

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 25 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03328

研究課題名（和文）新生代の木本植物多様性の緯度勾配動態：気候変動と気候ニッチに基づくメカニズム解明

研究課題名（英文）Latitudinal gradient dynamics of Cenozoic woody plant diversity: mechanisms based on climate variability and niches.

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） 13,500,000円

研究成果の概要（和文）：地球規模の寒冷化と温暖化を繰り返す古気候変動は、特に高緯度に大きな影響を及ぼし、絶滅、生存、生息域移動の緯度的パターンを生み出した。陸上環境では、亜熱帯緯度における冬の気候が、熱帯の分類群が温帯地域に分散するのを妨げている。同時に、「熱帯への」分散は温帯の気候ニッチによって推進され、地球寒冷化下で温帯の分類群が亜熱帯緯度から熱帯への移動を促進した。熱帯および/または温帯特有の気候ニッチは、鮮新世以降の地球規模の冷却に対応して、地域的な絶滅と緯度に沿った方向への分散を決定した。今回の結果は、将来の温暖化による中緯度の多様化を予測するものである。

研究成果の学術的意義や社会的意義

過去の温暖化時代における生物多様性パターンの解明は、将来の気候変動に対する生物多様性の応答に示唆を与える。寒冷な環境下での空間的・気候的距離依存的な交代には、気候に誘発された選別プロセスが関与しており、列島全体の木本植物群集を空間的に多様化させた。さらに、距離非依存的な転換が優勢であったことから、温暖で安定した気候下での分散放散の影響が示唆された。我々の知見は、温帯の生息地における将来の熱帯化が、生物多様性パターンの地理的均質化を促進する可能性を示唆した。

研究成果の概要（英文）：Cenozoic survival and extinction of angiosperm woody plants showed a contrasting latitudinal-dependency between tropical and temperate genera. TNC-driven extinction worked as taxon-specific way; ancient tropical genera, which was adapted to exceptional warm climates in Paleogene, extinct in low latitudes in the beginning of global-cooling, while cold intolerant genera gradually extinct in mid and high latitudes through Neogene. Because of habitat instability relevant to paleoclimate changes, tropical biome firstly lost Paleogene's super tropical taxa, and then temperate biome suffered range contraction for cold intolerant taxa, and moreover evolutionarily younger freezing-tolerant temperate taxa dispersed from extratropics into lower latitudes. Angiosperm woody genera characterized by manifold TNCs were disproportionately redistributed across the planet, which contributes to shaping the diversity peaks through selective extinction and range shift in response to Cenozoic global cooling.

研究分野：生物多様性 気候変動 気候ニッチ 新生代

キーワード：生物多様性 気候変動 気候ニッチ 新生代

1. 研究開始当初の背景

生態学者はフィールドで観察される群集組成を、その場所に特異的な至近的環境要因で解釈しがちである。しかし、最近の研究から、生物多様性パターン形成における歴史的プロセス(進化的多様化や絶滅や分散)の重要性が明らかになりつつある(Kubota et al. 2015, 2017 Ecography)。マッカーサー以来の現代生態学では、種間相互作用に基づいた“closed community concept”の視点が主流だった。したがって、マクロ生態学的歴史プロセスに着目したアプローチは、群集生態学の概念変革である。同時に、生理的機能特性、分子系統、化石情報など分析データが、近年充実しつつあり、生態学者は、これらを統合した生物多様性ビッグデータを活用して、分析アプローチを革新する機会に恵まれている。

2. 研究の目的

本研究では、維管束植物の木本群集に焦点を当て、多様性の緯度勾配パターンの起源と歴史的動態メカニズムに焦点を当てた。まず、新生代の植物化石と現生植物種の分布情報を収集して植物多様性ビッグデータを整備した。そして、過去から現在まで地質年代毎の木本多様性の緯度勾配パターンを定量した。さらに、化石と現生植物のデータを統合して、緯度バンド毎の木本属の絶滅率と生存率、緯度バンド間の分散率(レンジシフト)を推定した。これらより、木本多様性の緯度勾配の動態を、熱帯ニッチ保守性と温帯ニッチ進化の観点から検証した。特に、新生代の気候変動(温暖化や寒冷化)に対する木本群集の多様性パターンの応答を、低緯度プロセス(out of tropics: 熱帯起源と高緯度への分散)と高緯度プロセス(out of temperate: 温帯起源と低緯度への分散)の相対的重要性に基づいて考察した。

