

学 位 論 文 題 名

Differentiation in tree architecture and life history across
co-occurring tree species in a Malaysian rainforest

(マレーシアの熱帯雨林における樹木種の樹冠構造と生活史の種間変異)

学位論文内容の要旨

熱帯雨林には様々な樹冠構造をもつ樹木が生育しており、それらが光環境の複雑な空間構造を形成している。餌資源を求めて動き回ることのできない樹木にとって、葉や枝、幹から成る地上部の樹冠構造は、光合成器官である葉群が光資源をどのように獲得できるか、そして光合成産物をどのように分配してきたかを具現化したものである。樹木種はその種特異的な樹冠構造によって林内の空間的に不均質な光資源を分割しているという考えから、樹冠構造と光資源の獲得様式との関係が注目されてきた。高く階層構造の発達した熱帯雨林では樹木の樹冠構造が多様であり、同時に樹木種数が極めて多いために、広範な樹種を含む群集レベルでの検証が難しく、対象とする樹種や樹木個体サイズの選定に依存して報告結果が著しく異なっている。従来の研究では個体サイズに伴い、種特異的な光獲得様式が成長や死亡といった種の生活史パラメータとどのように関連するかについても十分に明らかにされていない。多くの樹種によって形成される熱帯雨林の構造とその動態を理解するためには、樹木種がどのように光資源を分割し、それらが種の生存戦略にどのように反映されているのかを明らかにする必要がある。

本研究では、光資源の獲得と関連すると考えられる樹冠構造に着目し、広範な樹種とサイズをもつ樹木を対象に、同一群集内に生育する樹木種間の樹冠構造と生活史の関係を検討した。半島マレーシアのパソ低地熱帯雨林に設けられた50ヘクタール調査区において調査対象に制限を加えずにランダムに200種を抽出し、稚樹から成木までを含む各種20個体を選定した。これらの4000個体に対し、樹冠構造を定量化するために幹直径・樹高・最下葉群高・樹冠幅を測定した。生活史と密接に関連する種特性には、最大到達サイズ、稚樹の光要求性の指標である林床での死亡率と力学的な強度の指標である材密度を用いた。階層ベイズモデルを用いて、樹冠構造の測定項目の間のアロメトリー関係と、個体サイズ依存的な成長率と死亡率を推定し、各個体サイズにおける樹冠構造と種特性との相関を求め(第1章、第2章)、これらと種の成長率と死亡率の関係を広範なサイズに対して検討した(第3章)。

第1章では、同所的に生育する200種の樹冠構造の種間変異が、空間的な光資源の分割と関わる最大到達サイズ及び稚樹の光要求性とどのように関連しているのかを明らかにした。最大到達サイズは林内の垂直方向の光資源の分割と関連し、稚樹の光要求性は林床での水平方向の光資

源の分割を反映する。解析の結果、200種の樹冠構造の種間変異は光資源の分割と関連する種特性と相関しており、その関係は個体のサイズによって変化した。最大到達サイズのより大きな種は、同じ幹直径で比べるとより高い樹高とより小さな樹冠を持っていた。これは速い高さ成長と林内での効率的な光資源獲得の間のトレード・オフを反映していた。林床の不均質な光資源を分割する稚樹の光要求性の種間の違いは、樹冠構造と強くは関連していなかったが、光要求性の強い種がより広い樹冠をもつ傾向が認められた。以上から、同所的に生育する種間の樹冠構造の種間変異は、特に、垂直方向の光資源の分割と関連する最大到達サイズで特徴づけられることが明らかとなった。

第2章では、樹木が樹冠構造を拡大する上で制約となる力学的な強度に着目し、樹木の力学的強度の指標である材密度と樹冠構造の関係を解析した。樹冠構造の力学的な理論予測では、材密度の低い樹木は垂直方向の伸長に有利であり、材密度の高い樹木は水平方向の伸長に有利であるという結果が示されたが、この理論予測は未だ野外データによって実証されていない。材密度が得られた145種を対象に、材密度と樹冠構造の関係を調べたところ、同一樹高で比べると材密度のより低い種はより太い幹を持つが高さあたりのバイオマスは低く、より材密度の高い種はバイオマスが高く細い幹と大きな樹冠をもつ傾向があった。これらの傾向は力学的な理論予測と一致しており、個体サイズによってあまり変化しなかった。以上から、材密度は樹冠構造の種間変異を規定する重要な特性であり、その変異は力学的な制約と関連することが明らかになった。

第3章では、互いに関係しあっていた種特異的な樹冠構造・最大到達サイズ・材密度が、種の成長や死亡にどのように反映されているかを広範な個体サイズに渡り検証した。種特異的な成長と死亡はサイズに伴い変化すると考えられるが、熱帯林の樹木種の特性とその成長と死亡の関係を検証した先行研究ではサイズの効果を含めない生育期間の平均の成長率と死亡率が用いられてきた。本章では、サイズに伴う変化を考慮して解析を行った。その結果、成長率と死亡率はサイズ依存的に変化し、その変化のパターンは種ごとに異なっていた。種の成長率は、最大到達サイズ、材密度と樹冠幅の種間の違いと関連していたが、死亡率は材密度と樹冠幅のみと関連していた。速い成長率はより高い最大到達サイズ、低い材密度と広い樹冠幅と関連し、高い死亡率は低い材密度と広い樹冠幅と関連していた。認められたこれらの関係は、いずれも小さい個体サイズで著しかった。樹種間では、成長率と死亡率の間の正の相関も認められた。この関係も小さいサイズで顕著だった。以上から、最大到達サイズ、材密度、樹冠幅は樹木の成長と死亡を規定する重要な特性であり、それは特に生育環境の厳しい林内の低層に存在する小さな樹木サイズで重要であることが明らかになった。

