

令和 6 年 9 月 11 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2021～2023

課題番号：21H02227

研究課題名（和文）炭素分配戦略の視点から明らかにする天然スギ機能形質の地理変異

研究課題名（英文）Geographic variation in natural cedar functional traits revealed from the perspective of carbon partitioning strategies

研究代表者

日浦 勉（Hiura, Tsutomu）

東京大学・大学院農学生命科学研究科（農学部）・教授

研究者番号：70250496

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,000,000円

研究成果の概要（和文）：森林生態系での有効な気候変動適応策を策定するためには、地域ごとの気候や地質条件の違いによって局所適応している樹木の形質の違いを考慮することが必要である。本研究は地理的な分布が異なる全国14集団のスギを対象に、共通圃場実験により機能形質の地理変異を詳細に調べ、その機能間関係を明らかにした。

その成果はEcological Research誌に特集号として5本の論文が掲載された他、Scientific Reportsにも論文が掲載された。また、アウトリーチ活動として一般向けの書誌に研究内容を掲載した他、生物の進化生態を理解した上で社会-生態システムを構築すべきという考え方を説いた訳本を出版した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

自然資本に立脚した社会経済活動を持続可能な形で実践していくためには生物の進化生態を深く理解した上で社会-生態システムを構築すべきである。このような観点から、森林生態系での有効な気候変動適応策を策定するためにも、地域ごとの気候や地質条件の違いによって局所適応している樹木の形質の違いを考慮することが必要である。

本研究は日本列島に広く分布し、最も蓄積量の多い樹木であり社会経済活動にも深く浸透しているスギを材料に、遺伝的な変異に基づいた形質の違いと気候変動に対する応答を明らかにしてきたという点で社会的意義は大きい。

研究成果の概要（英文）：In order to develop effective climate change adaptation in forest ecosystems, it is necessary to take into account differences in locally adapted tree traits due to differences in climatic and geological conditions in different regions. This study investigated the geographical variation of functional traits in 14 populations of cedar trees across Japan with different geographical distributions in detail through common garden experiments, and clarified their inter-functional relationships.

The results were published in a special issue of Ecological Research with five papers, and also in Scientific Reports. In addition, as an outreach activity, I published my research in a bibliography for the general public, and also published a translation of a book that explains the concept that social-ecological systems should be constructed based on an understanding of the evolutionary ecology of organisms.

研究分野：森林生態学

キーワード：地理変異 水分生理 根渗出物 BVOC 遺伝的変異 カルシウム

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

スギは日本の森林で最もバイオマスの高い林業上も重要な樹種であり、全国に分布し森林面積の約 20% を占めている。天然生スギは日本の広範囲に分布して遺伝的に分化し、日本海側東北、日本海側、太平洋側、屋久島集団の 4 つに大きく分けられる。それらの葉の形態特性などは集団間で大きく異なることが知られており、局所適応により機能形質の差も大きいと予想されているが、こうした視点での報告例は非常に限られている。

こうした中、我々は近年、太平洋側集団を用いた林冠木の共通圃場実験によって紀伊半島のヨシノスギ林では根からの有機酸浸出量が極めて多く、これが母岩中の Ca を溶出させることで土壌中の Ca 濃度を高めることを見出した。ヤクスギはこれと反対であり、葉に含まれる Ca も降雨由来であった。Ca の動態は生態系における酸緩衝能の差をもたらすと共に、樹木自身や分解に関わる陸生・水生甲殻類の成長や生残に強く作用し、実際にリター中の高い Ca 濃度が生態系の Ca 循環を活性化させ、無脊椎動物に及ぼす影響が天然性広葉樹林と比較して極めて強いことを明らかにした。一方スギの葉からは、セスキテルペンやジテルペンなど生物起源の揮発性有機化合物 (BVOC) が大量に放出されていることを明らかにし、全国 10 集団を用いた共通圃場の観測ではその放出パターンに大きな地理変異が存在すること、それが病原菌に対する防御機構である可能性も明らかにしつつある。高分子量 BVOC の大気への放出は、重要な森林生態系機能の一つであり、エアロゾルの形成等を介して周辺の大気化学環境や降水過程に大きな影響を与える可能性が高い。これらの他にも、スギの持つ大きなバイオマスは地域の水循環にも大きな影響を与えている可能性があるが、幹の水輸送能力や葉の貯水性などの水分生理特性と成長、およびテルペン類の貯蔵と放出といった防御に関わる機能形質の関係については十分に検討されていない。このように、根の浸出物や BVOC のような、根や葉から放出される炭素ベース化合物の量と質に見られる地理変異の実態とそのメカニズムは我々の研究で断片的に明らかになっているだけであり、これらの機能が相互にどのように関係しているのか、またどのような生態系機能に繋がっているのかについては学術的な問いとして残されている。

