

【解 説】シリーズ

日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (21)

ミズナラ (ブナ科コナラ属)

原 田 光^{*,1}

はじめに

ミズナラ (*Quercus crispula* Blume, シノニム: *Quercus mongolica* var. *crispula* Blume) はブナ (*Fagus crenata*) と共に日本の冷温帯落葉樹林の代表的な樹種で、日本の樹木の中でも最も分布範囲の広い種であり、北海道の東端 (知床半島) から九州の南端 (鹿児島県高隈山) にまで分布している。日本以外では南樺太・南千島・朝鮮などにも分布する (大庭 1989)。ミズナラは東北日本では比較的低地に分布するのに対し、西南日本では標高 700 m 以上の山地にパッチ状に分布しており、分布高度には明らかな緯度との相関が見られる。ミズナラとブナの分布高度はほぼ一致しているためしばしば混生するが、ブナが典型的な陰樹であるのに対し、ミズナラは陽性が強く、南側斜面の乾燥地を好んで生育する。そのためブナの生育が阻まれるような生態環境にニッチをしめ、北海道東部や東北地方北部、中部地方、関東地方北部の内陸域には気候的極相と考えられるミズナラの自然林が認められている (大場 1967; 石塚 1968)。さらに日本海側の山地においても土地的極相としてのミズナラ自然林が知られている (大場 1973; 鈴木 1987)。一方でミズナラ林はコナラ林などと共に二次林としても広く見られる。星野 (1998) は日本全国のミズナラ林を調査し、46 の植物社会学的単位である群集あるいは群落が区別できるとした。すなわち、ミズナラは様々な地理的、気候的あるいは歴史的な要因に応じて多彩な生態系をその分布域に展開しているといえる。

ミズナラは他のコナラ属 (*Quercus*) 樹木と同様に古くから人々の生活に多くの恩恵を与えてきた。森林そのものが水土を保全し、豊かな水源となると共に、野生生物の生息環境の形成にも大きく寄与している。種子は古くは人の主食や、救荒食物として利用されており、

葉は肥料として、また材は薪炭や農具などに加工・利用されてきた。世界的に見てもコナラ属樹木はオークとして人々に親しまれ、巨樹は偉大な存在として崇められてもきた (Gil-Pelegrin et al. 2017)。材は環孔材で柾目に美しい模様を作り、堅くて均質な材質を持つことから、家具、建築内装材、船舶材および洋酒の樽材として賞用される。一方で日本における広葉樹人工林の造成は、針葉樹に比べきわめてわずかであり、国有林および民有林合わせたナラ類の人工林の蓄積は 690 千 m³ (スギ人工林は 1,748,776 千 m³) に過ぎない (林野庁 2017)。製材用の国産ナラ類の供給の多くは天然林施業によるものであり、そこでは択伐と天然更新に重きが置かれている。より高品質のナラ材の安定した供給のためには目的に沿った育種と人工林の育成を視野に入れる必要がある。日本全土に分布するミズナラ林には遺伝的変異がどの程度蓄積されているのか、またそれは地域的にどのように分化が生じているのかを明らかにすることは今後のミズナラの育種および持続的な利用や保全にとって非常に重要な事であるといえる。

葉緑体 DNA の変異に基づくミズナラの
遺伝的変異と構造

葉緑体は被子植物では母性遺伝をするため、その遺伝的変異を用いて種子散布の範囲を示すことが出来る。葉緑体 DNA は環状で全長は 160 Kbp 程度であり、約 120 の遺伝子がコードされている。これらの遺伝子はよく保存されており、広範な植物に適用可能な多くのユニバーサルプライマーが 1990 年代に開発され、系統分類や系統地理の分野で用いられるようになった。Kanno et al. (2004) は全国 127 個所のミズナラを主体としたコナ

* E-mail: kharada@agr.chime-u.ac.jp

¹はらだ こう、愛媛大学農学部

ラ節4種(ミズナラ、コナラ (*Q. serrata*)、ナラガシワ (*Q. aliena*)、カシワ (*Q. dentata*)) について *trnQ* (UUG)-*trnS* (GGU) スペーサーの一個所の変異 (T/C 塩基置換) に基づいて葉緑体 DNA の系統を T-type と C-type に分け、その地理的分布を調べた。その結果、T-type が北海道から九州までの全国各地に存在するのに対し、C-type は日本の中央部から以北にのみ分布することがわかった。一方、Okaura et al. (2007) は全国44個所のミズナラを主体にしたコナラ節4種について *trnT* (UGU) -*trnL* (UAA) スペーサー、*trnL* (UAA) イントロン、*trnL* (UAA) -*trnF* (GAA) スペーサー、*atpB-rbcL* スペーサー、*matK* 遺伝子、*trnH* (GUG) -*psbA* スペーサーの6領域4,253 bpを決定

