

## 摩周湖外輪山ダケカンバ衰退木の葉の水分特性と土壌特性

北海道大学大学院農学院

佐久間 彬

東京農工大学大学院農学研究院

渡辺 誠

弟子屈町

若松 歩・小林 史和・川井田 東吾

北海道大学大学院農学研究院

斉藤 秀之・小池 孝良

## 背景・目的

近年北海道東部弟子屈町の摩周湖外輪山で、ダケカンバの枯死が一部顕在化してきている。これは、貴重な観光資源の喪失だけでなく、様々な公益的機能の低下につながるため、その原因究明が求められている(9)。2006年の調査開始以降、オゾン・酸性霧・立地環境など様々な視点から衰退原因の調査が行われているが、いまだ衰退の原因を特定するには至っていない。

Hoshika ら(1)が現地で行った、ポット苗を使用したオゾン除去実験から、オゾンを除去していない空气中で生育させたダケカンバは、除去した空气中で生育させたダケカンバに比べ、相対的に根の重量が低下していたことが分かった。また、昨年度、土壌下層に広がる軽石の層までの土壌深を調べた結果、衰退地では健全地に比べ、土壌が浅い事が分かった(10)。土壌が浅いということはそれだけ健全な根の生育できる範囲が狭いこととなる(5)。

そのため、この土壌の薄さが影響する要因として、養分量の検討を行ったが、窒素含有量・可給態リン酸量などは全体的に値が低いものの衰退地と健全地の間で差が見られなかった(10)。また、渡辺ら(12)が衰退木の葉の特性を調べた結果、衰退木では葉の水利用効率が低下することが示された。しかし一方で、葉の水分特性・土壌の水分状態については、これまで調査が行われてこなかった。

以上のことから、今回は摩周湖外輪山に生育するダケカンバを対象に樹体の水分状態、及び生育する土壌の水分状態の評価を行った。

## 調査地と方法

調査地は弟子屈町摩周湖外輪山(N43°33', E144°30', 550m a.s.l.)で、100m×25mの帯状区を計2プロット設置した。設置したプロットは衰退木と健全木の比から、衰退区・健全区とした(詳しくは(10)参照)。

健全木・衰退木において葉の水分状態の違いを検討するため、葉の水ポテンシャル( $\Psi_w$ )の測定を行った。測定は2013年8月の夜明け前(3:30~4:30)に行った。対象個体は健全区から健全木を4個体、衰退区から衰退木を4個体選んだ。各個体高さ5~7mにある日当たりのよい枝を選び、高枝切ばさみを用いて長さ70cmほどの枝を採取した後、春葉を葉柄ごとカッターナイフで切り取り、すぐにプレッシャーチャンバー(Model-3000, Soil Moisture Equipment Co., Santa Barbara, CA)を用いて水ポテンシャルを測定した。

また同様に葉の水分特性の違いを判断するため、健全木・衰退木のP-V曲線を作成した。対象木は、水ポテンシャルの測定と同様に健全区から健全木を、衰退区から衰退木を選んだ。切り枝の採取は2013年7月に健全木3個体・衰退木3個体から、2013年8月に健全木4個体・衰退木3個体から採取した。採取の際は、高さや光前歴による違いを避けるため、すべて地上から6m前後にある日当たりのよい枝を選んだ。高枝切ばさみを用いて長さ70cmほどの枝を採取した後、すぐに水切りを行い研究室に持ち帰った。持ち帰ったのち暗室内で一晩吸水させた後、各春葉について、プレッシャーチャンバーを使用しP-V曲線を作成した。P-V曲線の作成に当たっては(6)を参考にした。作成したP-V曲線から、葉の水分特性を示す諸数値である、十分吸水したときの浸透ポテンシャル( $\Psi_s^{sat}$ (MPa))、細胞が圧ポテンシャルを失って初発原形質分離をおこすときの水ポテンシャル( $\Psi_w^{tp}$ (MPa))・相対含水率(RWC<sup>tp</sup>)を算出した(図-1参照)。また、再現性の極めて高い測定であるため(6)、個体内の反復は行わなかった。

