

学位論文題名

ブナとイヌブナ成木の環境適応に関する生理生態学的研究

学位論文内容の要旨

温暖化など地球規模の変動環境下での森林の二酸化炭素 (CO_2) 吸収や水循環といった森林機能の評価が求められている。樹木葉は、環境の変化に対し影響を受けるだけでなく、その特性を変化させることで環境に順化し、個体としての CO_2 獲得を高めていると考えられている。樹木に対する影響や機能評価をするためには、順化がどのように起こっているか、その程度を明らかにすることが重要である。そこで本研究では、環境の日・季節変化や樹木個体内に存在する環境勾配に対する葉の応答性、特性の変化と相互関係を調べ、樹木の環境適応に関する基礎情報を得ることを目的とした。

春先にその年に着けるすべての葉を展開させる一斉開葉型の樹木では、生育期間中に新葉を展開することによって変化する環境に適応することができない。展開させた葉をいかに環境変化に応じてその特性を順化させていくかが重要である。本研究では、日本の代表的な一斉開葉型落葉広葉樹であるブナを用い、その環境適応機構を調べた。また、比較対象として同じブナ属のイヌブナを用いた。これまでの研究をまとめると、同じく光が十分あたる環境下において、ブナの個葉は概してイヌブナより厚く小さい傾向があった。両種の異なる個葉特性が、個葉レベル、当年枝レベル、個体レベルでの環境応答にどのような違いをもたらすかを調べた。

ブナとイヌブナ成木（樹高約 14m）の葉の生理生態学的特性を明らかにするためにジャングルジムタワーが設置された。対象とした個体に関しては、光が十分あたる樹冠表層葉（陽葉）において、葉厚はイヌブナではブナの 65%と薄かった。窒素やクロロフィルの濃度は大きく違いはなかったが、単位葉面積あたりの含量は、葉厚が薄い分、イヌブナで少なかった。8月の純光合成速度の日最大値 (P_n^{\max})、水蒸気拡散気孔コンダクタンスの日最大値 (g_s^{\max}) は、それぞれ、イヌブナはブナの 61%と 50%と小さかった。ブナ、イヌブナとも、8月の g_s^{\max} は、季節を通じて最も高かった。ガス交換特性と水分特性の季節的な変化を明らかにするために、生育期間を通じて樹冠表層葉についてそれらの特性を測定した。8月に葉と大気間の水蒸気圧飽差 (LAVPD) が最も高い、すなわちこの時期に蒸散要求が最も高くなった。葉の水分特性の季節変化パターンに、ブナとイヌブナの間に大きな違いはなかった。6月から8月の LAVPD の増加に伴って、飽水時の浸透ポテンシャルは低下し、単位葉面積あたりの土壌と葉の間の通水コンダクタンス (K_w) と枝の通水性は増加することが明らかになった。8月に記録された K_w の年最大値は、イヌブナはブナの約半分であった。光合成の気孔制限は、6月から8月にかけて低下した。ブナとイヌブナは、蒸散要求の季節的な増加に対し、個葉レベルと個体レベル両方の通水特性の季節的な順化を行い、LAVPD に対する g_s の反応性を低くし、光合成の気孔制限を低くしていると推測された。

イヌブナの低い g_s 、 K_w の要因を探るために、当年枝レベルでの解析を行った。対象とした個体間では、ブナと比べてイヌブナ当年枝は、大きな葉面積比 (LAR: 当年枝総葉面積/当年枝乾重) を持った。この大きな LAR は、大きく薄い葉を持つことにより達成されており、結果として、イヌブナが小さな当年枝の Huber value (HV: 木部断面積 / 総葉面積) を持つことになった。小さい HV がイヌブナの通水に関する高い制約、保守的な水利用と関係してい

ること考えられる。このように、当年枝の形態と葉のガス交換特性の間に関連性があった。季節を通じた CO_2 獲得量、蒸散量を推定するために、得られた微気象環境条件とガス交換特性の関係からシミュレーションモデルを構築した。モデルから見積もられた6月から10月までの個葉単位面積あたりの純 CO_2 獲得量は、ブナが 30.1 mol m^{-2} 、イヌブナが 22.3 mol m^{-2} であった。同期間の個葉単位面積あたりの蒸散量は、ブナが $10,900 \text{ mol m}^{-2}$ 、イヌブナが $5,267 \text{ mol m}^{-2}$ であった。6月から10月までの純 CO_2 獲得量は、単位葉面積あたりでイヌブナはブナの74%、単位葉乾重あたりでイヌブナはブナの84%、当年枝あたりでイヌブナはブナとほとんど同じであった。

