### 【解 説】シリーズ

# 日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (9)

## ハイマツ(マツ科マツ属)

谷 尚樹\*,1

#### はじめに

ハイマツ (Pinus pumila (Pall.) Regel) はマツ科マツ属 単維管東亜属に属する常緑低木である。わが国には、 マツ属単維管東亜属の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。わが国のハイマツの垂直分布は標高 50 m-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 の森林限界高度と温量指数 (WI) 15 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 m-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、亜高山性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出来る(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

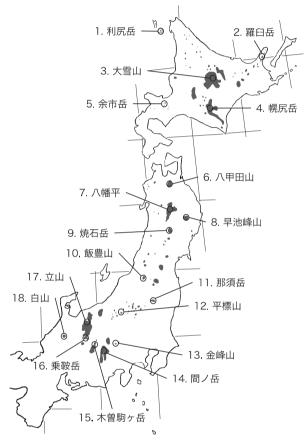


図-1 わが国におけるハイマツの天然分布 (林 1960) とサンプリングを行った集団の位置

石が朝鮮半島で発見されている。続く新世代第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東亜属のP. amamiana (P. armandii var. amamiana)、P. koraiensis、P. parviflora、P. protodiphyllaが分布していたことが判っている。また、中新世にはP. trifolia

<sup>\*</sup>E-mail: ntani@affrc.go.jp

<sup>1</sup>たになおき 国際農林水産業研究センター林業領域

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. protodiphvlla は2葉で、P. trifolia は単維管東亜属と複 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亜高山性森林が 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亜高山性樹種が分 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 維管東亜属 (Subgenus: Pinus) 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) 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) と チョウセンゴョウ (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 ゴョウは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、ヨーロッパ大陸を広く覆うように分布す るP. cembra、ユーラシア大陸のシベリアに分布する P. sibirica とアジアに分布するチョウセンゴョウとハ 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) 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、毬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) 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)。なお、ハイマツとキタゴョウの浸透性交雑については本特集No.5「日本の森林樹木の地理的遺伝構造~ゴョウマツ(マツ科マツ属)」を参照されたい(谷2014)。

#### 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、1遺伝子座あたりの対立遺伝子数 (Na)、対立遺 伝子多様度 (A[g])、平均へテロ接合度の観察値  $(H_o)$ および平均へテロ接合度の期待値(He)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木本性植物における集 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。 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

| 表-1 | 我が国のハイ   | マツ18集団における   | 多集団内の遺伝的変異 |
|-----|----------|--|------------|
| 1 1 | 10/4 (2) | , / 10 <del>/                                     </del> | 未由口》       |

|    | サンプリング   |             | 1 遺伝子あた              | 対立遺伝子         | ヘテロ接合度        | ヘテロ接合度        |  |
|----|----------|-------------|----------------------|---------------|---------------|---------------|--|
|    | 集団および    | サンプル<br>サイズ | りの対立遺                | 多様度           | 観察値           | 期待値           |  |
|    | その地方     | 917         | 子数 (N <sub>a</sub> ) | (A[24])       | $(H_o)$       | $(H_e)$       |  |
| 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 | 木曽駒ヶ岳・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) |  |

表-2 わが国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 | 1遺伝子座あたりの   | 平均へテロ接合度             |         |
|---------------------------|-----------------------|-----|-------------|----------------------|---------|
|                           |                       |     | 対立遺伝子数 (Na) | 観察値(H <sub>e</sub> ) | 期待値(H。) |
| 日本                        | わが国全体                 | 18  | 2. 10       | 0. 216               | 0. 223  |
|                           | 北海道·北東北 <sup>1)</sup> | 8   | 2. 26       | 0. 247               | 0. 258  |
| ロシア                       |                       |     |             |                      |         |
| Kurtovskii et al. (1990)  | カムチャッカ半島              | 3   | 2. 27       | -                    | 0. 239  |
| Goncharenko et al. (1993) | チェクチ地方とサハリン           | 5   | 2.00        | 0. 288               | 0. 257  |

想されるが、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ている(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、平均へ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。1遺伝子座あたりの対 立遺伝子や対立遺伝子多様度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.  $9 \sim 18$ ) の間で観 察される(図-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

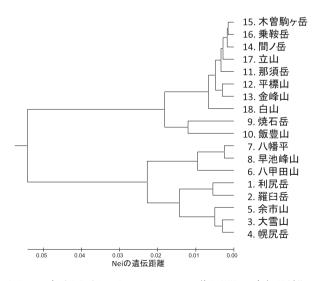


図-2 解析を行ったハイマツ18集団間の遺伝距離に 基づいた樹状図。Tani et al. 1996を改変。

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推定アロザイム遺伝子座毎に見てみると8遺伝子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遺伝子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の低い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推定遺伝子座のe対立遺伝子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、この4遺伝子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、これらの推定遺伝子座もしくはその周辺領域は北方から南方

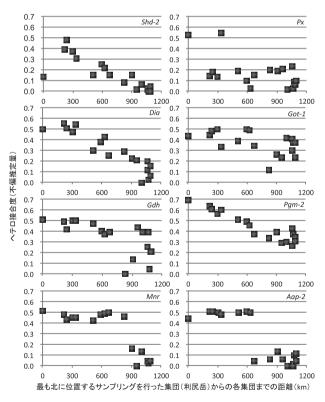


図-3 8遺伝子座で観察された利尻島を起点とした距離と遺伝的変異の大きさの関係。Tani et al. 1996を改変。

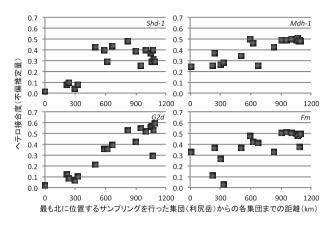


図-4 4遺伝子座で観察された利尻島を起点とした距離と遺伝的変異の大きさの関係。Tani et al. 1996を改変。

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ョウとの浸透性交雑によって対立遺伝子のホモプラシー (相同性)が生じにくい遺伝子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。

### おわりに

本稿の執筆のお話を頂き、著者が1990年代に筑波 大学大学院時代に行った研究データを改めて見直す 機会を頂いた。特にG2d推定遺伝子座で見られるよう 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 し直しても面白いと感じている。大学院時代に本研究 を行って以来、新知見が増えていないことは大変遺憾 ですが、今回本特集において発表の機会を与えて頂 き、過去に出版させて頂いた「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 心に本シリーズ用に再構成していることを申し添え ます。最後になりますが、本研究を遂行するのに支え て頂いた大庭喜八郎筑波大学教授、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 申し上げます。

### 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
- Sakaguchi Y (1987) Climatic changes in central Japan since 38,400y.B.P.-Viewed from palynological study on Ozegahara deposites. 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
- 谷 尚樹 (2014) 日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (5) ゴョウマツ (マツ科マツ属). 森林遺伝育種 3:73-77 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