

## 学位論文題名

Resource utilization patterns of understory herbs  
in cool-temperate deciduous forests

(冷温帯落葉広葉樹林における林床植物の資源利用様式)

## 学位論文内容の要旨

冷温帯落葉広葉樹林内の光環境は季節的に大きく変動する。初夏に林冠木の展葉が始まると林床に届く光は急激に減少する。林床植物群集は光環境の季節性に応じたフェノロジー構造をもっており、次の3つのグループに分類された；1) 林冠閉鎖前に開花する春咲き植物は高い光合成能力と種子生産能力を持つ、2) 林冠閉鎖進行中に開花する初夏咲き植物は低い光合成能力と種子生産能力を持つ、3) 林冠閉鎖後に開花する夏咲き植物は低い光合成能力を持つが、種子生産能力は高い。こうした季節ごとのパターン(フェノロジカルシンドローム)は明らかになったものの、林床植物群集における資源利用と有性繁殖との間にある生理的な関係は不明である。本研究は、各フェノロジーグループに属する林床植物がどのように生産活動、資源分配、そして繁殖を行っているのかを明らかにし、落葉広葉樹林生態系における林冠木が作り出す光環境の季節性と結びつけることで、植物の資源利用特性を群集レベルで理解することを目的とした。

第1章では、春咲き植物エンレイソウ(エンレイソウ科)を用いて、林冠閉鎖のタイミングが当年の種子生産と翌年以降の繁殖活動にどのように影響するかについての研究を行った。林冠閉鎖による光環境の季節性が林床植物へ及ぼす影響は、春咲き植物において最も大きいと予想される。これは春咲き植物の生産活動が、雪解けから林冠閉鎖までの明るい期間の長さ強く影響を受けるからである。季節的に変動する環境で、どのように光合成産物を当年の繁殖や貯蔵に転流しているのかを明らかにするため、エンレイソウの成長様式、光合成速度、種子生産、翌年の地上部と花生産について、自然状態の個体と被陰による操作実験個体を比較した。林冠閉鎖前の明るい時期に、植物は高い光合成能力を持ち、当年の光合成産物は生育シーズン初期に地上部の成長へ分配し、その後根茎に分配・貯蔵した。果実への炭素転流は林冠閉鎖後に起こるが、弱光環境による低い光合成速度のためにその貢献は小さかった。被陰処理は果実への炭素転流を早めたが、当年の種子生産が減少し、翌年の繁殖活動を低下させた。強光環境では貯蔵への炭素分配が種子生産への分配よりも優先されていた。早期の林冠閉鎖により強光環境が短くなると、炭素固定量が低下し、繁殖への資源分配量が減少するため、当年の種子生産が劇的に制限される。本種個体群は実生定着により維持されているため、林冠閉鎖のタイミングが早まることは、個体群維持や動態に影響を及ぼす可能性があることが示唆された。

第2章では、生育期間中に光環境が劇的に変化する初夏咲き植物2種(コンロンソウとユキザサ)を用いて、光環境の時空間的変動が植物の繁殖成功にどのように影響を及ぼすのかについて研究を行った。林床の光環境は林冠閉鎖による季節的な変動だけでなく、森林が持つギャップ動態に応じて空間的にも変動しており、林床草本植物の資源分配戦略に大きな影響を及ぼす。根茎を発達させ

た林床草本植物が多く見られるが、根茎の構造や成長と有性繁殖の間にどのような資源分配に関する関係があるのかは明らかでない。そこで、短命で長い根茎（匍匐型）を持つコンロンソウ（アブラナ科）と長命で短い根茎を持つユキザサ（ユリ科）について、樹冠下とギャップ環境で資源利用特性を比較した。ギャップ環境のコンロンソウは順次展葉を行い高い光合成速度を保つことにより、樹冠下の個体より高い種子生産性を示した。一方で、一斉展葉するユキザサは光環境に関わらず光合成速度が時間とともに減少し、樹冠下、ギャップ環境ともに安定した種子生産性を示した。季節的な光資源の低下は林床草本植物の炭素固定を制限するが、資源分配における光資源の時空間的変異に対する応答は各種の地下部の構造的、機能的な違いにより異なることが明らかになった。

