

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 21 日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2014～2016

課題番号：26304027

研究課題名(和文)ボルネオ熱帯雨林樹木におけるニッチ保守性の検証：系統多様性は有効な保全指標か？

研究課題名(英文) Niche conservatism in a tree community of a Bornean rain forest: is phylogenetic diversity a significant index for biodiversity conservation of tropical rain 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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,100,000円

研究成果の概要(和文)：熱帯雨林の保全に用いる指標としての「系統的多様性(同じ森林に離れた系統の樹木種がどれくらい生育しているか)」の意義と有効性を検討した。ボルネオ熱帯雨林樹木699種の詳細な分子系統樹を作成した結果、各樹種の成熟時最大サイズと動態特性(死亡率、成長速度など)は近縁な種ほど似ているが、ハビタットニッチ(どんな環境に生育しているか)は近縁種間でも異なっており、動態特性の似た近縁種の共存にハビタットニッチの多様化が貢献していると考えられた。また、種多様性と系統多様性の関係は複雑であることが示され、熱帯雨林の保全指標としては、これら2つを組み合わせる用いることが有効であると考えられた。

研究成果の概要(英文)：We discussed the significance of "phylogenetic diversity (diversity of evolutionary history)" as an index for biodiversity conservation of tropical rain forest. Using a detailed molecular phylogeny estimated for 699 tree species in a Bornean rain forest, we found that maximum size and demographic traits, such as mortality and growth rates, were more similar among phylogenetically more closely related species, while habitat niche was various even among them. This suggests that niche habitat is an evolutionary labile trait and that divergence in habitat niche may enhance coexistence of closely related species, which have similar adult size and demographic traits. We also found that the relationship between species and phylogenetic diversity was not straightforward but rather complicated, which suggested that we need to consider both species and phylogenetic diversity simultaneously in biodiversity conservation of tropical rain forest.

研究分野：植物生態学

キーワード：熱帯林生態学 生物多様性保全 進化 系統 ボルネオ

1. 研究開始当初の背景

保全すべき生態系に優先順位を付ける場合、これまでは、主に「種多様性の高さ」や「希少種・絶滅危惧種の有無」等が指標として使われてきた。近年、これらの指標に加えて「系統多様性」を保全指標に使うことが提案されている。その理由は、多様な系統からなる生態系ほど様々な機能を持つ種を含んでいる確率が高く、環境変化や病虫害に頑強で、生産力も大きいと予想されるためである。

「系統多様性」が高い群集で機能多様性も高いと考える根拠は、系統的に近い種間ほど機能やニッチが似ているという「ニッチ保守性」が多く種の生物で見られるという事実によっている。しかし、「ニッチ保守性」の有無や程度は、対象とする形質、および、分類群によって様々であり、「ニッチ保守性」が常に成り立っているわけではない。そのため、熱帯林の保全で「系統多様性」が有効な指標となるためには、熱帯林において、どのような形質で「ニッチ保守性」が成立しているのか、また、系統多様性が群集動態にどのような影響を及ぼしているのかについて、実際のデータを用いて検証しておく必要がある。

本研究を開始する時点では、中南米の熱帯林について、群集を構成する樹木種の様々な形質に系統多様性が見られること、系統的に近い種は類似したハビタットニッチを持ち、近縁種が近くに集まって分布する傾向があること、等が示されつつあった。しかし、東南アジア熱帯での詳細な研究はなく、熱帯雨林におけるニッチ保守性の一般性については未解明であった。さらに、我々が長期大面積調査区を用いて研究を続けてきたボルネオ熱帯雨林では、近縁種間にもハビタットニッチが大きく異なっている事例が数多く見つかっており、中南米で報告されていた結果と矛盾する可能性も示唆されていた。

2. 研究の目的

本研究では、東南アジア熱帯雨林の樹木群集における「ニッチ保守性」の検証、「系統多様性」が森林動態に及ぼす影響の評価、「系統多様性」の保全指標としての有効性の検討、を目的として、以下の5つの研究を実施した。

(1) DNA バーコードデータの整備と分子系統樹の構築

群集全体の系統関係を定量的に評価するためには、分子系統樹が必要であり、全構成種の遺伝的データが不可欠である。そこで、まず、大面積調査区に見られる構成種の葉緑体 DNA バーコードデータを整備する。また、得られた遺伝データに基づいて、群集全体の分子系統樹を構築する。

(2) 長期動態データの整備と各樹種のニッチ評価

各樹種のニッチ(特に更新ニッチ)の評価には、長期動態データが有効である。そこで、

長期大面積調査区の再測定を実施し、20年間の長期動態データを整備する。得られたデータから、各樹種のハビタット、および、動態ニッチを定量的に評価する。

(3) ニッチ保守性の検証と系統的多様性の空間構造の解明

上記(1)と(2)で得られる群集全体の分子系統樹とニッチデータを用いて、ボルネオ熱帯雨林樹木群集のハビタットニッチと動態ニッチに系統保守性があるかどうかを検証する。また、大面積調査区内の系統多様性の空間分布とニッチ保守性の関係を明らかにする。

