

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 7 日現在

機関番号：17701

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2011～2015

課題番号：23255003

研究課題名(和文) 熱帯林における球果植物優占のメカニズム：生活史・水分生理・土壌栄養

研究課題名(英文) Mechanisms of conifer dominance in tropical forests: life history, hydraulics and soil nutrition

研究代表者

相場 慎一郎 (Aiba, Shin-ichiro)

鹿児島大学・理工学域理学系・准教授

研究者番号：60322319

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 24,300,000円

研究成果の概要(和文)：広葉樹が圧倒的に優占する熱帯でも、山地や特殊な立地条件(ヒース林など)には、マキ科やナンヨウスギ科の球果類(いわゆる針葉樹)が優占する森林が見られる。球果類の優占度は貧栄養土壌で高くなる。土壌栄養が中庸な立地では、球果類はまれな攪乱の際に更新し、長く林冠にとどまるという「長命な先駆種」という生活史を示すが、貧栄養立地では連続的に更新する。土壌栄養条件は被子植物広葉樹の成長に影響を与えることで、森林の光環境に影響を与え、最終的には球果類の優占度を決定していると考えられる。耐乾燥適応にも見える球果類の形質は、貧栄養条件への適応を反映していると考えられる。

研究成果の概要(英文)：Conifers of families Podocarpaceae and Araucariaceae can become dominant in mountains and on nutrient-poor soils in tropical forests which are otherwise dominated by angiosperm trees. Conifer dominance increases on more nutrient-deficient soils. On soils with intermediate fertility, conifers are 'long-lived pioneers', which regenerate during rare disturbance events and reside in canopy for a long time. On severely nutrient-deficient soils, conifers regenerate continuously. We suggest that soil fertility affects the growth of angiosperm trees, which modifies the light environments in the forest, and thereby determines conifer dominance. Apparently drought-resistant characters in conifers seem to reflect the adaptation to nutrient deficiency.

研究分野：植物生態学

キーワード：植物生態学 裸子植物 針葉樹

1. 研究開始当初の背景

中生代以降の地球の陸上植物相の推移を見ると、裸子植物の衰退と被子植物の爆発的多様化が顕著な傾向であり、これは陸上植物の進化史における最も重要な出来事の1つである。森林でも、熱帯を中心にして裸子植物の球果類(針葉樹)から被子植物の双子葉類(広葉樹)へと優占種が交代していった。現在では、針葉樹が優占する森林は、高緯度の北方林や乾燥地帯などの、広葉樹の生育にささいな場所に限られている。熱帯においても、白亜紀になって被子植物が台頭するとともに、針葉樹はほとんど駆逐されてしまい、現在では広葉樹が圧倒的に優占する森林が広がっている。ただし、山地や特殊な立地条件(ヒース林や湿地林)には、マキ科やナンヨウスギ科の針葉樹が優占する森林が見られる。このような場所で、針葉樹が優占するメカニズムについて詳しいことはわかっていない。

マキ科やナンヨウスギ科の針葉樹については、その生活史特性や生理的特性、特に土壤栄養塩の獲得について、以下のように多くの興味深い点が未解決で残されており、全体的にその生態は謎のままである。北半球温帯に多いヒノキ科同様、ナンヨウスギ科・マキ科の樹木は大木になり、林冠に達した後の遅い成長速度と長い寿命などの生活史特性が個体群維持に寄与していると考えられる。また、これらの熱帯針葉樹は、山地・ヒース林・湿地林といった多様な環境で優占するが、これらに共通するのは貧栄養環境ということである。針葉樹は一般に乾燥適応として説明される形態的特性(小さく厚い葉や仮導管)を持つが、これらはエルニーニョ現象などによって引き起こされる稀な乾燥イベントと関連しているのだろうか?それとも、貧栄養環境への適応が結果的に乾燥適応との収斂進化をもたらしたのだろうか?さらに地下部を見ると、これらの針葉樹の根には根粒が形成されるが、その中には共生窒素固定細菌は見つかっていない。根粒は内生菌根菌に感染するが、菌糸は土壌と接触せずに、根粒に内包されたままである。いったい、どのような貧栄養土壌への適応があるのだろうか?

