

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 30 日現在

機関番号：10101  
 研究種目：基盤研究（B）  
 研究期間：2009～2011  
 課題番号：21405006  
 研究課題名（和文） 攪乱処理を用いた多雨林樹種の個体群動態パラメータの一斉推定  
 研究課題名（英文） Simultaneous estimation of demographic parameters using disturbance manipulation  
  
 研究代表者 甲山 隆司 (KOHYAMA TAKASHI)  
 北海道大学・大学院地球環境科学研究所・教授  
  
 研究者番号：60178233

研究成果の概要（和文）：種多様性の高い東南アジア熱帯～暖温帯多雨林の樹木群集の共存機構を解明する目的で、森林追跡センサスに基づき、群集全体に共通する環境傾度依存性と種・個体特異的な動態（樹木サイズ依存的成長・死亡と新規加入）のパラメータを、ベイズモデルによって一斉に推定し、群集レベルの動態パラメータ間のトレード・オフと、それを反映した攪乱応答を解析した。

研究成果の概要（英文）：For the purpose of evaluating coexistence mechanisms of tree species in tropical and subtropical rain forests in South-East Asia, we estimated demographic and allometric parameters in terms of community-wide and species-specific Bayesian probability distributions by employing long-term forest-plot census data. Based on estimated parameters we examined inter-specific trade-offs in demography and allometry. We evaluated contributions of detected trade-offs and disturbance-responses to coexistence by means of the analysis of stratified competition model.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	5,600,000 円	1,680,000 円	7,280,000 円
2010 年度	4,600,000 円	1,380,000 円	5,980,000 円
2011 年度	4,600,000 円	1,380,000 円	5,980,000 円
年度			
年度			
総計	14,800,000 円	4,440,000 円	19,240,000 円

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：熱帯多雨林, 亜熱帯多雨林, 攪乱, 動態パラメータ, ベイズ推定

1. 研究開始当初の背景

生物種間競争のモデルでは、各種を特徴づけるパラメータによって、競争の帰結を予測する。各種ごとの潜在的な分布域より、種間競争の帰結として実現される分布域は狭くなる。モデルを野外で観測される系に適用しようとするとき、実際に観測できる各種の分布

やニッチは、種間競争により狭められているため、潜在的に分布可能なレンジや潜在ニッチの全域に亘るパラメータの測定はできない、という問題が立ち上がる。

東南アジア熱帯から東アジア暖温帯にかけて残存している多雨林では、自然の倒木ギ

ヤップ形成から人為伐採に至るさまざまな攪乱に対応した種組成と再生動態の変化を観察できる。群集レベルで、各樹種の個体群動態パラメータの攪乱依存性が定量化できれば、群集構造や樹種多様性をうまく保全するような森林施業手法の予測・検討・評価などに適用が可能である。攪乱傾度に沿っておなじ種群が出現すれば、個体群動態パラメータの攪乱依存性が確認できる。種多様性が高いために個体数が十分でない樹種では有意な局所密度依存性が認められず、局所密度依存パラメータの推定値に、サンプルバイアスによるばらつきが生じてしまう。

これらの問題を解決する強力なツールとなり得るのが、ベイズ統計による推定手法である。群集構成種に共通する生理的制約が存在すると仮定することで、種群全体に共通する環境傾度依存性を推定すると同時に、各種、さらには各個体に特異的な特性を、全体の特性からのずれとして確率論的に一斉に定量化することによって、各種・個体の分布しない範囲での挙動も群集全体の挙動から外挿的に推定することが可能になる。

本研究はこうした背景把握のもと、ベイズ統計による多雨林樹木群集の動態パラメータの解析による共存メカニズム解明を目指した。

## 2. 研究の目的

本研究では、東南アジア熱帯・亜熱帯多雨林の自然林と伐採圧を受けた二次林の樹木群集を対象に、攪乱傾度に亘って出現する各樹種について、サイズ構造動態を規定する各過程を記述するために必要不可欠な樹木の形態形質の動態パラメータ（成長・死亡・加入）を群集レベルでベイズ統計手法を用いて推定し、種間のトレード・オフを明らかにすることを目的とした。

