【解　説】シリーズ

日本の森林樹木の地理的遺伝構造（10）
アカマツ（マツ科マツ属）

岩泉　正和*,1

はじめに

アカマツ（*Pinus densiflora*）はクロマツ（*P. thunbergii*）とともに日本の代表的なマツ属樹種のひとつであり、北は青森県下北半島から南は鹿児島県屋久島まで国内に広域に分布する（図−1）ほか、国外でも朝鮮半島及び中国東北部に生育している。本種の属するマツ科マツ属は日本には7種および2変種が分布しており、そのうちアカマツはクロマツ、リュウキュウマツ（*P. luchuensis*）とともに2葉松類に属する（中山・小林1981）。アカマツの中には、傘状の樹形で根元から多くの幹が出る特徴的なものがあり、滋賀県の美松山（びしょうざん）にのみ自生するウツクシマツ（*P. densiflora form. umbraculifera*）やその園芸品種の多行松がこれにあたる。その他、枝が垂れるシダレマツや、葉に黄色の斑が入り上から見ると蛇の目模様になるジャノメマツ等、いくつかの園芸品種が存在する。分類系統学的にはアカマツはヨーロッパ系のSylvestres亜節に属するとされており（Shaw 1919; 石井1952）、分子系統学的解析からも、アカマツがヨーロッパアカマツ（*P. sylvestris*）等と近縁で、クロマツとは比較的異なる系統に位置することが明らかになっている（Wang et al. 1999）。

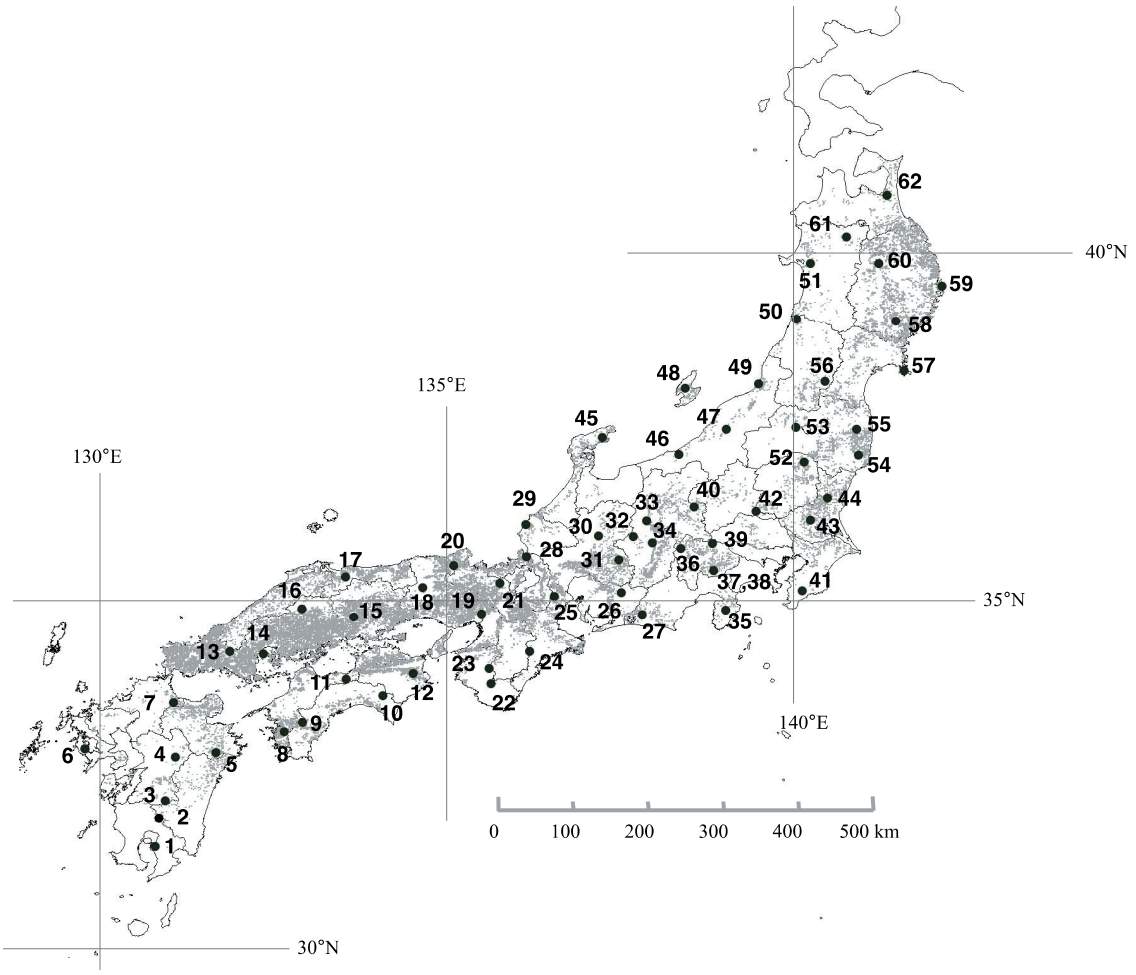
主な生育分布は、いわゆる「里山」とよばれる都市近郊の丘陵地や中山間地帯であり、尾根筋等の日当たりのよいやせ地や乾燥地に優占して生育する。遷移系列上の前期に位置し、攪乱依存的な更新特性をもち、実生や稚幼樹の定着は一斉更新等に限られると考えられる（陶山・中村1987）。

