

氏名	加物 功 黒澤 陽子
本籍（国籍）	宮城県
学位の種類	博士（農学）
学位記番号	連研第 816 号
学位授与年月日	令和 4 年 3 月 2 3 日
学位授与の要件	学位規則第 5 条第 1 項該当課程博士
研究科及び専攻	連合農学研究科 地域環境創生学専攻
学位論文題目	Scaling of shoot and root respiration rate, fresh mass, and surface area of <i>Fagus crenata</i> during ontogeny (ブナ種子～成木の地上部と根の呼吸、重量、表面積のスケールリング)
学位審査委員	主査 山形大学教授 森 茂太 副査 山形大学准教授 菊池 俊一 副査 弘前大学准教授 赤田 辰治 副査 岩手大学教授 伊藤 菊一

論文の内容の要旨

This thesis investigates the scaling of respiration, fresh mass, and surface area of *Fagus crenata* throughout ontogeny and consists of two chapters.

Chapter 1. Seedlings with main leaves: rapid root development with decreasing respiratory carbon cost

As terrestrial plants are rooted in one place, their metabolism must be acclimatized to continuously changing environmental conditions. This process is influenced by different metabolic traits of plant organs during ontogeny. However, direct measurement of organ-specific metabolic rates is particularly scarce, and little is known about their roles in whole-plant metabolism. In this study, we investigated size scaling of respiration rate, fresh mass, and surface area of leaves, stems, and roots in 65 seedlings of *Fagus crenata* Blume (2 weeks to 16 months old). With the increase in plant mass, a proportion of roots in whole plant increased from 20.8 to 87.3% in fresh mass and from 12.8 to 95.0% in surface area, while only from 15.6 to 60.2% in respiration rate. As a result, the fresh-mass- and surface-area-specific respiration rates in the roots decreased by 85% and 90%, respectively, and these decreases were significantly size-dependent. However, such a size-dependent decrease was not observed for the surface-area-specific respiration rate in the leaves and stems. It is likely that this rapid root development is specific to the early growth stage after germination and would help plants acquire water and nutrients efficiently (i.e., at relatively low respiratory carbon costs). Overall, it is probable that the establishment of *F. crenata* forests and survival of *F. crenata* seedlings could be promoted by substantial root growth with a reduction in respiratory carbon cost.

Chapter 2. Germinating seeds to mature trees: scaling of shoot and root respiration rate, fresh mass, and surface area

Studies of terrestrial plant ecology and evolution have focused on the patterns of metabolic product allocation to roots and shoots in individual plants and the scaling of whole-plant respiration. However, few empirical studies have investigated the root:shoot ratio by considering the scaling of whole-plant respiration at various sizes throughout ontogeny. Here, using 377 individuals of *Fagus crenata* from five different Japanese provenances, we measured the respiration rates, surface area, and fresh mass of the entire roots and shoots, from germinating seeds to mature trees. We found that the relatively stable allometry of whole-plant respiration from seedlings to mature trees resulted from the integration of a convex upward curve of the root and a convex downward curve of the shoot to whole-plant fresh mass on the log-log coordinates. This suggests a gradual ontogenetic shift in allocation priority, from water uptake in seedlings to carbon gain in mature trees. We propose that this size-related root and shoot shift is common in *F. crenata*, regardless of the environment or phylogeny. Rapid root growth in early growth stage may promote subsequent shoot growth, and approaching the saturation of root growth may cause a decline in shoot and whole-plant growth during the mature stage.

呼吸はあらゆる生物のエネルギー生産システムであり、これを個体レベルで評価することは成長や適応進化のメカニズムを生態学と物理化学の広い視点からより客観的に理解する基盤である。樹木個体の成長は、呼吸により維持される炭素獲得と水獲得で制御されており、トレードオフ関係にある地上部と根系への代謝産物やエネルギーの配分機構解明は生態学の中心的課題である。これまで、根系と地上部への配分は重量を指標に評価されてきた。暗い環境下では地上部重量が、乾燥環境下では根系重量が高まることが多く、環境に応じて水・炭素獲得を維持する最適配分機構が存在し、最適配分は系統によっても異なるとされている。一方で、配分は芽生え～成木のサイズ変化に応じて変化することも広く知られている。しかし、地上部と根系の重量、呼吸、表面積を吸水種子～成木まで実測した研究は無く、系統・環境とサイズの兼ね合いの上に生じる配分制御機構は未解明である。この理由は、種子や芽生え、大木の個体呼吸実測が困難なことにある。

