

令和 3 年 6 月 11 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H00797

研究課題名(和文)日本の樹木の多様性は山岳地形により地史的に高く保たれてきたのではないかと

研究課題名(英文)The geohistorical role of mountainous environment causing high diversity of woody plants in Japan

研究代表者

正木 隆 (Masaki, Takashi)

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：60353851

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 31,000,000円

研究成果の概要(和文)：仮説「山岳地域である日本列島では樹木が気温の異なる垂直方向に移動しやすいことで気候変動にともなう樹木種の絶滅が緩和され、高い多様性が地史的に保たれてきた」について、サクラ属の樹木をモデル種として用いて検証した結果、大型哺乳類相は気候が温暖化しても空洞化することなく、高標高域へ種子を散布することで個体群の維持に貢献し、山岳地域における垂直方向の遺伝子流動も遺伝的多様性の維持に貢献することが明らかになった。北米では、日本とは逆に山岳地域で樹木の多様性が低下する傾向があり、日本とは異なるプロセスの存在が示唆された。結論として、提示した新しい仮説をおおむね支持する結果がえられたと言える。

研究成果の学術的意義や社会的意義

日本においては、その急峻な山岳地形とツキノワグマなどの大型動物の存在により、樹木の種子が異なる標高に運ばれやすく、またハナバチを介して花粉が異なる標高間を移動できる。このことにより、気候が温暖化しても樹木の種が絶滅しにくく、また遺伝的多様性が保たれやすくなった。このように、日本の独特な地形環境がその森林の樹木の多様性が高いレベルで維持されることに貢献していること、哺乳類や昆虫がそのプロセスに関わっていることなど、一般の方にも興味をもってもらえる学術的成果が得られたと考えている。また、将来この知見は、気候変動をみずえた森林のより適切な保護区の設定に役立てることができる。

研究成果の概要(英文)：We tested a hypothesis: Montane environments unique to Japan enable tree species to shift their distribution to sites of different temperature via seed dispersal along elevational gradient and have contributed to maintaining higher tree species diversity than in other temperate regions. To test this hypothesis, we used species of *Cerasus* and Asian black bear as an effective disperser of their seeds. Asian black bear did not change their habitat under annual fluctuation of temperature, and was considered to transport *Cerasus* seeds toward higher-elevation sites, probably contributing to persistence of these species under changing climate. Gene flow between different elevation and between congeneric species were detected which could potentially maintain genetic diversity of *Cerasus* species. However, temperate forests of north America showed different patterns of tree species diversity from Japan. We concluded that these results mostly supported the raised hypothesis.

研究分野：森林生態学、造林学

キーワード：生物多様性 温暖化 山岳地形 絶滅回避 サクラ属

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

日本の森林に生育する樹木は1200種とされ、生物多様性の極めて高い東アジアのホットスポットとして位置づけられている。これは、過去に繰り返されてきた気候変動の中で、日本列島では樹木種の絶滅が抑えられてきたことを意味している。本課題の代表者が、やはり代表者を務めた基盤研究(A)25241026(2013~2016年)において、山の斜面に沿った垂直方向の動物による効率的な種子散布が存在することが明らかにされた(Naoe et al. 2016)。水平方向の移動で気温が1℃低下するには北に100km移動する必要があるが、垂直方向であれば上に150m程度移動すれば1℃低下する。このことから、「山岳地域である日本列島では樹木が気温の異なる垂直方向に移動しやすいことで気候変動にともなう樹木種の絶滅が緩和され、高い多様性が地史的に保たれてきた」という新しい仮説を着想した。

2. 研究の目的

上記を踏まえ、本課題では、仮説「山岳地域である日本列島では樹木が気温の異なる垂直方向に移動しやすいことで気候変動にともなう樹木種の絶滅が緩和され、高い多様性が地史的に保たれてきた」を検証することを目的とした。モデル種として用いたのは、サクラ属の樹木である。日本に自生するサクラ属の樹木の種数は10種以上であり、欧米において1~数種であるのと対照的であり、研究対象として好適である。