し、その変異を調べた。その結果、10の塩基置換にもとづく9つのハプロタイプ (Haplotype I ~ Haplotype IX) が区別され、その地理的分布が示された。これから中央地溝帯 (フォッサマグナ) の西縁、すなわち糸魚川静岡構造線を境にして、東北日本では Haplotype I と Haplotype II が、西南日本では Haplotype III ~ Haplotype IX がグループとして分かれることが示された (図-1)。Kanno et al. (2004) の T/C-type とこれらのハプロタイプとの関係を調べるために Haplotype I ~ Haplotype IX を持つ個体について *trnQ-trnS* 領域の配列 (916 bp) を決定した。その結果、Haplotype II が C-type と一致し、それ以外はすべて T-type であった (Liu and Harada 2014; 原田ら 2014)。C-type の分布境界は新潟県

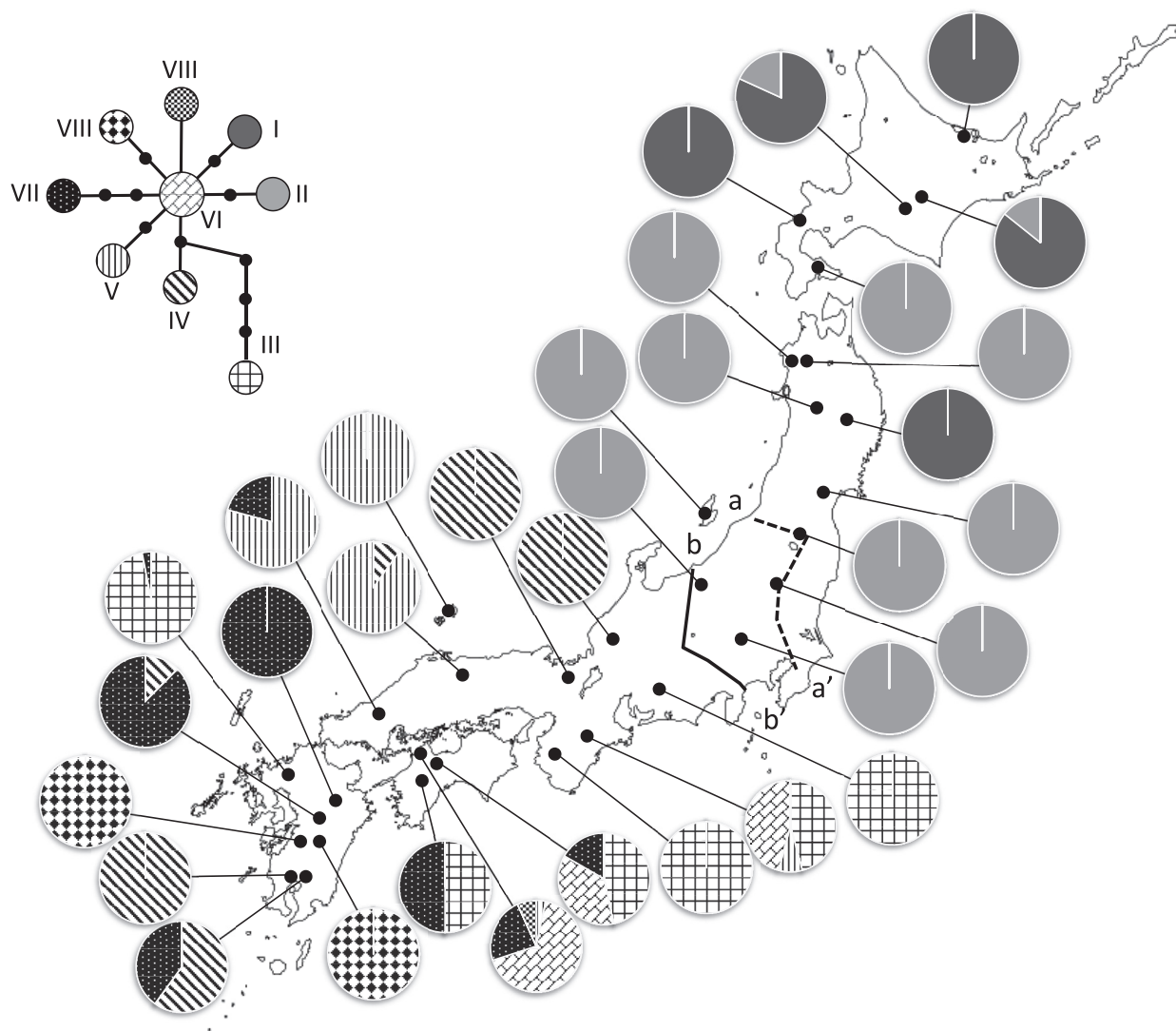


図-1 ミズナラの葉緑体 DNA ハプロタイプの地理的分布。破線 a-a' は Haplotype I の推定される南側境界を、実線 b-b' は Haplotype II の推定される南側境界を示す。ハプロタイプの凡例を Haplotype VI を中心とするネットワークで示した。ネットワーク中の黒丸は経路の途中に想定されるハプロタイプ。Okaura et al. (2007) を改変。

