
40	"	"	戸隠高原	36° 45'	138° 04'	1,250	5
41	"	須坂市	米子滝	36° 35'	138° 23'	1,270	5
42	"	高山村	山田牧場	36° 40'	138° 27'	1,640	5
43	"	信濃町	斑尾山	36° 50'	138° 16'	1,250	5
44	"	"	黒姫	36° 50'	138° 08'	1,150	4
45	北信	飯山市	真宗寺	36° 55'	138° 23'	310	5
46	"	山ノ内町	奥志賀高原	36° 48'	138° 32'	1,400	5
47	"	木島平村	カヤノ平	36° 50'	138° 30'	1,460	7
48	"	栄村	野々海	36° 59'	138° 32'	670	5

査地とした(表 3-2、図 3-2)。調査地では、個体間距離を 30m 以上取るようにして、林分内に成立しているブナ約 30 個体 (27~34 個体) から新鮮葉を採取し試料とした。

試料の収集は 2006 年から 2007 年にかけて行い、改変 C T A B 法により全 DNA を抽出したのち DNA の解析を行った。

ブナの核 DNA は、Hiraoka ら (2009) が、実施した核マイクロサテライト 14 遺伝子座 (sfc7-2、sfc18、sfc36、sfc109、sfc161、sfc195-2、sfc305、sfc378、sfc1063、sfc1105、

sfc1143、mfc5、mfc11、mfc12) の遺伝子型を用いた集団遺伝学的な解析により、日本海側と太平洋側の集団間に明瞭な遺伝的分岐が認められている。

今回はこの結果に基づいて、Hiraoka ら (2009) が用いた 14 遺伝子座のうち sfc161 を除く 13 遺伝子座を用いて、目的遺伝子の多型を解析し、遺伝子型を決定した。

決定した個体ごとの遺伝子型をもとに、調査した 12 集団の遺伝的多様性を評価するため、観察された対立遺伝子数 (A)、標準化した対立遺

表 3-2 核 DNA 解析を行ったブナ集団

番号	市町村名	調査地名	緯度	経度	標高(m)	個体数
①	栄村	野々海	36° 59′	138° 32′	670	30
②	小谷村	鎌池	36° 52′	137° 58′	1,180	33
③	上田市	大洞	36° 30′	138° 19′	1,270	33
④	長野市	聖山	36° 29′	138° 02′	1,200	34
⑤	筑北村	四阿屋山	36° 25′	138° 03′	1,380	30
⑥	松本市	安房峠	36° 12′	137° 36′	1,600	33
⑦	木祖村	水木沢	35° 59′	137° 43′	1,230	33
⑧	塩尻市	霧訪山	36° 03′	137° 56′	1,200	27
⑨	〃	榑川桑崎	36° 01′	137° 53′	1,050	34
⑩	佐久市	兜岩山	36° 12′	138° 36′	1,260	33
⑪	大鹿村	小洪	35° 30′	138° 06′	1,300	30
⑫	阿智村	松沢山	35° 24′	137° 42′	1,400	33

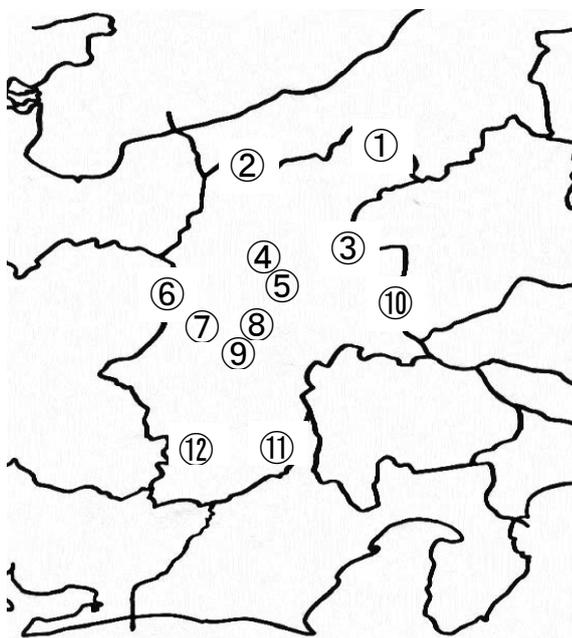


図 3-2 核 DNA 解析を行ったブナ集団の位置
注) 丸数字は表 3-2 と同じ

伝子数を示すアレリックリッチネス (AR)、ヘテロ接合度の観察値 (H_o)、集団内の平均ヘテロ接合度の期待値 (遺伝子多様度) (H_e)、分集団内での任意交配からのズレを示す近交係数 (F_{IS}) を計算し、これらの結果をもとに集団間の遺伝的分化を示す指数 (F_{ST}) を求め、長野県におけるブナの遺伝的多様性を評価した。

また、集団間の遺伝的な構造を解析するため、遺伝的な関係を距離で表す遺伝距離を計算し、この値をもとに集団の系統関係について、近隣結合法による遺伝的類似度図を作成し、系統間のブートストラップ確率を計算させて集団系統樹の信頼性を評価した。これらの集団遺伝学的

な解析については、Hiraoka ら (2009) の方法を用いた。

3.4. 結果

3.4.1. ブナ葉緑体 DNA のハプロタイプ分析

今回解析を行った長野県のブナ天然林 48 集団 309 個体の解析により、Fujii ら (2002) が全国で認められた 13 のハプロタイプのうち、4 タイプ (B・D・E・F) が認められた (図 3-3)。48 集団のうち 44 集団では 1 種類のハプロタイプしか認められなかったが、茂来山 (E・F)、権兵衛峠 (D・E)、安房峠 (B・D) では 2 種類のハプロタイプが認められた。また、榑川桑崎では B・D・E の 3 種類のハプロタイプが認められた。

検出されたハプロタイプの分布をみると (図 3-3)、ハプロタイプ B (図中: ×) は、長野県の北部と安曇野市や松本市などの北アルプス地域で認められた。一方、ハプロタイプ D (図中: ○) は、伊那谷や木曾谷など県南部に認められた。ハプロタイプ E (図中: △) は、県中部の諏訪及び松本周辺に多く認められた。ハプロタイプ F (図中: □) は、県東部の佐久、上田周辺から、須坂市や高山村で認められた。

このように長野県のブナ天然林では、ハプロタイプの分布が地理的構造とほぼ一致しており、2 種類以上のハプロタイプが検出された集団も、それぞれ近隣集団と共通したハプロタイプだったことを考えると、地域によって生育しているハプロタイプが明瞭に区分されていると言えた。

なお、入笠山と榑川桑崎の集団では周囲に D 又は E のハプロタイプが分布しているにもかかわらず、ハプロタイプ B の個体が認められた。とはいえ、確認された個体は入笠山の 2 個体と、

