

令和元年5月22日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07513

研究課題名(和文) フタバガキ科樹木における種子散布パターンと実生更新特性との関係

研究課題名(英文) Relationship between seed dispersal pattern and characteristics of seedling regeneration in dipterocarp trees

研究代表者

中川 弥智子 (Nakagawa, Michiko)

名古屋大学・生命農学研究科・准教授

研究者番号：70447837

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)：フタバガキ科2種について、遺伝実験から種子散布と花粉散布のパターンを推定した。果実の形態的特徴からの予想とは異なり、大きな翼の枚数が多い種で種子散布距離が大きい結果とはならなかった。また、最大花粉散布距離は2種で似た値を示したが、花粉散布頻度の距離依存性は種によって異なった。定着した実生のうち、21.5～26.7%が約4年後まで生き残った。種子散布距離や花粉散布距離が実生の成長や生残に与える影響は検出されず、種子～実生定着の数年間では、食害者に対する飽食効果が生残に有利に働くことが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

フタバガキ科樹木は東南アジア熱帯雨林の主要な優占種であり、多くの有用材を含む分類群であるため、その更新特性は持続的利用や保全に欠かせない基礎情報である。比較的多くの報告がある花粉散布距離に比べて、種子散布距離の知見は非常に限られているため、本研究の成果は意義深い。一度の繁殖イベント由来の限られた種のみでの結果であるため、より多くの種を用いた更なる検証が必要である。また、より正確な種子散布距離の推定のために、遺伝実験に用いるべき試料への課題も見つかったことから、今後の発展も望める。

研究成果の概要(英文)：The patterns in seed and pollen dispersal were estimated using the genetic analysis for two dipterocarp species with different number of large wings. Contrary to the expectations from morphological traits, mean seed dispersal distance of species with three large wings was not larger than that of one with two large wings. Although the maximum pollen dispersal distance was similar in the two dipterocarp species, the frequency of pollen dispersal at a given distance differed between species. 21.5～26.7% of dipterocarp seedlings survived for about four years. Mortality and growth rate were not affected by neither seed nor pollen dispersal distances in seedlings of both dipterocarps, whereas the positive effect of predator satiation was indicated for the survival of dipterocarp seedlings.

研究分野：森林生態学

キーワード：実生動態 種子散布 フタバガキ科

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

種の多様性が極めて高い東南アジア熱帯雨林において、優占種や林業的有用種を多く含むフタバガキ科の果実形態は実に様々である。萼片由来である翼が大きく発達した風散布種もあれば、翼がない重力散布種もあるうえ、翼や果実のサイズも大小様々なため、種子散布パターンは種によって大きく異なることが予想される。しかし、フタバガキ科の種子散布に関する先行研究は非常に限られており、果実を人為的に落下させる実験や、孤立木から散布された果実を対象として種子散布パターンを推定した先行研究があるものの、自然状態での種子散布パターンについてはこれまで報告がほとんどない。他方で、種子散布の適応的意義にもつながると考えられる実生初期段階の定着制限要因としては、光や土壌水分などの非生物的要因に加えて、同種および近縁種の密度、食害といった生物的要因、さらに自殖率や近交弱勢といった遺伝的要因が考えられる。

2. 研究の目的

そこで本研究では、比較的規模の大きかった一斉開花によって発芽・定着した当年生実生が数多く林床に生育する機会をタイミングよく捉え、ボルネオ島の低地熱帯雨林に優占する複数のフタバガキ科の樹木を材料に、定着直後からの実生の動態パターン（生残と成長）を解明するとともに、その実生の動態に影響を及ぼす要因について、非生物的、生物的、遺伝的の各要因を同時に検証することを目的とした。また、種子散布パターンが果実の形態的特徴に左右されるか（具体的には、種子サイズが同等の場合、大きな翼の枚数が多い果実の散布距離がより長くなるか）についても検討することとした。

