

【解説】 シリーズ

日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (5)

ゴヨウマツ (マツ科マツ属)

谷 尚 樹^{*1}

はじめに

ゴヨウマツ (*Pinus parviflora*) はマツ科マツ属に属する常緑高木であり、形態的な変異と分布域の違いから変種キタゴヨウが記載されている (var. *pentaphylla*)。ゴヨウマツとその変種であるキタゴヨウの間には主に2つの形態的な差異が認められる。キタゴヨウでは成熟した球果の種鱗は球果の軸に対してほぼ直角に達するまで完全に裂開するのに対し、ゴヨウマツの球果は完全には裂解しない。また、キタゴヨウの球果の長さはゴヨウマツのそれよりも長い (矢頭 1964)。また基変種であるゴヨウマツはキタゴヨウに対してヒメコマツと呼ばれることもある。ゴヨウマツは鹿児島県大隅半島の高隈山地を分布の南限とし、岐阜県や愛知県からは太平洋側のみに分布し、宮城県阿武隈山地を分布の北限としている。キタゴヨウは静岡県気田を分布の南限、岐阜県を西限とし、脊梁山脈と日本海側に沿って分布し、北海道の渡島半島、日高山脈の芽室岳を北限としている。これら2変種は中部山岳の西端や南端にあたる岐阜県、長野県、愛知県及び静岡県で分布域が接しており、両変種とも尾根や尾根に接した急斜面に優占する (林 1960)。ゴヨウマツは材の削り上がりが良く鋳物の木型やピアノやバイオリンなどの楽器材料として用いられる。美しい樹形と青みがかった葉色より、庭園樹として賞用され、瑞祥、九重や銀八を初めとした様々な園芸品種が開発されている。

ゴヨウマツはマツ属単維管束亜属 (主に五葉のマツが含まれる) の *Quinquefoliae* 節 (*Strobis* 節) の *Strobi* 亜節に属している。この *Strobi* 亜節に属する近縁種はベトナムから中国東南部、台湾を経て我が国まで広く分布しており、*P. parviflora* 複合群として知られている (Mirov 1967)。*P. parviflora* 複合群にはベトナムに分布する *P. dalatensis*、海南島に分布する *P. fenzeliana*、台湾に分布する *P. morrisonicola*、中国の広東省を中心に分布する *P. kwangtungensis*、そして我が国に分布するゴヨウマツが含

まれる (Mirov 1967)。また、同じ *Strobi* 亜節に属し、中国内陸部に分布する *P. armandii* やその変種で屋久島・種子島に分布するヤクタネゴヨウ (*P. armandii* var. *amamiana*)、雲南省からベトナムにかけて分布する *P. wangii* も系統的に非常に近縁と考えられる。ゴヨウマツ、*P. armandii*、*P. kwangtungensis* を含んだマツ属の葉緑体 DNA の塩基配列を用いた系統解析の結果、これらの種は非常に近縁であった。また、*Strobi* 亜節は単系統ではなく、同じ *Strobis* 節の *Cembrae* 亜節に属し、我が国からシベリアに分布するハイマツ (*P. pumila*) やヨーロッパに分布する *P. cembra* と同じクレードに属していた (Wang et al. 1999)。よって、分子系統樹からもユーラシア大陸に分布する *Strobis* 節は近縁であることが示された。分布を見ると、ベトナムから中国東南部、台湾を経て我が国まで *Strobi* 亜節樹種が分布し、我が国から千島、サハリンを経てシベリア、ヨーロッパにかけて *Cembrae* 亜節樹種が分布している。我が国においては *Cembrae* 亜節に属する樹種はハイマツとチョウセンゴヨウ (*P. koraiensis*) が分布しており、*Strobi* 亜節と *Cembrae* 亜節の接点となる地域ではキタゴヨウとハイマツの間に浸透性交雑が観察される (Watano et al. 1996, Senjo et al. 1999)。

