

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 3 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23370007

研究課題名(和文) 森林群集における動態および機能形質パラメータの統合的解析

研究課題名(英文) Integrative analysis for the relationships between demographic parameters and functional traits of tree communities

研究代表者

中静 透(Nakashizuka, Tohru)

東北大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：00281105

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,200,000円、(間接経費) 4,260,000円

研究成果の概要(和文)：樹木のデモグラフィに関する動態パラメータと葉の光合成、分解など機能パラメータを統合的に解析するため、国内外のいくつかの森林タイプおよびその周辺の二次林において、(1)樹木の動態パラメータに関するデータベースと(2)葉の機能パラメータに関するデータベースを完成させた。特に(1)では、これまで不足していた樹種の萌芽特性に関するデータベースを構築し、機能パラメータと合わせて解析を行った。その結果、萌芽能力は種間によって大きく異なり、種の耐陰性やその種が適応している攪乱タイプに大きく依存することが明らかとなった。これにより、森林動態や多種共存機構に、種の萌芽特性を包括的に組み込むことが可能となった。

研究成果の概要(英文)：To comprehensively analyze the relationship between tree demographic parameters and functional traits those area associated with ecological functions such as photosynthesis or litter decomposition, we built (1) a database of tree demographic parameters, and (2) a database of tree functional traits in several old-growth and surrounding secondary forests in Japan and southeast Asia. Particularly, we focused on the relationship between the functional traits and the characteristics of species resprouting ability, which is scarce in previous studies. In Ogawa forests in Japan, we found that the resprouting ability varied largely among species that coexist in a community, and the ability is closely related to the species' shade tolerance and disturbance regime the species adapt to. These results enable us to incorporate the species resprouting strategy into the forest dynamics and/or the mechanisms for species coexistence.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：機能形質 森林動態 萌芽特性 群集集合 攪乱 多様性 共存機構 二次林

1. 研究開始当初の背景

従来、「攪乱に依存するパイオニア種は種子サイズが小さく、成長は早いが耐陰性が低いに対して、極相種はその逆である」というようなシンドロームが認められていたが、それには多くの例外があることがわかってきており、樹木の各生態的特性がどのような適応的意義や生態系における機能をもつのかを再検討する必要がある (Nakashizuka, TREE 2001)。攪乱に対する対応だけでなく、土壌水分や栄養塩などの生息環境、森林の階層構造などについても同様の検討が必要であり、それによって群集における共存機構や集合則の理解が可能となる。そのためには、種の分布環境、デモグラフィなど動態データ、光合成などの機能データなどを統合的に解析する必要がある。

森林における樹木の個体群動態 (デモグラフィ) については、1990 年代から 2000 年代前半にかけて解析が進み、いくつかの典型的な樹木についてはその生活史戦略が明らかになった (Nakashizuka 2001, TREE)。一方、光合成や分解といった種機能を指標する機能形質 (functional trait) に関する解析も同時期に進んでおり、特に 2000 年代には、光合成や分解速度に関わる形質が全球レベルで明らかとなってきた (Wright et al., Nature 2004; Cornwell et al., Ecol. Letters 2008)。種の光合成速度や分解速度は、炭素吸収や放出といった群集の機能に密接に関わる。樹木の動態と機能形質の両方に関する情報が蓄積されてくると、森林の群集構造や動態と機能に関する解析が可能となり、攪乱や地形、環境の変化などに応じた森林の変化とそれに伴う機能の変化についての予測性が高くなる。

葉の機能形質に関しては、比較的容易にデータ収集が可能のため、世界的なデータベースが構築されつつある一方、デモグラフィなど動態パラメータに関してはその収集に大

量かつ長期間のセンサデータが必要なため、群集レベルで情報の豊富な森林群集は限られている。申請者らがこれまで研究を継続してきた森林群集において動態データの充実に図るとともに、同一群集において葉の機能形質に関するデータを集積することにより、樹木群集の動態と機能に関する統合的解析を行う。

2. 研究の目的

樹木のデモグラフィに関する動態パラメータと葉の光合成、分解など機能パラメータを統合的に解析することにより、以下の問いに答える。

- (1) 葉の機能 (光合成・分解速度) は樹木のデモグラフィと関連性をもつか?
- (2) 攪乱・地形・階層性など森林の時空間的不均一性と機能・動態パラメータには関連性があるか?
- (3) 同一森林群集内で樹木の共存に貢献する機能および動態パラメータは何か?