大潟町-妙高山-長野県伊那市-小田原市を結んだライン上にあり、これが Haplotype II の分布の南限とみなされ、これはほぼ糸魚川静岡構造線に一致している (図-1、b-b')。Haplotype I の太平洋岸での境界を示すために、境界域で T-type の出現が記載されている千葉県市原市および神奈川県小田原市でサンプリングを行い、そのハプロタイプを決定した。その結果、市原市では Haplotype II と Haplotype I が、小田原市金時山では Haplotype II と Haplotype III が見つかった。これにより Haplotype I の太平洋側の境界は市原市付近と推定された。一方、日本海側の境界は T-type の本州中央部の空白地帯を挟んで新潟市付近にあると推定された (原田ら 2014)。したがって Haplotype I の南側境界線は新潟市-福島市-市原市を結んだライン上にあることが推定された (図-1、a-a')。trnQ-trnS 領域には T/C 塩基置換以外に 5 個所の塩基置換と、1 個所の単一塩基の繰り返し配列における挿入/欠失が見いだされた。これらの変異を加えてハプロタイプの再定義を行った (表-1)。

Okaura et al. (2007) により、日本の周辺地域からさらに 4 つの新たなハプロタイプ、Haplotype X ~ Haplotype XIII が報告されているが、各地のハプロタイプの分布は次の様なものだった。すなわち、サハリン南部のミズナラ集団で Haplotype VI と Haplotype XI が、ロシア沿海州のモンゴリナラ集団で同じく Haplotype VI と Haplotype XI が、中国東北部ハルビンのモンゴリナラ集団で Haplotype XII が、中国東北部遼寧省のモンゴリナラ集団で Haplotype VI、Haplotype X、Haplotype XI および Haplotype XIII が、また韓国のコナラ、カシワおよ

びナラガシワの集団から Haplotype VII、Haplotype VIII、Haplotype X および Haplotype XII が見つかった (Okaura et al. 2007 ; Liu and Harada 2014)。ハプロタイプの系統関係を示すために TCS (Clement et al. 2000) を用いて作成したハプロタイプネットワークを図-1 の凡例に示した。これから Haplotype VI が祖先形であり、他のハプロタイプはそれから放射状に派生していることがわかる。Haplotype VI は日本では紀伊半島から四国、九州にかけて見られるが、これはサハリンおよび沿海州、中国遼寧省でも見いだされる。東北日本に優占的に分布する Haplotype I と Haplotype II はサハリンおよびロシア沿海州では見いだされない。このことは北海道および東北地方のミズナラは氷河期にサハリンを介した北方の陸橋を経てユーラシア大陸から渡ってきたものではないことを示している。一方、韓国では日本と共通のハプロタイプ、Haplotype VII および Haplotype VIII が見いだされた。これらのハプロタイプは日本では四国と九州にのみ見られるもので、コナラ節の移動は氷河期に朝鮮海峡を経由した南の陸橋ではあり得たことを物語っている。コナラ属では頻繁に雑種形成が起こり、異種間浸透により同所的に生育している近縁種間では多くの場合、葉緑体の多型は共有されている (Whittmore and Shaal 1991)。ミズナラで見いだされたハプロタイプはコナラ、ナラガシワ、ミズナラにも共通に見いだされ、またその地理的な分布も似通っている (Okaura et al. 2007)。従って葉緑体 DNA の変異に基づく地理的な構造はコナラ節としての構造を示すことになる。

