

令和 3 年 5 月 24 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02504

研究課題名(和文) 固着性生物の種内変異が種間共存に及ぼす影響の長期観測に基づく解明

研究課題名(英文) Effects of intra-specific variation on the coexistence of sessile organisms evaluated by long-term observation

研究代表者

甲山 隆司 (Kohyama, Takashi)

北海道大学・地球環境科学研究所・名誉教授

研究者番号：60178233

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,100,000円

研究成果の概要(和文)：陸上植物や沿岸付着動物のような、固着性生物では、定着環境の変異に対応して個体間変異が大きい。同じ固着性の他種と共存するメカニズムと、種内個体間変異がどのように関係するかは未解明の課題である。本研究は、森林樹木・低木・沿岸フジツボを対象に、継続観測データに基づいて、種内の生活史変異を解析した。個体間変異の時間積算が、種レベルの回転率の遅速トレードオフをもたらし、共存に貢献することを見出した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生態系の生物多様性と純一次生産速度の関係を正確に推定し、種内個体間変異の観測法と個体変化の観測誤差を明らかにした本研究は、気候変動枠組み条約のREDD+ (森林減少・劣化に由来する排出の削減) や持続可能な開発目標 SDGsの目標17 (森林と生物多様性の持続可能な管理) に新たな推定手法と予測モデルを提供し、人間社会の脱炭素化政策と生物多様性の保全・修復政策の策定に貢献するものである。そのために、本研究で用いた観測データに加えて新解析手法のソース・コードをウェブ上で一般公開した。

研究成果の概要(英文)：Large within-species variation is observed in sessile organisms, such as forest trees, shrubs and intertidal barnacles. Dealing with those systems consisted of multiple species, this study examined the relationship between within-species, among-individual variations of life-history measures (in particular, size-dependent growth) and among-species coexistence. We quantified within-species variation using long-term repeated census records, applying bias-free new methods. Life-long integration of variation characterized species-level turnover rates. The fast-slow trade-off among species facilitated the equitability mechanism of coexistence.

研究分野：植物生態学, 群集生態学

キーワード：生物群集 個体群動態 生活史特性 機能形質 生態系機能 生物多様性

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。

1. 研究開始当初の背景

「なぜ同じ資源を利用する生物種が共存しているのか」という疑問は、群集生態学の中核課題である。陸上植物や沿岸付着動物といった固着性生物では、同種・種間の個体間で空間を巡って競合している。本研究担当者らは、その解決に向けて、生活史特性を組み込んだ固着性生物の競争モデルの解析や観測データに基づく検証を進めてきた。固着性生物では生活史特性に大きな種内変異が観測されるが、競争関係にある種間の共存を阻害するのか、あるいは促進するのか、という疑問は、いまだ説明されていない。生活史特性の確率的変動と種間競争を扱った理論研究では、生活史特性の種内変異と種間共存の関係は条件依存的で明瞭ではない。さらに、同種内で個体間変異が保持される条件と、種内変異が多種共存をもたらす条件の統一的な解析はいまだ手がけられていなかった。

同所的に共存する種間では、しばしば成長速度の種内変異の大きさに種間差が認められる。長期観測データを用いて、成長・死亡・加入速度や個体形態の種内変異と種間変異を一括して定量化することが重要である。

2. 研究の目的

固着性生物群集の長期観測データを用いて、生活史特性の個体間変異が種間共存に及ぼす影響を解明することを目的とする。長期間の観測を行っている森林樹木群集と潮間帯フジツボ群集を対象として、個体間変異の時空間変動を、観測バイアスを考慮した統計推定手法を用い、多層系レベルで解明する。共存する種間で、個体間変異の大きさがどのように異なるかを明らかにし、そうした違いが安定共存を促進するという仮説を検証する。あわせて、同種集団内で遺伝的多型が維持されるメカニズムを解析する。

3. 研究の方法

(1) 屋久島の暖温帯降雨林(5年回帰)ではプロット設置から35年後、苫小牧の針広混交林(3年回帰)では24年後、雄阿寒岳亜高山帯林プロットでは16年後の全樹木個体の成長・死亡・加入調査を実施した。また、マレーシア・パソアの熱帯多雨林大面積プロット・データを用いて、390種の間の現存量と一次生産速度の関係を各個体の成長・加入・死亡データに基づいて解析した。また、観測では測定できない生活史の個体差を与えた人工集団を作成して、解析を行った。

