

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 13 日現在

機関番号：21401

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2014

課題番号：23380087

研究課題名(和文) 溪畔林メタ群集の成立過程と環境ニッチに基づく統合中立理論の検証

研究課題名(英文) Structuring processes of a species-rich riparian metacommunity of trees and a test of the neutral theory of biodiversity based on environmental niches vs. competitive stochasticity

研究代表者

星崎 和彦 (Hoshizaki, Kazuhiko)

秋田県立大学・生物資源科学部・准教授

研究者番号：30322655

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,100,000円

研究成果の概要(和文)：近年提出された「生物多様性の統合中立理論」の前提である種子散布制限と競争力の中立性を検証することでこの理論の妥当性を評価した。温帯の溪畔混交林では攪乱と光傾度に応じた稚樹のハビタット分割が検出され、種子散布制限も一部の種を除き強く働いていないという結果が得られたことから、古典的なニッチ分割の存在が示唆された。稚樹の個体間競争を評価した結果、光に対する成長反応から種間競争が大まかに予測できた一方で、予測に反する競争結果も少なくなく、中立論的が仮定する競争力の同等性、偶然による競争結果も働いていることと考えられた。

研究成果の概要(英文)：A recently proposed biodiversity theory, neutral theory of biodiversity, assumes seed-dispersal limitation and competitive equivalence among individuals in species-rich communities, which we tested in this project. In a temperate riparian mixed forest, sapling habitat segregation was found, as well as weak seed dispersal limitations, suggesting classical niche partitioning. Results of analysis of neighborhood competition, in which species-based prediction via competitive ranks and individual match-ups were compared, provided partial support for the competitive equivalence and/or stochastic nature of among-species competition in this community.

研究分野：森林生態学

キーワード：成長関数 個体差 偶然性 生存関数 更新ニッチ 成長と生存のトレードオフ

1. 研究開始当初の背景

過去 10 数年の間、種の豊富な熱帯林の種の多様性を決定づける因子として環境条件に依存した競争力(ニッチ)と偶然の作用のどちらが重要か、論争が続いている。この論争の中心に「統合中立理論」(メタ群集論)がある。

古典的には、群集の構造は攪乱体制と環境条件依存性の種間差によって決まる(ニッチ分割)とされてきた。これに対して統合中立理論では、環境依存性や競争力において樹木個体間の差異は無視でき、競争の結果はメタ群集から局所群集への移入率(種子散布制限)と局所群集内での確率的過程・偶然性に支配される(中立性)と仮定したうえで、この極度に単純化した仮定であっても熱帯林の種多様性がうまく説明できると主張する。

統合中立理論は森林の種多様性に関する様々なパターンを説明できるものの、種子散布制限の程度や競争の中立性が実証的に評価された例は少ない。また、理論自体は熱帯林でなくとも適用可能でありながら、検証例は熱帯林に偏っている。

2. 研究の目的

本研究では、溪畔林の景観を複数の溪畔局所群集とそれらが種子散布によって相互作用するメタ群集と捉え、景観レベルの森林構造にどの程度中立理論が仮定しているプロセス(種子散布制限と競争の中立性)があるかを明らかにすることで、統合中立理論の妥当性を検証することを目的とした。研究は大きく次の3つのサブテーマに分けて実施した。

(1) 稚樹群集のニッチ分割のパターン検出

局所群集の稚樹群集をとりあげ、攪乱体制に応じた条件の異なるサイトにおける稚樹の分布パターンを解析し、生活史の種間差をもとに古典的なニッチ分割のパターンが認められるか検討した。

(2) 種子散布制限の定量化

メタ群集において種子の段階での移住個体の不在(種子散布制限)の重要性を評価するために、景観レベル、局所群集レベルで各種の種子散布制限の指数を算出した。

(3) 競争力の光条件依存性と中立性の検証

メタ群集の稚樹の種間競争がどの程度中立的であるか評価することを目的に、メタ群集全体の光条件をカバーするようにサンプルした稚樹の成長率を光条件の関数として種ごとに記述したときに成長率の種間差が明確に認められるか(ニッチ過程の種特性)これを元に近隣の稚樹個体どうしの競争(成長率の大小関係)がその場の光条件