## 3. 研究の方法

多雨林樹木群集の個体群動態パラメータの一括推定する普遍的な手法を開発するため、同様の情報を得られる熱帯多雨林と亜熱帯多雨林で同時に野外調査を実施した。また、解析では、階層ベイズモデルを用いることで、群集レベルでの個体群動態パラメータの推定及び、形質特性との関連を明らかにした。本研究では、(1) 長期観測を続けている多雨林試験地（マレーシア、台湾）での樹木動態パラメータと形態パラメータのベイズ推定、(2) マレーシア丘陵林の攪乱試験伐採地での追跡調査と、自然林何に混交する樹木群集とタケ類の比較解析、(3) 森林構造と攪乱応答の共存影響を評価する理論モデル解析、という3つのテーマに沿って、研究を遂行した。

## 4. 研究成果

「3.研究の方法」で示した3項目に沿って研究成果を以下に示す。(2)の伐採試験は、担当するマレーシア森林研究所の伐採実施がずれ込んだため、現在データ解析を進めているところである。(1)と(3)については成果をまとめ終え、論文として発表済み、および投稿中である。

### (1) 多雨林長期観測に基づく樹形および動態形質の樹種間比較解析

本研究ではマレーシアおよび台湾の大規模森林プロットのセンサスデータを利用して、ランダムに選定した樹種・個体を観測して樹種やサイズの偏りを排除した樹冠構造と動態パラメータの測定を行った。蓄積された幹直径の経年データを用い、野外観測値を取り扱う際に避けることのできない測定誤差や環境による個体差を階層ベイズモデルに組み込んで解析した。これにより、成長・死亡や形質間の関係がサイズ依存的に異なり、偏った対象を用いた研究では異なる結論を導

く恐れがあることを明らかにした。解析の結果、共存する樹木種における形質間のトレード・オフと樹木の光利用との関連、そして、光利用に関わる形質と成長と生存との関係を明らかにした。

① 樹冠構造と光利用(Iida et al. 2011, Functional Ecology)

同一種内でも様々なサイズの個体を調査対象とした結果、樹高や幹の直径、樹冠の広さなどの樹木の立体構造に関わる形質に大きな種内変異があること、および、従来指摘されていたよりも種間変異は小さいことが明らかとなった。形質間にどのようなトレード・オフがあるかを調べるために各形質の相関を解析した結果、解析対象とする樹木サイズによって形質の相関の強さや有無が異なることが分かった。高木種では「小さい時には幹が細く樹冠も狭い」樹形から「高くなれば樹冠を広げる」樹形へとサイズとともに変化していた。一方、低木種は暗い林床下で光獲得量を増やすのに適した「太い幹と大きな樹冠をもつ」樹形をしていた。これらの樹形の違いは低層での早期繁殖（低木種）と高さ成長への投資（高木種）とのトレード・オフによって説明できた。よって、ギャップなどにより形成される林床での水平方向の光変化よりも他の高木によって形成される垂直方向の光変化の分割に適した樹形が認められた。つまり、よく発達した林冠構造をもつ熱帯林では、水平方向の光資源の分割よりも垂直方向の光資源の分割の方が強く、早期繁殖と成長投資とのトレード・オフを介して樹冠構造の種間差異と関連していることが初めて群集レベルで明らかになった。

② 力学的制約と樹形 (Iida et al. 2012, Functional Ecology)

