【話 題】

スウェーデン・ウプサラ大学進化生物学センターおよび イタリア研究会議植物遺伝研究所における森林遺伝研究

津田 吉晃*,1

はじめに

2009 年秋にスウェーデン研究会議から獲得した予算でスウェーデンのウプサラ大学進化生物学センター(Evolutionary Biology Centre, EBC)に移り、その後2011年12月にイタリア研究会議植物遺伝研究所フィレンツェ支所に異動し、2012年7月に日本学術振興会(JSPS)海外特別研究員として再度、EBCに戻ってきた。ここでは筆者が所属するEBCの研究グループを主に紹介したい。また、この約3年間でフィレンツェには合わせて10か月ほど滞在していたこともあり、イタリアでの研究も簡単に紹介したい。

ウプサラ

ウプサラはストックホルムの北方約 70km に位置する 人口約20万人のスウェーデン第4の都市である。ウプサ ラ大学は1477年に開学した北欧最古の大学で欧州の主要 大学の1つであり、ウプサラは古くからの大学街である。 そのため、特にスペインやイタリアなど地中海側の国へ 行くと、スウェーデンはよくスイスと勘違いされるが、 それでも"ウプサラって地名は聞いたことあるよ、大学 の街でしょ?"と認識されていることが多い。ウプサラ 大学関係者(卒業生、教授など)には摂氏を考案したア ンデルス・セルシウス、二名法により生物分類を体系化 したカール・フォン・リンネを双頭に、アレニウス ("ア レニウスの式")、オングストローム(原子や分子、光の 波長の長さに使われる単位オングストローム)、リンパ系 を発見した一人、ルードベック、出島の三学者の一人、 ツンベルグなど日本でも中学校、高校あたりで習う歴史 的科学者が多く名を連ねる(スウェーデン語発音でなく

日本で一般的な表記法で名前を表記)。我々の遺伝学関連の分野では"ワールンド効果"でお馴染みのワールンドもウプサラ大学出身である。また毎年12月のストックホルムでのノーベル賞授賞式前後に、多くの受章者が講演に来校するのが恒例である。ウプサラ大聖堂と街の中心を流れるフィリス川が街のシンボルである(写真-1)。また芸術、文化にも力を入れた街であり、毎年、ウプサラ国際ギター・フェスティバルや国際短編映画祭など多くの文化祭、芸術祭が開催される。その他、500年以上の歴史ある大学街ということで、ウプサラ独自の愛すべき文化が多々ある。



写真-1 ウプサラ大聖堂と街を流れるフィリス川

ウプサラ大学進化生物学センターEBC

EBC はリンネを記念して設立された博物館を併設した研究施設である。進化生物学だけでこの規模の研究施設をもつ大学は世界でも少なく、世界の進化生物学の拠点の1つといえる。また分子生物学、遺伝学関連でいえば

^{*}E-mail: yoshiaki.tsuda@ebc.uu.se, ytsuda.gt@gmail.com

¹ つだ よしあき ウプサラ大学進化生物学センター生態・遺伝大部門植物生態・進化部門

他に生物医学センター (Uppsala Biomedical Centre, BMC) や材料科学のオングストローム研究所、臨床遺伝学や腫 瘍生物学、臨床病理学などより医学研究を専門にしたル ードベック研究所など研究施設が学内にあり、いずれも 関連分野の重要拠点となっている。またこれら研究施設 の横の繋がりも良いため、どこに所属していても様々な 分野のコースや著名な研究者が来校した際のセミナーな どを受講することができ、刺激を受けることができる。 EBC の組織は少し複雑で、スウェーデンでは各研究施設 は定期的に外部審査が入り、研究が効率的に行われてい るか評価される。これに伴い、それまで3つあった大部 門は昨年、生態学・遺伝学 (Ecology and Genetics) と個体 生物学 (Organismal Biology) の2つの大部門に再編成さ れた(後者は体系生物学とでも解釈できるだろう。より 系統学、分類学に近い研究をしている大部門)。現在は建 物内の大引っ越しを経て各大部門にそれぞれ 6 部門の計 12 部門で編成されている。筆者は生態学・遺伝学大部門 の植物生態・進化部門に所属している(写真-2)。他の5 部門は進化生物学部門、集団生物学・保全生物学部門、 動物生態学部門および Erken 湖のフィールドステーショ ンである。



写真-2 植物生態・進化部門立ち上げの際の合宿

ウプサラでの森林遺伝研究

筆者が所属する植物生態・進化部門は旧植物生態部門と我々旧進化機能ジェノミクス部門が前述の組織改編で統合された部門である。名目上1つのグループでセミナーやfika(フィーカ:スウェーデン生活で欠かすことのできない"お茶の時間")なども共同で行うようになったが、実質的にはおおよそ旧部門の体制で研究が進んでいる。前者は教授 Jon Ågren を筆頭にシロイヌナズナを主な研究対象に植物集団の局所適応について温室実験による表