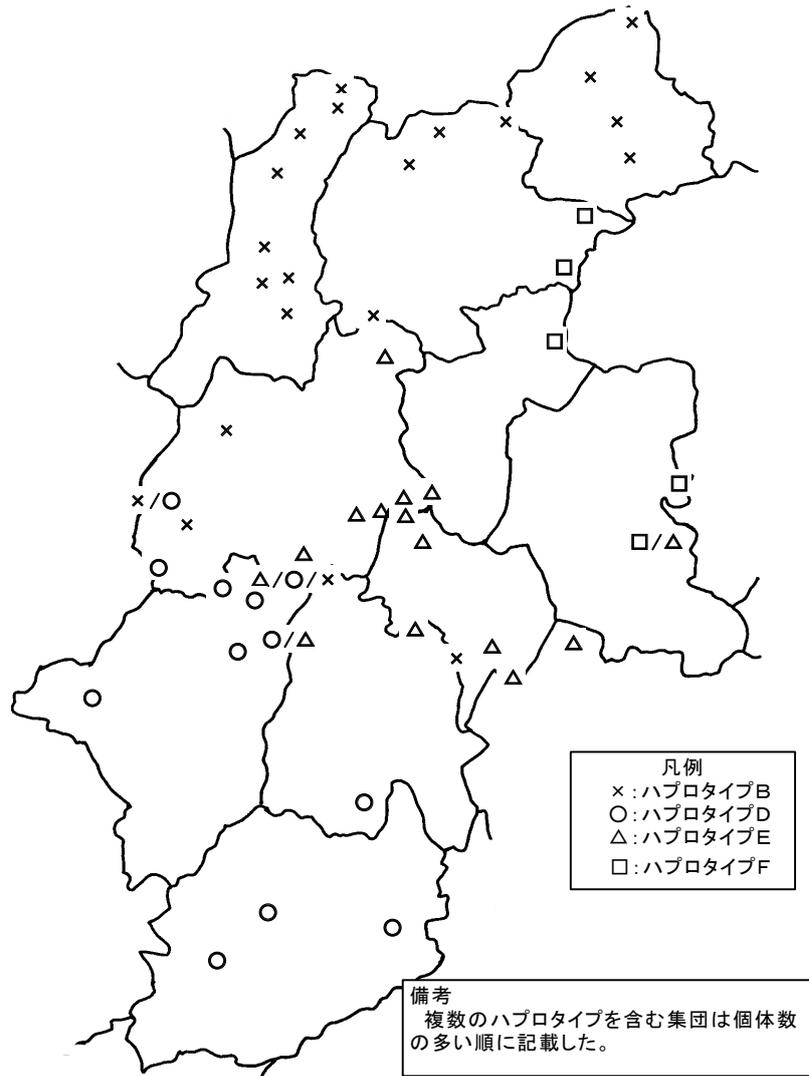


図 3-3 ブナ葉緑体DNAハプロタイプ分布

榑川桑崎で分析できた 18 個体中 1 個体と少数だったことから、何らかの原因で周囲と異なる系統のブナが少数生育していた可能性が考えられた。しかし、どうしてこれらの個体だけが異なる地域集団由来の個体であるのかはわからなかった。

3.4.2. ブナ核DNAの集団遺伝学的解析

長野県内の 12 集団 384 個体の解析に用いた 13 遺伝子座における調査地ごとの遺伝的多様性の結果を表 3-3 に示す。この結果、対立遺伝子数 (A) はどの集団も同じように 13~15 個が検出された。アレリックリッチネス (AR) も集団間での差は見られず、平均 13.14 だった。集団内の遺伝的多様性を示すヘテロ接合度の期待

値 (H_e) は 0.823、ヘテロ接合度の観察値 (H_0) も 0.769 と高く、遺伝的な変異も高いと考えられた。また、近交係数 (F_{IS}) は 0.045 から 0.118 と低かったが、どの集団も有意だった (表 3-3)。

一方、遺伝子座別に集団間の遺伝的分化程度を示す F_{ST} は、13 座の平均で 0.014 と低かったが、統計的には有意 (Sequential Bonferroni $P < 0.001$) であり、集団間で分化していることが確認された。この傾向は、全国の結果 (Hiraoka・Tomaru2009) と同様だった。

長野県の 12 集団における遺伝的類似度図 (図 3-4) の結果と、集団の位置図 (図 3-2) との関係を見ると、長野県の 12 集団は、調査地点①~⑨に当たる中信から北信にかけての地域と東信 (⑩:佐久市) 及び南信 (⑪:大鹿村、⑫:阿

表 3-3 長野県ブナ集団の産地別に見た遺伝的多様性

地点名	サンプル数	対立遺伝子数 (A)	アレリックリッチネス (AR)	ヘテロ接合度の観察値 (H _o)	ヘテロ接合度の期待値 (H _e)	分集団内の近交係数 (F _{IS})
①	29	14.23	13.22	0.743	0.804	0.093 **
②	33	14.15	12.69	0.762	0.800	0.062 **
③	33	14.00	12.83	0.791	0.815	0.045 *
④	32	13.38	12.44	0.763	0.802	0.066 **
⑤	30	14.77	13.71	0.785	0.834	0.076 **
⑥	27	15.08	13.57	0.740	0.813	0.105 **
⑦	32	14.31	12.90	0.742	0.807	0.096 **
⑧	25	13.31	12.95	0.752	0.835	0.118 **
⑨	28	14.77	13.30	0.749	0.829	0.112 **
⑩	32	14.85	13.46	0.810	0.846	0.058 **
⑪	32	14.00	12.93	0.801	0.844	0.066 **
⑫	33	15.15	13.73	0.783	0.844	0.087 **
平均	30.5	14.33	13.14	0.769	0.823	

*p<0.05, **p<0.01

の東南部の集団は太平洋側の系統で、中北部の集団は日本海側の系統と考えられた。

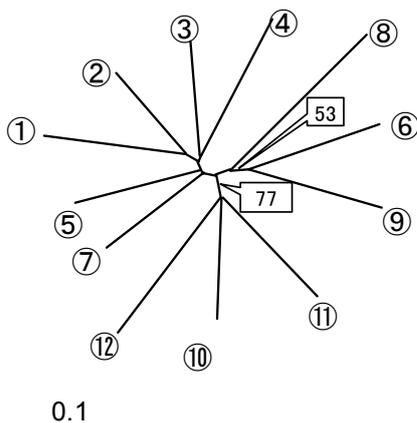


図 3-4 近隣接合法を用いて作成した長野県ブナ集団の遺伝的類似図とそのブートストラップ確率 (>50%)

注) 丸数字は地点名 (表 3-2、図 3-2 参照)

智村) 集団との間に、ブートストラップ確率が 77%となる比較的信頼性の高い分岐が認められた(図 3-4)。なお、全国のブナ 23 集団で行った核 DNA マイクロサテライトを用いた解析 (Hiraoka・Tomaru 2009) では、日本海側と太平洋側の 2 つの系統が、ブートストラップ確率 100%で明瞭に分割されていた。全国 23 集団の解析には長野県の集団は含まれていないものの、長野県の 12 集団は地理的な関係と遺伝的な類似度図がよく似ており、比較的信頼性の高い分岐確率で分かれていた。このことから、長野県

