

東南アジア熱帯雨林における一斉開花結実現象の至近要因と進化要因

安田雅俊

(森林総合研究所・森林生物部・鳥獣生態研究室)

General flowering in the tropical rain forests of Southeast Asia,
its proximate and evolutionary factors

Masatoshi YASUDA

Wildlife Ecology Laboratory, Forestry and Forest Products Research Institute

摘 要

熱帯地方の森林といえども、植物の開花と結実は周期性をもつ。特に、東南アジアの熱帯雨林では、4～5年に一度、優占種であるフタバガキ科をはじめ多くの植物種が同調的に開花結実する一斉開花とよばれる特異的な現象が知られている。その規模と広がりには、一斉開花によってのみ森林の天然更新が起るといっても過言ではないほどである。それゆえ、一斉開花現象の解明は、東南アジア熱帯林の持続的管理をすすめる上で極めて重要な課題である。本論文では、これまでに行われてきた一斉開花現象の研究について概観し、一斉開花現象がどのようにしておこるのか(至近要因)、また、どのようにして進化したのか(進化要因)について議論する。さらに、地球規模の環境変動が東南アジアの熱帯林に与える影響を考察する。

キーワード：一斉開花、フェノロジー、フタバガキ科、モンスーン、エルニーニョ南方振動、気候変動

1. 東南アジア熱帯における季節

1.1 植物の季節性

温帯における植物の開花結実のフェノロジー(生物季節)は明瞭な1年周期を示す。このリズムを決めているのは、いうまでもなく生物活動に不適な冬の低温である。では、1年中高温多湿な環境(図1)にある熱帯の植物は季節性を持たないのだろうか? Medway¹⁾は、半島マレーシアの低地熱帯雨林において1960-1969年の10年間にわたり林冠構成種のフェノロジーを観察し、熱帯雨林の季節性を明らかにした。新葉の展開は3-6月に集中して起こり、開花は3-7月、結実はその直後の7-10月にピークをもつ(図2)。これ以外の時期にも開花結実する植物はあるが、その割合は調査された樹種の約5-10%である。もちろん、我々日本人が抱く熱帯のイメージ1年を通じて花と果実にめぐまれた豊穡の地を地をいく植物もあるのだが、そのような植物は、二次林(攪乱された森林)を好む種であったり、イチジクのように特殊な生活史をもつ種^{*1)}がほとんどで、一次林(原生林)の構成種に占める割合は大変小さ

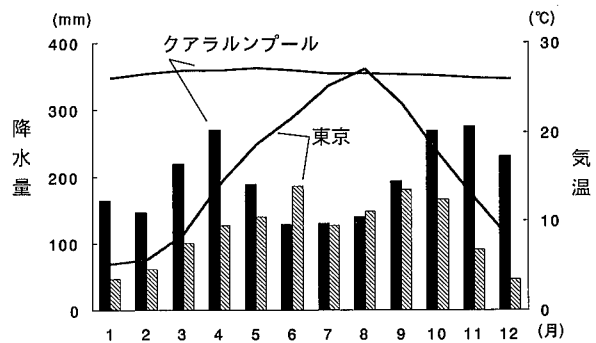


図1 クアラ Lumpur と東京の気候

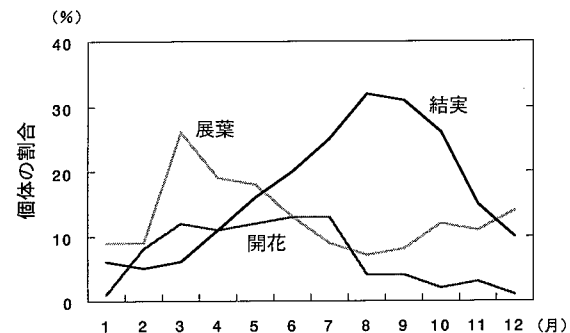


図2 半島マレーシア、ウル・ゴンバック森林保護区における林冠構成種のフェノロジー¹⁾ 1963-1969年の平均値を示す。

*1 熱帯のイチジクは1年を通して連続的に開花結実する。これは、イチジクがその送粉者であるイチジクコバチと種特異的な共生関係にあり、送粉者の個体群を安定的に維持するための生活史戦略であると考えられている(詳しくは本号百瀬氏の論文参照)。

い。近年、植物フェノロジーのデータの蓄積に伴い、同様な季節性はジャワ島やボルネオ島の熱帯雨林でも見出されている^{2),3)}。すなわち、熱帯雨林と言えども、植物のフェノロジーは1年周期のリズムを持つのである。このリズムを決めているのは、降水量、温度、日照などの環境要因であると考えられている^{4),5)}。植物は、図1に示すような一見非常に安定した湿潤熱帯の環境の中から、きちんと1年周期のシグナルを読みとっているのである。

1.2 気候の季節性—モンスーン—

そのシグナルの源は、1年を1サイクルとするモンスーンの交替である。東南アジアは、別名モンスーンアジアと呼ばれるように、卓越風の方向が季節的に大きく変化する。季節風の変化に伴って、気温と降水量が変化し、また雲量の変化が日射量の季節的な変化をもたらす。

モンスーンがアジア地域で特に顕著にみられるのは、ユーラシア大陸が北半球の高緯度地方から低緯度地方まで広がる世界最大の大陸であり、南にインド洋、東に太平洋という大洋が広がっていること、そして大陸中央部にチベット・ヒマラヤの巨大な山塊が位置していることが大きく関係している。冬季（以下、季節は北半球を基準とする）には冷たいアジア大陸と暖かい太平洋・インド洋との間の、夏季には暖かいアジア大陸と冷たいインド洋・太平洋との間の大きな温度・気圧のコントラストがモンスーンの駆動力となる。つまり、モンスーンは海洋と大陸との間の巨大な海陸風にたとえることができる⁶⁾。

