

平成 21 年 5 月 28 日現在

研究種目：若手研究 (B)
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18780116
 研究課題名 (和文) 東南アジア熱帯雨林におけるフタバガキ科樹木の開花・結実機構の解明
 研究課題名 (英文) Mechanisms of reproduction of dipterocarp trees in tropical rain forest in Southeast Asia
 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：

東南アジア熱帯雨林で優占するフタバガキ科樹種の開花・結実メカニズムに焦点を当てて研究を行った。フタバガキ科の巨大高木 *Dryobalanops aromatica* は、開花・結実時に樹体内リン濃度が有意に低下した。また、開花・非開花個体間で樹体内リン濃度に有意な違いがあった。リンは熱帯雨林の土壌で最も制限要因となりやすい栄養塩であるため、樹体内へのリンの蓄積具合がフタバガキ科樹種の繁殖参加を左右する可能性が高い。さらに、人工的に開花誘導因子である乾燥を与える操作実験を行い、*D. aromatica* の 1 個体について開花誘導に成功した。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	1,300,000 円	0 円	1,300,000 円
2007 年度	1,100,000 円	0 円	1,100,000 円
2008 年度	1,000,000 円	300,000 円	1,300,000 円
年度			
年度			
総計	3,400,000 円	300,000 円	3,700,000 円

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：森林生態・保護・保全・熱帯雨林・一斉開花・繁殖・メカニズム

1. 研究開始当初の背景

(1) 急激な速度で破壊が進む熱帯雨林生態系の修復・再生は、21 世紀の地球環境に関する緊急課題の 1 つである。熱帯雨林生態系を元に近い状態へと修復・再生していくためには、地域の在来種を用いた苗木の安定生産技術の確立が必要不可欠である。しかし、東南アジアの熱帯雨林では、優占種となるフタバガキ科の樹種を始め、多くの樹木が種子生産に豊凶を持ち、しかも種子の保存や貯蔵が困難なため、在来種を用いた生態系修復・再生の大きな障害となっている。特に、フタバガ

キ科を含めた熱帯雨林の林冠層を形成する樹種は、実にその 7 割以上が、2～10 年に 1 度群集レベルで同調的に開花・結実する「一斉開花」と呼ばれる年にのみ繁殖を行うことが近年明らかになった。不定期な種子生産の年変動は種子の確保を困難にさせ、苗木の安定供給の大きな妨げとなる。そのため、一斉開花の起こる仕組みを解明することは、熱帯雨林生態系の修復・再生にとって非常に重要な意味を持ち、さらには生態系の物質循環や動植物間の相互関係の解明のための基礎データにもなる。

(2) 東南アジアの熱帯雨林で起こる一斉開花現象は、エルニーニョやラニーニャといった地球規模の環境変動や、さらに短い周期での気候変動が影響している可能性が高いことが近年明らかになってきた。また、報告者らの研究により、フタバガキ科の巨大高木は開花や結実に対して樹体内の貯蔵炭水化物をあまり必要とせず、当年の光合成生産物を直接用いて対応していることが明らかになった。一方、フタバガキ科樹木は樹体内に蓄積した窒素やリンなどの栄養塩を用いて一斉開花に対応していることを示唆する結果が得られていた。

2. 研究の目的

この研究では、一斉開花と関連性が高いと考えられる環境要因と資源要因の両面に注目し、フタバガキ科樹木の開花・結実の仕組みを生理生態学的な観点から定量的に明らかにすることを目的とした。さらに、そこで明らかとなった開花・結実の仕組みを具体的に検証するため、実際にフタバガキ科樹種の開花・結実を誘導させる操作実験を試みた。最終的には、広域で利用可能なフタバガキ科樹木の開花・結実予測モデルを構築し、熱帯雨林生態系の修復・再生に向けた、安定的な苗木の生産技術の向上に役立てることを目指した。具体的に取り組んだ研究テーマは、以下の2つである。

