

【総説】

遺伝的多様性・地域区分・局所適応から考える地域性種苗の研究と産地試験の活用

永光輝義^{*1}

Genetic diversity, seed zoning, and local adaptation of forest trees: study for seed transfer guidelines and utilization of provenance tests

Teruyoshi Nagamitsu^{*1}

要旨：環境保全のための植林には、その環境に適した地元の種苗、すなわち地域性種苗、をもちいることが望ましい。生物集団の遺伝的変異と適応度との関係を局所適応と雑種強勢および近交弱勢と遠交弱勢の観点から説明し、おもに局所適応と近交弱勢がはたらく樹木集団で地域性種苗の適応度に影響する要因をまとめた。そして、地域性種苗の確立のために必要な遺伝的多様性や地域区分、局所適応の知見を検討した。局所適応と表現型可塑性の知見は産地試験から得られる。開花結実期に達した産地試験地は、自生樹木に対する遺伝子汚染の危険があるが、積極的に活用すべきである。

キーワード：遺伝子攪乱、近交弱勢、遠交弱勢、雑種強勢（ヘテロシス）、表現型可塑性

Abstract: Local seeds, which seem adaptive to the local environment, are desirable to plant trees for environmental conservation. Relationships between genetic variation and population fitness are explained based on local adaptation, heterosis, and inbreeding and outbreeding depression, and factors affecting fitness of local seeds are summarized in forest tree populations mainly affected by local adaptation and inbreeding depression. Development of seed transfer guidelines requires knowledge of genetic diversity, seed zoning, and local adaptation, which can be obtained from provenance tests. Provenance test sites with flowering and fruiting trees are valuable research materials although they are potential sources of genetic contamination with native trees.

Keywords: genetic contamination, hybrid vigor (heterosis), inbreeding depression, outbreeding depression, phenotypic plasticity

はじめに

環境問題への市民の関心の高まりや企業の社会貢献の一環として、市民や企業による森づくりが盛んになっている。このような植林を、環境保全のための植林と呼び、林業のための造林やアートやレクリエーションのための造園と区別することにしよう。環境保全のための植林にはさまざまな目的があるようだ。環境保全の特定の機能、たとえば炭素固定や種の保存、に特化した植林もあるだろう。あるいは、総合的に、自然林や里山景観の再生を目指す場合もあるだろう。このような自然再生を達成するために満たすべき条件として、植林する地域の環境に適応して成林すること、次世代以降もその環境に適応すること、その地域の遺伝的固有性に影響を与えないことなどが挙げられる (Broadhurst et al. 2008 ; Breed et al. 2013)。

よって、環境保全のための植林には、その環境に適した地元の種苗、すなわち地域性種苗、をもちいることが望ましい (McKay et al. 2005)。

樹木にかぎらず、生物は、種内に表現型や遺伝子型の違いがある。さまざまな違いがあることを多様性という。また、それらの違いには、地理的なパターン（構造）がみられることが多い。このような地理的構造をわかりやすく認識するために地域区分がなされる。これらの地理的構造は、過去の分布変遷や系統分化の歴史的産物として生じただけでなく、それぞれの地域環境への適応進化の結果として生じたとも考えられる。したがって、地元の表現型や遺伝子型の一部は地域の環境に局所適応していると考えられている。このようなロジックをもとに、環境保全のための植林と地域性種苗のあり方が議論されてきた。では、このロジックの理論的背景、そして、キ

^{*}E-mail: nagamit@ffpri.affrc.go.jp

¹ 森林総合研究所 Forestry and Forest Product Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8678, Japan
2013年7月25日受付、2014年1月6日受理

一となる概念である、遺伝的多様性と地域区分、局所適応について検討してみよう。

理論的背景と樹木の特性

生物集団を考えるには種を定義しなければならないが、種の定義ほど難しいものはない(三中 2009)。広く受け入れられているマイヤの定義によれば、種とは互いに交配して子孫を残すことができる個体の集まりとされている(Hey 2006)。種の間には形質や遺伝子に不連続な違いがあり、その違いによって種が識別される。集団とは、移住と交配が頻繁に起こっている範囲の個体の集まりで、複数の集団によって種が構成されることが多い。集団は、血縁個体のグループによって構成される。このような階層で個体をまとめることによって、形質や遺伝子にみられる個体間の違いが理解しやすくなる(図-1a)。

さて、上記の3つの階層から、(1) 種内のさまざまな集団の個体(種階層)、(2) 集団内のさまざまな血縁グループの個体(集団階層)、(3) 血縁グループ内のさまざまな個体(血縁階層)のサンプルを集める(図-1a)。そうすると、多様性は、種階層サンプルで最も高く、血縁階層サンプルで最も低くなる(図-1b)。遺伝子を見ると、対立遺伝子(アليل)多様度やヘテロ接合度にも同様な傾向がある。これらのサンプルを地元の環境に置く。すなわち、種階層サンプルをその種の分布域のどこかに、集団階層サンプルをその集団の生育地のどこかに、血縁階層サンプルをその血縁グループのいる場所に置く。これらのサンプルがももった場所のないアليلを外来アليلとすると、外来アليل頻度は、種階層サンプルで最も高く、血縁階層サンプルで最も低くなる(図-1b)。そして、これらのサンプル内で任意交配が起こると、交配相手との遺伝的距離は、種階層サンプルで最も大きく、血縁階層サンプルで最も小さくなる。遺伝的多様性を表すこれらの尺度は、一貫して、種階層サンプルで最も高く、血縁階層サンプルで最も低く、集団階層サンプルで中間となる(図-1b)。

