

令和 6 年 6 月 17 日現在

機関番号：13801

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2021～2023

課題番号：21K19141

研究課題名（和文）葉の多い樹木は温暖化に脆弱か？樹木構造の違いに注目した新しい仮説の検証

研究課題名（英文）Is tree having thick and dense crown vulnerable for global warming? Validation of a new hypothesis for inter-species variations in crown structure

研究代表者

飯尾 淳弘（Iio, Atsuhiko）

静岡大学・農学部・准教授

研究者番号：90422740

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,800,000円

研究成果の概要（和文）：「樹木内部の暗い遷移後期種は、内部の明るい遷移前期種よりも温暖化に対して脆弱である」という仮説を検証するため、アカメガシワなどの遷移初期種とブナ（遷移後期種）の光合成速度の温度応答と葉面積の3次元的分布構造を調べ比較した。光合成能力と最適温度は、陽葉、陰葉に関わらず遷移初期種のほうが後期種よりも高い値を示した。また、遷移前期種は葉を上部に集中させるため、陰葉の割合が遷移後期種よりも少なかった。モデルで光合成の温度応答を光強度別に再現すると、ブナの光合成の最適温度が暗くなるに従って高くなる、予想に反する結果が得られた。これはブナの陰葉の呼吸速度が非常に低いためであり、当初の仮説は棄却された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

樹木の光合成の温度応答を、葉の生理機能だけでなく個体の葉分布構造も含めて解析し、代表的な遷移後期種であるブナについて、内部が暗く陰葉が多いにも関わらず、呼吸速度を低く抑えることで光合成最適温度を高く維持していることを示した。葉の多い遷移後期種がどのように高温に対応するのかを示した重要な知見であり、温暖化にともなう森林生産量および樹木動態の変化予測の精緻化への貢献が期待される。

研究成果の概要（英文）：To test the hypothesis that late-successional trees are more vulnerable to warming than early-successional trees, we compared the temperature response curve of leaf photosynthesis and the three-dimensional distribution of leaf area between early-successional and late-successional species. Both photosynthetic capacity and optimum temperature showed higher values for early-successional species than for late-successional species, regardless of growth light environment of leaves. Early-successional species concentrated their leaves in the upper part of canopy, resulting in a lower proportion of shade leaves than late-successional species. However, contrary to my expectation, the optimal temperature of photosynthesis in late-successional species increased with decreasing growth irradiance. This unexpected result was attributed to the very low respiration rate of shade leaves in late-successional species. Therefore, the initial hypothesis was rejected.

研究分野：森林生理生態

キーワード：光合成 温度応答 葉分布構造 遷移前期種 遷移後期種

## 様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

樹木の温度化に対する影響評価と応答予測研究は、これまでに数多く行われてきたが、温暖化に起因する気象変動が我々の生活において顕在化する中、その重要性はより増している。樹木を対象とした温暖化の影響評価実験では、葉が少なく、よく陽の当たる葉(陽葉)だけで構成される小さな苗木がよく用いられる。これは、樹木の育成に時間が必要という根本的な問題に加えて、“樹木は明るい部分に葉を集中させるため、樹木全体の光合成は陽葉で代表できる”と考えられているからである。その結果、樹木光合成の温暖化影響評価に関する研究は、陽葉の光合成機能の変化のみに注目した機能偏重の傾向にある。しかし、森林の主要素である高木は葉量が多いため、上部であっても葉の相互被陰によって非常に暗い部分が存在する。特に成熟した森林を構成する遷移後期種は、耐陰性の高い陰樹であることが多く、樹木内に暗い部分が多い。近年、3次元レーザースキャナーで樹木構造を数ミリメートル単位という詳細さで記述できるようになり、葉の多い陰樹ではそうした暗い部分の光合成量も無視できないほど大きいことが明らかにされつつある。暗い部分の光合成は明るい部分と比べて光合成に対する呼吸速度の割合が大きいため、温度上昇にともなう低下率が大きくなる。そのため、葉が多く樹木内の暗い種ほど温暖化に対して光合成量の低下量が大きく、脆弱な可能性がある。このように、葉の光合成機能だけでなく、樹木構造も詳細に考慮しないと温暖化の影響を見誤る危険性があるが、樹木光合成の温度応答を機能と構造の両面から評価した研究はこれまでにない。葉の多い樹木には、成熟林の主役である遷移後期種が多い。温暖化によって遷移後期種の光合成量が低下して衰退すれば、将来、森林生態系を構成する樹種が大きく変わることになる。それは、森林生産量の低下だけでなく、生物多様性や各種エコサービスの低下などを引き起こす可能性がある。そのため、陽葉の光合成機能だけでなく、暗い場所にある陰葉、樹木の構造を含めて、温暖化に対する影響評価を行う必要があると考え、本研究を実施するに至った。

