

日本に広域分布する落葉広葉樹における 遺伝的多様性と集団遺伝構造

Genetic diversity and population genetic structure in
widespread deciduous broad-leaved trees in Japan

戸丸 信弘*
Nobuhiro TOMARU*

名古屋大学大学院生命農学研究科
Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University

摘 要

日本に広域分布する落葉広葉樹を対象とした系統地理学的・集団遺伝学的研究をレビューして、それらの遺伝的多様性の一般的特徴を明らかにし、歴史的な地理的分布の変動が遺伝的多様性と集団遺伝構造のパターンに類似性をもたらしたかどうかについて検討した。落葉広葉樹の核の遺伝的多様性には、他の長命な木本植物と同様に、集団間の遺伝的分化程度が低い、集団内の遺伝的変異が高いため、種全体の遺伝的変異が高いという特徴があった。また、オルガネラ（葉緑体とミトコンドリア）DNA の遺伝マーカーで推定された集団間の遺伝的分化程度は、核のマーカーで推定されたものに比べてかなり高く、オルガネラ DNA の集団遺伝構造は明瞭であった。集団遺伝構造のパターンには特定の種群や種間に類似性がみられたが、相違点も多かった。しかし、多くの樹種で遺伝的多様性が東日本よりも西日本で高くなるパターンがみられた。これは、第四紀の氷期・間氷期の気候変動下においても西日本では落葉広葉樹の集団が比較的安定的に維持されてきたからであろう。

キーワード：気候変動，系統地理，集団遺伝，地理的分布の移動，落葉広葉樹
Key words：climate change, phylogeography, population genetics,
shift in geographic distribution, deciduous broad-leaved trees

1. はじめに

日本の落葉広葉樹は冷温帯が主な生育場所である。北海道渡島半島から本州、四国、九州の冷温帯には、落葉広葉樹のブナやミズナラなどからなる落葉広葉樹林が広がる。この森林はブナが優占することからブナ林と呼ばれている。ブナ林は、ブナ科、カエデ科、カバノキ科、マンサク科、クルミ科など第三紀周北極植物群を中心に構成されている。このブナは北海道黒松内低地まで分布し、それよりも北方の冷温帯から亜寒帯への移行帯には、ブナが欠けて落葉広葉樹のミズナラ、エゾイタヤ、シナノキ、ハルニレと針葉樹のエゾマツ、トドマツなどからなる針広混交林と呼ばれる森林が広がっている。一方、太平洋側の冷温帯から暖温帯への移行部には中間温帯があり、特に、東北南部太平洋側から関東にはアカシデ、イヌシデ、コナラなどからなる落葉広葉樹林が広がる¹⁾。このように落葉広葉樹は、北海道から本州、四国、九州に広く分布しているが、北

海道、東北から中部までは比較的、広範囲に連続的に分布しているのに対し、紀伊半島より西では各山地に離散的に分布している。

第四紀は約 258 万年前から現在までの地質時代である。それ以前の第三紀の温暖な時代とは異なり、大陸に氷床が発達し、それが拡大・縮小し、寒冷な氷期と温暖な間氷期が繰り返すようになった。この氷期・間氷期の変動に対して、現在まで生き延びてきた植物種は分布域を移動させて、対応してきたと考えられている。実際、最終氷期の最も寒乾燥していた約 2 万年前から約 1.5 万年前までの最終氷期最盛期[LGM (Last Glacial Maximum)]には、落葉広葉樹は、その分布を現在よりずっと南下させ、縮小させていて、その後の温暖化・湿潤化にともない、急速に分布を拡大させて現在のような分布域になったと考えられている^{2), 3)}。

種が保有している遺伝的変異は空間的に一様に分布することはほとんどなく、種によって程度の差はあれ、地域間や集団間に遺伝的な分化がみられる。

受付：2013 年 7 月 9 日，受理：2013 年 8 月 9 日

* 〒464-8601 名古屋市千種区不老町，e-mail：tomaru@agr.nagoya-u.ac.jp

このような変異の構造化は、進化の要因である突然変異、遺伝子流動、遺伝的浮動、自然選択が種内にはたらいた遺伝的な帰結である。したがって、種内の遺伝的多様性と集団間の遺伝的構造(集団遺伝構造)のパターンを明らかにし、そのパターンが形成されたプロセスを推測することは、小進化の理解において大きな意味をもっている。生態的な観点からは、種内の遺伝的多様性と集団遺伝構造のパターンに影響する要因には大きく2つあると考えられる。1つは、その種がもつ交配様式、種子と花粉の散布様式、生活形などの生活史形質や生態的特徴であり、もう1つは現在の地理的分布のパターンと過去の地理的分布の変動である。特に、第四紀の気候変動は植物種の分布を変動させ、種内の遺伝的多様性と集団遺伝構造に強く影響を及ぼしたと考えられている^{4), 5)}。

