

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 8 日現在

機関番号：11501

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2014

課題番号：23380094

研究課題名(和文) 樹木個体呼吸スケーリングから見た個体群構造とCO<sub>2</sub>収支の時間推移研究課題名(英文) Chronological change of CO<sub>2</sub> budget and population structure evaluated by scaling of whole-tree respiration

研究代表者

森 茂太 (MORI, Shigeta)

山形大学・農学部・教授

研究者番号：60353885

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,700,000円

研究成果の概要(和文)：「樹木個体」は「環境適応、繁殖、進化の単位」であり、さらにその個体生理学的性質は森林全体のCO<sub>2</sub>収支などを評価する重要単位でもある。一般に、「樹木個体」は孤立せず個体間競争のある森林を形成し、「密度効果」によって、小個体は枯死し、大個体は成長拡大する。本提案では、林齢とともに密度減少する森林で個体(根を含む)呼吸を直接測定し「個体呼吸-個体サイズの関係の時間推移」を明らかにする。さらに、この時間推移を基に森林生態系全体の個体群構造(密度、個体サイズ頻度分布など)やCO<sub>2</sub>収支の時間推移を実測から検討した。

研究成果の概要(英文)：We report the dynamics of a magrove forest at Manko wetland. Based on the structural and physiological properties, we simulated forest dynamics for 50 years and compared these results to field data sets. In general, the ratio of the relative growth rate (RGR) to the relative mortality rate (RMR) is around 1.5 in the full-self-thinning phase. On the basis of the simulation results, we hypothesize that the RGR/RMR in the stands is greater than 1.5 in the pre-full-self-thinning phase from 0-6 years, is 1.5 in the full-self thinning phase from 7-27 years, and fluctuates in the post-full-self-thinning phase after 27 years.

We developed a new method to directly measure whole-plant respiration within a 100000000000 fold range of individual mass. Using results of about 600 individuals, we statistically rejected all simple-power functions. Instead, metabolic scaling can be better described statistically with a mixed-power function.

研究分野：森林圏科学

キーワード：個体生理学 metabolic scaling 呼吸 二酸化炭素収支

### 1. 研究開始当初の背景

生物個体群の密度効果に関する  $3/2$  乗則 (Yoda et al (1963)) は日本発の輝ける「法則」として海外書籍 (JH Brown 編著、Scaling Biology(2000)) や生態学教科書にも多数紹介され、今も引用件数が多い。英国生態学会 75 周年年會でも重要概念とされた。現在も、この法則の検証を試みる論文が欧米を中心に多数あるが、十分な生理学的メカニズム解明には至っていない。

一方、「個体代謝と個体サイズ関係」を理論的に説明する「個体代謝理論」がある。主要説である WBE モデル (West, Brown, Enquist Science 1997) (2004 年環境・生態の世界引用数トップ) はパイプモデル (Shinozaki, 1964) がベースの「単純べき関数モデル」である。WBE モデルはマックス・クライバー法則「個体呼吸は個体重量の  $3/4$  に比例」の説明を試みるものであるが、実証データが少なく、現在も議論がネイチャー、サイエンス、アメリカ科学アカデミー紀要などで続いている。PB Reich (Nature, 2006) は「個体呼吸は重量比例する」としたが個体サイズ幅は小さく、推定でしかない。これらに対し Mori et al. (アメリカ科学アカデミー紀要, 2010) はシベリア～熱帯の 271 個体を 10 億倍の個体重量幅で実測した。この[根を含む実生～巨木の完全実測]を元に、これら主要説を 2 本の漸近線として統合した生物学的に合理的な「混合べき関数モデル」を発表した。この論文は 2010 年ゴードン国際會議で Brown, West らから「代謝理論」の進展に貢献したと評価された。これを機に、従来の「単純べき関数の法則」の再構築が始まった (C. Price, Tansley Review, New Phytologist 2010)。

以上の様に、「個体群の密度効果」と「生物個体代謝と個体サイズ」研究は未解決な部分が多く、両者の隙間は十分に埋まっておらず、実証的な相互検証が急務である。特に京都議定書以降、タワー観測による森林全体の  $\text{CO}_2$  収支推定研究が中心となり、 $\text{CO}_2$  収支メカニズム解明のベースである成長理論や密度効果に関係した「個体生理学的研究」は殆ど進んでいない。多くの  $\text{CO}_2$  収支モデル研究は個葉光合成・呼吸のメタデータ統合解析が大半である。世界的に主流の有効手法とは言え、個体生理学実測による確実なメカニズム解明は遅れている。

