

学位論文題名

Allometry and dynamics of current-year shoot populations in the crown development of deciduous trees

(落葉広葉樹の樹冠発達における当年生シュート集団のアロメトリーと動態)

学位論文内容の要旨

当年生シュートは、葉と当年茎からなる、落葉広葉樹の地上部構造発達の基本単位である。葉は毎年つけ変わるが、当年茎も多くは数年以内に脱落し、生残した一部の茎のみが最終的な樹冠構造の発達に寄与する。この研究では、当年生シュート間における機能分化やシュート集団動態から、樹木地上部構造の動的な構築メカニズムを探った。

第一章では、当年生シュート単位の形態的特性を、樹木の地上部構造の力学的支持モデル、および葉群保持機能のためのパイプモデルとの比較により論じた。8種の落葉広葉樹の当年生シュートおよび一次枝(幹から直接分岐している大枝単位)のアロメトリー(相対成長関係)を、これらのモデル的なアロメトリーと比較した。調査したほぼすべての種で、一次枝の基部直径の一次枝の枝軸重量に対する相対成長係数は力学的支持モデル、一次枝あたり葉重量の相対成長係数はパイプモデルの予測とそれぞれ一致した。一方、調査した全種の当年生シュートで、茎長の茎基部直径に対する相対成長係数および当年生シュートあたり葉重量の茎基部直径に対する相対成長係数は、それぞれ力学的支持モデルとパイプモデルの予測値より大きかった。また、当年生シュートの茎長に対する葉重量の相対成長係数は1.0より小さかった。これらの結果から、当年生シュート集団内には、理論的なモデルの予測より大きな形態的変異が存在することを指摘した。種間共通にみられるこのような大きな変異は、ひとつの樹冠内での葉の相互被陰を回避すると同時に、大きいシュートは樹冠構造を構築し、小さいシュートは空間に葉を充填するというサイズ依存的な機能分化をもたらし、効率的な樹冠の拡大に寄与すると推測した。

当年生シュートの形態がシュートサイズに依存することは、大枝単位の機能的特性が枝上の当年生シュート集団のサイズ構造に依存することを意味する。第二章では、一次枝上の当年生シュート集団の特性を通して、3樹種の一次枝の機能的特性の異同を論じた。調査した3種の成熟個体で、当年生シュート集団のサイズ構造はいずれも極端に正に歪んでいた。このことから、樹冠構築に貢献する長いシュートに比べ、葉を展開し光合成を行う短いシュートの方が多く必要とされるという、成熟木のシュート集団における種間共通の制約を示した。一方、一次枝サイズと一次枝上の当年生シュート集団のサイズ構造の関係は、種によって異なっていた。シュートの形態に長枝と短枝の二型を有するウダイカンバでは、一次枝基部の肥大成長とともに、一次枝上の長枝数が

相対的に減少した。同時にこの種では、一次枝基部断面積あたりの当年生シュート数が肥大成長とともに増加した。対照的に、ミズナラの各一次枝は基部断面積によらず似たようなシュート集団のサイズ構造を保持し、基部断面積に比例的に当年生シュート数を増大させていた。イタヤカエデでは、一次枝基部断面積あたりの当年生シュート数とシュート集団のサイズ構造は、一次枝基部直径とは無関係に、相互依存的に変動していた。以上のような、各種における枝サイズと当年生シュートサイズ構造との対応関係には、各種の樹形発達特性との関係が示唆できた。またこれらの種間差から、第一章で一次枝間にみられたパイプモデル的なアロメトリーが、種ごとに異なる当年生シュート集団と一次枝サイズの対応関係によって生じていることを示した。

第三章では、ミズナラの当年生シュート成長と肥大成長の物質生産的な対応関係を論じた。まず、三年間の当年生シュート生産量と肥大成長量の対応を追跡調査によって明らかにした。当年生シュート集団の動態を三年間追跡したところ、各動態プロセス(死亡・生産・成長)はシュート茎長に依存していたので、各動態プロセスがシュート茎長の関数で表されるシュート動態シミュレータを構築した。このシミュレータを用いて、3本の一次枝上における1997年から1999年までの全シュートの動態を推定し、各年の樹冠における当年生シュート成長量を推定した。各一次枝の肥大成長量は、生長錐で採取した年輪サンプルから各年の一次枝基部直径を求め、枝軸重量と基部直径のアロメトリーを用いて推定した。以上のように求めた各年の当年生シュート成長量と肥大成長量の総和に、枯死した前年生のシュート茎の重量を加えて各枝の純生産とし、その各成長コンポーネントへの配分比を計算した。1997年から1998年にかけては、当年生シュート成長量と一次枝の肥大成長量とともに増加し、肥大成長への配分が増加した。1998年は種子の豊作年であり、繁殖成長とともに同化器官と支持器官の成長も増加していたことを示唆する。一方1998年から1999年にかけては、当年生シュート成長量および肥大成長量はほぼ横並びで、葉重量への分配が前年より増加した。これらの結果は、1998年の繁殖による貯蔵同化物の減少が、翌年の肥大成長を抑制し、同時に同化器官の増産を促進したことを示唆する。同樹冠内の各一次枝における当年生シュート成長量と肥大成長量の関係を調べたところ、各一次枝の肥大成長量と葉の成長量は、ともに枝サイズと正の相関を示した。枝サイズの効果を除くと、各一次枝の当年茎生産量および葉生産量と肥大成長量は負に相関していた。当年茎生産・葉生産・肥大成長への同化物の配分比は各一次枝ごとに異なっていたことから、似通ったシュートサイズ構造を有するミズナラの一次枝間でも、機能分化が存在することが示唆された。以上の結果から、肥大成長と当年生シュート成長の対応関係は固定的ではなく、年間および枝間で動的に変化していることを指摘した。

