

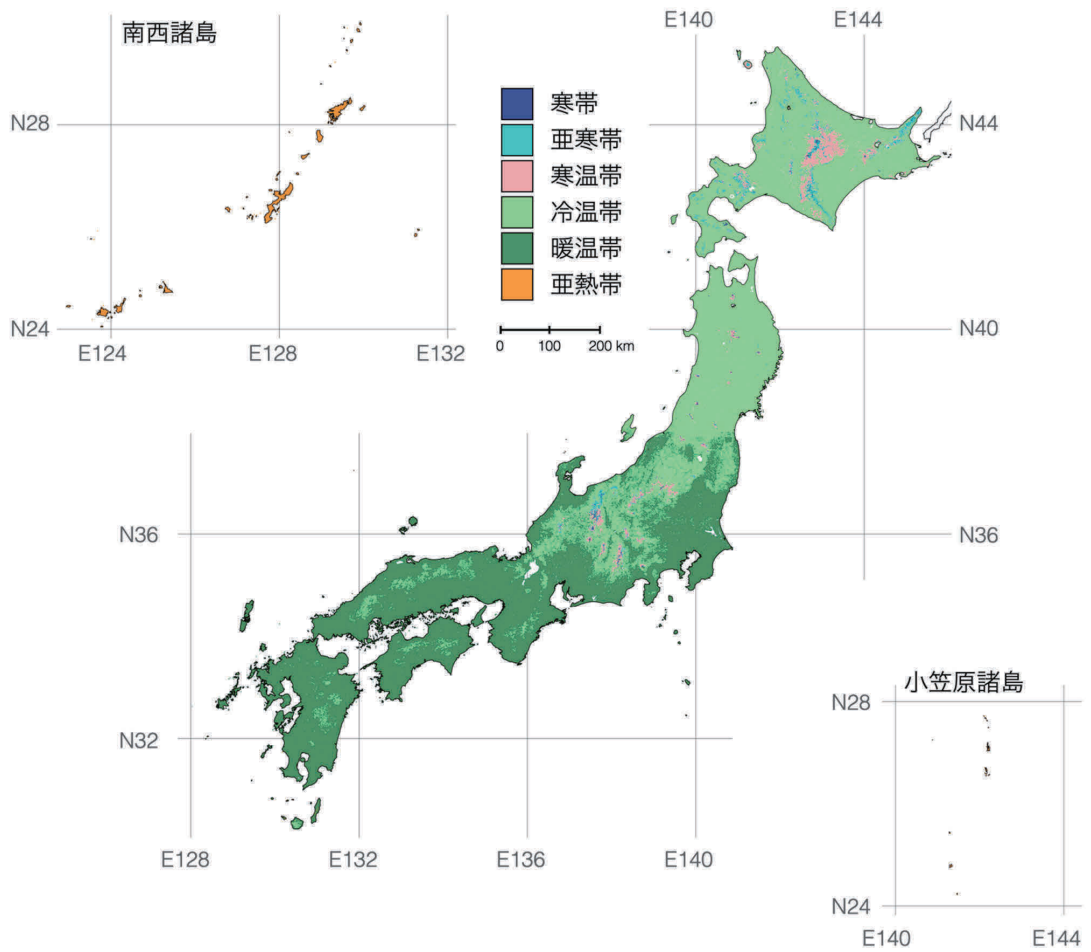


日本における森林樹木の 遺伝的多様性と地理的遺伝構造

Genetic diversity and population genetic structure of
forest tree species in Japan

監修：森林遺伝育種学会

編集：戸丸信弘・内山憲太郎・玉木一郎・阪口翔太



口絵-1 日本の植生帯分布。田端（2000）、村田（2005）、石井（2019）が整理した植生帯区分に基づいて、環境省（http://www.biodic.go.jp/dload/mesh_vg.html）の植生調査 3 次メッシュデータ（1992–1996）を分類して作図した。



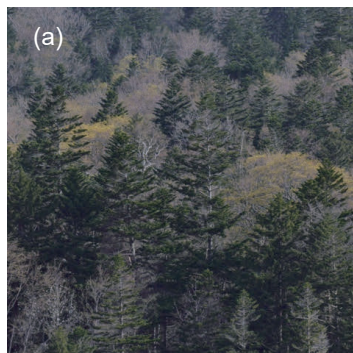
口絵-2 (a) 福島県いわき市の遺伝資源モニタリング試験地のアカマツ林。(b) 香川県さぬき市「津田の松原」のクロマツ御神木（写真：岩泉正和）。



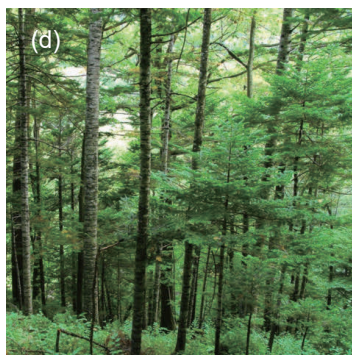
口絵-3 ゴヨウマツ。(a)と(b) 岐阜県恵那市笠置山の変種ゴヨウマツとその球果。(c) 新潟県糸魚川市権現岳の変種キタゴヨウ。尾根の風当たりの強い厳しい環境に生育しているためか、ジン(枯れ上がって白骨化した枝)が目立つ力強い樹形をしている(写真:玉木一郎)。

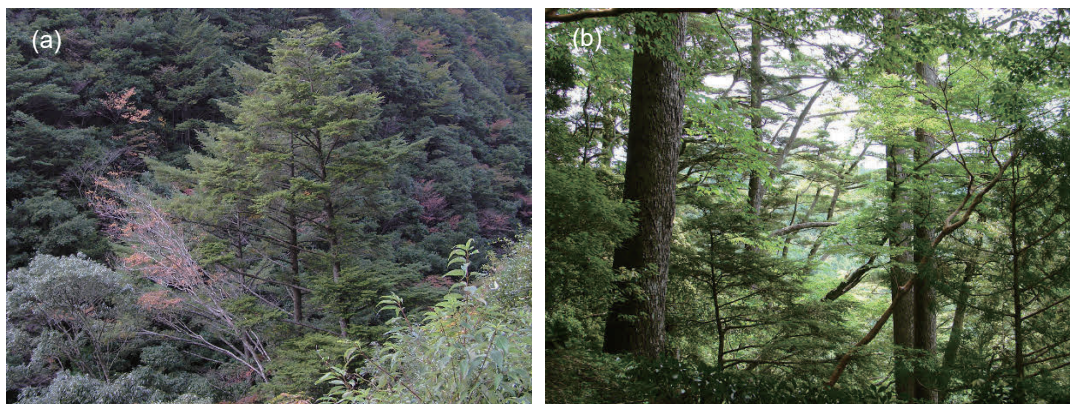


口絵-4 (a) 静岡県富士宮市富士山5合目のカラマツ。風が強いいため旗竿樹形をしている。(b) カラマツの球果(写真:玉木一郎)。



口絵-5 トドマツ。(a) 北海道の針広混交林。(b) 人工林の列状間伐。(c) 倒木上に更新した実生。(d) 更新良好な森林。いずれも東京大学北海道演習林(写真:及川 希)。





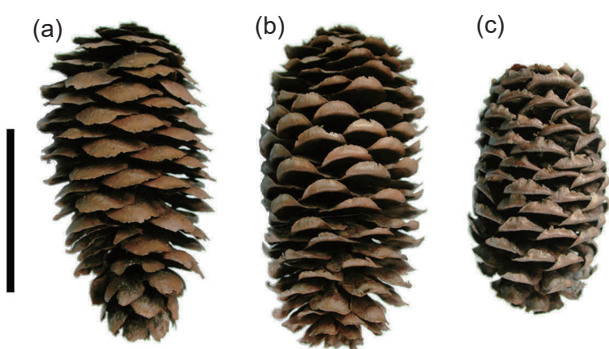
口絵-6 (a) トガサワラの樹冠の形状と (b) 大又トガサワラ保護林内の林況 (写真：岡村政則)。



口絵-7 エゾマツ類の樹皮形態。(a) エゾマツ (北海道大学雨龍研究林)、(b) オゼトウヒ (福島県尾瀬沼山峠)、(c) トウヒ (奈良県大峰山)、(d) シロエゾマツ (北海道下川町)、(e) チョウセントウヒ (韓国智異山) (写真：逢沢峰昭)。



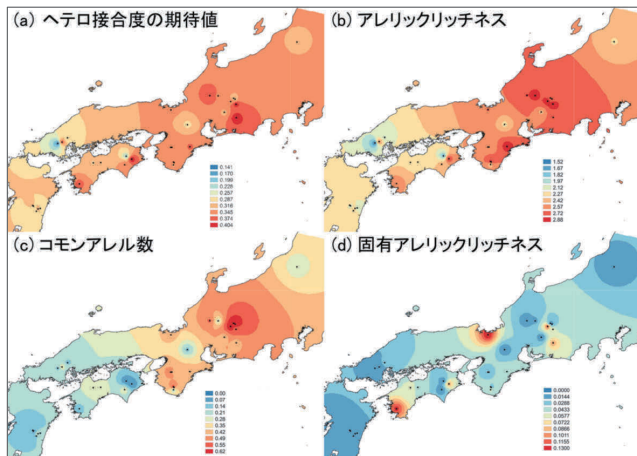
口絵-8 (a) イラモミの球果 (長野県三峰山) と (b) イラモミ林 (栃木県高原山) (写真: 逢沢峰昭)。



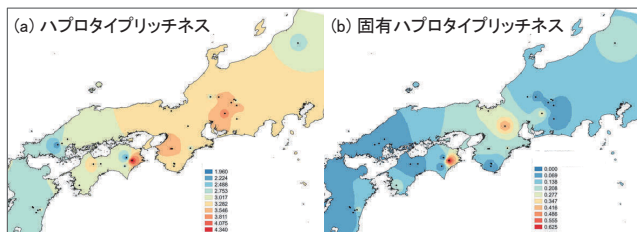
口絵-9 イラモミの球果。球果の種鱗の反り返りがないもの (a) から著しく反り返るもの (c) までみられる。反り返りをもつもの (b および c) はかつて「シラネマツハダ」と呼ばれた。反り返りの程度は、個体内では一貫しているが、種内では連続的である。スケールバーは 5 cm (写真: 逢沢峰昭)。



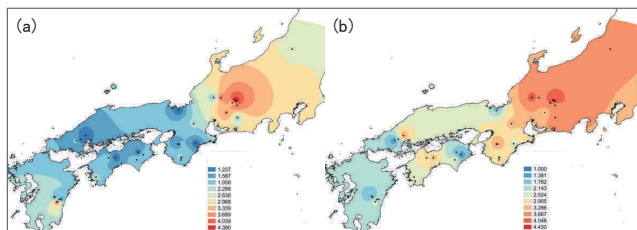
口絵-10 栃木県日留賀岳の分布北限のイラモミ。三角矢印はイラモミを示す。(a) ブナと並んだ最大胸高直径 (90.2 cm) をもつイラモミ。(b) 若木はササの薄いコメツガの根張り上やその周辺に限定されていた。2003 年 3 月撮影 (写真: 逢沢峰昭)。



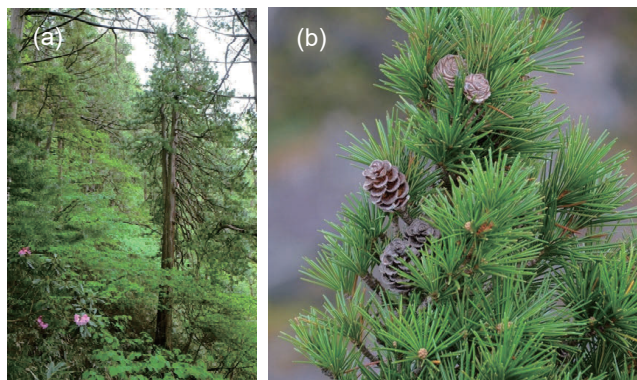
口絵-11 コウヤマキにおける核マイクロサテライト8座の (a) ヘテロ接合度の期待値、(b) アレリックリッチネス、(c) コモンアレル数、(d) 固有アレリックリッチネスの空間分布。図中の点は集団の位置を示す。コモンアレルは、集団内の頻度が5%以上 25%未満であるアレルとした。QGIS ver. 2.12 の IDW (inverse distance weighted) 補間法で地図化した。



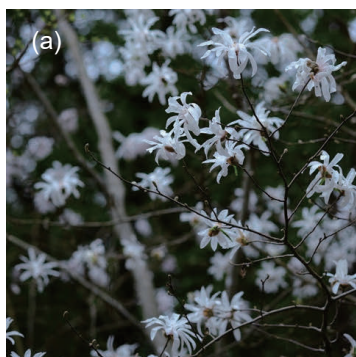
口絵-12 コウヤマキにおける EST (expressed sequence tag) 6座の (a) ハプロタイプリッチネスおよび (b) 固有ハプロタイプリッチネスの空間分布。図中の点は集団の位置を示す。QGIS ver. 2.12 の IDW 補間法で地図化した。



口絵-13 コウヤマキにおける葉緑体 DNA の (a) *atpI-rpoC2*、*trnD-trnT*、*rpl16* イントロン、*petN-psbM*、*ndhA* イントロンの一塩基多型とインデルおよび (b) *trnT-trnL* の一塩基繰り返し配列にそれぞれ基づくハプロタイプリッチネスの空間分布。図中の点は集団の位置を示す。QGIS ver. 2.12 の IDW 補間法を用いて地図化した。



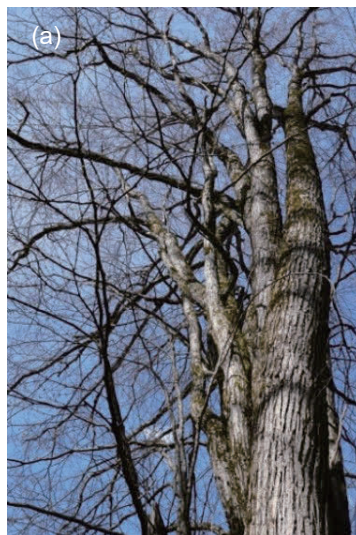
口絵-14 (a) 長野県南木曾町南木曾岳のコウヤマキ。コウヤマキはシャクナゲと同所的に生育していることが多い。この林でも、コウヤマキの足元でキョウマルシャクナゲが開花していた。(b) 奈良県上北山村大台ヶ原のコウヤマキの球果 (写真：玉木一郎)。



口絵-15 岐阜県多治見市のシデコブシ。花の色は、白 (a) からピンク (b) まで変異がある (写真: 玉木一郎)。



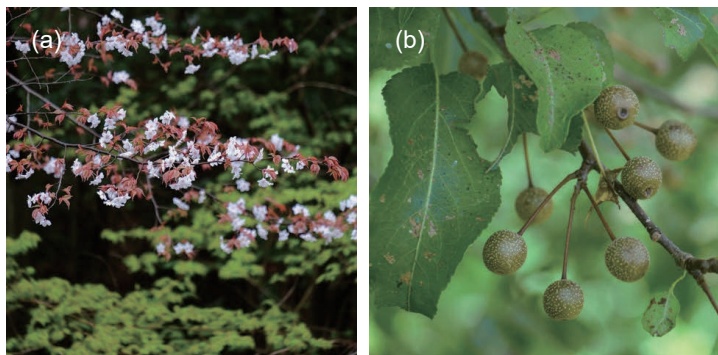
口絵-16 (a) 愛知県瀬戸市のタムシバの花と (b) 新潟県糸魚川市権現岳のタムシバの花芽。花芽は漢方薬の辛夷として利用される (写真: 玉木一郎)。



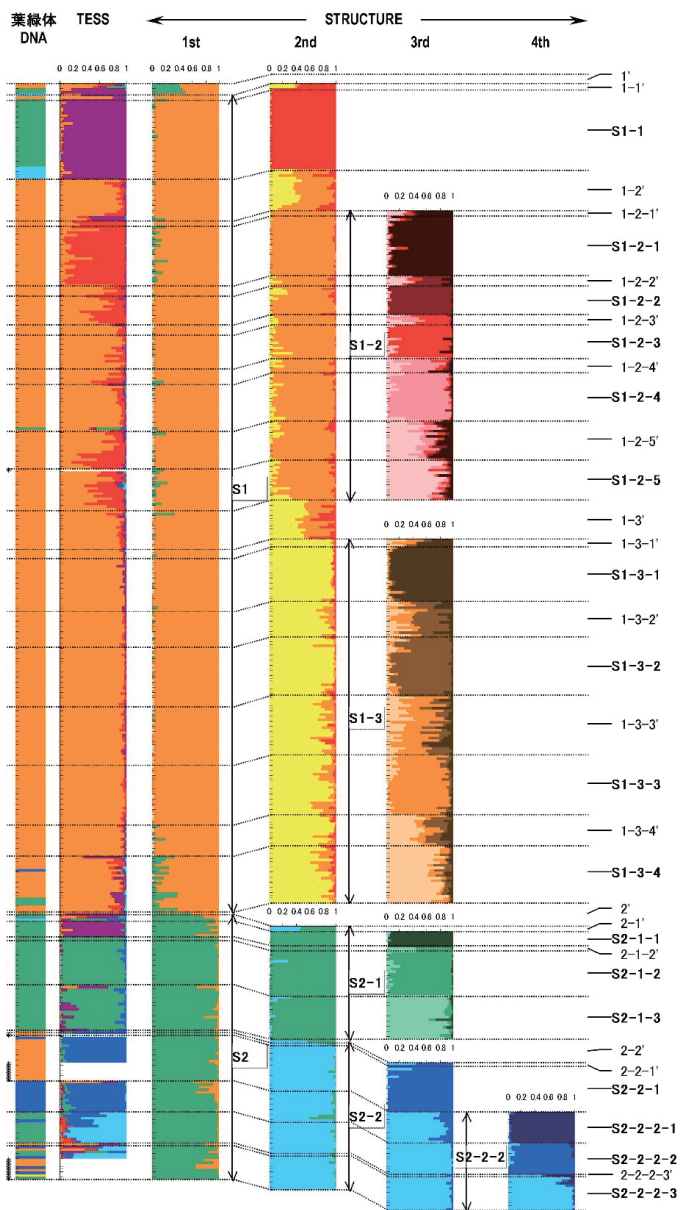
口絵-17 カツラの (a) 樹形と (b) 萌芽を発生させた樹幹基部 (写真: 阪口翔太)。



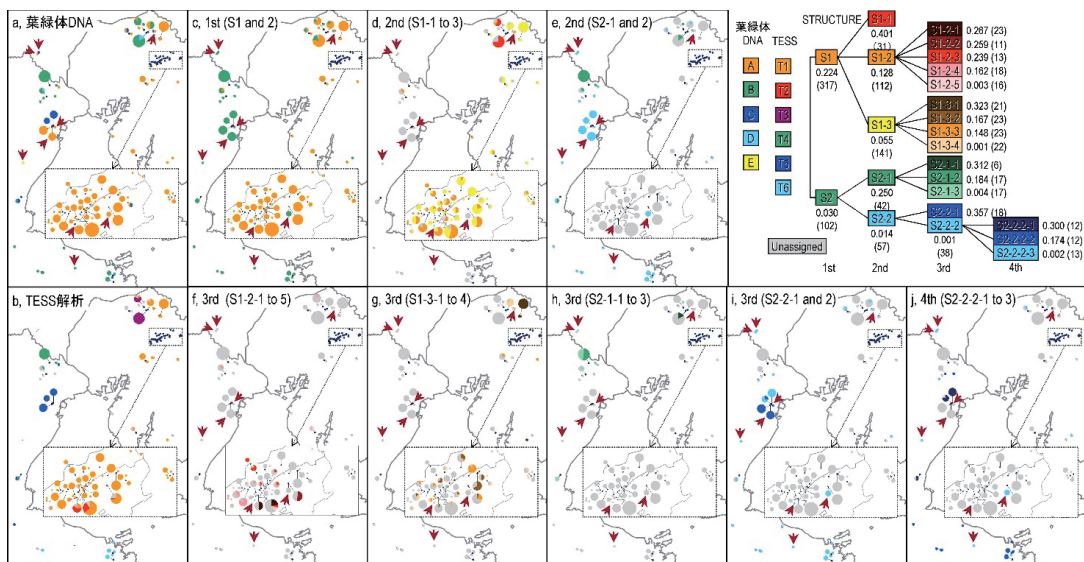
口絵-18 カツラの (a) 雄花と (b) 雌花。早春、葉が開く前に開花し、風による花粉散布と受粉を達成する (写真: 阪口翔太)。



口絵-19 (a) 岐阜県美濃市のヤマザクラの花。展葉した後の赤い葉に白い花卉が映える。(b) 愛知県小牧市のマメナシの果実。その名のとおり果実は小さく、直径 1 cm 程度しかない(写真: 玉木一郎)。



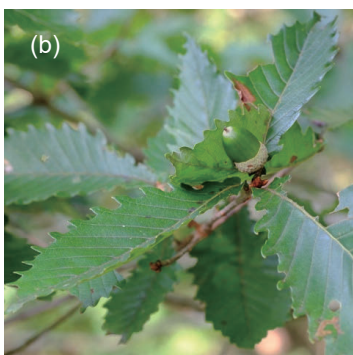
口絵-20 マメナシ (およびアイナシ) が保有する葉緑体ハプロタイプと核 SSR の多型データを使って行った TESS および STRUCTURE 解析の結果。棒グラフは各個体を表し、アイナシには「*」を付けて、区別している。1'、1-1'、1-2' のように「'」付きのグループに区分した個体は、STRUCTURE 解析において、どのクラスターに由来するかははっきりとしない (最大 q 値が 0.6 以下である) 個体である (口絵-21 では「Unassigned」とした)。各色の凡例は口絵-21 に対応している。



口絵-21 マメナシ（およびアイナシ）の現存個体・個体群における (a) 葉緑体ハプロタイプおよび (b) TESS、(c-j) STRUCTURE 解析で検出した各クラスターの保有状況。円グラフの大きさは個体数を反映しており、葉緑体ハプロタイプや TESS、STRUCTURE 解析で推定した各クラスターの保有割合を示している。特定のクラスターに q 値が 0.6 以上で割り当てられた個体のみ表示して、 q 値が 0.6 以下の個体は「Unassigned」とした。STRUCTURE 解析で階層的に推定した各クラスターの関係は右上の凡例によって表しており、共通祖先と各クラスターとの間の遺伝的分化を表す F 値とカッコ内に個体数を付記した。矢印はアイナシを示している。



口絵-22 (a) 岐阜県恵那市笠置山のブナの果実。ブナは数年に一度、一斉に開花・結実する。(b) 三重県亀山市山野登山のブナの展葉。(c) 岐阜県飛騨市の早春のブナ林。展葉したての葉の薄い緑と白い幹が美しい (写真：玉木一郎)。



口絵-23 (a) 岐阜県多治見市のコナラと (b) 愛知県設楽町のミズナラの堅果。ミズナラよりもコナラの方が、葉も堅果も小さい (写真: 玉木一郎)。



口絵-24 鹿児島県上甕島長目の浜のウバメガシ群落 (写真: 原田 光)。



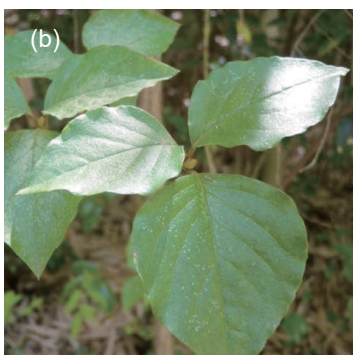
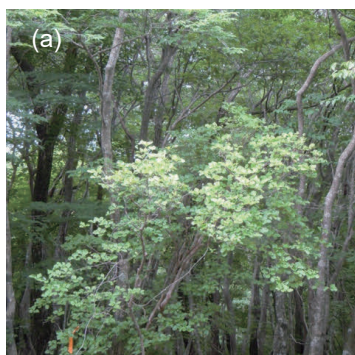
口絵-25 三重県伊勢市伊勢神宮のスダジイの堅果 (写真: 玉木一郎)。



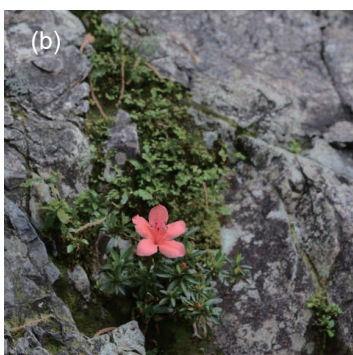
口絵-26 ケシヨウヤナギ。攪乱のある氾濫原のみを生育適地とし、本州では長野県松本市上高地周辺の梓川河畔に隔離分布する (写真: 長田光司)。



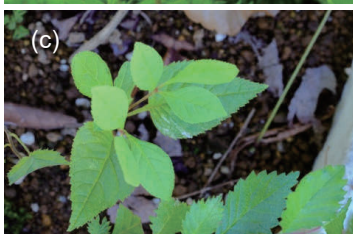
口絵-27 モモタマノの (a) 樹形と (b) 花。花序の付け根に雄花または両性花、先端に雌花を付ける (写真: 鈴木節子)。



口絵-28 (a) オンツツジの樹形。
 (b) オンツツジの葉。葉のサイズは同所的に分布する他のミツバツツジ類よりも大きい (写真：渡辺洋一)。



口絵-29 サツキ。(a) 美しい朱色の花を咲かせる。(b) 園芸では植え込みの木という印象が強いが、自生地では、川の大きな岩の隙間に根をはって生育している (写真：渡辺洋一)。



口絵-30 (a) 北海道富良野市の東京大学北海道演習林でみられた通直なヤチダモの巨木 (写真：後藤 晋)。(b) 岐阜県高山市のヤチダモの若木。(c) ヤチダモの当年生実生。複葉の下側に見える大きな三角形の単葉は子葉ではなく本葉。何度か目でやっと複葉になる (写真：玉木一郎)。



口絵-31 (a) 鹿児島県霧島山で開花するハリギリ (写真：阪口翔太)。(b) 岐阜県高山市のハリギリ。大きな葉は、まるで天狗のうちわのようだ (写真：玉木一郎)。

日本における森林樹木の
遺伝的多様性と地理的遺伝構造

戸丸信弘・内山憲太郎・玉木一郎・阪口翔太 編

森林遺伝育種学会

Genetic diversity and population genetic structure of
forest tree species in Japan

Edited by

Nobuhiro Tomaru, Kentaro Uchiyama, Ichiro Tamaki,
and Shota Sakaguchi

序

森林遺伝育種学会は2012年3月に設立され、2021年で創立10周年を迎えることができました。これもひとえに諸先輩方の学会設立のご尽力や会員の皆様の活発な学会活動の賜物だと思います。

森林遺伝育種学は基礎科学から応用科学までを網羅しています。林木の遺伝研究は1950年代の形質の遺伝研究に始まり、冬季にも針葉が緑色のままであるミドリスギの遺伝子の遺伝様式が明らかにされました。その後の60年代、70年代にかけて多くの形質の遺伝子の研究が行われました。70年代後半になるとアロザイムやジテルペン炭化水素などを用いた遺伝研究が始まり、80年代後半になってDNAを用いた研究がようやく始まり、90年代は様々な研究手法を用いたデータの蓄積の時期で、2000年代以降はゲノミクスと高度な統計手法を用いた集団遺伝研究が発展してきました。森林遺伝育種学会が創立されて、この10年はまさに分子解析技術の進展により、次世代シーケンサーが開発され、コンピューターの計算速度の劇的なスピードアップのために、これまでになし得なかった、また不可能と思われることも可能になってきた時代であると言えます。

学会創立10周年を記念して刊行する本書「日本における森林樹木の遺伝的多様性と地理的遺伝構造」では我が国の主要な38樹種について遺伝的多様性や地理的遺伝構造について記載されています。これらは90年代から行われてきた樹木の集団遺伝学的研究を総括した書籍となります。近年、生物多様性の重要性が語られていますが、遺伝的多様性は生物多様性の根幹をなす重要な要素です。森林は氷期や間氷期などの地球レベルの気候変動の影響を強く受けて、現在の生態系や分布を形成しています。同じ樹種の種内でも気候変動や局所環境の淘汰で地理的遺伝構造が形成されます。これらを樹種ごとに見ることができる書籍でもあります。本書が各樹種の遺伝的特性の理解になることを願っております。

最後にこの書籍の編集に携わっていただいた編集委員の皆様に、多くの時間を割いてこの本を完成まで導かれたことに感謝申し上げます。

2022年1月

森林遺伝育種学会長 津村義彦

目 次

| | | | |
|------|----------------------------|------------------------|-----|
| はじめに | …………… | (戸丸信弘) | 1 |
| 第1章 | 森林樹木の遺伝マーカーの開発と遺伝的多様性研究の歴史 | (津村義彦) | 3 |
| | 1.1 遺伝マーカーの歴史 | …………… | 3 |
| | 1.2 樹木の遺伝的多様性研究の歴史 | …………… | 4 |
| | 1.3 将来研究のための材料の準備 | …………… | 6 |
| 第2章 | 遺伝的多様性に影響する遺伝的要因と遺伝的多様性の評価 | (戸丸信弘) | 9 |
| | 2.1 遺伝的多様性に影響する遺伝的要因 | …………… | 9 |
| | 2.2 遺伝的多様性の評価 | …………… | 11 |
| 第3章 | 日本の植生史と森林植生 | (玉木一郎) | 16 |
| | 3.1 日本の植生史 | …………… | 16 |
| | 3.2 日本の森林植生 | …………… | 16 |
| 第4章 | 各樹種の遺伝的多様性と地理的遺伝構造 | | |
| | 1 アカマツ (マツ科マツ属) | (岩泉正和) | 19 |
| | 2 クロマツ (マツ科マツ属) | (岩泉正和) | 25 |
| | 3 ゴヨウマツ (マツ科マツ属) | (谷 尚樹) | 30 |
| | 4 ハイマツ (マツ科マツ属) | (谷 尚樹) | 35 |
| | 5 カラマツ (マツ科カラマツ属) | (戸丸信弘) | 41 |
| | 6 オオシラビソ (マツ科モミ属) | (陶山佳久) | 46 |
| | 7 トドマツ (マツ科モミ属) | (北村系子・石塚 航・後藤 晋) | 52 |
| | 8 トガサワラ (マツ科トガサワラ属) | (玉城 聡) | 57 |
| | 9 エゾマツ類 (マツ科トウヒ属) | (逢沢峰昭) | 62 |
| | 10 アカエゾマツ (マツ科トウヒ属) | (逢沢峰昭) | 68 |
| | 11 イラモミ (マツ科トウヒ属) | (逢沢峰昭) | 74 |
| | 12 コウヤマキ (コウヤマキ科コウヤマキ属) | (ワース ジェームズ レイモンド ピーター) | 78 |
| | 13 ヒノキ (ヒノキ科ヒノキ属) | (松本麻子) | 85 |
| | 14 スギ (ヒノキ科スギ属) | (津村義彦) | 90 |
| | 15 コブシ (モクレン科モクレン属) | (玉木一郎) | 96 |
| | 16 シデコブシ (モクレン科モクレン属) | (玉木一郎) | 100 |
| | 17 タムシバ (モクレン科モクレン属) | (玉木一郎) | 105 |
| | 18 カツラとヒロハカツラ (カツラ科カツラ属) | (阪口翔太) | 110 |
| | 19 ヤマザクラ (バラ科サクラ属) | (津田吉晃) | 115 |
| | 20 オオシマザクラ (バラ科サクラ属) | (加藤珠理) | 122 |
| | 21 マメナシ (バラ科ナシ属) | (加藤珠理) | 127 |

| | | | |
|----------------------------------|---------------------------------|------------------------|-----|
| 22 | ブナ (ブナ科ブナ属) | (戸丸信弘) | 132 |
| 23 | アベマキ (ブナ科コナラ属) | (齊藤陽子) | 138 |
| 24 | コナラ (ブナ科コナラ属) | (松本麻子) | 144 |
| 25 | ミズナラ (ブナ科コナラ属) | (原田 光) | 149 |
| 26 | ウバメガシ (ブナ科コナラ属) | (原田 光) | 157 |
| 27 | シイ類 (ブナ科シイ属) | (青木京子) | 164 |
| 28 | ウダイカンバ (カバノキ科カバノキ属) | (津田吉晃) | 173 |
| 29 | ケシヨウヤナギ (ヤナギ科ヤナギ属) | (永光輝義) | 180 |
| 30 | モモタマナ (シクンシ科モモタマナ属) | (鈴木節子) | 187 |
| 31 | ハゼノキ (ウルシ科ウルシ属) | (平岡裕一郎) | 192 |
| 32 | オンツツジ (ツツジ科ツツジ属) | (渡辺洋一) | 199 |
| 33 | サツキ (ツツジ科ツツジ属) | (渡辺洋一) | 204 |
| 34 | キシツツジ (ツツジ科ツツジ属) | (近藤俊明) | 209 |
| 35 | ヤチダモ (モクセイ科トネリコ属) | (内山憲太郎) | 215 |
| 36 | ハリギリ (ウコギ科ハリギリ属) | (阪口翔太) | 221 |
| 第5章 総括：日本における森林樹木の遺伝的多様性と地理的遺伝構造 | | | |
| | | (戸丸信弘・内山憲太郎・玉木一郎・阪口翔太) | 228 |
| 5.1 | 集団内と集団間の遺伝的多様性 | | 228 |
| 5.2 | 歴史的な分布の変動および遺伝的多様性と地理的遺伝構造のパターン | | 229 |
| 5.3 | 今後の展望 | | 232 |
| 執筆者一覧 | | | 238 |
| 学名索引 | | | 242 |
| 和名索引 | | | 244 |

はじめに

北半球の温帯地域の中では、日本は最も植物相が豊かな地域の1つであり(堀田 1974)、その要因として気候や地形、地史が考えられる(邑田 2000)。気候的な要因としては、まず、降水量が豊富なため植物の生存に著しい制約がないこと、そして、日本列島は南北に長く、垂直分布でも海岸から標高3,000 mを越える山地までを含んでいるため、亜熱帯から寒帯までの幅広い気候環境があることである。そのため、それぞれの気候に適応した多様な植物が生育するようになったと考えられる。また、地形的・地史的な要因としては、まず日本列島が海洋で隔てられた大小の島からなっており、また、陸地も山塊と谷が入り組んだ複雑な地形をしているため、隔離環境があることである。第四紀の氷期にヨーロッパや北米のような氷河が発達しなかったため、第三紀起源の多くの植物が絶滅を免れた。そして、第四紀には、複雑な地形環境において、寒冷な氷期と温暖な間氷期が繰り返され、また、活発な造山運動や火山活動が起こり、そのような環境変動のもとで、種の分布域が分断されたり、新たな土地へ分布を広げたりすることによって、種分化が促進されたと考えられている。このような要因により、現在の日本列島には約5,000種の種子植物が存在し、そのうち木本植物は約1,000種にもなる(鈴木2012)。日本列島には、このような多様な木本植物によって構成される常緑広葉樹林、落葉広葉樹林、汎針広混交林(北海道)、常緑針葉樹林、森林ツンドラという豊かな森林が気候に応じて成立している(福嶋・岩瀬 2005)。

種が保有している遺伝的多様性は空間的に一様に分布することはほとんどなく、種によって程度の差はあれ、地域や集団ごとに集団内の遺伝的多様性の程度に高低があり、また、地域や集団ごとに遺伝的な分化を起こしている。このような遺伝的多様性の高低や構造化は、進化の要因である突然変異、遺伝子流動、遺伝的浮動、自然選択が種内にはたらいた遺伝的帰結である。したがって、種内の遺伝的多様性と地理的遺伝構造のパターンを明らかにし、そのパターンが形成されたプロセスを推測することは、小進化の理解において大きな意味をもっている。植物種内の遺伝的多様性と地理的遺伝構造のパターンに影響する要因には、生態的な観点から、大きく2つあると考えられる。

1つは、その種がもつ交配様式、種子と花粉の散布様式、生活形などの生活史特性や生態的特徴であり、もう1つは現在の地理的分布のパターンと過去の地理的分布の変動である(Hamrick and Godt 1989; Hamrick et al. 1992)。特に、第四紀の気候変動は植物種の分布を変動させ、種内の遺伝的多様性と地理的遺伝構造に強く影響を及ぼしたと考えられている(Comes and Kadereit 1988; Hewitt 2000)。

種内の遺伝的多様性と地理的遺伝構造は、集団遺伝学や系統地理学的手法を用いて明らかにされてきた(Hamrick and Godt 1989; Avise 2000)。植物種の集団遺伝学的研究では、集団内と集団間の遺伝的多様性や地理的遺伝構造を明らかにし、遺伝子流動と遺伝的浮動のはたらきや、交配様式、種子と花粉の散布様式、生活形などの生活史形質や生態的特徴の影響を考察し、さらには歴史的な分布の拡大・縮小や分断などを推測することができる。一方、古典的な系統地理学的研究(Avise 2000)では、種内の系統を明らかにし、その地理的分布を調べることにより、歴史的な分布の移動や分断などが推測される。さらに、近年の系統地理学的研究では、コアレセント理論(Kingman 1982)に基づいた解析により、個体数変動、分断、混合、移住などの過去の個体群動態(デモグラフィ)を統計的に推定できるようになった[この分野は、統計系統地理学(Knowles and Maddison 2002; Knowles 2009)と呼ばれることがある](山道2013)。

これらの研究では遺伝マーカーが必要になるが、植物種を対象とした集団遺伝学的研究では、核のマーカーであるアロザイムやマイクロサテライト(simple sequence repeatともいい、SSRと略される)などが用いられ、また、古典的な系統地理学的研究では、主に葉緑体DNA(cpDNA)と一部はミトコンドリアDNA(mtDNA)のマーカーが用いられてきた(津村2001)。さらに、近年の植物種を対象とした過去のデモグラフィを調べる系統地理学的研究では、核のマーカーであるSSRや一塩基多型(SNP: single nucleotide polymorphism)が用いられている(たとえばIngvarsson 2008; Lander et al. 2011)。

わが国の森林樹木を対象とした集団遺伝学的研究は、アロザイムを用いたものは1980年代より(最も初期の論文としてWendel and Parks 1985; Tomaru et al 1994など)、SSRを用いたものは2000年代か

ら (Kikuchi and Isagi 2002; Takahashi et al. 2005 など)、また cpDNA や mtDNA を用いた系統地理学的研究は 1990 年代から (Tsumura and Suyama 1998; Tomaru et al. 1998; Fujii et al. 2002 など) 行われてきた。対象とされてきた森林樹木は、冒頭に述べたわが国の多様な木本植物のうち、林業上重要な樹種や天然林を構成する主要樹種、さらには希少種や絶滅危惧種などであり、これまでに多くの樹種の研究成果が蓄積されてきた。これらの研究は、林木育種や遺伝資源保全などの林業的な視点、過去の分布変遷などの進化生物学的な視点、また保全生物学的な視点から行われてきたものである。

学会誌「森林遺伝育種」では創刊号 (2012 年) からシリーズ「日本の森林樹木の地理的遺伝構造」を連載してきた。本書では、このシリーズなどに掲載されてきた合計 38 樹種の遺伝的多様性と地理的遺伝構造の解説 (アップデートされている) を中心に据え (第 4 章)、その前段として森林樹木の遺伝マーカーの開発と遺伝的多様性研究の歴史 (第 1 章)、遺伝的多様性に影響する遺伝的要因と遺伝的多様性の評価 (第 2 章)、日本の植生史と森林植生 (第 3 章) に関する解説を加える。最後に、まとめとして日本における森林樹木の遺伝的多様性と地理的遺伝構造のパターンについて総括する (第 5 章)。

引用文献

- Avice JC (2000) Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge
- Comes HP, Kadereit JW (1988) The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* 3: 432–438
- Fujii N, Tomaru N, Okuyama K, Koike T, Mikami T, Ueda K (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematics and Evolution* 232: 21–33
- Hamrick JL, Godt MJW (1989) Allozyme diversity in plant species. In: Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, Weir BS (eds) *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*, 43–63. Sinauer, Sunderland, Massachusetts
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles S (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95–124
- Hewitt GM (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913
- 堀田 満 (1974) 植物の分布と分化. 三省堂, 東京
- 福嶋 司・岩瀬徹 (2005) 図説日本の植生. 朝倉書店, 東京
- Ingvarsson PK (2008) Multilocus patterns of nucleotide polymorphism and the demographic history of *Populus tremula*. *Genetics* 180: 329–340
- Kikuchi S, Isagi Y (2002) Microsatellite genetic variation in small and isolated populations of *Magnolia sieboldii* ssp. *japonica*. *Heredity* 88: 313–321
- Kingman JFC (1982) The coalescent. *Stochastic Processes and their Applications* 13: 235–248
- Knowles LL (2009) Statistical phylogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 593–612
- Knowles LL, Maddison WP (2002) Statistical phylogeography. *Molecular Ecology*, 11: 2623–2635
- Lander TA, Oddou - Muratorio S, Prouillet - Leplat H, Klein EK (2011) Reconstruction of a beech population bottleneck using archival demographic information and Bayesian analysis of genetic data. *Molecular Ecology* 20: 5182–5196
- 邑田 仁 (2000) 日本の植物相. 岩槻邦男・加藤雅啓 編, 多様性の植物学 ①植物の世界, 24–47. 東京大学出版会, 東京
- 鈴木和夫 (2012) 植物の分類. 鈴木和夫・福田健二 編, 図説日本の樹木, 7–8. 朝倉書店, 東京
- Takahashi T, Tani N, Taira H, Tsumura Y (2005) Microsatellite markers reveal high allelic variation in natural populations of *Cryptomeria japonica* near refugial areas of the last glacial period. *Journal of Plant Research* 118: 83–90
- Tomaru N, Tsumura Y, Ohba K (1994) Genetic variation and population differentiation in natural populations of *Cryptomeria japonica*. *Plant Species Biology* 9: 191–199
- Tomaru N, Takahashi M, Tsumura Y, Takahashi M, Ohba K (1998) Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. *American Journal of Botany* 85: 629–636
- 津村義彦 (2001) 遺伝的多様性研究ガイド. 種生物学会編, 森の分子生態学 — 遺伝子が語る森林のすがた一, 158–178. 文一総合出版, 東京
- Tsumura Y, Suyama Y (1998) Differentiation of mitochondrial DNA polymorphisms in populations of five Japanese *Abies* species. *Evolution* 52: 1031–1042
- Wendel JF, Parks CR (1985) Genetic diversity and population structure in *Camellia japonica* L. (Theaceae). *American Journal of Botany* 72: 52–65
- 山道真人 (2013) 系統地理学における統計的推定の手法と今後の展望. 種生物学会編, 系統地理学, 261–289. 文一総合出版, 東京

【第1章】森林樹木の遺伝マーカー開発と遺伝的多様性研究の歴史

我が国の森林遺伝研究の歴史は1950年代ごろから始まり、初期は個々の形質の遺伝分離調査が行われ、その後、生化学遺伝マーカーの活用、DNAマーカーの活用へと発展していった。現在では次世代シーケンサー (NGS : next generation sequencer) の開発により、それほど負担もなく多数の遺伝情報の取得が可能となった。しかも1990年代当初のRAPD (random amplified polymorphic DNA)、ISSR (inter-simple sequence repeat)、AFLP (amplified fragment length polymorphism) などの顕性 (優性) DNAマーカー全盛期では考えられなかったホモ接合とヘテロ接合の遺伝子型も容易に区別できるようになった。しかしNGS以前は遺伝マーカー開発が研究の質を左右するほど重要な要因であった。ここでは遺伝マーカーの開発の歴史とそれらを使ってこれまでに森林樹木の何が明らかになってきたかを概説する。

1.1 遺伝マーカーの歴史

遺伝マーカーが植物の多様性研究に使われはじめたのは1970年代のことで、アロザイムがその中心であった。アロザイム分析は電気泳動と酵素の活性染色を組み合わせた酵素多型の検出技術で、1960年代にその基礎が作られた (Markert and Møller 1959)。当時、この技術は革新的な分析手法として広く受け入れられ、集団内および集団間の遺伝的変異を調べることを目的として盛んに用いられた。それは酵素の所在と期待遺伝子座数が明らかな酵素種については、推定遺伝子座として簡便に利用できることが示されたため、事前に交配家系で遺伝分離の調査をすることなく自然集団にそのまま適用できたことが普及の大きな要因であった [詳しくは矢原 (1988) を参照]。その後、交配様式や遺伝的多様性、遺伝構造、遺伝子流動などの研究にも応用されるようになり、1990年代までに多くの情報が蓄積された (Hamrick and Godt 1990)。しかし、アロザイムでは扱える座数がせいぜい数十座であったため、次第にDNA分析へ移行していった。

1980年代に入るとDNAの分析手法が開発され、

遺伝的多型の検出方法としてサザンハイブリダイゼーション法を用いるRFLP (restriction fragment length polymorphism) 分析が行われるようになった。しかしながらこの手法は実験ステップが多くて手間がかかるほか、危険な放射性ラベルを使用する場合が一般的だったことなどから、生態学的研究にはあまり多くは利用されなかった。しかし、コナラ属の葉緑体DNAの種間共有に関する興味深い論文などが発表された (Whittemore and Schaal 1991)。

1990年代に入ると、PCR (polymerase chain reaction ; Saiki et al. 1988) 法の発明により様相は大きく変わり、この手法を応用した様々な多型検出技術が開発された。90年代にはPCR法を用いて簡単に葉緑体DNAの遺伝子などが増幅できるようになり、植物全般に葉緑体DNAの塩基配列データを用いた分子系統解析が盛んに行われた (Bousquet et al. 1992 ; Chase et al. 1993)。またマイクロサテライトまたはSSR (simple sequence repeat) は多型の検出感度が極めて高いため、親子鑑定や花粉流動、種子散布などの生態学的研究にも積極的に使われるようになった。またオルガネラDNA多型を用いた種分化および集団分化の研究もPCRの活用で急速に進んだ。

DNAマーカーは多型を検出する方法として上述の通り、DNA断片長の違いを見るフラグメント解析方法 [RFLP、RAPD、ISSR、AFLP、CAPS (cleaved amplified polymorphic sequence)、SSCP (single-strand conformation polymorphism)、SSRなど] と塩基の違いを見る方法 (SNP : single nucleotide polymorphism、一塩基多型) があり、歴史的には断片長多型、塩基多型の順に使われてきた [詳しくは津村 (2001) を参照]。

2000年代に次世代シーケンサー (NGS) が現れると、マーカー開発や塩基配列解読が革命的に変化した。苦勞していたSSR開発も、ゲノムをNGSでランダムに読むことでSSR領域を多数見つけることができ、簡単にSSR用のプライマーがデザインできるようになった。これを活用して多くのSSRマーカー開発論文や葉緑体DNAの全ゲノム塩基配列解読論文が発表された。またRAD-seq (restriction site associated DNA sequence ;

Miller et al. 2007) 法やMIG-seq (multiplexed ISSR by sequencing ; Suyama and Matsuki 2015) 法の開発により、効率的に安価に多数のSNPを検出できるようになった。MIG-seq法は1990年代当初に開発されたISSR法 (Zietkiewicz et al. 1994 ; Tsumura et al. 1996) をNGSに応用した方法である。これらは樹木のような非モデル生物には特に有力な方法である。これまでの研究を見ると、生物種やその遺伝的多様性によって程度は異なるものの、MIG-seq法であれば少なくとも数百から数千のSNPが取得でき、RAD-seq法では数千から数万のSNPの取得が可能なのである。有用樹木であれば有用形質の遺伝子の特定などを行うために全ゲノム解読も必要となるが、保全目的や遺伝資源の管理にはRAD-seq法やMIG-seq法は有効な解析手法だと言える。樹木の中でも造林樹種である針葉樹はそのゲノムサイズが10 G bp以上と巨大であるため、全ゲノム解読がもっと簡単にできるようになるまでは、当面はこれらの手法を使って分子育種などに活用をしていくこととなる。

この本のテーマである遺伝的多様性と遺伝構造の解析であればRAD-seqやMIG-seq法を用いればそれらの評価も十分にできると考えられる。特にこれらの手法は少量のDNAで解析が可能であるためにDNAが十分に確保できない場合や稀少種などの研究には適している。

1.2 樹木の遺伝的多様性研究の歴史

日本の樹木で主動遺伝子の報告があったのは、千葉(1953)によるミドリスギの例が最初であった。その後の1960年代から1970年代にかけて、針葉樹の突然変異体の形質である色素体変異(白子、黄子、淡緑色など)、形態的変異(初生葉、ヨレスギなど)、生化学的変異(ワックス被覆、ジテルペン炭化水素)、胚致死遺伝子、細胞質遺伝(黄金スギ)などの遺伝性が明らかにされてきた(大庭1980)。またスギの葉緑体DNAにコードされた色素異常の遺伝子が父性遺伝する報告は世界に先んじてなされた(Ohba et al. 1971)。その後DNAを用いた研究で針葉樹の葉緑体DNAが父性遺伝であることが確認された(Neale et al. 1989)。

アロザイムは種内の遺伝的多様性研究から交配様式、集団構造、遺伝子流動などの多くの研究に用いられてきた。特に植物の遺伝的多様性研究

はHamrick and Godt (1990) が多くの論文のデータを取りまとめ、総説が書かれている。これによると熱帯樹木および針葉樹が他の双子葉植物などより遺伝的多様性が高い傾向となっている。また樹木の遺伝的多様性は、他の植物群よりも高く、裸子植物と被子植物ではあまり差はないが、集団間分化は被子植物の方がより大きいことが明らかになっている。種レベルで見ると遺伝的多様性は自殖性の一年生双子葉植物で分布が限られているもので低く、他殖性の裸子植物で分布が広範囲なもので高いという結果が得られている。また分布域(熱帯、温帯など)、生殖様式(有性、無性)および遷移段階間では有意な差はないようである。次に集団レベルでは種レベルと比べるとほとんどは同じ傾向であるが、さらに分布域間および遷移段階間でも違いが見られている。それは亜寒帯-温帯植物が温帯-熱帯植物に比べ遺伝的多様性が低く、遷移では早期のものは晩期のものに比べ遺伝的多様性は低いというものである。また交配様式と遺伝的分化の関係では、自殖性の方が他殖性よりも集団間の遺伝的分化が進んでいるという結果が得られている。また遺伝的分化は種子の散布様式とも密接な関係があり、種子を遠くへ飛ばすことができる植物ほど遺伝的分化が低い傾向がある。また他殖率が種により大きく異なることもアロザイムのデータから示されている。Hamrick and Godt (1990) の総説はアロザイムで得られたデータを解釈する場合の比較参考になるため、多くの論文で引用されている。しかしながら、近年のDNAを用いた研究ではアロザイムの結果と異なる結果が得られているものもある。例えば、アロザイムでは裸子植物(針葉樹)の遺伝的多様性は高い結果であったが、Savolainen and Pyhäjärvi (2007) によると、ヒマワリ、トマト、トウモロコシの方がスギ、ヌマスギ、マツ属に比べかなり高い塩基多様度をもっていることが示されている。これはアロザイムでは異なるアレル(対立遺伝子)と認識されるのは、アミノ酸置換があり、またその電荷量が異なるものに限られるので、DNAの塩基配列レベルと比較すると、検出感度が低いことが原因の一つかもしれない。しかし、アロザイムとDNAレベルで同様の研究結果が得られている報告もあるため、現状ではその原因の詳細は不明である。

樹木のDNA研究で最初に行われたのは葉緑体DNAの研究である。高等植物の葉緑体DNAは一般にゲノムサイズが小さく(約120~170k

bp)、種を越えて保存性が高い。1986年にはタバコ (Shinozaki et al. 1986) とゼニゴケ (Ohyama et al. 1986) で全塩基配列が発表され、その後イネ (Hiratsuka et al. 1989) やクロマツ (Wakasugi et al. 1994) でも全塩基配列が報告された。樹木では1980年代に針葉樹で葉緑体DNAの単離や物理地図などの作成が行われ、針葉樹で大きな繰り返し配列 (large inverted repeat) が欠如していること (Strauss et al. 1988) や前述した父性遺伝が明らかになった。また葉緑体DNA多型を用いた針葉樹の研究もこの頃に始まっている (Wagner et al. 1987)。我が国では1993年によくスギの葉緑体DNAの物理地図が発表され、マツ科のものとは大きく構造が異なることが報告されている (Tsumura et al. 1993)。樹木の分子系統についても葉緑体DNAの塩基配列や多型情報を使って多くの研究が行われた。コウヤマキ科がスギ科やマツ科とは独立した科であること (Tsumura et al. 1995) やスギ科とヒノキ科が一つのヒノキ科に統合する方が適切であるということ (Kusumi et al. 2000) など分類の見直しが行われた時代であった。また欧米では一般的なマツ属 (Wang et al. 1999)、モミ属 (Suyama et al. 2000) などの分子系統樹も続々と発表された時代であった。

この同じ時期に、世界では葉緑体DNA多型を用いた系統地理学的研究が多数報告され、ヨーロッパの樹木を取りまとめた Science 誌に論文が発表された (Petit et al. 2003)。その後マイクロサテライトなどの核DNAを調査するDNAマーカーが多数開発され遺伝的多様性や遺伝構造の研究が行われた。

マイクロサテライトまたはSSRマーカーはゲノム内の短い反復配列の繰り返し数の多型性を遺伝マーカーとしたものであるため、多型性が非常に高く、個体間の近縁性の解析には最適なマーカーである。樹木ではSSRを活用した研究例としては、Dow and Ashley (1996) が行ったコナラ属 *Quercus macrocarpa* の遺伝子流動研究が最初であろう。この研究では予想通りに調査プロット外からの遺伝子流動 (花粉流入、種子散布) が半数以上を占めていた結果であった。また興味深いことに種子散布は堅果が比較的大きいので重力散布でそれほどの散布距離はないと考えられていたが、動物 (カケス、齧歯類など) による二次散布の結果、散布範囲がかなり広いことが明らかになった。その後、風媒花、虫媒花など多くの樹木種で遺伝子流

動の研究が行われた。この後に亜寒帯、温帯、熱帯などの森林で遺伝子流動 (花粉と種子の動き) の研究が盛んに行われた。一般的に亜寒帯や温帯域の風媒花の樹木では花粉飛散範囲は広範であることが明らかになっている。例えば、Moriguchi et al. (2005) のスギ採種園を用いた花粉流動の結果では、採種園の場所から同心円状10 km以内にスギ人工林がほとんどない採種園でも35%の外部花粉の流入が見られた。また種子散布範囲は種子の形態に依存するところが大きい、屋久島の天然スギで調査した結果、平均散布距離は86 mであり、200 m以上散布されるものも見られた。虫媒花の樹木では花粉媒介者 (ポリネーター) の種類によって花粉散布距離が大きく異なることが明らかとなっている。例えば森林内に低密度にしか分布しないホオノキでは母樹と若木の遺伝子型データから平均131 mの花粉流動があるとされている (Isagi et al. 2000)。一般的にホオノキのポリネーターは飛翔能力の高くない甲虫だと考えられているが、種子散布に鳥が関与していることから実際の花粉流動の距離よりも過大になっている可能性が指摘されている。またアザミウマや小さな甲虫がポリネーターだと言われている東南アジア熱帯林のフタバガキ科のセラヤ (*Shorea curtisii*) ではその花粉散布範囲は母樹から50 m以内が大半であったが (Obayashi et al. 2002)、ポリネーターがオオミツバチなどで低密度分布種のチェンガル (*Neobalanocarpus heimii*) では平均花粉散布距離は191 mほどと報告されている (Konuma et al. 2000)。花粉散布については主なポリネーターが何かによってその散布範囲が大きく異なることが一連の研究で明らかになった。また種子散布については種子形態と二次散布のあるなしで、その散布範囲が異なることも明らかとなっている。この他、SSRマーカーを使った樹木の遺伝育種研究は津村 (2004) を参照頂きたい。

NGS以前は塩基配列の多型性はサンガー法による塩基配列解読で行われていたが、これにはかなりの手間がかかった。対象の遺伝子をPCR増幅してシーケンス反応を行って電気泳動するという手順で行われ、得られる塩基配列長はせいぜい500 bp前後であった。これを96ウェルプレートで行っても48,000 bpほどの解読しかできない。一方、NGSでは数億から数十億bpの塩基配列データが一度に得られるため、革命的な進展である。RAD-seq法などの手法もライブラリーを準備する必要

があるが、得られる情報量を考えると大した手間ではない。またNGS以前には樹種ごとにDNAマーカー開発を行っていたが、NGSを使ったRAD-seqなどの手法では、事前情報なしに直接多くの塩基配列データが取得できるようになったので、マーカー開発の手間がなくなったことになる。これまで一部のモデル生物や重要な作物等で行われてきたSNPアレイも必要ではないので、NGSを利用した方法は非モデル生物の研究には特に有効である。樹木でもポプラやユーカリなどでSNPアレイ解析が使われているが、これを直接、集団遺伝に使うにはSNP選抜の際のバイアスが影響する可能性もある(Albrechtsen et al. 2010)。しかし、NGSで全てがバラ色になったわけではなく、この手法ではPCR実験を用いるためデータの欠損率が高いので、データ解析に工夫が必要である。RAD-seqやMIG-seqで得られた数百から数万のSNPを用いると、集団サンプルを用いた遺伝的多様性、遺伝構造、集団デモグラフィなどの解析ができ、育種集団ではGenome Wide Association Study (GWAS ; Hirschhorn and Daly 2005)、Genomic Selection (GS ; Meuwissen et al. 2001) などにも活用できるため今後の進展に期待したい。

1.3 将来研究のための材料の準備

樹木は自然集団を対象にする場合は、材料の収集などには大きな問題はない。採取許可さえあれば、天候だけに気をつけて採取を行えばよい。しかし、実験的な材料については周到な準備が必要となる。天然林からの種子採取についても豊凶があるため、予定通りの期間で種子採取ができない場合もある。また交配家系作成の場合もモデル生物や作物のように比較的短期間ではやり直しがきかないので、ある程度の失敗を考慮に入れて入念に多くの系統の交配とその数を準備する必要がある。遺伝マーカーに関しては、全ゲノムシーケンスが簡単にできる時代がすぐに訪れるであろうから、材料の準備を計画的に行っていくことが肝要だと考える。樹木研究ではやはり形質の変化や適応がどのような遺伝子によって支配されているか、また可塑性がどの程度あるのかを今後は研究していくべきだと思っている。これは林業に使えるだけでなく、種分化を理解するためにも使える情報なので、造林樹種だけでなく多くの樹種で大

規模な産地試験林を作っていくことが必要だと強く感じている。

引用文献

- Albrechtsen A, Nielsen FC, Nielsen R (2010) Ascertainment biases in SNP chips affect measures of population divergence. *Molecular Biology and Evolution* 27: 2534–2547
- Bousquet J, Strauss SH, Doerksen AH, Price RA (1992) Extensive variation in evolutionary of *rbcl* gene sequences among seed plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 89: 7844–7848
- Chase MW, Soltis DE, Olmstead RG, Morgan D, Les DH, Mishler BD, Duvall MR, Price RA, Hills RA, Qiu Y-L, Kron KA, Retting KA, Conti E, Palmer JD, Manhart JR, Sytsma KJ, Michaels HJ, Kress WJ, Karol KG, Clark WD, Hedren M, Gaut BS, Jansen RK, Kim K-J, Wimpee CF, Smith JF, Furnier GR, Strauss SH, Xiang Q, Plunkett GM, Soltis PS, Swensen SM, Williams SE, Gadek PA, Quinn C J, Eguiarte LE, Golenberg E, Learn GH, Graham SW, Barrett SCH, Dayanandan S, Albert VA (1993) Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528–550
- 千葉 茂 (1953) スギ針葉の冬季における変色の遺伝 (第一報) 針葉の変色の観察およびアカスギ、ミドリスギの交雑. *日本林学会誌* 35: 286–289
- Dow BD, Ashley MV (1996) Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of sapling in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology* 5: 615–627
- Hamrick JL, Godt MJW (1990) Allozyme diversity in plant species. In: Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, Weir BS (eds) *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*, 43–63. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts
- Hiratsuka J, Shimada H, Whittier R, Ishibashi T, Sakamoto M, Mori M, Kondo C, Honji Y, Sun CR, Meng BY (1989) The complete sequence of the rice (*Oryza sativa*) chloroplast genome: intermolecular recombination between distinct tRNA genes accounts for a major plastid DNA inversion during the evolution of the cereals. *Molecular and General Genetics* 217: 185–194
- Hirschhorn JN, Daly MJ (2005) Genome-wide association studies for common diseases and complex traits. *Nature Reviews Genetics* 6: 95–108
- Isagi Y, Kanazashi T, Suzuki W, Tanaka H, Abe T (2000)

- Microsatellite analysis of the regeneration process of *Magnolia obovata* Thunb. *Heredity* 84: 143–151
- Konuma A, Tsumura Y, Lee CT, Lee SL, Okuda T (2000) Estimation of gene flow in the tropical rainforest tree *Neobalanocarpus heimii* (Dipterocarpaceae), inferred from paternity analysis. *Molecular Ecology* 9: 1843–1852
- Kusumi J, Tsumura Y, Yoshimaru H, Tachida H (2000) Phylogenetic relationships in Taxodiaceae and Cupressaceae sensu stricto based on *matK* gene, *chlL* gene, *trnL-trnF* IGS region, and *trnL* intron sequences. *American Journal of Botany* 87: 1480–1488
- Markert CL, Møller F (1959) Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic, and species specific patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 45: 753–763
- Meuwissen THE, Hayes BJ, Goddard ME (2001) Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157: 1819–1829
- Miller MR, Dunham JP, Amores A, Cresko WA, Johnson EA (2007) Rapid and cost-effective polymorphism identification and genotyping using restriction site associated DNA (RAD) markers. *Genome Research* 17: 240–248
- Moriguchi Y, Tani N, Ito S, Kanehira F, Tanaka K, Yomogida H, Taira H, Tsumura Y (2005) Gene flow and mating system in five *Cryptomeria japonica* D. Don seed orchards as revealed by analysis of microsatellite markers. *Tree Genetics & Genomes* 1: 174–183
- Neale DB, Marshall KA, Sederoff RR (1989) Chloroplast and mitochondrial DNA are paternally inherited in *Sequoia sempervirens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 86: 9347–9349
- Obayashi K, Tsumura Y, Ihara-Ujino T, Niiyama K, Tanouchi H, Suyama Y, Washitani I, Lee CT, Lee SL, Muhammad N (2002) Genetic diversity and outcrossing rate between undisturbed and selectively logged forests of *Shorea curtisii* (Dipterocarpaceae) using microsatellite DNA analysis. *International Journal of Plant Sciences* 163: 151–158
- 大庭喜八郎 (1980) スギの遺伝子分析. *遺伝* 34: 17–22
- Ohba K, Iwakawa M, Okada Y, Murai M (1971) Paternal transmission of a plastid anomaly in some reciprocal crosses of Sugi, *Cryptomeria japonica* D. Don. *Silvae Genetica* 20: 101–107
- Ohyama K, Fukuzawa H, Kohchi T, Shirai H, Sano T, Sano S, Umesono K, Shiki Y, Takeuchi M, Chang Z, Aota S, Inokuchi H, Ozeki H (1986) Chloroplast gene organization deduced from complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* chloroplast DNA. *Nature* 322: 572–574
- Petit RJ, Aguinalgalde I, De Beaulieu J-L, Bittkau C, Brewer S, Cheddadi R, Ennos R, Fineschi S, Grivet D, Lascoux M, Mohanty A, Müller-Starck G, Demesure-Musch B, Palmé A, Martín JP, Rendell S, Vendramin GG (2003) Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300: 1563–1565
- Saiki RK, Gelfand DH, Stoffel S, Scharf SJ, Higuchi R, Horn GT, Mullis KB, Erlich HA (1988) Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science* 239: 487–491
- Savolainen O, Pyhäjärvi T (2007) Genomic diversity in forest trees. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 162–167
- Shinozaki K, Ohme M, Tanaka M, Wakasugi T, Hayashida N, Matsubayashi T, Zaita N, Chunwongse J, Obokata J, Yamaguchi-Shinozaki K, Ohto C, Torazawa K, Meng BY, Kusuda J, Takaiwa F, Kato A, Tohdoh N, Shimada H, Sugiyama M (1986) The complete nucleotide sequence of the tobacco chloroplast genome: its gene organization and expression. *The EMBO Journal* 5: 2043–2049
- Strauss SH, Palmer JD, Howe GT, Doerksen AD (1988) Chloroplast genomes of two conifers lack a large inverted repeat and are extensively rearranged. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 85: 3898–3902
- Suyama Y, Matsuki Y (2015) MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. *Scientific Reports* 5: 16963
- Suyama Y, Yoshimaru H, Tsumura Y (2000) Molecular phylogenetic position of Japanese *Abies* (Pinaceae) based on chloroplast DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16: 271–277
- 津村義彦 (2001) 遺伝的多様性研究ガイド. 種生物学会編, 森の分子生態学—遺伝子が語る森林のすがた—, 158–178. 文一総合出版, 東京
- 津村義彦 (2004) マイクロサテライトマーカーの樹木の遺伝育種研究への利用. *日本林学会誌* 86: 184–190
- Tsumura Y, Ogihara Y, Sasakuma T, Oba K (1993) Physical map of chloroplast DNA in sugi, *Cryptomeria japonica*. *Theoretical and Applied Genetics* 86: 166–172
- Tsumura Y, Yoshimura K, Tomaru N, Ohba K (1995) Molecular phylogeny of conifers using RFLP analysis of PCR-amplified specific chloroplast genes. *Theoretical and Applied Genetics* 91: 1222–1236
- Tsumura Y, Ohba K, Strauss SH (1996) Diversity and inheritance of inter-simple sequence repeat polymorphisms in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and sugi (*Cryptomeria japonica*). *Theoretical and Applied Genetics* 92: 40–45
- Wagner DB, Furnier GR, Saghai-Marroof MA, Williams

- SM, Dancik BP, Allard RW (1987) Chloroplast DNA polymorphisms in lodgepole and jack pines and their hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 84: 2097–2100
- Wakasugi T, Tsudzuki J, Ito S, Nakashima K, Tsudzuki T, Sugiura M (1994) Loss of all *ndh* genes as determined by sequencing the entire chloroplast genome of the black pine *Pinus thunbergii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 91: 9794–9798
- Wang XR, Tsumura Y, Yoshimaru H, Nagasaka K, Szmidi AE (1999) Phylogenetic relationships of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast *rbcL*, *matK*, *rpl20-rps18* spacer, and *trnV* intron sequences. *American Journal of Botany* 86: 1742–1753
- Whittemore AT, Schaal BA (1991) Interspecific gene flow in oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 88: 2540–2544
- 矢原徹一 (1988) 酵素多型を用いた高等植物の進化学的研究-最近の進歩. *種生物学研究* 12: 26–55
- Zietkiewicz E, Rafalski A, Labuda D (1994) Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics* 20: 176–183

(津村義彦)

【第2章】 遺伝的多様性に影響する遺伝的要因と遺伝的多様性の評価

遺伝的多様性に影響を及ぼす遺伝的要因には、遺伝的浮動、突然変異、移住、自然選択がある。この章では、まず、これらの要因が集団内の遺伝的多様性と集団間の遺伝的分化にどのような効果を及ぼすのかを、集団遺伝学の理論に基づき簡潔に説明する。続いて、遺伝的多様性を評価する方法について述べる。遺伝的多様性研究を行う上で、集団遺伝学的なものの考え方や知識が必要になるが、詳しい集団遺伝学の参考書としては、Conner and Hartl (2004)、Hartl and Clark (2007)、安田 (2007)、原田 (2008)、Hedrick (2011)、Hartl (2020) などがある。

2.1 遺伝的多様性に影響する遺伝的要因

遺伝的浮動

遺伝的浮動とは、集団のアレル (対立遺伝子) 頻度が偶然に変動することをいう。このアレル頻度の変動は、交配のときに限られた数の配偶子がランダムに抽出される結果として生じ、子世代のアレル頻度は親世代のものとはランダムに異なる。したがって、集団サイズが大きければアレル頻度の変化は小さいが、集団サイズが小さいとアレル頻度は大きく変化する。この遺伝的浮動の強さを決める個体数は有効集団サイズと呼ばれ、実際の集団サイズよりも小さな値をとる。

遺伝的浮動によりアレル頻度はランダムに変動し、突然変異、移住、自然選択がないと最終的には頻度が0、すなわち集団からそのアレルが消失、または頻度が1、すなわちそのアレルに固定する。したがって、遺伝的浮動には集団内の遺伝的多様性を低下させる効果があり、座あたりのアレル数やヘテロ接合度を減少させる。突然変異、移住、自然選択がないと仮定すると、ある集団におけるヘテロ接合度 (単にヘテロ接合度といった場合にはその期待値を指す; 次節参照のこと) の変化は以下の式で表される。

$$H_t = [1 - 1/(2N_e)]H_{t-1} \quad (1)$$

ここで、 H_t と H_{t-1} はそれぞれ t 世代と $t-1$ 世代のヘテロ接合度、 N_e は有効集団サイズである。この式から遺伝的浮動により世代あたりヘテロ接合度が

$1/(2N_e)$ だけ減少すること、また、その減少割合は有効集団サイズに依存し、有効集団サイズが小さいほどその割合が大きいことがわかる。すなわち、小さな集団ほど遺伝的浮動の影響が大きくなる。

遺伝的浮動には集団間の遺伝的分化を進める効果もある。全体の集団が複数の集団で構成されていて、それぞれの集団で遺伝的浮動が独立にはたらくと集団ごとにアレル頻度がランダムに変動し、結果として集団間の遺伝的分化が高くなる。

突然変異

DNA や染色体に生じる変化を突然変異という。生物にみられる遺伝的多様性はもともと突然変異に起因している。すなわち、突然変異は遺伝的多様性の源である。突然変異率は、世代あたり塩基あたりでは 10^{-9} 、遺伝子座あたりでは $10^{-4} \sim 10^{-6}$ のオーダーであるとされている。

突然変異は集団内の遺伝的多様性を高める効果がある。ここで、突然変異によって生じたアレルは、集団中にそれまでに存在していなかったアレルとする (このモデルを無限アレルモデルという)。集団内の遺伝的多様性は、移住や自然選択がないと仮定すると、遺伝的多様性を増加させる突然変異とそれを減少させる遺伝的浮動によって決まり、その平衡状態というものが考えられる。これは、突然変異によって生じる新しいアレルの数と遺伝的浮動によって失われる古いアレルの数のつり合いがとれた状態である。ヘテロ接合度の平衡値 (\hat{H}) は近似的に以下の式で与えられる。

$$\hat{H} = \frac{4N_e\mu}{1 + 4N_e\mu} \quad (2)$$

ここで、 N_e は有効集団サイズ、 μ は世代あたり座あたりの突然変異率である。X軸を $N_e\mu$ とし、Y軸を \hat{H} としてグラフを描くと、 $N_e\mu$ の値が大きくなるにつれて \hat{H} は大きくなり、1 に近づいていく。したがって、有効集団サイズと突然変異率のどちらも値が大きくなるとヘテロ接合度が大きくなることがわかる。

移住

移住は、集団間の個体の移動を指す用語である。一方、集団間の遺伝子の移動を遺伝子流動といい、植物の場合、主に花粉散布と種子散布により遺伝子流動が生じる。

突然変異と同様に、移住は集団内の遺伝的多様性を高める効果がある。先ほどの突然変異と同様に、移住と遺伝的浮動の平衡状態を考える。突然変異と自然選択がないと仮定する。無限アレルモデルのもとで、他の集団から持ち込まれるアレルはそれまでに存在していなかったアレルとすると、ヘテロ接合度の平衡値(\hat{H})は近似的に以下の式で与えられる。

$$\hat{H} = \frac{4N_e m}{1 + 4N_e m} \quad (3)$$

ここで、 N_e は有効集団サイズ、 m は移住率(世代あたりの移住個体の割合)である。(3)式は(2)式と形が同じであり、有効集団サイズと移住率が大きくなるにつれてヘテロ接合度が大きくなるが、一般に移住率は突然変異率よりもずっと大きいことから生物学的な意味合いは異なる。すなわち、集団内の遺伝的多様性を高める移住の効果は突然変異のものに比べてずっと大きい。小さな集団では、世代を重ねると遺伝的浮動により遺伝的多様性が低下するが、移住はそのような集団の遺伝的多様性を回復させる。

移住が生じている集団間では集団の遺伝的組成が似てくる。すなわち、移住には、集団間の遺伝的分化を進める遺伝的浮動とは逆に、遺伝的分化を妨げる効果がある。集団間の遺伝的分化の指標である F_{ST} (次節参照のこと)は、突然変異率が十分に小さければ遺伝的浮動と移住の平衡状態のときに近似的に以下の式で与えられる。

$$\hat{F}_{ST} = \frac{1}{1 + 4N_e m} \quad (4)$$

この式から、有効集団サイズと移住率が増加すると、遺伝的分化が減少することがわかる。 $N_e m$ は1世代あたりの移住個体数を表すので、 \hat{F}_{ST} は移住個体の増加につれて減少する。移住個体がまったくない($N_e m=0$)ときは、もちろん $\hat{F}_{ST}=1$ であるが、わずか1個体($N_e m=1$)でも $\hat{F}_{ST}=0.2$ となり、 \hat{F}_{ST} の減少はきわめて速い。集団間の遺伝的組成を均質化させる移住の効果は絶大である。ただし、有効集団サイズは実際の集団サイズよりもずっと小さい

ので、実際の集団ではより多くの移住個体が必要となる。

自然選択

DNAレベルの突然変異の多くは個体の適応度にほとんど変化をもたらさない中立突然変異である。適応度とは個体の生存力と繁殖力を反映した尺度であり、1個体が次世代に残す繁殖可能な個体の数で表される。中立突然変異に起因する遺伝的多様性は、これまで説明してきた遺伝的浮動や移住の影響を受けるが、自然選択の影響を受けない。自然選択とは、個体間に適応度の違いが存在することにより、それぞれの遺伝子型によって子孫の数が異なる現象である。一般的には、自然選択がはたらくと、生存や繁殖に有利なアレルの頻度が高まり、それ以外のアレルの頻度は減少するので、遺伝的多様性は低下する。しかし、平衡選択である超顕性(超優性)選択、負の頻度依存選択、多様化選択などはたらく場合には、複数のアレルが集団中に保持され、遺伝的多様性が維持される。

自然選択の影響を受ける遺伝子座の遺伝的多様性は、同時に遺伝的浮動や移住の影響も受ける。ある遺伝子型が受ける自然選択の強さを表す選択係数を s (0から1の範囲をとる)、有効集団サイズを N_e とする。選択係数の大きさが

$$s > \frac{1}{2N_e} \quad (5)$$

の場合には、自然選択がアレル頻度を定めることになるが、そうでない場合にはアレル頻度は自然選択よりも遺伝的浮動によって決められることになる。したがって、有効集団サイズが小さくなるにつれて、遺伝的浮動の効果に対抗するにはより強い自然選択(より大きな選択係数)が必要になる。このことは、遺伝的浮動が適応的なアレルの頻度を減少させ、有害なアレルの頻度を高めることによって適応進化を抑制することがあることを示している。

また、それぞれの集団で環境が異なり、集団ごとに局所適応があるような場合、自然選択は集団間の遺伝的分化を進める。しかし、概して、これは全ての集団の選択係数の平均値が移住率よりも大きい場合で、逆に、移住率が選択係数の平均値よりも大きいと、自然選択の効果は薄れ、移住により遺伝的分化が妨げられる。

2.2 遺伝的多様性の評価

遺伝的多様性を調べるためにはまず遺伝マーカーが必要である。これまでに用いられてきた遺伝マーカーには様々なものがあり、代表的なものとしてアロザイム、制限酵素断片長多型 (RFLP : restriction fragment length polymorphism)、マイクロサテライト [SSR (simple sequence repeat) ともいわれる]、一塩基多型 (SNP : single nucleotide polymorphism)、塩基配列などがある (本書の第1章「森林樹木の遺伝マーカーの開発および遺伝的多様性研究の歴史」を参照のこと)。これらの遺伝マーカーを用いて決定された個体の遺伝子型をデータとして、様々な尺度が計算され、集団内の遺伝的多様性と集団間の遺伝的分化が定量化される。

2.2.1 集団内の遺伝的多様性を測る尺度

多型的座の割合

複数の異なったアレルが存在する座を多型的座という。多型的座の割合は、多型的座の数を調査した全座数で割って求める。サンプル数が増加するにつれて検出されるアレル数は増加するので、ある座が多型かどうかは調査したサンプル数に依存する。そのため、多型的な座の定義を、最も頻度の高いアレルの頻度が0.95または0.99未満である座とすることがある。

座あたりのアレル数

座あたりのアレル数 (N_A) は、調査した座で検出されたアレルの総数を全座数で割って求める。前述したように、 N_A はサンプル数に依存するため、サンプル数が集団間で異なる場合は、 N_A を集団間で比較することは難しい。

アレリックリッチネス

アレリックリッチネス (A_R ; El Mousadik and Petit 1996) は、ある集団 (サンプル数 N) の $2N$ 個のアレルから $2n$ 個のアレルをランダムに取り出したときに期待されるアレルの総数であり ($N \geq n$)、以下の式で求められる。

$$A_R = \sum_i \left[1 - \binom{2N - N_i}{2n} / \binom{2N}{2n} \right] \quad (6)$$

ここで、 N_i は $2N$ 個のアレル中の i 番目のアレルの個数である。通常、 n は比較する集団間で最も少ないサンプル数とする。座ごとに求められ、調査

した全座の平均値が計算される。 A_R は、サンプル数が異なる場合でも集団間で比較することができる。

ヘテロ接合度

ヘテロ接合度の観察値 (H_O) は、実際に観察されたヘテロ接合体の割合である。一方、ヘテロ接合度の期待値 (H_E) はハーディ・ワインベルグ平衡を仮定したときに期待されるヘテロ接合体の割合であり、以下の式で求められる。

$$H_E = 1 - \sum_i x_i^2 \quad (7)$$

ここで、 x_i は i 番目のアレルの頻度である。座ごとに求められ、調査した全座の平均値が計算される。

集団内の遺伝的多様性の尺度として、 H_E が最もよく使われている。その理由は、 H_E は頻度の低いアレルの影響をほとんど受けないため、サンプル数への依存性が低いためである。また、 H_O ではなく H_E が使われるのは、 H_O は近親交配などの交配様式に影響され、集団状況によって変化しやすいが、 H_E にはそれが無いからである。また、ヘテロ接合度の期待値という概念は、一般には2倍体生物であり、かつハーディ・ワインベルグ平衡が仮定できる生物にのみ適用できる。しかし、単数体、倍数体、生殖様式が無性生殖、交配様式が自殖などの生物でもアレル頻度さえ得られれば (7) 式で H_E を計算することができる。このような場合は、遺伝子多様度と呼ぶのがふさわしい (Nei 1987)。

ここまで述べてきた集団内の遺伝的多様性を測る尺度は、アレルの数や頻度から計算される。したがって、測られる遺伝的多様性は、アレルレベルの遺伝的多様性である。集団内の個体についてある領域の塩基配列が決定されると以下のような尺度を用いて塩基レベルの遺伝的多様性が測られる。

サイトあたりの多型サイト数 (多型サイトの割合)

1つ1つの塩基の位置をサイトと呼ぶ。 m 個の塩基からなる n 個の配列を比較したときに、2種類以上の塩基が見られるサイトを多型サイトと呼ぶ。多型サイトの総数を S とするとサイトあたりの多型サイト数 (P_s) は

$$P_s = S/m \quad (8)$$

で求められる。サイトあたりの多型サイト数は、

サンプル数(配列数)に依存し、サンプル数が増加するにつれて増加する。中立突然変異によって多型サイトが生じる過程(新たな突然変異はこれまでに突然変異が起こったことのないサイトで起こる)を説明するモデルとして無限サイトモデルがある。このモデルのもとでは、有効集団サイズと突然変異率の積である $\theta (=4N_e \mu)$ は、 P_s を用いて以下の式で推定される (Nei 1987)。

$$\theta = P_s / a_1 \quad (9)$$

ここで、 $a_1 = 1^{-1} + 2^{-1} + 3^{-1} + \dots + (n-1)^{-1}$ である。 θ はサンプル数に依存しないので、 P_s よりも θ が基本的なパラメータであり、遺伝的多様性の尺度として用いられる。

塩基多様度

塩基多様度 (π) はサンプル数(配列数)に依存しない尺度であり、以下の式で求められる (Nei 1987)。

$$\pi = \sum_{i < j} \pi_{ij} / c \quad (10)$$

ここで、 π_{ij} は i 番目と j 番目の配列間のサイトあたりの多型サイト数である。 c は配列の組み合わせ数 $[n(n-1)/2]$ であり、 n はサンプル数(配列数)である。無限サイトモデルのもとでは、 π も θ の推定値である。

2.2.2 集団間の遺伝的分化を測る尺度

G_{ST}

集団内と集団間における遺伝的多様性の分布パターンや集団間の遺伝的分化を評価する尺度が G_{ST} である (Nei 1987)。まず、種内全体の遺伝的多様性は、全集団の遺伝子多様度 (H_T) で測られる。

$$H_T = 1 - \sum_i \bar{x}_i^2 \quad (11)$$

ここで、 \bar{x}_i は、 i 番目のアレル頻度 (x_i) の全集団における平均値である。次に、集団内の遺伝的多様性は、集団内の平均遺伝子多様度 (H_S) で測られる。これは (7) 式により各集団で求められる H_e の全集団における平均値である。集団間の遺伝的多様性を表す集団間の平均遺伝子多様度を D_{ST} とすると、 $H_T = H_S + D_{ST}$ なので $D_{ST} = H_T - H_S$ となる。集団間の相対的な遺伝的分化程度を表す G_{ST} は以下の式で求められる。

$$G_{ST} = (H_T - H_S) / H_T = D_{ST} / H_T \quad (12)$$

(12) 式から分かるように、 G_{ST} は種内全体の遺伝的多様性に対する集団間に存在する遺伝的多様性の割合を表している。多数の座を用いて G_{ST} を計算する場合、 H_T と H_S の平均から G_{ST} を求める。これまでに、天然林集団を対象としてアロザイムを遺伝マーカーとして集団間の遺伝的分化を解析した多くの研究では、この G_{ST} を用いている。オルガネラ(葉緑体・ミトコンドリア)のDNA変異の調査では、ハプロタイプの頻度を用いることにより遺伝子多様度(ハプロタイプ多様度と呼ぶことがある)や G_{ST} を求めることができる。

F_{ST}

Swell Wright は、ハーディ・ワインベルグ平衡からの偏りを個体、集団、全集団のレベルで評価するために、 F 統計量あるいは固定指数と呼ばれる3つの指数 (F_{IS} 、 F_{ST} 、 F_{IT}) を考案した (Wright 1978)。これらの指数のうち集団間の遺伝的分化の尺度となるのは F_{ST} であり、固定指数は特に F_{ST} を指す場合がある。

F 統計量はもともと2個のアレルで定義されたが、多数のアレルを保有する座にも適用できるように、以下のような個体、集団、全集団のレベルのヘテロ接合度を用いて F 統計量を求める方法が考案された [詳細は Nei (1987) を参照のこと]。

H_I : 各集団のヘテロ接合度の観察値を全集団で平均した値

H_S : 各集団のヘテロ接合度の期待値を全集団で平均した値

H_T : 全集団のヘテロ接合度の期待値

H_S と H_T は前述の G_{ST} を計算するとき用いられた H_S と H_T と基本的に同じものである。3つの F 統計量は以下の式で求められる。

$$F_{IS} = (H_S - H_I) / H_S \quad (13)$$

$$F_{ST} = (H_T - H_S) / H_T \quad (14)$$

$$F_{IT} = (H_T - H_I) / H_T \quad (15)$$

F_{IS} は、近親交配などによるヘテロ接合度の観察値の減少を表すものであり、近親交配の程度を表す近交係数ともいわれる。 F_{ST} は集団の分割によるヘテロ接合度の期待値の減少を表し、集団間の遺伝的分化の程度を測る。この F_{ST} は G_{ST} とほと

んど同じものである。最後の F_{IT} は、両方の効果によるヘテロ接合度の観察値の減少を表す。なお、3つの固定指数の間には以下の式のような関係がある。

$$1 - F_{IT} = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST}) \quad (16)$$

F 統計量を計算するもう1つの方法は、アレル頻度の分散を用いるWeir and Cokerham (1984)の方法である。この方法も多数のアレルを保有する座に適用できる。 F_{IS} 、 F_{ST} 、 F_{IT} のそれぞれに対応する f 、 θ 、 F は以下の式で求められる。

$$f = \sigma_b^2 / (\sigma_b^2 + \sigma_w^2) \quad (17)$$

$$\theta = \sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_b^2 + \sigma_w^2) \quad (18)$$

$$F = (\sigma_a^2 + \sigma_b^2) / (\sigma_a^2 + \sigma_b^2 + \sigma_w^2) \quad (19)$$

ここで σ_a 、 σ_b 、 σ_w はそれぞれ集団間、集団内個体間、個体内のアレル頻度の分散成分である。この方法は、近年、 F_{IS} 、 F_{ST} 、 F_{IT} を推定するのに最もよく使われている。また、集団間の遺伝的分化程度を測るために G_{ST} と θ のどちらを用いても、よく似た結果が得られる。

F_{ST} の値をどのように解釈するのかについて、Wright (1978) は0から0.05でわずかな、0.05から0.15で中程度の、0.15から0.25で大きな、0.25以上で非常に大きな遺伝的分化が生じているとしている。

G_{ST} や F_{ST} に関連する尺度

アレルが突然変異によって生じるモデルには、代表的なものとして無限アレルモデル (IAM : infinite allele model) とステップワイズ突然変異モデル (SMM : stepwise mutation model) がある。IAMではすべての突然変異が新たなアレルを創り出すと仮定されており、アロザイムなどにあてはまる。 G_{ST} と F_{ST} は、IAMを仮定している指数である。一方、SMMでは、アレルは塩基の反復回数のようなアレルの大きさ、あるいはアレルの状態で表され、一回の突然変異によってアレルの大きさや状態が一つ増えたり減ったりする。このモデルを仮定している遺伝的分化の指数として R_{ST} がある (Slatkin 1995)。マイクロサテライトのようにSMMにあてはまる可能性のある遺伝マーカーを用いる場合は、 R_{ST} が計算される。しかし、実際には、マイクロサテライトは厳密なSMMに従うことは

ほとんどないため、マイクロサテライトを用いた場合でも G_{ST} や F_{ST} が計算される。

G_{ST} や F_{ST} は集団間のアレル頻度の差異にもとづく遺伝的分化の指数であるが、アレル間(あるいはハプロタイプ間)の遺伝的類縁性は考慮されていない。Pons and Petit (1996) が考案した N_{ST} は、オルガネラDNAのハプロタイプ間の遺伝的類縁性を考慮した指数であり、ハプロタイプの地理的分布で明らかとなった遺伝構造が系統を反映したものであるかどうかを調べることができる。

集団間の遺伝的分化を評価するもう1つの方法に分子分散分析 (AMOVA: analysis of molecular variance) があり、 F_{ST} と同等の指数である Φ_{ST} により集団間の遺伝的分化の程度が測られる (Excoffier et al. 1992)。この方法の利点は様々なデータに適用できることと、階層的な解析により、たとえば地域間、地域内集団間、集団内個体間の遺伝的多様性を評価できることである。

最後に、 G_{ST} や F_{ST} 、 Φ_{ST} には、集団内の遺伝的多様性が高いとこれらの値が低くなるという問題がある。この問題を G_{ST} で説明すると、

$$G_{ST} = 1 - H_S / H_T < 1 - H_S \quad (20)$$

となるので、マイクロサテライトマーカーのように多型性の高いマーカーで H_S が高くなる場合には $1 - H_S$ が小さくなり、 G_{ST} 値はそれよりも小さな値に抑えられてしまう。すなわち、 G_{ST} などの尺度には集団内の遺伝的多様性の程度に対する依存性がある。したがって、集団内の遺伝的多様性が異なる種間や座間では G_{ST} や F_{ST} 、 Φ_{ST} を比較することができない。この問題に対処する尺度として G'_{ST} (Hedrick 2005) があり、以下のように G_{ST} の最大値 ($G_{ST(max)}$) で標準化することにより求められる。

$$G'_{ST} = G_{ST} / G_{ST(max)} = G_{ST}(k - 1 + H_S) / [(k - 1)(1 - H_S)] \quad (21)$$

ここで、 k は調査した集団数である。 F_{ST} と Φ_{ST} についても、同様の方法で標準化した尺度である F'_{ST} と Φ'_{ST} がある (Meirmans and Hedrick 2011)。上記の問題に対処するもう1つの尺度として D (Jost 2008) があり、以下の式で求められる。

$$D = [(H_T - H_S) / (1 - H_S)] [k / (k - 1)] \quad (22)$$

上記と同様に、 k は調査した集団数である。

遺伝距離

遺伝距離は2つの集団での遺伝的な違いの程度を表すが、通常、集団のアレル頻度を用いて集団間で計算される。遺伝距離には様々なものがあるが、代表的な遺伝距離として、Neiの標準遺伝距離(D)や D_A 距離(Nei 1987)、さらに2集団を1組として計算したペアワイズ F_{ST} やペアワイズ Φ_{ST} などがある。Neiの標準遺伝距離(D)は、アロザイムを遺伝マーカーとして集団系統樹を構築するために最もよく用いられた遺伝距離である。また、 D_A 距離はマイクロサテライトで集団系統樹を構築するときによく用いられている。その理由は、他の遺伝距離よりも分散や変動係数が小さいため真の樹形を推定するために有効であるからである(Takezaki and Nei 1996)。

2.2.3 地理的遺伝構造の評価

種内の地理的遺伝構造を評価するための基本的なアプローチとしては以下のものがある。さらに詳しい遺伝構造の解析方法については、津田(2012)や玉木(2020)を参照のこと。

(1) 前述した集団間の遺伝的分化を表す尺度を計算し、遺伝的分化がどの程度なのか定量化する。

(2) 遺伝的多様性の地理的分布に、距離による隔離(IBM: isolation by distance)の効果があるかどうか、すなわち集団間の地理的距離と遺伝距離の間に相関関係があるかどうかを調べる。IBMの効果調べる一般的な方法として、集団間の遺伝距離としてペアワイズ F_{ST} を求め、 $F_{ST}/(1-F_{ST})$ を計算し、この値と対数変換した集団間の地理的距離との関係をマンテル検定する方法(Rousset 1997)がある。

(3) 核の遺伝マーカーを用いている場合には、集団の類縁関係を表す集団系統樹を構築し、集団の地理的位置との関係を調べる。この場合、すべての集団間で遺伝距離を求め、非加重平均結合法(UPGMA: unweighted pair group method using arithmetic mean)や近隣結合法[NJ (neighbor-joining)法; Saitou and Nei 1987]で集団系統樹を構築する。また、葉緑体の塩基配列データが得られている場合は、様々な方法でハプロタイプの系統樹やネットワークを構築し、ハプロタイプの地理的分布との関係を調べる。

(4) 主成分分析や主座標分析などの多変量解析を行い、集団や個体を2次元平面にプロットして、集団や個体の地理的分布との関係を調べる。

(5) STRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)などのベイズ法を用いたクラスタリング解析を行う。STRUCTURE解析では、種全体が k 個の集団(クラスターと呼ばれている)に分かれていると仮定して、確率的に各個体にクラスターを割り当てる(言い換えると、各個体が各クラスターに属する確率を求める)。複数のクラスターが割り当てられる個体については、各クラスターの混合割合が計算される。この手順を、クラスター数(k)を変えて行い、最適なクラスター数を探索する。このようにして、種がいくつのクラスターに分かれているかを推定し、各クラスターの地理的分布を調べる。

引用文献

- Conner JK, Hartl DL (2004) A primer of ecological genetics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- El Mousadik A, Petit RJ (1996) High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics* 92: 832–839
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479–491
- 原田 光 (2008) 林木の集団遺伝学入門. 林木育種協会, 東京
- Hartl DL (2020) A primer of population genetics and genomics. Oxford University Press, Oxford, UK
- Hartl DL, Clark AG (2007) Principles of population genetics, 4th edn. Sinauer, Sunderland, Sunderland, Massachusetts
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- Hedrick PW (2011) Genetics of populations, 4th edn. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts
- Jost L (2008) G_{ST} and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17: 4015–4026
- Meirans PG, Hedrick PW (2011) Assessing population structure: F_{ST} and related measures. *Molecular Ecology Resources* 11: 5–18
- Nei, M (1987) Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York
- Pons O, Petit RJ (1996) Measuring and testing genetic differentiation with ordered versus unordered alleles. *Genetics* 144: 1237–1245
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data.

- Genetics 155:945–959
- Rousset F (1997) Genetic differentiation and estimation of gene flow from F -statistics under isolation by distance. *Genetics* 145:1219–1228
- Saitou N, Nei M (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406–425
- Slatkin M (1995) A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139: 457–462
- Takezaki N, Nei M (1996) Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics* 144: 389–399
- 玉木一郎 (2020) 森林遺伝育種のデータ解析方法 (実践編1) 集団構造解析. *森林遺伝育種* 9: 110–112
- 津田吉晃 (2012) 遺伝構造データ解析. 津村義彦・陶山佳久編, *森の分子生態学* 2, 345–387. 文一総合出版, 東京
- Weir BS, Cokerham CC (1984) Estimating F -statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358–1370
- Wright S (1978) *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 4. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago
- 安田徳一 (2007) 初歩からの集団遺伝学. 裳華房、東京

(戸丸信弘)

【第3章】日本の植生史と森林植生

植生は個々の植物種が集合した植物群集のことをいう。さらに植生帯という、植生を主に気候の違いに基づいて広域的にまとめたものをさす。本書第4章では、個々の樹種の遺伝的多様性と地理的遺伝構造について解説を行うが、各樹種の特徴を理解する上で、日本の森林樹木が全体としてどのような歴史の変遷を重ねてきたのか、そして現在生育している植生帯の特徴について個々の種を超えて理解しておくことは重要である。特に日本の植生帯区分については、文献により説明が異なっている。本章では、それらの相違についても触れ、よりグローバルな視点から解説を行う。

3.1 日本の植生史

日本の現在の冷温帯や暖温帯の森林植生の原型は、化石情報に基づく、第三紀の中頃(3,300万年前後)には既に存在していたとされている(小笠原・植村2006)。第三紀は現在よりも気温が高く、また安定していた時代であった。この時代、まだ日本列島は大陸の一部であった。2,000–1,500万年前に日本海が形成され、山脈が隆起し、陸化が進み、150万年ほど前に伊豆地塊が付加し、現在の日本列島が徐々に形成されていった(斎藤ら2006)。

新第三紀から第四紀にかけて気温が徐々に低下するにつれ、第三紀に広く北半球に分布していた植物群は分布を南下させていった。現在、東アジアと北米東岸に見られる類似した植物相の隔離分布は、この過程で形成されたと考えられている(堀田1986)。気候が安定していた第三紀に対し、約260万年前に始まり現在に至る第四紀は、寒冷かつ気候変動の時代である。約10万年おきに寒冷な氷期と温暖な間氷期を繰り返し、その過程で多くの第三紀を特徴づけていた温暖な気候を好む植物が、寒冷・乾燥化、海水準変動、地形の変化などの影響で絶滅していった(百原2010)。

第四紀の日本の植生変動は花粉分析により良く調べられている(安田・三好1998; 高原2014)。大まかに、氷期にはマツ科マツ属やトウヒ属、モミ属、ツガ属、カラマツ属などが優占し、間氷期に

はスギやその他のヒノキ科、コウヤマキ、コナラ属のアカガシ亜属などが優占していた。植物たちは氷期・間氷期のサイクルにあわせて、分布を拡大・縮小し、時に消失し現在に至る。ただし気候変動の際に、ある植生帯に属する全ての植物群が全体で移動していたわけではなく、それぞれの種が気候変動に対応し分布を拡大・縮小した結果、その時代と場所における植生が形成されたということである(高原2014)。

直近の氷期である最終氷期は約2万年前に最寒冷期(last glacial maximum, LGM)を迎え、この時の気温は現在よりも7–10°Cほど低かったとされている。極地域で氷が増えた結果、海水面が現在よりも120 mほど低下して大陸との陸橋が形成されていた。氷期は温暖な気候を好む植物に絶滅をもたらす厳しい時代ではあったものの、間氷期には海で隔てられている大陸との行き来を可能にした時代でもあった。最終氷期は約1万年前に終了し、現在の後氷期が始まった。この1万年前以降の時代は、人類が植生に及ぼす影響が最も強まった時代でもある。里山利用に代表される頻繁な人為攪乱により、本来の植生とは異なる植生が数千年にわたって維持されてきた。暖温帯におけるコナラ二次林がその例である。針葉樹の巨木は千年以上前の都の建造の際に切り尽くされた。戦後の拡大造林の時代になると、奥地に残っていた広葉樹天然林も切り尽くされ、針葉樹人工林に変化した。現在では、人の影響を受けていない森林はほとんどないと言っても過言ではない。

3.2 日本の森林植生

日本列島は南北に長く、また標高3,000 m級の山岳をもつ起伏に富んだ地形をしている。そのため南北や垂直方向に気候の勾配が存在する。ある場所に成立する植生は、気温や日射、降水量の影響を受ける。日本では、どこでも年間降水量が1,000 mm以上で、日射の違いも大きくないため、植生は主に気温の影響を受けて成立する(今回は土壌や地形、歴史的影響については割愛する)。従って、森林は暖かいところから順番に、照葉樹林、

落葉広葉樹林、針広混交林(北海道)、針葉樹林、森林ツンドラへと変化していく。植生帯とは、これらの森林タイプを水平方向(気候)や垂直方向の勾配でまとめたものである。植生帯の概念が便利なのは、日本だけでなく、世界でも同じ考え方でその場所の森林タイプを考慮することができる点にある。そのため、植生を考慮の際には、世界基準で、少なくとも日本が含まれる東アジアとの関連で理解する必要がある。本稿では、田端(2000)、村田(2005)、石井(2019)が整理した植生帯区分に基づいて解説を行う。世界の植生帯区分についてはHeinrich Walterの区分が参考になるが、Walterの没後に版を重ねた英訳版が最も適していると思う(Beckle 2002)。植物区系については堀田(1974)が参考になる。

日本の森林の植生帯には、水平方向に亜熱帯、暖温帯、冷温帯、寒温帯、亜寒帯が、垂直方向に低地帯(丘陵帯)、山地帯、亜高山帯が存在する(寒帯と高山帯は樹木限界を超えた帯なので、今回は触れない)。しかし、一般には、亜熱帯、暖温帯、冷温帯、亜高山帯のように、水平と垂直区分が混ざった形で説明されていることが多いように思う。日本では、この2つにある程度の対応があるが、もともとこの概念の生まれたヨーロッパでは、垂直方向に出現する植物が、北方の低地にも出現するわけではないため、次元の異なる区分として用いられていた(村田1995)。そもそも、水平と垂直区分を混同した序列には違和感がある。日本では垂直分布を用いずとも、温度勾配で十分に植物の分布を説明することができるので(村田2005)、本稿では基本的に気候帯で植生帯を記述することとする(図1)。

亜熱帯と暖温帯は氷結現象の有無で区分され、日本では、九州の南端付近に境がある。亜熱帯には南西諸島や小笠原諸島が含まれる。温暖であることに加えて、海洋性気候のため湿潤であり、照葉樹林が成立する。南西諸島の山地の照葉樹林では、オキナワジイやオキナワウラジロガシ、タブノキ、イスノキなどが優占する。また海岸近くでは海流によって散布される樹種からなる海岸林やマングローブ林が見られる。日本の亜熱帯は、島嶼かつ一部は海洋島で歴史的影響もあるため、同じ緯度にある中国大陸南部の亜熱帯常緑広葉樹林とは性質が異なることに注意が必要である。

暖温帯は、冬の寒さが緩く雪も少ない九州から四国、本州中北部にかけての低地に位置し、シイ

やカシ類が優占する照葉樹林が成立する。東シナ海を挟んだ中国中南部の植生がこれに相当する。人が多く住んでいる場所の近くには二次林も多く、太平洋側南部の温暖な地域の二次林ではシイやカシなどの常緑広葉樹が、それ以外の地域の二次林ではナラ類が優占する。太平洋側の冷温帯との境では、常緑広葉樹を含まないクリやコナラ、シデ類からなる暖温帯落葉広葉樹林や、針葉樹のモミヤツガが優占する林もあり、これらは中間温帯として特に区別されることもある。また、前者は朝鮮半島南部の暖温帯落葉広葉樹林に相当する。

冷温帯は、九州から四国、本州中部では標高の高い場所に、本州北部や北海道では低地にも位置し、ブナやミズナラの優占する落葉広葉樹林が成立する。特に本州の日本海側ではブナの純林状の森林になることもある。また、北海道では落葉広葉樹とトドマツ・エゾマツからなる針広混交林も見られる。大陸では中国東北部や朝鮮半島北部、ロシア沿海地域のモンゴリナラやチョウセンゴウなどからなる温帯針広混交林の植生がこれに相当する。なお、日本では冷温帯(cool temperate)という言葉が良く使われるが、Walterの区分では、単にtemperateとされている(もちろん、暖温帯と寒温帯はそれぞれwarm temperateとcold temperateとしてtemperateとは別に存在する; Beckle 2002)。そのため田端(2000)では温帯と訳されているが、暖温帯や寒温帯と明確に区別するために、本稿では冷温帯とした。世界の基準では冷温帯と言っても通じない場合があるので、注意が必要である。

寒温帯は、四国や本州中部以北、北海道の冷温帯よりも更に標高が高い場所で、森林限界までの間に位置し、モミ属やトウヒ属が優占する常緑針葉樹林が成立する。これらは亜高山帯や亜寒帯に区分されることが多いが、本稿では、植生史や東アジアの植生を理解する上で有効であるこの寒温帯とした(なぜ亜高山帯や亜寒帯に区分されることが多いのかについて、次の亜寒帯で説明する)。サハリンやシベリアの寒温帯針葉樹林帯(タイガ)がこれに相当する。

亜寒帯(subarctic)は、本州と北海道の森林限界から樹木限界までの間の移行帯(森林ツンドラ)に位置し、ダケカンバ帯やハイマツ帯がここに含まれる。前述の寒温帯が亜寒帯として捉えられてきたのは、日本では古くから森林限界よりも上を高山帯と認識していたため、そのすぐ下の帯(本来

の寒温帯)を亜高山帯(亜寒帯)と認識してしまったためと指摘されている(村田2005)。また、日本のダケカンバ帯は多くの場所で非常に狭く、無視されていたことも原因の一つとされている(田端2000)。しかし、東シベリアやカムチャッカでは、森林ツンドラは幅広い帯をなしており、そこにもダケカンバ帯やハイマツ帯が存在し、これはWalterの亜寒帯の区分にも一致する。

植生帯区分を植物区系の視点から見ると理解が深まる。日本の植物相は主に日華植物区系(日華区系)の植物から構成されている。日華区系の植物の分布はヒマラヤから中国、朝鮮半島、ロシアの沿海地方、日本にかけての地域である(堀田1974)。そして日本では、日華区系の植物は主に暖温帯、冷温帯、寒温帯に生育している。一方、亜寒帯の植物は主に欧州シベリア区系の植物から構成されている。欧州シベリア区系の水平分布の境界は、サハリン中部のシュミット線と択捉海峡の宮部線である。それよりもはるか南西に位置する本州や北海道の山頂部の亜寒帯植生は、氷期に南下していた欧州シベリア区系の植物が山頂部に遺存したものだと考えられている(村田2005)。寒温帯と亜寒帯の境界は、植物区系の境界にもなっているのである。また、南西諸島北部のトカラ海峡には東南アジア区系の境界がある。亜熱帯はその少し北まで位置しているが、ほぼ亜熱帯と暖温帯の境界に近い場所が境界となっているといえる。

引用文献

- Breckle S-W (2002) *Walter's vegetation of the earth*. 4th edn. Springer, Berlin, Germany
- 堀田 満 (1974) 植物の分布と分化. 三省堂, 東京
- 堀田 満 (1986) いわゆる「第三紀要素植物群」について. 種生物学研究 10: 58-64
- 石井弘明 (2019) 森林生態系と地球環境. 石井弘明・徳地直子・榎木 勉・名波 哲・廣部 宗 編, 森林生態学, 1-10. 朝倉書店, 東京
- 百原 新 (2010) 中部ヨーロッパと中部日本の新第三紀から第四紀への植物化石群変化の時期: 気候変動との関連で. 第四紀研究 49: 299-308
- 村田 源 (1995) 日本のフロラと植生帯. 植生史研究 3: 55-60
- 村田 源 (2005) 日本の植物相と植生帯. 分類 5: 1-8
- 小笠原憲四郎・植村和彦 (2006) 日本列島の生い立ちと動植物相の由来. 国立科学博物館 編, 日本列島の自然史, 60-78. 東海大学出版会, 秦野
- 斎藤靖二・横山一己・堤 之恭・谷村好洋 (2006) 日本列島の形成. 国立科学博物館 編, 日本列島の自然史, 23-40. 東海大学出版会, 秦野
- 田端英雄 (2000) 日本の植生帯区分はまちがっている. 科学 70: 421-430
- 高原 光 (2014) 花粉分析による植生変動の復元. 日本生態学会 編, 地球環境変動の生態学, 171-192. 共立出版, 東京
- 安田喜憲・三好教夫 (1998) 日本列島植生史. 朝倉書店, 東京

(玉木一郎)

【第4章】各樹種の遺伝的多様性と地理的遺伝構造

1 アカマツ (マツ科マツ属)

はじめに

アカマツ (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc.) はクロマツ (*P. thunbergii* Parl.) とともに日本の代表的なマツ属樹種の1つであり、北は青森県下北半島から南は鹿児島県屋久島まで国内に広域に分布する(図-1)ほか、国外でも朝鮮半島および中国東北部に生育している。本種の属するマツ科マツ属は日本には7種および2変種が分布しており、そのうちアカマツはクロマツ、リュウキュウマツ (*P. luchuensis* Mayr) とともに2葉松類に属する(中山・小林1981)。アカマツの中には、傘状の樹形で根元から多くの幹が出る特徴的なものがあり、滋賀

県的美松山(びしょうざん)にのみ自生するウツクシマツ (*P. densiflora* f. *umbraculifera*) やその園芸品種の多行松がこれにあたる。その他、枝が垂れるシダレマツや、葉に黄色の斑が入り上から見ると蛇の目模様になるジャノメマツ等、いくつかの園芸品種が存在する。分類系統学的にはアカマツはヨーロッパ系の *Sylvestres* 亜節に属するとされており(Shaw 1919; 石井1952)、分子系統学的解析からも、アカマツがヨーロッパアカマツ (*P. sylvestris* L.) 等と近縁で、クロマツとは比較的異なる系統に位置することが明らかになっている(Wang et al. 1999)。

主な生育分布は、いわゆる「里山」とよばれる都

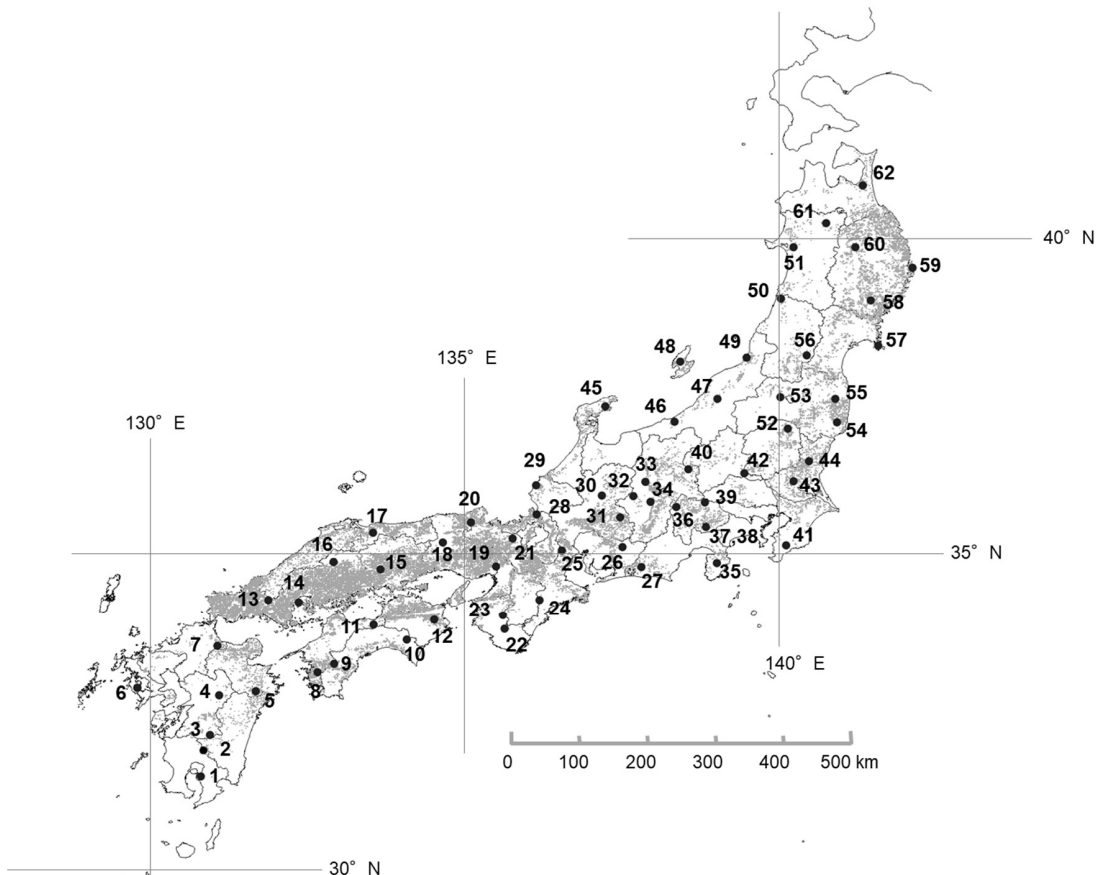


図-1 環境省第5回植生調査データ(2004)に基づくアカマツの国内分布と地理的遺伝変異の分析対象とした62天然集団の位置。Iwazumi et al. (2013a) を改変。

市近郊の丘陵地や中山間地帯であり、尾根筋等の日当たりのよいやせ地や乾燥地に優占して生育する。遷移系列上の前期に位置し、攪乱依存的な更新特性をもち、実生や稚幼樹の定着は一斉更新等に限定されると考えられる(陶山・中村1987; 岩泉ら2010)。

アカマツは我が国の主要な造林樹種の1つであり、材は粘りがあり、主に梁や柱等の建築材に使われる。火力が強く、製塩、鍛冶、焼き物等の燃料としても使われる。また、庭木としての需要や、一部地域では景観保全等を目的とした植栽需要も高い。そのほか、アカマツ林はマツタケ産出の場としても利用され、現在でも人工栽培が困難であるものの、落ち葉かき等の林床管理により産出が維持されている。アカマツには伝統的に優良材を産出する地域がいくつかあり、地方名を付けた地域性品種として知られている。森林・林業百科事典(日本林業技術協会編)では、青森県のカッチマツ(甲地松)から宮崎・鹿児島島のキリシママツ(霧島松)までの12地域が取り上げられている(勝田2001)。それら有名産地の地域内に残存する天然林を中心に、地域の遺伝的変異を生息域内保存することを目的として、アカマツの(旧)林木遺伝資源保存林(現在、「稀少個体群保護林」に統合)が計15箇所設定されている。

近年、マツ材線虫病による大量枯損被害が全国各地で広がっており、天然資源の遺伝的多様性の減少が危惧されているため、その保存戦略の策定が急務となっている。一方で、抵抗性の高いアカマツの品種開発(マツノザイセンチュウ抵抗性育種事業)が林木育種センターを中心に進められており、1978年から約40年間で、全国で計298品種の抵抗性アカマツが開発されている(2020年3月末時点)。採種園の造成を経て生産された抵抗性アカマツ種苗の植栽が進められており、林木育種センターを中心として、現地での抵抗性の実証試験(磯田ら2014)や交配家系を用いた抵抗性の遺伝性および組合せ能力の評価(岩泉ら2019)、抵抗性マツ同士の人工交配等によるより抵抗性の高い第二世代抵抗性アカマツの開発(岩泉ら2018)等も進められている。

以上のような事業の進展とともに、品種開発の地域区分や目標開発数、天然資源の保存単位等の検討が今後不可欠であると考えられ、基盤となる種内の遺伝的多様性に関する知見が重要視されている。しかしながら、アカマツの分子マーカーを

用いた遺伝的変異に関する研究が行われ始めたのは、初めて核のマイクロサテライト(SSR)マーカーが開発された2000年以降であり、スギ・ヒノキ・モミ属等の主要樹種に比べるとやや遅れをとった形となっている。本報では、アカマツで2000年以降特に取り組みされてきた、①遺伝子流動の把握による集団内の遺伝的動態の評価や、②国内分布域を網羅した種内の地理的変異の評価により明らかにされた知見について報告する。

集団内の遺伝的多様性

アカマツでの核SSRマーカーの開発は、Lian et al. (2000)、Watanabe et al. (2006)、Iwaizumi et al. (2013b) 等により報告されている。これらの多型性の高いマーカーを用いて行われた実験林内での花粉飛散の研究では、他殖率の直接推定値は概ね95%以上と高い値が示されている(Lian et al. 2001)。このことの1つには、アカマツがきわめて他殖性の高い樹種であり、前期近交弱勢が強く働いていることが考えられる。人工受粉試験では、他家受粉および自然受粉に比べ自家受粉では充実種子率が極端に低くなる結果が得られている(Iwaizumi and Takahashi 2012)。

アカマツの集団内での遺伝的多様性の維持機構を明らかにするため、集団スケールでの天然林内の詳細な遺伝子流動の状況が解析された。種子の胚と雌性配偶体[雌親由来の単数体組織(n)]を別々に分析することで配偶子の雌雄性を区別し、種子の雄親と雌親を正確に区別した親子解析が有効であることが示された(Iwaizumi et al. 2007)。その手法を用いた複数年次にわたる散布種子の親子解析の結果では、100 m以上離れた隣の尾根以遠の集団からの花粉による遺伝子の移入が約7割、種子による移入も2割以上観察され、近接集団間での活発な遺伝的交流により集団内の遺伝的多様性が維持されていることが示唆された(Iwaizumi et al. 2010; 2013b)。アカマツの交配様式は雌雄同株であることに加え、花粉は風媒であるとともに種子も翼をもち主に風散布されることから、雌雄の両配偶子ともに移動力が高いと考えられる。これらの研究の結果から、針葉樹における、上記のような正確で詳細な解析の有用性が明らかになった。

種内の遺伝的多様性・地域性

現在のアカマツの国内における広範な分布は、最終氷期以降の温暖化開始時期(約1万年前～)よりも最近のできごとであることが花粉分析の結果から示唆されている(以下、安田1995)。縄文時代にはアカマツが広範に優占していたのは瀬戸内地域周辺のみであったのに対し、その後日本人の農耕文化の進展に伴い、過度の土地利用と森林破壊によりアカマツの生育適地となるやせ地の拡大が起こったことから、西日本の他地域、中部日本、東北日本の順にアカマツ林が急速に拡大したと考えられている。

上記のようなアカマツの特異な集団分布の歴史性が種内の遺伝的変異におよぼす影響を評価するため、国内分布域を網羅した62天然集団を対象に、核マイクロサテライトマーカー8座に基づく遺伝解析が行われた(以下、Iwaizumi et al. 2013a; 図-1)。集団内の遺伝的多様性を解析したところ、全体的に、東北日本の集団のほうが西南日本の集団よりもアレリックリッチネスが低い傾向が見られた一方で、ヘテロ接合度にはそのような地理的なクラインは認められなかった(図-2)。また、アレル(対立遺伝子)の多様性に対するヘテロ接合度の

超過のレベルから近い過去に受けた集団のボトルネック効果を検出する解析(BOTTLENECK解析: Cornuet and Luikart 1996)を行うと、東北日本の集団のほうが西南日本の集団よりもヘテロ接合度の超過性が大きく、有意なボトルネック効果の痕跡を示す集団が多い傾向が見られた(図-3)。これらの結果は先述のアカマツの分布拡大時期の地理的傾向に相応する結果であり、最終氷期以降の分布拡大の過程で、東北日本の集団は集団サイズがかなり小さい時期を経て現在に至っていると推察された。

一方、Weir and Cockerham (1984) に基づく集団間の遺伝的分化度(F_{ST})は0.013であり、スギやヒノキ等の他の主要針葉樹と同様に低い値を示した。また、STRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)により集団間の遺伝的構造を解析したところ、アカマツは西南日本～東北日本にかけて緩やかで連続的な遺伝的変異を呈しており、大きく分けて西南日本、中部日本、東北日本という3つの地域で異なるクラスター(遺伝的要素)が優占していることが明らかになった(図-4)。

適応的形質についても体系的な研究が行われていなかったが、近年になって国内分布域を網羅した球果形質の変異が評価された(以下、Iwaizumi et al. 2019)。上記の核SSRで評価した62集団のうち28集団を対象に球果も採取し、球果サイズや球果あたりの充実種子数や充実率(鱗片数の2倍に対する充実種子数の割合:S/O比)、種子サイズ(平均充実種子重)を計測した。その結果、球果6形質に基づく主成分分析(PCA)では、核SSRと同様に、西南日本～東北日本にかけて緩やかな変異が認められたとともに(図-5)、地理的な相関関係について評価したところ、北の集団ほど球果サイズが有意に大きく、S/O比も高いことが示された(図-6)。種子生産における球果の形成コストは少なからず高いと考えられ、寒冷な東北日本における上記の球果形質は、球果あたりの種子生産性を高め、より効率的に個体の繁殖成功を高めるための個体の(遺伝

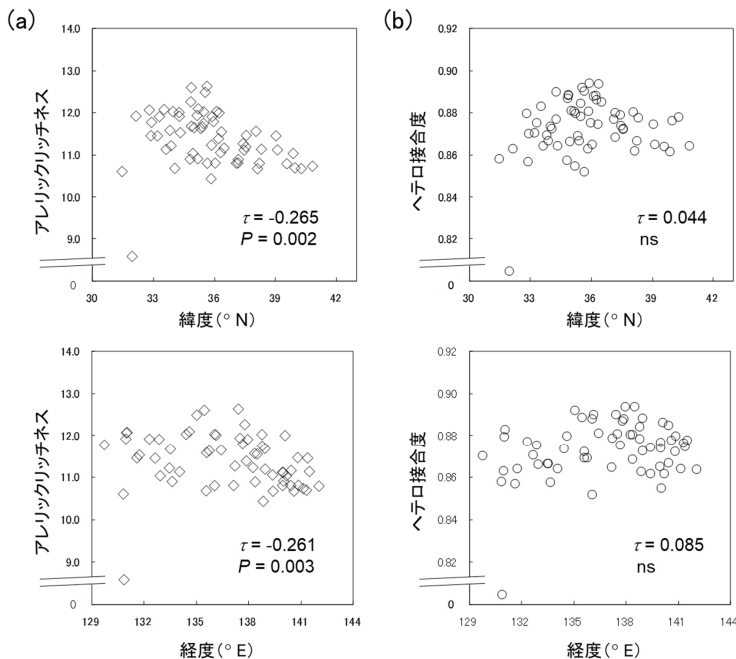


図-2 アカマツ62天然集団の地理的位置と遺伝的多様性(a: アレリックリッチネス、b: ヘテロ接合度の期待値)の関係。Iwaizumi et al. (2013a)を改変。

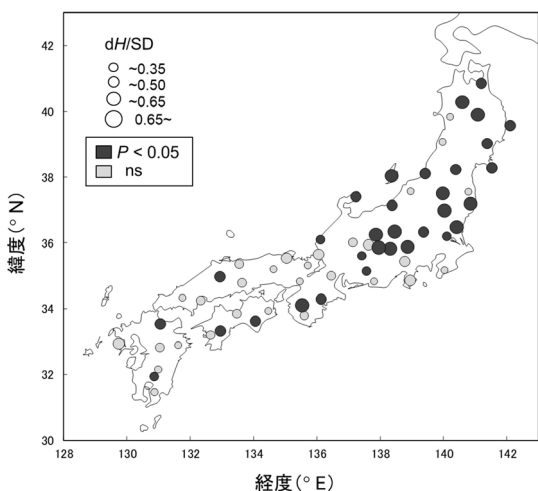


図-3 BOTTLENECK解析に基づくアカマツ62天然集団のヘテロ接合度の超過度(dH/SD)とその有意性。Iwaizumi et al. (2013a)を改変。

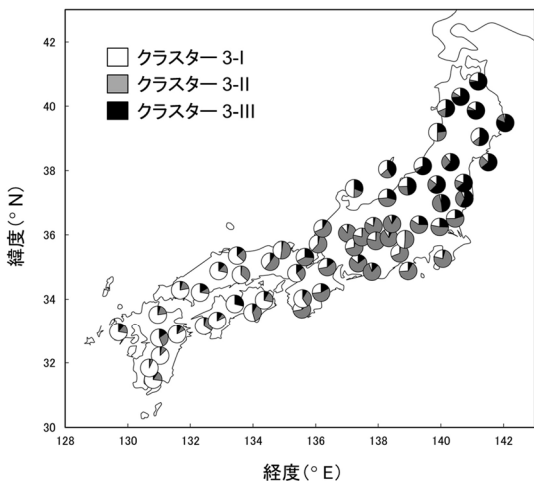


図-4 ベイズ法(STRUCTURE解析)に基づくアカマツ62天然集団における3つのクラスター(遺伝的要素)の割合。Iwaizumi et al. (2013a)を改変。

的または環境的な) 応答である可能性が示唆された。

おわりに

アカマツの遺伝的変異について、SSRマーカー等のDNA解析の進展に伴い、研究が進められ、知見の集積が進められている。今後は、地域レベルでの集団の遺伝的多様性の維持力の評価のため、集団レベルの解析よりも広域な、景観スケールでの集団間の遺伝的連結性を評価することが重

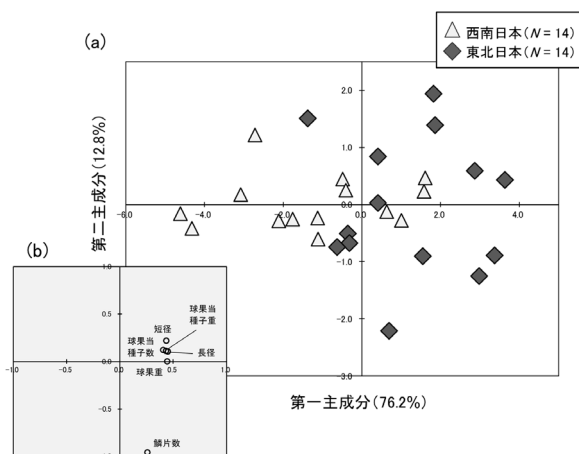


図-5 6形質の主成分分析(PCA)に基づくアカマツ28天然集団における球果形質の変異。(a)集団と(b)形質ごとの第一および第二主成分スコアに基づく散布図を示す。Iwaizumi et al. (2019)を改変。

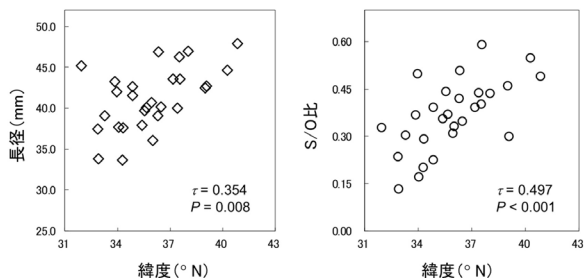


図-6 アカマツ28天然集団における緯度と球果サイズ(長径)および球果あたりの種子の充実率(S/O比)の相関関係。Iwaizumi et al. (2019)を改変。

要である(岩泉ら2015)。また、SNPマーカーを用いたゲノム全体を網羅した解析やオルガネラゲノムの解析、球果形質以外の適応的形質の変異等の知見の蓄積が必要と考えられる。また、異なる気候の地域へ植栽した際の実際の種苗の適応性を評価すること等も重要である。その中で、1960年代には岩手県産(北)と広島県産(南)のアカマツの間で相互移植試験地が設定されており、その結果、南の産地の種苗を北で植栽した試験区で特に生存率や成長量が低下する傾向が認められている(Nagamitsu et al. 2015)。このほか、林木育種センターでは平成24年度よりアカマツの全国規模の広域産地試験を進めている(磯田ら2016)。苗畑段階では当年生実生における発芽期間・終了時期(岩泉ら2013)や、2年生実生における一次伸長の期間や停止時期(岩泉ら2014; 那須ら2015)等に地理的なラインが認められており、今後の知見の蓄積が

期待される。

本研究の推進にあたり、協同研究者である筑波大学の津村義彦教授、津田吉晃准教授、兵庫県立大学の(故)大谷雅人准教授、森林総合研究所林木育種センターの高橋誠氏をはじめ、林木育種センターの多数の方々にはサンプル採取や解析等に多大なるご協力を頂いた。ここに厚く御礼を申し上げます。