第3章では、夏咲き植物ミミコウモリ（キク科）を用いて、どのように弱光環境を利用し高い種子生産性が保たれるのかについて研究を行った。落葉広葉樹林において夏緑植物は、林冠閉鎖前に地上部を出現させ、晩夏まで成長する。これは、光合成期間の大部分は弱光環境を利用していることを示す。夏咲き植物の資源利用戦略を理解するため、ミミコウモリの生産、成長、炭素分配様式を調査した。単位葉面積あたりの光合成速度は季節的な光資源の低下に伴い減少するが、個体としての炭素固定能力は、葉面積を増加させることにより林冠閉鎖後も活発に行われた。夏の間、集中的に地上部に資源投資することにより、個体あたり多くの葉を蓄積した。2年分の組織からなる塊茎に貯蔵される資源は、生育期間初期の急速な地上部形成に貢献しており、当年成長は開花前に完了していた。花の維持は光合成産物に大きく依存していたのに対し、果実期にはほとんど炭素固定をしていないため、果実生産はその時の光合成産物には依存していなかった。これらの結果は、開花期における炭素固定は、成長や貯蔵に影響を及ぼすことなく有性繁殖に貢献していることを示している。弱光環境に馴化した葉を蓄積し、安定した炭素固定を夏の間行うことにより、高い生産性と種子生産を維持している。

本研究は、冷温帯落葉広葉樹林に生育する草本植物群集には、光環境の季節変動に応答した様々な資源利用特性が存在し、その資源利用形態が繁殖活性にも作用していることを明らかにした。生育シーズン中に獲得する炭素資源は、春咲き植物ではその全てを、初夏咲き植物ではその大部分を林冠閉鎖前の強光環境での光合成産物に依存しているのに対し、夏咲き植物は林冠閉鎖後の弱光環境に依存していた。繁殖のコストは、春咲き植物と初夏咲き・夏咲き植物との間で大きく異なると考えられた。春咲き植物は雪解けから林冠閉鎖までの限られた時間のうちに成長、貯蔵、繁殖の全てを行うので、繁殖への投資を小さくし、成長や貯蔵とのトレードオフを少なくすることにより生涯適応度を高めているのかもしれない。一方で、初夏咲き・夏咲き植物の繁殖投資は生育後期に起こるため、貯蔵や成長への投資は繁殖への投資と拮抗しない。植物はまず十分な葉量を蓄積し、高い生産性を獲得してから繁殖活動に移行することにより、繁殖のコストを小さくしているのかも知れない。林床植物群集には、各種の成長や貯蔵様式を超えたフェノロジカルシンドロームが存在する。春咲き植物と夏咲き植物は強光環境と弱光環境にそれぞれ特化しており、成長と繁殖のバランスを保つことにより高い繁殖活性を維持している。それに対し、初夏咲き植物は林冠閉鎖前の強光環境で地上部成長と花生産を行うが、種子生産は林冠閉鎖下の弱光環境で行う。種子生産は、果実期にギャップが形成された場合に獲得する資源、あるいは、林冠閉鎖前の強光環境に獲得した資源に依存していた。森林のギャップ動態への依存や、資源獲得と利用が時間的に隔離された状態での繁殖活動により、初夏咲き植物の繁殖成功は低く抑えられている。本研究は、林冠木の展葉動態により形成されるフェノロジカルシンドロームは草本植物への強い進化圧として作用しているが、個々の林床草本種で見られる応答は、その生活史戦略に応じて多様であることを明らかにした。

# 学位論文審査の要旨

主査	准教授	工藤	岳
副査	教授	戸田	正憲
副査	教授	甲山	隆司
副査	教授	日浦	勉

学位論文題名

## Resource utilization patterns of understory herbs in cool-temperate deciduous forests

(冷温帯落葉広葉樹林における林床植物の資源利用様式)

