

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 6 日現在

機関番号：13601

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2012～2013

課題番号：24658134

研究課題名(和文) 幹・枝の表面積に着目したメタボリック・スケール理論の検証

研究課題名(英文) Test for the scaling properties in woody organ of Japanese cypress based on the metabolic theory

研究代表者

城田 徹央 (SHIROTA, Tetsuoh)

信州大学・農学部・助教

研究者番号：10374711

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,400,000円、(間接経費) 720,000円

研究成果の概要(和文)：ヒノキの樹形形成についてメタボリック理論との適合性の観点から解析した。葉面積がその重量に比例するのに対して、非同化器官の表面積はその重量の0.8乗に比例した。また、非同化器官の表面積は葉面積に比例した。この関係は樹冠内部では保持されたが、枝下の幹を含む個体全体では成立しなかった。これらのスケーリング特性から、葉や非同化器官の表面積とバイオマスが全バイオマスに対して混合相対成長式によって表現できることが導かれた。この混合相対成長式の適合性は、個体の呼吸に関するスケーリング特性と矛盾していない。

研究成果の概要(英文)：Scaling properties of woody organ surface area of Japanese cypress (*Chamaecyparis obtusa* Endl.) was surveyed from the view point of metabolic ecology. Surface area of woody organ was proportional to the 0.8 -powered biomass, while leaf area was proportional to one-powered leaf weight. Further more, leaf area was proportional to woody surface area. These scaling properties were held within crown, but not in tree. The universal model on area and biomass of each organ was derived as mixed power function of total biomass, which supports whole tree respiration measurements.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：ヒノキ 木部表面積 スケーリング メタボリックエコロジー

### 1. 研究開始当初の背景

地球環境問題を背景に、生態系に吸収される二酸化炭素だけでなく、生態系から呼吸によって放出される二酸化炭素量に注目が集まっている。最近、世界の予測シミュレーターが活用し始めているのがWBE理論である。1936年、マックス・クライバーによって動物の代謝速度（呼吸速度）が体重の $3/4$ 乗に比例することが指摘され、数多くの科学者がその理論的説明に挑戦してきた。そして、West, Brown, Enquistによって提案されたメタボリックスケール理論（WBE理論, 1997 Science）は、動物だけでなく植物の代謝も $3/4$ 乗則に従うことを主張している。しかしながら、WBE理論は枝分れのパラメータを用いつつ、最適化の概念に基づいて作られた演繹的モデルである。実際に $3/4$ という値は、分岐の際に遞減する枝の太さと長さの違いから導出されたものであり、これがフラクタル構造のなかで維持されなければ $3/4$ 乗則は成立しない。そのためWBEモデルに対して実際の計測データを用いて生物学的な検証を重ねる必要がある (Hui et al. 2007, J.Theor.Biol.)。Enquistは葉における水分消費を活性の指標としてWBE理論を支持する結果を提示したが、幹・枝から放出される二酸化炭素については「単純べき関数」によるWBEモデルを修正した「曲線スケールリング」が提案されている (Mori et al. 2010 PNAS, Kolokotronis et al. 2010 Nature)。

### 2. 研究の目的

Mori et al. (2010, PNAS)は、成長過程における物質分配の変化が曲線スケールリングを導いているのではないかと考察した。経験的に、個体重量に対する葉量の割合は成長と共に落ちていき、葉量の個体重量に対する関係は1乗から $3/4$ 乗に変化することが知られている。しかしながら、なぜ低下していかなくてはならないのか、さらにその収束する値が $3/4$ である蓋然性までは説明されていない。本研究では同化器官と非同化器官の形態的なスケールリングと、これらの量的パラメータに基づきWBE理論への検証を行う。

### 3. 研究の方法

(1) 基本的な考え方：重量と表面積のスケールリング関係は、その物体の形態的特性を反映する。厚みが一定の平板の表面積はその重量の1乗に比例する。葉のように同じサイズのフラグメントが数を増すことによって、全体の量を変化させるときも、表面積は重量の1乗に比例する。一方で、棒状の円筒が長さだけを増大させる場合や直径だけを増大させる場合には、それぞれの表面積は重量の1乗あるいは $1/2$ 乗に比例する。また、球体のような立体が相似的にサイズを変化させるとき、その表面積は重量の $2/3$ 乗に比例する。

