

針葉樹・広葉樹間での地理的分布と葉の生態学的諸
特性の相違：特に着葉様式の相違に着目したCB解析

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2011-06-27 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 藤本, 征司, 木村, 公美 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.14945/00005715

針葉樹・広葉樹間での地理的分布と葉の生態学的諸特性の相違 —特に着葉様式の相違に着目したCB解析—

藤本 征司*・木村 公美*

Divergences in Geographical Distribution Pattern and Ecological Leaf Characteristics between Conifers and Broad-leaved Tall Trees : A Cost-benefit Analysis with Special Attention to Leaf Arrangement in a Vegetative Shoot

Seishi FUJIMOTO* & Satomi KIMURA*

Summary

There are many important divergences of ecological habits between conifers and broad-leaved tall trees. Coniferous trees are mainly distributed in the subarctic and subalpine zones, while the broad-leaved trees are widely distributed in warmer temperate regions from the cool temperate to tropical zone. Concern to the ecological leaf habits, conifers generally indicate evergreenness, a long period of leaf time span and autumnal leaf fall habit, while broad-leaved trees often indicates deciduousness, a short period of leaf time span and spring leaf fall characteristics. In this article, an improvement of the CB model devised by Kikuzawa (1991, 1996) was carried out and then a computer simulation using the improved CB modes was tried in order to the clarification of these ecological divergences between the two with special attention to the difference in the leaf arrangements where the conifers and the broad-leaved trees indicate 1 dimensional leaf distribution pattern and more flexible leaf distribution patterns, respectively. The computer simulation could represent the various ecological differences including the distributional difference between the conifers and broad-leaved trees as mentioned above.

はじめに

高木類は、森林帯分布の上からは、緯度・標高に従って、常緑広葉樹—落葉広葉樹—常緑針葉樹と推移する。このような地理的分布パターンの成立要因については、菊澤のCBモデルによる解析がなされており (Kikuzawa, 1991 ; Kikuzawa, 1996 ; Takada et al., 2006 など)、CBモデルによって常緑樹—落葉樹—常緑樹へと移り変わる分布の様子が再現されているが、未解明な事項も少なくない。まず、①何故、亜寒帯・高標高域に分布する常緑樹が針葉樹で、熱帯・低標高域に分布する常緑樹が広葉樹であるかという問題がまだ充分解明されていない状況にある。

*静岡大学農学部附属地域フィールド科学教育研究センター 静岡市駿河区大谷 836

Center for Education and Research of Field Sciences, Faculty of Agriculture, Shizuoka University.

この常緑針葉樹の分布の中心が何故高緯度・高標高域にシフトしているのかという問題については、針葉性の持つ耐寒性の高さや常緑針葉樹の耐凍性の高さにより、亜寒帯への進出が可能になったとする考え方や、針葉樹が広葉樹に比べて競争能力が低いため、広葉樹類との競争に敗れた結果、環境の劣悪な亜寒帯域へ逃げのびたとする解釈など様々な考え方があるが（藤本、1993；藤本、1998 など参照）、これらは、まだ、その可能性の指摘の域を出ない解釈にしか過ぎない。また、②以上のように、針葉樹は亜寒帯・亜高山帯に分布の中心を持つものの、ナギやイヌマキといったマキ科樹木などのように暖温帯以南から熱帯に分布域を持つ針葉樹も存在するが、これらの針葉樹要素の位置付けも明確ではない。これらの針葉樹の位置づけに関しては、土地的極相要素、遷移の途中相要素、移行帯要素、遺存的要素といったマイナーな位置付けがなされる場合が多いが、そのマイナー性の是非なども含め、統一的解釈には至っていない状況にある。また、以上のような針葉樹・広葉樹間での地理的分布の相違は、針・広間での形態や生活戦略の相違と密接に関わっていると思われるが、樹木の生活戦略の基本となる光資源獲得戦略に深く関わる葉の生態学的諸特性についても、③針・広間には、枝条内での葉の着生様式の相違（藤本・佐藤、2009）、樹形（葉の樹体内配分パターン）の相違（藤本、2003；藤本・佐藤、2003 など）、同じ常緑樹でも常緑針葉樹の方が相対的に葉の寿命が長いこと（菊澤、2005）、針葉樹には、カラマツのような落葉性を示す種もあるものの、広葉樹に比べて、その比率が極めて低いこと、常緑広葉樹には春落葉性のものが多いのに対して、針葉樹には秋落葉性のものが多い（齋藤、1981）といった葉フェノロジーの相違が認められるものの、これらの葉の生態学的諸特性と分布域の相関は、まだ統一的には関連づけられていない状況にあり、そのことが、針・広間の分布の地理的相違の持つ生態学的意味の総体的理解を困難なものにしていると考えられた。

そこで本研究では、未解明であった以上の3点の解明を主な目的として、以下の5つの解析課題を設定し、針葉樹・広葉樹間での地理的分布と葉の生態学的諸特性の相違の総合的理解の第一歩とした。すなわち、本研究では、①針葉樹・広葉樹間の枝条における着葉様式の相違の分析、②暖温帯以南の針葉樹要素であるナギやイヌマキの樹形形成パターンの解析、同様に、③ナギとイヌマキの葉フェノロジー特性の抽出を行い、そして、以上の解析結果などを参考にして、④菊澤によるCBモデル（Kikuzawa, 1991；Kikuzawa, 1996）の再構成・調整を進め、⑤調整したモデルによる、モンスーンアジアの針・広の地理的分布と葉の生態学的諸特性の相違の再現、これら両者の相互関係の解明を試みることにした。

本報告は、木村（2010）による平成21年度静岡大学農学部森林学研究室卒業論文を元に、大幅に修正を加え取りまとめたものである。本研究の展開に際しては、農学部附属地域教育研究センター上阿多古フィールドの矢澤速仁氏に、諸々の協力をいただいた。また、本研究は、1996年以来、森林学研究室の共同研究として進めてきたもので、佐藤守俊君、徳永咲子さん、佐野智一君、大橋紀子さん、吉藤祐子さん、河合晴美さんを始めとする多くの卒業生・修了生・専攻生に参画頂いた。本報告で直接取り上げた、フェノロジーや枝条や樹形レベルでのデータの収集には、大塚隼人（4年）、中島真司（3年）、佐々木彰央（東海大卒業生、現修士1年）の諸君が参画した。これらの諸氏・諸君・諸嬢に深謝する。

調査地・材料及び方法

静岡大学農学部附属地域フィールドセンター上阿多古フィールド見本林と静岡大学大谷キャンパスを調査地とし、以下の調査・解析を行なった。

①針・広間の着葉様式の解析：上阿多古フィールドおよび大谷キャンパスで材料を採取した。高木種 37 種について、樹種毎に当年枝を 10~20 本ずつ採取し、その枝条長と頂端直径と基部直径を測定した。その後、それらを乾燥機で乾燥させ (85℃1 週間)、当年枝毎の葉乾重及び枝乾重を秤量した。また、樹種毎に 4~25cm² の葉サンプルを 5~10 枚切り抜き、比葉面積を算定して、当年枝あたりの総葉面積を推定した。葉が小さく、4cm² のサンプルを取れない樹種については、10~20 枚の個葉サンプルの総葉面積と総葉乾重から比葉面積を求めて推定した。

②樹形の解析：樹形については、暖温帯以南の針葉樹要素であるナギ、イヌマキの 2 種を主な解析対象とし、これに、ヒメユズリハ、ヤブニッケイ、モミを解析対象に加えた。モミは上阿多古フィールド、その他の樹種は大谷キャンパスで材料を採取した。これら 5 種の樹体を構成する全枝条の齢や位置関係、長さ、直径を解析・測定した。また、ナギ 16 個体を対象にして、樹体上部 3 年分を構成する全ての枝条(主軸を含む)の位置関係、樹高、樹幹幅、力枝下高、根元直径を測定し、樹形形成様式の推定を行なった。

③葉フェノロジー調査：大谷キャンパス見本林で見られる 4 種(ナギ、イヌマキ、ヒメユズリハ、ヤブニッケイ)について開芽時期及び落葉時期を調査した。開芽時期については、藤本(2007)の開芽判定基準に従い、各樹種 3~5 個体について調査を行なった。落葉時期については、各樹種の枝条 8~12 本に残存する葉数を月 3~4 回調査し、落葉時期を判定した。そして、葉フェノロジー調査結果から、半減期法(菊澤、2005)を用いて葉寿命を推定した。

④菊澤による C B モデルの再構成・調整：モンスーンアジアの 24 地点の気温の年変動のデータ(文部科学省国立天文台、2001)より、気温の年変動を時間 t と年平均気温の関数で表す関係式を導き、また、上記の解析結果などを参考にして、総光合成量や非同化器官の呼吸量の年次変化・季節変化量などを組み込んだ C B モデルの再構成を進め、そのパラメータ値の調整を行なった。

⑤調整したモデルによる C B 解析：調整したモデルでモンスーンアジアでの針葉樹・広葉樹の現実の地理的分布や葉の生態学的諸特性の違いがどの程度まで再現できるかなどについて検討した。

結果と考察

当年枝の着葉パターンの解析

これまでの研究(佐藤、1999、2002；徳永、2000、2002；佐野、2002、2004；藤本、2003；河合、2007 など)から、①当年枝の枝条の長さと葉量の関係は、針葉樹でも広葉樹でも累乗式で近似できること、しかし、②そのべき指数は針葉樹では 1 に近く、ほぼ正比例の関係があるのに対して、広葉樹の場合は 1 を大幅に下回る樹種が多いことがわかっている。今回の解析からも、ほぼ同様の結果が得られた(図 1)。このことは、①広葉樹では枝条の単位長さあたり葉量を枝条の長さが短くなるほど増加させる工夫をしているのに対し、針葉樹ではこのような工夫がなされていない可能性が高いこと、また、②このような針葉樹の特性は、ナギ、イヌマキのような暖温帯以南に分布の中心を持つ針葉樹にも認められたことから、針葉樹にとって極めて一般性の高い

