

中国黄土高原に植林された3樹種の樹冠位置による 葉の水利用効率($\delta^{13}\text{C}$)の変化

田中(小田)あゆみ・是常知美(東大院新領域)・佐々木治人(東大院農)

田中憲藏(森林総研)・福田健二(東大院新領域)

要旨: 中国黄土高原で油松(*Pinus tabulaeformis*), 刺槐(*Robinia pseudoacacia*), 小葉楊(*Populus simonii*)の, 樹冠位置による葉の炭素安定同位体比(水利用効率), 窒素濃度(N), 葉面積あたりの葉重(LMA)を調べた。小葉楊, 刺槐の樹冠上部葉の水利用効率は下部より増加したが, 油松では差が無かった。小葉楊は樹冠位置によるN濃度の差が小さいが, LMAは上部葉で増加した。刺槐はN濃度が4%以上と高かった。油松は3樹種の中で水利用効率とN濃度が最低でLMAも変らなかった。また全樹種でN濃度と水利用効率に正の相関があり, 葉はN濃度を増やすことで光合成速度を高め水利用効率を上げていると推測された。また小葉楊では, LMAと水利用効率にも正の相関があり, 高いLMAによる光合成の増加も水利用効率の向上に貢献していると考えられた。以上から, 刺槐と小葉楊の水利用効率は乾燥ストレスがかかりやすい樹冠上部で高く, N濃度やLMAの増加が水利用効率の向上に貢献していることが分かった。一方, 油松はN濃度, LMA共に変化が乏しく, 樹冠内で水利用効率が変化しなかった要因であると考えられた。

キーワード: 炭素安定同位体比, 水利用効率, LMA, 樹冠内位置, 黄土高原

Abstract: Leaf water use traits usually differ among species in semi-arid zone. In this study, we examined differences on leaf water use efficiency, which determined by stable isotope methods ($\delta^{13}\text{C}$), in the different vertical crown position (top, middle and lower) and inner and/or surface crown conditions among three tree species in inner China. Studied species were *Populus simonii*, *Robinia pseudoacacia*, and *Pinus tabulaeformis*. Leaf mass per area (LMA) in *P. simonii* showed higher value at top surface crown than lower inner crown, but the other two species showed almost same LMA among crown position. Leaf water use efficiency (WUE) in *P. simonii*, *R. pseudoacacia* was also higher at top surface crown than lower inner crown, though the values on *P. tabulaeformis* showed almost same WUE. Positive relation between WUE and leaf nitrogen content in all species indicate that higher nitrogen content may contribute to have high leaf WUE through increment of leaf photosynthetic rate. Higher LMA on *P. simonii* also contribute to higher WUE. These results suggest that tree leaves at upper crown, which suffer strong desiccate condition, may acclimate to their leaves by having high WUE, nitrogen content and/or LMA, though changing patterns on the leaf traits differed among species.

Key words: stable carbon isotope, water use efficiency, leaf mass per area, crown position, Loess Plateau

I はじめに

植物の光合成による炭素獲得は気孔開閉に伴う水損失とトレードオフの関係にあり, 特に乾燥地では少ない水で最大の光合成生産をするために, 葉の水利用効率を高めることが重要となる(9,10)。また, 同じ立地に生育する個体でも, 樹冠内で光や乾燥ストレスといった環境が異なるため, 樹木は葉の光合成や水利用特性を変化させて順応していると考えられる(10)。実際, 热帯や温帯の森林では, 樹冠内の光環境の違いにより葉の水利用効率が変化することが知られている(3, 6, 13)。さらに, 近年, 光だけでなく樹高に伴う水力学的な制限が葉の水利用効率に影響を与えることが報告されている(7, 12)。つまり, 樹木は樹高成長に伴い水輸送コストが増加し, 樹冠上部は強い水ストレスにさらされることになる。したがって,

樹木は生育立地に加え樹冠位置によっても葉が受けける環境ストレスが大きく異なると考えられる。樹木はこれらの環境ストレスに対して葉の形態や機能を変化させて適応するが, その適応方法は種によって異なる(9)。

中国西北部の黄土高原では, 砂漠化や土砂流出が深刻な問題となり植林活動が進んでいるが, 植林樹の成長不良や小老樹化(樹高が数m以下にしかならない極端な生育不良)が問題となっている(2, 8, 15)。このような植林木の生育不良を防ぐためには, その土地の土壤水分条件下で生育可能な高い耐乾性をもった樹種を選ぶ必要がある。現在, 黄土高原地域で植林に用いられている代表的な樹種に油松がある。耐乾性が高く, 尾根筋の植林地にも多く導入されている(15, 16)。一方で, 植林が奨励されているものの, 小老樹化や生育不良が多く報告されてい