3.5. 考察

今回調査を行った長野県内のブナにおける葉緑体 DNA の変異と、核 DNA マイクロサテライト領域の変異では、どちらの場合にも明瞭な地理的構造が確認され、長野県内には、日本海側の系統と太平洋側の系統の両方が生育していることがわかった。

今回見つけた、県内の葉緑体 DNA ハプロタイプ(図 3-3)を、Fujii ら (2002) が解析した全国の地理的変異と比較した。Fujii ら (2002) によると、B は岩手県などの東北地方から新潟、京都、鳥取県にまたがる本州日本海側に広く分布している集団だった。一方、D は愛知県周辺、E は富士山周辺でみつかっており、いずれも長野県南部などの太平洋側に分布するタイプだった。また、F については、関東地方と紀伊半島に分断しているが、いずれも太平洋側に位置した集団だった。これらの結果から、B タイプは日本海側のブナに相当し、D、E、F の 3 タイプが太平洋側のブナと判断できた。

この結果と今回の結果を重ね合わせて考えると、葉緑体 DNA ハプロタイプでみた長野県のブナは、北部及び北アルプス地域に日本海側系統のブナが分布し、それよりも南の地域に太平洋側のブナが分布していると判断できた。

一方、核 DNA 12 集団による地理的変異は、日本海側に区分される集団が中信と北信に分布

し、東信と南信が太平洋側と判断された。

両者の結果をあわせて長野県内のブナの遺伝的変異を考えると、北アルプス周辺や県北部といった多雪地域は、葉緑体DNAでみても核DNAでみても日本海側の系統に属する集団であり、日本海側系統のブナであると判断できた。

これらの地域は、植物群落区分から見ると(福島ら 1995)、日本海側ブナ林を代表するブナーチシマザサ群集に相当しており、植生面から見た日本海側のブナ林が遺伝的な解析でも同様の傾向を示していた。

一方で、佐久地域及び伊那谷は、葉緑体DNAでみても核DNAでみても太平洋側の系統に属する集団だった。

しかし、両者の中間に当たる上田周辺や諏訪、松本周辺では、葉緑体DNAの解析結果と核DNAの解析結果が異なった。当地は、葉緑体DNAの結果でみると太平洋側の個体群であると判断されたが、核DNAでは日本海側に該当すると判断された。このうち、松本市北部にある筑北村四阿屋山では、日本海側に見られるマルバマンサクと太平洋側にみられるマンサクの両種が混生している(横内・横内 1986)など、植生から見ても日本海側の要素と太平洋側の要素が混在していた。

これまでの研究によれば、ブナは最終氷期最寒冷期には北緯約 38 度に当たる新潟市付近を北限として、それよりも南部の海岸沿いにブナが分布していたと考えられている。この時期には内陸部に位置する長野県にはブナが分布せず、日本海及び太平洋側の海岸近くに生き延びていたと考えられ、その後の温暖化・多雪化に伴って移動・拡大して現在の分布域を確立したと考えられている(Tsukada 1982)。

今回の結果で、長野県の北西部に日本海側系統が分布し、東南部に太平洋側系統が分布していたことは、最終氷期最寒冷期以降に起きた気候の温暖化に伴って、日本海側と太平洋側の海岸部から内陸域への分布拡大がおり、現在見られるような地理的な構造が生まれた結果であると考えられた。

4. 長野県のブナ人工林生育状況調査

4.1. 研究の目的

前章で明らかになったように、長野県のブナは、日本海側の系統と太平洋側の系統の両方が存在しているが、2章で見られたように長野県内の生産者が生産しているブナの種子源は主として北部の日本海側であるため、現在植栽されているブナの中には、天然林とは異なる系統が植栽されている可能性が極めて高い。

そこで本章では、長野県内の人工林に植栽されているブナの系統を把握するとともに、遺伝的に異なる系統のブナが植栽されていた場合には、成長等への影響が見られるのかどうかを検討するため、人工林の遺伝的特性を把握するとともに、生育状況調査を行った。

4.2 研究の方法

4.2.1 人工林のDNA解析

長野県のブナ人工林に植栽されたブナの系統を把握するため、1990年から2006年までに植栽されたブナ人工林のうち、24集団(表4-1)を対象として、人工植栽されたブナから新鮮葉を採取し、3章で実施した改変CTAB法よりDNAを抽出した。1か所の人工林当たりのサンプル数は原則として5個体としたが、採取時に樹型や葉色や開葉状況など、外面的な形態が異なると考えられた場合には個体数を増やした。その結果、今回の調査では24集団の人工林で合計161個体(1集団当たり5~20個体)を採取した。

DNAの解析に当たっては、植栽された系統の把握に有効な手法として、葉緑体DNAハプロタイプによる系統解析を行うこととした。

葉緑体DNAは、被子植物においては母系遺伝することが知られており、ブナのように動物散布によりその分布を拡大する樹種の場合は、通常は遠隔地まで種子が飛散する可能性は極めて低い。このため、母系遺伝する葉緑体DNAハプロタイプは、種苗の祖先系統を把握する手段として有効であると考えられる(Deguilloux et. al. 2003)。なお、本報告の一部は、日本森林学会へ報告した内容(Koyama et. al. in press)に準じている。

表 4-1 葉緑体DNA解析を行ったブナ人工林集団

番号	場所	植栽年	緯度	経度	標高	サンプル数	人工林調査	
							2006年	2007年
A1	栄村 平滝	2002	36°59'	138°32'	680	5	○	○
A2	信濃町 斑尾	2002	36°50'	138°16'	1,250	5	○	
A3	小谷村 南小谷	2004	36°48'	137°52'	1,000	5		
A4	上田市 瀧の入1	1993	36°30'	138°23'	1,380	5		
A5	上田市 瀧の入2	1995	36°30'	138°23'	1,340	5		
A6	上田市 菅平	1997	36°30'	138°21'	1,230	5		
A7	長野市 大岡1	2004	36°29'	138°01'	1,100	7	○	○
A8	長野市 大岡2	2003	36°29'	138°00'	1,250	9	○	○
A9	松本市 山辺1	2004	36°12'	138°05'	1,400	5	○	
A10	松本市 山辺2	2004	36°12'	138°05'	1,370	10	○	○
A11	塩尻市 片丘1	1990	36°08'	138°00'	900	5	○	
A12	塩尻市 片丘2	1998	36°08'	138°00'	900	5	○	
A13	塩尻市 片丘3	1999	36°08'	138°00'	900	5	○	
A14	塩尻市 片丘4	2002	36°08'	138°00'	900	5	○	
A15	塩尻市 片丘5	2006	36°08'	138°00'	900	5		○
A16	松本市 奈川1	1996	36°02'	137°38'	1,350	5		
A17	松本市 奈川2	2000	36°02'	137°38'	1,350	5		
A18	松本市 奈川3	1999	36°02'	137°42'	1,400	5		
A19	松本市 奈川4	2004	36°02'	137°40'	1,320	5		○
A20	川上村 信州峠	2004	35°55'	138°22'	1,390	20	○	
A21	岡谷市 中央町	2000	36°03'	138°02'	870	10	○	
A22	下諏訪町	2005	36°06'	138°04'	1,000	10		○
A23	富士見町 入笠山	1997	35°54'	138°11'	1,770	10	○	
A24	高森町 山吹	2004	35°34'	137°52'	690	5		○

