

森林群集の多様性研究における分子系統樹利用の可能性

小 池 文 人
(島根大学理学部)

は じ め に

植物生態学では従来から群集の多様性に関する研究がおこなわれてきた。群集の多様性は、群集を構成する重要な種の数に注目し、種数とそれぞれの種がどれくらい均一な優占度をもっているのかによって決まるさまざまな指数を使って群集ごとに比較・評価してきた。また、群集の種組成を決定するメカニズムの研究もさまざまな生物学的な過程について行われてきた。これらの研究はそれ自体として有意義であるが、熱帯多雨林では温帯林と比べてなぜ多様性が高いのか、というような群集の多様性の違いの原因を解明したいのであれば、将来の研究の道筋を冷静に考えるべき時期に来ているように思われる。いっぽう植物系統学の分野ではおもに葉緑体DNAを用いた分子系統樹の構築が盛んに行われるようになってきた。定量的な情報を含む分子系統樹は、進化過程を視野に入れた群集の研究に利用できる可能性をもっていると思われるが、これを利用した群集研究は始まったばかりである。

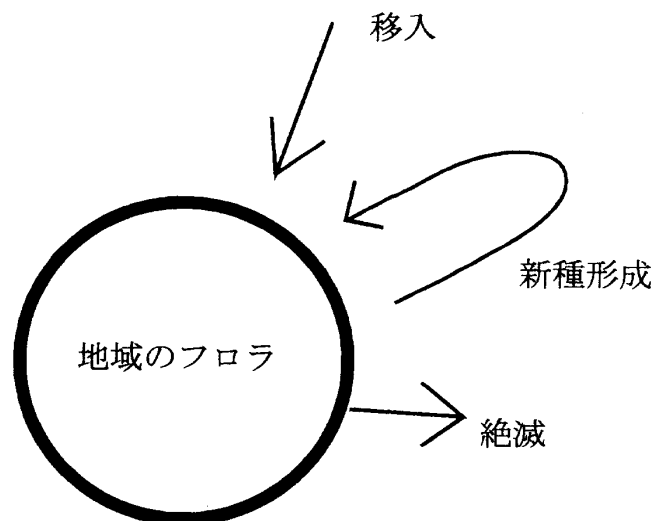
結論を出すために膨大なデータが必要となるような研究では、本格的な研究が始まる以前にサンプリングや解析の方法を含めて研究の実現可能性について検討しておくことが、スムーズな学問の進歩のために必要であると思われる。ここでは、今後盛んになるかもしれない分子系統樹を用いた群集の多様性の研究の可能性について考えてみる。

多様性の構成要素

群集の多様性の評価基準の中では優占度の均一さと種数が大切な要素である。優占度の均一さは生態学の立場からの重要な研究テーマであるが、ここでは種数について考える。熱帯多雨林のひとつの群集には数百種の樹木種が出現する。日本の屋久島以北に分布する照葉樹（暖温帯に分布する亜高木以上の常緑広葉樹）の種数は約80種程度なので（Koike, 未発表）、これが全て出現してもひとつの熱帯多雨林群集には及ばない。地域のフロアの豊かさをも群集の多様性を決定する重要な要因である。ひとつの群集に出現する種数を、

出現種数 = 地域のフロアの種数 × 群集に参加する割合

として、2つの要素に分解して考え、地域フロアに属する種からどれくらいの割合で群集が構成されているかをみたものが表1である。ある地域に数タイプの群集があり、それぞれの群集にはほぼ同じ数の種が生活していて、かつ群集ごとに種の重複がない、というような単純な状況を考えると、この比は群集のタイプの数意味する β 多様度の逆数にあたる。しかし、実際には地域内でも群集によって構成種数は大きく違うであろうし、先ほどの仮定が満たされることはまれだろう。ここでの値は群集の数の逆数というよりも、極相林の樹種とパイオニア的な種や特殊な立地に生育する樹種との比を意味していると考えた方がよいと思われる。フロアとして考えている地理的範囲の違いや、広い調査プロットをとった場合には尾根や谷などの異質な立地が混在する傾向が強いこと、さらに低木と高木とのカテゴリー分けの問題などもあるため細かな比較はできないが、亜高木以上になる樹種の中で極相群集に参加する割合はおおよそ10%か