3. 研究の方法

調査は、マレーシア・サラワク州に位置するランビルヒルズ国立公園において行った。大きな翼の枚数が異なるフタバガキ科 3 種 (*Shorea beccariana*: 大きな翼が 3 枚、*Dipterocarpus globosus*: 大きな翼が 2 枚、*Dryobalanops aromatica*: 大きな翼が 5 枚) を対象に、10m 間隔で発芽定着した直後の実生を各場所で最大 8 実生をランダムに選定し、個体識別しサイズを計測後、葉もしくは子葉と翼の一部を採集した。また親木の候補木として、調査地内 (約 100 ha) を踏査し、対象種 3 種の胸高直径 25~30cm 以上の全個体について、その位置とサイズを記録し、内樹皮を採取した。親候補木の一部については、既存データと抽出済 DNA 使用した。また、実生を採取したエリアを 2.5×2.5 m のグリッドに分け、各グリッド内で土壌水分 (土壌水分センサーを使用) と光環境 (魚眼レンズを用いて全天空写真を撮影して開空度を使用) を測定するとともに、各実生の周囲 1m² 以内に生育する同種とフタバガキ科の当年生実生の本数も計数した。実生は半年~1 年間隔で再調査し、その生残と成長を追跡した。遺伝実験では、前処理を行った後、改変 CTAB 法を用いて内樹皮、子葉または本葉から DNA を抽出した。各種 7~15 のマイクロサテライトマーカーを用いて PCR 増幅し、遺伝子型を決定した。なお、翼からの DNA 抽出はうまくいかなかったため、CERVUS 3.0.7 を用いて最尤推定に基づく両親解析を行って花粉と種子散布距離を推定した。実生からの距離が近い方を母樹、もう片方を父樹とした。また、*D. aromatica* の遺伝解析は未完了のため、2 種で得られたデータをまとめ、自殖・他殖や花粉・種子散布距離、非生物的要因、および生物的要因が当年生実生の生残と成長に与える影響を、一般化線形モデルを用いて解析した。

4. 研究成果

両親が推定できた実生は *D. globosus* で 215 個体のうち 161 個体、*S. beccariana* で 297 個体のうち 239 個体であり、自殖率は *D. globosus* で 27%、*S. beccariana* で 5% であった。*Dipterocarpus globosus* の平均種子散布距離は 203.8 m (10.6~739.1 m) で、100~150 m の距離が最も多い一山形だった (図 1)。種子散布全体の 66.5% が 200 m 以内であったが、200~450 m の範囲でも 5% 程度の頻度を保っており、中距離散布が比較的高い頻度で起こっていた。*Shorea beccariana* の平均種子散布距離は 152.2 m (12.9~938.9 m) で、全体の 96.7% が 300 m 以内の散布であり、それ以上の散布はほとんどなく、予想とは異なり、大きな翼の枚数が多い *S. beccariana* で種子散布距離が大きい結果とはならなかった。この理由の 1 つとして、種子散布距離を両親解析によって推定したことによる過小評価が考えられる。今回の研究では、実生の母樹由来の組織として翼をサンプリングしたが、残念ながら DNA 抽出に失敗した。試みとして一部で採取していた果皮での実験はうまくいったため、今後のより正確な種子散布距離推定には、果皮と実生の一一致する DNA 型から母樹を決定した後に父性解析による父樹の決定を行う方法が望ましいと考えられる。また、フタバガキ果実は風によって散布されるため、種子散布時の風速・風向や、母樹の高さなども種子散布パターンを左右すると考えられ、一概に果実の形態的特性が種子散布距離に反映されるとは限らないのかもしれない。

Dipterocarpus globosus の花粉散布範囲は 0~1070.8 m で、平均花粉散布距離は 310.8 ± 295.6 m (平均値 \pm SD) であった。他殖由来の実生の花粉散布距離は、どの距離階級も 10% 未満とな

っており、*D. globosus* の実生は広範囲に比較的一定の割合で起こった花粉散布由来の個体であった。*Shorea beccariana* の花粉散布範囲は 0 ~ 1073.9 m で、平均花粉散布距離は 242.9 ± 223.1 m であった。*Dipterocarpus globosus* とは対比的に、*S. beccariana* の他殖由来の実生では 200 m 以内の散布が多く、200 m 以降は距離の増加に伴って散布頻度が低下していく傾向にあった。調査対象の 2 種で平均花粉散布距離を比べると、予想通りオオミツバチ媒とされている *D. globosus* で大きかった一方、最大散布距離は 2 種間でほとんど違いがなく、*S. beccariana* の主な花粉媒介者とされている甲虫は、オオミツバチと比較して長距離散布をもたらす頻度は低いものの、オオミツバチと同等の長距離散布能力を持つ可能性が示唆された。