引用文献

- Cornuet JM, Luikart G (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144: 2001–2014
- 石井盛次 (1952) マツ属の分類学的研究. 高知大学研究報告, 自然科学 2: 103–126
- 磯田圭哉・亀井幹夫・吉岡 寿・石井 哲・片桐智之・岩泉正和・松永孝治 (2014) マツノザイセンチュウ抵抗性アカマツ現地適応試験地における生存率からの抵抗性評価. 日本森林学会大会学術講演集 125: 219
- 磯田圭哉・那須仁弥・岩泉正和 (2016) アカマツ広域産地試験地の造成. *森林遺伝育種* 5: 223–225
- Iwaizumi MG, Watanabe A, Ubukata M (2007) Use of different seed tissues for separate biparentage identification of dispersed seeds in conifers: confirmations and practices for gene flow in *Pinus densiflora*. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 2022–2030
- 岩泉正和・高橋 誠・矢野慶介 (2010) アカマツ林内に設定した林木遺伝資源モニタリング試験地における2年間の当年生実生の動態. *関東森林研究* 61: 111–114
- Iwaizumi MG, Takahashi M, Watanabe A, Ubukata M (2010) Simultaneous evaluation of paternal and maternal immigrant gene flow and the implications for the overall genetic composition of *Pinus densiflora* dispersed seeds. *Journal of Heredity* 101: 144–153
- Iwaizumi MG, Takahashi M (2012) Effects of pollen supply and quality on seed formation and maturation in *Pinus densiflora*. *Journal of Plant Research* 125: 517–525
- Iwaizumi MG, Tsuda Y, Ohtani M, Tsumura Y, Takahashi M (2013a) Recent distribution changes affect geographic clines in genetic diversity and structure of *Pinus densiflora* natural populations in Japan. *Forest Ecology and Management* 304: 407–416
- Iwaizumi MG, Takahashi M, Isoda K, Austerlitz F (2013b) Consecutive five-year analysis of paternal and maternal gene flow and contributions of the gametic heterogeneities to overall genetic composition of *Pinus densiflora* dispersed seeds. *American Journal of Botany* 100: 1896–1904
- 岩泉正和・磯田圭哉・河合慶恵・村上丈典・篠崎夕子・宮本尚子・大谷雅人・那須仁弥 (2013) アカマツ広域産地試験における関西育種場で播種した実生の発芽特性. *森林遺伝育種学会講演要旨集* 2: 7
- 岩泉正和・河合慶恵・篠崎夕子・村上丈典・磯田圭哉・大谷雅人・那須仁弥 (2014) アカマツ広域産地試験の関西育種場における2年生実生苗の成長と生存特性. *応用森林学会大会研究発表要旨集* 65: 28
- 岩泉正和・磯田圭哉・大谷雅人・佐藤新一・那須仁弥・生方正俊 (2015) アカマツ天然集団の景観スケールにおける成木と散布種子の遺伝的關係. *日本生態学会大会講演要旨集* 62: PA2–040
- 岩泉正和 (2018) 県との連携による第二世代抵抗性アカマツ品種の開発. *森林遺伝育種* 7: 159–161
- 岩泉正和・玉城 聡・磯田圭哉・久保田正裕 (2019) 抵抗性アカマツのハーフダイアル交配家系に基づく抵抗性の組合せ能力の評価. *森林遺伝育種* 8: 121–130
- Iwaizumi MG, Ohtani M, Takahashi M (2019) Geographic cline and climatic effects on cone characteristics of natural populations of *Pinus densiflora* throughout the Japanese archipelago. *Journal of Forest Research* 24: 187–196
- 環境省 (2004) 環境省第5回植生調査データ. https://www.biodic.go.jp/dload/mesh_vg.html
- Lian C, Miwa M, Hogetsu T (2000) Isolation and characterization of microsatellite loci from the Japanese red pine. *Molecular Ecology* 9: 1186–1188
- Lian C, Miwa M, Hogetsu T (2001) Outcrossing and paternity analysis of *Pinus densiflora* (Japanese red pine) by microsatellite polymorphism. *Heredity* 87: 88–98
- Nagamitsu T, Shimada K, Kanazashi A (2015) A reciprocal transplant trial suggests a disadvantage of northward seed transfer in survival and growth of Japanese red pine (*Pinus densiflora*) trees. *Tree Genetics and Genomes* 11: 813–822
- 中山 学・小林義雄 (1981) マツ属 *Pinus* Linn. 浅川澄彦・勝田 柁・横山敏孝 編, 日本の樹木種子 針葉樹, 65–76. 林木育種協会, 東京
- 那須仁弥・岩泉正和・千吉良治・遠藤圭太・大谷雅人・木村 恵・佐藤新一・宮本尚子 (2015) 3試験地におけるアカマツ2年生実生の成長パターンの産地間変異. *日本森林学会大会学術講演集* 126: P1B077
- 勝田 柁 (2001) アカマツ. 日本林業技術協会編, 森林・林業百科事典, 4–5. 丸善, 東京
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference

- of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Shaw HR (1919) *The genus Pinus*. Riverside Press, Cambridge
- 陶山佳久・中村 徹 (1987) アカマツ人工林における当年生実生の動態. *日本林学会誌* 70: 510–517
- Wang XR, Tsumura Y, Yoshimaru H, Nagasaka K, Szmidt AE (1999) Phylogenetic relationships of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast *rbcL*, *matK*, *rpl20-rps18* spacer and *trnV* intron sequences. *American Journal of Botany* 86: 1742–1753
- Watanabe A, Iwaizumi MG, Ubukata M, Kondo T, Lian C, Hogetsu T (2006) Isolation of microsatellite markers from *Pinus densiflora* Sieb. Et Zucc. using a dual PCR technique. *Molecular Ecology Notes* 6: 80–82
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358–1370
- 安田喜憲 (1995) 森と文明の物語 -環境考古学は語る-. 筑摩書房, 東京

(岩泉正和)

2 クロマツ (マツ科マツ属)

はじめに

クロマツ (*Pinus thunbergii* Parl.) はアカマツ (*P. densiflora* Siebold et Zucc.) とともに日本の代表的なマツ属樹種のひとつであり、国内では北は青森県下北半島から南は鹿児島県屋久島まで広域に分布するほか(図-1)、韓国にも分布する。本種の属するマツ科マツ属は日本には7種および2変種が分布しており、そのうちクロマツはアカマツ、リュウキュウマツ (*P. luchuensis* Mayr) とともに2葉松類に属する(中山・小林1981)。分類系統学的にはクロマツが東アジアのマンシュウクロマツ (*P. tabuliformis* Carr.) やウンナンマツ (*P. yunnanensis*

Franch.) 等と近縁であるのに対し、アカマツはヨーロッパ系のヨーロッパアカマツ (*P. sylvestris* L.) 等と近縁であることから、クロマツとアカマツは比較的異なる分類系統に位置し、このことは葉緑体のシーケンス解析の結果からも支持されている(Wang et al. 1999)。

クロマツは海岸性樹種であり、海岸林の主要構成樹種として広く植栽されている。遷移系列上の前期に位置し、攪乱依存的な更新特性をもつ一方で、人為的なマツ林の維持管理や更新が行われることで、海岸生態系の維持にも大きな役割を担っている。クロマツの材としての利用は一部地域を除いてあまり行われていないが、海岸林は国土保

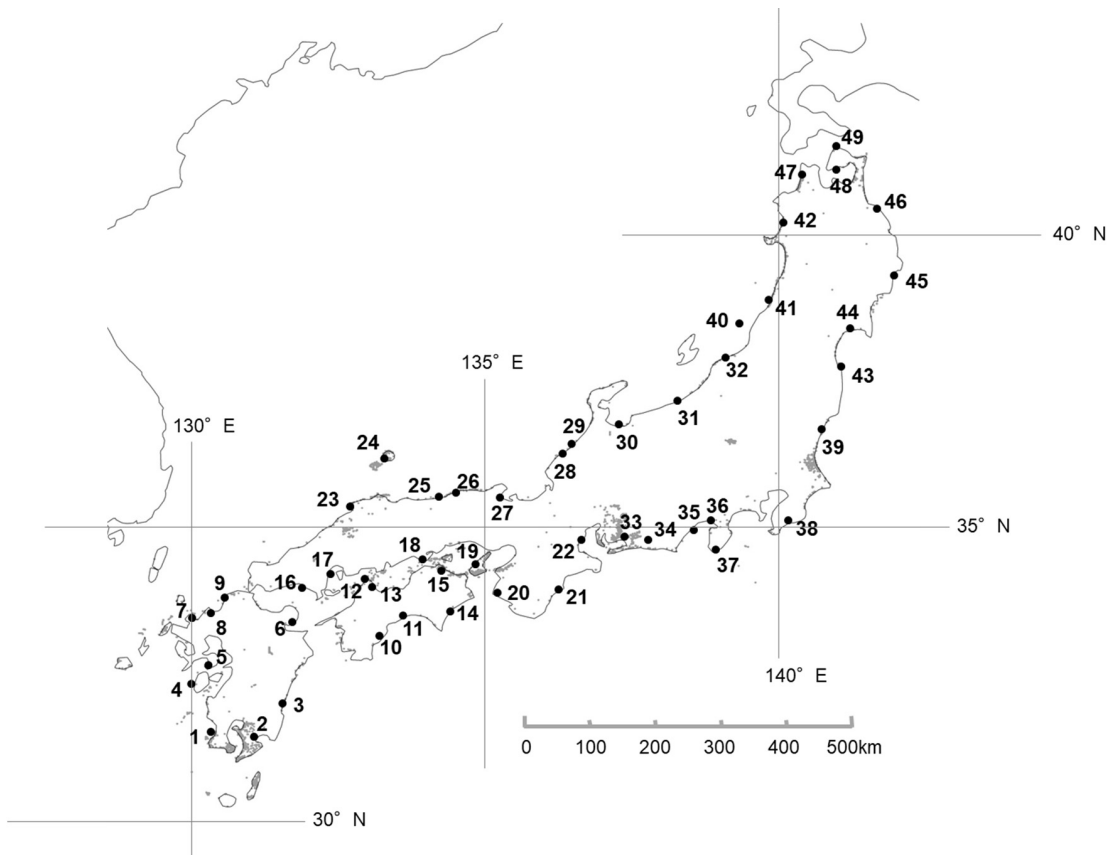


図-1 環境省第5回植生調査データ(2004)に基づくクロマツの国内分布(灰色)と核SSR遺伝変異の分析対象とした49植栽林集団の位置(黒丸)。Iwaizumi et al. (2018)を改変。

全や飛砂防止の機能を担っており、近世以降の平野部における農業振興に大きく貢献してきた。加えてクロマツは、庭園・公園木としての需要も高く、また「有名松原」とよばれる近世前後から地域住民等によって維持されてきた全国各地の沿岸の大径クロマツ林は、地域の憩いの場となっており、風景画にも描かれる等、日本古来の海岸景観として重要な社会・文化的作用を果たしてきた。これら有名松原の多くは現在でも『白砂青松百選』（「日本の松と緑を守る会」）や『日本の渚百選』（「日本の渚全国協議会」；現「日本の森・滝・渚 全国協議会」）等にも選定されている。

しかし近年、マツ材線虫病による大量枯損被害が全国各地に広がった結果、一部地域を除きクロマツの天然資源はほぼ滅失し、種内の遺伝的変異の保存は実質、上記有名松原のような、近世から伝統的に維持更新されてきた地域の植栽林が担っている状況にある。地域の遺伝的変異を生息域内保存する目的で、国有林にはクロマツの希少個体群保護林（旧区分：林木遺伝資源保存林）が2箇所設定されているが、数は十分ではなく、その保存戦略の策定が急務となっている。その一方で、抵抗性の高いクロマツの品種開発事業（マツノザイセンチュウ抵抗性育種事業）が林木育種センターを中心に進められており、1978年から約40年間で、全国で計219系統の抵抗性クロマツが開発されている（2020年3月末時点）。抵抗性採種園から生産された実生苗（抵抗性種苗）の植栽が進められているとともに、林木育種センターおよび関係各県が中心となって、現地での抵抗性の実証評価が進められている（松永ら2014；杉本ら2017）。さらには近年、抵抗性マツ同士の人工交配等によって、より抵抗性の高い第二世代抵抗性クロマツが開発されてきている（田村ら2017；2020年3月末時点で40系統）。

以上のような事業の進展とともに、抵抗性マツ開発の地域区分や目標開発数、貴重な残存資源の保存単位等の検討が今後不可欠であると考えられ、基盤となる種内の遺伝的多様性に関する知見が重要視されている。宮田・生方（1994）は当時まだ残存していた全国の天然生林を対象として、アロザイムマーカーに基づく遺伝的変異を評価した。しかし上記の天然生林は現在ほぼ滅失しており、より高精度なDNAマーカーを用いた残存資源の遺伝的再評価が必要であった。本報では、クロマツで2010年代以降に取り組みされた、国内分布

域を網羅した種内の地理的変異の評価の中で得られてきた知見（Iwaizumi et al. 2018；2021）について解説するとともに、今後の展望等について議論する。

核SSRマーカーに基づく遺伝的変異

現在のクロマツ有名松原（植栽林資源）の国内における分布は、主に日本海側の近世以降における流通の発達の影響を受けていると言われている。上述したクロマツの多面的価値から、特にクロマツの（優良）種苗のなかった地域では、藩財や私財の投入により、「北前船」をはじめとする海上交通を通じて、他の地域より種苗を導入したことで、農産物の振興を可能にしたことが史料解析により推定されている（ただし現在、その推定を記載した文献はまだ出版されていない；長谷川成一 私信）。

上記のような特徴的な資源の分布変遷が種内の遺伝的変異におよぼす影響を評価するため、Iwaizumi et al. (2018) は、国内分布域を網羅したクロマツの有名松原等の植栽林49集団から計2,755サンプルを採取し、核SSRマーカー7座に基づく遺伝解析を行った（図-1）。集団内の遺伝的多様性を解析したところ、全体的に、東・北の集団のほうが西・南の集団よりもアレリックリッチネスやヘテロ接合度が低い傾向が見られた（図-2）。この傾向はアカマツ天然集団の核SSR分析の結果（Iwaizumi et al. 2013）と同様であり、元々の種の分布変遷等を反映したものと考えられる。

一方で、Weir and Cockerham (1984) に基づく集団間の遺伝的分化度 (F_{ST}) は0.047、Hedrick (2005) に基づく標準化遺伝子分化係数 (G'_{ST}) は0.208であり、スギ、ヒノキ、アカマツ等の他の主要針葉樹に比べてやや高い値を示した。高い遺伝的分化度の要因には、クロマツは植栽林を解析対象としていることや、海岸性樹種のため山地性の樹木に比べて不連続な集団分布になりやすいことが考えられた。

STRUCTURE解析（Pritchard et al. 2000）により、集団間の遺伝的構造を解析した結果、クロマツは西南日本～東北日本にかけて緩やかで連続的な遺伝的変異を呈しており、大きく分けて西南日本、中部日本、東北日本という3つの地域で異なるクラスター（遺伝的要素）が優占していることが明らか

かになった(図-3)。かつての天然生林の解析においても、西日本と東日本の間で異なる遺伝的構造が認められており(宮田・生方1994)、現在維持管理されているクロマツ有名松原は、基本的には天然生林の遺伝的構造をおおむね受け継いでいると考えられた。しかし、特に日本海側の浜坂、庄内、脇野沢集団では、近隣の集団と遺伝的組成が大きく異なり、むしろ離れた集団と類似した遺伝的組

成が見られた。例えば、近世に庄内藩(現在の山形県)では農業を振興するため、加賀藩(現在の石川県と富山県)からクロマツ種苗を導入して海岸林の大規模植林を行ったと言われている(ただし上述のとおり、史料解析はなされているが出版済の文献はまだない)。今回の結果では、庄内集団は石川県等で見られる中部日本で優先するクラスターで大半が占められており、史料解析からの推定と矛盾しない傾向が認められた。また、東北地方の日本海側を中心として追加サンプリングを行いその地域の詳細な遺伝構造を解析した結果でも、山形県(庄内藩)内の松原はいずれも中部日本クラスターが優占する一方で、秋田県南部(由利本荘藩)の松原はいずれも東北日本クラスターが占めており、藩による種苗の入手ルートの違いがクロマツの遺伝的構造に影響している可能性が示唆された(岩泉ら2019)。

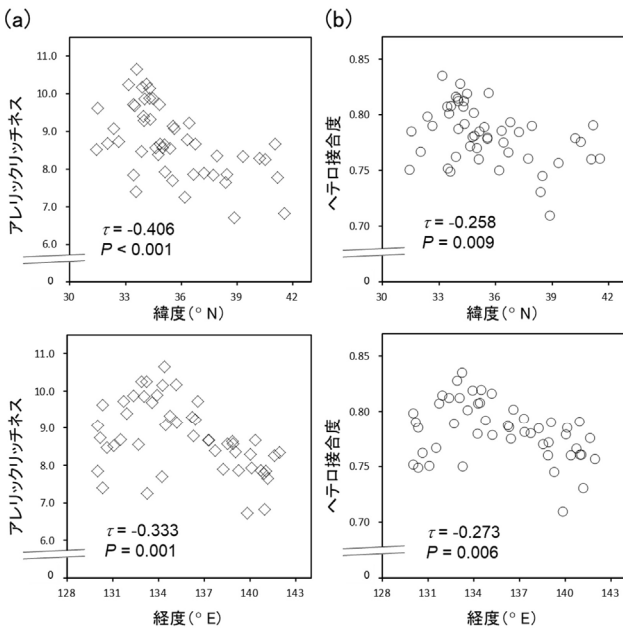


図-2 クロマツ49植栽林集団の地理的位置と遺伝的多様性(a:アレリックリッチネス、b:ヘテロ接合度の期待値)の関係。Iwaizumi et al. (2018)を改変。

適応形質の地理的変異

適応形質の変異については、かつての天然生林を対象とした研究において種皮色等の地理的クラインが認められている(宮田ら1991)以外は、体系的な知見が得られていなかったが、近年になって国内分布域を網羅した球果形質の変異が評価された(以下、Iwaizumi et al. 2021)。上記の核SSRで評価した49集団のうち24集団を対象に球果も採取し、球果サイズや球果あたりの充実種子数や充実率(鱗片数の2倍に対する充実種子数の割合:S/O比)、種子サイズ(平均充実種子重)を計測した。その結果、先に筆者らによって行われたアカマツの球果形質の変異(Iwaizumi et al. 2019)と同様、北の集団ほど球果サイズが有意に大きく、S/O比も高い傾向が認められた(図-4)。ただクロマツでは、アカマツで見られた西南日本～東北日本にかけての地理的クラインというよりは、むしろ太平洋側と日本海側での球果形質の違いが大きく(図-4、図-5)、日本海側集団で球果サイズが大きく種子の充実率も高いという傾向であった。さらに特筆すべきは、アカマツでは核SSRと球果形質で同様の地理的クラインが見られた一方で、クロマツ

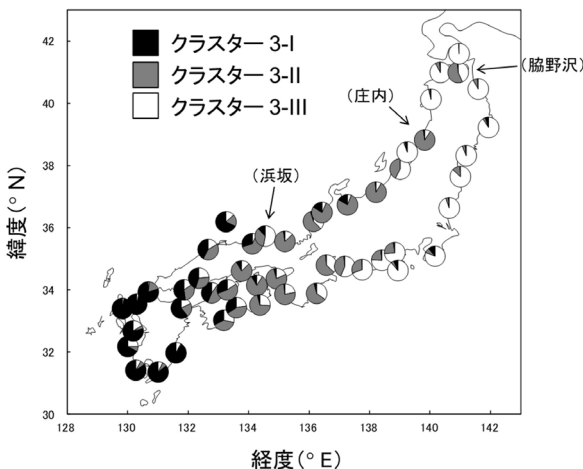


図-3 ベイズ法(STRUCTURE解析)に基づくアカマツ49植栽林集団における3つのクラスター(遺伝的要素)の割合。Iwaizumi et al. (2018)を改変。

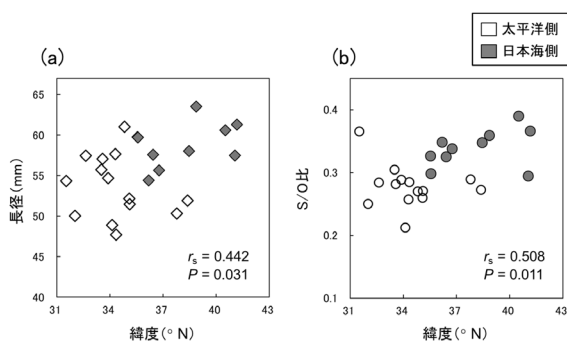


図-4 クロマツ24植栽林集団における緯度と(a) 球果サイズ(長径)および(b) 球果あたりの種子の充実率(S/O比)の相関関係。Iwaizumi et al. (2021)を改変。

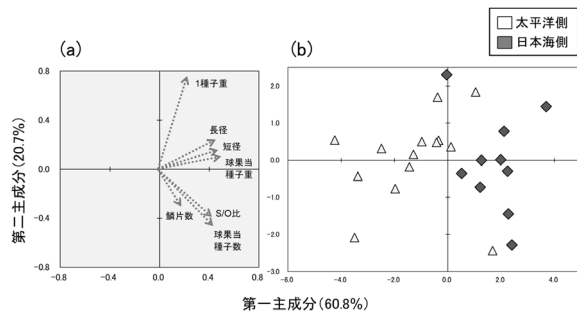


図-5 7形質の主成分分析(PCA)に基づくクロマツ24植栽林集団における球果形質の変異。(a) 集団と(b) 形質ごとの第一および第二主成分スコアに基づく散布図を示す。Iwaizumi et al. (2021)を改変

では両者の地理的変異のパターンが異なっている点に注視が必要である。核SSRは過去の分布変遷や集団動態等に起因する中立的遺伝変異を反映すると考えられる一方で、実際の現地での適応形質の変異は異なる環境条件への遺伝的または可塑的応答の結果であると考えられ、本研究からは両者の比較評価の重要性が改めて認識された。

おわりに

21世紀以降のDNA分析技術の革新は、国内の大多数の樹木における天然集団の遺伝構造の解明に寄与してきた一方で、クロマツは我が国の最主要樹種のひとつでありながら、ほぼ植栽林のみが現存資源であることから、種内の遺伝的多様性の把握が他の主要林業樹種に比べて遅れていた。しかし、残存する貴重な国内有名松原の遺伝的変異の容態を把握した結果、大半の遺伝的変異はかつ

ての天然集団がもっていた遺伝的変異と著しい違いは見られなかった。また球果形質にも、中立的遺伝変異と異なるパターンの地理的変異が認められた。本研究により、クロマツの保全策の検討や、抵抗性クロマツの育種区分の再評価に向けた基礎的データのひとつが得られたと考えられる。

当該樹種の種苗移動のゾーニングの検討のためには、他のDNAマーカーやオルガネラゲノムの解析、球果形質以外の適応的形質の変異等、種々の地理的変異に関する知見の蓄積が必要である。加えて、異なる気候の地域へ植栽した際の実際の種苗の適応性を評価すること等も必要と考えられる。アカマツについては、林木育種センターにおいて、全国規模の広域産地試験地の造成と初期成長等の評価が進められている一方で(磯田ら2016)、とりわけ核SSRと球果形質の地理的変異のパターンが異なるクロマツにおいても、同様の取り組みが特に重要である。なお、異なる地域の遺伝的変異を導入したと考えられる地域の今後の遺伝的なガイドラインについては、森林遺伝育種の研究者だけでなく、地域自治体・住民等の意向や人文社会学の専門研究者からのアドバイスも必要であり、より学問横断的な取り組みも重要と考えられる。

本研究は、林木育種センター育種研究班(マツノザイセンチュウ抵抗性育種)の重点課題(2011~2015年度)として実施された。本研究の推進にあたり、協同研究者である九州大学の渡辺敦史准教授、田村美帆氏、宮田翔介氏(現広島県庁)、森林総合研究所林木育種センターの山野邊太郎氏、井城泰一氏、松永孝治氏、平尾知士氏をはじめ、同センターの多数の方々にはサンプル採取や解析等に多大なるご協力を頂いた。また、元弘前大学(現同大名誉教授)の長谷川成一氏には、有名松原に関する歴史的史料に基づくアドバイスを頂いた。ここに厚く御礼を申し上げる。

引用文献

- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- Iwaizumi MG, Tsuda Y, Ohtani M, Tsumura Y, Takahashi M (2013) Recent distribution changes affect geographic clines in genetic diversity and structure of *Pinus densiflora*

- natural populations in Japan. *Forest Ecology and Management* 304: 407–416
- 磯田圭哉・那須仁弥・岩泉正和 (2016) アカマツ広域産地試験地の造成. *森林遺伝育種* 5: 223–225
- Iwaizumi MG, Miyata S, Hirao T, Tamura M, Watanabe A (2018) Historical seed use and transfer affects geographic specificity in genetic diversity and structure of old planted *Pinus thunbergii* populations. *Forest Ecology and Management* 408: 211–219
- Iwaizumi MG, Ohtani M, Takahashi M (2019) Geographic cline and climatic effects on cone characteristics of natural populations of *Pinus densiflora* throughout the Japanese archipelago. *Journal of Forest Research* 24: 187–196
- 岩泉正和・宮下久哉・竹原正人・井城泰一・飯野貴美子・渡辺敦史・長谷川成一 (2019) 東北日本の日本海側クロマツ林における詳細な集団遺伝学的解析. *森林遺伝育種学会大会講演要旨集* 8: 7
- Iwaizumi MG, Matsunaga K, Iki T, Yamanobe T, Hirao T, Watanabe A (2021) Geographical cline and inter-seaside difference in cone characteristics related to climatic conditions of old planted *Pinus thunbergii* populations throughout Japan. *Plant Species Biology* 36: 218–229
- 環境省 (2004) 環境省第5回植生調査データ. https://www.biodic.go.jp/download/mesh_vg.html
- 松永孝治・大平峰子・武津英太郎・倉原雄二・千吉良治・倉本哲嗣・高橋誠・杉本博之・富樫一巳 (2014) アカマツとクロマツの抵抗性と感受性家系の植栽林分におけるマツ材線虫病流行の解析. *日本森林学会大会学術講演集* 125: T09–08
- 宮田増男・生方正俊 (1994) クロマツ天然生林におけるアロザイム変異. *日本林学会誌* 76: 445–455
- 宮田増男・生方正俊・今井史夫 (1991) クロマツ天然生林産種子の千粒重および種皮色の変異. *日本林学会誌* 73: 206–210
- 中山 学・小林義雄 (1981) マツ属 *Pinus* Linn. 浅川澄彦・勝田 証・横山敏孝編, 日本の樹木種子 針葉樹, 65–76. 林木育種協会, 東京
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- 杉本博之・大池航史・岩泉正和・磯田圭哉 (2017) マツ材線虫病被害進行地における抵抗性クロマツ品種植栽林の遺伝的構成. *樹木医学研究* 21: 213–214
- 田村 明・三浦真弘・松永孝治・高橋 誠 (2017) 優良品種の開発について: マツノザイセンチュウ抵抗性品種. *森林遺伝育種* 6: 93–97
- Wang XR, Tsumura Y, Yoshimaru H, Nagasaka K, Szmidt AE (1999) Phylogenetic relationships of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast *rbcL*, *matK*, *rpl20-rps18* spacer and *trnV* intron sequences. *American Journal of Botany* 86: 1742–1753
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358–1370

(岩泉正和)

3 ゴヨウマツ (マツ科マツ属)

はじめに

ゴヨウマツ (*Pinus parviflora* Siebold et Zucc.) はマツ科マツ属に属する常緑高木であり、形態的な変異と分布域の違いから変種キタゴヨウが記載されている [var. *pentaphylla* (Mayr) A. Henry]。ゴヨウマツとその変種であるキタゴヨウの間には主に2つの形態的な差異が認められる。キタゴヨウでは成熟した球果の種鱗は球果の軸に対してほぼ直角に達するまで完全に裂開するのに対し、ゴヨウマツの球果は完全には裂開しない。また、キタゴヨウの球果の長さはゴヨウマツのそれよりも長い(矢頭1964)。また、基変種であるゴヨウマツはキタゴヨウに対してヒメコマツと呼ばれることもある。ゴヨウマツは鹿児島県大隅半島の高隈山地を分布の南限とし、岐阜県や愛知県から北の地域では太平洋側のみに分布し、宮城県阿武隈山地を分布の北限としている。キタゴヨウは静岡県気田を分布の南限、岐阜県を西限とし、脊梁山脈と日本海側に沿って分布し、北海道の渡島半島、日高山脈の芽室岳を北限としている。これら2変種は中部山岳の西端や南端にあたる岐阜県、長野県、愛知県および静岡県で分布域が接しており、両変種とも尾根や尾根に接した急斜面に優占する(林1960)。ゴヨウマツは材の削り上がりが良く鋳物の木型やピアノやバイオリンなどの楽器材料としても用いられる。美しい樹形と青みがかった葉色より、庭園樹として賞用され、瑞祥、九重や銀八を初めとした様々な園芸品種が開発されている。

ゴヨウマツはマツ属単維管束亜属(主に五葉のマツが含まれる)の *Quinquifoliae* 節 (*Strobus* 節) の *Strobi* 亜節に属している。この *Strobi* 亜節に属する近縁種はベトナムから中国東南部、台湾を経て我が国まで広く分布しており、*P. parviflora* 複合群として知られている (Mirov 1969)。*P. parviflora* 複合群にはベトナムに分布する *P. dalatensis* Ferré、海南島に分布する *P. fenzeliana* Hand.-Mazz.、台湾に分布する *P. morrisonicola* Hayata、中国の広東省を中心に分布する *P. kwangtungensis* Chun & Tsiang、そして我が国に分布するゴヨウマツが含まれる

(Mirov 1969)。また、同じ *Strobi* 亜節に属し、中国内陸部に分布する *P. armandii* Franch. やその変種で屋久島・種子島に分布するヤクタネゴヨウ [*P. armandii* var. *amamiana* (Koidz.) Hatus.]、雲南省からベトナムにかけて分布する *P. wangii* Hu & Cheng も系統的に非常に近縁と考えられる。ゴヨウマツ、*P. armandii*、*P. kwangtungensis* を含んだマツ属の葉緑体DNAの塩基配列を用いた系統解析の結果、これらの種は非常に近縁で有り、この群(クレード)は同じ *Strobus* 節の *Cembrae* 亜節に属し、我が国からシベリアに分布するハイマツ [*P. pumila* (Pall.) Regel] やヨーロッパに分布する *P. cembra* L. も内包していた (Wang et al. 1999)。よって、分子系統樹からもユーラシア大陸に分布する *Strobus* 節は近縁であり、ベトナムから中国東南部、台湾を経て我が国まで *Strobi* 亜節樹種が分布し、我が国から千島、サハリンを経てシベリア、ヨーロッパにかけて *Cembrae* 亜節樹種が分布している。我が国においては *Cembrae* 亜節に属する樹種はハイマツとチョウセンゴヨウ (*P. koraiensis* Siebold & Zucc.) が分布しており、我が国は *Strobi* 亜節と *Cembrae* 亜節の接点となっており、分布域の重なるキタゴヨウとハイマツの間には浸透性交雑が観察される (Watano et al. 1996、Senjo et al. 1999)。

キタゴヨウとハイマツの浸透性交雑

我が国のハイマツには幾つかの形態変異が報告されている。ハッコウダゴヨウ (*P. × hakkodensis* Makino) はハイマツとキタゴヨウとの自然雑種と考えられた。ハッコウダゴヨウは葉の長さがハイマツより若干長く樹脂溝が2個下面表皮に接して存在しており、球果の種鱗の形状はキタゴヨウに似ているが、種子は極めて小さく不完全な羽を有するか或は持たない(石井1941)。ちなみにハイマツの球果は裂開せず、種子は翼を持たない。キタゴヨウの球果は裂開し、種子は翼を持つ。これは *Cembrae* 亜節と *Strobi* 亜節を分ける最も明確な形態差異となっている。また、クビナガハイマツ

(*P. pumila* var. *kubinaga* Ishii et Kusaka) は、石井 (1941) によって蔵王山域の刈田岳で発見されハイマツの変種とされた。この変種は、球果がハイマツに比べて著しく細長く (長さ7 cm、直径3.5 cm)、かつ柄が長い (1 cm以上)。葉の樹脂溝の位置などはハイマツと一致するが、葉肉内に不整形・厚膜の異型細胞が現れる点が著しく異なる。これらの形態変異はキタゴヨウとハイマツの浸透性交雑に起因している可能性が高い。

マツ属のオルガネラの遺伝性は、葉緑体は父性遺伝し、ミトコンドリアは母性遺伝によって後代に受け継がれる。この特性を利用して Watano et al. (1995, 1996) は谷川岳の浸透性交雑帯において、石井 (1938) に従って形態変異 (針葉内の樹脂道の位置) を調べた上で、葉緑体とミトコンドリアDNA型を調査した。針葉内の厚壁細胞はハイマツ、クビナガハイマツ、ハッコウダゴヨウでは観察されないが、キタゴヨウでは維管束の上下に厚壁細胞が現れる。異型細胞はハイマツ、キタゴヨウ、ハッコウダゴヨウでは出現しないが、クビナガハイマツでは前述のように葉肉内に現れる。ハイマツ、クビナガハイマツ、ハッコウダゴヨウの樹脂道は針葉の切片の中央部分に位置するのに対し、キタゴヨウの樹脂道は中央部分の3分の1より外側に位置するとされている (石井1938)。標高の低い地域では針葉のタイプはキタゴヨウ型であったが、標高1,600 mを超える低木帯では次第に針葉の形態は中間型かハイマツ型になっていた。標高1,940 mを超えると形態はハイマツ型のみが出現していた。しかし、父性遺伝する葉緑体を調べたところ、標高1,940 mまでの個体全てがキタゴヨウタイプの葉緑体を保有していた。一方、母性遺伝するミトコンドリアでは、標高1,700 mの個体と、標高1,500 mの高木1個体以外の全ての個体がハイマツのミトコンドリアを保有していた。 (Watano et al. 1995, 1996)。以上の結果から、ハイマツを種子親、キタゴヨウを花粉親とする交雑がおこり、結果として、一方向性の浸透性交雑が起こっていることが示唆された (図-1)。谷川山系の朝日岳と奥羽山脈の東吾妻山でESTマーカーを用いて核ゲノムの浸透性交雑の程度を調べたところ、寒温帯性の針葉樹林帯を欠く朝日岳では核ゲノムの浸透性交雑の程度は標高と共にゆっくりと変化していたが、寒温帯性の針葉樹林帯の下部にキタゴヨウが分布し、上部にハイマツが分布する東吾妻山では、核ゲノムの浸透性交雑の程度は高くなかつ

た。このことにより、現在の分布パターンにおいてハイマツとキタゴヨウの間に寒温帯性針葉樹林帯のような遺伝子流動の障壁がある場合には浸透性交雑は妨げられることを示している (Watano et al. 2004)。更に Ito et al. (2008) はアポイ岳の浸透性交雑帯において、空中の花粉を捕獲し、花粉中の葉緑体DNAの由来を調べたところ、低標高地に分布するハイマツの開花期に多数のキタゴヨウの空中花粉が存在していることを見いだした。また、ハイマツとキタゴヨウから採取した種子の遺伝解析を行ったところ、ハイマツからはごく僅かにF₁雑種の種子を検出したが、キタゴヨウからは皆無であった。このことから、開花期のずれ、若しくはキタゴヨウを種子親とした場合の交雑不和合性によって一方向性の浸透性交雑が生じている可能性が高い。しかし、雑種個体から種子を採取し、遺伝子解析を行ったところ、雑種個体の種子はキタゴヨウ、ハイマツ、そしてキタゴヨウタイプ、ハイマツタイプの雑種の全てを花粉親として交雑していた。一度F₁雑種が形成されると、開花期のずれによる交配前選択や、交雑不和合性は無くなるということが明らかになった (Ito et al. 2008)。

この浸透性交雑は北海道南部から関東甲信越の山岳地帯で広く観察される。過去の寒冷期には浸透性交雑が現在キタゴヨウの分布する低標高地域でも広範囲に生じ、形態的にはハイマツのような匍匐性の個体が優占したと考えられる。その後の温暖期に再び浸透性交雑を繰り返し、キタゴヨウの形態を取り戻したが、東北地方の奥羽山脈と日高山脈ではハイマツのミトコンドリアがキタゴヨウに高頻度で取り込まれている (Senjo et al. 1999 ; Tani et al. 2003)。

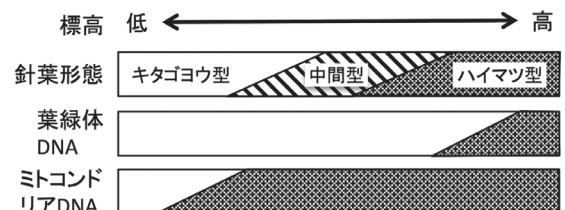


図-1 谷川山系における標高、針葉形態、葉緑体DNAおよびミトコンドリアDNA間の関係概念図。葉緑体DNAはキタゴヨウからハイマツへ、ミトコンドリアDNAはハイマツからキタゴヨウへ浸透している。Watano et al. (1996) を改変。

ゴヨウマツの地理的遺伝構造

アイソザイムを用いた11座の解析結果によると、核DNAの集団間分化の程度は小さく、地理的な遺伝的構造も見いだせなかった。しかし、ミトコンドリアDNAの遺伝的分化の程度は非常に大きかった(表-1)。島モデルを仮定し、有効な集団サイズと移住率の積($N_e m$)を算出すると、この値は5.4となった。すなわち、この推定値は1より大きく、ゴヨウマツの移住の効果は遺伝的浮動の効果よりも大きいと言える。後述するミトコンドリアDNAの制限酵素多型から算出した $N_e m$ は0.075であったので、この値は1よりも小さく、遺伝的浮動の効果が移住の効果を上回っている。ミトコンドリアDNAの有効な集団サイズは核のその半分であるが、 $N_e m$ の差は有効な集団サイズの差を遙かに上回っている。この違いは先述の核、ミトコンドリア(オルガネラ)DNAの遺伝性の違いによる散布様式の違いから生じており、核DNAは両性遺伝するので、花粉および種子によって散布されるのに対し、ミトコンドリアDNAは母性遺伝なので、種子によってしか散布されない。すなわち、花粉による集団間の移住率が非常に大きいと言える(Tani et al. 2003)。

ゴヨウマツの2変種間(ゴヨウマツとキタゴヨウ)の遺伝的差異も核DNAでは非常に小さかったが、ミトコンドリアDNAでは非常に大きかった。このことは同様に花粉を介した2変種間の遺伝子流動は非常に大きく、種子を介した2変種間の遺伝子流動が非常に小さいことを示している。中部山岳の南端に位置する王滝川の集団を除いてミトコンドリアDNAの制限酵素断片長多型は両変種間で共通のハプロタイプは検出されなかった。Tani et al. (2003)ではミトコンドリアDNAに座乗する2遺伝子(*cob*と*nad3*)内および近傍の制限酵素断片長多型を用いているが、ゴヨウマツの多くが*cob*がE型、*nad3*がD型のハプロタイプであった(組み合わせでVI型)。一方、キタゴヨウはハイ

マツからの浸透性交雑によるハイマツ由来のミトコンドリアDNAを除くと、*cob*がC型、*nad3*がA型のハプロタイプであった(組み合わせでIII型)。王滝川ではゴヨウマツで典型的なVI型、キタゴヨウで典型的なIII型の両ハプロタイプとも検出されず、2つの独特なハプロタイプが検出された。このうち多数を占めるI型は*cob*が他集団に現れない独自のA型であったが、*nad3*はゴヨウマツと同様のD型であった。もう一つの小数検出されたIV型は*cob*がキタゴヨウと同じC型であったが、*nad3*は他集団では見られないC型であった。このようにゴヨウマツとキタゴヨウの交雑が起こっていると考えられている地域ではミトコンドリアDNAの構造変異などの突然変異が生じていることが示唆された(図-2)。

核DNAの集団間の遺伝的差異は非常に小さかったが、出現確率の低いアレル(対立遺伝子)(=レアアレル)の数を比較すると、西日本のゴヨウマツ集団ではほとんどレアアレルが検出されなかった。レアアレルの比較はキタゴヨウ集団ではハイマツからの浸透性交雑もあるので注意を要するが、同じゴヨウマツが分布する福島県の浪江集団ではキタゴヨウ集団と同レベルの6個のレアアレルが検出されていることを考えると、最終氷期が終了してから現在に至る温暖期において小集団化が進み、遺伝的浮動によって遺伝的多様性を消失している過程にあると考えられる(Tani et al. 2003)。

一方、ミトコンドリアDNAの集団間の遺伝的差異の程度は非常に大きかった。ゴヨウマツでは福島県の阿武隈山地から太平洋側の分布域を通して広島県の寂地峡、愛媛県の石鎚山まで単一のハプロタイプ(VI型)が検出された。しかし、宮崎県の五葉岳では全く異なるハプロタイプ(V型)が検出された。これは更に南に分布する同じ*Strobi*亜節に属するヤクタネゴヨウと関係している可能性も考慮する必要がある。キタゴヨウでは分布域を通じてゴヨウマツとは異なる単一のハプロタイ

表-1 核ゲノムに座乗するアロザイム座とミトコンドリアDNAの制限酵素多型を用いたゴヨウマツ(2変種)の遺伝子多様度と遺伝子分化係数

| | 全集団の 遺伝子多様度 (H_T) | 2変種内の 遺伝子多様度 (H_V) | 集団内の 遺伝子多様度 (H_S) | 2変種間の 遺伝子分化係数 (G_{VT}) | 集団間の 遺伝子分化係数 (G_{ST}) |
|-------------|-----------------------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------------------|---------------------------------|
| アロザイム座(平均値) | 0.272 | 0.271 | 0.259 | 0.001 | 0.044 |
| ミトコンドリアDNA | 0.708 | 0.425 | 0.092 | 0.401 | 0.807 |

Tani et al. (2003) を改変。

プ(III型)が検出されたが、日高山脈の幌満川流域と蔵王山麓では供試した全ての個体のミトコンドリアがハイマツのミトコンドリア(II型)と置き換わっていた。東北の八甲田山と飯豊山では半数弱の個体がハイマツのミトコンドリアを獲得していた(図-2)。

隔離小集団化したゴヨウマツの保全

ゴヨウマツの集団は森林開発や地球温暖化のため小集団・孤立化が進み、主に他個体との交配によって次世代が生じるマツ属においては、自殖の増加とそれによる近交弱勢が危惧されている。前述のように西日本のゴヨウマツ集団ではレアアルルの数が減少していた。しかし、平均ヘテロ接合度の期待値に対する観察値の減少は九州の五葉山集団を除いては顕著では無く、近親交配によるホモ接合体の増加は今のところ顕著ではない(Tani et al. 2003)。

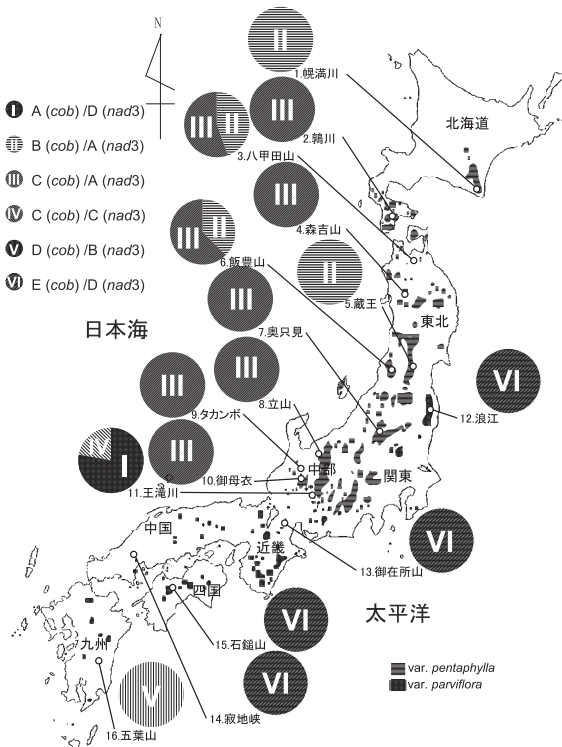


図-2 変種ゴヨウマツ (var. parviflora) と変種キタゴヨウ (var. pentaphylla) の天然分布およびサンプリング集団の位置とミトコンドリアハプロタイプ分布。Tani et al. 2003を改変。

房総半島のゴヨウマツ集団においても小集団化と孤立化が深刻で、2000年に行われたセンサスでは過去25年以内に80%の個体が枯死し、生残個体数は100個体以下であった(尾崎ら2001)。そこで、Iwasaki et al. (2013)はマイクロサテライトマーカーを開発し、房総半島に残されたゴヨウマツ分集団の遺伝構造と、各分集団内の種子採取木(母樹)から採取した種子の他殖率および種子の父性解析による花粉散布パターンを調査した。比較対象とした個体数の多い両神山の集団と比べて、房総半島集団の遺伝的多様性の大きさは遜色なく、個体数が100個体未満に低下した現在でさえ高い遺伝的多様性を維持していた。しかし、採取した充実種子を用いて他殖率を測定してみると、他殖率(t_m)は両神山集団に比べて著しく低かった(表-2)。また、交配様式の解析に供試した種子集団の花粉親の類似性を表す父性相関係数(r_p)は両神山集団に比べて高く、種子集団に花粉親として貢献した個体数を表す有効な花粉親数(N_{ep})は1.64個体と低かった。このことはごく少数の近隣個体が花粉親として交配に貢献していることを示している。遺伝解析は充実種子を用いて行っているが、房総集団での充実種子は全生産種子量の約20%に過ぎなかった。残りの80%の非充実種子(しいな)は自殖によるものか、花粉不足による未交配によるものか分からないが、個体密度の低下によって他個体の花粉が十分に散布されていないことが明らかになった。さらに、他個体の花粉を人工交配したところ、充実種子の割合は劇的に増加した(池田ら2005)。

房総半島集団における各母樹の他殖率は母樹周辺の他個体の分布密度に依存しており(Iwasaki et al. 2013)、隔離・小集団化した遺存集団では健全

表-2 ソフトウェアMLTRで推定した房総半島と両神山のゴヨウマツ集団における交配様式

| | 房総半島 集団 | 両神山 集団 |
|---------------------------|------------|-----------|
| 種子採取木の数 | 16 | 14 |
| 遺伝分析を行った種子の数 | 145 | 118 |
| 複数座から推定した 他殖率(t_m) | 0.277 | 0.778 |
| 単一座から推定した 他殖率(t_s) | 0.198 | 0.549 |
| 二親性近交係数($t_m - t_s$) | 0.079 | 0.229 |
| 父性相関係数(r_p) | 0.611 | 0.036 |
| 有効な花粉親数(N_{ep}) | 1.64 | 27.78 |

Iwasaki et al. (2013)を改変。

な交配を維持するための密度管理が必要であることが示された。

引用文献

- 林 弥栄 (1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- 石井盛次 (1938) 葉の構造より區別せられたるハヒマツの諸型と其の分布 (豫報). 日本林学会誌 20: 309-324
- 石井盛次 (1941) ハヒマツ並びに北日本産五葉松類の諸型と其の分布 (IV). 日本林学会誌 23: 47-55
- 池田裕行・遠藤良太・尾崎煙雄 (2005) 房総半島におけるヒメコマツの保全 - 人工交配による種子の稔性向上 -. 林木の育種「特別号」2005: 10-13
- Ito M, Suyama Y, Ohsawa TA, Watano Y (2008) Airborne-pollen pool and mating pattern in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla*. *Molecular Ecology* 17: 5092-5103
- Iwasaki T, Sase T, Takeda S, Ohsawa TA, Ozaki K, Tani N, Ikeda H, Suzuki M, Endo R, Tohei K, Watano Y (2013) Extensive selfing in an endangered population of *Pinus parviflora* var. *parviflora* (Pinaceae) in the Boso Hills, Japan. *Tree genetics & Genomes* 9: 693-705
- Mirov N T (1967) The Genus *Pinus*. The Ronald Press Company, New York
- 尾崎煙雄・藤平量郎・大場達之・齋木建一・木村陽子・福田 洋・藤田素子 (2001) 房総のヒメコマツ個体群の現状. 房総のヒメコマツ研究グループ編, 房総丘陵におけるヒメコマツ個体群の緊急調査報告書, 房総のヒメコマツ研究グループ, 千葉, pp 20-27
- Senjo M, Kimura K, Watano Y, Ueda K, Shimizu T (1999) Extensive mitochondrial introgression from *Pinus pumila* to *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 112: 97-105
- Tani N, Maruyama K, Tomaru N, Uchida K, Araki M, Tsumura Y, Yoshimaru H, Ohba K (2003) Genetic diversity of nuclear and mitochondrial genomes in *Pinus parviflora* Sieb. & Zucc. (Pinaceae) populations. *Heredity* 91: 510-518
- Wang XR, Tsumura Y, Yoshimaru H, Nagasaka K, Szmidi AE (1999) Phylogenetic relationship of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast *rbcL*, *matK*, *rpl20-rps18* spacer, and *trnV* intron sequences. *American Journal of Botany* 86: 1742-1753
- Watano Y, Imazu M, Shimizu T (1995) Chloroplast DNA Typing by PCR-SSCP in the *Pinus pumila*-*P. parviflora* var. *pentaphylla* Complex (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 108: 493-499
- Watano Y, Imazu M, Shimizu T (1996) Spatial distribution of cpDNA and mtDNA haplotypes in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 109: 403-408
- Watano Y, Kanai A, Tani N (2004) Genetic structure of hybrid zones between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae) revealed by molecular hybrid index analysis. *American Journal of Botany* 91: 65-72
- 矢頭献一 (1964) 図説樹木学 針葉樹編. 朝倉書店, 東京 (谷 尚樹)

4 ハイマツ (マツ科マツ属)

はじめに

ハイマツ [*Pinus pumila* (Pall.) Regel] はマツ科マツ属単維管束亜属に属する常緑低木である。わが国には、マツ属単維管束亜属の3種2変種が分布するが、これらの種はハイマツを除き森林帯を構成することがないので、単純林を見ることはない。しかし、ハイマツの水平的分布は離散的であるが、多数の山岳にハイマツ帯が出現する(図-1)。わが国のハイマツの垂直分布は標高50–3,180 mである。また、ハイマツ帯の比高は200 m以上に及ぶ地域もある。特に、北海道では大雪山系・知床連山・日高山脈、本州では飛騨山脈・赤石山脈に広大なハイマツ帯が広がる。沖津(1984)は北海道の森林限界高度と雨量指数(WI) 15 °C・月の等高線を詳細に調べた結果、森林限界は特定のWI値には関係なく、山頂から高度200–500 m下方に出現することを見出した。この高度において冬期にはハイマツは積雪に埋没しているため、風衝作用や寒乾害を受ける可能性が低いが、寒温帯性の針葉樹は樹体が積雪に完全に埋没できず、積雪の保護を受けられない。また、小泉(1988)は主に粗大な岩塊からなる化石周氷河斜面の一部にはハイマツは生育できるが、オオシラビソなど寒温帯由来の針葉樹でも生育できず、森林限界が低下していることを見いだした。温度条件的には日本のハイマツ帯は亜高山帯もしくは亜寒帯の植生帯と見なすことができ、日本の高山帯は森林限界以上の地帯とするよりも、ハイマツ帯上限以上の地帯と定義する方が妥当であり(Yanagimachi and Ohmori 1991)、ハイマツ帯は亜高山帯・亜寒帯の植生帯と見なすことができる(沖津 1985)。

中生代のマツ属樹種の化石については幾つかの報告がある。ジュラ紀の化石がサハリンで、白亜紀の化石が朝鮮半島で発見されている。続く新生代第3紀のマツ属樹種の化石については多くの報告があり、わが国には少なくとも、漸新世と鮮新世の両時代に単維管束亜属の*P. amamiana* Koidz.[*P. arandii* var. *amamiana* (Koidz.) Hatus.]、*P. koraiensis* Siebold et Zucc.、*P. parviflora* Siebold et

Zucc.、*P. protodiphylla* Mikiが分布していたことが判っている。また、中新世には*P. trifolia* Mikiが分布していた(Mirov 1967)。この5樹種のうち、前3種は現在も生育している。現存しない後2種のうち、*P. protodiphylla*は2葉で、*P. trifolia*は単維管束亜属と複維管束亜属の中間の形態的特徴があった。ハイマツに関しては、Mirov(1967)は、第3紀にカムチャッカ半島にハイマツが分布していたと記述しているが、わが国の洪積世や鮮新世から植物遺体は報告されていない(北村・村田 1979)。しかし、大陸とわが国が陸続きになった時期に、大陸からサハリンもしくはクリル諸島経由でわが国に進入してきたと考えられる。最終氷期においてハイマツ群落もしくは寒温帯性樹種の森林が成立可能な地域は稜線から遠いので気温以外の要因に

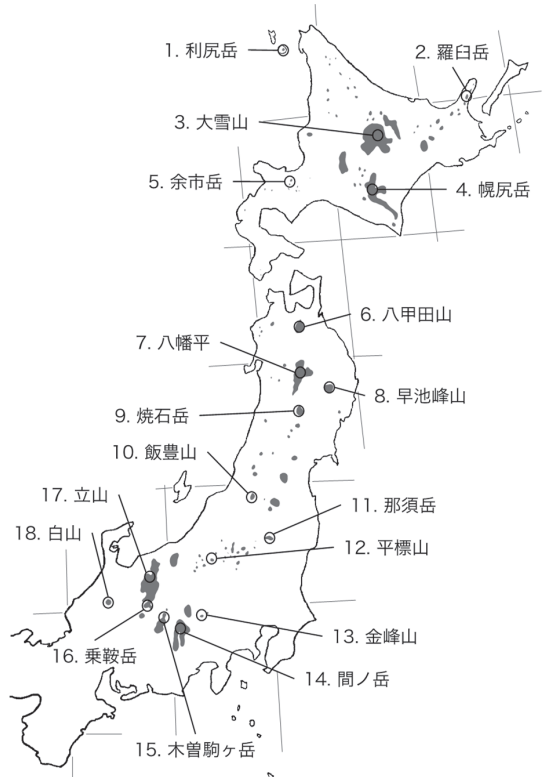


図-1 わが国におけるハイマツの天然分布(林 1960)とサンプリングを行った集団の位置

よる森林排除作用は期待できず、ハイマツ群落の成立可能な地帯にはハイマツでなく寒温帯性樹種が分布し、ハイマツ帯は消滅していたと考えられる(沖津1991)。しかし、離散的なハイマツ群落が森林限界付近、湿原・崩壊地・岩礫地などの非森林部分、および山腹斜面の森林の林床などに分布していたと考えられる。

一般に2葉・3葉のマツは維管束が複数有り、複雑維管束亜属(Subgenus: *Pinus* L.) と5葉のマツは維管束が1つしかないことから単維管束亜属[Subgenus: *Strobus* (D.Don)]に分類されてきた(但し、一部例外がある)。我が国には単維管束亜属に属するマツは3種2変種が分布している。ハイマツ、ゴヨウマツ(*P. parvifolia*)とその変種のキタゴヨウ[*P. parvifolia* var. *pentaphylla* (Mayr) A.Henry]とチョウセンゴヨウ(*P. koraiensis*)、中国南部・台湾に分布するタカネゴヨウ(*P. armandii*)の変種と考えられているヤクタネゴヨウ(*P. armandii* var. *amamiana*)である。これらの中でゴヨウマツとタカネゴヨウは*Strobi*亜節に属するのに対し、ハイマツとチョウセンゴヨウは*Cembrae*亜節に属している。*Cembrae*亜節に属する種は世界で僅か5種しかなく、北米に分布する*P. albicaulis* Engelm.、ヨーロッパ大陸を広く覆うように分布する*P.*

cembra L.、ユーラシア大陸のシベリアに分布する*P. sibirica* Du Tourとアジアに分布するチョウセンゴヨウとハイマツが存在する。これらの種は球果が裂開せず、種子に翼がないという特徴を持っており、英語では総称してstone pineと呼ばれている。我が国のハイマツには幾つかの形態変異が観察される。クビナガハイマツ(*P. pumila* var. *kubinaga* Ishii et Kusaka)は、石井(1941)によって蔵王山城の刈田岳で発見されハイマツの変種とされた。この変種は、球果がハイマツに比べて著しく細長く(長さ7 cm、直径3.5 cm)、かつ柄が長い(1 cm以上)。葉の樹脂溝の位置などはハイマツと一致するが、葉肉内に不整形・厚膜の異型細胞が現れる点が著しく異なる。ハッコウダゴヨウ(*P. × hakkodensis* Makino)はハイマツとキタゴヨウとの自然雑種と考えられた。ハッコウダゴヨウは葉の長さがハイマツより若干長く樹脂溝が2個下面表皮に接して存在しており、球果の種鱗の形状はキタゴヨウに似ているが、種子は極めて小さく不完全な羽を有するか或いは持たない(石井1941)。なお、ハイマツとキタゴヨウの浸透性交雑については本書の4.3ゴヨウマツを参照されたい。

表-1 我が国のハイマツ18集団における集団内の遺伝的変異

| サンプリング 集団および その地方 | サンプル サイズ | 座あたりのアレル数 (N_A) | アレリックリッチネス (A_R) | ヘテロ接合度 | |
|-------------------------|-------------|------------------------|-------------------------|------------------|------------------|
| | | | | 観察値 (H_O) | 期待値 (H_E) |
| 1 利尻岳・北海道 | 48 | 2.26 (0.17) | 2.069 (0.691) | 0.237 (0.049) | 0.260 (0.052) |
| 2 羅臼岳・北海道 | 48 | 2.37 (0.23) | 2.205 (0.887) | 0.240 (0.050) | 0.256 (0.050) |
| 3 大雪山・北海道 | 48 | 2.53 (0.29) | 2.312 (1.067) | 0.243 (0.050) | 0.249 (0.050) |
| 4 幌尻岳・北海道 | 48 | 2.26 (0.21) | 2.131 (0.910) | 0.234 (0.047) | 0.250 (0.049) |
| 5 余市岳・北海道 | 48 | 2.16 (0.24) | 2.030 (0.878) | 0.239 (0.047) | 0.259 (0.050) |
| 6 八甲田山・東北 | 49 | 2.21 (0.14) | 2.108 (0.556) | 0.248 (0.040) | 0.256 (0.039) |
| 7 八幡平・東北 | 48 | 2.21 (0.21) | 2.076 (0.757) | 0.285 (0.049) | 0.286 (0.047) |
| 8 早池峰山・東北 | 48 | 2.11 (0.17) | 2.017 (0.695) | 0.253 (0.045) | 0.269 (0.045) |
| 9 焼石岳・東北 | 48 | 2.00 (0.13) | 1.901 (0.559) | 0.227 (0.044) | 0.224 (0.042) |
| 10 飯豊山・東北 | 48 | 1.95 (0.12) | 1.885 (0.495) | 0.205 (0.045) | 0.225 (0.043) |
| 11 那須岳・関東 | 48 | 2.05 (0.16) | 1.952 (1.579) | 0.205 (0.038) | 0.208 (0.039) |
| 12 平標山・関東 | 48 | 2.05 (0.14) | 1.957 (0.649) | 0.184 (0.041) | 0.206 (0.043) |
| 13 金峰山・関東 | 41 | 1.95 (0.14) | 1.836 (0.590) | 0.207 (0.051) | 0.194 (0.047) |
| 14 間ノ岳・中部 | 48 | 1.89 (0.15) | 1.801 (0.567) | 0.175 (0.043) | 0.179 (0.044) |
| 15 木曾駒ヶ岳・中部 | 48 | 2.00 (0.11) | 1.853 (0.465) | 0.174 (0.041) | 0.183 (0.042) |
| 16 乗鞍岳・中部 | 48 | 2.16 (0.18) | 2.024 (0.743) | 0.204 (0.047) | 0.211 (0.047) |
| 17 立山・中部 | 48 | 1.79 (0.14) | 1.721 (0.574) | 0.191 (0.050) | 0.191 (0.047) |
| 18 白山・中部 | 48 | 1.84 (0.14) | 1.704 (0.522) | 0.134 (0.038) | 0.151 (0.042) |
| 平均値 | 47.7 | 2.10 (0.17) | 1.977 (0.162) | 0.216 (0.045) | 0.225 (0.045) |

括弧内の値は標準誤差。

表-2 日本とロシアのハイマツ集団の遺伝的変異の比較

| | 調査地域 | 集団数 | 座あたりのアレル数 (N_A) | 平均ヘテロ接合度 | |
|-----|--------------------------|-----|------------------------|---------------|---------------|
| | | | | 観察値 (H_O) | 期待値 (H_E) |
| 日本 | 日本全体 | 18 | 2.10 | 0.216 | 0.223 |
| | 北海道・北東北 ^a | 8 | 2.26 | 0.247 | 0.258 |
| ロシア | カムチャッカ半島 ^b | 3 | 2.27 | — | 0.239 |
| | チェクチ地方とサハリン ^c | 5 | 2.00 | 0.288 | 0.257 |

^a集団1～8、^bKrutovskii et al. (1990)、^cGoncharenko et al. (1993)。

ハイマツの集団内の遺伝的変異

集団内の遺伝的多様性の大きさを表す統計量として、座あたりのアレル (対立遺伝子) 数 (N_A)、アレリックリッチネス (A_R)、平均ヘテロ接合度の観察値 (H_O) および平均ヘテロ接合度の期待値 (H_E) を表-1に示した (Tani et al. 1996 ; 谷 2002)。我が国に分布するハイマツの集団内の多様性は高かった。Hamrick et al. (1992) がまとめた長寿命の本木性植物における集団内の遺伝的変異の大きさと比較しても、我が国のハイマツの遺伝的変異の大きさは高かったが、ロシアのハイマツよりは若干低い値を示した。しかし、北方に分布する8集団ではロシアのハイマツと同程度の遺伝的変異の大きさを示した。(表-2)。ハイマツは最終氷期以前にわが国に侵入してきたと考えられるが、分布の中心に近いチェクチ地方やサハリン、カムチャッカ半島と同程度の遺伝的変異を保有している (Goncharenko et al. 1992, 1993; Krutovskii et al. 1990; Politov and Krutovskii 1994)。しかし、最終氷期にはハイマツ帯の存在は否定的に考えられている (例えば沖津1985, 1991 ; 吉井・折谷1987)。遺伝的変異の大きさが分布の中心に近いロシアの集団と同程度に維持されていることから、この時期にハイマツ帯は消滅したが、ハイマツの集団サイズが減少したとは考えられない。花粉分析の結果によると、現在ハイマツの分布しない地域でハイマツと考えられる花粉 (ゴヨウマツ類と区別することは困難であるが) が高率で見つかることから (Sakaguchi 1987 ; 辻1985 ; 津田1990)、最終氷期には、より低標高の地域にハイマツ帯を形成すること無く、岩礫地や湿原の周囲など高木と競合しない場所でもかなりの個体数を維持していた可能性が高い。その後、気候が温暖になるにつれて、現在の分布様式と同じように山頂部にハイマツ帯を形成するようになり、一部の低標高の山岳 (特に南東北) では、集団サイズが小さくなったと予想される。しかしハイマツは栄養繁殖を行うととも

に (Tani et al. 1998)、世代時間も非常に長く、遺伝的浮動によって遺伝的変異の大きさが減少するのに十分な世代交代が行われていないと考えられる (Tani et al. 1996 ; 谷1996)。

ハイマツの集団間の遺伝的差異と遺伝的変異のクライン

最も古いハイマツの花粉の発見は北海道の剣淵盆地で32,000年前 (¹⁴Cによる年代計測) の地層からハイマツと考えられる花粉が見つかった (小野・五十嵐1991)。よって、それ以前の氷期に大陸からハイマツが侵入し、わが国の中部山岳まで広がったと考えられる。集団内の遺伝的多様性を見ると、北の集団ほど遺伝的変異のレベルが高く、南の集団ほどこのレベルが低い遺伝的変異のクラインが観察される。このクラインはハイマツ集団の南進時に創始者効果の結果だと考えられる。ただし、遺伝的変異の統計量として、平均ヘテロ接合度を見た場合、北東北 (八甲田山、八幡平、早池峰山) の集団は北海道集団の値よりも大きい値を示している。これは過去にこの地域でキタゴヨウとの浸透性交雑が激しく生じており (Senjo et al. 1999 ; Tani et al. 2003)、その隔離中絶によるワーランド効果の可能性が考えられる。座あたりのアレル数やアレリックリッチネスは北東北の集団は概ね北海道集団より低い値を示し、北から南へ頻度の低い遺伝子が消失する創始者効果の影響を反映している (表-1)。その後の温暖化時には、ハイマツ集団はそれぞれの山頂付近にハイマツ帯を形成し、隔離分布しており、遺伝的浮動によって集団間の遺伝的分化が生じたと考えられる。集団間の遺伝的分化の程度を表す統計量である G_{ST} の値は0.170であり (Tani et al. 1996)、この値は分布域が限られ、集団が離散的なマツ属樹種の値と類似している (例えば Millar 1983 ; Furnier and Adams 1986)。海峡で隔てられた北海道と本州の

グループの間で最も大きな遺伝的分化は観察されず、北海道と北東北グループ(集団No. 1~8)、と南東北と関東甲信越のグループ(集団No. 9~18)の間で観察される(図-1, 2)。この遺伝的分化のパターンは葉緑体DNAを用いた幾つかの高山植物の遺伝的分化のパターンと一致する(Fujii and Senni 2006)。これは過去の気候変動の温暖期に山岳の標高が低い東北地方では、ハイマツ帯と共に生育する多くの高山植物が消失し、その後の寒冷期に逃避地であった北海道と中部山岳より、ハイマツが高山植物と共に再侵入した歴史を示唆している。

用いた19推定アロザイム座毎に見てみると8座において北方の集団で高い遺伝的変異を示し、南方の集団で低い遺伝的変異を示す上述のクラインを検出した(図-3)。しかし、4座ではハイマツのわが国への侵入過程では説明できない、南方の集団で遺伝的変異が高く北方の集団で遺伝的変異が低いというクラインを検出した(図-4)。特に、本州の集団で観察できるG2d推定座のeアレルは北海道の集団では観察できなかった。このクラインが形成された原因は不明であるが、分布変遷や集団サイズの変化、移住など自然選択に対し中立な過程で形成された場合、ゲノム全体に影響すると考えられるので、これら4座かその周辺のゲノム領域に関わる特徴的な過程によって生じたと考えられる。よって、これらの推定座もしくはその周辺領域は北方から南方への環境勾配と関連している可能性が考えられる。それ以外の仮説としては南方に分布の中心があるキタゴヨウとの浸透性交

雑によってアレルのホモプラシー(相同性)が生じにくい座では遺伝的変異が高くなっている可能性も考えられるが、最も浸透性交雑が頻繁に起こったと考えられるのは標高の低い東北地方であり(Senjo et al. 1999 ; Tani et al. 2003)、浸透性交雑だけに原因を求めるのは困難である。

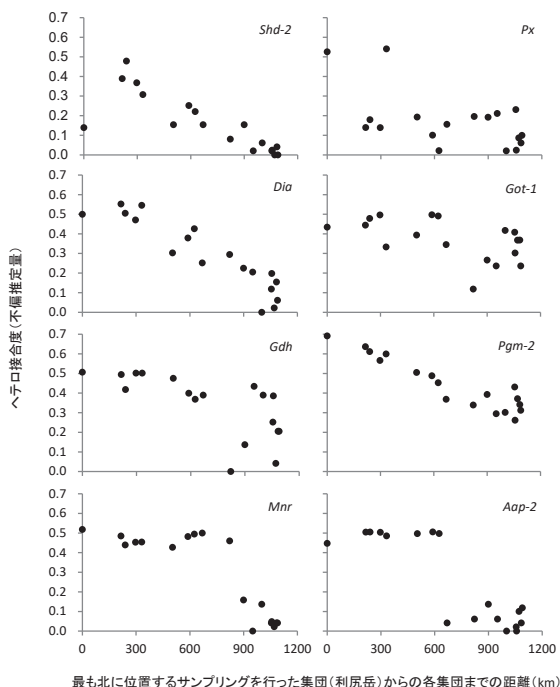


図-3 アロザイム8座で観察された利尻島を起点とした距離と遺伝的変異の大きさの関係。Tani et al. (1996) を改変。

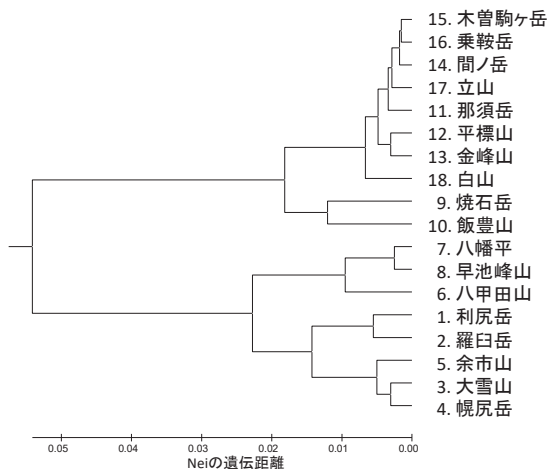


図-2 解析を行ったハイマツ18集団間の遺伝距離に基づいた樹状図。Tani et al. (1996) を改変。

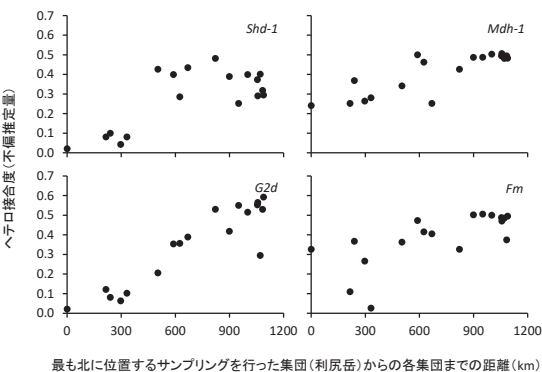


図-4 アロザイム4座で観察された利尻島を起点とした距離と遺伝的変異の大きさの関係。Tani et al. (1996) を改変。

おわりに

本稿は「わが国に分布するハイマツ集団の遺伝的変異とそのクライン」(林木の育種 181 巻)と「北海道に分布するハイマツの遺伝特性-北海道と本州集団の比較-」北海道の林木育種 44 巻を中心に再構成した。その際、著者が 1990 年代に筑波大学において行った研究データを改めて見直したところ、特に *G2d* 推定座で見られるような南方の集団で遺伝的変異が高いクラインは、分析技術が進んだ現在、改めて最新の分析機器を用いて解析し直すと新たな知見が得られると感じている。

末筆ながら、本研究を遂行するのに支えて頂いた大庭喜八郎教授、荒木眞之助教授、戸丸信弘助手、津村義彦森林総研主研、倉本哲嗣大学院生、戸丸智恵美技官(公職は当時のもの)にお礼を申し上げる。

引用文献

- Fujii N and Senni K (2006) Phylogeography of Japanese alpine plants: biogeography importance of alpine region of Central Honshu in Japan. *Taxon* 55: 43–52
- Furnier GR, Adams WT (1986) Geographic patterns of allozyme variation in Jeffrey pine. *American Journal of Botany* 73: 1009–1015
- Goncharenko GR, Padutov VE, Silin AE (1992) Population structure, gene diversity, and differentiation in natural populations of Cedar pines (*Pinus subsect. Cembrae, Pinaceae*) in the USSR. *Plant Systematic and Evolution* 182: 121–134
- Goncharenko GR, Padutov VE, Silin AE (1993) Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. *Silvae Genetica* 42: 237–253
- 林 弥栄 (1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *Population Genetics of Forest Trees, Forestry Sciences* 42: 95–124
- 石井盛次 (1941) ハイマツ並に北日本産五葉松類の諸型と其の分布 (IV). *日本林学会誌* 23: 47–55
- 北村四郎・村田 源 (1979) 原色日本植物図鑑・木本編 II. 427. 保育社, 大阪
- 小泉武栄 (1988) 高山の寒冷気候下における岩屑の生産・移動と植物群落 VII. 北アルプス蝶ヶ岳の強風地植物群落. *日本生態学会誌* 38: 201–210
- Krutovskii KV, Politov DV, Altukhov YP (1990) Genetic differentiation between Eurasian cedar pines for isozyme loci. *Genetika* 26: 694–707 (in Russian) English translation published by Plenum Publishing Corp. in *Soviet Genetics*, 440–450
- Millar CI (1983) A steep cline in *Pinus muricata*. *Evolution* 37: 311–319
- Mirov NT (1967) *The Genus Pinus*. The Ronald Press Company, New York, pp 540–568
- 沖津 進 (1984) ハイマツ群落と日本の高山帯の位置づけ. *地理学評論* 57: 791–802
- 沖津 進 (1985) 北海道におけるハイマツ帯の成立過程からみた植生帯構成について. *日本生態学会誌* 35: 113–121
- 沖津 進 (1991) ハイマツ群落の現在の分布と生長からみた最終氷期における日本列島のハイマツ帯. *第四紀研究* 30: 281–290
- 小野有五・五十嵐八枝子 (1991) 北海道の自然史. 131–156. 北海道大学図書刊行会, 札幌
- Politov DV, Krutovskii KV (1994) Allozyme polymorphism, heterozygosity, and mating system of stone pines. *Proceedings—International Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment, the Status of Our Knowledge; 5–11 September 1992; St. Moritz, Switzerland; USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-209: 36–42*
- Sakaguchi Y (1987) Climatic changes in central Japan since 38,400y.B.P.—Viewed from palynological study on Ozegahara deposits. *Bulletin of the Department of Geography, University of Tokyo* 10: 1–10
- Senjo M, Kimura K, Watano Y, Ueda K, Shimizu T (1999) Extensive mitochondrial introgression from *Pinus pumila* to *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 112: 97–105
- Tani N, Tomaru N, Araki M, Ohba K (1996) Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1454–1462
- Tani, N., Tomaru, N., Tsumura, Y., Araki, M. and Ohba, K. 1998. Genetic structure within a Japanese stone pine (*Pinus pumila* regel) population on Mt. Aino-dake in central Honshu, Japan. *Journal of Plant Research* 111: 7–15
- Tani N, Maruyama K, Tomaru N, Uchida K, Araki M, Tsumura Y, Yoshimaru H, Ohba K (2003) Genetic diversity of nuclear and mitochondrial genomes in *Pinus parviflora* Sieb. & Zucc. (Pinaceae) populations. *Heredity* 91: 510–518
- 谷 尚樹 (1996) わが国に分布するハイマツ集団の遺伝的変異とそのクライン. *林木の育種* 181: 7–12

谷 尚樹 (2002) 北海道に分布するハイマツの遺伝特性
-北海道と本州集団の比較-. 北海道の林木育種 44:
23-26

津田美弥子 (1990) 長野県入笠山大阿原湿原堆積物の
花粉分析. 第四紀研究 29: 439-446

辻 誠一郎 (1985) 最終氷期以降の植生史. 月刊地球 72:
333-337

Yanagimachi O, Ohmori H (1991) Ecological status of *Pinus
pumila* scrub and the lower boundary of the Japanese alpine
zone. Arctic and Alpine Research 23: 424-435

吉井亮一・折谷隆志 (1987) 立山、天狗平における湿
原堆積物についての花粉分析. 植物地理・分類研究
35: 127-136

(谷 尚樹)

5 カラマツ（マツ科カラマツ属）

はじめに

カラマツ [*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière] はマツ科カラマツ属に属する日本に固有の落葉針葉樹である。カラマツ属には北半球の北方林に優占するシベリアカラマツ [*L. sibirica* (Münchh.) Ledeb.] やダフリアカラマツ [*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. ex Kuzen.]、アメリカカラマツ [*L. laricina* (Du Roi) K.Koch] が含まれる。樹種間で形態が連続的であり、種間雑種も多いため、特にユーラシアに分布するカラマツ属の分類には議論がある。これまでに10種から16種が記載されているが、広く認められているのは10種である (Farjon 1990)。サハリンと千島列島南部 (択捉島と色丹島) に分布するグイマツ [*Larix gmelinii* var. *japonica* (Maxim. ex Regel) Pilg.] は、最終氷期には北海道と本州にも分布していたが、晩氷期から後氷期初頭の温暖化とともに絶滅し、現在、日本には本州にカラマツだけが分布する (守田2000 ; Ooi 2016)。オルガネラゲノムを用いた系統地理学的研究 (Polezhaeva et al. 2010) では、カラマツは、氷期に陸橋でつながっていた南サハリンや千島列島、朝鮮半島のダフリアカラマツ (広義) に最も近縁であることが示唆されている。

カラマツの天然分布域は、本州北部の一部と中央部の冷温帯上部から寒温帯まで (標高900 mから2800 mまで) の限られた地域であり、南限は南アルプスの天狗石山・山住山、北限は分布の中心から約300 kmも離れた蔵王山の馬ノ神岳である (図-1; 林1960)。この馬ノ神岳のカラマツは、1932年に発見されたものであり、発見当時は30個体であったが現在では11個体が残存するのみである (織田2003)。カラマツは乾燥地や瘠悪地にも生える陽樹の先駆種であり、地すべり地や雪崩跡、川原、溶岩流、火山灰地、伐採跡地などに生育する (山中1990)。また、カラマツは幼齢時の成長が早く、耐寒性をもつことから、寒冷地に植栽される重要な造林樹種の1つとなり、第二次世界大戦後、特に北海道、岩手、長野で盛んに造林されてきた。その面積は、人工林総面積の約10% (約100

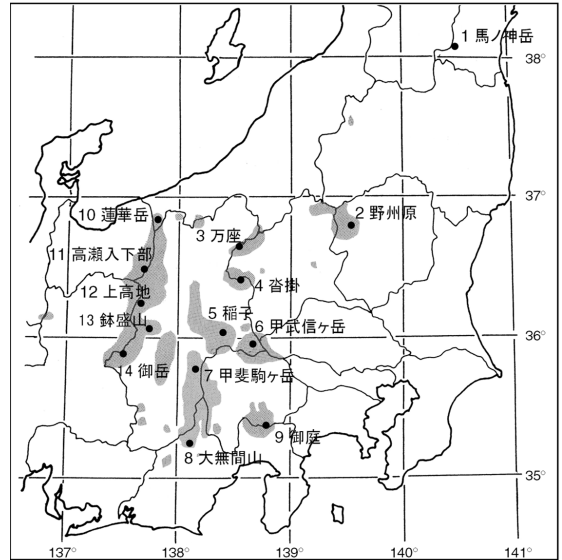


図-1 カラマツの天然分布域および San Jose-Maldia et al. (2009) と San Jose-Maldia (2010) で用いられた14集団の位置

万 ha) に及ぶ (林野庁2020)。さらには、カラマツには海外にもその種子が輸出され、造林されてきた歴史がある (長野県1978)。

本稿では、これまでに明らかとなっているカラマツの遺伝的多様性と集団遺伝構造について概説する。

馬ノ神岳のカラマツの分類学的位置づけ

馬ノ神岳のカラマツは球果の形態形質などがグイマツなどに類似しているため分類学的位置づけに議論があった (たとえば、矢野1994)。馬ノ神岳と本州中部のカラマツ、グイマツ、チョウセンカラマツ (*L. olgensis* A.Henry) の葉緑体ゲノムの遺伝子 (*rbcL*) の塩基配列が比較され、馬ノ神岳のカラマツは本州中部のカラマツと全く同じであるが、グイマツやチョウセンカラマツとは異なっていることが明らかにされた。また、核ゲノムのRAPD (random amplified polymorphic DNA) の解析によっ

て、馬ノ神岳のカラマツはグイマツやチョウセンカラマツとは遺伝的に異なること、また、馬ノ神岳と本州中部のカラマツの間には大きな遺伝的分化があることが明らかにされた。これらのことから、馬ノ神岳のカラマツをカラマツの変種とすることが提唱された(白石ら1996)。さらに、馬ノ神岳のカラマツを含む8個体について葉緑体全ゲノム配列(約122 kbp)が決定され、そのデータとデータベースから取得されたグイマツ、チョウセンカラマツ、ヨーロッパカラマツ(*L. decidua* Mill.)、トウカラマツ(*L. potaninii* Batalin)、シベリアカラマツの全ゲノム配列データを用いた系統解析においても馬ノ神岳のカラマツはカラマツのクレードに含まれた(Chen et al. 2020)。したがって、北限の馬ノ神岳のカラマツは、カラマツ(*L. kaempferi*)に属していると考えられる。

種内の遺伝的多様性

カラマツのミトコンドリアゲノムの遺伝的多様性は、ミトコンドリアDNA(mtDNA)の制限酵素断片長多型(RFLP: restriction fragment length polymorphism)を用いて調べられた(San Jose-Maldia et al. 2009)。ゲノムDNAをEcoRIで断片化し、ミトコンドリアのcoxIII遺伝子をプローブとしてサザンハイブリダイゼーションを行うRFLP分析によって、分布全域にわたる14集団において5つのハプロタイプが検出された(図-2左)。14集団のうち9集団は1つのハプロタイプで固定され、残りの5集団のみ複数のハプロタイプが検出されて、集団内に遺伝的多様性が認められた。他の針葉樹と同様に(総説としてPetit et al. 2005)、核ゲノムのアロザイムやSSRに比べて、mtDNAのRFLPでは集団間の遺伝的分化が著しく高かった(表-1)。これは、(1)母系遺伝するミトコンドリアゲノムは種子散布のみで遺伝子流動が生じ、さらに種子散布による遺伝子流動のレベルは花粉散布のものよりも低いために、ミトコンドリアゲノムは核ゲノムよりも遺伝子流動のレベルが低いこと、および(2)ミトコンドリアゲノムは単数体であるために核ゲノムよりも遺伝子コピー数が少なく(半分)、遺伝的浮動がより強く働くことにより説明されると考えられる。(Birky et al. 1989; Petit et al. 2005)。

カラマツにおける核ゲノムの遺伝的多様性は、

これまでにアロザイムと核マイクロサテライト(simple sequence repeat: SSR)で調べられている(戸丸・内田2007; San Jose-Maldia 2010)。まず、カラマツの8集団を対象に6酵素種の7座のアロザイムによって遺伝的多様性が評価された(戸丸・内田2007)。全集団の遺伝子多様度(H_T)と集団内の平均遺伝子多様度(H_S)はそれぞれ0.127と0.120であり、遺伝的分化の指数である G_{ST} は0.057であった(表-1)。他の長命な木本植物と同様に集団内の遺伝的多様性は高いが、集団間の遺伝的分化は低いことが明らかとなった。馬ノ神岳集団は、他の集団よりアレル(対立遺伝子)数が少なく、集団間の遺伝距離は馬ノ神岳集団と他の集団との間でやや大きかった。

核SSRを用いた遺伝的多様性の評価では、mtDNAのRFLPの研究で用いられた集団と同じ14集団を対象にして9座の核SSRが用いられた(San Jose-Maldia 2010)。集団内の遺伝的多様性は本州中部の集団間で概して大きな差はなかったが[アレリックリッチネス(A_R)とヘテロ接合度の期待値(H_E)の平均値はそれぞれ4.60と0.747]、馬ノ神岳集団では著しく低かった(A_R と H_E はそれぞれ2.33と0.269)。核SSRで求められた H_T と H_S はアロザイムの値と比べてずっと高く、 G_{ST} は概して同様な値であったが、標準化した遺伝的分化の指数である G'_{ST} で比べると、アロザイムの0.066に対し、核SSRでは0.313と高かった(表-1)。理論的には、突然変異が起こるほど集団間の遺伝的分化は高くなると考えられている(Conner and Hartl 2004)。したがって、SSRにおいて H_S だけでなく、 G'_{ST} が高いのはSSRの突然変異率が高いこと(Hancock 1999)に一因があると考えられる。馬ノ神岳集団の遺伝的多様性が低くなった原因として、集団の孤立によって他の集団からの遺伝子流動がないことと集団サイズが小さいために遺伝的浮動が強く働いたことが考えられる。Cornuet and Luikart (1996)の方法を用いて、地史的な時間スケールでの最近の急激な集団サイズの減少(ボトルネック)の有無が調べられたが、馬ノ神岳集団を含めて全ての集団で有意ではなかった。したがって、馬ノ神岳集団のサイズが小さいのは最近になってからのことではなく、長期間集団サイズが小さかったために、遺伝的多様性が低く抑えられてきた可能性が示唆される。

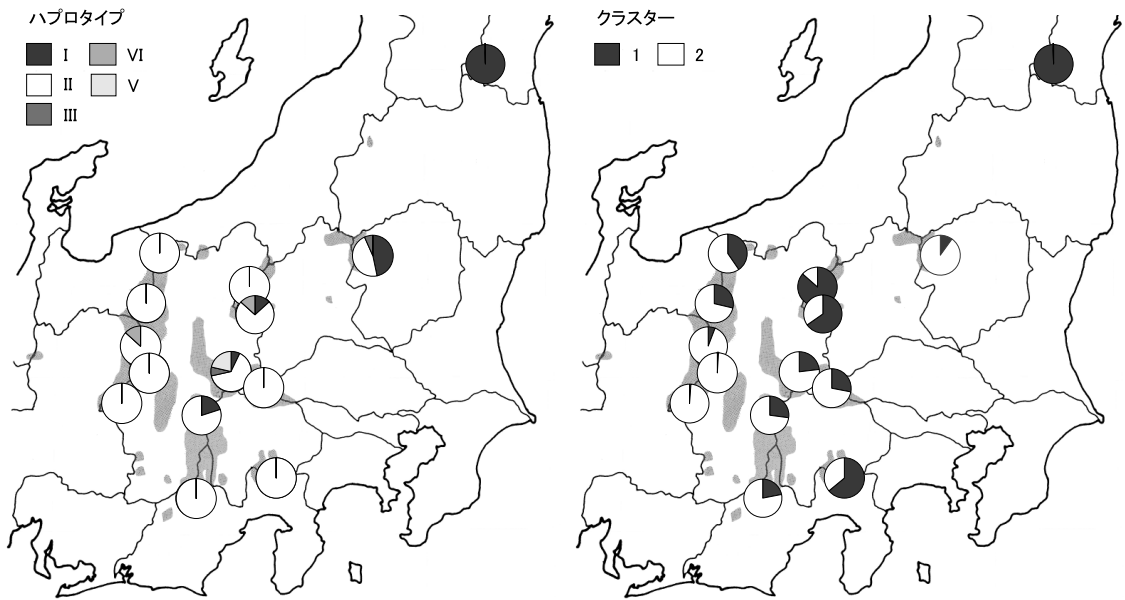


図-2 ミトコンドリアDNAハプロタイプ(左) および核マイクロサテライトの遺伝子型データに基づきSTRUCTURE解析によって得られた $K=2$ のときのクラスター(右)の分布。円グラフは各集団におけるハプロタイプもしくはクラスターの割合を示す。San Jose-Maldia et al. (2009) と San Jose-Maldia (2010) を改変。

表-1 アロザイム、核マイクロサテライト(SSR)、ミトコンドリアDNAの制限酵素断片長多型(mtDNA RFLP)で評価されたカラマツの遺伝的多様性

| 遺伝マーカー | 集団数 | 座数 | N | N_A | H_T | H_S | G_{ST} | G'_{ST} | 文献 ^a |
|------------|-----|----|------|-------|-------|-------|----------|-----------|-----------------|
| アロザイム | 8 | 7 | 43.0 | 1.7 | 0.127 | 0.120 | 0.057 | 0.066 | 1 |
| 核SSR | 14 | 9 | 39.9 | 9.5 | 0.780 | 0.713 | 0.085 | 0.313 | 2 |
| mtDNA RFLP | 14 | 1 | 14.9 | 1.6 | 0.306 | 0.158 | 0.483 | 0.581 | 3 |

N : 集団あたりの個体数、 N_A : 座あたりのアレル数、 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、 G_{ST} : 遺伝的分化の指数 (Nei 1987)、 G'_{ST} : 標準化した遺伝的分化の指数 (Hedrick 2005)。

^a 1: 戸丸・内田 (2007)、2: San Jose-Maldia (2010)、3: San Jose-Maldia et al. (2009)。

集団遺伝構造

図-2左のmtDNAハプロタイプの分布からわかるように、本州中部ではハプロタイプIIが優占していたが、馬ノ神岳集団では別のハプロタイプIが固定していた (San Jose-Maldia et al. 2009)。核SSRのSTRUCTURE解析では、クラスター数(K)が2のときに ΔK が最大となった。 $K=2$ の場合、本州中部の集団におけるクラスターの分布には明瞭な地理的構造が見られなかったが、馬ノ神岳集団は1つのクラスターで固定していた (図-2右)。また、集団間の遺伝距離 (F'_{ST} ; Meirmans and Hedrick 2011) を用いて主座標分析した散布図は図-3のようになり、やはり本州中部の集団には明瞭な地理的遺伝構造はなかったが、それらから馬ノ神岳集団は大きく離れて位置した。したがって、ミトコンドリアゲノムでも核ゲノムでも馬ノ神岳

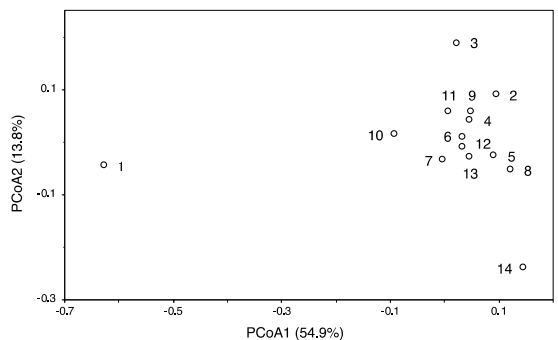


図-3 核マイクロサテライトの遺伝子型データに基づき主座標分析によって得られた散布図。図中の数字は図-1に示した集団番号に対応する。括弧内の数値は寄与率。San Jose-Maldia (2010) を改変。

集団は本州中部の集団から著しく遺伝的に分化していること、また、本州中部の集団間には明瞭な地理的遺伝構造がないことが示された。最終氷期最

盛期(約2万年前)にはグイマツは北海道と本州北部太平洋側に分布し、少なくとも宮城県付近まで南下していたが、その後の温暖化で日本列島から絶滅したと推定されている(守田2000; Ooi 2016)。一方、カラマツは、最終氷期最盛期には本州中部を中心に西日本の一部と本州北部の太平洋の低地にも分布し、少なくとも現在の北限である馬ノ神岳集団の付近くらいまでは分布していたと推定されている(守田2000; Ooi 2016)。したがって、晩氷期から後氷期初頭の温暖化にともなって、本州中部の集団以外は衰退して絶滅し、本州中部の集団は各山岳の上部に移動したと考えられる。このような分布域縮小の過程の中で馬ノ神岳集団は遺伝的に残り、集団の孤立と小さな集団サイズにより遺伝的多様性が低く、遺伝的に分化したと考えられる。

成長形質の遺伝的多様性

これまでに述べた遺伝的多様性や集団遺伝構造の解析で用いられた遺伝マーカーは進化的に中立であると考えられる。明らかとなった遺伝的多様性と集団遺伝構造から、小進化の要因である突然変異、遺伝子流動、遺伝的浮動の働きが考察され、カラマツ集団の履歴が推測できた。しかし、小進化のもう1つの要因である自然選択の働きについては、中立な遺伝マーカーでは明らかにすることはできない。個体の適応度に影響を与える生態的に重要な形質は自然選択を受けており、そのような形質は形態やフェノロジー、生理的形質などである。そのような適応に関連する形質の遺伝的多様性を明らかにする方法の1つに産地試験がある。カラマツでは、1956年から国際的な規模で産地試験が実施された(Toda and Mikami 1976)。その産地試験では、9つの地域(日光、草津、浅間山、八ヶ岳、甲武信ヶ岳、南アルプス、富士山、北アルプス、木曽)の最大25産地からの種子を用いて北海道、青森県、長野県およびヨーロッパと北米に試験地が設定された。

長野県の3つの試験地では、25産地の50年生個体を対象に幹の密度、胸高直径、樹高、曲がりおよび枝の長さ、太さが測定され、それらのデータをもとにカラマツの生残と成長が解析された(Nagamitsu et al. 2014)。その結果、成長形質である胸高断面積合計や材積、枝の太さは、産地間分

散が大きく、天然分布の南東側の産地(日光、甲武信ヶ岳、富士山)でそれらの値が高く、北西側の産地(南北アルプス、浅間山)で低かった。一方、産地と試験地の交互作用は小さく、どの試験地でもおおそ同様の傾向であった。したがって、成長形質には産地間に遺伝的差異がある一方で、その表現型に及ぼす遺伝子型-環境相互作用は小さいと考えられた。また、興味深いことに、産地の気候条件と成長形質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。この結果は、成長形質にみられる地理的な遺伝的多様性は日本海側気候と太平洋側気候との違いに関連しており、その気候条件が選択圧として働いた可能性を示唆している(Nagamitsu et al. 2014; 永光ら2014)。カラマツの天然分布域の外側にある北海道の3つの産地試験地においても、成長形質の産地間差異は同様の傾向であり、上記に述べた気候条件がその遺伝的多様性に影響を及ぼしていることが示唆された(Nagamitsu et al. 2018)。

おわりに

これまで、天然分布域外の北海道や岩手などにもカラマツの人工林が造成されてきた。その際に用いられた種苗は、長野県の限られた地域産であったと言われている(長野県1978)。北海道では、この人工林から精英樹が選抜され、選抜された精英樹のクローンにより採種園が造成されて種苗生産が行われるとともに、次代検定林が造成されて成長形質などが調べられている(Kurinobu 2005; 黒丸2015)。したがって、北海道のカラマツ精英樹の遺伝的多様性は限られたものである可能性がある。そこで、核SSRによって北海道の精英樹集団の遺伝的多様性が調べられ、前述した天然林14集団の遺伝的多様性との比較が行われた(San Jose-Maldia 2010)。その結果、アレル数でも遺伝子多様度でも有意な差がみられなかったことから、進化的に中立な遺伝的多様性は同程度であることが示唆された。しかし、中立な遺伝的多様性と適応的な遺伝的多様性の間には関連がない可能性がある。実際、本州中部の集団間における中立な遺伝的多様性には明瞭な地理的構造がなく、成長形質における産地間の遺伝的差異との関係も見られなかった。したがって、北海道のカラマツ精英樹が育種上重要な形質においても限られた遺伝的多様

性を保有している可能性を否定することはできない。よって、成長が優れる天然分布南東側の産地は、将来のカラマツ育種やグイマツとの交雑育種を進めるための遺伝資源として価値があると考えられる (Nagamitsu et al. 2018)。

引用文献

- Birky CW, Fuerst P, Maruyama T (1989) Organelle gene diversity under migration, mutation, and drift: equilibrium expectations, approach to equilibrium, effects of heteroplasmic cells, and comparison to nuclear genes. *Genetics* 121: 613–627
- Chen S, Ishizuka W, Hara T, Goto S (2020) Complete Chloroplast Genome of Japanese Larch (*Larix kaempferi*): Insights into intraspecific variation with an isolated northern limit population. *Forests* 11: 884
- Conner JK, Hartl DL (2004) A primer of ecological genetics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Cornuet JM, Luikart G (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144: 2001–2014
- Farjon A (1990) Pinaceae. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany
- Hancock JM (1999) Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms. In: Goldstein DB, Schlötterer C (eds) *Microsatellite: evolution and applications*, 1–9. Oxford University Press, New York
- 林 弥栄 (1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- Kurinobu S (2005) Forest tree breeding for Japanese larch. *Eurasian Journal of Forest Research* 8: 127–134
- 黒丸 亮 (2015) カラマツ林業の今後の育種の展望. *森林遺伝育種* 4: 167–172
- Meirmans PG, Hedrick PW (2011) Assessing population structure: F_{ST} and related measures. *Molecular Ecology Resources* 11: 5–18
- 守田益宗 (2000) 最終氷期以降における亜高山帯植生の変遷 —気温暖期に森林帯は現在より上昇したか?—. *植生史研究* 9: 3–20
- Nagamitsu T, Matsuzaki T, Nagasaka K (2018) Provenance variations in stem productivity of 30-year-old Japanese larch trees planted in northern and central Japan are associated with climatic conditions in the provenances. *Journal of Forest Research* 23: 270–8
- Nagamitsu T, Nagasaka K, Yoshimaru H, Tsumura Y (2014) 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・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
- 長野県 (1978) 信州からまつ造林百年の歩み. 長野県, 松本
- Nei M (1987) *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York
- Ooi N (2016) Vegetation history of Japan since the last glacial based on palynological data. *Japanese Journal of Historical Botany* 25: 1–101
- 織田春紀 (2003) 北限の馬ノ神岳カラマツ. *森林科学* 38: 52–58
- Petit JR, Duminil J, Fineschi S, Hampe A, Salvini D, Vendramin GG. (2005) Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology* 14: 689–701
- Polezhaeva MA, Lascoux M, Semerikov V (2010) Cytoplasmic DNA variation and biogeography of *Larix* Mill. in Northeast Asia. *Molecular Ecology* 19: 1239–1252
- 林野庁 (2020) 森林・林業統計要覧2020. https://www.rinya.maff.go.jp/j/kikaku/toukei/youran_mokuzi2020.html (2020年12月3日アクセス)
- San Jose-Maldia L (2010) Evaluation of genetic diversity in natural populations of Japanese larch for its conservation and breeding. Ph.D. Dissertation, Nagoya University, Nagoya
- 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
- 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生存するカラマツの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
- 山中二男 (1990) 日本の森林植生 (増補版). 築地書館, 東京
- 矢野牧夫 (1994) 日本列島北限「カラマツ」球果の変異とその古植物学的意味. *第四紀研究* 33: 95–105

6 オオシラビソ (マツ科モミ属)

はじめに

マツ科 (Pinaceae) モミ属 (*Abies* Mill.) のオオシラビソ (*A. mariesii* Mast.) は、日本の中部地方から東北地方にかけての寒温帯針葉樹林を構成する代表的な常緑針葉高木である (図-1)。別名はアオモリトドマツで、基準標本産地である青森の名と、同属内の国内分布種であるトドマツ [*A. sachalinensis* (F.Schmidt) Mast.] の名に由来する。この種の天然分布域はほぼ高標高域に限られているため、木材としての利用や植林など、林業的にはほとんど対象とされてこなかった。しかし、寒温帯針葉樹林の生態系機能を担う主役であり、山岳域の国立公園などにおいては、寒温帯に特徴的な景観・植生を構成する主要樹種として重要な位置を占めている。特に東北地方の寒温帯では、純林に近い広大



図-1 オオシラビソの天然分布域 (日本の本州北部の拡大図。黒塗り部分が分布域)。林(1960)、梶(1982)を参考に作成。

な優占樹林帯を構成することもしばしばあり、例えば蔵王、八幡平、八甲田の樹氷など、この種を中心とする景観が観光資源として有名な例もある。

森林遺伝学的な視点からは、この種は自然集団の遺伝的地域性を研究する対象として、以下のように良好な条件を備えた樹種である。第一に、これまで大規模な造林等による人為的攪乱がほとんどなかったと考えられるため、遺伝的多様性に関してほぼ自然状態を把握することが可能である。第二に、分布域が寒温帯に島状に限られているため、地域集団としてのまとまり・境界を客観的に明瞭に設定して解析することができる点があげられる。これらのことは、生物自然集団を対象とした集団遺伝学的解析にとって都合の良い条件であり、特に前者は、日本列島における寒温帯植生の変遷を研究する上でも、貴重な情報源となりうる条件である。しかしながら、本種の集団遺伝学的知見は、25年ほど前に著者らによって行われた研究から長い間ほとんど進展していない状況であった。そこで、近年になってようやく最新手法によるデータ取得に着手することになり、ようやく新たな知見が得られつつある。

本稿では、いささか古いデータではあるが、著者らによる本種の分子系統・系統地理・集団遺伝学的研究の成果から、遺伝的地域性に関する知見を中心に解説する。それらに加え、現在解析中の成果の一部についても、補助的に用いて全体像を説明することとした。

分子系統

オオシラビソの属するマツ科モミ属には、北半球に分布する50種弱ほどが知られており、日本には5種が分布している。そのうちオオシラビソをはじめ、モミ (*A. firma* Siebold et Zucc.)、ウラジロモミ (*A. homolepis* Siebold et Zucc.)、シラビソ (*A. veitchii* Lindl.) の4種は日本固有種であり、トドマツは北海道のほか、樺太と千島列島にも分布する。

これまでに行われた分子系統学的解析によって、これら日本産モミ属樹種のうち、オオシラビンのみが他の4種とは系統的に異なることが示されている(図-2)。つまり、葉緑体DNAの塩基配列情報をもとにした解析によって、オオシラビンを除く日本産モミ属4種は、大きくまとめると他の東アジアの種などとともに近縁なグループに属し、オオシラビンだけは北米の種とともに全く異なった系統的位置にあることが示されている(Suyama et al. 2000)。Farjon and Rushforth (1989)の形態に基づく分類においても、オオシラビンは北米産の*A. amabilis* Douglas ex J.Forbesとともに*Amabilis*節として分類されている。また、ミトコンドリアDNAの制限酵素断片長多型(RFLP: restriction fragment length polymorphism)分析に基づく日本産モミ属5種の集団遺伝学的解析によっても、オオシラビンは他の4種とは異なったハプロタイプに固定していることが示されており、系統的に他種との違いの大きいことが示唆されている(Tsumura and Suyama 1998)。その他の分子系統解析によっても同様の結果が得られており(例えば、磯田ら2000; Aguirre-Planter et al. 2012)、オオシラビンが他の日本産モミ属とは全く異なる系統で

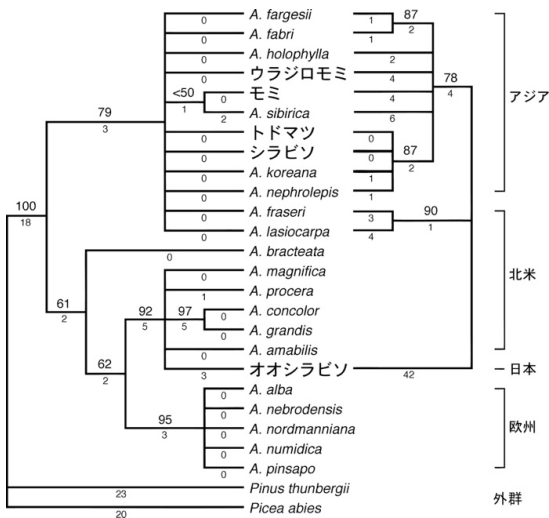


図-2 日本産モミ属樹種の分子系統学的位置関係。Suyama et al. (2000) より作成。モミ属24種における*rbcL*遺伝子の塩基配列をもとに構築された分岐図(左)と、日本産モミ属の近縁種群13種における葉緑体DNA上の*rbcL*、*matK*遺伝子および6つの遺伝子間領域の塩基配列をもとにして構築された分岐図(右)。枝の上の数字は10000回のブートストラップ試行における再現率(%)で、枝の下の数字は枝長(塩基配列の違い)。

あることは明らかである。なお、著者らによる最新の分子系統解析データでは、Xiang et al. (2018)による新たな節の分類に対応し、トドマツとシラビンが*Balsamea*節に、モミとウラジロモミは*Pseudopicea*節に分かれ、*Amabilis*節であるオオシラビンとは異なるクレードの中での詳細な関係も示されている(Suyama et al. 2022)。

遺伝的地域性

オオシラビンの遺伝的地域性が初めて調べられたのは1990年代前半に遡り、日本の森林樹木を対象とした同様の研究としては、当時は最も先駆的な研究例でもあった。この節では、著者らが行った葉緑体DNA、ミトコンドリアDNA、およびアロザイムの分析によって明らかになったオオシラビンの遺伝的地域性の特徴を順に説明し、最後に最新データによる知見にも触れる。

まず、葉緑体DNAの変異(RFLP)を調査した研究では、日本各地の7集団(八甲田・早池峰・蔵王・妙高・秩父・八ヶ岳・白山)から採取した計193個体が解析された(図-3; Tsumura et al. 1994)。後にこの研究を発展させ、日本産モミ属5種およびツガ属(*Tsuga*)2種であるツガ(*T. sieboldii*)とコマツガ(*T. diversifolia*)を対象として、合計1301個体

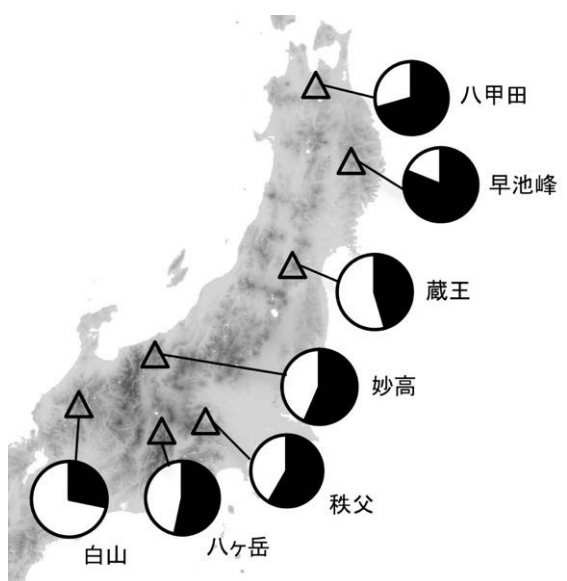


図-3 オオシラビン7地域集団(△)における葉緑体DNAの構造変異2タイプの頻度。Tsumura et al. (1994) より作成。

の葉緑体DNAの変異が調べられた。オオシラビソについては、上記7集団の他に5集団(八幡平・栗駒・吾妻・日光・南アルプス)が加えられ、合計521個体を対象としている(Tsumura et al. 2000)。

この研究では、我が国のモミ属およびツガ属樹種の葉緑体DNAについて、環状DNAの環の一部(約42 kb)が大きくねじれるように逆転した2つのタイプが存在することが発見された。興味深いことにこれら2つのタイプは、解析した多くの種のほとんどの集団において、ほぼ等しく1対1の割合で検出された。ただし、オオシラビソについては集団ごとにその頻度に偏りが見られ、緯度・経度に従って一方のタイプへの偏りが大きくなる傾向が認められた。例えば八甲田・八幡平などの分布北限に近い集団では、一方のタイプが全体の7割以上を占めていた(図-3)。

次に、ミトコンドリアDNAのRFLP分析による日本産モミ属5種の集団遺伝学的解析が行われた(Tsumura and Suyama 1998)。その結果、モミ・ウラジロモミ・トドマツについては多くの種内変異が検出され、地域集団間の遺伝的関係を把握することができたが、オオシラビソについては同じ手法によっても種内変異が全く検出されず、この方法では地域集団間の系統地理学的関係を明らかにすることができなかった。7集団237個体ものサンプルについて他種と全く同じ方法で変異を探索したにもかかわらず、オオシラビソについてのみミトコンドリアDNAの多型が検出できなかったのは、この種がもつ遺伝的多様性レベルの低さを反映していると考えられる。このことについては後にあらためて述べる。

最後に、全国11の地域集団から採取した計1003個体のオオシラビソを対象として、22遺伝子座の酵素多型(アロザイム)分析に基づく各地域集団間の遺伝的関係が明らかにされた(Suyama et al. 1997)。その結果、各地域集団間の地理的距離と遺伝距離との間には正の相関があり、地理的な距離に近いほど遺伝的にも似通っている傾向がみられることがわかった。ただし、東北地方北部(蔵王山系以北)の集団においては、アロザイムではきわめて低いレベルの遺伝的変異しか検出されなかったため、地理的な位置と遺伝距離との関係がはっきりしなかった。しかしそれらより南の集団では、地理的位置関係と遺伝的関係がよく対応していることが明らかになった(図-4)。

現在のこれらの地域集団間は、山城ごとに地理

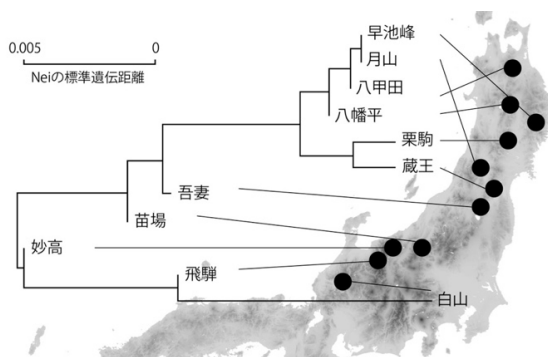


図-4 オオシラビソ11地域集団(●)における22アロザイム座の変異をもとに算出した集団間の遺伝的関係を示す樹状図。Suyama et al. (1997) より作成。

的に完全に隔離しているため、集団間の遺伝子流動はほとんどないと考えられる。したがって、葉緑体DNAとアロザイムの分析によって得られた遺伝子組成と地理的な位置との密接な関係は、過去に生じた分布変遷の影響を残しているためであろうと考えられる。

遺伝的多様性

前節の最後で説明したアロザイム分析では、この種がもつ種レベルの遺伝的多様性および地域集団レベルの遺伝的多様性についても明らかにしている(Suyama et al. 1992, 1997)。その結果では、オオシラビソのもつ遺伝的多様性はきわめて低いレベルであることが示されている。比較として、さまざまな種において調べられたアロザイム変異のメタ解析では、長命の木本植物は種子植物の中で高い遺伝的多様性を持つ種群であることが示されている(Hamrick et al. 1992)。例えば、種としての遺伝的多様性を示す尺度である種内の遺伝子多様度(H_{es})は、長命の木本植物を対象として行われた191例の平均値が0.177である。それに対してオオシラビソでは、0.063という低いレベルを示した。この値は、同じ日本のモミ属樹種であるトドマツの0.157(Nagasaka et al. 1997)や、その他の主な日本産針葉樹で調べられた例であるスギ(*Cryptomeria japonica*)の0.196(Tomaru et al. 1994)、ヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*)の0.198(Uchida et al. 1997)、ハイマツ(*Pinus pumila*)の0.271(Tani et al. 1996)などと比べても著しく低い。先に述べたように、ミトコンドリアDNAの変異が検出できな

かったのも、この種が持つ遺伝的多様性の低さを反映していると考えられる。ただし、このような種間比較の結論は、後述するゲノムワイドなDNA塩基配列情報の比較によって、より正確な解析結果を待つ必要がある。

種レベルでの多様性と同様に、地域集団ごとの遺伝的多様性も低いレベルを示した。つまり、地域集団内の遺伝子多様度の平均値 (H_E) は0.054であり、Hamrick et al. (1992) がまとめた長命の木本植物に関する196例の平均値0.148に比べて著しく低い。そのうえで、各地域集団内の遺伝的多様性は、全体として低いレベルながらも地域によって差があることが示されている。つまりこのアロザイムデータにおいては、北部に位置する集団ほど遺伝的多様性のレベルが低くなるというクラインが検出されている。しかし、最新の次世代シーケンシング技術を用いたゲノムワイドな塩基多型 (single nucleotide polymorphism : SNP) のジェノタイピング技術であるMIG-seq (multiplexed ISSR genotyping by sequencing ; Suyama and Matsuki 2015) 法を用いた解析では、地域集団ごとに明瞭な遺伝的クラスターは検出されているものの、緯度に沿った多様性レベルのクラインは検出されていない。一方で、個体数の少ない小集団であることが知られている月山と栗駒では、遺伝的多様性が低い傾向が認められており、今後の詳しい解析が期待される。

このような遺伝的多様性に関する特徴も、前述したように過去に生じた分布の拡大・縮小・移動などによる遺伝的浮動の影響を反映していると考えられる。そこで、これまでに述べたオオシラビソに関する分子系統・系統地理・遺伝的多様性に関する情報と、この種に関するそのほかの知見を総括して、以下にまとめてみる。

遺伝的地域性が形成された背景

オオシラビソの起源は、第三紀に周北極要素を構成していたものが気候の寒冷化にともなって南下し、日本列島にたどり着いて遺存したものと考えられる。その後、第四紀になってもいくつかの氷期・間氷期を繰り返すが、日本列島は氷河の影響を直接的に受けなかったため、オオシラビソなどの多くの遺存種がこれらの気候変動を生き抜くことができたのだと考えられている (渡邊1994)。

約2万年前の最終氷期最寒冷期には、日本列島は広い範囲にわたって寒温帯針葉樹林に覆われていたと考えられている (Tsukada 1983)。この針葉樹林は、主にモミ属・トウヒ (*Picea*) 属・ツガ属の種によって構成されていたと考えられるが、その中でオオシラビソがどのように分布していたのかを明らかにするのは難しい。ただし、この時代の大型遺体としてオオシラビソがほとんど産出しないことや (南木1989)、オオシラビソは寒温帯針葉樹の中では耐凍性が低く (Sakai and Okuda 1971)、湿潤・多雪な気候に適応した種であると考えられること (梶1982) など、生理・生態的な特徴などからも、おそらくこの種は最終氷期の寒温帯針葉樹林においてマイナーな樹種であったと推察されている (杉田1990)。このことは、オオシラビソがもつアロザイムの多様性が、狭い分布域をもつ木本種群に相当する低いレベルであることと矛盾しない。さらに、現在の分布北限域における当時の分布に注目してみると、オオシラビソの大型遺体は東北地方からは全く得られていない (鈴木・竹内1989)。また、八甲田山 (守田1987 ; 山中ら1988) や八幡平 (守田1985) で行われた花粉分析の結果からも、現在のオオシラビソ優占林は約1500年前以降に急激に形成されたことが示唆されており、それ以前のこの地域に、オオシラビソが現在ほどに多く分布していた証拠は見あたらない。

以上のような過去の分布推定に関する情報と、分子系統地理・遺伝的多様性に関する情報を総合して考えてみると、最終氷期以前のオオシラビソは、おそらくは本州中部あたりから東北地方南部までの間には分布していたと考えられるが、とくに東北地方北部では現在ほど高密度には分布していなかったのではないかと考えられる。現在の地域集団の遺伝子組成は、このような過去の分布の影響を強く受けて形成され、過去の遺伝的地域性の影響を残したままの状態で見つかるに至っていると考えられるのがよさそうである。

今後、前述したMIG-seq法によるデータ解析を進めることにより、過去からの集団動態も推定することができ、さらには生態ニッチモデリングによる過去の分布域推定によって、オオシラビソの分布変遷についてより確かな情報が示されることになるだろう。

おわりに

森林樹木の遺伝的地域性に関する情報は、特に植林などによる人為的攪乱が想定される種では、地域遺伝資源を保全するためにも緊急にその整理が必要である。しかし本稿でとりあげたオオシラビソの場合は、そのような人為的攪乱の可能性が低いと考えられるため、遺伝的地域性に関する情報は、むしろ生物学的な視点からその価値が注目される。つまり、現在の本種の分布の特徴と、推定されている過去からの分布変遷を合わせて考えると、現在の本種の各地域集団は、過去の分布変遷の影響を遺伝子組成という形で残し、人為的攪乱を受けないままでその場に存在していると言える。このことは、一般的な集団遺伝学的課題の材料として、あるいは日本の寒温帯植生史を解析する材料として、貴重な学術的資源の1つとしてとらえることができる。

2014年に本稿の母体となった原稿を書くことで、図らずも改めてオオシラビソの遺伝的多様性について考えてみることになった。この機会に再度この種の特徴全体を眺めて考えてみたことで、25年ほど前から保管されていた本種のDNAサンプルを、現在の最新技術であらためて分析してみてもいいかもしれないというモチベーションが湧き起こり、近年になってついにそれが実現した。そのデータ解析が本稿に間に合わなかったのは残念でならないが、近いうちに論文としてこれらのデータによる新たな知見を公表する予定である。

なお本稿は、2005年に『八甲田山のオオシラビソ分布変遷の果てに-』として『森林科学』に掲載された解説(陶山2005)と、2014年に『日本の森林樹木の地理的遺伝構造(7)』として『森林遺伝育種』に掲載された解説(陶山2014)をもとにして、本書用に加筆修正して再構成したものである。

引用文献

- Aguirre-Planter E, Jaramillo-Correa JP, Gómez-Acevedo S, Khasa DP, Bousquet J, Luis E. Eguiarte LE (2012) Phylogeny, diversification rates and species boundaries of Mesoamerican firs (*Abies*, Pinaceae) in a genus-wide context. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 263–274
- Farjon A, Rushforth KD (1989) A classification of *Abies* Miller (Pinaceae). *Notes from the Royal Botanical Garden, Edinburgh* 46: 59–79
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity on woody plant species. *New Forests* 6: 95–124
- 磯田圭哉・白石進・木佐貫博光(2000) 葉緑体DNA スペーサー領域の塩基配列分析および核DNAの RAPD分析による本邦産モミ属の系統分類学的位置の解明. *日本林学会誌* 82: 333–341
- 林 弥栄(1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- 梶 幹男(1982) 亜高山性針葉樹の生態地理学的研究—オオシラビソの分布パターンと温暖期気候の影響—. *東京大学演習林報告* 72: 31–120
- 南木睦彦(1989) 日本の中・後期更新世の針葉樹化石と大型植物化石群集の三つの類型. *植生史研究* 4: 19–31
- 守田益宗(1985) 東北地方における亜高山帯の植生史について II. 八幡平. *日本生態学会誌* 35: 411–420
- 守田益宗(1987) 東北地方における亜高山帯の植生史について III. 八甲田山. *日本生態学会誌* 37: 107–117
- Nagasaka K, Wang ZM, Tanaka K (1997) Genetic variation among natural *Abies sachalinensis* populations in relation to environmental gradients in Hokkaido, Japan. *Forest Genetics* 4: 43–50
- Sakai A, Okada S (1971) Freezing resistance of conifers. *Silvae Genetica* 20: 91–97
- 杉田久志(1990) 後氷期のオオシラビソ林の発達史—分布特性にもとづいて. *植生史研究* 6: 31–37
- Suyama Y, Hirota SK, Matsuo A, Tsunamoto Y, Mitsuyuki C, Shimura A, Okano K (2022) Complementary combination of multiplex high-throughput DNA sequencing for molecular phylogeny. *Ecological Research* 37: 171–181
- Suyama Y, Matsuki Y (2015) MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. *Scientific Reports* 5: 16963
- Suyama Y, Tsumura Y, Ohba K (1992) Inheritance of isozyme variants and allozyme diversity of *Abies mariesii* in three isolated natural forests. *Journal of Japanese Forestry Society* 74: 65–73
- Suyama Y, Tsumura Y, Ohba K (1997) A cline of allozyme variation in *Abies mariesii*. *Journal of Plant Research* 110: 219–226
- Suyama Y, Yoshimaru H, Tsumura Y (2000) Molecular phylogenetic position of Japanese *Abies* (Pinaceae) based on chloroplast DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16: 271–277

- 陶山佳久 (2005) 八甲田山のオオシラビン—分布変遷の果てに—. 森林科学 43: 110–114
- 陶山佳久 (2014) 日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (7) オオシラビン (マツ科モミ属). 森林遺伝育種 3: 173–178
- 鈴木敬治・竹内貞子 (1989) 中～後期更新世における古植物相—東北地方を中心として—. 第四紀研究 28: 303–316
- Tani N, Tomaru N, Araki M, Ohba K (1996) Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan. Canadian Journal of Forest Research 26: 1454–1462
- Tomaru N, Tsumura Y, Ohba K (1994) Genetic variation and population differentiation in natural populations of *Cryptomeria japonica*. Plant Species Biology 9: 191–199
- Tsukada M (1983) Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan. Quaternary Research 19: 212–235.
- Tsumura Y, Suyama Y (1998) Differentiation of mitochondrial DNA polymorphisms in populations of five Japanese *Abies* species. Evolution 52: 1031–1042
- Tsumura Y, Suyama Y, Yoshimura K (2000) Chloroplast DNA inversion polymorphism in populations of *Abies* and *Tsuga*. Molecular Biology and Evolution 17: 1302–1312
- Tsumura Y, Taguchi H, Suyama Y, Ohba K (1994) Geographical cline of chloroplast DNA variation in *Abies mariesii*. Theoretical and Applied Genetics 89: 922–926
- Uchida K, Tomaru N, Tomaru C, Yamamoto C, Ohba K (1997) Allozyme variation in natural populations of hinoki, *Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl and its comparison with the plus-trees selected from artificial stands. Breeding Science 47: 7–14
- 渡邊定元 (1994) 樹木社会学. 東京大学出版会, 東京
- Xiang Q-P, Wei R, Zhu Y-M, Harris AJ, Zhang X-C (2018) New infrageneric classification of *Abies* in light of molecular phylogeny and high diversity in western North America. Journal of Systematics and Evolution 56: 562–572
- 山中三男・菅原 啓・石川慎吾 (1988) 南八甲田山の山地帯にみられるアオモリトドマツ林の変遷. 日本生態学会誌 38: 147–157

(陶山佳久)

7 トドマツ (マツ科モミ属)

はじめに

トドマツ [*Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast.] は北海道に自生する唯一のモミ属で、本州に分布するシラビソ (*A. veitchii* Lindl.) とともに *Balsamea* 節に属し、カムチャツカ半島の遺存種 *A. gracilis* Kom. と沿海州のトウシラベ (*A. nephrolepis* Maxim.) に近縁である (Semerikova et al. 2018)。自生地は広く、北海道全域およびサハリン、千島列島に及ぶ (北村・村田 1979)。分布北限はサハリン北端のシュミット半島 (五十嵐 2010)、南限は北海道松前半島、西限は奥尻島 (舘脇 1939)、東限は択捉島 (Tatewaki 1958) にある (図-1)。北海道の山地では低標高から高標高まで広く分布し、針広混交林の構成要素として冷温帯上部ではブナ (*Fagus crenata* Blume) 等の落葉広葉樹、寒温帯下部ではエゾマツ (*Picea jezoensis* Carr.)、アカエゾマツ (*P. glehnii* Masters) 等の針葉樹と混生する。

トドマツは建築材として北海道の重要な造林樹種で、道内の人工林蓄積量が最も多い。1950年代に林木育種事業が開始されて以降、本種の遺伝的変異に関してさまざまな研究が行われている [詳しくは畠山 (2008)]。形態形質、病害、気象害に対する反応は産地間で違いがあり、地理的なクラインが認められる (表-1)。これは、地域によって著しく異なる冬季の気象条件、つまり道東や太平



図-1 トドマツの天然分布域
点線は分布限界線を示す。

表-1 北海道におけるトドマツ産地間変異

| | | 道西南 (日本海側) | 道東 (太平洋側) | 文献 |
|------|----------|------------|-----------|-----------------------|
| 冬季環境 | 降雪量 | 多 | 寡 | |
| | 日照 | 少 | 多 | |
| | 気温 | 高 (道南のみ) | 低 | |
| 形態形質 | 球果型 | アオトドマツ系統 | アカトドマツ系統 | 柳沢 (1965) |
| | 種子重 | 重 | 軽 | 畠山 (1981) |
| | 芽鱗層数 | 少 | 多 | 岡田ら (1970) |
| | 耐凍性 | 低 | 高 | 栄花 (1984) |
| | 冠雪害 | 耐性 | 感受性 | 畠山ら (1979) |
| | 暗色雪腐病 | 耐性 | 感受性 | 畠山 (1981) |
| | 枝枯病 | やや耐性 | やや感受性 | 黒丸 (1994) |
| | 寒風害 | 感受性 | 耐性 | 畠山 (1981) |
| | 晩霜害 (開葉) | 感受性 (早) | 耐性 (遅) | Eiga and Sakai (1987) |

洋側では晴天が多く寡雪なのに対し日本海側では降雪期間が長く多雪、さらに道南では気温が高い、といった環境傾度によると考えられる。

また、トドマツの注目すべき特徴として低山から森林限界まで幅広い標高域に自生し、標高勾配に着目した研究も多く行われている。

自生標高の違いによる変異

トドマツは、同一山域においても広い垂直分布域をもち、標高に伴った形態形質の変異を示す。高標高産地の針葉は堅牢で当年枝の樹皮が厚く (Taneda et al. 2020)、球果がずんぐり型で種子が小さく充実率が低い (倉橋・濱谷 1981)。幼樹の形状やフェノロジーにも産地標高の違いが見られる。これらの形質はある標高を境に不連続的に変化する (倉橋・濱谷 1981)。また、自生標高が高いほど成長の停止時期と耐凍性獲得のタイミングは早く、異なる標高に植栽しても同様な変異パターンを示すことが確かめられている (Ishizuka et al. 2015)。これは、より厳しい高標高で生存するための適応の変異と考えられ、Goto et al. (2017) は標高に伴う形質の変異についてフェノロジーと生長に関連した複数の QTL を得ている。また、異なる標高間の相互移植試験の生存率と樹高成長を指標とした自生地の有利性 (ホームサイトアドバンテージ) から、自生標高に遺伝的に適応していることが確かめられた (Ishizuka and Goto 2012)。

標高をまたいだ人工交配試験では成長形質の一部で遠交弱勢が認められる (Goto et al. 2011)。産地標高によって球果生産にも違いがあり、高標高では初産齢が低く球果生産量も多い (倉橋、私信)。そして、これらの性質も遺伝的に分化していることが人工交配試験から確かめられている (Hisamoto and Goto 2017)。

このようにトドマツが標高の違いによる環境に適応し広い垂直分布域に対して遺伝的に分化している実態は、種としての適応能力の高さを示唆する。

地域集団内の時間的空間的遺伝構造

トドマツは一部地表面でも更新するが、主な更新サイトは倒木上である。風媒風散布でありなが

ら、種子散布距離は平均 45.3 m と短く (Lian et al. 2008)、かつ更新サイトが倒木上であるために集団内の空間的遺伝構造が強い。図-2 は東京大学北海道演習林岩魚沢試験地 (成熟木樹齢平均 97 年) における倒木上の更新稚樹の Genomic SSR (以下、gSSR) 遺伝子型を STRUCTURE 解析したもので、円グラフはプロット内の倒木の位置を示している。隣接する倒木では遺伝組成が似ているが、数十メートル離れた場所では異なっており、空間的な遺伝構造が認められる。また、個体内のヘテロ性が高いものが生存に有利なことから世代によって遺伝的多様性が変化し、集団内に時間的な遺伝構造が発達している (Okada et al. 2015)。

トドマツ地域集団内におけるデモグラフィックな遺伝構造は、倒木ができるタイミングやほぼ隔年で豊凶を繰り返す結実年の違いによる繁殖に寄与する成熟個体の変化を反映した複合的な結果であると考えられる。この遺伝構造には、母樹のサイズや繁殖への貢献度が一樣でないこと、母樹からの距離、そして更新サイトとしての倒木の良し悪しが影響している (Lian et al. 2008)。

地理的遺伝構造

北海道内のトドマツ天然林のミトコンドリア DNA は、西部の集団では単型、東部の集団で多型である (Tsumura and Suyama 1998)。アロザイム解

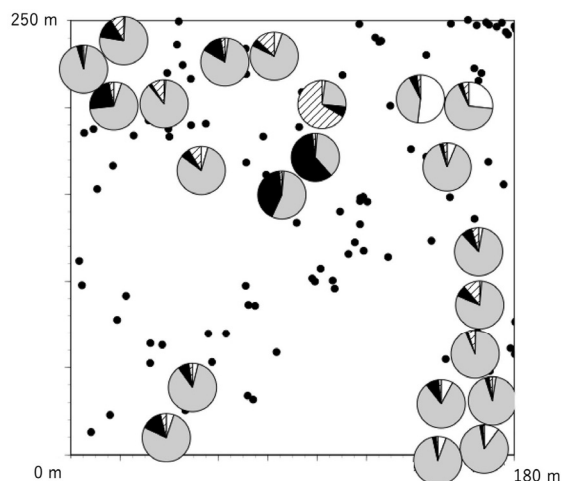


図-2 STRUCTURE 解析 ($K=4$) による倒木上のトドマツ更新稚樹の空間遺伝構造 (東京大学北海道演習林岩魚沢プロット)。円グラフはそれぞれ倒木上の個体集団を表す。黒丸は成熟木の位置を表す。

析からも遺伝的多様性が道東および道北で高く、道南で低くなる東西方向のクラインが観察され、複数のアレル(対立遺伝子)が生育環境と関連していることが示唆された(Nagasaka et al. 1997)。EST-SSRを用いた解析においても同様に道南で低く、道東で高い遺伝的多様性が観察される(Kitamura et al. 2020)。図-3は北海道の天然林25集団についてEST-SSRおよびgSSRを用いて計算した多様性パラメータを示しており、平均ヘテロ接合度は東部、有効なアレル数は北部の集団ほど多様性が高い。