2. 研究の目的

本研究は全国 14 集団の天然スギを対象に、複数の共通圃場での比較実験により機能形質の地理変異を詳細に調べ、炭素の配分を基軸としてその機能間関係を明らかにするとともに、降雨遮断実験などによって、異なるスギ集団が Ca 動態や水循環を中心とする生態系機能に及ぼす潜在的影響の違いを明らかにする。

また共通圃場で検出された機能形質が野外集団でも保持されているのか、可塑的に変化するかを日本各地のスギ天然林で調べ、生態系機能への波及効果を明らかにする。

3. 研究の方法

本研究では 1) 根からの浸出物放出量、2) BVOC の成分と放出量、3) 葉の Ca やリン (P)、窒素 (N) を始め二次代謝物質など様々な化学的成分、4) 光合成・蒸散における水利用特性、などの形質や機能の解析を筑波大学と東北大学の共通圃場に生育する数多くの個体を用いて行う。異なった環境下にある複数の共通圃場での結果を比較することで機能形質の反応基準 (遺伝-環境交互作用) も明確にする。

日本各地のスギ天然林で上記の機能を測定する。

4. 研究成果

種内の表現型および遺伝子型の変異を研究することは、機能的生物地理学の主要な側面の一つである。種の分布内における表現型および遺伝的変異の両方を定量化する取り組みにより、種の分布の進化生態的要因について興味深い洞察が得られ、機能生態学と進化生物学の橋渡しに役立つと考えられる。このような観点から、本研究はスギの進化生態学的知見をもとにその機能形質の変異が生態系機能に及ぼす影響や、遺伝的分化の地理的・歴史的背景および生態系機能の分化に与える基盤種としての役割について明らかにした。

森林生態系で優占する樹木種はそのバイオマスの高さから基盤種として重要な役割を果たす。広域に分布し、その機能に大きな地理変異を持つ樹木種は個々の地域生態系で固有の森林構造や生物間相互作用をもたらすことが、本科研代表者である日浦によって日本列島の冷温帯で優占する被子植物ブナを例に明らかにされてきた。裸子植物であるスギは日本列島に広く分布し、バイオマス蓄積も大きく、林業的にも有用であることから、日本で古くから研究の蓄積が最も進んでいる樹種の一つであり、その情報量はヨーロッパにおけるヨーロッパアカマツやドイツトウヒなどに匹敵する。ヨーロッパに分布するこれらの種は氷期に一旦全ての個体群が南下してから現在の分布域まで短期間に北上したために遺伝的・機能的変異が小さいと考えられている。しかし日本のスギの場合、最終氷期でも数カ所にレフュージアがあったために遺伝的多様性が残されたことから、地理的な遺伝的変異も大きく、機能的変異も大きいことが期待される。これらの特徴から、日本のスギは地理的な機能分化とその波及効果を基に、気候変動下での森林生態系の応答を研究する上でも良い材料となるだろう。

このような目的のためにはまず種の歴史的背景を明らかにする必要がある、それにアプローチするために植物遺骸や花粉化石などをもとに分布変遷を推定する方法と、中立遺伝子をもとに推定する方法の両方を突き合わせ互いに補完することが必須である。現在スギの天然林は局所的に分布するに過ぎないが、少なくとも過去 7000 年前から近代までは北海道以南の日本列島に広く分布し、そのバイオマスも大きく日本の温帯域で優占種となっていた。津村¹⁾は日本列島および中国に分布するスギの遺伝的変異から推定した分布変遷と局所適応について概説し、地理的に分化した集団の遺伝子攪乱を防ぐための方法も提案した。ウルム氷期最寒冷期からの温暖化、ヒプシサーマル期から近代に至るまでの再寒冷化に伴って分布域が分断あるいは変動することで遺伝子流動が制限されたり、局所適応が起こることで遺伝的分化が起こった。遺伝解析からは最終氷期には伊豆半島付近、紀伊半島南部、四国南部、若狭湾付近、屋久島にレフュージアがあったことが示唆されている。このうち紀伊半島南部以外の地域からの 4 箇所と佐渡、隠岐島、中国地方西部からも最終氷期の花粉化石が発見されていることから、温暖化に伴って少なくともこれら 8 地域から分布を拡大して現在の分布域を形成したと考えられる。従って、スギに見られる機能形質の変異もこれらのレフュージア集団の特性を一定程度反映していると推定される。

