

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 3 日現在

機関番号：82105

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2012～2015

課題番号：24688017

研究課題名(和文) 熱帯林の断片化がフタバガキ科樹木の雑種化に与える影響の解明

研究課題名(英文) Effects of forest fragmentation to hybridization of dipterocarp trees

## 研究代表者

田中 憲蔵 (Tanaka, Kenzo)

国立研究開発法人 森林総合研究所・植物生態研究領域・主任研究員

研究者番号：30414486

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 8,300,000円

研究成果の概要(和文)：東南アジア熱帯雨林の優占樹種であるフタバガキ科樹木の雑種化の現状評価と生態特性の解明を行った。サラノキ属の雑種稚樹の生存率や成長速度は両親種とほぼ同じだった。また、雑種個体は、やや明るい環境により定着していたことから、森林劣化による林内環境の明転が雑種の定着を促進する可能性が考えられた。まとまった面積で保全されている天然林では雑種がほとんど見つからなかったが、劣化した断片化林では雑種個体が見つかり、熱帯林の断片化がフタバガキ科樹木の雑種化を促進する可能性が示唆された。さらに、サラノキ属の雑種第二代や戻し交配個体など後継雑種も発見され、今後の劣化林の保全を行う上で問題になると考えられた。

研究成果の概要(英文)：Although natural hybridisation between dipterocarp trees is considered rare, we found many putative dipterocarp hybrids (genus *Shorea* spp.) in a forest fragment in Singapore. We analysed seedling survival and growth rates in relation to environmental variables for *S. curtisii*, *S. leprosula* and hybrids of the two species. Hybrids were more frequent at the seedling stage than at the mature stage. F1 individuals had growth and survival rates comparable to their parent species, with the exception of higher growth rates in *S. leprosula*. Our results showed that hybrid F1 seedlings lacked obvious heterosis, and might therefore have similar fitness to that of parent species for the present forest environment. We also found more frequent interspecific hybridization in fragmented forests than non-disturbed forests with large area. This indicates that forest fragmentation may accelerate hybridization between dipterocarps tree species.

研究分野：樹木生理生態学

キーワード：熱帯林 東南アジア フタバガキ 雑種 光合成 *Shorea* 浸透交雑 断片化

### 1. 研究開始当初の背景

森林の劣化・断片化による影響について、これまで樹木の更新・結実不良、種の多様性や炭素蓄積量の低下などの直接的な側面からの評価がほとんどであった。しかし近年、これらに加え森林の断片化が近縁種間での雑種形成や、雑種との戻し交配による親種間での遺伝子移動(イントログレーション)を促進するという仮説が提唱されている。一般的に雑種個体は、低い稔性、低い環境適応能力を示すため、雑種化は種の絶滅やそれに伴う更なる森林劣化を引き起こす可能性が高い。その反面、遺伝子移動により元の種が持たない遺伝子を獲得した雑種個体が、劣化林という新しい環境への適応に貢献する場合もあり、温帯林ではこの仮説の実証例もある。

一方、熱帯林では、近縁種間でも開花時期が異なることなどが一因で、雑種形成が稀であると考えられている。東南アジア熱帯林で優占し、種多様性・資源価値共に高いフタバガキ科樹木も、天然林における雑種は非常に稀である。しかし、最近になってサラノキ属(*Shorea*)の雑種がシンガポールの長期断片化林で多数発見された。さらに、一部の樹種では成木の20%以上が雑種第一代(F1雑種)に置き換わっている実態が明らかになり、熱帯林の断片化がフタバガキの雑種化を促進している可能性が指摘され始めている。また、これらフタバガキ雑種の稚樹の成長や枯死をモニタリングし、最適な定着環境や生態特性を把握することは、今後、雑種化が進行するかどうか予測するための重要な基礎情報となる。

### 2. 研究の目的

これら背景から、フタバガキ雑種稚樹の生育環境と環境順応能力の解明を行うことを目的とした。また、森林劣化と雑種化の関係についての知見は東南アジアの熱帯林ではこれまでなく、劣化した森林の環境が雑種化を進行するかどうか検証が出来なかった。そこで本研究ではマレーシアを中心に様々な断片化林でフタバガキ科樹木の雑種化の状況を明らかにすることを目的にした。