(4) 実生期の動態に与える系統多様性の影響

系統多様性が実生の動態に与える影響を解析し、系統関係を考慮した近縁種共存メカニズムについて議論する。

(5) 保全指標としての系統的多様性の有効性

上記1~4の結果とこれまでの知見を総合して、熱帯雨林の保全指標としての系統多様性の意義と有効性を議論する。

3. 研究の方法

(1) DNA バーコードデータの整備と分子系統樹の構築

マレーシアサラワク州、ランビル国立公園に設置されている面積 52 ヘクタールの調査区に生育する樹木 78 科 247 属 943 種 1915 個体から葉を採取した。各種 1~10 個体から DNA を抽出し、葉緑体 DNA の 3 領域(*rbcL*、*matK*、*trnH-psbA*)を PCR で増幅し、塩基配列を決定した。有効な配列データが得られた種について、最尤法ソフト (GARLI) で系統樹を推定した。その際、APG III の系統関係に基づいて *phylocom* で推定した系統樹を初期値、および、制約系統樹として与えた。その後、目と科の分岐年代に関する既存の情報を使って、R の *chronos* 関数で各分岐年代を推定し、*ultrametric* 系統樹を作成した。

(2) 長期動態データの整備と各樹種のニッチ評価

サラワク森林局(マレーシア)、スミソニアン熱帯林研究センター(アメリカ合衆国)と共同して、ランビル国立公園に設置済みの大面積調査区の5回目の再測定を実施し、動態データベースへの入力を進めた。これらのデータに基づいて、各種のニッチ特性として、最大直径、死亡率、更新率、成長速度、ハビタットニッチを定量的に評価した。

(3) ニッチ保守性の検証と系統的多様性の空間構造の解明

得られた系統樹とニッチ特性データから、Blomberg の *K* を用いて、各ニッチ特性の系統保守性を解析した。また、調査区内の系統多様性の空間分布を *NRI* と *NTI* を用いて解析し

た。さらに、多くの同属近縁種を含んでいるフタバギ科、フトモ科、カキノ科、ヒメハギ科、センダン科等について、disparity through time (DTT) 解析法を使ってニッチ多様性の分化過程を推定した。

(4)実生期の動態に与える系統多様性の影響

ランビル大面積調査区に設定済みの実生調査プロット(面積 4 m²) 1,300 個のデータを用いて、実生の死亡率に与える 実生密度、同種密度、他種実生の平均系統距離、実生高の影響を GLMM で解析した。

4. 研究成果

(1)DNA バーコードデータの整備と分子系統樹の構築

943 種の DNA サンプルについて、系統に応じた PCR プライマーを使った結果、*rbcL* の配列から科の同定が間違っていると考えられたものを除き、699 種について有効な配列データが得られた。これらの配列データから分子系統樹を推定し、調査区内に生育する全 1,115 種のうち、種数の約 60%、個体数の約 70%を含む詳細な群集系統樹が推定できた。

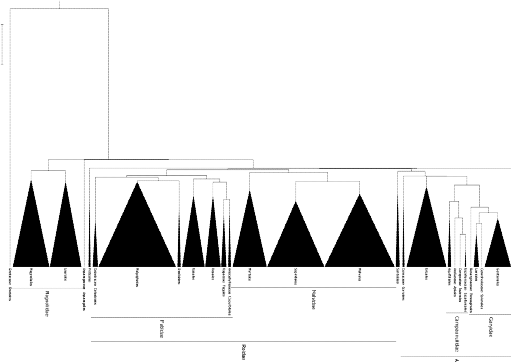


図 1. ランビル 699 種の目レベル系統樹。

(2)長期動態データの整備と各樹種のニッチ評価

2017 年 6 月までに第 5 回目の毎木調査がほぼ完了した。現在、約 40 万個体のデータを入力中である。

15 年間(1992~2008 年)の動態データ(約 53 万個体分)を用いて、各種の最大直径、死亡率、更新率、直径成長速度、ハビタットニッチが推定できた。

(3)ニッチ保守性の検証と系統的多様性の空間構造の解明

系統樹が得られた 699 種から、調査区内の個体数が 30 未満でニッチ特性データの信頼度が低い 71 種を除いた 628 種を対象に、ニッチ保守性を Blomberg の *K* を使って解析した。その結果、最大直径、死亡率、更新率、直径成長速度には統計的に有意な系統保守性が認められたが、ハビタットニッチには有

