

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

氏名： 五十嵐 秀一  
Name

学位論文題目： 樹木の種子生産の豊凶に及ぼす貯蔵炭水化物の影響評価  
Title of Dissertation

学位論文要約：  
Dissertation Summary

森林生態系を構成する樹木の多くは、開花量や種子生産量が著しく年変動し、それが個体群で同調する、いわゆる豊凶現象を示す。特に、温帯のブナ、亜寒帯のモミヤマツ、熱帯のフタバガキなど、森林生態系の優占種の多くが種子生産に豊凶を持つため、他の生物や生態系の物質循環に大きな影響を及ぼす(Ashton 1988, Sork 1993)。この現象のメカニズムを説明する仮説として、現状で最も有力な仮説の1つが資源収支モデル(Isagi et al. 1997)である。これは、豊凶をおこなう樹種の開花・結実には、大量の炭素資源が必要になるため、その供給のために樹体内への炭水化物の蓄積が重要であることを示したモデルである。しかし、個体サイズの大きな樹木の貯蔵資源の蓄積過程を継続して調査するのは非常に困難で、かつ長時間を有するため、資源収支モデルを定量的に裏付ける証拠はほとんどない。

樹体内の貯蔵炭水化物の蓄積量が樹木の繁殖豊凶と密接に関係している場合、①樹体内のいずれかの器官に貯蔵された炭水化物の量が一定の水準(閾値)を超えた時に、豊作年の大量開花・結実が起こる、②豊作の間隔の長い樹種は、繁殖に必要な貯蔵炭水化物の蓄積により長い時間を要する、のいずれかあるいは両方の可能性が考えられる。本研究は、森林生態系の優占種で見られる繁殖の豊凶現象における貯蔵炭水化物資源の役割を解明するため、上記の2つの仮説を定量的に検証することを目的として行った。具体的には、まず(1)日本の冷温帯の優占樹種で、繁殖に豊凶が見られる高木性のブナを対象に、樹体内各器官の貯蔵炭水化物資源量と花芽形成量の関係性や、花序の形成に用いられる炭素の蓄積に必要な期間について検証した。続いて、(2)日本の冷温帯林において、繁殖周期の異なる高木性の落葉広葉樹10種を対象に、種子の形成に用いられる炭素の蓄積に必要な期間を検証した。最後に(3)東南アジア熱帯雨林で優占する高木性のフタバガキ科18種についても、繁殖頻度と種子の形成に用いられる炭素の蓄積に必要な期間を検証し、温帯と熱帯での繁殖に対する貯蔵炭水化物の役割の違いについて検討した。これら全体を通して、樹木の繁殖に対する炭水化物貯蔵の役割や、繁殖豊凶に対する資源収支モデルの妥当性について検証を行った。

### ① ブナの花芽形成や開花に対する貯蔵炭水化物資源の役割

繁殖量に豊凶を示す樹種は、豊作年にまず大量の花芽を形成する必要がある。資源収支モデルでは、樹体内の貯蔵炭水化物が一定量蓄積した後に花芽形成が起こり、その後開花すると考えられてきた。日本の冷温帯林を代表する落葉広葉樹で、豊凶を示すブナは、開花前年の7月初旬頃に翌年の開花のための花芽を形成することが知られる。そのため、この時期に樹体内のいずれかの器官に蓄積された炭水化物量と、翌年の開花量には対応関係があることが考えられる。また、約7年に1度豊作になると言われるブナは、複数年にわたって樹体内に蓄積した貯蔵炭水化物を利用して花序や花芽を形成している可能性がある。この研究では、ブナの花芽形成期の樹体内貯蔵炭水化物量と開花量の関係を10年にわたって調査し、開花に対する貯蔵炭水化物の役割について検証した。また、放