Ayumi TANAKA-ODA, Satomi KORETSUNE, Kenji FUKUDA (Grad. Sch. of Frontier Sci., Univ. of Tokyo, Kashiwa 277-8563 Japan), Haruto SASAKI (Grad. Sch. of Agricultural and life sciences), Kenzo TANAKA (FFPRI.) Variations on leaf water use traits in different crown position in three planted tree species in Loess Plateau, China.

るものに刺槐、小葉楊といった広葉樹がある(2,16)。特に小葉楊は土壤水分の変化に敏感に反応することで知られ、各地で小老樹林化が問題となっている(II,16)。

樹高の高い樹木では、同一樹冠内でも樹冠上部の葉は水力学的制限を受けやすく、下部の葉に比べて水ストレスを受けやすいことが知られている(6,7)。また、樹冠内部の葉は表層の葉に比べて暗く、光合成生産が制限されることもある(14)。その程度は樹種によって様々で、植林に適した樹種を選抜するためにも、それぞれの樹種特性を明らかにする必要がある。

炭素安定同位体比は植物の長期的な水利用効率を表す指標として広く用いられている(3)。また、葉内窒素濃度は葉の光合成速度と強い相関があることが知られており、潜在的な葉の光合成能力の指標となる(4,5,10)。葉の形態も水ストレスや光の当たり具合により変化することが知られており(5)、これらの特徴を比較することで、乾燥に適した樹木の特徴を明らかにできる可能性がある。

そこで本研究では、各樹種の水利用に関する特性を明らかにするため、植林に多く用いられている樹種の中から、乾燥に強い順に油松(*Pinus tabulaeformis*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、小葉楊(*Populus simonii*)の3樹種を選び、樹冠内の位置と①炭素安定同位体比(水利用効率)、②葉の形態と窒素量を調べ、樹冠内の位置と葉の形態的生理的特性について考察した。

II 材料と方法

1. 調査地概況 調査は中国黄土高原高西溝($37^{\circ}52'12''N, 110^{\circ}11'16''E$; 1022 m a.s.l.)で行った。調査地の年平均気温は $9.2^{\circ}C$ 、年平均降水量は400mmである。6月から9月には月平均降水量が50mmを超える雨期がある(8)。調査地周辺は油松(*Pinus tabulaeformis*)、小葉楊(*Populus simonii*)、河北楊(*Populus hopiensis*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、コノテガシワ(*Platycladus orientalis*)などの植林地で斜面上部では小老樹化が問題となっている。

2. 植物材料 植物材料には、植林樹種の中から、耐乾性が高い油松、中程度の刺槐、乾燥に弱い小葉楊の3樹種を用いた。3樹種とも1971~73年に植栽され、植栽場所もほぼ同じ西向きの斜面である。

油松は、天然では年降水量350~400mm以上、年平均気温 $1.3\sim12.8^{\circ}C$ の地域に分布しているが、耐乾性・耐寒性とともに高く、年降水量が300mm以下の地域や荒漠地あるいは高山地域でも正常に生育する(II)。刺槐は北米原産の樹木で、中国北西部の乾燥地で広く植林に用いられている。年間降水量が500~900mmの地域では生育も良好で、根粒菌と共生し、砂地など貧栄養環境によく耐える(1)。

小葉楊は、黒竜江省から甘粛省まで中国国内に広く分布し、年間降水量400~700mm、年平均気温10~15度の地域に生育する。砂質土から黃土まで土壤の種類を選ばずよく生育するが、土壤水分の変化に敏感で、土壤水分が高いほどよく成長することが知られている(II)。

サンプルは2006年5月下旬に採取した。各樹種5個体を選び、樹冠を3等分してそれを上部(4~6m)、中部(2~3m)、下部(1m)とした。樹冠表層の直射光の当たる表層葉と、主幹付近の直達光を受けない内部葉をそれぞれ選び、高枝切りばさみを用いて採取した。それぞれの区分に当たはまる葉がない場合はサンプルを採取しなかった。刺槐と小葉楊は展開し切った成葉を、油松は2年生の葉を各区分ごとに15枚選び測定した。また、サンプルを採取した個体の胸高直径、樹高、樹冠幅を測定した(表-1)。