(2) 種内個体間変異の遺伝的影響を解析するために、北海道の落葉広葉樹林林床と高山帯の多年生低木種を対象に、マイクロサテライト・マーカーを用いて、種内遺伝変異と繁殖成功度の解析を行った。

(3) 函館の日浦海岸にある防潮堤コンクリート基質上の底生フジツボ群集の動態を記録するために、1993年から1996年の間に定点撮影した写真画像を用いて、個体レベルの加入・成長・死亡動態をGIS解析した。画像解析の精度を評価するために、季節を通して各個体の識別・生死・サイズ測定を実施し、撮影画像と比較検証した。

4. 研究成果

(1) 森林動態と個体間変異

森林生態系の現存量動態(純一次生産と枯死)の従来推定手法を理論的に検討し、観測間隔と不均質な分集団(種間・局所集団間)の影響を受けない新手法を開発した(Kohyama, Kohyama and Sheil, 2019)。従来手法は、期間生存個体と加入個体の現存量増分を積算して観測間隔で除すという、集団生物学では30年以上前から使われていない単純計算値であり、期間中の死亡個体の生産が無視されてしまう。観測間隔が長くなるほど生産が過小推定され、回転率が速い分集団ほどその過小推定が大きくなることを示した。こうした不均質性の「均し」バイアスが種間や分集団間の動態変異を見逃す結果を招いていた。今回開発した新手法では、生態系レベルの純生産を、分集団の純生産の積算として求めるため、各分集団の生態系生産への寄与が評価できる。

この新手法を適用して、マレーシア・パソア熱帯多雨林の純一次生産の樹種間と局所パッチ間の変異を、分集団の現存量との関係として解析した。いずれについても、現存量と現存量あたりの純体生産速度の間にトレード・オフの関係を見出した(図1)。森林の一次生産を、現存量の低い樹種群や林分が支えている現象を明らかにした(Kohyama et al. 2020)。

種現存量は種個体群の個体最大到達サイズに強く相関しているため、明らかにされた現存量と純生産の種間トレード・オフは、高木種に比べて低木種の個体成長速度が低いという一般的な傾向と一見矛盾する。本研究では、種個体群レベルの個体積算の生産が、最大個体の生産を反映しており、高木種の最大個体の相対生産が低木種のそれより低くなる現象によって、大現存量種の低い純生産がもたらされることを解明にした。

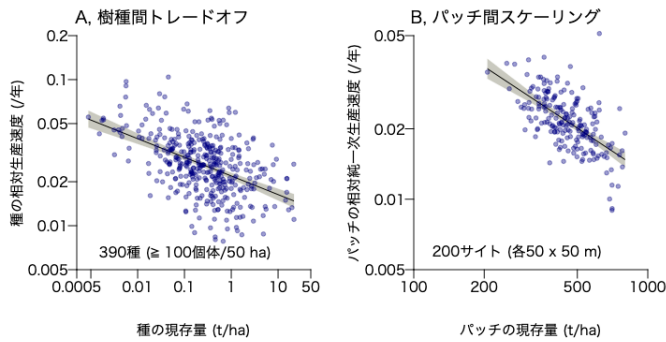


図 1. マレーシア熱帯多雨林の生産・現存量関係

この研究によって、高現存量の種が生態系の炭素プールの維持を担うのに対して、多くの低現存量の種が森林の高い純生産速度をもたらす、という、炭素蓄積と回転率の間の種間分化が明らかになった。この種間分化は、種多様性と生態系機能に関する「選択効果」対「相補性効果」論争について、種間の相補的な機能分化を示す新たな証拠を提供することになった。

(2) 成長の個体間変異と形態可塑性

亜高山帯針葉樹林に同所的に優占するアカエゾマツとトドマツの2種の樹高と幹直径の拡張相対成長関係を、雄阿寒岳と遠音別岳の森林プロットで解析した。その結果、小径木ではトド松が、大径木ではアカエゾマツが同じ直径で樹高が高くなる有意な種間形態差が認められた。しかし、成長速度の個体間差を説明変数に加えると、高成長個体ほど同じ直径で樹高が高くなる傾向があり、樹種間の差は無くなった。種内個体間成長変異の樹種間差（トドマツのほうが成長の個体間差が大きい）が、見かけの樹形種間差をもたらすことを明らかにした。

土壌年齢が異なる熱帯山地林の調査プロットを比較した。古い土壌は貧栄養になり、林冠層の発達が抑制されていた。それに対応して、森林下層の光条件は良くなっていた。10年間の樹木のサイズ成長は、若い土壌では光不足が下層木の成長を制限するのに対し、古い土壌では栄養塩不足が林冠木の成長を制限していた。(Aiba and Kitayama, 2020)

