

学位論文題名

Diversity in leaf traits and architecture
among understorey plants co-occurring
in a tropical montane forest, West Java, Indonesia

(西ジャワの熱帯山地林に共存する下層植物の個葉特性と
分枝形態の多様性)

学位論文内容の要旨

低緯度域にみられる熱帯山地林は、一年を通して恒温多湿で、多くの植物種が同所的に生育している。そこではまた、植物の生活形も多様であり、これらの生活形は形態的特性やその生活の方法を反映していると考えられる。本研究ではこの形態学的な多様性に着目し、熱帯山地林の閉鎖林冠下で生育している植物群集を対象として、(1) 多様な生活形に属する植物の葉寿命と個葉特性の多種間比較、および(2) 木本稚樹の個葉特性と分枝様式との関係、の二点に着目して研究を行った。調査はインドネシア 西ジャワ州のグヌン・ハリムン・サラック国立公園の山地林(標高 1,100 m)で行った。

まず、様々な生活形に属する植物の葉寿命と個葉特性との比較を行ない、葉寿命がどのような要因によって決定されているのか、そして、閉鎖林冠下において葉寿命がどのように分布しているのかについて検討した。様々な生活形(木本稚樹、草本、シダ、ツル植物)に属する高さ 1.5 m までの植物 101 種を調査対象とし、2002 年から 2005 年にかけて、毎月個葉フェノロジーの調査を行った。さらに、同種個体から個葉を採取し、個葉面積、LMA (leaf mass per area, g m^{-2})、窒素含量、防御物質(総フェノール量、縮合型タンニン量)、葉の硬さを測定した。葉寿命と個葉特性との関係を生存時間解析によって算出し、これをもとに推定葉寿命を求めた。

個葉の生存解析の結果、様々な葉の性質の中で、LMA は葉の生存に最も強い正の効果を持っていた。推定葉寿命については、木本稚樹と草本との間に違いは見られなかった。ついでシダ、ツル植物が長い葉寿命を示した。それぞれの種の推定葉寿命は 10–50 ヶ月に収まっており、極端に寿命の短いものや長いものは存在しなかった。葉寿命と個葉特性との関係を比較したところ、同じ寿命の場合、木本稚樹では LMA が高く、ツル植物では LMA が低かった。このことから、異なる生活形間では葉の質と葉寿命との関係性が異なっていることが示唆された。このような違いは、樹木がモジュール構造を持ち、様々なアロメトリーを変化させることができるというという、他の生活形との構造上の違いに起因していると推察した。

熱帯には、単軸のものから分枝の多いものまで、様々な分枝様式を持った樹木が存在

する。樹木にとって、個葉を効果的に配置することは、限られた資源を利用して効率の良い光合成を実現するために重要であるので、個葉面積は樹木のアロメトリーを反映していると考えられている。そこで、分枝様式の異なる19種の木本の稚樹を用いて、個葉面積と樹木のアロメトリー（一次枝数 vs. 樹高、樹高 vs. 直径、個葉数 vs. 直径）との関係について、階層ベイズモデルを用いて解析した。調査は、2004年と2005年の2～3月に行ない、成長にともなうアロメトリーの変化を見るために、様々な大きさの稚樹（10～400 cm）についてサンプリングを行った。19種のうち5種は低木に属しており、あとの14種は高木の稚樹であった。

19種の個葉面積は 16.4 cm^2 ～ 109 cm^2 と大きな幅を示した。最も個葉面積の小さな種は *Garcinia rostrata*, 大きな種は *Macaranga tanarius* であった。個葉面積は一次枝数、葉数、樹高と強い負の相関関係を示した。これにより、個葉面積の小さい種では、一次枝数が多く、葉数が多く、樹高が高いことが示された。個葉面積の大きな種では逆の傾向がみられた。調査対象種のうち5種は低木であったが、個葉面積や樹木のアロメトリーには、成木サイズによる違いは見られなかった。個葉面積とアロメトリーの関係は、樹木個体が小さな時（直径 = 0.5 cm）とある程度成長した後（直径 = 2.5 cm）とでほとんど変化しなかった。しかし、一次枝に対して二次枝の数が多い種では、成長にともなって高さ成長への投資が制限されており、同じ直径でも他の種と比べると低い樹高を持つことが分かった。個体全体の葉面積を比較すると、個葉面積の小さい種は大きい種よりも直径あたりの総葉面積が大きいことが示唆された。しかしながら、葉の厚さは個葉面積とは独立しており、個葉面積の大きい種が大きなLMAを持っているわけではなかった。このことから、総葉面積だけではなく総葉重においても、個葉面積の小さい種の方が大きな値を持つことが示された。

これらの研究から、熱帯山地林の林床で共存している植物は同じような葉寿命と個葉特性を持っているが、木本稚樹については、他の生活形よりも同じLMAに対するは寿命が短いことが示された。また、樹木においては、個葉面積とアロメトリーとが密接な関係を持っており、成長によってその関係性が変化することが明らかになった。このような、環境に適応した収斂と放散との組み合わせによって、熱帯山地林の閉鎖林冠下の環境で、多様な生活形の植物の共存が可能となっていると考察した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 甲 山 隆 司

