

【解説】シリーズ

日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (17)

オンツツジ (ツツジ科ツツジ属)

渡辺 洋一^{*,1}

はじめに

ツツジ科は園芸価値の高い種を多く含み、ドウダンツツジ属、エリカ属、イチゴノキ属、カルミア属などが知られている。また、食用として利用されるスノキ属(ブルーベリー類)もこの科に含まれる。この中でも、ツツジ属は全世界で園芸植物として利用されている属である。約1,000種の野生種が、ユーラシア、北アメリカ、オセアニアを中心に認識されている (Chamberlain et al. 1996)。加えて多くの栽培品種が作出され、野生種・栽培品種が観賞用として広く流通している。日本では50種以上の野生種が認識されており、北海道から沖縄まで幅広い環境に他種・多様な種が分布している (Yamazaki 1996)。ツツジ属の多くの種は花が美しいため、開花期には多くの観光・登山客が全国のツツジの名山に赴く。

そのため、ツツジ属は花を楽しむという点で森林利用に貢献していると言える。

オンツツジ (*Rhododendron weyrichii* Maxim.) は、ツツジ科ツツジ属の落葉低木~小高木で、ツツジ属の中のヤマツツジ亜属ミツバツツジ節とよばれる枝先につく3枚の葉が特徴的なグループの1種である。本種は、ツツジという名から想像するような小型な種ではなく、1~2mで開花齢に達し、大きいものでは樹高6mを超える。日本の本州・紀伊半島、四国、九州および韓国の済州島に及ぶ島々にのみ分布する特徴を有しており (図-1)、大きな島だけでなく、淡路島、天草列島などの内海の島や五島列島、甬島などの外海の島にも分布している。ただし、これらの島は過去に気温が低く海面が現在よりも100m以上も低下していたと考えられる時代には、他の島や大陸などの陸地と繋がっていたと考えられて

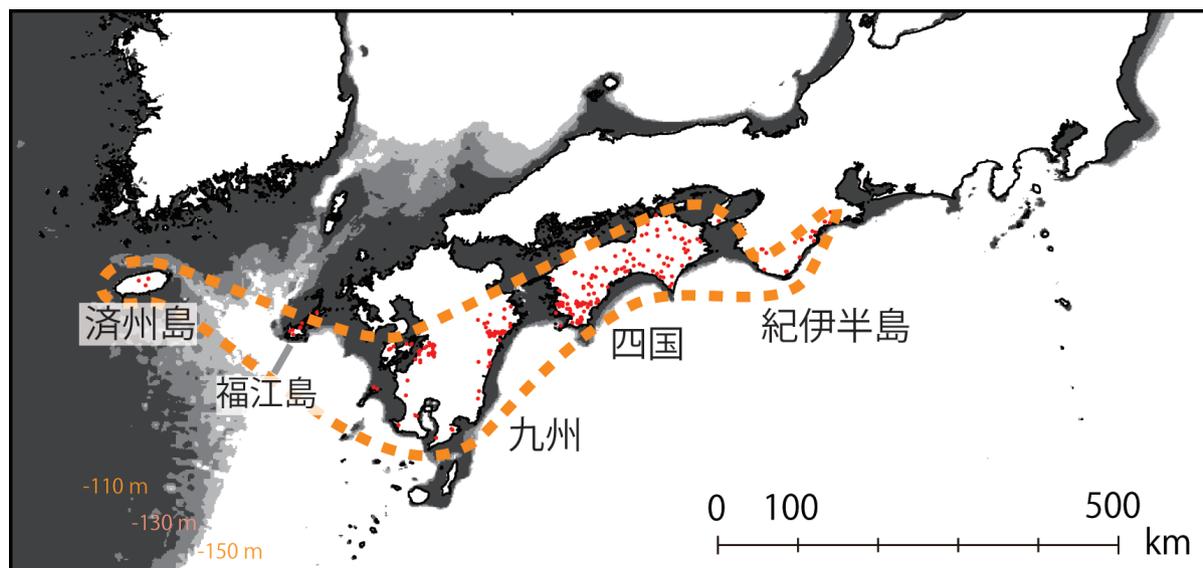


図-1 オンツツジの分布域。赤点は標本情報に基づくオンツツジの分布箇所を示す。また、灰色はETOPO1に基づく現在の海底地形を示す。Yoichi et al. (2016) より改変。

