

変動環境下における冷温帯樹木の根系の発達と成長

小池孝良*)

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

香山雅純

学術振興会特別研究員 (北海道大学北方生物圏フィールド科学センター)

北尾光俊

森林総合研究所北海道支所

要旨：各種環境条件による冷温帯構成樹種の成長の仕方には樹種固有の反応があり，特に共生菌類の活動に成長が左右される樹種では，根圏の栄養塩類の存在形態や地上部の CO₂ 濃度にも大きな影響を受けることが解明された．北海道に広く分布する蛇紋岩土壌のように貧栄養でニッケルなど有害元素を含む特殊土壌でのアカエゾマツの根の成長には，外生菌根菌の活動が不可欠であることが示唆された．マンガン過剰障害は，野生植物ではあまり問題視されてこなかったが，生態系修復や陸域の CO₂ 固定機能向上のための緑化を進める基礎資料として主要な落葉広葉樹 5 種のマンガン耐性を調べたところ，シラカンバ類は高い耐性能力をもつことを実験的にも確認できた．この耐性樹種を用いて荒廃地の造林に貢献できると考えられる．さらに，個体サイズの発達に合わせて栄養塩を指数関数的に与える方が，カラマツ類の根の成長を促したが，施肥量を増やすとかえって低下した．共生する微生物 (*Frankia*) では，寄主であるケヤマハンノキを高 CO₂ で生育させると栄養塩を制限したときには，施肥処理個体と変わらない成長が見られ，根粒の発達も著しかった．将来の温暖化環境では共生微生物の生態系における役割が重要になると考えられる．

キーワード：冷温帯樹木，酸性硫酸塩土壌，蛇紋岩土壌，外生菌根菌，高 CO₂

1. はじめに

増加し続ける人口を賄うために，我々は開墾あるいは焼き畑によって林地を耕地として利用してきた．しかし，開墾した場所が全て耕地に適しているわけではなく，森林の減少面積と耕地の増加面積は一致しない (図1)．森林環境修復の視点からも，この不一致として耕地化できなかつた場所を再植林し，いわば荒廃地を緑化することが求められている．事実，中国では自国の木材の利用を制限し，北方地域では成長の速いカラマツ・ポプラ類などを用いて緑化を急ぐ等の対策を紹介した (Zhang et al. 2000)．また，傾斜23度以上に設けられた畑を再植林することになった (Yang unpublished)．しかし，もともと農耕地にも適さない場所なので緑化も困難なことが多い．この原因の一端は土壌条件に起因する．さらに，酸性降下物などによる土壌

酸性化や進行する CO₂ 増加に関連した根圏環境の応答と外生菌根菌などの共生微生物の活動など，生態系修復を成功させるには，究明せね

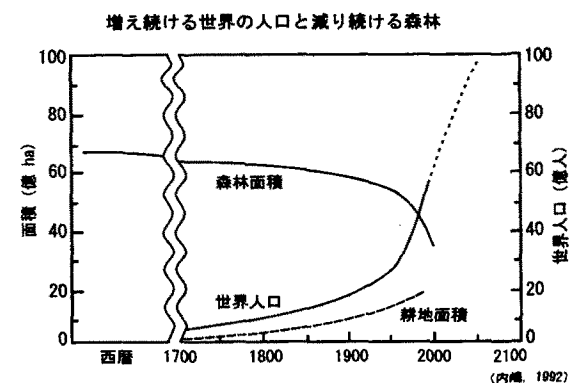


図1. 人口増と森林・耕地面積の推移
森林面積の減少分と耕地面積の増加分は一致しない
(内嶋 1992 より引用)

2002年11月29日受付
*連絡先 〒060-0809 札幌市北区北9条西9丁目 FSC 研究棟
Fax: 011-706-3450 E-mail: tkoiike@exfor.agr.hokudai.ac.jp

