

学位論文全文に代わる要約 Extended Summary in Lieu of Dissertation

氏名： 米山 仰
Name

学位論文題目： 東南アジア熱帯林樹木における環境ストレス下の被食防衛特性
Title of Dissertation

学位論文要約：
Dissertation Summary

一度根を張ったら動けない固着生活を送る樹木にとって、光合成器官である葉を植食者からいかにして守るかは、その樹木の適応度を決定する重要な要因の1つとなる。特に、高温多雨な環境のもと、一年を通して生物活動が活発な熱帯の環境では、樹木と植食性動物の間の相互関係がより複雑になる可能性が高い。樹木が備える葉の防御方法には、一般に炭素を主原料とするものが多く、同じく炭素を主原料とする成長や繁殖、貯蔵といった諸生命活動との間には、トレードオフの関係があると考えられている。そのため、樹木が生育場所で受ける種々の環境ストレスは、樹木の光合成生産、ひいては成長や防御といった光合成産物の分配にも大きな影響を及ぼす。本研究は、熱帯の森林生態系の中でも特に大きな環境ストレスを受ける熱帯雨林の林冠部および泥炭湿地林に注目し、それぞれの環境下における樹木の葉の形質や生理生態特性を調べ、熱帯樹木の被食防衛戦略を検討することを目的として、以下の研究を行った。

1. マレーシア低地熱帯雨林における林冠構成種5種の葉の防御特性

熱帯雨林の林冠部は、光の獲得を巡って樹木の葉が集中し、葉を狙う植食者の活動や個体数も最大となる。中でも、樹木の被食被害は展葉した直後の葉において最も高いことがわかっている。これは、展葉直後の葉が軟らかく、蛋白源となる窒素濃度も高いために、植食者にとって好適な餌資源となるためである。そのため、新葉をいかに展開し、防御するかが熱帯雨林の林冠構成木の生

(様式5) (Style5)

存戦略に直結する。近年の研究により、一年を通して成長が可能な東南アジアの熱帯雨林の環境にあっても、連続的に新しい葉を展葉する常時展葉型の樹種の割合は少なく、見た目には展葉に休止期を持ち、休止期間の後に一斉に展葉する一斉展葉型の樹種が多いことが明らかになってきた。また、一斉展葉型の樹種の中でも、展葉のタイミングや頻度は樹種ごとに様々であること、ただし群集レベルで見れば多くの樹種で同調的な展葉が見られることもわかってきた。本研究は、東南アジア熱帯雨林で優占するフタバガキ科の林冠構成種5種を対象として、葉の展葉様式と防御特性の関係性に着目して研究を行った。

調査はマレーシア・ランビル国立公園内に設置された林冠アクセス用のツリータワーやクレーンシステムを用いて行った。国立公園内におけるフタバガキ科の代表的な林冠構成種5種について、展葉頻度や一回の展葉あたりの展葉枚数を定期的に観察し、同時に葉の乾燥重量や面積、硬さ、総フェノール濃度、縮合タンニン濃度、窒素濃度、最大光合成速度、被食面積率を測定した。

調査した5種の展葉様式には、常時展葉型を示し、調査期間中常に枝先のシュートの伸長が見られた*Dryobalanops aromatica* (DrA)、一斉展葉型を示すが比較的高頻度に展葉及びシュートの伸長の見ら

れた*Dipterocarpus pachyphyllus* (DP)や*D. globosus* (DG)、同じく一斉展葉型を示すが調査期間中2度しか展葉しなかった

