

学 位 論 文 題 名

Plastic responses to light in shoot morphology and
life history traits for shade-tolerant canopy species of *Acer*

（カエデ属高耐陰性高木における当年枝形態と
生活史特性の光に対する反応）

学位論文内容の要旨

高耐陰性の高木樹種は、森林の不均一な光環境のなかで生存・成長し、成熟に至る。そういった樹木の示すさまざまな反応は、限られた光資源を獲得・利用する上で重要な役割を果たしている。当年枝は、葉を配置して同化産物を生産する場であると同時に、将来の足場作りを担っており、当年枝の形態の調節は種の生産・成長戦略を表している。しかし、当年枝形態の調節がどのような機構でなされているか、どのような生活史特性と対応しているのか、その理解は十分でなかった。本研究では、当年枝の形態的特徴とその光に対する反応を個体レベルでの反応と対応づけることで、高耐陰性高木の生産・成長・繁殖戦略を理解することを目的とした。

調査は、冷温帯林を代表する種である、カエデ属樹種を対象に行なった。当年枝形態の調査は、イタヤカエデ (*Acer mono*)、オオモミジ (*Acer amoenum*)、ベニカエデ (*Acer rubrum*)、サトウカエデ (*Acer saccharum*)を対象に行なった。前二種については北海道大学苫小牧研究林で、後二種については北米東部マサチューセッツ州ハーバード大学演習林でそれぞれ調査した。個体レベルの調査は、苫小牧市に位置する国有林に設けられた 200 m x 200 m の永久調査区において、イタヤカエデとオオモミジを対象に行なった。

当年枝形態に関する調査は、林冠下とギャップ下に生育する樹高 3-5 m の稚樹を対象とした。樹冠全体から当年枝を選び、当年枝長・当年枝角度・葉身長・葉柄長を測定した。葉位による葉の長さおよび形態の違い・当年枝あたりの葉面積と葉配置効率を求めた。各形質は、その機能(葉の配置・伸長成長)と構築資源を通して密接に関連している。オオモミジでみられたシュート形態は、葉身を少い支持コストで配置することを可能にすると同時に、光に対する伸長成長の反応には不利に働くこと示唆できた。それに対し、イタヤカエデ・ベニカエデ・サトウカエデの当年枝形態は、葉の配置に支持コストを多く必要とするかわりに、伸長成長の上では有利なものだった。これら二つの特徴は、各形質間の関連から、二者択一的であると結論した。

個体レベルでの反応は、調査区に生育するイタヤカエデとオオモミジの全個体を対象として行なった。直径成長・生死の調査は 1996 年から 2 年毎に行なった。個体の開花状況は

2000 年から 2003 年まで毎春、全当年枝に対する繁殖当年枝の割合を双眼鏡を使って観察し、0 から 8 の開花度区分で表した。個体の光指数として、他個体によって覆われていない樹冠の割合を用い、0 から 4 の区分で記録した。成長と開花の光への反応を AIC によるモデル選択をもちいて調べた。両種とも、明るい環境では成長が増加し、開花度も上がっていた。

検出された個体レベルの反応の大きさとそれによってもたらされる生活史特性を明らかにするために、3 通りの光環境下における個体の生涯をシミュレートし、光環境間で比較した。イタヤカエデの成長の光への反応は、光環境間で生涯種子生産量に大きな差を生み出した。また、繁殖の光への反応によって成熟に至る確率に大きな違いがもたらされ、もっとも明るい環境下の個体以外では、高い確率で成熟する前に死亡した。一方のオオモミジは、成長・繁殖ともに光への反応が検出されたにもかかわらず、光環境間の生涯種子生産量・成熟に至る確率は同程度だった。また、二種の繁殖開始までにかかる時間は大きく異なり、オオモミジは比較的暗い環境においても成熟に至ることがわかった。

高耐陰性高木において、当年枝レベルと個体レベルの間で光環境との関係に 2 タイプの対照的な対応がみられた。一つのタイプは、葉の配置効率を優先した当年枝形態をもち、当年枝および個体レベルの光に対する反応は小さいが、林冠下においても繁殖を行なう。効率のよい生産が林冠下での成長と繁殖を可能にしていることが示唆できる。もう一つのタイプは、光に反応した可塑的な伸長成長に有利な当年枝形態をもち、個体レベルでの反応も大きく、林冠において繁殖を行なう。その当年枝形態はギャップ形成などの機会を生かして林冠に到達する上で有利に働くと予測できる。当年枝形態から推測された種の生産・成長戦略は、種の繁殖開始条件を満たす上で不可欠なものであった。

これまでに、葉の生理的特性や樹冠形態などの機能的な形質と、耐陰性や到達サイズといった種の特性を表す性質との関係について多くの研究がなされてきた。耐陰性の低い、もしくは到達樹高の大きい樹種は生育環境によらず、より明るい環境に適した葉や樹高成長に適した樹冠形態を示すことが知られている。本研究で対照的な当年枝形態・生活史特性を示したオオモミジとイタヤカエデであるが、その葉の生理的特性は類似しており、樹冠形態にも違いは認められない。両種が生涯に経験する光環境に違いがなく、また最終的に似た樹高まで到達することと関係しているのだろう。しかし、光環境の変動するような長期的な生育条件のもとでの分化は、今までの先行研究のアプローチでは明らかにし得なかったものである。本研究によって、当年枝形態が、高耐陰性高木において、その種の特性を示すもう一つの重要な性質、繁殖開始条件と密接に関係する形質であることが明らかになった。