### 2. 研究の目的

我々は、密度効果研究の流れを受け継ぐ研究グループのもとで個体生理学的研究をスタートした。これまで根、枝、葉、幹から個体全体の呼吸を推定し、樹木個体学的研究を行ってきた。それを発展させて、根を含む樹木全体で巾の広い個体サイズの個体呼吸測定に至った。しかし、個体呼吸 個体サイズ関係の時間推移は不明である。そのため従来の研究を基盤として、さらに森林生態系の個

体群構造と  $\text{CO}_2$  収支の時間推移を検討する本課題提案に至った。

### 3. 研究の方法

実生から成木まで林齢の幅を大きくとって調査地を設定する。これらの林分で個体呼吸と個体サイズの時間 (林齢) 変化を明らかにする。個体呼吸と個体サイズの関係の季節変化も実験的に確認する。また各林分の個体サイズ構成を調査してサイズクラス頻度分布モデルなどを利用して、その時間推移を明らかにする。

この「サイズクラス頻度分布」と「個体呼吸 サイズの関係」から、森林全体の呼吸量を評価する。さらに時間軸方向での森林の個体群構造 (密度、個体サイズクラス頻度分布) と  $\text{CO}_2$  収支の時間に沿った変化を検討する。

個体呼吸の測定方法は (a) Mori et al. (2010) を用いた。下記の図は個体呼吸測定チャンパー内の  $\text{CO}_2$  濃度の上昇の例であり、この上昇速度から呼吸速度を算出した。

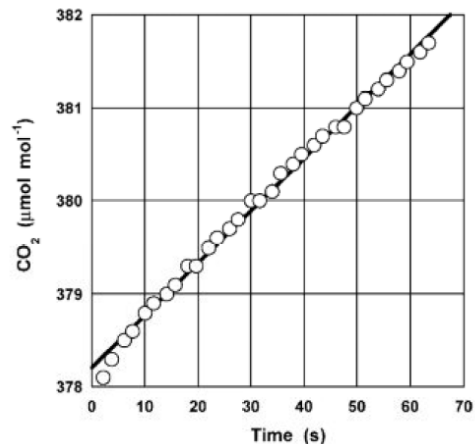


図 1. 個体呼吸測定カスタムメイドチャンパー内の  $\text{CO}_2$  濃度上昇の例

### 4. 研究成果

#### (1) 森林構造の時間推移

沖縄県漫湖のマングローブ林の森林構造を「立木密度と個体サイズとの関係」を中心に、長期モニタリングデータから森林構造の時間推移を検討した。

その結果、一般ロジスチック理論を基にして、 $3/2$  乗則、密度効果を理論的に統合しつつ説明することができた。これらの理論統合により、両者の相互関係が明らかとなった。

しかし、一般ロジスチック理論による成長曲線は基本的に変動環境に対応して成長曲線は高い柔軟性をもっており、恒に乗り換え現象を起こす。個体の も最大値も環境変化に応じて変化する。このような、ギャップ形成にもなう環境変化などにより突発的に起こる成長曲線の乗り換え現象と個体生理学的な適応力の関係は十分には説明できていない。今後は、ここに森林生態系のレジリエンスのソースとなる個体生理学研究が不

可欠である。

### (2) 個体呼吸スケーリングの時間推移

従来の測定データ (Mori et al., 2010) に加えて、林齢のことなるブナ2林分、スギ2林分からそれぞれ約20個体合計100個体の根を含む個体呼吸を夏季の成長期に測定した。1林分からの測定個体数を多めに設定することで樹冠閉鎖部だけではなく、林縁、ギャップなどを含む時間空間的にヘテロな環境に応じた個体呼吸を評価した。

その結果、ブナ、スギの群落内の大個体で必ずしも「個体重量当たりの呼吸」(以下、RWとする)は高くなかった。樹冠下の中型個体のRWは低く競争で枯死する個体が多い。一方、林縁やギャップ下の成長の遅い小個体のRWはスギ、ブナともに各群落で高かった。自己間引きのある群落では、樹木個体サイズとRWの関係は両対数軸上で下に凸の非線形で表現できた。すなわち、林内の時間空間的に不均質な環境(林縁からの斜光、ギャップ光など)で不定枝、不定根を持った小個体のRWは優勢大個体よりも高く、必ずしも競争による敗者とは定義できなかった。