これまでの遺伝マーカーによる研究から地理的分布の南限にあたる道南のトドマツの遺伝的多様性が著しく低いことは紛れもない事実であろう。道南はトドマツにとって必ずしも好適な生育環境ではなく、道央や道東にくらべて隔離小集団が多い。そのため、集団分化が著しく独自の遺伝的組成を持っている(図-4)。

トドマツの環境適応と集団分化 (おわりにかえて)

トドマツの表現型の変異は遺伝的な分化を伴いつつ、水平分布および垂直分布域の広さを実現している。地理的・垂直的分化の方向はおおむね南西から北東、低地から高山への環境傾度と、主に「冬」「雪」というキーワードで説明されよう。寒冷乾燥な環境に適応した本州のシラビソに対して、多雪環境に適応進化したトドマツでは冬季のふる

まいが種の存続を大きく左右した可能性がある(Ishizuka et al. 2021)。

このような背景をもつことから、トドマツの林業利用にあたっては、種苗の適応性が造林成績にも直結する重要な事項となる。そこで、トドマツの地域特性や環境傾度を勘案して、1980年代に5つの需給地域区分が設定された。これは北海道内の3育種区を細分化する形で運用されており(図-5; 中田ら2018)、各区分で採種園が設計され林業用の種苗が生産されている。地域区分の有効性はこれまでの産地試験・地域差検定の成績(成長・健全性)によって確かめられているが(黒丸1989; 石塚ら2019; Ishizuka et al. 2021)、用いる種苗に地域の適応性をきめ細かく反映させることにより、さらなる成長の向上が見込める(Tsuyama et al. 2020)。今後、地域区分や種苗の適正配置について再検討

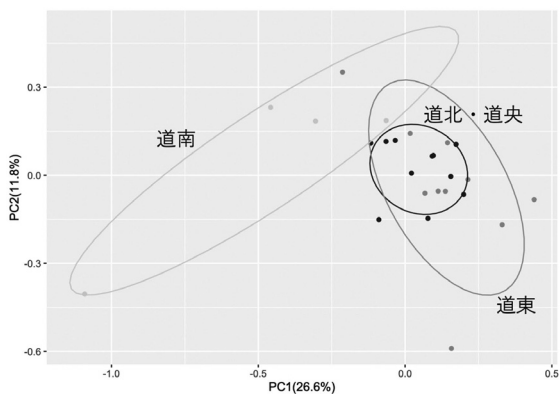


図-4 gSSRおよびEST-SSRの25座による主成分分析。分析した25集団は図-3と共通している。色の濃淡は地域の違いを示す。

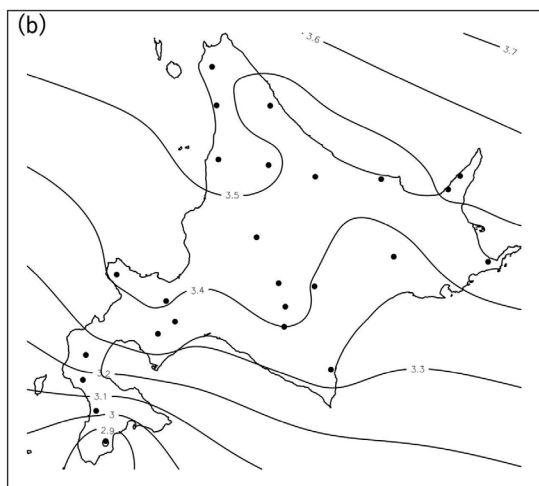
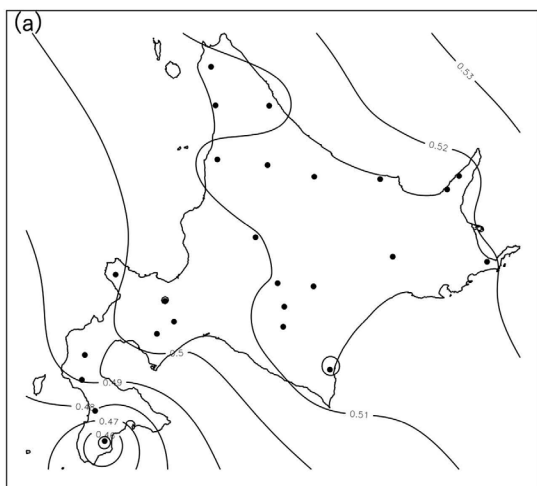


図-3 gSSRおよびEST-SSR 25座にもとづく北海道全域における遺伝的多様性(a: 平均ヘテロ接合度、b: 有効なアレル数)。黒丸は解析集団の位置を示す。

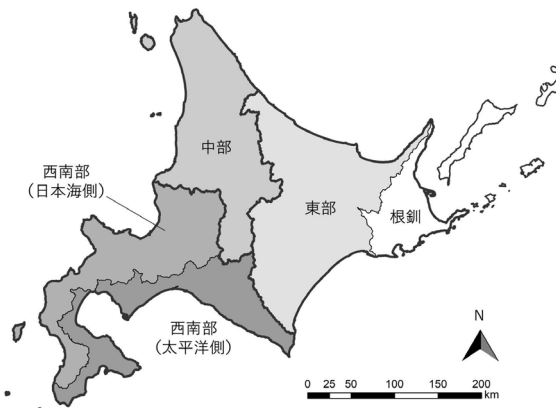


図-5 現行のトドマツ需給地域区分(実線)と育種区(太線)。中田ら(2018)より作成。

する余地があるといえよう。

トドマツは人工林として道内に広く植栽される一方、天然林資源の保全も重要である。根釧地方に生育し変種ネムロトドマツとされた歴史を持つものは分類上の位置付けなど未解明な部分が多い。日高山脈および知床半島は調査が十分に行われていないうえに地形や地質が複雑で、分布の全貌は不明である。地理的分布の南限にあたる道南および積丹半島に隔離された集団は、数、面積ともに少なく(舘脇1939; 石塚2020)、一部で自家和合性を持つ個体が含まれており(生方ら2000)、遺伝資源および進化的に注目すべき地域であろう。

引用文献

- 栄花 茂(1984) 北海道におけるトドマツの耐凍性に関する生態遺伝学的研究. 林木育種場研究報告 2: 61-107
- Eiga S, Sakai A (1987) Regional variation in cold hardiness of Sakhalin fir (*Abies sachalinensis* Mast.) in Hokkaido, Japan. In: Li PH (ed), Plant cold hardiness, 169-182. Alan R. Liss Inc, New York
- Goto S, Iijima H, Ogawa H, Ohya K (2011) Outbreeding depression caused by intraspecific hybridization between local and non-local genotypes in *Abies sachalinensis*. Restoration Ecology 19: 243-240
- Goto S, Kajiyama-Kanegae H, Ishizuka W, Kitamura K, Ueno S, Hisamoto Y, Kudoh H, Yasugi M, Nagano AJ, Iwata H (2017) Genetic mapping of local adaptation along the altitudinal gradient in *Abies sachalinensis*. Tree Genetics & Genomes 13: 104 doi:10.1007/s11295-017-1191-3
- 畠山末吉・江州克弘・石倉信介(1979) トドマツの雪害抵抗性の地理的変異. 北海道林業試験場報告 16: 16-39
- 畠山末吉(1981) トドマツの産地間変異の地域性に関する遺伝育種学的研究. 北海道林業試験場報告 19:1-91
- 畠山末吉(2008) トドマツ. 北海道林木育種協会監修, 北海道における林木育種と森林遺伝資源, 2-26. 北海道林木育種協会, 札幌
- Hisamoto Y, Goto S (2017) Genetic control of altitudinal variation on early female reproduction in *Abies sachalinensis* revealed by a crossing experiment. Journal of Forest Research 22: 195-198
- 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
- 石塚 航(2020) 北方の樹木の南限を訪ねる(北から南から). 森林科学 88: 42
- Ishizuka W, Goto S (2012) Modeling intraspecific adaptation of *Abies sachalinensis* to local altitude and responses to global warming, based on a 36-year reciprocal transplant experiment. Evolutionary Applications 5: 229-244
- Ishizuka W, Ono K, Hara T, Goto S (2015) Influence of low- and high-elevation plant genomes on the regulation of autumn cold acclimation in *Abies sachalinensis*. Frontiers in Plant Science 6: 1-10
- 石塚 航・今 博計・来田和人(2019) 台風被害にみられたトドマツの産地間差異. 日本森林学会誌 101: 82-87
- Ishizuka W, Kon H, Kita K, Kuromaru M, Goto S (2021) Local adaptation to contrasting climatic conditions in Sakhalin fir (*Abies sachalinensis*) revealed by long-term provenance trials. Ecological Research 36: 720-732
- Kitamura K, Uchiyama K, Ueno S, Ishizuka W, Tsuyama I, Goto S (2020) Geographical gradients of genetic diversity and differentiation among the southernmost marginal populations of *Abies sachalinensis* revealed by EST-SSR polymorphism. Forests 11: 233 doi:10.3390/f11020233
- 北村二郎・村田 源(1979) 原色日本植物図鑑 木本編 [II]. 保育社, 大阪
- 倉橋昭夫・濱谷稔夫(1981) トドマツの垂直分布に伴う変異. 東京大学演習林報告 71: 101-151
- 黒丸 亮(1989) トドマツ育種種苗の需給地域区分の効果. 光珠内季報 76: 1-3
- 黒丸 亮(1994) トドマツ枝枯病被害に関する精英樹次代の産地間差. 北海道の林木育種 37: 20-23
- Lian C, Goto S, Kubo T, Takahashi Y, Nakagawa M, Hogetsu T (2008) Nuclear and chloroplast microsatellite analysis of *Abies sachalinensis* regeneration on fallen logs in a subboreal forest in Hokkaido, Japan. Molecular Ecology

- 17, 2948–2962
- Nagasaka K, Wang ZM, Tanaka K (1997) Genetic variation among natural *Abies sachalinensis* populations in relation to environmental gradients in Hokkaido, Japan. *Forest Genetics* 4: 43–50
- 中田了五・坂本庄生・西岡直樹・花岡 創・来田和人・今 博計・石塚 航・黒丸 亮 (2018) 次世代検定林の成績によるトドマツ精英樹集団からの優良系統の選抜. *森林総合研究所研究報告* 17:155–174
- 岡田 滋・酒井 昭・向出弘正 (1970) トドマツ苗木の産地特性について (IV) トドマツ冬芽の芽鱗の層数. *日本林学会誌* 52: 10–13
- Okada M, Kitamura K, Lian C, Goto S (2015) The effects of multilocus heterozygosity on the longevity of seedlings established on fallen logs in *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis*. *Open Journal of Forestry* 5: 422–430
- Semerikova SA, Khrunyk YY, Lascoux M, Semerikov VL (2018) From America to Eurasia: a multigenomes history of the genus *Abies*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 125: 14–28
- Taneda H, Funayama-Noguchi S, Mayr S, Goto S (2020) Elevational adaptation of morphological and anatomical traits by Sakhalin fir (*Abies sachalinensis*). *Trees* 34: 507–520
- 舘脇 操 (1939) 主要樹種の分布限界 (予報) (二). *北海道林業会報* 37 (436): 1–8
- Tatewaki M (1958) Forest ecology of the islands of the north Pacific Ocean. *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University* 50: 371–486
- Tsumura Y, Suyama Y (1998) Differentiation of mitochondrial DNA polymorphisms in populations of five Japanese *Abies* species. *Evolution* 52: 1031–1042
- Tsuyama I, Ishizuka W, Kitamura K, Taneda, H, Goto S (2020) Ten years of provenance trials and application of multivariate random forests predicted the most preferable seed source for silviculture of *Abies sachalinensis* in Hokkaido, Japan. *Forests* 11: 1058 doi:10.3390/f11101058
- 生方正俊・河野耕蔵・板鼻直栄 (2000) トドマツ精英樹人工交配家系の初期成長における遺伝パラメータの推定. *林木育種センター研究報告* 17: 135–151
- 柳沢聡雄 (1965) トドマツ球果の形態的変異とその地域性. *北海道の林木育種* 8 (1): 8–15
- (北村系子、石塚 航、後藤 晋)

8 トガサワラ (マツ科トガサワラ属)

はじめに

トガサワラ [*Pseudotsuga japonica* (Shirasawa) Beissner] は、マツ科トガサワラ属の日本固有の常緑性高木である。トガサワラ属は北米と東アジアに分布し、北米に分布するダグラスファー [*P. menziesii* (Mirbel) Franco] は世界的な林業樹種として知られている。形態をもとにした分類では、北米の2種と本種トガサワラ (*P. japonica*) については確立されているが、中国と台湾に自生する種については見解が分かれており、Hermann (1982) は5種に分類したが、後にFarjon (1990) は(1種2変種)の分類を提案した。分子マーカーを用いたトガサワラ属内の系統関係の解析も行われており、化石記録の情報も合わせて祖先種が存在した位置や分布の移動ルートについて議論されている (Strauss et al. 1990; Gernandt and Liston 1999; Wei et al. 2010)。トガサワラ属の化石は主に現在の分布地である北米と東アジアの第三紀の地層から見つかっており、国内においてはアジアで最も古い化石が常磐地域で見つかっている (Yabe 2011)。

トガサワラの分布地は紀伊半島と四国の高知県であり、標高400~1,100 mの範囲に自生する (林 1960)。名前の由来は葉がトガ(ツガの別名)に似て、材がサワラ(ヒノキ科)に似ていることによる。樹形は幹から長い一次枝が伸びる点が特徴的であり、さらに通直・完満な幹の形状と濃い樹皮色も、混生する他の針葉樹と見分けるのに役立つ (口絵-6)。花粉、種子の散布様式はともに風散布である。生態学的研究によると、トガサワラはモミ、ツガ、コウヤマキ、ゴヨウマツ等の針葉樹および広葉樹と混交し (林 1952)、生育する立地環境は尾根筋に限られている (Yamamoto 1992)。天然分布がもともと狭いことに加えて、人為的な伐採の影響で個体数が減少しており (山中 1975)、環境省のレッドリストで絶滅危惧Ⅱ類 (VU) に指定されている (環境省 2015)。現在のところ、トガサワラがまとまって自生する7箇所の林分が保護対象になっている。しかし、これらの林分は10 haに満たない小面積のものが多いことから、この種が

歴史的に保持してきた遺伝的多様性を損なわずに世代交代を続けられるような保全戦略を立てる必要がある。このような背景から、森林総合研究所 林木育種センター関西育種場を中心として、トガサワラの保全に向けた地理的遺伝構造の解明と地域集団の遺伝的多様性の評価に取り組んできた。本稿では、トガサワラの自生地7集団について集団遺伝解析を行った結果について、すでに公表済みの報告 (Tamaki et al. 2018) をもとに解説する。

地理的遺伝構造

トガサワラの自生地7集団を対象に核マイクロサテライト6座の遺伝子型を決定し、集団遺伝解析を行った。集団間の遺伝的分化の程度を示す指数の F_{ST} は0.101であり、標準化した指数の G'_{ST} (Hedrick 2005) は0.233であった。この値は北米に広域分布する同属のダグラスファー (*P. menziesii*) の値 ($F_{ST}=0.003$, $G'_{ST}=0.044$; Krutovsky et al. 2009) と比べて顕著に高い値であった。国内の針葉樹の報告として、スギ [*Cryptomeria japonica* (L.f.) D. Don; $F_{ST}=0.028$; Takahashi et al. 2005]、ヒノキ [*Chamaecyparis obtusa* (Siebold et Zucc.) Endl.; $F_{ST}=0.040$; Matsumoto et al. 2010]、アカマツ (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc.; $F_{ST}=0.013$, $G'_{ST}=0.122$; Iwaizumi et al. 2013) があり、これらの値と比較してもトガサワラの値は高い値であった。針葉樹は他殖性で風媒のため、一般的に集団間の遺伝的交流が生じやすく (Hamrick et al. 1992)、遺伝的分化が生じにくいと考えられる。トガサワラの遺伝的分化が針葉樹としては比較的明瞭であった理由として、局所的な分布パターンが影響している可能性がある。すなわち、小集団が互いに孤立しており集団間の遺伝的交流が少なかったため、遺伝的浮動によって遺伝的分化が促進されたと推測される。

トガサワラの地理的な遺伝構造を推定するため、STRUCTURE解析 (Pritchard et al. 2000) を行った結果を図-1に示す。STRUCTURE解析と

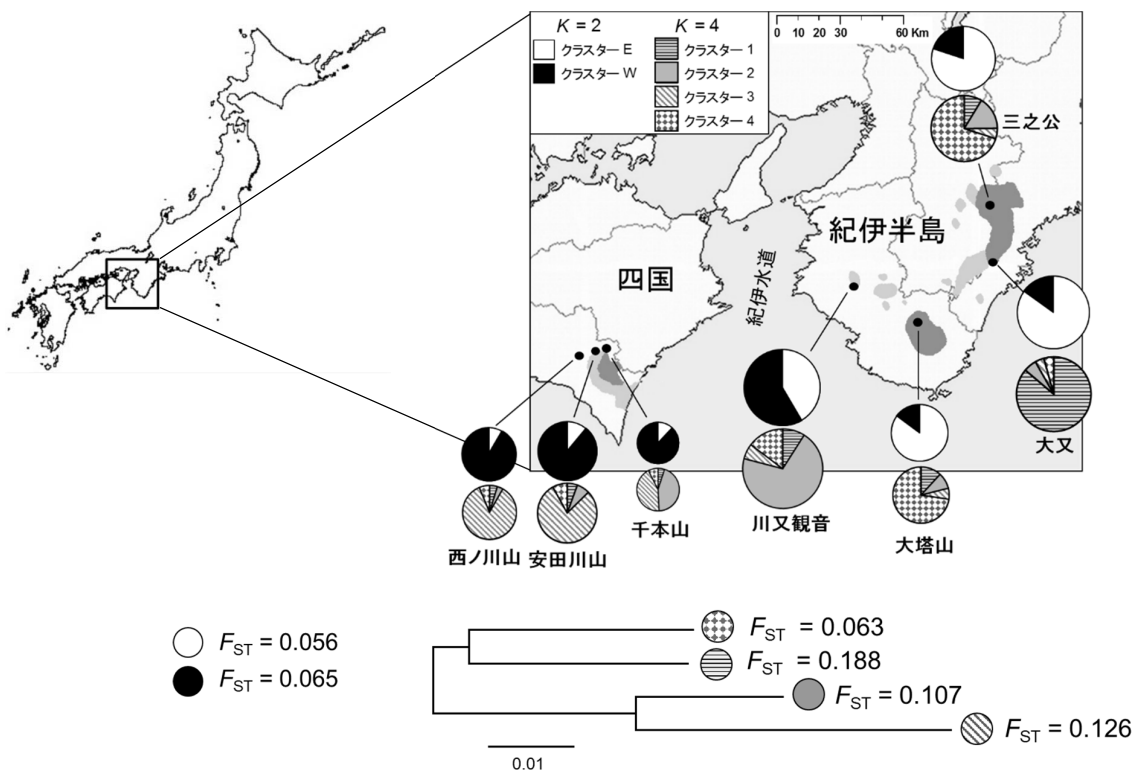


図-1 STRUCTURE解析で推定された各集団の遺伝的クラスタの割合。 $K=2$ と $K=4$ の結果を示した。円グラフの大きさはサンプルサイズの違いを反映している。トガサワラの個体数が多い分布域を濃い灰色に、少ない分布域を薄い灰色で示した(林 1960)。それぞれの遺伝的クラスタ間の関係を近隣結合樹によって示した。各クラスタの右側の F_{ST} の値は、それぞれの遺伝的クラスタがこれまでに受けた遺伝的な浮動の大きさを表す(Falush et al. 2003)。Tamaki et al. (2018) を改変。

は、ベイズ法を用いたクラスタリングによって各個体が由来する祖先集団を推定する方法である。STRUCTURE解析の $K=2$ の結果では、クラスタEは紀伊半島の集団で優占しており、クラスタWは四国の集団で優占していた。系統樹についても同様の傾向が認められ、紀伊半島の集団と四国の集団でそれぞれ主要なグループにまとまった(図-2)。これらの結果は、紀伊水道が両地域間の遺伝的障壁として働いたことを示唆している。一方、紀伊半島の最も西側に位置する集団の川又観音では、四国で優占するクラスタWが半分以上の割合を占めており、系統樹では主要な2つのクラスタのいずれにも属さなかった(図-2)。両地域の中間的な集団が存在することは、紀伊水道が遺伝的障壁として不完全であったことを示唆している。両地域間の遺伝的交流を推定するには、過去の気候変動に伴う分布変遷に着目する必要がある。最終氷期では海面の低下により両地域は地続きであり(亀井・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ1981)、花粉分析の結果からこの時期に

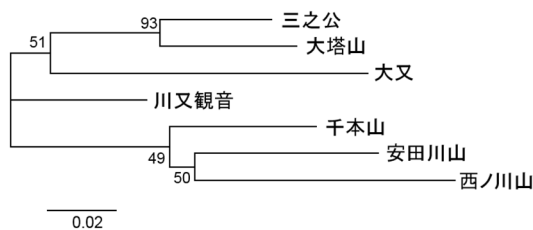


図-2 トガサワラ7集団における遺伝距離に基づいた系統樹。分岐の横の数字は1,000回繰り返しのブートストラップ値(%)。Tamaki et al. (2018) を改変。

トガサワラの分布域は南下し、低標高域に存在していたことが示唆されている(中村ら1972)。したがって、氷期に両集団が接近した際に、遺伝的交流が生じたのではないかと推察される。

集団サイズと遺伝的多様性との関係

集団ごとの遺伝的多様性の指標として、アレリックリッチネス、ヘテロ接合度の期待値、レア

アレル数を表-1に示した。アレリックリッチネスとヘテロ接合度の期待値については、集団間の違いは大きくなかったものの、全体的に四国の集団で低い傾向であった。レアアレル数ではアレリックリッチネスと同様の傾向が認められたが、集団間の違いはアレリックリッチネスの結果より顕著であり、最も多かった三之公(18個)は最も少なかった西ノ川山(9個)の2倍の値を示した。

遺伝的多様性が最も高かった三之公と大塔山は、分布域のなかでも最も大きな2つのパッチにそれぞれ位置していた(図-1)。また、STRUCTURE解析の結果、両集団で優占していたクラスター4の F_{ST} 値は最も低い値であり、歴史的に受けてきた遺伝的浮動の影響が他の集団と比べ小さかったことが示唆される(Falush et al. 2003)。これらのことから、両集団は比較的大きな集団サイズを維持してきた歴史があり、そのために他の集団と比べ遺伝的多様性が保たれてきたと推察される。集団サイズと遺伝的多様性の関係については多くの先行研究があり、樹木の場合では、両者に正の相関関係が認められたという報告(Billington 1991; del Castillo et al. 2011)がある一方で、認められなかったという報告(Young et al. 1993; Victory et al. 2006)もある。両者の関係を明らかにすることは集団サイズの縮小が引き起こす遺伝的多様性への悪影響を推定することにつながると考えられる。特にトガサワラのように分断化した小集団で構成される種にとっては保全戦略を立てるうえで基礎的な情報が得られると考えられる。

そこで、集団サイズと遺伝的多様性の相関分析を行った(図-3)。相関の強さは、レアアレル数($r=0.862$)、アレリックリッチネス($r=0.663$)、ヘ

テロ接合度の期待値($r=0.361$)の順で大きく、レアアレル数のみ有意であった($p<0.05$)。遺伝的多様性の指標によって相関の強さが異なった原因を推察すると、トガサワラの集団サイズが縮小してからの世代交代の回数が少ないこと、および集団サイズの縮小に対する各指標の反応速度が異なることの二点に関与していると考えられる。一点目の世代交代については、トガサワラの個体数減少は主に20世紀後半の拡大造林期に起きており(山中1975)、トガサワラの長い世代時間を考えると小集団化した後の世代交代は限られていると考えられる。したがって、小集団化後の遺伝的浮動による悪影響は世代交代のたびに進行していくと考えられるものの、トガサワラの現状としては集団サイズの減少前の時点の遺伝的多様性がある程度保持していると推察される。二点目の反応速度の違いであるが、理論的研究によってアレルの多様性はヘテロ接合度の期待値と比べてボトルネック期間中に早く減少すること(Nei et al. 1975)、およびレアアレルは通常のアレルと比べてボトルネック後に急速に数を減らすこと(Fuerst and Maruyama 1986)が報告されている。したがって、集団サイズが減少した後に遺伝的多様性への悪影響が検出され始める世代の早さ(集団サイズの縮小に対する感受性)は指数によって異なり、レアアレル数、アレリックリッチネス、ヘテロ接合度の期待値の順序になると考えられる。このような集団遺伝学の理論を今回の結果に当てはめると、集団サイズとの相関の強さが多様性指標間で異なった理由をうまく説明できる。トガサワラの場合、集団サイズの変更後に世代交代が十分に起きていないため、集団サイズの縮小に敏感な指数では多様性の減少が開始しているものの、その

表-1 トガサワラ7集団における集団サイズと核マイクロサテライト6座の遺伝的多様性の指標

| 地域 | 集団 | 集団サイズ | サンプルサイズ | アレリックリッチネス (A_R) | ヘテロ接合度の期待値 (H_E) | レアアレル数 ^a (N_{RA}) |
|------|------|-------|---------|----------------------|----------------------|----------------------------------|
| 紀伊半島 | 三之公 | 704 | 66 | 6.263 | 0.647 | 18 |
| | 大又 | 266 | 90 | 4.669 | 0.538 | 12 |
| | 川又観音 | 556 | 101 | 5.785 | 0.566 | 15 |
| 四国 | 大塔山 | 250 | 55 | 5.939 | 0.655 | 14 |
| | 千本山 | 288 | 30 | 5.167 | 0.472 | 10 |
| | 安田川山 | 274 | 59 | 4.791 | 0.548 | 10 |
| | 西ノ川山 | 168 | 50 | 5.110 | 0.552 | 9 |

^a出現頻度が5%以下のアレル数。

Tamaki et al. (2018) を改変。

影響を受けにくい指数では変更前の時点の集団サイズに見合った多様性をかなり維持しているの

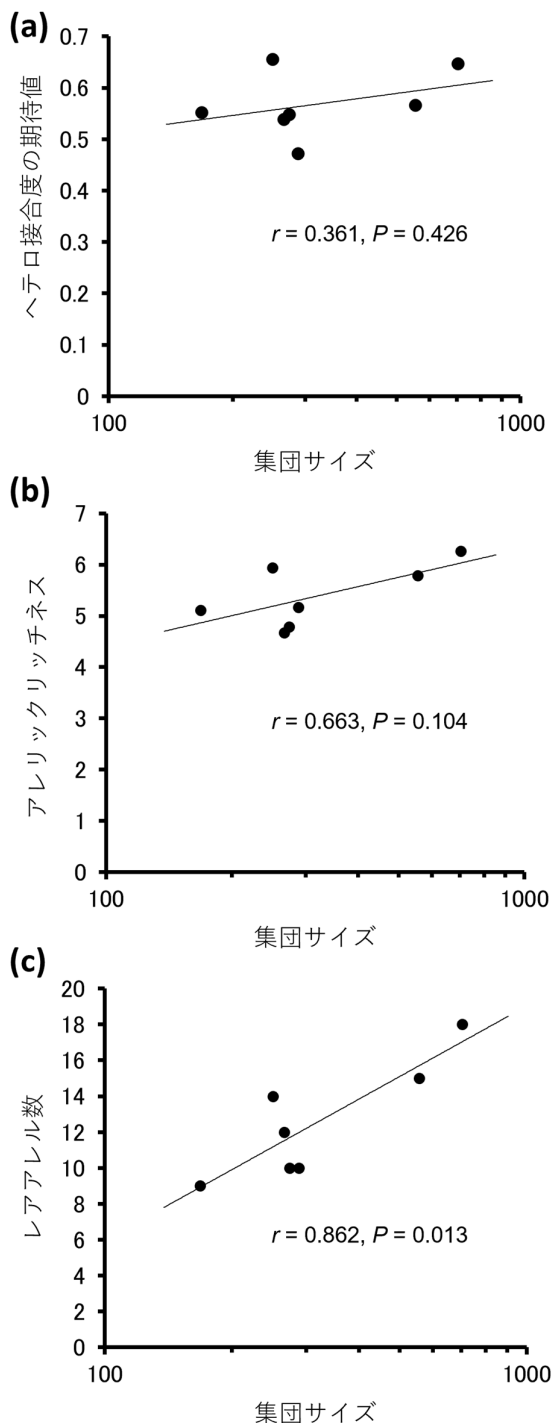


図-3 集団サイズと遺伝的多様性の関係。(a)、(b)および(c)はそれぞれ集団サイズとヘテロ接合度の期待値、アレリックリッチネスおよびレアアレル数との関係を示す。Tamaki et al. (2018) を改変。

はないかと推察される。したがって、レアアレル数のような敏感な多様性指数ほど、変更後の現在の集団サイズとの相関関係が生じやすいため、今回の結果では多様性指標間で集団サイズとの相関の強さが異なると考えられる。以上の情報から、集団サイズが小さい集団ではここ数十年の間に起きた集団サイズの縮小の影響によるレアアレルの減少が始まっており、今後は世代交代が進むにしたがって、アレル全体の多様性やヘテロ接合度の期待値の減少が進行していく危険性が高いと考えられる。

おわりに

本稿では、トガサワラの地理的遺伝構造と、集団ごとの遺伝的多様性の現状を評価した結果について紹介した。この研究で得られた知見については、トガサワラの遺伝変異を将来にわたって維持するために活用されることが望まれる。今回明らかになったことの一つに、集団間の遺伝的分化が針葉樹としては比較的大きかったことがあげられる。したがって、種内の遺伝的変異を保全するためには、代表的な集団に限らずに、個々の集団も保全することが重要と考えられる。また、レアアレル数のように集団サイズの縮小に対して敏感に反応する多様性指数ほど、集団サイズとの相関が高いことが明らかになった。このことから、サイズの小さい集団では、最近経験した集団サイズの減少の影響を受け始めていると解釈できる。したがってこうした集団については、保護区域の周辺の人工林の間にわずかに散在する残存個体との遺伝的交流を促進するなど、集団の有効なサイズを維持、もしくは増加するような取り組みが必要と考えられる。

引用文献

- Billington HL (1991) Effect of population size on genetic variation in a dioecious conifer. *Conservation Biology* 5: 115–119
- del Castillo RF, Trujillo-Argueta S, Sánchez-Vargas N, Newton AC (2011) Genetic factors associated with population size may increase extinction risks and decrease colonization potential in a keystone tropical pine. *Evolutionary Applications* 4:

- 574–588
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567–1587
- Farjon A (1990) *Pinaceae: Drawings and descriptions of the genera Abies, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga, Cathaya, Pseudotsuga, Larix and Picea*. Koeltz Scientific Books, Königstein
- Fuerst PA, Maruyama T (1986) Considerations on the conservation of alleles and of genic heterozygosity in small managed populations. *Zoo Biology* 5: 171–179
- Gernandt DS, Liston A (1999) Internal transcribed spacer region evolution in *Larix* and *Pseudotsuga* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 86: 711–723
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95–124
- 林 弥栄 (1952) 日本産針葉樹の天然分布. 林業試験場研究報告 48: 1–251
- 林 弥栄 (1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- Hermann RK (1982) The genus *Pseudotsuga*: historical records and nomenclature. Forest Research Laboratory, Special Publication 2a Oregon State University, Corvallis
- Iwaizumi MG, Tsuda Y, Ohtani M, Tsumura Y, Takahashi M (2013) Recent distribution changes affect geographic clines in genetic diversity and structure of *Pinus densiflora* natural populations in Japan. *Forest Ecology and Management* 304: 407–416
- 亀井節夫・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ (1981) 最終氷期における日本列島の動・植物相. 第四紀研究 20: 191–205
- 環境省 (2015) レッドデータブック・レッドリスト. <https://ikilog.biodic.go.jp/Rdb/> (2019年7月31日アクセス)
- Krutovsky KV, St. Clair JB, Saich R, Hipkins VD, Neale DB (2009) Estimation of population structure in coastal Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var. *menziesii*] using allozyme and microsatellite markers. *Tree Genetics & Genomes* 5: 641–658
- Matsumoto A, Uchida K, Taguchi Y, Tani N, Tsumura Y (2010) Genetic diversity and structure of natural fragmented *Chamaecyparis obtusa* populations as revealed by microsatellite markers. *Journal of Plant Research* 123: 689–699
- 中村 純・満塩博美・黒田登美雄・吉川 治 (1972) 花粉層序学的研究その1-高知県の第四系-. 高知大学学術研究報告 21: 87–113
- Nei M, Maruyama T, Chakraborty R (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29: 1–10
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Strauss SH, Doerksen AH, Byrne JR (1990) Evolutionary relationships of Douglas-fir and its relatives (genus *Pseudotsuga*) from DNA restriction fragment analysis. *Canadian Journal of Botany* 68: 1502–1510
- Takahashi T, Tani N, Taira H, Tsumura Y (2005) Microsatellite markers reveal high allelic variation in natural populations of *Cryptomeria japonica* near refugial areas of the last glacial period. *Journal of Plant Research* 118: 83–90
- Tamaki S, Isoda K, Takahashi M, Yamada H, Yamashita Y (2018) Genetic structure and diversity in relation to the recently reduced population size of the rare conifer, *Pseudotsuga japonica*, endemic to Japan. *Conservation Genetics* 19: 1243–1255
- Victory ER, Glaubitz JC, Rhodes OE Jr, Woeste KE (2006) Genetic homogeneity in *Juglans nigra* (Juglandaceae) at nuclear microsatellites. *American Journal of Botany* 93: 118–126
- Wei XX, Yang ZY, Li Y, Wang XQ (2010) Molecular phylogeny and biogeography of *Pseudotsuga* (Pinaceae): Insights into the floristic relationship between Taiwan and its adjacent areas. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 776–785
- Yabe A (2011) *Pseudotsuga tanaii* Huzioka from the earliest Miocene Shichiku Flora of northeast Japan: systematics and ecological conditions. *Paleontological research* 15: 1–12
- Yamamoto S (1992) Preliminary studies on the species composition, stand structure and regeneration characteristics of an old-growth *Pseudotsuga japonica* forest at the Sannoko on the Kii Peninsula, southwestern Japan. *Japanese Journal of Forest Environment* 34: 50–58
- 山中二男 (1975) 四国東部のトガサワラおよびその他の針葉樹林. 国立科学博物館専報 8: 119–136
- Young AG, Merriam HG, Warwick SI (1993) The effects of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh (sugar maple) populations. *Heredity* 71: 277–289

9 エゾマツ類 (マツ科トウヒ属)

はじめに

マツ科トウヒ属 (*Picea*) は、高木性の針葉樹種であり、北半球に広がる針葉樹林の主要構成樹種である。トウヒ属の分類には、古くは針葉断面の形状(四稜形・扁平)が重視されていたが、その後、成熟球果の種鱗が固く閉じるか閉じないかによりバラモミ (*Picea*) 節とトウヒ (*Casicta*) 節に分け、次いで針葉断面の形状によって、亜節または列に細分するという体系が用いられてきた (Farjon 1990)。しかし、近年の世界のトウヒ属樹種の分子系統解析によると、トウヒ属樹種は北米大陸を起源として、新第三紀の中新世から鮮新世にベーリング陸橋を通過して複数回にわたってユーラシアに進入し、さらにアジアからヨーロッパ、大陸から日本列島に広がったとされ、球果の種鱗や針葉の形状は、各地域において平行的に生じたとされる (Ran et al. 2006 ; Lockwood et al. 2013 ; Shao et al. 2019)。

我が国においては、6種2変種のトウヒ属樹種が分布している。このうち、北海道、サハリン、沿海州、カムチャッカおよび中国東北地方に分布するエゾマツ *Picea jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carrière var. *jezoensis*、本州中部および紀伊半島に分布するトウヒ var. *hondoensis* (Mayr) Rehder、朝鮮半島と中国東北地方南部に分布するチョウセントウヒ var. *koreana* Uyeki (植木 1942) を含む *P. jezoensis* (Yamazaki 1995) (図-1) は、北東アジアの寒温帯林の主要構成樹種である。特にエゾマツは、建築材、家具材、楽器材およびパルプなどの幅広い用途に利用可能な優良材を生産することから、重要な木材資源となっている。

P. jezoensis の分布域を北東アジアというスケールでみた場合、エゾマツは、ロシア、中国および北海道において比較的広い分布域を持つが、分布域の南縁部に位置する本州のトウヒや韓国のチョウセントウヒの分布域は、山岳の高標高域に分断化している。このような *P. jezoensis* の変種間の分化や集団間分化は、第四紀の氷期と間氷期の繰

り返しにともなって生じた、分布域の拡大・縮小といった分布変遷によって形成されてきたと予想される。そこで、遺伝マーカーを用いて、*P. jezoensis* の遺伝的な地理的変異を調べ、集団の歴史について推論することを試みた。なお、本説では、上述の母種と2変種を含んだ *P. jezoensis* を、便宜上エゾマツ類と呼ぶことにする。

地理的遺伝構造

日本を中心にエゾマツ類の分布域を広く網羅するように、エゾマツは、カムチャッカ2、ロシア大陸部1、中国東北地方1、サハリン3、北海道15の合計22集団、トウヒは本州の中部山岳地域8、紀伊半島2の合計10集団、チョウセントウヒは韓国智異山の1集団、合計33集団990個体から針葉を採取してDNAを抽出した(図-1)。そして、マツ科では母性遺伝して種子によって広がるミトコンドリアDNA (mtDNA) の2つの領域 (*nad1* インtron b/c と *mh02*) のPCR-RFLPマーカー、および両性遺伝する核DNAのSSR(マイクロサテライト)マーカーの4座を用いて集団間の系統的關係と、各地域集団の保有する遺伝的多様性を調べた (Aizawa et al. 2007, 2009)。さらに、韓国の徳裕山 (TGY)、ロシアのウラジオストック (VDK)、北海道の利尻島 (RSR) と落石 (OCI) の集団の追加解析を行った(図-1)。

解析の結果、5つの主要なmtDNAハプロタイプが検出された(図-2)。ハプロタイプIは北海道全域、IIは北海道中部と北部、IIIはロシアおよび中国、Vは韓国、VIは本州にみられ、各ハプロタイプは、宗谷海峡、津軽海峡、朝鮮海峡によって明確に分かれていた(図-2a)。各集団間の地理的分化の程度は $G_{ST} = 0.904$ と、針葉樹におけるmtDNAの遺伝子分化係数の平均値 ($G_{ST} = 0.768$; Du et al. 2009) のデータを基に計算) に比べて高かった。海峡の形成年代から推定すると、本州と北海道、本州と朝鮮半島間の集団間の分化は、いずれも10万年前以前 (大嶋 1990) に、北海道とサハリン間では

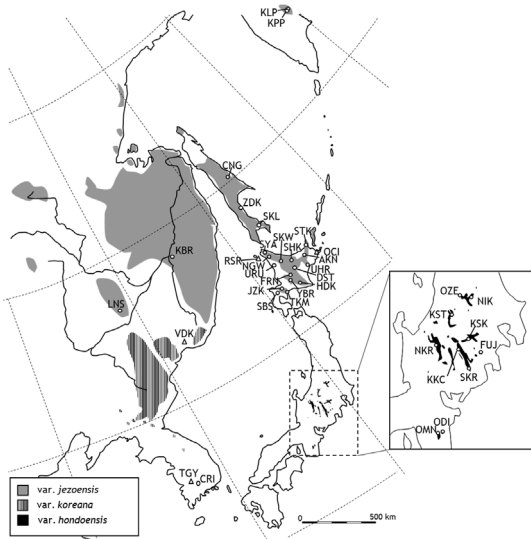


図-1 北東アジアにおけるエゾマツ類の分布域と遺伝解析集団の位置図 (Aizawa et al. 2009 を改変)。var. jezoensis: エゾマツ、var. koreana: チョウセントウヒ、var. hondoensis: トウヒ。△は Aizawa et al. (2009) の後に追加解析した集団。

1 万年以前 (大嶋 1990) に起きたものと考えられる。ただ、北海道とそこから約 40 km 離れているサハリンはハプロタイプが異なるが、北海道から約 20 km 離れている利尻島集団のハプロタイプは北海道と同じであった。したがって、サハリンは利尻島と同じく北海道から 1 万年以前に分離したと考えられているが、サハリン集団のほうがより早く北海道から分離し、その後北海道集団と分布域が連続することはなかったと推察される。

過去の分布変遷史を再現する上で、種の特定が可能な大型植物化石などの古生物学的情報は有用である。日本においては、扁平な針葉をもち、球果の種鱗が薄い紙質で縁に歯状の鋸歯をもつ樹種はエゾマツ類に限られる。さらに、このような形態をもつ針葉や球果化石が比較的豊富に産出している。そこで、mtDNA ハプロタイプ間の系統的關係 (図-2b) と日本列島におけるエゾマツ類化石の産出年代と併せて推論をおこなった。その結果、北海道のエゾマツの祖先集団は、更新世前期以前 (矢野・石狩低地帯研究会 1967) に大陸部からサハリン経由で北海道に移住してきたと推論された。これとは対照的に、本州のトウヒは更新世前期以前 (百原ら 1997) に朝鮮半島経由で本州に移住してきたと推論された (Aizawa et al. 2007)。次に核 DNA の SSR マーカーを用いて、STRUCTURE 解析 (Prichard et al. 2000) を行い、地理的遺伝構造を

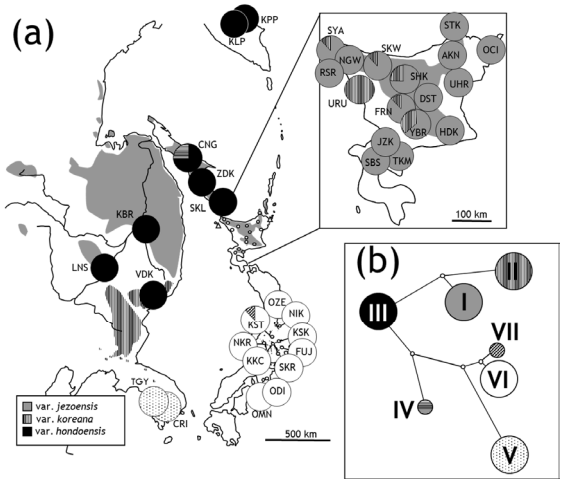


図-2 エゾマツ類のミトコンドリア DNA ハプロタイプの地理的分布 (a) とハプロタイプ間の系統的關係 (b) (Aizawa et al. 2007 を改変)。

調べた。その結果、最適なクラスターは $K=2$ と推定された。各集団における両クラスターの混合割合をみると、エゾマツではクラスター 1 が、トウヒではクラスター 2 が優占し、明確に二分された (図-3)。また、韓国集団は両クラスターが混合していた。次いで、エゾマツとチョウセントウヒ、およびトウヒとチョウセントウヒの 2 つのグループに分けて、STRUCTURE 解析を行ったところ、各グループ内において、それぞれ 3 つのサブクラスターが検出され、カムチャッカ集団がほかのエゾマツ集団から分化していること、紀伊半島のトウヒ集団は本州中部山岳の集団から分化していること、チョウセントウヒはトウヒよりも大陸のエゾマツにより近いことが示唆された (図-3)。これはカムチャッカ集団のような著しい隔離分布集団や、紀伊半島集団のような集団サイズの小さい隔離分布集団では、遺伝的浮動により、集団間の分化が生じていることを示している (Aizawa et al. 2009)。また、系統的に、チョウセントウヒが大陸のエゾマツから分化したことを示唆しており、mtDNA の系統解析の結果を支持している。ただ、この mtDNA の系統解析に関しては RCR-RFLP 法を基に推定したもので、nad1 イントロン b/c 領域のシーケンス解析に基づく系統的關係では、大陸と日本列島で 2 つに分かれることが示唆されており (Aizawa et al. 2015)、エゾマツ類の日本列島への移住のシナリオについては今後再検証が必要かもしれない。

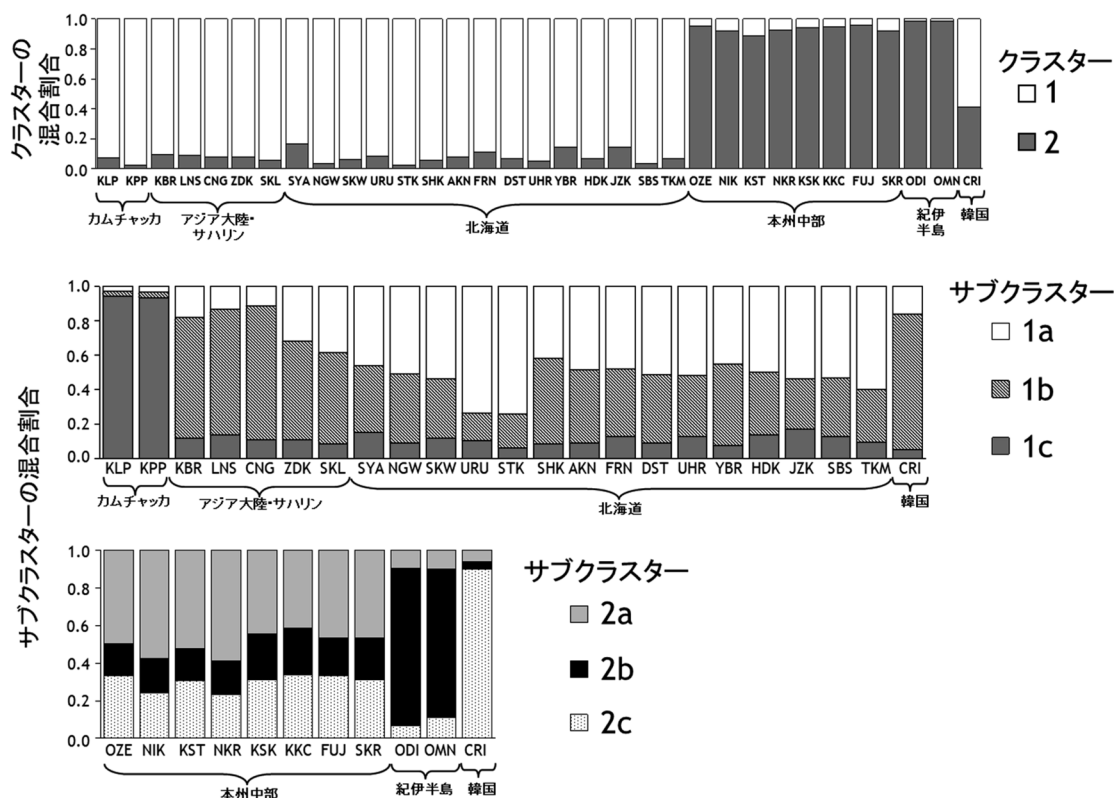


図-3 核SSRの4座を用いたSTRUCTURE解析によって得られたエゾマツ類の地理的遺伝構造 (Aizawa et al. 2009を改変)。縦軸はSTRUCTURE解析によって得られたクラスターまたはサブクラスターの混合割合を表す。各集団の略号は図-1と対応している。

遺伝的多様性

核DNAのSSRマーカーによってエゾマツ類の各集団間の分化と遺伝的多様性を評価した。集団間の分化の程度を示す F_{ST} の値は0.101と、mtDNAの遺伝的分化の程度を示す値に比べて著しく低かった。これは、エゾマツ類が風媒樹種であり、核DNAが花粉と種子によって移動するため、花粉による遺伝子流動の効果が大きいためと考えられる。しかし、一般的な針葉樹($G_{ST} = 0.073$)やトウヒ属樹種($G_{ST} = 0.055$) (Hamrick et al. 1992)の値に比べるとやや大きかった。距離による遺伝的隔離の効果 (isolation by distance) を調べた結果、各集団ペア間の距離の効果に加えて、各集団ペア間に海峡を挟むと遺伝的分化が大きくなっていた。したがって、日本を取り囲む海峡の存在が地理的障壁として、遺伝的分化の程度を高めていると考えられた。

各集団における遺伝的多様性をみると、カムチャッカのエゾマツ、紀伊半島のトウヒ、韓国のチョウセントウヒといった分布域の末端部に位置

する集団の遺伝的多様性が低い傾向がみられた (図-4)。特に、著しく隔離しているカムチャッカ集団や集団サイズの小さい韓国の集団からは、稀なアレル (対立遺伝子) (<1%; レアアレル) が完全に消失していた。これは、分布変遷の中での集団規模の縮小にともなう遺伝的浮動の効果と考えられた。ただし、これらの集団においては、過去の有意な集団サイズの縮小 (ボトルネック) の痕跡はみられなかった。これは、数十万年前という古い時代に集団サイズの縮小を経験しているか、それほど古い時代でなくても集団サイズがきわめて小さいことにより、レアアレルと遺伝子多様度が両方とも消失し、突然変異と遺伝的浮動の効果が平衡状態に達している (Cornuet and Luikart 1996) ためと考えられた。一方で、今日比較的大きな分布域をもつ北海道からサハラ中部のエゾマツ集団からは有意なボトルネックの痕跡が検出された。これはレアアレル数の減少によるものと考えられた (図-4)。北海道からサハラにかけては、約2万~1万年前にカラマツ属やマツ属の花粉が増加しており、寒冷で乾燥した気候の卓越によってこの

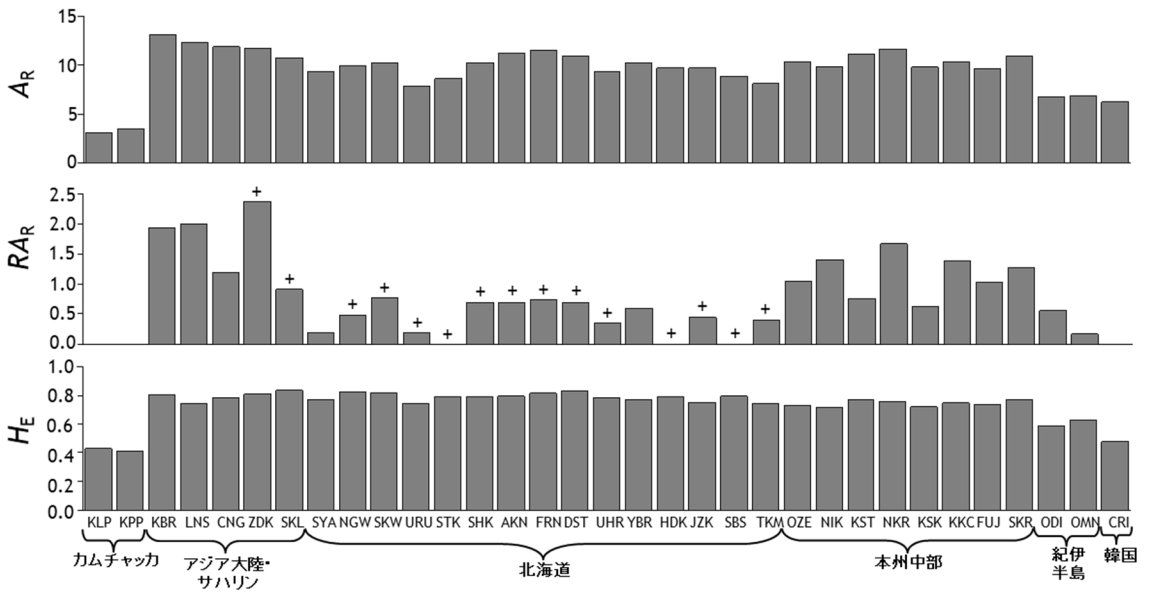


図-4 核SSRの4座で評価したエゾマツ類の遺伝的多様性 (Aizawa et al. 2009を改変)。 A_R : アレリックリッチネス、 RA_R : レアアレリックリッチネス、 H_E : ヘテロ接合度。+は有意な ($P < 0.05$) ボトルネックが検出された集団。各集団の略号は図-1と対応している。

地域にツンドラの景観が広がっていたと考えられている (Igarashi et al. 2002)。したがって、この時代のエゾマツ集団の衰退と縮小や、気候の緩和後の集団の拡大時に生じた創始者効果によって、アレルの消失が起きたと推察される (Aizawa et al. 2009)。

エゾマツ類の分類

Yamazaki (1995) はエゾマツ類を母種と2変種に分類している。一方、Park et al. (2010) は北東アジアにおけるエゾマツ類の球果形態を調べ、形態に連続性がみられることから、*P. jezoensis* の種内分類群を認めない見解を提案している。図-3で示した $K = 2$ における STRUCTURE 解析の結果は、Yamazaki (1995) の分類学的見解を支持している。

本州のトウヒの分布北限である福島県尾瀬地方には樹皮がエゾマツ (口絵-7a) と酷似したオゼトウヒ (*f. ozeensis* Hayashi) (口絵-7b) が分布しており、エゾマツと分類された時代もあった (トウヒの樹皮は口絵-7c)。しかし、遺伝解析の結果、本州のトウヒと遺伝的に同一であることがわかった (図-2, 3)。また、北海道のエゾマツの中には、樹皮に深い裂け目をもたず、一見モミ属のトドマツと見間違えるような樹皮をしたシロエゾマツ

[*f. takedae* (Tatew.) Hayashi] がみられる (口絵-7d) が、遺伝的な分化は見られず、品種レベルの違いとみなされた。チョウセントウヒは、樹皮が鱗状に剥離する個体もあるものの (口絵-7e)、球果が小さく、針葉は短く、本州のトウヒと酷似していることが指摘されていた (Yamazaki 1995)。しかし、本研究によりトウヒとは遺伝的に異なることがわかった。大陸部におけるチョウセントウヒとエゾマツの分布境界については、本研究では明らかにできなかった。ただ、韓国においては、チョウセントウヒは智異山と徳裕山のほか、北部の桂芳山に分布しており (Jang and Park 2010)、この桂芳山の集団は他の韓国内の集団から、mtDNAおよび核SSRレベルで分化していることが報告されている (Moriguchi et al. 2009)。また、本研究の結果、ウラジオストックと中国東北地方の集団はハプロタイプIIIを、韓国徳裕山の集団はハプロタイプVを保有していた (図-2a)。これらのことを考慮すると、両変種の境界は韓国北部～中国・北朝鮮国境の長白山付近にあるものと予想される。

おわりに

エゾマツはアカエゾマツとともに、北海道の木に指定されているように、北海道の天然林を代表

する樹種である。エゾマツの蓄積は1950年代には8,000万 m^3 あったが、戦後の製材やパルプ用材としての利用のため、天然林への植え込みや人工林造成といった更新作業をとまなわない伐採を行ってきた結果、今日では約4,400万 m^3 と半減し、北海道における針葉樹資源の約13%を占めるに過ぎなくなった(小鹿1995; 福地ら2009)。それでも1960年代初めまではエゾマツの年間造林面積は1,000~1,600 haで推移していた。しかし、その後激減した上、成林する割合も低いことから、エゾマツの人工林は今日の道内の人工林150万haの1~2%を占める程度といわれている(福地ら2009)。このように造林されなくなった理由は、エゾマツがトドマツやアカエゾマツに比べて、苗木作りが難しく、若齢林で霜害や病虫害が発生しやすい傾向にあるためといわれている。しかし、育苗上の技術的問題の多くは克服され、事業的な苗木生産への取り組みが進んでいる(小笠原2001; 後藤2014)。このようなエゾマツの苗木生産に関連して、採取した種子による苗木の安定的な供給態勢の構築や流通に向けて、エゾマツの地域的な遺伝的特性や、遺伝的分化に関する知見が必要となろう。エゾマツの地理的変異に関しては、針葉形態(井出ら1992)やエゾマツカサアブラムシに対する感受性(河野・織田1982)などで産地間変異が認められている。そこで、Iwaizumi et al. (2015)は、核SSRの10座を用いて、北海道内のエゾマツ9集団、294個体について遺伝構造を調べた。その結果、地理的に隔離された集団(雨龍)や分布域の辺縁に位置する集団(知床)を除いて、明確な地理的遺伝構造はみられなかった。これは花粉による遺伝子流動により地域間の分化が低いことや、先述のような北海道からサハリンのエゾマツ集団が最終氷期頃に経験した集団の衰退と縮小といった歴史を反映したものと推察される。エゾマツの苗木生産や流通においては、このような地域的な遺伝的特性に配慮する必要がある。

引用文献

- Aizawa M, Yoshimaru H, Saito H, Katsuki T, Kawahara T, Kitamura K, Shi F, Kaji M (2007) Phylogeography of a northeast Asian spruce, *Picea jezoensis*, inferred from genetic variation observed in organelle DNA markers. *Molecular Ecology* 16: 3393–3405
- Aizawa M, Yoshimaru H, Saito H, Katsuki T, Kawahara T, Kitamura K, Shi F, Sabirov R, Kaji M (2009) Range-wide genetic structure in a north-east Asian spruce (*Picea jezoensis*) determined using nuclear microsatellite markers. *Journal of Biogeography* 36: 996–1007
- Aizawa M, Yoshimaru H, Takahashi M, Kawahara T, Sugita H, Saito H, Sabirov RN (2015) Genetic structure of Sakhalin spruce (*Picea glehnii*) in northern Japan and adjacent regions revealed by nuclear microsatellites and mitochondrial gene sequences. *Journal of Plant Research* 128: 91–102
- Comuet JM, Luikart G (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144: 2001–2014
- Du FK, Petit RJ, Liu JQ (2009) More introgression with less gene flow: chloroplast vs. mitochondrial DNA in the *Picea asperata* complex in China, and comparison with other conifers. *Molecular Ecology* 18: 1396–1407
- Farjon A (1990) Pinaceae: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Köeltz Scientific Books, Königstein
- 福地 稔・錦織正智・雲野 明・徳田佐和子・原 秀穂・三好秀樹 (2009) 道北地方におけるエゾマツ人工林の成長. *北方林業* 61: 273–278
- 後藤 晋 (2014) 北海道固有の森林資源再生を目指したエゾマツの早出し健全苗木生産システムの確立. *森林遺伝育種* 3: 133–135
- Hamrick JL, Godt MLW, Sherman-Broyles, SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95–124
- Igarashi Y, Murayama M, Igarashi T, Higake T, Fukuda M (2002) History of *Larix* forest in Hokkaido and Sakhalin, northeast Asia since the last glacial. *Acta Palaeontologica Sinica* 41: 524–533
- 井出雄二・倉橋昭夫・佐々木忠兵衛・渡邊定元 (1992) エゾマツ針葉形態の地理的変異. *東京大学農学部演習林報告* 95: 65–76
- Iwaizumi MG, Aizawa M, Watanabe A, Goto S (2015) Highly polymorphic nuclear microsatellite markers reveal detailed patterns of genetic variation in natural populations of Yezo spruce in Hokkaido. *Journal of Forest Research* 20: 301–307
- Jang W, Park PS (2010) Stand structure and maintenance of *Picea jezoensis* in a northern temperate forest, South Korea. *Journal of Plant Biology* 53: 180–189
- 小鹿勝利 (1995) 北海道のエゾマツ資源に関する研究 (I) –エゾマツ資源の利用と資源量の推移–. *森林計画学会誌* 24: 33–46

- 河野耕蔵・織田春紀(1982) エゾマツの産地および母樹間におけるエゾマツカサアブラムシに対する感受性. 日本林学会北海道支部講演集 31: 133-135
- Lockwood JD, Aleksić JM, Zou J, Wang J, Liu J, Renner SS (2013) A new phylogeny for the genus *Picea* from plastid, mitochondrial, and nuclear sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 717-727
- 百原 新・水野清秀・沖津 進(1997) 近畿地方南部、菖蒲谷層上部層の前期更新世末寒冷期の大型植物化石群. 植生史研究 5: 29-37
- Moriguchi Y, Kang, K-S, Lee K-Y, Lee S-W, Kim Y-Y (2009) Genetic variation of *Picea jezoensis* populations in South Korea revealed by chloroplast, mitochondrial and nuclear DNA markers. *Journal of Plant Research* 122: 153-160
- 小笠原繁男(2001) 東京大学北海道演習林におけるエゾマツ実生育苗の実際. 東京大学農学部演習林報告 106: 49-68
- 大嶋和雄(1990) 第四紀後期の海峡形成史. 第四紀研究 29: 193-208
- Park YD, Chang KS, Jin GZ, Kim H, Chang C-S (2010) Cone morphological variation of the *Picea jezoensis* complex in eastern Asia. *Journal of Korean Forest Society* 99: 235-243
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959
- Ran J-H, Wei X-X, Wang X-Q (2006) Molecular phylogeny and biogeography of *Picea* (Pinaceae): implications for phylogeographical studies using cytoplasmic haplotypes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 405-419
- Shao CC, Shen TT, Jin WT, Mao HJ, Ran JH, Wang XQ (2019) Phylotranscriptomics resolved interspecific relationships and indicates multiple historical out-of-North America dispersals through the Bering Land Bridge for the genus *Picea* (Pinaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 141:106610
- 植木秀幹(1942) 樹木と森林(其七)-朝鮮のエゾマツ-. 朝鮮山林會報 206: 9-12
- Yamazaki T (1995) Pinaceae. In: Iwatsuki K, Yamazaki T, Boufford DE, Ohba H (eds) *Flora of Japan*, Vol. 1, Pteridophyta and Gymnospermae. Kodansha, Tokyo, pp 266-277
- 矢野牧夫・石狩低地帯研究会(1967) 石狩平野の第四紀系から産出する植物遺体の概観. 第四紀研究 7: 41-48

(逢沢峰昭)

10 アカエゾマツ (マツ科トウヒ属)

はじめに

マツ科トウヒ属であるアカエゾマツ *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast. は、北海道を中心に、サハリン南端部、南千島(国後島、択捉島、色丹島)、岩手県早池峰山にみられる(図-1)。このうち、サハリン南端部と早池峰山の集団はごく小さく、他から隔離分布している。とりわけ、早池峰山の集団では、胸高直径20 cm以上の成木は60本、稚樹・成木を含めては1,000本以下といわれている(杉田2004)。アカエゾマツは、生育立地の適応幅が広く、湿地、蛇紋岩、火山灰礫地、砂丘、岩礫地などに局所的に純林や小集団を形成する。

アカエゾマツは北海道の主要な林業樹種であり、建築材のほか、木目が美しいことから家具材や楽器材として利用されている。北海道(平成27年度)における蓄積は2,311万m³で、トドマツ、

カラマツ、エゾマツに次いで4番目に大きく、造林面積もトドマツ、カラマツに次いで大きく約16万ha(統計上エゾマツも含むがごく小さい)である(北海道水産林務部2017)。近年、造林が進められており、年間の苗木生産量はカラマツ、トドマツに次いで多い。このように、アカエゾマツは北海道の林木育種の素材として重要であり、これまで開葉時期(岡田1975)、材質(飯塚ら1999)、アロザイム(Wang and Nagasaka 1997)などについて、産地間変異が明らかにされている。しかし、地域による遺伝的差異(地理的遺伝構造)を評価する上では、マツ科では母性遺伝するミトコンドリア(mt)DNAや多型性の高い核DNAのマイクロサテライト領域(核SSR)を用いた調査も必要になると考えられる。

また、アカエゾマツは植物系統地理学的な観点からもよい研究素材となると予想される。すなわち、現在、北海道南端部から本州の福島県中部以北にかけて、東北地方を挟んでトウヒ属の分布の空白地帯がみられる。しかし、この地域では、第四紀の更新世中期から最終氷期にかけての地層から球果などのアカエゾマツの大型植物化石が産出しており(図-1)、かつてこの地域にはアカエゾマツが広く分布したことが示唆されている。このような第四紀の気候変動にともなう分布域の拡大・縮小といった系統地理学的シナリオを検証する上で、化石情報が多く、早池峰山に隔離分布集団をもつアカエゾマツは適していると考えられる。

さらに、北海道では、アカエゾマツとともに同じトウヒ属のエゾマツ [*Picea jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carrière var. *jezoensis*] が分布している。両者は部分的に混生あるいは湿原の周辺では接して生育しており、稀に天然雑種を形成する(濱谷ら1989; Aizawa et al. 2016)。トウヒ属を含むマツ科では、種間で雑種形成や浸透交雑が知られており(例えば、Perron and Bousquet 1997, Hamilton and Aitken. 2013, Sun et al. 2014)、これらは、アカエゾマツの地理的遺伝構造に影響を与えている可能性が予想される。そこで、エゾマツを含めた解析を

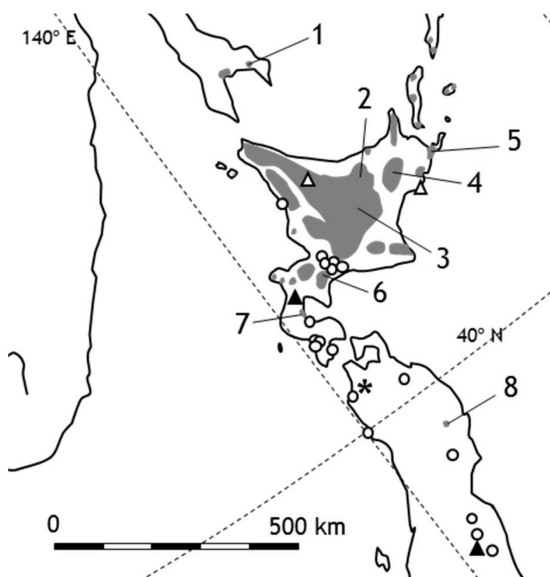


図-1 アカエゾマツの天然分布(灰色部)、遺伝解析集団(1~8)および更新世におけるアカエゾマツの大型植物化石の産出地(Aizawa et al. 2015を改変)。○は最終氷期頃(約35,000~15,000年前)、▲は更新世中期、△は更新世前期の産地を示す。*は古代葉緑体DNAを解析した結果、アカエゾマツと同定された最終氷期の球果化石の産地を示す。

行うことで、交雑帯などの検出が可能になるかもしれない。

本論では、多型性の高い核SSRを用いてアカエゾマツの地理的遺伝構造と遺伝的多様性を明らかにし、化石産出記録を基に、アカエゾマツの地史的分布変遷について明らかにした。さらに、マツ科では母性遺伝するmtDNAと核SSRを用いて、エゾマツとアカエゾマツにおける雑種形成と浸透交雑の可能性について検討を行った。なお、詳細については、Aizawa et al. (2015) を参照されたい。

地理的遺伝構造と分布変遷

アカエゾマツの分布域である、サハリン南端部、石北峠、幌鹿峠、阿寒湖、落石、恵庭、長万部、早池峰山の8集団(図-1)において、各集団20~62個体、合計308個体のアカエゾマツの針葉を採取し、全DNAを抽出した。そして、ヨーロッパトウヒやシロトウヒで開発された6座の核SSRを用いて遺伝子型を決定した。このデータを基に、各集団における遺伝的多様性のほか、主座標分析とSTRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)を基に、地理的遺伝構造を調べた。

核SSR解析の結果、隔離分布小集団である早池峰山とサハリン南端部の集団は遺伝的に分化しており、特に早池峰山集団の遺伝的分化は著しかった(図-2、3)。

STRUCTURE解析における遺伝的浮動の程度を示す F を比較すると、早池峰山で0.355、サハリン南端部で0.105、北海道で0.009と、早池峰山集団で著しく高かった(図-3; $K=3$)。また、ヘテロ接合度の期待値(H_E)は全体的に大きな違いはみられないものの、早池峰山集団でやや低かった。さらに、アレリックリッチネス(A_R)、各集団の固有アレル(対立遺伝子)数(PA)、出現頻度が1%以下のアレルを稀なアレルとして算出したレアアレリックリッチネス(RA_R)は、早池峰山集団で顕著に低く、サハリン南端部集団でも低かった(図-4)。

前述のように、東北地方の最終氷期(35,000~15,000年前)の地層からアカエゾマツの大型植物化石が産出している(図-1; 五十嵐・熊野1981; Suzuki 1991)。また、青森県の最終氷期の地層(約21,160年前)から採取した球果化石の古代葉緑体DNAを分析した結果、現生のアカエゾマツに相当することが明らかになっている(Kobayashi et al.

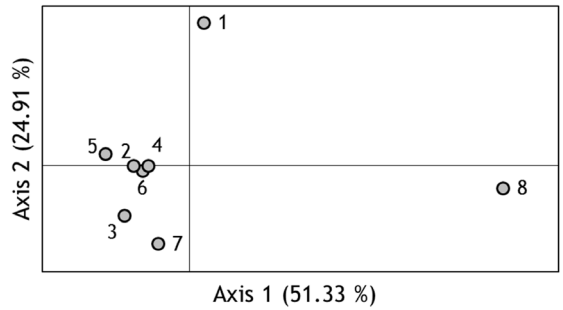


図-2 核SSRを用いた主座標分析の結果(Aizawa et al. 2015を改変)。集団番号は図-1を参照。

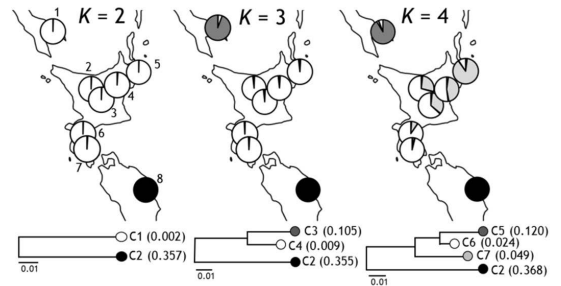


図-3 核SSRを用いたSTRUCTURE解析の結果(Aizawa et al. 2015を改変)。括弧内の数値は遺伝的浮動の大きさを表す F 値を示す。

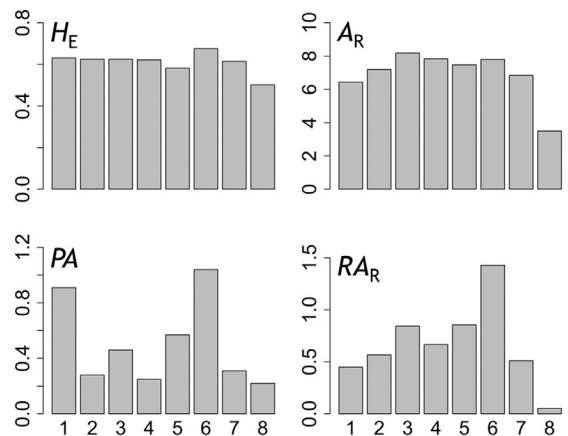


図-4 核SSRを用いた各集団の遺伝的多様性。横軸の集団番号は図-1を参照。 H_E :ヘテロ接合度、 A_R :アレリックリッチネス、 PA :固有アレル数、 RA_R :レアアレリックリッチネス。

2000; 図-1のアスタリスク)。したがって、アカエゾマツは少なくとも2万年前まで東北地方に分布しており、その後、おそらく1万年前以降の後氷期の温暖化・多雪化に伴い、大部分の集団は東北地方から絶滅し、早池峰山に遺存した集団は、その後の小集団化と遺伝的浮動により、遺伝的多様性が著しく低下するに至ったと考えられる。ま

た、サハリン南端部集団にみられた低い遺伝的多様性も、約1万年前の宗谷海峡の形成にともなう北海道集団からの隔離とその後の遺伝的浮動によって形成されたものと推察される。

北海道のアカエゾマツについて、STRUCTURE解析の結果をみると(図-3; $K=4$)、クラスター(C6)の割合は、石狩平野以南で高く、東に向かって低くなる傾向がみられた。最終氷期には、北海道北部・中部・東部は森林ツンドラで覆われており、アカエゾマツを含む針葉樹林は石狩平野以南に限定されていたとされる(五十嵐・熊野1981)。また、本研究およびWang and Nagasaka (1997)では石狩平野の南に位置する恵庭の遺伝的多様性が最も高かった。したがって、北海道西部から東部に向かってみられる遺伝的組成のクラインは、氷期に石狩平野以南にあったレフュージアから東部への後氷期の分布拡大によって生じた可能性が示唆される。

種間雑種形成と浸透交雑

種間雑種形成や浸透交雑がアカエゾマツとエゾマツの間に広域的にみられるかどうか調べるため、アカエゾマツとともに、Aizawa et al. (2009)のエゾマツのサハリン3集団、北海道5集団、および本論で新たに追加解析した利尻島(RSR)および落石(OCI)のエゾマツ集団、および本州のトウヒ [*Picea jezoensis* var. *hondoensis* (Mayr) Rehder] 1集団(尾瀬)を使用した(図-5)。そして、これらの核SSRの解析データのうち、本論のアカエゾマツで使用したものと共通する4座を用いて解析を行った。さらに、mtDNAのnad1イントロンb/c領域の塩基配列とハプロタイプを決定し、最節約法によりハプロタイプ間の系統的關係を推定した。STRUCTURE解析の結果、核SSRを用いることで、アカエゾマツは、エゾマツおよびトウヒから明確に区別された(図-5a)。しかし、サハリン南端部のアカエゾマツでは、エゾマツで優占するクラスターがおよそ4分の1を占めていた。mtDNA解析の結果、H2が両種に共通してみられたものの、アカエゾマツではH4が、エゾマツではH3が優占しており、前者がH3を、後者がH4を持つことはなかった(図-5b, c)。一方興味深いことに、サハリン南端のアカエゾマツ集団ではすべての個体がサハリンのエゾ

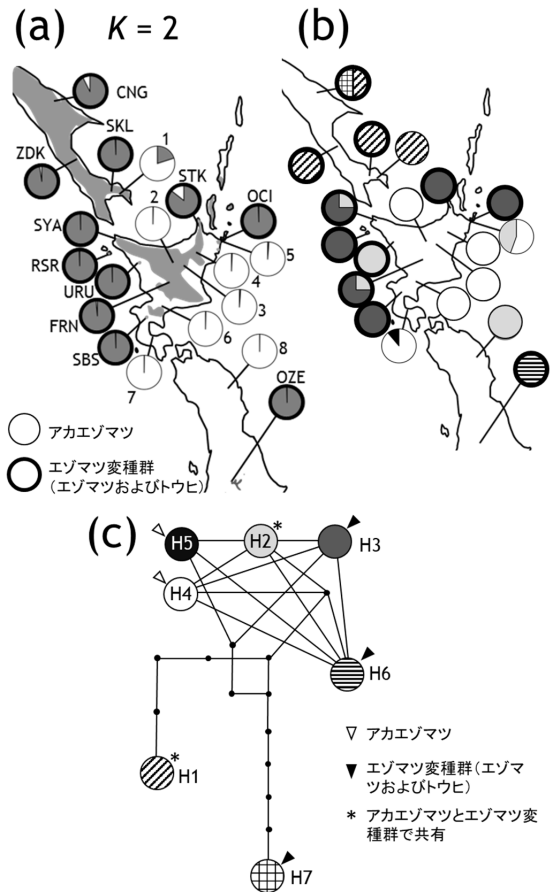


図-5 アカエゾマツとエゾマツ変種群(エゾマツおよびトウヒ)を合わせた遺伝解析の結果(Aizawa et al. 2015を改変)。(a) 核SSRを用いたSTRUCTURE解析の結果($K=2$)とエゾマツ変種群の分布域(灰色部)、(b) mtDNAハプロタイプの分布、および(c) ハプロタイプの系統的關係。

マツがもつハプロタイプ(H1)を保有していた(図-5b)。サハリン南端部では、アカエゾマツは極めて稀で(Takahashi 2004)、湿原の周りに生育している(館脇・山中1938)。北海道では湿原の周りで両者の雑種が稀にみられる(濱谷ら1989; Aizawa et al. 2016)ことを考慮すると、サハリン南端部にみられる両種の核DNAの混合とアカエゾマツのmtDNAがサハリンのエゾマツのものに置換されている現象は、雑種形成を通して生じた可能性がある。このような、ある種からもう一方の近縁種への非対称的な浸透交雑はマツ科樹種でしばしばみられる(Du et al. 2009, 2011; Godbout et al. 2012)。この非対称的な浸透交雑の形成過程に関するモデルによると、ある種がその近縁種の分布域に侵入する場合、オルガネラDNAの浸透は、

すでに分布している種から侵入した種に向かって非対称的に起きる (Currat et al. 2008; Du et al. 2011; Petit and Excoffier 2009)。しかし、このモデルに従うと、本論でみられた現象が起きるためには、アカエゾマツがエゾマツの分布域に侵入し、その侵入したアカエゾマツの集団サイズが指数関数的に大きくなる必要がある。しかし、現在のサハリンにおけるアカエゾマツの分布が南端部に限られ、かつごく小さな集団であることを考慮すると、このモデルは当てはまらない。しかし、このモデルでは、ある種がその近縁種の分布域に侵入する場合、すでに分布している種の集団サイズが、侵入する種と比較して著しく小さい場合、例外的に逆方向のオルガネラDNAの浸透が起きるとされる (Du et al. 2011)。これまでのサハリンにおける花粉分析の結果に基づく、サハリン南部において、後氷期以降エゾマツの分布が拡大したことが示唆されている (Aizawa et al. 2009)。したがって、本研究でみられた両種の核DNAの混合とアカエゾマツのmtDNAがサハリンのエゾマツのものに置換されている現象は、1万年前に宗谷海峡の形成により北海道とサハリンが分断化した後に、サハリンのエゾマツが、サハリン南端部に残り残されたアカエゾマツの分布域に侵入・拡大することで、より集団サイズの大きいエゾマツからアカエゾマツに向かって遺伝子の浸透が生じることで形成されたと推察される。

一方、ハプロタイプH2はエゾマツとアカエゾマツで共通してみられた。しかし、H2の分布傾向に地理的なまとまりはみられないことから、両種間におけるH2の共有は、浸透交雑によるものではなく、祖先的多型の *incomplete lineage sorting* (不完全系統仕分け) によるものと考えられる。隔離分布している早池峰山のアカエゾマツ集団や、集団サイズのごく小さい雨龍のエゾマツ集団においてH2が固定されているのは、遺伝的浮動の影響と推察される。一方、アカエゾマツとエゾマツを用いた解析では、他のマツ科樹種で観察されているような広域的な交雑帯はみられなかった。エゾマツとアカエゾマツは稀に雑種を形成するものの、両種には生育地や開花フェノロジーに差異がみられる (濱谷ら 1989)。このような生殖前隔離が両種の間働いている可能性がある。

アカエゾマツとエゾマツの種間雑種

米国のハーバード大学樹木園には、アカエゾマツとトウヒの雑種として記載された *Picea × notha* Rehder が植栽されていた (2018年3月2日の暴風で死滅)。Rehder (1935) の原記載によれば、1894年 (明治27年) に東京山林学校からアカエゾマツとして取り寄せた種子から育てた15本のうちの1本がこの雑種であったとされ、この雑種は枝に褐色の毛がある点でトウヒと区別できるとされる。Rehder は、この種子は、トウヒが近くに生育していて、そのトウヒから受粉したアカエゾマツのものにちがいないと記している。筆者は学生時代にこの記載を見て以来、アカエゾマツとトウヒの天然分布域は重ならないことから、果たして本当にアカエゾマツとトウヒの雑種なのか疑問に思い、遺伝的に解明できないかと思案していた。幸いにも2015年、ハーバード大学樹木園の協力を得て、*P. × notha* の試料を取り寄せることができた。そこで、アカエゾマツ、エゾマツ、トウヒ、アカエゾマツとエゾマツの人工交配F₁雑種および *P. × notha* に対して、アカエゾマツとエゾマツのmtDNA (母性遺伝) と葉緑体DNA (父性遺伝) の識別マーカー (Aizawa et al. 2016) と核SSRの9座を用いて解析を行った (Aizawa et al. 2018)。その結果、*P. × notha* は、アカエゾマツを母親、エゾマツを父親とするF₁雑種であることが明らかとなった。つまり、北海道に分布する天然雑種と同じもので、*P. × notha* は日本に天然分布することが明らかとなった。この雑種は枝に褐色の毛がある点でエゾマツと区別できるため、和名を「ケエゾマツ」とした (Aizawa et al. 2018)。

ところで、なぜRehderがトウヒを父親候補として挙げたのか、そして、種子は植栽木由来あるいは天然林由来なのかという疑問が残る。種子を取り寄せたという東京・西ヶ原にあった東京山林学校は1894年の時点で、すでに東京農林学校として駒場に移転しており、西ヶ原に残った山林局樹木試験場の開設当時 (1878年) の植栽樹木配置図 (北区飛鳥山博物館所蔵) からは、アカエゾマツ、エゾマツ、トウヒのいずれも植栽されていないことがわかった。文献を調べると、山林局樹木試験場は、1879年頃から全国の樹木種子を採集して、それを国内外に送付していた。トウヒを父親候補として挙げた理由は不明のままであるが、*P. × notha* を含むアカエゾマツ種子は、北海道から取り

寄せたものに由来するのかもしれない。

おわりに

本研究によって、早池峰山やサハリン南端部のアカエゾマツの隔離分布集団は遺伝的に大きく分化していることが明らかとなった。また、北海道内ではmtDNAに明瞭な遺伝的分化はみられないものの、核SSRで見ると、東西の遺伝的組成の違いが示唆された。今日、アカエゾマツの造林面積の増加に伴い、苗木生産量が増加している。今後より多くの地域集団の遺伝解析が必要であるが、現時点では、アカエゾマツの種苗生産や流通に当たり、道内東西の種子・苗木の移動は避けたほうがよいと言えるだろう。

引用文献

- Aizawa M, Yoshimaru H, Saito H, Katsuki T, Kawahara T, Kitamura K, Shi F, Sabirov R, Kaji M (2009) Range-wide genetic structure in a north-east Asian spruce (*Picea jezoensis*) determined using nuclear microsatellite markers. *Journal of Biogeography* 36: 996–1007
- Aizawa M, Yoshimaru H, Takahashi M, Kawahara T, Sugita H, Saito H, Sabirov RN (2015) Genetic structure of Sakhalin spruce (*Picea glehnii*) in northern Japan and adjacent regions revealed by nuclear microsatellites and mitochondrial gene sequences. *Journal of Plant Research* 128: 91–102
- Aizawa M, Yoshimaru H, Ogawa H, Goto S, Kaji M (2016) Natural hybridization of Yezo and Sakhalin spruce in central Hokkaido, revealed by DNA markers with contrasting modes of inheritance. *Plant Species Biology* 31:188–195
- Aizawa M, Iwaizumi GM, Yoshimaru H, Goto S (2018) Identification of the parental species of a putative hybrid spruce *Picea* × *notha* using DNA markers with contrasting modes of inheritance. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 69: 11–19
- Curat M, Ruedi M, Petit RJ, Excoffier L (2008) The hidden side of invasions: massive introgression by local genes. *Evolution* 62: 1908–1920
- Du FK, Petit RJ, Liu JQ (2009) More introgression with less gene flow: chloroplast vs. mitochondrial DNA in the *Picea asperata* complex in China, and comparison with other conifers. *Molecular Ecology* 18: 1396–1407
- Du FK, Peng XL, Liu JQ, Lascoux M, Hu FS, Petit RJ (2011) Direction and extent of organelle DNA introgression between two spruce species in the Qinghai-Tibetan Plateau. *New Phytologist* 192: 1024–1033
- Godbout J, Yeh FC, Bousquet J (2012) Large-scale asymmetric introgression of cytoplasmic DNA reveals Holocene range displacement in a North American boreal pine complex. *Ecology and Evolution* 2: 1853–1866
- Hamilton JA, Aitken SN (2013) Genetic and morphological structure of a spruce hybrid zone (*Picea sitchensis* × *P. glauca*) zone along a climatic gradient. *American Journal of Botany* 100: 1651–1662
- 濱谷稔夫・渡邊定元・梶幹男・倉橋昭夫・佐々木忠兵衛・小笠原繁男 (1989) アカエゾマツとエゾマツの天然雑種の形態的並びに生育上の特徴. 東京大学農学部演習林報告 81: 53–68
- 北海道水産林務部 (2017) 平成27年度北海道林業統計 五十嵐八枝子・熊野純男 (1981) 北海道における最終氷期の植生変遷. 第四紀研究 20: 129–141
- 飯塚和也・安久津久・板鼻直栄 (1999) アカエゾマツ精英樹クローンの材質変異. 日本林学会誌 81: 325–329
- Kobayashi K, Yoshikawa J, Suzuki M (2000) DNA identification of *Picea* species of the Last Glacial Age in northern Japan. *Japanese Journal of Historical Botany* 8: 67–80
- 岡田 滋 (1975) アカエゾマツの産地間変異 (I) 苗高と開葉時期の産地間変異. 日本林学会誌 57: 305–310
- Perron M, Bousquet J (1997) Natural hybridization between black and red spruce. *Molecular Ecology* 6: 725–734
- Petit RJ, Excoffier L (2009) Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 386–393
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Ran JH, Wei XX, Wang XQ (2006) Molecular phylogeny and biogeography of *Picea* (Pinaceae): Implications for phylogeographical studies using cytoplasmic haplotypes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 405–419
- Rehder A (1939) New species, varieties and combinations from the collections of the Arnold Arboretum. *Journal of the Arnold Arboretum* 20: 85–101
- Sun Y, About RJ, Li L, Li L, Zou J, Liu J (2014) Evolutionary history of Purple cone spruce (*Picea purpurea*) in the Qinghai-Tibet Plateau: homoploid hybrid origin and Pleistocene expansion. *Molecular Ecology* 23: 343–359
- Suzuki K (1991) *Picea* cone-fossils from Pleistocene strata of northeast Japan. Saito Ho-on Kai Museum of Natural History Research Bulletin 59:1–41

杉田久志 (2004) 早池峰山のアカエゾマツ南限隔離遺存集団. 森林科学42: 77-81

Takahashi H (2004) Distribution patterns of gymnosperms in Sakhalin and a comparison with those in the Kurils: newly proposed S-K index. Bulletin of the Hokkaido University Museum 2: 3-13

舘脇 操・山中敏夫 (1938) アカエゾマツの北限地帯. 北海道林業会報36: 1-6

Wang ZM, Nagasaka K (1997) Allozyme variation in natural populations of *Picea glehnii* in Hokkaido, Japan. Heredity 78: 470-47

(逢沢峰昭)

11 イラモミ (マツ科トウヒ属)

はじめに

イラモミ *Picea alcoquiana* (Veitch ex Lindl.) Carrière は一般的になじみの薄い樹種で、名前を聞いてその姿を思い浮かべることができる人はほとんどいないかもしれない(口絵-8)。イラモミはトウヒの仲間で、栃木県北部の鹿又岳・日留賀岳を北限として、本州中部の太平洋側山岳一帯から南アルプス南部にかけて分布している(逢沢2005; 逢沢・大久保2008; 図-1)。これらの地域では標高1,600~2,100 mの冷温帯と寒温帯の境界付近に、ブナ、ウラジロモミ、コメツガなどとともに生育している。関東地方では、栃木県の高原山や山梨県の三つ峠山といった山頂標高が1,800 m程度の山岳の山頂部にまとまった林がみられる(口絵-8)。かつては、ヒメマツハダ [*P. alcoquiana* var. *acicularis* (Maxim. ex Beissn.) Fitschen] や、球果の種鱗の先端が反り返るシラネマツハダ [*P. alcoquiana* var. *reflexa* Shiras. et Koyama; 口絵-9] がイラモミの変種として扱われていた(林1960)が、今日、前者はヤツガタケトウヒ (*P. koyamae* Shiras.) の、後者はイラモミの単なる種内変異として扱われている(Katsuki et al. 2004; Aizawa and Kaji 2006)。近年のトウヒ属樹種の分子系統解析によれば、日本のトウヒ属樹種は単系統群ではなく、アジア大陸から複数回にわたって日本列島に移入してきたものと推察されている(Ran et al. 2006; Lockwood et al. 2013; Sullivan et al. 2017; Shao et al. 2019)。最近のトランスクリプトーム解析の結果によれば、イラモミは日本に分布するハリモミの姉妹種とされる(Shao et al. 2019)。

本稿は、筆者の行ったイラモミの地理的遺伝構造と分布変遷に関する研究(Aizawa et al. 2008)を解説したものである。

地理的遺伝構造と分布変遷

イラモミを含む本州に分布するトウヒ属樹種の多くは、現在は狭い範囲に分布するのみである。

しかし、第四紀を通して球果や針葉といった大型植物化石が本州の低標高域で広く産出することから、氷河期には現在より広い分布域を持っており、後氷期の気候変動によって姿を消し、現在のよう狭い範囲に分布するに至ったという分布変遷のシナリオが考えられている(Tsukada 1983; 野手ら1998; 守田2000; 杉田2002)。分布図(図-1)が示すように、イラモミの分布域はその中心である本州中部山岳地域と、そこからおよそ130 km離れた栃木県北部地域の2つの地域に分けられる。上述の分布変遷のシナリオを検証する上で、イラモミは本州に分布する他のトウヒ属樹種の中では比較的広い分布域を持ち、かつこのように2つに分かれた地域を持つことから、両地域の遺伝的多様性を比較することで、分布域が拡大してきたのか、縮小してきたのかといった地史的変遷の傾向を読みとることができると考えた。

そこで、まずイラモミの地理的遺伝構造を明らかにすることを目的として、分布域を広く網羅するように9つの天然分布集団の合計284個体(図-1;

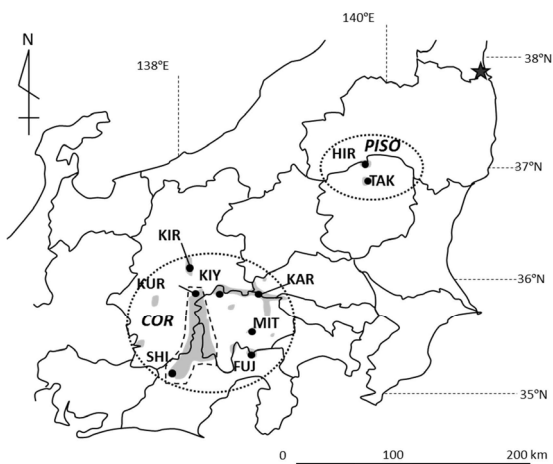


図-1 イラモミの天然分布域と遺伝解析集団(Aizawa et al. 2008を改変)。分布域(灰色部)は栃木県北部の隔離分布集団(PISO)と分布の中心の中部山岳集団(COR)の2つの地域に分かれる。★印は最終氷期後期の地層から得られた、球果の種鱗に反り返りをもち確実にイラモミと同定できた球果化石の産地を示す。

表-1) から針葉を採取してDNAを抽出し、ミトコンドリアDNA (mtDNA)、葉緑体DNA (cpDNA) のPCR-RFLPマーカー、核DNAのマイクロサテライト (SSR) マーカーの5座を用いて解析を行った (表-1)。また、栃木県北部地域と中部山岳地域の両地域間の遺伝的分化の程度を分子分散分析 (AMOVA : Excoffier et al. 1992) によって評価した。さらに、核SSRマーカーを用いて、近年の急激な個体群サイズの縮小 (ボトルネック) の有無を調べた。ボトルネックを受けた集団は、稀なアレル (対立遺伝子) が急速に減少する。一方で、ヘテロ接合度はこの影響をほとんど受けない。そのため、ボトルネックを受けた集団では、アレル数を基に求められる突然変異と遺伝的浮動の平衡状態にある時のヘテロ接合度 (H_{EQ}) に対して、実際のヘテロ接合度 (H_E) が大きくなる (ヘテロ接合度の過剰 : $H_E > H_{EQ}$; Cornuet and Luikart 1996 ; Luikart and Cornuet 1998)。これを無限アレルモデル (IAM) と、IAMとステップワイズ突然変異モデル (SMM) の中間の二相モデル (TPM : IAMが30%、SMMが70%) の2つのモデルにおいて、Wilcoxon sign-rank testで片側検定した。AMOVAの結果、栃木県北部地域と中部山岳地域の両地域間で、mtDNAおよびcpDNAにおいて、有意な遺伝的分化はみられなかった。また、核SSRマーカーを用いた解析の結果、栃木県北部地域集団は中部山岳地域集団と遺伝的組成が異なることが示唆されたものの (図-2)、AMOVAの結果、両地域間の遺伝的分化は有意で

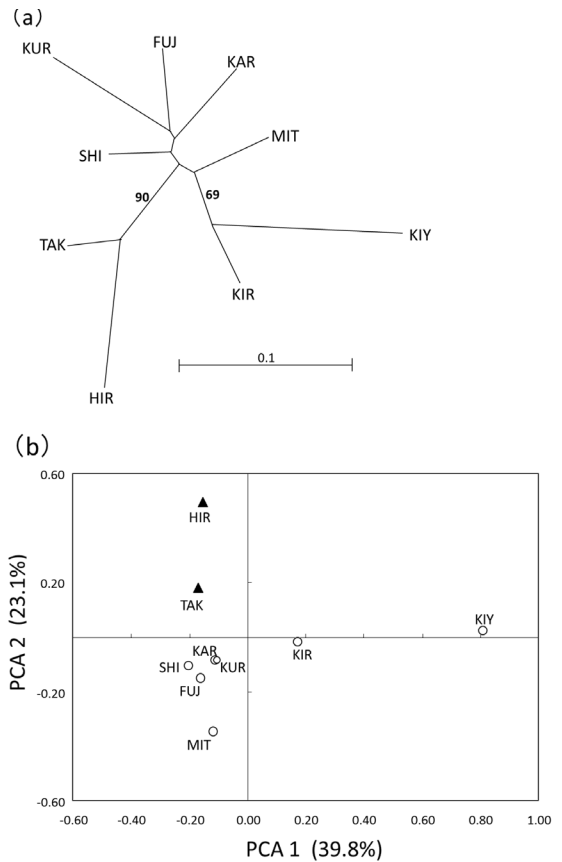


図-2 核マイクロサテライトの5座を用いて近隣結合樹 (a) と主成分分析 (b) で評価した各集団間の遺伝的差異 (Aizawa et al. 2008 を改変)。近隣結合樹における枝の支持率をブートストラップ値 (> 50%) で示した。各集団の略号は図-1 と対応している。黒三角は栃木県北部の隔離分布集団を、白丸は分布の中心の中部山岳集団を示す。

表-1 解析集団のサンプル数、遺伝的多様性およびボトルネックテストの結果

| 産地 | 略号 | 地域 | N_{SSR} | N_{CP} | N_{MT} | A_R | RA_R | 遺伝子多様度 | ボトルネックテスト (P 値) | |
|---------|-----|------|-----------|----------|----------|-------|--------|--------|--------------------|--------------|
| | | | | | | | | | IAM | TPM |
| 栃木県日留賀岳 | HIR | PISO | 38 | 19 | 8 | 5.46 | 0.00 | 0.61 | 0.031 | 0.031 |
| 栃木県高原山 | TAK | PISO | 31 | 20 | 8 | 6.26 | 0.15 | 0.62 | 0.031 | 0.031 |
| 長野県霧ヶ峰 | KIR | COR | 31 | 16 | 8 | 7.09 | 0.50 | 0.62 | 0.031 | 0.563 |
| 長野県黒河内 | KUR | COR | 24 | 16 | 8 | 8.20 | 0.80 | 0.64 | 0.031 | 0.563 |
| 山梨県清里 | KIY | COR | 33 | 16 | 8 | 4.15 | 0.00 | 0.48 | 0.156 | 0.844 |
| 山梨県雁坂峠 | KAR | COR | 31 | 16 | 8 | 8.01 | 0.46 | 0.64 | 0.063 | 0.438 |
| 山梨県三つ峠山 | MIT | COR | 34 | 18 | 8 | 6.68 | 0.72 | 0.54 | 0.688 | 0.984 |
| 静岡県富士山 | FUJ | COR | 32 | 20 | 8 | 7.25 | 0.50 | 0.63 | 0.109 | 0.688 |
| 静岡県白倉山 | SHI | COR | 30 | 20 | 8 | 7.09 | 0.51 | 0.58 | 0.063 | 1.000 |

PISO : 栃木県北部地域、COR : 分布中心の中部山岳地域。
 N_{SSR} 、 N_{CP} 、 N_{MT} : 核マイクロサテライト、葉緑体DNA、およびミトコンドリアDNAの解析個体数をそれぞれ示す。
 A_R : アレリックリッチネス、 RA_R : レアアレリックリッチネス。
 各集団の略号は図-1 と対応している。
 ボトルネックテストでは、ヘテロ接合度の過剰を無限アレルモデル (IAM) と二相モデル (TPM) の2つのモデルで評価した。イタリックの数値は有意であることを示す。

はなかった。このことから、両地域はかつて連続的な分布域を持っており、遺伝子流動が生じていたことが示唆された。一方、核SSRマーカーを用いた解析の結果、栃木県北部地域集団においては、出現頻度の低いアレル数 (RA_R) が、中心地域集団と比較して有意に低かった(表-2)。また、ボトルネックテストの結果、栃木県北部地域集団は、IAMおよびTPMの両モデルにおいて、過去に有意な集団サイズの縮小を経験していることがわかった(表-1)。

次に、最終氷期のイラモミの分布域について、球果情報を基に検討した。トウヒ属樹種の中で球果の種鱗が堅く、縁が全縁または細かい鋸歯状で、針葉の断面が四稜形をなす仲間をハリモミ節と呼ぶ[ただし、Lockwood et al. (2013) や Shao et al. (2019) による最近の分子系統解析の結果、この形質は進化系統を反映したものでないと考えられている]。これらの仲間の球果化石の第四紀を通じた豊富な産出例は、過去の分布域を再現する上で有用な情報である。しかし、球果形態が種間で類似しているため、これらの球果化石の中からイラモミの球果を確実に識別するためには、イラモミに特徴的な形質の抽出が必要である。筆者らは、イラモミの分布域を広く網羅するように、8つの集団から合計831個の球果を採取して、現生するイラモミの球果形態の地理的変異について解析した(Aizawa and Kaji 2006)。その結果、イラモミの分布域全体にわたってほぼどの集団内にも種鱗に反り返りをもつ球果(シラネマツハダ型の球果)がみられることがわかった。イラモミが種鱗の反り返りという特徴をもつことは、イラモミの球果化石を他のハリモミ節樹種の球果化石から識別する

上で好都合である。なぜならこれまで国内では、イラモミ以外に種鱗に反り返りをもつ球果は知られていないことから、種鱗の反り返りをもつ球果化石は少なくともイラモミのものであると同定できるからである。そこで、反り返った種鱗をもつ球果化石の産地を、既往文献のうち、球果写真のついた文献を多数調べたところ、福島県新地町(図-1星印の箇所)の標高12 m、約28,050年前の地層からカラマツやチョウセンゴヨウとともに産出した球果化石(Suzuki 1991)は反り返った種鱗をもち、イラモミと同定された。このことから最終氷期において、イラモミは少なくとも現在より北方の低標高域まで分布していたことがわかった。

以上の遺伝解析および球果化石調査の結果から、イラモミは最終氷期には現在より北方の低標高域にカラマツやチョウセンゴヨウとともに分布しており、晩氷期から後氷期初頭の温暖化にともなう、北方集団が消滅し、分布域は各山岳の上部に移動するとともに、徐々に中部山岳地域に向かって縮退したと推論された。これによって分布域の不連続化と集団間分化が生じ、分布の中心から離れた栃木県北部地域の隔離分布集団では、集団サイズの縮小にもなう遺伝的浮動により、出現頻度の低いアレルの消失が起きたと推論された。このイラモミにみられた地理的遺伝構造は、ニホンカラマツの地理的遺伝構造(白石ら1996)と共通しており、本州の寒温帯性針葉樹種は最終氷期以降、同様の分布変遷を辿って今日の分布域をもつに至った可能性が示唆された。

おわりに

イラモミの地理的遺伝構造をみると、北限域の隔離分布集団は、中部山岳の集団と比較して遺伝的多様性の低下がみられた。北限の日留賀岳におけるイラモミの分布調査の結果、イラモミは主としてコメツガ林に点在しており、50個体程度が確認できた(口絵-10)。林床は日本海側の山岳にみられるチシマザサ型で、3月の積雪深調査の結果、ここではイラモミは積雪150 cmを越える場所にも生育していた。更新はイラモミ、コメツガやブナなどの根張り上やその周辺、あるいはミズナラやブナの樹冠下など、チシマザサの被陰から部分的に開放される場所やササ密度の低い場所に限られていた(口絵-10)。このように、日留賀岳

表-2 栃木県北部地域(PISO)と分布中心の中部山岳地域(COR)の両地域間における遺伝的多様性の比較

| 地域 | 遺伝的多様性 | | |
|------------------------|-------------|-------------|-------------|
| | A_R | RA_R | 遺伝子多様度 |
| PISO | 5.86 (3.32) | 0.08 (0.24) | 0.61 (0.33) |
| COR | 6.93 (4.12) | 0.50 (0.67) | 0.59 (0.32) |
| COR (KIYを除く) | 7.39 (4.17) | 0.58 (0.69) | 0.61 (0.33) |
| U検定 | | | |
| PISOとCOR | ns | $P=0.054$ | ns |
| PISOとCOR (KIY集団を除いた場合) | ns | $P<0.05$ | ns |

A_R :アレリックリッチネス、 RA_R :レアアレリックリッチネス。

ns:有意差なし($P>0.05$)。

のイラモミ集団は生育環境および更新様式といった点で、太平洋側の山岳におけるそれらと異なることが示唆される。このように、北限の日留賀岳集団は、本種の地史的分布変遷を考える上での端緒となる学術的に重要な分布地と考えられる。イラモミに関しては、伐採や種苗の流通にともなう遺伝子攪乱といった問題はほとんど起きないと思われるが、今後の地球温暖化にともなう積雪量の変化などが北限のイラモミ集団の生育に影響を及ぼす可能性がある。今後の長期的なモニタリングが必要と考えられる。

引用文献

- 逢沢峰昭 (2005) 証拠標本と生育地確認に基づいた分布記載の再構築 — 本州産亜高山性針葉樹5種を例として —. 植物地理・分類研究 53: 13–42
- Aizawa M, Kaji M (2006) Taxonomic review of *Picea alcoquiana* var. *reflexa* (Pinaceae) based on cone morphology. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 57: 165–172
- 逢沢峰昭・大久保達弘 (2008) 鹿又岳におけるイラモミの北限新産地. フロラ栃木 16: 6
- Aizawa M, Yoshimaru H, Katsuki T, Kaji M (2008) Imprint of post-glacial history in a narrowly distributed endemic spruce, *Picea alcoquiana*, in central Japan observed in nuclear microsatellites and organelle DNA markers. Journal of Biogeography 35: 1295–1307
- Cornuet JM, Luikart G (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. Genetics 144: 2001–2014
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. Genetics 131: 479–491
- 林 弥栄 (1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- Katsuki T, Sugaya T, Kitamura K, Takeuchi T, Katsuta M, Yoshimaru H (2004) Geographic distribution and genetic variation of a vulnerable conifer species, *Picea koyamae* (Pinaceae). Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 55: 19–28
- Lockwood JD, Aleksić JM, Zou J, Wang J, Liu J, Renner SS (2013) A new phylogeny for the genus *Picea* from plastid, mitochondrial, and nuclear sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 69: 717–727
- Luikart G, Cornuet JM (1998) Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. Conservation Biology 12: 228–237
- 守田益宗 (2000) 最終氷期における亜高山帯植生の分布変遷—気候温暖期に森林帯は現在より上昇したか?—. 植生史研究 9: 3–20
- 野手啓行・沖津 進・百原 新 (1998) 日本のトウヒ属*Picea* 節樹木の現在の分布と最終氷期の分布変遷. 植生史研究 6: 3–13
- Ran JH, Wei XX, Wang XQ (2006) Molecular phylogeny and biogeography of *Picea* (Pinaceae): implications for phylogeographical studies using cytoplasmic haplotypes. Molecular Phylogenetics and Evolution 41: 405–419
- Tsukada M (1983) Late-Quaternary spruce decline and rise in Japan and Sakhalin. Botanical Magazine, Tokyo 96: 127–133
- 杉田久志 (2002) 偽高山帯の謎をさぐる—亜高山帯植生における背腹構造の成立史—. 梶本卓也・大丸裕武・杉田久志編, 雪山の生態学 東北の山と森から, 170–191. 東海大学出版会, 東京
- Shao CC, Shen TT, Jin WT, Mao HJ, Ran JH, Wang XQ (2019) Phylotranscriptomics resolved interspecific relationships and indicates multiple historical out-of-North America dispersals through the Bering Land Bridge for the genus *Picea* (Pinaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 141:106610
- Sullivan AR, Schiffthaler B, Thompson SL, Street NR, Wang XR (2017) Interspecific plastome recombination reflects ancient reticulate evolution in *Picea* (Pinaceae). Molecular Biology and Evolution 34: 1689–1701
- Suzuki K (1991) *Picea* cone-fossils from Pleistocene strata of northeast Japan. Saito Ho-on Kai Museum of Natural History Research Bulletin 59: 1–41
- 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生存するカラマツのDNA分類学的解析. 日本林学会誌 78: 175–182

(逢沢峰昭)

12 コウヤマキ (コウヤマキ科コウヤマキ属)

はじめに

コウヤマキ *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Sieb. et Zucc. は日本に固有の常緑針葉樹であり、世界的に貴重な植物である。本種は他の全ての針葉樹と形態的にも遺伝的にも異なっているため (Hayata 1931 ; Schlarbaum and Tsuchiya 1985 ; Crisp and Cook 2011)、コウヤマキ1種からなる独自のコウヤマキ科 (Sciadopityaceae) に分類されている。実際に分子系統学的解析では、コウヤマキはメタセコイアやウォレミマツのような「生きた化石」といわれている裸子植物よりも古い年代、およそ2億2千万年前に分岐したことが示されている (Crisp and Cook 2011)。そのため、他の古い植物であるイチョウや基部被子植物のアンボレアと並んで世界に単一種として生き残っている、初期に分岐した系統

の1つであると言える。化石記録から、コウヤマキ属は白亜紀晩期から古第三紀初期 (6500万年～4900万年前) の間、北半球に広く分布していたが (Christophel 1973)、新第三紀鮮新世晚期には、第四紀更新世に見られた氷河がこの時期に形成され始めたために、日本にだけ分布するようになったと考えられている (Tsukada 1963)。唯一生き残った現存種であるコウヤマキは、現在、福島県 (北緯37.5度) 以南の本州から九州 (北緯32度) にかけての山地の温帯多雨林に断片的に分布している (図-1)。

コウヤマキは、系統的な特殊性だけでなく、日本の文化的・宗教的な面からも重要である。庭園や寺社の境内に植栽され、宗教儀礼としてその小枝が仏前に供えられることがある。日本列島に人が住むようになって以来、特に低標高地では材を

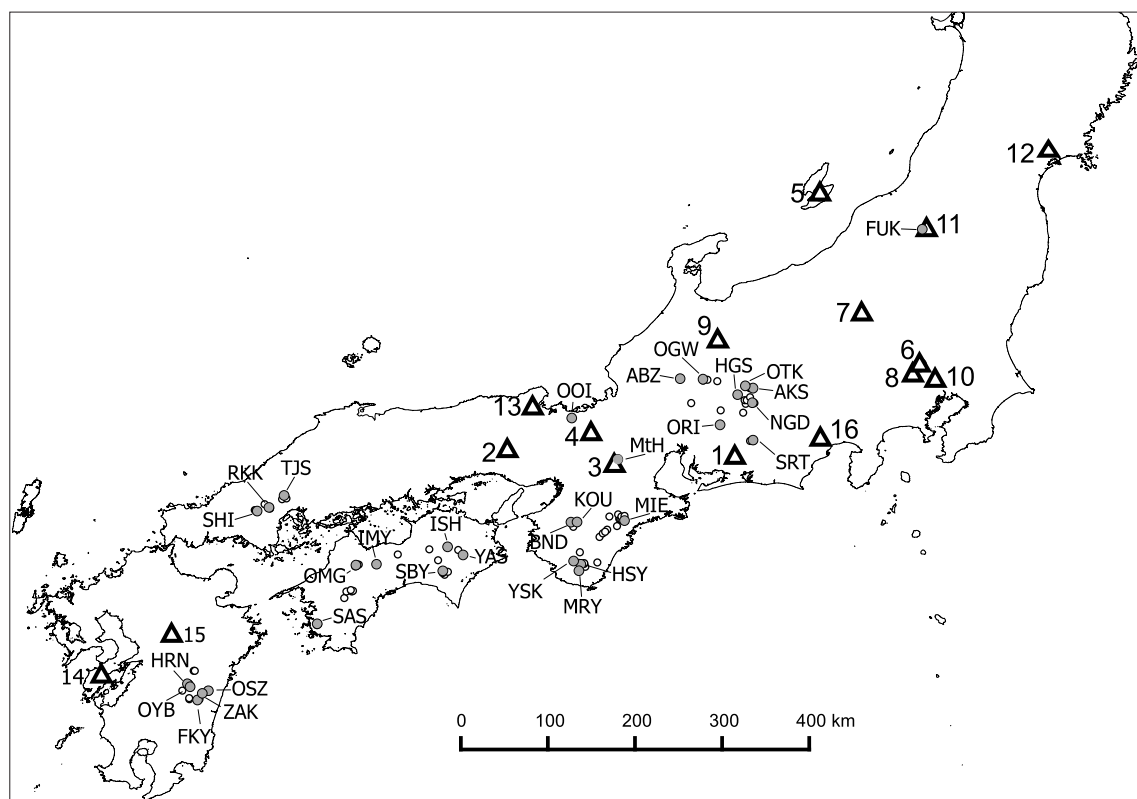


図-1 調査したコウヤマキの天然林31集団 (灰色の丸) と植栽木のある寺院等 (白色の三角) の位置。小さな白丸は既知のコウヤマキの分布を示す。集団コードと植栽木No. はそれぞれ表-1と表-4のものに対応する。

利用するために伐採され、分布域が縮小されてきた。コウヤマキ天然林集団の遺伝的多様性と遺伝的構造については、すでに Worth et al. (2013, 2014) で報告されているが、本稿では、高野山集団を加えて再解析した結果を解説する。加えて、新たなEST (expressed sequence tag) 配列の解析結果も紹介する。さらに、寺院の境内等に植栽されている個体の解析結果も紹介する。これらの植栽木は、多くの天然林集団の個体よりもサイズが大きいことから、過去の天然林の伐採によって失われたかもしれない貴重な遺伝的変異を保有している可能性がある。

核の遺伝的多様性と遺伝的構造

コウヤマキ天然林31集団から採取された個体を対象にして(図-1、表-1)、Kawase et al. (2009) がESTを用いて開発した核マイクロサテライト(SSR: single sequence repeat)の8座およびコピー数の少ないESTの6配列の遺伝子型を決定した。SSRの8座からは合計50アレル(対立遺伝子)が検出された(表-2)。全座で求められた F_{ST} (遺伝的分化の指数)は0.127であり、遺伝的構造の強さは中程度であることが示された。STRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)によって3つの主要な遺伝的クラスターが検出され、九州集団ではクラスター1が優占していた(図-2)。一方、九州以外ではクラスター1の頻度は低く、最も北方に位置する福島県の集団(FUK)に近づくにつれてクラスター2の頻度が高くなった。Neiの遺伝距離 D_A (Nei et al. 1983)に基づく近隣ネット(図-3)から、九州と島根県(SHI)、福島県の集団(FUK)は遺伝的に強く分化していた。また、本州中央部の集団はクラスターを形成していた一方で、四国、紀伊半島、近畿の集団にはそのようなクラスターは見られなかった。

SSRの8座における遺伝的多様性の空間分布には強いパターンが観察され、本州中央部と紀伊半島ではヘテロ接合度の期待値、アレリックリッチネス、コモンアレル数の値が高かった(コモンアレル: 集団内の頻度が5%以上25%未満であるアレル; 口絵-11a、b、c)。実際、アレリックリッチネスが最も高い

表-1 調査したコウヤマキ天然林31集団の情報

| 集団 (コード) | 地域 | 緯度(°N) | 経度(°E) | サンプル数 | | |
|-------------|------|--------|---------|-------|-------|-------|
| | | | | SSR | EST配列 | cpDNA |
| FUK | 福島 | 37.575 | 139.592 | 36 | 12 | 12 |
| ABZ | 中部 | 35.863 | 136.818 | 32 | 8 | 12 |
| AKS | 中部 | 35.759 | 137.620 | 30 | 8 | 11 |
| HGS | 中部 | 35.680 | 137.476 | 32 | 7 | 11 |
| NGD | 中部 | 35.587 | 137.644 | 34 | 8 | 12 |
| OGW | 中部 | 35.857 | 137.079 | 31 | 8 | 11 |
| ORI | 中部 | 35.335 | 137.275 | 33 | 8 | 10 |
| OTK | 中部 | 35.781 | 137.564 | 34 | 8 | 11 |
| SRT | 中部 | 35.159 | 137.653 | 33 | 8 | 12 |
| MtH | 近畿 | 34.939 | 136.104 | 34 | 8 | 12 |
| O O I | 近畿 | 35.412 | 135.576 | 39 | 8 | 12 |
| BND | 紀伊半島 | 34.220 | 135.566 | 29 | 8 | 11 |
| HSY | 紀伊半島 | 33.738 | 135.679 | 34 | 8 | 12 |
| KOU | 紀伊半島 | 34.221 | 135.606 | 28 | 8 | - |
| MIE | 紀伊半島 | 34.238 | 136.180 | 24 | 12 | 12 |
| MRY | 紀伊半島 | 33.663 | 135.658 | 22 | 8 | 11 |
| YSK | 紀伊半島 | 33.754 | 135.657 | 33 | 8 | 12 |
| IMY | 四国 | 33.738 | 133.338 | 34 | 8 | 12 |
| ISH | 四国 | 33.937 | 134.153 | 28 | 8 | 12 |
| OMG | 四国 | 33.728 | 133.102 | 34 | 8 | 11 |
| SAS | 四国 | 33.056 | 132.659 | 34 | 8 | 12 |
| SBY | 四国 | 33.662 | 134.098 | 34 | 8 | 12 |
| YAS | 四国 | 33.845 | 134.330 | 12 | 8 | 11 |
| RKK | 中国 | 34.389 | 132.106 | 9 | 7 | 9 |
| SHI | 中国 | 34.347 | 131.971 | 36 | 11 | 11 |
| TJS | 中国 | 34.525 | 132.280 | 32 | 8 | 12 |
| FKY | 九州 | 32.183 | 131.287 | 31 | 8 | 10 |
| HRN | 九州 | 32.369 | 131.171 | 13 | 8 | 12 |
| OSZ | 九州 | 32.289 | 131.412 | 15 | 8 | 10 |
| OYB | 九州 | 32.345 | 131.194 | 31 | 8 | 12 |
| ZAK | 九州 | 32.259 | 131.342 | 35 | 12 | 12 |

サンプル数は、核マイクロサテライト(SSR)、EST配列、葉緑体DNA(cpDNA)の分析で用いられた個体数を示す。

表-2 コウヤマキ31集団における核マイクロサテライト8座の遺伝的多様性

| 座 | N_A | N_{Eff} | H_O | H_E | F_{ST} | F_{IS} |
|------|-------|-----------|-------|-------|----------|----------|
| Sv01 | 3 | 1.10 | 0.090 | 0.094 | 0.084 | 0.047 |
| Sv02 | 3 | 1.09 | 0.077 | 0.081 | 0.081 | 0.054 |
| Sv04 | 7 | 1.31 | 0.225 | 0.241 | 0.145 | 0.066 |
| Sv06 | 22 | 3.76 | 0.728 | 0.752 | 0.106 | 0.032 |
| Sv03 | 5 | 2.08 | 0.521 | 0.528 | 0.112 | 0.014 |
| Sv07 | 5 | 1.50 | 0.342 | 0.346 | 0.188 | 0.012 |
| Sv08 | 2 | 1.38 | 0.274 | 0.280 | 0.095 | 0.019 |
| Sv10 | 3 | 1.31 | 0.230 | 0.238 | 0.171 | 0.037 |
| 平均 | 6.25 | 1.691 | 0.311 | 0.320 | 0.127 | 0.029 |

N_A : アレルの観察数、 N_{Eff} : アレルの有効数、 H_O : ヘテロ接合度の観察値、 H_E : ヘテロ接合度の期待値、 F_{ST} : 遺伝的分化の指数、 F_{IS} : 近交係数。

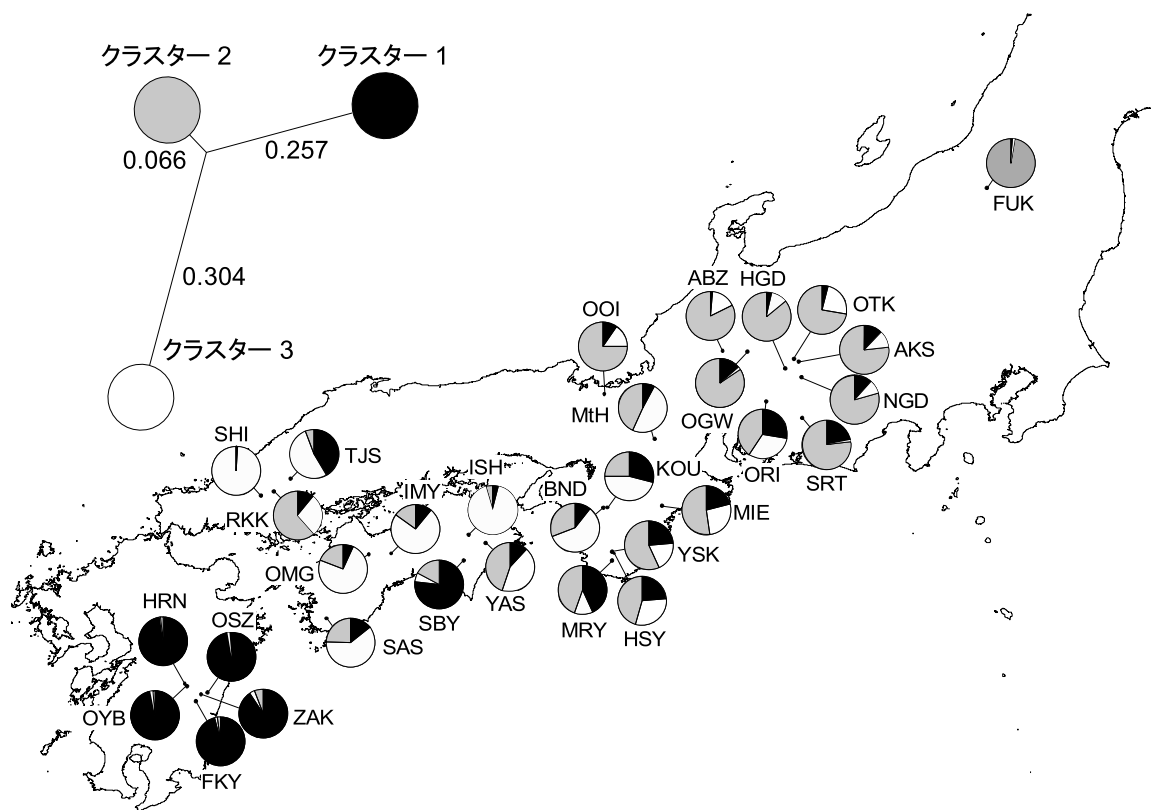


図-2 核マイクロサテライト8座の遺伝子型にもとにSTRUCTURE解析でベイズ推定したコウヤマキ31集団の集団構造。クラスタ数(K)は3。各集団の円グラフは、集団位置を事前情報として10回のランで得られた3つの遺伝的クラスタの平均割合を示す。左上に各クラスタと共通祖先集団間の F_{ST} の値とともに遺伝的クラスタの近隣結合ネットワークを示す。

10集団には、本州中央部や紀伊半島の集団以外に四国東部(徳島県)の集団(YAS)が1つ含まれるだ

けであった。遺伝的多様性は九州や中国地方で低い傾向にあり、特に島根県の集団(SHI)で低かった。この傾向は、全体で検出された50アレルのうち、九州と中国ではそれぞれ23と25のアレルが検出されなかったのに対し、本州中央部では10、紀伊半島では9、四国では14のアレルだけ検出されなかったことから支持される。四国西部の集団(SAS)と福井県の集団(OOI)で固有アレルリッチネスが顕著に高かったが、本州中央部のいくつかの集団や徳島県の集団(YAS)でも高かった(固有アレル: 単一の集団に固有のアレル; 口絵-11d)。

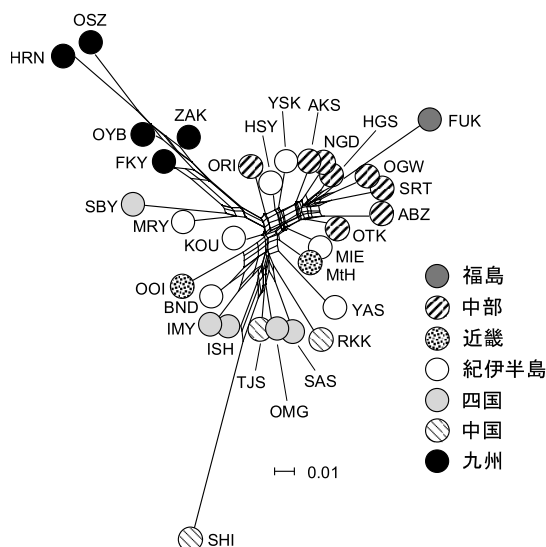


図-3 核マイクロサテライト8座のNeiの遺伝距離 D_A に基づく31集団間の近隣ネット。

ESTの6座からは合計70の一塩基多型(SNP: single nucleotide polymorphism)が検出され(座あたり平均11.7)、その多型から65のハプロタイプに分けられた(表-3)。全座で求められた F_{ST} の値は0.156であり、遺伝的構造化の程度はSSRデータで評価されたものと同様であった。全体の遺伝的分化のかなりの部分は、九州集団が大きく分化していることによるものであった(図-4)。九州以外で

表-3 コウヤマキ31集団におけるEST 6座の遺伝的多様性

| 座 | 配列の長さ (bp) | SNP 数 | ハプロタイプ数 | 塩基多様度 | ハプロタイプ多様度 | F_{ST} |
|-------|------------|-------|---------|---------|-----------|----------|
| c121 | 454 | 10 | 9 | 0.00163 | 0.42 | 0.153 |
| c132 | 485 | 12 | 10 | 0.00182 | 0.40 | 0.191 |
| c186 | 414 | 13 | 14 | 0.00508 | 0.80 | 0.160 |
| c230 | 340 | 9 | 15 | 0.00519 | 0.77 | 0.175 |
| c54 | 460 | 10 | 9 | 0.00454 | 0.70 | 0.140 |
| rc35 | 414 | 16 | 8 | 0.00940 | 0.56 | 0.114 |
| 全体/平均 | 2567 | 70 | 65 | 0.00461 | 0.61 | 0.156 |

SNP 数：一塩基多型数、 F_{ST} ：遺伝的分化の指数。

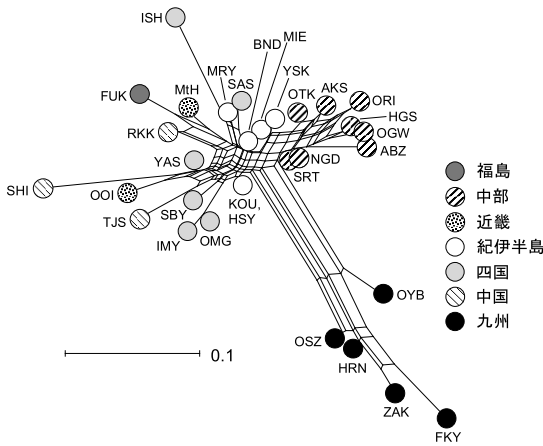


図-4 EST 6座の遺伝的分化の指数 F_{ST} に基づく 31 集団間の近隣ネット。

は、中部の集団が遺伝的なクラスターを形成したが(これはSSRデータで示されたものと同様であり、これらの集団が遺伝的に近縁であることを示唆する)、それ以外の地域では遺伝的構造化は不明瞭であった。ハプロタイプの多様性は、中部、紀伊半島、近畿で高いが、西日本で低かった(口絵-12a)。この傾向もSSRデータから示されたものと同様であった。徳島県の集団(YAS)と滋賀県の集団(MtH)は顕著に固有のハプロタイプを保有していた(口絵-12b)。

葉緑体DNAの多様性

31集団から集団あたり平均11.4個体(合計365個体)を対象にして(表-1)、葉緑体DNAの6領域(*atpI-rpoC2*, *trnD-trnT*, *rpl16*イントロン、*petN-psbM*, *ndhA*イントロン、*trnT-trnL*)を増

幅し、塩基配列を決定した。*trnT-trnL*の遺伝子間領域には、非常に多型的な1種類の一塩基繰り返し配列(MNR: mononucleotide repeat)が見られたため、他の5領域とは別に解析した。*trnT-trnL*を除いた5領域の配列データから合計15ハプロタイプが識別され、遺伝的分化の指数である G_{ST} は0.250であった。最も強く分化している集団は中部の集団であり、それらはその地域に固有のハプロタイプを高い頻度で保有していた(図-5)。中部以外では、祖先的なハプロタイプは共通して広く分布していた。九州集団、中国の集団(SHI)、四国西部の集団(SAS)には、5つのまれで固有のハプロタイプが見られた。5領域のSNPとインデル、および*trnT-trnL*の1つのMNRに基づくハプロタイプリッチネスは中部で高かったが、外れ値として最も南の九州集団(FKY)でやや高かった(口絵-13a, b)。中部における葉緑体DNAの高い多様性は、核のSSR座で示された多様性の傾向と一致し、このことは最終氷期最盛期から現在にかけてこの地域の集団サイズが大きかったことを示唆する。一方、核と葉緑体の多様性における不一致、たとえば四国東部のYAS集団に見られた不一致の原因には、葉緑体の多様性の調査が不十分であったこと、および葉緑体が単数体であるためにボトルネックの影響を強く受けたことのどちらか、あるいは両方が考えられる。

寺院等の植栽木

寺院等の植栽木16個体(図-1、表-4)を対象に、天然林集団と同様に核SSRの8座とESTの6配列、cpDNAの6領域の分析を行った。SSRのアレリックリッチネスは2.7、固有アレリックリッチネスは0.7であり、それらの値はそれぞれ天然林31集団中24集団と26集団の値よりも高いことから遺伝的に多様であると言える。このことは、植栽木が天然分布の種苗に由来すると考えられることに矛盾しない。群馬県の泉龍寺の植栽木が保有していた核マイクロサテライトSv03座の1つのアレルおよび京都府の峰定寺の植栽木が保有していた1つのESTハプロタイプのみが、天然林集団には見られなかった。したがって、植栽木が保有する固有の遺伝的変異量は少ない。このことは、植栽木の遺伝的多様性が天然林集団の遺伝的多様性にほとんど含まれていることを意味する(図-6)。植栽

