

## 【解 説】シリーズ

## 日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (16)

## オオシマザクラ (バラ科スモモ属)

加藤 珠理<sup>\*,1</sup>

## はじめに

オオシマザクラ (*Prunus lannesiana* var. *speciosa*) は野生のサクラの一種である。学名ではサトザクラの変種となっているが、これはサトザクラが先に命名されたためである。また、サクラの属名は *Prunus* を用いて、サクラ亜属 (subg. *Cerasus*) とすることで、狭義のサクラを指す場合と、*Cerasus* をサクラの属名として扱い、*Prunus* はスモモ属を指す場合がある。オオシマザクラはカスミザクラ、あるいはヤマザクラの島嶼型であるとする説があるが (川崎ら 1993)、これについては今後の詳細な解析によって明らかになるものと思う。オオシマザクラは数々の栽培品種の基になった重要なサクラであり、‘染井吉野’の親種としても本種が関与している (Kato et al. 2014)。材は薪炭に用いられることもあったが、現在では利用されることはほとんどない。葉は香りがよいことから、塩漬けにして桜餅を包むのに用いられ、一部の地域では、葉を収穫するために栽培も行われるようである。サトザクラなどの栽培品種を接ぎ木増殖する際の台木として、オオシマザクラの1~2年生の実生苗が利用されることもある。

オオシマザクラは主に伊豆半島と伊豆諸島に自生し、伊豆諸島の準固有種であるとされている。房総半島や三浦半島にも自生するが、それらはかつて薪炭林として植栽されたものが野生化したとする説がある。オオシマザクラという和名が表すように、本種は伊豆諸島の大島に多くみられるが、伊豆半島 (特に南西部) や伊豆諸島の他の島々においても多く自生しており、花の時期には山の斜面一帯が白く染まるほど群生している。オオシマザクラは丈夫であることから、全国各地で庭木や公園の植樹、街路樹として利用されることが多い。また、本種はもともと沿岸地域に多く自生し、潮風に

強いことから、沿岸地域における植栽事業等に利用される機会が増えてきている。今後、ヤマザクラなどの在来種との交雑を介して起こる‘遺伝子の汚染’には、特に留意する必要がある、オオシマザクラの遺伝的多様性や地理的遺伝構造の特徴を予め把握しておくことはとても重要である。本稿では Kato et al. (2011) の内容を中心に、伊豆半島と伊豆諸島に自生するオオシマザクラの遺伝的多様性と地理的遺伝構造について解説する。

## 遺伝的多様性

オオシマザクラの主な分布域である伊豆半島及び、伊豆諸島を対象として、7集団 (伊豆半島、大島、新島、神津島、三宅島、御蔵島、八丈島) 408 個体について DNA 分析を行った (図-1)。また、伊豆半島ではオオシマザクラ以外の野生のサクラ (ヤマザクラやマメザクラなど) も自生しており、オオシマザクラとの雑種個体と思われるものがいくつか観察されたので、16 個体ほどサンプリングして一部の解析に含めた。オオシマザクラの遺伝的多様性と地理的遺伝構造は母性遺伝する葉緑体と両性遺伝する核の DNA 多型データに基づいて評価した。各集団の遺伝的多様性の指数については表-1にまとめた。

葉緑体 DNA については、13 領域の塩基配列を事前に選出した 16 個体において解析して、比較的、多型性が高かった 3 領域 (*trnL-trnF* スペーサー領域、*psaA-trnS* スペーサー領域、*atpF* イントロン) について重点的に塩基配列を解読した。オオシマザクラ 408 個体における葉緑体 DNA の塩基配列データを解析して、検出された塩基置換及び、塩基の挿入・欠損の情報をまとめることで、7つの葉緑体ハプロタイプに整理できた (図-

