

学位論文題名

# Reproductive traits and allocation of resources for reproduction in perennial plants during mass flowering

(多年生植物の大量開花時における繁殖特性と繁殖器官への資源分配)

## 学位論文内容の要旨

多年生植物の繁殖様式の特徴の一つとして、開花と結実の豊凶が個体群で同調して起こる、マस्टィングと呼ばれる現象がある。マस्टィングが起こる至近的要因としては、気象等の外的要因および個体内資源量等の内的要因が考えられている。気象要因に関しては、花芽分化を引き起こす外的刺激としての役割に加え、個体内資源量に影響を与える重要な因子として注目される。個体内資源量に関しては、個体の獲得した資源量に応じて種子生産が行われるため豊凶のリズムが生じるとする資源適合説、および大量の種子生産に備えて資源を蓄積しておく期間が必要なため豊凶が生じるとする資源蓄積説が挙げられる。豊作年には大量の種子生産を行うことが適応的であるならば、大量の資源消費を伴うことが予想されるため、成長との競合や繁殖後の生存率の低下を引き起こす可能性が考えられる。そのため、固着性である植物が個体の適応度を最大にするためには、有限な資源である栄養分を花や果実等の繁殖器官の生産および成熟に対し、効率よく分配する機構を種の繁殖様式に応じて発達させているものと考えられる。本研究では、開花・結実の豊凶がさほど明瞭でなく、比較的コンスタントに繁殖を行うスギ、開花・結実の豊凶が明瞭で、数年に一度大量に繁殖するハクウンボク、開花・結実の豊凶がきわめて明瞭で、生涯で一度のみ繁殖すると考えられているササ類を用いて、多年生植物の生活史を特徴づける要因としての繁殖に伴う資源消費特性について研究を行った。

比較的コンスタントに繁殖を行うスギの場合、資源適合的メカニズムによって大量開花が起こっていることが考えられる。そこで、雄花量に影響を及ぼす環境因子について解析を行った。また、苗木を用いて実験的に光合成同化産物量を操作し、得られた解析結果を検証する実験を行った。その結果、雄花着生数の増加には、前年の雄花着生数の減少、前年6・7・8月の日平均気温・積算降水量・積算日照時間、個体サイズが影響を及ぼすことが明らかとなった。また、個体のバイオマスあたりの雄花量は、被陰処理および根に蓄積された非構造体炭水化物量に影響されることが明らかとなった。これらのことから、雄花生産量に影響を与える要因として気象要因だけではなく、個体内の炭素資源が重要であることが示唆された。またスギの場合、雄花量が気象条件に影響され、資源適合的に繁殖を行っている可能性が示唆されるが、根の貯蔵資源量にも影響されるため、完全に資源適合的に大量開花が起こるのではないことが考えられた。

開花・結実の豊凶が明瞭で、数年に一度大量に繁殖するハクウンボクの場合、個体内に貯蔵されている資源に依存して大量開花が起こっていることが考えられる。繁殖器官の生産およびそれらの成熟に必要な炭素資源のソースには、貯蔵養分と当年の光合成により生産された同化物の両方が考えられる。樹木は肥大成長を行うことにより二次木部が逐次生産および

蓄積され、辺材部の柔細胞は養分貯蔵機能を保持するため、貯蔵養分の寄与が特に重要であると考えられる。そこで、豊作年および凶作年における貯蔵デンプン量の比較を、主幹とシュートの各部位ごとに貯蔵デンプン量を継続して測定することで行った。また繁殖シュートと非繁殖シュートの貯蔵デンプン量と葉の光合成速度を比較して繁殖器官への資源分配における各シュートの特性も調べた。さらに、当年葉によって同化された光合成産物の果実への転流経路について $^{13}\text{C}$ によるトレーサ実験によって追跡し、繁殖シュートおよび非繁殖シュートにおける繁殖器官に対する資源分配の特性を調べた。その結果、幹および非繁殖シュート内の貯蔵デンプンはほとんど消費されなかったのに対し、繁殖シュート内の貯蔵デンプンの多くは消費された。また、ほとんど全ての繁殖シュートが種子生産後には枯死した。単位質量当たりの光合成速度は開花途中と結実途中において繁殖シュートの葉が高い値を示したが、個葉面積、LMA、窒素含量は、それぞれ繁殖シュートの葉が非繁殖シュートの葉よりも低い値を示した。シュートあたりの葉数には差は認められなかった。また、繁殖シュート内の葉で同化された $^{13}\text{C}$ はほとんど全て果実へ転流し、さらに、非繁殖シュート内の葉で同化された $^{13}\text{C}$ も大部分が隣接する繁殖シュートの果実へ転流することが明らかになった。これらのことから、ハクウンボクの大量開花は貯蔵資源に依存していることが示唆された。また、繁殖シュートは繁殖器官に対する資源分配において独立して機能しているのではなく、非繁殖シュートからの炭素資源の補充も行われる可能性が考えられた。