ばならない課題が山積みである(小池ら 1993, Koike et al. 1997)。

林業分野が主に対象としてきたスギ・ヒノキは、材質に優れ成長も速いことから農業におけるイネのような位置づけで研究が進められた。これらの樹種は内生菌根菌の活動に依存した成長を行っているため、外生菌根菌の研究例に乏しく、外生菌根菌活動に依存した成長を行う多くの熱帯樹種やマツ・トウヒ属などの成長特性に関する研究は限られているのが現状である(例えば、奈良・畑1998, 香山ら2001, Kayama et al. 2002a)。また、酸性土壌など特殊土壌で生育する植物には、ススキの例のように有機酸を分泌し有害なアルミニウムを吸収しない特性を持つ種(Kayama 2001)や、熱帯の野牡丹(*Melastoma* sp.)では強酸性土壌に生育し、他の植物に比べ8倍もの高濃度のアルミニウムを含む土壌に生育できる種(Watanabe and Osaki 2002)などがあり、それぞれ独特の生育特性を持つ。北海道では石灰岩土壌、超塩基性土壌あるいは硫酸酸性土壌などの特殊土壌が広がっており、特徴ある植生が形成されている(Tatewaki 1958, 伊藤 1987)。

2. CO₂固定に関連した植林の意義

ハワイ・マウナロアでの長期モニタリングによって、大気中のCO₂濃度が毎年1.5ppm程度上昇し続けていることが明らかにされ、地球温暖化の危機が指摘された。このCO₂濃度の軌跡を詳細に見ると、ノコギリの刃のように山と谷を示しながら上昇している(図2)。この谷の部分が北半球の生育期に一致することから、陸上植物のもつCO₂固定や貯留機能に注目が集まった。特に、1997年に開催された第3回温暖化防止枠組み条約締約国会合(COP3)で採択された京都議定書では、人為的な吸収源の拡大活動が各国の第一約束期間における排出削減数値目標の達成のために用いられることが認められた。すなわち、COP3では1990年以降の「新規植林; Afforestation」、「再植林; Reforestation」、「森林減少; Deforestation=土地の改変」(3条3項: ARD 活動と呼ぶ)、森林管理など(3条4項)の人為的活動により造られる吸収源の約束期間(2000~2012年)での炭素ストック変化が、数値目標達成の判定に組み込まれる。さらに、海外における植林等の吸収源拡大の活動も、共同実施(6条)、クリーン開発メカニズム(CDM; 12条)という新たな活動により数値目標の達成に貢献する可能性が開かれた(小池2002a)。ここで森林に対する期待が一気に高まったのである。

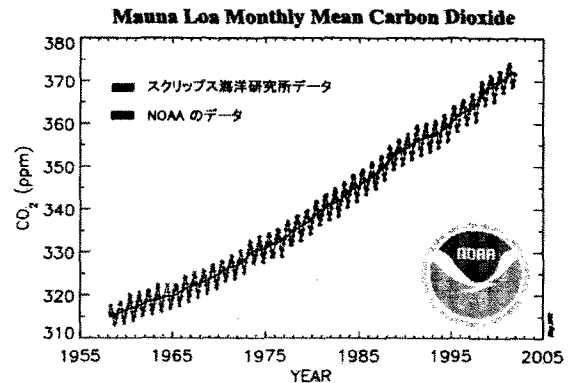


図2. ハワイ・マウナロアでのCO₂濃度の長期モニタリング
CO₂濃度の軌跡はノコギリの刃のような山と谷を示し谷の部分が北半球の生育期に一致。最新情報は、次のウェブ・サイトで入手可能。マウナロアのCO₂データ、<http://cdiac.esd.ornl.gov/ftp/ndp001/maunaloa.co2>、NOAAのサイトからグラフとデータがダウンロードできる<http://www.cmdl.noaa.gov/ccg/figures/figures.html>。

しかし、森林が存在するだけではCO₂の吸収源とは考えられず、何らかの「人為」を加える必要がある(例えばIGBP 1998, Schulze et al. 2002)。若齢林にはCO₂の吸収が期待できるが加齢と共に葉の量には制限が生じ、非光合成器官(幹、枝、根など)が増加するため成長は停滞する。このため密度調節などにより生産力を改善する必要がある。しかし、我々が研究を進めるロシア・中央シベリアでは状況が一変する。

