

令和 4 年 6 月 5 日現在

機関番号：12701

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2021

課題番号：16K07509

研究課題名(和文) 湿潤変動帯の山岳森林域における地-植生構造とその進化的背景

研究課題名(英文) Land-vegetation structure and its evolutionary background of the mountainous forests in the East Asia

研究代表者

酒井 暁子 (Sakai, Akiko)

横浜国立大学・大学院環境情報研究院・教授

研究者番号：20344715

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：南関東の丘陵・山岳地の温帯域の天然林において、代表的な樹木種を対象に、主に地形上の位置と関連する環境傾度上の分布位置や形質を調べ、それらの系統的保守性について解析を行った。集水域全域を対象としたニッチ解析から、一般に植物の成長に好適-不適な傾度上の位置には系統的な保守性があり、一方地表の攪乱傾度上での位置は比較的最近派生的に決まったことが示唆された。谷付近の攪乱地に分布する種群は東アジア固有型の地理的分布傾向を持つ傾向があった。以上のようにマクロスケールでの地形発達や植物進化が、局所的な樹種配列に反映されている実態に迫ることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

一続きの森林の中には多様な樹木が共存する。本課題では、東アジアに特有の地史的・気候的背景によって形成された起伏に富む地域において、各樹種が地形上のどの位置を生息地としているか、その選択は植物の系統進化とどのように関わっているのかを調べた。生物多様性のメカニズムとして、自然林の内部のミクロな構造には長大な時空間スケールでの歴史的プロセスが反映されているとの結果は、気候変動や開発によって失えば取り戻せないことを意味する。

研究成果の概要(英文)：In temperate natural forests of hills and mountains of the southern Kanto region, we investigated the topographical niche and traits of major tree species. Based on analyses for entire catchment areas, trends were detected that the niche positions on the habitat axis as suitable - unsuitable gradient for general plant growth had a phylogenetic signal, while niche positions relating land disturbances were relatively recently derived. Clades distributed in the disturbed areas near valleys tended to have an East Asian endemic geographical distribution. It was suggested that the macro and long-time scale topographical development and plant evolution were reflected in the local and current tree species arrangements on the temperate East Asian forests.

研究分野：植物生態学

キーワード：地形ニッチ 系統的保守性 東アジアモンスーン気候 湿潤変動帯 微地形構造 森林性樹木 系統地理学 生物多様性

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

地形は環境勾配を生じることで植生構造を規定すると理解されてきたが、申請者はこれに加えて地表の安定性の微地形レベルでの局所的差異が影響すると先行研究で明らかにした。しかし起伏に富み浸食作用が卓越する丘陵地や山岳地において、植生の空間配置が決定するメカニズムについては、断片的な事例研究にとどまっていた。地形-植生関係は長大な時間スケールで成立したと考えられるが、地史と植物の系統進化の関係との大スケールでの視点によって微地形スケールでの現象を理解する試みは見当たらなかった。

2. 研究の目的

尾根から谷に向かう地形構造を植物の生息地として捉え直し、これによって各種の分布を地形的特性から定量的に把握する(地形ニッチ)。出現種の系統樹を作成し、地形ニッチがどのように進化してきたのか推定する。形質と分布パターンや系統樹上の位置の関係を総合的に解析する。

3. 研究の方法

(1) 丹沢山地の約 300ha の集水域全域を対象に、格子状に配置したプロットでの毎木調査および DEM による地形調査から、代表的樹種の分布パターンを把握し、また系統解析を行って地形的ニッチの系統的保守性を調べた。

(2) 北半球に広く分布するが東アジアの温帯域でとりわけ多様性が高いカエデ属に注目して研究を行った。秩父山地の西沢溪谷において出現頻度が高い 10 種を対象に、毎木調査および現地や DEM から生息地の地形を評価し、採取した葉などから形質データも得て、同時に解析を行った。またそこから、特に谷の浸食による地表攪乱に適応していると推定された樹種についてさらに詳細な検討を行った。

