

第8章 系統地理学からみたヤチカンバの学術的価値

永光輝義*

* 森林総合研究所 樹木分子遺伝研究領域

要旨

別海町の西別湿原と更別村の更別湿原に生育するヤチカンバは、カバノキ *Betula* 属ヒメカンバ *Apterocaryon* 節に属する *Betula ovalifolia* である。本種の四倍体のゲノムは、同じ節に属する二倍体種 *B. humilis* に由来すると考えられている。本種は、ユーラシア大陸北東部におもに分布する。北海道への隔離分布は、氷期に大陸から北海道にかけて広く分布していた集団が、氷期以降の温暖化によって隔離縮小化して形成されたと考えられる。大陸には、ヤチカンバと葉の形質によって区別される近縁種 *B. fruticosa* が分布する。大陸と北海道のヤチカンバの間にその葉の形質に明確な違いはなく、両者の遺伝的分化は解明されていない。西別湿原と更別湿原のヤチカンバ集団の遺伝的多様性は同程度で、それらの間で遺伝的分化は認められない。よって、北海道のヤチカンバは、隔離後の世代交代が限られていたため、過去の遺伝的多様性をかなり維持していると考えられる。ヤチカンバは、四倍体種ダケカンバ *B. ermanii* との間に雑種を生じる。様似町のアポイ岳に固有のアポイカンバ *B. apoiensis* は、そのような雑種に由来すると考えられている。西別湿原のヤチカンバ集団は、更別湿原の集団とアポイ岳のアポイカンバとともに、大陸から北海道に隔離され固有の歴史を持つ集団として高い学術的価値を有する。

8-1 発見と記載および分類

北海道で、ヤチカンバは最初に更別村の更別湿原で発見された(辻ら 1960)。この発見から 16 年後の 1974 年に別海町の西別湿原でもヤチカンバが発見された(栗野・栗野 1994)。これらの発見の経緯は、高橋(2005)に述べられている。さらに最近、更別湿原の近傍にある林齢 64 年生のカラマツ防風保安林内で、新たなヤチカンバの自生地が発見された(速水ら 2019)。

ヤチカンバは、最初に新種 *Betula tatewakiana* M. Ohki et S. Watanabe として記載された(渡邊・大木 1959)。タイプ標本は北海道大学総合博物館の標本庫に所蔵されており、画像が公開されている(高橋 2004)。

ヤチカンバは、*B. humilis* Schrank の変種に位置づけられたり(村田 1978)、*B. ovalifolia* Ruprecht に含められたりした(原 1979)。その後、日本の図鑑やフロラでは、ヤチカンバを *B. ovalifolia* に分類することが一般的である(北村・村田 1979; 伊藤 1989; Ohba 2006)。

一方、染色体の観察によりヤチカンバが二倍体であることが報告され(渡邊・染郷 1991)、四倍体の *B. ovalifolia* の祖先にあたる独立種 *B. tatewakiana* としてヤチカンバを扱うべきことが再度主張された。しかし、更別湿原と西別湿原のヤチカンバの染色体数を検証したところ、ロシア沿海州から採集された *B. ovalifolia* と同様に四倍体であることが判明した(Shiotani et al. 2020)。さらに、ヤチカンバの葉の向軸(上)面の白毛と背軸(下)面の腺点の形質が *B. ovalifolia* と同じため、ヤチカンバが *B. ovalifolia* であることが確かめられた(Shiotani et al. 2020)。

8-2 系統分類学的な位置づけ

ヤチカンバ *B. ovalifolia* は、ユーラシア大陸北東部におもに分布する (Kuzeneva 1970; Flora of China 1999)。本種にもっとも近縁な種は *B. fruticosa* Pallas である。モンゴルでは、*B. fruticosa* は記録されているが、*B. ovalifolia* は認められていない (Grubov 2001)。両種は、葉の上面の白毛と下面の腺点があるものが *B. ovalifolia* であり、それがないものが *B. fruticosa* と区別することが多い (Yun-Wei et al. 2002)。ただし、*B. fruticosa* にはいくつかの亜種が区別されており (Flora of Siberia 2003)、これらの文献のあいだで *B. ovalifolia* と *B. fruticosa* を区別する形質が一致せず、両種の分類は混乱している。

ユーラシア大陸北東部には、低木性のカバノキ属として他に数種が認められ、私見では大きく3つのグループに分けられる（ここでは仮に、小型・中型・大型と呼ぶ）。まず、小型のグループは、*B. nana* Linnaeus や *B. exilis* Sukaczew、*B. rotundifolia* Spach など、極めて小さな葉を持つ。中型のグループは、*B. middendorffii* Trautvetter et May など、丸い鋸歯のあるやや小さな葉を持つ。大型のグループは、*B. ovalifolia* や *B. fruticosa*、*B. humilis* など、尖った鋸歯のあるやや大きな葉を持つ。これらのうち、*B. nana* と *B. humilis* は二倍体であることが確かめられている (Wang et al. 2016)。

