

## 【解説】シリーズ

## 日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (15)

## ヤチダモ (モクセイ科トネリコ属)

内山 憲太郎<sup>\*,1</sup>

## はじめに

ヤチダモ (*Fraxinus mandshurica*) は中国東北地方、ロシア極東、朝鮮半島北部、日本の関東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間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種の一つであるが、近年の開発によりその個体群は減少し、生育地の分断化が進行している。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 つの亜属 (*Dipetalae*, *Fraxinus*, *Melioides*, *Ornus*, *Pauciflorae*, *Sciadanthus*) に分かれ、ヤチダモは北東アジアの *F. platypoda*, *F. excelsior*, ヨーロッパの *F. angustifoli*, 北アメリカの *F. nigra* とともに *Fraxinus* 亜属に分類されている (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* とされる。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、風に乗り長距離散布され (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 つの山城 (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遺伝子座 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)

\* E-mail: kruchiyama@ffpri.affrc.go.jp

<sup>1</sup> うちやまけんたろう 森林総合研究所樹木分子遺伝研究領域

を行った。

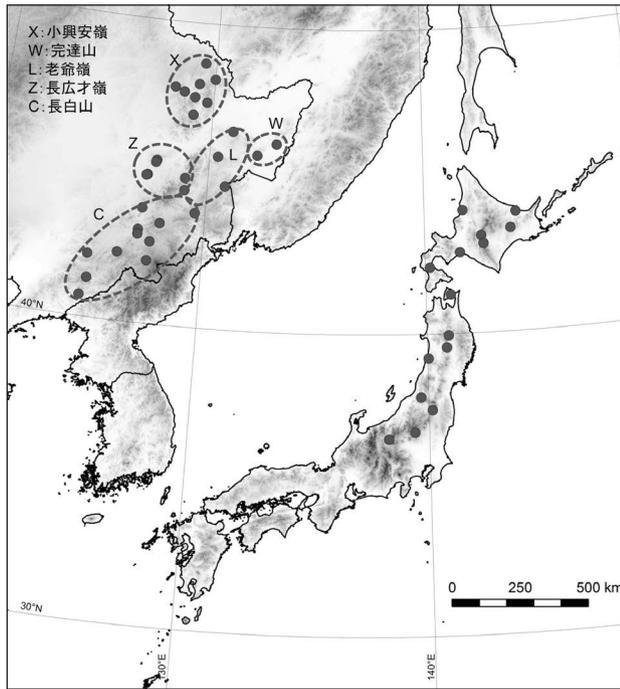


図-1 調査対象集団の位置図。中国東北地方のアルファベットは山地を示す。日本の集団の詳細は図-2を参照

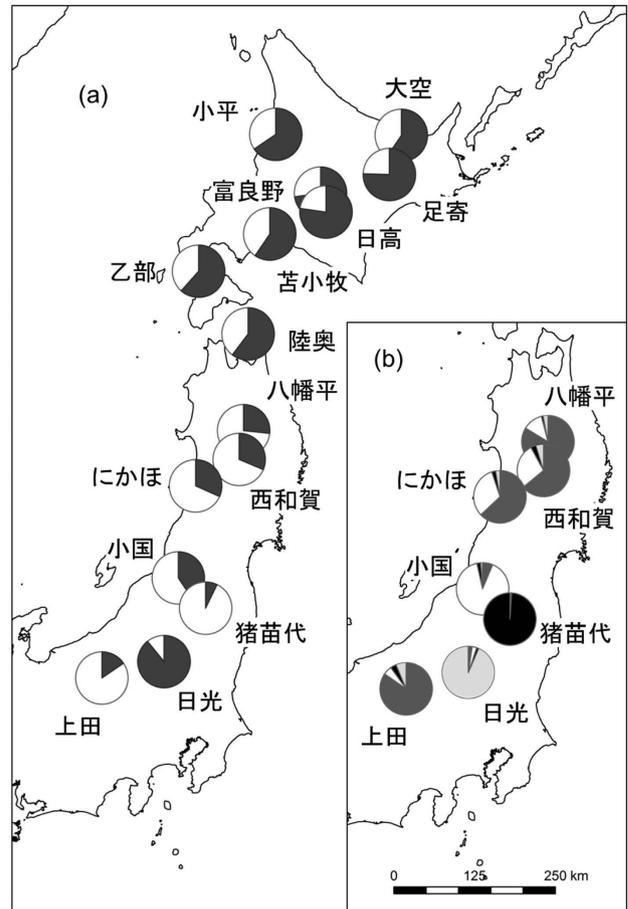


図-2 日本における核マイクロサテライトマーカー9座を用いた遺伝的クラスターの集団組成。(a) 調査全集団に対する結果、(b) 陸奥集団を除く本州集団に対する結果。