4.2.2. ブナ人工林の生育状況調査

ブナ人工林で葉緑体DNAの解析を行った24集団の人工林のうち代表的な林分で、2006年と2007年に生育状況調査を行った。調査は開葉が開始する5月から展葉が終了する7月にかけて行い、樹高、前年度の年間伸長量及び環境不適合に起因すると思われる生育障害の有無について記載した。

4.2.2.1. 2006年調査

2006年は、表4-1に示した13林分で生育状況調査を行った。調査は調査地内で人工植栽されたブナを対象に、ランダムに100個体以上で実施した。なお、植栽本数が少ない場合などは全数を対象とした。

4.2.2.2. 2007年調査

2007年は、中农信地域のブナ人工林を中心に調査を行ったが、2006年との比較を行うため、栄村平滝(A1)、長野市大岡(A7, A8)、松本市山辺(A10)については、前年度と同じ調査木で調査を行った(表4-1)。

各調査地における調査方法は、2006年の場合と同様とした。

4.2.3. ブナ人工林における開葉状況調査

ブナ人工林で葉緑体DNAの解析を行った24集団のうち、同一人工林内に複数のハプロタイプが出現した集団が認められた。そこで、同一林分でハプロタイプが異なる場合の生育状況を比較するため、松本市山辺調査地(A10)で葉の開葉時期を調査した。葉の開葉時期については、産地間での違いがあること(橋詰ら1996、布川・塚原2005)が確かめられており、ブナのハプロタイプが地理的構造を有している(Fujii et. al. 2002)ことから、ハプロタイプの違いによって開葉時期が異なる可能性がある。

今回は、当該人工林で生育状況調査を行った100個体について、開葉状況を把握するとともに、全個体から新鮮葉を採取して、これまでの方法と同様に葉緑体のDNA解析を行い、葉緑体DNAハプロタイプを特定させた。

これらの結果をもとに、ハプロタイプ区分と開葉時期との関係を整理した。

開葉状況調査は、2006年から2010年までの5年間にわたり、開葉途上の時期に当たる5月中旬に実施し、調査対象木1本ずつkojimaらが示した5段階の開葉段階(kojima et. al. 2003)により開葉状況を区分した。

4.3. 結果

4.3.1. 人工林のDNA解析

今回解析を行った長野県のブナ人工林 24 集団の解析により、Fujii ら(2002)が全国で検出した 13 のハプロタイプのうち、2タイプ (A、B) が検出された(図 4-1)。これらのうちBタイプは、長野県内の天然林でも確認されているが、Aタイプは長野県内には存在しない系統だった。

Fujii ら (2002)によると、Aタイプは、北海道及び東北北部に分布しており、長野県北部にも分布するBタイプとともに日本海側の系統に属するハプロタイプであることから、本県人工林に植栽されているブナは日本海側の系統のみであることが確認された。

また、長野市や松本市など2か所の人工林ではAとBの両方のハプロタイプが検出されており、複数系統が混在して植栽されている場合もあることが明らかとなった。

4.3.2. ブナ人工林の生育状況調査

4.3.2.1. 2006年調査

2006年5~7月に人工林13林分で行った現地調査結果を表4-2に示した。調査時の林齢は3~17年生で、調査林分の平均樹高は40~580cmとなっていた。

長野県におけるブナの造林用苗木規格は、45cm以上となっており、調査地のうちA8とA20の2か所は、植栽時から伸びていなかったが現

地の観察で獣害等が発生しており、この影響と判断できた。

その一方で、植栽木の先端部が冬芽の状態のまま開芽せず、冬芽だけでなく先端部の主軸も一部枯死している立木(以下「先枯れ」という。)が13林分中8林分で観察された(写真4-1)。ブナは芽鱗痕を観察することにより年間伸長量を測定することができるが、今回の調査における

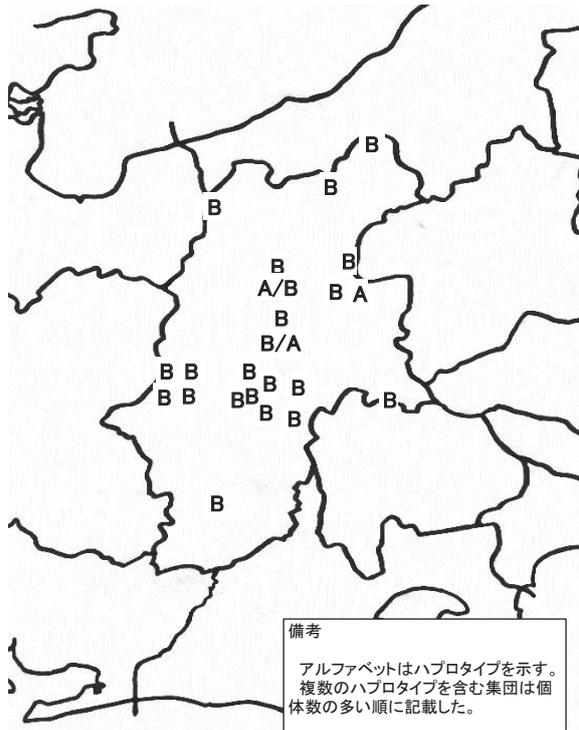


図 4-1 長野県のブナ人工林における葉緑体DNAハプロタイプの分布

表 4-2 2006年 ブナ人工林の調査結果

番号	植栽年	植栽木の葉緑体DNAハプロタイプ	平均樹高 (cm)	2005年の年間伸長量 (cm)	先枯れ本数	調査本数	周辺天然林の葉緑体DNAハプロタイプ
A 1	2002	B	90.1	9.6	0	124	B
A 2	2002	B	83.0	0.0	0	162	B
A 7	2003	B	96.1	16.7	10	104	B
A 8	2004	A/B	44.8	10.5	0	100	B
A 9	2004	B	55.0	0.0	20	50	E
A10	2004	B/A	53.0	0.0	80	100	E
A11	1990	B	572.0	41.5	0	20	E
A12	1998	B	109.2	21.2	30	160	E
A13	1999	B	196.0	25.3	4	31	E
A14	2002	B	116.6	16.2	34	97	E
A20	2004	B	48.3	10.5	69	112	E
A21	2000	B	268.0	36.7	0	112	E
A23	1997	B	212.0	0.0	8	27	E

