

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 6月 5日現在

機関番号：13901

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2008～2011

課題番号：20687002

研究課題名（和文）

一斉開花型樹木と非一斉開花型樹木の繁殖成功に関する相互作用と適応的意義の評価

研究課題名（英文）

Reproductive interaction between GF and non-GF trees and ultimate cause of GF

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

研究成果の概要（和文）：東南アジア熱帯雨林で特異的に見られる一斉開花（群集レベルでの開花・結実の豊凶現象）は、送粉者や種子食者との生物間相互作用を介して樹木の繁殖成功にプラスの影響を与えていることが分かったが、実生の定着を左右する要因は種毎に異なるうえ、成長するにつれて局所適応の傾向が現れるなど、複雑に複数の要因が絡み合っていた。また、非一斉開花植物の繁殖成功は一斉開花の有無というより短期的な環境条件により強く影響を受けている可能性が考えられた。

研究成果の概要（英文）：General flowering, masting at the community level (GF), is a unique phenomena in a Southeast Asian tropical rain forest. Although reproductive success increased due to effective pollination and satiation of seed predators during GF, seedling establishment was also affected by micro-environmental conditions and the factor differed among tree species. On the other hands, meteorological condition but not GF might be important factor controlling reproductive success of non-GF trees, which flower constantly.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	2,300,000	690,000	2,990,000
2009年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2010年度	1,300,000	390,000	1,690,000
2011年度	1,000,000	300,000	1,300,000
総計	6,000,000	1,800,000	7,800,000

研究分野：森林生態学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：繁殖成功・一斉開花・生物間相互作用・熱帯雨林

1. 研究開始当初の背景

樹木はより多くの子孫を残すために様々な繁殖戦略を講じていると考えられ、繁殖成功の評価にはその数（量）だけでなく、遺伝的多様性などの質も考慮することが大切である。その戦略の1つとして、花・種子生産量が年によって大きく変化する豊凶現象（マस्टィング）が様々な分類群の樹木で知られている。マस्टィングによって同調する範囲は森林によって異なるが、東南アジア熱帯林

では群集レベルで不定期に同調する一斉開花が見られる。

これまで一斉開花の適応的意義を考えるいくつかの仮説が提唱されてきたが、中でも動物送粉仮説と捕食者飽食仮説が有力である。一斉開花の適応的意義を考えるこれまでの多くの研究では2つの仮説を個別に検証してきたが、それらは決して排他的なものではなく、一斉開花によって受粉効率が高まり、かつ種子の食害も低下することも考えられ

る。2つの相対的な効果は種によって異なる可能性も高く、一斉開花の適応的意義を正確に評価するためには両方の仮説について検証する必要があるが、その報告例は限られている。また捕食者飽食仮説は、種子散布前段階（樹上）と種子散布後段階（林床）で種子を食べる動物相が大きく異なるため、片方のステージについてのみ調査が行われることが多かった。しかし散布前段階で飽食効果が認められたとしても、散布された後に種子が食べ尽されてしまえば植物の繁殖は成功したとは言えないため、両段階での飽食効果を調べる必要がある。つまり、一斉開花の適応的意義の理解のためには花から実生まで一貫して調べることが重要である。さらに、生産された種子や定着した実生に近縁のものが多ければ、近交弱勢が起こる可能性も高く、繁殖成功は量（成熟種子数や実生の生残数）だけでなくその質（遺伝子流動）からも評価する必要がある。

一方で、同じ森林内に一斉開花時にのみ開花する一斉開花型樹木と一斉開花に関係なく開花する非一斉開花型樹木が生育していることが分かっている。非一斉開花型樹木の遺伝子流動距離は、飛翔能力の高いオオミツバチに送粉をしてもらうことで変化することが予想される。また種子食害者を両グループの樹木が共有している場合、種子食害者の個体数が常に高いレベルで保たれる危険性があり、一斉開花に同調しても飽食効果が効きにくくなる可能性がある。日本の森林ではマスティング樹木による大量の種子生産によって個体数を増加させたげっ歯類が、マスティングしない樹木の翌春の種子・実生死亡率を増大させる例が報告されているが、東南アジア熱帯林での、一斉開花型樹木と非一斉開花型樹木がお互いの繁殖成功に及ぼす影響については全く知見が得られていない。

