

遺伝構造からみたユーラシア大陸におけるカバノキ属樹種の大移動

津田 吉晃 (つだ よしあき、筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所)

シリーズ
うごく森 33

はじめに

森林樹木を含め地球上の生物種は、度重なる地史的イベントや気候変動を経験し、分布域の縮小・拡大や移動を繰り返し、新たな環境にも適応しながら現在の分布に至っている^{1, 2)}。近年急速に進行している地球温暖化においては、生物種はより寒冷な方向、すなわち高緯度、高標高に移動していくと考えられている。実際、これまで森林限界であったノルウェースプルース林よりも高標高の地域でカンバ類の更新が見られたり(写真-1)、ヨーロッパ最北端地域では低木カンバ類で構成される“小さな森”の北上が見られるようになるなど(写真-2)、森林の移動が観察されている。

このような温暖化による樹木の分布シフトはすでに世界中で多く報告されている。さらにこれに関連して、森林の成長、生産性や森林生態系の生物多様性への影響、あるいは温暖化のスピードに追い付けず消滅する地域集団のリスク等が危惧されている^{3, 4)}。しかし、温暖化と森林樹木の分布移動の関係は複雑であり、実際にどのように種が移動し、新たな環境に適応していくのかについては未だ不明な点が多い。そのため、第四紀(約258万年前から現在に至る時代)の環境変動に伴う過去の生物集団の移動の歴史を理解することにより、温暖化に伴う今後の生物集団の挙動を予測し、保全管理策を検討することが重要である^{3, 4)}。本稿ではシラカンバやタケ

カンバといった馴染み深い樹種を含むカバノキ属をテーマに、森がどのように長い歴史の中で時空間的に動いてきたかを紹介する。

カバノキ属樹種とは

いわゆる白樺に代表されるカバノキ科カバノキ属(*Betula*)は北半球の主に亜寒帯および温帯北部に広く分布する高木あるいは低木である。種の分類は諸説あるが、30~35種程度に分類するのが一般的である⁵⁾。日本国内にはシラカンバ(*Betula platyphylla*)、ウダイカンバ(*B. maximowicziana*)、タケカンバ(*B. ermanii*)などの広域分布種からジソウカンバ(*B. globispica*)やアポイカンバ(*B. apoiensis*)のような局所分布種まで11種が分布する。特に北半球の高緯度地域ではカバノキ属樹種はトウヒ、マツと並ぶ主要樹種であり、家具材としてだけでなく、樹皮で籠などを編んだり、葉のついた枝はサウナで使われたり、枝を箒にしたり、樹液を飲料にしたりと、北半球各地の人々の生活に身近な存在として利用されてきた。そのため、世界各地でカバノキ属樹種は有用遺伝資源保全の対象となっている。また、生態学的には冷温帯~亜寒帯を代表する先駆樹種であるが故に、今後の温暖化に鋭敏に反応し、分布をシフトすると考えられる。そのため、カバノキ属樹種は温暖化の影響評価に適した樹種と筆者は考え、研究



写真-1 スウェーデン中部 Fulufjället 国立公園に広がるノルウェースプルース林。高緯度のため森林限界は標高数百mもないくらいであるが、現在、森林限界より上側あたりにはカンバ類が更新し、分布を移動させている。



写真-2 ヨーロッパ最北端地域で分布を北上させているカンバ類などの“小さな森”

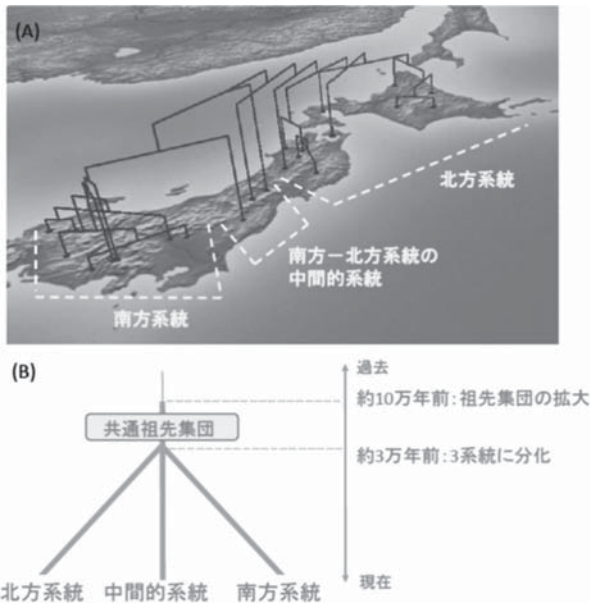


図-1 (A) ウダイカンバの遺伝構造、(B) 3系統の集団動態の歴史推定の概略図 (Tsuda and Ide 2005⁶⁾, 津田 2014⁸⁾ Tsuda et al. 2015⁷⁾ を改変)

