

令和 6 年 5 月 23 日現在

機関番号：14301

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化(B））

研究期間：2018～2023

課題番号：18KK0206

研究課題名（和文）窒素とリンの非対称性による多様な熱帯降雨林生態系の形成

研究課題名（英文）Diversification of tropical rain forest ecosystems as consequences of asymmetric tree adaptations to nitrogen vs. phosphorus deficiencies

研究代表者

北山 兼弘（Kitayama, Kanehiro）

京都大学・農学研究科・名誉教授

研究者番号：20324684

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）：古い地質を持つボルネオ島などでは多様な熱帯降雨林生態系が成立している。それを説明する新たな仮説として、必須元素の中で最も生産を制限するNとPの非対称な関係性を考えた。ボルネオ島に多数の森林調査区を置き、樹木群集組成と土壌のジチオナイト抽出Fe濃度、可給態N、可溶性Pを調べた。その結果、土壌にはFe酸化物濃度の幅広い変異が存在し、Fe酸化物の溶脱が進むにつれて土壌は相対的P欠乏から相対的N欠乏にシフトした。この土壌傾度に沿って、樹木群集は連続的に変化した。樹木の栄養塩欠乏への適応（応答）はNとPで異なるために、この土壌傾度に沿って優占する樹木属の交代が起こり植生は連続的に変化した、と解釈した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまで森林タイプの分布を説明する要因として、気候や土壌などの定常因子（それらの生態系からは独立した外的環境要因）が挙げられてきた。しかし、本研究から、地球化学的なNとP循環のアンバランスと生物学的な応答の非対称性が組み合わさることにより、多様な生態系が連続的に形成される可能性が示唆された。森林にはタイプは存在せず、樹木群集は時空間的に連続的に変異し、それは土壌風化によってもたらされる土壌N/P比の変化によって支配されている可能性が示された。さらに、結果は森林生態系が自律的に変化する可能性も示している。これらの結果は教科書的な解釈とは大きく異なるものであり、大きな学術的意義がある。

研究成果の概要（英文）：Diverse types of tropical rainforests occur in Borneo, which has weathered soils derived from old geological substrates. We investigated if the occurrence of such diverse forests could be explained by the asymmetrical relationship of N versus P cycles. We studied canopy tree communities, dithionite-extractable Fe, and soil N and P concentrations in study plots placed in Borneo. There was a wide gradient of Fe oxide concentration among the study plots, and soil nutrient availability shifted from relative P deficiency to relative N deficiency with increasing magnitude of Fe leaching. Tree community composition shifted continuously along this soil gradient. This result suggested that dominant trees were successively displaced with each other from P-deficiency adapted to N-deficiency adapted species. Diverse forests are formed along a soil nutrient gradient with N versus P deficiencies as two endmembers through plant-soil feedbacks.

研究分野：森林生態学

キーワード：生態系生態学 群集生態学 生物地球化学 生理学 元素欠乏

1. 研究開始当初の背景

熱帯降雨林の樹木種多様性の高さは多くの研究者の関心を惹いてきた。1つの森林内の多様性だけでなく、樹木群集の場所間の違い(多様性)においても熱帯降雨林は多様である。火山・台風などのかく乱が熱帯降雨林の多様性を高めている可能性がある。しかし、そのようなかく乱が存在しない安定的なボルネオ島を調べた Slik ら(2003)は、やはり樹木群集の空間変異を認めており(図1) 降水量の空間的差異が関係していると結論付けた。これに対して、本研究代表者らは、生元素窒素(N)とリン(P)の可給性の空間的差異がボルネオ島の熱帯降雨林の多様性を高めていると考える。

NとPは、細胞の構成、代謝、遺伝を通して普遍的に生命を支えている最も重要な生元素である。しかし、2つの元素は循環様式において大きく異なる。Nはガス型のサイクルを持ち、大気から生物N固定などにより徐々に生態系に加入し、その後有機物が分解することによって無機化され生態系内を循環する。一方、Pは鉱物型のサイクルを持ち、地圏(母岩)から溶解し生態系に加入するが、鉱物風化が進行すると風化産物(粘土やFe・Al酸化物)により物理化学的に吸蔵(保護)されて可給性が低下する。このため、長期間の一次遷移を考えると、初期においてはNが欠乏し、後期においてはPが欠乏する。このような大きな時間スケールでのNとPの非対称性は、1990年代の生態系生態学によって確立された。

