

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年5月29日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2008～2011

課題番号：20405011

研究課題名（和文）ハビタット分化と密度依存的死亡の相互作用が熱帯林の樹木多様性維持に果たす役割

研究課題名（英文）Interacting effect of habitat and conspecific density on maintenance of tree diversity of in tropical forest

研究代表者

伊東 明（ITO AKIRA）

大阪市立大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：40274344

研究成果の概要（和文）：ボルネオ熱帯雨林樹木の多様性維持におけるハビタット分化と同種密度効果の役割を長期森林動態データと野外実験によって調べた。長期森林動態データから、同種の密度が高いと死亡率が上がること、その程度が種と立地条件の組み合わせによって変化することが明らかになった。また、実生を用いた野外実験から、死亡率と葉の被食率が同種密度、立地条件、種によって異なることが明らかになった。実生から稚樹の段階で見られた、種、立地条件、同種密度の間の交互作用は、ボルネオ熱帯雨林の多様性維持に貢献している可能性が高い。

研究成果の概要（英文）：Roles of habitat divergence and conspecific density effects on maintenance of tree diversity of a Bornean forest were studied with a long-term forest dynamics plot and a field experiment. Based on the long-term dynamics data, we found an interacting effect between species' habitat and conspecific density on tree mortality rate. A reciprocal seedling planting field experiment revealed that there were complex interactions among species, conspecific density and soils in mortality and leaf herbivory of seedlings. This study suggested importance of the interacting effects between habitat and conspecific density in maintenance of tree diversity of tropical rain forests.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	4,200,000	1,260,000	5,460,000
2009年度	2,800,000	840,000	3,640,000
2010年度	2,800,000	840,000	3,640,000
2011年度	3,200,000	960,000	4,160,000
年度			
総計	13,000,000	3,900,000	16,900,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：生態学、植物、熱帯林、多様性、進化、ボルネオ

1. 研究開始当初の背景

熱帯雨林樹木群集の多様性を維持するメカニズムとして、①ハビタット分化に基づく種のすみわけ、②同種密度依存的な死亡による各種の個体数の制限、が特に注目されてきた。

本研究開始以前、これら2つのメカニズムに関する研究は様々な熱帯林で独立に行われていた。種の空間分布に基づいた静的な解析からは「ハビタット分化によるすみわけ」が、死亡・成長などの動的解析からは「同種密度依存的な死亡」が、それぞれ強く支持さ

れていた。我々が研究を続けてきたボルネオの熱帯雨林でも、2つのメカニズムの両方が生じていることが独立の研究で示されていた。

しかし、これら2つの現象は一見、互いに矛盾している。「ハビタット分化」は、ある樹種の密度が好適な立地で高くなることを予測するが、「密度依存的な死亡」は好適な立地でも同種密度を低くする作用を持つ。また、「ハビタット分化」を主張する研究グループは、「すみわけ」の動的メカニズムを明らかにできていなかった。そのため、これら2つのメカニズムを統合した種多様性維持のメカニズムを考える必要がある。

そこで、これら2つのメカニズムが同じ森林で同時に働きながら、種多様性を維持しているとする次の仮説を考えた。

「ハビタットの効果」と「同種密度の効果」には交互作用があり、ある種が特定のハビタットで高密度になれるのは、そのハビタットにおいて同種密度依存的な死亡が他の種よりも相対的に小さいからである。

2. 研究の目的

長期森林動態データ、野外実験、分子遺伝マーカーを用いて、「ハビタット効果」、「同種密度効果」がボルネオ熱帯雨林の森林動態と種多様性維持に与える影響を定量的に解析し、上記の仮説を検証することを目指した。具体的目的は以下の通りである。

(1) 種間のハビタット分化を定量的に評価する方法を開発し、この方法を用いてハビタット効果の森林動態への影響を解析する。

(2) 森林動態の実測データを用いて「ハビタット効果」と「同種密度効果」の相互作用が実際に生じているかどうかを群集レベルで検証する。

(3) 実生を用いた野外実験を行って「ハビタット効果」と「同種密度効果」の相互作用を種レベルで検証する。

(4) 分子遺伝マーカーを用いて、フタバガキ科近縁種間のハビタット分化と系統の関係を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) ハビタット分化の定量化とエルニーニョ時の乾燥の影響評価への応用

連続的なハビタット指標に沿った種の分布特性を解析するため、次式の条件付き確率密度分布関数で表されるハビタット曲線

$p(E|x)$ を定義した。

$$p(E|x) = \frac{p(x|E)p(E)}{p(x)}$$

ここで、 $p(x)$ は調査地内の任意の地点のハビタット指標が x である確率、 $p(E)$ は調査地内にその種の個体が存在する確率、 $p(x|E)$ は、個体が存在する地点のハビタット指標が x である確率。

