

【解説】シリーズ

日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (12) シデコブシ (モクレン科モクレン属)

玉木 一郎^{*,1}

はじめに

シデコブシ *Magnolia stellata* (Siebold et Zucc.) Maxim. (*M. tomentosa* はシノニム) はモクレン科モクレン属に属する落葉小高木である。モクレン科は東アジアと北米の東南部に分布する 200 種以上の木本からなる科であり、花が美しいことから園芸利用が盛んで品種も多く作られている (Callaway 1994)。園芸種としてのシデコブシは日本だけでなく、海外でも人気が高い。

モクレン科には、かつては多くの属が存在したが、DNA と形態情報にもとづいて整理された結果、現在ではユリノキ属 (*Liriodendron*) 以外は全てモクレン属にまとめられている (Figlar and Nootboom 2004)。シデコブシはモクレン属の中のハクモクレン亜属 (*Yulania*) に含まれ、日本には近縁種のコブシ (*M. kobus*) とタムシバ (*M. salicifolia*)、コブシモドキ (*M. pseudokobus*) が分布している (Ueda 2006)。海外に目を向けると、中国の浙江省にはシデコブシと形態が良く似た *M. sinostellata* と *M. amoena* が分布している。特に形態が似ている *M. sinostellata* は、かつてはシデコブシと同種であると考えられていた。しかし、最近発表された Wang et al. (2013) の研究によると、染色体構造や花粉の形態、枝先の色、萼片の有無、葉緑体 DNA の系統解析の結果から、シデコブシとは別種であるとされている。今後、核 DNA を用いた種分化の視点に基づく更なる研究が期待される。

M. sinostellata がシデコブシとは別種だとすると、シデコブシの分布は岐阜・愛知・三重の3県の標高約 700 m までの暖温帯に限られる (日本シデコブシを守る会 1996)。同地域には丘陵が多く存在し、シデコブシは主にその麓の岩屑や礫が堆積した場所にできた湿地に生育している (図-1)。

花は雌性先熟を示す。個花は明確な雌期と移行期、雄期に分かれるため、同花受粉は生じないが、個花の開花タイミングが個体内で異なるため、隣花受粉による自

殖が生じる (Setsuko et al. 2008)。主なポリネータはコウチュウ目やアザミウマ目、ハエ目の小昆虫で、ハチ目も見られるが多くはない (鈴木ら 2012)。種子散布は鳥もしくは重力散布である。交配様式は自殖と他殖の両方を行う混合交配様式を示す。種子段階の集団レベルの自殖率は 30% 程度であるが、母樹間で大きくばらつく (Tamaki et al. 2009a, b ; Setsuko et al. 2013)。多くの集団では、自殖個体に近交弱勢が働くため、生活史段階を経るにつれ近交係数は低下するが、一部で近交弱勢の影響がほとんど見られない集団も存在する (Hirayama et al. 2007 ; Tamaki et al. 2009a)。更新は種子による実生更新に加え、萌芽や伏条更新も行う (Setsuko et al. 2004)。光条件が良い場合、樹高 1 m 程度で開花・結実が可能である (玉木一郎 未発表)。