この歴史的な分布の変動、具体的には分布の拡大や分断・縮小は、系統地理学的研究により調べることができる。系統地理学とは、遺伝マーカーを用いて種内集団間の系統を明らかにし、その地理的分布、すなわち系統地理的構造を調べることにより、その種が辿ってきた歴史を探究する学問である⁶⁾。系統地理学は、1987年に新しい学問として提唱されて以来ほぼ20年で、急速に成長し、様々な種を対象とした膨大な研究が論文として公表されている。このデータの蓄積は、同じ地域に分布する異なる種の系統地理的構造を比較することにより複数種に共通した歴史的な分布の拡大や分断・縮小のパターンを明らかにし、その要因を解明することを可能にする⁷⁾。たとえば、Taberlet *et al.*⁸⁾は、ヨーロッパに分布する植物などの10分類群(植物の他には哺乳類、両生類、節足動物が含まれる)の系統地理的構造を比較し、それらの構造には共通性が少なかったが、後氷期の移住ルートには類似性があることを明らかにした。

一方、特定の種を対象とした集団遺伝学的研究では、まずは、突然変異、遺伝子流動、遺伝的浮動、自然選択という小進化の要因がどのようにはたらい、種内の遺伝的多様性と集団遺伝構造が形成されてきたかを調べることができる。加えて、交配様式、種子と花粉の散布様式、生活形などの生活史形質や生態的特徴による影響や、系統地理学的研究と同じように歴史的な分布の拡大や分断・縮小の影響も調べることになる。

植物種の遺伝的多様性や集団遺伝構造を明らかにすることを目的とした集団遺伝学的研究では、核の遺伝マーカーであるアロザイムやマイクロサテライト(Simple Sequence Repeatともいい、SSRと略される)などが用いられてきた。また、系統地理学的研究では、オルガネラDNA(細胞小器官のDNA)のマーカーのうち主に葉緑体DNA(chloroplast DNA, cpDNA)のマーカーが用いられ、一部の研究ではミ

トコンドリアDNA(mitochondrial DNA, mtDNA)のマーカーが用いられてきた。

これまで日本の落葉広葉樹においても、アロザイムやSSRをマーカーとして用いた集団遺伝学的研究や、cpDNAやmtDNAのマーカーを用いた系統地理学的研究が行われ、遺伝的多様性と集団遺伝構造に関してある程度のデータが蓄積されてきた。また、すでにIwasaki *et al.*⁹⁾は比較系統地理学的な観点から日本の落葉広葉樹4種についてcpDNAの系統地理的構造を明らかにし、それらの共通のパターンを調べて、落葉広葉樹林におけるLGMとそれ以降の移住シナリオを提示している。ここでは、この既往研究⁹⁾も踏まえて、日本に広域分布する落葉広葉樹において、アロザイムやSSRの集団遺伝学的研究とcpDNAやmtDNAの系統地理学的研究をレビューして、遺伝的多様性の一般的特徴を明らかにし、歴史的な地理的分布の変動が遺伝的多様性と集団遺伝構造(系統地理的構造を含む)のパターンに類似性をもたらしたかどうかについて検討することを目的とした。

2. 文献

日本の落葉広葉樹を対象とした集団遺伝学的・系統地理学的研究について2012年までに公表された論文(国際学会のプロシーディングを1つ含む)をレビューの対象とした(表1, 表2)。ただし、広域に分布している広葉樹に限り、分布域が狭く、離散的に分布している希少種などの研究は対象としなかった。また、種の分布域全体を対象としている研究のみを用い、分布域の一部だけを扱っている研究は除外した。最も古い文献は1997年に発表されたものであった。合計23編の文献から15科15属にわたる20種のデータが得られた。

3. 遺伝的多様性の一般的特徴

落葉広葉樹11種における核マーカーのアロザイムやSSRを用いて明らかとなった遺伝的多様性と集団遺伝構造に関する主要な結果を表1に示す。種内全体と集団内の遺伝的変異の程度を表す全集団の遺伝子多様度(H_T)と集団内の遺伝子多様度の平均(H_S)では、SSRの値がアロザイムのものに比べてずっと高かった。これは、SSRの突然変異率が高いためである。各樹種とも高い遺伝的変異を保持していることがわかるが、ウダイカンバで他の樹種と比べて変異が低い傾向にあることも示される。集団間の遺伝的分化の程度を表す G_{ST} や固定指数(F_{ST})は、マーカーの種類に関係なく、どの樹種においても値が低く(0.023 ~ 0.111)、これは遺伝的分化程度が低いことを示す。長命な木本植物の核には、集団間の遺伝的分化程度が低いが集団内変異が高いため種全

