

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 18 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2011～2014

課題番号：23255002

研究課題名(和文)大規模降水遮断実験による熱帯林の一斉開花現象のメカニズム解明

研究課題名(英文)Experimental elucidation on mechanisms of general flowering

研究代表者

中静 透(Nakashizuka, Tohru)

東北大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：00281105

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 36,300,000円

研究成果の概要(和文)：東南アジア熱帯雨林に特有な一斉開花現象について、大規模操作実験装置を用い、林冠アクセスを活かすことにより、一斉開花と樹木の水分生理、一斉開花と樹木の栄養塩収支、一斉開花と送粉・葉食・種子食などの動植物相互作用系、を明らかにすることを目的とした。しかし、研究期間中に、自然状態での一斉開花が頻繁に起こったことにより、操作実験を行う方法を変更し、これまでの実験結果と長期観測結果を並行的に解析することにより、これらの問題に対する解明を行った。

研究成果の概要(英文)：General flowering, which is unique phenomenon in tropical rainforests in Southeast Asia, was analyzed by both experimental approach and observation of natural processes. In particular, we tried to make drought experiment using large umbrella around target trees and make sampling analyses by using canopy crane in a forest at Lambir Hills National Park, Sarawak, Malaysia. We tried to elucidate the relationships between flowering and 1) water-use characteristics of trees, 2) nutrient cycling, and 3) interactive features with insects relating to pollination and seed predation. General flowering is clearly induced by short-term drought, and the seed production was related to the nutrient dynamics of the trees. The insect dynamics were closely related to such tree phenology.

研究分野：森林生態学

キーワード：熱帯林 生物多様性 一斉開花 樹木の生理生態 動物植物相互作用 気候変動

1. 研究開始当初の背景

温暖化などの気候変動が生態系に与える影響は、学術的にも社会的にも問題となっている。これまで行われている予測では、熱帯では気温より降水量の変化が大きいといわれているが、降水量の変化が生態系に影響については未解明な部分が多く、最近になってさかんに行われるようになった。

東南アジアの湿潤熱帯では、乾燥化と湿潤化という両方の予測があるが、生態系の反応予測のための基礎データはほとんどなかった。一方、この研究に加わる研究者グループは、これまでボルネオ島の熱帯雨林の林冠研究を18年間継続してきており、短期間の乾燥がこの地域特有の一斉開花現象の気象トリガーになっていることを経験的に発見した。さらに、これまでは開花を事前に予測できないため、その詳細やメカニズムを解明することができなかったが、人工的に降水を遮断する大規模な実験(後述部分の写真を参照)により、人工的に開花を引き起こすことにほぼ成功していた。

このことにより、開花を前提として、以下のような点の解明が期待できるようになった。たとえば、乾燥により開花・展葉が起こることは検証できたが、その閾地や動態は明確になっていない。また、開花・結実には栄養塩の移動が重要であり、乾燥が菌根の活動にも影響することがこれまでわかっているが、その動態が明確になっていない。また、一斉開花や結実が起こった場合には、特定の送粉者や種子食昆虫の個体群が増加したりする事実が知られているほか、同調的な展葉の場合には食葉性の昆虫も大発生する。さらに、開花が森林全体の物質収支に与える影響も未解明であった。

2. 研究の目的

東南アジア熱帯雨林に特有な一斉開花現象のトリガーは乾燥と推測されており、すでに大規模な降水遮断実験で林冠木の開花を引き起こす方法がほぼ確立されている。この大規模操作実験装置を用い、林冠アクセスを活かすことにより、以下の問いに答える。

- (1) 一斉開花の閾値は水ポテンシャルなど樹木の水分生理で説明できるか?
- (2) 個体による栄養塩のばらつきは開花の閾値に影響するか?
- (3) 一斉開花時に出現する、送粉・葉食・種子食などの相互作用系の変化はどのようにして起こるのか?
- (4) 乾燥は森林全体の水・栄養塩収支にどのような影響を及ぼすか?

