

山林一五〇六二〜九（二〇〇九）

落葉広葉樹の紅葉

― 銘木を生む樹種を仕立てる鍵 ―

小池孝良

はじめに

鮮やかなコントラストが美しい北海道の紅葉は、観光資源として高い価値を生む。毎年、北海道の屋根、大雪山系からの紅葉情報がニュースになるのは、その美しさへの期待の表れであろう。今年も九月中旬には、大雪旭岳からのニュースが新聞の一面を飾った。しかし、その第一報が届く日付が、毎年、僅かながら遅れている。約三十年前と比べると、身近な場所の紅葉の時期が遅れ、その彩りがやや濁ってきたと思う。なにか、大きな環境の変化を感じる。資源としての美しい紅葉は、鮮やかに葉の色を変える落葉樹と常緑針葉樹のバランスが重要である。一方、材価低迷が続く針葉樹材に比べ希少価値も手伝って北海道産の広葉樹材は木材市場でのブランドでもある。そこで本稿では、紅葉を愛でながら銘木を生む落葉広葉樹の生育の仕方と環境への反応を考察したい。枝葉末節と言うが、枝葉の動きこそ、実は樹種特性を端的に示すからである。まず、枝葉の動きから考察を始め、大きく変化している「環境」の変化に対する応答を紹介したい。

紅葉の彩り

紅葉と書いてモミジと読むように、秋空に映える深紅や真っ黄色の葉は常緑針葉と混じり合い、山々は錦秋を迎える。日照時間が短くなつて紅葉が始まるのは、明け方の最低気温が八〜九℃を下回る頃で、平均気温が約十五℃以下になると色付き始める。これは低温とともに樹体の吸水力が低下し、葉を着けていると蒸発散によって脱水に陥るので、落葉して蒸発散面を少なくして乾

燥を回避するためであると考えられる。

さて、紅葉の色はウメボシのアカで、アントシアンと総称される物質の色である。老化したクロロフィル（葉緑素）等から窒素が利用されてアミノ酸になり、これと光合成産物である糖を材料にしてアントシアンを合成する。約二〇年に葉が赤く変わる意味がブドウの培養細胞を用いた実験によって解明され、アントシアンの一部が紫外線を吸収することによって、秋の低温下での強光による生理阻害などの影響を避け光合成を継続する能力のあることが指摘された。事実、赤く色づくカエデ類やウルシ類は開葉がやや遅いため、落葉まで十分に光合成生産を行うのであろう。しかし、なぜ特定の数種にのみ、この機能があるかは解らない。同様の現象は春モミジと言われる芽吹き時期でも同じく見ることが出来る。幼組織である芽吹きを紫外線から護っているのである。

一方、カンバ類等に見られる黄色は、緑色のクロロフィルが老化と伴に分解しニンジンの色であるカロチノイドは分解が遅れるので落葉前には黄葉する。この他に、ナラ類ではタンニン様の物質や、それが複雑に変化したフロバフェンの色である褐色になる。この他に、コシアブラのように脱色し白化する樹種もある。カシワに典型的だが、冬にも落葉せず枯葉が付いた状態をマレスセントといい、冬芽を潮害や乾燥などの各種障害から保護すると考えられる。

樹冠レベルで見える紅葉

札幌南部に位置する森林総研羊ヶ丘実験林には落葉広葉樹が並木状に植えられている。町中の庁舎から移転して約一〇年経った頃に筆者はその樹型を観察していたが、ちょうど個々の樹冠が形成されて樹型が明瞭になってきた時期であった。秋になると試験林のナナカマドは先端から真っ赤に色

づきはじめ、シラカンバやウダイカンバは樹冠先端には緑色の葉が着いているが幹に近い部位から黄化して枯れ上がることに気づいた(図1)。枯れ上がり方はカンバ類と同じだが、窒素固定をするフランキアと呼ばれる菌類と共生するケヤマハンノキでは紅葉せず、霜の時期まで緑葉を着けている。

