

令和 6 年 6 月 7 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20K06152

研究課題名(和文)最終氷期におけるブナの潜在逃避地は北日本に存在したか？

研究課題名(英文) Did cryptic refugia for beech trees exist in northern Japan during the last glacial period?

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) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：遺存的なブナ個体群における遺伝的多様性について明らかにし、集団動態の歴史推定を行った。ブナ北限地帯の離島である奥尻島、北海道、東北地方のブナ集団よりブナの葉を採取し、母性遺伝する葉緑体DNAと両性遺伝する核DNAの2つの遺伝的変異情報を用いて、大規模な集団遺伝学的解析を行った。その結果、奥尻島の初期ブナ集団の形成は、最終氷期最盛期(約2万年前)よりも以前まで遡る可能性が高いことが示され、奥尻島が逃避地であったことを示唆する結果を得た。また、津軽海峡の両岸に位置するブナ林の系統関係を解析した結果、松前半島に逃避地が存在した可能性が示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

北半球における温帯林は約2万年前の最終氷期最盛期に南方に分布域を後退させていたものが、その後の気温上昇に伴って北に分布を拡大してきたと考えられてきた。しかし、最近のDNA解析技術とコンピューター解析手法の発展によって、温帯林の植物がこれまで考えられてきたよりも北方で最終氷期に生き延びていたことが明らかになり、氷期の厳しい環境下で生物が逃げ込んで生存していた逃避地(レフュージア)が次々と発見されつつある。一方、日本列島では北海道と日本アルプスの一部を除いて、氷河に覆われていなかったため、各地にレフュージアがあった可能性が高いと考えられる。本研究では温帯林の潜在逃避地が複数箇所示すことに成功した。

研究成果の概要(英文)：We clarified the genetic diversity of relict beech populations and estimated the history of population dynamics. Beech leaves were collected from beech populations in Okushiri Island, an isolated island at the northern limit of beech populations, Hokkaido, and the Tohoku region, and a large-scale population genetic analysis was conducted using two genetic variation information of maternally inherited chloroplast DNA and bisexually inherited nuclear DNA. The results showed that the formation of the early beech population on Okushiri Island likely dates back to before the last glacial maximum (approximately 20,000 years ago), suggesting that Okushiri Island was a refuge. In addition, an analysis of the phylogenetic relationships of beech forests located on both sides of the Tsugaru Strait indicated the possibility that refugia existed on the Matsumae Peninsula.

研究分野：個体群統計遺伝学

キーワード：分布変遷

## 様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

ブナ属は北半球の温帯林を代表する樹種であり、ヨーロッパ大陸や北米大陸においても温帯林の分布変遷を知る上で重要な位置を占める。1980年代に公表された多くの花粉分析研究では、ブナ属をはじめとした温帯性樹木は大陸氷河に覆われていなかった南方の逃避地から完新世の温暖化に伴って北上し現在の分布域に達したとされていたが、近年の分子マーカーを使った研究によって高緯度地域に最終氷期の潜在的逃避地(クリプティック・レフュージア)が存在したことが明らかになってきた。大陸氷河の影響が少なかった日本列島においては、潜在的逃避地の可能性が高いだけでなく複数存在したことも考えられる。とくにブナを含む冷温帯林は、南部の暖温帯林および北部の北方針葉樹林と競合しながら分布変遷を遂げた生態系として、逃避地の解明は日本列島の森林帯を理解する上で重要である。

### 2. 研究の目的

植物は生育環境の違いによる自然選択の帰結として種内に複数の系統を持つことが多い。日本列島における植物の分布変遷は植物化石や花粉分析によって明らかにされてきたが、そこではこのような系統的な違いは反映されない。系統の違いによる分布変遷を調べるには分子生物学的手法を用いた解析が必要となる。本研究の対象となるブナには日本海側と太平洋側でそれぞれ冬季の多雪および寡雪環境に適応した2つの系統がある。研究対象地域である東北地方北部と北海道にはこれら2つの系統が分布し、葉緑体 DNA ハプロタイプにより区別できる。一方、花粉分析によるとブナは約1万年前に北海道南部に上陸し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たとされる(紀藤・瀧本 1999)。本研究では分子マーカーを用いることにより、従来は単一の逃避地から北進したと考えられていたブナについて、異なる系統それぞれにおいて複数の潜在的逃避地を仮定し、分布変遷を再構築する。

### 3. 研究の方法

現在北進中の北日本のブナ個体群について、潜在的逃避地の存在が推定される北海道渡島半島全域と東北地方北部の日本海側および太平洋側のブナ天然林集団から DNA を採取し、葉緑体 DNA ハプロタイプの分析を行い、異なる2系統を区別し、その詳細な分布状況を明らかにする。祖先系統(コアレッセント)解析からそれぞれの系統について潜在的逃避地またはその可能性の高い地域を明らかにする。これらの逃避地については、それを補強するデータとして分子マーカーを用いて集団遺伝学的な特徴である遺伝的多様性、対立遺伝子の種類や頻度、集団分化の程度を調べる。対立遺伝子頻度および集団分化の程度、遺伝子流動の方向性などの情報を総合して、最終氷期以降の北進最前線にあたる東北地方北部から北海道のブナ林における複数の潜在的逃避地からの分布変遷過程を明らかにする。