サクラ属樹木を対象に上記仮説を検証するため、個別の4つの問いを設けた。(1)標高の高い場所に散布された種子は定着できるのだろうか?(2)山岳地域での垂直方向の種子散布と遺伝子流動は水平方向よりも有効だろうか?(3)気候の温暖化にともなう動物の生息域が変化し、種子を長距離散布する動物相が空洞化してしまうことはないのだろうか?(4)日本以外の温帯域でも山岳地域では森林の樹木の多様性は高いか?これらの4つの問いに答えることを研究の直接的な目的とし、それをもとに上記仮説を包括的に検証することを最終的な目的とした。

3. 研究の方法

(1)の問いについては、地形の比較的平坦な北茨城の小川試験地(Masaki et al. 2015)においてカスミザクラの当年生実生のマーキング・生存過程を調査した。また、過去30年間のモニタリングデータからカスミザクラの当年生実生のデータおよび当年生実生を含む全生活史にわたる個体の成長・生存データを抽出した。同様の調査を、地形の急峻な焼石岳山麓のカヌマ沢試験地(Suzuki et al. 2002)においてウワミズザクラを対象に実施した。当年生実生の調査結果にもとづき、30年間のカスミザクラとウワミズザクラの新規出現数・生存数と気候変化との関係を解析した。また、全生活史のデータから個体群動態パラメータを推定し、個体群全体の増減を推定した。

(2)の問いについては、まず、種子散布者のツキノワグマが生息する、あるいは生息しない山域において、核および葉緑体の遺伝子標識を用いて、ヤマザクラ、カスミザクラ、ウワミズザクラの空間遺伝構造を解明し、花粉と種子による遺伝子流動を推定した(Nagamitsu et al. 2019)。次に、水平と垂直方向の遺伝子流動を推定するため、低標高に分布するカスミザクラと高標高に分布するオオヤマザクラの分布境界周辺で成木、種子、稚樹の遺伝子型を決定し、花粉と種子による標高間の遺伝子流動を推定した(Tochigi et al. 2021)。

(3)の問いについては、既存のツキノワグマの追跡情報を解析して、気温の変化に伴う活動の変化を解析した。具体的には、足尾・日光山地におけるツキノワグマの移動・滞在履歴と気温のデータから、気温変化に対する標高移動や植生選択等の熱回避行動を分析した。また、結実モニタリングデータ(Nakajima et al. 2015)を解析し、ツキノワグマの主要な餌資源となるブナ科の結実の豊凶の標高方向の構造の有無(たとえば高標高で結実していない年でも低標高域では結実しているようなパターンがあるかないか)を分析した。

(4)の問いについては、日本国内外の温帯林の多様性情報および地形情報を収集してメタ解析を行ない、両者の関係性を明らかにした。

4. 研究成果

(1)標高の高い場所に散布された種子は定着できるのだろうか?

北茨城の小川試験地における1990年以降約30年間のデータから、カスミザクラとウワミズザクラの加入・生存と気候変化との関係を解析した。この30年間は気温が上昇傾向にあり、中間地点の2005年の前後で比較すると、5~9月の平均気温は前半の15年間の18.4~21.2(平均20.0)から後半の15年間の20.0~21.5(平均20.8)に上昇した。前半期から後半期にかけて、カスミザクラの結実数は増加傾向を示したが、当年実生の出現・生存数は減少傾向にあった。この傾向はウワミズザクラ及び地形の急峻な焼石岳山麓のカヌマ沢試験地のウワミズザクラでも同様に観測された。このことから、近年の気温上昇(標高に置き換えると低標高へのシフト)はサクラ類の個体群の維持に不利に作用し、気温下降(高標高へのシフト)は有利に作用すると考えられた。

そこで全生活史を通じた個体群動態パラメータ(図1)をベースに、実生の出現数と生存率だけを操作したシミュレーションを行い、分布空白地に毎年1個の種子が散布によって移入してくると仮定した場合の100年後の個体数を予測した。その結果、2005年以前のパラメータを用いた予測値(94.9個体)は、2005年以降のパラメータを用いた予測値(15.2個体)の6.2倍となった。この結果から、場所が離れても気候条件があまり変化しない平坦な地形環境と比べ、大型哺乳類の種子散布によって相対的に気温が低い高標高域に定着する機会が与えられる山岳地域では、サクラ属は気候の温暖化による個体群への負の影響をより回避しやすいと考えられた。

