

令和 5 年 6 月 12 日現在

機関番号：14301

研究種目：挑戦的研究(萌芽)

研究期間：2020～2022

課題番号：20K21332

研究課題名(和文) 広葉樹の樹冠の進化生態学：高い光競争力は森林生産を犠牲にしているのか？

研究課題名(英文) Evolutionary ecological study on tree crowns of broad-leaved trees: light competition and forest production

研究代表者

小野田 雄介 (Onoda, Yusuke)

京都大学・農学研究科・准教授

研究者番号：70578864

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、樹木の材強度・樹冠の形状・光獲得・光利用の関係性を明らかにし、広葉樹の樹冠形状が競争と森林生産に及ぼす影響を包括的に明らかにすることを目的とした。材強度と樹形に関する15種の比較研究により、広葉樹は、材密度が高くても、横枝伸長に必要なバイオマス量を変えずに、より安全に伸ばせることが可能であり、それにより、広い樹冠を達成していることが示唆された。樹形の遺伝的変異を介した競争と成長を評価するために、樹形の異なる8系統のクリを使った栽培実験を行った。横枝が多い系統ほど、低密度では成長が良く、高密度では成長が悪いことを予想し、予想と反しない結果が得られた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

樹種によって、どうして樹形が異なるのかという、一般的な問いに対して、力学的かつ進化学的な視点から答えを見出した。また樹形が光競争を通して、個体生産と林分生産にどのような影響を及ぼすかを検討した。この研究が進むことにより、林分生産を向上させる樹形をもつ遺伝型の選抜など、林業への貢献が期待される。

研究成果の概要(英文)：The purpose of this study is to clarify the impact of crown shape on competition and forest production in broad-leaved trees through deep understanding of relationships between tree strength, crown shape, light acquisition, and light utilization. A comparative study on wood mechanics and tree shape of 15 species showed that broad-leaved trees can be extended the lateral branches more safely without changing the amount of biomass, even with high wood mass for a given volume. To evaluate the competition and growth mediated by genetic variation in tree morphology, we conducted cultivation experiments using eight chestnut strains with different tree morphologies. Our hypothesis that genotypes with more branches would grow better at low densities and worse at high densities was weakly supported. A new experimental site was established for long-term observation in the Kamigamo Experimental Station.

研究分野：森林科学

キーワード：樹形 光競争 個体成長 林分成長 力学

### 1. 研究開始当初の背景

広葉樹は、白亜紀以降、針葉樹を置き換えるように、温帯や熱帯の森林の主要植生になった。針葉樹の材の大部分が仮道管から構成されるのに対し、広葉樹の材は導管と繊維が明瞭に分化し、効率的な水輸送と頑丈な材を両立している。効率的な水輸送により、広葉樹の葉面積あたりの光合成能力は、針葉樹よりも一般的に高い。また高い材強度により、広葉樹は、針葉樹よりも幅広い樹冠構造がもてるようになり、光競争で優位に立ったと考えられる。つまり材の組織の分化により、広葉樹は、高い葉の光合成と、高い光競争力を獲得し、現在の主要樹種になったと考えられる。それにも関わらず、成熟林の現存量や成長速度を比較すると、同じ気候帯では、広葉樹林は針葉樹林と比べて、同レベルか、低いことが多い (Bond 1991 など)。このパラドクスの原因は解明されていない。

私は、このパラドクスの原因が、コモنزの悲劇、つまり広葉樹の利己的な樹冠構造にあると考えている。広葉樹も針葉樹も成熟林では光合成有効放射 (以後、単に日射と呼ぶ) の9割ほどを吸収するが、樹冠上部では日射が強く、葉の光合成速度は飽和する。樹冠上部で、日射を一気に吸収してしまう広葉樹は、他個体を遮光することはできるが、強すぎる日射を有効に使えないため、日射あたりの生産量 (日射利用効率) は低い。一方で、針葉樹は円錐型の樹冠をしており、日射を樹冠内に分散させて吸収できるため日射利用効率が高いと考えられる (図1)。つまり、広葉樹は光を先取りするという「利己的な振る舞い」のために、光競争には強いが、森林レベルでの生産性を犠牲にしていると考えられる。

