

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 6 月 10 日現在

機関番号：16401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18K11728

研究課題名(和文)日本の森林植生帯の分布構造の検証と気候変動への脆弱性評価

研究課題名(英文)Predicting the potential natural vegetation distributions for climate change impact assessment in Japan

研究代表者

比嘉 基紀(HIGA, Motoki)

高知大学・教育研究部自然科学系理工学部門・講師

研究者番号：60709385

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究の目的は、日本の森林植生帯分布予測モデルを構築し、モミ・ツガ林と中間温帯林の気候的位置づけを解明し、温暖化が森林植生分布へ及ぼす影響と脆弱性評価することである。モミ・ツガ林の気候的位置づけについて、日本の中でも特に夏期に湿潤な気候条件に位置付けられることが示唆された。中間温帯林は、常緑広葉樹が生育可能な地域全域まで到達できていないことが影響している可能性があったが、中間温帯林の分布は、常緑広葉樹の分布の非平衡性だけでは説明できなかった。将来予測の結果、冷温帯・暖温帯針葉樹林も北方・高標高域の植生と同程度の影響を受ける可能性があることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究で構築した高精度の森林植生帯分布予測モデルにより、モミ・ツガ林と中間温帯林の気候的位置づけを明らかにすることができた。この成果は、これまで広く受け入れられてきた仮説を更新するものであり、日本の植生構造の解明に大きく寄与する。また、急速な地球温暖化が生態系と生物多様性、特に生態系の基盤である森林植生の分布に及ぼす影響の解明は世界的な主要課題であるが、本研究により、温暖化が森林植生分布へ及ぼす影響と脆弱性を明らかにすることができた。この成果は、植生学や植物生態学の発展にとどまらず、生物多様性や地域資源への温暖化影響評価にも寄与すると考えられる。

研究成果の概要(英文)：Potential natural vegetation models were developed for assessing climatic conditions of intermediate-temperate forests and warm-temperate conifer forests, as well as climate change impact assessments. PNV models revealed that the warm-temperate conifer forests dominated by *Abies firma* and *Tsuga sieboldii* were potentially occurred in the temperate regions with humid climate. This forest is a zonal vegetation formation along the summer precipitation gradient. This study revealed that the potential northern range limits of common evergreen broadleaf trees were wider than their actual range limits; however, it failed to explain entire distributions of the intermediate-temperate forests. Climate change induced reduction of current distribution areas of natural forests in Japan were estimated to occur. Reduction rates was higher for the cool- and warm-temperate conifer forests in addition to subalpine conifer and broadleaf forests.

研究分野：植物生態学

キーワード：森林植生帯の広域分布 暖温帯針葉樹林 種分布予測モデル 夏期降水量 多項ロジットモデル 中間温帯林 モミ・ツガ林 植生図

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

急速な地球温暖化が生態系と生物多様性、特に生態系の基盤である森林植生の分布に及ぼす影響の解明は世界的な主要課題である (IPCC 2013)。日本では、森林植生の優占種 (ハイマツ、シラビソ、ブナ、アカガシ、ササ類など) については分布規定要因と温暖化影響評価に関する研究が行われ、多くの知見が得られている (例えば、Nakao et al. 2011, Tsuyama et al. 2012, Higa et al. 2012)。しかし、温暖化が森林植生全体の分布に及ぼす影響は十分に検討されていない。

日本の森林植生は、主に亜寒帯常緑針葉樹林、冷温帯落葉広葉樹林、中間温帯林、モミ・ツガ林、常緑広葉樹林、亜熱帯林に区分される。日本の森林植生帯配列について、吉良 (1971) は積算温度 (暖かさ・寒さの指数) を用いて検討を行い、各森林植生の分布境界が主に暖かさの指数と良く対応することを明らかにした。Ohsawa (1990) は、吉良 (1971) の研究を発展させて、東アジアの常緑広葉樹林と落葉広葉樹林との分布境界が最寒月の平均気温 -1°C と一致することを示した。野崎・奥富 (1990) は関東以北で中間温帯林の詳細な分布調査を行い、中間温帯林が日本の内陸性気候の地域に成立しており、大陸のナラ型の自然林に相当することを示した。その後、これらの知見を基礎として、東アジアを含めた森林植生帯の配列が進められている (沖津 2001 など)。これらの研究は今日でも広く支持されているものの、日本の森林植生帯に関するこれまでの研究には以下の問題点がある。