3. 研究の方法

植物化石の分布データについて、全球、特に熱帯域の木本属・種分布データの完全性を向上させた。具体的には、学術論文やデータベースや博物館などが所蔵する化石標本の taxon 名と採集地点記録を分析可能な状態(属・種データに変換する等)に整備した。これらをもとに、全球スケールの木本属種分布に関するデータを構築した。そして、種分布の行列データを、地質年代毎に構築した。これにより、緯度バンド毎の木本属・種分布の在不在を把握し、年代間の木本属の絶滅率と生存率を緯度バンド毎に計算した。さらに、異なる年代間における分布レンジシフトを定量し、緯度バンド間(低緯度と高緯度の間)の分散率も計算した。同時に、木本属・種の気候ニッチを低温耐性と高温耐性で定義して、それらの情報を年代毎の分布データから推定した。これら一連の動態特性と気候ニッチに関する分析は、Shiono, Kubota et al. (2018)で確立した手法を用いた。以上より、木本属の絶滅率・生存率・分散率の緯度依存度と、気候(熱帯/温帯)ニッチ依存度を検証した。これにより、木本多様性の緯度勾配形成における、低緯度プロセス(熱帯ニッチ保守性と高緯度への分散制限)と高緯度プロセス(温帯ニッチ多様化と低緯度への分散)の相対的重要性を定量し、多様性の緯度勾配パターンの動態メカニズムを考察した。

4. 研究成果

(1) 気候変動下における被子植物木本類の新生代ダイナミクス

序論

熱帯気候下の白亜紀に誕生した被子植物の木本植物は、新生代を通じて形成された現代の生物多様性を保持するほとんどの陸上生態系の基盤を作り出している。被子植物が支配する森林バイオームの進化的多様化に関する重要な理解は、人為的な気候変動に対して陸上生物多様性を長期的に持続させるための基本である。それにもかかわらず、大規模な植物の多様性パターン(例えば、緯度方向の多様性勾配や地域的な多様性アノマリー)を支えるメカニズムは、依然として解明されていない。

植物多様性のマクロ進化とパターン形成に関する先行研究の視点は、主に地理的な起源中心性と熱帯ニッチ保守性に基づく複数のシナリオに基づいている。古代の被子植物主体の熱帯林は、現在の南米とアフリカを含むゴンドワナ西部(約1億3,000万年前)に起源を持ち、古第三紀を通じて低緯度から高緯度にかけて広範囲に分散する起源中心地として機能した。熱帯林はその後、新生代の大陸移動によって地域ごとに多様化した。漸新世から中新世にかけて熱帯気候が後退すると、耐寒性を持つ温帯林は比較的最近400万年から1,000万年前にアジアで誕生し、新第三紀の地球規模の冷却に対応して大陸間に分散した。したがって、これらの被子植物が支配的な熱帯と温帯のバイオームは、進化的にソースおよび/またはシンクとして機能し、気候変動との関連で分散を通じて歴史的に相互作用している。この観点から、我々は、被子植物の緯度方向の多様性勾配の新生代ダイナミクスは、熱帯/温帯の分類群特異的な生存(あるいは地域的絶滅)

と、気候ニッチと分散の方向性に関連した緯度間シフトによって駆動されるという仮説を立てた。

ここでは、古気候変動に関連した被子植物木本属の新生代の動態を復元する。古生物学的化石記録は、地質時代を通じて大規模な生物多様性パターンの回顧的分析を可能にする。本研究では、暁新世、始新世、漸新世、中新世、鮮新世、更新世、最終氷期(LGM)から完新世に至る被子植物の化石記録(292,286件)の大規模なデータセットを作成した。特に、属の豊富さのピークは、暁新世では北緯40°~55°N、始新世と漸新世では北緯35°~45°N、更新世以降では北緯-5°~5°Nと、地質学的に異なる緯度帯にあった。しかし、特に低緯度に分布する熱帯の木本植物については、未発見の化石に関連するサンプルの不完全性が広く存在する問題であり、長い地質年代にわたる本来の豊かさのパターンを解釈するためには細心の注意が必要である。

そこで、解析の前に化石サンプリング範囲を調べて、サンプリング強度のばらつきを評価し、被子植物木本属の化石出現率が緯度多様性勾配を正確に評価するには不完全であることを確認した。サンプリング不足に伴う誤解を避けるため、多様性パターンを支える人口統計学的パラメータに注目した。より具体的には、低緯度と高緯度間の属特異的生存(または地域的絶滅)、レンジシフト、分散の役割を評価した。

