

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 6月 4日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2012

課題番号：21380103

研究課題名（和文）ブナ林堅果豊凶作メカニズムの解明：安定同位体による土壌-植物間窒素循環系の定量化

 研究課題名（英文）Elucidation of mechanism of mast seeding: assessment of nitrogen cycle in soil-plant systems in mature *Fagus crenata* forest

研究代表者

韓 慶民 (HAN QINGMIN)

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：40391180

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、貯蔵資源の窒素化合物（N）と非構造的炭水化物（NSC）の種子生産における貢献度の解明に取り組んだ結果、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 NSC はほとんど利用されない。② 種子の成長期には、葉や枝が N の貯蔵器官として機能し、そこから N の一部が種子へ転流される。③ 土壌から吸収した N も種子生産に大きく貢献した。④ 豊作後 N と NSC の年貯蔵量が低下したが、その量は常に繁殖器官に含まれた資源量より 2 倍以上高い。以上の知見から、樹体内の貯蔵資源量は開花を引き起こす決定的因子ではないと示唆された。

研究成果の概要（英文）：In order to elucidate the mechanism of mast seeding, contribution of internal resource storage and current-year gained resource to seed production were assessed in mature *Fagus* forests. The main findings are (1) seeds are produced from current-year photoassimilates, but independent on internal stored non-structural carbohydrate (NSC), (2) nitrogen (N) in leaves and branchlets served as storage organ for seed production, (3) current-year uptake of N from soil contributed greatly to seed production, (4) although internal storage of both N and NSC decreased after a full mast event, the storage pool was always two-fold higher than its respective values measured from reproductive litters. These results suggest that the level of annual internal resource store may not be the trigger of flowering in mast seeding species.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	4,500,000	1,350,000	5,850,000
2010年度	2,600,000	780,000	3,380,000
2011年度	2,200,000	660,000	2,860,000
2012年度	2,500,000	750,000	3,250,000
年度			
総計	11,800,000	3,540,000	15,340,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：森林学、森林生態・保護・保全

キーワード：至近要因、窒素、非構造的炭水化物、貯蔵資源量、年収支、マスティング

## 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（マスティング）

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がなされてきた。これまでに、気象条件の影響 (Kon and

Noda, *Ecological Research*, 2007)、捕食者飽食 (Janzen, *Annual Review Ecology Systematics*, 1971)、風媒受粉の効率、資源収支モデル (Isagi, *Journal Theoretical biology*, 1997) などの仮説が提示されてきたが、どの仮説も結実豊凶現象を完全に説明・検証するには至っていない。最近の報告では、「種子生産に関わる炭水化物は貯蔵資源より結実年の光合成生産に由来する (Hoch, *Plant Cell Environment*, 2005)」という資源収支モデルに反する報告もあり、マスティングを巡る議論の収束は未だ見えていない。

申請者らは、窒素化合物 (N: 光合成能力の指標) と光合成産物の非構造的炭水化物 (NSC: 炭水化物の供給状態を示す指標) が豊凶作を左右する資源であることに着目して、落葉前の葉からの窒素の回収及び冬季の枝・幹・根への貯蔵、春のシュート伸長と葉への転流など、樹体内の窒素循環系に焦点を絞って、豊作年以降の樹体内の資源貯蔵量の経年変化を観測し (基盤 C: 2006-2008 年度)、以下のことを明らかにしてきた (Han et al. *Tree Physiology*, 2008) :

(1) 豊作年における窒素化合物の種子への優先分配は、花芽分化を阻害した。その結果、豊作年の翌年は凶作となった。(2) 結実が N と NSC の貯蔵量を減少させるという資源収支モデルを支持する結果を得たが、豊作の誘因となる樹体内窒素と非構造的炭水化物の閾値の解明には至っていない。それは豊作年の前年の H16 (花芽の分化した年) に貯蔵量の測定を逃していたためである。(3) 資源収支モデルによると、豊作年には樹体内に蓄積してきた窒素資源が多量の結実によって過剰消費される結果、樹体内窒素貯蔵量が最小になるはずである。しかし、この仮説に反して、窒素貯蔵量は、豊作年よりその翌年の凶作年に最小となった。これは何故だろうか? 温帯落葉樹では、台風など物理的損壊や虫害などを被る場合に備えて、常に年間葉量の数回分を賄える NSC を貯蔵している (Hoch, *Plant Cell Environment*, 2005)。NSC と同様に新たな葉群を展開するためには N の貯蔵も不可欠であり、その量は凶作年の最小値に相当すると考えられる。その後、土壌からの吸収と落葉前に回収した窒素は毎年蓄積され増加するが、その蓄積量が閾値を超えると、再びに豊作になる。従って、N 資源の樹体内再蓄積には土壌から窒素供給も重要である。このように樹木の豊作年とそれに伴う資源収支のメカニズムを解明するためには、樹体内の貯蔵だけではなく、土壌-植物間の収支を含めた一連の窒素循環系を定量的に解明する必要がある。