Shorea beccariana (SB)や*S. fallax* (SF)など、樹種によって明

確な違いが見られた (図1)。一方で、展葉頻度にかかわらず

樹種間での展葉の同調性は非常に高く、展葉頻度の低い

樹種が展葉する際は、展葉頻度の高い樹種も同時に展葉し

ていることもわかった。展葉頻度や一回の展葉での展葉枚数、およびこの二つを用いた主成分分析による第一主成分

(PC1)は、様々な葉の被食防御特性と相関があった (表2)。

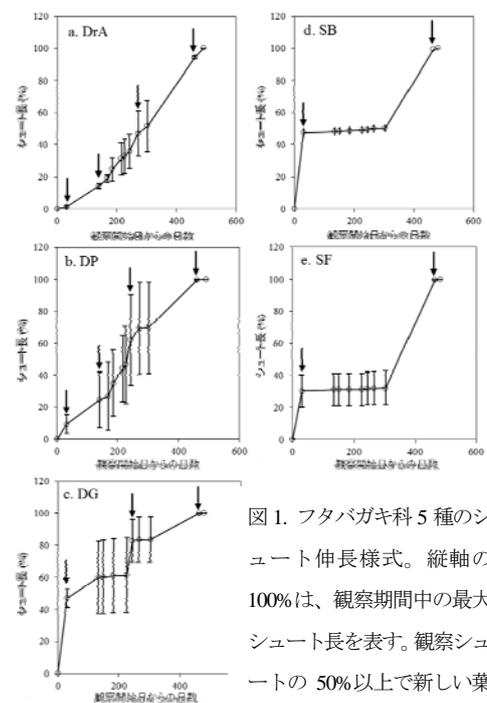


図1. フタバガキ科5種のシュート伸長様式。縦軸の100%は、観察期間中の最大シュート長を表す。観察シュートの50%以上で新しい葉を観察した日を矢印で示した。

(様式 5) (Style5)

展葉頻度が少なく、一回の展葉での展葉枚数の多い樹種は、葉の窒素濃度や最大光合成速度 (P_{max}) が高く、素早く成熟葉の硬さの95% ($Day_{95\%mature}$)に達するが、総フェノール濃度は低かった。一方、展葉頻度が多く、展葉枚数の少ない樹種では、その逆の傾向を示した (表1、2)。つまり、高頻度に展葉する樹種ほど、展葉直後から効果を発揮する化学的防御に投資することで葉を防御しているのに対し、低頻度に展葉する樹種ほど、物理的防御として素早く葉を硬くし、光合成系に投資して高い光合成能力を備えるという戦略の違いが明らかになった。葉の被食面積率はこれらの被食防御特性の違いを反映し、展葉頻度の少ない、より高い光合成能力をもった種ほど高く、展葉頻度の多い、より化学的防御に投資する種ほど低かった。被食面積率は高い種でも10%以下であり、植食者によって葉を全滅させられる訳ではなく、全ての種が各々の展葉様式に適した被食防御特性の葉を持つことで、熱帯雨林の林冠環境に適応していると考えられた。

表 1. 展葉頻度、一回の展葉での葉の生産枚数(展葉枚数)、調査した全ての特性、成熟葉の硬さの95%に達するのにかかる日数($Day_{95\%mature}$)の種の平均値(平均±SD). 異なるレターは有意差を示す($P < 0.05$).

	DG	DP	DrA	SB	SF
展葉頻度(回数/年)	2.67± 0.58 ^c	5.51± 0.23 ^b	7.15± 0.48 ^a	1.93± 0.12 ^d	2.00± 0.00 ^c
展葉枚数(1回の展葉当たり)	2.90± 0.36 ^c	1.00± 0.00 ^d	1.00± 0.00 ^d	3.00± 0.18 ^b	5.76± 0.46 ^a
葉寿命(日)	430.50± 15.76 ^c	474.51± 11.52 ^b	380.25± 9.07 ^d	552.48± 22.48 ^a	407.10± 19.37 ^{cd}
乾燥重量(g)	1.49± 0.54 ^a	0.81± 0.13 ^{bc}	0.21± 0.02 ^c	1.50± 0.57 ^{ab}	1.24± 0.27 ^{ab}
葉面積(cm ²)	60.60± 13.00 ^a	36.31± 3.37 ^{ab}	11.24± 2.03 ^b	55.18± 5.14 ^a	56.36± 17.86 ^a
LMA(g/m ²)	245.66± 73.67	223.37± 19.94	192.89± 49.44	268.01± 81.85	237.16± 107.15
硬さ(MPa)	1.43± 0.23 ^b	1.12± 0.06 ^b	1.49± 0.19 ^b	2.98± 0.09 ^a	3.20± 0.04 ^a
$Day_{95\%mature}$	16.45± 7.68	18.65± 0.36	21.50± 0.57	15.21± 1.68	14.60± 0.65
総フェノール濃度(mg/g)	110.99± 3.06 ^b	126.30± 9.29 ^b	208.90± 1.31 ^a	61.11± 6.16 ^c	58.22± 7.67 ^c
縮合タンニン濃度 (mg/g)	13.60± 2.7 ^a	11.08± 1.41 ^{ab}	11.32± 0.47 ^{ab}	7.72± 1.13 ^b	3.53± 0.31 ^c
窒素濃度(mg/g)	15.00± 0.38 ^b	14.39± 2.28 ^{bc}	12.03± 0.25 ^c	17.10± 0.29 ^b	20.78± 1.40 ^a
P_{max} ($\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$)	14.60± 0.23 ^b	9.88± 0.29 ^d	12.00± 0.54 ^c	17.69± 0.41 ^a	16.69± 0.90 ^a
被食面積率(%)	4.84± 1.03 ^{ab}	4.12± 0.64 ^{ab}	2.79± 0.07 ^b	5.18± 0.43 ^{ab}	8.22± 3.55 ^a

