

## 摩周湖外輪山のダケカンバ衰退に関する生理生態学的調査

日本学術振興会特別研究員(北海道大学大学院農学研究院) 渡辺 誠

北海道大学農学部 龍田 慎平

北海道大学大学院農学研究院 斎藤 秀之・小池 孝良

東京農工大学大学院農学府 稲田 秀俊

弟子屈町役場企画財政課 久保島 康行・江口 将之

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター 渡邊 陽子

### はじめに

北海道東部の弟子屈町に位置する摩周湖は、湖面海拔351 m、周囲約20 km、面積19.2 km<sup>2</sup>、最深211.4 mで、世界一級の透明度を誇るカルデラ湖である。北海道遺産に登録されており、毎年多くの観光客が訪れることから、弟子屈町および道東地域にとって極めて重要な観光資源である(図-1)。



図-1 摩周湖の位置(上), 風景(左下)および観光客の様子(右下) 平日でも朝と夕方のピーク時にはツアー観光客による写真撮影が途切れずに行われる

摩周湖外輪山ではダケカンバ (*Betula ermanii* Cham.)を中心とした、亜高山帯樹木が生息し、豊かな自然環境をもたらしている。しかし近年、それらの樹木の衰退現象が顕在化している(図-2)。特に第一展望台から第三展望台にかけての地域では、展望台あるいは道路沿いからの風景に枯れた木が含まれて、観光資源としての価値が損なわれることが危惧されている。

現在の所、このような樹木衰退の原因は特定されていない。しかし、北海道環境科学研究センターの研究グループによる調査によって、摩周湖展望台付近で



図-2 ダケカンバ衰退の様子

は、大気オゾン濃度が5月を中心に高濃度になる事が観測されている(II)。オゾンは最も生態系への影響が懸念されるガス状大気汚染物質であり、国内外の森林衰退への関与も指摘されている(3, 7)。

このような背景より、我々は摩周湖外輪山におけるダケカンバの衰退現象を、特にオゾンとの関連性に着目して、2009年度から調査している。本論では、現地に生育しているダケカンバ衰退木の生理生態学的な特徴を報告する。

### 材料と方法

調査は摩周湖西側の道道52号線沿いに生育するダケカンバ林で行った(図-3)。現地において生育しているダケカンバ衰退木では葉量の顕著な減少が見られていたため、葉量の多少を規準として健全木と衰退木をそれぞれ6本選別し、それらを調査対象木とした。

2009年8月7日と25日に、対象木より日当たりのよい枝葉を、それぞれ1本採取した。採取は午前中(9~11時)に行った。採取後、4~5年枝(先端部から50 cm程度)の部分で直ちに水切りし、切断面を水に濡らした状態で実験室に持ち帰り、葉の形態の評価および光

Makoto WATANABE (JSPS Research fellow, Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Shinpei TATSUDA (Department of Agriculture, Hokkaido, Univ., Sapporo 060-8589), Hideyuki SAITO, Takayoshi KOIKE (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Hidetoshi INADA (Graduate school of Agriculture, Tokyo Univ. of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183-8509, Yasuyuki KUBOSHIMA, Masayuki Eguchi (Department of Planning and Finance, Teshikaga Town Office), Yoko WATANABE (FSC, Hokkaido, Univ., Sapporo 060-8589)

Ecophysiological traits of declining *Betula ermanii* in somma of lake Mashu

合成活性の測定に供試した(4)。各評価・測定は枝葉採取の翌日より2日間で行った。測定が終了するまでの期間は枝葉の水切りを毎日2回(朝と夜)行い、ビニールを被せた状態で室内(20℃程度)で保管した。なお測定初日と2日目において、各パラメーターの値に差は見られなかった。