副 査 教 授 高 田 壮 則

副 査 准教授 工 藤 岳

副 査 助 教 久 保 拓 弥

学 位 論 文 題 名

Diversity in leaf traits and architecture among understorey plants co-occurring in a tropical montane forest, West Java, Indonesia

(西ジャワの熱帯山地林に共存する下層植物の個葉特性と
分枝形態の多様性)

低緯度域にみられる熱帯山地林は、一年を通して恒温多湿で、多くの植物種が同所的に生育している。そこではまた、植物の生活形も多様であり、これらの生活形は形態的特性やその生活の方法を反映していると考えられる。申請者は、この形態学的な多様性に着目し、熱帯山地林の閉鎖林冠下に生育する植物群集を対象として、(1) 多様な生活形に属する植物の葉寿命と個葉特性の多種間比較、および(2) 木本稚樹の個葉特性と分枝様式との関係、の二点について研究を行なった。調査対象はインドネシア西ジャワ州のグヌン・ハリムン・サラック国立公園の山地林(標高 1,100 m)である。

第一の課題では、様々な生活形に属する植物の葉寿命と個葉特性を比較解析し、葉寿命がどのような要因によって決定されているのか、そして、閉鎖林冠下において葉寿命がどのように分布しているのかを検討した。様々な生活形(木本稚樹、草本、シダ、つる植物)に属する高さ 1.5 m までの植物 101 種を調査対象とし、展葉フェノロジーの調査(30 ヶ月)を行なった。さらに、同種個体から個葉を採取し、個葉面積、LMA(葉の面積当り重量)、窒素含量、防御物質(総フェノール量、縮合型タンニン量)、葉の硬さを測定した。葉寿命と個葉特性との関係を生存時間解析によって算出し、これをもとに推定葉寿命を求めた。個葉の生存解析の結果、様々な葉の性質の中で、LMA が葉の生存に最も強い正の効果を持っていた。木本稚樹と草本との間に推定葉寿命の違いは見られなかった。ついでつる植物、シダ植物が長い葉寿命を示した。それぞれの種の推定葉寿命は 10~50 ヶ月に収まっていた。葉寿命と個葉特性との関係を比較し

たところ、同じ寿命に対して、木本稚樹の LMA は大きく、つる植物の LMA は小さかった。このことから、異なる生活形間では葉の質と葉寿命との関係性が異なっていることが判った。このような違いは、樹木がモジュール構造を持ち、可塑的にアロメトリーを変化させることができるというという、他の生活形との構造上の違いに起因していると推察した。

熱帯には、単軸性のものから分枝頻度の高いものまで、様々な分枝様式を持った樹木が存在する。樹木にとって、個葉の空間配置戦略は、限られた資源を利用して効率の良い光合成を実現するために重要であり、個葉面積は樹木のアロメトリーを反映していると考えられている。そこで、第二課題では、分枝様式の異なる19種の木本の稚樹（樹高 10–400 cm）を用いて、個葉面積と樹木のアロメトリー（一次枝数–樹高、樹高–幹直径、個葉数–幹直径）との関係について、階層ベイズモデルを用いて解析した。19種の個葉面積は $16.4 - 109 \text{ cm}^2$ と大きな変動幅を示した。個葉面積は一次枝数、葉数、樹高と強い負の相関を示した。個葉面積の小さい種では、一次枝が多く、葉数が多く、樹高が高かった。個葉面積や樹木のアロメトリーには、樹種の成熟サイズによる違いは見られなかった。個葉面積とアロメトリーの関係は、樹木個体が小さな時（幹直径 = 0.5 cm）と、ある程度成長した後（幹直径 = 2.5 cm）とでほとんど変化していなかった。しかし、一次枝に対して二次枝の数が多き種では、成長にともなって高さ成長への投資が制限される傾向があり、同じ幹直径では他の種と比べて樹高が低かった。個体全体の葉面積を比較すると、個葉面積の小さい種は大きい種よりも幹直径あたりの総葉面積が大きかった。葉の厚さは個葉面積とは独立しており、個葉面積の大きい種が大きな LMA を持っているわけではなかった。したがって、総葉面積だけではなく総葉重においても、個葉面積の小さい種の方が大きな値を示していた。

以上の結果から、LMA は葉寿命との強い相関が認められるが、LMA と個葉面積の相関は低く、個葉面積は樹冠形成や葉数と密接な関係にあることが判明した。植物の葉に着目することによって、主要な光合成器官としての個葉の機能と、その器官をどのように配置し、利用するかという樹木の戦略の双方を、総合的に論じた点において、本研究は独創性が高い。熱帯山地林に共存する多種の植物について、生態学的機能の類似性と相違性を明確に示したことも評価に値する。本研究の成果は、いまだ未解明である熱帯山地林の情報を補完した点においても意義があり、熱帯林における多種共存機構の解明に資するものである。

審査委員一同は、以上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、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。