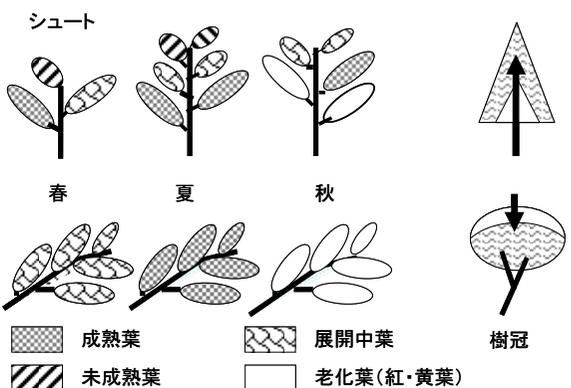


図1. 開葉と樹冠の紅葉の関係
 矢印は樹冠の紅葉の進行の仕方を示す

私は有用樹種を中心に光合成機能を調べるため、毎日、枝先を採取して実験に用いていたが、プロジェクトの材料であるシラカンバやウダイカンバでは、秋が近づくにつれて幹に近い部位の葉の機能が低下し、落葉しやすいこと、ミズナラでは生える場所によって秋伸びすること、ブナやナナカマドでは樹冠先端から枯れ下がる事など、が気になっていた。

なお、ハンノキ類は共生する菌類によって樹体には大量の窒素を保持するため、コストをかけて落葉前に窒素を回収しないのである。ハンノキ類以外の樹種では窒素の回収率は六十〜七十%であるが、ハンノキ類では二十〜三十%と推定されている。

このため窒素分に富む落葉が土壌へ供給されるため、昔から砂防分野では活物材料として裸地へ植え肥料木として利用してきた。

多くの樹種に目を向けると、春には幹に近い部分からほぼ順番に開葉するカンバ類などでは新しい枝が出て、初めに展開した葉は次第に日陰に置かれるため老化したもののから枯れる。ケヤマハンノキの葉は紅葉しないが、カンバ類と同じ落葉の仕方をする。反対に、樹冠先端部分から枯れ下がってくるのは、春に葉を一斉に展開するブナ、シナノキ、ナナカマドなどである。ミズナラは生えている場所によって樹冠の紅葉の仕方は異なり、富栄養の場所では枯れ上がる。ここで、樹冠内部から枯れ上がるタイプの樹種では、個葉の寿命は樹冠先端から枯れ下がるタイプの樹種より三〇〜一〇〇日以上短い。前者の葉は厚く強光を利用し、あたかも葉を使い捨てる生き方をする。一方、後者の葉は薄く丈夫で、一度出した葉を一生育期間に渡って利用する。

このような樹冠の老化の仕方は、実は、春から初夏にかけての枝と葉の出し方と密接に関連する。すなわち、ケヤマハンノキやカンバ類など、葉を順次展開する樹種では、老化した葉から落葉する。また、若い枝は立っており樹冠としては多くの針葉樹に近い円錐型になる。一方、カエデ類、ナナカマド、ブナなど、春に葉を一斉に出す樹種では各々の葉齢がほぼ等しいため、樹冠先端に位置する葉は強光や大きな温度変化にさらされて老化が促進され、先端部から枯れ下がる。このような葉の出し方をするため、若枝はやや垂れ気味で樹冠は平面的になる。これらの樹冠の形は光の利用の仕方を反映するので、さらに光合成特性との関係を調べよう。

紅葉から解る樹種の光合成機能

―落葉広葉樹の場合―

樹冠の内部から枯れ上がるタイプの樹種は、多くが先駆(遷移前期)種であり、枝の伸長期間は長い。開放的な場所において

数ヶ月かけて伸びのびと空間を占める生き方なのであろう。これらは「自由成長型」と言われる。これに対して樹冠先端から枯れ下がる樹種では、多くが遷移後期に出現する発達した森林の構成種であり枝の伸長期間は短い。これは林内の限られた生育空間を短期間に確保する生き方である。展開する葉の基は前年の初夏には完成し、先駆的な樹種では冬芽の中に用意されている葉の基は、虫眼鏡で明確に見える数は二、三枚であるが、遷移後期種では翌年展開する葉のほぼ全てが完成して、小さく折りたたまれていることが解る。これらは「固定成長型」の成長をする。

ここで北海道の落葉広葉樹のうち中・高木になる三〇種の葉の光利用特性を成長と密接に関係する光合成能力から調べたところ、葉の厚い遷移前期樹種（先駆種）では光飽和域が高く、高い光合成速度を示した。反対に葉の薄い遷移後期樹種では光飽和域が低く、弱光を上手く利用する光合成能力を示す。ここで、光飽和域とはこれ以上光が強くなっても光合成速度が高くない光域を言う。

