

令和 4 年 5 月 27 日現在

機関番号：82105

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H05031

研究課題名(和文) 植物は温暖化から逃れられるのか：標高方向の種子散布による評価

研究課題名(英文) Can trees escape global warming by migrating towards colder areas?

研究代表者

直江 将司(Naoe, Shoji)

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：80732247

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 18,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では「結実期によって動物が高標高あるいは低標高へ種子散布するかが決まる」という仮説を支持する結果が得られた。周食散布について、鳥獣によって春夏結実植物では高標高へ、秋冬結実植物では低標高へ種子散布されることを示した。夏から秋の端境期に結実する植物では、特定の標高へ偏った種子散布が確認されない場合が見られた。種子散布距離の絶対値は行動圏の大きい動物ほど大きかった。貯食散布について、カラス科鳥類によって秋冬結実植物では低標高へ種子散布されることを示した。文献調査では、統計的に有意ではないものの春夏結実植物では秋冬結実植物よりも高標高へ分布を移動している傾向があることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、周食散布植物また貯食散布植物において「植物の結実期によって、動物の垂直散布の方向(種子が山を登るか下りるか)が決まる」という仮説を支持する結果を得ることができた。また近年の植物の垂直分布変化には動物による種子散布の偏りが影響している可能性が示唆された。温帯において周食散布植物及び貯食散布植物の多くは秋冬結実であり、これらの植物は温暖化に対応して気温の低い高標高の場所へ移動することが容易ではないかもしれない。これらの成果は、温暖化が進む中で動物散布植物が移動分散によってどのように分布を変化させていくのかの予測に貢献するものである。

研究成果の概要(英文)：In this study, we obtained results that support the hypothesis that "the fruiting timing determines whether animals disperse seeds toward higher or lower altitudes." In endozoochory, birds and mammals dispersed seeds of spring-summer fruiting plants toward higher altitudes, they dispersed seeds of autumn-winter fruiting plants toward lower altitudes. As for plants that produce seeds between summer and autumn, obvious vertical seed dispersal was not observed. The absolute seed dispersal distance was larger for animals with larger home ranges. In synzoochory, corvids dispersed seeds of autumn fruiting plants toward lower altitudes. Literature surveys have shown that the distributions of spring-summer fruiting plants tend to move toward higher altitudes compared to autumn-winter fruiting plants, although not statistically significant.

研究分野：森林生態学

キーワード：種子散布 温暖化 サクラ 鳥類 哺乳類 垂直散布 動物散布 ハイマツ

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

今日では地球温暖化が急激に進んでおり、植物、特に森林を構成する樹木の応答が大きく注目されている。生物が温暖化から逃れる最も簡単で有力な手段は気温の低い高緯度、高標高へ移動することである。固着性の植物が温暖化から逃れて移動できるか判断する上では、動物や風などによって種子が高緯度・高標高にどれだけ散布されているか評価する必要がある。急激な温暖化から逃れるには、緯度方向よりも標高方向の種子散布がはるかに効率的・現実的である。例えば気温が1低い場所に移動するには、緯度方向では100km北上する必要があるが、標高方向では150m登るだけで良い(気温減率)。しかし垂直散布を評価するには、山に無数にある木から散布種子の親木を見つける必要があるなど非現実的な労力が必要であった。そのため垂直散布は一度も評価されてこなかった。

申請者を中心とした研究グループは、垂直散布を評価する方法を世界で初めて開発した。申請者らは、標高が高いほど生産された種子の酸素安定同位体比が小さくなることを発見し、この関係を利用して散布種子の親木の標高の推定に成功した。そして、「散布種子の標高」から「親木の標高」を差し引くことで、垂直散布距離(種子の移動した標高差)を求めることを可能にした。本手法を初夏に結実する野生の桜カスミザクラに適用したところ、ツキノワグマによって平均307m、テンによって平均193m高標高へ種子散布されていることが明らかになった。気温減率で換算すると、ツキノワグマは2、テンは1.3寒い場所にカスミザクラを移動させており、温暖化から逃れるのに十分な距離であると考えられた。