一つ目は、モミ・ツガ林の位置づけである。温帯性常緑針葉樹のモミやツガとカシ類などが混生するモミ・ツガ林は、西日本の太平洋側で常緑広葉樹林と冷温帯落葉広葉樹林の移行帯成立する (吉岡 1973)。モミ・ツガ林の分布について、吉良 (1971) は暖かさの指数と冬の寒さの組み合わせで説明できるとしている。しかし、飯泉・菊池 (1980) や福嶋・岩瀬 (2005) は、地形的要因の影響を指摘している。このように、今日でもモミ・ツガ林の気候的位置づけは明確にはされていない。

二つ目は、中間温帯林の位置づけである。中間温帯林とは、常緑広葉樹が成立可能な温度領域にもかかわらず落葉広葉樹が優占する森林である。吉良 (1971) は、暖かさの指数と寒さの指数を用いて中間温帯の気候的位置づけを検討し、夏期には温暖だが冬期に寒冷な地域に中間温帯林が成立することを明らかにした。この仮説は、今日でも広く支持されているものの、植生帯全体から中間温帯林を俯瞰するとこの仮説の矛盾点が浮かび上がってくる。理由の一つとして、冷温帯落葉広葉樹林の気候的位置づけがある。冷温帯落葉広葉樹林ではブナが優占するが、その北限は北海道の黒松内低地帯から道南地域に限られている。しかし、気候的ニッチをもとに潜在生育域を推定した研究によると、ブナは北海道の低地に広く成立可能であること (Matsui et al. 2004)、植生史研究によると、最終氷期最盛期 (LGM 期) に分布域が縮小したブナは、後氷期 (現在) に分布が拡大途中であること (松井ほか 2011) が明らかとなっている。また、常緑広葉樹林優占種について、アカガシやウラジロガシは、中間温帯林の成立地域でも潜在的には生育可能であることが明らかとなっている (中尾ほか 2009, Nakao et al. 2011)。このことから、LGM 期に分布が縮小した常緑広葉樹林構成種も、ブナと同様に後氷期に分布を拡大しつつあるものの、現在でも生育可能な地域全域までは到達できていない可能性がある。従って、中間温帯林とは、気候的に常緑広葉樹が生育できない地域に成立する森林ではなく、冷温帯落葉広葉樹林と同様に、常緑広葉樹が生育可能な地域全域まで到達できていないことによって、落葉広葉樹の優占度が高まっている植生とも考えられる。

このようなモミ・ツガ林と中間温帯林の気候的位置づけに問題がある要因として、これまで提唱されてきた植生帯に関する理論が、最新のデータや統計手法を用いて検証されていないことが挙げられる。温暖化が日本の森林植生の分布に及ぼす影響を検討するためには、モミ・ツガ林および中間温帯林の気候的位置づけを明らかにし、さらにその他の植生帯も含めて最新のデータ・統計手法で検証する必要がある。

2. 研究の目的

本研究の目的は、高解像度の植生図と植物分布データ、最新の分布予測モデルをもとに、日本の森林植生帯の分布構造の検証を行い、モミ・ツガ林および中間温帯林の気候的位置づけを明らかにする。さらに、今後 100 年間の気候変動が日本の森林植生分布へ及ぼす影響と脆弱性評価を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 森林植生帯分布予測モデルの構築およびモミ・ツガ林の気候的位置づけの検証

環境省の自然環境基礎調査 (第 6~7 回) の 1/25,000 植生図 (2018 年時点で国土全体の 84% を網羅) を解析データとして使用した。凡例をもとに、6 つの自然植生 (亜高山帯針葉樹林、亜高山帯広葉樹林、冷温帯落葉広葉樹林、冷温帯針葉樹林、暖温帯常緑広葉樹林、暖温帯針葉樹林) を抽出し、3 次メッシュごとの分布データ (合計 100,192 地点) を作成した。モミ・ツガ林は、環境省の植生図の凡例では、暖温帯針葉樹林に相当する。植生分布データと国土数値情報のデジタル標高モデル (DEM, 10m 解像度)、日本全国地形・地盤分類メッシュマップ (若松ほか 2005)、気象庁 (2002) のメッシュ気候値 (1km 解像度) を重ね合わせ、各森林植生の斜面傾斜度・地形区分・気候傾度上での分布特性を比較した。気候変数には、暖かさの指数 ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$, WI)、最寒月の月最低気温の平均値 (TMC)、夏期 (5 月~9 月) 降水量 (PRS)、冬期 (12 月~3 月) 降水量 (PRW) を用いた。3 次メッシュの分布データを応答変数、気候変数を説明変数として、一般化

