

## 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?

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

の紹介

紹介者: 飯島勇人

# 異なる光環境における種間の成長速度の差

このReviewの目的

明るい環境で成長大の種      暗い環境で成長大

明るい環境で成長大の種      暗い環境で成長小

という相反する数多くの報告

なぜこのようなことが起こる？

## 成長速度: RGRを採用

RGR: Relative Growth Rate (相対成長速度)

$$\text{RGR} = \frac{(W_2 - W_1)}{(T_2 - T_1) \times W_2}$$

W, 成長の程度を示すもの, 通常個体重

T, 時間

個体の成長速度で割るので, 異なるサイズの個体の成長を比較するときに適当

## RGR (続き)

RGR: 以下のプロセスで分解できる

$$\begin{aligned} \text{RGR} &= \frac{(W_2 - W_1)}{(T_2 - T_1) \times W_2} = \frac{(W_2 - W_1)}{(T_2 - T_1) \times L_2} \times \frac{L_2}{W_2} \\ &= \text{NAR} \times \text{LAR} \end{aligned}$$

L, 個体の葉の量, 通常葉面積

NAR: Net Assimilation Rate, 単位葉重あたりの稼ぎ

LAR: Leaf Area Ratio, 個体重あたりの葉面積

分解することで成長に関する要因を区別できる

# 研究間での矛盾例

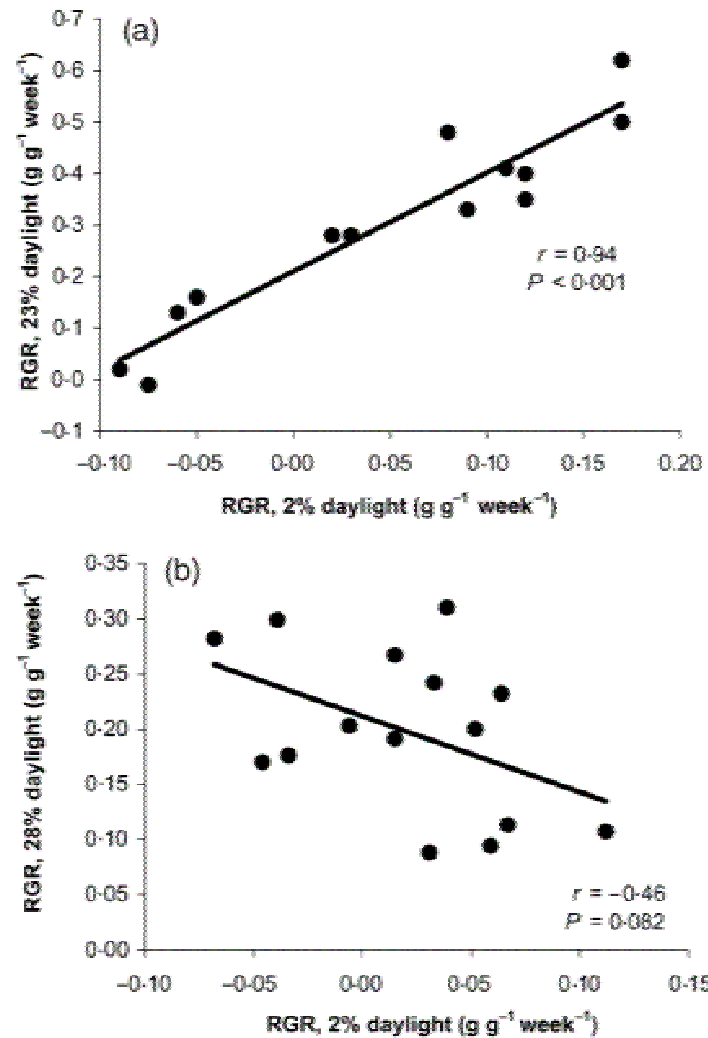


Fig. 1. Plots of  $\text{RGR}_{\text{gap}}$  vs.  $\text{RGR}_{\text{understorey}}$  from two contrasting studies: (a) a study showing a strong positive correlation (data from Kitajima 1994); (b) one showing a negative trend (data from Agyeman *et al.* 1999).