ユーラシア大陸東半分を占めるカラマツ類の「明るいタイガ」では立木密度が非常に疎である。山火事後、足の踏み場もないくらい更新してきたカラマツ稚樹は、約15年で多くの個体が消失し極めて疎な林冠が出現する。従来の植物生態学が構築してきた3/2乗則は成立しそうにない。この原因は、おそらく最大400mに達する永久凍土の存在が関係しそうである(Kajimoto et al. 1999)。山火事後、凍土が熱で溶けて有効土層が深くなるが、樹冠の発達と共に林床に届く光量が減少し、遮光により地温上昇が抑制され凍土面が上昇することで根系の生存・生育できる土壌空間が減少する。この地域に優占するグイマツ(*Larix gmelinii*)根系は、地下部の温度が5℃以下になるとほとんど成長せず(Prokushkin et al. 2001, Qu et al. in press)。このため、地上部ではなく「地下部の競争」によって地上部の密度も制限を受けている可能性がある(例えばKajimoto et al. 1999, Osawa and Abaimov 1999, 小池2002b)。この点に関しては現在調査が進行中である。

山火事後には、また、十分な栄養塩が土壌に存在する。どの程度の栄養塩がメバエの成長

に有効か(Korotkii et al. 2002, Qu et al. in press)? 成長と共に十分な栄養が供給されるのか(Matsuura and Abaimov 2000)? これらの関係は、増加し続ける CO₂濃度の影響をどの程度受けるのであろうか? さらに東ユーラシアを広く被うカラマツ類の生育には共生微生物の活動が不可欠である。現在、実験を遂行中であるが、どの程度、光合成産物が共生微生物へ転流するのか? 興味は尽きない。野外でのモニタリング研究と実験室レベルの研究を組み合わせ、東ユーラシアの永久凍土に広がるカラマツ類の成長を解明しようと試みている。

本稿ではこれらの研究のうち実験生態学的な手法を用いて進めた研究を紹介する。

3. 超塩基性土壤に生育するトウヒ類

北海道北部は寒冷強風地であり開拓当時の山火事後、森林が再生せずササ地を形成している。この地域には超塩基性土壤である蛇紋岩土壤(かまひいごたん)が神居古潭帯に沿って分布する(加藤ら 1990)。蛇紋岩土壤とは、超塩基性岩であるカンラン岩が変成を受けることによって形成された蛇紋岩が、風化することによって生成した土壤である。蛇紋岩土壤では以下に示したような特徴によって植物の生育が阻害される(Brooks, 1987)。

- (1) 蛇紋岩土壤中には、重金属であるニッケルやクロム等を含んでいる。特にニッケルに関しては植物に対する毒性が高く、植物体に吸収されると様々な生理作用に影響を与え、結果的に根の成長を抑制する(Jones and Hutchinson, 1988b; Yang et al., 1996)。また、ニッケルが葉内に吸収されると、光合成能力とクロロフィル濃度の低下も招く(Jones and Hutchinson, 1988a; Yang et al., 1996)。
- (2) 蛇紋岩土壤中には、造岩鉱物のカンラン石に由来するマグネシウムが大量に含まれている。マグネシウムは植物の生育には必須の元素であるが、蛇紋岩土壤のように高濃度であると悪影響を及ぼす。マグネシウムは同じく必須元素であるカルシウムと置き換わり、細胞壁や細胞膜の機能に影響を与えることが分かっている(Marschner, 1995)。また、生育の指標として植物体中のカルシウムとマグネシウム濃度の比をとった研究が多く報告されている(Brooks, 1987)。
- (3) 蛇紋岩土壤には植物の生育に不可欠な窒素、リン、カリウム等の栄養元素に関しても欠乏している。そのため、養分欠乏により植物の生育は抑制される。

以上に示したさまざまな土壤要因によって、蛇紋岩土壤では植物の生育が抑制される。しかし、これらの要因は複合的に植物生育に関わるため、植物の成長が抑制される決定的な原因にはまだ不明な点が多い。

この蛇紋岩土壤に生育でき一斉林を形成するアカエゾマツの成長特性を実験的に解析した。北大天塩研究林(稚内の南部80kmに位置する)内に断層を利用して近接(約80m)地に蛇紋岩土壤と褐色森林土壤の苗畑を設けた。そこに2~4年生のアカエゾマツ(*Picea glehnii*), エゾマツ(*P. jezoensis*), ヨーロッパトウヒ(*P. abies*)を植え込み、1年以上成長させて植え付けの影響を極力軽減してから成長解析と各器官(葉, 幹, 根, 細根)の化学分析を実施した。