哺乳類による種子散布が高標高に偏っていた原因の究明は、一般に植物が温暖化から逃れられるか考える上で重要である。申請者は、(1)温帯では春夏の植物フェノロジー(開葉や結実)が山麓から山頂に向かって進むこと、(2)対象哺乳類が高標高にあるサクラ果実ほど遅い時期に食べていたことから、哺乳類がエサとなる果実や若葉のフェノロジーを追いかけて山を登り、その途中で糞をしたことが原因と考察した。この考えは、春夏に結実する動物散布植物では、高標高に散布されることで温暖化から逃れられることを示唆している。一方、秋冬のフェノロジーは紅葉で明らかのように山頂から山麓に向かって進む。もし動物がフェノロジーを追って山を下りるのであれば、秋冬に結実する植物の種子は低標高に散布されるだろう。ツキノワグマや多くの鳥類が秋冬に山を下りることもこの可能性を示唆している。種子が気温の高い低標高に散布される場合、植物が温暖化から逃れることは全く不可能である。以上から、温帯では結実期によって動物の種子散布の方向が決まり、温暖化から逃れられるかが決まるという仮説を着想した。

2. 研究の目的

本研究の目的は、(1)動物による標高方向の種子散布を定量評価し、(2)種子散布が温暖化条件下で植物の分布変化に果たす役割を明らかにすることである。

地球温暖化が進行するなか、植物は種子散布によって気温の低い高標高・高緯度に移動する必要がある。しかし、標高方向の種子散布(以下、垂直散布)の実態はほとんど未解明である。特に動物散布は動物の行動によって種子散布が決定されるため、予測が困難である。本研究では、申請者らが開発した垂直散布の評価手法を温帯の代表的な動物散布システムに適用し、「植物の結実期によって、動物の垂直散布の方向(種子が山を登るか下りるか)が決まる」という仮説を検証する。さらに、この仮説を用いて近年の植物の垂直分布変化の説明を試みる。

3. 研究の方法

結実期によって垂直散布の方向が決定されるという仮説を検証するため、温帯で代表的な動物散布システムを用いて、春夏・秋冬結実植物の垂直散布を比較評価する。さらに、文献を利用して植物の垂直分布の時系列変化と垂直散布との対応関係を評価することで、垂直散布が実際の植物の分布変化を駆動しているかまでを明らかにする。具体的には、以下の3点を実施する。

研究1. 周食散布における検証 鳥類・哺乳類を対象に結実期と垂直散布の方向の関係を明らかにする。動物がエサ植物のフェノロジーを追いかけて移動するのであれば、春夏結実では高標高、秋冬結実では低標高に種子が散布されると予想される。また、行動圏が大きい大型動物ほど、種子散布距離が長いと予想される。

研究2. 貯食散布における検証 カラス科鳥類を対象に結実期と垂直散布の方向の関係を明らかにする。鳥類の貯食場所がフェノロジーに伴い変化すれば、周食散布と同様な結果が予想される。

研究3. 垂直散布と垂直分布変化の関係評価 実生・稚樹の垂直分布の時系列変化を調べた論文を収集し、結実期と垂直分布変化の関係をメタ解析する。温暖化によって植物の生息適地は高標高に移動しつつあるため、春夏結実植物の種子が高標高に散布されていれば、実生や稚樹の垂直分布は過去に比べて高標高に移動していると予想される。

4. 研究成果

周食散布(研究1)について、関東山地・足尾山地・阿武隈高地において果実食哺乳類および鳥類によ

って春夏結実植物（カスミザクラ）では高標高へ、秋冬結実植物（サルナシ）では低標高へ種子散布されることを示した。一方で、夏から秋の端境期に結実する植物（ウワミズザクラ）では、特定の標高へ偏った種子散布は確認されなかった。これらの結果は、結実期によって垂直散布の方向が決定されるという仮説を支持している。一連の結果は動物相や地形の異なる山系間で共通して確認されたため、ある程度一般的な事象であると考えられる。ただし岩手山での予備的な調査では哺乳類はウワミズザクラを高標高へ散布していることが示唆された。岩手山は上記の3つの山系と異なり多雪で、また調査範囲に高山帯（ハイマツ帯）、亜高山帯を含んでおり、植生の違いによって哺乳類の採食行動が異なっているのかもしれない。また、種子散布距離の絶対値は行動圏の大きい哺乳類ほど大きいことが明らかになった。