このように個体呼吸から個体間関係を検討した場合には、従来の競争排他原理とは異なる個体間関係が存在する可能性が示された。

Respiration rate ( $\mu\text{molCO}_2 / (\text{individ. s})$ )

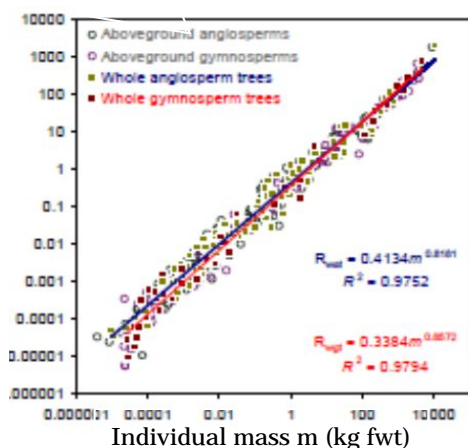


図 2. 裸子植物と被子植物の個体重量  $m$  (横軸) と個体呼吸速度  $R$  (縦軸) の関係

図に示したように個体呼吸には、裸子と被子植物の系統間にほとんど差が無い。この理由は森林生態系など大型生態系では、常に存在する不均一環境で個体呼吸が大きな可塑性を持ち、この可塑性の幅が系統間の幅を吸収するためである (MULDER C, BOIT A, MORI S, et al. Distributional (In)Congruence of Biodiversity-Ecosystem Functioning. *Advances in Ecological Research*, Vol. 46, 2012, 1-88. )

### (3) 機能、構造の時間推移の背景にある物

### 理化学制御について

樹木は重さにして1兆倍の劇的な成長をする。しかも環境変動に応じて極めて柔軟な成長曲線を選択することが可能である。

樹木は柔軟な成長を保ちつつ巨大化する方向に進化した。ここには陸上植物最大のジレンマ「 $\text{CO}_2$ は欲しいが、乾燥したくない」を解決する糸口が隠されていると考えられる。そのため、「 $\text{CO}_2$ を取り込む地上部」と「吸水する根」の呼吸を芽生え~大木まで丸ごと正確に測定した結果を検討した。

個体サイズが大きいほど地上呼吸に対する根への呼吸分配が有意に減少した。この理由は、小個体は小さな変動環境でも水を失いやすく、根への高いエネルギー分配が必要となる。一方、大個体は水を大量に保持することで、少ない根へのエネルギー分配で地上部機能を支えられるためだろう。これは、グローバルな地域、系統間の差を超えた一般的傾向であり、代謝は熱容量の大きい溶媒中に生じる創発特性 (emergent property) の一つであることから推察される。結局、巨大化への進化は創発特性から生じた自己組織化の結果かもしれない。

今後は、植物個体の成長や群落構造は物理化学的な性質として検討することが重要であろう。これは、構成的システム生物学の情報を取り込み樹木の生理生態学の再構築が必要であることを意味する。Bnavar (b) や Atkin (c) が指摘するように個体呼吸の制御要因は、器官や組織レベルの制御とは異なる物理化学制御が主要な要因なのかもしれない。

### <引用文献>

- (a) S MORI, K YAMAJI et al., Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.*, 107, 2010, 1447-1451
- (b) JR BANAVAR, et al., Form, function, and evolution of living organisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 111, 2013, 3332-3337
- (c) O ATKIN, F1000Prime Recommendation of [Mori S et al. *PNAS* 2010, 107:1447-51] DOI:10.3410/f.2712970.2376070.F1000Prime.com/2712970#eva12376070

### 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 23件) **全て査読有**

D FLASTER, S. MORI et al. A Biomass and Allometry database for woody plants. *Ecology*, 95(6), 2015, 1445  
<http://dx.doi.org/10.1890/14-1889.1>

査読有

正木 隆、森 茂太、ほか 添畑沢スギ間伐試験地における 45 年生から 104 年生までの長期成長データ. 森林総合研究所研究報告 第 14 巻 1 号、2015、65-72 査読有

