

【特 集】カラマツの遺伝育種学の進展と育種の展望

カラマツ天然林の遺伝的変異

永 光 輝義^{*1}・戸 丸 信 弘²

北東アジアのカラマツ属の分類と分布

カラマツ属 (*Larix*) は、北半球の寒帯の森林に優占する落葉性のマツ科樹木である。最終氷期後に高緯度に分布拡大した樹種でよくみられるように、この属も、形態が連続的で雑種が多く、分類が難しい。世界では15種が記されているが、広く認められているのは10種である (Farjon 1990)。日本を含む北東アジアには、本州に固有なカラマツ (*L. kaempferi* (Lamb.) Carrière) と、シベリアカラマツ (*L. sibirica* (Münchh.) Ledeb.) に隣接してユーラシア大陸北東部に分布し、サハリンと千島にも分布する広義のダフリアカラマツ (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) がある。ただし、後者は、狭義のダフリアカラマツ (*L. gmelinii* var. *gmelinii*) とその変種であるチョウセンカラマツ (*L. gmelinii* var. *olgensis*)、グイマツ (*L. gmelinii* var. *japonica*)、ホクシカラマツ (*L. gmelinii* var. *principis-rupprechtii*) に分けられたり、5つの別種、すなわちダフリアカラマツ (*L. gmelinii*)、*L. cajanderi* Mayr、*L. kamtschatica* (Rupr.) Carr、*L. olgensis* A. L. Henry、*L. kurilensis* ssp. *glabra* Dylis に分けられることがある (Polezhaeva et al. 2010 ; 図-1)。グイマツは、最終氷期には北海道と東北にも分布していたが、最終氷期後の温暖化とともにそれらの地域から絶滅した (五十嵐 2010)。以下では、単にダフリアカラマツと記した場合は広義のダフリアカラマツを指す。

北東アジアのカラマツ属の分布をみると、カラマツは分布の南端に隔離していることがわかる (図-1)。このような分布様式は、周北極域に分布の中心があり、日本列島の山岳を南限として隔離分布する高山植物にもみられる。これらの高山植物の系統地理学的研究は、後期更新世の氷期・間氷期のサイクルでそのような分布様式が形作られてきた歴史を明らかにした (Fujii and Senni 2006)。氷期に日本の山岳へ南下し定着

した集団が、間氷期に隔離されて遺伝的に分化する。次のサイクルの氷期に別の集団が南下し、すでに定着して分化した集団と置換または共存あるいは融合し、間氷期に再び隔離される。このようにして、固有かつ多様な系統が日本列島の山岳で分化してきたと考えられる。北東アジアのカラマツ属の系統地理学的研究もこのようなシナリオを支持している。オルガネラゲノムにおいて、カラマツは、氷期に陸橋でつながっていたサハリンや千島、朝鮮半島のダフリアカラマツに最も近縁だった (Polezhaeva et al. 2010)。よって、カラマツは、それらのダフリアカラマツから分化したと考えられる。



図-1 北東アジアのカラマツ属の分布。Polezhaeva (2010) をもとに描く。

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

¹ ながみつてるよし 森林総合研究所森林遺伝研究領域

² とまる のぶひろ 名古屋大学大学院生命農学研究科

カラマツの天然分布域は、本州の中央部の標高900 mから2,800 mまでの山塊に断片化している(林1960; 図-2)。南限は南アルプスの天狗石山・山住山、西限は白山、東限と北限は蔵王の馬ノ神岳である。馬ノ神岳の集団は、中部山岳から離れており、11個体だけが現存する(織田2003)。これらの自然分布域の外にも、東北や北海道、あるいは海外に植林されている。北海道には大規模に造林され、そのおもな由来は長野県川上村の種苗である。