### 3. 研究の方法

フタバガキ科樹木雑種の稚樹段階における森林内での定着や成長特性の調査をシンガポールの Bukit Timah 自然保護区(164ha)で行った。この地域は熱帯湿潤気候に属し、年降水量は約 2400mm で明確な雨季乾季はない。調査地は周囲を都市に囲まれた孤立林であるが、フタバガキ科樹木が優占する林分となっている。稚樹の DNA 解析により、*Shorea leprosula* × *S. curtisii* 間の F1 雑種を確認し、調査対象とした。また、*S. leprosula* と *S. curtisii* の稚樹も同様に調査を行った。保護林内の尾根、斜面、谷の 3ヶ所に 50m × 50m のプロットを作成し、稚樹位置と土壌水分、土性等の環境因子を測定した。土壌水分

については土壌水分計(SM-200)を用い、全体の根元で測定を行なった。光環境は、10m × 10m のサブプロットの格子点とサブプロット中央で魚眼レンズつきカメラ(Coolpix5400, Nikon)を用い測定した。測定後、画像解析ソフト CanopOn2 で林冠開空度と散乱光透過率を推定した。土壌特性についても光環境と同じ地点で、砂、シルト、粘土の含有量を測定した(LaMotte Soil Texture Unit)。1年間隔で各プロットの稚樹の地際直径、高さ、枯死を記録した。

次に、雑種稚樹と両親種の葉の生理生態特性について調査を行った。実験には、DNA 解析により確認した *Shorea leprosula* × *S. curtisii* 間の雑種とその両親種(*S. leprosula*, *S. curtisii*)を用いた。全ての測定個体はシンガポール Bukit Timah 自然保護区で採取し、南洋理工大学の温室で育苗したポット苗である。各種の成熟葉の光-光合成曲線と A/Ci 曲線を携帯式光合成蒸散測定装置(LI-6400)で測定した。測定した葉の葉面積当りの葉重(LMA)と窒素濃度もあわせて計測した。また灌水停止実験も行い、土壌乾燥に伴う葉の水利用効率など乾燥耐性に関係する形質も比較した。

### 4. 研究成果

雑種と親種を合わせて3つのプロットで合計約 1000 個体の稚樹が生育していた。各プロットで全稚樹に占める雑種の割合は約 30%と成木の割合より高かった。稚樹のサイズ分布は雑種、親種共に L 字型分布を示した。稚樹の枯死率は、*S. leprosula* が最も高く、次に雑種、*S. curtisii* の順に低くなった。直径成長量は、*S. leprosula* が高く、雑種と *S. curtisii* はその半分程度の値だった。樹高成長も *S. leprosula* が高く、次に雑種、*S. curtisii* の順に低くなった。樹高/直径比は、*S. leprosula* で高く、直径成長より樹高成長を優先させることが分かった。対して、*S. curtisii* は、この比が小さく、より直径成長に投資していることが分かった。雑種は両者の中間型であった。地形と稚樹の分布にも違いが見られ、斜面上部に *S. curtisii* が、下部に *S. leprosula* が多く分布していた。雑種稚樹は、両親種との中間的な斜面中部に比較的多く出現した。また、土壌水分環境と稚樹の分布にも関連が見られ、雑種の稚樹は乾燥した場所に出現する *S. curtisii* とほぼ同じ立地に生育していた。一方、*S. leprosula* は湿った環境に出現した。土壌の性質と稚樹の分布にも関係があり、雑種についてはシルトが多い土壌に分布していた。また、雑種は暗い環境に出現する *S. curtisii* に比べ、*S. leprosula* と同等程度の比較的明るい環境に多く出現した。以上の結果から、雑種稚樹は両親種との中間的な成長や枯死特性を示し、生育環境は *S. curtisii* に比べやや明るく、*S. leprosula* に比べやや乾燥した環境に定着しやすいと考えられた。

