

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 2 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2016

課題番号：25292094

研究課題名(和文)ブナ林堅果豊凶メカニズムの解明：花芽形成期における資源の需給バランスの役割

研究課題名(英文)Physiological mechanism of mast seeding: the role of resource balance during floral bud development in mature *Fagus crenata* forest

研究代表者

韓 慶民 (Han, Qingmin)

国立研究開発法人 森林総合研究所・植物生態研究領域・チーム長

研究者番号：40391180

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：結実豊凶のメカニズムを解明するために、ブナ林において各器官の成長及び資源量の動態を調べ、以下の重要な事実を見いだした。新しい枝の成長には、結実の有無とは関係なく、その年に光合成で作られた新しい炭水化物が主に利用されていた。種子の成長にも多くの新しい炭水化物が必要になるため、結実個体では枝のサイズが小さくなり、また樹体内に貯蔵されていた古い炭水化物も種子の成長へ配分した。その結果、結実による枝のデンプン濃度の低下が見られなかった。転流可能な窒素が主に枝に貯蔵している。結実の翌年には、窒素貯蔵量が低下した。以上の結果から、窒素資源はブナ結実豊凶を制限する要因のひとつであると考えられる。

研究成果の概要(英文)：In order to elucidate the mechanism of mast seeding, growth pattern and resource dynamics in both reproductive and vegetative organs were assessed in *Fagus crenata* forests. The main findings are (1) new photo-assimilates are preferentially used for new branch growth even with fruiting load, (2) since seed growth consumes substantial new photo-assimilates, new branches are shorter in fruiting trees. In addition, stored carbohydrate contributes also to seed growth. Therefore, fruiting did not result in reduction in starch concentration in branchlets, (3) nitrogen is mainly stored in branchlets, (4) mobile nitrogen storage decreased after masting. These results suggest that nitrogen may be the limiting resource for masting in *F. crenata*.

研究分野：樹木生理生態学

キーワード：マस्टィング 貯蔵資源量 資源動態 窒素 非構造的炭水化物 至近要因

1. 研究開始当初の背景

樹木の結実量は、様々な要因で大きく年変動する。この結実豊凶現象 (マस्टィング) は古くから多くの研究者の関心を惹き、熱帯から温帯まで様々な森林で研究されてきた。しかし、これまでは豊凶の周期性の意義を進化生態学的な視点から解釈しようとする研究が多く (例えば「捕食者飽食仮説 (Janzen 1971)」など)、結実豊凶そのもののメカニズムの解明に踏み込んだ研究は限られていた。その中には、種子生産の豊凶変動を植物体内の貯蔵資源の経年変動から説明しようとする理論的モデル (資源収支モデル) などが知られている (Isagi et al 1997, Satake and Iwasa 2000)。このモデルでは、年光合成生産量から維持呼吸と栄養成長を差し引いた残りの炭水化物が樹体に貯蔵され、この貯蔵炭水化物がある閾値を超えるとその超過分が花の分化に誘導される。そして豊作年には、種子生産にこれらの貯蔵炭水化物が一気に消費されて、その再蓄積に数年はかかるために、次の豊作まである程度の間隔が必要になると考える。しかし、最近これらの理論モデルに対しては、「枝レベルでは、種子生産には貯蔵炭水化物よりも結実年の光合成産物が重要である (Hoch, *Plant Cell Environ* 2005)」といった反証結果も報告されており、マस्टィング機構を巡る議論は今日も続いている (Sala et al 2012, Ichie and Nakagawa 2013)。

申請者らは、これまで窒素化合物と光合成産物の非構造性炭水化物の樹体内の貯蔵機能に着目し、非構造性炭水化物の配分や貯蔵など生理的現象の解析を通じて、結実豊凶の機構解明に取り組んできた。その結果、以下のような重要な事実を見いだした：

- ① 種子生産にはその年の光合成産物が利用され、貯蔵炭水化物はほとんど利用されない (Hoch et al 2013)。
- ② 種子の成長期には、葉や枝が窒素の貯蔵器官として機能し、そこから窒素の一部が種子へ転流される (Han et al 2011)。
- ③ 葉芽と花芽に含まれる窒素量を比較した結果、豊作年に窒素の種子への優先的配分はその年の花芽の分化を阻害したと示唆された (Han et al 2008)。