\*E-mail: shuri@ffpri.affrc.go.jp

<sup>1</sup>かとう しゅり 森林総合研究所多摩森林科学園

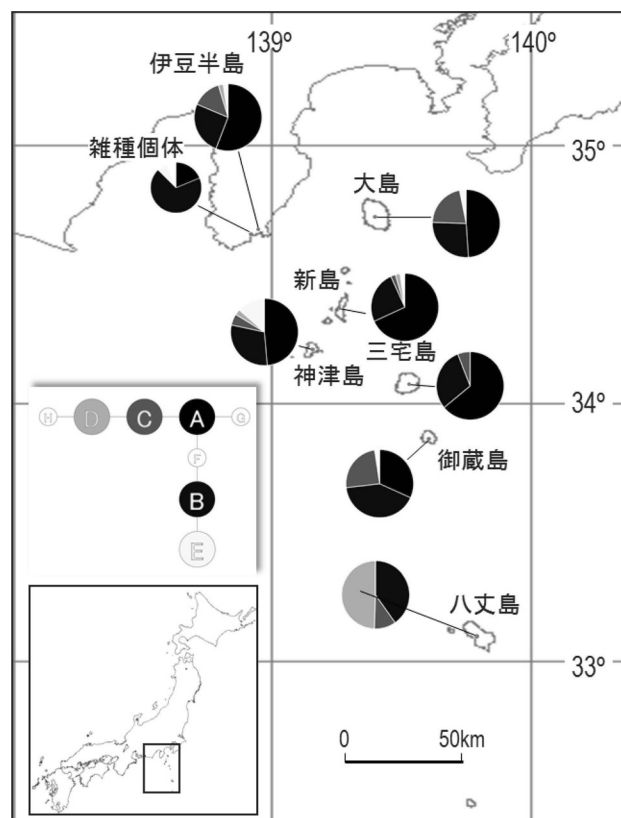


図-1 調査した伊豆半島と伊豆諸島のオオシマザクラ集団。円グラフは葉緑体ハプロタイプの出現頻度を表している。凡例はハプロタイプネットワークも表している。

1). 葉緑体ハプロタイプ A、B、C の出現頻度は全体の 80% を占めており、葉緑体ハプロタイプ B、C はどの集団においても見られたが、葉緑体ハプロタイプ A は八丈島の集団では見られなかった。八丈島の集団では主に葉緑体ハプロタイプ D が見られた。雑種個体は主に葉緑体ハプロタイプ B を保有しており、1 個体のみで葉

緑体ハプロタイプ G も見られた。葉緑体ハプロタイプ F、H はそれぞれ御蔵島、新島の集団の一個体のみで見られた。葉緑体 DNA の塩基多様度  $\pi$  は 0.001101 (三宅島) ~ 0.008522 (神津島) で、遺伝子多様度  $H$  は 0.48 (新島) ~ 0.68 (御蔵島) であった (表-1)。全集団の遺伝子多様度  $H_T$  は 0.68、集団内の平均遺伝子多様度  $H_S$  は 0.60 であり、遺伝的分化の指数  $G_{ST}$  は 0.11 (Hedrick 2005 の標準化した遺伝的分化の指数  $G'_{ST}$  は 0.31) であった。

核 DNA については、AFLP 分析と SSR 分析によって検出した DNA 多型データに基づいて解析を行った。AFLP 分析では 64 個の多型フラグメントが検出された。遺伝的多様性の指標として算出した Shannon の多様性指数は 0.39 (八丈島) ~ 0.48 (伊豆半島、新島) であった (表-1)。 $H_S$  は 0.30、 $H_T$  は 0.33、 $G_{ST}$  は 0.10 ( $G'_{ST}$  は 0.15) であった。SSR 分析についてはオオシマザクラの近縁種であるモモにおいて開発された SSR マーカー 11 座 (Cipriani et al. 1999 ; Sosinski et al. 2000 ; Testolin et al. 2000 ; Dirlewanger et al. 2002) を用いて行い、全部で 154 個の対立遺伝子を検出できた。 $F_{IS}$  は -0.013 (新島) ~ 0.052 (神津島) であり、新島を除く全ての集団で正の値を示し、2 集団 (神津島、三宅島) において有意だった (表-1)。アレリックリッチネス  $Ar$  は 5.19 (八丈島) ~ 8.90 (新島)、ヘテロ接合度  $H$  は 0.54 (八丈島) ~ 0.67 (伊豆半島)、プライベートアレリックリッチネス  $PA$  は 0.03 (三宅島) ~ 1.08 (伊豆半島) であった (表-1)。 $H_S$  は 0.62、 $H_T$  は 0.66、 $G_{ST}$  は 0.05 ( $G'_{ST}$  は 0.15) であった。