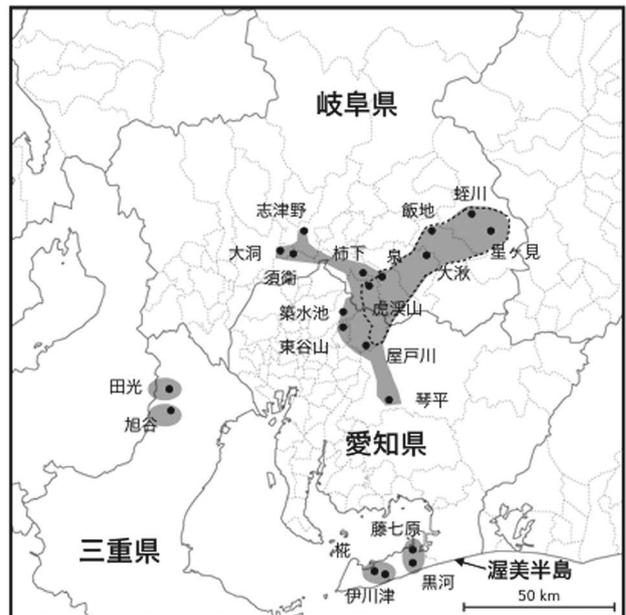


図-1 シデコブシの分布域と Tamaki et al. (2008) で用いた 20 集団の位置図。灰色のエリアは分布域を、黒丸は集団の位置を、点線はシデコブシとタムシバの分布が重複するエリアを示す。

* E-mail: garageit@gmail.com

¹たまき 一郎 岐阜県立森林文化アカデミー

シデコブシは明るい環境を好むため、生育地である湿地の遷移が進みコナラなどが優占する高木林になると、その場所での生育や更新が困難になる (Matsushita et al. in press)。人の影響が小さかった時代には、斜面崩壊で新たに形成される湿地を乗り継いで生き延びてきたと考えられている (広木 2002)。かつて里山に人手が加えられていた時代には、高木を伐採して利用することで湿地の遷移が抑えられ、常に明るい環境が維持されていたため、シデコブシの生育や更新に好適な環境が保たれていた。しかし現在では自生地である湿地の多くは開発で消失し、新たな湿地の形成は砂防工事で生じにくくなり、里山に手が入ることも少なくなり、集団の存続が困難になったため絶滅の危機にある。

本稿では、これまでにシデコブシを対象に行われた遺伝的多様性や遺伝的構造、近縁種のタムシバとの自然種間交雑などに関する研究を紹介する。

集団内・集団間の遺伝的多様性

シデコブシはこれまでに分布全域の集団を対象としたアロザイムと核マイクロサテライト、葉緑体マイクロサテライトの変異が報告されている (河原・吉丸 1995; Ueno et al. 2005; Tamaki et al. 2008)。これらの文献に示されている要約統計量と一部を追加計算したものを表-1にまとめた。これらの異なる遺伝マーカーからは、ほぼ共通した傾向が得られているが、それぞれのマーカーで特徴が異なるため、まずは個別に説明を行う。

アロザイムの H_S は 0.092 を示した。これは近縁の広

域分布種であるコブシの 0.094 とほぼ同程度の値である (河原・吉丸 1995)。また、Hamrick et al. (1992) の木本種のアロザイム変異をまとめた総説の値と比較すると、被子植物の平均値 (0.143) よりも低い、固有種 (0.056) よりも高い値を示した。 G_{ST} は 0.254 の値を示し、被子植物と固有種の平均値 (それぞれ 0.102 と 0.141) よりも高い値を示した。シデコブシは一般的な被子植物と比べると多様性は低いが、分布がかなり限られていて絶滅危惧種である割には、それほど低くない多様性を保有しており、集団分化のレベルはかなり高いことが分かる。

核マイクロサテライトの集団内・種内の変異は他の 2 遺伝マーカーと比べて最も高い値を示した。Tamaki et al. (2008) の研究では分布域内の 20 集団を対象とし、詳細なスケールで遺伝的変異の分布を調べているので (図-1)、このマーカーの結果をもとに各集団における多様性の違いを解説していきたい。集団内の多様性は遺伝子多様度とアレリック・リッチネスの両方で、愛知県渥美半島や三重県の一部の集団において低い傾向を示した (図-2)。これらの地域にはそれぞれ 1000 と 600 個体程度しか生育していないため (石田 未発表)、隔離・小集団化の影響が強く現れていると考えられる。一方、三重県の集団のうち、田光集団は全分布域の中で最も高い多様性を示した。Tamaki et al. (2008) の研究では隔離・小集団化の影響について、回帰分析を用いたアプローチを行っている。その結果、対象集団のサイズ (繁殖個体数) が大きく、周辺集団数が多い集団ほど遺伝的多様性が高いことが明らかになった。田光集団は比較的集団サイズが大きく、周辺集団も存在するため、分布周縁部にありながらも高い遺伝的多様性を維持でき

