学位論文題名

The size dependence of deciduous broad-leaved trees:
physiological functions and diameter growth responses
to climate variation

(落葉広葉樹数種における生理機能のサイズ依存性と直径成長の気象応答)

学位論文内容の要旨

樹木は、種内および種間において個体サイズの変異が非常に大きい。樹木における個体サイズの増大は、根から樹冠までの通道距離を増大させ、樹冠への水輸送を困難にすることで、樹木の生理的、形態的機能に影響をもたらすことが指摘されてきている。特に、樹木の個体サイズの増大に伴う個葉光合成速度の低下が近年注目されているが、このメカニズムや樹種間での違いについてはまだ明らかではない。これらを解明していくことは、樹木の光合成の変異を十分に理解し、様々なサイズ構造の森林で生産性を評価していく上で重要である。一方で、気候変動によって森林の生産性や構造がどのように変化していくかは、地球温暖化のもとで森林の炭素固定能などの役割を明らかにする上で急務の課題といえる。水輸送制限などによる生理的機能のサイズ依存性は、気象条件に対する樹木の応答性も変える可能性があるだろう。しかし、気象の変化に対する樹木の応答は多くの実験研究によって進められているものの、個体サイズによる応答性の違いを扱っている研究はほとんどない。気象変動下における森林の生産性を適切に評価し、予測していくためには、森林を構成する様々な個体サイズの樹木が、気象に対してどのように応答するかを明らかにする必要がある。本研究はこれらのことをふまえ、樹木の個体サイズ増大に伴って個葉生理機能と気象変動に対する直径成長応答がどのように異なるかを、落葉広葉樹の亜高木から高木樹種を用いて明らかにした。

第2章では、最大サイズの異なるカエデ属3種 (*Acer mono*, *A. amoenum*, *A. japonicum*) を対象とし、各樹種の稚樹から最大サイズ付近までの個体を用いて、水力学的特性と光合成特性の個体サイズによる違いを明らかにした。各個体の樹冠上部の個葉を用いて、水ポテンシャルと蒸散速度の日中変化、最大光合成速度を測定した結果、最大光合成速度は、3樹種ともに面積当たりでは個体サイズに依存しなかった一方、重量当たりでは個体サイズの増大に伴って低下した。また、最大光合成時の気孔コンダクタンスはどの樹種もサイズ依存的に低下しており、個体サイズの増大に伴って個葉からの水の損失を抑えていることが示唆される。一方で、根から個葉までの水通道コンダクタンスは、3樹種ともサイズ依存性が見られなかった。このことから、通道面積に対する葉面積の減少や細根の増大など、水通道コンダクタンスを維持するような構造的な補償がサイズ依存的に働いていたのではないかと考えられる。また、個葉の窒素濃度は個

体サイズに伴って増加する傾向があった。窒素濃度の増加は、気孔コンダクタンスの低下が光合成の低下を招く一方で、これを補償するような働きがあると考えられる。このような窒素濃度の補償的な増加は、最大サイズが3種で最も大きな *A.mono* で大きいという傾向があった。最大サイズが大きな樹種は、林冠において強い光環境条件を経験するために、高い光合成要求を持っているのではないかと考えられる。窒素濃度と気孔コンダクタンスは、光合成における窒素利用と水利用をそれぞれ表していると考えられるが、最大光合成速度、窒素濃度、気孔コンダクタンス間の関係には種間で違いが見られなかった。第2章の結果から、最大サイズが大きい樹種ほど最大光合成速度や水通道コンダクタンスは大きい傾向があるものの、光合成における窒素と水利用様式はカエデ3種間で収斂していることが示唆された。

