

令和 2 年 5 月 18 日現在

機関番号：11501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07553

研究課題名(和文) 林床植物における分布域の決定要因：包括的理解を目指した実証研究

研究課題名(英文) Factors behind the abundant-center distribution of a forest herb along a latitudinal gradient

研究代表者

富松 裕 (Tomimatsu, Hiroshi)

山形大学・理学部・教授

研究者番号：40555398

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：分布域の決定要因は、生態学における中心的課題であるとともに、気候変動が及ぼす影響を予測する上でも重要である。北日本に広く生育する多年生草本オオバナノエンレイソウは、生育密度が中緯度(石狩地方)で最も高く、低緯度(東北地方)や高緯度(道北地方)に向かうにつれて低くなるパターンを示す。本研究では、交配実験や生態ニッチモデリング、デモグラフィの比較分析を行い、得られた知見を統合することで、分布域の決定要因を包括的に理解することを目指した。その結果、緯度に沿った生育密度の違いは生育環境の地理的変異を反映しているが、生育密度が制限されるプロセスは低緯度と高緯度で異なる可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物種の分布域はどのように決まるのか。これまで、分布域の辺縁でどのような適応度成分が低いのか、分布域を制限する気候要因は何か、といった様々な観点から実証研究が行われてきたが、得られた知見を統合する取り組みは乏しかった。本研究では、同一種を対象とした多角的検証を行うことにより、分布域の決定要因に関する包括的な評価をある程度達成することができた。

研究成果の概要(英文)：Understanding the processes that underlie geographic variation of population abundance has implications for determinants of geographical range limits. *Trillium camschatcense* shows the 'abundant-center' distribution along a latitudinal gradient in northern Japan, from central Iwate (southern range limit) to northern Hokkaido. Using pollination experiments, ecological niche modelling and demographic analysis, we found that flowering plant density of populations strongly positively correlated with habitat suitability predicted by an ecological niche modeling with climate variables, but that processes limiting plant densities differ between low and high-latitudes.

研究分野：植物生態学

キーワード：分布域 オオバナノエンレイソウ 緯度 生態ニッチモデル デモグラフィ

1. 研究開始当初の背景

分布域の決定要因は、生態学における中心的課題であるとともに、気候変動が及ぼす影響を予測する上でも重要である。分布限界は潜在的に無数のプロセスを反映することから、これまで多くの理論研究が行われてきたが、分布域の決定要因に関する実証研究は未だ不十分である。生物種の存在量が分布域の中心で最も大きく、分布域の辺縁に向かうにつれて小さくなることを予測する“abundant center model”(ACM)は、最も広く受け入れられてきた理論であり、生態学や進化学における理論的基礎となってきた(例えば Sagarin & Gaines 2002)。ACMでは、成長や繁殖などのパフォーマンスが分布域の辺縁に近づくほど低くなると考えられているが、多数の集団を用いてパフォーマンスの地理的変異やその要因を検証した実証研究は極めて少ない。

先行研究では、分布域の辺縁で繁殖成功率が低くなることが繰り返し指摘されており、分布域を制限する重要な要因だと考えられてきた。分布域の辺縁では、分布域の中心に比べて集団が小さく、他から孤立する傾向がある。したがって、辺縁集団では(i)送粉昆虫の訪花頻度が低いことによる花粉の不足、(ii)受精後の胚珠の発達に必要な資源の不足、(iii)遺伝的浮動による劣性有害遺伝子の蓄積などによって繁殖成功率が制限されるが、その相対的重要性はよく分かっていない。また近年、分布域を制限する環境要因(特に気候要因)を特定する上で、生態ニッチモデルが重要なアプローチとなっている。生態ニッチモデルでは、特定の生物種の分布情報と環境要因のGISデータにもとづき、生育地適性や個々の環境要因の重要性を簡便に評価することができる。しかし、生態ニッチモデルが種のニッチ要求をどのくらい反映するのか、その有効性は十分に評価されていない。