* E-mail: yoichi@nagoya-u.jp

¹わたなべよういち 千葉大学大学院園芸学研究所

いる。オンツツジの分布は太平洋側の夏雨の多い地域に集中していて、海拔付近から標高約 1,000 m まで幅広い気温帯に生育する。その南西日本に偏った分布から、東日本の人々には馴染みが薄い。しかし、四国や九州にはオンツツジの優占度の高い林分や天然記念物に指定された群落も存在する。著者は見た事はないが、4~6 cm の朱色の花が樹冠を覆いつくす姿は壮観なようである (徳島県吉野川市教育委員会 2012)。本報では、オンツツジの分子系統地理・集団遺伝学的な研究成果を基に、本種の進化史に関する知見を中心に解説する。

分子系統

オンツツジが含まれるミツバツツジ節は、東アジアにのみ分布する分類群で、日本に 17 種 (16 種固有)、中国に 2 種、台湾に 3 種 (1 種固有)、韓国に 1 種の計 20 種が認識されている (Chamberlain and Rae 1990 ; Yamazaki 1996 ; He and Chamberlain 2005)。系統・年代推定法により、ミツバツツジ節とその姉妹節であるヤマツツジ節を含む外群を解析したところ、ミツバツツジは先行研究によって示唆されていたように単系統群を形成した (図-2、Kron and Powell 2009)。オンツツジは、伊豆半島に分布するアマギツツジや伊勢湾両岸に分布するジングウツツジと形態的に近縁とされている。系統推定の結果から、これら 3 種は単系統群を形成しなかったものの比較的近縁であることが確認された。また、オンツツジで確認された複数のハプロタイプは、単系統群を形成しなかった (Yoichi et al. in press)。オンツツジは、これら 3 種の中では比較的高い種内変異と集団内変異を有している (Yoichi and Tomaru 2014)。

系統地理的特徴

オンツツジの系統地理的な特徴は、遺伝様式の異なる葉緑体 DNA および核 DNA の塩基配列を基に推定されている (Yoichi et al. 2016)。オンツツジの分布は複数の島にまたがっているため、この研究では分布を網羅するように 8 島 18 集団から採取した個体を対象として解析が行われている。葉緑体 DNA 塩基配列を解析した結果、3 つのハプロタイプと 1 ヶ所のマイクロサテライト変異が確認された。8 つの核遺伝子由来の塩基配列を解析した結果、それぞれの遺伝子座で 9-55 のハプロタイプが確認された。核 DNA 塩基配列データを用いて