開花・結実の豊凶がきわめて明瞭で、生涯で一度のみ繁殖すると考えられているササ類の場合、個体内の資源状態には依存せず、強い外的シグナルに依存して大量開花が起こっていることが考えられる。一方、ササ類はクローン構造の把握が困難であるため、開花個体群のクローン構造を把握し、一回繁殖性について検証されることはなかった。しかしササ類の特異的な繁殖特性を考察するにはまず一回繁殖性の検証が不可欠である。そこで、ササ個体群のクローン構造と4年間の開花パターンから、繁殖特性について考察した。その結果、開花ラメットは全て同一クローンであり、面積は3ha以上に及んだ。しかし、同一クローン内の稈は全て開花せず、大別すると、全ての稈が開花していない部分、開花稈と非開花稈が混在している部分、ほとんど全ての稈が開花している部分が同一クローン内に同時に存在した。ほとんど全ての稈が開花した部分のうち、開花後に全ての地上部が枯死した部分もあったが、翌年以降も生残する稈がある部分もあった。一斉開花後に地上部が枯死した部分の地下茎からは、翌年以降に新しい稈や花序が再生する現象がみられた。開花する部分は年毎に変化したが、同一クローンでも4年間でまだ一度も開花していない稈を持つ部分も存在した。稈の生理的統合を調べるため、 $^{13}\text{C}$ を用いてトレーサ実験を行った結果、非開花稈から地下茎で繋がった開花稈へ $^{13}\text{C}$ が転流していた。これらのことから、対象としたササ種は一斉に開花はするものの、必ずしも一回繁殖型の生活史を有していないことが分かった。また、大量開花には何らかのシグナルがあると考えられるが、ラメット間の生理的統合が行われているため、個体内資源も何らかの役割を果たしていることが示唆された。

以上のことから、多年生植物はその繁殖特性に応じた資源分配を行っていることが明らかになった。本研究で示した個体内資源の分配様式をさらに詳細に調べることにより、多年生植物のマスティングのメカニズムを解明することができると期待される。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 日 浦 勉

副 査 教 授 甲 山 隆 司

副 査 教 授 船 田 良 (東京農工大学大学院  
共生科学技術学研究院)

副 査 准教授 陶 山 佳 久 (東北大学大学院農学  
研究科)

## 学位論文題名

### Reproductive traits and allocation of resources for reproduction in perennial plants during mass flowering

(多年生植物の大量開花時における繁殖特性と繁殖器官への資源分配)

多年生植物の繁殖様式の特徴の一つとして、開花と結実の豊凶が個体群で同調して起こる、マस्टィングと呼ばれる現象がある。マस्टィングが起こる至近的要因としては、気象等の外的要因および個体内資源量等の内的要因が考えられている。気象要因に関しては、花芽分化を引き起こす外的刺激としての役割に加え、個体内資源量に影響を与える重要な因子として注目される。個体内資源量に関しては、個体の獲得した資源量に応じて種子生産が行われるため豊凶のリズムが生じるとする資源適合説、および大量の種子生産に備えて資源を蓄積しておく期間が必要なため豊凶が生じるとする資源蓄積説が挙げられる。豊作年には大量の種子生産を行うことが適応的であるならば、大量の資源消費を伴うことが予想されるため、成長との競合や繁殖後の生存率の低下を引き起こす可能性が考えられる。そのため、固着性である植物が個体の適応度を最大にするためには、有限な資源である栄養分を花や果実等の繁殖器官の生産および成熟に対し、効率よく分配する機構を種の繁殖様式に応じて発達させているものと考えられる。本研究では、開花・結実の豊凶がさほど明瞭でなく、比較的コンスタントに繁殖を行うスギ、開花・結実の豊凶が明瞭で、数年に一度大量に繁殖するハクウンボク、開花・結実の豊凶がきわめて明瞭で、生涯で一度のみ繁殖すると考えられているササ類を用いて、多年生植物の生活史を特徴づける要因としての繁殖に伴う資源消費特性について研究を行った。

比較的コンスタントに繁殖を行うスギの場合、資源適合的メカニズムによって大量開花が起こっていることが考えられる。そこで、雄花量に影響を及ぼす環境因子について解析を行った。また、苗木を用いて実験的に光合成同化産物量を操作し、得られた解析結果を検証する実験を行った。その結果、雄花着生数の増加には、前年の雄花着生数の減少、前年6・7・8月の日平均気温・積算降水量・積算日照時間、個体サイズが影響を及ぼすことが明らかとなった。また、個体のバイオマスあたりの雄花量は、被陰処理および根に蓄積された非構造体炭水化物量に影響されることが明らかとなった。これらのことから、雄花生産量に影響を与える要因として気象要因だけではなく、個体内の炭素資源が重要であることが示唆された。またスギの場合、雄花量が気象条件