この方法を用いて、ボルネオ島サラワク州のランビル国立公園に設置されている森林動態調査区 (52ha) に生育するフタバガキ科樹種のハビタット特性を定量化した。更に、エルニーニョ時の異常乾燥が死亡率に及ぼす影響と種のハビタット特性と立地条件の相互作用を含むロジスチック回帰モデルで解析した。

(2) 森林動態データによるハビタット分化と同種密度依存的依存の相互作用の検証

ランビル国立公園の長期森林動態データを集積するため、調査区内の胸高直径 1 cm 以上の全樹木の再測定を行った。また、1 cm 未満の実生の動態を調べるため、2 m × 2 m の調査区 1,300 個を設置し胸高直径 1 cm 未満、高さ 20 cm 以上の全個体の動態を調べた。

胸高直径 1 cm 未満、1~5 cm、5 cm 以上に分けて、死亡率に及ぼす、立地条件、種のハビタット特性、同種密度の交互作用の効果をロジスチック回帰で解析した。

(3) 野外実験によるハビタット分化と同種密度依存的依存の相互作用の検証

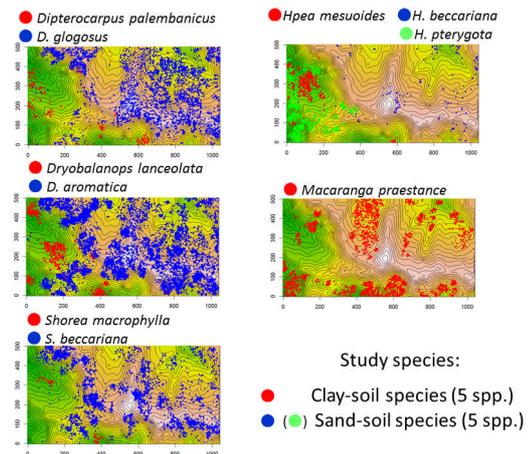


図 1. 野外実験に用いた 10 種の分布。

同属で異なるハビタットの組み合わせを持つ 10 種 (図 1) の実生を異なる立地 (砂質土壌、粘土質土壌)、同種密度 (低密度、高密度)、殺虫・殺菌剤 (処理、無処理) 条件に移植し、6 ヶ月後と 14 ヶ月後に死亡、成長、葉の被食率を計測した。一般化混合線形

モデルと赤池情報基準 (AIC) を用いたモデル選択によって、立地、ハビタット、同種密度の主効果と交互作用の死亡率、被食率に対する影響を解析した。

(4) フタバガキ科のハビタットと系統の関係

フタバガキ科樹種のうち近縁種が多く、形態分類が困難な *Shorea* 属を中心に *PigC* 遺伝子の塩基配列による分子系統樹を作成した。また、森林動態調査区のデータと (1) で開発した手法を用いて、フタバガキ科 66 種の土壤間湿度に沿ったニッチ解析を行い、種間のハビタットニッチ重複度を算出し、ハビタット特性に基づいた樹系図を作成した。分子系統樹とハビタット樹系図から、近縁種が類似したハビタット特性を持つのか、近縁種にハビタット分化が生じているのかを検討した。

4. 研究成果

(1) ハビタット分化の定量化とエルニーニョ時の乾燥の影響評価への応用

考案したニッチ解析法によって、立地条件に関する連続的ハビタット指標に沿った種のハビタットニッチ特性が、調査区に出現する多くの種で上手く定量化できた (図 2)。

この手法を用いて各種のハビタット特性を定量化し、エルニーニョ時の乾燥による死亡率の影響を解析した結果、立地条件と種のハビタット特性の間に有意な交互作用があることが示された (図 3)。乾燥期間 (Drought period)、乾燥後数年 (Post-drought period) を通じて、湿潤な立地条件をハビタットとする種が、乾燥しやすい場所にいる場合に死亡率の増加が最も大きいことがわかった。一方、乾燥しやすい立地をハビタットとする種は、比較的乾燥の影響を受けにくかった。