### 4. 研究成果

(1) ブナの北進過程を明らかにするため分子マーカーを用いた祖先集団推定方法で奥尻島を調べた結果、北海道と東北のブナ集団の混合によって形成された結果となり、複数回の移住および遺伝子流動が起きたことが明らかになった。

奥尻島より17集団、北海道より16集団、東北地方より11集団の計44集団より1838個体のブナを採取し、母性遺伝する葉緑体 DNA および両性遺伝する核 DNA を用いて大規模な集団遺伝学的解析を行った。葉緑体 DNA ハプロタイプ A は北海道と津軽半島および奥尻島東海岸に、B は東北地方から下北半島、北海道亀田半島および奥尻島西海岸に分布していた(図1)。これらは2

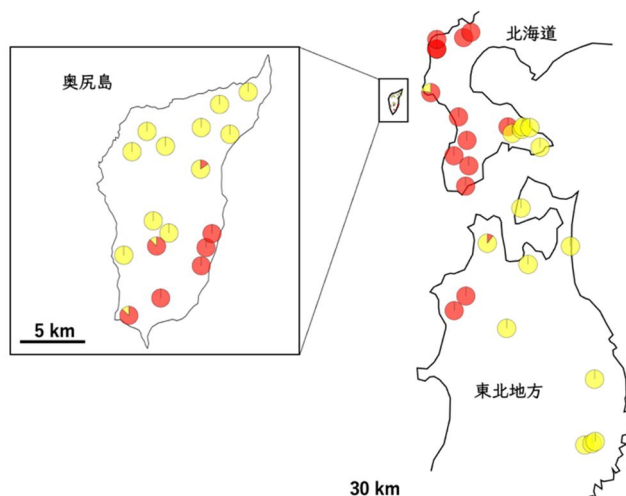


図1. 葉緑体ハプロタイプ分布 (赤、Aタイプ; 黄、Bタイプ)

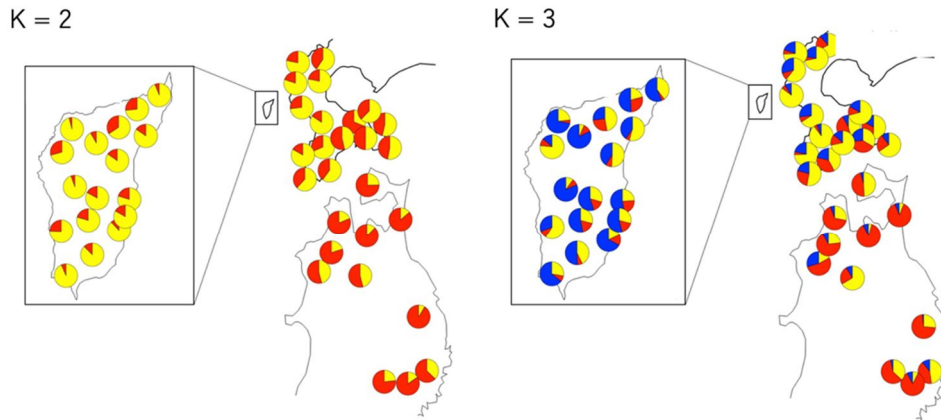


図2. 核DNA変異によるクラスター (K: 推定祖先集団数)

つの系統の分布変遷過程が異なる可能性を示唆している。核 DNA のデータから全個体を 2 つのクラスターに分けると、大きくは東北地方クラスターと北海道クラスターの地理的パターンがあり、特に奥尻島は両クラスターの混合パターンがみられた。さらに全個体を 3 つのクラスターにわけると、奥尻島を主とする新たなクラスターが検出された (図 2)。これら遺伝構造を詳細に評価するために集団動態の歴史を推定したところ、奥尻島ブナ集団は、北海道集団と東北地方集団の混合により形成され、その後も北海道、東北地方のブナ集団からの遺伝的交流があったことが明らかになった (図 3)。