に影響され、資源適合的に繁殖を行っている可能性が示唆されるが、根の貯蔵資源量にも影響されるため、完全に資源適合的に大量開花が起こるのではないことが考えられた。

開花・結実の豊凶が明瞭で、数年に一度大量に繁殖するハクウンボクの場合、個体内に貯蔵されている資源に依存して大量開花が起こっていることが考えられる。繁殖器官の生産およびそれらの成熟に必要な炭素資源のソースには、貯蔵養分と当年の光合成により生産された同化物の両方が考えられる。樹木は肥大成長を行うことにより二次木部が逐次生産および蓄積され、辺材部の柔細胞は養分貯蔵機能を保持するため、貯蔵養分の寄与が特に重要であると考えられる。そこで、豊作年および凶作年における貯蔵デンプン量の比較を、主幹とシュートの各部位ごとに貯蔵デンプン量を継続して測定することで行った。また繁殖シュートと非繁殖シュートの貯蔵デンプン量と葉の光合成速度を比較して繁殖器官への資源分配における各シュートの特性も調べた。さらに、当年葉によって同化された光合成産物の果実への転流経路について $^{13}\text{C}$ によるトレーサ実験によって追跡し、繁殖シュートおよび非繁殖シュートにおける繁殖器官に対する資源分配の特性を調べた。その結果、幹および非繁殖シュート内の貯蔵デンプンはほとんど消費されなかったのに対し、繁殖シュート内の貯蔵デンプンの多くは消費された。また、ほとんど全ての繁殖シュートが種子生産後には枯死した。単位質量当たりの光合成速度は開花途中と結実途中において繁殖シュートの葉が高い値を示したが、個葉面積、LMA、窒素含量は、それぞれ繁殖シュートの葉が非繁殖シュートの葉よりも低い値を示した。シュートあたりの葉数には差は認められなかった。また、繁殖シュート内の葉で同化された $^{13}\text{C}$ はほとんど全て果実へ転流し、さらに、非繁殖シュート内の葉で同化された $^{13}\text{C}$ も大部分が隣接する繁殖シュートの果実へ転流することが明らかになった。これらのことから、ハクウンボクの大量開花は貯蔵資源に依存していることが示唆された。また、繁殖シュートは繁殖器官に対する資源分配において独立して機能しているのではなく、非繁殖シュートからの炭素資源の補充も行われる可能性が考えられた。

開花・結実の豊凶がきわめて明瞭で、生涯で一度のみ繁殖すると考えられているササ類の場合、個体内の資源状態には依存せず、強い外的シグナルに依存して大量開花が起こっていることが考えられる。一方、ササ類はクローン構造の把握が困難であるため、開花個体群のクローン構造を把握し、一回繁殖性について検証されることはなかった。しかしササ類の特異的な繁殖特性を考察するにはまず一回繁殖性の検証が不可欠である。そこで、ササ個体群のクローン構造と4年間の開花パターンから、繁殖特性について考察した。その結果、開花ラメットは全て同一クローンであり、面積は3ha以上に及んだ。しかし、同一クローン内の稈は全て開花せず、大別すると、全ての稈が開花していない部分、開花稈と非開花稈が混在している部分、ほとんど全ての稈が開花している部分が同一クローン内に同時に存在した。ほとんど全ての稈が開花した部分のうち、開花後に全ての地上部が枯死した部分もあったが、翌年以降も生残する稈がある部分もあった。一斉開花後に地上部が枯死した部分の地下茎からは、翌年以降に新しい稈や花序が再生する現象がみられた。開花する部分は年毎に変化したが、同一クローンでも4年間でまだ一度も開花していない稈を持つ部分も存在した。稈の生理的統合を調べるため、 $^{13}\text{C}$ を用いてトレーサ実験を行った結果、非開花稈から地下茎で繋がった開花稈へ $^{13}\text{C}$ が転流していた。これらのことから、対象としたササ種は一斉に開花はするものの、必ずしも一回繁殖型の生活史を有していないことが分かった。また、大量開花には何らかのシグナルがあると考えられるが、ラメット間の生理的統合が行われているため、個体内資源も何らかの役割を果たしていることが示唆された。

以上のことから、多年生植物はその繁殖特性に応じた資源分配を行っていることが明らかになった。本研究で示した個体内資源の分配様式をさらに詳細に調べることにより、多年生植物のマスティングのメカニズムを解明することができると期待される。以上のとおり、申請者は多年生植物の大量開花時における繁殖特性と資源分配についての新知見を得たものであり、大量開花現象の理解に対して生態学的に貢献するところ大なるものがある。

よって、申請者は博士（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。