放射性炭素( $^{14}\text{C}$ )同位体分析を用い、ブナの花芽を構成する炭素資源の蓄積に必要な期間を算出した。

調査は茨城県北茨城市の小川群落保護林で行った。保護林内に生育するブナの成木7個体を調査対象として、2000-2009年の10年間、毎年6月末から7月初旬頃の花芽分化期に各個体にアクセスし、先端枝や枝、樹幹、根の各器官から材を採取した。材の試料から、各器官の非構造性炭水化物濃度(以下、TNC濃度(%))を求めた。また、2001-2010年まで各個体の樹冠下に3基ずつ設置したリタートラップより回収したリターから、各年の開花数(雄花・雌花の合計( $\text{n}/\text{m}^2$ ))を算出した。さらに、ブナの開花直後の雄花・雌花を対象に放射性炭素同位体分析をおこない、花芽形成や開花に使われた炭素資源の同化に必要な期間を評価した。

調査期間中のブナ成木7個体は、おおよそ1年おきに開花し、特に2006年には他の地域で報告されている豊作年と同程度の大規模な開花がみられた。各器官のTNC濃度は有意な年変動を示し、調査期間を通して増加する傾向がみられた。この増加傾向は、1年おきに開花を示した隔年開花と異なっていた。花芽分化期前の各器官のTNC濃度とその翌年の開花数との間には、有意な関係性がみられなかった。また、最も多く開花した2006年について、その前年の各器官のTNC濃度と当年の開花数の関係も解析したが、有意な関係性はみられなかった。そのため、ブナにおいて樹体内に蓄積された貯蔵炭水化物は花芽分化の誘導因子になっていない可能性が示された。ブナの雄花序と雌花序を構成する炭素資源を同化するために必要な期間は、それぞれ4.4か月と7.7か月を示した。つまり、主に花芽を形成した年に同化した炭水化物資源を利用して、花序を形成していた。この結果もまた、貯蔵炭水化物資源が花芽誘導の制限要因にならないことを示唆している。以上より、資源収支モデルより推測された仮説とは異なり、ブナでは大量開花に対して樹体内に蓄積された貯蔵炭水化物の蓄積量は重要ではないことが明らかになった。

## ② 温帯の落葉広葉樹の種子生産に対する貯蔵炭水化物の貢献度

樹木の繁殖には多くの炭水化物が必要になるが、その要求量が最大となるのが種子の成熟過程である。そのため、豊凶周期が長い樹種は、豊作年の種子生産に必要な炭水化物の蓄積に長い期間を要する可能性がある。茨城県北茨城市の小川群落保護林では、1987年から長期に渡る落葉広葉樹の種子生産量調査と種子標本の採取を継続して行っている。本研究では、これら長期観測データから豊凶間隔がわかっている落葉広葉樹10種について、種子標本に含まれる炭素放射性同位体比( $\Delta^{14}\text{C}$ )を調べて種子生産に必要な炭水化物の蓄積にかかる時間を推定し、それと豊凶間隔との関係を調べた。

大気中の $\Delta^{14}\text{C}$ は、戦後の冷戦時代に行われた大気圏内核実験によって急激に増加し、その後減少を続けている。樹木は大気中の炭素を取り込んで光合成を行い、固定した光合成産物(炭水化物)を利用して成長や繁殖を行うため、樹体に含まれる $\Delta^{14}\text{C}$ は炭素を固定した当時の大気中の $\Delta^{14}\text{C}$ を反映する。そのため、種子に含まれる $\Delta^{14}\text{C}$ を測定することで、種子を形成する炭素資源の由来を推定できる。本研究は小川群落保護林に生育し、異なる繁殖周期をもつ高木性の落葉広葉樹10種について、1987-2000年の間にシードトラップで回収された各樹種の充実種子数の変動係数(CV)を算出した。また、1990-1996年の間にシードトラップで採集された各樹種の種子を用い、種子に含まれる $\Delta^{14}\text{C}$ を測定した。また、本調査地の大気中の $\Delta^{14}\text{C}$ の経年変化を把握するために、採集年月が分かっているカバノキ属ミズメの春葉も、あわせて $^{14}\text{C}$ 同位体分析に供試した。葉の採集年月と $\Delta^{14}\text{C}$ の関係から、本調査地の大気中に含まれる $\Delta^{14}\text{C}$ の年代推定式を算出し、各樹種の種子を構成する炭素資源の同化に必要な期間を求

