

令和 2 年 6 月 2 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07834

研究課題名(和文) 進化的トレードオフ・環境応答を考慮して非損傷個体からの萌芽発生の重要性を解明する

研究課題名(英文) Unraveling the significance of resprouting from trees that are not seriously damaged, considering evolutionary trade-offs and responses to environmental conditions

研究代表者

梅木 清 (Kiyoshi, Umeki)

千葉大学・大学院園芸学研究科・准教授

研究者番号：50376365

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究課題は、大きな損傷を受けない状況における樹木の萌芽発生成に焦点を当て重要性を解明した。東京大学秩父演習林に、標高差約1000mをもつ固定調査地60カ所を設置し、700本以上に識別のマークをつけ、発生本数や発生・成長・死亡などの動態を記録した。また、進化的トレードオフ・環境応答を考慮するため、樹種ごとの機能形質データと調査地の環境データを調査・測定・整理した。これらのデータを使用して、発生本数等を解析し、萌芽発生と林内の優占度との関連、個体状況や環境条件が萌芽本数に与える影響、機能形質が萌芽に与える影響を解明した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

従来の萌芽に関する研究の多くは、損傷を受けた状況を対象にしており、大きな損傷を受けない状況における萌芽発生に関する知見は、少数の種に限られている。しかし、大きな損傷を受けない状況における萌芽発生も珍しくはない。本研究は、大きな損傷を受けない状況における萌芽発生成に焦点を当て、多くの樹種で観察を行い、1)萌芽を持つことと森林で優占することとの関係、2)個体状況や環境条件の影響、3)機能形質と萌芽との関係を解明した。得られた知見は、樹木の適応や森林動態を総合的に理解するための不可欠な構成要素となる。

研究成果の概要(英文)：This research focused on the functions and importance of resprouting from trees that are not seriously damaged. More than 700 resprouts in 60 plots in a forest landscape with a relatively large range in elevation (ca. 1,000 m) were tagged and their demographic processes were recorded. The functional traits of the target species and environmental conditions of the plots were measured to investigate the evolutionary tradeoffs between resprouting and the traits, and responses of resprouting to the environmental conditions. Using these data, we analyzed the number of resprouts per stems, and clarified the indirect causal relationship between resprouting and dominance in forests, the resprouting responses to environmental conditions, and the effect of functional traits on resprouting.

研究分野：森林における生物群集の組成・動態と生物間相互作用の研究、また、群集特性と生態系機能との関係の研究

キーワード：萌芽 森林動態 攪乱 樹木形質 環境条件

## 様式 C - 19, F - 19 - 1, Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

森林生態系が健全に維持されるためには、死亡したり損傷を受けたりした「幹」が適切に更新されることが必要である。ここ数十年、特に頻繁な火災による攪乱を被る生態系で、個体維持、かつ、「幹」再生の方法として、萌芽形成への関心が高まり、研究が行われてきた。ただし、研究の多くは、損傷を受けた状況における萌芽発生を対象にしており、大きな損傷を受けない状況における萌芽発生に関する知見は、少数の種に限られている。しかし、大きな損傷を受けない状況における萌芽発生も珍しくはない。しかも、損傷後の萌芽発生と比べ、進化・環境応答・森林動態の各側面で相違があると考えられ、別に評価される必要がある。

特に、以下の点について説明が必要と考えられる。損傷を受けない状況で萌芽を生産すると、萌芽を常時維持することとなる（萌芽バンク）。萌芽バンク維持にコストがかかるため、萌芽発生に関する進化的トレードオフが、損傷後のみに萌芽を発生させる場合より強くなることが予想される。この状況において、損傷を受けない状況における種ごとの萌芽生産の違いが、種ごとの優占度にどのように関わっているのであろうか。萌芽発生の変動はどのように個体の状況や環境要因と関係しているのであろうか。萌芽発生における種間の違いは、どのような種ごとの樹木形質と関係があるのであろうか。最後に、損傷を受けない個体における、萌芽発生に関係すると考えられるホルモンの発現状況はどうなっているのであろうか。