アカマツは我が国の主要な造林樹種のひとつであり、材は粘りがあり、主に梁や柱等の建築材に使われる。火力が強く、製塩、鍛冶、焼き物等の燃料としても使われる。また、庭木としての需要や、一部地域では景観保全等を目的とした植栽需要も高い。そのほか、アカマツ林はマツタケ産出の場としても利用され、現在でも人工栽培が困難であるものの、落ち葉かき等の林床管理により産出が維持されている。アカマツには伝統的に優良材を産出する地域がいくつかあり、地方名を付けた地域性品種として知られている。森林・林業百科事典（日本林業技術協会編）では、青森県のカッチマツ（甲地松）から宮崎・鹿児島県のキリシママツ（霧島松）までの12地域が取り上げられている（勝田 2001）。それら有名産地の地域内に残存する天然林を中心に、アカマツの林木遺伝資源保存林が現在計15箇所設定され、地域の遺伝的変異が生息域内保存されている。

近年、マツ材線虫病による大量枯損被害が全国各地で広がっており、天然資源の遺伝的多様性の減少が危惧されているため、その保存戦略の策定が急務となっている。その一方で、抵抗性の高いアカマツの品種開発（マツノザイセンチュウ抵抗性育種事業）が林木育種センターを中心に進められており、昭和53年から平成26年度末までの30年あまりの間に全国で計221品種の抵抗性アカマツが開発されている。採種園の造成を経て生産された抵抗性アカマツ種苗の植栽が進められているとともに、林木育種センターを中心として、現地での抵抗性の実証試験や、抵抗性マツ同士の人工交配等によるより抵抗性の高い第二世代の抵抗性アカマツの開発も進められている。

以上のような事業の進展とともに、品種開発の地域区分や目標開発数、天然資源の保存単位等の検討が今後不可欠であると考えられ、基盤となる種内の遺伝的多様性に関する知見が重要視されている。しかしながら、アカマツの分子マーカーを用いた遺伝的変異に関