(3) 個体間変異の測定誤差と期間依存性

同一個体の幹直径を同日ないし翌日に2チームで反復測定したデータを用いて、測定誤差分布をモデル化した。ふたつの測定値の絶対値差は直径に伴って増加するのに対して、対数値差は減少した。このサイズに依存する分散不均質性を取り除くために、測定値の平方根変換値差を適用した(図2)。平方根変換した2測定値間の差の分布から、母集団の差を推定した結果、平方根誤差分布の標準偏差はおよそ0.02であった。この誤差モデルを用いて、成長速度の個体間差を測定誤差と区別して、モデル推定することが可能になった。

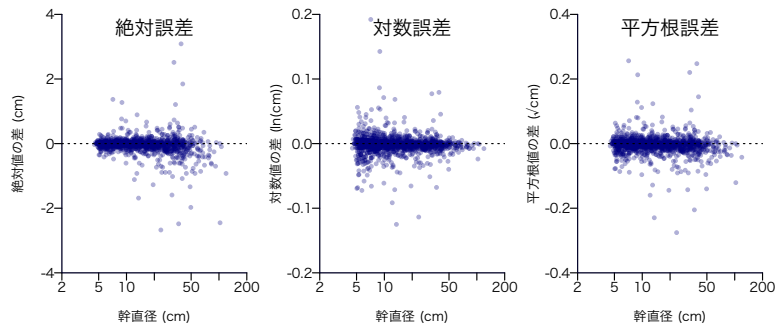


図 2. 苫小牧プロットにおける幹直径の測定誤差分布

長期間に亘る森林調査プロットの繰返し観測のデータから、単一種個体群でも観測期間の増加に伴って相対成長速度の推定値が減少していた。原因のひとつは測定誤差である。成長速度は観測期間で除して求めるため、誤差影響も観測期間の逆数で減少する。もうひとつの原因は、個体の成長軌跡が指数関数でなく、サイズに伴って頭打ちになるためである。両者の影響を評価するために、測定誤差分布・頭打ち個体成長・個体間差を与えた人工集団の個体ベースモデルを作成して解析した。図3はその一例である。個体の成長はゴンペルツ関数に従い、潜在成長速度パラメータには指数分布に従う個体差を与えた。こうしたモデルで与えたパラメータを人工集団の「観測」データから逆推定することができた。

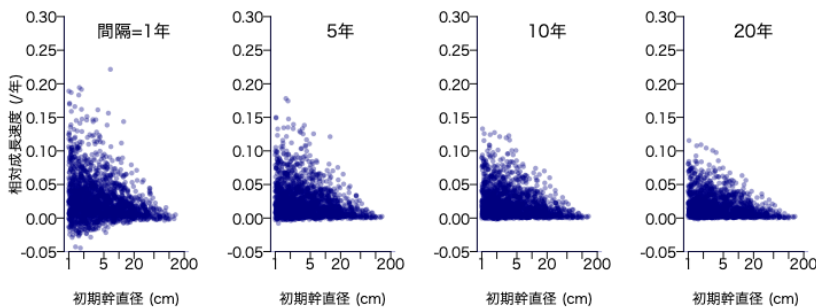


図 3. 人工集団によって再現された個体成長の観測間隔依存性

成して解析した。図3はその一例である。個体の成長はゴンペルツ関数に従い、潜在成長速度パラメータには指数分布に従う個体差を与えた。こうしたモデルで与えたパラメータを人工集団の「観測」データから逆推定することができた。

(4) 低木種個体群内の可塑的・遺伝的変異

大雪山系高山帯で25年間に亘って観測してきたキバナシャクナゲの開花時期と結実成功の経年変化と、その気候変動影響を解析した。積雪の少ない風衝地個体群は気候変動による開花の早期化によって結実成功が低下していたが、雪解けの遅い雪田個体群では気候変動の影響が軽微であることが判明した。同じ種であっても、立地環境が異なる個体群間で、気候変動への応答が大きく異なることを実証した。

気候変動により個体群が縮小傾向にあるエゾノハクサンイチゲの個体群動態解析を行った。雪解けの早い個体群は、遅い個体群からの種子供給により維持されており、種子供給がなくなることにより個体群が消失するメタ個体群構造が明らかとなった。