## 2. 研究の目的

本研究では、樹体内の貯蔵資源とその年に

生産した資源の種子生産における貢献度の解明のため、以下のように研究を進める。

(1) 種子生産への炭水化物の供給源の解明: 安定同位体標識によって樹体内貯蔵 NSC と当年光合成産物の種子生産への寄与度を評価する。

(2) 種子生産への窒素の供給源の解明: 安定同位体標識によって樹体内貯蔵 N と根から吸収した N の種子生産への寄与度を評価する。

(3) 資源の年貯蔵量の変化評価: 貯蔵 N と NSC の季節変化及び年変化を継続して、豊作の誘導に必要な樹体内 N と NSC の年貯蔵量の閾値の解明。

(4) 結実による土壌窒素動態への影響の解明: リター量とその分解過程及び土壌無機化速度など一連の土壌-植物間の窒素循環系の経年変化を測定し、結実による土壌窒素動態への影響を明らかにする。

## 3. 研究の方法

(1) 安定同位体標識による結実への炭水化物ソースの判別: 種子生産の炭素源は当年生光合成かそれとも貯蔵炭水化物か、樹高数十メートルに達している高木ではなかなか区別できない。そこで、世界で唯一実行可能な施設 web-FACE を所有しているスイス・バーゼル大学と共同研究を進めた。

(2) 着果結実を巡る窒素動態の安定同位体による追跡: 種子生産の窒素ソース (樹体内の貯蔵窒素か土壌から吸収した窒素か) を判明するために、新潟県苗場山ブナ林において、結実個体と非結実個体を用いて、展葉期に 15N (塩化アンモニウム) を含む水溶液を地表面に撒き、ラベリング実験を行った。

(3) 樹体内の窒素と非構造的炭水化物の貯蔵量: 定期的に葉及び非同化器官のサンプルを採取する。各器官の非構造的炭水化物と窒素量を定量する。窒素貯蔵量の経年変化を分析することによって、N および NSC 貯蔵量の閾値を明らかにする。

(4) 結実による土壌窒素動態への影響の解明: 苗場山林齢の異なるブナ林において、レンジコア法を用いて表層土壌の無機態窒素生成量を測定した。

## 4. 研究成果

(1) 種子生産への炭水化物の供給源: 自然条件下で生育している樹木では、その辺材や貯蔵炭水化物の安定同位体比は -27.0% である (Keel et al. 2006)。一方、web-FACE 実験施設で炭素安定同位体比が -29.0% である工業用液体 CO<sub>2</sub> を用いて (Körner et al. *Science*, 2005)、高 CO<sub>2</sub> 濃度 (530ppm) 付加実験を 2001 年から 2008 年まで続けた結果、新たに形成された辺材や貯蔵炭水化物の安定同位体比は -27.0% から -32% まで低下した (Keel et al. *New Phytologist*, 2006)。

しかし、高 CO<sub>2</sub> 濃度付加実験を終了した 2009 年以降の年の光合成産物の安定同位体比は自然条件下の個体と同等の -27.0‰ になると予想される。そのため、2009 年以降の種子生産が 2008 年以前の光合成産物に由来する貯蔵炭水化物を利用しているとする、種子の安定同位体比は -32.0‰ に近くなり、当年の光合成産物を利用していれば、-27.0‰ に近くなるはずである。このように種子の安定同位体比を分析することで、種子生産に使われた炭素源の区別が可能なのである。図 1 の縦軸は 2001 から 2008 年まで高濃度の CO<sub>2</sub> を付加していた個体と付加しなかった個体の、2009 年における各器官の炭素安定同位体比の差を示している。冬芽は 2008 年夏に高 CO<sub>2</sub> 濃度付加していた時に形成されたため、炭素安定同位体比の差が 5‰ であった。開花期においては、葉自身はまだ光合成の機能を発揮せず、安定同位体比の差は大きいままであった。ところが 7 月になると、その差はほとん

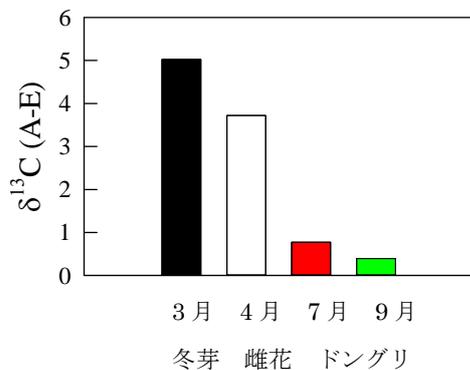


図 1. 高濃度の CO<sub>2</sub> を付加した個体と付加しなかった個体の、2009 年における各器官の炭素安定同位体比の差

ど検出されなくなった。これらの結果から、開花期には、葉自身がまだ炭素シンクの段階であり、開花など繁殖への炭素源は貯蔵炭水化物が担っていた。一方、葉が成熟した後には、当年の光合成産物が繁殖生産の炭素源になった。高木性樹種の種子生産にはその年の光合成産物が利用され、貯蔵 NSC はほとんど利用されないと初めて実験的に証明された (Hoch et al, 2013)。種子生産の炭素源が明らかされたことは、結実豊凶作のメカニズムの解明に扉を開くものである。

