### 学位論文題名

# Local-and regional-scale determinants of tree species diversity in rain forests

(局所的および地域的スケールにおける多雨林の林木種多様性の決定要因)

## 学位論文内容の要旨

多雨林は、地球上でもっとも複雑で多様性の高い生態系のひとつであり、常緑の林木種がその立体構造の骨組みをなしている。多雨林の林木種は、光・栄養塩といった同じ資源を利用しながら、ひとつの群集内で多種が共存しており、局所的なスケールでの生物種の共存についての競争排除則に対する反証と考えられてきた。また、地域的なスケールでは緯度や標高などの環境傾度にそって多雨林の林木種多様性は大きく変化するが、この変化の決定要因をめぐっても論争が続いている。

局所的なスケールでの林木種多様性の決定要因については、10年におよぶ長期観測データが蓄積されている南九州・屋久島の暖温帯多雨林を調査地として選定した。この調査地では、群集を構成する主要な14杯木種の最大到達サイズに変異がみられ、5種の林冠性樹種・7種の亜林冠性樹種・2種の低木性樹種に分類することができた。このような最大サイズの分化は、垂直的に不均一性な森林の三次元構造の利用様式の違いを反映しており、形態や生活史特性にも種間変異がみられた。幹直径と樹高の関係を、両変数とも上限のない単純相対生長式、樹高に上限があると仮定する拡張相対生長式に回帰したところ、林冠性樹種については拡張相対生長式があてはまり、樹高生長がとまったあとでも直径生長を続けていることがわかった。最大サイズの大きい林木種ほど、同じ幹直径の時の樹高が高く、垂直方向への生長に有利な形態をもっていた。また、低木性樹種は林冠性樹種にくらべて栄養生長は小さいにもかかわらず、加入速度は同等であり、共存する林木種間に栄養生長と種子繁殖のあいだの拮抗関係に基づく分化がみられた。しかし、生長速度や死亡率には最大サイズとの相関は見られなかった。

次に同じような最大サイズの林木種間にみられる樹冠の形態と生活史特性の変異を分析した。樹冠の形態と生活史特性(材密度・生長速度・死亡率)は14林木種のあいだでたがいに相関しあっており、主成分分析により2つの成分に要約することができた。森林の三次元構造は水平的にも不均一であり、同じような最大サイズの樹種のあいだには、個体の平均的な光環境に違いがみられた。種ごとに個体の平均的な光環境を指数化して、これを最大サイズとともに説明変数として、重回帰分析をおこなったところ、個体の平均的な光環境が、樹冠の形態と生活史特性の変異の大部分を説明することがわかった。また、最大サイズも生長速度の種間変異などを説明していた。こ

のことから、局所的スケールでの林木種多様性は、森林構造の垂直的・水平的不均一 性の両者に対応した共存種間の光資源利用分化により維持されていると結論した。

地域的スケールでの林木種多様性の決定要因については、東南アジア最高峰のキナバル山の熱帯多雨林で研究をおこなった。キナバル山には非蛇紋岩上に代表的な非火山性の熱帯山地の植生が見られるほか、貧栄養な蛇紋岩上の植生が広く分布している。このような条件を利用して、蛇紋岩と非蛇紋岩の2種類の基質上に4標高点(800・1900・2700・3100m)にわたって計8カ所の調査地を設定し、さまざまな環境(温度・栄養塩)条件のもとでの森林構造と林木種多様性を調査した。温度と栄養塩は積算的に森林の一次生産力を規定すると考えられ、標高が高いほど、また非蛇紋岩上よりも非蛇紋岩上で、森林の一次生産力は低下すると考えられる。

森林構造と林木種多様性は、800mでは2つの基質タイプでは似通っていたが、標高とともに非蛇紋岩にくらべ蛇紋岩で、構造が単純になり種多様性が低下した。また、種の分布パターンを検討すると、非蛇紋岩上にくらべて低い標高の蛇紋岩上が同等の生息地となっている傾向が見られた。これらは、非蛇紋岩上にくらべて蛇紋岩上で、標高にともなう森林の変化が加速されることを示しており、山塊効果として知られている現象と類似していた。

林木種多様性は、森林の高さおよび推定地上部現存量のそれぞれと相関しており、森林の高さ・推定地上部現存量・林木種多様性は、一次生産力の減少とともに減少していた。幹密度と幹断面積合計は、一次生産力傾度にそって一山型のパターンを示した。したがって、一次生産力は森林の水平方向の発達よりも垂直方向の発達に影響すると考えられた。以上のことは、一次生産力の高い場所で、現存量が垂直方向に蓄積されることが高い種多様性に貢献していることを示唆している。

本研究の結果は、一次生産力が森林構造を介して林木種多様性を決定しているという仮説を提出しており、今後一次生産力の実測と森林構造の継続観測により検証されることができると期待される。