スギは日本の樹木の中では直径、樹高ともに最も大きくなる樹種の一つであり(最大直径約 3m、最大樹高約 50m)、そのバイオマスの高さから基盤種として生態系の中で重要な役割を果たしてきたと考えられる。スギが混交することで森林のバイオマスが上昇することで炭素貯留にも大きな貢献をしているだけでなく、一定条件下で土壌の酸性化を防ぐことで豊かな土壌動物相を支えている²⁾³⁾。スギが持つ機能形質の中で特にカルシウムの多寡がこれらの生態系機能に関連していると考えられる。カルシウムを多く含むことで細胞壁を頑強にしたり、高い樹冠の葉に水分貯蔵をするためにはカルシウム架橋が働くことが重要である⁴⁾など、大きな個体のバイオマスを支えることに貢献する。また、土壌中にカルシウムイオンが豊富に存在することで硝酸などのカウンターイオンとして働き酸性化を防いでいる。スギを含むヒノキ科は他の科の樹木に比

べて葉リター中のカルシウム含量が高く、その中でもスギはカルシウム含量が最も高い樹種の一つである。では樹体中に高濃度で存在するカルシウムはどのように獲得されるのだろうか？

紀伊半島南部に分布するスギは日本に生育する他のバイオマス蓄積の大きな樹種（ヒノキ、ブナ、ミズナラ、コナラ、シラカシ）と比較して根からの浸出物量が最大で3-4倍多く、カルシウムの駆動能力が高い⁵⁾。この結果、スギが優占する流域では広葉樹林が優占する流域より土壌や淡水中のカルシウム濃度が3-4倍高くなり、甲殻類をはじめとした小型無脊椎動物の生息密度が高く、淡水中のヨコエビ類の密度は数十倍に達する⁶⁾⁷⁾。カルシウム同位体のプロキシとして用いられたストロンチウム同位体の分析から、スギやスギ林渓流水の同位体比は相対的に母岩の値に近いのに対し、広葉樹や広葉樹林渓流水の同位体比は降雨の値に近かった。このことはこの地方のスギが根からの豊富な有機酸の放出によって母岩中のカルシウムを溶かし出し、生物が利用可能なカルシウムを生態系中に提供していることを意味する⁸⁾。

上記のような機能的特徴を持つスギであるが、気候変動に伴う分布変遷過程の中で気象条件や土壌条件、共存する生物との相互作用あるいは遺伝的浮動によって形態や機能にも地理的な分化が起こった可能性が考えられる。しかしこれまでスギの変異に関する報告は針葉の形態やクロロフィル含量、伏状更新、直径に対する樹高の相対成長など各地から得られたサンプルを比較したものがほとんどで、可塑的形質なのか遺伝的形質であるかどうかの検証はごく限られている。個体の機能分化は他の生物との相互作用にも波及するため、遺伝的に規定されているかどうかを明らかにすることが、分布域の変化を伴うような急激な気候変動下で基盤種として地域の群集構造や生態系機能に与える影響を評価する上で不可欠である。このような地理的機能分化が遺伝的形質であるかどうかを明らかにするためには共通圃場実験が有効である。我々はスギの共通圃場実験からいくつかの機能形質の地理的分化を明らかにしつつある。

植物から放出される生物起源揮発性有機化合物は、大気化学の重要な構成要素であり、植物の様々な環境ストレスに対する抵抗性に大きな役割を果たす。しかし、地理的な生物環境と放出物質の多様性がどのように関係しているかはほとんど分かっていない。我々は遺伝的に分化したスギの地域集団を用いて、共通圃場で放出されるテルペンの変異を明らかにした⁹⁾。テルペノイドは12集団の間で高度に多様化し、地理的な構造も明らかになった。葉に蓄積されたテルペンの総量は、温暖な気候と雪の少ない気候にマイナスの影響を受けた。一方、一部の放出型テルペノイド種の集団間変動は、スギに生息する病原菌種と相関していたことから、スギにおける貯蔵・放出テルペノイドの組成と量の多様化は、気候だけでなく、生物学的相互作用を通じた病原菌群によって構造化されていることが示唆された。

