

【解説】シリーズ

日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (13)
カツラとヒロハカツラ (カツラ科カツラ属)

阪口 翔太*,1

はじめに

秋、落葉が始まった沢沿いを歩くと、甘く香ばしい匂いが立ち込めていることがある。その匂いに誘われて周囲を見渡せば、香りの主、カツラ *Cercidiphyllum japonicum* (Sieb. & Zucc.) の木が見つかるだろう。このカツラの香りはマントールという化学物質によるもので、東北地方では本種の葉を乾燥させて抹香として利用してきた。京都の葵祭では、カツラの枝にフタバアオイを絡ませたものを御輿や行列に飾りつけ、下鴨神社から上賀茂神社まで練り歩く。最近では、ハート型の葉や端正な枝ぶりが好まれて庭に植樹されるなど、カツラは日本人の文化や生活に深い関わりをもつ植物である。

本種はカツラ科カツラ属に分類される落葉高木性樹木で、日本列島と中国の温帯域に広く分布している。その樹形は独特で、地面から何本も幹をまっすぐ伸ばし、まるで箒を逆さにしたようである (写真-1)。これは、カツラの生活史戦略を反映した姿であって、自らの幹や隣接する樹木が枯れてしまったときに、根元の萌芽を成長させて新しい幹を作りあげている。これによって、カツラは同じ場所で長期間生存し、実生更新できる大規模攪乱を待ちながら、小さな種子を散布し続けるのである。

カツラは風に頼った繁殖を行う樹木で、花粉も種子も風によって散布される。北海道でカツラの親子解析を行った研究によれば、花粉の散布距離は平均 129 m、また種子散布距離も 300 m を超える場合があるなど、長距離の遺伝子流動が活発な樹種として知られる (Sato et al. 2006)。

カツラ属にはもう 1 種ヒロハカツラ *Cercidiphyllum magnificum* (Nakai) Nakai が含まれる。こちらは中部山岳と東北地方の亜高山帯に見られる日本固有種で、シラ

ビツやオオシラビツといった亜寒帯性の針葉樹と混交している。垂直分布はおおむね 1,500 m よりも高い標高になるので、カツラに比べると出会う機会は多くない種である。この 2 種は形態的に似ていて混同されることも多いが、種子の翼の形状、葉の形態、樹皮、個体あたりの萌芽数 (Kubo et al. 2010) などで識別することができる。ヒロハカツラが分布する山系では、たいてい低い標高帯にカツラが分布する。長野県乗鞍岳では標高 1,700 m 付近で両種が混生する林分があるが、開花期はカツラの方が早く、カツラの花が最盛期の頃にはヒロハカツラの冬芽はまだ固いままであった (阪口翔太、2016 年の観察)。このことから、現在では種間での生殖前隔離が存在しているようである。

しかし、近年の遺伝解析によって、カツラとヒロハカツラは過去に浸透性交雑を起こしたことが示され、独立した種として認識されてきたカツラ属植物のダイナミックな進化の歴史が明らかになってきている (Qi et al. 2012 ; 阪口・井鷲 2015)。本稿ではその解析結果を引用



写真-1 カツラの樹形 (左) と、萌芽を発生させた樹幹基部 (右)。

* E-mail: sakaguchi.shota.6a@kyoto-u.ac.jp

1 さかぐちしょうた 京都大学大学院人間・環境学研究科

しながら、カツラ属植物の系統分化と分布変遷の歴史について解説する。

カツラ属植物の系統的位置づけ

カツラ属は雌雄別株で、花卉も萼もない奇妙な花を雄株と雌株に別々につける。雄花では花糸の先に葯がぶら下がり、雌花では雌蕊だけが花芽の中から飛び出している (写真-2)。

このような単純な花構造のため、カツラ属は被子植物の中でも比較的初期に分岐した系統群であると考えられたが、その花粉は三溝粒型をしているため、単溝粒型の花粉をもつ原始的被子植物 (モクレン類など) と近縁ではないとされ、他の形質も考慮してヤマグルマ科やマンサク科との類縁性が指摘されてきた (Crane and DuVal 2013)。被子植物の系統関係が明らかになると、カツラ属は真正双子葉類の中のユキノシタ目に位置付けられた。ユキノシタ目の中では、フウ科 (フウ属 + *Altingia* 属) と姉妹群をなし、マンサク科やユズリハ科などとの共通祖先から白亜紀に分岐したことが示されている (図-1)。

