

学 位 論 文 題 名

Growth strategy of tall-herbaceous species
to the seasonally-fluctuating light environments
under cool-temperate deciduous forests

（冷温帯落葉樹林の季節的光変動環境下における高茎草本植物の成長戦略）

学位論文内容の要旨

冷温帯落葉広葉樹林の林床光環境は、季節を通じ大きく変化する。光資源の季節変動に対して、林床植物は様々な開葉様式や生育型を進化させてきた。冷温帯の林床植生を特徴づける生育型として、高茎草本植物がある。高茎草本植物の地上高は時として 2m 以上に及び春の雪解け後に地上部を出現させ、林冠閉鎖後まで地上部を残存させる夏緑性の葉特性を示す。光が制限される林床にあって、高い生産力を示す高茎草本がどのような光環境を利用して成長し、春から夏にかけての林冠の発達に対してどのような生産活動を行っているのかについては明らかではない。本学位論文では、(1)高茎草本植物の伸長スケジュールと光、温度環境との関係を明らかにし、(2)季節的な炭素獲得様式を明らかにすることにより、高茎草本植物の成長戦略について論じた。

(1) 伸長成長様式

北海道札幌周辺の冷温帯落葉樹林下に、標高(低地と山地)とハビタットタイプ(林冠下とギャップ)の異なる 5 つの調査プロット(朝里峠[山地-林冠下]、野幌トド山地区[低地-林冠下]、野幌大沢地区[低地-ギャップ]、苫小牧研究林[低地-林冠下]、定山溪豊羽[山地-ギャップ])を設置した。これらのプロットで 6 種の高茎草本植物(ヨブスマソウ、チシマアザミ、オニシモツケ、ハンゴンソウ、エゾイラクサ、バイケイソウ)の伸長スケジュールと生育環境との関係を調べた。バイケイソウは一斉展葉型、他の 5 種は順次展葉型の開葉様式を示した。チシマアザミとオニシモツケは春先にロゼット葉を展開したが、他の種は地上部出現と共に主茎発達を開始した。地上部の出現時期やロゼット展開種の主茎伸長開始時期は、雪解け時の気温の影響を受けた。また、ロゼット展開種の主茎発達開始は、林冠閉鎖開始後に生じた。ロゼット葉を持たない種のうち、順次展葉型の種では、早春に特に活発な茎伸長を行わず、林冠閉鎖開始後にも早春とほぼ同様の伸長速度を示した。一斉展葉型のバイケイソウは、春の明るい時期に活発に地上部を構築した。すべての調査種で繁殖開始と伸長終了時期は一致し、バイケイソウ以外の種においては、伸長終了期は個体群間で季節的に同調する傾向があった。これらの種では、繁殖開始が日長により支配されていると考えられた。バイケイソウの伸長終了は、出芽からの日数に依存していると考えられた。地上部の最大サイズはギャップで大きくなったため、林床の光制限が高茎草本植物の伸長成長を制限していることが示唆された。山地では低地よりも出芽後の伸長開始時期を早めることで、生育期間が制限

されている環境においても低地と同様の個体サイズに到達できると考えられた。

(2) 茎伸長に伴う炭素獲得様式

順次展葉型の種では、伸長成長とともに個体あたりの着葉数が増加した。一斉展葉型のバイケイソウは短期間で展葉を終了し、その後は節間成長のみ生じていた。ヨブスマソウとチシマアザミのギャップ個体群では、林冠下個体群よりも着葉数が増加していたが、ハンゴンソウ、エゾイラクサ、バイケイソウでは、ギャップと林冠下で着葉数の違いは無かった。種によって光環境変化への形態的な反応様式は異なった。異なるサイズの地上部を採取し、乾燥重量を測定したところ、同化-非同化器官への重量比は高さが増大してもほぼ変わらなかった。このことは、単位重量当たりの葉を支持する茎への投資は、高さに関わらず一定であることを意味する。

葉の単位重量当たりの葉面積(SLA)は、すべての調査種で季節とともに増加した。順次展葉型の種では新たに生産する葉のSLAを高めていたが、一斉展葉型の種では既存の葉のSLAが光環境の季節変化とともに変化した。また、光合成速度の季節変化を低地3個体群(野幌トド山地区、野幌大沢地区、苫小牧研究林)において、同一個体内の複数の葉で測定したところ、どの高さの葉でも林冠閉鎖による光量低下に伴って最大光合成速度(P_{max})と暗呼吸速度が減少した。また個体が伸長するにつれて、個体内の上から下の葉に向かって P_{max} と暗呼吸速度の勾配が生じた。葉の老化による光合成低下と共に、林冠閉鎖に伴い弱光環境への光合成の光順化が起こったと考えられる。ギャップで光合成を測定したヨブスマソウでも P_{max} と暗呼吸速度の季節的低下が見られた。ギャップにおいては草本密度が高く、草本植物間の競争により季節的な光勾配が生じている可能性があった。林床性高茎草本植物は、光環境変化に対する生理特性の可塑的变化を示した。