加法多項ロジットモデル (Yee and Wild 1996) を用いて、植生帯分布モデル (PNV モデル) を構築した。各植生帯の気候的位置づけを明らかにするため、気候空間上での分布予測を行った。

(2) 中間温帯林の気候的位置づけの検証

環境省の全国植生調査データベースより、自然林優占種 37 種 (アカエゾマツ, アカガシ, アスナロ, アベマキ, アラカシ, イスノキ, イチイガシ, イヌブナ, ウラジロガシ, ウラジロモミ, エゾイタヤ, エゾマツ, オオシラビソ, カシワ, キタゴヨウ, クヌギ, クロベ, コナラ, コメツガ, サワラ, シナノキ, シラカシ, シラビソ, スダジイ, ダケカンバ, タブノキ, ツガ, ツクバネガシ, ツブラジイ, トウヒ, トドマツ, ハイマツ, ヒノキアスナロ, ブナ, ミズナラ, モミ, ヤブツバキ) の分布データを抽出し、3 次メッシュごとの樹木分布データ (合計 15,731 地点) を作成した。樹木分布データを応答変数、国土数値情報のデジタル標高モデル (DEM, 10m 解像度) と気象庁 (2002) のメッシュ気候値 (1km 解像度) を説明変数とする、種分布予測モデル (SDMs) を構築した。このとき、過去の気候変動に伴う分布と気候環境との非平衡性を考慮するため、一般化加法モデルの 2 変量薄板平滑化スプラインを用いて、空間的誤差項を考慮した SDMs (SSDMs: Spatial SDMs) を構築した。また、それぞれの種が生育可能な気候環境の場所を明らかにするため空間誤差項を考慮しない SDMs (NsSDMs: Non-spatial SDMs) を作成した。

中間温帯林の気候的位置づけを明らかにするため、Bayesian Additive Regression Trees (BART) を用いて、環境省 1/25,000 植生図から抽出した 3 次メッシュの植生分布データを応答変数、SSDMs で求めた各種の出現確率を説明変数とする植生分布モデルを作成した。この時、説明変数には相関が 0.7 以下の 21 種のデータを用いた。BART で構築した種分布予測ベースの植生帯分布モデル (SDB-PNV モデル) に対して、NsSDMs の出力値を基に予測を行い、自然林優占種の分布と気候環境との非平衡性が植生分布に及ぼす影響について検討を行った。

(3) 気候変動が日本の森林植生分布へ及ぼす影響と脆弱性評価

森林植生帯分布予測モデルの構築およびモミ・ツガ林, 中間温帯林の気候的位置づけを明らかにすることを目的に構築した, PVN モデルと SDB-PVN モデルを用いて、気候変動が日本の森林植生分布へ及ぼす影響と脆弱性評価を行った。MIROC5 と MRI-CGCM3 による 2081~2100 年時点の RCP2.6 と RCP8.5 の気候シミュレーションデータを用いて将来予測を行い、現在の各植生帯の分布面積の減少率を算出した。

4. 研究成果

(1) 森林植生帯分布予測モデルの構築およびモミ・ツガ林の気候的位置づけの検証

本研究の結果、精度の高い森林植生帯分布予測モデル (PNV モデル) が得られた (予測精度 86.5%)。森林植生の分布には、気候要因だけではなく、地形的要因 (傾斜角度, 地形区分) も影響していた。しかし、変数の重要性は気候要因、特に気温が大きかった。