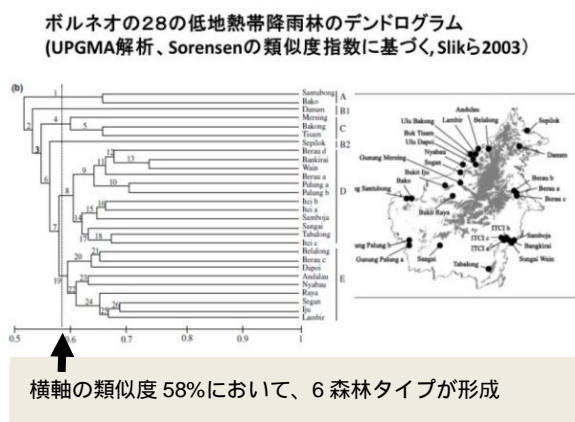


図1. Slik ら(2003)によるボルネオ島の熱帯降雨林樹木群集の空間変異

2. 研究の目的

ところが、申請者らの研究により、同じ気候条件を持つ地域内の極相林においても、N欠乏とP欠乏の生態系が側所的に形成されることが分かってきた。これには土壌有機物の分解性が関わっていると思われる。有機物分解がよく進み、土壌pHが5.0~6.0程度に維持される条件下ではケイ素(Si)が可溶化し、鉄(Fe)やアルミニウム(Al)の酸化物は表層に留まる。その結果、土壌PはFe・Al酸化物に物理化学的に吸蔵(強い吸着など)され、P欠乏が進行する(図2)。

一方、有機物分解が滞り、N無機化が停滞するような場においては、pHが4.0程度まで低下し、Fe・Alが可溶化しSiが表層に留まる。このような場では、PではなくNが欠乏する。有機物分解速度の決定には様々な要因が関わっているが、樹木リターの分解性や葉に含まれるポリフェノールなどの二次代謝産物の多寡が密接に関わっていると思われる。樹木の葉の内在的な要因によって土壌pH傾度が形成され、これに沿ってP欠乏もしくはN欠乏にシフトすると考え

られる。すなわち、生物地球化学的作用により、P 欠乏と N 欠乏の 2 つの端点が自律的に形成される（生態系のエンド・メンバー仮説）（仮説 1）。

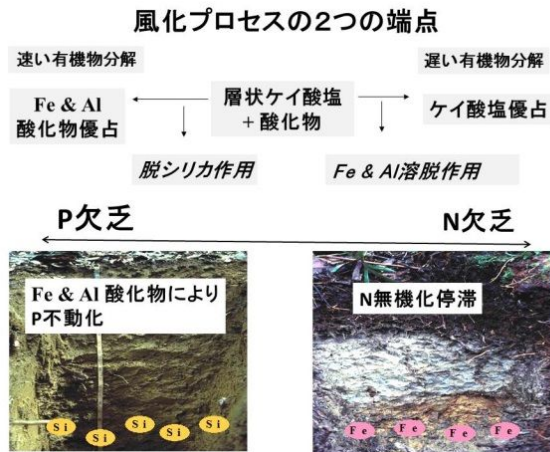


図 2 . 熱帯土壌における風化の 2 方向への発散過程

このような 2 つの端点（エンド・メンバー）に対して樹木はどのように応答するのだろうか？もし、両元素の欠乏に対して樹木が同じように応答（適応）するのであれば、欠乏する元素の種類に関わらず相同な森林生態系が形成されるはずである。しかし、研究代表者らは、両元素の欠乏に対する樹木の応答は非対称であり、このことが熱帯降雨林の 多様性を上昇させていると考える（樹木応答の非対称性仮説、図 3）（仮説 2）。

