

## 学位論文題名

## Tree-height dependent plasticity of open-grown current-year shoots

(明所に生育する樹木当年枝の樹高依存的な可塑性)

## 学位論文内容の要旨

樹木の高さは生育段階や環境によって変化する。樹木がどのようなメカニズムで高く成長するのか、樹冠を維持・拡大するのかを明らかにすることは、森林の発達機構や樹木の環境適応を理解する上で重要である。今まで、個体スケールの器官重量分配、水輸送、材の力学的強度等と樹高との関係が研究されてきたが、樹木の高さ成長を担う枝葉の特性と樹高との関係は明らかにされていない。茎(幹と枝)は、樹冠を力学的に支え、葉群に水を輸送する機能を果たすための太さと強度を必要とする。そのため、樹木は高さ成長にともなって古い茎を二次肥大成長させる。茎の肥大成長に必要な光合成産物は樹高成長にともなって増大するため、樹木は十分な葉量を維持して同化を行う必要がある。さらに、高さにともなって水の通道抵抗が増大するが、樹木が高くなるためには根から葉までの水輸送能力の維持が必要である。樹木の葉群は当年枝成長で維持されており、当年枝特性は個体の成長過程にかかる制約を反映し、高さにともなって変化すると考えられる。これまで樹高依存的な当年枝特性の変化は異なる光環境に対する適応として理解されてきた。しかし、高さにともなって変化する個体内の水分状態や光以外の環境要因が当年枝特性を規定する可能性もあり、これら複数の要因の分離が課題である。また、当年枝特性の観点から最大樹高に到達した成熟個体の樹冠がどのように維持されているかについての理解も重要である。

そこで、本研究では、同所的に生育する複数の樹種を対象に、当年枝特性と樹高との関係を検討した。第1章と第2章では、北海道大学苫小牧研究林において、高木種および亜高木種の落葉広葉樹を対象に、当年枝の形態特性および葉の生理特性の樹高依存性を抽出するため、明るい所に生育するさまざまな高さの個体を解析した。第1章では優占するイタヤカエデ、オオモミジ、ミズナラ、アサダ、ホオノキなど13種の樹冠頂部の当年枝を、第2章では7種の樹冠頂部葉を測定対象とした。第3章では、当年枝特性に対する樹高と光以外の環境要因の効果を分離するため、苫小牧研究林の高さ13 mの林冠タワーと地上0.5 mにおいて一年間育てたミズナラとハルニレのポット植え実生の当年枝を測定した。第4章では、環境傾度に沿って最大高が変化する成熟個体間で当年枝特性を比較するため、屋久島南西部の海岸林において、林冠構成種であるウバメガシ、トベラ、シャリンバイ、ハマヒサカキなど常緑広葉樹6種を選定した。海から陸にかけて生育するさまざまな高さの林分の林冠成熟個体を対象に、樹冠頂部の当年枝を測定し分析に供した。当年枝の形態特性(葉面積、茎基部直径、茎長、葉身乾燥重量、非同化部(茎と葉柄)乾燥重量;第1、3、4章)と生理特性(単位面積あたりの葉重量(LMA)、窒素量、炭素安定同位体比;第2、3、4章、光合成速度、気孔コンダクタンス;第2章)を測定した。種に共通する属性と、種差、サンプル差を一括して解析するために、階層ベイズモデルを構築し、当年枝の形態特性間のアロメトリー関係と葉特性の樹高依存性を推定した。

第1章では、樹高成長にともなう当年枝特性の可塑的な変化が光環境とは独立に高さに依存することを明らかにし、樹高の増加によって変化する個体内の水分状態と光

以外の環境要因がこの樹高依存性をもたらす可能性を指摘した。樹冠頂部当年枝のアロメトリー特性を解析した結果、樹高の大きな個体は小さな個体と比べて、大きいLMAを示す葉と太く短い茎を持つことが明らかになった。高い個体の厚い葉と太く短い茎は、蒸散による過剰な水損失の抑制と通道抵抗の増大の抑制に貢献すると考察した。樹高の大きな個体では当年枝の非同化部重量あたりの葉重量が大きく、枝先の光合成産物の分配パターンが個体内で増大する肥大成長コストを補償していることも見出した。

