

令和 2 年 7 月 13 日現在

機関番号：12102

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K15282

研究課題名(和文) 標高に着目したダケカンバの集団動態の歴史推定および温暖化への適応予測

研究課題名(英文) Inference of population demographic history of *Betula ermanii* along altitudinal gradients: implications for future adaptation to global warming

研究代表者

津田 吉晃 (TSUDA, Yoshiaki)

筑波大学・生命環境系・准教授

研究者番号：40769270

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では亜高山帯林の先駆樹種として気候変動によりいち早く対応すると期待されるカバノキ属樹種ダケカンバに着目し、水平(緯度、経度)および垂直(標高)方向に沿った集団遺伝学的構造を評価した。その結果、関東地方北部あたりを堺にその南北で遺伝的に異なるグループがあること、1つの山でも標高間で遺伝的に違いのある山とそうでない山があること、中央アルプスなどでは2900m級の高標高集団の方が低標高よりも遺伝的多様性が高いことがわかった。これら結果について過去の分布を復元するモデルも用いて過去の気候変動との関係性を評価した。また高標高集団が今度の気候変動下で重要な役割を果たす可能性があることがわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

進行する気候変動の影響下で森林樹木がどのように今後反応するのか、分布を移動させるのかを評価することは国土の約7割が森林の日本において重要な研究課題である。本研究によりダケカンバという1樹種ではあるが、亜高山帯の主要先駆樹種がこれまでの気候変動に対しどのように反応したのかを評価することができた。これら結果は、今後の森林樹木の将来を予測する上でも重要な知見である。特にこのような知見を蓄積することで、人間社会にもその公益的機能として密接に関係した森林山地の気候変動下の保全、管理法を提案できる。

研究成果の概要(英文)：Horizontal (latitudinal and longitudinal) and vertical (altitudinal) population genetic structure were evaluated in *Betula ermanii*, a tree species distributed in sub-alpine forests in Japan. As *B. ermanii* is a pioneer tree species, it is expected to react to climate change faster than other tree species. We found that there are two genetic groups in Japan. Although altitudinal genetic structure was detected on several mountains, some mountains did not show this pattern. In the central Alps of Japan, genetic diversity was higher in the higher altitude (ca. 2900m) populations compared to the lower altitude populations. We examined a modified species distribution model with migration, and detected areas that were possibly refugia during the last glacial maximum. This study suggested that several geographic areas, as well as populations at higher altitudes, may play an important role in the future distribution shifts and adaptation to climate change in this species.

研究分野：森林遺伝学

キーワード：森林 分布移動 気候変動 集団遺伝学 標高 山岳 集団動態 適応

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

地球上の生物種はこれまで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・拡大を繰り返し、新たな環境に適応しながら今日の分布に至る(Tsuda et al. 2016, 2017)。その過程で絶滅した種もあれば種分化あるいは種間交雑した場合もある。前世紀からの地球温暖化により、森林樹木含めて現在の生物種の分布は今後、水平方向(緯度・経度)あるいは垂直方向(標高)にシフトすると考えられる(Colwell et al. 2008; Harsch et al. 2009)。実際に世界中で温暖化による樹木の分布シフトはすでに多く報告されており、森林の成長、生産性や森林生態系の生物多様性への影響が危惧されている。しかし、そのメカニズムは複雑であり(Bogaert et al. 2011)、実際にどのように種が分布シフトし、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。このような場面で約 260 万年前から現在に至る第四紀の環境変動に関する研究は、現在の温暖化に関する保全生物学的研究に直接的に応用することができる(Floyd and Willis 2008)。何故なら生物集団の過去の歴史を知ることにより、温暖化に伴う今後の挙動を予測でき、またそれに対する保全策を検討できるからである(Petit et al. 2008, Tsuda et al. 2015)。特に国土の約 67%が森林である日本において、森林樹木が今度どのように分布をシフトし、適応していくかを予測することは森林科学分野だけにとどまらず生物多様性保全など様々な分野で重要な課題といえる。