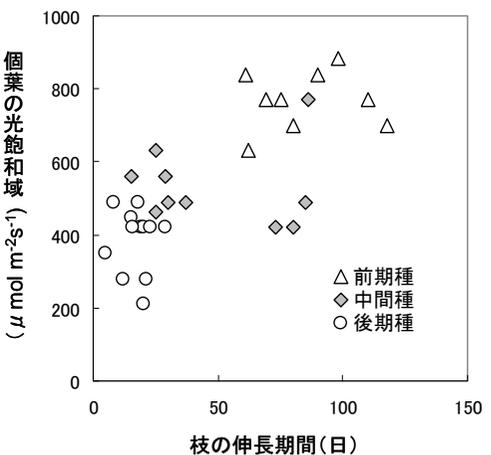


図2. 枝伸長期間と個葉の光飽和域との関係

これら光合成特性と枝の伸び方との関係を見ると、枝の伸長期間の長い樹種は葉が

厚く、その光飽和域が高く、反対に枝の伸長期間が短い樹種は葉が薄く、光飽和域の低い傾向がある(図2)。

枝の伸ばし方と葉の厚さ、それに光の利用の仕方が密接に関連していることが解る。遷移前期樹種の葉は厚いが、内部を見ると意外なほどにスカスカで空隙が多く破れやすい。これに対して遷移後期樹種の葉は薄いですが、内部には隙間が余り無く破れにくい。これらの葉の構造と光合成特性から考えると、遷移前期樹種では光合成速度の高い葉をどんどん作って成長を継続し、遷移後期樹種では光合成速度の低い葉を長く使う生き方をするのである。

次に、枝と葉は幹によって支えられているので、その特徴に目を向けたい。もちろん最終収穫物は幹であり、広葉樹の材では色彩や木目等が重要になるが、ここでは単純に強度と関連する幹の比重に注目する。多樹種を同一方法で比較した貴島ら(一九六二)の気乾比重を使用した。ダケカンバを除くと、光合成速度の高い遷移前期樹種では幹の密度が $0.4 \sim 0.5 \text{ g/cm}^3$ と多くの針葉樹材なみに小さく、光合成速度の低い遷移後期樹種では密度はイタヤカエデのように約 0.8 g/cm^3 と高い。幹の比重(比重)は強度と直結しているので、強度の高い樹種では林内での滞在時間が比較的長いと考えられる。森林博物館などでは、その山に生きていた巨木を展示することが多いが、それらの年輪を数えると、比重が 0.8 g/cm^3 近いミズナラやブナでは三〇〇〜四〇〇年生存していた。シラカンバ等では幹の密度は $0.5 \sim 0.6 \text{ g/cm}^3$ と高いが、寿命は短く一〇〇年程度であった。これは、シラカンバ等の樹皮にはベチユリンという抗菌物質が含まれるが、材には無く、ひとたび傷つくと腐りやすいためである。

銘木を育てるために

樹冠の紅葉の進行の仕組みから考えると、内部から枯れ上がるタイプのカンバ類のような樹種では、強光を利用し枝の伸長期間が長いために広い生育空間が必要である。利用現場では、目標径級（一九八〇年代の数値）として幹の太さが樹種ごとに示されているが、野外調査のデータ（岸田ら一九八九）と付き合わせることで対応関係が解る。例えば、目標の胸高直径が約四〇cmの場合、ウダイカンバであれば樹冠直径は少なくとも一五mは必要であるが、ミズナラやハリギリでは樹冠直径は約九mでよい。従って、力枝（樹体の下方に発達した一番太い枝）直下の断面積とそこから上の葉量には強い正の相関があるので、一玉が得られる五m程度に下枝が枯れ上がれば、樹種ごとに必要であろう十分な生育空間を与える必要がある（表）。

表 目標径級と樹冠直径の関係

目標胸高直径 (cm)	樹種	樹冠直径 (m)
46~40	ウダイカンバ	15
	ミズナラ	10
	ハリギリ	9
36~30	ブナ	7
	ニレ類	8
	ヤチダモ	7
24~20	ケヤマハンノキ	5
	サクラ類	6
	ミズキ	6

岸田ら(1989)を基礎に作成

ただし、不定枝の発生を防ぐために副木は残す必要がある。なお、この目標径級は時代と伴に小さくなってきた。資源の枯渇を意味するのであろう。

ミズナラ、ブナ、ケヤキなどを除いて、落葉広葉樹林の保育などに必要な基礎情報は依然として不十分であるが、これまで見てきた生育特性を基礎に、放棄された感のある広葉樹二次林から銘木を生産する条件を考えてみたい。林業の現場で長年に渡っ