特性であるらしいことを示唆している。また、図1より、ナギ、イヌマキでは単位長さ当たりの葉量が他の針葉樹より多い傾向が読み取れることも興味深い。もし、針葉樹には、枝条の長さを変化させても、枝条の単位長さ当たり葉量が変わらないのだとすると（このような制約を持つのだとすると）、枝条や樹体レベルなどで相対葉量を増やすためには、枝条の単位長さ当たり葉量が光資源獲得上重要な意味を持つことになり、ナギやイヌマキの場合は、実際的にも、このようなやり方で相対葉量を増加させている可能性があることを示唆している。

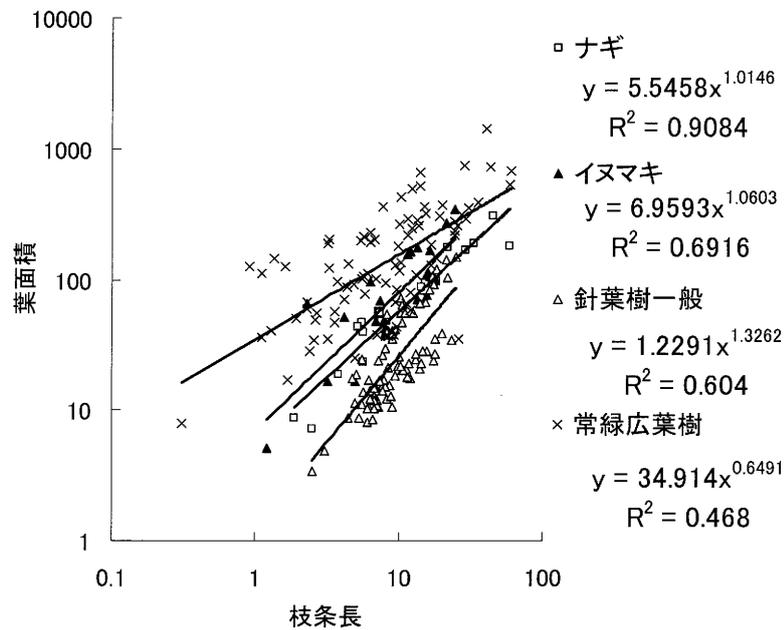


図1 当年枝長と葉面積の関係

以上のことは、CBモデルの再構成を考える上でも極めて重要な事項となる。まず、針・広間の光資源獲得戦略の相違が、枝条の単位当たり葉量を枝条長の調節によって変え得るか否かに帰着するのであれば、針・広で異なる解析モデルを考え、以上のような相違をモデルに組み込む必要があることを意味している。そして、最適葉寿命 t^* の推定を非同化器官も含めて考える場合は、単位当たり葉量を変化させない針葉樹の場合は、 r が1と見なせるので、葉の自己被陰などを考慮に入れた、 A の取り得る範囲の決定が重要となる。単位長さ当たり葉量を変え得る広葉樹の場合は、 A だけではなく、 r 値の調整も必要となる。また、 L によっても単位長さ葉量が変わるので、 L もまたパラメータのひとつに組み込む必要が生じてくることになる。

樹形の解析

樹形についてはこれまでの結果(佐藤、1999、2002；徳永、2002；藤本、2003；大橋、2003；佐野、2002、2004；佐野・藤本、2004；藤本・佐藤、2009 など)より、齢 t における樹体全体の伸長量の総和 $F(t)$ は t が充分小さい間は、主軸の平均伸長量を L とすると、樹種を問わず単純相対成長式、

$$F(t) = Lt^r$$

で記述でき、 r 値は針葉樹の場合はほぼ3に、広葉樹では針葉樹より小さい値をとることがわか

っている。

今回調査したナギ、イヌマキについても、単純相対成長式の規則が成り立っていた(図2)。しかし r 値については、モミとは異なり、両種ともに平均3を下回り、これまでに調べられた広葉樹に近い値を示していた(表1)。一般に低い r 値は生活上不利となると考えられるが、これらの樹種の場合は、環境収容力の高い地域に分布するため、低い r 値でも十分な光合成が可能となっている可能性もある。また、すでに触れたように、これらの樹種では、単位長さあたりの葉量がモミのような針葉樹に比べて多く、このことが生活上不利となることを防いでいるとも考えられる。しかし、本解析が対象とした解析本数は極めて少なく、また、幼樹や幼樹の先端部の解析に留まっているという問題もある。従って、解析本数を増やすことや、解析対象を広げることなども含めて、今後の十分な検討が必要となる。また、今回は、ヒメユズリハ、ヤブニッケイについては、測定は行なったものの、取りまとめには至らなかった。樹形形成については、これまでに、様々な樹種での解析を行ってきたが、取りまとめも、データ量もまだ充分とはいえない。これらも含め、今後のより詳細な解析・取りまとめが必要と考えられる。

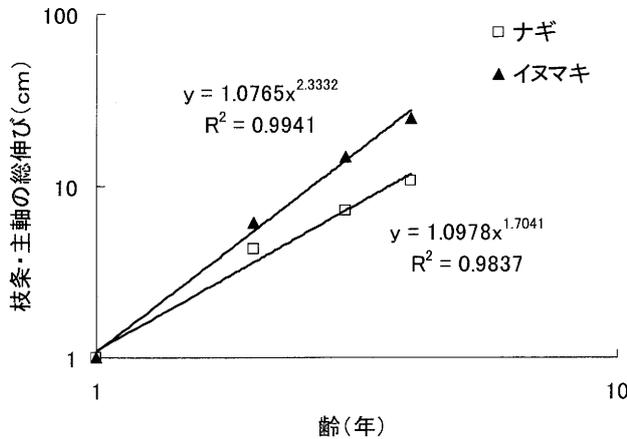


図2 齢と樹体の総伸びの関係

表1 r の値 (樹形解析)

樹種	個体数	r		
		平均	最大	最小
ナギ	16	1.6665	4.3014	0.7513
イヌマキ	4	2.1253	2.4667	1.7778
モミ	2	3.3469	3.4485	3.2296

葉フェノロジー

ナギ、イヌマキの開芽晩期到達日及び平均落葉期はそれぞれ 6/19、5/14、8/3、8/13 と判定された(図3、表2)。また、葉寿命はそれぞれ約 7.12 年、6.25 年と推定された。この結果から、両樹種共に、暖かい季節に開芽・落葉が集中し、従って開芽期は遅く落葉期は早く、また、かなり長い葉寿命を示していることがわかる。熱帯や亜熱帯生樹木では、当然のこととして、気温が高い時期に開芽や落葉が進行することになる。この点に着目すると、ナギやイヌマキも、熱帯・亜熱帯に分布の中心を持つ樹木として、熱帯・亜熱帯生樹木全般に認められる開芽・落葉特性を

受け継いでいると解釈できることになる。常緑性を示すことでも、熱帯・亜熱帯生樹木全般の延長線上に位置づけられる。暖温帯生常緑広葉樹は落葉広葉樹に比べて開芽の時期が遅く、より暖かい季節になってから開芽が始まる樹種が多い（藤本、2007）。この点を考慮に入れると、ナギやイヌマキは、暖温帯生常緑広葉樹とも似ていることとなる。当然ながら、常緑樹である点でも両者は類似しているといえる。

しかし、暖温帯生常緑広葉樹とは、かなり異なる点も認められる。多くの暖温帯生常緑広葉樹は春落葉性を示しており（齋藤、1981；藤本、2011a など）、開芽期と落葉期が一致する樹種が多い。しかし、ナギとイヌマキでは、開芽期と落葉期が明らかに分離しており、特に、イヌマキでは、開芽晩期から落葉まで3ヶ月近くかかり、開芽日と落葉時期の分離が明瞭であった。ナギの場合でも、1ヶ月以上の開きが認められた。同じ常緑樹であっても針葉樹と広葉樹では葉の寿命が異なり、広葉樹の場合は2年程度のものが多いが、針葉樹には5年以上の長い葉寿命を示すものも少なくないが（菊澤、2005）、ナギ、イヌマキともに6年以上の葉寿命を示していた。これらの点に留意すると、ナギやイヌマキは、暖温帯以南の常緑樹一般と類似したフェノロジー特性を示す一方で、同じ針葉樹として、亜寒帯・亜高山帯生常緑針葉樹ともよく似たフェノロジー特性を有していると判断できるようになる。

表2 開芽晩期到達日、平均落葉時期及び葉寿命

樹種	開芽晩期到達日	平均落葉期	開芽調査 個体数	落葉調査 枝条数	平均 葉寿命
ナギ	6/19	8/3	5	12	7.12
イヌマキ	5/14	8/13	3	8	6.25
ヤブニッケイ	5/13	6/6	3	8	-
ヒメユズリハ	5/20	6/13	3	8	-

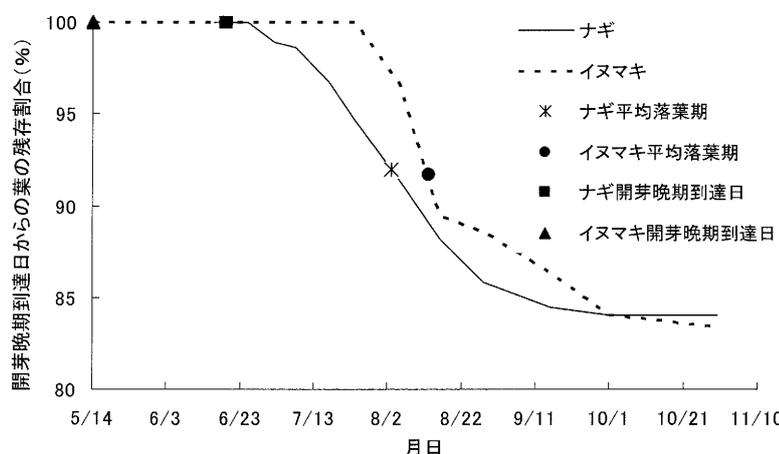


図3 ナギとイヌマキの葉の脱落の推移

以上のことは、熱帯・亜熱帯生の樹木（葉の寿命が長い常緑性で、開芽・落葉が暖かい時期に起こるものを想定してよいだろう）が明瞭な季節を持つ、より冷涼な空間に遭遇したり移動したりした場合にも、2通りのフェノロジー変化があり得ることを示唆している。ひとつは、暖温帯