定着した実生のうち、*D. globosus* で 21.5% が、*S. beccariana* で 26.7% が約 4 年後まで生き残った。両種ともに自殖由来と他殖由来の実生間で生残率に有意な差は認められず、また、生残率の種間差も認められなかったが、死亡パターンは種ごとに異なった。*Dipterocarpus globosus* の実生は初期に多くの個体が死亡し、その後の死亡個体は少なかったが、*S. beccariana* の実生は徐々に個体数を減らしていった。両種とも初期サイズが大きいほど生き残りやすく、くわえて *S. beccariana* では、フタバカキ科当年生実生密度が高いほど生残率が高くなったことから、種子 ~ 実生定着過程での食害者に対する飽食効果が示唆された。一方で、両種とも種子散布距離や花粉散布距離の生残や成長に対する効果は検出されなかった(図 2)。また、実生の生残や成長には、光環境や土壤水分といった非生物的要因の効果は認められなかった。

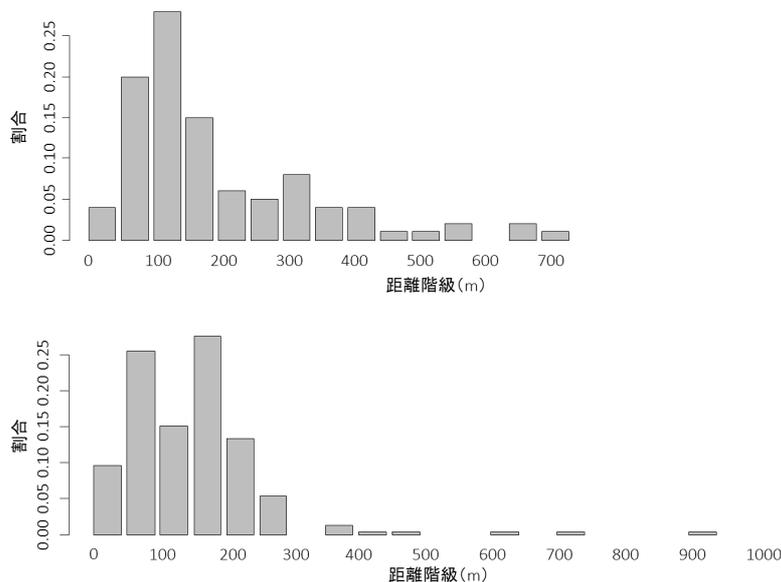


図 1. 両親解析によって算出されたフタバガキ科 2 種の種子散布距離。
(上) *D. globosus*、(下) *S. beccariana*

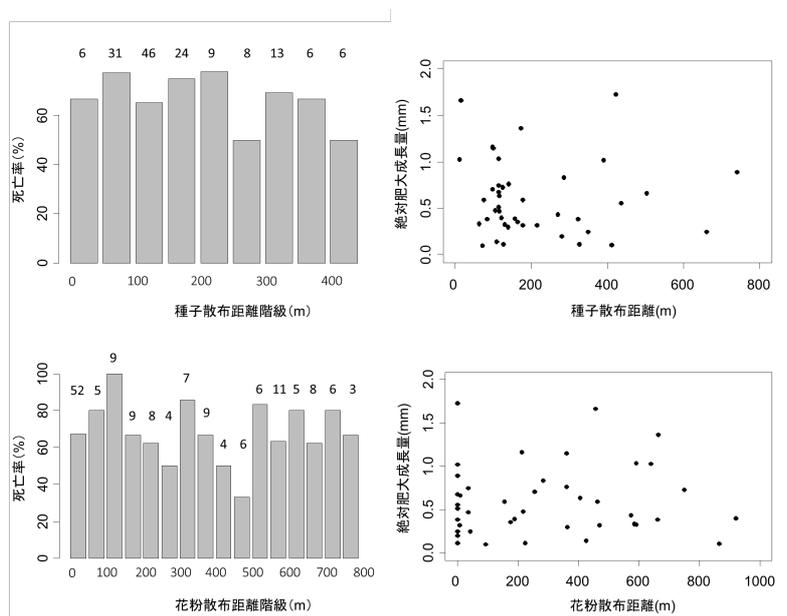


図 2. *Dipterocarpus globosus* における種子散布距離と死亡率(左上)、種子散布距離と絶対肥大成長量(右上)、花粉散布距離と死亡率(左下)、花粉散布距離と絶対肥大成長量(右下)。バーの上の数字は各距離階級における解析対象個体数を示す。