フラクタル的に枝分かれをする枝や幹の表面積の重量への依存性は不明であるが、これらの複合体であることを考慮すれば、 $1/2$ 乗または $2/3$ 乗から1乗の間をとるものと考えられる。すなわち枝分かれをする非同化器官のスケールリング特性は、その形態的な特性を

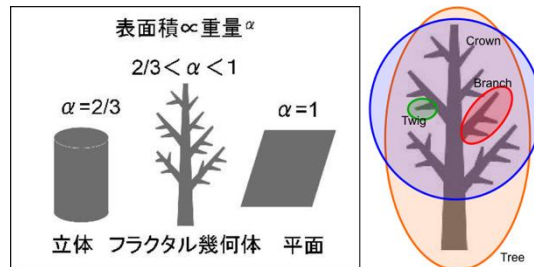


図1 フラクタル幾何体におけるスケールリング特性  
樹木がフラクタル性を持つ場合、小枝、大枝、樹冠または個体レベルで共通のスケールリング指数が得られる。

反映する。

本研究では、スケールリング特性を検証する植物種としてヒノキを選定した。ヒノキは極めて小さな鱗片の枝分かれによって枝を形成し、その分岐がフラクタル的であることが指摘されているためである。スケールリングを検証する方法として、異なるサイズの個体の供試、供試個体のなかでの小枝、大枝、樹冠全体、個体全体の各レベルでのスケールリング特性を比較する (図1)。スケールリング特性がレベル間で同一であれば、形態的特性が同一である、すなわちフラクタル構造をとっていることが検証できる。

(2) 供試個体：7年生ヒノキ 15 個体 (平均樹高 2.2m, 平均 DBH 1.3cm), 44 年生ヒノキ 16 個体 (平均樹高 17.3m, 平均 DBH 20.1cm), 76 年生ヒノキ 15 個体 (平均樹高 21.4m, 平均 DBH 35.1cm) を供試した。フラクタル性の検証のために、小枝と大枝はそれぞれ総計で 1180 本および 700 本をサンプリングした。

(3) 測定方法：7年生および44年生ヒノキについては伐採によって、76年生ヒノキについては樹木登攀によって調査を行った。幹の

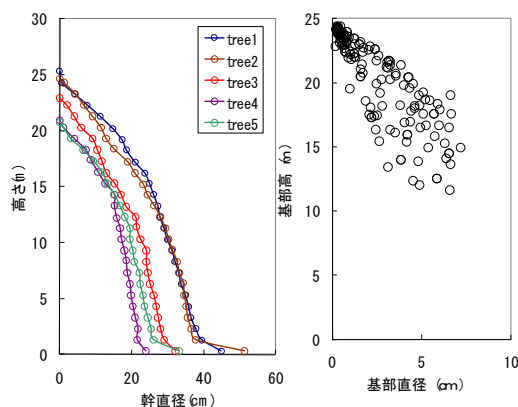


図2 樹木登攀調査によって求めた5個体の幹直径の垂直分布 (左) と1個体の枝直径の垂直分布 (右)

材積，表面積，現存量を，幹直径の垂直分布から求めた（図2）。また全ての枝を対象に着生高，枝長，枝径を計測した（図2）。さらに，それぞれの個体から小枝（2次枝），大枝（1次枝）のサンプリングを行い，次の手順に従い，重量と表面積の計測を行った。まず枝を葉と枝に分離した。葉については，絶乾後に重量を計測した。また大枝ごとに比葉面積を求め，要重量から葉面積を推定した。枝については，まず5cm以下の分岐を含まない端材に切り分け，端材の長さを1cm精度で，直径を0.01mm精度で計測した。端材形状を円筒と見なして表面積を計算し，枝ごとに集計した。また枝ごとに絶乾し重量を求めた。

樹冠レベル，個体レベルの器官重量および表面積を次の手順で推定した。まず枝径から葉重量，葉面積，枝重量，および枝表面積を推定する相対成長式を，非線形最小二乗法に基づいて作成した。次に枝径の垂直分布と推定式から樹冠全体の葉および枝の重量と面