表 2. 展葉頻度、一回の展葉での葉の生産枚数(展葉枚数)、及びこれら二つを用いた主成分分析による第一主成分(PC1)と各特性間の相関分析結果(ピアソンの積率相関分析)。* と ** はそれぞれ相関の有意性 $P < 0.05$ と $P < 0.01$ をそれぞれ示す。

	展葉頻度	展葉枚数	PC1
	<i>r</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
葉寿命	-0.211	-0.259	-0.025
乾燥重量	-0.952 *	0.616	0.824
葉面積	-0.957 *	0.706	0.874
LMA	-0.908 *	0.507	0.744
硬さ	-0.720	0.820	0.809
Day _{95%^{mature}}	0.980 **	-0.840	-0.960 *
総フェノール濃度	0.938 *	-0.770	-0.897 *
縮合タンニン濃度	0.495	-0.776	-0.668
窒素濃度	-0.825	0.944 *	0.935 *
P_{\max}	-0.859	0.783	0.863 *
被食面積率	-0.788	0.965 **	0.921 *

2. 中央カリマンタン熱帯泥炭湿地林における排水処理が葉の特性に与える影響

熱帯の泥炭湿地林は、高い酸性度、貧栄養な土壌、高い地下水位による嫌氣的な立地など、樹木にとって極めて過酷な生育環境である。このようなストレス環境下における樹木の被食防衛方法の理解は、熱帯樹木の資源分配特性を把握する上で重要な知見となる。インドネシア、中央カリマンタンの泥炭湿地林には、農地転換のために1990年代に建設された水路の影響により、地下水位の下がった泥炭地が多く残されている。排水処理による土壌水位の減少は、滞水状態からの脱却による樹木の給水効率の向上や、土壌の無機加速度の増大に伴う土壌養分環境の改善などにつながり、泥炭湿地林の生育環境を劇的に変化にさせている可能性が高い。樹木の葉は、光合成器官として環境変化に対する感受性が高く、排水処理による影響がもっとも反映しやすい器官である。本研究は、地下水位の異なる隣接する泥炭湿地林において、両森林に共通に出現する14樹種の葉の形質の違い

(様式 5) (Style5)

を調べ、泥炭湿地林の環境ストレスが樹木の葉の防御特性に及ぼす影響を評価した。

調査は、インドネシア・中央カリマンタン州・パランカラヤ市近郊に広がる熱帯の泥炭地帯において、排水工事が実施されず原生的な状態の泥炭湿地林、および1990年代の農地開発を目的とした排水路の建設により地下水位が低下した泥炭湿地林で行った。両方の泥炭湿地林に共通に出現し、同様の光環境下に生育する樹高1-3mの本木種14種計227個体を調査対象とし、全ての個体の樹冠上部の葉について、葉の形態的特性として単位面積当たりの乾燥重量(LMA)を、生理的特性としてCN比、窒素濃度、 $\delta^{13}\text{C}$ を、防御特性として葉の硬さ、総フェノール濃度、縮合タンニン濃度、リグニン濃度を測定した。