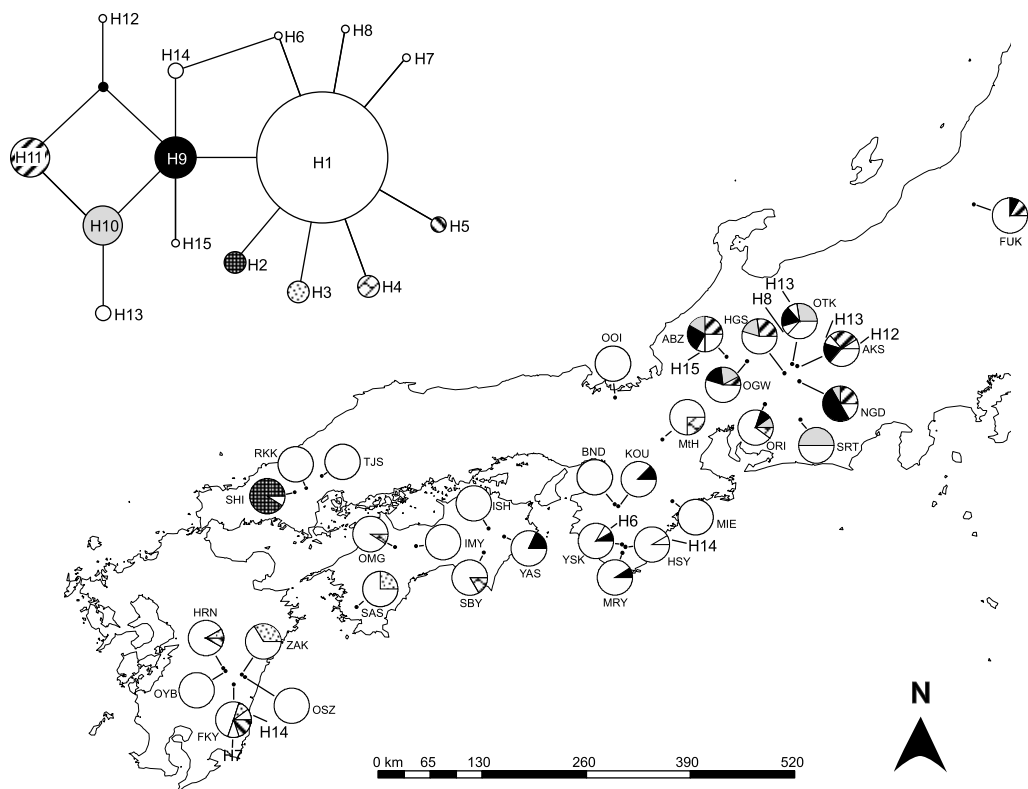


図-5 葉緑体DNAの *atpI-rpoC2*, *trnD-trnT*, *rpl16* イントロン, *petN-psbM*, *ndhA* イントロン (2213 bp) における一塩基多型とインデルに基づくコヤマキ31集団の葉緑体ハプロタイプの分布。円グラフは各集団のハプロタイプ頻度を表す。左上の図は中央値結合法によって作成されたハプロタイプネットワークで、円の大きさは各ハプロタイプの頻度に比例する。また、ハプロタイプを結ぶ直線は1回の突然変異を表し、ループ構造からホモプラシーの可能性があると分かる。

表-4 寺院等に生育しているコヤマキ16植栽木における胸高直径、推定樹齢等の情報

| 植栽木No. | 寺院名 | 県 | 胸高直径 (cm) | 推定樹齢 | | ESTハプロ タイプ数 ^c | アレル数 ^d | 葉緑体ハブ ロタイプ |
|-----------------|----------|----|--------------|----------------|----------------|-----------------------------|-------------------|---------------|
| | | | | A ^a | B ^b | | | |
| 1 | 甘泉寺 | 愛知 | 201 | 600 | 836 | 0 | 0 | H9 |
| 2 | 笠形寺 | 兵庫 | 145 | 500 | 606 | 0 | 0 | H1 |
| 3 | 玉桂寺 | 滋賀 | 194 | 1200 | 809 | 0 | 0 | H1 |
| 4 | 峰定寺 | 京都 | 121 | — | 504 | 0 | 0 | H1 |
| 5 | 長谷寺 | 新潟 | 146 | 400 | 610 | 0 | 0 | H1 |
| 6 | 光照寺 | 埼玉 | 121 | 500 | 504 | 0 | 0 | H1 |
| 7 | 泉龍寺 | 群馬 | 204 | 800 | 849 | 0 | 1 | H1 |
| 8 | 勝福寺 | 埼玉 | 156 | — | 650 | 0 | 0 | H1 |
| 9 | 大国寺 | 岐阜 | 151 | — | 630 | 0 | 0 | H1 |
| 10 | 真乗院 | 埼玉 | 143 | 800 | 597 | 0 | 0 | H11 |
| 11 | 如法寺 | 福島 | 156 | 1180 | 650 | 0 | 0 | H1 |
| 12 | 石雲寺 | 宮城 | 159 | 800 | 662 | 0 | 0 | H1 |
| 13 | 神宮寺 | 京都 | 131 | 400 | 544 | 1 | 0 | H1 |
| 14 ^e | 明德寺 | 熊本 | — | — | — | 0 | 0 | H1 |
| 15 | 小糸家のコヤマキ | 熊本 | 99 | 300 | 411 | 0 | 0 | H3 |
| 16 | 大平のコヤマキ | 静岡 | 180 | — | 750 | 0 | 0 | H1 |

^a 現地で推定されている樹齢。

^b 胸高直径の成長率 (1.2 mm/年) をもとに推定した樹齢。

^c 天然林集団では検出されなかったEST配列のハプロタイプ数。

^d 天然林集団では検出されなかった核マイクロサテライトのアレル数。

^e 若齢木。

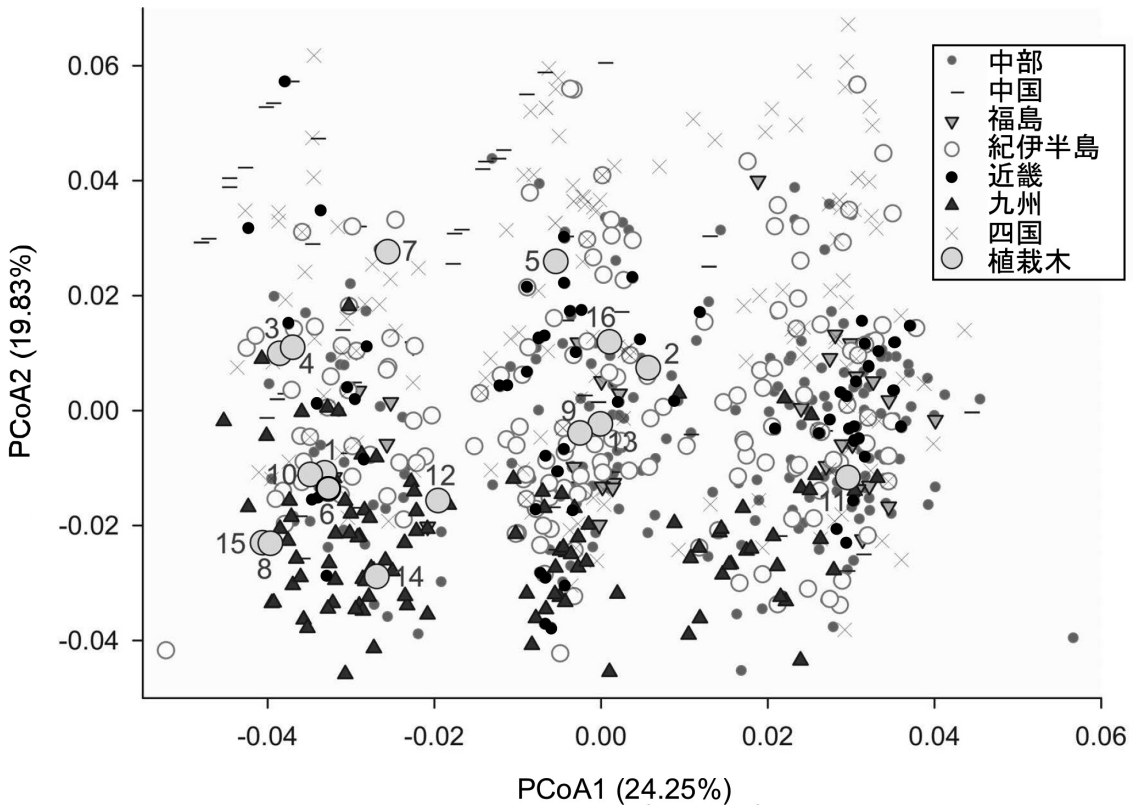


図-6 核マイクロサテライト8座のNeiの遺伝距離 D_A に基づく主座標分析で示されるコウヤマキ31集団の916個体と寺院等の植栽木16個体の遺伝的關係。図中の数字は表-4の植栽木No.に対応する。

木に固有の葉緑体ハプロタイプは見られず、16個体のうち13個体は天然林集団で最も広域に分布するハプロタイプを保有していた。核SSRの変異では、福島と九州の集団に地理的に近い植栽木はそれらの集団に遺伝的に類似していたが、あまり分化していない地域では、植栽木が最寄りの集団と近縁であるかどうかは不明瞭であった(図-6)。

おわりに

これまでの研究から、コウヤマキの分布域には遺伝的多様性の空間的構造化が生じていることが明らかになった。分布域の東側の集団、特に中部の集団が最も高い遺伝的多様性を保有していた。西日本の九州や中国地方の孤立集団、そして福島の最も北の集団は、調査した全ての遺伝マーカーで遺伝的多様性が低下しているとともに、他の地域の集団から強く遺伝的に分化していた。このことは、コウヤマキの花粉が風で散布されるにもか

かわらず、遺伝的浮動の効果に対して脆弱であることを示唆している。本稿で解説した一連の研究成果は、日本だけでなく世界的にも貴重なコウヤマキの将来の保全管理に対して有用なガイドラインを示していると考えられる。

最後に、本稿をまとめるにあたり有益なご助言をいただいた京都大学の井鷲裕司教授と筑波大学の津村義彦教授に心から深く感謝を申し上げる。

引用文献

Christophel DC (1973) *Sciadopitophyllum canadense* gen. et sp. nov.: A new conifer from western Alberta. American Journal of Botany 60: 61-66
 Crisp MD, Cook LG (2011) Cenozoic extinctions account for the low diversity of extant gymnosperms compared with angiosperms. New Phytologist 192: 997-1009
 Hayata B (1931) The Sciadopityaceae represented by

- Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc., an endemic species of Japan. Botanical Magazine (Tokyo) 45: 567–569
- Kawase D, Ueno S, Tsumura Y, Tomaru N, Seo A, Yumoto T (2009) Development and characterization of EST-SSR markers for *Sciadopitys verticillata* (Sciadopityaceae). Conservation Genetics 10: 1997–1999
- Nei M, Tajima F, Tateno Y (1983) Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular-data 2. Gene-frequency data. Journal of Molecular Evolution 19: 153–170
- Pritchard J, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155: 945–959
- Schlarbaum SE, Tsuchiya T (1985) Karyological derivation of *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc. from a pro-Taxodiaceous ancestor. Botanical Gazette 146: 264–267
- Tsukada M (1963) Umbrella pine, *Sciadopitys verticillata*: Past and present distribution in Japan. Science 142: 1680–1681
- Worth JRP, Sakaguchi S, Tanaka N, Yamasaki M, Isagi Y (2013) Northern richness and southern poverty: contrasting genetic footprints of glacial refugia in the relictual tree *Sciadopitys verticillata* (Coniferales: Sciadopityaceae). Biological Journal of Linnean Society 108: 263–277
- 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

(ワース ジェームズ レイモンド ピーター)

13 ヒノキ (ヒノキ科ヒノキ属)

はじめに

ヒノキ [*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl.] は、ヒノキ科ヒノキ亜科ヒノキ属に属する常緑針葉樹であり、その分布は日本と台湾のみとされる。開花は春で、雄花から飛散する花粉は花粉症の原因となっている。球果は秋に成熟し種子が作られる。ヒノキ林の日本における森林面積は針葉樹ではスギに続いて広く、林野庁資料によると平成29年3月31日現在、全森林面積の約10%にあたるおよそ260万ヘクタールがヒノキ人工林である(林野庁2017)。ヒノキは材として優れているため、有史以前から利用され、飛鳥時代以降は神社・仏閣やその他大きな建築物に使われてきた。16世紀後半には、すでに木曾や高知のヒノキ林は知られており、17世紀初頭には、大仏閣の建立やその後の幕府への強制的献納などで大規模伐採が繰り返されていた。そのため、天然林では原始林は存在しないと言っても過言ではなく、ほとんどが二次林である(佐藤1971)。江戸時代までは、木曾地方を中心とした飛騨山脈南部や紀伊半島南部山地、四国山脈、九州南部山地に多かったと記録されているが、明治以降、比較的大面積の天然林では分断化や個体数の減少が進んでしまった。さらに、天然更新は目立って進んでおらず、現存する天然林は、極めて貴重な遺伝資源となっている。

日本のヒノキ天然林の分布は、現在では本州中部(福島県いわき市)から九州(鹿児島県屋久島)に及ぶ(林1960)。さらに四出井ら(1974)に従って細かく記述すると、日本海側の分布は稀で、石川県、岐阜県北部、長野県北部、栃木県北部、群馬県北部、福島県北部を結ぶライン以南ならび以西に限られ、著しく太平洋側に偏っている。寒冷地域に分布はみられず、岩石地の尾根や土壌の浅いところ、隆起準平原上のポドゾル化土壌など、悪条件である立地に生育している。しかしながら、これは、やせ地や酸性土壌を好んで生育分布しているというよりは、好条件環境では成長が速い樹種との競争に負け、その結果、悪条件の場所に追いやられたと考えられている。ヒノキは森林

面積が最も広い針葉樹であるスギとある程度までは分布域が重なっているが、太平洋側だけでなく日本海側にも生育できるスギに対し、ヒノキはその適応範囲がかなり限られている。その要因の一つとして、耐雪性が低いことがあげられる。スギや同じヒノキ亜科のアスナロやクロベなどと比べると、ヒノキは積雪による被害を受けやすく、また、寒害や雪害が原因となって発生すると言われる漏脂病への感受性が極めて高いため、その分布域が限られたと考えられる。また、気候条件としては、ヒノキの分布に降水量が影響していることは確かであるが、年間降水量の多い少ないというよりはむしろ、いつ降水量が多いのかに支配されるようである。特に、生育期間(夏季)に雨量が多いことが分布条件として必要とみられている(河田1940)。

遺伝的多様性

ヒノキの遺伝的多様性を評価する手法として、1980年代から90年代にかけて主流だったアロザイムマーカーを用いて天然林および人工林集団で調査が行われてきた(清藤ら1987; 井出・勝木1992; Uchida et al. 1997)。さらに、天然分布域の南端と北端である鹿児島県屋久島と福島県いわき市の集団を含む複数集団についても同様に、遺伝的多様性の調査が行われている(Shiraishi et al. 1987)。しかしながら、これらの調査結果では分布域を網羅しているとは言い難く、分析に用いたマーカー数も限られていた。一方、1990年代の後半になると、PCR (polymerase Chain Reaction) 反応を利用したDNAマーカーの開発が行われるようになり、ヒノキにおいては核DNAの共顕性(共優性)マーカーであるCAPS (Cleaved amplified polymorphic sequence) マーカーが開発され(Matsumoto and Tsumura 2004)、51座を用いたヒノキ天然林25集団(図-1)で遺伝的多様性が評価された(Tsumura et al. 2007)。また、ほぼ同時期に、遺伝的多様性解析の主流として共顕性マーカーであるマイクロ



図-1 ヒノキ天然林25集団の位置と地域。1: 東北、2~4: 関東、4~6: 甲信越、7~13: 中部、14~17: 近畿、18~22: 中国・四国、23~25: 九州。Matsumoto et al. (2010) を改変。

サテライトマーカーが使われ始めた。マイクロサテライトと呼ばれる単純な塩基配列の繰り返しを含む領域は、突然変異率が高いため一般的に変異性が高く、集団の歴史の最近のイベント、例えば、遺伝的浮動の効果やボトルネックなどの証拠をより敏感に検出できるとされ、比較的最近の集団の歴史を知るのに役立つと考えられる。さらに言うならば、アレル(対立遺伝子)数が他のDNAマーカーよりも多いため、集団固有のアレルや、出現頻度が低いアレルなども検出される可能性があり、集団の特徴をより詳細に評価できる可能性が高い。ヒノキにおけるマイクロサテライトマーカーの開発は、Matsumoto et al. (2006) やIwaizumi et al. (2011) が報告している。筆者らは、Matsumoto et al. (2006) が開発したマイクロサテライトマーカー13座を利用して、CAPSマーカーによって解析したのと同じ天然林の集団について各個体の遺伝子型データを得た(Matsumoto et al. 2010)。

ヒノキ天然林の遺伝的多様性は、ヘテロ接合度やアレリックリッチネスからみるとたいへん高く維持されていたが、分布の北端である福島県いわきの集団や南端に近い宮崎県小川の集団はアレリックリッチネスがわずかに他の集団よりも低くなっていた(図-2)。このように、遺伝的多様性が分布の中心となる集団よりも分布の端の集団で低下することは集団遺伝学的な理論としても提唱されている(Tajima 1990)。この傾向は、先に述べ

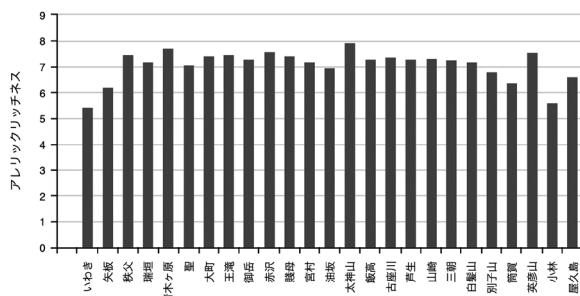


図-2 ヒノキ天然林25集団のアレリックリッチネスからみた遺伝的多様性。グラフ左が最も北端の集団：いわき、右が最も南端の集団：屋久島。

たヒノキのCAPSマーカーによる解析でも同様に検出されている。一方、マイクロサテライトマーカーとCAPSマーカーの解析結果を比較すると、異なる点もある。例えば、南端の天然林集団である屋久島では、CAPSマーカーではヘテロ接合度やアレリックリッチネスが25集団中で最も低く遺伝的多様性が低いと評価された。対してマイクロサテライトマーカーでは、ヘテロ接合度やアレリックリッチネスの値で評価される遺伝的多様性は低かったものの、稀なアレル数や集団固有のアレル数は高いレベルにあり、この集団が遺伝的に独特であることが示された。この結果は、マイクロサテライトマーカーの突然変異率が高いがゆえに検出されたものと考えられた。屋久島ではヒノキの個体密度はそれほど高くはないものの、依然として分布面積は広く、新たな変異が供給されるのに十分な集団サイズであったと推察される。また、分布面積が広く個体数も多い中部地方などでは、遺伝的多様性も高い状態で保持されている集団が多いことが明らかになった。これらの地域では過去の氷期においてもある程度の有効な集団サイズと林分面積が維持されていたのではないだろうか。このように、ヒノキ天然林の現在の姿は、林分としては著しく分断化されてしまったものの、相対的に高い遺伝的多様性が依然として保持されていることが明らかになった。これは、天然林の分断化や個体数の減少が生じてから世代が経過しておらず、目に見えた遺伝的多様性の低下に至っていないためだと考えられる。しかしながら、他方では天然更新が十分成立していないこともあり、さらに個体数の減少が進むと、遺伝的多様性も影響を受ける可能性が高い。

地理的遺伝構造

各集団の遺伝的多様性の程度がCAPSおよびマイクロサテライトマーカーによる解析で明らかになったが、マイクロサテライトマーカーで検出されたヒノキ天然林全体が保有する遺伝変異のうち、集団間に属する変異の割合は18.9% (遺伝子分化係数 $G'_{ST} = 0.189$) にすぎない。残る変異のほとんどは集団内の変異である。このような高い集団内変異、低い集団間変異の傾向は風媒の他殖性樹種では一般的だとされている (Hamrick et al. 1991)。核DNAのマイクロサテライト領域は機能的な遺伝子とは直接関係していないことが多く、したがって自然選択に対しては中立であるとみなすことが出来る。それでも、アレルの頻度分布から中立性が疑われる領域も存在する。その場合、特定領域の結果が強調された遺伝構造が検出されることを避けるために、その領域を除外して解析を行う必要がある。ヒノキ天然林集団の遺伝的関係についても、自然選択に対して中立とみなされたマイクロサテライトマーカー12座の遺伝子型データのみを用いて解析を行っている。集団間の遺伝距離を用いた集団の系統樹を作成してみると、分岐の信頼性は低かった。さらに、SAMOVA解析 (Dupanloup et al. 2002) を行い、集団のグループ分けから遺伝的な分化程度が最大になるような集団組合せ (グループ構造) を推定したところ、いわきの1集団とそれ以外の24集団という2グループに分けた場合に、遺伝的分化が最大になった。

この場合のいわき集団のように、1グループ1集団という構成になる場合は、SAMOVAの定義では「構造がない」とみなされる。これら2つの解析の結果を考慮すると、ヒノキ天然林の集団間には明確な遺伝構造はないと言ってよい。

しかしながら、近年、集団の遺伝解析の手法で一般的に使われるようになったベイズ法による解析を行ったところ、弱いながらも遺伝的な構造が検出された。ベイズ法を基本とするクラスター解析プログラム、STRUCTURE (Pritchard et al. 2002) を用いて解析すると、全国のヒノキ天然林はおおよそ4つのクラスター (遺伝要素) に分けることができる (図-3; 松本2012)。また、各クラスターが共通祖先から分化した後に経験した遺伝的浮動の大きさが F_{ST} で示され、ヒノキ天然林の4つのクラスターの各々は、0.1494、0.0812、0.0174、0.0949であった。いわきの集団はほぼクラスター1で占められ、 F_{ST} の値が高かったことから、過去に強い遺伝的浮動の影響を受けたことが示唆される。次いで、屋久島の集団は F_{ST} の値が0.0949のクラスター4が占めており、遺伝的浮動の程度がいわきに次いで大きかった。残る集団については、クラスター2と3が主要なクラスターで、その割合に分布域の南北方向の勾配が見られた。同じヒノキ科に属するスギでは、少ないマーカー数では見られなかった遺伝的分化・構造が、多数のマーカーで解析することによって顕著化したという (津村2012)。その場合、スギで用いられたのはSNP (single nucleotide polymorphism) 1,026座で1,000座を超える

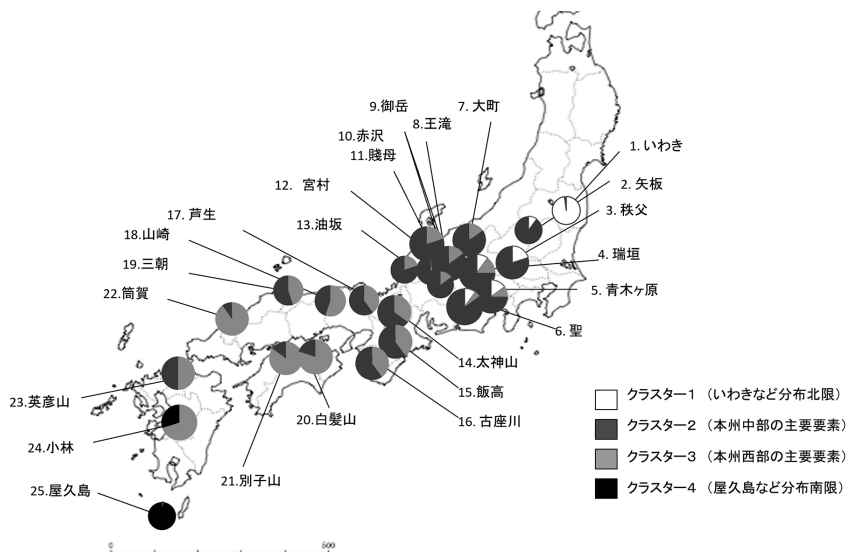


図-3 ベイズ法によるヒノキ天然林各集団の4つのクラスター (遺伝要素) の割合 (松本 2012)。

マーカー数である。1つのSNPマーカーから得られるアレルはおおむね2つであるのに対し、マイクロサテライトはその数倍～十数倍のアレル数が期待できるため、SNPの1/10程度のマーカー数で同程度の解像度が得られることになる(津村2012)というが、それでも約100座のマイクロサテライトマーカーが必要である。ヒノキはスギと同様に有用で重要な造林樹種ではあるが、ゲノム研究はスギの後を追っている状況であり、開発されたDNAマーカーもまだ少ない。今後、大量のマーカーを用いた解析が可能になれば、これまでには検出できなかった遺伝構造が検出できるようになるかもしれない。

おわりに

ヒノキ天然林集団の遺伝的多様性と地理的遺伝構造に関する研究は、全国25の天然林を対象として行ったものである。どのヒノキ林も現在では、貴重な天然遺伝子源として保護の対象となっている。分布域の北端のいわき集団は保護面積10.6 haの赤井岳国有林にある林木遺伝資源保存林で、林分内にある個体は2004年時点で90本、稚樹は0本という調査結果である。南端に近い九州・宮崎県の小林集団も同様に林木遺伝資源保存林で面積も6.8 haと小さい。また、南端の屋久島集団は、面積は1,143 haと広いものの成木密度はかなり低いという(Tsumura and Ohba 1993)。これらの天然林集団は、STRUCTURE解析によりクラスターの構成が他集団と異なったことなどから、今後も個体数が減少しないように保全する必要があるだろう。野外観察の結果からも、多くの天然林では林床にほとんど実生がなく、天然更新が期待できないことが報告されている。また、木曽地方など比較的個体数が多く多様性が保持されている天然林についても同様で(Yamamoto 1993)、急速な多様性の低下は見られなくとも、各個体が遺伝子源として重要で、個体の枯死が多様な遺伝子資源を失うことに繋がる。よって、これらの集団についても、保全はやはり必要であろう。

ヒノキの起源およびその分布変遷については、遺伝学的研究からは迫り切れていない。今後、天然林集団の遺伝的評価は、自然選択に対して中立な遺伝マーカーによるものから、より集団の適応に関連する遺伝子解析へと移行するだろう。また、

ゲノム中の変異をより網羅的に拾い上げることが可能な次世代シーケンシングによる分析も、すでに開始されているようだ。それらの成果は、先行研究や本研究で得られた過去の移住、遺伝的浮動などの集団の歴史を反映した中立な遺伝的変異で評価した遺伝構造を合わせ、日本におけるヒノキ天然林の成立過程を明らかにしてくれると期待する。さらに、遺伝構造を知ることは、現行の種苗配付区や育種基本区の妥当性を評価するために重要な一つの要素となるかもしれない。日本全国の環境条件や天然分布の情報を基本に1934年に有用針葉樹の種苗配付区域が、1967年には行政単位をもとに育種基本区が制定された。この2つのゾーニングには多少の違いがあったが、スギでは天然林の遺伝構造の成果およびこれまでの次代検定林の詳細なデータ解析の結果から、ゾーニングの妥当性が議論できる段階に至っている。ヒノキにおいても長い年月で培われてきた天然林の遺伝構造をむやみに乱すことなく十分な育種効果をあげるために、ヒノキ天然林の遺伝構造をより掘り下げることは今後ますます重要になると思われる。

引用文献

- Dupanloup I, Schneider S, Excoffier L (2002) A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* 11: 2571–2581
- Hamrick JL, Godt MJW, Mrawski DA, Loveless MD (1991) Correlations between species traits and allozyme diversity: Implications for conservation biology. In: Falk DA and Holsinger KE (eds) *Genetic and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press, New York, pp 75–86
- 林 弥栄 (1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- 井出雄二・勝木俊雄 (1992) 南アルプスに分布するヒノキ天然林のアイソザイム変異. 東京大学農学部演習林報告 88: 59–70
- Iwaizumi M G, Watanabe A and Isoda K (2011) Development of Highly Polymorphic Nuclear Microsatellite Markers for Hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) *Silvae Genetica* 60: 62–65
- 河田 杰 (1940) 四季を通ずる降水量の配布状況がスギヒノキの分布に及ぼす影響. 興林会, 東京
- Matsumoto A, Naoki T, Xin-Guo L, Tomaru N, Tsumura Y (2006) Development and polymorphisms of microsatellite markers for hinoki (*Chamaecyparis obtusa*). *Molecular Ecology Notes* 6: 310–312

- Matsumoto A, Tsumura Y (2004) Evaluation of cleaved amplified polymorphic sequences markers for *Chamaecyparis obtusa* based on expressed sequence tag information from *Cryptomeria japonica*. *Theoretical and Applied genetics* 110: 81–90
- Matsumoto A, Uchida K, Taguchi Y, Tani N, Tsumura Y (2010) Genetic diversity and structure of natural fragmented *Chamaecyparis obtusa* populations as revealed by microsatellite markers. *Journal of Plant Research* 123: 689–699
- 松本麻子 (2012) マイクロサテライトマーカーを利用したヒノキ天然林の遺伝的多様性の評価と遺伝構造. *林木の育種* 245: 1–5
- Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P (2002) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- 林野庁 (2017) スギ・ヒノキ林に関するデータ. http://www.rinya.maff.go.jp/j/sin_riyou/kafun/data.html (2022年2月11日アクセス)
- 佐藤敬二 (1971) 日本のヒノキ (上巻). 全国林業改良普及協会, 東京
- 清藤城宏・鈴木賢一・白石 進 (1987) 富士山麓青木ヶ原におけるヒノキ天然林のアイソザイム変異. *日本林学会誌* 69: 359–361
- 四手井綱英・赤井龍男・斎藤秀樹・河原輝彦 (1974) ヒノキ林～その生態と天然更新. 地球社, 東京
- Shiraishi S, Kaminaka H, Ohyama N (1987) Genetic variation and differentiation recognized at two allozyme loci in hinoki (*Chamaecyparis obtusa*). *Journal of the Japanese Forest Society* 69: 88–93
- Tajima F (1990) Relationship between migration and DNA polymorphism in a local population. *Genetics* 126: 231–234
- Tsumura Y, Ohba K (1993) Genetic structure of geographical marginal populations of *Cryptomeria japonica*. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 859–863
- Tsumura Y, Matsumoto A, Tani N, Ujino-Ihara T, Kado T, Iwata H, Uchida K (2007) Genetic diversity and the genetic structure of natural populations of *Chamaecyparis obtusa*: implications for management and conservation. *Heredity* 99: 161–172
- 津村義彦 (2012) 日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (1) スギ (ヒノキ科スギ属) 森林遺伝育種 1: 17–22
- Uchida K, Tomaru N, Tomaru C, Yamamoto C, Ohba K (1997) Allozyme variation in natural populations of hinoki, *Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl. and its comparison with the plus-trees selected from artificial stands. *Breeding Science* 47: 7–14
- Yamamoto S (1993) Seedling establishment of *Chamaecyparis obtusa* in different microenvironments in the Akazawa Forest Reserve, central Japan. *Journal of the Japanese Forest Society* 75: 519–527

(松本麻子)

14 スギ (ヒノキ科スギ属)

はじめに

スギ *Cryptomeria japonica* (L.f.) D.Don は以前にスギ科に分類されていたが、分子系統研究の結果、広義のヒノキ科として統合した方が妥当だと結論がでたため (Kusumi et al. 2000)、現在では広義のヒノキ科スギ属に属する種となっている。日本国内には主に日本海側に分布する変種のアシウスギ (*C. japonica* var. *radicans* Nakai) があると言われている。形態的にはアシウスギは針葉が短く枝がしなやかで雪を捕捉しにくい形態をしている。また多雪地帯では伏条更新を良く行っていることが明らかになっている (Taira et al. 1997 ; Moriguchi et al. 2001 ; Kimura et al. 2013)。また中国の南東部の安徽省、浙江省、福建省、江西省、湖南省、および四川省に分布するリュウサン (柳杉) は当初は別種 (*C. fortunei* Hooibrenk ex Otto et Dietr.) とされていたが、最近の研究では変種レベル (*C. japonica* var. *sinensis* Siebold) が妥当となっている。葉緑体DNAの結果ではリュウサンと日本のスギに違いはないが (Tsumura et al. 1995)、核DNAレベルではかなりの遺伝的分化がみられる (Tsumura et al. 2020, Cai et al. 2020)。本種の樹高は最大で50 m以上になり、成長も速いため、わが国の最も重要な造林樹種となっている。わが国で最も樹高の高い個体 (62 m) は京都府の京都市花脊にあると言われている。また植林であるが高野山のスギ並木の中には樹高50 mを超える個体も見られる。大面積が残っている屋久島は巨樹スギが多く残っているが、樹高は30 m前後の個体で「あばれスギ」が多い (屋久杉自然館2002)。戦後の拡大造林の際に積極的に造林が行われたため、現在では日本の人工林面積約1,000万haの約45%をスギが占めている。

種子散布は重力と風力によるが、母樹から200 m程度まで散布されている (Takahashi et al. 2008)。花粉散布は長距離におよび他の風媒の樹種と同様に遺伝的な混合が起こりやすい種である。

スギの天然分布は、北は青森県の鱒ヶ沢天然林から、南は鹿児島県の屋久島まで広範にわたっている。中国の東南部には天然林かどうかは定かでないが、スギの老齢木がある程度存在していると言われている (Cai et al. 2020)。スギ天然林は日本海側に多く、湿潤な土壌を好むため、降水量が多い地域に多く見られる (林1960、図-1)。現在の天然分布は花粉分析の結果、4,000年ほど前に形成されたといわれている。それ以前の最終氷期には、いくつかの逃避地 (refugia) (伊豆半島周辺・若狭湾周辺・隠岐の島・屋久島など) に大きな集団が分布していたと考えられている (Tsukada 1982)。スギは古代から建築材料などとして各地で利用されてきた。そのため、天然林の伐採、保育などが積極的に行われてきており、現在では手つかずのスギ原生林はほとんど存在しない。広大なスギ天然林が残っている屋久島でも、山奥まで過去の伐採の形跡が残っている。現在、遺伝子保存林として指定されている森林は212カ所で、100ヘクター

はないが、スギの老齢木がある程度存在していると言われている (Cai et al. 2020)。スギ天然林は日本海側に多く、湿潤な土壌を好むため、降水量が多い地域に多く見られる (林1960、図-1)。現在の天然分布は花粉分析の結果、4,000年ほど前に形成されたといわれている。それ以前の最終氷期には、いくつかの逃避地 (refugia) (伊豆半島周辺・若狭湾周辺・隠岐の島・屋久島など) に大きな集団が分布していたと考えられている (Tsukada 1982)。スギは古代から建築材料などとして各地で利用されてきた。そのため、天然林の伐採、保育などが積極的に行われてきており、現在では手つかずのスギ原生林はほとんど存在しない。広大なスギ天然林が残っている屋久島でも、山奥まで過去の伐採の形跡が残っている。現在、遺伝子保存林として指定されている森林は212カ所で、100ヘクター

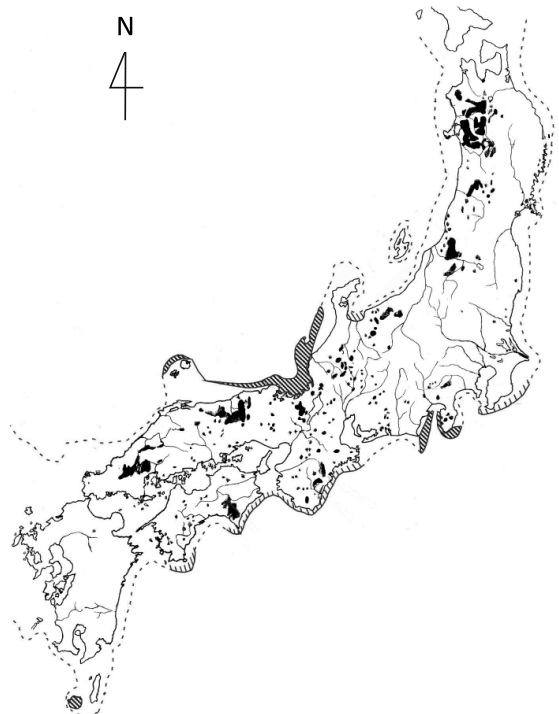


図-1 スギの天然分布 (黒色 ; 林1960) と最終氷期の逃避地および海岸線 (それぞれ斜線および破線 ; Tsukada 1982)。

ル以上の屋久島、秋田県仁別、秋田県桃洞佐渡、大杉谷などの大きな森林を除くと、どれも数ヘクタールから数十ヘクタールの小さな森林しか残されていない (Tsumura 2011)。

有用な樹種であるため精英樹選抜育種事業育種が昭和32年から始められ、成長や形質の優れた約3,600個体が精英樹として主に人工林から選抜されている。これらを使って採種園や採穂園が造成され、造林用の苗木の生産が行われてきた。選抜された精英樹はさらに成長等の特性を評価するために次代検定林が造成され、その結果から第二世代の精英樹選抜が行われる (林木育種協会2004)。造林の形態は西日本に多い挿し木造林と東日本に多い実生造林の形態がある。また使用される苗木生産に使われる母樹は地域によって異なるため、地域ごとのニーズにあった育種が望まれている。

スギでは成木が枯死してしまうような病害は少ないが、スギカミキリやスギザイノタマバエはスギの材に被害を与える穿孔性害虫である。また赤枯苗は主に苗木が枯死に至る病気である。この他にも多くの病害が知られている。造林木では根元曲がりや冠雪害などの雪害や凍害、寒風害および凍裂などで材に被害が出る気象害が知られている。

スギはわが国の樹木では最も多くの遺伝情報の蓄積があり、多くのEST (Expressed Sequence Tag) 情報の蓄積 (Ujino-Ihara et al. 2005 ; Futamura et al. 2008)、DNA マーカーの開発が行われており (Tani et al. 2004 ; Moriguchi et al. 2009 ; Uchiyama et al. 2012 ; Ueno et al. 2012)、高密度な連鎖地図の構築も行われている (Tani et al. 2003 ; Moriguchi et al. 2012)。

本論ではわが国でもっとも重要な林業樹種であるスギのもつ遺伝的多様性および天然林の遺伝構造について解説をする。

遺伝的多様性

スギの遺伝的多様性はこれまでにアロザイム、マイクロサテライト、CAPS (cleaved amplified polymorphic DNA)、SNP (single nucleotide polymorphism) などの遺伝マーカーで調査されてきた (Tsumura and Ohba 1992 ; Tomaru et al. 1994 ; Takahashi et al. 2005 ; Tsumura and Tomaru 1999 ; Tsumura et al. 2007, 2014, 2020)。アロザイム、マ

イクロサテライト、CAPSおよびSNPでは平均ヘテロ接合度 (H_E) がそれぞれ0.178、0.770、0.322および0.311であった。アロザイムデータは多くの蓄積があり他種との比較が可能で、スギは樹木の中では平均値よりも少し高い遺伝的多様性があることが明らかになっている (Hamrick and Godt 1989)。DNA データに関してはまだ十分な研究の蓄積がないので、比較は簡単にはできない。塩基配列レベルでの比較は行われており、スギの塩基多様度 (θ) は0.00383 (Kado et al. 2003, 2008)、0.0050程度 (Tsumura et al. 2020) であり、マツ科の針葉樹や被子植物に比べ低い値を示した (Savolainen and Pyhäjärvi 2007)。アロザイムレベルでは他の樹種と同等か高い遺伝的多様性を持っているが、DNA の塩基配列レベルでは必ずしも高い変異性を持っていないと言うことは過去に集団サイズの縮小が起こったことを示している (Kusumi et al. 2000)。

地域的な違いを見ると148座のCAPSマーカーを用いた西日本の集団が東日本の集団よりも遺伝的多様性が高い傾向にあったが (Tsumura et al. 2007)、その後の3,930座のSNPを用いた研究では南北の分布の端の集団は遺伝的多様性が多少低い傾向にあったがその違いは明瞭ではなかった (Tsumura et al. 2014)。またSSRマーカーを用いた研究では、最終氷期の逃避地と考えられる伊豆半島周辺、若狭湾周辺、隠岐の島、屋久島の天然集団は稀なアレル (対立遺伝子) や固有アレルのレベルでは現在でも相対的に高い遺伝的多様性を保持している (図-2)。これは最終氷期から現在まででは、スギではそれほど多くの世代が経ていないのと、ある程度の集団サイズが維持されてきたためであると考えられる (Takahashi et al. 2005)。特に屋久島のスギ天然林は本土の集団に比べて遺伝的多様性が高い (Tsumura et al. 1993 ; Takahashi et al. 2005)。これはスギ天然林の面積が維持されてきた結果であると考えられる。

また中国のスギ老齢木の遺伝的多様性は日本のスギ天然林に比べ低く日本の約7割程度の遺伝的多様性しか保有していないことが分かっている (Tsumura et al. 2020)。これは氷河期に降水量が少なくなったために起こった大幅な集団の縮小の結果だと考えられる。

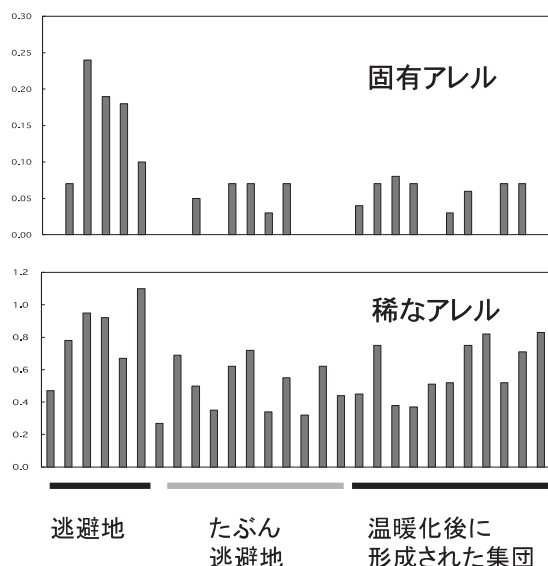


図-2 スギ天然林の遺伝的多様性[稀なアレル(対立遺伝子)と固有アレル]。最終氷期の逃避地(Tsukada 1982)の集団が現在でも高い遺伝的多様性を保持している(Takahashi et al. 2005)。

地理的遺伝構造

スギ天然林をアロザイム、マイクロサテライト、CAPSおよびSNPで分析した結果、集団間の遺伝子分化係数はそれぞれ $G_{ST} = 0.040$ 、 $F_{ST} = 0.028$ 、 $G_{ST} = 0.050$ 、 $F_{ST} = 0.0391$ であり、遺伝マーカーの種類にかかわらず低い遺伝的分化を示した(Tomaru et al. 1994 ; Takahashi et al. 2005 ; Tsumura et al. 2007, 2014)。スギの天然林29集団の分析ではいわゆる日本海側に分布するウラスギと太平洋側に分布するオモテスギが明瞭に遺伝的分化をしていた。これまでに形態形質や分布状況から言われていたオモテスギとウラスギが分化していたことが遺伝的データで裏付けられたことになる。中国の変種であるリュウサンを入れて解析すると、日本と中国の集団の遺伝的分化は大きく、 $F_{ST} = 0.171$ であった(Tsumura et al. 2020、図-3)。中国国内の老齢木集団の遺伝構造は明瞭で、4省7集団の遺伝的分化は大きかった($F_{ST} = 0.1204$ 、Cai et al. 2020)。

スギ14集団を3,930 SNPsで解析した結果を用いてSTRUCTURE解析したところ(Pritchard et al. 2000)、 $K = 2$ (ΔK が最大)でオモテスギとウラスギ集団が明瞭に分化していた(Tsumura et al. 2014、図-4)。また九州の宮崎県の鬼の目集団はウラスギ系統であることが明らかとなった。また $K = 4$ (尤度が最大)ではウラスギ系統がさらに北部の2集

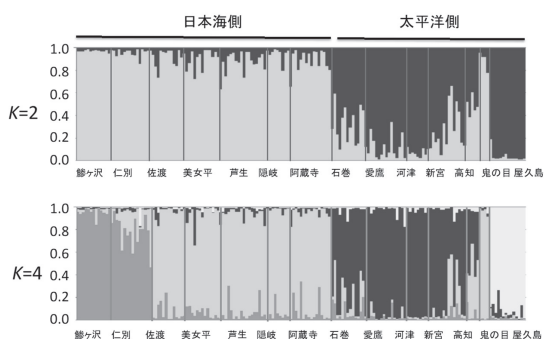


図-3 3930座のSNP遺伝子型データを用いたスギ14集団のSTRUCTURE解析結果。Tsumura et al. (2014)を改変。

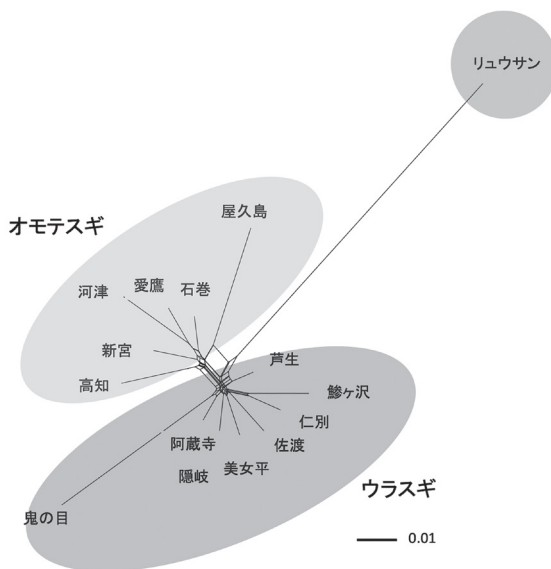


図-4 日本のスギ天然林(オモテスギとウラスギ)と中国のリュウサンの遺伝的関係。Tsumura et al. (2020)を改変。

団と南部の5集団に分かれ、オモテスギ系統では屋久島集団が本土集団と分かれた。屋久島集団は本土集団から長い間、隔離されていたために遺伝的分化が生じたと考えられ、東北北部の2集団が他のウラスギ集団と分化したのは氷期の集団縮小などが原因でないかと考えられる。

中国国内の4省7集団のRAD-seqによる解析結果では、集団間の遺伝的分化は前述の通り大きかったが、なぜか距離による隔離(IBM: isolation by distance)は見られなかった(図-5、Cai et al. 2020)。この原因としては氷期の集団縮小と人為の強い影響が考えられた。

またそれぞれの系統の分岐年代に関しては、20座のSSRマーカーを用いた推定では日本の4つの系統(東北日本海側、日本海側、太平洋側、屋久島)



図-5 中国のスギ老齢木集団の遺伝構造。Cai et al. (2020) を改変。

の分岐は同時に起こっており、2.5万年～7.6万年前であると推定されている (Kimura et al. 2014)。また120遺伝子の塩基配列データを用いた推定では屋久島集団が85万年前に分岐し、オモテスギとウラスギが32万年前に分岐したと推定されている (Moriguchi et al. 2019)。また18遺伝子の塩基配列データを用いた推定では、3.0万年～9.0万年前に上述の日本4系統と中国1系統が同時に分岐した結果となっている (Tsumura et al. 2020)。これらの結果では用いたマーカーおよび推定手法が異なるため、このような分岐年代の違いが出たのかもしれないため、更なる解析が必要である。いずれにしても氷期の際の集団の縮小が系統の分岐に関連していることは間違いない。

スギの29集団を142座で解析した際に連鎖不平衡 (Linkage Disequilibrium, LD) も同時に解析した結果、特定の集団で高いLDが検出された (図-6、Tsumura et al. 2007)。有意な連鎖不平衡数が3,000組み合わせを超える集団が4集団見られた (立山、新宮、安芸、屋久島)。これらの原因は集団の縮小、人為的な攪乱などが考えられる。本研究で用いた立山集団は狭い範囲で収集した可能性が考えられ、屋久島集団は屋久島内の2集団を混ぜて解析したためにワーランド効果の結果であると考えられる。その他の2集団は採集した天然林の集団サイズが小さかったためにLDが高く検出されたと考えられる。LDは現在の集団の履歴を知るために重要なパラメータである。スギのようなある

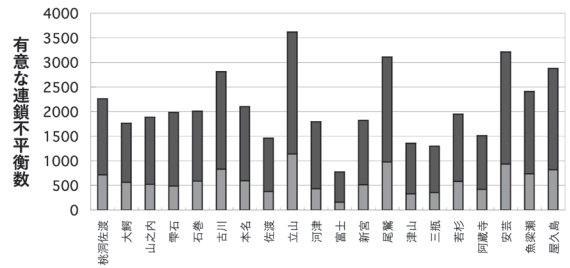


図-6 スギ天然林集団の有意な連鎖不平衡数。黒は1%レベルで有意、灰色は5%レベルで有意。Tsumura et al. (2007) を改変。

程度集団サイズが大きく他殖率が高い樹種では一般的にLDは高くはならない。高くなる原因は集団の縮小、人為的な攪乱、自然淘汰、集団の融合などが考えられるため、LDから集団の履歴を推測できる可能性がある。

おわりに

スギ天然林で大面積が残っている箇所は少なく、秋田、立山、屋久島などは比較的大きな面積が現在でも保存されている。しかし、他のほとんどの天然林はわずか数ha規模の小さい集団ばかりである。またわが国のスギの人工林面積は全人工林の約45%も占めているため、天然林の周辺には必ず人工林が存在している。そのため現在の天然林を適切に管理したとしても人工林からの花粉流入は避けることができない。これは将来の天然林が人工林からの花粉流入で遺伝的な攪乱が起こる可能性を示唆している。周辺の植栽された人工林の苗の由来が天然林の産地と異なる場合に問題となる。スギの花粉流入をスギの採種園で調査した結果、採種園から半径10 km内にほとんどスギの人工林がない場合でも有効な外部花粉の流入率は約30%以上もあることが明らかになっている (Moriguchi et al. 2005)。この場合に対処する方法はただ一つであり、それは現在の優良な天然林の生息域外保全である。有用な天然性の個体を挿し木で大規模に保全するしか方法はない。

スギの起源は古く鮮新世まで遡る (植村1981)、その後日本列島が形成されるに従って日本海側と太平洋側の気候の違いができ、数百万年の間にそれぞれの気候に適応して遺伝的違いが形成されてきたと考えることができる。この長期間の自然淘汰の結果を私たちの時代のわずか数百年で壊し

てしまうことは大きな問題である。地域環境に適応的な遺伝子の解析も進みつつある (Tsumura et al. 2007 ; Tsumura et al. 2014)。将来に渡って有用な遺伝資源を確保し、将来の遺伝研究や育種の事業に役立てるために大規模な生息域外保全を実施すべきであると考えている。

引用文献

- Cai M, Wen Y, Uchiyama K, Onuma Y, Tsumura Y (2020) Population genetic diversity and structure of ancient tree populations of *Cryptomeria japonica* var. *sinensis* based on RAD-seq data. *Forests* 11: 1192
- Futamura N, Totoki Y, Toyoda A, Igasaki T, Nanjo T, Seki M, Sakaki Y, Mari A, Shinozaki K, Shinohara K (2008) Characterization of expressed sequence tags from a full-length enriched cDNA library of *Cryptomeria japonica* male strobili. *BMC Genomics* 9: 383
- Hamrick JL, Godt MJW (1989) Allozyme diversity in plant species. In: Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, Weir BS (eds) *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*, 43–63. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts
- 林 弥栄 (1960) 日本産主要針葉樹の分類と分布. 農林出版, 東京
- Kado T, Yoshimaru H, Tsumura Y, Tachida H (2003) DNA variation in a conifer, *Cryptomeria japonica* (Cupressaceae sensu lato). *Genetics* 164: 1547–1559
- Kado T, Matsumoto A, Ujino-Ihara T, Tsumura Y (2008) Amounts and patterns of nucleotide variation within and between two Japanese conifers, sugi (*Cryptomeria japonica*) and hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) (Cupressaceae sensu lato). *Tree Genetics and Genomics* 4: 133–141
- Kimura M, Kabeya D, Saito T, Moriguchi Y, Uchiyama K, Migita C, Chiba Y, Tsumura Y (2013) Effects of genetic and environmental factors on clonal reproduction in old-growth natural populations of *Cryptomeria japonica*. *Forest Ecology and Management* 304: 10–19
- Kimura M, Uchiyama K, Nakao K, Moriguchi Y, Jose-Maldia LS, Tsumura Y (2014) Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period of *Cryptomeria japonica*. *Annals of Botany* 114: 1687–1700
- Kusumi J, Tsumura Y, Yoshimaru H, Tachida H (2000) Phylogenetic relationships in Taxodiaceae and Cupressaceae sensu stricto based on matK gene, chlL gene, trnL-trnF IGS region, and trnL intron sequences. *American Journal of Botany* 87: 1480–1488
- Moriguchi Y, Ujino-Ihara T, Uchiyama K, Futamura N, Saito M, Ueno S, Matsumoto A, Tani N, Taira H, Shinohara K, Tsumura Y (2012) The construction of a high-density linkage map for identifying SNP markers that are tightly linked to a nuclear-recessive major gene for male sterility in *Cryptomeria japonica* D. Don. *BMC Genomics* 13: 95
- Moriguchi Y, Matsumoto A, Saito M, Tsumura Y, Taira H (2001) DNA analysis of clonal structure of an old growth, isolated forest of *Cryptomeria japonica* D. Don in a snowy region. *Canadian Journal of Forestry* 31: 377–383
- Moriguchi Y, Ueno S, Ujino-Ihara T, Futamura N, Matsumoto A, Shinohara K, Tsumura Y (2009) Characterization of EST-SSRs from *Cryptomeria japonica* Conservation Genetics Resources 1: 373–376
- Moriguchi Y, Tani N, Ito S, Kanehira F, Tanaka K, Yomogida H, Taira H, Tsumura Y (2005) Gene flow and mating system in five *Cryptomeria japonica* D. Don seed orchards as revealed by analysis of microsatellite markers. *Tree Genetics and Genomes* 1: 174–183
- Moriguchi N, Uchiyama K, Miyagi R, Moritsuka E, Takahashi A, Tamura K, Tsumura Y, Teshima KM, Tachida H, Kusumi J (2019) Inferring the demographic history of Japanese cedar, *Cryptomeria japonica*, using amplicon sequencing. *Heredity* 123: 371–383
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- 林木育種協会 (2004) 林木育種プロジェクト. 林木育種協会, 東京
- Savolainen O, Pyhäjärvi T (2007) Genomic diversity in forest trees. *Curr Opin Plant Biol* 10: 162–167
- Taira H, Tsumura Y, Tomaru N, Ohba K (1997) Regeneration system and genetic diversity of *Cryptomeria japonica* at different growing altitudes. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 447–452
- Takahashi T, Tani N, Taira H, Tsumura Y (2005) Microsatellite markers reveal high allelic variation in natural populations of *Cryptomeria japonica* near refugial areas of the last glacial period. *Journal of Plant Research* 118: 83–90
- Takahashi T, Tani N, Niiyama K, Yoshida S, Taira H, Tsumura Y (2008) Genetic succession and spatial genetic structure in a natural old growth *Cryptomeria japonica* forest revealed by nuclear and chloroplast microsatellite markers. *Forest Ecology and Management* 255: 2820–2828
- Tani N, Takahashi T, Ujino-Ihara T, Iwata H, Yoshimura K, Tsumura Y (2004) Development and characteristics of microsatellite markers for sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) derived from microsatellite-enriched libraries. *Annals*

- of Forest Science 61: 569–575
- Tani N, Takahashi T, Iwata H, Mukai Y, Ujino-Ihara T, Matsumoto A, Yoshimura K, Yoshimaru H, Murai, Nagasaka M, Tsumura Y (2003) A consensus linkage map for sugi (*Cryptomeria japonica*) from two pedigrees, based on microsatellites and expressed sequence tags. *Genetics* 165: 1551–1568
- Tomaru N, Tsumura Y, Ohba K (1994) Genetic variation and population differentiation in natural populations of *Cryptomeria japonica*. *Plant Species Biology* 9: 191–199
- Tsukada M (1982) *Cryptomeria japonica*: Glacial refugia and late-glacial and postglacial migration. *Ecology* 63: 1091–1105
- Tsumura Y, Kimura M, Nakao K, Uchiyama K, Ujino-Ihara T, Wen Y, Tong Z, Han W (2020) Effects of the last glacial period on genetic diversity and genetic differentiation in *Cryptomeria japonica* in East Asia. *Tree Genetics & Genomes*, 16:19. doi: 10.1007/s11295-019-1411-0
- Tsumura Y, Uchiyama K, Moriguchi Y, Kimura MK, Ueno S, Ujino-Ihara T (2014) Genetic differentiation and evolutionary adaptation in *Cryptomeria japonica*. *G3 Genes|Genomes|Genetics*, 4: 2389–2402
- Tsumura Y, Uchiyama K, Moriguchi Y, Ueno S, Ihara-Ujino T (2012) Genome scanning for detecting adaptive genes along environmental gradients in the Japanese conifer, *Cryptomeria japonica*. *Heredity* 109: 349–360
- Tsumura, Y, Kado T, Takahashi T, Tani N, Ujino-Ihara T, Iwata H (2007) Genome-scan to detect genetic structure and adaptive genes of natural populations of *Cryptomeria japonica*. *Genetics* 176: 2393–2403
- Tsumura Y (2011) *Cryptomeria*, In: Kole C (ed) *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Forest Trees*, 49–64. Springer, Berlin Heidelberg
- Tsumura Y, Ohba K (1992) Allozyme variation of five natural populations of *Cryptomeria japonica* in western Japan. *Japanese Journal of Genetics* 67: 299–308
- Tsumura Y, Ohba K (1993) Genetic structure of geographical marginal populations of *Cryptomeria japonica*. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 859–863
- Tsumura Y, Tomaru N (1999) Genetic diversity of *Cryptomeria japonica* using co-dominant DNA markers based on sequenced-tagged site. *Theoretical and Applied Genetics* 98: 396–404
- Tsumura Y, Yoshimura K, Tomaru N, Ohba K (1995) Molecular phylogeny of conifers using PCR-RFLP analysis of chloroplast genes. *Theoretical and Applied Genetics* 91: 1222–1236
- 植村和彦 (1981) スギの祖先とその分布変遷. *遺伝* 4: 74–79
- Uchiyama K, Ujino-Ihara T, Ueno S, Taguchi Y, Futamura N, Shinohara K, Tsumura Y (2012) Single nucleotide polymorphisms in *Cryptomeria japonica*: their discovery and validation for genome mapping and diversity studies. *Tree Genetics and Genomes* 8: 1213–1222
- Ueno S, Moriguchi Y, Uchiyama K, Ujino-Ihara T, Futamura N, Sakurai T, Shinohara K, Tsumura Y (2012) A second generation framework for the analysis of microsatellites in expressed sequence tags and the development of EST-SSR markers for a conifer, *Cryptomeria japonica*. *BMC Genomics* 13: 136
- Ujino-Ihara T, Kanamori H, Yamane H, Taguchi Y, Namiki N, Mukai Y, Yoshimura K, Tsumura Y (2005) Comparative analysis of expressed sequence tags of conifers and angiosperms reveals sequences specifically conserved in conifers. *Plant Molecular Biology* 59: 895–907
- 屋久杉自然館 (2002) 屋久杉. 巨樹・著名木. 屋久島町立屋久杉自然館, 屋久島

(津村義彦)

15 コブシ (モクレン科モクレン属)

はじめに

コブシ (*Magnolia kobus* DC.) はモクレン科モクレン属の落葉高木である。モクレン属ハクモクレン亜属 (*Yulania*) に属し、国内の近縁種にシデコブシ [*M. stellata* (Siebold et Zucc.) Maxim.] やタムシバ [*M. salicifolia* (Siebold et Zucc.) Maxim.] がある。コブシは主に冷温帯に生育し、国内では北海道と本州、九州に、国外では韓国の済州島に分布する (図-1)。花が美しいため街路樹や庭園樹としての人気が高く全国で広く植栽されている。

コブシの種内には、基本変種コブシ (*M. kobus* var. *kobus*) と変種キタコブシ (*M. Kobus* var. *borealis* Sarg.) が存在する。大橋 (2015) によると、変種キタコブシは、変種コブシに比べて葉や花が大きく、本州中部の日本海側から北海道にかけて分布している。Tamaki et al. (2019) は九州から北海道にかけての22集団の葉形質の変異を調べ、北緯36度付

近に葉形質の変異の境があることを示したが、南方に位置する一部の集団では葉形態から変種を特定するのが困難だとも述べている。Callaway (1994) は、変種キタコブシの形質は一定のものではなく、両方の形質を示す個体もいるので、変種の区別をするのは適切ではないとしている。また、Ueda (2006) は変種キタコブシを異名の一つとして扱っており、特に変種としての説明もしていない。以上より、コブシの種内には葉形質の変異があるものの、変種コブシと変種キタコブシの違いはそう明確なものではないと考えるのが適切だろう。

コブシの近縁種の一つにコブシモドキ (*M. pseudokobus* C.Abe et Akas.) がある。コブシモドキはコブシに似るが、低木で花が大きく、コブシが2倍体であるのに対し、3倍体の核相を示す (Ueda 1986)。コブシモドキは、コブシが分布しない四国の徳島県から1個体のみが報告されているだけで、さらにその野外個体は既に絶滅し、現在では

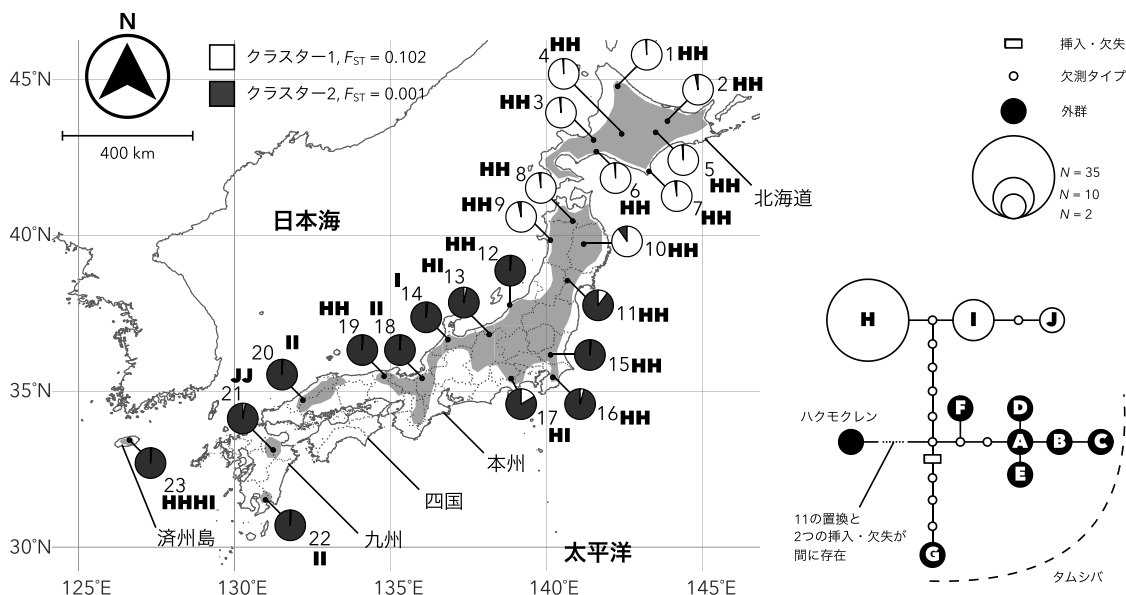


図-1 コブシ23集団の位置とSTRUCTURE解析における $K=2$ の場合の遺伝的クラスターおよび葉緑体DNAハプロタイプの分布(左)。灰色のエリアはコブシの分布域を示す。太字のアルファベットとその個数は葉緑体DNAハプロタイプとその調査個体数を示す。葉緑体DNAハプロタイプのネットワーク図(右; H-Jはコブシで検出されたハプロタイプを、A-Gはタムシバで検出されたハプロタイプを示す)。Tamaki et al. (2019) をもとに改変。

挿し木によるクローンが現地外保存されているのみである。最近、Sakaguchi et al. (2020) は、コブシモドキの核と葉緑体のゲノムを調べてコブシを含む近縁種と比較した結果、コブシモドキは最近コブシから生じた3倍体であることを示した。さらに、Sakaguchi et al. (2020) は、コブシモドキは植栽個体からの逸出に由来する可能性が高いと述べており、これまで独立種とされていたコブシモドキをコブシの品種 [*M. kobus* f. *pseudokobus* (Abe & Akasawa) S. Sakaguchi] に位置付けた。

コブシは展葉前の3-4月にかけて開花する。花は白く、花弁の枚数は6枚である。一般に、開花時に花のすぐ下に小型の葉が出ることで近縁種のタムシバと区別できるとされるが、筆者の観察では出ない個体もあり、花だけではタムシバとの識別は困難である。しかし、葉の形状や葉芽の毛の有無から、タムシバとは明確に区別できる。近縁種シデコブシとは、花弁数や葉の形状で区別できる。花粉は虫媒で、ポリネータはハエ目やハチ目、コウチュウ目などである (Yasukawa et al. 1992)。果実は主に鳥により散布されるが (石田ら2008)、テンによる散布の報告例もある (高槻2017)。果実や種子の形態が良く似た近縁種のタムシバでは、げっ歯類による散布も知られていることから (高橋2009)、鳥に加えて小動物によってもコブシの種子が散布されていると考えられる。

タムシバとは、生育立地は異なるが分布は重複するため、時に自然種間交雑由来の個体が見つかる (Ueda 2006)。シデコブシとは、生育立地は似るが分布は重複しないため、自然種間交雑は生じない。しかしながら、シデコブシの自生地近くに植栽されたコブシとシデコブシとの種間交雑が報告されている (行年ら2016)。また、コブシとシデコブシの人工交配実験によると、2種間には種子形成時の生殖隔離は存在せず、いずれを母樹にした場合でも種内交配と同程度の効率で種子が生産されることが知られている (Tamaki et al. 2021)。

地理的遺伝構造と遺伝的多様性

Tamaki et al. (2019) は済州島から北海道にかけてのコブシ分布全域からの23集団の核マイロサテライトの変異を調べ、大きく北緯39度付近で北方系統と南方系統に分かれることを示した (図-1)。さらに、北方系統は内部にあまり明瞭な集団構造が

見られなかったのに対し、南方系統は内部にほぼ都道府県レベルで異なる明瞭な集団構造が見られた (表-1)。従って、コブシは階層的な集団構造を有していると言える。

北方系統は単一の葉緑体DNAハプロタイプから構成されていたのに対し、南方系統は北方系統で出現したハプロタイプを含む3種類のハプロタイプから構成されていた。また、北方系統は南方系統に比べて有意に低いアレリックリッチネスと遺伝子多様度の値を示した (図-2)。済州島や中国地方の一部の集団を除くと、遺伝的多様性は北方系統で低く、南方系統で高い傾向にあると言える。近似ベイズ計算により、北方系統と南方系統の分岐年代は56.5万年前 (95%最高事後密度区間、23.5-160万年前) と推定された。2系統は最終氷期に分岐したのではなく、分岐はそれよりも古く、分岐後に何度か氷期・間氷期のサイクルを経験していると考えられる。

北方系統と南方系統の境界 (北緯39度付近) は葉形態の境界 (北緯36度付近) と異なっていた。北方系統は変種キタコブシのみで構成されていたが、南方系統は変種コブシとキタコブシの混合から構成されていた (表-1)。つまり、形態に基づくコブシ2変種は遺伝的系統と完全には対応していない。葉形変異を応答変数にし、気候データと集団の歴史 (北方系統の祖先性) を説明変数にして回帰分析した結果、葉形変異は気候データと集団の歴史の両方で説明された。このことは、変種の違いを示す葉形変異が自然選択と系統分岐の両方の影響を受けて形成されたことを意味する。

おわりに

コブシの遺伝的構造と葉形変異の関係は、一見、タムシバの遺伝的構造と葉形変異の関係に似ているように見えるが、タムシバでは遺伝的構造と葉形変異が対応していたのに対し、コブシでは対応していなかった点で大きく異なる。詳しくは本書の4.17タムシバについての解説を参照してもらいたい。

コブシは街路樹や庭園樹としての人気が高く、全国で植栽されているが、植栽個体から野外への逸出も多く報告されている (石田ら2008; 玉木ら2016)。コブシは変種コブシとキタコブシの形態的な違いがそれほど明瞭ではなく、さらにキタコ

表-1 STRUCTURE解析におけるK=14の場合の各集団に占める各遺伝的クラスターの割合

| 集団 | 系統 | 変種 ^b | 所在県 | 遺伝的クラスターの割合 ^a | | | | | | | | | | | | | |
|----|----|-----------------|------|--------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|------|------|
| | | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| 1 | 北方 | キタ | 北海道 | 0.66 | 0.21 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.06 |
| 2 | 北方 | キタ | 北海道 | 0.22 | 0.59 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.03 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.06 |
| 3 | 北方 | キタ | 北海道 | 0.23 | 0.57 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.10 |
| 4 | 北方 | キタ | 北海道 | 0.12 | 0.73 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.06 |
| 5 | 北方 | キタ | 北海道 | 0.26 | 0.63 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.02 | 0.01 |
| 6 | 北方 | キタ | 北海道 | 0.44 | 0.40 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.07 |
| 7 | 北方 | キタ | 北海道 | 0.21 | 0.64 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.05 |
| 8 | 北方 | キタ | 青森県 | 0.22 | 0.55 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.11 |
| 9 | 北方 | キタ | 秋田県 | 0.10 | 0.63 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.13 |
| 10 | 北方 | キタ | 岩手県 | 0.06 | 0.60 | 0.01 | 0.03 | 0.02 | 0.02 | 0.05 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.06 | 0.05 |
| 11 | 南方 | コブシ | 宮城県 | 0.03 | 0.08 | 0.45 | 0.03 | 0.04 | 0.09 | 0.03 | 0.02 | 0.02 | 0.00 | 0.02 | 0.01 | 0.14 | 0.04 |
| 12 | 南方 | キタ | 新潟県 | 0.01 | 0.03 | 0.01 | 0.81 | 0.03 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 |
| 13 | 南方 | キタ | 長野県 | 0.02 | 0.04 | 0.01 | 0.47 | 0.03 | 0.03 | 0.02 | 0.01 | 0.03 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.15 | 0.16 |
| 14 | 南方 | キタ | 富山県 | 0.01 | 0.03 | 0.01 | 0.06 | 0.73 | 0.02 | 0.01 | 0.05 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.01 |
| 15 | 南方 | コブシ | 茨城県 | 0.01 | 0.03 | 0.05 | 0.05 | 0.02 | 0.67 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.03 |
| 16 | 南方 | コブシ | 千葉県 | 0.03 | 0.03 | 0.01 | 0.01 | 0.04 | 0.59 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.02 | 0.19 |
| 17 | 南方 | コブシ | 山梨県 | 0.02 | 0.06 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.08 | 0.66 | 0.05 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.03 |
| 18 | 南方 | キタ | 滋賀県 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.84 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 |
| 19 | 南方 | 中間 | 兵庫県 | 0.01 | 0.03 | 0.04 | 0.06 | 0.12 | 0.13 | 0.01 | 0.17 | 0.22 | 0.08 | 0.04 | 0.01 | 0.05 | 0.03 |
| 20 | 南方 | コブシ | 広島県 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.88 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.05 |
| 21 | 南方 | 中間 | 大分県 | 0.01 | 0.02 | 0.00 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.03 | 0.02 | 0.83 | 0.01 | 0.01 | 0.01 |
| 22 | 南方 | 中間 | 鹿児島県 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.87 | 0.02 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.01 |
| 23 | 南方 | 未計測 | 済州島 | 0.01 | 0.02 | 0.00 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.89 | 0.01 | 0.01 |

^a0.2以上の値を太字で示した。

^b変種はTamaki et al. (2019) のFig. 4に基づく。キタはキタコブシを示す。

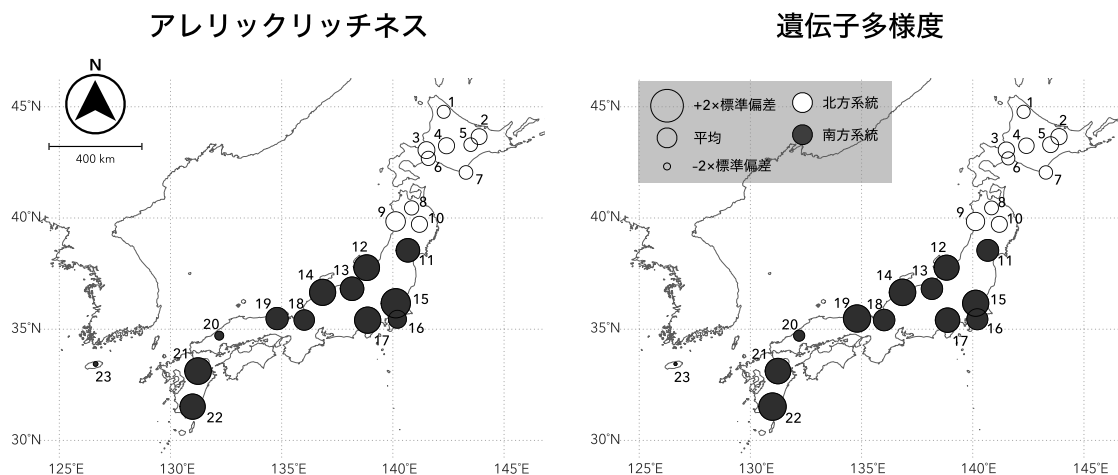


図-2 コブシ23集団の核マイクロサテライトのアレリックリッチネスと遺伝子多様度の分布。Tamaki et al. (2019) をもとに改変。

ブシだからと言って、必ずしも同じ遺伝的背景(北方系統/南方系統の違い)を示すわけではない。従って、遺伝的地域性に配慮した植栽を行うためには、形態的な違いで判断してはいけない。特に北緯39度以南の地域では、都道府県レベルで異なる集団構造が存在するため、植栽を行う際には、

できるだけ自生地に近い集団から採取した地域性種苗を用いる必要がある。

東海地方の低地にはもともとコブシは分布しておらず、一方で固有種かつ絶滅危惧種のシデコブシが分布している。東海地方でもコブシが植栽されることが多いが、シデコブシとの間に種子形成

時の生殖隔離は存在しないため、シデコブシへの遺伝子攪乱が生じる可能性が高いので、自生地の近くでは決して植栽を行うべきではない。

引用文献

- Callaway DJ (1994) The world of Magnolias. Timber Press, Oregon, USA
- 石田弘明・戸井可名子・武田義明・服部 保 (2008) 都市域の孤立化した夏緑二次林における緑化・園芸樹木の逸出状況とその特徴. 保全生態学研究 13: 1–16
- 大橋広好 (2015) モクレン科 Magnoliaceae. 大橋広好・門田裕一・木原 浩・邑田 仁・米倉浩司 編, 日本の野生植物 第1巻, 71–74. 平凡社, 東京
- Sakaguchi S, Nagasawa K, Umetsu Y, Nagasawa J, Ichikawa S, Kinoshita S, Hiratsuka K, Suyama Y, Tsunamoto Y, Isagi Y, Setoguchi H (2020) Phylogenetic origin of *Magnolia pseudokobus* (Magnoliaceae), a rare *Magnolia* extinct in the wild, revealed by chloroplast genome sequencing, genome-wide SNP genotyping and microsatellite analysis. Journal of Forest Research 25: 322–328
- 高橋和規 (2009) タムシバ. 日本樹木誌編集委員会編, 日本樹木誌 1, 479–496. 日本林業調査会, 東京
- 高槻成紀 (2017) テンが利用する果実の特徴—総説. 哺乳類科学 57: 337–347
- Tamaki I, Kawashima N, Setsuko S, Lee J-H, Itaya A, Yukiotoshi K, Tomaru N (2019) Population genetic structure and demography of *Magnolia kobus*: variety *borealis* is not supported genetically. Journal of Plant Research 132: 741–758
- 玉木一郎・水野三正・柳沢 直・津田 格・中川祐弥・板谷明美 (2016) 名古屋市北東部の都市緑地に残存する天然生林の樹木群集構造と種多様性. 保全生態学研究 21: 93–102
- Tamaki I, Wadasaki N, Ishida K, Tomaru N (2021) Reciprocal crosses between *Magnolia stellata* and *Magnolia kobus* do not show significant reproductive barriers in seed formation. Plant Species Biology 36: 596–601
- Ueda K (1986) Taxonomical note on a little-known species, *Magnolia psedokobus* Abe et Akasawa. Journal of Phytogeography and Taxonomy 34: 15–19
- Ueda K (2006) Magnoliaceae. In: Iwatsuki K, Boufford DE, Ohba H (eds) Flora of Japan IIa, 231–234. Kodansha Scientific, Tokyo, Japan
- Yasukawa H, Kato H, Yamaoka R, Tanaka H, Arai H, Kawano S (1992) Reproductive and pollination biology of *Magnolia* and its allied genera (Magnoliaceae) I. Floral volatiles of several *Magnolia* and *Michelia* species and their roles in attracting insects. Plant Species Biology 7: 121–140
- 行年恭兵・玉木一郎・石田 清・戸丸信弘 (2016) 国内外来種コブシからシデコブシへの遺伝子浸透の可能性. 日本森林学会大会発表データベース 127: 760

(玉木一郎)

16 シデコブシ (モクレン科モクレン属)

はじめに

シデコブシ *Magnolia stellata* (Siebold et Zucc.) Maxim. 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 Nooteboom 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* (Sieb. et Zucc.) Maxim.] 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* P.L.Chiu & Z.H.Chen と *M. amoena* Cheng、*M. zenii* W.C.Cheng 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、Wang et al. (2013) 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。

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

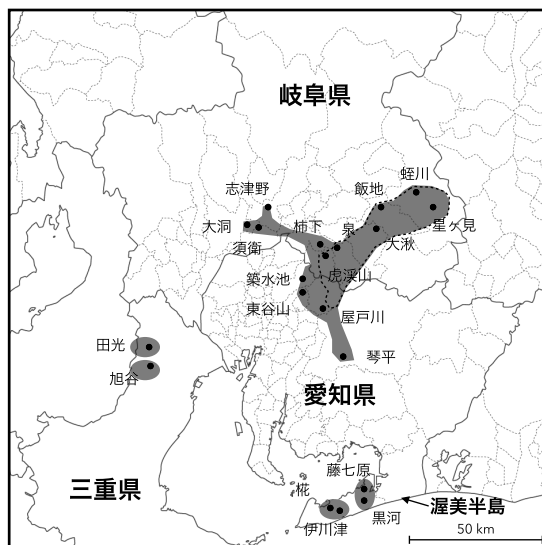


図-1 シデコブシの分布域と Tamaki et al. (2008) で用いた20集団の位置図。灰色のエリアは分布域を、黒丸は集団の位置を、点線はシデコブシとタムシバの分布が重複するエリアを示す。

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 (Tamaki et al. 2021)。

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. 2016)。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)の本木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)よりは低いが、固有種(0.056)よりは高い値を示した。 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。

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 | 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 | 0.876 | 0.333 | 0.620 | 0.898 | 0.709 | 3 |

N : 集団あたりの個体数、 N_A : 座あたりのアレル数(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_{ST} 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、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。

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

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. (2016)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、同地域に出現するアレル(対立遺伝子)やハプロタイプが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視点から特に重要な集団であると考えられる。

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。

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種の間接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種の間接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、主にタムシバを母樹、シデコブシを父樹とした雑種形成が

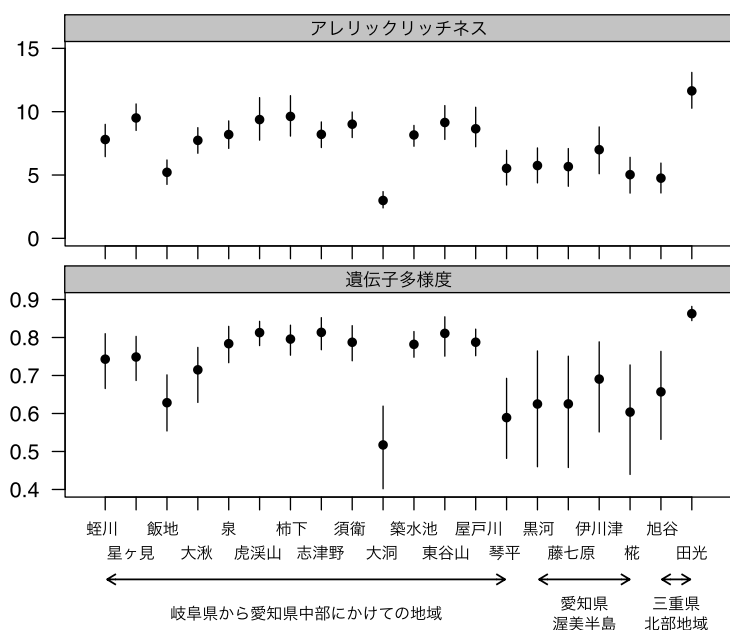


図-2 アレリックリッチネス(上)と遺伝子多様度(下)の各集団における分布。バーは10座のブートストラップ95%信頼区間、黒丸は座の平均値を示す。Tamaki et al. (2008)を改変。

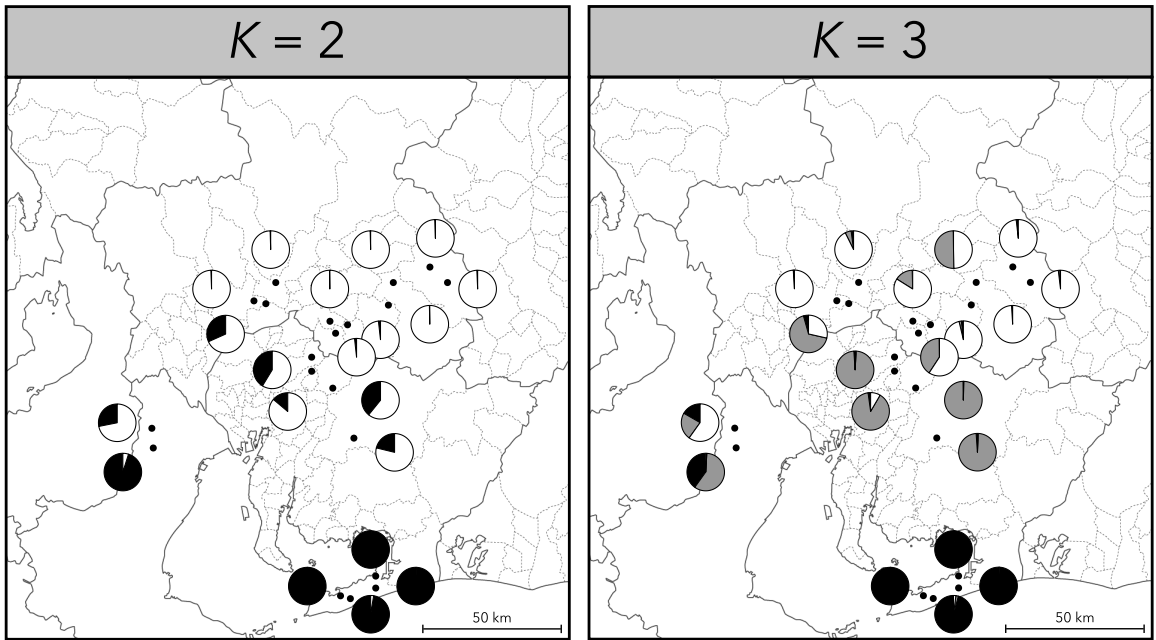


図-3 核マイクロサテライト10座にもとづく遺伝的クラスターの各集団における分布。K=2(左)とK=3(右)の場合を示す。黒丸は集団の位置を、円グラフは遺伝的クラスターの組成を示す。

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逆交配実験を行い、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。Tamaki et al. (2017)は愛知県瀬戸市の交雑帯でシデコブシとタムシバ、雑種個体から採取した果実の父性解析を行い、F₁雑種形成時には強い不和合性を示すが、F₂雑種形成時や戻し交配時にはほとんど不和合性を示さないことを明らかにした。成木におけるF₁雑種の割合(14.0%)は、他殖種子におけるF₁雑種の割合(1.7%)よりもずいぶん高かった。F₁種子形成には高いハードルがあるが、一旦F₁種子が形成されるとその生存率は高く、また第2世代以降の雑種形成のハードルは低いいため、種間交雑が進むようである。

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望む。

「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。

引用文献

- Callaway DJ (1994) The world of Magnolias. Timber Press, Oregon, USA
- Figlar RB, Nootboom 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. *プラント* 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 (2016) Thinning operations increase the demographic performance of the rare subtree species *Magnolia stellata* in a suburban forest landscape. *Landscape and Ecological Engineering* 12: 179–186
- 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, Nomura K, Nomura R, Tate C, Fukaya S, Niwa H, Ando K, Yabe Y (2021) Survival, growth and reproduction of sprouted individuals of star magnolia two years after clearcutting. *Journal of Forest Research* 26: 26–31
- 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 (2016) 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* 17: 715–725
- Tamaki I, Tani S, Setsuko S, Ueno S, Wadasaki N, Tomaru N (2017) Reduced incompatibility in the production of second generation hybrids between two *Magnolia* species revealed by Bayesian gene dispersal modeling. *American Journal of Botany* 104: 1546–1555
- 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

17 タムシバ (モクレン科モクレン属)

はじめに

タムシバ [*Magnolia salicifolia* (Siebold et Zucc.) Maxim.] はモクレン科モクレン属の落葉樹である。モクレン科は東アジアと北米から中南米にかけて広く分布する200以上の種からなる大きな科で、その多くをモクレン属が占めている。タムシバはモクレン属のハクモクレン亜属 (*Yulania*) に位置づけられ、国内の近縁種にはコブシ (*M. kobus* DC.) やシデコブシ [*M. stellata* (Siebold et Zucc.) Maxim.] がある。タムシバは日本固有種で、本州から四国、九州の暖温帯から冷温帯にかけて広く分布するが、関東や東北の太平洋側にはあまり分布してい

ない(図-1)。近縁種のコブシやシデコブシとは分布が一部重複する。これら2種は湿潤な斜面下部や谷底に生育するのに対し、タムシバは乾燥した斜面や尾根に生育するため生育立地は異なる。ただし、側所的に生育する場所では自然種間交雑個体が見られる。

タムシバの花は花弁数が6枚で、近縁種のコブシに良く似るが、萼片が花弁の1/3-1/2とコブシに比べて長めであることと、コブシは開花時に葉が一部展開することで見分けることができる (Ueda 2006)。ただし、葉芽に毛が無いこと、葉の先端が長くともがることから、花よりも葉芽や葉の形状を用いた方がコブシと区別するのは容易である。

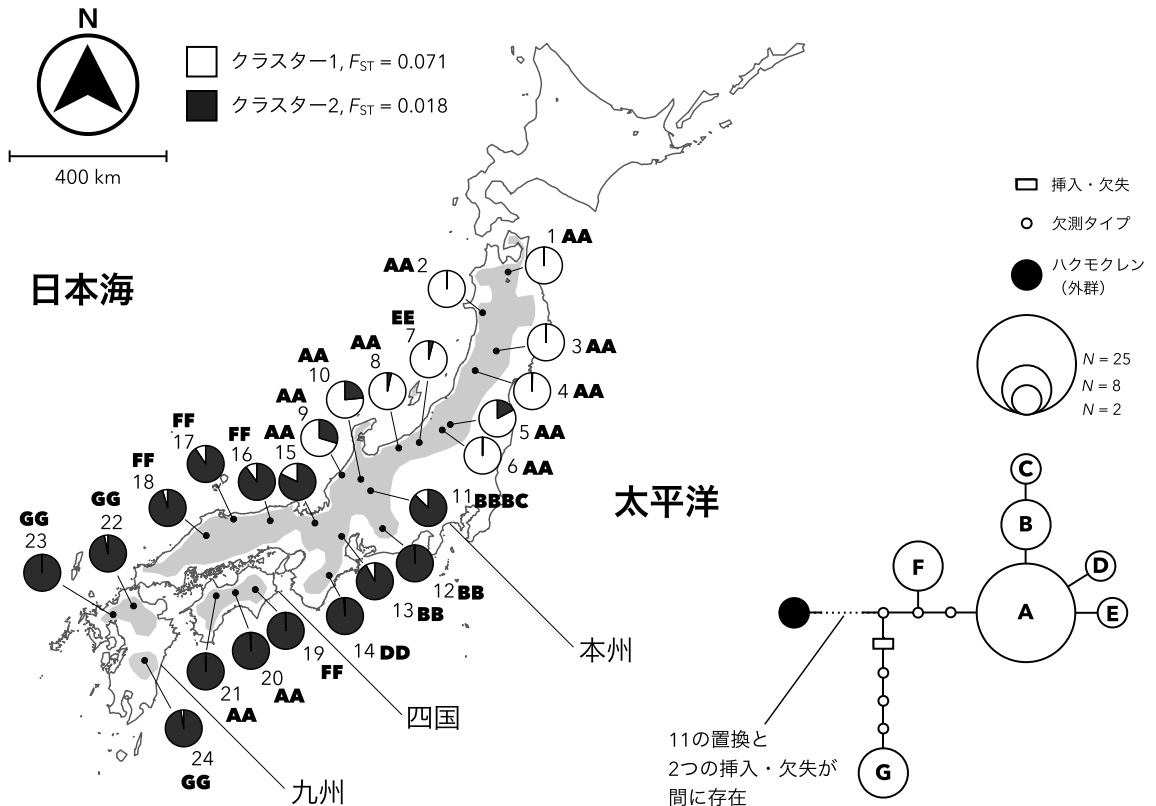


図-1 タムシバ24集団の位置とSTRUCTURE解析における $K=2$ の場合の遺伝的クラスター、葉緑体DNAハプロタイプの分布(左)。灰色のエリアはタムシバの分布域を示す。太字のアルファベットとその個数は、葉緑体DNAハプロタイプとその調査個体数を示す。葉緑体DNAハプロタイプのネットワーク図(右)。Tamaki et al. (2018) をもとに改変。

花は両性花で開花様式は他のモクレン属の樹木と同様の雌性先熟を示す。緯度や標高の低い地域では3-4月にかけて開花するが、緯度や標高の高い地域では遅くなり、6月ごろに開花する場所もある(高橋2009)。花粉は虫媒で、ポリネータにはマルハナバチやハナバチ、ケシキスイ、オドリバエ、ハナアブなどが報告されている(Yasukawa et al. 1992)。果実は集合果で、8-9月にかけて成熟し、袋果が割れて赤い種子が垂れ下がる。種子は鳥やげっ歯類により散布される(高橋2009)。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。しかし、胚の発達段階や稚樹が成長する段階で近交弱勢が働き、成木に至る前に近親交配由来の個体の大半は淘汰される(Ishida et al. 2020)。有性生殖に加え、萌芽更新や伏条更新も行い、株立ち状になることもある(高林ら2005)。

モクレン属は北米や欧州で好まれるため、タムシバも海外では品種の片親に用いられ、自身も園芸利用される(Callaway 1994)。一方、日本では稀に公園樹として植栽される程度で、園芸利用よりもむしろ花芽を漢方薬の辛夷(しんい)として利用するのが有名である(ただし、市場に出回っている辛夷には、コブシの花芽も特に区別されずに用いられている)。また、タムシバはモクレン属の中では特に強い香りをもつため、近年では抽出された精油成分がニオイコブシの名前でアロマオイルとして流通している。

表現型形質の地理的変異

タムシバには低木型と高木型が存在し、低木型は本州中部の日本海側から東北地方にかけて分布するのに対し、高木型は本州中部の太平洋側から中国地方、四国、九州に分布する(高橋ら2005)。低木型は斜上し数メートル程度の樹高にとどまるが、高木型は直立して成長し林冠に達する。低木型と高木型は花や葉の形状も異なる。低木型の花は雄しべ数/雌しべ数の比が大きいのに対し、高木型は低い。低木型の葉は大きく、幅広く、薄く、波打った形状をしているのに対し、高木型の葉は小さく、狭く、厚く、波打たない形状をしている。そのため、高橋(2009)では、高木型を基本種に、低木型を変種ヒロハタムシバ[*M. salicifolia* var. *tokumotona* (Yanagita) Mizushima]に位置づける議論がなされている。Tamaki et al. (2018)は、全国のタムシバ23集団の葉形を測定しクラスター分析した結果、それぞれ北日本と南日本の集団からなる2つの形態クラスターに大別できることを示した(図-2)。これらの形態クラスターは上述の高木型と低木型に対応している。

タムシバの花芽は漢方薬の辛夷として利用されるが、その精油成分の地理的変異が知られている(長沢ら1969)。精油成分の変異は3つのタイプに分けられ、タイプIは東北地方の北部から太平洋側、関東にかけて分布し、タイプIIは東北地方の日本海側から北陸にかけて分布し、タイプIIIは中部地方以南に広く分布している(ただし四国や九州の集団は調査がなされていない)。タイプIとIIは上述の低木型の分布に、タイプIIIは高木型の分

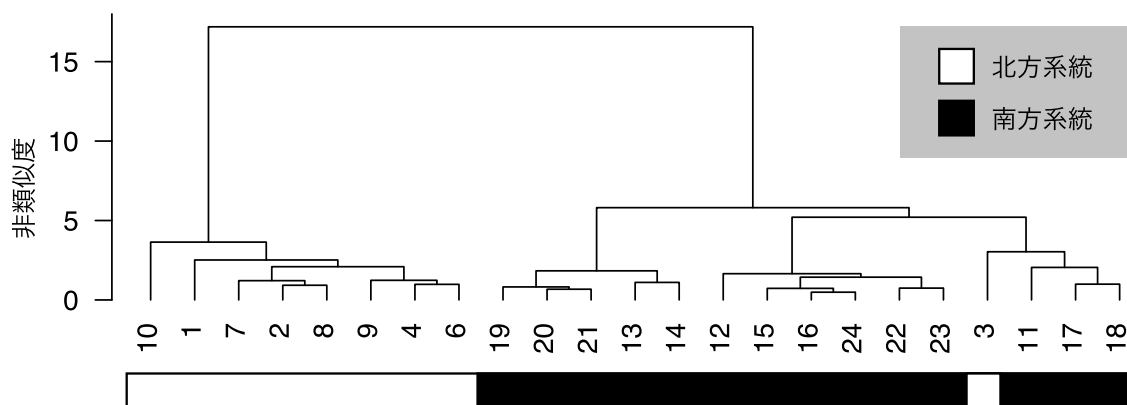


図-2 タムシバ23集団の葉形態の非類似度に基づく樹形図。数字は図-1の集団番号を示す。なお、集団番号の下に、白と黒のバーで中立遺伝マーカーに基づく北方系統と南方系統を示す。Tamaki et al. (2018)をもとに改変。

布に対応している。

近縁種と比較したタムシバの遺伝的多様性

タムシバとその近縁種であるコブシとシデコブシの遺伝的変異を調べた既報には、一部が共通する核マイクロサテライト10-13座の変異を調べたものがある (Tamaki et al. 2008, 2018, 2019)。そこで、それらの集団内・集団間の遺伝的多様性を表-1にまとめた。いずれの指数の値も種間でそう大きくは異なるが、広域に分布する普遍種のタムシバとコブシは、分布が限られている希少種のシデコブシよりも遺伝子多様度が高く、分化の程度が低い傾向が見られた。

地理的遺伝構造

これ以降の節では、タムシバの分布全域にわたる24集団の葉緑体DNA配列と核マイクロサテライトの変異について明らかにした Tamaki et al. (2018) の結果に基づいて解説する。葉緑体DNAの4領域3,932 bpの配列を調べた結果、7つのハプロタイプが検出された (図-1)。集団あたりの個体数が2-4と少ないこともあり、ほとんどの集団は単一のハプロタイプに固定していた。本州中部日本海側から東北にかけての地域では、ほとんどの集団がハプロタイプAを示したが、本州中部以南の地域では、ハプロタイプEをのぞく全てのハプロタイプが見られた。なお、全体で優占するハプロタイプAから最も離れたハプロタイプGは九州でのみ見られた。

核マイクロサテライト10座のSTRUCTURE解析の結果、最適なクラスター数 (K) に2と17が検出された。 $K=2$ の場合、2つの遺伝的クラスターは

北日本と南日本に別れて分布していた (図-1)。それぞれが優占する集団を北方系統と南方系統とすると、北と南の集団の境は中部日本の日本海側の辺りに位置していた。境界付近に位置する集団では、2つの遺伝的クラスターの混合が見られた。 $K=17$ の場合、それぞれのクラスターは1つかもしくは隣接する2つの集団にはほぼ対応していた。つまり、北方系と南方系は、それぞれの内部にさらに細かい遺伝的クラスターを含んでおり、タムシバは階層的な集団遺伝構造を持つことが分かった。北方系統と南方系統は「表現型形質の地理的変異」の節で示した形態に基づく2つのクラスターとほぼ対応していた (図-2)。

移住を伴う分岐モデルで推定した両系統の分岐年代は114万年前 (95%最高事後密度区間: 37-291万年前) であった。この値はいくつかの仮定のもとで推定された値ではあるが、両系統の分岐は最終氷期よりも古く、分岐後に複数回の氷期・間氷期のサイクルを経験している可能性が高いと考えられる。

集団内の遺伝的変異

集団内の核マイクロサテライトのアレリックリッチネスや遺伝子多様度は、分布の中心部で高く、そこから周辺部に遠ざかるにつれて低下するパターンを示した (図-3)。分布の中心部は生態ニッチモデルで最終氷期最寒冷期にも間氷期と変わらない高い分布確率が予想されているため、逃避地として機能していた可能性が考えられる。そのため、高い遺伝的多様性が維持されているのかもしれない。さらに、北方系と南方系の遺伝的混合を示す集団が見られることから、これらの集団では2系統の交流により遺伝的多様性が高くなった可能性も考えられる。

表-1 タムシバとその2近縁種の核マイクロサテライトの集団内・集団間変異

| 種名 | 座数 | H_S | H_T | F_{ST} | G'_{ST} | D | 文献 ^a |
|-------|----|-------|-------|----------|-----------|-------|-----------------|
| タムシバ | 10 | 0.782 | 0.898 | 0.133 | 0.613 | 0.556 | 1 |
| コブシ | 13 | 0.762 | 0.862 | 0.119 | 0.504 | 0.439 | 2 |
| シデコブシ | 10 | 0.719 | 0.882 | 0.185 | 0.683 | 0.598 | 3 |

H_S : 集団内の遺伝子多様度の平均、 H_T : 全集団の遺伝子多様度、 F_{ST} : 遺伝的分化の指数、 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標 (Jost 2008)。

^a1: Tamaki et al. (2018)、2: Tamaki et al. (2019)、3: Tamaki et al. (2008)。

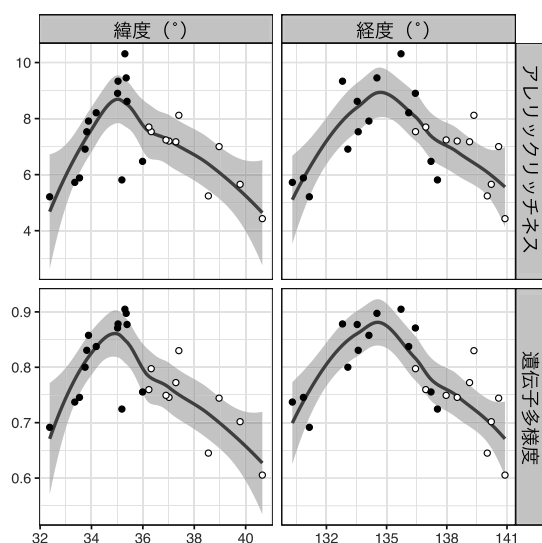


図-3 タムシバ24集団のアレリックリッチネスと遺伝子多様度の緯度と経度に沿った変化。白丸と黒丸はそれぞれ北方系統と南方系統を示す。Tamaki et al. (2018) をもとに改変。

北方系統は南方系統よりも有意に低い遺伝子多様度の値を示した。葉緑体DNAハプロタイプの多様性も北方系で低く、南方系で高い傾向を示した。近似ベイズ計算による集団動態モデル比較では、北方系統と南方系統でそれぞれ拡大モデルとサイズ一定モデルが選ばれた。生態ニッチモデルによるLGMの分布確率の予測では、現在の北方系統が分布している地域の分布確率は、北方系統の分布南限の地域のみで高かった。一方、現在の南方系統が分布している地域の分布確率は、日本海側と太平洋側の海岸沿いのいくつかの場所で高かった。これらの結果から、北方系統は単一の逃避地に由来する少数の創始集団から拡大したために、遺伝的多様性の増加が個体数の増加にまだ追いついていない可能性が考えられる。一方、南方系統は複数の逃避地で安定的に個体数を維持できたため、高い遺伝的多様性を維持していると考えられる。

おわりに

タムシバの遺伝的系統は大きく北方系統と南方系統に分けることができる。そして、この遺伝的系統の違いは、低木型と高木型の表現型(樹形、花や葉の形態、精油成分)の違いにほぼ対応している。これらの形態形質の違いが適応遺伝子によ

るものなのか、それとも可塑性によるものなのかを明らかにするような今後の研究が期待される。今のところ、タムシバはあまり植栽されない樹種ではあるが、今後、精油成分の需要が高まれば植栽の機会は増えるかもしれない。植栽を行う場合は、最低限、北方系統と南方系統の違いに留意する必要がある。また、それぞれの系統内でも、個々の集団は明瞭な構造を示すことから、同じ系統内であっても種苗移動に注意をする必要があるだろう。

本稿で紹介した以外に、タムシバの遺伝的変異に関する研究には、シデコブシとの種間交雑についての一連の研究がある(小枝ら2004; 村西ら2011; Muranishi et al. 2013; 谷ら2014; Tamaki et al. 2017)。これらの研究の一部については本書の4.16シデコブシで解説したので、そちらも参照することをすすめる。

引用文献

- Callaway DJ (1994) The world of Magnolias. Timber Press, Oregon, USA
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- Ishida K, Kikuchi K, Hayashi M (2020) Inbreeding and inbreeding depression in a deciduous shrub, *Magnolia salicifolia*, in the understory of a Japanese Beech forest. *Journal of Environmental Science and Engineering A* 9: 90–97
- Jost L (2008) G_{ST} and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17: 4015–4026
- 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
- 長沢元夫・村上孝夫・池田恵子・久田陽一 (1969) 辛夷の精油成分の地理的変異に関する研究. 薬学雑誌 89: 454–459
- 小枝 剛・中島美幸・坂井至通 (2004) シデコブシとタムシバの交雑および自家和合性. 岐阜県森林研究所研究報告 33: 27–32
- 高林香織・戸丸信弘・鈴木節子・山本進一 (2005) 大山ブナ老齢林におけるタムシバ個体群の繁殖特性.

- 中部森林研究 53: 41–44
- 高橋和規 (2009) タムシバ. 日本樹木誌編集委員会編, 日本樹木誌 1, 479–496. 日本林業調査会, 東京
- 高橋和規・下田直義・星崎和彦 (2005) モクレン科タムシバに見出された低木型個体群の適応と分布. 日本林学会関東支部論文集 56: 211–212
- Tamaki I, Kawashima N, Setsuko S, Itaya A, Tomaru N (2018) Morphological and genetic divergence between two lineages of *Magnolia salicifolia* (Magnoliaceae) in Japan. *Biological Journal of the Linnean Society* 125: 475–490
- Tamaki I, Kawashima N, Setsuko S, Lee J-H, Itaya A, Yukitoshi K, Tomaru N (2019) Population genetic structure and demography of *Magnolia kobus*: variety *borealis* is not supported genetically. *Journal of Plant Research* 132: 741–758
- 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, Tani S, Setsuko S, Ueno S, Wadasaki N, Tomaru N (2017) Reduced incompatibility in the production of second generation hybrids between two *Magnolia* species revealed by Bayesian gene dispersal modeling. *American Journal of Botany* 104: 1546–1555
- 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
- Yasukawa H, Kato H, Yamaoka R, Tanaka H, Arai H, Kawano S (1992) Reproductive and pollination biology of *Magnolia* and its allied genera (Magnoliaceae) I. Floral volatiles of several *Magnolia* and *Michelia* species and their roles in attracting insects. *Plant Species Biology* 7: 121–140

(玉木一郎)

18 カツラとヒロハカツラ（カツラ科カツラ属）

はじめに

秋、落葉が始まった沢沿いを歩くと、甘く香ばしい匂いが立ち込めていることがある。その匂いに誘われて周囲を見渡せば、香りの主、カツラ *Cercidiphyllum japonicum* (Sieb. & Zucc.) の木が見つかるだろう。このカツラの香りはマントールという化学物質によるもので、東北地方では本種の葉を乾燥させて抹香として利用してきた。京都の葵祭ではカツラの枝にフタバアオイを絡ませたものを御輿や行列に飾りつけ、下鴨神社から上賀茂神社まで練り歩く。最近では、ハート型の葉や端正な枝ぶりが好まれて庭に植樹されるなど、カツラは日本人の文化や生活に深い関わりをもつ植物である。

本種はカツラ科カツラ属に分類される落葉高木性樹木で、日本列島と中国の温帯域に広く分布している。その樹形は独特で、地面から何本も幹をまっすぐ伸ばし、まるで箒を逆さにしたようである(口絵-17)。これは、カツラの生活史戦略を反映した姿であって、自らの幹や隣接する樹木が枯れてしまったときに、根元の萌芽を成長させて新しい幹を作りあげている。これによってカツラは同じ場所で長期間生存し、実生更新できるような大規模攪乱が来るのを待ちながら、小さな種子を散布し続けるのである。

カツラは風に頼った繁殖を行う樹木で、花粉も種子も風によって散布される。北海道でカツラの親子解析を行った研究によれば、花粉の散布距離は平均129 m、また種子散布距離も300 mを超える場合があるなど、長距離の遺伝子流動が活発な樹種として知られる(Sato et al. 2006)。

カツラ属にはもう1種ヒロハカツラ *C. magnificum* (Nakai) Nakai が含まれる。こちらは中部山岳と東北地方の寒温帯に見られる日本固有種で、シラビソやオオシラビソ、ダケカンバといった寒温帯・亜寒帯性の樹木と混交している。垂直分布はおおむね1,500 mよりも高い標高になるので、カツラに比べると出会う機会の少ない種である。この2種は形態的に似ていて混同されること

も多いが、種子の翼の形状、葉の形態、樹皮、個体あたりの萌芽数(Kubo et al. 2010)などで識別することができる。ヒロハカツラが分布する山系では、たいてい低い標高帯にカツラが分布する。長野県乗鞍岳では標高1,700 m付近で両種が混生する林分があるが、開花期はカツラの方が早く、カツラの花が最盛期の頃にはヒロハカツラの冬芽はまだ固いままであった。このことから、現在では開花期のずれにより種間での交流は起こりにくいようである。

しかし、近年の遺伝解析によって、カツラとヒロハカツラは過去に浸透性交雑を起こしたことが示され、独立した種として認識されてきたカツラ属植物のダイナミックな進化の歴史が明らかになってきている(Qi et al. 2012; 阪口・井鷲 2015)。本稿ではその研究成果を引用しながら、カツラ属植物の系統分化と分布変遷の歴史について解説する。

カツラ属植物の系統的位置づけ

カツラ属は雌雄別株で、花卉も萼もない花を雄株と雌株に別々につける。雄花では花糸の先に葯がぶら下がり、雌花では花芽の中から雌蕊が飛び出しているだけである(口絵-18)。

このような単純な花構造のため、カツラ属は被子植物の中でも比較的初期に分岐した系統群であると考えられた。しかしその花粉は三溝粒型をしているため、単溝粒型の花粉をもつ原始的被子植物(モクレン類など)と近縁ではないとされ、他の形質も考慮してヤマグルマ科やマンサク科との類縁性が指摘されてきた(Crane and DuVal 2013)。その後、被子植物の系統関係が明らかになると、カツラ属は真正双子葉類の中のユキノシタ目に位置付けられた。ユキノシタ目の中では、フウ科(フウ属+*Altingia*属)と姉妹群をなし、マンサク科やユズリハ科などとの共通祖先から白亜紀に分岐したことが示されている(図-1)。

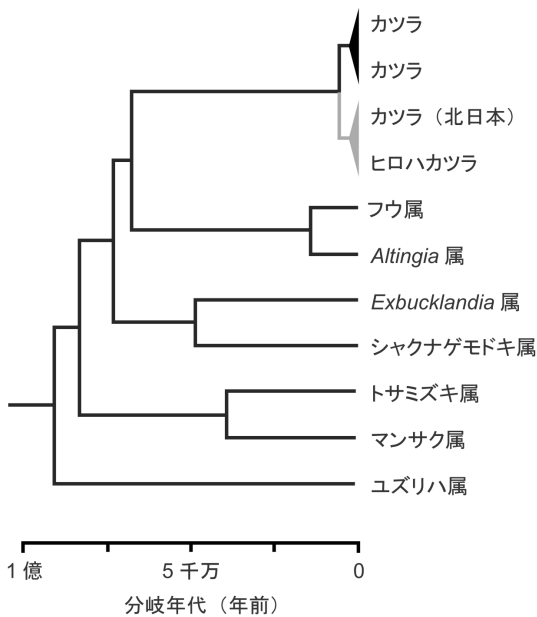


図-1 葉緑体DNAに基づくカツラ属および近縁属の系統関係。Qi et al (2012) より改変。

白亜紀以降のカツラ属の分布変遷

白亜紀後期から第三紀にかけて、北半球の各地からカツラ属の大型化石が産出しており、当時のパイオニア樹木群集を構成する重要な植物群であったことが知られている。古第三紀には、現生のカツラ属植物と類似する形態的特徴をもつ化石が北アメリカ(オレゴン州)やヨーロッパで産出している。東アジアでは、日本列島やカムチャッカの新第三紀の地層からカツラ属の化石が知られている。東アジアでも、より古い時代のカツラ属に似た化石も得られているが、単体で産出した葉は *Trochodendroides* 属、果実は *Nyssidium* 属の可能性があるため、カツラ属は北アメリカから東アジアへ分布を広げてきたのではないかとする説もある (Manchester et al. 2009)。その後、全球スケールで気温の低下が進んだ結果、北アメリカやヨーロッパではカツラ属は絶滅し、現在では東アジア地域にのみ「第三紀遺存植物」として生き残ったと考えられている。

カツラ属内の遺伝的分化と地域性

上記のカツラ属2種は、核と葉緑体DNAについて分布全域で遺伝的地域性が明らかにされている

(Qi et al 2012)。

図-2には、核ゲノム中のITS領域における遺伝的変異を、ハプロタイプネットワークとして示した。合計25個のITSハプロタイプがカツラ属から検出され、カツラとヒロハカツラに対応する2つの遺伝的グループ(カツラ型のグループIとヒロハカツラ型のグループII)は20ステップ以上の突然変異によって隔てられていた。同様に、核ゲノムに散在しているマイクロサテライト座の解析によっても、形態的に識別される2種は遺伝的に分化していることが支持された。

一方、母性遺伝性の葉緑体DNA変異に基づく系統解析の結果からは、核遺伝子とは矛盾する系統分化パターンが示された。図-3には、葉緑体DNAにおける変異がハプロタイプネットワークとして描かれており、核ITS領域と同様に2つのグループがカツラ属から見つかったことを示している。グループIにはほとんどのカツラ個体(南日本のカツラと中国大陸に分布するもの)が含まれており、ヒロハカツラはグループIIの2つのハプロタイプ(H3とH4)のどちらかを保有していた。しかし、中部地方以北に分布するカツラは、グループIではなく、ヒロハカツラと同じグループIIのハプロタイプを共有していた。

核ゲノムではカツラとヒロハカツラの分化は明瞭であるのに対し、葉緑体DNAでは日本列島の北部だけカツラはヒロハカツラ型の系統に属することが分かった。近縁種の間で種の境界と遺伝マーカーによって検出される系統が一致しない理由として、主に2つを考えることができる。一つは、共通祖先集団の中に存在していた祖先多型が、各種にランダムに固定していないために、種間で変異が共有されている状況 (incomplete lineage sorting) である。これは特に種が分かれてから時間が十分に経っていない場合に起こりやすい。もう一つの説は、2種が分かれてから種間で浸透性交雑が起こったために、片方の種で保持されていた遺伝的変異が相手の種のゲノム中にも共有されてしまう、というものである。今回のカツラ属の例では、核ITSと葉緑体DNAの両方で十分に分化したグループが2つ見つかり、それが各種の境界とある程度対応していたこと、2種がともに分布する北日本地域でのみカツラがヒロハカツラ型の葉緑体ハプロタイプを保有していたこと、そして単数体の葉緑体DNAは核DNAよりも有効集団サイズが小さいため、本来であれば葉緑体DNA変異の方

核 ITS ハプロタイプネットワーク

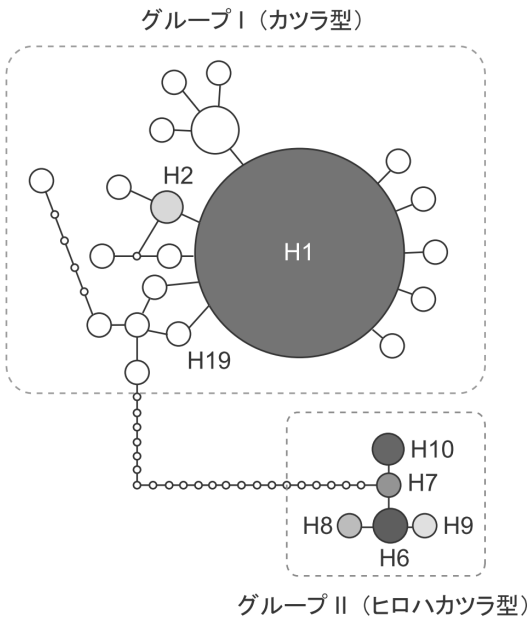


図-2 核 ITS 領域に基づくハプロタイプネットワーク。Qi et al (2012) より改変。

葉緑体ハプロタイプネットワーク

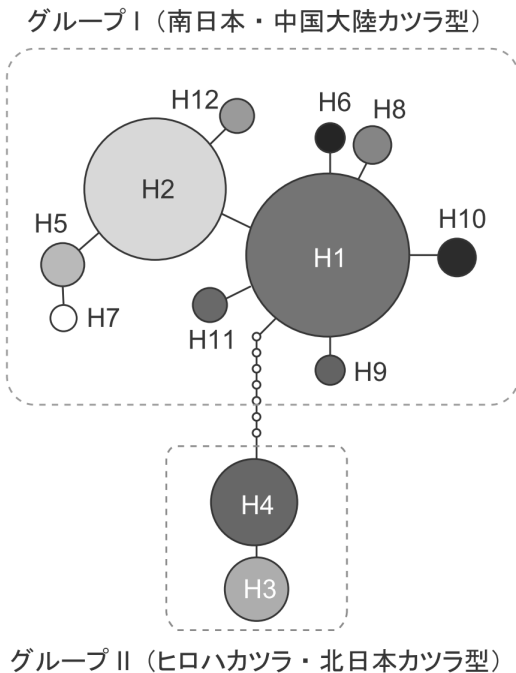


図-3 葉緑体 DNA に基づくハプロタイプネットワーク。Qi et al (2012) より改変。

がより早い段階で各種内に固定してしまうと考えられるため、後者の浸透性交雑が起きた可能性が高いと考えられた。

日本列島におけるカツラ属植物の交雑と分布変遷

種の分布が変化して別種の分布域に侵入し、浸透性交雑が起こった場合、もともとその地域に分布していた種から侵入してきた種へと遺伝子の一方向性の浸透が起こりやすい (Currat et al. 2008)。これは種が分布を拡大するとき、拡大前線の集団において強い遺伝的浮動が作用するためである。また、組み換えのある核ゲノムと葉緑体のような組み換えを起さないゲノムを比較すると、後者の方が浮動の影響を強く被るため、分布を拡大している種の葉緑体ゲノムで遺伝子浸透が検出されやすい。この理論に従ってカツラ属の場合を考えると、中部地方以北に見られるヒロハカツラの分布域へカツラが分布を拡大していった結果、分布拡大を遂げた北日本のカツラでは、浸透性交雑の影響で葉緑体ゲノムの置換が起きたと説明できる。

この交雑現象がどのような状況で起きたのかは想像の域を出ないが、北日本の寒冷な気候に適應してヒロハカツラが異所的種分化を遂げ [図-4 (1)]、その後南方から温帯性のカツラが分布を北に拡大させたとすれば、両種は中部地方で出会ったと考えられる [図-4 (2)]。その接触は、もしかすると氷期の時代、ヒロハカツラの分布が現在よりも低い標高まで降りていた状況で起こったかもしれない。氷期は現在に比べて気温は6~8度低く、より乾燥した気候であったと推定されている (Sakaguchi et al. 2010 ; Tsukada 1983)。そうした古環境の中部地方では、低地に広がったヒロハカツラとカツラの分布が重なった可能性がある。その後、気候が温暖化して、カツラの分布がさらに北へと延びていったとき、分布の先端を進んだカツラ集団はヒロハカツラとの交雑個体を祖先にもっていたのだろう [図-4 (3)]。現在の日本列島のカツラでは、核DNAの解析から地理的距離が離れるほど緩やかに遺伝的分化していることが示されている (Sato et al. 2006) が、その分化にはこうした歴史的な分布拡大が反映されている可能性がある。また、カツラ属と同様に、シュロソウ属

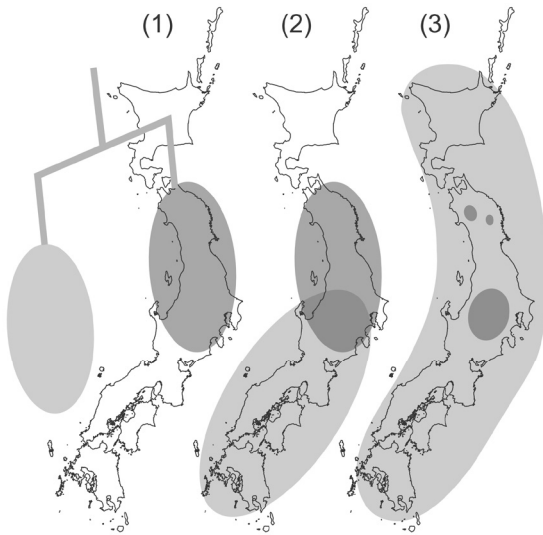


図-4 遺伝解析から推測された日本列島におけるカツラ属の分布変遷仮説。カツラの分布域を淡色で、ヒロハカツラの分布域を濃色で示している。(1) 異所的種分化を想定したカツラとヒロハカツラの系統分化。冷涼な気候に適応しているヒロハカツラが北日本で分化した可能性が高いが、種分化時のカツラの分布は明らかでない。(2) 2種の分布が中部地方で接触した時代の模式図。ヒロハカツラの分布が低地に広がった氷期を想定している。(3) カツラがさらに分布を北方へ拡大させた時代の模式図。(2) よりも温暖な時期を想定しており、ヒロハカツラの分布は山岳地域に縮小し、より温暖な気候に適したカツラの分布が広がっている。

のバイケイソウ（冷温帯性）とコバイケイソウ（寒温帯性）においても、中部地方以北で冷温帯性のバイケイソウの葉緑体がコバイケイソウ型に置き換わっており、カツラ属で推測されるような種間交雑と分布拡大が起きたことが示唆されている（Kikuchi et al. 2010）。

おわりに

本稿ではカツラ属を対象とした一連の系統地理学的研究を紹介した。日本列島ではカツラ属の2種間で過去に遺伝子浸透が起きており、北日本のカツラは完全にヒロハカツラ型の葉緑体ゲノムに置き換わっていたが、多くの遺伝子がコードされている核ゲノムの大部分はカツラに由来していた。種間の浸透交雑によって生じた子孫が、新たな適応変異を獲得して、これまで分布しなかつ

た地域へ分布を拡大した事例は数多く知られているところである。カツラ属についていえば、より北方の地域へカツラが分布を拡大したときに、寒冷気候に既に適応を遂げていたヒロハカツラから獲得した変異が役に立った可能性もあるのではないだろうか。現在、カツラについてゲノムシーケンス解析が進行しており、リシーケンス解析と合わせて詳細な核ゲノムの比較が行われていけば、そうした適応遺伝子の浸透現象が解明されるものと期待される。

カツラ属は形態的にも系統的にも、東アジア地域にだけ残された独特の植物群である。それが日本列島には2種分布し、歴史的な種間相互作用の末に現在の遺伝構造が形成されている。カツラは大量の種苗が生産され、各地に配布されている現状があるが、特に列島の南北で分化した遺伝構造を乱すことのないように、地域性種苗を地域内で利用することが望ましい。

引用文献

- Crane PR, DuVal A (2013) 766. *CERCIDIPHYLLUM MAGNIFICUM* – Systematic placement and fossil history of *Cercidiphyllum* Siebold & Zuccarini. *Curtis's Botanical Magazine* 30: 177–192
- Curat M, Ruedi M, Petit RJ, Excoffier L (2008) The hidden side of invasions: massive introgression by local genes. *Evolution* 62: 1908–1920
- Kikuchi R, Jae-Hong P, Takahashi H, Maki M (2010) Disjunct distribution of chloroplast DNA haplotypes in the understory perennial *Veratrum album* ssp. *oxysepalum* (Melanthiaceae) in Japan as a result of ancient introgression. *New Phytologist* 188: 879–891
- Kubo M, Shimano K, Sakio H, Isagi Y, Ohno K (2010) Difference between sprouting traits of *Cercidiphyllum japonicum* and *C. magnificum*. *Journal of Forest Research* 15: 337–340
- Manchester SR, Chen ZD, Lu AM, Uemura K (2009) Eastern Asian endemic seed plant genera and their paleogeographic history throughout the Northern Hemisphere. *Journal of Systematics and Evolution* 47: 1–42
- Qi X-S, Chen C, Comes HP, Sakaguchi S, Liu Y-H, Tanaka N, Sakio H, Qiu Y-X (2012) Molecular data and ecological niche modelling reveal a highly dynamic evolutionary history of the East Asian Tertiary relict *Cercidiphyllum* (Cercidiphyllaceae). *New Phytologist* 196: 617–630

阪口翔太・井鷲裕司(2015) 種苗移動ガイドライン カツラ・ヒロハカツラ. 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, 90-92. 文一総合出版, 東京

Sakaguchi S, Sakurai S, Yamasaki M, Isagi Y (2010) How did the exposed seafloor function in postglacial northward range expansion of *Kalopanax septemlobus*? Evidence from ecological niche modelling. *Ecological Research* 25: 1183-1195

Sato T, Isagi Y, Sakio H, Osumi K, Goto S (2006) Effect of gene flow on spatial genetic structure in the riparian canopy tree *Cercidiphyllum japonicum* revealed by microsatellite analysis. *Heredity* 96: 79-84

Tsukada M (1983) Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan. *Quaternary Research* 19: 212-235

(阪口翔太)

19 ヤマザクラ (バラ科サクラ属)

はじめに

ヤマザクラ [*Cerasus jamasakura* (Siebold ex Koidz.) H. Ohba] はバラ科サクラ属に分類される (大場1992)。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 (加藤2017)。ヤマザクラを示す *Prunus jamasakura* と *Cerasus jamasakura* は異名である。本稿では後者を用いることとする。ヤマザクラは日本国内では本州の宮城県および新潟県以南、四国、九州に分布する (川崎1993)。ヤマザクラの花は里山では人々に愛され、また山奥でひっそりと人知れず花を咲かせていることもある。いずれの場合も春の訪れを知らせる淡い桃色がかった白色の花をつけ、赤みを帯びた葉とのコントラストも情緒があり染井吉野とはまた趣を異にする“お花見”を楽しむこともできる。また一般にはカスミザクラ、マメザクラ、オオヤマザクラ、エドヒガンなど山に咲いているサクラをまとめて“山桜”と呼ぶこともある。このようなヤマザクラは人との関わり合いの歴史も古く、約3,000~4,000年前の縄文時代の遺跡からもヤマザクラ材は検出され (鈴木2002)、サクラの記述は古事記、日本書紀など7世紀からみられる (Kuitert 1999)。また最近のサクラ園芸品種と野生種を対象とした研究から、ヤマザクラは現在みられる多くのサクラ園芸品種の親種としても直接的、間接的に古くから使われてきたこともわかってきた (Kato et al. 2012, 2014)。赤みを帯びたヤマザクラの材は家具、楽器、漆器、木工品など様々な用途に人気がある。因みに材となると、“ミズメザクラ (=ミズメ、*Betula grossa*)”に代表されるように、カバノキ属樹種は一般に“サクラ”と呼ばれる。一方、生物学的に本当のサクラは樺細工に代表されるようにカンバ扱いされ、材になるとサクラ属とカバノキ属で名前がひっくり返るのはサクラ、カンバのどちらも研究対象としてきた筆者には興味深い習慣である。本種は人里近くの平地から低山地に自生する里山の主要な構成種であるた

め (川崎1993; 山崎2000)、最近では里山再生やビオトープ造成などの緑化事業の対象となることが多い。それ故、緑化事業などに伴い、各地域で維持されてきたヤマザクラ集団の遺伝的多様性の攪乱が危惧される。一方、ヤマザクラの果実は多くの動物の餌資源になることから、有効利用は里山など二次林の生物多様性保全機能に貢献できると思われる。そこで、本研究ではヤマザクラの広域スケールにおける保全遺伝学および生態系管理を念頭におき、核および葉緑体DNA レベルで野生集団の集団遺伝学的構造を把握することを目的とした。加えて、最近ではSSR (simple sequence repeat) のような簡易マーカーでもある程度の解像度で集団動態の歴史の推定が可能となってきた (Bagnoli et al. 2016; Tsuda et al. 2015, 2016, 2017; Soliani et al. 2015; 岩崎ら2016)。そこで本稿ではヤマザクラの遺伝構造研究である Tsuda et al. (2009a) の内容を中心に、さらに用いた遺伝子型データセットの追加解析結果も加えて本種の遺伝構造について解説する。

ヤマザクラの現在の遺伝構造

Tsuda et al. (2009a) では分布域をおおよそカバーするように採取したヤマザクラ12集団330個体について、SSRマーカー11座を用いて遺伝子型を決定した。その結果、集団内の遺伝的多様性については緯度とヘテロ接合度の期待値に相関があり、栃木県、福島県などの分布の北東地域の集団ほど遺伝的多様性が高く、九州、特に鹿児島県の集団は遺伝的多様性が低いことがわかった。そのため緯度と遺伝的多様性の有意な相関は、南端と北端の集団を外すと有意でなくなった。 F_{ST} は0.043と低い値であったが、これは供試した座の多型性が高かったためであり、多型性を考慮した F'_{ST} の補正值 F'_{ST} (Meirmans and Hedrick 2011) を用いると、0.176であった。集団系統樹 (図-1) や本稿でLocpriorモデル (Hubisz et al. 2009) を用いて改めで行ったSTRUCTURE解析 (Pritchard et al. 2000;)

Falush et al. 2003 ; Hubisz et al. 2009) などいずれの方法からも大きくは九州地方および近畿地方以東の2系統が検出され、これら2系統の間に位置する中国・瀬戸内地方からはこれら2系統間の混合がみられた(図-2)。これらの結果を受けて、EST-SSR (Tsuda et al. 2009b) 14座を用いて、さらに分布域をより詳細に網羅するように採取した39集団895個体の解析を行ったが、基本的にその結果はTsuda et al. (2009a) とほぼ同様であった (Tsuda et al. unpublished)。葉緑体DNAからみた遺伝構造の結果も九州と本州を境に2系統に分かれるという核DNAのそれとよく似たパターンが検出された (Tsuda et al. unpublished)。

集団動態の推定

—混合構造およびスカイラインプロット—

本稿の執筆にあたり、Tsuda et al. (2009a) のデータを図-3で示したようにPop1 (九州系統)、Pop2 (混合系統) およびPop3 (本州系統) の3集団に分けて、観察された遺伝構造を最もよく説明できる集団動態シナリオを近似ベイズ計算 (Approximate Bayesian Computation, ABC) を用いたDIYABC 2.0 (Cornuet et al. 2008, 2014) により推定した。これら解析方法の詳細は原著論文の他、Tsuda et al. (2015) あるいは岩崎ら (2016) を参照されたい。また解析にあたりPop1はSTRUCTUREで九州クラスター率が高い上位50個体を、Pop3には本州クラスター率が高い上位50個体を、Pop2には

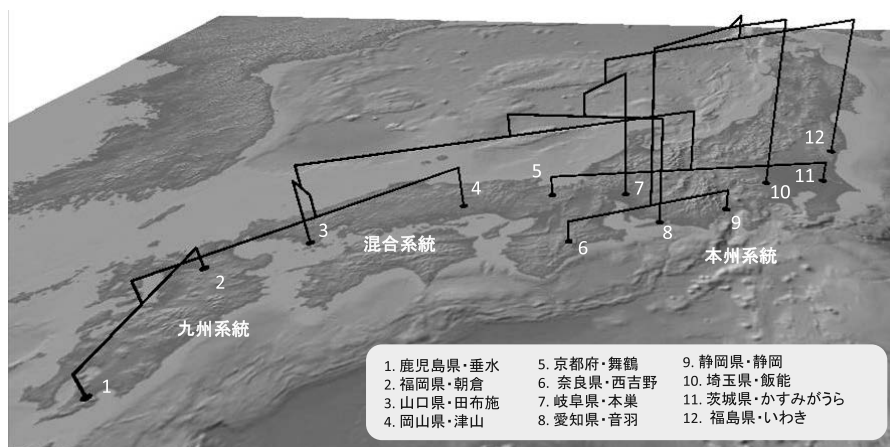


図-1 ヤマザクラ12集団の位置および遺伝距離 D_A (Nei et al. 1983) を用いた集団系統樹。Tsuda et al. 2009aのデータの再解析による。作図にはGenGIS2 (Parks et al. 2013) およびGeoMapApp (<http://www.geomapapp.org/>) を用いた。

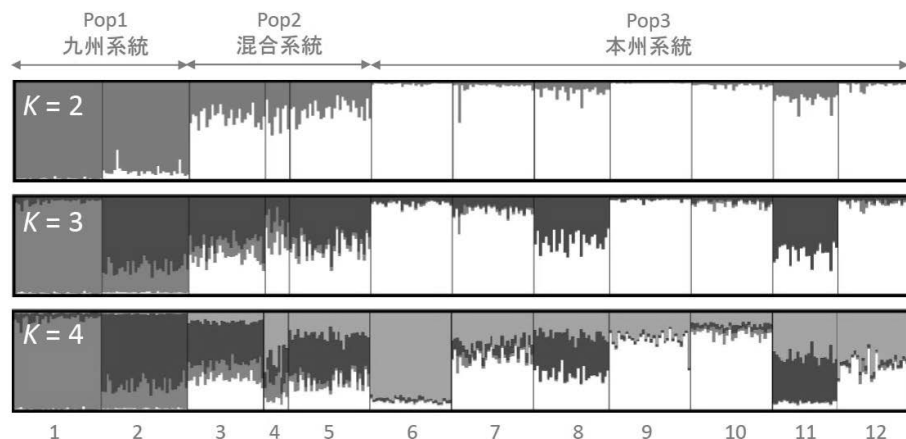


図-2 STRUCTURE解析の結果。Tsuda et al. 2009aのデータの再解析による。集団番号は図-1に対応する。LnP (D) は $K=4$ までランゴとのバラつきもなく上昇したため、 $K=2$ から $K=4$ までの結果を示す。

2つのクラスターの混合率が30-70%であった個体28個体を供試した。SSRの突然変異モデルには1度にモチーフ複数回分の繰り返しの変異を許容するGeneralized stepwise mutationモデル (Estoup et al. 2002) に1塩基挿入欠失を加えたモデルを用いた。推定パラメーターはPop1-3の有効な集団サイズに相当する N_1 - N_3 および、分化、混合が起きた時期のタイムスケールである t_1 - t_2 、混合率 r_a および突然変異に関する3つの9パラメーターである。解析の結果、階層モデルや同時分化モデルではなく、やはり混合モデルでの事後確率が一番高く(0.7725、95% CI: 0.7235-0.8214)、要約統計量などからも混合モデルは観察されたデータによく当てはまることがわかった(図-3)。ウダイカンバ (*Betula maximowicziana*) 全国集団の解析からは南

方系と北方系の混合構造が東北地方中南部でみられたが (Tsuda and Ide 2005)、このパターンを同様にDIYABCを用いてさらに詳細に調べたところ、混合構造は混合ではなく Sousa et al. (2012) らが指摘していた祖先多型による“見かけの混合”であることが示唆された(本書4.28; Tsuda et al. 2015)。一方、ヤマザクラで見られた混合構造は真に2系統の混合より生じたと考えてよいことが示唆された。推定された各パラメーターを表-1に示す。ここで混合が起きた時期は79.7世代(95% HPD: 22.9-221)前であり、九州と本州の2系統が分化したのは1,950世代(95% HPD: 511-7,190)前と推定された。なお、95% HPD (highest posterior density) とは、信頼区間に相当するものである。樹木の世代時間を年に変換するのは難しいが (Tsuda et al.