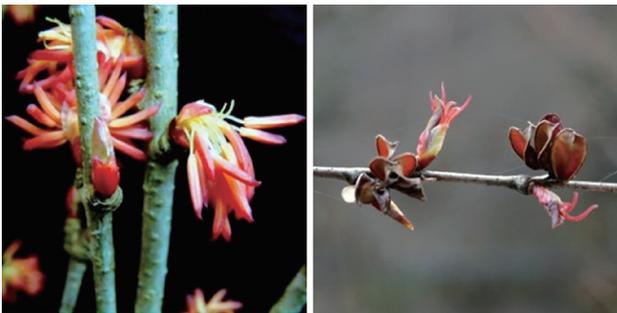


写真-2 カツラの雄花 (左) と雌花 (右)。早春、葉が開く前に開花し、風による花粉散布と受粉を達成する。

白亜紀以降のカツラ属の分布変遷

白亜紀後期から第三紀にかけて、北半球の各地からカツラ属の大型化石が産出しており、当時のパイオニア樹木群集を構成する重要な植物群であったことが知られている。古第三紀には現生のカツラ属植物と類似する形態的特徴を備えた化石が、北アメリカのオレゴン州やヨーロッパで産出している。東アジアでは、日本列島やカムチャッカの新第三紀の地層からカツラ属の化

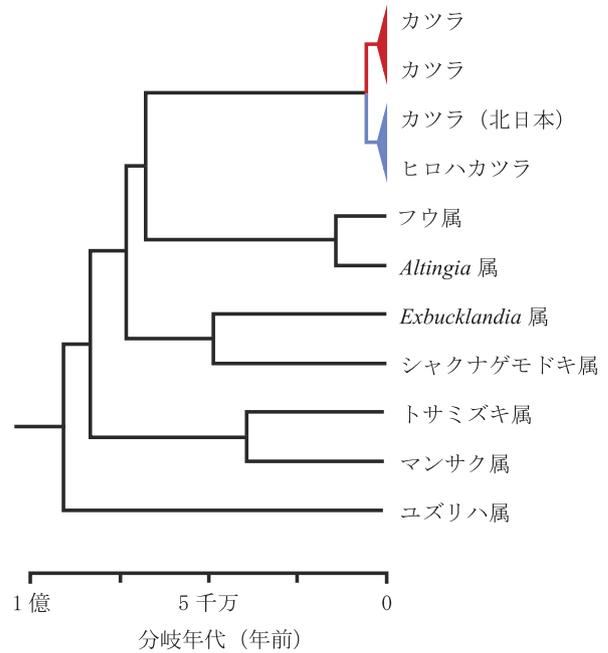


図-1 葉緑体 DNA に基づくカツラ属および近縁属の系統関係。Qietal (2012) より改変。

石が知られている。東アジアでも、より古い時代のカツラ属に似た化石も得られているが、単体で産出した葉は *Trochodendroides* 属、果実は *Nyssidium* 属の可能性があるので、カツラ属は北アメリカから東アジアへ分布を広げてきたのではないかとする説もある (Manchester et al. 2009)。その後、全球スケールで気温の低下が進んだ結果、北アメリカやヨーロッパではカツラ属は絶滅し、現在では東アジア地域にのみ「第三紀遺存植物」として生き残ったと考えられている。

カツラ属内の遺伝的分化と地域性

上記のカツラ属2種は、核と葉緑体 DNA について分布全域で遺伝的地域性が明らかにされている (Qi et al 2012)。

図-2 には、核ゲノム中の ITS 領域における遺伝的変異を、ハプロタイプネットワークとして示した。合計25個のITSハプロタイプがカツラ属から検出され、カツラとヒロハカツラに対応する2つの遺伝的グループ (カツラ型のグループ I とヒロハカツラ型のグループ II) は20ステップ以上の突然変異によって隔てられていた。同様に、核ゲノムに散在しているマイクロサテライト遺伝子座の解析によっても、形態的に識別される2種は遺伝的に分化していることが支持された。

