

# 広葉樹の水分生理と個葉の表面構造に関する 生理生態学的研究

## 学位論文内容の要旨

近年、森林の生物多様性維持や環境保全などの多機能に注目が集まり、一斉単純林から混交林への誘導が徐々に行われ始めた。また、都市空間の環境劣化が深刻化し、樹林地や街路樹などの環境改善効果を期待した緑化が行われている。樹木など緑化植物のガス交換機能が緑地周辺部の気温低減に働くことは広く認識されており、それは葉の気孔の開閉を通して行われる生理活動に基礎をおく。しかしながら、再植林や緑化を行う際に、それらの生理機能の樹種間差を考慮した造林や施工例は限られている。また、生育環境の影響を端的に反映する樹木個葉の生理・形態的な特性は、広葉樹林造成用樹木や緑化樹の選定基準になり得るが、その情報も十分とは言えないのが現状である。

そこで本研究では、緑化樹を含む北海道産の中高木性の落葉広葉樹を研究対象として、樹木が受ける環境ストレスの中でも、特に乾燥に対する個葉・個体レベルでの順化・適応機能に着目した。特に高木種では、樹高成長と共に増大すると考えられる乾燥ストレスや、それによる形態的な順化・適応機構を代表種について調査した。さらに、順化・適応能力の個葉レベルの指標を探索するために気孔形態、毛状突起(トリコーム)、クチクラワックス等の種間差について対象樹種を広げて調査を行った。さらに、光合成や蒸散に直結する気孔通道性等の生理的機能も調べた。これらの結果から、北海道産緑化樹木の個葉の生理的・形態的特性を解明し、緑化樹選定の際に参考となる基礎情報を得ることを本研究の目的とした。

まず、高木が受ける乾燥ストレスとその適応力について評価した。近年、樹高成長により樹冠部へ水を運ぶ距離が長くなることで水分通道抵抗が増大し、そのため葉への水分供給量が減少することで、結果として気孔が閉鎖し光合成生産量の減少が起り、樹高成長が抑制される水力学的制限(hydraulic limitation)の存在が指摘されている。これを検証するために、北海道大学苫小牧研究林の樹高の発達した冷温帯林分(樹高約 20m)に設けられた樹冠観測用クレーンを利用して調査研究を行った。また、比較のために、樹高成長が著しく、降水量は十分にあり気温が高く日射も強いマレーシア・サラワク州の熱帯降雨林(樹高約 50m)でも調査を実施した。これらの異なる帯域で、同一樹冠内の着生高が異なる葉の水分状態を調べ、高さによって生じる水ポテンシャル低下に伴う樹木個葉の乾燥ストレスの評価を行った。加えて、着生高に対する葉のストレス順化能力について、個葉の形態的・生理的特性の検討を行った。

その結果、形態的な特徴からは、樹冠上部の葉は下部と比べて厚く水分保持に有利であることが解った。それに関わらず、樹冠上部のシュート(葉+枝)では下部よりも水ポテンシャルの低い

傾向が見られた。ガス交換機能の測定により、日中、樹冠上部の葉は下部の葉よりも気孔を閉じ気味にしており、同一の光環境の場合には樹冠下部が光合成生産により寄与することが明らかになった。熱帯樹木では、冷温帯樹木と同様に樹冠の上部では下部よりも水ポテンシャルが低い傾向が見られたが、下部よりも気孔を閉じ気味にして水分消費を抑えながら光合成作用を行うなど、水分条件が不利なことに対する調節能力を発達させることによって、樹冠上部では水利用効率の上昇が見られた。これらの結果から、樹高と生育環境の違いが樹木の水利用方法に大きな影響を与えることが明らかになった。