$$\text{地域のフロアの変化} = \text{移入} + \text{新種形成} - \text{絶滅}$$

図1. 地域フロアの動態。

フロアの変化は地域の外からの移入による増加、地域内での新種形成による増加、地域からの絶滅による減少によってもたらされる。

ら50%の間にあり、2桁の前半のあたりであることがわかる。このように、群集構成種数には熱帯多雨林から亜寒帯林までのあいだに、およそ2桁弱の違いがあるのに対して、出現比には桁としては顕著な差が見られない。このこと自体が生態学的にみて興味深い現象だが、多様性の原因としてみると、ひとつの群集の中での共存のメカニズムに加えてフロラの豊かさ自体を考える必要のあることが示唆される (Schluter & Ricklefs, 1993)。

フロラにおける種数の変動

図1に示すように、地域のフロラの豊かさの変化は地域の外からの種の移入による増加、新種形成による地域内での増加、地域での絶滅による減少によってもたらされる (加藤 1992; Rosenzweig, 1975)。個体群動態の場合とは異なり、少なくともふつうの植物の場合には移出によって種が地域から消失することはない。これらは微分方程式のパラメータに相当するため、これだけでは直接的にフロラの豊かさとは対応しないが、数式を使ったモデルを使って種分化率と絶滅率が平衡するレベルとして群集の多様性を考える試みは古くからおこなわれてきた (MacArthur, 1969; Rosenzweig, 1975)。しかし、実際の自然界でのパラメータを測定できなかったためにそれ以上の進展はみられなかった。

最近になってさまざまな分類群で分子系統樹の構築が行われるようになるにつれ、Kubo & Iwasa (1995)をはじめとしたフロラの動態に関するパラメータを分子系統樹から読み取る研究が盛んに行われるようになり、実証的な研究の可能性が出てきた (Harvey *et al.*, 1994; Losos & Adler, 1995)。このようなパラメータを実測して、熱帯や温帯などの間で比較できれば、熱帯と温帯における種の多様性の違いの原因を解明してゆく上で重要な情報となるであろう。また、動物と植物との送受粉におけるような複雑な相互作用が新種形成を促進したり (Stanley, 1979)、絶滅率を低くするさまざまな生態的メカニズム (Connell, 1979; Hubbell & Foster 1986; Kohyama, 1993; Koike, 1991) によって種が蓄積する可能性について実証的に研究する可能性も開けるかもしれない。

現在はまだ十分な研究例はないが、多様性の問題を考えるための研究の進め方のひとつの例としては、

1. 分子系統樹をつくり、フロラの動態に関するパラメータを推定する。
2. 気候帯、群集、生態的形質などの条件がどのようにパラメータに影響するかを評価し、フロラの動態を制御する要因を実証的に調べる。たとえば低木と高木、草本と木本、虫媒と風媒、さらに散布様式などの生活形の影響や、個体群密度などの生態

的状況の影響を調べる。

3. 理論的に、種数が平衡するレベルを計算し、温帯と熱帯などとで比較してこれが実際のパターンと一致しているかどうかを検討する。

という流れが考えられる。ただし最後の平衡レベルの計算に関しては、それぞれ独自に進化が行われたとおもわれる大陸間などで、同じニッチに属する種数がほぼ同じであるときには種数の平衡状態が示唆される場合もあるが (Cody, 1966)、人の影響がない状態であったとしても、進化的にみて現在の地球上の群集で種数が平衡している保証は必ずしもない (Knoll, 1986; Schluter & Ricklefs, 1993)。

現実にフロラの動態に関する進化的パラメータの比較を行う場合には、近縁の種であっても分布する気候帯や地域が違っていたり、また近縁種の中に風媒花と虫媒花がある場合もあり、単純に2つの系統樹を比較するわけにはいかない。ひとつの方法として、(1) 考慮する全ての種について系統樹を作成し、(2) 系統樹上の祖先の形質や地理的分布域を現生種の形質と系統樹の形態などから推定し、さらに、(3) 特定の条件 (気候帯、群集、形質など) に一致する部分を抜き出し、そのような部分についてパラメータを推定することが考えられる。また、祖先の地理的な分布を分子系統樹から推定することなどにより、移入過程を解析する場面も考えられる (Geesink & Kornet, 1989)。このような研究を進める上では定量的な分子系統樹の作成法とあわせて、祖先の形質や地理的分布域の推定法なども確立しておく必要がある。しかし、これらは現時点では未だ十分には完成されていない。