常緑広葉樹に認められるもので、単位枝条長当たりの葉量を増加させ、葉の寿命を充分短く保って、季節の明瞭な環境下で光合成効率を高めるとともに、まだ光合成能力がそれほど低下していないうちに落葉させるため、生育不適期間を超えて葉を着生させておくことが可能となることを利用して、落葉期と開芽期を同調させ（すなわち、春落葉性を明確化させ）、年間の葉量の一定化をはかり、樹体レベルでの光合成効率の低下を防いでいこうとする方向と解釈できる。そして、もうひとつは、常緑針葉樹に多く認められるもので、葉の寿命を充分長く保ちながら、気温の季節変化のある環境に適応していこうとする方向で、この場合は、葉の寿命が長いので、落葉間近では、光合成能力が大きく低下しているため、秋落葉性が明確化することになる。このような考え方に従うと、ナギやイヌマキなどは後者の方向への途中段階を示していることになる。また、落葉広葉樹の場合は、秋落葉性であるが、葉寿命の短い常緑広葉樹が示す方向をさらに進めたケースとして理解できるようになるだろう。ことの真偽は定かではないが、少なくとも、気温の季節変化のある環境への適応にも異なる方向があることは充分考えられ、これは、CBモデルの再構成に際して重要となり、樹種の葉フェノロジーの違いの組み込みや、季節変化を入れたサイトの設定などが必要となってくることを意味している。すなわち、このようにして再構成されたモデルによって、どのようなケースが、各気候帯でより適応的となるかを検証していくことで、針葉樹・広葉樹間の光資源獲得戦略の相違などが抽出可能となると考えられる。また、このような解析を進めることで、本研究において、主要解析対象樹種として取り上げた、ナギやイヌマキのような暖温帯以南に分布の中心を持つ針葉樹が示す光獲得戦略の特性やその環境に対する適応性についてのより厳密な論議も可能となってくるものと考えられる。

CBモデルの再構成

以上の結果やこれらまでの調査・解析結果を踏まえて、Kikuzawa(1991、1996)によるCBモデルの再構成、諸パラメータの設定、その値の調整を試みた。

まず、Takeda et al.(2006)を参考にして、モンスーンアジアの24地点の月平均気温の年変動データ（文部科学省国立天文台、2001）から、気温の季節変動を時間 t と年平均気温 T_{AV} の関数として表す下記の関係式を導いた。

$$T(t, T_{AV}) = -(0.547T_{AV} - 17.86)\sin[2\pi\{t - (1/4 + t_{T_{min}})\}] + T_{AV}$$

関係式は、年平均気温が低くなるほど振幅が大きくなるサインカーブで表現され、ここで、 $t_{T_{min}}$ は1年を1とした場合の最寒日の相対値で、この値には、静大上阿多古フィールドの実測データである32/365を当てた。そして、以上の関係式から、上阿多古フィールドの年平均気温(13.69°C)を基準にして、2°C刻みで、年平均気温が32°C低いサイトから18°C高いサイトまでの26の解析サイト（-32、-30、、、、-2、0、+2、、、、+18）を設定した。なお、これらのサイトを、温量指数（吉良、1949）から見た気候帯と対応させると、-32から-26までのサイトが寒帯、-24から-12までのサイトが亜寒帯、-10から-4までが冷温帯、-2から6までが暖温帯、8から12までが亜熱帯、14から18までのサイトが熱帯に相当することになる。

光合成速度については、日平均気温と葉の老化および葉フェノロジーによって、季節変化および年次変化するものと見なし（図4のA参照）、まず、開芽終了時点（ $n + t_1$ ； $n = 0, 1, 2, \dots$ ）から光合成最適期間終了時点（ $n + t_2$ ；本解析では、 t_1 の最暖日到達時点に対する

対称点、すなわち、 $t_2 = \text{最暖日到達時点} + t_1$ と見なした) までの光合成最適期間 (P1 と呼ぶ) では、光合成速度は葉の老化のみによって変化すると見なし、Kikuzawa(1991、1996)を参考に、 t_1 以降、時間とともに光合成速度が直線的に低下する、

$$p_{1-n}(t) = Q\left(1 - \frac{t-t_1}{b}\right), \dots \dots \dots n+t_1 \leq t < n+t_2 (n=0,1,2,\dots) \text{の時}$$

で見積もった。ここで p_{1-n} は n 年目の P1 における光合成速度を表し、 Q は最大光合成速度、 b は光合成速度の減衰 (つまり葉の老化) に関わるパラメータである。それに対して、 $n+t_2$ から日平均気温が 5°C まで低下した時点 ($n+t_3$) まで (P2 と呼ぶ) と、日平均気温が 5°C となった時点 ($n+t_0$) から開芽終了時点 ($n+t_1$) まで (P4 と呼ぶ) は、老化とともに気温変化の影響を受けると考え、また、この両者の影響をともに受けて光合成速度が一次関数的に減少もしくは増加すると見なして、本解析では、それぞれ、下式で見積もった。

$$p_{2-n}(t) = Q\left\{1 - \frac{t_2+n-t_1}{b}\right\} \frac{(t_3+n-t)}{(t_3-t_2)}, \dots \dots \dots n+t_2 \leq t < n+t_3 (n=0,1,2,\dots) \text{の時}$$

$$p_{4-n}(t) = Q\left(1 - \frac{n+1}{b}\right) \frac{(t-(t_0+n))}{(t_1-t_0)}, \dots \dots \dots n+1+t_0 \leq t < n+1+t_1 (n=0,1,2,\dots) \text{の時}$$

気温の変化は、上述したようにサインカーブで近似できるが、P2 と P3 では、ほぼ直線的に変化する。そのため、老化と同様に、気温の変化によっても光合成速度が一次関数的に変化すると仮定すると、光合成速度は二次関数で表されることになる。しかし、 b が 1 以上の場合は、老化による影響よりも、気温による影響の方がはるかに大きくなり、P2 と P4 では、実際には、ほぼ直線に近いかたちで減少・増加する。従って、本解析では、以上のような考え方に従って、上記のような一次式を採用した。最後に、光合成不適期間 (P3) の光合成速度は、

$$p_{3-n}(t) = 0, \dots \dots \dots n+t_3 \leq t < n+1+t_0 (n=0,1,2,\dots) \text{の時}$$

となる。

以上のように、気温と葉の老化に伴って変わる光合成速度の算定式を決めると、 t_1 と t_2 の取る値によって、各パラメータセットの各サイトでの光合成速度の季節変化・年次変化のパターンが決められる (図4)。まず、 t_1 が t_0 より大きく、 t_3 より小さい場合は、A のような、P1 ~ P4 の全てのフェーズを含む、季節変化が明瞭なパターンを示す。これは主に温帯域でのパターンとなる。それに対して、各サイトで求められた t_1 の値が最暖日到達時点より大きな値であれば、B のように光合成最適期間 (P1) を欠くパターンを示すようになり、これは主に亜寒帯におけるパターンと見なせる。さらに t_1 が t_3 よりも大きくなると、1 年目には光合成がプラスとなる期間がなくなる、C のようなパターンとなる。B や C とは逆に、気温が A より高いサイトでは、光合成不適期間 (P3) がなくなるに至り (D と E)、D (亜熱帯的) ではまだ光合成準適期間 (P2 や P4) があるが、E では光合成最適期間しかない熱帯的なパターンとなる。

獲得生産物量 $G(t)$ は、Kikuzawa (1991)、Kikuzawa & Ackerly (2006) を参考に、

$$G(t) = \left\{ \int_{t=t_1}^t p_{x-n}(t) dt - m(t-t_1) - C - m_s(t-t_1) - C_s \right\}$$

