

平成 22 年 1 月 8 日現在

研究種目：基盤研究（B）  
 研究期間：2005-2008  
 課題番号：18380098  
 研究課題名（和文） フルレンジ・スケーリングにおける根を含む樹木個体呼吸の一般化  
 研究課題名（英文） Metabolic scaling of whole-trees including roots from seedlings to giant trees  
 研究代表者  
 森 茂太 (MORI SHIGETA)  
 独立行政法人森林総合研究所・植物生態研究領域・チーム長  
 研究者番号：60353885

研究成果の概要：本研究課題では、従来測定不可能と考えられていた発芽直後の実生から直径 1 m の巨木まで連続的な個体サイズで「根を含む全樹木個体の呼吸」を実測する方法を開発した。材料には、赤道～北極圏の森林植物帯の 64 種個体数 271 個体の実生から胸高さ直径 1 m の巨木まで個体重量幅約 10 億倍の個体の呼吸を実測した。その結果、小さな個体では個体呼吸はほぼ重量に比例で両対数軸上の傾き 1、大きな個体では重量あたりの呼吸は小さく、傾きはほぼ 3/4 であった。従来長期間用いられてきた単純べき関数式と比較した結果、これら 1 と 3/4 の異なる傾きの 2 本の単純べき乗式を漸近線に持つ、上に凸型の混合べき関数がより良いモデルであることを統計的に示すことができた。本研究では、West, Brown, Enquist (以降 WBE モデルとする) (Science, 1997) がフラクタル関数によるネットモデルで提案する傾き 3/4 の単純べき乗式、と Reich (Nature, 2006) が提案する傾き 1 の単純べき関数、これら 2 つの主要な研究成果を結合させる実測値を得た。両者が Nature 誌上で議論してきたことに対して、本研究では「実測値」から生物学的に合理的な新モデルを提案することができた。この式は個体発生の学的に実生から巨木まで個体呼吸の制御要因が変化することを示す。すなわち、小さな個体では傾きがほぼ 1 であり、個体呼吸は重量比例で、生物化学的な反応が主に個体呼吸を制御した。大きな樹木では傾きは WBE モデルの 3/4 であり、樹木内のネットワークが主に個体呼吸を制御する。これら両制御機構が引き合い、同時に共存することを示すモデルである。以上、世界初の幅の広い多種類の根を含む樹木個体呼吸の実測から、生物学的合理性の高い新しい「個体呼吸法則」を提案した。成果はアメリカ科学アカデミー紀要 (PNAS(2010)) に印刷中である。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
2007 年度	2,700,000	810,000	3,510,000
2008 年度	2,600,000	780,000	3,380,000
年度			
年度			
総計	8,800,000	2,640,000	1,1440,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：林学・林学森林工学

キーワード：個体呼吸、根系呼吸、metabolic scaling

## 1. 研究開始当初の背景

生物個体呼吸は「成長と生命維持のためのエネルギー」を表す。「個体呼吸  $R$ —個体の重さ  $W$  関係」は生物界の基本法則「メタボリック・スケーリング研究」であり生物資源管理など多岐にわたり応用価値の高い最重要科学命題でもある。上記関係は単純べき関数で示されるアロメトリー式「 $R=aW^b$ 」を用いて1世紀に渡り激しく議論されてきた。現在、WBEモデル「 $b=3/4$ 説」(Science, 1997)が有力である。しかし、実測の少ない数学モデルを中心に一般化することに多くの非難があり、賛否両論の激論が継続している。アメリカ、イギリス生態学会誌など主要ジャーナルでも特集が組まれたことがあり環境問題を背景にますます重要な研究課題となってきた。