表-1 シデコブシにおけるアロザイム、核と葉緑体のマイクロサテライト (SSR) の集団内・集団間変異

遺伝マーカー	遺伝子座数	集団数	N	N_A	H_T	H_S	F_{ST}	G'_{ST}	D	文献 ^a
アロザイム	15	9	67.1	-	0.123	0.092	0.254	0.283	0.035	1,2
核 SSR	10	20	34.3	22.1	0.882	0.719	0.185	0.683	0.598	4
葉緑体 SSR	1	11	35.4	13	0.792	0.333	0.580	0.898	0.709	3

^a 1: 河原・吉丸 (1995)、2: 河原 (2000)、3: Ueno et al. (2005)、4: Tamaki et al. (2008)

N : 集団あたりの個体数、 N_A : 遺伝子座あたりの対立遺伝子数 (葉緑体 SSR はハプロタイプ数)、 H_T : 全集団の遺伝子多様度、 H_S : 集団内の遺伝子多様度の平均、 F_{ST} : 遺伝的分化の指数 (アロザイムは G_{ST} 、葉緑体 SSR は Φ_{SC} の値を用いた)、 G'_{ST} : 標準化した遺伝的分化の指数 (Hedrick 2005)、 D : 多様性を乗法的に分解した場合の遺伝的分化の指数 (Jost 2008)。

葉緑体は組み換えが無い場合、遺伝子座数を 1 としたが、ハプロタイプは 3 領域の変異に基づいて決定されたものである。表中の値は文献に示されている値、もしくは示されている値をもとに計算した値である。アロザイムと葉緑体 SSR の H_T は文献中に示されていないので、 $F_{ST} = 1 - (H_S / H_T)$ から計算した。

地理的遺伝構造

シデコブシでは、分布全域の集団を対象にした研究において、核と葉緑体マイクロサテライトの両方の遺伝マーカーで、地理的距離と遺伝的距離の有意な相関が検出された (Ueno et al. 2005 ; Tamaki et al. 2008)。

Tamaki et al. (2008) で使用したデータを用いて STRUCTURE 解析を行ったところ (Prichard et al. 2000 ; Hubisz et al. 2009)、最適なクラスター数 (K) は2もしくは3となった (図-3)。愛知県渥美半島の集団は固有のクラスター組成を示した。これらの集団は遺伝的多様性が低いため、遺伝的浮動の影響を強く受けて固有のクラスター組成を示すようになったと考えられる。岐阜県から愛知県中部にかけての地域では、県境付近でクラスター組成が変化していた。同地域では集団が連続的に分布しているように見えるが、県境付近で遺伝的分化が生じている可能性が考えられる。 $K=3$ の場合、三重県では3つのクラスターの混合が認められた。三重県の集団には、固有のハプロタイプが多く存在するため、この遺伝的混合は系統の二次的接触で生じたのではなく、祖先多型を反映している可能性が考えられる。