# 光-RGR関係の種間関係が研究間で異なる理由

筆者らの仮説

材料とする植物種とその生育期間

何故？

小さい種子由来の個体: 発芽直後は非常に大きいLARと薄い葉

種間の形態の差: 生育期間が長くなると小さくなる

長期間の研究: 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

# 本Reviewで検討すること (仮説の検討方法)

たくさんの論文のデータをまとめて解析

使う論文: 様々な光環境で複数種のRGRを比較している論文

## 目次

1. Crossover-point pattern, 2種間でRGRが逆転する光強度
2. Morphological and physiological basis, CPIの推移を形態と生理から検討する
3. Maintenance of species richness, 光-RGR関係の種間差が生み出す種の多様性
4. Studies on saplings: 稚樹でも適用可能?
5. Suggestion for new research: こんな点に気をつける

1. Crossover-point pattern, 2種間でRGRが逆転する光強度



# 本研究の中核概念CPIの定義

まずは、光-RGRの関係を定義

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

R, 傾き, 光に対するRGRの反応の程度を反映

L, 切片, 消失する炭素の量を反映

この式からCPIを定義

$$\text{CPI} = e^{-(L_A - L_B) / (R_A - R_B)} - 1$$

CPI: Crossover Point Irradiance; AとかB, 種名

CPI, 2種のRGRが逆転する光強度

# CPIの意味

2種のRGRが逆転する光強度 逆転する瞬間RGRは同一

$$RGR_A = R_A \times \ln(\text{irradiance} + 1) + L_A$$

$$RGR_B = R_B \times \ln(\text{irradiance} + 1) + L_B$$

のとき  $0 = RGR_A - RGR_B$  だから

$$0 = (R_A - R_B) \times \ln(\text{CPI} + 1) + (L_A - L_B)$$

$$- \frac{(L_A - L_B)}{(R_A - R_B)} = \ln(\text{CPI} + 1)$$

$$\text{CPI} = e^{-(L_A - L_B) / (R_A - R_B)} - 1$$

CPIの違い 2種間のRGRが逆転する光量の違い

CPIと連動して変化する要因が研究間での差異を生み出す要因

# 研究間でのCPIの変動

Table 1. Results of seven studies focusing on growth of woody seedlings at low and high irradiance. Relative growth rates (RGRs) were recalculated from raw data, when these were provided, for greater accuracy than reading values from graphs

(i) Number of species and life form at maturity (RF = rainforest)	(ii) Irradiance (% daylight)		(iii) General across-species correlation between RGRs at irradiances shown in bold in (ii)	(iv) Percentage of species pairs' CPs occurring between 2 and 10% daylight	(v) Species pairs' CPIs (% daylight): 1st quartile/median/3rd quartile	(vi) Fit of <i>L</i> vs. <i>R</i> line: <i>r</i> and <i>P</i> value	(vii) Regression coefficient of <i>L</i> vs. <i>R</i> line ( $\alpha$ )	Author/s
	'Understorey'	'Gap'						
15 tropical RF trees	2	6, 10, 28, 44, 66	Negative trend $r = -0.46$ ; $P = 0.082$	68	2.1 3.9 6.2	$r = -0.96$ ; $P < 0.001$	1.6	Agyeman <i>et al.</i> (1999)
10 tropical RF trees	~1.6	~4.1, ~46	No pattern* $r = 0.12$ ; $P = 0.74$	36	1.8 4.7 14	$r = -0.91$ ; $P < 0.001$	1.6	Popma & Bongers (1988)
Five temperate trees	2	8	No pattern $r = -0.17$ ; $P = 0.79$	50	1.3 2.5 4.2	$r = -0.98$ ; $P = 0.005$	1.2	Walters & Reich (1996)
13 tropical RF trees	2	23	Positive correlation $r = 0.94$ ; $P < 0.001$	12	-0.88 -0.38 0.69	$r = 0.34$ ; $P = 0.25$	-0.40	Kitajima (1994)
10 tropical RF trees†	2.5	10, 37	Positive correlation $r = 0.85$ ; $P = 0.002$	22	-0.04 6.8 20	$r = -0.58$ ; $P = 0.078$	1.4	Osunkoya <i>et al.</i> (1994)‡
Nine temperate shrubs, one temperate tree	0.3, 1.6	11, 63	Positive correlation $r = 0.91$ ; $P < 0.001$	11	-0.44 0.11 1.6	$r = -0.24$ ; $P = 0.50$	0.17	Grubb <i>et al.</i> (1996)
15 tropical RF trees	3	6, 12, 25, 50, 100	Positive correlation $r = 0.82$ ; $P < 0.001$	26	0.43 1.9 9.2	$r = -0.83$ ; $P < 0.001$	1.1	Poorter (1999)