以上の知見は、結実豊凶に関する上述の理論的モデルの前提条件、すなわち豊作年には数年かけて蓄積された炭水化物が種子生産に利用されるという仮定を覆すもので、樹体内の窒素や炭水化物などの貯蔵量は開花を引き起こす決定的因子ではないことは解明された。むしろ、豊作年には当年の光合成産物や土壌から吸収した窒素が種子生産へ優先的に配分され、資源の需給バランスに一時的な不均衡を生じた結果、花芽分化が抑制される。その後、資源の不均衡が解消され、その貯蔵量の減少が検出できなかつたと考えられる。いずれにしても、豊凶機構を解明する上で、資源の貯蔵量の経年変化だけを中心

考える理論的モデルには限界がある。以上のことから、結実年の花芽形成期における種子生産や栄養成長に必要な資源量 (需要) と、それに応じた資源の配分量 (供給) のバランスを把握することが、マस्टィングが生じる機構解明の鍵になると考えた。

2. 研究の目的

上記のような申請者らの既往の成果を踏まえながら、本研究では生育期間を通じた炭素・窒素資源の需給関係を定量化し、種子成長期に生じる一時的な資源の需給不均衡が花芽の分化の成否を規定するかどうかを検証した。

3. 研究の方法

(1) 結実による炭水化物の需給バランスへの影響：結実個体と非結実個体を対象に、定期的に葉や枝、種子などを採取し、それらの安定炭素同位体比を分析して、いつどのような炭水化物が各器官の成長に配分されているのか調べた。

(2) 樹体内の窒素と非構造性炭水化物の貯蔵量：定期的に葉及び非同化器官のサンプルを採取し、各器官の非構造性炭水化物と窒素量を定量化した。また、転流可能な窒素貯蔵量の経年変化を分析することによって、結実豊凶に対する窒素資源の役割を評価した。

4. 研究成果

(1) 結実による炭水化物の需給バランスへの影響 (Han et al 2016)：開花に伴って、殻斗の成長が早く、その乾重は7月中旬に最大値に達した (図 1a)。一方、種子が成長速度の異なる三つの成長パターンを示した：初期の高成長期、夏の成長停止期、秋季の成熟期。結実個体のほうは、非結実個体に比較して、当年生枝の乾重が低く (図 1b)、長さが短かった (図 2)。しかし、その長さあたりの乾重を比較すると、結実個体のほうが 16% 重かった (図 1c)。

展葉初期における当年生枝とその葉の安定同位体比の差が小さかったことから (図 3b)、同じ貯蔵炭水化物より作られたことが確認された (Hoch et al 2013)。その後、葉の成熟に伴って光合成生産が増大し、その差が大きくなり、概ね 2.0% に安定した。これは、枝成長の炭素源が、貯蔵炭水化物から当年生光合成産物に置き換えられたと考えられる (Helle and Schleser 2004)。一方、結実個体では、当年生枝とその葉の安定同位体比の差は 1.0% しかなかった。これは、結実したにもかかわらず、枝成長が貯蔵炭水化物より、当年生光合成生産に大きく依存したと示唆される。

一方、繁殖器官の殻斗と種子では、その安定同位体比はその葉との差が 2.5% まで増加した (図 3a)。当年生枝より高い値を示したことは、貯蔵炭水化物が繁殖器官の成長に大きく貢献していたことを示唆する。これは、

