

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：16401

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2009～2011

課題番号：21688011

研究課題名（和文）熱帯雨林樹木の乾燥ストレス応答に関する研究

研究課題名（英文）Response to drought stress in tropical rain forest trees

研究代表者

市榮 智明 (ICHIE TOMOAKI)

高知大学・教育研究部自然科学系・准教授

研究者番号：80403872

研究成果の概要（和文）：東南アジア熱帯地域で今後予想される降水量の減少や短期的な乾燥頻度の増加が、熱帯雨林樹木に及ぼす影響を評価することを目的として研究を行った。林冠構成種の形態的特性と水利用には密接な関係があり、高い光合成・蒸散能力を持つ樹種は、大径の道管を持つが、日中大きな水ストレスを受け、大乾燥時の死亡率も高くなることが分かった。また、人工的に土壌を乾燥させる操作実験により、フタバガキ科巨大高木は、乾燥に対して葉の吸水能力を改善して耐乾性を高め、水消費を節約して対応していると考えられた。

研究成果の概要（英文）：I studied the drought tolerance and related morphological and physiological traits of tropical trees to evaluate interspecific difference in response to drought stress, because in the tropical areas of Southeast Asia, the decreased precipitation and increased frequency of short-term drought are predicted with global warming. Morphological characteristics of tropical canopy species are closely related with their water use strategies; species with high photosynthetic and transpiration abilities have large vessel diameter, but large water stress in the daytime, and then high mortality rates during severe drought. In addition, experimental drought treatment induced a high drought tolerance in a tropical emergent species, *Dryobalanops aromatica*, by the increase of water extraction efficiency, and then saving its water consumption during drought.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	5,500,000	1,650,000	7,150,000
2010 年度	2,700,000	810,000	3,510,000
2011 年度	1,700,000	510,000	2,210,000
年度			
年度			
総計	9,900,000	2,970,000	12,870,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：熱帯雨林・東南アジア・ストレス応答・フタバガキ科・気候変動・一斉開花・林冠・乾燥耐性

1. 研究開始当初の背景

熱帯雨林は年間を通じて温暖で雨量の多い地域に形成される。しかし、地球温暖化の脅威はこの熱帯雨林地域にも広がっており、

生態系の物質循環や生物多様性に与える影響が危惧されている。気候変動に関する政府間パネル(IPCC)等の予測では、温暖化の影響は熱帯地域では温度条件よりも降水量にお

いて大きいと見られており、事実、熱帯雨林域における降水量の年々減少 (Malhi and Wright, 2004) や、短期的な乾燥頻度の増加及び降水量変動幅の増大 (Dore 2005) が顕在化している。また、このような乾燥条件は、エルニーニョの発生時に一層拍車がかかることも予想されている。

中でも、東南アジアの熱帯雨林は世界で最も湿潤な気候条件にあり、そこに成育する樹木はこれまでめったに強い乾燥条件には遭遇してこなかった。そのため、現時点でエルニーニョ発生時のような強い乾燥が起きた場合に対しても、さらには将来的に温暖化が進み乾燥の頻度・強度がさらに増大した場合に対しても、熱帯雨林の樹木がどのように反応するのかを予測するための資料はほとんどない。一方で、近年の申請者らの研究により、東南アジア熱帯雨林の多くの樹木が、通常1年に数回見られるような数週間程度の短期的な強度少雨期間の後に葉を展開し、また数年に1度発生するような1ヶ月程度の強度少雨期間の後に繁殖を行っているなど、樹木のフェノロジーに降水量の変動が大きく関わっていることが明らかになってきた (Ichie et al. 2004; Sakai et al. 2006)。つまり、たとえ年降水量や平均気温での変化が小さくても、短期的な降水量の変動幅やその頻度が変化することにより、森林の物質生産や更新、動植物間の相互関係に重要な影響を与える可能性が高い。今後予想される気候変化に対して、熱帯雨林樹木がどのように反応するのか、影響予測のための基礎情報を得ることは極めて重要である。