RGR = Dry mass relative growth rate; CPs = crossover-points; CPIs = crossover-point irradiances. See text for definitions of dark loss rate (*L*) and responsiveness (*R*).

\*Positive correlation results if *Cecropia obtusifolia* is excluded from the analysis; then  $r = 0.81$ ,  $P = 0.008$ .

†12 tree species were grown in this study, but for two species no data were available at the irradiances considered, due to high seedling mortality.

‡RGRs were read from a graph for those values that conflicted with those recalculated from raw data.

## CPIは研究間で変動

# CPIと生育期間

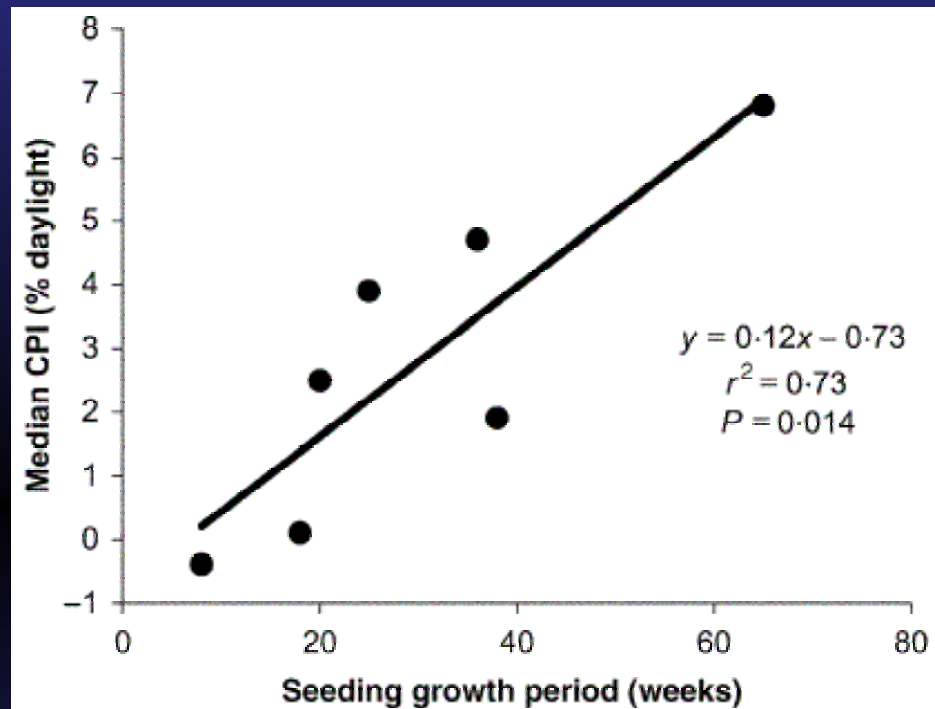


Fig. 2. Median species pair crossover-point irradiance (CPI) vs. seedling growth period (pretreatment + experimental growth period) for the seven studies in Table 1.