フロラの動態のパラメータを制御する要因として、熱帯と温帯や、生態的特性による種分化率の違いについて比較研究を行う必要が指摘されている (Gentry, 1989)。本来は分岐年代が明らかな分子系統樹を用いて解析するべきであるが、これまでも科や属あたりの種の数などの、その時点で利用できるデータを最大限に利用して種分化の活発性をはかる試みがなされてきた (Latham & Ricklefs, 1993)。ここではアジアにおける熱帯多雨林から亜寒帯的な針広混交林までの、科・属・種の関係を図2に示す。科や属のランクのとり方には主観が入っているため系統樹としてみると枝の長さの信頼性は低いですが、正しく分類されているとすればトポロジーは正しい。この結果だけから見ると、科あたりの種数は、冷温帯落葉広葉樹林、照葉樹林、熱帯多雨林の順に大きくなる傾向にあるように見える。ただし、亜寒帯的な針広混交林ではマツ科の種が多く、科あたりの種数は大きい傾向があった。また、移入種は長くて分枝しない枝として表れると考えられるが、移入過程を考慮するためには、先に述べたように系統樹の祖先種の分

布域を推定し、系統樹の上で熱帯に分布していた部分と温帯に分布していた部分とを抜き出して、それぞれの枝の総延長あたりの分枝数を比較する、などの方法をとる必要がある。

ここでの科あたりの種数や、属あたりの種数の値は分類群によるばらつきが非常に大きい。このことは分子系統樹を用いて種分化率などについて、温帯と熱帯とのあいだの比較を行うためには、近縁な分類群のなかで両地域に分布するものを1つずつ取り上げて詳しく比較するアプローチよりも、むしろさまざまな分類群に属する種を広く調べるべきであることを示唆している。

Eriksson & Bremer (1992) は被子植物を科ごとにあつかい、花粉などの化石データから推定した科の古

さと現生種の数から単位時間あたりの種数の増加率を計算した。これを、その科を構成する種の中で多くの種が持っている形質として、木本であるか低木あるいは草本であるか、風媒花か動物媒花か、種子散布型は動物散布か、などによって比較した。結果として動物媒の科と草本や低木性の科で種の増加率が高く、種子散布様式の影響は検出されない、との結果を得た。これに対して Ricklefs & Renner (1994) は Eriksson & Bremer (1992) の解析方法を検討した上で、生育形や分布域、種子散布型のちがった種が混在している科では種数が多いことを示した。多様な種子散布様式を持つ科は生育形についても多様であり、形態の進化的な柔軟性は他の生活史形質の柔軟性にも反映されていると考えた。さ