モンスーンは東南アジア地域へ大量の雨をもたらす。しかし、その分布は一様ではなく、海洋と大陸・半島・島嶼のモザイクが多様な地形的降水パターンをつくりだしている。マレー半島を例にとると、アジア大陸から吹き出す冬季のモンスーン（アジアモンスーン）は、南シナ海で大量の水蒸気を吸収し、マレー半島の脊梁山脈にぶつかって雲を形成し、大量の雨をもたらす。そのためマレー半島の東海岸では冬一山型の降水分布を示す。一方、インド洋から吹きつける夏季のモンスーン（インドモンスーン）は、スマトラ島の西部に大量の雨をもたらす。そこに夏一山型の降水分布を生じさせる。マレー半島とスマトラ島の両者の脊梁山脈に挟まれた地域は、どちらのモンスーンの影響も適度に受けるので、年2回の雨期と乾期

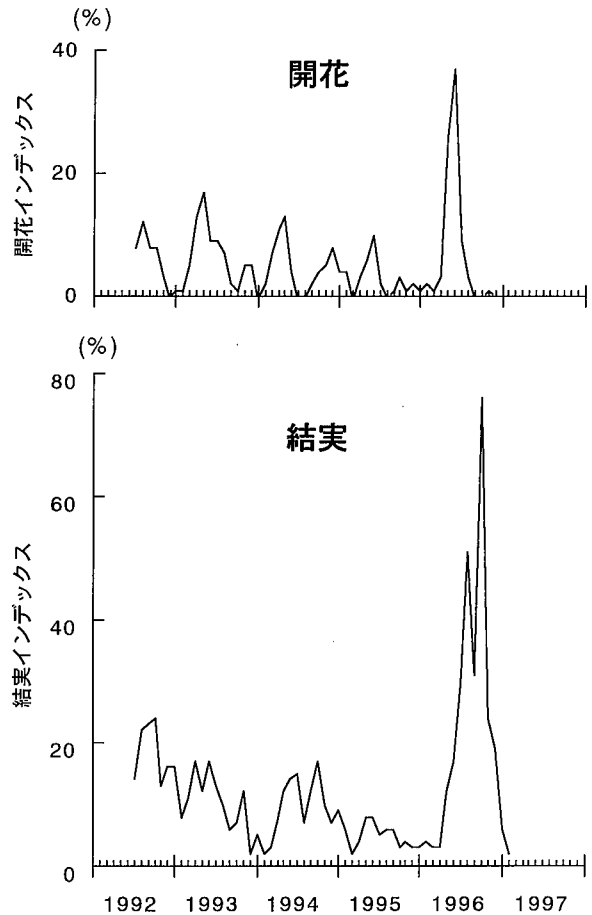


図3 半島マレーシア、パソ森林保護区における開花結実フェノロジー（安田 未発表）

*2をもつ二山型の降水パターンを示すが、年降水量はマレー半島東海岸やスマトラ島西海岸よりも少ない⁷⁾。

半島マレーシアの気温は、インドモンスーンが始まる直前の3-5月に最も高く、アジアモンスーンが活発な10-1月に最も低い⁸⁾。この傾向は図1からも微かに読みとれる。冬季の気温の低下は、アジア大陸の冬季の冷却と関係している^{8),9)}。約10℃もある日較差（最低21-23℃、最高31℃）を考えると、約2℃しかない年較差は十分明瞭なシグナルとなりうるのだろうか？

2. 一斉開花とは何か？

2.1 植物フェノロジーの超年周期性

前節では熱帯における1年周期の植物フェノロジーの存在を強調したが、東南アジア島嶼部では平均4-5年間隔で起こる一斉開花結実現象（以

* 2 熱帯では月降水量が100mmを下回ると水収支（降水量から蒸発散量を引いた値）がマイナスとなり生態系に影響が出る。図1の場合、年間を通じて十分な月降水量があるので、正確には多雨期と少雨期と呼ぶべきかもしれないが、ここでは便宜上、雨期と乾期と呼ぶ。

下、一斉開花と略) とよばれる周期性がより卓越する^{1), 10)-13)}。

図3は、リター・トラップ法によって推定した1992-1996年のパソ森林保護区の植物の開花結実フェノロジーを示している。リター・トラップ法とは、林床にリター・トラップと呼ばれる逆円錐型の受け皿を設置して落下物を集める方法で、本調査では開口面積0.5m²のリター・トラップ100個を2haの一次林内に設置した。ここで、開花(結実)インデックスとは、「リター・トラップの総数に対する花(または果実・種子)を含むリター・トラップの割合(%)」を示す値である。熱帯の果実は大きく、親木の樹冠が樹高と比べて相対的に小さいために、落下果実は林床で強く集中分布する。開花や結実のフェノロジーを、花や果実の現存量ではなく、それらを含むリター・トラップの個数で評価するのは、それらの集中分布によってインデックスの推定値が大きくばらつくことを避けるためである。通常年であった1992-1995年には開花インデックスは0-17%の間をほぼ年二山型の1年周期で変動していたが、一斉開花年にあたる1996年には開花インデックスは最大37%を記録した。また結実インデックスは、通常年の2-24%に対し、一斉開花年では6-10月の間20%以上の高い値を示し、最盛期の9月には最大76%を記録した。これはそれぞれの最盛期に、林床の37%の場所に花が、76%の場所に果実や種子が落ちていることを意味している。いかに多くの植物が一度に花を咲かせ、大量の果実や種子を生産したかが想像できるだろう。一斉開花の森では、飛び交うチョウやハチの数が増え、繁殖期に入ったリスたちは鳴き交わしながら樹上を走り回り、森のざわめきはお祭りの喧噪の様に感じられた。そして8-9月、まさに足の踏み場もないほどの種子から、植物の新たな世代が生まれてくるのである。