以上のとおり、(1)の問いについては肯定する結果が得られ、本課題の仮説を支持するものであった。

(2)山岳地域での垂直方向の種子散布と遺伝子流動は水平方向よりも有効だろうか？

地形の平坦な北茨城に約10kmの調査ルートを設置し、カスミザクラを対象に両性遺伝する核と母性遺伝する葉緑体の空間遺伝構造を解析した。その結果、花粉と種子の散布による遺伝子流動が空間的に限られていることが明らかになった。北茨城は種子を長距離散布するツキノワグマがいないこともあり、水平方向の遺伝子流動が制限された可能性が考えられた。

一方、地形が急峻な足尾では、高標高にオヤマザクラ、低標高にカスミザクラが分布し、それぞれの種の開花期が標高によってずれる一方、両種の開花期は標高間で重複した(図2)。また、両種の雑種は中間的な標高に分布した(図2)。花粉の垂直散布による遺伝子流動と種子の垂直散布による遺伝子流動を推定した結果、前者についてはカスミザクラの花粉が低標高から高標高に向けて散布されている傾向が検出され、後者については、カスミザクラの種子が高標高から低標高へ、オヤマザクラの種子が高標高から低標高に散布されている傾向が検出された。その背景には、前述の標高により生じる開花・結実フェノロジーのずれがあるものと考えられた。さらに、核マイクロサテライトを用いた分析や訪花昆虫の調査から、異なる標高間の種間送粉、同標高での雑種との戻し交雑、雑種に対する弱い淘汰によって中間標高の交雑帯が維持されており、遺伝子浸透によってサクラ2種の遺伝的多様性が維持されていることが示唆された。

このように近縁のサクラ属が山岳地域で標高を分けて生育することで、雑種形成を通じた遺伝子流動によって遺伝的多様性が保たれることを示す結果が得られた。したがって、山岳地域においては、垂直方向の種子散布と遺伝子流動が樹木種の絶滅を緩和する効果があると考えられた。

以上のとおり、(2)の問いについては肯定する結果が得られ、本課題の仮説を支持するものであった。

(3)気候の温暖化にともなって動物の生息域が変化し、種子を長距離散布する動物相が空洞化してしまうことはないのだろうか？

日光・足尾山地における調査で、のべ約80頭のツキノワグマの測位点に植生と気温のデータを関連付け、測位時の生息地および活動状態(移動、採食、休息)を推定した。その結果、夏に生息地選択と行動に対する気温の効果が検出された。夏は、気温上昇とともに草地の選択性が低下し、広葉樹林の選択性が増加した。選択性が切り替わる気温の閾値は25と推定された。

また、奥多摩でのべ20頭分の行動を解析した。奥多摩ではツキノワグマ行動圏内の生息地バリエーションが小さかったため、生息地選択よりも行動パターンに焦点を当てて分析した。その結果、長距離を短時間で移動する行動パターンと直径数km以内の範囲を長時間探索して回る行動パターンの組み合わせとなっていることが示された。とくにブナ科樹木の結実が凶作だった年には、オスの探索範囲が直径10km以上の範囲に広がる傾向があった。また、気温の高い夏季には狭い範囲での探索行動が多く認められた。

以上の結果を踏まえ、奥多摩と足尾でツキノワグマの行動の季節変化を熱回避行動の観点から解析した。その結果、ツキノワグマは、夏には森林を利用することで熱を回避し、回避先において朝は休息行動、昼は採食行動をとっていることが明らかになった。さらに、足尾・日光山地におけるツキノワグマの行動と気温のデータを、標高移動や植生選択等の熱回避行動の観点から

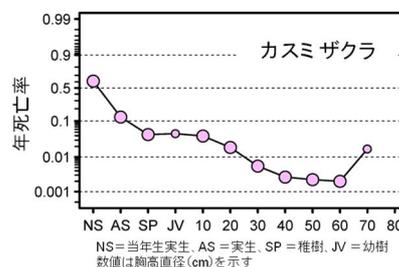


図1 北茨城の試験地のデータ(2005年よりも前)から推定したカスミザクラの生活史ステージごとの死亡率(ロジット軸で表示)。このほかにステージごとの成長率も推定し、予測計算に用いた。Masaki et al. 2021 参照。

