

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 23 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24247003

研究課題名(和文) 樹種共存の葉層分割仮説と透過率分化仮説の並行検証

研究課題名(英文) Simultaneous examination of foliage partitioning theory and transmissibility differentiation theory on tree species coexistence

研究代表者

甲山 隆司 (Kohyama, Takashi)

北海道大学・地球環境科学研究科(研究院)・教授

研究者番号：60178233

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,300,000円

研究成果の概要(和文)：森林生態系の樹木群集は、従来、攪乱からの再生過程に沿った耐陰性の異なる種間の分化や水平分布不均質性、確率的な種交代の観点から解析されてきた。

これに対し、本研究では、多層構造を組み込んだ競争方程式を用いて、光資源勾配にのみ制限される水平的に均質な系でも、葉群の垂直分布や樹冠特性の分化を介して、多種の共存解が安定である条件(平橋共存条件)と不安定である条件を理論的に整理した。

熱帯林から亜高山帯林に至る森林の観測データの解析に基づいて、各仮説の検証を行い、生活史および樹冠形質パラメータの種間トレード・オフの共存影響を明らかにするとともに、種内可塑的変異と種間分化を区別して同時解析する手法を開発した。

研究成果の概要(英文)：Coexistence of tree species in natural forest ecosystems has been examined in relation to differential response of species with varied degree of shade tolerance along the process of recovery from disturbance, horizontal resource heterogeneity and stochastic species turnover.

We developed an analytically tractable model of multi-layered competition equations, and examined the conditions of stable, as well as unstable, conditions for equilibrium coexistence among species without shade-tolerance differentiation.

Using field-census data of forest tree inventories from tropical to cool-temperate subalpine forests, we examined inter-specific trade-offs in demographic properties and architectural traits and tested how and to which extent the detected inter-specific trade-offs contributed to each hypothesis. We also developed the procedure of distinguishing inter-specific trade-offs and intra-specific plastic differentiation in demographic and architectural trait analysis.

研究分野：植物生態学・群集生態学

キーワード：共存 理論 平衡 光資源 競争

1. 研究開始当初の背景

森林生態系は、その巨大な生物量蓄積を多様な樹種が維持している。今まで、森林の多様な樹木群集は、攪乱後の再生過程に沿った耐陰性の異なる種間の分化、栄養分布不均質性、そして確率的な種交代によって維持されていると考えられてきた。しかし近年、我々の研究等により、水平的に均質な森林でも、葉群垂直分布や樹冠の光透過率の分化を介して、耐陰性に違いのない種が安定共存することが判ってきた。いずれのメカニズムがどの程度、現実の多種共存に貢献しているのかを明らかにするために、生活史および樹冠形質パラメータ間のトレード・オフの共存影響を解明するという課題が明らかになった。

2. 研究の目的

本研究では、森林の葉群・光資源の鉛直分布によって樹種が安定共存する条件を、葉層分割と樹冠の透過率分化を統一して表す競争方程式の理論解析により明らかにする。共存平衡解の安定条件が、生活史および樹冠形質のモデル・パラメータの種間トレード・オフでいかに規定されるかを解明する。

森林のギャップ動態に基づく遷移ニッチ理論と林冠葉群分化理論では、異なる生活史特性のトレード・オフを予測する。そこで、樹冠葉群分布の観測と長期観測データによる樹種個体のデモグラフィ特性の種間比較から、どの理論が対象とする森林群集の構造と動態をどの程度説明するかを検証する。

3. 研究の方法

(1) 共存機構の理論解析

森林の葉群構造と光資源競争を理論的に解明するために、階層構造のある多層系の競争方程式モデル (Kohyama and Takada 2009, *J. Ecol.*) を拡張し数理解析を行った。