1996年の一斉開花は半島マレーシアからボルネオ島西部のサバ州とサラワク州の一部を含む広い範囲で起こった^{14), 15)}。前回の一斉開花は、半島マレーシアでは1989年¹⁶⁾に、サラワクでは1992年¹⁴⁾に起きたので、それぞれ7年または4年の間隔をおいて一斉開花が訪れたことになる。今回の一斉開花において、半島マレーシアのパソ森林保護区では少なくとも25科100種を超える植物種(安田ほか未発表)が、サラワク州のランビル国立公園では65科402種の植物種¹⁷⁾が、期間中に1度は開花した*³。このように、一斉開花結

実現象とは広い系統群にわたって多くの植物種が開花結実する群集レベルの現象である。このような超年(supra-annual)周期をもつ群集レベルの同調的繁殖は、アフリカや南アメリカの熱帯地域では知られていない。温帯林ではブナ科などで一斉開花がみられるが、多くても近縁な数種が同調して開花結実するだけである¹⁹⁾。

2.2 フタバガキ科の一斉開花のパターン

この一斉開花という不思議な現象は、20世紀の初頭に初めて記載されて以来、多くの研究者の興味を引いてきた。特にフタバガキ科は林業的に有用な樹種を多く含むため、さまざまな時間的空間的スケールの観察が報告されている。

Ashton *et al.*²⁰⁾は、マレー半島西部、マレー半島東部、ボルネオ島西部およびボルネオ島東部の4地域について1950-1983年の一斉開花の記録を集計し、大規模な一斉開花は大域的な(数100km)スケールで同調する傾向が強いが、小規模な一斉開花は地域間でばらつく傾向があることを示した。ここでいう一斉開花の規模とは、フタバガキ種子の輸出統計から推定した結実量の多少を表している。

Burgess¹¹⁾は、半島マレーシアの州ごとに1925-1970年の一斉開花の記録を集計し、(1)一斉開花は2-6年の間隔をおいて起こること、(2)開花期はほとんどの場合3-7月だが、種によっては稀に10月に開花すること、(3)半島全域で同調的に起こる場合と一部の地域でのみ起こる場合があること、(4)地域間の同調性はDale⁷⁾による気候区分とよく対応していることを明らかにした。これらは、一斉開花が、1年よりも長い周期の大域的な気候的現象と関係していると同時に、局所的な(10-100km)スケールの気候にも左右されることを示唆している。

Yap and Chan¹³⁾は、マレー半島の互いに10-100km離れた4つの調査地において、*Shorea*属16種300個体のフェノロジーを1973-1983年にわたり調査した。開花規模の年変動は大きく、開花した種(括弧内は個体)は、大規模な一斉開花年には80-100%(40-80%)、中規模な一斉開花年には40-70%(15-20%)、通常年では13%(2%未満)であった。つまりフタバガキの開花は、限られた年に集中して起こるのではなく、開花種数・個体数ともに大規模な一斉開花から通常年までの連続性を示す。また、調査地間の同調性は、大規模な一斉開花では高く、中規模な一斉開花ではしばしば低かった。しかしながら、Sasaki *et al.*²¹⁾によれ

* 3 これらの種数は観察する面積や調査法によって大きく変わるので一概に比較できない。ちなみにAppanah¹⁸⁾は1981年の一斉開花において、パソ森林保護区内で42科198種の一斉開花参加種を報告している。

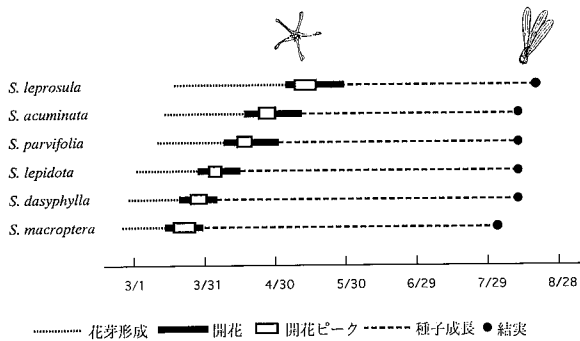


図4 半島マレーシア、パソ森林保護区における *Shorea* 属の開花結実フェノロジー²²⁾⁻²³⁾
開花期は種間でずれているが、結実期はよくそろっている。

ば、一斉開花の空間的不均一性は、大規模な一斉開花においても、尾根をひとつ越えるだけでみられたという。

一斉開花の開花期は森林全体としては数カ月にわたって継続する(図3)が、ひとつの種がこの期間を通じて常に花を咲かせているわけではない。Chan and Appanah²²⁾とChan²³⁾は、1976年の一斉開花において、パソ森林保護区に自生するフタバガキ科 *Shorea* 属 *Mutica* 節に属する6種の開花パターンの詳細な観察を行った。そして、(1) 種の開花の最盛期は約2週間と短く、種内ではほぼ完全に同調すること、(2) 近縁種の開花期は互いにずれており順番に咲いていくこと、(3) 最も早く咲く種と最も遅く咲く種の間で開花期は2カ月以上ずれているにもかかわらず、成熟果実の落下は8月前半に集中することを発見した(図4)。つまり、早く咲いた種はゆっくりと、遅く咲いた種はすばやく種子を成長させるのである。