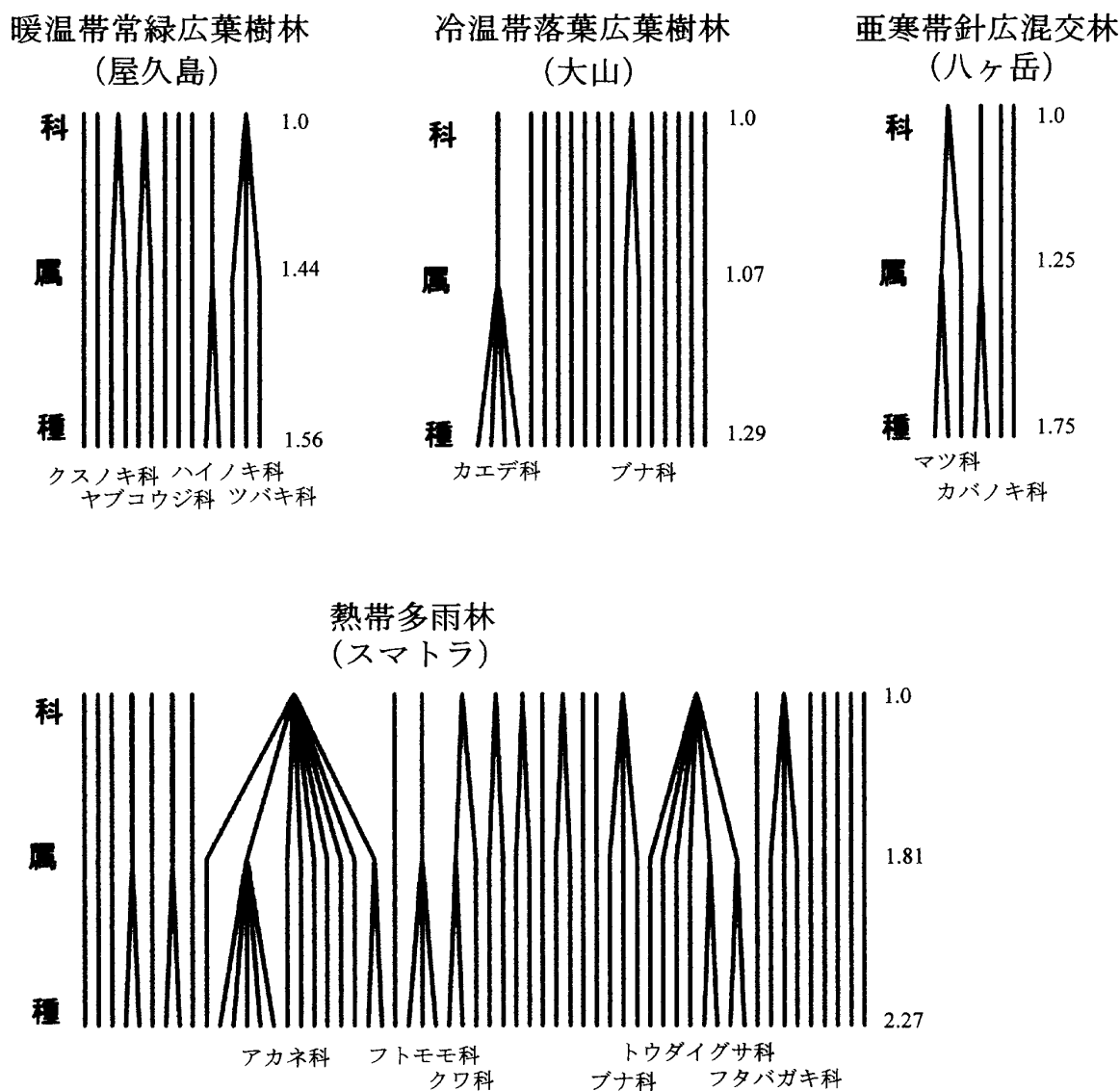


図2. 湿潤アジアの極相森林群集における木本種の系統樹 (Koike & Hotta 未発表).

低木を含めた全木本種のなかで、成木の出現個体数が多いために最大樹高が推定できた種について示す。ただし、木本性のつる植物であるリアナや着生植物、ササ類は含まれていない。右端の数字は科の数を1.0とした相対値である。種数の多い科には科名を示す。熱帯多雨林での調査面積は1.0 ha であるが、それ以外の調査地については表1を参照。

表1. フロラのなかでひとつの極相森林群集に出現する種数の割合.

	プロットサイズ ha	プロットでの 出現種数	種数の数え上げ対象 とした地域と樹高	地域の種数	出現比 (%)
亜高山針広混交林 八ヶ岳, 長野県 (h > 2m)	0.25	11.5 ^a	中部地方の温帯上部・ 亜寒帯, 高木・亜高木 種	25	46
落葉広葉樹林 ^b 大山, 鳥取県 (dbh > 4cm)	2.72	67.4 ^a	中国地方の温帯, 高木・ 亜高木種	135	50
照葉樹林 屋久島, 鹿児島県 (h > 2m)	0.1	29.8 ^a	九州・屋久島の暖帯, 高木・亜高木種	186	16
熱帯多雨林 パソー, マレーシア (dbh > 1cm)	50.0	約830	マレーシア (マレーシア)	—	20-30 ^c
熱帯多雨林 サラワク, マレーシア (dbh > 10cm)	6.6	711	マレーシア (サラワク州)	—	約50 ^c

a:Preston (1948) の対数正規分布による群集の全種数の推定値を使用, b: 山本 (未発表), c:Whitmore (1990).