注：番号は表 4-1 と同じ



写真 4-1 先枯れが起きたブナ

13 林分全体の年間伸長量は、平均で 14.5cm となっており、樹高 5m を超える林分以外は、年間の伸長量がおおむね 30cm 以下だった。一方、先枯れ量が年間伸長量の 30cm を上回る重大な被害を受けた立木は、8 林分中 4 林分で 10% を超えており、植栽木に重大な影響を及ぼしていると判断された。

なお、先枯れ個体の出現割合は地域で異なり、長野県北部の人工林で被害が少なく、中南部で多かった。

3 章で見たように長野県の北部には日本海側系統のブナが自生しており、中南部には太平洋側の系統が見られる。そこで、植栽された地域を葉緑体 DNA ハプロタイプの区分で、周辺に自生しているタイプのブナが植栽された場合と、自生していないタイプのブナが植栽された場合に分けて、それぞれの林分における平均樹高及び先枯れ被害の発生割合を調べたところ、自生地が異なると先枯れ被害の被害率が高かった。

なお、自生地と異なっているにもかかわらず、樹高が高い個体では先枯れ被害がほとんど発生しておらず、樹高が高くなるにつれて被害率が低下する傾向が観察された(図 4-2)。この原因として、先枯れが小さいサイズの個体で起きやすいサイズ依存的な被害である可能性と、成長に伴って生育環境に馴化し被害が減少した可能性が考えられた。ブナの産地別試験地で葉の可塑性を調べた白石らの報告では、10 年生では一部に産地間差異が認められた(白石・渡邊 2003)が、16、17 年生では産地間差異が認められず環境への馴化が起きた(白石・渡邊 2004)とされており、今回の結果もそれと同様の現象である可能性が高かった。

反面、多雪地域で心配される雪圧による倒伏被害は観察できず、日本海側に植栽されたブナ

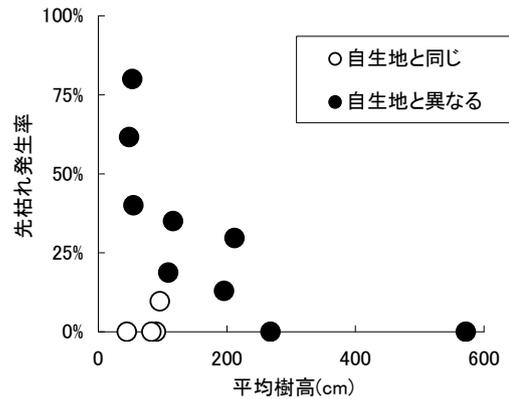


図 4-2 天然林のブナ葉緑体 DNA 系統の地域別に見たブナ人工林の平均樹高と先枯れ発生率の関係

には、獣害を除いて重大な成長阻害となる要因は見られなかった。

4.3.2.2. 2007 年調査

2007 年の調査では、前年と同様に A1(栄村)を除く中南部の調査地すべてで先枯れが認められた。この冬が比較的暖冬だった影響で先枯れの被害率は、2006 年よりも少なかったことと、この年には樹高 3m を超えるブナ林での調査を行わなかったため、樹高との関係は明瞭ではなかったが、周辺天然林の葉緑体 DNA ハプロタイプが D または E の地域に植栽した樹高 1.5m 以下のブナでは先枯れ多くの被害が発生していた。

2006 年と同様の試験地で調査を行った長野市大岡(A7、A8)及び松本市山辺(A10)でみると、長野市大岡では 2006 年よりも被害本数が多少多かったが、松本市山辺では 2006 年よりも少なくなった。しかし、両試験地とも二年連続して被害を受けた立木もあり、先枯れは毎年発生して成長を停滞させていた。

また、2007 年は調査を行った 8 林分すべてで、開葉直後の葉が縮れて枝先が枯死する現象が認められ、晩霜害と判断された。本数被害率は 4~21% で調査地によって異なったが、被害範囲は植栽木の枝先 10cm 程度にとどまっており、晩霜害に起因する立木枯死は観察されなかった(表 4-3)。

ブナは、開葉直後に晩霜を受けると被害が発生する(黒田ら 2001)。また、ブナの開葉開始時期は、日温量指数 113 日度と推定(Kojima

表 4-3 2007 年 ブナ人工林の調査結果

番号	植栽年	植栽木の 葉緑体DNA ハプロタイプ	平均 樹高 (cm)	先枯れ 本数	晩霜害 本数	調査 本数	晩霜害 発生率	平均被害 長(cm)	周辺天然林の 葉緑体DNA ハプロタイプ
A1	2002	B	120	0	20	147	14%	9.6	B
A7	2004	B	107	4	12	107	11%	5.4	B
A8	2003	A/B	165	9	6	165	4%	8.5	B
A10	2004	B/A	84	39	14	91	15%	6.3	E
A15	2006	B	30	5	5	48	10%	5.5	E
A19	2004	B	126	14	8	75	11%	5.6	D
A22	2005	B	242	19	12	55	22%	10.1	E
A24	2001	B	85	10	3	50	6%	7.5	D

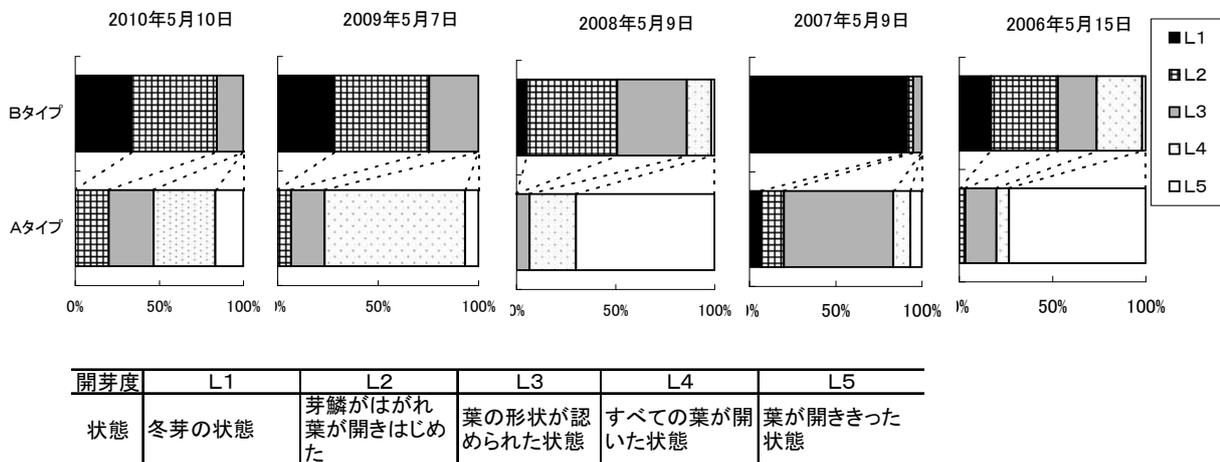


図 4-3 開葉状況調査結果

et. al. 2003) されている。そこで、今回の晩霜害と開葉時期の関係について、各調査地周辺の温度データを収集して、解析を試みた。温度データは A7、A8、A10、A15 の 4 か所は、現地の地上高 150cm に設置した温度ロガー (T&D 社製 TR-52S) で測定した。A1 は、近接地に設置した栄村役場の温度データから解析した。A19、A22、A24 については、近隣の温度データが入手できなかったため調査地から最も近い近隣の気象庁アメダスデータを用いて解析した。