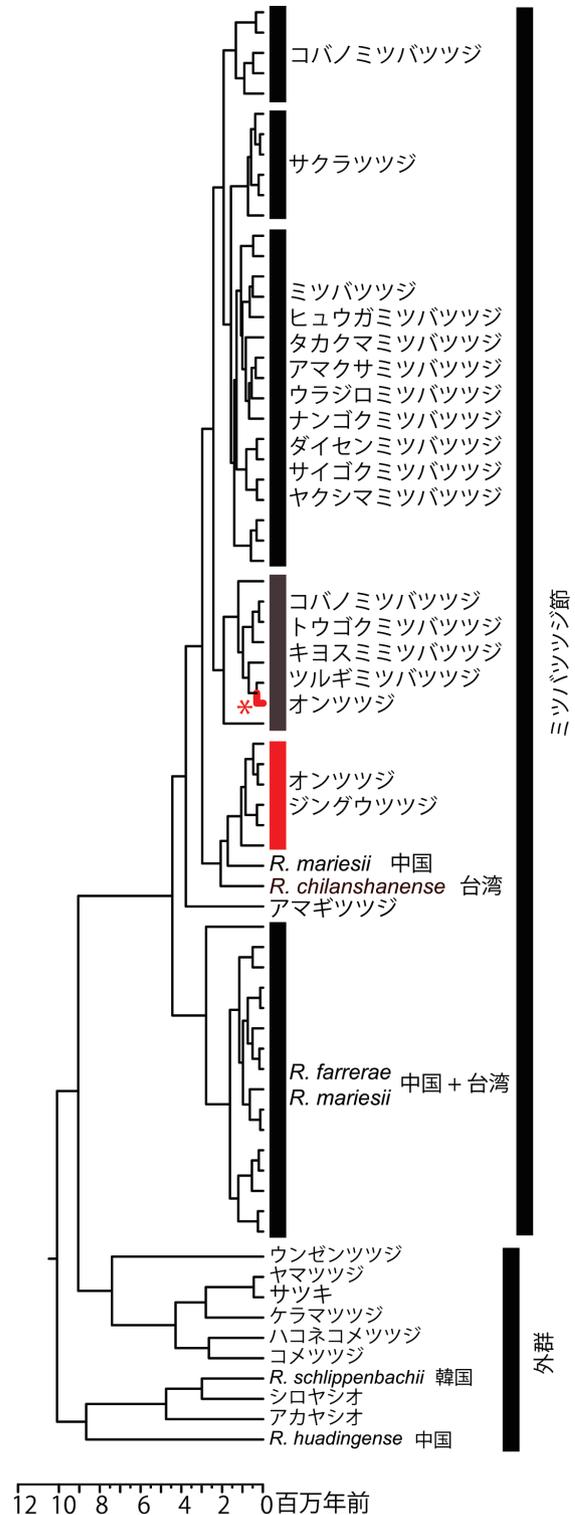


図-2 東アジア産ツツジ属の系統関係と進化年代。系統樹は、ミツバツツジ節 20 種より得られた 61 のハプロタイプと外群 10 種の配列より構築した。赤い部分はオンツツジで確認されたハプロタイプを含む場所を示す。Yoichi et al. (in press) より改変。

STRUCTURE 解析を行った結果、島ごとに遺伝的な違いが存在する事がわかった (図-3)。特に、四国-九州間の遺伝的分化は $K=2$ の場合での2つのクラスターの分布から示されるように非常に明瞭であり、この傾向は葉緑体 DNA ハプロタイプの分布でも支持された。 $K=4$ の場合では、済州島で特徴的に出現するクラスターが確認され、それは九州では低頻度でしか確認されなかった。ただし、この両島で優占する2つのクラスター (クラスター3と4) は、両島の間に位置する五島列島の福江島で混じることが確認された。オンツツジの分布域の東に位置する紀伊半島-四国間の遺伝的分化は不明瞭で、この地域における2つのクラスター (クラスター1と2) の分布の変化は連続的であった。ただし興

味深い事に、特徴的な1つの葉緑体 DNA ハプロタイプが、紀伊半島北部の1集団でのみ確認された。このハプロタイプは図-2の系統樹上ではアスタリスクにより示されているもので、オンツツジの他のハプロタイプとは系統的に大きく離れている。また、このハプロタイプは他種 (キヨシミツバツツジ、ツルギミツバツツジ) と共有されている。このハプロタイプが確認された地域のオンツツジは花色が異なることが知られており、品種ムラサキオンツツジ (*f. purpureum* Hatusima) として記載されている。この地域には限られた範囲にキヨシミツバツツジが自生しており、この紅紫の花色はおそらく近くに生育するキヨシミツバツツジからの遺伝子浸透による影響だと考えられる。ミツバツツジ節を含むツツジ属の種では同所的に複数種が自生する 경우가多く、それに伴い雑種形成の報告も多い (上地ら 2004 ; Morimoto et al. 2005)。葉緑体 DNA ハプロタイプの特徴的な分布は、オンツツジでも同様に遺伝子浸透が種内の遺伝的変異に影響を与えている可能性が高い事を示唆していると考えられる。

各島の個体群動態

オンツツジの場合、島単位で特徴的に遺伝的構造が変化する傾向が確認された。それらの島は地理的に独立しているために、オンツツジは個々の島で長期間にわたり世代交代してきたと考えられる。このような生存の歴史 (個体群動態) は、過去の分布変遷の影響を受ける。従来の研究では、過去の分布変遷が個体群動態に与える影響について、植物化石などの情報からの推測に基づいている場合が多い (Tsukada 1982)。花粉化石が出土する風媒種や、大型化石が出土するような種であればそれで問題ないかもしれないが、それ以外の種では植物化石から推定された群集レベルの古分布から対象種の古分布を推測するしかない (Tsukada 1985 ; Gotanda and Yasuda 2008)。しかし、中立的な要因などが存在するため、同じ気候条件の地域があったとしても、必ずしもこれらの地域の群集が優占種を含めて同一の複数種から構成されるとは限らなく、群集レベルの古分布推定には制限がある。加えて、化石が出土しない地域が分布変遷を考える上で重要な地域である可能性があるため、植物種の歴史的な過程を明らかにする事は非常に難しい (阪口 2013)。また、大陸島である日本列島では個体群動態は島間の地理的な連続性や分布範囲の連続性の変化に大きく影響されると考えられるが、従来の研究では個々