生活環が一週りして次世代に残す自分の子供の数(正確には遺伝子のコピーの数)を適応度という。生活環のそれぞれの発達段階での生存率や繁殖率は適応度成分と呼ばれ、それらの成分の間に強い負の相関がなければ、適応度の指標となる。さて、上記の3つの階層の個体サンプルが任意交配によって世代交代するときに適応度に影響する要因として、局所適応、雑種強勢、近交弱勢、遠交弱勢の4つについて考えてみよう(図-1b)。

まず、局所適応を取り上げよう(Kawecki and Ebert 2004)。局所適応とは、生育している局所的な環境からの自然選択によって適応的な形質が固定していることをいう。異なる局所的環境では、違った形質が選択され、その形質に遺伝的分化が生じるだろう。ただし、異所的な環境の間ではそもそも遺伝子交流が少なく、距離による隔離が生じ、中立な遺伝的浮動によって異なる形質が固

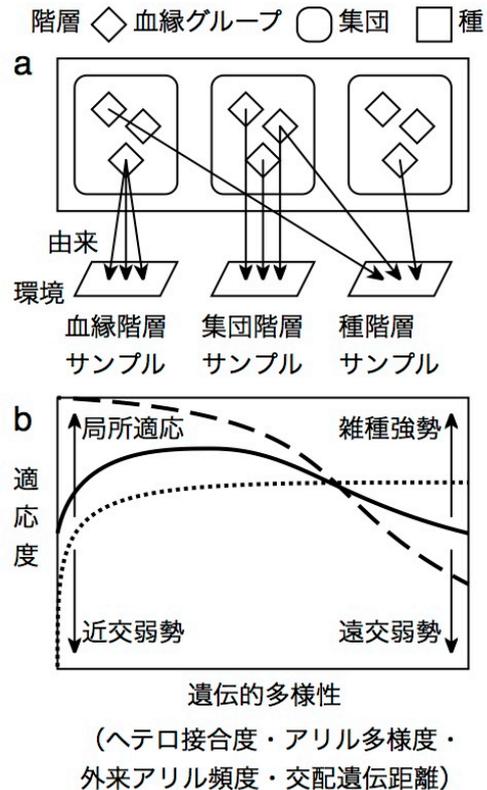


図-1 種・集団・血縁グループの入れ子状の階層サンプル(a)とそれらのサンプルの遺伝的多様性と適応度(b)。(b)のグラフでは、3つの階層のサンプルに対応して横軸右向きに遺伝的多様性が高くなり、縦軸上向きに適応度が高くなる。血縁階層サンプルのように遺伝的多様性が低いと、近交弱勢により適応度を下げる力と、局所適応により適応度を上げる力がはたらく(左側の矢印)。一方、種階層サンプルのように遺伝的多様性が高いと、遠交弱勢により適応度を下げる力と、雑種強勢により適応度を上げる力がはたらく(右側の矢印)。樹木では、遺伝的多様性が高まるにつれ、近交弱勢は急速に弱まるが(点線)、局所適応はゆっくりと弱まるので(破線)、中程度の遺伝的多様性で適応度が最も高くなると予測される(実線)。Lopez et al. (2009)を参考にした。

定しうる。よって、生育地によって異なる形質がみられたとしても、その形質が自然選択の結果として局所的環境に適応しているのかは、慎重に吟味する必要がある。地元の在来アリルはその環境に局所適応していると仮定すると、血縁階層サンプルは局所環境に適応した在来アリルを多く含んでいるが、種階層サンプルは局所環境に適応していない外来アリルを多く含んでいる。したがって、在来アリル頻度が高い血縁階層サンプルは、種階層サンプルより高い適応度を示すだろう。よって、在来アリル頻度が高くなると局所適応によって適応度は上昇する(図-1b)。一方、種階層サンプルでは血縁階層サンプルより遠縁の個体との交配が多い。遠縁の個体との交配により、局所適応した在来アリルが次世代に受け継がれにくくなり、適応度が低下することを遠交弱勢という(図-1b)。遠縁の個体との交配は、子の世代で在来アリルの頻度を半減させる。局所環境に適応した在来アリルの発現の減少と、適応していない外来アリルの発現の増加により、局所適応した表現型が損なわれる。このメカニズムを希釈効果という(Verhoeven et al. 2011)。さらに、連鎖した複数の遺伝子座に局所適応した在来アリルがあると、孫の世代以降で、これらの在来アリルの組み合わせが外来アリルとの組み換えによってバラバラになってしまう。このような、適応した遺伝子のセットが壊れるメカニズムを雑種崩壊という(Verhoeven et al. 2011)。おもに希釈効果と雑種崩壊によって遠交弱勢が生じると考えられている(Hufford and Mazer 2003)。

逆に、遺伝的多様性が高くなるほど適応度が高くなる現象も知られている。多様なアリルを含む集団ではヘテロ接合度が高い。ヘテロ接合度が高いと適応度も上がることをヘテロシスまたは雑種強勢という(図-1b)。核ゲノムで起こる突然変異のほとんどは有害だ。この突然変異が優性なら、有害な表現型となり、淘汰される。一方、この突然変異が劣性なら、有害な表現型とならず、突然変異したアリルが残りやすい。これらの有害劣性アリルはヘテロ接合だと発現しないが、ホモ接合だと発現して有害な表現型となる。したがって、ヘテロ接合度が低くなると適応度は低下する。種階層サンプルはさまざまなアリルを含みヘテロ接合度が高いが、血縁階層サンプルはかぎられたアリルしかなくヘテロ接合度が低い。よって、それぞれのサンプル内で任意交配すると、血縁階層サンプルの適応度が低下する。とくに、近縁の個体との交配により適応度が低下することを近交弱勢という(図-1b)。一方、ヘテロ接合の比率が高くなること自体が適応度を上昇させるメカニズムを超優性という。ヘテロ接合のほうがホモ接合よりも表現型の適応度が高い遺伝子座