で見積もった。ここで、 C は葉の形成コスト、 m は葉の維持コスト、 m_s は非同化器官呼吸量、

C_s は非同化器官形成コストである。

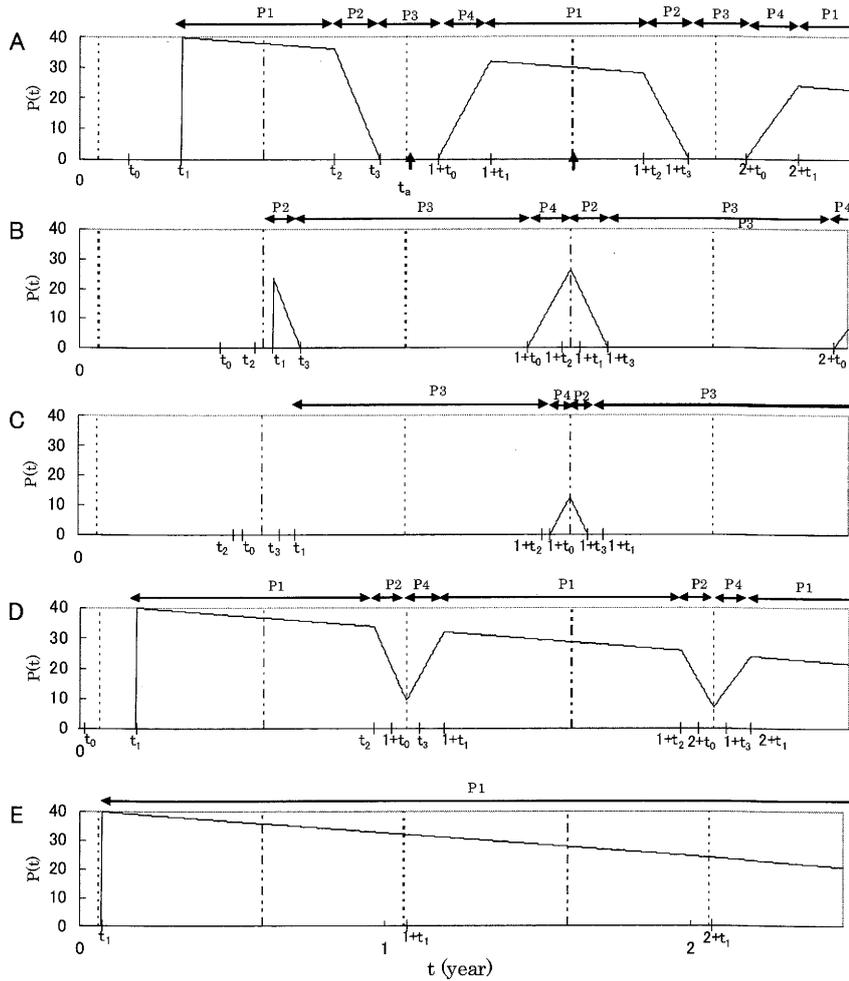


図4 各気候帯での光合成速度の年次及び季節変化のパターン

CB 解析を行なう場合、最も重要となる最適寿命の評価法については、本解析やこれまでの解析結果などを参考にして、以下のように考え、修正・調整した。

Kikuzawa(1991、1996)では、最適葉寿命 t^* は、単位時間あたりの獲得生産物量 $G(t)/t$ を最大にする t として計算されているが、同じ菊澤が指摘しているように、最適葉寿命の定まり方は必ずしもこの方式のみとは限らない(菊澤、2005)。この方式が最適となるケースについて考えると、この方式は、まず、非同化器官の比率が小さい草本植物のように、非同化器官にかかるコストを考慮に入れないですむ植物の最適葉寿命を考える場合に有効となる。どんな場合でも、植物が投資し得るコストは限られている(つまり一定)と考えられるが、非同化器官にかかるコストをあまり問題にしなくてもよい場合は、葉に投資するコストや葉の総量が一定となり、それを葉の形成コストと維持コストにどう振り分けるかによって、効率が異なってくる。従って、結果的に、獲得生産物量 $G(t)/t$ を最大にする t が最適な葉寿命となる。また、葉の総量が決まっているのであれば、この方式に従うと、葉の寿命が短くなるほど、当年葉量が増えてくることにな

るが、本解析でも示したように、多くの広葉樹のように、枝条の単位長さあたり葉量を枝条が短くなるほど増加させることができる場合には、当年葉が増えても、それに伴って非同化器官が相対的に増えるわけではないので、この場合にも、葉が自己被陰を起こさない限りは、 $G(t)/t$ を最大にする t が最適な葉寿命となると考えられる。しかし、多くの針葉樹で見られるように、そのような工夫ができない場合や、工夫できる場合でも、もうそれ以上当年葉の比率を高めると自己被陰が生じてしまうようになっている場合には、当年葉量を増やすと、非同化器官の量もそれに比例して増えてしまい、また、当年葉量を増加させないなら、葉寿命の変化が全葉量の変化に直結するようになるため、以上の方法は、必ずしも、最適な方法とは言えなくなる。すなわち、この場合には、全葉や非同化器官への投資も問題にして、最適寿命を定める方法を取らざるを得なくなり、すると、コストの制限は、同化器官と非同化器官に掛かるコストの総体が受けると見なせるようになり、結果的に、単位総コストあたりの獲得生産物量 $G(t)/\{(m+m_s)t+(C+C_s)\}$ を最大にする t が t^* となるものと考えられる。本解析では、以上のように考えて、最適寿命の決め方には、針葉樹型と広葉樹型の2通りがあると仮定し、まず、枝条の単位長さあたり葉量を変えられない針葉樹型では、 $G(t)/\{(m+m_s)t+(C+C_s)\}$ を最大にする t が t^* となると見なした。それに対して、葉量を変えられる広葉樹型の場合は、 $G(t)/t$ を最大にする t で、およその最適寿命が定まるが、その葉量の多さから、すでにそれ以上、当年葉を増やすと自己被陰を起こしてしまうまで特殊化していると考えて、まず、 t^* となる年度が $G(t)/t$ を最大にする t で定まり、 $G(t)/\{(m+m_s)t+(C+C_s)\}$ で最適落葉時点が定まるものと見なすことにした。

諸パラメータの値の調整（取り得る範囲の決定など）については以下の通り行なった。

まず、光合成速度や獲得生産物量の算定に関わる Q 、 b 、 C 、 m については、Kikuzawa(1996)に従って、針葉樹型・広葉樹型を問わず、 Q を 10~70 の 7 通り（単位は $\text{CO}_2\text{g}\cdot\text{lyr}^{-1}$ ）、 b を 1~13 の 13 通り（単位は年）、 C を 3~18 の 6 通り（単位は $\text{CO}_2\text{g}\cdot\text{lyr}^{-1};\text{m}$ ）、 m については、光合成速度に対する比率で考え、0.1 と 0.05 の 2 通りを設定した。

1 年あたり非同化器官呼吸量 m_s と非同化器官形成コスト C_s 、については、形成コストが C となる葉が養う枝条の非同化器官量で評価することとし、

$$m_s = q_1 \pi r_1 L / N_{la}$$

$$C_s = q_2 q_3 q_4 \pi r_1^2 L^2 / (4 N_{la})$$

で見積もった。ここで M_a は単位長さあたり葉数（コスト C の葉に換算した場合の 1 cm 当たりの葉枚数）である。 q_1 は非同化器官の単位面積あたり呼吸量で、これは季節変化するので、これを光合成最適期間（P1）、光合成準適期間（P2 と P4）および光合成不適期間（P3）に分けて評価することにし、それぞれの期間の呼吸量（ $\text{l cm}^2 \cdot \text{day}$ ）を、これらの期間の平均気温 T_1 を示す時点の単位面積あたり 1 日あたり呼吸量 R_1 で判定し、それに期間を乗じた値を当てた。ここで、 R_1 については、 20°C での呼吸量を、佐々ら(1984)、Larcher(1995)を参考に、 $(0.1839/365)$ $\text{g 乾燥有機物量}/\text{cm}^2 \cdot \text{day}$ とし、温度係数 Q_{10} を増田 (1988) より、温度にかかわらず 2 と見なして、 $R_1 = (0.1839/365)^{2\{T_1-20\}/10}$ で見積もった。 r_1 は D/L 比(枝条の長さに対する直径の平均比率)で、常緑樹での実測値から得られた回帰式 $D=0.1029L^{0.2628}$ (河合、2007) で求めた。 q_2 、 q_3 、 q_4 は、それぞれ、非同化器官の容積密度(0.8 とした)、Griffin(1994)の総コスト/材料コス

ト比(1.54)、および、Larcher(1995)の乾重の CO₂ 換算比(0.625)である。N_a 算定のもととなる当年枝長 L と葉乾重 WI の関係については、広葉樹型では、これまでの我々の研究室の実測データを取りまとめた河合(2007)に従って、 $WI=0.4613L^{0.5324}$ を採用し、N_a を評価した。針葉樹型の場合は、当年枝長と葉面積 AI の関係を、 $AI=aL$ と見なし、 a をパラメータ化し、 $3\text{cm}^2\text{cm}^{-1}$ を基準に、0.75、1.5、3、6、 $12\text{cm}^2\text{cm}^{-1}$ の5通りを設けて、N_a を評価した。ほかに、針葉樹型・広葉樹型ともに、最適光合成期間のセット (t_1 - t_2 セット) を、上阿多古フィールドを基準にして、月日で 4/23 - 11/5 (I)、5/23 - 10/6 (II)、6/23 - 9/5 (III) の3通り設定した(他のサイトでは、上阿多古での t_1 と t_2 の日平均気温に到達した時点がそのサイトにおける t_1 と t_2 となる)。平均枝条長 L については、本解析では8に固定した。

以上のパラメータのすべての組み合わせを潜在的な種と仮定して CB 解析を進めたが、解析したパラメータセット (PS) 数は、広葉樹型では、サイト毎に $7 \times 13 \times 6 \times 2 \times 3$ の 3276 となり、針葉樹型の場合は、サイト毎に $7 \times 13 \times 6 \times 2 \times 3 \times 5$ の 16380 となった。ただし、針葉樹型については葉が一次的に配列することから、枝条あたりの葉面積が枝条長 L (今回は 8cm) の 2 乗を上回らないものと考えて、上回るものは、PS セットから除外した。

以上のように CB モデルを調整した後、針葉樹型と広葉樹型のサイト毎の各 PS の t^* を算定し、その生存可能性を $G(t^*) > 0$ であれば可能と見なす基準に従って判定した。ここで、広葉樹型の場合は、各 PS のサイト毎の t^* を、上記の方法によって互いに独立に定めると、高緯度域から低緯度域に向かうに従って、最初は徐々に低寿命化し、その後反転して高寿命化する結果となるが、最初の、より高緯度のサイトに進むに従って起こる葉寿命の低下が、枝条の単位長さ当たり葉量の増加という形態変化(特殊化)に伴って起きることを考慮に入れ、より寒いサイトに移っても、再び葉寿命を増加させると自己被陰を起こすようになるため、年度を越えてまで葉寿命を再び長くすることはできず、さらに、一度落葉樹化した PS はより寒いサイトに移っても再び常緑樹には戻れないものと仮定して、より寒いサイトでは、ひとつ暖かいサイトでの t^* 値を参照して、その t^* やその生存可能性を評価した。次に、図4の C のように、最暖日が来ても開芽が終了せず、計算上、1年目に光合成が行ない得なくなる場合は、生存上極めて不利となる。しかし、このような場合にも、様々なケースが考えられ、このような PS がすべて生存不能となることは考えられない。例えば、1年目に葉が極めて未成熟な状態にまでしか発達しなければ、その後の生存は不可能となるが、ある程度まで成熟した葉になりさえすれば、2年目以降に、葉を完熟させることで、その後の生存が可能となることが充分考えられる。本解析では、以上のように考えて、藤本(2008)を参考にして、開芽開始から開芽終了までに要する期間をおよそ 20 日と見なし、標準サイトでの開芽終了期の 10 日前の日平均気温が確保されるサイトであれば、その PS は当面生存可能となると判断して計算を継続させ、そうでない場合は生存不能となると判断した。この評価基準に従うと、標準サイトで 4/23 に開芽が終了する PS では、どのサイトでも最初から棄却される PS はないが、5/23 に終了する PS は、 -24°C 以下の 5 つのサイトで、6/23 に終了する PS では、 -12°C 以下の 11 のサイトで、最初から生存不可能と判断されることになる。

