

【解説】シリーズ

日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (7)

オオシラビソ (マツ科モミ属)

陶山 佳久^{*1}

はじめに

オオシラビソ (*Abies mariesii* Mast.) は、日本の中部地方から東北地方にかけての亜高山帯域に島状に分布するマツ科モミ属の日本固有種で (図-1)、これらの地域における亜高山帯針葉樹林を構成する代表的な常緑針葉高木である。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、同属の種であるトドマツの名に由来する。



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。

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、林業的にはこれまでほとんど対象とされてこなかった。しかし山岳域の国立公園などにおいては、亜高山帯に特徴的な景観・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と言える。特に東北地方の亜高山帯では、純林に近い広大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、良好な条件を備えた樹種である。なぜなら第一に、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ことがあげられる。第二に、分布域が亜高山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もある。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、日本列島における歴史的な自然植生の変遷を解析する上でも、貴重な情報源となりうる。しかしながら、本種の集団遺伝学的知見は、20年ほど前に著者らによって行われた研究からほとんど進展していないのが現状である。

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。

*E-mail: suyama@m.tohoku.ac.jp

¹ すやま よしひさ 東北大学大学院農学研究科

分子系統

オオシラビソの属するマツ科モミ属 (*Abies*) 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*)、ウラジロモミ (*A. homolepis*)、シラビソ (*A. veitchii*) の 4 種は日本固有種であり、トドマツ (*A. sachalinensis*) は北海道のほか、樺太と千島列島にも分布する。

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、オオシラビソのみが他の 4 種とは系統的に明らかに異なる種であることが示されている (図-2)。

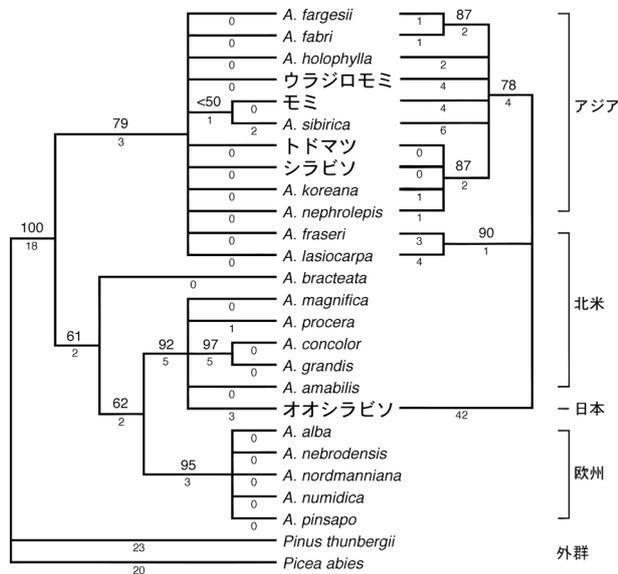


図-2 日本産モミ属樹種の分子系統学的位置関係。Suyama et al. (2000) より作成。モミ属 24 種における *rbcL* 遺伝子の塩基配列をもとに構築された分岐図 (左) と、日本産モミ属の近縁種群 13 種における葉緑体 DNA 上の *rbcL*、*matK* 遺伝子および 6 つの遺伝子間領域の塩基配列をもとにして構築された分岐図 (右)。枝の上の数字は 10000 回のブーツストラップ試行における再現率 (%) で、枝の下の数字は枝長 (塩基配列の違い)。

つまり、オオシラビソ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同一のグループに属し、一方オオシラビソだけは、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よっても、オオシラビソは北米産の *A. amabilis* とともに *Amabilis* 節として分類されており、この分類が分子系統学的解析結果と一致していることになる。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、オオシラビソは他の 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が大きいことを示唆している (Tsumura and Suyama 1998)。その他の葉緑体 DNA 塩基配列分析によっても同様の結果が得られており (磯田ら 2000; Aguirre-Planter et al. 2012)、オオシラビソが他の日本産モミ属とは全く異なる系統的位置に属するのは間違いないと考えられる。

遺伝的地域性

オオシラビソ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ソの遺伝的地域性の特徴を順に説明する。

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・八ヶ岳・秩父・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*) とコメツガ (*T. diversifolia*) を対象として、合計 1301 個体の葉緑体 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、解析したすべて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

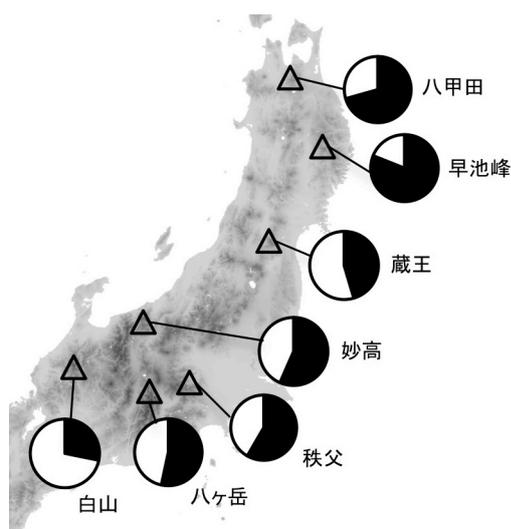


図-3 オオシラビソ 7 地域集団 (△) における葉緑体 DNA の構造変異 2 タイプの頻度。Tsumura et al. (1994) より作成。

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・経度によ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つた。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つたため、地理的な位置と遺伝距離との関係ははっきりしなかつた。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近縁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、山域ごとに地理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。

