



生物環境部門 隅田 明洋

## 常緑針葉樹林の長期変動を個体ベースで調べる

### めんどろな常緑針葉樹林の葉面積指数の研究

針葉樹林は世界の陸域の植生のなかで最も広い割合を占めます。特に、北極海を取り囲むように北半球の高緯度地帯に広がるタイガは、地球の全森林面積の約  $1/3$  を占める重要な針葉樹の生態系です。この生態系は地球環境変動の影響を大きく受けると予想されており、その将来を予測するための様々な研究が行われています。そのような研究で使われる、森林の状態を表す項目のひとつに「葉面積指数」があります。葉面積指数は森林の葉の面積の合計を土地面積で割った値で、例えば葉面積指数が5の森林では、土地面積の5倍の面積の葉がその土地の真上の空間に広がっていることを表します。葉面積指数は光合成による森林の  $\text{CO}_2$  吸収量や蒸散量の推定値に大きな影響を与えるため、これまで盛んに研究に用いられてきました。

20世紀半ば頃から始まった森林の葉面積指数の研究によって、ある土地に森林がいったん成立した後は葉面積指数がほぼ一定に保たれると考えられてきました。一方で、葉面積指数が年とともにどの程度変動するのか、変動があるとすればどのような要因が関係しているのか、その変動が  $\text{CO}_2$  吸収量やバイオマス（生きた植物体の乾燥重量の合計を土地面積で割った値）の増加量に影響するのか、などについて、常緑樹林ではほとんどわかっていませんでした。その理由は、葉面積指数の推定方法に関係しています。落葉樹林であれば、毎年すべての葉が落ちるので、森林の落葉量を1年間測定すればその年の葉面積指数が推定でき、それを何年も続ければ葉面積指数がどれくらい年変動するかもわかります。一方、常緑樹林では、古い葉が落ちる前に新しい葉が生産されるので、落葉量を1年間測定しただけでは葉面積指数はわかりません。森林全体で毎年つくられる新葉の量を森林を破壊せずに測定することはほぼ不可能です。このため、ひとつの常緑樹林の葉面積指数の年変動の有無や、年変動の程度、年変動の要因についてはほとんどわかっていませんでした。

### 4Kのローテク研究データを生かす

常緑針葉樹林の葉面積指数の長期変動を調べるため、ヒノキ林において林齢21年(1977年)から40年(1996年)までの20年にわたり記録された詳細なデータを利用することにしました(図1)。この長期データは共同研究者である龍谷大学の宮浦富保教授の主導で記録されたもので、測定項目の中に樹冠基部幹直径(個体の生きた枝のうち、最も下の枝がついている部分の幹の直径)が含まれています。個体間の競争に負けつつある樹木では徐々に樹冠基部の枝が枯れ上がって、前の年より細い部位が新たな幹の樹冠基部となり、個体の葉量が減っていきます(図2(c))。樹冠基部幹直径があれば個体の葉量やその年変動を比較的正確に推定できるのですが、これを測定するためには木登りをしなければなりません。このため、樹冠基部幹直径を森林内の全ての木について記録した研究例はごくわずかで、それを20年間記録し続けたデータは世界中にこれだけだと思われます。このほか、地上から樹木の先端部までの1mおきの幹の太さや樹高も測定されています。幹の太り方は幹の部位によって違うのですが、これらの測定値があれば幹の体積から高い精度で幹の重量を推定できます。