### 2. 研究の目的

1「研究開始当初の背景」で説明した内容より、葉の光合成機能と3次元分布構造を合わせて考察すると「葉の量の多い樹木(遷移後期種)は、葉量の少ない樹木(遷移前期種)よりも温暖化に対して脆弱である」という仮説が導かれる。この仮説が事実であれば森林の主役といえる遷移後期種が温暖化で衰退する可能性があるため、早急に検証する必要がある。そこで、本研究の目的は、遷移後期種と遷移前期種について、光合成機能と葉の分布構造を詳しく調べて光合成量の予測モデルを構築すること、そのモデルを使ったシミュレーションでこの仮説を検証することである。

### 3. 研究の方法

調査地は、静岡大学演習林内のブナ天然林試験地(1.5ha)および天竜フィールドの苗畑、新潟県苗場山のブナ天然林であり、各場所に優占する遷移前期種と遷移後期種を選び、その葉分布構造と葉の光合成機能を調べた。具体的には、遷移後期種としてブナとオオイタヤマメイゲツを、遷移前期種として、アカメガシワ、ミズメ、テツカエデなどを調査した。

(1)陽葉と陰葉の光合成温度カーブの測定：野外に生育する樹木の光合成の温度応答は、温度だけでなく、乾燥にともなう気孔閉鎖や呼吸速度の変化によって、複雑に変化する。そのため、光合成速度の温度応答に加えて、呼吸速度の温度応答、光合成速度と蒸散速度の日変化も測定した。～は各サンプル木の上部と下部の葉(陽葉と陰葉)を対象に、2台の携帯型ガス交換分析装置(GFS-3000、WALZ社)で測定した。Farquharの光合成モデルとMedlynの気孔コンダクタンスモデルを用いて、光合成速度の温度応答を再現した。

(2)葉面積の3次元空間分布構造の調査：サンプル木の全体を高分解能レーザースキャナー(Focus3D、FARO社)を用いて測量し、得られた点群データからサンプル木の葉の占有空間を抽出し、1辺20～40cmの立方体(ボクセル)に分割した。そして、葉によるレーザの遮断率をボクセル単位で計算して各ボクセル内の葉面積を推定し、葉面積の3次元分布構造を再現した。既開発の光環境予測サブモデルを用いてボクセルの光環境を計算し、樹木内部の光環境を評価した。

### 4. 研究成果

#### (1)光合成温度カーブの違い

光合成と呼吸速度は、陽葉、陰葉に関わらず、遷移前期種のほうが遷移後期種よりも高い能力を示した(図1)。また、陽葉と陰葉の生理的特性の差について、陰葉の生育光環境に大きな違いがないにも関わらず、遷移前期種の変化幅は後期種よりも小さく、遷移前期種は光環境に対する可塑性が小さいことがわかった。光合成能力の温度応答についても、遷移後期種では陽葉と陰葉で光合成能力の最適温度が大きく異なったのに対して、遷移前期種ではほとんど違いがなかった。

