

土壌乾燥がブナ稚樹の個葉の形態と生理機能に及ぼす影響

森林総合研究所北海道支所 (現:北海道大学農学研究院)	小池 孝良
森林総合研究所北海道支所 (現:同企画部)	北尾 光俊
日本学術振興会特別研究員 (森林総合研究所北海道支所)	北岡 哲
日本学術振興会特別研究員 (北海道大学農学研究院)	渡辺 誠
森林総合研究所北海道支所	丸山 温

はじめに

森の母とされるブナは、水源涵養林の記念植樹などにもよく利用される冷温帯の代表的な落葉広葉樹である。「国民の森林などへの期待」の上位に位置づけられるレクリエーション機能(16)などを実現できるブナには、森林再生の植物材料としても期待が大きい(15)。しかし、新植地では植え付けたブナ苗木の衰退や枯死がよく見られる。これは、苗木の生産方法や苗木自体が植栽地に不適合である可能性がある。苗木生産では、寒冷紗を用いてやや遮光下で育成する事が多い。これは、全天条件に比べて樹高成長が良く葉の緑色が濃く、一見健全な苗木が養成できるからである。しかし、そのような苗木は根系の発達が悪いことが多く、急に明るい場所へ植え付けると樹体内の水分状態の不均衡が生じ、枯損しやすい。また、ブナは葉の前形成が明瞭な樹種であり(8,17)、前年に遮光下で育成すると、翌年、全天条件で開葉しても陰葉のような柵状組織が一層しかない構造を示す。このため、明るい場所へ植えると強光阻害を受けて衰退する(5)。

一方、我が国のブナは、かつてコハブナとオオハブナという別種が存在すると考えられていたように、個葉サイズが太平洋側と日本海岸の個体群では異なるが、それは連続的な地域変化であると指摘された(1)。この変化は生理機能にも見られ、寡雪地帯の太平洋側では、光合成速度が高く小型の厚い葉を持つが、これに対して冬に降雪で降水量が多い多雪地帯の日本海側産では、面積当たりの光合成速度は低く、薄くて個葉面積が大きい傾向を示す(6,7)。さらに、ミトコンドリア多型にもこれら地理変異の傾向は現れている(8,9)。これらが、ブナ苗木の「品質」に影響している可能性がある。

枯損の原因は、樹体・土壌・気象条件などが複雑に関連していることが多く、単純には特定できない。そこで、植樹に利用する苗木の選別方法の基礎情報を得るために、気象・土壌環境がほぼ均質と考えられる苗畑での実験によって、ブナ苗木の衰退・枯損の原因を推察する試みを行った。例えば、多雪地帯産のブナを寡雪地帯へ植え付けると、乾燥抵抗性の限界を越え苗木の活力が低下する

ことがある。この予想を検証するために、寡雪、多雪地帯産のブナ苗木に乾燥処理を施し、個葉を中心に苗木の形態・機能を解析した。

材料と方法

材料：4産地(寡雪地帯：天城(静岡)・福岡，多雪地帯：黒松内・苗場(新潟))産の3~4年生ブナ苗木を材料とした。苗木は根の交錯を避けるために26cm直径の素焼き鉢に1本ずつ植えつけた上で、約50cm間隔で苗畑(札幌市)に埋め込み、乾燥(土壌含水量約36%)と適潤(同約55%)の2つの水処理を行なった。植え付け土壌は植壇土で少量の火山灰土壌を含んでいる。乾燥処理では雨水よけのカバー(四角形、一辺の長さが樹高の2.5倍)を設置し、過度の乾燥を避けるため10の水を週に1度与えた。適潤処理は、乾燥期(5月)には50の水を週に2度、他の時期には週に1度10の水与えた。土壌含水量は水分センサー(Daiki)によってモニターした。

測定：個葉の光合成・蒸散速度はADC-H4aと湿度センサー(Vaisala H32)を用いて地域ごとに各3個体ずつ測定した。測定中の環境は人工気象室(Koito KG)によって制御した(光量 PAR: 800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, CO₂濃度 370ppm, 相対湿度 RH:50~60%)、なお、葉温 23°Cであった。

