

(続紙 1)

京都大学	博士（農学）	氏名	Geekiyanage Don Anurasiri Nalaka
論文題目	Functional trait variations and habitat affinities of karst tree species in Guangxi Province, South China （中国南部広西壮族自治区のカルスト地帯における樹木種の機能形質の変異とハビタット特異性）		
(論文内容の要旨)			
石灰岩質の母岩の侵食によって作られるカルスト地形は熱帯林域の多くの場所で見られる。カルスト地帯においては、突き出した山頂から谷部へといった地形の変化に伴い、水と栄養塩類の可給性がモザイク状の空間的変異を示す。また、カルスト地帯の熱帯林では樹木種の分布が地形の違いに対応して特化していることも近年報告されている。しかし、こういった熱帯カルスト林を構成する樹種の地形ハビタット特異性が、樹木の持つどのような機能形質の違いに基づくのかを調べた研究はこれまでなかった。そこで本論文では、熱帯カルスト林における樹種分布の制限要因を、文献調査と比較生態学的手法で検討した。 第2章においては、熱帯から亜熱帯にかけてのカルスト地帯の特徴、及び、熱帯カルスト林樹種の生理生態学的形質について、文献調査に基づいて議論した。カルスト地帯は世界の陸域の10%以上を占めるとされ、熱帯の生物多様性ホットスポットと呼ばれる地域にも存在する。母岩である石灰岩の性質のため、リンの少ない貧栄養の生態系であるとともに、水はけが良く乾燥の影響の出やすい生態系、と一般化される。しかし、文献調査に基づくメタデータ解析の結果は、このような一般化を必ずしも支持しないことが明らかになった。さらに、水分子の酸素と水素の安定同位体比を使って植物が地下のどの部位から吸水しているかを解析した文献を整理すると、土壌水、エピカースト水（侵食を受けた石灰岩の孔隙に蓄えられた水）、地下水、雲霧水、といった4つの異なるタイプの水を利用する樹木が熱帯カルスト林に存在することが示された。これらの文献データ解析の結果は、カルスト地帯に存在する樹種が、水と栄養塩類の可給性の空間変異に対して、適応的な戦略を持つことを示唆した。 第3章では、調査地（Nonggang Nature Reserve)について詳細に記載し、調査対象とした19樹種の地形ハビタット特異性を丘頂上、斜面部、斜面下部、谷部の4つに区分することの妥当性を説明した。 第4章では、光合成や水と栄養塩類の利用戦略に関わると予測される葉の機能形質を測定し、これらの形質が樹種のハビタット特異性の違いに伴ってどのように異なるかを定量的に比較した。さらに、表現形質は土壌環境に影響されることも考慮して、広西壮族自治区南寧市近郊の樹木園の肥沃な土壌に植栽された対象樹種を選び、同じく葉の機能形質を測定した。測定した形質のうち、最もはっきりした地形ハビタット特異性に関連した違いを示す形質は、葉の面積あたりの乾燥重量（LMA）であり、乾燥と栄養塩類不足のストレスが強い丘頂上のハビタットに特化した樹種がもっとも高いLMA値を示し、土壌環境がもっとも良好な斜面下部の樹種がもっとも低いLMA値を示した。しかしこういったLMAの違いは水利用に直接影響すると考えられる気孔密度、孔辺細胞の長さ、また葉脈密度には関係していなかった。また、丘頂上ハビタットに特化した樹種はphotochemical reflectance index (PRI) の値が他の樹種より低く、光障害保護装置として機能するxanthophyll cycleを強く発現していることを示した。			

第5章では、植物のストレス耐性に適応的であると一般に考えられる非構造炭水化物（NSC）の濃度が樹種の地形ハビタット特異性に伴いどのように変化するかを定量比較した。季節的な乾燥ストレスが強い丘頂上の常緑樹種は枝や根にNSCを蓄積していることも予測されたが、この予測を支持する結果は得られなかった。一方、葉においては、丘頂上の樹種が非常に高いNSC濃度を示し、単糖類の蓄積によるものであることが明らかになった。この傾向はこれまで報告されたことはなく、丘頂上という乾燥ストレスの強い環境への耐性を持つ常緑樹種においては、単糖類の蓄積が浸透圧と膨圧の調整に適応的であると解釈した。

第6章では、丘頂上、斜面部、斜面下部の3つの地形ハビタットに特化する種をそれぞれ2種ずつ、合計6種選択して、葉の光合成と水収支にもっとも直接的に関係すると考えられる形質を、水分ストレスを強く受けている乾季に測定した。測定した形質は、光飽和光合成速度、二酸化炭素飽和光合成速度、通水コンダクタンス、気孔インデックス（気孔密度と孔辺細胞の長さの2乗の積）、葉脈密度である。これらの形質のうち気孔インデックスや葉脈密度のような静的な形質と通水と光合成能力に関する動的な形質の間には理論的に相関が予測され、既往研究において関係式が報告されている。乾燥ストレス下の乾季の測定値は、静的形質で予想される光飽和光合成速度と通水コンダクタンスの値よりも大きく低下していた。このことは、葉の静的形質は雨季の湿潤な環境に対応して決定されていて、気孔開度の調節によって耐乾性を獲得していることが明らかとなった。特に丘頂上に特化した樹種は静的形質からみてきわめて高い光合成能力をもつことが予想され、雨季の光合成生産性を高くするような適応をしていることが明らかとなった。

第7章では、上記の研究成果に基づき、熱帯カルスト林構成樹種の地形ハビタット特異性に関する生理生態的適応戦略について総合考察を行い、また、本論文で得られた新たな知見に基づいて、熱帯カルスト林の今後の生態学的研究の方向性について議論した。

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。

(論文審査の結果の要旨)

石灰岩質の母岩の上に成立するカルスト地形は中国南部から東南アジアの熱帯林域に広範囲に存在するが、これらカルスト上の森林を構成する樹種がカルスト地形に固有の空間的変異に伴ってどのような適応的戦略を示すかはこれまで包括的に調査されていなかった。本論文は、中国南部広西壮族自治区のカルスト地帯の森林を調査地として、地形ハビタット特異性に対応して樹木種がどのように機能形質を変異させているのかを定量的に検証した。評価すべき点は以下の4点にまとめられる。

1. 熱帯カルスト林の樹種に関する既往研究を網羅的に調べ、この結果に基づき野心的な野外調査を中心とする研究計画を立案し、複数の機能形質を最新の生理生態学的手法を駆使して包括的に比較定量することに成功した。
2. 複数の機能形質を比較定量することで、地形ハビタット特異性に関連して適応的な変異を示す形質として葉面積あたりの乾燥重量 (LMA) が最も中心的な役割をもつことを検証し、丘頂上というストレス環境の強いハビタットへの特化には、葉の厚さと組織密度を増加させ、また光障害を防ぐことが適応的であることを初めて明らかにした。
3. 季節的な乾燥ストレスが最も顕著なカルスト地帯の丘頂上に特化して分布する樹種においては、高い光合成能力を保ちつつも、単糖類をもちいた浸透圧の調整および気孔を閉じるといった乾燥適応が重要であることを世界に先駆けて明らかにした。
4. 湿潤熱帯林地域において、カルスト地帯のさまざまな立地に分布する樹種の生理生態的な適応戦略を包括的に明らかにした。

以上のように、本論文は中国南部から東南アジアに広がる熱帯カルスト林を構成する樹木種の地形ハビタット特異性が、機能形質の違いによって説明できることを示すとともに、幾つもの生理生態学的新知見をもたらしており、植物生態学、樹木生理生態学ならびに熱帯林環境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29年12月15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)