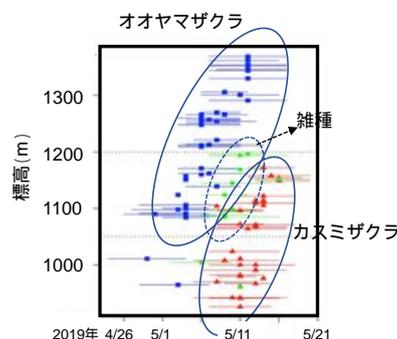


図2 日光・足尾周辺のおヤマザクラ、カスミザクラ、両種の雑種の分布標高と開花時期。オヤマザクラは高標高域に、カスミザクラは低標高域に、両種の雑種は中間標高域に分布する。同じ標高帯では両種の開花時期は重ならないが、異なる標高間では開花が重複し、花粉を通じた遺伝子流動が種間で発生して雑種が形成される。

ら詳しく分析した結果、夏の朝から昼にかけて滞在する植生を草地から広葉樹林へと変える熱回避行動が認められたが、気温の変化に伴う標高移動は確認されなかった。

哺乳類は一般的に、夏季には気温が高い場所から相対的に気温が低い場所に移動する行動があるが、本研究の結果、ツキノワグマの場合は、より涼しい遠隔の地域に移住するよりも、現在生息する地域内の涼しい場所（林内など）を選択する行動を示すことが明らかになった。したがって、気候の変化に対してツキノワグマが生息域を大きく変えるとは考えにくく、種子を長距離で散布する大型動物相が気候の温暖化にともなって空洞化する可能性は低いと考えられた。

また、ブナ科の結実の豊凶の標高方向の構造は検出されなかった。このことは結実が全体的に豊富な年は低標高から高標高まで結実木が分布し、結実が全体的に少ない年は標高によらず少ないことを示している。一方、水平方向には距離スケール5km程度の構造がみられた。これは、あるエリアで結実が少なくても、そこから5km以上離れば結実木の多いエリアが存在することを意味しており、上述した全体的な凶作年におけるツキノワグマの探索行動の水平的な拡大を裏付けるものであった。

以上のとおり、(3)の問いについては、気候の温暖化にともなう散布者の空洞化の可能性を否定する結果が得られ、本課題の仮説を支持するものであった。

(4) 日本以外の温帯域でも山岳地域では森林の樹木の多様性は高いか？

米国のインベントリーデータ (FIADB Database, US Forest Service) と日本の森林生態系多様性基礎調査のデータを比較分析した。米国のデータはDBH12.7cm以上の樹木を対象とした672m²の円形プロット51,934箇所、日本のデータはDBH5cm以上の樹木を対象とした400m²の円形プロット13,140箇所を調査したものである。任意の地点の樹木種数とそこから半径10km圏内の標高差の関係を調べたところ、日本では両者の間に特段の傾向は見られなかったが、米国では、10km圏内の標高差が大きいほど種数が低下する傾向がみられた。このように、北米では日本と異なり、標高差の大きい山岳地域で樹木の多様性が低下する傾向がみられた。

以上のとおり、(4)の問いについては否定的な結果が得られた。少なくとも北米の温帯域では山岳地形が現在の樹木の高い多様性に貢献しているとは考えにくい。前述の(2)の問いへの回答において、垂直的方向の種子散布と遺伝子流動を通じてサクラ属樹木の個体群や遺伝的多様性が維持される機構を示したが、これは、そもそも多様なサクラ属樹木が存在する場合に、山岳地形によってその多様性が維持されやすいことを示唆するものである。しかし、本研究の結果は、米国の山岳地域では出発点となるべき樹木の多様性がそもそも低いことを示している。地域の樹木の多様性は、その形成の元となったソースの部分と、形成された多様性が維持されるプロセスの部分の2つの観点からとらえることができるが、本研究の結果は、山岳地形が後者の部分に寄与していることを示しているのかもしれない。

(5) 総括

以上のように本研究で提示した仮説「山岳地域である日本列島では樹木が気温の異なる垂直方向に移動しやすいことで気候変動にともなう樹木種の絶滅が緩和され、高い多様性が地史的に保たれてきた」を多角的な視点から検証した結果、この仮説をおおむね支持する結果がえられた。一方で、大陸間でのパターンの差など、本研究では解明しきれなかった部分もある。それらについては今後の研究課題である。