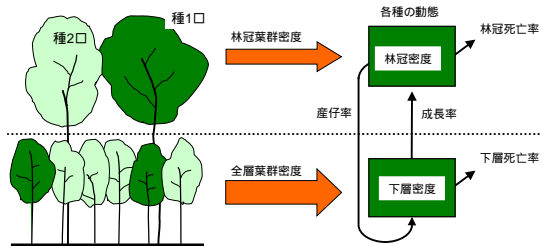


図1. 森林が二層構造を持つ場合の種間光競争モデルの模式図。全種を込みにした林冠層と全層の葉群密度 (オレンジ矢印) により、成長・生存・繁殖が抑制される。

(2) 樹木群集の種間トレード・オフ解析

東南アジア熱帯多雨林から亜熱帯多雨林・暖温帯林・冷温帯林・冷温帯亜高山帯林に至る様々な樹木群集で長期観測データを利用し、樹冠形態の観測を行った。観測デー

タを用いてベイズ統計解析を行って、群集レベルで樹種生活史特性を一括推定した。樹種共存の理論によって異なるメカニズムの共存への貢献を、分離して評価した。得に、極めて樹種多様性の高い多階層の熱帯多雨林で葉層分割プロセスの貢献が大きいという予想を検証した。

(3) 種間トレード・オフと種内変異の分離

同じ森林の同一樹種の個体間変異を、樹種平均の生活史特性と同時にベイズ解析して、種間と種内の変異を分離評価した。

4. 研究成果

(1) 階層構造を持つ多層系の共存理論

二層構造を持つ一般的な二層系の競争方程式の単一種解と二種の共存解の存在条件と安定条件を、グラフィックに解析する「葉群分布ダイアグラム」法を開発した。このダイアグラムは、森林の林冠層葉群密度と下層葉群密度の作る平面上で定義される (図2)。解析的に求められる各種が定義する侵入・排除条件 (h 曲線) と安定階層密度比 (qx 曲線) から、一種解 (各種の h - qx 交点) と二種共存解 (二種の h 曲線の交点) が判別され、さらに共存解の存否と安定性が h 曲線の交差位置と交差の仕方 (一種解より右上に位置すると安定、左下だと不安定) で判別できる。

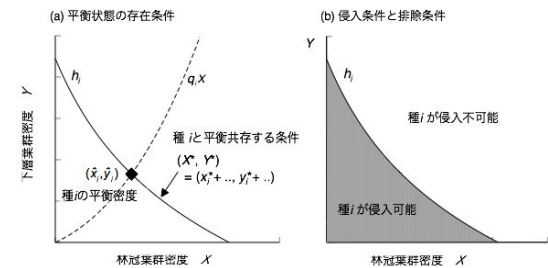


図2. 葉群分布ダイアグラム上のある種 i の生活史特性が定義する h 曲線と qx 曲線。競争二種の両曲線の関係から、共存解の存否や安定性、さらには平衡状態での両種の密度が求まる (論文)。

種間の階層分布の分化が共存の必要条件である。二種間の樹種生活史パラメータ間トレード・オフをもたらす全16通りの組み合わせの網羅的な解析を行った。その結果、二種の安定共存は以下の(a) vs. (b)のトレード・オフの組み合わせによって促進されることを解明した。(a) 上層密度が高い種は、下層密度が高い種、または低木種に比べて、林冠層への成長速度と林冠生存率で勝り、高密度で透過率の低い樹冠を持つ。(b) 一方で、下層密度が高い種または低木種では、繁殖能力が高く、下層での生存率が高く、低密度で透過率の低い樹冠を持つ。さらに、(a) vs. (b)の成長・生存・繁殖のデモグラフィ特性は、いずれも耐陰性によらない場合にのみ共存を促進することも明らかにした (論文)。

葉群分布ダイアグラム(図2)から、二層構造モデルでは最大二種の共存解(h 曲線の交点)しか存在しない。最大階層(樹高)を分割することで、多種が共存することはすでに示されていたが(Kohyama 1993; Kohyama and Takada 2009; *J. Ecol.*)、階層分布を分化させることで、最大階層が同一でもモデル森林の階層数だけの種が共存できることを、三階層モデルを用い、すべての最大階層種の組み合わせで示した(図3)。