Chan and Appanah²²⁾が発見した近縁種間の“咲き分け”現象(図4)は、1989年の一斉開花において同じパソ森林保護区で再確認され、フタバガキ科の開花の順番が固定されたものであることが明らかとなった¹⁶⁾。我々も、1996年の一斉開花において、まったく同じ順番でパソリレーのように開花種が移り変わることを観察した。さらに、桑原ほか(私信)は、パソよりも多くの近縁種が生育するサラワク州のランビル国立公園においても、半島マレーシアとの共通種は図4と同じ順番で開花することを明らかにした。このことは、開花の順番が、活発な種分化と群集構造の変遷のなかで長期間にわたり保たれてきたことを示唆しており大変興味深い。

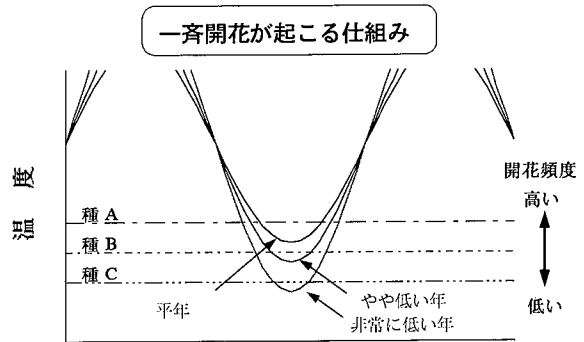


図5 一斉開花がおこる仕組み(サーモスタット仮説)
曲線は、最低気温がそれぞれ平年並みのとし、やや低い年、非常に低い年の気温の季節変動を示す。また、種A、種B、種Cの順で花芽形成を誘導する温度の閾値が低い。

3. 一斉開花現象の至近要因

3.1 低温仮説

ある年に多くの種が同調して開花結実するのはなぜなのだろうか? 「なぜ○○なのか?」という問いに対しては、「こういう仕組みになっているから」という答えと、「こういう要因で進化してきたから」という答えがある。ここでは、前者を至近要因、後者を進化要因と呼ぶ。

先述したように、フタバガキ科の開花は短い期間に集中しておこるので、地域個体群内で何らかの同じ環境シグナル(トリガー)を至近要因として花芽形成を開始することは間違いない⁴⁾⁻⁵⁾。しかし、湿潤熱帯の安定的な環境において、約5年周期で一斉開花を引き起こすための“信頼できるシグナル”とは何だろうか?

至近要因としての水分ストレスの重要性は古くから多くの研究者が指摘している^{1), 4), 10), 11)}。経験的には、1月または7月の乾期が強いと、その2-3カ月後に一斉開花がおこるとされる。しかしながら、水分条件は地形や土壌に大きく影響されるので、数100 kmスケールの大域的な同調性から局所個体群内の同調性までを統一的に説明する至近要因とはなりえないだろう²⁰⁾。

Ashton *et al.*²⁰⁾は、蓄積された一斉開花と気象のデータをもとに、一斉開花の1-2カ月前(1月または7月)に、いつもは21-24℃の日最低気温が20℃を下回る日が数日続き、ときには18℃台にまで落ち込むことを発見し、「稀な低温が花芽誘導のトリガーとなる」という“低温仮説”を提唱した。多くのフタバガキの種子が14℃程度の温度条件下で急速に死亡する²⁴⁻²⁶⁾ことを考えると、彼らにとって18℃という温度は“かなり寒い”環境であると推察できる。このような稀な

低温は“信頼できるシグナル”となりうるだろう。

低温仮説は大変魅力的な仮説である。最低気温が平年並、やや低い年、非常に低い年を考える(図5)。最低気温が中程度に低い年はときどき、非常に低い年は稀にしか起こらないとする。また、種A、B、Cは、花芽誘導のトリガーとしてそれぞれ異なった温度の閾値を持っていると仮定する。これをサーモスタット仮説と呼ぶことにする。平年には、温度は、種Aの閾値よりも低くなるので種Aは開花するが、種BとCの閾値よりも高いので種BとCは開花しない。同様に、最低気温が中程度に低い年には種AとBは開花するが、種Cは開花しない。最低気温が非常に低い年には、温度はすべての種の閾値よりも低くなるので、すべての種が開花するだろう。つまり、低温トリガーの閾値が高い種ほど高頻度で、低い種ほど低頻度で開花すると予想される。比較的頻繁に開花する一方で一斉開花にも参加するフタバガキ科の *Dryobalanops aromatica* や *Dipterocarps crinitus* などは、低温トリガーの閾値が他種よりも高く設定されているのだろう。このサーモスタット仮説は、一斉開花ごとにその規模(開花種数と個体数)が異なることを説明できるだけでなく、一斉開花が通常年の開花の延長であることを示唆する。花芽形成を誘導するトリガーの時期は通常年と一斉開花年で同じだが、その強度の違いによって通常年から一斉開花年までの開花規模の違いが現れるのである。

3.2 エルニーニョ仮説

一斉開花がほぼ4-5年周期で訪れることから、一斉開花をひきおこす約5年の変動周期が東南アジア熱帯の気候に内在すると予想される。この時間スケールにおける気候の変動としては、エルニーニョ南方振動(El Niño Southern Oscillation, ENSO)が重要である^{27), 28)}。

エルニーニョ(El Niño)とは太平洋東部熱帯域の海表面温度が4-5年周期で平年よりも高温になる現象である。このとき太平洋東部熱帯域では、海表面温度の上昇にともない海表面からの水の蒸発量が増え、大気の大気対流活動が活発となる。逆に、太平洋西部熱帯域では対流活動が弱まり、モンスーンが夏冬とも不活発になる^{29), 30)}。その結果、東南アジア島嶼部では雲量の減少にともない降水量が減少し、晴天乾燥の状態が続く³¹⁾。1982-1983年の記録的なエルニーニョでは、ボルネオ島東部で長期間旱魃がつづき、広大な面積の熱帯雨林が火事で焼失した。同じ状況は、1997-1998年のエルニーニョでも起きている。

