

平成 30 年 6 月 27 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H04424

研究課題名(和文) 東アジア島嶼の植物多様性の起源と維持：群集形成プロセスの階層的な作用機構を探る

研究課題名(英文) Plant biodiversity patterns on East Asian islands: hierarchical processes of community assembly in time and space

研究代表者

久保田 康裕 (KUBOTA, Yasuhiro)

琉球大学・理学部・教授

研究者番号：50295234

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：東アジア島嶼の植物多様性の起源と維持のメカニズムを分析した。具体的には、以下の4つの課題について検証した。課題1) 温帯性植物群集の系統的多様性の大陸間アノマリーの検証。課題2) 地史と古気候に関係した東アジア島嶼フロラの歴史的遺存プロセスの解明。課題3) 東アジア島嶼における植物多様性パターンの歴史的な形成プロセスの解明。課題4) 局所群集形成における生態学的プロセスの階層的な作用機構の検証。これらより、マクロ進化や地理的条件に関わる歴史プロセスと、至近的な生態学的プロセス(環境フィルターや種間相互作用による種のソーティング)が、植物多様性パターン形成に及ぼす相対的重要性を明らかにした。

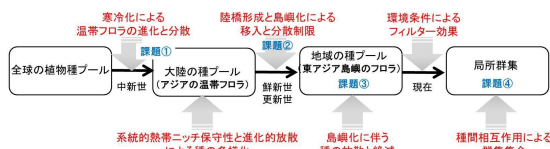
研究成果の概要(英文)：We explored the mechanisms of origin and maintenance of plant biodiversity on East Asian islands. Specifically, we tested 1) regional diversity anomaly of temperate flora using community phylogenetics, 2) paleoecological processes underpinning diversity pattern of Tertiary relict flora, 3) historical processes of plant biodiversity on East Asian islands, 4) hierarchical filtering effects on woody plants communities. Based on these results, we demonstrated the relative importance of macroevolutionary processes relative to geographical constraints and ecological processes involving environmental filters and species interaction on shaping plant biodiversity patterns in time and space.

研究分野：群集生態学

キーワード：植物多様性 植物生態学 古生態学 ベータ多様性 アルファ多様性 生物多様性の経度勾配 生物多様性の標高勾配

1. 研究開始当初の背景

生物多様性のパターン形成を巡る研究において、生態学的プロセスと歴史進化的プロセスの重要性が二項対立的に議論されてきた (e.g. Hawkins & Porter 2003)。生態学において、生物多様性パターンの形成機構の解明は主要なテーマであるが、生態学者の主要な視点は、物理的・生物的要因を介した、種のソーティングに基づく群集構造の理解である。よって、環境フィルター効果・分散制限・種間相互作用などの至近的な生態プロセスが、重点的に検証されてきた。一方、この研究の過程では、至近的な生態プロセスでは説明できない多様性パターンが、同時に発見された。例えば、生物多様性の地域間の変異である (Qian & Ricklefs 2000)。これにより、今まで生態学者が注目しなかった、歴史進化的プロセスの重要性が指摘されるようになった (Brown 1995)。歴史進化的プロセスとは、系統的ニッチ保守性と進化的放散に基づいた生物の多様化プロセスを指し、生物多様性パターンを生み出す究極要因である (Wiens & Donoghue 2004)。しかし、あらゆる環境要因 (地質・地理・気候) は時間的に変動し、歴史的側面がある。よって、「生物多様性パターンを、過去の環境要因に帰着させるか、あるいは、現在の環境要因に帰着させるか」といった、二項対立的な研究アプローチは、有効ではない。生物群集を規定する様々な環境要因を、過去から現在に至る歴史の枠組みの中で階層的に捉え、マクロ進化による種の多様化から生態学的な種のソーティングまでを統一的に検証することが、今後の生物多様性研究では極めて重要である (Kubota et al. 2014; Kubota et al. 2014)。