*Prunus* 属 2 種について葉緑体 DNA の遺伝的多様性に関する報告があり、*P. spinosa* では  $H_T$  は 0.73、 $H_S$  は 0.49、 $G_{ST}$  は 0.33 ( $G'_{ST}$  は 0.66) (Mohanty et al. 2002)、*P. avium* では  $H_T$  は 0.46、 $H_S$  は 0.33、 $G_{ST}$  は 0.29 ( $G'_{ST}$  は 0.43) (Mohanty et al. 2001) であり、遺伝的分化の程度はオオシマザクラより低かった。また、SSR 分析によってヤ

表-1 葉緑体 DNA の塩基配列解析、AFLP 分析、SSR 分析によって得られた DNA 多型データに基づいて算出したオオシマザクラ集団の遺伝的多様性

| 集団   | サンプル数 | 葉緑体 DNA |          | AFLP 分析 |      |      | SSR 分析 |      |          |
|------|-------|---------|----------|---------|------|------|--------|------|----------|
|      |       | $H$     | $\pi$    | $npl$   | $I$  | $Ar$ | $PA$   | $H$  | $F_{IS}$ |
| 伊豆半島 | 43    | 0.62    | 0.002983 | 63      | 0.48 | 8.11 | 1.08   | 0.67 | 0.042    |
| 大島   | 94    | 0.65    | 0.003655 | 61      | 0.47 | 7.48 | 0.40   | 0.65 | 0.003    |
| 新島   | 45    | 0.48    | 0.001129 | 61      | 0.48 | 8.90 | 0.98   | 0.62 | -0.013   |
| 神津島  | 37    | 0.67    | 0.008522 | 60      | 0.45 | 7.73 | 0.24   | 0.66 | 0.052*   |
| 三宅島  | 50    | 0.51    | 0.001101 | 60      | 0.43 | 5.85 | 0.03   | 0.57 | 0.047*   |
| 御蔵島  | 41    | 0.68    | 0.002101 | 61      | 0.43 | 7.35 | 0.21   | 0.64 | 0.025    |
| 八丈島  | 98    | 0.59    | 0.002185 | 52      | 0.39 | 5.19 | 0.34   | 0.54 | 0.006    |

$H$ : 遺伝子多様度・ヘテロ接合度、 $\pi$ : 塩基多様度、 $npl$ : 多型遺伝子座の数、 $I$ : Shannon の多様性指数、 $Ar$ : アレリックリッチネス、 $PA$ : プライベートアレリックリッチネス、 $F_{IS}$ : 近交係数。\* は  $P < 0.05$  で有意であったことを示す。

マザクラの集団の遺伝的多様性が調べられている (Tsuda et al. 2009)。ヤマザクラはオオシマザクラと比べて、それほど集団が隔離されていないものと思われるが、ヤマザクラの集団では  $H_s$  は 0.754、 $F_{ST}$  は 0.043 ( $F_{ST}$  を  $G_{ST}$  と見なして計算すると、 $H_T$  は 0.788、 $G'_{ST}$  は 0.187 となる) であり、オオシマザクラの集団と同じような結果が示されている。このため、島嶼という隔離環境下にあるオオシマザクラの集団においても遺伝子流動は比較的、頻繁に起こっていて、集団内の遺伝的多様性は高く、集団間の遺伝的分化は低く、維持されていると云える。通常、集団間の遺伝的分化の程度は両性遺伝する核 DNA よりも母性遺伝する葉緑体 DNA において高い傾向を示すと云われている。これは遺伝子流動が核 DNA では花粉と種子の両方を介して起こるのに対して、葉緑体 DNA では種子のみを介して起こるからである (Ennos 1994 ; McCauley 1995)。オオシマザクラの遺伝的分化の程度も葉緑体 DNA において高い結果であったが、とりわけ高いものではなく、これはオオシマザクラの集団 (島嶼) 間の遺伝子流動が主に種子散布を通して起こってきたためと考えられる。