調整した CB モデルによる解析の結果

これまでに、針葉樹型、広葉樹型ともに全サイト、全 PS の CB 解析の計算を終えたが、広葉

樹型については、すべての PS (3276 組) の取りまとめが終了したものの、針葉樹型については、枝条の単位長さあたり葉量が標準的な $3\text{cm}^2\text{cm}^{-1}$ のもの (16380 組中 3276 組) しか取りまとめられなかった。従って、以下では、これまで取りまとめ得た針葉樹型、広葉樹型ともに 3276 組分の結果に限定して、検討を加えることにする。

まず、表 2 に、全サイトを通した、PS の生存率と生存した PS の常緑樹となった PS と落葉樹となった PS の比率を示した。I ~ III のすべてで、広葉樹型のものの方が PS の生存率が高かった。広葉樹型では落葉樹となったものの比率が高く、特に I で高かったが、針葉樹型の場合は殆どが常緑樹となり、落葉樹となったものの割合は、I ~ III 全体を通してみても、3.6% と低かった。

表 2 PS の生存率とその常・落率

	PS 生存率 (%)	常緑樹 (%)	落葉樹 (%)
針葉樹 I	38.7	95.4	4.6
広葉樹 I	53.6	59.1	40.9
針葉樹 II	33.2	96.3	3.7
広葉樹 II	49.0	84.5	15.5
針葉樹 III	24.3	97.1	2.9
広葉樹 III	39.8	90.8	9.2
針葉樹全	32.1	96.4	3.6
広葉樹全	47.5	78.2	21.8

I ~ III はそれぞれ $t_1 - t_2$ が 4/23 - 11/5、
5/23 - 10/6、6/23 - 9/5。

図 5 に、生存 PS 率のサイトによる推移を、常緑樹となったものと落葉樹となったものに分けて示した。針葉樹型でも、広葉樹型でも、暖温帯や亜熱帯以南のサイトで、低緯度ほど、生存可能と判断される PS の率 (生存 PS 率) が低下していたが、暖温帯以北では、針葉樹型、広葉樹型によらず、また、 $t_1 - t_2$ セット (I ~ III) によらず、高緯度のサイトほど、生存 PS 率が低下していた。このことは、少なくとも、暖温帯以北の現実の森林帯の、高緯度ほど種多様性が低下するというあり方を再現していたことを意味する。低緯度域で反って減少する傾向を示していたことについては、呼吸量の増加が原因と思われるが、呼吸量の見積もりに問題があったことも考えられ、今後十分に検討していく必要がある。

針葉樹型と広葉樹型を比較してみると、広葉樹型の場合は、+4 ~ +8 と行った暖温帯南部や亜熱帯北部あたりから落葉樹が現われ始め、より高緯度になるに従い、落葉樹の割合が増加し、常緑樹は次第に減少していき、さらに高緯度になると、常緑樹、落葉樹を問わず減少が著しくなり、-24 以上のサイトでは、I の場合に落葉樹が極少数残るに過ぎなくなった。それに対して、針葉樹型の場合は、すでに触れたように、全体を通してみると、広葉樹型より、生存 PS 率が低くなり、また、落葉樹となるものの割合が少ないが、I は -18 以下、II や全体では -16 以下のサイトで、生存率が広葉樹より上回るようになり、I や全体の -24 以下では 1.5 倍を上回るようになっていた。すなわち、以上のことは、現実の森林帯とモデルが示す森林帯の間でかなりの緯度的ズレがあることは確かだとしても、調整された CB モデルでの解析が、低緯度域から高緯

度域にかけて、常緑広葉樹、落葉樹広葉樹、常緑針葉樹へと順次移り変わる、現実の森林帯分布の推移を、かなりの程度まで忠実に再現していたことを意味している。

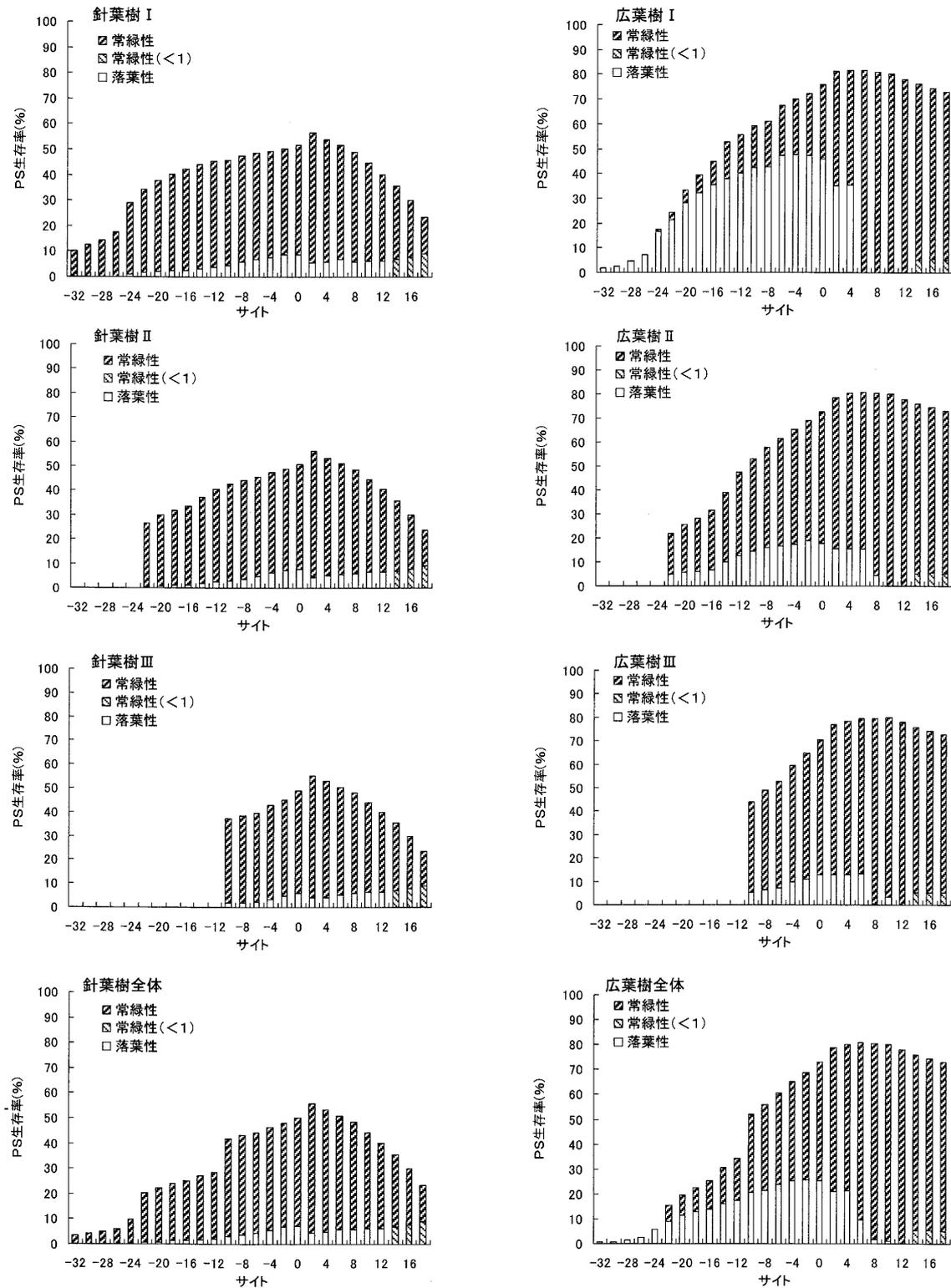


図5 生存PS率のサイトによる推移と常緑樹と落葉樹の内訳(I~IIIは、それぞれ t_1-t_2 が 4/23-11/5、5/23-10/6、6/23-9/5 の場合。常緑性(<1)は葉の寿命が1年未満の常緑樹)

また、針葉樹の生存 PS 割合が、高緯度域において、相対的に高かったのみならず、中緯度域以南において、広葉樹型ほどではないとしても、ある程度までの高い値を示していたことは、針葉樹が広い範囲に分布する潜在力を持っていることを示唆しており、針葉樹の生活戦略や分布特性を知る上で、極めて興味深い結果といえる。

図6は、常緑広葉樹、落葉広葉樹および針葉樹の3つの生活形を潜在的に同等のものとして、常緑広葉樹と落葉広葉樹の場合は生存PS率を実際の2倍、針葉樹の場合は1倍（すなわち同数）で評価し、3者の潜在的生存率（%）を一括して示したものである。これは、3つの生活形の、各サイトでの潜在的適応度を示す目安の一例となる。開芽時期の早いIの場合は、現実の森林帯分布をかなりの程度まで再現するものとなったが、IIやIIIでは、常緑広葉樹が、潜在的には亜寒帯にまで分布可能と判断され、現実と矛盾する結果となった。このように、針葉樹型の潜在力を広葉樹型の2分の1と見なしても、上述したような、低緯度域での針葉樹のある程度までの潜在力が見て取れ、これは興味深い結果といえる。今後の十分な検討が必要と考えられる。