S NAGTA, K YAMAJI, N NOMURA, H ISHIMOTO. Root endophytes enhance stress-tolerance of *Cicuta virosa* L. growing in a mining pond of eastern Japan. *Plant Species Biology* 30, 2014, 116-125 査読有

doi: 10.1111/1442-1984.12039, S SHARMA, A T M RAFIQUH, S KANGKUSO, A HAGIHARA, A model of seasonal foliage dynamics of the subtropical mangrove species *Rhizophora stylosa* Griff. growing at the northern limit of its distribution. *Forest Ecosystems* 1, 2014, 15 査読有

DOI: 10.1186/s40663-014-0015-2 A HAGIHARA, Deriving the mean mass-density trajectory by reconciling the competition-density effect law with the self-thinning law in even-aged pure stands. *Journal of Forest Research*, 02/2014, 19(1).

DOI: 10.1007/s10310-013-0393-2 査読有

S SHARMA, A T M RAFIQUH, A KANFKUSO, A HAGIHARA, A model of seasonal foliage dynamics of the subtropical mangrove species. *Forest Ecosystems* 1(1), 2014, 15.

DOI: 10.1186/PREACCEPT-52797756125673 66 査読有

森茂太、芽生えから巨木の個体呼吸スケールリング. 光合成研究, 24, 2014、27-33. 査読有

S SHARMA, A T M Rafiquh HA KANGKUSO Analuddin, A HAGIHARA, A model of seasonal foliage dynamics of the subtropical mangrove species. *Forest Ecosystems* 1(1), 2014, 15.

DOI: 10.1186/PREACCEPT-52797756125673 66 査読有

A KANGKUSO, S SHARMA, A HAGIHARA, Size inequality dynamics and allometric model for estimating the self-thinning exponent in overcrowded mangrove *Kandelia obovata* forest. *International Journal of Science Engineering and Sustainable Technology*, 2014, 52-63. 査読有

森茂太、小山耕平、八木光晴、福森香代子. 植物個体呼吸スケールリングの生態学的意義. 日本生態学会誌日本生態学会誌 63、2013、85-89 査読有

小山 耕平、八木光晴、福森香代子、森茂太. 代謝スケールリング理論: 個体生理と

生態系をつなぐ統合的アプローチ. 日本生態学会誌 63、2013、85-89 査読有  
小山 耕平、福森香代子、八木光晴、森茂太. 生態学の代謝スケールリング理論. 一クラーパーの法則とフラクタル成長 日本生態学会誌 63、2013、85-89 査読有

八木光晴、福森香代子、小山耕平、森茂太、及川信、代謝スケールリングから見た食う 食われるの関係. 日本生態学会誌 63、2013、103-112 査読有

K ONO, Y YASUDA, T MATSUO, D HOSHINO, Y CHIBA and S MORI, Estimating forest biomass using allometric model in a cool-temperate *Fagus crenata* forest in the Appi Highlands, Iwate, Japan. *Bulletin of FFPR* 428, 2013、125 - 141. 査読有

Md KAMARUZZAMA, S SHARMA, M KAMARA A HAGIHARA, *Wetlands Ecology and Management* Phenological traits of the mangrove *Rhizophora stylosa* Griff. at the northern limit of its biogeographical distribution 21(4), 2013, 277-288.

DOI: 10.1007/s11273-013-9299-1 査読有

H MATSUOKA, M AKIYAMA, K KOBAYASHI, K YAMAJI. Fe and P solubilization under limiting conditions by bacteria isolated from Asiatic sand sedge, *Carex kobomugi* Ohwi, roots at the coastal area of Hasaki, Japan. *Current Microbiology* 66, 2012, 314-321, 査読有

M KAMARUZZAMAN, S SHARMA, A. HAGIHARA, Vegetative and reproductive phenology of the mangrove *Kandelia obovata*. *Plant Species Biology*, 28、2012、118-129 査読有

doi:10.1111/j.1442-1984.2012.00367.x 森茂太、植物個体呼吸のロバストネスから見た生物多様性、生物科学、63、2012、94-101 査読有

R DESHAR, S SHARMA, A.T.M.R. HOQUE, K. MOUCTARA, A. HAGIHARA, Self-thinning of leaf, wood and aboveground in overcrowded mangrove *Bruguiera gymnorrhiza* stands in Okinawa island, Japan. *Procedia* 13、2012、982-993、Doi:101016/j.proenv.2012.01.091 査読有

