

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2007～2010

課題番号：19580179

研究課題名(和文) 樹木葉の環境ストレスは分布北限を規定するか？

研究課題名(英文) Dose the environmental stress on tree leaves restrict the northern limit of its habitat?

## 研究代表者

上村 章 (UEMURA AKIRA)

独立行政法人森林総合研究所・北海道支所・主任研究員

研究者番号：30353600

研究成果の概要(和文)：ブナの自然分布北限域における落葉広葉樹数樹種の成木樹冠部の葉の生理反応を調べた結果、ブナは、他樹種と比べても高い光合成能力を発揮し、光阻害等のストレス反応は見られなかった。葉の特性の広域的調査では、特性の変化がみられ、ストレスを軽減させるために微環境の違いに応じて葉の特性を変化させる能力を持つことが推測された。分布北限の異なる落葉広葉樹の苗木植栽試験では、樹種の違いによるストレス感受性の違いは見られなかった。

研究成果の概要(英文)：We investigated the ecophysiological properties of cool-temperature tree species at the northern limit of natural distribution in *Fagus crenata*. As the results, *F. crenata* had high assimilation capacity compared with other species and not shown stress responses such as photoinhibition. Leaf properties had plasticity owing to growing conditions, suggesting that the differences in leaf properties diminish environmental stresses.

## 交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	1,500,000	450,000	1,950,000
2008年度	900,000	270,000	1,170,000
2009年度	500,000	150,000	650,000
2010年度	600,000	180,000	780,000
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：樹木生理生態

科研費の分科・細目：林学、林学・樹木工学

キーワード：温暖化、分布、生理特性、葉、ブナ

## 1. 研究開始当初の背景

(1) 大気循環モデルは、今後100年間で地球の平均気温が3～5℃上昇すると予測する。冷温帯樹種の分布北限が低温によって規定されているならば、地球温暖化による気温上昇は、分布の北進をもたらすと考えられる。これらを明らかにするためには、現在の分布北限が何によって決まっているのかを科学的に解明する必要がある。特に、日本の冷温帯樹種の代表的樹種であるブナに関しては、

現在、北海道渡島半島黒松内町、寿都町地域に北限があり、その北限の規定要因を明らかにすることが求められている。

(2) 葉は、樹木組織の中で環境ストレスに最も敏感な部位である。現在の分布北限において、葉の光合成生産活動の低下が、生育を制限し、北進を制限しているならば、葉にストレス反応が見られることが予測される。環境ストレスによって光合成が抑制されると、

葉は、光阻害（光合成反応の電子伝達系の効率の低下）を受けやすくなる。すなわち、光阻害の大きさは、分布北限域に生育する樹木葉のストレス評価の有効な指標となりうる。

## 2. 研究の目的

分布北限の異なる数樹種を材料に、葉の環境ストレスが分布北限の規定要因となるかを明らかにすることを目的とする。樹木の分布北限は、樹種によって異なることから、温暖化影響は、樹種によって異なることが考えられる。それぞれの樹種の葉が、現在の分布北限環境下で、光阻害を受けているかを評価する。また、クヌギ、イヌブナのように北海道に自然分布しない樹種を北海道（札幌市羊ヶ丘の森林総合研究所苗畑）に植栽することにより、これら樹種の葉に対するストレス評価を行う。ストレスの感受性は、個葉の光合成特性、水分特性、形態的特性と密接に関わることから、これら特性の樹種による違いも明らかにする。

## 3. 研究の方法

(1) 調査材料として、樹種の区分を大きく3タイプに分類する。すなわち、北海道全域分布種（ミズナラ、ホウノキ、カツラ、イタヤカエデ、シナノキ、ハリギリ）、北海道南部分布種（ブナ、コナラ、クリ、アカシデ）、東北北部北限種（クヌギ、イヌブナ、ケヤキ）。これら3タイプ間で葉の生理的特性や解剖学的特性、成長反応を比較する。樹種特性の基礎情報として、それぞれの樹種に関して、光合成能力、最大気孔コンダクタンス（最大気孔開度）、クチクラ蒸散速度を明らかにする。生育中期～後期にかけて、植物葉のストレス指標の一つであるクロロフィル蛍光値の  $F_v/F_m$  値を測定し、光阻害の大きさを比較する。 $F_v/F_m$  値は、個葉を採取し、濡れた濾紙を入れたチャック付き袋に入れ、一晩暗下に置いたものを、Mini-PAM（Walz社製）を用いて測定した。