意な系統保守性が見られなかった。これは、調査した熱帯雨林では、近縁種間で最大サイズや動態特性が似ているが、ハビタットは異なっていることを示す。また、近縁種を多く含む分類群では、種間でのハビタットニッチの分散が特に大きいこと、ハビタットニッチの多様化が数百年前以降の比較的新しいクレード内でも生じていたことが示された。これらの結果は、ハビタットニッチが進化的には比較的变化しやすい種特性であり、記念種間のハビタットニッチの多様化が、近縁種の同所的共存に貢献している可能性を示唆する。

調査区内の系統多様性の空間分布を解析した結果、調査区内の近縁種は空間的に離れた異なるハビタットに分かれて生育していることがわかった。調査区内を様々なサイズの局所群集とハビタットに基づく局所群集に分割して、NRI と NTI を計算したところ、NRI 値は種がランダム分布しているときに予想されるよりも有意に小さく、局所群集や同じハビタットの群集が系統的に遠い種から構成されていることが示された。この結果は、ハビタットニッチに系統保守性が見られなかった結果とも一致する。

また、ハビタットに基づいて分割した局所集団の種多様性と系統多様性は、ハビタットによって異なることが明らかになった(図 2)。相対的に肥沃で湿潤なハビタットほど系統多様性が高く、貧栄養で乾燥するに連れて系統多様性が低くなる傾向が見られた。一方、種多様性はこれら 2 つの極端なハビタットの中間的な場所で最も高くなった。その結果、局所群集の種多様性と系統多様性の間には単純な相関は認められず、種多様性と系統多様性の関係が複雑であることが示唆された。

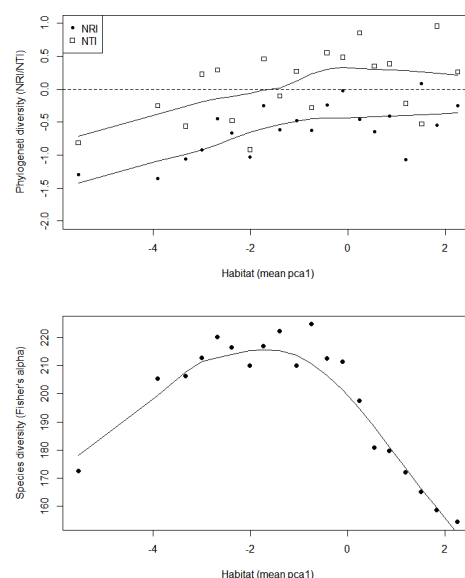


図 2.ハビタットと系統多様性(上)、種多様性(下)の関係。PCA1 が小さいほど肥沃で湿潤

(4)実生期の動態に与える系統多様性の影響
 高さの同じ実生の死亡率は、全実生密度が低いほど、同種密度が高いほど、他種の平均系統距離が小さいほど、有意に大きかった(図3)。全実生密度が死亡率を上げなかったことから、種を無視した単純な実生間の競争は、実生の死亡率にあまり影響しないと考えられる。一方、同種と近縁種の密度は実生の生存に負の影響を与えることが示唆される。これは、同一のハビタットを構成している種間では、系統が近い種ほどニッチが類似しているため、近縁種が共存しにくいからなのかもしれない。

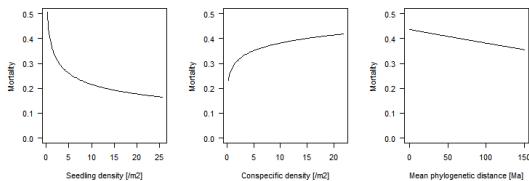


図3. 全実生密度(左)、同種実生密度(中)、多種の平均系統距離(右)が高さの同じ実生の死亡率に及ぼす影響のGLMMの予測。

(5)保全指標としての系統的多様性の有効性(まとめ)

以上に示したボルネオ熱帯雨林の結果と既存の森林データから、様々な熱帯林の種多様性と系統多様性を計算して比較した。その結果、熱帯林の樹木群集の種多様性と系統多様性には明瞭な関係は見られなかった。種多様性の高い熱帯雨林で必ずしも系統多様性が高いわけではなく、そうした森林は近縁種の数が多く、系統多様性は種数の割に低くなる傾向があった。

また、今回、ボルネオ熱帯雨林で明らか異なったハビタットニッチに系統保守性が見られない現象は、最近、中国の熱帯雨林からも報告された。つまり、系統多様性が高い森林ほど多様なハビタットニッチを持つ樹木が共存しているとは必ずしも言えないことになる。従って、少なくともハビタットニッチに関しては、系統多様性がニッチ多様性の指標としては有効ではない可能性が高い。