一方、太平洋東部熱帯域の海表面温度が平年よ

りも低温になる現象はラニーニャ(La Niña)と呼ばれる。このとき太平洋西部熱帯域では海表面温度が高くなり大気の大気対流活動が強まる。モンスーンは夏冬とも活発で、東南アジア島嶼部では降水量が増加する。エルニーニョとラニーニャは太平洋の海表面温度がもつ固有振動の両極の状態であり、両者をまとめてエルニーニョ南方振動と呼ぶ。

Ashton *et al.*²⁰⁾は、一斉結実の年はエルニーニョの年とよく一致すると考え、「エルニーニョによってもたらされる晴天時の夜間の放射冷却が稀な低温を引き起こす」と主張した(エルニーニョ仮説)。エルニーニョ仮説では、エルニーニョという大域的長期的スケールの現象に、放射冷却という局所的短期的スケールの現象が重なったときに稀な低温が発生すると考える。エルニーニョが弱ければ地域間の同調性は低く、強ければ同調性は高いだろう。つまり、Ashton *et al.*²⁰⁾は「エルニーニョ→低温」と「低温→一斉開花」の2つの仮説によって一斉開花が起こる仕組みを説明したのである。これをAshton仮説と呼ぶことにする。

3.3 Ashton仮説の検証

安田ら(未発表)は、1996年の一斉開花時に半島マレーシア全域を対象としてフタバガキの結実度調査をおこない、半島マレーシア各地の測候所の気象データと比較した。結実度が高い地域では強い低温があったが、結実度が低い地域では強い低温がなかった。これは低温トリガー仮説の有力な傍証となると考えられる。

次に、1996年を含む過去6回の一斉開花について、一斉開花のトリガーと考えられる低温イベントをエルニーニョ南方振動の動向をしめす南方振動指数(Southern Oscillation Index, SOI)の推移と重ねて示した(図6)。図から、低温イベントはエルニーニョ時に起こらず、むしろラニーニャ時に起きていることは明らかである。Ashton *et*

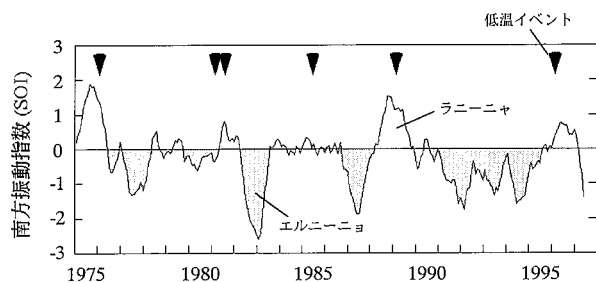


図6 南方振動指数と低温イベント

南方振動指数が負のときはエルニーニョ状態を、正のときはラニーニャ状態を示す。図中に示したすべての低温イベントの約2-3カ月後に一斉開花が起こった^{14)-16), 20)}

al.²⁰⁾が行ったエルニーニョと一斉結実との相関の解析には大きな問題点があった。彼らは年単位のデータを解析に用いたために、トリガー→開花→種子散布の時間差(約7-8カ月)を考慮しえなかったのである。そのため、エルニーニョの発生が低温イベントの後であるにもかかわらず、両者の間に何らかの因果関係があると結論してしまっただけである。

以上をまとめると、Ashton仮説のうち、低温仮説はどうか正しいようだが、エルニーニョ仮説は明らかに間違いであると結論できる。では一体、低温はいかにして起こるのだろうか？

3.4 ラニーニャ仮説

低温イベントはラニーニャ時の1月または7月に起きる(図6)。すでに述べたように、ラニーニャ時には西部太平洋熱帯域で対流活動が活発化し、夏冬ともにモンスーンが強化される。そのため冬季には、平年よりも強いアジアモンスーンがアジア大陸の寒気を東南アジアのより深部にまで運ぶだろう。つまり、1月の低温はアジア大陸に由来するのである。同じ理屈によって、7月の低温はオーストラリア大陸に由来するのではないかと筆者らは考えている。これをラニーニャ仮説と呼ぶことにする。いくつかの未解決の問題は残されているが、この考え方で、ラニーニャ時に一斉開花の引き金となる低温が起こることをうまく説明できる。

4. 一斉開花現象の進化要因

Kelly¹⁹⁾は、一斉開花を説明する進化要因として提案された8つの仮説を検討し、野外データによって支持される仮説は、捕食者飽和仮説と風散布仮説のみであるとの結論に達した。捕食者飽和仮説とは、「一度に大量の種子が生産されると捕食者が食べきれず、種子の被食率が低下する」という仮説である。また、風散布仮説とは、「風媒花では同時に多くの個体が開花することで受粉効率が上がる」という仮説である。しかし、検証に使われた野外データの多くは温帯林から得られたもので、東南アジア島嶼部の一斉開花については定量的なデータが十分でなく、現時点では検証できないとKelly¹⁹⁾は結論した。その後、1996年の一斉開花において精力的な調査が行われ、定量的な観察データが蓄積されたことにより、東南アジアの一斉開花の進化要因にせまる議論が活発に展開されている。

これまで、東南アジア島嶼部の一斉開花現象の進化は、種子捕食という結実期の生物間相互作用に注目した捕食者飽和仮説³²⁾によって説明され

てきた。しかし井上¹⁴⁾は、他の要因によって一斉開花が進化したあとの安定化選択の要因として捕食者飽和が作用する可能性は認めつつも、一斉開花の進化を駆動した要因として送粉共生系という開花期の生物間相互作用を重視し、新たに“送粉仮説”を提出した。