ATMR HOQUE, S SHARMA, R SUWA, S MORI, A HAGIHARA, A, Nighttime respiration behavior of *Kandelia obovata* Sheue, Liu and Young from Subtropical Island, Japan, *Bangladesh Journal of Forest Science* Vol 32, 2012, 74-78, 査読有

② MULDER C, BOIT A, MORI S, VONK JA, DYER DS, FAGGIANO L, GEISEN S, GONZALES AL,

KASPARI M, LAVOREL S. et al. Distributional (In)Congruence of Biodiversity-Ecosystem Functioning. *Advances in Ecological Research*, Vol. 46, 2012, 1-88. 査読有

②② SHARMA, ATMR HOQUE, K ANALUDDIN, A HAGIHARA, Litterfall dynamics in an overcrowded mangrove *Kandelia obovata* (S., L.) Yong stand over five years, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 98, 2012, 31-41  
DOI: 10.1016/j.ecss.2011.11.012 査読有

②③ S SHARMA, MD KAMARUZZAMAN, ATMR HOQUE, K ANALUDIN, A HAGIHARA, Vegetative and reproductive phenology, and litterfall production of *Rhizophora stylosa* in Okinawa island, Japan, *International Journal of Environment*, 1, 2011, 20-26 査読有

[学会発表](計 24 件)

森茂太、王莫非、芳士戸啓、相澤拓、フェリオジュアンペドロ、春間俊克、山路恵子、石田厚、小山耕平、陸上植物個体の地上/地下部のバランス法則、根研究学会 2015.06.07、秋田県立大(秋田市)  
芳士戸啓、王莫非、森茂太、植物個体の地上/地下部呼吸はトレードオフか？根研究学会 2015.06.07、秋田県立大(秋田市)

王莫非、芳士戸啓、森茂太、葉の有無によるシュート呼吸の違い -タケノコと樹木の比較-根研究学会 2015.06.07、秋田県立大(秋田市)

相澤拓、芳士戸啓、王莫非、森茂太、担子菌子実体の呼吸スケーリングはなぜ植物と等しいか？ 根研究学会 2015.06.07、秋田県立大(秋田市)

王莫非、芳士戸啓、Juan Pedro Ferrio、森茂太、開葉前のモウソウチクのシュート呼吸スケーリング、東北植物学会、2014.12.13、山形大学(山形市)

森茂太、王莫非、芳士戸啓、相澤拓、フェリオジュアンペドロ、春間俊克、沖村沙耶佳、山路恵子、石田厚、陸上植物の網羅的な植物個体呼吸スケーリング、東北植物学会、2014.12.13、山形大学(山形市)

相澤拓、森茂太、維管束植物個体と菌類子実体の呼吸スケーリング、東北植物学会、2014.12.13、山形大学(山形市)  
フェリオジュアンペドロ、王莫非、芳士戸啓、相澤拓、森茂太、Size effects on water content, transportation and respiration rates in whole Sugi seedlings, 東北植物学会、2014.12.13、山形大学(山形市)

芳士戸啓、王莫非、相澤拓、フェリオジュアンペドロ、森茂太、草本植物と木本

植物の個体呼吸スケーリング、東北植物学会、2014.12.13、山形大学(山形市)  
M WANG, HOHSIDO H, FERRIO JP, S MORI, Extremely high respiration of growing whole-bamboo sprouts *Phyllostachys pubescens* -Linked with carbon supply from roots-. 6th international symposium on physiological process in roots of woody plants abstract book. p.80. Japan 2014. 09. 09. 名古屋大学(名古屋)

H HOSHIDO, M WANG, FERRIO JP, S MORI, Shoot/Root ratio in whole-plant respiration in some herbaceous and woody plants. 6th international symposium on physiological process in roots of woody plants abstract book p. 80. Japan, 2014. 09. 09. 名古屋大学(名古屋)

JP FERRIO, H HOSHIDO, M WANG, S MORI. 2014. 09. 09. The carbon and water balance upside down: Linking root respiration and water uptake in whole trees. 6th international symposium on physiological process in roots of woody plants abstract book. P. 88. Japan, 2014.09.09. 名古屋大学(名古屋)