褐色森林土に植栽したアカエゾマツとエゾマツにおける外生菌根菌の感染率は約60%を示した(図3)。蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツの感染率は、80%と有意に高かった。一方、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツでは感染率が40%と有意に低かった。ヨーロッパトウヒに関しては外生菌根菌の感染率は80%を示し、両土壤間で有意な差は認められなかった。ヨーロッパトウヒは、1900年頃にその美しい樹形と良質の材を利用するために我が国に導入され、今では北海道の樹木として親しまれている。この木は日本の菌根菌との共生関係をうまく成立させたとと言える(香山ら 2001)。

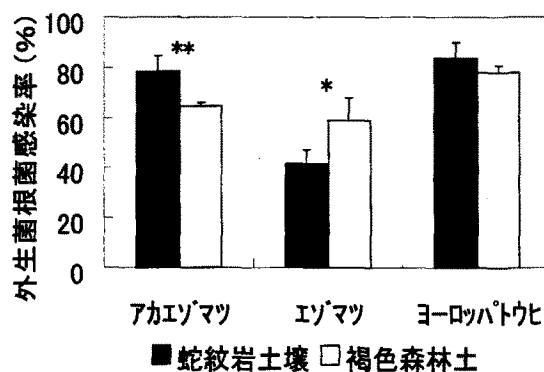


図3. 蛇紋岩と褐色森林土壤に生育したトウヒ属3種の外生菌根菌の感染率(香山ら 2001より引用)

ここで、これら2つのトウヒ類と近縁種であり日本に広く生育するエゾマツ(本州のトウヒも含む)が、蛇紋岩土壤にはほとんど見られない理由を考える。上記のように蛇紋岩土壤には植物の生育に有害な重金属であるニッケル(Ni)やクロム(Cr)が多量に含まれる(Kayama et al. 2002a)。しかし、アカエゾマツはこの土壤に立派な林を成立させる。この不思議な光景は古くから人々を魅了してきた。これまで、主に

植生学の立場からアカエゾマツの種間競争に視点をおいた成果が公開されており、この樹種が阿寒湖周辺のような酸性土壌から超塩基性土壌である蛇紋岩地帯、また石灰岩地帯に生育できる理由を探ってきた (Tatewaki 1958). そして、実験的研究から外生菌根菌が重要な役割を演じている可能性が示唆された(香山ら 2001).

注意深く掘り出した根の直径1.5mm以下の細根を取り出し、菌根菌の感染した部分の化学分析を進めたところ、アカエゾマツの細根(＋外生菌根菌)には高濃度でNi, MgやCr等の重金属が集積していた。すなわち、蛇紋岩土壌に植栽したアカエゾマツは針葉中のNi濃度が3樹種の中で最も低く、また、根中のMgとNi濃度は3樹種とも細根より主根の方が明らかに低い濃度を示した。このことから、トウヒ属3樹種ともこれら有害とされる元素を細根に蓄積しており、植物体内への移動を抑制していると推察される。樹種間で比較すると、特にアカエゾマツの細根のMgとNi濃度は3樹種の中で最も低い値を示した(図4)。この理由として蛇紋岩土壌に植栽したアカエゾマツは外生菌根菌の感染率が高く、外生菌根菌からの分泌物などの関連も指摘されているが、MgとNiの吸収を抑制して根のMgとNi濃度が低くなったと考えられる(Jones and Hutchinson, 1986; 1988b; Wilkins 1991)。また、針葉中のNi濃度も低いことから、光合成速度はNiの毒性を受けず低下しなかったと考えた。針葉中のNi濃度が低い原因は針葉中の窒素濃度が他種と比較して低く、光合成速度の絶対値は低くて蒸散速度も抑えられるために、Niの輸送も少なくなったことが原因説明の一つとして指摘できる。

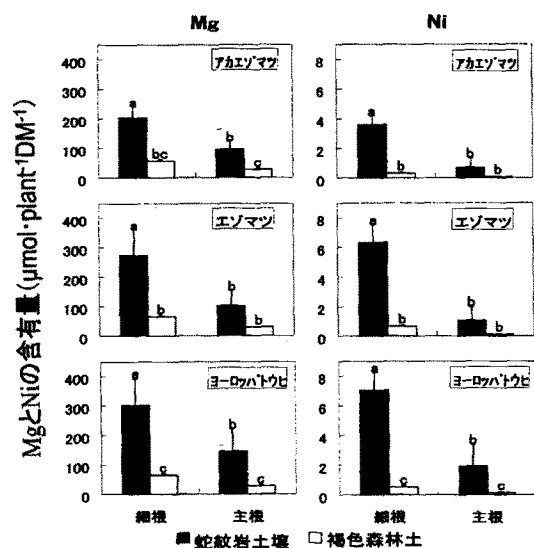


図4. 蛇紋岩と褐色森林土壌に生育したトウヒ属3種の根系におけるMgとNi濃度(香山ら 未発表)