2. 研究の目的

そこで本研究では、局所スケールで行われてきた群集生態学的の研究を、時空間的にスケールアップしたアプローチを検討した。具体的には、生物地理学やマクロ生態学の実験手法を併用して、マクロ進化や地理的条件に関わる歴史プロセスと、至近的な生態学的プロセス (環境フィルターや種間相互作用による種のソーティング) が、様々なスケール (全球、地域、局所) で観察される生物多様性パターン形成に及ぼす効果を定量し、生物多様性の起源と維持を理解することを試みた。

本研究では、日本列島と琉球諸島から成る東アジア島嶼の植物相を材料とした。この地域の植物相は、第三紀遺存フロラと呼ばれ、その多様性と固有性は、歴史生物地理学や保全生物学の観点から注目されてきた。第三紀遺存フロラのパターンは、複雑な地史と気候

変動が作用した歴史的産物で、生物多様性の起源と維持を解明する絶好のモデルシステムである。本研究では、植物多様性パターンに階層的に作用する進化生態学的な諸プロセスの相対的重要性に着目した。日本のある場所で観察される植物群集は、局所的な環境条件を介して、種プールからフィルタリングされた種が、相互作用して維持されている集合体である。一方、局所群集のソースである東アジア島嶼の種プールは、鮮新世から更新世において、大陸からの種の移入と島嶼化に関係した種の放散と絶滅のバランスによって維持されてきた。さらに、東アジア大陸の温帯フロラの種プールは、中新世の寒冷化に対する、熱帯フロラの適応放散と高緯度地域への分散によって形成されたと考えられる。このようなシナリオ (作業仮説) に基づき、具体的には、以下の4つの課題を検証した。課題 (1) 温帯性植物群集の系統的多様性の大陸間アノマリーの検証。

課題 (2) 地史と古気候に関係した東アジア島嶼フロラの歴史的遺存プロセスの解明。課題 (3) 東アジア島嶼における植物多様性パターンの歴史的形成プロセスの解明。課題 (4) 局所群集形成における生態学的プロセスの階層的作用機構の検証。

3. 研究の方法

課題 (1) 温帯性植物群集の系統的多様性の大陸間アノマリーの検証では、世界中で行われてきた植生や森林動態の研究文献から、植物群集の種組成表を収集する。本提案の準備研究において、樹木群集の種組成データを収集し、データベースを構築した。さらに、種組成データに対応したメガ系統樹を、GenBankなどの分子データベースを用いて構築した。これら局所群集と系統のデータを統合し、森林群集の、種多様度、平均系統年齢、系統的均等度、系統的クラスタリングの指標を計算した。平均系統年齢や系統的均等度は進化的放散 (姉妹種や新固有種) による群集の多様化を示す指標となる。また、系統的クラスタリングは系統的ニッチ保守性に関係した特定系統の種のソーティングを示す。そして、群集系統構造の指標を応答変数とし、地理因子 (大陸・標高・地形複雑性等) と気候因子 (気温・降水量・季節性等) などを説明変数と定義して回帰分析を行った。なお、植物群集の種組成データは、調査面積や調査基準が異なり、群集構造のパターンを検出する場合の障害となる。このような調査バイアスは、統計モデルにおける共変量として考慮した。これにより、地理・気候因子に関係した進化的放散や系統ソーティングが、各地域の植物群集の多様化に及ぼした影響を定量した。以上の解析から、東アジア・ヨーロッパ・北米間で群集系統構造を比較し、東アジアの植物群集の多様性の高さの進化生態学的な要因を推論した。