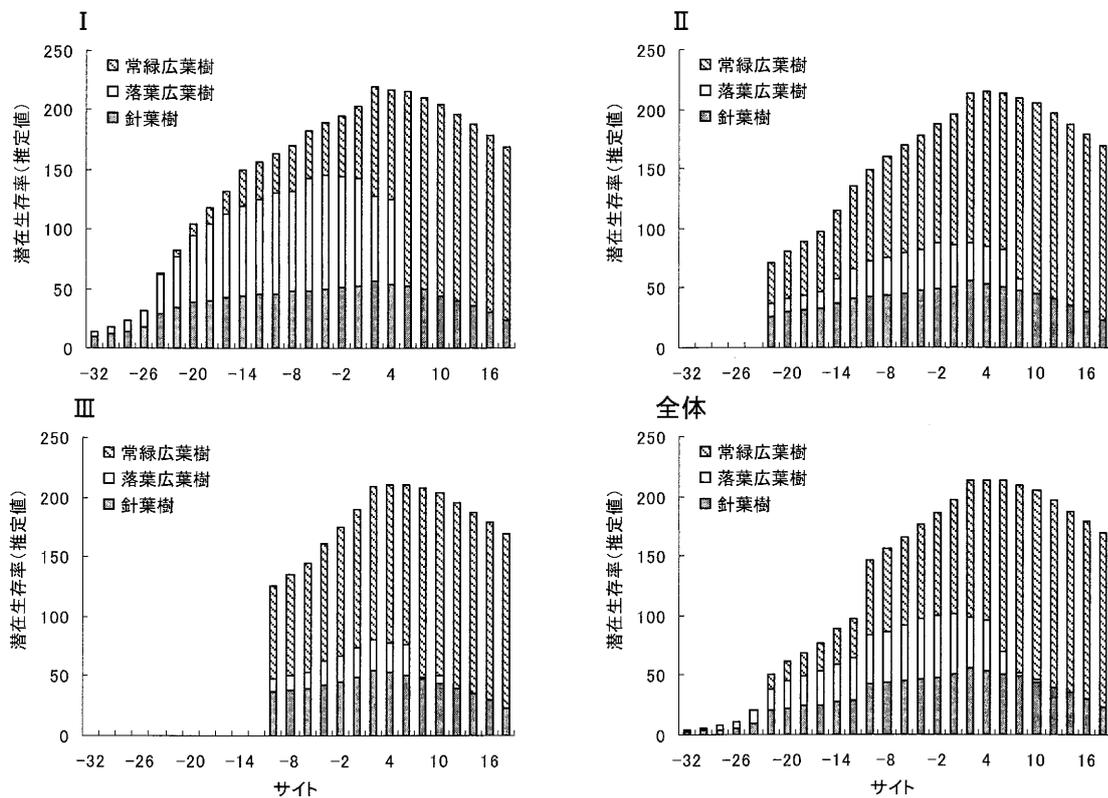


図6 常緑広葉樹、落葉広葉樹および針葉樹の潜在的生存率の推定(Iは $t_1 - t_2$ が 4/23-11/5、IIは 5/23-10/6、IIIは 6/23-9/5 の場合。全体は I ~ III の合計)

表3に、季節が明瞭なサイト全体（ここでは、光合成不適期間、すなわち、日平均気温が5℃を下回る日がある-32~+2までの全サイト）での、生存可能となったPSの落葉時期別割合を示した。ここでは、最暖日以降に落葉した方が有利となったものを秋落葉と見なし、冬を越え、最暖日まで落葉した方が有利となったものを春落葉と見なした。針葉樹型では、フェノロジー特

性（Ⅰ～Ⅲ）の違いに関わらず、生存 PS はすべて秋落葉し、従って、常緑樹の場合もすべて秋落葉性を示すと予想された。それに対して、広葉樹型の場合は、春落葉性を示すものが多くなった。すなわち、落葉樹は通常秋に落葉するので、落葉樹となるものの多い広葉樹型の場合は、常緑樹と落葉樹を通して見ると、秋落葉性のものの比率がかなり高くなり、特に、開芽の早いⅠでは秋落葉性を示したものの比率が 76.67%と高かった。しかし、常緑樹となったものだけで比べると、針葉樹型の場合とは大きく異なり、Ⅰでも 80%以上が春落葉性を示すと判断され、Ⅲの場合は 99.64%と、殆どが春落葉すると予想された。

表 3 季節の明瞭な+2℃以北での生存 PS の落葉期別割合(%)

	常緑樹・落葉樹全体		常緑樹のみ	
	秋落葉 (%)	春落葉 (%)	秋落葉 (%)	春落葉 (%)
針葉樹Ⅰ	100.00	0.00	100.00	0.00
広葉樹Ⅰ	76.67	23.33	19.48	80.52
針葉樹Ⅱ	100.00	0.00	100.00	0.00
広葉樹Ⅱ	30.25	69.75	7.08	94.28
針葉樹Ⅲ	100.00	0.00	100.00	0.00
広葉樹Ⅲ	16.20	83.80	0.63	99.64
針葉樹全	100.00	0.00	100.00	0.00
広葉樹全	41.04	58.96	9.06	91.48

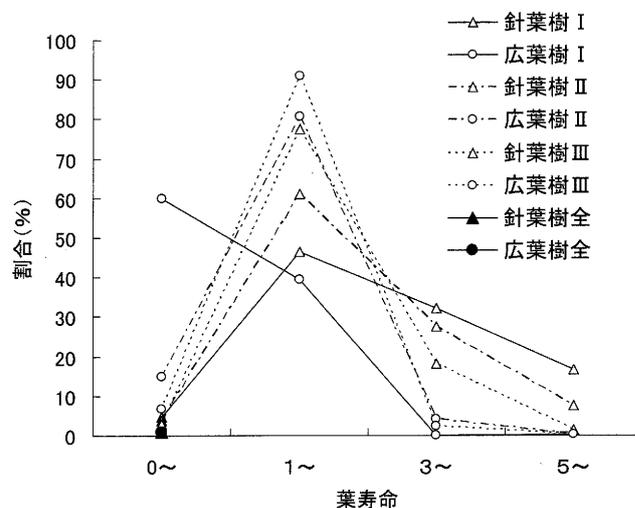


図 7 t_1-t_2 セット別・葉寿命別の生存 PS 割合

図 7 に、 t_1-t_2 セット別・葉寿命別の生存 PS 割合を示した。広葉樹型では、広葉樹Ⅰ (t_1-t_2 セットが 4/23-11/5) の場合は、葉の寿命が 1 年未満のものが最も多く生存していたが、それ以外では、1~3 年の葉寿命を示していたものの比率が極めて大きく、また、3 年以上のものは極少数に過ぎなかった。それに対して、針葉樹型の場合は、すでに触れたように (表 2)、葉の寿命が 1 年未満の落葉樹となるものの比率が広葉樹に比べてはるかに低く、1~3 年のものの割合も広葉樹型に比べて低く、3 年以上のものの割合がかなり高かった。広葉樹型とは異なり、5 年以上となるものも少なくなかった。以上の結果は、今回の調整したモデルに従

うことで、現実の針・広間に認められる、葉フェノロジー特性、葉寿命の特性の相違についても、かなりの程度まで忠実に再現できるようになることを意味している。

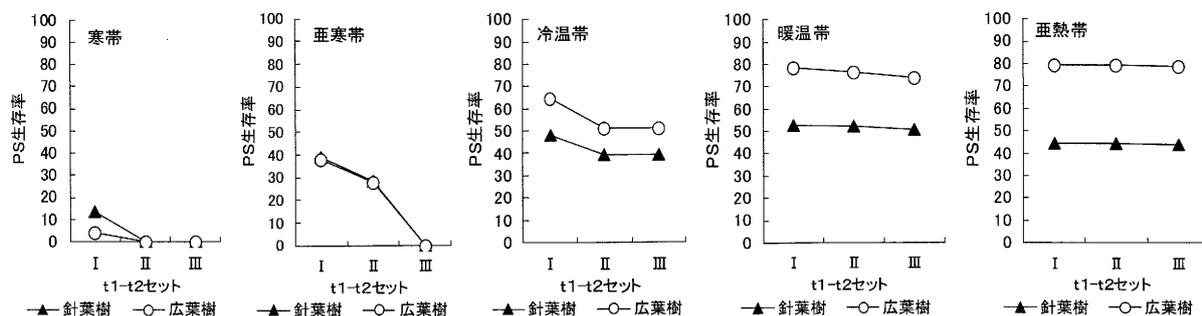


図8 針葉樹型と広葉樹型の気候帯毎の $t_1 - t_2$ セットによるPS生存率の相違（寒帯は-32~-26、亜寒帯は-24~-12、冷温帯は-10~-4、暖温帯は-2~+6、亜熱帯は+8~+12 サイト）。

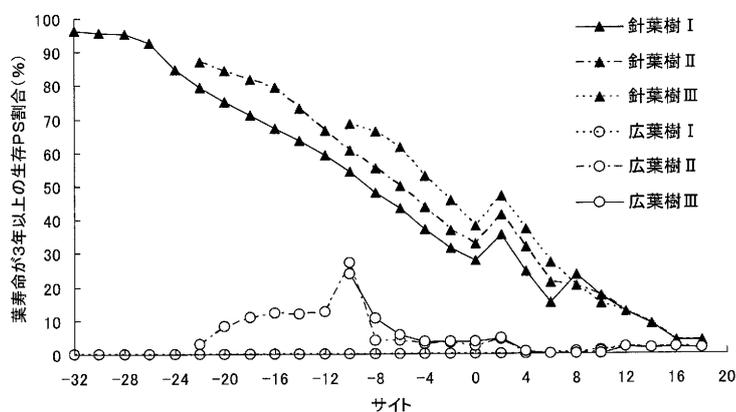


図9 葉寿命が3年以上の生存PSの比率のサイトによる変化

図8に、針葉樹型と広葉樹型の気候帯毎の $t_1 - t_2$ セットによるPS生存率の相違を示した。寒帯や亜寒帯では、針葉樹型の場合でも広葉樹型の場合で、開芽が早く、光合成期間が長くなる $t_1 - t_2$ セットの方がPS生存率が高く、冷温帯でも、わずかにその傾向が認められたが、暖温帯や亜熱帯では、 $t_1 - t_2$ セットによるPS生存率の違いは殆ど認められなかった。図9に、生存できたPS全体に占める葉寿命が3年以上となった生存PSの割合のサイトによる変化を示した。まず、広葉樹型よりも針葉樹型の方がどのサイトでも3年以上のもの比率が大きかった。また、針葉樹型、広葉樹型のいずれの場合も、総体的に見ると、寒いサイトになるほど葉寿命が3年以上という長い葉寿命のもの比率が高くなる傾向が認められたが、広葉樹型では、その傾向はそれほど顕著ではなく、さらに寒いサイトでは、逆に低下していく傾向も認められた。それに対して、針葉樹型の寒いサイトほど葉寿命が長くなる傾向は極めて明瞭であった。 $t_1 - t_2$ セットによる、3年以上の葉寿命を示していたものの比率の違いを見ると、広葉樹型では、サイトによる違いは不明瞭であったが、針葉樹型の場合は、亜熱帯 (+8 ~ +12 のサイ