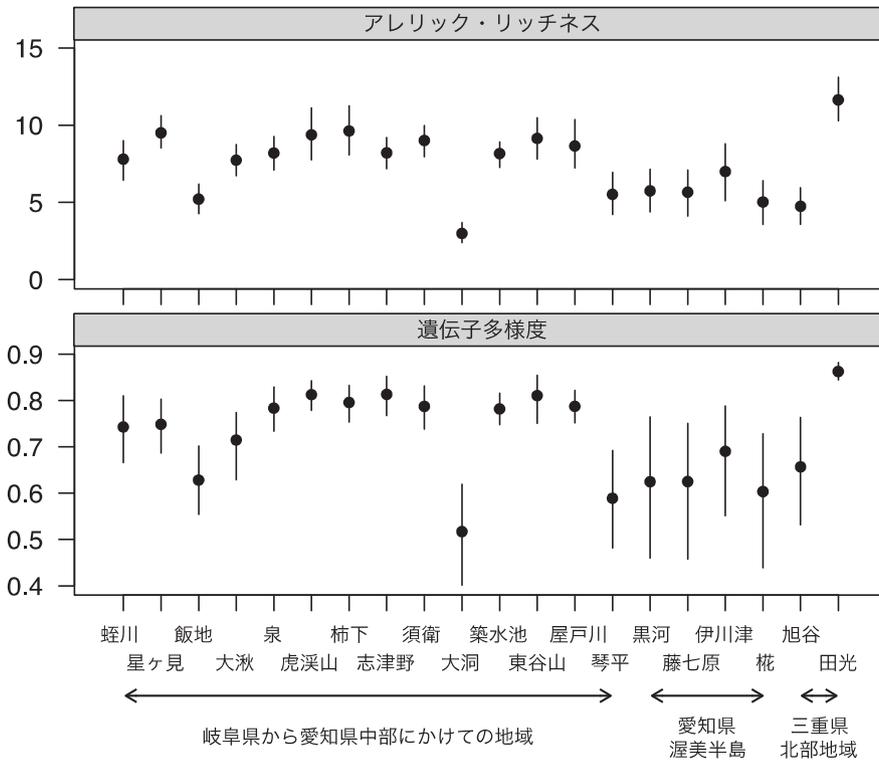


図-2 アレリック・リッチネス (上) と遺伝子多様度 (下) の各集団における分布。バーは10 遺伝子座のブートストラップ 95% 信頼区間、黒丸は遺伝子座の平均値を示す。Tamaki et al. (2008) を改変。

ていると考えられる。

葉緑体マイクロサテライトの遺伝的分化の程度は、3 マーカー中で最大値を示した。Ueno et al. (2005) が調査した11 集団のうち、3 集団は1つのハプロタイプに固定していたが、それ以外の8 集団では多型が見られた。三重県の集団では固有のハプロタイプが多く出現していた。また、Ueno et al. (2005) のKomono (9) 集団 (図-1 の田光集団に相当する) は核マイクロサテライトと同様に集団内変異の最大値を示した。

三重県の一部の集団は低い多様性を示す一方で、一部の集団は高い多様性を示した。玉木ら (2009) と Tamaki et al. (in press) は三重県の残存集団を対象に詳細な調査を行ったところ、田光集団とそれに隣接する田口集団の2 集団は、核と葉緑体マイクロサテライトの両方の変異において、同地域に出現する対立遺伝子やハプロタイプの8割以上を保有していることが明らかとなった。これら2 集団は地域や種内の変異の多くを保有しているため、遺伝的多様性保全の観点から特に重要な集団であると考えられる。

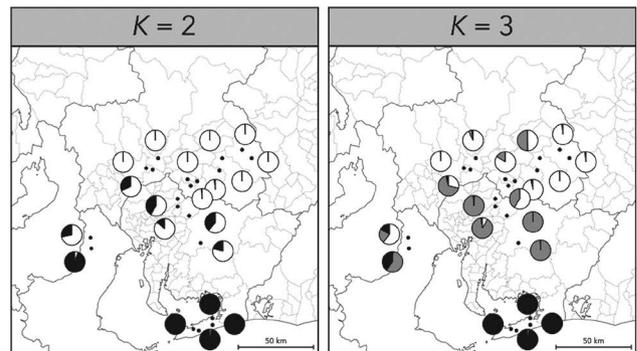


図-3 核マイクロサテライト10 遺伝子座にもとづく遺伝的クラスターの各集団における分布。 $K=2$ (左) と $K=3$ (右) の場合を示す。黒丸は集団の位置を、円グラフは遺伝的クラスターの組成を示す。