雌性両全性異株の性システムを持つ落葉樹林林床の夏季落葉性の低木種ナニワズ個体群の遺伝構造を解析した。その結果、両性個体では結実能力が低く、実質的には花粉親として機能していることが明らかとなった。花生産は花粉親としての成功度と高い相関があり、果実生産を低くすることにより、安定した花生産を維持していた。両性個体の結実能力には個体群内で個体差が見られた。また、その傾向は個体群間で大きな違いがなかった。(Kudo and Shibata, 2021)

(5) 潮間帯固着動物群集の変異と共存

函館・日浦海岸潮間帯の優占種2種(チシマフジツボとイワフジツボ)を対象に、生存率に対する種内と種間の密度効果をそれぞれ年齢別に推定した。その結果、いずれの種においても、密度効果の個体あたり強度は、同種個体間のほうが、他種個体に対する場合より強い傾向があり、また、個体間の接触頻度から評価した平均込み合い度は、同種個体間のほうが、他種個体間よりも高いことが示唆された。以上の結果は、どちらの種においても種内競争が種間競争より強く働く傾向があることを示しており、それが両種の安定共存に貢献していた。加えて、両者の共存可能性は競争上の優位種における若齢個体間のコホート内競争によっても促進されている可能性も示唆された。具体的には、競争上の優位種であるチシマフジツボにおいて、幼生定着後の1年間に種内競争が強く働くことで、その後の密度が低下し、その結果、競争上の劣位種であるイワフジツボに対するチシマフジツボによる種間競争の効果が弱められる可能性を指摘した。

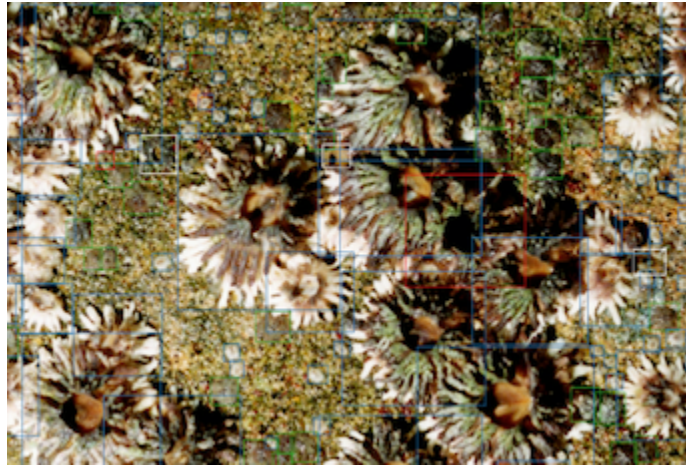


図3. フジツボ2種の空間分布の写真解析

(6) 種内変異の種間共存に果たす役割

解析手法の開発と、種内個体間変異の観測データに基づく解析から、共存する固着性生物種間で、成長変異の大きさに種差が存在することが明らかになった。種間共存の一般理論(Chesson, 2000, Theoretical Population Biology)において、Peter Chessonは共存を促進するメカニズムとして相互侵入可能性と共存平衡の安定性をもたらす安定化メカニズムと、同じ環境下で同等程度の個体群維持特性を持つことによって競争排除を遅延させる均衡化メカニズムを識別した。安定共存の数理モデルでは、共存する種間で空間分布や個体サイズ分布を分割する生活史条件が明らかにされているが(Strigl et al. 2008, Ecological Monographs; Kohyama and Takada, 2012, Journal of Ecology)、その安定化メカニズムとして種間の構造分化をもたらすのは生活史速度自体でなく、それらの比、すなわち個体の死亡や加入を成長で割った係数のトレード・オフであった。一方、経験的に指摘されてきた成長と生存のトレード・オフや、最大サイズと加入のトレード・オフは、安定化メカニズムとは別に、同程度の個体群維持特性を保つための均質化メカニズムに関連している。