課題 (2) 地史と古気候に関係した東アジ

ア島嶼フロラの歴史的遺存プロセスの解明では、第三紀の植物化石情報を収集し、東アジアの古植生の群集構造を再現した。化石情報は、属レベルで整理し、1次メッシュ(100x100km)スケールでデータを集約した。現植生については、既存文献やGBIF等のデータベースを用い、東アジア大陸と東アジア島嶼における属レベルの組成データを構築した。そして、東アジア大陸を種プールと仮定し、島嶼への移入と絶滅を検証する帰無モデルを開発した。なお、化石情報は、調査努力量の地域差による観測誤差を含む。本当は分布していたが、化石が発見されていないので、分布しなかったことになっている。帰無モデルでは、このような omission error も考慮した。実際に観察された化石属数を用いて、Chao1 推定法で潜在的な化石属数を求めた。これにより、東アジア島嶼で未発見の植物属数を仮定し、それを大陸プールから無作為に補完し、観測誤差を考慮した古植生の属組成を生成した。そして、島嶼内の古植生と現植生の属組成を比較し、第三紀から現在までに絶滅した属数と属組成を求めた。これより、絶滅属の系統パターン(平均系統年齢や特定系統への偏り度)を分析したこれら一連の分析に基づき、陸橋形成にともなう移入、島嶼化と寒冷化に伴う絶滅が、現在の植物多様性(属レベル)の地理的パターン(多様性の緯度勾配)形成に果たした役割を推論した。

課題(3) 東アジア島嶼における植物多様性パターンの歴史的形成プロセスの解明では、植物多様性(種アバンダンス)分布を高精度(10x10 km)で予測する分布モデルを検討した。なお、植物の分布と組成情報は、Kubota et al (2014) Ecography のデータを用いた。

課題(4) 局所群集形成における生態学的プロセスの階層的な作用機構の検証では、最初に日本産維管束植物(5614種)のメガ系統樹を推定した。そして、種レベルの系統樹と多様性分布データを統合し、10x10 kmスケールでシダ植物、被子植物草本、被子植物木本、裸子植物木本の、平均系統年齢、系統的分散、系統的近縁度を計算した。これより、維管束植物の群集系統構造の地理的パターンを可視化した。そして、群集系統指標を応答変数とし、環境要因を説明変数とした統計モデルを用いて、以下の作業仮説を検証した。気候エネルギー仮説、第四紀気候安定性仮説、地質安定性仮説、孤立化仮説、統合仮説。

4. 研究成果

課題(1) 温帯性植物群集の系統的多様性の大陸間アノマリーの検証

全球スケールの森林群集データベースを用いて、特に被子植物樹木種の群集系統構造のパターン(系統的クラスタリングと系統的ベータ多様性)に着目した分析を行った。そして、系統的クラスタリングと系統的ベータ多様性の指標を用いて、被子植物樹木種群集に

観察される大陸間の多様性の変異を、歴史的な多様化プロセスに基づいて検証した。その結果、系統的クラスタリングは降水量や第四紀の気温変動と相関があった。また、系統的ベータ多様性は、地理的距離や降水量の地域変異と相関があった。さらに、系統的ベータ多様性は、熱帯に比べて温帯で小さかった。これらの結果から、全球スケールの森林の多様性パターンは、気候フィルターと地理的隔離によって形成されていることが支持された。特に、気候フィルターは熱帯ニッチ保守性と関係し、大陸間に一貫して観察される緯度勾配のような多様性パターン形成の主要なメカニズムであることが明らかになった。一方、地理的隔離は分散制限と関係し、熱帯と温帯バイオームの大陸間変異をもたらすメカニズムとして機能していた。大陸分断のような超長期の地史のプロセスと第四紀の気候変動それぞれが異なる時空間スケールで作用し、熱帯と温帯の被子植物樹木種群集の地理的変異をもたらしていることが明らかになった。