タムシバとの自然種間交雑

図-1に点線で示したシデコブシの分布域の北東部は、近縁種のタムシバと分布域が重複した地域であり、2種の中間的形質を持った個体をたまに見かける。筆者のこれまでの経験によると、そのような個体が見られるシデコブシ自生地は山裾の開けた湿地ではなく、山中の沢沿いであることが多いように思われる。そのような場所では、沢沿いにシデコブシが、沢に隣接する斜面上部にタムシバが、斜面下部に中間的形質を持った個体が生育している。

村西ら (2011) と Muranishi et al. (2013) は、それぞれ岐阜県多治見市と愛知県瀬戸市の2種の中間的形質を持った個体が見られる自生地で、核と葉緑体のマイクロサテライトを用いた遺伝分析を行い、中間的形質を持った個体が F_1 や F_2 、タムシバとの戻し交雑個体であることを明らかにした。さらに、Muranishi et al. (2013) は雑種個体の花や葉の形質と遺伝的混合率を比較し、それらの間に強い相関があることを明らかにした。個体間に見られる形態形質のクラインは、親種ゲノムの保有割合を反映していると考えられる。

これらの研究で検出された全ての F_1 個体の葉緑体ハプロタイプはタムシバで見られたタイプと共通していたことから、タムシバを母樹、シデコブシを父樹とした雑種形成が生じていることが分かった。谷ら (2014) はシデコブシとタムシバ間で正逆種間交配実験を行い、タムシバを母樹とした場合には正常に種子が形成されるが、シデコブシを母樹とした場合には果実の大半が成熟する過程で脱落し、ほとんど種子が形成されないことを明らかにした。したがって、2種の自然種間交雑に見られる方向性は、受粉後の生殖隔離の影響を強く受けていると考えられる。シデコブシへの戻し交雑個体は見られなかったことと、 F_1 以外の雑種の葉緑体ハプロタイプも極少数の例外を除いてタムシバと共通するタイプであったことから、遺伝子浸透の方向もシデコブシからタムシバへの一方向的であることが分かった。従って、自然種間交雑により、希少種であるシデコブシの遺伝的固有性が失われることはないと考えられる。

おわりに

本稿ではシデコブシの地理的遺伝構造に関する研究を中心に紹介したが、シデコブシでは今回紹介した以外にも、繁殖生態や保全などに関する研究がこれまでに数

多く報告されている。シデコブシの種内における生態的、遺伝的知見は蓄積しつつある。これらの研究で明らかになった多くの知見が、希少種であるシデコブシの保全に活用されることを切望する。

「はじめに」で少し触れたが、同属内での種間関係、特に進化の歴史には未知の部分が多く存在する。また、野外に生育している異なる遺伝子型クラスのタムシバとの雑種個体を利用することで、生態と関連した機能遺伝子に迫ることができるかもしれない。近年、非モデル生物でも比較的安価に得られるようになったゲノムワイド情報を活用することで、これら未解決の謎にアプローチすることが可能である。これらの視点からの今後の研究の進展に期待したい。

最後に、筆者にシデコブシの研究に関わる機会を与え、指導してくださった名古屋大学の戸丸信弘教授と森林総合研究所の鈴木節子博士に、心からの感謝を述べ本稿を締めくくりたい。

引用文献

- Callaway DJ (1994) The world of Magnolias. Timber Press, Oregon, USA
- Figlar RB, Nooteboom HP (2004) Notes on Magnoliaceae IV. Blumea 49: 87–100
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. New Forests 6: 95–124
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. Evolution 59: 1633–1638
- Hirayama K, Ishida K, Setsuko S, Tomaru N (2007) Reduced seed production, inbreeding, and pollen shortage in a small population of a threatened tree, *Magnolia stellata*. Biological Conservation 136: 315–323
- 広木詔三 (2002) 里山の生態学 — その成り立ちと保全のあり方 — .名古屋大学出版会,名古屋
- Hubisz MJ, Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2009) Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. Molecular Ecology Resources 9: 1322–1332
- Jost L (2008) G_{ST} and its relatives do not measure differentiation. Molecular Ecology 17: 4015–4026
- 河原孝行・吉丸博志 (1995) シデコブシとその遺伝的変異. プランタ 39: 9–13
- 河原孝行 (2000) 第8章 樹木の種分化. 岩槻邦男・加

