

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 10 日現在

機関番号：11301

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2013～2015

課題番号：25660113

研究課題名(和文) 森林林冠木の光をめぐる競争における個体間相互作用の定量化の試み

研究課題名(英文) An attempt to quantify the degree of interaction in light interception between canopy trees in a forest

研究代表者

彦坂 幸毅 (Kouki, Hikosaka)

東北大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：10272006

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：森林樹木は個体間の距離が大きく、林冠に達している個体同士の光獲得競争がどれだけ起きているかはよくわかっていなかった。本研究では、一枚の葉が受ける光が自身の葉群と隣接個体の葉群を通過すると考え、それぞれの割合を森林群落において二つの方法で定量化することを発案した。その結果、隣接個体の葉群を通過する光の割合はおよそ50%前後であるということが明らかとなった。森林群落でも隣接個体との相互作用が小さくないことが明らかとなった。この成果は、森林樹木における光獲得のゲームのモデル化に利用でき、森林のCO2吸収能力の将来予測に利用可能であると期待される。

研究成果の概要(英文)：In forests, distances between individual canopy trees are large and it is unclear the degree of interaction between individuals for light competition. In the present study, we evaluated the degree of interaction, which was defined as the fraction of light that penetrated through the foliage of neighbor individuals, using two methods. The results suggest that the degree of interaction in a forest is about 0.5, indicating there is a significant interaction in light interception between neighbors. This value is useful for modeling of game in light competition in forests, contributing to projection of CO2 absorption rate in future forests.

研究分野：植物生理生態学

キーワード：個体間相互作用 ゲーム理論 光環境 光獲得競争

1. 研究開始当初の背景

植物群落では、光をめぐる激しい競争が起こっていると考えられている。多くの群落では、最下層の光環境は、最上部に比べて二桁低く、耐陰性がない植物は生存することができない。しかしそのような光獲得競争はあくまで上層個体と下層個体間の競争として考えられ、充分光を受けることができる上層個体間の競争はあまり考えられてこなかった。

一方、多くの理論モデル (Givnish 1987 *Am Nat*, Sakai 1991 *J Theor Biol* など) は、最上層に達している個体間で競争が起こっていることを仮定している。Hikosaka and Hirose (1997 *Ecoscience*) は群落光合成モデルにゲーム理論を導入し、進化的に安定な葉の角度を考察した (Evolutionarily stable strategy, ESS)。さらに Anten (2002 *J Theor Biol*) や Hikosaka and Anten (2012 *Funct Ecol*) は同様のモデルで進化的に安定な葉面積指数を考察した。これらのモデルでは、ターゲット個体が受ける光の強さが、ターゲット自身の葉の性質 (葉量や角度) だけでなく隣接個体の葉の性質の影響を受けることを仮定している。隣接個体の影響が大きい状況では、「群落の生産を最大にする性質」と「別の性質をもつ個体より高い生産をもつ性質 (=ESS)」が大きく異なる。例えば、群落全体の生産を最大にするためには、光合成が飽和するような強すぎる光を下層の葉に分配することができる垂直的な葉をもつ群落のほうが生産が高いが、個体間競争が存在すると、そのような光をトラップできる水平的な葉をもつ個体が有利になる。同様に、群落の生産を最大にする最適葉面積指数 (土地面積あたり葉面積) よりも、ESS 個体から構成される群落の葉面積指数のほうが大きくなる。これらの理論は、最適な葉面積指数よりも実際の葉面積のほうが大きいことをよく説明するなど、単なる理論の世界に留まらず、実際の植物群落の性質の定量的予測において有用であると期待されている。

隣接個体の影響の大きさは、「ターゲットが受ける光のうち、隣接個体を通過してくる光の割合 (以下 η)」として定義できる (右図)。 η は 0 から 1 までの値をもつパラメータで、実測可能である。 η は、隣接個体の葉が混じり合う草本群落では高い値をもつと予想され、オオオナモミ実験個体群を使った実測例では、低密度群落で 0.7、高密度群落で 0.85 と高い値をもつことが示された (Hikosaka et al. 2001 *Funct Ecol*)。しかしながら、後述するように η の測定は必ずしも容易ではないため、現在までこれが唯一の実測例である。また、草本群落では高いと予想される一方で、森林樹木で高い値をもつとは信じられていない。