3. 葉のLMAと窒素濃度の測定

葉の形態的な特徴を比較するため、葉の葉面積と乾重を測定し、葉面積当たりの葉重(LMA)を求めた。葉内窒素濃度は全乾させた葉を粉碎し、NC アナライザ(FLASH EA1112, Thermo Science)を用いて測定した。

4. 炭素安定同位体比の測定

炭素安定同位体比は質量分析計(Delta Plus System, ThermoQuest, San Jose, CA, USA)を用いて行った。乾燥させた葉をミル(MM200, Retsch, Haan, Germany)により粉碎して用いた。同位体比は標準物質(PD Belemnite)との比で表し、以下の式により求めた。

$$\delta^{13}C = (R_{sample}/R_{standard} - 1) \times 1000 (\text{‰})$$

R_{sample} はサンプルの同位体比($^{13}C/^{12}C$)、 $R_{standard}$ は標準物質の同位体比である。 $\delta^{13}C$ の値は長期間の葉の水利用効率(WUE)を反映していると考えられている(3)。

表-1. 測定個体の胸高直径、樹高、樹冠幅

Table-1. Diameter, height and crown width of the sampled tree.

Species	n	DBH [cm]	Height [m]	Cw [m]
<i>Pinus tabulaeformis</i>	5	6.61 ± 0.25	4.02 ± 0.02	2.31 ± 0.17
<i>Populus simonii</i>	5	12.32 ± 1.87	5.78 ± 0.41	1.78 ± 0.43
<i>Robinia pseudoacacia</i>	5	12.99 ± 0.79	5.80 ± 0.67	2.26 ± 0.35

III 結果と考察

炭素安定同位体比から求めた水利用効率は樹種ごとに大きく異なり、油松で最も低く、刺槐、小葉楊の順に高くなった(図-1, ANOVA, $P < 0.05$)。油松では樹冠内位置による水利用効率、葉内窒素濃度、LMA のいずれの値もほとんど変化しなかった。また、葉内窒素濃度は1%