テルペン類の中でも分子量の大きなジテルペンは最近になって気体として放出されることが明らかとなった。しかしその揮発メカニズムは未だ十分に明らかとなっておらず、大気分圧モデルにも当てはまらない¹⁰⁾。このような分子量の大きな揮発性有機化合物は、その反応性の高さから大気化学的過程に大きな影響を与え、スギのように地域スケールで大きなバイオマスを持ち、放出量も大きい場合には地域の気象にも影響を及ぼす可能性さえあることから、今後放出の詳細なメカニズム解明が待たれる。

気象や気候との相互作用をもたらすのは揮発性有機化合物だけではない。気象や気候に影響を受けて器官レベルから個体レベルまで様々な形態や機能に地理的分化がもたらされる。葉レベルでの光合成や水理学的構造に関連する樹冠レベルの形質は炭素獲得や水利用の様式を反映するだけでなく、個体間競争や森林の生産性にも影響する。共通圃場に生育している成木の成長速度は集団によって異なり、ヨシノスギや魚梁瀬スギは成長速度が速く、ヤクスギは有意に遅かった。このような成長特性における種内変異は、全体として、葉のレベルでの特性よりもむしろ個

体全体の特性によって制御されていることが明らかになった¹⁾。また、これと同じ共通圃場を用いた比較によって、前述のように成長の速いヨシノスギは豊富な根からの滲出物量によって母岩のカルシウムを利用するのに対し、成長の遅いヤクスギでは根からの浸出物量はヨシノスギの1/5程度しかなく、主に降雨中のカルシウムを利用していることが明らかとなった。このためヤクスギ土壌中のカルシウム濃度は低く、甲殻類をはじめとした小型無脊椎動物の生息密度がヨシノスギの1/5程度に止まることが明らかとなった²⁾。これらの集団が生育する紀伊半島南部、四国南部、屋久島は急峻で降雨量が年間4000mm近くあるために土壌の有機物層が溜まりにくいことが根の機能への選択圧として働いた可能性もある。その上で生育場所を支える母岩にカルシウムが多く含まれるかそうでないかによって、根からの浸出物量を増加させるかどうかの戦略の違いとなって現れたと考えることもできるだろう。しかし菌根菌との相互作用など未解明な部分も多く、今後の研究の進展がまつれる。このように自生地が広範囲に及ぶ樹木の生理成長特性の種内変異を調べることは、各生息地の気候変動に応じた成長力の変化や森林動態を予測するための有効な指標となることが期待される。

近代以降の人為伐採により各地に分布していた天然のスギバイオマスはヒノキとともに急激に減少した。その後現代ではスギは戦後の拡大造林に伴ってヒノキとともに多く植栽され、単一樹種で森林面積の18%を占めるまでになっている。つまりスギはかつての天然林主体から人工林主体の構成に置き換わったといえる。その造林過程では高い成長速度に関心が向けられ、各地に固有のそのほかの様々な機能分化はほとんど配慮されてこなかった。スギの人工品種間で物質循環や土壌動物群集に与える波及効果が異なる³⁾。自然選択されてきた天然地理変異ともその波及効果が異なることから、人為的に作出された品種が生態系機能やサービスに及ぼす影響も今後注意する必要がある。また揮発性有機物や根滲出物の放出量は個体全体が用いる炭素量に対して占める割合は小さいにもかかわらず、地上部や地下部における他の生物との相互作用やコミュニケーションに重要な役割を果たすが、情報の蓄積は非常に限られている。形質間の連関は形質のデータベースなどを活用した分析が今後望まれるとともに、揮発性有機物や根滲出物のような他栄養段階や他の生態系機能に波及効果を持つ機能形質に関する各地での研究が待たれる。