2. 研究の目的

この研究では、東南アジア熱帯雨林の乾燥化が樹木に及ぼす影響について、①熱帯雨林樹木の形態的・生理的特性と、その樹木の過去の成長・枯死に関するフェノロジーデータから、各樹種の乾燥に対する応答の違いを予測し、②いくつかの操作実験によって、①を定量的に検証・評価し、③それらのデータを利用して今後の生態系管理や生態系修復・再生の現場に応用可能な森林動態モデルを構築する、ことを目的として行った。具体的には、以下の3点をこの研究の期間内に明らかにすることを目的として研究に取り組んだ。

(1) 熱帯雨林の林冠構成種の生理生態特性と過去の乾燥時の応答との関係

植物は環境に適した葉の形態を持つことで、効率的な光合成や蒸散を実現している。近年、熱帯雨林の林冠部では、維管束鞘延長部が発達した異圧葉樹種と延長部の無い等圧葉樹種が混在することが明らかになった (Kenzo et al. 2007)。異圧葉樹種は、延長部によって細胞間隙が細分され、葉肉が区切

られた多数の小さな区画を持つ。異圧葉樹種は水ストレス時に気孔の開閉を区画単位で調整することで、水消費を制御することができる。等圧葉樹種は、細胞間隙を仕切る延長部がないために、異圧葉樹種よりも葉内における効率良いガス移動が可能であるが、細かな気孔の調整はできない。熱帯雨林の林冠部では熱帯特有の強烈な日射や高温により、日中強い水ストレスが生じる。では、日中に水ストレスを受ける熱帯雨林の林冠部において、異圧葉・等圧葉樹種はそれぞれどのような水利用を行っているのか。また、これらの樹種は乾燥時の応答に樹種間、葉の形質タイプ間で違いがあるのだろうか。ここでは、熱帯雨林の林冠部における異圧葉・等圧葉樹種の光合成や蒸散、水ポテンシャル、木部構造、肥大成長速度、1998年のエルニーニョ現象が影響した乾燥時の枯死率を調べ、林冠構成種の葉の形態と水利用と、乾燥時の応答との関係を明らかにすることを目的とした。併せて、稚樹から成木に至る成長過程で、葉の形質がどのように変化するのかについても、調査を行った。

(2) 操作実験による短期的強度乾燥時の生理生態的応答解析

東南アジア地域では地球温暖化に伴い、集中豪雨と無降水の期間を繰り返すような、降水パターンの明瞭な変化が予想されている。無降水に伴う長・短期間の強度乾燥は、熱帯雨林樹木にどのような影響を与えるのだろうか。ここでは、マレーシアの低地熱帯雨林 (ランビル国立公園) において、降水の一部を遮断することによって、人工的に短期乾燥状態を作り出す野外操作実験装置を設定し、短期的な強度乾燥が起こった時の樹木の形態的・生理的応答を調査した。特に、熱帯雨林の林冠層を形成する巨大高木の光合成や蒸散、水ポテンシャルといった生理機能が、乾燥時にどのように変化するかについて詳細に調べた。併せて、ポット苗を用いた操作実験により、熱帯雨林樹木の乾燥に対する生理的な応答をより詳細に検証した。これらの実験には、地域の優占種であるフタバガキ科の樹種を用い、今後の環境変動がもたらす影響を評価した。

(3) 将来の森林動態予測モデルの構築

上記2項目の調査研究成果を踏まえ、調査地域の主要構成種であるフタバガキ科の樹種数種について、熱帯雨林の将来的な森林動態の予測モデルを構築する。特に、これまで個体密度が低く、耐乾性が低いと考えられてきた樹種が、今後の乾燥化に伴い個体数をどのように変化させるのかに注目し、熱帯雨林の将来的な管理方法や、生態系修復・再生技術の向上に利用可能なデータの提供を目指