2. 研究の目的

そこで、本研究では以下のことを明らかにすることを目的とした。

(1) 一斉開花型樹木の繁殖成功

送粉者や種子食動物との相互作用に注目しながら、動物送粉仮説と捕食者飽食仮説を同時に検証した。

(2) 遺伝子流動と繁殖成功の関係

遺伝実験や父性解析を行い、花粉や種子の散布距離と種子・実生の生残・成長との関係を明らかにした。

(3) 非一斉開花型樹木の繁殖成功

頻繁に開花・結実するパイオニア樹種の繁殖成功や送粉者相を継続的に調査し、一斉開花の有無によってそられがどのような影響をうけるのかを明らかにした。

3. 研究の方法

調査はマレーシア・サラワク州・ランビルヒルズ国立公園で実施した。一斉開花を定量的に捉えるため、トラップを設置し毎月1度回収して内容物を仕分け後、乾燥重量を測定した。幸運にも研究期間中に、大規模な一斉開花が起こったため、以下の調査項目を実施した。

(1) 一斉開花型樹木の繁殖成功

開花個体の花から成熟種子までを、一斉開花期と非一斉開花期の両期間において追跡調査し、送粉者や種子捕食者の影響を評価するため、袋がけも実施した。また、フタバガキ科12種の実生群集の生残を約半年間にわたって追跡し、死亡要因特定のための環境条件、種子サイズ、および実生の根のバイオマス比の測定などを実施した。

(2) 遺伝子流動と繁殖成功の関係

フタバガキ科の *Dipterocarpus tempehes* を材料に実生からDNAを抽出し、父性解析を行うことで花粉散布距離を求めた。また、種子を他の分集団に動かしてその後の生残・成長を追跡し、花粉・種子の散布距離が後代の適応度に与える影響を考察した。

(3) 非一斉開花型樹木の繁殖成功

パイオニア植物であるビワモドキ科 *Dillenia suffruticosa* を材料に、訪花昆虫相と結果率・結実率などの繁殖成功の調査を約4年間、継続的に調査した。

4. 研究成果

ランビルヒルズ国立公園では、2009年9月から2010年3月にかけて、大規模な一斉開花が見られた。12種のフタバガキ科実生の生残率は20~69%と種による差が大きかったが、一部の種では先行研究と比較してその生残率は高く、大規模な一斉開花による正の効果が認められた。しかし、種毎に詳しく解析すると周囲の種子密度だけでなく、光環境や土壤水分といった環境条件も生残に有意な影響を与えており、捕食者飽食のみが実生の定着を決定する要因でないこと、実生の定着を左右する要因は種によって異なることが明らかとなった。また、*Shorea pilosa* を材料に花から成熟種子までの繁殖成功を、一斉開花期と非一斉開花期の2期間で調査し比較したところ、動物送粉仮説と捕食者飽食仮説の両方も支持された。今回は1種のみ結果しか得られなかったため、両仮説の相対的重要性の種による差異を検出できなかったが、今後種を増やすことで検証可能である。

遺伝実験・解析の結果 *Dipterocarpus tempehes* 実生の花粉は、比較的高い割合で他の分集団由来であることが判明した。実生の初期樹高には花粉散布距離がプラスの影響を与えており、分集団において近交弱勢が起こっていることが示唆された。一方で、種子散布距離は負の影響を与えている傾向が検

出されたこと、実生が育つにつれて生残実生の花粉散布距離が近距離に移行したことから、近距離の分集団であるにも関わらず局所適応の存在の可能性が考えられた。移植した実生の追跡調査を今後継続することで、より明確な局所適応や遠交弱勢の傾向も検出できる可能性が高い。また、局所適応が起こる要因の解明も興味深いテーマである。

Dillenia suffruticosa の訪花昆虫は 50 種以上確認され、ハリナシバチやクマバチが主に優占していた。時期によってその昆虫相は異なり、一斉開花時には大型のオオミツバチも採取された。一方で、繁殖成功はいつもほぼ同様の値をとり、訪花昆虫の種組成の変化にあまり左右されなかった。*Dillenia suffruticosa* の有効な送粉者はクマバチであるという報告例があり、クマバチの種組成や個体数の変化が少ないため、繁殖成功には一斉開花の有無による影響がでなかった可能性が考えられた。*Dillenia suffruticosa* は毎日のように花を咲かせるため、当日の気象条件に左右されている可能性が高く、現在気象条件と繁殖成功の短い時間スケールでの解析を行っているところである。