表-1 ミズナラの葉緑体 DNA 変異とハプロタイプ

変異サイト ^a																						
Haplotype	<i>trnT-trnL</i>		<i>trnL-trnF</i>		<i>atpB-rbcL</i>		<i>matK</i>			<i>trnH-psbA</i>							<i>trnQ-trnS</i>					
	2	4	1	4	7	2	1	4	1	1	1	2	2	3	4	6	2	2	2	6	8	8
	1	9	2	1	6	1	4	4	1	3	7	1	7	9	3		1	2	4	2	4	4
	4	3	1	7	7	3	4		3	7	6	9	4	6	8		9	9	0	4	0	1
	1																					
I	T	A ₁₀	T ₁₁	T ₁₀	C	A	T	T	G	A	T	T	A ₉	T	A	G	T	T	A ₁₂	A	T	A
II	•	A ₁₀	T ₁₁	T _{10/11}	T	•	G	•	•	•	•	•	A ₉	•	•	•	G	C	A ₁₁	•	•	•
III	G	A ₁₀	T _{10/11}	T ₁₀	T	•	•	•	•	•	•	G	A ₉	•	•	T	G	•	A ₁₂	G	•	G
IV	•	A ₁₀	T ₁₁	T ₁₀	T	•	•	•	•	•	•	G	A ₉	•	•	•	G	•	A ₁₂	•	G	•
V	•	A ₁₀	T ₁₁	T ₁₀	T	G	•	•	•	•	G	•	A ₁₀	•	•	•	G	•	A ₁₁	•	•	•
VI	•	A ₁₀	T ₁₁	T ₁₀	T	•	•	•	•	•	•	•	A _{8/9}	•	•	•	G	•	A ₁₂	•	•	•
VII	•	A ₉	T ₁₁	T ₁₀	T	•	•	G	•	•	•	•	A ₉	G	C	•	G	•	A ₁₁	•	•	•
VIII	•	A ₁₀	T ₁₀	T ₁₀	T	•	•	•	A	•	A	•	A ₉	•	•	•	G	•	A ₁₂	•	•	•
IX	•	A ₁₀	T ₁₁	T ₁₀	T	•	•	•	•	C	•	•	A ₉	•	•	•	G	•	A ₁₂	•	•	•

^a 塩基置換サイトは各領域の 5' 側の最初の塩基から数えた置換の位置。ドットは Haplotype I と同一塩基であることを示す。一塩基繰り返し配列の繰り返し数の変異はそれぞれの塩基に示した添字の数で示し、ハプロタイプ内の変異は“/”をつけて示した。原田ら (2014) を改変。

核 DNA に基づくミズナラの地理的遺伝構造

遺伝的多様性に関する初期の研究は Kanazashi et al. (1998) によってアイソザイムを用いてなされている。北海道から九州まで全国 12 のミズナラ集団についてアイソザイムの 14 遺伝子座を用いて遺伝的変異を調べた。その結果、 $H_T=0.183$ 、 $H_S=0.174$ となり、ブナの全国集団での値、 $H_T=0.194$ 、 $H_S=0.187$ (Tomaru et al. 1997) と同等か、やや低い値を取っている。また遺伝的分化指数、 $F_{ST}=0.056$ となり、種内の遺伝的分化は低い事を示している。Ohsawa et al. (2011) は東北日本のミズナラの遺伝構造を調べるため、北海道から本州中央部にかけて 16 カ所の集団からサンプルを採集し、マイクロサテライト 7 遺伝子座を用いて遺伝的変異を調べた。平均の遺伝子多様度とアليل多様度はそれぞれ 0.724 ± 0.0056 (SE) および 6.46 ± 0.502 (SE) となり、ブナでのそれぞれの値、 0.839 ± 0.0050 (SE) および 9.83 ± 0.445 (SE) (Hiraoka and Tomaru 2009) に比べるとやや低い、ウダイカンパ (*Betula maximowicziana*) での値、 0.361 ± 0.0314 (SE) および 2.80 ± 0.284 (SE) (Tsuda and Ide 2005) に比べるとかなり大きい。また中国大陸におけるモンゴリナラ (*Q. mongolica*) でのそれぞれの値は、 0.746 ± 0.005 (SE) および 10.43 ± 0.19 (SE) (Zeng et al. 2011) となり、ミズナラと同程度である。調べた遺伝子座が異なることに注意しなければならないが、ミズナラにはかなり大きな遺伝的変異が蓄積していると考えてよさそうである。ミズナラでの遺伝的分化指数は $F_{ST}=0.021$ 、 $G'_{ST}=0.090$ となり、分化の程度は低い、99% レベルで 0 より有意に大きかった。またアليل多様度には緯度と有意な負の相関 ($R^2=0.3154$ 、 $P<0.05$) が見られ、これは最終氷期以降に南から北へ向けて分布が拡大したことを

