

実生形質の樹種間比較と形質が実生動態に及ぼす影響

名古屋大学農学部 弓桁 侑季

要旨

植物の形質は光合成や環境への適応と関係があり、実生の環境への応答には形質が影響を及ぼすと考えられるため、本研究では、実生形質の樹種間比較、および形質が実生動態に及ぼす影響について調査しました。その結果、特に比葉面積や葉の厚さ、根の乾物含有量、葉の窒素含有量が樹種や生活型によって異なり、実生は生存・成長戦略に応じた多様な形質を持っていることがわかりました。また、同じ形質は実生動態に影響を与えており、この4項目が実生の更新特性に関わる重要な要素であることが示唆されました。

はじめに

1 植物の形質

植物の形質は光合成能力や環境適応能力と密接に関係しています。例えば、比葉面積という形質は樹木の成長戦略を示し、比葉面積が高い樹種は資源の獲得と成長が早く、比葉面積が低い樹種は資源の保存性が高い傾向にあります。また、窒素の多くは葉緑体へ配分されるため、葉の窒素含有量は光合成速度の違いをあらわします。くわえて、根の形質は水分および窒素などの資源利用と関わりがあります。

植物の形質は樹種および地域などによって特有の傾向を示し、形質調査は森林生態系の機能や安定性、温暖化を始めとした環境への応答などを理解するうえで重要です。現在では、植物群落において類似した形質を示す種を機能タイプ毎に分けることで、群落の構造や多様性の生態特性を理解しようとする試みが進んでいます。しかし、植物の生活史のなかで最も死亡率が高く、樹木の天然更新を考えるうえで重要な生育段階である実生の形質を多くの樹種間で比較している研究例はありません。そこで、本研究では19種の実生について、樹種間でどのような差異があるのかを調査しました。

2 実生更新

実生は天候や天敵などによる影響を受けやすく死亡率が高い生育段階であるため、樹木が生存するうえで重要な段階です。木本実生の定着を制限する要因としては、土壌環境や光環境、林床に密生するササ類などがあり、各環境要因に対する実生の動態は種特有の応答を示します。環境への応答には、植物の形質が影響を及ぼすと考えられますが、実生の形質と実生動態とを関連づけた研究はありません。そこで、本研究では実生の形質が環境要因と実生動態との関係に与える影響を明らかにすることを目的としました。



写真1 アオハダ実生

1 材料と方法

(1) 調査地

調査は段戸モミ・ツガ希少個体群保護林（愛知県北設楽郡設楽町^{きたしたらくんしたらくちょう}）で行いました（写真2、以下、段戸）。段戸^{だんと}の標高は990~1030 m、年平均気温は9.2 °C、年平均降水量は2126 mm、優占樹種はブナ・モミ・ツガです。2017年に、ササ類であるスズタケが一斉に開花・枯死し、現在でもスズタケの枯れ桿が多数残っています（写真3）。また、段戸では、2017年~2020年にかけて実生や林床環境に関する調査が行われてきました。

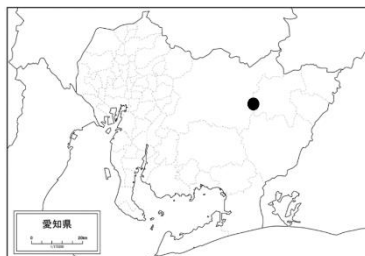


写真2 調査地位置図



写真3 調査地の景観

(2) サンプリング

スズタケ実生と段戸に生育する主要な18種の木本実生（コハウチワカエデ、コミネカエデ、ウワミズザクラ、カスミザクラ、アカシデ、ミズメ、リョウブ、コシアブラ、ミズナラ、アオハダ、カナクギノキ、アブラチャン、シロモジ、シラキ、エゴノキ、シキミ、モミ、ツガ）のサンプリングを行いました。ブナは段戸の優占樹種ですが、実生が非常に少なかったため対象種に含めませんでした。高さ30 cm以下の非当年生実生を対象とし、2021年の7~9月にかけて、1樹種につき8個体を根ごとサンプリングしました（写真4）。



写真4 サンプリングの様子

(3) 形質の測定・算出

サンプリングした実生を用いて、葉面積や葉、茎および根の生重と乾重を測定しました。これらのデータを用いて、表1の式により、比葉面積 (m^2/kg)、葉の厚さ (mm)、比根長 (m/g)、葉・茎・根それぞれの乾物含有量 (mg/g)、地下/地上バイオマス比を求めました。くわえて、葉の窒素含有量 (mg) を測定しました。

