

令和 2 年 5 月 18 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07852

研究課題名(和文)北限のブナはどこから来たのか? - 新発見の最前線創始者集団の由来探索と遺伝子流動 -

研究課題名(英文)Where did the northernmost beech population come from?

研究代表者

北村 系子 (Kitamura, Keiko)

国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等

研究者番号：00343814

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：気候変動に伴って分布を北に拡大しつつある冷温帯広葉樹ブナにおいて、現在の分布北限ラインから10km以上北進した山域で新しいファウンダー個体群(創始者集団)が発見された。この個体群について遺伝子解析を行い、これらのブナはどこから来たのかを探ることを目的として研究を行なった。新しく見つかったブナの最北限集団はごく最近に北進し定着をしたものであり、まだ遺伝的多様性は低い。しかしながら、背後にあるブナ北限集団から花粉や種子が運ばれることによって新しい多様性が付加されている実態が明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

気候変動にともなって生物集団の地理的分布も変化すると考えられる。日本列島の自然生態系において重要な要素である樹木は永年生であることから分布域の変化が気候変動の速さに追いつかない可能性も指摘されている。本研究の結果、北方へ分布拡大を行なっているブナの北進最前線集団は、少数個体が約12-16km離れた新たな生育地に定着し、その後近隣の北限集団から花粉流動や種子散布が繰り返されて遺伝的多様性が蓄積されつつあることが明らかになった。樹木集団が北進を続けるための遺伝子多様性の蓄積は繁殖によって世代を重ねることが重要で、本研究により十数キロ以内がブナの遺伝子流動が可能な範囲の指標の一つとして示された。

研究成果の概要(英文)：Japanese beech, *Fagus crenata*, is one of the most important temperate forest tree species in Japanese Archipelago. At the present, the northernmost distribution front is moving northward because of the climate warming after the Last Glacial Maximum. The results from DNA marker analyses, the population included the first colonizer. The genetic diversity was low and genetic differentiation was high because of the founder effect. Estimated source populations to this northernmost beech populations were the known conventionally northern populations approximately 12-16 km behind. Moreover, relatively large population at the source area contributed more than small and isolated populations to raise genetic diversity at the leading edge.

研究分野：個体群統計遺伝

キーワード：ブナ 北限

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

(1) 北半球の温帯性広葉樹林は最終氷期以降、南部の逃避地から北に向かって分布を拡大してきた(McLachlan et al.2005, Magri 2008)。大陸氷河に覆われていたヨーロッパや北米と比べて氷河の影響が少ない日本列島においても多くの樹木種が南から北へと分布を拡大した。日本列島の冷温帯広葉樹林を代表する樹種であるブナは、約 2 万年前の最終氷期には現在の新潟県付近まで南下していたが、その後の温暖化によって北上し約 1 万年前に北海道に上陸した(Tsukada 1982)。さらに北上を続けながら約 1000 年前に現在の北限である北海道渡島半島北部に到達し、現在も引き続き北進を続けている(紀藤 2003)。

(2) ブナの北限地帯における分子マーカーを用いた遺伝子多様性解析と集団遺伝学的手法によって分布拡大過程が明らかになってきた。そのなかで、ブナの遺伝的多様性は北進に伴って低下していること、北限付近では分布の拡大および縮小を繰り返しながら徐々に北上している可能性が示唆されている(Kitamura et al. 2015)。

(3) ブナは現在予測される気候変動に伴って分布適地を北に拡大することが予想されている(松井ら 2009)。その一つの証拠として 2013 年に日本海側の山域で新たな北進最前線と考えられる集団が発見された(図 1)。この集団はごく小さな集団であるが、今まで確認されていたブナの北限ラインよりも 10km 以上北に位置する重要な個体群である。これまでの予備的な調査によってこのブナ集団は完全に孤立した創始者(ファウンダー)個体群であり、ごく限られた数個体からスタートしたばかりの新しい集団である可能性が高い。ブナの北進を担っているのは斜面崩壊地など点在する攪乱サイトに侵入定着したこれらの創始者個体群であり、その遺伝的多様性は将来の個体数増加と面積拡大を保証する重要な要素である。

### 2. 研究の目的

(1) 本研究では新しく発見された北進最前線のブナ個体群について、分子マーカーを用いた解析を行い、最北限のブナはどこから来たのかを探る。

(2) 北進最前線における遺伝子流動の実態を把握し、さらなる北進にあたり遺伝的多様性は十分確保されているか検証する。

### 3. 研究の方法

(1) 最北限集団のブナはどこから来たのかを探るため、2013 年に発見された北進最前線のブナ集団から DNA を採取し、次世代シーケンス(NGS)情報から得られる分子マーカーを用いて、北限地帯の他のブナ集団を含めた解析を行う。

