

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 21 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2011～2015

課題番号：23570041

研究課題名(和文) 養分制限を解除したウダイカンバにおけるマस्टィング資源の配備様式

研究課題名(英文) Effect of long-term application of fertilizer on masting of Betula

研究代表者

伊藤 江利子 (Ito, Eriko)

国立研究開発法人 森林総合研究所・北海道支所・主任研究員

研究者番号：20353584

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：豊凶現象の至近要因を説明する資源制限仮説に基づき、豊凶現象と連動する貯蔵資源の種類と貯蔵部位を明らかにするため、ウダイカンバ樹体内に貯蔵された資源量(非構造的炭水化物(NSC)と窒素)の経年変化を大豊作(2011年)と豊作(2014年)を含む5年間に渡って測定した。ウダイカンバの豊凶はNSC貯蔵状況によって決定し、NSCは樹体全体に蓄積されるものの、大容量かつ優先順位の低い貯蔵器官である幹のNSC濃度によって指標されることが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：To clarify storage resources linking masting based on the resource budget hypothesis, we investigated a sequential variation of quantity of resources (non-structure-related carbohydrate (NSC) and nitrogen (N)) stored in the *Betula maximowicziana* trees during five years including two masting years. Masting cycle of *B. maximowicziana* was related with NSC storage. NSC accumulated in the whole tree body during non-masting years, whereas N storage was relatively constant. The NSC density of the trunk, i.e., a large-capacity and low-priority storage organ, was clearly indicated the masting cycle.

研究分野：森林生態学

キーワード：マस्टィング 林地肥培 資源制限仮説

1. 研究開始当初の背景

(1) マスティング (樹木の豊凶現象) の発現に関して、究極要因として繁殖成功度を論じる研究、および至近要因としてマスティングの制御機構を解明する研究がなされてきた。後者に関連して「マスティングは繁殖資源が樹体内に十分量蓄積されたときに誘導される」とする資源適合仮説が提唱されている。

(2) マスティングを規定する貯蔵資源として従来は非構造性炭水化物 (NSC) が想定されてきたが、最近の研究では豊作年の繁殖投資に貯蔵 NSC は使われないことが示唆され、また窒素 (N) が豊作のトリガーとなる可能性が指摘されている。

2. 研究の目的

(1) 豊凶現象の至近要因を説明する資源制限仮説に基づき、明瞭な豊凶を示す落葉性広葉樹種であるウダイカンバを材料として、豊凶現象と連動する貯蔵資源の種類と貯蔵部位を明らかにする。

(2) 養分飽和が樹体内の資源貯蔵に与える影響を明らかにするため、連年施肥下で育成した窒素飽和ウダイカンバ個体の樹体内に貯留された資源量 (NSC・N) の経年変化を明らかにする。

3. 研究の方法

ウダイカンバ樹体内に貯蔵された資源量の経年変化を測定した。1974年に植栽され、植栽4年後より連年施肥 ($110 \text{ Kg N ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$, $24 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$, $46 \text{ kg K ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$) 下で育成した施肥個体群と隣接林分において無施肥で育成した対照個体群の各10個体から2011年(大豊作)・2012年(大凶作)・2013年(凶作)・2014年(豊作)・2015年(凶作)の展葉開始前に、また各5個体から2012-2015年の展葉終了後、盛夏、落葉直前の4回に樹体(幹木部(辺材)・幹内樹皮(師部)・根木部(辺材)・根内樹皮(コルク形成層))各年枝、葉、葉芽、繁殖器官)を採取し、各部位の非構造性炭水化物濃度(NSC)をフェノール硫酸法(可溶性糖類)および酵素を用いた加水分解法(デンプン)により、全窒素濃度(N)を乾式燃焼法により測定した。また繁殖量と葉生産量の経年変化を林内に設置したリタートラップにより測定した。

4. 研究成果

(1) NSCの動態
NSC含有濃度は当年枝や葉芽等の梢端部位で高く(ca.5-10%)、枝や内樹皮で中程度(ca.3-7%)、幹や根の木部で低かった(<3%)。NSC濃度はすべての部位で展葉直後に著しく低下し、生育期間中に再増加した。梢端に近い枝系では6-8月の期間の増加幅が大きかったが、幹・根では8-10月の期間の増加幅が大きかった。季節変動の幅は各部位で2%

