

(続紙 1)

京都大学	博士 (農 学)	氏名	飛 田 博 順
論文題目	ケヤマハンノキをモデルとした窒素固定樹種の光合成のダウンレギュレーション回避メカニズムと生態系への影響		
(論文内容の要旨)			
<p>光合成は、植物にとって普遍的な機能である。光合成生産物を利用する場所をシンク、供給する場所をソースと考えた場合に、植物の光合成能力はシンクとソースのバランスにより制御され、シンクの不足によりダウンレギュレーションと呼ばれる光合成速度の低下が生じる。共生的生物窒素固定は、根に感染した根粒菌が光合成生産物を利用するため、シンクの相対的増加とみなすことができる。そのため、窒素固定植物では、窒素固定能力と光合成能力の間のフィードバックにより高いシンク能が保たれ、光合成のダウンレギュレーションが回避される可能性が考えられる。そこで、本研究では、この仮説を検証するために、放線菌のフランキアと共生し窒素固定能力を持つハンノキ属のケヤマハンノキを窒素固定植物のモデルとして、シンク不足になり易い高い大気二酸化炭素濃度 (高CO₂) を引き起こし、異なる土壌条件で稚樹を使った制御実験を行った。本論文の内容は以下のように要約できる。</p> <p>1. 自然光型のファイトトロン内で2種類のCO₂ 付加実験を行い、ケヤマハンノキの根粒形成と光合成・成長反応に対する、高CO₂ と土壌中の窒素供給量の複合影響 (実験1) と、高CO₂ と土壌中のリン酸供給量、土壌水分条件の複合影響 (実験2) を調べた。CO₂ 濃度を360 μmol mol⁻¹ (通常CO₂) と通常の2倍の濃度の720 μmol mol⁻¹ (高CO₂) に設定した。実験1では、2段階の窒素供給量 (52.5 mgN pot⁻¹ week⁻¹ (High-N) と5.25 mgN pot⁻¹ week⁻¹ (Low-N)) を設定した。実験2では2段階のリン酸供給量 (7.74 mgP pot⁻¹ week⁻¹ (High-P) と0.774 mgP pot⁻¹ week⁻¹ (Low-P)) と2段階の灌水頻度の処理 (週3回と週1回) を設定した。ケヤマハンノキでは、窒素不足の土壌や乾燥土壌でも、最大炭酸固定速度 (V_{cmax}) は低下したが、最大電子伝達速度 (J_{max}) の低下がV_{cmax} に比べて少なく、高CO₂ 下でJ_{max} / V_{cmax} 比が上昇し、光合成速度が上昇した。窒素固定能力により葉の窒素含量と光合成能力を高く維持することができ、その結果、樹木個体の成長と根粒形成が促進され、窒素固定能力が上昇するというフィードバックにより高いシンク能が保たれ、光合成のダウンレギュレーションが回避されることを明らかにした。</p> <p>2. また、実験1では、窒素固定能力を持たない樹種の反応と比較するために、ケヤマハンノキと同様にミズナラとイタヤカエデの稚樹を生育させ、光合成と成長を調べた。その結果、ケヤマハンノキと異なり、ミズナラとイタヤカエデでは、高CO₂ 下でV_{cmax} とJ_{max} が両方とも低下し、J_{max} / V_{cmax} 比が変わらず、明瞭な光合成のダウンレギュレーションを示した。窒素固定能力の有無により樹木の高CO₂ に対する光合成応答が異なることを明らかにした。</p> <p>3. 実験2の結果から、土壌のリン酸供給量が不足する場合には、ケヤマハンノキの光合成能力が低下し、樹木個体の成長量と根粒形成量が減少した。リン酸不足条件</p>			

では、根粒形成量の減少により窒素固定能力が抑制され、葉の窒素含量の低下と光合成能力の低下が生じるという窒素固定能力と光合成能力の間のフィードバックが生じ、高CO₂ 下で光合成のダウンレギュレーションを回避することができないことを明らかにした。