各森林植生の気候的な位置づけを明らかにするため、気候空間上での予測を行った (図 1)。冷温帯針葉樹林と暖温帯針葉樹林 (モミ・ツガ林) は、その他の森林植生に比べて、気候空間上での占有確率が低かった。夏期降水量 (PRS) と冬期降水量 (PRW) を 0 mm と仮定したときに、気候空間上での各森林植生の占有領域を予測した結果、暖温帯針葉樹林の占める面積は狭く、冷温帯針葉樹林は日本の領域には出現しなかった (図 1)。このことは、モミ・ツガ林は、温かさの指数 (WI) と最寒月平均日最低気温 (TMC) 傾度上でも明確に位置づけられる森林植生であることを示唆している。冷温帯針葉樹林と暖温帯針葉樹林の占有領域は、夏期降水量の増加とともに増大した

(図 1)。冷温帯針葉樹林は、夏期降水量 0mm では日本の領域内には出現しなかったが、夏期降水量が増加するにしたがって、冷温帯落葉広葉樹林の領域を押しよけるように拡大した。針葉樹は、世界的には海洋性気候で降水量の多い地域に分布することが知られており (Farjon 2008; Aiba 2016)、本研究の結果と一致する。このことから、冷温帯針葉樹林と暖温帯針葉樹林はともに、

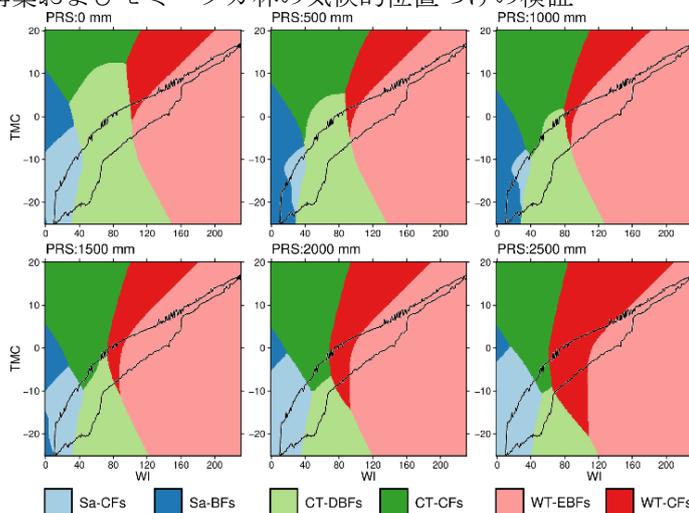
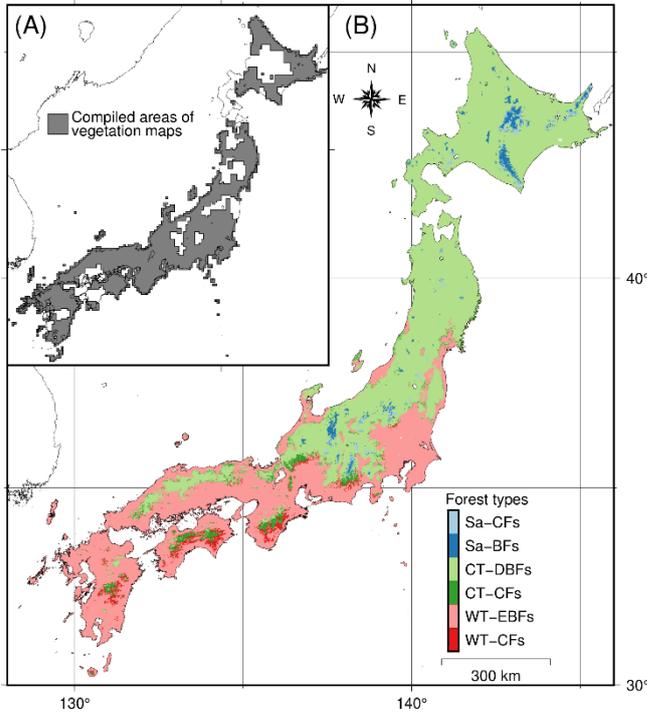