### 2. 研究の目的

上記の背景をふまえ、この研究では、大きな損傷を受けない状況における萌芽発生に焦点を当て、萌芽発生における進化的トレードオフ・環境応答・生理的状況を解析する。また、特に、シカ採食圧を受ける状況における萌芽生産の役割にも焦点を当てる。具体的に検討する課題は以下の通りである。1) 損傷を受けない状況で萌芽生産に関する種ごとの違いが、個体の多幹、幹の成長などを經由した因果関係の連鎖で森林内の種の優占度にどのように影響を与えるか。2) 損傷を受けない状況における萌芽生産の種内の変動が環境条件とどのように関係するか、3) 損傷を受けない状況における萌芽生産の種間の違いが、耐陰性や貯蔵養分の量などの樹木形質とどのような関係があるか、4) 損傷を受けた個体と受けない個体における、個体内の生理学的状況（ホルモン発現状況）どのように異なるか。

### 3. 研究の方法

(1) 調査地 本研究は、東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林秩父演習林（以後、演習林）で行なった。演習林内の天然林には、二次林と成熟林があり、乾燥した尾根上にはツガ (*Tsuga sieboldii*) の優占する針葉樹林が、適潤な山腹斜面にはブナ (*Fagus crenata*) やイヌブナ (*F. japonica*) の優占する落葉広葉樹林が、亜高山帯域ではコメツガ (*T. diversifolia*) やダケカンバ (*Betula ermanii*) の優占する亜高山帯針葉樹林が分布している。

(2) 萌芽の測定 2013年から2014年に、演習林の標高850 mから1,830 mの間の成熟林または約45年生から約85年生の二次林が30ヶ所選定され、60プロットの防鹿柵試験地が（1ヶ所につき柵内と柵外（対照区）の2プロット）設置された。プロットの形状は水平距離で一辺30 mの正方形で、各プロットは10 m四方の9つのコドラートに分けられる。プロット内の胸高周囲長10 cm以上の個体では、2012-2013年、2016-2017年の成長休止時期に胸高周囲長の測定が行われた。

萌芽の調査は各プロットの中央のコドラート、計60コドラートで行った。2015年～2019年に、コドラート内のすべての樹木について、萌芽の本数の計数と胸高周囲長 (GBH)、胸高における幹数の測定を行った。計数対象は、地上30 cm以下から発生していて、萌芽の根本から芽の先端までの長さが15 cm以上ある萌芽とした。これらの萌芽には、標識をつけ長さを計測した。

(3) 樹木の機能形質 樹種ごとに、葉面積、leaf mass per area (LMA)、材密度、葉N濃度、葉フェノール量、地際師部の全糖濃度を測定した。

(4) データ解析 種ごとの萌芽能力が、母幹の直径成長、母株の多幹を經由して、どのように種の森林内の優占度に影響を与えているかを、構造方程式モデリングによって解析した。潜在変数として萌芽能力、母幹の直径成長、母株の多幹、森林内の優占度を考慮し、潜在変数を実測した観測変数として、萌芽をもつ個体の割合や平均萌芽長などを仮定した。

種内の萌芽本数の変動がどのように母幹状況・環境条件に依存するかを解析するため、階層ベイズモデルを使用した。幹あたり萌芽本数（2015）がゼロ過剰ポアソン分布に従うと仮定し、ゼロ過剰の確率  $p$  とポアソン分布の期待値  $\mu$  がそれぞれ別に母幹状況・環境条件の一次関数となると仮定した。母幹状況・環境条件として考慮したのは、母幹 DBH・母幹 DBH 成長速度・平均地温・土壌窒素濃度・土壌 pH・斜面傾斜・胸高断面積合計・母幹より大きな個体の胸高断面積合計・シカ採食圧の有無（防鹿柵設置が否か）である。それぞれの要因にかかる係数は種ごとに異なり、種間共通の係数を中心とする正規分布に従うと仮定した（階層事前分布）。WAICを使用した変数選択を行なった。

種ごとに異なる樹木形質が萌芽発生に対してどのような影響を与えているかを検討するため、幹あたり萌芽本数（2017, 2018, 2019）を母幹状況・環境条件・樹木形質で説明する階層ベイズ統計モデルをデータに当てはめた。幹あたり萌芽本数がゼロ過剰ポアソン分布に従うと仮定し、ゼロ過剰の確率  $p$  は種ごとの定数で、ポアソン分布の期待値  $\mu$  は、母幹状況・環境条件の一次関数と、樹木形質に依存したランダム変数の和となると仮定した。樹木形質に依存したランダム変数として、シカ採食圧の有無ごとに別のものを仮定した。

(5) 植物ホルモンの機能遺伝子の発現量の定量 2017年冬に伐採したミヤマアオダモとウリハダカエデの小径木・実生の萌芽から、4サンプルずつRNAを抽出した。RNAを逆転写したのち、ポプラで同定されている植物ホルモンの機能遺伝子の発現量の定量を試みた。