4. さらに、以上のような、ケヤマハンノキが窒素不足の立地でも光合成のダウンレギュレーション回避により高い光合成機能と窒素固定能力を示す性質が、林分レベルでの生態系改変に及ぼす効果を評価するために、土壤の攪乱を受けた立地に天然更新した約18年生のケヤマハンノキ林分において、窒素固定量の推定と林分内の窒素循環に対する窒素固定量の寄与を調べた。その結果、単位面積あたりの窒素固定量は約 56 kg N ha⁻¹ yr⁻¹ と推定され、落葉中に含まれる窒素量の半分以上（約66%）に相当した。生葉の窒素濃度が高く、落葉時の窒素再吸収効率が低い結果、葉リターの窒素濃度は高かった。さらに、窒素濃度の高い葉リターが高い分解速度を持つことにより、ケヤマハンノキの窒素固定能力により吸収された窒素が速やかに土壤へ供給されていることを明らかにした。以上のように、ケヤマハンノキが光合成のダウンレギュレーション回避により高い光合成能力と窒素固定能力を示す性質は、窒素不足の立地でも高い生葉の窒素濃度とリターを通じた窒素フラックスを維持し、林分レベルでの土壤肥沃化に貢献することを明らかにした。

注) 論文内容の要旨と論文審査の結果の要旨は1頁を38字×36行で作成し、合わせて、3,000字を標準とすること。

論文内容の要旨を英語で記入する場合は、400～1,100 wordsで作成し
審査結果の要旨は日本語500～2,000字程度で作成すること。

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

植物の光合成能力は光合成生産物のシンクとソースのバランスにより制御され、ダウンレギュレーションと呼ばれる、シンク不足による光合成速度低下が生じる。特に、高CO₂環境下では、葉内のCO₂濃度に対して相対的に光合成速度が低下し、これがダウンレギュレーションによって引き起こされていることが分かってきた。しかし、窒素固定植物ではダウンレギュレーションが生じにくく、その結果、高い純一次生産速度を維持することによって生息地の生態系への窒素加入量を高く維持する可能性が示唆された。本研究は、窒素固定植物のダウンレギュレーション回避メカニズムと生態系への窒素加入効果を、生理生態学的に解明したものであり、評価できる点は以下のようにまとめられる。

1. 生物窒素固定は、根の根粒菌が光合成生産物を利用するため、シンクの相対的増加とみなされた。そのため、窒素固定植物では、窒素固定と光合成間のフィードバックにより高いシンク能が保たれ、ダウンレギュレーションが回避される可能性が考えられた。そこで、フランキアと共生するケヤマハンノキを窒素固定植物のモデルとして、シンク不足になり易い高い大気CO₂濃度を引き起こし、異なる土壌条件で稚樹を使った検証実験を行った。その結果、ケヤマハンノキでは、窒素不足や乾燥土壌でも、高CO₂下で、最大電子伝達速度 (J_{max}) / 最大炭酸固定速度 (V_{max}) 比と光合成速度が上昇し、成長と根粒形成の促進に伴う窒素固定能の上昇により高いシンク能が保たれ、光合成のダウンレギュレーションが回避されることを明らかにした。

2. 光合成のダウンレギュレーション回避メカニズムと栄養塩律速の関係を明らかにした。土壌のリン酸供給量を実験的に低下させた場合、ケヤマハンノキの光合成能力が低下し、樹木個体の成長量と根粒形成量が減少した。リン酸の欠乏が、個葉の光合成速度と根の窒素固定を律速し、これにより個体レベルで窒素固定量低下と光合成速度低下のフィードバックが働き、高CO₂下での光合成ダウンレギュレーションが回避されないことを明らかにした。

3. ダウンレギュレーション回避により高い光合成能力と窒素固定能力を示す生理生態的性質は、個体レベルで生葉の高い窒素濃度とリターを通じた高い窒素フラックスを維持することに繋がり、このことが生態系への窒素加入速度を高く維持できる要因であることを明らかにした。

以上のように、本論文は、窒素固定植物のダウンレギュレーション回避メカニズムと生態系構造と機能への窒素加入の波及効果を明らかにしたものであり、生理生態学、森林生態学、生態系生態学に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24年2月10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。

注) Webでの即日公開を希望しない場合は、以下に公開可能とする日付を記入すること。
要旨公開可能日： 年 月 日以降