自身の身体を重力や風・落下物から守るに十分な強度を保ちつつ、どのように幹や樹冠を

拡大させて光を獲得するか、という問いは樹木形態の多様性を理解するうえで極めて重要な課題である。一般的に、より効率的な光獲得のために幹と樹冠を拡大・伸長することは、力学的な不安定をもたらす（すなわち、樹木個体の幹や樹冠の拡大伸長の効率性と力学的安定性にトレード・オフがある）と認識されていた。これは、生産コストの高い硬い材を作る（材密度の高い）種は拡大伸長に不利だが力学的に強く、一方、生産コストの低い弱く軟らかい材を作る（材密度の低い）種は拡大伸長に有利だが力学的に弱くなると考えられるからである。しかし、材密度が低く力学的に弱い種でも幹の太さを太くすることで力学的な強度を強くすることが可能である。よって、幹の太さや樹冠の大きさなどの全体の構造を考慮せずにこのトレード・オフ仮説を支持することはできない。ランダムサンプリングによる群集を包括する対象のうち145種に対し、材密度と樹冠の構造との相関を調べ、このトレード・オフ仮説を検証した。結果、このようなトレード・オフが成立しないことが明らかとなった。材密度の低い種は幹や枝を太くすることで材密度の高い種と同じくらい力学的に安定となるが、垂直方向の幹の伸長コストが低く、高さ成長に有利であった。一方、材密度の高い種は水平方向からの力に耐える力が強く、また、水平方向の枝の伸長コストが低く、水平方向の樹冠拡大に有利であった。これらの関係は、対象とするサイズが大きくなると有意でなくなることも新たに分かった。これらの成果から、従来考えられていたトレード・オフとは異なる機構で材密度によって決定される力学的制約が種の樹冠構造を特徴づけており、その種間変異が光利用の在り方の違いをもたらすことで多種の共存を可能にしていると考えた。

### ③ 森林動態パラメータと生存戦略

森林の共存樹種間には、成長の速い種は生存率が低く、生存率が高い種は成長が遅いという成長と生存のトレード・オフがあることが知られている。共存樹種間のどのような形質の違いがこのトレード・オフをもたらすのか、トレード・オフは対象によらず普遍的に存在するのかは十分に明らかになっていない。そこで、光利用と関わる形質とその種の成長と死亡の間の相関を異なる対象サイズで調べた。結果、早く成長する樹種は、最大到達サイズが大きく、材密度が低く、樹冠幅が広がった。さらに、材密度が低い種または樹冠幅が広い樹種は死亡率が高かった。最大到達サイズや材密度が種の成長や死亡を特徴づけることは従来の研究結果を支持するものであったが、水平方向の空間獲得能力を反映する樹冠の幅の差異が種の成長や死亡を特徴づけることは初めて明らかとなった。これらの関係は小さな対象サイズでのみ有意であり、成長と死亡の間の正の相関も同様に対象サイズが小さな時にのみ有意であった(図)。空間獲得能力の差異を反映する樹冠幅を含めた機能的形質が種の成長や生存に与える影響が生息環境の厳しい林内で生育するサイズの小さい時に顕著にみられることを見出した。そして、これら機能的形質の種間変異が成長と生存のトレード・オフに貢献する可能性を指摘した。成果は、日本生態学会・EAFES 合同学会で発表し、*Ecology*で査読中である。

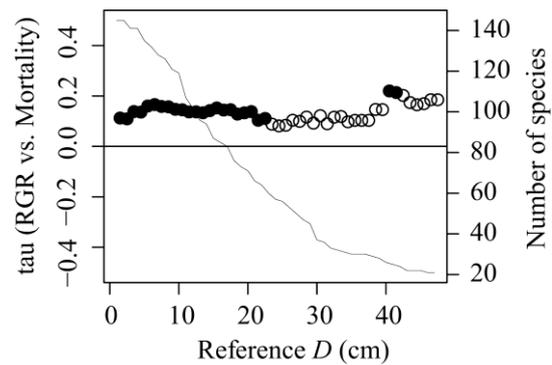


図. サイズの増加に伴う成長と死亡の相関係数の変化  
x 軸は対象とする幹直径 ( $D$ )を、左側 y 軸は相対成長率 (RGR)と死亡率の間の相関係数、右側 y 軸は比較対象とした種数を示す。相関関係が有意である場合は●で、有意でない場合は○で示す。線は比較対象の種数の変化を示す。