### 学位論文審査の要旨

主査 教 授 甲山隆 司 教 授 副 査 登志彦 原 教 授 正剛 副 査 東 助教授 福田弘巳 副 査 露崎史朗 副 査 助教授

#### 学位論文題名

# Local-and regional-scale determinants of tree species diversity in rain forests

(局所的および地域的スケールにおける多雨林の林木種多様性の決定要因)

多雨林は、地球上でもっとも生物現存量と生物多様性の高い陸域生態系であり、常緑の林木種がその発達した地上部立体構造の骨組みを構成している。多雨林には、光・水・栄養塩といった同じ資源を利用しながら、局所的に多くの林木種が共存しており、そのメカニズムについてはさまざまな仮説が提示されてきた。広域的なスケールでは、緯度や標高などの環境傾度にそって多雨林の林木種多様性は大きく変化するが、この変化の決定要因をめぐっても論争が続いている。本研究は、局所的および広域的なスケールで東アジア多雨林の林木種共存のパターンを分析し、共存に森林の垂直・水平構造が大きく寄与していることを示している。

局所的なスケールでの林木種多様性の決定要因については、10年におよぶ観測データが蓄積されている南九州・屋久島の暖温帯多雨林を調査地として選定した。この調査地では、群集を構成する主要14種のあいだに最大到達サイズの変異がみられ、林冠性・亜林冠性・低木性樹種に分別することができた。このような最大サイズの分化は、垂直的に不均一な森林構造の利用様式の違いを反映しており、形態や生活史特性にも種間変異がみられた。幹直径と樹高の関係を分析したところ、林冠性樹種では樹高生長が止まったあとでも直径生長を続ける傾向があった。最大サイズの大きい種ほど、同じ幹直径での樹高が高く、垂直方向への生長に有利な形態をもっていた。また、低木性樹種は林冠性樹種にくらべて栄養生長は小さいにもかかわらず、後継木の新規加入速度は同等であり、共存する種間に栄養生長と種子繁殖のあいだの拮抗関係に基づく分化がみられた。しかし、生長速度や死亡率には最大サイズとの相関は見られなかった。

次いで、同じ調査地において、同じような最大サイズの林木種間にみられる樹冠の

形態と生活史特性の変異を分析した。樹冠の形態特性と生活史特性(材密度・生長速度・死亡率)は14種のあいだでたがいに相関していたので、主成分分析によりこれら諸特性を2つの成分に要約した。森林の三次元構造は水平的にも不均一であり、同じような最大サイズの樹種のあいだには、個体の平均的な光環境に違いがみられた。種ごとに個体の平均的な光環境を指数化して、これを最大サイズとともに説明変数として重回帰分析を行なったところ、個体の平均的な光環境が、樹冠の形態と生活史特性の変異の大部分を説明していた。また、最大サイズも生長速度の種間変異を説明していた。このことから、局所的スケールでの林木種多様性は、森林構造の垂直的・水平的不均一性のそれぞれに対応した共存種間の光資源利用分化により維持されていると結論された。

地域的スケールでの林木種多様性の決定要因については、東南アジア最高峰のキナ バル山の熱帯多雨林で研究を行なった。キナバル山には非蛇紋岩上に代表的な非火山性 の熱帯山地植生が見られるほか、貧栄養な蛇紋岩上の植生が広く分布している。こうし た条件を利用して、蛇紋岩と非蛇紋岩の2種類の基質上に4標高点(800・1900・ 2700・3100 m) にわたって計8カ所の調査地を設定し、異なる環境(温度・栄養塩) 条件のもとでの森林構造と林木種多様性を調査した。温度と栄養塩は積算的に森林の一 次生産力を規定すると考えられ、標高が高いほど、また非蛇紋岩上よりも蛇紋岩上で、 森林の一次生産力は低下する。森林構造と種多様性は、800 mではふたつの基質タイプ で似通っていたが、標高とともに非蛇紋岩上にくらべ蛇紋岩上で構造が単純になり種多 様性が低下した。また、種の分布パターンも、蛇紋岩上でより低い標高にシフトする傾 向が見られた。林木種多様性は、森林の高さおよび地上部現存量のそれぞれと相関して おり、森林の高さ・地上部現存量・林木種多様性は、一次生産力の減少とともに減少し ていた。幹密度と幹断面積合計は、一次生産力傾度にそって一山型のバターンを示した。 したがって、一次生産力は森林の水平方向の発達よりも垂直方向の発達に影響すると考 えられた。以上のことは、一次生産力の高い場所で、現存量が垂直方向に蓄積されるこ とが高い種多様性に貢献することを示唆している。以上の結果から、本研究は、一次生 産力が森林構造を介して林木種多様性を決定しているという仮説を提出した。

申請者は、国内外での野外調査を精力的にこなし、また投稿論文も速やかに取りまとめて、国際的に注目される仮説の提示を行なった。マレーシアでの国際共同研究にも加わって経験を積み重ねており、今後、独立した研究者として能力を発揮していくものと期待できる。以上から、審査員一同は申請者が博士(地球環境科学)の学位に相当する充分な資格を有するものと判定した。