葉面積はAAM 5面積計(林電工KK)、葉の厚さはマイクロメータ(Mitsutoyo)による計測を、気孔密度はスンプ法でレプリカを作成後、光学顕微鏡観察を行った。さらに、葉のコンパートメント(維管束鞘延長部で区切られた葉肉部分)のサイズは顕微鏡に設置したマイクロメータによって計測した。なお、個葉の測定は、各地域ごとに3~5枚を対象とした。葉の測定は主脈付近の損傷の無い部分を対象に行った。

統計：寡雪・多雪地帯の中での各々の地域間差は無かったので、2元配置の分散分析による解析を行った。

結果

1. 葉の形態的特性の変化

乾燥処理に対して、個葉面積は小さくなった。この変化率は、寡雪地帯産では約6cm²から約5cm²へと約10%、

Takayoshi KOIKE (Forestry & Forest Products Research Institute; FFPRI, Sapporo 062-8516; present address: Research Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060-8589), Mitsutoshi KITAO (FFPRI, Sapporo 062-8516; present address, Tsukuba 305-8687), Satoshi KITAO (JSPS fellow, Hokkaido Research Center, FFPRI, Sapporo 062-8516), Makoto WATANABE (JSPS fellow, Research Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060-8589), Yutaka MARUYAMA (Hokkaido Research Center, FFPRI, Sapporo 062-8516),

Effects of soil moisture condition on the changes in leaf morphology and function of beech leaves of different populations.

多雪地帯産では約 12cm²から約 8cm²へと約 40%低下した (図-1)。

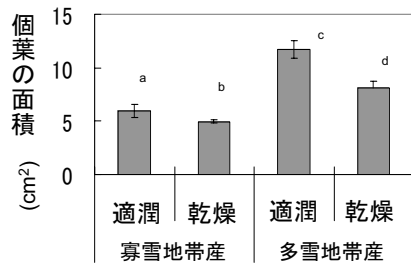


図-1 産地別の個葉の面積に及ぼす乾燥処理の影響異なるアルファベットは有意差を示す (P<0.01)

いずれの産地におけるブナ個葉の厚さも、乾燥処理によって厚くなり乾燥順化の傾向が見られた。この変化率は、寡雪地帯産では約 0.23mm から約 0.25mm へと約 8%増加し、多雪地帯産では約 0.14mm から約 0.18mm へと約 30%増加した (図-2)。

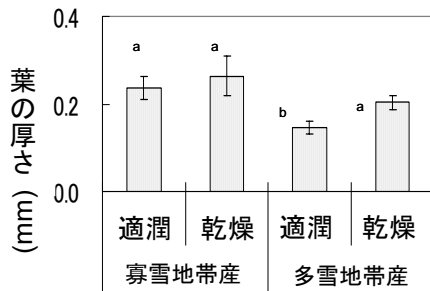


図-2 産地別の個葉の厚さに及ぼす乾燥処理の影響異なるアルファベットは有意差を示す (P<0.01)

葉のコンパートメント・サイズは、産地に依らず乾燥処理によって小さくなった (図-3)。寡雪地帯産 (天城) では約 1.43mm²から約 0.35mm²へと約 75%低下し、多雪地帯産 (苗場) では約 2.90mm²から約 1.32mm²へと約 54%低下し、変化の割合は、特に寡雪地帯産ブナで明瞭であった (図-4)。

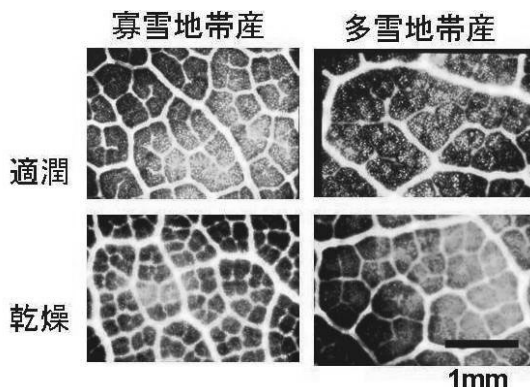


図-3 乾燥処理に伴うコンパートメントの変化の例 寡雪地帯は天城産、多雪地帯は苗場産の例を示す。

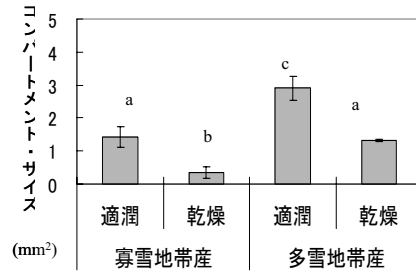


図-4 コンパートメント・サイズへの乾燥処理の影響異なるアルファベットは有意差を示す (P<0.01)