一方、蛇紋岩土壌に植栽したエゾマツは外生菌根菌の感染率が低い値を示した。このことから、外生菌根菌が感染していない根からMgとNiを吸収し、その結果、根中のMgとNi濃度が増加したと考えられる。また、針葉に輸送されたNiの毒性によって光合成速度が低下したと推察される。さらに、針葉の落葉に関しても、針葉に輸送されたNiの毒性によって促進されたことが可能性の一つとして推察される。

以上の要因が複合的に関わることで蛇紋岩土壌に植栽したエゾマツは成長が抑制されたのであろう。さらに、蛇紋岩土壌に植栽したヨーロッパトウヒは、外生菌根菌の感染率が高いにもかかわらず針葉と根のMgとNi濃度は高くなった。蛇紋岩土壌に植栽したヨーロッパトウヒは、特に針葉中の窒素濃度も高い値を示した。外生菌根菌の一般的な役割として、寄主である樹木に窒素およびリンの吸収を促進させる働きがある(Harley and Smith, 1983; 香山ら, 2001)。このことから、ヨーロッパトウヒは外生菌根菌の高い感染率に支えられ窒素濃度が高くなったと考えた。しかし、他樹種では細根部位でブロックされる可能性が高かったMgとNiは、ヨーロッパトウヒにおいて高い濃度を示した。

ヨーロッパトウヒが、他種に比較して高いNiとMg濃度を示す理由に関しては不明である。もともと石灰岩が卓越するヨーロッパ原産であるので関連があるかも知れない。いずれにせよ、蛇紋岩土壌に植栽したヨーロッパトウヒではNiの毒性によって光合成速度が低下し、さらに外生菌根菌に感染すると最大で約30%の光合成産物を根系へ転流させるので、個体としては乾重量が低下したと考えられる(Read and Smith 1997)。また、アカエゾマツと比べると感染している外生菌根菌の種類が異なり、ヨーロッパトウヒに感染している外生菌根菌には重金属の吸収を抑制する働きが小さいことも予想される。

4. 酸性硫酸塩土壌に生育する落葉広葉樹

北海道中央部には、かつて栄えた炭坑跡が多数存在する。この地域にはボタ山が見られ露天掘り跡の緑化が義務づけられている。しかし、緑化が順調に進む場所ばかりではなく、10年以上の歳月が過ぎてもススキ、イタドリ、シラカンバしか成立しない荒涼とした景観が広がる場所も多い。この地帯は多くの場合、海生起源と考えられるパイライト(Fe₂S)が掘り出され、耕耘されることで空気に触れ、短時間で強酸性土壌に変化する(FeS₂+15/4O₂+7/2H₂O → Fe(OH)₃+2SO₄²⁻+4H⁺)。このような土壌は酸性

硫酸塩土壌と呼ばれる(久馬 1984, Prasittikhet and Gambrell 1989). 導入されたハルニレ, カエデ類やヨーロッパトウヒなどは成林せず, 植えられた当時の大きさを保ち, あたかも盆栽のような形状を示す. 葉色は黄緑がかっており葉縁は褐変していることが多い. 侵入したシラカンバの葉がコップ状になっていることもあり, これらは典型的なマンガン過剰障害とされる (Kitao et al. 2001).

土壌の pH が約4.5を下回ると, マグネシウム(Mg)やカルシウム(Ca)が溶脱しアルミニウム(Al)が溶出し濃度が増加する. この Al (特に3価の Al^{3+}) は根端の分裂を阻害し, 植物の成長を抑制する (Ulrich 1989, Sumner et al. 1991, 小池ら1993). 土壌酸性化による影響を評価するために土壌中の BC (Base cation, $Ca+Mg+K$) / Al 比が用いられ, 特にこの比の値が1を下回ると深刻な成長低下を示す(Sverdrup et al. 1994). しかし, Al に対して高い耐性を持つ植物も存在する. 一般的に, これらの植物は Al を排除する種と蓄積する種が存在し, 耐性機構も異なる (Levitt 1980). 例えば, 酸性硫酸塩土壌にも生育するススキは, クエン酸をはじめとする有機酸を分泌し, Al とキレートを形成することで吸収しない特性を持つ (Kayama 2001). 一方, 熱帯の強酸性土壌で生育する野牡丹 (*Merastoma*)は, 他の植物に比べ8倍もの高濃度の Al を蓄積可能であり植物体内で無毒化している(Watanabe and Osaki 2002).