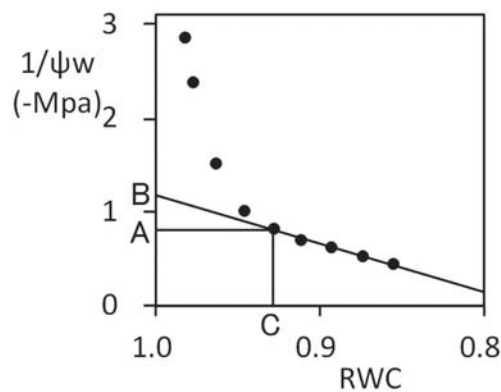


図-1 P-V曲線模式図

縦軸:  $\Psi_w$ の逆数値

横軸: 相対含水率(RWC)

A:  $1/\Psi_w^{tp}$ , B:  $1/\Psi_s^{sat}$ , C: RWC<sup>tp</sup>

また、春葉の個葉面積・SLAを測定するため、P-V曲線を測定した各枝から春葉を5~10枚採取し、スキャナで画像として取り込んだ。その後LIA32 for Win32 ver.0.376  $\beta$ 1を用いて葉面積の測定を行った。その後ドライオープンにて72時間60°Cで乾燥させた後、乾燥重量の測定を行った。

土壌水分は2013年7月・8月・10月の3回において、ポ

Akira SAKUMA (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Makoto WATANABE (Institute of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology 183-8538), Ayumu WAKAMATSU, Fumikazu KOBAYASHI, Togo KAWAIDA (Teshikaga Town Office, Teshikaga 080-3292), Hideyuki SAITOH, Takayoshi KOIKE (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589)

Soil properties and moisture characteristics of leaves of *Betula ermanii* decline in Lake Mashu somma

ータブル土壌水分計(TRIME-Como 東北電子産業株式会社)を用いて土壌含水率を測定した。測定は各プロット内4~5点を任意に選択し、リター層を除いた表層から10cm・20cm・30cmの3地点で測定を行った。また土壌水分計の誤差を補正するため、10月に採取した際、各プロット4地点で、前述と同様にポータブル土壌水分計で測定を行い、測定した周辺の土壌を持ち帰り、研究室にて生重量と、72時間60℃で乾燥させた後の乾燥重量の測定を行った。これにより算出された土壌含水率との関係から、補正のため関係式を算出した。この補正の関係式から、全3回の測定すべての土壌含水率の補正を行った。

また、2013年10月に健全区・衰退区各4点ずつ表層から10~20cmの間で土壌を、採土管(φ50×51mm DIK-1801, 大起理化工業)を用いて採取し、デジタル実用積測定装置(DIK-1150, 大起理化工業)を用いて土壌三相の測定を行った。

統計解析については、2元配置分散分析・ウィルコクソンの順位和検定はSPSS(12.0)を、枝分かれ分散分析については統計ソフトR(2.14.0)を使用した。

**結果**

健全木・衰退木のΨ<sub>w</sub>の結果を図-2に示す。健全木の水ポテンシャルは-1.58±0.23MPaであったが、衰退木の水ポテンシャルは-3.25±0.21MPaと低い値を示していた。枝分かれ分散検定の結果、有意差が見られた(p<0.001)。

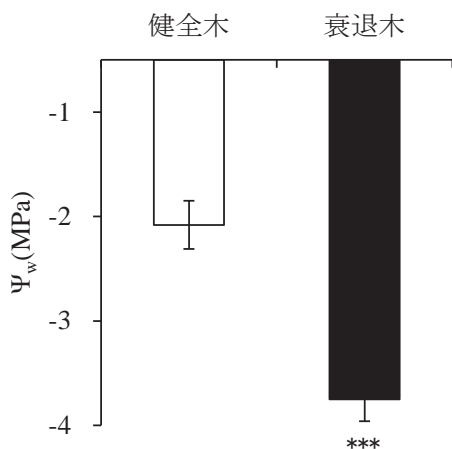


図-2 水ポテンシャル(Ψ<sub>w</sub>(MPa)) (n = 4)  
エラーバーは標準偏差  
枝分かれ分散分析(\*\*\*:p<0.001)