本研究は、生活史を通じた個体変異の積算としての個体群の生産速度と現存量の間のトレード・オフを明らかにした。このトレード・オフは、種間の安定共存に、生活史の回転率の分化が伴っていることを示している。また、回転率の速い劣位種では、平均成長速度だけでなく成長速度の個体間偏差を大きくして、優位種に対する動的均衡を保っていることが明らかになった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Kohyama, T.S., Kohyama, T.I. and Sheil, D.	4. 巻 433
2. 論文標題 Estimating net biomass production and loss from repeated measurements of trees in forests and woodlands: formulae, biases and recommendations	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Forest Ecology and Management	6. 最初と最後の頁 729-740
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.foreco.2018.11.010	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 該当する
1. 著者名 Kohyama Takashi S., Potts Matthew D., Kohyama Tetsuo I., Niyama Kaoru, Yao Tze Leong, Davies Stuart J., Sheil Douglas	4. 巻 108
2. 論文標題 Trade off between standing biomass and productivity in species rich tropical forest: Evidence, explanations and implications	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Ecology	6. 最初と最後の頁 2571-2583
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1365-2745.13485	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 該当する
1. 著者名 Aiba Shin-ichiro, Kitayama Kanehiro	4. 巻 133
2. 論文標題 Light and nutrient limitations for tree growth on young versus old soils in a Bornean tropical montane forest	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 665-679
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10265-020-01217-9	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 Noda Takashi, Ohira Masashi	4. 巻 8
2. 論文標題 Transition in Population Dynamics of the Intertidal Barnacle Balanus glandula after Invasion: Causes and Consequences of Change in Larval Supply	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Marine Science and Engineering	6. 最初と最後の頁 915-915
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/jmse8110915	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 Kudo Gaku, Hirao Akira S.	4. 巻 306
2. 論文標題 Geographical distribution, genetic diversity, and reproductive traits of mixed polyploid populations in <i>Parasenecio kamschaticus</i> (Senecioneae; Asteraceae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Systematics and Evolution	6. 最初と最後の頁 86-86
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00606-020-01714-3	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 Kudo Gaku, Shibata Akari	4. 巻 11
2. 論文標題 Is increased male flower production a strategy for avoidance of predispersal seed predation in andromonoecious plants?	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 5646-5656
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.7468	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8件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 Kohyama, T.S., Potts, M.D. and Sheil, D.
2. 発表標題 Variation in biomass production properties among tree species in a Malaysian rain forest.
3. 学会等名 日本熱帯生態学会第28回年次大会, 静岡
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kohyama, T.S., Potts, M.D. and Sheil, D.
2. 発表標題 Relating demography and primary productivity among tree species and across forests.
3. 学会等名 55th Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation (ATBC) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kohyama, T.S., Potts, M.D. and Sheil, D.
2. 発表標題 Mechanisms of the negative correlation between biomass and specific production among tree species and sites in tropical forest.
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 立花道草, 野田隆史
2. 発表標題 潮間帯生物群集における共存機構の高度変化：加入ニッチと遷移ニッチの種差の役割.
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石田拳, 奥田武弘, 金森由妃, 立花道草, 藤井玲於奈, 岩淵邦喬, 小林由佳理, 竹中映美, 彭燁帆, 野田隆史
2. 発表標題 「移動モデル」による潮間帯生物群集の動態の定量化：生態学的弾性の解釈.
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会 , 神戸
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kohyama, T. S., Kohyama, T. I., Sheil, D.
2. 発表標題 Effects of measurement errors on the growth estimation from repeated measurements.
3. 学会等名 日本生態学会第68回大会 , 岡山
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 甲山隆司・西村貴司
2. 発表標題 樹高-幹直径関係に及ぼす個体間の成長変異の影響
3. 学会等名 日本生態学会第67回大会, 名古屋
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 和久井彬実・工藤岳
2. 発表標題 低地に分布する高山性植物の繁殖生態 - ツツジ科2種の倍数性・和合性・遺伝組成 -
3. 学会等名 日本生態学会第67回大会, 名古屋
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>公表論文で解析した森林観測データと、開発した解析手法のコードを以下に一般公開した。</p> <p>https://data.mendeley.com/datasets/7sg66d9hmk/1 (for: Kohyama, Kohyama and Sheil, 2019, Forest Ecology and Management)</p> <p>https://github.com/kohyamap/p-B (for: Kohyama et al. 2020. Journal of Ecology)</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	金子 正美 (KANEKO MASAMI) (00347767)	酪農学園大学・農食環境学群・教授 (30109)	

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	野田 隆史 (NODA TAKASHI) (90240639)	北海道大学・地球環境科学研究院・教授 (10101)	
研究分担者	相場 慎一郎 (AIBA SHIN-ICHIRO) (60322319)	北海道大学・地球環境科学研究院・教授 (10101)	
研究分担者	工藤 岳 (KUDO GAKU) (30221930)	北海道大学・地球環境科学研究院・准教授 (10101)	
研究分担者	久保 拓弥 (KUBO TAKUYA) (80344498)	北海道大学・地球環境科学研究院・助教 (10101)	

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			
オランダ	Wageningen University			
米国	UC Berkeley	Smithsonian Tropical Research Institute		
その他の国・地域	National DongHwa University			