(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) 結実がシュートの長さや乾重、シュートあたり葉の枚数、葉のサイズおよび面積あたりの乾重を減少させた。また、長期 CO<sub>2</sub> 付加はシュートあたり葉の枚数、葉のサイズおよび面積あたりの乾重に影響が見られな

ったが、シュート乾重の減少は軽減された (図 2)。これらの結果から、大気中の CO<sub>2</sub> 濃度の上昇がブナなどマスティング樹種の結実周期に影響を与えると示唆された (Han et al, 2011)。

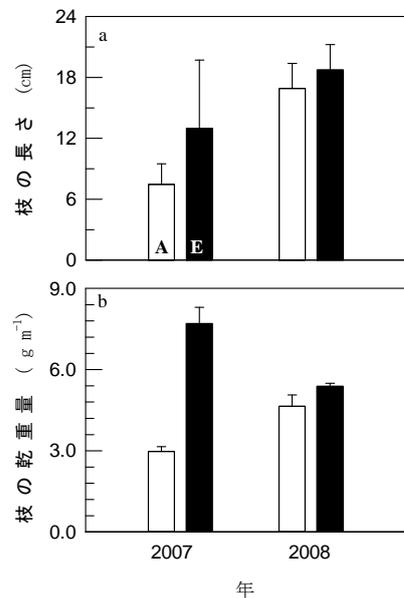


図 2. CO<sub>2</sub> の上昇によるヨーロッパブナの枝成長への影響。a) 主軸枝の長さ b) 主軸枝長さあたりの乾燥重量。A: 通常の CO<sub>2</sub> 濃度 360ppm (白抜き)、E: 高 CO<sub>2</sub> 濃度 530ppm (黒塗り) 2007 年は豊作年、2008 年は凶作年。

(4) 非結実個体に比較して結実個体では、成長前期に当年生シュートの 15N が高かったが、成長後期にはその差がなくなった。これは、結実による個体レベルの窒素資源の需要度の増加に応じて、土壌から吸収した窒素量が増えたと考えられ、土壌から吸収した窒素が種子生産に大きく貢献しているとわかった。

(5) 豊作後窒素貯蔵量は低下したが、その量は常に豊作年に繁殖器官リターに含まれた窒素量より 2 倍以上高い。

(6) 成長期における貯蔵 NSC の一時的な低下は豊作年に見られた。これは、当年生光合成産物の種子生産への優先的に配分より、貯蔵 NSC の成長や維持呼吸への配分によるものと考えられた。一方、休眠期における貯蔵 NSC の変化は結実年によって異なった。これは、成長後期における炭水化物の再蓄積量が結実年の気象条件に左右することためであった。豊作年の冬期には NSC の年貯蔵量が低下するが、窒素貯蔵量と同様、豊作年に繁殖器官リターに含まれた量に対して 3 倍以上高い。

(7) 標高 900m の 90 年生と 200 年生のブナ林において、無機態窒素のほとんどはアンモニウム態窒素として存在した。また、生育期間

中には土壌の窒素プールが減少した。これは、植物の吸収が土壌のアンモニア態窒素の生成を上回るためだと考えられた。

(8) 携帯式クロロフィル蛍光反応と光合成の同時測定装置を用いて、土壌水ストレスに対するブナ葉の光合成の低下が主に気孔コンダクタンスと葉肉コンダクタンスの低下に由来するもので、生化学的制限はほとんどないことを明らかにした。これは、気候変動に伴って光合成生産の予測モデルの構築に重要なデータである。(Han et al 2010)。

#### 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 3 件)

- ① Hoch G, Siegwolf RTW, Keel S, Körner C, Han Q (2013) Fruit production in three masting tree species does not rely on stored carbon reserves. *Oecologia* 171:653-662、査読有  
DOI:10.1007/s00442-012-2579-2
- ② Han Q, Kabeya D, Hoch G (2011) Leaf traits, shoot growth and seed production in mature *Fagus sylvatica* trees after 8 years of CO<sub>2</sub> enrichment. *Annals of Botany* 107:1405-1411、査読有  
DOI: 10.1093/aob/mcr082
- ③ Han Q, Iio A, Naramoto M, Kakubari Y (2010) Response of internal conductance to soil drought in sun and shade leaves of adult *Fagus crenata*. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 6:123-134、査読有  
[http://aslh.nyme.hu/fileadmin/dokumentumok/fmk/acta\\_silvatica/cikkek/Vol06-2010/11\\_qhan\\_p.pdf](http://aslh.nyme.hu/fileadmin/dokumentumok/fmk/acta_silvatica/cikkek/Vol06-2010/11_qhan_p.pdf)

