

光環境に対する植物の順応シリーズ 5

- 異なる光環境での成長速度の種間関係は変化するか? -

Essay Review: Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance?

Sack, L. and P. B. Grubb. *Funct. Ecol.* 15: 145-154, 2001.

飯島勇人^{*†‡}

2005/04/28 (Thu.)

Summary

明るい環境で成長がよい種は暗い環境でも成長がよいのか？

この、単純かつ重要な問いに答えるべく、古くから多くの研究が行われてきた。しかし、その答えは Yes の場合もあり、No の場合もあり、一定の傾向が見られない。今回は、なぜ研究間で見られる傾向が異なる原因の検討を目的とし、様々な光環境で複数種の成長と生理・形態・器官量配分特性を調べた論文を複数解析した。その結果、光環境間での成長速度の種間関係は逆転する場合としない場合があった。その原因は、主に材料とする植物種と、その生育期間であった。種子サイズが大きく異なる植物を比較した場合、あるいは比較的長い期間調査が行われた場合は、光環境間での成長速度の種間関係は逆転しやすい傾向にあった。この原因として、小さい種子の植物は、発芽直後は個体重における葉重の占める割合が大きく、葉が非常に薄いために、成長速度は大きくなりやすいことが挙げられる。また、形態的な種間差はある期間生育すると小さくなるため、生育期間が長いほど、光環境間での成長速度の種間関係は逆転しやすくなる。光環境間での成長速度の種間関係を検討する際、手法上の問題点を理解して行う必要があるだろう。

本文を読んで飯島のほうで Summarize した文になっています。要所で小うるさいツッコミつき。

1 Introduction

成長速度の指標

RGR: Relative Growth Rate (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。

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

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

* 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

‡ 本文書は L^AT_EX 2_ε で作成しました

異なる光環境における種間の RGR の差を考える

これまでの研究報告

1. 暗い環境で RGR 大の種 明るい環境では RGR 小
 2. 暗い環境で RGR 大の種 明るい環境でも RGR 大
矛盾した報告 (しかも両方とも数多くの報告がある)
 1. の結果を得た人たちの主張: 暗い環境では耐陰性の高い種の A_{mass} (単位葉重量ベースの光合成速度) が耐陰性の低い種の A_{mass} を上回るが、明るい環境ではこの関係が逆転する。 A_{mass} は RGR に比例するはずである。
 2. の結果を得た人たちの主張: 暗い環境で生残率を大きくする特徴と明るい環境で RGR を大きくする特徴は両立しない。つまり、RGR を大きくする特徴を持つ種はどの光環境でも RGR が大きいはずだ。
- 今日のお話: なぜ研究間で異なる光環境における RGR の種間関係が変わるのか?

2 Conflicts among studies

研究間の矛盾の具体例

Fig. 1 (横軸に暗い環境での RGR、縦軸に明るい環境での RGR をとっている)

筆者らが考える研究間の矛盾の原因

材料とする実生の育て方と実験期間

Ex.) 小さい種子由来の個体は短期間の実験であれば、暗い環境でも明るい環境でも確実に RGR が大きくなる。小さい種子由来の個体は発芽直後は SLA がすごく大きいから でもこんなことはごく短期間でしか起こらないはずだ (SLA の種間差は個体サイズの増加によって小さくなる)

Ex.2) 比較的長期間の研究では、種子が大きく耐陰性種の RGR は、暗い環境では種子が小さい光要求種よりも大きくなるが、ギャップ下では小さいままである。

この予想を踏まえて本研究でやること

異なる光条件における種間の RGR の差を扱った 7 つの論文のデータの分析

Crossover-point patterns

本研究で使う中核概念 Crossover point irradiance の定義

まず、RGR と光の関係を、以下の式で直線回帰

$$RGR = R \times \ln(\text{irradiance} + 1) + L$$

R, 傾き。光に対する RGR の反応の大きさを反映する; L, 切片。呼吸速度を反映する (“反映する”としたのは、暗い環境での RGR の点が少ないために、計算上 L がプラスになるケースもあったから)。

これらのパラメータを使って CPI (Crossover Point Irradiance) を定義。

$$CPI = e^{-(LA-LB)/(RA-RB)} - 1$$

A とか B, 種。

CPI の意味

R (傾き) が種間で同じでなければ (傾きが 2 種間で同じということはほぼありえないのだが)、ある 2 種の RGR への回帰直線は必ずどこかで交わるはずである。この、2 種の交わる点 (x 軸、すなわち irradiance) を CPI は示している。CPI を用いることによって、単に被陰下とギャップ下での RGR (Fig. 1) の比較 (今までの研究ではこのようなやり方が多かった) よりも、定量的な議論が可能となる。

生育期間の影響

Conflicts among studies で述べたように、異なる光環境における種間の RGR の関係は、生育期間によって変わってくる。

そこで過去の文献において、材料の生育期間 (実験を始めるまでの期間 + 実験期間) と CPI の関係をとってみた (Fig. 2) 生育期間が長いほど CPI は大きい。

3 Morphological and physiological basis

生育期間と CPI の関係

生育期間が長いほど CPI 増加

種子サイズ (ほとんどの過去の研究では様々なサイズの種子を用いて実験している)
ポットサイズ (個体が大きくなるとポットサイズが成長の制限要因となる)

話題転換: R と L の関係

なんでこんなことを考えるのか?