また、同調査プロットでは DNA 解析より、*S. leprosula* × *S. parvifolia* 間の F2 雑種稚樹が見つかった。また、*S. leprosula* × *S. parvifolia* の F1 雑種と純粋な *S. leprosula* が交配してできた戻し交配 (BC)、*S. leprosula* × *S. parvifolia* の F1 雑種と純粋な *S. parvifolia* が交配してできた BC も見つかった。これに加え、純粋な *S. leprosula* と *S. curtisii*、両種の F1 雑種稚樹も同所的に生育していた。4 年間のモニタリングの結果、稚樹の枯死率や個体サイズは、雑種世代間や種で大きく異なることが分かった。枯死率は、F2 雑種で最も高く、4 年後まで生存した稚樹は 10% 弱であった。BC 稚樹の生存率も 2 番目に低く約 25% であったが、F1 雑種や純粋な *S. leprosula*、*S. curtisii* では約 40% と比較的高かった。また稚樹の個体サイズや成長は純粋な *S. leprosula* で最も大きく、F2 雑種で最も低い傾向がみられた。一方、純粋な *S. curtisii*、*S. leprosula* の BC や F1 雑種はこれらとの中間的な値を示した。以上から、F2 雑種個体は枯死率が高く、成長も比較的悪いことから林内で何らかの定着や成長阻害因子があると考えられた。一方、今回モニタリングしている稚樹は 2005 年の開花結実時に定着した個体であることから、F2 雑種稚樹も 10 年程度は林内で生存できることも明らかになった。

葉の飽和光合成速度は *S. leprosula* で最も高く、雑種、*S. curtisii* の順に低くなった。蒸散速度、気孔コンダクタンスや葉内窒素濃度も *S. leprosula* で高く、雑種、*S. curtisii* の順に低くなった。一方、葉の水利用効率は *S. curtisii* で高く、*S. leprosula* に比べ、約 2 倍の値を示した。葉の厚さの指標となる LMA は *S. curtisii* で高く、厚い葉を持つことが分かった。また、雑種個体の水利用効率や LMA などの特性も、両親種のほぼ中間的な値を示した。両親種の生態特性として、*S. leprosula* は、谷筋など斜面下部に分布し成長速度が速いが、*S. curtisii* は尾根部を中心に分布し、比較的成長速度が遅いことが知られている。*S. leprosula* は光合成速度が大きく、高い成長速度の一因になっていると考えられた。また高い葉内窒素濃度が高い光合成速度の維持に貢献していると考えられた。一方、*S. curtisii* は、*S. leprosula* や雑種個体に比べ、葉の水利用効率が高く、厚い葉を持つため、尾根部の乾燥した環境に有利であると考えられた。雑種個体の光合成能力や水利用効率などの特性は、両親種とほぼ中間的な特徴を持っていたことから、生育適地や生態特性も両親種とほぼ中間的な位置にあると考えられ、Bukit Timah 森林保護区に設置したプロット調査で明らかになった稚樹の実際の分布特性や成長特性とおおむね一致した。また、土壌乾燥に伴う葉の蒸散や水利用効率などから判断した乾燥耐性能力も、*S. curtisii* が最も高く、*S. leprosula* で低くなり、雑種は両者の中間型

であった。

マレー半島やボルネオ島の異なる森林面積の調査地で雑種の割合を調べた。数千ヘクタール以上の大規模な面積を持つ森林では雑種の形成はまれであったが、森林面積が数百ヘクタール以下の森林では雑種個体が発見でき、全個体数の 5 から 20% に達する場合が見られた。また、ボルネオ島のマレーシアサラワク州の大規模天然林ではサラノキ属の雑種は見つからなかったが、リュウノウジュ属の種間雑種個体が見つかり、サラノキ属以外のフタバガキ科樹木でも雑種が形成されることが明らかになった。しかし、成木クラスの雑種の割合は 1% 程度とかなり低く、森林面積とフタバガキ科樹木の雑種化率に関係があることが明らかになった。

## 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 15 件)

Ichie T, Inoue Y, Takahashi N, Kamiya K, Kenzo T. (2016) Ecological distribution of leaf stomata and trichomes among tree species in a Malaysian lowland tropical rain forest. *Journal of Plant Research*. 印刷中. DOI: 10.1007/s10265-016-0795-2 (査読有)

Tanaka-Oda A, Kenzo T., 他 4 名 2 番目. (2016) Variation in leaf and soil <sup>15</sup>N in diverse tree species in a lowland dipterocarp rainforest, Malaysia. *Trees* 30:509-522. DOI: 10.1007/s00468-015-1298-9. (査読有)

田中憲蔵 (2016) マレーシアプロトラ大学演習林・アイルヒタム森林保護区. *森林科学* 76:30-31. (査読無)

T. Kenzo, T. Ichie, 他 4 名, 1 番目 (2015) Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia* 177, 191-202. DOI: 10.1007/s00442-014-3126-0 (査読有)

T. Kenzo, 他 6 名, 1 番目 (2015): Above- and below-ground biomass in logged-over tropical rainforests under different soil conditions in Borneo. *Journal of Forest Research* 20, 197 - 205. DOI: 10.1007/s10310-014-0465-y (査読有)

Inoue Y, Kenzo T., Tanaka-Oda A, Yoneyama A, Ichie T. (2015) Leaf water use in heterobaric and homobaric leafed canopy tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Photosynthetica*. 53:177-186. DOI: 10.1007/s11099-015-0105-6 (査読有)

田中憲蔵 (2013) ブキティマ自然保護区.