体の変異が高いという特徴があるが^{10), 11)}, 日本に広域に分布する落葉広葉樹も同様の特徴をもつことがわかる。

G_{ST} や F_{ST} は集団内の遺伝的変異の程度に大きく依存し, 集団内の遺伝的変異が高いとこれらの値は低くなるという問題がある。したがって, 集団内の遺伝的変異の程度が異なる種間や遺伝子座間では G_{ST} や F_{ST} の値を比較することができない。この問題に対処した指数の1つとして標準化した遺伝的分化の指数である G'_{ST} がある¹²⁾。ブナではアロザイムと SSR の両方で調べられているが, G'_{ST} の値は SSR で 0.168, アロザイムで 0.047 となり, SSR の遺伝的分化程度はアロザイムのものよりもずっと高いことが示唆された¹³⁾。したがって, マーカーが異なると G'_{ST} の値が変わる可能性があるため, ここでは, 集団間の遺伝的分化の比較を SSR で求められた G'_{ST} の値だけにもとづいて行う。 G_{ST} や F_{ST} に比べて G'_{ST}

は種間のばらつきが大きかった(0.070 ~ 0.569; 表 1)。キシツツジ, ハリギリ, カツラで遺伝的分化程度が高く, イヌブナ, ウダイカンバで低いことがわかる。

これまでのオルガネラ DNA マーカーの研究で調査された落葉広葉樹 15 種のうち 9 種で G_{ST} が計算されている(表 2)。それらの値は 0.464 ~ 0.968 の範囲をとり, 平均 0.799 であることから, 核のマーカーで求められた値よりも明らかに高いことがわかる。この差異は, 両性遺伝する核では種子散布と花粉散布の両方で遺伝子流動が生じるのに対し, 被子植物のオルガネラ DNA の遺伝様式は母性遺伝であるため, オルガネラ DNA の遺伝子流動は種子散布のみで生じること, さらに一般に種子散布による遺伝子流動は花粉散布によるものよりもその頻度が低いことで説明されるだろう。実際, 植物集団においてオルガネラと核の遺伝的分化を比較した総説¹⁴⁾に

表 1 日本に広域分布する落葉広葉樹において核の遺伝マーカーを用いて明らかとなった遺伝的多様性と集団遺伝構造。

樹種(和名と学名)	遺伝マーカー	集団数	遺伝子座数	H_T	H_S	G_{ST}	G'_{ST}	多様性と構造のパターン	文献
ウダイガンバ <i>Betula maximowicziana</i>	SSR	23	11	0.385 ^a	0.361	0.062 ^b	0.099	全体的に多様性が低い。集団内変異は本州中央部, 東北, 北海道の順に減少。北海道・東北と関東・中部の2地域に分かれる構造。	15)
ヤマザクラ <i>Cerasus jamasakura</i>	SSR	12	10	0.788 ^a	0.754	0.043 ^b	0.187	集団内変異が九州で減少。本州と九州の2地域に分かれる構造。	16)
カツラ <i>Cercidiphyllum japonicum</i>	SSR	6	5	0.870 ^a	0.833	0.043 ^b	0.300	構造は弱い。	17)
ブナ <i>Fagus crenata</i>	アロザイム	23	11	0.194	0.187	0.038	0.047	南西から北東に向かって集団内変異が減少する地理的勾配。集団間分化は南西集団で高く, 北東集団で低い。	18)
ブナ <i>Fagus crenata</i>	SSR	23	14	0.862	0.839	0.027 ^b	0.168 ^c	日本海側において北東ほど集団内変異が減少する地理的勾配。日本海側と太平洋側の2地域に明瞭に分かれる構造。	13)
イヌブナ <i>Fagus japonica</i>	SSR	16	13	0.673	0.659	0.023 ^b	0.070	集団内変異には地理的傾向なし。東北・関東, 中部・紀伊半島, 中国・四国・九州の3地域に分かれる構造。東北・関東と中部・紀伊半島の2地域の境界は糸魚川静岡構造線。	19)
ヤチダモ <i>Fraxinus mandshurica</i>	SSR	9	15	0.721 ^a	0.660	0.084 ^b	0.267	本州太平洋側で集団内変異が減少, 集団間分化が増加。北海道・下北半島と本州の2地域に分かれる構造。さらに本州では日本海側と太平洋側に分かれるサブ構造。	20)
ハリギリ <i>Kalopanax septemlobus</i>	SSR	46	6	0.853	0.781	0.085	0.402 ^c	集団内変異は西南日本で高く, 北東に向かって減少するが, 本州北部でヘテロ接合度が増加。概して北海道・本州北東部とそれ以外に緩やかに分かれる構造。	21)
ミズナラ <i>Quercus crispula</i>	アロザイム	12	14	0.183	0.174	0.047	0.057	集団内変異に地理的傾向なし。	22)
カシワ <i>Quercus dentata</i>	アロザイム	6	14	0.182	0.172	0.056	0.070	集団内変異に地理的傾向なし。	22)
コナラ <i>Quercus serrata</i>	アロザイム	7	14	0.145	0.140	0.032	0.038	集団内変異に地理的傾向なし。	22)
キシツツジ <i>Rhododendron ripense</i>	SSR	33	4	0.900 ^a	0.800	0.111 ^b	0.569	中国と四国に分かれる構造。	23)

H_T : 全集団の遺伝子多様度, H_S : 集団内の遺伝子多様度の平均, G_{ST} : 遺伝的分化の指数, G'_{ST} : 標準化した遺伝的分化の指数¹²⁾.
^a 文献に記載されている H_S と G_{ST} の値を用いて計算した。なお, F_{ST} の場合は G_{ST} と見なして計算に用いた, F_{ST} は遺伝的分化の程度を示す固定指数。

^b G_{ST} ではなく, F_{ST} .