ト)を除き、開芽が早く、生育期間が長くなる t_1-t_2 セットのものほど、3年以上の葉寿命を示すものの比率が大きくなっていった。以上のように、低緯度域であれば、開芽が遅く、また、生育期間の短い t_1-t_2 セットを示すものでも、PS生存率が殆ど低下せず、また、長い葉寿命を示すものの比率が高くなっていったことは、実際的にも、開芽が遅く、生育期間が短く、また、葉の寿命がかなり長いといった特徴を示していると考えられるナギやイヌマキのような針葉樹の、低緯度域での光資源獲得戦略のあり方や潜在力を指し示しており、これらの針葉樹の分布特性全般を考えていく上で極めて興味深い事項といえる。

総合考察

本研究では、まず、実測データなどから、針葉樹と広葉樹では、枝条における葉の着生パターンが異なるため、葉の最適寿命の定まり方も異なってくる可能性が高いこと、また、光資源獲得戦略を考える場合、葉フェノロジー特性への着目が重要となることなどを示した。そして、以上の結果を考慮に入れて、Kikuzawa(1991、1995)のCBモデルの調整をはかり、調整された針葉樹型と広葉樹型の2つの推定モデルに従って、CB解析を試みた。その結果、調整されたCBモデルに従うことで、常緑広葉樹、落葉樹広葉樹、常緑針葉樹へと推移する現実の森林帯分布構造が、より忠実に再現されるようになるほか、常緑針葉樹と常緑広葉樹間での落葉時期の違いや葉寿命の違い、さらには、なぜ、針葉樹にも暖温帯以南にも分布しうる分類群が存在しているのかなども、ある程度まで説明できるようになることがわかった。

以上のことは、葉の最適寿命の定まり方が、必ずしも樹木全般を通して一様ではなく、針葉樹と広葉樹では、異なった最適化方式を取っている可能性が高いことを示唆しているだけではなく、さらには、針葉樹と広葉樹では、光資源獲得戦略、ひいては、生活戦略の方向性が異なる可能性が高いことを示唆するものといえる。そして、このことは、地球レベルや垂直分布帯レベル、流域・景観レベルでの針葉樹と広葉樹の生物社会的諸関係の総体(競争・共存・すみわけ関係など)を考えていく上でも示唆するところが多く、結局、以下に触れる通り、以上のような結果を参照することで、これまでに提案してきた(藤本、1993、1998、2009; Fujimoto & Miyakawa、1991など)、針葉樹と広葉樹の関係を、「非競合・非定着的な生活戦略」を取るものと「競合・定着的な生活戦略」を取るものとの関係として捉え、これら両者の競合・共存・すみわけの関係や地理的・生態的分布のあり方(その最も重要なもののひとつが、北方林・亜寒帯針葉樹林の起源の問題である)を説明しようとする「非競合・非定着理論」の妥当性が、光資源獲得戦略レベルにおいて裏付けられるようになって考えられる。

まず、本解析が前提条件として採用した考え方に従えば、針葉樹一般と広葉樹一般の最も大きな相違は、枝条における葉の着生パターンの相違に帰着し、枝条の単位長さ当たりの葉量を可塑的に変え得る広葉樹型と、変え得ない針葉樹型では、適応戦略や適応進化の方向性が大きく異なってくることになる。すなわち、可塑的に変え得る広葉樹型のものは、一般に、光合成効率が良く、その意味で、競合圧が高い空間で有利な「競合的」戦略を示し得るが、競合圧の高い空間で特殊化を進めていくと、やがて、ストレスのかかる環境下への進出が困難となり、結果的に、特定の環境に定着していく「定着的」戦略を取るようになる。それに対して、単位長さ葉量を可塑的に

変え得ない針葉樹型のものは、競合圧がかかる空間では、広葉樹型のものに比べ、競合能力が低くなるが、潜在的にはストレスのかかる空間も含む、広い空間に対応可能な「非競合的」で「非定着的」な戦略を取るようになる。そして、針葉樹と広葉樹の地理的分布パターンの違いは、以上のような両者の戦略の方向性の違いとして解釈できるようになると予想される。

本解析の結果は、以上のような解釈の妥当性を充分示唆するものであったといえる。まず、種数が多く、高い競合圧がかかる低緯度域において、広葉樹の方が針葉樹よりもPS生存率が高かったことは、広葉樹の競合的性質、針葉樹の非競合的性質を再現するものといえ、逆に、高緯度域においては立場が逆転し、広葉樹の分布が中緯度域までにほぼ限られたことは、広葉樹型の「非定着的」な性質の現われと解釈できる。それに対して、針葉樹の場合、高緯度域で相対的に高いPS生存率を示していたことと、低緯度域でも、針葉樹型が多くPSを残存させていたことは、針葉樹型がストレス耐性的であると共に、広い空間に対応し得る「非定着的」な戦略を取る特性を体制本来の性質として示すことをある程度まで指し示すものであったといえる。また、針葉樹型が、高緯度域において、広葉樹型では示しえないほどの長い葉寿命を示し、その結果として、多くのPSを生存させていたことは、高緯度域において有利となる光資源獲得戦略が、単に落葉性に対する常緑性の光合成能力上の有利性といった、競合能力に起因するものというよりも、ストレス耐性的で非競合・非定着的な性質の結果であることを示唆している。そしてまた、低緯度域であれば、開芽が遅くまた生育期間の短い $t_1 - t_2$ セットを示すものでも、PS生存率が殆ど低下せず、また、それら生存したPSが長い葉寿命を示すものが多かったことも、針葉樹型のストレス耐性的で、広い空間に対応する非競合的で非定着的な性質の現われのひとつといえ、また、それが、暖温帯以南に分布の中心を持つナギやイヌマキのフェノロジー特性をある程度まで再現するものであったことを考え合わせると、以上のような「非競合・非定着的戦略」の低緯度域での現実化が、ナギやイヌマキのような暖温帯以南に分布の中心を持つ針葉樹であると解釈できるようになる。

しかし、もちろん、今後に残された課題も少なくない。まず、本解析では、3通りの $t_1 - t_2$ セットを設けて算定したに過ぎず、もっと多くのケースを想定して解析を進める必要がある。また、本解析では、獲得生産物量 $G(t)$ がプラスとなった場合に潜在的に生存可能と見なしたが、 $G(t)$ の値自体も評価の対象に組み込んだ解析も重要となる。針葉樹型の場合は、枝条の単位長さ当たりの葉量が、光資源獲得戦略上重要な意味を持つてくるが、本報告では、葉量が標準的な $3\text{cm}^2\text{cm}^{-1}$ のケースしか取りまとめられなかった。本研究では、ナギやイヌマキのような暖温帯以南に分布の中心を持つ針葉樹は、高緯度・高海拔域に分布する針葉樹より、枝条の単位長さ当たり葉量が多い可能性が示唆されたが(図1)、針葉樹型の戦略を考える場合には、このような、枝条の単位長さ当たり葉量の違いをパラメータ化して、比較解析していくことが不可欠となる。また、平均枝条長 L を 8cm に固定した解析に終わっていることにも問題があり、様々な L 値での解析が必要となる。さらに、 L もまた、最適寿命 t^* と同様に、最適な L 、すなわち、 L^* を想定して解析していくことも重要となる(徳永、2002；佐野、2004；佐野・藤本、2004)。本解析では、開芽終了期が別のサイトに移動しても、同一日平均気温を示す日に移動するだけと見なしたが、気候に順応して、開芽時期を変化させることも充分考えられる。すなわち、 t_1 も最適な値 t_1^*

を取り得るものと見なして解析することも重要な観点となる。

針葉樹と広葉樹の相違を考える場合、樹形の違いに着目することが重要で(藤本、1980、1981、1982、1985a、1985b など)、これまでに提案してきた、「非競合・非定着的戦略理論」も、これら両者間での樹形や樹形形成パターンの違いに基づくものであったが、今回のCB解析は、枝条レベルでの違いに基づくものに過ぎず、その意味で、極めて不十分な内容に留まっている。枝条の単位長さ当たり葉量が一定であることは、枝条レベルで葉が一次元配列することに繋がり、また、一次元配列することと、針葉樹が一般に突出型樹形(藤本、1993 など)を形成することは密接に関わった事象といえる(佐野、2002; 藤本、2003; 藤本・佐藤、2009 など)。それに対して、単位長さ当たり葉量を可塑的に変えられる枝条形成は、枝条レベルでの1次元を超える葉の配列パターンと関係し、結局、広葉樹一般が示す沿下型樹形形成と密接に関連している(佐野、2002; 藤本、2003; 藤本・佐藤、2009 など)。しかし、針葉樹・広葉樹間での樹形形成パターンの違いが、樹体レベルでの非同化器官の形成パターンの違いにどう繋がっているかについては、これまで検討はしてきたものの(徳永、2000、2002; 藤本、2003 など)、まだ不十分で、そのため、針・広間での樹形形成の違いに着目したCB解析も、まだ、予報的段階のものに留まっている(佐野、2004; 佐野・藤本、2004 など)。すなわち、樹形の違いの重要性を考慮に入れると、今後に残された最も重要な課題のひとつは、樹形レベルの同化器官と非同化器官の配分を考慮に入れたCBモデルを調整し、そんな調整されたモデルに基づくシミュレーションを進めていくことに収斂する。今回のナギとイヌマキの樹形解析も、すでに触れたように、不十分な内容に留まっている。すなわち、他樹種との比較も含め、これらの樹種の樹形形成パターンについて、今後、より一層の解析を進めていくことも、樹形レベルでの違いを考慮に入れたCBモデルによる解析を進めていくための前提条件として不可欠となる。

今後のより発展的な課題のひとつとしては、まず、針葉樹型と広葉樹型のすみわけ構造を複雑適応系における「自律的すみわけ機構」(藤本、2010a、2011b)として定式化できるか否かの、両者での樹形の違いも考慮に入れた解析が挙げられる。