#### 4. 研究成果

(1) 萌芽能力の森林内優占度に対する影響 図1に示すパス図が得られた。萌芽生産が、母株の多幹・母幹の直径成長を介する複数の経路を通して、森林内の優占度に総体として負の影響を与えていることが示された。しかし、異なる経路の効果の方向は拮抗的で（萌芽生産→母株の多幹→母幹の直径成長→森林内の優占度の経路では負の効果、萌芽生産→母株の多幹→森林内の優占度の経路では正の効果）、森林の生産力や攪乱などの状況によっては、総体としての影響が正にも負にもなりうると考えられる。

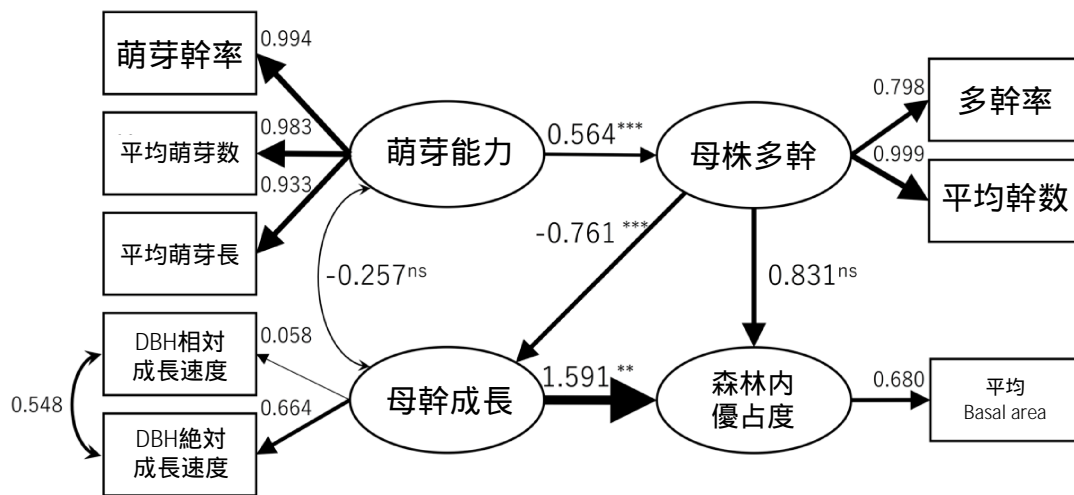


図1 構造方程式モデリングによって得られた萌芽能力の森林内優占度に対する影響

(2) 環境条件に対する萌芽の応答 DBH・DBH成長速度・平均地温・土壌窒素濃度・土壌pH・斜面傾斜・母幹より大きな個体の胸高断面積合計・シカ柵の有無を示す質的変数が萌芽本数に影響を与えている変数として選択された（表1）。幹あたり萌芽本数の期待値  $(1-p)$  で計算される)の、観察された説明変数の範囲内における変化の仕方が、樹種が異なってもよく似ていたのは、DBH成長速度、平均地温、シカ採食圧の有無に対する応答であった。DBH成長速度が大きな幹はあまり萌芽を持っておらず、DBH成長速度と萌芽発生のトレードオフ、または、成長が減退した個体による盛んな萌芽生産がその原因と考えられる。平均地温の萌芽生産に対する一貫した正の効果（図2）については、これまで報告がなく、萌芽生産に対する未知の強い要因がある可能性が示唆された。シカ採食圧がないことが萌芽数に正の影響を与えていたことは、研究対象森林におけるシカ採食圧が強いことを反映している。

(3) 樹木形質の萌芽発生に対する影響 シカ採食圧がない状況においては、2017~2019年を通して、萌芽本数に対して葉面積・全糖濃度が正の、LMAが負の影響を与えていた（広葉樹と針葉樹を含む解析;表2）。これら要因のうち全糖濃度は、シカ採食圧がある状況においても、2018, 2019年の萌芽本数に対して正の影響を与えていた（表2）。樹木は冬季に器官の凍結を防ぐ目的でデンプンを糖類に変換するため、冬季に測定された全糖濃度は樹木の蓄積資源量を反映すると考えられる。全非構造性炭水化物量やデンプン量などの蓄積資源量が高いほど樹木の萌芽能力が高いという関係は、伐採や森林火災、暴風などの強度攪乱環境下で報告されており、強度攪乱を受けていない森林においても樹木は蓄積した資源を利用して萌芽を発生させていることが示唆される。また、葉面積が大きいことやLMAが小さいことは、林床の暗い環境への適応（耐陰性）と関連すると考えられる。大きな損傷を受けない状態で萌芽発生させると、萌芽は必然的に暗い状況に置かれる。萌芽生産に対して、葉面積が正の、LMAが負の効果を持っていることは、耐陰性の高い種が萌芽を生産するという機能的な関連から理解できる。

