

【解 説】シリーズ

日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (22)

イラモミ (マツ科トウヒ属)

逢沢 峰昭^{*,1}

はじめに

イラモミ (*Picea alcoquiana*) 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 (図-1)。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-2)。これらの地域では標高 1,600 ~ 2,100 m の山地帯と亜高山帯の境界付近に、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 1,800m 程度の山岳の山頂部にまとまった林がみられる (図-1)。かつては、ヒメマツハダ (*P. alcoquiana* var. *acicularis*) や、球果の種鱗の先端が反り返るシラネマツハダ (*P. alcoquiana* var. *reflex*; 図-3) 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*) 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)。近年の分子系統解析によれば、日本のトウヒ属樹種はアジアやヨーロッパの種とともに 1 つの系統にまとまり、その中でイラモミは本州中部に分布するヒメバラモミのほか、ヨーロッパに分布するオモリカトウヒ (*P. omorika*) やコーカサストウヒ (*P. orientalis*) と近縁と考えられている (Lockwood et al. 2013)。

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



図-1 イラモミの球果 (上: 長野県三峰山) とイラモミ林 (下: 栃木県高原山)

* 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

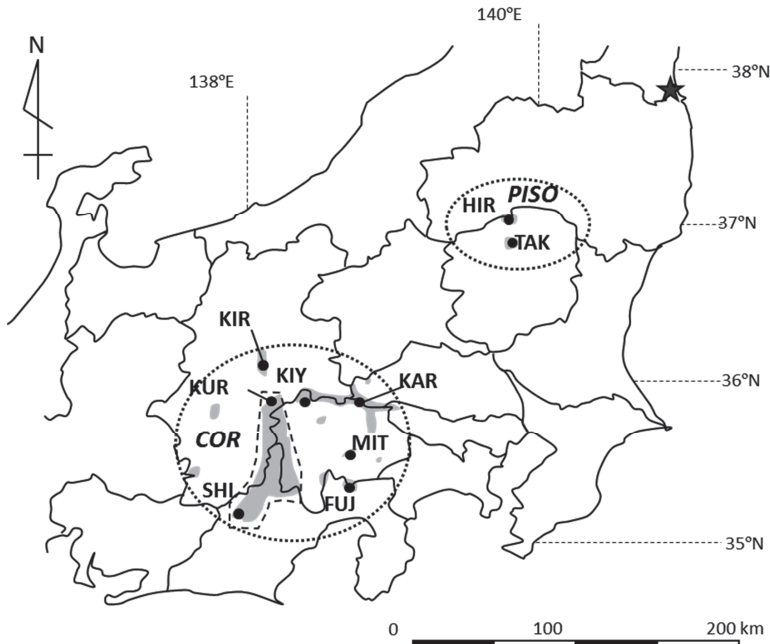


図-2 イラモミの天然分布域と遺伝解析集団 (Aizawa et al. 2008 を改編)
分布域 (灰色部) は栃木県北部の隔離分布集団 (PISO) と分布の中心の中部山岳集団 (COR) の2つの地域に分かれる。★印は最終氷期後期の地層から得られた、球果の種鱗に反り返りをもち確実にイラモミと同定できた球果化石の産地を示す。



図-3 イラモミの球果 (Aizawa and Kaji 2006 を改編)
スケールバーは5 cm、球果の種鱗の反り返りが無いもの (左) から著しく反り返るものまでみられる (右)。反り返りをもつもの (中央および右) 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。

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、現在のような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-2) 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-2 ; 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遺伝子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)。

これを無限対立遺伝子モデル (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-4)、AMOVA の結果、両地域間の遺伝的分化は有意ではなかった。このことから、両地域はかつ

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	コード	地域	N_{SSR}	N_{CP}	N_{MT}	$Ar_{[48]}$	$RAr_{[48]}$	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; $Ar_{[48]}$, 48 gene copy で計算した場合のアレリックリッチネス; $RAr_{[48]}$, 48 gene copy で計算した場合のレアアレリックリッチネス; ボトルネックテストでは、ヘテロ接合度の過剰を無限対立遺伝子モデル (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。

て連続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、出現頻度の低い対立遺伝子数 ($RAr_{[48]}$) 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) による最近の分子系統解析の結果、進化系統を反映したものでは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した豊富な産出例は、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

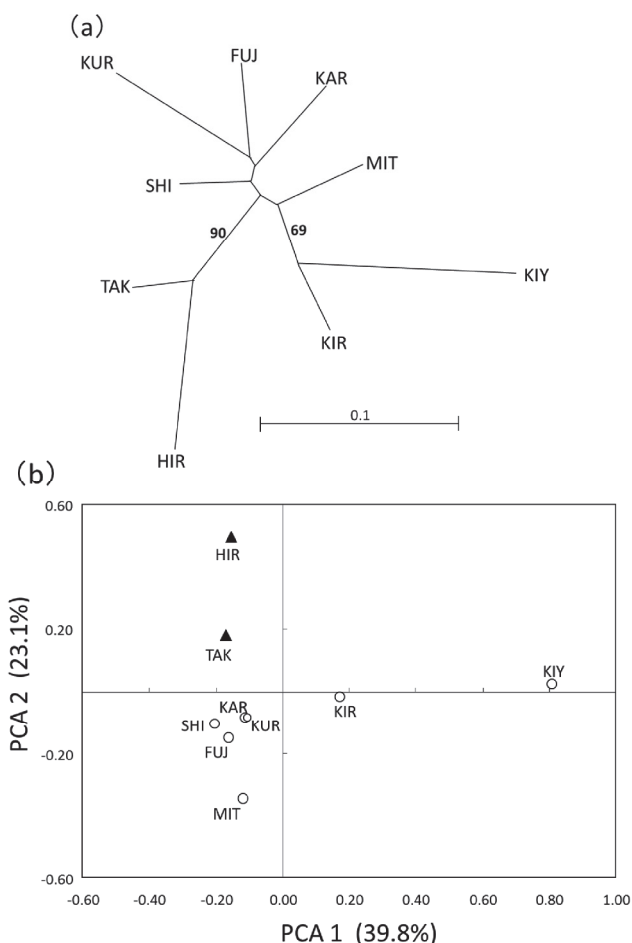


図-4 核マイクロサテライトの 5 遺伝子座を用いて近隣結合樹 (a) と主成分分析 (b) で評価した各集団間の遺伝的差異 (Aizawa et al. 2008 を改編) 近隣結合樹における枝の支持率をブートストラップ値 ($> 50\%$) で示した。

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		
	$Ar_{[48]}$	$RAr_{[48]}$	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

$Ar_{[48]}$, アレリックリッチネス ; $RAr_{[48]}$, レアアレリックリッチネス ; ns, 有意差なし ($P > 0.05$)

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-2 星印の箇所) の標高 12m、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って、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ともなう遺伝的浮動により、出現頻度の低い対立遺伝子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、本州の亜高山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 (図-5)。林床



図-5 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。写真上はブナと並んだ最大胸高直径 (90.2 cm) をもつイラモミ。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 (写真下)。2003 年 3 月撮影。

は日本海側の山岳にみられるチシマザサで、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(図-5)。このように、日留賀岳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) 日本のトウヒ属バラモミ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
- 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
- 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