* E-mail: ganchan @ ffpri.affrc.go.jp
1 いわいずみ まさかず　森林総合研究所林木育種センター関西育種場



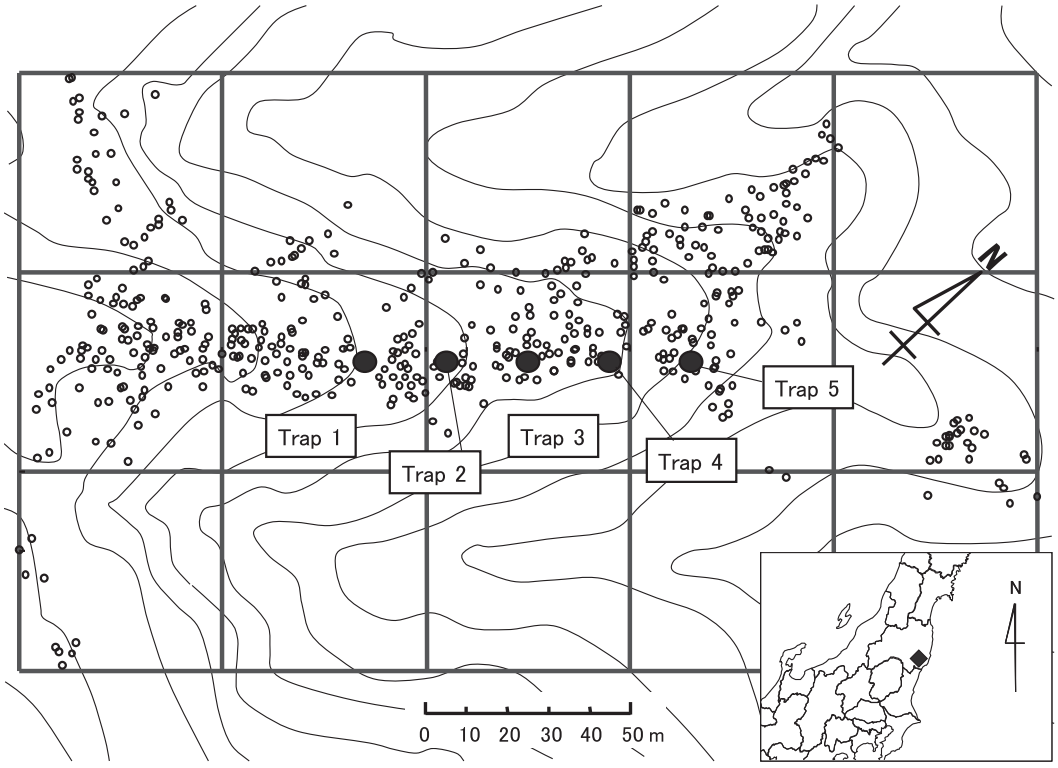
図−1　環境省第5回植生調査データ（2004）に基づくアカマツの国内分布と地理的遺伝変異の分析対象とした62天然集団の位置。Iwaizumi et al.（2013a）を改変。

する研究が行われ始めたのは、初めて核のマイクロサテライト（SSR）マーカーが開発された2000年以降であり、ごく最近になってからである。本報では、アカマツでこれまで特に取り組まれてきた、①遺伝子流動の把握による集団内の遺伝的動態の評価や、②国内分布域を網羅した種内の遺伝的変異の評価の中で得られてきた知見について報告する。

集団内の遺伝的多様性

アカマツでの核SSRマーカーの開発は、Lian et al.（2000）、Watanabe et al.（2006）、Iwaizumi et al.（2013b）等により報告されている。これらの多型性の高いマーカーを用いて行われた実験林内での花粉飛散の研究では、他殖率の直接推定値は概ね95 %以上と高い値が示されている（Lian et al. 2001）。このことのひとつには、アカマツがきわめて他殖性の高い樹種であり、前期近交弱勢が強く働いていることが考えられる。人工受粉試験では、他家受粉及び自然受粉に比べ自家受粉では充実種子率が極端に低くなる結果が得られている（Iwaizumi and Takahashi 2012）。

アカマツの集団内での遺伝的多様性の維持機構を明らかにするため、1集団スケールでの天然林内の詳細な遺伝子流動の状況が解析された（図−2）。種子の胚と雌性配偶体（雌親由来の半数体組織 [n]）を別々に分析することで配偶子の雌雄性を区別し、種子の雄親と雌親を正確に区別した親子解析が有効であることが示された（Iwaizumi et al. 2007）。その手法を用いた複数年次にわたる散布種子の親子解析の結果では、100 m以上離れた隣の尾根以遠の集団からの花粉による遺伝子の移入が約7割、種子による移入も2割以上観察され、近接集団間での活発な遺伝的交流により集団内の遺伝的多様性が維持されていることが示唆され