本研究では、樹木の発達における当年生シュートの動的特性の重要性を指摘した。本研究で導入した、当年生シュート集団のサイズ構造調査や動態解析は、樹木の長期にわたる生活史と短期的な成長変動の関係を探るための有効なアプローチとなる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 甲 山 隆 司

副 査 教 授 木 村 正 人

副 査 助 教 授 隅 田 明 洋

副 査 助 教 授 工 藤 岳

副 査 竹 中 明 夫

(国立環境研究所・生物圏環境部・室長)

学 位 論 文 題 名

Allometry and dynamics of current-year shoot populations in the crown development of deciduous trees

(落葉広葉樹の樹冠発達における当年生シュート集団のアロメトリーと動態)

当年生シュートは、葉と当年茎からなる、落葉広葉樹の地上部構造発達の基本単位である。葉は毎年つけ変わるが、当年茎も多くは数年以内に脱落し、生残した一部の茎のみが樹冠構造の構築に寄与する。この研究では、当年生シュート間における機能分化やシュート集団の動態から、樹木の地上部構造の構築メカニズムを探った。

第一章では、落葉広葉樹の当年生シュート単位の形態的特性を、9 樹種の当年生シュートのアロメトリー(相対成長関係)の比較から明らかにした。当年生シュートあたり葉重量と茎基部直径、茎体積と茎重量のアロメトリー係数には 9 種間で有意な差がなかったことから、これらの関係が示唆する水分通導や力学的支持のための制約が強いことを指摘した。茎長と茎基部直径、茎長と葉重量、茎重量と葉重量のアロメトリー係数は種間でばらついていて、葉重量の茎重量もしくは茎長に対するアロメトリー係数は、多くの種で 1.0 より小さい傾向が共通して認められた。この傾向は、大きいシュートは樹冠構造を構築し、小さいシュートは空間に葉を充填するという樹冠内の機能分化に寄与していると結論した。

第二章では、3 種の落葉広葉樹の成熟樹冠における当年生シュート集団の特性を、大枝単位の機能的制約と関係づけた。各一次枝(幹から直接分出している枝)上の当年生シュート集団のサイズ構造は、どの種でも極端に正にゆがんでいた。一次枝間の当年生シュート集団のサイズ構造にはほとんど差がなく、また、一次枝サイズに関係なく一次枝あたりの葉重量は当年生茎重量の 10 倍以上であった。以上から、樹冠構造を拡張するより、大量の葉を展開するコストを抑える必要のほうが大きい成熟個体では、維持コストを増大させる大きい当年生シュートの生産を控え、低いコストで葉を展開することができる小さい当年生シュートの生産を促進していると結論した。一次枝あたりの当年生シュート数は一

次枝の基部断面積に比例していた。当年生シュート集団のサイズ構造が一次枝間で似通っているため、当年生シュート一本あたりの平均葉重量も一次枝サイズに依存せず、その結果、一次枝あたり葉重量は一次枝基部断面積に比例していた。この比例関係は、葉の蒸散量と茎の水分通導機能からの説明できる関係として多くの種で確認されているが、本研究ではこの関係が当年生シュート集団の集団特性を通して実現されていることを明らかにした。

第三章では、当年生シュート集団の正にゆがんだサイズ構造の生じるプロセスを解析した。ミズナラ樹冠内の三本の一次枝において、枝上の一部の当年生シュート集団の動態を三年間追跡したところ、各シュートの死亡率、娘シュート生産数、娘シュートサイズはいずれもシュートサイズに依存していた。これらの関係をシュート茎長の関数として記述し、当年生シュート集団の動態をシミュレートするモデルを構築した。このモデルを確率論的に用いたシミュレーション実験において、一本の当年生シュートから生成された樹冠が、現実の樹冠と同様の正にゆがんだ当年生シュートサイズ構造を示したことから、サイズ依存的な動態過程がシュート集団の発達を方向づけていることを指摘した。

第四章では、ミズナラの当年生シュート成長と肥大成長の物質生産的な対応関係を論じた。前章で追跡した 3 本の一次枝上について、各年の当年生シュート成長量、肥大成長量、果実生産量、枯死した前年生茎の重量を推定して総計し、枝あたり純生産量を計算した。純生産量は、1998 年には前年より大きく増加したが、1999 年には前年と横並びであった。どの年も、葉量が純生産中で最も高い割合を占めていた。葉量と肥大成長量はいずれも 1997 年から 1998 年にかけて大きく増加し、1998 年から 1999 年にかけては若干減少した。1998 年は果実の豊作年であったことから、この年には果実生産を支持する非繁殖器官の生産が増し、翌年には貯蔵同化物の減少によってシュート生産が減少した可能性を指摘した。また、生長の良い一次枝では肥大成長量への分配が当年生シュート生産量に比べて高く、当年茎生産・葉生産・肥大成長への同化物の配分が一次枝ごとに異なることを示唆した。以上の結果から、肥大成長と当年生シュート成長の対応関係は固定的ではなく、年間および枝間で動的に変化していることを指摘した。

本研究では、樹木の発達における当年生シュートの動的特性を詳細に解析した。本研究で導入した、当年生シュート集団のサイズ構造観測に基づく動態解析は、樹木の長期にわたる生活史と短期的な成長変動の関係を探るための有効なアプローチとなる。

申請者は、樹冠を足場アングルで囲い、すべての枝先を測定するといった、今まで試みられたことのない精力的な観測を実施し、またそのデータに基づいて枝先シュート動態の確率的シミュレータを開発するなど、その大学院課程における研鑽は高く評価できる。今後、独立した研究者として能力を発揮していくものと期待できる。したがって、審査員一同は申請者が博士（地球環境科学）の学位に相当する資格を有するものと判定した。