### ④ 異なる生育段階の葉の形質と生存戦略の種間変異

葉は樹木にとって光合成を行い、炭素を生産するための重要な器官であり、樹木の生存に強い影響を及ぼすと考えられてきた。しかし、近年の個葉の形質と生存との種間関係を多種間で調べた研究では、他の形質(材密度や最大到達サイズ)に比べ、個葉の形質と成長・死亡との関係があまり認められないことが明らかとなった。個葉の形質は同種の個体間でもその生育環境やサイズによって大きく異なる。従来の研究では種内の変異を無視し、種レベルでの平均の形質値を用いていることに着目し、これが個葉の形質と成長・死亡との関係を見えにくくしている要因ではないかと考え台湾の亜熱帯雨林の構成樹種 43 種を対象に稚樹と成木から得られた個葉形質とサイズ依存的な成長と死亡との関係を検討した。

成果③のマレーシアの熱帯雨林と同様に、台湾の亜熱帯雨林においても成長と死亡のサイズに伴う変化は樹種間で大きく異なることがわかった。稚樹と成木の生育段

階の異なる個体から得られた個葉の形質と成長・死亡との関係では、稚樹での個葉の形質はよりサイズの小さな段階の成長・死亡と強く関連し、成木の個葉の形質はよりサイズの大きな段階の成長と死亡と関連することが分かった。さらに、異なる生育段階の個葉を用いると成長と死亡との関係が時には逆の相関を示すことが明らかとなった。以上の結果から、個葉形質における種のランクは生育段階に伴い大きく変化することはないが、異なる生育段階の個葉形質や生活史の平均値を用いることが個葉形質と生存戦略の関係を見えにくくしている可能性が明らかとなった。また本研究から、多種間で比較した場合でも種特異的な個葉形質が種の生存戦略と強く関連していることが示された。本研究成果は現在投稿論文として執筆中である。

## (2) マレー半島丘陵林の伐採実験

伐採強度と伐採方法変えた200ヘクタールのPITC試験地で、森林の樹木群集の動態調査を行った。特に、自然林内に自生するタケ類と樹木群集の成長動態を、森林伐採の攪乱傾度とともに、伐採の前後の追跡調査により記録した。伐採林分の追跡調査とは別に、優占するタケ類の形態を破壊的に測定し、樹木種との比較からタケ類特有の光獲得・形態形成戦略を明らかにした。形態的に異なる出現頻度の最も大きいタケ類2種58個体

(*Gigantochloa ligulata* と *Schizostachyum grande*) に対し、ジェネット構造を記録した後に、代表的なサイズのラメットを伐倒し、各量的形質を記録した。過去に同サイトで測定した樹木の構造特性や、先行研究の結果と比較して、タケ類の対比的な構造特性を明らかにし、光獲得戦略と生活型特性、成長戦略との関係、制約を解明した。調査区ベースでの観察では、タケ類4種677個体のサイズと

分布を記録・標識した。樹木類(胸高周囲長>15cm)では、伐採前(2008年)に記録された1533個体のうち1241個体が2011年の調査でも生存が確認されサイズ成長を記録した。252個体が新規に加入していた。また、成木の出現頻度と現存生体量から優占10種+経済有用樹種1種を選定し、それらの稚樹3389個体の分布・サイズ(高さ)の記録を行った。今後、同時観測した主要樹種との攪乱応答の違いを、形態特性と動態特性を関連付けて解析する。

## (3) 動態パラメータの攪乱応答強度の共存影響評価

階層構造を持つ樹木個体群の光競争帰結を解明するために、階層間成長、各層での死亡、上層での繁殖、という各動態プロセスのパラメータを、混みあい(光強度)依存項と独立項に分けた競争モデル(連立常微分方程式)を用いて解析した。その結果、水平構造を均質化しても、鉛直の階層構造と光資源の一方方向性があれば階層の数だけの樹種が安定共存できることを解明した。さらに、光依存パラメータの樹種間差は安定共存を促進しないことも判った。この成果は米国生態学会大会で口頭発表し、*Journal of Ecology* に投稿中である。