本研究は、針広混交林帯(Tatewaki, 1958; 針葉樹林分、広葉樹林分および針広混交林分がモザイク的に配列してつくられる森林帯)が、冷温帯から亜寒帯(垂直分布で言えば山地帯から亜高山帯)にかけてのみ、移行帯として存在していたり、高々、この地域にのみ汎存的に開かれているだけなのではなく、少なくとも潜在的には、モンスーン地帯の森林帯全体を通して認められる「森林景観(森林風景)」の基本構造としてあるとする考え方の定式化を目指す研究でもある。針葉樹と広葉樹の関係については、これまでに、生物地理学、生態学、また、進化生物学、古植物学など、様々なレベルや分野で様々な論議や研究がなされてきたが(藤本、1993 参照)、これまでの諸議論や、これまでに展開してきた諸研究を総括した場合、少なくとも、現時点で言えることは、歴史の進行の中で、進化史的に古い分類群である針葉樹が、進化史的に新しい分類群である広葉樹によって、より劣悪な空間に追いやられてきたといた、優位のものとの劣位のものとの関係(優劣関係)に帰着するのでもなければ、気候や環境条件の勾配に応じて最適なものが残っているといた競争的關係のみに帰着するわけでもないことにある(藤本、1993、2003、2009)。すなわち、両者の闘争が今日においても、引き続き展開されているのだとしても(コーナー、1989)、両者の関係

は、それらの生活戦略の相違に目を向ければ、競争的關係である以上に、共存的・すみわけ的關係であり、その意味で、これら両者の織りなす森林モザイクは、かなりの程度まで、動的安定性・持続性を持った構造であると考えられる。しかしながら、このような共存的・すみわけ的關係が、これまでの生態学的理論の中では、まだ、殆ど定式化されていないことも明らかである。すなわち、このような關係が極一般的なものであることが理論的（数理理論的）に証明される必要があり、それが上述した、樹形の違いも考慮に入れた、針・広のすみわけ構造を複雑適応系における「自律的すみわけ機構」として定式化する試みに帰着するものと考えられる。

また、以上のように、針葉樹と広葉樹の共存的・すみわけ的構造が、少なくとも潜在的には、モンスーン地帯の森林帯全体を通して認められる「森林景観(森林風景)」の基本構造なのだとすると、このような見方は、日本各地の森林景観整備を進めていく上で、極めて重要な指針を提供することになる。すなわち、森林景観は、どの地域でも、基本的には、針・広の織りなす「森林モザイク」として整備していけるし、また、そのように整備していくことが重要となってくることになる(藤本、2010b)。要言すれば、針葉樹も広葉樹もあって始めて、「森林景観」だということになる。しかしながら、このような動的安定性・持続性を持った「森林モザイク」は、少なくとも、冷温帯と亜寒帯の移行帯以外においては、たぶん潜在的(Virtual)な次元に留まるものには過ぎないことも明らかである。言い換えると、ある暖温帯里山域に、植栽された針葉樹と、多分に手入れ不足が故に更新してきた広葉樹が、全体として、「針広混交林帯」状を呈して広がっていたとしても、それは、潜在的次元においては十分に自然的な「針広混交林帯」と見なせるとしても、それが即、現実的にも動的安定性・持続性を持った「森林モザイク」として認められるわけでは決してないことになる。その現実化のためには、様々な具体的試みが前提条件として必須となる。すなわち、このような動的安定性・持続性を持った「森林モザイク」への誘導といった応用的課題の解決に向けて、そんな「風景モザイク」の構成法の具体化(藤本、2010b)とか、「風景モザイク」的關係の新たな結節点となる、新たに導入すべき樹種の選定や導入方法などといった、森林景観整備に関わるより具体的な課題の検討を進めていくことも、上述した、「自律的すみわけ機構」の解析のような生態学的解析などと同様に、今後の発展的研究課題のひとつとして、極めて重要な意味を持つてくるようになるものと推察される。

引用文献

- コーナー(1989):植物の起源と進化(大場秀章・能城修一訳). 八坂書房.
- 藤本征司(1980): 樹形に関する一考察. 天然林の樹群構造と更新の解析(中間報告)、173-185、北海道営林局.
- 藤本征司(1981): 北方林の変遷. 80年代と科学(Ⅱ)―1981年北海道科学シンポジウム報告集、日本科学者会議北海道支部、36-39.
- 藤本征司(1982): 樹の形を考えてみる・樹木の育ち方と樹形・樹形から見た天然林. 天然林の見方、68-77、北方林業会.

- 藤本征司(1985a): 樹形の生態学的意味について—北海道の高木類の生育・更新様式の類型区分に関する予備的解析および作業仮説—. 北大演研報、42、733-768.
- 藤本征司(1985b): 樹形は語る・ポプラ型とハルニレ型. 天然林を考える、108-115、北方林業会.
- 藤本征司(1993): 北海道の高木類の生育・更新様式に関する比較形態・生態学的研究. 静大演報、17、1-64.
- 藤本征司(1998): 高木類の生育更新・樹形特性から見た森林景観の基本構造の把握. 平成7~9年度科学研究費補助金(基盤研究C)研究成果報告書.
- 藤本征司(2003): 里山の森林景観の生態学的基本構造とその整備に関する総合的研究. 平成11~14年度科学研究費補助金(基盤研究C(1))研究成果報告書.
- 藤本征司(2007): 広葉樹29種の10年間の開芽フェノロジー観測に基づく開芽日予測法の検討. 日本森林学会誌、89(4)、253-261.
- 藤本征司(2008): 気温変動が暖温帯域の樹木の葉フェノロジーに与える影響の予測. 保全生態学研究、13、75-87.
- 藤本征司(2009): 非競合・非定着的戦略理論の再構成—脱近代的風景の協働的開示を可能にする戦略図式への組み換え—. 静大演報、33、45-73.
- 藤本征司(2010a): 「すみわけ」のコンピュータ・シミュレーション—格子モデルと遺伝的アルゴリズムに基づく解析の試み—. 静大演報、34、103-115.
- 藤本征司(2010b): 生態学から見た風景モザイクと造景—ひとつのヒューマン・エコロジー. ヒューマン・エコロジーをつくる: 人と環境の未来を考える(野上啓一郎編)、49-68、共立出版.
- 藤本征司(2011a): 気温変動下での樹木のフェノロジー変化を巡って. フェノロジー研究、46、26-29.
- 藤本征司(2011b): 「すみわけ」のコンピュータ・シミュレーション—雌雄の分散非対称性(SDA)と自律的種分化—. 静大演報、35、113-130.
- 藤本征司・佐藤守俊(2009): 常緑針葉樹の樹形形成パターンの定式化. 静大演報、33、27-43.
- Fujimoto, S. and M. Miyakawa (1991): Growth characteristics of *Betula ermanii* in particular reference to response patterns at timber lines. J. Agr. Hokkaido Univ., 65, 219-228.
- Griffin, K. L. (1994): Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies. Functional Ecology, 551-562.
- 河合晴美(2008): 常緑樹の葉フェノロジーと光資源獲得戦略. 平成19年度静大農学部卒論.
- Kikuzawa, K. (1991): A cost-benefit analysis of habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. Amer. Natur., 138, 1250-1263.
- Kikuzawa, K.(1996): Geographical distribution of leaf life span and diversity of trees simulated by a leaf-longevity model. Vegetatio, 122, 61-67.
- Kikuzawa, K. and Ackerly, D.(2006): significance of leaf longevity in plants. Plant Species Biology, 14, 39-45.
- 菊澤喜八郎(2005): 葉の寿命の生態学—個葉から生態系へ—. 共立出版.

- 木村公美 (2010) : 着葉様式や葉フェノロジーが高木類の地理的分布に及ぼす影響—特に CB モデルによる解析—平成 21 年度静大農学部卒論.
- 吉良竜夫(1949):日本の森林帯. 日本林業技術協会.
- Larcher, W. (1995) : *Physiological Plant Ecology*(3 rd ed.). Springer.
- 増田芳雄 (1988) : 植物生理学入門, オーム出版局.
- 文部科学省国立天文台編(2001) : 理科年表. 丸善株式会社
- 大橋紀子 (2003) : 樹形の CB 解析による高木類の地理的分布パターンの再現—特に東アジアでの種数収容力分布について—. 平成 15 年度静大農学部卒論.
- 齋藤秀樹(1981):森林におけるリターフォール研究資料. 京都府立大学演習林報告、25、78-89.
- 佐野智一 (2002) : ブナの枝条形成特性と樹形形成パターン—特にその樹形形成と長短枝形成との関係—. 平成 13 年度静大農学部卒論.
- 佐野智一 (2004) : 高木類の樹形形成と分布パターンに関する Cost-benefit 解析—特に針葉樹と広葉樹の生活戦略の違いについて—平成 15 年度静大農学部修論.
- 佐野智一・藤本征司(2004) : 針葉樹型樹形と広葉樹型樹形の光資源獲得様式について. 51 回日本生態学会大会講演集、148.
- 佐々朋幸・大畑茂・若林義男・根岸賢一郎 (1984) : 秩父演習林産落葉広葉樹の樹皮呼吸速度. 東大演報, 23, 117-129.
- 佐藤守俊(1999) : 常緑針葉樹の分枝パターンと樹形. 平成 10 年度静大農学部卒論.
- 佐藤守俊 (2002) : モミ等の分枝パターンの解析に基づく常緑針葉樹の樹形形成パターンのモデル化. 平成 13 年度静大農学部修論.
- Takada, T. , Kikuzawa, K. and Fujita, N. (2006): A mathematical analysis of leaf longevity of trees under seasonally varying temperatures, based on a cost-benefit model. *Evolutionary Ecology Research*, 8, 605-615.
- Tatewaki, M. (1958) : Forest ecology of the island of the North Pacific Ocean. *Jour. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 50, 371-486.
- 徳永咲子 (2000) : 高木性広葉樹の樹形形成パターンと生活戦略. 平成 11 年度静大農学部卒論.
- 徳永咲子 (2002) : 高木性広葉樹類の樹形形成と成長戦略に関する定量的研究. 平成 13 年度静大農学部修論.
- 吉藤祐子 (2003) : 樹形の違いが「樹種」の適応度や分布特性に及ぼす影響に関する CB 解析. 平成 15 年度静大農学部卒論.