チョウセンゴヨウの更新初期過程に関する 生理生態学的研究

学位論文内容の要旨

チョウセンゴヨウ(朝鮮五葉松; *Pinus koraiensis*)は、大韓民国だけではなくシベリア東部、中国東北部に広く分布し、日本では亜高山や北日本を中心に点在する。この樹種のタネは食用として、材は幅広く利用され、近年では緑化樹としても期待されている有用樹である。本種はマツ属の中では比較的耐陰性が高く成長は遅いとされる。最近の台風によって大きな被害が大韓民国や北日本に生じたが、台風や伐採等による上層木の攪乱は林床の光環境を好転させ、森林の天然更新を促進する要因としても位置付けられる。また、稚樹が受ける光環境の変化としては、上層木の攪乱に伴う突発的变化に加え、上層木の開葉から落葉に伴う季節変化も考慮に入れなければならない。このような光環境の変化に対する応答能は、主として光合成器官への窒素分配特性に依存するが、北東アジアで深刻化する窒素沈着によって光環境に対する光合成機能が変化し、前生稚樹の更新過程が影響を受けることが懸念される。そこで、台風による光環境変化に加えて、林冠木の葉の開葉から落葉の動態に起因する季節ギャップに伴う光環境変化に対して、常緑性のチョウセンゴヨウ前生稚樹の成長と光合成特性を調査した。さらに、異なる光環境で生育した稚樹の光合成機能に与える窒素沈着の影響を実験的に調べることで、この樹種の環境応答能力を個葉光合成機能と窒素利用特性に注目して解明し、森林再生に関する基礎資料を得ることを目的とした。

第二章では、大韓民国北東部に位置する江原大学校・演習林にて、モンゴリナラ(*Quercus mongolica*)林下(相対光量 I/I_0 = 約 20%) に生育する更新稚樹と、台風後に生じたチョウセンゴヨウ人工林内における大面積の林冠ギャップ (I/I_0 = 約 85%)、さらに、モンゴリナラ林縁 (I/I_0 = 約 40%) という異なる光環境に生育するチョウセンゴヨウ稚樹の成長を追跡した。ほぼ全天条件に曝されるギャップに生育する稚樹の伸長成長量は小さく肥大成長量が大きかった。被陰条件下の林内と林縁の稚樹では、この反対であった。光飽和の光合成速度(P_{sat})はギャップ個体でやや高かったが、林縁と林内個体では同じ傾向を示した。葉の生理機能を評価するために葉内 CO_2 濃度と光合成速度(A/C_i)関係を測定した。 A/C_i 関係と針葉の窒素、クロロフィル含量、葉面積当たりの葉乾重(LMA)から推定した針葉中の窒素分配率(炭素固定系=ルビスコ、電子伝達系、集光系、その他貯留等)は、光環境に対して一定の傾向を示し、ギャップ個体の針葉ではルビスコへ、林縁・林内の稚樹では集光系への分配率がやや高かった。水ストレスは成長を制限する水準にまで低下しておらず、成長は光環境の良否に対応していた。

第三章では、北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター苫小牧研究林にて、様々な光

環境に更新したチョウセンゴヨウ稚樹を対象に研究を行った。常緑のトドマツ林床は年中暗いので、更新した実生や稚樹の成長は林冠ギャップ形成に依存する。しかし、落葉広葉樹林では光環境の好転は林冠ギャップ形成だけでなく、更新稚樹の開葉と林冠木の展葉タイミングのズレ（季節ギャップ）によっても生じる。そこで、季節ギャップがチョウセンゴヨウ更新稚樹の光合成機能と成長に及ぼす影響を調べた。このため、着葉期間の長いミズナラと開葉が遅く落葉の早いハリギリ・ホオノキ・ヤチダモ（以下、ハリギリ等）樹冠下に更新した稚樹の針葉の光合成機能の季節変化を追跡した。チョウセンゴヨウ稚樹の $Psat$ はミズナラ林下個体の方がハリギリ樹冠等下よりやや低かった。針葉中のクロロフィル/窒素比（Chl/N）がハリギリ等下の個体では小さく、上層樹冠閉鎖時では閉鎖前と比較すると Chl/N は高くなり、集光系へ分配される窒素は、光環境の変化に対応した分配率を示した。光合成機能と直結した針葉の LMA は、ギャップ>ハリギリ等>ミズナラ $\geq$ トドマツの順であった。しかし、ミズナラ樹冠と比べ窒素分配率に対する季節ギャップとの影響は明瞭ではなかった。