を進めている。

日本における遺伝構造：ウダイカンバでの事例

ウダイカンバは本州中部から北海道にかけて分布する日本固有の代表的有用広葉樹で、先駆樹種でありながらときに数百年生きる長命な樹木である。筆者は遺伝資源保全や遺伝的多様性の地域性の維持を目的に、学生時代よりウダイカンバの集団遺伝学的研究を展開してきた^{6, 7)}。特に最近は関連研究の解析技術の急激な発展により、種内地域系統の分化時期や過去の分布の復元もできるようになりつつある⁷⁻⁹⁾。

分布域を網羅するように採取したウダイカンバ 48 集団 1,416 個体を対象に集団遺伝学的解析をしたところ、ウダイカンバ集団は東北地方中部を境に、北方系統と南方系統に分かれ、両系統の地理的に中間にある東北地方中南部は遺伝的にも中間的な組成をもつ系統であることがわかった⁷⁾(図-1A)。集団の歴史について遺伝シミュレーションを用いて推定したところ、これら 3 系統は約 3 万年前に同時に分かれたことが強く示唆された(図-1B)。またこれら 3 系統の共通祖先集団が約 10 万年前に集団を拡大したことも示唆された。さらに種分布モデルから復元した過去の分布復元図(図-2)および古生態学の先行研究成果も考慮すると、以下のようなウダイカンバの集団動態の歴史がわかってきた。まず、14 万年前は現在と似た気候であったため、その分布も現在とよく似ている。しかし、多くの生物が分布を縮小させた最終氷期最盛期(2 万 1,000 年前)には、実際に分

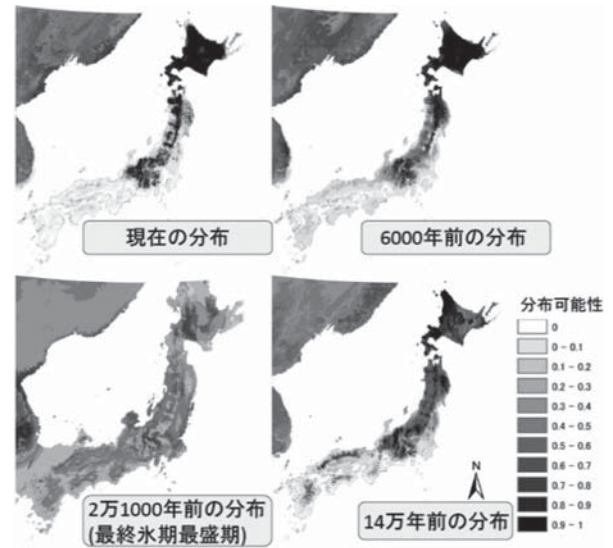


図-2 種分布モデルを用いて復元した過去のウダイカンバの生育可能分布域 (Tsuda et al. 2015¹⁰⁾ を改変)

布可能性が高い地域はかなり狭まっていたことがわかる。最終氷期最盛期に向かうにつれ、ある程度耐寒性があるウダイカンバといえども過度に寒冷乾燥となる地域が増えたため、主分布を東北地方北部～北海道、東北地方中南部、本州中部に縮小させたようだ。また、3つの遺伝的地域系統もこの時期に形成されたと考えられる。

ここで興味深いのは、この最終氷期最盛期の時期であっても北海道西部や東北地方北部などに、ウダイカンバの分布可能性が高い地域が点在することである。このことは、北方地域でも厳しい気候の下、ウダイカンバは少しでも湿潤な場所をみつけて細々と生残していたことを物語っている。世界的にヒットし、シリーズ化した映画“アイス・エイジ”をはじめ、氷河期やマンモスをテーマにした映画やアニメなどでは雪氷で荒涼とした景色の中に白樺や針葉樹が描かれている。この時期の過酷な気候下では、おそらくそのようなイメージでカバノキ属樹種の個体、小集団が生残していたのだろう。さらに6,000年前および現在の図をみみると、最終氷期最盛期以降、気候が温暖湿潤化するに伴い、上述の3地域からウダイカンバが分布域を再度広げ、現在の分布に至ったことが見てとれる。特に北海道ではウダイカンバは西部から東部へ分布拡大し、本州でも東北地方、本州中部で地域的に分布を広げたようである。