生育期間長 CPI大

## 2. Morphological and physiological basis, CPIの推移を形態と生理から検討する

# 突然ですがRとLはどんな関係？

RとLの意味をもう少し詳しく

R: 光-RGR関係における傾き 炭素獲得能力 ( $A_{max}$ , 葉の形態)

L: 光-RGR関係における切片 炭素保持能力 ( $R_d$ , 器官損失速度)

R-L関係 炭素獲得と保持能力の関係

$$L = -R + \quad + \quad i$$

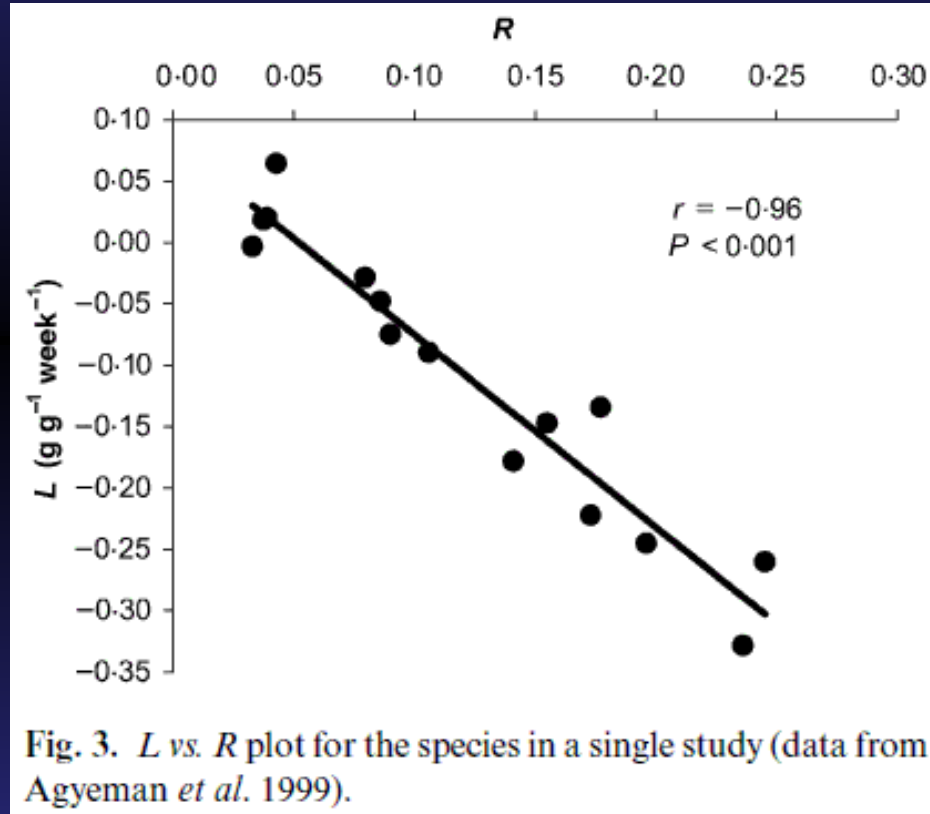
, 傾き, 炭素獲得能力の変化に対する保持能力の変化の程度を示す

, 切片

$i$ ,  $i$ 番目の種に関する誤差項

# R-L関係の実際

RはLと負の相関関係をとることが多い



今回集めた論文でもほぼ同じ傾向 炭素の獲得と保持は  
両立しない

## R-L関係を考慮してCPIを見直す

$$\begin{aligned} \text{CPI} &= e^{-(L_A - L_B) / (R_A - R_B) - 1} \\ L &= -R + \dots + i \end{aligned}$$