^c 文献から引用した。それ以外は Hedrick¹²⁾に従い, 集団数, H_S , G_{ST} (あるいは F_{ST})を用いて計算した。

表2 日本に広域分布する落葉広葉樹においてオルガネラ DNA マーカーを用いて明らかとなった遺伝的多様性と集団遺伝構造.

樹種(和名と学名)	遺伝マーカー	集団数	領域数 / 塩基数	N_H	G_{ST}	多様性と構造のパターン	文献
トチノキ <i>Aesculus turbinata</i>	cpDNA 塩基配列	55	1,313	10	0.968	西日本には固有ハプロタイプや稀なハプロタイプがみられかつ構造があるが、東日本には構造がない。	24)
ウダイガンバ <i>Betula maximowicziana</i>	cpDNA PCR-RFLP	25	3	4	0.950	東北にハプロタイプ分布の境界があり、それを境に北海道・東北北部と東北部・関東・中部の2地域に分かれる構造。	25)
クマシデ <i>Carpinus japonica</i>	cpDNA 塩基配列	52	439/440	4(5)	-	東北、関東から近畿まで、中国・四国・九州の3地域に分かれる構造。	26)
アカシデ <i>Carpinus laxiflora</i>	cpDNA 塩基配列	71	678/702	7(8)	0.809	北海道から関東、本州中央部(一部、東北日本海側を含む)、近畿以西の3地域に分かれる構造。	9)
イヌシデ <i>Carpinus tschonoskii</i>	cpDNA 塩基配列	49	627/629	4(6)	-	東北から中部、近畿、中国・四国・九州の3地域に分かれる構造。	26)
ツリバナ <i>Euonymus oxyphyllus</i>	cpDNA 塩基配列	79	637/668	19(27)	0.464	北海道から中国(日本海側)、北海道から関東(太平洋側)、中部から九州(西南日本)の3地域に分かれる構造。	9)
ブナ <i>Fagus crenata</i>	mtDNA RFLP	17	3	8	0.963	概して北海道から東北、中国西部・九州北部、本州中央部、四国・九州南部の4地域に分かれる構造。	27)
ブナ <i>Fagus crenata</i>	mtDNA RFLP	16	5	11	-	概して北海道・東北から中国、関東から四国・九州南部、九州北部の3地域に分かれる構造。	28)
ブナ <i>Fagus crenata</i>	cpDNA 塩基配列	44	3,229/3,278	13	-	日本海側と太平洋側の2地域に分かれる構造。前者は北海道から中国東部までの日本海側と中部地方太平洋側からなる。後者は東北地方太平洋側から関東、紀伊半島、中国西部から九州と四国からなる。	29)
ブナ <i>Fagus crenata</i>	cpDNA 塩基配列	21	1,433/1,515	7(9)	0.95	北海道から中国東部までの日本海側、中国西部から九州北部、東北太平洋側から関東・紀伊半島、四国・九州南部の4地域に分かれる構造。伊豆半島と伊勢湾周辺はそれぞれ固有な別グループ。	30)
ハリギリ <i>Kalopanax septemlobus</i>	cpDNA 塩基配列	46	2,055	5	-	東北で多様性が高い。西日本には構造がない。北海道と東北の間には分化がみられる。	31)
ホオノキ <i>Magnolia obovata</i>	cpDNA 塩基配列	75	1,039/1,051	8	0.661	東北から中国東部まで(日本海側)、北海道から中部まで(太平洋側)、近畿から中国西部・四国・九州まで(西南日本)の3地域に分かれる構造。	9)
ウワミズザクラ <i>Padus grayana</i>	cpDNA 塩基配列	67	694/727	14(20)	0.574	北海道・東北・北陸(日本海側)、関東、中部から九州(西南日本)の主要な3地域に分かれる構造。	9)
コナラ節 ^a <i>Prinus</i>	cpDNA 塩基配列	127	3,351	2	-	種に関係なく、祖先的な1つのハプロタイプは日本と韓国に広く分布するのに対し、派生的なもう1つのハプロタイプは東日本だけに分布。	32)
ミズナラ <i>Quercus crispula</i>	cpDNA 塩基配列	33	4,253	9(15)	0.853	多様性は東日本で低く、西日本で高い。本州中央部の糸魚川静岡構造線を境界に、東日本と西日本に分かれる構造。	33)
コナラ <i>Quercus serrata</i>	cpDNA 塩基配列	22	6	7	-	ミズナラと同様に、多様性が東日本で低く、西日本で高い。同所的な生育地でミズナラと同じハプロタイプを共有。	33)
キブシ <i>Stachyurus praecox</i>	cpDNA 塩基配列	101	2,147/2,184	11	-	北海道渡島半島から日本海側の地域にかけては1つのハプロタイプのみが広域に分布し、それ以外の多数のハプロタイプは太平洋側に分布。北海道渡島半島から日本海側、太平洋側東部、太平洋側西部の3地域に分かれる構造。	34)
ケヤキ <i>Zelkova serrata</i>	cpDNA 塩基配列	37	16,173	11	-	東北と関東には1つのハプロタイプのみが広域に分布。中部以西は、多数のハプロタイプが地理的なまとまりをもって分布。	35)