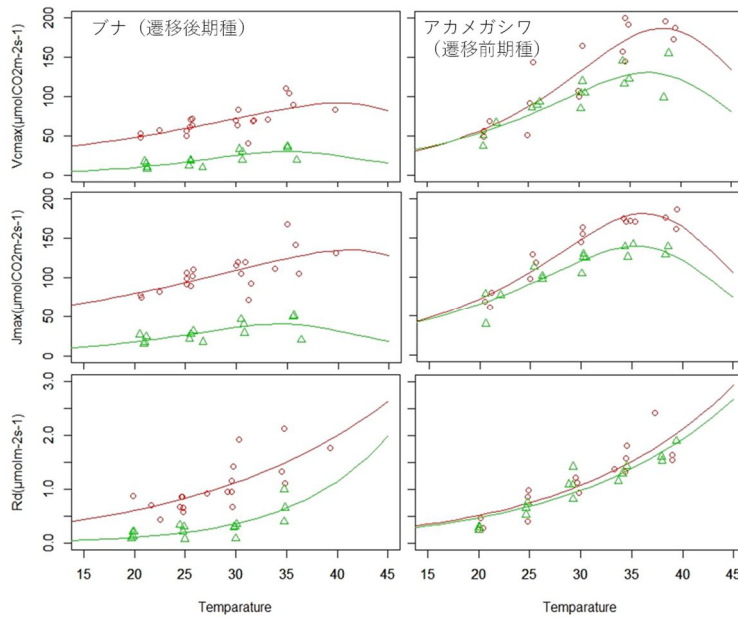


図1 ブナとアカメガシワの光合成能力 (Vcmax、Jmax) と呼吸速度 (Rd) の温度カーブ。赤色が陽葉、緑色が陰葉。天竜フィールドの苗畑に植栽された若木における測定結果。陽葉は個体の表面から、陰葉は個体内の最も暗い場所にある葉を選んだ。

また、新潟県苗場山のブナを対象に光合成の温度カーブの季節変化を調べ、温度カーブの形状変化を引き起こす要因を調べた。気温、葉齢と温度カーブの主要パラメータ (Vcmax、Jmax など) の関係を重回帰モデルで分析したところ、多くのパラメータにおいて葉齢の影響が検出された。温度カーブの形状変化には気温だけでなく葉齢も影響する可能性がある。さらに温度カーブの最適温度 (Topt) に注目し、Farquhar モデルと Medlyn モデルを用いて、Topt の変化を光合成機能の順化による成分と葉齢変化による成分に分けて評価した。多くの研究が示してきたように、Topt は季節、標高に関わらず気温と高い正の相関を示したが、春の低い Topt は未熟葉の低い気孔コンダクタンスに起因すること、秋の低い Topt は葉の老化による光合成能力と活性化エネルギーの低下が関与すること、高標高の低い Topt は大気乾燥による気孔閉鎖も関与すること、が明らかになった。つまり、温度カーブにおける Topt の変化には葉齢や乾燥など、温度変化に対する順化以外の影響が少なからず含まれており、Topt の変化を適応と解釈するのは危険といえる。温度順化を考える際には、葉齢や気孔応答のプロセスも考慮する必要がある。

(2) 葉分布構造の違い

代表的な結果として、南アルプスフィールドの前期種と後期種の葉分布構造の違いを図2に示す。遷移前期種のミズメとテツカエデは、後期種のブナと比べて、葉面積の多くを個体の上部に集中させている。しかし、個体内部の光環境に注目すると、ミズメはテツカエデと比べて明るいことがわかる。ミズメはテツカエデと比べて樹木内部に隙間が多く、内部にまで光が入射するためと考えられる。そのため、テツカエデよりも深くにまで葉が分布している。また、遷移後期種であるオオイタヤマメイゲツもテツカエデと同様に葉の大部分を上部に集中させているのに対して、ブナは下部にまで葉を分布させており、遷移後期種では種によって葉分布特性が大きく異なることがわかる。実生の更新動態より、この4種の中ではミズメが最も明るい場所を好み、ブナが最も高い耐陰性をもつ。葉の分布構造と陽葉、陰葉の量は、その樹木の耐陰性によって決定されている可能性がある。

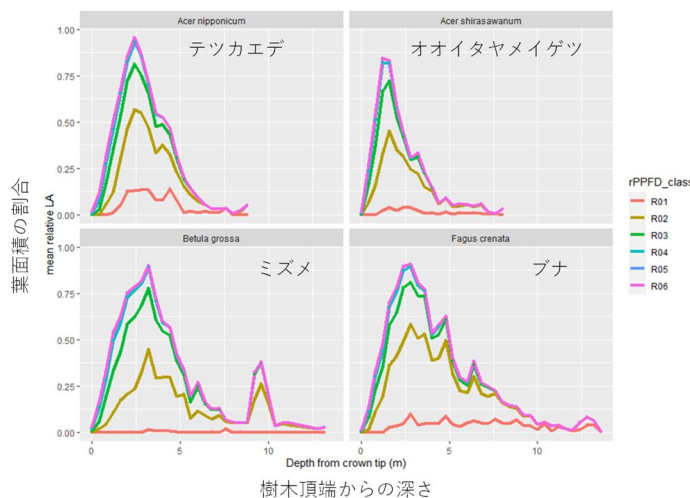


図2 先駆種 (ミズメ、テツカエデ) と後期種 (オオイタヤマメイゲツ、ブナ) における葉面積の垂直分の比較。色の違いは、光環境の違いを意味しており、R01~R06 がそれぞれ相対光量子束密度 0~10%、50~60%を意味する。