葉の形態の評価は8月25日に採取した枝葉を用いて行った。評価項目は、春葉と夏葉それぞれの個葉面積、枝あたりの夏葉出葉数および葉の可視害の程度とした。各個体における個葉面積の測定には、20~30枚(春葉)および10~20枚(夏葉)の葉を用いた。また、枝あたりの夏葉出葉数は、分枝部分から10cm以上伸長している枝の先端部分から展開している夏葉の枚数とした(図-4)。葉の可視害の評価は、採取した枝葉全体を対象として行い、①あまり見られない、②大体の葉に見られる、③大体の葉に強度に見られる、の3段階で評価した。各枝葉において、ランダムに選んだ春葉8枚について葉緑素計(SPAD-502, コニカミノルタ, 大阪)によりクロロフィル濃度の測定を行った。これら8枚の測定値の平均に最も近い値を示した葉をガス交換速度の測定葉とし、携帯型光合成蒸散測定装置(LI-6400, Li-Cor, Nebraska, USA)とクロロフィル蛍光ユニット(LI-6400-40)を用いてガス交換速度とクロロフィル蛍光反応を測定した。測定中の葉温および光量子束密度は、それぞれ25℃および1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>とした。測定時の飽差は1.2 kPa程度だった。純光合成速度一葉内CO<sub>2</sub>濃度曲線(A/C<sub>i</sub>)を作成し、最大炭酸同化速度(V<sub>cmax</sub>)と最大電子伝達速度(J<sub>max</sub>)を算出した(2)。クロロフィル蛍光反応は上記ガス交換速度の測定条件においてCO<sub>2</sub>濃度が360 μmol mol<sup>-1</sup>の時に測定し、光化学系IIの実効量子収率であるΦ<sub>PSII</sub>を求めた(8)。

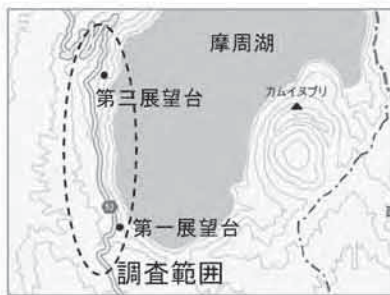


図-3 ダケカンバ衰退調査の範囲

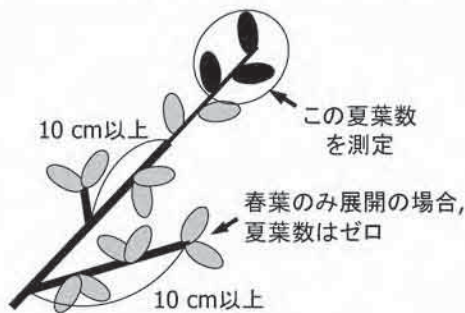


図-4 夏葉出葉数の測定 (春葉: 灰色, 夏葉: 黒色)

統計解析はt検定を用い、p<0.05で有意差ありとした。また、0.05<p<0.10で傾向ありとし、その際はp値を実数で示した。

**結果**

ダケカンバ衰退木の春葉の個葉面積は健全木と比較して有意に小さく、夏葉の個葉面積も同様に小さい傾向を示した(表-1)。また、枝あたりの夏葉数は衰退木で有意に少なかった。春葉の個葉面積と枝あたりの夏葉面積の合計の間には有意な正の相関が見られ、春葉の個葉面積が小さい個体では枝あたりの夏葉の合計葉面積も小さかった(図-5)。

図-6にダケカンバ葉に見られた可視害の様子と可視害評価の結果を示す。可視害の種類は赤褐色になる壊死であった。葉の可視害は健全木においても見られたが、その程度は衰退木で顕著であり、半数の個体で強度の可視害が認められた。

表-1 ダケカンバの春葉および夏葉の個葉面積と枝あたりの夏葉数(n=6, 括弧内は標準偏差)

	個葉面積 (cm <sup>2</sup> )		枝あたりの夏葉数(枚)
	春葉	夏葉	
健全木	22.9 (4.3)	4.6 (2.2)	2.4 (0.1)
衰退木	14.7 (2.9)	2.9 (0.6)	1.6 (0.6)
t-test	**	0.083	**

