

【解 説】

シリーズ：日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (3)

エゾマツ類 (マツ科トウヒ属)

逢沢 峰昭^{*,1}

はじめに

マツ科トウヒ属 (*Picea* A. DIER.) 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、古くから針葉断面の形状 (四稜形・扁平) が重視されてきたが、近年では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いる (Farjon 1990)。しかし、Ran et al. (2006) 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、第三紀のはじめにベーリング陸橋を通過して2回にわたってアジアに進出し、さらにアジアからヨーロッパに広がったとされ、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ようだ。

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 *P. jezoensis* 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) の3変種を含む *Picea 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のもとで生じた、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* の遺伝子の地理的変異を調べ、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3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。

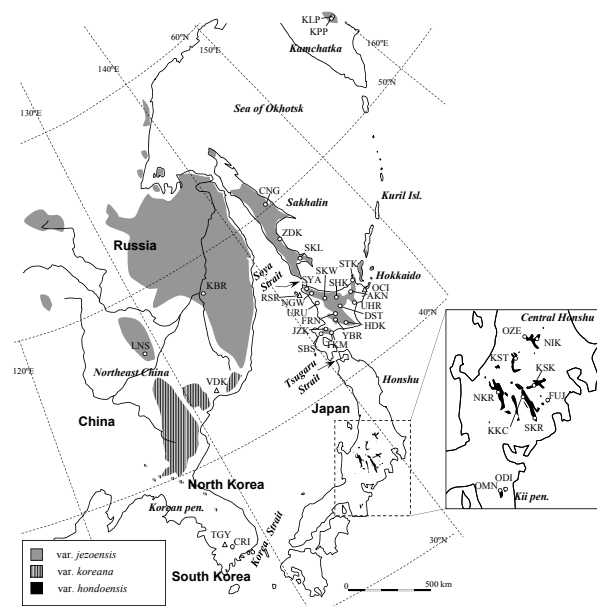


図-1 北東アジアにおけるエゾマツ類の分布域と遺伝解析集団の位置図

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。Aizawa et al. (2009) を改変。

* E-mail: aizawam@cc.utsunomiya-u.ac.jp

¹ あいざわ みねあき 宇都宮大学農学部

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拡がるミトコンドリアDNA(mtDNA)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遺伝子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)。

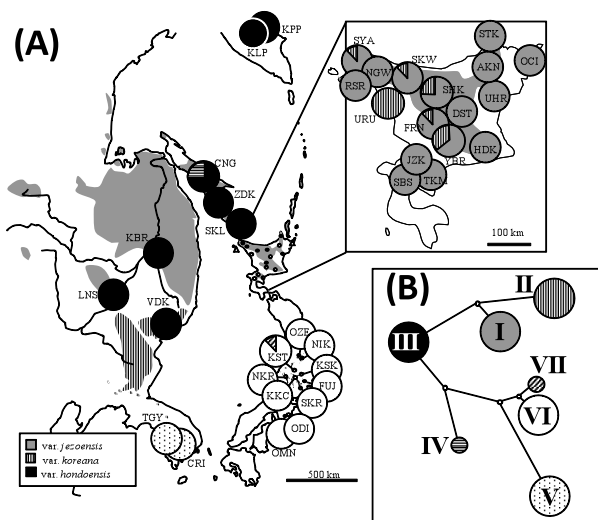


図-2 エゾマツ類のミトコンドリアDNAハプロタイプの地理的分布(A)とハプロタイプ間の系統的關係(B)

Aizawa et al. 2007 を改変。

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。各mtDNAハプロタイプ間の系統的關係についてみると、ロシアおよび中国に見られるハプロタイプIIIから2つの枝が分岐し、一方の枝から北海道のハプロタイプIおよびIIが、他方の枝からは韓国Vと本州のVIが分岐していた(図-2B)。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10万年以前(大嶋1990)に、北海道とサハリン間では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40km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20km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化石遺体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、地理的遺伝構造を調べた。この解析を用いる利点は、すべての個体が事前にとどの集団に属しているかの情報を与えずに、各個体を統計的な確率モデルに基づいて K 個の遺伝的なまとまり(1つの共通祖先種から分化したクラスター)に割り振ることにより、各個体がどのクラスターに由来する遺伝子をどの程度保有しているのかを調べることができる点にある(Prichard et al. 2000)。STRUCTURE解析の結果、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。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。

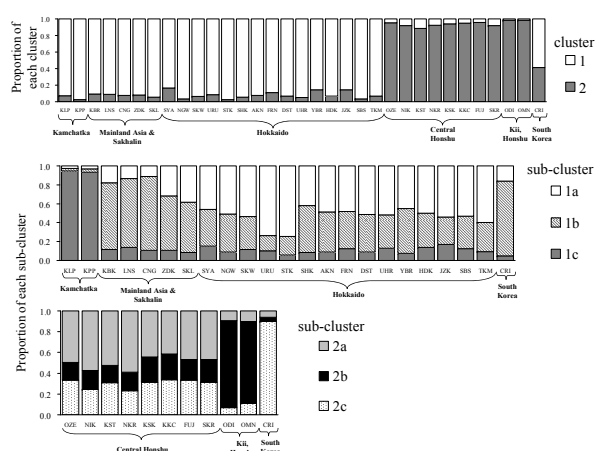


図-3 核 SSR の4遺伝子座を用いたSTRUCTURE解析によって得られたエゾマツ類の地理的遺伝構造。縦軸はSTRUCTURE解析によって得られたクラスターまたはサブクラスターの混合割合を表す；各集団の略号は図-1と対応している。Aizawa et al. (2009) を改変。