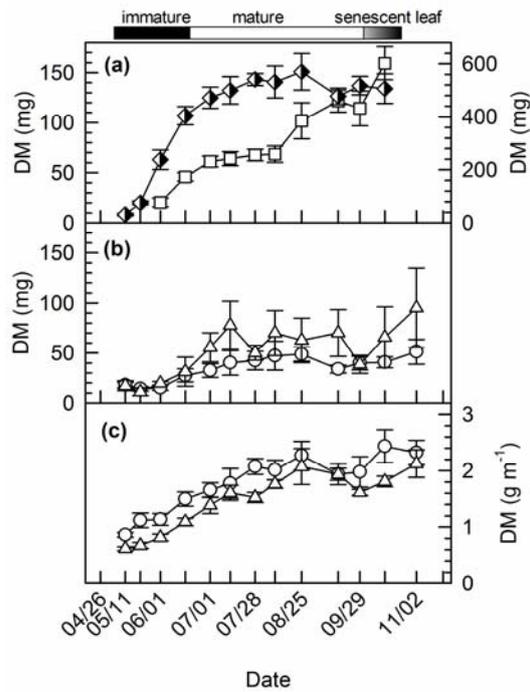


図1 ブナ各器官のバイオマス成長の季節変化。一粒種子(□、左軸)と一個殻斗(■、右軸)の乾重量(a)、結実個体(○)と非結実個体(△)における当年生枝一本の乾重量(b)と長さあたりの乾重量(c)。値は5個体の平均値(±標準誤差)

枝など非繁殖器官と殻斗の成長に炭素資源の需要度が高いため、貯蔵炭水化物が補った結果である。夏以降、種子と葉の炭素安定同位体比の差が1.0‰低下した。この時期には枝や殻斗の成長が既に終了しているため、炭素資源の需要度が低くなり、種子生産の炭素資源は貯蔵炭水化物から当年生光合成産物に変わったことがわかった。これは、個体レベルで行った¹³Cラベリング試験より、種子の成熟は、貯蔵炭水化物ではなく当年生光合成産物に依存する先行研究と一致する(Hoch et al 2013)。また、非結実個体と結実個体との間、枝のデンプン濃度の差が見られなかった。以上の結果をまとめると、結実個体では、種子生産に多くの炭水化物が必要になるため、枝のサイズが小さくなり、また樹体内に貯蔵

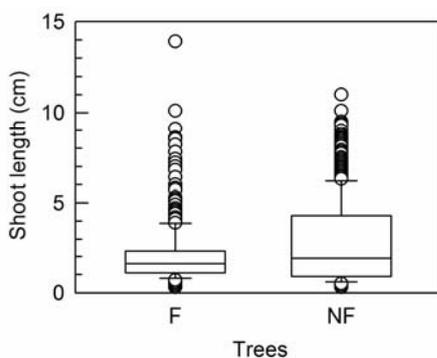


図2 ブナ結実個体(F, n = 451)と非結実個体(NF, n = 793)における当年生枝の長さ

されていた古い炭水化物も種子の成長へ配分するなど、利用する炭水化物の種類を変化させることで、種子生産に伴う炭素資源の制約に対して巧妙にやりくりしていることがわかった。

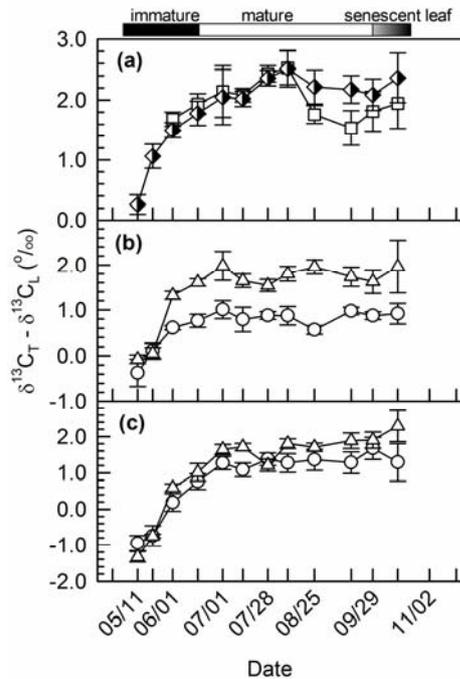


図3 各器官の炭素安定同位体比(δ¹³C)の季節変化。各器官と葉のδ¹³Cの差を示している。(a) 種子(□)と殻斗(■)、(b) 当年生枝、(c) 1-3年生枝。値は3個体の平均値(±標準誤差)(○: 結実個体、△: 非結実個体)