結果

被子植物木本属の生存率は、緯度の増加とともに有意に減少した。ほとんどの属は新生代を通じて一貫して低緯度で生存していた。木本属の絶滅も緯度に依存しており、絶滅した属の大部分は、現代の熱帯科に属していた。これらの絶滅は、地質時代間で対照的なパターンを示した。すなわち、古第三紀の絶滅は主に低緯度で起こり、新第三紀の絶滅は中高緯度で起こった。熱帯に分布する被子植物木本属の一部が地球上から絶滅した。

古第三紀や新第三紀に高緯度に分布していた属は、現代では低緯度へと地理的範囲を移動・縮小しており、進化的に古い属や耐寒性の低い属、すなわち熱帯性の属は高緯度から選択的に排除された。さらに、緯度に沿って地域的に排除された属は、属内の種の多様化に失敗し、種多様性は貧弱であった。

新生代には、世界的な分布レンジのパターンが大きく変化した。また、北縁と南縁の移動の緯度方向の範囲は属によって異なっていた。凍結耐性をもつ温帯属は新生代を通じて高緯度域での分布を維持または拡大したが、耐寒性をもたない熱帯属は、新第三紀に低緯度域まで生息域を縮小させたか、あるいは地球規模の寒冷化に対応して高緯度域への分散に失敗した。注目すべきは、新生代を通じて南縁を維持していた熱帯属が、新第三紀以降(鮮新世以降の地球規模の冷却に対応して)、温帯属の大部分が南縁を拡大し、熱帯やさらに南半球の高緯度へと分散したことである。

考察

本研究で評価されたように、被子植物木本属の生存、分散、絶滅のバランスは、地域特有の起源の影響と協調しながら、主に地理的勾配に沿って生物多様性のピークや落ち込みを決定する。したがって、分類群と緯度に関連した生物地理学的動態に関する今回の知見は、被子植物木本類の多様性緯度勾配(LDG)の動態のより良い理解に寄与するものである。具体的には、高緯度での絶滅と低緯度での生存の組み合わせが、現在観察されているような急峻なLDGパターンを生み出している。この予測は今回の結果によって支持され、また気候ニッチ保守性に関連するマクロ進化過程に基づいて機構論的に説明される。

新生代における絶滅の緯度変化は、古第三紀の温暖な気候に適応した超熱帯属が、地球寒冷化の開始とともに低緯度域で絶滅し、その後、新第三紀に比較的耐寒性のある熱帯属が中・高緯度域で絶滅したことを示している。このような緯度依存的な選択的絶滅は、熱帯の気候ニッチを反映している。さらに、緯度依存的な生存を表す結果は、高緯度で卓越した低温環境が被子植物の分布域に与える影響を明示している。熱帯は新生代を通じて一貫した生存率を維持していた。特に、熱帯における生存率の高さと高緯度における分布レンジの縮小・絶滅は、系統(科平均年齢 = mean family age)または分類群的に特異的な耐寒性と関連していた。これらは、LDGを生み出す熱帯ニッチ保守性が支配的な役割を担っていることを示している。熱帯は歴史的にほとんどの被子植物の木本属が生息しており、進化の博物館として機能していた。また、地球寒冷化に関連した熱帯ニッチ保守性による絶滅、生存、範囲の縮小は、出熱帯プロセスの役割が少ないことに従って、熱帯-亜熱帯分離を強調している。

さらに、鮮新世以降の地球寒冷化に対応した温帯性分類群の熱帯への方向性分散は、低緯度と高緯度の間をつなぐ海洋生態系で観察されたような出熱帯橋渡し分類群とは対照的であることを

示している。このことは、陸域と海域の LDG 動態の違いを示唆している。特に、緯度勾配を越えた橋渡し分類群は、海域と陸域で正反対のパターンを示している。温帯域の橋渡し分類群（「熱帯域まで」）は、鮮新世以降の寒冷化に対応して陸域の LDG を急峻にする役割を果たすと予想された。さらに、被子植物の新生代の化石記録は、今日観察されるような熱帯の生物多様性のピークを疑問視させる。実際、被子植物の木本属の多様性は、熱帯での化石サンプリングの偏りに影響されるかもしれないが、現在の熱帯林を抱える現代の気温よりも極端に暖かい気候で減少した。地球温暖化（例えば古第三紀）の下では、熱帯の生物多様性は、熱帯の耐暑性に適応した分類群の排除や、高緯度への範囲移動によって、相対的に低下している可能性がある。