(1) 一斉開花に及ぼす環境要因の影響と物質貯蔵の役割

明瞭な季節変化が無いと言われる東南アジアの熱帯雨林であるが、実は極稀に起こる短期間の乾燥や低温が一斉開花を引き起こす引き金になっている可能性が高いことが報告されている。また、報告者らのこれまでの研究結果から、フタバガキ科樹木の繁殖には樹体内に蓄積した栄養塩が関係していることが示唆されていた。そこでこの研究では、フタバガキ科樹木の繁殖フェノロジーと気象要因の関係や、樹体内貯蔵物質の季節変化や年変動、一斉開花時の資源消費過程を調べた。そして、一斉開花のタイミングを制御する気象トリガーの特定や、種間及び個体間での一斉開花への参加頻度と貯蔵物質との関係などについて調査を行った。

(2) 操作実験によるフタバガキ科樹木の開花・結実機構の検証

上記の通り、フタバガキ科樹木の開花・結実の仕組みには、窒素やリンといった栄養塩類の樹体内への蓄積と、気象トリガーとしての極端な乾燥や低温が重要であることがわかってきた。この研究では、報告者らが10年以上に渡り蓄積してきたフタバガキ科樹木の開花・結実パターンに関する基礎データ

を利用し、土壌の水分量を調整する野外操作実験を行う。そして、個体レベルでの開花・結実の仕組み、ひいては一斉開花の仕組みをより詳細に検証する。

3. 研究の方法

(1) 樹体内貯蔵物質の蓄積過程と種子生産の豊凶との関係

フタバガキ科樹木の樹体内貯蔵物質の蓄積過程を定期的に調べ、種子生産の豊凶と貯蔵物質との関係を定量的に調べた。フタバガキ科の巨大高木 *Dryobalanops aromatica* (胸高直径 30cm 以上) 30 個体について、約半年に1度、樹体内貯蔵資源分析用の試料を採取した。また、花や種子の生産量などを継続的に調査した。採取した試料は、乾燥させて日本に持ち帰り、窒素・リン・カリウム・炭水化物など、繁殖時に量的な要求量の大きい栄養素について濃度を分析した。そして、開花・結実に対する樹体内貯蔵物質の栄養素ごとの貢献度や、物質供給器官の特定、さらに種子生産量との関係について検討を行った。また、樹体内の資源蓄積量を定量化するために、熱帯雨林樹木の地上部・地下部のバイオマス量に関する基礎的な調査を行った。さらに、熱帯雨林樹木の炭水化物資源の蓄積に影響を及ぼす、熱帯雨林樹木の葉の光合成や蒸散特性についても、継続的に調査を行った。

(2) フタバガキ科樹木の種子生産の豊凶に及ぼす環境要因と資源要因の影響と両者の関係

一斉開花を引き起こす環境要因として重要であると思われる、温湿度・降水量・土壌水分量・照度などの基礎的な気象データについて、マレーシア・サラワク森林局と共同で測定を行った。そして、一斉開花のタイミングと関連性の高い環境要因の特定や、その強度と一斉開花の規模との関連性、さらには樹体内の貯蔵物質と環境(気象)要因との関係を行った。さらに、これまでに得られた一斉開花のメカニズムに関する知見を検証するために、人工的に土壌を乾燥させ、フタバガキ科樹木の開花・結実を誘導する操作実験を行った。具体的には、*D. aromatica* 3 個体について、個体の周辺をシートで覆い人工的な乾燥条件を作り出す乾燥実験区を設定した(写真 1)。そして何も行わない対象個体 3 個体を含めて、一斉開花に及ぼす環境トリガーの影響を調べた。また、樹体内貯蔵資源量も同時に追跡調査し、開花に及ぼす環境トリガーと貯蔵資源量との関連性についても検討を行う。



写真 1 マレーシア熱帯雨林に設定されている降水遮断・強制乾燥装置。

4. 研究成果

(1) フタバガキ科巨大高木の繁殖に及ぼす樹体内貯蔵資源の影響

フタバガキ科の巨大高木 *Dryobalanops aromatica* について、開花・結実した個体の繁殖期間中の樹体内での栄養塩類の濃度変化を調べたところ、特にリンの顕著な濃度減少が確認された。次に、*D. aromatica* 30 個体（直径 30cm 以上）について、次の繁殖時期までの樹体内へのリンの蓄積具合と、開花や結実状況を調べた。その結果、各個体の結実量と幹のリン濃度の減少量との間には、有意な正の相関関係が見られた。つまり、*D. aromatica* の繁殖には、樹体内へのリンの蓄積が重要で、開花・結実に必要なリンが蓄積できていない状態では種内での同調的な繁殖イベントには参加できない可能性が示唆された。この結果は、土壌が貧栄養な熱帯雨林の環境では、特に制限因子となりやすいリンの獲得が、フタバガキ科巨大高木の繁殖に大きな影響を及ぼす可能性を示唆する世界でも初の定量的な結果である。