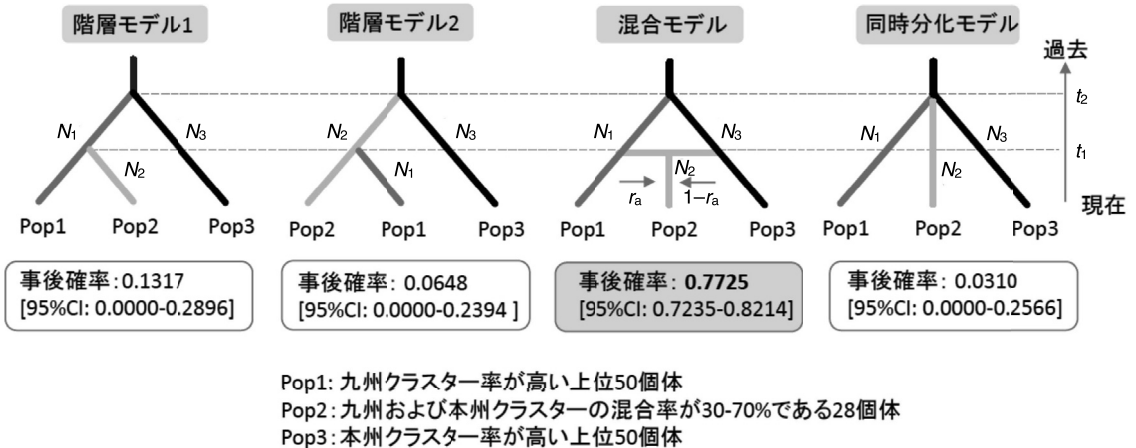


図-3 DIYABC 2.0に用いた4つの集団動態モデルおよびその解析結果の事後確率。ここで N_1 - N_3 はPop1-3の有効な集団サイズ、 t_1 - t_2 は時間スケール、 r_a はPop1からPop2への混合率を示す (Pop3からPop2への混合率は $1-r_a$)。

表-1 DIYABC 2.0を用いた混合モデル下で推定された各パラメーターの中央値およびその95%最高密度分布

| パラメーター | 中央値 | 95%最高密度分布 |
|-----------------|-----------------------|---|
| N_1 | 5,650 | 1,710-9,730 |
| N_2 | 9,530 | 2,940-19,200 |
| N_3 | 16,000 | 7,830-19,700 |
| t_1 | 79.7 | 22.9-221 |
| t_2 | 1,950 | 511-7,190 |
| r_a | 0.561 | 0.132-0.919 |
| SSRの平均突然変異率 | 4.53×10^{-4} | 1.85×10^{-4} - 8.81×10^{-4} |
| 平均 P_a | 0.253 | 0.129-0.300 |
| 1塩基挿入欠失の平均突然変異率 | 2.33×10^{-7} | 1.25×10^{-8} - 4.44×10^{-6} |

N_1 - N_3 : Pop1-3の有効な集団サイズ、 t_1 - t_2 : 時間スケール、 r_a : Pop1からPop2への混合率 (Pop3からPop2への混合率は $1-r_a$)。

^aGeneralized stepwise mutationに関するパラメーター。

2015, 2017)、仮にヤマザクラの世代時間を30年とすると t_1 は2,391年(95% HPD: 687–6,630年)、 t_2 は58,500年(95% HPD: 15,330–215,700年)となる。両時間スケールの95% HPDの幅が大きく、一概には言えないが、2系統の分化はおおよそ最終氷期最盛期(約2万年前)よりも前の寒冷乾燥化に起因し、混合は最終氷期最盛期後、温暖湿潤になり分布拡大した時期に対応すると考えてもよいだろう。ただし、これら時間スケールにはDIYABCの前提(集団分化後の遺伝子流動が考慮されていないので時間は過小評価されている可能性がある)、樹木の世代時間や世代重複の程度を評価することは難しいことや推定されたパラメーターの幅広い95% HPDなど、様々な不確実性があることには注意が必要である(Tsuda et al. 2015, 2017; 岩崎ら2016)。例えば95% HPD上限で考えるだけでも2系統間の分化時期は20–30万年前になってしまう。これらDIYABCで推定されたパターンをより詳細に理解するために、供試した330個体を地理的位置も考慮して九州系統(集団1-2)、混合系統(集団3-5)および本州系統(集団6-12)の3系統に分けて、DIYABC skylineplot (Navascués et al. 2017)を用いて、時間軸に沿った有効な集団サイズを評価するスカイラインプロット解析を行った。その結果、3系統いずれからも最近の集団成長がみられた(図-4)。特に九州地方は最近に集団の急成長がみられる一方、混合系統と本州系統では最近の急成長の前から徐々に成長していることも示唆された。

このようなヤマザクラの遺伝構造、特に中国地方を境にして2系統が検出されるパターンについてはカラスザンショウ (*Zanthoxylum ailanthoides*; Yoshida et al. 2010) でみられる。また本書の4.32 オンツツジ (*Rhododendron weyrichii*) で紹介されている中国地方には分布していないが九州-四国の分化でみるとオンツツジでみられたパターン (Yoichi et al. 2016) とも共通性があるかもしれない。これらパターンは過去の気候変動や地殻変動などにより形成されたと考えられる。また人との歴史が深い樹種であるが、明確な人為の影響と考えられるパターンはみられなかったが、最近の集団の急成長などは気候や地殻変動だけでなく、種子、花粉媒介者の急増やヒトの拡大などとも関係しているかもしれない。

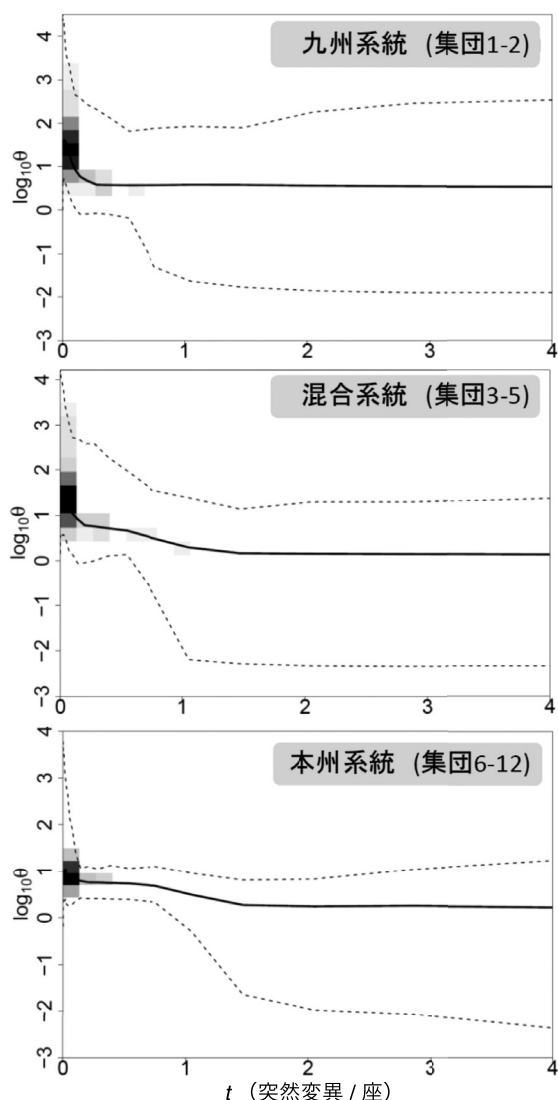


図-4 九州系統、混合系統および本州系統のスカイラインプロット解析の結果。ここで縦軸は $\theta (= 4Ne\mu)$: Ne は有効な集団サイズ、 μ は突然変異率)の常用対数値であり、簡単には有効な集団サイズの相対値を示す。横軸は突然変異率に基づいた時間スケール。

ヤマザクラと近縁種との雑種形成、浸透交雑

ヤマザクラ全国集団データに近縁なマメザクラ、キンキマメザクラ、カスミザクラなどのデータも入れて解析すると、これら近縁なサクラ分類群は栃木県や福島県などヤマザクラの分布北東地域の集団と近縁であることがわかった(Tsuda unpublished)。このことからヤマザクラ北東地域集団の遺伝的多様性が高い理由としては、種間交雑の影響が考えられる。特に北半球では北に行く

ほど種間で開花時期が重複してくるために、種間交雑はより北方で起こりやすいことがカバノキ属では指摘されている (Kallio et al. 1983)。ただし、実際には筆者らのユーラシア大陸でのカバノキ属6種を対象とした集団遺伝学的研究ではこの仮説は支持されなかった (Tsuda et al. 2017)。最近の北欧の衛星を使った研究からカンバの開花時期は、緯度だけでなく標高にも影響を受け、単純には低緯度の高い標高地域と高緯度の低標高地域では開花時期が同程度になることが示唆されており (Karlsen et al. 2009)、我々の遺伝データもこれを支持した (Tsuda et al. 2017)。一方、ヤマザクラについては分布標高域がそれほど大きくないためか、開花時期は緯度にほぼ依存しており、Kallio et al. (1983) のカバノキ属での仮説のように分布北限に近い地域では種間開花時期が重複するために、種間交雑が進んだことも考えられる。特にヤマザクラ北限に近い関東北部などの集団では固定指数 (F_{IS}) が高く、これは雑種形成によるワーランド効果のためと考えられる。さらに Tsuda et al. (2009b) のサクラ7分類群の遺伝子型データを追解析しても、分類群間の遺伝構造は明瞭であり、分類群間の F'_{ST} も0.653と高い値であった。このような明瞭な種間変異は Kato et al. (2012, 2014) でもみられている。一方、葉緑体DNAについては Ohta et al. (2007) や我々の研究 (Tsuda et al. unpublished) からもヤマザクラおよび近縁分類群間でハプロタイプ共有がみられ、葉緑体DNAだけでの種の識別は困難であることがわかった。一方、核DNAでは系統樹、主座標分析やSTRUCTURE解析など、いずれの方法でも種間に明確な遺伝構造がみられた。特に種間の遺伝子流動について、10年ほど前までは種間で遺伝子流動があれば種間の遺伝的分化は低下すると考えられていた。しかし、Currat et al. (2008) および Petit and Excoffier (2009) は種間の遺伝子流動と種間の遺伝的分化程度には種内集団間の遺伝子流動が大きく関係していることを理論的にも実データからも明らかにした。これは種A、Bの2種がある場合、A種内集団間で遺伝子流動が盛んに起こっている場合は、種間の遺伝子流動でB種から固有のアレル(対立遺伝子)が入ってきても、このB種由来のアレルはA種内の盛んな集団間遺伝子流動により、A種内で定着しないためである。一方、種内集団間の遺伝子流動が低い場合は、逆に交雑によりB種から入ってきたアレルはA種に入り込む可能性が高くなる。特に風

媒の植物では花粉を介した核DNAの集団間遺伝子流動は葉緑体DNAのそれよりも高いと考えられる。そのため、この仮説は実際にマツ科やカバノキ属の研究でよく支持されている (Tsuda et al. 2017)。特にヨーロッパのカバノキ属3種は葉緑体DNAレベルでは種間の遺伝的分化は全くないにも関わらず、核DNAでは明瞭な種分化が検出され、これも Petit and Excoffier (2009) の仮説をよく支持した結果といえる (Tsuda et al. 2017)。ヤマザクラは虫媒であり、種子は動物散布であるが、虫媒による両性遺伝する核DNAの種内集団間遺伝子流動の方が、母性遺伝する葉緑体DNAのそれよりもより頻繁におきているために、サクラ類でもカバノキ属などでみられたパターンが検出されたと考えられる。

おわりに

このようにヤマザクラは近縁分類群との雑種形成、浸透交雑の影響も受けつつ、大きくは九州を主にする系統と近畿地方以东の本州を主にする2系統があることがわかった。連続的な混合構造を考慮する必要があるが、すでに森林総合研究所のウェブページ(広葉樹の種苗の移動に関する遺伝的ガイドライン: <https://www.ffpri.affrc.go.jp/pubs/chukiseika/documents/2nd-chukiseika20.pdf>) や津村・陶山 (2015) で紹介されているように、これら2系統は別々の保全単位とした方がよいだろう。混合がみられる中国地方、瀬戸内地方、四国地方についてはどこに線を引いて区切るかは難しい問題である。順応的管理のアイデアで言うならば、我々の結果から山口県や愛媛県西部は九州系統とした方がよいだろう。これについては愛媛県を中心に精力的な地域スケールのヤマザクラの遺伝構造研究もされているため(西原2017)、これら地域の境界線については今後より詳細な情報を用いて検討する余地があるだろう。ここで特に広域分布種の場合、保全単位設定は混合構造の他に距離による隔離(Wright 1943)の影響も考慮する必要がある。さらにこの距離による隔離は集団間に存在する遺伝的障壁とも関係し合う(Tsuda et al. 2010)。STRUCTURE解析や主成分分析、主座標分析で検出される遺伝構造にはこのような影響もあるため、これらでの解析結果を地図に投影させたときに必ずしも本当の遺伝構造を示していない可能性

もある。Tsuda et al. (2015) ではウダイカンバを対象に空間自己相関からみた遺伝構造を、古典的な林木育種学で使われてきた種苗区のアイディアと併せて、境界線ではなく距離による保全範囲、種苗範囲を示した(境界線による制限、距離による制限については津田2010を参照されたい)。最近では空間遺伝構造も考慮した集団遺伝学的解析も提案されており、特にEEMS (estimated effective migration surface ; Petkova et al. 2016) は集団間の有効な移住を考慮しつつ、距離による隔離からの遺伝構造の偏りを評価できるため、遺伝的障壁を検出するには有効である(Tsuda et al. 2016)。遺伝的データだけでなく、遺伝解析手法も日進月歩なため、このような方法を用いて有用広葉樹の保全遺伝学的管理を順応的に行っていくことも重要であろう。

本稿で紹介したヤマザクラの遺伝構造に関する研究は、岐阜大学の木村円氏、向井譲教授、福島大学の水澤玲子准教授、森林総合研究所の加藤珠理博士、勝木敏彦博士、筑波大学の津村義彦教授らとの共同研究として行ったものである。

引用文献

- Bagnoli F, Tsuda Y, Fineschi S, Bruschi P, Magri D, Zhelev P, Paule L, Simeone MC, González-Martínez SC, Vendramin GG (2016) Combining molecular and fossil data to infer demographic history of *Quercus cerris*: insights on European eastern glacial refugia. *Journal of Biogeography* 43: 679–690
- Cornuet JM, Santos F, Beaumont MA, Robert CP, Marin J-M, Balding DJ, Guillemaud T, Estoup A (2008) Inferring population history with DIYABC: a user-friendly approach to Approximate Bayesian Computations. *Bioinformatics* 24: 2713–2719
- Cornuet JM, Pudlo P, Veyssier J, Dehne-Garcia A, Gautier M, Leblois R, Marin JM, Estoup A (2014) DIYABC v2.0: a software to make Approximate Bayesian Computation inferences about population history using Single Nucleotide Polymorphism, DNA sequence and microsatellite data. *Bioinformatics* 30: 1187–1189
- Curat M, Ruedi M, Petit RJ, Excoffier L (2008) The hidden side of invasions: massive introgression by local genes. *Evolution* 62: 1908–1920
- Estoup A, Jarne P, Cornuet JM (2002) Homoplasy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis. *Molecular Ecology* 11: 1591–1604
- Kallio P, Niemi S, Sulkinoja M (1983) The fennoscandian birch and its evolution in the marginal forest zone. *Nordicana* 47: 101–110
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567–1587
- 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
- 岩崎貴也・阪口翔太・津田吉晃(2016) 分子系統地理学に生態ニッチモデリングがもたらす新展開と課題. *植物地理・分類研究* 64: 1–15
- Karlsen S, Ramfjord H, Høgda K, Johansen B, Danks F, Brobak T (2009) . A satellite-based map of onset of birch (*Betula*) flowering in Norway. *Aerobiologia*: 25: 15–25
- Kato S, Matsumoto A, Yoshimura K, Katsuki T, Iwamoto K, Tsuda Y, Ishio S, Nakamura K, Moriwaki K, Shiroishi T, Gojobori T, Yoshimaru H (2012) Clone identification in Japanese flowering cherry (*Prunus* subgenus *Cerasus*) cultivars using nuclear SSR markers. *Breeding Science* 62: 248–255
- 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
- 加藤珠理(2017) 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). *森林遺伝育種* 6: 13–17
- 川崎哲也(1993) 日本の桜, 383pp, 山と溪谷社, 東京
- Kuitert W (1999) Japanese flowering cherries. Timber, Portland
- Meirmans PG, Hedrick PW (2011) Assessing population structure: F_{ST} and related measures. *Molecular Ecology Resources* 11: 5–18
- Navascués M, Leblois R, Burgarella C (2017) Demographic inference through approximate-Bayesian-computation skyline plots. *bioRxiv*, doi: <http://dx.doi.org/10.1101/112060>
- 西原寿明(2017) 愛媛で生育するヤマザクラのSSR マーカーによる遺伝構造解析、日本森林学会第128回大会学術講演集: P1-199
- Nei M, Tajima F, Tateno Y (1983) Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of Molecular*

- Evolution 19: 153–170
- 大場秀章 (1992) 日本のサクラ属植物の学名, 植物研究雑誌 67: 276–281
- Ohta S, Yamamoto T, Nishitani C, Katsuki T, Iketani H, Omura M (2007) Phylogenetic relationships among Japanese flowering cherries (*Prunus* subgenus *Cerasus*) based on nucleotide sequences of chloroplast DNA. *Plant Systematics and Evolution* 263: 209–225
- Parks DH, Mankowski T, Zangoeei S, Porter MS, Armanini DG, Baird DJ, et al. (2013) GenGIS 2: Geospatial analysis of traditional and genetic biodiversity, with new gradient algorithms and an extensible plugin framework. *PLoS ONE* 8: e69885
- Petit RJ, Excoffier L (2009) Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 386–393
- Petkova D, Novembre J, Stephens M (2016) Visualizing spatial population structure with estimated effective migration surfaces. *Nature Genetics* 48: 94–100
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959.
- Soliani C, Tsuda Y, Bagnoli F, Gallo LA, Vendramin GG, Marchelli P (2015) Halfway encounters: Meeting points of colonization routes among the southern beeches *Nothofagus pumilio* and *N. antarctica*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 85: 197–207
- Sousa VC, Beaumont MA, Fernandes P, Coelho MM, Chikhi L (2012) Population divergence with or without admixture: selecting models using an ABC approach. *Heredity* 108: 521–530
- 鈴木三男 (2002) 日本人と木の文化, 八坂書房, pp83–116, 東京
- 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: 3929–3941
- Tsuda Y, Kimura M, Kato S, Katsuki T, Mukai Y, Tsumura Y (2009a) Genetic structure of *Cerasus jamasakura*, a Japanese flowering cherry, revealed by nuclear SSRs: implications for conservation. *Journal of Plant Research* 122: 367–375
- Tsuda Y, Ueno S, Kato S, Katsuki T, Mukai Y, Tsumura Y (2009b) Development of 13 EST-SSRs for *Cerasus jamasakura* and their transferability for Japanese flowering cherries. *Conservation Genetics* 10: 685–688
- Tsuda Y, Ide (2010) Chloroplast DNA phylogeography of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in Japan. *Journal of Plant Research* 123: 343–353
- Tsuda Y, Sawada H, Ohsawa T, Nakao K, Nishikawa H, Ide Y (2010) Landscape genetic structure of *Betula maximowicziana* in the Chichibu mountain range, central Japan. *Tree Genetics and Genomes* 6: 377–387
- 津田吉晃 (2010) 森林樹木の遺伝的多様性保全と生態リスク. *日本生態学会誌* 60: 349–359
- Tsuda Y, Nakao K, Ide Y, Tsumura Y (2015) The population demography of *Betula maximowicziana*, a cool-temperate tree species in Japan, in relation to the last glacial period: its admixture-like genetic structure is the result of simple population splitting not admixing. *Molecular Ecology* 24: 1403–1418
- Tsuda Y, Chen J, Stocks M, Källman T, Sønstebo, JH, Parducci L, Semerikov V, Sperisen C, Politov D, Ronkainen T, Väliaranta M, Vendramin GG, Tollefsrud MM, Lascoux M (2016) The extent and meaning of hybridization and introgression between Siberian spruce (*Picea obovata*) and Norway spruce (*P. abies*): cryptic refugia as stepping stones to the west? *Molecular Ecology* 25: 2773–2789
- Tsuda Y, Semerikov V, Sebastiani F, Vendramin GG, Lascoux M (2017) Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia. *Molecular Ecology* 26: 589–605
- 津村義彦・陶山佳久 (2015) 地図でわかる樹木の種苗移動ガイドライン. 文一総合出版. 東京
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* 28: 114–138
- 山崎 寛 (2000) 里山の植生管理による種多様性の増加, *ランドスケープ研究* 63: 481–484
- 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
- Yoshida T, Nagai H, Yahara T, Tachida H (2010) Genetic structure and putative selective sweep in the pioneer tree, *Zanthoxylum ailanthoides*. *Journal of Plant Research* 123: 607–616

(津田吉晃)

20 オオシマザクラ (バラ科サクラ属)

はじめに

オオシマザクラ [*Cerasus speciosa* (Koidz.) H.Ohba] は野生のサクラの一種であり、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(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。また、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ているようである。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生産用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「遺伝子汚染」には、特に留意する必要がある、自生地である伊豆半島や伊豆諸島におけ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。

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および、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、表-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。

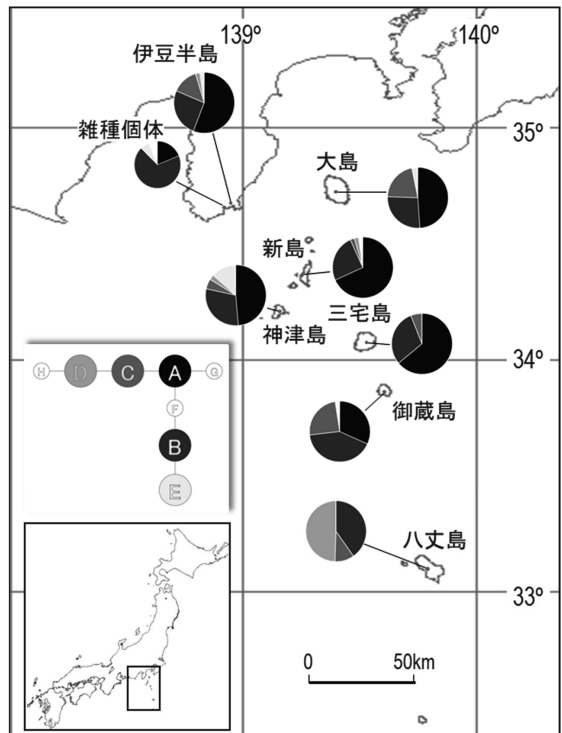


図-1 調査した伊豆半島と伊豆諸島のオオシマザクラ集団。円グラフは葉緑体ハプロタイプの出現頻度を表している。凡例はハプロタイプネットワークも表している。

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 | π | N_{PL} | I | A_R | PA_R | H_E | 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_E : 遺伝子多様度 (ヘテロ接合度)、 π : 塩基多様度、 N_{PL} : 多型的座の数、 I : Shannonの多様性指数、 A_R : アレリックリッチネス、 PA_R : 固有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。

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。得られた葉緑体DNAの塩基配列データを解析して、検出された塩基置換、および塩基の挿入・欠損の情報をまとめることで、8つの葉緑体ハプロタイプに整理できた (図-1)。オオシマザクラはそのうちの7つの葉緑体ハプロタイプを保有していた。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 π 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個のアレル (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 A_R は5.19 (八丈島) ~8.90 (新島)、ヘテロ接合度 H_E は0.54 (八丈島) ~0.67 (伊豆半島)、固有アレリックリッチネス PA_R 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* L.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* L.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の方が低かった。また、SSR分析によってヤ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間の分化の程度が高かつ

た。一方、オオシマザクラでは八丈島とその他の集団の間に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ほど制限されておらず、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事は考えにくい(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ある(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)。伊豆半島および、八丈島を除く島々のオオシマザクラ集団は複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

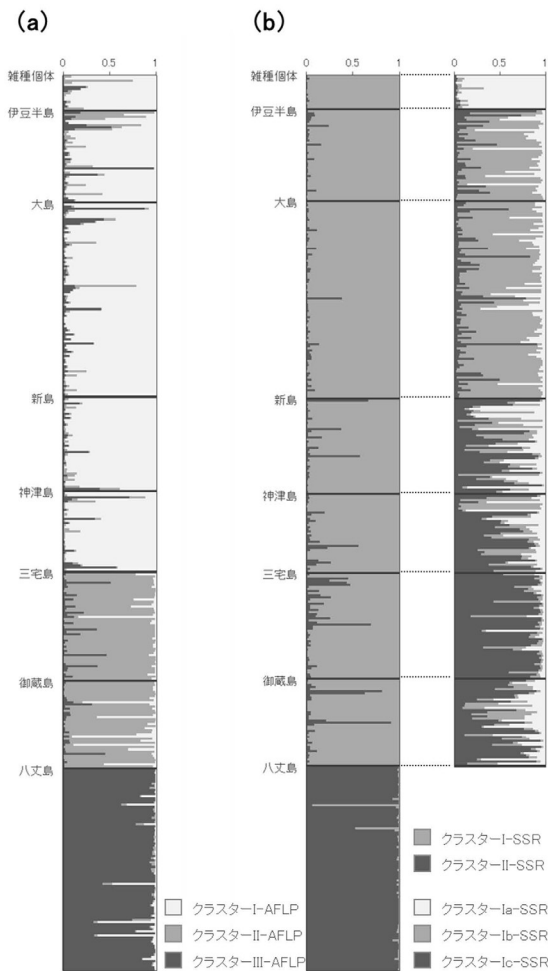


図-2 AFLP分析(a)とSSR分析(b)のDNA多型データに基づくSTRUCTURE解析の結果。棒グラフは各個体が各クラスターに割り振られる確率を表している。

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て解析した結果、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。

この研究は岐阜大学応用生物科学部の向井譲教授、筑波大学生命環境系の津村義彦教授、東京大学大学院農学生命科学研究科の岩田洋佳准教授との共著で論文としてまとめられた(Kato et al. 2011)。この他、多くの方々にて現地での試料採取を手伝っていただいた。この場をお借りして感謝申し上げます。

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
- Dirlwanger 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
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- 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 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

(加藤珠理)

21 マメナシ (バラ科ナシ属)

はじめに

マメナシ [*Pyrus calleryana* Decne. var. *dimorphophylla* (Makino) Koidz.] はバラ科の落葉小高木で、生育地は愛知県、三重県の湿地やため池の周辺にほぼ限定される。近年の都市開発が原因でマメナシの個体数は著しく減少しており、現在、環境省のレッドリスト (環境省自然環境局野生生物課2020) では絶滅危惧IB類の指定を受けており、愛知県では絶滅危惧IA類 (愛知県環境部自然環境課2020)、三重県では絶滅危惧IB類 (三重県農林水産部みどり共生推進課2015) とされている。マメナシは果樹として栽培されるナシと同じ属の植物であり、形態もよく似ている。しかし、その果実は1 cm程度で豆粒のように小さいことから、「豆梨」という名前が付いている。また、花や葉の形態についても、栽培ナシや野生ナシのヤマナシやアオナシでは花柱が5本、葉の鋸歯は明瞭であるが、マメナシの花柱は2~3本、葉の鋸歯は目立たないのが特徴である。果実は強い渋味をもっており (熟すと渋味はなくなるようだが、酸味は強いままである)、栽培ナシのように食用としての利用には適さない。このため、マメナシはイヌナシ (犬梨) とも呼ばれている。マメナシは食用には適さないが、栽培ナシの台木として利用される他、盆栽用として愛好家の間ではとても人気がある。欧米では、観賞用の花木として庭木や街路樹にマメナシが利用されるため、侵略的外来種として、在来の野生ナシとの交雑が問題になっているようだ (Vincent 2005)。

現存するマメナシの自生地は天然記念物や公園として管理されるだけでなく、ボランティアによる熱心な活動によって保護されている。開発に伴った他地域への個体の移植や、種子や実生苗による個体の増殖、植栽といった活動が積極的に行われる一方で、これらの保護活動が種の遺伝的背景を考慮せずにしばしば行われることから、地域固有性の損失といった問題も生じつつある。実際に、植栽と思われる個体は各所で確認されるが、厳密に自生個体と区別できない場合が多い。ま

た、マメナシと他の野生ナシ (あるいは栽培ナシ) との交雑種と考えられているアイナシ (*Pyrus × uyematsuana* Makino) が、各所でマメナシと同所的に生育しているため、浸透交雑の可能性も懸念される。このため、マメナシの保全を考えるには、地域個体群の遺伝的多様性や遺伝的分化の現状を把握して、管理の際の単位となる「集団」を区別することが重要である。

遺伝的多様性

現存するマメナシ (およびアイナシ) 自生地を可能な限り全て調査した (図-1)。なお、ごく最近、人為的に増殖・植栽されたことが明らかな個体は、調査対象から除外したが、その判別が困難な場合は調査個体に含めることにした。2007~2008年の調査では、マメナシの自生地は愛知県、三重県で92箇所見つかかり、407個体の生育が確認された。アイナシは17個体見つけた。マメナシの自生地の内訳は、多くは孤立木 (50箇所) であり、2個体以上からなる自生地は42箇所であった。

遺伝的多様性は葉緑体と核のDNA多型に基づいて評価した。葉緑体DNAの多型はPCR-RFLP法により検出した。15領域をPCR増幅して、27種類の制限酵素でそれぞれ処理することで多型のスクリーニングを行った結果、葉緑体DNAの多型は、*trnT-trnL spacer / DdeI*、*trnG intron / HinfI*、*trnG intron / Sall* の3つの組合せで検出された。これらの多型に基づく、葉緑体ハプロタイプはタイプA~Eの5つに分けられた。マメナシは、このうちの4つの葉緑体ハプロタイプ (タイプA~D) を保有しており、タイプA、タイプBの出現頻度は9割以上であった。葉緑体DNAの遺伝子多様度は0.43であった。核DNAの多型については、栽培ナシ・リンゴで開発されている11種類のSSRマーカーを用いて検出した。遺伝子型を決定したところ、各座で6~14個 (平均10.9、合計120個) のアレル (対立遺伝子) が検出され、ヘテロ接合度は0.53~0.80 (平均0.68) であった。また、後述の

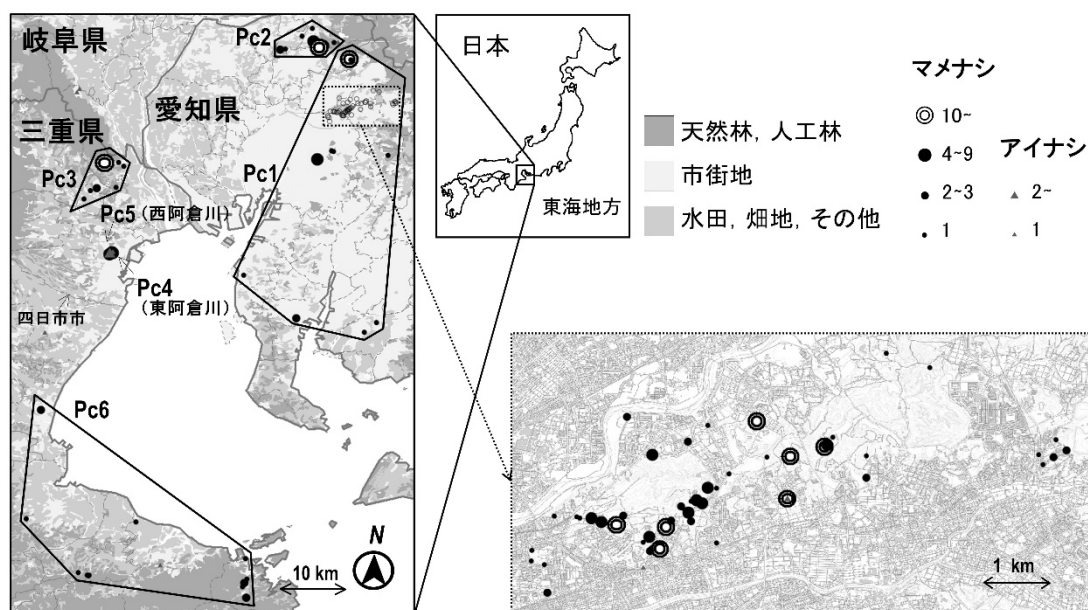


図-1 マメナシ（およびアイナシ）の現存個体・個体群の分布状況と葉緑体・核DNAの多型解析の結果に基づいて区分した集団（Pc1～6、アイナシについてはPuとして区分する）。個体数や種の違いは、点の大きさ・色で表した。これらの図は国土交通省国土政策局調査・編集の20万分の1土地保全図シームレスデータ、および国土地理院発行の2万5千分の1地形図の一部を使用して、作成したものである。

地理的遺伝構造の解析結果に基づいて区分したグループ、集団の遺伝的多様性、個体間血縁度についても評価した（図-2、3）。各集団における遺伝的多様性はPc6とアイナシ（Pu）で高い傾向が見られ、近縁種との浸透交雑の影響を反映している可能性が考えられた。また、集団サイズの縮小（ボトルネック）の痕跡がいくつかのグループ、集団で認められた（図-2）。調査対象には植栽の可能性が疑われる個体も含めたので、こうした個体では、遺伝的な均質化が起こっていることが懸念され、人為の影響を反映した結果であるものと考えられる。

地理的遺伝構造

マメナシ自生地は、図-1に示したように複数個体がまとまって生育している箇所が少なく、孤立木が多い上に、自生と植栽の区別が困難な個体が存在することが特徴である。こうした点を踏まえ、マメナシの遺伝構造は口絵-20に示すように個体ベースで評価した。核DNAのデータは事前に集団を定義せずにK個の集まり（クラスター）に個体を区分するSTRUCTURE解析（Pritchard

2000）と個体の位置データも加味するTESS解析（Chen et al. 2007, tessellation…「きりばめ細工」になぞらえて、集団を区分する手法）により評価した。STRUCTURE解析では最適なクラスター数をEvanno et al. (2005)に従って決定して、個体が各クラスターに由来する確率（ q 値）を推定した。また、口絵-20に示すように、特定のクラスターが6割以上を占有する個体（つまり、最大 q 値が0.6以上の個体）を集めて、再度、STRUCTURE解析を行い、 $K=1$ （つまり、無構造）になるまで繰り返すことで階層的な遺伝構造を評価した。マメナシ、アイナシの424個体を解析したところ、最終的には4つの階層で17グループに分けられ、296個体（69.8%）はいずれかのグループに割り当てられたが、残りの128個体（30.2%）は最大 q 値が0.6以下であったため、どのグループにも割り当てられなかった（口絵-20）。TESS解析はマメナシ407個体を対象として位置データ（緯度・経度）を考慮しながら行い、最適なクラスター数をDurand et al. (2009)に従って決定した。その結果、 $K=6$ が最適であり、370個体（90.9%）が6グループ（口絵-20、T1～T6）のいずれかに、 q 値>0.6で割り当てられた。

葉緑体と核のDNA多型の解析結果は、口絵-21に示すように地図上に描画して比較することによ

り、マメナシについて6集団 (Pc1 ~ Pc6) を設定して (図-1)、アイナシは1つ (Pu) にまとめた。集団を区分する際の根拠となった解析結果は表-1にまとめ、区分した集団間の遺伝的分化の程度は表-

2に示した。まず、現存するマメナシ個体、個体群は愛知県側と三重県側で大きく異なっていたので、東西で集団を区分することは必須であると考えた。葉緑体DNAについては、例外があるもの

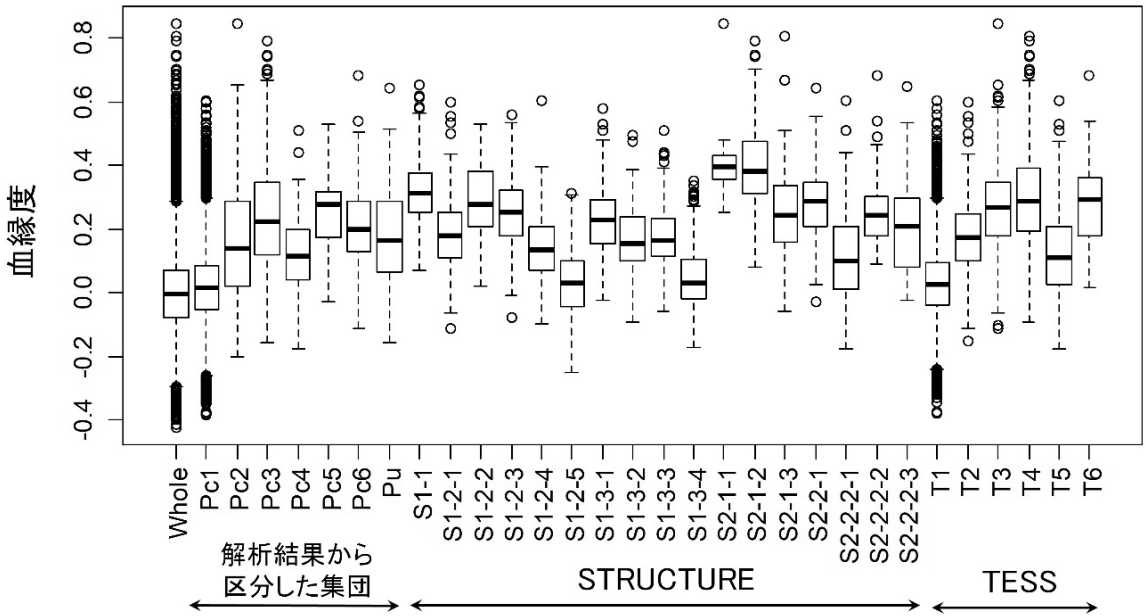


図-2 解析結果から区分した集団と、STRUCTURE、TESS解析により区分したグループの個体間血縁度。箱ひげ図は中央値、2.5、25、75、97.5パーセンタイルと外れ値を示している。

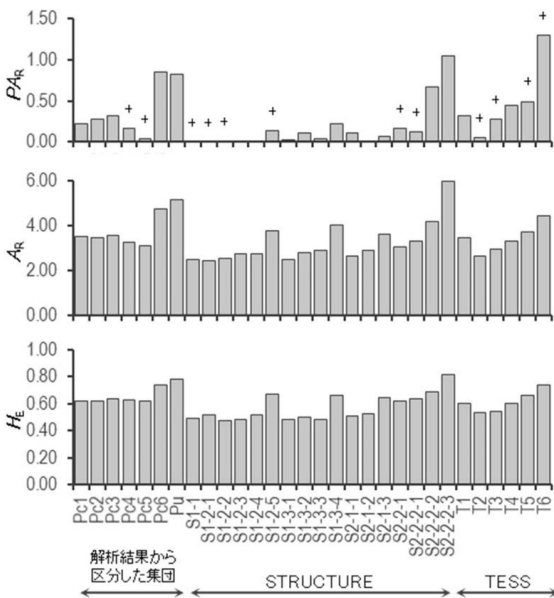


図-3 解析結果から区分した集団と STRUCTURE、TESS解析により区分したグループの遺伝的多様性。 P_{AR} は固有アレリックリッチネス、 A_R はアレリックリッチネス、 H_E はヘテロ接合度、+は有意な ($P < 0.05$) ボトルネックが検出されたことを示している。

表-1 マメナシの現存個体・個体群に対して設定した6集団 (Pc1~6) とアイナシ (Pu) を特徴づける解析結果

| 集団 | 葉緑体DNA | STRUCTURE解析 | TESS解析 |
|-----|--------|--------------------|--------|
| Pc1 | A | S1-2-1~5, S1-3-1~4 | T1, T2 |
| Pc2 | B, D | S1-1, S2-1-1 | T3 |
| Pc3 | B | S2-1-2, 3 | T4 |
| Pc4 | C | S2-2-2-1 | T5 |
| Pc5 | A | S2-2-1 | T5 |
| Pc6 | B | S2-2-2-2 | T6 |
| Pu | A, E | S2-2-1, S2-2-2-3 | - |

表-2 解析結果から区分したマメナシ6集団 (Pc1 ~ 6) とアイナシ (Pu) の遺伝的分化の程度 (F_{ST} 値)

| 集団 | Pc2 | Pc3 | Pc4 | Pc5 | Pc6 | Pu |
|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Pc1 | 0.113* | 0.167* | 0.094* | 0.145* | 0.151* | 0.124* |
| Pc2 | | 0.161* | 0.142* | 0.218* | 0.179* | 0.169* |
| Pc3 | | | 0.117* | 0.136* | 0.086* | 0.128* |
| Pc4 | | | | 0.103* | 0.071* | 0.094* |
| Pc5 | | | | | 0.121* | 0.026 |
| Pc6 | | | | | | 0.078* |

*は $P < 0.001$ で有意な F_{ST} 値を示す。

の、愛知県側にはタイプA、三重県側にはタイプBが多く見られた(口絵-21a)。核DNAについても、STRUCTURE解析の1番目の階層で検出されたS1とS2は、愛知県北部で混在するものの、愛知県側(S1)と三重県側(S2)で大きく分かれ(口絵-21c)、TESS解析の結果も、愛知県側(T1~3)と三重県側(T4~6)の間で大きく異なっていた(口絵-21b)。愛知県側のマメナシについては2集団を設定した。Pc2として区分した愛知県北部の犬山市、大口町の永泉寺や犬山南のマメナシ個体群では、葉緑体DNAについてはこの地域に特異的なタイプDや三重県側に多いタイプBが見られた(口絵-21a)。核DNAについては、STRUCTURE解析の2番目以降の階層で検出されたS1-1(口絵-21d)、S2-1-1(口絵-21h)とTESS解析のT3(口絵-21b)が見られた。愛知県北部の小牧市、太良上池のマメナシ個体群を含め、その他はPc1とした。葉緑体DNAについては、Pc1の全ての個体がタイプAを保有していた(口絵-21a)。核DNAについては、STRUCTURE解析の2番目の階層で検出されたS1-2、S1-3(口絵-21d)と、TESS解析のT1(口絵-21b)が見られた。ただし、Pc1ではSTRUCTURE解析の3番目の階層で更に細かい遺伝構造が検出され、S1-2-1が名古屋市守山区の蛭池、雨池のマメナシ個体群で、S1-2-2が尾張旭市の長池のマメナシ個体群で(口絵-21f)、S1-3-1が小牧市の太良上池のマメナシ個体群でそれぞれ見られた(口絵-21g)。TESS解析においてもT2が名古屋市守山区の蛭池、雨池のマメナシ個体群における一部の個体のみで見られた(口絵-21b)。このような細かい遺伝構造は図-2に示すように血縁構造を反映していると考えられたため、それぞれ集団として区分せずに大きく一つの集団として評価した。三重県側のマメナシについては4集団を設定した。まず、四日市市を境に南北でPc3とPc6をそれぞれ区分した。Pc3、Pc6は、葉緑体DNAにおける違いはなかったが、核DNAの解析結果では異なっていた。STRUCTURE解析の2番目の階層で検出されたS2-1(口絵-21e)は更に分かれ、3番目の階層で検出されたS2-1-2とS2-1-3がPc3で多く見られた(口絵-21h)。S2-2(口絵-21e)についても更に分かれ、4番目の階層で検出されたS2-2-2-2がPc6で多く見られた(口絵-21j)。TESS解析においても四日市市を境にして、T4がPc3で、T6がPc6で見られた(口絵-21b)。四日市市の東阿倉川の2箇所のマメナシ個体群とアイナシが混在する西阿倉川のマメナシ個体群は互いに

隣接するにも関わらず、遺伝的に大きく異なっていた。このため、Pc4とPc5としてそれぞれ区分した。葉緑体DNAについては、タイプCがPc4で多く見られたが、Pc5では全く確認できなかった(口絵-21a)。STRUCTURE解析の3番目の階層で検出されたS2-2-1はPc5で多く見られ(口絵-21i)、4番目の階層で検出されたS2-2-2-1はPc4で多く見られた(口絵-21j)。TESS解析ではT5が見られただけで、Pc4とPc5で違いはなかった(口絵-21b)。アイナシが混在するPc5は葉緑体DNAに関しては愛知県側で多く見られるタイプAが検出されたが(口絵-21a)、核DNAの解析ではアイナシ(Pu)と遺伝的に近いことが示された(表-2)。このため、Pc5ではマメナシと近縁種(他の野生ナシ、栽培ナシなど)との間で浸透交雑が起こっている可能性が考えられた。いずれにしても、四日市市のマメナシは他の地域のものとは区別すべきであると判断した。

おわりに

マメナシの自生地は、図-1を見ても明らかのように著しく寸断されており、種子や花粉を介した遺伝子の交流は期待できないというのが現状だろう。こうした点を踏まえると、マメナシの遺伝的多様性の維持には、人為の介入はもはや不可欠と云える。一方で、現在、取り組まれているマメナシの保全活動では、便宜的な集団が区分されつつも、その区分が恣意的であるため、遺伝的多様性を故意に低めたり、歪めたりする危険性があり、地域固有性に対する配慮は不十分である。マメナシの地理的遺伝構造からは、近縁種との浸透交雑の可能性や個体の増殖・植栽活動といった人為の影響が示唆された。つまり、隣接する個体・個体群であっても遺伝的に異なったり、不均質であったりする場合があります。安易な集団区分に基づく保全活動は、マメナシの遺伝的多様性を劣化させる可能性がある。マメナシの保安全管理をどのように進めるかは、今後、検討すべき重要な課題である。善意の保全活動を無駄にしないためには、マメナシ自生地の遺伝的多様性と地理的遺伝構造の解析結果が有効に活用されることが望まれる。

この研究は岐阜大学応用生物科学部の向井譲教授とその指導学生であった今井淳氏(2008年度

卒)、大湊(西岡) 理絵氏(2009年度卒)との共著で論文としてまとめられた(Kato et al. 2013)。この他、多くの方々にマメナシ自生地の調査を手伝っていただいた。調査に際しては、マメナシの保全活動に従事するボランティアの方々や文化財保護等に携わる市役所の方々が、自生地に関する情報を快く教えてくださった。この場をお借りして感謝申し上げます。

引用文献

- 愛知県環境部自然環境課(2020) 愛知県の絶滅のおそれのある野生生物 レッドデータブックあいち2020 植物編. 愛知
- Chen C, Durand E, Forbes F, François O (2007) Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes* 7: 747–756
- Durand E, Jay F, Gaggiotti OE, François O (2009) Spatial inference of admixture proportions and secondary contact zones. *Molecular Biology and Evolution* 26: 1963–1973
- 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
- 環境省自然環境局野生生物課(2020) 環境省レッドリスト2020. 東京
- Kato S, Imai A, Nishioka R, Mukai Y (2013) Population genetic structure in a threatened tree, *Pyrus calleryana* var. *dimorphophylla* revealed by chloroplast DNA and nuclear SSR locus polymorphisms. *Conservation Genetics* 14: 983–996
- 三重県農林水産部みどり共生推進課(2015) 三重県レッドデータブック: 三重県の絶滅のおそれのある野生生物 2015. 三重
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Vincent MA (2005) On the spread and current distribution of *Pyrus calleryana* in the United States. *Castanea* 70: 20–31

(加藤珠理)

22 ブナ (ブナ科ブナ属)

はじめに

ブナ (*Fagus crenata* Blume) はブナ科ブナ属に属する高木の落葉広葉樹である。ブナ属には北半球(東アジア、ヨーロッパ・西アジア、北米)に約10種が知られ (Shen 1992 ; Denk 2003)、日本にはブナの他にイヌブナ (*Fagus japonica* Maxim.) が分布する。ブナ属は、ブナの属する *Fagus* とイヌブナの属する *Engleriana* という2つの亜属に分けられる。これら亜属の特徴として、一般に前者は単幹であるが、後者は萌芽形成により複数幹からなる株を形成する (Peter 1997)。

ブナの性表現は、雌花と雄花を同一個体に付ける雌雄異花同株である。花粉は風で広範囲に散布される (Inanaga et al. 2014)。また、ほとんどの種子は他家受粉によって形成され、重力と動物で散布される。典型的な隔年結実(マasting)をし、結実量の年変動は大きい (中静 2009)。

現在のブナの分布域は、北海道黒松内低地周辺から鹿児島県の高隈山までである (Horikawa, 1972)。ブナは日本の冷温帯落葉広葉樹林の優占種であり、そのような森林はブナ林と呼ばれる。現在のブナ林は北海道南部から中部地方までの日本海側に分布の中心がある。スギなどの人工造林やその他の土地利用によりその分布域が分断・縮小されてきたが、現在においても比較的広い地域を覆っており、その多くは標高200-1,400 m に分布している。一方、関東・中部地方の太平洋側から四国、九州地方にかけてのブナ林の多くは、各山岳の標高1,000 m 以上に隔離分布している (図-1)。また、冬期に日本海側では積雪量が多く、逆に太平洋側では乾燥する対照的な気候的環境が、ブナ林の種組成、構造、動態に大きな影響を及ぼし、日本海側の多雪地帯ではブナの優占度が高まって純林状の林が形成されるのに対し(日本海型ブナ林)、太平洋側の寡雪地帯ではブナの優占度が低下し、他樹種との混交林が形成されている(太平洋型ブナ林) (藤田 1987 ; 福嶋ら 1995)。

本稿では、まず、ブナの形態・フェノロジー・生理的形質の地理的差異について述べる。次に、

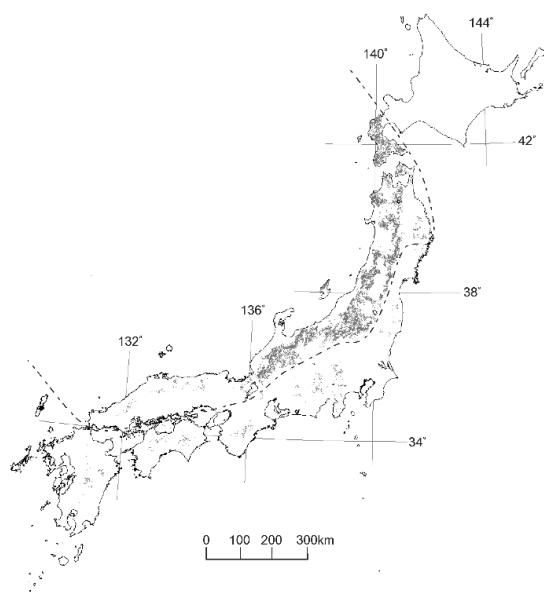


図-1 ブナ林の分布。第5回自然環境保全基礎調査植生3次メッシュデータを用いて作成した。点線は日本海型・太平洋型ブナ林を分ける植生学的な境界 (藤田 1987 ; 福嶋ら 1995)。

遺伝マーカーを用いることによって明らかにされたブナの遺伝的多様性と地理的遺伝構造について述べる。

形態・フェノロジー・生理的形質の地理的差異

わが国の広葉樹の中では、ブナは、形態やフェノロジー、生理的形質の地理的な差異がよく調べられている樹種である。そのうち、最もよく知られている形質は葉面積であり、南西から北東に向かって大きくなるという地理的勾配(クライン)がある (萩原 1977)。葉面積とは反対に、堅果のサイズには南西から北東に向かって小さくなるクラインがある (Hiura et al. 1996)。また、果皮の厚さは、太平洋側で厚く、日本海側で薄くなる傾向がある (Maruta et al 1997)。形態形質等の表現形質は遺伝的な支配を受けているだけでなく、環境の影響も

受けて、表現型の可塑性を示すことがある。したがって、上記の形質の地理的差異には環境の影響があると思われる。

地理的な差異を示す形質がどの程度遺伝的な支配を受けているかは、異なる集団の個体を1カ所に集めて植栽し、同一環境条件下で調べたり(共通圃場試験、または産地試験)、異なる集団の間で個体を相互に移植して調べたり(相互移植試験)することによって明らかにすることができる。ブナでは1980年代より産地試験林が設定され、形態形質やフェノロジーの調査が行われてきた。葉形については、自然集団で見られた傾向と同様に、南から北に向かって葉面積は増加し、葉身の形状比(長さ/幅)は減少するクラインがあった(橋詰ら1997)。また、開芽期には南から北に向かって早まるクラインがあった(橋詰ら1996; Osada et al. 2018)。葉面積に関連してシュートの形質や分枝密度にも地理的なクラインが存在していた(Osada et al. 2015)。さらに、ブナ稚樹の光合成機能についても圃場試験が行われている(小池・丸山1998)。それによると、太平洋側のブナは日本海側のものに比べて、光飽和の光合成速度が高く、高温期の光合成速度の低下も大きく、また、葉の細胞が膨圧を失うときの水ポテンシャルや飽水時の浸透ポテンシャルが低かった。また、これらは葉の形態(内部構造)と関連していた。これらの結果は、太平洋側のブナは日本側のブナと比べて、強光を利用してきて、夏期の高温に対する気孔の調節能力も高く、葉の乾燥耐性が高いことを示唆する(小池2008)。上記で述べた圃場試験や産地試験で明らかになった地理的差異を示す形質については、遺伝的な要因がはたらいていると考えられる。

遺伝的多様性

これまでにアロザイムとマイクロサテライト(以後、SSR: simple sequence repeat)を用いた集団

遺伝学研究によって、分布域全体を対象としたブナの核ゲノムの遺伝的多様性が調べられている(Tomaru et al. 1997; Hiraoka and Tomaru 2009)。

アロザイムによる遺伝的多様性の調査では(Tomaru et al. 1997)、全集団の遺伝子多様度(H_T)と集団内の平均遺伝子多様度(H_S)はそれぞれ0.194と0.187であった。また、遺伝的分化の指数である G_{ST} は0.038であった(表-1)。ブナにおいても集団内の遺伝的多様性は高いが、集団間の遺伝的分化は低いという長命な木本植物の一般的傾向(Hamrick and Godt1989; Hamrick et al.1992)がみられた。しかし、その遺伝的多様性には地理的パターンが見られ、集団内の遺伝的多様性は南西から北東に向かって低下し、集団間の遺伝的分化も低下していた。

次に、SSRを用いて核ゲノムの遺伝的多様性が調べられた(Hiraoka and Tomaru 2009)。SSR座あたりのアレル数(A)は、アロザイムのものよりも一桁多く(アロザイム: 2.66、SSR: 14.52)、 H_T も H_S もアロザイムのものの約4倍の値を示した(それぞれ0.862と0.839; 表-1)。これは、SSRは突然変異率が高く、非常に高い多型性を示すという特徴(Hancock 1999)をよく表している。一方、 G_{ST} は2つのマーカーで同じような値になった(アロザイム: 0.038、SSR: 0.026)。 G_{ST} や F_{ST} は集団内の遺伝的多様性の程度に大きく依存し、集団内の遺伝的多様性が高いとこれらの値は低くなるという問題がある。したがって、集団内の遺伝的多様性の程度が異なる種間や座間では G_{ST} や F_{ST} を比較することができない。この問題に対処した指数の1つとして G_{ST} を標準化したHedrickの G'_{ST} がある(Hedrick 2005)。アロザイムとSSRのそれぞれについてこの G'_{ST} を求めると、SSR(0.168)はアロザイム(0.047)よりもずっと大きな値となった(表-1)。 G'_{ST} の値にもとづけば、SSRの遺伝的分化はアロザイムのものよりもずっと高いと解釈される。次節で述べるように、アロザイムでは検出できなかった地理的遺伝構造がSSRで検出されたのは、

表-1 アロザイムとマイクロサテライト(SSR)で評価したブナの遺伝的多様性

| 遺伝マーカー | 集団数 | 座数 | N | N_A | H_T | H_S | G_{ST} | G'_{ST} | 文献 ^a |
|--------|-----|----|------|-------|-------|-------|----------|-----------|-----------------|
| アロザイム | 23 | 11 | 71.3 | 2.66 | 0.194 | 0.187 | 0.038 | 0.047 | 1 |
| SSR | 23 | 14 | 34.7 | 14.52 | 0.862 | 0.839 | 0.026 | 0.168 | 2 |

N : 集団あたりの個体数、 N_A : 座あたりのアレル数、 H_T : 全集団の遺伝子多様度、 H_S : 集団内の平均遺伝子多様度、 G_{ST} : 遺伝的分化の指数、 G'_{ST} : 標準化した遺伝的分化の指数(Hedrick 2005)。

^a 1: Tomaru et al. (1997)、2: Hiraoka and Tomaru (2009)。

この遺伝的分化の差異で説明されると思われる。

アロザイムの遺伝的多様性と同様に、SSRによって評価した集団内の遺伝的多様性は南西から北東に向かって低下していたが、これは日本海側の集団間に遺伝的多様性のクラインがあるからであった(図-2)。植物種の遺伝的多様性と地理的遺伝構造は、第四紀の気候変動に伴う分布の変動、すなわち分布の拡大や分断・縮小に大きく影響されてきた(たとえばComes and Kadereit 1988)。最終氷期最盛期(LGM)以降のブナ集団の歴史(次節参照)から考察すると、ブナの日本海側の集団間に見られた遺伝的多様性のクラインは、LGMには、北方ほど生育環境が悪かったため集団サイズが減少して(ボトルネック)、遺伝的浮動が強く働き、北東の集団ほど遺伝的多様性が減少したためであると考えられる。また、太平洋側集団のうち九州の集団で低い集団内の遺伝的多様性がみられた。

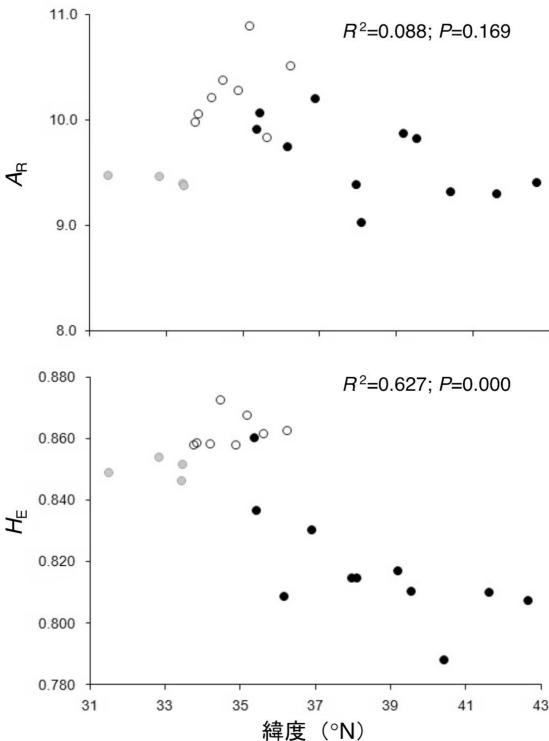


図-2 集団の位置(緯度)と集団内の遺伝的多様性との関係。アレリックリッチネス(A_R)、ヘテロ接合度の期待値(H_E)はマイクロサテライトの遺伝子型データで計算したもの。●は日本海側集団、●は九州集団、○は九州以外の太平洋側集団。九州集団を除いて検定すると A_R も緯度と有意な関係があった($R^2=0.449$, $P=0.002$)。Hiraoka and Tomaru (2009)を改変。

これは、後氷期と、もしかしたらそれ以前の最終氷期にも、集団の孤立による遺伝子流動の減少と、集団サイズの減少による遺伝的浮動が生じて、遺伝的多様性が低下したためであると考えられる。

地理的遺伝構造

分布域全体を対象としたブナの地理的遺伝構造は、これまでにミトコンドリアDNAと葉緑体DNA(cpDNA)を用いた系統地理学的研究、および先に述べたアロザイムとSSRを用いた集団遺伝学的研究によって調べられている(Tomaru et al. 1998; Koike et al. 1998; Fujii et al. 2002; Okaura and Harada 2002)。

cpDNAの塩基配列の差異を用いた系統地理学的研究(Fujii et al. 2002)では、13種類のハプロタイプが検出され、それらは大きく2つの主要なクレードに分けられた(図-3)。そのうちクレードIは主に日本海側に分布していた。一方、もう1つのクレードはクレードIIとクレードIIIから構成され、その分布は中部地方の太平洋側においてクレードIによって分断されているが、主に太平洋側に分布していた。cpDNAの系統地理学的解析から、概して太平洋側と日本海側に分布する2つの系統が存在していることが示唆された。Tsukada(1982a, b)は、花粉分析のデータをもとに、LGMには、ブナは、東北南部から九州にかけての日本海側と太平洋側に沿った低地の限られた場所(レフュージア)に分布し、その後、気候が温暖化、湿潤化すると、その分布を北方へ拡大し、あるいは高標高地へ移動させて、現在のような分布域が形成されたと考えた。一方、その後、数多くの花粉分析が行われてデータが蓄積され、その蓄積されたデータをもとにOoi(2016)はTsukada(1982a, b)の仮説とは異なるブナの分布変遷を議論している。Ooi(2016)は、ブナ林の分布域は温暖化に伴い北に移動したが、これはブナが移住したのではなく、LGMにおいてもブナ林が散在していた可能性が高いと考えた。すなわち、LGM以降に北日本でブナが急速に北上したようにみえるのは、北方の各地にレフュージアがあり、それぞれのレフュージアから個体数が増加していったためであると考えた。北アメリカやヨーロッパのブナ属の研究でも、LGMのレフュージアは従来考えられていたものよりも北に存在していたため、急速な北方への分布拡大

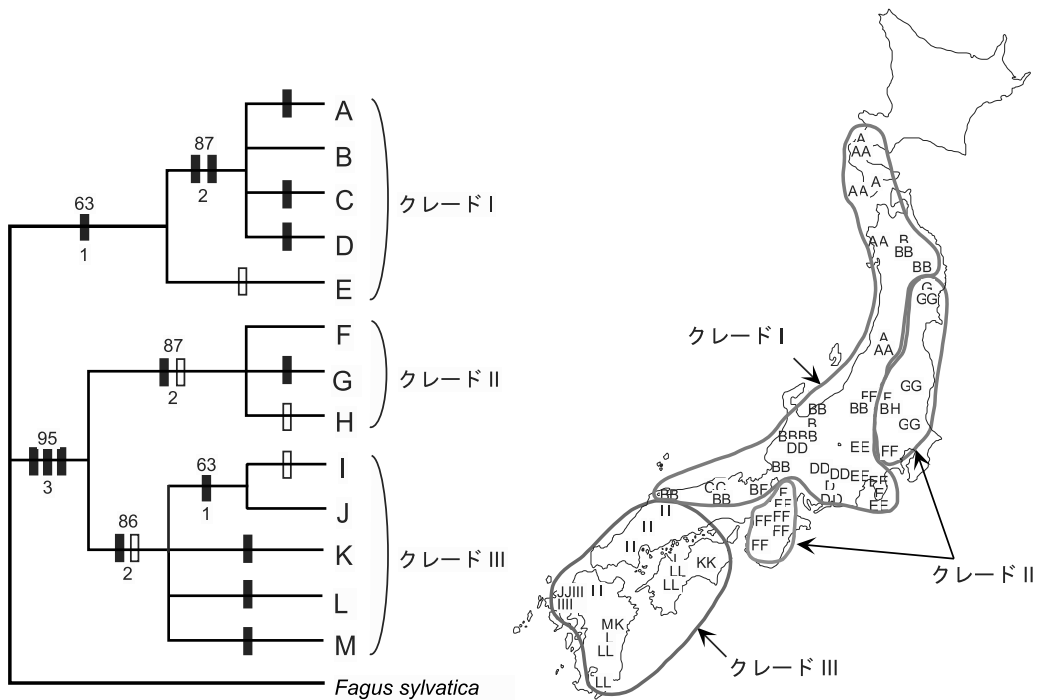


図-3 葉緑体DNAハプロタイプ(A~M)の最節約系統樹(左)と地理的分布(右)。左図の系統樹は675個の最節約系統樹の厳密合意樹。枝上の数字は1000回繰り返しのブートストラップ値、下の数字は崩壊指数。黒棒は塩基置換、白棒は挿入欠失の変異を示す。右図中のアルファベット1文字は1個体のハプロタイプを示す。Fujii et al. (2002) を改変。

はなつたことが議論されている (McLachlan et al. 2005 ; Magri et al. 2006)。LGM以降のブナの分布変遷についてはまだ議論の余地があるのかもしれないが、Ooi (2016) の推定が正しければ、cpDNAの系統地理学的な構造は、LGM以前の第四紀の気候変動に伴って生じたブナの分布変遷の結果として形成されたものだろう。

アロザイムの集団遺伝学的研究では、上記のcpDNAの研究で示されたような日本海側と太平洋側の2つの系統に分かれることはなかった (Tomaru et al. 1997)。しかし、SSRを用いると、集団系統樹(図-4)やSTRUCTURE解析によるクラスターの地理的分布(図-5)から日本海側集団と太平洋側集団の間に強い遺伝的分岐があった。これは、核ゲノムにも日本海側系統と太平洋側系統があることを示唆する。また、この2系統は、中部地方の太平洋側で不一致がみられるが、概してcpDNAの2系統に対応する。日本海側と太平洋側の集団間に明瞭な遺伝的分岐がみられ、大きく二つの系統が種内に存在するようになったのは、日本海側と太平洋側の集団を分ける脊梁山脈などの山脈が、歴史的に遺伝子流動の地理的障壁となってきたこと

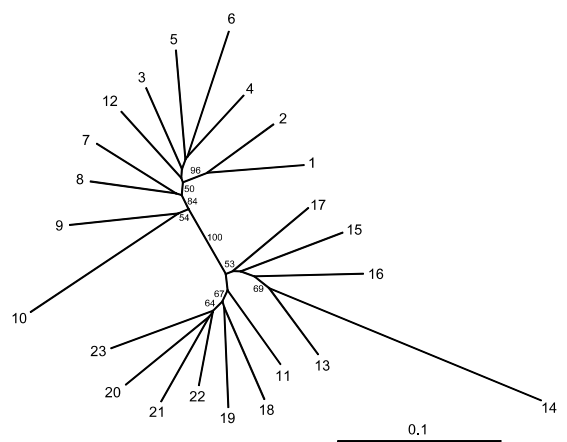


図-4 マイクロサテライトの遺伝子型データに基づき集団間の D_A 距離によって作成した近隣結合樹。1-10, 12: 日本海側集団、11, 13-23: 太平洋側集団。小さな数字は2000回繰り返しのブートストラップ値(ただし、50%以上のみ)。Hiraoka and Tomaru (2009) を改変。

が考えられる。すなわち、たとえかつての間氷期や現在の後氷期に遺伝子流動が生じていた(あるいは生じている)としても、間氷期よりも期間の

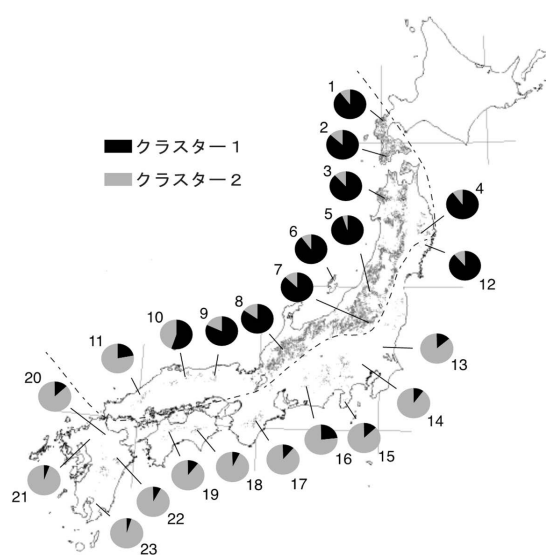


図-5 マイクロサテライトの遺伝子型データに基づきSTRUCTURE解析によって得られた $K=2$ のときのクラスタの分布。円グラフは各集団におけるクラスタの割合を示す。Hiraoka and Tomaru (2009) を改変。

長い氷期には日本海側と太平洋側の海岸地域のレフュージアに隔離されたために、この遺伝的分岐が生じたと考えられる。ただし、核ゲノムの2系統の分布を分けるような地理的障壁がない地域では、2つのクラスタの混合があり、日本海側と太平洋側の間にクラスタ頻度のクラインがみられる(小山2012)。

おわりに

脊梁山脈などの地理的障害は、核ゲノムの日本海側系統と太平洋側系統の分化を促したと考えられるが、同時に、対照的な気象環境をもたらしている。興味深いことは、これら2つの系統の地理的分布は日本海型と太平洋型のブナ林の分布によく合っていることである。また、緯度方向には気温、降水量、日照時間などの差異がある。これら2つの系統は実際にそれぞれの生育環境に適応していると考えられ、その適応は何らかの遺伝子の発現によってもたらされているのだろう。その適応的遺伝子には、太平洋側と日本海側などの間で分化がみられると予想される。

近年、針葉樹人工林から広葉樹林という本来の森林植生に転換させて、公益的機能や生物多様性

保全の機能を発揮させようと広葉樹が植林されている。また、枯死個体の増加や更新不良により存続が危ぶまれている森林において、広葉樹を植栽して植生を回復しようとする取り組みが行われている事例がある。このような広葉樹造林や植生回復において特に注意しなければならないことは、植栽する苗木の由来である(Hufford and Mazer 2003)。スギやヒノキなどの造林樹種では、林業種苗法によって種苗の配布区域が定められているが、ブナをはじめとする広葉樹にはそれが全くない。そのため、一部の調査で明らかになったように、広葉樹では、苗木の産地が考慮されることなく広域に流通されているようである(茨城県林業技術センター2005)。明らかとなったブナの地理的遺伝構造は、ブナの種苗配布区域や保全単位の設定に不可欠な情報となると考えられる(森林総合研究所2011)。

引用文献

- Comes HP, Kadereit JW (1988) The effect of Quaternary climate changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* 3: 432–438
- Denk T (2003) Phylogeny of *Fagus* L. (Fagaceae) based on morphological data. *Plant Systematics and Evolution* 240: 55–81
- Fujii N, Tomaru N, Okuyama K, Koike T, Mikami T, Ueda K (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematics and Evolution* 232: 21–33
- 藤田 昇(1987) ブナ林構成樹種の太平洋型分布と日本海型分布. *植物分類・地理* 38: 311–329
- 福嶋 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武豊・常富 豊(1995) 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. *日本生態学会誌* 45: 79–98
- 萩原信介(1977) ブナにみられる葉面積のクラインについて. *種生物学研究* 1: 39–51
- Hamrick JL, Godt MJW (1989) Allozyme diversity in plant species. In: Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, Weir BS (eds) *Plant Population Genetics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp 43–63
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles S (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forest* 6: 95–124
- Hancock JM (1999) Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms

- In: Goldstein DB, Schlötterer C (eds) *Microsatellite: Evolution and Applications*. Oxford University Press, New York, pp 1–9
- 橋詰隼人・李 延鎬・山本福壽 (1996) ブナの開芽期の産地および家系による差異. 日本林学会誌 78: 363–368
- 橋詰隼人・李 延鎬・山本福壽 (1997) ブナ造林木の葉形の産地間差異. 森林応用研究 6: 115–118
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- 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
- Hiura T, Koyama H, Igarashi T (1996) Negative trend between seed size and adult leaf size throughout the geographical range of *Fagus crenata*. *Ecoscience* 3: 226–228
- Horikawa Y (1972) *Atlas of the Japanese flora, an introduction to plant sociology of East Asia*. Gakken, Tokyo
- Hufford KM, Mazer SJ (2003) Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 147–155
- 茨城県林業技術センター (2005) 茨城県内での広葉樹の生産状況. 茨城県林業技術センター資料 29: 1–48
- Inanaga M, Nakanishi A, Torimaru T, Nishimura N, Tomaru N (2014) Distance-dependent but genetically random mating in a Japanese beech (*Fagus crenata*) population. *Botany* 92: 795–803
- 小池孝良 (2008) ブナの環境応答特性の地域変異—光合成機能と葉の形態・構造—. 寺澤和彦・小山浩正編, ブナ林の応用生態学, 213–233. 文一総合出版, 東京
- 小池孝良・丸山 温 (1998) 個葉からみたブナ背腹性の生理的側面. 植物地理・分類研究 46: 23–28
- Koike T, Kato S, Shimamoto Y, Kitamura K, Kawano S, Ueda K, Mikami T (1998) Mitochondrial DNA variation follows a geographic pattern in Japanese beech species. *Botanica Acta* 111: 87–92
- 小山泰弘 (2012) ブナの保全単位の設定に関する保全遺伝学的研究. 名古屋大学博士論文
- Magri D, Vendramin GG, Comps B, Dupanloup I, Geburek T, Gömöry D, Latałowa M, Litt T, Paule L, Roure JM, Tantau I, van der Knaap WO, Petit RJ, de Beaulieu J-L (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171: 199–221
- Maruta M, Kamitani T, Okabe M, Yuji I (1997) Desiccation-tolerance of *Fagus crenata* Blume seeds from localities of different snowfall regime in central Japan. *Journal of Forest Research* 2: 45–50
- McLachlan JS, Clark JS, Manos PS (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 56: 2088–2098
- 中静 透 (2009) ブナ. 日本樹木誌編集委員会編, 日本樹木誌 1, 577–590. 日本林業調査会, 東京
- Okaura T, Harada K (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity* 88: 322–329
- Ooi N (2016) Vegetation history of Japan since the last glacial based on palynological data. *Japanese Journal of Historical Botany* 25: 1–101
- Osada N, Nabeshima E, Hiura T (2015) Geographic variation in shoot traits and branching intensity in relation to leaf size in *Fagus crenata*: a common garden experiment. *American Journal of Botany* 102: 878–887
- Osada N, Murase K, Tsuji K, Sawada H, Nunokawa K, Tsukahara M, Hiura T (2018) Genetic differentiation in the timing of budburst in *Fagus crenata* in relation to temperature and photoperiod. *International Journal of Biometeorology* 62: 1763–1776
- Peter R. (1997) *Beech forests*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Nehterlands
- Shen CF (1992) *A monograph of the genus Fagus* Toum. ex L. (Fagaceae). PhD dissertation, The City University of New York, New York
- 森林総合研究所 (2011) 広葉樹の種苗の移動に関する遺伝的ガイドライン. <http://www.ffpri.affrc.go.jp/pubs/chukiseika/documents/2nd-chukiseika20.pdf>
- 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
- Tomaru N, Takahashi M, Tsumura Y, Takahashi M, Ohba K (1998) Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. *American Journal of Botany* 85: 629–636
- Tsukada M (1982a) Late Quaternary development of *Fagus* forest in the Japanese archipelago. *Japanese Journal of Ecology* 32: 113–118
- Tsukada M (1982b) Late Quaternary shift of *Fagus* distribution. *Botanical Magazine of Tokyo* 95: 203–217

23 アベマキ (ブナ科コナラ属)

はじめに

アベマキ (*Quercus variabilis* Blume) は、日本、朝鮮半島、中国、台湾 (上原 1961) に分布するブナ科コナラ属クヌギ節 (*Cerris* 節) の落葉高木である。コナラ属は、*Cyclobalanopsis* 亜属と *Quercus* 亜属とからなり、*Quercus* 亜属は、*Quercus* 節 (コナラ節)、*Virentes* 節、*Lobatae* 節、*Cerris* 節 (クヌギ節) で構成される (Manos et al. 2001)。日本において *Cerris* 節に属するのは、アベマキとクヌギの2種のみである。

アベマキは、日本では山形県以西の本州、四国、九州に生育する (大場 1989) が、瀬戸内海沿岸地域、中国地方および中部地方の太平洋側丘陵地帯以外では分布度は非常に低く、静岡県以東の分布は激減する (松原・広木 1980)。一方で、本州中部の平野部から丘陵地帯の二次林では重要な構成樹種になっている (松原・広木 1980)。日本におけるアベマキの分布図を図-1 に示す。この分布図は、松井ら (2015) の方法に一部倣って、Horikawa (1976) および植物社会学ルルベデータベース PRDB のインターネット上で公表されている画像地図を用いて作成した。Horikawa (1976) はドット表記の分布図であり、ドット1個が2次メッシュ区画4個分に変

換される (松井ら 2015) ため、図-1 の分布域が実際より過大になっている可能性に留意して参照されたい。アベマキは中部地方より東では、石川県や新潟県、埼玉県、山形県に分布する。これらの分布の起源については人為の可能性が指摘されている。石川県樹木分布図集では、県内には自生はなく植林されたものか植林から逸出したもの (依田 1994) としている。また、山形市近郊のアベマキは自生の可能性がある (石塚ら 1983) との見解があるが、齋藤 (1975) と広木 (2020) は植栽由来であろうとしている。

アベマキは落葉高木で、幹は高さ 15 m、径は 40 cm あるいはそれ以上に達する (大場 1989)。花粉は風媒で種子は重力散布である。堅果の成熟には2年を要し、受粉翌年の5月ころ受精しその秋に成熟する (森 1998)。アベマキの形態はクヌギとよく似ているが、アベマキはコルク層が比較的良好に発達し、樹皮は灰褐色で縦に不規則に割れ (大場 1989)、クヌギはアベマキに比べ幹のコルク層の発達が良くない (梶 2012)。また葉の形態は、一般にクヌギよりアベマキの方が整正で幅が広く、クヌギの葉には腰細のものがある。クヌギは成葉の裏面に葉毛がほとんどないのに対し、アベマキは星状毛が密生する (橋詰・金川 1988) といった相違点がある。

アベマキはクヌギと種間交雑を行うと考えられてきた (北村・村田 1979)。両種の間間的な形質を備えた個体の存在が古くから知られており、ミヅアベ (倉田 1949) やアベクヌギ (橋詰・金川 1988) などと呼ばれる。中間的な形質を示す個体は、中国地方などで見られる (橋詰・金川 1988) が、天竜川流域で現在でも両種が交雑していると考えられる交雑帯が存在することが Hiroki and Kamiya (2005) によって指摘された。Hiroki and Kamiya (2005) は愛知県と長野県の8地点におけるクヌギ節樹木の葉裏の星状毛密度の測定から、アベマキは標高の低い愛知県から長野県の飯田市にかけて分布し、飯田市から標高の高い地域にかけてクヌギの分布が増大し、雑種はアベマキとクヌギの分布が重なる地域に出現して交雑帯をなしているこ



図-1 日本におけるアベマキの分布図。

とを明らかにした。アベマキの遺伝構造に対してクヌギとの交雑の影響は無視できないと考えられ、この交雑帯の遺伝的特性については本稿でも取り上げる。

アベマキの人による利用については、材のみでは近縁種のクヌギとの識別が困難であるため確かなことは言えないが、縄文時代などの遺跡からクヌギ節の材が出土しており(伊東ら1987)、その歴史は古い可能性がある。アベマキの樹皮はコルク質であることから、明治時代以降には樹皮がコルクの代替品として利用されている(倉田1951)。さらに昭和初期には研究と利用が進められ(例えば野崎1936; 佐多・豊東1939)、戦後になってもコルクの代替品や炭としての利用が推奨された(倉田1951)。アベマキの人工植栽については、古くは江戸時代の1853年に鳥取県で植栽された記録がある(農林省1933)。しかしクヌギと異なり、シイタケ原木として不適當であるとされる(橋詰・金川1988)。

人により長年利用されてきた樹木種では、種苗移動などがその遺伝的多様性や遺伝構造に与えた影響が検出されることがある。人間の活動域の二次林構成種であるアベマキの遺伝的特徴にも何らかの人為的影響が現れることが考えられる。人間とかかわりの深いアベマキの遺伝的特性を明らかにすることは、人間が森林を取り扱う際の樹木への遺伝的影響を予測する助けになるであろう。本稿ではまず齊藤・井出(2017)で明らかにされたアベマキとクヌギの交雑帯に生育するクヌギ節樹木の遺伝的特徴について述べ、次いでアベマキの広域の地理的遺伝構造(齊藤ら2018b)の結果からアベマキの地理的遺伝構造について解説する。

アベマキとクヌギの交雑帯

形態観察からアベマキとクヌギは交雑するとされていたが、近年まで遺伝マーカーを用いて交雑の実態を明らかにした報告はなかった。Hiroki and Kamiya (2005) が交雑帯として報告している地域で、齊藤・井出(2017)はクヌギ節樹木の個体を対象に交雑を支持する葉緑体ハプロタイプの共有と両種の遺伝的混合を明らかにした。材料は、長野県飯島町周辺に生育するクヌギ節樹木と、対照として東京都八王子市および静岡県浜松市のクヌギ集団、愛知県瀬戸市に植栽されたアベマキ集団で

ある。これらの遺伝解析に既存の葉緑体SSRマーカー6座および核SSRマーカー6座を用いた。

その結果、検出された葉緑体ハプロタイプは1つであった。対照とした2つのクヌギ集団とアベマキ1集団もこれと同じハプロタイプに固定されていた。この原因として使用した葉緑体SSRマーカー6座がアベマキとクヌギで単型である可能性が考えられる。しかし、Saito et al. (2017) は、同じマーカーセットを用いて日本および朝鮮半島、中国大陆のクヌギを解析し、23ハプロタイプを検出している。したがって、ハプロタイプが1つに固定されていたのはマーカーではなく集団の遺伝的特性であると考えられる。このことから、このハプロタイプは、2種が分化する前の祖先集団から保持されているか、両種で浸透性交雑が起こっているため共有されたと考えられる。

一方、核SSRマーカーを使用して求めた集団ごと、座ごとの遺伝的多様性の指標は表-1の通りであった。集団の遺伝的多様性は、交雑帯集団で A_R (アレリックリッチネス)と H_E (ヘテロ接合度の期待値)ともに最も高くなった。本交雑帯で、種間の交雑により直接的に遺伝的多様性が影響を受けている可能性がある。また、すべての集団で F_{IS} (近交係数)は有意に0からずれておらず、任意交配集団であった。このことは、本調査地に生育しているクヌギ節樹木はアベマキ個体とクヌギ個体とその交雑個体として生育しているのではなく、一つの集団として交配を行っている可能性を示す。

STRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)ではクラ

表-1 交雑帯およびアベマキ1集団、クヌギ2集団における核SSR 6座の遺伝的多様性およびSTRUCTURE解析による集団ごとのクヌギクラスター割合

| | A_R | H_E | F_{IS} | クヌギクラスター割合 ^a |
|------|-------|-------|----------|-------------------------|
| 交雑帯 | 8.1 | 0.801 | 0.057 | 0.391 ± 0.208 |
| アベマキ | | | | |
| 瀬戸市 | 7.2 | 0.767 | 0.048 | 0.010 ± 0.006 |
| クヌギ | | | | |
| 八王子市 | 6.4 | 0.662 | 0.041 | 0.995 ± 0.005 |
| 浜松市 | 6.2 | 0.653 | -0.100 | 0.984 ± 0.008 |

A_R : アレリックリッチネス、 H_E : ヘテロ接合度の期待値、 F_{IS} : 固定指数。

^a クラスタ数2として表中の4集団をSTRUCTURE解析した際に、クヌギで優占したクラスター(図-2において黒色で示したクラスター)をクヌギクラスターとした。

齊藤・井出(2017)を改変。

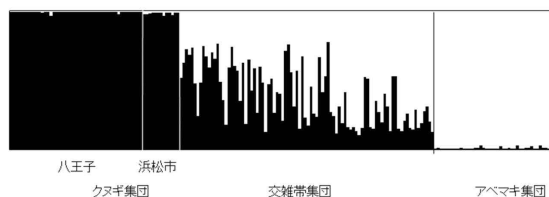


図-2 STRUCTURE解析によるベイズクラスタリング。クラスター数が2の時の交雑帯集団およびアベマキ1集団、クヌギ2集団における各個体のクラスターの混合割合。齊藤・井出(2017)を改変。

スター数が2の時、クヌギとアベマキの個体は、それぞれ別のクラスターに属した(図-2)。交雑帯集団の全ての個体が、クヌギとアベマキの双方のクラスターの混合となり、交雑帯の個体におけるクヌギクラスターの割合は $0.391 (\pm 0.208)$ と両種の集団の中間の値をとったがばらつきが大きく、個体ごとに遺伝的混合の程度には幅があった。このことから、両種の浸透性交雑が生じており両種の交雑のみならず戻し交雑や交雑個体同士の交配が生じていることが推察される。

以上のように、Hiroki and Kamiya (2005) で指摘されたアベマキ・クヌギの交雑帯では、遺伝解析からもアベマキとクヌギが浸透性交雑を行っていること、また一つの集団として任意交配を行っていること、全ての個体が両種の交雑個体であることが示唆された。

アベマキの地理的遺伝構造と遺伝的多様性

齊藤ら(2018b)は、日本におけるアベマキの広域的な遺伝構造を明らかにするため、天然林5集団および植栽(瀬戸)と由来不詳(盃山)の計7集団、対照としてクヌギ3集団の天然更新集団(図-3)の遺伝解析を行った。葉緑体SSRマーカーとして上述の6座を、核SSRマーカーとして既存の10座を用いた。

葉緑体DNA

アベマキ集団と対照のクヌギ集団の全個体から検出されたハプロタイプは1つだけで、集団間および集団内に変異がなかった。また、このハプロタイプは上述の交雑帯で検出されたものと同じであった。アベマキの対象集団が東北地方から中国地方と広い地域に渡ったにもかかわらず1つの葉緑体ハプロタイプに固定されており、これまで報

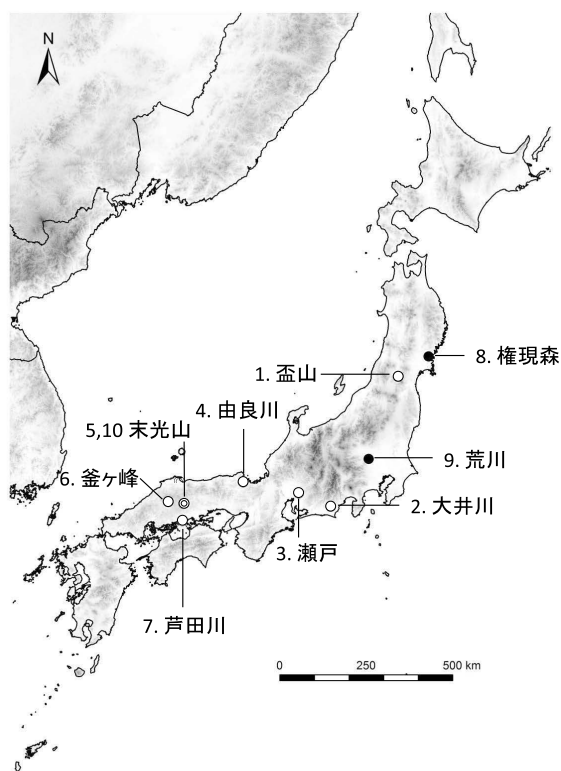


図-3 アベマキおよびクヌギの調査対象集団の位置。白丸はアベマキのみ、黒丸はクヌギのみ、二重丸は両種を採取した(齊藤ら2018b)。

告されている多くの日本産樹木種の葉緑体DNAが多型と地域性を持っていたのと異なる。さらに、中国大陸や朝鮮半島、日本のアベマキについて葉緑体DNAシーケンスを行ったChen et al. (2012)も日本では変異を検出していない。これらのことから、日本のアベマキは強いボトルネックを経験したと考えられる。

一方、クヌギ集団も一部を除いて全国的にほぼこの同じハプロタイプに固定されていることが分かっている(Saito et al. 2017)。アベマキとクヌギとが全国的に同じ1つの葉緑体ハプロタイプを共有していることは、両種が浸透交雑した歴史があると考えられる。日本産コナラ属コナラ節のコナラ、ミズナラ、カシワ、ナラガシワもハプロタイプ共有が見られ、4種の間では種間交雑が生じている(Kanno et al. 2004)が、共有するハプロタイプには地域性がある。この点で、アベマキとクヌギの葉緑体の分布は非常に特異的である。日本におけるクヌギ、アベマキの自然分布については不明な点が多く(山中2011)、特にクヌギは天然分布し

ていないとの見解もあり(倉田1976; Fukamachi et al. 2003; 広木2020)、両種の分布から交雑の歴史を類推するのは困難である。どちらかの種が一つのハプロタイプのみを持ち分布を全国へ拡大し、もう一方の種が花粉親としてのみ浸透交雑を行うことにより分布を拡大していった可能性と、両種が全国的に広がる前に交雑して葉緑体を共有し、そのエリアからそれぞれ分布を拡大していった可能性の二通りの可能性がある。また、葉緑体DNAに変異がないことから、いずれの場合でも種子による分布拡大が起きてから多型が生じるのに十分な時間を経ていると考えられる。

核DNA

アベマキ集団と対照のクヌギ集団の遺伝的多様性の指標の平均はアベマキの方が高く、アベマキの由来不詳の盃山集団と植栽の瀬戸集団も A_R および H_E はいずれも天然集団の値の幅の範囲内であった(表-2)。また、アベマキ集団の近交係数 F_{IS} は有意に0からずれてはいなかった。これらからアベマキ集団は天然林または植栽に限らず高い遺伝的多様性を保持しており任意交配集団とみなせた。またアベマキ集団については地理的距離が遠い集団間ほど遺伝的距離も遠い傾向があるものの、相関は有意ではなかった。集団間分化はアベマキ全集団の分化指数(F_{ST})は0.087であり、ある程度の集団間分化がみられた。

表-2 アベマキ7集団およびクヌギ3集団の供試個体数および核SSRマーカー10座で解析した遺伝的多様性

| 種 | 集団名 | 個体数 | A_R | H_E | F_{IS} |
|------|---------|-----|-------|--------------------|----------|
| アベマキ | 1. 盃山 | 32 | 4.66 | 0.721 | 0.051 |
| | 2. 大井川 | 7 | 4.22 | 0.639 | -0.073 |
| | 3. 瀬戸 | 45 | 4.79 | 0.698 | 0.073 |
| | 4. 由良川 | 20 | 4.46 | 0.659 | 0.061 |
| | 5. 末光山 | 6 | 4.80 | 0.747 | 0.018 |
| | 6. 釜ヶ峰 | 24 | 4.32 | 0.681 | -0.021 |
| | 7. 芦田川 | 9 | 4.82 | 0.694 | 0.119 |
| | 合計 | 143 | 4.58 | 0.694 ^a | 0.047 |
| クヌギ | 8. 権現森 | 12 | 4.55 | 0.601 | -0.012 |
| | 9. 荒川 | 35 | 4.06 | 0.627 | 0.123* |
| | 10. 末光山 | 10 | 4.78 | 0.661 | 0.010 |
| | 合計 | 57 | 4.47 | 0.630 ^a | 0.078 |

A_R : アレリックリッチネス、 H_E : ヘテロ接合度の期待値、 F_{IS} : 固定指数。*は有意に0より大きいことを示す($P < 0.05$)。

^a有意に差がある($P < 0.05$)。齊藤ら(2018b)を改変。

遺伝構造については、クヌギ集団を含めたNJ系統樹(図-4)では大きくアベマキ集団とクヌギ集団とが分かれ2種は遺伝的に異なっていたが、アベマキの大井川集団は2つのクラスターの間位置していた。集団の地理的な位置関係と遺伝的な位置には関連がなかった。国内の天然林樹種では、日本列島の地史や気候変動の影響を受けた分布変遷とその後の遺伝子流動の結果と考えられる地理的な遺伝構造が知られている。しかし、アベマキ集団ではこのような明確な空間構造は見られず、アベマキの分布変遷に人為の影響があった可能性を示唆する。

STRUCTURE解析でも同様にクラスター数が2のときアベマキ集団およびクヌギ集団に対応するクラスター構成となり、種間の遺伝構造が明確に検出された(図-5)。一方で、アベマキの大井川および末光山の集団とクヌギの末光山集団では、種間での混合構造が検出された。さらにクラスター数が3のとき、アベマキ集団は主に2つのクラスターK3-1、K3-3から構成され、盃山集団のみクラスターK3-3の割合が高く、大井川と末光山はクラスターK3-2も含まれていた。一方、クヌギ集団はクラスターK3-2で構成されていたが、末光山にはクラスターK3-1、K3-3も含まれていた。由来不詳の盃山集団が F_{ST} の値が高いクラスターK3-3で優占されていることは遺伝的浮動の影響をより強く受けていることを示唆している。また、盃山集団はIAM条件下のみではあるが有意なボトルネックが検出された。これらのことからアベマキは氷期にクラスターK3-1とK3-3にそれぞれ対応する2つのレフュージアが存在し、そのうちクラス

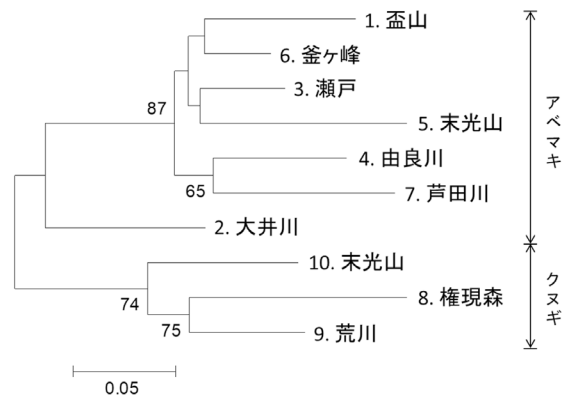


図-4 遺伝距離 D_A に基づいたNJ系統樹。数字はブートストラップ率(50以上を記載)。齊藤ら(2018b)を改変。

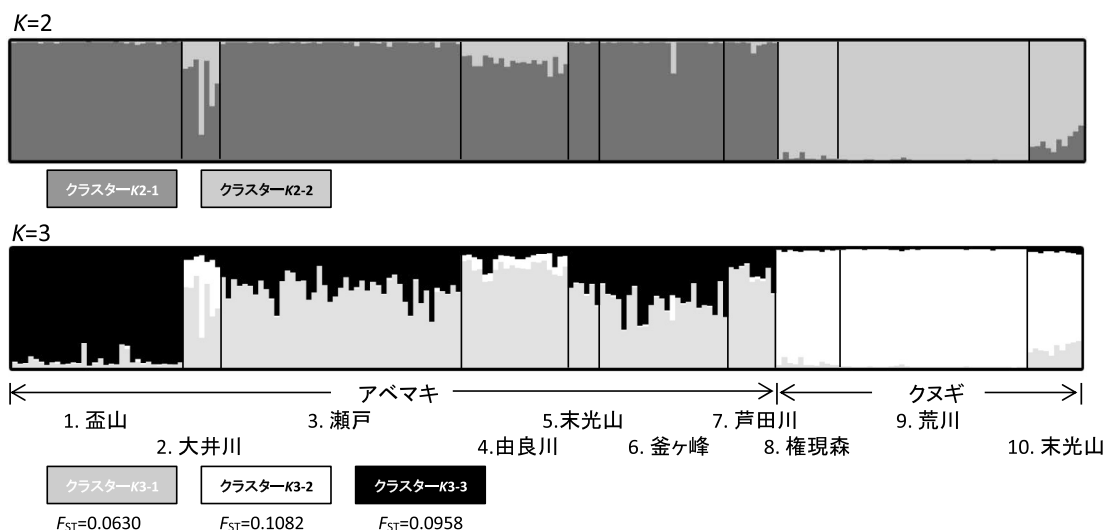


図-5 STRUCTURE解析によるベイズクラスタリング。クラスター数が2および3の場合のアベマキ7集団およびクヌギ3集団の各個体の推定された各クラスターの割合。齊藤ら (2018b) を改変。

ターK3-3はより小さくより北にあり、最終氷期以降北方に分布拡大した可能性が考えられる。しかし葉緑体ハプロタイプが単一であることから、レフュージアあるいは現在の分布の母集団は2つではなく、1つの祖先集団から北方に分布拡大する際にごく少数の個体が由来となって盃山集団を形成したと考える方が妥当であろう。齋藤(1975)は山形市付近のアベマキは植栽からの逸出であるとしており、そのことが盃山集団のSTRUCTURE解析やボトルネックの結果に反映された可能性がある。

アベマキの遺伝構造に対するクヌギとの交雑の影響に関しては、STRUCTURE解析でも系統樹でも両種間で明確な遺伝的分化がみられた。その一方で、部分的に混合構造が見られアベマキの遺伝構造にクヌギとの交雑の影響があることもわかった。しかし、末光山ではクラスター数が3のときアベマキ集団ではクヌギに多いクラスターK3-2がほとんどなく、クヌギ集団ではアベマキに多いクラスターK3-1が混合している。このことは一方向の遺伝子流動の可能性を示唆するが、さらなる検証が必要であろう。

おわりに

アベマキは全国的に1つの葉緑体ハプロタイプに固定され多型性がなく核DNAも地理的な遺伝

構造は明確ではないという、これまで多くの国内産樹種で報告されている遺伝構造パターンとは異なっていた。このことはアベマキの遺伝構造が人為による種苗移動の影響を受けていることを直接的には意味しない。しかしクヌギ(Saito et al. 2017)を除き他のコナラ属樹種ではこのようなパターンはみられなかったことから、アベマキの分布および遺伝的多様性への人為の影響は否定できず、その必要条件是満たしているといえる。二次林構成種の遺伝構造の解釈は、天然の分布変遷と人為的影響の区別が難しいため、今後も多くの事例を重ねて総合的に議論していく必要がある。また、クヌギと葉緑体ハプロタイプを共有することやSTRUCTURE解析での混合など、交雑の影響がアベマキの遺伝構造に影響を与えていた。クヌギについては遺伝子汚染を念頭に置いた種苗の移動について特段の注意が喚起されていないが、比較的新しいクヌギ植林地は多様な葉緑体ハプロタイプを持つ外国産種苗の利用が指摘されている(齊藤ら2018a)。これら外国産クヌギが今後浸透交雑を通じてアベマキの遺伝構造に影響を与えないとは言いきれない。アベマキとクヌギの遺伝子レベルでの保全是、一体的に考える必要があるのではないだろうか。

引用文献

- Chen D, Zhang X, Kang H, Sun X, Yin S, Du H, Yamanaka N, Gupare W, Wu H, Liu C (2012) Phylogeography of *Quercus variabilis* based on chloroplast DNA sequence in East Asia: multiple glacial refugia and mainland-migrated Island populations. PLOS ONE 7: e47268
- Fukamachi K, Oku H, Rackham O (2003) A comparative study on tees and hedgerows in Japan and England. In: Palang H, Fry G (eds) Landscape Interfaces, 53–69. Kluwer Academic Publishers, Netherlands
- 広木詔三 (2020) 森林の系統生態学. 名古屋大学出版会, 名古屋
- Hiroki S, Kamiya T (2005) Discrimination of hybrids between *Quercus variabilis* and *Q. acutissima* by using stellate hairs, and analysis of the hybridization zone in the Chubu District of central Japan. The Journal of Phytogeography and Taxonomy 53: 145–152
- 石塚和雄・庄司葉子・青木弘 (1983) 山形市東方の丘陵におけるアベマキ林の分布と小地形. 現代生態学の断面編集委員会編, 現代生態学の断面, 169–175. 共立出版, 東京
- 伊東隆夫・山口和穂・林昭三・布谷知夫・島地謙 (1987) 日本の遺跡から出土した木材の樹種とその用途. 木材・研究資料 23: 42–210
- 橋詰隼人・金川 悟 (1988) クヌギ・アベマキ混交林における葉及び樹皮形態の変異. 日本林学会大会発表論文集 99: 241–242
- Horikawa Y (1976) *Quercus variabilis* Blume. In: Horikawa Y, Atlas of the Japanese Flora II: an introduction to plant sociology of East Asia, 532. Gakken, Tokyo
- 梶 幹男 (2012) コナラ属. 鈴木和夫・福田健二編, 図説日本の樹木, 82–90. 朝倉書店, 東京
- Kanno M, Yokoyama J, Suyama Y, Ohyama 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
- 北村四郎・村田 源 (1979) 原色日本植物図鑑・木本編 II. 保育社, 大阪
- 倉田益二郎 (1949) アベマキ. 特用樹種, 112–120. 朝倉書店, 東京
- 倉田益二郎 (1951) 有利で将来性あるアベマキの栽培. 農業世界 46: 72–76
- 倉田 悟 (1976) 植物と文学の旅. 地球社, 東京
- Manos PS, Zhou ZK, Cannon CH (2001) Systematics of Fagaceae: Phylogenetic tests of reproductive trait evolution. International Journal of Plant Sciences 162: 1362–1379
- 松原輝男・広木詔三 (1980) ブナ科植物の生態学的研究 II. アベマキの分布と種子期の性質. 日本生態学会誌 30: 85–98
- 松井哲哉・田中信行・中尾勝洋・小出 大・袴田 宏 (2015) 種苗用樹木分布図. 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, 25–34. 文一総合出版, 東京
- 森 徳典 (1998) コナラ属, コナラ亜属. 勝田 稔・森徳典・横山敏孝, 日本の樹木種子 (広葉樹編), 64–73. 林木育種協会, 東京
- 農林省 (1933) 鳥取藩. 農林省, 日本林政史資料, 274–275. 内閣印刷局, 東京
- 野崎伸三 (1936) 「コルク」原料としてのアベマキ樹皮に就て. 日本林學會誌 18: 1026–1034
- 大場秀章 (1989) ブナ科. 佐竹義輔・亙理俊次・原 寛・富成忠夫編, 日本の野生植物木本 I, 66–78. 平凡社, 東京
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155: 945–959
- 齋藤員郎 (1975) 蔵王山西斜面森林植生の人為的圧迫による退行二次林と植林. 吉岡邦二編, 蔵王山の環境破壊による生物群集の動態に関する研究, 14–26. 東北大学理学部, 仙台
- 齊藤陽子・井出雄二 (2017) 長野県飯島町周辺に生育するクヌギとアベマキの葉裏の星状毛密度と浸透性交雑. 東京大学農学部演習林報告 136: 1–13
- 齊藤陽子・瀬戸康弘・井出雄二 (2018a) 植栽年代の異なるクヌギ人工林の遺伝的組成—大陸産種苗植栽の可能性—. 東京大学農学部演習林報告 138: 65–75
- 齊藤陽子・津田吉晃・内山憲太郎・福田知秀・井出雄二 (2018b) 日本産アベマキ (*Quercus variabilis*) の遺伝構造. 森林遺伝育種 7: 1–10
- Saito Y, Tsuda Y, Uchiyama K, Fukuda T, Seto Y, Kim PG, Ide Y (2017) Genetic variation in *Quercus acutissima* Carruth., in traditional Japanese rural forests and agricultural landscapes, revealed by chloroplast microsatellite markers. Forests 8: 451
- 佐多一至・豊東 積 (1939) アベマキのコルク剥皮試験成績. 日本林學會誌 21: 50–58
- 上原敬二 (1961) あべまき. 上原敬二, 樹木大図説 I, 780. 有明書房, 東京
- 山中典和 (2011) ナラ林構成種の生態と生理. 鳥取大学広葉樹研究刊行会編, 広葉樹資源の管理と活用, 7–24. 海青社, 大津
- 依田晴美 (1994) アベマキ. 石川県地域植物研究会編, 石川県樹木分布図集, 68. 石川県林業試験場, 石川

(齊藤陽子)

24 コナラ (ブナ科コナラ属)

はじめに

コナラ (*Quercus serrata* Murray) は、ブナ科コナラ属に属する落葉広葉樹であり、暖温帯から冷温帯にかけて広く分布する落葉樹林の代表的な樹種である。日本では北海道南部から九州まで分布しており、日本以外では中国・朝鮮半島にも分布する (中国樹木誌編集委員会 1985)。コナラは近縁のミズナラに比べて低地に分布し、二次林で広く優占する里山の代表樹種である。本州、九州の分布は比較的連続しているが、北限である北海道の渡島、胆振、石狩、日高、十勝地方などでは、分断化、小集団化している (Kanno et al. 2004 ; 河原ら 2009)。鈴木 (2001) は、562の既報を1つの総合常在度表を用いて比較・整理し、日本のコナラ林群落について体系化した。その結果では、1) オニシバリ-コナラ群集、2) ノグルミ-コナラ群集、3) アベマキ-コナラ群集、4) ケネザサ-コナラ群集、5) ケクロモジ-コナラ群集、6) クヌギ-コナラ群集、7) クリ-コナラ群集、8) カシワ-コナラ群集、9) オクチョウジザクラ-コナラ群集の9つにまとめることができ、その分布状況から沿岸地域、西南日本地域、中部内陸地域、東北日本地域および日本海地域の5つの分布型にまとめることができたという。特に西南日本地域と東北日本地域はほぼフォッサ・マグナを境界とし、植物区系上の境界である牧野線に対応するとしている。

前述したように、里山の代表とされるコナラの林は、人による利用の影響を強く受け、伐採と再生が繰り返されて安定的に成立している (菊池 1990)。ミズナラよりも材質は劣るものの、幹や枝は昔から薪や炭の原料として利用され、シイタケ栽培のほだ木になっている。根元から切られても萌芽する性質があるため、この性質を利用して大径木になる前に薪や炭にするために伐採されてきた。しかし、現在のように人為が加わらない放置された状況が長期に渡って続くと、大径化した個体では萌芽能力も衰え、他の樹木の侵入を受けてやがて常緑広葉樹林へと遷移していく。つまり、その存続には適度な人の干渉が必要で、たとえ自

然攪乱があったとしても、人為攪乱がないまま経過したコナラ林はやがて消失するかもしれないとさえ言われている (Masaki et al. 1992)。1980年代になってからはカシノナガキクイムシによる集団枯損の被害が顕在化し (伊藤・山田 1998)、短期間で枯死木が増加することに加え、大径木も枯死することから集団の縮小、個体数の減少が危惧される。

葉緑体DNAに基づくコナラの遺伝的変異と構造

葉緑体DNAの多様性や変異を述べる上で特筆すべきは、葉緑体DNAの変異がコナラ属近縁種間ではほぼ共有されていることである。全国127カ所のコナラ節4種 (ミズナラ *Q. crispula* Blume、コナラ、ナラガシワ *Q. aliena* Blume、カシワ *Q. dentata* Thunb.) の葉緑体DNAの調査では、4種間での変異の共有という現象が明らかにされた (Kanno et al. 2004)。その後のOkaura et al. (2007) によるこれら4種を対象にした研究でも種間でのハプロタイプの共有が見出されている。このような種間のハプロタイプの共有は、日本産のコナラ属だけでなく世界の300を超えるコナラ属でも数多く報告され (Whittemore and Schaal 1991 ; Dumolin-Lapegue et al. 1997 ; Ferris et al. 1993 ; Belahbib et al. 2001)、近縁種間での自然交雑や浸透性交雑が生じた結果であると推定されている。Kanno et al. (2004) ではスパーサーの一個所の変異 (T/C塩基置換) に基づいたCタイプ、Tタイプの地理的分布を調べている。また、Okaura et al. (2007) では、ミズナラを主体にした全国44カ所の個体について6領域 (4,253 bp) の変異を調べ、10の塩基置換にもとづく9つのハプロタイプを決定してそれらの分布を明らかにしている。その結果は両者とも同様の傾向で、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の付近を境界に、日本の南西と北東とで分布パターンが異なった。Liu and Harada (2014) および原田 (2014) ではさらにその境界が詳細に探られ、ハプロタイプの分布境界

は新潟県大潟町～妙高山～長野県伊那市～小田原市を結んだライン上にあるとみなされた。最近では、San Jose-Maldia et al. (2017) がコナラの分布全域の44地点から採取した個体の葉緑体3領域[*trnT* (UGU)-*trnL* (UAA) 5' エクソンのスペーサー、*rps16* イントロン、*rpL32-trnL*]の合計3,340 bpの塩基配列から、これまでよりさらに多い19のハプロタイプを検出し、それらの分布を明らかにしている。その結果はハプロタイプの多様性が日本の西南部で高く、東北部で低いことを示す(表-1)とともに、ハプロタイプの分布からみたコナラの葉緑体DNAの遺伝構造は、糸魚川静岡構造線付近と一致していると報告している。興味深いことに、「はじめに」で述べた群落学的研究によるコナラ林群の体系化の結果でも、西南日本地域と東北日本地域の境界はほぼ同様である。落葉広葉樹は、最終氷期の最も寒く乾燥していた約2万年前から約1.5万年前までの最終氷期最盛期[LGM (Last Glacial Maximum)]には、その分布を現在よりずっと南下、縮小させ、その後の温暖化・湿潤化にともなって急速に分布を北上・拡大させて現在のような分布域になったと考えられている(Tsukada 1988; 安田・三好2003)。コナラ属樹種もその分布を南下させていたと推察されるが、ミズナラでは最終氷期最盛期に北海道に隠蔽レフュージアがあった可能性についても議論されている(Ohsawa et al. 2011)。レフュージアの存在も含め、日本に分布するコナラ属樹種がいつ、どこからやってきて、いかに現在の分布に至ったのかを知るためには、大陸に分布する他のコナラ節樹種についても調査する必要がある。例えば、大陸のモンゴリナラでみられるハプロタイプは、日本では四国と九州にのみ見られるものだったという(Liu and Harada 2014; 原田2014)。そして、この結果は氷河期におけるコナラ節の移動が対馬海峡を経由した南の陸橋によるものであった可能性を示唆して

いる。葉緑体ハプロタイプの多様性が南西から北東に向かうにつれて低下する傾向からも、分布の拡大は南から始まり、遺伝構造に氷期のビン首効果や分布拡大時の創始者効果が表れていることがうかがわれる。

核DNAに基づくコナラの遺伝的多様性と地理的遺伝構造

分子遺伝学的手法を用いた遺伝的多様性に関する研究のさきがけは、金指(1997)が東北から九州にかけてのコナラ6集団についてアロザイムで行ったもので、種内集団間の遺伝的分化は低い(遺伝的分化指数 $F_{ST} = 0.0312$)という結果が得られている。近年では、San Jose-Maldia et al. (2017)がEST-SSRマーカーを用いて、日本のコナラ天然林の分布域を網羅する南限の鹿児島県から北限の北海道までの43集団1,032個体を対象に詳細な解析を行い、集団内の遺伝子多様度の平均 $H_S = 0.591$ 、 $F_{ST} = 0.014$ という結果を得ている。アロザイムとSSRとでは、突然変異率が大きく異なるため、解析結果の数値をそのまま比較することはできない。しかしながら、その傾向は似通っており、日本のコナラ天然林の集団は、遺伝的多様性は高いものの種内集団間の遺伝的分化は極めて低かった。さらに、Kitamura et al. (2017)は、分布の北限で、かつ分断化されている北海道のコナラ天然林の遺伝構造を詳細に調べるために、北海道の11集団に本州中央部以北の6集団を合わせた合計17集団について11のSSR座を用いて遺伝的変異を調査した。この研究は上述のアロザイムやEST-SSRとも違う核のSSRマーカーを用いたものである。そこで得られた $H_S = 0.685$ 、 $F_{ST} = 0.034$ という結果は、分布の北限の北海道で分断化された集団であっても、遺伝的多様性は十分保持されており、他の分布域と比較して集団間の遺伝的分化が高まっているわけではないことを示唆している。一方、近縁種であるミズナラの中北部以北の16集団について7つのSSR座を用いて調べた研究(Ohsawa et al. 2011)では、各集団のアレリックリッチネスやヘテロ接合度からミズナラの遺伝的多様性が高いことが示されたが、集団間分化の程度を示す F_{ST} はコナラよりも低く、0.021と算出された。Kitamura et al. (2017)とOhsawa et al. (2011)では、使用したマーカーの座も数も異なることから厳密な比較はでき

表-1 日本の中央構造線を境界とした東北日本と南西日本のコナラ集団における葉緑体DNAの遺伝的多様性の比較

| | H_S | H_T | G_{ST} | N_{ST} |
|------|-------|-------|----------|----------|
| 東北日本 | 0.173 | 0.550 | 0.686 | 0.675 |
| 西南日本 | 0.243 | 0.831 | 0.708 | 0.825 |
| 全体 | 0.213 | 0.857 | 0.752 | 0.845 |

H_S : 各集団内の遺伝子多様度の平均値、 H_T : 全体の遺伝子多様度、 G_{ST} : 集団間の遺伝的分化度、 N_{ST} : ハプロタイプ間の遺伝距離を考慮した遺伝的分化度。

ないが、北方では分布の分断化がより明確であるコナラの方が、ミズナラよりも遺伝的分化の程度が高いと推察された。また、遺伝的多様性を集団ごとにみると、アレリックリッチネスとヘテロ接合度のそれぞれで、弱いながらも緯度との有意な負の相関が見られた (San Jose-Maldia et al. 2017)。これは氷期に南下したコナラ集団が、最終氷期最盛期以降に北へと分布を拡大させたことを反映していると考えられ、ミズナラと同様の傾向を示す (原田2018)。全国集団を対象としたEST-SSRマーカーのデータを用い、地理的な遺伝構造を検出するために行ったSTRUCTURE解析 (Pritchard et al. 2009) では、最適なクラスター数は $K=2$ と判断された。クラスターIとIIの割合を図-1にパイチャートで示す。クラスターIは北海道で比較的頻度が高く、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。しかし、その差はそれほど顕著ではなく、葉緑体ハプロタイプの分布で見られるほどの南北による違いはみられない。

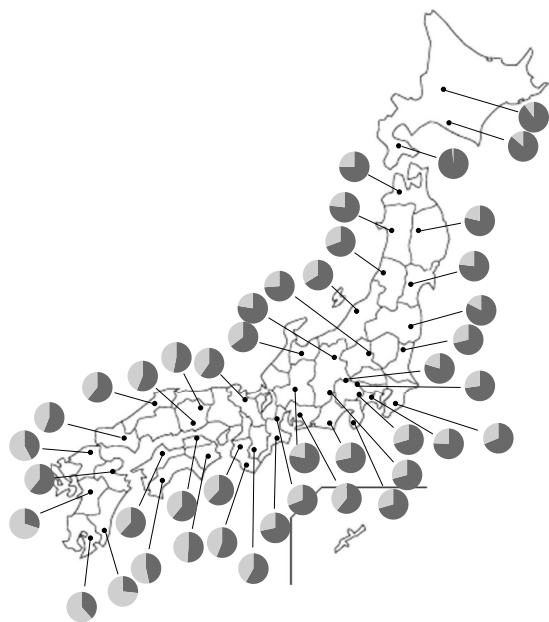


図-1 コナラ43集団について、 $K=2$ におけるEST-SSRマーカー32座を用いたSTRUCTURE解析の結果。San Jose-Maldia et al. (2017)での解析結果をパイチャートで表した。各集団に占める2つの遺伝要素の割合が、南から北に向かって徐々に変化している。

種間交雑が遺伝構造に与える影響

コナラ属の遺伝構造について研究を進めるにあたって、考慮しなければならないのが種間交雑の問題である。上述したように、コナラ属樹種ではその交雑親和性の高さから自然交雑が生じ、形態的に中間型である種間雑種とみられる個体が数多く確認されている。コナラ、ミズナラ、カシワ、ナラガシワのコナラ属4種は、基本的には嗜好する環境が異なることによってその分布域も異なり、生殖隔離が成立しているのだが、一部には互いの分布域が重複する場合がある。例えば沿岸部から内陸部にかけて、カシワ林が徐々にミズナラ林に移り変わったり、比較的低位に分布するコナラが垂直分布の上部でより高いところに分布するミズナラと混交したりする。このように近縁種どうしがその分布域を接する、もしくは混交するような場所では、自然種間交雑のチャンスが生まれる。北海道などでは、冬の積雪や低温から春先の急な気温上昇で、本州では開花フェノロジーが重ならない種であっても同時に開花することがあり、より種間雑種が生まれやすい。実際に行われたコナラ属樹種間の人工交配実験では、いずれの種の組み合わせにおいても交雑可能であることが確認されている (橋詰ら1994)。しかし、種間雑種の形態は、必ずしも外観から雑種であることが明確に分かるような両親種の中間型を示す個体ばかりではなく、その変異の幅は広く連続的である。したがって、コナラ属樹種の遺伝的多様性や遺伝構造に関する研究を行う際の材料の収集では、対象とする樹種の個体以外に交雑個体を採取している可能性もある。集団遺伝学的な解析に雑種個体が紛れ混んだ場合には、異種の遺伝変異が持ち込まれることから、遺伝的多様性を過大評価してしまう懸念や、検出された遺伝的構造の解釈を誤ってしまう恐れがある。San Jose-Maldia et al. (2017)が解析に用いたEST-SSRマーカーのほとんどは、コナラ属4種で共通に利用できる。これは、このマーカーが属内でも保存性が高い発現遺伝子に関連するマーカーであったこともあるが、たとえ遺伝子がコードされていないゲノム領域から開発したマーカーであっても、近縁種であれば適用できることも多い。これらのEST-SSRマーカー32座を使って、各種の典型的な形態を示す個体を用いて解析をすると、各座で多くのアレル(対立遺伝子)が種間で共有され種特異的なアレルを

見つけることが難しいことが分かる。しかし一方で、集団遺伝学的解析を行うと、これらの4種は明確に遺伝的に分化していた ($F_{ST} = 0.171-0.246$)。STRUCTUREによるクラスター解析では、最適な集団数は $K = 4$ となり、どの種においても他種とのゲノムの混合は見られない (San Jose-Maldia et al. 未公開データ)。AFLP マーカーを用いた解析でも、ナラガシワは含まれていないが、同様の結果が得られている (Matsumoto et al. 2009)。コナラ属4種には、このような遺伝的背景があることから、適切なリファレンス集団とDNA マーカーを用いれば種間雑種が紛れ込んだ場合にも検出することが可能である。

おわりに

コナラ属の樹種は、我が国の森林において、ブナ、シイ類、カシ類などの他のブナ科樹種とともに大群落を形成する代表的な樹種である。その中でもコナラは、材生産などを目的にした大規模な造林は行われていないものの、里山環境の維持やスギ人工林などから広葉樹林への転換、高速道路の緑化などを目的に、種苗生産が精力的に行われている。近年では地域性種苗の考えが定着してきており、生産される種苗がどの地域からどのようにして集められた種子によるものなのかを意識されているようである。集団の遺伝的多様性や集団間の遺伝的分化の程度を把握することで、遺伝的多様性を低下させず、地域性を混乱させないように種苗生産することが重要である。コナラは、遺伝的多様性は高いものの集団間の分化度はミズナラよりも小さく、南北方向での遺伝的変異のクラインもそれほど強くはない。しかしながら、葉緑体DNA でみると、ハプロタイプの分布が日本の中央構造線を境にして南北に分かれるというような、非常に特徴的な遺伝構造がある。また San Jose-Maldia et al. (2017) は、解析に使用した EST-SSR マーカーの中に、自然選択に対して中立ではない4座を見出している。この座が地域環境への適応と関連する遺伝子、もしくはその遺伝子に強く連鎖した領域に由来したものであるかを確かめるためには、その遺伝領域がどのような機能に関係するのか、また、アレルの分布はどうなっているのかなどの詳細な調査と検証が必要である。さらに研究が進み、適応的な遺伝子を捉えることが

できれば、ある種の環境変動に対する個体や集団の応答の予測ができるようになり、植栽する環境に適した個体の選抜など育種への利用も実現可能になると期待される。

引用文献

- Belahbib N, Pemonge MH, Ouassou A, Sbay H, Kremer A, Petit RJ (2001) Frequent cytoplasmic exchanges between oak species that are not closely related: *Quercus suber* and *Q. ilex* in Morocco. *Molecular Ecology* 10: 2003–2012
- 中国樹木誌編集委員会 (1985) 中国樹木誌 第二巻. 中国林業出版社, 北京
- Dumolin-Lapegue S, Demesure B, Fineschi S, Le Corre V, Petit RJ (1997) Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics* 146: 1475–1487
- Ferris C, Oliver RP, Davy AJ, Hewitt GM (1993) Native oak chloroplasts reveal an ancient divide across Europe. *Molecular Ecology* 2: 337–344
- 原田 光 (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
- 原田 光 (2018) 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) *森林遺伝育種* 7: 79–86
- 橋詰隼人・索 志立・李 延鎬・山本福壽 (1994) ナラ類の育種に関する基礎的研究 (I) 開花、受粉、および人工交配による結実について. *日本林学会論文集* 105: 321–324
- 伊藤進一郎・山田利博 (1998) ナラ集団枯損被害の分布と拡大. *日本林学会誌* 80: 229–232
- 金指あや子 (1997) 遺伝子保存のための天然林調査 - コナラ、ミズナラ、カシワの遺伝変異 - . *森林総合研究所報* 111: 6
- Kanno M, Yokoyama J, Suyama Y, Ohyama M, Itoh T, Suzuki M (2004) Geographical distribution of two haplotypes of chloroplast DNA in four oak species (*Quercus*) in Japan. *Journal Plant Research* 117: 311–317
- 河原孝行・渡邊定元・松井哲哉・高橋正義 (2009) 分布図・コナラ. *日本樹木誌編集委員会編, 日本樹木誌* 1, 744. 日本林業調査会, 東京
- 菊池多賀夫 (1990) 社会環境と植生. *化学と生物* 28: 228–234
- Kitamura K, Namikawa K, Kawahara T, Matsumoto A, San Jose-Maldia L (2017) Genetic structure of remnant *Quercus serrata* populations at the northernmost limit of their distribution in Japan. *Acta Phytotaxonomica et*