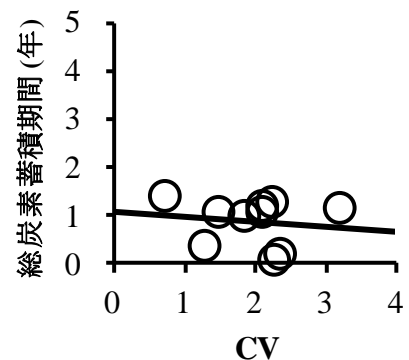


図1. 調査対象樹種の CV (繁殖周期) と総炭素蓄積期間の関係 ( $r^2 = 0.02$ ,  $P > 0.05$ )

めた。

調査対象とした高木性の落葉広葉樹10種の各年の充実種子数のCVは、0.7から3.2まで5倍近い差があった。また、10種の総炭素蓄積期間は、最大で約1.4年を示した。この値は、結実前年の6月から結実年の種子採集日までの期間を意味している。最も長い総炭素蓄積期間を示した樹種はコナラ属コナラ (1.38年) であり、最も短い値を示した樹種はクマシデ属サワシバ (0.07年) であった。また、最も大きいCVをもつブナの総炭素蓄積期間は1.13年を示し、一方で最も小さいCVをもつコナラのその期間は1.38年を示した。総炭素蓄積期間と種子生産量のCVの間に、有意な正の関係性はみられなかった (図1)。つまり、温帯の落葉広葉樹10種は繁殖周期に関係なく、種子生産に主に結実年の光合成生産物を利用していることが明らかになり、豊凶周期が長い樹種においても、豊作年の種子生産に対する貯蔵炭水化物の貢献度は低いことが示された。

### ③ 熱帯のフタバガキ科18種の種子生産に対する貯蔵炭水化物の貢献度

東南アジアの低地熱帯雨林では、2-10年に1度、優占種であるフタバガキ科を中心に様々な樹種が群集レベルで同調的に開花・結実する一斉開花・結実現象が起こる(Ashton et al. 1988; Appanah 1993; Sakai et al. 2002)。フタバガキ科を含む多くの林冠構成種が、この一斉開花の年にのみ繁殖することが知られているが、樹種や個体ごとに見ると一斉開花への参加頻度は様々である(Brearley et al. 2007; Sun et al. 2007)。一方、熱帯雨林では同じ科や属に属する樹種群であれば、大型種子を持つ樹種では繁殖頻度が低くなることが報告されている(Sork 1993; Numata et al. 1998)。一般に、フタバガキ科樹種は、栄養価の高い脂肪分を多く含む大型種子をつける樹種も多いため、大型種子をつける樹種ほど資源の蓄積に必要な期間が長くなり、繁殖頻度が低くなる可能性もある。本研究では、東南アジア熱帯雨林の優占樹種であり、一斉開花を特徴づけるフタバガキ科樹種18種について、各樹種の繁殖頻度や種子サイズ、種子に含まれる $\Delta^{14}\text{C}$ を調べ、種子生産に対する貯蔵炭水化物の役割を検証した。