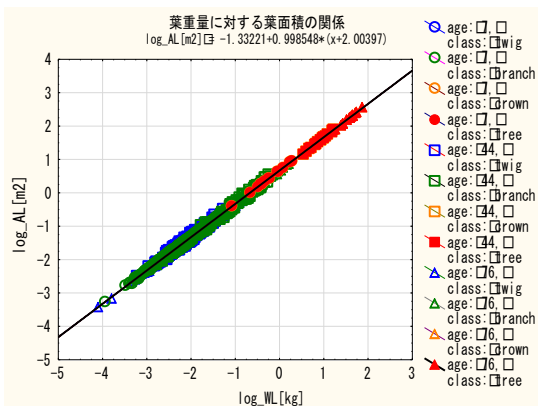


図3 葉重量に対する葉面積の関係  
丸，四角および三角は，それぞれ7年生，44年生および76年生のデータを示している。また青，緑，オレンジおよび赤は，それぞれ小枝レベル，大枝レベル，樹冠レベルおよび個体レベルを示している。回帰式はRMA法によって求められた。

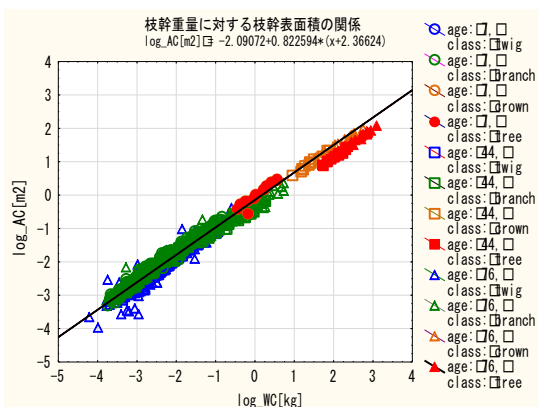


図4 非同化重量に対する非同化器官面積の関係  
丸，四角および三角は，それぞれ7年生，44年生および76年生のデータを示している。また青，緑，オレンジおよび赤は，それぞれ小枝レベル，大枝レベル，樹冠レベルおよび個体レベルを示している。回帰式はRMA法によって求められた。

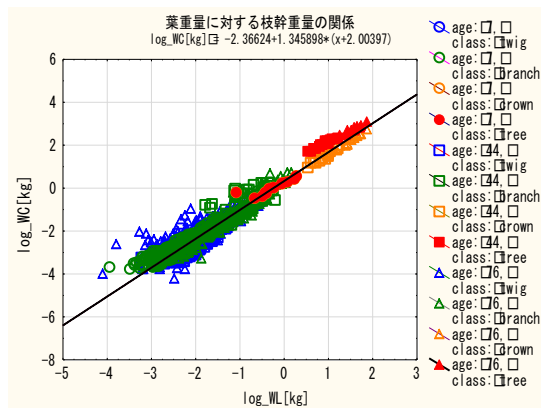


図5 葉重量に対する非同化器官重量の関係  
丸，四角および三角は，それぞれ7年生，44年生および76年生のデータを示している。また青，緑，オレンジおよび赤は，それぞれ小枝レベル，大枝レベル，樹冠レベルおよび個体レベルを示している。回帰式はRMA法によって求められた。

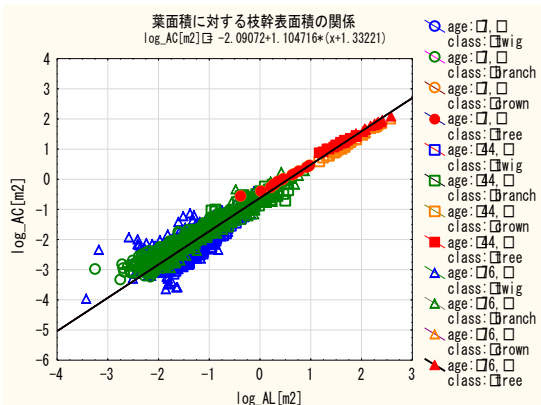


図6 葉面積に対する非同化器官表面積の関係  
丸，四角および三角は，それぞれ7年生，44年生および76年生のデータを示している。また青，緑，オレンジおよび赤は，それぞれ小枝レベル，大枝レベル，樹冠レベルおよび個体レベルを示している。回帰式はRMA法によって求められた。

積を推定した。最後に幹の重量と表面積を加えて，樹冠レベルと個体レベルの諸量を推定した。

(4) 解析方法：実測を行った小枝と大枝について相対成長関係を解析した。このときの相対成長係数はReduced Major Axis法によって決定した。樹冠レベルおよび個体レベルのデータは推定値であるので，小枝と大枝のスケールリングが拡張可能であるのかを目視によって検討した。

