ブナハバチの食害を模した展葉完了まもなくの摘葉が ブナ苗木の当年枝木部水分通道能力および細根量に与える影響

小沢真代¹⁾・上田正文^{*2)}・古井真陽¹⁾・植村恭子²⁾

1) 京都府立大学生命環境学部 Faculty of Life and Environment, Kyoto Prefectural University

2) 京都府立大学大学院生命環境科学研究科 Graduate School of Life and Environmental Science, Kyoto Prefectural University

摘要: ブナハバチの食害を模した摘葉が、ブナ当年枝木部の水分通道能力および細根量に与える影響を明らかにした。展葉完了まもなくのブナ苗木に強度の異なる摘葉処理を行い、当年枝木部の水分通道を表すパラメータと細根量を測定した。摘葉強度の上昇とともに平均道管内径は小さく、道管密度は高くなった。また、比水分通道度 (K_s) は摘葉強度の上昇とともに低下し、細根量は摘葉により減少した。以上の結果から、展葉完了まもなくの摘葉は、当年枝木部の水分通道能力を低下させるとともに、土壌からの水分吸収を担う細根量を減少させることが明らかとなった。

キーワード: 生物多様性, 森林衰退, 食葉性昆虫, 水分生理

OZAWA, Mayo, UEDA, Masafumi, FURUI, Mayo and UEMURA, Kyoko: **Effects of artificial defoliation soon after leaf flushing simulating insect damage on both xylem hydraulic conductivity and fine-root mass of Japanese beech saplings.**

Abstract: Leaves of Japanese beech (*Fagus crenata*) saplings were clipped at different intensities soon after leaf flushing to investigate the effects of leaf-feeding insect-damage on both xylem hydraulic conductivity of current-year shoots and fine-root mass. The xylem vessel mean inner diameter decreased and the vessel density increased as clipping intensity increased. The specific hydraulic conductivity (K_s) decreased as clipping intensity increased. The ratio of leaves to fine-root mass was strongly negatively correlated, with fine-root mass decreasing as clipping intensity increased.

Key words: biodiversity, forest decline, insect damage, water status

1. はじめに

丹沢山地は、都心からわずか 50 km の距離に位置し、生物多様性に富んだ豊かな自然をいまだ多く残す場所として貴重な存在である¹⁹⁾。しかし、1970~1980 年以降にブナ (*Fagus crenata* Blume) の衰弱枯死が目立ち始め⁶⁾、2000 年代以降もブナ林の衰退が進行している^{14, 24)}。丹沢山地のブナ林の衰退要因として、食葉性昆虫であるブナハバチ (*Fagineura crenativora* Vikberg and Zinovjev) の食害による失葉が関与しているとされる¹⁸⁾。丹沢山地におけるブナは、展葉完了まもなくに大量発生したブナハバチにより著しく失葉すると衰弱する傾向があり、繰り返し失葉することで、ブナが枯死する可能性が高まると考えられている²³⁾。

ブナ苗木を展葉完了まもなくに摘葉した場合、当年枝木部の水分通道組織構造に影響し、平均道管内径の低下や道管密度の上昇が生じることが明らかになっている²²⁾。そのため、展葉完了まもなくに生じるブナハバチの食害による失葉は、木部の水分通道能力を低下させることが予想される。しかし、ブナハバチによる失葉が、どの程度当年枝木部の水分通道能

力に影響を与えるかについては明らかではない。また、失葉は、木部水分通道組織構造以外に、細根量にも影響を与えることが知られている^{3, 5)}。そこで本研究は、生物多様性に富む丹沢山地のブナ林の保全に資することを最終目的とし、ブナハバチによる失葉が、ブナの当年枝木部水分通道能力と細根量に与える影響を明らかにするため、ブナ苗木に強度の異なる摘葉処理を実施し、摘葉がブナ当年枝木部の水分通道組織構造と水分通道能力および細根量に与える影響を調べた。

2. 材料と方法

2.1 材料

2.1.1 材料

神奈川県丹沢山地堂平産種子由来の 3 年生ブナ苗木 18 個体を供試材料として用いた。2017 年 11 月初旬に京都府立大学附属演習林苗畑 (京都市左京区) において、10 L ポットに土壌 (鹿沼土: 赤玉土=1:2) を入れ、十分灌水させた後、ほぼ同じサイズの苗木を 3 個体ずつ植栽し 6 ポットを作成した。ポットは、摘葉処理を行う直前まで屋外に置き、2 日に 1 回灌水を行うとともに、液体肥料 (ハイボネクス (N:P:K