第2章では、葉特性の間に認められた関係と当年枝形態の可塑性(第1章)によって、当年枝重量あたりの光合成速度が高さによらず一定に維持されるメカニズムを明らかにした。異なる生育段階にある個体間には葉特性の各要素の変異が認められ、それらは互いに関連していた。高さにともなって気孔コンダクタンスは減少し、面積あたりの窒素量は増大した。重量あたりの窒素量はLMAによらず一定であった。炭素安定同位体比は光合成速度と気孔コンダクタンスの比に比例しており、短期的および長期的な水利用効率がほぼ一致することが示唆された。葉の水利用効率と窒素利用効率との間に認められたトレードオフによって、葉面積あたり、および当年枝重量あたりの光合成速度は樹高によらず一定に保たれていた。これまで、高さの異なる個体間での光合成速度の比較は葉面積および葉重量ベースで行われてきたが、当年枝の重量分配の影響を考慮する必要があることを指摘した。

第3章では、当年枝のアロメトリー特性は、個体が置かれた地面からの垂直距離の違いによらず、樹高の増加によって変化する個体内の水分状態に従って変化することを明らかにした。地上高とともに変化する環境要因、特に植物に力学的・生理的ストレスを与える風が林冠上部で強くないときには、樹高にともなう水ポテンシャルの減少が当年枝特性の変化をもたらすと考察した。ハルニレでは、実生を育てた場所によって葉の生理特性が違っていた。この結果から形態特性と比べて生理特性が風などの環境要因の影響を受ける可能性が大きいと考察した。

第4章では、樹高成長がほぼ止まっている成熟個体間では、樹高によらず当年枝のアロメトリー特性が類似することを明らかにした。成熟個体の樹冠維持にかかる制約は最大到達樹高にかかわらず同じであり、当年枝特性はそれを反映していることを指摘した。葉のLMAと炭素安定同位体比も樹高に依存した変化を示さなかった。第2章と同様に、常緑広葉樹の陽葉の重量あたりの窒素量はLMAによらず一定であった。

以上の結果から、個体内の水分状態は樹高依存的な当年枝の可塑性の要因として重要であることが明らかになった。葉特性の間に認められた関係と当年枝の可塑性は、樹高成長過程を通して当年枝あたりの光合成速度を一定に維持する上で欠かせないことも明らかになった。これらの当年枝特性の樹高依存的な可塑性は種内で大きく、共存種間で共通していた。当年枝レベルの樹高に依存した可塑的変異が樹種間で収斂するという事実は、生理的に同じメカニズムによって支配される樹木という生活形の基本制約を反映しており、同じ森林を構成する樹種の共存をもたらす不可欠な現象でもあると結論した。

# 学位論文審査の要旨

|    |     |      |
|----|-----|------|
| 主査 | 教授  | 甲山隆司 |
| 副査 | 教授  | 日浦勉  |
|    | 准教授 | 工藤岳  |
|    | 准教授 | 隅田明洋 |
|    | 助教  | 久保拓弥 |
|    | 教授  | 彦坂幸毅 |

(東北大学大学院生命科学研究科)

## 学位論文題名

### Tree-height dependent plasticity of open-grown current-year shoots

(明所に生育する樹木当年枝の樹高依存的な可塑性)

樹木の高さは生育段階や環境によって変化する。樹木の高さ成長を担う枝葉の特性と樹高との関係はまだ十分解明されていない。樹木の葉群は当年枝成長で維持されており、当年枝特性は個体の成長過程にかかる制約を反映し、高さにもなって変化すると考えられる。これまで樹高依存的な当年枝特性の変化は異なる光環境に対する適応として理解されてきた。しかし、高さにもなって変化する個体内の水分状態や光以外の環境要因が当年枝特性を規定する可能性がある。

本研究では、同所的に生育する複数の樹種を対象に、当年枝特性と樹高との関係を検討した。第1章と第2章では、北海道大学苫小牧研究林において、高木種および亜高木種の落葉広葉樹を対象に、当年枝の形態特性および葉の生理特性の樹高依存性を抽出するため、明るい所に生育するさまざまな高さの個体を解析した。第1章では優占するイタヤカエデ、オオモミジ、ミズナラ、アサダ、ホオノキなど13種の樹冠頂部の当年枝を、第2章では7種の樹冠頂部葉を測定対象とした。第3章では、当年枝特性に対する樹高と光以外の環境要因の効果を分離するため、苫小牧研究林の高さ13 mの林冠タワーと地上0.5 mにおいて一年間育てたミズナラとハルニレのポット植え実生の当年枝を測定した。第4章では、環境傾度に沿って最大高が変化する成熟個体間で当年枝特性を比較するため、屋久島南西部の海岸林において、林冠構成種であるウバメガシ、トベラ、シャリンバイ、ハマヒサカキなど常緑広葉樹6種を選定した。海から陸にかけて生育するさまざまな高さの林分の林冠成熟個体を対象に、樹冠頂部の当年枝を測定し分析に供した。当年枝の形態特性（葉面積、茎基部直径、茎長、葉身乾燥重量、非同化部（茎と葉柄）乾燥重量；第1、3、4章）と生理特性（単位面積あたりの葉重量（LMA）、窒素量、炭素安定同位体比；第2、3、4章、光合成速度、気孔コンダクタンス；第2章）を測定した。種に共通する属性と、種差、サンプル差を一括して解析するために、階層ベイズモデルを構築し、当年枝の形態特性間のアロメトリー関係と葉特性の樹高依存性を推定した。