キタゴヨウとハイマツの浸透性交雑

我が国のハイマツには幾つかの形態変異が報告されている。ハッコウダゴヨウ (*P. hakkodensis*) はハイマツとキタゴヨウとの自然雑種と考えられた。ハッコウダゴヨウは葉の長さがハイマツより若干長く樹脂溝が2個下面表皮に接して存在しており、球果の種鱗の形状はキタゴヨウに似ているが、種子は極めて小さく不完全な羽を有するか或は持たない (石井 1941)。ちなみにハイマツの球果は裂開せず、種子は翼を持たない。キタゴヨウの球果は裂開し、種子は翼を持つ。これは *Cembrae* 亜節と

*E-mail: ntani@affrc.go.jp

¹ たに なおき 国際農林水産業研究センター林業領域

Strobi 垂節を分ける最も明確な形態差異となっている。また、クビナガハイマツ (*P. pumila* var. *Kubinaga*) は、石井 (1941) によって蔵王山域の刈田岳で発見されハイマツの変種とされた。この変種は、毬果がハイマツに比べて著しく細長く (長さ 7cm、直径 3.5cm)、かつ柄が長い (1cm 以上)。葉の樹脂溝の位置などはハイマツと一致するが、葉肉内に不整形・厚膜の異型細胞が現れる点が著しく異なる。これらの形態変異はキタゴヨウとハイマツの浸透性交雑に起因している可能性が高い。

マツ属のオルガネラの遺伝性は、葉緑体は父性遺伝し、ミトコンドリアは母性遺伝によって後代に受け継がれる。この特性を利用して Watano et al. (1995, 1996) は谷川岳の浸透性交雑帯において、石井 (1938) に従って形態変異 (針葉内の樹脂道の位置) を調べた上で、葉緑体とミトコンドリア DNA 型を調査した。針葉内の厚壁細胞はハイマツ、クビナガハイマツ、ハッコウダゴヨウでは観察されないが、キタゴヨウでは維管束の上下に厚壁細胞が現れる。異型細胞はハイマツ、キタゴヨウ、ハッコウダゴヨウでは出現しないが、クビナガハイマツでは前述のように葉肉内に現れる。ハイマツ、クビナガハイマツ、ハッコウダゴヨウの樹脂道は針葉の切片の中央部分に位置するのに対し、キタゴヨウの樹脂道は中央部分の 3 分の 1 より外側に位置するとされている (石井 1938)。標高の低い地域では針葉のタイプはキタゴヨウ型であったが、標高 1600m を超える低木帯では次第に針葉の形態は中間型かハイマツ型になっていた。標高 1940m を超えると形態はハイマツ型のみが出現していた。しかし、父性遺伝する葉緑体を調べたところ、標高 1940m までの個体全てがキタゴヨウタイプの葉緑体を保有していた。一方、母性遺伝するミトコンドリアでは、標高 1700m の個体と、標高 1500m の高木 1 個体以外の全ての個体がハイマツのミトコンドリアを保有していた。(Watano et al. 1995, 1996)。以上の結果から、ハイマツを種子親、キタゴヨウを花粉親とする交雑がおこり、結果として、一方方向性の