現型変異評価や遺伝解析などにより体系だって研究して いる。また植物一ポリネーターの生物間相互作用や人間 活動と植生の変遷などの研究もおこなっている。フィー ルドワークも含めて、より生態学的な視点から進化生物 学にアプローチしているグループである。一方、筆者が 属する後者のグループはより分子生物学的手法および理 **論集団遺伝学をベースにしている。メインの教授はアロ** ザイムを用いた研究が盛んだった頃に日本の森林遺伝研 究の論文でも頻繁に引用されたノルウェー・スプルース (Picea abies) の遺伝構造論文 Lagercrantz and Ryman (1990) でお馴染みの Ulf Lagercrantz。もう一人の教授は 筆者のホストでもある Martin Lascoux である。またこの グループには入れてくれるなと本人も言っているが助教 にはLaura Parducci がいる。また昨年までは、助教で Anna Palmé も在籍していた。Ulf は先述のノルウェー・スプル ース論文の後はシロイヌナズに転向し、植物生理学的研 究をおこなっていたため、そのような背景も活かし、生 理学的なセンスも取り入れてジェノミクスにアプローチ し、植物集団の環境適応や進化について研究している (たとえば Karlgren et al. 2011)。Martin は自他共に認める ハードコアな集団遺伝学(最近は集団ジェノミクスとい うべきか)を専門にしている。ヤナギ、カンバ、トウヒ、 カラマツなど主に冷温帯林樹種の集団遺伝構造やより理 論的集団遺伝学的な研究も進めている。ロシアや中国と のネットワークも活かし、より広域スケールを対象にし た研究を展開している。また家族の都合でこの3年くら いは1年の半分くらいは上海に住み、中国科学院にもコ ンピューターサイエンスの客員教授のポジションに就い ている。また Ulf と Martin でそれぞれの専門を活かし樹 木だけなくシロイヌナズナや Capsella 属も対象に多くの 共同研究を行っている。詳細はホームページをご覧頂き たい (Plant Ecol Evol, EBC で検索して頂ければと思う)。 また我々のグループは NovelTree、LinkTree、EvolTree や最 近立ち上がった TipTree など主要な森林遺伝関連の EUプ ロジェクトのスウェーデンの拠点となっている。この 2 人の教授の下にポスドク・研究員は筆者の他に 3 人、博 士課程には最近学位を取得した学生も含め 5 人の学生が いる。Laura は古生態学的手法も用いて、植物集団の過去 の分布変遷について研究を行っている。最近ではノルウ ェー・スプルースの欧州北部集団のミトコンドリア DNA の解析から、最終氷期最盛期には氷河で覆われていたス カンジナヴィア半島にもわずかながら亜寒帯性樹木が生 残できたレフュージアの存在について考察した (Parducci et al. 2012)。しかし、これには名立たる古生態学研究者が 連名でこの仮説を否定するコメントを出し (Birks et al. 2012)、Laura もそれに応え、議論がヒートアップしている。これについては後述の筆者らのノルウェー・スプルースの分布域を網羅したデモグラフィー推定の研究で、一応の決着がみられると思われる。

この Ulf と Martin のグループは日本でより一般的であ ろう森林生態学や森林管理などもカバーしたような森林 遺伝学ではなく、より遺伝学あるいは進化学に特化して いる。そのためフィールドワークもほとんどない。当初 はそれでは "木をみて森をみず" 以前に "遺伝子をみて 木をみず"ではないのかとも思っていたものだ。しかし かく言う筆者も最近は見たことも触ったこともない樹木 の研究に携わることが多くなり、共同研究者から生態学 的情報を極力得るようにしているが、これで良いものか と自問自答することもある。一方、環境適応に関連した 遺伝的変異も分子レベルで評価できるようになりつつあ る昨今、長命な森林樹木の環境適応の実態をより詳細に 評価するためにはフィールドワークが必須であり、実際 にそのようなプロジェクトも走り始めている。目下、我々 のグループでのフィールドワーク要員は同僚でスウェー デン軍の兵役を二期務めた Thomas Källman と筆者だけな ので個人的に先行きが少々心配ではある。

また我々の部門ではないがEBC内で集団遺伝学といえば、進化生物学部門の助教 Mattias Jakobsson のグループがある。特に最近ではヨーロッパにおける新石器時代の狩猟採取民族および農耕民族の分布変遷(Skoglund et al. 2012)やコイ人・サン人などアフリカ南部のヒト集団のデモグラフィー推定および適応に関する研究(Schlebusch et al. 2012)など、ヒトの歴史に新知見を得ている。この進化生物学部門はEBC の看板教授の一人、Hans Ellegrenが率いており、部門全体でいつもハイクオリティな研究を展開している(Ellegren et al. 2012)。