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 10 件)

- ① Ichie, T., Nakagawa, M. Dynamics of storage mineral nutrient storage for mast reproduction in the tropical emergent tree, *Dryobalanops aromatica*. (in press) Ecological Research DOI 10.1007/s11284-011-0836-1. 査読有
- ② Kishimoto-Yamada, K., Itioka, T., Nakagawa, M., Momose, K., Nakashizuka, T. 2011. Phytophagous scarabaeid diversity in swidden cultivation landscapes in Sarawak, Malaysia. Raffles Bulletin of Zoology 59: 285-293. 査読有
- ③ 西田佐知子・伊藤香純・中川弥智子・安成哲三・山本浩之・横山智. 2011. 第 14 回名古屋大学博物館特別展記録 熱帯林-多様性のゆりかご- 名古屋大学博物館報告 27: 225-247. 査読無し
- ④ Takeuchi, Y., Samejima, H., Nakagawa, M., Diway, B., Nakashizuka, T. 2010. Neighborhood aggregation effect and its effective scale on reproductive success in *Shorea laxa* (Dipterocarpaceae). Journal of Plant Research 123: 249-259. 査読有
- ⑤ Hyodo, F., Matsumoto, T., Takematsu, Y., Kamoi, T., Fukuda, D., Nakagawa, M., Itioka, T. 2010. The structure of a food web in a tropical rain forest in Malaysia based on carbon and nitrogen stable isotope ratios. Journal of Tropical Ecology 26: 205-214. 査読有
- ⑥ Tokumoto, Y., Matsushita, M., Tamaki, I., Sakai, S., Nakagawa, M. 2009. How does flowering magnitude affect seed survival in *Shorea pilosa* (Dipterocarpaceae) at predispersal stage in Malaysia? Plant Species Biology 24: 104-108. 査読有
- ⑦ 中川弥智子. 2009. 数年に一度起こる森のお祭り”一斉開花”. 森林科学 55: 36-39. 査読無し
- ⑧ Katayama, A., Kume, T., Komatsu, H., Ohashi, M., Nakagawa, M., Yamashita, M., Otsuki, K., Suzuki, M., Kumagai, T. 2009. Effect of forest structure on the spatial variation in soil respiration in a Bornean tropical rainforest. Agricultural and Forest Meteorology 149: 1666-1673. 査読有
- ⑨ Yamashita, S., Hattori, T., Momose, K., Nakagawa, M., Aiba, M., Nakashizuka, T. 2008. Effects of Forest Use on Aphyllphoraceous Fungal Community Structure in Sarawak, Malaysia. Biotropica 40: 354-362. 査読有
- ⑩ Kume, T., Manfroi, O. J., Suzuki, M., Tanaka, K., Kuraji, K., Nakagawa, M., Komatsu, H., Kumagai, T. 2008. Estimation of vertical profiles of leaf drying times after daytime rainfall within a Bornean tropical rainforest. Hydrological Processes 22: 3689-3696. 査読有

[学会発表] (計 15 件)

- ① Takenaka, T. K., Nakagawa, M., Itioka, T., Momose, K., Kishimoto-Yamada, K., Yamashita, S., Tanaka, H. O., Tokumoto, Y., Matsumoto, T., Fukuda, D., Nagamasu, H., Ichikawa, M., Sakai, S., Nakashizuka, T. Changes in Land Use, Biodiversity, Ecosystem Services and Local Livelihoods in Tropical Forests of Malaysian Borneo. Planet Under Pressure 2012. March, 2012. London International Convention Centre, London, UK.
- ② Kobayakawa, K., Kenta, T., Takeuchi, Y., Oshima, C., Tokumoto, Y., Nakagawa, M. The effects of seed and pollen dispersal distance on seedling fitness in a tropical emergent tree, *Dipterocarpus tempehes*: a transplant