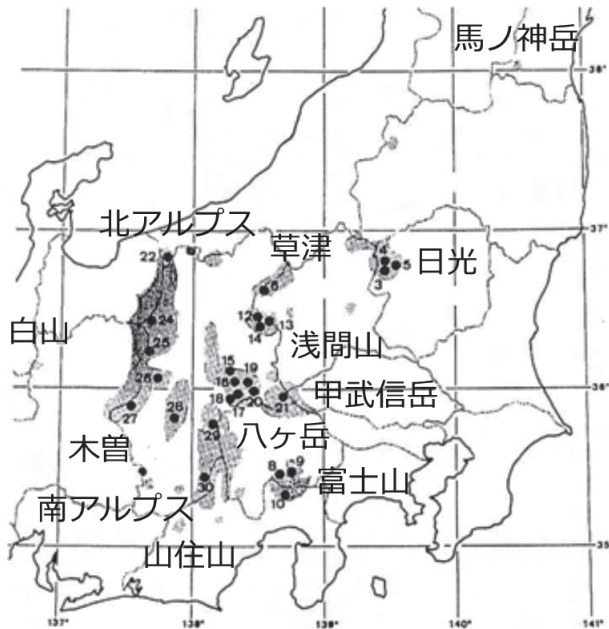


図-2 カラマツの天然分布域。分布限界の山岳名、分布地域名、産地番号(日2本)を示す。山本(1993)をもとに描く。

進化的に中立とされる遺伝子座の遺伝的変異

ゲノムDNAは、核とオルガネラにある。マツ科樹木では、オルガネラゲノムのうち、ミトコンドリアゲノムは母系遺伝、葉緑体ゲノムは父系遺伝することが知られている(Wagner 1992)。これらのゲノムの多型の遺伝子座を用いてカラマツの遺伝的変異が調べられてきた。これらの遺伝子座の多型は、遺伝子間領域の変異やコード領域の同義置換、繰り返し配列の変異などで、その多くは進化的に中立であると考えられる。ただし、これらの変異は何らかの機能に影響する場合があります、統計的検定で遺伝子座の中立性を確認することが望ましい。進化的に中立な変異は、中立理論にしたがい、集団の分割・融合や集団サイズの変動、

集団間の移住といった集団履歴に依存することが知られている。

ミトコンドリアゲノムの $coxIII$ 領域のPCR産物を $EcoRI$ で消化した断片長の多型(PCR-RFLP)にもとづき、カラマツの14集団で5つのパプロタイプが認められた(San Jose-Maldia et al. 2009)。中部山岳には1つのパプロタイプが優占していたが、馬ノ神岳では異なるパプロタイプに固定していた。また、中部山岳のうち、一部の山塊では複数のパプロタイプがみられた。これらの結果は、中部山岳の山塊の間で種子散布による移住が起こっている一方、馬ノ神岳と中部山岳とは隔離されていることを示唆する。

葉緑体ゲノムの $rbcL$ 領域の $TthHB8I$ によるPCR-RFLPによると、馬ノ神岳と中部山岳の集団は同じパプロタイプを共有した一方、グイマツはそれとは異なるパプロタイプを持っていた(白石ら1996)。核ゲノムのランダム増幅多型DNA(RAPD)の変異も、馬ノ神岳の集団がグイマツより中部山岳のカラマツに類似していることを示した。よって、北限の馬ノ神岳の集団は、カラマツに属していると言える。

核ゲノムでは、アロザイム6酵素種の7遺伝子座の変異が、カラマツの8集団で調べられた(戸丸・内田2007)。その結果、馬ノ神岳の集団は他の集団よりアレリックリッチネスが小さく、集団間の遺伝的距離は馬ノ神岳の集団と他の集団との間でやや大きかった。よって、馬ノ神岳の集団が創始者・瓶首効果を受けたと考えられる。これらの酵素は、多くの植物にみられるため、同じ遺伝子座の変異を種間で比べることができる。そこで、調べた変異を、日本のおもな針葉樹8種の天然林集団の変異と比較した。その結果、種内と集団内の遺伝子多様度は、オオシラビソとアカエゾマツに次いでカラマツが低かった。また、集団間の遺伝的分化は、カラマツがスギやヒノキ、ゴヨウマツと同程度だった。カラマツのアロザイム変異が小さい理由は、その天然分布域が限られているためかもしれない。

マイクロサテライト(単純反復配列)は、その繰り返し数に変異しやすいため、多型的な遺伝子座として用いられる。核ゲノムの単純反復配列の10遺伝子座の変異が、カラマツの14集団で調べられた(Jose-Maldia et al. unpublished)。遺伝子多様度は、馬ノ神岳の集団で著しく低かったが、中部山岳の集団間に大きな差はなかった。中部山岳の集団間には地理的距離と遺伝的距離との相関がみられなかったが、馬ノ神岳および中部山岳の集団間では地理的距離の増加にともな