項目(1)の解析結果により、マレーシア50ヘクタール調査区などで成長・死亡パラメータに攪乱応答の樹種間差が抽出されず、種間の最大サイズ変異に密接に関係していたことから、森林鉛直構造の分割による共存が多雨林の樹木群集で卓越していると結論づけた。

## 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2件)

- ① Y. Iida, **T. S. Kohyama**, **T. Kubo**, A. R. Kassim, L. Poorter, F. J. Sterck, M. D. Potts, "Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species", **Functional Ecology**, **25**, 1260-1268, 2011.
- ② Y. Iida, L. Poorter, F. J. Sterck, A. R. Kassim, **T. Kubo**, M. D. Potts, **T. S. Kohyama**. "Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species", **Functional Ecology**, **26**, 274-282, 2012.
- 〔学会発表〕（計 7 件）
- ① Y. Yazawa, **T. Kohyama**, **T. Kubo**, A. R. Kassim, M. D. Potts, "Effects of species-specific traits on tree architecture among 200 tree species in a lowland rainforest", IGBP symposium "Frontiers of Integrated Research in East Asia and Global Environment", 2009, April, Otaru (Hokkaido)
- ② Y. Yazawa, **T. Kohyama**, **T. Kubo**, A. R. Kassim, L. Poorter, F. Sterck, M. D. Potts. "Relationship between tree architecture and demographic traits among 200 co-occurring rainforest tree species in Peninsular Malaysia.", International Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, in Bali (Indonesia), 22nd July 2010
- ③ Y. Yazawa, **T. Kohyama**, **T. Kubo**, A. R. Kassim, L. Poorter, F. Sterck, M. D. Potts, "Wood density drives architectural differentiation amongst 108 species in a lowland rainforest tree community", British Ecological Society, Annual Meeting, in Leeds (UK), 7th September 2010
- ④ T. Kohyama, "The architectural-demographic explanation of tree community organization", 95th Ecological Society of America Annual Meeting, Pittsburgh (US), 3rd August 2010.
- ⑤ Y. Iida, **T. Kohyama**, **T. Kubo**, A. R. Kassim, M. D. Potts, F. Sterck, L. Poorter, "Linking

size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species", The 5<sup>th</sup> EAFES International congress, in Otsu (Japan), 18<sup>th</sup> March 2012.

⑥ Y. Iida, L. Poorter, F. Sterck, A. R. Kassim, M. D. Potts, **T. Kubo**, **T. Kohyama**, "Interspecific differences in architectural traits, growth and mortality across 145 co-occurring tree species in a Malaysian rainforest", The Association for Tropical Biology and Conservation (ATBC) ASIA-PACIFIC CONFERENCE, in Yunnan (China), 27<sup>th</sup> March 2012.

⑦ **S. Aiba**, M. Takyu, K. Kitayama, "Tropical forest dynamics over 16 years on Mount Kinabalu, Borneo: correlation with productivity and temporal variation", The Association for Tropical Biology and Conservation (ATBC) ASIA-PACIFIC CONFERENCE, in Yunnan (China), 27<sup>th</sup> March 2012.

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

甲山 隆司 (KOHYAMA TAKASHI)  
北海道大学・大学院地球環境科学研究所・教授

研究者番号：60178233

### (2) 研究分担者

清野 達之 (SEINO TATSUYUKI)  
筑波大学・生命環境科学研究科・准教授  
研究者番号：40362420

相場 慎一郎 (AIBA SHINICHIRO)  
鹿児島大学・大学院理工学研究所・准教授  
研究者番号：60322319

(2011-2012: 連携研究者)

久保 拓弥 (KUBO TAKUYA)  
北海道大学・大学院地球環境科学研究所・助教

研究者番号：80344498