t-test: \*\* p < 0.01; n.s. not significant  
0.05 < p < 0.10 の場合は実数を示している

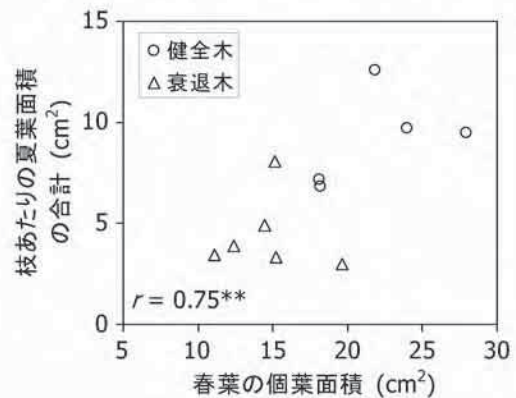


図-5 春葉の個葉面積と枝あたりの夏葉合計葉面積の関係

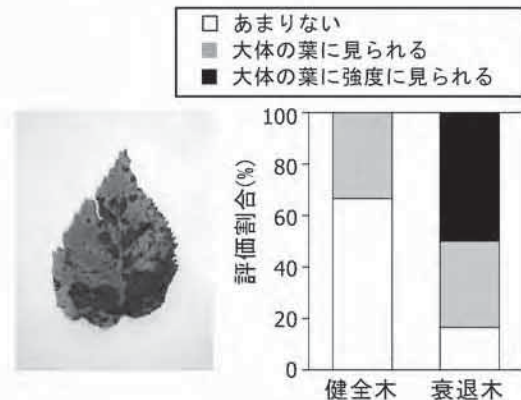


図-6 ダケカンバ葉に見られた可視害(強度)の様子(左)と可視害評価の結果(右, n=6)

8月7日における衰退木の気孔コンダクタンスは健全木に比べて有意に高かったが、その他のパラメーターに関しては健全木と衰退木の間には有意な差は認められなかった(表-2)。一方で、8月25日においては、純光合成速度、 $V_{cmax}$ と $J_{max}$ が衰退木において有意に低かった。また $\Phi_{PSII}$ も衰退木において低い傾向にあった。

**考察**

衰退木では、個葉の面積が小さく夏葉の出葉量が少なかった(表-1)。この事が衰退木において個体あたりの葉量が少ない1つの要因であると考えられる。一方で、春葉の個葉面積と枝あたりの夏葉面積の合計の間には正の相関が認められた(図-5)。一般に夏葉の展開には春葉で得られた光合成産物が用いられる(1, 6)。したがって、春葉の個葉面積の低下に伴う光合成産物生産量の低下によって、夏葉の出葉量の低下が引き起こされた可能性がある。

8月25日において、衰退木では純光合成速度の有意な低下が認められた(表-2)。この時期のダケカンバ葉面には可視害が見られ(図-6)、強度の可視害を示した個体のガス交換速度を測定する際に、可視害の一部が測定チャンパー内に含まれたが、その程度は目測で10%以下であったため(可視害部分をできるだけ避けて測定した)、壊死していない部分の純光合成速度が低下していたと考えられる。この時、衰退木の気孔コンダクタンスは健全木と同程度であったため、気孔閉鎖は純光合成速度の低下原因ではないと言える。一方で、衰退木の $V_{cmax}$ および $J_{max}$ は対照区に比べて有意に

低かったことから、衰退木では葉内における光合成活性が低下していたと考えられる。クロロフィル蛍光反応の測定より、光合成の光化学系IIの実効量子収率である $\Phi_{PSII}$ が衰退木で低下傾向にあった。ここで、 $\Phi_{PSII}$ 、 $V_{cmax}$ および $J_{max}$ の相関関係を調べたところ、すべてのパラメーターの間で健全木・衰退木によらない高い相関を示した(図-7)。したがって、衰退木における光合成活性の低下は光合成系の一部が特異的に影響を受けた訳ではなく、系全体としての機能が低下した結果である可能性が高い。現時点ではこれらの機能低下の要因は明らかではないが、光合成活性は葉内の窒素濃度に大きく律束されるため(5)、衰退木において葉の窒素濃度や窒素の光合成系への分配割合が低下していた可能性もある。

秋に生産される光合成産物は、冬における耐凍性の獲得や翌年の出葉のための原材料として、樹体内に貯蔵される(1)。本研究のダケカンバ衰退木では、健全木より早い時期に光合成速度の低下が起こった(表-2)。さらに同時期において、葉の可視害が顕著に見られたことから、光合成を行える面積が減少していたと考えられる(図-6)。したがって、ダケカンバ衰退木においては、このような個葉の光合成能力の低下に伴って、芽や幹に貯蔵される光合成産物の量が減少している可能性がある。もし冬における光合成産物の蓄積量が衰退木において少なければ、翌春の出葉に利用することが出来る光合成産物の量が限られることになり、本研究で認められた春葉の個葉面積の低下を引き起こす要因になり得る。

表-2 ダケカンバの葉の光合成およびクロロフィル蛍光の各パラメーター(n=6, 括弧内は標準偏差)