課題(2) 地史と古気候に関係した東アジア島嶼フロラの歴史的遺存プロセスの解明
樹木の化石情報と現生フロラのデータを統合して、地理的な絶滅率のパターンを推定し、樹木属の多様性の緯度勾配の歴史的ダイナミクスを検証した。その結果、高緯度ほど樹木属の絶滅率が高いこと、そして絶滅した属は、耐寒性がない熱帯ニッチ性の樹木であることを明らかにした。マクロ生態学的に古くから注目されてきたパターンとして、生物多様性の緯度勾配(LDG: latitudinal diversity gradient)がある: 低緯度ほど多様性が高く、高緯度ほど多様性が低い。この課題では、LDGパターンが、熱帯ニッチ保守性に関係した、高緯度における局所的絶滅プロセスで形成されたことを指摘した。さらに、LDGパターンの傾きを助長するプロセスとして「Out of Temperate 仮説」を提唱した。地質年代毎の樹木属の化石情報を分析すると、温帯で起源した温帯性樹木属が寒冷化に伴い、低緯度の熱帯域や南半球にまで分布を拡大させていることが明らかになった。つまり、寒冷な時代では、熱帯ニッチ性の樹木が高緯度で絶滅するだけでなく、温帯性の樹木が低緯度に分散することによってLDGパターンが顕著になることが示唆された。LDGパターンは地球の地史的な気候変動に応じてダイナミックに変化するパターンで、これは海洋のLDG動態とは異なり、陸域に特徴的な現象であることが示唆された。

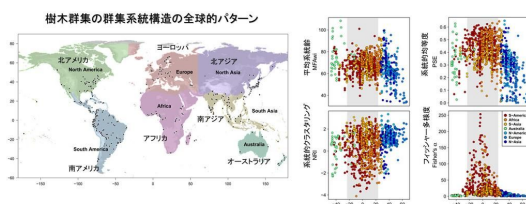
課題(3) 東アジア島嶼における植物多様性パターンの歴史的形成プロセスの解明

この課題では、日本の維管束植物の種の分布情報と系統情報を統合し、群集系統構造の地理的パターンから、植物多様性パターンの形成プロセスを検証した。特に、植物の分布、局所群集、系統などのデータを集約することで、日本列島固有の植物多様性の起源と維持

に関するプロセスが明らかになった。具体的には、気候フィルター（寒冷・乾燥気候）による系統のソーティング、大陸から隔離された場所には、若くて派生的な系統が多いことが、木本・草本・シダ植物に一貫していた。一方、生活型（機能型）による群集系統構造パターンの違いも明らかになった。例えば、木本植物では、若い特定の系統が寒冷・乾燥気候へ適応放散し、草本やシダ植物では、様々な系統が寒冷気候へ適応放散していた。これらの結果から、日本列島の植物多様性ホットスポットは、現在の気候要因だけでなく、過去の気候変動、地理や地史に関係した進化的多様化プロセス（種分化と絶滅のバランス）の地理変異によって形成されたことが示唆された。

課題（4）局所群集形成における生態学的プロセスの階層的作用機構の検証。

この課題では、樹木種の群集集合プロセスの緯度勾配パターンに関する論文を発表した。日本の森林モニタリングプロットで収集された樹木種組成データに、種の機能特性と系統情報を統合して、局所群集における機能特性と系統の集合パターンを分析した。機能特性や系統の集合パターンの非ランダム性（クラスタリングや過分散）は、群集形成の生態学的プロセスを反映していると考えられている。例えば、ある森林群集を構成する樹木種の機能特性が特定の特性値（あるいは特定の系統の種）にクラスタリングしていたら、それは何らかの環境要因によって種がふるいにかけられている（環境フィルターによって種がソートされている）と推論する。この課題では、日本の北方林から亜熱帯林まで様々な森林群集について、緯度に伴う機能構造の集合パターンを検証した。その結果、多くの森林の機能構造の集合パターンは、ランダムなパターンを示し中立的プロセスが卓越していることが明らかになった。同時に、特定の機能特性（例えば、種の耐寒性のようなベータニッチ特性）は、非ランダムな集合パターンを示し、種のベータニッチが気候条件に応じてソートされていることも判明した。すなわち、種の分散制限のような確率的プロセスに加えて、気候ニッチによる決定論的プロセスが、森林群集の多様性の緯度勾配パターンを規定していることが示された。



5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕(計 6 件)