<引用文献>

Masaki T, Hata S, Ide Y. 2015. Heterogeneity in soil water and light environments and dispersal limitation: what facilitates tree species coexistence in a temperate forest? *Plant Biology*, 17:449-458. <https://doi.org/10.1111/plb.12253>

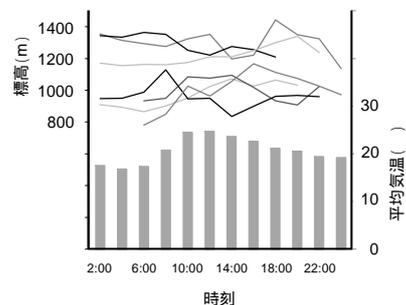


図3 8月第1週の日光・足尾地域の平均気温の時間変化と、あるツキノワグマが滞在した標高の変化の1例。棒グラフは7日間の時間帯ごとの平均気温を示し、折れ線グラフは個体ごとの1日ごとの滞在した標高の変化を示した。暑い日中に高標高に移動する傾向は見られなかった。

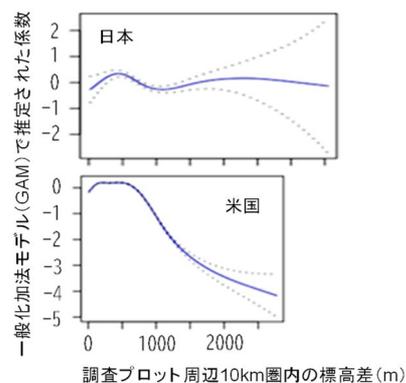


図4 山岳地形の指標として10km圏内の標高差を用い、プロット内の種数にGAMを当てはめた結果。日本と異なり、米国では周辺の標高差が大きいプロットでは種数が大きく低下する。

- Masaki T, Shibata M, Nakashizuka T, Tanaka H. 2021. Annual mortality and growth index for 17 tree species across entire size classes in the Ogawa Forest Reserve, an old-growth deciduous forest, central Japan. Dryad Dataset, <https://doi.org/10.5061/dryad.mpg4f4r05>
- Nagamitsu T, Shuri K, Kikuchi S, Koike S, Naoe S, & Masaki T (2019). Multiscale spatial genetic structure within and between populations of wild cherry trees in nuclear genotypes and chloroplast haplotypes. *Ecology and Evolution* 9: 11266-11276. <https://doi.org/10.1002/ece3.5628>
- Nakajima A, Masaki T, Koike S, Yamazaki K, Kaji K. 2015. Estimation of tree crop size across multiple taxa: generalization of a visual survey method. *Open Journal of Forestry* 5:651-661. <https://doi.org/10.4236/ojf.2015.57057>
- Naoe S, Tayasu I, Sakai Y, Masaki T, Kobayashi K, Nakajima A, Sato Y, Yamazaki K, Kiyokawa H, Koike S. 2016. Mountain climbing bears save cherry species from global warming by their vertical seed dispersal. *Current Biology* 26: R315–R316. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.002>
- Suzuki W, Osumi K, Masaki T, Takahashi K, Daimaru H, Hoshizaki K. 2002. Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. *Forest Ecology and Management* 157: 285-301. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00667-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00667-8)
- Tochigi K, Shuri K, Kikuchi S, Naoe S, Koike S, & Nagamitsu T (2021). Phenological shift along an elevational gradient and dispersal of pollen and seeds maintain a hybrid zone between two cherry tree species. *Plant Species Biology* 36: 230-245. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12311>

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計23件（うち査読付論文 21件／うち国際共著 5件／うちオープンアクセス 15件）