* 連絡先著者 (Corresponding author) : 〒606-8522 京都市左京区下鴨半木町 1-5 E-mail : uedam@kpu.ac.jp

= 6:10:5) 2000 倍希釈) 500 cc を 2 週間に 1 回の割合ですべてのポットに施肥した。施肥については実験終了まで継続して行った。

2.1.2 摘葉処理

摘葉処理日は、野外で生育するブナが葉の展開を完了する展葉完了日からブナハバチの食害による失葉日までを経験する温度条件を再現するため、植物のフェノロジーの指標として用いられる積算温度^{1,4)}を考慮して決定した。基準温度は、0℃とブナ類で用いられる 5℃とし^{1,4)}、積算温度は、丹沢山系の主峰の一つである檜洞丸(標高 1601 m)で観測された気象データを用い、展葉完了日から失葉日までの各日の日平均気温から 0℃あるいは 5℃を差し引いた値を積算し、求めた。檜洞丸山頂周辺でブナハバチの大規模な食害が確認された 2011 年と 2013 年^{16, 17)}の展葉完了日と失葉日は、5 月 25 日と 6 月 20 日、および 5 月 23 日と 6 月 14 日であり(谷脇、未発表)、算出された各年の積算温度は、0℃基準で 282.4~291.7 日度、5℃基準で 156.7~167.4 日度であった。そこで、本研究を行った 2018 年の展葉完了日である 4 月下旬~5 月上旬から、ブナハバチによる失葉日までの積算温度を、京都地方気象台の気温データを用いて求め、これに基づき 2018 年 5 月 7 日に摘葉処理を行った。摘葉処理は、6 ポットすべてをガラス室に移動させた後、各ポット 3 個体のうち、2 個体については、すべての葉について、それぞれ葉長の 1/2 と 3/4 を摘葉した(1/2 摘葉区と 3/4 摘葉区)。残る 1 個体については摘葉処理を行わなかった(無摘葉区)。

摘葉処理後、そのままガラス室内で生育させ、週 3 回十分な灌水を行った。摘葉処理後の平均土壌体積含水率は 33.7±0.2 (平均±SE) %であった。また、実験開始前の 2018 年 3 月時点の苗木サイズは、平均地際直径については、無摘葉区 10.2±0.7 (平均±SE) mm、1/2 摘葉区 10.1±0.6 (平均±SE) mm、3/4 摘葉区 10.1±0.7 (平均±SE) mm、平均苗高については、無摘葉区 62.3±5.1 (平均±SE) cm、1/2 摘葉区 55.3±7.0 (平均±SE) cm、3/4 摘葉区 56.9±8.1 (平均±SE) cm で、供試した苗木サイズに偏りはなかった(Tukey HSD test, $p > 0.1$)。

2.2 測定項目および測定方法

2.2.1 比水分通道度 (K_s)

当年枝木部の水分通道能力を明らかにするために、木部面積当たりの水分通道能力(比水分通道度(K_s ; $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-1}$))を測定した。2018 年 8 月上旬にすべての個体から、それぞれ 1 本ずつ当年枝をイオン交換水中に浸けハサミを用いて切断し採取した。採取した当年枝はイオン交換水を張ったバットに素早く移し、枝の先端から数えて 3 節目約 3 cm をカミソリを用いて水切りし試料とした。試料の基部側から 1 気圧 60 秒間フラッシュした後、試料の基部にチューブを繋ぎ 0.2 mol/L KCl 溶液を 180 秒間流し、先端側からの流出量(g)を測定した。流出量の測定は値が安定するまで 5~10 回繰り返す、平均流出量 Q (g) を求めた。測定終了後、試

料長 L (m) を測定するとともに、試料基部側と先端側断面積から平均断面面積 A (m^2) を算出した。また、試料から KCl 溶液の液面までの高さを水柱高 H (m) として記録した。平均流出量 Q (g)、測定時間 t (s)、水柱高 H (m) での静水圧 (kPa) を以下の式・①に代入し、比水分通道度 (K_s ; $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-1}$)²⁾を計算した。

$$K_s = \frac{Q}{t} \times \frac{L}{9.807 \times H} \times \frac{1}{A} \quad (①)$$

