

#### 4. シラカンバ一次枝成長の光環境及び個体構造に対する依存性に関する研究

環境立地学研究室 BT

##### 1. 序論

樹木は基本的な構成単位（シュート、節間など）の繰り返しと枝分かれによって構成される（モジュラー構造）。したがって、樹木の構造はモジュールの繰り返し・枝分かれによってモデル化できる（構造的モデル；Honda1971）。近年は、樹木の構造モデルに機能を付け加えた構造的・機能的樹木モデルが様々な研究グループによって開発されている（Takenaka 1994）。構造的・機能的樹木モデルの代表例LINGNUMでは、樹木個体が枝、葉、芽などの基本構成要素から構成され、枝の発生や成長が局所的な光強度に依存するなどの機能が与えられている。構造的・機能的樹木モデルが正しく現実の樹木の成長を再現するためには、枝、葉、芽などの基本構成要素の発生・成長・脱落の過程が個体を取り巻く環境や個体の構造との関係として正しく把握されていなければならない。

枝の成長が光環境に依存する仕方として、2種類概念が提出されている。一つ目の概念はbranch autonomyと呼ばれる（Sprugel et al. 1991）。branch autonomyでは枝の成長はその枝によって生産された光合成産物によってまかなわれ、他の枝からの転流はないとされる。もう一つ概念は、correlative inhibitionと呼ばれる（Takenaka 2000）。この概念では、個体内の利用可能な資源（光合成産物、水、栄養塩など）を個体内の部分が競争して利用し、強いシンク（成長点など）があるとより弱いシンクへの資源分配が阻害されるとされる。枝の成長はその枝の獲得した資源量だけで決定されず、成長の盛んな他の枝の有無に大きく影響される。例えば、全体が被陰されている個体中の被陰された枝の成長は、一部の枝が被陰されていない個体の被陰された枝の成長より大きいと予測される（Stoll & Schmid 1998）。

落葉樹の冬芽の中には翌年開く葉や葉原基が含まれているため、成長は前年の環境によって決定されている可能性がある（Watson et al. 1995）。植物の形態形成に対する前年環境の影響は性表現や個葉の特性などの点では研究されているが、枝単位の成長ではこれまで研究がない。枝成長に対して前年の状況と当年の状況のどちらがより強い影響を与えているかを解明することも本研究の課題である。

本研究では、冷温帯落葉広葉樹のシラカンバを材料に枝の成長が個体の構造や光強度にどのように関連しているかを検討する。特に、成長の分配の原則として branch autonomy と correlative inhibition のどちらが重要であるか？一次枝の成長速度を決める要因として当年の環境か、前年の環境のどちらが重要か？に注意して検討する。

##### 2. 材料と方法

2-1. 材料 冷温帯落葉広葉樹のシラカンバ稚樹を調査対象種とした。調査地は北海道北部（中川郡中川町 北緯44°48′、東経142°04′）の北海道大学北方生物圏フィールド科学センター森林圏ステーション中川研究林（旧中川演習林）にとった（図1）。林道脇の空き地とその周囲の二次林から、調査個体として樹高が2mから6mで樹齢10年以内のシラカンバ稚樹24本を選んだ。

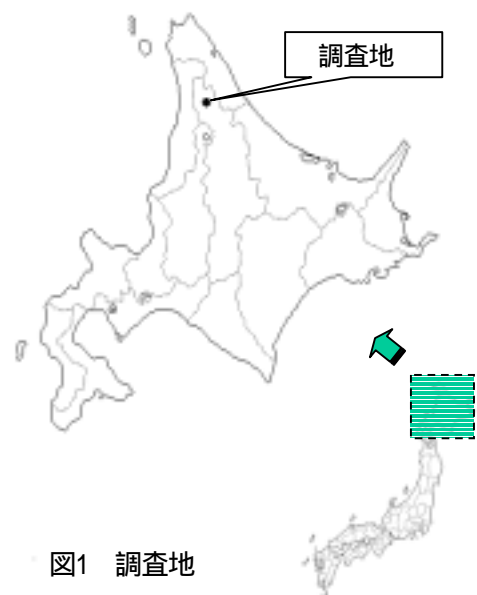


図1 調査地

## 2-2. 方法

2-2-1. 一次枝上の光強度の測定 個体最上部及び各一次枝の光強度を推定するため、個体の主軸（幹）先端部位と一次枝先端部位で全天写真を撮った（図2）。全天写真の撮影は2000年と2001年に行った。写真撮影の季節は開葉が終了した8月とした。