反映していると考えられる。マイクロサテライトデータについて STRUCTURE (Pritchard et al. 2009) 解析を行ったところ、最も適当なクラスター数、 $K=2$ と判断された。これに基づく個体ごとのクラスター組成のヒストグラムを図-2 に示した。クラスター I は北海道で頻度が高く、相対的にクラスター II は南下するに従い頻度が増加した。また北海道と本州の間で不連続的なクラスター I の頻度の低下が見られた。これらの二つのクラスターは最終氷期において隔離され、分断されていた二つのレフジアに由来する系統と考えられ、それぞれ Okaura et al. (2007) の Haplotype I と Haplotype II に呼応しているように見える。葉緑体 DNA ハプロタイプの分布では多型的な集団は少なく、多くの集団はいずれかのハプロタイプに固定しており、マイクロサテライトデータに基づくクラスターの分布と必ずしも一致しない。Haplotype II のレフジアは中央構造線にそって存在したと考えられるが、Haplotype I については関東にあったレフジアからの北上が考えられる (原田ら 2014)。しかしながら、クラスター I は北海道での頻度が高いことから北海道にレフジアがあった可能性も否定できない。北海道では最終氷期最盛期においてもわずかながらコナラ属花粉が見いだされていること (小野・五十嵐 1991) はこれを支持するかもしれない。また氷河期の植物が遺存することで知られる早池峰山において Haplotype I が見つかったことは Haplotype I を持つレフジアが北海道をふくめて本州東北部に複数あったと考えることも出来る。一方、Ohsawa et al. (2011) のデータには西南日本のグループに属する 3 集団 (図-2、集団 14、15、16) が含まれており、ここでもクラスター II が優占しているので、クラスター II は西南日本で優占するクラスターである可能性もある。EST-SSR マーカーを用いた解析

では日本列島の南と北のそれぞれで優占する二つのクラスターがあることが示されており (松本 2015)、その頻度分布に南北の明らかなラインが認められる。クラスターの頻度分布は Ohsawa et al. (2011) の STRUCTURE 解析の結果 (図-2) と類似しており、日本列島の南北に遺伝的に分化した二つのクラスターがあった可能性を支持している。

葉緑体 DNA では日本の南北の集団グループ間に大きな遺伝的分化が見られたが、核遺伝子のレ

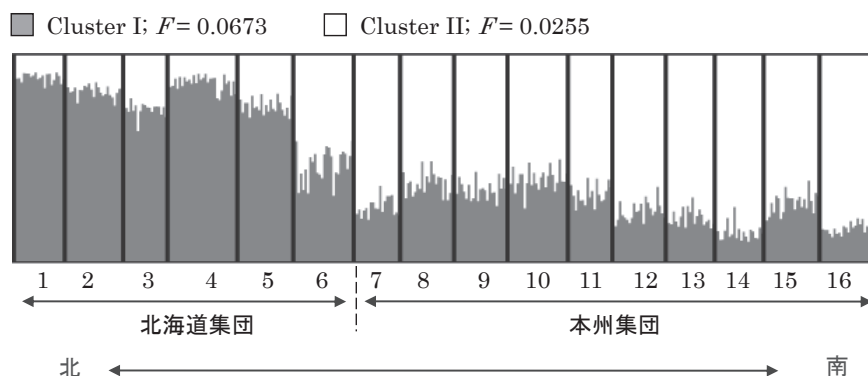


図-2 ミズナラ 16 集団について、 $K=2$ におけるマイクロサテライト 7 遺伝子座を用いた STRUCTURE 解析の結果。Ohsawa et al. (2011) の許可を得て改変転載。



図-3 遺伝子の集団遺伝学的解析に供した集団の位置。*MetE*、*Cons14*、*Cons109*の塩基配列決定を行った集団を黒丸で示した。*MetE* 遺伝子の連鎖不平衡の検出は実線で区切ったN1、N2、S1、S2の4つのブロックごとに白丸で示した集団を含めて行った。原田・池田 (2011) を改変。

ベルでも同様な分化は見られるのだろうか。南北集団間で遺伝的分化が起こっているかどうかを調べるためにQuang et al. (2008) はCasasoli et al. (2006) によって報告されているESTマーカーから無作為に10遺伝子座を選び日本の南北の9集団(図-3)についてクローンし、その塩基配列を決定した。そのうちの2クローン(*Cons14*および*Cons109*)と、原田・池田 (2011) によってクローニングされ塩基配列が決定された*MetE* (メチオニン

シンターゼ) 遺伝子の結果を表-2に示す。いずれの遺伝子においても塩基多様度は南方集団で小さかったが、*MetE* および *Cons109* の集団突然変異率である θ_w 以外では有意差はなかった。 $\theta_w = 4N\mu$ (N は平衡集団の有効サイズ、 μ は突然変異率) であることから、南方集団は北方集団より有効サイズが小さいのかも知れない。また F_{ST} は0.44から0.97までの値を取り、いずれも統計的に有意 ($P < 0.05$) であったが、南方集団で特に遺伝的分化が大きいという証拠は得られなかった。*MetE* 遺伝子はメチオニンの生合成の最終段階に関わる遺伝子で11個のエキソンと10個のイントロンからなる。この遺伝子についてもう少し詳しく見てみることにする。北方8集団33個体、南方8集団27個体(図-3)についてこの領域をクローニングし、エキソン1からエキソン4までの1482bpの塩基配列を決定した(原田・池田2011)。配列全体についてAMOVAによる解析の結果、遺伝分散の割合は南北グループ間で-1.3%、グループ内集団間で10.2%、集団内で91.1%となり、集団間および集団内の分散は有意だったが、グループ間に有意差は見られなかった。1遺伝子に限った結果であるが、日本全国のミズナラの変異は集団内あるいは集団間に存在し、南北の遺伝的分化はほとんどないといえる。エキソン部分では部位間の変異がかなり大きかった(表-3)。エキソン全体として非同義サイトと同義サイトの塩基多様度の比 (π_N/π_S) は1より小さく、機能的制約が働いているといえるが、北方集団のエキソン2では2.08となり、方向性選択もしくは多様化選択が働いていることが示唆された。これを集団ごとに見てみると、集団によって固定した変異はないので多様化選択の可能