(2) 結実による貯蔵窒素動態への影響(Han et al 2014): 枝の加齢とともに窒素濃度が低くなった(図4)。また、幹及び土壌から突き出る粗根では、師部を含む表層から心材へ減少する傾向だった。そのため、1-5年生の枝、また成長錘から採取した幹(樹皮から内側へ4cm)及び粗根(同3cm)の窒素濃度を計測し、その季節変化と経年変化を調べた。

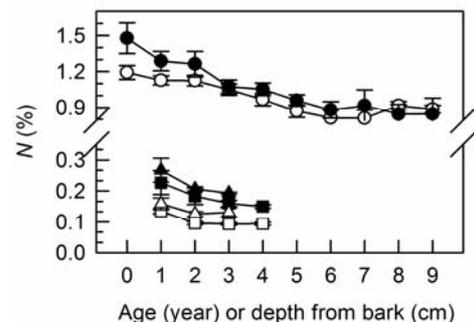


図4 ブナ各器官の窒素濃度の変化。枝(○)、幹(□)、根(△)。白抜け: 83-84年生林分、黒塗り: 190-260年生林分。値は3-5個体の平均値(±標準誤差)

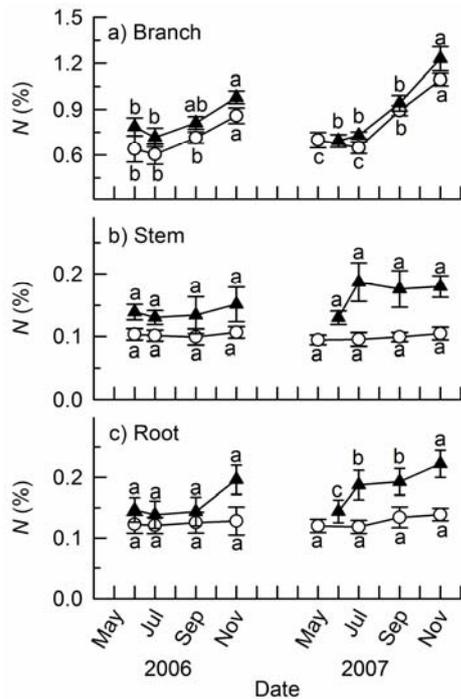


図5 ブナ各器官の窒素濃度の季節変化。(a) 枝、(b) 幹、(c) 根。○：83-84年生林、▲：190-260年生林。異なるアルファベットはその年にその林分において値の差が有意に異なることを意味する ($P < 0.05$)。値は3-5個体の平均値(±標準誤差)

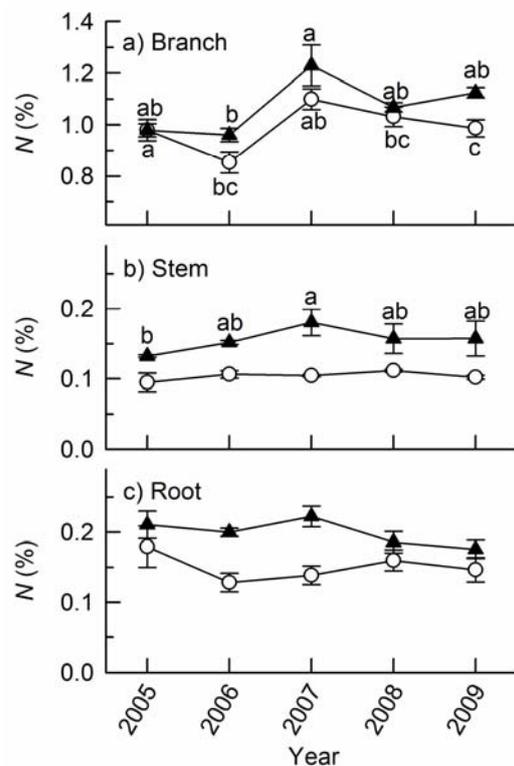


図6 ブナ各器官の窒素濃度の経年変化。(a) 枝、(b) 幹、(c) 根。○：83-84年生林、▲：190-260年生林。異なるアルファベットはその林分において値の差が有意に異なることを意味する ($P < 0.05$)。値は3-5個体の平均値(±標準誤差)