さらに、開花・結実の際に最も多量に必要な炭水化物資源に注目し、フタバガキ科樹木の光合成能力や、光合成に影響を与える生理的・形態的パラメーターに関する調査も行った。その結果、フタバガキ科樹木は実生から成木に至るまで、樹高の増大に伴って、樹種に関係なくほぼ直線的に最大光合成能力が増加すること、また最大光合成能力は葉の柵上組織厚と最も相関が高く、密接な関係があることを明らかにした。特に、フタバガキ科の巨大高木 *D. aromatica* と *Shorea beccariana* では、同じような光環境においても、樹冠の位置で異なった水利用を行っており、樹冠上部では樹冠下部に比べて日中の水ストレスは大きいものの、高い水利用効率を示すことがわかった。加えて、フタバガキ科樹木を含めた熱帯雨林の林冠層や突出木層を形成する樹種は、そのほとんどが葉を透かせば明瞭な葉脈網が見える異圧葉型の葉の形態を持つことが明らかとなった。これは、葉内を網目状の葉脈によって仕切り、それぞれのコンパートメントごとに独立して気孔の開閉を調整することにより、熱帯の林冠に

特徴的な強光・乾燥条件下でも効率よく光合成生産を行うためであると思われる。

(2) 一斉開花に影響を与える環境要因と資源要因の影響と両者の関係

一斉開花の誘導因子と考えられる短期乾燥を人工的に作り出し、フタバガキ科の巨大高木 *D. aromatica* 開花誘導させる操作実験を、最終年である平成 20 年度に試みた。写真 1 のような降水遮断・強制乾燥装置を巨大高木の幹を中心として半径 15m の範囲で設置したところ、装置内の土壌含水率は顕著に低下した。また、それに伴って、樹体内の水ポテンシャルの値は明瞭に低下し、乾燥させない対象個体の水ポテンシャルの値とは有意な違いを示した。つまり、土壌含水率の低下に伴って、*D. aromatica* も明瞭に水分ストレスを受けることが明らかになった。

1 ヶ月程度遮断実験を継続した結果、装置を設置した 3 個体の内の 1 個体が、樹冠の 5 割程度に花芽を形成させた。しかし、他の 2 個体は花芽をほとんど形成させなかった。同程度の水分ストレスを受けていたにも関わらず、1 個体のみが花芽をつけたことの原因については現在調査中である。しかし、前述の (1) の結果と総合して考えると、樹体内に蓄積した栄養塩の量が 3 個体で異なっていた可能性がある。花芽をつけなかった 2 個体は、樹体内の資源量が十分でなかったために、たとえ開花を誘導する程度の乾燥が入っても花芽の形成には到らなかったのかもしれない。現在、これらを明らかにすべく、操作実験期間中の樹体内の栄養塩濃度の動態について分析を行っているところである。しかし、1 個体であるが樹高 50m を超える熱帯雨林の巨大高木の花芽形成を誘導できたことは、世界でも初の研究であり、今後の研究に大きなインパクトを与えるものである。今後、栄養塩と花芽形成との関係性が明らかになれば、不定期と言われる東南アジア熱帯雨林の一斉開花現象を、少なくとも個体レベルでは誘導できる可能性が高く、地域の在来種を用いた苗木の安定生産技術への応用が期待される。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 12 件)

- ① Kenzo, T., Ichie, T., Hattori, D., Itioka, T., Handa, C., Ohkubo, T., Kendawang, J. J., Nakamura, M., Sakaguchi, M., Takahashi, N., Okamoto, M., Oda-Tanaka, A., Sakurai, K., Ninomiya, I. (2009) Development of allometric relationships for accurate estimation of above- and below-ground biomass in tropical secondary forests in Sarawak, Malaysia. *Journal of*