図 1. 暖かさの指数 (WI) と最寒月平均日最低気温 (TMC) 傾度上における各森林植生の占有領域。夏期降水量 (PRS) を 0, 500, 1000, 1500, 2000, 2500mm に変化させた時の予測結果を示す。WI と TMC 以外の変数は 0 に設定。亜高山帯針葉樹林: Sa-CFs, 亜高山帯広葉樹林: Sa-BFs, 冷温帯落葉広葉樹林: CT-DBFs, 冷温帯針葉樹林: CT-CFs, 暖温帯常緑広葉樹林: WT-EBFs, 暖温帯針葉樹林: WT-CFs。図中の線は、日本の国土内に存在する、WI と TMC の組み合わせ



日本の中でも特に夏期に湿潤な気候条件（西日本の太平洋側，図2）に位置付けられる植生であることが示唆される。しかしながら，植生帯別では，冷温帯針葉樹林と暖温帯針葉樹林の，予測精度が他の植生タイプよりも低かった。これらの森林構成種には有用樹種も多い。このことから，過去の人為影響によって分布が非平衡状態になった可能性もある。また，本研究では考慮しなかったより局所的な土壌や地形などが分布に影響している可能性もある。今後は，植生史的な研究や様々は局所変数も加えた，更なる検討が必要である。

図2. 植生図の整備範囲 (A) および森林植生帯分布予測モデル (PNVモデル) による，現在気候条件下における予測図 (B).

(2) 中間温帯林の気候的位置づけの検証

自然林優占種37種について2つの種分布予測モデル (SSDMs, NsSDMs) を構築した結果，全種について空間誤差項が有意であった。このことは，解析対象種全種の分布と気候環境とが非平衡状態にあることを示唆している。例えば，アカガシ (図3A, B) では空間的誤差項を考慮しない NsSDMs では，空間的誤差項を考慮した SSDMs よりも潜在生育域が北方まで広く分布していた。同様の傾向は，常緑広葉樹林構成種 (ウラジロガシ，アラカシ，イスノキ，イチイガシ等) でも確認された。このことは，先行研究のブナの結果 (Matsui et al. 2004; 松井ほか 2011) と同様に後氷期に分布を拡大しつつあるものの，現在でも生育可能な地域全域までは到達できていないことを示唆している。

常緑広葉樹林構成種の分布が気候条件と非平衡状態にあったことから，中間温帯林は常緑広葉樹が生育可能な地域全域まで到達できていないことによって，落葉広葉樹の優占度が高まっている植生である可能性がある。そこで，NsSDMs の出力値を用いて SDb-PNV モデルにより森林植生帯の潜在分布の推定を行った結果，常緑広葉樹が生育可能な地域全域まで到達できていることを仮定した暖温帯常緑広葉樹林の分布面積 (図3D) は SSDMs による現在予測 (図3C) よりも北方に拡大した。しかしながら，その拡大面積は，中間温帯林の分布域全域には達しなかった。このことから，南方の中間温帯林は，常緑広葉樹が生育可能な地域全域まで到達できていないことが影響している可能性があるものの，そのすべてが常緑広葉樹林の分布の非平衡性で説明できるわけではないことが示唆された。北方の中間温帯林の分布域に変化がなかった要因として，冷温帯落