健全木・衰退木の葉の水分特性の結果を表-1に示す。Ψ<sub>w</sub><sup>up</sup>は、健全木で-1.53±0.11MPa、衰退木で-1.32±0.05MPaであった。Ψ<sub>s</sub><sup>sat</sup>は、健全木で-1.16±0.13MPa、衰退木で-1.14±0.04MPaであり、RWC<sup>up</sup>は健全木で0.89±0.03、衰退木で0.90±0.03であった。ウィルコクソンの順位和検定の結果、Ψ<sub>w</sub><sup>up</sup>が健全木に比べ衰退木で有意に高いことが示された(p<0.01)。しかし、(7,8)らを参考にした、他地域におけるダケカンバの葉の水分特性(表-2)と比べると、全体的に高い値を示していた。

表-1 葉の水分特性

	Ψ <sub>w</sub> <sup>up</sup> (MPa)	Ψ <sub>s</sub> <sup>sat</sup> (MPa)	RWC <sup>up</sup>
健全木	-1.53±0.11	-1.16±0.13	0.89±0.03
衰退木	-1.32±0.05	-1.14±0.04	0.90±0.03
統計	**	n.s.	n.s.

平均値±標準偏差 (n=6~7)  
ウィルコクソンの順位和検定(\*\*:p<0.01)

表-2 その他の地域に生育するダケカンバの水分特性

Ψ <sub>w</sub> <sup>up</sup> (MPa)	Ψ <sub>s</sub> <sup>sat</sup> (MPa)	RWC <sup>up</sup>
-1.64~-1.78	-1.25~-1.37	0.78~0.87

(7,8)参照

春葉の個葉面積の結果を図-3、SLAの結果を図-4に示す。枝分かれ分散分析の結果から、個葉面積については健全木に比べ衰退木で有意に低い値を示し(p<0.05)、SLAは健全木に比べ衰退木で有意に高い値を示した(p<0.05)。

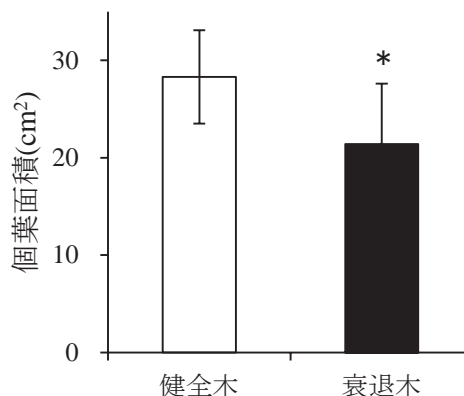


図-3 春葉の個葉面積(n=6~7)  
エラーバーは標準偏差  
枝分かれ分散分析(\*:p<0.05)

土壌含水率の結果を図-5に示す。2元配置分散分析の結果、土壌深度には有意差が見られ、深度が深くなるにつれて土壌含水率は低下したが、健全区・衰退区の間で有意差は見られなかった。しかし全体的に30~40%と比較的湿潤な土壌であることがわかった。

また、土壌三相の測定結果を表-3に示す。健全区・衰退区の間で統計的に有意な差は検出されなかったが、比較的気相の多い土壌であることが示された。

表-3 土壌三相

	固相 (%)	液相 (%)	気相 (%)
健全区	29.3 ± 2.7	30.2 ± 5.3	40.4 ± 7.2
衰退区	31.8 ± 4.6	25.8 ± 8.1	42.4 ± 10.6

平均値±標準偏差(n=4)

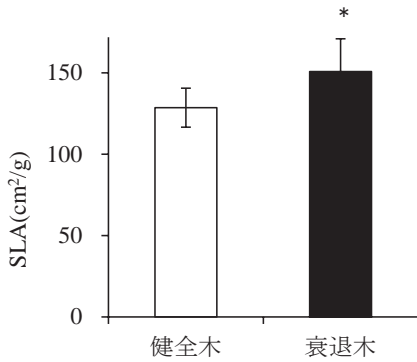


図-4 SLA(n=6~7)  
エラーバーは標準偏差  
枝分かれ分散分析(\*:p<0.05)