2. 研究の目的

現在進行している地球温暖化により、現在の生物種の分布は今後、水平方向(緯度・経度)あるいは垂直方向(標高)にシフトすると考えられる(Colwell et al. 2008; Harsch et al. 2009)。特に冷温帯や高山帯に分布する先駆樹種は温暖化により早く対応して分布シフトすると予測される。そこで国内では中部山岳等の高標高域から北海道の海岸低地にまで標高差約 3000m に適応して分布するカバノキ科カバノキ属ダケカンバ(*Betula ermanii*)に着目した。本種を対象に最新の集団遺伝学的手法を用いて、ダケカンバの遺伝構造および集団動態の歴史を推定し、さらに環境適応した遺伝的変異を検出する。これら情報からダケカンバの分布シフトおよび非適応リスクを評価し、温暖化が冷温帯林～高山帯の生態系に与える影響に関するケーススタディとする。

3. 研究の方法

ダケカンバの国内分布域を網羅するように四国から北海道まで 55 地点より 1206 個体のダケカンバ採取を行った。55 地点のうち 36 地点は 1 標高から採取を行い、19 地点については 1 つの山から標高ごとに 2~5 集団を採取した。1 標高を 1 集団とみなすと、55 地点より 95 集団を採取したことになり、水平方向および垂直方向の遺伝構造、集団動態評価が可能となる採取設計とした。またこれら採取調査において、各地域のダケカンバの分布状況、形態を調べた。これら個体について 1 集団 8~12 個体を目安に全 881 個体より DNA 抽出を行った。これらサンプルについてまず遺伝構造を評価するために母性遺伝する葉緑体ゲノムの遺伝的変異を調べた。具体的には DNA サンプルについて、葉緑体ゲノムに散在する AAAA などの 1 塩基の繰り返し領域の繰り返し数を遺伝的変異として評価できる葉緑体 SSR (Chloroplast simple sequence repeat, 以下 CpSSR; Weising and Gardner 1999) を用いて遺伝解析を行った。得られた CpSSR 遺伝子型(以下、ハプロタイプ)の分布を地図上にプロットした。集団内の遺伝的多様性については遺伝子多様度、対立遺伝子多様度を用いた。集団間の遺伝的分化程度については葉緑体 DNA については Pons and Petit (1996) に従い、ハプロタイプ間の遺伝的関係を考慮しない G_{ST} およびそれを考慮した R_{ST} を用いて評価し、また R_{ST} が G_{ST} が有意に大きい値かについても検定した。ここで G_{ST} および R_{ST} とともに 0~1 の値をとり、値が高いほど遺伝的分化は高い。しかし、これら値は供試遺伝子座の多型性の影響を受けるため、多型性を考慮し、必ず 0~1 の値をとる F_{ST} (Hedrick and Meirmans 2011) も用いて集団分化程度を評価した。葉緑体 DNA から検出されたハプロタイプの遺伝的系統関係については SplitsTree4 (Huson and Bryant 2006) により Neighbor-Net (Bryant and Moulton 2004) を構築し評価した。核ゲノムの DNA については Tsuda et al. (2017) に従い、SSR 遺伝子座を供試した。これらデータを用いて地域集団の有効集団サイズに変動が起こった時期、あるいは各地域へと分集団化した時期などの集団動態の歴史の推定は近似ベイズ計算を用いた遺伝シミュレーションにより行った。これらデータをもとにゲノムベースでの解析にも着手した。さらに Nobis and Normand (2014) の KISSMIG (Keep It Simple, Stupid Migration model) 手法を改変し、ダケカンバの移住率も考慮し、生物集団の分布に大きな影響を与えた最終氷期最盛期(約 2 万年前)のダケカンバの分布復元を行った。

4. 研究成果

全国集団の分布調査および採取の結果、山あるいは地域により標高幅をもって分布する地域とそうでない地域があることがわかった。また標高に関わらずダケカンバが比較的高木性を維持している集団がある一方、青森県岩木山や宮城県栗駒山のように標高が高くなるにつれて樹高が低くなり、矮性化していく山があることがわかった(図 1)。このような

分布およびその形態の違いは過去のこれら地域の分布状況や最終氷期最盛期以降の分布変遷およびそれにおける他樹種、植生との競合、偽高山かどうか、環境適応などが関係していると考えられる。



図 1. 青森県・岩木山の標高に沿って樹形が変わるダケカンバ。標高 1200m 程度では高木性を維持しているが (A)、標高 1400m 程度から低木化し (B)、山頂付近の標高 1600m 程度では膝丈下に矮性化した個体が分布する。