N_H : 検出されたハプロタイプ数。ただし、括弧内はマイクロサテライト変異を含めた場合のハプロタイプ数。

G_{ST} : 遺伝的分化の指数。

^a コナラ節にはコナラ *Quercus serrata*、ミズナラ *Q. crispula*、カシワ *Q. dentata*、ナラガシワ *Q. aliena* が含まれる。

よると、被子植物(草本と木本が含まれる)では母性遺伝するオルガネラ DNA マーカーで求められた G_{ST} (124 種, 平均 0.637) は、両性遺伝する核のマーカーで求められたもの (77 種, 平均 0.184) よりも値が高いことが示されている。日本に広域に分布する落葉広葉樹においても、オルガネラ DNA の集団間の遺伝的分化程度は高く、逆に集団内の変異は低いことが明らかである。

4. 歴史的な地理的分布の変動が遺伝的多様性と集団遺伝構造に及ぼす影響

LGM には日本列島の年平均気温は現在よりも $7^{\circ}\text{C}\sim 8^{\circ}\text{C}$ 低く、海面は 100 m 以上も低下して本州・四国・九州は陸続きとなっていたと推定されている。この時期、落葉広葉樹は主にどこに避難し、その後、どのように分布を拡大させたのだろうか。これまでの植生史研究^{2), 3)}によると、一般には、東北南部から九州にかけての日本海側と太平洋側に沿った低地に縮小分布していて、その後、気候が温暖化・湿潤化すると、北方へ分布拡大し、あるいは高標高地へ移動したと考えられている。日本列島は北東から南西方向に細長く、それに沿うように数多くの山脈が伸びている。したがって、東日本では、日本海側や太平洋側に沿って北方に移動して分布を広げ、一方、西日本では近くの山腹を登り、隔離分布するようになったのだろう。これは氷期から間氷期(後氷期)への気候変動に対する分布の移動であるが、それとは逆の間氷期から氷期への気候変動では、逆の方向に移動して逃避地(refugia, レフュジア)に逃げ込んだと考えられる。第四紀の氷期・間氷期の変動に対して、現在の後氷期(温暖期)に広域分布する落葉広葉樹が、過去に上記のような地理的分布の変動を経験しているのであれば、それらの遺伝的多様性と集団遺伝構造に関して以下のような仮説が立てられるだろう。

- (1) 氷期・間氷期の気候変動の間、落葉広葉樹が維持された地域は西日本である。したがって、西日本(あるいは南方)集団では遺伝的変異の程度が高い。また、東日本(あるいは北方)集団では氷期のビン首効果や分布拡大時の創始者効果により遺伝的変異が低い。
- (2) 氷期の北限に分布していた系統が急速に北方へ分布拡大したと考えられる。したがって、東日本(あるいは北方)では集団間の遺伝的構造化があまりみられない。
- (3) 現在、同所的に分布している落葉広葉樹は、同様な歴史的な地理的分布の変動を経験している可能性がある。したがって、それらの系統地理的構造には類似性がみられる。

これまでに集団遺伝学的・系統地理学的的研究報告のある落葉広葉樹 19 種について、上記の仮説が

支持されるかどうか検討する。キシツツジについては、地理的分布が中国地方と四国に限られるため、この検討の対象から外すことにする。

まず、核の遺伝的変異が西日本(南方)集団で高く、東日本(北方)集団で低いという仮説は、ウダイカンバ¹⁵⁾、ブナ^{13), 18)}、ハリギリ²¹⁾の 3 種において支持されるだろう(表 1)。特筆すべきことは、ブナでは日本海側の集団において北東ほど変異が減少する地理的勾配があることである。これは、北東へ分布拡大したとき生じた創始者効果か、最終氷期には北東ほど生育環境が悪かったため集団サイズが減少して、ビン首効果の影響が強くなったためか、あるいはそれらの両方が原因となり、北東の集団ほど変異が減少したからであると考えられる^{13), 18)}。また、ハリギリでは、全体的には北東に向かって変異が減少する傾向があるが、本州北部でヘテロ接合度が上昇していた。これは、後氷期に日本海側と太平洋側を北上した系統が本州北部で混合したためであると考察されている²¹⁾。オルガネラ DNA の多様性については、検出されたハプロタイプ数を仮説検証のための指標とした。トチノキ²⁴⁾、ブナ^{29), 30)}、ミズナラ³³⁾、コナラ³³⁾、キブシ³⁴⁾、ケヤキ³⁵⁾では、東日本(北方)に比べ、西日本(南方)で検出されたハプロタイプ数が多い傾向にあった(表 2)。また、アカシデ、ツリバナ、ホオノキ、ウワミズザクラでは、稀なハプロタイプが検出される割合が東日本に比べ西日本で高い傾向にあった⁹⁾。以上の仮説検証の結果にもとづく(19 種のうち 12 種で傾向あり)、調査した広域に分布する落葉広葉樹は、東日本(北方)よりも西日本(南方)で遺伝的変異が高い傾向にあると言えるだろう。これは、第四紀の氷期・間氷期の気候変動下においても、西日本では落葉広葉樹の集団が比較的安定的に維持されてきたからと考えられる。