### 2-2-2. 一次枝上の光強度の計算

撮影した全天写真に前処理（二値化）を行った後、専用のソフトウェア Gap Light Analyzer ver.2（以下GLA；Frazer et al. 1999）を使用して光強度を計算した。GLAは、写真を撮った位置にどの方向から光が差し込めるか全天写真から判断し、太陽軌道を計算しながら指定された期間の光強度積算値を算出する。本研究では、5月～10月の光合成有効光量子束密度の積算値（ $\text{mols/m}^2 \text{ day}$ ）を算出して、遮蔽物に全く覆われていないときの光強度に対する相対値（%）を算出した。この値を一次枝の光環境の指標とし、一次枝の成長解析に使用した（以後、単に光強度と呼ぶ）

## 2-3. 個体構造の測定

2-3-1. 個体構造の測定 土地測量用の測定装置（トータルステーション TOPCON GTS703S）を用いて、個体と枝の基部および先端の3次元座標を測定した。測定は、2000年、2001年の落葉後（11月初旬）に行った

2-3-2. 一次枝の位置・形状パラメータの計算 一次枝の先端・基部の3次元座標から枝の長さ・角度・基部の高さを算出した（図3）。

## 2-4. 一次枝成長量の測定

2-4-1. 観察個体の採取と測定 観察個体の一次枝の成長量を測定するために、2001年の落葉後にすべての調査個体（24個体）を個体基部から伐採し、実験室に持ち帰った。個体を、過去伸長分を含め1年ごとの伸び（シュート）に分け、シュートごとの齢を決定した。また、基部と先端の直径を0.1mm単位で、長さを0.1cm単位で測定した。短枝の成長は極めて小さいため、短枝は測定対象としなかった。図4にシラカンバ枝の構造を示す。

2-4-2. 一次枝の成長量の計算 シュートの形状を円錐台と仮定し、シュートの基部と先端の直径および長さからシュートの体積を計算した。サンプルシュートの測定から求めた比重（ $0.836\text{g/cm}^3$ ）をシュートの体積にかけてシュートの乾重を求めた。当年シュートの乾重を一次枝ごとに合計し一次枝の成長とした。本研究では、当年シュートの成長のみを解析対象とし、2年目のシュート以上の枝の肥大成長について考慮しなかった。個体の樹冠拡大にとって、当年の長枝の成長が最も重要であると考えたためである。