研究室の研究も兼ねて筆者の最近の研究も簡単に紹介したい。そもそもウプサラに行くきっかけとなったスウェーデン研究会議からの研究予算はカンバ類の集団デモグラフィーの推定であった。そのため、アイスランドから日本までユーラシア大陸を網羅したカンバ類の集団遺伝構造およびデモグラフィーの推定をおこなった。現在のJSPSからのポジションンもこのユーラシア大陸を対象にしたカンバ類のデモグラフィー推定および環境的適応研究への応用である。トウヒ類でも、目下、複数のプロジェクトにメインで関わっている。ノルウェー・スプルースはこれまで遺伝的多様性や遺伝構造が様々な遺伝マーカーで調べられてきた。しかし、かつての氷期とレフュージアの関係など集団の歴史についてはいまだわかっていない。そのため、ウプサラ大の他、ノルウェー、ス

イス、ロシアおよびイタリアのグループと供に先行研究 で供試されたサンプルにさらに集団を加え、ほぼ完全に 分布域を密に網羅し、目下、両性遺伝する核ゲノム、父 性遺伝する葉緑体ゲノムおよび母性遺伝するミトコンド リアゲノムの 遺伝的変異を調べ、遺伝構造およびデモグ ラフィーの推定を行っている。余談になるがこれは各メ ンバー、思い入れのある地域が異なるので議論をどう収 束させるかなどメンバー間の連絡調整が思いの他大変で あった。加えてウラル山脈以東のユーラシア大陸に広く 分布している P. obovata についてもウラル山脈からウラ ジオストクまで分布域を網羅した遺伝構造解析を行い、 またノルウェー・スプルースのデータも用いて、2種の交 雑帯がどのあたりにあるのか、種間の遺伝子流動の程度 および方向性について目下、推定している。またこれら ユーラシア大陸を対象にした耐寒性のあるカンバ類およ びトウヒ類の遺伝構造および集団の歴史を相互比較する ことで新たな知見も得られるだろう。さらにノルウェ ー・スプルースでは冬芽形成時期などフェノロジーに北 緯に沿った地理的傾向があることが昔から知られている。 これについてはスカンジナヴィア半島を主な対象(北緯 47-68 度) にした日長反応に関連した候補遺伝子を用いた 解析からもすでに検証されている (Chen et al. 2012)。 そ こでノルウェー・スプルースで日長反応による選択の影 響が検出された遺伝子が、近縁の P. obovata ではどのよう な挙動を示すのかを調べるために、ロシアのエニセイ川 沿い(北緯56-67度)に採取された集団を用いて、平行進 化に関する研究を行っている (一部結果は Jun Chen の学 位論文として大学ホームページにて公表されている)。ま た Martin、博士課程の Sofia Bodare、インドのグループと で世界に8つある生物多様性のhottest spotsの1つ、イン ドの南西部の西ガッツ地方に分布する希少有用樹種 Dysoxylum malabaricum の保全遺伝学的研究にも関わって いる(2013年1月現在、インドにてフィールドワークお よび実験中)。

イタリア CNR 植物遺伝研究所での研究

イタリアでの研究も簡単に紹介したい。最初に実験の都合でフィレンツェに訪れたのはスウェーデンに異動した 2-3 カ月後の 2010 年 1 月であった。ボスは Giovanni Giuseppe Vendramin (イタリアではジョゼッペのニックネームはベッペが定番。ゴッド・ファーザー風に呼びたいときは大ベッペでベッポーネ)。ベッペとは似た者同士というべきか、それ以降意気投合し、現在に至っている (写

真-3)。ベッペは欧州や地中海周辺の国々だけでなく世界 5大陸と数多くの共同研究をしており、フィレンツェの研 究グループの規模自体は大きくないが、研究室には世界 各地から研究者が実験やミーティングなどに頻繁にやっ て来る。目下、ベッペとは先述のカンバ類やトウヒ類の 研究の他、アルゼンチンのグループとは Nothofagus 属の 複数種の集団遺伝構造・雑種形成に関する広域スケール な研究や各種の施業と更新状況など林分スケールでの研 究を、はたまたイギリスなどのグループとは中南米に分 布する Hymeneae 属の研究など、多くのプロジェクトに携 わっている。さらにもう一人、意気投合した我がアミー ゴ、スペイン INIA のサンティ (Santiago C. González-Martínez) とベッペとで、目下、地中海周辺を対 象にした研究も展開している。メインの 1 つは地中海の 硬葉樹林を形成するカシ類の一種で中東からイタリア周 辺まで分布する Quercus cerris の研究である。これについ ては最終的には地中海のカシ類全体での浸透交雑の歴史 について推定する予定である。もう 1 つのメインは地中 海の主要なマツで人間活動との関わりも深い Pinus pinea の研究である。目下、種内の遺伝的変異性やデモグラフ ィーについて推定している。さらに北米のテーダマツ (P. Taeda) の大規模なシークエンスデータなどと合わせマツ 類の進化的歴史の観点からも P. pinea が辿ってきた種の 歴史について解明する予定である。