- Geobotanica 68: 1–15
- 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
- San Jose-Maldia L, 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
- Masaki T, Suzuki W, Niyama K, Iida S, Tanaka H, Nakashizuka T (1992) Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio* 98: 97–111
- Matsumoto A, Kawahara T, Kanazashi A, Yoshimaru H, Takahashi M, Tsumura Y (2009) Differentiation of three closely related Japanese oak species and detection of interspecific hybrids using AFLP markers. *Botany* 87: 145–153
- 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 & Genetic Systems* 82: 465–477
- 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
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- 鈴木伸一 (2001) 日本におけるコナラ林の群落体系. *植生学会誌* 18: 61–74
- Tsukada M (1988) Japan. In: B. Huntley, T. Webb III, eds., *Handbook of Vegetation Science*, Vol. 7, *Vegetation History* 458–518, Kluwer, Dordrecht
- Whittemore A, Schaal B (1991) Interspecific gene flow insympatric oaks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 2540–2544
- 安田喜憲・三好教夫 (2003) 図説 日本列島植生史. 朝倉書店, 東京

(松本麻子)

25 ミズナラ (ブナ科コナラ属)

はじめに

ミズナラ (*Quercus crispula* Blume、異名: *Quercus mongolica* var. *crispula* Blume) はブナ (*Fagus crenata* Blume) 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の1つであり、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・朝鮮半島などにも分布する(大庭1989)。ミズナラは東北日本では比較的低位に分布するのに対し、西南日本では概ね標高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占め、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(Logan 2005; Gil-Pelegrín 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、そこでは択抜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ラ節4種[ミズナラ、コナラ (*Q. serrata* Murray)、ナラガシワ (*Q. aliena* Blume)、カシワ (*Q. dentata* Thunb.)] について *trnQ-trnS* 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-trnL* スペーサー、*trnL* イントロン、*trnL-trnF* スペーサー、*atpB-rbcL* スペーサー、*matK* 遺伝子、*trnH-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(ハプロタイプI~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、東北日本ではハプロタイプIとIIが、西南日本ではハプロタイプIII~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ハプロタイプI~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、ハプロタイプ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大潟町-妙高山-伊那市-小田原市を結んだライン上にあり、これがハプロタイプ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')。ハプロタイプ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市原市および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、市原市ではハプロタイプIIとハプロタイプIが、小田原市金時山ではハプロタイプIIとハプロタイプIIIが見つかった。これによりハプロタイプ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)。したがってハプロタイプ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、ハプロタイプX~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ハプロタイプVIとXIが、ロシア沿海州のモンゴリナラ集団で同じくハプロタイプVIとXIが、中国東北部ハルビンのモンゴリナラ集団でハプロタイプXIIが、中国東北部遼寧省のモンゴリナラ集団でハプロタイ

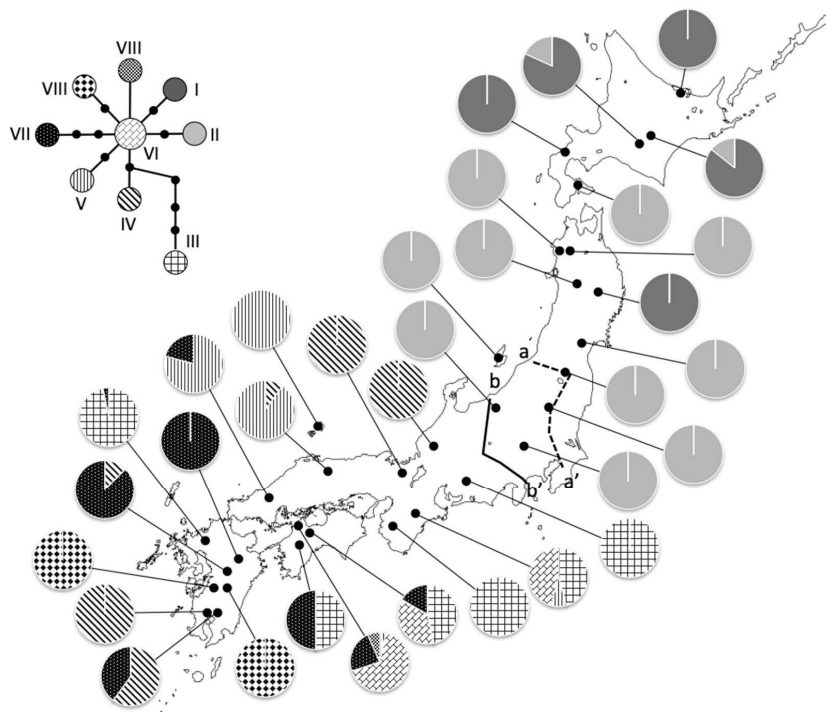


図-1 ミズナラの葉緑体DNAハプロタイプの地理的分布。破線a-a'はハプロタイプIの推定される南側境界を、実線b-b'はハプロタイプIIの推定される南側境界を示す。ハプロタイプの凡例をハプロタイプVIを中心とするネットワークで示した。ネットワーク中の黒丸は経路の途中で想定されるハプロタイプ。Okaura et al. (2007) を改変。

表-1 ミズナラの葉緑体DNA 変異とハプロタイプ

| ハプロタイプ | 変異サイト ^a | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------|--------------------|-----------------|--------------------|--------------------|------------------|---|-------------|---|---|------------------|---|---|------------------|---|---|------------------|---|---|-----------------|---|---|---|
| | <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 |
| 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。ドットはハプロタイプIと同一塩基であることを示す。一塩基繰返し配列の繰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。

ブVI、X、XIおよび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ハプロタイプVII、VIII、Xおよび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。これからハプロタイプ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。ハプロタイプ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ハプロタイプIと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、ハプロタイプVIIおよび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。コナラ属では頻りに雑種形成が起り、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。

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} は0.056となり、種内の遺伝的分化は低いことを示している。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レリックリッチネスはそれぞれ 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。ウダイカンバ(*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* Fisch. ex Ledeb.) 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、分化の程度は低いながら99%レベルで0より有意に大きかった。またアレリックリッチネス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解析 (Pritchard et al. 2009) を行ったところ、最適なクラスター数は、 $K = 2$ 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棒グラフを図-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ュージアに由来する系統と考えられ、それぞれOkaura et al. (2007) のハプロタイプIと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。ハプロタイプIIのレフュージアは中央構造線にそって存在したと考えられるが、ハプ

ロタイプIについては関東にあったレフュー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ュー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ハプロタイプIが見つかることはハプロタイプIを持つレフュー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、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

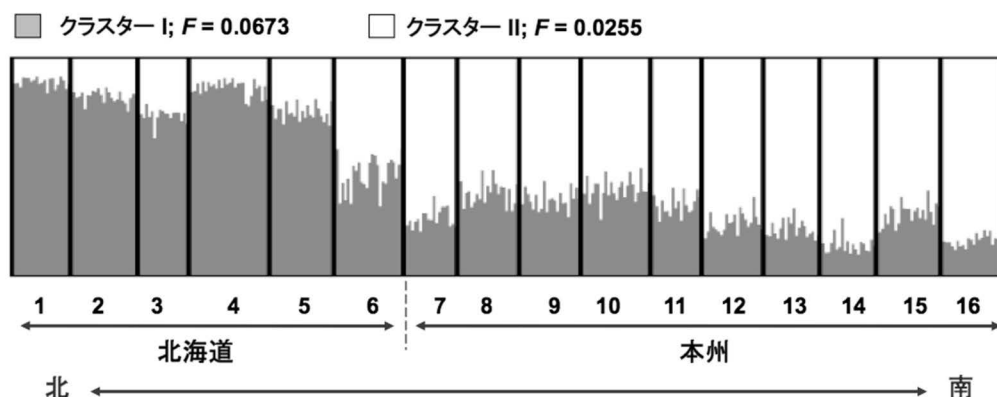


図-2 ミズナラ16集団について、 $K = 2$ におけるマイクロサテライト7座を用いたSTRUCTURE解析の結果。Ohsawa et al. (2011) の許可を得て改変転載。

(図-3) についてクローニングし、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

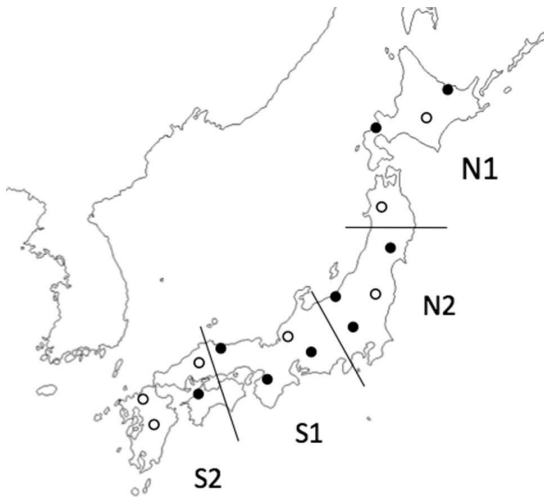


図-3 遺伝子の集団遺伝学的解析に供した集団の位置。*MetE*、*Cons14*、*Cons109* の塩基配列決定を行った集団を黒丸で示した。*MetE* 遺伝子の連鎖不平衡の検出は実線で区切った N1、N2、S1、S2 の4つのブロックごとに白丸で示した集団を含めて行った。原田・池田 (2011) を改変。

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 までの値をとり、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 1482 bp 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

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> (1385 bp) | | | | | | | |
| 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* |
| <i>P</i> 値 ^d | | | | 0.53 | 0.70 | 0.046 | |
| <i>Cons14</i> (1100 bp) | | | | | | | |
| 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* |
| <i>P</i> 値 ^d | | | | 0.77 | 0.59 | 0.14 | |
| <i>Cons109</i> (1015 bp) | | | | | | | |
| 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* |
| <i>P</i> 値 ^d | | | | 0.62 | 0.31 | 0.041 | |

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。

^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。

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。

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、日本列島の中央部で接する 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。

おわりに

ミズナラはケヤキ [*Zelkova serrata* (Thunb.) Makino] 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え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無い。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のないだろう。同じ *Prinus* 節に含まれるカシワ、コナラ、ナラガシワは中国大陸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ュー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ュー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2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 Dwiyaniti・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, Ohyama 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
- Logan WB (2005) *Oak: The Frame of Civilization*. W. W. Norton & Company, New York, USA
- 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

(原田 光)

26 ウバメガシ (ブナ科コナラ属)

はじめに

ウバメガシ (*Quercus phillyraeoides* A. Gray) はブナ科の常緑樹で、主に西日本太平洋側の沿岸域に生育する。また瀬戸内海沿岸域にも広く分布する。分布範囲の北限(東端)は房総半島であり、南限(西端)は琉球列島となっている(Horikawa 1972; 北村・村田 1979; 佐竹ら 1989)。琉球列島では伊是名島およびその北にある伊平屋島にのみ自然群落が存在する(初島・天野 1994)。日本以外では台湾および北緯34度以南の中国東部の広い範囲にわたって見られる(Xie et al. 2011)。ウバメガシは日本の照葉樹林において、海岸林植物群落の一典型である「トベラーウバメガシ群集」を形成している(宮脇ら 1994)が、単独でウバメガシ純林を形成することも多い。ウバメガシの材は日本産木材の中でも最も硬いものの1つで、用途として良質の木炭として知られる「備長炭」の生産に用いられる。その他、西日本では枝葉が密に繁り、貧栄養でも丈夫に育つ特性を生かして住宅の生垣や街路樹などにもよく用いられている。

ウバメガシは小型で硬い葉を持ち、コナラ亜属(Subgenus *Quercus*)のうち、日本で唯一、常緑のナラ類である *Ilex* グループに含まれる種であるが、中国ではこのグループに少なくとも21種が知られている。中国の *Ilex* グループはさらに形態的な特徴から、*Heterobalanus*、*Englariana* および *Echinoilepides* の3節に区分され、ウバメガシは他の6種とともに *Englariana* 節に含まれる(Pu et al. 2002; Denk and Grimm 2009)。 *Englariana* 節の中ではウバメガシは *Q. acrodonta* Seemen の姉妹種であることが分子分類により示されている(Yang et al. 2017)。東アジアのコナラ亜属の種多様性が雲南省、四川省を含む中国南西部で最も高く(Xie et al. 2011; 原 2019)、ウバメガシも中国南西部に起源したと考えられ、東進して日本列島に至ったことが示唆されている(Xie et al. 2011)。

ウバメガシがどの様な経路でいつ頃日本列島に到達したのか、また第四紀更新世の氷河期の繰り返しによって影響を受けながら列島内でどの様に

分布を広げて来たのかに興味を持たれる。またウバメガシは産業や環境保全にも重要な種であることから、その持続的利用に向けて遺伝的多様性や構造を明らかにしてゆくことが必要であると思われる。

葉緑体の地理的遺伝構造

Liu et al. (2013) および Harada et al. (2018) は日本におけるウバメガシの分布域を網羅して41集団、743個体を採集し、DNAを抽出し、遺伝的変異の解析に供した(表-1)。葉緑体ハプロタイプの種類を同定するために、最初に分布域を代表する21集団、58個体について葉緑体の、*trnL-trnF* スペーサー、*atpB-rbcL* スペーサー、*matK* 遺伝子、*trnH-psbA* スペーサーおよび *trnQ-trnS* スペーサーの5領域、合計4,174bpの塩基配列を決定した。その結果、*matK* 遺伝子および *trnQ-trnS* スペーサーにそれぞれ2つの塩基置換と、*trnH-psbA* スペーサーと *trnQ-trnS* スペーサーにそれぞれ1つの単一塩基配列の繰返し数の変異が見つかった。これらの6つの多型サイトの変異の組合せから3つのハプロタイプが同定された(表-2)。この表から、ハプロタイプは *matK* 遺伝子の配列によって判別できることが分かったので、残りの個体のハプロタイプの判別はこれに従った。その結果、全41集団のうち280個体のハプロタイプが決定された。ハプロタイプAは最も頻度が高く(76.8%)、分布域全域に分布するのに対し、次に頻度の高いハプロタイプC(16.4%)は近畿より西に分布した。ハプロタイプB(6.8%)は紀伊半島に地域特異的に分布した。集団ごとの頻度分布を図-1に示した。集団ごとのハプロタイプの多様性は低く、ハプロタイプが集団ごとに固定される傾向が示された($H_d = 0.303 \pm 0.00671$ 、 $G_{ST} = 0.894$)。TCS 1.21 (Clement et al. 2000) を用いてハプロタイプネットワークを作成した結果、ウバメガシのハプロタイプBおよびCはハプロタイプAから独立に派生したことが示された。

核マイクロサテライトの変異

Harada et al. (2018) はウバメガシ以外のコナラ亜属について開発された32のマイクロサテライトマーカーについて、多型的であった11のマーカーを用いて上記のウバメガシサンプルのうち、28集団、合計536個体についてその変異を調べた。その結果、合計104個のアレル(対立遺伝子)が検出された。これらの変異に基づいて以下の様な解析を行った。

表-1 サンプル採集地

| 地名 | コード | 県(地域) | N | 地名 | コード | 県(地域) | N |
|------|-----|--------|----|------|-----|--------|----|
| 岩井袋 | IW | 千葉(a) | 32 | 津山 | TY | 岡山(d) | 40 |
| たらい岬 | TR | 静岡(a) | 10 | 小豆島 | SY | 香川(d) | 42 |
| 仲木 | NK | 静岡(a) | 29 | 須賀 | SG | 香川(d) | 25 |
| 高通山 | TK | 静岡(a) | 4 | 遠見山 | TM | 香川(d) | 20 |
| 土肥 | TI | 静岡(a) | 7 | 与島 | YS | 香川(d) | 19 |
| 小笠山 | OG | 静岡(a) | 26 | 長浜 | NG | 岡山(d) | 20 |
| 羽豆 | HZ | 愛知(a) | 31 | 生口島 | IG | 広島(d) | 7 |
| 鳥羽 | TB | 三重(b) | 20 | 大三島 | OM | 愛媛(d) | 9 |
| 熊野 | KM | 三重(b) | 9 | 大島 | OO | 愛媛(d) | 7 |
| 紀宝 | KH | 三重(b) | 8 | 野忽那島 | NT | 愛媛(d) | 7 |
| 串本 | KS | 和歌山(b) | 20 | 佐田岬 | SD | 愛媛(d) | 20 |
| すさみ | SS | 和歌山(b) | 6 | 戸島 | TS | 愛媛(d) | 20 |
| 白浜 | SR | 和歌山(b) | 23 | 足摺岬 | AS | 高知(c) | 20 |
| 印南 | IN | 和歌山(b) | 5 | 臼杵 | US | 大分(c) | 20 |
| 美浜 | MH | 和歌山(b) | 16 | 佐多岬 | ST | 鹿児島(e) | 19 |
| 南部 | MN | 和歌山(b) | 5 | 屋久島 | YK | 鹿児島(e) | 2 |
| 秋津川 | AK | 和歌山(b) | 19 | 野間 | NM | 鹿児島(e) | 20 |
| 中辺路 | NH | 和歌山(b) | 4 | 甌島 | KK | 鹿児島(e) | 45 |
| 室戸岬 | MR | 高知(c) | 19 | 龍ヶ岳 | RY | 熊本(e) | 20 |
| 須磨 | SM | 兵庫(d) | 24 | 伊是名島 | IZ | 沖縄(f) | 24 |
| 高良八幡 | KR | 岡山(d) | 20 | | | | |

Nは採集個体数。

県名の後の括弧内のアルファベットはそれぞれ以下の地域、a: 関東-東海、b: 紀伊半島、c: 四国太平洋岸、d: 瀬戸内海沿岸、e: 九州、f: 沖縄を示す。

表-2 葉緑体DNAの多型サイトとハプロタイプ

| ハプロタイプ | 多型サイト | | | | | |
|--------|----------|------|-----------------|-----------------|-----|-----|
| | matK 遺伝子 | | trnH-psbA スペーサー | trnQ-trnS スペーサー | | |
| | 177 | 1098 | 298 | 260 | 274 | 895 |
| A | T | T | A11 | G | A15 | A |
| B | T | C | A11 | G | A15 | A |
| C | C | T | A9 | T | A16 | G |

多型サイトの数値はmatK遺伝子、trnH-psbA スペーサーおよびtrnQ-trnS スペーサーのそれぞれのINSD登録配列AB060064、AB650455およびAB095323を標準配列として5'末端から数えた位置を示す。

Harada et al. (2018) を改変。

遺伝的多様性

集団遺伝学的各種パラメーターを集団ごとにGenAlEx v. 6.4.1 (Peakall and Smouse 2006) を用いて算出した(表-3)。ヘテロ接合度およびアレリックリッチネスは集団の遺伝的多様性を示す指数として一般的に用いられる。各集団におけるこれらの値を相対的に比較するために標準偏差で標準化し、図-2に示した。両指数とも分布西端の伊是名島および甌島集団では低下していたが、東端の岩井袋ではアレリックリッチネスの低下はあったもののヘテロ接合度は低下していなかった。

表-3 マイクロサテライト11座にもとづく遺伝的多様性

| 集団 | N | N _A | A _R | H _O | H _E | F |
|----------|------|----------------|----------------|----------------|----------------|--------|
| IW | 32 | 39 | 37.0 | 0.580 | 0.533 | -0.077 |
| NK | 23 | 52 | 48.0 | 0.530 | 0.537 | -0.013 |
| OG | 26 | 58 | 52.4 | 0.507 | 0.584 | 0.135 |
| HZ | 31 | 63 | 55.6 | 0.496 | 0.570 | 0.078 |
| TB | 17 | 59 | 58.1 | 0.545 | 0.586 | 0.072 |
| KS | 20 | 61 | 56.8 | 0.509 | 0.560 | 0.111 |
| SR | 23 | 56 | 51.5 | 0.569 | 0.571 | 0.002 |
| MR | 19 | 49 | 46.9 | 0.435 | 0.475 | 0.098 |
| KR | 16 | 45 | 45.0 | 0.494 | 0.499 | 0.016 |
| SY | 36 | 65 | 52.3 | 0.528 | 0.572 | 0.130 |
| SG | 25 | 48 | 43.0 | 0.462 | 0.500 | 0.064 |
| TM | 20 | 49 | 47.0 | 0.550 | 0.563 | 0.013 |
| YS | 19 | 49 | 47.5 | 0.526 | 0.540 | 0.027 |
| NG | 20 | 48 | 46.6 | 0.577 | 0.600 | 0.055 |
| IG+OM+00 | 22 | 60 | 56.5 | 0.558 | 0.567 | 0.024 |
| SD | 20 | 54 | 51.5 | 0.495 | 0.553 | 0.090 |
| TS | 19 | 52 | 49.8 | 0.512 | 0.527 | 0.018 |
| AS | 19 | 58 | 55.7 | 0.574 | 0.584 | -0.015 |
| US | 19 | 50 | 47.9 | 0.488 | 0.501 | 0.006 |
| ST | 19 | 49 | 47.2 | 0.478 | 0.503 | 0.043 |
| NM | 19 | 59 | 56.5 | 0.464 | 0.550 | 0.131 |
| KK | 21 | 42 | 40.6 | 0.481 | 0.447 | -0.101 |
| RY | 18 | 55 | 53.5 | 0.434 | 0.553 | 0.232 |
| IZ | 24 | 35 | 33.7 | 0.330 | 0.377 | 0.078 |
| 平均 | 21.9 | 52.3 | 49.2 | 0.505 | 0.535 | 0.052 |
| 標準誤差 | 0.29 | 0.577 | 1.26 | 0.015 | 0.014 | 0.014 |

N: サンプルサイズ、N_A: 観察されたアレル数、A_R: アレリックリッチネス、H_O: ヘテロ接合度の観察値、H_E: ヘテロ接合度の期待値、F: 近交係数。

Harada et al. (2018) を改変。

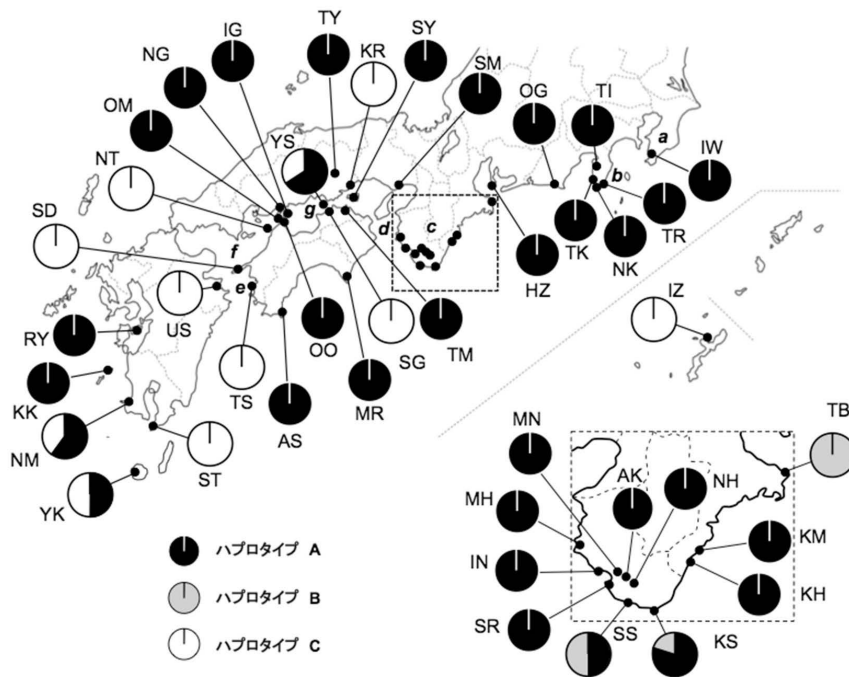


図-1 葉緑体DNAハプロタイプの頻度分布。採集地点は表-1の集団コードによって示した。アルファベットは、a: 房総半島、b: 伊豆半島、c: 紀伊半島、d: 紀伊水道、e: 豊後水道、f: 瀬戸内海、g: 備讃瀬戸を示す。紀伊半島は右下に拡大表示した。Harada et al. (2018) を改変。

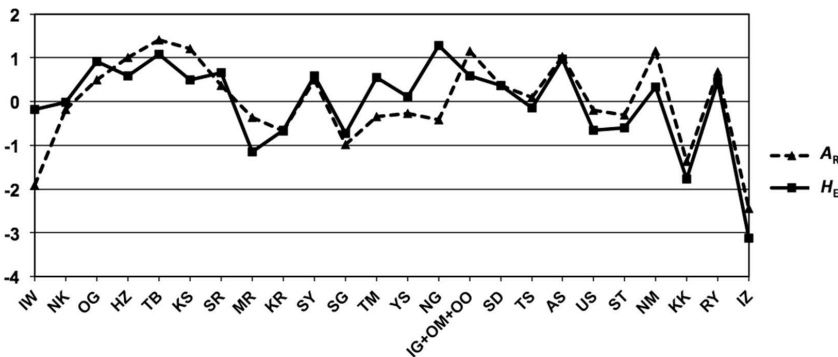


図-2 遺伝的多様性の地理的分布。 A_R : アレリックリッチネス(破線)、 H_E : ヘテロ接合度の期待値(実線)。縦軸はそれぞれを標準偏差で標準化した値を示す。横軸に集団(集団コードで示す)を東から西に並べた。Harada et al. (2018) を改変。

BOTTLENECK v. 1.2 (Piry et al. 1999) を用いて検定した結果、TPM (two-phase model) のもとで岩井袋と長浜で1%レベルで有意なアレル数の減少が検出された。このことはこれらの集団で最近急速な集団サイズの減少があったことを示している。

集団の遺伝構造

集団間の地理的距離と遺伝的分化の間に有意な相関が見られた ($R^2 = 0.3079, P < 0.001$ by the Mantel

test)。また Weir and Cockerham (1984) による F 統計量のうち、 $F_{ST} = 0.097$ で 0 より有意に大きいことが示された (99% CI: 0.081–0.117)。これらのことは日本に分布するウバメガシに空間的遺伝構造が生じていることを示唆している。次に集団間の D_A 距離 (Nei et al. 1983) にもとづいて NJ 系統樹を作成した。ブートストラップ確率は十分に高くはないが、日本のウバメガシが地域的なまとまりを持つ3つのグループに分けられることが

示された。第1のグループは関東-東海、紀伊半島および瀬戸内海の一部集団、第2のグループは南九州と瀬戸内海の一部集団、そして第3のグループは佐多岬、屋久島、甕島、伊是名島などの南九州および沖縄の集団であった(図-3)。

個体レベルの遺伝構造

個体レベルでの集団構造を調べるためSTRUCTURE v. 2.3 (Pritchard et al. 2009) を用いた解析を行った。 ΔK プロットから、最もありそうなクラスターの数(K)は2となり、次いで4となった(Harada et al. 2018, Supplementary Fig. S2)。 $K=2$ および $K=4$ のときのバープロットを図-4に示した。 $K=2$ の時、集団はクラスター1が優占する集団とクラスター2が優占する集団の2つのグループに分けられ、前者には室戸岬以東の東方集団(グループ1)が、後者には足摺岬以西の西方集団(グループ2)が含まれ、瀬戸内海ではグループ1とグループ2に含まれる集団が入り混じる様相が見られた。さらに、葉緑体ハプロタイプとクラスターの間にも極めて明瞭な相関が見られた。すなわち、一部の例外を除いてクラスター1の優占する集団では葉緑体のハプロタイプAが、クラスター2の優占する集団ではハプロタイプCが固定する傾向が見られた。また紀伊半島にのみ見られたハプロタイプBはクラスター1の優占する集団に見られた。 $K=4$ の時、クラスター1はクラスター1aと1bに、クラスター2はクラスター2aと2bに、それぞれ二分された。東端の岩井袋集団はクラスター1aに固定していたが、東方集団の多くの個体ではク

ラスター1aと1bが混ざり合い、東に向かうほどクラスター1bの割合が減少する傾向が見られた。瀬戸内海のグループ1に含まれる集団ではクラス

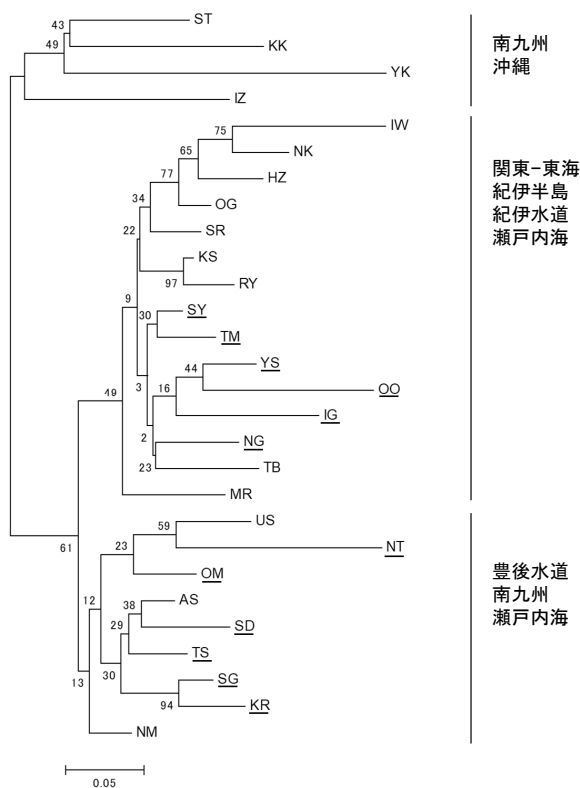


図-3 マイクロサテライトの変異についてNJ法によって作成した系統樹。集団間の遺伝的距離は根井の D_A 距離を用いた。アンダーラインは瀬戸内海集団を示す。枝の分岐上の数値はブートストラップ確率(%)。Harada et al. (2018) を改変。

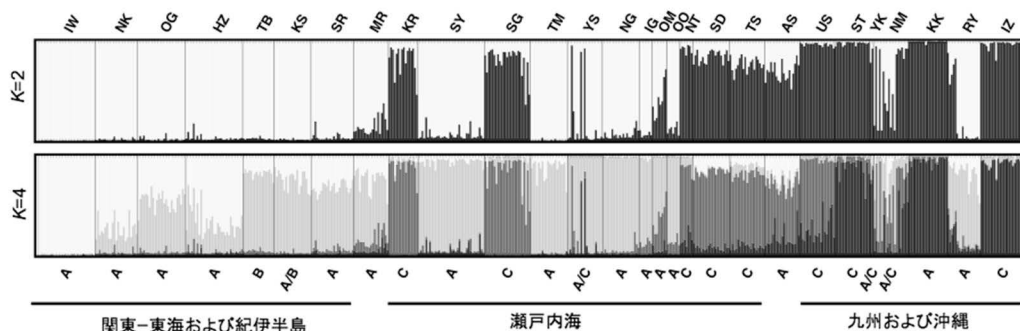


図-4 STRUCTURE解析に基づくバープロット。集団コードを図上に示し、各集団で見られた葉緑体DNAのハプロタイプを図下に示した。各集団を東から西に並べた。 $K=2$ の時の2つのクラスターをそれぞれ、クラスター1(淡色)、およびクラスター2(濃色)とした。 $K=4$ の時の4つのクラスターを淡色からグレースケールに従って、クラスター1a、クラスター1b、クラスター2a、およびクラスター2bとした。各クラスターの F_{ST} 値は、 $K=2$ の時、クラスター1:0.0709、クラスター2:0.0966であり、 $K=4$ の時、クラスター1a:0.1843、クラスター1b:0.1023、クラスター2a:0.1797、クラスター2b:0.1910であった。Harada et al. (2018) を改変。

ター1bにほぼ固定していた。グループ2に含まれる集団では伊是名島、甌島、屋久島および佐多岬でほぼクラスター2bに固定し、瀬戸内海を含むそれ以外の西方集団ではクラスター2aが優占していた。龍ヶ岳では例外的にクラスター1bが優占的であった。これらのグループ分けはNJ系統樹で示されたグループにほぼ一致していた。

ウバメガシの遺伝的多様性

Harada et al. (2018) におけるウバメガシの葉緑体の5領域にわたる塩基多様度(π)は 0.00016 ± 0.00005 (SE) であった。これは同じブナ科のブナ (0.0022 ± 0.00026 , Okaura and Harada 2002) やミズナラ (0.00055 ± 0.00001 , Okaura et al. 2007) などと比べると低い。ウバメガシの核マイクロサテライト11マーカートの24集団の平均の遺伝子多様度(H_E)は 0.535 ± 0.0104 (SE) でこれもブナ (0.839 ± 0.0050 , Hiraoka and Tomaru 2009) やミズナラ (0.724 ± 0.0056 , Ohsawa et al. 2011) などと比べると低い。調べた座が研究によって異なることに注意しつつも、広い分布域を持つ他の日本産樹種と比べると日本におけるウバメガシの種としての遺伝的多様性は低いと言える。

ウバメガシの集団遺伝構造と その由来について

日本への移入時期

STRUCTURE解析によって最も可能性の高いクラスタの数は2となり、優占するクラスタによって日本に分布するウバメガシは2つのグループ、グループ1とグループ2に分けられた(図-4)。クラスタ1が分布域のほぼ全域にわたって見られるのに対し、クラスタ2は紀伊半島から西にしか分布が見られなかった。またクラスタの種類と葉緑体ハプロタイプには強い相関があり、クラスタ1ではハプロタイプAが、クラスタ2ではハプロタイプCがほぼ固定していた。このことはクラスタ1とクラスタ2を持つ個体が混在する屋久島および野間(鹿児島県)で特に顕著で、クラスタ1の優占する個体のハプロタイプはAでクラスタ2の優占する個体のハプロタイプはCであった。クラスタ1とクラスタ2のこの様な

地理的な分化のパターンはそれぞれの祖先集団が異なる時期に独立に日本に移入したことを示唆している。

日本列島はかつてユーラシア大陸陸塊の一部としてその東端に位置していたが、1,500万年くらい前に日本海が広がり始めるとともに、大陸から離れていった(平1990; Osozawa et al. 2012)。しかしながら列島の西側は東シナ海が中期更新世に開けるまでは大陸と陸続きで動植物の移動は可能であったと考えられている(湊・井尻1976)。中期更新世の中国南部の動物相を代表するステゴドンゾウ(*Stegodon orientalis*, Owen)の化石は日本の50万年から30万年前までの間の中期更新世の地層から広く見つかっている(亀井1967)。30万年前に東シナ海が開けて現在の朝鮮半島にまでおよび、これ以降、中国南部からの動植物の移動が途絶えた(平1990)とされるので、この時期までに他の中国南部の動植物と共にウバメガシが陸地化した東シナ海を越えて移入したと考えられる。一方、琉球列島はしばしば地続きとなって中国南部からの多彩な動植物の移入経路となったと考えられているが(木村2002)、このルートは、150万年前に琉球弧がトカラギャップとケラマギャップによって分断されることにより完全に遮断されてしまった(Osozawa et al. 2012)。伊是名島集団が九州南部の集団と共通の葉緑体ハプロタイプを持つこと、また種子島西之表市で130万年前のウバメガシのものが見なされる葉の化石が発見されている(植村1990)ことから、伊是名島集団のウバメガシはトカラギャップが開く前に九州南部から南下したものが遺存した可能性が高い。

$K=4$ におけるクラスタ1aと1bは分布域が重なることからこれらは日本国内にウバメガシが移入した後に分離したものと考えられる。同様にクラスタ2aと2bの分離も日本への移入後に起こったと考えられる。九州南部の屋久島および野間でクラスタ1とクラスタ2を持つ個体が混在したが、葉緑体ハプロタイプはどちらかに置き換わっていないため、この様な混合は比較的新しく、おそらく最終氷期以降分布の拡大に伴って起こったと考えられる。一方、足摺岬と甌島ではクラスタ2が優占的であるが、葉緑体ハプロタイプはAに固定していた。この両集団では異なるクラスタを持つグループの個体の交雑後、氷期に小集団に隔離されたために葉緑体の遺伝子浸透(introgression)が起こったと考えられる。

最終氷期におけるレフュージア

植生分布は気候変動により大きく変化することが知られているが、とりわけ現植生の形成には約2万年前に終わった最終氷期が大きく影響している (Hewitt 2000)。氷期最盛期には日本では6–8°Cの気温の低下があったとされ、このため海水面が80–140 m低下した (太田2001)。ウバメガシの場合もこれによって集団サイズの縮小拡大やこれに伴う集団の分断や融合が起こり、氷期最盛期にはその適地特性から、西日本の太平洋沿岸部のレフュージアに点々と隔離分布していたことが考えられる。K=4の時の各クラスターは地域的にある程度のまとまりを見せることから (図-4)、それらが最終氷期に分断隔離されたレフュージアに由来すると考えても差し支えないだろう。その様にして浮かび上がるのはクラスター1aについては房総半島、クラスター1bは紀伊半島南部、クラスター2aは九州南東部、クラスター2bは南九州となる。氷河期には瀬戸内海は完全に陸地化し、内陸となったためウバメガシの適地ではなくなった可能性がある。現在瀬戸内海に開けている紀伊水道と豊後水道は氷期には備讃瀬戸を分水嶺として、瀬戸内海から東西に流れ出す河川の河口となっていた (太田2001)。紀伊水道と豊後水道ともに両岸の集団で同じクラスター (それぞれ、クラスター1bおよびクラスター2a) を共有する傾向が見られるので、それぞれのレフュージアはこれらの河口域にあった可能性が考えられる。最終氷期が終わると、温暖化に伴う海水面の上昇に伴い、水道が開けてゆき、約8,500年前に現在の備讃瀬戸で最終的に両者が合流した (太田2001)。瀬戸内海のウバメガシ集団は紀伊水道と豊後水道が開けて行くに伴ってレフュージアからの集団が遡行し、広がったものと考えられる。瀬戸内海の島嶼集団ではクラスターが単型化する傾向が見られるが、これは海水により隔てられるために遺伝子交流が妨げられたためと考えられる。南九州では現在の薩摩半島、大隅半島、屋久島および種子島を含む範囲は氷期には陸化し、古屋久半島を形成していたとされる (Tsukada 1983) ので、クラスター2bのレフュージアはここにあったと推測される。ウバメガシの植物体化石は、上記の種子島を除く3地点でいずれも関東および西日本の太平洋沿岸の30–40万年前の地層から発見されている (国立科学博物館2008)。このことは最近数十万年間の氷河時代を通してウバメガシが西日本太平洋岸に定着してい

たことを物語っている。

おわりに

ウバメガシは各地で極めて特徴のある林分を形成し、古木は天然記念物などに指定されている例も多い。採集を通じて見たいくつかの印象深い林分をあげてみると、一つは兵庫県須磨磨公園のもので尾根筋のトレッキングロードに沿って幹径の大きい個体を交えた大きな集団が鶴越 (ひよどりごえ) まで続いている。源平の戦いの時代にもかかわらずあったのかと思われた。また一つは鹿児島県上甕島の集団で、「長目の浜」と呼ばれる幅50 m、長さ数百mにわたって続く礫質の砂州上に純林が形成され、特異な景観を作っている (口絵-24)。この集団の遺伝的多様性はきわめて低く、また葉緑体の遺伝子浸透が生じている点でも特徴的である。岡山県津山盆地にある本山国有林の林分は古くから内陸性のウバメガシ林として注目されていた (竹内1936; 初島1948)。この林分は瀬戸内海から直線距離で45 km離れており、日本では最も内陸にあるものとされている。この集団の由来についてさらに検討が必要であるが、最終氷期以前の残存林分である可能性がある。この集団は構成個体数が少なく、更新も見られないため、十分な保護が必要である。NJ系統樹から天草諸島の龍ヶ岳集団と紀伊半島の串本集団に近縁関係が認められた。龍ヶ岳からさほど離れていない長崎県上五島青方のウバメガシは300年ほど前に紀州の漁民の移住とともに持ち込まれたとされ、県の天然記念物に指定されている (新上五島町観光物産協会2020) が、これが周辺に広がったか、天草列島にも紀州漁民の移住があった可能性が考えられる。この様にウバメガシは、地域の生活や歴史と文化にも深いつながりがあり、多くの自生地地の保全が図られていくことが望まれる。

引用文献

- Clement M, Posada D, Creandll KA (2000) TCS: A computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657–1660
- Denk T, Grimm GW (2009) Significance of pollen characteristics for infrageneric classification and phylogeny in *Quercus* (Fagaceae).

- International Journal of Plant Science 170: 926–940
- 原 正利 (2019) どんぐりの生物学-ブナ科植物の多様性と適応戦略. 京都大学学術出版会, 京都
- Harada K, Dwiyantri FG, Liu H-Z, Takeichi Y, Nakatani N, Kamiya K (2018) Genetic variation and structure of Ubame oak, *Quercus phillyraeoides*, in Japan revealed by chloroplast DNA and nuclear micro satellite markers. *Genes and Genetic Systems* 93: 37–50
- 初島住彦 (1948) 我が国におけるウバメガシの分布に就いて. *生態学研究* 11: 101–106
- 初島住彦・天野鉄夫 (1994) 琉球植物目録. 沖縄生物学会, 西原
- Hewitt, GM (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913
- 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
- Horikawa Y (1972) Atlas of the Japanese flora, Volume 1. Gakken, Tokyo
- 亀井節夫 (1967) 日本に象がいたころ. 岩波新書, 岩波書店, 東京
- 北村四郎・村田 源 (1979) 原色日本植物図鑑・木本編 II. 保育社, 東京
- 木村政昭 (2002) 琉球弧の成立と生物の渡来. 沖縄タイムス社, 那覇
- 国立科学博物館 (2008) 日本産大型植物化石データベース. https://www.kahaku.go.jp/research/activities/project/hotspot_japan/Q-pmf/index?q=1593309311.987 (2020年7月3日 アクセス)
- Liu H-Z, Takeichi Y, Kamiya K, Harada K (2013) Phylogeography of *Quercus phillyraeoides* (Fagaceae) in Japan as revealed by chloroplast DNA variation. *Journal of Forest Research* 16: 361–370
- 湊 正雄・井尻正二 (1976) 日本列島 第三版. 岩波新書, 岩波書店, 東京
- 宮脇 昭・奥田重俊・藤原隆夫 (1994) 改訂新版 日本植生便覧. 至文堂, 東京
- Nei M, Tajima F, Tateno Y (1983) Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of Molecular Evolution* 19: 153–170
- 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
- 太田陽子 (2001) 4-3 海面変化の役割. 米倉伸之・貝塚爽平・野上道夫・鎮西清高編集, 日本の地形I・総説. 90–100. 東京大学出版, 東京
- Okaura T, Harada K (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese Beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity* 88: 322–329
- Okaura T, Quang ND, Ubukata M, Harada K (2007) Phylogeographic structure and late Quaternary population history of the Japanese oak *Quercus mongolica* var. *crispula*. *Genes and Genetic Systems* 82: 465–477
- Osozawa S, Shinjo R, Armid A, Watanabe Y, Horiguchi T, Wakabayashi J (2012) Palaeogeographic reconstruction of the 1.55 Ma synchronous isolation of the Ryukyu Islands, Japan, and Taiwan and inflow of the Kuroshio warm current. *International Geology Review* 54: 1369–1388
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6: 288–295
- Piry S, Luikart G, Cornuet JM (1999) BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity* 90, 502–503
- Pritchard JK, Wen W, Falush D (2009) STRUCTURE ver. 2.3. University of Chicago, Chicago, USA. <http://pritch.bsd.uchicago.edu/> (2017年4月19日アクセス)
- Pu C-X, Zhou S-K, Luo Y (2002) A cladistics analysis of *Quercus* (Fagaceae) in China based on leaf epidermis and architecture. *Acta Botanica Yunnanica* 24: 689–698
- 佐竹義輔・原 寛・亙理俊次・富成忠夫 (1989) 日本の野生植物・木本I. 平凡社, 東京
- 新上五島町観光物産協会 (2020) 新上五島町観光ナビ <https://shinkamigoto.nagasaki-tabinet.com/> (2020年7月3日 アクセス)
- 平 朝彦 (1990) 日本列島の誕生. 岩波新書, 岩波書店, 東京
- 竹内拓四郎 (1936) 津山営林署管内国有林植生の瞥見. *みやま* 9 (3): 22–29
- Tsukada M (1983) Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan. *Quaternary Research* 19: 212–235
- 植村和彦 (1990) 西之表市形之山化石群の発掘調査-第一報. 23–31. 西之表市教育委員会, 西之表
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358–1370
- Xie C-P, Yan F, Fang Y-M (2011) Geographical distribution of *Quercus phillyraeoides* A. Gray. *Tropical Geography* 31: 8–13 (in Chinese with English abstract)
- Yang J, Vázquez L, Chen X, Li H, Zhang H, Liu Z, Zhao G (2017) Development of chloroplast and nuclear DNA markers for Chinese oaks (*Quercus* subgenus *Quercus*) and assessment of their utility as DNA barcodes. *Frontiers in Plant Science* 8: Article 816

27 シイ類 (ブナ科シイ属)

はじめに

ブナ科シイ属 (*Castanopsis*) は高木性の常緑広葉樹であり、主として東アジア東部の暖温帯から東南アジアに分布する。東南アジアを中心に約130種知られており、その大半はクリの様に長い刺をもつ殻斗をつけるが、日本周辺～東アジアに分布するシイ類の果実は小型で殻斗の鱗片は癒着して果実をほぼ包む(山崎・真柴1987a)。日本のシイ類はシイ属の分布の北限にあたり、照葉樹林を構成する主要樹種である。同一個体に雌花と雄花をつける雌雄同株であり、花粉は虫媒で(Yumoto 1987) 開花期には強い香りを発散する。種子散布は主に重力散布であるが、鳥類やげっ歯類など動物の餌となるため、動物の貯食の食べ残しによる散布も行われる。

日本周辺のシイ林においては、*Castanopsis sieboldii* (Makino) Hatus. ex T.Yamaz. et Mashiba と *Castanopsis cuspidata* (Thunb.) Schottky の2種が優占しており、前者にはスダジイ *C. sieboldii* var. *sieboldii* (九州以北に分布) とオキナワジイ *C. sieboldii* var. *lutchuensis* (Koidz.) T.Yamaz. et Mashiba (琉球に分布) が、後者にはツブラジイ(コジイ) *C. cuspidata* var. *cuspidata* (九州以北に分布) とタカサゴジイ *C. cuspidata* var. *carlesii* (Hemsl.) T.Yamaz. (台湾に分布) が認められている(山崎・真柴1987b; 図-1)。現在、YList上では、スダジイ: *C. sieboldii* subsp. *sieboldii*、オキナワジイ: *C. sieboldii* subsp. *lutchuensis* (Koidz.) H.Ohba、ツブラジイ: *C. cuspidata* (Thunb.) Schottky、タカサゴジイ: *C. carlesii* (Hemsl.) Hayata が標準学名となっている。スダジイは九州、四国および本州の海岸部と島嶼に分布し(オキナワジイを含めると沖縄県の八重山諸島まで)、日本海側では新潟県の海岸部と佐渡島、太平洋側では福島県の海岸部を北限とし、ツブラジイは九州、四国の内陸部および関東地方以南の本州を中心に分布している(大場1989)。スダジイは主として海岸沿いに生育し、ツブラジイはスダジイより内陸に生育するといった生態的特性の違いがみられるものの、しばしば同所的に生



図-1 日本周辺におけるシイ類の分布

育する。これらは、葉の表皮組織や堅果によって(山崎・真柴1987a)、あるいは樹皮の縦裂溝や材質(小林・須川1959)などの形態的特徴によって区別することを試みられてきたが、両者の中間型を示す個体が存在する(小林・須川1959; Yamada and Miyaura 2003; 小林2008)ため、区別が容易ではなかった。このように日本のシイ類は分類学的に解明しなければならない問題も含んでいた。

日本のシイ類は照葉樹林を構成する主要な優占樹種であり、日本の照葉樹林の歴史的成立過程を解明する上でも重要な樹木である。日本の生物相は、数万から数百万年前の間に起こった大きな気候変動(氷期から現在の様に比較的温暖な間氷期まで)にともなって、分布域を大きく変化させてきた。そのため照葉樹林の地理的分布や地域構造は、現在の環境条件だけでなく、過去の環境や地史の影響、特に氷期中のレフュージア(逃避地)の影響も強く受けている。現在、暖温帯に生育する照葉樹林に関しては、氷期など寒い時期に検出される花粉試料の量がきわめて少ないことや、そもそも花粉を検出することが困難な分類群(虫媒の植物種等)が多く含まれることから、花粉化石データのみにより詳細な植生変遷を議論することは困難であった。そこで筆者は、DNAマーカー

を用い、種内の遺伝構造から分布変遷を探るといふ分子生物地理学的アプローチによって照葉樹林(特にシイ林)の遺伝的多様性とその歴史的成立過程の解明をめざして研究を行ってきた。

本稿では、これまでに得られた日本のシイ類の遺伝的多様性および遺伝構造について解説するとともに、シイ型照葉樹林の分布変遷の歴史についても考察する。

スダジイとツブラジイ間の遺伝的分化

スダジイとツブラジイについては、形態的には葉の表皮組織に基づく判別が最も有効であり、これによってスダジイ(表皮組織が2層)、ツブラジイ(1層)、雑種個体(表皮組織に1層と2層が混在する)を区別できることが報告されている(小林2008)。スダジイとツブラジイ56集団1349個体について、生葉あるいはシリカゲルによる乾燥葉を葉の先端から約1~2 cmの位置でカットして横断面の切片を作り、光学顕微鏡で葉の表皮組織を観察した。葉の表皮組織の観察は、小林(2008)に倣い、葉の横断面の先端部および主脈周辺の層数判定がまぎらわしい部分を避けて行った。その結果、表皮組織の層数が2層の個体は海岸沿いに、1層の個体は内陸に多くみられた(図-2)。この表皮組織の層数の分布は、スダジイとツブラジイの地理的分布(図-1)とよく合っていた。1つの切片の中に1層と2層の部分混在する個体は、雑種個体と考えられるが、1層個体と2層個体が同所的に存在する6集団で多くみられた。

DNA解析については、日本のシイ類の分布域を広く網羅するよう、スダジイおよびツブラジイ56集団に加え、オキナワジイ6集団および台湾のタカサゴジイ1集団の計63集団1502個体から葉を採取してCTAB法によってDNAを抽出した。まず、葉緑体DNAの種内多型を探索したが、シイの葉緑体DNAの種内変異量はきわめて少なく、琉球地域内には少し多型があるものの、九州以北の地域ではほとんど多型が検出されなかった(Aoki et al. 2016)。照葉樹林構成植物種については、多数の植物種で葉緑体DNAの種内多型のスクリーニングが行われている(Aoki et al. 2003, 2004a)が、これまで分子植物地理学的に解析されてきた高山植物種(Fujii et al. 1996)および夏緑樹林構成植物種(Iwasaki et al. 2006)で検出された種内の変異量と比

べると、非常に低かった(Aoki et al. 2004b)。おそらく、暖温帯域に分布する照葉樹林構成植物種は、氷期中の気温低下の影響を夏緑樹林構成種などよりも強く受け、ボトルネック効果(集団が個体数の著しい減少を経験すると、集団内の遺伝的変異量は減少する)によって種内の遺伝的多様性の多くを失っていると考えられた。そこで、分子進化速度が速いとされている核ゲノム上のマイクロサテライトマーカーを津村義彦博士・上野真義博士の研究グループと共同で開発した。シイ類およびブナ科で共通して使用できるようなEST(Expressed Sequence Tag)に由来するマイクロサテライトマーカー32対(Ueno and Tsumura 2008; Ueno et al. 2008, 2009a, 2009b)を用いて遺伝構造を解析した。

根井の遺伝距離にもとづくデンドログラムを作成したところ、葉の表皮組織の層数が2層の個体の多い集団(スダジイ・オキナワジイ)と1層の個体の多い集団(ツブラジイ・タカサゴジイ)の間に遺伝的分化がみられた(図-3a)。葉の表皮組織に1層と2層の部分混在する個体を含む集団は両者の中間に位置した。また、STRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)を行ったところ、2つの遺伝的クラスターが推定された(図-3b)。それぞれの個体の表皮組織の層数とSTRUCTURE解析により

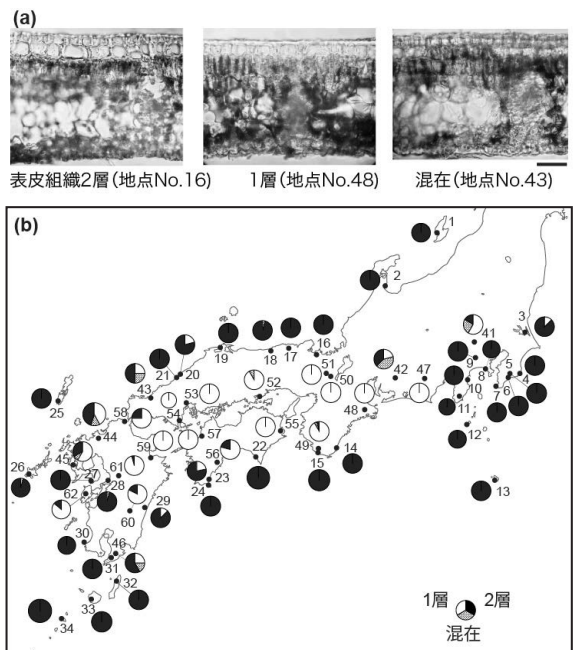


図-2 日本のシイ属における葉の表皮組織の観察結果の例(a)とその地理的分布(b)。(a)のスケールバーは20 μ m、(b)の円の大きさはサンプルサイズに相当する。Aoki et al. (2014)を改変。

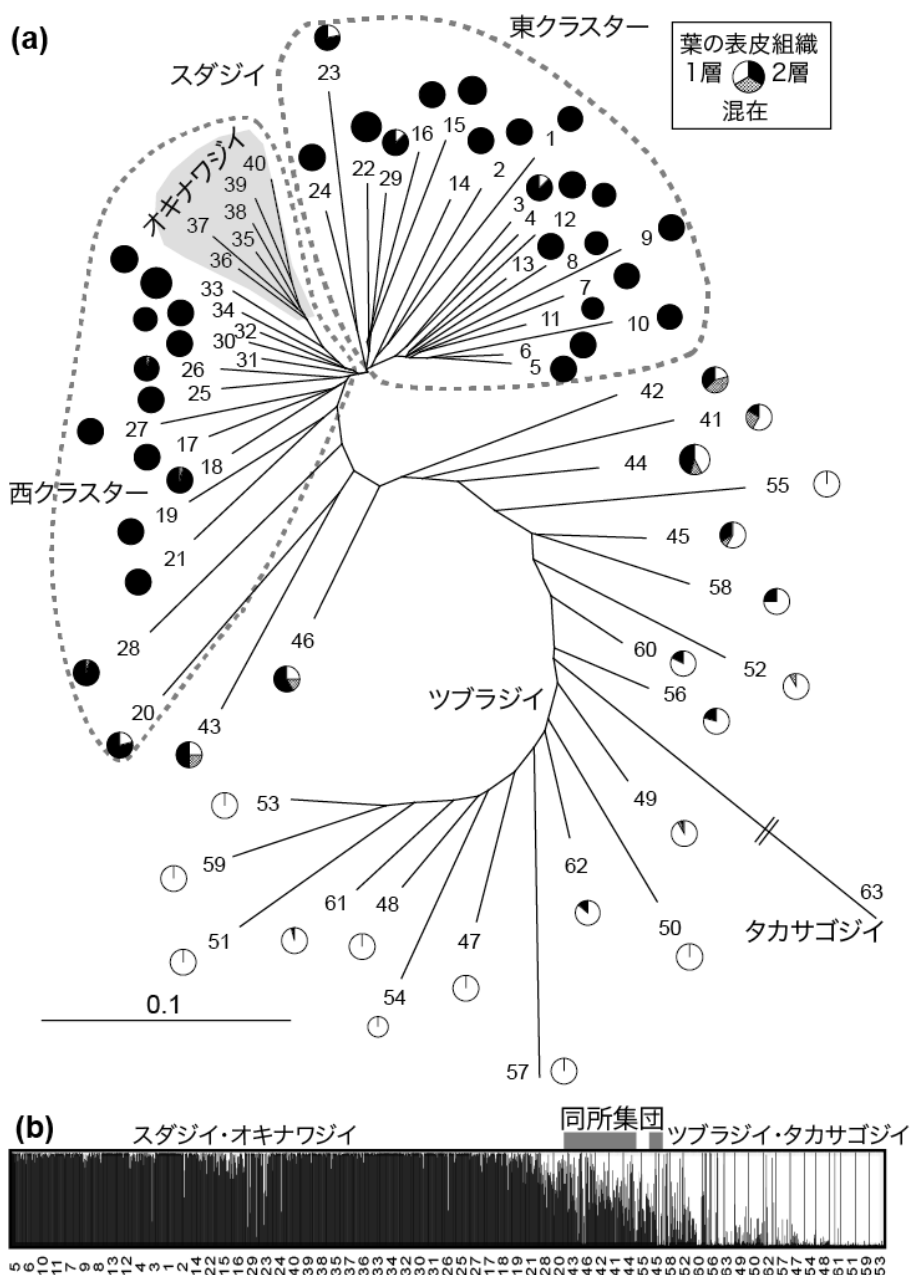


図-3 EST-SSR マーカー32座の多型にもとづくシイ類の遺伝的分化。(a) 根井の遺伝距離にもとづくNJ樹。NJ樹の横の円は、集団内にみられた葉の表皮組織の層数の割合で、円の大きさはサンプルサイズに相当する。(b) STRUCTURE解析のクラスタリングにより推定された2つの遺伝的クラスター。解析個体が2つのクラスターに割りふられた確率を棒グラフで表す。Aoki et al. (2014) を改変。

属した遺伝的クラスターとの間にもはっきりとした対応がみられた (Aoki et al. 2014; 図-3)。すなわち、形態とDNA多型の情報によりスタジイ、ツブラジイ、および両者の交雑個体は区別できることが示された。

スタジイの地理的遺伝構造と遺伝的多様性

根井の遺伝距離にもとづくデンドログラムによると、*C. sieboldii*内では、東クラスターと西クラスター間に遺伝的分化が認められた(図-3)。琉球に生育するオキナワジイはスタジイの西クラスター内に遺伝的にまとまっていた。次に、前章の

解析によってほぼ *C. sieboldii* であると認められた40集団958個体のうち、葉の表皮組織が2層である937個体のみを取り出し、STRUCTURE解析を行った。その結果、琉球(オキナワジイ)、九州～紀伊半島(スダジイ)、紀伊半島～関東(スダジイ)の3つのクラスターに分かれると推定された(図-4)。

スダジイ・オキナワジイの遺伝的多様性について、アレリックリッチネス、レアアレル[頻度1%以下のアレル(対立遺伝子)]の頻度、固有アレル(ある集団でのみみられたアレル)の頻度を計算し、GISプログラムGRASSを用いて地図化した(Aoki et al. 2014)。遺伝的多様性の地理的傾向をみると、琉球地域の集団でこれらすべての遺伝的多様性の値が高い傾向があった(Aoki et al. 2014)。琉球地域の集団で遺伝的多様性や独自性が高いことは、他の動植物種でも報告されている(Toda et al. 1997; Seo et al. 2004; Nakamura et al. 2010)。また琉球地域では、最も寒冷であった最終氷期最盛

期の地層からシイ属の花粉化石が検出されている(黒田1998; 松岡・三好1998)。琉球地域は本州よりかなり南に位置し、氷期中も比較的温暖な気候であったため、集団サイズの急激な減少はおこらず、現在も高い遺伝的多様性を保持していると考えられる。

九州以北の地域では、近畿～四国地域を境にして東地域と西地域間で遺伝的に分化していた(図-4)。また、集団内の遺伝的多様性・独自性は、九州の集団で高い傾向がみられ、これは九州南西部で最終氷期中の地層から照葉樹林構成種の花粉化石がわずかに検出されることと一致する。スダジイで示された日本列島の東西間での遺伝的分化は、暖温帯に生育する多くの動植物種でもみられている(Aoki et al. 2011)。このことから、スダジイは、氷期中の寒冷期には東地域と西地域に分かれて残っていた可能性があり、最終氷期最盛期における花粉化石情報のなかった日本列島の東側地域にもレフュージアがあった可能性が示唆された。ま

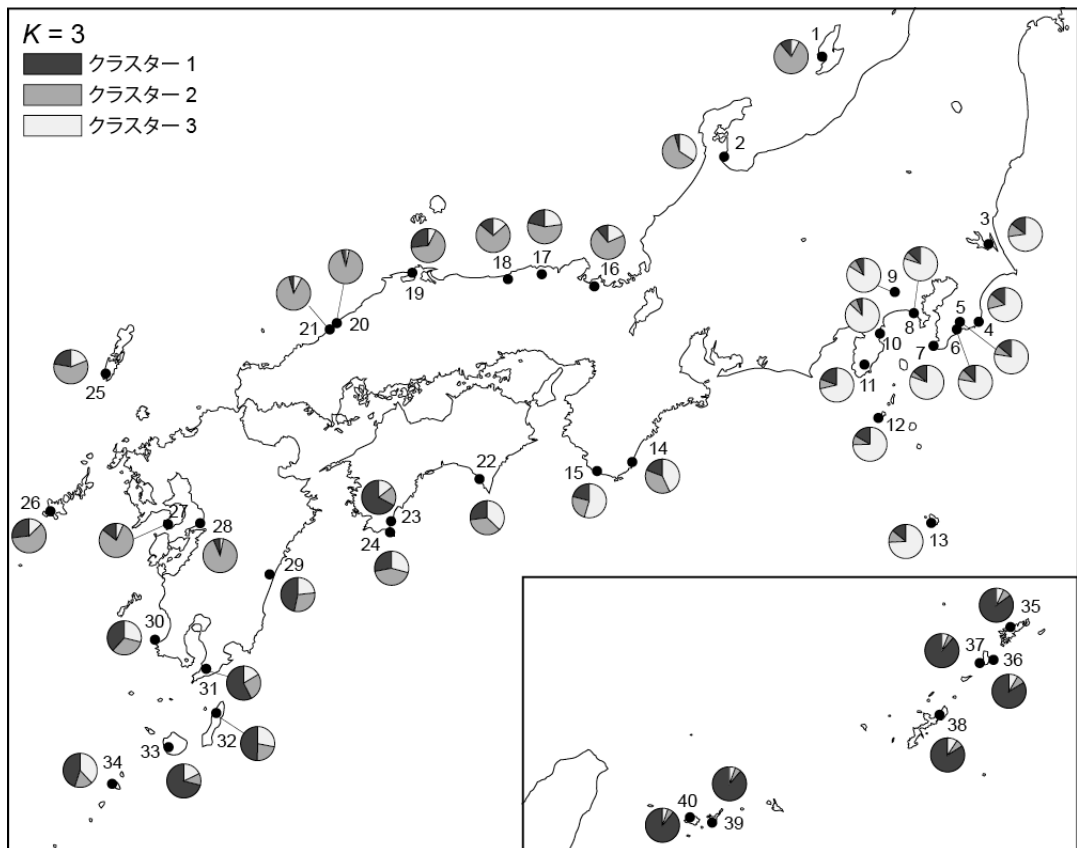


図-4 *Castanopsis sieboldii*(スダジイ、オキナワジイ)におけるEST-SSR多型の地理的分布。STRUCTURE解析のクラスタリングにより推定された3つの遺伝的クラスター。解析個体が3つのクラスターに割りふられた確率を円グラフで表す。Aoki et al. (2014)を改変。

た、日本海側の地域においてSTRUCTURE解析でクラスター2の割合が他の地域よりも高いといった特徴がみられた(図-4)。北陸地域についてはスダジイの日本海側の分布北限にあたり、アレリックリッチネスやレアレル頻度の値は低いが、固有アレレル頻度の値が比較的高かった(Aoki et al. 2014)。日本海側にみられる遺伝的なまとまりについては、モデル解析の章でより詳細な解析を行った。

ツブラジイの地理的遺伝構造と遺伝的多様性

シイ類全体の解析(図-3)によってほぼツブラジイ・タカサゴジイであると認められた17集団392個体のうち、葉の表皮組織が1層である368個体のみを取り出し、STRUCTURE解析を行った。その結果、台湾に生育しているタカサゴジイのクラスターとツブラジイのクラスター2つ、計3つのクラスターに分かれると推定された(Aoki et al. 2014)。また台湾のタカサゴジイは、レアレル頻度、固有アレレル頻度ともにツブラジイよりも高く、日本のツブラジイとは遺伝的に異なることがわかった。ツブラジイ内では、STRUCTURE解析で推定された2つのクラスターに地理的構造は見いだされなかったが、遺伝的多様性は九州地域で最も高かった。九州ではある程度大きな集団が残っていた可能性が高い。

スダジイとツブラジイで遺伝的多様性を比較すると、ツブラジイの方が集団内の遺伝的多様性が全体的に高い傾向があるが、Wilcoxon's signed rank test (Cornuet and Luikart 1996)によると、ほぼすべてのツブラジイの集団で最近ボトルネックを経験していることがわかった(Aoki et al. 2014)。これは、ツブラジイ林はスダジイ林よりも内陸の低地部に分布しているため、人間活動の及ぶ影響が大きく、それによって林の分断化がより進んでいるが、分断化が生じてからの年数は浅く、相対的に高い遺伝的多様性が保持されているためと考えられる。

モデル解析によって推定されたスダジイの歴史の変遷

地理的遺伝構造が明確であったスダジイ・オキナワジイについては、その遺伝構造が生じた歴史

的過程をより詳細に調べるため、氷期から現在までの集団動態(例えばレフュージアの位置や規模、遺伝子流動の有無など)について、複数のモデルを構築して比較検討した。モデルの比較検討は、岐阜県立森林文化アカデミーの玉木一郎博士と共同でABC解析(Approximate Bayesian computation analysis: 近似ベイズ計算)を用いて行った。本解析では、ツブラジイとの交雑の影響をできるだけ無視できるよう、葉の表皮組織が1層である個体(ツブラジイと考えられる)が混在しないスダジイ集団27集団とオキナワジイ6集団、合計33集団のデータを解析に用いた。このデータセットに対し、スルアレレル頻度やアウトライヤー座を再チェックし、ABC解析に適したEST-SSR マーカー27座を用いた。

遺伝構造に地理的クラインがみられる場合は、ベイズ法を基本とするクラスター解析プログラムのうち、STRUCTURE解析よりTESS解析の方が適している(François et al. 2006; Chen et al. 2007; Durand et al. 2009)。そこで、スダジイ・オキナワジイの上記データ33集団においてTESS解析を行った結果、4つの遺伝的に特徴的なまとまりを認識できた(Aoki et al. 2019)。琉球グループ、西グループ(太平洋岸の西側)、東グループ(太平洋岸の東側)、日本海グループの4グループである。この4グループに着目して過去から現在までの集団動態を推定した。これまでの推定気温、植生、出現花粉化石、遺伝子解析等の知見をもとに十分に成立し得るモデルを4つ設定し、コアレセントシミュレーションによってどのモデルが実際に観察されたデータに当てはまりがよいかを推定した。

琉球地域については、最も寒冷であった最終氷期最盛期の地層からシイ属の花粉化石が検出されている(黒田 1998; 松岡・三好 1998)ため、すべてのモデルに共通して琉球グループは最も古くから存在したものとした。

モデル1は、九州以北地域の中で西グループ(太平洋岸の西側)が最も古くから存在し、その後、西グループから東グループ(太平洋岸の東側)や日本海グループへ分布拡大したものである。このシナリオは、九州南部から最終氷期最盛期の照葉樹林構成種の花粉化石が出土することから、九州南部をそのレフュージアとした仮説(塚田 1974)をもとにした。

モデル2は、九州以北地域の中で太平洋沿岸のグループ(西グループおよび東グループ)が最も古

くから存在し、その後、日本海側へ分布拡大したものである。このシナリオは、現在のフロラ・地理的分布や現在と最終氷期間の気温比較等の間接的データに基づき、太平洋沿岸の半島先端部にも最終氷期のレフュージアがあったという仮説(前田1980; 亀井節夫・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ1981; 服部1985, 2002)をもとにした。

モデル3は、琉球グループから九州以北地域へ分布拡大し、東グループ(太平洋岸の東側)から西グループ(太平洋岸の西側)および日本海グループへ分布拡大したものである。このシナリオは、スダジイの堅果を種特異的に食するシイシギゾウムシのミトコンドリアDNAの遺伝的分化の地理的パターン(Aoki et al. 2008)を参考にした。シイシギゾウムシのスダジイへの寄主特異性が高いこと(Aoki et al. 2005)に加え、昆虫では種内多型が非常に多いミトコンドリアDNAの塩基置換情報を用いることができるため、シイシギゾウムシ種内には明瞭な遺伝的構造がみられているため、モデルへ採用した。

モデル4は、TESS解析の結果をもとにしたものである。TESS解析結果によると、西グループおよび日本海グループは、琉球グループと東グループの要素が入り交じっていた(Aoki et al. 2019; 本稿図-4も参照)。そのため、西グループおよび日本海グループは、琉球グループと東グループの遺伝子が混合したことによって生じたと仮定した。

現在の集団サイズはすべて同じと仮定し、移住は最近のものだけを考慮した。マイクロサテライト座の突然変異モデルにはgeneralized stepwise mutation model (GSM; Estoup et al. 2002)を用いた。解析は、各集団からランダムに100個体を取り出して行った。コアレセントシミュレーションについてはfastsimcoal2 (Excoffier and Foll 2011)を用い、モデル選択はRのabcrfパッケージを用いて行った。これらABC解析の詳細についてはAoki et al. 2019を参照されたい。4モデルのうち、モデル1が圧倒的に高い事後確率(0.906)で選択された。したがって、スダジイのマイクロサテライト多型で実際に観察されたデータに当てはまりがよいのは、琉球グループと西グループが最も古くから存在し、その後、西グループから東グループと日本海グループが生じた(図-5)というシナリオであることがわかった。

西グループから日本海グループと東グループが分岐した年代は431世代前と推定された。樹木の

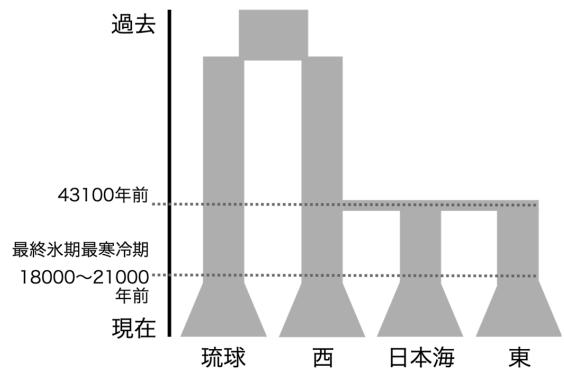


図-5 *Castanopsis sieboldii* (スダジイ、オキナワジイ)において、ABC解析により支持された歴史の変遷のモデル(モデル1)。4つのモデルを構築した中で、モデル1が圧倒的に高い事後確率(0.906)で選択された。琉球グループと西グループが最も古くから存在し、それらが分岐した後、西グループから東グループと日本海グループが分岐した。分岐年代は431世代と推定された。スダジイの1世代を100年とすると、日本海と東グループは43,100年前に西グループから分岐したことになる。Aoki et al. (2019)を改変して作図し直したもの。

世代時間を仮定するのは難しいが、世代時間は繁殖開始年齢と最長寿命の間と仮定するのが適当であり(Petit and Hampe 2006; van Valen 1975)、樹木の世代時間は比較的長いようである。そこでスダジイの1世代を100年と仮定すると、日本海グループと東グループは43,100年前に西グループから分岐したことになる。したがって、これら4つのグループは最終氷期最寒冷期である1.8~2.1万年前には既に成立しており、最終氷期最盛期のレフュージアは、琉球および太平洋岸の西側に加えて、太平洋岸の東側、日本海側にも存在していたことがわかった。各グループの集団サイズの変遷をみると、それぞれ最終氷期から現在までに4倍ほど拡大している。このことからスダジイは、琉球、太平洋岸の西側、東側、日本海側で独自に最終氷期を生き延び、氷期後に暖くなるにつれて個体数を増やしたと考えられる。

おわりに

スダジイにみられた近畿~四国地域を境界とした東西間での遺伝的分化は、暖温帯に生育する他の動植物種でもみられている。例えば、ホルトノキ、カナメモチ、タイミンタチバナ、シイシギゾ

ウムシ、ヒラセノミゾウムシ (Aoki et al. 2011)、タブノキ (瀬尾・村上 2011)、クロマツ (宮田・生方 1994) などである。このことから近畿～四国地域には、複数の生物種において、その遺伝子流動を制限するような、しかも過去から現在にわたって長期間連続して存在するなんらかの障壁が存在する可能性が高い。この地域には、現在、南北に縦断する大きな山脈・溪谷といった物理的障壁になりうる地形は特に認められず、また気温等の環境要因のギャップも東西間にはない。しかし、氷期中に陸化していた瀬戸内海の周辺では乾燥気候のために、マツ科針葉樹が優占 (高原 2011) し、また森林が貧弱であり草原も広がっていたと考えられている (亀井・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ 1981)。そして現在の瀬戸内海沿岸でも比較的乾燥した気候が広がっている。中国・四国地域では、このような過去から現在にわたる乾燥気候が、また、近畿～四国地域間では温暖期に出現した海の存在が、複数の生物種において遺伝子流動を制限する要因となっている可能性が考えられる。

日本海側と太平洋側の地域間での遺伝的分化は他の植物種でもみられている。例えば、スギ (Tsumura et al. 2007)、ブナ属 (Fujii et al. 2002 ; Hiraoka and Tomaru 2009)、ツリバナ (Iwasaki et al. 2012) などである。日本海側の地域はスギの氷期中の花粉化石が検出されており (川村 1977)、スギのレフュージアと推定されている地域でもある。スダジイの集団動態の解析により、スダジイのような照葉樹林構成種のレフュージアも日本海側にはあった可能性が高いが、場所や規模については今後より詳細な調査が必要である。

これらの生物地理学的研究を通して、多数の動植物種について地域ごとに遺伝的多様性のあり方を明らかにすることは、遺伝的多様性の保全や野生植物の移植、街路樹や公園緑化の際の植栽に対しても明確な指針を与えられることを最後に指摘したい (青木・服部 2006 ; 青木・村上 2015 ; 上野・青木 2015)。日本の暖温帯に分布する多くの野生生物種間に共通して東西間に遺伝的分化がみられるという結果は、今後、種内の地域間での遺伝子攪乱等を防ぐ上でも重要な知見であり、日本列島の東西間の遺伝的境界を超えた苗木の移動は控えるべきであると提言できる。

本稿で紹介したシイ類 (スダジイ・オキナワジ

イ・ツブラジイ) の遺伝構造に関する研究は、岐阜県立森林文化アカデミーの玉木一郎准教授、森林総合研究所の上野真義博士、東京都立大学の村上哲明教授、京都大学の加藤真教授、筑波大学の津村義彦教授らとの共同研究として行ったものである。

引用文献

- Aoki K, Suzuki T, Murakami N (2003) Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA among the component species of evergreen broad-leaved forests in Japan. *Journal of Plant Research* 116: 337–344
- Aoki K, Hattori T, Murakami N (2004a) Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA among the component species of evergreen broad-leaved forests in Japan II. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 55: 125–128
- Aoki K, Suzuki T, Hsu T-W, Murakami N (2004b) Phylogeography of the component species of broad-leaved evergreen forests in Japan, based on chloroplast DNA. *Journal of Plant Research* 117: 77–94
- Aoki K, Kato M, Murakami N (2005) Mitochondrial DNA of phytophagous insects as a molecular tool for phylogeographic study of host plants. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 56: 55–69
- 青木京子・服部 保 (2006) 植物地理学の立場から緑化植物の地域性を考える. *ランドスケープ研究* 70: 11–14
- Aoki K, Kato M, Murakami N (2008) Glacial bottleneck and postglacial recolonization of a seed parasitic weevil, *Curculio hilgendorfi*, inferred from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 17: 3276–3289
- Aoki K, Kato M, Murakami N (2011) Review: Phylogeography of phytophagous weevils and plant species in broadleaved evergreen forests: a congruent genetic gap between western and eastern parts of Japan. *Insects* 2: 128–150
- Aoki K, Ueno S, Kamijo T, Setoguchi H, Murakami N, Kato M, Tsumura Y (2014) Genetic differentiation and genetic diversity of *Castanopsis* (Fagaceae), the dominant tree species in Japanese broadleaved evergreen forests, revealed by analysis of EST associated microsatellites. *PLOS ONE* 9: e87429
- 青木京子・村上哲明 (2015) ホルトノキ、バクチノキ、カナメモチ、コシヨウノキ. 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, 96–97,

- 98–99, 108–109, 147–148. 文一総合出版, 東京
- Aoki K, Ueno S, Kamijo T, Setoguchi H, Murakami N, Kato M, Tsumura Y (2016) Detecting east–west genetic differentiation in *Castanopsis* (Fagaceae) on the main islands of Japan and north–south on the Ryukyu Islands, based on chloroplast haplotypes. *Plant Systematics and Evolution* 302: 1093–1107
- Aoki K, Tamaki I, Nakao K, Ueno S, Kamijo T, Setoguchi H, Murakami N, Kato M, Tsumura Y (2019) Approximate Bayesian computation analysis of EST associated microsatellites indicates that the broadleaved evergreen tree *Castanopsis sieboldii* survived the Last Glacial Maximum in multiple refugia in Japan. *Heredity* 122: 326–340
- Chen C, Durand E, Forbes F, François O (2007) Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes* 7: 747–756
- Cornuet JM, Luikart G (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144: 2001–2014
- Durand E, Chen C, François O (2009) TESS version 2.3: free computer program that implements a Bayesian clustering algorithm for spatial population genetic studies.
- Estoup A, Jarne P, Cornuet J-M (2002) Homoplasy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis. *Molecular Ecology* 11: 1591–1604
- Excoffier L, Foll M (2011) fastsimcoal: a continuous-time coalescent simulator of genomic diversity under arbitrarily complex scenarios. *Bioinformatics* 27: 1332–1334
- François O, Ancelet S, Guillot G (2006) Bayesian clustering using hidden Markov random fields in spatial population genetics. *Genetics* 174: 805–816
- Fujii N, Ueda K, Shimizu T (1996) Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA in Japanese alpine plants. *Journal of Phytogeography and Taxonomy* 44: 72–81
- Fujii N, Tomaru N, Okuyama K, Koike T, Mikami T, Ueda K (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematics and Evolution* 232: 21–3
- 服部 保 (1985) 日本本土のシイタブ型照葉樹林の群落生態学的研究. 神戸群落生態研究会報告, 1
- 服部 保 (2002) 照葉樹林の植物地理から森林保全を考える. 種生物学会編, 保全と復元の生物学, 203–222, 文一総合出版, 東京
- Hiraoka K, Tomaru N (2009) Population genetic structure of *Fagus japonica* revealed by nuclear microsatellite markers. *International Journal of Plant Sciences* 170: 748–758
- Iwasaki T, Aoki K, Seo A, Murakami N (2006) Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA among the component species of deciduous broad-leaved forests in Japan. *Journal of Plant Research* 119: 539–552
- Iwasaki T, Aoki K, Seo A, Murakami N (2012) Comparative phylogeography of four component species of deciduous broad-leaved forests in Japan based on chloroplast DNA variation. *Journal of Plant Research* 125: 207–221
- 亀井節夫・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ (1981) 最終氷期における日本列島の動・植物相. 第四紀研究 20: 191–205
- 川村智子 (1977) *Cryptomeria japonica* の分布に関する花粉分析学的研究. 花粉学会要旨集 11: 8–20
- 小林彌一・須川豊伸 (1959) 本邦産クリガシ属樹材の識別に関する研究. 林業試験場研究報告 118: 139–178
- 小林悟志 (2008) 九州南部における葉の表皮組織の形態に基づくツブラジイとスダジイおよび雑種の分布. 植生学会誌 25: 51–61
- 黒田登美雄 (1998) 南西諸島の植生史. 安田喜憲, 三好教夫編, 図説日本列島植生史, 162–175. 朝倉書店, 東京
- 前田保夫 (1980) 縄文の海と森. 蒼樹書房, 東京
- 松岡数充・三好教夫 (1998) 最終氷期最盛期以降の照葉樹林の変遷—東シナ海東部から日本海沿岸を中心として. 安田喜憲・三好教夫編, 図説日本列島植生史, 224–236. 朝倉書店, 東京
- 宮田増男・生方正俊 (1994) クロマツ天然生林におけるアロザイム変異. 日本森林学会誌 76: 445–455
- Nakamura K, Denda T, Kokubugata G, Suwa R, Yang TYA, Peng CI, Yokota M (2010) Phylogeography of *Ophiorrhiza japonica* (Rubiaceae) in continental islands, the Ryukyu Archipelago, Japan. *Journal of Biogeography* 37: 1907–1918
- 大場秀章 (1989) ブナ科. 佐竹義輔, 原 寛, 亙理俊次, 富成忠夫編, 日本の野生植物木本I, 66–78. 平凡社, 東京
- Petit RJ, Hampe A (2006) Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 187–214
- Pritchard JK, Stehens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Seo A, Watanabe M, Hotta M, Murakami N (2004) Geographical patterns of allozyme variation in *Angelica japonica* (Umbelliferae) and *Farfugium japonicum* (Compositae) on the Ryukyu Islands, Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 55: 29–44
- 瀬尾明弘・村上哲明 (2011) DNA情報からみた植物の

- 分布変遷. 高原 光・村上哲明編, 環境史をとらえる技法, 45–58. 文一総合出版, 東京
- 高原 光 (2011) 日本列島とその周辺域における最終間氷期以降の植生史. 高原 光・村上哲明編, 環境史をとらえる技法, 15–43. 文一総合出版, 東京
- Toda M, Nishida M, Matsui M, Wu G-F, Otaii H (1997) Allozyme variation among east Asian populations of the Indian rice frog, *Rana limnocharis* (Amphibia: Anura). *Biochemical Systematics and Ecology* 25: 143–159
- 塚田松雄 (1974) 古生態学 II. 共立出版, 東京
- Tsumura Y, Kado T, Takahashi T, Tani N, Ujino-Ihara T, Iwata H (2007) Genome scan to detect genetic structure and adaptive genes of natural populations of *Cryptomeria japonica*. *Genetics* 176: 2393–2403
- Ueno S, Tsumura Y (2008) Development of ten microsatellite markers for *Quercus mongolica* var. *crispula* by database mining. *Conservation Genetics* 9: 1083–1085
- Ueno S, Taguchi Y, Tsumura Y (2008) Microsatellite markers derived from *Quercus mongolica* var. *crispula* (Fagaceae) inner bark expressed sequence tags. *Genes & Genetic Systems* 83: 179–187
- Ueno S, Aoki K, Tsumura Y (2009a) Generation of Expressed Sequence Tags and development of microsatellite markers for *Castanopsis sieboldii* var. *sieboldii* (Fagaceae). *Annals of Forest Science* 66: 509
- Ueno S, Taguchi Y, Tomaru N, Tsumura Y (2009b) Development of EST-SSR markers from an inner bark cDNA library of *Fagus crenata* (Fagaceae). *Conservation Genetics* 10: 1477–1485
- 上野真義・青木京子 (2015) スダジイ. 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, 114–116. 文一総合出版, 東京
- van Valen L (1975) Life, Death, and Energy of a Tree. *Biotropica* 7: 259–269
- Yamada H, Miyaura T (2003) Geographic occurrence of intermediate type between *Castanopsis sieboldii* and *C. cuspidata* (Fagaceae) based on the structure of leaf epidermis. *Journal of Plant Research* 116: 477–482
- 山崎 敬・真柴茂彦 (1987a) 日本、朝鮮、台湾におけるシイノキ類の分類の再検討 (1). *植物研究雑誌* 62: 289–298
- 山崎 敬・真柴茂彦 (1987b) 日本、朝鮮、台湾におけるシイノキ類の分類の再検討 (2). *植物研究雑誌* 62: 332–339
- Yumoto T (1987) Pollination systems in a warm temperate evergreen broad-leaved forest on Yaku Island. *Ecological Research* 2: 133–145

(青木京子)

28 ウダイカンバ (カバノキ科カバノキ属)

はじめに

カバノキ属 (*Betula* L.) は北半球の主に亜寒帯および温帯北部に広く分布する高木あるいは低木であり (Furrow 1990)、2~12倍体までの倍数性や形態形質の (平行) 進化、近縁種間での雑種形成や浸透交雑により特徴付けることができる (津田 2009)。またそれが故にカバノキ属を提唱したリンネをして現在のハンノキ属複数種もカバノキ属に含めていることから窺い知れるように、カバノキ科樹木の分類には議論も多く、分類法によってはカバノキ属だけで150種以上に識別する報告もある。しかし、実際には30~35種程度に分ける分類体系が一般的に認知されている (De Jong 1993)。我が国には11種が分布している。本稿で紹介するウダイカンバ (*Betula maximowicziana* Regel) は本州中部より北海道までに分布する日本固有種と考えられる。種子およびその翼、葉や尾状花序の形態、樹皮にサリチル酸メチルを含むかどうかなどから、カバノキ属には5つの亜属が提唱されており、ウダイカンバはアジア東南部 (インド、ブータン、タイ、ミャンマー、タイ~中国雲南省など) に固有な *B. alnoides* Buch.-Ham. ex D. Don とともに *Betulaster* 亜属に属するとされてきた (De Jong 1993)。一方、形態を主とした最近の分類ではウダイカンバは *B. alnoides* や他のベトナム、ヒマラヤ周辺に分布する種とともに *Acuminata* 亜属 *Acuminatae* 節に属するとされている (Ashburner and McAllister 2013)。これら分類については議論の余地はあるが、Li et al. (2007) の分子系統学的研究を考慮しても東アジアに分布する *B. alnoides* とウダイカンバが系統的に近いということは確かなようである。またフェノールを用いた系統分類 (Keinänen et al. 1999) や分子系統分類 (Järvinen et al. 2004 ; Li et al. 2007 ; Schenk et al. 2008)、いずれの手法でもウダイカンバは他種とは系統的に分化している。Ashburner and McAllister (2013) はウダイカンバを *Acuminatae* 節としているが節内の他種とも系統的に離れていることも認めている。De Jong (1993) はウダイカンバや

B. alnoides がカバノキ属種形成の初期に他系統から分化し、分布域が局所的なのは過去の寒冷な気候に適応できなかった可能性を指摘している。これについては検証が必要であるが、ウダイカンバを含めたユーラシア大陸のカバノキ属複数種を対象にした集団遺伝学的研究からもウダイカンバの種分化は100万年オーダーであり、カバノキ属の種分化が進む初期に祖先系統から分化した種であることは支持されている (Tsuda et al. 2017)。

ウダイカンバは山間部の肥沃な斜面で大きく枝を広げて生育する、胸高直径1 m、樹高30 mに達する落葉性の高木である (長谷川 2009)。先駆樹種でありながら長命なウダイカンバは日本の代表的有用広葉樹でもある。そのためその生態的および経済的重要性から生態学~林木育種などの観点から様々な研究がおこなわれている [詳細は、長谷川 (2009) の総説を参照]。ウダイカンバは木材利用の面から心材が赤いものをマカンバ (マカバ)、白いものはメジロカンバ (メジロカバ) と呼ばれるため、マカンバ、メジロカンバと心材率の関係やその分布などについての報告が多くある。この形質が遺伝的という報告もあるが (畠山 1992)、他の研究も考慮すると遺伝的要因や立地環境よりも樹齢や生長過程など個体の生活史による影響が大きいと考えられる (長谷川 2009)。これについては発現遺伝子に関する最近の手法を用いることでもう少し詳細がわかるかも知れない。ウダイカンバの最初の遺伝的変異に関する報告は畠山・安達 (1968) による北海道のウダイカンバを対象にした産地試験である。ここでは初期生長に関する形質から道内13産地は3つの地理的グループに分けられ、これら産地間変異と各産地の気候や海拔高などの生態的要因などの関連や、その後の成長量と産地間差の有無などが議論されている。分子マーカーを用いたウダイカンバの遺伝的多様性研究も保全・管理への応用を目的に、林分スケールでの繁殖・更新や遺伝構造 (Goto et al. 2004 ; Uchiyama et al. 2006)、地域スケールでの景観遺伝学的研究 (Tsuda et al. 2010)、そして分布域を網羅した広域スケールでの集団遺伝学的研究 (Tsuda et al. 2004、

2015, 2017 ; Tsuda and Ide 2005, 2010) と様々な地理的スケールで体系的に研究が行われている。本稿ではウダイカンバの広域スケールでの遺伝構造およびその形成要因、歴史について紹介する。

現在の遺伝構造

分布域を網羅し、広域スケールを対象としたウダイカンバの最初の集団遺伝学的研究である Tsuda and Ide (2005) では、両性遺伝する核ゲノム上のマイクロサテライト11座を用いて、分布域を網羅するように採取した23集団1,014個体の遺伝子型を決定し、遺伝的多様性および集団分化について調べた。遺伝的多様性を北海道、東北地方および本州中部の3地域に分けて比較すると、アレリックリッチネスには地域間で有意な違いがみられ、本州中部、東北地方、北海道の順で北に行くほど多様性が下がることがわかった。集団系統樹およびSTRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)から、ウダイカンバは北方系統(北海道～東北地方北部)および南方系統(東北地方南部～本州中部)とこれらの2系統が混合した中間的な遺伝的組成を示す系統(東北地方中南部)の3グループが検出された(図-1)。この結果より、Tsuda and Ide (2005) ではウダイカンバはかつての氷期に2つのレフュージア(逃避地)に逃避し、その後の分布再拡大の際にこれら2系統が東北地方中南部で遭遇し、混合がおこったと考察した。この遺伝構造をより詳細に考察するため、Tsuda and Ide (2010) では北海道2集団を加えた25集団の遺伝構造を母性遺伝する葉緑

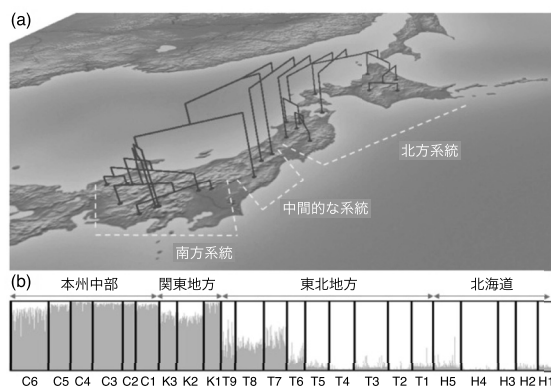


図-1 ウダイカンバ23集団の(a) 集団系統樹および(b) STRUCTURE解析によるクラスタリング。Tsuda and Ide (2005) のデータを改変。集団コード名は図-2に同じ。

体DNA変異をPCR-RFLPを用いて評価した。その結果、ハプロタイプAの北方系統とハプロタイプDの南方系統の2系統が検出され、核DNAと同様の“北—南”のパターンが検出された(図-2 ; Tsuda and Ide 2010)。ハプロタイプAおよびDの分布は非常に明確で、北海道から岩手県岩泉集団まではハプロタイプA、宮城県鳴子集団以南の集団はハプロタイプDで占められていた。また岩泉集団でのみ両ハプロタイプが検出されたが、ハプロタイプAが主要ハプロタイプであったことから、過去の分布変遷で南方系統が北上山地まで北上してきたと考えられる。また岩泉集団および鳴子集団それぞれから集団固有の稀なハプロタイプも検出され、核DNA同様、東北地方中部はウダイカンバの歴史にとって何か特別な地域であることがわかった。特に蔵王や鳴子など東北地方中南部集団は核DNAでは北方系統の要素も混合しているが、葉緑体DNAでは明確に南方系統だったため、北方系統から南方系統への花粉を介した遺伝流動が起こったことを考察した(Tsuda and Ide 2010)。ただし、Hedrick (2005) の供試マーカーの多型性を考慮して標準化した集団分化指数 G'_{ST} は核DNAで0.100なのに対し葉緑体DNAでは0.977であり、他

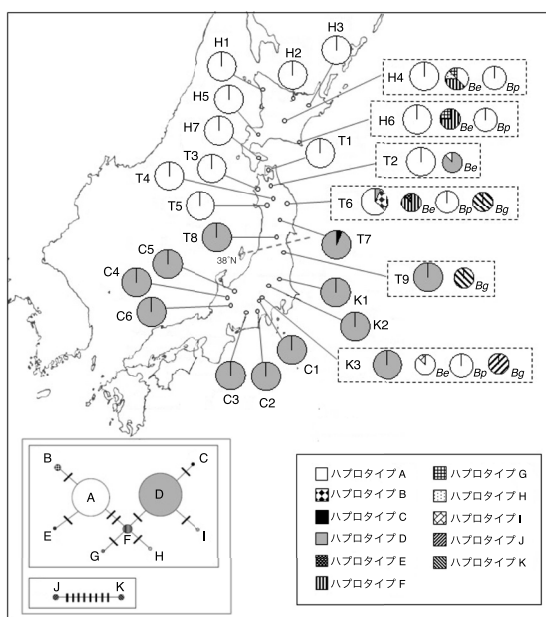


図-2 ウダイカンバ25集団の葉緑体DNAハプロタイプの分布。近縁種も採取した集団は破線で表示。Be、BpおよびBgはそれぞれダケカンバ、シラカンバおよびミズメの結果。左下のネットワークはハプロタイプ間の遺伝的關係を示す。Tsuda and Ide (2010) を改変。

樹種でもみられるように母性遺伝し、種子のみを介して遺伝子拡散する葉緑体DNAの遺伝構造の方が両性遺伝する核DNAよりもはるかに強かった。

過去の分布変遷および北方生残

日本産樹種でも本書4.14や4.22で紹介されているスギやブナなどでは花粉化石など古生態学データも蓄積され、遺伝データと併せて最終氷期最盛期(LGM)以降の分布変遷を議論することが可能である。一方、日本に10種以上分布しているカンバ類では、花粉形態から種を(特にウダイカンバ)識別することは困難であり、さらに各種で異なるニッチを有するために古生態学データからブナやスギのようなLGM以降の分布変遷を詳細に議論することは難しい。そのためウダイカンバの場合、他種にみられる遺伝構造との比較、いわゆる比較系統地理学アプローチが過去の分布変遷を探る上で有効となる。ウダイカンバでみられた東北中南部を境にした“北-南”パターンについて着目すると、同様の遺伝構造パターンは樹木ではハイマツ(*Pinus pumila*, Tani et al. 1996)で、また多くの高山植物でもよくみられている(たとえば, Fujii and Senni 2006; Ikeda et al. 2006)。Fujii and Senni (2006)の高山植物の総説では、これらのパターンは南北2系統が過去の異なる氷期にそれぞれ日本列島を南下したのではないかと考察している。ウダイカンバでもこのような2系統の異なる時期の分布拡大は考えられるが、同じ氷期における2つのレフュージア仮説、どちらがよりそれらしい仮説かは葉緑体DNAの結果からはわからなかった。いずれにせよ、葉緑体DNAでみられた両系統間の突然変異量およびウダイカンバに類似する葉の化石が第三紀(およそ6500~260万年前)の地層から出土していることから、ウダイカンバの葉緑体DNAでみられた遺伝構造は過去に繰り返起こった気候変動と関連した種が辿ってきた長い歴史によるものだろうと考えられる(Tsuda and Ide 2010)。一方、核DNAについては突然変異率の高いマイクロサテライトマーカを用いたこともあり、葉緑体DNAで議論したよりも最近の集団動態を反映していると考えられる。

一般に樹木の現在検出される遺伝構造はLGM以降の分布再拡大と関連付けて考察されてきた。

しかし、最近の遺伝学および古生態学の研究の発展により、北半球ではLGMでも樹木、特に寒冷耐性のあるトウヒ類、マツ類やカンバ類などは従来考えられていたよりもより寒冷な北方地域に生残できたこと、現在の遺伝構造はLGMだけでなく第四紀あるいは第三紀にまで遡る長い歴史により形成されたことなど新知見が新たな定説となりつつある(Magri et al. 2006; Svenning et al. 2008, 津田2010, Tsuda et al. 2015, 2017)。レフュージアの定義については“どこもレフュージア”とならないように注意が必要であるが(岩崎ら2016)、これまで検出されてこなかったかつての氷期における小さなレフュージアはcryptic refugiaあるいはmicro refugiaとして受け入れられている(Provan and Bennet 2008; Parducci et al. 2012; Mee and Moore 2014)。ウダイカンバでも、稀なアレル(対立遺伝子)の多様性についてみると、東北地方北部集団からも本州中部集団と同程度の値が検出されたことから、LGMでもブナやスギなどで従来議論されていたよりもより高緯度の地域に生残したことを考察した(Tsuda and Ide 2005, 2010)。これらの仮説を検証するためにTsuda et al. (2015)では対象集団を48集団に拡大し、さらに詳細な解析を行った。その結果、先行研究でみられた北方系統、南方系統およびその中間系統の他に、東北地方の月山、蔵王連峰や早池峰山などの高標高の山岳地域に特有のクラスターが検出された。また近似ベイズ計算(Approximate Bayesian computation, ABC)を用いて北方系統、東北地方中南部周辺の間系統および南方系統の3グループの集団動態をシミュレーション3シナリオをもとに推定した(図-3; Tsuda et al. 2015)。ここでPop1, 2および3はそれぞれ北方系統、中間系統(東北地方中南部)および南方系統である。その結果、3つのグループへの分化年代はLGM直前の時期によく対応し、北方系統はやはり東北地方以北でも少なくとも最近の氷期には生残していたことが示唆された。また種分布モデル(Elith and Leathwick 2009)を用いたLGMにおけるウダイカンバの分布推定からも、ウダイカンバはより北方でも分布できたことが示された(Tsuda et al. 2015)。ABCの推定における世代時間、世代重複、推定パラメーターの信頼区間などの不確実性については考慮する必要があるが、これらのことから核DNAについては現在検出される遺伝構造はLGMへ向けて気候が寒冷化した頃の集団分化に関係していることが示唆された。興味深いこ

とに、STRUCTURE解析の結果からは東北地方の中間系統は北方・南方両系統の混合により形成されたと考えられたため、シナリオ3の混合モデルの事後確率が最も高いと期待されたが、実際には3系統が同時に分化したというシナリオ2の事後確率が最も高かった。これはSTRUCTURE解析でみられた“混合のような”遺伝構造は遺伝子系図を考慮したシミュレーションでは混合で説明できないということである。集団遺伝学では現在のデータから検出される“混合のような”構造の要因としては、混合だけでなく祖先多型も考慮する必要がある(図-4)。

実際にSTRUCTURE解析などから検出されたデータからそれが混合によるものか、祖先多型によるかを判断するのは難しい(Sousa et al. 2012)。現にSousa et al. (2012)による実験データおよびシミュレーションからも祖先多型により混合構造がつくられることが証明されている。ウダイカンバのパターンについてはより詳細な検討が必要だが、これらの研究を踏まえると、STRUCTURE解析などのクラスタリング法をもとにして過去の集団の混合や二次的遭遇がよく議論されるようになったものの、実際にはそれは祖先多型による可能性もあるため、“クラスタリング法による混合構造=過去の集団の混合”、とすぐに考察することは注意が必要だろう。

葉緑体DNAからみた浸透交雑および祖先多型

ヨーロッパのカバノキ類では一般に浸透交雑が頻繁に起こり、コナラ属などでもみられるように(Petit et al. 2002)、種間で同じ葉緑体DNAハプロタイプが共有されている。このため、ヨーロッパ

のカンバ類では葉緑体DNAでは種の識別はできず、また葉緑体DNAでみる限り、“遠くの同種より近くの異種の方が近縁”という現象がみられる(Palme et al. 2004)。日本のカンバ類でもこのようなパターンがみられるのか、また近縁種との浸透交雑のウダイカンバの遺伝構造への影響をみるために、シラカンバ(*B. platyphylla*: 2倍体)、ダケカンバ(*B. ermanii*: 4倍体)およびミズメ(*B. grossa*: 6倍体)の葉緑体DNA変異も各種複数集団を用いて調べた。その結果、おおまかに分布域を網羅するように採取したシラカンバ4集団はいずれもウダイカンバの北方系統であるハプロタイプAに固定されており、種内変異は検出されなかった。ダケカンバについてハプロタイプAおよびDに加えさらに5つのハプロタイプ(E-I)が検出された。ミズメは2つのハプロタイプ(I, J)が検出され、他

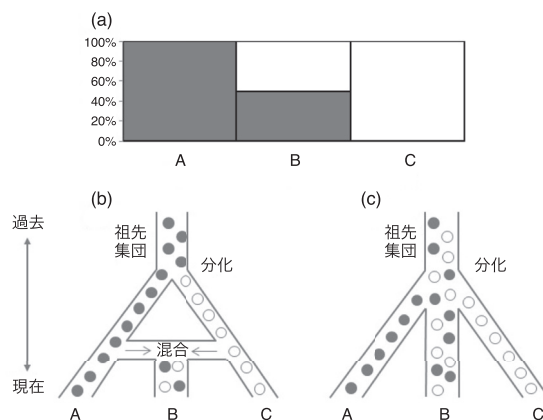


図-4 (a) クラスタリング法でA系統(灰色)、C系統(白色)およびその中間的組成のB系統が検出された場合、その理由としては(b)ある時期にA、C両系統が二次的に遭遇した混合あるいは(c)もともと祖先集団に両系統に起因する変異があったとする祖先多型の2つが考えられる。

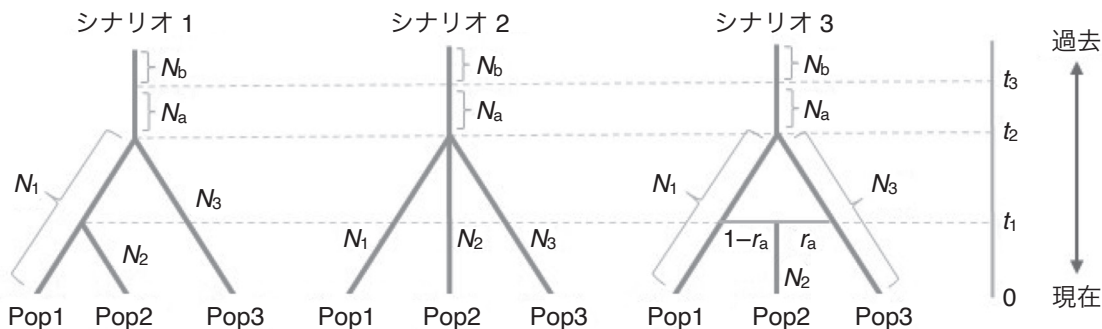


図-3 ウダイカンバのABC解析に用いたシナリオ

3種から検出されたハプロタイプとは遺伝的に大きく分化していた(図-2)。このことからシラカンバとダケカンバについてはウダイカンバとのハプロタイプ共有がみられた。一般に種間でハプロタイプ共有がみられた場合、主に雑種形成および浸透交雑で説明されるが、実際には種が分化する前にすでに変異が存在した祖先多型も忘れてはならない要因である。祖先体型かどうかは祖先的ハプロタイプの推定と種内でのハプロタイプ分布でおおよそ識別できる(Palme et al. 2004)。Watterson and Guss (1977) に従えば、祖先的ハプロタイプはどの種でも主要ハプロタイプで、その分布は種それぞれで異なる。そのため種間で共有されたハプロタイプが稀であったり、ネットワーク図の端に位置する場合は、祖先多型の可能性は低いといえる。また、雑種形成および浸透交雑が頻繁に起こる場合は、主要ハプロタイプも稀なハプロタイプも種間で共有され、またその地理的分布も種間で似たものになると期待される。ヨーロッパのカンバ類でみられた現象はまさにこのパターンである。一方、日本のカンバ類の場合、ハプロタイプAはウダイカンバ、シラカンバおよびダケカンバの3種で検出されたため、祖先的ハプロタイプと考えられるが、その分布は種それぞれで異なった。そのため、ヨーロッパのカンバ類とは対照的に日本のカンバ類の葉緑体DNA変異の分布は地理的要素よりも種の要素の影響が強いことがわかった。実際にヨーロッパのカンバ類では種間に有意な遺伝的分化はみられなかったが(Palme et al. 2004; Maliouchenko et al. 2007)、日本産カンバ類では有意な分化がみられた(Tsuda and Ide 2010)。これらのことから、少なくともウダイカンバについては近縁種との同所的な雑種形成は非常に稀で、葉緑体DNAハプロタイプの種間での共有については祖先多型の可能性も否定はできなかった。しかし、これについてはより詳細な調査が必要だろう。

おわりに

このようにウダイカンバの広域スケールでの現在の遺伝構造は複数の先行研究により核および葉緑体のゲノムが辿ってきた歴史がかなりわかってきた。ウダイカンバでこのような研究を展開してきた背景には森林の公益的機能評価への高まりに関連した、産地を考慮しない広葉樹種苗流通に

対する保全単位や種苗配布区域の設定があった(Tsuda et al. 2004; Tsuda and Ide 2005)。ウダイカンバでみられた広域スケールの遺伝構造は、ウダイカンバが各地域で維持してきた遺伝的多様性の保全・管理に非常に重要な情報である。種の保全単位や種苗配布区域の設定法は線で引くか、距離で制限するかなど議論の余地があるが(津田2010)、ウダイカンバでは少なくとも葉緑体DNAでみられた北-南の系統はそれぞれ異なる保全単位にすべきだろう。これに加え核DNAも考慮すると、その中で距離による制限は有効と考えられる。一方、最近では温暖化に関連して種によっては人為的に種の分布を移動させる assisted colonization (assisted migration, assisted relocation) などの議論もみられる(たとえば、Griffith et al. 1989; McLachlan 2007; 津田2010)。そのため長期的には現在みられる遺伝構造だけでなく、今後の温暖化への分布シフトやそれにとまなうウダイカンバの移住能力、適応などの予測も考慮する必要があるだろう。これについてはゲノムレベルでのより詳細な解析および移住の効果なども考慮した種分布モデルなどを統合して研究していきたいと考えている。

引用文献

- Ashburner K, McAllister HA (2013) The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. Kew Publishing, London
- De Jong PC (1993) An introduction to *Betula*: its morphology, evolution, classification and distribution, with a survey of recent work. In: Hunt D (ed) Proceedings of the IDS *Betula* symposium, 2-4 October 1992, International Dendrology Society, Richmond, UK
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677-697
- Fujii N, Senni K (2006) Phylogeography of Japanese alpine plants: biogeographic importance of alpine region of Central Honshu in Japan. *Taxon* 55: 43-52
- Furlow JJ (1990) The genera of Beturaceae in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 71: 1-67
- Goto S, Tsuda Y, Nagafuji K, Uchiyama K, Takahashi Y, Tange T, Ide Y (2004) Genetic make-up and genetic diversity of sapling populations in *Betula maximowicziana* Regel. Regenerated in scarified patches revealed by microsatellite analysis. *Forest Ecology and Management* 203: 273-282

- Griffith B, Scott JM, Carpenter JW, Reed C (1989) Translocation as a species conservation tool: status and strategy. *Science* 245: 477–480
- 長谷川幹夫 (2009) ウダイカンバ. 日本樹木誌編集委員会編, 日本樹木誌 1, 105–160. 日本林業調査会, 東京
- 畠山末吉 (1992) ウダイカンバの心材率の変異及び直径成長の家系間の変異. 北海道の林木育種 35: 8–12
- 畠山末吉・安達芳克 (1968) 北海道地方におけるウダイカンバの変異 1. 次代群の生長と産地環境との関係及びそのグループ分け. 北海道林業試験場報告 6: 109–135
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- Ikeda H, Senni K, Fujii N, Setoguchi H (2006) Refugia of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) located at high mountains in the Japanese archipelago. *Molecular Ecology* 15: 3731–3740
- 岩崎貴也・阪口翔太・津田吉晃 (2016) 分子系統地理学に生態ニッチモデリングがもたらす新展開と課題. 植物地理・分類研究第 64: 1–15
- Järvinen P, Palmé A, Morales O, Lännpää M, Keinänen M, Sopanen T, Lascoux M (2004) Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear ADH and chloroplast matK sequences. *American Journal of Botany* 91: 1834–1845
- Keinänen M, Julkunen-Tiitto R, Rousi M, Tahvanainen J (1999) Taxonomic implications of phenolic variation in leaves of birch (*Betula* L.) species. *Biochemical Systematics and Ecology* 27: 243–254
- Li J, Shoup S, Chen Z (2007) Phylogenetic Relationships of Diploid Species of *Betula* (Betulaceae) Inferred from DNA Sequences of Nuclear Nitrate Reductase. *Systematic Botany* 32:357–365
- Magri D, Vendramin GG, Comps B, Dupanloup I, Geburek T, Gömöry D, et al. (2006) A new scenario for the quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171: 199–221
- Maliouchenko O, Palmé AE, Buonamici A, Vendramin GG, Lascoux M (2007) Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens*. *Journal of Biogeography* 34: 1601–1610
- McLachlan JS, Hellmann JJ, Schwartz MW (2007) A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology* 21: 297–302
- Mee JA, Moore J-S (2014) The ecological and evolutionary implications of microrefugia. *Journal of Biogeography* 41: 837–841
- Palme AE, Su Q, Palsson S, Lascoux M (2004) Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicated hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana*. *Molecular Ecology* 13: 167–178
- Parducci L, Jørgensen T, Tollefsrud MM, Elverland E, Alm T, Fontana SL, et al. (2012) Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. *Science* 335: 1083–1086
- Petit RJ, Csaikl UM, Bordács S, Burg K, Coart E, Cottrell J, et al. (2002) Chloroplast DNA variation in European white oaks phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management* 156: 5–26
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Provan J, Bennett KD (2008) Phylogeographic insight into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 564–571
- Schenk MF, Thienpont C-N, Koopman WJM, Gilissen LJWJ, Smulders MJM (2008) Phylogenetic relationships in *Betula* (Betulaceae) based on AFLP markers. *Tree Genetics & Genomes* 4: 911–924
- Sousa VC, Beaumont MA, Fernandes P, Coelho MM, Chikhi L (2012) Population divergence with or without admixture: selecting models using an ABC approach. *Heredity* 108: 521–530
- Svenning J-C, Normand S, Kageyama M (2008) Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology* 96: 1117–1127
- Tani N, Tomaru N, Araki M, Ohba K (1996) Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1454–1462
- 津田吉晃 (2009) 分子マーカーを用いたカバノキ属の遺伝構造研究. 林木の育種 230: 25–30
- 津田吉晃 (2010) 森林樹木の遺伝的多様性保全と生態リスク. 日本生態学会誌 60: 349–359
- Tsuda Y, Goto S, Ide Y (2004) RAPD analysis of genetic variation within and among four natural populations of *Betula maximowicziana*. *Silvae Genetica* 53: 234–239
- 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: 3929–3941
- Tsuda Y, Ide Y (2010) Chloroplast DNA phylogeography of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in Japan. *Journal of plant research* 123: 343–353
- Tsuda Y, Nakao K, Ide Y, Tsumura Y (2015) The population

- demography of *Betula maximowicziana*, a cool-temperate tree species in Japan, in relation to the last glacial period: its admixture-like genetic structure is the result of simple population splitting not admixing. *Molecular Ecology* 24: 1403–1418
- Tsuda Y, Sawada H, Ohsawa T, Nishikawa H, Ide Y (2010) Landscape genetic structure of *Betula maximowicziana* in the Chichibu mountain range, central Japan. *Tree Genetics and Genomes* 6: 377–387
- Tsuda Y, Semerikov V, Sebastiani F, Vendramin GG, Lascoux M (2017) Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia. *Molecular Ecology* 26: 589–605
- Uchiyama K, Goto S, Tsuda Y, Takahashi Y, Ide Y (2006) Genetic diversity and genetic structure of adult and buried seed populations of *Betula maximowicziana* in mixed and post-fire stands. *Forest Ecology and Management* 237: 119–126
- Watterson GA, Guess HA (1977) Is the most frequent allele the oldest? *Theoretical Population Biology* 11: 141–160

(津田吉晃)

29 ケシヨウヤナギ (ヤナギ科ヤナギ属)

はじめに

ケシヨウヤナギ *Salix arbutifolia* Pall. は、樹高30 m、直径1 mに達する落葉高木である。幼木の枝や幹がしばしば白蟻を帯び、小枝は繊細で紅に色づくことから、化粧柳と名づけられた(進2009)。萌芽などの栄養繁殖はまれで、ほとんど実生で更新する。雌雄異株で、4月から5月にかけて開花し、花粉は風媒である。数km以上離れた河川間で花粉が散布されている(Hoshikawa et al. 2012)。綿毛の付いた種子は、6月から7月にかけて風によって散布されるが、北海道紋別市では9月まで散布が続く(田崎ら2014)。種子の散布距離は30 kmに達することを示唆する事例がある(川辺・斉藤1994)。種子は、寿命が3週間以内で、水分条件がよければ一昼夜で発芽する。実生が定着する立地は、光条件が非常によく、乾燥が激しい礫質の氾濫原に限られ、すみやかに地下部が伸長し支持・吸水機能を発揮する(本間ら2002)。このため、ケシヨウヤナギは河川の攪乱によって生じた砂礫堆に、優占度の高い一斉林を形成することが多い(Shin and Nakamura 2005)。このような一斉林は、洪水によってしばしば破壊されてしまう(島津2013)。残った林分は、ケシヨウヤナギの成長にともない先駆樹種の若齢林となり、河川の流路が変わり攪乱を受けなくなると遷移後期種からなる群落へ移行する(Nakamura et al. 2007)。よって、河川攪乱の減少は、遷移後期種の増加とケシヨウヤナギの減少をもたらす(横山・島野2014)。ダムによる流量調節や河川改修による攪乱の減少はケシヨウヤナギの減少要因となっており(高木・中村2003; 田崎ら2007)、更新立地の再生を目指すダム放流試験が行われている(柳屋ら2014)。

このような限られた生育立地は、ケシヨウヤナギの分布を特徴づけている。本種は、バイカル湖より東のシベリアから極東にかけて広く分布し、島嶼部ではサハリン、北海道、本州に分布する(図-1a)。日本では、北海道と長野県とに隔離分布する(図-1b)。それぞれの地域でも分布は隔離性を示す(永光2004)。北海道では、分布の中心の

十勝地方から大雪山系によって隔てられた紋別市と、日高山脈によって隔てられた浦河市に分布する(図-1b)。長野県では、分布の中心の上高地から離れた地域にも点在する。

日本の隔離集団の由来と隔離による遺伝構造への影響を知ることは、それらの保全にとって重要である。北海道集団はサハリンまたは千島列島経由で、長野県集団は朝鮮半島経由で由来した、互いに異なる系統なのだろうか。それとも、両者は、日本列島でまとまった集団を成していたが、東北地方での絶滅により隔離されたのだろうか。だとすると、日本列島の祖先集団はどこに起源するのだろうか。日本の隔離集団において、隔離の距離と集団の大きさは遺伝的多様性にどのような影響を与えたのだろうか。これらの疑問に答える前に、ヤナギ属の系統分類を整理しておこう。

ヤナギ属の系統分類

ヤナギ属 *Salix* は過去に3つの属に分けられ、本種はケシヨウヤナギ属 *Chosenia* の唯一の種として扱われていた。Azuma et al. (2000) は、葉緑体 *rbcL* 遺伝子の系統を明らかにし、ヤナギ属が外群(ハコヤナギ属 *Populus* など) から大きく分岐した単系統群であることを示した。さらに、ヤナギ属は大きく2つの系統群に分けられ、ケシヨウヤナギ属とオオバヤナギ *S. cardiophylla* Trautv. & Mey のみが属していたオオバヤナギ属 *Toisusu* はその一方の系統群に含まれることがわかった。そのため、Ohashi (2000) は、ヤナギ属の分類を現在の体系に改訂した。その後も、ヤナギ属の分子系統が研究され(Hardig et al. 2010; Barkalov and Kozyrenko 2014a, b; Lauron-Moreau et al. 2015)、Wu et al. (2015) が核リボゾームの ITS および ETS と葉緑体の複数領域の系統を統合し、系統地理や網状進化を考察した。これらの知見によると、ケシヨウヤナギに最も近縁な種はオオバヤナギであり、両種は、エゾマメヤナギ亜属 *Chamaetia* とバッコヤナギ亜属 *Vetrix* を含む系統群と姉妹群となる。

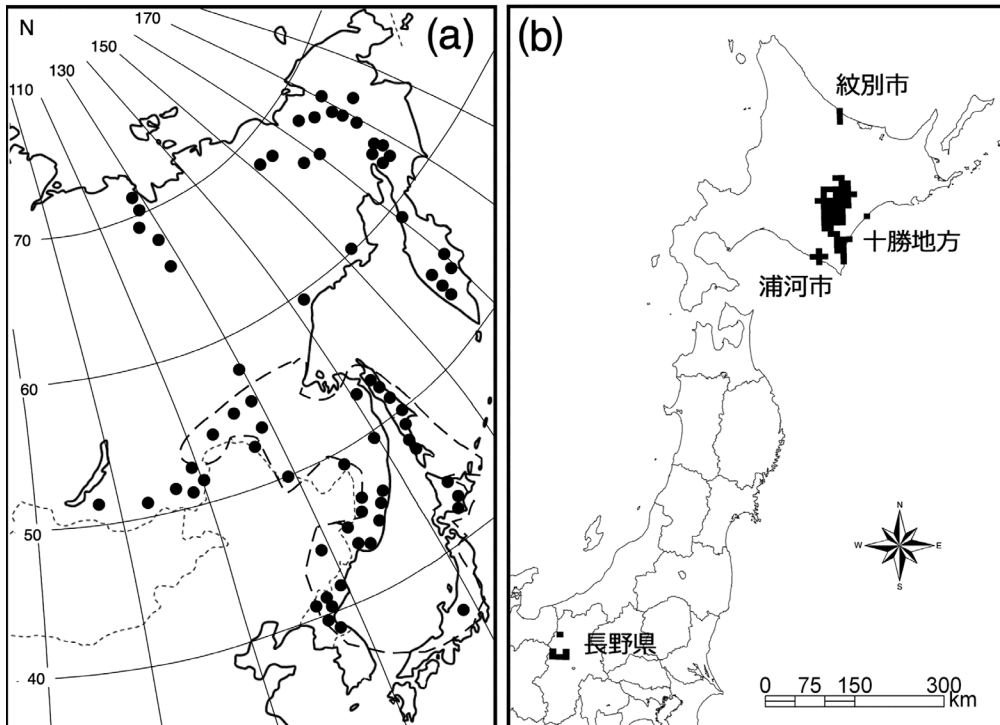


図-1 ケシウヤナギの分布。(a) 東シベリアから極東における分布、点は標本の採集地、破線は近縁種オオバヤナギの分布域。Nagamitsu et al. (2014) を改変。(b) 日本における分布、四角は生育が確認されたメッシュ。永光 (2004) を改変。

ヤナギ属には、二倍体から八倍体までの種が知られており、染色体の基本数は19である (Azuma et al. 2000)。ケシウヤナギは二倍体 ($2n = 38$) である (Azuma et al. 2000)。

葉緑体の地理的遺伝構造

冒頭の疑問に答えるために、Nagamitsu et al. (2014) は、北海道の十勝地方、紋別市、浦河市および長野県、また、日本列島への経由地に近いカムチャッカ、サハリン、沿海州からケシウヤナギの2~13個体の標本を採集した (図-2a)。さらに、外群として、最も近縁なオオバヤナギ、姉妹群のエゾマメヤナギ亜属とバッコヤナギ亜属からそれぞれエゾマメヤナギ *S. nummularia* Andersson とバッコヤナギ *S. caprea* L. の1~2個体の標本を北海道で採集した。これらの標本について、葉緑体 *matK* 遺伝子とその周辺の塩基配列を決定した (図-2c)。

これらのケシウヤナギから8つのハプロタイプが検出された (図-2b)。複数の置換または挿入

欠失によってこれらのハプロタイプは、Aカムチャッカとサハリン、B沿海州、C北海道と長野県、という3つのグループに分けられた (図-2a)。これらのハプロタイプの最節約樹形図において、AとCは最も分化しており、Bはそれらの中間に位置し、外群への分岐はBとCとの間から生じていた (図-2b)。Cの高頻度のハプロタイプは、オオバヤナギと同一のハプロタイプだった (図-2b)。

核遺伝子 *PtAP3* の地理的遺伝構造

葉緑体 *matK* 遺伝子を解析した標本について、*Populus tomentosa* から単離されたBクラス MADS-box 遺伝子 *PtAP3* (Wang et al. 2006) のイントロンの塩基配列を決定した (図-3c)。この遺伝子は単一コピーであり、ケシウヤナギにおける多型サイトは2か所だったので、フェイズを揃えてアレル (対立遺伝子) を特定することができた (永光未発表)。

この遺伝子のケシウヤナギのアレルは3つあり、aとbとは挿入欠失、bとcとは置換に

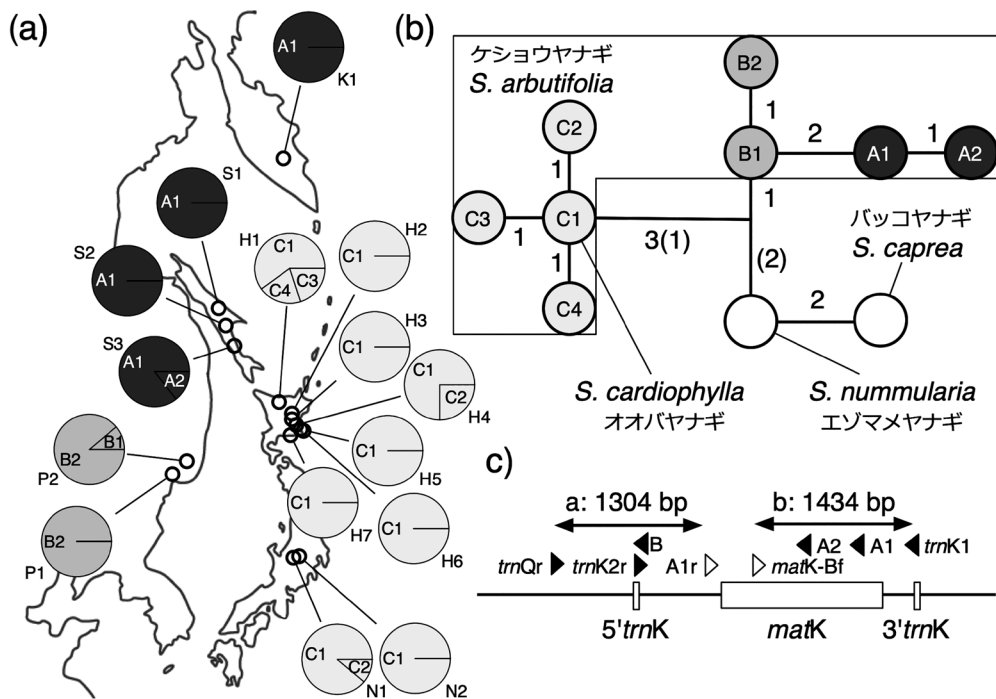


図-2 葉緑体 *matK* 遺伝子とその周辺領域のハプロタイプ。(a) ケシヨウヤナギにおける構成と分布。(b) ケシヨウヤナギとその外群における最節約樹形図、数字は置換数、カッコ内の数字は挿入欠失数。(c) 配列を決定した領域(線分)と使用したプライマー(三角)、エクソン(四角)とイントロン(実線)。Nagamitsu et al. (2014) を改変。

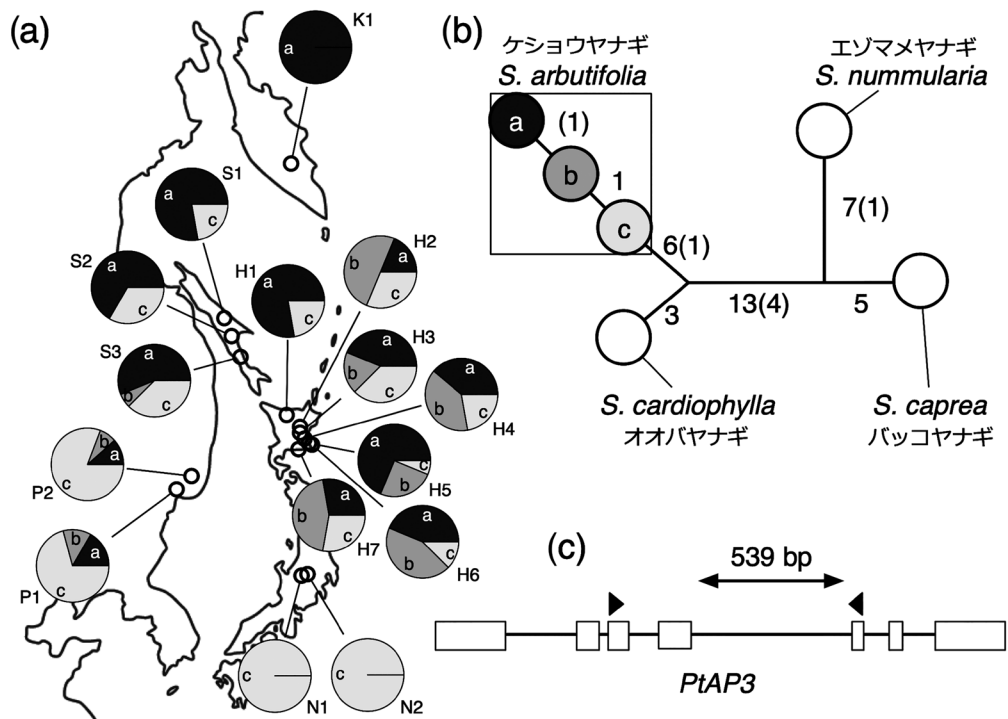


図-3 核 *PtAP3* 遺伝子のイントロンのアレル。(a) ケシヨウヤナギにおける構成と分布。(b) ケシヨウヤナギとその外群における最節約樹形図、数字は置換数、カッコ内の数字は挿入欠失数。(c) 配列を決定した領域(線分)と使用したプライマー(三角)、エクソン(四角)とイントロン(実線)。

よって区別された (DDBJ登録番号: AB530657-AB530659; 図-3b)。これらのアレルの最節約樹形図において、外群 (AB543618-AB543621) への枝はcにつながっていた (図-3b)。したがって、aが派生的で、cが祖先的だと言える。aはカムチャッカとサハリンおよび紋別市、bは十勝地方と浦河市、cは沿海州と長野県で、頻度が高い傾向があった (図-3a)。カムチャッカはa、長野県はcに固定し、紋別市ではaとcだけがみられたが、サハリン、沿海州、十勝地方と浦河市では3つのアレルがみられた (図-3a)。

核マイクロサテライトの地理的遺伝構造

北海道の十勝地方の5集団、紋別市の1集団、浦河市の1集団および長野県の2集団、また、サハリンの3集団および沿海州の2集団から各集団32個体とカムチャッカの2個体について、マイクロサテライト8座の遺伝子型を決定した (Nagamitsu et al. 2014)。遺伝的距離 D_A に基づく近隣結合法によるこれらの集団の樹形図において、十勝地方、サハリン、沿海州の各地域の集団がそれぞれ比較的短い枝の先にまとまり、紋別市、浦河市、長野県の集団が長い枝の先に位置した (図-4a)。浦河市の集団が十勝地方の集団のまとまりに含まれたが、他の枝の間に明瞭な包含関係は認