一方、母性遺伝性の葉緑体 DNA 変異に基づく系統解析の結果からは、核遺伝子とは矛盾する系統分化パターンが示された。図-3 には、葉緑体 DNA における変異がハプロタイプネットワークとして描かれており、核 ITS 領域と同様に2つのグループがカツラ属から見つかったことを示している。グループ I にはほとんどのカ

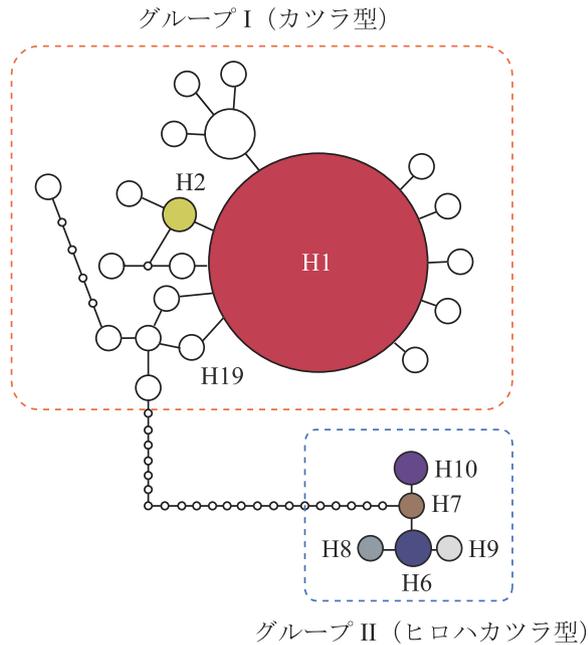


図-2 核 ITS 領域に基づくハプロタイプネットワーク。Qietal (2012) より改変。

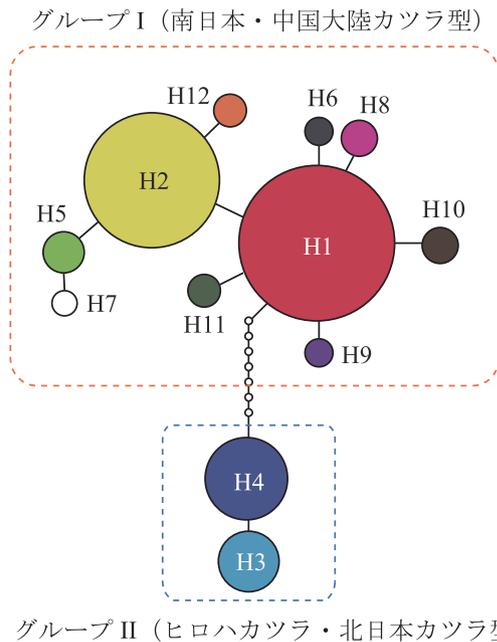


図-3 葉緑体 DNA に基づくハプロタイプネットワーク。Qietal (2012) より改変。

ツラ個体 (中国大陸のカツラと南日本に分布するもの) が含まれており、ヒロハカツラはグループ II の2つのハプロタイプ (H3 と H4) のどちらかを保有していた。しかし、中部地方以北に分布するカツラは、グループ I ではなく、ヒロハカツラと同じグループ II のハプロタイプを共有していた。

核ゲノムではカツラとヒロハカツラの分化は明瞭であるのに対し、葉緑体 DNA では日本列島の北部だけカツラはヒロハカツラ型の系統に属することが分かった。近縁種の間で種の境界と遺伝マーカーによって検出される系統が一致しない理由は、主に2つ挙げることができる。一つは、共通祖先集団の中に存在していた祖先多型が、各種にランダムに固定していないために、種間で変異が共有されている状況 (incomplete lineage sorting) で、特に種が分かれてから時間が十分に経っていない場合に起こりやすい。もう一つの説は、2種が分かれてから、種間で浸透性交雑が起こったために、片方の種で保持されていた遺伝的変異が相手の種のゲノム中にも共有されてしまう、という状況である。今回のカツラ属の例では、核 ITS と葉緑体 DNA の両方で十分に分化したグループが2つ見つかり、それが各種の境界とある程度対応していたこと、2種がともに分布する北日本地域でのみカツラがヒロハカツラ型の葉緑体ハプロタイプを保有していたこと、そして半数体の葉緑体 DNA は核 DNA よりも集団サイズが小さいため、本来であれば葉緑体 DNA 変異の方がより早い段階で各種内に固定してしまうと考えられるため、後者の浸透性交雑が起こった可能性が高いと考えられる。