表-2 3遺伝子の塩基多様度の南北集団での比較

集団	集団数	配列数	分離サイト数	π_{tot}^a	π_{sil}^b	θ_w^c	F_{ST}
<i>MetE</i> (1385bp)							
北方	5	66	138	0.00657 ± 0.00085	0.00679 ± 0.00073	0.00645 ± 0.00029	0.097*
南方	4	54	95	0.00583 ± 0.00199	0.00646 ± 0.00149	0.00543 ± 0.00066	0.070*
P値 ^d				0.53	0.70	0.046	
<i>Cons14</i> (1100bp)							
北方	5	100	135	0.00704 ± 0.00028	0.00748 ± 0.00031	0.00695 ± 0.00054	0.072*
南方	4	84	100	0.00693 ± 0.00069	0.00732 ± 0.00050	0.00633 ± 0.00057	0.078*
P値 ^d				0.77	0.59	0.14	
<i>Cons109</i> (1015bp)							
北方	5	130	159	0.00707 ± 0.00027	0.00781 ± 0.00118	0.00736 ± 0.00034	0.046*
南方	4	96	98	0.00688 ± 0.00067	0.00714 ± 0.00059	0.00648 ± 0.00056	0.044*
P値 ^d				0.62	0.31	0.041	

^a 配列全体の塩基多様度とその標準偏差、^b サイレントサイトの塩基多様度とその標準偏差、^c 集団突然変異率とその標準偏差、^d 両側 t 検定の確率。 F_{ST} 値のアスタリスク (*) は 5% レベルで有意であることを示す。Quang et al. (2008) を改変。

表-3 *MetE* 遺伝子エキソン領域における塩基多様度の南北集団での比較

集団	配列数	配列長(bp)	変異サイト数 ^a	π^b	π_s^c	π_N^d	π_N/π_s
エキソン 1							
北方	66	62	2/0	0.01435 ± 0.00071	0.07521	0.00000	0.00000
南方	56	62	2/0	0.01163 ± 0.00117	0.06091	0.00000	0.00000
エキソン 2							
北方	66	88	1/3	0.00269 ± 0.00084	0.00149	0.00310	2.08054
南方	56	88	0/0	0.00000 ± 0.00000	0	0	-
エキソン 3							
北方	66	128	0/0	0.00000 ± 0.00000	0	0	-
南方	56	128	0/0	0.00000 ± 0.00000	0	0	-
エキソン 4							
北方	66	333	6/2	0.00404 ± 0.00050	0.00971	0.00231	0.23790
南方	56	333	2/1	0.00202 ± 0.00034	0.00571	0.00089	0.15587
エキソン全体							
北方	66	611	9/7	0.0041	0.01144	0.00170	0.14860
南方	56	611	4/1	0.0023	0.00795	0.00056	0.07044

^a同義サイトの変異数/非同義サイトの変異数、^bエキソン全体の塩基多様度、^c同義サイトの塩基多様度、^d非同義サイトの塩基多様度。原田・池田 (2011) を改変。

性が強い。メチオニンの前駆体である S-アデノシルメチオニン (AdoMet) はメチル基の重要な供与体であり、植物の生長 (Eckerman et al. 2000) や病原体との相互作用 (Ranvanel et al. 1998) と関連していることが知られており、多様化選択は遺伝子型と環境との相互作用によるものと考えられる。

次に南北の集団間の遺伝子流動を調べるため、図-3 で示すように日本全体のミズナラを 4 つの区画 (N1、N2、S1、S2) に分け、*MetE* 遺伝子の変異サイト間の連鎖不平衡を TASSEL (www.statgen.ncsu.edu/~bucker/) を用いて区画ごとに調べた (原田・池田 2011)。 $P < 0.0001$ で有意となるサイトの数は N1 で 14/820、N2 で 94/595、S1 で 96/496、S2 で 3/300 となった (分母は組み合わせの数)。この間の差は高度に有意 (独立性 χ^2 検定、 $P < 0.001$) であり、N2 と S1 の集団グループで北端 (N1) あるいは南端 (S2) の集団グループより多くの連鎖不平衡が見られた。この結果は氷河期には中央構造線を境界として南北に分断隔離されていた集団グループの間で、氷河期以降の分布の拡大に伴って、主に花粉を介して遺伝子流動が起こったためと解釈される。遺伝子内のサイト間の組替え頻度はきわめて低いので不平衡の状態が長く保たれたものと思われる。