3. 研究の方法

熱帯林、温帯林の成熟林およびその周辺の発達段階の異なった森林において、これまで蓄積された動態パラメータを整理するとともに、萌芽など不足する部分のパラメータを補う。さらに葉の機能形質に関するデータを収集することにより、動態パラメータと機能形質の統合的解析を行う。具体的には以下の内容である。

(1) 樹木の動態パラメータに関するデータベース作成

各調査地の森林群集で集積されたデモグラフィックパラメータを再整理し、群集構成種の中でデータの不足している部分を補充する。とくに、萌芽 (地上部攪乱後の重要な動態パラメータ) に関するデータが不足してい

るので、それらを現地調査によって補い、できるだけ多くの構成種の動態パラメータに関するデータベースを作成する。

(2) 葉の機能形質データベースの作成

小川群落保護林、ランビルヒルズ国立公園（マレーシア）、メクロン、サケラート、コクマ（タイ）の成熟林とその周辺で出現する主要樹種について、各種のもつ機能を反映するとされる葉の形質（サイズ、LMA、強度、窒素、フェノール類、リグニンなどの濃度）を測定し、データベースを作成する。LMA、窒素濃度は光合成速度、フェノール・リグニン類は分解速度や栄養塩循環を反映する機能パラメータとなる。

(3) 動態・機能パラメータの関連性解析

(1)(2)で作成されたデータベースをもとに、動態および機能に関するパラメータ間の関連性を統合的に解析する。

(4) 攪乱・地形・階層性と機能・動態パラメータの関連性解析

成熟林の構成樹種を対象として、ニッチ分化と葉の機能パラメータの関連性を検討する。

(5) 攪乱傾度に沿った群集の集合則の解明
攪乱からの時間を傾度としてとらえ、動態・機能データベースとさまざまな発達段階にある森林の群集組成データを用い、群集の集合則を明らかにする。

4. 研究成果

(1) 樹木の動態パラメータに関するデータベース作成

小川群落保護林に出現する24種（高木：10種、亜高木：7種、低木：7種）の萌芽能力を測定し、整理した。萌芽能力は株サイズに依存して変化するため、種間での比較は難しいとされてきたが、今回の研究で各種の株サイズと萌芽能力の関係を明らかにし、3つの萌芽能力パラメータ（図1）を整理することで、各種の萌芽能力の比較に成功した。

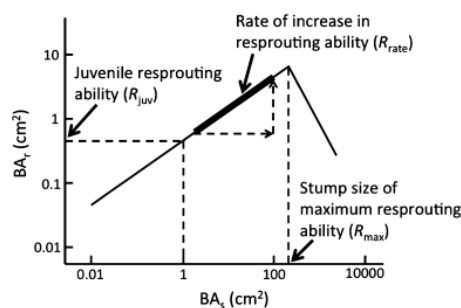


図1. 株サイズ(BA_s)と萌芽枝のサイズ(BA_r)の関係から、稚樹の萌芽能力(R_{juv})、最大萌芽サイズ(R_{max})、萌芽能力の増加率(R_{rate})という3つの萌芽能力パラメータを種毎に整理した。