日本列島におけるカツラ属植物の交雑と分布変遷

種の分布が変化して別種の分布域に侵入し、浸透性交雑が起こった場合、もともとその地域に分布していた種から侵入してきた種へと遺伝子の一方向性の浸透が起こりやすい (Currat et al. 2008)。これは種が分布を拡大するとき、拡大前線の集団において強い遺伝的浮動が作用するためである。また、組み換えのある核ゲノムと葉緑体のような組み換えを起こさないゲノムを比較すると、後者の方が浮動の影響を強く被るため、分布を拡大している種の葉緑体ゲノムで遺伝子浸透が検出されやすい。この理論に従ってカツラ属の場合を考えると、中部地方以北に見られるヒロハカツラの分布域へカツラが分布を拡大していった結果、分布拡大を遂げた北

日本のカツラでは、浸透性交雑の影響で葉緑体ゲノムの置換が起きたと説明できる。

この交雑現象がどのような状況で起きたのかは想像の域を出ないが、北日本の寒冷な気候に適応してヒロハカツラが異所的種分化を遂げ (図-4 (1))、その後南方から温帯性のカツラが分布を北に拡大させたとするれば、両種は中部地方で出会ったと考えられる (図-4 (2))。その接触は、もしかすると氷期の時代、ヒロハカツラの分布が現在よりも低い標高まで降りていた状況で起こったかもしれない。氷期は現在に比べて気温は6~8度低く、より乾燥した気候であったと推定されている (Sakaguchi et al. 2010 ; Tsukada 1983)。そうした古環境の中部地方では、低地に広がったヒロハカツラとカツラの分布が重なりやすかった可能性がある。その後、気候が温暖化して、カツラの分布がさらに北へと伸びていったとき、そのカツラはヒロハカツラとの交雑を経験した個体を祖先にもっていたのだろう (図-4 (3))。現在の日本列島のカツラでは、核DNAの解析から地理的距離が離れるほど緩やかに遺伝的分化していることが示されている (Sato et al. 2006) が、その分化にはこうした歴史的な分布拡大が反映されている可能性がある。また、カツラ属と同様に、シュロソウ属のバイケイソウ (温帯性) とコバイケイソウ (亜寒帯性) においても、中部地方以北で温帯性のバイケイソウの葉緑体がコバイケイソウ型に置き換わっており、カツラ属で推測されるような種間交雑と分布拡大が起きたことが示唆されている (Kikuchi et al. 2010)。

おわりに

本稿ではカツラ属を対象とした一連の系統地理学的研究を紹介した。日本列島ではカツラ属の2種間で過去に遺伝子浸透が起きており、北日本のカツラは完全にヒロハカツラ型の葉緑体ゲノムに置き換わっていたが、多くの遺伝子がコードされている核ゲノムの大部分はカツラに由来していた。種間の浸透交雑によって生じた子孫が、新たな適応変異を獲得して、これまで分布しなかった地域へ分布を拡大した事例は数多く知られているところである。カツラ属についていえば、より北方の地域へカツラが分布を拡大したときに、寒冷気候に既に適応を遂げていたヒロハカツラから獲得した変異が役に立った可能性もあるのではないだろうか。現在、カツラについてゲノムシーケンズ解析が進行しており、リシーケンズ解析と合わせて詳細な核ゲノムの