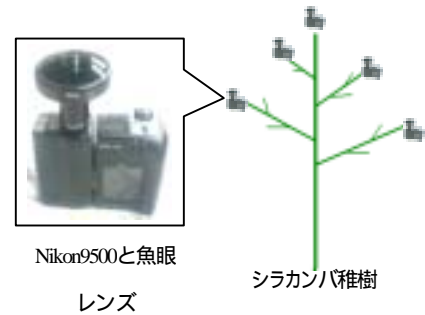


図2 撮影位置とカメラの写真

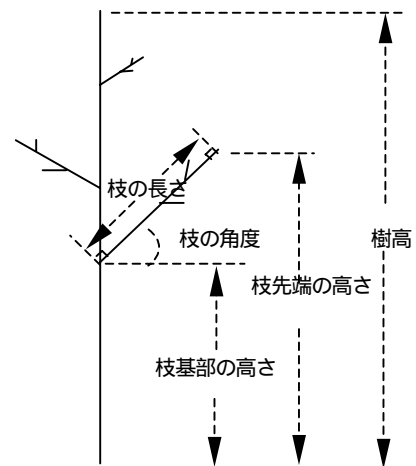


図3 一次枝の形状・パラメータ

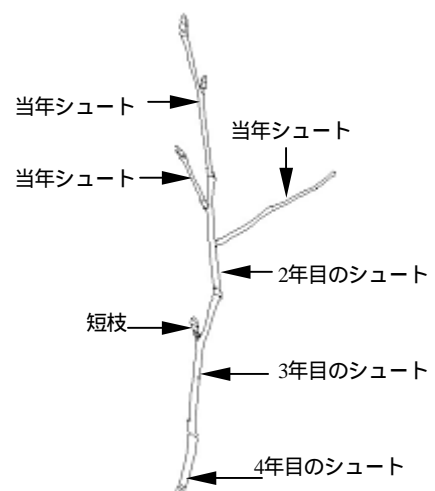


図4 シラカンバの枝の構造

## 2-5. データ解析

2-5-1. 連続する二年の光強度の比較 当年の光環境と前年の光環境がどれほど異なるかを検討した。同じ一次枝上で2000年と2001年に測定した光強度を比較した。個体ごとに2年の光強度間の相関係数を計算し、相関の有意性を検討した。2000年と2001年の光強度が1年間で有意に変化したかどうかを検討するため、対応のあるt-検定を個体ごとに行い両者の大小関係を比較した。

### 2-5-2. 一次枝成長量の解析 当年の光強度・個体構造との関係の解析

2001年の一次枝成長（当年長枝の成長の合計）と2001年の一次枝先端での光強度および一次枝の年齢・長さ・基部の高さ・水平面からの角度の関係を重回帰分析によって検討した。個体全体の光環境が一次枝成長に影響している可能性があるため（correlative inhibition）、個体内の最大光強度と一次枝の光強度の積（交互作用）も説明変数として重回帰に加えた。残差を安定させるため、一次枝成長量を対数変換した。

### 2-5-3. 一次枝成長量の解析 前年の光強度・個体構造との関係の解析

2000年の光強度や個体・枝の構造が2001年の一次枝成長を決定している程度を検討するため、2001年の一次枝成長と2000年の一次枝先端での光強度および個体構造との関係を重回帰分析によって検討した。

## 3. 結果

### 3-1. 当年の一次枝上の光強度と前年の値との比較

2000と2001二年間の枝ごとの光強度を比較した結果、有意な相関関係が認められたのは24個体中13個体であった。約半数の個体で1年の間に個体内の光分布（個体内の強弱の序列）にかなりの変化が生じた。24個体中6個体で、光強度の平均値が前年より有意に減少し、3個体で有意に増加した。また、15個体の光強度の平均は1年間に有意な変化をしなかった。

### 3-2. 一次枝成長量の解析

3-2-1. 当年の光強度・個体構造との関係 2001年の一次枝の成長量は、2001年の光強度・個体構造それぞれと図5のような関係を持っていた。重回帰分析の結果を表1に示す。重回帰全体で説明できた一次枝成長量の分散は51.6%であった。6個の説明変数は全て有意な効果を持っていた。重回帰分析の残差に問題のあるパターンは見られなかった。

一次枝上の光強度と個体内の最大光強度との積が一次枝成長に対して有意な影響を持っており、一次枝成長と光強度の関係は個体内の最大光強度によって変化する事が分かった（表1）。得られた回帰式を用いて、4種の個体内最大光強度別に一次枝成長量を計算し、一次枝上の光強度との関係を図示した（図6）。全体が被陰された個体（最大光強度20%）についている被陰された枝の成長は、被陰されていない個体（最大光強度80%）についている被陰された枝の成長より大きいと予測された。