(2) 最北限集団における繁殖の実態を明らかにする。集団の世代構造を調べるためにさまざまなサイズ個体から年輪解析用のコアサンプルを採取する。年輪解析と繁殖個体サイズから北進最前線集団における世代時間と世代構造を推定し、最初に定着した創始者個体を推定する。すべての世代個体に対してマイクロサテライトマーカーのジェノタイプピングを行い、創始者個体を第一世代とした母性および父性解析から各個体の種子親および花粉親を決定する。長距離の種子散布および花粉飛散距離を割り出し、ブナ最北限地帯における遺伝子流動の実態を明らかにする。

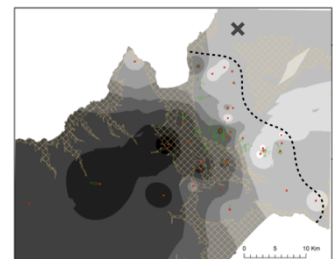


図1. ブナ北限域における遺伝的多様性と新発見ブナ最北限集団  
色が濃いほど遺伝的多様性が高く、薄いほど多様性が低い。北進にともなってブナの遺伝的多様性が低下していることがわかる。  
..... 現在のブナ北限ライン  
● 北限帯における主なブナ林  
× 新たに発見されたブナ集団

### 4. 研究成果

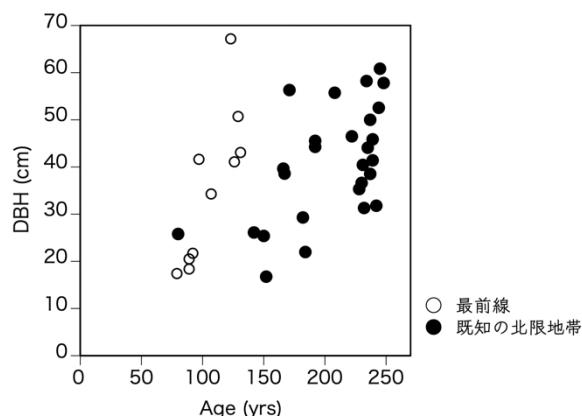


図2. 最前線の生長は早く、既知の北限のほぼ倍

(1) 最北限集団において胸高直径 17.4cm から 67.2cm のブナ 10 本から成長錐を用いてコアサンプルを採取し、年輪と直径方向のコアサンプルを測定した。年輪のカウント数にコアサンプル採取高までの成長年齢(Kitamura et al. 2005)を加えて樹齢を推定したところ、79 から 131 年であった。また、北進最前線のブナの直径成長は早く、既知の北限地帯のブナのほぼ倍であった(図 2)。これは、北進による分布拡大過程において、生態的空白地域(ecological empty patch)にブナがいち早く侵入し、早い成長を遂げている証拠だと考えられた。

(2) 北進最前線および既知の北限地帯に生

育するブナ集団から生葉を採取し DNA を抽出した。NGS による SNP 探索ではゲノムワイドに情報を得ることが出来る MIG-seq 法(Suyama & Matsuki 2015)を用い 2522 座の SNP が得られた。さらに、核 SSR および EST-SSR(Ueno et al. 2009) の合計 92 座についても分析を行なった。

(3) 集団を代表する 192 個体の成熟木の結果を用いて主座標分析(PCoA)を行なった結果、最北限の隔離小集団では遺伝的浮動の影響が強く見られた。とくに、北進最前線集団では極めて強い浮動が示唆された(図3)。

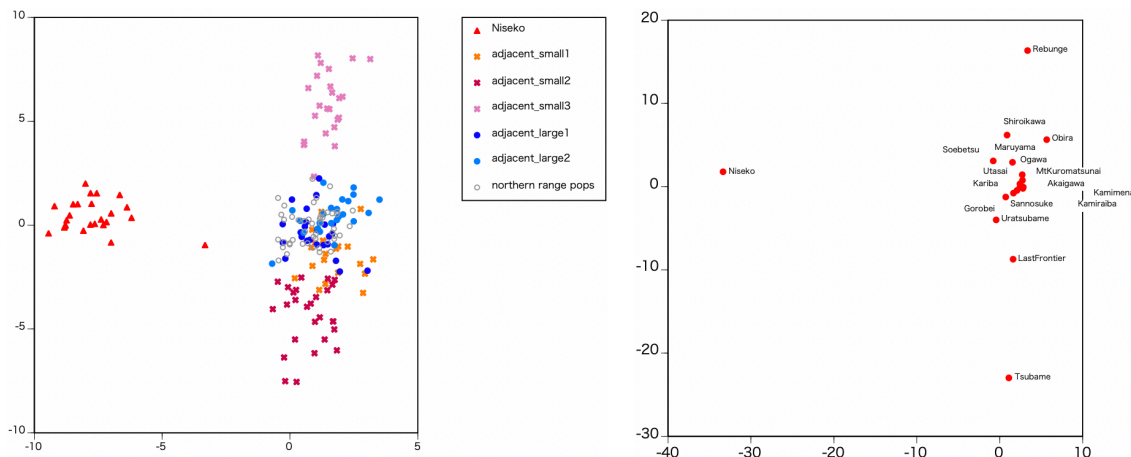


図3. NGS (個体：左図) およびSSR (集団：右図) による PCoAの結果

(4) NGS による SNP 解析の結果を使用し、北進最前線ブナ集団が既知の北限地帯のどの集団に由来しているかを調べた結果、最も近い隔離小集団との類縁関係が示唆された。

