

(論文内容の要旨)

植物個体上の葉の集団(葉群)を構成する個々の葉は、それぞれが異なった時期に出現し、異なった光合成能力を持つ。従って、生物の個体群動態解析における基本的な式であるロジスチック成長式を植物に適応するにあたって、これまで深く検討されることなく用いられてきた仮説、すなわち、「資源飽和下の個体光合成速度は葉量に比例する」や、「資源欠乏条件下では、各葉の光合成速度は資源飽和条件下に比して全ての葉が同じ割合で減少する」等は、実際の葉群動態を著しく単純化したものであり、その成立条件について検討が必要である。

本論文は、数理解析モデルと植栽実験により、これらの仮定の妥当性を検討するとともに、葉群動態が植物個体の光合成速度に果たす役割を解析したものである。すなわち、植栽実験により、「資源飽和下の個体光合成速度が葉量に比例する」のは、外部環境が一定の栽培条件下では、個体が成長して葉量が増える際に、それぞれ固有の最大光合成速度を持った葉が同じ比率を保ったまま増加する為である事を示し、更に、「資源欠乏条件下では、各葉の光合成速度は資源飽和条件下に比して全ての葉が同じ割合で減少する」という仮定に関しては、そのような条件下で個体光合成速度が最大化される事をモデルから予測し、実験によりその仮定が成立する事を示した。最後に、外部環境が変動する実際の森林環境下において、個体サイズ増加に伴う葉の性質の変化について調査し、個葉の出現・老化・死亡といった葉群動態が個体光合成速度に果たす役割を解明した。各章の内容は以下の通りである。

第1章では研究の背景として、これまでの研究で不十分である点を整理し、本研究の目的を明らかにした。特に、これまでの研究において、植物の指数関数的成長式、ロジスチック成長式、及びスケーリング理論等は、「資源が十分に与えられたとき、個体の光合成速度および成長速度は葉の量に比例する」という仮定を置いて成立しているが、植物個体上に存在する葉はそれぞれが異なった葉齢・光合成速度を持つ為に、この仮定に対して成立根拠が与えられていない事を明らかにした。以上から、ロジスチック式及びスケーリング理論の両者は、葉群動態を無視した上で「指数成長」を仮定しており、生理生態学との間には大きな不整合が存在する点を指摘した。この不整合は、「個体光合成速度は葉量に比例する」という仮定が、齢構成を持つ複雑な葉群に対して成立する事を示すことで解決される事を提案し、この検証を研究の目的とした。

第2章では、草本キクイモを用いた植栽実験により、ロジスチック式とスケーリング理論に共通する仮定、すなわち、資源飽和下での個体光合成速度は葉量に比例することが、年齢構成をもつ動的な葉群においても成立する事を明らかにした。成長していく葉群は、それぞれの光合成速度を持った葉の割合で示される生産構造が、一定に保たれたまま拡大していた。これは、動物生態学に於いて知られている「安定年齢分布」と類似したものであり、この現象によって資源飽和下での指数成長を説明する事に成功した。

第3章では、ロジスチック式の第2の仮定「密度効果は集団を構成する全ての個葉に等しい割合でかかる」を、Farquhar の最適化理論を植物1個体全体へ拡張することで、「1個体の各葉が、等しい割合で光資源不足の効果を受けている状態が最適である」という仮説を提唱し、それをキクイモを用いた植栽実験により実証した。

第4章では、実際の森林内において、個体サイズに伴い外部環境が変化する場合の葉群特性の変化を調査した。栽培環境下と異なり、実際の森林に育つ植物は、成長に伴い異なった光環境を経験する。京都市内の二次林において木本性ツル植物ミツバアケビの葉の動態を調査したところ、光環境など外的要因の変動が葉寿命に変化を及ぼしており、森林環境における植物の成長曲線は、ロジスチック成長式のような基本的な式に加えて、個体成長に伴う外部環境の変化を考慮する必要があることが明らかにされた。

第5章では、以上の結果をふまえたうえで、本研究で未解決の問題を解決しうる理論を提唱した。すなわち、第1章から第4章に記述したように、個体成長に関して、個葉の性質およびその動態は、個体の光合成速度を最大化するように決められていたが、個体群のロジスチック成長に関して、各個体の性質は個体群の成長を最大化するには決定されていない。このことから、個体群のロジスチック式に対しては、新たな理論が必要である。本章では、個体群のレベルに関しては、ロジスチック式の第2の仮定、すなわち、「資源不足の効果は全個体に等しい割合でかかる」は、個体群の最適化という理論ではなく、各個体どうしの完全競争が実現した結果（理想自由分布）によって達成される事を理論式から示すとともに、本研究全体から得られた結果をもとに、総合討論を行った。

氏名

小山 耕平

(論文審査の結果の要旨)

植物個体の指数関数的成長、及びその拡張であるロジスチック成長式は、植物生態学における多くの理論の基礎をなしている。植物個体の指数関数的成長の根拠は、「個体光合成速度は葉の量に比例する」という仮定から導かれてきたものである。この仮定は、これまで、さらに別の仮定、「植物1個体上に存在する葉の光合成速度は全て等しい」から説明されてきた。しかしながら、実際の植物が保有する葉群は、様々な時期に出現した葉から構成され、各葉の光合成能力は異なっている。本論文は、齢構成を持つ複雑な葉群に対して、植物個体成長の最も基礎的な理論の1つである「指数関数的成長」の成立根拠を初めて実験的に示したものである。評価すべきは以下の点である。

(1) 植物1個体上に存在する様々な時期に出現した葉の集団においては、各葉の光合成能力は異なっているが、葉群の生産構造が相似形を保ったまま成長する事により、植物個体の指数関数的成長における「個体光合成速度は葉の量に比例する」という仮定が成立している事を理論モデルと植栽実験により示した。

(2) 「個体光合成速度は葉の量に比例する」という仮定は、現在さかんに応用されているスケーリング理論においても重要な仮定であるが、これまで、もっぱら個葉レベルの動態を無視した議論がなされてきた。本研究では、個葉レベルの動態と個体レベルの理論を矛盾なく整合した新しい一般理論を構築し、さらに、その理論を実験によって検証する事に成功した。

(3) ロジスチック成長式において密度効果は、全ての個葉に等しく作用する事を、個体光合成の最適化理論から導き、その事を実験によって検証する事に成功した。

(4) 実験系における葉群動態と、森林環境下に於ける葉群動態を比較し、森林環境下では外部環境の変動の効果が、ロジスチック成長式によって表現される個体群動態に加わる事を明らかにした。

以上のように、本論文は生態学の基礎理論であるロジスチック成長式の成立過程を、単純化された仮定を用いず、新たな理論と実際の植物の観測データに基づき明らかにしたものであり、植物生態学および個体群生態学に対して寄与するところが大きい。

よって、本論文は博士（農学）の学位論文として価値あるものと認める。

なお、平成21年2月17日、論文並びにそれに関連した分野にわたり試問した結果、博士（農学）の学位を授与される学力が十分あるものと認めた。