結実がなかった2006年では、展葉期における枝の窒素濃度の低下と落葉期における窒素濃度の増加という季節変化を示した(図5a)。幹と根では、その窒素濃度の季節変化は顕著ではなかった(図5b, c)。2007年では、結実しなかった壮齢林(83-84年生)では、各器官の窒素濃度は2006年と同様な季節変化を示したが、結実した老齢林(190-260年生)では、根の窒素濃度が成長前期に増加したことが見られた。これは、結実による窒素資源需要の増加によって、土壌からの吸収量を増大させたことを示唆する。

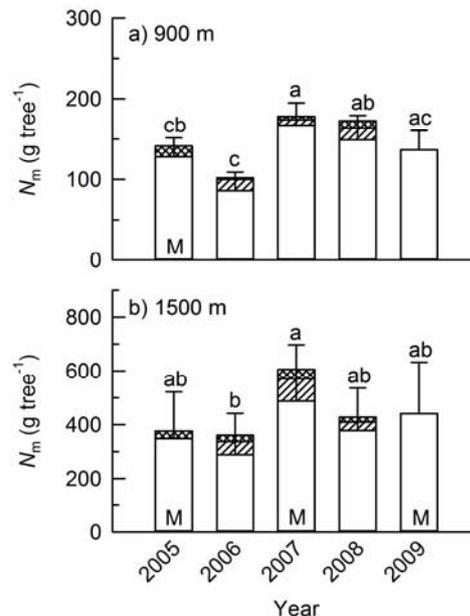


図7 ブナの貯蔵窒素プールの経年変化。(a) 83-84年生林、(b) 190-260年生林。白抜け：枝；斜線：幹；網：根。異なるアルファベットは枝に貯蔵した窒素量の差が有意に異なることを意味する ($P < 0.05$)。値は3-5個体の平均値(±標準誤差)

落葉後の休眠期における各器官の窒素濃度の経年変化を調べた(図6)。二林分とも2005年に豊作年だった。壮齢林ではその後結実しなかったが、老齢林では、2007年と2009年に並作だった。地上部の枝では繁殖した翌年に窒素濃度が低下したが、地下部の根では結実による影響が見られなかった。

落葉後窒素濃度の最大値と翌年展葉期の最小値の差を転流可能な貯蔵窒素として、各器官のバイオマス量をかけて、個体の貯蔵窒素量を推定し、結実による貯蔵窒素量への影響を評価した(図7)。その結果、転流可能な窒素が主に枝に貯蔵されていることが分かった。また、結実翌年には、窒素貯蔵量の低下が見られた。以上の結果から、資源収支モデル提唱されたように、「結実による窒素資源の低下」がブナ林では実証された。窒素資源はブナ結実豊凶を制限する要因のひとつであると考えられる。

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 2 件)

- ① Han Q, Kagawa A, Kabeya D, Inagaki Y (2016) Reproduction-related variation in carbon allocation to woody tissues in *Fagus crenata* using a natural ^{13}C approach. *Tree Physiology* 36:1343-1352、査読有
DOI: 10.1093/treephys/tpw074
- ② Han Q, Kabeya D, Iio A, Inagaki Y, Kakubari Y (2014) Nitrogen storage dynamics are affected by masting events in *Fagus crenata*. *Oecologia* 174:679-687、査読有
DOI: 10.1007/s00442-013-2824-3

[学会発表] (計 17 件)