浸透性交雑が起こっていることが示唆された (図-1)。谷川山系の朝日岳と奥羽山脈の東吾妻山で EST マーカーを用いて核ゲノムの浸透性交雑の程度を調べたところ、亜高山性の針葉樹林帯を欠く朝日岳では核ゲノムの浸透性交雑の程度は標高と共にゆっくりと変化していたが、亜高山性の針葉樹林帯の下部にキタゴヨウが分布し、上部にハイマツが分布する東吾妻山では、核ゲノムの浸透性交雑の程度は高くなかった。このことにより、現在の分布パターンにおいてハイマツとキタゴヨウの間に亜高山性針葉樹林帯のようなジーンフローの障壁がある場合には浸透性交雑は妨げられることを示している (Watano et al. 2004)。更に Ito et al. (2008) はアポイ岳の浸透性交雑帯において、空中の花粉を捕獲し、花粉中の葉緑体 DNA の由来を調べたところ、低標高地に分布するハイマツの開花期に多数のキタゴヨウの空中花粉が存在していることを見いだした。また、ハイマツとキタゴヨウから採取した種子の遺伝解析を行ったところ、ハイマツからはごく僅かに F₁ 雑種の種子を検出したが、キタゴヨウからは皆無であった。このことから、開花期のずれ、若しくはキタゴヨウを種子親とした場合の交雑不和合性によって一方方向性の浸透性交雑が生じている可能性が高い。しかし、雑種個体から種子を採取し、遺伝子解析を行ったところ、雑種個体の種子はキタゴヨウ、ハイマツ、そしてキタゴヨウタイプ、ハイマツタイプの雑種の全てを花粉親として交雑していた。一度 F₁ 雑種が形成されると、開花期のずれによる交配前選択や、交雑不和合性は無くなることが明らかになった (Ito et al. 2008)。

この浸透性交雑は北海道南部から関東甲信越の山岳地帯で広く観察される。過去の寒冷期には浸透性交雑が現在キタゴヨウの分布する低標高地域でも広範囲に生じ、形態的にはハイマツのような匍匐性の個体が優占したと考えられる。その後の温暖期に再び浸透性交雑を繰り返し、キタゴヨウの形態を取り戻したが、東北地方の奥羽山脈と日高山脈ではハイマツのミトコンドリアがキタゴヨウに高頻度で取り込まれている (Senjo et al. 1999 ; Tani et al. 2003)。

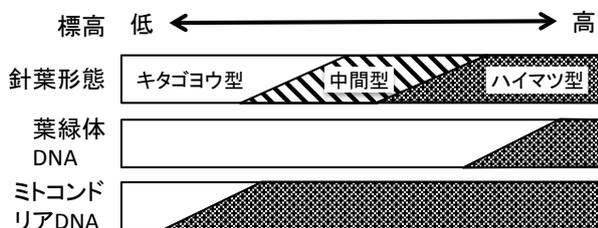


図-1 谷川山系における標高、針葉形態、葉緑体 DNA 及びミトコンドリア DNA 間の関係概念図。葉緑体 DNA はキタゴヨウからハイマツへ、ミトコンドリア DNA はハイマツからキタゴヨウへ浸透している。(Watano et al. 1996 を改変)。

ゴヨウマツの地理的遺伝構造

アイソザイムを用いた核 11 遺伝子座の解析結果によると、核 DNA の集団間分化の程度は小さく、地理的な遺伝的構造も見いだせなかった。しかし、ミトコンドリア DNA の遺伝的分化の程度は非常に大きかった (表-1)。島モデルを仮定し、有効な集団サイズと移住率の積 (N_m) を算出すると、この値は 5.4 となった。すなわち、この推定値は 1 より大きく、ゴヨウマツの移住の効果は遺伝的

表-1 核ゲノムに座乗するアロザイム遺伝子座とミトコンドリア DNA の制限酵素多型を用いたゴヨウマツ (2変種) の遺伝子多様度と遺伝子分化係数

	全集団の遺伝子多様度 (H_T)	2変種内の遺伝子多様度 (H_V)	集団内の遺伝子多様度 (H_S)	2変種間の遺伝子分化係数 (G_{VT})	集団間の遺伝子分化係数 (G_{ST})
アロザイム遺伝子座平均値	0.272	0.271	0.259	0.001	0.044
ミトコンドリア DNA	0.708	0.425	0.092	0.401	0.807