1. Kubota Y., Kusumoto B., Shiono T., & Ulrich W. (2018). Multiple filters affect tree species assembly in mid-latitude forest communities. *Oecologia*. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4122-6> (査読有)
2. Shiono T., Kusumoto B., Yasuhara M. & Kubota Y. (2018). Roles of climate niche conservatism and range shift in woody plants diversity patterns through the Cenozoic. *Global Ecology and Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/geb.12755> (査読有)
3. Kusumoto B., Shiono T., Konoshima M., Yoshimoto A., Tanaka T. & Kubota Y. (2017) How well are biodiversity drivers reflected in protected areas? A representativeness assessment of the geohistorical gradients that shaped endemic flora in Japan. *Ecological Research*, 32, 299-311. DOI: 10.1007/s11284-017-1451-6 (査読有)
4. Kubota Y., Kusumoto B., Shiono T. & Tanaka T. (2016) Phylogenetic properties of Tertiary relict flora in the East Asian continental islands: imprint of climatic niche conservatism and in situ diversification. *Ecography* DOI: 10.1111/ecog.02033 (査読有)
5. Kusumoto, B., Baba, A., Fujii, S., Fukasawa, H., Honda, M., Miyagi, Y., Nanki, D., Osako, T., Shinohara, H., Shiono, T., Kubota, Y. (2016). Dispersal process driving subtropical forest reassembly: evidence from functional and phylogenetic analysis. *Ecological Research*, 31(5), 645-654. (査読有)
6. Shiono, T., Kusumoto B., Maeshiro R., Fujii S., Götzenberger L., de Bello F. & Kubota Y. (2015) Climatic drivers of trait assembly in woody plants in Japan. *Journal of Biogeography* 42: 1176-1186. DOI: 10.1111/jbi.12503 (査読有)

〔学会発表〕(計 19 件)

1. Kusumoto B., Shiono T. Kubota Y. & Villalobos F. Assessing plant invasion based on co-occurrence of exotics and natives in the East Asian Islands. In *Climate Change Biogeography*,