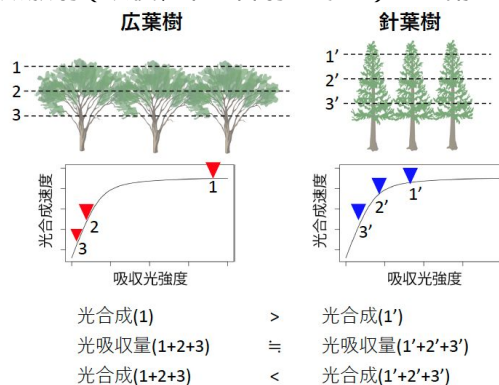


図1 広葉樹と針葉樹の樹冠構造と光利用の仮説  
最大光合成速度は広葉樹のほうが高いが、森林の光吸収量は同程度で、森林全体の生産は広葉樹のほうが低いことが多い。

広葉樹が利己的な振る舞いにより、森林レベルの生産を下げているのならば、その振る舞いを是正すれば、広葉樹林の生産を増加させる余地があるはずである。同様の事例は、イネなどの作物の品種改良でも見られ、高収量品種のイネは、野生型のイネに比べ、葉がより垂直で、高密度に植えても隣接個体をあまり遮光せず、土地面積あたりの生産が高い (Anten & Vermeuren 2016)。広葉樹の中でも、樹形には大きな多様性がみられ、樹冠が細長いものから幅広いものまで様々である。樹冠が細長い遺伝型は、利己的な振る舞いが小さいと考えられ、単独栽培では成長が劣るかもしれないが、密植栽培では他個体との干渉が少なく、集団としての成長が良い可能性がある。

### 2. 研究の目的

#### 課題 1

広葉樹の幅広い樹冠を可能にさせる力学バランスについて、材の力学や横枝アロメトリーから明らかにする。

#### 課題 2

樹形に大きな変異のあるクリの複数の系統を用いて、単独栽培と密植栽培を行い、他個体との競争があるかどうかによって、系統間の生産力のランクに違いがあるかどうかを検証する。

### 3. 研究の方法

#### 課題 1

調査は京都大学フィールド教育科学研究センター上賀茂試験地と芦生研究林で行った。対象樹種は、常緑針葉樹5種(アカマツ、スギ、ヒノキ、モミ、ツガ)、落葉広葉樹5種(コナラ、ウワミズザクラ、イロハモミジ、オオバアサガラ、オニグルミ)、常緑広葉樹5種である(アラカシ、サカキ、ソヨゴ、シイ、クロバイ)。横枝の力学バランスを研究するため、調査対象にする横枝の条件として、(1)地面に対する角度が45°未満(極角角度が小さいものを選んだ。)(2)長さ2m以上、(3)直径3.5cm以下、(4)主幹と横枝が明瞭に区別できる、という4つの条件を満たすものを、各種5個体選んだ。横枝の基部に、ひずみゲージを瞬間接着剤により貼り付け、動ひずみロガーにより10Hzで計測をおこなった。ゲージから30cmと60cmの位置に既知の重量のおもり(1kg前後)をぶら下げ、ひずみの値をよみとり、枝のヤング率を推定した。また先端から、30cm刻みで、順次枝を切断し、ひずみの変化量をよみとった。各枝のセグメントは、重量と太さ、重心を測定した。各枝は、葉と枝に分離し、葉はビニール袋に入れ、枝の一部とともに持ち帰った。葉と枝のサブサンプルについて、乾燥重量や材密度を計測した。曲げ強さは、3点曲げ試験で測定した。また安全率は、曲げ強度を実際の応力で割ることで求めた。

#### 課題 2

R2 年度に林木育種センター関西育種場とクリの共同研究の覚書を交わし、クリの穂木と種子の提供を受けた。種苗会社からクリの台木 800 株を購入し、8,000L の培養土を用いて、ポットに植え付け、R3 年 4-5 月に関西育種場から提供を受けた 8 系統の穂木を、台木に接木した。接木成功率は約 70%であり、失敗した個体は、台木を切り詰めて、再度接木を行ったことにより、最終的には 90%ほどの成功率になった(各系統 100 株)。これらの苗は、十分な光、栄養、水のもと、1 年間、養苗した。R5 年 2 月に、10L ポットから 18L ポットに移植したが、その移植の影響により、約半数の苗で新芽が枯れる現象が生じた。残った約 400 株で、競争実験を組み直した。それぞれの系統ごとに、高密度区 (4 x 4 に配置、個体間距離 30cm)、低密度区 (2 x 2 に配置、個体間距離 90cm) を設置し、4 月から 12 月にかけて、毎月、樹高と茎の太さを計測し、各系統ごとにどのような成長をするかを追跡した。

#### 4. 研究成果

##### 課題 1

材密度やヤング率は、針葉樹 < 落葉広葉樹 < 常緑広葉樹の順で高くなった。種間では、単位長さあたりの枝の太さとヤング率はトレードオフの関係にあった。また、ヤング率が高い種は、細い枝で十分な安全率を達成でき、ヤング率が低い種は、枝を太くすることによって同等の安全率を達成した。ただし、高い材密度をもつ種の方が安全率が高い傾向があった。また横枝の伸長コストは、高い材密度をもつ種のほうが低いか同等であった。これらの結果から、広葉樹は針葉樹に比べ枝を細くでき、横枝の伸長コストが低く、力学的にも余裕があると考えられ、形状的に自由度の高い樹冠をもつことができることが示唆された。

