

論文の内容の要旨

日本におけるコナラ属クヌギ節樹木の遺伝構造とその形成要因

齊藤 陽子

本研究は、日本におけるコナラ属クヌギ節樹木の遺伝構造とその形成要因について議論したもので、七章からなっている。

第一章では、クヌギおよびアベマキの特徴と本研究の目的について記した。日本に分布するコナラ属クヌギ節樹木は、クヌギおよびアベマキの二種である。これらは古くから農工具や薪炭材として利用されてきた。近年ではクヌギはシイタケ原木としての需要が高く、また、アベマキは中部以西の二次林の主要な構成樹種となっている。このように両種は日本人の生活と密接に関連してきた。これまで、こうした樹種ではその遺伝構造に人為の影響が見られる場合が報告されているが、クヌギ、アベマキについて遺伝マーカーを用いた研究は行われておらず、日本列島でどのような遺伝構造を持つか明らかになっていない。さらに、クヌギとアベマキは互いに近縁であり、形態から浸透交雑するとされてきた。しかし、実際に遺伝的な解析を行い、両種の交雑の実態を明らかにした研究はない。一方、1960年代にシイタケの需要の高まりから原木が枯渇し、クヌギが急速に植栽された。そのため、近年植栽された人工林はかつてのものと遺伝的な組成が異なっている可能性が考えられる。そこで、本研究では、クヌギとアベマキの葉緑体および核の DNA について、それぞれ Simple Sequence Repeat (SSR) マーカーを用いて解析を行い、両種の日本列島における遺伝的多様性と遺伝構造を包括的に明らかにした。さらに、その遺伝構造の形成に両種の浸透交雑や人間による種苗移動、近年の造林といった活動が影響を与えたか否かを検討した。

第二章は、樹木の遺伝構造と関連の既存研究のレビューである。

第三章では、日本産のクヌギの遺伝的多様性と遺伝構造を葉緑体および核の遺伝解析により把握した。河川沿いに天然更新したクヌギ 18 集団および人工林 28 集団を対象として遺伝解析を行った。比較対照として、大陸の韓国および中国東北部のクヌギ 13 集団を用いた。その結果、大陸集団はハプロタイプの多様度が高かったが、日本の天然更新集団と人工林集団とも、広範囲に同じハプロタイプが分布しており、ほとんどの集団がそのひとつのハプロタイプに固定されていた。日本国内で九州から東北地方までオルガネラ DNA がほぼ一つに固定されている樹種の報告例はなく、クヌギの

特異な遺伝的特徴は、限られた地域の集団から急速に全国へ分布拡大したことを示唆している。

核 SSR 解析には、葉緑体 SSR 解析と同じ集団を用いたが、個体数の少ない天然更新 1 集団を除いた。解析の結果、日本の天然更新集団の遺伝的多様性は大陸集団と同程度であり、日本の集団が顕著に低いという現象は見られなかった。また、日本の天然更新集団で地理的クラインはみられず、明確なボトルネックが検出されたのは東北の 1 集団のみであった。したがって、クヌギは過去の分布変遷において個体数が極端に減少することはなかったと考えられた。さらに、STRUCTURE 解析によるベイズクラスタリングと集団総当たりの F_{ST} を用いた主座標分析から、中部地方を境として東日本集団と西日本集団とに分かれる遺伝構造が検出された。また、アレリックリッチネスは西日本の方が有意に高く、地域内での集団間分化は東日本の方が有意ではないが大きかった。核 DNA で西日本では遺伝的多様性が高い樹種はしばしば見られ、クヌギもそれらの種と同様に氷期のレフュージアが西日本に存在していたと考えられた。人工林集団は天然更新集団と同様の遺伝構造を示し、両者の遺伝的多様性に違いはなかった。このことから、人工林集団は地元の種苗を利用して作られたか、あるいは天然更新集団が人工林集団の逸出個体から成立したものと推察された。

第四章では、日本産のアベマキの遺伝的多様性と遺伝構造を把握することを目的に、人工林を含むアベマキ 7 集団について遺伝解析を行った。比較対照として、クヌギ天然更新 3 集団を用いた。葉緑体 DNA ではアベマキの全個体が 1 つのハプロタイプに固定されており、過去のボトルネックの経験と近年の急速な分布拡大が示唆された。アベマキの核 DNA の遺伝的多様性は高く、ある程度の集団間分化もみられた。STRUCTURE 解析では、アベマキから 2 つのクラスターが検出され、東北の 1 集団を除いて、これら 2 クラスターの混合パターンがみられた。一方、日本原産の多くの樹種とは異なり、地理的クラインや明確な空間的な遺伝構造は見られず、特異的な構造を持つことを示した。また、アベマキの葉緑体ハプロタイプは第三章でクヌギに優占していたハプロタイプと同じであり、クヌギと同所的に生育する集団では、核 DNA でクヌギのクラスターとの混合が見られ、クヌギとの交雑がアベマキの遺伝構造に影響を与えている可能性を示したが、交雑に方向性があることも示唆された。