気孔密度は、乾燥処理に対して産地に依らず低下した。寡雪地帯産 (天城・福岡) では、301 ± 42 個 mm⁻²から 205 ± 35 個 mm⁻²へ低下した (P<0.05)。(なお域間差は無かった。一方、多雪地帯産 (黒松内・苗場) では 128 ± 18 個 mm⁻²から 98 ± 28 個 mm⁻²へと低下した (図は省略) が、その差は有意では無かった。さらに、蒸散速度を反映する気孔長径には、産地間の差がほとんど見られなかった。

2.葉の生理特性

気孔コンダクタンスと光飽和での光合成速度 (Psat) の関係から、寡雪地帯産のブナの水利利用効率 (WUE) は、多雪地帯産のブナより大きいことが解った。

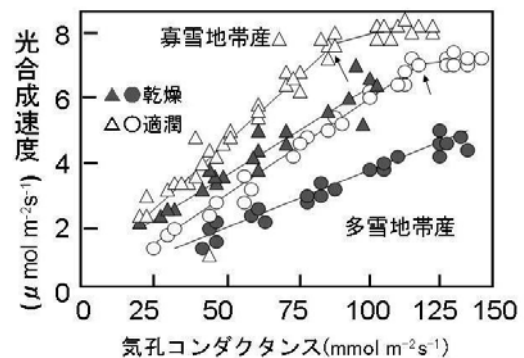


図-5 気孔コンダクタンスと光飽和での光合成速度との関係 (葉温 23°Cでの値)

図中の矢印は、乾燥処理による変化方向を示す。

気孔コンダクタンスの値 100 mmol m⁻²s⁻¹での光飽和の光合成速度 (µmol m⁻²s⁻¹) は、寡雪地帯 (天城) 産では、適潤処理の材料では約 6.0 であったが、乾燥処理の材料では 8.0 であった。一方、多雪地帯 (苗場) 産では、3.8 から 6.0 へ上昇していた。これらの傾向は他の 2 つの産地 (福岡と黒松内) の処理個体でも見られた。

考察

植栽した植物材料の衰退や枯損の原因はさまざまであり、特定することは難しいが、本稿では乾燥処理が個葉の形質に及ぼす影響から苗木自体の「品質」を考察する。ブナは典型的固定成長型樹木として古くから認識されてきた (2,14)。固定成長とは、前年の内に翌年に展開する葉の枚数を決め、

生育空間を確実に確保する成長特性である。貯蔵養分に依存した成長を示すので、前年の生育環境が翌年にも大きく影響する。さらに、ブナは、枚数だけではなく柵状組織の層数を前年の内に決める前形成(predetermination)(8)を示すので(17)、苗木育成時から山出し時での扱い方が、重要になる。

苗木育成時には、成長を促し葉の緑の濃い一見健全な苗木を育成するために、やや日陰で育苗することがあり、このような材料では、根の発達が遅れていることが多い。さらに、葉の前形成があつて、全天条件に植え付けると葉肉部分が障害を受ける強光障害のため成長が抑制され、枯死に至ることがある。従つて、山出し前に新しい光環境への順化を行う必要がある。

次に、ブナ個葉の生理機能から、大別して太平洋側と日本海側の二つの個体群があり(7)、この産地を取り違える可能性が指摘される。夏雨型で降水量が 1000mm 程度である太平洋側の寡雪地帯に生育する個体群と、積雪によって降水量が 3000mm に達する日本海側の多雪地帯に生育する個体群がある(4,11)。本研究からは、乾燥処理に対して、多雪地帯である日本海側の産地のブナでは、葉の小型化、肥厚、そしてコンパートメント・サイズの縮小などの乾燥形態への変化が明瞭であり(図-1~4)、葉の可塑性の高さが明瞭であつた。この理由としては、ブナの開芽時期が影響すると考えている。ブナは林床に雪が残る時期から開葉する(14)。従つて、開葉時期には十分に土壌水分が存在するが、その後の乾燥に対する抵抗性が備わっていると考えられる。