森林科学, 68 : 26-27 ( 査読無 )  
T. Kenzo, 他 5 名, 1 番目 (2013) :  
Ontogenetic changes in carbohydrate  
storage and sprouting ability in  
pioneer tree species occurring in  
Peninsular Malaysia. *Biotropica* 45,  
427-433. DOI: 10.1111/btp.12036 ( 査読  
有 )  
T. Kenzo, 他 5 名, 2 番目 (2013):  
Effects of soil compaction on the  
growth and mortality of planted  
dipterocarp seedlings in a logged-over  
tropical rainforest in Sarawak,  
Malaysia. *Forest Ecology and  
Management* 310, 770-776. DOI:  
10.1016/j.foreco.2013.09.023 ( 査読  
有 )  
T. Kenzo, 他 6 名, 2 番目(2013)Effects  
of environmental factors on growth and  
mortality of *Parashorea macrophylla*  
(Dipterocarpaceae) planted on slopes  
and valleys in a degraded tropical  
secondary forest in Sarawak, Malaysia.  
*Soil Science and Plant Nutrition* 59,  
218-228 . DOI:  
10.1080/00380768.2012.762895( 査読有 )  
T. Kenzo, 他 5 名, 4 番目(2013)Are  
stored carbohydrates necessary for  
seed production in temperate deciduous  
trees? *Journal of Ecology* 101, 525-531.  
DOI: 10.1111/1365-2745.12038 ( 査読有 )  
T. Kenzo, 他 4 名, 2 番目(2013)  
Rehabilitation of degraded tropical  
rainforest using dipterocarp trees in  
Sarawak, Malaysia. *International  
Journal of Forestry Research* Article  
ID 68301.11P. DOI:  
10.1155/2013/683017 ( 査読有 )  
T. Kenzo, 他 6 名, 1 番目 (2012) :  
Variations in leaf photosynthetic and  
morphological traits with tree height  
in various tree species in a Cambodian  
tropical dry evergreen forest. *Japan  
Agricultural Research Quarterly* 46,  
167-180. DOI: 10.6090/jarq.46.167 ( 査  
読有 )  
T. Kenzo, 他 10 名, 3 番目 (2012) :  
Demographic history of *Shorea curtisii*  
(Dipterocarpaceae) inferred from  
chloroplast DNA sequence variations.  
*Biotropica* 44, 577-585. DOI:  
10.1111/j.1744-7429.2011.00834.x ( 査  
読有 )  
T. Ichie, T. Kenzo, 他 2 名, 3 番目(2012)  
Interspecific variation in leaf water  
use associated with drought tolerance  
in four emergent dipterocarp species  
of a tropical rain forest in Borneo.  
*Journal of Forest Research* 17: 369-377.  
DOI: 10.1007/s10310-011-0303-4 ( 査読

有)

[学会発表](計12件)

Tanaka Kenzo, Yuta Inoue, Mitsunori  
Yoshimura, Megumi Yamashita, Ayumi  
Tanaka-Oda, Tomoaki Ichie (2015)  
Vertical changes in leaf morphological  
and physiological traits in diverse  
tropical rainforest tree species in  
Sarawak, Malaysia. *Frontier in  
Tropical Forest Research: Progress in  
Joint Projects between the Forest  
Department Sarawak and the Japan  
Research Consortium for Tropical  
Forests in Sarawak*. 2015 年 9 月 21-22  
日マレーシアクチン市

Tanaka Kenzo, Tomoaki Ichie, Yuta  
Inoue, Joseph Jawa Kendawang, Sophal  
Chann (2015) Comparison of wood  
density and water content between  
lowland dipterocarp rainforest and dry  
dipterocarp forest in Southeast Asia.  
*Frontier in Tropical Forest Research:  
Progress in Joint Projects between the  
Forest Department Sarawak and the  
Japan Research Consortium for Tropical  
Forests in Sarawak*. 2015 年 9 月 21-22  
日マレーシアクチン市