これに対して、ミネソタ大学の PB Reich (Nature, 2006)は樹木の一部の呼吸測定から「 $b=1$ 」を推定し、これに対して  $3/4$  説を主張するアリゾナ大 Enquist, サンタフェ研究所の West 達は激しく反論した (Nature, 2007)。しかし、彼らは個体全体の呼吸を測定せず「数理モデル」や「推定」で研究を進めており、推定には多くの仮定がおかれている。また、多くの研究を元にしたデータベースも利用しており、測定方法の検討は十分とは言えない。多数の生物、幅の広い大きさの生き物を材料にした「植物個体呼吸実測」が無いことが「論争泥沼化」の最大要因と我々は考えた。

## 2. 研究の目的

発芽直後高さ1~2cmの樹木実生は数mgであるが、数百年後に約10億倍の樹高数十mで数ton程度の最大サイズまで成長し、個体呼吸は個体サイズに関係して変化する。その関係に、古くから多くの論争はあるが、最小~最大サイズの連続した広い幅で個体呼吸を直

接測定した例は無い。本研究では、連続した最小~最大サイズの樹木地上部全体を個体サイズに合わせて独自に開発した様々な大きさの装置に入れ、個体呼吸を直接測定した。また、根全体も掘り出し呼吸を測定し、掘り出しによる影響も評価する。可能な限り多くの樹種を測定対象に、最小~最大個体サイズ幅で「樹木個体呼吸(根を含む)と個体サイズの関係」を解明するとともに、個体呼吸の生物・物理学的な制御要因も同時に明らかにすることを目的とした。

## 3. 研究の方法

樹木の個体呼吸を測定する方法の開発から行った。主に2つの方法を用いた。しかし、全ての方法に統一した基本原理(閉鎖システム)を用い、個体呼吸の算出方法も統一した。これにより、測定方法が異なることで個体呼吸の測定値に影響を与えることをさけることが出来た。このことは正確な個体呼吸測定につながった。(1)非破壊的方法:立木をそのまま外部からの光を遮断した暗チャンバーに入れた。一部の測定では内部の温度を制御する方法を用いた。これにより、個体呼吸の温度依存性を確認した。日射の少ない場合は温度制御装置の無い方法も用いた。測定時間が短いため内部の温度が変動する前に個体呼吸を測定できた。(2)破壊的方法:上記方法1個体の測定に多くの時間がかかるため、大半の個体は切断した材料を用いた。個体レベルで切断の影響を17個体で調べたが影響は全く見られなかった。これは切断後から測定終了まで時間が短く、切断箇所を最小限に留めたことも一因であろう。根は素早く出来るだけ傷害を与えない方法で掘り出した。大型個体は重機をもちいた。これより200個体の根の呼吸を測定することができた。実生から巨

木まで全てのサイズにわたり個体呼吸を測定するために、20種類以上のサイズのチャンバーを用いた。大きな個体は根元周囲が4m、胸高直径が1mにも達した。この巨木全体を全てチャンバーに入れて個体呼吸を測定した。また、チャンバーは自作したが、作成に用いた材料はすべてCO<sub>2</sub>バリア性能を確認した上でチャンバーを作成し、作成後にリークテストを行ってチャンバー性能は確認した。チャンバーサイズ、内部に入れるサンプルの形状に応じて内部の空気を攪拌する各種性能のファンを用意して内部でCO<sub>2</sub>が不均質に上昇しないように留意した。



図-1 DBH 1 mの巨木の個体呼吸測定 この個体は数回に分けて測定した。枝、根、葉のすべてをチャンバーに入れて測定した。測定終了時に、切断直後の呼吸と比較して変化を調べたが、切断の影響は無かった。チャンバー作成に利用した資材はすべてCO<sub>2</sub>バリア性能を確認して、完成したチャンバーのリークテストも行った。手間に3つあるのがダクトのある空気攪拌ファン。

#### 4. 研究成果

(1) 測定方法の開発：実生から巨木まで、根を含む樹木個体呼吸を比較的短時間で効率よく正確に評価する測定方法を開発した。切断による傷害の影響は、全く見られなかった。これは、本方法の様に切断を最小限にし、測定までに間に材料が乾燥したりしないように