様々な熱帯林と同一熱帯林内の局所群集の間で、種多様性と系統多様性に明瞭な関係が認められなかった本研究の結果から、種多様性と系統多様性は、それぞれの熱帯林の異なる側面を評価していることを示唆する。熱帯林の生物保全を考える場合には、どちらかの多様性指標のみを用いるのではなく、これら2つを含む複数の多様性指標を組み合わせる用いることが重要であろう。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 5 件)

Nanami S, Itoh A, Yamakura T, Tan S, Diway B & Chong L (2017) Gene flow

through pollination of dipterocarp tree species in a Bornean rainforest. *Proceedings of International Symposium "Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak"*. 印刷中. 査読有. Kamiya K, Harada K, Nanami S, Itoh A, Diway BM & Chong L (2017) Molecular phylogeny and evolution of tropical forest trees. *Proceedings of International Symposium "Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak"*. 印刷中. 査読有. Slik JWF, et al. (Itoh Aは100名中65番目) (2015) An estimate of the number of tropical tree species. *PNSA* 112(24):7472-7477. doi:10.1073/pnas.1423147112. 査読有 Tito de Morais C, Ghazoul J, Maycock CR, Bagchi R, Burslem DFRP, Khoo E, Itoh A, Nanami S, Matsuyama S, Finger A, Ismail SA & Kettle CJ (2015) Understanding local patterns of genetic diversity in dipterocarps using a multi-site, multi-species approach: Implications for forest management and restoration. *Forest Ecology and Management* 356:153-165, doi:10.1016/j.foreco.2015.07.023. 査読有 Mori S., Itoh A., Nanami S, Tan S, Chong L & Yamakura T (2014) Effect of wood density and water permeability on wood decomposition rates of 32 Bornean rainforest trees. *Journal of Plant Ecology* 7(4): 356-363, doi:10.1093/jpe/rtt041. 査読有

〔学会発表〕(計 20 件)

殷亭亭・名波哲・伊東明・松山周平・Davies S・Tan S・Mohizah BM. DNAバーコードを用いたボルネオ熱帯雨林樹木の群集系統とハビタットの関係. 第64回日本生態学会年次大会, 2017年3月16日, 東京都, 新宿区 [優秀ポスター賞受賞]

奥野聖也・川本夏帆・名波哲・伊東明・Mohizah BM (2017) 同所的近縁種が多い熱帯雨林樹木 *Shorea* 属と *Syzygium* 属の生態特性と系統の関係. 第64回日本生態学会年次大会, 2017年3月16日, 東京都, 新宿区 [優秀ポスター賞受賞]

Itoh A. Linking habitat, demography and phylogeny of Bornean trees: An

ecological and evolutionary perspective on species coexistence. Commemorative Symposium for the 32nd International Prize for Biology "Biology of Biodiversity", 22 November 2016, Univ. of Tokyo, Japan. [Invited Speaker]

Itoh A. Linking diversity, dynamics and phylogeny of a Bornean rain forest using a large-scale & long-term plot. Sino-Japan Forum "Frontiers of Forest Ecology", 29 September 2016, Guangxi University, Nanning, China. [Invited Speaker]

Kamiya K. Linking diversity, dynamics and phylogeny of a Bornean rain forest using a large-scale & long-term plot. Sino-Japan Forum "Frontiers of Forest Ecology", 29 September 2016, Guangxi University, Nanning, China. [Invited Speaker]

Itoh A, Nakagawa M, Nanami S & Mohizah M. Long-term forest dynamics studies at Lambir Hills National Park. International Symposium "Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak", 21-22 September 2015, Kuching, Sarawak, Malaysia. [Invited Speaker]

Kamiya K, Harada K, Nanami S, Itoh A, Diway BM & Chong L. Molecular phylogeny and evolution of tropical forest trees. International Symposium "Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak", 21-22 September 2015, Kuching, Sarawak, Malaysia. [Invited Speaker]

Nanami S, Itoh A, et al. Gene flow through pollination of dipterocarp tree species in a Bornean rainforest. International Symposium "Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak", 21-22 September 2015, Kuching, Sarawak, Malaysia.

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

上谷 浩一 (KOICHI KAMIYA)
愛媛大学・大学院農学研究科・准教授
研究者番号 : 80638792

(3) 研究協力者

松山 周平 (MATSUYAMA SHUHEI)
酪農学園大学・農食環境学群・講師
研究者番号 : 30570048

モヒザ モハマド (MOHIZAH MOHAMAD)
サラワク森林局・研究員

デイビス スチュアート (DAVIES STUART)
スミニア熱帯林研究センター・センター長

タン シルベスター (TAN SYLVESTER)
スミニア熱帯林研究センター・研究員

殷 亭亭 (YIN TINGTING)
大阪市立大学・大学院理学研究科・院生

奥野 聖也 (OKUNO SEIYA)
大阪市立大学・理学部・学生

中谷 崇人 (NTKATANI TAKAHITO)
愛媛大学・農学部・学生