S MORI, K YAMAJI, A ISHIDA, FERRIO J P. Universal scaling of shoot/root ratio of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. 6th international symposium on physiological process in roots of woody plants abstract book. P. 81. Japan, 2014. 09. 09. 名古屋大学(名古屋)

S OKIMURA, K YAMAJI, G HITSUMA, S MORI. The consideration to the possibility of Ni accumulation and the tolerance of *Thujaopsis dolabrata* seedlings growing in serpentine soil, Mt. Hayachine. 6th international symposium on physiological process in roots of woody plants abstract book. P. 57. Japan, 2014. 09. 09. 名古屋大学(名古屋)

小野賢二・安田幸生、星野大介、千葉幸弘、森茂太(2014): 安比森林微気象観測共同試験地ブナ二次林における地上部・地下部バイオマス現存量の推定、東北森林科学会講演要旨集. 18:25. 2014.09.1-2 コラッセふくしま(福島)

森茂太(2014): 不均一環境で根を含む個体呼吸はどんな可塑性を持つか？スギ、ブナの類似性、日本森林学会講演要旨集 125, 70. 大宮ソニックシティ(大宮)

森茂太(2013) 日本植物学会、シンポジウム講演要旨、33、2013.09.13-15(招待講演) 北海道大学(札幌)

S MORI, Inter and intra specific shifts

in plant metabolic scaling、Asian Federation of Ecological Societies、東アジア生態学会連合、2012.03.25、龍谷大学(大津市)

森 茂太、樹木個体呼吸の頑健性と柔軟性、第123回日本森林学会、2012.03.27、宇都宮大学(宇都宮市)

K MOCTAR, K ANALUDIBN, R DESSHAR, S SHARMA, A HAGIHARA、The self-shining of overcrowded *Kandelia obovata* stands in Manko Wetlands, Okinawa islnads、Proceedings of the international conference on environmental aspects of Bangladesh (ICEAB)、2011.09.10-11、北九州大学(北九州市)

- ②① MD KAMARUZZAMAN, S SHARMA, ATMR HOQUE, K ANALUDIN, A HAGIHARA、Phenology of *Bruguiera gymnorrhizia* (L.) Lamk. In Mnako Wetland, Japan、Proceedings of the international conference on environmental aspects of Bangladesh (ICEAB)、2011.09.10-11、北九州大学(北九州市)

- ②② R DESHIR, S SHARMA, ATMR HOQUE, K MOUCTAR, A HAGIHARA、Self-thinnig in *Bruguiera gymnorrhizia* (L.) Lamk. Stands in Okukubi river, Okinawa Island, Japan、Proceedings of the international conference on environmental aspects of Bangladesh (ICEAB)、2011.09.10-11、北九州大学(北九州市)

- ②③ S SHARMA, ATMR HOQUE, K ANALUDIN, A HAGIHARA、Leaf Phenological traits in the mangrove *Rhizophora stylosa* Griff. In Okinawa Island、Proceedings of the international conference on environmental aspects of Bangladesh (ICEAB)、2011.09.10-11、北九州大学(北九州市)

- ②④ S MORI、Inter-specific robustness and intra-specific flexibility of whole-plants metabolic scaling from seedlings to giant trees、The JSRR's 20th Anniversary Symposium, The Latest Frontiers of Root Research in Asia、2011.11.06、東京大学(東京都)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等

森茂太研究室

[http://yudb.kj.yamagata-u.ac.jp/html/10000603\\_ja.html](http://yudb.kj.yamagata-u.ac.jp/html/10000603_ja.html)

山路恵子研究室

<http://www.envr.tsukuba.ac.jp/~somosomo>

/yamaji.html

6. 研究組織

(1) 研究代表者 森茂太 (MORI, Shigeta)  
山形大学・農学部・教授

研究者番号: 60353885

(2) 研究分担者 萩原秋男 (HAGIHARA, Akio)  
琉球大学・海洋生物学部

研究者番号: 90126889

(3) 研究分担者 山路恵子 (YAMAJI, Keiko)  
筑波大学大学院・環境科学研究科

研究者番号: 90126889

(4) 連携研究者 香川聡 (KAGAWA, Akira)  
森林総合研究所

研究者番号: 40353635

(5) 連携研究者 西園朋広 (NISHIZONO, Tomohiro)

森林総合研究所

研究者番号: 90353797