これらの結果から、生活史と密接に関連する樹冠構造は、種の光資源獲得様式と関連し、樹種多様性の高い熱帯雨林における樹木群集の種個体群の多様な生存戦略を特徴づけていると結論した。

学位論文審査の要旨

主査	教授	甲山隆司
副査	教授	原登志彦
	准教授	工藤岳
	助教	久保拓弥

学位論文題名

Differentiation in tree architecture and life history across co-occurring tree species in a Malaysian rainforest

(マレーシアの熱帯雨林における樹木種の樹冠構造と生活史の種間変異)

多種の樹木の樹冠によって形成される熱帯雨林では、林内に複雑な光資源構造が形成されている。固着性の樹木にとって、葉・枝・幹から成る樹冠は、光合成器官である葉が光資源をどのように獲得できるか、そして光合成産物がどのように分配されてきたかを具現化している。樹木種は種特異的な樹冠構造によって林内の空間的に不均質な光資源を分割しているという仮説に立って、樹冠構造と光獲得戦略の関係が注目されてきた。しかし、高く階層の発達した熱帯雨林では樹冠構造が多様であると同時に種数が極めて多いために、群集レベルでの検証が難しく、対象樹種やサイズによって報告結果が著しく異なっていた。多くの樹木種がどのように光資源を分割し、それらが種の生存戦略にどのように反映されているのかを明らかにするために、本研究では、樹冠構造と生活史の関係を、広範な樹種とサイズを対象に検討した。半島マレーシアのパソ低地熱帯雨林に設けられた50ヘクタール調査区においてランダムに200種を抽出し、稚樹から成木までを含む各種20個体を選定した。これらの4000個体に対し、幹直径・樹高・最下葉群高・樹冠幅を測定した。生活史と関連する種特性として、最大到達サイズ、稚樹の光要求性の指標である林床での死亡率と材密度を用いた。階層ベイズモデルを用いて、樹冠構造の測定項目間のアロメトリー関係と、個体サイズ依存的な成長率と死亡率を推定し、各個体サイズにおける樹冠構造と種特性との相関を求め(第1章、第2章)、これらと種の成長率と死亡率の関係を検討した(第3章)。

第1章では、樹冠構造の種間変異が、最大到達サイズ及び稚樹の光要求性とどのように関連しているのかを明らかにした。最大到達サイズは林内の垂直方向の光資源の分割と関連し、稚樹の光要求性は林床での不均質な光資源の利用特性を反映する。解析の結果、樹冠構造の変異は光資源の分割と相関しており、その関係は個体のサイズによって変化した。最大到達

サイズのより大きな種は、同じ幹直径で比べるとより高い樹高とより小さな樹冠を持っていた。光要求性の種間差は、樹冠構造と強くは関連していなかったが、光要求性の強い種がより広い樹冠をもつ傾向にあった。以上から、同所的に生育する種間の樹冠構造の変異は、主に垂直方向の光資源の分割と関連することが明らかとなった。

第2章では、樹木が樹冠構造を拡大する上で制約となる力学的な強度に着目し、材密度と樹冠構造の関係を解析した。樹冠構造の力学的な理論では、材密度の低い樹木は垂直方向の伸長に有利であり、材密度の高い樹木は水平方向の伸長に有利であると予測されるが、この理論は未だ野外データによって実証されていなかった。材密度が得られた145種を対象に調べたところ、同じ樹高では、材密度のより低い種はより太い幹を持つがバイオマスは低く、より小さな樹冠を持つ傾向があった。以上から、材密度は樹冠構造の種間変異を規定する重要な特性であり、力学的な理論の予測と合致することが明らかになった。

第3章では、互いに関係しあっていた種特異的な樹冠構造・最大到達サイズ・材密度が、種の成長や死亡にどのように反映されているかを検証した。サイズ依存的な成長率と死亡率のパターンは種ごとに異なっていた。速い成長率はより高い最大到達サイズ、低い材密度と広い樹冠幅と関連し、高い死亡率は低い材密度と広い樹冠幅と関連していた。成長率と死亡率は樹種間で正に相関していた。認められたこれらの関係は、いずれも小さい個体サイズで著しかった。以上から、最大到達サイズ・材密度・樹冠幅は樹木の成長と死亡を規定する重要な特性であり、それらは特に生育環境の厳しい林内の下層に生育する樹木で特に重要であることが明らかになった。

これらの結果から、熱帯樹木種の樹冠構造は、垂直方向の光資源の分割と関連する生活史特性のトレード・オフと材密度を基盤とした力学的な強度と成長におけるトレード・オフを反映し、種の光資源獲得様式を特徴づけていることを明らかにした。そして、これらの樹冠特性が特に低層での高い種多様性をもつ熱帯雨林樹木群集の生存戦略を特徴づけていると結論した。

審査委員一同は、熱帯林を対象に膨大かつ詳細な樹木計測と解析を行なった本研究の独創性と新知見の学術的意義を高く評価した。この間、国際的な協力体制を構築する経験を積み、内外の後進研究者の啓蒙にも熱心に取り組んできたことも併せて、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。