も知られている。しかし、超優性は一般的ではなく、おもに有害劣性遺伝子の発現によって近交弱勢が生じると考えられている(Charlesworth and Willis 2009)。

したがって、上記の3つの階層サンプルの適応度は、局所適応と雑種強勢および近交弱勢と遠交弱勢という、相反する力のバランスとして表される(Lynch 1991)。これらの力の強弱により、遺伝的多様性の関数として表される適応度曲線はさまざまに変化する(図-1b)。

樹木では、これらの力の強弱にどのような傾向があるだろうか。異なる環境に由来する種苗をもちいた共通圃場実験から、由来する環境の違いにともなう適応形質の遺伝的変異が78%の実験で認められた(Alberto et al. 2013)。草本植物でも、71%の研究で局所適応が認められた(Leimu and Fisher 2008; Aitken and Whitlock 2013)。メタ解析によると、集団サイズが大きいと局所適応が強く、生活形や分類群は局所適応の強さに影響しない(Leimu and Fisher 2008)。広域に分布し、森林で優占する樹種では局所適応が強いといえるだろう。ところが、樹木では広い範囲で遺伝子流動が起こっていることが知られている(Ashley 2010; Kremer et al. 2012)。遺伝子流動は、在来アリルと外来アリルを混ぜあわせ局所適応を弱めるはずだ。にもかかわらず局所適応が維持されるには、局所環境からの強い自然選択を受けていると考えざるをえない(Savolainen et al. 2007)。樹木は、定着性で寿命が長く、成熟に達するまでにほとんどの個体が死亡するので自然選択を強く受けていると考えていいだろう。また、近交弱勢は、草本より樹木で、小集団より大集団で強いことが知られている(Angeloni 2011)。樹木は、世代時間が長く、他殖率やヘテロ接合度が高く、有効な集団サイズが大きい傾向があるので、有害劣性アリルが突然変異で生じやすく、それらが発現せずに蓄積しやすいからだろう。一方、雑種強勢と遠交弱勢は、樹木では弱いと考えられている(Kremer et al. 2012)。遺伝子流動の範囲や集団サイズが大きい樹木では、より遠縁の交配によるヘテロ接合度の増分は小さく、雑種強勢は弱いと予想される(Lopez et al. 2009)。また、樹木では遠交弱勢も弱いと考えられるが、交配実験により遠交弱勢を検出した例もあり(Goto et al. 2011)、その一般性には議論がある(Frankham et al. 2011)。樹木では、雑種強勢は(遺伝的多様性の増加にともなう)近交弱勢からの回復、遠交弱勢は局所適応の喪失、と取り扱って差し支えないだろう。

では、遺伝的多様性の増加にともない、局所適応と近交弱勢によって樹木の適応度はどのように変化するだろうか。Lopez et al. (2009)は、集団サイズや移住率の増加(すなわち遺伝的多様性の増加)にともなう局所適応と

近交弱勢の強さの変化を数理モデルで解析した。その結果、遺伝的多様性が高まるにつれ、近交弱勢は急速に弱まるが、局所適応はゆっくりと弱まることわかった(図-1b)。したがって、中程度の遺伝的多様性で最も適応度が高くなると予測される(図-1b)。実際の種苗の育成では、地元の集団の複数の母樹から種子を採取することが普通であり、中程度の遺伝的多様性をもつようになっている。

遺伝的多様性の多面的な価値

種苗の遺伝的多様性は、近交弱勢を避けられる程度に高く、局所適応を得られる(遠交弱勢を避けられる)程度に低いことが望まれる。だが、このような中程度の遺伝的多様性とはどの程度なのかははっきりしない。さらに、遺伝的多様性をもつ長期的な利益、たとえば病虫害のリスク回避や環境変動に応じた進化可能性、も考慮すべきだという意見もある。あるいは、遺伝的固有性をもつ価値、すなわち、古くから受け継がれてきた地域に固有な歴史価値や存在価値、も無視できない。結局、これらの評価基準を総合すると、どの程度の遺伝的多様性がいいのか明言することは難しい(Broadhurst et al. 2008)。

では、評価基準を種苗の適応度(または適応度成分)として、遺伝的多様性の関数として表される適応度曲線を実証的に推定することはできるだろうか。草本や作物などをもちいた交配実験から推定された近交弱勢と遠交弱勢をまとめると、極端な近縁と遠縁の交配で適応度成分が低下する、すなわち中程度の遺伝的多様性で適応度成分が高まる一山形の適応度曲線が得られている(Edmands 2007)。

世代時間が長い樹木では、適応度成分の測定や次世代以降の観察が難しい。では、自然に更新している林を観察して、適応度曲線を推定することはできないだろうか。林内で樹木の生活環が安定して回っているとすると、成熟した樹木だけでなく、稚樹、実生、種子がその林にはある。さまざまな発達段階の個体の遺伝的変異を比べて、遺伝的多様性が生存過程の適応度成分に与える効果を間接的に推定することができる。なぜなら、遺伝的多様性が生存率に影響するなら、生き残った集団の遺伝的変異はその前の発達段階の集団とは異なると予想できるからだ。すなわち、さまざまな発達段階で近交弱勢と遠交弱勢が発現して個体が死亡するとしたら、発達段階によって遺伝的変異が変化するだろう。ただし、この方法は間接的な推定なので、結果の解釈には慎重でなければなら

