

## 施肥がもたらすブナの着花への効果

北海道大学農学院 和田 尚之  
北海道大学農学部 小林 徳久  
北海道大学農学研究院 斎藤 秀之

### はじめに

着花技術は多くの樹木でその実現が求められている。冷温帯林を優占するブナもその1樹種である。ブナは着花が数年に1度のマस्टィング型の周期性を示し、種子生産量は大きく年変動する。生物多様性保全と森林修復の社会的要請によりブナ種苗の需要は高まっており、種子の安定供給に向けた着花技術が必要である<sup>(1)</sup>。

ブナの着花技術を向上させるためにはマस्टィングにおける花成の制御機序を理解することが重要である。マस्टィングを制御する至近要因としては樹体内資源量の変動(資源収支モデル)が挙げられる<sup>(2)</sup>。事実、NPK施肥がブナの繁殖周期を隔年にまで短縮する報告<sup>(3)</sup>などが資源収支モデルを構築する助けとなった。さらに資源の実態として、栄養元素では窒素とリンが注目されている<sup>(4,5)</sup>。これらのことから、ブナの着花促進には施肥が有効であると予想され、特に栄養元素として窒素とリンに注目する必要がある。

しかしながら、着花における施肥の有効性については疑問点がある。その一つが施肥と花序の性決定に関する点である。例えば、セイヨウヒイラギガシ (*Quercus ilex*) では施肥によって雄花序のみが増加し、雌花序数の変化は認められなかった<sup>(6)</sup>。ブナは雌雄異花であり、着花における施肥の有効性を検討するにあたっては、施肥が雄花序と雌花序の数に与える影響を区別して評価する必要がある。

本研究は、ブナの着花における施肥の効果を明らかにするために、ブナ成木の樹冠を対象に枝単位の施肥実験を行い、窒素とリンが雄花序と雌花序の数に与える影響を検討した。なお、本研究では葉内養分量のデータが不足するため予稿としたい。

### 材料と方法

#### 1. 材料

供試木は北海道大学札幌キャンパスに定植したブナ成木の1個体であった。個体サイズは胸高直径が79.1 cm、樹高が24.8 mであった。施肥の操作実験は枝単位で行った。陽当たりのよい枝(基部直径1.0 cm~2.5 cm程度)を供試枝として18本選び、各供試枝から4本の小枝(長さ約50 cm)を選び施肥処理区(対照, 窒素, リン+カリウム, 総合肥料)を設けた。処理枝の配置は互いに接触しないように1枝以上を挟み、供試枝の基部から先端へとローテーション配置とした。

#### 2. 施肥方法

施肥は各栄養素の水溶液の噴霧処理により行った。窒素

には尿素を7.0 mM, リン+カリウムは亜リン酸カリウム(ホストップ, サカタのタネ, 神奈川)を4.3 mM, 総合肥料は尿素と亜リン酸カリウム, 微量元素(鉄力あくあ F14, サカタのタネ, 神奈川)を配合して窒素とリン濃度が窒素処理ならびにリン処理と同等, 微量元素は5000倍希釈とした。各濃度はメーカーの推奨濃度を参考にした。施肥方法は枝単位の噴霧により行い、他の枝葉に散布しないよう袋をかけながら葉の両面が十分に濡れて液が滴るまで行った。処理日とその翌日の天候は雨天を避け、噴霧時刻は夕方とした。施肥時期は2015年5月下旬から10月上旬まで合計12回で1~2週間程度の間隔をおいて実施した。

#### 3. 開花調査

花序数の計数は2016年春に全ての冬芽を対象に雌雄を区別して実施した。各冬芽は、花序の有無により混芽と葉芽に分類した。混芽は雄花序または雌花序が1つでも含まれていた冬芽であり、全冬芽に占める混芽の割合(%)を混芽率とした。花序数は各供試枝の施肥処理を施した小枝全体の冬芽を母集団として冬芽あたりの花序数を示した。

#### 4. 統計解析

統計解析には一般化線形混合モデル(GLMM)を用いた。ランダムファクターには供試枝の反復を設定した。混芽率の分析では、処理区内の混芽数を応答変数にし、施肥区を説明変数にしたロジスティック回帰を行った。花序数の分析では雄花序と雌花序を独立に行い、応答変数を混芽あたりの花序数とし、説明変数を各養分(窒素, リン+カリウム, 微量元素)の有無と各処理区の混芽率とした。データ構造はポアソン分布に従うと仮定した。モデル選択にはAICを用いた。解析には、R(3.4.2)を使用した。