3. 研究の方法

この研究では、当初、マレーシア連邦サラワク州の熱帯雨林で、林冠木を個体単位で降水遮断する大規模な実験を行い、樹木の開花・展葉を引き起こさせることにより解明することを目的としていた。しかし、研究期間

中を含む数年間は、一斉開花が頻繁に起こっており、毎年実験を準備していたにも関わらず、期間中に人工乾燥実験を行うことができなかった。そのため、これまで行った乾燥実験の結果の解析とともに、自然状態で起こった開花の観測結果を対照させることにより、以下の点について分析を行った。

(1) 展葉・開花を引き起こす樹木の生理的閾値と樹体内の水分動態：展葉・開花の起こる閾値について、樹体内の水ポテンシャルに着目して解析すると同時に、地球規模での気候変動との関係を解析する。

(2) 展葉・開花・結実に伴う樹木内部の炭水化物や栄養塩の動態：栄養塩蓄積量の個体変異と展葉・開花現象の関係を明らかにするとともに、展葉・開花前後の水分動態を解明し、炭水化物や栄養塩と開花の閾値との関係を明確にする。また、栄養塩吸収に対する菌根の活性を測定し、その役割を解明する。

(3) 展葉にともなう食葉性昆虫の動態：食葉性昆虫の多くは、主に展葉直後の葉を食べ、同調的な展葉によって大発生するがこの同調メカニズムを解明する。

(4) 開花フェノロジーと送粉共生系の変化：これまで20年以上にわたって観測された開花フェノロジーを整理し、送粉共生系についての詳細を明らかにする。

(5) 結実にともなう種子 種子捕食者関係の変化：一斉開花の究極要因としての種子捕食者飽食仮説を、人工的結実(結実規模が非常に小さい)と自然結実(規模が大きい)の比較により検証する。

4. 研究成果

各項目については、以下の成果が得られた。

(1) 展葉・開花を引き起こす樹木の生理的閾値と樹体内の水分動態
これまでの観測結果をもとに、樹木の水分動態のモデルを構築した。このモデルをもとに、現地観測データ、全球気候モデル(GCM)シミュレーションの結果、先行研究(年降水量を関数としたボルネオ熱帯雨林の水利用戦略)で確率過程生態水文モデルの援用により開発した“樹木枯死指標”のコンビネーションを利用して、ボルネオ熱帯雨林の乾燥ストレス枯死が将来予測された降水変化によってどのように変えられるのかを解析した。

その結果、モデルの第一駆動力としての降水統計変数は、20世紀後半の長期降水データと21世紀後半の14個のGCMモデル計算結果から構築された。これらの降水統計は、エルニーニョに対応して突発的な強い乾燥が起こること、その強い乾燥は1~3月に起きること、そして、降水の季節性がもってはっきりしてくること(乾燥する1~3月はより乾燥、湿潤な10~12月はより湿潤になる)を示した。計算された“樹木枯死指標”は、1997~1998年のエルニーニョ期間における強烈な乾燥で大量の枯死が生じたことをうまく表現できた。また、モデル計算は、現在の1

～3月の高い枯死率と10～12月の低い枯死率を示し、この差が将来には甚だしくなることをも示した。さらには、湿潤期である10～12月の貯留土壌水分の利用があることで続く1～3月の乾燥ストレスが軽減される効果があったとしても(この効果は、21世紀後半には、さらに高まると予想されているが)、1～3月の枯死確率は将来強烈に高まるだろうと予測された(図1)。

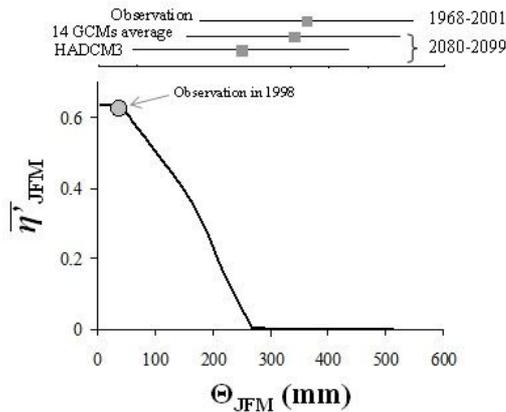


図1 . マレーシア・ランビル国立公園の熱帯雨林の枯死指標(縦軸)が1～3月降水量(横軸)の減少とともに急激に上昇していく様子を示したシミュレーション結果。上部のエラーバーは表示されている降水量の起こりやすさを表している。