1. 著者名 Nagamitsu Teruyoshi, Shuri Kato, Kikuchi Satoshi, Koike Shinsuke, Naoe Shoji, Masaki Takashi	4. 巻 9
2. 論文標題 Multiscale spatial genetic structure within and between populations of wild cherry trees in nuclear genotypes and chloroplast haplotypes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 11266 ~ 11276
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.5628	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 Koike Shinsuke, Masaki Takashi	4. 巻 34
2. 論文標題 Characteristics of fruits consumed by mammalian frugivores in Japanese temperate forest	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 246 ~ 254
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.1057	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 Furusaka Shino, Tochigi Kahoko, Yamazaki Koji, Naganuma Tomoko, Inagaki Akino, Koike Shinsuke	4. 巻 10
2. 論文標題 Estimating the seasonal energy balance in Asian black bears and associated factors	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecosphere	6. 最初と最後の頁 e02891
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecs2.2891	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 Naoe Shoji, Tayasu Ichiro, Sakai Yoichiro, Masaki Takashi, Kobayashi Kazuki, Nakajima Akiko, Sato Yoshikazu, Yamazaki Koji, Kiyokawa Hiroki, Koike Shinsuke	4. 巻 9
2. 論文標題 Downhill seed dispersal by temperate mammals: a potential threat to plant escape from global warming	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 14932
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-51376-6	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 Masaki Takashi, Nakashizuka Tohru, Niiyama Kaoru, Tanaka Hiroshi, Iida Shigeo, Bullock James M., Naoe Shoji	4. 巻 128
2. 論文標題 Impact of the spatial uncertainty of seed dispersal on tree colonization dynamics in a temperate forest	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Oikos	6. 最初と最後の頁 1816 ~ 1828
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/oik.06236	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 該当する

1. 著者名 Osugi Shigeru, Trentin Bruna Elisa, Koike Shinsuke	4. 巻 97
2. 論文標題 Impact of wild boars on the feeding behavior of smaller frugivorous mammals	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Mammalian Biology	6. 最初と最後の頁 22 ~ 27
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.mambio.2019.03.013	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 該当する

1. 著者名 Inagaki Akino, Allen Maximilian L., Maruyama Tetsuya, Yamazaki Koji, Tochigi Kahoko, Naganuma Tomoko, Koike Shinsuke	4. 巻 10
2. 論文標題 Vertebrate scavenger guild composition and utilization of carrion in an East Asian temperate forest	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 1223 ~ 1232
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.5976	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 該当する

1. 著者名 Umemura Y., Koike S., Kozakai C., Yamazaki K., Nemoto Y., Nakajima A., Kohri M., Abe S., Masaki T., Kaji K.	4. 巻 82
2. 論文標題 Using a novel method of potential available energy to determine masting condition influence on sex-specific habitat selection by Asiatic black bears	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Mammalia	6. 最初と最後の頁 288 ~ 297
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1515/mammalia-2015-0172	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 Nakajima A., Koike S., Yamazaki K., Kozakai C., Nemoto Y., Masaki T., Kaji K.	4. 巻 43
2. 論文標題 Feeding Habits of Asian Black Bears (<i>Ursus thibetanus</i>) in Relation to the Abundance and Timing of Fruiting in 13 Tree Species	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Mammal Study	6. 最初と最後の頁 167 ~ 178
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3106/ms2017-0032	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 Tochigi K., Masaki T., Nakajima A., Yamazaki K., Inagaki A., Koike S.	4. 巻 305
2. 論文標題 Detection of arboreal feeding signs by Asiatic black bears: effects of hard mast production at individual tree and regional scales	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Zoology	6. 最初と最後の頁 223 ~ 231
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jzo.12564	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 Naoe S., Masaki T., Sakai S.	4. 巻 105
2. 論文標題 Effects of temporal variation in community-level fruit abundance on seed dispersal by birds across woody species	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 American Journal of Botany	6. 最初と最後の頁 1792 ~ 1801
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajb2.1173	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 根本 唯、小坂井 千夏、山崎 晃司、小池 伸介、正木 隆、梶 光一	4. 巻 58
2. 論文標題 ツキノワグマの秋期における堅果樹種および人為景観に対する選択の個体差と性差	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 哺乳類科学	6. 最初と最後の頁 205 ~ 219
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11238/mammalianscience.58.205	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 Koike S., Masaki T.	4. 巻 34
2. 論文標題 Characteristics of fruits consumed by mammalian frugivores in Japanese temperate forest	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 246 ~ 254
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.1057	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 Tochigi K., Aoki Y., Maruyama T., Yamazaki K., Kozakai C., Naganuma T., Inagaki A., Masaki T., Koike S.	4. 巻 14
2. 論文標題 Does hard mast production affect patterns of cementum annuli formation in premolar teeth of Asian black bears (<i>Ursus thibetanus</i>)?	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0211561
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0211561	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 直江 将司	4. 巻 85
2. 論文標題 動物がタネをまいて森をうごかす-特に地球温暖化が進むなかで果たす役割に注目して-	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 森林科学	6. 最初と最後の頁 34 ~ 37
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11519/jjsk.85.0_34	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 -