また、種の株サイズと萌芽能力の関係には3パターンがあることが判明した（図2）。

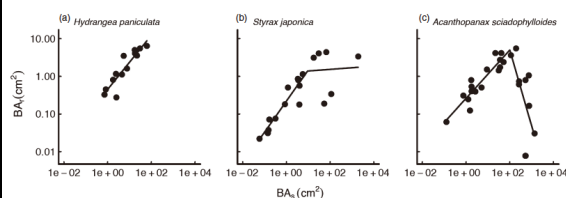


図2. 株サイズと萌芽能力の関係の3つのパターン。

(a)には6種の低木と1種の亜高木、(b)には2種の亜高木、(c)には残りが含まれる。

(2) 葉の機能形質データベースの作成

小川群落保護林の成熟林、二次林に出現する約70種の樹木、ランビルヒルズ国立公園（マレーシア）の成熟林、二次林に出現する約120種の樹木、メクロン、サケラート、コクマ（タイ）の成熟林、二次林に出現する約360種の樹木について機能形質（個葉面積、LMA、葉の強度、葉の厚さ、炭素濃度、窒素濃度、リン濃度、総フェノール濃度、縮合タンニン濃度、リグニン濃度、材密度）を測定し、データベースを構築した。これらのデータの一部は世界の形質データベース TRY(<http://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>)に格納されている。

(3) 動態・機能パラメータの関連性解析

小川群落保護林において明らかにした種毎の萌芽能力パラメータと機能形質との関係

を解析した。その結果、最大サイズが小さいもの、つまり低木は稚樹の萌芽能力が高いということがわかった(図3)。また、一般に葉の強度が高い種は稚樹の萌芽能力が低い傾向にあった。また、低木と高木・亜高木で分けてみると、材密度の高い種は稚樹の萌芽能力が低い傾向にあった。これらは、萌芽能力と防衛投資の間にトレードオフの関係があることを示唆している(図3)。

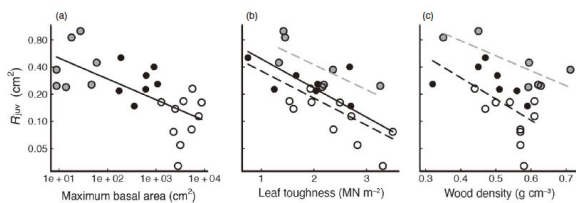


図3. 稚樹の萌芽能力(R_{juv})と(a)最大サイズ、(b)葉の強度、(c)材密度との関係。白色の丸は高木、黒色の丸は亜高木、灰色の丸は低木を示す。図中の実線は全体の回帰直線、黒色の破線は高木・亜高木の回帰直線、灰色の破線は低木の回帰直線を示す。回帰直線は関係が有意の時のみ表示。

(4) 攪乱・地形・階層性と機能・動態パラメータの関連性解析

上記(3)の萌芽能力と機能形質の関係は、各種が適応している攪乱様式と各種の最大サイズ(階層性)に関連づけて整理された。つまり、最大樹高が低く(低木)林床のように暗くて落枝などの小さな攪乱が頻繁におこる環境に出現する種は、稚樹の時の萌芽能力が高く、地上部を頻繁に入れ替え、個体としての寿命を長くすることで、そのような環境に適応していることが示唆された。一方、最大サイズが大きく、光要求性の高い種は、萌芽能力を大きくなるまで保つことで、頻度の低い大規模な攪乱に適応していることが示唆された。

(1)(2)(3)のここまでの結果は、論文、学会発表で主に発表されている。

さらに、マレーシアの熱帯雨林において、地形に依存した土壤栄養塩と土壤水分含量が

樹木の成長速度や機能形質の環境フィルターとして働き、樹木の群集集合に深く関わっていることを明らかにした。特に、土壤栄養塩と水分含量の高い場所では、成長が速く、光合成速度に関わるSLMや葉の窒素濃度が高く、防衛に関わる葉の強度が低い、ということが明らかとなった(図4)。これらの結果は、論文、学会発表で主に発表されている。

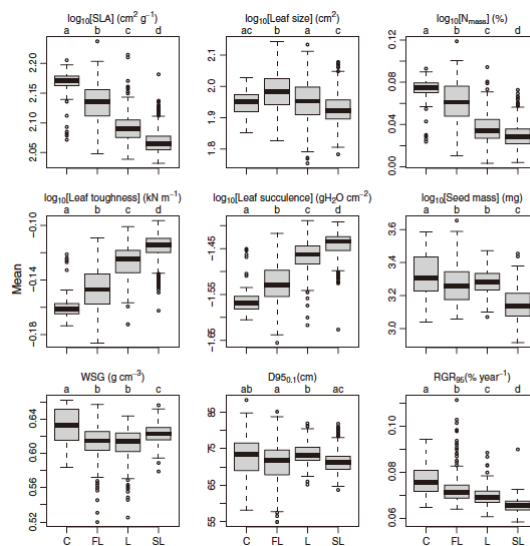


図4. マレーシア、ランビルヒルズ国立公園の52ha調査区の異なる土壌C(clay), FL(fine loam), L(sandy loam), L(loam)に出現するコドラートの各形質平均値。アルファベットの小さい文字は平均値が有意に異なることを示す。