これらの結果は、調査地のハビタット分化が、各樹種の耐乾性の差に関係していることを示唆し、ハビタット分化が種多様性の維持に重要であることを強く支持する。

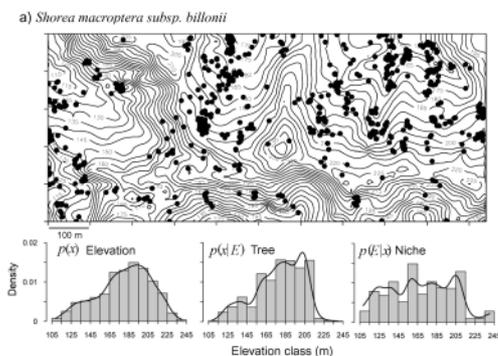


図 2. 個体分布と標高、個体、ニッチ密度関数の例。

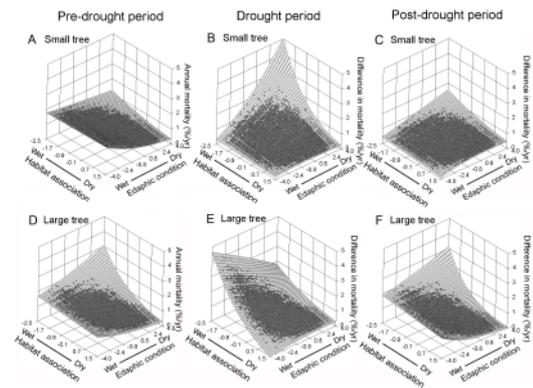


図 3. 乾燥前、乾燥期、乾燥後における死亡率とハビタット特性、及び、立地条件の関係に関するロジスティック回帰モデルの予測。

(2) 森林動態データによるハビタット分化と同種密度依存的依存の相互作用の検証

AIC によるモデル選択の結果、実生 (胸高直径 1 cm 未満) と稚樹 (胸高直径 1~5 cm) では、個体サイズ、立地×ハビタット特性の交互作用、立地×ハビタット特性×同種密度の 3 要因の交互作用を含むモデルが選択された (図 4)。これらのサイズクラスでは、各立地条件において、そこをハビタットとする種の同種密度依存性が最も低く、仮説を支持する結果となった。

これらの結果から、群集レベルで見ると、調査した熱帯雨林では、実生から胸高直径 5 cm までの長期にわたって、ハビタット効果と同種密度効果の交互作用が働いていることが示唆された。

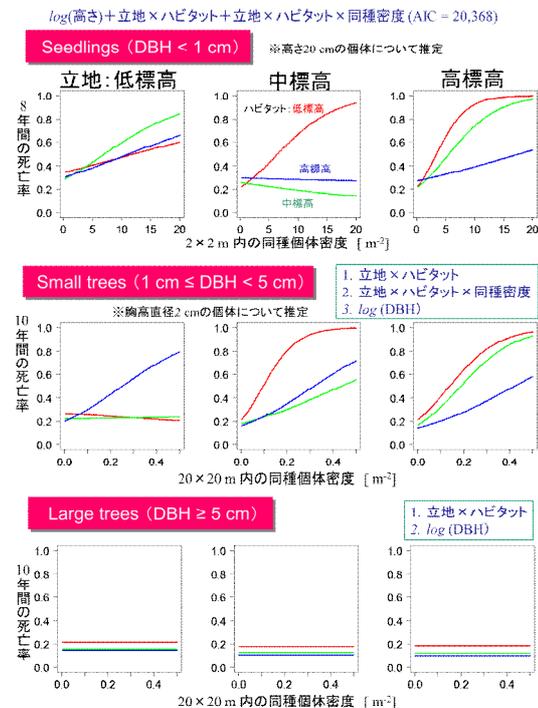


図 4. 立地、ハビタット特性、同種密度が死亡率に与える影響のロジスティック回帰モデルによる予測。

(3) 野外実験によるハビタット分化と同種密度依存的依存の相互作用の検証

死亡率を従属変数とするモデルでは、種×土壌条件の交互作用のみを含むモデルが選択された。ほとんどの種での死亡率が、最適ハビタットにおいて低いホームアドバンテージが認められた (図 5)。この結果は、実生期の環境に対する反応の違いが、砂質土壌の種群と粘土質土壌の種群の共存を促進していることを示唆する。

