

科学研究費助成事業（学術研究助成基金助成金）研究成果報告書

平成25年5月27日現在

機関番号：16401

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2011～2012

課題番号：23657022

研究課題名（和文） 放射性炭素分析法を用いた樹木の結実豊凶と資源貯蔵との関係性の解明

研究課題名（英文） Understanding the relationship between masting and stored carbohydrate resources in trees by a radioactive carbon analysis method

研究代表者

市榮 智明 (ICHIE TOMOAKI)

高知大学・教育研究部自然科学系・准教授

研究者番号：80403872

研究成果の概要（和文）：繁殖周期の異なる様々な樹木について、その種子に含まれる炭素がいつ作られたかを、放射性炭素分析を用いて明らかにし、種子生産に対する貯蔵炭水化物の貢献度について検証を行った。その結果、繁殖周期に関係なく、樹木は主として当年に生産した比較的新しい炭素資源を種子生産に利用して、種子生産に対応しており、それは気候帯や森林タイプ、樹種、繁殖頻度が異なっても同じであることが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：Many tree species undergo a large fluctuation from year to year in seed production, a phenomenon known as masting. The resource budget model, based on the assumption that abundant seeding in a masting year depends on abundant resources stored over several years, is a key hypothesis in explaining the mechanism of masting. But do masting species really need such a long-term storage in order to produce a large seed crop? To test this hypothesis, we studied relation between carbon accumulation periods for seed production, estimated by radiocarbon (^{14}C) analyses, and reproductive intervals in 10 canopy-tree species in a temperate deciduous forest and 17 dipterocarp species in a tropical rain forest. These species differ widely in their reproductive intervals. In all the species studied, the accumulation period toward seed maturation was less than 1.4 years. Moreover, regardless of species or reproductive intervals, there was no significant correlation between the carbon accumulation period and the fluctuation of annual seed production. Our results suggest that temperate and tropical canopy trees used the photosynthates produced in the current and/or the previous year for seed production regardless of reproductive intervals. It might therefore be necessary to reconsider the importance of stored carbohydrate resources for masting.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
交付決定額	3,000,000	900,000	3,900,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：結実豊凶，一斉開花，種子生産，ブナ科，フタバガキ科，熱帯雨林，落葉広葉樹林，

1. 研究開始当初の背景

温帯のブナや亜寒帯のモミヤマツ、熱帯の

フタバガキなど、森林生態系の優占種の多くが種子生産に年変動を持つため、他の生物や

生態系の物質循環に大きな影響を及ぼしている (Ashton 1988, Sork 1993)。このような種子生産の豊凶現象 (以下、マスティング) のメカニズムに関する仮説はこれまでいくつか提出されてきたが (Kelly 1994, 市栄 2005)、その最も有力な仮説の 1 つが「資源収支モデル」である (Isagi et al. 1997)。これは、種子生産に豊凶のある樹種は、豊作年の開花や結実に必要な資源量が多く、またその資源の蓄積に時間がかかるために、種子生産に年変動が生まれるというものである。しかし、個体サイズの大きな樹木の貯蔵資源の蓄積過程を継続して調査するのは非常に困難で、かつ長時間を要するため、それを裏付ける明確な証拠はほとんどない。しかも、近年の報告では、マスティングの周期や種子生産量に影響を与える栄養素は、樹種や環境条件、植生タイプごとに異なる可能性もある (Ichie et al. 2005, Han et al. 2008, Ichie & Nakagawa 2013)。そのため、これまで樹種ごとに行われてきた外部観察からの生態的調査に加え、樹木の内部要因からの総合的かつ定量的な証明が求められている。

2. 研究の目的

本研究は、マスティングのメカニズム解明に向け、その有力な仮説の 1 つである資源収支モデルを定量的に検証することを目的とした。繁殖周期の異なる様々な樹種について、戦後の放射性炭素 14 (以下 ^{14}C) 濃度の急激な変化を利用し、種子を構成する炭素の同化年代を数年スケールで特定した。大気中の ^{14}C 濃度は、戦後の東西冷戦時代に世界各地で行われた大気圏内核実験によって急激に増加し、その後減少を続けている (図 1)。