(2) 展葉・開花・結実に伴う樹木内部の炭水化物や栄養塩の動態

フタバガキ科樹種の種子生産の豊凶現象に及ぼす貯蔵資源の役割について調査を行った。これまで、豊作年に大量の種子生産を行うためには、種子の形成に対する量的な要求度の最も高い炭水化物資源の蓄積具合が重要であると考えられていた。しかし、冷戦時代に行われた核実験の影響による大気中の放射性炭素濃度の急激な変化を利用して、フタバガキ科18樹種の種子に含まれる炭素の構成年代と繁殖頻度との関係を調べた結果、繁殖頻度や種子重量に関係なく、主として当年に生産した比較的新しい炭素資源を種子生産に利用していることが明らかになった(図2)。一方で、フタバガキ科の *Dryobalanops aromatica* について、豊作年の樹体内貯蔵資源量の動態を調べたところ、繁殖期間中に幹のリン濃度が有意に低下していた。また、群集レベルでの一斉開花・結実に参加した個体は、その年に開花・結実に参加した個体に比べて、開花直前の幹のリン濃度が有意に高かった。これらの事から、フタバガキ科樹種の種子生産の豊凶現象には、炭水化物ではなく、幹へのリンの蓄積が重要である可能性が示唆された。

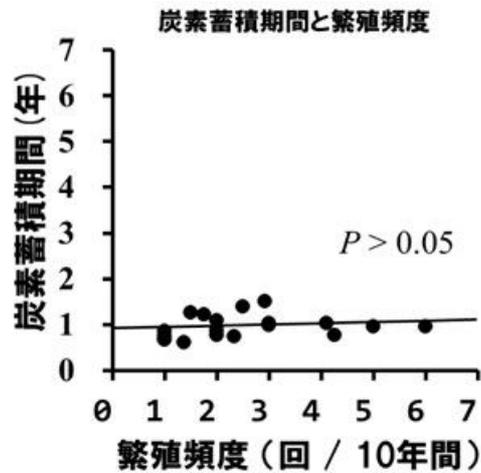


図2 . 開花頻度と炭素蓄積期間

(3) 展葉にともなう食葉性昆虫の動態

熱帯雨林の林冠において個体数の多い節足動物であるアリ類とクモ類の林冠表層における空間分布をボルネオの熱帯雨林で調査した。20m以上の高さの突出木・高木190本の樹冠の表層において、それぞれの場所で、2009年から2011年にかけてすくい網法による採集を6回繰り返して438個体のアリと1850個体のクモ類のサンプルを得た。このサンプルを整理して、各種の解析をおこなった。クモの個体数はアリの個体数より4倍ほど多く、樹冠表層で採餌活動をおこなっているアリの個体数は従来考えられているよりも低いことが示唆された。また、場所ごとのクモの個体数はアリの個体数や種数と負の相関関係にあることが明らかになり(図3)、クモとアリは排他的な空間分布を示すことが明らかになった。アリとクモの排他的分布をもたらす要因として干渉型の種間競争やギルド内捕食によるものと推測された。

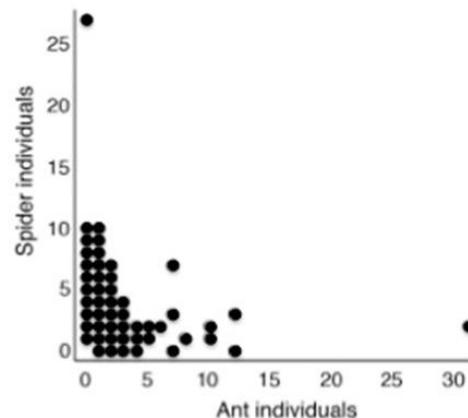


図3 . アリの個体数とクモの個体数の関係

(4) 開花フェノロジーと送粉共生系の変化

1993年から継続している開花調査を継続して行った。経年変化により観察できな

くなったり、死亡したりした個体を除くなど、観察個体リストを作りなおすとともに、対象植物を再検討し、一部入れ替えを行った。また、データを公開するためのデータ整理を継続中である。新たに得られたデータの予備解析の結果、2013年の開花の直前にも乾燥した状態があったことが確認できた(図4)。