光合成速度、葉面積の季節変化と林床層の光環境の季節変化を組み合わせ、伸長成長が終了するまでの期間の個体ベースの日同化量を推定した。低地の閉鎖林冠下をシミュレートした順次展葉型のチシマアザミ、オニシモツケ、ハンゴンソウ、エゾイラクサは、林冠閉鎖の進行途中に純同化量が最大となる傾向が認められた。また低地のギャップ環境をシミュレートしたヨブスマソウは、林冠閉鎖後も純同化量は増加またはほぼ一定で推移した。一斉展葉型のバイケイソウは、林冠閉鎖の進行とともに純同化量は減少を続けた。伸長速度の大きいギャップでは純同化量も大きく、ギャップで見られた個体サイズの増大と対応した。順次展葉型の植物は、光量低下と共に光合成順化を行い呼吸コストを低く抑え、かつ伸長成長と共に葉量を蓄積し、同化面積を増やすことで個葉レベルの光合成低下を補っていた。このような成長様式は、林床の光変動環境において個体レベルの同化量を維持するための成長戦略であると考えられた。オープンハビタットに生育する高茎草本植物は、高い光合成速度を持った葉を順次入れ換えて高い生産性を維持していることが知られているが、林床性高茎草本植物は、光環境に適応した葉を個体内に蓄積していくことにより、高い生産性を得ていると考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 助教授 工 藤 岳
副 査 教 授 甲 山 隆 司
副 査 教 授 原 登志彦
副 査 教 授 大 原 雅

学 位 論 文 題 名

Growth strategy of tall-herbaceous species to the seasonally-fluctuating light environments under cool-temperate deciduous forests

(冷温帯落葉樹林の季節的光変動環境下における高茎草本植物の成長戦略)

温帯落葉樹林の林床光環境は、上層木の葉群動態（開葉と落葉）を反映して季節を通じ大きく変化する。光資源の季節変動に対して、林床植物は様々な開葉様式や生育型を進化させてきた。雪解けから林冠木の開葉が始まるまでの短期間に成長を終えてしまう春植物や、夏の終わりから春までの明るい時期にのみ葉を展開する冬緑植物、初夏に展開した葉を翌春まで保持し、明るい時期にも光合成を行う半常緑植物などは、落葉樹林の光資源の季節性に適応したグループと考えられている。高茎草本植物は冷温帯落葉広葉樹林の林床植生を特徴づける生育型であり、春から初夏にかけて地上部を伸長させる夏緑性植物である。高い生産性を有し、地上高は時として 2m 以上に達する。光が制限される林床にあって、高茎草本植物がどのような光環境を利用して成長し、林冠の発達に対してどのような生産活動を行っているのかについては明らかではない。本学位論文は、北海道札幌周辺の冷温帯落葉樹林下に、標高(低地と山地)とハビタットタイプ(林冠下とギャップ)の異なる 5 つの調査区を設置し、6 種の高茎草本植物(ヨブスマソウ、チシマアザミ、オニシモツケ、ハンゴンソウ、エゾイラクサ、バイケイソウ)を材料に、高茎草本植物の伸長様式と光環境との関係ならびに季節的な炭素獲得様式を明らかにし、高茎草本植物の林冠下での成長戦略について論じたものである。

高茎草本植物の茎伸長様式を比較したところ、順次展葉型植物（バイケイソウ以外の 5 種）では早春の豊富な光環境における生産活動は低く、林冠が閉鎖していく初夏に活発な生産活動（茎の伸長と葉の生産）を行っていた。一方で、一斉展葉型のバイケイソウは早春にすみやかに地上部を構築し、林冠閉鎖が始まる頃にはほとんど成長を終えていた。最大個体サイズは調査区の光環境に依存して増大しており、

閉鎖林冠下では伸長成長は光制限を受けていることが示唆された。伸長開始時期は雪解け時期により大きく異なり、雪解けの遅い山地個体群では雪解け後直ちに伸長成長を始めていた。これは、山地では雪解けとほぼ同時期に林冠閉鎖が始まるためと思われた。一方で、伸長成長を終える時期は、いずれの種においても低地と山地ではほぼ同時期であった。成長終了は日長などの刺激により生じると考えられ、生育開始時期の遅い山地個体群では、伸長成長期間が低地個体群に比べて短かった。それにも関わらず最大植物サイズは低地と山地で大きな違いは認められず、山地個体群では短期間に急速な伸長成長が行われていることが見いだされた。このような急速な地上部構築には、地下器官に蓄えられた貯蔵物質が重要であると推測された。

いずれの種においても高さの増大に伴う同化器官（葉）と非同化器官（茎や葉柄）への投資割合は変化せず、サイズが変化しても同化器官を保持するコストは変化しないことが示された。また、生産された葉の多くは個体サイズが最大に達するまで保持されており、高さ成長は同化器官の蓄積に寄与していることが示された。

林床性高茎草本植物は、光環境変化に対して光合成特性を可塑的に変化させていた。順次展葉型植物では、林冠閉鎖による光量低下と共に個体あたりの着葉数が増加した。光量の季節的低下に伴って、個葉レベルの最大光合成速度と暗呼吸速度は低下し、この傾向は個体の下部の葉ほど顕著であった。一斉開葉型植物では、季節に伴う最大光合成速度と暗呼吸速度の低下はより顕著であった。

個体ベースの日同化量の季節変化を推定したところ、順次展葉型植物は林冠閉鎖が進行している5月末から6月上旬頃において最も高い純同化量を示した。すなわち個葉レベルの光合成活性最盛期と個体レベルの同化量のピークは一致していなかった。順次展葉型植物は、光量低下に伴い光合成順化を行い呼吸コストを低く抑え、かつ伸長成長により葉量を蓄積していくことで個葉レベルの光合成低下を補っていた。このような成長様式は、林床の光変動環境において個体レベルの同化量を最大にするための成長戦略であると考えられた。一方で、一斉展葉型植物は林冠閉鎖前に個体ベースの日同化量は最大となり、林冠閉鎖の進行とともに日同化量は減少していくことが確かめられた。すなわちこれらの植物は似通った生育型を示しながらも、季節的に異なる光資源を利用していることが判明した。以上の研究により、これまでほとんど研究されてこなかった林床性高茎草本植物の光資源の季節変動に対する適応戦略の概要が明らかにされたと評価できる。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程における取得単位なども併せ申請者が博士（地球環境科学）の学位を受けるのにふさわしい資格を有するものと判定した。