ない。

このような間接的推定法は、近交弱勢の推定によく使われている。近親交配はホモ接合の個体を増やすので、集団のヘテロ接合度に比べて近親交配で生まれた個体のヘテロ接合度は低下する。集団と個体とのヘテロ接合度の違いを固定指数といい、固定指数が高いほど個体のホモ接合が過剰となる。もし、発達段階が進むと固定指数が下がるなら、ホモ接合個体が死にやすくなることになり、生存過程の近交弱勢が推定される(Ritland 1990)。同様に、遠交弱勢の推定もできるだろう。遠縁の個体との交配は、由来の異なるアリのヘテロ接合を増やす。そこで、ヘテロ接合のうち、由来の異なるアリの組み合わせと由来の同じアリの組み合わせを区別する。由来の異なるアリのヘテロ接合の過剰を表す指標が発達段階の進行にともなって低下すれば、遠交弱勢があると考えられる。

林業的造林や園芸的造園のために望ましい形質の遺伝子型が特定されている場合には、遺伝的多様性の利益や価値が担保され、近交弱勢を避けられる限度まで遺伝子型を選定し、植林にもちいる種苗の遺伝的多様性を限定するのがいいだろう。しかし、環境保全のための植林ではそのような望ましい形質や遺伝子型は明確ではない。そのような植林にもちいる種苗の遺伝的多様性を科学的に提言するのであれば、少なくとも近交弱勢と遠交弱勢の証拠を示すことが必要だろう(Edmands 2007)。

地域区分を考える上での視点

種苗の移動を規制すれば、望ましくない遺伝的組成をもつ種苗を減らすことができる。この規制の有効な手段が地域区分だ(Morgenstern 1996; Ying and Yanchuk 2006)。日本の林業樹種では、林業種苗法によって種苗配布区と移動できる区間と方向が定められている。しかし、その他の樹種には規定がない(森林総合研究所 2011)。造園や緑化に使われる樹種では、生産コストの安い海外から種苗が輸入されることがある。その樹種が日本だけでなく外国にも分布するなら、外来種として規制の対象になることもなく、海外で生産された種苗が「郷土樹種」として輸入されているかもしれない。このように、地域区分は国内にとどまる問題ではない。

地域区分は、表現型や遺伝子型の地理的変異を反映するように設定される。とくに、短い距離で急激に分化が生じている場所を地域区分の境界とする。そのような境界は、花粉や種子の散布が制限される山岳や海峡などであったり、異なる環境(気象・土壌・地形など)の間の

移行帯であったり、過去の分布域のギャップであったりする。さらに、区分された地域内の遺伝的変異が無視できない場合は、地域区分では不十分だろう。たとえば、地域という水平方向だけでなく、標高という垂直方向に遺伝的変異が生じることもある。垂直方向には短い距離で温度などの環境条件が変わるので、地域内で標高に沿った遺伝的変異が生じる可能性は高い。このような場合には、地域区分に加えて標高区分を検討する必要もあるだろう。では、集団間の遺伝的構造に地理的分化がみられるときに、どのように地域区分の境界を設定したらいいのだろうか。

まず、集団間にみられる遺伝的構造はどのようにして形作られたのかを考えてみよう。現在みられる構造は過去の歴史の産物だ。遺伝子と集団の歴史を遡る系図を描くために、遺伝子と集団を、ケーブルとそれを包み込むパイプで、それぞれ表現してみよう (図-2a)。遺伝子は複製されて受け継がれるため、時間を遡ると、ふたつの遺伝子のケーブルが共通の複製元に合流することはあっても、ひとつの遺伝子のケーブルが異なる複製元に分岐することはない (ただし、遺伝子内で組み換えが起こる場合はこのかぎりではない)。一方、集団のパイプは、時間を遡ると、共通の祖先集団に融合したり、複数の祖先集団に分離したりする。そのたびに、遺伝子のケーブルはまとめられ、振り分けられる。また、同時に存在する複数の集団のパイプが接続し、接続されたパイプを通して別系統の遺伝子のケーブルが入ってくることもある。

大きな集団はたくさんの遺伝子を含むので、太いパイプにはたくさんのケーブルが通っている。このように、遺伝子と集団の系図はかなり趣が違い、一致するとはかぎらない。集団の系図は、集団の融合や分離、移住、集団サイズなどの情報を含むため、デモグラフィと呼ぶことがある。詳細なデモグラフィをもとに地域区分を設定できれば理想的だ。

時間は一方方向に流れ、歴史は一回きりのものだ。よって、ただひとつの真の系図が存在する。しかし、その歴史を共時的に経験しないかぎり、真の系図を知ることにはできない。ただし、現在に残された過去の遺物から系図を読み取ることができる。過去の遺物とは、遺伝子に刻まれた突然変異だ (図-2a)。遺伝子のケーブル上に過去に偶然に生じた突然変異を手がかりに、遺伝子と集団の系図の復元が試みられている (Nielsen and Beaumont 2009)。多数の遺伝子の情報から、コアレセント理論によりデモグラフィを統計的に推定することができる (山道 2013)。

遺伝子の系図に注目すると、その系統関係は入れ子状の包含関係として表すことができる (図-2b)。この入れ子状の関係は、分類体系のように、階層的な区分に読み替えられる。いろいろな地域からサンプルされた遺伝子の系図においてこの区分が地理的構造を示すならば、いずれかの階層における区分から地域区分を導くことができるだろう (図-2d)。ただし、特定の遺伝子の系図はかならずしも集団の系図と一致しないので、複数の遺伝子の系図を総合して判断する必要がある。