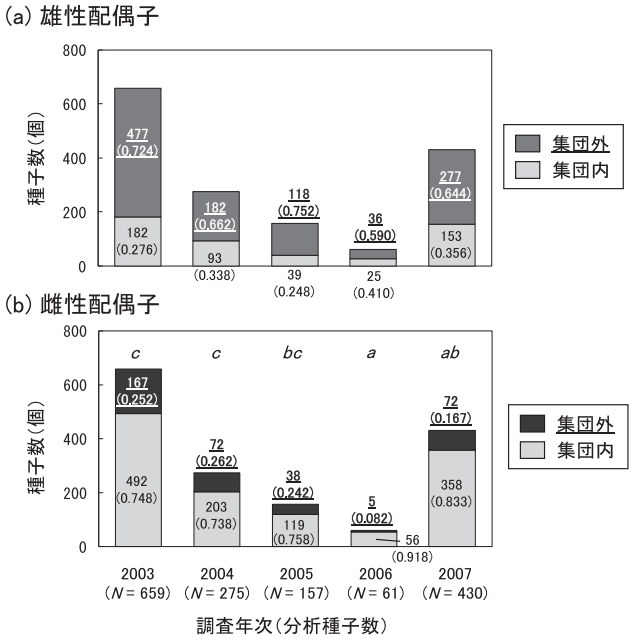


図−2　遺伝子流動が評価されたアカマツ天然集団（福島県いわき市）内の成木個体（454 個体）と散布種子が連年収集された 5 地点の位置。Iwaizumi et al.（2013b）を改変。

た（Iwaizumi et al. 2010; 2013b; 図−3）。アカマツの交配様式は雌雄同株であることに加え、花粉は風媒であるとともに種子も翼をもち主に風散布されることから、雌雄の両配偶子ともに移動力が高いことが考えられる。このことからも、アカマツでは上記のような正確で詳細な解析の重要性がより高いことが考えられる。

種内の遺伝的多様性・地域性

現在のアカマツの国内における広範な分布は、最終氷期以降の温暖化開始時期（約 1 万年前〜）よりもずっと最近のできごとであることが花粉分析の結果から示唆されている（以下、安田 1995）。縄文時代にはアカマツが広範に優占していたのは瀬戸内地域周辺のみであったのに対し、その後日本人の農耕文化の進展に伴い、過度の土地利用と森林破壊によりアカマツの生育適地となるやせ地の拡大が起こったことから、西日本の他地域、中部日本、東・北日本の順にアカマツ林が急速に拡大したと考えられている。