2. 研究の目的

広葉樹が圧倒的に優占する熱帯でも、山地や特殊な立地条件(ヒース林や湿地林)には、マキ科やナンヨウスギ科の針葉樹が優占する森林が見られる。これらの針葉樹には、生活史特性や生理的特性、特に根粒の形成と土壤栄養塩の獲得について、多くの興味深い点が未解決で残されている。本研究は、上記の点に着目して、熱帯林において針葉樹が広葉樹との競争に打ち勝って個体群を維持するメカニズムを明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

ボルネオ島マレーシア領サバ州のキナバル山の異なる標高(700~3100m)と地質(蛇紋岩・堆積岩・花崗岩・第四紀堆積物)に設置された計16個の熱帯山地林の継続調査区を利用した。まず、針葉樹の優占による森林構造の変異を明らかにするために、地上レーザー測距機(LIDAR)により植物表面積の三次元分布を定量化し、林冠の垂直構造と林冠表面の水平変動を分析した。

また、針葉樹の生活史特性を明らかにするために、これらの調査区を再調査して、樹木の死亡率・新規加入率・直径成長速度を分析した。さらに、林内の光環境を全天写真解析により定量化し、針葉樹の稚樹・実生数を調査し、同じ調査区で得られた土壤栄養塩可給性のデータも用いて、針葉樹の更新に与える土壤栄養条件と光環境の影響を評価した。

同じくマレーシア・サバ州のマリアウ盆地にも4つの継続調査区(熱帯ヒース林3、フタバガキ林1)を設置して、毎木調査により地上部現存量を推定するとともに、土壌をサンプリングして無機窒素量と細根量を調査し、土壤栄養条件による森林の変異を分析した。

土壤栄養については、標準分解物質を用いたリターバッグによる分解実験をおこない、各森林の土壌の有機物分解能を定量化するとともに、マキ科とナンヨウスギ科の実生をサンプリングして根粒の菌根菌(AM菌)相を明らかにするためにDNA解析をおこなった。

熱帯との比較のため、屋久島や九州本土の温帯針葉混交林(ヒノキ科のスギとマツ科のモミ・ツガ・ハリモミが優占)と照葉樹林(マキ科のナギとイヌマキが出現)でも同様の研究をおこなった。

水分生理については、キナバル山でクロロフィル蛍光測定と枝の通水コンダクタンス計測をおこなった。

4. 研究成果

キナバル山では、高標高や蛇紋岩地といった土壤栄養塩の可給性が低い立地で球果類(針葉樹)の優占度が高い。針葉樹の優占属はマキ科の *Dacrycarpus*、*Dacrydium*、*Phyllocladus*、*Podocarpus*、ナンヨウスギ科の *Agathis* である。本研究のために既存の調査区を統合・拡大し、計16個の継続調査区を整備した。このうち、標高1700m以上の熱帯山地林の14調査区の種組成・種多様性・森林構造については、*Australian Journal of Botany* (IF = 1.355) に発表した (Aiba et al. 2015)。

キナバル山と屋久島で地上LIDARによる観測をおこなったところ、針葉樹の優占度が高い森林では、植物表面積が地面に近い下層に偏って分布していて、林冠層が不明瞭であり、林冠高の水平分布のばらつきも大きい傾向

があった。以上の結果から、低温・貧栄養環境では広葉樹の成長が悪くなり、林冠が疎らになることで耐陰性の低い針葉樹が更新しているという仮説をたてた。以上の成果は *Annals of Botany* (IF = 3.654) に発表された (Aiba et al. 2013)。

