

光環境に対する植物の順応シリーズ 6
—生育段階の違いがもたらす被陰下における
形態・成長の種間関係の変化—

Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low
light: species of contrasting shade tolerance change rank during
ontogeny

Lusk, C.H. *Funct. Ecol.* 18: 820-828, 2004.

飯島勇人*†

2005/6/16 (Thu.)

概要

本論文では、種間の耐陰性を比較する上で個体サイズという要因の影響に着目した。種間で耐陰性を比較する場合、RGR とその構成要素を調査し、種間で比較する方法がひとつの方法として挙げられるが、RGR の構成要素は個体サイズによっても変化することが指摘されている。すなわち、個体サイズを考慮することにより、種間の耐陰性の違いをよりよく理解できると考えられる。本研究では暗い環境に生育する樹高 1m 未満の 4 種の常緑広葉樹の RGR、LAR、SLA、LMF、RMF、葉寿命を比較した。その結果、耐陰性の高い種は低い種よりも厚い葉を作り、葉への投資が大きかった。このことにより、耐陰性が高い種の RGR は個体サイズが小さい段階では低い種よりも小さかったが、樹高 50cm 付近で逆転した。これは、耐陰性の低い種の炭素収支が徐々に負になっていることが原因として考えられた。当日はパワーポイントを用いて、できるだけ視覚的に個体サイズというものが耐陰性に与える影響と、植物の形から耐陰性について考えられることを説明したい。

Introduction

成長速度の指標

Relative Growth Rate (RGR; 相対成長速度)。ある一定期間における成長量を、元の個体サイズで除したものの。次の式で表される。

$$RGR = \frac{W_2 - W_1}{W_1 \times T}$$

* 北海道大学大学院農学研究科環境資源学専攻森林資源科学講座造林学分野博士後期過程 2 年

† 連絡先: hayato-i@for.agr.hokudai.ac.jp

*W, 個体重や樹高など、成長の程度を示すもの。通常個体重; T, 時間

RGR はさらに以下のように分解することができる (Wright and Westoby 1999)。

$$RGR = \frac{W_2 - W_1}{W_1 \times T} = \frac{W_2 - W_1}{T \times L_A} \times \frac{L_A}{W_1} = \frac{W_2 - W_1}{T \times L_A} \times \frac{L_A}{L_W} \times \frac{L_W}{W_1}$$

* L_A , 葉面積; L_W , 葉重量

すなわち、

$$RGR = NAR \times LAR = NAR \times SLA \times LMR$$

* NAR , Net Assimilation rate; LAR , Leaf Area Ratio; SLA , Specific Leaf Area; LMR , Leaf Mass Ratio
である。RGR は単位葉面積あたりの稼ぎ、葉の薄さ、個体の中での葉への投資によって説明できると考えられる。なお、 NAR は ULR (Unit Leaf Rate)、 LMR は LWR (Leaf Weight Ratio) または LMF (Leaf Mass Fraction) などと表記されることもある。

耐陰性の違いをもたらす要因

種間での耐陰性の違い: 森林動態において重要な役割

種間での耐陰性の違い: 炭素獲得に加えて保持も重要である。炭素獲得や保持能力は、RGR の構成要素として把握することができる。

しかし、葉寿命・形態・器官量配分といった炭素獲得能力や資源保持能力は植物の生育段階 (個体サイズ) によって変化すると考えられている。すなわち、種間での耐陰性の違いを論じるためには、生育段階がこれらの性質に与える影響を検討する必要がある。

本研究の目的

これまであまり重要視されてこなかった生育段階が実生の形態および成長に与える影響を検討し、種間での耐陰性の違いをもたらす要因に関する理解を深める。

Methods and materials

調査地

南米チリ南西部のアンデス山脈の麓に位置する Parque 国立公園。常緑広葉樹林で年間降水量 3500mm。この国立公園内に 2 つの調査地を設定した。

調査種

Table 1. いずれも常緑広葉樹。

耐陰性: *Myrceugenia planipes* = *Aextoxiaon punctatum* > *Eucryphia cordifolia* > *Aristotelia chilensis*