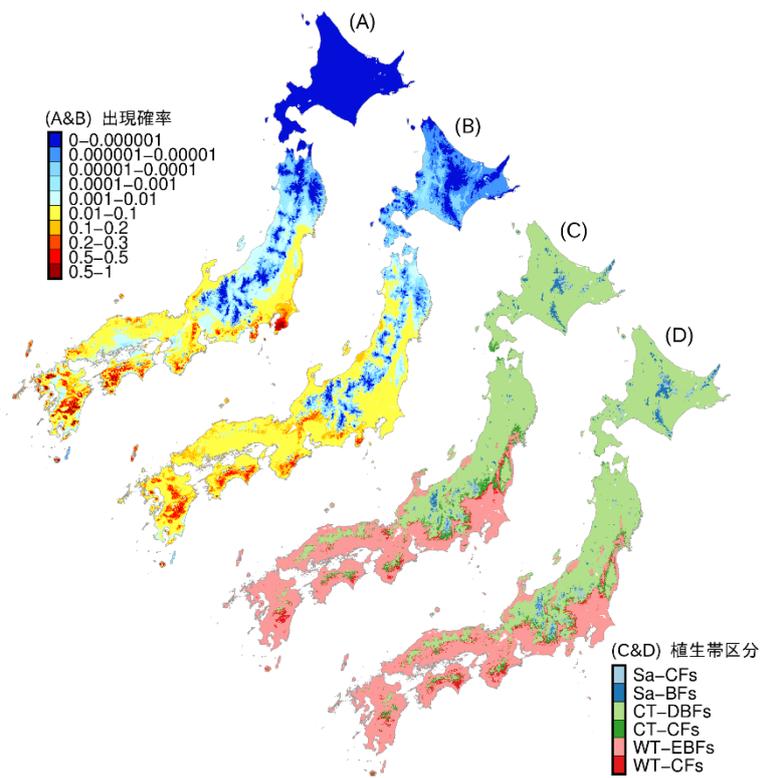


図3. 空間的誤差項を考慮した SSDMs (A) と考慮しない NsSDMs (B) によるアカガシの潜在生育域予測図，および21種の SSDMs の出力値をもとに構築した SDb-PNV モデルによる森林植生帯の予測図 (C) と，NsSDMs の出力値を用いた森林植生帯の予測図 (D).

葉樹林の分布の推定を行った結果，常緑広葉樹が生育可能な地域全域まで到達できていることを仮定した暖温帯常緑広葉樹林の分布面積 (図3D) は SSDMs による現在予測 (図3C) よりも北方に拡大した。しかしながら，その拡大面積は，中間温帯林の分布域全域には達しなかった。このことから，南方の中間温帯林は，常緑広葉樹が生育可能な地域全域まで到達できていないことが影響している可能性があるものの，そのすべてが常緑広葉樹林の分布の非平衡性で説明できるわけではないことが示唆された。北方の中間温帯林の分布域に変化がなかった要因として，冷温帯落

葉広葉樹林構成種の分布南限が保守的であることが影響していると考えられた。分布予測モデルでは、データに対するオーバーフィッティング（過学習）がしばしば問題となる。本研究では一般化加法モデルの薄板平滑化スプラインで潜在生育域の推定を行ったが、データに対してオーバーフィットしている可能性もある。今後は、他のモデルを用いた比較検討が必要である。

(3) 気候変動が日本の森林植生分布へ及ぼす影響と脆弱性評価

森林植生帯分布予測モデルおよび種分布予測ベースの森林植生帯分布モデルと、2つの将来気候モデルとRCPを用いて、それぞれの森林植生の現在の分布面積が2081-2100年にどれくらい減少するかを推定した(図4.表1)。その結果、面積減少率は亜高山帯針葉樹林と暖温帯針葉樹林とともに高く(平均85.2%減少)、次いで冷温帯針葉樹林(平均82.5%減少)、亜高山帯広葉樹林(平均74.8%減少)の順で大きかった。冷温帯落葉広葉樹林は平均37.8%減少、暖温帯常緑広葉樹林は平均1.0%減少で、影響度合いは小さかった。また、PNVモデルとSDB-PNVモデルの比較では、概ね一致した傾向を示したが、暖温帯常緑広葉樹林の減少割合がSDB-PNVモデルのほうが高かった。以上の結果から、北方・高標高域に分布する植生ほどその影響が大きいこと、冷温帯・暖温帯針葉樹林も北方・高標高域の植生と同程度の影響を受ける可能性があることが示唆された。冷温帯・暖温帯針葉樹林への影響が北方・高標高域の植生と同程度であった要因として、これらの森林の現在の分布面積が限られていることが挙げられる。実際に、影響度の小さい冷温帯落葉広葉樹林と暖温帯常緑広葉樹林の分布面積は広い。今後は、分布予測の不確実性の評価が必要である。