(3) 房総丘陵の 3.8ha 集水域の全域を対象に行った調査から、抽出した代表的な樹種の分布群について、系統樹上での位置と保守性、およびグローバルスケールでの地理的分布傾向を評価した。

4. 研究成果

(1) 各種が選択している地形的ニッチの歴史的背景を明らかにするために、丹沢山地の 306ha 集水域において出現頻度の高い樹種 28 種を対象に、1) PCA によって地形軸上の分布パターンを把握し、2) そのパターンの系統的保守性を検討した。

地形的ニッチ第 1 軸は、尾根/厚い土/緩い傾斜/高標高 谷/薄い土/急な傾斜/低標高の傾度である(寄与率約 45%)。先行研究も踏まえると、これは主に地表の安定性の違いに対応したニッチ配列であると解釈できる。第 2 軸は、尾根/薄い土/急な傾斜/北向き斜面 谷/厚い土/緩い傾斜/南向き斜面の傾度である(同約 30%)。これは植物にとって一般的に成長に係る資源量の傾度と解釈できる(図 1)。

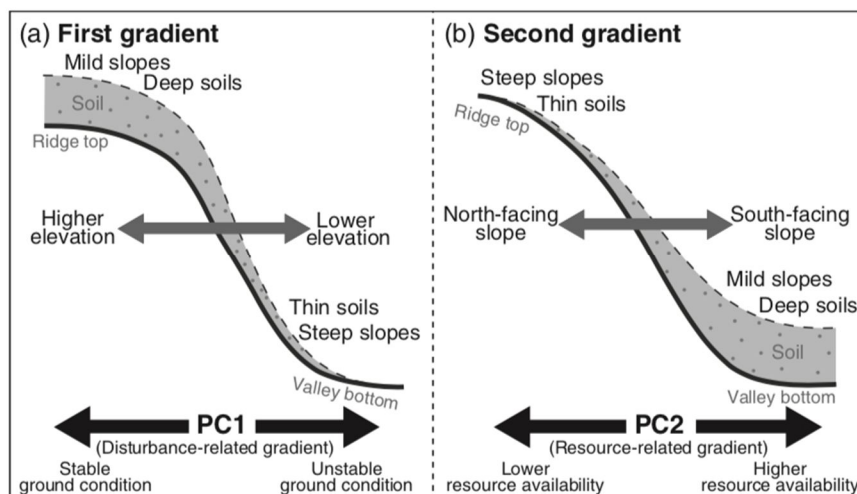


図 1 丹沢集水域での地形構造に対応した樹木ニッチの傾度を示す概念図

系統的距離とニッチの距離との相関関係、および Pagel's λ によって、地形的ニッチ第 2 軸上の位置、および個別の地形要素では土壌厚と斜面方位において、系統シグナルが検出された。

針葉樹およびモクレン科と他の被子植物との関係など比較的上位分類群でのニッチ分化があり、またブナ目の中でブナ科とカバノキ科がこの軸上でニッチを分けている。一方で、地形的ニッチ第1軸には系統的關係性は見られなかった。植物の分布とは独立に地形を評価した結果、この集水域の地形構造は上記のニッチ軸と同様の2軸で説明できることがわかった。山体の削剥過程でどちらも生じ得るが、第1軸の傾度が卓越することは、東アジア沿岸域の活発な地殻変動と多雨気候による河谷浸食の速さに起因すると考えられる。この状況が成立したのは植物の進化史においては比較的最近である。古典的な資源傾度上での保守的なニッチ選択に加え、新しく生じた環境傾度軸上でのニッチ選択が可能となり、不安定な地表への適応と関連する形質が様々な分類群で派生的に進化したことが、複雑で多様な地形-植生構造の形成要因と推察した。