しかし、水利用効率から見ると明らかに寡雪地帯産のブナの方が多雪地帯産のブナより高い値を示した(図-5)。この理由は気孔密度の変化に求められる。蒸散速度に影響するのは気孔密度よりも気孔サイズ(特に長径)であると、一般的には考えられている(12)。しかし、長径には産地間差も処理間差も明瞭ではなかつたことから、気孔密度の高い寡雪地帯産のブナの方が高い気孔コンダクタンスを示し、乾燥条件でも高い光合成速度を維持したと考えられる。これは、乾燥にさらされる事の多い寡雪地帯である太平洋側に生育するブナ(13)の方が、高い乾燥耐性を持つと考えられる。事実、光合成適温を超えてからの光合成速度の低下率は、明瞭に寡雪地帯産のブナでは高いことが確認されている(7)。

以上の結果から、ブナ苗木を用いる植栽には産地を確認してから実施すること、とりわけ太平洋側の寡雪地帯での植栽地には日本海側を産地とする苗木を用いないようにする必要がある。また、どこの産地の材料でも、植え付け前年には、被陰から出して全天条件へ順化させる必要がある。

なお、本研究を纏めるに当たり、科学研究費補助金(基盤研究B;原田光)の支援を得た。記して感謝する。

引用文献

- (1) 萩原信介(1977) ブナにみられる葉面積のクラインについて. 種生物学研究 **1** : 39-51.
- (2) 菊沢喜八郎 (1983) 北海道の広葉樹林. 北海道造林振興協会, 札幌, 152pp.
- (3) Kimura K., Ishida A., Uemura A., Matsumoto Y. and

- Terashima I. (1998) Effects of current-year and previous-year PPFs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica*. *Tree Physiology* **18**: 459-466
- (4) 気象庁・気象統計情報HP
(<http://www.jma.go.jp/jma/menu/report.html>)
- (5) Kitao M., Lei T.T., Koike T., Tobita H. and Maruyama Y. (2000) Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environment* **23**: 81-89.
- (6) 小池孝良・田淵隆一・藤村好子・高橋邦秀・弓場譲・長坂寿俊・河野耕蔵(1990)夏期における国産ブナの光合成特性. 日林北支論 **38**:20-22.
- (7) 小池孝良・丸山温(1997) 個葉からみたブナ背腹性の生理的側面. 植物地理・分類 **46** : 23-28.
- (8) Koike T., Miyashita N. and Toda H. (1997) Effects of shading on leaf structural characteristics in successional deciduous broadleaved tree seedlings and their silvicultural meaning. *Forest Res. Environ.* **35**: 9-25.
- (9) 小池孝良(1998) ミトコンドリア DNA でみるブナ林の歴史. 遺伝 **52** : 42-46.
- (10) Koike T., Kato S., Shimamoto Y., Kitamura K., Kawano S. Ueda K. and Mikami T. (1998) Mitochondrial DNA variation follows a geographic pattern in Japanese beech species. *Bot. Acta* **111**: 87-92.
- (11) 小池孝良(2008) ブナの環境応答特性の地域変異—光合成機能と葉の形態・構造—, ブナ林再生の応用生態学(寺澤和彦・小山浩正編著). 文一総合出版, 東京, 213-233.
- (12) Larcher, W. (2003) *Physiological Plant Ecology*. 4th ed., Springer-Verlag, Berlin.
- (13) 丸田恵美子・紙谷智彦(1996) 太平洋型ブナ林におけるブナ実生の定着過程 I—三国山における当年生実生の消長—. 森林立地 **38**: 43-52.
- (14) 丸山幸平(1979) 高木層の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較. ブナ林の生態学的研究(33), 新潟大学農学部演習林報告 **12**: 19-41
- (15) 寺澤和彦・小山浩正編著(2008) ブナ林再生の応用生態学. 文一総合出版, 東京, pp310.
- (16) 総務庁(林野庁)(2007)HP :
<http://www.rinya.maff.go.jp/070813yoroncyosa.pdf>
- (17) Uemura A., Ishida A., Takashi N., Terashima I., Tanabe H., and Matsumoto Y. (2000) Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiol.* **20**: 945-951.