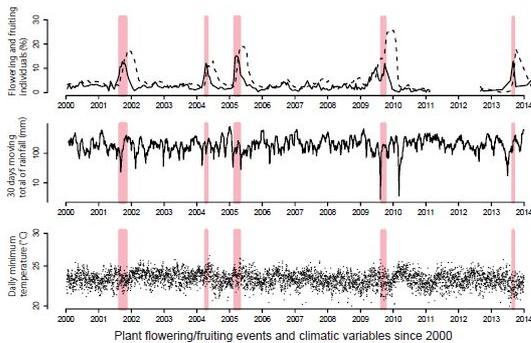


図4 . 2000年以降の一斉開花状況。

(5) 結実にもなう種子 種子捕食者関係の変化

比較的規模の大きかった2013年の一斉開花(図5)の種子から発芽・定着したフタバガキ科4種の当年生実生を追跡調査したところ、各種の生残率(9ヶ月間)は44.0~69.5%であり、初期サイズが大きいほど、また、1種を除いて同種もしくはフタバガキ科当年生実生密度が高いほど実生の生残率が高く、実生定着に種子・実生食者の飽食効果が示された。また、これまでの開花・結実フェノロジーデータを解析したところ、一斉開花への参加頻度は樹種によって異なることが分かった。そこで、一斉開花への参加頻度と樹木の吸水深度との関連性を調べるため、連続的サンプリングによる土壌水と道管水の酸素安定同位体比を分析した結果、より浅い吸水源に依存している樹種ほど一斉開花への参加頻度が高い可能性が浮上し、さらなる分析・解析を継続中である。

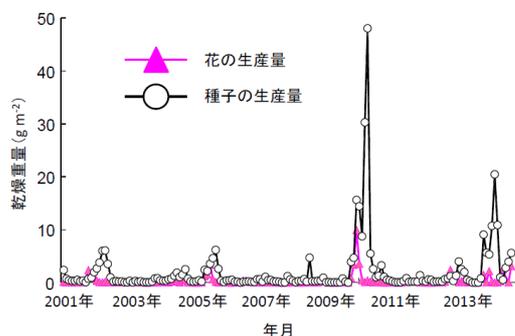


図5 . クレーンプロットにおける花および種子生産量の推移

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83件)

Kenzo, T., Inoue, Y., Yoshimura, M., Yamashita, M., Tanaka-Oda, A. and Ichie, T. (2015) Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia* 177:191–202 (DOI: 10.1007/s00442-014-3126-0) (査読あり).
Itioka, T., Takano, K. T., Kishimoto-Yamada, K., Tzuchiya, T., Ohshima, Y., Katsuyama, R., Yago, M., Yata, O., Nakagawa, M. & Nakashizuka, T. (2015) Chronosequential changes in butterfly diversity during forest restoration after swidden cultivation in a humid tropical rainforest region in Borneo. *Journal of Forest Research* 20: 125-134 (DOI: 10.1007/s 10310 – 014 – 0444 -3) (査読あり).
 Inoue, Y., Kenzo, T., Tanaka-Oda, A., Yoneyama, A. and Ichie, T. (2015) Leaf water use in heterobaric and homobaric leafed canopy tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Photosynthetica*, (In press) (DOI: 10.1007/s 11099 -015-0105-6) (査読あり).
 Tokumoto, Y. Sakai, S. Matsushita, M. Ohkubo, T. & Nakagawa, M. (2014) Spatiotemporal variability in the reproductive success of the continually flowering shrub *Dillenia suffruticosa* in Borneo. *Biotropica* 46: 583-590 (DOI: 10.1111/btp.12135) (査読あり).
 Katayama, A., Kume, T., Komatsu, H., Ohashi, M., Matsumoto, K., Ichihashi, R., Kumagai, T. and Otsuki, K. (2014) Vertical variations in wood CO₂ efflux for live emergent trees in a Bornean tropical rainforest. *Tree Physiology*, 34(5), 503-512 (DOI: 10.1093 treephys /tpu041) (査読あり).
Kumagai, T. and Porporato, A. (2012) Strategies of a Bornean tropical rainforest water use as a function of rainfall regime: isohydric or anisohydric? *Plant, Cell and Environment*, 35(1), P61-71 (DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02428.x) (査読あり).
 Kishimoto-Yamada, K., Itioka, T., Nakagawa, M., Momose, K. and Nakashizuka, T. (2011) Phytophagous scarabaeid diversity in swidden