表1 幹あたり萌芽本数の期待値の、観察された説明変数の範囲内における変動  
 表中の数字の下線は、説明変数の増加に対して萌芽本数が減少したこと、太字は、萌芽本数が観察された説明変数の範囲内に最大値、または、最小値をもつこと、通常字体は、説明変数の増加に対して萌芽本数が増加したことを示す。一番右の列の数字は、シカ採食圧がなくなることで増加する萌芽本数を示す。

樹種	説明変数							
	DBH	DBH 成長 速度	平均 地温	土壌 窒素 濃度	土壌 pH	斜面 傾斜	胸高 断面積 合計	シカ 採食 圧
コミネカエデ	0.12	<u>0.14</u>	0.14	<b>0.06</b>	<u>0.18</u>	<u>3.45</u>	<u>0.14</u>	-0.03
ウリハダカエ デ	<u>0.36</u>	<u>1.05</u>	7.26	<u>1.32</u>	0.09	6.85	1.21	0.90
オガラバナ	<b>0.47</b>	<u>0.38</u>	2.12	0.62	<u>0.53</u>	<b>0.52</b>	0.55	1.04
リョウブ	1.13	<u>8.10</u>	<u>10.69</u>	<b>2.72</b>	<b>0.09</b>	<b>4.69</b>	<b>1.20</b>	3.19
イヌブナ	<b>1.21</b>	<u>1.67</u>	4.26	<b>0.65</b>	1.42	<b>0.66</b>	<u>2.06</u>	1.73
アラゲアオダ モ	<b>0.54</b>	<u>0.66</u>	10.26	1.24	<u>1.13</u>	<u>3.49</u>	9.20	0.94
アワブキ	0.45	<u>1.43</u>	5.16	<u>0.61</u>	<b>0.37</b>	<u>3.25</u>	<u>4.53</u>	1.79
ミズナラ	<u>0.86</u>	<u>1.13</u>	1.05	<u>0.22</u>	<u>0.16</u>	<u>0.98</u>	0.24	0.21
ナナカマド	0.33	<u>1.08</u>	1.01	0.22	<b>0.04</b>	<u>1.50</u>	<u>0.45</u>	0.18

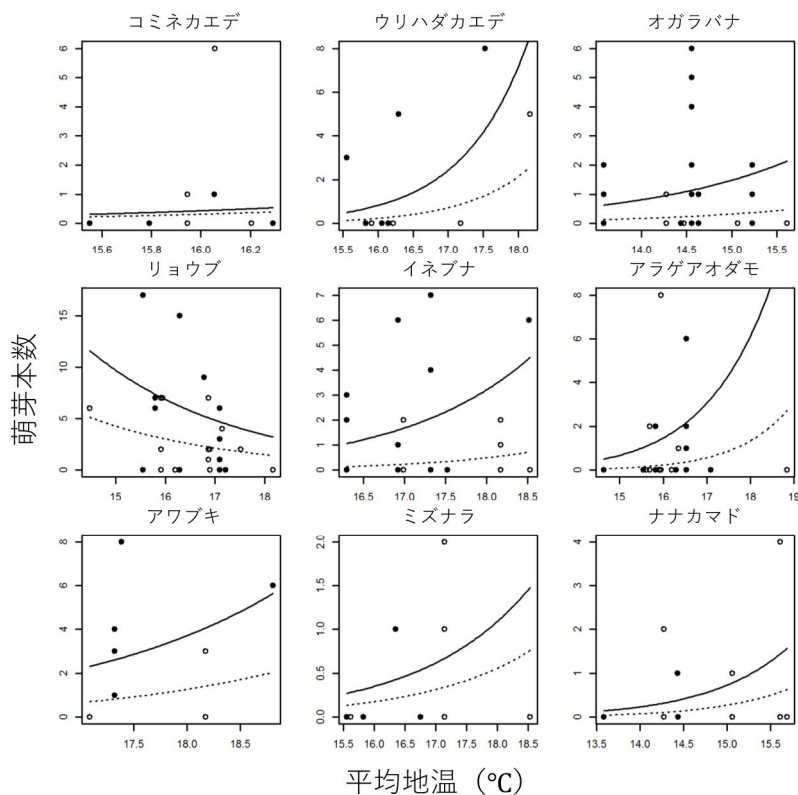


図2 幹あたり萌芽本数に対する平均地温の影響

表 2 萌芽本数に対する機能形質の影響を表す係数 (5 %有意のみ示す)