植物が他家受粉を行うためには花芽誘導と開花のタイミングを同種他個体と同調させなくてはならない。熱帯では種多様性が高いため、個々の植物種の密度は極めて低い。最も優占するフタバガキ科の種でも、成熟個体は1haあたり1ないし数本、平均的な密度の種で10haに1本、希少種では100haに1本程度の個体群密度をもつ種も多い³³⁾。送粉者は時間当たりの報酬(蜜や花粉)がある基準を下回ると訪花しなくなる³⁴⁾。それゆえ、低密度の植物では、毎年少数の花を開花するよりも隔年で大量の花を開花するほうが送粉効率が高くなり都合がよい。つまり、動物媒花についても、風媒花と同じ原理が一斉開花の進化要因となりうる。また、送粉者を共有する植物ギルド(同じ資源を似た方法で利用する生物群)内の種間での同調も、植物の個体群密度と関係する。日頃は遠く離れた山地林に生息しているオオミツバチなどの移動能力の高い送粉者を利用する植物ギルドは、低密度の1種が咲くだけでは送粉者を誘引できないが、多くの種が同調して咲くことで全体として送粉者を誘引できる。ただし、これには条件があり、同調的に開花したときに送粉者をめぐる種間競争を緩和するメカニズムが存在する必要がある。同じ送粉ギルドに属する近縁な植物種同士が咲き分ける(図4)ことこそが、この種間競争を緩和するメカニズムであろう。以上が、井上¹⁴⁾の送粉仮説の概略である。

5. 統一的理解への一試論

5.1 フェノロジーの系統的制約

送粉仮説は“一斉開花”を、捕食者飽和仮説は“一斉結実”をそれぞれ説明できるかもしれないが、それらは“開花時期”や“結実時期”を規定しない。送粉者を十分に誘引できるなら、また捕食者を十分に飽和できるなら、いつ開花結実するかは任意なはずだが、実際には一斉開花に参加する多くの植物種の開花期と結実期は通常年のそれらと同じ時期である。これは、3.1節で議論したように、一斉開花が通常年の開花の延長だからである。それゆえ、開花期や結実期は、一斉開花年と通常年で同じ要因によって規定されていると考えられる。

生物地理学および系統学的根拠から、フタバ

ガキは Gondwana 大陸起源の植物であり、アフリカ大陸から分かれたインド亜大陸に乗ってインド洋を北上し、アジア大陸に到達したと考えられている。その後、フタバガキは、インドからアジア大陸の南縁に沿って東・南進し、種分化を繰り返しながら東南アジア熱帯林に広がっていった。すなわち、現在のフタバガキの分布と多様性の中心は熱帯雨林にあるが、その起源は熱帯季節林にある^{20), 35)}。インドからタイにかけての熱帯季節林のフタバガキのフェノロジーは気候の明瞭な季節性に支配されており、ほぼ毎年乾期に開花し、雨期の始まりにあわせて結実する³⁵⁾。熱帯季節林から熱帯雨林への侵入に際して、植物がすでにもっているフェノロジーの枠組みを変えず、細部を調整しながら適応したというのは想像に難くない。このようなフェノロジーの系統的制約は、複数の科にまたがる一斉開花の進化的初期条件として重要である²⁰⁾。

5.2 フェノロジーの進化的調整

花芽誘導、開花、結実、発芽といったフェノロジカルイベントは各々異なる要因によって規定されている (図7)。それらの規定要因からフェノロジーの系統的制約と進化的調整が読みとれる。

(1) 開花期

同所的に種分化が起こる場合を考えると、新しく分化しつつある種は、系統的制約によって祖先種と同じ開花トリガーを共有するが、近縁種との交雑を防ぐために開花期をずらすように進化するだろう。また、異所的に種分化した種が、開花トリガー、開花期、送粉者を同じくする近縁種がすでに存在する群集に侵入する場合には、送粉者をめぐる種間競争を緩和するために開花期をずらすように進化するだろう。図4のような近縁種間の開花のずれと順番、および桑原ほか (私信) がサラワクで観察した「半島マレーシアとの共通種は同じ順番で開花し、サラワクの固有種はその狭間に開花する」という現象は、このようにして説明

できる。つまり、ある種の開花期 (図7の T_1) は、同じ開花トリガー (T_0) をもつというフェノロジーの系統的制約の上で、送粉者を共有する植物ギルド内の種間競争によって進化的に調整を受けた結果であると考えられる。

(2) 結実期と発芽期

Garwood³⁶⁾ はパナマの熱帯季節林の植物157種について結実と発芽のフェノロジーを調べ、群集レベルで結実期はばらつくが発芽期は雨期の始まりに強く集中することを明らかにした。そして、個々の種の発芽期は種子休眠によって調整されており、種子の散布様式が結実フェノロジーを、季節的な降水パターンが発芽フェノロジーを支配していると結論した。この結果は明瞭な雨期と乾期をもつ熱帯季節林で得られたものだが、東南アジアの湿潤熱帯の森林においても基本的には同じことが起こっていると筆者らは考えている。

Ng³⁷⁾ は半島マレーシアに自生する335種の植物の発芽特性を調べ、21%の種が種子散布後1カ月以内に、53%の種が2カ月以内に、77%の種が4カ月以内に発芽することを明らかにした。東南アジアの熱帯雨林においても、熱帯季節林と同様に、短い種子休眠期間を持つ種が高い割合を占めている^{37), 38)}。ことは、東南アジアにおいても季節的な降水パターンが発芽フェノロジーの進化的なフィルターとして働いていることを暗示している。ここで言う季節的な降水パターンとは1年周期のモンスーンの交替である。群集レベルでみると結実期には数カ月間の幅がある (図2と3)。種子休眠性をもたないフタバガキでは結実期と発芽期のラグが小さいために結実期が雨期の始まりの8月に集中する (図4) が、短い種子休眠期間をもつ種では休眠期間分だけ雨期から結実期 (T_2) をずらすことができる。これは、種子散布者をめぐる競争の緩和に役立つだろう。つまり、発芽期 (T_3) は結実期 (T_2) よりも制約が大きく、発芽の適期 (T_3) と種子の休眠期間の長さ (T_2-T_3) との兼ね合いによって結実期 (T_2) が決まっていると考えられる。