一時的に冷暗所に保管することで解決された。(2) 個体呼吸：まず、測定した個体呼吸を従来の単純べき関数で近似して、従来の主要なべき関数と比較検討を行った。その結果、「 $R = aW^b$ 」において、地上部は  $b = 0.849 \pm 0.025$  個体全体では  $0.839 \pm 0.020$  となり、Reich (Nature, 2006)の傾き1とWBEモデルによる3/4ともに本研究の値と有意差があった。

データの傾向を詳細に見ると両対数軸上で全体として上に凸の傾向が見られるため、上式のような単純べき関数の傾きと有意な差が生じたのであろう。このため、単純べき関数に代わる混合べき関数でモデル化を試みた。本式と二次関数、上記単純べき関数の3つでAICを用いて最適モデル選択を行った結果、下記混合べき関数が選択された。

$$1/R = 1/(AW^m) + 1/(BW^n) \quad (m > n)$$

2本の漸近線は以下の式で与えられる

$$R_1 = AW^m \quad \text{なぜなら } 1/(AW^m) \gg 1/(BW^n)$$

$$R_2 = BW^n \quad \text{なぜなら } 1/(AW^m) \ll 1/(BW^n)$$

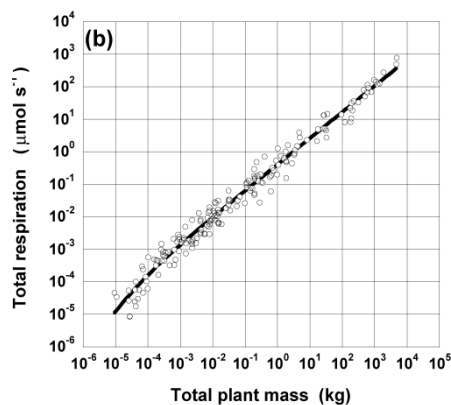


図-2 個体呼吸と個体重量の関係 実線は混合べき関数によるモデル。

この式の傾きSは下式で求められる。

$$S = d \ln R / d \ln W$$

$$= m [R_2 / (R_1 + R_2)] + n [R_1 / (R_1 + R_2)]$$

$W$ が大きくなると $[R_1 / (R_1 + R_2)]$ と $[R_2 / (R_1 + R_2)]$ はそれぞれ0から1、1から0に動く、逆に $W$ が小さくなるとこの逆の動きになる。すなわち、2本の漸近線の傾き $m - n$ が相互に関係しながら変化する。この式は個体発生的に実生から巨木まで個体呼吸スケーリングの制御要因が変化することを示しており、極端に小さな個体では生物化学的な反応が主に個体呼吸スケーリングを制御する。これはPB Reich (Nature2006)が提案する重量比例の呼吸スケーリングである。こうした小型植物での呼吸制御要因は、やや複雑で微生物や実生が発生する土壌要因など多岐にわたると考えられた。一方、極端に大きな樹木では樹木内のネットワークが主に個体呼吸スケーリングを制御し、これはフラクタル関数による傾き3/4のWBEモデルである。

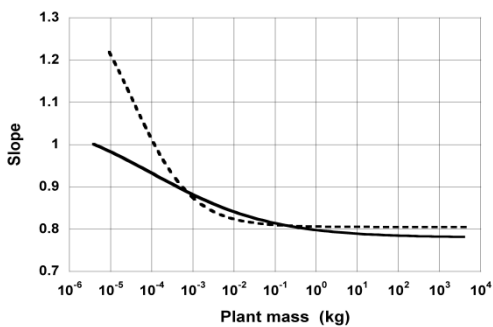


図-3 混合べき関数の傾きと個体重量との関係 破線は個体全体、実線は地上部を示す。個体が大きくなると傾き3/4 (=0.75)に近くなり、小さくなると1前後となった。