葉緑体 DNA の解析の結果、16 個のハプロタイプが検出され、ダケカンバは関東北部あたりを堺にその南北でハプロタイプ 1 (水色) を主とする北方グループおよびハプロタイプ 2 (赤色) を主とする南方グループの 2 つのグループに分かれることがわかった (図 2)。またこれら南北系統の境界にあたる日光周辺はこれらとは別のハプロタイプ 5 (ピンク色) で優占されていることがわかった。また日光の他、秋田県・鳥海山、長野県・宝剣岳、愛媛県・石鎚山などには地域固有のハプロタイプが分布していることもわかった。このような遺伝構造から全体として高い集団分化程度が検出されたが ($F_{ST} = 0.725$)、集団内で検出されたハプロタイプ間の遺伝的關係自体からは系統地理学構造はみられなかった。

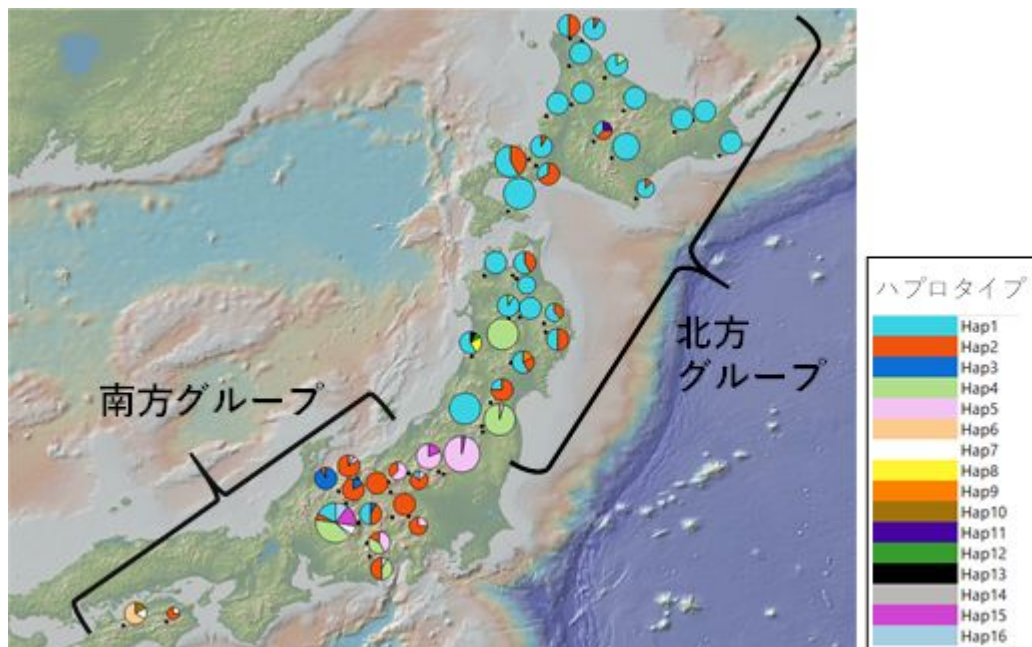


図 2. ダケカンバ全国集団から検出された 16 個の葉緑体 DNA ハプロタイプの分布

さらに 1 つの山で標高ごとに複数集団を採取した垂直方向の遺伝構造についてみると、1 つの山の標高間で遺伝構造がある山とない山があることもわかった。例えば岩手県・岩手山 (3 地点 24 個体; 標高差約 1020m) や栃木県・日光男体山 (4 地点 32 個体; 標高差 900m) などは 1 つの山全体が標高に関係なく 1 つの希なハプロタイプで固定されており、歴史的に限られた創始者集団がその山のダケカンバ集団形成に大きく寄与したこと、他地域からの遺伝子流動の影響が少なかったこと、などがわかった。一方、例えば、長野県・宝剣岳周辺の標高差約 1100m の間で採取した 5 地点 40 個体からは希あるいは地域固有のハプロタイプを含めて 7 個のハプロタイプが検出され、また地点ごとにハプロタイプ分布が異なり (図 3)、地域内でも比較的高い集団分化がみられた ($F_{ST} = 0.499$)。特に観光名所である千畳敷駅周辺 (標高約 2600m) と宝剣岳頂上付近 (標高約 2900m) の直線的地理的距離は数百 m であるにも関わらず、ハプロタイプ分布からこれら 2 集団は遺伝的にほぼ完全に分化していた ($F_{ST} = 0.946$)。さらに宝剣岳頂上付近では他では四国にしかみられなかったハプロタイプも検出され、また他の本州中部集団と同様に北方系統ハプロタイプである Hap1 (水色) も散見されるなど、山頂付近集団の方が遺伝的多様性は高かった。これは過