樹冠レベルでブナとイヌブナの環境応答特性の違いを評価するために、タワーを利用して非破壊によって層別刈り取り的調査を実施した。樹冠内の葉の生理生態学的特性の垂直的変化の大きさ、すなわち個体内の特性の可塑性を調べ、樹冠構造と可塑性の大きさに相互関係があるか調べた。対象とした個体に関しては、ブナと比べてイヌブナは樹冠内の葉の特性の可塑性が小さかった。イヌブナは、樹冠上部の葉が垂直的で樹冠内部に光を透過させやすい樹冠構造を持っていた。すなわち、イヌブナのような種は、樹冠内により光を透過させ、比較的樹冠全体で CO_2 を獲得していることが暗示された。イヌブナは、非耐陰性種であるミズメと似通った樹冠内の葉の特性の可塑性、樹冠構造を持ち、同じ耐陰性樹種とされるブナと異なる傾向を示した。クロロフィル蛍光測定で得られた電子伝達速度と光合成速度の関係から、樹冠レベルでの CO_2 獲得量が推定された。8月の晴れた日中の単位土地面積あたりの純 CO_2 獲得量は、ブナが $16.3 \mu\text{mol (ground)m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、イヌブナが $11.0 \mu\text{mol (ground)m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であった。ブナの CO_2 獲得量の70%、イヌブナの CO_2 獲得量の38%が樹冠表層から深さ0.9mの表層葉で得られていた。すなわち、測定個体のブナでは個体の炭素獲得にとって表層葉の貢献度が高く、イヌブナは比較的樹冠全体で炭素を獲得していた。

ブナが春先に展開する葉の形態的・生理的特性は、その展開時の光環境だけでなく、前年の冬芽の置かれていた光環境の影響を受ける(特性の前決定)。ブナと比べて陽葉の厚さが薄く、葉の特性の樹冠内可塑性の小さいイヌブナ葉は、ブナ葉と異なる特性の前決定を示すことが予測される。特に、葉の水分特性がどの程度その影響を受けるかに着目し、樹冠上部に被陰処理をすることによって特性の前決定の違いを調べた。連続する4年間被陰処理をすることによって、葉原基時と展開時の光環境が異なる条件下で展開した葉を得ることができた。対象個体の明環境下で作られた葉原基は、ブナ葉では2層の柵状組織、イヌブナ葉では1層の柵状組織を持つ葉を展開させた。暗環境下で作られた葉原基は、ブナ、イヌブナ葉とも1層の柵状組織を持つ葉を展開させた。すなわち、葉原基時と展開時で光環境が異なった場合、イヌブナ葉では、細胞のサイズを変化させるだけであったが、ブナ葉では、柵状組織を2層から1層へ、1層から2層へ変化させ、そのことが光環境の大きな変化に対する葉の形態的な適応に時間的なずれを生じさせた。このように、葉の形態的特性は光の履歴効果を示したが、葉の水分特性は履歴効果を示さなかった。さらに、浸透調節が行われることにより、展開時の光環境に応じて水ポテンシャルの日最低値が変動しても、圧ポテンシャル(膨圧)の日最低値は比較的一定範囲に維持された。気孔コンダクタンスが展開年の光強度に依存できるのは、展開年の光強度に応じた浸透調節の結果であると考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 小 池 孝 良
副 査 教 授 高 橋 邦 秀
副 査 教 授 日 浦 勉
副 査 教 授 田 中 歩 (環境科学院)
副 査 教 授 原 登志彦 (環境科学院)

学位論文題名

ブナとイヌブナ成木の環境適応に関する生理生態学的研究

本研究は、総ページ 114 ページの和文論文で 6 章から構成され、図は 30 枚、表は 5 枚、写真 6 枚、引用文献の数は 184 である。他に参考論文 7 編が添えられている。