通常は両者が引き合いながら制御されると考えるのが自然であり、両者は同時に共存する制御機構であるため、1世紀にわたりこうした傾向を見つけることできなかったのだら

う。さらに、本研究では従来のデータベースを利用することなく、測定方法を設計し、問題点を確認しつつ、正確な測定を行った。このことが両対数軸上での微妙な関係を発見の基礎となったのだろう。従来のデータベースの大半はクランプオン・タイプの葉を挟む小型チャンバー測定機器を用いており、この機器は光合成測定に特化しており光合成よりも低い呼吸測定には不向きであることが多数の論文でも指摘されている。また、樹液に溶けたCO<sub>2</sub>が樹木体内で移動するため、樹木の一部から樹木個体全体の呼吸推定を行うことは非常に困難であると考えた。このように、多くの論文で使われるデータベースを元にモデル化することには慎重を要する。

以上のように広い多種類の根を含む樹木個体呼吸の正確な実測から、生物学的合理性の高い「新しい個体呼吸法則」を提案した。今後、資源管理、成長解析、生態系二酸化炭素収支モデル、社会科学モデルなど多様な分野の数理モデルを制約する重要な法則となるだろう。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 7 件)

- ① S. Mori, R. Suwa, K. Yamaji, A. Ishida, S. G. Prokushkin, O. V. Masyagina, R. A. TM Hoque, A. Hagihara, A. Osawa, T. Nishizono, T. Ueda, M. Kinjo, T. Miyagi, T. Kajimoto, T. Koike, Y. Matsuura, T. Toma, O. A. Zyryanova, A. P. Abaimov, Y. Awaya, M. G. Araki, T. Kawasaki, Y. Chiba, M. Umari. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. Proceeding of Natural Academy of Sciences of United State of America (PNAS) (2010) (in press) 査読あり
- ② Rafiqul A. T. M. Hoque, Rempei Suwa, Shigeta Mori Akio Hagihara Comparison of the size dependence of aboveground respiration between *Kandelia obovata* and *Bruguiera*