[学会発表] (計 16 件)

- ① 稲垣善之・韓慶民：15N トレーサーを用いたブナの窒素吸収特性の評価、第 124 回日本森林学会大会学術講演集、2013 年 3 月 27 日、盛岡市
- ② 檀本正明・馬場崇彰・韓慶民：ブナ樹冠における葉の特性分布に及ぼす結実の影響、第 124 回日本森林学会大会学術講演集、2013 年 3 月 27 日、盛岡市
- ③ Q Han, D Kabeya and Y Inagaki. Evaluation of nitrogen source for seed production in *Fagus crenata* with isotopically labeled fertilizer. 日本生態学会第 60 回大会要旨集、2013 年 3 月 7 日、静岡市
- ④ Q Han, D Kabeya, A Iio and Y Kakubari. Masting affected intra- and inter-

annual variations in stored nitrogen reserves in *Fagus crenata* trees? ESA97: 97th Anniversary Meeting 2012 "Life on Earth: Preserving, Utilizing, and Sustaining our Ecosystems" Online Abstracts: PS40-213. 2012. 08. 09. Portland, USA

- ⑤ D Kabeya, Y Inagaki, Y Chiba, M Naramoto and Q Han. Is reproductive event in *Fagus crenata* associated with the amount of individual level carbohydrate storage. ESA97: 97th Anniversary Meeting 2012 "Life on Earth: Preserving, Utilizing, and Sustaining our Ecosystems" Online Abstracts: PS40-210. 2012. 08. 09. Portland, USA
- ⑥ 檀本正明・馬場崇彰・杉山賢二郎・水永博己、光合成能力別の葉量を考慮したブナ樹冠における光合成、第 123 回日本森林学会大会、2012 年 03 月 27 日、宇都宮市
- ⑦ 韓慶民、結実の豊凶はなぜ起こる？一窒素制限仮説の検証一、日本生態学会第 59 回大会、2012 年 03 月 17 日、大津市
- ⑧ Q Han, D Kabeya, A Iio and Y Kakubari. Affect of masting on carbon reserves in different tissues of *Fagus crenata*. GfÖ2011: 41st Annual Meeting "Ecological Functions, Patterns, Processes". 2011 年 9 月 7 日. Oldenburg, Germany
- ⑨ 稲垣善之、古澤仁美、三浦覚、野口享太郎、韓慶民、苗場山ブナ林における土壌中の無機態窒素の季節変化、日本森林学会関東支部大会、2010 年 10 月 22 日、宇都宮市
- ⑩ Q Han, D Kabeya and G Hoch, Effects of long term CO<sub>2</sub> enrichment on the competition between reproduction and vegetative growth in mature *Fagus sylvatica* trees, The 15th International Congress of Photosynthesis, 2010 年 8 月 24 日, 北京, 中国
- ⑪ 韓慶民、窒素および炭水化物の貯蔵機能の評価に基づくブナ林堅果豊凶作のメカニズムの解明、組織と材質研究会・樹木年輪研究会、2009 年 9 月 12 日、つくば市

#### 6. 研究組織

(1) 研究代表者

韓慶民 (HAN QINGMIN)

森林総合研究所・北海道支所・チーム長  
研究者番号：40391180

(2)研究分担者

壁谷 大介 (KABEYA DAISUKE)  
森林総研・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)  
森林総研・立地環境研究領域・主任研究員  
研究者番号：00353590

樽本正明 (NARAMOTO MASAACKI)  
静岡大学・農学部・助教

研究者番号：10507635  
千葉 幸弘 (CHIBA YUKIHIRO)

森林総研・企画部・研究企画課長  
研究者番号：90353771

(H21-H23)

古澤 仁美 (FURUSAWA HITOMI)  
森林総研・男女共同参画室・室長  
研究者番号：40353841

(H21-H23)

(3)連携研究者

稲垣 善之 (INAGAKI YOSHIYUKI)  
森林総研・立地環境研究領域・主任研究員  
研究者番号：00353590

(H23→H24：研究分担者)

角張 嘉孝 (KAKUBARI YOSHITAKA)  
静岡大学・農学部・教授

研究者番号：60126026  
(H21-H23)

飯尾 淳弘 (IIO ATSUHIRO)  
静岡大学・農学部・特任助教

研究者番号：90422740  
CHRISTIAN KÖRNER

バーゼル大学・植物研究所・教授  
GÜNTER HOCH

バーゼル大学・植物研究所・主任研究員