5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 6 件)

- 1) M. Nakagawa, M. Ushio, T. Kume, T. Nakashizuka. (2019) Seasonal and long-term patterns in litterfall in a Bornean tropical rainforest. *Ecological Research* 34: 31-39. 査読有 DOI:10.1111/1440-1703.1003.
- 2) A. Katayama, T. Kume, R. Ichihashi, M. Nakagawa. (2019) Vertical variation in wood CO₂ efflux is not uniformly related to height: Measurement across various species and sizes of Bornean tropical rainforest trees. *Tree Physiology* (in press) 査読有 DOI: 10.1093/treephys/tpz022.
- 3) Y. Takeuchi, R. Soda, B. Diway, T. ak. Kuda, M. Nakagawa, H. Nagamasu, T. Nakashizuka. (2017) Biodiversity conservation values of fragmented communally reserved forests, managed by indigenous people, in a human-modified landscape in Borneo. *PLOS ONE*: 0187273. 査読有 DOI: 10.1371/journal.pone.0187273.
- 4) S. Suzuki, M. Inanaga, M. Nakagawa. (2016) Biotic and abiotic factors influencing the seedling dynamics of four dipterocarp species. Pp. 114-123 in Proceedings of the symposium "Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak" 査読無 <http://hdl.handle.net/2433/227115>.
- 5) K. Kawahara, N. Matsuo, S. Sakai, M. Nakagawa. (2016) Depth of water uptake and flowering frequency of dipterocarp trees. Pp. 124-131 in Proceedings of the symposium "Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak" 査読無 <http://hdl.handle.net/2433/227116>.
- 6) A. Katayama, T. Kume, M. Ohashi, K. Matsumoto, M. Nakagawa, T. Saito, T. Kumagai, K. Otsuki. (2016) Characteristics of wood CO₂ efflux in a Bornean tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology* 220: 190-199. 査読有 DOI: 10.1016/j.agrformet.2016.01.140.

〔学会発表〕(計 6 件)

- 1) 鈴木詩織・竹内やよい・戸丸信弘・中川弥智子 (2018) フタバガキ科実生の交配様式と動態に影響を及ぼす要因. 第 28 回日本熱帯生態学会年次大会, 静岡大学, 静岡 (ポスター発表)
- 2) R. Nakamura, J.-T. Cornelis, F. de Tombeur, M. Nakagawa, K. Kitajima. (2018) Silicon release from leaf litter of six tropical tree species during decomposition. 55th Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Pullman Hotel Kuching, Malaysia (ポスター発表)
- 3) 永井信・市栄智明・中川弥智子・小谷亜由美・鄭俊介・金龍元・Kho Lip Khoo・小林秀樹 (2018) 観測空白地域における衛星観測の高精度化. 日本リモートセンシング学会 第 64 回 (平成 30 年度春季) 学術講演会, 東京大学, 東京都 (口頭発表)
- 4) R. Nakamura, K. Kitajima, M. Nakagawa. (2017) How much silicon leaches to water from dead leaves of lowland tropical trees? 第 64 回日本生態学会大会, 早稲田大学, 東京都 (ポスター発表)
- 5) M. Nakagawa, M. Ushio, T. Saito, T. Kume, T. Kumagai, S. Sakai. (2017) Phenological patterns of vegetative growth, litterfall and reproduction in Lambir Hills National Park. 第 64 回日本生態学会大会, 早稲田大学, 東京都 (口頭発表)
- 6) T. Nakai, T. Kumagai, T. Saito, K. Matsumoto, T. Kume, M. Nakagawa, H. Sato. (2016) Modeling of Individual Tree Transpiration in a Bornean Tropical Rain Forest. The 7th International Conference on Water Resources and Environment Research (ICWRER2016), Kyoto TERRSA, Kyoto, Japan (Oral presentation).

〔図書〕〔産業財産権〕〔その他〕(計 0 件)

6 . 研究組織

(1) 研究分担者 なし

(2) 研究協力者

研究協力者氏名：竹内やよい
ローマ字氏名：Yayoi Takeuchi

研究協力者氏名：稲永路子
ローマ字氏名：Michiko Inanaga

研究協力者氏名：鈴木詩織

ローマ字氏名：Shiori Suzuki

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、研究者個人に帰属されます。