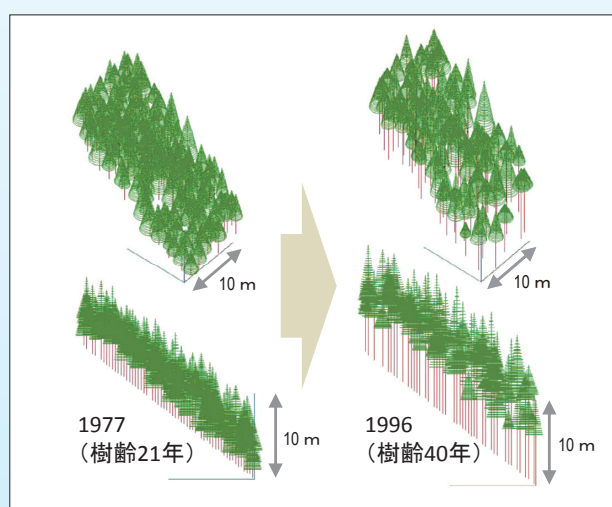


図1 調査を行ったヒノキ林の外観の20年間の変化(実測データから再現)。

私も数年間この4K（きつい、危険、こわい、汚い）の調査の手伝いで木のてっぺんまで登りました。しかしこのデータのおかげで全個体の葉面積の推定値が得られ、それを合計することで、年ごとの森林の葉面積指数が計算できます。個体の葉面積や幹重量の推定値に誤差解析という統計的手法を適用することで、葉面積指数や幹のバイオマスの成長速度の信頼範囲も示すことにしました。

調査地の近くの測候所で記録された毎月の降水量や気温のデータも解析に用いました。通常は、ある年の樹木の成長量などに対し、過去12～17ヶ月程度までの各月ごとの平均気温や月別降水量との相関を総当たりで調べる方法がとられます。しかし本研究では、単一の月の気象データだけでなく、複数の月にわたる平均気温や降水量合計との相関もしらみつぶしに調べました。

### 個体間競争と葉面積指数

森林を構成する個々の樹木は、個体間の競争にさらされながら生育しなければなりません。本研究では、競争による樹木個体の葉面積の時間変化と森林の葉面積指数の維持との関係について調べました。森林の中で中間的なサイズをもつ個体グループでは、個体の葉面積が20年間大きく変化しない傾向がありました（図2（b））。最も大型の個体グループでは、個体の葉面積が年とともに徐々に増加しました（図2（a））。一方、最も小型の個体グループでは、年とともに個体の葉面積が徐々に減り、調査の途中で枯死していききました（図2（c））。大型個体グループと小型個体グループの葉面積の合計を計算してみると、時間がたってもほとんど変化していませんでした。言い換えれば、最も大型の個体グループだけが個体葉量を増加させ、その増加は、最も小型の個体グループからのみ葉面積を奪うように起こっていたのです。個体が競争に負けて枯死する際には、枯死する個体の葉面積の森林全体の葉面積合計に占める割合は1%程度以下まで減っており、個体の枯死が起こっても葉面積指数の年変動には影響していませんでした。森林の葉面積指数が20年間一定の範囲に維持された理由として、少しずつ葉量を減らしながらも簡単には枯死しない小型個体の存在が重要であるとわかりました。個体間競争がこのように起こること、その結果として森林全体の葉面

積指数が維持されことを定量的に示した研究例はこれまでになく、世界では初めての報告です。

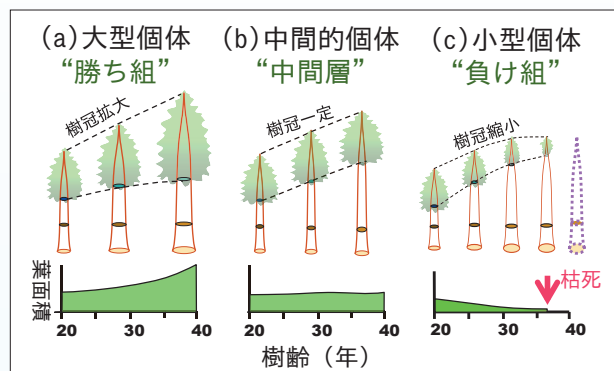


図2 大型個体、小型個体、及びそれらの中間的個体の成長の模式図（上段）と、個体の葉面積の20年間の変化のパターン（下段）。“勝ち組”（大型個体グループ）は“負け組”（小型個体グループ）から葉面積を徐々に奪うように葉面積を増加させた。このことが森林の葉面積指数が一定範囲に維持される要因となっていた。