2.2.2 木部水分通道組織構造

比水分通道度 (K_s) を求めた試料について、ミクロトームを用いて 20 μm 厚の横断切片を採取した。直ちにトルイジンブルー1%水溶液で染色後、プレパラートを作成し、光学顕微鏡とデジタルカメラを用いて 40 倍で木部横断面を撮影した。その後、各木部横断面の画像を用いて、画像解析ソフト Image J 1.48v (National Institute of Health, Wayne Rasband, USA) 上で、道管数、道管面積、髄面積を除いた木部面積を測定した。測定により得られた道管数と道管面積から平均道管内径 (μm)、道管数および木部面積から道管密度 (個/ mm^2) および木部面積に占める水分通道域 (%) をそれぞれ以下の式・②、③により算出した。

$$\text{道管密度} = \frac{\text{道管数}}{\text{木部面積}} \quad (②)$$

$$\text{水分通道域} = \frac{\text{道管面積}}{\text{木部面積}} \times 100 \quad (③)$$

さらに、測定された道管面積と道管数から理論上の木部の水分通道能力を示す理論水分通道度 (K_{ht} ; $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)^{11, 13, 20, 21)}を式・④により算出した。

$$K_{ht} = \left(\frac{\pi \rho}{128 \eta} \right) \sum_{i=1}^n D_i^4 \quad (④)$$

ここで、 ρ は水の密度 (1000 kg m^{-3})、 η は水の粘性係数 (20℃で $1.0 \times 10^{-9} \text{ MPa s}$)、 D_i は i 番目の道管内径 (μm) をそれぞれ示す。

理論水分通道度 (K_{ht}) を木部面積当たりの割合で示した理論比水分通道度 (K_{st} ; $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-1}$)²⁰⁾を式・⑤により算出した。

$$K_{st} = \frac{K_{ht}}{\text{木部面積}} \quad (⑤)$$

また、道管内径頻度分布 (%) および水分通道に貢献する道管の割合を示す K_{ht} 頻度分布 (%) を各試料の道管内径を 5 μm ごとの内径階に分け算出した。

2.2.3 摘葉と根量の関係

実験が終了した 8 月下旬に、個体ごとにすべての葉を採取するとともに、地下部をすべて掘り取った。葉については個体ごとに乾燥重量(全乾 80℃)を求めるとともに、地下部については、直径 1 mm 未満の根を細根、直径 1 mm 以上を

図-1 各処理区の比水分通過度 (K_s)
エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test, $p < 0.05$)。

Fig. 1 Specific hydraulic conductivity (K_s) for each treatment

粗根と定義し⁷⁾、個体ごとに細根と粗根に分け乾燥 (80 °C 全乾) させ、細根量、粗根量および総根量を測定した。

2.2.4 統計処理

統計処理は、統計分析ソフト R ver.3.5.1⁹⁾を用いて行った。差の有意性は、Tukey HSD test により、有意水準 ($p < 0.05$) で評価した。

3. 結果

3.1 比水分通過度 (K_s)

比水分通過度 (K_s) は、摘葉強度の上昇に従って低下する傾向を示した (図-1)。各処理区間の比水分通過度と摘葉処理による失葉割合は、ほぼ同程度であった。

3.2 木部水分通道組織構造

平均道管内径は、摘葉強度の上昇に従って低下する傾向を示した (表-1)。道管密度については、摘葉区は無摘葉区と比較し有意に高い値を示した。理論比水分通過度 (K_{st}) は、摘葉強度の上昇に従って有意に低下した。一方、水分通道域については、各処理区間で差が認められなかった。

道管内径の出現頻度は、摘葉強度の上昇とともに、小径道管の割合が高くなる傾向を示した (図-2)。また、水分通道に貢献する道管の割合を表す理論水分通過度 (K_{ht}) の頻度分布においても、摘葉強度の上昇とともに、小径道管の割合が高くなる傾向を示し、摘葉強度の上昇とともに、小径道管が水分通道を担う割合が高くなる傾向を示した。