次に、東日本(北方)では遺伝的構造化があまりみられないという仮説を検討する。核ではヤチダモ²⁰⁾とブナ^{13), 18)}で仮説が支持されるだろう。ヤチダモでは、北部集団(北海道と下北半島)間には構造がないのに対して、南部集団(東北から北関東・新潟まで)では日本海側と太平洋側の集団間に遺伝的分化があり、構造がみられた(表 1)。これは、前者は後氷期における渡島半島の隠蔽レフュジアからの再移住過程を反映したものであり、後者は氷期における南北に走る山脈による地理的隔離を反映したものであると考察されている²⁰⁾。隠蔽レフュジア(cryptic refugia)とは、落葉広葉樹の場合、最も北方にあった小さく断片化されたレフュジアであり、花粉分析などの植生史研究の手法では検出されなかったものである。また、ブナのアロザイムでは、北東集団の遺伝的分化程度は南西集団のものに比べて低かった¹⁸⁾。しかし、SSR では、 F_{ST} を指標にすると北東の日本海側集団が南西の太平洋側集団に比べて遺伝

的の分化程度が低くなっているとは言えなかった¹³⁾。しかし、今回、 G_{ST} を計算して比べると日本海側集団で遺伝的分化程度が低くなっていることが示された(日本海側 0.060, 太平洋側 0.107, $P=0.002$)。したがって、ブナでも北東の日本海側集団では構造化が弱いと言えよう。オルガネラ DNA では、トチノキ²⁴⁾、ブナ^{29, 30)}、ミズナラ³³⁾、コナラ³³⁾、キブシ³⁴⁾、ケヤキ³⁵⁾の6種でこの仮説が支持されるだろう。これらの樹種では東日本(北方)では単一、あるいは少数のハプロタイプが広域に広がっており、構造がないかあるいは構造が弱いものに対して、西日本(南方)では、系統的に近いハプロタイプが地理的なまとまりをもって分布している、すなわち系統地理的構造のパターンがみられた(表2)。まとめると、19種のうち7種において明らかに仮説を支持するパターンがみられた。

最後に、現在、同所的に分布している落葉広葉樹の系統地理的構造に類似性がみられるかどうかについて検討する。Iwasaki *et al.*⁹⁾はアカシデ、ツリバナ、ホオノキ、ウワミズザクラの cpDNA ハプロタイプの地理的分布パターンから、概して日本海側(東北日本海側、北陸、中国地方東部)、関東、西南日本(近畿、中国地方西部、四国、九州)に分かれるという系統地理的構造の類似性がある(3つの遺伝的グループに分かれる)と指摘した。ただし、著者らも指摘しているように、たとえば中部地方に注目すると、アカシデは日本海側、ツリバナは西日本、ホオノキは関東、ウワミズザクラは西日本の遺伝的グループがそれぞれ中部に広がっているという相違点がみられる⁹⁾(表2)。上記以外の種間における系統地理的構造の類似点を挙げると、まずクマシデ属のイヌシデとクマシデの系統地理的構造²⁶⁾は、同属のアカシデと非常によく似ている。同様に、コナラ属のミズナラとコナラも大きく東日本と西日本に分かれる系統地理的構造が類似しており、興味深いことに、境界は糸魚川静岡構造線付近である³³⁾(表2)。また、イヌブナには、北東(東北・関東)、中央(中部・紀伊半島)、南西(中国・四国・九州)の3地域に分かれる構造があり、北東と中央地域の境界はこれも糸魚川静岡構造線付近であった¹⁹⁾(表1)。一方、ブナでは、核¹³⁾でもオルガネラ^{29, 30)}でも日本海側と太平洋側に明瞭に分かれる系統地理的構造があるが、これと類似性が高い樹種は見当たらない。まとめると、現在、同所的に分布している落葉広葉樹の系統地理的構造には、特定の種群や種間に構造の類似性がみられるが、相違点も多いと言えよう。東日本(北方)で構造が弱く、西日本(南方)で構造が強いというパターンも系統地理的構造の類似性の1つとして捉えられるが、これについては前に議論した通りである。