上記の仮説を検証するため、キナバル山の調査区の出現種を針葉樹と広葉樹の2つにまとめて「個体群」とみなし、そのサイズ構造と個体群動態を解析した。針葉樹の更新パターンは標高や地質で異なり、低地ではほとんどまたは全く更新できないが、高標高の非蛇紋岩地では攪乱に依存して更新すると推定され、また、蛇紋岩地では連続的に更新していた。こうした更新パターンの違いは各環境条件での成長や後継樹の定着における広葉樹との競争によって生じていると解釈でき、上記の仮説 (Aiba et al. 2013) が支持された。気温の低い山地では土壤有機物の分解速度が遅いことから、山地で針葉樹の優占度が高まることは土壤栄養状態を反映している可能性がある。以上の成果は *Plant and Soil* (IF = 2.952) に発表された (Sawada et al. 印刷中)。

熱帯であっても、エルニーニョ現象発生の際には旱魃が起こり、それが森林に大きな影響を与えている可能性がある。キナバル山の様々な地質・地形条件にある山地林調査区の14年間の森林動態の分析から、針葉樹が優占することがある貧栄養土壌上の森林では、樹木の平均成長速度は低いものの、エルニーニョ旱魃の際の死亡率は低いことが示され、貧栄養適応が耐乾燥適応をもたらしていることが示唆された。蛇紋岩地の山地林ではマキ科の *Podocarpus gibbsii* が一斉枯死したことが明らかになったが、その原因については不明である。以上の内容は *Journal of Tropical Ecology* (IF = 0.887) でオープンアクセス論文として発表され、オンライン公開から1年あまりで627回ダウンロードされている (Sawada et al. 2015)。

マリアウ盆地では、ポドゾル化の程度が異なる3か所のヒース林を比較し、無機態窒素の傾度に沿って針葉樹の優占度・細根量・地上部現存量を比較した。ポドゾル化が進行した貧栄養な森林ほど球果類 (*Dacrydium*, *Agathis* など) の優占度 (幹数) が高まり、細根量が多くなり、現存量が低下していた。このことは、土壌の貧栄養条件が球果類優占の原因であることを示している。この成果は *Trees-Structure and Function* (IF = 1.651) に発表された (Miyamoto et al. 2016)。

以上のように、キナバル山とマリアウ盆地での研究から、熱帯林では球果類の優占度は貧栄養土壌で高くなることが示された。一方、水分生理に関する調査では、球果類が乾燥に強いという証拠は見いだされず、上述 (Sawada et al. 2015) のように球果類の一見乾燥適応に見える形質は、貧栄養への適応を反映していると考えられた。

屋久島での研究では、貧栄養な山地林ではやはり針葉樹の優占度が高まるものの、細根の生産量は必ずしも増加していなかった。このことから、貧栄養な環境では、針葉樹が細根生産量を増大させる以外の適応を示している可能性が示唆された。以上の成果については発表準備中である。

研究のまとめとして、日本から台湾・東南アジア島嶼部・ニューギニア・オーストラリア東岸を経てタスマニアとニュージーランドに至る西太平洋湿潤地域について、球果類優占の地理的パターンを植生帯と関連づけて整理した。その結果、北方針葉樹林 (日本の亜寒帯林または亜高山帯林) とは別個に、日本の温帯針葉樹林 (モミ・ツガ林など) から台湾や熱帯山地を経て南半球温帯へと連続する「温帯～熱帯針広混交林」という針葉樹が優占する森林帯が認識された (図1)。