結論として、地球規模の寒冷化と温暖化を繰り返す古気候変動は、特に高緯度に大きな影響を及ぼし、絶滅、生存、生息域移動の緯度的パターンを生み出した。陸上環境では、亜熱帯緯度における冬の気候が、熱帯の分類群が温帯地域に分散するのを妨げている。同時に、「熱帯への」分散は温帯の気候ニッチによって推進され、地球寒冷化下で温帯の分類群が亜熱帯緯度から熱帯への移動を促進した。熱帯および/または温帯特有の気候ニッチは、鮮新世以降の地球規模の冷却に対応して、地域的な絶滅と緯度に沿った方向への分散を決定した。今回の結果は、将来の温暖化による中緯度の多様化を予測するものである。

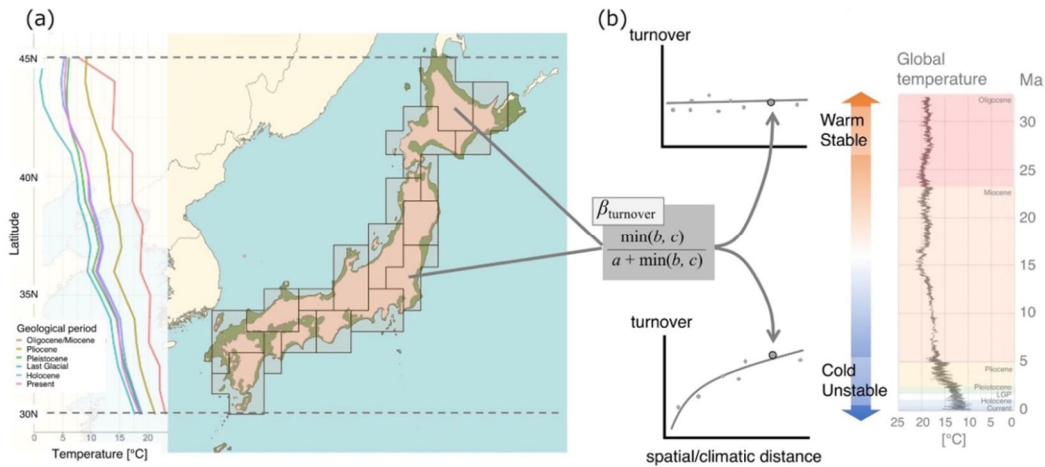
(2) 東アジアの被子植物におけるベータ多様性の動態：新生代における温度勾配との関連における分類学的変遷

序論

地球温暖化は現在、特定の種の分布域を極側や高標高に移動させたり、さらに、局所的な絶滅を引き起こしている。気候変動に対する古生物群集の反応は、分類群に特化した研究は数多く行われているが、まだほとんど知られていない。したがって、気候変動が将来の生物多様性に与える影響を理解することは、生物地理学とマクロ生態学の課題である。化石群集に関する古生物学的情報は、過去の温暖/低温条件を反映しており、将来の気候変動に関連する生物多様性パターンの動態を推測することができる。古生物多様性のパターンに関するこれまでの研究では、地球温暖化特有のプロセスが過去にも働いていたことが示唆されている。気候に依存した環境フィルタリングや、大規模な種の選別における分散制限は、地理的要因によって強まったり弱まったりする可能性があり、その結果、生物多様性のパターンが変化するはずである。種組成の地域間差（多様性）と、地質学的時間間隔にわたる多様性の空間的に明示的な分析は、生物多様性の時空間的变化を理解するための重要な情報を提供する。ここで重要なことは、多様性は、回転性と入れ子性を含む2つの成分に分割できることである。つまり、分類学的回転率と入れ子構造の距離依存性パターンから、環境勾配や地理的隔離に沿ったニッチ依存の生息地フィルタリングや分散・絶滅駆動プロセスの役割が明らかになったことである。しかし、古生物多様性については、局所的な化石群集間の組成の類似性の距離に依存した変動に関する研究はほとんど行われていない。ここでは、東アジアの島々（具体的には、琉球列島を除く日本列島）の被子植物の化石（新生代；漸新世から完新世）と現生群集に注目する。この島々には現在、暁新世から中新世（6500 万年前から 1500 万年前）にかけて北半球の大部分に分布していた生存種を含む遺存植物相が存在している。古気候の変化が分類群の選別と分散に与えた影響を明らかにするために、我々は化石群集における多様性の距離依存性、特に環境勾配に沿った分類群の入れ替わりを表し、異なる気候条件下における異なる地質学的時間間隔におけるそのパターンを特に調査した。これまでの研究から、温暖な気候の時期には、東アジア列島は熱帯と温帯の両方の分類群の生息地として機能していたこと、逆に、より寒冷な区間では、分類群固有の温度耐性に依存する気候バリアが、特に高緯度において、生物学的フィルタリング効果を高めた。したがって、我々は、被子植物における新生代の空間的ベータ多様性ダイナミクスについて以下の予測を行った：(i) 温暖で安定した気候の下では気候フィルターが弱かったため、古第三紀と新第三紀の間、分類学的入れ替わりの距離依存性は緩和されたが、(ii) 寒冷で不安定な気候の下では距離依存性が強くなり、特に第四紀の氷河期から強くなった。これらの予測から推論すると、東アジアの島嶼に残存する被子植物（熱帯から北方系を含む）の群集レベルの反応は、漸新統から完新統にかけての地域特有の古気候と島嶼性に伴う生息地の安定性と分散性によって制御されていたと予想した。