(2) 成木調査として次のことを行う。①実際の分布北限や分布北限を越えて植栽された個体の生育状況の観察、葉のクロロフィル蛍光測定による光阻害評価、環境応答特性の測定を行う。②森林総合研究所北海道支所（札幌市豊平区羊ヶ丘）の樹木園に生育する成木の葉を採取し、葉の特性を比較する。③葉の性質は、同一種内でも葉の置かれた環境に応じて大きく変わる。この変化の大きさ（可塑性）の大小は、温暖化等環境変動に対する樹種の応答に影響を与えるものであるかもしれない。特に冷温帯域の代表樹種であるブナは、地理的に葉の形態が変化することが知られており、その変化は、それぞれの生育微環境に適応した変化であると考えられ

ている。北海道では、ブナは、黒松内町近辺を北限とし、それより南方の渡島半島域に限られ分布している。渡島半島内のブナの葉の地理的変異を明らかにする。

(3) 苗畑試験として、上記の分布域の異なる3タイプの種子を森林総合研究所北海道支所苗畑に播種し、実生稚樹の葉の特性を比較する。

## 4. 研究成果

(1) 道内の北限を越えて植栽されたブナ、トチノキ、クリ等の葉には、壊死や光阻害等の症状は見られなかった。ブナは、北限を越えて植栽された数地点（厚岸、湧別、留辺蘂他）少数本の植栽においても結実し、樹冠下には更新実生も見られるものがあった。自然分布が制限されているとすれば、実生定着に関する要因、晩霜害が考えられる。

ブナの北限域である寿都町において、高所作業車を用い、ブナ、シナノキ、ミズナラ、ホウノキ、イタヤカエデ成木（樹高15~20m）樹冠部の個葉のガス交換速度、クロロフィル蛍光値の日変化を明らかにした。



写真-1 ブナ北限域の寿都町における高所作業車による樹冠部のガス交換測定

夜明け前の樹冠部木部の水ポテンシャルの測定から、測定日は、土壤の乾燥ストレスがなく気温も平年並みであったため、この季節のガス交換速度のポテンシャルが得られたと思われる。冷温帯の主要樹種であり北海道全域に分布するミズナラは、測定5種の中で最も高い個葉の日最大純光合成速度（ $13.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）を示した。ブナの個葉の日最大純光合成速度は、ミズナラに次いで2番目に高かった（ $10.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）。他の3種の個葉の日最大純光合成速度は、 $7.3 \sim 7.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった（図-1）。純光合成速度/気孔コンダクタンス（水利用効率）は、多種より若干高い値を持ったホオノキを除いて、他の4種に大きな違いはなかった。それぞれの種が

どれだけ高い純光合成速度を持てるかは、どれだけ高い気孔コンダクタンスを持てるかが重要であることが示唆された。

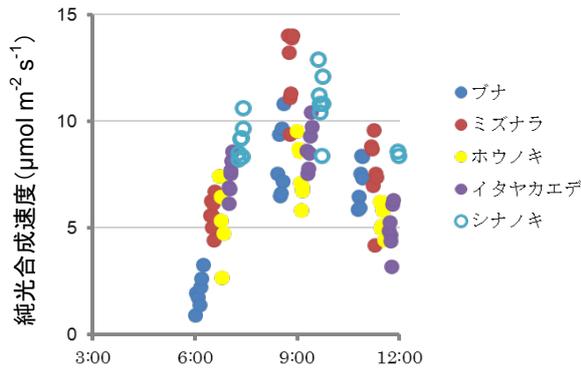


図-1 ブナ北限域における落葉広葉樹成木数樹種の純光合成速度の日変化

クロロフィル蛍光測定から得られた夜明け前の Fv/Fm 値は、各種間に有意な差はなく、本年測定日までは、慢性的な光ストレスを受けていないことがわかった。さらに平年を超えるような気象条件下での測定や稚樹で得られたデータと併せて樹種特性を評価していく必要がある。