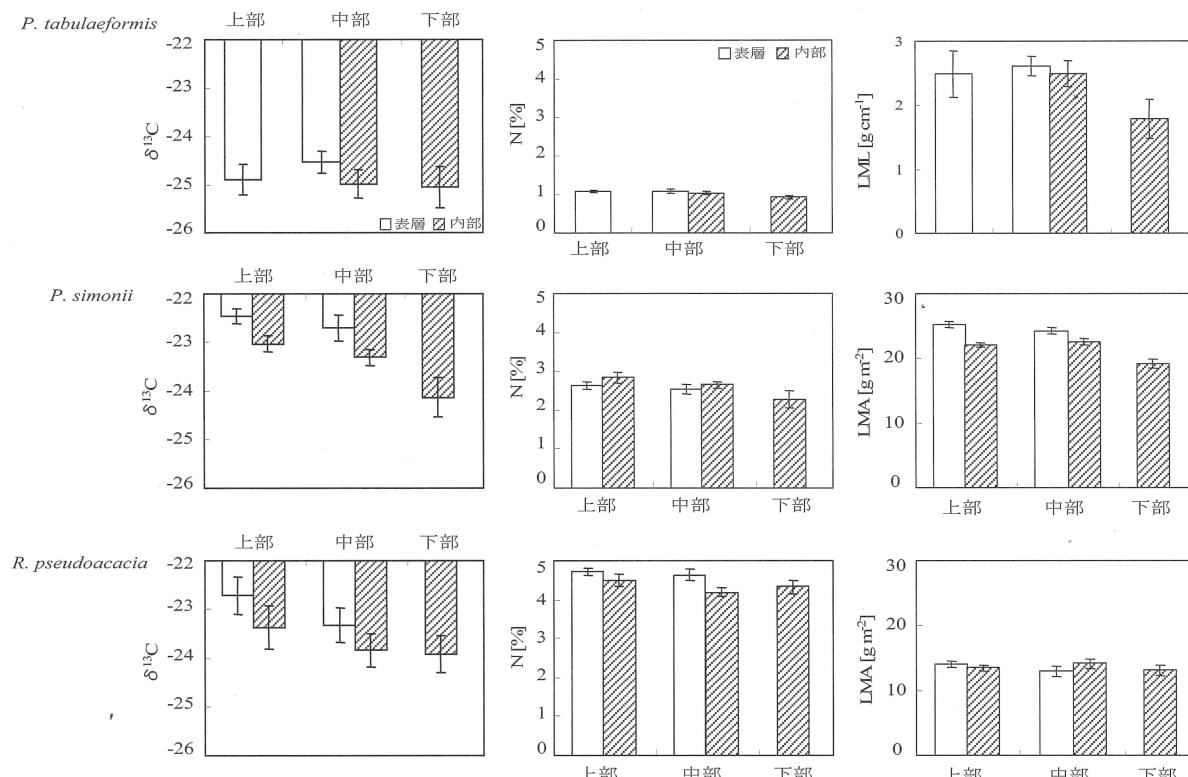


図-1. 樹冠位置による葉の水利用効率($\delta^{13}\text{C}$), 窒素濃度(N), LMA

Fig-1. Leaf water use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$), nitrogen content (N), and LMA in the different position of crown.

前後と全樹種の中で最も低く、窒素固定をする刺槐の1/4以下であった。多くの樹木で葉内窒素濃度は光合成速度と正の相関を持つことから(4, 5, 10), 油松の低い光合成能力が低い水利用効率の原因の一つと考えられた。実際、葉内窒素濃度と水利用効率には全樹種で正の相関が見られ(図2), 窒素濃度増加による高い光合成能力が水利用効率の向上に貢献していることが分かった。

刺槐では樹冠表層と内部の水利用効率の差が大きく、樹冠上部ではその差が約1%あった。葉内窒素濃度も水利用効率と同様に樹冠表層で高く、内部で低かったことから、これらの葉の高い光合成能力が水利用効率を向上させた可能性が考えられた(3)。一方、刺槐のLMAは変化が少なく形態的な変化は見られなかった。

小葉楊では樹冠下部より上部で、内部より表層で水利用効率が増加した。また、LMAも水利用効率の高い上部葉で大きくなる傾向が見られた。一般的に、高いLMAは光合成速度の増加に貢献するため(5, 10), 小葉楊はLMAを増加させることで高い光合成速度を獲得し、水利用効率を増加させていると考えられた。また、小葉楊ではLMAと水利用効率に正の相関が見られ(図3), この

仮説を支持していると考えられた。一般的に、植物が水ストレスを受けると炭素安定同位体比が下がる、つまり水利用効率が上がることが多くの樹木で知られている(6, 7)。小葉楊や刺槐は油松に比べ水利用効率が高く、さらに樹冠上部の葉で水利用効率が高くなつたことから、水ストレスに対する感受性が高く、特に、樹冠上部では恒常に強い水ストレスを受けている可能性が示唆された(7, 12)。実際、小葉楊は刺槐と並んで最も多く小老樹被害が報告されている樹種であり(2, 16), 葉の水利用特性から示された今回の結果と矛盾しなかつた。

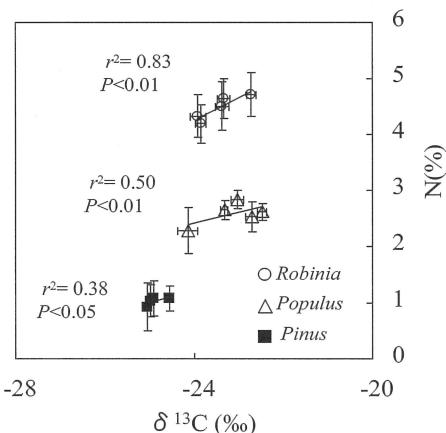


図-2. 水利用効率($\delta^{13}\text{C}$)と窒素濃度(N)の関係

Fig-2. Relationships between leaf water use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen content (N)

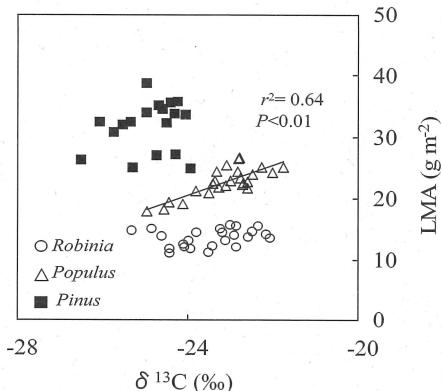


図-3. 水利用効率($\delta^{13}\text{C}$)とLMAの関係
Fig-3. Relationships between leaf water use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$) and LMA