3.3 摘葉と根量の関係

総根量と粗根量は、処理区間で差は認められなかった。一

表-1 各処理区の当年枝木部水分通道組織構造

SE は標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test, $p < 0.05$)。

Table 1 Anatomy of xylem vessels of current-year shoots for each treatment

処理区	無摘葉	1/2摘葉	3/4摘葉
平均道管内径 ($\mu\text{m} \pm \text{SE}$)	14.28 $\pm$ 0.52 ^a	11.68 $\pm$ 0.43 ^b	10.15 $\pm$ 0.30 ^b
道管密度 (個 $\text{mm}^2 \pm \text{SE}$)	1000 $\pm$ 135 ^a	1496 $\pm$ 86 ^b	1578 $\pm$ 65 ^b
水分通道域 (% $\pm \text{SE}$)	17.25 $\pm$ 1.25	18.19 $\pm$ 0.95	14.74 $\pm$ 0.71
K_{st} ($\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-1} \pm \text{SE}$)	1.01 $\pm$ 0.07 ^a	0.64 $\pm$ 0.12 ^b	0.30 $\pm$ 0.06 ^c

図-2 各処理区のだ管内径頻度分布および理論水分通過度 (K_{ht}) 頻度分布

エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test, $p < 0.05$)。

Fig. 2 Frequency distribution of vessel diameter and theoretical hydraulic conductivity (K_{ht}) for each treatment

方、細根量については、摘葉区は無摘葉区と比較し有意に減少した (図-3)。葉量と細根量の関係は、処理区間における明確な違いは認められず、高い相関を示した (図-4)。

4. 考察

ブナの展葉完了まもなくの摘葉は、当年枝木部の水分通道

図-3 各処理区の根量の分布
エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test, $p < 0.05$)。
Fig. 3 Distribution of root mass for each treatment

組織構造に影響を与え、平均道管内径の低下と道管密度の上昇を生じさせ、小径道管の割合を高くすることで小径道管が水分通道を担う割合が増加し、理論比水分通道度 (K_{st}) を低下させることが報告されている²²⁾。本研究においても、展葉完了まもなくの摘葉は、当年枝木部の水分通道組織構造に同様の影響を与えることが確認された。

道管の形成は、展葉フェノロジーと密接に関係することが知られている¹⁵⁾。散孔材樹種では、葉の拡大以降に道管の木化が生じ、その中でもブナは木化の時期が遅いことが明らかとなっている¹⁵⁾。そのため、展葉完了まもなくの摘葉は、当年枝木部の水分通道組織構造に影響を与える可能性があると考えられる。

葉量と細根量の関係は、高い相関を示すことが知られている³⁾。また、摘葉は、細根の量³⁾や形態¹⁰⁾に影響をおよぼすことが知られている。本研究においても、葉量と細根量の高い相関を示し、摘葉による葉量の減少により、細根量が減少

図-4 葉量と細根量の関係
Fig. 4 Relationship between leaves and fine-root mass

した可能性がある。細根は、養水分の吸収を担うことが知られており⁸⁾、Gieger and Thomas (2002) が指摘したように、摘葉を行うことで、ブナの土壌からの養水分の吸収能力を低下させる可能性が考えられる。

木部面積当たりの水分通道能力を示す比水分通道度 (K_s) は、摘葉強度の上昇とともに低下する傾向を示した。道管の水分通道能力は「Hagen-poiseuille の法則」により、道管半径の 4 乗に比例することが知られている^{11, 13, 20, 21)}。このことから、摘葉により当年枝木部の平均道管内径が低下し、道管密度が上昇したことで小径道管が水分通道を担う割合が増加したことが、当年枝木部の比水分通道度 (K_s) の低下を生じさせたと考えられる。

これまで、食葉性昆虫による落葉広葉樹への食害は、常緑針葉樹への食害とは異なり、深刻な食害を複数年にわたり連続して受けない限り大きな影響はないとされてきた¹²⁾。しかし、本研究結果から、ブナハバチによる展葉完了まもなくの食害は、ブナ当年枝木部の水分通道組織構造に影響を与え、当年枝木部の比水分通道度 (K_s) を低下させるとともに、土壌からの水分吸収を担う細根量を減少させることで、ブナの水分生理に影響を与える可能性が示唆された。このことは、生物多様性に富む丹沢山地のブナ林を保全するため、ブナハバチの防除の必要性を示唆する。

引用文献

- 1) Bednářová, E. and Merkllová, L. (2007) Results of monitoring the vegetative phenological phases of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in 1991-2006. *Folia Oecologica*, 34(2): 77-85.
- 2) Cruiziat, P., Cochard, H. and Améglio, T. (2002) Hydraulic architecture of trees. *Annals of Forest*