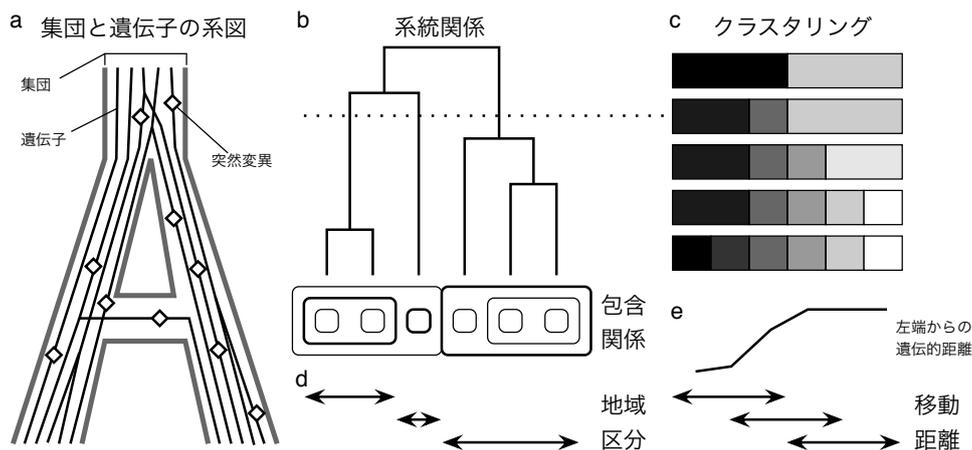


図-2 集団と遺伝子の系図 (a)。集団と遺伝子はパイプとそのなかを通るケーブルでそれぞれ表現される。遺伝子のケーブルに突然変異が起こる。遺伝子の系統関係と包含関係 (b)、それに対応した個体または集団のクラスタリング (c)。系統関係と階層的クラスタリングは類似する。点線の階層で、包含関係またはクラスタリングを地域区分 (d) に置き換えている。クラスタリングに対応して、左端のクラスターから離れるほど遺伝的距離は折れ線のように増加し、その空間的な遺伝構造をもとに移動距離を設けている (e)。

突然変異はまれにしか起こらないので、遺伝子の系図では近い過去の歴史がわからないことがある。一方、詳細なデモグラフィを推定するには大量の遺伝子の情報が必要となる。そこで、進化速度が速い複数の遺伝子座の遺伝子型や遺伝子頻度をもちいてクラスタリングやオーディネーションをおこない、個体や集団を分類したり序列化したりすることが多い。たがいに似たものを順次まとめていく階層的クラスタリングでは、入れ子状の包含関係による地域区分が可能だ (図-2c)。このようなクラスタリングのためにさまざまな手法が考案されている (Excoffier and Heckel 2006)。

頻繁な移住によって遺伝的構造が連続的になっている場合、不連続な地域区分は妥当ではないだろう。また、最近に集団が分化した場合や、分化後の集団サイズが大きき場合にも、それらの集団の間で同じ遺伝子を共有する確率が高くなり、遺伝的構造は連続的になる。このような場合は、地域区分ではなく移動距離による種苗管理が適当かもしれない (図-2e)。距離の尺度として、空間的な距離だけでなく、環境条件の違いを表した距離 (緯度差・気温差・降水量差など) も適用することができる (Ying and Yanchuk 2006)。このような距離による遺伝的分化を把握するために、空間的な遺伝構造に対するさまざまな解析手法が考案されている (Excoffier and Heckel 2006; Chan et al. 2011)。

このように、種苗の地域区分や移動距離を設定する妥当な手続きがある。では、この手続きによって区分されるまとまりとはいったい何だろうか (長谷川 2014)。このまとまりには何らかの実体があるのだろうか。種苗の移動によって、この実体が崩壊してしまうのだろうか。よく考えてみると、種苗の移動は、集団の系図に現在において新たな連結パイプを加えることに相当する。これによって、集団のパイプのネットワークと遺伝子のケーブルの配線ががらりと変わるかもしれない。しかし、過去の系図はなんら変化しない。実体として存在しているのは系図だけであり、階層的区分はその時どきに応じた系図の写像、いわば時間的断面だといえる。種苗の移動によって崩壊するのは、現在までの系図を写しとったイメージにすぎない。その描像は、系図が未来に伸びていくにつれて絶え間なく変化し続ける。長い時間スケールからみれば、そのイメージを固定することはできない。わかりやすいパターンが系図に認められれば、クラスタリングなどの手続きによって地域区分を設定するのはたやすい。しかし、地域区分が認識しやすいからといって、地域に固有の適応した遺伝子の集合という実体があるとはかぎらない。系図のパターンから設定された地域区分

は、局所適応の知見によって見直していく必要があるだろう。

からみあう局所適応と表現型可塑性

局所適応を示す形質とはどのようなものだろうか。その形質は、ある環境で有利だが、別の環境では不利になる (図-3a)。このような状況をトレードオフという。中間的な形質は、どちらの環境でも、それぞれの環境に局所適応した形質より適応度が低くなってしまふ。このようなトレードオフ、すなわちオールマイティーな形質がないことは、局所適応が進化する前提となる (Hereford 2009)。局所適応とは、ホームサイトアドバンテージ (地元有利) ともいえる。逆に、他所で有利になることもある。たとえば、地元では、他の生物とのかかわりのなかで、捕食者や寄生者、病原体などの脅威にさらされている。一方、他所では、このような生物とのしがらみがないので、これらの天敵から逃れて適応度が上昇することがある。外来生物が新たな環境で成功する理由として、それらの天敵から解放されることが考えられている (Keane and Crawley 2002)。このような地元不利の要因が地元有利の効果を打ち消し、局所適応が隠されていることもありうる。