冷温帯落葉広葉樹林内では、初夏に林冠木の展葉が始まると林床に届く光が急激に減少する。この光環境の強い季節性は、林床植物の繁殖成功に季節ごとの明瞭なパターンを引き起こす(フェノロジカルシンドローム)。1) 林冠閉鎖前に繁殖活動の大部分を終える「春咲き植物」は、高い光合成能力と種子生産能力を持つ。2) 林冠閉鎖進行中に開花する「初夏咲き植物」は、低い光合成能力と低い種子生産能力を持つ。3) 林冠閉鎖後に開花し生育期間の大部分を暗環境で過ごす「夏咲き植物」は、低い光合成能力を持つが、種子生産能力は高い。しかし、フェノロジカルシンドロームにおいて、資源利用特性と繁殖との間にある生理的な関係は不明である。学位論文では、春咲き植物(エンレイソウ)、初夏咲き植物(コンロンソウ・ユキザサ)、夏咲き植物(ミミコウモリ)における生産、資源分配、そして繁殖パターンについて調査を行い、落葉広葉樹林生態系で林冠木が作り出す光環境の季節性と林床植物の応答を結びつけ、植物の資源利用特性を群集レベルで明らかにする研究を行った。

各フェノロジカルグループの林床植物には、光環境の季節変動に応答した様々な資源利用特性が存在し、その資源利用形態は繁殖活性にも作用していた。春咲き植物は高い光合成速度を維持するが、葉面積が小さい。林冠閉鎖前の強光環境を効率的に利用して炭素固定を行っていた。地下部に貯蔵されている資源は、花を含む当年シュート生産に大部分が利用されていた。一方で、当年の獲得資源はまず地下部へ転流され、貯蔵された後、果実へ転流され、種子生産に利用されていた。貯蔵と繁殖の資源のトレードオフを回避しながら、強光環境下での光合成産物に依存した種子生産を行うことで、高い繁殖能力を維持していることが明らかにされた。

生育期間中に光環境が激変する初夏咲き植物では、光合成速度は光資源の減少に伴い低下した。葉面積はほぼ一定に保たれるため、生育期後半の炭素固定量は制限されていた。さら

に、一斉開葉する種では、葉の老化もまた光合成を制限していた。このように、炭素固定は光環境や葉齢に強く依存していた。花芽形成は春咲き植物と同様に前年に行われるが、果実成長は当年の光合成産物に依存していた。すなわち、初夏咲き植物の花生産は、当年の資源獲得状況とは独立であることが示された。林内のギャップ形成などにより光環境が改善した際、潜在的に高い種子生産能力を示す種もあるが、林内において果実への資源投資は制限されるため、個体群としての繁殖能力は低かった。

夏咲き植物は低い光合成能力を持つが、長寿命の葉を順次展葉し、蓄積することで大きな葉面積を保持していた。その結果、暗環境においても高い炭素固定能力を維持していた。前年の貯蔵資源は初期成長にしか利用されず、葉・花・果実生産はそのほとんどが林冠閉鎖後の当年の光合成産物により賄われていた。成長や繁殖活動は、当年の資源獲得状況に応じて柔軟に調節されるので、夏咲き植物は安定して高い種子生産を行うことができると示唆された。

申請者は、冷温帯落葉広葉樹林の展葉動態により形成される光環境の季節性が林床植物のソース・シンク関係に強く作用することを実証し、フェノロジカルシンドロームを引き起こす強い選択圧であることを示した。光環境は大きく異なるにもかかわらず、春咲き植物と夏咲き植物では高い生産性と種子生産能力を持つのに対して、初夏咲き植物の炭素経済は不安定となり、種子生産が制限されることを物質経済の視点から証明した。植物の繁殖成功を群集レベルに拡張して理解しようという試みは、これまでの研究には見られない興味深い視点であり、その成果は、植物生態学研究を含めた自然科学研究に大きく寄与するものと評価できる。

申請者は、綿密な野外調査と様々な計測手法を積極的に取り入れ、精力的かつ合理的に研究を遂行し、フェノロジカルシンドロームの生理学的側面を明らかにした。また研究者として誠実かつ熱心であり、議論を重ねながら論理的思考を重ねて行く優れた研究能力を有していると評価された。審査員一同は、これらの成果を高く評価し、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（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。