第3章では、気象変動に対する直径成長の変化を7年間にわたって追跡し、気象と成長との関係が個体サイズや樹種によってどのように異なるかを明らかにした。直径成長は年内で一定ではなく、季節的な変動を持っている。このような季節変動を考慮して気象要因と対応させるため、デンドロメータバンドを用いて月単位での成長測定を行い、成長が特に大きい6月の成長を代表値として解析に用いた。気象変動に対する直径成長の応答は、光合成生産物の貯蔵を通して翌年以降に表れる可能性もある。そこで、前年の気象要因は光合成生産を通して間接的に成長に影響を与え、当年の気象要因は代謝活性などを通して直接的に成長に影響を与えると仮定し、前年の気象要因として日射、大気飽差、気温を、当年の気象要因として降水量、気温をそれぞれ用いた。気象条件と成長との関係を解析する上では、日射や降水量、気温など複数の気象要因による交互作用や、各気象要因に対する非線形な応答などを考慮した。これらを考慮した気象条件と個体サイズとを説明要因とし、一般化線形混合モデルを用いて樹種ごとの成長パターンを推定した。樹種ごとの平均成長の実測値は異なる年変動パターンを持っており、解析の結果、気象に対する成長反応は樹種によって異なることが示された。各気象要因に対する成長の感度を見ると、たとえば前年の気温の増加に対して成長が増加する樹種と減少する樹種があり、気温、日射、大気飽差、降水量などに対する応答性は、樹種によって様々に異なることが明らかとなった。ただし、第2章でも用いた *A.mono* と *A.amoenum* の各気象要因への応答性はどれも非常によく一致した。成長と個体サイズの関係では、最大サイズが大きい樹種で成長がサイズ依存的に増加し、最大サイズが小さい樹種ではサイズ依存性が見られないという傾向があった。第2章と同様に、最大サイズが大きい樹種ほど林冠に到達して高い光要求性を持つことが予想され、これによって、成長速度もサイズ依存的な増加を示すのではないかと考えられる。しかし一方で、気象に対する応答性ではサイズ依存性は見られなかった。第3章の結果から、気温、日射、大気飽差、降水量などの気象要因に対する応答は樹種によって異なっていたものの、どの樹種も個体サイズによらず応答性が維持されていることが示された。

本研究の結果から、面積当たりの光合成や成長の気象応答においては、どの樹種も個体サイズを通じた恒常性が維持されていることが明らかになったが、森林の生産性や構造の変化を評価・予測していく上では、樹木の個体サイズや樹種の違いは無視できないことが示された。第2章の結果から、重量あたりでの最大光合成速度はサイズ依存的に低下することが明らかとなった。また、窒素濃度のサイズ依存的な増加もみられ、個体サイズが大きいほど炭素や窒素の投資をより多く必要とすることが示された。これらの結

果は、個葉生理機能のサイズ依存性を無視した場合、森林の生産性やその窒素利用効率を評価する際に大きな誤差を生じうることを示唆している。一方、第3章の結果からは、最大サイズの異なる6樹種において、気象の応答が異なる樹種と類似する樹種があることや、最大サイズによって直径成長のサイズ依存性が異なることが明らかになった。これらの結果から、気象変動に対する森林の生産性の応答は、樹種構成によって異なることが示唆された。

学位論文審査の要旨

主 査 助 教 授 日 浦 勉

副 査 教 授 甲 山 隆 司

(大学院地球環境科学研究科)

副 査 教 授 笹 賀 一 郎

副 査 教 授 小 池 孝 良

副 査 助 教 授 船 田 良 (東京農工大学)

副 査 助 教 授 植 村 滋

学 位 論 文 題 名

The size dependence of deciduous broad-leaved trees: physiological functions and diameter growth responses to climate variation

(落葉広葉樹数種における生理機能のサイズ依存性と直径成長の気象応答)

本研究は 85 ページの英文論文で、引用文献 121 を含み、4 章で構成されている。他に参考論文 2 編がそえられている。

樹木は、種内および種間において個体サイズの変異が非常に大きい。個体サイズの増大は、樹冠への水輸送を困難にし、樹木の生理的、形態的機能に影響をもたらすことが指摘されている。特に、樹木の個体サイズの増大に伴う個葉光合成速度の低下が近年注目されているが、このメカニズムや樹種間での違いについてはまだ明らかではない。一方で、このような生理機能のサイズ依存性は、気象変動下での樹木の応答性を変化させる可能性がある。よって、気象変動下における森林の生産性を正確に評価し、予測していくためには、森林を構成する様々な個体サイズの樹木が気象に対してどのように応答するかを明らかにしていく必要があるだろう。本研究では、落葉広葉樹の亜高木から高木樹種を用いて個体サイズの増大に伴って個葉生理機能がどのように変化するかを明らかにし、そのメカニズムについて議論した後、気象変動に対する直径成長の応答が、サイズや種間によってどのように異なるのかを明らかにした。