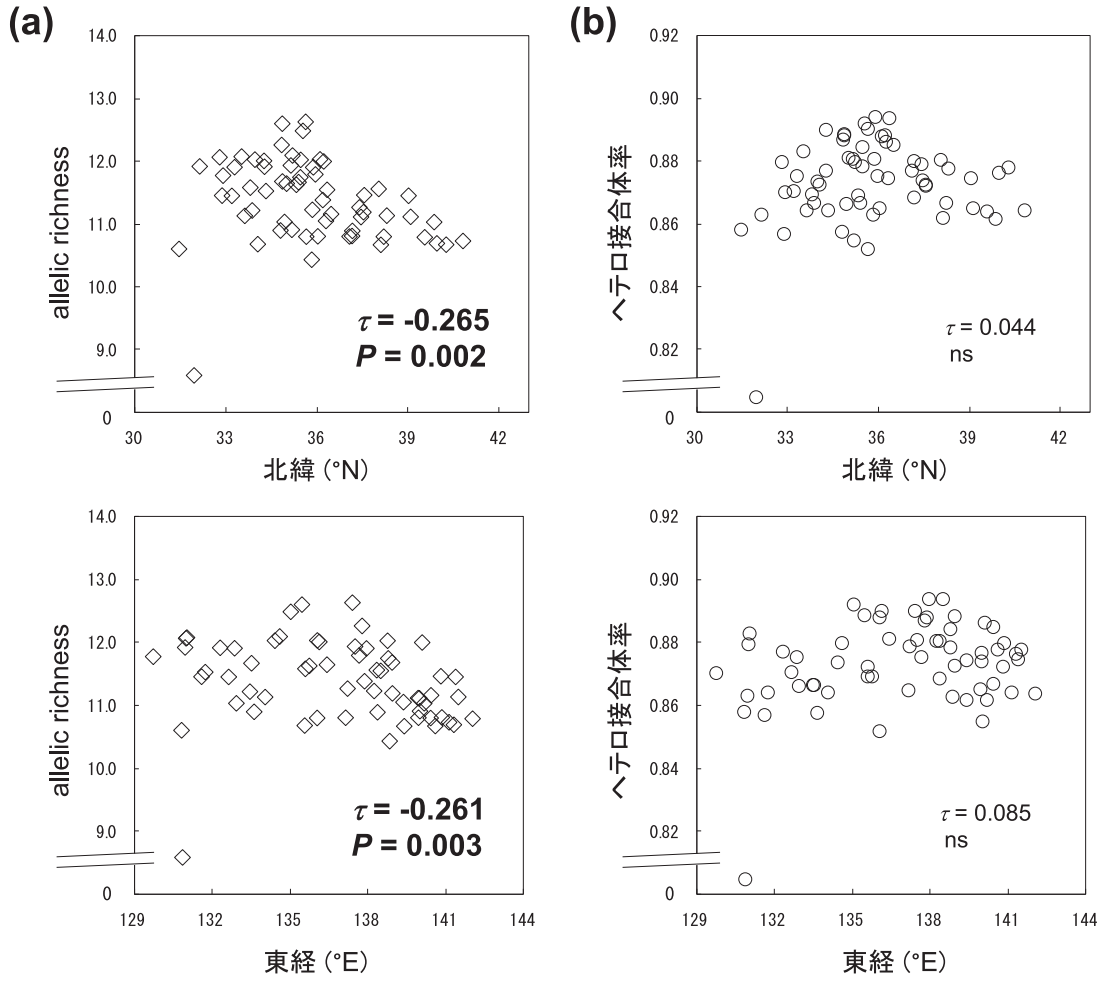


図−3　アカマツ天然集団内の 5 年間における散布種子の雌雄親の特定割合。薄い色が集団内で親が特定された種子、濃い色が集団内で親が特定されなかった（集団外からの配偶子の移入と推定された）種子の数を表す。Iwaizumi et al.（2013b）を改変。

上記のようなアカマツの特異な集団分布の歴史性が種内の遺伝的変異におよぼす影響を評価するため、国内分布域を網羅した62天然集団を対象に、核マイクロサテライトマーカー8遺伝子座に基づく遺伝解析が行われた（以下、Iwaizumi et al. 2013a; 図−1）。集団内の遺伝的多様性を解析したところ、全体的に、東・北の集団のほうが西・南の集団よりも対立遺伝子の豊富さ（allelic richness）が少ない傾向が見られた一方で、ヘテロ接合体率にはそのような地理的なクラインは認められなかった（図−4）。また、対立遺伝子の多様性に対するヘテロ接合度の超過のレベルから最近に受けた集団のボトルネック効果を検出する解析（BOTTLENECK解析：Cornuet and Luikart 1996）によると、東・北の集団のほうが西・南の集団よりもヘテロ接合度の超過性が大きく、有意なボトルネック効果の痕跡を示す集団が多い傾向が見られた（図−5）。これらの結果は先述のアカマツの分布拡大時期の地理的傾向に相応する結果であり、東・北日本の集団は最近までかなり小さい集団サイズで分布し続けていたことが、ごく近年の分布拡大後でも対立遺伝子数が少ないことに関係している可能性が考えられる。

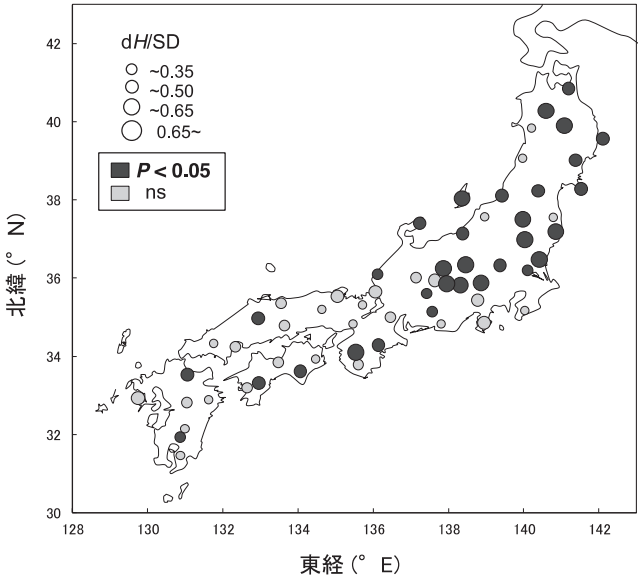
一方、Weir and Cockerham（1984）に基づく集団間の遺伝的分化度（F_{ST}）は0.013であり、スギやヒノキ等の他の主要針葉樹と同様に低い値を示した。また、STRUCTURE解析（Pritchard 2000）により集団間の遺伝的構造を解析したところ、アカマツは西南日本〜東北日本にかけて緩やかで連続的な遺伝的変異を呈しており、大きく分けて西南日本、中部日本、東北日本という3つの地域で異なるクラスター（遺伝的要素）が優占していることが明らかになった（図−6）。