(5) 攪乱傾度に沿った群集の集合則の解明

攪乱傾度に沿って機能形質の群集平均値がどのように変化するかを明らかにするため、小川群落保護林とタイのコクマにおいて、成熟林とその周辺の二次林の群集組成と機能形質を合わせて解析を行った。その結果、小川でもコクマでも、二次林では材密度が低くLMAが小さい、といった成長の早いパイオニア的な特徴を持つ種のアバundランスが高くなっていることが明らかとなった(図5)。このような変化から、二次林化した際に炭素吸収量などの生態系機能が変化することが予測される。これらの結果は学会発表や

で主に発表されている。

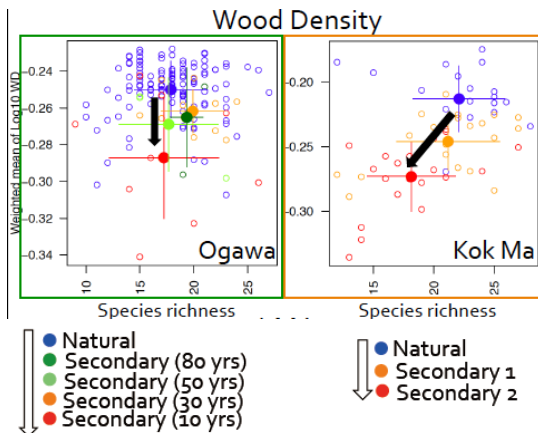


図5. 小川群落保護林とココマ(タイ)の森林群集における種数とアバダンスで重みづけした材密度の群集平均値との関係。どちらの群集も、丸の色の違いは攪乱傾度の違いを示し、白抜き丸は1つの群集を、塗りつぶしの丸は各攪乱傾度の平均値を示す。黒の矢印で示されるように、成熟林から若い二次林へ向かうほど、材密度の群集平均値は低くなる、つまり、群集が成長速度の速い種で構成されるようになることがわかる。

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)

- Moles AT, Perkins S, Laffan SW, Kurokawa H (48名中27番目) (2014) Which is the better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Sciences, Early View Online* 査読有 (DOI: 10.1111/jvs.12190)
- Shibata R, Shibata M, Tanaka H, Iida S, Masaki T, Hatta F, Kurokawa H, Nakashizuka T (2014) Interspecific variation in size-dependent resprouting ability of temperate woody species and its adaptive significance. *Journal of Ecology*, 102:209-220 査読有 (DOI: 10.1111/1365-2745.12174)
- Seki T, Ohta S, Fujiwara T and Nakashizuka T (2013) Growth allocation between height and stem diameter in nonsuppressed reproducing *Abies mariesii* trees. *Plant Species Biology* 28, 146-155 査読有 (DOI: 10.1111/j.1442-1984.2012.00376.x)

Kurokawa H, Aiba M, Nakashizuka T (2013) Evaluating Forest Ecosystem Functions/Services based on Plant Functional Traits. *Proceedings of International Workshop on Ecological Knowledge for Adaptation on Climate Change, Bangkok, Thailand*:66-70 査読無

(http://t-fern.forest.ku.ac.th/cgi_bin/Attach/TFERN_A20131128174525.pdf#page=73)

Asanok L, Marod D, Duengkae P, Pranmongkoi U, Kurokawa H, Aiba M, Katabuchi M and Nakashizuka T (2013) Relationships between functional traits and the ability of forest tree species to re-establish in secondary forest and enrichment plantations in the uplands of northern Thailand. *Forest Ecology and Management* 296:9-23 査読有

(<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.029>)