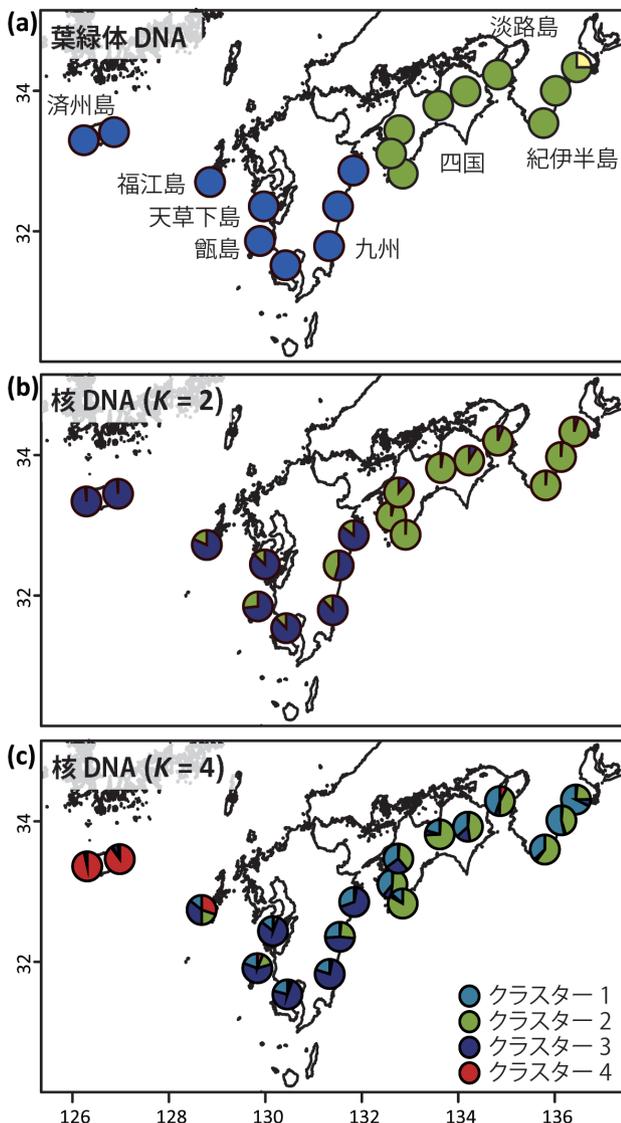


図-3 (a) 葉緑体ハプロタイプの分布と、核遺伝子により推定された (b) $K=2$ と (c) $K=3$ の場合の遺伝的構造。Yoichi et al. (2016) より改変。

の島における個体群動態の違いとその歴史にまで言及した例は少なく、不明な点が多かった。

そこで、近年発展を遂げているデモグラフィック解析を用いて、①島間の移住、②各島集団の集団サイズとその歴史的な変化に着目した解析を行い、各島のオンツツジの生存の歴史の特徴を明らかにした。まず、IM (isolation with migration) モデルを用いて個体群動態の推定を行い、島間の集団が分化した時期と各島の集団サイズを明らかにした。その結果、最も大きな遺伝的分化を示す四国-九州間の分岐年代は約25万年前であり、植物の分布変遷に大きな影響を与えていると考えられる最終氷期最寒冷期よりも以前にこの分化が形成されていた可能性が示された。また、濟州島-九州の分岐年代も約7万年前と推定された。ただし、両島の遺伝的構造は明瞭に異なっているように見えるが、両島の中間に位置する五島列島の福江島は両島で優占するクラスター(クラスター3と4)が混じるパターンを示したため、オンツツジは島間を飛び石状に移住していた可能性も考えられる(図-3)。一方で、紀伊半島-四国の分岐年代は非常に若く、約9千年前と推定された。この両地域のオンツツジの隔離は、地史的には比較的最近である後氷期になってから成立したと考えられる。