クチクラ蒸散など気孔制御によらない葉からの脱水は、その種の分布を規定する葉の特性の一つであるかもしれない。樹木園に生育する、自然分布北限の異なる落葉広葉樹数樹種に関して、クチクラコンダクタンス（クチクラ層を通じた水の通りやすさ）の測定を行った。測定は、成木の光が良く当たる場所にある枝を高枝切りを用い採取し、環境調節実験棟内の人工気象室に持ち込み行った。これまでの知見では、樹木葉の気孔は、夜間は均一に閉じているとされてきた。しかし、最近の研究で、ある環境条件下、ある樹種において夜間の水損失は比較的大きい（夜間、気孔は完全に閉じていない）ことが示されてきている。暗条件下での蒸散量を測定した。葉の上面と下面の蒸散量を分離測定することにより、気孔の無い上面からの水の放出をクチクラ蒸散、気孔のある下面からの水の放出を暗下の不完全な気孔閉鎖による蒸散として評価した。実験条件下では、暗下でも気孔が開き蒸散が起きていた。クチクラコンダクタンスは、 $0.003 \sim 0.015 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  の範囲であった（図-2）。暗下での葉の上面と下面の総コンダクタンスは、（明下の）日最大水蒸気拡散コンダクタンスの 6~65% の範囲であった。ヤナギやカツラのような溪畔林樹種は、クチク

ラ蒸散や暗処理下での気孔からの蒸散量が多く、潜在的に水消費が多い樹種であることがわかった。

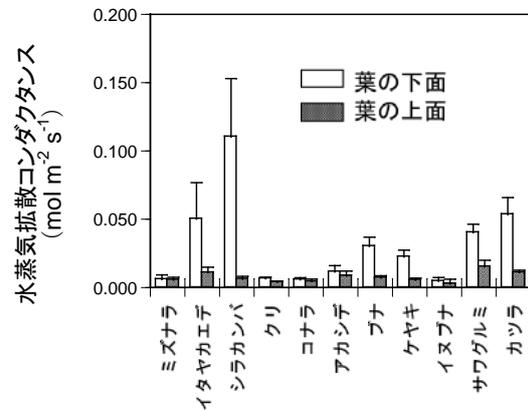


図-2 暗下の水蒸気拡散コンダクタンス

ブナも葉からの水消費が多い樹種の一つであった。温暖化により大気飽差が増大した場合、水消費の多い樹種は、葉がしおれるのを防ぐために気孔開度を低下させ、光合成速度が低下し成長が低下することが予測された。

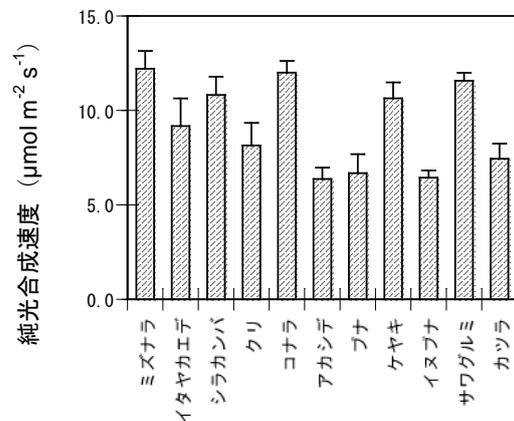


図-3 樹木園に生育する落葉広葉樹成木数樹種の光飽和下の純光合成速度

樹木園に生育する落葉広葉樹の純光合成速度を比較した（図-3）。切り枝法により、光飽和下、CO<sub>2</sub>濃度 370ppm、気温 25℃で測定した。ブナは、分布北限で得られた値より低かった。測定後、暗下に一晚置き、Fv/Fm 値を測定した。値は、どの樹種も 0.8 以上あり、光阻害は生じていなかった。