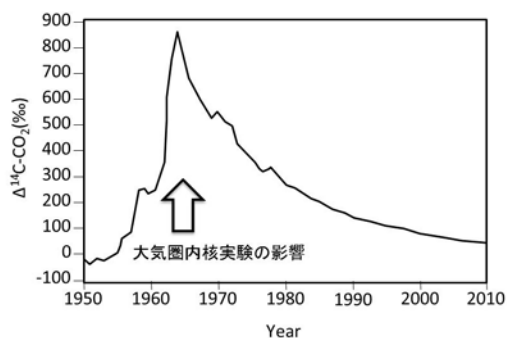


図 1 大気中の CO_2 に含まれる ^{14}C の増加・減少曲線

樹木は光合成によって固定した同化産物を利用して成長や繁殖を行うため、各器官に含まれる ^{14}C の濃度は、光合成を行った当時の大気中の ^{14}C 濃度を明確に反映する (Burchladze et al. 1989, Bowman et al. 2011)。本研究では、この原理を応用して種子に含まれる炭素が固定された年代を数年

単位で高精度に特定し、それと実際の種子生産年との差引きから、マスティングに利用される炭素資源の蓄積に必要な期間と繁殖周期との関係を明らかにした。植生タイプや繁殖周期の異なる様々な樹種を調査対象として、マスティングに果たす炭水化物資源の役割の樹種・地域・大陸間差を総合的に解明することを最終的な目的とした。

3. 研究の方法

日本の冷温帯林とマレーシアの熱帯雨林に生育する樹種を調査対象として研究を行った。

まず、国内での研究は、茨城県小川群落保護林で行った。保護林内に設定された 6ha の調査区内に生育し、繁殖周期の異なる落葉広葉樹 12 種について、1989 年から 1995 年に採取された各樹種の種子を材料として用いた。

また、マレーシアでの研究は、サラワク州ランビル国立公園で行った。国立公園内に設定された 8ha の長期生態研究プロット内に生育するフタバガキ科の 17 種について、1992 年 8 月に採取された各樹種の種子を材料として用いた。

入手した種子は、いずれも 60°C で 48 時間以上乾燥させた後、胚珠部分だけを取り出して重量を測定した。その後、振動粉砕機 TI-100 (CMT 社) により 40 メッシュ以下に粉砕した。粉砕した試料は、京大生態学研究所センター及び岡山大学異分野融合先端研究コアセンターのグラファイト化前処理用真空ラインを利用してグラファイト化を行い、加速器質量分析装置を有する外部研究機関に委託して、種子を構成する炭素の ^{14}C 濃度を測定した。同時に、試料中の炭素安定同位体比 ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) を測定し、植物体の同位体分別から ^{14}C 値の補正 ($\Delta^{14}\text{C}$ 値) を行った。

大気中の ^{14}C 濃度は、緯度や地域によって異なることが知られている (Levin & Kromer 1997, Pataki et al. 2010)。研究を行った 2 つの調査地は、過去の大気中の ^{14}C 濃度に関する情報がないため、本研究では過去に採取された葉に含まれる $\Delta^{14}\text{C}$ 値から、大気中の ^{14}C 濃度を推定した。葉を用いた理由は、近年の研究により、樹木の葉に必要な炭素資源は、そのほとんどが葉の展開後に自らの光合成生産物を直接利用してまかなわれていることが明らかになっているからである (Keel & Schädel 2010, Landhäusser 2011)。小川群落保護林の大気中 ^{14}C 濃度の推定には、1992 年、1994 年、1998 年、2001 年に採取されたミズメの春葉を用いた。ミズメは春に展開する春葉と、夏場に展開する夏葉を持つが、葉の大きさや落葉時期から区別できる。調査地では、ミズメの春葉は、毎年 5 月初旬に葉を展開することがわかっている。また、ランビル国立公園の大気中 ^{14}C 濃度の補正には、調

査地で 1993 年と 2001 年に採取されたフタバガキ科の *Dryobananops aromatica*、及び 1993 年と 1996 年に採取された *D. lanceolata* の枝先端部の展開直後の新葉を用いた。この両種は、共に順次展葉を行う樹種で、約 1 ヶ月おきに新しい葉を展開することが分かっている。これら、ミズメ及びフタバガキ科 2 樹種の葉について、上記と同様に ^{14}C 分析を行って $\Delta^{14}\text{C}$ 値を求め、両調査地の大気中 $\Delta^{14}\text{C}$ の減少曲線を推定した (図 2)。