第五章では、同所的に生育するクヌギとアベマキの交雑の実態を遺伝的に解明した。交雑可能な近縁種が同所的に生育する場合、それぞれの遺伝構造を理解するためには、交雑の影響を明らかにすることが必須である。これまでクヌギとアベマキの中間的な形態を持つ個体が野外で観察されることから、交雑が起こっていると考えられてきた

が、本当に交雑個体であるか否かは遺伝的に証明されていない。そこで、長野県飯島町周辺のコナラ属クヌギ節樹木 108 個体について、これまで交雑個体の形態的指標とされてきた葉裏の星状毛密度の計測を行うとともに遺伝解析を行うことにより、両種の交雑を遺伝的側面から明らかにすることを目的とした。その結果、星状毛密度から、形態的に交雑個体であると考えられる個体が高頻度で検出された。また、遺伝解析を行った全個体が、その程度は様々ではあるが実際に両種の遺伝的混合個体であり、両種が浸透交雑を生じていることを具体的に示した。さらに、遺伝的混合の程度と、葉裏の星状毛密度という形質との間に有意な相関があり、遺伝的にクヌギに近い個体ほど星状毛密度が低く、アベマキに近い個体ほど星状毛密度が高い傾向があることが明らかになった。このことから、これまで両種の交雑の指標とされてきた葉裏の星状毛密度は交雑の指標として妥当であるばかりでなく、遺伝的浸透の程度と関連があることを初めて示した。

第六章では、植栽年代の異なるクヌギ人工林において遺伝的多様性を比較し、急激な造林拡大によりクヌギ人工林が遺伝的に変化したか否かを検証した。静岡県、山口県、大分県において、それぞれ 1960 年代以前に植林された高齢のクヌギ人工林計 6 林分と 1960 年代以後に植林された壮齢のクヌギ人工林計 13 林分の遺伝的特徴を遺伝解析により明らかにし、また、比較対照として韓国集団 1 集団、中国集団 2 集団を用いた。その結果、核 DNA では植栽年代による遺伝的多様性の明確な違いは見られなかったが、葉緑体 DNA では高齢林より壮齢林で遺伝子多様度が高かった。また、葉緑体ハプロタイプの頻度に基づいて近隣結合法で作成した集団間の系統樹は、大きく日本の人工林と大陸集団とのクレードに分かれたが、一部の壮齢人工林は二つのクレードの間に位置した。これらのことから、1960 年代以降クヌギの急激な造林に伴い、大陸産種苗が使用された可能性が示唆された。さらに、STRUCTURE 解析では、中国集団が全く異なるクラスターを形成し、韓国集団は日本の人工林から分離されなかった。このことから、当時使用された種苗は韓国産であったと考えられた。これらにより、1960 年代以降の急激な造林により、日本のクヌギ人工林の遺伝的な組成が変化し、それに韓国産種苗がかかわっていることを示した。

第七章は総合考察である。クヌギおよびアベマキの分布変遷、遺伝構造に対する両種の浸透交雑および人間活動の影響について考察した。葉緑体 DNA についてみると、クヌギとアベマキは同じ 1 つのハプロタイプを共有していた。これは第五章で示した両種の浸透交雑が原因と考えられ、葉緑体 DNA の遺伝構造に浸透交雑が大きな影響を与えていることが明らかとなった。核 DNA からみると、クヌギおよびアベマキの

全集団の STRUCTURE 解析の結果、2 つの遺伝的なグループに明確に分けられ、それらはそれぞれの種に対応していた。しかし、遺伝的な混合が見られる集団もあり、両種の交雑が部分的に影響を与えている可能性を示した。さらに、遺伝的な混合が見られるクヌギ集団は、遺伝的多様性が他の集団より高く、アベマキとの交雑がクヌギの遺伝的多様性に影響を与えていると考えられた。

また、両種とも主に1つの葉緑体ハプロタイプしかないため、列島内に葉緑体 DNA の遺伝構造を持たなかった。既存研究および本研究結果から、両種は西日本にレフュージアが存在したと考えられた。クヌギは、西日本から一定の個体数を保持したまま東北地方まで急速に分布拡大したと考えられ、また東日本集団では集団間がより分化していたことから、そのプロセスは自然のものとは異なり人為の影響を受けた可能性が示唆される。また、アベマキも核 DNA に明確なクラインや遺伝構造は見られなかった。一般に人為による種苗移動は、種の遺伝構造を損なうとされている。アベマキについては、さらに集団数を増やして解析する必要があるが、本研究の結果は人為的影響を否定するものではなかった。

第六章で1960年代以降のクヌギの人工林に、在来集団とは遺伝的に異なる韓国産種苗が導入されている可能性が指摘された。外来種苗の植栽は遺伝子汚染の原因となるため、使用しない方が良いとされている。本研究から、クヌギはアベマキと浸透交雑をしていることが示されており、クヌギ外来種苗の利用は、在来のクヌギのみならずアベマキにも遺伝子汚染のリスクがあると考えられた。