R-L関係をCPIに代入

$$\text{CPI} = e / e^{-(A - B) / (R_A - R_B) - 1}$$

仮に誤差項が0だとすると

$$\text{CPI} = e - 1$$

CPIは (炭素獲得能力の変化に対する炭素保持能力の変化の程度) によって変化する

光-RGR関係の種間関係は によってある程度説明できる



じゃあ は何で変動するの？

, R-L関係における傾き, 炭素獲得能力の変化に対する保持能力の変化の程度を示す

扱う種の違い:

小さい種子の個体: 薄い葉、(特に発芽直後の) 個体重が小さく  
LARが大きくなりやすい

大きい種子の個体: 地下子葉性が多い 小さいLAR

生育期間の違い:

形態は系統発生的に変化

生育期間が長くなると形態の種間差は小さくなる

の値が小さくなる状況

材料種の種サイズが大きく異なる

発芽から比較的短い期間で実験終了



炭素獲得能力 ( $R$ ): 変動大

炭素保持能力 ( $L$ ): 変動小

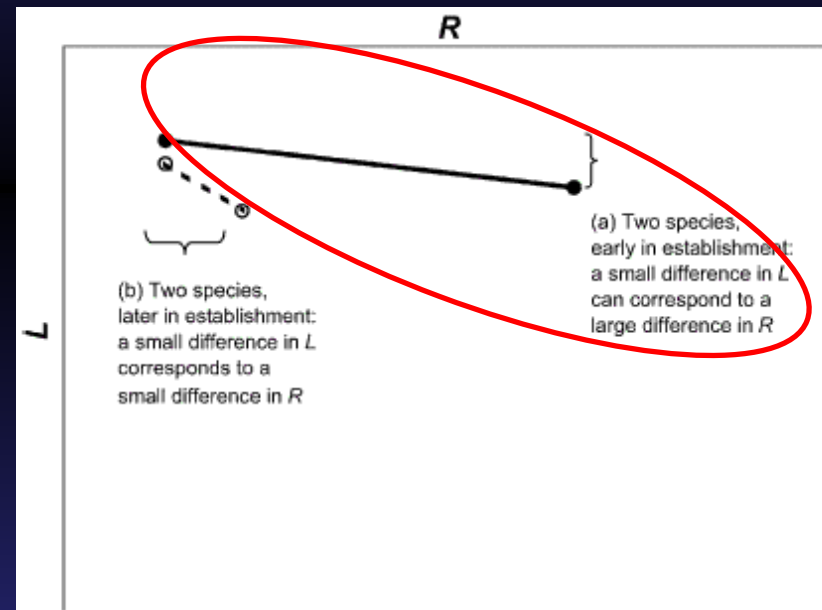
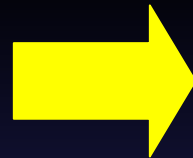


Fig. 4. Schematic representation of the steepening of  $\alpha$ , the slope of the loss rate ( $L$ ) vs. responsiveness ( $R$ ) regression, during early growth, from (a) to (b).

の値が大きくなる状況

材料種の種子のサイズがあまり変わらない

発芽から比較的長い期間実験



炭素獲得能力 (R): 変動は  
炭素保持能力 (L): 同程度

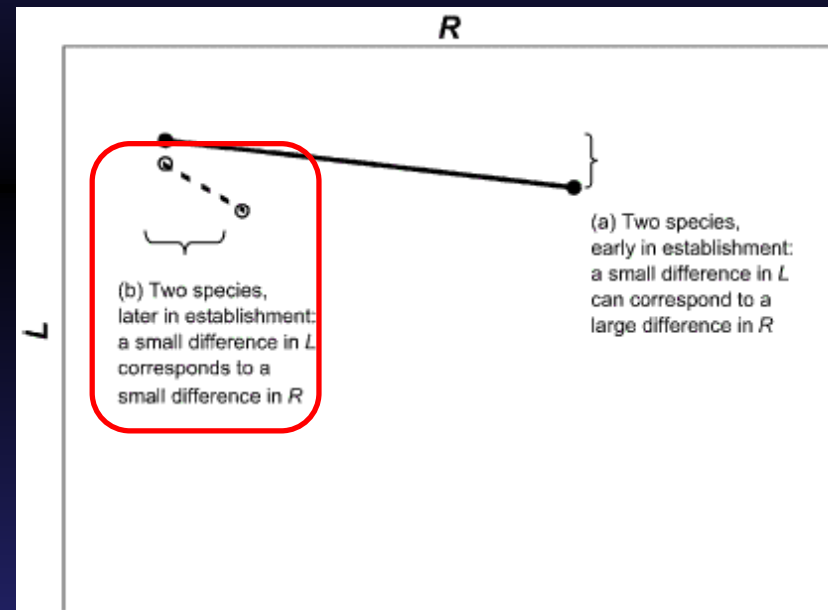
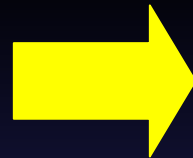