### 地理的遺伝構造

AFLP 分析と SSR 分析によって得られた DNA 多型データに基づいた遺伝的多様性に関する各指数と本州から各島々への地理的距離の間には負の相関関係が認められ、本州から離れた島の集団ほど遺伝的多様性が低下する傾向が見られた。ペアワイズ  $F_{ST}$  と集団間の地理的距離の間の相関関係を調べた結果についても、いずれのデータセットにおいても isolation by distance のパターンが検出された (葉緑体 DNA :  $r=0.70$ 、 $P<0.05$  ; AFLP 分析 :  $r=0.78$ 、 $P<0.01$  ; SSR 分析 :  $r=0.82$ 、 $P<0.01$ )。特に八丈島の集団とその他の集団の間の遺伝的分化の程度は葉緑体・核 DNA の両方において有意に高く、葉緑体 DNA のデータに関しては本州から最も離れた八丈島を除いたときに相関は見られなくなった。八丈島の集団では、最も共通に見られる葉緑体ハプロタイプ A は全く見られず、他集団ではあまり見られない葉緑体ハプロタイプ D が半数近くを占めていた。このため、八丈島の集団への遺伝子流動は制限されていると考えられる。一方、八丈島より北側に位置する島々の集団については伊豆半島の集団との間で、葉緑体 DNA における遺伝的分化の程度は低く、種子を介した遺伝子流動はオオシマザクラにおいて比較的、頻繁に起こっ

ているものと考えられる。オオシマザクラと分布域が重複するオオバヤシヤブシ、ハチジョウススキ、ハチジョウイタドリにおいても遺伝的多様性が調べられている (Iwata et al. 2006)。葉緑体 DNA に関して、Iwata et al. (2006) が調べた 3 種では集団間の遺伝的分化の程度はオオシマザクラより高く、特に伊豆半島と伊豆諸島の島々との間の分化の程度が高かった。一方、オオシマザクラでは八丈島とその他の集団の間の遺伝的分化の程度が高い傾向を示すので、Iwata et al. (2006) が調べた 3 種とは遺伝子流動のパターンが異なるものと考えられる。いずれにしても、オオシマザクラでは伊豆半島と伊豆諸島の間の種子を介した遺伝子流動はそれ程、制限されておらず、鳥類による種子散布が比較的、頻繁に起こってきたものと考えられる。オオシマザクラの遺伝的多様性や地理的遺伝構造のパターンは、鳥類による種子散布の頻度や移入ルートそのものを反映していると捉えることが可能であり、おそらく、伊豆半島に近い北部の島々からより遠い南部の島々へと順々に分布を拡げていったものと考えられる。通常、鳥の体内に種子が留まる時間はとても短く、遠方の島々に鳥類が種子を散布するということは考えにくい (Cain 1944)。しかし、その一方で、被食型種子散布を行う植物種は島嶼に多いようで (Carlquist 1974)、伊豆諸島よりも遠く、本州から 1,000 km 離れた小笠原諸島においても被食型種子散布を行う植物種の割合は高いという報告もある (小野・菅原 1981)。

オオシマザクラ集団の地理的遺伝構造は、STRUCTURE 解析 (Pritchard et al. 2000 ; Evanno et al. 2005) を行うことで更に詳細に評価した (図-2)。この解析では、伊豆半島で見つけられたオオシマザクラとそれ以外の野生のサクラの雑種と思われる個体も加えている。AFLP 分析のデータでは、 $K$  は 3 であると推定された。主に、伊豆半島、大島、新島、神津島の 4 集団と雑種個体の大半がクラスター I-AFLP に、三宅島、御蔵島の 2 集団がクラスター II-AFLP に、八丈島の集団がクラスター III-AFLP に割り当てられた (図-2a)。各クラスターについて、再度、STRUCTURE 解析を行ったが、サブクラスターは検出されなかった。SSR 分析のデータでは、 $K$  は 2 であると推定され、八丈島以外の集団は主にクラスター I-SSR に割り当てられた。更に STRUCTURE 解析を行ったところ、クラスター I-SSR は 3 つのサブクラスターに分かれた。雑種個体はクラスター Ia-SSR に、伊豆半島、大島の集団はクラスター Ib-SSR に、残りの集団はクラスター Ic-SSR に割り当てられた (図-2b)。伊豆半島及び、八丈島を除く島々のオオシマザクラ集団は複