#### 4. 研究成果

(1) スケールリング特性：図3に葉重量に対する葉面積の関係を示した。枝ごとに比葉面積は異なっていたが，両者の関係の相対成長係数は0.998とほぼ1であり，線形的な関係にあった。さらに枝で得られた関係は，そのまま樹冠レベル（＝個体レベル）でも適用可能であった。すなわち比用面積による切片の変動は枝レベル，樹冠レベルではほとんど影響をしていなかった。

図4に非同化器官重量に対する非同化器官表面積の関係を示した。小枝と大枝をプールしたデータから得られた相対成長係数は0.822であった。この値は3/4よりも若干大きな値であったが、2/3から1の間にあった。一方で、小枝と大枝から得られた関係は、樹冠レベルに対しては拡張可能であったが、個体レベルとはずれが生じた。すなわち小枝と大枝の相対成長関係よりも、個体レベルの点は下方にプロットされ、重量の増加に対して表面積の増加は相対的に小さかった。個体レベルの非同化器官は、樹冠レベルの非同化器官に枝下の幹の部分加わることによって構成されている。枝下の幹はほぼ立体的であり、重量に対する表面積の増加は少ない。このような形態的特性を持つ部分が加わることによって、すなわち枝の枯れ上がりが形成されることによって、小枝と大枝の相対成長関係が変化していると考えられる。

図5に葉重量と非同化器官重量との関係を示した。小枝と大枝をプールしたデータから得られた相対成長係数は1.354であり、ほぼ4/3に等しかった。すなわち葉重量の増大に対する非同化器官の重量の増加が大きく、葉と非同化器官のバランスは後者に偏っていた。一方で、この相対成長関係は樹冠レベルまでは拡張可能であった。一方で、樹冠レベルから個体レベルに移行する過程において、葉量はそのままで枝下の幹の重量が増加するため、個体レベルでは異なる関係になっていた。

図6に葉面積に対する非同化器官表面積の関係を示した。小枝と大枝をプールしたデータから得られた相対成長係数はほぼ1.1となつたが、変動が大きいため、その値は1.0と有意には異ならなかった。すなわち一方で、この相対成長関係は樹冠レベルまでは拡張可能であったが、個体レベルでは異なる振る舞いをしめた。これは葉重量に対する非同化器官の重量の関係において見られた現象と同一のものであると考えられた。

(2) 樹冠内における全重量との混合アロメトリー関係：小枝レベル、大枝レベルおよび樹冠レベルではスケーリング特性が同一であった。このことは樹冠レベルよりも小さなレベルでは同一のデザインに従って枝分かれが実現されていること、すなわちフラクタル的特性を有していることを示している。

スケーリング特性としては、葉面積が葉重量と比例関係にあり、非同化器官の表面積が重量と0.8乗の関係にあった。さらに葉面積と非同化器官表面積がほぼ比例関係にあった。このことから葉重量、葉面積、非同化器官表面積は比例関係にあり、さらに非同化器官重量はこれらの1/0.8乗に比例することになる。したがって全重量：WTは葉重量：WLと非同化器官重量：WCの和であることから、次式で表される。

$$WT = WL + c1 \cdot WL^{1/0.8}$$

この式は全重量が、はじめ葉重量に比例し、

その後、1/0.8乗に比例するという混合アロメトリーで表現されることを示している。すなわち葉重量は全重量の1.0乗から0.8乗に比例するように推移する。同様に非同化器官重量は1/0.8乗から1.0乗に比例するように推移する。また葉面積と非同化器官表面積は葉重量と比例するので、葉重量と同様に1.0乗から0.8乗に推移することになる(図7)。樹木の呼吸量が葉面積や非同化器官表面積に比例すると仮定すると、呼吸量もまた1.0乗から0.8乗に比例することになり、この演繹はMori et al. (2010, PNAS)による呼吸量の実測から得られた経験的な複合アロメトリーと合致する。ただし、Mori et al. (2010, PNAS)のそれが個体全体を対象としているのに対し、本研究のそれは樹冠レベルまでを対象としている。今後、両者の違いについて理論的側面と実証的側面から議論ができるようにデータを集積する必要があるだろう。