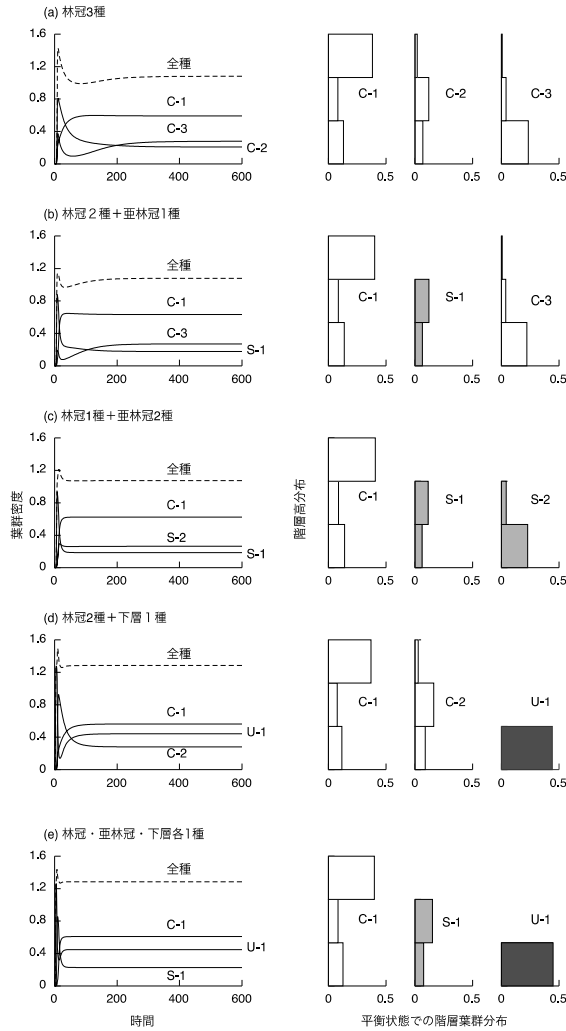


図3．三階層森林の競争方程式モデルによって安定平衡共存をする三種の全組み合わせ。C, 林冠種; S, 亜林冠種; U, 下層種(論文)。

今回の解析で、葉群分割過程と透過率分化過程が互いに促進的に作用するケースとして、上層に分布が偏るデモグラフィ特性を持つ種が、上層において広く透過率の高い樹冠を持つことを予測した。

(2) 生活史特性の種間トレード・オフ

森林の樹木群集の観測データを用いて、本研究で提出した理論と、先行研究による理論のそれぞれの予測を対比的に検証した。

多種が共存する半島マレーシアのPasoh 50 ha 調査区で、主要樹種の樹冠形態・材密度・個体成長速度・個体死亡率の関係を解析し、

葉群分割理論の予測する最大高分化に関わるトレード・オフが卓越することを示した。また、遷移ニッチ理論(Pacala and Rees 1998, *Am. Nat.*)の予測する成長 vs. 生存トレード・オフの傾向も認められた(論文)。

葉群分割理論では、最大高分化に加え、種間のサイズ分布(階層分布)の分化も安定共存を促進すると予測するが(論文)、遷移ニッチ理論では、サイズ分布の種間差は種個体群の盛衰過程に対応すると予測する(図4)。そこで、Pasoh 熱帯多雨林の主要370種を対象に、新規加入とサイズ依存的な成長・死亡のデモグラフィ・パラメータを推定し、観測サイズ分布と、安定・定常仮定による予測サイズ分布と比較した。