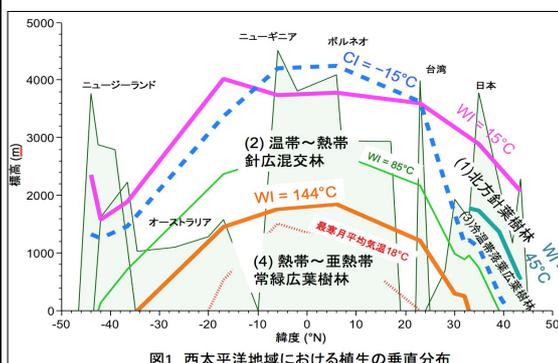


図1 西太平洋地域における植生の垂直分布

地球全体を見ると寒冷・乾燥気候で球果類の優占度が高まることは、土壌が貧栄養になることを反映している可能性がある。広葉樹がふつう優占する気候帯でも、特殊な地形・地質条件や遷移初期の森林、また、逆に遷移が極端に進んで土壌が老化した森林で、しばしば球果類が優占することも、土壤栄養条件から説明できる。結論として、土壤栄養条件は被子植物広葉樹の成長に影響を与えることで、森林の光環境に影響を与え、最終的には針葉樹の優占度を決定していると考えられる。この内容は、アジア太平洋地域でおこなわれた研究成果を世界に発信するための *Ecological Research Monographs* シリーズの図書の Chapter として発表され (Aiba 2016)、オンライン公開から1か月あまりで51回ダウンロードされた。

以上の研究成果を宣伝するため、2016年3月の第63回日本生態学会大会で自由集会を開催し、100名近い聴衆を集めることができた。さらに、この集会の内容を日本生態学会の和文誌で特集として発表する予定である。

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 8 件)

(1) Sawada Y, Aiba S, Seino T, Kitayama K (2016) Size structure, growth and regeneration of tropical conifers along a soil gradient related to altitude and geological substrates on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant and Soil* **印刷中**, 1-12. 査読あり

(2) Miyamoto K, Wagai R, Aiba S, Nilus R. (2016) Variation in the aboveground stand structure and fine root biomass of Bornean heath (kerangas) forests in relation to altitude and soil nitrogen availability. *Trees - Structure and Function* **30**: 385-394. 査読あり

(3) Aiba S, Sawada Y, Takyu M, Seino T, Kitayama K, Repin R (2015) Structure, floristics and diversity of tropical montane rain forests over ultramafic soils on Mount Kinabalu (Borneo) compared with those on non-ultramafic soils. *Australian Journal of Botany* **63**: 191-203. 査読あり

(4) Slik JWF, Arroyo-Rodríguez V, Aiba S,ほか合計 174 名(2015) An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**: 7472-7477. 査読あり

(5) Sawada Y, Aiba S, Takyu M, Repin R, Nais J, Kitayama K (2015) Community dynamics over 14 years along gradients of geological substrate and topography in tropical montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **31**: 117-128. 査読あり

(6) Kitayama K, Tsujii Y, Aoyagi R, Aiba S (2015) Long-term C, N and P allocation to reproduction in Bornean tropical rain forests. *Journal of Ecology* **103**: 606-615. 査読あり

(7) Onoda Y, Saluñga JB, Akutsu K, Aiba S, Yahara T, Anten NPR (2014) Trade-off between light interception efficiency and light use efficiency: implications for species coexistence in one-sided light competition. *Journal of Ecology* **102**: 167-175. 査読あり

(8) Aiba S, Akutsu K, Onoda Y (2013) Canopy structure of tropical and sub-tropical rain forests in relation to conifer dominance analysed with a portable LIDAR system. *Annals of Botany* **112**: 1899-1909. 査読あり

[学会発表](計 16 件)

(1) Aiba S. Vegetation zonation and conifer dominance along latitudinal and altitudinal gradients in humid regions of the western Pacific, 第63回日本生態学会大会. 仙台国際センター(宮城県仙台市). 2016年3月24日

(2) 向井真那, 相場慎一郎, 北山兼弘「屋久島森林生態系における土壤栄養塩可給性の標高変化に伴う細根動態」第63回日本生態学会大会. 仙台国際センター(宮城県仙台市). 2015年3月24日.