- Tropical Ecology (in press).
- ② 吉村充則, 山下恵, 市栄智明 (2008) 葉面積指数・光合成有効放射の鉛直プロファイル計測による熱帯雨林の光環境解析. 写真測量とリモートセンシング 147(3): 15-22.
- ③ Kitahashi, Y., Ichie, T., Maruyama, Y., Kenzo, T., Kitaoka, S., Matsuki, S., Chong, L., Nakashizuka, T. and Koike, T. (2008) Photosynthetic water use efficiency in tree crowns of *Shorea beccariana* and *Dryobalanops aromatica* in a tropical rain forest in Sarawak, East Malaysia. *Photosynthetica* 46(1): 151-155.
- ④ Murakami, M., Ichie T. and Hirao T. (2008) Beta-diversity of lepidopteran larval communities in a Japanese temperate forest: effects of phenology and tree species. *Ecological Research* 23(1): 179-187.
- ⑤ Kenzo, T., Ichie, T., Ozawa, T., Kashimura, S., Hattori, D., Irino, K. O., Kendawang, J. J., Sakurai, K. and Ninomiya, I. (2007) Leaf physiological and morphological responses of seven dipterocarp seedlings to degraded forest environments in Sarawak, Malaysia: A case study of forest rehabilitation practice. *Tropics* 17(1):1-16.
- ⑥ Murakami, M., Hirao, T. and Ichie, T. (2007) Comparison of lepidopteran larval communities among tree species in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecological Entomology* 32: 613-620.
- ⑦ Kenzo, T., Ichie, T., Watanabe, Y. and Hiromi, T. (2007) Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *American Journal of Botany* 94(5): 764-775.
- ⑧ Kumagai, T., Ichie, T., Yoshimura, M., Yamashita, M., Kenzo, T., Saitoh, T. M., Ohashi, M., Suzuki, M., Koike, T. and Komatsu, H. (2006) Modeling CO₂ exchange over a Bornean tropical rain forest using measured vertical and horizontal variations in leaf-level physiological parameters and leaf area densities. *Journal of Geophysical Research -Atmospheres*, 111, D10107, doi:10.1029/2005JD006676.
- ⑨ Fujimori, N., Samejima, H., Kenta, T., Ichie, T., Shibata, M., Iida, S. and Nakashizuka, T. (2006) Reproductive success and distance to conspecific adults in the sparsely distributed tree *Kalopanax pictus*. *Journal of Plant Research* 119(3): 195 - 203.
- ⑩ 蔵治光一郎, 市栄智明 (2006) 北ボルネオにおける一般気象の季節変動、水文・水資源学会誌 19(2): 95-107.
- ⑪ Kenzo, T., Ichie, T., Watanabe, Y., Yoneda, R., Ninomiya, I. and Koike, T. (2006) Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in a tropical rain forest. *Tree Physiology* 26:865-873.
- ⑫ Eguchi, N., Ichie, T., Ji, D., Choi, D., Karatsu, K. and Koike, T. (2006) Accurate estimation of nitrogen concentration in deciduous tree leaves in a field study using a portable non-destructive nitrogen detector. *Journal of Plant Physiology* 163:680-683.
- [学会発表](計 15 件)
- ① 市栄智明, 高橋成美, 田中憲蔵 (2009) マレーシア熱帯雨林における樹木の葉の気孔形態と林内環境の関係. 第 56 回日本生態学会, 盛岡, 2009 年 3 月 21 日.
- ② 坂口麻理, 市栄智明, 中川弥智子, 酒井章子 (2009) マレーシア・低地熱帯雨林における樹木の肥大成長と環境要因の関係性. 第 56 回日本生態学会, 盛岡, 2009 年 3 月 18 日.
- ③ 井上裕太, 田中憲蔵, 市栄智明 (2009) マレーシア熱帯雨林における林冠構成種の木部構造と水利用様式. 第 56 回日本生態学会, 盛岡, 2009 年 3 月 18 日.
- ④ 半田千尋, 田中憲蔵, 大久保忠浩, 米山仰, 中村理志, 坂口麻理, 高橋成美, 岡本真由美, 小田あゆみ, 市栄智明, 市岡孝朗 (2009) リストラされる共生者～アリ植物オオバギの成長に伴う共生アリの減少～. 第 56 回日本生態学会, 盛岡, 2009 年 3 月 18 日.
- ⑤ Ichie, T., Tanahashi, N. and Kenzo, T. (2008) Morphological diversity and ecological distribution of stomata in various tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. The Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. Paramaribo, Suriname, 9 June 2008.
- ⑥ Handa, C., Kenzo, T., Ichie, T. and Itioka, T. (2008) The biomass balance between ant, homopteran, and plant in *Macaranga* myrmecophytism. A conference of the Association for