結果と考察

東アジアの日本列島（琉球列島を除く）に分布する新生代の被子植物化石群集のデータセット（7,468 データポイント、95 科 310 属）を用いて、漸新世、中新世、鮮新世、更新世、最終氷期、完新世、現代までの属の入れ替わり（対組成非類似度）の距離依存性をモデル化した。



調査地域と分析方法。(a)各地質学的時間区間における緯度方向の気温(年平均)勾配を左列に示す。(b)17の小地域にプールされた地域集合体間のペアワイズベータ多様性の分析。東アジアの島々を横断する17のサブリージョンに区分した。分類学的入れ替わり距離依存性を地理・気候との関連で検証した。

被子植物木本類の属交代は、最終氷期、完新世、現代においてのみ地理的・気候的距離と有意な相関が認められた。漸新世から鮮新世の温暖期には、属の入れ替わりは地理的距離とはほとんど無関係であった。属の入れ替わりと地理的、気候的距離との間に正の相関が見られたのは、主に更新世以降であった。特筆すべきは、すべての地質学的区間において気候勾配(気温差)が存在するにもかかわらず、温暖な気候のもとでの古第三紀と新第三紀の地理的/気候的距離に関連する属の交替に関する証拠はほとんどなかったことである。地理的距離と気候的距離に関連した属の入れ替わりのこれらのパターンは、一貫していた。なお、化石記録のサンプリングバイアスは全体的なパターンにほとんど影響していなかった。

結論

過去の温暖化時代における距離に依存しない分類学的入れ替わりの発見は、将来の気候変動に対する生物多様性の対応に示唆を与える。寒冷な環境下での空間的・気候的距離依存的な交代には、気候に誘発された選別プロセスが関与しており、列島全体の木本植物群集を空間的に多様化させた。さらに、距離非依存的な転換が優勢であったことから、温暖で安定した気候下での分散放散の影響が示唆された。我々の知見は、温帯の生息地における将来の熱帯化が、生物多様性パターンの地理的均質化を促進する可能性を示唆した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Ikari S., Shiono T. & Kubota Y.	4. 巻 15.2
2. 論文標題 Beta diversity dynamics in East Asian angiosperm woody plants: taxonomic turnover in relation to temperature gradients during the Cenozoic	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Frontiers of Biogeography	6. 最初と最後の頁 e57579
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.21425/F5FBG57579	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2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Shuyin Huang
2. 発表標題 Elevational sorting on phylogenetic assembly of plant species across East Asian islands
3. 学会等名 Early Career Biogeographers Conference, International Biogeography Society. (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Shuyin Huang
2. 発表標題 Soil protist beta diversity patterns and their drivers along an elevation gradient on Mt. Taisetsu, Hokkaido, Japan.
3. 学会等名 Meeting of the German Society for Protozoology (国際学会)
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

古気候変動に関する木本群集の多様化を解明した論文を公表
<https://kubota-yasuhiro.weebly.com/125021252512464>

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