饗庭正寛、黒川紘子 (2013) 「カヤの平およびおたの申す平毎木調査区における樹木機能形質の測定(速報)」信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績 50:25-28 査読無

(<https://soar-ir.shinshu-u.ac.jp/dspace/bitstream/10091/16933/1/shiga50-04.pdf>)

Katabuchi M, Kurokawa H, Tan S, and Nakashizuka T. (2012) Soil fertility shapes trait-based community structure in a diverse dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 100:643-651 査読有

(DOI: 10.1111/j.1365-2745.2011.01937.x)

Asanok, L., Marod, D., Pattanavibool, A., and Nakashizuka, T. (2012) Colonization of tree species along an interior-external gradient across the forest edge in a tropical montane forest, northwest Thailand. *Tropics* 21:67-80 査読有

(<http://dx.doi.org/10.3759/tropics.21.67>)

黒川紘子, 饗庭正寛, 小野田雄介 (2012) 森林の生態系機能を予測する-植物機能形質とその多様性から- *植物科学の最前線* 第3巻:11-21 査読有 (<http://bsj.or.jp/frontier/BSJreview2012A3.pdf>)

[学会発表](計8件)

小野田雄介、饗庭正寛、黒川紘子、兵藤不二夫、市栄智明、中静透 (2014) 樹木の形質の温度勾配:種内・種間・群集間で比較する 第61回日本生態学会 広

島 2014年3月14日-18日
小黒芳生、饗庭正寛、黒川紘子、小野田雄介、中静透、正木隆 (2014)植物群集の生態系機能/サービスの变化を地図化する 第61回日本生態学会 広島 2014年3月14日-18日
Kurokawa H, Aiba M, Nakashizuka T (2013) Evaluating Forest Ecosystem Functions/Services based on Plant Functional Traits. International Workshop on Ecological Knowledge for Adaptation on Climate Change, 2-3 December 2013, Bangkok, Thailand.
饗庭正寛、小野田雄介、黒川紘子、中静透(2013) 樹木の優占度および個体群構造は形質から予測可能か? 第60回日本生態学会 静岡 2013年3月5日-9日
黒川紘子、饗庭正寛. (2012) 森林の生態系機能を予測する -植物機能形質とその多様性から- 日本植物学会第76回大会 姫路. 2012年9月16日
Ishida B., Masaki, T., Tanaka, H., Nakashizuka, T (2012) Relationship between species traits and local extinction rate in each management strategy 日本生態学会第59回全国大会 大津 2012年3月17日-21日
黒川紘子、饗庭正寛、片淵正紀、柴田嶺、石田敏、Lamthai Asanok、佐々木雄大、中静透 (2012) 異なる森林生態系における種多様性損失と機能的多様性の变化 日本生態学会第59回全国大会 大津 2012年3月17日-21日
Shibata, R., Tanaka, H., Shibata, M., Ishida, S., Hatta, F., Kurokawa, H., Nakashizuka, T. (2012) Interspecific variation in size dependent resprouting ability of temperate trees and its adaptive significance 日本生態学会第59回全国大会 大津 2012年3月17日-21日

〔図書〕(計3件)

黒川紘子、佐々木雄大、牧野能士、加藤広海、日経BP社、第1章 生態系の適応力 『生態適応科学 -自然のしくみを活かし、持続可能な未来を拓く-』、2013、16-54 ページ
石田聖二、黒川紘子、富松裕、加藤広海、山崎誠和、河田雅圭、日経BP社、序章 生態適応科学とは -克服から適応へ- 『生態適応科学 -自然のしくみを活かし、持続可能な未来を拓く-』、2013、8-13 ページ
中静透、文一総合出版、地球環境と生態系の長期変動を明らかにする. エコロジ-講座4 「地球環境問題に挑む生態学」, 日本生態学会編集(中岡雅裕責任編集)、2011、6-17 ページ

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中静透 (NAKASHIZUKA, TOHRU)
東北大学・大学院生命科学研究科・教授
研究者番号: 00281105

(2) 研究分担者

黒川 紘子 (KUROKAWA, HIROKO)
東北大学・大学院生命科学研究科・助教
研究者番号: 70515733