Tropical Biology & Conservation, Asia-Pacific Chapter and the Japanese Society for Tropical Ecology. Kuching, Sarawak, 25 April, 2008.

- ⑦ 井上裕太, 玉井重信, 山本福壽, 山中典和, 市榮智明 (2007) 異なる水分条件下で生育したマメ科植物3樹種の水分ストレスに対する順応機構の違い. 第17回日本熱帯生態学会. 高知, 2007年6月16日.
- ⑧ 市榮智明, 田中憲蔵, 山下 恵, 吉村充則 (2007) マレーシア熱帯雨林における林内の光環境と葉内窒素濃度との関係. 第17回日本熱帯生態学会. 高知, 2007年6月16日.
- ⑨ 服部大輔, 田中憲蔵, 田中壮太, 市榮智明, 二宮生夫, Kendawang, J. J., 櫻井克年 (2007) マレーシア・サラワク州における試験造林-土壌と光環境がフタバガキ苗に与える影響. 第17回日本熱帯生態学会. 高知, 2007年6月16日.
- ⑩ 凶娜拉, 市榮智明, 田中憲蔵 (2007) フタバガキ科巨大高木の水利用特性と木部構造の関係. 第17回日本熱帯生態学会. 高知, 2007年6月16日.
- ⑪ 田中憲蔵, 米田令仁, 市榮智明, Azani, M. A., Majid, N. M. (2007) マレーシア熱帯二次林樹種の個体サイズに伴う貯蔵養分と萌芽特性の関係. 第17回日本熱帯生態学会. 高知, 2007年6月16日.
- ⑫ 市榮智明 (2007) 乾燥と樹木のフェノロジー (開花, 展葉). 第54回日本生態学会. 松山, 2007年3月21日.
- ⑬ Yoshimura, M., Yamashita, M. and Ichie, T. (2006) Light environmental monitoring in tropical rainforest. 27th Asian Conference on Remote Sensing. Ulaanbaatar, Mongol, 10 October, 2006.
- ⑭ Ichie, T., Nakagawa, M. and Sakai, S. (2006) Role of resource level and environmental trigger for reproduction of tropical emergent tree, *Dryobalanops aromatica*. The Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. Kunming, China, 21 July 2006.
- ⑮ Itioka, T., Kishimoto-Yamada, K., Yamauchi, M., Nomura, M. and Ichie, T. (2006) Effects of a seasonal leafing on population patterns in herbivorous insects in a Bornean tropical rainforest. The Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. Kunming, China, 17 July 2006.

〔図書〕 (計3件)

- (1) 市榮智明 (2006) 熱帯雨林は樹木にとつての樂園か? 高知大学農学部森林研究グループ編. 森ことはじめ - 森林科学入門 -. 南の風社, pp. 122-138.
- (2) 田中憲蔵, 市榮智明 (2006) 葉を透かせばわかる違い - 等圧葉と異圧葉 -. 甲斐昌一, 森川弘道 監修. プラントミメティックス~植物に学ぶ~. エヌ・ティ・エス, pp. 560-562.
- (3) 市榮智明 (2006) 結実の豊凶はなぜ起こる? 種生物学会 編. 森林の生態学 - 長期大規模研究からみえるもの. 文一総合出版, pp. 59-62.

〔産業財産権〕

○出願状況 (計0件)

○取得状況 (計0件)

〔その他〕

特になし

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