矮性化した低木性のカバノキ属の種はヒメカンバ *Apterocaryon* 節にまとめられている (Ashburner & McAllister 2013)。この節のうち、北米に分布する *B. michauxii* Spach、*B. pumila* Linnaeus、*B. glandulosa* Michaux とユーラシアに分布する *B. nana*、*B. humilis*、*B. ovalifolia* を含むカバノキ属の約60種について核リボゾーム遺伝子間領域の塩基配列を用いて分子系統樹が推定された (Wang et al. 2016)。その結果、*B. michauxii* は、その他のヒメカンバ節の種とは異なる系統群に属することがわかった。よって、カバノキ属における矮性化は、少なくとも2回独立に進化したと考えられる。一方、その他の5種はシラカンバ類の *B. pubescens* Ehrhart や *B. pendula* Roth を含む系統群にまとまった。その系統群のなかで、*B. ovalifolia* はヤエガワカンバ *B. dahurica* Pallas に近縁となった。

ヒメカンバ節の *B. michauxii*、*B. humilis*、*B. nana* を含むカバノキ属の二倍体種について核ゲノムの約5万座位の塩基多型を用いて分子系統樹が推定された (Wang et al. 2021)。その結果、Wang et al. (2016) と同様の系統関係が支持された。さらに、四倍体の *B. ovalifolia* の塩基多型を二倍体種の塩基多型に対応させたところ、*B. ovalifolia* は *B. humilis* の塩基ともっとも一致することがわかった。よって、*B. ovalifolia* は *B. humilis* が倍数化して、*B. dahurica* などの核ゲノムを取り込みながら種分化した可能性が高い。

8-3 地理的な遺伝構造

上記のように、北海道の更別湿原と西別湿原のヤチカンバは、ユーラシア大陸北東部におもに分布する *B. ovalifolia* と同種である。北海道への隔離分布は、氷期に大陸から北海道にかけて広く分布していた集団が、氷期以降の温暖化によって隔離縮小化して形成されたと考えられる。ではその種内に、北海道とユーラシア大陸北東部の間でどの程度の遺伝的分化があるのだろうか。この問いに答えるには、ユーラシア大陸北東部の集団を網羅した地理的な遺伝変異を明らかにし、その変異に北海道の集団の変異が含まれるのか否かを明らかにする必要がある。しかし、そのような研究は行われていない。そこで、ヤチカンバと同様の地理的分布と生育環境を共有するグイマツ *Larix gmelinii* var. *japonica* の例から、ヤチカンバの地理的な遺伝構造を類推する。ユーラシア大陸北東部に分布するヤチカンバは、河畔や湿地だけでなく、チョウセンカラマツ *L. gmelinii* var. *olgensis* やダフリアカラマツ *L. gmelinii* var. *gmelinii* が優占する森林の林床にも生育する (Kolbek et al. 2003, Hong and Blackmore 2015)。これらのカラマツと同種とされるグイマツは、サハリンと南千島に隔離して分布する。最終氷期に北海道に分布していたグイマツは約8千年前に絶滅し、生き残ったグイマツはサハリンと南千

島に隔離されたと考えられる (五十嵐ら 1993)。サハリンと南千島のグイマツ、さらに大陸のグイマツとチョウセンカラマツは、相互に類似性の高い葉緑体 DNA 配列を持っていた (石塚・原 2020)。ただし、塩基の違いによって配列を分類すると、祖先型から派生した 6 つの配列型に分けられた。それら 6 つのうち、3 つは大陸とサハリンから、1 つはサハリンから、1 つはサハリンと南千島から、もう 1 つは南千島から記録された。よって、標本数は少ないものの大陸と南千島の間で配列型が違っており、葉緑体 DNA 配列が南千島で遺伝的に分化した可能性がある。したがって、島嶼に隔離して分布する北海道のヤチカンバも、ユーラシア大陸北東部のヤチカンバから、わずかながら遺伝的に分化しているかもしれない。