ブナの葉は、環境要因に敏感であり日

本列島北から南にかけてサイズが小さくなること、小さな葉は、乾燥耐性が高いことが知られている。北海道では、ブナは、黒松内町、寿都町を北限に渡島半島域に多く分布する主要落葉広葉樹種である。渡島半島域数カ所で葉をサンプリングし、地理的変異を調べた。これまで、大きな葉を持つとされていた北海道のブナも日本列島南方のブナと同様の小さな葉を持つ個体が存在し、微気象、立地環境に応じて葉のサイズを変化させていることがわかった。これら環境変化に対する植物側の応答として、葉特性の可塑性を評価することが、温森林生物の機能と動態のメカニズム解明のために重要であると考えられた。

(2) ミズナラ、シラカンバ、コナラ、クヌギ、クリ、ブナ、イヌブナ、トチノキ、ホオノキ、ケヤキ、イタヤカエデの種子を札幌市羊ヶ丘の苗畑に播種した。ブナは、発芽をし子葉を出したが1年目でほとんど死亡した。死亡要因はわからなかった。他の種は健全に成長し、葉の光阻害も生じなかった。分布北限の異なる落葉広葉樹の樹種の違いによるストレス感受性の違いは見られなかった。

(3) 樹木の分布が環境ストレスによって規定されているなら、分布境界域に生育する個体は、分布の中心にある個体と比べて、成長が悪い、衰退が見られるなどの事象が発生することが考えられる。また、その兆候として、植物体の中で最も環境ストレスを受けやすい部位である葉にストレス反応が見られることが考えられる。しかし、本研究では、分布境界域や自然分布を越えて植栽された個体に衰退や葉の光阻害等ストレス反応は見られなかった。気象要因以外の要因によって北進が妨げられている、または北進中であることが考えられる。それぞれの種々の環境応答性の解明に加え、まれに生じる異常気象や晩霜外、種子の生残や発芽に関する要因を含め北限の規定要因を解明していく必要があると思われる。

## 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)

[学会発表] (計3件)

- ① 北岡哲、松田修、上村章、飛田博順、射場厚、宇都木玄、見えない光で葉の特性を探る:近赤外分光法を用いた樹木個葉の生理特性の解析、日本生態学会、2011.03、札幌コンベンションセンター(札幌市)
- ② 北岡哲、飛田博順、上村章、丸山温、宇都木玄、夏季の乾燥が高CO<sub>2</sub>下で栽培し

た主要冷温帯落葉樹の光合成特性に与える影響、日本生態学会、2010.03、東京大学(文京区)

- ③ 上村章、飛田博順、北尾光俊、北岡哲、宇都木玄、葉からの避けられない水損失、日本森林学会北海道支部大会、2007.11、札幌コンベンションセンター(札幌市)

[図書] (計3件)

- ① 上村章、他、森林総合研究所北海道支所、北の森だより Vol.6 樹木と水、2011、1-4
- ② 上村章、他、朝倉書店、森林大百科、強い光、弱い光、2009.09、30-32
- ③ 松井哲哉、宇都木玄、上村章、高倉康造、松本誠、北方林業 60 (3)、黒松内におけるブナ及びイタヤカエデの巨木合同調査会報告、2008.03、7-8

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

上村 章 (UEMURA AKIRA)

独立行政法人森林総合研究所・北海道支所・主任研究員

研究者番号：30353600

### (2) 研究分担者

宇都木 玄 (UTSUGI HAJIME)

独立行政法人森林総合研究所・北海道支所・チーム長

研究者番号：40353601

飛田 博順 (TOBITA HIROYUKI)

独立行政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：10353781