これらの結果から、ブナが開葉するとされた 113 日度には達した時期は、8 か所のブナ人工林周辺の気温データから 4 月 21 日から 5 月 9 日と推定された。一方、気象観測データを分析したところ、すべての気象観測地点で開葉日と推定された日から 1 週間以内に 1℃以下の最低気温が訪れており、霜が発生したと考えられた。

さらに、2007 年春は、豪雪地域である栄村平滝の調査地でも晩霜害が観察された。通常、豪雪地域では積雪により保護されるため、幼齢木の晩霜害は発生しないと考えられるが、2006 年から 2007 年にかけての A1 調査地における最深積雪深は 43cm と非常に少なく、2 月下旬には融雪していた。このため豪雪地域でも、開葉が早まり晩霜害を受けたと判断した。

4.3.3. ブナ人工林における開葉状況調査

A10 の人工林で、生育状況調査を行っている 100 個体を対象として、葉緑体 DNA ハプロタイプを調べ、87 個体のハプロタイプが特定できた。今回特定できたハプロタイプは、長野県北部にも分布する B タイプと、県内には分布せず北海道から東北地方に分布する A タイプで、確認個体数は B タイプが 57 個体、A タイプが 30

個体だった。

2006年から2010年までの5年間にわたって、5月中旬に開葉状況を確認したところ、図4-3に示すように、Aタイプの個体はBタイプに比べて開葉時期が早く、その差はおよそ一週間程度だった。ブナの開葉時期は、地域によって異なり、東北・北海道と北陸産の個体間では、およそ一週間のずれがあるとされている（布川ら2005）ことと一致した。

これらのことから、今回確認されたAタイプのブナは、県外の遠隔地に種子起源を持つ個体であると考えられた。

4.4 まとめ

長野県の人工林には、日本海側に天然分布するブナのみが植栽されていた。人工林の生育状況を調べたところ、先端部が開葉せずに枯死する先枯れ現象が太平洋側の林分で多く観察された。植栽されていたブナは日本海側の系統だったことから、日本海側の系統を太平洋側に植栽したことで、先枯れ被害が発生したことが考えられる。先枯れ被害は植栽当年だけでなく、樹高2m程度になるまで発生し、樹高が高くなるにつれて減少する傾向が認められた。

今後は、太平洋側産のブナを日本海側へ植栽するなど交互移植による実験などを行い、地域を越えた植栽による影響が本当に発生しているのかどうか、更に検討を進める必要がある。

5. 長野県におけるブナ苗木の生産及び生育実態

5.1 目的

前章では植栽された人工林における生育実態を調べ、日本海側系統のブナを中南部へ植栽することで成長阻害が発生する可能性があることを明らかにした。

また、長野県内ではブナの苗木が生産されている（3章）が、種子源が日本海側であり（2章）、4章では植栽木において日本海側起源のブナを太平洋側地域へ植栽することで成長が停滞していた。本県は、県下全域で苗木生産を行っているため、異なる地域で苗木を生産した場合には、苗木段階でも生育状況に違い発生する可能性が考えられる。

そこで、長野県内で生産されているブナ種苗の生産及び生育実態を検討した。なお、本報告は中部森林研究に報告した内容（小山ほか2010）を一部修正したものである。

5.2 方法

調査は、長野県内の林業用種苗生産者のうち、2009年7月時点で、ブナ苗木を育苗していたすべての生産者を対象とした。現地調査に当たっては、長野県林務部が実施している得苗報告をもとに、生産苗畑へ向かい、現地調査を行うとともに苗木生産者から産地、種苗生産の材料、苗畑、苗齢及びこれまでの育苗経過を聞き取った（表5-1）。苗木の調査は、生産地内の標準的な場所に調査区を設け、連続した50本を対象として苗高と根元径を測定するとともに、前年度の芽鱗痕から当年成長量を測定した。なお、2009年の春に出荷を済ませたため、苗畑に残存している本数が50本に満たない場合は、全数を対象とした。ブナの人工林では、前章で報告した先枯れ現象のほかに、主幹の分枝数が多くなる多幹化現象（菅野ら2007）が報告されているため、主幹の分枝数、先枯れ発生の有無を調査した。なお、ブナは豊凶周期が長く、毎年結実しないこと（小山・岡田2006）や、1年以上の種子の貯蔵が困難である（横山1998）ことから、苗齢が異なる場合は産地系統が異なる可能性があること判断して、苗齢を考慮してとりまとめた。

5.3 結果と考察

2009年7月時点における生産者は5名だった。

苗木を生産していた苗畑所在地は、野沢温泉村で1か所、大町市で1か所、山形村で2か所、波田町で1か所だった(表5-1)。なお、野沢温泉村の苗畑には、1年生から3年生までの苗木があった。苗齢は、昨年秋に山取りをした1年生が一番若く、播種直後の当年生稚苗は存在しなかった。

また、種子源については、5名のうち4名は種子を自分で採種しているか、直接苗木を山取りしており、その産地は長野県北部の小谷村と野沢温泉村だった。なお、種子を購入していた生産者も、採種者から「野沢温泉村で採種した種子」として購入していた(表5-1)。4章で行った長野県におけるブナ人工林の葉緑体DNA解析でもみられたように、長野県内に植栽されているブナは、日本海側の系統が植栽されており、今回の聞き取りでも、そのことを裏付けていた。

苗木の成長については、表5-2のとおり、野沢温泉村で育苗されていた苗木はすべて先枯れがなく健全に成長していたが、他の地域では先枯れの被害が確認された。先枯れによる被害率

は苗畑ごとに異なっており、苗齢、産地等との関係は見いだせなかった。一方、主軸の分枝数については地域差が認められなかった。

生産者からの聞き取りでは、大町市と波田町の生産者は、「先端部の枯損は、苗木を育てていると毎年発生する」と認識していた。また山形村の生産者も、「本数は多くないけれども、苗木を作ると先端部枯損をよく見る」としており、今回先枯れが確認された地域では、育苗中の先枯れが恒常的に発生していると判断できた。一方、今回の調査で先枯れ症状が観察されなかった野沢温泉村の生産者からは、「春先に苗木の先端が枯れる症状は見たことがない」としており、長野県北部産の種子を用いて種苗生産を行っていても、育苗している場所によって先枯れ症状の有無が異なっていた。