トレードオフを示す形質の遺伝子が局所環境の間で分化するかどうかは、局所環境の間の遺伝子流動の頻度と自然選択の強度に依存する (Kawecki and Ebert 2004; Savolainen et al. 2007)。局所環境の間で異なる形質が選択されることを分断化選択という。遺伝子流動が少なく分断化選択が強いなら、局所適応は容易に進化する。一方、遺伝子流動が多く分断化選択が弱いなら、局所適応は生じにくい。また、遺伝子流動が少なく分断化選択が弱いなら、局所適応でなく遺伝的浮動による分化が生じるだろう。つまり、ゲノム全体にわたって中立な遺伝子にも遺伝的分化が生じる。逆に、遺伝子流動が多く分断化選択も強いなら、局所適応にかかわる形質の遺伝子は分化するにもかかわらず、その他の中立な遺伝子はほとんど分化しないだろう。よって、ゲノム内で、遺伝子が局所適応にかかわるか中立であるかによって、遺伝的分化の程度が違ってくる。分断化選択が強ければ、他所の環境では適応度が下がるので、局所環境の間で遺伝子流動をもたらす移住と交配が不利になる。したがって、分断化選択によって移住と交配を避けるような形質が進化するかもしれない。このような現象を生殖隔離の強化という (Nosil et al. 2005)。生殖隔離が強まると、移住と交配が

少なくなるので、中立な遺伝子にも遺伝的分化が生じてくる。このようにして生殖隔離が確立し、ゲノム全体にわたって遺伝的分化が高まると、局所環境の間で種分化に至る可能性がある。このような過程を、生態的種分化という (Rundle and Nosil 2005)。このように、局所適応は、種分化に至る初期段階ととらえることも、遺伝子流動と分断化選択とのバランスによって維持されている種内多型とみなすこともできる。種内にみられる、局所適応した形質をもち遺伝的に分化した集団を生態型 (エコタイプ) ということがある (Hufford and Mazer 2003)。エコタイプを見分けるには、中立な遺伝子だけでなく局所適応にかかわる遺伝子の分化や、さまざまな環境における形質値と適応度成分を測定することが必要になってくる。

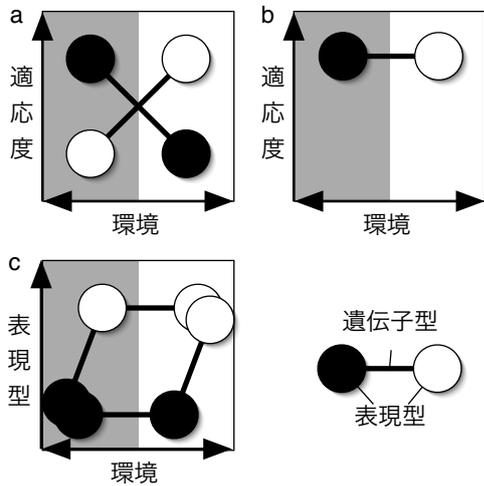


図-3 異なる環境で、固定的な表現型を発現する遺伝子型の適応度 (a) と可塑的な表現型を発現する遺伝子型の適応度 (b)、環境によって異なる表現型を発現する遺伝子型の反応基準 (c)。黒丸の表現型は灰色の環境で、白丸の表現型は白色の環境で有利になる。実線の遺伝子型が環境によって表現型を変えないと不利な環境で適応度は低下する (a) が、表現型を変えると適応度の低下を避けられる (b)。反応基準は、環境に対する表現型の変え方であり、遺伝子型によって異なる (c)。

ところで、形質のトレードオフは表現型可塑性によって克服できるかもしれない (Crispo 2008 ; Chevin et al. 2010)。同じ遺伝子型が環境からの刺激によって表現型を変えられるなら、定着した局所環境に合った表現型を発現して適応度を高く保つことができるからだ (図-3b)。

たとえば、乾いた場所では葉を厚く小さくし、湿った場所では葉を薄く大きくする、といった例が挙げられる。このような表現型可塑性があれば、さまざまな水分条件の場所に広がることができるだろう。表現型可塑性とは、形質に対する環境条件と遺伝子型との交互作用ともいえる。ある遺伝子型がいろいろな環境条件でどのような形質を発現するかを表す関数を反応基準という (Crispo 2008)。環境条件と遺伝子型との交互作用がある場合、遺伝子型によって反応基準は異なる (図-3c)。たとえば、ある遺伝子型は1日でも雨が降ると発芽するが、別の遺伝子型は10日間雨が降らないと発芽しない、といった例が挙げられる。この例では、変動する環境条件に対して植物が表現型可塑性によって対応している。環境変動のパターンは地域によって異なるため、表現型可塑性が局所適応することがある。反応基準はそれ自体が形質でもある。したがって、局所環境の間で異なる反応基準をもつ遺伝子型が分化する場合があるだろう (Vitasse et al. 2010)。表現型可塑性は、幅広い環境変異に対してオールマイティーなジェネラリストを生むこともあれば、ユニークな環境変動に特異的に適合したスペシャリストを生むこともある (Pfennig et al. 2010)。