における種特性の違いからどの程度予測できるか、の2点について検討した。

3. 研究の方法

(1) ニッチ分割のパターン検出

多種多様な樹種を含む溪畔林の構造に河川周辺特有の攪乱体制が及ぼす影響を検出するために、稚樹の分布に攪乱タイプの違いが反映しているかどうか検討した。14カ所の林冠ギャップ(以下ギャップ)と3カ所の土石流堆積地(以下堆積地)および近年攪乱が生じていない閉鎖林冠下(以下閉鎖林冠下)に多数の2×2m方形区(ギャップ141箇所、堆積地箇所、閉鎖林冠下203箇所)を設置し、各方形区に存在するすべての更新稚樹(樹高30cm以上、直径5cm未満)の本数を調べた。このデータから、林冠ギャップや土石流堆積地では非攪乱地と比べて種多様性が高いのか、2つの攪乱タイプのそれぞれ多く出現するスペシャリスト種がどの程度いるか、稚樹群集のサイト利用特性から河川攪乱を含む溪畔林の攪乱体制によって稚樹群集の種多様性が説明できるかを検討した。

(2) 種子散布制限の定量化

景観全体にわたって120個の種子トラップを設置した。トラップ単位での落下種子の樹種構成(競争相手の組み合わせ)と林分単位での各樹種の散布制限、散布制限の林分間比較(メタ群集における移住可能性)について、実態を明らかにすることを試みた。

観測された種子のうち主要樹種の各々について種子散布制限を指数化した。指数にはMuller-Landau et al. (2002) に従い、arrival limitation(到達制限: 種子が観測されたトラップの相対頻度)、source limitation(生産量制限: 総観測数が各トラップにランダムにばらまかれたという仮定のもとで確率的に種子を観測されないトラップの数)、dissemination limitation(散布制限: ランダム散布で起こりうる種子不到達を考慮した上で、そのうちsource limitationでない部分の相対的割合)を算出した。このとき、メタ群集を4つのサイトに分けて、各サイトで上記の3つの指数を繰り返し求めた。

(3) 競争力の光条件依存性と中立性の検証

環境依存性と競争排除にもとづくニッチ分割と個体の競争的同位性に基づく中立的過程はしばしば対極的な説明だとされるが、我々は、種ベースの説明であるニッチ分割は個体間の競争を予測するものではなく、必ずしも個体ベースの説明である中立仮説と矛盾するものではないという仮説をたてた。

溪畔林の攪乱地に成立した稚樹バンクから主要10種を対象に、成長率の光に対する応答を調べた(計331本)。一般に稚樹の競争関係は光条件に応じて種の順位が変動す

るので、景観スケールでの光条件のレンジを踏まえて、先駆種から遷移後期種までを含め、稚樹のサンプリングを行った。林冠が閉じていない大規模氾濫原のある局所群集では3×150mのトランセクトを2本設置し、また林冠の閉じた小規模～中規模の氾濫原しかない局所群集では稚樹の全稚樹の位置が既に記録されていたのでこれらすべてについて、樹高成長を記録した。さらに、2つの局所群集を結ぶ林道法面でも同様の調査を行った。

調査間隔がサイト間で異なったため、稚樹の成長率は樹高の複利成長を仮定して求めた。これと樹高の関係を表す回帰式(樹高成長曲線)を種ごとに推定した。

各稚樹は近傍に存在する稚樹と個別に「対戦」しているものとみなし、両者の成長率を比較することで個体間の局所における競争を定量化した。解析対象とする稚樹の平均樹高が約1mであったことから、樹冠の重なりや根張りの範囲を考慮し、各稚樹は自身を中心とする半径1mの円内に存在する稚樹を対戦相手とした。

稚樹の成長速度に基づいて個々の1対1の対戦を種ベース、個体ベースそれぞれで数え上げ、また対戦ごとに“勝敗”を定義した。この時、樹高成長曲線から判断される種レベルの環境応答の差が大きいほど、局所対戦でも勝利しやすいと予想されることから、実際の対戦結果が樹高成長曲線から推定される種ベースの関係から予測できるかどうか定量化した。