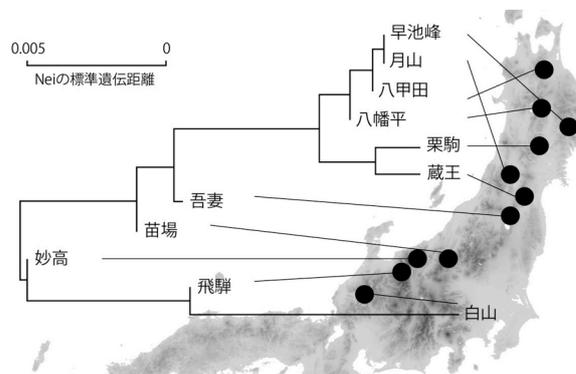


図-4 オオシラビソ 11 地域集団 (●) における 22 アロザイム遺伝子座の変異をもとに算出した集団間の遺伝的関係を示す樹状図。Suyama et al. (1997) より作成。

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。比較対象として、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。

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_{ep}) 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。ただし、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明瞭な差があることが示されている。つまり、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、はっきりとしたクラインが検出されている (図-5)。例えば、北限域に位置する八甲田の集団では、集団内の遺伝子多様度がわずか 0.014 しかなく、きわめて遺伝的多様性の低い集団であるということが明らかにされている。

このようなクラインの中で例外的に小さい値が示されている集団として、月山と早池峰がある。このうち月山は、個体数の少ない小集団であることが知られており、比較的日本海側の隔離した位置にある集団であることが関係しているのかもしれない。もう 1 つの早池峰は、ほぼ唯一脊梁山脈から離れた太平洋側の位置に孤立した集団であることが関係しているのかもしれない。一方で、集団サイズが小さくても、ほぼクラインに従った多様性レベルを示している栗駒集団の例もあり、遺伝的多様性に影響する要因は集団サイズや地理的位置などが複合的に絡んでいると考えられる。

この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。

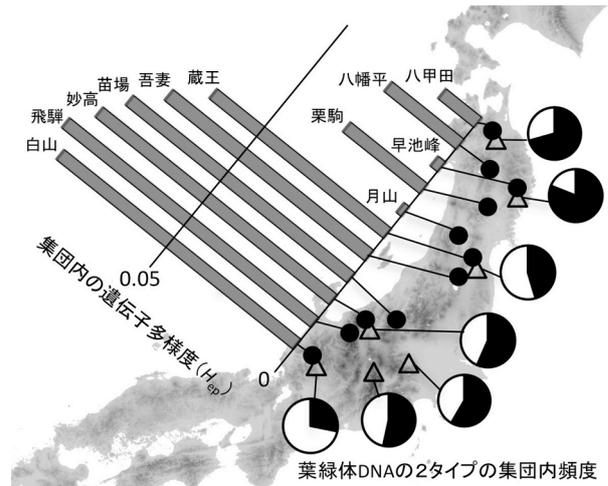


図-5 オオシラビソ 11 地域集団 (●) における 22 アロザイム遺伝子座の遺伝子多様度 (H_{ep})。Suyama et al. (1997) より作成。

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、日本列島は氷河の直接的影響を受けなかったため、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亜寒帯性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・トウヒ (*Picea*)・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)、オオシラビソは亜寒帯性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亜寒帯性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遺伝的多様性が、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、最終氷期のオオシラビソは、おそらくは本州中部あたりに分布の中心があり、その後の温暖化にともなって東北地方へ分布を拡大し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、このような分布拡大の影響を強く受けて形成され、移動・分布拡大に伴う遺伝的浮動の影響を残したままの状態で現在に至っていると考えるのがよさそうである。

今後、次世代シーケンサー等を用いたより多くの遺伝マーカーによる集団遺伝学的解析や、そのデータをもとにした近似ベイズ計算法等による集団動態推定、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などを行えば、オオシラビソの分布変遷についてより確かな推定が可能になるだろう。

おわりに

森林樹木の遺伝的地域性に関する情報は、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、むしろ生物学的な興味の対象として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て、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うことができる。このことは、一般的な集団遺伝学的課題の材料として、あるいは日本の植生史を解析する材料として、貴重な対象の1つとしてとらえることができる。

本稿を書くことで、図らずもあらた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。こうして再度この種の特徴全体を眺めて考えてみると、20年ほど前から保管されている本種のDNAサンプルを、現在の分析技術であらためて解析してみてもいいかもしれない、という気になってきた。

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)を、本シリーズ用に加筆修正して再構成したものであることを申し添えます。

引用文献

- Aguirre-Planter É, 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
- 林彌榮 (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, 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ソ—分布変遷の果てに—. *森林科学* 43: 110–114
- 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
- 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