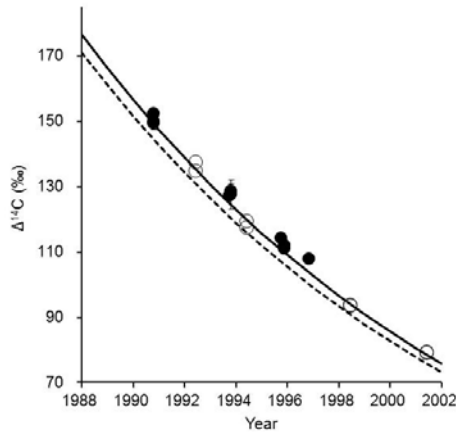


図 2 小川群落保護林で採取されたミズメの春葉の $\Delta^{14}\text{C}$ 濃度 (白丸) 及び大気中 $\Delta^{14}\text{C}$ 濃度の減少曲線 (実線)。点線は北半球で記録された平均的な大気中 $\Delta^{14}\text{C}$ 濃度 (Hua & Barbetti 2004)。黒丸は研究で用いた種子に含まれる $\Delta^{14}\text{C}$ 値を示す。

大気中の $\Delta^{14}\text{C}$ の減少曲線は以下の式であらわされる (Levin & Kromer 1997; Hyodo, Tayasu & Wada 2006) :

$$t = a - b \ln(\Delta^{14}\text{C})$$

t : 西暦年

上記 a 及び b は、ミズメ及びフタバガキ科樹種の葉の $\Delta^{14}\text{C}$ 値を使って下記の式から求めた。

$$\Delta^{14}\text{C}_{\text{leaf}} = (1/I) \int_{x_1}^{x_2} \Delta^{14}\text{C} dt$$

$$= b(\exp[(a-x_1)/b] - \exp[(a-x_2)/b])/I$$

x_1 : 葉が展開した日時

x_2 : 葉が成熟した日時

I : 葉の展開に用いられる炭素の蓄積に必要な時間

最終的に、種子に含まれる炭素の蓄積に必要な期間の推定には、以下の式を用いた。

$$\Delta^{14}\text{C}_{\text{seed}} = (1/I) \int_{x-1}^x \Delta^{14}\text{C} dt$$

$$= b(\exp[(a-(x-1))/b] - \exp[(a-x)/b])/I$$

I : 炭素蓄積期間

a : 大気中の $\Delta^{14}\text{C}$ 減少曲線の切片

b : 大気中の $\Delta^{14}\text{C}$ 減少曲線の傾き

x : その年の光合成終了日

※詳細は Ichie et al. (2013) を参照

a, b 値は統計解析ソフト R (R Development Core Team 2012) を、I 値は Microsoft Excel Goal Seek を用いて推定した。

4. 研究成果

小川群落保護林で調査した落葉広葉樹 12 種は、繁殖頻度に大きな樹種間差が見られた。ほぼ毎年繁殖するコナラ等の樹種がある一方で、ブナやイヌブナ、サワシバ、イヌシデ、クマシデなどは、種子生産量に大きな年変動が見られた。種子生産量の年ごとの変動係数 (CV) は、最も小さいコナラと、最も大きいブナの間に 4.5 倍以上の違いが見られた。種子に含まれる放射性炭素濃度から求められた、種子に含まれる炭素の蓄積に必要な期間は、調査した 12 樹種いずれにおいても、1.4 年未満の値を示した (図 3)。つまり温帯の落葉広葉樹は、繁殖周期や種子生産量に関係なく、いずれの樹種も主として当年の光合成同化産物を使って種子生産を行っていることが分かった。

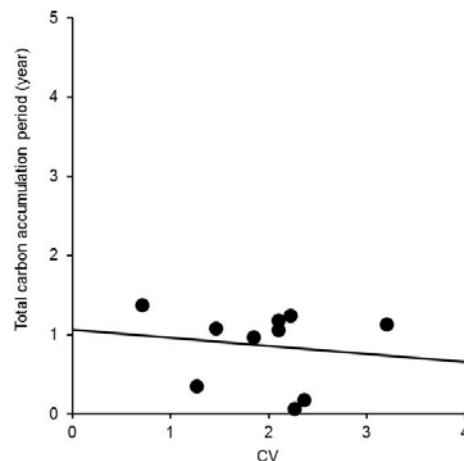


図 3 小川群落保護林に生育する落葉広葉樹 12 種の種子に含まれる炭素の蓄積に必要な期間と種生産量の変動係数の関係 $r^2 = 0.02$, $P > 0.05$.