4. 研究成果

(1) 稚樹のニッチ分割のパターン

ギャップでは25種429本、堆積地では27種1015本、全体で34種1444本の稚樹が出現した。種数-面積関係で比較したところ、高木種においては閉鎖林冠下よりも攪乱サイトで出現種が多い傾向がみられた。次に各樹種の本数密度をギャップと堆積地で比較したところ、ギャップに多い種(カツラ、アオダモなど3種)と堆積地に多い種(オヒョウ、サワグルミなど5種)が認められた。主要13種の光条件と本数密度の関係から、耐陰性の異なる4つのグループ(A~D)に分けられた。主な出現サイト(ギャップ/堆積地)と耐陰性との間に関連性は認められず、両者は独立に稚樹の分布を左右しているものと考えられた。

以上の結果より、溪畔林の林冠および地表攪乱は、それぞれ異なる樹種の分布に影響を及ぼすことがわかった。溪畔特有の攪乱タイプと明るさが稚樹期までに各種に異なる作用をもたらすことで、多様な構造の稚樹群落が成立したと考えられる。

(2) 種子散布制限

設置した120個のトラップでは、2009~2013年の期間に26種125,075個の種子が落下した。樹種別ではカツラ、サワグルミ、ブナ、ハリギリ、ミズキの順に多く、上位5種で全体の落下種子数の88%、上位9種で全体の98%を占めていた。調査期間をプールするとそれぞれのトラップには平均 9.8 ± 2.7 種の種子が落下していた。

種子散布制限の指数は、arrival limitationの場合、落下場所に制限がかかっているとみなされる種はトチノキ、ハリギリ、ミズキ、ミズナラなどで(0.5かそれ以上)、その他は多くの樹種で0.2に達していなかった。source limitationの場合、ホオノキ(0.58)以外はとて小さな値であった。Dissemination limitationの場合もsource limitationと同様であった。これらの指数をサイト間で比較すると、カツラ、ハリギリ、オヒョウの3種はサイトによる指数の違いが際立っていた。

以上から、風散布種子でもサイトによっては種子散布制限が顕著であることが示された。ただ、4年間をプールした解析では、調査期間に各樹種の豊作年が入っており、散布制限によって樹種間の競争が緩和されているようには見えなかった。

(3) 競争力の光条件依存性と中立性

平均樹高1mの各種稚樹(計331本)を解析したところ、光-成長関係には樹種ごとの光依存性と明るさに応じた順位の交替が確認され、ごく一般的な更新ニッチの種間分離が示唆された。隣接個体との「対戦」を評価したところ(異種対戦のみを対象)、各対戦の生じた光条件のもとで期待される種ベースの推定成長量の差(=能力差)は勝敗に有意な効果を持っていた。稚樹間の種間競争がその場の光条件で予測可能なことが示唆される。しかし同時に、合計1022の対戦の約40%は光応答の種レベルの違い(能力差)が局所対戦に反映されない「番狂わせ」で、対戦の勝敗には個体間のばらつき(個体差の効果)が種の特性のばらつき(ニッチの効果)より顕著であった。これらの結果は、種ベースで検討したニッチの種差と、局所で定義される個体ベースの結果の不一致、すなわち偶然の作用が両立することすることを示唆する。種間競争が群集に果たす役割を考える際、種レベルの番付と個体レベルで起こる不確実性を区別すれば、ニッチ分割と中立的過程がどう両立するのか理解できそうだとということが明らかになった。

(4) まとめ

溪畔林の局所群集では、攪乱と光傾度に応じた稚樹のハピタット分割のパターンが検出された。局所群集内では一部の種を除き種子散布制限は強く働いていないという結果が得られたことから、ニッチ分割のプロセスが機能していることが期待される。光傾度に

沿った稚樹の成長曲線は局所的な種間競争を大まかに予測できた一方で、予測に反する競争結果もたらされた事例も局所対戦の4割を占めていた。中立論的が仮定する競争力の同等性、偶然による競争結果も働いていることと考えられる。種子散布制限の効果が強くなかったことが、ニッチ分割パターンの形成と関連しているのかもしれない。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計15件)