表現型可塑性を考慮しながら局所適応を検出する王道の方法は共通圃場実験と相互移植実験だ (Crispo 2008)。どちらの実験も、植栽する環境条件を制御して、異なる遺伝子型の植物を育て、その植物の形質値と適応度成分を測定する。そして、環境条件と遺伝子型およびそれらの交互作用が形質値と適応度成分に与える効果を推定する。局所適応の検出のためには、それらの局所環境を模した環境条件のもとで、それらの局所環境に由来する遺伝子型の適応度成分を測定する。樹木でこのような実験をこれから始めるのは大変だが、林木育種のために実施された産地試験を活用することができる (Newton 2003 ; Kremer et al. 2012 ; Aitken and Whitlock 2013)。植栽された種苗が由来する地域を産地という。複数の試験地がある場合、それぞれの試験地に同じ産地のセットが植えられていれば理想的だ。環境条件と遺伝子型との交互作用である表現型可塑性を検出するには、試験地と産地との交互作用を解析できる産地試験が非常に有効だろう。

一方、産地間の表現型変異と中立な遺伝的変異とを比べることによって、局所適応を検出することも試みられてきた (De Kort et al. 2012 ; Le Corre and Kremer 2012)。遺伝子流動があるにもかかわらず、分断化選択によって産地間の表現型変異が維持されている場合を考えよう。遺伝子流動によってゲノム全体の中立的な遺伝子の分化は抑えられるが、分断化選択によって表現型の遺伝分散は高

まる。その場合、中立な遺伝子の分化をライトの F 統計量である F_{ST} で表し、表現型の遺伝分散を F_{ST} と同様の指標で表した Q_{ST} を求めると、 Q_{ST} は F_{ST} を上回るだろう。もし、分断化選択がほとんどなければ、中立な遺伝子の分化と同程度に表現型の遺伝分散が生じるので、 Q_{ST} と F_{ST} との違いはほとんどなくなるだろう。もし、 Q_{ST} が F_{ST} を下回るなら、分断化とは逆の均一（安定）化選択が示唆される。このような解析は、 Q_{ST} と F_{ST} との同等性を前提としている。ところが、 Q_{ST} と同等なゲノム全体の中立的な F_{ST} の期待値と分布を求めるのはかなり難しいようだ（山道・印南 2008 ; Edelaar et al. 2011）。

開花結実期に達した産地試験地の活用

かつて全国各地に産地試験地が造られた。先駆的な研究者によって、林業樹種のほかにもさまざまな樹木で産地試験地が造成された。その多くはすでに役目を終えて消滅しているが、数少ない産地試験地が関係者の努力によって今も維持されている。

数十年たった産地試験地は、樹木が開花結実期に達している。したがって、生育初期の生存と成長の記録に加えて成熟期の生存と成長および繁殖を観察することにより、さまざまな発達段階の適応度成分が測定できる。さらに、異なる産地の樹木の間で交配が起こるかどうか、その産地間交配により種子ができるかどうか、その実生が生存・成長できるかどうか確かめられる。多数の遺伝マーカーと洗練された統計モデルにより親判定の精度は高くなっており（Smouse and Sork 2004）、産地試験地で母樹から採取した種子や更新した実生の解析により交配様式が明らかになるだろう。これらの情報は、地域区分を越えて種苗が移動した場合に、交配により遺伝子攪乱が起きるかどうかを判断するための根拠となる。さらに、次世代以降の雑種強勢と雑種崩壊を確かめるために、自然または人為交配をする材料として、開花結実している産地試験地は便利だ。開花結実期に達した産地試験地をもちいれば、これらの研究を効率的に進めることができるだろう。

しかし、開花結実している産地試験地は、地元で自生する樹木集団に対する花粉と種子の汚染源でもある。大規模な産地試験地は、隔離された圃場に造られることはまれで、森林の一区画に造成されることが多い。風媒の花粉や風散布の種子はかなり長い距離を飛ぶことができるので（Ashley 2010）、産地試験地にある他所の産地の樹木から、花粉が周囲の自生樹木に送粉され、種子が周辺

に散布されるリスクがある。

このような遺伝子攪乱のリスクを上回るほど価値のある研究ができるならば、開花結実している産地試験地を積極的に活用すべきだろう。あるいは、遺伝子攪乱のリスクを避けるために伐採するにしても、木材や花、果実などの成熟期でしか得られない標本を残しておくことや、交配様式の推定や次世代の育成のために種子を保存しておくことが望まれる。いずれにせよ、産地試験地の重要性を認識している研究者もいるので、情報を共有して有効活用に向けて議論し、産地試験地から得られる成果を将来の試験研究へと受け継いでいくべきだろう。

謝辞

本稿の執筆にあたって有益なコメントをいただいた小林達明（千葉大）、石塚航（北海道立林試）、岩泉正和（森林総研育種センター）、津村義彦（森林総研）の諸氏に感謝いたします。

引用文献

- Aitken SN, Whitlock MC (2013) Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 44: 367–388
- Alberto FJ, Aitken SN, Alia R, Gonzalez-Martinez SC, Hanninen H, Kremer A, Lefevre F, Lenormand T, Yeaman S, Whetten R, Savolainen O (2013) Potential for evolutionary responses to climate change: evidence from tree populations. *Global Change Biology* 19: 1645–1661
- Angeloni F, Ouborg NJ, Leimu L (2011) Meta-analysis on the association of population size and life history with inbreeding depression in plants. *Conservation Biology* 144: 35–43
- Ashley M (2010) Plant parentage, pollination, and dispersal: How DNA microsatellites have altered the landscape. *Critical Reviews in Plant Sciences* 29: 148–161
- Breed MF, Stead MG, Ottewell KM, Gardner MG, Lowe AJ (2013) Which provenance and where? Seed sourcing strategies for revegetation in a changing environment. *Conservation Genetics* 14: 1–10
- Broadhurst LM, Lowe A, Coates DJ, Cunningham SA, McDonald M, Vesik PA, Yates C (2008) Seed supply for broadscale restoration: maximizing evolutionary potential. *Evolutionary Applications*: 587–597