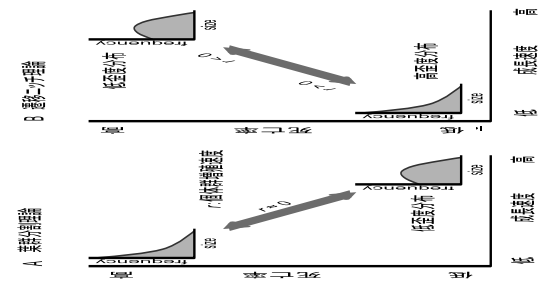


図4．葉群分割理論(A)と遷移ニッチ理論(B)が予測する、種間の小径木の成長速度・死亡率とサイズ分布の関係(論文)。

370種の最小幹直径2cmへの新規加入率と集団平均死亡率から得た個体群増加速度 r (内的自然増加率)は、ゼロの周辺でばらついており種交代が示唆された。推定 r を考慮した安定サイズ分布は、 $r=0$ と仮定した定常サイズ分布よりも観測分布により合致していたが、定常サイズ分布仮定も有効に最大サイズとサイズ分布の種差を説明した。図4に示したふたつの理論予測を観測データと比較したところ、遷移ニッチ理論の傾向も存在するが(図5A)、葉群分割理論の予測をより裏付けていた(図5B)。

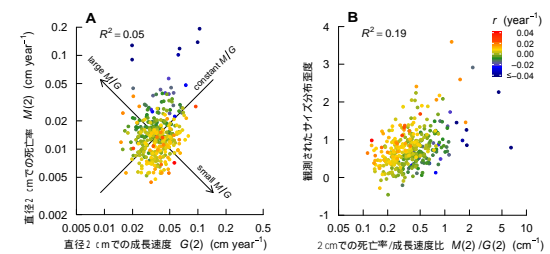


図5．最小幹直径での成長速度、死亡率と幹直径サイズ分布の関係。(A) 遷移ニッチ理論予測はデータ変異の5%を説明し;(B) 葉群分割理論は19%を、個体群増加速度 r の影響も加えると35%を説明した(論文)。

インドネシア・ボルネオの低地熱帯多雨林には、立地の滞水特性に対応して混交フタバガキ林に加え、ヒース林・泥炭湿地林が分化

する。樹種組成が異なるこれら森林タイプ間で、稚樹期の樹形と機能形質の群集間比較を行い、群集間分化と群集内種間分化を同時解析したところ、種多様性の高い混交フタバガキ林で大きい形質レベルの種間分化を検出した(論文)。亜熱帯多雨林、暖温帯照葉樹林でも解析を行った(論文)。

(3) 種内変異と種間差の識別

さまざまな森林の樹木のセンサスデータを用いて、種内変異と種間差を区別し、ベイズ統計を用いて同時解析を行った。雄阿寒岳の原生亜高山帯アカエゾマツ・トドマツ林で、幹直径成長速度と樹冠形態を解析した結果、成長には種間差だけでなく、特に下層で両種の種内変異の大きさが異なっており(図6A)これが局所環境応答の種差を反映していた。樹高・幹直径関係を種間差だけに注目すると、直径の増加に伴い、アカエゾマツがトドマツと逆転して高木でより高い相対樹高を示す結果となるが、幹直径成長速度への樹形依存性を考慮すると、その差は種間差ではなく、種内成長速度差だけに依存していた(図6B)。これより、個体変異大きさも樹種の生活史を特徴づける要素であることを明らかにした。

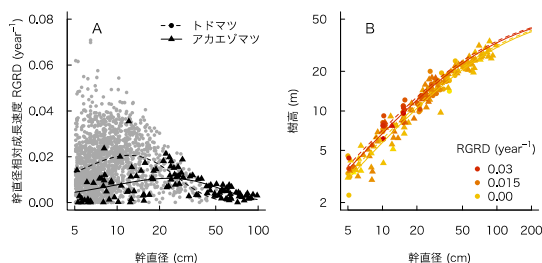


図6. 雄阿寒岳 1-ha プロットのアカエゾマツ・トドマツ二種の幹直径成長速度と樹形の種内変異。A, 幹直径成長速度の個体間変異は特にトドマツで大きい。B, 両種ともに幹成長速度の大きい個体ほどひよる長い樹幹形態を示す。

 北海道の冷温帯落葉広葉樹林の主要高木種7種を対象に、明所に生育する樹高の異なる個体の葉と当年シュートの生理形質を比較解析し、樹高に依存した形質変異が、7種で共通していることを明らかにした(論文)。この結果から、同一環境で森林林冠を形成する樹種間に共通する生理特性の種内変異の重要性を示唆した。