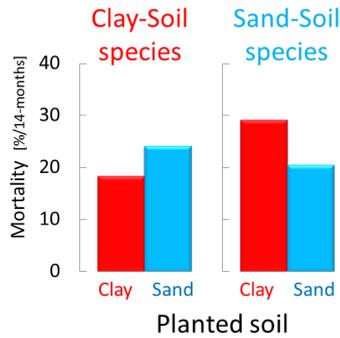


図 5. 砂質土壌と粘土質土壌を好適ハビタットとする種の砂質土、粘土質土における死亡率。

被食率を従属変数とするモデルでは、種×土壌条件×同種密度×殺虫・殺菌剤処理の全ての要因の交互作用を含む複雑なモデルが選択された (図 6)。これは、各種の被食率がそれぞれの要因を複雑に受けていることを示す。ただし、平均的な各要因の特徴は図 6 に示した通りであった。高い同種密度で被食率は高くなり、被食が同種密度依存的に生じていることが示唆された。また、ほとんどの種で、砂質土壌より粘土質土壌で被食率が高くなった。粘土質土壌で被食圧が高いか、粘土質土壌で育つと被食を受けやすい葉をつけることが考えられる。ただし、ハビタット間の被食率の違いは、種によって異なっており、同属間で比べた場合、砂質土壌をハビタットとする種ほど粘土質土壌での被食率の増加が大きかった (図 7)。これは、砂質土壌をハビタットとする種の方が被食耐性が低いことを示唆する。

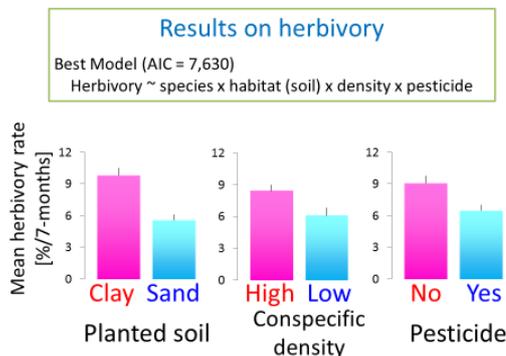


図 6. 被食率と土壌、同種密度、殺虫剤処理の関係。

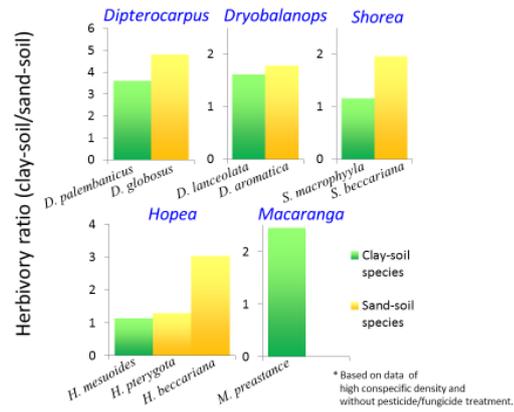


図 7. 各種の粘土質土壌と砂質土壌での被食率の差。

(4) フタバガキ科のハビタットと系統の関係
ハビタットニッチ曲線の重複に基づいたクラスター解析から、66 種のフタバガキ科は、4 つのクラスターに分けられた (図 8)。各クラスターは、立地条件の湿潤～乾燥の系列に沿った種の分布を反映したものであった。

同所的な同属近縁種が多い *Shorea* 属について、ハビタットに基づいた系統樹と *PigC* 遺伝子に基づいた分子系統樹を比較した (図 9)。系統的に近い種は互いに異なるハビタットを持つ傾向 (phylogenetic divergence) が認められた。これは、ニッチ分化が近縁種の同所的共存に重要であることを意味するとともに、*Shorea* 属の種分化においてニッチの分化が重要であった可能性をも示唆するものである。