ユーラシア大陸のカバノキ属の遺伝構造：アジアとヨーロッパを結ぶ

次に、ユーラシア大陸全体という非常に広い範囲における、森林の移動変遷についての研究を紹介する。本研

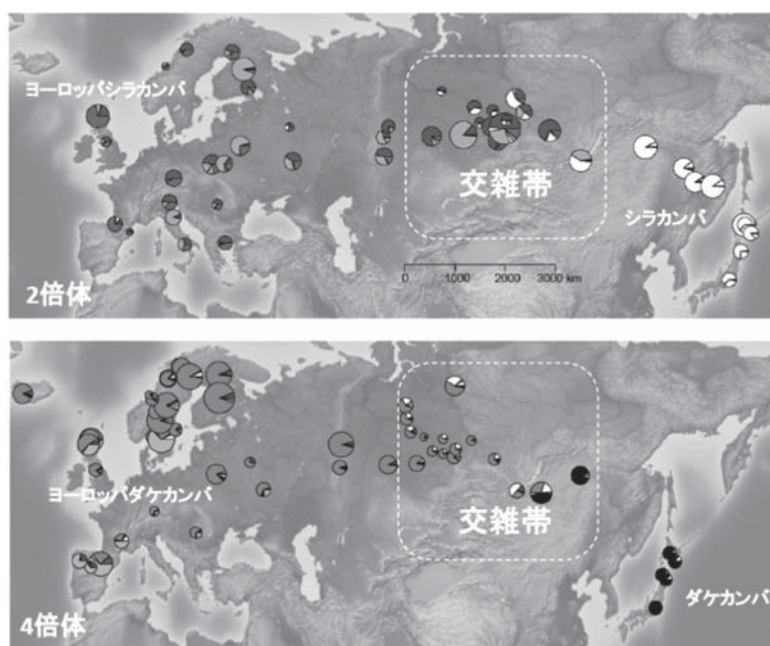


図-3 ユーラシア大陸におけるヨーロッパシラカンバ-シラカンバ、ヨーロッパダケカンバ-ダケカンバ間の遺伝構造および交雑帯。パイチャートの色の違いは異なる遺伝的組成割合を示す (Tsuda et al. 2017²⁾ を改変)。

究ではアイスランドから日本までを網羅したカバノキ属 6 種 129 集団を対象にした遺伝構造研究を行った²⁾。対象樹種はヨーロッパダケカンバ (*B. pubescens*)、ダケカンバ、ヒメカンバ (*B. nana*)、ヨーロッパシラカンバ (*B. pendula*)、シラカンバ、ウダイカンバである。これらのうち、ヨーロッパダケカンバとダケカンバは 4 倍体で、他は 2 倍体である。遺伝構造の解析を行ったところ、種間の遺伝的分化は明確であることがわかった。また、ヨーロッパダケカンバの遺伝的組成は矮性なヒメカンバと他の 2 倍体カンバ類(主にシラカンバ、ヨーロッパシラカンバ) の中間的であることがわかった。4 倍体生物には同種の染色体が倍化した同質 4 倍体と、異なる種由来の染色体が合わさることにより倍化した異質 4 倍体があるが、ヨーロッパダケカンバの起源は後者である可能性が高いことがわかった。ダケカンバについては、本研究では異質倍数性なのか同質倍数性なのか明確なことはわからなかった。

次に、4 倍体のヨーロッパダケカンバとダケカンバ、2 倍体のヨーロッパシラカンバとシラカンバのセットでみると、いずれも欧州～シベリアに分布する種と東アジアに分布する種の東西の境界はシベリアのオビ川からバイカル湖周辺の地域であることがわかった。また、これら地域はユーラシア大陸の東西に分布するカバノキ属の交雑帯でもあることもわかった(図-3)。両セットについて集団動態の推定を行ったところ、欧州に分布する種と東アジアに分布する種の分化は約 3 万 6,000 年前、

長くみても約 10 万年前であることがわかった。その後、数千年の間に境界エリアでは、欧州と東アジアの 2 種が遭遇して雑種を形成したようである。花粉や大型植物遺体を用いた古生態学的研究も考慮すると、現在ユーラシア大陸の東西でみられるシラカンバ類は、最終氷期最盛期に向かい気候が過酷化する中で、生残できる場所をもとめてシベリア西部と極東アジアのベーリング海～オホーツク海の 2 地域に分かれ、レフュージア(逃避地)集団を形成したようだ。そして、最終氷期最盛期後に、シベリア西部集団は氷河が解けて陸地が拡大していったヨーロッパやシベリア中部に向けて分布を広げ、ベーリング海集団はシベリア中部に向けて分布拡大した結果、両集団はオビ川～バイカル湖周辺地域で遭遇し、交雑帯となったと考えられる。