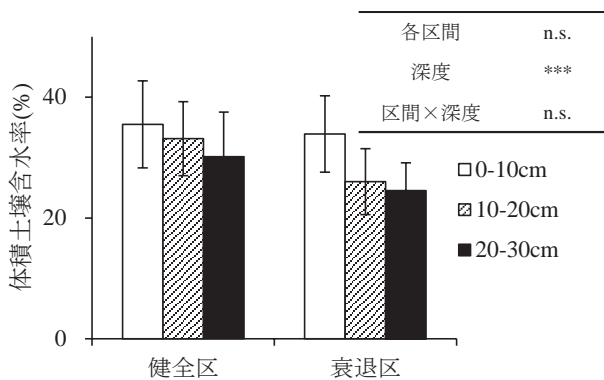


図-5 体積土壌含水率 (n = 14)  
エラーバーは標準偏差  
2元配置分散分析(\*\*\*:p<0.001)

**考察**

葉の水ポテンシャルを測定した結果、健全木よりも衰退木で有意に低いことが示された。葉の水ポテンシャルが低いということは、樹体に水分ストレスがかかっていることを示す。今回の水ポテンシャルの値は、衰退木で -3 MPa 以下と非常に低い値を示した。小池(4)によるとダケカンバは -1.5 MPa 以下の水ポテンシャルでは光合成量が低下するとされている。衰退木の値はこの値よりも著しく低くなっていた。一方で健全木も -1.5 MPa 前後と、この値を下回っている個体もある。そのため、健全木であっても一部、水分ストレスがかかっていると考えられる。水ストレスがかかると、葉の葉面積の減少が生じるとされている(2)。実際、健全木に比べ、衰退木では春葉の個葉面積は小さいため、このことから、摩周湖外輪山に生育するダケカンバ衰退木に水分ストレスがかかっていることが示唆される。

しかし一方で SLA に関しては衰退木の方が高いことが示された(図-4)。通常水ストレスがかかっている場合、SLA は低下するといわれている(2)。今回既往の研究(2)と違い、衰退木で増加しているのは、すでに葉の構造が劣化している可能性が考えられる。

一方で土壌の水分状態を見ると(図-5)全体的に湿潤な土壌であることが解る。そのため、この水分ストレスは樹体の水分吸収能力の劣化からくるものと考えられる。

葉の水分特性を比較すると、圧ポテンシャルを失う時の水ポテンシャル ( $\Psi_w^{up}$ ) が、衰退木は健全木より高い値を示していた。この値が高いということは、すぐに圧ポテンシャルを失い、水分ストレスに対する抵抗性が弱いことを示している(7,8)。健全木は衰退木として比較的低い値まで圧ポテンシャルを維持できるため、水分ストレスに対する抵抗性が高いと考えられる。他の値については健全木と衰退木の間で差は見られなかった。しかし丸山ら(7,8)に示されている、ダケカンバの水分特性の値は、 $\Psi_w^{up}$ で -1.7 MPa 前後、 $\Psi_s^{sat}$ で -1.3 MPa 前後、 $RWC^{up}$ で 0.78-0.87 となっており(表-2)、今回測定した値は、健全木・衰退木ともこれらに比べ高い値を示していた。 $\Psi_s^{sat}$ が高いことは、浸透ポテンシャルが高いことを示しており、 $RWC^{up}$ が高いことは、葉がわずかな水分量の減少により“しおれ”を起こすことを意味する(6,7,8)。このことから、摩周湖外輪山に生育するダケカンバは水分ストレスに対し非常に脆弱な水分特性を示すことが示唆される。葉が“しおれ”を起こすと、光合成が低下し、その結果、生存に必要な光合成産物の生産が出来ずに枯死していると考えられる。樹体のサイズが大きいと、それだけ生存の維持に必要な光合成産物の量も多くなり(2)、維持できなくなったサイズの大きな個体から枯死していると考えられる。この結果は(10)で示唆された、摩周湖外輪山周辺のダケカンバ衰退木はサイズの大きなものから枯死しているという結果を支持している。