程度であった。落葉直前と翌春の展葉開始前を比較すると、葉芽や枝の梢端部位では展葉開始前でNSCが高く、逆に根や幹では落葉直前の方が高かった。

NSCの大半は可溶性糖類として存在しており、デンプン濃度は非常に低かった。梢端に近い器官ほど、また生育期前半(春~初夏)ほどその傾向は顕著だった。NSCに占めるデンプンの割合が最も高まるのは生育期後半(盛夏~落葉直前)の根木部と幹木部でNSC全体に対するデンプンの割合は50%弱程度となった。落葉時に根木部と幹木部にデンプンとして貯蔵したNSCが春先の展葉前には梢端に輸送されている様子が示唆された。雄花のNSC濃度は測定器官中で最も高い(11.4%、平均値、以下同)一方で、種子のNSC濃度は測定器官中で最も低く(2.1%)、幹木部や根木部と同程度であった。展葉開始前の前年当年枝では開花年でNSC濃度が低くなり、また先端に雄花を持つ当年枝はNSC濃度が低くなる傾向も認められ、雄花がNSCの強力なシンクとなっていると推察された。なお繁殖器官元基の分化は開花前年の盛夏以降に確認され、雄花は開花前年の落葉までに作り終えられていた。他方、雌花は開花年展葉前の段階では雌花芽として5mm程度のサイズに留まっており、主たる生長は開花後から種子成熟の期間に起こっていた。

(2) Nの動態

N濃度は梢端と師部組織を多く含む部位が高く、また季節変動が大きい傾向が認められた。葉のN濃度は初夏でピークに達した(3%)。展葉開始前の葉芽N濃度(1.5%)は展葉後の葉N濃度の半分であり、初夏の当年枝(1.7-2.0%)は皮目が木質化しておらずN濃度は葉芽より高い。これらは落葉時に葉芽に配備したNだけでは展葉時の当年枝N必要量には不足することを示している。展葉直後から枝のN濃度が低下すること、幹・根の内樹皮(0.5%)、幹木部(0.13%)、根木部(0.17%)では季節変動は認められないことから、展葉時に旧年枝に貯蔵された窒素を葉に転流していることが示唆された。枝のN濃度は枝齢が増加するにつれて漸減し、下限となった。また同齢の枝と比較すると短枝より長枝の方が低いが、その下限値は0.5%程度で幹・根の内樹皮と同程度であった。枝と葉の重量比から試算したところ、展葉前から初夏にかけて枝で減少したN量は初夏の時点で当年枝と葉に含まれていたN量とほぼ釣り合った。展葉後のN濃度は若齢枝(2年枝以下)では盛夏まで低下し続けるのに対し、老齢枝(3年枝以上)では初夏を底として再増加した。根から吸収した窒素を根に近い部位から順に再充填していると考えられる。雄花のN濃度は1.7%、種子のN濃度は1.2%であった。

(3) 施肥処理の影響

豊凶周期および大豊作時の繁殖投資量に施

肥処理の影響は認められなかった。施肥処理による差異は NSC 濃度と N 濃度の双方に認められた。NSC 濃度は対照個体群でやや高い傾向を示し、雄花、葉、幹木部で有意差が認められた。N 濃度は施肥個体群の各部位で 0.2% 程度高い傾向が認められ、その差は葉、若年枝(0-3 年枝)、幹根部で有意であった。落葉時の窒素引き戻し率は対照個体群で 60%、施肥個体群で 40%であった。

(4)大豊作時の繁殖投資量

大豊作時(2011 年)の繁殖に対する NSC 投資量は雄機能投資が 1.2tNSC ha^{-1} 、雌機能投資が 0.4tNSC ha^{-1} と推定され(ただし呼吸は含まない)、これは通常年の年間光合成産物量の 10%と 3%に相当した。ただしこの NSC 投資は 2 生育期に渡って行われる量であり、雄投資は開花前年までの獲得資源を利用して行われる一方で、雌投資は開花当年の獲得資源ないしは前年までの貯蔵資源を併用していると考えられる。

大豊作時の雄機能 N 投資量 (15kgN ha^{-1}) は平年時葉窒素量の 20%に相当した。雄投資 N は開花年の葉量減少 (3.2tDW ha^{-1} 2.6tDW ha^{-1}) で補償され、樹体内の貯留 N 資源(葉芽 3.5kgN ha^{-1} 、若年枝(ca. < 7 年枝) 30kgN ha^{-1} 、根 $< 15\text{kgN ha}^{-1}$) に対応する減少は認められなかった。なお雄花の作成には同 N 量あたり葉の 1.6 倍の NSC を要しており、葉を減少させて雄花を作成することで樹体の NSC/N 比は下がる。雌機能への N 投資量 (3.6kgN ha^{-1}) は平年時葉窒素量の 5%であった。