調査は、マレーシアサラワク州ランビルヒルズ国立公園で実施した。この地域の森林の林冠層は、フタバガキ科樹種が優占する。調査地で長期に渡って開花・結実状況の観察がおこなわれているフタバガキ科4属 (*Dipterocarpus*属、*Dryobalanops*属、*Shorea*属、*Vatica*属) 18種を調査対象樹種とした。フタバガキ科18種の種子は、ランビルヒルズ国立公園内に設置された林冠生態調査プロット(8ha)とその周辺で1992年と1996年に採取された。各樹種の繁殖頻度は、本調査地で1993年から2003年まで継続的に調査されたフェノロジー調査のデータから求めた。各樹種の総繁殖回数を各樹種の観察個体数で割ることによって、10年間における1個体当たりの繁殖頻度 (回/10年) を算出した。各樹種の種子中の $\Delta^{14}\text{C}$ を測定するとともに、調査地の大気中の $\Delta^{14}\text{C}$ の経年変化を把握するため、*Dryobalanops aromatica*と*D. lanceolata*の新葉の $\Delta^{14}\text{C}$ も合わせて測定した。葉の採集年月と $\Delta^{14}\text{C}$ の関係から、本調査地の大気中 $\Delta^{14}\text{C}$ を補正する年代推定式を算出した。補正後の年代推定式と種子に含まれる $\Delta^{14}\text{C}$ から、種子を構成する炭素資源を同化するために必要な炭素の蓄積期間を算出した。

フタバガキ科18種の繁殖頻度は、10年間の調査期間中、多い樹種で6回、少ない樹種で1回と大きな樹種間差があった。成熟種子の乾燥重量も、最大で3.5g、最少で0.1gと調査した18種で35倍の開きがみられた。しかし、フタバガキ科18種の総炭素蓄積期間は0.49-1.37年を示し、主に結実当年の光合成生産物を利用して種子を形成していた。18種の種子重や繁殖頻度と、総炭素蓄積期間の間に有意な関係性はみられなかった (図2)。 *Dipterocarpus*属と*Shorea*属の属ごとに関係性を解析した結果においても、種子重や繁殖頻度と総炭素蓄積期間の

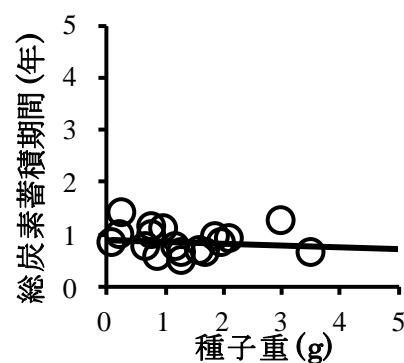


図2. フタバガキ科18種の種子重と総炭素蓄積期間の関係 ( $r^2 = 0.02$ ,  $P > 0.05$ )

(様式5) (Style5)

間に有意性はみられなかったことから、熱帯のフタバガキ科樹種は、種子サイズや繁殖頻度に関係なく、種子生産に対して主に結実した年に同化した光合成生産物を利用していることが示された。つまり、繁殖頻度が低い、あるいは大型種子をもつ樹種であっても、種子生産において貯蔵炭水化物の貢献度が低いことが示された。

本研究から、温帯や熱帯を含めた様々な樹種において、樹体内の貯蔵炭水化物資源は花芽分化の誘導因子にならず、また種子成熟に対して貢献度が低いなど、繁殖の豊凶現象に対して制限要因になっていないことが明らかになった。本研究は森林生態系の優占種である高木種を対象としたため、光合成に必要な光環境は、森林内の下層木に比べて良好な環境にあると言える。このような高木種では、資源要求の大きな開花や結実といった繁殖イベントでさえ、その期間中に樹冠部の光合成作用によって得られた同化産物で充分に対応できるのかもしれない。一方で、これまでの研究から、樹木は落葉性や常緑性に関わらず、開花に対して貯蔵炭水化物資源を利用することが報告されている(Miyazaki et al. 2002; Newell et al. 2002; Hoch et al. 2003; Ichie et al. 2005)。開花プロセスは、花芽形成や種子成熟に比べて数日から数週間程度の短期のイベントである。このような短期の資源要求に対しては、樹木は樹体内に貯蔵した炭水化物資源を優先して用いているのかもしれない。いずれにせよ、本研究の実施により、今後貯蔵炭水化物が樹木の繁殖に対して果たす役割の再検討が必要であるとともに、樹体内の他の栄養物質を含め資源収支モデルの再検討をおこなう必要があるだろう。

(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