い遺伝的距離が増した。遺伝子型をクラスタリングすると、2つのクラスターが認められ、それぞれ馬ノ神岳と中部山岳とで優占していた。これらの結果は、ミトコンドリア、葉緑体、核(アロザイム)のゲノムから得られた結果と整合する。

上記のように、核とオルガネラのゲノムの進化的に中立とされる遺伝子座の遺伝的変異は、馬ノ神岳を含む本州のカラマツはグイマツから区別されること、馬ノ神岳の集団は創始者・瓶首効果を受け、中部山岳とは隔離されていること、中部山岳の山塊の間には十分な遺伝子交流があることを示唆している。よって、カラマツには、分布周辺の隔離小集団における遺伝的分化が生じているが、一部の高山植物にみられるような複数回移住による系統分化が認められない。

産地試験で明らかになった成長形質の遺伝的変異

ゲノムには、集団履歴を反映する進化的に中立な遺伝子座だけでなく、自然選択を受け適応に関連した遺伝子座もある。そのような遺伝子座の検出がシベリアカラマツなどで試みられている(Semerikov et al. 2013)。一方、適応に関連する形質の変異を、実験によって、環境と遺伝およびそれらの交互作用による変異に分割することができる。このような実験のひとつが、形質の産地間の遺伝的変異を分析する産地試験である(永光2014)。カラマツの産地試験が国際的規模で1956年に実施された(永光ら2014)。9つの地域(富士山、甲武信岳、八ヶ岳、南アルプス、日光、草津、浅間山、北アルプス、木曽)から25の産地が選ばれ(図-2)、それらの産地の種苗が北海道、青森県、長野県および欧州と北米の試験地に植えられた(Toda and Mikami 1976)。

長野県の試験地では、9年生(三上1971)、30年生(長坂ら2011)、50年生(Nagamitsu et al. 2013)の形質が解析された。50年生形質の解析の結果、成長形質である植栽面積あたりの材積と断面積および個木の樹冠と幹のサイズは、富士山や甲武信岳、日光の産地で大きく、南北アルプスや浅間山の産地で小さかった(永光2014)。また、産地と試験地との交互作用は小さく、どの試験地でも似た産地間変異が得られた。さらに、産地の気候条件と成長形質との間には相関があり、太平洋側気候で成長が良く、日本海側気候で成長が悪かった。これらの結果は、気候条件が成長形質への選択圧としてはたらいた可能性を示唆する。つまり、降雪や

積雪に耐えられるような、樹冠が小さく年輪が細かく幹が丈夫な性質を、日本海側気候の産地のカラマツは遺伝的に持っているのかもしれない。

北海道の試験地では、30年生の幹の直径が解析された(松崎ら1991, 1993)。その結果、石狩の野幌試験地と十勝の清水試験地では、富士山や八ヶ岳の産地で直径が大きく、南北アルプスや浅間山の産地で直径が小さく、長野県の試験地と一致する傾向がみられた。一方、オホーツク海側の枝幸試験地では、南北アルプスや浅間山の産地で直径が大きく、八ヶ岳の産地で直径が小さいという異なる結果が得られた。これらの結果は、次の2つの解釈ができる。第一に、オホーツク海側では、北海道および本州の太平洋側および日本海側とは異なる形質が産地間の遺伝的変異から生じるのかもしれない。第二に、枝幸試験地において、環境の空間異質性と産地の植栽位置が交絡したために、他の試験地とは異なる結果になったのかもしれない。これらを検証するには再解析が必要である。

欧州と北米では、フランス、ドイツ、アメリカ合衆国、カナダに試験地が設けられた。フランスでは、36年生の幹と枝の形質が12産地について調べられたが、それらの産地間変異に明瞭な地理的傾向はみられなかった(Pâques 1996)。ドイツでは6年生(Hattemer 1969)、アメリカ合衆国では9年生(Farnsworth et al. 1972)、カナダでは19年生(Park and Fowler 1983)の形質が解析された(表-1)。これらの国の試験地に共通する傾向は、南北アルプスの産地の成長が悪いことである。一方、その他の産地における成長形質の変異は、試験地によってさまざまであり、日本の試験地とも一致しなかった。これらの結果は、成長形質の変異における産地と試験地との交互作用を示唆している。