そこで、吸水種子～成木の根を含む個体呼吸を効率的かつ正確に実測する方法を開発した。この方法により、様々な産地・環境のブナ (*Fagus crenata*) 種子～成木の根系・地上部の呼吸・重量・表面積を個体レベルで実測し、それらのサイズに応じた変化（スケーリング）を分析することで、ブナ成長に果たす根系の役割の解明を本研究の目的とした。ブナ属は北半球の代表的な落葉広葉樹であり、日本のブナ *F. crenata* にはこれまで器官レベルの形態・生理特性における系統・環境間差の解明を目指した研究が大半を占め、統一的性質の解明に焦点を当てた研究は殆ど無かった。そこで、本研究では、個体レベルの地上部、根系の呼吸、重量、表面積スケーリングから系統・環境間差を越えた統一的な樹木成長メカニズムの解明を目的とした。研究材料には、環境や遺伝子の異なる山形、岩手、新潟、長野、静岡、高知産のポット苗と野外の枯死寸前（被陰）個体～優勢個体を含む吸水種子～芽生え～成木 377 個体を用いることで、様々なサイズにおいて生じ得る個体呼吸の幅を網羅した。このうち光合成が未発達な段階（吸水種子～本葉展開前）の個体は個体呼吸を、本葉展開後～成木は根系・地上部別の呼吸・重量・表面積を測定した。呼吸測定には吸水種子～成木の大きさに応じて適切なサイズのチャンバーの使用により個体全体の地上部と根系の呼吸を 1 個体ごとに評価し、根系画像解析装置 WinRhizo を使用して根系全体の表面積を測定した。

吸水種子～本葉展開前では光合成が未発達なため、個体重量がほぼ増加しないにもかかわらず

ず個体呼吸は急増した。その後、本葉展開後～成木では個体呼吸の増加は緩やかになった。その結果、吸水種子～成木の個体呼吸—重量関係には、両対数軸上で傾き 3.5 と 0.73 の 2 つの漸近線を持つ上に凸型の非線形式が選択された。類似の上に凸型非線形傾向は、熱帯～シベリアの多様な樹種を含む個体呼吸スケーリングでも確認されている (Mori et al. 2010)。さらに、本葉展開後～成木の個体呼吸—重量関係は、両対数軸上で傾き 0.779 の回帰直線として表された (95% CI: 0.762–0.797, $R^2 = 0.975$)。これは、様々な生物において「個体呼吸と個体重量の関係は両対数軸上で傾き 0.75 の直線」とする 3/4 乗則 (Kleiber 則) にほぼ一致する。また、実生の個体呼吸スケーリングの傾きに産地間差は無く、環境や遺伝子の異なる産地にも関わらずブナ個体呼吸は個体サイズに応じて一定範囲内に制約されることが示された。

さらに、本葉展開後～成木の呼吸・重量・表面積における根系・地上部—個体重量関係を分析した。この結果、呼吸・重量・表面積の全てにおいて両対数軸上で「根系は上に凸型、地上部は下に凸型の非線形」が最適モデルとして選択され、明確な産地間差は生じなかった。従って、ブナにおいて産地・環境間差なく傾き約 0.75 の直線の個体呼吸スケーリングは、根系呼吸の上に凸型と地上部呼吸の下に凸型という対称的な非線形の統合により生じることが示された。以上の根系と地上部の対称的非線形は、成長初期は地上部への配分を犠牲にして根系成長を高め、その後、成木になるにつれて根系への配分を抑制する代わりに徐々に地上部成長が顕著になることに起因している。このように、サイズに応じて地上部と地下部へのエネルギー配分が変動することによって個体呼吸は平衡状態が保たれているのかもしれない。これにはサイズに応じた物理化学的な制約が配分に関与している可能性がある。以上より、ブナ個体構造と機能は成長初期には根系優先の水獲得型であり、成木になるにつれ徐々に地上部優先の炭素獲得型へと移行し、成長終盤には地上部に先行して根系の成長が飽和に近づくことが示された。