- 藤雅啓編, 多様性の植物学1 植物の世界, 211–242. 東京大学出版会, 東京
- Matsushita M, Setsuko S, Tamaki I, Nakagawa M, Nishimura N, Tomaru N Thinning operations increase the demographic performance of the rare subtree species *Magnolia stellata* in a suburban forest landscape. *Landscape and Ecological Engineering*. (in press)
- 村西周平・玉木一郎・鈴木節子・戸丸信弘 (2011) シデコブシとタムシバの自然種間交雑個体の同定. 中部森林研究 59: 39–42
- Muranishi S, Tamaki I, Setsuko S, Tomaru N (2013) Asymmetric introgression between *Magnolia stellata* and *M. salicifolia* at a site where the two species grow sympatrically. *Tree Genetics & Genomes* 9: 1005–1015
- 日本シデコブシを守る会 (1996) シデコブシの自生地. 日本シデコブシを守る会, 瑞浪
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Setsuko S, Ishida K, Tomaru N (2004) Size distribution and genetic structure in relation to clonal growth within a population of *Magnolia tomentosa* Thunb. (Magnoliaceae). *Molecular Ecology* 13: 2645–2653
- Setsuko S, Nagamitsu T, Tomaru N (2013) Pollen flow and effects of population structure on selfing rates and female and male reproductive success in fragmented *Magnolia stellata* populations. *BMC Ecology* 13: 10
- Setsuko S, Tamaki I, Ishida K, Tomaru N (2008) Relationships between flowering phenology and female reproductive success in the Japanese tree species *Magnolia stellata*. *Botany* 86: 248–258
- 鈴木節子・永光輝義・石田清・戸丸信弘 (2012) シデコブシの訪花昆虫と姿勢繁殖成功との関係. 中部森林研究 60: 37–42
- Tamaki I, Ishida K, Setsuko S, Tomaru N (2009a) Interpopulation variation in mating system and late-stage inbreeding depression in *Magnolia stellata*. *Molecular Ecology* 18: 2365–2374
- Tamaki I, Setsuko S, Tomaru N (2008) Genetic variation and differentiation in populations of a threatened tree, *Magnolia stellata*: factors influencing the level of within-population genetic variation. *Heredity* 100: 415–423
- Tamaki I, Setsuko S, Tomaru N (2009b) Estimation of outcrossing rates at hierarchical levels of fruits, individuals, populations and species in *Magnolia stellata*. *Heredity* 102: 381–388
- 玉木一郎・鈴木節子・戸丸信弘 (2009) 三重県北部に分布するシデコブシの集団内と集団間の遺伝的構造. 中部森林研究 57: 51–54
- Tamaki I, Setsuko S, Tomaru N Genetic diversity and structure of remnant *Magnolia stellata* populations affected by anthropogenic pressures and a conservation strategy for maintaining their current genetic diversity. *Conservation Genetics* (in press)
- 谷 早央理・玉木一郎・鈴木節子・戸丸信弘 (2014) シデコブシとタムシバの正逆種間交配間における種子形成と発芽率の差異. 日本森林学会誌 96: 200–205
- Ueda K (2006) Magnoliaceae. In: Iwatsuki K, Boufford DE, Ohba H (eds), *Flora of Japan* IIa, 231–234. Kodansha Scientific, Tokyo, Japan
- Ueno S, Setsuko S, Kawahara T, Yoshimaru H (2005) Genetic diversity and differentiation of the endangered Japanese endemic tree *Magnolia stellata* using nuclear and chloroplast microsatellite markers. *Conservation Genetics* 6: 563–574
- Wang Y-L, Ejder E, Yang J-F, Liu R, Ye L-M, He Z-C, Zhang S-Z (2013) *Magnolia sinostellata* and relatives (Magnoliaceae). *Phytotaxa* 154: 47–58