Matsushita M, Takata K, Hitsuma G, Yagihashi T, Noguchi M, Shibata M, Masaki T (2015) A novel growth model evaluating age-size effect on long-term trends in tree growth. *Functional Ecology* Doi: 10.1111/1365-2435.12416 査読あり

Torimaru T, Takeda Y, Matsushita M, Tamaki I, Sano J, Tomaru N (2015) Family-specific responses in survivorship and phenotypic traits to different light environments in a seedling population of *Fagus crenata* in a cool-temperate forest. *Population Ecology* 57: 77-91. Doi: 10.1007/s10144-014-0462-1 査読あり

Nakagawa M, et al. (計19名、19番目に Matsushita M) (2015) Inter-specific and sexual differences in architectural traits of two dioecious *Lindera* species (Lauraceae). *Plant Ecology* 216: 99-109. Doi: 10.1007/s11258-014-0419-7 査読あり

Isogimi T, Matsushita M, Nakagawa M (2014) Species-specific sprouting pattern in two dioecious *Lindera* shrubs: the role of physiological integration. *Flora* 209: 718-724. Doi: 10.1016/j.flora.2014.08.006 査読あり

Wang H, Matsushita M, Tomaru N, Nakagawa M (2014) Differences in female reproductive success between female and hermaphrodite individuals in the subdioecious shrub *Eurya japonica* (Theaceae). *Plant Biology* 17: 194-200. Doi: 10.1111/plb.12189 査読あり

Matsushita M, Hoshino D, Nishimura N, Yamamoto S (2014) Twenty-three years of stand dynamics in an old-growth *Chamaecyparis* forests in central Japan. *Journal of Forest Research* 19: 134-142. Doi: 10.1007/s10310-013-0398-x 査読あり

Oki S, Akiyoshi T, Hoshino D, Shibata M, Matsushita M, Hoshizaki K (2013)

Interactive effect of canopy and fluvial disturbances on sapling community structure and species diversity in a montane riparian forest. *Ecoscience* 20: 194-203. Doi:10.2980/20-2-3609 査読あり

Deng S, Katoh M, Yamamoto S, Nishimura N, Hoshino D (2013) Long-term effect of typhoon disturbance on carbon storage capability in an old-growth forest dominated by *Chamaecyparis obtusa* in central Japan. *International Research Journal of Plant Science* 4: 288-301. Doi: 10.14303/irjps.2013.063 査読あり

Wang N, Katoh M, Yamamoto S, Nishimura N, Hoshino D (2013) Prediction model for suitable sites of tree growth in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* stand, in the Akazawa Forest Reserve. *International Research Journal of Plant Science* 4: 288-301. 査読あり

Suzuki SN, et al. (計34人、8番目に Hoshino D、9番目に Hoshizaki K、16番目に Masaki T) (2012) Nation-wide litter fall data from 21 forests of the Monitoring Sites 1000 Project in Japan. *Ecological Research* 27: 989-990. Doi: 10.1007/s11284-012-0980-2 査読あり

Ohta K, et al. (計8名、2番目に Hoshizaki K) (2012) Seasonal variations in the incidence of pine wilt and infestation by its vector, *Monochamus alternatus*, near the northern limit of the disease in Japan. *Journal of Forest Research* 17: 360-368. Doi: 10.1007/s11284-011-0847-y 査読あり

Matsushita M, Nakagawa M, Tomaru N (2011) Sexual differences in year-to-year flowering trends in the dioecious multi-stemmed shrub *Lindera triloba*: effects of light and clonal integration. *Journal of Ecology* 99:1520-1530. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01866 査読あり

Ogawa M, et al. (計16人、4番目に Hoshino D、5番目に Hoshizaki K、8番目に Masaki T) (2011) Use of two population metrics clarifies biodiversity dynamics in large-scale monitoring: the case of trees in Japanese old-growth forests. *Environmental Monitoring and Assessment* 178: 85-94. Doi: 10.1007/s10661-010-1674-2 査読あり