集団サイズは島間で大きく異なった。特に、分布の西端に位置する濟州島で最も小さい集団サイズが推定された。確かに濟州島の面積は、4つの地域(紀伊半島、四国、九州、濟州島)の中で最も小さい。この低い集団サイズが、この島に移住した初期から小さかったのか、比較的最近の歴史的なイベントによって小さくなったのか明らかにするため、近似ベイズ計算という手法を用いて集団サイズの変化の歴史を検出することを試みた。4つの集団サイズの変化を想定したモデルを作り、4つの地域はどのモデルに当てはまるのか検証した。そのモデルとは、①過去から現在まで集団サイズが変化していないモデル、②過去から現在まで集団サイズが増加しているモデル、③過去にボトルネック(集団サイズの減少)があり、その後集団サイズが変化していないモデル、④過去のボトルネックの後、集団サイズが増加しているモデルである。モデル検証の結果、紀伊半島と九州では①の集団サイズが変化していないモデル、四国では②の集団サイズが増加しているモデル、濟州島では③の過去にボトルネックがあったモデルが選択された。年代の解釈は難しいが、おそらく九州から濟州島にオンツツジが移住したときに集団サイズが減少し、それ以降その小さな集団サイズを維持していると考えられる(図-4)。

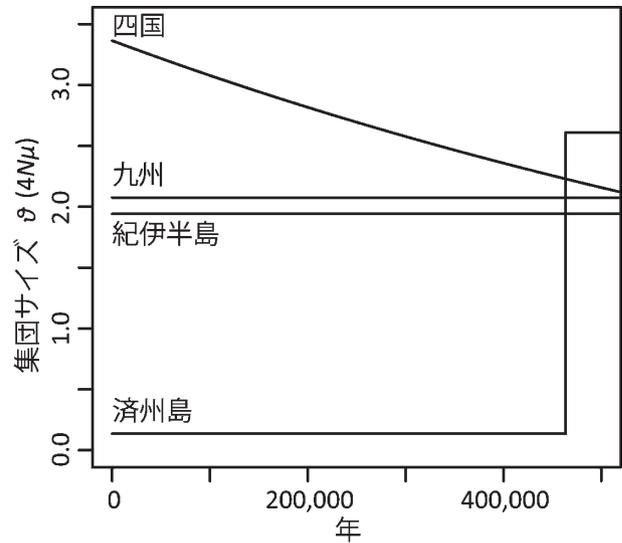


図-4 各島の個体群サイズの変化とその年代。Yoichi et al. (2016) より改変。

これらの解析により、四国-九州間の分岐年代は非常に古く、また両島のオンツツジは大きな集団サイズを維持していることが明らかになった。これは、氷期に両島が地理的に結合したとしても、その分布は連続する事がなかったことを示している。おそらく、オンツツジの好む温暖湿潤な環境がその範囲に存在しなかったためだと思われる。このような四国-九州間の遺伝的分化は、例は少ないがコウヤマキなどいくつかの湿潤な環境を好む植物種で知られている(Qiu et al. 2009; Worth et al. 2014; Worth 2016)。一方で、紀伊半島-四国間の分岐が非常に若く、両地域とも大きな集団サイズを維持している事が明らかになった。最終氷期に紀伊半島にオンツツジが分布していたかは定かでないが、紀伊半島-四国間の低い遺伝的分化は、紀伊半島の集団自体が比較的最近に四国から移住したことで成立した、もしくは両地域間で遺伝子流動が生じていた可能性を示している。

おわりに

本報では、ツツジ属の代表としてオンツツジの系統地理学的な特徴を紹介した。ツツジ属のような種数が多い分類群では、種分化が生じてから時間が十分に経っていないため、種間の生殖的な隔離が不十分で複数種の分布が重複したときに雑種を形成する場合がある。そのため、種内の遺伝的変異を考える上では種間の遺伝子浸透などの影響も考慮する事が一般的となってお

り、そのような過程が種分化に影響することも知られてきている。加えて、オンツツジのように生育適地が分断化することで、種内の遺伝的分化は大きくなっていくと考えられる。オンツツジの場合、日本列島内では四国—九州間の遺伝的分化が際立っていたが、必ずしもすべての植物種で同様の傾向を示すわけではなく、紀伊半島—四国間で大きな遺伝的分化を有する種も存在する。それらの種は、一言で説明することが難しい独自の歴史を有しているため、林木を管理・保全する上ではこのような独自性を考慮することが求められる。日本列島に生育する多くの種は、本種のように日本列島に固有ではなく、近隣の大陸にも分布する場合が多い。当然だが、日本列島における遺伝的変異は日本列島外の集団からの影響も受けているため、国の枠組みに囚われずに研究を行う必要がある。