上記のように、成長形質において、気候条件に関連した産地間の遺伝的変異が産地試験によって明らかになった。ただし、地元の気象条件で適応度が高く、他所の気象条件で適応度が低下するかは不明で、この変異が局所適応なのか確かめる必要がある。この変異は、日本の試験地では同じ傾向を示したが、海外の試験地では異なる傾向を示し、何らかの環境条件が成長形質の発現に影響することを示唆している。

今後の研究課題

カラマツは、グイマツと比べて、成長が良いがストレス耐性が低いことが知られている。両種は交配可能

表-1 ドイツ、アメリカ合衆国、カナダの試験地におけるカラマツの各産地の形質

産地番号	地域	産地	ドイツ6年生	アメリカ9年生	カナダ 19年生			
Sch. 日本			樹高 (m)	樹高 (m)	樹高 (m)	直径(cm)	生存率 (%)	材積 (m ³ ha ⁻¹)
1	8	富士山 天神峠	2.35	2.88				
2	9	富士山 三合目	2.37	3.27	<i>11.0</i>	<i>14.7</i>	<i>62.7</i>	<i>65.5</i>
4	21	甲武信岳 梓山	2.28	3.15	13.6	18.0	<i>74.7</i>	137.8
5	19	八ヶ岳 稲子	2.51	3.15	13.0	16.1	84.0	122.3
6	20	八ヶ岳 海ノ口	2.55	3.33	12.7	17.2	<i>64.0</i>	<i>105.2</i>
7	15	八ヶ岳 蓼科	2.51	3.09	12.1	15.8	88.0	120.3
8	16	八ヶ岳 豊平	2.48	2.67	12.2	16.1	90.7	121.9
9	18	八ヶ岳 立沢下部	2.48	2.94	<i>11.4</i>	16.5	<i>77.3</i>	<i>107.4</i>
10	17	八ヶ岳 立沢上部	2.35	3.03	12.1	<i>15.7</i>	89.3	118.1
11	29	南アルプス 甲斐駒ヶ岳		2.94				
12	30	南アルプス 赤石大沢岳	<i>2.00</i>	2.73	12.5	16.7	82.7	125.9
13	3	日光 赤沼	2.42	3.09	<i>11.5</i>	16.6	81.3	<i>114.8</i>
14	4	日光 光徳	2.46	3.24	12.3	16.9	84.0	126.9
15	5	日光 野州原	2.44	3.24	<i>11.5</i>	17.0	<i>72.0</i>	<i>107.2</i>
16	6	草津 万座	2.42	<i>2.70</i>	13.7	18.4	89.3	168.7
17	12	浅間 水ノ登下部	2.35	3.12	13.3	17.3	97.3	165.4
18	13	浅間 杓掛	2.21	2.67	<i>11.2</i>	<i>15.6</i>	80.0	<i>95.1</i>
19	14	浅間 追分	<i>1.93</i>	2.55	<i>9.3</i>	13.5	84.0	<i>68.1</i>
22	24	北アルプス 高瀬入下部	2.28	3.09	11.8	16.0	84.0	<i>109.2</i>
23	28	木曽 木曽駒ヶ岳	2.39	3.09	12.5	17.0	96.0	150.4
24	27	木曽 御岳	2.23	3.06	13.3	18.1	88.0	157.5
25	26	木曽 鉢盛山	2.23	2.94	12.6	17.3	85.3	133.7
		平均	2.34	3.00	12.2	16.5	82.7	121.1

産地番号は国際産地試験で用いられているドイツ Schmalenbeck No. と日本で付したものが異なる。平均と比較して太字は>5%増、斜字は>5%減の値を示す。Farnsworth et al. (1972) と Park and Fowler (1983) にもとづく。

であり、両方の望ましい形質を持つF₁雑種が生産されている。両種のたどった歴史と異なる環境への適応を知ることは、育種素材としての両種の活用につながる。核ゲノムの多数の遺伝子座をコアレスセント理論により解析すれば、グイマツなどのダフリアカラマツとカラマツとの分岐年代や、分岐後の移住頻度と集団サイズの変動が明らかになるだろう。また、グイマツより低緯度に分布するカラマツで自然選択を受けた遺伝子座を検出することによって、成長やストレス耐性、日長・温度反応性、フェノロジーなどの適応遺伝子がみつかるかもしれない。カラマツとグイマツとの交配家系を用いたゲノム研究も適応遺伝子の検出に有効だろう。中部山岳では遺伝的構造が弱くゲノム背景が比較的均一なので、太平洋側気候と日本海側気候への適応に関連した遺伝子座をゲノムワイド関連解析によって検出できるかもしれない。