- experiment and microsatellite analysis. 第5回東アジア生態学会連合大会. 2012年3月. 滋賀県大津市.
- ③ Hori, M., Yamashita, S., Hattori, T., Nakagawa, M. The vertical distribution of polypores in a Bornean tropical rain forest. 第5回東アジア生態学会連合大会. 2012年3月. 滋賀県大津市.
- ④ 中川弥智子・片山歩美・中静透. 一斉開花が樹木の肥大成長と炭素固定に与える影響. 第58回日本生態学会. 2011年3月. 北海道札幌市.
- ⑤ 小早川浩志・大島千明・中川弥智子・田中健太・竹内やよい・佐藤香織・箕口秀夫・中静透. 熱帯高木 *Dipterocarpus tempehes* の13年間の実生動態比較と捕食者飽食仮説の検討. 第58回日本生態学会. 2011年3月. 北海道札幌市.
- ⑥ 徳本雄史・松下通也・中川弥智子. 周辺環境の違いが東南アジア熱帯のパイオニア植物 *Dillenia suffruticosa* の繁殖成功に及ぼす影響. 第57回日本生態学会. 2010年3月. 東京大学.
- ⑦ Nakagawa, M., Yoshima, M., Fukuda, D., Kamoi, T., Tanaka, H. O., Kishimoto-Yamada, K., Yamashita, S., Hyodo, F., Nagamasu, H., Miguchi, H., Momose, K., Itioka, T., Sakai, S., Nakashizuka, T. Effect of forest use on plant, animal, and fungal community structures in Sarawak, Malaysia. Sarawak Biological Resources Forum. March 2010. Kuching, Malaysia.
- ⑧ Tokumoto, Y., Matsushita, M., Itioka, T., Nakagawa, M. The effect of forest disturbance on the reproductive success in *Dillenia suffruticosa* (Dilleniaceae) in Sarawak, Malaysia. Sarawak Biological Resources Forum. March 2010. Kuching, Malaysia.
- ⑨ Takeuchi, Y., Samejima, H., Nakagawa, M., Diway, B., Nakashizuka, T. Neighborhood aggregation effect and its effective scale on reproductive success in *Shorea laxa* (Dipterocarpaceae). Sarawak Biological Resources Forum. March 2010. Kuching, Malaysia.
- ⑩ Hyodo, F., Matsumoto, T., Takematsu, Y., Kamoi, T., Fukuda, D., Nakagawa, M., Itioka, T. The structure of a food web in a tropical rain forest in Malaysia based on carbon and nitrogen stable isotope ratios. Sarawak Biological Resources Forum. March 2010. Kuching, Malaysia.
- ⑪ Tokumoto, Y., Matsushita, M., Itioka, T., Nakagawa, M. The effect of forest disturbance on the reproductive success in *Dillenia suffruticosa* (Dilleniaceae) in Sarawak, Malaysia. Association for Tropical Biology and Conservation 2010. July 2010. Bali, Indonesia.
- ⑫ 與嶋愛・中川弥智子・鴨井環・酒井章子. 焼畑休閑林と原生林における分解者群集の比較. 第56回日本生態学会. 2009年3月. 岩手郡滝沢村.
- ⑬ 坂口麻理・市栄智明・中川弥智子・酒井章子. マレーシア・低地熱帯雨林における樹木の肥大成長と環境要因の関係性. 第56回日本生態学会. 2009年3月. 岩手郡滝沢村.
- ⑭ 竹内やよい・中川弥智子・中静透. フタバガキ科 *Shorea laxa* の繁殖・更新における局所密度効果と空間的スケール. 第56回日本生態学会. 2009年3月. 岩手郡滝沢村.
- ⑮ 兵藤不二夫・竹松葉子・鴨井環・福田大介・中川弥智子・市岡孝朗. 安定同位体から見た熱帯雨林の食物網の構造. 第56回日本生態学会. 2009年3月. 岩手郡滝沢村.

〔図書〕(計1件)

- ① 中川弥智子. 多様な生き物の多様な生き様. 2011. 「地球からのおくりもの～生物多様性を理解するために～」の分担執筆. 図書出版風媒社. p.118-127.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中川 弥智子 (NAKAGAWA MICHIKO)
名古屋大学・大学院生命農学研究科・准教授
研究者番号：70447837

(2) 研究分担者

()

研究者番号：

(3) 連携研究者

()

研究者番号：