5. 最終氷期最盛期(LGM)のレフュジア

Iwasaki *et al.*⁹⁾は、アカシデ、ツリバナ、ホオノキ、ウワミズザクラにおける稀なハプロタイプの分布、および既往研究で報告されているブナ、ミズナラ、キブシのハプロタイプ分布などの結果から、LGMの落葉広葉樹のレフュジア(関東以西の6地域)とその後の分布拡大のシナリオを提示している。これらは、花粉分析などにもとづく植生史研究^{2), 3)}や、ブナ^{27), 29), 30)}やミズナラ³³⁾を対象とした系統地理学的・集団遺伝学的研究において議論されてきたレフュジアや分布拡大とはほぼ一致している。一方、近年の北アメリカやヨーロッパの落葉広葉樹を対象とした系統地理学的研究の報告では、LGMのレフュジアは従来考えられていたものよりももっと北に存在していたため、南方集団からの長距離にわたる急速な分布拡大はなかったことが議論されている^{36), 37)}。日本においても北方系の落葉広葉樹ではあるが、ヤチダモ²⁰⁾とウダイカンバ²⁵⁾ではそれぞれ北海道渡島半島と東北北部に隠蔽レフュジアがあったことが推定されている。同様に、広域分布するハリギリにおいても東北北部に隠蔽レフュジアがあったのではないかと議論されている^{21), 31)}。また、Ohsawa *et al.*³⁸⁾は、ミズナラも北海道に隠蔽レフュジアがあったのではないかと議論している。最終氷期最盛期に落葉広葉樹の北限がどこにあったかは、樹種ごとに議論の余地があるだろう。

引用文献

- 1) 福嶋 司・岩瀬 徹(2005) 図説日本の植生, 朝倉書店。
- 2) Tsukada, M. (1988) Japan. In: B. Huntley, T. Webb III, eds., *Handbook of Vegetation Science, Vol. 7, Vegetation History*, 458-518, Kluwer, Dordrecht.
- 3) 安田喜憲・三好教夫(2003) 図説日本列島植生史, 朝倉書店。
- 4) Comes, H. P. and J. W. Kadereit (1988) The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science*, 3, 432-438.
- 5) Hewitt, G. M. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907-913.
- 6) Avise, J. C. (2000) *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge.
- 7) Soltis, D. E., A. B. Morris, J. S. McLachlan, P. S. Manos and P. S. Soltis (2006) Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology*, 15, 4261-4293.
- 8) Taberlet, P., L. Fumagalli, A. Wust-saucy and J. Cosson (1998) Comparative phylogeography and post-glacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7, 453-464.

- 9) Iwasaki, T., K. Aoki, A. Seo and N. Murakami (2012) Comparative phylogeography of four component species of deciduous broad-leaved forests in Japan based on chloroplast DNA variation. *Journal Plant Research*, 125, 207-221.
- 10) Hamrick, J. L. and M. J. W. Godt (1989) Allozyme diversity in plant species. In: A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler and B. S. Weir, eds., *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*, 43-63, Sinauer Associates Sunderland, MA.
- 11) Hamrick, J. L., M. J. W. Godt and S. Sherman-Broyles (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6, 95-124.
- 12) Hedrick, P. W. (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution*, 59, 1633-1638.
- 13) Hiraoka, K. and N. Tomaru (2009) Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan. *Journal of Plant Research*, 122, 269-282.
- 14) Petit, R. J., J. Duminil, S. Fineschi, A. Hampe, D. Salvini and G. G. Vendramin (2005) Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology*, 14, 689-701.
- 15) Tsuda, Y. and Y. Ide (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.
- 16) Tsuda, Y., M. Kimura, S. Kato, T. Katsuki, Y. Mukai and Y. Tsumura (2009) Genetic structure of *Cerasus jamasakura*, a Japanese flowering cherry, revealed by nuclear SSRs: implications for conservation. *Journal of Plant Research*, 122, 367-375.
- 17) Sato, T., Y. Isagi, H. Sakio, K. Osumi and S. Goto (2006) Effect of gene flow on spatial genetic structure in the riparian canopy tree *Cercidiphyllum japonicum* revealed by microsatellite analysis. *Heredity*, 96, 79-84.
- 18) Tomaru, N., T. Mitsutsuji, M. Takahashi, Y. Tsumura, K. Uchida and K. Ohba (1997) Genetic diversity in *Fagus crenata* (Japanese beech): Influence of the distributional shift during the late-Quaternary. *Heredity*, 78, 241-251.
- 19) Hiraoka, K. and N. Tomaru (2009) Population genetic structure of *Fagus japonica* revealed by nuclear microsatellite markers. *International Journal of Plant Sciences*, 170, 748-758.
- 20) Hu, L.-J., K. Uchiyama, Y. Saito and Y. Ide (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.
- 21) Sakaguchi, S., Y. Takeuchi, M. Yamasaki, S. Sakurai and Y. Isagi (2011) Lineage admixture during post-glacial range expansion is responsible for the increased gene diversity of *Kalopanax septemlobus* in a recently colonised territory. *Heredity*, 107, 338-348.
- 22) Kanazashi, A., H. Yoshimaru and T. Kawahara (1998) Very small differentiation among local populations of Japanese white oaks. In: K. C. Steiner, ed., *Diversity and Adaptation in Oak Species*, Proceedings of a conference of IUFRO Working Party 2.08.05 Pennsylvania, U.S.A., 147, Pennsylvania.
- 23) Kondo, T., N. Nakagoshi, and Y. Isagi (2009) Shaping of genetic structure along Pleistocene and modern river systems in the hydrochorous riparian azalea, *Rhododendron ripense* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 96, 1532-1543.
- 24) Sugahara, K., Y. Kaneko, S. Ito, K. Yamanaka, H. Sakio, K. Hoshizaki, W. Suzuki, N. Yamanaka and H. Setoguchi (2011) Phylogeography of Japanese horse chestnut (*Aesculus turbinata*) in the Japanese Archipelago based on chloroplast DNA haplotypes. *Journal Plant Research*, 124, 75-83.
- 25) Tsuda, Y. and Y. Ide (2010) Chloroplast DNA phylogeography of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in Japan. *Journal Plant Research*, 123, 343-353.
- 26) Iwasaki, T., A. Tono, K. Aoki, A. Seo, N. Murakami (2010) Phylogeography of *Carpinus japonica* Blume and *Carpinus tschonoskii* Maxim. growing in Japanese deciduous broad-leaved forests, based on chloroplast DNA variation. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 61, 1-20.
- 27) Tomaru, N., M. Takahashi, Y. Tsumura, M. Takahashi and K. Ohba (1998) Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. *American Journal of Botany*, 85, 629-636.
- 28) Koike, T., S. Kato, Y. Shimamoto, K. Kitamura, S. Kawano, K. Ueda and T. Mikami (1998) Mitochondrial DNA variation follows a geographic pattern in Japanese beech species. *Botanica Acta*, 111, 87-92.
- 29) Fujii, N., N. Tomaru, K. Okuyama, T. Koike, T. Mikami and K. Ueda (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematics and Evolution*, 232, 21-33.
- 30) Okaura, T. and K. Harada (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity*, 88, 322-329.
- 31) Sakaguchi, S., Y.-X. Qiu, Y. Liu, X.-S. Qi, S.-H. Kim, J.

