

(続紙 1)

京都大学	博士（農学）	氏名	河合 清定
論文題目	Functional and ecological significance of leaf vein (葉脈の機能と生態学的意義)		
(論文内容の要旨)			
陸上植物の生産性は根から葉に至る水輸送に依存している。中でも葉は個体全体の通水抵抗の大部分を占め、最も乾燥に弱い器官であるなど、その構造や機能の理解は植物の水利用や生産性の理解に必須である。しかし、葉の水利用特性の測定は真空ポンプや電子天秤などを組み合わせた特別な機器と一定の時間を要するため、生態学的意義を理解するのに十分なデータは得られていない。そこで、葉の水利用を規定し、簡便に測定できる形態特性として葉脈に着目し、その機能・多様性・環境応答を検討した。 第2章では、双子葉植物に普遍的に見られる葉脈の階層性(低次の太い脈と高次の細い脈から構成されること)に着目し、8種の温帯ブナ科樹種(<i>Quercus crispula</i>, <i>Q. serrata</i>, <i>Q. glauca</i>, <i>Q. salicina</i>, <i>Q. gilva</i>, <i>Q. acuta</i>, <i>Q. phillyreoides</i>, <i>Castanopsis cuspidata</i>)を対象に、低次脈密度、高次脈密度、葉面積、LMA、葉厚、破壊強度など16種類の葉の力学的および構造的特性を測定することにより、低次脈と高次脈とで機能が異なるという仮説を検討した。その結果、低次脈の密度(葉面積当たりの長さ)が葉の力学的強度や構造特性と、高次脈の密度が葉の通水性と正に相関することが分かった。また、低次脈と高次脈の密度、葉の力学特性と通水性の間には相関がなかった。以上から、葉脈の階層性は機能の役割分担と結びついていると考察した。 第3章では、第2章に引き続き、低次脈密度、高次脈密度、葉面積、LMA、葉厚、葉の含水率、葉の水ポテンシャルなど葉の力学的、構造的、および生理的特性を17種類測定して比較することにより、葉脈と葉の水利用および力学的、構造的特性との関係を検討した。冷温帯の11樹種(<i>Aria alnifolia</i>, <i>Castanea crenata</i>, <i>Carpinus tschonoskii</i>, <i>Cornus controversa</i>, <i>Fagus crenata</i>, <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>, <i>Magnolia salicifolia</i>, <i>Padus grayana</i>, <i>Quercus crispula</i>, <i>Symplocos sawafutagi</i>, <i>Weigela hortensis</i>)において、葉脈が通水性や耐乾燥性といった葉の水利用特性と関係することが示された。 第4章では、材の構造・機能の多様性と葉脈との関係を、材または葉の構造と機能に関係する乾重ベースのデンプン濃度、炭素濃度、窒素濃度、面積ベース枝呼吸速度、道管密度、辺材密度など19種類の特性を測定し、これらを葉脈の特性と比較することで明らかにした。冷温帯に産する14樹種(<i>Aria alnifolia</i>, <i>Cornus controversa</i>, <i>Daphniphyllum macropodum</i>, <i>Hamamelis japonica</i>, <i>Ilex macropoda</i>, <i>I. pedunculosa</i>, <i>I. sugerokii</i>, <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>, <i>Pieris japonica</i> subsp. <i>Japonica</i>, <i>Quercus crispula</i>, <i>Q. salicina</i>, <i>Rhododendron japonheptamerum</i> var. <i>hondoense</i>, <i>Stewartia monadelpha</i>, <i>Trochodendron aralioides</i>)の比較から、木口面における軸方向柔細胞の面積割合が枝の呼吸速度、通水性、窒素・リンの濃度、肥大成長速度と正に関係することが分かった。また、木部の構造や機能は葉脈形態と高い相関を示し、炭素獲得・栄養塩・水の要求性の高い樹種は耐乾燥性が高く、光合成能力が高い葉を持つことが示唆された。以上から、葉と材の特性は機能的に統合されており、葉脈から材の構造や機能を予測できることが示された。			

