

ブナ種子の豊凶は窒素が鍵

北海道支所
植物生態研究領域
四国支所
静岡大学
バーゼル大学

韓 慶民
壁谷 大介
稲垣 善之
飯尾 淳弘
Günter Hoch, Christian Körner

要 旨

多くの樹木で種子生産が大きく年変動する豊凶現象が古くから知られています。しかし、その発生メカニズムはまだよくわかっていません。本研究では、ブナの結実豊凶の制限要因は窒素資源であり、従来考えられてきたような樹体に蓄積された炭水化物の量ではないことを明らかにしました。この成果は、ブナなどの堅果類樹木の結実間隔や着果量の予測に役立つだけでなく、今後の気候変動に対応したブナ林の天然更新や保全技術の開発、さらにはツキノワグマなどブナの堅果を餌とする野生生物の保護管理手法の策定など、幅広い分野で応用が期待されます。

ドングリの結実豊凶現象

近年、秋になると新聞、テレビをにぎわす話題のひとつに、クマの人里への出没があります。そして多くの場合、「ブナ科樹木の堅果が不作であったため、餌を求めて人里まで行動圏を拡げた」と説明されます。このように、身近な話題にもなる樹木の結実豊凶現象（図1、マスティングとも呼ばれる）ですが、これまで樹体内の貯蔵資源（炭水化物）の蓄積と枯渇のバランスがこの現象を引き起こすモデル（図2、資源収支モデル）が広く受け入れられていました。しかし、このモデルの正否は不明のままです。そこで私たちは、ブナにおける樹体内の貯蔵資源を巡る各器官の競争関係を分析して、結実豊凶現象に関与する炭素・窒素資源の役割を検討しました。

種子生産の炭素源

植物では栄養成長と繁殖に利用される炭素資源は、図2に示す貯蔵炭水化物とその年の光合成生産物との二つに分けられます。しかし、繁殖年齢に達した樹高数十メートルの高木では、種子生産にどちらの炭素資源が使われるのかを調べるのはきわめて困難です。そこで、スイスのバーゼル大学と共同で、貯蔵炭水化物を安定同位体でラベリングし、当年の光合成生産から区別できるように工夫しました。その結果、種子生産の炭素源が貯蔵炭水化物ではなく、その年の光合成生産であることを初めて突きとめました（図3）。

不作の原因は窒素不足

この結果は、資源収支モデルの仮定に反して、貯蔵炭水化物は結実豊凶を直接引き起こす資源ではないことを示しています。それでは、何がその引き金になるのでしょうか。種子生産に大きく貢献するその年の光合成生産

は、葉の窒素濃度と正の相関を持つことから、窒素資源が結実豊凶を制限する要因と考えました。種子を作るにはまず花芽が必要ですが、1個の花芽を作るには、葉芽の2倍以上の窒素資源が必要です。また豊作の2005年には、樹冠全体の葉群を作るのに必要な窒素とほぼ同量の窒素が種子生産に使われていました（図4）。つまり、豊作年にはたくさんの窒素資源が優先的に種子生産に配分されるため、花芽分化に必要な窒素資源が不足した結果、翌年は凶作になることがわかりました。

今後の展望

このように2世紀以上にわたり神秘のベールに包まれていた樹木の結実豊凶現象は、本研究を含めて次第に明らかにされつつあります。今後は、結実の起点となる花芽の分化と窒素等資源量との関係を明らかにすることが、その全貌を解明する鍵の一つとなります。

以上の成果は、ブナなどの堅果類樹木の結実間隔や着果量の予測だけでなく、今後の気候変動に対応したブナ林の天然更新や保全技術の開発、さらにはツキノワグマなどブナの結実に依存する野生生物の保護管理手法の策定など、幅広い分野で応用が期待されます。

本研究は、JSPS 科研費（JP25292094）「ブナ林堅果豊凶メカニズムの解明」および OECD 国際共同プログラムにおける短期在外研究員による成果です。

詳細については、Han, Q. *et al.* (2008) *Tree Physiology* 28, 1269-1276, Han, Q. *et al.* (2014) *Oecologia* 174, 679-687, Hoch, G. *et al.* (2013) *Oecologia* 171, 653-662 をご覧ください。