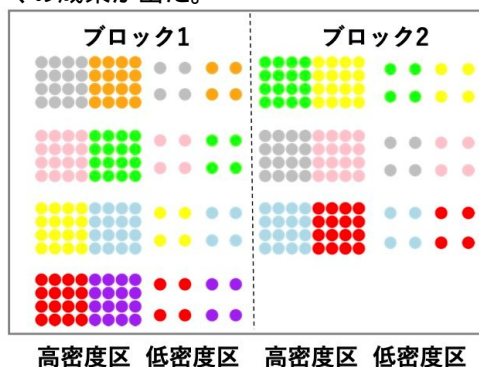
##### 課題 2

分枝パターンには接木苗 1 年目から系統の違いが確認され、親木の樹形とも相関があった。つまり接木 1 年苗からも、ある程度、親木の樹形が予測可能であり、樹形の早期選抜の可能性を示した。2 年目高密度植栽ではどの系統樹高が顕著に促進された。高密度植栽で幹直径成長が抑制されることを想定していたが、あまり顕著ではなかった(ポット効果)。高さ/幹太さ比は植栽密度によって大きく変化し、遺伝的な違いはそれほど大きくない。一方で、主軸優勢度や樹高あたりの横枝の総延長は、植栽密度によらず遺伝子型の違いが見られた。どの植栽密度でも、主軸優勢度が高い遺伝子型ほど、幹の直径成長は良い傾向があった。同じ遺伝子型内では、低密度ほど、横枝を伸ばし、成長が良くなる傾向があった。一方で異なる遺伝子型間では、横枝をよく伸ばす遺伝子型ほど、高密度では成長が良くないが、低密度では同程度かむしろ成長が良い傾向が見られた。「横枝を伸ばす遺伝子型ほど、低密度での成長は良いが、高密度での成長は劣る」という仮説と矛盾しない結果は得られたが、強く支持するものではなかった。これら 8 系統のクリは、より長期の試験に供するために、上賀茂試験地の露地に移植し、今後も継続的に観察を行う予定である。

その他、本申請研究に関連する研究にも多くの成果が出た。



2022年3月におけるポット配置



高密度区 (エッジ効果を抑えるため外周を覆った)