引用文献

- Chamberlain DF, Rae SJ (1990) A revision of *Rhododendron* IV subgenus *Tsutsusi*. *Edinburgh Journal of Botany* 47: 89–200
- Chamberlain D, Hyam R, Argent G, Fairweather G, Walter KS (1996) The genus *Rhododendron*: its classification and synonymy. Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh.
- Gotanda K, Yasuda Y (2008) Spatial biome changes in southwestern Japan since the Last Glacial Maximum. *Quaternary International* 184: 84–93
- He MY, Chamberlain DC (2005) *Rhododendron* sect. *Brachycalyx*. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY (ed) , *Flora of China*, Vol. 14, Apiaceae through Ericaceae, 432–434. Missouri Botanical Garden Press, St Louis, MO
- 上地智子・小林達明・野村昌史 (2004) 房総低山地におけるミツバツツジとキョスミツバツツジ間の交雑実態. *日本緑化工学会誌* 30: 133–138
- Kron KA, Powell EA (2009) Molecular systematics of *Rhododendron* subgenus *Tsutsusi* (Rhodoreae, Ericoideae, Ericaceae) . *Edinburgh Journal of Botany* 66: 81–95
- Morimoto J, Kamichi T, Mizumoto I, Hasegawa S, Nomura M, Kobayashi T (2005) Natural hybridization of Japanese *Rhododendron* section *Brachycaryx* in Mount Kintoki in eastern Japan and concerns for genetic diversity in restoring their habitat. *Landscape Ecological Engineering* 1: 149–156
- Qiu Y-X, Sun Y, Zhang X-P, Lee J, Fu C-X, Comes HP (2009) Molecular phylogeography of East Asian *Kirengeshoma* (Hydrangeaceae) in relation to Quaternary climate change and landbridge configurations. *New Phytologist* 183: 480–495
- 阪口翔太 (2013) Cryptic refugia 隠蔽逃避地. 種生物学会 編/池田 啓・小泉逸郎 責任編集, 系統地理学 DNA で解き明かす生きものの自然史, 125–128. 文一総合出版, 東京
- 徳島県吉野川市教育委員会 (2012) 国指定天然記念物「船窪のオンツツジ群落」緊急調査報告書. 株式会社教育出版センター, 徳島
- Tsukada M (1982) *Cryptomeria japonica*: glacial refugia and late-glacial and postglacial migration. *Ecology* 63: 1091–1105.
- Tsukada M (1985) Map of Vegetation during the Last Glacial Maximum in Japan. *Quaternary Research* 23: 369–381
- Worth JRP, Yokogawa M, Pérez-Figueroa A, Tsumura Y, Tomaru N, Janes JK, Isagi Y (2014) Conflict in outcomes for conservation based on population genetic diversity and genetic divergence approaches: a case study in the Japanese relictual conifer *Sciadopitys verticillata* (Sciadopityaceae). *Conservation Genetics* 15: 1243–1257
- Worth JRP (2016) 日本の森林樹木の地理的遺伝構造(14) コウヤマキ (コウヤマキ科コウヤマキ属). *森林遺伝育種* 5: 208–216
- Yamazaki T (1996) A revision of the genus *Rhododendron* in Japan, Taiwan, Korea and Sakhalin. Tsumura Laboratory, Tokyo.
- Yoichi W, Tomaru N (2014) Patterns of geographic distribution have a considerable influence on population genetic structure in one common and two rare species of *Rhododendron* (Ericaceae). *Tree Genetics and Genomes* 10: 827–837
- Yoichi W, Tamaki I, Sakaguchi S, Song J-S, Yamamoto S-I, Tomaru N (2016) Population demographic history of a temperate shrub, *Rhododendron weyrichii* (Ericaceae), on continental islands of Japan and South Korea. *Ecology and Evolution* 6: 8800–8810
- Yoichi W, Jin X-F, Peng C-I, Tamaki I, Tomaru N Contrasting diversification history between insular and continental species of three-leaved azaleas (*Rhododendron* sect. *Brachycalyx*) in East Asia. *Journal of Biogeography* (in press)