- International Biogeography Society meeting. Mar 20-24th, 2018. Évora, Portugal.
2. Fujinuma J., Kusumoto B., Shiono T., Kubota Y. & Di Marco, M. Comparative analysis of spatial prioritization measures for biodiversity conservation in Japan. In Climate Change Biogeography, International Biogeography Society meeting. Mar 20-24th, 2018. Évora, Portugal.
 3. Fukaya K., Kusumoto B., Shiono T., Fujinuma J. & Kubota Y. Inference of macro-scale species abundance: revealing hidden properties of the regional species pool. International Biogeographical Society (IBS) meeting 2018. Mar 20-24, 2018. Évora, Portugal.
 4. Shiono T., Kusumoto B., Yasuhara M. & Kubota Y. Latitudinal range shift response to Cenozoic climate change in East Asian woody plants. In Climate Change Biogeography, International Biogeography Society meeting. Mar 20-24th, 2018. Évora, Portugal.
 5. Kusumoto B. Spatial conservation prioritization of plant biodiversity: how to balance between species usefulness, endangered status and endemism. 国際シンポジウム Plant biodiversity in Asia: macroecological patterns and conservation planning. 2018年3月 琉球大学(沖縄県, 西原町).
 6. Kusumoto B. Species-based co-occurrence analysis for inferring macro-ecological processes: a case study of the East Asian islands flora. シンポジウム S11 Biodiversity: linking biogeographic pattern and process. 日本生態学会第 65 回全国大会, 2018年3月14-18日. 札幌コンベンションセンター(北海道, 札幌市).
 7. Kubota Y. Methodological challenge for disentangling biodiversity patterns and community assembly processes. 日本生態学会第 65 回全国大会, 2018年3月14-18日. 札幌コンベンションセンター(北海道, 札幌市).
 8. 楠本 聞太郎. 種の共存パターンに基づくマクロ生態プロセスの分析. 動物植物生態三学会合同沖縄例会, 2017年11月18日. 琉球大学(沖縄県, 西原町).
 9. 塩野貴之, 楠本聞太郎, 藤井新次郎, 久保田康裕. 琉球列島の主要5島における樹種多様性パターンの形成機構: 分類学的・系統的・機能的情報を用いた検証. 植生学会第22回大会, 2017年10月22-23日. 沖縄県男女共同参画センター(沖縄県, 那覇市).
 10. Shiono T., Kusumoto B., Yasuhara M. & Kubota Y. Effect of selective extinction and range shift on diversity patterns of temperate flora through the Cenozoic. The 60th IAVS Annual Symposium, p. June 20-24, 2017. Palermo, Italy.
 11. Fukaya K., Kusumoto B., Shiono T., Fujinuma J. & Kubota Y. Macro-scale species abundance distribution inferred from widespread vegetation plot data. The 60th International Association for Vegetation Science (IAVS) Annual Symposium 2017. June 20-24, 2017. Palermo, Italy.
 12. Kusumoto B., Shiono T. & Kubota Y. Combining trait-based ecology and ethnobotany: impacts of biodiversity loss on timber provisioning service. The 60th IAVS Annual Symposium, p. June 20-24, 2017. Palermo, Italy.
 13. Kusumoto B. Capturing macro-ecological patterns in conservation prioritization 第64回日本生態学会大会 シンポジウム: Biodiversity conservation: bridging macro-ecology and prioritization scheme. 2017年3月15日. 早稲田大学(東京都, 新宿区)
 14. 藤沼潤一, 楠本聞太郎, 塩野貴之, 久保田康裕. 生物多様性の保全優先エリアの指標「かけがえのなさ度」の比較分析. 日本生態学会第64回全国大会, 2017年3月15日. 早稲田大学(東京都, 新宿区)
 15. Kubota Y. 生態学的ビッグデータを用いた生物多様性研究. シンポジウム S01 生態学と進化学におけるビッグデータアプローチ [Big data in ecology and evolution]. 日本生態学会第64回全国大会, 2017年3月15日. 早稲田大学(東京都, 新宿区)

16. Kusumoto B. Conservation prioritization of the Ryukyu archipelago: a multi-scale analysis demonstrates the nation-level importance and intra-regional priority areas. 国際シンポジウム：生物多様性保全科学の最前線：マクロ生態学とシステム化保全計画をつなぐ。2017年3月13日。沖縄県市町村自治会館（沖縄県，那覇市）。
17. Fujinuma J. Visualizing priority areas for biodiversity conservation in Japan: spatial consistency between different irreplaceability measures. 国際シンポジウム 生物多様性保全科学の最前線：マクロ生態学とシステム化保全計画をつなぐ。2017年3月13日。沖縄県市町村自治会館（沖縄県，那覇市）。
18. Kusumoto B., Shiono T. & Kubota Y. How species assembly processes are captured in conservation priority areas: a multi-taxon comparison in the East Asian islands. The 8th Biennial IBS Conference. Jan. 9-13, 2017. Tucson, Arizona, USA.
19. Kubota Y., Kusumoto B. & Shiono, T. Multiple filter effect on species assembly: a driver of latitudinal biodiversity gradient in temperate forest communities. In 8th Biennial Conference of The International Biogeography Society. Jan. 9-13, 2017. Tucson, Arizona, USA.

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等

<https://kubota-yasuhiro.weebly.com>

<https://bcb-japan.weebly.com>

https://twitter.com/bio_cb_japan

6. 研究組織

(1) 研究代表者

久保田 康裕 (KUBOTA, Yasuhiro)

琉球大学・理学部・教授

研究者番号：50295234

(2) 研究分担者

深谷 肇一 (FUKAYA, Keiichi)

国立研究開発法人国立環境研究所・生

物・生態系環境研究センター・特別研究員

研究者番号：30708798

楠本 聞太郎 (KUSUMOTO, Buntaro)

琉球大学・理学部・博士研究員

研究者番号：90748104