一般的に、樹木成長は「緩やかな初期成長の後に成長が加速し、徐々に成長が飽和に近づく」とするシグモイド型曲線で示されるが、この曲線の生成メカニズムは未解明である。その理由は、従来の成長モデル研究は個葉光合成の複利モデルしかなく、根系が考慮されなかったためである。しかし、本研究はブナ個体成長における根系の役割は芽生え～成木で変化することを信頼性の高い測定で実証した。芽生え期には根系の急速成長が個体成長を促進し、成木期の根系成長飽和は個体成長を抑制するのだろう。本研究の結果は、森林生態系の CO₂ 収支モデリングや多様性維持機構のメカニズムを解明する新たな鍵を提供することになる。

論文審査の結果の要旨

ブナ個体の成長は、呼吸により維持される炭素獲得と水獲得で制御されており、これらを担う地上部と根系への代謝産物やエネルギーの配分はトレードオフ関係にあり、成長機構や生態系機能を検討する生態学の中心課題である。本論文では、吸水種子～成木の根を含む個体呼吸の実測方法を開発し、様々な産地・環境のブナ (*Fagus crenata*) の吸水種子～成木の地上部、根系の呼吸、重量、表面積から樹木成長の統一的メカニズムの解明が試みられた。測定に際し、個体呼吸の温度依存性は一般的な $Q_{10} = 2$ を仮定しており、今後は季節変化の可能性もある温度依存性のシフトに配慮するとともに、根系と地上部の温度の不均一性なども検討する必要があることが指摘された。しかし、根系を含む個体呼吸のポテンシャルを系統や環境を越え広く個体レベルで比較し、統一性を発見した点で新規性の高い成果に価値が認められた。

吸水種子～本葉展開前では光合成が未発達なため、個体重量増加が殆どなく個体呼吸のみが

急増し、その後、本葉展開後から成木では光合成が活発になることで個体重量が増加したが、個体呼吸の増加は緩やかになることが示された。また、本葉展開後から成木にかけて呼吸・重量・表面積において両対数軸上で「個体重量を説明変数に、根系では上に凸型、地上部は下に凸型の非線形」が最適モデルとして選択された。これらの根系と地上部のトレードオフ関係には産地間差が認められず、系統や環境を越えた統一性が示され、系統の違いを中心に探求してきた従来のブナ研究に一石を投じる成果であろう。これは、根系と地上部間に何らかのホルモンなどのシグナルの応答のシフトの存在をうかがわせており、分子レベルの研究を個体や生態系にスケールアップする手掛かりになる成果と言える。

ブナ個体構造と機能は成長初期には根系配分優先の水獲得型であり、成木になるにつれ徐々に地上部配分優先の炭素獲得型へと移行し、成長終盤には地上に先行して根系の成長が飽和に近づくことで個体成長を抑制することが示された。これまでこの様な樹木のS字型生長曲線の生成メカニズムは十分解明されていなかったが、根系の成長制御の役割が芽生え～成木で変化することで、この成長曲線が生じることを示した意義と波及効果は高い。また、芽生え期には根系の急速成長が個体成長を促進し、成木期の根系成長飽和が個体成長を抑制することを、個体サイズを説明変数に定量化に成功した点でも基礎的、応用的に価値の成果であると言える。以上より、本審査委員会は、「岩手大学大学院連合農学研究科博士学位論文審査基準」に則り審査した結果、本論文を博士（農学）の学位論文として十分価値のあるものと認めた。

学位論文の基礎となる学術論文

主論文

1. Kurosawa Y, Mori S, Wang M, Ferrio JP, Yamaji K, Koyama K, Haruma T, Doyama K. (2021) Initial burst of root development with decreasing respiratory carbon cost in *Fagus crenata* Blume seedlings. *Plant Species Biology* 36 (2): 146–156
2. 黒澤陽子, 王莫非, 森茂太, 春間俊克, 野路建太, 土山紘平, 山路恵子, 富山眞吾 (2021) 鉾山集積場の緑化のための多様な植物の初期成長と呼吸特性の評価. *環境資源工学* 67 (3): 122-127