写真-3 ベッペのグループの面々。

5月初旬、ウプサラから戻るとこっそり筆者の誕生日会を 準備してれていた。Grazie! 因みに筆者の誕生日(4月 30日)はスウェーデンでは Valborg という春の到来を祝 う日。早朝から飲み始めるのが伝統でお祭り騒ぎとなる ウプサラでは実質上、休日扱い。誕生日と相成り毎年大 変なことになる。

最後に

筆者が学生の頃、今EBC で在籍しているグループの論 文を読みながら、海外に出るなら"まずはウプサラから" と漠然と思っていたものである。また Vendramin なる人 はどんな人なのか?などと思っていた。今は実際にウプ サラをベースにベッペはじめ欧州を中心に世界各地の多 くの研究者と一緒に仕事をし、また各地に多くの友人を 得た。諸々、ラッキーにも素晴らしい環境に恵まれたと 思っている。研究面でいえば森林遺伝研究でも最近は大 陸を超えてより広域スケールを対象にすることが可能と なってきた。さらにこれまで森林遺伝研究がされていな かった地域、国でも最近は関連研究が進んでいる。これ らは一重に世界各国の垣根が低くなり、またこれまでい わゆる先進国でなかった国の世界経済への進出によるも のとも言えるだろう。このようなパワーゲームの要素を 多分に含む情勢の中で、日本が今後どう振舞うべきかは 森林遺伝研究に限らず我々日本人が考慮すべき課題であ ろう。まずは諸外国のように若手がもっと海外に出るこ とが重要であると思う。欧米の大学、研究所やワークシ ョップに行くとアジア人は多いけれど、日本人はいない (少ない) とはよく聞く話であり、筆者自身そう感じる。 かつて野口英世は猪苗代から上京する折、"志を得ざれば 再び此の地を踏まず"と実家の柱に刻んだという。当時 に比べ国内外の移動が格段に便利になった現在、分野に 関わらず野口のような心意気をもって海外に武者修行に 出る日本人がもう少し多くても良いのではなかろうか。 樹木集団の生長率や移住率データを眺めながらそう思う 日々である。

インド、ベンガルールにて。

引用文献

Birks HH, Giesecke T, Hewitt GM, Tzedakis PC, Bakke J, Birks HJ (2012) Comment on "Glacial Survival of Boreal Trees in Northern Scandinavia". Science 338: 742

Chen J, Källman T, Ma X, Gyllenstrand N, Zaina G, Morgante M, Bousquet J, Eckert A, Wegrzyn J, Neale D, Lagercrantz U, Lascoux M (2012) Disentangling the roles of history and local selection in shaping clinal variation in allele frequency and gene expression in Norway spruce (*Picea abies*). Genetics 191: 865-881

Ellegren H, Smeds L, Burri R, Olason PI, Backström N, Kawakami T, Künstner A, Mäkinen H, Nadachowska-

- Brzysja K, Qvarnström A, Uebbing S, Wolf JBW (2012) The genomic landscape of species divergence in Ficedula flycatchers. Nature 491:756-760
- Karlgren A, Gyllenstrand N, Källman T, Sundström JF, Moore D, Lascoux M, Lagercrantz U (2011) Evolution of the PEBP gene family in plants: functional diversification in seed plant evolution. Plant Physiology 156: 1967–1977
- Lagercrantz U, Ryman N (1990) Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. Evolution 44: 38–53
- Parducci L, Jørgensen T, Tollefsrud MM, Elverland E, Alm T, Fontana SL, Bennett KD, Haile J, Matetovici I, Suyama Y, Edwards ME, Andersen K, Rasmussen M, Boessenkool S, Coissac E, Brochmann C, Taberlet P, Houmark-Nielsen M, Krog Larsen N, Orlando L, Gilbert MTP, Kjær KH, Greve Alsos I, Willerslev E (2012) Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. Science 335: 1083-1086
- Schlebusch CM, Skoglund P, Sjödin P, Gattepaille LM, Hernandez D, Jay F, Li S, De Jongh M, Singleton A, Blum MG, Soodyall H, Jakobsson M (2012) Genomic variation in seven Khoe-San groups reveals adaptation and complex African history. Science 338: 374-379
- Skoglund P, Malmström H, Raghavan M, Storå J, Hall P, Willerslev E, Gilbert MT, Götherström A, Jakobsson M (2012) Origins and genetic legacy of Neolithic farmers and hunter-gatherers in Europe. Science 366: 466-469