(5)豊作時の繁殖投資量と原資

豊作時(2014 年)の雄機能 NSC 投資量は 0.5tNSC ha^{-1} 、N 投資量は 6kgN ha^{-1} と推定された。2014 年豊作時はカシワマイマイによる食害の影響で種子生産量はほとんどなく雌機能投資量は不明だが、大豊作時の雌雄比率を用いると虫害がなければ 0.2tNSC ha^{-1} 程度の種子生産があったと推定される。

大豊作時と同様に豊作時の雄投資 N の原資は葉量減少によって調達されたと考えられるが、豊作時の葉生産量は虫害のため測定不能であった。雄花 N 量から試算すると、2014 年の葉量は通常年の 3.2tDW ha^{-1} から 3.0tDW ha^{-1} へと減少したと推定される。この値は 2014 年当年枝重量から推測した値とよい対応を示した。葉量減少は N 必要量だけではなく、葉や葉を支持する若齢枝を伸長・肥大する原資である NSC 必要量も削減する。 0.2tDW ha^{-1} の葉量減少に対応する NSC 原資減少量を 0.5tNSC ha^{-1} と見積もった。他方、葉量減少は乾物生産量の減少をもたらす。 1tDW の葉による乾物生産量を 4tDW (= 5tNSC) と仮定すると、雄花生産に伴う葉量減少により年間生産量は 1.0tNSC ha^{-1} 減少すると推定した。

以上をまとめると 2014 年の繁殖に必要な NSC 資源量は、雌雄の繁殖器官に対する直接投資が 0.7tNSC ha^{-1} 、葉量減少に伴って間接的に

影響する資源量が 0.5tNSC ha^{-1} で、計 1.2tNSC ha^{-1} の規模となった。このうち雄花の作成に関する量が 1.0tNSC ha^{-1} と大部分を占めており、開花前年の盛夏～秋にかけての NSC 獲得状況に応じて繁殖の有無や雄繁殖量の多寡を決定しているものと推察される。

この規模に相応する年々変動を示した貯蔵資源は幹木部の NSC であり、運動は対照個体群でより顕著だった。幹木部は落葉期において樹体内 NSC 貯留の約 50%を占めており、根系(30%)や枝系(20%)と比較して大容量の貯蔵器官であった。幹木部の NSC 濃度は 2%の季節変動を伴いながら、凶作年間に徐々に高まり、落葉期の貯蔵資源量が豊作後の 1.3 倍 (0.45tNSC ha^{-1} の増加)を超えた翌春に再び豊作となった。この増加量は雄花量と連動する葉量減少による獲得資源減少量にほぼ等しい。盛夏時の若年枝の NSC 濃度が雄花作成のトリガーとなり、余剰 NSC を雄花作成(梢端方向への輸送)と幹木部貯蔵(基部方向への輸送)に等配分していると解釈できる。

以上よりウダイカンバの豊凶は樹体全体に蓄積される NSC 貯蔵状況によって決定すると考えられ、N がトリガーとなる証左は得られなかった。また、豊作の発現は大容量かつ優先順位の低い貯蔵器官である幹の NSC 濃度によって指標されることが明らかになった。

<引用文献>

Norton D. A. & Kelly D. (1988) *Functional Ecology* 2:399-408.

Miyazaki Y. (2013) *Ecological Research* 28:143-150.

Hoch G. et al. (2013) *Oecologia*, doi: 10.1007/s00442-012-2579-2

Ichie T. et al. (2012) *Journal of Ecology*, doi: 10.1111/1365-2745.12038

Miyazaki et al. (2014) *Ecology Letters* 17:1299-1309.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 0 件)

〔学会発表〕(計 2 件)

長倉淳子、古澤仁美、伊藤江利子、相澤川平、1978 年から連続施肥を受けているウダイカンバの養分状態、第 127 回日本森林学会大会、2016.03.29、日本大学生物資源科学部(神奈川県・藤沢市)

伊藤江利子、長谷川成明、宮崎祐子、倉本恵生、養分制限を解除したウダイカンバの資源貯蔵状況-マस्टィング前後の比較、日本生態学会第 60 回大会、2013.03.07、静岡県コンベンションアーツセンター(グランシップ)(静岡県・静岡市)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

取得状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等 なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

伊藤 江利子 (ITO, Eriko)
国立研究開発法人森林総合研究所・北海道
支所・主任研究員
研究者番号：20353584

(2) 研究分担者

長谷川 成明 (HASEGAWA, Shigeaki)
北海道大学・低温科学研究所・助教
研究者番号：60509280

(3) 連携研究者

宮崎 祐子 (MIYAZAKI, Yuko)
岡山大学・大学院環境生命科学研究科・助
教
研究者番号：20443583