した。

3. 研究の方法

(1) 熱帯雨林の林冠構成種の生理生態特性と過去の乾燥時の応答との関係

調査はマレーシア・サラワク州・ランビル国立公園内の林冠生物調査区 (8ha 及び 4ha) で行った。ここでは、林冠観測用のタワーシステム (8ha) と、クレーンシステム (4ha) が建設されており、様々な樹木個体の樹冠部へのアクセスが可能になっている。本研究では、これらのアクセスシステムを活用して、熱帯雨林樹木の樹冠部の調査を行った。

調査対象樹種には、調査地の林冠構成種 20 種 (異圧葉樹種 13 種、等圧葉樹種 7 種) を用いた。形態的特性としての木部構造の調査は、成長錐を用いて木部コアを採取し、比重、道管直径を計測した。また、生理的特性として、各樹種の樹冠表層の葉の最大光合成・蒸散速度、及び夜明け前と日中の水ポテンシャルを測定した。調査対象樹種の内、フタバガキ科の 4 樹種については、葉の蒸散速度と水ポテンシャルの日変化についても測定を行った。上記の調査を行った全ての樹種について、調査区内で継続的に調査されている毎木調査のデータから、肥大成長速度を求めた。また、8ha プロットに生育する個体については、1997-8 年にランビル国立公園で起こった大乾燥時 (Nakagawa et al. 2000) の成木 (DBH>30cm) の枯死率を求めた。

また、樹冠内や生育段階での葉の形態的な可塑性を調査するために、同じくフタバガキ科の 4 種について、各樹種の稚樹約 20 個体、成木 3~5 個体を調査対象とした。稚樹は各個体につき 1 枚、成木は各個体につき樹冠上部と下部でそれぞれ 3 枚の成熟葉をランダムに選び、各葉の光強度、葉面積、葉厚、LMA、気孔形態・密度、トリコーム形態・密度、孔辺細胞長を調べた。

(2) 操作実験による短期的強度乾燥時の生理生態的応答解析

東南アジアの熱帯雨林地域で今後予想される降水量の減少や短期的な乾燥頻度の増加が、熱帯雨林樹木の生理生態に及ぼす影響を評価することを目的として、マレーシア・ランビル国立公園の主要な林冠構成種で異圧葉を持つフタバガキ科の *Dryobalanops aromatica* を対象に、降雨遮断実験を行った。対象とした *D. aromatica* 3 個体 (以下、処理個体) の周囲半径 15m をビニールシートで覆い、降雨を遮断することで、人工的に土壤の乾燥を引き起こした。対照として降水遮断を行わない 3 個体 (以下、対照個体) を含む計 6 個体について、実験期間中の土壌水分をモニタリングするとともに、樹木の生理機能評価を行うために、夜明け前及び日中の水ポ

テンシャル、膨圧損失時の水ポテンシャル、及び光合成・蒸散速度の日変化の測定を定期的に行った。

また、シンガポールのブキティマ自然保護区において優占するフタバガキ科の *Shorea curtisii* と *S. leprosula* について、ポット苗の灌水を遮断する操作実験を行った。全ての測定個体は、ブキティマ自然保護区で採取し、シンガポール国立教育研究所内の温室で育苗した山出し苗である。2011 年 9 月に、十分灌水した状態の雑種及び両親種それぞれ 4~10 個体程度を選び、成熟葉の最大光合成・蒸散速度、気孔コンダクタンス、水利用効率、光化学系 II の最大光量子収率 (Fv/Fm)、P-V 曲線法による葉の水分特性を調べた。その後、ポット苗の土壌水分含量が 15%程度になるまで灌水中止し、その後に同様の測定を行った。