て広葉樹を見てきた先人達、古老の言葉には的確な情報が含まれる。有用とされる樹種は四五種にのぼるが、その中で銘木として高価格で取引される五木（通称名Ⅱ和名：まかばⅡウダイカンバ、ならⅡミズナラ、あかだもⅡハルニレ、たもⅡヤチダモ、せんⅡハリギリ）の生産環境を見よう。

「古老の言い伝え」とその育林的意味はそれぞれ次のように考えることが出来る。「山火事後に再生した広葉樹には腐れが多い」：根元や幹に障害があり、そこから菌類などが侵入して腐朽が進み、見かけは良くても木材としての価格は無い。「南向き斜面の木には腐れが多い」：冬季でも強い日射によって幹の温度が上がり、融解・凍結を繰り返して凍裂が発生し、菌類が入り込んで腐朽が進む。「針過混交林の広葉樹は質が悪い」：多くの広葉樹は広い生育空間を必要とするが、針葉樹林内では広葉樹は十分な樹冠を形成できないため良材を生産できない。「北向き斜面の広葉樹には良材が多い」：凍裂が少ないことに加え、多くの落葉広葉樹は常緑針葉樹であるトドマツやエゾマツ類に比べると強光を利用する。このため北向き斜面では散光（反射光）成分が多く、成長が抑制気味になるので、年輪幅が比較的狭くなるためミズナラでは銘木になり得る（理由は後述する）、等がある。

ウダイカンバの中でも心材の割合が約八五%以上に達するものを木材業者はマカバと称し、その色合いも重視される。木部の水分通道を担う部分を辺材と言うが、マカバはその割合の小さい個体を指すこととなる。従って、辺材部の広い個体は葉量が多く、成長は速いが、このような個体はメジロと俗称される。単位面積当たりの収量を考えると、辺材割合が小さいため成長に二〇〇年あまりの年月を要するマカバより、葉量が多く成長の速いメジロではマカバと同じ太さに達する場合、約一二〇年と短い

(図3)。加工技術が発達した現在、多少の材質の差はあるが、メジロを育てる方が有利だと思われる。なお、ウダイカンバは細かな道管が木部一面に分布する散孔材である。

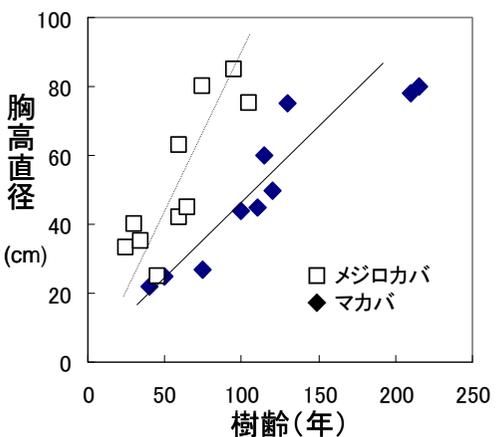


図3. マカバとメジロの成長差
北方林業会(2009)より改作

ミズナラは典型的な環孔材であるが、成長をあまり促し過ぎると春材の割合が増え、道管の割合が少なく極めて堅くなるため、通称イシナラという。ミズナラは家具材にも重宝されるが、イシナラになると曲げ加工ができず乾燥も難しいため、やや成長が抑制されるくらいの方がよいと考えられる。ミズナラの場合、樹冠内部から紅葉する場合は成長がよい個体である。同じく環孔材のハリギリでも成長の良い個体は、オニセンと俗称され加工が難しい。しかし、成長が悪い個体では、道管の割合が高く成りすぎて釘も効かなくなるためヌカセンと俗称される。

ここで、環孔材樹種は太い道管をもつため通水能力は高いが、同時に道管の中に水切れが発生しやすい。空洞化した道管内に周辺からチロースという柔細胞が直ちに侵入して道管を閉塞する。このために毎年道管が更新されるので、成長が悪い個体では木部の道管の割合が高く強度が低下する。

従って、ハリギリではある程度以上の生育空間を与える必要がある。ハリギリでは成長が悪くなると長枝の発達が無く短枝が多くなる。このような個体では樹冠は先端から色づくので、樹冠の紅葉の仕方から、長枝の発達を促す等の保育方法の目安が得られる。