2. 研究の目的

本研究では、森林樹木における η の大きさを簡便に測定する手法を開発し、森林樹木における個体間相互作用がどの程度大きいのかを明らかにすることを目指す。

3. 研究の方法

上述したように、光獲得競争における個体間相互作用の大きさ (隣接個体の影響の大きさ) は、「ターゲットが受ける光のうち、隣接個体を通過してくる光の割合」と定義される。 η は以下の式で表される。

$$I_{Tj} = (1 - \eta_j) I_0 \exp(-K_T f_{Tj}) + \eta_j I_0 \exp(-K_N f_{Nj})$$

式 1

ここで I は水平面光強度、 K は吸光係数、 f は最上部からの積算葉面積指数、下付の T 、 N 、 0 、 j はそれぞれターゲット個体、隣接個体、群落最上部の値、上から j 番目の層を意味する。 η が大きいほど隣接個体の影響が大きいことを意味する。

η の定量化は、ターゲット個体が群落内にいるときの受光量と、ターゲットの周囲に隣接個体がないときの受光量を比較することによって可能になる。簡単のために葉が 100% 光を吸収し、隣接個体とターゲットの K や葉の垂直分布が同じであると仮定すると、ターゲット個体が群落内にいるときの層 n の葉の受光量 I_{Tn}' と孤立しているときの受光量 I_{Ton}' は以下の式で表される。

$$I_{Tn}' = K I_0 \exp(-K_T f_{Tj})$$

式 2

$$I_{Ton}' = K [(1 - \eta_j) I_0 \exp(-K_T f_{Tj}) + \eta_j I_0]$$

式 3

η の実測は、オオオナモミのポット群落を用いて行われた。群落中にある個体と、群落から取り出して隣接個体がない状態にした個体の葉に感光フィルムオプトリーフを貼り付け、受光量を測定した。 I_{Tn}' と I_{Ton}' の違いが大きいほど η が大きいということになる。

実験 1 個葉受光量の測定による η の定量化
オオオナモミ実験個体群で行った受光量測定を森林樹木で行うことは、困難ではあるが不可能ではない。本実験では、ターゲット個体の周囲にタワーを建て、隣接個体を伐採して個体受光量を測定することにより η の定量化を行った。

2013 年 9~10 月に 30 年生ウラジロモミ林にてターゲット個体を 3 個体設定し、周囲にタワーを建設した。オプトリーフを個葉に貼り付け、数日露光することにより個葉の受光量を定量化する。終了後、周囲の個体を伐採し、再びターゲット個体の受光量を定量化する。以上の測定結果から式 2・3 を用いて η を計算した。タワーは 1 個体分しか購入でき

なかったため、一つの個体についてタワーを構築し、伐採前後の受光量を測定したのちにタワーを解体し、次の個体の測定を行うという順に実験を行った。

実験 2 光強度の空間分布と伐採の組み合わせによる I_{Tj} の定量法の開発

実験 1 で行う測定法は頻繁に行うことができる手法ではないため、より容易に I_{Tj} の定量を可能にする手法を開発することを目的とした。

タワーを構築した後、ターゲット個体の樹冠の内部の様々な高さで光センサを用いて光強度を測定した。ターゲット個体を伐採した後、同じ位置で光強度を測定した。この場合の光強度分布は、式 1 から以下の式にしたがうと予想される。

$$I_{Tj} = (1 - \alpha) I_0 + \alpha I_0 \exp(-K_N f_{Nj})$$

式 4

伐採前の光分布は式 1 にしたがうと考えられ、両者の連立方程式を解くことによって I_{Tj} を計算することができると考えられた。

なお、針葉樹であるウラジロモミの樹冠は円錐形に近いので、樹冠上部では相互作用が低く、株では高いといった勾配があることが想定された。そこで、 $I_{Tj} = a \times F + b$ という一次関数で I_{Tj} が位置によって変化するという計算も行った。

4. 研究成果

実験 1

3 本の木で測定を行ったが、3 本めの個体では測定点のばらつきが式 2 でカバーすることができず、近似曲線が収束しなかった。そこで残りの 2 個体についてのみ解析を行った。

個体 1 では吸光係数 K が 0.68、 α は固定した場合に 0.54 となった。 α を固定しない場合は、 $\alpha = -0.0077F + 0.57$ となり、固定した場合と回帰曲線は大きく変わらなかった。