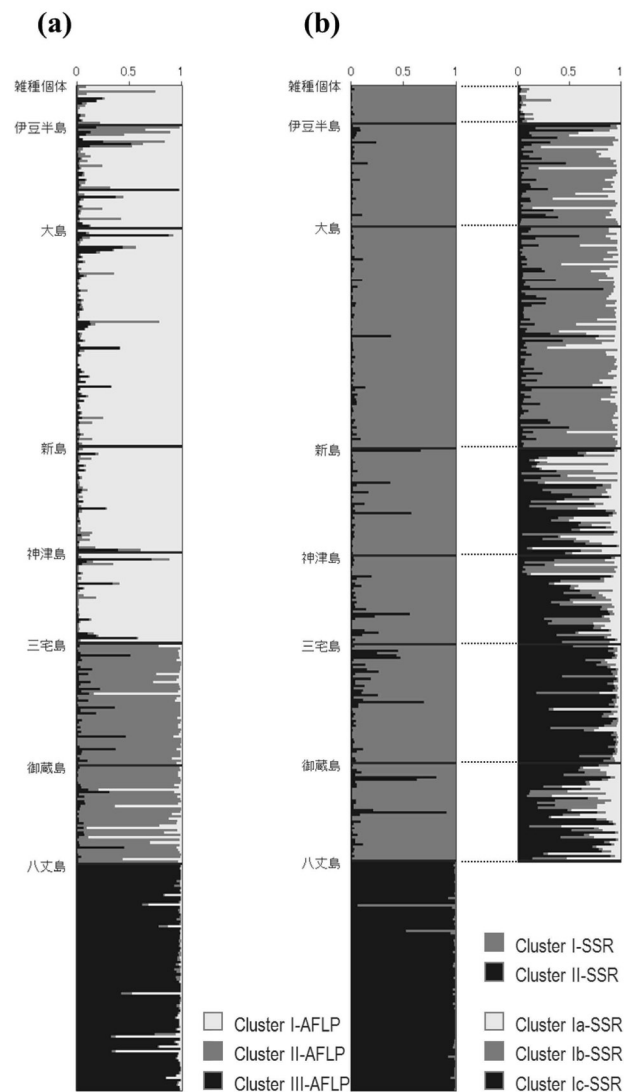


図-2 AFLP分析(a)とSSR分析(b)のDNA多型データに基づくSTRUCTURE解析の結果。棒グラフは各個体が各クラスターに割り振られる確率を表している。

雑な遺伝構造のパターンを示していた。特に、解析に含めた雑種個体は、いくつかのオオシマザクラ集団と遺伝的に似通っていたので、今後は近縁種も含めた解析が必要になるだろう。AFLP分析とSSR分析のデータに基づいたSTRUCTURE解析の結果を統合して評価すると、新島と神津島、伊豆半島と大島は地理的に近いにも関わらず、遺伝的には異なるという結果になった。新島と神津島は流紋岩質であるのに対して、他の島々は主に玄武岩質である。こうした地質の違いは、それぞれの島の形成時期の違いを反映するもので、オオシマザクラの移入ルートや移入時期についても影響を受けているものと考えられる。また、地質が異なることで、