### (3) まとめ

遷移前期種(アカメガシワ)と後期種(ブナ)について、モデルで再現された光合成の光強度別温度カーブを図3に示す。(1)で示した光合成能力の場合と同様に、アカメガシワはブナよりも光合成速度が高く、また陽葉と陰葉の差が小さい。しかし、光合成速度が最も高くなる  $T_{opt}$  に注目すると、ブナの陽葉は約 28、陰葉は 32、アカメガシワでは陽葉と陰葉は 34 であった。予想に反して、ブナ陰葉の  $T_{opt}$  は光環境に関わらず陽葉よりも高い値を示した。これは、陽葉と陰葉の呼吸能力の違いが、光合成能力の違いよりも大きいため、ブナは陰葉の呼吸能力と温度依存性を小さく抑えることで、陽葉と同程度の光合成最適温度を維持している可能性がある。よって当初の仮説は棄却され、陰樹であるブナは陽樹と比べて多くの陰葉を有するが、呼吸能力が低いため、高温における生産量の低下には必ずしも起こらないと考えられる。

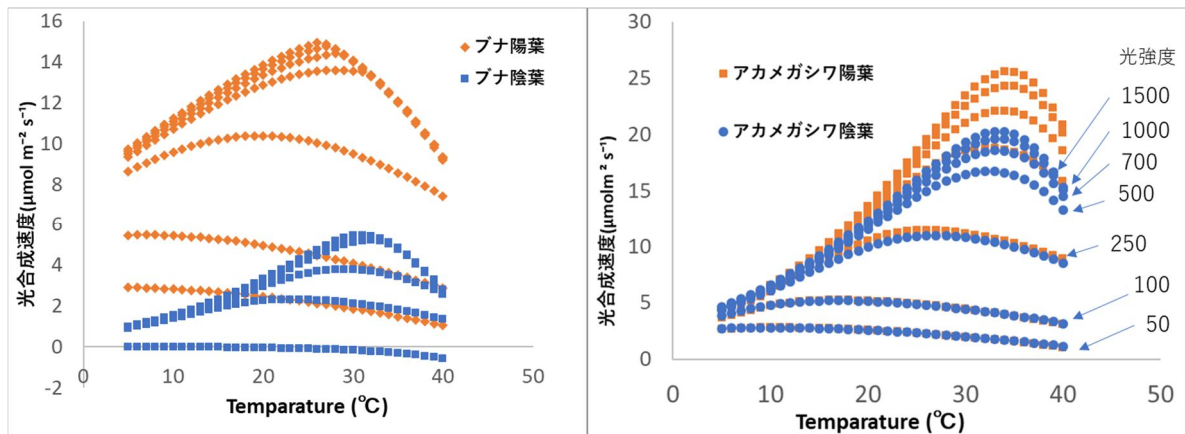


図3 Farquhar モデルと Medlyn モデルによって再現された陽葉と陰葉の光合成速度の光強度別温度応答 光強度は光量子束密度 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 谷瑞樹、楢本正明、水永博己、飯尾淳弘
2. 発表標題 冷温帯落葉広葉樹林におけるUAV-LiDARを用いた枝分布構造の種間比較
3. 学会等名 第135回日本森林学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 倉本輝、楢本正明、飯尾淳弘
2. 発表標題 冷温帯落葉広葉樹4種における夜間蒸散特性の種間差
3. 学会等名 第135回日本森林学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 飯尾淳弘、片畑伸一郎、楢本正明、王権
2. 発表標題 野外植物の光合成最適温度を変化させる温度順化以外の要因について
3. 学会等名 第134回日本森林学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 谷瑞木、飯尾淳弘
2. 発表標題 冷温帯落葉広葉樹林におけるUAV-LiDARを用いた樹冠構造の種多様性の評価
3. 学会等名 第134回日本森林学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 田修人、佐藤温起、岡田健太郎、荒木響子、相原隆貴、津村義彦、後藤晋、飯尾淳弘
2. 発表標題 ダケカンバの電子伝達速度と気孔コンダクタンスの産地間変異
3. 学会等名 第134回日本森林学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 中田修人、佐藤温起、荒木響子、津村義彦、後藤晋、飯尾淳弘
2. 発表標題 ダケカンバのクロロフィル蛍光の産地間変異
3. 学会等名 第133回日本森林学会
4. 発表年 2022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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------