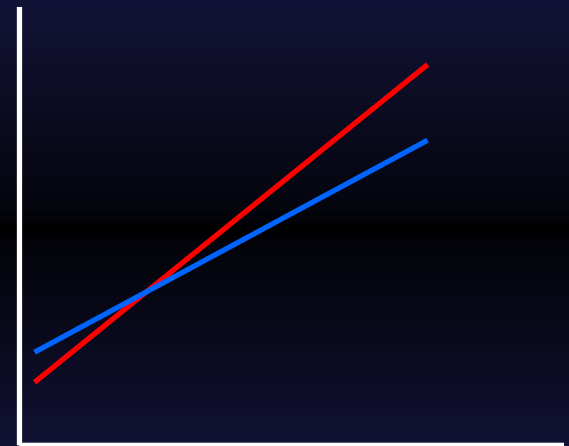
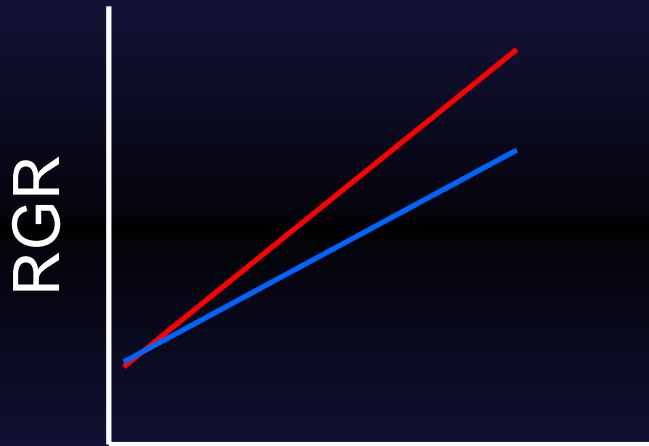
Fig. 4. Schematic representation of the steepening of  $\alpha$ , the slope of the loss rate ( $L$ ) vs. responsiveness ( $R$ ) regression, during early growth, from (a) to (b).

