

学位論文題名

Physiological and Morphological Responses
of *Betula ermanii* to Environmental Stress

（環境ストレスに対するダケカンバの生理的・形態的応答）

学位論文内容の要旨

植物の光合成能力は光・温度・水分などの環境条件により変化する。低温や乾燥などのストレスによる光合成速度の低下は、光阻害を引き起こし植物の光合成機能にダメージを与える。乾燥ストレス下の植物体内では、光阻害防御のために過剰光エネルギー消去機構がより活発に働くと予想される。

ダケカンバは、北緯34度付近から62度付近にかけて広く分布する遷移初期種の高木である。中でもロシアのカムチャツカ半島の北緯58度以南では、ほぼ全域に渡って極めて良く発達したダケカンバ林が認められる。カムチャツカ半島のような北方寒冷圏においてダケカンバ林が発達するためには、低温や生育期間が短いといった高山帯や冷涼な地域の気候特色に対して、低温域での高い光合成活性などの生理的特性だけでなく、高いroot/shoot比などの形態的特性も重要であると考えられる。カンバ類の開葉様式は、春葉と夏葉の二種類の葉を展開する順次展開型であり、ダケカンバと同じカバノキ属のミズメでは、春葉と夏葉で異なるフェノロジーと光合成能力を持つと報告されている。よってダケカンバは春葉の展開後、生育環境が生理的に不適となった場合、生長を一方的に阻害されるのではなく、生長を阻害されないような何らかの方法を用い、特に春葉と夏葉の特性の違いを利用して環境に適応し、生育しているのではないかと考えられる。そこで、寒冷圏に生育するダケカンバがどのように環境に適応し、生存・生長しているのかを解明することを目的として以下の研究を行った。

まず野外において、植物が異なる資源（水・栄養・光など）利用様式を示すと考えられるいくつかの環境において、ダケカンバの光合成能力や光ストレス応答などの生理的応答にも差異があるのかを調べた。上層木であるダケカンバの資源利用には、林床のササとの競争の影響があると考えられる。北海道北部のダケカンバ林には、林床のササを人工的に除去した区（除去区）と除去しなかった区（ササ区）が設置されており、このプロット内の17年生ダケカンバを研究対象とした。

2002年7月から10月までの4ヶ月間月に一度、当年枝の下から数えて4番目の葉（第4葉）と先端で十分に成熟している葉（最上位展開葉）を葉位別に採集し、最大光合成速度や光阻害の指標となる光化学系Ⅱの最大量子収率（ F_v/F_m ）、光を捕集する色素であ

るクロロフィル含有量、過剰光エネルギーを熱として消去するキサントフィルサイクルの構成色素含有量、活性酸素消去系酵素活性の測定を行った。その結果、ダケカンバの最大光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンス、 F_v/F_m には、ササの有無による違いが見られなかった。クロロフィル含有量、過剰光エネルギー消去系の色素量や酵素活性は、除去区で大きかった。これらの結果から、ササの存在はダケカンバの光合成系に影響を与えず、光障害を引き起こさないことや、むしろササの除去によりダケカンバの色素含有量や酵素活性は増大することがわかった。

次に、ビニルハウス内で生育させた4年生のダケカンバ苗木を用いて、春葉と夏葉の特性の違いに着目し、乾燥条件下におけるダケカンバの光合成、過剰光エネルギー消去反応等と個体の生長に関する研究を行った。また、前年の乾燥処理効果とその年の過剰光エネルギー消去反応と生長にどのような影響を与えるのかを調査した。

2004年5月から9月まで、ダケカンバの苗木を一週間に2～3度灌水を行う灌水処理個体 (I) と二週間に一度灌水を行う乾燥処理個体 (D) の二種類のグループに分けて生育させた。さらに2005年5月から10月まで、前年度の乾燥および灌水処理個体に対し二年連続乾燥 (DD)、前年乾燥・当年灌水 (DI)、二年連続灌水 (II) そして前年灌水・当年乾燥 (ID) の計4種類の処理を行い生育させた。一ヶ月に約6回程度のサンプリング及び測定を、採集可能な葉がなくなるまで行った。2005年の測定結果では、初めて乾燥を経験するダケカンバ苗木 (ID) の相対成長速度 (RGR)、夏葉の葉寿命、春葉の最大光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスが、二年連続灌水したダケカンバ (II) に比べて低下した。しかし、IDとIIでは春葉の葉寿命、夏葉の最大光合成速度に差はなかった。また二年連続乾燥処理のダケカンバ (DD) とIIにも、RGR、春葉の葉寿命、最大光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスに差はなかった。SRL (比根長) は、DDがIIよりも大きくなった。過剰光エネルギー消去反応は乾燥処理による影響を受けなかった。これらの結果から、前年に乾燥処理を受けたダケカンバ苗木は、根の形態を変化させることや乾燥に馴化した葉の光合成速度等を低下させないことによりRGRを維持していることが明らかになった。一方、初めて経験する乾燥処理に対して、春葉は光合成速度を低下させるが葉寿命には影響がなく、夏葉は葉寿命を低下させるが光合成速度には影響がないというように、春葉と夏葉で乾燥に対する応答が異なることが示された。