上述のような気孔による水分消費を制限する能力は、気孔の形態や毛状突起(トリコーム)の有無など、気孔とその周辺の形態的特性によって制御される可能性のあることが予想された。そこで、同一環境下に生育する北海道産の主要落葉広葉樹 31 種の個葉について、葉の成熟完了期において葉の表面構造を解析し、これらの樹種における気孔の形態的特性の違いを明らかにした。さらに、このような形態の違いが個葉の水分生理にどのような影響を及ぼすのかを調査した。その結果、陽樹冠に位置し光環境条件が同じである個葉でも、気孔の形態と密度は樹種によって様々な特徴があり、水分生理特性と乾燥耐性に関連した樹種固有の特性が明らかになった。気孔の形態は形状・気孔周辺の形態などから 5 タイプに類型化されたが、特に隆起型と毛状突起(トリコーム)型には特徴的な水分生理特性が見られた。すなわち隆起型の気孔を持つ種では、ガス交換速度が高く、根系から葉への水分通道機能も高い傾向が認められた。毛状突起型では、トリコームを発達させ気孔の周辺部分に水分を保持しやすくすることによって水分通道機能の低さを補う生理・形態的特徴を備えていた。

葉の表面形態と水利用能力についてより詳しく解析するため、トリコームに加えて、葉表面の保護と水分保持に関わるクチクラワックス層について解析を行った。さらに、それら葉の表面構造と水分生理特性との関連について考察した。毛状突起型では、トリコームの有無と水利用効率には顕著な関連性は見られなかった。さらに、隆起型ではクチクラ蒸散速度とエピクチクラワックス量の間には負の相関関係が見られたが、毛状突起型では、それらの間には関連性は見られなかった。これにより、エピクチクラワックスには樹種固有の水分保持能力の有ることが示唆された。一方、トリコームの長さや密度には、樹種による違いが見られ、加えて、トリコームを持つ種では比葉面積(SLA: Specific Leaf Area)が大きい(葉に水分を保持しにくい)傾向が見られた。これらの結果から、樹種間差はあるが、トリコームを持つ種は、葉自体の水分保持能力が低く、トリコームを持つことで水の消費を抑える働きが存在することが推察された。

これまで述べた結果からは、成木の個葉レベルでも乾燥ストレスに対し生理的・形態的適応を示すことが明らかになった。さらに、樹種間差はあるものの、葉の表面形態と水分保持を中心とする水分生理特性との間には明瞭な関連性が見られた。これらの結果と既知の北海道産主要落葉広葉樹の生育地特性および環境耐性などを比較した結果、葉の表面構造・形態と生育特性の間には適応的な関連性が見られた。例えば、トリコームを持つ樹種では土壌湿度の高い場所を主な生育地とする樹種が多かった。この傾向は、水分通道機能が比較的 low、土壌の水分環境が良好に保たれないと生育が困難である、というこれらの樹種の特徴との対応関係が反映されていた。

本研究で得られたこれらのデータは、個葉から樹木の環境適応能力、特に乾燥ストレスに対する樹種固有の順化能力を知る指針として活用できる可能性が示唆された。今後は、ここで得た結果を基礎に、生育環境が変化した時の樹木の反応、例えば、個葉の表面形態の構造的変化、特にトリコーム密度の増加やクチクラワックス量の増加などの変化の幅(可塑性)に関する情報をさらに蓄積し、緑地造成用樹種選定と導入方法の基礎を充実することが重要と考えられる。

## 学位論文審査の要旨

主査	教授	小池孝良
副査	教授	高橋邦秀
副査	教授	笹賀一郎
副査	教授	日浦勉
副査	助教授	平野高司

学位論文題名

### 広葉樹の水分生理と個葉の表面構造に関する 生理生態学的研究

本研究は総ページ 93 ページの和文論文で 5 章から構成され、図は 15 枚、表は 10 枚、引用文献の数は 106 である。ほかに参考論文が 11 編添えられている。