とCPI

$$\text{CPI} = e - 1$$

小 CPI小

大 CPI大



光

光

光-RGR関係の種間関係  
逆転しにくい

光-RGR関係の種間関係  
逆転しやすい

明るい環境で成長大  
暗い環境でも成長大

明るい環境で成長大  
暗い環境では成長小

# RGRの決定要因

$$RGR = LAR \times NAR$$

発芽直後: LARの種間変異が大きい 主にLARによって決定

長期間生育後: LARの種間差減少 LARに加えNARの影響も大きい

NAR: 単位葉重あたりの個体重の増加

$A_{max}$ , R, 個体全体の形態 etc...が関与

RGR: 暗い環境ではLARとの相関が悪くなる

3. Maintenance of species richness, 光-RGR関係の種間差  
が生み出す種の多様性

# 光-RGR関係の種間関係と種の多様性

**明るい環境で成長大の種**

**暗い環境で成長大** を支持する人達

RGRが大きい種: 暗い環境では生存率が小さい

光環境の差異は生存率の差として種の多様性の維持に貢献

**明るい環境で成長大の種**

**暗い環境で成長小** を支持する人達

光環境間でRGRの種間関係が逆転

光環境の差異は成長速度の差として種多様性の維持に貢献

# CPIと生育期間

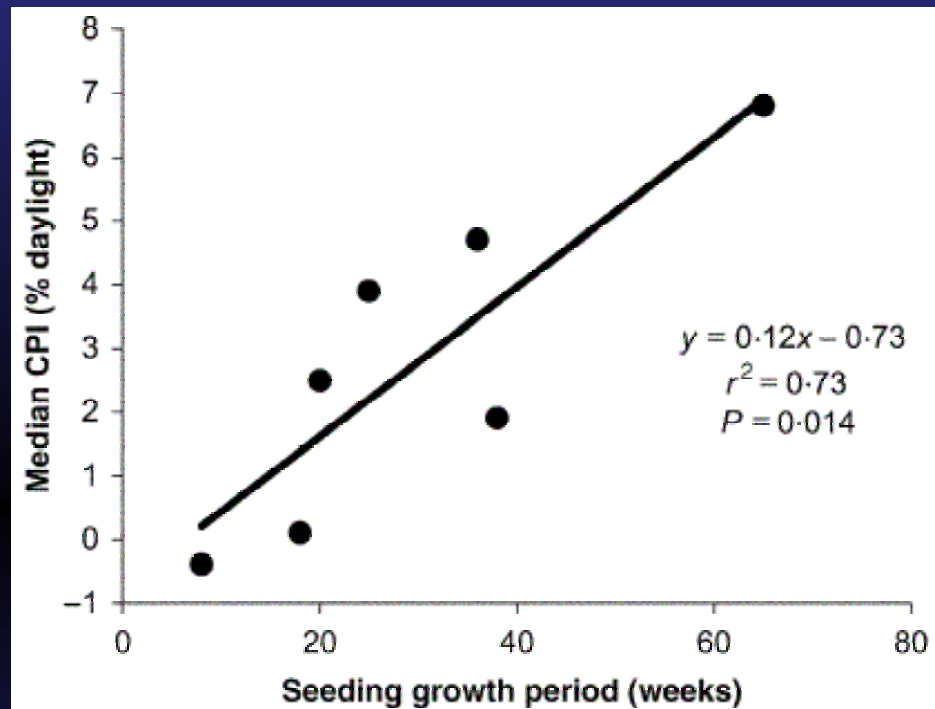


Fig. 2. Median species pair crossover-point irradiance (CPI) vs. seedling growth period (pretreatment + experimental growth period) for the seven studies in Table 1.

生育期間長 CPI大



4. Studies on saplings: 稚樹でも適用可能?

## 光-RGR関係の種間関係 (稚樹段階)

生育期間長 CPI大 は成り立つか？

よくわからん

データが少ない

RGRとして伸長成長量や肥大成長量を用いている

ただし 数少ない測定例

稚樹段階でCPIは8.2% 本研究で用いたどの論文よりも大きい

生育期間長 CPI大 は稚樹段階においても成り立つ...かも

5. Suggestion for new research: こんな点に気をつける

## 本論文から示唆されること (まとめ)

光-RGR関係の種間関係を検討する場合

材料とする種

その生育期間 (準備期間+実験期間)

RGRに影響する (植物側の) 要因

生育期間短 or 種子サイズが大きく異なる 主にLARが影響

生育期間長 or 種子サイズがほぼ同様 主にNARが影響

R-L関係の解析から明らかになった

# 本論文から示唆されること (まとめ2)

## CPI解析

理論的には光以外の環境条件に対しても適用できる

## 今後の展望

環境条件に対する植物種間の関係解析 (本研究のような)

+ 種子散布の空間的なパターン

+ 病原体の影響 etc...

森林の維持機構や機能を生理レベルから遷移レベルで理解する一助となるだろう