低密度区

#### 京都大学北白川試験地で行ったクリの密度試験の様子

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 3件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Matsuo Tomonari, Hiura Tsutomu, Onoda Yusuke	4. 巻 33
2. 論文標題 Vertical and horizontal light heterogeneity along gradients of secondary succession in cool and warm temperate forests	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Vegetation Science	6. 最初と最後の頁 e13135
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jvs.13135	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Ye Yunhan, Kitayama Kanehiro, Onoda Yusuke	4. 巻 234
2. 論文標題 A cost-benefit analysis of leaf carbon economy with consideration of seasonal changes in leaf traits for sympatric deciduous and evergreen congeners: implications for their coexistence	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 1047 ~ 1058
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.18022	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Farhadur Rahman Md., Onoda Yusuke, Kitajima Kaoru	4. 巻 503
2. 論文標題 Forest canopy height variation in relation to topography and forest types in central Japan with LiDAR	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Forest Ecology and Management	6. 最初と最後の頁 119792 ~ 119792
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.foreco.2021.119792	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Onoda Yusuke, Bando Reo	4. 巻 in press
2. 論文標題 Wider crown shyness between broad-leaved tree species than between coniferous tree species in a mixed forest of <i>Castanopsis cuspidata</i> and <i>Chamaecyparis obtusa</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 TBD
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計23件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 日下真桜、 RAHMAN Farhadur、 松下通也、 武津英太郎、 亀井啓明、 小野田雄介
2. 発表標題 スギ精英樹における成長と光獲得様式の系統間差と幼老相関
3. 学会等名 日本遺伝育種学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小野田雄介、 三浦真弘、 岩泉正和、 山田浩雄
2. 発表標題 樹形の遺伝的変異が成長と個体間競争に及ぼす影響：クリを使った密度操作実験
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Md Farhadur RAHMAN、 Yusuke ONODA、 Kaoru KITAJIMA
2. 発表標題 Variation of forest structure across latitudinal gradient using UAV LiDAR
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Kyaw Kyaw HT00, Masanori ONISHI, Rahman MD FARHADUR, Yusuke ONODA
2. 発表標題 Latitudinal gradient in the growth rates - crown area relationships across multiple forest plots in Japan
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 日下真桜、松下通也、武津英太郎、亀井啓明、北山兼弘、小野田雄介
2. 発表標題 スギの成長特性の遺伝的変異:若齢木と成木による多数の遺伝子型の比較
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 紺頼楓, 伊藤僚祐, 砂山星也, 大村栗太, 井鷲裕司, 北島薫, 小野田雄介
2. 発表標題 標高傾度に沿ったコナラからミズナラへの連続的な分布移行と機能形質の変化
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 砂山星也, 北島薫, 小野田雄介
2. 発表標題 野外のコナラ集団の気孔コンダクタンスの変動における物理的・生物的要因の定量的評価
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 荒川一輝、青柳亮太、飯田佳子、中村亮介、北島薫、小野田雄介
2. 発表標題 パナマの熱帯季節林における森林構造と光の三次元分布の関係
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 梶野浩史、小黒芳生、黒川紘子、小野田雄介、饗庭正寛、彦坂幸毅
2. 発表標題 日本国内の森林の地上部バイオマスと気候条件、樹木機能形質の関係
3. 学会等名 第134回_本森林学会_会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 瀬木晶帆、三浦真弘、岩泉正和、山田浩雄、北山兼弘、小野田雄介
2. 発表標題 共通圃場に植栽されたクリの樹形の系統間変異とその決定要因、および生産力への影響
3. 学会等名 森林遺伝育種学会第10回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 瀬木晶帆、三浦真弘、岩泉正和、山田浩雄、北山兼弘、小野田雄介
2. 発表標題 共通圃場におけるクリの樹形および生産力の遺伝的変異-広葉樹育種に向けて-
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 亀井啓明、後藤良輔、松下通也、武津英太郎、小野田雄介
2. 発表標題 4年生スギ精英樹70系統の枝葉の形質、光獲得様式の違い
3. 学会等名 第133回日本森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小野田雄介、田中一成、平岡裕一郎、松下通也
2. 発表標題 スギ人工林の生産力の違いにおける樹冠構造の重要性について
3. 学会等名 第133回日本森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 後藤良輔、松下通也、福田有樹、武津英太郎、能勢美峰、三嶋賢太郎、小野田雄介、檀浦正子
2. 発表標題 若年のスギ精英樹203系統のシュート形態の違い及び成長・根系形質との関係
3. 学会等名 第133回日本森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松下通也、田中一成、平岡裕一郎、小野田雄介
2. 発表標題 スギ精英樹の成長特性における競争感受性と樹冠構造の系統間差:
3. 学会等名 第133回日本森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小野田 雄介、松尾 智成、小林 慧人、日浦 勉
2. 発表標題 冷温帯林の二次遷移における個体間光競争と森林構造の関係
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年



1. 発表者名 小野田 雄介、田中 一成、平岡 裕一郎、松下 通也
2. 発表標題 スギの系統による森林生産の違いとその要因分析
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 辻井美帆, 相場慎一郎, 飯田佳子, 梅木清, 竹重龍一, 北島薫, 小野田雄介
2. 発表標題 屋久島照葉樹林の30年間にわたる樹冠形状の変化と生存・成長および光環境の関係
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 穂垣 佑輔、北島 薫、小野田 雄介
2. 発表標題 樹木個体内における樹冠の譲り合いと分枝形態との関係
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 亀井 啓明、相場 慎一郎、小野田 雄介
2. 発表標題 針葉樹の高い光利用効率は、森林の生産性を向上させるのかー屋久島4サイト間の比較ー
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松尾 智成、小林 慧人、日浦 勉、北山 兼弘、小野田 雄介
2. 発表標題 温帯二次林の森林発達に伴う光の垂直・水平方向の不均一性の変化
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山川 真広、小野田 雄介、黒川 紘子、小黒 芳生、中静 透、彦坂 幸毅
2. 発表標題 ブナ林内における光環境と個体の樹齢に依存した光獲得競争の様式の変化
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松尾 智成、小林 慧人、日浦 勉、北山 兼弘、小野田 雄介
2. 発表標題 二次遷移に伴う樹木間光獲得競争と森林構造の変化 : 冷温帯と暖温帯の比較
3. 学会等名 第132回日本森林学会大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	三浦 真弘  (Miura Masahiro)	林木育種センター関西育種場・育種研究室・室長	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	岩泉 正和  (Iwaizumi Masakazu)  (50391701)	林木育種センター九州育種場・育種研究室・主任研究員	
研究協力者	山田 浩雄  (Yamada Hiroo)  (90370832)	林木育種センター・遺伝資源部・部長	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関