日本の例において群集に出現する可能性がある種数としての地域の種数は北村・村田 (1971, 1979) によった。地域の種数は, その調査地に種子などが散布される可能性がある種を数え上げることを想定した。熱帯多雨林での空間スケールはそれ以外のものと比べてやや大きめである。

らに, 活発な種の分化にはこうした形態的・生理的形質の進化的柔軟性の大きさが重要である, と述べている。

これらの研究は方向としては興味深く, 結果をめぐってさまざまな議論が可能であるとおもわれる。しかし, 科あたりの種数などの尺度は分類学的に詳しく研究されているかどうかや, 研究者の主観にも左右されやすい。このため, このデータを用いてこれ以上の議論を行うよりも, 分子系統樹を用いて再検討するほうが建設的であるように思われる。また祖先形質の推定を行った上でのきめの細かい解析も望まれる。このような信頼できる系統データが得られれば, 生態学的な観点からの検討もより着実なものになるとおもわれる。分子系統樹を用いると, トポロジーだけについても現在の科や属よりも高い解像度の解析が可能になる。できれば絶対年代としての分岐年代が得られていることが望ましいが, もし不明であっても生物学的な時間としての塩基置換率あたりの種分化率などの尺度を用いた評価も可能かもしれない。

引用文献

- Cody, M. 1966. The consistency of intra- and inter-continental grassland bird species counts. *Amer. Nat.* 100 : 371-376.
- Connell, L.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199 : 1302-1310.
- Eriksson, O. & B. Bremer 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. *Evolution* 46 : 258-266.
- Geesink, R. & D.J. Kornet 1989. Speciation and Malesian Leguminosae. *In* : L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev (eds.), *Tropical Forests Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London.
- Gentry, A.H. 1989. Speciation in tropical rain

- forests. *In* : L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev (eds.), Tropical Forests Botanical Dynamics, Speciation and Diversity. Academic Press, London.
- Harvey, P.H., R.M. May & S. Nee 1994. Phylogeny without fossils. *Evolution* 48 : 523-529.
- Hubbell, S.P. & R.B. Foster 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. *In* : J. Diamond & T. J. Case (eds.), Community Ecology, p. 314-328. Harper and Row, New York.
- 加藤雅啓 1992. 熱帯多雨林はなぜ種の多様性が高いか—分類学の立場. 熱帯研究 2 : 69-67.
- 北村四郎・村田源 1971. 原色日本植物図鑑木本編 I. 保育社
- 北村四郎・村田源 1979. 原色日本植物図鑑木本編 II. 保育社
- Knoll, A. H. 1986. Patterns of change in plant communities through geological time. *In* : J. Diamond & T.J. Case (eds.), Community Ecology, p.126-141. Harper and Row, New York.
- Kohyama, T. 1993. Size-structured tree populations in gap-dynamic forest - the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *J. Ecol.* 81 : 131-143.
- Koike, F. 1991. Foliage-crown development and interaction in *Quercus gilva* and *Q. acuta*. *J. Ecol.* 77 : 92-111.
- Kubo, T. & Y. Iwasa 1995. Inferring the rates of branching and extinction from molecular phylogenies. *Evolution* 49 : 694-704.
- Latham, R.E. & R.E. Ricklefs, 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. *In* : R. E. Richlefs & D. Schluter (eds.), Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives, p. 294-314. University of Chicago Press, Chicago.
- Losos, J.B. & F.R. Adler, 1995. Stumped by trees? A generalized null model for patterns of organismal diversity. *Amer. Nat.* 145 : 329-342.
- MacArthur, R.H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.* 1 : 19-30.
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29 : 254-283.
- Ricklefs, R. & S. Renner 1994. Species richness within families of flowering plants. *Evolution* 45 : 1619-1636.
- Rosenzweig, M.L. 1975. On continental steady states of species diversity. *In* : M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.), Ecology and Evolution of Communities p. 121-141. Harvard University Press, Cambridge.
- Schluter, D. & R.E. Ricklefs 1993. Convergence and the regional component of species diversity. *In* : R.E. Richlefs & D. Schluter (eds.), Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives, p. 230-240. University of Chicago Press, Chicago.
- Schluter, D. & R.E. Ricklefs 1993. Species diversity: An introduction to the problem. *In* : R.E. Richlefs & D. Schluter (eds.), Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives, p. 1-10. University of Chicago Press, Chicago.
- Stanley, 1979. Macroevolution -Pattern and Process. Freeman, San Fransisco.
- Whitmore, T.C. 1990. An Introduction to Tropical Rain Forests. Oxford University Press, Oxford.