上記のように、本研究は当初の研究目的を達成するとともに、発展的に以下を指摘した。
 (i) 種間変異の共存影響を理解するためには、種内個体間変異も含めた群集スケールのベイズ統計手法による同時解析が必須である;
 (ii) 種内変異が種間共存に及ぼす影響の理論説明が今後の研究課題である。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計11件)

Miyata, R. and Kohyama, T.S., Light-exposed shoots of seven coexisting deciduous species show common photosynthetic responses to tree height, *Oecologia*, 査読有, 2016, 印刷中

Sumida, A., The diameter growth-height growth relationship as related to the diameter-height relationship, *Tree Physiology*, 査読有, 35(10), 2015, 1031-1034, DOI:10.1093/treephys/tpv100

Nabeshima, E., Kubo, T., Yasue, K., Hiura, T. and Funada, R., Long-term changes in earlywood width and radial growth of *Quercus crispula* under climate change, *Trees*, 査読有, 29(4), 2015, 1273-1281, DOI:10.1007/s00468-015-1206-3

Kohyama, T.S.; Potts, M.D.; Kohyama, T. I.; et al., Demographic Properties Shape Tree Size Distribution in a Malaysian Rain Forest, *American Naturalist*, 査読有, 185(3), 2015, 367-379, DOI:10.1086/679664

Iida, Y.; Kohyama, T.S.; Swenson, N.G.; et al., Linking functional traits and demographic rates in a subtropical tree community: the importance of size dependency, *Journal of Ecology*, 査読有, 102(3), 2014, 641-650, DOI:10.1111/1365-2745.12221

Song, Kun; Kohyama, T.S.; Da, L.J., Transition patterns across an evergreen-deciduous broad-leaved forest ecotone: the effect of topographies, *Journal of Vegetation Science*, 査読有, 25(5), 2014, 1257-1266, DOI:10.1111/jvs.12156

Iida, I., Poorter, L., Sterck, F.J., Kassim, A.R., Potts, M.D., Kubo, T. and Kohyama, T.S., Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species, *Ecology*, 査読有, 95, 2014, 353-363, DOI:10.1890/11-2173.1

Atikah, T.D., Rahajoe, J.S. and Kohyama, T.S., Differentiation in architectural properties and functional traits of forest-floor saplings among heath, peat

swamp, and mixed dipterocarp forests, *Tropics*, 査読有, 22, 2014, 157-167,

Oizumi, R. and Takada, T., Optimal life schedule with stochastic growth in age-size structured models: Theory and an application, *Journal of Theoretical Biology*, 査読有, 323, 2013, 76-89, DOI:10.1016/j.jtbi.2013.01.020

Sumida, A., Miyaura, T. and Torii, H., Relationships of tree height and diameter at breast height revisited: analyses of stem growth using 20-year data of an even-aged *Chamaecyparis obtusa* stand, *Tree Physiology*, 査読有, 33(1), 2013, 106-118
DOI:10.1093/treephys/tps127

Kohyama, T.S. and Takada, T., One-sided competition for light promotes coexistence of forest trees that share the same adult height. *Journal of Ecology*, 査読有, 100, 2012, 1501-1511
DOI:10.1111/j.1365-2745.2012.02029.x

〔学会発表〕(計 4 件)

久保拓弥, 時系列データの統計モデリング入門(続), 日本生態学会第 63 回大会 自由集会, 2016 年 3 月 23 日, 仙台国際センター (宮城県・仙台市)

Chen, L. and Sumida, A., Examining the patterns of branch autonomy and correlative inhibition in the crown of Sakhalin spruce, *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast, 日本生態学会大会第 63 回, 2016 年 3 月 22 日, 仙台国際センター (宮城県・仙台市)

久保拓弥, 統計モデリング入門: 一般化線形モデルから階層ベイズモデルへ, 応用統計学会・日本計量生物学会合同チュートリアルセミナー, 2016 年 3 月 18 日, 統計数理研究所 (東京都・立川市)