もともと乾燥に脆弱な水分特性を持っている摩周湖外輪山周辺のダケカンバでは、常に多くの根を生産し続け、水分を吸収し続けなければ生存は難しい。土壌三相の測定結果から、土壌表層においては気相の割合が40%程度、土壌含水率については30%程度と、土壌表層については比較的根の生育に適した土壌であることがわかった(3)。しかし土壌下層には軽石の層が広がっており(10)、実際に根を生産できる範囲は狭いと考えられる。このような火山灰土壌では水分吸収能力を確保するためには、細根に菌根菌を活着させ、水分の吸収能力を上げる必要がある(11)。一方で菌根菌の形成を見ると(写真-1)、健全区に生育するダケカンバにはほとんどの細根に菌根が形成されていたが、衰退区に生育するダケカンバにはあまり形成が見られなかった。そのため、この菌根菌の形成、根の生育できる範囲の違いが樹体の水分吸収能力に影響を与え、衰退区に生育するダケカンバが衰退・枯死に至ったと考える。

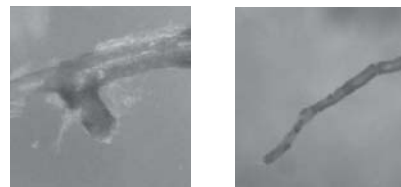


写真-1 ダケカンバ根端の様子  
左:健全区 右:衰退区

**まとめ**

今回の結果から、摩周湖外輪山に生育するダケカンバ衰退木に水分ストレスがかかっていることが示唆された。また、葉の水分特性からも、他の生育地におけるダケカンバ

と比べても乾燥に非常に弱い特性であることが分かった。一方で土壌水分に差は見られず、土壌乾燥ではなく、樹体の水分吸収能力の問題であることが示唆された。これは貧弱な土壌において水分・養分の吸収を助ける菌根の活着が十分でないことが原因の一つであると考えられる。

#### 謝辞

本研究を行うに当たり、日本学術振興会科学研究費補助金(23380078)の支援の一部得た。また現地の調査において、農学研究院との協定に基づき懇切なるご支援いただいている弟子屈町役場の皆様には深く感謝する。

#### 引用文献

- (1) Hoshika Y, Tatsuta S, Watanabe M, Wang XN, Watanabe Y, Saito H and Koike T (2013) Effect of ambient ozone at the somma of Lake Mashu on growth and leaf gas exchange in *Betula ermanii* and *B. platyphylla* var. *japonica*. *Environmental and Experimental Botany* **90** : 12-16.
- (2) 伊豆田猛(編著) (2006) 植物と環境ストレス. コロナ社, 東京, 232pp.
- (3) 荏住昇 (2010) 最新 樹木根系図説 総論. 誠文堂新光社, 東京, 937pp.
- (4) 小池孝良 (1984) 6月におけるカンバ類3種の光合成に及ぼす乾燥の影響. 日林北支論 **33** : 33-35.
- (5) 小島俊郎 (1964) 主要林木の根系分布に関する研究 - 特に土壌条件との関係について -. 山梨県林業試験場報告 **12** : 31-61.
- (6) 丸山温 (1983) 葉の水分特性の測定 P-V 曲線法. 日林誌 **65** : 23-28.
- (7) 丸山温 (1996) 北方産主要樹種の水分特性. 北方林業 **48** : 245-248.
- (8) 丸山温・森川靖 (1984) ミズナラ, ダケカンバ, ウラジロモミの葉の水分特性の季節変化. 日林誌 **66** : 499-505.
- (9) 佐久間彬・渡辺誠・小池孝良 (2011) 摩周湖の森林衰退について考える-他の地域との比較から見えてくること -. 北方林業 **63** : 310-313.
- (10) 佐久間彬・渡辺誠・若松歩・川井田東吾・小池孝良 (2013) 摩周湖外輪山における森林衰退と土壌要因. 北方森林研究 **61** : 105-106.
- (11) 王曉娜・龍田慎平・渡辺誠 (2012) ダケカンバ衰退木と根の活動—外生菌根菌の役割—, 北方林業 **64** : 170-172.
- (12) 渡辺誠・龍田慎平・渡邊陽子・斉藤秀之・小池孝良 (2011) 摩周湖外輪山のダケカンバ衰退現象. 北方林業 **63** : 33-35.