IV おわりに

樹冠位置での葉の水利用効率などの特性は、種間で大きな違いがあった。刺槐と小葉楊の水利用効率は乾燥ストレスがかかりやすい樹冠上部で高く、葉内窒素濃度やLMAの増加が水利用効率の向上に貢献していた。一方、油松は窒素濃度、LMA共に変化が乏しく、樹冠内で水利用効率がほとんど変化しなかった要因であると考えられた。また、刺槐と小葉楊の樹冠上部における高い水利効率は、樹冠上部で恒常に強い水ストレスを受けている可能性を示唆していた。以上のように、樹冠位置による葉の水利用効率やLMAなどから、水ストレス感受性樹種の簡易的な判定などに応用できると考えられた。

引用文献

- (1) CHEN, Y., LIANG, Y., CHENG, J. (2002) The zonal character of vegetation construction on Loess Plateau. *Acta Phytocen Sin* **26**: 339-345.
- (2) GUO, X., ZHU, J., YU, X., LUO, J. (2005) Way to improve low-benefit black locust forests in Loess Plateau. *Forestry Studies in China* **7**: 57-62.
- (3) HANBA Y.T., MORI S., LAI T.T., KOIKE T., WADA E (1997) Variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ along a vertical profile of irradiance in a temperate Japanese forest. *Oecologia* **110**: 253-261.
- (4) KENZO, T., ICHIE, T., YONEDA, R., KITAHASHI, Y., WATANABE, Y., NINOMIYA, I., KOIKE, T. (2004) Interspecific variation of photosynthesis and leaf characteristics in five canopy trees of Dipterocarpaceae in a tropical rain forest. *Tree Physiol.* **24**: 1187-1192.
- (5) KENZO, T., ICHIE, T., YONEDA, R., WATANABE, Y., NINOMIYA, I., KOIKE, T. (2006) Changes in photosynthesis and leaf characteristics with height from seedlings to mature canopy trees in five dipterocarp species in a tropical rain forest. *Tree Physiol.* **26**: 865-873.
- (6) KITAHASHI, Y., ICHIE, T., MARUYAMA, Y., KENZO, T., KITAOKA, S., MATSUKI, S., CHONG, L., NAKASHIZUKA, T., KOIKE, T. (2008) Photosynthetic water use efficiency in tree crowns of *Shorea beccariana* and *Dryobalanops aromatica* in a tropical rain forest in Sarawak, East Malaysia. *Photosynthetica* **46**: 151-155.
- (7) KOCH, G.W., SILLETT, S.C., JENNINGS, G.M., DAVIS, S.D. (2004) The limits to tree height. *Nature* **428**: 851-854.
- (8) KORETSUNE, S., FUKUDA, K., CHANG, Z., SHI, F., ISHIDA, A. (2009) Effective rainfall seasons for interannual variation in $\delta^{13}\text{C}$ and tree-ring width in early and late wood of Chinese pine and black locust on the Loess Plateau, China. *J. For. Res.* **14**: 88-94.
- (9) KRAMER, P.J. (1983) Water relations of plants. Academic Press, New York.
- (10) LARCHER, W. (2003) Physiological Plant Ecology. 4th Edn. 513 pp. Springer-Verlag, New York.
- (11) LIU, Y. (1987) Flora in Desertis Deipublicae. *Populorum Sinarum*, Tomus II. Science Press, Beijing.
- (12) RYAN, M.G., PHILLIPS, N., BOND, B.J. (2006) The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell Environ* **29**: 367-381.
- (13) Tanaka-Oda, A., Kenzo, T., Koretsune, S., Sasaki, H., Fukuda, K. (2010) Ontogenetic changes in water-use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$) and leaf traits differ among tree species growing in a semiarid region of the Loess Plateau, China. *For. Eco. Mnagement* **259**: 953-957.
- (14) TANAKA-ODA, A., KENZO, T., KASHIMURA, S., NINOMIYA, I., WANG, L., YOSHIKAWA, K., FUKUDA, K. (2010) Physiological and morphological differences in the heterophyllous of *Sabina vulgaris* Ant. in the semi-arid environment of Mu Us Desert, Inner Mongolia, China. *J. Arid Environ* **74**: 43-48.
- (15) 吉川賢, 山中典和, 大手信人. (2004) 乾燥地の自然と緑化 - 砂漠化地域の生態系修復に向けて. 共立出版, 東京 pp163.
- (16) ZOU, N., LUO, W. (1997) Silviculture in the Loess Plateau. China Forestry Press, Beijing.