R, 光-RGR 関係における傾き = 炭素獲得能力 (光合成能力、葉の形態)

L, 光-RGR 関係における切片 = 炭素保持能力 (暗呼吸速度、器官損失速度)

つまり、R-L 関係を見ることで、炭素の獲得と保持に関する能力の関係を見ることができるから。

過去の論文における R-L 関係の例 (Fig. 3)

本研究で引用した論文においても同様の関係。

炭素の獲得と保持能力は両立しない。

R-L 関係の詳細な解析

炭素の獲得と保持能力の関係をもう少し詳しく。この辺から小難しい解析。

R から L を予測する (直線回帰)

$$L = -\alpha R + \beta + \epsilon_i$$

α , 傾き。炭素獲得能力の増加に対する炭素保持能力の反応の程度を示す; β , 切片; ϵ_i , i 番目の種に関する誤差項

この式の α を過去の研究において値を算出 研究間で結構ばらつく α は CPI 決定に重要なのでは?

この R-L 関係式を CPI の定義式に代入、こうなった。

$$CPI = e^\alpha / e^{-(\epsilon A - \epsilon B)/(RA - RB)} - 1$$

R-L 関係において誤差が全くなければ、 $CPI = e^\alpha - 1$ となる R に対する L の反応 (= α) によって CPI は変化する

研究間での CPI の違い

扱う種の違い

小さい種子由来の植物は発芽直後に爆発的な成長、一方大きい種子由来の植物は小さい種子ほどは急激には成長しない
形態の異なる種の比較 形態が違えば α も異なる CPI の違い

生育期間の違い

発芽してから生育していく過程で植物は環境によらず、系統発生的に形態を変化させる 同じ種の組み合わせで検討しても生育期間が違えば異なる系統発生段階の形態を見る 形態が違えば α も異なる CPI の違い

扱う種やその生育期間が異なる研究間で CPI が異なるのは当たり前

種や生育期間の違いと R-L 関係

R-L 関係の傾きが緩い

発芽初期の個体 高い光合成能 R が大きい。

小さい種子由来の実生 (もともとの個体重が非常に小さいから) LAR が大きい R が大きい。

耐陰性の高い種 地下子葉性が多い 発芽初期は LAR が小さい R が (相対的に) 小さい。

R が非常に大きく変動しやすい R-L 関係の傾きが緩くなる。

R-L 関係の傾きがきつい

ある一定の光条件で生育させた個体の LAR 成長とともに種間差が顕著でなくなる R と L の変動幅の差が小さくなる R-L 関係の傾きがきつくなる。

では、発芽後ある一定期間生育した個体の成長の差を決める要因は何か?

呼吸による消費・葉寿命・純光合成速度・個体全体のかたち

これらはすべて ULR (Unit Leaf Rate, 単位葉面積あたりの個体重の増加速度, NAR: Net Assimilation Rate と表記することもある) の構成要素であり、 $RGR = LAR \times ULR$ であるから (ここら辺の話は 3 月の繁殖生態ゼミの渋谷先生のレジュメ参照)。

暗い環境では LAR は RGR との相関が弱くなる ULR の影響が大きい

R-L 関係の傾きは対象種や生育期間によって変化する CPI が研究間で異なる

4 Maintenance of species richness

光環境に対する RGR の反応の種間差が種の多様性を生み出しているか?

非常に短期間の研究 暗い環境で RGR が大きい種は明るい環境でも RGR が大きい

暗い環境で生残率を大きくする性質と明るい環境で RGR を大きくする性質は両立しないので、暗い環境で優占できる種と明るい環境で優占できる種は異なり、これが種の多様性の維持に寄与している。

ある程度の期間をもって行われた研究 暗い環境で RGR が大きい種は明るい環境では RGR が小さい

異なる光環境において成長速度が大きい種が異なれば、それは種の多様性の維持に寄与している。

5 Studies on saplings

稚樹レベルでも適用できるか?

報告例が少なくよくわからん (報告自体が多くないのと、RGR として伸長量などを使っている)

暗い環境と明るい環境で種間の成長速度は逆転するか? 逆転するが明瞭でない、あるいは明確な傾向がない。

生育期間が長いと CPI は増加するか? 稚樹を対象にして得られたある研究の CPI は 8.2% 今回用いた実生を対象とした論文のどの CPI よりも大きい 生育期間が長いほど CPI が増加する傾向はあるようだ。

6 Suggestions for new research

暗い環境と明るい環境で種間の成長速度の関係を見ようとするときは以下の点に気をつける

生育期間、実験開始時の個体サイズ

本研究はCPIを使うことによって、上記のことをより定量的に表現できた

R-L関係の解析 光環境に対する種間のRGRの関係において、生理的な要因と形態的な要因の影響を分けて検討できた。

CPI 他の資源(例えば土壌養分)に関しても、その大小でRGRの種間関係が変わるかを検討できる

ある環境の変化に対して種間関係がどのような挙動を示すか(本研究のような)+種子散布の空間的なパターンや植食者、病原体の影響を明らかにする 森林が、生理から(群落の?)遷移レベルにおいて、どのように維持され、機能しているのかを理解する一助となるだろう。