終わりに

ミズナラはケヤキ (*Zelkova serrata*) と並んで日本の

広葉樹では最も重要な有用樹種の一つに数えられるが、その育種はほとんど進んでいない。今後使用目的に沿った育種が分子マーカーを利用して進むことが期待される。そのためにも遺伝的多様性の程度と地域的な遺伝的分化の程度を見極めることは重要なことである。ミズナラには遺伝子の各レベルで見てきたように豊富な遺伝的多様性が蓄積されていることが明らかであり、これはブナに次ぐものである。豊富な遺伝的多様性は種の起源と大きく関係している。ブナが日本の固有種であり日本列島に生育して長い年月を積み重ねてきたことが豊富な遺伝的多様性をもたらしているのは疑いがなくない。ミズナラについても、日本に分布の中心があり、準固有種と考えても間違いなさだろう。同じ *Prinus* 節に含まれるカシワ、コナラ、ナラガシワは中国大陆にも広く分布しており、日本におけるこれらの種の遺伝的多様性はミズナラより低い傾向にある (Kanazashi et al. 1998 ; San Jose-Maldia et al. 2017)。

ミズナラの地理的遺伝構造については葉緑体 DNA に関しては非常に特徴的な遺伝構造があることが明らかになっている。すなわち互いに重なり合うハプロタイプのグループが日本の中央構造線を境にして南北に分かれている。過去 76 万年の中期更新世以降少なくとも 4 回の氷河期があったが (湊・井尻 1976)、これによる周期的な分布の拡大縮小と南北への移動のくり返しによりハプロタイプが地域的に定着してゆき、このような遺伝構造ができあがったと思われる。一方で核ゲノムの遺伝子マーカーを用いた解析では集団間の遺伝的分化

は有意ではあるが非常に小さく、その程度はブナと同程度であった。このことは氷河期以降の分布の拡大に伴って花粉を介した頻繁な遺伝子流動が起こったことを物語っている。*MetE* 遺伝子の中立領域については、南と北での遺伝的分化は見られなかった。しかし、EST-SSR マーカーを用いたゲノムレベルの解析では南北に局在する遺伝的に分化した二つのクラスターが認められ(松本 2015)、個体におけるそれぞれの頻度は南北に相反するクラインを形成していた。氷河期にはミズナラ集団は葉緑体 DNA ハプロタイプで規定されるレフジアに分断隔離されていたが、核ゲノムのレベルでは東北日本と西南日本で遺伝的に分化した遺伝子プールをそれぞれのグループのレフジアが共有していたのかもしれない。南北のクラインは氷河期以降の分布拡大に伴う遺伝子流動によって生じたと考えられ、日本の中央部における *MetE* 遺伝子の連鎖不平衡もこれによって説明できる。日本全体のミズナラ集団の遺伝分散のほとんどは集団間および集団内に存在することから、地域集団には地域環境に適応した遺伝的変異が蓄積されている可能性がある。*MetE* 遺伝子の第二エキソンに見られた変異はそのようなものの一つかもしれない。