本研究では、北海道産の落葉広葉樹を主な研究対象として、乾燥ストレスに対する個葉・個体レベルでの順化・適応機能に着目した研究を行った。特に高木種では、樹高成長と共に増大すると考えられる乾燥ストレスや、それによる形態的な順化・適応機構を代表種について調査した。さらに、順化・適応能力の個葉レベルの指標を探索するために気孔形態、毛状突起(トリコーム)、クチクラワックス等の種間差について主要広葉樹 30 種について調査を行った。加えて、気孔通道性等の生理的機能も調べた。これらの結果から、北海道産樹木の個葉の生理的・形態的特性についての基礎情報を得ることを目的とした。

近年、樹高成長により葉への水分供給量が減少して気孔が閉じ、光合成生産量の減少が起こる(水力学的制限仮説)ことが指摘されている。これを検証するため、北海道の冷温帯林分(樹高約 20m)と、比較のためにマレーシアの熱帯降雨林(樹高約 50m)で調査を実施した。これらの異なる帯域で、同一樹冠内の着生高が異なる葉の水分状態を調べ、高さによって生じる水ポテンシャル低下に伴う樹木個葉の乾燥ストレスとストレス順化能力の評価を行った。

その結果、樹冠上部の葉は下部と比べて厚く水分保持に有利であったが、樹冠上部のシュート(葉+枝)では、下部よりも水ポテンシャルが低く気孔も閉じ気味で光合成速度も低かった。熱帯樹木では、冷温帯樹木と同様に樹冠の上部では下部よりも水ポテンシャルが低かったが、下部よりも気孔を閉じ気味にして水分消費を抑えながらも高い光合成速度を保っていた。これらの結果から、樹

高と生育環境の違いが樹木の水利用方法に大きな影響を与えることが明らかになった。

上述のような気孔による水分消費を制限する能力を葉の表面形態から評価するため、同一環境下に生育する北海道産の主要落葉広葉樹の70%を網羅した30種の個葉について、葉の表面構造を解析し、気孔形態の違いを明らかにした。さらに、形態の違いが個葉の水分生理にどのような影響を及ぼすのかを調査した。その結果、気孔の形態と密度は樹種によって様々な特徴があり、樹種固有の水分生理特性と乾燥耐性に関連した特性が明らかになった。気孔の形態は形状・気孔周辺の形態などから5タイプに類型化されたが、特に隆起型と毛状突起（トリコーム）型には、特徴的な水分生理特性が見られた。

さらに、葉表面の保護と水分保持に関わるエピクチクラワックス層と、葉の表面構造について、それらと水分生理特性とを関連させた調査を行った。毛状突起型では、トリコームの有無と水利用効率には顕著な関連性は見られなかった。さらに、隆起型ではクチクラ蒸散速度とエピクチクラワックス量の間には負の相関関係が見られたが、毛状突起型では、それらの間には関連性は見られなかった。一方、トリコームの長さや密度には、樹種による違いが見られ、加えて、トリコームを持つ種では葉に水分を保持しにくい傾向が見られた。これらの結果から、樹種間差はあるが、トリコームを持つ種は、葉自体の水分保持能力が低く、トリコームを持つことで水の消費を抑える働きが存在することが推察された。

以上、成木の個葉レベルにも乾燥ストレスに対し生理的・形態的適応が認められることが明らかになった。さらに、樹種間差はあるものの、葉の表面形態と水分保持を中心とする水分生理特性との間には明瞭な関連性が見られた。これらの結果と既知の北海道産主要落葉広葉樹の生育地特性および環境耐性などを比較した結果、トリコームを持つ樹種では土壌湿度の高い場所を主な生育地とする樹種が多かった。この傾向は、水分通道機能が比較的低く、土壌の水分環境が良好に保たれないと生育が困難である、というこれらの樹種の特徴との対応関係が反映されていた。

本研究で得られたこれらのデータは、主要落葉広葉樹の個葉を指標とした乾燥ストレスへの樹種固有の順化能力の指針となる可能性が示された。これらは樹林地造成や針広混交林を誘導するために必要な技術的指標として期待される。得られた成果は学術的に貴重なものであり、実用的な基礎資料としても高く評価される。よって審査員一同は、北橋善範が博士（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。