(3) 将来の森林動態予測モデルの構築

シンガポール・ブキティマ自然保護区全域 (164ha) で調査されている胸高直径 30cm 以上の全個体の胸高直径のデータベースを活用し、*S. curtisii* と *S. leprosula* の枯死率や成長量など、森林動態に関する母樹段階のパラメータを推定した。また、保護林内に設置された 2ha 調査区の胸高直径の毎木調査データから、両樹種の年平均の直径成長量を計算した。また過去 15 年間の毎木調査プロット (胸高直径 1cm 以上、2ha) のデータを用いて幼木段階の森林動態に関するパラメータを推定した。そして、各樹種の稚樹ステージ (DBH1cm 未満)、幼木ステージ (DBH1-30cm)、成木ステージ (DBH30cm 以上) の成長パラメータからマトリックスモデルを作り、現状のパラメータを用いた場合と、乾燥イベントが増加した場合を想定し、両樹種の稚樹や幼木段階での枯死率が上昇した場合を想定した将来予測を行った。この予測では初期の設定として、①稚樹段階の枯死率が 15 年と 50 年間隔でそれぞれ 50%、90%に上昇した場合、②稚樹と幼木の枯死率が常に 30%、10%それぞれ上昇した場合の個体数の変化を評価した。また、1993 年から 2008 年までの過去 15 年間の毎木調査区 (2ha) の結果から、雑種と両親種の地上部バイオマス蓄積量の変動について解析を行い、炭素固定機能の変化を推定し、モデルで求めた動態予測との比較を行った。

4. 研究成果

(1) 熱帯雨林の林冠構成種の生理生態特性と過去の乾燥時の応答との関係

マレーシア・ランビル国立公園において、林冠構成種 20 種の葉の形態と水利用との関係を調査したところ、異圧葉樹種 (13 種) は等圧葉樹種 (7 種) に比べて有意に大径の道管

を持っていた。最大光合成・蒸散速度、夜明け前に対する日中の水ポテンシャルの変動幅についても、異圧葉樹種が等圧葉樹種よりも優位に大きな値を示した。また、水ポテンシャルの変動幅と道管直径との間には、有意な正の相関関係が見られた。年あたりの幹の肥大成長幅も、異圧葉樹種が等圧葉樹種よりも有意に大きかった。異圧葉樹種は、等圧葉樹種に比べて大径の道管を持ち、多量の水供給を可能にすることで、高い光合成・蒸散能力、そして高い成長速度を実現していた。一方、等圧葉樹種(7種)は小径の道管を持ち、光合成・蒸散能力は低いが、日中の水ストレスを低く抑えるという葉の形態に応じた水利用様式を持っていることがわかった。しかし、水ストレス時に葉の気孔を一様に閉じる等圧葉樹種は、林冠の高温環境下で葉温の制御が行えないために、より強光が降り注ぐ突出属層に進出することが難しいことが考えられた。

次に、同じ異圧葉樹種を持つフタバガキ科の4樹種(*Shorea parvifolia*, *S. smithiana*, *Dipterocarpus pachyphyllus*, *Dryobalanops aromatica*)について、晴天日の蒸散速度や気孔コンダクタンス、葉の水ポテンシャルの日変化を調べたところ、大きな樹種間差が見られた。最大蒸散速度や気孔コンダクタンスの最大値は *Shorea* 属2種で高く、*D. pachyphyllus* が中間、*D. aromatica* で低い値を示した。また、夜明け前に対する日中の水ポテンシャルの変動幅も、同様の傾向を示した。大気飽差の増大に対して、*Shorea* 属2種は葉の水ポテンシャルが急激に低下するため、気孔を閉じて応答するのに対して、*D. aromatica* は普段から気孔を閉じぎみにして、日中も水ポテンシャルを低下させることなく蒸散活動を維持していた。この水利用特性の違いは、大乾燥時の死亡率にも明確に表れており、1998年にランビルを襲った大乾燥時に、*D. aromatica* は成木の枯死が見られなかったものの、*Shorea* 属2種は成木の7-27%が枯死した。つまり、これまで一年中高温多雨な環境であった熱帯雨林における乾燥化の促進は、林冠構成種の多くの死亡確率を増大させることが予測され、特に大きな道管径を持ち、早い成長速度を示す樹種はその危険性が高いことがこの研究から示唆された。