### 結果

反復で設定した供試枝18本のうち、対照枝に混芽が出現した供試枝の数は14枝であった。このうち11枝では混芽率が100%であった。対照枝の混芽率に基づいて供試枝を豊作・並作・無開花(混芽率100%, 20~80%, 0%)の3分類群に分けると、群ごとに施肥の効果が異なった。豊作群では、全ての施肥処理で混芽率がほぼ100%であった。並作群では、対照枝の混芽率が $57.0 \pm 37.2$  (SD) %であったのに対し、窒素, リン+カリウム, 総合肥料の処理では $78.6 \pm 25.8\%$ ,  $58.4 \pm 29.5\%$ ,  $92.6 \pm 12.8\%$ であり、窒素処理ならびに総合肥料処理で有意な正の効果が認められた(GLMM,  $P < 0.05$ )。無開花群では、1つを除く3つの供試枝全体で混芽は出現せず、施肥の効果は認められなかった。この3つの供試枝は前年に着果しており、わずかな施肥効

Hisayuki WADA (Graduate School of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Ittoku KOBAYASHI (School of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Hideyuki SAITO (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589)

Effect of fertilization on occurrence of male and female flowers for adult Siebold's beech (*Fagus crenata*)

果があった1枝は前年の未着果の前歴を持っていた。

冬芽あたりの雄花序数は対照枝の $3.3 \pm 1.3$ 個に対して窒素、リン+カリウム、総合肥料で $4.0 \pm 1.3$ ,  $3.6 \pm 1.5$ ,  $4.3 \pm 0.8$ 個であり、雄花序数は全ての養分(窒素、リン+カリウム、微量元素)と混芽率による正の効果が認められ(GLMM,  $P < 0.05$ )、特に混芽率の説明力が最も大きかった。

冬芽あたりの雌花序数は対照枝の $0.41 \pm 0.25$ 個に対して窒素、リン+カリウム、総合肥料で $0.46 \pm 0.25$ ,  $0.52 \pm 0.19$ ,  $0.63 \pm 0.22$ 個であり、雌花序数はリン+カリウムと混芽率による正の効果が認められた(GLMM,  $P < 0.05$ )。

### 考察

ブナ成木を対象に枝スケールの液肥散布を行い、施肥が着花に影響することを明らかにした。その影響は雌雄異花やマस्टィングといったブナの形態的・生態的な着花特性を反映して、着花の可否と量的調節ならびに雄花序と雌花序の数が養分に対して異なる反応を示すものであった。

並作群では混芽率が尿素と総合肥料で上昇したため窒素が着花の促進効果を持つと考えられた。窒素によるブナの混芽率の上昇は先行研究の土壌施肥で示されているが<sup>(6)</sup>、本研究の葉面施肥によって追認された。一方で、無開花の供試枝のうち前年の着果前歴をもつ3枝では窒素による着花効果が認められなかった。ブナに土壌施肥を6年継続した先行研究では、連年着果は認められず、着果の年変動パターンは少なくとも1年の間欠を示した<sup>(9)</sup>。したがって、雌花序の周辺の腋芽では花原基の分化能力が失われ、施肥による翌春の着花効果が得られないと考えられた。

雄花序の着花数の増加は混芽率の増加に強く依存した。混芽率の増加は窒素に依存したため、間接的に窒素が雄花序数に効果を与えると考えられた。雄花序数に対する施肥の効果は樹種によって異なるが<sup>(1,10)</sup>、セイヨウヒイラギガシ (*Quercus ilex*) ではNPK混合肥料によって雄花序数が増加することを報告しており<sup>(10)</sup>、本研究の結果と一致した。