められなかった (図-4a)。

STRUCTURE解析によるクラスタリングにおいて、8クラスタまで尤度が上昇し、デルタ K により3、4、6クラスタへの分割が示唆された (図-4b)。これらの6クラスタは、カムチャッカおよびサハリン、沿海州、十勝地方の3つの地域の集団と紋別市、浦河市、長野県の3つの隔離地域の集団に対応し、十勝地方の集団と浦河市の集団の間にはクラスタの混合がみられた (図-4c)。4クラスタに集約すると、十勝地方と浦河市の集団および沿海州と紋別市の集団がそれぞれまとまり、3クラスタに集約すると、カムチャッカおよびサハリンの集団が沿海州および紋別市の集団に融合した (図-4c)。

集団間の遺伝的分化度を比べると、長野県の集団とその他の集団との間できわめて高く ($0.20 < G_{ST} < 0.41$)、紋別市または浦河市の集団と長野県を除く他集団との間で比較的高かった ($0.06 < G_{ST} < 0.18$)。サハリン、沿海州、十勝地方の3つの地域の集団の間では、十勝地方は沿海州 ($0.03 < G_{ST} < 0.09$) よりもサハリン ($0.07 < G_{ST} < 0.17$) との間で分化度が高く、サハリンと沿海州との間の分化度 ($0.05 < G_{ST} < 0.08$) はその他のペアの分化度と差がみられなかった。

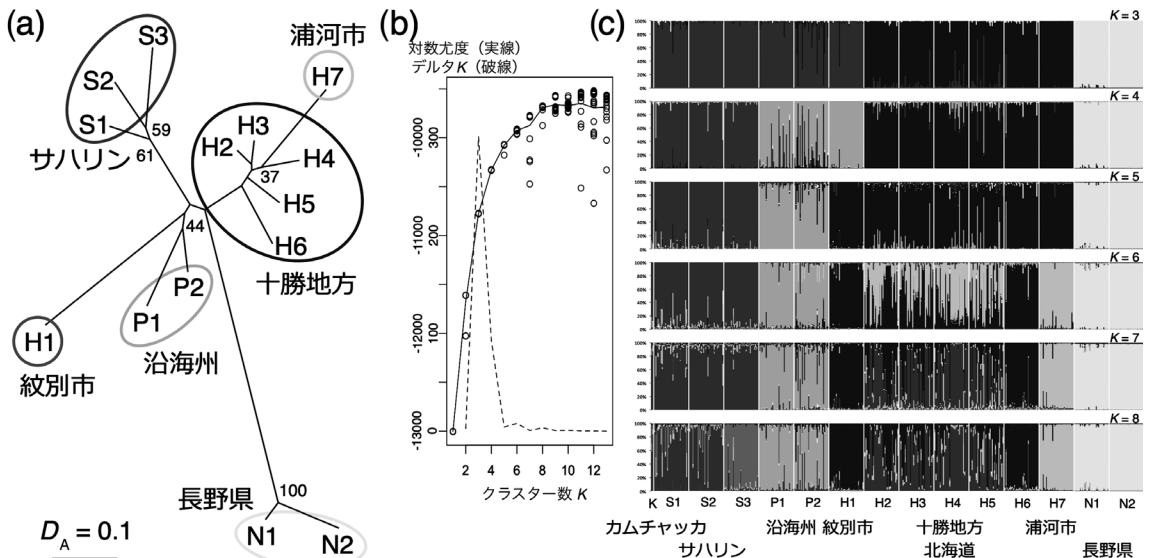


図-4 核マイクロサテライトの変異。(a) 遺伝的距離 D_A に基づく近隣結合法によるケショウヤナギ集団の樹形図。(b) ベイジアンクラスタリングにおける、クラスタ数に伴う対数尤度とデルタ K の変化。(c) クラスタ数3から8までの各集団の個体におけるクラスタ構成のバープロット。Nagamitsu et al. (2014) を改変。

遺伝構造と系統地理

葉緑体 *matK* ハプロタイプの共有から、北海道と長野県のケショウヤナギは、日本列島でまとまった母系集団を成していたが、東北地方での絶滅により隔離されたと考えられる。共有されていたハプロタイプは、最も近縁で、本種との雑種(永光2004)が知られているオオバヤナギと同じだった。よって、種間交雑と戻し交配によってオルガネラゲノムが置換された可能性がある。このような交雑による網状進化はヤナギ属でしばしば生じている(Wu et al. 2015)。一方、核の *PtAP3* 遺伝子とマイクロサテライトでは、北海道と長野県のまとまりを確認することはできない。

葉緑体 *matK* 遺伝子と核 *PtAP3* 遺伝子は、カムチャッカとサハリンで派生的、沿海州で祖先的な変異を示した。よって、気候変動に伴って、ユーラシア大陸の分布域の南部に古いアレルが残り、北部に新しいアレルが広がったと考えられる。核 *PtAP3* アレルの分布は、北海道と長野県で大陸分布域南部に由来するアレルが共有され、北海道へ大陸分布域北部のアレルが移入したことを示唆している。ただし、長野県の集団は、核 *PtAP3* アレルが固定し、核マイクロサテライトが大きく分化しているため、隔離による強い遺伝的浮動を受けたと考えられる。よって、大陸分布域北部のアレルが長野県でみられなかったことは、遺伝的浮動で消失したためかもしれない。一方、核マイクロサテライトの遺伝的分化によると、遺伝的浮動の影響が弱いと思われる十勝地方の集団は、カムチャッカとサハリンよりも沿海州の集団と遺伝的に近く、大陸分布域南部に由来するアレルの頻度が高いことが示唆される。したがって、日本列島のケショウヤナギは、ユーラシア大陸の分布域の南部に起源し、北部からの移入を受けたと想像される。この仮説の検証には、大陸の分布域の多数の標本による地理的遺伝構造の解明と、多数の遺伝子座のコアレスセント解析による集団履歴の解明が有効である。

核マイクロサテライトの解析から、浦河市の集団と十勝地方の集団との間には遺伝子流動が示唆される。ケショウヤナギの花粉と種子の風散布は長距離に達するので(川辺・斉藤1994; Hoshikawa et al. 2012)、日高山脈を越えて花粉と種子が飛んでいるのかもしれない。核 *PtAP3* アレルの構成はサハリンと紋別市との間で類似し、核マイクロサ

テライトはユーラシア大陸とサハリンの集団に紋別市の集団がクラスタリングされた。これらの結果は、北海道のオホーツク海側と宗谷海峡を渡ったサハリンとの間の遺伝子交流を示唆する。しかし、遺伝的浮動によって偶然に遺伝的類似性が生じた可能性も否定できない。

隔離分布と遺伝的多様性

日本列島の隔離集団において、隔離の距離と集団の大きさは遺伝的多様性に大きな影響を与えていた(Nagamitsu et al. 2014)。日本列島の分布の中心である十勝地方の集団 ($4.71 \leq A_R \leq 6.43$, $0.587 \leq H_E \leq 0.709$) に比べて、紋別市の集団の遺伝的多様性は同じ程度だったが ($A_R = 4.86$, $H_E = 0.607$)、浦河市の集団の遺伝的多様性は低く ($A_R = 2.86$, $H_E = 0.523$)、長野県の上高地と波田町の集団の遺伝的多様性はきわめて低かった ($1.71 \leq A_R \leq 3.29$, $0.217 \leq H_E \leq 0.362$; 表-1)。長野県では、波田町において遺伝的多様性が特に低く、固定指数も正となった ($F_{IS} = 0.278$; 表-1)。ステップワイズ突然変異モデルを仮定してボトルネック検定をすると、浦河市と長野県波田町で瓶首効果が検出された ($P \leq$

表-1 ケショウヤナギの集団の遺伝的多様性

| 集団 | 地域 | 地方 | 遺伝的多様性 | | 固定指数 | ボトルネック 検定(SMM) ^a |
|----|------|------|--------|-------|--------|--------------------------------|
| | | | A_R | H_E | | |
| S1 | サハリン | | 6.71 | 0.668 | 0.012 | 0.014 def |
| S2 | サハリン | | 8.14 | 0.648 | -0.027 | 0.020 def |
| S3 | サハリン | | 6.57 | 0.686 | -0.007 | 0.422 def |
| P1 | 沿海州 | | 7.71 | 0.721 | 0.025 | 0.098 def |
| P2 | 沿海州 | | 9.57 | 0.753 | -0.001 | 0.125 def |
| H1 | 北海道 | 紋別市 | 4.86 | 0.607 | 0.003 | 0.527 ex |
| H2 | 北海道 | 十勝地方 | 5.86 | 0.661 | 0.085 | 0.010 def |
| H3 | 北海道 | 十勝地方 | 6.29 | 0.655 | 0.046 | 0.037 def |
| H4 | 北海道 | 十勝地方 | 6.00 | 0.643 | -0.058 | 0.004 def |
| H5 | 北海道 | 十勝地方 | 6.43 | 0.709 | 0.031 | 0.014 def |
| H6 | 北海道 | 十勝地方 | 4.71 | 0.587 | 0.115 | 0.191 def |
| H7 | 北海道 | 浦河市 | 2.86 | 0.523 | 0.021 | 0.020 ex |
| N1 | 長野県 | 上高地 | 3.29 | 0.362 | -0.026 | 0.039 def |
| N2 | 長野県 | 波田町 | 1.71 | 0.217 | 0.278 | * 0.063 ex |

A_R : 32個体におけるアレリックリッチネス、 H_E : ヘテロ接合度、 F_{IS} : 固定指数。

*: 統計的に有意に正。

^a ステップワイズ突然変異モデル(SMM)を仮定したボトルネック検定のP値。def: 実際のヘテロ接合度がアレル数から期待されるヘテロ接合度よりも不足、ex: 超過。

Nagamitsu et al. (2014) を改変。

0.063 ; 表-1)。

紋別市と浦河市に比べて長野県は十勝地方からの隔離の距離が大きい(図-1b)。そして、隔離の距離とともに遺伝的多様性は減少した。長野県では、上高地よりも波田町で集団サイズが小さい(横山・島野2014)。そして、集団サイズが小さいと遺伝的多様性は低かった。これらの結果は、遺伝的浮動の効果をサポートする。紋別市で、集団が隔離されているにもかかわらず遺伝的多様性が低下しなかった理由は、サハリンとの遺伝子交流の可能性もありうるが、よくわからない。長野県波田町では、梓川のダムや護岸の設置やハリエンジュの侵入によってケショウヤナギ群落が衰退している(横山・島野2014)。そのため、集団内の異質性と近親交配の増加によってホモ接合の頻度が過剰になったのかもしれない。

おわりに

隔離分布する種は、その系統や集団の歴史について想像をかきたてる。そこには、長距離散布や分布変遷、地域絶滅などの劇的なドラマが秘められている。日本列島には、北方や高山の植物によくみられる北海道と中部山岳との間の隔離分布だけでなく(Fujii and Senni 2006 ; Ikeda et al 2012)、さまざまな地域間で隔離分布がみられる。隔離集団は、遺伝的浮動だけでなく自然選択による局所適応が生じやすい(Ikeda et al 2009)。ただし、隔離集団における強い遺伝的浮動は、系統の復元や選択の検出を難しくするので、注意が必要である。特徴的な生育立地と分布様式を持つケショウヤナギは、その地理的遺伝構造に隔離分布種の特徴を示している。

引用文献

- Azuma T, Kajita T, Yokoyama J, Ohashi H (2000) Phylogenetic relationships of *Salix* (Salicaceae) based on *rbcl* sequence data. *American Journal of Botany* 87: 67–75
- Barkalov VY, Kozyrenko MM (2014a) Phylogenetic relationships of *Salix* L. subg. *Salix* species (Salicaceae) according to sequencing data of intergenic spacers of the chloroplast genome and ITS rDNA. *Russian Journal of Genetics* 50: 828–837
- Barkalov VY, Kozyrenko MM (2014b) Phylogenetic analysis of the Far Eastern *Salix* (Salicaceae) based on sequence data from chloroplast DNA regions and ITS of nuclear ribosomal DNA. *Botanica Pacifica* 3: 3–19
- 本間雅枝・矢島崇・菊池俊一(2002)ケショウヤナギ・オオバヤナギ・ドロノキ稚樹の器官量配分と地下部形態. *日本林学会誌* 84: 41–44
- Fujii N, Senni K (2006) Phylogeography of Japanese alpine plants: Biogeographic importance of alpine region of Central Honshu in Japan. *Taxon* 55: 43–52
- Hardig TM, Anttila CK, Brunsfeld SJ (2010) A phylogenetic analysis of *Salix* (Salicaceae) based on *matK* and ribosomal DNA sequence data. *Journal of Botany* 2010: 1–12
- Hoshikawa T, Nagamitsu T, Tomaru N (2012) Effects of pollen availability on pollen immigration and pollen donor diversity in riparian dioecious trees (*Salix arbutifolia*). *Botany* 90: 481–489
- Ikeda H, Carlsen T, Fujii N, Brochmann C, Setoguchi H (2012) Pleistocene climatic oscillations and the speciation history of an alpine endemic and a widespread arctic-alpine plant. *New Phytologist* 194: 583–594
- Ikeda H, Fujii N, Setoguchi H (2009) Molecular evolution of phytochromes in *Cardamine nipponica* (Brassicaceae) suggests the involvement of *PhyE* in local adaptation. *Genetics* 182: 603–614
- 川辺百樹・斉藤新一郎(1994)十勝地方におけるケショウヤナギの新産地. *ひがし大雪博物館研究報告* 16: 85–86
- Lauron-Moreau A, Pitre FE, Argus GW, Labrecque M, Brouillet L (2015) Phylogenetic relationships of American willows (*Salix* L., Salicaceae). *PLoS One* 10:e0121965
- 永光輝義(2004)日本の絶滅危惧樹木シリーズ(10)ケショウヤナギ. *林木の育種* 210: 36–38
- Nagamitsu T, Hoshikawa T, Kawahara T, Barkalov VY, Sabirov RN (2014) Phylogeography and genetic structure of disjunct *Salix arbutifolia* populations in Japan. *Population Ecology* 56: 539–549
- Nakamura F, Shin N, Inahara S (2007) Shifting mosaic in maintaining diversity of floodplain tree species in the northern temperate zone of Japan. *Forest Ecology and Management* 241: 28–38
- Ohashi H (2000) A systematic enumeration of Japanese *Salix* (Salicaceae). *Journal of Japanese Botany* 75: 1–41
- 島津 弘(2013)梓川上流、上高地徳沢-明神間の河道における年々の地形変化と環境多様性の形成. *地学雑誌* 122: 709–722
- 進 望(2009)ケショウヤナギ. *日本樹木誌編集委員会編, 日本樹木誌* 1, 275–286. *日本林業調査会, 東京*
- Shin N, Nakamura F (2005) Effects of fluvial geomorphology

- on riparian tree species in Rekifune River, northern Japan. *Plant Ecology* 178: 15–28
- 高木麻衣・中村太士 (2003) ダムによる流量調節が河畔林に及ぼす影響について—北海道札内川の事例. *日本林学会誌* 85: 214–221
- 田崎冬記・安藤由里子・石田洋一・丸山純孝・内田泰三 (2007) 河川改修がケシヨウヤナギ (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts.) の更新地に及ぼす影響. *日本緑化工学会誌* 33: 33–36
- 田崎冬記・折戸由里子・斎藤新一郎・丸山純孝・野嶽秀夫・越後 貞 (2014) 渚滑川水系と十勝川水系のケシヨウヤナギ結実時期の違いについて. *日本緑化工学会誌* 40: 277–280
- Wang D, Zhang Z, An X, Li S, He C (2006) Cloning of an *APETALA3* homologous gene (*PtAP3*) from *Populus tomentosa* and genetic transformation of its sense and anti-sense constructs in tobacco. *Frontiers of Forestry in China* 1: 404–412
- Wu J, Nyman T, Wang D-C, Argus GW, Yang Y-P, Chen J-H (2015) Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): Delimitation, biogeography, and reticulate evolution. *BMC Evolutionary Biology* 15: 31
- 柳屋圭吾・柿沼孝治・武田淳史・泉 典洋 (2014) 札内川ダム放流実験によるヤナギ類稚樹の流失特性に関する観測. *土木学会論文集B1 (水工学)* 70: I-13631368
- 横山雄一・島野光司 (2014) 梓川下流域におけるケシヨウヤナギの生育立地と群落動態. *植生学会誌* 31: 119–128

(永光輝義)

30 モモタマナ (シクンシ科モモタマナ属)

はじめに

モモタマナ (*Terminalia catappa* L.) はアフリカ、オーストラリア北部、ニューギニア、東南アジア、ミクロネシアなど熱帯地域に広く分布する樹木で、日本では琉球列島と小笠原諸島に分布する。海岸林の主要構成樹種であり、樹高25 m、胸高直径1 mに達する。雌雄同株で、穂状花序をつけ、花序の先端に雄花を、基部に雌花あるいは両性花を咲かせる(佐竹ら1989)。花粉はハチやハエなどの昆虫によって散布される(Abe 2006)。果実は3–6 cmと大型で、果皮が繊維質であるために海水に浮かんで漂流する(佐竹ら1989)。果実は少なくとも3カ月以上海水に浮く能力があることが報告されている(Nakanishi 1988)。種子は海流だけでなく、果実食のオオコウモリによっても散布される(Stow 2008)。小笠原諸島では絶滅が危惧されるオガサワラオオコウモリの利用が確認されている(Inaba et al. 2004)。熱帯地域では庇陰樹として栽培され、果実は食用可能で落花生に似て美味しい。本種の林冠下では、海岸域で猛威を振るウランタナなどの侵略的外来種が繁茂しなくなるため、小笠原諸島では海岸林の在来自然植生の回復に欠かせない樹種の1つであり、植栽のための遺伝的ガイドラインが作成されている(吉丸ら2015)。本稿ではガイドラインの元となったデータを用いて詳細な解析を行ったSetsuko et al. (2017) を引用しながら、モモタマナの遺伝的多様性や地理的遺伝構造について解説する。

モモタマナの遺伝的多様性と地理的遺伝構造

小笠原群島の聳島列島、父島列島、母島列島の22集団から集団あたり12–61個体、合計673個体を対象とし(図-1)、核マイクロサテライト10座の遺伝的多様性(遺伝子多様度とアレリックリッチネス)を調べた。遺伝的多様性は集団間で有意差はなく、島のサイズに関わらず同程度の多様性を維持していることが示された(表-1)。上記の

22集団から合計75個体を選び、葉緑体遺伝子の *trnL-F*、*petL-psbE*、*rpl32-trnL* の3領域のシーケンス2,472–2,491 bpを取得した。その結果、小笠原諸島内では *rpl32-trnL* に19 bpの挿入欠失があるのみで、2つの葉緑体ハプロタイプ(A、B)しか検出されなかった。小笠原諸島において変異が検出されなかった *trnL-F*、*petL-psbE* の2領域は、中国ヒマラヤ地域に固有な *Terminalia franchetii* Gagnep. で12個の葉緑体ハプロタイプが検出されている(Zhang et al. 2011)。予想通り海洋島の小笠原諸島では遺伝的変異が小さかった。

最近のボトルネックの有無をプログラム Bottleneck (Piry et al. 1999) を用いて調べた。ボトルネックは小さな島の集団で生じていると予想されたが、主に父島の集団で生じていた(表-1)。父島は1830年代に人間が居住を始めて以来最も開拓された島であり、モモタマナ集団で検出されたボトルネックは、開発などの人為的な影響によるものと考えられた。

遺伝構造の推定には、共通祖先を持つ遺伝子プールを推定するSTRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)を用いた。小笠原諸島のように複数の列島からなり、島間の距離にばらつきがあり、集団間の遺伝子流動量に差が生じやすい地域では、遺伝的クラスターが階層的に分化している可能性がある。そのため、遺伝的クラスター数は対数尤度の変化量を示す ΔK (Evanno et al. 2005)と、対数尤度が頭打ちになるクラスター数の2つを用いて評価した。 ΔK による最適な遺伝的クラスターの数は2、対数尤度による最適な遺伝的クラスター数は7となった(図-2a, b)。まず、 $K=2$ の場合は、「聳島・父島列島」と「母島列島」の2つの遺伝的クラスターに分けられた(図-2c)。一方、葉緑体ハプロタイプの地理的分布は、ハプロタイプAは小笠原諸島全体に、ハプロタイプBは母島列島でのみ観察され(図-3)、核マイクロサテライト遺伝子と同様の構造がみられた。聳島列島と父島列島が遺伝的に類似し、母島列島で異なる傾向は、海流によって分散する他の動植物、オガサワラトカゲ(Hayashi et al. 2009)、カタマイマイ(Chiba 2002)、タコノキ

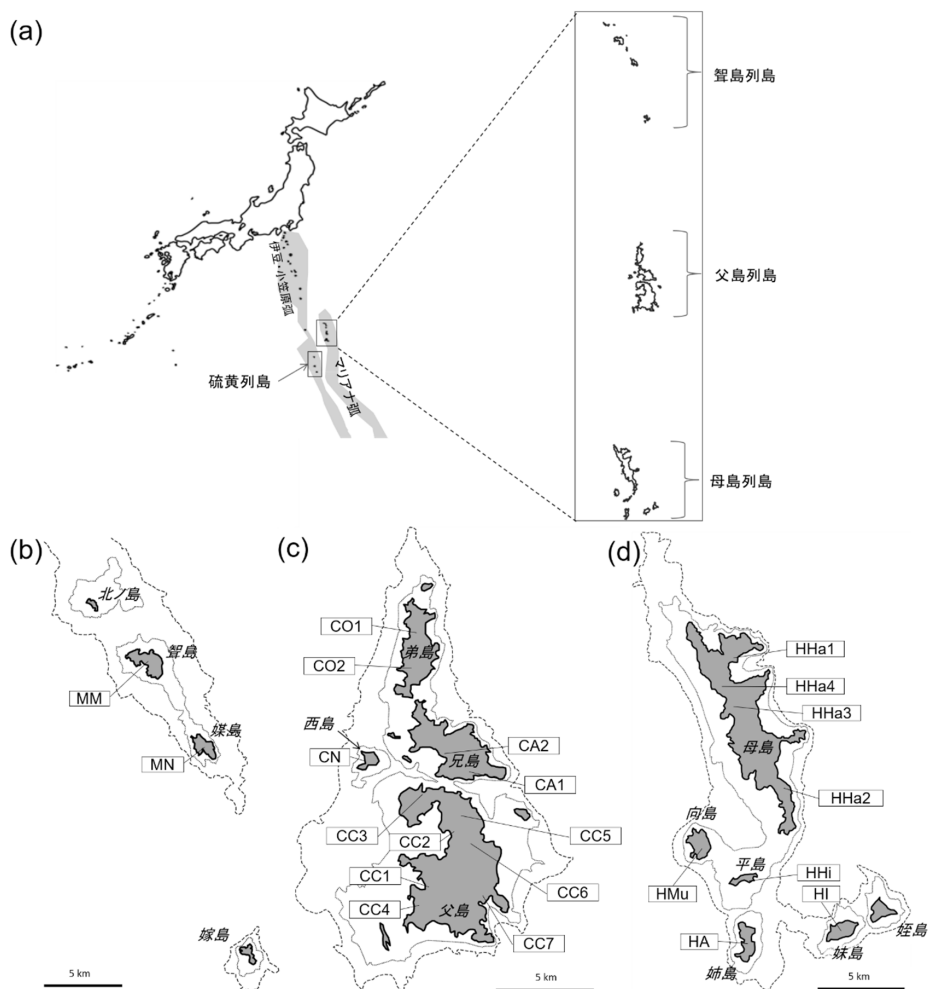


図-1 小笠原諸島の位置 (a) とモモタマナのサンプリング集団の位置 (b:聳島列島、c:父島列島、d:母島列島)。太い実線が現在の島の海岸線、破線が海深100 m、点線が海深50 mを示す。Setsuko et al. (2017) より改変。

(Setsuko et al. 2020)、テリハハマボウ (Takayama et al. 2005) でも報告されている。小笠原近海の海流系はほとんど明らかになっていないが、上述した動植物で共通した遺伝構造がみられたことから、これらの遺伝構造には海流の影響が寄与していると考えられる。

次に、 $K=7$ の場合はやや複雑であるが、特徴的なのは「弟島 (CO1、CO2) と兄島北中部 (CA2)」、「兄島南部 (CA1) と父島北部 (CC3)」、「母島南部 (HHa2) と向島 (HMu) と平島 (HHi)」のように異なる島間で同じ遺伝的クラスターが優占する一方で、西島 (CN)、姉島 (HA)、妹島 (HI) のように単一の島で固有な遺伝的クラスターが優占する場合があったことである (図-2c)。この構造は最終氷期から現在までの海水面変動による島同士の連結の違いによって形成

されたと考えられる。最終氷期最盛期は現在よりも海水面が100 m近く低かったとされる。海底地形図によると海深100 m (破線) では、聳島列島の嫁島以外はそれぞれの列島内でつながるが、海深50 m (点線) では、嫁島、西島、姉島、妹島、姪島が繋がらない (図-1b、c、d)。海深50 mでつながった弟島と兄島北中部、兄島南部と父島北部、母島南部と向島と平島で同じ遺伝的クラスターが優占し、つながらなかった西島、姉島、妹島で単一の遺伝的クラスターが優占していた。このことは、島が海で隔てられると遺伝子流動が制限されることを意味している。モモタマナの種子は海流によって広く散布されるが、オガサワラオオコウモリによっても散布される。オオコウモリは長距離を飛翔することは可能だが、大きなモモタマナの種子を持ったまま島間を移動して散布に貢献す

表-1 モモタマナ22集団におけるマイクロサテライト10座の遺伝的多様性とボトルネックテストの結果

| 列島 | 島名 | 集団ID | 遺伝的多様性 | | | | ボトルネックテスト | | | |
|------|----|------|--------|-------|-------|----------|-----------|------|------|----|
| | | | A_R | H_O | H_E | F_{IS} | TPM | SMN | | |
| 聳島列島 | 聳島 | MM | 2.96 | 0.44 | 0.49 | 0.11 | 0.02 | ex | 0.56 | |
| | 媒島 | MN | 2.67 | 0.35 | 0.36 | 0.03 | 0.56 | | 0.16 | |
| 父島列島 | 弟島 | CO1 | 2.99 | 0.43 | 0.45 | 0.04 | 0.49 | | 0.92 | |
| | | CO2 | 2.85 | 0.37 | 0.45 | 0.17 | 0.28 | | 0.70 | |
| | 兄島 | CA1 | 2.88 | 0.45 | 0.47 | 0.05 | 0.70 | | 1.00 | |
| | | CA2 | 2.59 | 0.41 | 0.44 | 0.06 | 0.03 | ex | 0.43 | |
| | 父島 | CC3 | 2.73 | 0.45 | 0.46 | 0.04 | 0.08 | | 0.11 | |
| | | CC5 | 2.90 | 0.53 | 0.56 | 0.05 | 0.00 | ex | 0.00 | ex |
| | | CC2 | 2.73 | 0.44 | 0.47 | 0.06 | 0.01 | ex | 0.03 | ex |
| | | CC6 | 2.86 | 0.45 | 0.50 | 0.09 | 0.23 | | 0.63 | |
| | | CC1 | 2.76 | 0.48 | 0.52 | 0.08 | 0.00 | ex | 0.01 | ex |
| | 西島 | CC4 | 3.00 | 0.50 | 0.53 | 0.07 | 0.01 | ex | 0.16 | |
| | | CC7 | 2.63 | 0.31 | 0.35 | 0.11 | 0.77 | | 0.16 | |
| CN | | 2.75 | 0.50 | 0.46 | -0.09 | 0.23 | | 0.77 | | |
| 平均 | | | 2.74 | 0.43 | 0.44 | | | | | |
| 母島列島 | 母島 | HHa1 | 2.50 | 0.38 | 0.41 | 0.07 | 0.28 | | 0.92 | |
| | | HHa4 | 2.66 | 0.41 | 0.42 | 0.03 | 0.20 | | 1.00 | |
| | | HHa3 | 2.18 | 0.29 | 0.30 | 0.03 | 1.00 | | 0.82 | |
| | | HHa2 | 2.98 | 0.46 | 0.48 | 0.04 | 0.23 | | 0.70 | |
| | 向島 | HMu | 2.98 | 0.49 | 0.48 | -0.03 | 0.19 | | 0.49 | |
| | | HHi | 3.06 | 0.49 | 0.48 | -0.01 | 0.08 | | 0.70 | |
| | 姉島 | HA | 2.34 | 0.35 | 0.35 | 0.00 | 0.91 | | 0.57 | |
| | 妹島 | HI | 2.24 | 0.39 | 0.36 | -0.08 | 0.04 | ex | 0.47 | |

A_R : アレリックリッチネス、 H_O : ヘテロ接合度の観察値、 H_E : 遺伝子多様度、 F_{IS} : 近交係数、TPM: 二相突然変異モデル、SMM: ステップワイズ突然変異モデル。

ex: 有意なヘテロ接合度の超過。

Setsubo et al. (2017) より改変。

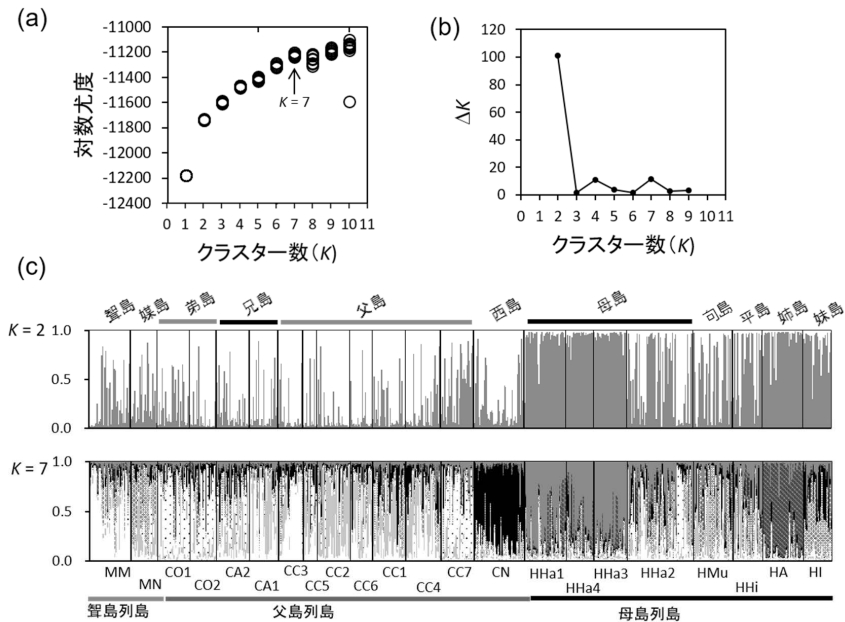


図-2 マイクロサテライト座10座に基づく小笠原諸島のモモタマナにおけるSTRUCTURE解析の結果。K (1-10)に対する(a)対数尤度と(b) ΔK の変化パターン。(c) $K=2$ (上)と $K=7$ (下)の場合のモモタマナ637個体の遺伝的クラスター。それぞれの個体が2つあるいは7つのクラスターに振り分けられた確率を棒グラフで示している。Setsubo et al. (2017) より改変。

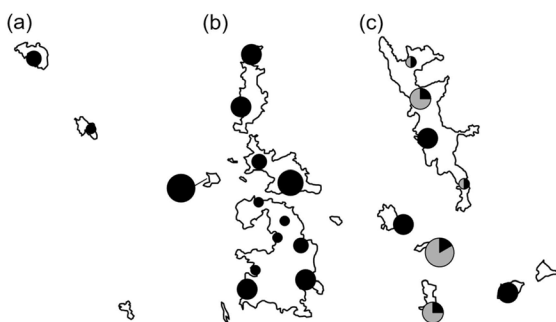


図-3 小笠原諸島におけるモモタマナの葉緑体ハプロタイプAの分布と頻度 (a: 聳島列島、b: 父島列島、c: 母島列島、黒: ハプロタイプA、灰: ハプロタイプB)。円のサイズはサンプル数に対応している。Setsuko et al. (2017) より改変。

ることは稀である。島が海で隔てられることにより、オオコウモリによる散布が減って上記の構造が生じたと考えられた。

距離による隔離の有無を、集団間の地理的距離と集団間の分化の程度 (F_{ST}) の関係をマンテル検定で調べた (Rousset 1997)。距離による隔離は、小笠原諸島全体の22集団だけでなく、父島列島の12集団、母島列島の8集団でも確認された (図-4)。特に、海深50mで隣接する島とつながらなかった西島、姉島、妹島との集団ペア (+印) ではその他の集団ペア (○印) よりも高い集団間分化を示していた (図-4b, c)。このことも歴史的な島間の連結の違いが集団間の遺伝的分化に寄与したためだと考えられた。

おわりに

モモタマナは海流散布種子であるため、その地理的遺伝構造に海流の影響を受けていることは予想されていたが、それ以外にも最終氷期あるいはそれ以前からの島間の連結の歴史が影響していることが明らかとなった。このことから、小笠原諸島におけるモモタマナの種苗移動が可能な範囲は、遺伝的クラスターが7つの場合を基本とすべきである。ただし、小笠原諸島における種苗の植栽は、遺伝的変異や遺伝構造のみを考慮して決めればよいという訳ではない。小笠原諸島の有人島では、例えばニューギニアヤリガタリクズムシやツヤオオズアリなど由来の陸産貝類に悪影響を与える侵略的外来種が確認されている。有人島で

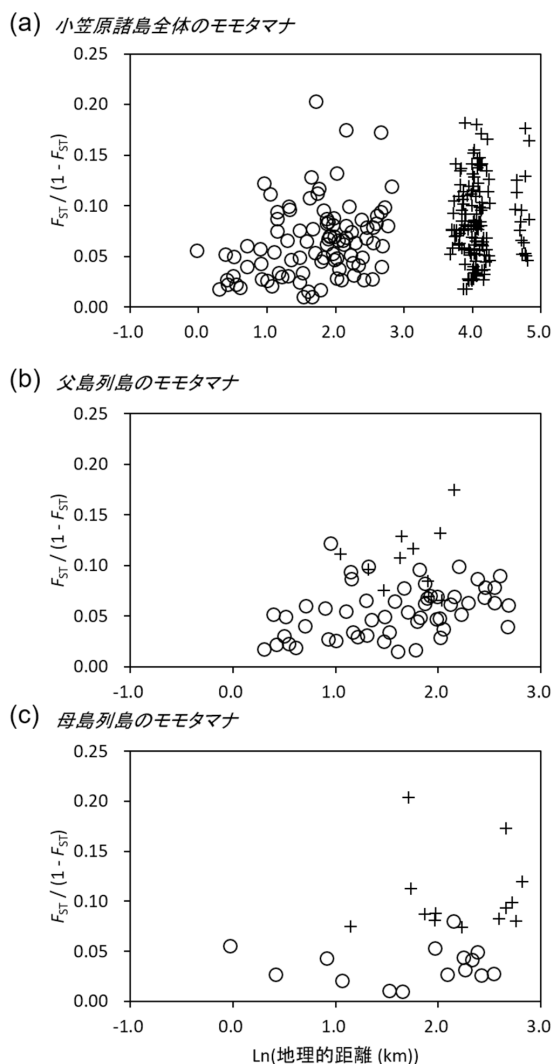


図-4 地理的距離と遺伝的分化の関係。(a) 小笠原諸島全体の22集団、+ : 列島間の集団ペア、○ : 列島内の集団ペア、(b) 父島列島の12集団、+ : 西島と西島以外との集団ペア、○ : 西島以外の集団ペア、(c) 母島列島の8集団、+ : 姉島または妹島との集団ペアおよび姉島と妹島の集団ペア、○ : 姉島または妹島以外との集団ペア。Setsuko et al. (2017) より改変。

栽培した苗を無人島に移動させることは、これらの外来種を非意図的ながらも無人島に移動させてしまうリスクを伴う。このようなリスクを避けるためにも、それぞれの島内を種苗移動が可能なエリアとし、兄島、父島、母島など島内に異なる遺伝的クラスターが検出された島では、複数の種苗配布エリアを設定することが望ましいと考える。

境科学研究所の大谷雅人博士(故人)、島根大学の須貝杏子博士、東京都立大学の加藤英寿博士、森林総合研究所の永光輝義博士、吉丸博志博士との共同研究で行われた。

引用文献

- Abe T (2006) Threatened pollination systems in native flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. *Annals of Botany* 98: 317–334
- Chiba S (2002) Ecological diversity and speciation in land snails of the genus *Mandarina* from the Bonin Islands. *Population Ecology* 44: 179–187
- 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
- Hayashi F, Shima A, Horikoshi K, Kawakami K, Segawa R D, Aotsuka T, Suzuki T (2009) Limited overwater dispersal and genetic differentiation of the snake-eyed skink (*Cryptoblepharus nigropunctatus*) in the oceanic Ogasawara Islands, Japan. *Zoological Science* 26: 543–549
- Inaba M, Odamaki M, Fujii A, Takatsuki S, Sugita N, Fujita T, Suzuki H (2004) Food habits of Bonin flying foxes, *Pteropus pselaphon*, Layard 1829 on the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan. *Ogasawara Research* 30: 15–23
- Nakanishi H (1988) Dispersal ecology of the maritime plants in the Ryukyu Islands, Japan. *Ecological Research* 3: 163–173
- Piry S, Luikart G, Cornuet JM (1999) BOTTLENECK: A computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity* 90: 502–503
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly PJ (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Rousset F (1997) Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145: 1219–1228
- 佐竹義輔・原 寛・亙理俊次・富成忠夫(1989) 日本の野生植物 木本 II. 平凡社, 東京
- Setsuko S, Ohtani M, Sugai K, Nagamitsu T, Kato H, Yoshimaru H (2017) Genetic variation of pantropical *Terminalia catappa* plants with sea-drifted seeds in the Bonin Islands: suggestions for transplantation guidelines. *Plant Species Biology* 32: 13–24
- Setsuko S, Sugai K, Tamaki I, Takayama K, Kato H, Yoshimaru H (2020) Genetic diversity, structure, and demography of *Pandanus boninensis* (Pandanaeae) with sea drifted seeds, endemic to the Ogasawara Islands of Japan: Comparison between young and old islands. *Molecular Ecology* 29: 1050–1068
- Stow S (2008) Non-native plant distribution in Montserrat: conservation and ecological aspects. (Unpublished MSc Thesis) . Imperial College, London
- Takayama K, Ohi-Toma T, Kudoh H, Kato H (2005) Origin and diversification of *Hibiscus glaber*, species endemic to the oceanic Bonin Islands, revealed by chloroplast DNA polymorphism. *Molecular Ecology* 14: 1059–1071
- 吉丸博志・鈴木節子・須貝杏子・大谷雅人・加藤英寿・加藤朗子(2015) 小笠原諸島における植栽木の種苗移動に関する遺伝的ガイドライン. 森林総合研究所, つくば
- Zhang T-C, Comes HP, Sun H (2011) Chloroplast phylogeography of *Terminalia franchetii* (Combretaceae) from the eastern Sino-Himalayan region and its correlation with historical river capture events. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60: 1–12

(鈴木節子)

31 ハゼノキ (ウルシ科ウルシ属)

はじめに

ハゼノキ (*Toxicodendron succedaneum* (L.) Kuntze、別名リュウキュウハゼ) はウルシ科 (Anacardiaceae) ウルシ属 (*Toxicodendron*) の雌雄異株の落葉高木である。なお、変種にアンナンウルシ [var. *dumortieri* (Pierre) Kudo et Matsuura] がある。これまで *Toxicodendron* を広義のウルシ属 (*Rhus*) の亜属とし、ハゼノキの学名を *Rhus succedanea* L. とすることが多かったが、近年の分子レベルの研究から、狭義の *Rhus* (ヌルデ属) とは別の *Toxicodendron* に分類することが支持されている (Miller et al. 2001)。*Toxicodendron* は東アジアと北アメリカの温帯から亜熱帯地域に一次分布する属で (Gillis 1971; Nie et al. 2009)、我が国にはハゼノキの他にツタウルシ [*T. radicans* (L.) Kuntze subsp. *orientale* (Greene) Gillis]、ヤマハゼ [*T. sylvestre* (Sieb. et Zucc.) Kuntze]、ヤマウルシ [*T. trichocarpum* (Miq.) Kuntze]、ウルシ [*T. vernicifluum* (Stokes) F.A. Barkley] がみられる。

ハゼノキの花は虫媒花で、開花期は5~6月である。当年シュートの基部付近(葉腋)に複数の花序が房状に着生し、花序当たり50~100程度の小花を付ける。果実は当年の秋(10月頃)に成熟し、鳥により果実が採食され、種子散布がなされる。

ハゼノキやウルシの果実から採取される木蝋は常温で固体の油脂(蝋)で、江戸時代から和蝋燭や鬢付け油、艶出し剤、膏薬等の原料として、幅広く使用されてきた。ハゼノキの木蝋には日本酸が多く含まれ、それに由来する特有の粘靱性から、大相撲の力士等の鬘を結う鬢付け油の原材料として重用されている。近年は新たな用途の開発が進み、化粧品、医薬品、食品、コピーのトナーやコンパクトディスク等の情報関連機器、住宅・家具用ワックス等の様々な工業製品の原材料として用途が拡大している(平岡2011)。木蝋以外の用途として、材はその適度な堅さから和弓の側木として用いられる。心材部は染料となり、元々は近縁種のヤマハゼを材料としていたといわれるが、その染物の黄蘗染(こうろぜん)は嵯峨天皇以来、天皇

の装束の色と定められている(日本特用林産振興会2005)。また西日本、特に九州ではいくつかの櫨並木が残されており、紅葉の名所になっている。

ハゼノキは、日本(本州、四国、九州、沖縄および小笠原)、台湾、中国、マレーシア、インドシナおよびインドに至るアジアの広い地域に分布するが(Iwatsuki 1999)、台湾、中国、東南アジアが原産とされる(緒方2001)。日本本土(本稿では本州・四国・九州を指す)には琉球から移入(牧野1982)、もしくは我が国への最初の渡来地が琉球とされ(朝日新聞社1997)、少なくとも本土には自生しない樹種との認識が一般的である。ハゼノキの栽培の記録としては、16世紀後半に持ち込まれ、鹿児島県南大隅町根占付近に植栽されたとするものが最古といわれている(野口1977)。その他、17世紀に桜島に持ち込まれたとの記録(野口1977)や、16世紀後半に博多の商人が中国から得た種子を肥前国(現在の佐賀県)で栽培したとするもの(正木1938)等、日本本土以外から持ち込まれたとする複数の記録がある。一方、日本本土に自生はしていたが優良な品種が中国あるいは琉球から渡来した(正木1938)ともいわれる。このように、我が国のハゼノキのうち、特に日本本土のハゼノキの起源には諸説あるが、これらは、①中国(あるいはアジア大陸)の個体が持ち込まれた、②琉球の個体が持ち込まれた(以上は日本本土での自生は含めない)および③日本本土には自生していたが、大陸や琉球からの持ち込みもあった、のいずれかに整理できる(Hiraoka et al. 2018)。

その後、17世紀後半から18世紀前半にハゼノキの栽培は本格化し、「薩摩櫨」や「琉球櫨」と呼ばれる苗や種子が西日本の各地に導入された(野口1977)。そして、18世紀半ば以降は各地で「伊吉」、「松山」、「葡萄」といった優良品種(在来品種)が作り出され、これらの品種のつぎ木苗(クローン)が各地に伝えられた(野口1977)。明治時代には岐阜以西の25府県で木蝋生産されていたとされる(正木1938)。

このようなことから、特に日本本土に分布するハゼノキの遺伝構造には人為的な移動が大きく影

響していると考えられる。これまで、主に在来品種や育種のために選抜した優良クローン候補個体を対象に、顕性(優性)DNAマーカーや葉緑体DNA(cpDNA)ハプロタイプに基づく研究が行われ、これら個体は大きく2系統に分かれることや(後藤ら1997; 平岡ら2009; 平岡・渡辺2011; 平岡2012)、それぞれの系統の出身地は異なる可能性(平岡・渡辺2011)が指摘されている。本稿ではHiraoka et al. (2018)で明らかにされた、わが国におけるハゼノキ野生集団の地理的遺伝構造と、その遺伝データに基づき推定された我が国におけるハゼノキの由来に関する知見を解説する。

葉緑体DNA多型と地理的遺伝構造

Hiraoka et al. (2018)が作成した国内のハゼノキ個体のcpDNAハプロタイプネットワークを図-1aに示す。これはNie et al. (2009)で使用された*ndhF*遺伝子および*trnL-F*領域を含む13領域(一塩基反復配列を除く全長20,668 bp)の塩基配列を解析した結果に基づくものであり、36のSNP(single nucleotide polymorphism)および5のINDEL(insertion/deletion)が検出され、7つのハプロタイプが同定されている。これらハプロタイプのうち、A、B、およびC~Gは、それぞれ互いに20ステップ以上異なり、大きく3つのハプロタイプグループとして捉えることができる。

これら7ハプロタイプが識別可能な5 SNPおよび1 INDELを用いて、日本本土と琉球諸島(本稿

では奄美諸島も含む)の計13の野生集団から採取した345個体(表-1)のcpDNA遺伝子型を決定した(図-2)。また国外のサンプルとして、ベトナム(北緯21°15′、東経105°13′)で採取された2個体についても同様に分析した。集団ごとのハプロタイプ頻度を図-2に示す。供試個体のなかではハプロタイプAの割合が最も高く、日本本土の個体のおよそ1/3を占めた。このハプロタイプは日本本土のすべての集団で観察されたが、琉球諸島の集団では徳之島C集団のみで検出された。また、ベトナムで採取された2個体もハプロタイプAを示した。ハプロタイプBは出現頻度が最も低く、高知および三重C集団のみの少数個体で観察された。琉球諸島の集団では互いに近縁なハプロタイプC~Gが大半を占めた。そのうち、ハプロタイプC、

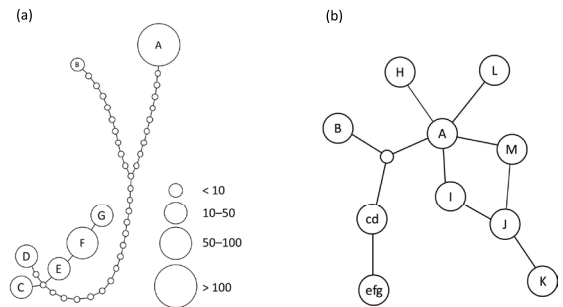


図-1 葉緑体DNAの(a)13領域と(b)*ndhF*遺伝子および*trnL-F*領域の塩基配列に基づく統計的節約ネットワークを用いたハプロタイプ間の関係。線分は突然変異(SNPまたはINDEL)を示す。a図の円サイズは個体数を反映する。Hiraoka et al. (2018)を改変。

表-1 解析に使用した13野生集団の情報

| 集団番号 | 集団名 | 地名 | 緯度 | 経度 | 個体数 | 近似ベイズ計算での集団名 |
|------|------|----------|---------|----------|-----|--------------|
| 1 | 西表島A | 沖縄県竹富町古見 | 24°17′N | 123°53′E | 29 | 南琉球 |
| 2 | 西表島B | 沖縄県竹富町上原 | 24°23′N | 123°47′E | 30 | 南琉球 |
| 3 | 沖縄 | 沖縄県中城村 | 26°28′N | 127°47′E | 14 | 北琉球 |
| 4 | 徳之島A | 鹿児島県天城町 | 27°46′N | 128°56′E | 36 | 北琉球 |
| 5 | 徳之島B | 鹿児島県伊仙町 | 27°44′N | 128°55′E | 29 | 北琉球 |
| 6 | 徳之島C | 鹿児島県徳之島町 | 27°53′N | 128°56′E | 36 | (解析から除外) |
| 7 | 鹿児島 | 鹿児島県さつま町 | 31°54′N | 130°24′E | 28 | 日本本土 |
| 8 | 長崎 | 長崎県佐世保市 | 33°11′N | 129°44′E | 32 | 日本本土 |
| 9 | 高知 | 高知県高知市 | 33°32′N | 133°34′E | 36 | 日本本土 |
| 10 | 三重A | 三重県熊野市 | 33°51′N | 136°04′E | 15 | 日本本土 |
| 11 | 三重B | 三重県御浜町 | 33°46′N | 136°01′E | 15 | 日本本土 |
| 12 | 三重C | 三重県紀北町 | 34°06′N | 136°11′E | 18 | 日本本土 |
| 13 | 千葉 | 千葉県君津市 | 35°14′N | 140°00′E | 27 | 日本本土 |

Hiraoka et al. (2018)を改変。

EおよびFは本土と琉球諸島でともに観察され、ハプロタイプDとハプロタイプGは、西表島および徳之島の集団でのみそれぞれ出現した。

さらに、国外の個体との関係を明らかにするため、前述の国内で得られた7ハプロタイプとともに、Nie et al. (2009) が公表した中国(雲南省および貴州省) およびネパール由来の7個体について、*ndhF* 遺伝子および *trnL-F* 領域における塩基配列を解析した(図-1b)。その結果、国内の3つのハプロタイプグループは、図-1aでみられた互いの相対的な関係性は維持したまま、それぞれ2~3ステップで異なるハプロ

タイプA、B、cd(図-1aのハプロタイプCとDと対応)およびefg(ハプロタイプE、FおよびGと対応)の4ハプロタイプに集約された(図-1b)。これらのうち、ハプロタイプAが中国およびネパール由来個体で観察されたハプロタイプ(H~M)と遺伝的に最も近い関係にあった。ベトナム由来の2個体の結果も踏まえると、ハプロタイプAはアジア大陸由来である可能性が高い。それと比較して、ハプロタイプB、cdおよびefgは、大陸由来のハプロタイプ(H~M)から遺伝的に遠かった。そのうち、ハプロタイプC~G(cdとefg)は琉球諸島の集団で大半を占めたことから、これらは琉球諸島で分化した系統である可能性が考えられる。一方、ハプロタイプBは、大陸由来の系統と琉球諸島の系統の両方から遺伝的に離れていることから、日本本土に自生する系統である可能性も残されている。

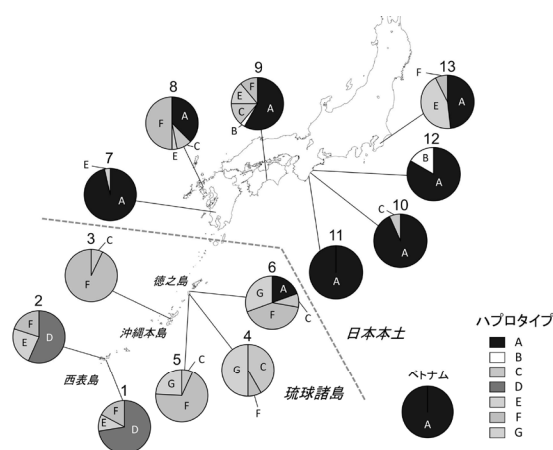


図-2 ハゼノキ野生集団の位置と集団ごとに検出された葉緑体DNAハプロタイプの頻度。番号は表-1に記載の集団番号に対応する。Hiraoka et al. (2018) を改変。

核 SSR 変異の地理的遺伝構造

前述のcpDNA分析で使用した材料と同一の野生集団の個体について、Hiraoka and Watanabe (2010) の開発した8座の核SSR (simple sequence repeat) マーカーを用いて分析した。その結果、アレル(対立遺伝子)の数および多様性の指標であるアレリックリッチネス (A_R)、固有アレリックリッチネス (PA_R)、ヘテロ接合度の観察値 (H_O) およびヘテロ接合度の期待値 (H_E) は、琉球諸島の多くの集団でやや低い値を示した(表-2)。一方、日本本土

表-2 13集団における8つの核SSR遺伝子座を用いて推定された遺伝的多様性尺度

| 集団番号 | 個体数 | アレル数 | A_R | PA_R | H_O | H_S | F_{IS} |
|------|-------|------|-------|--------|--------|-------|----------|
| 1 | 29 | 5.00 | 4.20 | 0.37 | 0.461 | 0.477 | 0.033 |
| 2 | 30 | 5.75 | 4.69 | 0.35 | 0.510 | 0.527 | 0.032 |
| 3 | 14 | 3.75 | 3.75 | 0.17 | 0.482 | 0.488 | 0.012 |
| 4 | 36 | 5.75 | 4.59 | 0.21 | 0.465 | 0.442 | -0.053 |
| 5 | 29 | 5.75 | 4.72 | 0.14 | 0.466 | 0.455 | -0.022 |
| 6 | 36 | 5.00 | 3.94 | 0.08 | 0.396 | 0.402 | 0.016 |
| 7 | 28 | 6.63 | 5.39 | 0.52 | 0.571 | 0.623 | 0.083 |
| 8 | 32 | 6.25 | 4.74 | 0.36 | 0.504 | 0.521 | 0.033 |
| 9 | 36 | 7.63 | 5.43 | 0.64 | 0.493 | 0.563 | 0.124*** |
| 10 | 15 | 6.00 | 5.82 | 0.29 | 0.575 | 0.578 | 0.004 |
| 11 | 15 | 4.75 | 4.67 | 0.04 | 0.500 | 0.542 | 0.077 |
| 12 | 18 | 6.25 | 5.79 | 0.79 | 0.680 | 0.629 | -0.082 |
| 13 | 27 | 5.63 | 4.51 | 0.15 | 0.491 | 0.53 | 0.074 |
| 平均 | 26.54 | 5.70 | 4.79 | 0.32 | 0.5070 | 0.521 | 0.049 |

A_R : アレリックリッチネス、 PA_R : 固有アレリックリッチネス、 H_O : ヘテロ接合度の観察値、 H_E : ヘテロ接合度の期待値、 F_{IS} : 固定指数。***: $P < 0.001$ 。

Hiraoka et al. (2018) を改変。

の鹿児島、高知、三重AおよびCの各集団で高い値を示す傾向にあった。高知集団が有意に正の固定指数 (F_{IS}) の値を示したが、高知および三重C集団は高い P_{AR} 値を示した。

STRUCTURE解析 (Pritchard et al. 2000) において、 ΔK (Evanno et al. 2005) の変化から、クラスターの数 (K) としては $K=2$ が支持された (図-3a)。琉球諸島と日本本土の間にはクラスターの構成に明瞭

な違いが認められた (図-3b)。こうした遺伝的分化と、前述の琉球諸島集団における低い遺伝的多様性は、創始者効果や遺伝的浮動といった確率的過程の結果である可能性があり (Barrett 1998; Barton 1998)、両者間で長い間移動がなかったことを示唆するものと考えられる。ただし、前述の通り cpDNA ハプロタイプ C、E および F は日本本土と琉球諸島の両者で出現しており、cpDNA と核

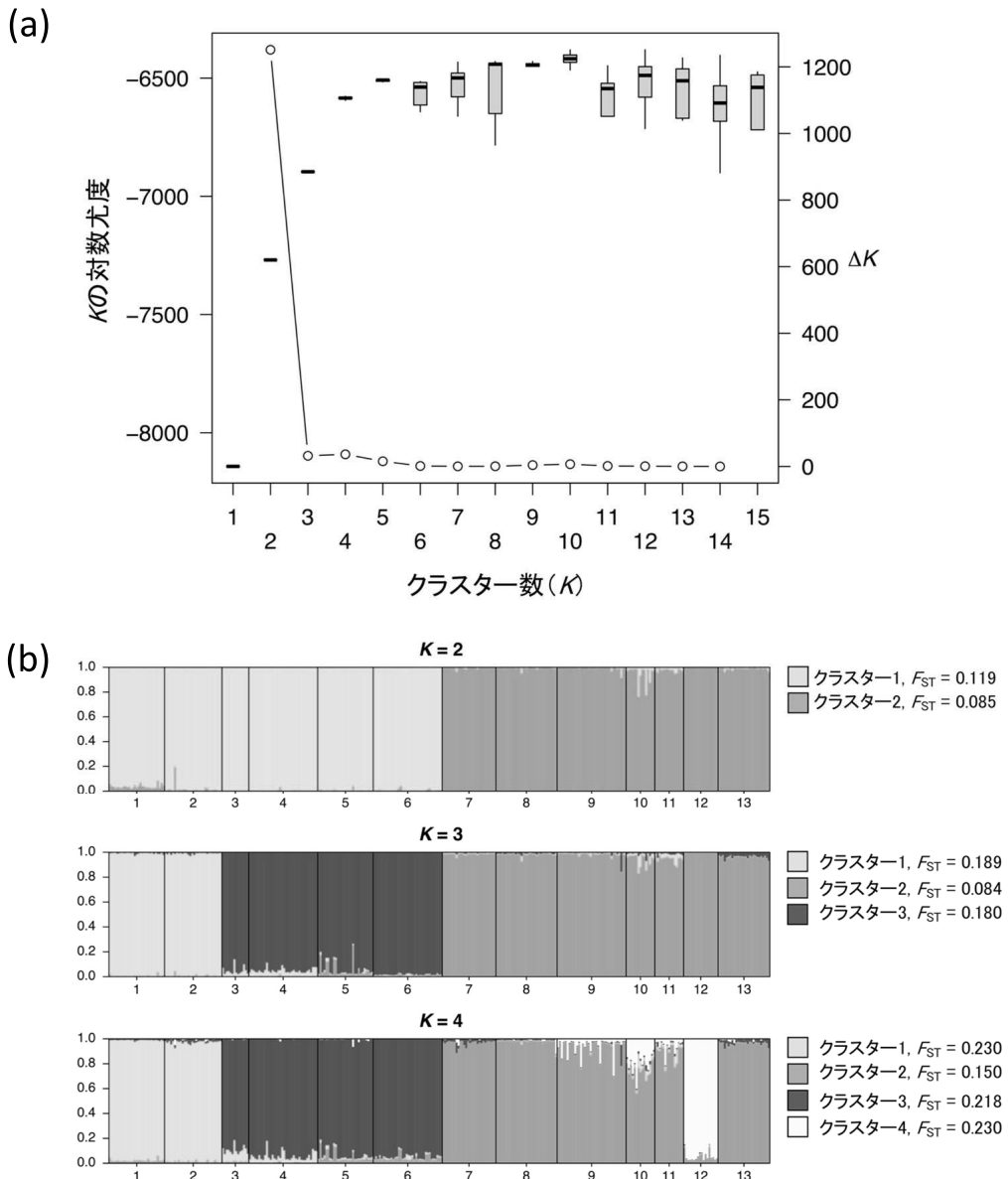


図-3 STRUCTURE解析における(a)クラスター数(K)に対する対数尤度 [$\ln P(X|K)$; ボックスプロット] と ΔK 値 (白丸と線分) の推移と (b) $K=2 \sim 4$ の個体ごとのクラスターの割合を示すバープロット。バープロットの下部および右側に、表-1と対応する集団番号と、各クラスターと共通祖先集団との間の F_{ST} をそれぞれ示す。Hiraoka et al. (2018) を改変。

DNAの分布パターンは必ずしも一致しなかった。この不一致は、栽培の過程での種子や苗木の移動と、移動先での異なる系統間での交配に起因するかもしれない。

STRUCTURE解析で K 値を変化させたところ、 $K \geq 3$ で琉球諸島において西表島の2集団とそれ以外、 $K = 4$ で三重C集団がそれぞれ別のクラスターに割り当てられた。ハプロタイプDが西表島の集団のみで、頻度の低いハプロタイプBが三重C集団でそれぞれ出現したことから、これらの集団では各々特有の遺伝的多様性が保存されている可能性が考えられる。各クラスターの共通祖先集団との F_{ST} は、どの K 値においてもクラスター2(日本本土を占めるクラスター)が最も小さい結果となった。

過去の移住過程の推定

現在のわが国に分布するハゼノキ個体の由来を明らかにするために、ここまでみてきたcpDNAおよび核SSRの遺伝子型データに近似ベイズ計算を適用し、過去の集団動態を推定した。その際、STRUCTURE解析の結果に基づき、野生集団を南琉球、北琉球、および日本本土の3集団に分類し、解析に用いた(表-1)。なお徳之島C集団は、一部の個体が葉緑体ハプロタイプAを示したことから、人為の影響を受けた可能性があると考え、この解析から除外した。

まず南・北琉球集団について、過去における集団サイズの変化の有無を推定するため、個々に近似ベイズ計算を適用した。その結果、どちらの集団も有意な集団サイズの変化を経験していないと仮定することが妥当と判断された。つまり、南・北琉球集団はそれぞれの地域で古くから自生する集団と考えられる。

その結果を踏まえ、次に日本本土への移入過程を推定するため、集団分岐・混合モデルによる近似ベイズ計算を行った。日本本土への移入元の組合せにより、(a)大陸+琉球モデル(CRモデル)、(b)ネイティブ(本土自生)モデル(移入なし; Nモデル)、(c)ネイティブ+琉球モデル(NRモデル)および(d)ネイティブ+大陸+琉球モデル(NCRモデル)の4つのモデルを仮定し、事後確率による比較を行った(図-4)。なお、アジア大陸集団は実

際はサンプリングしていないため、ゴースト集団を仮定した。その結果、4つのモデルのうち自生と移入の両方を仮定したNCRモデル(0.492)とNRモデル(0.452)で事後確率が大きかった。一方で、大陸や琉球諸島からの移住のみで本土の集団が形成されたとするCRモデルや、本土は自生のみで移住なしのNモデルはほとんど支持されなかった。

NCRモデルとNRモデルにおけるパラメータの事後分布について詳しくみよめる(表-3)。日本本土集団の現在の有効集団サイズ N_{MJ} の事後モード(95% HPD)は、それぞれ16,700(2,000–272,900)と38,200(7,400–309,200)であった。琉球集団との混合割合 ADM_{MR} の事後モードは、NCRモデルとNRモデルでそれぞれ0.32(0.09–0.47)と0.53(0.26–0.67)であったのに対し、NCRモデルにおける大陸集団との混合割合 ADM_{MC} の事後分布モードは不明確であった(95% HPDは0.01–0.66)。大陸集団と本土集団の分岐時間 $TDIV_{MJ}$ の事後モードは、NCRモデルとNRモデルでそれぞれ197,600(200–632,300)世代と256,500(200–584,100)世代であった。このことから、大陸集団と本土集団は古くから分岐していたと考えるのが妥当であろう。一方、両方のモデルにおいて、大陸集団や琉球集団が本土集団と混合した時間 $TADM$ の事後分布は設定した事前分布(10–100)からそれほど変化しなかった。

これらの結果から、ハゼノキは以前から日本本土に自然分布し、最近(10~100世代前)に琉球諸島(とアジア大陸)から持ち込まれた可能性が示唆された。したがって、Hiraoka et al. (2018)の整理した、日本本土のハゼノキの由来に関する説のうち、「③日本本土には自生していたが、大陸や琉球からの持ち込みもあった」が支持された。

おわりに

本稿で解説したとおり、これまでの研究により我が国におけるハゼノキの地理的遺伝構造の特徴がかなり明らかになった。また、STRUCTURE解析や近似ベイズ計算といった解析手法の発展により、人為の影響を受けた集団の形成過程についても詳細に推定が可能となってきた。

これまで明らかとなった知見に基づき、今後のハゼノキの育種に向けた遺伝資源保存の方向性を

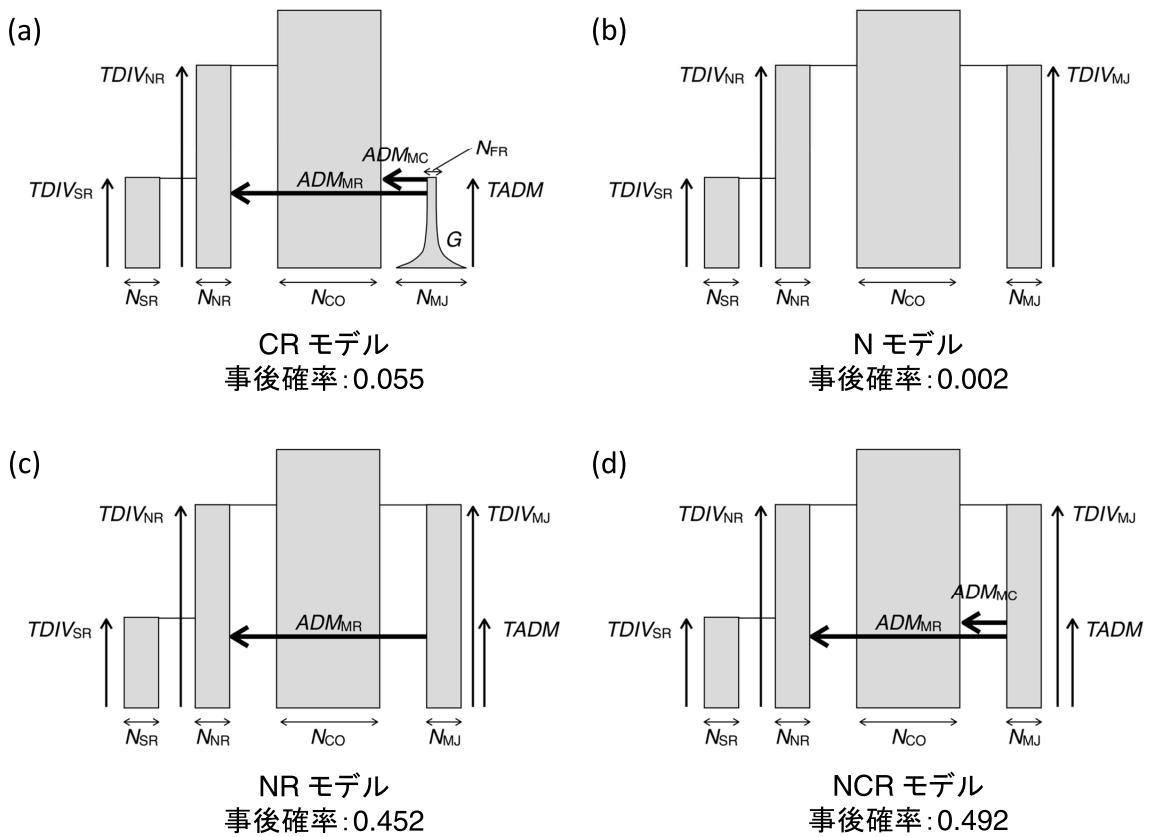


図-4 近似ベイズ計算で仮定した4つの集団分岐・混合モデル。 N_{SR} , N_{NR} , N_{CO} および N_{MJ} はそれぞれ南琉球、北琉球、大陸および日本本土の有効集団サイズ、 N_{FR} は日本本土の創始者集団の有効サイズを表す。 G は $G = (1 / TADM) \times \log(N_{FR} / N_{MJ})$ で算出される定着後の個体群増加率である。 ADM_{MR} と ADM_{MC} ($ADM_{MR} + ADM_{MC} = 1$)は、それぞれ日本本土から琉球諸島、日本本土からアジア大陸へ合祖する個体の割合(方向は時間軸方向と逆)である。 $TADM$ は混合が生じた時間、 $TDIV_{SR}$ 、 $TDIV_{NR}$ および $TDIV_{MJ}$ はそれぞれ、南琉球-北琉球間、北琉球-大陸間、および日本本土-大陸間の分岐時間(それぞれ単位は世代数)を表す。Hiraoka et al. (2018) を改変。

表-3 集団分岐・混合モデル(NRおよびNCRモデル)の事後モード(95% HPD)

| パラメータ | NCRモデル | NRモデル |
|-----------------------------|--------------------|--------------------|
| $N_{MJ} (\times 10^4)$ | 1.67 (0.20-27.29) | 3.82 (0.74-30.92) |
| $N_{CO} (\times 10^4)$ | 0.84 (0.10-7.44) | 0.68 (0.10-7.37) |
| ADM_{MR} | 0.32 (0.09-0.47) | 0.53 (0.26-0.67) |
| ADM_{MC} | -(0.01-0.66) | |
| $TADM^a$ | -(10.73-94.53) | -(10.66-94.82) |
| $TDIV_{MJ} (\times 10^4)^a$ | 19.76 (0.02-63.23) | 25.65 (0.02-58.41) |
| $TDIV_{SR} (\times 10^4)^a$ | 0.51 (0.23-1.36) | 0.52 (0.23-1.40) |
| $TDIV_{NR} (\times 10^4)^a$ | 15.14 (0.33-39.92) | 19.03 (1.03-39.37) |

^a単位は世代数。—は明確な事後モードが得られなかったことを示す。各パラメータの詳細は図-4の説明を参照。

Hiraoka et al. (2018) を改変。

考えることができる。具体的には、これまでに育種のために優良クローン候補個体が収集・保存されているが、ハプロタイプB、DおよびGを示す

個体は保存されていない(平岡2011)。核SSRデータに基づくSTRUCTURE解析で検出したクラスターの情報を併せて活用することで、遺伝資源の

多様性を高めるために有効な収集・保存戦略を策定することが可能となる。ただし、琉球諸島と日本本土の環境は大きく異なるため、成体の保存方法には留意する必要があるだろう。

今回、大陸や琉球集団と混合した世代は、近似ベイズ計算からは明瞭に推定できなかった。また、琉球集団と大陸集団の関係性は未だ詳細が明らかにされていない。これらの解明は今後の研究において興味深いテーマである。そのためには、例えばアジア大陸からの追加サンプル、具体的には琉球諸島に近い福建省や浙江省等(平岡・渡辺 2011)を用いた解析が有効であろう。

引用文献

- 朝日新聞社(1997)植物の世界3 種子植物 双子葉類3. 朝日新聞社, 東京
- Barrett SCH (1998) The reproductive biology and genetics of island plants. In: Grand PR (ed) Evolution on islands, 18–34. Oxford University Press, Oxford
- Barton NH (1998) Natural selection and random genetic drift as causes of evolution on islands. In: Grand PR (ed) Evolution on islands, 102–123. Oxford University Press, Oxford
- 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
- Gillis WT (1971) The systematics and ecology of poison-ivy and the poison-oaks (*Toxicodendron*, Anacardiaceae). *Rhodora* 73: 72–159, 161–237, 370–443, 465–540
- 後藤 晋・渡辺敦史・池田浩一(1997) RAPDマーカーによるハゼノキの品種識別. *日本林学会誌* 79: 229–233
- 平岡裕一郎(2011) ハゼノキの品種改良に向けた分子生物学および統計遺伝学的基盤研究. 九州大学博士論文
- 平岡裕一郎(2012) ハゼノキの育種における基礎的研究. *林木の育種* 242: 10–17
- 平岡裕一郎・倉本哲嗣・岡村政則・大平峰子・谷口 亨・藤澤義武(2009) ISSR, AFLPおよびRAPD分析によるハゼノキ優良候補個体のクローン識別と遺伝的類縁関係の推定. *日本森林学会誌* 91: 246–252
- Hiraoka Y, Tamaki I, Watanabe A (2018) The origin of wild populations of *Toxicodendron succedaneum* on mainland Japan revealed by genetic variation in chloroplast and nuclear DNA. *Journal of Plant Research* 131: 225–238
- Hiraoka Y, Watanabe A (2010) Development and characterization of microsatellites, clone identification and determination of genetic relationships among *Rhus succedanea* L. individuals. *Journal of Japanese Society for Horticultural Science* 79: 141–149
- 平岡裕一郎・渡辺敦史(2011) ハゼノキの在来品種、優良候補個体およびアジア大陸と沖縄島の自生個体における葉緑体ハプロタイプの比較. *日本森林学会誌* 93: 200–204
- Iwatsuki K (1999) Anacardiaceae. In: Iwatsuki, K., Boufford, D.E., Ohba, H. (eds) *Flora of Japan*, Vol. IIc, 58–59. Kodansha, Tokyo
- 牧野富太郎(1982) 原色牧野植物大圖鑑. 北隆館, 東京
- 正木八十八(1938) 日本の櫨と木蠟. 明文堂, 東京
- Miller AJ, Young DA, Wen J (2001) Phylogeny and biogeography of *Rhus* (Anacardiaceae) based on ITS sequence data. *International Journal of Plant Sciences* 162: 1401–1407
- Nie Z, Sun H, Meng Y, Wen J (2009) Phylogenetic analysis of *Toxicodendron* (Anacardiaceae) and its biogeographic implications on the evolution of north temperate and tropical intercontinental disjunctions. *Journal of Systematics and Evolution* 47: 416–430
- 日本特用林産振興会(2005) 未来を拓く産業としての〈木蠟〉-生命系産業が石油系産業を超える日 平成16年度 文化財の維持等に必要の特用林産物供給支援事業 木蠟に関する調査報告書. 木蠟商工業協同組合編, 日本特用林産振興会
- 野口喜久雄(1977) 櫨樹栽培の発達と優良品種の伝播. *歴史学・地理学年報* 1: 1–24
- 緒方 健(2001) ウルシ属 *Rhus* L., sumac. 日本林業技術協会編, 森林・林業百科事典, 6. 丸善, 東京
- Prichard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959

(平岡裕一郎)

32 オンツツジ (ツツジ科ツツジ属)

はじめに

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 (近年ではヤマツツジ節ミツバツツジ亜節とする意見もあり) 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 (Goetsch et al. 2005)。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、1～2 mで開花齢に達し、大きいものでは樹高6 m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、甌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100 m以上も低下していたと考えられる時代 (氷期) 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0 m付近から標高約1,000 mまで幅広い気温帯に生育する。この紀伊半島から九州の太平洋側に偏った分布様式を持つ植物群は総称して襲速紀 (ソハヤキ) 要素と呼ばれている。襲速紀とは、襲 (九州)、速 (四国)、紀 (紀伊半島) を意味している。襲速紀要素には他にキレンゲショウマ、シロモジ、ヒメシヤラ、ギンバイソウ、ヤハズアジサイなど木本・草本類が含まれているが、必ず

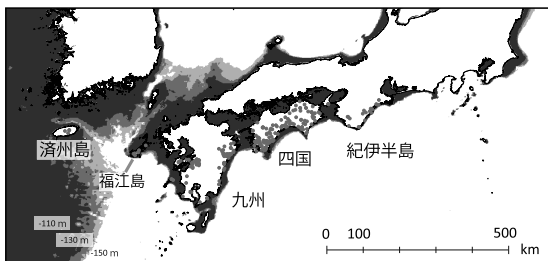


図-1 オンツツジの分布域。灰色の点は標本情報に基づくオンツツジの分布箇所を示す。また、灰色のグラデーションはETOPO1に基づく現在の海底地形を示す。

しも「襲速紀」の範囲に収まるわけではなく、海外 (朝鮮半島南部や中国の長江流域) まで広範囲に分布する種も存在する。この島 (時に島と大陸) を跨ぐ分布は、前述した海面低下によって陸化した土地 (大陸棚) を経由して植物が移動したことを意味している。本種は、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保護されている群落も存在する。特筆する群落として、国天然記念物に指定された徳島県の「船産のオンツツジ群落」があり、4～6 cmの朱色の花が壮齢樹の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)。また、花期がソメイヨシノと同程度と早く観賞価値が高いため、自然分布範囲の花屋ではサクラ類のような大物花卉としても流通しているようである。

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. 2017)。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DNA2領域 (*trnG* intron, *rpl36-rps8*) の塩基配列 (計1012 bp) 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 (計3340 bp) 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STRUCTUREによるクラスタリング解析を行った結果、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クラスターの数 (K) が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 (キヨスミツバツツジ、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ス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ス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 ;

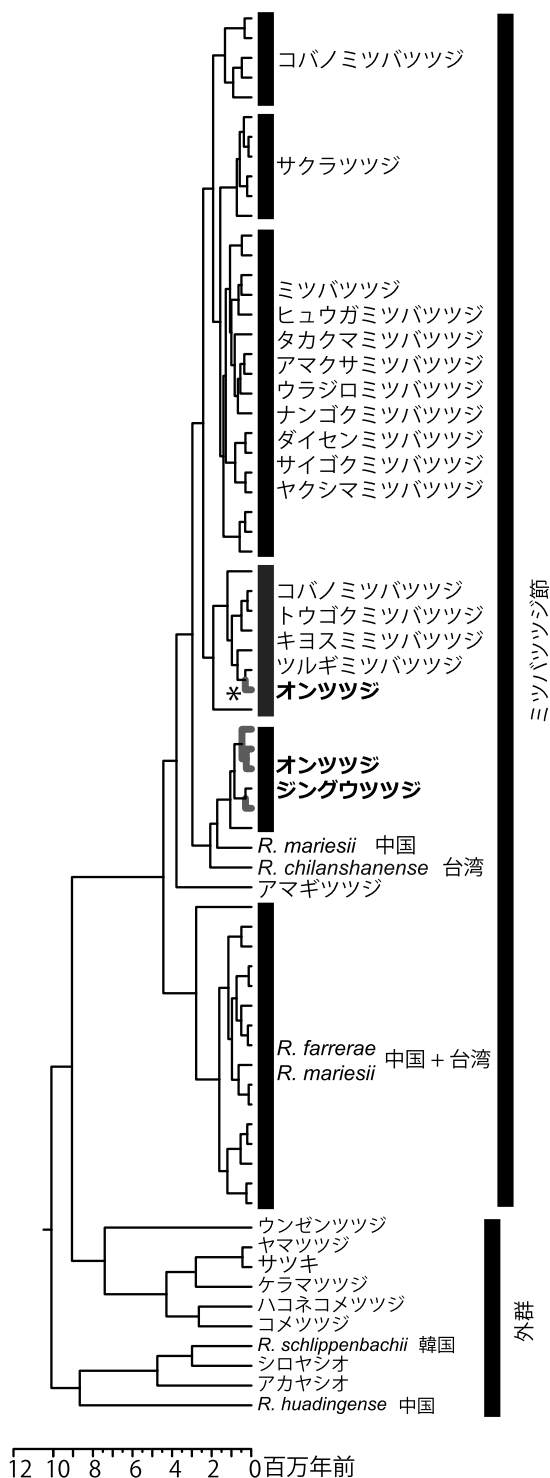


図-2 東アジア産ツツジ属の系統関係と進化年代。系統樹は、ミツバツツジ節20種より得られた61のハプロタイプと外群10種の配列より構築した。灰色の太い枝はオンツツジで確認されたハプロタイプを示す。アスタリスク (*) はオンツツジとキヨスミツバツツジ、ツルギミツバツツジで共有されたハプロタイプを示す。Yoichi et al. (2017) を改変。

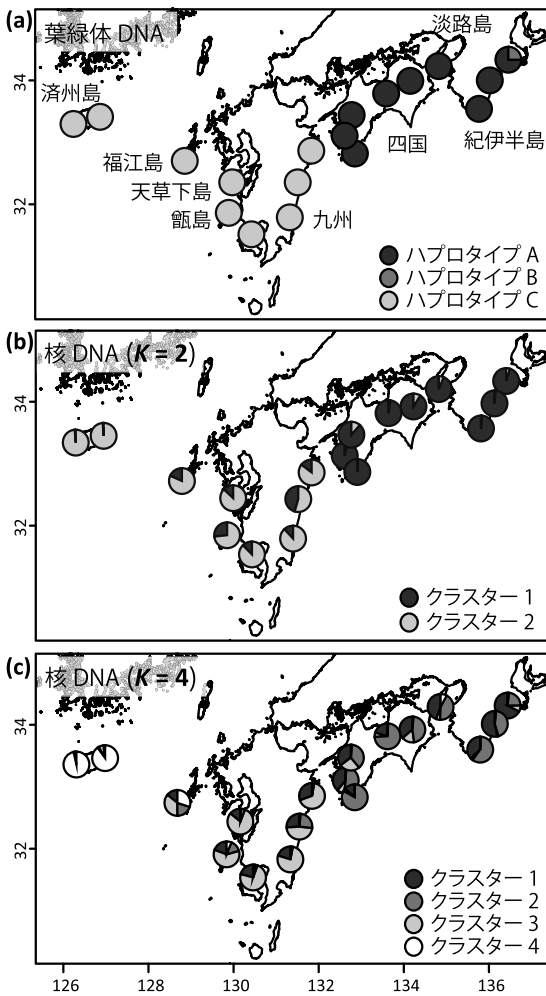


図-3 (a) 葉緑体DNAハプロタイプの地理分布と、核遺伝子由来のハプロタイプにより推定されたクラスター数(K)を(b) K=2と(c) K=3と仮定した場合の遺伝的構造。Yoichi et al. (2016)を改変。

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ことが多い(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新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ず、群集レベルの古分布推定には限界がある。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、済州島-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済州島で最も小さい集団サイズが推定された。確かに済州島の面積は、4つの

地域(紀伊半島、四国、九州、済州島)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、済州島では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、おそらく九州から済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)。

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・保全の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
- Goetsch L, Eckert AJ, Hall BD (2005) The molecular

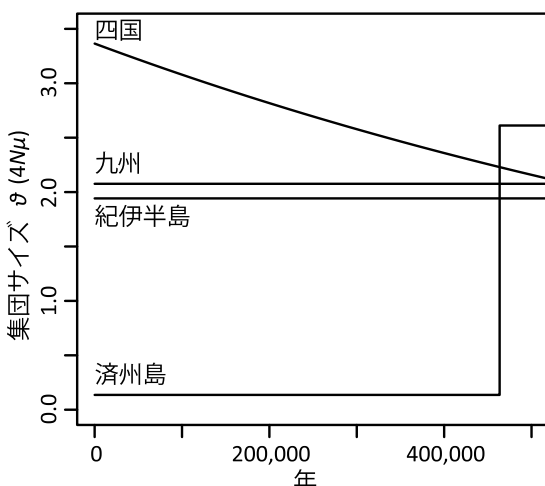


図-4 各島の集団サイズの歴史的な変化。
Yoichi et al. (2016) を改変。

- systematics of *Rhododendron* (Ericaceae): a phylogeny based upon *RPB2* gene sequences. *Systematic Botany* 30: 616–626
- 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 (eds), *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ヨ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 (2017) Contrasting diversification history between insular and continental species of three-leaved azaleas (*Rhododendron* sect. *Brachycalyx*) in East Asia. *Journal of Biogeography* 44: 1065–1076

(渡辺洋一)

33 サツキ (ツツジ科ツツジ属)

はじめに

サツキ [*Rhododendron indicum* (L.) Sweet] はツツジ科ツツジ属の半常緑の低木で、日本固有の野生種の園芸育種を語る上で代表的な種であり、現在も都市部を中心に街路の生垣などの利用や盆栽としての利用が積極的になされている。あまりにも美しく完成された見た目のため、これが日本の野生種だと知らない人も多い。盆栽では育種が進んだ品種群が積極的に利用されるが、街路ではほとんど野生型に近い形態の品種が利用されている。サツキの野生での生育環境は、一部例外があるものの溪流沿いの岩場に限定されている。このような環境は平時では水面上に位置するが、洪水時には水面下に沈み激流による攪乱を受ける。そのため、多くの植物はこの攪乱により根こそぎ抜けてしまう、枝葉がボロボロになってしまうなどの被害を受ける。しかし、一部の植物はこの攪乱に適応し、洪水に耐えられる大岩の隙間に入り込んだ根、小型の植物体、細い葉などの形態を獲得し、溪流沿いの環境に優占する (Van Steenis 1981)。このような植物は溪流沿い植物と呼ばれ、サツキもこの1つである。サツキの園芸価値を高める細い葉と小型の樹形はこの自然選択の結果であると考えられている。日本に分布するツツジ属には溪流沿い植物がもう1種知られていて、それはキシツツジ (*R. ripense* Makino) である (Ueda et al. 2012)。この種もその和名および学名が示すように生育環境が溪流沿いに限定されている。この種と同様に、サツキはチョウ類・ハナバチ類によって花粉が送粉され、種子は非常に微細であるため風によって散布されるが、その生育環境が溪流沿いであるため流水によっても散布されると考えられる。そのような生態を反映し、キシツツジは河川の地理分布を反映した地理的遺伝的構造を有することが知られている (本書4.34 ; Kondo et al. 2009)。

このような特徴に加え、サツキは奇妙な分布を有している。サツキは本州の関東・中部・近畿地方に分布し、なぜか500 km以上も離れた九州南部に分布する。九州南部では自生か逸出かわからな

い分布も確認されているが、日本列島で最も雨量が多いと言われる屋久島では多くの河川で見ることができ、その生育状況と個体数の多さからも自生であることは間違いない。また、奇妙なことに同属の溪流沿い植物であるキシツツジの分布と完全に棲み分けており、両種を同一水系で見ることはない。

サツキの地理的遺伝構造

サツキの分布を網羅するように集団サンプルを採取し、加えて、形態や分布からサツキの進化的な祖先種 (親種) であると考えられるヤマツツジも比較対象として集団サンプルを採取した。これらのサンプルについて、葉緑体DNAの部分配列と核DNAの一塩基多型 (SNP) を決定した。葉緑体DNAは、3領域 (*trnL* intron、*trnG* intron、*rpl32-trnL*) から計1977 bpの配列を決定し、2種で5つのハプロタイプを認識した。ヤマツツジでは5つすべてが確認され、サツキでは2つのみ確認された。サツキはヤマツツジとハプロタイプを共有しており、両種のハプロタイプの分布は近接した地域で似ている傾向が認められた (図-1)。MIG-seq法を用いた遺伝実験を行った結果、2種で共通した168カ所のSNPを得ることができた。このSNPで集団間の系統関係を推定した結果、図-2のような系統樹が得られた。この系統樹は、非常に明瞭にサツキが単系統群、つまり単一の遺伝的なグループを形成しないことを示している。この系統樹では外群を充てていないため初期に分岐した集団は解らないが、ヤマツツジを中心とし、その両側にサツキの本州集団と屋久島集団が別個に位置するような関係を示した。また、本州のサツキは四国と本州のヤマツツジ集団の分岐あたりから独立するような位置関係であり、屋久島のサツキは九州のヤマツツジ集団から独立するような位置関係を示した。また、屋久島のサツキ集団と九州のヤマツツジ集団は長い枝によって区別されているのが特徴的である。このサツキにおける2つの異なる遺伝

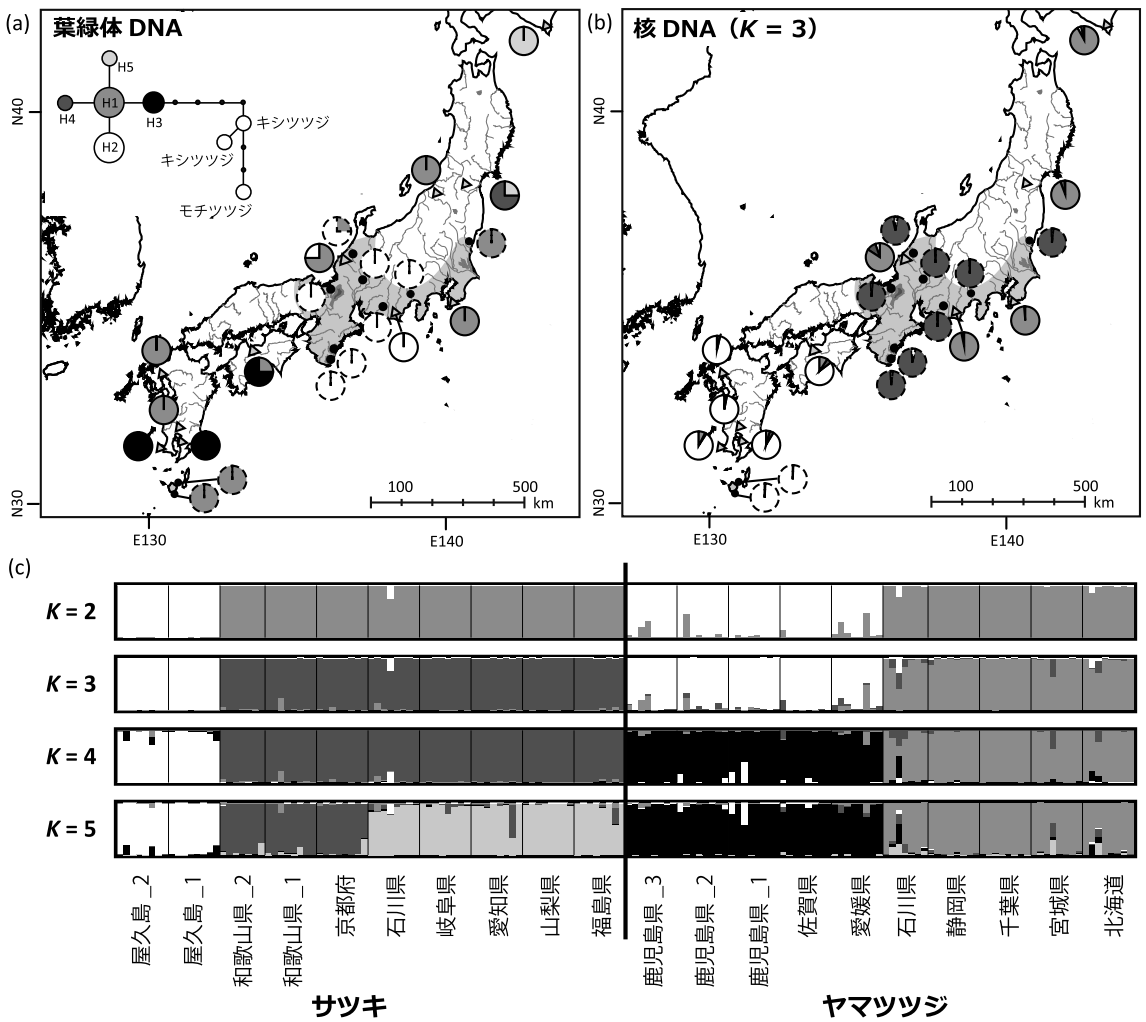


図-1 (a) 葉緑体 DNA ハプロタイプの地理分布、(b) 核 DNA 由来の 168 SNPs から推定された 2 つのクラスターを仮定した場合の遺伝的構造と(c) クラスター数を 2 から 5 と仮定した場合の変化。ab 図上の点線の円グラフおよび点はサツキの遺伝的構造および解析集団の位置を、実線の円グラフおよび三角はヤマツツジの遺伝的構造および解析集団の位置を示す。地図上の灰色はサツキの分布を示し、細線は河川を示す。Yoichi et al. (2018) を改変。

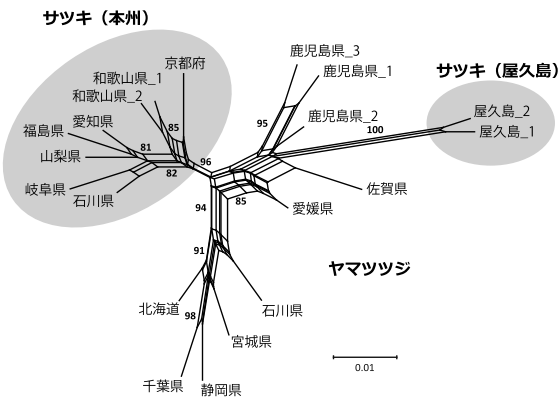


図-2 Nei の遺伝的距離 (D_A) を用いて neighbor-net 法により推定された集団間の遺伝的関係。数字は neighbor-joining 法による集団間の分岐確率を bootstrap 法で評価したもの。Yoichi et al. (2018) を改変。

的なグループの存在は別の解析からも支持されている。共通祖先集団から分岐した遺伝子プールを推定する STRUCTURE 解析の結果より、地理的に近い 2 種が地理的に遠い同種よりも高い遺伝的な類似性を有することが示された (図-1)。2 つのクラスター ($K=2$) を仮定した場合には、サツキでは本州と屋久島、ヤマツツジでは本州と四国・九州を境とした 2 つのクラスターが認識され、それぞれ、地理的に近い別種と同じクラスターを有していた。 K の数を増加させると、それぞれの種・地域で固有なクラスターが認識された。これらの結果は、サツキは 2 地域において独立に進化した可能性を示している。

進化過程の推定

遺伝解析からサツキにおける2系統が確認されたが、2系統はどのように進化したのだろうか？これを検証する1つの方法は外群を設けた系統樹を構築する方法だが、これをサツキに適用するにはいくつかの難点がある。1つは、葉緑体DNA配列から系統関係を推定する場合、そもそもサツキとヤマツツジの遺伝的分化の低さと種間での変異の共有により地域性を認識することが困難であること。もう1つは、核DNA由来のSNPから系統関係を推定する場合、適切な外群を設定することが困難であることである。複数種からのSNPの検出は近縁な種でないとし難く、遠縁であればあるほど共通したSNPを検出することが困難となる。また、ヤマツツジを含む近縁種間の系統関係は詳細に解明されておらず、ヤマツツジ以外の最近縁種(アシタカツツジ、ミヤマキリシマ、マルバサツキ、フジツツジ)は地域固有種であるため外群として適切であるかは判断が難しい。そこで、コアレント理論を利用した近似ベイズ計算(ABC)を用い、解析に利用したサツキとヤマツツジだけで進化の過程を復元することを試みた。サツキ(本州・屋久島)とヤマツツジ(東日本・西日本)をそれぞれ2地域(計2種4地域)に区分し、その単位

でSNP検出を再度行うことで477カ所のSNPを検出した。このデータで以下5つの進化シナリオの比較を行い、最も当てはまりの良いシナリオを選択した(図-3)。1つ目は2種4地域が同じ時代に一斉に分岐したシナリオ、2つ目はサツキとヤマツツジが初めに分岐しその後各種内でそれぞれ系統が分岐したシナリオ、3つ目はヤマツツジ(西日本・東日本)が分岐しその後それぞれの地域でサツキが分岐したシナリオ、4つ目は本州のサツキとヤマツツジ(西日本・東日本)が初めに分岐し屋久島のサツキは本州のサツキと西日本のヤマツツジの混合起源であるシナリオ、5つ目は屋久島のサツキとヤマツツジ(西日本・東日本)が初めに分岐し本州のサツキは屋久島のサツキと東日本のヤマツツジの混合起源であるシナリオである。これらのシナリオを比較した結果、3つ目のシナリオが高い確率で支持された。つまり、サツキは西日本と東日本の2地域で独立に進化した可能性が高い。

形態変異

サツキに遺伝的に全く異なる2系統が存在していることが遺伝解析から明らかになったが、それ

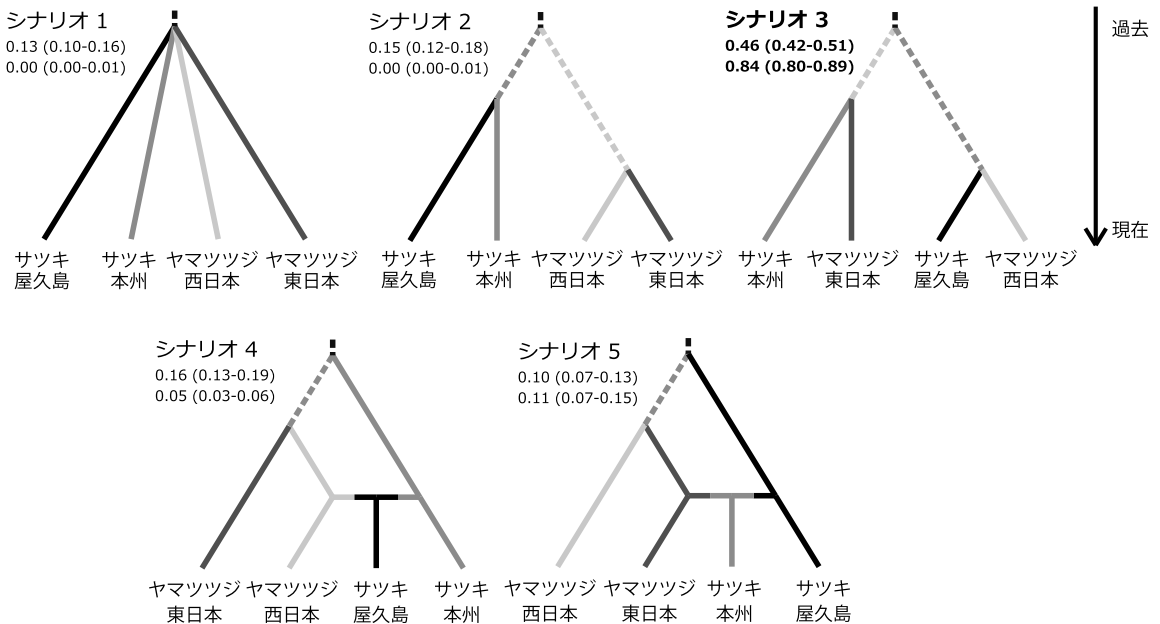


図-3 近似ベイズ計算(ABC)で検証した5つの進化シナリオ。選択されたシナリオは太文字で示す。シナリオの下の数値と括弧書きは *emphdirect estimate* (上段) および *logistic regression estimate* (下段) によりそれぞれのシナリオが選択された確率の平均値と95%信頼区間。Yoichi et al. (2018) を改変。

らは別種と呼べるのだろうか？サツキの特徴的な形態として葉の細さが挙げられるが、その葉形態を比較したところこれらの2系統は葉形態では分離できないことが明らかになった(図-4)。不十分ではあるが筆者の観察では、2系統には花色の違いが見られ、本州では赤紫色である一方で屋久島では朱色であった。ただし、花色はこれら2系統を別種とするほどの違いではない。これらの結果はヤマツツジを含めた分類学的な再検討の必要を提起するものである。このような独立した進化は平行進化として近年多くの分類群で認識されている。研究が進んでいる例として魚類のトゲウオ類があり、北半球の広域で海洋型(海水)と河川型(淡水)の間の進化が複数回生じ、それに伴い鱗の発達の有無など形態的な違いが生じていることが遺伝解析から明らかになっている(Rundle and Schluter 2004)。植物でも、モデル植物であるシロイヌナズナの近縁種で蛇紋岩地(重金属濃度が高い)とそれ以外の土壌の間での進化が複数回生じたことが確認され、それは重金属耐性に関連する遺伝子の変異を伴っていることが明らかになっている(Turner et al. 2010)。つまり、種の分類は形態に基づいて行われるが、その分類識別の基準となる形態が進化の過程を必ずしも反映しているとは限らない。サツキの場合は、おそらく溪流沿い植物の形態を特徴づける、例えば葉型比を決定するようなごく少数の遺伝子の変異によって2系統の形態的な類似性が決定されていると考えられる(Tsuge et al. 1996)。

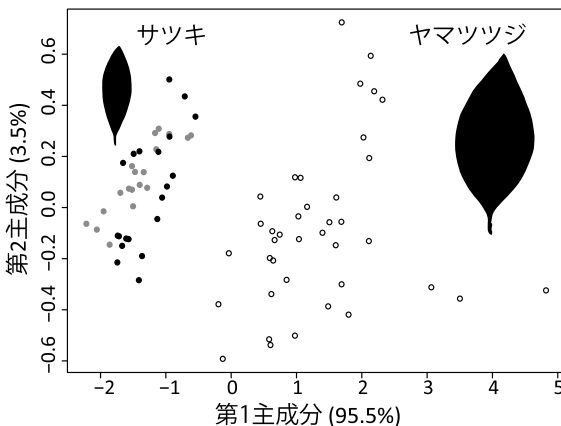


図-4 主成分分析によって評価されたサツキおよびヤマツツジの葉形態(葉面積・葉長・葉幅)の個体間変異。白抜き丸はヤマツツジ、黒丸は本州のサツキ、灰色丸は屋久島のサツキを示す。Yoichi et al. (2018) を改変。

ただし、興味深いことにサツキの2系統における共通点は葉の形以外にもあり、それは花期の違いである。サツキはその名が示すように旧暦の皐月(5月下旬から7月上旬)に咲くことから名づけられており、この性質は本州および屋久島の集団で同一で、4月上旬から咲き始めるヤマツツジなどの近縁種よりも遅い。また、今回解析に利用したデータ量(SNPの数)は、このような近縁種の進化を明らかにする上で必ずしも充分とは言えない(Haasl and Payseur 2011)。そのため、サツキ自体は単一起源であるがヤマツツジとの間で繰り返した交雑により現在の地理的遺伝構造が形成された可能性も完全には排除できない。これらのことから、より詳細な進化の歴史を明らかにするには近年発達を遂げている次世代シーケンス技術を利用した発現遺伝子の解析もしくは全ゲノム解析などを行い、ヤマツツジを含む近縁種群との遺伝的分化を再度評価する必要がある。

おわりに

サツキに認められる遺伝的に大きく異なる2系統の存在は、ツツジ属の種多様性が複雑な過程により生じていることを示唆している。ツツジ属の進化の研究を進めることはサツキをはじめとした数多く存在する観賞価値の高いツツジ属の野生種・園芸種の育種を効率化させることが期待されるため、理学・農学の両面で貢献できると思われる。

サツキは園芸品種を中心として多くの地域で植栽されている。例えば屋久島でも公道や集落で植栽されているが、それらが島の自生起源なのか、園芸品種起源なのか不明である。種多様性や遺伝的多様性を破壊する可能性のある遺伝子汚染から保護するためには、このような自生地周辺でのサツキの植栽には注意が必要であると思われる。

引用文献

Haasl RJ, Payseur BA (2011) Multi-locus inference of population structure: a comparison between single nucleotide polymorphisms and microsatellites. *Heredity* 106: 158-171
 Kondo T, Nakagoshi N, Isagi Y (2009) Shaping of genetic

- structure along Pleistocene and modern river systems in the hydrochorous riparian azalea *Rhododendron ripense* (Ericaceae). *American Journal of Botany* 96: 1532–1543
- Rundle HD, Schluter D (2004) Natural selection and ecological speciation in sticklebacks. In: *Adaptive Speciation*, eds. Dieckmann U, Doebeli M, Metz JAJ, Tautz D, pp. 192–209. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Van Steenis C. G. G. J. (1981) *Rheophytes of the World*. Sijthoff, Noordhoff, Alpen aan den Rijn, Holland
- Tsuge T, Tsukaya H, Uchimiya H (1996) Two independent and polarized processes of cell elongation regulate leaf blade expansion in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Development* 122: 1589–1600
- Turner TL, Bourne EC, Wettberg EJV, Hu TT, Nuzhdin SV (2010) Population resequencing reveals local adaptation of *Arabidopsis lyrata* to serpentine soils. *Nature Genetics* 42: 260–264
- Ueda R, Minamiya Y, Hirata A, Hayakawa H, Muramatsu Y, Saito M, Fukuda T (2012) Morphological and anatomical analyses of rheophytic *Rhododendron ripense* Makino (Ericaceae). *Plant Species Biology* 27: 233–240
- Yoichi W, Kawamata I, Matsuki Y, Suyama Y, Uehara K, Ito M (2018) Phylogeographic analysis suggests two origins for the riparian azalea *Rhododendron indicum* (L.) Sweet. *Heredity* 121: 594–604

(渡辺洋一)

34 キシツツジ (ツツジ科ツツジ属)

はじめに

キシツツジ (*Rhododendron ripense* Makino) はツツジ科ツツジ属の樹高0.5–1.0 mの半常緑の低木で、主に河川上流部の母岩が露出する渓谷に分布し、平常時では冠水しない乾燥した岩盤上に生育する日本固有の溪流沿い植物である(山中・竹崎1959)。4月下旬から5月下旬に咲く直径約5 cmの花は晩春の川岸を淡紅紫色に染め、アオスジアゲハ (*Graphium sarpedon nipponum*) やカラスアゲハ (*Papilio bianor dehaanii*) などのチョウ類、ニホンミツバチ (*Apis cerana japonica*) やクロマルハナバチ (*Bombus ignites*) などのハチ類が訪花して花粉を媒介する(Kondo et al. 2009)。9月初旬から10月下旬にかけて、個々の成木あたり10から150個の果実を生産し、1つの果実には100から1,000個の

種子が含まれる(Hikasa et al. 2003)。砂状の極めて小さな種子は重力や風によっても散布されるものの、秋の出水時の河川水位に応じて水面に平行した帯状の群落が形成されること、また、種子が水に浮くことや長期間の冠水でも発芽能力が低下しないことから、主要な種子散布様式は流水散布であると考えられる(Hikasa et al. 2003)。

このキシツツジは極めて特徴的な分布域を持ち、瀬戸内海に隔てられた西日本の限られた3つの地域の河川に「局所的」かつ「分断的」に分布する(図-1)。本州では岡山県の旭川以西の河川、四国では低地を流れる北部の小河川を除く河川、九州では大分県の山国川にのみ分布が確認され(Horikawa 1972)、インドジョウ (*Cobitis takatsuensis*) やオヤニラミ (*Coreoperca kawamebari*) などの淡水魚や、国天然記念物のオオサンショウ

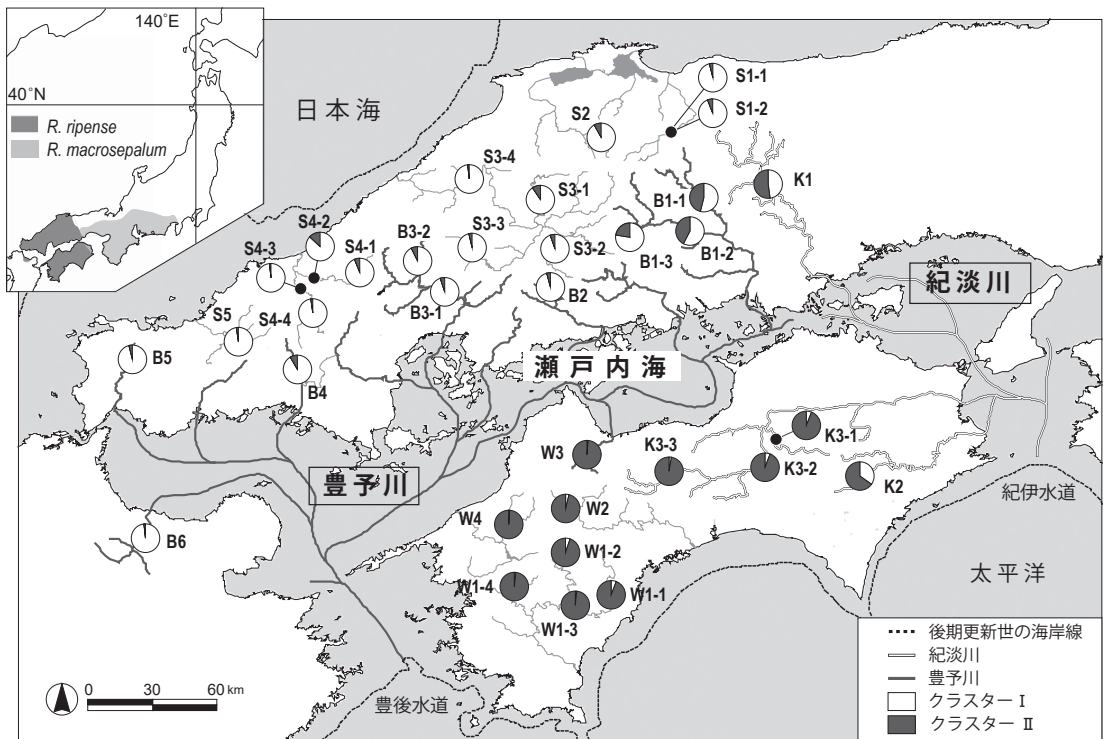


図-1 解析に使用したキシツツジ33集団とSTRUCTURE解析で推定された各集団の遺伝的クラスターの割合。破線、黒太線、白太線はそれぞれ後期更新世の海岸線、当時存在した豊予川および紀淡川を示す。左上の図はキシツツジ(*Rhododendron ripense*)とモチツツジ(*R. macrosepalum*)の分布域を示す。Kondo et al. (2009)を改変。

ウウオ (*Andrias japonicus*) など、複数の水生生物がキシツツジと同様の分布傾向を示す(平山ら2003; 渡辺ら2006)。今から約1–6万年前の瀬戸内海形成以前、陸続きであった中四国・九州地方には、現在の瀬戸内海を縦断するように流れる「豊予川」と「紀淡川」と呼ばれる2つの大きな古水系が存在した(図-1)(桑代1972; Japan Association for Quaternary Research 1987)。「豊予川」は、岡山県の高梁川(B1; 図-1)に端を發し、現在の山陽地方の河川および九州・大分県の山国川(B6; 図-1)を繋ぎ、瀬戸内海から豊後水道を経て太平洋に流出した河川である。一方、「紀淡川」は、岡山県の旭川(K1; 図-1)に端を發し、現在の中国地方および四国の一部の河川を繋ぎ、紀淡海峡・紀伊水道を経て太平洋に流出した河川である。キシツツジをはじめ、中四国・九州地方の限定された河川に生育・生息し、分散経路が河川に限定されるこれら生物種の地理的分布の形成には、こうした過去の流域構造が強く影響を及ぼしたことが予想される。

また、キシツツジを含むツツジ属植物は近縁種間においても特徴的な地理的分布を示す。キシツツジと生態的特徴が似るサツキ [*R. indicum* (L.) Sweet] はキシツツジと同様に川岸の岩場に生育するが、キシツツジの分布する中四国地方や九州地方北部には見られず、本州の関東以西と九州南部の2つの地域に大きく分断分布する(Yamazaki 1996; Yoichi et al. 2018)。また、モチツツジ (*R. macrosepalum* Maxim.) はキシツツジと遺伝的に最も近縁であるものの、生態的特性は大きく異なり、丘陵地の森林内でのみ生育する。山梨県以西から岡山県までと四国東部地方の一部に分布し、キシツツジの分布域の東端で2種の分布がわかる(図-1)。こうした近縁種間における特徴的な地理的分布もまた、キシツツジの特徴的な分布域や遺伝構造の形成に影響した可能性がある。

本稿では、すでに公表済みの報告(Kondo et al. 2009)を中心に、こうした特徴的な地理的分布を示すキシツツジについて、近縁種からの種分化、近縁種とのニッチ競合、現在・過去の流域構造、および種子分散様式等の生態的特性が分布域の形成や遺伝構造の形成に及ぼした影響について解説する。

キシツツジの地理的遺伝構造

キシツツジの分布域全域を包含する18河川33集団を選定し、計757個体について同属のホンシヤクナゲ [*R. japonoheptamerum* var. *hondoense* (Nakai) Kitam.] で開発された4つのマイクロサテライトマーカー(Naito et al. 1998; Kameyama et al. 2001, 2002)を用いて遺伝子型の特定を行った。その際、後期更新世に存在した2つの古水系を考慮し、サンプリングを行った33集団を以下の4つのグループに分類した(表-1)。(1) 豊予川[B]: 豊予川の支流にあたる山陽地方と九州の山国川を含む6河川9集団、(2) 紀淡川[K]: 紀淡川の支流にあたる岡山県の旭川と四国東部の河川を含む3河川5集団、(3) 山陰地方[S]: 豊予川に隣接する山陰地方の5河川12集団、(4) 四国西部地方[W]: 紀淡川に隣接する四国西部地方の4河川7集団。

まず、集団間の系統関係を明らかにするため、STRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000; Evanno et al. 2005)を行った結果、キシツツジにおいて2つの祖先集団(Cluster IおよびCluster II)が確認できた(図-1)。Cluster Iは豊予川および山陰地方に属する中国地方と九州の集団(BおよびS)で優占し、Cluster IIは紀淡川と四国西部地方に属する集団(KおよびW)で優占した。豊予川および紀淡川の最上流部にあたる岡山県の旭川(K1; 図-1)や高梁川(B1; 図-1)の集団ではCluster IとCluster IIが混在したものの、西側の集団に向かうほど中国地方と九州ではCluster Iが、四国ではCluster IIが優占する傾向がみられた。

同様の地理的傾向は、遺伝距離に基づく集団間の系統解析(Cavalli-Sforza and Edwards 1967; Fitch and Margoliash 1967; Felsenstein 2004)においても確認できた(図-2)。キシツツジ33集団は豊予川と山陰地方に属する22集団(BおよびS)からなるグループIと紀淡川と四国西部地方に属する11集団(KおよびW)からなるグループIIの2つに大別された。岡山県の旭川(K1; 図-1およびK&W1; 図-2)と高梁川(B1; 図-1およびB&S1; 図-2)の集団では近い系統関係がみられたものの、STRUCTURE解析の結果と同様に、瀬戸内海に沿って西側に向かうにつれて中国地方・九州の集団と四国の集団間の系統関係が遠くなる傾向が確認できた。

こうしたSTRUCTURE解析(図-1)や集団間の系統解析(図-2)の結果は、後期更新世に存在した2つの古水系を強く反映したもので、豊予川水系

表-1 キシツツジ33集団における遺伝的多様性

| グループ(略号) | 集団No. | 河川名 | 地域 | A_R | | | N_{PA} | |
|----------|-------|------|----|-------|-------|-------|----------|------|
| | | | | N | 集団 | 河川 | 集団 | 河川 |
| 豊予川(B) | B1-1 | 高梁川 | 本州 | 25 | 9.09 | 11.09 | 0.00 | 0.00 |
| | B1-2 | | 本州 | 24 | 9.60 | | 0.00 | |
| | B1-3 | | 本州 | 20 | 8.81 | | 0.00 | |
| | B2 | 沼田川 | 本州 | 25 | 9.82 | 9.82 | 0.12 | 0.12 |
| | B3-1 | 太田川 | 本州 | 22 | 9.84 | 10.50 | 0.00 | 0.00 |
| | B3-2 | | 本州 | 22 | 10.44 | | 0.00 | |
| | B4 | 今津川 | 本州 | 23 | 9.16 | 9.16 | 0.00 | 0.00 |
| | B5 | 吉田川 | 本州 | 20 | 7.58 | 7.58 | 0.00 | 0.00 |
| | B6 | 山中川 | 九州 | 14 | 4.00 | 4.00 | 0.00 | 0.00 |
| 紀淡川(K) | K1 | 旭川 | 本州 | 29 | 5.63 | 5.63 | 0.00 | 0.00 |
| | K2 | 那賀川 | 四国 | 24 | 9.38 | 9.38 | 0.13 | 0.13 |
| | K3-1 | 吉野川 | 四国 | 24 | 8.93 | 10.49 | 0.50 | 0.35 |
| | K3-2 | | 四国 | 24 | 10.12 | | 0.33 | |
| | K3-3 | | 四国 | 24 | 8.58 | | 0.21 | |
| 山陰地方(S) | S1-1 | 日野川 | 本州 | 25 | 6.93 | 7.55 | 0.00 | 0.02 |
| | S1-2 | | 本州 | 24 | 8.05 | | 0.04 | |
| | S2 | 斐伊川 | 本州 | 24 | 6.65 | 6.65 | 0.00 | 0.00 |
| | S3-1 | 江の川 | 本州 | 14 | 7.50 | 11.49 | 0.00 | 0.04 |
| | S3-2 | | 本州 | 27 | 10.23 | | 0.00 | |
| | S3-3 | | 本州 | 14 | 9.75 | | 0.14 | |
| | S3-4 | 高津川 | 本州 | 28 | 8.88 | | 0.00 | |
| | S4-1 | | 本州 | 24 | 10.72 | 11.27 | 0.33 | 0.18 |
| | S4-2 | | 本州 | 24 | 10.36 | | 0.17 | |
| | S4-3 | | 本州 | 22 | 9.77 | | 0.05 | |
| | S4-4 | | 本州 | 29 | 8.75 | | 0.17 | |
| S5 | 阿武川 | 本州 | 31 | 10.25 | 10.25 | 0.13 | 0.13 | |
| 四国西部(W) | W1-1 | 四万十川 | 四国 | 24 | 9.12 | 10.35 | 0.13 | 0.08 |
| | W1-2 | | 四国 | 23 | 9.75 | | 0.17 | |
| | W1-3 | | 四国 | 23 | 8.99 | | 0.00 | |
| | W1-4 | | 四国 | 18 | 7.05 | | 0.00 | |
| | W2 | 仁淀川 | 四国 | 21 | 8.91 | 8.91 | 0.00 | 0.00 |
| | W3 | 中山川 | 四国 | 18 | 5.88 | 5.88 | 0.00 | 0.00 |
| | W4 | 肱川 | 四国 | 24 | 7.58 | 7.58 | 0.00 | 0.00 |

N : サンプルサイズ、 A_R : アレリックリッチネス、 N_{PA} : 個体あたりの固有アレル数。
Kondo et al. (2009) を改変。

と紀淡川水系でそれぞれ独立的にキシツツジの分布域形成と遺伝子流動が生じたことを示唆するものである。地理的距離と遺伝的分化の関係(図-3、Isolation by Distance: IBD)や遺伝的特徴を比較した結果(表-1)においても、豊予川と紀淡川の集団では、河川争奪によって豊予川と紀淡川からそれぞれ独立に形成されたと考えられる山陰地方および四国西部地方の集団に比べて遺伝的分化の度合いが小さく(図-3)、地域固有のアレル(対立遺伝子)も少ないこと(表-1)が明らかになっており、こうした結果もまたキシツツジの分布域形成と遺伝子流動が豊予川水系と紀淡川水系でそれぞれ独

立的に生じたことを支持するものである。

キシツツジの特徴的な分布域や種内遺伝構造の形成は、こうした古水系の流域構造に加え、近縁種からの種分化の過程によっても影響を受けるとともに、近縁種との特徴的な分布パターンの形成にも影響を及ぼしたと考えられる。先述の通り、キシツツジには形態的類似性が高いものの、キシツツジとは異なり丘陵地の森林内に生育し、キシツツジの分布域の東端にあたる岡山県の旭川を境に分布を分けるモチツツジと、キシツツジと同様に川岸の岩場に生育するものの、キシツツジの分布する中四国地方および九州北部には見られ

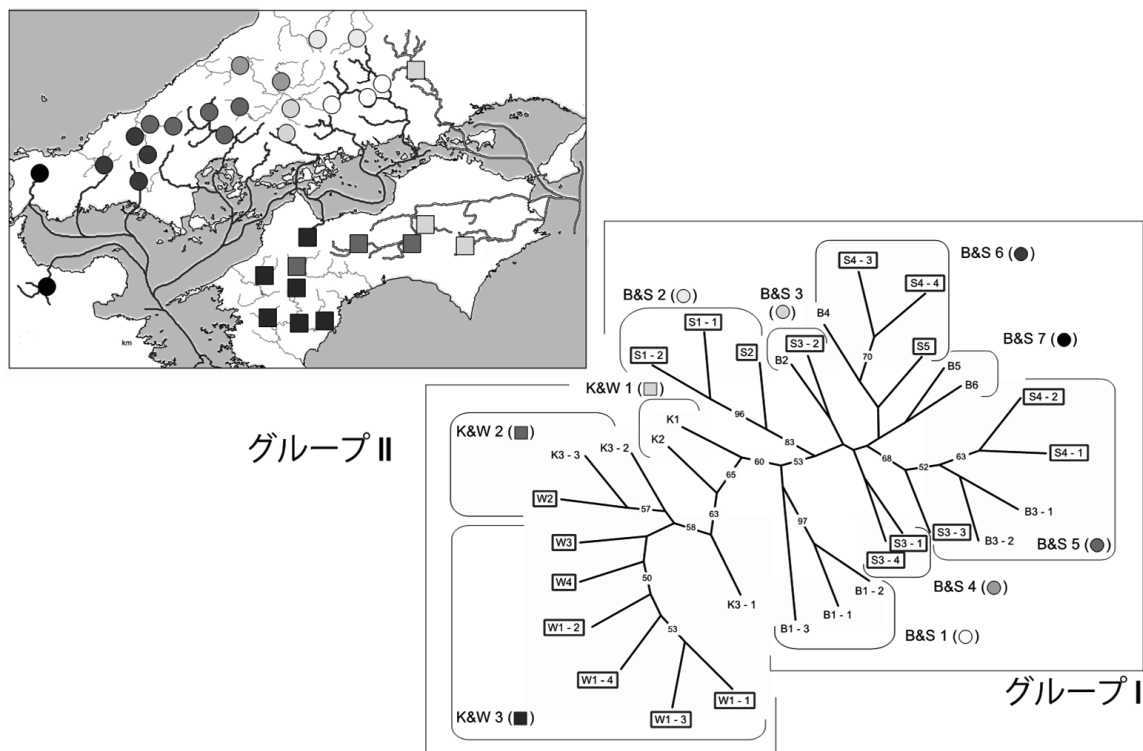


図-2 キシツツジ33集団における遺伝距離に基づいた系統樹。分岐の横の数字は1,000回繰り返しのブートストラップ値(%)。Kondo et al. (2009) を改変。

ず、本州の関東以西と九州南部の2つの地域に大きく分断分布するサツキの2種の近縁種が存在する。これら3種の近縁種を含むツツジ科ツツジ属を対象とした系統解析では、キシツツジはモチツツジから比較的近年に派生したもので、キシツツジに比べ古い系統であるサツキとは独立的に河川環境への適応を果たしたことが明らかになっている(Scariot et al. 2007ab)。先述したキシツツジ集団間の系統関係や3種の地理的分布パターンも考慮すると、まずキシツツジとモチツツジの種分化は、豊予川および紀淡川の最上流部で、かつ2種の分布境界線にあたる岡山県の旭川や高梁川周辺で生じ、その後、河川環境への適応を果たしたキシツツジは、当時、中四国・九州地方に存在した2つの古水系に沿って分布拡大し、現在の分布域を獲得したものと考えられる。

ここで疑問になるのは、なぜ生態的ニッチの異なるキシツツジとモチツツジの分布域が重ならず、地理的な棲み分けを行っているのか？また、キシツツジと同じ生態的ニッチを持つサツキが特徴的な分断分布を示すのか？という近縁種間の分布パターンの形成過程であり、これには3種の生

態的特性が強く寄与したものと考えられる。

キシツツジはモチツツジに比べ葉が小さく細く、秋の出水時においても流水による影響を受けにくいといった特徴を持つ(Ueda et al. 2012)。そのため、モチツツジのように他の植物種との光競争が激しい森林内での分布は報告されておらず、逆にモチツツジはキシツツジが生育するような冠水する河川周辺には生育できない。また、キシツツジやモチツツジを原種とした園芸種は多くあり、栽培環境下では2種は交配可能であるが、キシツツジの分布東端にあたる旭川周辺では2種の分布は近接するものの、交雑種は見られない。こうした2種間の生育地特性や生態特性を踏まえると、生態的ニッチの異なる2種間で明瞭な地理的隔離が生じた背景には、以下のような仮説が考えられる。交雑を介して生じうる中間的な形質をもった個体は、河川環境・森林環境のどちらにおいても競争力に乏しく、仮に分布が重なり交雑帯が一時的に形成されたとしても長期的に集団を維持できない可能性が高い。そのため、2種の分布境界線にあたり、種分化が生じたと考えられる岡山県の旭川を超えて2種が分布を拡大することな

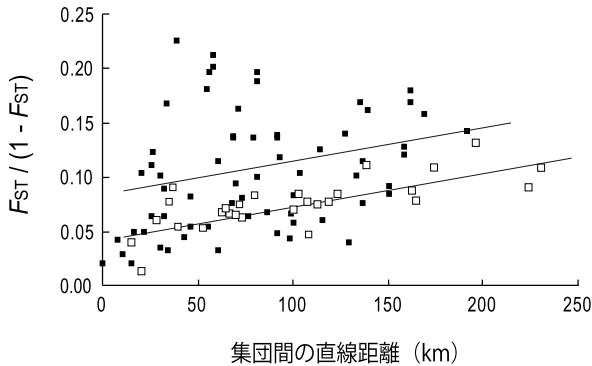
(a) 豊予川と山陰地方

□ 豊予川 (九州の1集団を除く)

$$y = 0.0003x + 0.047, \quad R^2 = 0.542; P = 0.001$$

■ 山陰地方

$$y = 0.0003x + 0.077, \quad R^2 = 0.104; P = 0.014$$



(b) 紀淡川と四国西部地方

□ 紀淡川

$$y = 0.0009x + 0.026, \quad R^2 = 0.847; P = 0.041$$

■ 四国西部地方

$$y = 0.0014x + 0.031, \quad R^2 = 0.302; P = 0.002$$

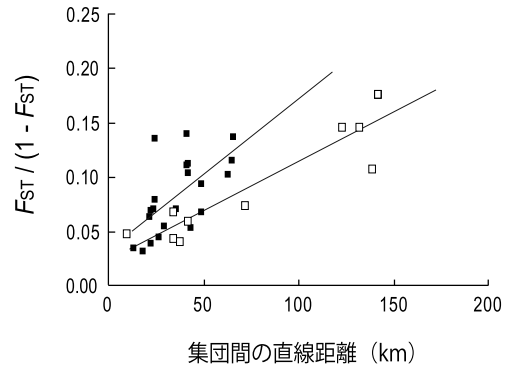


図-3 集団間の遺伝的分化と地理的距離の関係。Kondo et al. (2009) を改変。

く、結果として生態的ニッチの異なる2種の明瞭な地理的隔離が形成された可能性がある。

他方、同じ生態的ニッチを持つキシツツジとサツキの地理的隔離は、2種間のニッチ競合の結果によってもたらされたものと考えられる。サツキがキシツツジに比べ古い系統であること、キシツツジと同様に分布域の形成には河川構造が強く影響することなどを考慮すると、以下のような仮説が考えられる。サツキはキシツツジが派生する以前は広く西日本の河川に分布していたものの、サツキに比べ樹高も葉のサイズも大きく、種子散布時期も早いキシツツジの登場とその分布拡大の結果、ニッチ競合を経て現在の特徴的な分布が形成された可能性がある。

つまり、キシツツジの種内遺伝構造は、モチツツジからの種分化を経て獲得した河川環境への適応と、瀬戸内海形成以前に中四国地方に存在した2つの古水系に沿った分布拡大を反映したもので、その特徴的な分布域の形成過程は近縁種であるモチツツジとサツキの存在によっても強く影響を受けたものである。

おわりに

キシツツジは中四国地方の河川においては比較

的普通に見られる植物種である。一方で、上述のように、かつて瀬戸内海が陸地であり、そこに大きな古水系が存在したことを証明する学術的価値の高い植物種でもある。また、花期が5月の大型連休にあたることから、広島県の三段峡や匹見峡、徳島県の大歩危・小歩危溪谷などでは観光資源としても重要な役割を担っている。

しかしながら、生育域が秋季に冠水するような環境でもあるため、護岸整備による生育地の消滅や、ダム建設による生息地の分断なども生じている。開発にあたり移植などが行われる場合があるが、本稿で示したようにキシツツジ集団における遺伝的特徴は過去・現在の流域構造によって規定され、必ずしも地理的に近い河川で遺伝的類似性が高いわけではないため、移植にあたっては留意が必要である。

引用文献

- Cavalli-Sforza LL, Edwards AWF (1967) Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures. *Evolution* 32: 550–570
- 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