	8月7日			8月25日		
	健全木	衰退木	t-test	健全木	衰退木	t-test
純光合成速度 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) <sup>※</sup>	6.71 (2.31)	7.43 (0.68)	n.s.	6.72 (3.04)	3.67 (0.81)	*
蒸散速度( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) <sup>※</sup>	1.37 (0.64)	2.01 (0.59)	n.s.	2.05 (0.61)	2.35 (0.63)	n.s.
気孔コンダクタンス ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) <sup>※</sup>	0.11 (0.03)	0.17 (0.04)	*	0.18 (0.06)	0.22 (0.09)	n.s.
最大炭酸同化速度 ( $V_{cmax}$ , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	53.0 (16.1)	47.7 (6.9)	n.s.	48.3 (19.0)	29.6 (5.0)	*
最大電子伝達速度 ( $J_{max}$ , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	135.0 (21.3)	143.4 (26.7)	n.s.	143.9 (43.5)	98.2 (16.3)	*
$\Phi_{PSII}$ <sup>※</sup>	0.13 (0.03)	0.15 (0.03)	n.s.	0.14 (0.06)	0.09 (0.03)	0.097

※CO<sub>2</sub>濃度 360  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  における測定値

t-test: \*  $p < 0.05$ ; n.s. not significant;  $0.05 < p < 0.10$  の場合は実数を示している

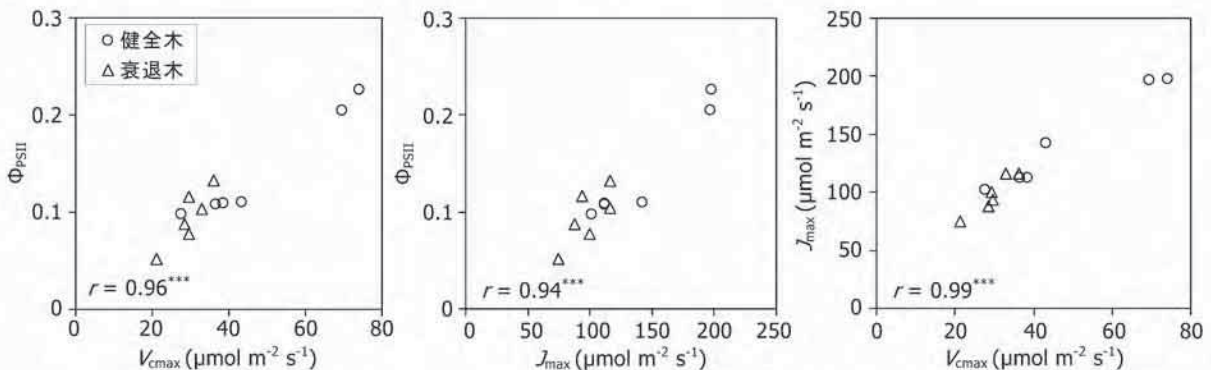


図-7 最大炭酸同化速度( $V_{cmax}$ ), 最大電子伝達速度( $J_{max}$ )および $\Phi_{PSII}$ の関係

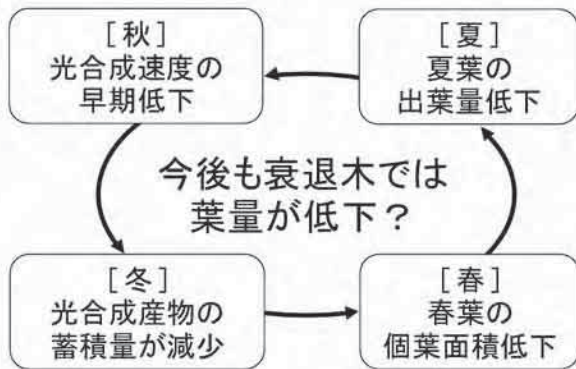


図-8 本研究より推定された葉量低下のメカニズム

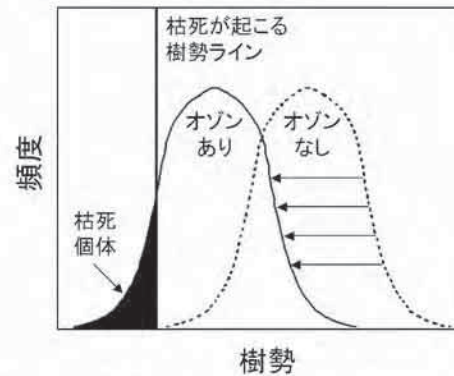


図-9 樹木衰退(枯死)と大気オゾンの関係(概念図)