久保拓弥, 一般化線形モデルと階層ベイズモデル, 一般社団法人社会調査協会研究会, 2016 年 3 月 14 日, 茗溪会館 (東京都・文京区)

Sumida, A., Boreal forest ecosystems as related to recent advances in ecological and physiological studies of trees, ILTS International Symposium of Low Temperature Science, 2015 年 12 月 1 日, 北海道大学低温科学研究所 (北海道・札幌市)

久保拓弥, 生態学の時系列データ解析でよく見る『あぶない』モデリング, 公開シン

ポジウム「生物・生態系情報の統合と時系列データの解析~生物や生態系の変化を読み解く~」, 2015 年 9 月 15 日, 国立環境研究所(茨城県・つくば市)

久保拓弥, カウントデータの統計モデリング入門, コーパス日本語学ワークショップ 2015・サテライトシンポジウム「統計的言語研究の現在」, 2015 年 9 月 4 日, 国立国語研究所 (東京都・立川市)

Suzuki, M., Orman, O. and Masaki, T., 耐陰性の等しい樹種間における葉層分割, 日本生態学会第 62 回大会, 2015 年 3 月 21 日, 鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)

Orman O. and Suzuki, M., To what extent do understory plants have an effect on tree regeneration? A study from mixed beech forests, 日本生態学会第 62 回大会, 2015 年 3 月 21 日, 鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市)

Kohyama, T.S., Dynamic Properties of East Asian Land Systems, 2014 Asia Global Land Project Conference, 25 September 2014, Taipei (Taiwan)

Orman, O., Suzuki, M., and Kohyama, T.S., Natural regeneration in gaps and under forest canopy in mixed beech forests, 日本生態学会第 61 回大会, 2014 年 3 月 16 日, 広島国際会議場 (広島県・広島市)

Kohyama, T.S., Mechanisms of tree species coexistence in vertically structured forests, INTECOL 2013, 22 August 2013, London (England)

Kohyama, T.S., Potts, M.D., Kassim, A.R. and Ashton, P.S. Is species variation of tree size structure in a large-scale tropical forest plot maintained in quasi-equilibrium state?, 日本生態学会第 60 回大会, 2013 年 3 月 18 日, 静岡県コンベンションアーツセンター (静岡県・静岡市)

Iida, Y., Sun, I.F. and Kohyama, T.S., Association of leaf traits with growth and mortality across 43 co-occurring tree species in a Taiwanese subtropical rainforest, 日本生態学会第 60 回大会, 2013 年 3 月 7 日, 静岡県コンベンションアーツセンター (静岡県・静岡市)

〔図書〕(計 2 件)

久保拓弥, 階層ベイズ 最初の一步 - JAGS を使って, Iwanami Data Science 1 巻, 2015, 19-38, 岩波書店

久保拓弥, データ解析のための統計モデ

リング入門：一般化線形モデル・階層ベイズ
モデル・MCMC, 2012, 岩波書店
ISBN 9784000069731

〔その他〕

主要論文 (Open Access) の一般向け紹介
とリンクを代表者のホームページに掲載し
た。

<http://hosho.ees.hokudai.ac.jp/~kohyama/index-j.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

甲山 隆司 (KOHYAMA Takashi)
北海道大学・大学院地球環境科学研究科
(研究院)・教授
研究者番号：6 0 1 7 8 2 3 3

(2) 研究分担者

鈴木 牧 (SUZUKI Maki)
東京大学・大学院新領域創成科学研究科・
准教授
研究者番号：4 0 3 9 6 8 1 7

隅田 明洋 (SUMIDA Akihiro)
北海道大学・低温科学研究所・准教授
研究者番号：5 1 2 9 3 5 5 1

高田 壮則 (TAKADA Takenori)
北海道大学・大学院地球環境科学研究科
(研究院)・教授
研究者番号：8 0 2 0 6 7 5 5

久保 拓弥 (KUBO Takuya)
北海道大学・大学院地球環境科学研究科
(研究院)・助教
研究者番号：8 0 3 4 4 4 9 8