cultivation landscapes in Sarawak, Malaysia. Raffles Bulletin of Zoology 59(2): 285-293 (<http://lknhm.nus.edu.sg/rbz/biblio/592/59rbz285-293.pdf>) (査読あり).
Tanaka, H. O. and Itioka, T. (2011) Ants inhabiting myrmecophytic ferns regulate the distribution of lianas on emergent trees in a Bornean tropical rainforest. *Biology Letters* 7(5): 706-709. (DOI 10.1098/rsbl.2011.0242) (査読あり)

〔学会発表〕(計 49 件)

浅野郁・市岡孝朗(2015)ボルネオ島低地フタバガキ混交林における一斉結実現象の究極要因である捕食者飽和仮説の実証的検証. 第62回日本生態学会大会, PA1-119, 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市), 2015年3月19日.

市栄智明, 吉田昌平, 吉原良, 五十嵐秀一, 永益英敏, 兵藤不二夫, 陀安一郎(2014)フタバガキ科樹種の種子生産に対する貯蔵炭水化物の貢献度. 第24回日本熱帯生態学会. 宇都宮大学(栃木県宇都宮市), 2014年5月23日.

Kume, T., Oda, T., Inoue, Y., Yoshifuji, N., Katsuyama, M., Kumagai, T., Ichie, T. (2014) How Emergent Trees in a Bornean Tropical Rainforest can Mitigate Impacts of Drought? 6th International Symposium on Physiological Processes in Roots of Woody Plants. 名古屋大学(愛知県名古屋市), 2014年9月11日.

M. Nakagawa, M. Hori, R. Dan, H. Kurokawa. Interspecific relationships of wood traits between stem and root in Bornean tropical trees. The 6th symposium on physiological processes in roots of woody plants. 名古屋大学(愛知県名古屋市), 2014年9月11日.

〔図書〕(計 7 件)

Takano, K.T., Nakagawa, M., Itioka, T., Kishimoto-Yamada, K., Yamashita, S., Tanaka, H.O., Fukuda, D., Nagamasu, H., Ichikawa, M., Kato, Y., Momose, K., Nakashizuka, T. & Sakai, S. (2014) The extent of biodiversity recovery during reforestation after swidden cultivation and the impacts of land-use changes on the biodiversity of a tropical rainforest region in Borneo. In "Social-Ecological System in Transition" (eds. Sakai, S. & Umetsu, C.) (Global Environmental Series). Springer, Tokyo. pp. 27-49 (XV, 185 p. 72 illus., 39 illus. in color, ISBN

978-4-431-54909-3)

〔産業財産権〕
出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

〔その他〕
ホームページ等
なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中静 透 (Nakashizuka, Tohru)
東北大学・生命科学研究科・教授
研究者番号: 00281105

(2) 研究分担者

酒井 章子 (Sakai, Shoko)
京都大学・生態学研究センター・准教授
研究者番号: 30361306

市岡 孝朗 (Itioka, Takao)
京都大学大学院人間・環境学研究科・教授
研究者番号: 40252283

市栄 智明 (Ichie, Tomoaki)
高知大学・農学部門・准教授
研究者番号: 80403872

中川 弥智子 (Nakagawa, Michiko)
名古屋大学・生命農学研究科・准教授
研究者番号: 70447837

熊谷 朝臣 (Kumagai, Asaomi)
名古屋大学・地球水循環研究センター・准教授
研究者番号: 50304770

(3) 連携研究者

なし