第1章では、樹高成長にともなう当年枝特性の可塑性な変化が光環境とは独立に高さに依存することを明らかにし、樹高の増加によって変化する個体内の水分状態と光以外の環境要因がこの樹高依存性をもたらす可能性を指摘した。樹冠頂部当年枝のアロメトリー特性を解析した結果、樹高の大きな個体は小さな個体と比べて、大きいLMAを示す葉と太く短い茎を持つことが明らかになった。高い個体の厚い葉と太く短い茎は、蒸散による過剰な水損失の抑制と通道抵抗の増大の抑制に貢献すると考察した。樹高の大きな個体では当年枝の非同化部重量あたりの葉重量が大きく、枝先の光合成産物の分配パターンが個体内で増大する肥大成長コストを補償していることも見出した。

第2章では、葉特性の間に認められた関係と当年枝形態の可塑性（第1章）によって、当年枝重量あたりの光合成速度が高さによらず一定に維持されるメカニズムを明らかにした。異なる生育段階にある個体間には葉特性の各要素の変異が認められ、それらは互いに関連していた。高さにもなって気孔コンダクタンスは減少し、面積あたりの窒素量は増大した。重量あたりの窒素量はLMAによらず一定であった。炭素安定同位体比は光合成速度と気孔コンダクタンスの比に比例しており、短期的および長期的な水利用効率がほぼ一致することが示唆された。葉の水利用効率と窒素利用効率との間に認められたトレードオフによって、葉面積あたり、および当年枝重量あたりの光合成速度は樹高によらず一定に保たれていた。これまで、高さの異なる個体間での光合成速度の比較は葉面積および葉重量ベースで行われてきたが、当年枝の重量分配の影響を考慮する必要があることを指摘した。

第3章では、当年枝のアロメトリー特性は、個体が置かれた地面からの垂直距離の違いによらず、樹高の増加によって変化する個体内の水分状態に従って変化することを明らかにした。地上高とともに変化する環境要因、特に植物に力学的・生理的ストレスを与える風が林冠上部で強くないときには、樹高にともなう水ポテンシャルの減少が当年枝特性の変化をもたらすと考察した。

第4章では、樹高成長がほぼ止まっている成熟個体間では、樹高によらず当年枝のアロメトリー特性が類似することを明らかにした。成熟個体の樹冠維持にかかる制約は最大到達樹高にかかわらず同じであり、当年枝特性はそれを反映していることを指摘した。葉のLMAと炭素安定同位体比も樹高に依存した変化を示さなかった。第2章と同様に、常緑広葉樹の陽葉の重量あたりの窒素量はLMAによらず一定であった。

以上の結果から、個体内の水分状態は樹高依存的な当年枝の可塑性の要因として重要であることが明らかになった。葉特性の間に認められた関係と当年枝の可塑性は、樹高成長過程を通して当年枝あたりの光合成速度を一定に維持する上で欠かせないことも明らかになった。これらの当年枝特性の樹高依存的な可塑性は種内で大きく、共存種間で共通していた。当年枝レベルの樹高に依存した可塑性の変異が樹種間で収束するという事実は、生理的に同じメカニズムによって支配される樹木という生活形の基本制約を反映しており、同じ森林を構成する樹種の共存をもたらす不可欠な現象でもあると結論した。

審査委員一同は、森林樹木を対象に詳細な形態・生理学的な測定と解析を行なった本研究の独創性と新知見の学術的意義を高く評価した。博士論文研究に加えて、共同研究に参画・貢献し、また後進大学院生の野外調査指導にも熱心に取り組んできたことも併せて、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。