5.3 一斉開花はなぜ起こるのか

ここまでくると、「一斉開花はなぜ起こるのか」という問題は、「多くの植物種で花芽誘導のトリガーが約5年周期の低温に設定されているのはなぜか」ということになる。これは花芽誘導期 (T_0) の問題である。この問題にはいくつかの解答が考えられるが、議論の余地はまだ多く残されている。

大量の花と果実をつけるには大量の資源 (光合成産物や栄養塩類など) が必要で、土壤が貧弱な

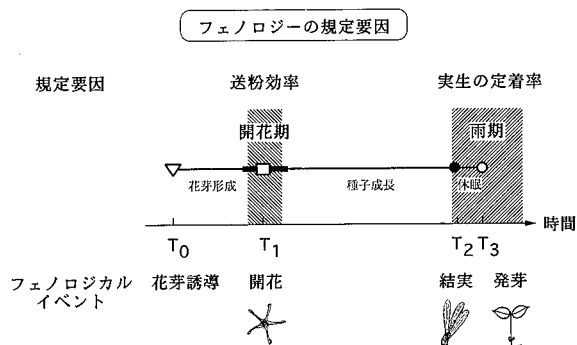


図7 フェノロジーの規程要因
説明は本文参照。

熱帯雨林では植物体内に十分な資源を貯蔵するのに時間がかかる。それゆえ、花芽誘導には、資源の貯蔵に必要な時間よりも長い周期のシグナルを採用すべきで、そのような長周期の“信頼できるシグナル”が、たまたまラニーニャ時の稀な低温であったと考えることができる。

また、先述したように、東南アジア島嶼部では、ラニーニャ時に雲量が増加し、モンスーンが強化されるので降水量が増加する。約5年周期で発生するラニーニャに繁殖期を合わせるのは、脆弱な新しい世代をエルニーニョ時の乾燥にさらすことがない圧倒的に有利な形質である。フタバガキのような熱帯季節林に起源をもつ種は、熱帯季節林の祖先種が1年周期の検出に使っていた低温トリガーの閾値を調節することで、ラニーニャ時の稀な低温の検出に対応したのだろう。

以上をまとめると、花芽誘導期(T_0)と発芽期(T_3)に掛かっている制約は強く、それらのフェノロジーは実質的に固定されている。一方、開花期と結実期に掛かっている制約は比較的弱く、開花と結実のフェノロジーは進化的に変化する可能性が残されている。植物は、それぞれの系統的生態的制約のなかで、フェノロジカルイベント間の長さ、すなわち T_0-T_1 , T_1-T_2 , T_2-T_3 を変化させることで環境に適応してきたのであろう。

6. 地球温暖化と熱帯雨林

これまで、地球温暖化による熱帯地域の気温上昇は中高緯度地域よりも小さく、植生への影響も比較的小さいと予測されてきた³⁹⁾。しかし、我々の仮説の通りアジア大陸が低温供給源であるならば、地球温暖化は、東南アジア島嶼部の熱帯雨林にとって開花シグナル源の弱화를意味している。また、コンピュータシミュレーションを用いた最近の研究によれば、二酸化炭素倍増時には地球の気候はエルニーニョ的な状態になると予測されている⁴⁰⁾。エルニーニョ時には一斉開花はまったく起きない(図6)ので、この変化は開花シグナルの発生機構の消失を意味している。すなわち、地球温暖化は、東南アジア熱帯雨林の植物の健全な繁殖を妨げ、それらの植物と共生関係にある無数の生物種のなだれの絶滅と生物多様性の大量消失を招くかもしれない。

謝 辞

本稿をまとめるにあたり、以下の方々から有益な助言を賜った。ここに記し感謝の意を表す。東京大学の松本淳助教授、東京都立大学の可知直毅助教授、大阪市立大学の神崎護講師、森林総合研究所の藤間剛博士、東京大学の加賀谷隆助手、

北海道大学大学院の福井晶子氏、ならびに九州大学大学院の久保拓弥氏(現在、北海道大学大学院学術振興会特別研究員)。また、エルニーニョ南方振動のデータは気象庁から提供された。本研究は、環境庁地球環境総合推進費による熱帯林プロジェクトの一環として行われた。

文 献

- 1) Medway, L. (1972) Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4, 117-146.
- 2) 山田勇 (1991) 東南アジアの熱帯多雨林世界. 創文社.
- 3) Yumoto, T., T. Inoue and A. A. Hamid (1996) Monitoring and inventorying system in canopy biology program in Sarawak, Malaysia. In Turner, I. M., C. H. Diong, S. S. L. Lim, and P. K. L. Ng (eds.), *Biodiversity and the Dynamics of Ecosystem*. DIWPA Series Vol. 1, The International Network for DIVERSITAS in Western Pacific and Asia (DIWPA), Otsu, Japan, 203-215.
- 4) Whitmore, T. C. (1984) *Tropical Rain Forests of the Far East* (2nd ed.). Oxford University Press.
- 5) Whitmore, T. C. (1990) *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press.
- 6) 村上多喜雄 (1986) モンスーン-季節をもたらす風と雨-。東京堂出版。
- 7) Dale, W. L. (1959) The rainfall of Malaya. I. *J. Trop. Geogr.*, 13, 23-37.
- 8) Dale, W. L. (1963) Surface temperature in Malaya. *J. Trop. Geogr.*, 17, 57-71.
- 9) Webster, P. J. (1987) The elementary monsoon. In J. S. Fein and P. L. Stephens (eds.), *Monsoons*. John Wiley & Sons, 3-32.
- 10) Foxworthy, F. W. (1932) *Dipterocarpaceae of the Malay Peninsula*. Malayan Forest Record No. 10, Singapore.
- 11) Burgess, P. F. (1972) Studies on the regeneration of the hill forests of the Malay Peninsula. *Malay. Forester*, 35, 103-123.
- 12) Ng, F. S. P. (1977) Gregarious flowering of dipterocarps in Kepong, 1976. *Malay. Forester*, 40, 126-137.
- 13) Yap, S. K. and H. T. Chan (1990) Phenological behaviour of some *Shorea* species in Peninsular Malaysia. In K. S. Bawa and M.