- ① 韓慶民、香川聡、壁谷大介、稲垣善之、結実がブナの木質器官への炭素配分動態に及ぼす影響—安定性同位体アプローチによる解析—、第 128 回日本森林学会、2017 年 3 月 25~29 日、鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
- ② 野口享太郎、韓慶民、壁谷大介、稲垣善之、2015 年—2016 年における苗場山ブナ林の細根動態、第 128 回日本森林学会、2017 年 3 月 25~29 日、鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
- ③ 壁谷大介、野口享太郎、韓慶民、ブナの各器官における炭水化物濃度の年変動、第 64 回日本生態学会、2017 年 3 月 14~18 日、早稲田大学 (東京都・新宿区)
- ④ 野口享太郎、韓慶民、壁谷大介、稲垣善之、苗場山のブナ林における細根生産速度、第 127 回日本森林学会、2016 年 3 月 27~30 日、日本大学 (神奈川県・藤沢市)
- ⑤ D Kabeya, Noguchi K, Inagaki Y and Q Han. Growth phenology of *Fagus crenata* in a heavy masting year. 第 63 回日本生態学会、2016 年 3 月 20~24 日、仙台国際センター (宮城県・仙台市)
- ⑥ Q Han, D Kabeya, Inagaki Y and Noguchi K. Effect of seed production on nitrogen uptake and allocation in mature *Fagus crenata*? 10th International Beech Symposium. 2015.09.01-09.6. Kastamonu (Turkey)
- ⑦ D Kabeya, Noguchi K, Inagaki Y and Q Han. Seasonal pattern of radial growth in *Fagus crenata* during a non-reproductive and a reproductive year. 10th International Beech Symposium. 2015.09.01-09.6. Kastamonu (Turkey)
- ⑧ Q Han, Inagaki Y, D Kabeya and K Noguchi. Fruiting affects nitrogen uptake and allocation in mature *Fagus crenata*. 第 62 回日本生態学会、2015 年 3 月 18~22 日、鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
- ⑨ 韓慶民：資源動態アプローチによる豊凶現象の解明、第 62 回日本生態学会、2015 年 3 月 18~22 日、鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市) (招待講演)
- ⑩ D Kabeya, Y Inagaki, K Noguchi and Q Han. Does initiation of flowering change radial growth pattern in *Fagus crenata*? 第 62 回日本生態学会、2015 年 3 月 18~22 日、鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
- ⑪ Han Q, Kagawa A, Kabeya D, Inagaki Y. Carbon source for vegetative growth in *Fagus crenata* in masting year. BES and SFE Joint Annual Meeting. 2014.12.9-12.12. Lille (France)
- ⑫ Han Q, Kagawa A, Kabeya D, Inagaki Y. Resource dynamics and flowering phenology in temperate forests. 4th Taiwan-Japan Ecology Workshop. 2014.11.15-11.17. Dong Hwa (Taiwan)
- ⑬ Q Han, D Kabeya and Inagaki Y. Nitrogen source for seeds in masting *Fagus crenata*: uptake or internal storage? 6th International symposium on physiological processes in roots of woody plants. 2014.09.08-09.13. Nagoya University (Nagoya, Aichi)
- ⑭ D Kabeya, Y Inagaki, K Noguchi and Q Han. Do reproduction event affect the seasonal pattern of radial growth in *Fagus crenata*. 第 61 回日本生態学会、2014 年 3 月 14~19 日、広島国際会議場 (広島県・広島市)
- ⑮ Han Q, Kabeya D, Iio A, Inagaki Y, Kakubari Y. Nitrogen storage dynamics are affected by masting events in *Fagus crenata*. 第 61 回日本生態学会、2014 年 3 月 14~19 日、広島国際会議場 (広島県・広島市) (招待講演)
- ⑯ 韓慶民：繁殖による炭水化物の非同化器官への配分変化及び高CO₂濃度の影響、日本木材学会組織と材質研究会秋季シンポジウム、2013 年 09 月 29 日、北海道大学 (北海道・札幌市) (招待講演)
- ⑰ Q Han, D Kabeya and Inagaki Y. Do mast seeding rely on stored nitrogen reserves in *Fagus crenata* trees? ESA98: 98th Anniversary Meeting. 2013.08.04-08.09. Minneapolis (USA)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

韓 慶民 (Han, Qingmin)
国立研究開発法人森林総合研究所・植物生態研究領域・チーム長
研究者番号：40391180

(2) 研究分担者

壁谷 大介 (Kabeya, Daisuke)
国立研究開発法人森林総合研究所・植物生態研究領域・主任研究員
研究者番号：30353650

稲垣 善之 (Inagaki, Yoshiyuki)
国立研究開発法人森林総合研究所・四国支所・主任研究員
研究者番号：00353590

野口 享太郎 (Noguchi, Kyotaro)
国立研究開発法人森林総合研究所・立地環境研究領域・主任研究員
研究者番号：70353802