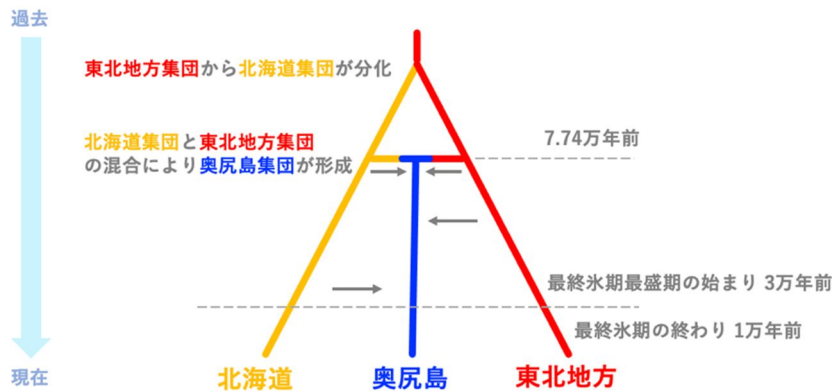


図3. 集団動態の歴史推定

(2) ブナの北進において、津軽海峡は地理的な障壁と考えられてきた。津軽海峡を挟むブナの天然林は、北海道の松前半島と亀田半島、青森県の津軽半島と下北半島の大きく 4 つの地域に分布している。松前半島より 5 集団、亀田半島より 6 集団、津軽半島より 7 集団、下北半島より 3 集団の計 21 集団より 790 個体のブナを採取し、母性遺伝する葉緑体 DNA および両性遺伝する核 DNA を用いて集団遺伝学的解析を行った。その結果、松前半島のブナ集団が遺伝的なクラスターを形成し、祖先系統に近い性質を示した (図 4)。これはブナが単純に東北～北海道に北進しただけでなく、二次的に北海道から東北へ分布が南下した可能性が反映されていると考えられる。これにより、松前半島に潜在的な逃避地があった可能性が示された。

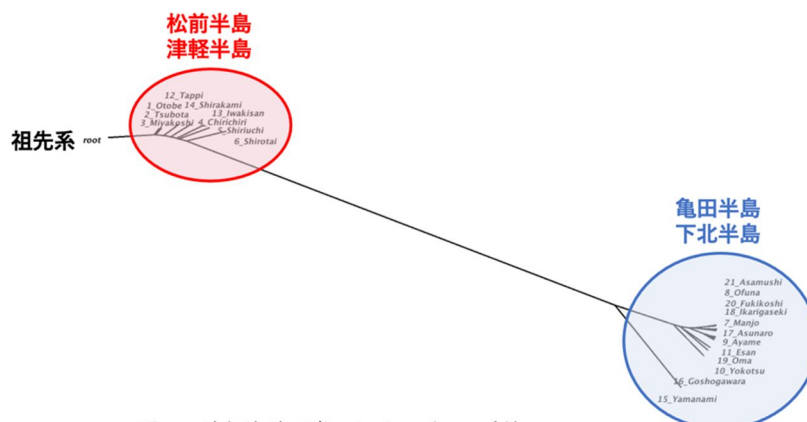


図4. 津軽海峡両岸におけるブナの系統

<引用文献>

- Bradshaw et al. 2010. Factors influencing the Holocene history of *Fagus*. *For Ecol Manag* 259: 2204-2212.
- 紀藤・瀧本 1999. 完新世におけるブナの個体群増加と移動速度。第四紀研究 38: 297-311.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Kitamura Keiko, Namikawa Kanji, Tsuda Yoshiaki, Kobayashi Makoto, Matsui Tetsuya	4. 巻 13
2. 論文標題 Possible northern persistence of Siebold's beech, <i>Fagus crenata</i> , at its northernmost distribution limit on an island in Japan Sea: Okushiri Island, Hokkaido	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1-17
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2022.990927	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Kitamura Keiko, Hara Masatoshi, Tamaki Ichiro	4. 巻 38
2. 論文標題 Preface: Listen to the voices of local beech forests: An ecological and evolutionary conception of beech under phylogenetic and environmental constraints	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 214 ~ 217
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12390	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, Nakanishi Atsushi	4. 巻 36
2. 論文標題 Recovery process of genetic diversity through seed and pollen immigration at the northernmost leading edge population of <i>Fagus crenata</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Species Biology	6. 最初と最後の頁 489 ~ 502
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1442-1984.12332	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 並川寛司、北村系子、松井哲也、石川幸男	4. 巻 38
2. 論文標題 北海道南西部奥尻島と周辺地域のブナ林の種組成に関する比較研究	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 植生学会誌	6. 最初と最後の頁 175-190
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 オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Worth James R. P., Mori Hideki, Kitamura Keiko	4. 巻 36
2. 論文標題 Confirmation of clonal reproduction of <i>Fagus crenata</i> Blume from Sado Island, Niigata Prefecture	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Species Biology	6. 最初と最後の頁 589 ~ 595
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1442-1984.12336	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 北村系子、石塚航、後藤晋	4. 巻 10
2. 論文標題 日本の森林樹木の地理的遺伝構造(31)トドマツ(マツ科モミ属)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 森林遺伝育種	6. 最初と最後の頁 44-48
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 -

〔学会発表〕 計5件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 北村系子、中西敦史
2. 発表標題 Recovery process of genetic diversity through seed and pollen immigration at the northernmost leading-edge population of <i>Fagus crenata</i> ,
3. 学会等名 IUFRO World Day (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 北村系子
2. 発表標題 ブナ北進最前線集団の成立過程における遺伝子流動と遺伝的多様性の変化
3. 学会等名 第69回日本生態学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 北村系子
2. 発表標題 北進するブナの遺伝的動態
3. 学会等名 第132回日本森林学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 中西敦史、北村系子
2. 発表標題 ブナ最北集団における種子と花粉の移入による遺伝的多様性回復過程
3. 学会等名 第9回森林遺伝育種学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 宮崎祐子、佐竹暁子、北村系子
2. 発表標題 ブナの芽における側生分裂組織の分化とFcFTの発現量の解析
3. 学会等名 第84回日本植物学会大会
4. 発表年 2020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
---------	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------