表1 各形質の計算式

形質	計算式
比葉面積	$(\text{葉面積} / \text{葉乾重}) / 10$
葉の乾物含有量	$(\text{葉乾重} / \text{葉生重}) \times 1000$
葉の厚さ	$\{1 / (\text{比葉面積} \times \text{葉の乾物含有量})\} \times 1000$
比根長	$(\text{根長} / \text{根乾重}) / 100$
茎の乾物含有量	$(\text{茎乾重} / \text{茎生重}) \times 1000$
根の乾物含有量	$(\text{根乾重} / \text{根生重}) \times 1000$
地下/地上バイオマス比	根乾重 / 葉と茎の乾重

(4) 実生調査

調査は 2021 年の春・夏・秋に一度ずつ実施しました。44 地点の実生コードラート (1 m×2 m) 内に出現した高さ 30 cm 以下のすべての木本とスズタケ実生について、実生に番号付けを行いながら、実生の樹種や高さ、生残を記録しました (写真 5)。くわえて、実生が当年生か、または非当年生かを記録しました。



写真 5 実生調査

(5) 林床環境調査

2021 年の 5 月～11 月にかけて、調査地の林床環境に関する調査を行いました。測定項目は野鼠^{やそ}個体数 (写真 6)、リター量、光環境、スズタケ枯れ桿の最大桿長と桿密度、土壌中の炭素および窒素含有量、傾斜です。



写真 6 捕獲されたネズミ

(6) データ解析

a. 形質の樹種間比較

19 樹種、および樹木の生活型間において、各形質 (比葉面積、葉の厚さ、比根長、葉・茎・根それぞれの乾物含有量、地下/地上バイオマス比、葉の窒素含有量) を比較しました。生活型として、落葉樹 (ある時期に葉を落とす樹木) または常緑樹 (1 年を通して緑の葉をつける樹木)、広葉樹 (葉が平たい樹木) または針葉樹 (葉が細く先が尖っている樹木)、陽樹 (生育に必要な日射量が多い樹木) または陰樹 (日射量が少なくても生育することができる樹木)、スズタケ実生または木本実生の 4 タイプでグループ分けをしました。

b. 実生の形質が実生動態に及ぼす影響

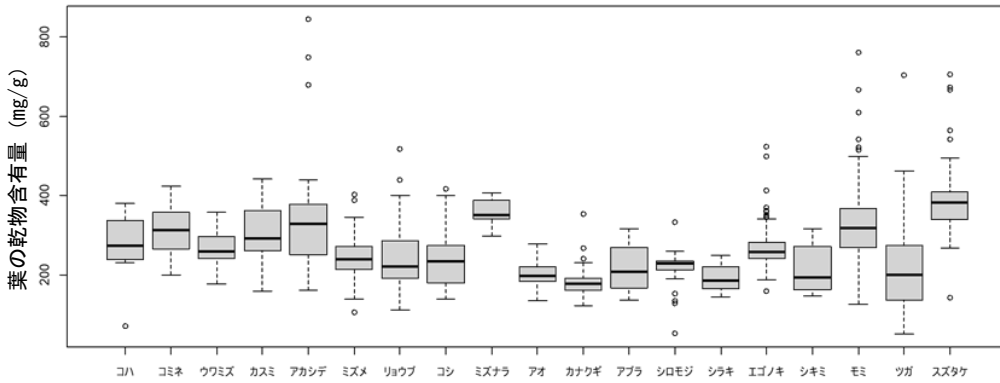
実生の形質が環境要因と実生動態との関係に与える影響を評価するため、まず過去のデータも含めて、各環境要因 (野鼠個体数、リター量、光環境、スズタケ枯れ桿の最大桿長と桿密度、土壌中の炭素および窒素含有量、傾斜) により密度または生存率が高まる樹種と下がる樹種にグループ分けをしました。そして、これら 2 つの樹種グループの間で各形質を比較しました。

2 結果

(1) 形質の樹種間比較

すべての形質において、19 樹種間で有意な差が見られました (図 1)。また、落葉樹と常緑樹、広葉樹と針葉樹の間における形質の特徴が異なることがわかりました。具体的には、落葉樹および広葉樹は、比葉面積が高く、葉が薄く、根の乾物含有量が低く、葉の窒素含有量が多い傾向を示しました。例として、図 2 では落葉樹と常緑樹における葉の厚さの比較、図 3 では広葉樹と針葉樹における比葉面積の比較の結果を示しました。一方、陽樹と陰樹、スズタケ実生と木本実生の間では、形質の特徴に差は見られませんでした。