一方、東南アジアの熱帯雨林に生育するフタバガキ科 17 種の繁殖頻度は、11 年間の調査期間中、多いもので 6 回、少ないもので 1 回と大きな樹種間差があった。成熟種子の乾燥重量も、最大で 3.0g、最少で 0.1g と調査

した17種の中で約30倍の開きがあった。ところが、放射性炭素分析によって求められた種子生産に利用される炭素の蓄積に必要な期間は、興味深いことに温帯樹種で得られた結果と同様、いずれの樹種でも1.4年未満であった。

つまり、本研究で調査した樹木は、温帯・熱帯の区別、また繁殖頻度や種子重量に関係なく、いずれも長期間蓄積した炭素資源を種子生産に利用しているのではなく、主として当年に生産した比較的新しい炭素資源を種子生産に利用して、種子生産に対応していることが明らかになった。近年の研究により、温帯もしくは熱帯でマस्टィングを行ういくつかの樹種が、種子生産に対して主に当年の光合成産物が利用されていることが報告されている (Ichie et al. 2005, Hoch & Keel 2006, Han et al. 2011, Hoch et al. 2013)。そのため、気候帯や繁殖周期、種子サイズに関係なく、樹木は種子生産に対して長期間貯蔵した炭素資源ではなく、主に当年の光合成で生産された炭素資源を利用している可能性が高い。本研究は、それを最新の分析技術を使って、多くの樹種で定量的に明らかにした世界初の研究と言えよう。また、本研究の研究結果から、炭水化物資源の蓄積具合がマस्टィングを制限する要因であることを前提とした資源収支モデルは、他の貯蔵物質の役割を含めて再考の必要があると言える。今後は、さらに異なる植生タイプや樹種においても、同様の解析を行っていくことにより、マस्टィングに果たす炭水化物資源の役割について、樹種間差や地域間差などを含めて総合的に解析することが可能になるであろう。

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3件)

- ① Tomoaki Ichie, Shuichi Igarashi, Shohei Yoshida, Tanaka Kenzo, Takashi Masaki, Ichiro Tayasu, Are stored carbohydrates necessary for seed production in temperate deciduous trees?, 査読有, Journal of Ecology 101, 2013, pp. 525-531, DOI: 10.1111/1365-2745.12038
- ② Tomoaki Ichie, Michiko Nakagawa, Dynamics of mineral nutrient storage for mast reproduction in the tropical emergent tree *Dryobalanops aromatica*, 査読有, Ecological Research, 28, 2013, pp. 151-158, DOI: 10.1007/s11284-011-0836-1
- ③ Takashi F. Haraguchi, Masao Uchida,

Yasuyuki Shibata, Ichiro Tayasu, Contributions of detrital subsidies to aboveground spiders during secondary succession, revealed by radiocarbon and stable isotope signatures, 査読有, Oecologia 171, 2013, pp. 935-944, DOI: 10.1007/s00442-012-2446-1

[学会発表] (計3件)

- ① 原口 岳, 陀安一郎, 森林伐採からの回復過程における低木層クモ群集の変化, 第123回日本森林学会大会, 2012年3月27日, 宇都宮.
- ② Takashi F. Haraguchi, Ichiro Tayasu, Food web analyses using C and N stable isotopes: spiders shift their prey from aboveground to belowground origin through secondary succession, 日本生態学会第59回大会, 第5回東アジア生態学会連合大会 (EAFES5), 2012年3月19日, 大津.
- ③ 市榮智明, 吉田昌平, 五十嵐秀一, 田中憲蔵, 正木 隆, 陀安一郎, 樹木の種子生産に貯蔵炭素は必要か?—放射性炭素分析法を用いた検証研究—, 58回日本生態学会札幌大会, 2011年3月11日, 札幌.

[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

6. 研究組織

(1) 研究代表者

市榮 智明 (ICHIE TOMOAKI)

高知大学・教育研究部自然科学系・准教授
研究者番号: 80403872

(2) 研究分担者

陀安 一郎 (TAYASU ICHIRO)

京都大学・生態学研究センター・准教授
研究者番号: 80353449

(3) 連携研究者

田中 憲蔵 (TANAKA KENZO)

独立行政法人森林総合研究所・国際連携推進拠点・主任研究員
研究者番号: 30414486

(4) 研究協力者

五十嵐 秀一 (IGARASHI SYUICHI)

愛媛大学大学院連合農学研究科・博士課程

(5) 研究協力者

吉田 昌平 (YOSHIDA SYOHEI)
高知大学大学院総合自然科学研究科・修士
課程

(6) 研究協力者

吉原 良 (YOSHIHARA RYO)
高知大学大学院総合自然科学研究科・修士
課程