3-2-2. 前年の光環境・個体構造の関係 一次枝成長量と2000年の個々の説明変数との関係は2001年の変

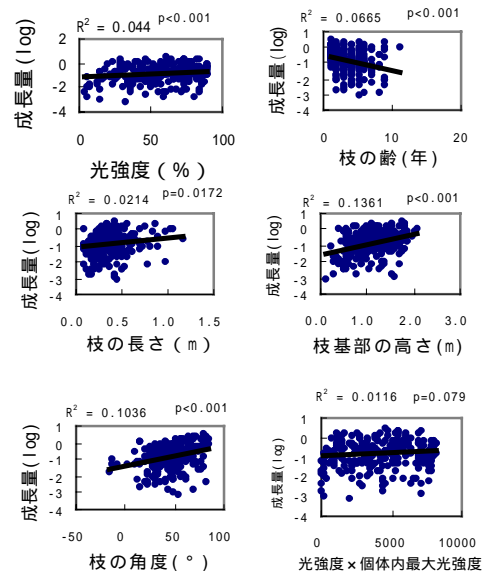


図5 一次枝成長量と当年の光強度・個体構造との関係

数との関係と同様であった(表 2)。しかし、説明された分散は 36.2%で、2001 年の個体構造・光強度を使った重回帰によって説明された分散より小さかった。重回帰分析の残差に問題のあるパターンは見られなかった。

表 1 当年の光強度・個体構造を説明変数に

した一次枝成長量の重回帰分析の結果

重決定 R <sup>2</sup>	0.5156			
有意 F	<0.001			
	係数	標準誤差	t	P-値
切片	-3.0292	0.1804	-16.7956	<0.001
枝の齢2001	-0.0995	0.0178	-5.5859	<0.001
光強度2001	0.0597	0.0068	8.7196	<0.001
枝の長さ2001	1.4558	0.1945	7.4857	<0.001
枝基部の高さ2001	0.6561	0.0817	8.0270	<0.001
枝の角度2001	0.0057	0.0018	3.0956	<0.01
光強度×個体内最大光強度2001	-0.0006	<0.001	-8.6604	<0.001

表2 前年の光強度・個体構造を説明変数にし

た一次枝成長量の重回帰分析の結果

重決定 R <sup>2</sup>	0.3619			
有意 F	<0.001			
	係数	標準誤差	t	P-値
切片	-2.6681	0.2054	-12.9924	<0.001
枝の齢2000	-0.1082	0.0251	-4.3118	<0.001
光強度2000	0.0482	0.0079	6.0647	<0.001
枝基部の高さ2000	0.5033	0.0749	6.7179	<0.001
枝の長さ2000	0.5360	0.2458	2.1807	<0.05
枝の角度2000	0.0095	0.0028	3.4258	<0.001
光強度×個体内最大光強度2000	-0.0004	<0.001	-5.7653	<0.001

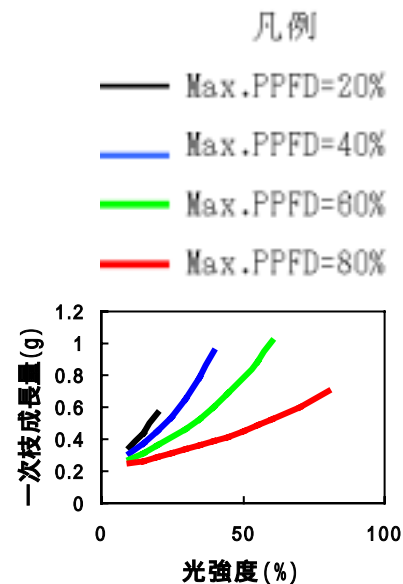


図6 重回帰によって得られたモデルによる一次枝成長の予測

#### 4. まとめと考察

一次枝の成長は光強度・個体構造の複数の要因によって決定されていた。これまでの研究でも一次枝の成長が単一の要因でなく複数の要因によって決定されていることが明らかにされているが、今回の解析でも、これを支持する結果が得られた (Goulet et al.2000; Umeki & Seino 2003)。

一次枝の成長は、その一次枝上での光強度のみでなく、個体全体の光強度に依存していた。これは、一次枝の成長を決める原則として、branch autonomy より correlative inhibition が重要であることを示している。複数の研究者が同様な結果を報告している (Takenaka 2000;Stoll&Schmid 1998;Henriksson 2001;Sprugel 2002)。

一次枝成長の分散は、昨年状況からより当年の状況から良く説明された。これは、一次枝の成長にとって、当年の環境がより重要であることを示している。

得られた回帰式は一次枝成長の予測に使用できる。樹木個体を一次枝の挙動によって再現するモデルを構築する場合、correlative inhibition の重要性や当年の状況の重要性を考慮すべきである。