- Han, Y. Takeuchi, J.R.P. Worth, M. Yamasaki, S. Sakurai and Y. Isagi (2012) Climate oscillation during the Quaternary associated with landscape heterogeneity promoted allopatric lineage divergence of a temperate tree *Kalopanax septemlobus* (Araliaceae) in East Asia. *Molecular Ecology*, 21, 3823-3838.
- 32) Kanno, M., J. Yokoyama, Y. Suyama, M. Ohyama, T. Itoh and M. Suzuki (2004) Geographical distribution of two haplotypes of chloroplast DNA in four oak species (*Quercus*) in Japan. *Journal Plant Research*, 117, 311-317.
- 33) Okaura, T., N. D. Quang, M. Ubukata, and K. Harada (2007) Phylogeographic structure and late Quaternary population history of the Japanese oak *Quercus mongolia* var. *crispula* and related species revealed by chloroplast DNA variation. *Genes & Genetic Systems*, 82, 465-477.
- 34) Ohi, T., M. Wakabayashi, S.-G. Wu and J. Murata (2003) Phylogeography of *Stachyurus praecox* (Stachyuraceae) in the Japanese Archipelago based on chloroplast DNA haplotypes. *Journal of Japanese Botany*, 78, 1-14.
- 35) Fukatsu, E., A. Watanabe, R. Nakada, K. Isoda, T. Hirao, M. Ubukata, Y. Koyama, J. Kodani, M. Saito, N. Miyamoto and M. Takahashi (2012) Phylogeographical structure in *Zelkova serrata* in Japan and phylogeny in the genus *Zelkova* using the polymorphisms of chloroplast DNA. *Conservation Genetics*, 13, 1109-1118.
- 36) McLachlan, J. S., J. S. Clark and P. S. Manos (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 56, 2088-2098.
- 37) Magri, D., G. G. Vendramin, B. Comps, I. Dupanloup, T. Geburek, D. Gömöry, M. Latalowa, T. Litt, L. Paule, J. M. Roure, I. Tantau, W. O. van der Knaap, R. J. Petit and J.-L. de Beaulieu (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171, 199-221.
- 38) Ohsawa, T., Y. Tsuda, Y. Saito and Y. Ide (2011) The genetic structure of *Quercus crispula* in northeastern Japan as revealed by nuclear simple sequence repeat loci. *Journal of Plant Research*, 124, 645-654.



戸丸 信弘

Nobuhiro TOMARU

1963年、群馬県生まれ。現在、名古屋大学大学院生命農学研究科教授。専門は森林遺伝学、集団遺伝学、分子生態学。森林の保全や持続可能な利用を目指して、樹木集団の遺伝的多様性や集団遺伝構造および交配・花粉散布・種子散布・クローン成長などの繁殖に関する研究を行っている。また、希少樹木の保全にも取り組んでいる。