A 葉の乾物含有量



コハ：コハウチワカエデ
 コミネ：コミネカエデ
 ウワミズ：ウワミズザクラ
 カスミ：カスミザクラ
 コシ：コシアブラ
 アオ：アオハダ
 カナクギ：カナクギノキ
 アブラ：アブラチャン

B バイオマス比

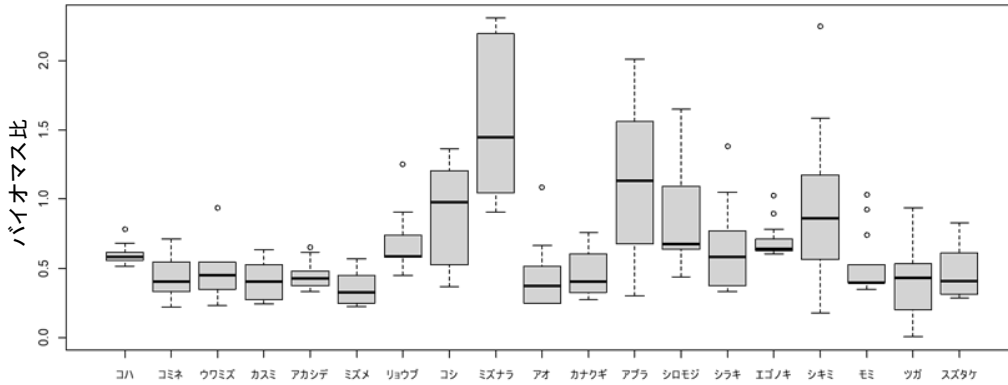


図1 各形質の樹種間比較（一部）

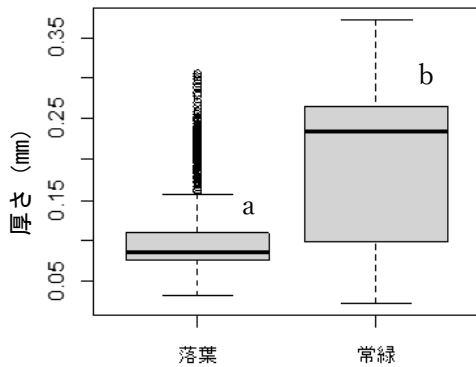


図2 落葉樹と常緑樹における葉の厚さの比較
 図中の異なるアルファベットは形質に有意な差があることを示しています。

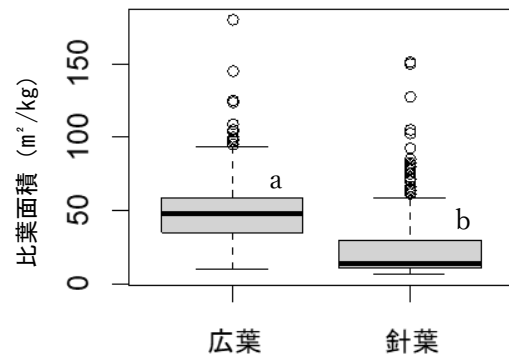


図3 広葉樹と針葉樹における比葉面積の比較
 図中の異なるアルファベットは形質に有意な差があることを示しています。

(2) 実生の形質が実生動態に及ぼす影響

すべての形質が実生の密度や生死と環境要因との関係に影響を与えていました（密度：表2、生死：表3）。その中でも比葉面積、葉の厚さ、根の乾物含有量、および葉の窒素含有量がより多くの環境要因に対して影響を与えていました。

表 2 環境要因と実生密度との関係に影響を及ぼす形質

	比葉面積	葉の乾物含有量	厚さ	茎の乾物含有量	比根長	根の乾物含有量	バイオマス比	窒素含有量
野鼠個体数	-	*	*	-	*	*	*	*
調査前年のリター量	*	-	*	*	*	*	-	*
最大桿長	*	*	*	*	*	*	*	*
桿密度	*	-	*	*	-	*	*	*
光環境	*	*	*	-	*	*	*	*
土壌中の炭素	*	*	*	*	-	*	*	*
土壌中の窒素	*	*	*	*	*	*	*	*
傾斜	*	*	*	*	*	*	-	-