適応形質についても体系的な研究が行われていなかったが、近年になって球果形質の変異が調査された（岩泉ら2011）。その結果、東北日本の集団ほど球果サイズが有意に大きく、種子の充実率も高いことが示さ

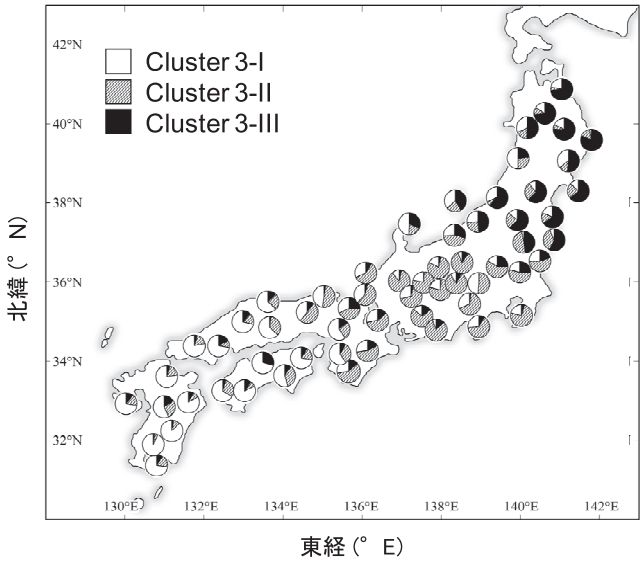


図−4　アカマツ62天然集団の地理的位置と遺伝的多様性の関係。Iwaizumi et al.（2013a）を改変。

れた。種子生産における球果の形成コストは少なからず高いと考えられ、寒冷な東北日本における上記の球果形質は、より効率的に種子生産性を高めるための個体の（遺伝的または環境的な）応答である可能性が示唆された。



図−5　BOTTLENECK解析に基づくアカマツ62天然集団のヘテロ接合度の超過度（d*H*/SD）とその有意性。Iwaizumi et al.（2013a）を改変。



図−6　ベイズ法（STRUCTURE解析）に基づくアカマツ62天然集団における3つのクラスター（遺伝的要素）の割合。Iwaizumi et al.（2013a）を改変。

おわりに

アカマツの遺伝的変異の解析は、他の国内主要樹種に遅ればせながら進展を始めたばかりである。今後は、地域レベルでの集団の遺伝的多様性の維持力の評価のため、1集団スケールよりも広域な景観スケールでの集団間の遺伝的連結性を評価することが重要である。また、他の遺伝マーカーやオルガネラゲノムの解析、適応的形質の変異等の種々の地理的変異に関する知見の蓄積が必要と考えられる。

当該樹種の種苗移動のゾーニングの検討は、遺伝資源（種内の遺伝的変異）の保存区分や抵抗性アカマツの育種区分の再評価等にも関わる案件である。そのためには、上記のような更なる解析に加え、異なる気候の地域へ植栽した際の実際の種苗の適応性を評価すること等が重要である。その中で、1960年代には岩手県産（北）と広島県産（南）のアカマツの間で相互移植試験地が設定されており、その結果、南の産地の種苗を北で植栽した試験区で特に生存率や成長量が低下する傾向が認められている（Nagamitsu et al. 2015）。以上の情勢や既往の研究成果をふまえ、林木育種センターでは平成24年度よりアカマツの全国規模の産地試験地の造成を進めている。実際、苗畑段階では当年生実生における発芽期間・終了時期（岩泉ら2013）や、2年生実生における一次伸長の期間や停止時期（岩泉ら2014; 那須ら2015）等に地理的なクラインが認められており、今後の知見の蓄積が期待される。

適応形質においても、アカマツをはじめ、日本の林木育種の分野では、精英樹や抵抗性個体をはじめとした育種素材の繁殖特性等の変異の把握が進められている一方で、その特性変異が存在することの生態学的・進化学的な要因についてはあまり明らかにされていない。今後の関連する研究の進展が、地球温暖化等の環境変動に対する将来の特性変異の応答の可能性を予測し、その変異の保全等を検討する上での基礎的な知見となることが期待される。

引用文献

Cornuet JM, Luikart G (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. Genetics 144: 2001–2014