続いて、同じくマレーシア・ランビル国立公園において、主要な林冠構成種であるフタバガキ科の4樹種について、異なる成育段階や樹冠位置での葉の形態的特性について調査したところ、いずれの樹木でも稚樹と成木では明らかに異なった形態をもち、同じ光環境でも成木の方が葉厚、LMA、気孔密度、トリコーム密度が高かった。しかし、成木と稚樹それぞれの同じ生育段階では、各葉の受光量と気孔密度やトリコーム密度の間に明瞭

な関係は見出せなかった。特に、成木では樹冠位置もしくは葉ごとに受光量が大きく異なるものの、全ての調査項目で樹冠位置や受光量での有意な違いは見られなかった。つまり、フタバガキ科の林冠構成種は、稚樹から成木に至る成育段階では大きく葉の形態が変化するものの、成木では樹冠位置や個葉レベルで例えば光環境が大きく異なっても、葉の形態的な可塑性はそれほど高くないと考えられた。このことは、乾燥化が進んだ際に、熱帯雨林の樹木は葉の形態を環境に適応させる可塑性が低いことも示唆している。これまでの研究結果と併せて、熱帯雨林の乾燥化は樹木の生理機能にマイナスの影響を与え、成長量の低下や枯死率の増加をもたらす可能性が高いことが考えられた。

(2) 操作実験による短期的強度乾燥時の生理生態的応答解析

マレーシア・ランビル国立公園における主要な林冠構成種であり、異圧葉を持つフタバガキ科の *Dryobalanops aromatica* を対象に降雨遮断実験を行った。降雨遮断実験により、土壌の水分含有量は著しく低下した。最も低下した時期の土壌水分含有量は、調査地で1997-1998年に起こったエルニーニョ現象による大乾燥時とほぼ同等の乾燥度合いを示し、調査地の普段の土壌水分の約半分程度であった。土壌水分の低下に伴い、処理個体の夜明け前の水ポテンシャルは対照個体よりも有意に低下し、処理個体は土壌の乾燥によって水ストレスを受けていることが示された。また、植物の吸水力限界を示す指標となる膨圧損失時の水ポテンシャルも降雨遮断期間中に有意に低下し、その値は日中の水ポテンシャルの最低値よりも常に低い値を示した。つまり、*D. aromatica* は乾燥に対して葉の吸水能力を高め、土壌水分の極端な低下に対しても機能的に適応していることが示唆された。しかし、降雨遮断実験期間中、処理個体の光合成・蒸散速度は、日中の水ストレスが大きくなる時間帯に対照個体よりも有意に低い値を示した。つまり、*D. aromatica* は土壌水分の低下に対して、葉の吸水能力を改善して耐乾性を高め、水消費を節約して対応していると考えられた。

また、シンガポール・ブキティマ保護林において、主要な林冠構成種であるフタバガキ科の2樹種について、稚樹の葉の形態的・生理的特製について調査した。その結果、*Shorea curtisii* は乾燥に強く硬い葉を持ち、光合成能力は低く、水利用効率は高い傾向を示した。逆に、*S. leprosula* は柔らかく乾燥に弱い葉を持ち、光合成能力は高いが低い水利用効率を示した。また、灌水を止めて人工的に土壌を乾燥させる操作実験を行ったところ、*S. curtisii* は乾燥処理によって耐乾

性を高め、光合成能力の低下を抑えていたのに対し、*S. leprosula*は他の種に比べて耐乾性が低く、乾燥処理によって光合成能力の低下が見られた。つまり、今後熱帯雨林の乾燥化や降水パターンが変化すれば、耐乾性の低い*S. leprosula*は生存確率が低下する恐れがあることが考えられた。