一般に、森林では窒素は不足しがちな養分であると考えられてきたが、窒素飽和の影響も懸念される状況が北東アジアでも指摘された。特に、偏西風によって輸送される窒素酸化物は、森林生態系に過剰の窒素供給をもたらす。異なる光環境下に生育するチョウセンゴヨウ稚樹は、季節的に変化する光環境よりは常時おかれる光環境下に対する順化を行っていた。そこで、第四章では、深刻化する窒素沈着と光環境がチョウセンゴヨウ稚樹の成長と光合成機能に与える影響について被陰試験を行った。全天、20%、5%透過の光環境に生育させたチョウセンゴヨウ3年生稚樹の $Psat$ に及ぼす窒素付加（ $3.5 \text{ kgN ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ）の影響を調べた。被陰下では全天条件での値と比較すると、 $Psat$ の最大値は約 50%、窒素付加処理区では約 70%低下していた。カルボキシレーション（炭素固定）効率は被陰されると低下したが窒素付加の影響は無かった。窒素付加により被陰条件では集光系への窒素分配が増加したが、ルビスコへの分配には大きな変化がなかった。付加した窒素は、貯留等を含む「その他」へ分配されていた。針葉乾重当たりの窒素量には光・窒素処理間差は無かったが、面積当たりの窒素量は全天条件下で多く、高い光合成速度に対応した。さらに、葉面積当たりの細胞表面積には大きな違いは無く、LMA が窒素付加によりやや低下していたことから、針葉内部の空隙量が多くなることによって、 CO_2 が葉緑体近くまで運ばれることが全天条件下で窒素付加した個体で $Psat$ が高くなる一因であると推察した。

第五章では、前章までに明らかになったチョウセンゴヨウの光合成機能に関連した窒素利用特性の特徴を他樹種と比較し総括した。次いで、光合成器官である針葉の配列とその構造が複雑な針葉樹の光合成特性の評価を行う場合の問題点を論じた。最後に、チョウセンゴヨウ稚樹・幼樹の光と窒素特性を基礎に、更新した稚樹の成長を促し成林へ導く方法を議論した。針葉中の窒素分配率では、落葉針葉樹カラマツや落葉広葉樹の稚樹と比較すると、貯留等「その他」への分配割合が多い特徴があった。「その他」の部分に窒素を蓄えることがチョウセンゴヨウに特徴的であり、環境の変動に対して窒素を速やかに分配し、利用できるように貯留する常緑葉の役割を示していると推察した。

落葉広葉樹林下に更新した稚樹は、側方光が利用できる稚樹サイズから幼樹段階に達して、光環境が一挙に悪化する上層樹冠下に入り込む前に、上層木を伐採する等の手入れが必要であることを指摘した。また、窒素付加に対する応答は比較的小さく、大気中 CO_2 濃度の増加に対

する応答は、大韓民国の主要造林樹種の中ではチョウセンゴヨウが最も小さかった。本樹種は比較的耐陰性があるとされており、少なくとも短期間の高CO₂と窒素沈着への順化があつて耐陰性の向上効果が僅かに期待できるものの、稚樹更新の育成には生育環境の相対光量は20%以上を与える森林管理が必要だと考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 小 池 孝 良
副 査 教 授 大 崎 満
副 査 教 授 平 野 高 司
副 査 教 授 矢 島 崇
副 査 教 授 日 浦 勉

学 位 論 文 題 名

チョウセンゴヨウの更新初期過程に関する 生理生態学的研究

本研究は、総ページ数 143 の和文論文で 5 章から構成され、図は 67 枚、表は 4 枚、引用文献の数は 179 である。他に参考論文 5 編が添えられている。

チョウセンゴヨウ(朝鮮五葉松 *Pinus koraiensis*)は、東アジア東北部を中心に分布する。本種のタネは食用、材は用材として利用され、緑化樹にも利用される常緑樹である。マツ属の中では比較的耐陰性が高く成長は遅い。台風や伐採等による攪乱は林床の光環境を好転させ、森林の天然更新を促進する要因である。また、稚樹が受ける光環境の変化には、上層木の攪乱に伴う突発的变化に加え、上層木の開葉から落葉に伴う季節変化も重要である。このような光環境に対する応答は、光合成器官への窒素分配能力に主に依存するが、深刻化する窒素沈着が光合成機能へ作用し、更新稚樹へ影響すると考えられる。そこでチョウセンゴヨウ更新樹の成長と光合成特性を調査し、森林再生に資する基礎資料を得ることを目的とした。