引用文献

- Farjon A (1990) Pinaceae: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany
- Farnsworth DH, Gatherum GE, Jokela JJ, Kriebel HB, Lester DT, Merritt C, Pauley SS, Read RA, Sajdak RL, Wright JW (1972) Geographic variation in Japanese larch in north central United States plantations. *Silvae Genetica* 21: 139–147
- Fujii N, Senni K (2006) Phylogeography of Japanese alpine plants: biogeographic importance of alpine region of Central Honshu in Japan. *Taxon* 55: 43–52
- Hattermer HH (1969) Versuche zur geographischen Variation bei der japanischen Lärche. *Silvae Genetica* 18: 1–23

- 林 弥栄 (1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- 五十嵐八枝子 (2010) 北海道とサハリンにおける植生と気候の変遷史 —花粉から植物の興亡と移動の歴史を探る—. 第四紀研究 49: 241–253
- 松崎智徳・長坂壽俊・岸田昭雄・中村和子 (1991) カラマツ産地試験30年目の結果 —北海道内の清水, 枝幸試験地について—. 日本林学会大会発表論文集 102: 437–438
- 松崎智徳・長坂壽俊・中村和子・田中京子 (1993) 天然カラマツ次代集団の産地間変異 —札幌試験地について—. 日本林学会論文集 104: 415–416
- 三上 進 (1971) カラマツの産地特性. 林木の育種 66: 2–5
- 長坂壽俊・吉村研介・明石孝輝 (2011) カラマツ産地試験の長野県内試験地における産地の特性評価と地域区分. 日本森林学会誌 93: 179–186
- Nagamitsu T, Nagasaka K, Yoshimaru H, Tsumura Y (2013) Provenance tests for survival and growth of 50-year-old Japanese larch (*Larix kaempferi*) trees related to climatic conditions in central Japan. Tree Genetics & Genomes 10: 87–99
- 永光輝義 (2014) 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. 森林遺伝育種 3: 48–57
- 永光輝義・長坂壽俊・吉丸博志・津村義彦 (2014) 気候条件に関連した50年生ニホンカラマツの成長の産地間変異. 森林遺伝育種 3: 111–117
- 織田春紀 (2003) 北限の馬ノ神岳カラマツ. 森林科学 38: 52–58
- Pâques LE (1996) Variabilité naturelle du mélèze. II. Mélèze du Japon: bilan de 36 ans de test comparatif de provenances. Annales des Sciences Forestières 53: 69–78
- Park YS, Fowler DP (1983) A provenance test of Japanese larch in eastern Canada, including comparative data on European larch and tamarack. Silvae Genetica 32: 96–101
- Polezhaeva MA, Lascoux M, Semerikov VL (2010) Cytoplasmic DNA variation and biogeography of *Larix* Mill. in Northeast Asia. Molecular Ecology 19: 1239–1252
- San Jose-Maldia L, Uchida K, Tomaru N (2009) Mitochondrial DNA variation in natural populations of Japanese larch (*Larix kaempferi*). Silvae Genetica 58: 5–6
- Semerikov VL, Semerikova SA, Polezhaeva MA (2013) Nucleotide diversity and linkage disequilibrium of adaptive significant genes in *Larix* (Pinaceae). Russian Journal of Genetics 49: 915–923
- 白石 進・磯田圭哉・渡辺敦史・河崎久男 (1996) 蔵王山系馬ノ神岳に分布するカラマツのDNA分類学的解析. 日本林学会誌 78: 175–182
- Toda R, Mikami S (1976) The provenance trials of Japanese larch established in Japan and the tentative achievements. Silvae Genetica 25: 209–216
- 戸丸信弘・内田煌二 (2007) カラマツの天然林におけるアロザイム変異. 北海道の林木育種 50 (2) : 1–5
- Wagner DB (1992) Nuclear, chloroplast and mitochondrial DNA polymorphisms as biochemical markers in population genetic analysis of forest trees. New Forests 6: 373–390
- 山本千秋 (1993) 長野試験地におけるカラマツ25産地の特性評価. 林木の育種 168: 7–9