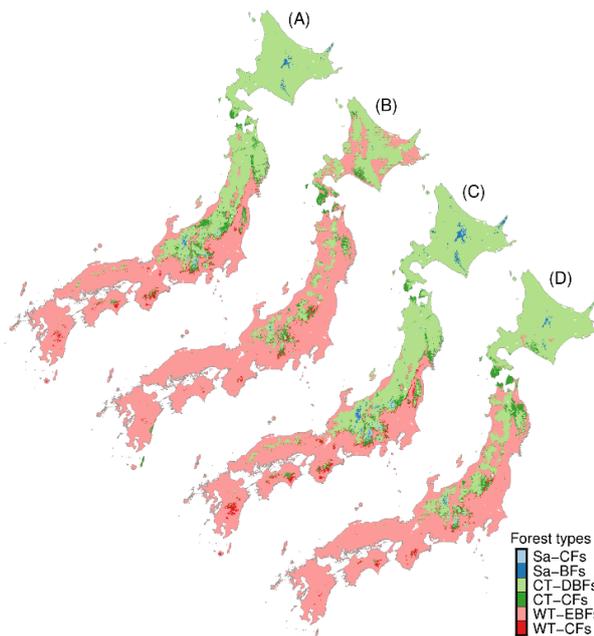


図3. SDB-PNVモデルによる将来(2081-2100年)の植生分布予測図。A: MIROC5&RCP2.6, B: MIROC5&RCP8.5, C: MRI-CGCM3&RCP2.6, D: MRI-CGCM3&RCM8.5

表1. 森林植生帯分布予測モデル(PNVモデル)と種分布予測ベースの森林植生帯分布モデル(SDB-PNVモデル)による2081-2100年の気候条件下における各森林植生の現在の分布面積の減少率の推定値

モデル	PNV				SDB-PNV			
	MIROC5		MRI-CGCM3		MIROC5		MRI-CGCM3	
将来気候モデル								
RCP	2.6	8.5	2.6	8.5	2.6	8.5	2.6	8.5
亜高山帯針葉樹林	87.8	99.8	59.1	98.1	77.0	99.1	66.7	93.7
亜高山帯広葉樹林	63.8	98.2	56.7	92.4	67.7	96.8	40.2	82.9
冷温帯落葉広葉樹林	21.4	64.2	14.6	49.7	24.2	68.8	16.3	43.4
冷温帯針葉樹林	63.7	97.8	48.7	95.6	83.9	98.1	76.6	95.3
暖温帯常緑広葉樹林	0	0	0	0	1.4	3.3	1.5	2.1
暖温帯針葉樹林	81.4	100	58.4	99.8	81.9	99.7	63.4	96.7

<引用文献>

- [1]Aiba, S. (2016) Structure and function of mountain ecosystems in Japan. Springer, Tokyo. pp. 89-114., [2]Farjon, A. (2008) A natural history of conifers. Timber Press, Portland., [3]福嶋司・岩瀬徹 (2005) 日本の植生. 朝倉書店, 東京, [4]Higa, M. et al. (2013) Landscape and Ecological Engineering, 9(1): 111-12., [5]飯泉茂・菊池多賀夫 (1980) 植物群落とその生活. 東海大学出版会, 東京., [6]IPCC (2014) Climate change 2014. Cambridge University Press, Cambridge., [7]吉良竜夫 (1971) 生態学から見た自然. 河出書房新社, 東京., [8]気象庁 (2002) メッシュ気候値 2000. 気象庁., [9]松井哲哉ほか (2011) 森林生態学. 共立出版, 東京. pp. 21-37., [10]Matsui, T. et al. (2004) Journal of Vegetation Science, 15:605-614, [11]中尾勝洋ほか (2009) 森林立地, 51(1): 27-37., [12]Nakao, K. et al. (2011) Plant Ecology, 212: 229-243., [13]野寄玲児・奥富 清 (1990) 植生学会誌, 40(2): 57-69., [14]Ohsawa, M. (1990) Journal of Ecology, 78, 326-339., [15]沖津進 (2001) 国士館大学地理学報告, 9: 1-11., [16]Tsuyama, I. et al (2014) Journal of Forest Research, 19(1): 154-165., [17]Yee, T & Wild, C. (1996) Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological), 58: 481-493., [18]吉岡邦二 (1973) 植物地理学. 共立出版, 東京

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Higa, M.
2. 発表標題 Summer precipitation determines the distribution of vegetation formations, even in regions with a warm-temperate humid climate.
3. 学会等名 International Association for Vegetation Science (IAVS) 62nd Annual Symposium (Bremen, Germany) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 比嘉基紀
2. 発表標題 四国地域の植生分布のモデル化
3. 学会等名 植生学会第23回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 比嘉基紀
2. 発表標題 日本の森林植生帯の分布特性
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会
4. 発表年 2019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
---------	---------