去の氷期、間氷期のサイクルにおける複数回の分布縮小、拡大および移動により、複数の遺伝的系統が同じ時期あるいは異なる時期に高標高側に到達し、残存したからだと考えらる。



図3. 長野県・宝剣岳周辺の標高の異なる5集団の葉緑体 DNA ハプロタイプの分布

移住を考慮した **KISSMIG** を用いた改変種分布モデルからは、約 2 万年前の最終氷期最盛期でもダケカンバは国内複数地点で生残できたことが示唆され、これはダケカンバの遺伝的多様性結果ともよく一致する結果であった。

これらのことから本研究ではダケカンバの遺伝構造および集団動態を水平方向、垂直方向に過去の分布変遷も含めて詳細に評価できた。特に草本種含めて亜高山帯の植物の標高に沿った遺伝構造に関する知見はほとんどなかったため、山によっては標高間で高い遺伝的分化があること、高標高集団の方が遺伝的多様性は高い山があることなど、今後の気候変動下での分布移動、適応を考慮する上で重要な複数知見を本研究で得ることができた。新型コロナウイルス感染症に関連した諸対応により核ゲノム解析についてはまだ解析中であるが、これら結果を総合的に合わせることで、ダケカンバの集団動態の歴史推定および温暖化への適応予測を行う。

<引用文献>

- Bogaert RV, Haneca K, Hoogesteger J, et al. (2011) A century of tree line changes in sub-Arctic Sweden shows local and regional variability and only a minor influence of 20th century climate warming. *Journal of Biogeography* 38: 907-921.**
- Bryant D, Moulton V (2004) Neighbor-Net: An agglomerative method for the construction of phylogenetic networks. *Molecular Biology and Evolution*, 21, 255-265.**
- Colwell RA, Brehm G, Cardelus C, et al. (2008) Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322: 258-261.**
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677-697.**
- Harsch MA, Hulme PE, McGlone MS, et al. (2009) Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters* 12:1040-1049.**
- Huson DH, Bryant D (2006) Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molecular Biology and Evolution*, 23, 254-267.**
- Meirmans PG, Hedrick PW (2011) Assessing population structure: FST and related measures. *Molecular Ecology Resources*, 11, 5-18.**

- Nobis MP, Normand S (2014) KISSMig – a simple model for R to account for limited migration in analyses of species distributions. *Ecography*, 37: 1282-1287.**
- Pons O, Petit RJ (1996) Measuring and testing genetic differentiation with ordered versus unordered alleles. *Genetics*, 144, 1237-1245.**
- Tsuda Y, Chen J, Stocks M, 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?. *Molecular Ecology*, 25: 2773-2789.**
- Tsuda Y, Semerikov V, Sebastiani F, et al. (2017) Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia. *Molecular Ecology*, 26: 589–605. 2017**

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 津田吉晃	4. 巻 82
2. 論文標題 シリーズうごく森33 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	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 森林科学	6. 最初と最後の頁 36, 39
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.11519/jjsk.82.0_36	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 -

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 0件／うち国際学会 0件）

1. 発表者名 加藤朱音、湯本景将、今井亮介、齊藤陽子、津田吉晃
2. 発表標題 ダケカンバ (<i>Betula ermanii</i>)の遺伝構造と集団動態の歴史
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 津田吉晃
2. 発表標題 Multispecies genetic structure and hybridization in the <i>Betula</i> genus across Eurasia : 平成31年日本森林学会奨励賞受賞講演
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 津田吉晃
2. 発表標題 大陸スケールでみる樹木の雑種形成および浸透交雑の実態とその歴史
3. 学会等名 第129回日本森林学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 加藤朱音、湯本景将、齊藤陽子、Michael Nobis、津田吉晃
2. 発表標題 亜高山帯および冷温帯に分布するカバノキ属樹種の 時空間的集団動態史の推定
3. 学会等名 第131回日本森林学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 加藤朱音、湯本景将、齋藤陽子、津田吉晃
2. 発表標題 ダケカンバ(<i>Betula ermanii</i>)の時空間的集団動態の歴史の推定ー亜高山帯林における気候変動の影響予測ー
3. 学会等名 第5回山岳科学学術集会
4. 発表年 2019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