(3) 澤田佳美, 相場慎一郎, 清野達之, 北山兼弘「熱帯雨林における標高・地質による球果類の実生・稚樹数と光環境の変化」第62回日本生態学会大会. 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市). 2015年3月21日.
<http://www.esj.ne.jp/meeting/abst/62/PA2-015.html>

(4) 宮本和樹, 和穎朗太, 相場慎一郎, Reuben Nilus「ボルネオ熱帯林における標高と窒素制限の違いが葉と細根の養分利用特性に及ぼす影響」第62回日本生態学会大会. 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市). 2015年3月21日.
<http://www.esj.ne.jp/meeting/abst/62/PA2-062.html>

(5) 向井真那, 相場慎一郎, 北山兼弘「屋久島の森林の土壤窒素無機化速度: 土壤植生相互作用の指標として」第62回日本生態学会大会. 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市). 2015年3月19日.
<http://www.esj.ne.jp/meeting/abst/62/PA1-197.html>

(6) Aiba S. Climate and conifer dominance along latitudinal and altitudinal gradients in humid forests of the western Pacific, 4th Taiwan-Japan Ecology Workshop, Hualien (Taiwan), 16 November 2014.

(7) Aiba S, Sawada Y, Takyu M, Seino T, Kitayama K. Structure and tree species composition of tropical montane forests on ultramafic soils on Mount Kinabalu compared with those on zonal soils. 8th International Conference on Serpentine Ecology, Kota Kinabalu (Malaysia), 10 June 2014.

(8) 澤田佳美, 相場慎一郎, 北山兼弘. 「熱帯雨林に混生する球果類の個体群動態: キナバル山での標高・地質による変異」第61回日本生態学会大会. 広島国際会議場(広島県広島市). 2014年3月15日.
(<http://www.esj.ne.jp/meeting/abst/61/PA1-010.html>)

(9) 向井真那, 相場慎一郎, 北山兼弘「異なる標高・地質条件にある屋久島の森林の栄養塩利用特性」第61回日本生態学会大会. 広島国際会議場(広島県広島市). 2014年3月16日.
(<http://www.esj.ne.jp/meeting/abst/61/PC2-017.html>)

(10) 澤田佳美, 相場慎一郎, 武生雅明, 北山兼弘. 「北ボルネオ・キナバル山における熱帯下部山地林の14年間の動態: 地質と地形による変異」第60回日本生態学会大会(講演要旨集 p.245). 静岡県コンベンション

センター(静岡県静岡市). 2013年3月7日.

(11) Aiba S, Akutsu K. Canopy structure of broadleaf forests and mixed conifer-broadleaf forests on tropical and subtropical mountains analyzed by portable LIDAR system, Annual Meeting of British Ecological Society, Birmingham (United Kingdom), 2012年12月19日.

(12) Aiba S, Takyu M, Kitayama K, Tropical forest dynamics over 16 years on Mount Kinabalu, Borneo: correlation with productivity and temporal variation, Association for Tropical Biology and Conservation Asia-Pacific Chapter Meeting, Xishuangbanna (China), 2012年3月27日.

(13) Aiba S, Akutsu K, Canopy structure of broadleaf forests and mixed conifer-broadleaf forests on tropical and subtropical mountains analyzed by portable LIDAR system, Joint Meeting of the 59th Annual Meeting of Ecological Society of Japan and the 5th EAFES International Congress, 龍谷大学(滋賀県大津市), 2012年3月19日.

〔図書〕(計 1 件)

(1) Aiba S. (2016) Vegetation zonation and conifer dominance along latitudinal and altitudinal gradients in humid regions of the western Pacific. Structure and Function of Mountain Ecosystems in Japan (G. Kudo ed.), pp. 89-114. Springer Japan, Tokyo.

〔その他〕

ホームページ等

<https://sites.google.com/site/aibashinichiro/study-sites-1>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

相場 慎一郎 (Aiba, Shin-ichiro)

鹿児島大学・理工学域理学系・准教授

研究者番号：60322319

(2) 研究分担者

北山 兼弘 (Kitayama Kanehiro)

京都大学・農学研究科・教授

研究者番号：20324684

武生 雅明 (Takyu, Masaaki)

東京農業大学・地域環境学部・教授

研究者番号：00366410

宮本 和樹 (Miyamoto, Kazuki)

森林総合研究所・四国支所・研究員

研究者番号：60353877

(3) 連携研究者

清野 達之 (Seino, Tatsuyuki)

筑波大学・生命農学研究科・准教授

研究者番号：40362420