スカンジナビア半島からウラル山脈にかけての地域では、最終氷期最盛期中にも氷河の周縁部にカンバ類が小さいレフュージアに生残していたという報告もある¹⁰⁾。そのため、これら小集団由来のカンバ類の分布移動も周辺地域への分布拡大に寄与したと考えられる。しかし、本研究の結果からは、現在ヨーロッパ中北部に広く分布するカンバ類の起源となった本隊集団はシベリア西部から拡大したと考えられる²⁾。このようなシベリアから欧州への分布拡大パターンは、トウヒ類¹⁾などの樹木だけでなく、複数の動物種などでもみられる一般的傾向である²⁾。さらに本研究では、ウダイカンバについては他のカンバ類とは 100 万年オーダーで遙か昔に分化した、

日本に定着していたこともわかった。このことは、古生態学や植物解剖学的研究からの先行研究からの知見とよく一致した。

これらのことから、ひとえにカバノキ属樹種といっても、最終氷期最盛期の過酷環境を生き抜いた個体もあれば、大陸スケールで東へ西へ動いた種もある。また種間で遺伝子をやりとりした集団もある。その一方で、長い間、日本の中だけで小規模に動いていた種もある。本稿では扱っていないが、北米大陸のカンパ類も考慮すると、カバノキ属樹種の移動の歴史はさらに動的なものと考えられる。また、このようなパターンはカバノキ属だけでなく、他樹種でも実は一般にみられる現象だろうと考えられる。このように考えると森林樹木は時空間的に遺伝子、個体、集団、種レベルで非常によく動いていることがわかる。

おわりに

遺伝解析技術が急激に発展している現在、大学、研究機関などのアカデミアで得られた成果をどのように現実社会や農林水産業の現場につないでいくかが世界共通の課題となっている^{11, 12)}。そのため、筆者もアカデミア内だけでなく、アカデミア外との連携を模索し、森林関連のフェスティバル、ワークショップ、サマーキャンプなど様々なイベントで積極的に研究内容や国内外の森林について紹介し、異分野との融合を進めている。コーディネーター教員として担当している修士課程プログラムの研究教育においても、関連する企業、省庁、団体から個人まで様々な視点から社会との連携強化に努めている¹³⁾。特に本稿で紹介したような内容について、森林生態遺伝学に普段接点のない方からは「長い時空間スケールでみる森林樹木のありようにロマンを感じた」、「森への興味が深まった」というご意見を多く頂く。筆者はこのような一般社会や森林に携わる方々の潜在的な科学的興味とアカデミアを繋ぐことが、将来的には社会的な森林の利用、管理および保全に大きく影響すると考えている。そのようなことを考えながら、目下、カバノキ属をはじめ様々な生物集団の温暖化影響評価研究を国内外のグループと展開している。

引用文献

1) Tsuda Y *et al.* (2016) The extent and meaning of hybridization and introgression between Siberian spruce (*Picea obovata*) and Norway spruce (*P. abies*): cryptic refugia as stepping

stones to the west?. *Mol Ecol* 25: 2773–2789

2) Tsuda Y, Semerikov V, Sebastiani F, Vendramin GG, Lascoux M (2017) Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia. *Mol Ecol* 26: 589–605

3) Petit RJ, Hu FS, Dick CW (2008) Forests of the past: a window to future changes. *Science* 320: 1450–1452

4) 津田吉晃 (2010) 森林樹木の遺伝的多様性保全と生態リスク. *日本生態学会誌* 60: 349–359

5) 津田吉晃 (2009) 分子マーカーを用いたカバノキ属の遺伝構造研究. *林木の育種* 230: 25–30

6) 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. *Mol Ecol* 14: 3929–3941

7) Tsuda Y, Nakao K, Ide Y, Tsumura Y (2015) The population demography of *Betula maximowicziana*, a cool-temperate tree species in Japan, in relation to the last glacial period: its admixture-like genetic structure is the result of simple population splitting not admixing. *Mol Ecol* 24: 1403–1418

8) 津田吉晃 (2014) シリーズ：日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (4) ウダイカンパ (カバノキ科カバノキ属). *森林遺伝育種* 3: 23–29

9) 岩崎貴也・阪口翔太・津田吉晃 (2016) 分子系統地理学に生態ニッチモデリングがもたらす新展開と課題. *植物地理・分類研究* 第 64: 1–15

10) Väiliranta M *et al.* (2011) Scattered late-glacial and early Holocene tree populations as dispersal nuclei for forest development in north-eastern European Russia. *J Biogeogr* 38: 922–932

11) Shafer *et al.* (2015) Genomics and the challenging translation into conservation practice. *Trends Ecol Evol* 30: 78–87

12) Galla SJ *et al.* (2016) Building strong relationships between conservation genetics and primary industry leads to mutually beneficial genomic advances. *Mol Ecol* 25: 5267–5281

13) 津田吉晃ほか (2017) 筑波大学の山岳科学への取り組み. (登山白書 2017. ヤマケイ登山総合研究所編, 山と溪谷社). 126–129