引用文献

- Casasoli M, Deory J, Morera-Dutrey C, Brendel O, Porth I, Guehl J-M, Villani F, Kremer A (2006) Comparison of quantitative trait loci for adaptive traits between oak and chestnut based on an expressed sequence tag consensus map. *Genetics* 172: 533–546
- Clement M, Posada D, Coleman AW (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657–1660
- Eckerman C, Eichel J and Scholdeer J (2000) Plant methionine synthase; new insights into properties and expression. *Biological Chemistry* 381: 695–703
- Gil-Pelegrín E, Peguero-Pina JJ Sancho-Knapik D (2017) Oaks and people: A long journey together. In: Gil-Pelegrín E, Peguero-Pina JJ and Sancho-Knapik D (eds) *Oaks physiological ecology. Exploring the functional diversity of genus Quercus L.*, 1–12. Springer, Cham, Switzerland
- 原田 光・池田創作 (2011) メチオニンシンターゼ遺伝子 (*MetE*) を用いた日本列島のミズナラの分子集団遺伝学的研究. *林木の育種* 241: 1–11
- 原田 光・Fifi Gus Dwiyantri・Liu Huan Zhen (2014) 本州太平洋岸におけるミズナラ (*Quercus mongolica* var. *crispula*) を主体とする *Prinus* 節の葉緑体ハプロタイプの分布境界. *森林遺伝育種* 3: 1–7
- Hiraoka K, Tomaru N (2009) Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan. *Journal of Plant Research* 122: 269–282
- 星野義延 (1998) 日本のミズナラの植物社会学的研究. *東京農工大学農学部学術報告* 32: 1–99
- 石塚和雄 (1968) 岩手県におけるコナラ二次林とミズナラ二次林の分布および北上山地の残存自然林の分布について、一次生産の場となる植物群集の比較研究. 吉岡邦二編, 昭和 42 年度報告, 153–163, 仙台
- Kanazashi A, Yoshimaru H, Kawahara T (1998) Very small differentiation among local populations of Japanese white oaks. In: Steiner KC (ed) *Diversity and adaptation in oak species*, Proceedings of a conference of IUFRO Working Party 2.08.05 Pennsylvania, U.S.A., 147, Pennsylvania
- Kanno M, Yokoyama J, Suyama Y, Ohya M, Itoh T, Suzuki M (2004) Geographical distribution of two haplotypes of chloroplast DNA in four oak species (*Quercus*) in Japan. *Journal of Plant Research* 117: 311–317
- Liu HZ, Harada K (2014) Geographic distribution and origin of the chloroplast T/C-type in *Quercus mongolica* var. *crispula* in northeastern Japan. *Plant Species Biology* 29: 207–211
- 湊 正雄・井尻正二 (1976) 日本列島 第三版. 岩波書店, 東京
- 大庭秀章 (1989) ブナ科. 佐竹義輔・原 寛・亘理俊二・富成忠夫編, 日本の野生植物 木本 I, 66–78. 平凡社, 東京
- 大場達之 (1967) 北海道の低地林-ミズナラ林とカシワ林. 宮脇昭編, 原色現代科学大事典 3 植物, 216–217. 学研, 東京
- 大場達之 (1973) 清津川上流の植生. 日本自然保護協会調査報告書 43: 57–128, 新潟県
- Ohsawa T, Tsuda Y, Saito Y, Ide Y (2011) The genetic structure of *Quercus crispula* in northeastern Japan as revealed by nuclear simple sequence repeat loci. *Journal of Plant Research* 124: 645–654
- 松本麻子 (2015) ミズナラ. 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, 129–131. 文一総合出版, 東京
- Okaura T, Quang ND, Ubukata M, Harada K (2007) Phylogeographic structure and late Quaternary population

- history of the Japanese oak *Quercus mongolica* var. *crispula* and related species revealed by chloroplast DNA variation. *Genes and Genetic Systems* 82: 465–477
- 小野有五・五十嵐八枝子 (1991) 北海道の自然史-氷期の森林を旅する-. 北海道大学図書刊行会, 札幌
- Pritchard JK, Wen W, Falush D (2009) STRUCTURE ver.2.3. University of Chicago, Chicago, USA. <http://pritch.bsd.uchicago.edu/> (2018年2月25日アクセス)
- Quang ND, Ikeda S, Harada K (2008) Nucleotide variation in *Quercus crispula* Blume. *Heredity* 101: 166–174
- Ranvanel S, Gakiere B, Job D and Douce R (1998) The specific features of methionine biosynthesis and metabolism in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 7805–7812
- 林野庁 (2017) 森林資源の現況 (平成24年3月31日現在). <http://www.rinya.maff.go.jp/j/keikaku/genkyou/h24/index.html> (2018年2月25日アクセス)
- San Jose-Maldia LS, Matsumoto A, Ueno S, Kanazashi A, Kanno M, Namikawa K, Yoshimaru H, Tsumura Y (2017) Geographic patterns of genetic variation in nuclear and chloroplast genomes of two related oaks (*Quercus aliena* and *Q. serrata*) in Japan: implications for seed and seedling transfer. *Tree Genetics and Genomes* 13: 121
- 鈴木伸一 (1987) 夏緑広葉樹林二次林, 日本植生誌. 8. 東北 (宮脇昭編著), 299–311, 至文堂, 東京
- Tomaru N, Mitsutsuji T, Takahashi M, Tsumura Y, Uchida K, Ohba K (1997) Genetic diversity in *Fagus crenata* (Japanese beech): influence of the distributional shift during the late-Quaternary. *Heredity* 78: 241–251
- Tsuda Y, Ide Y (2005) Wide-range analysis of genetic structure of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in the cool temperate zone of Japan. *Molecular Ecology* 14: 3239–3941
- Whittmore AT, Shaal BA (1991) Interspecific gene flow in sympatric oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 88: 2540–2544
- Zeng YF, Liao WJ, Petit RJ, Zhang DY (2011) Geographic variation in the structure of oak hybrid zones provides insights in the dynamics of speciation. *Molecular Ecology* 20: 4995–5011