雌花序の着花数は亜リン酸カリウムの散布と混芽率で増加した。亜リン酸カリウムにはリンとカリウムが含まれており本研究ではリンとカリウムの効果を区別することができないが、リンについては雌花序に対する着花促進の事例報告があり<sup>(4)</sup>、マस्टィングと関連する資源の1つとして注目されている<sup>(9)</sup>。このことから、亜リン酸カリウムによる雌花序の着花増加はリンによる効果と考えられた。また、雌花序数の増加は混芽率の上昇にも依存したことから、窒素も雌花序数の増加を介した種子生産量の増加に貢献すると考えられた。窒素施肥による種子生産量の促進効果はクロガシワ (*Quercus velutina*) とボリアリスナラ (*Quercus borealis*)<sup>(2)</sup>、スギ (*Cryptomeria japonica*)<sup>(7)</sup>、ダグラスファー (*Pseudotsuga menziesii*)<sup>(3)</sup> など広葉樹から針葉樹まで様々な樹種で報告されており、本研究の結果はこれらの知見と一致する。

以上をまとめると、ブナの施肥による着花促進は窒素が混芽形成を促進し、亜リン酸カリウムが雌花序の着花数を増やすことで枝あたりの種子生産量の増収が見込まれると考えられた。さらに、窒素と亜リン酸カリウムによる着花促進の効果は条件付きで着花前歴に規定されることがわかった。すなわち、着花年の夏には花原基の分化能力が失われ、施肥による強制着花が見込めないと考えられた。

他方、施肥による着花促進が期待できる条件は、着花年が連年になることを避けるタイミングで施肥を実施することである。したがって着花技術としては、施肥を実施する年に未着花であった枝や個体を対象に選び、窒素と亜リン酸カリウムの両方を含む総合肥料を用いることが有効であると考えられた。

最後に、今回の研究は施肥と着花現象の調査結果に基づいており器官の窒素濃度やリン濃度の分析が伴っていない。そのために窒素やリンの元素が直接的に花成遺伝子の発現調節を介して着花に影響を与えているかについて、明らかにできなかった。加えて、種子生産量は着花量のみならず依存せず受粉効率や虫害などの影響も大きく受ける。施肥は開芽フェノロジーに影響すること、着花頻度は虫害率に影響を与えることが知られている。したがって、施肥による着花促進技術の確立に向けては、養分と花成遺伝子の発現機序の関係や虫害率・充実率を検証する必要がある。

### 謝辞

本研究は(独)日本学術振興会科学研究費助成事業(17H01884)の支援を受けた。当研究室の小池孝良教授と渋谷正人准教授には有益な助言を頂いた。記して謝意を示す。

### 引用文献

- (1) Barnes RL and Bengtson GW (1968) Effects of fertilization, irrigation, and cover cropping on flowering and on nitrogen and soluble sugar composition of slash pine. *For. Sci.* **14**: 172-180.
- (2) Callahan SH *et al.* (2008) Impacts of elevated nitrogen inputs on oak reproductive and seed ecology. *Glob. Chang. Biol.* **14**: 285-293.
- (3) Ebell LF and McMullan EE (1970) Nitrogen substances associated with differential cone production responses of Douglas fir to ammonium and nitrate fertilization. *Can. J. Bot.* **49**: 2169-2177.
- (4) Harrington CA and Debell DS (1995) Effects of irrigation, spacing and fertilization on flowering and growth in young *Alnus rubra*. *Tree Physiol.* **15**: 427-432.
- (5) 橋詰隼人 (1987) 自然林におけるブナ科植物の生殖器官の生産と散布. *広葉樹研究* **4**: 271-290.
- (6) Isagi Y *et al.* (1997) How does masting happen and synchronize? *J. Theor. Biol.* **187**: 231-239.
- (7) 川名明・八谷昶克 (1960) 窒素施肥とジベレリン処理とが当年生スギ稚苗に及ぼす影響. *日林講* **70**: 218-221.
- (8) Miyazaki Y *et al.* (2014) Nitrogen as a key regulator of flowering in *Fagus crenata*: understanding the physiological mechanism of masting by gene expression analysis. *Ecol. Lett.* **17**: 1299-1309.
- (9) Pearse IS *et al.* (2016) Mechanisms of mast seeding: resource, weather, cues, and selection. *New Phytol.* **212**: 546-562.
- (10) Pulido F *et al.* (2014) Resource manipulation reveals flexible allocation rules to growth and reproduction in a Mediterranean evergreen oak. *J. Plant Ecol.* **7**: 77-85.
- (11) 八坂通泰ら (2001) 冬芽調査によるブナの結実予測手法. *日林誌* **83**: 322-327.