1. 著者名 NAGAMITSU TERUYOSHI, SUZUKI MIKI F., MINE SHOTARO, TAKI HISATOMO, SHURI KATO, KIKUCHI SATOSHI, MASAKI TAKASHI	4. 巻 43
2. 論文標題 Effects of forest loss and fragmentation on pollen diets and provision mass of the mason bee, <i>Osmia cornifrons</i> , in central Japan	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Ecological Entomology	6. 最初と最後の頁 245 ~ 254
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/een.12494	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 該当する

1. 著者名 直江将司	4. 巻 37
2. 論文標題 花咲かクマさん温暖化から野生のサクラを守る	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 季刊森林総研	6. 最初と最後の頁 10-11
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 オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Masaki T., Shibata M., Nakashizuka T., Tanaka H.	4. 巻 in press
2. 論文標題 Interspecific variation in mortality and growth and changes in their relationship with size class in an old-growth temperate forest	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.7720	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 Tochigi Kahoko, Shuri Kato, Kikuchi Satoshi, Naoe Shoji, Koike Shinsuke, Nagamitsu Teruyoshi	4. 巻 36
2. 論文標題 Phenological shift along an elevational gradient and dispersal of pollen and seeds maintain a hybrid zone between two cherry tree species	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Species Biology	6. 最初と最後の頁 230 ~ 245
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1442-1984.12311	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 Kikuchi Satoshi, Osone Yoko	4. 巻 127
2. 論文標題 Subspecies divergence and pronounced phylogenetic incongruence in the East-Asia-endemic shrub <i>Magnolia sieboldii</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Annals of Botany	6. 最初と最後の頁 75 ~ 90
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/aob/mcaa174	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 Osugi Shigeru, Trentin Bruna Elisa, Koike Shinsuke	4. 巻 106
2. 論文標題 What determines the seedling viability of different tree species in raccoon dog latrines?	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Acta Oecologica	6. 最初と最後の頁 103604 ~ 103604
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.actao.2020.103604	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 該当する

1. 著者名 Masaki Takashi, Tanaka Nobuyuki, Yagihashi Tsutomu, Ogawa Mifuyu, Tanaka Hiroshi, Sugita Hisashi, Sato Tamotsu, Nagaike Takuo	4. 巻 26
2. 論文標題 Dynamics of dwarf bamboo populations and tree regeneration over 40 years in a clear-cut beech forest: effects of advance weeding and herbicide application	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 43 ~ 53
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/13416979.2020.1847376	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 Masaki Takashi, Abe Shin, Naoe Shoji, Koike Shinsuke, Nakajima Ami, Nemoto Yui, Yamazaki Koji	4. 巻 25
2. 論文標題 Horizontal and elevational patterns of masting across multiple species in a steep montane landscape from the perspective of forest mammal management	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 92 ~ 100
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/13416979.2020.1744231	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 6件)