引用文献（*は本科研による成果論文）

- 1)*Tsumura, Y. (2023) *Ecological Research* 38: 64-73
- 2)Ohta, T., Niwa, S., and Hiura, T. (2019) *Plant and Soil* 437: 355-373
- 3)*Ohta, T. and Hiura, T. (2023) *Ecological Research* 38: 98-110.
- 4)Azuma, W., Nakashima, S., Yamakita, E., Ishii, R.H., and Kuroda, K. (2017) *Tree Physiology* 37, 1367-1378
- 5)Ohta, T. and Hiura, T. (2016) *Canadian Journal of Soil Science* 96: 199-206
- 6)Ohta, T., Niwa, S., and Hiura, T. (2013) *Freshwater Biology* 59: 748-760.
- 7)Ohta, T., Niwa, S., Agetsuma, N., and Hiura, T. (2014) *Pedobiologia* 57: 257-262
- 8)Ohta, T., Shin, K., Saito, Y., Nakano, T. and Hiura, T. (2018) *Ecosystems* 21: 1390-1403
- 9)*Hiura, T., Yoshioka, H., Matsunaga, S.N., Saito, T., Kohyama, T.I., Kusumoto, N., Uchiyama, K., Suyama, Y., and Tsumura, Y. (2021) *Scientific Reports* 11: 8307
- 10)*Saito, T., Kusumoto, N. and Hiura, T. (2023) *Ecological Research* 38:74-82.
- 11)*Azuma, W., Kawai, K., Tanabe, T., Nakahata, R., and Hiura, T. (2023) *Ecological Research* 38: 83-97.

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 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Hiura, T., Yoshioka, H., Matsunaga, S.N., Saito, T., Kohyama, T.I., Kusumoto, N., Uchiyama, K., Suyama, Y., and Tsumura, Y.	4. 巻 11
2. 論文標題 Diversification of terpenoid emissions proposes a geographic structure based on climate and pathogen composition in Japanese cedar.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 8307
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-021-87810-x	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 Hiura, T.	4. 巻 38
2. 論文標題 Functional biogeography in Japanese cedar.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 42-48
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12321	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 Saito, T., Kusumoto, N. and Hiura, T.	4. 巻 38
2. 論文標題 Relation of leaf terpene contents to terpene emission profiles in Japanese cedar (<i>Cryptomeria japonica</i>)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 74-82
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12323	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 Azuma, W., Kawai, K., Tanabe, T., Nakahata, R., and Hiura, T.	4. 巻 38
2. 論文標題 Intraspecific variation in growth-related traits from leaf to whole-tree in three provenances of <i>Cryptomeria japonica</i> canopy trees grown in a common garden.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 83-97
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12349	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 Ohta, T. and Hiura, T.	4. 巻 38
2. 論文標題 The effects of functional differences in cultivar of <i>Cryptomeria japonica</i> on nutrient dynamics and soil invertebrates.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 98-110
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12353	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5件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 Ohta, Y., Saito, T., Tsumura, Y., Hiura, T.
2. 発表標題 Development of a measurement method for BVOCs emitted by Japanese cedar.
3. 学会等名 JpGU
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 石崎理慶・甲山哲生・太田有紀・斉藤拓也・陶山佳久・津村義彦・日浦勉
2. 発表標題 共通圃場を用いたスギ葉圏微生物群集の集団間比較.
3. 学会等名 第71回日本生態学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 太田有紀・斉藤拓也・甲山哲生・陶山佳久・津村義彦・日浦勉
2. 発表標題 スギによるBVOCs放出特性の地理変異：共通圃場実験に基づくアプローチ.
3. 学会等名 第71回日本生態学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 太田民久・小岩井愛菜・東若菜・松本茉倫・日浦勉
2. 発表標題 スギの地理変異が母岩を介した物質動態に与える影響.
3. 学会等名 第71回日本生態学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 小切壮仁・杉本廉・奥山颯大・太田有紀・津村義彦・日浦勉・黒田慶子・東若菜
2. 発表標題 スギ集団間の乾燥ストレスに対する水理学的適応機能の差異
3. 学会等名 第135回日本森林学会
4. 発表年 2024年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>プレスリリース https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/topics_20210416-1.html</p>

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
研究分担者	津村 義彦 (Tsumura Yoshihiko) (20353774)	太田有紀・太田有紀・太田有紀 (12102)	

6. 研究組織（つづき）

	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
研究分担者	東 若菜 (Azuma Wakana) (20780761)	太田有紀・太田有紀・太田有紀 (14501)	
研究分担者	斉藤 拓也 (Saito Takuya) (40414370)	太田有紀・太田有紀・太田有紀 (82101)	
研究分担者	太田 民久 (Ohta Tamihisa) (60747591)	太田有紀・太田有紀・太田有紀 (13201)	

	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	太田 有紀 (Ohta Yuki)		学生
研究協力者	小切 壮仁 (Kogire Taketo)		学生
研究協力者	甲山 哲生 (Kohyama Tetsuo)		

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