2. 研究の目的

東北地方を分布南限とするオオバナノエンレイソウ(*Trillium camschatcense*)は、北日本の夏緑樹林に広く生育するシュロソウ科の多年生草本である。私たちは、分布域の南限(岩手県・秋田県)から道北地方までの緯度勾配に沿った30の集団において、生育密度や様々な適応度成分を測定し、その地理的変異を明らかにしてきた。例えば、本種の生育密度は中緯度(石狩地方)において最も高く、低緯度(東北地方)や高緯度(道北地方)に向かうにつれて低くなり、ACMの予測を支持している(図1)。本研究では、このような研究の進展を踏まえた上で、(1)分布域の辺縁で繁殖成功率が低くなる要因の解明、(2)分布域を制限する気候要因と生態ニッチモデルの有効性評価、(3)分布域の中心と辺縁におけるデモグラフィーの比較の3点を主な目的として行った。

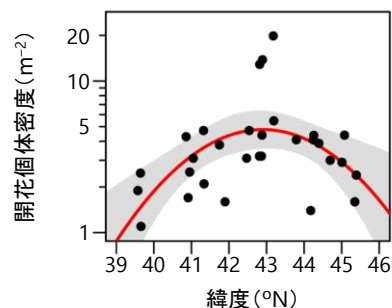


図1. オオバナノエンレイソウ集団の緯度と開花個体の生育密度との関係。曲線の95%信頼区間を灰色で示した。

3. 研究の方法

(1) 辺縁集団における繁殖の制限要因を検証するために、交配実験と遺伝解析を行った。交配実験は、分布南限の2集団(東北地方)と中心の2集団(石狩地方)、北部の2集団(道北地方)において行い、その後の結実状況や種子重量を調べた。交配実験では、i) 集団内の他家受粉、ii) 集団間の家他家受粉、iii) コントロール(無処理)の3つの処理を行った。結果した果実は回収し、結実した種子の数を数えた。また、各個体から無作為に10個の種子を選んで重量を測定し、種子一つあたりの平均重量を推定した。また、もし遺伝的浮動によって劣性有害遺伝子が多く蓄積していれば、分布南限における遺伝的多様性は分布域の中心に比べて低くなると考えられる。この可能性を検証するため、各集団から20個体ずつの葉を採集し、マイクロサテライト8遺伝子座(Kubota *et al.* 2006)を用いて遺伝子型を決定した。

(2) Maxent (maximum entropy; Phillips *et al.* 2006)を用いて生態ニッチモデルを構築した。北海道大学博物館(SAP)、北海道大学植物園(SAPT)、東北大学植物園(TUS)の植物標本庫から計84の標本情報を入手し、そのうち1km未満の誤差で採集地点を特定できた24地点の分布情報と、野外で観察した41地点の情報を加えた後、1kmの範囲で重複した記録を除いた61地点の分布情報を分析に用いた。気候データには、「メッシュ平年値2010」を用いて、生育期間(4月から7月まで)の平均気温と気温の日較差、降水量、全天日射量、日照時間、年間の最深積雪量の6つの気候要因のうち、相関係数が互いに0.7未満となるよう、日照時間を除いた5つの気候要因を分析に用いた。

(3) 分布域の中心(石狩地方)と辺縁(東北地方)にある各3ヶ所ずつの集団を対象として、2013年5月から行ってきたデモグラフィーの観察データを集計し、比較分析を行った。方形区(1m×1m)を単位として、方形区内の各個体にはタグを付し、毎年5月に個体の生育段階と位置を記録した。分析は、述べ15,000個体を超えるデータを用いて行った。

4. 研究成果

本研究の成果の概要は以下のとおりである。

(1) 交配実験の結果、低緯度の集団では他家受粉処理を施しても種子生産量が増加しなかった (図2)。これまでの研究から、低緯度の集団ほど、開花個体の平均サイズが小さいことが明らかになっていることから、種子生産量が少ないのは資源制限によるものと考えられた。また、低緯度および高緯度の集団では、集団間他家受粉処理の種子重量が、コントロール処理や集団内他家受粉処理に比べて有意に大きく、集団中に固定した劣性有害遺伝子によって制限されている可能性が示唆された (図2)。マイクロサテライト遺伝子座にもとづく遺伝的多様性は、低緯度および高緯度の集団で低い傾向が見られ、遺伝的荷重が大きいことと矛盾がなかった。