調査項目

調査地内の開空度 2-5 % の環境に生育する樹高 1m 未満の個体を対象に以下の項目を測定。

地上部成長量: 幹高・基部面積 (BA)・頂端枝直径 → 地上部 RGR を算出

形態・器官量配分: SLA・LMF・LAR (前者 2 つの積でもある)・地上部器官内での葉への投資の割合

葉寿命: (一定期間に落ちた葉の枚数) / (最初につけていた葉の枚数) で落葉率として算出

測定方法

2002 年 4 月: 地上部成長量の測定項目を測定。葉数の測定。

2003 年 3 月: 地上部成長量の測定項目・葉数を再測。再測後根圏を含めて稚樹を採取し、当年葉・旧葉・幹・根に分けた。葉は面積を測定し、その後各器官を絶乾した。

2002 年 4 月での幹重と葉重の推定: 幹体積を根元直径と頂端枝直径を用いて算出し、2003 年 3 月に密度を算出して重量に変換。葉重量はずでに作っておいた樹高-葉重関係 (Table 3) から推定。

解析方法

生育段階 (樹高; 共変量)・種 (要因) が地上部 RGR・形態器官量配分 (SLA・LMF・LAR (前者 2 つの積でもある)・地上部器官内での葉への投資の割合)・葉寿命に与える影響を、Analysis of covariance (ANCOVA) で検討。

Result

葉寿命

生育段階と種の影響が見られ (Table 4)、大きい個体ほど、あるいは耐陰性の高い種ほど葉寿命が長かった (Fig. 1)。

形態・器官量配分

地上部器官内での葉への投資の割合: 主に生育段階の影響が見られ (Table 4)、大きい個体ほど葉への投資の割合が小さくなっていた (Fig. 2← 訳注: 植物は大きくなるほど非同化器官が増える)。

SLA: 生育段階と種の影響が見られ (Table 4)、大きい個体ほど、あるいは耐陰性の高い種ほど SLA が小さかった (厚い葉を形成していた, Fig. 3)。

LMF: 種と種 × 生育段階の影響が見られ (Table 4)、耐陰性の高い種は大きい個体ほど LMF が大きかったが、耐陰性の低い種は大きい個体ほど LMF が小さくなっていた (Fig. 4)。

Root Mass Fraction (RMF): 種と生育段階、種 × 生育段階の影響が見られ (Table 4)、耐陰性の高い種は大きい個体ほど RMF が小さくなっていたが、耐陰性が低い種では RMF は個体サイズに影響されていなかった (Fig. 5)。

LAR: 種と生育段階、種 × 生育段階の影響が見られ (Table 4)、耐陰性の低い種は大きい個体ほど LAR が小さくなっていたが、耐陰性が高い種では LAR は個体サイズに影響されていなかった (Fig. 6)。そのため、耐陰性の高い種と低い種の LAR は樹高 50cm 付近で逆転していた。葉面積でもほぼ同様のことが起こっていた (Table 5; Fig. 7)。

成長

地上部 RGR: LAR と似たような傾向を示し、個体サイズが小さいうちは耐陰性の低い種のほうが高い種よりも RGR が大きかったが、後に逆転していた (Fig. 8)。

Discussion

生育段階と形態器官量配分

LAR: RGR を構成する重要な形態であるが、生育段階の初期では耐陰性の低い種のほうが大きく (Fig. 6)、これは主に SLA が大きいことによっていた (Fig. 3)。すなわち、耐陰性が低い種は非常に薄い葉を形成することで、単位個体重あたりの葉面積を大きくし、効率よく受光器官を生成していた。

→ しかし、耐陰性が低い種は葉の回転が速く (Fig. 1)、根への投資を減らしていなかった (Fig. 5)。これらは、光が多く得られる状況では速い成長速度を達成できるが、被陰下では器官の生成に多くの炭素を必要とし、葉へ投資をしにくくなる (Fig. 4)。これが、樹高 50 cm 付近で、LAR が耐陰性の高い種よりも小さくなってしまった (Fig. 6) 原因だと考えられる。

耐陰性の違いをもたらすもの

耐陰性の高い種

葉をあまり付け替えない、厚い葉、葉へ多くの投資

→ 頑丈な葉を作って長く維持することにより、成長速度は速くないが、暗い環境でも炭素収支を正に保つことができる。

耐陰性の低い種

頻繁に葉を付け替える、薄い葉

→ 光が豊富な環境では速い成長が可能だが、暗い環境では炭素収支が徐々に負に向かう。また、器官の強度が弱く、アクシデンタルなダメージを受けやすいため、器官の損失による炭素損失をうけやすい。

結論

生育段階によって、成長速度や耐陰性の種間関係は異なる。種の耐陰性を検討するうえでは、材料の生育段階に留意する必要がある。

参考文献

Wright, I.J., and Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *J. Ecol.* 87: 85-97.