4章で調べた人工林での調査結果では、先枯れは長野県北部を産地とする苗木を長野県の中南部に持ってきた場合に発生しており、植栽初期に発生する先枯れ症状が苗木を育成している時点でも発生していた。

表 5-1 調査したブナ苗の育成状況

番号	生産者名	苗畑所在地	種子産地	苗木生産材料	苗齢	備考
1	A	野沢温泉村	野沢温泉村	自家採種の種子	3年	村内で採取
2	A	野沢温泉村	野沢温泉村	山取苗	2年	一昨年秋山取
3	A	野沢温泉村	野沢温泉村	山取苗	1年	昨秋山取
4	B	大町市	小谷村	自家採種の種子	2年	販売後の残苗
5	C	山形村	小谷村	自家採種の種子	3年	販売後の残苗
6	D	山形村	野沢温泉村	購入種子	4年	
7	E	波田町	野沢温泉村	自家採種の種子	2年	ポット苗

表 5-2 ブナ苗木の調査結果 (平均値)

番号	調査本数	現在苗高 (cm)	根元径 (mm)	先枯れ発生率	分枝数	前年苗高 (cm)	当年伸長量 (cm)	比較苗高 (苗高/根元径)
1	50	67.8	11.8	0%	1.2	38.2	29.6	57.8
2	50	51.5	8.2	0%	1.1	22.9	28.6	63.2
3	50	28.0	6.6	0%	1.0	16.4	11.6	42.7
4	45	47.9	10.5	53%	1.5	30.0	31.2	47.9
5	50	55.0	15.5	90%	1.8	39.8	15.2	35.9
6	50	56.4	12.0	54%	1.4	36.6	19.8	47.8
7	50	33.3	6.0	50%	1.3	30.0	3.3	56.7

5.4 まとめ

長野県の日本海多雪地域に自生するブナは、寡雪寒冷地域の長野県中部へ移動させることで、冬季に先端部が枯損する先枯れが育苗中の苗畑でも発生していた。今回の報告では、太平洋側を産地とするブナ苗木が生産されていなかったため、太平洋側に自生するブナで先枯れが発生するかどうかは明らかに出来なかった。

しかし、日本海側のブナを太平洋側の寡雪地域に植栽することで、苗木段階から植栽初期までに先枯れが発生して成長不良を起こしていたため、このような苗木の生産を行うことは、育苗期間の増大につながる大きな問題であると考えられた。

6. まとめと今後の課題

長野県は全国でも有数の広葉樹種苗の生産県であるが、種子源が不明瞭な種苗が多く、系統管理が行われていない実態が浮き彫りになった。長野県でも天然林内に広葉樹の母樹林を指定しているが、利用実態は少なく（小山 2005）、系統管理ができた種苗の生産流通を確立させていくためには、多くの課題が残されていることがわかった。

一方、ブナを対象として長野県内の天然林でDNAの地理的変異を調べたところ、葉緑体DNAでも核DNAでも、長野県内には日本海側の系統と太平洋側との系統が存在し、両者には一定の地理的構造が認められた。

しかし、現実に長野県内に植栽されているブナのほとんどは日本海側系統であり、種苗生産の現場でも太平洋側の系統はほとんど見られなかった。日本海側系統のブナは、苗畑で育苗した場合も、山地へ植栽した場合も、太平洋側に当たる中南部では、冬期に冬芽が枯損する先枯れが発生しており、原産地とは異なる環境で育てる事は、成長を阻害する可能性が高かった。

さらにブナ人工林の中には、日本海側の系統ではあるが、県内の天然林には存在していない系統が植栽されていた。これらの種苗は県内の生産者が納入した記録が残されていた。このように、実態として県外産の種苗が県内産として流通していたことは、今後の生産管理体制上の問題といえた。

また、今回見つかった県外産と見られる種苗は、県内産種苗に比べて開葉時期が早く、晩霜害などの影響を受ける可能性が高くなってしまったと思われる。

これらの結果を踏まえて考えると、長野県内でブナを植栽する場合には、日本海側系統のブナは日本海側のみとして、太平洋側でブナを植栽したいときには、太平洋側から種子を採取して育苗したものを利用することが重要であるといえた。

しかし、本県におけるブナの指定母樹林は小谷村の北小谷県有林1か所しか指定されておらず、県下全域のブナを生産するためには、太平洋側に位置する県南部に、適切なブナの指定母樹林を設定する必要があると思われる。

なお、本研究の中では太平洋側のブナを植栽した場合の成長については検討できなかった

め、太平洋側産のブナを太平洋側に植栽した場合には健全な成長が見込めるのかどうかは定かではない。そこで、今後は、太平洋側産のブナの植栽試験を行う中で、長野県内のブナ林を育成する上で有効な対策を検討しておくことが重要である。

また、長野県内で植えられている広葉樹はブナばかりではなく、非常に多くの樹種が植栽されている。近年、DNAの解析技術が急速に進展するなかで、ナラ類 (Kanno et.al. 2004、Okaura et.al. 2007) やヤマザクラ (Tsuda et.al. 2009) など、ここに来て主要な高木性広葉樹に関する地理的変異を調べた報告が増加している。

これらの結果を見ると、多くの樹種で日本国内に地理的構造を持った遺伝的な変異があることが指摘されており、調査が進むにつれてブナと同じように長野県内に遺伝的な境界領域を有する樹種も増加してくる可能性が高い。

最近急速に進化した遺伝学的な研究により、遺伝的に分化した集団は混合されるべきではなく、個別の遺伝的管理が必要であると考えられ、遺伝的な分化に加えて、成長などの適応的な形質も含めて種内の保全単位を検討するべきではないかと考えられるようになってきた (戸丸 2008)。遺伝的変異と、適応的な形質の双方で管理単位を定めようとする動きは、海外では検討されている (Cavers et.al. 2004) が、日本国内では植栽実験などの事例が少ないため、適応的な形質の評価が難しい。

そのため今後は、産地別の植栽試験などを積極的に行って、遺伝子レベルでの地理的変異と実際に植栽した場合の影響を吟味することが重要であるが、植栽試験を行って成果が明らかになるまでには、長い時間がかかることから、今後も時間をかけて研究を進めながら、その時点で最も信頼できるデータを公表し続けていくことが重要である。

なお、最後になりましたが、本研究を進めるにあたり、名古屋大学大学院生命農学研究科戸丸信弘教授、(独)森林総合研究所林木育種センター遺伝資源部の高橋誠特性評価研究室長及び平岡宏一研究員並びに東北大学農学部陶山佳久准教授には現地調査及びデータ解析など研究の推進について、多大なる協力をいただきました。