その結果、LMA、窒素濃度、 $\delta^{13}\text{C}$ はほとんどの種で排水を受けた森林で高くなった (表3)。LMAや窒素濃度が高いと光合成能力が高いことが知られている。そのため、水位の低下による環境改善が光合成特性への投資を促進させた可能性がある。一方で、葉の厚さの指標であるLMAの増加は、葉内の水分量を高く維持できるように乾燥耐性を高める効果を持つ。また水利用効率の指標である $\delta^{13}\text{C}$ の増加は、排水による水位の低下がもたらす乾燥に対する樹木の適応の結果である可能性もある。また、縮合タンニン濃度は排水を受けた森林で高かったものの、葉の硬さや総フェノール濃度、リグニン濃度には有意な変化が観察されなかった (表3)。つまり、排水処理によって光合成や水利用に関する葉の形質は大きく変化するものの、葉の防御に関する形質の変化は小さく、泥炭湿地林のストレス環境下では、普段から光合成生産物を物理的防御や化学的防御に優先的に投資し、葉を防御している可能性が示唆された。

(様式 5) (Style5)

表 3. 排水されていない森林、排水された森林の葉の特性の違い。値はそれぞれの森林の平均値±SDであり、種の平均値から求めた。

	未排水	排水	<i>P</i>
LMA (g/m ²)	242.14 ± 55.68	291.06 ± 58.23	0.032
N _{mass} (mg/g)	13.48 ± 3.44	13.61 ± 2.98	0.912
N _{area} (g/m ²)	3.11 ± 0.46	3.82 ± 0.56	0.001
δ ¹³ C (‰)	-33.08 ± 0.74	-31.34 ± 0.72	< 0.001
Toughness (Nmm ²)	0.54 ± 0.23	0.55 ± 0.23	0.914
C/N ratio	40.45 ± 9.89	39.90 ± 9.11	0.881
Total Phenolics (mg/g)	97.08 ± 33.91	97.08 ± 34.44	1.000
Condensed tannin (mg/g)	10.93 ± 3.29	14.79 ± 4.24	0.013
Lignin (%)	22.41 ± 7.55	22.40 ± 7.56	0.999
Total Phenolics/N	8.33 ± 4.47	8.15 ± 4.45	0.914
Condensed tannin/N	0.92 ± 0.55	1.18 ± 0.71	0.101
Lignin/N	16.63 ± 5.04	16.41 ± 4.96	0.907

本研究を通して、熱帯林の樹木はそれぞれの環境ストレス下において、様々な防御方法で葉を維持していることがわかった。マレーシア熱帯雨林の林冠構成種は、強光や高い被食圧といったストレスのかかる環境において、樹種ごと様々な展葉様式を持ち、展葉様式に適した防御特性を持つことで、林冠の環境に適応していた。高頻度に展葉する樹種ほど、展葉直後から防御可能な化学的防御に投資することで葉を防御しているのに対し、低頻度に展葉する樹種ほど、光合成を阻害する恐れのない硬さによる物理的防御に投資し、高い光合成能力を実現させていた。インドネシア、中央カリマンタンの熱帯泥炭湿地林に生育する 14 種は、排水に対して主に光合成特性を向上させたが、葉の物理的・化学的防御に関する葉の特性の変化は小さかった。高い酸性度、貧栄養な土壌、高い地下水位による嫌氣的な立地など、樹木にとって極めて過酷な生育環境である熱帯泥炭湿地林の環境において、樹木は普段から葉の被食防御に対して資源を優先的に投資して貴重な光合成器官である葉を維持している可能性が示唆された。全体を通して、熱帯樹木の被食防御に対する重要度は高く、特に光合成生産が制限された状況では、被食防御に対する炭素投資の優先度が高まることが考えられた。

(様式 5) (Style5)

(注) 要約の文量は、学位論文の文量の約 10分の1として下さい。図表や写真を含めても構いません。

(Note) The Summary should be about 10% of the entire dissertation and may include illustrations