Tani et al. (2003) を改変。

浮動の効果よりも大きいと言える。後述するミトコンドリア DNA の制限酵素多型から算出した $N_e m$ は 0.075 であったので、この値は 1 よりも小さく、遺伝的浮動の効果が移住の効果を上回っている。ミトコンドリア DNA の有効な集団サイズは核のその半分の半分であるが、 $N_e m$ の差は有効な集団サイズの差を遙かに上回っている。この違いは先述の核、ミトコンドリア (オルガネラ) DNA の遺伝性の違いによる散布様式の違いから生じており、核 DNA は両性遺伝するので、花粉及び種子によって散布されるのに対し、ミトコンドリア DNA は母性遺伝なので、種子によってしか散布されない。すなわち、花粉による集団間の移住率が非常に大きいと言える (Tani et al. 2003)。

ゴヨウマツの 2 変種間 (ゴヨウマツとキタゴヨウ) の遺伝的差異も核 DNA では非常に小さかったが、ミトコンドリア DNA では非常に大きかった。このことは同様に花粉を介した 2 変種間の遺伝子拡散は非常に大きく、種子を介した 2 変種間の遺伝子拡散が非常に小さいことを示している。中部山岳の南端に位置する王滝川の集団を除いてミトコンドリア DNA の制限酵素多型 (ハプロタイプ) は両変種間で異なっていた。Tani et al. (2003) ではミトコンドリア DNA に座乗する 2 遺伝子 (*cob* と *nad3*) 内か近傍の制限酵素多型を用いているが、ゴヨウマツの多くが *cob* が E 型、*nad3* が D 型のハプロタイプであった (組み合わせで VI 型)。一方、キタゴヨウはハイマツからの浸透性交雑によるハイマツ由来のミトコンドリア DNA を除くと、*cob* が C 型、*nad3* が A 型のハプロタイプであった (組み合わせで III 型)。王滝川ではゴヨウマツで典型的な VI 型、キタゴヨウで典型的な III 型の両ハプロタイプとも検出されず、2 つの独特なハプロタイプが検出された。このうち多数を占める I 型は *cob* が他集団に現れない独自の A 型であったが、*nad3* はゴヨウマツと同様の D 型であった。もう一つの少数検出された IV 型は *cob* がキタゴヨウと同じ C 型であったが、*nad3* は他集団では見られない C 型であった。このようにゴヨウマツとキタゴヨウの交雑が起こっていると考えられている地域ではミトコンド

リア DNA の構造変異などの突然変異が生じていることが示唆された (図-2)。

核 DNA の集団間の遺伝的差異は非常に小さかったが、出現確率の低い対立遺伝子 (レアアレル) の数を比較すると、西日本のゴヨウマツ集団ではほとんどレアアレルが検出されなかった。レアアレルの比較はキタゴヨウ集団ではハイマツからの浸透性交雑もあるので注意を要するが、同じゴヨウマツが分布する福島県の浪江集団では