よって低温・乾燥を気候特色とする北方林の構成樹種であるダケカンバは、光ストレスからのダメージを防ぐために、カロチノイド量や活性酸素消去系の酵素活性を増加させるのではなく、根を形態的に変化させたり春葉・夏葉といった異なる性質の葉を発達させたりしていることが明らかになった。その結果、北方林でのダケカンバの生存と生長が可能になっていると考えられる。

学位論文審査の要旨

主査	教授	原	登志彦
副査	教授	甲	山 隆 司
副査	准教授	隅	田 明 洋
副査	助教	小	野 清 美
副査	教授	小	池 孝 良 (大学院農学研究院)
副査	教授	田	中 歩 (低温科学研究所)

学位論文題名

Physiological and Morphological Responses of *Betula ermanii* to Environmental Stress

(環境ストレスに対するダケカンバの生理的・形態的応答)

ダケカンバは、環オホーツク地域の北方林植生の主要な樹種の一つである。年平均降水量が1500mm前後の北海道や400mm前後と乾燥したカムチャツカまで、寒冷圏の環境に適応して広く分布している。申請者は、これまで、ダケカンバを対象に、寒冷圏の環境ストレスに対する生理的応答と形態的応答を野外調査と栽培実験により研究してきた。

野外調査では、林床のササが上層のダケカンバの資源利用に影響を及ぼすと予想される北海道北部の17年生および28年生のダケカンバ林に林床のササを除去した調査区を設定し、ダケカンバの形態的応答、光合成能力や光ストレスに対する生理的応答にどのようなササの影響があるのかを調べた。その結果、ササの存在はダケカンバの葉面積を大きくし、当年枝当たりの葉数を多くするといった形態的な影響を与えるが、光合成系には影響を与えず光阻害を引き起こさないことが明らかになった。

栽培実験では、2年連続して土壤水分条件を制御する実験を行い、それらが4年生のダケカンバ苗木の個体生長、光合成能力、環境ストレス応答、形態的变化に及ぼす影響を調べた。前年に十分灌水し当年に乾燥処理を与えた個体では、2年連続して十分に灌水した個体に比べ、当年の春葉の光合成速度が低下し、個体生長（相対生長速度RGR）も著しく低下した。しかしながら、2年連続して乾燥処理を与えた個体は、2年連続して十分に灌水した個体と同程度の光合成速度および個体生長を示した。これは、ダケカンバ個体は前年の乾燥に応答し、当年にはより細く長い根を伸ばすこと（SRLの増加）により当年の乾燥に対して吸水効率を上げた結果である、というこ

とが明らかとなった。当年に初めて乾燥を経験した個体は、十分に灌水した個体に比べ、春葉は光合成速度を、夏葉は葉寿命を低下させる、また、夏葉は光合成速度を、春葉は葉寿命を同程度に維持する、といったように春葉と夏葉では初めての乾燥に対し異なる応答を示したが、最終的には個体生長は大幅に低下した。

これまでに行われた樹木の乾燥ストレス応答に関する栽培実験の多くは、1年（当年）のみの結果であるのに対し、申請者は、2年連続して土壌水分条件を制御するという、野外の樹木が経験する状況により近い設定で栽培実験を行った。また、これまでの乾燥ストレス応答に関する研究では、葉の光合成や環境ストレス防御機構など個葉のレベルでの生理学的な研究が多かったが、申請者は、これら生理学的解析に加え、個体全体のレベルでの生長速度（RGR）もあわせて解析した。以上2点は本研究の独創的な点として評価できる。

本研究から、低温・乾燥を気候特色とする北方林に生育するダケカンバは、環境ストレス応答関係の酵素活性や色素量を変化させるといった生理的応答よりも、主に根の形態を変化させることにより長期間の乾燥ストレスに対して順化し、北方林で生存・生長していることが明らかになった。このような本研究の成果は、寒冷圏の森林の生存・再生・維持機構の解明につながることを期待される。さらに、北方林を形成する主要樹木が今後の気候変化により引き起こされる環境ストレスにどのように応答してゆくのかを解明することも期待される。

審査委員一同は、これら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。