た。

また、現地調査に当たっては、各地方事務所林務課関係職員に試験地の提供や調査補助などに協力をいただきましたので、この場を借りて感謝申し上げます。

引用文献

- Cavers S. et.al. (2004) Targeting genetic resource conservation in widespread species: a case study of *Cedrela odorata* L. For. Eco. Mane. 197:285-294
- Deguilloux M F et.al. (2003) Checking the geographical origin of oak wood: molecular and statistical tools. Mol. Eco. 12: 1629-1636
- Frankham et.al. (2002) 保全遺伝学入門 (西田睦 監訳) 文一総合出版、752pp.
- Fujii N et.al. (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae). Plant Syst Evol 23: 21-33
- 萩原信介 (1977) : ブナに見られる葉面積のク ラインについて. 種生物学研究 1 : 39-51.
- 橋詰隼人ら (1996) ブナの開芽期の産地および家 系による差異、日林誌 78(4), 363-368
- 林弥栄 (1969) : ブナ. (有用樹木図説 (林木編). 誠文堂新光社. 472pp. 東京). 196-197.
- Hiraoka K, Tomaru N (2009) Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan. J Plant Res 122: 269-282
- 平岡宏一ら (2010a) 種苗配布区域設定のための 核マイクロサテライトマーカーを用いたブ ナの地理的遺伝構造、日林学講 121, CD-ROM
- 平岡宏一ら (2010b) 核 SSR による分布域全体 を 網羅したブナの集団遺伝学的解析、第 42 回 種生物学シンポジウム講演要旨集
- 日浦勉 (1996) : ブナの地理変異とブナ林の種 多様性の維持機構. 日生態誌 46、175-178.
- 福嶋司ら (1995) 日本のブナ林群落の植物社会学 的新体系、日生態誌 45:79-98。
- 茨城県林業技術センター (2005) 茨城県内での 広葉樹の生産状況、茨城県林業技術センター 資料 29 号 : 1-48

- Kanno et. al. (2004) Geographical distribution of two haprotypes of chloroplast DNA in four oak species (*Quercus*) in Japan. J. Plant. Res. 117:311-317
- 菅野学ら(2007)ブナの遺伝的地域特性に配慮した種苗配布範囲設定に関する分子系統地理学的研究、第54回日生態学講。
- Kobashi S et.al.(2006) Distribution of chloroplast DNA haplotypes in the contact zone of *Fagus crenata* in the southwest of Kanto District Japan. J Plant Res 119: 265-269
- Kojima H. et.al.(2003) Bud burst process and late-frost experiments on *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* ssp. *crispula* Vegetation Science 20 55-64.
- 小山泰弘・岡田充弘(2006)ブナを主体とする広葉樹林の造成管理技術の開発、長野県林総セ研報 20 : 1-20.
- 小山泰弘(2005)長野県における広葉樹苗木の生産流通実態、林木の育種特別号:17-19.
- 小山泰弘ら(2006)葉緑体ハプロタイプから見た長野県ブナ天然林の地理的分布、第11回植生学会研究発表要旨集 : B6
- 小山泰弘(2007)長野県のブナ造林木に認められた晩霜害、第12回植生学会研究発表要旨集:B1
- 小山泰弘ら(2007)長野県ブナ人工林の系統と環境適応性、日林学講 118, CD-ROM
- 小山泰弘(2009a)長野県の事例から見たブナの種苗配布にあたっての課題、日林学講 120, CD-ROM
- 小山泰弘(2009b)樹木医学の基礎講座:山地における樹木植栽緑化の問題点、樹木医学研究 13 (3) : 166-172
- 小山泰弘(2009c)DNAの解析から見た長野県のブナ系統、長野県植物研究会研究発表会要旨集
- 小山泰弘・橋爪丈夫(2009)長野県におけるブナの地理的変異、第36回長野県環境科学研究発表会講演要旨集 : 19-20
- 小山泰弘・陶山佳久(2009)複数産地由来の苗木が植栽されたブナ造林地における生育状況の比較 - 地域性種苗を用いる必要性を示す事例として - 第56回日生態講
- 小山泰弘ら(2010a)異なる地域で生産しているブナ苗の生育状況比較、中森研 58:27-28
- 小山泰弘ら(2010b)長野県のブナ集団における核マイクロサテライト変異と葉面積変異の比較、日林学講 121, CD-ROM
- 小山泰弘(2010)長野県におけるブナの地理的変異、山と博物館 55(11) : 2-4
- Koyama Y. et.al.(in press) Japanese beech (*Fagus crenata*) plantations established from seedlings of non-native genetic lineages. J. For. Res.
- 黒田吉雄ら(2001)ブナ・ミズナラの開芽・開葉に与える晩霜害の影響、森林立地 43(2)、75-82.
- Maruta, E. et.al. (1997) Desiccation-tolerance of *Fagus crenata* Blume seeds from localities of different snowfall regime in Central Japan. J. For. Res. 2:45- 50.
- 布川耕市・塚原雅美(2005)産地別ブナの開葉時期、新潟県森研研報 46、19-22.
- Okaura et.al. (2007) Phylogeographic structure and late Quaternary population history of Japanese Oak *Quercus mongolica* var. *crispula* and related species revealed by chloroplast DNA variation. Genes Genet. Syst. 82(6) :465-477
- 白石貴子・渡邊定元(2003)日本列島におけるブナの葉の形態的変化、第114回日林学術講. 94.
- 白石貴子・渡邊定元(2004)日本列島におけるブナの葉の可塑性、第115回日林学術講. 128.
- 高橋誠ら(2007)ブナ葉緑体ハプロタイプの地理的分布とハプロタイプ間の類縁関係、日林学講 118, CD-ROM
- 高橋誠ら(2008)葉緑体 SNP によるブナの系統地理学的な研究 - 分布域をほぼ網羅したハプロタイプ地図の作成 -、第55回日生態学講
- 高橋誠ら(2009)ブナの地理的変異と種苗配布、日林学講 120, CD-ROM
- Tomaru N et.al. (1998) Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. Am J Bot 85: 629-636
- 戸丸信弘(2008)ブナ集団の遺伝的変異と遺伝的構造(寺澤和彦・小山浩正編、ブナ林再生の応用生態学、文一総合出版、東京、310pp.)

- 187-211.
- Tsuda et.al.(2009)Genetic structure of *Cerasus jamazakura*, a Japanese flowering cherry, revealed by nuclear SSRs: implications for conservations. J.Plant.Res.122:367-375
- Tsukada, M . (1982) Late-Quaternary development of the *Fagus* forest in Japanese archipelago. J. Ecol. 32: 113-118.
- 津村義彦・岩田洋佳 (2002) 遺伝的変異性を考慮した緑化とは. 日緑工誌 28: 470-475.
- 横内正・横内文人(1986)中部信州ブナ林の研究 (I)ー東筑摩郡北部、長野県植物研究会誌 19、7-9
- 横山敏孝(1998)ブナ属 (勝田 証・森徳典・横山敏孝著、日本の樹木種子 広葉樹編 林木育種協会、東京、410PP.)、57-63.
- 吉丸博志(2004)広葉樹の植林における遺伝子攪乱、林業技術 748、3-7