貯食散布（研究2）について、岩手山においてカラス科鳥類（ホシガラス及びビカケス）によって秋冬結実植物（ハイマツ、ブナ）は低標高へ種子散布されることを示した。また種子散布距離はハイマツの方がブナよりも長くなっていた。これらの結果は、貯食散布においても結実期によって垂直散布の方向が決定されるという仮説を支持するものである。

文献調査（研究3）について、統計的に有意ではないものの春夏結実植物において秋冬結実植物よりも高標高へ分布を移動している傾向があることを示した。この結果は、結実時期によって種子が高標高あるいは低標高へ種子散布されるという仮説と矛盾せず、近年の植物の垂直分布変化に結実期による種子散布の違いが影響している可能性を示唆している。

一連の研究を通して、周食散布植物また貯食散布植物において「植物の結実期によって、動物の垂直散布の方向（種子が山を登るか下りるか）が決まる」という仮説を支持する結果を得ることができた。また近年の植物の垂直分布変化には動物による種子散布の偏りが影響している可能性が示唆された。周食散布は植物全体の3分の1で見られる最も一般的な種子散布タイプであり、貯食散布は植生帯で優占するブナ科樹木またゴヨウマツ類で見られる種子散布タイプである。温帯において周食散布植物及び貯食散布植物の多くは秋冬結実であり、これらの植物は温暖化に対応して気温の低い高標高の場所へ移動することが容易ではないかもしれない。そのため、動物による種子散布の偏りは気候変動に伴って植物種の分布や植生の種組成を大きく変化させる可能性がある。また文献調査によって動物散布植物以外についても、結実季節によって種子散布に偏りが生じる可能性があることが種子散布の駆動因から予想された。これまでの植物種や植生の将来予測は種子散布プロセスをほとんど考慮してこなかったが、現実的な将来予測を行う上で必要不可欠であると考えられた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

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 Tsunamoto Yoshihiro, Naoe Shoji, Masaki Takashi, Isagi Yuji	4. 巻 43
2. 論文標題 Different contributions of birds and mammals to seed dispersal of a fleshy-fruited tree	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Basic and Applied Ecology	6. 最初と最後の頁 66 ~ 75
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.baae.2019.07.005	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 Shoji, Masaki Takashi, Sakai Shoko	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 Yoshikawa Tetsuro, Harasawa Shota, Isagi Yuji, Niihara Natsumi, Koike Shinsuke, Taki Hisatomo, Naoe Shoji, Masaki Takashi	4. 巻 209
2. 論文標題 Relative importance of landscape features, stand structural attributes, and fruit availability on fruit-eating birds in Japanese forests fragmented by coniferous plantations	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Biological Conservation	6. 最初と最後の頁 356 ~ 365
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.biocon.2017.02.040	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 -

〔学会発表〕 計10件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 直江将司
2. 発表標題 温暖化条件下で標高方向の種子散布が果たす役割：液果・堅果樹木での検証
3. 学会等名 日本森林学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 綱本良啓、陀安一郎、原口岳、直江将司
2. 発表標題 ホシガラスによるハイマツの標高方向の種子散布：岩手山周辺での事例
3. 学会等名 日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Naoe Shoji, Tayasu Ichiro
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
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 高橋一秋、直江将司、佐伯幸祐、小出悠太郎、甘利大河、綱本良啓、陀安一郎、原口岳、高橋香織
2. 発表標題 ツキノワグマと鳥類によるガンコウランの垂直種子散布：酸素安定同位体を用いた推定
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
2. 発表標題 液果樹木の開花結実豊凶：30樹種1018個体の12年間の観察から
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 直江将司、澤上航一郎、日下部玄、綱本良啓、小山泰弘、小池伸介、永光輝義、加藤珠理、陀安一郎
2. 発表標題 種子の酸素安定同位体比：植物種と場所による違いに注目して
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 NAGAOKA Nobuyuki, NAOE Shoji, TAKANO Yu, SAKAI Shoko
2. 発表標題 Green greenhouse for fruit development of an annual androdioecious liana Schizopepon bryoniifolius and its relationship with sex ratio
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 直江将司
2. 発表標題 登山家クマたちの種まきは樹木を温暖化の危機から救うのか？
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2018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
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 直江将司
2. 発表標題 動物に送粉・種子散布を依存する植物群集の開花・結実フェノロジー：景観レベルの評価
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2022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
---------	---------