Kenzo Tanaka, Tomoaki Ichie, Joseph  
Jawa Kendawang (2015) Allometric  
relationships for accurate estimation  
of forest biomass in tropical  
logged-over and secondary forest in  
Sarawak, Malaysia. *Frontier in  
Tropical Forest Research: Progress in  
Joint Projects between the Forest  
Department Sarawak and the Japan  
Research Consortium for Tropical  
Forests in Sarawak*. 2015 年 9 月 21-22  
日マレーシアクチン市

Tanaka Kenzo, Yuta Inoue, Mitsunori  
Yoshimura, Megumi Yamashita, Ayumi  
Tanaka-Oda, Tomoaki Ichie (2015)  
Changes in leaf morphological and  
physiological traits with tree height  
in diverse tropical rain forest trees  
in Malaysia. Abstract of 52nd Annual  
Meeting of the Association for  
Tropical Biology and  
Conservation. 2015 年 7 月 12-16 日アメ  
リカ合衆国ハワイ州ホノルル市

田中憲蔵、上谷浩一、名波哲、Shawn Lum、  
則近由貴、市栄智明(2015) シンガポール  
の孤立林で発見したサラノキ属 F2 雑種  
稚樹の成長と枯死. 第 25 回日本熱帯生態  
学会大会. 2015 年 6 月 20 日京都大学  
上谷浩一、原田光、名波哲、田中憲蔵、  
米田令仁、Shawn Lum、市栄智明(2015) 東  
南アジア熱帯雨林の起源: 集団遺伝学的  
解析によるフタバガキ科樹木の集団サイ

ズ変動履歴の検出. 第 25 回日本熱帯生態学会大会. 2015 年 6 月 20 日京都大学  
濱田稔史、名波哲、山倉拓夫、伊東明、上谷浩一、市栄智明、田中憲蔵、Lucy Chong (2015) 巨大高木リュウノウジュ属における種間雑種の生育段階ごとの割合. 第 25 回日本熱帯生態学会大会. 2015 年 6 月 20 日京都大学  
田中憲蔵、上谷浩一、名波哲、Shawn Lum、則近由貴、市栄智明(2014)シンガポールの断片化林におけるサラノキ属雑種稚樹の成長と枯死. 第 24 回日本熱帯生態学会大会. 2014 年 6 月 15 日宇都宮大学  
濱田稔史、名波哲、山倉拓夫、伊東明、上谷浩一、市栄智明、田中憲蔵、Lucy Chong (2014) 東南アジア熱帯雨林における巨大高木リュウノウジュとホンバリユウノウジュの雑種形成. 第 24 回日本熱帯生態学会大会. 2014 年 6 月 15 日宇都宮大学  
市栄智明、則近由貴、田中憲蔵、上谷浩一、Shawn Lum (2013) シンガポール断片化林に生育するフタバガキ化雑種稚樹の乾燥耐性能力. 第 23 回日本熱帯生態学会大会. 2013 年 6 月 15 日九州大学  
上谷浩一、Dwiyanti Gus Fifi、原田光、田中憲蔵、米田令仁、Mohamad Azani Alias、Nik Muhamad Majid、Shawn Lum、名波哲、市栄智明(2013)マレー半島におけるフタバガキ科ショレア属種間雑種の分布. 第 23 回日本熱帯生態学会大会. 2013 年 6 月 15 日九州大学  
上谷浩一、原田光、名波哲、田中憲蔵、米田令仁、Shawn Lum、市栄智明(2012)シンガポールの断片化林におけるショレア属種間の浸透性交雑の実態. 第 22 回日本熱帯生態学会大会. 2012 年 6 月 17 日横浜国立大学

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

取得状況 (計 0 件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：

国内外の別：

〔その他〕  
ホームページ等

#### 6. 研究組織

##### (1) 研究代表者

田中 憲蔵 (TANAKA, Kenzo)  
森林総合研究所・植物生態研究領域・主任  
研究員  
研究者番号：30414486

##### (2) 研究分担者

( )

研究者番号：

##### (3) 連携研究者

( )

研究者番号：

##### (4) 研究協力者

市栄 智明 (ICHIE, Tomoaki)  
上谷 浩一 (KAMIYA, Koichi)  
名波 哲 (NANAMI, Satoshi)