本研究の結果に基づき、ダケカンバ衰退木では①秋における光合成速度の早期低下、②冬における光合成産物の蓄積量の減少、③春葉の個葉面積低下、④夏葉の出葉量の低下という現象が毎年繰り返された結果、葉量低下が引き起こされたという仮説が立てられる(図-8)。もし、この過程が今後も続くとする、衰退木では今後も葉量の低下が進行し、最終的に枯死に至る可能性がある。したがって、今後はこの仮説の検証を行っていく必要がある。

春葉の個葉面積と枝あたりの夏葉面積の合計の関係(図-5)や光合成特性に関連したパラメーター間の関係(図-7)に関して、健全木と衰退木の間には違いが認められなかった。この事から、今回は便宜的に健全木と衰退木に区分したが、実際にはその間に明確な境界線はなく、健全から衰退まで樹勢が連続的に分布している可能性がある。そして、特に樹勢が低い個体において枯死が起こっていると考えられる。

オゾンは広域大気汚染物質であるため、一部の樹木の樹勢を低下させる事ではなく、摩周湖外輪山一帯のダケカンバの樹勢を低下させ得る要因である。したがって、ダケカンバ衰退に対するオゾンの関与として、図-9に示すように、枯死に至る個体の割合が高くなる、という考え方が妥当である。したがって、今後も同様の調査を継続し、大気オゾン濃度と生理生態学的な樹勢の関係を明らかにする必要がある。さらに、土壌の水分・養分状態は樹勢を直接左右するだけでなく、樹木のオゾン感受性にも大きな影響を与えるため(9, 10)、調査対象木の根圏土壌の調査を行い、衰退現象との関連性を検討する必要がある。

### 謝辞

本研究は、日本学術振興会の特別研究員奨励費(代表: 渡辺誠)、基盤研究B(代表: 小池孝良)、新学術領域研究計画研究(代表: 小池孝良)および新学術領域研究公募研究(代表: 渡辺陽子)の一部支援を得た。また現地調査地の設定にあたり、北海道環境科学研究センターの野口泉氏、山口高志氏に御助力いただいた。記して感謝する。

### 引用文献

- (1) Clausen JJ. and Kozlowski TT. (1965) Heterophyllous shoots in *Betula papyrifera*. *Nature* **205**: 1030-1031.
- (2) Farquhar GD., von Caemmerer S. and Berry JA. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. *Planta* **149**: 78-90.
- (3) 伊豆田猛(編著) (2006) 植物と環境ストレス. コロナ社, 文京区, 232pp.
- (4) Koike T. (1986) A method for measuring photosynthesis with detached parts of deciduous broadleaved trees in Hokkaido. *J. Jpn. For. Soc.* **68**: 425-428.
- (5) Lambers H., Chapin III FS. and Pons TL. (eds) (2008) *Plant physiological ecology*, second edition. Springer, New York, 604pp.
- (6) Matsuki S., Sano Y. and Koike T. (2004) Chemical and physical defense in early and late leaves in three heterophyllous birch species native to northern Japan. *Ann. Bot.* **93**: 141-147.
- (7) Sandermann H., Wellburn AR. and Heath RL. (eds) (1997) *Forest decline and ozone*. Springer-Verlag, Berlin, 398pp.
- (8) Schreiber U., Bilger W. and Neubauer C. (1994) Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. Schulze E-D. and Caldwell MM. (eds.), *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, 576pp.
- (9) 渡辺誠 (2009) 対流圏オゾン濃度の上昇が森林を衰退させている? 北方林業会(編), 北の森づくりQ&A, 北方林業会, 札幌市, 30-33.
- (10) Watanabe M., Yonekura T., Honda Y., Yoshidome M., Nakaji T. and Izuta T. (2005) Effects of ozone and soil water stress, singly and in combination, on leaf antioxidative systems of *Fagus crenata* seedlings. *J. Agric. Meteorol.* **60**: 1105-1108.
- (11) 山口高志・秋山雅行・酒井茂克, 野口泉 (2009) 今後の北海道における長距離輸送大気汚染物質の観測研究. 「エアロゾル・オゾン等による植物影響に関するシンポジウム」-増加する越境大気汚染から森林を守る- 要旨集, 36-37.