一方、北海道の更別湿原と西別湿原のヤチカンバの集団間には大きな遺伝的分化は認められなかった (Nagamitsu et al. 2004)。さらに、更別湿原と西別湿原の集団は、同程度の遺伝的多様性を持つことがわかった (Nagamitsu et al. 2004)。また両集団で、隣接する株のほとんどが遺伝的に異なることから、無性繁殖により遺伝的に同一な独立した株を形成する頻度は低く、生育株数が個体数に近いと考えられる (Nagamitsu et al. 2004)。更別湿原の 2.7 ha の天然記念物指定区域に約 3650 株 (佐藤ら 1997)、西別湿原の 4.6 ha の天然記念物指定区域に約 9 万株が生育すると推定されている (別海町教育委員会 2013)。ただし、現在の区域よりずっと大きな範囲に過去の湿原は広がっていたので、両湿原のもともとの集団の個体数はわからない。両湿原の間の長距離の隔離にもかかわらず、遺伝的分化が小さく、遺伝的多様性が同程度であることから、北海道のヤチカンバ集団は遺伝的浮動の影響をほとんど受けなかったと考えられる。おそらく、隔離後の世代交代が限られており、過去の遺伝的多様性をかなり維持していると思われる。更別湿原と西別湿原のヤチカンバは、実生更新がまれで、おもに根際からの萌芽更新によって株が維持されていると考えられる (Tabata 1966; 佐藤ら 1997)。よって、まれな実生更新のために世代交代が限られたのかもしれない。

8-4 種間交雑

西別湿原で、ヤチカンバとダケカンバ *Betula ermanii* Chamisso の雑種と思われる個体が見つかった (国安・高橋 2007)。ダケカンバは、ヤチカンバと同じく四倍体である。推定雑種個体は、両親種の間間的な葉形態を示し、ヤチカンバから明瞭に区別できた (国安・高橋 2007)。推定雑種個体の核リボゾーム遺伝子間領域の塩基配列を調べたところ、ヤチカンバとダケカンバの雑種であることが確かめられた (Shiotani et al. 2022)。

北海道には、低木性のカバノキ属として、様似町のアポイ岳に固有のアポイカンバ *B. apoiensis* Nakai が分布する。核リボゾーム遺伝子間領域などの塩基配列を調べたところ、アポイカンバは、ヤチカンバとダケカンバの雑種に由来することが示唆された (Nagamitsu et al. 2006)。分布域の限界に位置するヤチカンバの隔離小集団では、種間交雑の機会が増すと考えられる。そのような交雑の結果、両方の親種の特徴を組み合わせた形質を持つ雑種が新たな生育地に適応し、種分化した可能性がある。湿原に生育するヤチカンバと高山に生育するダケカンバとの雑種が、カンラン岩からなるアポイ岳の特殊な環境に適応して種分化したことは興味深い。

8-5 学術的価値

西別湿原と更別湿原の集団からなる北海道のヤチカンバは、ユーラシア大陸北東部におもに分布する *B. ovalifolia* と同種である。よって、北海道のヤチカンバが消失しても、この種が絶滅するわけではない。しかし、今後の研究によって、ユーラシア大陸北東部の集団にはない北海道に隔離された集

団に固有な遺伝的変異が見つかる可能性があり、北海道集団の消失は種の遺伝的多様性の減少を招く恐れがある。また、北海道のヤチカンバ集団は、隔離後の世代交代が限られていたため、過去の遺伝的多様性をかなり維持していると考えられる。よって、西別湿原のヤチカンバは、北海道に隔離され固有の歴史を持つ集団として貴重である。また、同等の遺伝的変異を持つ更別湿原のヤチカンバは、北海道のヤチカンバの絶滅リスクを低減するために重要な集団である。さらに、ヤチカンバとダケカンバの雑種に由来しアポイ岳で種分化したアポイカンバは、低木性のカバノキ属が北海道で独自の進化を遂げたことを示している。