NとPの非対称性と生態系の多様化

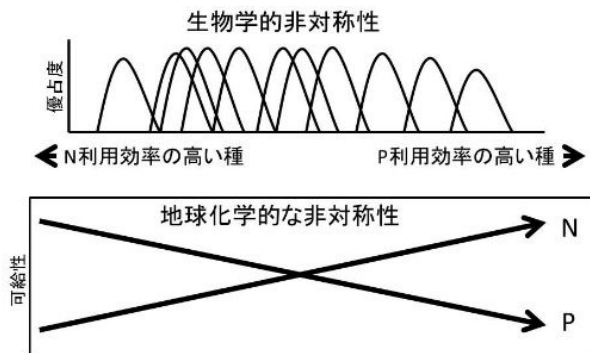


図 3 . N 欠乏と P 欠乏の 2 端点を持つ土壌傾度に沿った樹木種の分布

応答の根本的差異は、細胞における両元素の生化学的な違いに起因している。まず、N は糖タンパク質として細胞壁に多く含まれるのに対して、P は細胞壁には含まれない。栄養元素が欠乏する場では、リターとして土壌に回帰する元素の損失を低下させる方が適応的なので、葉の細胞壁含量が多く、葉の寿命の長い樹木種が普遍的に見られる（葉の寿命増大により元素損失速度が低下）。ところが、細胞壁含量が増大すると細胞壁への N 投資が高まり、炭酸同化酵素 Rubisco への投資が相対的に低下するので、葉に含まれる単位 N 当たりの光合成速度（光合成の N 利用率）は低下してしまう。一方、P においてはそのような傾向は見られない。すなわち、N が不足すると、樹木は光合成の N 利用率を犠牲にして N 損失を回避するが、P が不足しても、樹木は光合成の P 利用率を高く維持しながら、P 損失を回避できる（Hidaka & Kitayama 2013）。さ

らに、土壌への元素回帰を低下させるために、樹木は老化葉から若い葉に元素を転流させるが、細胞壁 N の転流効率は低いので、N 全体の転流効率は高まらない (最大 60%程度)。一方、P の転流率は大きい (90%) (Tsuji, Onoda & Kitayama 2017)。これらの反応の総体として、N 欠乏下では幹の細胞壁への N 投資を維持するために葉への N 分配が低下する個体反応がみられるが、P 欠乏下では幹への P 投資を下げられるので葉への P 分配比が増大するだろう。

以上の 2 つの仮説に基づき、熱帯降雨林生態系では、内在的な生物地球化学的作用により P 欠乏と N 欠乏を 2 つの端点とする環境傾度が形成され (仮説 1)、この傾度にそって樹木が非対称な応答を示すことで、熱帯降雨林生態系は空間的に変異する (多様性が高まる) と考えられる (仮説 2)。以上の 2 つの仮説 (右図) を証明し、熱帯降雨林生態系の空間的変異のメカニズムを明らかにすることが本研究の目的である。

3. 研究の方法

共同研究者らとともにボルネオ諸州 (主にマレーシア・サバ州) に熱帯降雨林調査区を設定し、それぞれの調査区で毎木調査を行った。胸高直径 10cm 以上の樹木個体について、胸高直径を測定し、樹木種を同定した。この際、できるだけ地質学的な初期状態を揃えるために堆積岩上の熱帯降雨林を主な調査地として選定した。しかし、一部には蛇紋岩起源の土壌に成立する調査区も含まれた。

各調査区において、土壌断面を掘削し、表層の有機物層から下層に向けて、土壌サンプルを採集し、共同研究施設に持ち帰った。採集した土壌サンプルの一部を風乾させ、風乾土壌からジチオナイト (還元剤) により Fe と Al を抽出し、ICP (発光プラズマ分光分析法) によりそれぞれの濃度を定量した。さらに、土壌サンプルの残りは冷蔵庫で保管し、冷蔵した新鮮土壌サンプルについて、pH、無機態 N、可溶性 P、吸蔵態 P を決定した。

各調査区の優占樹種から陽葉と材サンプルを採集し、冷蔵して実験室に持ち帰った。葉・材サンプルの一部は後に熱風乾燥し、粉碎した。粉碎サンプルを硫酸・過酸化水素により湿式灰化し、P については ICP により、N については比色法により定量した。

得られた毎木データを基に、各調査区における属毎の胸高断面積合計を計算した。さらに胸高断面積合計値から属レベルの相対優占度を計算した。属レベルの樹木群集組成に多変量解析の 1 つである DCA (Detrended Correspondence Analysis) を適用し、樹木群集の遠近関係を二次元展開した。さらに、二次元座標における各プロットの 1 軸値とジチオナイト抽出 Fe・Al 濃度、土壌 pH、土壌無機態 N 濃度、土壌可溶性 P 濃度、土壌吸蔵態 P 濃度との関係を線形回帰により調べた。

研究期間がコロナ禍と重なったため海外渡航が制限され、当初の予定よりも大幅に少ない調査回数となってしまった。データの不足を補うために、先行研究で得られている比較可能なデータも一部引用し、それらを加味してデータ解析を行った。

4. 研究成果

得られた 13 箇所の森林調査区の樹木群集組成 (属レベルの組成) を DCA 展開したところ、図 4 のような結果が得られた。1 軸の eigen value は 0.675 であった。1 軸に沿って 13 の森林群集は配置され、1 軸値が大きくなる方向に向かって、低地熱帯混交フタバガキ林から低地ヒース林と熱帯山地林に推移した。また、2 軸に沿って、低地ヒース林と熱帯山地林は分離した。

DCA ordination of 13 forests based on generic composition

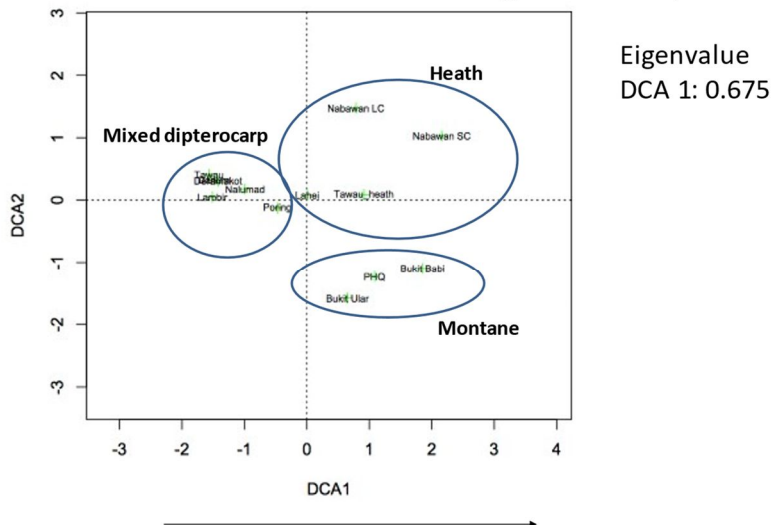


図 4 . 13 箇所の森林樹木群集の DCA 展開結果

調査区の 1 軸値と各森林の林冠高には有意な負の相関関係が認められた ($P < 0.001$)。また、調査区の 1 軸値とジチオナイト抽出 Fe 濃度の関係を調べたところ、有意な負の関係が得られた ($P < 0.05$ 、直線回帰)。さらに、可給態窒素とリンの比を硝酸態窒素($\text{NO}_3\text{-N}$)濃度と重炭酸抽出リン酸($\text{CO}_3\text{-P}$)濃度の比として表し、調査区の 1 軸値との相関関係を調べたところ、両者には有意な指数関数的関係が認められた。

以上の結果を基に、提示した 2 つの作業仮説を検討したい。まず、今回調べた 13 箇所の森林（一部に先行研究の引用データを含む）の土壌には、ジチオナイト抽出 Fe 濃度の幅広い変異が存在していた ($0 \sim 39.1 \text{ mg/g}$)。さらに、13 箇所の森林土壌には、可給態 N と P の大きな変異が存在していた。N 欠乏と P 欠乏の相対的関係性を $\text{NO}_3\text{-N}/\text{CO}_3\text{-P}$ 比として表したところ、0.05 から 5.88 まで大きく変動した。 $\text{NO}_3\text{-N}/\text{CO}_3\text{-P}$ 比とジチオナイト抽出の Fe 濃度には正の関係が見られた。 $\text{NO}_3\text{-N}/\text{CO}_3\text{-P}$ 比の大きな値は相対的なリン欠乏を意味する。これらのことから、13 箇所の森林においては、酸化 Fe の溶脱の程度が大きく異なり、溶脱が進んでいない酸化 Fe が豊富な土壌では相対的に P 欠乏が卓越し、溶脱が進行した土壌では相対的に N 欠乏が卓越していることが示唆された。

このような土壌理化学性の傾度に沿って、13 箇所の樹木群集は大きく変異した。すなわち、酸化 Fe が豊富で相対的に P 欠乏が卓越している土壌には低地熱帯混交フタバガキ林が成立し、酸化 Fe が溶脱し相対的に N 欠乏が卓越している土壌には低地ヒース林と熱帯山地林が成立していた。樹木群集の推移は連続的に生じており（図 4）、この連続的推移は土壌理化学性の傾度を反映したものであると解釈できる。すなわち、相対的に P 欠乏が卓越する低地熱帯混交フタバガキ林から相対的に N 欠乏が卓越する低地ヒース林型・熱帯山地林型の森林へと群集組成が変異している。DCA2 軸に沿った、低地ヒース林と熱帯山地林の分離は標高の差を反映しているのだろう。DCA のアルゴリズムは優占度に基づく種（属）の入れ替わりによって調査区を配置している。このことは、標高が異なっても土壌の理化学性が同じであると、同じ属が選択されることを意味している。以上の結果は全て、提示した 2 つの作業仮説とは矛盾しないものである。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計14件（うち査読付論文 14件／うち国際共著 8件／うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Jiang L., Ushio, M., Kitayama K.	4. 巻 485
2. 論文標題 Changes of soil chemical properties, microbial biomass and enzymatic activities along a gradient of forest degradation in logged over tropical rain forests, Borneo.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Soil	6. 最初と最後の頁 525-536
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s11104-022-05848-w	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 Tsuji Y, Sakai S, Ushio M, Aiba S, Kitayama K.	4. 巻 55
2. 論文標題 Variations in the reproductive cycle of Bornean montane tree species along elevational gradients on ultrabasic and non-ultrabasic soils.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Biotropica	6. 最初と最後の頁 210-220
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/btp.13177	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 Ashton PS, Aiba S, Zhu H, Pradhan R.	4. 巻 31
2. 論文標題 Further food for thought: higher tropical mountains revisited once again	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Tropics	6. 最初と最後の頁 43-57
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3759/tropics.MS21-16	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 該当する
1. 著者名 Sawada, Y., Imai, N., Takeshige, R., Kitayama, K.	4. 巻 27
2. 論文標題 Relationships between tree-community composition and regeneration potential of Shorea trees in logged-over tropical rain forests.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 222-229
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/13416979.2021.2015830	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 Ostertag R, Restrepo C, Dalling JW, Martin PH, Abiem I, Aiba S, et al.	4. 巻 54
2. 論文標題 Litter decomposition rates across tropical montane and lowland forests are controlled foremost by climate.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biotropica	6. 最初と最後の頁 309-326
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/btp.13044	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 該当する

1. 著者名 Whitman M, Beaman RS, Repin R, Kitayama K, Aiba S, Russo SE	4. 巻 44
2. 論文標題 Edaphic specialization and vegetation zones define elevational range-sizes for Mt Kinabalu regional flora.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecography	6. 最初と最後の頁 1698-1709
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ecog.05873	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 該当する

1. 著者名 Miyamoto K, Aiba S, Aoyagi R, Nilus R	4. 巻 490
2. 論文標題 Effects of El Nino drought on tree mortality and growth across forest types at different elevations in Borneo.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Forest Ecology and Management	6. 最初と最後の頁 00-00
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.foreco.2021.119096	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 該当する

1. 著者名 Kitayama K., Ushio M., Aiba S.	4. 巻 109
2. 論文標題 Temperature is a dominant driver of distinct annual seasonality of leaf litter production of equatorial tropical rain forests.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Ecology	6. 最初と最後の頁 727-736
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2745.13500	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 Aiba S., Kitayama K.	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 Ibanez T, Keppel G, Baider C, Birkinshaw C, Florens FBV, Laidlaw M, Menkes C, Parthasarathy N, Rajkumar M, Ratovoson F, Rasingam L, Reza L, Aiba S, Webb EL, Zang R, Birnbaum P	4. 巻 129
2. 論文標題 Tropical cyclones and island area shape species abundance distributions of local tree communities.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Oikos	6. 最初と最後の頁 1856-1866
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/oik.07501	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 該当する

1. 著者名 Aoyagi R, Imai N, Turner BL, Kitayama K.	4. 巻 27
2. 論文標題 Plant Adaptation and Phosphorus Limitation in Tropical Forests: A Theoretical and Empirical Assessment.	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Ecosystems	6. 最初と最後の頁 376-394
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10021-023-00894-6	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 該当する