紅葉と環境変化・・・激変する環境と樹木の応答・・・

初めにも指摘したが、最近、紅葉の鮮やかさが損なわれることが多くなった。この原因は温暖化の影響との指摘はあるが、紅葉の仕方からさらに考察したい。気温差、あるいは最低気温が上昇すると呼吸が高まって葉に十分な光合成産物が溜まらず、アントシアン合成の原料不足になる。次に、秋伸びの増加が考えられる。一般に、先述の通り、遷移後期樹種では開葉する葉の大部分を前の年に内に用意する「固定成長」を示す。しかし、土壌の栄養状態をはじめ環境条件がよいと、ナラ類に典型的だが、二度伸び、場合によっては三度伸びをする。庭園木のカエデ類にも二度伸び(≡秋伸び)が見られる。

カエデやナラ類では、本来は一斉開葉型の「固定成長」タイプの樹種なので、一斉に葉を展開するため、環境条件の厳しい樹冠先端から枯れ下がり鮮やかな紅葉を示すが、これは樹冠全体の葉の齢がほぼ等しいためである。しかし、秋伸びすると、後から展開した葉は若いため十分に紅葉できず、樹冠全体の紅葉としてはくすむ。経済発展に伴い大気中の二酸化炭素(CO₂)濃度は三九〇ppmを越え、この数年で四〇〇ppmを越えるであろう。

最近、偏西風によって様々な物質が運ばれ、「酸性雨」として我が国でも日本海側に面した各地を中心に多量の窒素酸化物が供給されている。これによって土壌は一時的

には富栄養化するため、秋伸びが増えてきたと考えられる。土壌の富栄養化は、一時的には肥料の働きをする。しかし、小川(二〇〇九)の指摘にあるが、富栄養条件では細根の肩代わりをする外生菌根菌の菌糸の発達が妨げられるため、外生菌根菌に依存した生育をするミズナラなどの光合成活動が停滞し活力が低下するため紅葉の原料不足も手伝って、結果として紅葉がくすむことになる。さらに、窒素酸化物質はエアロゾル(気体中に浮遊する微小な液体または固体の粒子)となって越境汚染として我が国の森林の生産環境を脅かしている。

光合成産物によって生産される幹を始め木部の特性に関連して、もう一つ指摘せねば成らない。比重のようなデータは四〇年前の値でも問題なく使うことが出来るという前提が正しいかどうかである。高CO₂環境では気孔が閉じ気味になり、蒸散速度が抑制される。このために、水揚げのよい広葉樹環孔材は太い道管を特徴とするが、流速は道管半径の四乗に比例するため、蒸散が抑制され水の運搬が抑制されると道管径が小さくなる可能性がある。もちろん葉量も増加することは指摘したので、個体としてどの様な応答をするか厳密には解らないが、比重の値も見なおす時期にきている。こうして紅葉を愛でるとともに急激に変化する環境の影響にも思いを巡らせる必要を感じる。なお、本稿作成には文科省科学研究費(新学術領域研究:代表・寺島一郎)の支援を得た。

参考文献

- 北方林業会六〇年周年記念(二〇〇九) 北の森づくりQ&A、北方林業会
石田茂雄・高橋邦秀(一九八九) 北海道樹木語録、北方林業会
伊豆田 猛(二〇〇六) 植物と環境ストレス、コロナ社
菊沢喜八郎(一九八三) 北海道の広葉樹林、北海道造林振興協会
岸田昭雄・向出弘正・中村和子(一九八九) 天然林における各樹種の直径成長と樹冠直径の関係、北方林業四一:二二三〜二二六、
貴島恒夫・岡本省吾・林昭三(一九六二) 原色木材大図鑑、保育社
小池孝良(一九八七) 落葉広葉樹の光合成と寿命、北方林業 三九:二〇九〜二二二
小池孝良(一九八七) 葉広葉樹の開葉と紅葉の仕方、北方林業 三九:三二二〜三二五
小池孝良(一九九二) 落葉広葉樹の光の利用の仕方―光合成特性―、森林総研北海道支所研究レポート二五:一〜八、
小池孝良(二〇〇四) 樹木生理生態学、朝倉書店
小川 真(二〇〇九) 森とカビ・キノコ―樹木の枯死と土壌の変化―、築地書館

(北海道大学農学部造林学研究室)