第二章では韓国北東部の江原大学校演習林のモンゴリナラ林内(相対光量 I/I_0 =約 20%)、台風後に生じた林冠ギャップ(I/I_0 =約 85%)、さらに、林縁(I/I_0 =約 40%)に生育するチョウセンゴヨウ更新樹の成長を追跡した。ギャップに生育する稚樹の伸長成長量は少なく肥大成長量が大きかった。林内と林縁の稚樹ではこの反対であった。光飽和の光合成速度(P_{sat})はギャップ個体でやや高かったが、林縁と林内個体では同様であった。葉の生理機能は葉内 CO_2 濃度と光合成速度(A/C_i)関係から推定した。ルビスコ量の実測値と推定値の間には 1:1 の極めて高い相関があった。 A/C_i 関係と針葉の窒素、クロロフィル含量、葉面積当たりの葉乾重から推定した窒素分配率(炭素固定系=ルビスコ、電子伝達系、集光系、その他貯留等)は、光環境に対してギャップ個体の針葉ではルビスコへ、林縁・林内の稚樹では集光系への分配率が高かった。水ストレスは成長を制限

する水準にまで低下せず、成長は主に光環境の良否に対応していた。

第三章では北海道大学苫小牧研究林にて季節ギャップ（林冠木の展葉・落葉時期のズレ）の更新稚樹への影響を調査した。このため着葉期間の異なる林分に試験地を設けた。P_{sat} はミズナラ林下の方がハリギリ樹冠等下より低かった。針葉中のクロロフィル/窒素比(Chl/N)はハリギリ等下では小さく、上層樹冠閉鎖時では閉鎖前と比較するとChl/Nは高くなり、集光系へ分配される窒素は光環境の変化に対応した分配率を示した。光合成機能と直結した針葉のLMAは、ギャップ>ハリギリ等>ミズナラ≧トドマツの順であった。しかし、ミズナラ樹冠と比べて窒素分配率に対する季節ギャップとの影響は明瞭ではなかった。

第四章では窒素沈着と光環境がチョウセンゴヨウ稚樹の成長と光合成機能に与える影響を調べるため被陰試験を行った。全天、20%、5%透過の光環境に生育させた3年生稚樹のP_{sat}に及ぼす窒素付加(3.5 kgN ha⁻¹yr⁻¹)の影響を調べた。被陰下では全天条件での値と比較すると、P_{sat}の最大値は約50%、窒素付加区では約70%低下した。カルボキシレーション(炭素固定)効率は被陰されると低下したが、窒素付加の影響は無かった。窒素付加により被陰条件では集光系と貯留への窒素分配率が増加したが、ルビスコへの分配には変化がなかった。さらに、葉面積当たりの細胞表面積には大きな違いは無く、LMAが窒素付加によりやや低下していた。そこで、針葉内部の空隙量が多くなることによって、CO₂が葉緑体近くまで運ばれることが、全天条件下で窒素付加した個体でP_{sat}が高くなる一因であると推察した。

第五章ではチョウセンゴヨウの光合成機能に関連した窒素利用特性を他樹種と比較して常緑針葉の役割を考察し、針葉の構造が複雑な五葉マツの光合成特性の評価を行う場合の気孔配列の重要性を論じた。最後に、稚幼樹の光と窒素利用特性を基礎に、更新稚樹の成長を促し、成林へ導く方法を議論した。針葉中の窒素分配率では、落葉針葉樹カラマツや落葉広葉樹の稚樹と比較すると、集光系や「その他」への分配割合が多かった。これは環境変動に対して、貯留した窒素を再分配できる常緑葉の特性と推察した。落葉広葉樹林下に更新した稚樹は、針葉の特性から側方光を効率よく利用するが幼樹段階に達して光環境が悪い上層樹冠下に達する前に、上層木を伐採する等の手入れが必要である。また、本種は比較的耐陰性はあるが、稚樹の育成には生育環境の相対光量は20%以上を与える森林管理が必要だと考えられる。

以上、得られた成果は学術的に貴重なものであり、チョウセンゴヨウの更新技術高度化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、池 東焄が博士(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。