- gymnorrhiza* on Okinawa Island, Japan. Mangrove and wetland ecosystems 6 (2010) (in press) 査読あり
- ③ 橋本良二・白旗学・森茂太・伊藤京平 (2008) 立木の幹木部組織試料の呼吸測定. 岩手大学演習林報告 39:27-35. 査読あり
- ④ K. Yamaji, S. Mori, M. Akiyama (2007) The antifungal compound totarol of *Thujaopsis dorabrata* var. *hondai* seeds selects fungi seedlings root surfaces. Journal of Chemical Ecology 12: 2254-2265. 査読あり
- ⑤ K. Yamaji, S. Mori (2006) Soil cover influences the germination of *Thujaopsis dolabrata* var. *hondai* Journal of Forest Research 11(6) 467-470. 査読あり
- ⑥ O. V. Masuyagina, S. Prokushikin, S. Mori, K. Takagi, M. Nomura, A. Avaimov (2006) CO<sub>2</sub> emission of the non-tree vegetation cover in Larch stands in the central Siberia, Russia Eurasian Journal of Forest Research 9: 17-28. 査読あり
- ⑦ T. Masaki, S. Mori, T. Kajimoto, G. Hituma, S. Sawata, M. Mori, K. Osumi, S. Sakurai, T. Seki (2006) Long-term growth analyses of Japanese Cedar trees in a plantation. Journal of Forest Research 11:217-225. 査読あり
- [学会発表] (計 13 件)
- ① 森茂太. (2009) 樹木個体の根呼吸のスケーリング第 120 回日本森林学会大会学術講演集, 120, p. 251
- ② 森茂太. (2009) 新しい樹木個体呼吸のスケーリング第 56 回日本生態学会講演要旨, 56, p. 228
- ③ 原和良, 山路恵子(筑波大), 森茂太, 小林勝一郎. (2009) 青森県北津軽郡におけるヒバ実生の生長に関与する内生菌の影響. 第 56 回日本生態学会講演要旨. 56, p. 383
- ④ Hoque, A. T. M. R., Sharma, S., Suwa, R., Mori, S. and Hagihara, A. (2009) Seasonal change in the size-dependence of the aboveground respiration of mangrove trees *Kandelia obovata*. 第 56 回日本生態学会講演要旨, 56, p. 228.
- ⑤ Hoque, A. T. M. R., Sharma, S., Suwa, R., Mori, S. and Hagihara, A. (2009) Comparison of the size dependence of aboveground respiration between *Kandelia obovata* and *Bruguiera gymnorrhiza* on Okinawa Island, Japan. FORTROP II International Conference on March 14th, 2009, p. 15.
- ⑥ Hoque, A. T. M. R., Sharma, S., Suwa, R., Mori, S. and Hagihara, A. (2009) Size-dependence of the respiration of *Kandelia obovata* trees at Manko Wetland. Annual Meeting of The 21st Century COE Program University of the Ryukyus, p. 12
- ⑦ 森茂太, 山路恵子, 諏訪錬平, A. T. M. Rafiqul, 萩原秋男, S. G. Prokushkin, O. V. Masuyagina, O. A. Zyranova, A. P. Abaimov, 上田龍四郎, 宮城健, 金城勝, 石田厚, 西園朋広, 梶本卓也, 千葉幸仁, 松浦陽次郎, 藤間剛, 荒木眞岳, 川崎達郎, 小池孝良, Marjnah Umari. (2008) 逆数式による樹木個体呼吸と重量の一般化. 日本生態学会 55 回. P. 189.
- ⑧ 白旗学・原和良・橋本良二・森茂太. (2007) 林地で使用可能な樹木細根サンプリングシステムと測定例. 東北森林科学会 12 回 (2007, 8. 山形大学農学部)
- ⑨ 星野大介・粟谷善雄・西園朋広・齊藤武史・安田幸夫・森茂太・千葉幸弘. (2007) 安比ブナ二次林における純一次生産量の 8 年間の変化. 東北森林科学会 12 回. (2007, 8. 山形大学農学部)
- ⑩ 森茂太. (2008) 逆数式による個体呼吸の新たなスケーリング. 東北森林科学会 12 回. (2007, 8. 山形大学農学部)

- ⑪ 宇治橋龍一、足立忠晴、飯嶋尊和、山路恵子、森茂太、荒木雅子. (2007) ヒバ実生の根の強度と形態に及ぼす土壌の影響. 日本機械学会 M&M2007 材料力学カンファレンス CD-ROM 論文集 No. 07-3,
- ⑫ 山路恵子・森茂太(2007) 覆土がもたらすヒバ種子発芽への影響. 日本森林学会. 118 回. P.130
- ⑬ 森茂太 (2007) 樹木個体全体の根系呼吸測定から得たユニバーサル・スケールング. 根研究会 26 回. (2007、九州農業研究センター久留米拠点)

[図書] (計 2 件)

- ① S. MORI, S.G. PROKUSHKIN, O.V. MASYAGINA, T. UEDA, A.OSAWA, and T. KAJIMOTO. Permafrost ecosystems: Siberian Larch Forest. (Springer-Verlag) 15 Respiration of Larch trees (2010) (in press)  
査読あり.
- ② T. Koike, S. Mori, O.A. Zyryanova, T. Kajimoto, Y. Matsuura, and A.P. Abaimov. Permafrost ecosystems: Siberian Larch Forest. (Springer-Verlag) 14 Photosynthesis of Larch Trees (2010) (in press)  
査読あり.

## 6. 研究組織

### (1)研究代表者

森 茂太 (MORI SHIGETA)  
独立行政法人森林総合研究所・植物生態研究領域・チーム長  
研究者番号：60353885

### (2)研究分担者

萩原 秋男 (HAGIHARA AKIO)  
琉球大学・理学部・教授  
研究者番号：90126889

山路恵子 (YAMAJI KEIKO)  
筑波大学・生命科学環境科・講師  
研究者番号：00420076

(3)連携研究者