最大サイズの異なるカエデ属 3 種 (*Acer mono*, *A. amoenum*, *A. japonicum*) を対象とし、個葉生理機能の個体サイズによる違いを明らかにした。個葉の最大光合成速度は、単位面積あたりではどの種も個体サイズによらず維持されていたが、重量あたりではサイズに伴って低下する傾向があった。また、最大光合成時の気孔コンダクタンスは、サイズ依存的

にどの樹種も低下しており、個体サイズの増大に伴って個葉からの水の損失を抑えていることが示唆された。一方で、根から個葉までの通水性は 3 樹種ともにサイズ依存性が見られず、何らかの構造的な補償が示唆された。個葉の窒素濃度はサイズに伴って増加する傾向を示したが、これは気孔コンダクタンスの低下を補償し、光合成の維持に貢献していたと考えられる。また、樹種間では最大サイズが大きいほど窒素濃度の増加も大きい傾向があった。最大サイズが大きな樹種ほど林冠において強い光環境条件を経験するため、これに適応して窒素濃度の増加も大きかったことが示唆される。また個体サイズが大きいほど個葉からの水損失を抑えている一方、窒素濃度を高めることでこれを補償し、光合成を維持していることが示唆された。

気象と直径成長との関係が個体サイズや樹種によってどのように異なるかを明らかにするため、デンドロメータバンドを用いて月単位で直径成長を 7 年間測定し、前年と当年の気象要因がそれぞれ成長に影響を与えると仮定し解析を行った。また、複数の気象要因による交互作用や、各気象要因に対する非線形な成長応答についても考慮した。これらの仮定のもとで、気象条件と個体サイズとを説明要因とし、樹種ごとの成長パターンを推定した。推定の結果、気象に対する成長応答は樹種によって異なることが示された。例えば前年の気温の増加に対し、成長が増加する樹種と減少する樹種とがあることがわかった。成長と個体サイズとの関係では、最大サイズが大きい樹種ほど成長がサイズ依存的に増加する傾向があった。最大サイズが大きい樹種ほど林冠に到達して高い光要求性を持つことが予想されるため、成長速度もサイズ依存的な増加を示すものと考えられる。一方で、気象に対する応答性にはサイズ依存性が見られなかった。各気象要因に対する応答は樹種によって異なっていたものの、どの樹種も個体サイズによらず応答性が維持されていることが示された。

本研究の結果から、面積当たりの光合成や成長の気象応答においては、どの樹種も個体サイズを通して恒常性が維持されることが明らかになったが、森林の生産性や構造の変化を予測していく上では、樹木の個体サイズや樹種の違いは無視できないことが示された。個体サイズが大きいほど、重量当たりでの個葉光合成が低下することや、光合成に対する窒素投資をより多く必要とすることが示された。この結果は、個葉生理機能のサイズ依存性を無視した場合、森林の生産性やその窒素利用効率を評価する際に大きな誤差を生じうることを示唆している。一方、気象の応答が樹種によって異なることや、最大サイズによって直径成長のサイズ依存性が異なることが明らかになった。これらの結果から、森林の生産性や気象に対する応答は、樹種やサイズ構成によって異なることが示唆された。

以上のように本研究は、樹木の個体サイズの増大にともなう個葉生理機能の変化と気象変動に対する直径成長の応答を明らかにしようとしたもので、得られた成果は学術的に貴重なものであり、その応用のための基礎資料としても高く評価される。よって審査員一同は、鍋嶋絵里が博士（農学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。