(2) 同一地域内に分布するカエデ属:チドリノキ(節)、アサノハカエデ(節)、イタヤカエデ節(ウラゲエンコウカエデ)、ウリハダカエデ節(ウリハダカエデ、ホソエカエデ、コミネカエデ)、イロハモミジ節(ヒナウチワカエデ、コハウチワカエデ、オオモミジ、ハウチワカエデ)を対象に、生息地の選好性(地形的ニッチ)と形質の關係、およびそれらの進化的關係を調べた。地形的ニッチについて、樹種ごとに分布する場所の地形関連変数(標高、ラブラシアン(尾根-谷指数)、斜面傾斜度、斜面方位、土壌深、地表硬度、岩石被度)を調べ、各中央値およびそれらによる主成分座標値の系統的保存性を Pagel's λ で評価した。その結果、大・小スケールでのラブラシアン、岩石被度、斜面の東西方位、地表硬度のそれぞれが系統的に保存され、全体的な分布傾向を説明する PC 第1軸(44%)も系統的保存の傾向が見られた。つまり近縁種ほど生息環境が似ることが示された。PC2軸(25%)とPC3軸(16%)は系統關係とは無關係であった。分布に関するPC1軸の座標値を説明変数に、形質に関するPC1軸の座標値を目的変数とすると、単回帰でもPGLM(系統距離を考慮した回帰)でも有意となり、地形的ニッチの変化と形質の進化がリンクしていると言えた。古くに分化した種は谷の崩積斜面(急斜面で岩石が目立ち地表が柔らかい)に分布して、葉の裂片数と花弁数が少なく、種子が大きく、傾いた樹幹を持つ傾向にあり、後から分化したクレードでは谷から離れた安定斜面に分布して、前者と対照的な性質を示す傾向にあった。

これらのうち、谷に分布し幹傾斜が大きいとの形質を示したチドリノキの個体群維持機構に注目して調査解析を行った。調査の結果、本種は地表攪乱によって特徴付けられる微地形単位上に分布が限定されること、通常の成長の過程で萌芽幹を生産して次第に幹本数を増やし、加えて地表攪乱による損傷あるいはストレスへの応答として多幹性が強まること等がわかった。既報のフサザクラの対地表攪乱戦略と似ており、地形傾度上における攪乱の卓越した谷の存在が、特異な戦略を持つ樹木ギルドの創出を介して東アジアの森林の生物多様性に貢献しているとの仮説が支持された。

(3) 東アジア沿岸域の丘陵・山岳地では複雑な地形構造が植生を規定し、とりわけ丘陵地では、侵食前線を概ねの境界として、地表が安定的な尾根周辺を中心に分布する種群(以降S群)と地表攪乱が卓越する谷周辺に主に生息する種群(同D群)とで植生が明瞭に分化する傾向が代表者らの先行研究によって知られている。本課題では房総丘陵で微地形上の分布が既知の主要樹種(Sakai and Ohsawa 1994)について、分子系統樹を作成して地形によって規定される生息地の系統的な保守性について解析を行った。その結果、S/D群のどちらに属すかには系統樹の末端付近で保守的傾向があり、これを反映して全体としては弱い系統シグナルが検出された。また種および上位分類群の地理的分布範囲を調べた結果、属・科レベルにおいてD群はS群よりも東アジアに固有な割合が高かった。上記(1)の丹沢山地で行なった先行研究では(Kitagawa et al 2020)、地形ニッチ軸は2種類あり、うち地表の安定性で説明できる優位な軸は、植物史上は比較的新しい地史イベントであるヒマラヤ造山運動に関連した東アジアの地形構造の発達に対応した、派生的なニッチ進化によって生じた軸であると説明した。本研究は地形構造や対象種およびその上位分類群の構成、またニッチの評価方法が異なるが、これと整合的な結果となった。一方で本研究のD群や先行研究のD群該当種には、北半球温帯域に広域分布する属や科の樹種も多く含まれることから、様々な年代・オーダーにおいて獲得した形質を持つ樹種が会合することで、現在の地形構造に対応した植生配列=ニッチ軸が形成されていると解釈した。

< 引用文献 >

SAKAI Akiko and OHSAWA Masahiko (1994) Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. *Ecological Research*, 9: 269-280.