1. 発表者名 永光輝義
2. 発表標題 Multi-scale spatial genetic structure within and between populations of wild cherry trees in nuclear genotypes and chloroplast haplotypes
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 直江将司
2. 発表標題 Various effects of fruiting phenology on seed dispersal pattern through animal behaviour
3. 学会等名 7th Frugivores and Seed Dispersal Symposium (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 直江将司、陀安一郎
2. 発表標題 Do mountain-climbing mammals protect plants from global warming by their vertical seed dispersal?
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合2019年大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tochigi Kahoko, Steyaert S, Naganuma Tomoko, Yamazaki Koji, Koike Shinsuke
2. 発表標題 Difference of deposition site quality among frugivorous mammals in vertebrate seed dispersal
3. 学会等名 7th Frugivores and Seed Dispersal Symposium (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 栃木香帆子、沼知子、山崎晃司、小池伸介
2. 発表標題 果実食哺乳類による種子散布環境の質的評価
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 小池伸介、岩崎正、栃木香帆子、長沼知子、稲垣亜希乃、山崎晃司
2. 発表標題 気温変化に対するツキノワグマの環境選択と活動状態の変化
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 永光輝義
2. 発表標題 日本中央部におけるマメコバチの花粉源と貯食量に広葉樹林の喪失と断片化が与える効果
3. 学会等名 個体群生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kikuchi S
2. 発表標題 Divergence and secondary introgression between two subspecies of <i>Magnolia sieboldii</i>
3. 学会等名 The 2nd International Academic Conference on the Formation Mechanism of Plant Diversity and Conservation of Endangered Plants in East Asia (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tochigi K., Yamazaki K., Kozakai C., Naganuma T., Koike S
2. 発表標題 Impact of beechnut masting on reproductive success of Asian black bear
3. 学会等名 26th International Association for Bear Research and Management (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Koike S., Iwasaki T., Kozakai C., Yamazaki K., Naganuma T., Inagaki A., Tochigi K., Myojo H
2. 発表標題 Behavior and activity patterns of Asian black bears before den entry
3. 学会等名 26th International Association for Bear Research and Management (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小池 伸介、正木隆
2. 発表標題 日本の温帯林における哺乳類各種が採食する果実の特徴
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 直江将司・小池伸介・陀安一郎・加藤珠理・菊地賢・永光輝義・網本良啓・長沼知子・正木隆
2. 発表標題 標高方向の種子散布は山系によって異なるか：動物散布樹木サクラ類での検証
3. 学会等名 日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 永光輝義
2. 発表標題 標高による季節性のずれと花粉と種子の垂直散布がもたらすサクラ交雑帯の維持機構
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 小池伸介・岩崎正・長沼知子・稲垣亜希乃・栃木香帆子・山崎晃司
2. 発表標題 ツキノワグマの環境選択と活動状態に気温変化が与える影響
3. 学会等名 第68回日本生態学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Takashi Masaki, Shinsuke Koike, Koji Yamazaki
2. 発表標題 Horizontal and elevational patterns of masting across major tree species in a steep montane forested landscape and their effects on movement of Asian black bear
3. 学会等名 2020 ESA Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 小池伸介、澤井俊彦	4. 発行年 2020年
2. 出版社 文一総合出版	5. 総ページ数 128
3. 書名 ツキノワグマのすべて	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>樹木の種子は意外と遠くに届かない https://www.ffpri.affrc.go.jp/research/saizensen/2020/20200313-01.html 秋のドングリがクマの一年を支える～エネルギー収支から見たツキノワグマの食いだめ戦略～ https://www.tuat.ac.jp/outline/disclosure/pressrelease/2019/20191017_01.html 森の掃除屋さん～シカの死体に群がる動物たち～ https://www.tuat.ac.jp/outline/disclosure/pressrelease/2019/20200311_01.html クマたちの種まきは、温暖化からサルナシが避難することを妨げる https://www.chikyu.ac.jp/publicity/news/2019/1218.html 鳥の種まき追跡！-3年間の大規模調査で探る、森の果実の量と種のゆくえ https://academist-cf.com/journal/?p=10071 森の果実の豊凶が鳥のタネまきを左右する 動物による種子散布メカニズムの一端を解明 https://www.ffpri.affrc.go.jp/press/2018/20181015/index.html ツキノワグマは木を見て森も見ていた～クマが木に登ってドングリを食べる条件～ https://www.ffpri.affrc.go.jp/press/2018/20180607/index.html 動物のフンと森のウン命 https://www.youtube.com/watch?v=Br2nzGSukK8 高嶺の花とのデートは年に1度だけ https://www.youtube.com/watch?v=BJ1eS-CS5vE 一度ササ原になるとなかなか森には戻らない～皆伐されたブナ林を約40年間モニタリング調査～ https://www.ffpri.affrc.go.jp/press/2021/20210204/index.html</p>

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
研究分担者	柴田 銃江 (Shibata Mitsue) (10343807)	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 (82105)	
研究分担者	菊地 賢 (Kikuchi Satoshi) (10353658)	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 (82105)	
研究分担者	永光 輝義 (Nagamitsu Teruyoshi) (30353791)	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 (82105)	
研究分担者	小池 伸介 (Koike Shinsuke) (40514865)	東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・准教授 (12605)	
研究分担者	直江 将司 (Naoe Shoji) (80732247)	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 (82105)	
研究分担者	加藤 珠理 (Kato Shuri) (90467217)	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 (82105)	
研究分担者	北川 涼 (Kitagawa Ryo) (70868067)	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 (82105)	

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
---------	---------