個体 2 では吸光係数 K が 0.98、 α は固定した場合に 0.40 となった。 α を固定しない場合は、 $\alpha = -0.0265F + 0.51$ となり、固定した場合と回帰曲線は大きく変わらなかった。

実験 2

この実験では 3 本とも近似曲線が収束した。吸光係数は平均 1.35 と高い値となった。 α を固定した場合の平均地は 0.67 となったが、式 4 はあまりデータにフィットしているとはいえなかった。 α を固定しなかった場合は近似曲線はよくフィットし、 α を固定しないほうが妥当であると考えられた。 I_{Tj} の値は、群落光合成に大きな影響を及ぼす $F=1$ のときの平均値が 0.36、 F がおおよそ中間の値である $F=0.3$ の場合が 0.57 となった。

まとめ

当初予想された通り、 I_{Tj} の値はオオナミ群落で観察された値よりも小さいものとなった。しかしながら、 I_{Tj} の値は明らかに 0 より大きく、個体間の距離が離れた森林樹木であっても、受光量は隣接個体の影響を強く受けることが明らかとなった。これらの結果は森林樹木に対してゲーム理論を適用する上で重要な情報となり、森林特性の環境応答を予測精度の上昇に貢献すると期待される。

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 20 件) 全て査読論文

Yamaguchi DP, Nakaji T, Hiura T, Hikosaka K (2016) Effects of seasonal change and experimental warming on the temperature dependence of photosynthesis in the canopy leaves of *Quercus serrata*. *Tree Physiology*, in press.

Hikosaka K, Anten NPR, Borjigidai A, Kamiyama C, Sakai H, Hasegawa T, Oikawa S, Iio A, Watanabe M, Koike T, Nishina K, Ito A (2016) A meta-analysis of leaf nitrogen distribution within plant canopies. *Annals of Botany*, in press.

Kamiyama C, Oikawa S, Hikosaka K (2014) Seasonal change in light partitioning among coexisting species of different functional groups along elevation gradient in subalpine moorlands. *New Phytologist*, 204: 913-923. 10.1111/nph.12960

Hikosaka K (2014) Optimal nitrogen distribution within a leaf canopy under direct and diffuse light. *Plant, Cell and Environment*, 37: 2077-2085. 10.1111/pce.12291

[学会発表](計 11 件)

彦坂幸毅, 山口大輔, 長嶋寿江(東北大・院・生命科学), 中路達郎, 日浦勉(北大・FSC) 森林林冠木の光をめぐる競争における個体間相互作用の定量化の試み 第 62 回日本生態学会大会 鹿児島県鹿児島市 2015 年 3 月 18 日~22 日

彦坂 幸毅 (東北大・院・生命科学) 直達光・散乱光下における植物群落内の葉間最適窒素分配 東北植物学会第 4 回山形大会山形県山形市 2014 年 12 月 13-14 日

吉中健太・行方健二・長嶋寿江・彦坂幸毅(東北大学・院・生命科学) オオオナモミ群落の個体間光獲得競争における個体アーキテクチャの効果 東北植物学会第4回山形大会 山形県山形市 2014年12月13-14日

研究者番号: 40391130

山口大輔, 中路達郎, 日浦勉, 三島大, 中村こずえ, 佐野淳之, 彦坂幸毅 コナラ林冠葉における光合成の温度応答の緯度間比較とその生化学的要因の解明 日本植物学会第78回大会 神奈川県川崎市 2014年9月12-14日

Kouki Hikosaka. Optimizing plant traits for maximizing plant production. JST・CREST International Symposium "Productivity Improvement of Plants: From Model to Crop Plants" Nara, Nara, Japan, 10 Jan, 2014

〔図書〕(計3件)

Hikosaka K, Niinemets Ü, Anten NPR (eds) (2016) Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications. Springer, Berlin. 428 p.

彦坂幸毅 (2016) 植物の光合成・物質生産の測定とモデリング 共立出版 146 p.

彦坂幸毅・長嶋寿江 (2014) 光に対する応答 身近な雑草の生物学 朝倉書店 pp. 12-23.

〔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

彦坂 幸毅 (HIKOSAKA, Kouki)

東北大学・大学院生命科学研究科・教授

研究者番号: 10272006

(2) 研究分担者

日浦 勉 (HIURA, Tsutomu)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授

研究者番号: 70250496

研究者番号: 70250496

(3) 連携研究者

中路 達郎 (NAKAJI, Tatsuro)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授

研究者番号: 70250496