(5) 北進最前線集団における遺伝子流動の実態を明らかにするために、年輪解析結果と現地の観察による繁殖個体サイズから、最初に定着した創始者個体を第一世代とし、長距離の種子散布および花粉飛散割合を算出した。その結果、種子の移入は 10-30%、花粉の移入は 25-60%であった。これらの遺伝子流動は最前線集団の遺伝的多様性を高める役割を担っていることが示唆された。

以上の結果から、気候変動に伴って北進するブナは近隣の小集団から分布拡大し、今後北進するにあたって花粉および種子の両方による遺伝子流動によってな遺伝的多様性を蓄積していることが明らかになった(図4)。

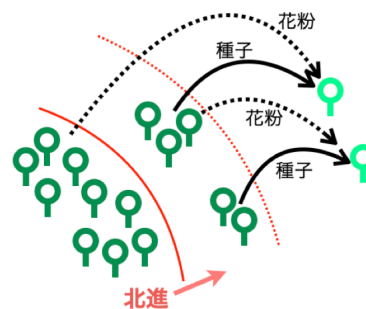


図4. 最北限集団への種子および花粉流動

気候変動に伴うブナの将来予測モデルでは、ブナは今後も徐々に勢力を拡大しながら北進を続けると考えられる(松井ら 2009)。しかし、実際の拡大過程は分布前線からの一方的な広がりでは説明できない。ブナは多種との競合が少ない生態的空白地域(エンブティ・パッチ)、すなわち北限地帯に点在する小規模な斜面崩壊等の攪乱サイトに定着して核となる低密度集団を形成し、集団内部の密度増加と周囲への面積拡大によって徐々に分布最前線が押し上げられ北進する(Namikawa et al. 2010, Magri 2008)。ブナが十分な遺伝的多様性を保ちつつ北進を続けるためには、最前線に点在する低密度集団に対して連続域の集団からの遺伝子の供給が不可欠である。遺伝子多様性の蓄積は繁殖によって世代を重ねることが必要だと考えられるが、温暖化がもたらす生育適地の拡大に遺伝子多様性が追いついていけるかは未知であり、これからの重要な研究課題である。

本研究によって、現状の北進速度における北進最前線での遺伝子多様性の実態と蓄積過程が明らかになった。さらに遺伝子流動距離が明らかになれば、種子あるいは花粉によって遺伝子交流が可能な範囲に十分な多様性を持った集団があるかどうかを判断するための基準を得ることができる。今後、急速な温暖化による北進に集団の遺伝的多様性がどのような影響を受けるかに関する研究へ発展させることが可能となった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 2件 / うち国際共著 1件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 北村系子	4. 巻 794
2. 論文標題 北限以北の植栽ブナと最北限隔離小集団における遺伝子多様性とその特徴	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 北方林業	6. 最初と最後の頁 10,12
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 佐竹暁子、川津一隆、千葉由佳子、北村系子、韓慶民	4. 巻 10
2. 論文標題 Synchronized expression of FLOWERING LOCUS T between branches underlies mass flowering in <i>Fagus crenata</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Population Ecology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） <a href="https://doi.org/10.1002/pope.1010">https://doi.org/10.1002/pope.1010</a>	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 KITAMURA Keiko, NAMIKAWA Kanji, KAWAHARA Takayuki, MATSUMOTO Asako, Lerma San Jose-Maldia	4. 巻 68
2. 論文標題 Genetic structure of remnant <i>Quercus serrata</i> populations at the northernmost limit of their distribution in Japan	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxonomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 1-15
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 3件）

1. 発表者名 田中信行、北村系子、松井哲哉
2. 発表標題 Climate change impact on potential habitats of buna ( <i>Fagus crenata</i> ) and a current migration process in the northernmost population in Japan
3. 学会等名 The 61st Annual Symposium of the International Association for Vegetation Science (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 北村系子、並川寛司、津田吉晃、小林誠、松井哲哉
2. 発表標題 Gene diversity and population structure of Siebold's beech, <i>Fagus crenata</i> , at its northernmost distribution limit on the oceanic island
3. 学会等名 11th International Beech Symposium, IUFRO 1.01.07 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 北村系子
2. 発表標題 Genetic diversity at the northernmost edge of the distribution range of Siebold's beech, <i>Fagus crenata</i>
3. 学会等名 11th International Beech Symposium, IUFRO 1.01.07 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 北村系子、津田吉晃、今井亮介、松尾歩、陶山佳久
2. 発表標題 ブナ天然分布北進最前線集団における由来推定の試み
3. 学会等名 日本森林学会大会講演要旨集
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 北村系子
2. 発表標題 ブナ最北限域に点在する隔離小集団の遺伝的多様性
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小林誠、斎藤均、北村系子、並川寛司、松井哲哉
2. 発表標題 分布北限のブナ集団における葉・種子への被食圧の地理的分布
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織		
氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考