(2) 得られた Maxent モデルの精度は高く (AUC = 0.857)、中緯度で生育地適性の高い場所が多く見られた。また、各集団の生育

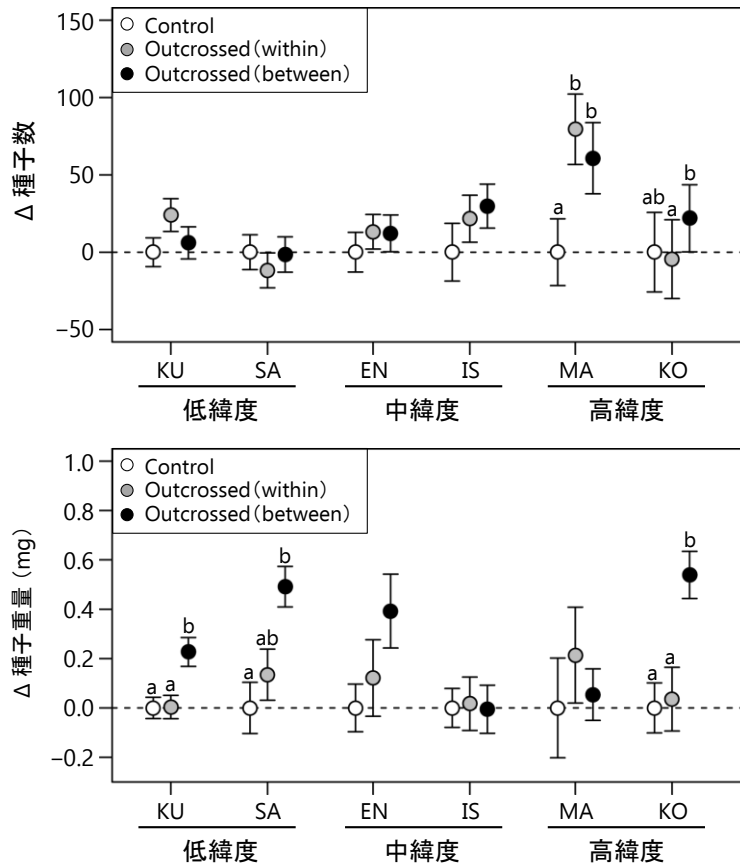


図2.各処理における種子数と平均種子重量。各集団のコントロール処理 (Control) における平均値を 0 とした相対値で示し、エラーバーは ± 1 標準誤差である。種子数はASTER モデルを、種子重量はTukey's HSD検定を用いて分析を行い処理間で有意差がある場合には異なるアルファベットで示した。