遺伝的多様性

核 DNA の SSR マーカーによって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10万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リン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)。北海道からサハリンにかけては、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、対立遺伝子の消失が起きたと推察される(Aizawa et al. 2009)。

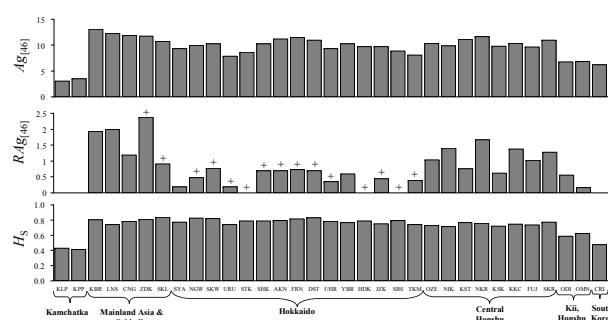


図-4 核 SSR の4遺伝子座で評価したエゾマツ類の遺伝的多様性

$Ag[46]$ ：対立遺伝子多様度、 $RAg[46]$ ：稀な対立遺伝子の多様度、 H_s ：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。Aizawa et al. (2009) を改変。

エゾマツ類の分類

Yamazaki (1995) はエゾマツ類を 3 変種に分類した。最近、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もある (Park et al. 2010)。しかし、 $K=2$ における STRUCTURE 解析の結果は、3 変種の分布とよく対応しており、分類学的な妥当性が示唆された (図-3)。

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 (図-5A) と酷似したオゼトウヒ (*f. ozeensis* Hayashi) (図-5B) が分布しており、エゾマツと分類された時代もあった。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)。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ような樹皮をしたシロエゾマツ [*f. takadae* (Tatew.) Hayashi] がみられる (図-5C) 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特徴があるものの (図-5D)、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。今後の課題である。

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8000万 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伐採を行ってきた結果、今日では約4400万 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1000～1600ha

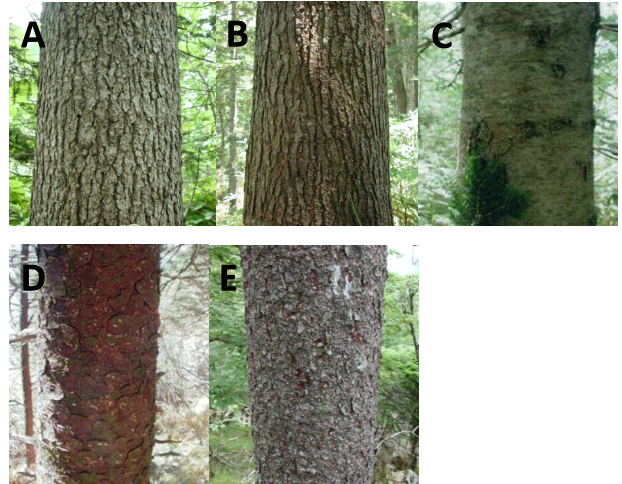


図-5 エゾマツ類の樹皮形態

A : エゾマツ (北大雨龍演習林)、B : オゼトウヒ (福島県尾瀬沼山峠)、C : シロエゾマツ (北海道下川町)、D : チョウセントウヒ (韓国智異山)、E : トウヒ (奈良県大峰山)。

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)。このような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、例えば、東京大学北海道演習林のように、事業的な苗木生産への取り組み (小笠原 2001) もみられる。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 1996) 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、核 SSR の5遺伝子座を用いて、北海道内のエゾマツ17集団、504個体について STRUCTURE 解析を行った (逢沢未発表)。最適クラスター数は $K=2$ と推定されたが、北海道内においては、明確な地理的遺伝構造はみられなかった (図-6)。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。ただし、スギの遺伝解析でみられたように、花粉流動が高く遺伝的分化が小さい樹種では多数の遺伝子座を調べないと遺伝構造をとらえることができない可能性もある (津村 2012)。したがって、今後

は座数を増やして解析する必要があり、現在、研究を進めている (岩泉ら 2012)。

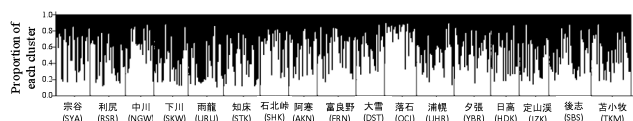


図-6 北海道のエゾマツ集団のSTRUCTURE 解析の結果 (K=2) (逢沢未発表)

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
- 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
- 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*. Kőeltz Scientific Books, Kőnigstein
- Hamrick JL, Godt MLW, Sherman-Broyles, SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95-124
- 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
- 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
- 岩泉正和・渡辺敦史・逢沢峰昭・後藤晋 (2012) エゾマツにおける SSR マーカーの整備状況. *森林遺伝育種学会第1回大会要旨集*
- 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
- 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
- 津村義彦 (2012) シリーズ：日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (I) スギ (ヒノキ科スギ属). *森林遺伝育種* 1: 17-22
- 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