西別湿原のヤチカンバ集団は、更別湿原の集団とアポイ岳アポイカンバとともに、北海道に隔離され固有の歴史を持つ集団として高い学術的価値を有する。

文献

- Ashburner K, McAllister HA (2013) The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. London: Kew Publishing.
- 別海町教育委員会 (2013) 北海道指定天然記念物「西別湿原ヤチカンバ群落地」調査報告書.
- 栗野武夫・栗野節 (1994) ヤチカンバ. 根室管内の植物 (グループふるさと).
- Flora of China (1999) *Betula* L. Flora of China 4: 304–313.
- Flora of Siberia (2003) *Betula* L. Flora of Siberia 5: 59–66.
- Grubov VI (2001) Key to the Vascular Plants of Mongolia I. Science Publishers Inc.
- 原寛 (1979) 東亜植物註解 (6). 植物研究雑誌 54: 97–105.
- 速水将人・岩崎健太・新田紀敏・中濱直之 (2019) 北海道更別村の防風林で絶滅危惧種ヤチカンバ集団を発見. 植物研究雑誌 94: 117–122.
- Hong DY, Blackmore S (2015) Plants of China: A companion to the Flora of China. Cambridge University Press.
- 五十嵐八枝子・五十嵐恒夫・大丸裕武・山田治・宮城豊彦・松下勝秀・平松和彦 (1993) 北海道の剣淵盆地と富良野盆地における 32,000 年間の植生変遷史. 第四紀研究 32: 89–105.
- 石塚航・原登志彦 (2020) 葉緑体ゲノムから見たグイマツの系統とその育種利用. 北海道の林木育種 63: 11–17.
- 伊藤浩司 (1989) カバノキ科. 日本の野生植物 木本 I. 平凡社.
- 北村二郎・村田源 (1979) 原色日本植物図鑑 木本編 II. 保育社.
- Kolbek J, Srutek M, Box EE (2013) Forest Vegetation of Northeast Asia 28: 196–197. Springer Science and Business Media: 5.
- 国安岳・高橋英樹 (2007) 北海道別海町西別湿原で見出されたヤチカンバの推定雑種個体. 植物地理・分類研究 55: 37–40.
- Kuzeneva OI (1970) *Betula* L. Flora of the U.S.S.R. Vol. 5.
- 村田源 (1978) 植物分類雑記 12. 植物分類, 地理 29: 95–105.
- Nagamitsu T, Kawahara T, Hotta M (2004) Phenotypic variation and leaf fluctuating asymmetry in isolated populations of an endangered dwarf birch *Betula ovalifolia* in Hokkaido, Japan. Plant Species Biology 19: 13–21.
- Nagamitsu T, Kawahara T, Kanazashi A (2006) Endemic dwarf birch *Betula apoiensis* (Betulaceae) is a hybrid that originated from *Betula ermanii* and *Betula ovalifolia*. Plant Species Biology 21: 19–29
- Ohba H (2006) *Betula* L. In: Iwatsuki K, Boufford DE, Ohba H (Eds) Flora of Japan. Angiospermae,

- Dicotyledoneae, Archichlamydeae (a) vol IIa. Koudansha, Tokyo, 31–37.
- 佐藤雅俊・植村滋・橘ヒサ子 (1997) 道指定天然記念物更別ヤチカンバ林の構造と保全の現状. 「北海道の湿原の変遷と現状の解析—湿原の保護を進めるために—」 自然保護助成基金 1994–1995 年度研究助成報告書 pp. 203–214.
- Shiotani Y, Fukuda T, Marchuk EA, Petrunenko EA, Krestov PV, Bondarchuk SN, Nishikawa Y, Shimamura T, Fujimura Y, Nakamura K (2020) Merger of *Betula tatewakiana* (Betulaceae) from northern Japan with northeast Asian *B. ovalifolia* based on ploidy level. *PhytoKeys* 170: 83–91.
- Shiotani Y, Fukuda T, Marchuk EA, Petrunenko EA, Krestov PV, Bondarchuk SN, Nishikawa Y, Shimamura T, Fujimura Y, Nakamura K (2022) Parentage of hybrids in a disturbed population of *Betula ovalifolia* endangered in Japan and suggestions for conservation management. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. In press.
- Tabata H (1966) A contribution to the biology of Japanese birches. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto, Series B* 32: 239–271.
- 辻良四郎・大木正夫・渡辺定元 (1960) 更別湿原のヤチカンバ. 樹氷 10: 55–69.
- 高橋英樹 (2004) ヤチカンバ. 北大自然史タイプコレクション—128 年知の伝承 (21 世紀 COE 新・自然史科学創成) 北海道大学総合博物館 p. 88.
- 高橋英樹 (2005) 更別と別海のヤチカンバ. 北方山草 22: 18–25.
- Wang N, McAllister HA, Bartlett PR, Buggs RJ (2016) Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae). *Annals of Botany*, 117: 1023–1035.
- Wang N, Kelly LJ, McAllister HA, Zohren J, Buggs RJ (2021) Resolving phylogeny and polyploid parentage using genus-wide genome-wide sequence data from birch trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 160: 107126.
- 渡辺定元・大木正夫 (1959) 北海道産カバノキ属の一新種. 植物研究雑誌 34: 329–332.
- 渡辺定元・染郷正孝 (1991) 日本産カンバ属ヒメカンバ亜属 2 種の染色体数. 第 56 回日本植物学会研究発表記録 331.
- Yun-wei Z, Shao-quan N, Yu-hong Z (2002) Discussions on taxonomy of genus *Betula* in northeast China. *Journal of Forestry Research*, 13: 235–238.