学位論文審査の要旨

主査	教授	甲山隆司
副査	教授	原登志彦
副査	助教授	露崎史朗
副査	助教授	工藤岳

学位論文題名

Plastic responses to light in shoot morphology and life history traits for shade-tolerant canopy species of *Acer*

(カエデ属高耐陰性高木における当年枝形態と
生活史特性の光に対する反応)

高耐陰性の高木樹種は、森林の不均一な光環境のなかで生産・成長し、成熟に至る。これら樹種の示す反応は、限られた光資源を獲得・利用する上で重要な役割を果たしている。当年枝は、葉を配置して生産活動する唯一の場であると同時に、将来の足場作りの機能を担っており、当年枝の形態の調節は種の生産・成長戦略を反映している。しかし、当年枝形態の調節機構の理解はいまだ十分ではない。本研究では、当年枝の形態的特徴とその光に対する反応を個体レベルでの反応と対応づけることで、高耐陰性高木の生産・成長・繁殖戦略を統一的に理解することを目的としている。

本研究は、冷温帯林を代表する種である、カエデ属樹種を対象に行なった。当年枝形態の調査は、北海道大学苫小牧研究林のイタヤカエデ、オオモミジと、北米東部マサチューセッツ州ハーバード大学演習林のベニカエデ、サトウカエデの稚樹を対象とし、また個体レベルの調査は、苫小牧市に位置する国有林に設けた4 haの永久調査区におけるイタヤカエデとオオモミジの個体群を対象に行なった。

林冠下とギャップ下に生育する稚樹の樹冠全体から当年枝を選び、当年枝長・当年枝角度・葉身長・葉柄長を測定し、葉位による葉の形態の違い・当年枝あたりの葉面積・葉配置効率を求めた。各形質は、その機能と構築資源を通して密接に関連していた。オオモミジでみられたシュート形態は、葉身を少ない支持コストで配置することを可能にしていたが、光に対する伸長成長の反応には不利に働いていた。イタヤカエデ・ベニカエデ・サトウカエデの当年枝は、葉の配置に大きい支持コストを必要とするかわりに、伸長成長の上では有利な特性を示していた。これら二つの特徴は、限られた同化産物資源分配の背反的な分化を反映していた。

個体レベルでの反応を、永久調査区に生育するイタヤカエデとオオモミジの全個体の

幹直径成長・生死および繁殖強度の経年観測の結果から解析した。成長と開花の光への反応をAICによるモデル選択をもちいて解析した結果、両種とも、明るい環境では成長が増加し、開花度も上がっていた。検出された個体レベルの反応の大きさとそれによってもたらされる生活史特性を明らかにするために、3通りの光環境シナリオにおける個体の生涯繁殖成功をシミュレートし、シナリオ間で比較した。イタヤカエデの成長の光環境依存性は、生涯種子生産量に大きな差をうみだした。また、繁殖の光への反応によって、個体が成熟にいたる確率にも大きな違いがもたらされ、もっとも明るい環境下の個体以外では、高い確率で成熟前に死亡することが示された。一方、オオモミジは、成長・繁殖の光環境依存性の影響は少なく、生涯種子生産量および個体の成熟にいたる確率は光シナリオ間で同程度だった。二種の繁殖開始までにかかる時間は大きく異なり、オオモミジは比較的暗い環境においても成熟に至ることができた。

高耐陰性高木において、当年枝形態と個体レベルでの光環境との関係の間に2種類の反応特性がみられた。一つは、葉の配置効率を優先した当年枝形態をもち、当年枝および個体レベルの光に対する反応は小さいが、林冠下においても繁殖を行なうという特性である。もう一つは、光に反応した可塑的な伸長成長に有利な当年枝形態をもち、個体レベルでの反応も大きく、林冠に到達してから繁殖を行なうという特性である。当年枝形態から推測された種の生産・成長戦略は、種の繁殖開始条件を満たす上で不可欠なものであった。

これまでに、葉の生理的特性や樹冠形態などの機能的な形質と、耐陰性や到達サイズといった種の特性を表す性質との関係については多くの研究がなされてきた。耐陰性の低い、もしくは到達樹高の大きい樹種は生育環境によらず、より明るい環境に適した葉や樹高成長に適した樹冠形態を示すことが認められてきた。本研究で対照的な当年枝形態・生活史特性を示した高耐陰性カエデ属樹種間では、個葉レベルの生理的特性は互いに類似し、樹冠形態にも違いは認められない。しかし、本研究は、これらの樹種間に存在する、光環境の変動するような長期的な生育条件のもとでの分化を明らかにし、変動環境下で類縁種が共存するあらたなメカニズムを提示した。これは先行研究のアプローチの限界と、個体生涯成功のシミュレーション解析という本研究の有効性を示すものである。

申請者は、大学院博士課程において、長期的かつ詳細な野外調査と統計学的モデル選択、個体ベースシミュレーションといった手法を駆使してあらたな方向性を示した。また、国内外の研究機関での共同研究にも積極的に貢献してきた。以上から、審査員一同は申請者が博士（地球環境科学）の学位に相当する十分な資格を有するものと判定した。