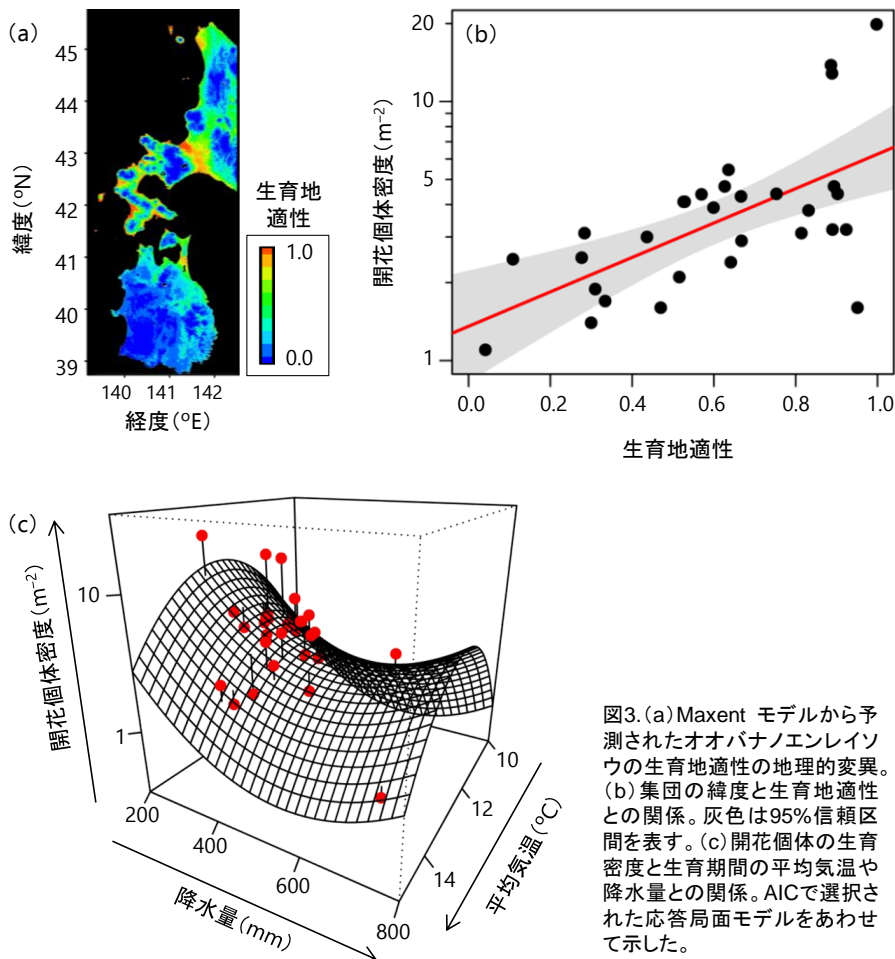


図3. (a) Maxent モデルから予測されたオオバナノエンレイソウの生育地適性の地理的変異。 (b) 集団の緯度と生育地適性との関係。灰色は95%信頼区間を表す。 (c) 開花個体の生育密度と生育期間の平均気温や降水量との関係。AICで選択された応答局面モデルをあわせて示した。

地適性は、野外で観察された実際の生育密度と強い正の関係を示した（図 3b）。しかし、中緯度でも生育地適性の低い場所が存在していたことから、緯度に沿った“abundant-center”のパターンは、中緯度で生育地適性の高い場所が多いこと、低緯度や高緯度に向かうにつれてその頻度が低くなることを反映したものだと考えられた。また、生育地適性は、生育期間の降水量が少ないほど高く、平均気温が 13 °C 前後で高くなった。Maxent モデルで重要度の高かったこれらの気候要因は、実際に観察された開花個体や幼植物の生育密度とも有意な関係を示した（図 3c）。

(3) 幼植物の死亡率は辺縁集団（東北地方）の方が高く、強い密度依存性を反映していると考えられた。しかし、推移行列モデル（matrix population model）を用いて、発芽から開花に至るまでの期待時間を推定したところ、約 8 年～12 年と集団により異なったが、地域間で顕著な違いは無かった。しかし、東北地方では開花個体の平均サイズが小さいことから、個体の成長速度が相対的に遅いと考えられた。成長が遅いことにより開花個体サイズが、ひいては種子生産が制限されている可能性が示唆された。

以上の結果から、オオバナノエンレイソウにおける緯度に沿った“abundant-center”のパターンは生育環境の地理的変異を反映しているが、存在量が制限されるプロセスは低緯度と高緯度で異なる可能性が示唆された。すなわち、低緯度では個体の成長が比較的遅く、開花個体サイズが小さいことで、種子生産が資源制限によって制限されていると考えられる。それに対して、高緯度では資源制限が考えにくいことから、他の生活史過程によって集団の成長が長期にわたり制限された結果、遺伝的荷重が大きくなった可能性がある。個体や集団の成長が制限されるプロセスを解明するためには更に研究が必要だが、本研究では同一種を対象とした多方面からの検証結果を統合することで、分布域の決定要因に関する包括的な評価が、ある程度、達成できたものとする。

引用文献

- Kubota S., Kameyama, Y., Ohara, M. 2006. Characterization of six microsatellite markers in *Trillium camschatcense* using a dual-suppression-polymerase chain reaction technique. *Molecular Ecology Notes* 6:1135–1137.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Sagarin, R.D., Gaines S.D. 2002. The ‘abundant-centre’ distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters* 5: 137–147.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 佐々木駿, 山岸洋貴, 大原雅, 富松裕
2. 発表標題 オオバナノエンレイソウにおける分布域の決定要因: 生育密度の緯度勾配と気候ニッチ, 繁殖成功度
3. 学会等名 第50回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐々木駿, 山岸洋貴, 大原雅, 富松裕
2. 発表標題 オオバナノエンレイソウにおける分布域の決定要因: 生育密度の緯度勾配と気候ニッチ, 繁殖成功度
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤莉咲, 富松裕
2. 発表標題 森林内に生育する植物2種の生活史を通じた菌根共生の変化
3. 学会等名 第51回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤莉咲, 富松裕
2. 発表標題 森林内に生育する植物2種の生活史を通じたアーバスキュラー菌根共生の変化
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020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
研究協力者	大原 雅 (Ohara Masashi)		
研究協力者	山岸 洋貴 (Yamagishi Hiroki)		