年	シカ採食圧	葉面積	LMA	材密度	葉 N 濃度	葉フェノール量	全糖濃度
2017	無	1.495	-2.378		-1.712		1.641
2017	有						
2018	無	1.372	-2.398				1.407
2018	有						1.819
2019	無	1.077	-2.777				0.916
2019	有						2.328

(4) 植物ホルモンの機能遺伝子の発現量の定量 ポプラで開発された機能遺伝子のプライマーをした PCR では、ミヤマアオダモとウリハダカエデの小径木・実生の萌芽の RNA を逆転写した cDNA は全く増幅しなかった。この原因としては、RNA をサンプリングした部位（萌芽の付け根）でそもそも植物ホルモンが作られていないことと、ポプラのプライマーが種特異的であることの可能性がある。

<引用文献>

1. Umeki K, Kawasaki M, Shigyo N, Hirao T. (2018) Inter- and intraspecific patterns in resprouting of trees in undisturbed natural forests along an elevational gradient in central Japan. *Forests*. 9:672.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2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 Umeki Kiyoshi, Kawasaki Mitsuru, Shigyo Nobuhiko, Hirao Toshihide	4. 巻 9
2. 論文標題 Inter- and Intraspecific Patterns in Resprouting of Trees in Undisturbed Natural Forests along an Elevational Gradient in Central Japan	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Forests	6. 最初と最後の頁 672 ~ 672
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/f9110672	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 Shigyo Nobuhiko, Umeki Kiyoshi, Ohashi Haruka, Kawada Kiyokazu, Hirao Toshihide	4. 巻 218
2. 論文標題 Phylogenetic constraints to soil properties determine elevational diversity gradients of forest understory vegetation	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant Ecology	6. 最初と最後の頁 821 ~ 834
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11258-017-0732-z	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11件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 田中翔大・梅木清・平尾聡秀
2. 発表標題 森林の萌芽動態における攪乱体制と機能形質の役割
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 梅木清, 平尾聡秀
2. 発表標題 不規則・不完全なデータを用いて樹木デモグラフィのパラメータを推定する
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 梅木清, 川崎満, 執行宣彦, 平尾聡秀
2. 発表標題 奥秩父山地の非攪乱森林における樹木萌芽生産の種間・種内のパターン
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 田中翔大, 梅木清, 平尾聡秀
2. 発表標題 環境要因が天然林の萌芽動態に及ぼす影響：種の機能形質による応答の違い
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小原茜, 岩崎未季, 梅木清, 平尾聡秀
2. 発表標題 シカ食害下の地上部-地下部相互作用が 樹木の実生動態に及ぼす影響
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小原茜・岩崎未季・梅木清・平尾聡秀
2. 発表標題 ニホンジカが森林土壌の改変を通じて実生動態に及ぼす影響
3. 学会等名 日本森林学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 川崎満・平尾聡秀・梅木清
2. 発表標題 奥秩父山地における夏・冬季のニホンジカ食性の特徴
3. 学会等名 日本森林学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 田中翔大・梅木清・平尾聡秀
2. 発表標題 非攪乱環境下の天然林においてシカ食害と環境条件が萌芽動態に与える影響
3. 学会等名 日本森林学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 執行宣彦・平尾聡秀・梅木清
2. 発表標題 樹木のフェノロジーが土壤微生物群集の季節変動に及ぼす影響
3. 学会等名 日本森林学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 森塚晶人・梅木清・平尾聡秀
2. 発表標題 音声解析による鳥類のササ群落利用特性の解明
3. 学会等名 鳥学会大会
4. 発表年 2017年



1. 発表者名 執行宣彦・平尾聡秀・梅木清
2. 発表標題 森林における土壌細菌群集の機能と復元性に下層植生が及ぼす影響
3. 学会等名 環境微生物系学会合同大会
4. 発表年 2017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
研究分担者	鈴木 智之  (Suzuki Satoshi)  (20633001)	東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・助教   (12601)	
研究分担者	平尾 聡秀  (Hirao Toshihide)  (90598210)	東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・講師   (12601)	