### 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

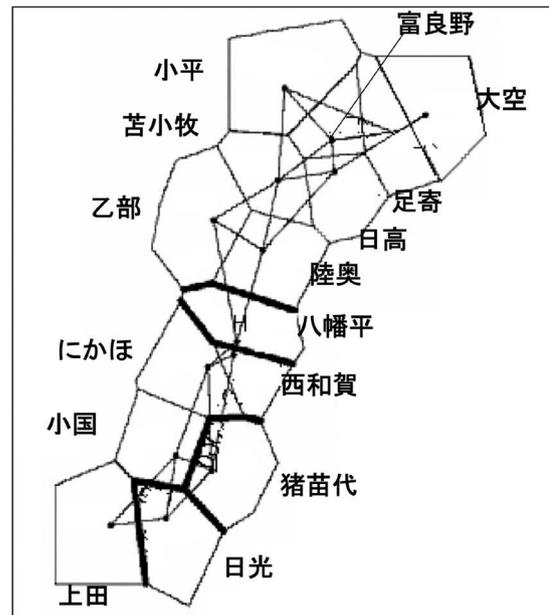


図-3 日本のヤチダモ集団間の遺伝距離 ( $D_A$ ) から検出された遺伝的障壁

表-1 地域ごとの遺伝変異と地域間差の検定

地域		$A_S$	$H_E$	$F_{IS}$	$F_{ST}$
日本	北方集団 (NP)	6.700	0.689	0.101	0.027
	南方集団 I (SP1)	6.309	0.672	0.139	0.056
	南方集団II (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**

$A_S$  : 対立遺伝子多様度、 $H_E$  : 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。

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取得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に集団縮小という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

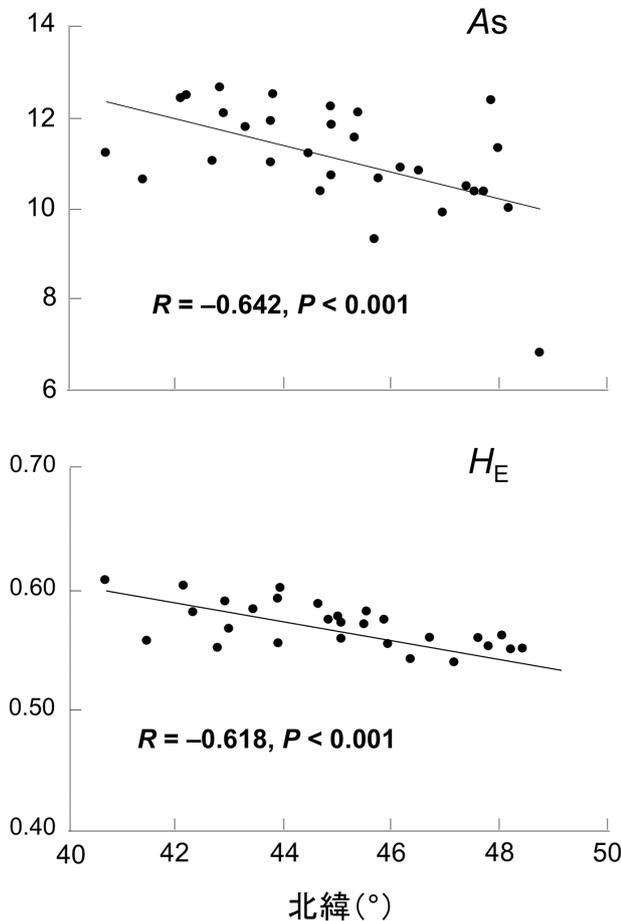


図-4 中国東北地方のヤチダモにおける緯度に沿った遺伝的多様性の傾向。As : 対立遺伝子多様度、He : ヘテロ接合度の期待値。

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ブ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)。この集団では対立遺伝子多様度も低かった。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は通常の代謝経路を阻害し、本種の生理的ストレスとなっていることが分かっている (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、これらの選択圧が、遺伝的多様性の減少の原因と考えられた。

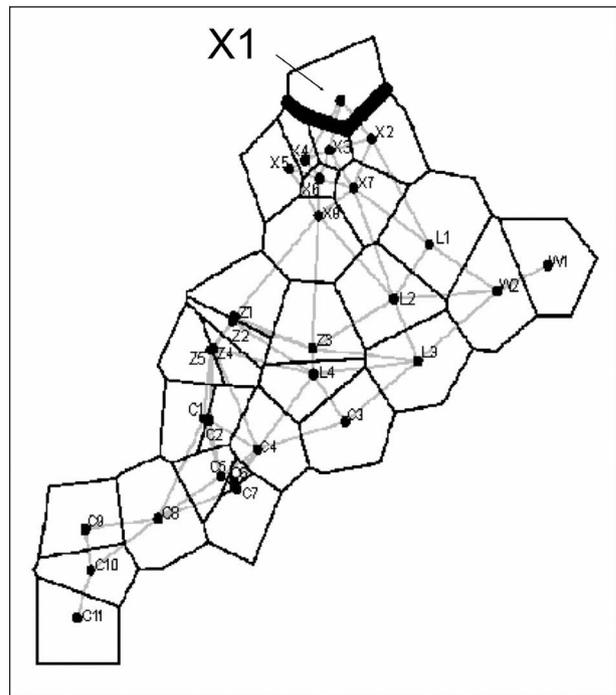


図-5 中国東北地方のヤチダモ集団間の遺伝距離 ( $D_A$ ) から検出された遺伝的障壁

### 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 ( $H_E$ ) も対立遺伝子多様度 ( $A_S$ ) 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はおそらく分布が隔離しているなどの様子から、分布のはずれと見る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 ; Schwartx 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分化していた。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。

## 謝辞

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、斉藤陽子氏、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, Loughheed 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, 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 north-east 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
- 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
- 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)