表 3 環境要因と実生生死との関係に影響を及ぼす形質

	比葉面積	葉の乾物含有量	厚さ	茎の乾物含有量	比根長	根の乾物含有量	バイオマス比	窒素含有量
実生高さ	*	-	*	*	-	*	-	*
野鼠個体数	*	*	*	-	*	*	-	*
調査年のリター量	*	*	*	*	*	*	*	*
最大桿長	*	*	*	*	*	*	*	*
桿密度	*	*	*	-	*	*	*	*
光環境	*	*	*	*	*	*	-	*
土壌中の炭素	*	-	*	-	*	*	-	*
土壌中の窒素	*	*	*	*	*	*	*	*
傾斜	*	*	*	*	*	*	*	*

*がついている項目は、形質の違いにより、環境要因が実生の密度や生死に与える影響が異なることを示しています。

おわりに

実生の形質は樹種や生活型によって異なっていたことから、実生はそれぞれの生存・成長戦略に応じた多様な形質を持っていると考えられます。また、樹木の性質による実生形質の違いを特徴付ける要因と、実生動態と強い相関を持つ形質に同じ項目（比葉面積、葉の厚さ、根の乾物含有量、葉の窒素含有量）が選ばれたことから、実生の更新特性に関わる形質として、上記の4項目が重要な要素になると考えられます。ここで、比葉面積や葉の厚さは日当たりや乾燥による影響を受け、窒素は葉緑体や光合成酵素の主要な構成成分です。また、根の乾物含有量は根の水分容量との関係があります。以上から、比葉面積や葉の厚さ、根の乾物含有量、葉の窒素含有量は、植物の生存に重要な光合成を行う際に必須な要素（日光や水分など）と関わりがあるため、実生更新と密接に関わっていると考えられます。

参考文献

- ・朝日莞二 (2021) 愛知県山間部におけるスズタケー斉開花・枯死の樹木群集動態への影響. 名古屋大学 修士論文.
- ・Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. PLoS ONE, 4, e5695.
- ・Fort FC, Jouany PC (2014) Hierarchy of root functional trait values and plasticity drive early-stage competition for water and phosphorus among grasses. Functional Ecology, 28, 1030-1040.

- Gower ST, Mcmurtrie RE, Murty D (1996) Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 378–382.
- Hiura T, Koyama H, Igarashi T (1996) Negative trend between seed size and adult leafsize throughout the geographical range of *Fagus crenata*. *Ecoscience*, 3, 226–228.
- Kenzo T, Ichie T, Yoneda R, Watanabe Y, Ninomiya I, Koike T (2006) Changes in photosynthesis and leaf characteristics with height from seedlings to mature canopy trees in five dipterocarp species in a tropical rain forest. *Tree Physiology*, 26, 865–873.
- 木佐貫博光, 梶幹男, 鈴木和夫 (1995) 秩父地方の山地溪畔林におけるシオジおよびサワグルミ実生の消長. 東大農学部演習林報告, 93, 49–57.
- Kong DL, Ma CG, Zhang Q, Li L, Chen XY, Zeng H, Guo DL (2014) Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytology*, 203, 863–872.
- 小池孝良, 渡邊陽子, 柴田隆紀, 松木佐和子, 松本剛史, 坂本泰明, 丸山温 (2005) カバノキ科5種若齢木の葉の表面構造と被食防衛能. 日林北支論, 53, 79–81.
- Merilo E, Tulva I, Räm O, Kükki A, Sellin A, Kull O (2009) Changes in needle nitrogen partitioning and photosynthesis during 80 years of tree ontogeny in *Picea abies*. *Trees*, 23, 951–958.
- 中静透, 菊澤喜八郎 (2018) 森林科学シリーズ 1 巻 森林の変化と人類. 共立出版.
- Nakashizuka T (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Research*, 3, 21–35.
- Niinemets U (1997b) Distribution patterns of foliar carbon and nitrogen as affected by tree dimensions and relative light conditions in the canopy of *Picea abies*. *Trees*, 11, 144–154.
- Norden N, Chave J, Caubere A, Chatelet P, Ferroni N, Forget PM, Thebaud C (2007) Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 95, 507–516.
- Ordoñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009) A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137–149.
- Ordonez A, Wright IJ, Olff H (2010) Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison. *Functional Ecology*, 24, 1353–1361.
- Poorter H, Niinemets U, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565–588.
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB (2002) Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 90(3), 534–543.
- 依田浩輝 (2019) スズタケ一斉開花・枯死に伴う林内環境の変動と実生群集の動態. 名古屋大学 修士論文.