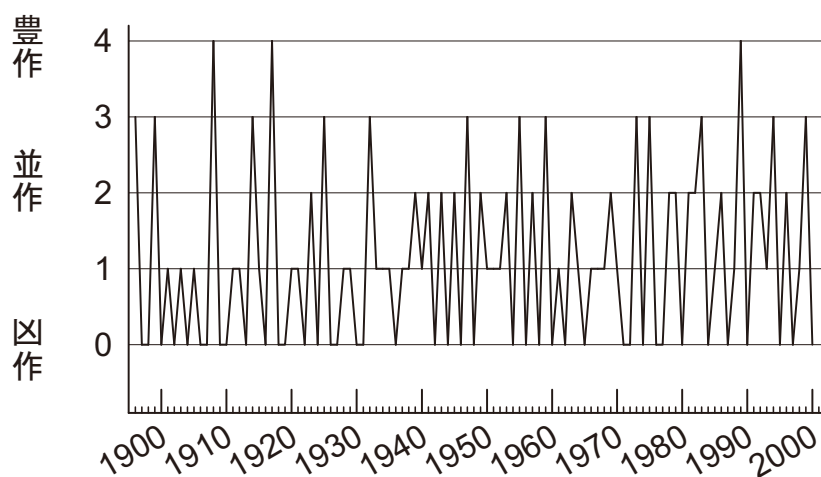


図1 ヨーロッパブナの100年以上にわたる結実量の変化

このように凶作から豊作まで年ごとに大きく変動する現象を、結実豊凶またはマस्टリングと呼びます (Hilton and Packham 2003 Forestry 76:319-328)。

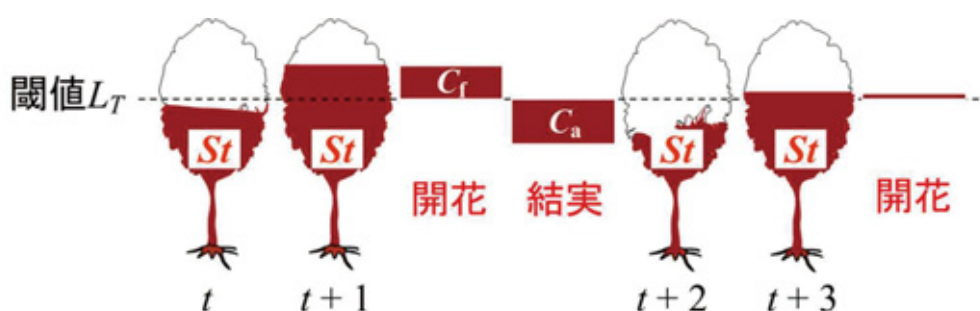


図2 従来提唱されてきた資源収支モデル

毎年の光合成生産のうち、その年 (t) の成長・維持呼吸に使った残り分を余剰生産量として樹体内に貯蔵すると考えます。その貯蔵量 (St) がある閾値 (L_T) を超えると、その超えた分が開花 (年 $t+1$) に利用されると仮定します。さらに、種子生産にも貯蔵資源量が利用され、その再蓄積には一年以上かかる結果、結実豊凶が起こるとされています (Isagi *et al.* 1997 Journal of Theoretical Biology 187:231-239)。

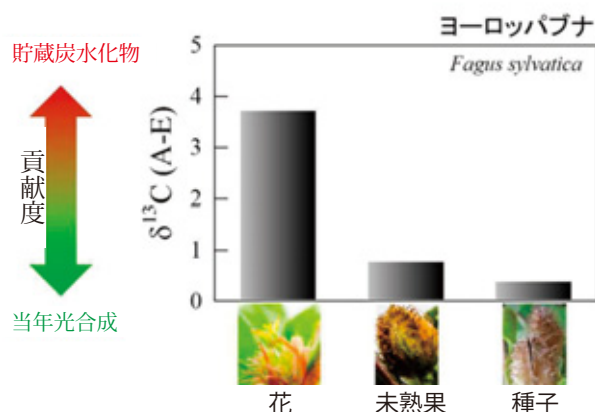


図3 種子生産の炭素源

同位体存在比から種子生産の炭素源は、貯蔵炭水化物ではなく、その年に作られた光合成生産であることが分かります。

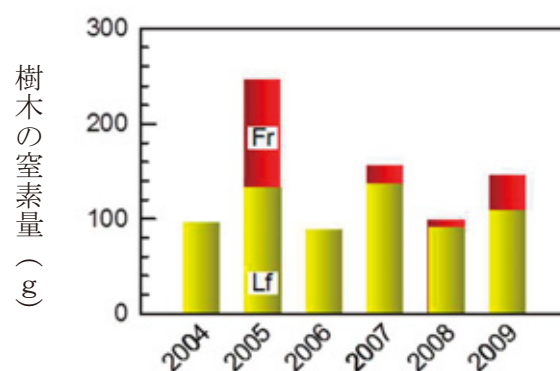


図4 ブナ個体あたりの種子 (Fr) と葉 (Lf) の窒素量