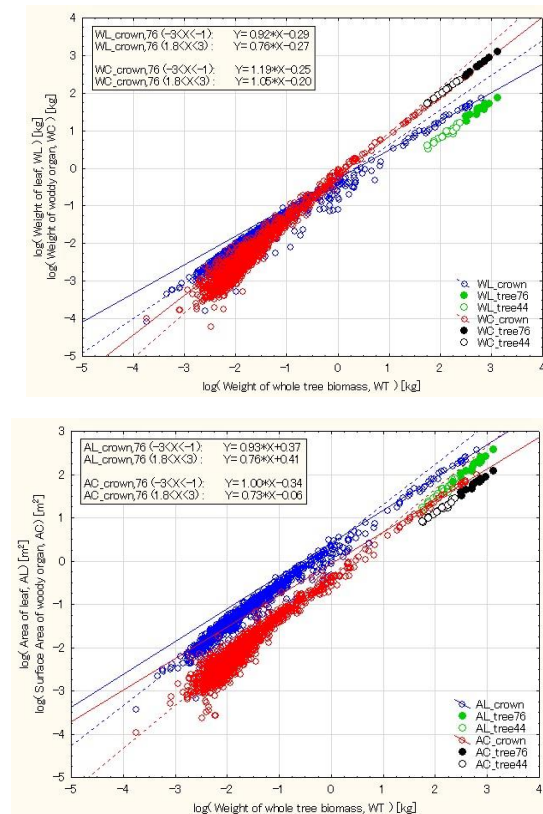


図7 全重量に対する諸量のスケーリング  
全重量に対する葉重量と非同化器官重量の関係が上段に、葉面積と非同化器官表面積の関係が下段にそれぞれ示されている。これらの値は全重量に対して二つの漸近線を持つ複合アロメトリーによって示された。ここで図示された漸近線は全重量が $10^{-3}$ から $10^{-1}$ の範囲、および $10^1$ から $10^3$ の範囲で決定された回帰式である。

### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 2 件)

①川谷 尚平, 小林 元, 清野 達之, 城田 徹史

異なる光環境下に生育するサワラ後継樹の樹冠形, 信州大学農学部 AFC 報告, 12:17-23 2014, 査読有

②川村 奈々・城田 徹央・岡野 哲郎, 壮齢ヒノキ人工林における低木層とササの除去による林床植生の変化, 中部森林研究 61:73-74, 2013, 査読有

[学会発表] (計 8 件)

①齋藤大・城田徹央・丸山一樹・石井弘明・安江恒・岡野哲郎, 木曾地方三浦実験林における 300 年生木曾ヒノキ天然生林の林分構造, 第 125 回日本森林学会大会 P1-122, 20140329, 大宮市

②吉野真美, 城田徹央, 齋藤 大, 安江 恒, 木曾ヒノキ衰弱木と健全木の年輪変動比較, 樹木年輪研究会 2013 P10, 20131209, 京都市

③城田徹央・石井弘明・岡野哲郎, ヒノキの非同化器官表面積のスケーリング, 第 77 回日本植物学会大会, 20130913-15, 札幌市

④城田徹央・岡野哲郎・安江恒・北原和樹・成瀬栄樹・川村奈々・石井弘明・東若菜・萩野宏之, 壮齢ヒノキ人工林の生態系機能に及ぼす強度間伐の影響, 第 124 回日本森林学会大会, 20130326, 盛岡市

⑤川村奈々・城田徹央・丸山一樹・岡野哲郎, 強度間伐後約 15 年が経過した壮齢ヒノキ人工林における林床植生におよぼす林冠層・低木層・ササの影響, 第 124 回日本森林学会大会, 20130326, 盛岡市

⑥城田徹央, 伊藤有季, 丸山一樹, 岡野哲郎, 強度間伐に対する壮齢ヒノキ人工林の林分構造の中期的応答, 第 2 回中部森林学会, 20121013

⑦川村奈々, 城田徹央, 岡野哲郎, 壮齢ヒノキ人工林における低木層とササの除去による林床植生の変化, 第 2 回中部森林学会, 20121013

⑧Shirota, T. Scaling on surface area of woody organ in Japanese cypress, Gordon Research Conference: Metabolic Basis of Ecology, 20120722-20120727, University of New England, Maine, USA

[その他]

ホームページ等

<http://karamatsu.shinshu-u.ac.jp/lab/richchi/index.htm>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

城田 徹央 (SHIROTA, Tetsuoh)

信州大学・農学部・助教

研究者番号: 10374711