森林による CO₂ 吸収や水循環といった森林機能の評価が求められている。樹木葉は、環境の変化に対し影響を受けるだけでなく、その特性を変化させることで環境に順化し、個体としての CO₂ 吸収を高めていると考えられている。森林の機能評価をするためには、順化がどのように起こっているか、その程度を明らかにすることが重要である。そこで本研究では、環境の日・季節変化や樹木個体内に存在する環境勾配に対する葉の応答性、特性の変化と相互関係を調べ、樹木の環境適応に関する基礎情報を得ることを目的とした。

研究材料として、日本の冷温帯の代表的な落葉広葉樹であるブナを用いた。また、比較対象として同じブナ属のイヌブナを用いた。これまでの研究をまとめると、光が十分あたる樹冠表層葉（陽葉）に関して、イヌブナ葉はブナ葉と比べて大きく薄い傾向があった。両種の異なる個葉特性が、個葉レベル、当年枝レベル、個体レベルでの環境応答にどのような違いをもたらすかを調べた。

対象とした個体の陽葉において、イヌブナ葉の厚さは、ブナ葉の 65%と薄かった。イヌブナ葉の 8 月の純光合成速度の日最大値、水蒸気拡散気孔コンダクタンス (gs) の日最大値は、それぞれ、ブナ葉の 61%と 50%と小さかった。水分特性の季節変化パターンに、ブナとイヌブナの間に大きな違いはなかった。5 月から 8 月の水蒸気圧飽差の増加に伴って、飽水時の浸透ポテンシャルは低下し、単位葉面積あたりの土壌と葉の間の木部の通水性 (K_w) と枝の水の伝導率は増加した。光合成の気孔制限は、5 月から 8 月にかけて低下した。ブナと

イヌブナは、蒸散要求の季節的な増加に対し、個葉レベルと個体レベル両方の通水特性の季節的な順化を行い、水蒸気圧飽差に対する g_s の反応性を低くし、光合成の気孔制限を低くしていると推測された。

イヌブナの低い g_s 、 K_w の要因を探るために、当年枝レベルでの解析を行った。対象個体間では、イヌブナ当年枝は、ブナと比べて大きな葉面積比 (LAR: 当年枝総葉面積 / 当年枝乾重)、小さな当年枝の Huber value (HV: 木部断面積 / 総葉面積) を持った。この小さい HV が、イヌブナの通水に関する高い制約、保守的な水利用と関係していると考えられた。このように、当年枝の形態と葉のガス交換特性の間に強い関連性があった。

樹冠レベルでブナとイヌブナの環境応答特性をそれぞれ評価するために、樹冠内の葉の生理生態学的特性の垂直的変化の大きさ、すなわち個体内の特性の可塑性を調べ、樹冠構造と可塑性の大きさに相互関係があるか調べた。対象とした個体に関して、イヌブナは、ブナと比べて樹冠内の葉の特性の可塑性が小さかった。イヌブナは、樹冠上部の葉角が垂直的で樹冠内部に光を透過させやすい樹冠構造を持っていた。すなわち、イヌブナのような種は、樹冠内により光を透過させ、比較的樹冠全体で CO_2 を獲得していることが示唆された。

ブナ葉の形態的・生理的特性は、展開時の光環境だけでなく、前年の葉原基が形成される時の光環境の影響を受ける (葉の解剖学的特性の前決定)。連続する4年間、樹冠上部に被陰処理をすることによって、葉原基時と展開時の光環境が異なる条件下で展開した葉を対象に、特性の前決定過程のブナ葉とイヌブナ葉の違いを調べた。イヌブナ葉と比べ、ブナ葉の明環境下で作られた葉原基は、発達した2層の柵状組織を持っていたので、ブナ葉は葉厚の変化に対する前年の光環境の影響を強く受けた。このように、葉の形態的特性は光の履歴効果を示したが、葉の水分特性は履歴効果を示さなかった。さらに、浸透調節が行われることにより、展開時の光環境に応じて水ポテンシャルの日最低値が変動しても、圧ポテンシャル (膨圧) の日最低値は比較的一定範囲に維持された。 g_s が展開年の光強度に依存できるのは、展開年の光強度に応じた浸透調節の結果であると考えられた。

本研究で得られたこれらのデータは、個葉を指標とした乾燥ストレスへのブナとイヌブナ成木の順化能力を明らかにし、これら冷温帯を構成する代表的樹種の保全管理の指針を与えた。得られた成果は学術的に貴重なものであり、その応用のための基礎資料としても高く評価される。よって審査員一同は、上村章が博士 (農学) の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。