KITAGAWA Ryo, MIMURA Makiko, MORI Akira S. and SAKAI Akiko (2020) Phylogenetic signal in the topographic niche of trees: Current and historical significance of habitat structure on the species arrangement pattern within East Asian rugged forests. *Ecological Research* 35: 613-624.

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 Kitagawa Ryo, Mimura Makiko, Mori Akira S., Sakai Akiko	4. 巻 35
2. 論文標題 Phylogenetic signal in the topographic niche of trees: Current and historical significance of habitat structure on the species arrangement pattern within East Asian rugged forests	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 613 ~ 624
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1440-1703.12110	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 -

〔学会発表〕 計15件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 宮岡伶安・北川涼・酒井暁子
2. 発表標題 東アジア湿潤変動帯の丘陵地微地形構造に対応した植生分化—その進化的背景—
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 酒井暁子・北川 涼・森 章・三村真紀子
2. 発表標題 保守的 / 派生的な地形ニッチ - 丹沢山地における樹種配列の系統シグナル分析より
3. 学会等名 日本生態学会第67回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 近藤博史・酒井暁子
2. 発表標題 日本の山地溪畔林を地形-植生構造、種構成から再考する
3. 学会等名 日本生態学会第67回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 西坂志帆・酒井暁子
2. 発表標題 ブナの開葉フェノロジー：群落内・個体内の葉群高および光環境との関係
3. 学会等名 日本生態学会第67回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 遠藤 慧・酒井暁子
2. 発表標題 西丹沢主要 8 種における、成長・繁殖に伴う地形的ニッチの変化
3. 学会等名 日本生態学会第67回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小倉紗貴子, 酒井暁子
2. 発表標題 種子サイズのばらつきとその適応的意味～コナラ・シラカシの堅果－実生サイズより
3. 学会等名 日本生態学会第67回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 近藤博史、伊澤悠人、中川宏記、酒井暁子
2. 発表標題 遷移後期樹種における標高と競合種の有無に応じた成長・繁殖スケジュールの調整
3. 学会等名 日本生態学会第66回全国大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西坂志帆、酒井暁子
2. 発表標題 多雪地ブナの群落内における個体間・個体内の開葉日の変化と葉群高・葉形質との関係
3. 学会等名 日本生態学会第66回全国大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 NISHIZAKA, Shiho and SAKAI, Akiko
2. 発表標題 Spring leaf phenology of <i>Fagus crenata</i> in snowy region - differences relating to relative height of foliage between and within individuals.
3. 学会等名 11th International Beech Symposium, Italy (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 近藤菜々美、酒井暁子
2. 発表標題 樹木における地形的ニッチ分化と形質保存性の関係；カエデ属に注目して
3. 学会等名 日本生態学会第65回全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 成田晴香、若松伸彦、酒井暁子
2. 発表標題 チドリノキの萌芽；葉群配置戦略の地形依存性
3. 学会等名 日本生態学会第65回全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊澤悠人、近藤博史、酒井暁子
2. 発表標題 標高に伴う成長特性の変化；複数の樹種（シラビソ・オオシラビソ・コメツガ・トウヒ）が混在する場合
3. 学会等名 日本生態学会第65回全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西坂志帆、酒井暁子
2. 発表標題 多雪地におけるブナの開葉フェノロジー：個体・個体内の相対葉群高による違い
3. 学会等名 日本生態学会第65回全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 近藤菜々美，酒井暁子
2. 発表標題 日本産カエデ属における地形的ニッチと形質の進化
3. 学会等名 日本生態学会第64回全国大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Xiaodai XU, Akiko Sakai
2. 発表標題 Effects of urbanization and climate warming on expansion of a temperate palm: along urban-forest gradient
3. 学会等名 日本生態学会第64回全国大会
4. 発表年 2017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
---------	---------