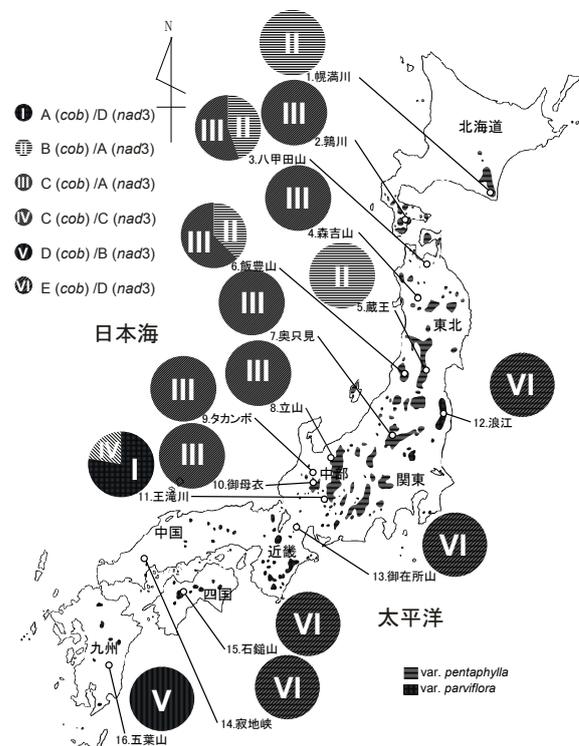


図-2 ゴヨウマツ及びキタゴヨウの天然分布及びサンプリング集団の位置とミトコンドリアハプロタイプの分布。Tani et al. 2003 を改変。

キタゴヨウ集団と同レベルの6個のレアアレルが検出されていることを考えると、最終氷期が終了してから現在に至る温暖期において小集団が進み、遺伝的浮動によって遺伝的多様性を消失している過程にあると考えられる (Tani et al. 2003)。

一方、ミトコンドリア DNA の集団間の遺伝的差異の程度は非常に大きかった。ゴヨウマツでは福島県の阿武隈山地から太平洋側の分布域を通して山口県の寂地峡、愛媛県の石鎚山まで単一のハプロタイプ (VI 型) が検出された。しかし、宮崎県の五葉岳では全く異なるハプロタイプ (V 型) が検出された。これは更に南に分布する同じ *Strobi* 亜節に属するヤクタネゴヨウと関係している可能性も考慮する必要がある。キタゴヨウでは分布域を通じてゴヨウマツとは異なる単一のハプロタイプ (III 型) が検出されたが、日高山脈の幌満川流域と蔵王山麓では供試した全ての個体のミトコンドリアがハイマツのミトコンドリア (II 型) と置き換わっていた。東北の八甲田山と飯豊山では半数弱の個体がハイマツのミトコンドリアを獲得していた (図-2)。

隔離小集団化したゴヨウマツの保全

ゴヨウマツの集団は森林開発や地球温暖化のため小集団・孤立化が進み、主に他個体との交配によって次世代を作出するマツ属においては、自殖の増加とそれによる近交弱勢が危惧されている。前述のように西日本のゴヨウマツ集団ではレアアレルの数が減少していた。しかし、平均ヘテロ接合度の期待値に対する観察値の減少は九州の五葉山集団を除いては顕著では無く、近親交配によるホモ接合体の増加は今のところ顕著ではない (Tani et al. 2003)。

房総半島のゴヨウマツ集団においても小集団化と孤立化が深刻で、2000年に行われたセンサスでは過去25年以内に80%の個体が枯死し、生残個体数は100個体以下であった (尾崎ら 2001)。そこで、Iwasaki et al. (2013) はマイクロサテライトマーカーを開発し、房総半島に残されたゴヨウマツ分集団の遺伝構造と、各分集団内の種子採取木 (母樹) から採取した種子の他殖率及び種子の父性解析による花粉散布パターンを調査した。比較対象とした個体数の多い両神山の集団と比べて、房総半島集団の遺伝的多様性の大きさは遜色なく、個体数が100個体未満に低下した現在でさえ高い遺伝的多様性を維持していた。しかし、採取した充実種子を用いて他殖率を測定してみると、他殖率 (t_m) は両神山集団に比べて著しく低かった (表-2)。また、交配様式の解析に供試した種子集団の花粉親に対する類似性を表す父性相関係数 (r_p) は両

表-2 ソフトウェア MLTR で推定した房総半島と両神山のゴヨウマツ集団における交配様式

	房総半島 集団	両神山 集団
種子採取木の数	16	14
遺伝分析を行った種子の数	145	118
複数遺伝子座から推定した他殖率 (t_m)	0.277	0.778
単一遺伝子座から推定した他殖率 (t_s)	0.198	0.549
二親性近交係数 ($t_m - t_s$)	0.079	0.229
父性相関係数 (r_p)	0.611	0.036
有効な花粉親数 (N_{gp})	1.64	27.78