- Chan LM, Brown JL, Yoder AD (2011) Integrating statistical genetic and geospatial methods brings new power to phylogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59: 523–537
- Charlesworth D, Willis JH (2009) The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics* 10: 783–796
- Chevin LM, Lande R, Mace GM (2010) Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology* 8: e1000357
- Crispo E (2008) Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1460–1469
- De Kort H, Vandepitte K, Honnay O (2012) A meta-analysis of the effects of plant traits and geographical scale on the magnitude of adaptive differentiation as measured by the difference between Q_{ST} and F_{ST} . *Evolutionary Ecology* 27: 1081–1097
- Edelaar P, Burraco P, Gomez-Mestre I (2011) Comparisons between Q_{ST} and F_{ST} : How wrong have we been? *Molecular Ecology* 20: 4830–4839
- Edmunds S (2007) Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Molecular Ecology* 16: 463–475
- Excoffier L, Heckel G (2006) Computer programs for population genetics data analysis: a survival guide. *Nature Reviews Genetics* 7: 745–758
- Frankham R, Ballou JD, Eldridge MDB, Lacy RC, Ralls K, Dudash MR, Fenster CB (2011). Predicting the probability of outbreeding depression. *Conservation Biology* 25: 465–475
- Goto S, Iijima H, Ogawa H, Ohya K (2011) Outbreeding depression caused by intraspecific hybridization between local and non local genotypes in *Abies sachalinensis*. *Restoration Ecology* 19: 243–250
- 長谷川英祐 (2014) 科学の畏 美と快樂と誘惑. 青志社, 東京
- Hereford J (2009) A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *American Naturalist* 173: 579–588
- Hey J (2006) On the failure of modern species concepts. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 447–450
- Hufford KM, Mazer SJ (2003) Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 147–155
- Kawecki TJ, Ebert D (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7: 1225–1241
- Keane R, Crawley M (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 164–170
- Kremer A, Ronce O, Robledo-Arnuncio JJ, Guillaume F, Bohrer G, Nathan R, Bridle JR, Gomulkiewicz, R, Klein EK, Ritland K, Kuparinen A, Gerber S, Schueler S (2012) Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters* 15: 378–392
- Le Corre V, Kremer A (2012) The genetic differentiation at quantitative trait loci under local adaptation. *Molecular Ecology* 21: 1548–1566
- Leimu R, Fischer M (2008) A meta-analysis of local adaptation in plants. *PLoS ONE* 3: e4010
- Lopez S, Rousset F, Shaw FH, Shaw RG, Ronce O (2009) Joint effects of inbreeding and local adaptation on the evolution of genetic load after fragmentation. *Conservation Biology* 23: 1618–1627
- Lynch M (1991) The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution* 45: 622–629
- 三中信弘 (2009) 分類思考の世界 なぜヒトは万物を「種」に分けるのか. 講談社現代新書. 講談社, 東京
- McKay JK, Christian CE, Harrison S, Rice KJ (2005) "How local is local?" a review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. *Restoration Ecology* 13: 432–440
- Morgenstern EK (1996) Geographic Variation in Forest Trees: Genetic Basis and Application of Knowledge in Silviculture. UBC Press, Vancouver
- Newton P (2003) Systematic review of yield responses of four North American conifers to forest tree improvement practices. *Forest Ecology and Management* 172: 29–51
- Nielsen R, Beaumont MA (2009) Statistical inferences in phylogeography. *Molecular Ecology* 18: 1034–1047
- Nosil P, Vines T, Funk D (2005) Reproductive isolation caused by natural selection against immigrants from divergent habitats. *Evolution* 59: 705–719
- Pfennig DW, Wund MA, Snell-Rood EC, Cruickshank T, Schlichting CD, Moczek AP (2010) Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 459–467
- Ritland K (1990) Inferences about inbreeding depression based upon changes of the inbreeding coefficient. *Evolution* 44: 1230–1241
- Rundle HD, Nosil P (2005) Ecological speciation. *Ecology Letters* 8: 336–352

- Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 595–619
- 森林総合研究所 (2011) 広葉樹の種苗の移動に関する遺伝的ガイドライン. 森林総合研究所, つくば
- Smouse PE, Sork VL (2004) Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. *Forest Ecology and Management* 197: 21–38
- Verhoeven KJF, Macel M, Wolfe LM, Biere A (2011) Population admixture, biological invasions and the balance between local adaptation and inbreeding depression. *Proceedings Biological Sciences Royal Society* 278: 2–8
- Vitasse Y, Bresson CC, Kremer A, Michalet R, Delzon S (2010) Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology* 24: 1211–1218
- 山道真人 (2013) 系統地理学における統計的推定の手法と今後の展望. 種生物学会編, 系統地理学 —DNAで解き明かす生きものの自然史—. 文一総合出版, 東京, pp 261–289
- 山道真人・印南秀樹 (2008) 始めよう! エコゲノミクス (1) 局所適応と形質の分化. *日本生態学会誌* 58: 241–247
- Ying CC, Yanchuk AD (2006) The development of British Columbia's tree seed transfer guidelines: Purpose, concept, methodology, and implementation. *Forest Ecology and Management* 227: 1–13