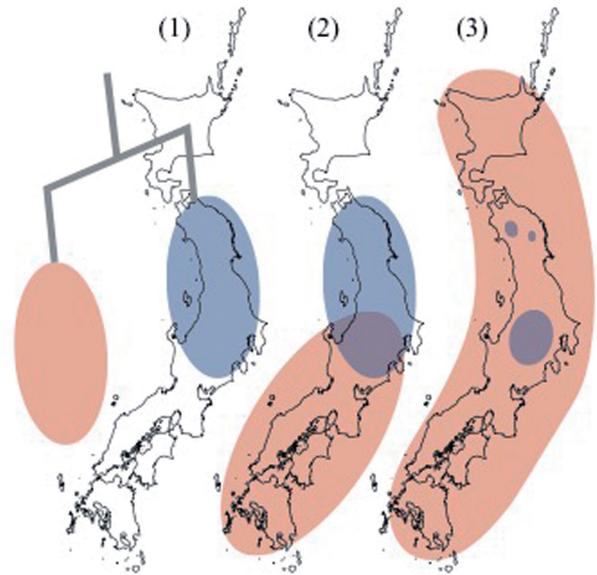


図-4 遺伝解析から推測された日本列島におけるカツラ属の分布変遷仮説。カツラの分布域を朱色で、ヒロハカツラの分布域を藍色で示している。(1) 異所的種分化を想定したカツラとヒロハカツラの系統分化。冷涼な気候に適応しているヒロハカツラが北日本で分化した可能性が高いが、種分化時のカツラの分布は明らかでない。(2) 2種の分布が中部地方で接触した時代の模式図。ヒロハカツラの分布が低地に広がった氷期を想定している。(3) カツラがさらに分布を北方へ拡大させた時代の模式図。(2) よりも温暖な時期を想定しており、ヒロハカツラの分布は山岳地域に縮小し、より温暖な気候に適したカツラの分布が広がっている。

比較が行われていけば、そうした適応遺伝子の浸透現象が解明されるものと期待される。

カツラ属は形態的にも系統的にも、東アジア地域にだけ残された独特の植物群である。それが日本列島には2種分布し、歴史的な種間相互作用の末に現在の遺伝構造が形成されている。カツラは大量の種苗が生産され、各地に配布されている現状があるが、特に列島の南北で分化した遺伝構造を乱すことのないように、地域性種苗を地域内で利用することが望ましい。

引用文献

- Crane PR, DuVal A (2013) 766. *CERCIDIPHYLLUM MAGNIFICUM* – Systematic placement and fossil history

- of *Cercidiphyllum* Siebold & Zuccarini. Curtis's Botanical Magazine 30: 177–192
- Curat M, Ruedi M, Petit RJ, Excoffier L (2008) The hidden side of invasions: massive introgression by local genes. *Evolution* 62: 1908–1920
- Kikuchi R, Jae-Hong P, Takahashi H, Maki M (2010) Disjunct distribution of chloroplast DNA haplotypes in the understory perennial *Veratrum album* ssp. *oxysepalum* (Melanthiaceae) in Japan as a result of ancient introgression. *New Phytologist* 188: 879–891
- Kubo M, Shimano K, Sakio H, Isagi Y, Ohno K (2010) Difference between sprouting traits of *Cercidiphyllum japonicum* and *C. magnificum*. *Journal of Forest Research* 15: 337–340
- Manchester SR, Chen ZD, Lu AM, Uemura K (2009) Eastern Asian endemic seed plant genera and their paleogeographic history throughout the Northern Hemisphere. *Journal of Systematics and Evolution* 47: 1–42
- Qi X-S, Chen C, Comes HP, Sakaguchi S, Liu Y-H, Tanaka N, Sakio H, Qiu Y-X (2012) Molecular data and ecological niche modelling reveal a highly dynamic evolutionary history of the East Asian Tertiary relict *Cercidiphyllum* (Cercidiphyllaceae). *New Phytologist* 196: 617–630
- 阪口翔太・井鷲裕司 (2015) 種苗移動ガイドライン カツラ・ヒロハカツラ. 津村義彦・陶山佳久編, 地図でわかる 樹木の種苗移動ガイドライン, 90-92. 文一総合出版, 東京
- Sakaguchi S, Sakurai S, Yamasaki M, Isagi Y (2010) How did the exposed seafloor function in postglacial northward range expansion of *Kalopanax septemlobus*? Evidence from ecological niche modelling. *Ecological Research* 25: 1183–1195
- Sato T, Isagi Y, Sakio H, Osumi K, Goto S (2006) Effect of gene flow on spatial genetic structure in the riparian canopy tree *Cercidiphyllum japonicum* revealed by microsatellite analysis. *Heredity* 96: 79–84
- Tsukada M (1983) Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan. *Quaternary Research* 19: 212–235