(3) 将来の森林動態予測モデルの構築

マトリックスモデルを用いて、熱帯雨林の乾燥化による影響が林分動態に与える影響予測を*Shorea curtisii*と*S. leprosula*の2樹種について、稚樹ステージ(DBH1cm未満)、幼木ステージ(DBH1-30cm)、成木ステージ(DBH30cm以上)に分けて100年後まで予測した。シンガポール・ブキティマ保護林で得られた現状のパラメータを用いた場合、*S. curtisii*はすべてのステージで安定して個体群を維持できたが、*S. leprosula*は個体群が減少し、衰退傾向を示した。また、乾燥化が進行した場合を検討したところ、(2)の調査で乾燥耐性が低いと予測された*S. leprosula*では、稚樹ステージでは次の一斉結実までの間、稚樹が少ない状態が続くが、成木ステージの個体が維持されるため、次の結実で稚樹が供給され個体群が回復し、個体群全体への影響がほとんどなかった。しかし、強い乾燥の影響が連続的に続くことを想定し、稚樹と幼木ステージの枯死率を恒常的にそれぞれ30%、10%高くして予測を行ったところ、すべてのステージで急速に個体群が減少し、絶滅リスクが大幅に高まると考えられた。以上の動態予測から、乾燥化の促進により、耐乾性の低い*S. leprosula*は、将来的に種の保全の必要性が出てくる可能性があることが示唆された。

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6件)

- ① Hiromi, T., Ichie, T., Kenzo, T. and Ninomiya, I. 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*, 査読有, in press.
- ② Ichie, T. and Nakagawa, M. Dynamics of mineral nutrient storage for mast reproduction in the tropical emergent tree *Dryobalanops aromatica*. *Ecological Research*, 査読有, in press.
- ③ Kishimoto-Yamada, K., Itioka, T., Sakai, S. and Ichie, T. Seasonality in light-attracted chrysomelid populations in a Bornean rainforest. *Insect Conservation and Diversity*, 査読有, 3, 2010, 266-277.
- ④ Kenzo, T., Ichie, T., Hattori, D., Kendawang, J. J., Sakurai, K., and Ninomiya, I. Changes in above- and belowground biomass in early successional tropical secondary forests after shifting cultivation in Sarawak, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 査読有, 260, 2010, 875-882.
- ⑤ Hattori, D., Kenzo, T., Kendawang J. J., Irino, K. O., Tanaka, S., Ichie, T., Ninomiya, I. and Sakurai, K. Effects of light intensity and soil physico-chemical properties on seedlings mortality and growth of six dipterocarp species planted for rehabilitation of degraded grassland, secondary forest and logged forest in Sarawak, Malaysia. *森林立地*, 査読有, 51, 2009, 105-115.
- ⑥ Kenzo, T., Ichie, T., Hattori, D., Itioka, T., Handa, C., Ohkubo, T., Kendawang, J. J., Nakamura, M., Sakaguchi, M., Takahashi, N., Okamoto, M., Tanaka-Oda, A., Sakurai, K., Ninomiya, I. Development of allometric relationships for accurate estimation of above- and below-ground biomass in tropical secondary forests in Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 査読有 25, 2009, 371-386.

[学会発表] (計17件)

- ① 田中憲蔵, 市栄智明, 服部大輔, 櫻井克年, 二宮生夫, Joseph Jawa Kendawang (2012) マレーシアサラワク州における焼畑放棄二次林の地上部と地下部バイオマスの回復過程. 第123回日本森林学会大会. 宇都宮. 2012.
- ② Inoue, Y, Kenzo, T. and Ichie, T. Leaf water use and xylem characteristics of canopy trees of Dipterocarpaceae in a tropical rain forest. *Tropical Tree Response to Climate Change*. FRIM, Malaysia. 2012.
- ③ 市栄智明, 宮本幸, 井上裕太. フタバガキ科林冠構成種の葉の形態に及ぼす光環境や生育段階の影響. 第21回日本熱帯生態学会. 沖縄. 2011.
- ④ 田中憲蔵, 米田令仁, 佐野真琴, 上谷浩一, 名波哲, Shawn Lum, 則近由貴, 市栄智明. シンガポールの断片化熱帯林におけるフタバガキ科雑種稚樹の生育環境. 第21回日本熱帯生態学会. 沖縄. 2011.
- ⑤ 田中憲蔵, 米田令仁, 佐野真琴, 上谷