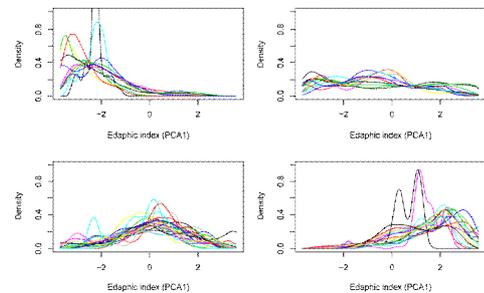


図 8. フタバガキ科 66 種のハビタット重複に基づいた 4 つのクラスターにおける各種のニッチ密度曲線。

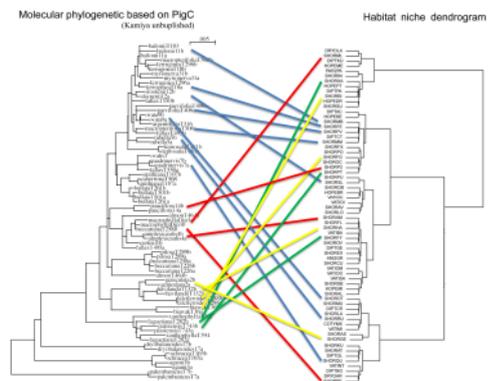


図 9. フタバガキ科の系統とハビタットの関係。
※同種を線で結んだ。同色の線は近縁種を表す。

(5)まとめ

本研究によって、調査地の熱帯雨林樹木群集の多様性維持には、「ハビタット効果」と「同種密度依存的効果」の両方が重要であることが確認できた。群集レベルの解析では、実生から稚樹までの長期にわたって、これら2つの効果に交互作用があることが示された。一方、種レベルの反応を調べた野外実験においては、死亡率に関しては交互作用が認められなかったこと、被食率における交互作用は種によって複雑であったこと、等から、現時点では、交互作用が種多様性に果たす役割を明確にできたとは言いがたい。むしろ、実生木の多様性維持において、ハビタット効果はハビタット間の環境の違いに基づく β 多様性に、同種密度依存的効果は同一ハビタット内の多様性である α 多様性の維持に貢献している可能性が示唆された。ただし、死亡率に関して統計的に有意な交互作用が見られなかった一因は、実験期間の短かさ(1.5年)にあると考えられるため、更に実験を継続する必要がある。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計6件)

- ① Itoh A, Nanami S, Ohkubo T, Tan S, Chong L, Davies SJ & Yamakura T, Topography and habitat preferences affect tree mortality during El Niño-induced drought in a Bornean rain forest, *Biotropica*, 印刷中, 査読有
- ② Harata H, Nanami S, Yamakura T, Matsuyama S, Chong L, Diway M, Tan S & Itoh A, Fine-scale spatial genetic structure of ten dipterocarp tree species in a Bornean rain forest, *Biotropica*, 印刷中, 査読有
- ③ Kamiya K, Nanami S, Tanaka K, Yoneda ., Diway B, Chong L, Azani M, Majid N, Lum S, Wong K & Harada K, Demographic history of *Shroea curtisii* (Dipterocarpaceae) inferred from chloroplast DNA sequence variations, *Biotropica*, 印刷中, 査読有
- ④ Itoh A, Ohkubo T, Nanami S, Tan S & Yamakura T, Comparison of statistical tests for habitat associations in tropical forests: a case study of sympatric dipterocarp trees in a Bornean forest, *Forest Ecology and Management*, 259, 323-332, 2010, 査読有
- ⑤ Zuidema PA, *et al.* (9名中 Itoh A 4

番目、Yamakura T 5番目), Recruitment subsidies support tree subpopulations in non-preferred tropical forest habitats, *Journal of Ecology*, 98, 636-644, 2010, 査読有

[学会発表] (計27件)

- ① Itoh A., Miyazaki S., Matsuyama S., Nanami S., Yamakura T., Tan S, Chong L, Effects of habitat and conspecific density on tropical tree seedlings: results of a transplantation experiment, ATBC Asia-Pacific Chapter Annual Meeting, 27 March 2012, Xisungbanna, China.
- ② 上谷浩一・Hhendalastuti・原田光・名波哲・田中憲蔵・米田令仁・他, セラヤ (*Shorea curtisii*) 地域集団の核DNA配列多型, 第21回日本熱帯生態学会年次大会, 2011年5月19日, 那覇.
- ③ Nanami S, Tan S, Itoh A, Harata T, Yamakura T, Daway B, Lucy C, Spatial distribution patterns of reproduction in dipterocarp trees in a tropical rainforest, Sarawak, Malaysia, Annual Meeting of Association for Tropical Biology and Conservation, 22 Junly 2010, Sanur, Indonesia.
- ④ Itoh A, Nanami S, Yamakura T, *et al.*. Interacting effect of habitat and conspecific density on tree mortality in a Bornean rain forest, Ecological Society of America Annual Meeting 2009. 5 August 2009, Albuquerque, USA.
- ⑤ Itoh A, Nanami S, Yamakura T, *et al.* Interaction between density dependent mortality and habitat preference maintains species diversity in a Bornean rainforest, Association of Tropical Biology and Conservation Asia-Pacific Chapter, 24 April 2008, Kuching, Malaysia.

[図書] (計3件)

- ① 伊東明、共立出版「森林生態学」、2011、93-110.
- ② 名波哲、共立出版「森林生態学」、2011、154-172.
- ③ 伊東明、大久保達弘、山倉拓夫、東海大学出版会、「熱帯林研究ノート ピーター・アシュトンと語る熱帯林研究の未来」、2009、29-48.

6. 研究組織

(1)研究代表者

伊東 明 (ITOH AKIRA)

大阪市立大学・大学院理学研究科・教授
研究者番号：40274344

(2) 研究分担者

名波 哲 (NANAMI SATOSHI)
大阪市立大学・大学院理学研究科・准教授
研究者番号：70326247

原田 光 (HARADA KOH)
愛媛大学・農学部・教授
研究者番号：40150396

(3) 連携研究者

山倉 拓夫 (YAMAKURA TAKUO)
大阪市立大学・大学院理学研究科・特任教授
研究者番号：10089956