1. 著者名 Qin Q, Wagai R, Aoyagi R, Titin J, Kitayama K.	4. 巻 551
2. 論文標題 Destructive selective logging in tropical forests causes soil carbon loss through forest degradation and soil redox change.	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Forest Ecology and Management	6. 最初と最後の頁 121555
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.foreco.2023.121555	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 該当する

1. 著者名 Takeshige R., Imai N., Aoyagi R., Sawada Y., Ong R., Kitayama K.	4. 巻 28
2. 論文標題 Influences of fern and vine coverage on the above-ground biomass recovery in a Bornean logged-over degraded secondary forest,	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 260-270
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/13416979.2023.2187682	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 該当する

1. 著者名 Aoyagi R., Imai N., Samejima H., Kitayama K.	4. 巻 55
2. 論文標題 Density-dependent reproductive success among sympatric dipterocarps during a major mast fruiting event,	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Biotropica	6. 最初と最後の頁 742-754
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/btp.13225	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13件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 秦侖凝・青柳亮太・澤田佳美・北山兼弘
2. 発表標題 Relationship between logging history and soil carbon stock variation in a tropical timber-producing forest in Borneo.
3. 学会等名 第70回日本生態学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Jiang, L., Ushio, M., Kitayama, K.
2. 発表標題 Shifts of soil microbial communities in a degradation trajectory of logged-over Bornean tropical rain forests
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 秦倩凝・今井伸夫・北山兼弘
2. 発表標題 A model validation of soil carbon stock change and correlated edaphic factors after harvests at different intensities in a Borneo tropical rain forest
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 青柳亮太・北山兼弘
2. 発表標題 劣化した東南アジア熱帯降雨林の生態と回復可能性
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会シンポジウム企画
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Jiang, L., Kitayama, K.
2. 発表標題 Changes of soil-microbial activities in a forest-degradation trajectory of logged-over tropical rain forests in Borneo
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会、岡山大学
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 澤田佳美・竹重龍一・今井伸夫・北山兼弘
2. 発表標題 強度伐採によって退行遷移した熱帯二次林における土壌栄養塩の減少
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会、岡山大学
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 秦倩凝・和穎朗太・青柳亮太・北山兼弘
2. 発表標題 伐採後熱帯生産林における植生劣化と土壤炭素貯留量の関係
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会、岡山大学
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 延澤真実・澤田佳美・北山兼弘
2. 発表標題 マレーシア・サバ州の伐採後熱帯低地二次林におけるキーストーン先駆種2属の動態
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会、岡山大学
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Hiromi Uno
2. 発表標題 Floodplain ecosystem and their connectivity with river
3. 学会等名 Zoom Symposium Limnology & Conservation Talk Tana Bentarum, organized by LIPI, Indonesia (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Miyamoto, K., Aiba, S., Aoyagi, R., Nilus, R.
2. 発表標題 Impact of logging on species composition and fine-root biomass in tropical forests in Borneo.
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会.名古屋. 2020年3月8日P2-PC-204
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Aiba, S, Kitayama, K.
2. 発表標題 Tropical forest dynamics over 22 years across elevational and edaphic gradients on Mount Kinabalu, Borneo
3. 学会等名 第29回日本熱帯生態学会年次大会. 北海道大学. 2019年6月15日.
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 辻井悠希、酒井章子、潮雅之、北山兼弘
2. 発表標題 キナバル山の熱帯降雨林樹木における繁殖周期の種内・種間差と土壌リン可給性の関係
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 横山大稀、岡田慶一、森大喜、北山兼弘
2. 発表標題 森林生態系におけるリン供給源としての土壌微生物ターンオーバーの重要性
3. 学会等名 第66回日本生態学会
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
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)	

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	宇野 裕美 (Uno Hiromi) (30803499)	北海道大学・地球環境科学研究院・特別研究員 (PD) (10101)	
研究分担者	辻井 悠希 (Tsuji Yuki) (70826742)	京都大学・生態学研究センター・研究員 (14301)	

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1件

国際研究集会	開催年
Spatial analyses of the forest ecosystems in Deramakot, Malaysia (online seminar)	2020年～2020年

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			
インドネシア	インドネシア科学院生物学研究所			
マレーシア	サバ州森林研究所	サバ州公園局	サバ大学	