- 浩一, 名波哲, Shawn Lum, 則近由貴, 市榮智明. シンガポールの断片化された熱帯林におけるフタバガキ雑種稚樹の分布. 第122回日本森林学会. 静岡. 2011.
- ⑥ 市榮智明, 吉田昌平, 五十嵐秀一, 田中憲蔵, 正木 隆, 陀安一郎. 樹木の種子生産に貯蔵炭素は必要か?—放射性炭素分析法を用いた検証研究—. 58回 日本生態学会札幌大会. 札幌. 2011.
- ⑦ Kenzo, T. and Ichie, T. Comparison of allometric relationships for accurate estimation of forest biomass in tropical secondary forest in Malaysia. XXIII World Congress of the International Union of Forest Research Organizations (IUFRO). Seoul, Korea. 2010.
- ⑧ Yoneyama, A. and Ichie, T. Relationship between leaf flushing phenology and defensive traits in canopy trees of five dipterocarp species in a tropical rain forest. The 2010 International meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. Bali, Indonesia. 2010.
- ⑨ Inoue, Y., Kenzo T., and Ichie, T. Water use characteristics of homobaric and heterobaric leaf species. The 2010 International meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. Bali, Indonesia. 2010.
- ⑩ Ichie, T. and Nakagawa, M. Resource allocation to reproduction in a tropical emergent tree species, *Dryobalanops aromatica*. The 2010 International meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. Bali, Indonesia. 2010.
- ⑪ 田中憲蔵, 市榮智明. マレーシア熱帯二次林におけるバイオマス推定式の比較. 第121回日本森林学会. つくば. 2010.
- ⑫ Yoneyama, A. and Ichie, T. Relationship between leaf flushing phenology and defensive traits in canopy trees of five dipterocarp species in a tropical rain forest. Sarawak Biological Resources Forum 2010. Kuching, Sarawak, Malaysia. 2010.
- ⑬ Inoue, Y., Kenzo, T., and Ichie, T. Water use characteristics of homobaric and heterobaric leaf species in canopy trees of Malaysian tropical rain forest. Sarawak Biological Resources Forum 2010. Kuching, Sarawak, Malaysia. 2010.
- ⑭ Ichie, T. and Kenzo, T. Tropical tree ecophysiology in Lambir Hills National Park, Sarawak. Sarawak Biological Resources Forum 2010. Kuching, Sarawak,

Malaysia. 2010.

- ⑮ 井上裕太, 田中憲蔵, 市榮智明. マレーシア熱帯雨林の林冠部における異圧葉・等圧葉樹種の水利用特性. 第57回日本生態学会. 東京. 2010.
- ⑯ 市榮智明, 田中(小田)あゆみ, 田中憲蔵. インドネシア泥炭湿地林における水位調節が樹木の葉の性質に与える影響. 第57回日本生態学会. 東京. 2010.
- ⑰ 米山仰, 市榮智明. マレーシア低地熱帯雨林における林冠構成種5種の葉の防御特性. 第19回日本熱帯生態学会. 大阪. 2009.

〔図書〕(計1件)

- ① 市榮智明. 熱帯雨林から見た地球環境. 依光良三, 鈴木堯士編. 森の物語—持続可能な森づくり. 高知新聞社, 2010, 35-53.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

市榮 智明 (ICHIE TOMOAKI)

高知大学・教育研究部自然科学系・准教授
研究者番号: 80403872

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし