

氏 名	ふじ 藤 木 大 介
学位(専攻分野)	博 士 (農 学)
学 位 記 番 号	農 博 第 1448 号
学位授与の日付	平 成 16 年 9 月 24 日
学位授与の要件	学 位 規 則 第 4 条 第 1 項 該 当
研究科・専攻	農 学 研 究 科 森 林 科 学 専 攻
学位論文題目	Stem Replacement Strategy for Multiple-stemmed Clump of Woody Plants (株立ち型木本植物における幹付け替え戦略に関する研究)
論文調査委員	(主 査) 教 授 菊 沢 喜 八 郎 教 授 武 田 博 清 助 教 授 柴 田 昌 三

論 文 内 容 の 要 旨

木本植物の中には、地表近くから萌芽幹を連続的に発生させ、株立ち型樹形を形成する種が数多くみられる。この種の植物個体は共通の根株と複数の地上幹から成る株を形成し、株内の古くなった地上幹を順次、新しく発生した萌芽幹と付け替えることで、株を長期にわたって維持することが知られている。従来の生態学的解釈では、このような幹付け替えシステムは株（つまり個体）の延命のために機能していると説明されてきた。しかしながら、単に個体の延命を目的とするのであれば必ずしも株立ち型樹形をとる必要はなく、ヤクスギのように単一の幹のまま長命化することも可能であろう。したがって、株立ち型木本植物の幹の付け替えには、‘個体の延命’だけでなく‘幹を付け替える’こと自体にも生態学的意義が求められるべきであると考えられる。

第1章（序文）では、生活史理論の見地から、株立ち型木本植物における株立ち型樹形の発達理由及びその幹付け替え戦略を解明するためには、1）地上幹の老化要因としての樹形発達上の生物物理的制約と環境条件の相互作用、2）幹付け替え戦略を理解する枠組みとしての Kikuzawa (1991) の葉の付け替え理論に着目することの重要性を提起した。

第2章においては、本論文で調査対象種とした林床低木クロモジ (*Lindera umbellata*) の生活史上の特性を記述した。

第3章では、クロモジ地上幹の生長解析から、クロモジ地上幹は生長に伴い非同化器官の現存量割合の増加という樹形発達上の生物物理的制約をもつことを示した。地上幹における非同化器官割合の増加は RGR（相対成長率）の減少と関係していた。クロモジのハビタットである森林林床は弱光環境のため、葉の光合成速度は陽光地に比べ著しく制限される。この結果、非同化器官割合の増加は地上幹での総生産量に対する呼吸量の負荷を高め、幹の成熟後の物質生産の維持を困難にするものと思われる。

第4章では、木本植物の生育期間全体のステージの測定に有効な指標として RGR の逆数の一種である LRR を用いることを提案した。既存のステージの指標（つまり齢とサイズ）は、木本植物が成熟するまでの期間のステージの変化しか正確に測定することができないので、LRR が齢やサイズよりステージの指標として有効であることを実証した。この LRR の開発は、木本植物の生活史全体を LRR 軸上に描くことを可能にする。LRR は今後木本植物の生活史の解明に大きく役立つツールとなるであろう。

第5章では幹付け替え理論を以下の仮定に基づき提案した：①地上幹はある齢に達すると繁殖を開始する；②株サイズは一定である；③母幹と娘幹は一对一で入れ替わる。この仮定の下、株の繁殖速度が最大化されるためには、株内の個々の地上幹において単位時間当たりの繁殖量が最大になる時点で幹を付け替えればよい。

野外で生育している植物を対象に、幹付け替え理論を検証するためには大きな手法的困難が存在する。検証のためには、幹の生育期間を通した繁殖量のデータが必要であるが、一般に木本植物の寿命は長いために、その期間全てを我々が観察することは困難である。したがって、幹の生育期間を通した繁殖量は、生育期間を通しての値の変化を得ることができる特定の変数に繁殖パラメータを掛け合わせて推定する必要がある。前者は枯死木を樹幹解析することで幹年材積成長量として容

易に求められるが、後者の繁殖パラメータはステージによって変化するために、これを求めるためには正確なステージの指標が必要である。第4章で開発したLRRは、クロモジの地上幹における生育期間を通した繁殖量の推定を可能にし、さらには幹付け替え理論の検証をも可能にした。

幹付け替え理論の検証の結果、母幹の枯死時点で娘幹が比較的大きいサイズまで成長している場合は、母幹は理論の予測する最適タイミングで枯死することが明らかとなった。この事実は、株内の地上幹は株の繁殖速度を最大化するタイミングで付け替わるという仮説を支持していた。一方、母幹の枯死時点で娘幹のサイズが比較的小さい場合は、母幹は理論の予測する最適タイミングから離れた時点で枯死していた。これらは、母幹が最適タイミングに達した時点で、娘幹が幹の付け替えのための十分なサイズに達しておらず、結果として母幹の寿命が延びたものと、母幹が最適タイミングに到達する前に事故死したものと解釈した。

第6章（総合討論）では、幹付け替え戦略をもつ株立ち型植物が適応進化する一般的条件について考察した。幹付け替え理論から、幹の付け替えが株の適応度上有利になる理由は、地上幹が成熟後その繁殖量を維持できずに減少することが原因であることが導かれた。クロモジにおいては、生長に伴う非同化器官の現存量割合の増加と弱光環境の相互作用が地上幹の物質収支を悪化させ、成熟後の繁殖量の維持を困難にしていると考えられた。株立ち型木本植物は一般に生長が劣悪な環境下の森林で優占することが報告されている。このことから成熟後の物質生産の維持が困難であるような生育環境が、幹付け替え戦略をもつ株立ち型植物が適応進化する一般的条件であるものと推測した。

論文審査の結果の要旨

本論文は地表近くから萌芽幹を連続的に発生させ、株立ち型樹形を形成する木本種について、‘個体の延命’だけでなく‘幹を付け替える’こと自体に生態学的意義がするという観点から野外調査を行うとともに理論的考察を加えたものであり、評価すべき点は以下のとおりである。

- 1) クロモジ地上幹について、サイズ拡大にともなって地上幹成長が衰えることを記載し、その理由を明らかにしたこと。クロモジ地上幹は生長に伴い非同化器官の現存量割合の増加という樹形発達上の生物物理的制約をもつ。クロモジのハビタットである森林林床は弱光環境のため、葉の光合成速度は陽光地に比べ著しく制限される。この結果、非同化器官割合の増加は地上幹での総生産量に対する呼吸量の負荷を高め、幹の成熟後の物質生産の維持を困難にするものと考えられる。
- 2) 木本植物の生育期間全体のステージの測定に有効な指標として新しく考案した指標LRRを用いることを提案したこと。野外で生育している植物を対象に、幹付け替え理論を検証するためには大きな手法的困難が存在する。検証のためには、幹の生育期間を通した繁殖量のデータが必要であるが、一般に木本植物の寿命は長いために、その期間全てを我々が観察することは困難である。したがって、幹の生育期間を通した繁殖量は、生育期間を通しての値の変化を得ることができる特定の変数に繁殖パラメータを掛け合わせて推定する必要がある。前者は枯死木を樹幹解析することで幹年材積成長量として容易に求められるが、後者の繁殖パラメータはステージによって変化するために、これを求めるためには正確なステージの指標が必要である。既存のステージの指標（つまり齢とサイズ）は、木本植物が成熟するまでの期間のステージの変化しか正確に測定することができないので、LRRが齢やサイズよりステージの指標として有効であることを実証した。このLRRの開発は、木本植物の生活史全体をLRR軸上に描くことを可能にする。LRRは今後木本植物の生活史の解明に大きく役立つツールとなるであろう。
- 3) 幹付け替えにより、個体全体の適応度を最大化するという理論を提唱し、これを検証したこと。以下の仮定に基づき新しい理論を提案した：①地上幹はある齢に達すると繁殖を開始する；②株サイズは一定である；③母幹と娘幹は一对一で入れ替わる。この仮定の下、株の繁殖速度が最大化されるためには、株内の個々の地上幹において単位時間当たりの繁殖量が最大になる時点で幹を付け替えればよい。

幹付け替え理論の検証の結果、母幹の枯死時点で娘幹が比較的大きいサイズまで成長している場合は、母幹は理論の予測する最適タイミングで枯死することが明らかとなった。この事実は、株内の地上幹は株の繁殖速度を最大化するタイミングで付け替わるという仮説を支持していた。一方、母幹の枯死時点で娘幹のサイズが比較的小さい場合は、母幹

は理論の予測する最適タイミングから離れた時点で枯死していた。これらは、母幹が最適タイミングに達した時点で、娘幹が幹の付け替えのための十分なサイズに達しておらず、結果として母幹の寿命が延びたものと、母幹が最適タイミングに到達する前に事故死したものである。

- 4) 幹付け替え戦略をもつ株立ち型植物が適応進化する一般的条件について考察したこと。幹付け替え理論から、幹の付け替えが株の適応度上有利になる理由は、地上幹が成熟後その繁殖量を維持できずに減少することが原因であることが導かれた。成熟後の物質生産の維持が困難であるような生育環境が、幹付け替え戦略をもつ株立ち型植物が適応進化する一般的条件であるものと推測した。

以上のように本論文は、幹付け替え戦略をもつ株立ち型植物について生育ステージを示す新しい指標を考案し、幹付け替えの理論を提唱してこれを検証し、それが適応進化する一般的条件について考察したものであり、森林生物学の発展に寄与するところが多い。

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16年8月11日、論文なら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。