Ishihara MI, et al. (計37人、8番目に Hoshino D、9番目に Hoshizaki K、18番目に Masaki T) (2011) Forest stand structure,

composition, and dynamics in 34 sites over Japan. *Ecological Research* 26: 1007-1008. Doi: 10.1007/s11284-011-0847-y 査読あり

Sugawara K et al. (計 9 人、6 番目に Hoshizaki K) (2011) Phylogeography of Japanese horse chestnut (*Aesculus turbinata*) in the Japanese Archipelago based on chloroplast DNA haplotypes. *Journal of Plant Research* 124: 75-83. Doi: 10.1007/s10265-010-0356-z 査読あり

〔学会発表〕(計 11 件)

星崎和彦ほか．奥羽山系の溪畔混交林における種子生産の 24 年間の変動．第 126 回日本森林学会大会、2015 年 3 月 27 日、北海道大学(札幌市)

星崎和彦ほか．局所林分の林相が異なる溪畔景観における種子散布制限．第 62 回日本生態学会大会、2015 年 3 月 21 日、鹿児島大学(鹿児島市)

松下通也ほか．落葉散布プロセスを考慮した落葉分解速度のホーム・フィールド・アドバンテージの定量．第 62 回日本生態学会大会、2015 年 3 月 21 日、鹿児島大学(鹿児島市)

Hoshizaki K et al. Interactive effect of canopy and fluvial disturbances on sapling bank and species diversity in a montane riparian forest. 第 125 回日本森林学会大会、2014 年 3 月 29 日、大宮ソニックシティ(さいたま市)

Hoshizaki K et al. Interactive effect of canopy and fluvial disturbances on sapling bank and species diversity in a montane riparian forest. *International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) Annual Meetings 2013*, 2013.10.7, 韓国(ソウル)

松下通也ほか．溪畔林樹木群集における落葉散布特性の評価：多種混合リターフォールへの逆算モデルによる推定．第 61 回日本生態学会、2014 年 3 月 15 日、広島国際会議場(広島市)

星崎和彦ほか．北日本の山地性ヤナギ属 5 種の当年生実生の育苗によるより正確な同定．第 124 回日本森林学会大会、2013 年 3 月 26 日、岩手大学(盛岡市)

星崎和彦ほか．溪畔林稚樹の成長特性の種間差と個体 vs. 個体の「勝敗」．第 60 回日本生態学会大会、2013 年 3 月 10 日、静岡市

Hoshizaki K et al. Patterns of population structures for three species in a montane creek landscape, with reference to local disturbance regimes. The EAFES International Congress. 2012.3.19, 龍谷大学(大津市)

Oki S et al. Effect of canopy and debris disturbances on the structure and sapling community in a riparian forest: implications for species diversity. The EAFES International Congress. 2012.3.18, 龍谷大学(大津市)

Matsushita M et al. Sexual differences in year-to-year reproductive trends in a dioecious multi-stemmed shrub. The EAFES International Congress. 2012.3.20, 龍谷大学(大津市)

〔図書〕(計 1 件)

星崎和彦(井出雄二、大河内勇、井上真 編)．教養としての森林学．文英堂出版、pp. 163-173

〔産業財産権〕

○出願状況(計 0 件)

○取得状況(計 0 件)

〔その他〕

とくになし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

星崎 和彦 (Hoshizaki, Kazuhiko)

秋田県立大学・生物資源科学部・准教授
研究者番号：30322655

(2) 研究分担者

柴田 鏡江 (Shibata, Mitsue)

独立行政法人森林総合研究所・東北支所・グループ長

研究者番号：10343807

星野 大介 (Hoshino, Daisuke)

国際農林水産業研究センター・林業領域・主任研究員

研究者番号：60391182

松下 通也 (Matsushita, Michinari)
独立行政法人森林総合研究所・林木育種センター・研究員
研究者番号： 70624899

(3)連携研究者

正木 隆 (Masaki, Takashi)
独立行政法人森林総合研究所・森林食生領域・領域長
研究者番号： 60353611

大住 克博 (Osumi, Katsuhiro)
鳥取大学・農学部附属フィールドサイエンスセンター・教授
研究者番号： 60353611