- Hadley (eds.), Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. UNESCO and The Parthenon Publishing Group, 21-34.
- 14) 井上民二 (1997) 植物の繁殖フェノロジーと送粉共生 - 熱帯林における研究から - . 森林科学, 20, 14-23.
 - 15) 北山兼弘・相場慎一郎・木村一也・菊沢喜八郎 (1996) 一斉開花年におけるキナバル山丘陵・山地林のリター動態. Tropics, 7, 309-317.
 - 16) LaFrankie, J. V. and H. T. Chan (1991) Confirmation of sequential flowering in *Shorea* (Dipterocarpaceae). Biotropica, 23, 200-203.
 - 17) 湯本貴和 (1997) 熱帯雨林の季節が創り出す生物多様性. 公開シンポジウム「多様性のサイエンス」- 遺伝子・生態・分化 - 講演要旨集, 地球環境攪乱下における生物多様性の保全及び生命情報の維持管理に関する総合的基礎研究, 東京.
 - 18) Appanah, S. (1985) General flowering in the climax rain forest of south east Asia. J. Trop. Ecol., 1, 225-240.
 - 19) Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. Trends in Ecology and Evolution, 9 (12), 456-470.
 - 20) Ashton, P. S., T. J. Givnish and S. Appanah (1988) Staggered flowering in the Dipterocarpaceae, new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. Am. Nat., 132, 44-66.
 - 21) Sasaki, S., C. H. Tan and A. R. Zulfatah (1979) Some observations of unusual flowering and fruiting of dipterocarps. Malay. Forester, 42, 38-65.
 - 22) Chan, H. T. and S. Appanah (1980) Reproductive biology of some Malaysian dipterocarps. I. Flowering biology. Malay. Forester, 43, 132-143.
 - 23) Chan, H. T. (1980) Reproductive biology of some Malaysian dipterocarps. II. Fruiting biology and seedling studies. Malay. Forester, 43, 438-451.
 - 24) Tang H. T. and C. Tamari (1973) Seed description and storage tests of some dipterocarps. Malay. Forester, 36, 38-53.
 - 25) Sasaki, S. (1980) Storage and germination of dipterocarp seeds. Malay. Forester, 43, 290-308.
 - 26) Yap, S. K. (1981) Collection, germination and storage of Dipterocarp seeds. Malay. Forester, 44, 281-300.
 - 27) Inoue, T. and K. Nakamura (1990) Physical and biological background for insect studies in Sumatra. In S. F. Sakagami, R. Ohgushi, and D. W. Roubik (eds.), Natural history of social wasps and bees in equatorial Sumatra, Hokkaido University Press, Sapporo.
 - 28) Inoue, T., K. Nakamura, S. Salmah, and I. Abbas (1993) Population dynamics of animals in unpredictably-changing tropical environments. J. Biosci. 18, 425-455.
 - 29) Cheang, B. -K. (1987) Short- and long-range monsoon prediction in Southeast Asia. In J. S. Fein and P. L. Stephens (eds.), Monsoons. John Wiley & Sons, 579-606.
 - 30) Philander, S. G. (1990) El Niño, La Niña, and the Southern Oscillation. Academic Press.
 - 31) Ropelewski, C. F. and M. S. Halpert (1987) Global and regional scale precipitation patterns associated with the El Niño/Southern Oscillation. Mon. Weath. Rev., 115, 1606-1626.
 - 32) Janzen, D. H. (1974) Tropical blackwater rivers, animals, and fruiting by the Dipterocarpaceae. Biotropica, 6, 69-103.
 - 33) Manokaran, N., J. V. LaFrankie, K. M. Kochummen, E. S. Quah, J. E. Klahn, P. S. Ashton, and S. P. Hubbell (1992) Stand Table and Distribution of Species in the Fifty Hectare Research Plot at Pasoh Forest Reserve. Forest Research Institute Malaysia, Kuala Lumpur.
 - 34) 井上民二・加藤真 (1993) 花に引き寄せられる動物. 平凡社.
 - 35) Ashton, P. S. (1982) Dipterocarpaceae. Flora Malesiana, Ser. I., 9, 237-552.
 - 36) Garwood, N. C. (1983) Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama, A community study. Ecol. Monogr. 53, 159-181.
 - 37) Ng, F. S. P. (1980) Germination ecology of Malaysian woody plants. Malay. Forester, 43, 406-437.
 - 38) Kanzaki, M., S. K. Yap, K. Kimura, Y. Okauchi, and T. Yamakura (1997) Survival and germination of buried seeds of non-dipterocarp species in a tropical rain forest, Pasoh, West Malaysia. Tropics, 7, 9-20.

- 39) IPCC (1996) Climate change 1995. Impacts, adaptations and mitigation of climate change, scientific-technical analyses. Cambridge University Press.
- 40) Meehl, G. A. and W. M. Washington (1996) El Niño-like climate change in a model with increased atmospheric CO₂ concentrations. Nature, 382, 56-60.