Iwasaki et al. (2013) を改変。

神山集団に比べて高く、種子集団に花粉親として貢献した個体数を表す有効な花粉親数 (N_{gp}) は1.64個体と低かった。このことはごく少数の近隣個体が花粉親として交配に貢献していることを示している。遺伝解析は充実種子を用いて行っているが、房総集団での充実種子は全生産種子量の約20%に過ぎなかった。残りの80%の非充実種子 (秕) は自殖によるものか、花粉不足による未交配によるものか分らないが、個体密度の低下によって他個体の花粉が十分に散布されていないことが明らかになった。さらに、他個体の花粉を人工交配したところ、充実種子の割合は劇的に増加した (池田ら 2005)。

房総半島集団における各母樹の他殖率は母樹周辺の他個体の分布密度に依存しており (Iwasaki et al. 2013)、隔離・小集団化した遺存集団では健全な交配を維持するための密度管理が必要であることが示された。

引用文献

- 林弥栄 (1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- 石井盛次 (1938) 葉の構造より區別せられたるハヒマツの諸型と其の分布 (豫報). 日本林学会誌 20: 309-324
- 石井盛次 (1941) ハイマツ並に北日本産五葉松類の諸型と其の分布 (IV). 日本林学会誌 23: 47-55
- 池田裕行・遠藤良太・尾崎煙雄 (2005) 房総半島におけるヒメコマツの保全 -人工交配による種子の稔性向上-. 林木の育種「特別号」2005: 10-13
- Ito M, Suyama Y, Ohsawa TA, Watano Y (2008) Airborne-pollen pool and mating pattern in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla*. *Molecular Ecology* 17: 5092-5103

- Iwasaki T, Sase T, Takeda S, Ohsawa TA, Ozaki K, Tani N, Ikeda H, Suzuki M, Endo R, Tohei K, Watano Y (2013) Extensive selfing in an endangered population of *Pinus parviflora* var. *parviflora* (Pinaceae) in the Boso Hills, Japan. *Tree genetics & Genomes* 9: 693–705
- Mirov NT (1967) *The Genus Pinus*. The Ronald Press Company, New York, pp 540–568
- 尾崎煙雄・藤平量郎・大場達之・斎木建一・木村陽子・福田 洋・藤田素子 (2001) 房総のヒメコマツ個体群の現状. 房総のヒメコマツ研究グループ編, 房総丘陵におけるヒメコマツ個体群の緊急調査報告書, 房総のヒメコマツ研究グループ, 千葉, pp 20–27
- Senjo M, Kimura K, Watano Y, Ueda K, Shimizu T (1999) Extensive mitochondrial introgression from *Pinus pumila* to *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 112: 97–105
- Tani N, Maruyama K, Tomaru N, Uchida K, Araki M, Tsumura Y, Yoshimaru H, Ohba K (2003) Genetic diversity of nuclear and mitochondrial genomes in *Pinus parviflora* Sieb. & Zucc. (Pinaceae) populations. *Heredity* 91: 510–518
- Wang XR, Tsumura Y, Yoshimaru H, Nagasaka K, Szmidt AE (1999) Phylogenetic relationship of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast *rbcl*, *matK*, *rpl20-rps18* spacer, and *trnV* intron sequences. *American Journal of Botany* 86: 1742–1753
- Watano Y, Imazu M, Shimizu T (1995) Chloroplast DNA Typing by PCR-SSCP in the *Pinus pumila*-*P. parviflora* var. *pentaphylla* Complex (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 108: 493–499
- Watano Y, Imazu M, Shimizu T (1996) Spatial distribution of cpDNA and mtDNA haplotypes in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 109: 403–408
- Watano Y, Kanai A, Tani N (2004) Genetic structure of hybrid zones between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae) revealed by molecular hybrid index analysis. *American Journal of Botany* 91: 65–72
- 矢頭献一 (1964) 図説樹木学 針葉樹編. 朝倉書店, 東京