第5章では、葉、シュート、幹の機能に関する24種類の変数を測定し、葉脈をはじめとする樹木の機能特性が東アジアの温度傾度に沿っていかに変化するかを明らかにした。日本とタイの北緯43度から13度の間の13サイト(足寄、天塩、水上、和歌山、椎葉、上名川、芦生、大江山、上賀茂、粕谷、紀伊大島、与那、サケラート)に生育するブナ科樹木の比較から、寒冷な地域ではストレス耐性を犠牲にして生産性を高める樹木が多く、温暖な地域では生産性を犠牲にしてストレス耐性を高める樹木が分布することが分かった。葉脈においても同様の傾向が見られ、温暖な地域では構築コストは高いが輸送における安全性を高めていた。さらに、以上の機能特性の変異はサイト間で生育する種が置き換わることで駆動されていた。以上から、東アジアにおける気温傾度が、生産性と耐久性のトレード・オフに基づき種の分布および森林タイプを規定していることが示唆された。

第6章では、博物館に収蔵された多くの植物種の葉のコレクションを用いて、温帯の227種を対象に葉脈形態における系統的な多様性を解析した。その結果、葉脈形態の進化において系統的な制約は弱いことが分かった。以上から、葉脈の特性は、葉や材の機能を予測し、樹木の生態や進化を研究する上で有用な指標であることが示唆された。

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)

陸上植物の生産性は根から葉に至る水輸送に依存している。特に葉は最も乾燥に弱い器官であり、植物個体全体の通水抵抗の大部分を占めるなど、その構造や機能の理解は植物の水利用や生産性の理解に不可欠である。しかし、葉の水利用特性は測定に真空ポンプや電子天秤などを組み合わせた特殊な機器と多くの時間を要するため、生態学的意義を議論するのに十分なデータを得ることが容易でない。そのため、いまだに理解が進んでいない。本研究は、葉の水利用を規定し、簡便に測定できる形態特性として葉脈に着目し、その機能・多様性・環境応答を明らかにしたものである。本研究で評価すべき点は以下のとおりである。

1. 双子葉植物に普遍的に見られる葉脈の階層性に着目し、温帯および冷温帯の双子葉樹木において、低次脈は葉の力学的強度や構造特性と相関する一方、高次脈の密度等は葉の通水性と相関することを明らかにした。この結果に基づき、葉脈の階層性は機能の役割分担と結びついていると考察した。
2. 冷温帯の双子葉樹木において、木口面における軸方向柔細胞の面積割合が枝の呼吸速度、通水性、窒素・リンの要求性、肥大成長速度と正に関係すること、また、木部の構造や機能は葉脈形態と高い相関を示し、炭素獲得・栄養塩・水の要求性の高い樹種は耐乾燥性が高い枝と光合成能力が高い葉を持つことを明らかにした。以上から、葉と材の特性は機能的に統合されており、葉脈から材の構造や機能を予測できることが示された。
3. 東アジアの温度傾度に沿って生育するブナ科樹木において、寒冷な地域ではストレス耐性を犠牲にして生産性を高める樹木が多く、温暖な地域では生産性を犠牲にストレス耐性を高める樹木が多いことを明らかにした。葉脈においても同様の傾向が見られた。以上から、東アジアにおける気温傾度が、生産性と耐久性のトレード・オフに基づき種の分布および森林タイプを規定していることが示唆された。
4. 温帯の多数の樹種を対象に、葉脈形態における系統的な多様性を解析した結果、葉脈形態の進化において系統的な制約は弱いことが明らかになった。その結果、葉脈は葉や材の機能を予測し、樹木の生態や進化を研究する上で有用な指標であることが示唆された。

以上のように、本論文は東アジアの双子葉樹木において葉脈の機能・多様性・環境応答が様々な樹種の生理・生態的特性と密接に結びついていることを示したものであり、森林生態学、植物生態学、樹木生理学の発展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31年2月18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。

また、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。

注) 論文内容の要旨、審査の結果の要旨及び学位論文は、本学学術情報リポジトリに掲載し、公表とする。

ただし、特許申請、雑誌掲載等の関係により、要旨を学位授与後即日公表することに支障がある場合は、以下に公表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（学位授与日から3ヶ月以内）