### 葉面積指数は過去数年の気象の残存効果によって年変動した

葉面積指数は緩やかな年変動をしながらおよそ7～9の範囲に維持されてきました（図3（a）（c）の●）。毎年の葉面積指数とその年の夏（7、8月）の平均気温との間には、弱いけれども統計的に有意な正の相関（相関係数0.40）があることがわかりました（図3（a）（b））。ヒノキの新葉がつくられる夏の気温が暖かい年は、葉面積指数が増加する傾向があることを示しています。しかし、常緑の葉の寿命は数年にわたるため、毎年少しずつ古い葉が新葉に置き換わっていきます。森林全体の葉には古い葉と新葉とが混じっているため、ある年の葉面積指数は古い葉が生まれた年の気象の影響を受けているかもしれません。

そこで、当年の夏の気温だけでなく、当年を含む過去数年の夏の気温の平均と当年の葉面積指数との相関をとり、夏の気温を何年分平均したときに相関が最も高くなるかを調べてみました。その結果、当年を含む過去6年間の夏の平均気温と葉面積指数との間に最も強い正の相関（相関係数0.93）が現れることを見いだしました（図3（c）（d））。

なぜ6年なのでしょう？過去の研究により、この森林では葉が全て入れ替わるのに平均6年程度かかることがわかっていました。この入れ替わりに要した過去



6年間の夏の気温が、残存効果となって葉面積指数の年変動を引き起こすことがわかったのです。気象要因に残存効果があることがわかっただけでなく、葉の入れ替わりという具体的な生物の現象によって残存効果が現れる仕組みを説明できたことになります。

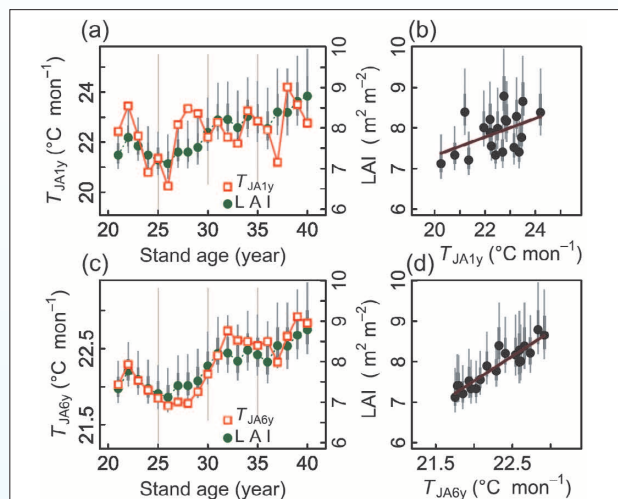


図3 夏の平均気温と葉面積指数との関係。

(a) 当年の夏の平均気温 ( $T_{JA1y}$  □)、及び葉面積指数 (LAI; ●) の林齢 (Stand age) に伴う変化と、(b) 両者の関係 (相関係数 0.40)。  
 (c) 当年を含む過去6年の夏の平均気温 ( $T_{JA6y}$  □)、及び当年の葉面積指数 (●) の林齢に伴う変化と、(d) 両者の関係 (相関係数 0.93)。過去6年の平均気温のほうが葉面積指数との相関が強い。

発表論文 Figure 3 より

## 葉面積指数と幹バイオマスの増加

一般的には葉面積指数と森林全体の光合成生産量との間には正の相関があるので、葉面積指数が高い年は幹バイオマスの増加量も多いと予想していました。しかし意外にも、葉面積指数の年変動と幹バイオマスの増加量の年変動とは無関係 (相関係数 0.09) でした。一方幹バイオマスの年増加量はその年の初夏 (5～7月) の降水量と有意な正の相関がありました (相関係数 0.63)。降