植物の生育環境も少なからず影響を受けるはずで、遺伝的な違いとしても反映された可能性が考えられる。

## おわりに

葉緑体ハプロタイプの分布状況やAFLP分析やSSR分析で得られた多型データに基づいた解析の結果は、オオシマザクラの遺伝的多様性や地理的遺伝構造は各島の位置関係や地質的な特徴を反映するものであった。オオシマザクラのように島嶼という特殊な隔離環境に生育する植物においては、分布域は限られていても複雑な集団遺伝構造が形成されてきたものと考えられる。オオシマザクラの集団における遺伝的多様性は高く、遺伝的分化の程度は低いものであった。オオシマザクラでは島間の移動は鳥類による種子散布によるものと思われるが、島嶼という隔離環境でありながらも、集団間の遺伝子流動は比較的、頻繁に起こってきたものと判断できる。こうしたオオシマザクラの集団遺伝構造のデータは伊豆諸島の植物相の成立過程を類推する上でも大いに役立つ情報になるだろう。

## 引用文献

- Cain SA (1944) Foundations of plant geography. Harper & Sons, New York
- Carlquist S (1974) Island biology. Columbia University Press, New York
- Cipriani G, Lot G, Huang WG, Marrazzo MT, Peterlunger E, Testolin R (1999) AC/GT and AG/CT microsatellite repeats in peach [*Prunus persica* (L) Batsch] : isolation, characterisation and cross-species amplification in *Prunus*. Theoretical Applied Genetics 99: 65–72
- Dirlewanger E, Cosson P, Tavaud M, Aranzana MJ, Poizat C, Zanetto A, Arús P, Laigret F (2002) Development of microsatellite markers in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] and their use in genetic diversity analysis in peach and sweet cherry (*Prunus avium* L.). Theoretical Applied Genetics 105: 127–138
- Ennos RA (1994) Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. Heredity 72: 250–259
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software

- STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611–2620
- Iwata H, Kamijo T, Tsumura Y (2006) Assessment of genetic diversity of native species in Izu Islands for a discriminate choice of source populations: Implications for revegetation of volcanically devastated sites. *Conservation Genetics* 7: 399–413
- Kato S, Iwata H, Tsumura Y, Mukai Y (2011) Genetic structure of island populations of *Prunus lannesiana* var. *speciosa* revealed by chloroplast DNA, AFLP and nuclear SSR loci analyses. *Journal of Plant Research* 124: 11–23
- Kato S, Matsumoto A, Yoshimura K, Katsuki T, Iwamoto K, Kawahara T, Mukai Y, Tsuda Y, Ishio S, Nakamura K, Moriwaki K, Shiroishi T, Gojobori T, Yoshimaru H (2014) Origins of Japanese flowering cherry (*Prunus* subgenus *Cerasus*) cultivars revealed using nuclear SSR markers. *Tree Genetics and Genomes* 10: 477–487
- 川崎 哲也・奥田 實・木原 浩 (1993) 日本の桜. 山と溪谷社, 東京
- McCauley DE (1995) The use of chloroplast DNA polymorphisms in studies of gene flow in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 198–202
- Mohanty A, Martín JP, Aguinagalde I (2001) A population genetic analysis of chloroplast DNA in wild populations of *Prunus avium* L. in Europe. *Heredity* 87: 421–427
- Mohanty A, Martín JP, Aguinagalde I (2002) Population genetic analysis of European *Prunus spinosa* (Rosaceae) using chloroplast DNA markers. *American Journal of Botany* 89: 1223–1228
- 小野 幹雄・菅原 俊子 (1981) 散布様式に基づく小笠原種子植物フロアの解析. 小笠原研究 4 & 5: 25–40
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Sosinski B, Gannavarapu M, Hager LD, Beck LE, King GJ, Ryder CD, Rajapakse S, Baird WV, Ballard RE, Abbott AG (2000) Characterization of microsatellite markers in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. *Theoretical Applied Genetics* 101: 421–428
- Testolin R, Marrazzo T, Cipriani G, Quarta R, Verde I, Dettori MT, Pancaldi M, Sansavini S (2000) Microsatellite DNA in peach (*Prunus persica* L. Batsch) and its use in fingerprinting and testing the genetic origin of cultivars. *Genome* 43: 512–520
- Tsuda Y, Kimura M, Kato S, Katsuki T, Mukai Y, Tsumura Y (2009) Genetic structure of *Cerasus jamasakura*, a Japanese flowering cherry, revealed by nuclear SSRs: implications for conservation. *Journal of Plant Research* 122: 367–375