- Science, 59: 723-752.
- 3) Gieger, T. and Thomas, F. M. (2002) Effects of defoliation and drought stress on biomass partitioning and water relations of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. Basic and Applied Ecology, 3: 171-181.
 - 4) Hunter, A. F. and Lechowicz, M. J. (1992) Foliage quality changes during canopy development of some northern hardwood trees. Oecologia, 89: 316-323.
 - 5) Karolewski, P., Zadworny, M., Mucha, J., Napierala-Filipiak, A. and Oleksyn, J. (2010) Link between defoliation and light treatments on root vitality of five understory shrubs with different resistance to insect herbivory. Tree Physiology, 30: 969-978.
 - 6) 越地 正・鈴木 清・須賀一夫 (1996) 丹沢山地における森林衰退の調査研究(1)ブナ、モミ等の枯損実態. 神奈川県森林研究所研究報告, 22: 7-8.
 - 7) 野口享太郎・韓 慶民・壁谷大介・稲垣善之・古澤仁美 (2017) 2015 年ー2016 年における苗場山ブナ林の細根動態. 第 128 回日本森林学会大会学術講演集, DOI: 10.11519/jfsc.128.0_752.
 - 8) 大橋瑞江・中野愛子・平野恭弘 (2012) 土の中の根をみる方法(樹木の根). 森林科学, 65: 8-11.
 - 9) R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
 - 10) Quentin, A. G., Beadle, C. L., O'Grady, A. P., and Pinkard, E. A. (2011) Effects of partial defoliation on closed canopy *Eucalyptus globulus* Labillardière: Growth, biomass allocation and carbohydrates, Forest Ecol. and Manage. 261: 695-702
 - 11) Sellin, A., Rohejarv, A. and Rahi, M. (2008) Distribution of vessel size, vessel density and xylem conducting efficiency within a crown of silver birch (*Betula Pendula*). Trees, 22: 205-216.
 - 12) 柴田叡弌 (1999) 樹木の虫害. 樹木医学(鈴木和夫編, 朝倉書店), 245-266 pp.
 - 13) Sperry, J. S., Nichols, K. L., Sullivan, J. E. M. and Eastlack, S. E. (1994) Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of Northern Utah and interior Alaska. Ecology, 75: 1736-1752.
 - 14) 鈴木 透・山根正伸 (2013) 空中写真からわかるブナ林の衰退(ブナ林の衰退ー丹沢山地で起きていることー). 森林科学, 67: 6-9.
 - 15) Takahashi, S., Okada, N. and Nobuchi, T. (2013) Relationship between the timing of vessel formation and leaf phenology in ten ring-porous and diffuse-porous deciduous tree species. Ecological Research, 28: 615-624.
 - 16) 谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2012) 丹沢山地におけるブナハバチ幼虫のブナ葉への食害の経年変化(2008-2011). 神奈川県自然環境保全センター報告, 9: 95-98.
 - 17) 谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2014) 神奈川県丹沢山地におけるブナハバチ幼虫のブナ葉への食害状況(2013 年). 東海大学総合教育センター紀要, 34: 159-162.
 - 18) 谷脇 徹・相原敬次・齋藤央嗣・山根正伸 (2016) 丹沢山地ブナ林の衰退要因とその複合作用. 神奈川県自然環境保全センター報告書, 14: 1-12.
 - 19) 丹沢大山総合調査団 (2006) 丹沢大山総合調査, アトラス 丹沢第二集. 丹沢大山総合調査実行委員会, 50 pp.
 - 20) Tyree, M. T., Davis, S. D. and Cochard, H. (1994) Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a trade-off of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? IAWAJ, 15: 335-360.
 - 21) Tyree, M. T. and Zimmermann, M. H. (2002) Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag.
 - 22) 上田正文・谷脇 徹・齋藤央嗣・相原敬次 (2019) 昆虫食害を模した摘葉と水分条件がブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響. 日本森林学会誌, 101: 76-81.
 - 23) 山上 明・谷 晋・伴野英雄 (2007) ブナハバチ食害によるブナ枯死とブナ林の衰退. 丹沢大山総合調査学術報告書: 256-268.
 - 24) 山根正伸・鈴木 透 (2012) 丹沢山地におけるブナ衰退の時空間的特性. 神奈川県自然環境保全センター報告, 9: 13-21.

(2019 年 7 月 8 日受理)