水量の少なさなどにより樹木が乾燥などの影響をうけると、乾燥が光合成生産量の低下を引き起こすよりも前に幹の成長が止まってしまうこと、光合成でつくられた炭水化物のかかなりの割合が、成長以外の重要な用途 (乾燥に対する生理的恒常性の維持など) に使われていること、が最近の樹木生理学の研究分野で指摘されています。これら先行研究の知見が、光合成生産と正の関係をもたず、葉面積指数と幹バイオマス成長量との間に相関が無かった理由を説明しています。また、競争による枯死によって個体の幹重量が森林全体の幹バイオマスから除かれる量よりも、生きた個体の幹の成長量の合計のほうがはるかに大きいため、個体の枯死が起こっても森林全体の幹のバイオマスは増加する一方であることもわかりました。

## この研究がもたらすもの

本研究では、これまで漠然としか把握できていなかった常緑樹林の葉面積指数の年変動の程度を明瞭に把握することができました。気象要因の残存効果に関する結果は、ある年の森林の状態や現象がその年の気象要因だけでは説明できない場合があることを表しています。本研究の知見を森林の葉面積指数を組み込んだ気候変動の影響予測モデルに反映させることで、より正確な予測に繋がることが期待されます。

この研究は、龍谷大学宮浦富保教授、低温科学研究所渡辺力教授との共同で行われ、研究の一部は科研費 (24580209) の助成を受けました。本稿の内容は、2018年9月11日に英国の科学オンライン誌 Scientific Reports に掲載されました。(doi;10.1038/s41598-018-31672-3)



本研究は、独立行政法人日本学術振興会 (JSPS) による科学研究費助成事業JP16H04083、JP15H05332の一環として行われたものです。

本成果は、英科学誌「Scientific Reports」に9月24日付け(日本時間)、オープンアクセスで掲載されました(<https://www.nature.com/articles/s41598-018-31004-5>)。

## 論文発表の概要

タイトル: Insight into anaerobic methanotrophy from  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ - amino acids and  $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$  ANME cells in seafloor microbial ecology

著者: 高野淑識<sup>1,2</sup>、力石嘉人<sup>1,3</sup>、井町寛之<sup>2,4</sup>、宮入陽介<sup>5</sup>、小川奈々子<sup>1,2</sup>、金子雅紀<sup>1,6</sup>、横山祐典<sup>1,5</sup>、Martin Krüger<sup>7</sup>、大河内直彦<sup>1,2</sup>

所属: 1. JAMSTEC 生物地球化学研究分野、2. JAMSTEC 海底資源研究開発センター、3. 北海道大学低温科学研究所、4. JAMSTEC 深海・地殻内生物圏研究分野、5. 東京大学大気海洋研究所、6. 産業技術総合研究所、7. ドイツ・連邦地質調査所

## 【用語解説】

※1 嫌氣的メタン酸化アーキア (ANME): メタン( $\text{CH}_4$ )は、酸素、硝酸、硫酸等の酸化剤と微生物学的な酸化反応を起こす。酸素存在下では、そのプロセスを好氣的メタン酸化と呼ぶ。一方、酸素が存在しない場合、嫌氣的メタン酸化と呼ぶ。本研究は、後者に該当する。例えば、メタンと硫酸の組み合わせの場合、以下のような嫌氣的メタン酸化反応が起きる。



嫌氣的メタン酸化アーキア (ANME) は、この反応の主役となる。(微)生物とそれをとりまく環境の相互関係を調査研究する分野を生態学と呼ぶ。

※2 炭素同位体組成: 炭素には、質量数12 (陽子6個、中性子6個)と質量数13 (陽子6個、中性子7個)の安定同位体がある。その他、質量数14 (陽子6個、中性子8個: 半減期5730年)の放射性同位体がある。

※3 メタンの温室効果: 二酸化炭素の地球温暖化係数を「1」とすると、メタンは「25」になる。一般的に、メタンは、海洋底では、海底面まで上方拡散する間に、嫌氣的メタン酸化反応で消失してしまうので、黒海の深海底のようなメタンが湧き出す現象は、ほとんど観測されない。これまで発表者らは、海底下の深部で微生物学的なメタン生成が、起きている直接的な証拠を明らかにしている。

詳しい解説はこちら。

([http://www.jamstec.go.jp/biogeochem/pdf/Takano\\_JGL2018.pdf](http://www.jamstec.go.jp/biogeochem/pdf/Takano_JGL2018.pdf))