- Felsenstein J (2004) PHYLIP: Phylogeny inference package. Department of Genome Sciences and Department of Biology, University of Washington, Seattle, Washington, USA
- Fitch WM, Margoliash E (1967) Construction of phylogenetic trees. *Science* 155: 279–284
- Hikasa M, Yamasaki M, Nakagoshi N (2003) Application of the ecology of *Rhododendron ripense* to protection of the species from the effects of dam construction. *Hikobia* 14: 1–8
- 平山琢朗・中越信和・頭山昌郁 (2003) 中四国地方における広島県の淡水魚類相の位置づけ. 日本生物地理学会会報 58: 21–34
- Horikawa Y (1972) Atlas of the Japanese flora: An introduction to plant sociology of East Asia. Gakken, Tokyo, Japan
- Japan Association for Quaternary Research (1987) Explanatory text for quaternary maps of Japan. University of Tokyo Press, Tokyo, Japan
- Kameyama Y, Isagi Y, Nakagoshi N (2001) Patterns and levels of gene flow in *Rhododendron metternichii* var. *hondoense* revealed by microsatellite analysis. *Molecular Ecology* 10: 205–216
- Kameyama Y, Isagi Y, Nakagoshi N (2002) Relatedness structure in *Rhododendron metternichii* var. *hondoense* revealed by microsatellite analysis. *Molecular Ecology* 11: 519–527
- Kondo T, Nakagoshi N, Isagi Y (2009) Shaping of genetic structure along Pleistocene and modern river systems in the hydrochorous riparian azalea, *Rhododendron ripense* (Ericaceae). *American Journal of Botany* 96: 1532–1543
- 桑代 勲 (1972) 瀬戸内海の地形発達史. 桑代勲遺稿出版会, 広島大学文学部地理学教室
- Naito K, Isagi Y, Nakagoshi N (1998) Isolation and characterization of microsatellites of *Rhododendron metternichii* Sieb. et Zucc. var. *hondoense* Nakai. *Molecular Ecology* 7: 927–928
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Scariot V, De Keyser E, Handa T, De Riek J (2007a) Comparative study of the discriminating capacity and effectiveness of AFLP, STMS and EST markers in assessing genetic relationships among evergreen azaleas. *Plant Breeding* 126: 207–212
- Scariot V, Handa T, De Riek J (2007b) A contribution to the classification of evergreen azalea cultivars located in the Lake Maggiore area (Italy) by means of AFLP markers. *Euphytica* 158: 47–66
- Ueda R, Minamiya Y, Hirata A, Hayakawa H, Muramatsu Y, Saito M, Fukuda T (2012) Morphological and anatomical analyses of rheophytic *Rhododendron ripense* Makino (Ericaceae). *Plant Species Biology* 27: 233–240
- 渡辺勝敏・高橋 洋・北村晃寿・横山良太・北川忠生・武島弘彦・佐藤俊平・山本祥一郎・竹花佑介・向井貴彦・大原健一・井口恵一朗 (2006) 日本産淡水魚類の分布域形成史. 系統地理的アプローチとその展望. *魚類学雑誌* 53: 1–38
- Yoichi W, Kawamata I, Matsuki Y, Suyama Y, Uehara K, Ito M (2018) Phylogeographic analysis suggests two origins for the riparian azalea *Rhododendron indicum* (L.) Sweet. *Heredity* 121: 594–604
- 山中二男・竹崎恵子 (1959) キンツツジの分布と生態, 川岸岩上の植生とフロラ. *植物研究雑誌* 34: 215–224
- Yamazaki T (1996) A revision of the genus *Rhododendron* in Japan, Taiwan, Korea and Sakhalin. Tsumura Laboratory, Tokyo

(近藤俊明)

35 ヤチダモ (モクセイ科トネリコ属)

はじめに

ヤチダモ (*Fraxinus mandshurica* Rupr.) は中国東北地方、ロシア極東、朝鮮半島北部、日本の中部以北に広く分布する (30–50° N, 100–146° E ; Wu et al 1980 ; Sun 1985) トネリコ属の落葉性高木である。北日本の水辺林の主要な林冠構成種の一つであり (高橋ら 2001)、湿潤で肥沃な土地を好み、しばしば小面積のパッチ状の純林を形成する。冷温帯水辺林の動態に重要な役割を持つ。材は硬質で家具材などに利用され、材価も高い。特に、本種の分布の中心である中国東北地方においては、過剰伐採と林地開発により個体群が急速に減少し、絶滅が危惧されている。日本は本種の分布の端にあたるが、水辺林の分断化とともに、個体群の分断化が進行している (Sakio and Tamura 2008)。

トネリコ属には、北半球の温帯から亜熱帯にかけて43種が報告されている (Wallander and Albert 2000)。近年のrDNAのITS領域による分子系統解析によると、トネリコ属は6つの節 (*Dipetalae*、*Fraxinus*、*Melioides*、*Ornus*、*Pauciflorae*、*Sciadhanthus*) に分かれ、ヤチダモは北東アジアのシオジ *F. platypoda*、ヨーロッパのセイヨウトネリコ *F. excelsior*、ヨーロッパのホソバトネリコ *F. angustifolia*、北アメリカの *F. nigra* とともに *Fraxinus* 節に分類されている (Wallander 2008)。*F. mandshurica* はその形態、および生育環境の類似性から、*F. nigra* の地理的な亜種とされていたが (Sun 1985 ; Wei and Green 1996)、この分類は分子系統学的解析により、否定されている (Wallander 2008)。日本のヤチダモは *F. mandshurica* の変種 *var. japonica* Maxim. とされる (Maximovicz 1875)。雌雄異株であり、花粉散布は風媒、種子は主に風によって散布される。雌株は両性花様の花序をつけるが、雄しべは未発達で花粉生産能力はなく、開花期を通して雌としての機能しか持たない (Kong et al 2008)。Wallander (2008) によると、トネリコ属の交配様式は、両性花から雄性両性異株もしくは雌雄混株を通して現在の雌雄異株へと進化したとされている。開花は展葉前の春 (4月頃) に

起こり、2週間程度で咲き終わる。種子は翼を持ち、風により長距離散布され (Goto et al 2005)、生理的休眠性を持つ (Zhang 2008)。本種に関しては、日本および中国東北地方の自然集団を対象に、詳細な遺伝解析が行われている (Hu et al 2008, 2010)。本稿ではこれらの報告に基づき、これまでに得られたヤチダモの遺伝的多様性および遺伝構造について解説するとともに、本種の分布変遷の歴史についても考察する。

解析に用いられた集団および遺伝解析

日本のヤチダモ分布域を網羅するように本州、北海道の天然林15集団、398個体の葉を採取した。また、ヤチダモの分布の中心である中国東北地方の5つの山域 [X: 小興安嶺 (Xiaoxing, anlig)、W: 完達山 (Wandashan)、L: 老爺嶺 (Laoyeling)、Z: 長広才嶺 (Zhangguancailing)、C: 長白山 (Changbaishan)] の天然林30集団から1,435個体の葉を採取し、実験に供試した (図-1)。いずれの集団でも、採取個体間距離は30 mを超えるように設定した。遺伝的多様性と遺伝構造の評価には、ヤチダモを含むトネリコ属で開発された核マイクロサテライト座9座を用い、集団間の系統的關係と、各地域集団の保有する遺伝的多様性を調べた (Hu et al. 2008, 2010)。遺伝構造の推定には、共通祖先を持つ遺伝子プールを推定するSTRUCTURE解析 (Pritchard et al. 2000)、および遺伝的障壁の検出を行うバリアー解析 (Manni et al. 2004) を行った。

日本における地理的遺伝構造

STRUCTURE解析の結果、日本のヤチダモでは、北と南にわかれる2つの遺伝的クラスターが検出された (図-2)。一つは北海道と下北半島を含む北方の集団 (以下北方集団)、もう一つは下北半島以外の南方の集団 (以下南方集団) である (図-2a)。さらに、南方集団のみの解析によ

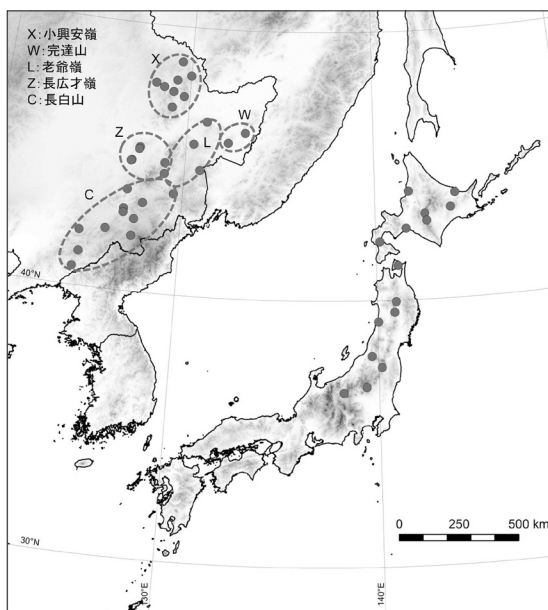


図-1 調査対象集団の位置図。中国東北地方のアルファベットは山地を示す。日本の集団の詳細は図-2を参照。Hu et al. (2008, 2010) を改変。

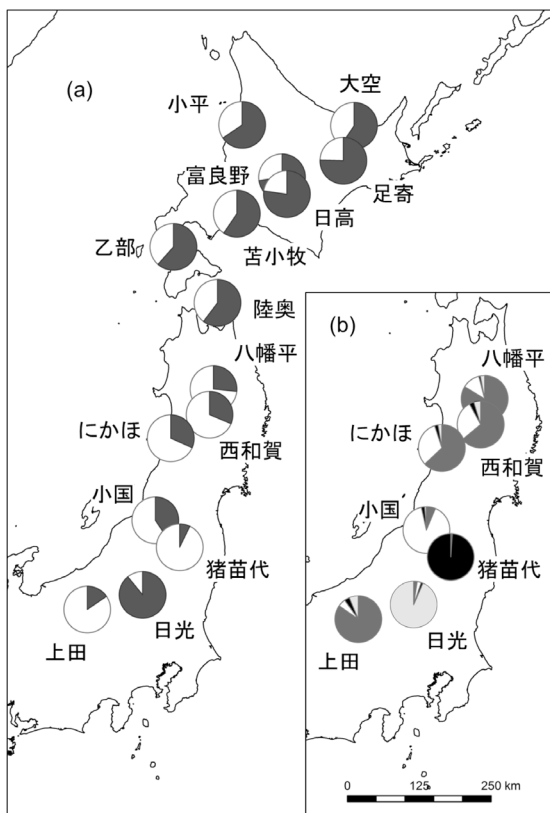


図-2 日本における核マイクロサテライトマーカー9座を用いた遺伝的クラスターの集団組成。(a) 調査全集団に対する結果、(b) 陸奥集団を除く本州集団に対する結果。Hu et al. (2010) を改変。

り、南方集団は日本海側の集団(以下南方集団I)と太平洋側の集団(以下南方集団II)の遺伝的クラスターが検出されている(図-2b)。一方で、北方集団のみの解析ではそれ以下の構造は検出されず、北方集団は一つの大きな遺伝的まとまりとして存在していることが示された。集団間の遺伝距離から、遺伝的障壁を検出するバリアー解析においても、この傾向は支持されている(図-3)。一方で、遺伝的多様性は北方集団が最も高く、次いで南方集団I、南方集団IIの順となっており、南方集団IIは他の地域に比べて遺伝的多様性が有意に低かった(表-1)。また、南方集団IIでは、過去に集団サイズの縮小があったことを示す痕跡も検出されている(Hu et al. 2010)。以上のように、北方集団は遺伝的に均質であり、南方集団とは異なる遺伝的クラスターに位置することから、現在の北方集団は、後氷期に北方に存在した隠蔽レフュージア(cryptic refugia)からの分布拡大によって成立した集団ではないかと考察されている(Hu et al. 2010)。Hu et al. (2010)では、全集団を通して遺伝的多様性が最も高かった渡島半島の集団(乙部)周辺に隠蔽レフュージアが存在したのではないかと

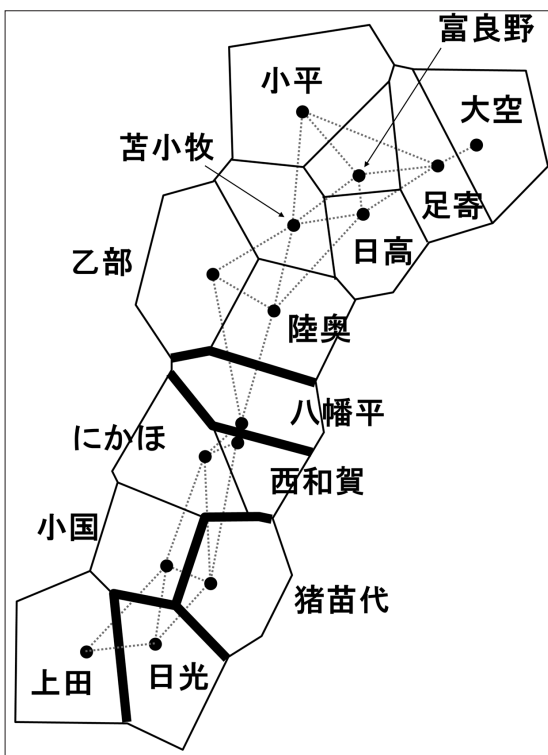


図-3 日本のヤチダモ集団間の遺伝距離(D_A)から検出された遺伝的障壁。Hu et al. (2010) を改変。

推察している。滝谷・萩原(1997)による化石資料の解析からも、最終氷期の渡島半島に多くの耐寒性広葉樹のレフュージアが存在したという仮説を提示したが、今回の結果はそれらを支持している。このように、冷温帯の樹木種が氷期に北方の隠蔽レフュージアに存在していたという仮説は、近年様々な樹種の遺伝解析により指摘されてきており (McLachlan et al. 2005 ; Tsuda and Ide 2010 ; Sakaguchi et al. 2011 ; Kimura et al. 2014)、氷期以降の樹木種の分布拡大や今後の気候変動に対する樹木種の応答へと新しい視点を提供している。ヤチダモは、冷温帯水辺林を主な生育地としている。北海道では、低標高に大きな河川が連続的に存在しており、河川間の地理的障壁は少なく、集団間の活発な遺伝子流動が促され、現在の比較的均質な遺伝的構造が維持されていると考えられた。

一方で、南方集団においては、北方集団とは異なる分布拡大の歴史が推察される。特に太平洋側の南方集団IIは、比較的広域な分布を示す日本海側の南方集団Iの遺伝的クラスターからは異なっている。化石花粉のデータによると、氷期の本州では海沿いの低湿地がトネリコ属の主な生育地となっていたことが報告されている (安田・三好1998)。氷期において、南北に走る山脈によって長期にわたり地理的に隔離された後、温暖化により分布を高標高の湿地や河川の上流へと移動させていった結果、現在の遺伝的構造が形成されたと考えられる。事実、現在の本州太平洋側のまとまったヤチダモ集団は、高標高 (> 800 m) の湿地周辺に限られており、これらの集団は、集団サイズの

縮小や創始者効果による遺伝的浮動を経験してきたと考えられる。

日本の冷温帯林の構成樹種の系統地理学的解析では、しばしば北海道の集団は本州の集団に比べて遺伝的多様性の減少やボトルネックの傾向が強いことが報告されており (Okaura and Harada 2002 ; Tsuda and Ide 2005 ; Okaura et al. 2007)、最終氷期以降の分布の北進との関係で議論されてきたが、本種で見られた遺伝的傾向はこれらとは異なっていた。これには、ヤチダモの耐寒性や水辺林の構成種といった種特性が寄与しているのではないかと考えられる。

中国東北地方における地理的遺伝構造

集団の遺伝的多様性は中国東北地方全体で高く保たれており、いずれの集団でも過去の集団縮小の痕跡は認められなかった (Hu et al. 2008)。一方で、集団内の遺伝的多様性は緯度が高くなるに従い有意に減少していた (図-4)。これらの地域では、花粉化石のデータより、完新世中期以降に中国のバイオームは急速に変化したことが指摘されている (Yu et al. 2000)。ヤチダモにおいても、完新世以降の温暖化により、急速に分布が北へと移動したことに伴い、上記のような遺伝構造が形成されたと考察されている (Hu et al. 2008)。一方で、集団間の遺伝的分化度は低く ($F_{ST} = 0.01$; 表-1)、集団間の活発な歴史的遺伝子流動が起こっていたと考えられる。事実、既往の分子マーカーを用いた本種および近縁種の遺伝子流動の研究例からも、本種の花粉および種子による移動能力は高いことが報告されている (Heuertz et al. 2003 ; Bacles et al. 2005 ; Goto et al. 2006)。また、集団間の地理的な距離は最大で1,000 kmに及ぶにも関わらず、STRUCTURE解析により検出された遺伝的クラスターは1つであり、これらの集団が単系統であることを示している。このことは、最終氷期において、本種は複数の逃避地を形成していたのではなく、多様性が維持される一つの大きな逃避集団として存在していたことを強く示唆している。

また、調査集団は、5つの山系にま

表-1 地域ごとの遺伝変異と地域間差の検定

| 日本 | 地域 | A_R | H_E | F_{IS} | F_{ST} |
|------------|------------|---------|---------|----------|----------|
| | 北方集団 (NP) | 6.700 | 0.689 | 0.101 | 0.027 |
| | 南方集団 (SP1) | 6.309 | 0.672 | 0.139 | 0.056 |
| | 南方集団 (SP2) | 3.931 | 0.589 | 0.186 | 0.243 |
| | P 値 | | | | |
| | NP-SP1 間 | 0.557 | 0.474 | 0.788 | 0.378 |
| | NP-SP2 間 | 0.001** | 0.026* | 0.037* | 0.001** |
| | SP1-SP2 間 | 0.012* | 0.015* | 0.050* | 0.009* |
| 日本全体 (J) | | 6.441 | 0.660 | 0.115 | 0.084 |
| 中国東北地方 (C) | | 5.464 | 0.564 | 0.041 | 0.010 |
| | P 値 | | | | |
| | J-C 間 | 0.004** | 0.001** | 0.001** | 0.001** |

A_R : アレリックリッチネス、 H_E : ヘテロ接合度の期待値、 F_{IS} : 近交係数、 F_{ST} : 遺伝子分化係数。

NP : 北海道および下北半島の集団、SP1 : 本州日本海側の集団、SP2 : 本州太平洋側の集団。

P 値は10,000回の置換によって得た。*は5%水準、**は1%水準で有意。Hu (2009) を改変。

たがっているにも関わらず、稜線が遺伝的障壁として働いているという証拠は得られなかった。このような傾向は、山岳域を含んだ広い範囲に分布しているヨーロッパナの研究例でも報告されている。本種は水辺林を生育地とすることから、水系を分布拡大経路として利用できるという生態的特徴が影響している可能性が考えられた。

一方で、最も北の集団(X1)のみ、他の連続的な遺伝子プールからは分化していた(図-5)。この集団ではアレリックリッチネスも低かった。ヤチダモの北限における分布の制限要因の研究例では、同地域の冬季の低温により通常の代謝経路が阻害され、本種の生理的ストレスとなっていることが報告されている(Wang et al. 1994)。これらの地域では、冬季の低温障害により実生や稚樹が大量に枯死しており、これらの自然選択圧が、遺伝的多様性を減少させる要因となっていると考えられた。

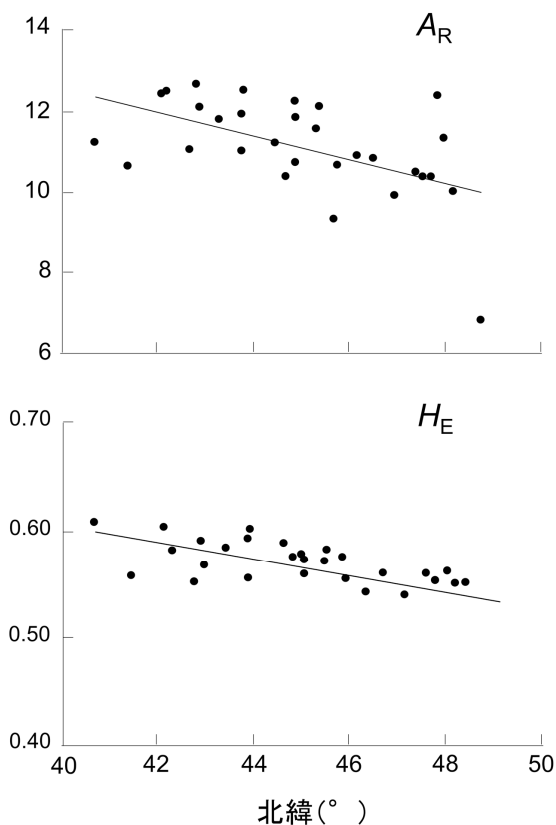


図-4 中国東北地方のヤチダモにおける緯度に沿った遺伝的多様性の傾向。 A_R :アレリックリッチネス、 H_E :ヘテロ接合度の期待値。Hu et al. (2008) を改変。

日本と中国東北地方における 遺伝的多様性の傾向

中国のヤチダモの遺伝的多様性は日本に比べてヘテロ接合度の期待値(H_E)もアレリックリッチネス(A_R)も有意に低かった(表-1)。一方で日本の集団では中国の集団に比べて遺伝的分化が進み、近交係数も高かった(表-1)。後者に関しては、分布の中心に比べて、辺縁の集団の方が遺伝的浮動の影響を受けやすく、遺伝的分化度が高く、近交係数も高くなるという一般的な仮説に合致する。しかしながら、前者に関しては分布の中心の方が、辺縁よりも遺伝的多様性が高いという一般的な傾向(Eckert et al. 2008)とは一致しない。これまで、ヤチダモの分布の中心は中国東北地方であり、日本を含めてその周辺では分布が隔離的に存在していることなどから、分布のはずれと見なすのが一般的であった(Wu 1980)。しかしこの分布の中心と辺縁の定義は進化生物学的観点を考慮すべきであり、何らかの定量的な指標(例えば分布の端までの距離など; Schwartz et al. 2003)が必要であり、今後の検討の余地があるかもしれない。一方で、中国と日本の全個体を用いたSTRUCTURE解析によると、中国と日本は異なる遺伝的クラスターに

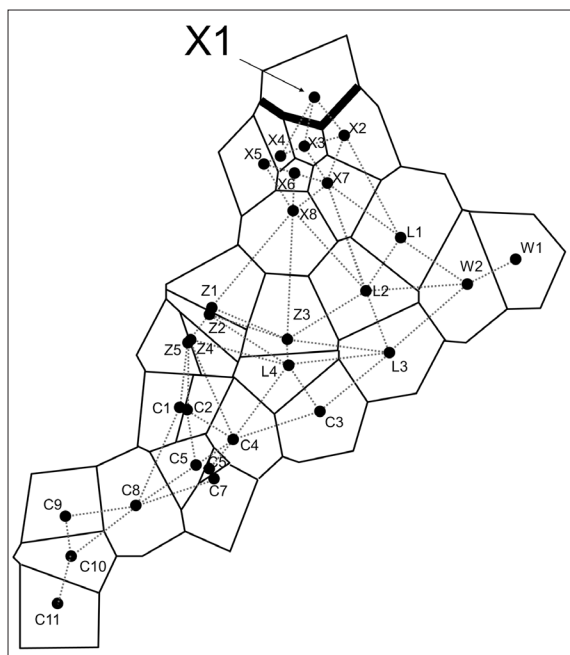


図-5 中国東北地方のヤチダモ集団間の遺伝距離(D_A)から検出された遺伝的障壁。Hu et al. (2008) を改変。

分化していた (Hu 2009)。間氷期を通しての長期の隔離が、日本と中国の集団間の分化と変種への種分化を促進したと考えられる。

おわりに

今回、日本と中国におけるヤチダモについて、同じサンプリングデザイン、同じ遺伝マーカーセットでの比較を行ったが、両者は同じ種に属しながら、その遺伝的多様性の分布や地理的遺伝構造は大きく異なっていた。このことは、日本と中国における過去の分布変遷の様子が大きく異なっていたことが原因の一つと考えられた。また、日本と中国の集団は、明確に遺伝的に分かれており、異なる進化的に重要な単位 (ESU: evolutionarily significant units) として取り扱う必要がある。また、日本の太平洋側の猪苗代集団、日光集団や、中国の北端のX1集団は、他の集団から遺伝的に異なっており、これらの集団の遺伝的な消失を防ぐための保全努力をすべきであると考えられる。一方で、中国の集団は、比較的遺伝的に均質であり、現在のところ遺伝的な保全の必要性のある集団は多くないが、開発と伐採による生育地の分断化が進行しており、集団の連続性を維持できるようにすべきであると考えられる。本種は水辺林の構成種という比較的環境変化に対して脆弱な種であることから、日本、中国それぞれで、種特性および遺伝的特性に基づいた保全策を講ずる必要があると考えられる。

本研究は、胡立江博士の博士学位論文を元に執筆された。本研究を進めるにあたり、東京大学農学生命科学研究科の井出雄二博士、後藤晋博士、齊藤陽子博士、中国東北林業大学の沈海龍教授、Jiang Con氏、張鵬博士、福島県の小澤創博士、筑波大学の津田吉晃博士、環境省の大澤隆文博士他、様々な方々のご指導、ご協力を頂いた。厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Bacles CFE, Burczyk J, Lowe AJ, Ennos RA (2005) Historical and contemporary mating patterns in remnant populations of the forest tree *Fraxinus excelsior* L. *Evolution* 59: 979–990
- Eckert CG, Samis KE, Lougheed SC (2008) Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* 17: 1170–1188
- Goto S, Iwata H, Shibano S, Ohya K, Suzuki A, Ogawa H (2005) Fruit shape variation in *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* characterized using elliptic Fourier descriptors and the effect on flight duration. *Ecological Research* 20: 733–738
- Goto S, Shimatani K, Yoshimaru H, Takahashi Y (2006) Fat-tailed gene flow in the dioecious canopy tree species *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* revealed by microsatellites. *Molecular Ecology* 15: 2985–2996
- Heuertz M, Vekemans X, Hausman JF, Palada M, Hardy OJ (2003) Estimating seed vs. pollen dispersal from spatial genetic structure in the common ash. *Molecular Ecology* 12: 2483–2495
- Hu L-J (2009) Study on the factors affecting genetic diversity of *Fraxinus mandshurica*, an ecologically and economically important tree species in northeast China. Doctorial thesis of Universtiy Tokyo, Tokyo
- Hu L-J, Uchiyama K, Shen H-L, Saito Y, Tsuda Y, Ide Y (2008) Nuclear DNA microsatellites reveal genetic variation but a lack of phylogeographical structure in an endangered species, *Fraxinus mandshurica*, across northeast China. *Annals of Botany* 102: 195–205
- Hu L-J, Uchiyama K, Saito Y, Ide Y (2010) Contrasting patterns of nuclear microsatellite genetic structure of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* between northern and southern populations in Japan. *Journal of Biogeography* 37: 1131–1143
- Kimura MK, Uchiyama K, Nakao K, Moriguchi Y, San Jose-Maldia L, Tsumura Y (2014) Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica*. *Annals of Botany* 114: 1687–1700
- Kong D, Shen H, Lu J (2008) Anatomic observation on female flower development, megasporogenesis and embryo development of *Fraxinus mandshurica*. *Bulletin of Botanical Research* 28: 387–391
- Manni F, Guerard E, Heyer E (2004) Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology* 76: 173–190
- Maximovicz C J (1875) Diagnoses des nouvelles plantes du Japon et de la Mandjourie. XIX decade. *Bull Cl Phys-Math Acad Imp Sci St-Petersbourg-Tome* 20: 430–472.
- McLachlan JS, Clark JS, Manos PS (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86: 2088–2098

- Okaura T, Harada K (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity* 88: 322–329
- 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 & Genetic Systems* 82: 465–477
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Sakaguchi S, Takeuchi Y, Yamasaki M, Sakurai S, Isagi Y (2011) Lineage admixture during postglacial range expansion is responsible for the increased gene diversity of *Kalopanax septemlobus* in a recently colonised territory. *Heredity* 107: 338–348
- Sakio H, Tamura T (2008) Ecology of Riparian Forests in Japan, Vol 333. Springer
- Schwartz M, Mills L, Ortega Y, Ruggiero L, Allendorf F (2003) Landscape location affects genetic variation of Canada lynx (*Lynx canadensis*). *Molecular Ecology* 12: 1807–1816
- Sun S (1985) Studies on the genus *Fraxinus* L. (Oleaceae) in China (I). *Bulletin of Botanical Research* 5: 37–67 (in Chinese with English abstract)
- 高橋康夫・後藤 晋・笠原久臣・犬飼雅子・高田功一・井口和信・芝野伸策 (2001) 雌雄異株性高木ヤチダモの性表現とサイズ構造. *日本林学会誌* 83: 334–339
- 滝谷美香・萩原法子 (1997) 西南北海道横津岳における最終氷期以降の植生変遷. *第四紀研究* 36: 217–234
- 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: 3929–3941
- Tsuda Y, Ide Y (2010) Chloroplast DNA phylogeography of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in Japan. *Journal of Plant Research* 123: 343–353
- Wallander E, Albert VA (2000) Phylogeny and classification of Oleaceae based on rps16 and trnL-F sequence data. *American Journal of Botany* 87: 1827–1841
- Wallander E (2008) Systematics of *Fraxinus* (Oleaceae) and evolution of dioecy. *Plant Systematics and Evolution* 273: 25–49
- Wang Y-H, Cai Y-X, Mu C-L (1994) Study on Ecology of *Fraxinus mandshurica*. *Journal of Northeast Forestry University* 22: 10–14 (in Chinese with English abstract)
- Wei Z, Green P (1996) *Fraxinus*. In: Wu Z and Raven P (eds) *Flora of China* Vol. 15, 173–279. Science Press and Missouri Botanical Garden, Missouri
- Wu Z-Y (1980) *Vegetation of China*. Chinese Science Press, Beijing
- 安田喜憲・三好教夫 (1998) 図説日本列島植生史. 朝倉書店, 東京
- Yu G, Chen X, Ni J, Cheddadi R, Guiot J, Han H, Harrison SP, Huang C, Ke M, Kong Z (2000) Palaeovegetation of China: a pollen data - based synthesis for the mid - Holocene and last glacial maximum. *Journal of Biogeography* 27: 635–664
- Zhang P (2008) The dormancy and germination physiology of Manchurian ash seeds in different development stage. PhD Dissertation, Northeast Forestry University (in Chinese)

(内山憲太郎)

36 ハリギリ (ウコギ科ハリギリ属)

はじめに

ハリギリ *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. (ウコギ科ハリギリ属) は、東アジアの温帯域に分布する落葉高木性樹木である。ウコギ科の分子系統学的解析から、ハリギリ属は同じく東アジアに固有のウコギ属 *Eleutherococcus* Maxim. と単系統を成すとされる (Plunkett et al. 2004)。種内分類群としては琉球列島に分布し、葉裂片数が少なく毛も少ないものが変種リュウキュウハリギリ var. *luchuensis* (Nakai) Ohwi ex H. Ohba として区別される。リュウキュウハリギリは京都市内で栽培すると真冬の1-2月に葉を展開し始めるなど、本土以北の集団とはフェノロジーが分化している。また本土以北のハリギリのなかにも葉形質に多型があり、葉面に毛が密生するものをケハリギリ f. *maximowiczii* (Van Houtte) H. Ohashi と呼ぶことがある。しかしハリギリの葉形態を分布域全体から得られた標本に基づいて検討した研究では、こうした変異は明瞭に区別することができず、リュウキュウハリギリでさえ中国南部から得られた標本

の変異の中に包含されるという (Chang et al. 2003)。

東アジア地域の植物相は、植物区系学の観点から日華植物区系として一つの区系にまとめられている (Good 1964 ; Takhtajan 1986)。ハリギリの分布はこの日華植物区系によく対応しており、亜熱帯気候の中国南部から寒温帯のサハリン・極東ロシアに至る広大な地域に分布する (図-1a)。日本列島、朝鮮半島、そして長江以北の中国では温帯性落葉樹林もしくは針広混交林に、中国の長江以南の地域では常緑性広葉樹林の中に混じって生育している。こうした広域分布は長い時間をかけて形成されたと考えられるが、その過程では海峡を超えるような分布拡大や、環境変動による集団の絶滅や分布域の縮小と再拡大が繰り返されたはずである。これまでに本種では、東アジア全域での遺伝構造について複数の遺伝マーカーを用いた解析が行われている。本稿ではその解析結果を引用しながら、明らかになってきたハリギリの分布変遷の歴史について解説する。

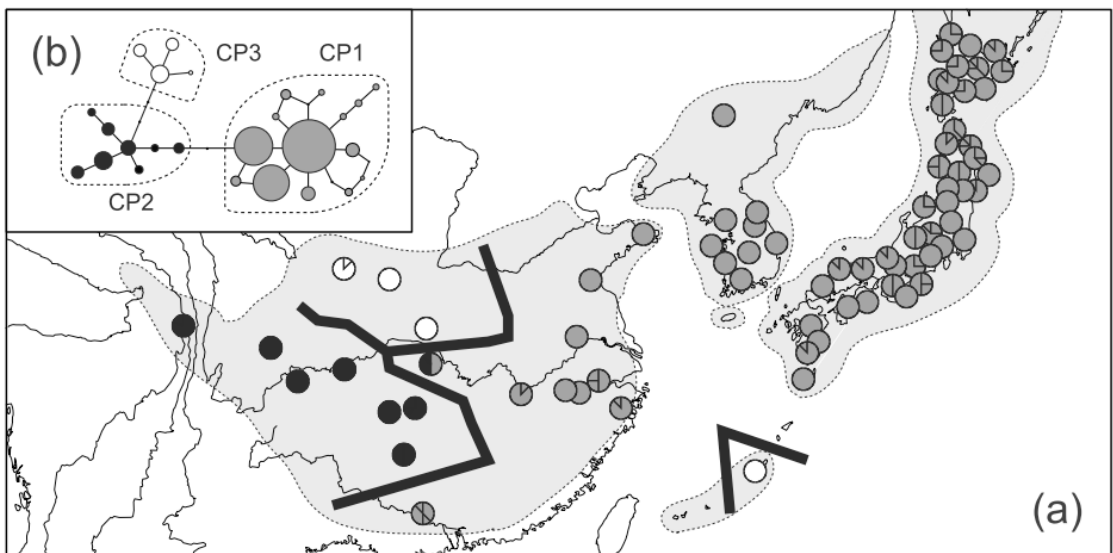


図-1 (a) 東アジアにおけるハリギリの分布域 (灰色網掛け) と葉緑体ハプロタイプの地理的分布。検出されたハプロタイプは地理的にまとまりのある3つの系統に分かれている (系統の分布境界を黒太線で示した)。 (b) ハプロタイプ間の関係を表すネットワーク。Sakaguchi et al. (2012) より改変。

種内系統の古い分化を探る —葉緑体DNA解析—

ハリギリの分布は東アジアに広がっているため、その分布を網羅するように日本・中国・韓国の3か国で、遺伝解析用の試料採取を行った。採取した試料からCTAB法によってゲノムDNAを抽出し、まずは葉緑体DNAにおける遺伝的変異を調べた。被子植物であるハリギリでは葉緑体DNAは母性遺伝する。さらに、葉緑体ゲノムは単数性であることから、集団サイズは核ゲノムの半分となり、集団サイズの減少などの過去の集団動態をより強く反映する。

葉緑体の3つの非コード領域をPCR増幅し、576個体について塩基配列データを得た。アラインメント後の配列長は2,055 bpとなり、そこから26個のハプロタイプが検出された(Sakaguchi et al. 2012)。ハリギリで見つかったハプロタイプと外群であるウコギ属との関係を系統樹推定で調べると、ハリギリ種内には3つの主要な系統が存在し、それらは階層的に分化していることが明らかになった。最初に分化したのは日本列島から中国東部にかけて広く分布する系統(CP1)と、それ以外の中国西部に分布する系統群であった。これらの系統の分布はほとんど地理的に重なっておらず、東経110–115度を境界とする東西での強い遺伝的分化を示した(図-1)。さらに、中国西部に分布する系統は長江以南に分布する系統(CP2)と長江の北に位置している大巴・秦嶺山脈の系統(CP3)に分化していた。

興味深いことに、この系統分布パターンは日華植物区系の2つの森林亜区(東側の日華森林亜区と西側の中国ヒマラヤ森林亜区)の分布に対応していた。これまでに日華植物区系型分布を示す植物のいくつかで同様の系統分化が知られている。例えば、バラ科シモツケ *Spiraea japonica* L.f.は9変種に分類されており、それぞれの変種が遺伝解析とアルカロイド分析に供された(Zhang et al. 2006)。その結果、日本と朝鮮半島に分布する var. *japonica*、中国沿海部の var. *glabra* (Regel) Koidzumi、中国中部の var. *fortunei* (Planchon) Rehderが1つの系統にまとめられ、残りの6変種がもう1つの系統を形成することが分かった。これら2つの系統の分布境界は東経110度線付近に位置していた。同じく日華植物区系型分布を示すモミジハグマ属植物の系統解析が行われると、およ

そ110万年前から系統分化が始まったこと、そして属内に大きく3つの系統が存在することが明らかになった(Mitsui et al. 2008)。このうち、初期に分岐した系統は四川省に分布し、その姉妹系統はその後2系統に分化して、それぞれ「ヒマラヤ～中国西部～台湾」地域と「台湾～中国東部～日本列島」地域に分布している。これらの研究では、主要な系統の地理的分布が2つの森林亜区の両側に分かれていることから、チベット高原の隆起に伴う地形変動と、それに伴い横断山脈の東西でモンスーン気候が分化したことが本地域での系統分化を引き起こしたと考察されている。

ハリギリについて系統分化が起こった年代を推定したところ、およそ50万年前以降であることが示された(Sakaguchi et al. 2012)。ハリギリの葉緑体系統が分化した年代は、全球スケールで氷期一週氷期が繰り返す気候変動が顕在化してきた時代として知られている(Lisiecki and Raymo 2005)。特に、寒冷化と乾燥化が同時に起きた氷期気候は、東アジアのフロラに大きな影響を与えたに違いない。例えば日本列島では、現在は中国・台湾にしか分布しないコウヨウザン属、*Fagus microcarpa* Mikiなどがこの時代を境に化石群集から消失したことが知られている(Momohara 1994)。こうした歴史的背景を考慮すると、厳しい気候変動に直面した結果、ハリギリの分布は小さく分断化され、種内系統が異所的に分化した可能性が考えられる。化石記録が不十分なため、ハリギリがどのような地域に分断化されていたのかは推測の域を出ないが、CP1系統の分布はイチョウやヌカラムツの自生地として知られる天目山から武夷山脈に重なり、CP2は古固有植物が集中する三峡から雲貴高原の地域、CP3は大巴・秦嶺山脈と関係があるように見える(図-1)。もしハリギリの葉緑体系統の分布が過去の分断化の歴史を表しているのだとすれば、これらの主要な山地帯がハリギリにとっての重要な逃避地として機能した可能性が考えられる。

より詳細な地理的遺伝構造を探る —核マイクロサテライト解析—

葉緑体DNA解析によりハリギリの種内系統の分化過程が見えてきた。しかし、現在の東アジアの地勢において、本種の重要な地理的障壁となっ

ている東シナ海周辺地域では単一の葉緑体ハプロタイプが優占しており、遺伝的障壁は検出されていない。この結果が、単純に地域集団間で遺伝的分化が存在しないことを示しているのか、それとも突然変異率の低い葉緑体DNAでは十分な遺伝的変異が検出されていないだけなのかを判断できない。また、葉緑体DNAは組換えを起こさないで単一の遺伝子系譜を反映している。一般に、限られた数の座を調べるだけでは、それぞれに特有の系譜のばらつきの影響が大きいため、集団の過去の動態を推定するには不十分とされる。

そこで核ゲノム中に位置し、高い突然変異率をもつマイクロサテライト領域を解析することにした。マイクロサテライト解析では、採取したすべての試料2,205個体を用いて、6座について解析を行った。その結果、解析した座から22-34個と多くのアレル(対立遺伝子)が検出され、ヘテロ接合度 ($H_s = 0.722$) と遺伝的分化度 ($G'_{ST} = 0.715$) はともに高い値を示した。核マイクロサテライト座における遺伝構造を推定するために、STRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)を行った。図-2には、STRUCTURE解析で推定された5つの遺伝的クラスターの関係(a)と、採取した地域別の出現頻度(b)を示した。5つのクラスターの出現頻度は地

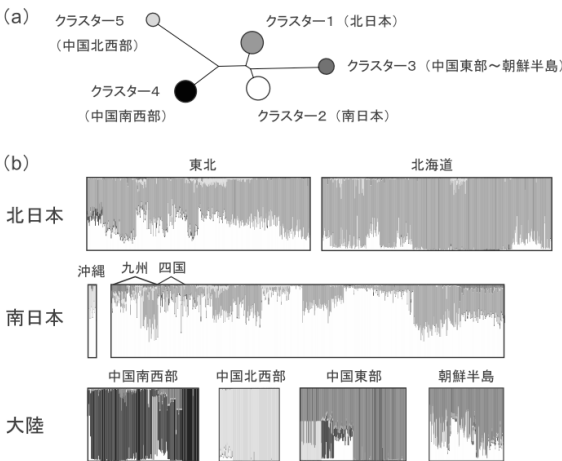


図-2 (a) 核マイクロサテライト遺伝子型に基づいて推定された5つの遺伝的クラスター(STRUCTURE解析による推定)。クラスター間の関係は近隣結合樹によって表現した。クラスターを示す円のサイズは遺伝的多様性に比例している。(b) 解析した個体が、5つのクラスターに割り振られた確率を棒グラフで示した。個体は1本ずつの棒によって表現されており、それを地域ごとにとめた。Sakaguchi et al. (2012) より改変。

域的によくまとまっており、葉緑体で検出された遺伝構造に似ていた。クラスター1-3という分布域の東部を占めるグループは葉緑体CP1系統に対応し、クラスター4と5という中国西部に分布するグループは葉緑体CP2系統とCP3系統に対応した。また、葉緑体データでは遺伝構造が検出されなかった東シナ海周辺の集団において、核マイクロサテライト解析では明瞭な遺伝的分化が検出された。つまり、南日本(クラスター2)と中国東部(クラスター3)の集団は異なるクラスターに属することが明らかになった。この結果は、東シナ海が遺伝的障壁となって南日本と中国東部の集団が遺伝的に分化したこと、そしてそれ以降に地域間でほとんど移住が起こっていないことを示唆している。一方で、朝鮮半島の集団ではこれらのクラスターが混合しており、この地域で系統の二次的接触が起きた可能性が考えられた。

次に、主要な分布域である日本列島と中国の地域集団について、遺伝的多様性と空間遺伝構造の比較を行った。STRUCTURE解析で推定された5つのクラスターのうち、日本列島に分布する2つのクラスターと中国南西部に分布するクラスター4は高い遺伝的多様性を示した(図-2a)ほか、ともに共通祖先に比較的近いアレル組成を保持していた。それに対して、地域内の空間遺伝構造は日本と中国の集団間で対照的な結果となった。ここで示すのは、集団間の地理的距離に対して集団間の遺伝的距離をプロットしたグラフである(図-3)。グラフを見てみると、地理的距離が増加するのに応じて、遺伝的距離が増加するという一般的な傾向が表れている。しかし注目すべきは、用いた遺伝マーカーの種類に関わらず、中国の集団における遺伝的分化が非常に大きい点である。例えば葉

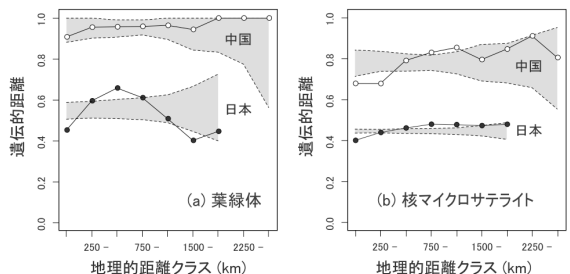


図-3 (a) 葉緑体ハプロタイプと(b) 核マイクロサテライト遺伝子型データに基づいて推定した、日本列島と中国における空間遺伝構造。灰色網掛けは95%信頼区間を示す。Sakaguchi et al. (2012) より改変。

緑体でのプロットを見てみると、250 km以内の距離に位置している集団同士でも遺伝的距離は0.91という値をとっており、集団間でハプロタイプがほとんど共有されていないことを示している。これに比べると、日本列島の集団間の遺伝的分化がずっと小さいことが分かる。

気候変動下の分布変遷を再現する

葉緑体DNAと核マイクロサテライト解析から、日本列島と中国の地域集団はともに高い遺伝的多様性を保持しながらも、空間遺伝構造の強さは地域間でかなりの違いがあることが示された。このような遺伝構造の違いには、それぞれの地域における過去の分布変遷のパターンが影響している可能性が考えられた。山地帯をもつ地域では気候変動に伴って垂直分布が上下するが、分布が高標高域にある時期には水平方向での集団間の結びつきが弱くなり、集団間の遺伝的分化が促進されると考えられる。また、分布が高緯度にあるのか、低緯度にあるのかも遺伝構造に影響を与えると考えられる。例えば氷期には高緯度ほど気温が大きく低下するため、低緯度よりも分布が消滅しやすい。

地域によって異なる過去の気候変動の影響を調べるため、ハリギリの分布を気候変数の関数としてモデル化し現在と過去(最終氷期最盛期、約2万1千年前)の分布を再現した(図-4)。予測された現在の分布をみると、中国では間氷期にあたる現在でも最終氷期でも、分布適地が細かく分断化されていることが分かる(図-4)。中国では北緯

22–34度にかけての広大な温帯域が丘陵地帯で占められており、多くの温帯性植物で代表的な山塊ごとに固有の葉緑体ハプロタイプ群が検出されている(Qiu et al. 2011)。こうした結果は、少なくとも最近の氷期–間氷期サイクルにおいて、温帯林構成種が山塊の上下を垂直移動するだけで、気候変動をやりすごしてきたことを意味する。

一方、より高緯度に位置する日本列島や朝鮮半島では、中国に比べるとハリギリの分布好適地は水平的に広がっているが、最終氷期には分布の北方域で分布適地が消滅した可能性が示された(Sakaguchi et al. 2012; Sakaguchi et al. 2010)。多くの温帯性植物の系統地理学的研究において、日本列島の南部から北部にかけて遺伝的多様性が減少する傾向が共通することから、本州中部から四国、九州地域において、温帯林が安定的に維持されてきたと考えられている(たとえば、Hiraoka and Tomaru 2009; Tomaru et al. 1997)。こうした地域では、ハリギリは氷期には日本海側と太平洋側の低標高域に分布が下降することで分布を維持していたのだろう。ここで、中国の状況と異なるのは、氷期において南日本の温帯林は比較的連続した分布適地に再集合していた可能性がある点である。例えば最終氷期において、現在は海峡で隔離されている中国地方と九州北部の温帯林は、干上がった大陸棚上で連結していた可能性が示されている(Iwasaki et al. 2012)。ハリギリにおいて日本列島の集団が比較的弱い空間遺伝構造を示した理由の一つには、氷期には南日本集団で、間氷期には北日本集団で地理的隔離が働きにくかった可能性があるのかもしれない。

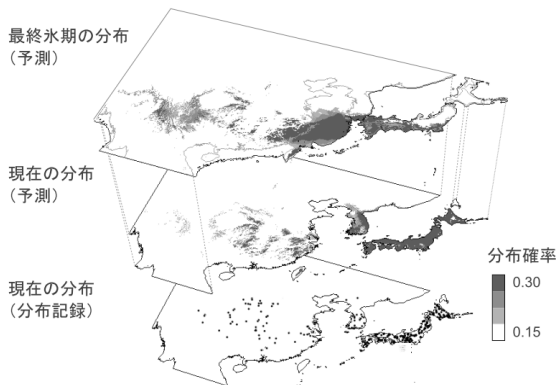


図-4 ハリギリの分布記録、そこから予測した現在と最終氷期最盛期における分布。Sakaguchi et al. (2012) および阪口 (2013) より改変。

最終氷期後の北方への分布拡大

化石記録によれば、最終氷期最盛期の北日本では寒温帯・亜寒帯性の植生が広がっていた(Tsukada 1983)。北海道ではトウヒ属やグイマツ、ダケカンバ型のカンバ属が増加し、北部地域の低地ではグイマツやハイマツの点在するツンドラ植生が分布していたとされる。東北地方でも、トウヒ属、チョウセンゴヨウなどの針葉樹が優占しており、温帯性落葉広葉樹の分布は極めて少なかった。よって、現在の北日本に広く分布している温帯林は後氷期に分布を拡大した結果であると考えられている。

後氷期におきた温帯林の拡大に際し、どこに拡大の起点となる集団が分布していたのか、という問題は長年の議論の的になってきた。従来は、最終氷期に化石が検出された地点を参考にして、温帯性樹種の分布拡大過程が推察されていたが、近年では十分に化石が残らないほど小さな分布(隠蔽逃避地)が北方に点在しており、そうした場所から分布の拡大が起きたとする考え方が提唱されている(Stewart and Lister 2001)。もしこれまでに有力視されてきたような南方地域よりも北方に逃避地が存在していたとすれば、後氷期における種の分布拡大のシナリオが見直されるほか、種の分散速度の推定が大きく変わることになる(McLachlan et al. 2005)。

図-5には、マイクロサテライト解析で推定された北海道のハリギリ集団の遺伝的多様性を地図上に示した。この図からは、北海道南西部の集団で最も多様性が高く、北東部にかけて多様性が低くなる傾向が見て取れる。理論的研究から、樹木集団の遺伝的多様性は移住の過程で確率的に減少することが予測されており(Austerlitz and Garnier-Gere 2003)、北海道で観察されるハリギリの遺伝的多様性の減少は、おそらく過去の分布拡大の歴史を反映しているものと考えられる(Sakaguchi et al. 2011)。これに従えば、最終氷期最盛期の北海道の大部分の地域ではハリギリの分布は消滅し、その後に道南部より南の地域から分布が再拡大したと推察される。

東北地方のハリギリ集団の遺伝構造を、核マイ

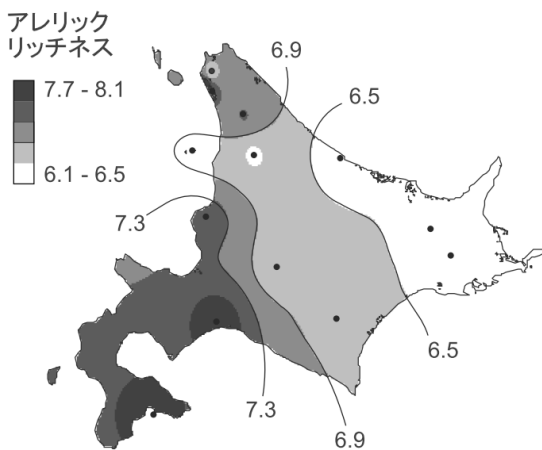


図-5 北海道における集団の遺伝的多様性(アレリックリッチネス)の地理的変異。Sakaguchi et al. (2011) および阪口 (2013) より改変。

クロサテライトマーカーを用いて詳細に解析すると、太平洋側と日本海側での分化が検出されている(Sakaguchi et al. 2011)。また、分布予測モデルによる解析では、最終氷期最盛期の北東北地方の沿岸部にハリギリの分布好適地が予測されたことから、脊梁山脈を隔てた集団分化は、この地での氷期の隔離分布を反映しているものと考えられた。したがって、後氷期におけるハリギリの北方への分布拡大は、北東北から道南にかけての地域を起点として始まったと推察できる。同様に近年の系統地理学的研究においても、最終氷期最盛期に少なくとも北東北以北に温帯性樹木が分布していた遺伝的証拠が提示されてきている(Hu et al. 2010 ; Kimura et al. 2014 ; Tsuda and Ide 2005)。

おわりに

本稿ではハリギリを対象とした一連の系統地理学的研究を紹介した。広大な東アジアで分化してきたハリギリの遺伝解析を行うことにより、本種の地域的固有性や集団動態史が過去数十万年間という長期の環境変動を反映して成立したことが示された。森林内に低密度に点在するハリギリは大規模に植林されることも少なく、比較的分布量の多い北海道においても天然生木が利用されているため、人為による遺伝構造攪乱の恐れは低い。一方、中国ではハリギリの速い初期成長が注目され、緑化木としての植栽やコウヨウザン植林地に共植えされていると聞く。特に中国南部では強い遺伝構造が検出されているので、植林によって本種の遺伝構造が乱されることなく、将来へと存続することが望ましい。

またハリギリがこれほどまでに広域分布を獲得できた背景には、高い環境異質性を有する東アジアにおいて適応進化を遂げてきたことが寄与していると考えられる。実際、北海道の集団(北緯44度)では冬芽が -70°C までの低温に耐えられるのに対し、琉球列島の集団(北緯26度)では -10°C までの耐凍性しか持たないことが知られている(Sakai 1977)。本稿で紹介した遺伝構造解析には進化的に中立と考えられる遺伝マーカーが利用されているが、今後そうした地域適応に関連するゲノム領域が特定され、その進化に関する知見が深まれば、樹木の広域分布性を支える遺伝的基盤を理解できるだけでなく、将来の環境変動に直面した時の集

団動態をより正確に予測する手掛かりになるのではないだろうか。

引用文献

- Austerlitz F, Garnier-Gere PH (2003) Modelling the impact of colonisation on genetic diversity and differentiation of forest trees: interaction of life cycle, pollen flow and seed long-distance dispersal. *Heredity* 90: 282–290
- Chang CS, Kim H, Kang HS, Lee DK (2003) A morphometric analysis of the eastern Asian *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. (Araliaceae). *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 44: 337–344
- Good R (1964) *The geography of the flowering plants*. Longmans, London
- 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
- Hu LJ, Uchiyama K, Saito Y, Ide Y (2010) Contrasting patterns of nuclear microsatellite genetic structure of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* between northern and southern populations in Japan. *Journal of Biogeography* 37: 1131–1143
- Iwasaki T, Aoki K, Seo A, Murakami N (2012) Comparative phylogeography of four component species of deciduous broad-leaved forests in Japan based on chloroplast DNA variation. *Journal of Plant Research* 125: 207–221
- Kimura M, Uchiyama K, Nakao K, Moriguchi Y, San Jose-Maldia L, Tsumura Y (2014) Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica*. *Annals of Botany* 114: 1687–1700
- Lisiecki LE, Raymo ME (2005) A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography* 20: PA1003
- McLachlan JS, Clark JS, Manos PS (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86: 2088–2098
- Mitsui Y, Chen ST, Zhou ZK, Peng CI, Deng YF, Setoguchi H (2008) Phylogeny and biogeography of the genus *Ainsliaea* (Asteraceae) in the Sino-Japanese region based on nuclear rDNA and plastid DNA sequence data. *Annals of Botany* 101: 111–124
- Momohara A (1994) Floral and paleoenvironmental history from the late Pliocene to middle Pleistocene in and around Central Japan. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 108: 281–293
- Plunkett GM, Wen J, Lowry PP (2004) Intrafamilial classifications and characters in Araliaceae: Insights from the phylogenetic analysis of nuclear (ITS) and plastid (*trnL-trnF*) sequence data. *Plant Systematics and Evolution* 245: 1–39
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Qiu YX, Fu CX, Comes HP (2011) Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59: 225–244
- Sakaguchi S, Qiu Y-X, Liu Y-H, Qi XS, Kim SH, Han J, Takeuchi Y, Worth JRP, Yamasaki M, Sakurai S, Isagi Y (2012) Climate oscillation during the Quaternary associated with landscape heterogeneity promoted allopatric lineage divergence of a temperate tree *Kalopanax septemlobus* (Araliaceae) in East Asia. *Molecular Ecology* 21: 3823–3838
- Sakaguchi S, Sakurai S, Yamasaki M, Isagi Y (2010) How did the exposed seafloor function in postglacial northward range expansion of *Kalopanax septemlobus*? Evidence from ecological niche modelling. *Ecological Research* 25: 1183–1195
- Sakaguchi S, Takeuchi Y, Yamasaki M, Sakurai S, Isagi Y (2011) Lineage admixture during postglacial range expansion is responsible for the increased gene diversity of *Kalopanax septemlobus* in a recently colonised territory. *Heredity* 107: 338–348
- 阪口翔太 (2013) 日華植物区系におけるハリギリの生物地理. 池田 啓・小泉逸郎編, 系統地理学 — DNA で解き明かす生きものの自然史 —, 101–123. 文一総合出版, 東京
- Sakai A (1977) Frost hardiness of evergreen and deciduous broad-leaved trees native to Japan. *Low Temperature Science. Series B* 35: 15–43
- Stewart JR, Lister AM (2001) Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 608–613
- Takhtajan A (1986) *Floristic Regions of the World*. University of California Press, Berkeley
- 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: 3929–3941

Tsukada M (1983) Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan. *Quaternary Research* 19: 212–235

Zhang ZY, Fan LM, Yang JB, Hao XJ, Gu ZJ (2006) Alkaloid polymorphism and its sequence variation in the *Spiraea*

japonica complex (Rosaceae) in China: Traces of the biological effects of the Himalaya-Tibet plateau uplift. *American Journal of Botany* 93: 762–769

(阪口翔太)

【第5章】 総括：日本における森林樹木の遺伝的多様性と地理的遺伝構造

前章では、日本に分布する森林樹木14科22属38種の各樹種において解明された遺伝的多様性と地理的遺伝構造、およびそれらに基づいて推測あるいは統計的に推定された歴史的な分布の拡大・縮小や分断など、さらには示唆される森林や樹種の保全と林木育種のありかたなどが詳しく解説されている。本章では、これらの研究成果をレビューし、日本における森林樹木の遺伝的多様性と地理的遺伝構造のパターンについて総括する。

5.1 集団内と集団間の遺伝的多様性

本書で解説している合計38樹種を対象とした研究では、核の遺伝マーカーとして、マイクロサテライト (SSR) が最も多い34種で用いられ、次いでアロザイムが11種、核遺伝子の塩基配列が3種、CAPS、一塩基多型 (SNP)、ITSがそれぞれ2種、AFLPが1種で使用された。また、オルガネラの遺伝マーカーでは、葉緑体DNA (cpDNA) が27種、ミトコンドリアDNA (mtDNA) が8種で用いられた。ヒロハカツラを除く37種においてアロザイム、SSR、SNP、cpDNAとmtDNAなどを用いて明らかにされた遺伝的多様性と地理的遺伝構造に関する主要な結果を表-1に示す。表中には、アロザイムやSSRで求められた、集団内の遺伝的多様性の程度を表す H_S および集団間の遺伝的分化の程度を表す F_{ST} (もしくは G_{ST}) と G'_{ST} の値が示されている。SSRに限ると、合計33種の解析で用いられた集団数と座数の平均はそれぞれ23.2と12.2であった。SSRで求められた H_S については、ほとんどの樹種が0.5から0.9までの値であることから、集団内に高い遺伝的多様性を保持していることがわかる。しかし、トドマツ、コウヤマキ、ウダイカンバ、モモタマナでは値が低かった (H_S はそれぞれ0.398、0.320、0.361、0.445)。調べられた座が異なることに注意が必要であるが、これらの4種は集団内の遺伝的多様性が低い傾向であることが示される。トガサワラ (0.568)、シデコブシ (0.719)、マメナシ (0.66) は絶滅危惧種あるいは希少種にもかかわらず、集団内の遺伝的多様性が高く保持されていることも示される。また、アロザイムを用

いて調べられた樹種では、オオシラビソで集団内の遺伝的多様性が著しく低いことがわかる。

集団内の遺伝的多様性が大きく異なる種間や座間では G_{ST} や F_{ST} を比較することができない。標準化した遺伝的分化の指数である G'_{ST} は、この問題に対処した尺度であると言われている (Hedrick 2005)。しかし、 G'_{ST} は、スギではアロザイムで0.050、SSRで0.094 [それぞれTomaru et al. (1994)とKimura et al. (2014)より計算]、ブナではアロザイムで0.047 [Tomaru et al. (1997)より計算]、SSRで0.168 (Hiraoka and Tomaru 2009)であった。この差異は、主にマーカー間の突然変異率の差異に起因すると思われる。したがって、マーカーが異なると G'_{ST} の値が変わる可能性があるため、ここでは、SSRで求められた G'_{ST} の値に基づいて集団間の遺伝的分化程度の比較を行う。 G'_{ST} の平均は針葉樹よりも広葉樹で高く、ばらつきも針葉樹よりも広葉樹で大きかった (G'_{ST} の平均±標準偏差はそれぞれ0.194±0.099と0.313±0.189)。針葉樹では、遺伝的分化がトドマツで著しく低く (0.027)、エゾマツ類で高い (0.390) ことが示される。エゾマツで遺伝的分化が高いのは、ロシア、中国、韓国に分布する変種が含まれているからであると考えられる。これら2種を除くと、針葉樹の G'_{ST} は概して0.1から0.2の範囲に収まる。なお、カラマツで遺伝的分化が高いのは (0.313)、北限集団が本州中部の集団から著しく分化しているためであり、北限集団を除くと G'_{ST} は0.194に低下する。針葉樹の G'_{ST} に大きなばらつきが見られないのは、ほとんどの針葉樹は同様の種特性 (大きな集団サイズ、他殖、風媒、風散布種子など) を持つためであると考えられる。一方、広葉樹では、モクレン属樹種 (コブシ、シデコブシ、タムシバで0.504から0.683)、ケシヨウヤナギ (0.577)、キシツツジ (0.569) で特に遺伝的分化が高い。常緑・落葉広葉樹林の優占種であり、広域に分布するブナ科樹種では、コナラの遺伝的分化が低いものの (0.055)、ブナ、ミズナラ、スダジイとツブラジイでは中程度に分化していることも示される (0.161から0.203)。針葉樹に比べて広葉樹の G'_{ST} のばらつきが大きいのは、広葉樹においては地理的分布のパターンや交配様式、種子と花粉の散布様式などの種特性が多

様であるからと考えられる。

5.2 歴史的な分布の変動および遺伝的多様性と地理的遺伝構造のパターン

約260万年前から現在までの第四紀における気候変動は、種内の遺伝的分化や遺伝構造の形成および新たな種の分岐にとって特に重要であると考えられている (Hewitt 2000 ; Comes and Kadereit 1988)。第四紀には、4~10万年の周期で寒冷な氷期と温暖な間氷期を繰り返すようになった。この気候変動に対して、現在まで生き延びてきた生物種は分布域を拡大、あるいは縮小して対応してきた。この分布変動の結果として、現在の分布や種内の遺伝構造が形成されてきたと考えられている (Hewitt 2000 ; Comes and Kadereit 1988)。日本列島における第四紀の植生変動は花粉分析によりよく調べられている [第3章「日本の植生史と森林植生」を参照のこと (安田・三好 1998 ; 高原 2014)]。温暖な気候を好む樹種は、氷期には南の低地に縮小分布していて、間氷期には北に分布拡大し、あるいは山岳を登り、再び氷期になると南の低地に後退して逃避地 (レフュージア) に逃げ込んだ。一方、寒冷な気候を好む樹種は、氷期には北方などの低地に広く分布していて、間氷期には山岳を登り、再び氷期になると山岳を下って南に分布拡大した。日本列島における森林樹木の分布の変動について、一般的に、かつ単純化して記述するならば以上ようになるが、日本列島の地形は複雑であり、また、気温や降水量以外にも各樹種の分布の変動に影響を及ぼしたと考えられる要因 (たとえば、種子散布様式、栄養繁殖、他種との競争関係など) は樹種によって異なるため、実際に生じた分布変動は樹種ごとに検討する必要がある。しかし、第四紀における各樹種の分布の変動は、現在の種内に見られる遺伝的多様性や地理的遺伝構造に反映されていることは間違いのないだろう。

日本に分布する38樹種それぞれの遺伝的多様性と地理的遺伝構造の論文や第4章の解説をレビューした結果、遺伝的多様性と地理的遺伝構造には樹種間で比較的共通して見られる以下のようなパターンがあることがわかった。

まず、多くの樹種において、集団の遺伝的多様性の程度には地理的な傾向があることである (表-1)。特に顕著なパターンとして、広葉樹では、核

や葉緑体DNAの遺伝的多様性の程度が日本列島の南または西の集団で高く、北または東の集団で低くなるという傾向が見られた (コブシ、タムシバ、ブナ、コナラ、ミズナラ、スダジイ、ツブラジイ、ウダイカンバ、ハリギリ)。本書では扱っていないトチノキ (Sugahara et al. 2011)、ケヤキ (Fukatsu et al. 2012)、ナラガシワ (San Jose-Maldia et al. 2017) などにおいてもcpDNAの遺伝的多様性には同様の傾向があることが示されている。これは、第四紀の氷期・間氷期の気候変動下においても、特に西南日本では広葉樹の集団が比較的安定して維持されてきたからと考えられる (戸丸2013)。また、言及すべきパターンとして、上記とは逆に、北または東の集団で高くなるという傾向がハイマツとトドマツで見られた。これらの違いは、上述の温暖な気候を好む樹種か、寒冷な気候を好む樹種かの違いに概ね対応している。

種内の地理的遺伝構造については、 G'_{ST} の値が0.027から0.683までと大きな幅があったことに一致して、構造がほとんど認められないもの (トドマツなど) から地理的に明瞭な構造があるもの (モクレン属樹種など) まで構造の程度には大きな幅があった (表-1)。広域に分布している樹種のうち、核の遺伝マーカーで明瞭な地理的遺伝構造を示す12種について、そのパターンを概念的に日本地図上に描いたところ (図-1)、これらの樹種においては種内の地理的遺伝構造には大きく2つのパターンがあることがわかった。すなわち、アカマツ、クロマツ、ハイマツ、コブシ、タムシバ、ヤマザクラ、ミズナラ、ウダイカンバ、ハリギリの9種には、南北に2つか3つに分かれるというパターンがあった。ただし、構造を分ける境界の位置は一致せず、樹種間で異なっていた。もう1つのパターンは、スギ、ブナ、スダジイの3種に見られ、日本海側と太平洋側に分かれるというものであった。ブナとウダイカンバでは、cpDNAのマーカーで明らかとなった地理的遺伝構造は、上記の核のものと同様であった。また、ミズナラやコナラのcpDNAでは、東北日本には少数のハプロタイプが広域に分布する一方で、西南日本には多数のハプロタイプが地域的に偏って分布するという違いが見られた。Iwasaki et al. (2012) はアカシデ、ツリバナ、ホオノキ、ウワミズザクラのcpDNAハプロタイプの地理的分布から、概して日本海側、関東、西南日本に分かれるという類似した地理的遺伝構造があることを明らかにしている。

表-1 日本に分布する37樹種の遺伝的多様性と地理的遺伝構造

| 樹種 | 核遺伝 マーカー | 集団数 | 座数 | H_S | F_{ST}/G_{ST} | G'_{ST} | 遺伝的多様性の地理的傾向 |
|------------------------------------|-----------------|-----|----|------------------|------------------|------------------|---|
| 1 アカマツ | gSSR | 62 | 8 | 0.863 | 0.013 | 0.122 | 核：西南日本の方が高い |
| 2 クロマツ | gSSR | 49 | 7 | 0.782 | 0.047 | 0.206 | 核：西南日本の方が高い |
| 3 ゴヨウマツ (キタゴヨウを含む) | アロザイム | 16 | 11 | 0.259 | 0.044 | 0.060 | |
| 4 ハイマツ | アロザイム | 18 | 19 | 0.225 | 0.170 | 0.222 | 核：北ほど高くなる |
| 5 カラマツ (北限を除く) | gSSR | 14 | 9 | 0.713 (0.783) | 0.064 (0.048) | 0.313 (0.194) | 核：北限で著しく低い |
| 6 オオシラビン | アロザイム | 11 | 22 | 0.056 | 0.144 | 0.153 | 核：北ほど低くなる |
| 7 トドマツ | EST-SSR | 25 | 19 | 0.398 | 0.016 | 0.027 | 核：東ほど高くなる mt：東部のみで多型 |
| 8 トガサワラ | gSSR | 7 | 6 | 0.568 | 0.101 | 0.233 | 核：紀伊半島に比べて四国で低い |
| 9 エゾマツ類 (エゾマツ、トウヒ、 チョウセントウヒ) | gSSR | 33 | 4 | 0.735 | 0.101 | 0.390 | 核：分布の端で低い |
| 10 アカエゾマツ | gSSR | 8 | 6 | 0.609 | 0.083 | 0.196 | 核：サハリン南端部と早池峰山で低い |
| 11 イラモミ | gSSR | 9 | 5 | 0.594 | 0.062 | 0.164 | 核：分布の中心に比べて北限地域で低い |
| 12 コウヤマキ | EST-SSR | 30 | 8 | 0.320 | 0.129 | 0.193 | 核：中部と紀伊半島で高く、四国と九州で低い cp：他の地域に比べて中部で高い |
| 13 ヒノキ | gSSR | 25 | 13 | 0.780 | 0.039 | 0.188 | |
| 14 スギ | gSSR EST-SSR | 37 | 20 | 0.628 | 0.036 | 0.098 | |
| 15 コブシ | gSSR | 23 | 14 | 0.762 | 0.119 | 0.504 | 核・cp：南で高く、北で低い |
| 16 シデコブシ | gSSR | 20 | 10 | 0.719 | 0.185 | 0.683 | 核：岐阜県から愛知県中部と三重県の一部で高く、渥美半島で低い cp：三重県の一部で高い |
| 17 タムシバ | gSSR | 24 | 10 | 0.782 | 0.133 | 0.613 | 核：分布中心で高く、北と南で比べると南で高い 葉緑体：南で高く、北で低い |
| 18 カツラ | gSSR | 6 | 5 | 0.833 | 0.043 | 0.300 | |
| 19 ヤマザクラ | gSSR | 12 | 10 | 0.754 | 0.043 | 0.187 | 核：本州と比べて九州で低い |
| 20 オオシマザクラ | gSSR | 7 | 11 | 0.62 | 0.05 | 0.15 | 核：伊豆半島から離れた島ほど低い |
| 21 マメナシ (アイナシを含む) | gSSR | 7 | 11 | 0.66 | 0.135 | 0.44 | |
| 22 ブナ | gSSR | 23 | 14 | 0.839 | 0.027 | 0.168 | 核：太平洋側で高く、日本海側で低い。 また、日本海側では北ほど低くなる cp：北日本で低く、西南日本で高い |
| 23 アベマキ | gSSR | 7 | 10 | 0.694 | 0.025 | 0.087 | |
| 24 コナラ | EST-SSR | 43 | 30 | 0.591 | 0.014 | 0.055 | 核：弱いだが、北ほど低くなる cp：東北日本で低く、西南日本で高い |
| 25 ミズナラ | EST-SSR | 36 | 30 | 0.695 | 0.048 | 0.161 | 核：北ほど低くなる cp：東北日本で低く、西南日本で高い |

| 地理的遺伝構造 | 文 献 |
|--|---|
| 核：東北日本、中部日本、西南日本に分かれる | Iwaizumi et al. (2013) |
| 核：東北日本、中部日本、西南日本に分かれる | Iwaizumi et al. (2018) |
| mt：北海道から東北・中部日本海側(キタゴヨウ)と東北南部太平洋側から西日本(ゴヨウマツ)に分かれる | Tani et al. (2003) |
| 核：北(北海道・北東北)と南(南東北から中部)に分かれる | Tani et al. (1996) |
| 核・mt：北限は中部から著しく分化 | San Jose-Maldia et al. (2009) ; San Jose-Maldia (2010) |
| | Suyama et al. (1997) |
| | Tsumura and Suyama (1998) ; Kitamura et al. (2020) |
| 核：おおよそ四国と紀伊半島に分かれる | Tamaki et al. (2018) |
| 核：北海道・ロシア・中国(エゾマツ)、本州(トウヒ)、韓国(チョウセントウヒ)に分かれ、さらにトウヒは本州中部と紀伊半島に分かれる | Aizawa et al. (2007) ; Aizawa et al. (2009) |
| mt：北海道(エゾマツ)、ロシア・中国(エゾマツ)、韓国(チョウセントウヒ)、本州(トウヒ)に分かれる | |
| 核：サハリン南端部、北海道、早池峰山に分かれる | Aizawa et al. (2015) |
| | Aizawa et al. (2008) |
| 核：中部から中国・四国にかけて緩やかな構造、九州が分化 | Worth et al. (2013, 2014) |
| 核：北限と南限(屋久島)の集団が分化し、その間は緩やかな構造 | Matsumoto et al. (2010) |
| 核：日本海側(ウラスギ)と太平洋側(オモテスギ)に分かれ、さらに日本海側は東北北部、中部から中国に、太平洋側は東北から四国までの太平洋側、屋久島(オモテスギ)に分かれる | Tsumura et al. (2014) ; Kimura et al. (2014) |
| 核：北(北海道、北東北)と南(南東北以南の本州、九州)に分かれ、南は内部にサブ構造 | Tamaki et al. (2019) |
| 核：岐阜県から愛知県中部・三重県、渥美半島に分かれる | Ueno et al. (2005) ; Tamaki et al. (2008) |
| 核：北(東北から北陸)と南(北陸以南の本州、四国、九州)に分かれ、両者とも内部にサブ構造 | Tamaki et al. (2018) |
| 核：緩やかな遺伝的分化 | Sato et al. (2006) ; Qi et al. (2012) |
| cp：北(北海道から中部)と南(中部以南の本州、四国、九州)に分かれる | |
| 核：九州と近畿以東の本州に分かれ、それらの間に遺伝的混合がみられる | Tsuda et al. (2009) |
| 核・cp：八丈島とそれ以外に分かれ、核ではさらに内部にサブ構造 | Kato et al. (2011) |
| 核・cp：概して愛知県と三重県に分かれる | Kato et al. (2013) |
| 核：日本海側と太平洋側に分かれ、太平洋側はさらに紀伊半島以東と四国以西に分かれる | Fujii et al. (2002) ; Hiraoka and Tomaru (2009) |
| cp：中部太平洋側が日本海側の系統であること以外は核の構造と同様 | 齊藤ら (2018) |
| 核：南北方向に緩やかな遺伝的分化 | Okaura et al. (2007) ; San Jose-Maldia et al. (2017) |
| cp：東北日本と西南日本に分かれる | |
| 核：中部以北と近畿以西に分かれ、中部以北では南北方向に遺伝的分化 | Okaura et al. (2007) ; Ohsawa et al. (2011) ; 松本 (2015) |
| cp：東北日本と西南日本に分かれる | |

表-1 (続き)

| 樹種 | 核遺伝マーカー | 集団数 | 座数 | H_S | F_{ST}/G_{ST} | G'_{ST} | 遺伝的多様性の地理的傾向 |
|-------------------------|---------|-----|----|-------|-----------------|-----------|--|
| 26 ウバメガシ | gSSR | 24 | 11 | 0.550 | 0.097 | 0.209 | |
| 27 スダジイ (オキナワジイを含む) | EST-SSR | 40 | 32 | 0.606 | 0.069 | 0.178 | 核：九州と琉球諸島でやや高い |
| 27 ツブラジイ (タカサゴジイを含む) | EST-SSR | 17 | 32 | 0.706 | 0.057 | 0.203 | 核：ツブラジイは九州で高い |
| 28 ウダイカンバ | gSSR | 23 | 11 | 0.361 | 0.062 | 0.100 | 核：北ほど低くなる |
| 29 ケシヨウヤナギ | gSSR | 14 | 8 | 0.603 | 0.232 | 0.577 | 核：長野県が非常に低い |
| 30 モモタマナ | gSSR | 22 | 10 | 0.445 | 0.125 | 0.217 | |
| 31 ハゼノキ | gSSR | 13 | 8 | 0.521 | 0.150 | 0.331 | 核：琉球諸島でやや低い |
| 32 オンツツジ | gSSR | 16 | 5 | 0.85 | 0.07 | 0.48 | |
| 33 サツキ | | | | | | | |
| 34 キシツツジ | gSSR | 33 | 4 | 0.800 | 0.111 | 0.569 | |
| 35 ヤチダモ | gSSR | 9 | 15 | 0.660 | 0.084 | 0.267 | 核：本州太平洋側が低い |
| 36 ハリギリ | gSSR | 46 | 6 | 0.781 | 0.063 | 0.402 | 核：中国や四国で高く、北海道で低い。 また、北海道では北東ほど低くなる |

樹種名の前の数字は第4章の解説番号に対応している。下線の引いてある文献において核の遺伝マーカーで求められた、集団内の平均遺伝子多様度 (H_S)、遺伝的分化の指数 (F_{ST} もしくは G_{ST})、標準化した遺伝的分化の指数 (G'_{ST} ; Hedrick 2005) を示す。また、その際の集団数と座数も示す。値は文献から引用、あるいは文献に

日本列島に分布している森林樹木は、氷期・間氷期の気候変動下において、同じような分布の変動を経験していることにより、遺伝的多様性の地理的傾向や地理的遺伝構造が類似する可能性がある。したがって、上記のパターンは、第四紀における各樹種に共通した分布の変動を反映しているのかもしれない。

5.3 今後の展望

わが国における森林樹木の遺伝的多様性と地理的遺伝構造に関する研究は、これまでは、核のSSRやcpDNAの塩基配列データを用いたものが主流であった。しかし、世界的には、次世代シーケンサー(NGS)を利用し、ゲノムワイドな多数のSNPや配列データに基づいて解析する集団ゲ

ノミクスの研究がすでに主流である。多数のSNPを得る方法としてはRAD-seq法(Baird et al. 2008)やMIG-seq法(Suyama and Matsuki 2015)などがあり、森林樹木のような非モデル生物にも適用可能である(第1章「森林樹木の遺伝マーカー開発と遺伝的多様性研究の歴史」)。さらに、将来的にはNGSを利用して全ゲノムをシーケンスするリシーケンス解析が主流になると思われるが、RAD-seqなどのゲノム縮約法は、リシーケンス解析が一般的になるまでの過渡期を支える有効な手法であるだろう。ただし、全ゲノム情報がないままに用いるゲノム縮約法では、適切なエラーやバイアスの除去が下流の解析に大きな影響を与えることも指摘されているので注意が必要である(Arnold et al. 2013)。日本の森林樹木の遺伝的多様性研究でも、すでに多数のSNPを用いた研究が出始めている(たとえばTsumura et al. 2014; Yoichi et al. 2018)。そ

| 地理的遺伝構造 | 文 献 |
|--|--|
| 核：室戸岬以東と以西に分かれ、瀬戸内海ではそれらが入り混じる cp：核の構造にほぼ対応 | Harada et al. (2018) |
| 核：日本海側、太平洋側の四国以東、以西(スタジイ)、琉球(オキナワジイ)に分かれる | Aoki et al. (2014, 2019) |
| 核：ツブラジイとタカサゴジイに分かれる | Aoki et al. (2014) |
| 核・cp：北(北海道から東北北部)と南(東北部から中部)に分かれる | Tsuda and Ide (2005) ; Tsuda and Ide (2010) |
| 核：カムチャッカ・サハリン、沿海州、紋別市、十勝、浦河市、長野県に分かれる cp：カムチャッカ・サハリン、沿海州、北海道・長野県に分かれる | Nagamitsu et al. (2014) |
| cp：髙島・父島と母島に分かれる 核：cpと同様にまず髙島・父島と母島に分かれ、さらにそれぞれの内部にサブ構造がある | Setsuko et al. (2017) |
| 核とcp：本州・四国・九州と琉球諸島に分かれ、琉球諸島は北部と南部に分かれる | Hiraoka et al. (2018) |
| 核：紀伊半島・四国と九州・済州島に分かれ、後者はさらに九州と済州島に分かれる cp：紀伊半島・四国と九州・済州島に分かれる | Yoichi and Tomaru (2014) ; Yoichi et al. (2016) |
| 核：本州と屋久島に分かれる | Yoichi et al. (2018) |
| 核：中国と四国に分かれる | Kondo et al. (2009) |
| 核：北海道・下北半島と本州に分かれ、さらに本州は日本側と太平洋側に分かれる | Hu et al. (2010) |
| 核：中部以北と以南、沖縄諸島に分かれる cp：屋久島以北と沖縄諸島に分かれる | Sakaguchi et al. (2011, 2012) |

示されている値や遺伝子型データから新たに計算したものである。遺伝的多様性の地理的傾向と地理的遺伝構造では、核だけでなく、葉緑体DNA (cp)やミトコンドリアDNA (mt)の解析で明らかになった主要な結果も示す。gSSR：ゲノミックSSR(マイクロサテライト)、EST-SSR：発現配列タグSSR。

のような集団ゲノミクス研究により、より詳細で正確な遺伝的多様性と地理的遺伝構造が明らかにされると考えられる。さらに、過去の分布を推定する生態ニッチモデリングや、過去の個体群動態(デモグラフィ)を推定するコアレセントシミュレーションなどの手法を組み合わせることにより、過去の地理的分布の変動もより詳細でかつ確からしい推定ができるようになることが期待される。

ゲノムワイドな多数のSNPや配列データに基づいて解析する集団ゲノミクス研究の大きな利点として、これまででは明らかにできなかった、環境適応に関わる遺伝的背景を明らかにすることができる点があげられる(Vitti et al. 2013; Hoban et al. 2016)。本書で取り上げたような広域に分布する樹種では、しばしば局所環境への適応が認められるが、どのような遺伝的変異で適応しているかは残念ながらほとんどわかっていない。現在起き

ている急激な気候変動に対する森林樹木の適応性に関する集団ゲノミクス研究は、気候変動のリスクを評価し、その緩和策を検討するための重要な知見を提供するため、森林保全ならびに育種の観点からも優先度の高い研究であると考えられる(Neale and Kremer 2011)。したがって、森林樹木を対象とした遺伝的多様性研究のもう一つの方向性は、この森林樹木の適応的変異の解明にあるだろう。

将来、以上で述べたような研究を行うことにより、日本列島の森林の成り立ちや森林を構成している樹種の進化をより深く理解し、また、その知見を森林生態系の保全や林木育種に活かすことが強く期待される。

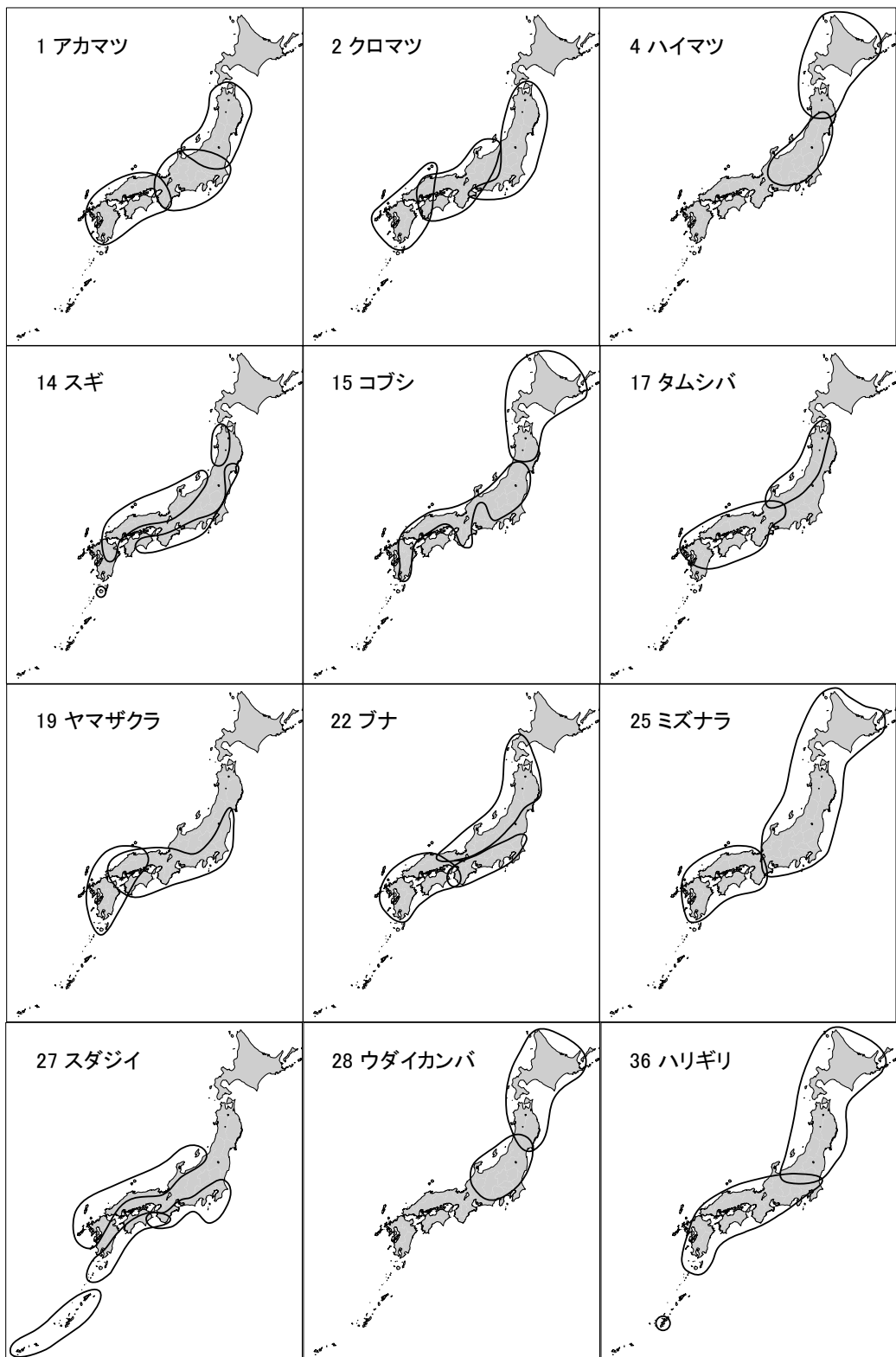


図-1 日本に広域に分布する12樹種において核の遺伝マーカーで明らかとなった地理的遺伝構造のパターン。表-1に示した文献および本書第4章の解説に基づき明瞭な地理的遺伝構造を示す12種について、そのパターンを概念的に示した。これらのパターンは今後の研究によって修正される可能性がある。樹種名の前の番号は第4章の解説番号に対応している。

引用文献

- Aizawa M, Yoshimaru H, Katsuki T, Kaji M (2008) Imprint of post-glacial history in a narrowly distributed endemic spruce, *Picea alcoquiana*, in central Japan observed in nuclear microsatellites and organelle DNA markers. *Journal of Biogeography* 35: 1295–1307
- Aizawa M, Yoshimaru H, Saito H, Katsuki T, Kawahara T, Kitamura K, Shi F, Kaji M (2007) Phylogeography of a northeast Asian spruce, *Picea jezoensis*, inferred from genetic variation observed in organelle DNA markers. *Molecular Ecology* 16: 3393–3405
- Aizawa M, Yoshimaru H, Saito H, Katsuki T, Kawahara T, Kitamura K, Shi F, Sabirov R, Kaji M (2009) Range-wide genetic structure in a north-east Asian spruce (*Picea jezoensis*) determined using nuclear microsatellite markers. *Journal of Biogeography* 36: 996–1007
- Aizawa M, Yoshimaru H, Takahashi M, Kawahara T, Sugita H, Saito H, Sabirov RN (2015) Genetic structure of Sakhalin spruce (*Picea glehnii*) in northern Japan and adjacent regions revealed by nuclear microsatellites and mitochondrial gene sequences. *Journal of Plant Research* 128: 91–102
- Aoki K, Tamaki I, Nakao K, Ueno S, Kamijo T, Setoguchi H, Murakami N, Kato M, Tsumura Y (2019) Approximate Bayesian computation analysis of EST associated microsatellites indicates that the broadleaved evergreen tree *Castanopsis sieboldii* survived the Last Glacial Maximum in multiple refugia in Japan. *Heredity* 122: 326–340
- Aoki K, Ueno S, Kamijo T, Setoguchi H, Murakami N, Kato M, Tsumura Y (2014) Genetic differentiation and genetic diversity of *Castanopsis* (Fagaceae), the dominant tree species in Japanese broadleaved evergreen forests, revealed by analysis of EST associated microsatellites. *PLOS ONE* 9: e87429
- Arnold B, Corbett - Detig RB, Hartl D, Bomblies K (2013) RADseq underestimates diversity and introduces genealogical biases due to nonrandom haplotype sampling. *Molecular Ecology* 22: 3179–3190
- Baird NA, Etter PD, Atwood TS, Currey MC, Shiver AL, Lewis ZA, Selker EU, Cresko WA, Johnson EA (2008) Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PloS ONE* 3: e3376
- Comes HP, Kadereit JW (1988) The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* 3: 432–438
- Fujii N, Tomaru N, Okuyama K, Koike T, Mikami T, Ueda K (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematics and Evolution* 232: 21–33
- Fukatsu E, Watanabe A, Nakada R, Isoda K, Hirao T, Ubukata M, Takahashi M (2012) Phylogeographical structure in *Zelkova serrata* in Japan and phylogeny in the genus *Zelkova* using the polymorphisms of chloroplast DNA. *Conservation Genetics* 13: 1109–1118
- Harada K, Dwiyantri FG, Liu H-Z, Takeichi Y, Nakatani N, Kamiya K (2018) Genetic variation and structure of Ubame oak, *Quercus phillyraeoides*, in Japan revealed by chloroplast DNA and nuclear micro satellite markers. *Genes and Genetic Systems* 93: 37–50
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- Hewitt GM (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913
- 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
- Hiraoka Y, Tamaki I, Watanabe A (2018) The origin of wild populations of *Toxicodendron succedaneum* on mainland Japan revealed by genetic variation in chloroplast and nuclear DNA. *Journal of Plant Research* 131: 225–238
- Hoban S, Kelley JL, Lotterhos KE, Antolin MF, Bradburd G, Lowry DB, Poss ML, Reed LK, Storfer A, Whitlock MC (2016) Finding the genomic basis of local adaptation: pitfalls, practical solutions, and future directions. *The American Naturalist* 188: 379–397
- Hu L-J, Uchiyama K, Saito Y, Ide Y (2010) Contrasting patterns of nuclear microsatellite genetic structure of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* between northern and southern populations in Japan. *Journal of Biogeography* 37: 1131–1143
- Iwaizumi MG, Miyata S, Hirao T, Tamura M, Watanabe A (2018) Historical seed use and transfer affects geographic specificity in genetic diversity and structure of old planted *Pinus thunbergii* populations. *Forest Ecology and Management* 408: 211–219
- Iwaizumi MG, Tsuda Y, Ohtani M, Tsumura Y, Takahashi M (2013) Recent distribution changes affect geographic clines in genetic diversity and structure of *Pinus densiflora* natural populations in Japan. *Forest Ecology and Management* 304: 407–416
- Iwasaki T, Aoki K, Seo A, Murakami N (2012) Comparative phylogeography of four component species of deciduous broad-leaved forests in Japan based on chloroplast DNA variation. *Journal of plant research* 125: 207–221
- Kato S, Imai A, Nishioka R, Mukai Y (2013) Population genetic structure in a threatened tree, *Pyrus calleryana* var.

- dimorphophylla* revealed by chloroplast DNA and nuclear SSR locus polymorphisms. *Conservation Genetics* 14: 983–996
- 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
- Kimura MK, Uchiyama K, Nakao K, Moriguchi Y, San Jose-Maldia L, Tsumura Y (2014) Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica*. *Annals of Botany* 114: 1687–1700
- Kitamura K, Uchiyama K, Ueno S, Ishizuka W, Tsuyama I, Goto S (2020) Geographical gradients of genetic diversity and differentiation among the southernmost marginal populations of *Abies sachalinensis* revealed by EST-SSR polymorphism. *Forests* 11: 233
- Kondo T, Nakagoshi N, Isagi Y (2009) Shaping of genetic structure along Pleistocene and modern river systems in the hydrochorous riparian azalea, *Rhododendron ripense* (Ericaceae). *American Journal of Botany* 96: 1532–1543
- 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
- Matsumoto A, Uchida K, Taguchi Y, Tani N, Tsumura Y (2010) Genetic diversity and structure of natural fragmented *Chamaecyparis obtusa* populations as revealed by microsatellite markers. *Journal of Plant Research* 123: 689–699
- Nagamitsu T, Hoshikawa T, Kawahara T, Barkalov VY, Sabirov RN (2014) Phylogeography and genetic structure of disjunct *Salix arbutifolia* populations in Japan. *Population Ecology* 56: 539–549
- Neale DB, Kremer A (2011) Forest tree genomics: growing resources and applications. *Nature Reviews Genetics* 12: 111–122
- 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
- Okaura T, Quang ND, Ubukata M, Harada K (2007) Phylogeographic structure and late Quaternary population history of the Japanese oak *Quercus mongolia* var. *crispula* and related species revealed by chloroplast DNA variation. *Genes & Genetic Systems* 82: 465–477
- Qi X-S, Chen C, Comes HP, Sakaguchi S, Liu Y-H, Tanaka N, Sakio H, Qiu Y-X (2012) Molecular data and ecological niche modelling reveal a highly dynamic evolutionary history of the East Asian Tertiary relict *Cercidiphyllum* (Cercidiphyllaceae). *New Phytologist* 196: 617–630
- 齊藤陽子・津田吉晃・内山憲太郎・福田知秀・井出雄二 (2018) 日本産アベマキ (*Quercus variabilis*) の遺伝構造. *森林遺伝育種* 7: 1–10
- Sakaguchi S, Qiu Y-X, Liu Y-H, Qi XS, Kim SH, Han J, Takeuchi Y, Worth JRP, Yamasaki M, Sakurai S, Isagi Y (2012) Climate oscillation during the Quaternary associated with landscape heterogeneity promoted allopatric lineage divergence of a temperate tree *Kalopanax septemlobus* (Araliaceae) in East Asia. *Molecular Ecology* 21: 3823–3838
- Sakaguchi S, Takeuchi Y, Yamasaki M, Sakurai S, Isagi Y (2011) Lineage admixture during postglacial range expansion is responsible for the increased gene diversity of *Kalopanax septemlobus* in a recently colonised territory. *Heredity* 107: 338–348
- San Jose-Maldia L (2010) Evaluation of genetic diversity in natural populations of Japanese larch for its conservation and breeding. Ph.D. Dissertation, Nagoya University, Nagoya
- San Jose-Maldia L, Matsumoto A, Ueno S, Kanazashi A, Kanno M, Namikawa K, 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 & Genomes* 13: 1–17
- 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
- Sato T, Isagi Y, Sakio H, Osumi K, Goto S (2006) Effect of gene flow on spatial genetic structure in the riparian canopy tree *Cercidiphyllum japonicum* revealed by microsatellite analysis. *Heredity* 96: 79–84
- Setsuko S, Ohtani M, Sugai K, Nagamitsu T, Kato H, Yoshimaru H (2017) Genetic variation of pantropical *Terminalia catappa* plants with sea-drifted seeds in the Bonin Islands: suggestions for transplantation guidelines. *Plant Species Biology* 32: 13–24
- Sugahara K, Kaneko Y, Ito S, Yamanaka K, Sakio H, Hoshizaki K, Setoguchi H (2011) Phylogeography of Japanese horse chestnut (*Aesculus turbinata*) in the Japanese Archipelago based on chloroplast DNA haplotypes. *Journal of Plant Research* 124: 75–83
- Suyama Y, Matsuki Y (2015) MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. *Scientific Reports* 5: 16963
- Suyama Y, Tsumura Y, Ohba K (1997) A cline of allozyme variation in *Abies mariesii*. *Journal of Plant Research* 110: 219–226

- 高原 光 (2014) 花粉分析による植生変動の復元. 日本生態学会 編, 地球環境変動の生態学, 171–192. 共立出版, 東京
- Tamaki I, Kawashima N, Setsuko S, Itaya A, Tomaru N (2018) Morphological and genetic divergence between two lineages of *Magnolia salicifolia* (Magnoliaceae) in Japan. *Biological Journal of the Linnean Society* 125: 475–490
- Tamaki I, Kawashima N, Setsuko S, Lee J-H, Itaya A, Yukitoshi K, Tomaru N (2019) Population genetic structure and demography of *Magnolia kobus*: variety *borealis* is not supported genetically. *Journal of Plant Research* 132: 741–758
- 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 S, Isoda K, Takahashi M, Yamada H, Yamashita Y (2018) Genetic structure and diversity in relation to the recently reduced population size of the rare conifer, *Pseudotsuga japonica*, endemic to Japan. *Conservation Genetics* 19: 1243–1255
- Tani N, Maruyama K, Tomaru N, Uchida K, Araki M, Tsumura Y, Yoshimaru H, Ohba K (2003) Genetic diversity of nuclear and mitochondrial genomes in *Pinus parviflora* Sieb. & Zucc. (Pinaceae) populations. *Heredity* 91: 510–518
- Tani N, Tomaru N, Araki M, Ohba K (1996) Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1454–1462
- 戸丸信弘 (2013) 日本に広域分布する落葉広葉樹における遺伝的多様性と集団遺伝構造. *地球環境* 18: 119–126
- Tomaru N, Tsumura Y, Ohba K (1994) Genetic variation and population differentiation in natural populations of *Cryptomeria japonica*. *Plant Species Biology* 9: 191–199
- 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: 3929–3941
- Tsuda Y, Ide Y (2010) Chloroplast DNA phylogeography of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in Japan. *Journal of plant research* 123: 343–353
- 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
- Tsumura Y, Suyama Y (1998) Differentiation of mitochondrial DNA polymorphisms in populations of five Japanese *Abies* species. *Evolution* 52: 1031–1042
- Tsumura Y, Uchiyama K, Moriguchi Y, Kimura MK, Ueno S, Ujino-Ihara T (2014) Genetic differentiation and evolutionary adaptation in *Cryptomeria japonica*. *G3 Genes|Genomes|Genetics* 4: 2389–2402
- 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
- Vitti JJ, Grossman SR, Sabeti PC (2013) Detecting natural selection in genomic data. *Annual Review of Genetics* 47: 97–120
- Worth JRP, Sakaguchi S, Tanaka N, Yamasaki M, Isagi Y (2013) Northern richness and southern poverty: contrasting genetic footprints of glacial refugia in the relictual tree *Sciadopitys verticillata* (Coniferales: Sciadopityaceae). *Biological Journal of Linnean Society* 108: 263–277
- 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
- 安田喜憲・三好教夫 (1998) 日本列島植生史. 朝倉書店, 東京
- 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, Kawamata I, Matsuki Y, Suyama Y, Uehara K, Ito M (2018) Phylogeographic analysis suggests two origins for the riparian azalea *Rhododendron indicum* (L.) Sweet. *Heredity* 121: 594–604
- 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

執筆者一覧 (五十音順)

逢沢 峰昭(あいざわ みねあき)

宇都宮大学農学部准教授。専門は森林植物学。日本の森林樹種の系統地理学的研究や分類学的再検討を行っている。

青木 京子(あおき きょうこ)

大阪大学大学院連合小児発達学研究科寄附講座助教。分子生物地理学的研究が専門。暖温帯に分布している生物種群の遺伝的多様性とその歴史的成立過程の解明を目指して研究を行ってきた。植物だけでなく、植物と種間関係をもつ様々な生物群の分子情報も重ね合わせることで、森林生態系の歴史変遷を詳細に追跡してきた。

石塚 航(いしづか わたる)

北海道立総合研究機構林業試験場主査。専門は林木育種、生態遺伝。北海道の主要林業樹種のトドマツ、カラマツ、グイマツについて、遺伝的変異の解明や選抜育種に取り組んでいる。圃場試験や産地試験、次代検定の実績が多く、現在はゲノム情報を活用した育種にも携わっている。

岩泉 正和(いわいずみ まさかず)

森林総合研究所林木育種センター九州育種場主任研究員。主に関西・九州育種基本区においてエリートツリー選抜や花粉症対策育種、マツノザイセンチュウ抵抗性育種等の育種事業に主事する傍ら、マツを主な対象とした遺伝育種学的・進化生態学的研究を専門とする。国内分布域を網羅した種内の地理的変異や、地域集団内での遺伝子流動を解明してきた一方で、種子生産性に関わる球果の形質変異や繁殖戦略の解明など、多彩な研究に従事する。

内山 憲太郎(うちやま けんたろう)

国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所樹木分子遺伝研究領域に所属。専門は森林生態遺伝学、森林遺伝育種学。学生時代は、北海道の施業対象種であるウダイカンバの更新動態、遺伝子流動などを研究。本内容のヤチダモは、学生時代に隣席で博士論文研究を進めていた胡立江博士の研究内容である。森林総合研究所では、近年の樹木種の急速なゲノム情報の充実に背景に、スギをはじめとする広域分布種の局所適応に関わる遺伝子の検出や、将来気候への応答予測などの研究を行っている。

加藤 珠理(かとう しゅり)

多摩森林科学園主任研究員。専門分野は森林遺伝学。野生のサクラの集団遺伝構造や種間の分子系統関係の評価、サクラの栽培品種のDNA多型による識別や起源推定などを行っている。この他、希少植物であるマメナシの保全遺伝学的研究に取り組んできた。また、被子植物で広く見られる自家不和合性(自家受精を防ぐ性質)について、その制御を司る遺伝子に作用する平衡淘汰に関する集団遺伝学的研究にも取り組んできた。主著に『サクラ保存林ガイド—DNA・形質・履歴による系統保存—』(共著、森林総合研究所)。

北村 系子(きたむら けいこ)

国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所北海道支所主任研究員。専門は集団生物学、森林植物の野外集団を対象とした個体群統計遺伝学。主著『るるぶDo! 樹木観察ハンドブック 山歩き編』(監修、JTBパブリッシング)、『森林生態学』(共著、共立出版)、『はじめてのノールビンドニング』(共著、グラフィック社)。

後藤 晋(ごとう すずむ)

東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林教育・社会連携センター准教授。専門は森林遺伝育種学。森林樹木種の個体変異がなぜ、どのようにして生じるのかを明らかにするとともに、それを育種的に利用するというに興味を持っている。最近は大規模なゲノムを持つ北方針葉樹(特にトドマツ)の局所適応の実態解明とそのメカニズムの解明を通じて、表現型と遺伝子型をつなげたいと考えている。

近藤 俊明(こんどう としあき)

2019年から国際農林水産業研究センターで主任研究員を務める。「オーストラリア大陸中央部のオアシスにだけ生育する植物はいったいどこからやってきたのか?」、「高さ60mに達する熱帯雨林ではどんな昆虫が花粉を運んでいるのか?」、「熱帯雨林の保全とプランテーション経営の両立をどのように達成するのか?」など、現地の研究者や先住民と一緒に野外調査と遺伝解析から、生物の進化の歴史や生態の解明およびその保全に取り組む。

齊藤 陽子(さいとう ようこ)

東京大学大学院農学生命科学研究科准教授。専門は森園管理学。主に日本産森林樹木種の広域的な遺伝構造と分布変遷の推定および地域内の遺伝構造とその成立要因の解明に取り組んできた。また樹木の繁殖、特に保全を念頭に置いた個体数の少ない小集団の繁殖実態や、近縁の樹種間の交雑と形態変異の関係について調査を行っている。さらに、人間が古来より利用してきたクスギなどの樹種の広域的な遺伝構造や遺伝的特徴を明らかにして人為の影響を推定することを試み、そこから得られる知見をこれからの人間社会と森林とのより良い関係を構築するために生かしていきたいと考えている。

阪口 翔太(さかぐち しょうた)

京都大学大学院人間・環境学研究科助教。専門は分子マーカーを用いた植物の種分化研究。近年は、全ゲノム分析により種分化遺伝子を特定する研究や、特殊環境における生態型の平行進化研究、多雪地帯の植物の比較系統地理研究を推進している。主著として、『系統地理学』(共著、文一総合出版)、『中尾佐助 照葉樹林文化論』の展開』(共著、北海道大学出版会)などがある。

鈴木 節子(すずき せつこ)

国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所主任研究員。専門は保全生態学、森林遺伝学、島嶼生態学。希少樹木種の保全遺伝学的研究で学位を取得。現在は、小笠原諸島の樹木種の遺伝構造や種分化の研究、樹木種のDNAバーコードデータベースの構築に携わっている。主著に『小笠原諸島における植栽木の種苗移動に関する遺伝的ガイドライン』(共著、森林総合研究所)。

陶山 佳久(すやま よしひさ)

東北大学大学院農学研究科教授。専門は森林分子生態学、植物保全遺伝学。世界の生物多様性ホットスポットや日本の各地域に残された森林植物・絶滅危惧種を対象として、それらの種多様性・遺伝的多様性の保全を目的とした研究などを行っている。また、新たなDNA分析技術開発などを行い、高精度な種・産地・品種・個体の識別などに役立てている。主著に『生態学者が書いたDNAの本』(共著、文一総合出版)、『Single-Pollen Genotyping』(共編著、Springer)、『森の分子生態学』、『森の分子生態学2』、『地図でわかる樹木の種苗ガイドライン』(いずれも共編著、文一総合出版)など。

谷 尚樹(たに なおき)

国際農林水産業研究センター林業領域主任研究員、筑波大学生命環境系教授(連携大学院)。筑波大学大学院でのゴヨウマツ類の集団遺伝学的研究、森林総合研究所でのスギゲノム、小笠原諸島

での保全遺伝学研究を経て、現在は、国際農林水産業研究センターに在籍し、主に東南アジア熱帯地域の分子生態学研究手法を用いた持続的な森林管理技術の研究を行うとともに、気候変動適応を目指した熱帯林業樹種の林木育種技術の開発を行っている。また、筑波大学教授(連携大学院)を務め、東南アジア諸国の大学・研究機関との共同研究を通じて、熱帯樹木における森林遺伝学研究の普及を行っている。主著として『森の分子生態学2』(共著、文一総合出版)など。

玉木 一郎(たまき いちろう)

岐阜県立森林文化アカデミー准教授。専門は森林遺伝学。森林文化アカデミーでは、未来の森林技術者たちに、樹木同定や植栽苗の育苗、林木育種、樹木の生態・生理などを教えている。そのかたわらで、東海地方のモクレン属やコナラ属、シャクナゲなどを対象に、種間交雑や地理的変異、過去の集団動態などに関する研究を行ってきた。また10年ほど前から、研究対象種の一つである希少樹木シデコブシの小面積皆伐による保全活動も行っている。

玉城 聡(たまき さとし)

森林総合研究所林木育種センター主任研究員。林木育種学と希少樹種の保全遺伝学が専門。前者については成長、着花性および抵抗性について選抜方法の改善や改良効果の試算に取り組んできた。後者については希少樹種の地理的遺伝構造に関する研究や保全遺伝学的研究を進めている。

津田 吉晃(つだ よしあき)

筑波大学生命環境系山岳科学センター菅平高原実験所准教授。専門は集団遺伝学、分子生態学、生物地理学、山岳科学。大陸スケールから地域スケール、熱帯から寒帯、山から海まで世界各地の森林樹木・植物の集団遺伝学的動態の研究を行ってきた。最近では対象生物を魚類、哺乳類、昆虫、菌類などにも広げ、生態系としての分布変遷、環境適応能力評価について研究している。また遺伝学、

ゲノミクスだけでなく、地質学、土壌学、人文地理学、観光学など分野横断型の研究展開により、生態系管理・保全や野生動物の保護管理に取り組んでいる。主著『教養としての森林学』(共著、文永堂出版)、『森の分子生態学2』(共著、文一総合出版)など。

津村 義彦(つむら よしひこ)

筑波大学生命環境系山岳科学センター教授(山岳科学センター長)。専門は森林遺伝学、分子生態学。森林の保全や持続的な利用を目的とした、森林植物の遺伝的多様性、系統地理学的研究、交配様式、種分化などの研究を、日本を中心として東アジア、東南アジアでも行ってきた。特にスギについては重点的に研究を行ってきた。現在は産地試験林などを活用した樹木の環境適応の遺伝学的研究を行っている。主著『森の分子生態学2』(編著、文一総合出版)、『地図でわかる樹木の種苗移動ガイドライン』(編著、文一総合出版)など。

戸丸 信弘(とまる のぶひろ)

名古屋大学大学院生命農学研究科教授。専門は森林遺伝学、集団遺伝学、分子生態学。森林樹木の遺伝的多様性と集団構造、種間交雑、繁殖などに関する研究を行ってきた。絶滅危惧樹木の保全遺伝学的研究にも取り組む。最近では、集団ゲノミクスの手法を用いて適応的遺伝変異の解明を目指した研究も行っている。主著『森林遺伝育種学』(共著、文永堂出版)、『ブナ林再生の応用生態学』(共著、文一総合出版)など。

永光 輝義(ながみつ てるよし)

国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所樹木分子遺伝研究領域領域長。専門は集団遺伝学・生態学。樹木の遺伝学とハナバチの生態学の二足のわらじで歩んできた。ハナバチに関しては、マレーシアの熱帯雨林でハリナシバチの群集を、北海道で外来マルハナバチの種間関係を研究してきた。樹木の系統地理学と集団遺伝学に関しては、カバノキやヤナギの隔離分布やサクラやナ

ラの種間交雑を研究している。また、見捨てられた産地試験地を活用して、カラマツ、アカマツ、ミズナラの局所適応を解明してきた。最近は、種間交雑によって浸透した遺伝子が選択される適応的浸透をミズナラで調べている。

原田 光(はらだ こう)

前愛媛大学農学部森林資源学専門教育コース教授。専門は集団遺伝学、森林の分子生態学。森林の保全と再生を目指して、東南アジア熱帯フタバガキ林、琉球列島およびベトナムのマングローブ林、および日本列島のブナ科樹木集団の遺伝的多様性に関する研究を行ってきた。主な著作に『林木の集団遺伝学入門』(単著、社団法人林木育種協会)、『森林遺伝育種学』(共著、文永堂出版)など。

平岡 裕一郎(ひらおか ゆういちろう)

静岡県立農林環境専門職大学生産環境経営学部准教授。専門は林木育種・森林遺伝。博士(農学)。森林総合研究所林木育種センター在職中からハゼノキの遺伝育種研究に携わる。近年は主にスギ精英樹の次世代化、ゲノム育種、樹木生理、施業方法、検定林の3次元計測手法に関する研究など幅広く行う。著書に『低コスト再造林への挑戦』(日本林業調査会)、『森林学の百科事典』(丸善出版、ともに分担執筆)。

松本 麻子(まつもと あさこ)

国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所広報普及科長。トマトの育種から研究者人生をスタートし、森林総合研究所の研究員になってからは森林遺伝育種学を専門として現在に至る。針葉樹、広葉樹を問わず、多くの樹種で分子マーカーを用いたクローン識別、種識別、遺伝構造の解明、遺伝子連鎖地図の作成などを行ってきた。最近取り組んでいる研究課題は、サクラの形質と遺伝子(型)との関連についてである。

Worth James Raymond Peter (ワース ジェームズレイモンド ピーター)

国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所主任研究員。専門は系統地理学、保全遺伝学、種分布モデル。特に針葉樹や古代の植物種に関心を持っている。最近日本の亜高山植物の隔離された南限集団の遺伝的多様性や遺伝的差異の解明を目指した研究も行っている。

渡辺 洋一(わたなべ よういち)

千葉大学大学院園芸学研究院特任助教。種多様性の創出過程の解明や種や生態系の管理保全に興味があり、多くの種が日本列島に分布するツツジ科ツツジ属や園芸利用される植物の野生種を中心に研究を行っている。著書『ツツジ・シャクナゲハンドブック』(共著、文一総合出版)など。

学名索引

(太字の数字は第4章の種解説掲載ページ)

Abies

- amabilis* 47
firma 46
gracilis 52
homolepis 46
mariesii 46
nephrolepis 52
sachalinensis 46, **52**
veitchii 46, 52

Betula

- alnoides* 173
ermanii 176
grossa 115, 176
maximowicziana 117, 151, **173**
platyphylla 176

Castanopsis

- carlesii* 164
cuspidata 164
 var. *carlesii* **164**
 var. *cuspidata* **164**
sieboldii **164**, 166, 167
 subsp. *lutchuensis* 164
 subsp. *sieboldii* 164
 var. *lutchuensis* **164**
 var. *sieboldii* **164**

Cerasus

- jamasakura* **115**
speciosa **122**

Cercidiphyllum

- japonicum* **110**
magnificum **110**

Chamaecyparis

- obtusa* 48, 57, **85**

Cryptomeria

- japonica* 48, 57, **90**
 var. *radicans* **90**
 var. *sinensis* **90**
fortunei → *Cryptomeria japonica* var. *sinensis*
 90

Fagus

- crenata* 52, **132**, 149
japonica 132
microcarpa 222

Fraxinus

- angustifolia* 215
excelsior 215

- mandshurica* **215**
 var. *japonica* 215
nigra 215
platypoda 215

Kalopanax

- septemlobus* **221**
 var. *lutchuensis* **221**
 f. *maximowiczii* 221

Larix

- decidua* 42
gmelinii 41
 var. *japonica* 41
kaempferi **41**, 42
laricina 41
olgensis 41
potaninii 42
sibirica 41

Magnolia

- amoena* 100
kobus **96**
 var. *borealis* **96**
 var. *kobus* **96**
 f. *pseudokobus* 97
pseudokobus → *Magnolia kobus* f. *pseudokobus*
 96
salicifolia **105**
 var. *tokumotona* **106**
sinostellata 100
stellata **100**
zenii 100

Neobalanocarpus

- heimii* 5

Picea

- alcoquiana* **74**
 var. *acicularis* 74
 var. *reflexa* 74
glehnii 52, **68**
jezoensis 52, **62**, 65, 68
 var. *hondoensis* **62**, 70
 f. *ozeensis* 65
 var. *jezoensis* **62**, 68
 f. *takedae* 65
 var. *koreana* **62**
koyamae 74
 × *notha* 71

Pinus

| | |
|-------------------------------|-----------------|
| <i>albicaulis</i> | 36 |
| <i>amamiana</i> | 35 |
| <i>armandii</i> | 30, 36 |
| var. <i>amamiana</i> | 30, 35, 36 |
| <i>cembra</i> | 30, 36 |
| <i>dalatensis</i> | 30 |
| <i>densiflora</i> | 19, 25, 57 |
| f. <i>umbraculifera</i> | 19 |
| <i>fenzliana</i> | 30 |
| × <i>hakkodensis</i> | 30, 36 |
| <i>koraiensis</i> | 30, 35, 36 |
| <i>kwangtungensis</i> | 30 |
| <i>luchuensis</i> | 19, 25 |
| <i>morrisonicola</i> | 30 |
| <i>parviflora</i> | 30, 35 |
| var. <i>pentaphylla</i> | 30, 36 |
| <i>protodiphylla</i> | 35 |
| <i>pumila</i> | 30, 35, 48, 175 |
| var. <i>kubinaga</i> | 31, 36 |
| <i>sibirica</i> | 36 |
| <i>sylvestris</i> | 19, 25 |
| <i>tabuliformis</i> | 25 |
| <i>thunbergii</i> | 19, 25 |
| <i>trifolia</i> | 35 |
| <i>wangii</i> | 30 |
| <i>yunnanensis</i> | 25 |

Prunus

| | |
|---|-----|
| <i>jamasakura</i> → <i>Cerasus jamasakura</i> | 115 |
|---|-----|

Pseudotsuga

| | |
|------------------------|----|
| <i>japonica</i> | 57 |
| <i>menziesii</i> | 57 |

Pyrus

| | |
|--|-----|
| <i>calleryana</i> var. <i>dimorphophylla</i> | 127 |
| × <i>uyematsuana</i> | 127 |

Quercus

| | |
|------------------------|----------|
| <i>acrodonta</i> | 157 |
| <i>aliena</i> | 144, 149 |
| <i>crispula</i> | 144, 149 |
| <i>dentata</i> | 144, 149 |

| | |
|----------------------------|----------|
| <i>macrocarpa</i> | 5 |
| <i>mongolica</i> | 152 |
| var. <i>crispula</i> | 149 |
| <i>phillyraeoies</i> | 157 |
| <i>serrata</i> | 144, 149 |
| <i>variabilis</i> | 138 |

Rhododendron

| | |
|---|----------|
| <i>indicum</i> | 204, 210 |
| <i>japonoheptamerum</i> var. <i>hondoense</i> | 210 |
| <i>macrosepalum</i> | 210 |
| <i>ripense</i> | 204, 209 |
| <i>weyrichii</i> | 118, 199 |
| f. <i>purpureum</i> | 200 |

Rhus

| | |
|--|-----|
| <i>succedanea</i> → <i>Toxicodendron succedaneum</i> | 192 |
|--|-----|

Salix

| | |
|---------------------------|-----|
| <i>arbutifolia</i> | 180 |
| <i>caprea</i> | 181 |
| <i>cardiophylla</i> | 180 |
| <i>nummularia</i> | 181 |

Sciadopitys

| | |
|---------------------------|----|
| <i>verticillata</i> | 78 |
|---------------------------|----|

Terminalia

| | |
|----------------------|-----|
| <i>catappa</i> | 187 |
|----------------------|-----|

Toxicodendron

| | |
|---|-----|
| <i>radicans</i> subsp. <i>orientale</i> | 192 |
| <i>succedaneum</i> | 192 |
| var. <i>dumortieri</i> | 192 |
| <i>sylvestre</i> | 192 |
| <i>trichocarpum</i> | 192 |
| <i>vernicifluum</i> | 192 |

Tsuga

| | |
|---------------------------|----|
| <i>diversifolia</i> | 47 |
| <i>sieboldii</i> | 47 |

Zanthoxylum

| | |
|---------------------------|-----|
| <i>ailanthoides</i> | 118 |
|---------------------------|-----|

Zelkova

| | |
|----------------------|-----|
| <i>serrata</i> | 154 |
|----------------------|-----|

和名索引

(太字の数字は第4章の種解説掲載ページ)

【ア行】

アイナシ……………127, 128, 129, 130
 アオナシ……………127
 アオモリトドマツ → オオシラビソ ……46
 アカエゾマツ……………52, 65, 66, **68**
 アカシデ……………229
 アカマツ……………**19**, 25, 26, 27, 28, 57, 229
 アシウスギ……………**90**
 アシタカツツジ……………206
 アスナロ……………85
 アベクヌギ → アベマキ ……138
 アベマキ……………**138**
 アマギツツジ……………199
 アメリカカラマツ……………41
 アンナンウルシ……………192

 イヌナシ → マメナシ ……127
 イヌブナ……………132
 イラモミ……………**74**

ウダイカンバ……………117, 120, 151, **173**, 228, 229
 ウツクシマツ……………19
 ウバメガシ……………**157**
 ウラジロモミ……………46, 47, 48, 74
 ウラスギ → スギ ……92, 93
 ウルシ……………192
 ウワミズザクラ……………229
 ウンナンマツ……………25

エゾマツ……………17, 52, **62**, 68, 69, 70, 71, 228
 エゾマメヤナギ……………181
 エドヒガン……………115

オオシマザクラ……………**122**
 オオシラビソ……………35, **46**, 110, 228
 オオバヤナギ……………180, 181, 184
 オオヤマザクラ……………115
 オキナワジイ……………17, **164**
 オゼトウヒ……………65
 オモテスギ → スギ ……92, 93
 オンツツジ……………118, **199**

【カ行】

カシワ……………140, 144, 146, 149, 151, 154
 カスミザクラ……………115, 118, 122
 カッチマツ……………20
 カツラ……………**110**
 カラスザンショウ……………118

カラマツ……………**41**, 68, 76, 228

キシツツジ……………204, **209**, 228
 キタコブシ……………**96**
 キタゴヨウ……………**30**, 36, 37
 キヨスミミツバツツジ……………200
 キリシママツ……………20
 キンキマメザクラ……………118

グイマツ……………41, 42, 44, 45, 224
 クヌギ……………138, 139, 140, 141, 142
 クビナガハイマツ……………30, 31, 36
 クロマツ……………5, 19, **25**, 170, 229

ケエゾマツ……………71
 ケショウヤナギ……………**180**, 228
 ケハリギリ……………221
 ケヤキ……………154, 229

コウヤマキ……………16, 57, **78**, 202, 228
 コジイ → ツブラジイ ……164
 コナラ……………16, 17, 100, 140, **144**, 149, 151, 154, 228, 229
 コブシ……………**96**, 100, 101, 105, 106, 107, 228, 229
 コブシモドキ……………96, 97
 コメツガ……………47, 74, 76
 ゴヨウマツ……………**30**, 36, 37, 57

【サ行】

サツキ……………**204**, 210, 212, 213
 サトザクラ……………122

シオジ……………215
 シダレマツ……………19
 シデコブシ……………96, 97, 98, 99, **100**, 105, 107, 108, 228
 シベリアカラマツ……………41, 42
 ジャノメマツ……………19
 シラカンバ……………176, 177
 シラネマツハダ……………74, 76
 シラビソ……………46, 47, 52, 54, 110
 シロエゾマツ……………65
 ジングウツツジ……………199

スギ……………4, 5, 16, 21, 26, 48, 57, 85, 87, 88, **90**, 132, 136,
 147, 149, 170, 175, 228, 229
 スダジイ……………**164**, 228, 229

セイヨウトネリコ……………215

ソメイヨシノ…………… 199

【タ行】

タカサゴジイ…………… 164

タカネゴヨウ…………… 36

ダグラスファー…………… 57

ダケカンバ…………… 17, 18, 110, 176, 177, 224

タコノキ…………… 187

タブノキ…………… 17, 170

ダフリアカラマツ…………… 41

タムシバ…………… 96, 97, 100, 101, 102, 103, 105, 228, 229

チョウセンカラマツ…………… 41, 42

チョウセンゴヨウ…………… 17, 30, 36, 76, 224

チョウセントウヒ…………… 62

ツガ…………… 17, 47, 57

ツタウルシ…………… 192

ツブラジイ…………… 164, 228, 229

ツリバナ…………… 170, 229

ツルギミツバツツジ…………… 200

テリハハマボウ…………… 188

トウカラマツ…………… 42

トウシラベ…………… 52

トウヒ…………… 62, 74

トガサワラ…………… 57, 228

トチノキ…………… 229

トドマツ…………… 17, 46, 47, 48, 52, 65, 66, 68, 228, 229

【ナ行】

ナラガシワ…………… 140, 144, 146, 147, 149, 151, 154, 229

ニオイコブシ→タムシバ…………… 106

ニホンカラマツ…………… 76

ネムロトドマツ…………… 55

【ハ行】

ハイマツ…………… 17, 18, 30, 31, 32, 33, 35, 48, 175, 224, 229

ハゼノキ…………… 192

ハッコウダゴヨウ…………… 30, 31, 36

バッコヤナギ…………… 181

ハリギリ…………… 221, 229

ハリモミ…………… 74

ヒノキ…………… 21, 26, 48, 57, 85, 136

ヒメコマツ→ゴヨウマツ…………… 30

ヒメシャラ…………… 199

ヒメマツハダ→ヤツガタケトウヒ…………… 74

ヒロハカツラ…………… 110, 228

ヒロハタムシバ…………… 106

フジツツジ…………… 206

ブナ…………… 17, 52, 74, 76, 132, 147, 149, 151, 154, 155,

161, 175, 218, 228, 229

ホオノキ…………… 5, 229

ホソバトネリコ…………… 215

ホルトノキ…………… 169

ホンシャクナゲ…………… 210

【マ行】

マカバ→ウダイカンバ…………… 173

マカンバ→ウダイカンバ…………… 173

マメザクラ…………… 115, 118, 122

マメナシ…………… 127, 228

マルバサツキ…………… 206

マンシュウクロマツ…………… 25

ミズナラ…………… 17, 76, 140, 144, 145, 146, 147, 149, 161,

228, 229

ミズメ…………… 115, 176

ミズメザクラ→ミズメ…………… 115

ミツバツツジ…………… 199

ミヤマキリシマ…………… 206

ムラサキオンツツジ…………… 200

メジロカバ→ウダイカンバ…………… 173

メジロカンバ→ウダイカンバ…………… 173

メタセコイア…………… 78

モチツツジ…………… 210, 211, 212, 213

モミ…………… 17, 46, 47, 48, 57

モモタマナ…………… 187, 228

モンゴリナラ…………… 17, 145, 150, 152

【ヤ行】

ヤクタネゴヨウ…………… 30, 32, 36

ヤチダモ…………… 215

ヤツガタケトウヒ…………… 74

ヤマウルシ…………… 192

ヤマザクラ…………… 115, 122, 123, 229

ヤマツツジ…………… 204, 205, 206, 207

ヤマナシ…………… 127

ヤマハゼ…………… 192

ヨーロッパアカマツ…………… 19, 25

ヨーロッパカラマツ…………… 42

ヨーロッパトウヒ…………… 69

ヨーロッパブナ…………… 218

【ラ行】

リュウキュウハゼ→ハゼノキ…………… 192

リュウキュウハリギリ…………… 221

リュウキュウマツ…………… 19, 25

リュウサン…………… 90

日本における森林樹木の遺伝的多様性と地理的遺伝構造

2022年4月25日 初版第1刷発行

監修：森林遺伝育種学会

編集：戸丸信弘・内山憲太郎・玉木一郎・阪口翔太

発行：森林遺伝育種学会

茨城県日立市十王町伊師 3809-1

森林総合研究所林木育種センター内

fgtb-accounting@ml.affrc.go.jp

印刷：株式会社ミドリ印刷

© 2022 森林遺伝育種学会

ISBN 978-4-944005-32-1

収録樹種・著者一覧

| | | |
|----|------------|----------------|
| 1 | アカマツ | 岩泉正和 |
| 2 | クロマツ | 岩泉正和 |
| 3 | ゴヨウマツ | 谷 尚樹 |
| 4 | ハイマツ | 谷 尚樹 |
| 5 | カラマツ | 戸丸信弘 |
| 6 | オオシラビソ | 陶山佳久 |
| 7 | トドマツ | 北村系子・石塚 航・後藤 晋 |
| 8 | トガサワラ | 玉城 聡 |
| 9 | エゾマツ類 | 逢沢峰昭 |
| 10 | アカエゾマツ | 逢沢峰昭 |
| 11 | イラモミ | 逢沢峰昭 |
| 12 | コウヤマキ | ワースジェームズ R.P. |
| 13 | ヒノキ | 松本麻子 |
| 14 | スギ | 津村義彦 |
| 15 | コブシ | 玉木一郎 |
| 16 | シデコブシ | 玉木一郎 |
| 17 | タムシバ | 玉木一郎 |
| 18 | カツラとヒロハカツラ | 阪口翔太 |
| 19 | ヤマザクラ | 津田吉晃 |
| 20 | オオシマザクラ | 加藤珠理 |
| 21 | マメナシ | 加藤珠理 |
| 22 | ブナ | 戸丸信弘 |
| 23 | アベマキ | 齊藤陽子 |
| 24 | コナラ | 松本麻子 |
| 25 | ミズナラ | 原田 光 |
| 26 | ウバメガシ | 原田 光 |
| 27 | シイ類 | 青木京子 |
| 28 | ウダイカンバ | 津田吉晃 |
| 29 | ケシヨウヤナギ | 永光輝義 |
| 30 | モモタマナ | 鈴木節子 |
| 31 | ハゼノキ | 平岡裕一郎 |
| 32 | オンツツジ | 渡辺洋一 |
| 33 | サツキ | 渡辺洋一 |
| 34 | キシツツジ | 近藤俊明 |
| 35 | ヤチダモ | 内山憲太郎 |
| 36 | ハリギリ | 阪口翔太 |