石井盛次（1952）マツ属の分類学的研究. 高知大学研究報告, 自然科学 2: 103–126

Iwaizumi MG, Watanabe A, Ubukata M (2007) Use of different seed tissues for separate biparentage identification of dispersed seeds in conifers: confirmations and practices for gene flow in *Pinus densiflora*. Canadian Journal of Forest Research 37: 2022–2030

Iwaizumi MG, Takahashi M, Watanabe A, Ubukata M (2010) Simultaneous evaluation of paternal and maternal immigrant gene flow and the implications for the overall genetic composition of *Pinus densiflora* dispersed seeds. Journal of Heredity 101: 144–153

岩泉正和・大谷雅人・高橋 誠・宮本尚子・平岡宏一・矢野慶介（2011）日本国内のアカマツ天然集団における球果と種子の形質変異. 日本生態学会講演要旨集 58: P1–030

Iwaizumi MG, Takahashi M (2012) Effects of pollen supply and quality on seed formation and maturation in *Pinus densiflora*. Journal of Plant Research 125: 517–525

Iwaizumi MG, Tsuda Y, Ohtani M, Tsumura Y, Takahashi M (2013a) Recent distribution changes affect geographic clines in genetic diversity and structure of *Pinus densiflora* natural populations in Japan. Forest Ecology and Management 304: 407–416

Iwaizumi MG, Takahashi M, Isoda K, Austerlitz F (2013b) Consecutive five-year analysis of paternal and maternal gene flow and contributions of the gametic heterogeneities to overall genetic composition of *Pinus densiflora* dispersed seeds. American Journal of Botany 100: 1896–1904

岩泉正和・磯田圭哉・河合慶恵・村上丈典・篠﨑夕子・宮本尚子・大谷雅人・那須仁弥（2013）アカマツ広域産地試験における関西育種場で播種した実生の発芽特性. 森林遺伝育種学会講演要旨集 2: 7

岩泉正和・河合慶恵・篠﨑夕子・村上丈典・磯田圭哉・大谷雅人・那須仁弥（2014）アカマツ広域産地試験の関西育種場における2年生実生苗の成長と生存特性. 応用森林学会大会研究発表要旨集 65: 28

Lian C, Miwa M, Hogetsu T (2000) Isolation and characterization of microsatellite loci from the Japanese red pine. Molecular Ecology 9: 1186–1188

Lian C, Miwa M, Hogetsu T (2001) Outcrossing and paternity analysis of *Pinus densiflora* (Japanese red pine) by microsatellite polymorphism. Heredity 87: 88–98

Nagamitsu T, Shimada K, Kanazashi A (2015) A reciprocal transplant trial suggests a disadvantage of northward seed transfer in survival and growth of Japanese red pine (*Pinus densiflora*) trees. Tree Genetics and Genomes 11: 813–822

中山 学・小林義雄（1981）マツ属 *Pinus* Linn. 浅川澄彦・勝田 柾・横山 孝編, 日本の樹木種子 針葉樹, 65–76. 林木育種協会, 東京

那須仁弥・岩泉正和・千吉良治・遠藤圭太・大谷雅人・木村 恵・佐藤新一・宮本尚子（2015）3試験地におけるアカマツ2年生実生の成長パターンの産地間変異. 日本森林学会大会学術講演集 126: P1B077

勝田 柾（2001）アカマツ. 日本林業技術協会編, 森林・林業百科事典, 4–5. 丸善, 東京

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155: 945–959

Shaw HR (1919) The genus *Pinus*. Riverside Press, Cambridge

陶山佳久・中村 徹（1987）アカマツ人工林における当年生実生の動態. 日本林学会誌 70: 510–517

Wang XR, Tsumura Y, Yoshimaru H, Nagasaka K, Szmidt AE (1999) Phylogenetic relationships of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast rbcL, matK, rpl20-rps18 spacer and trnV intron sequences. American Journal of Botany 86: 1742–1753

Watanabe A, Iwaizumi MG, Ubukata M, Kondo T, Lian C, Hogetsu T (2006) Isolation of microsatellite markers from *Pinus densiflora* Sieb. Et Zucc. using a dual PCR technique. Molecular Ecology Notes 6: 80–82

Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. Evolution 38: 1358–1370

安田喜憲（1995）森と文明の物語 －環境考古学は語る－. 筑摩書房, 東京