(2018/9/26)

## 常緑針葉樹林の葉量の年ごとの変動と気象の関係を解明 ～地球環境予測モデルへの貢献に期待～

発表者: 准教授 隅田 明洋

### 研究成果の概要

北海道大学低温科学研究所の隅田明洋准教授、渡辺 力教授及び龍谷大学理工学部の宮浦富保教授の研究グループは、葉量の年々変動<sup>\*1</sup>の程度や変動の要因となる気象要因について、常緑樹林として世界で初めて明らかにしました。

解析の結果、毎年の森林全体の葉面積を表す指標(葉面積指数<sup>\*2</sup>)は、当該年を含む過去6年間の夏の平均気温と強い正の相関<sup>\*3</sup>(相関係数0.93)があることを見いだしました。常緑樹は毎年少しずつ古い葉を新しい葉に入れ替えており、この森林では葉が全て入れ替わるのに6年程度かかっていました。この入れ替わりに要



した過去6年間の夏の平均気温が、残存効果となって葉面積指数の年々変動を引き起こすことがわかりました。

解析の過程では、樹木の個体間競争と葉面積指数との関係も明らかになりました。少数の大型個体の葉面積は、多数の小型個体の葉面積を徐々に奪うように増加し、このことが葉面積指数が一定の範囲に維持される一因となっていました。個体間競争の結果として森林全体の葉面積指数が維持されることは、世界ではじめての報告です。

驚くべきことに、葉面積指数が年々変動しても、幹バイオマス<sup>\*4</sup>の年々成長には影響がなく、むしろ幹バイオマスの成長は夏の降水量と有意な相関がありました。一般に、葉面積指数が増えるほど光合成から得られるエネルギーも増えますが、光合成生産物が成長以外の重要な用途(乾燥に対する生理的恒常性の維持など)に使われたため、光合成生産の大きさが必ずしも幹バイオマスの増加に結びつかなかったと考えられます。

本成果は、気候変動の影響を予測するための、森林の葉面積指数やCO<sub>2</sub>吸収に関する知見を組み込んだ影響予測モデルへの貢献が期待されます。

本研究の一部は、日本学術振興会の科学研究費補助金(24580209)の補助を受けました。

なお、本研究成果は、英国時間2018年9月11日(火)公開のScientific Reports誌に掲載されました。

## 論文発表の概要

論文名: Interannual variability of leaf area index of an evergreen conifer stand was affected by carry-over effects from recent climate conditions (常緑針葉樹林の葉面積指数の年々変動は近年の気象条件の残存効果に影響される)

著者名: 隅田明洋<sup>1</sup>、渡辺 力<sup>1</sup>、宮浦富保<sup>2</sup> (1. 北海道大学低温科学研究所、2. 龍谷大学理工学部)

雑誌名: Scientific Reports (英国の科学オンライン誌)

DOI: 10.1038/s41598-018-31672-3

公表日: 英国時間2018年9月11日(火) (オンライン公開)

## 【用語解説】

- \*1 年々変動 … 森林がいったん成立すると、葉量は大きく変化しない。この用語は、そのような森林において、複数の年の間でどの程度変動するのかを意味する。
- \*2 葉面積指数 … 森林の葉の面積の大きさを表す指標で、森林の全樹木の葉の片面の面積の総和を森林の土地面積で割った値。例えば、葉面積指数が4の森林では、土地の4倍の面積の葉がその土地の空間に存在することを表す。葉面積指数は、森林の光合成生産量を知る上で重要な指標である。
- \*3 (正の)相関 … 二つの事柄の関係を示す係数で、-1から1の間の値をとる。一方が増える(減る)ときにもう一方も増える(減る)傾向にあるほど、相関係数は1に近い正の値をとり、一方が増える(減る)ときにもう一方が減る(増える)傾向にあるほど、相関係数は-1に近い負の値をとる。
- \*4 幹バイオマス … 単位土地面積あたりの、樹木を乾燥させた際の総重量。