マンガン(Mn)過剰害は土壌 pH が5.0以下になると顕著に現れる(Foy et al. 1978, 1988). Mn は光合成機能に不可欠な CoFactor とされるが (Campbell and Nable 1988), 水に溶けて植物に吸収され, 蒸散時に葉の先端まで運ばれて集積し光合成速度低下などの過剰害が生じる. この際, 葉の黄化や葉縁の褐変が見られた (例えば Kitao et al. 1997a, 2001). 果樹であるリンゴではマンガン過剰害は「粗皮病」とされ, 古くから問題視されてきた(青葉 1982). リンゴの品種によって根で過剰なマンガン吸収をブロックするタイプと, 吸収しても葉中の例えば液胞に蓄え無毒化するタイプがあるという (Aoba 1986).

しかし, 野生植物のマンガン過剰害に関しては研究例に乏しく, 上記のような場所や高速道路路面に導入した緑化樹の成長不良(Kayama et al. 2002b)や時には枯損の原因が特定できなかった. しかし, 野外調査と水耕実験を組み合わせ, シュート(枝と葉を合わせた単位)の伸長に特徴のある緑化樹として利用されている落

葉広葉樹5種を材料に用い, 成長停滞・低下の原因を主に光合成機能の変化から特定した (Kitao 2002). 概してシラカンバ, ダケカンバ, ケヤマハンノキなど順次葉を展開するタイプでは Mn 耐性があり, ハルニレやイタヤカエデなどの一斉に開葉し, 生育期間内では葉を入れ替えないタイプの樹種には耐性がなかった (Kitao et al. 1997a, b, 1999). これらはイタヤカエデを除き湿性な環境での優占種になる樹種である.

どの樹種の根の成長もマンガン低濃度処理では十分に発達したが, 濃度が高くなると光合成の酸素発生に直結する系 II が障害を受け, 同時に根系の発達も抑制された (Kitao et al. 1998, Kitao 2002). 特にハルニレではカルス状の「コブ」が形成されてもそれ以上発達できず, 根の発達が極めて貧弱であった (Kitao 2002).

5. CO₂増加と樹木の成長

様々な実験により(例えば Bazzaz 1990, Koike 1993, 小池・大崎1997), CO₂増加の影響はあたかも施設園芸で生じる作物の成長現象と同様であり, 「CO₂施肥」という用語が用いられるが, 植物の光合成と成長は欠乏する養分と光合成産物の転流によって制限を受ける (Arp 1991, MaConnaughy et al. 1993). はじめにも述べたが, 山火事後には一挙に栄養分が供給されるが, 更新したカラマツやトウヒ類のメバエは, どの様に栄養塩を利用するのか? さらに, 中央シベリアでの観察では, 地下水が流れる場所や地下水位が高い立地に限定されるが, そこにはハンノキの仲間 (*Deshekia fruticosa*) が生育している. そして *Deshekia* 林の周囲に生育しているカラマツ類の葉の色が濃い傾向がある. 厳密な測定はこれからの課題であるが, *Deshekia* の共生菌類による窒素固定活動の影響によって周辺のカラマツへ落葉などを介して窒素を供給している可能性がある.

大気中 CO₂濃度は2でも述べたように上昇し続けている. では, 共生している微生物の活性は進行する高 CO₂濃度環境では, どのような反応を示すのであろうか?

苗木を使った実験結果であるが, ケヤマハンノキ (*Alnus hirsuta*) では貧栄養条件に置かれた時に高 CO₂(700ppm)で, 通常大気条件 (360ppm)で生育させた場合の約2倍量の根粒 (*Frankia* sp.による) が形成され, 寄主であるケヤマハンノキの成長が加速された(図5). しかし, 富栄養条件では根粒の形成は抑制された (Koike et al. 1997). この傾向はケヤマハンノキ

苗木へ窒素のみ付加した実験でも同様であった (Arnon and Gordon 1990, 飛田ら2003)。

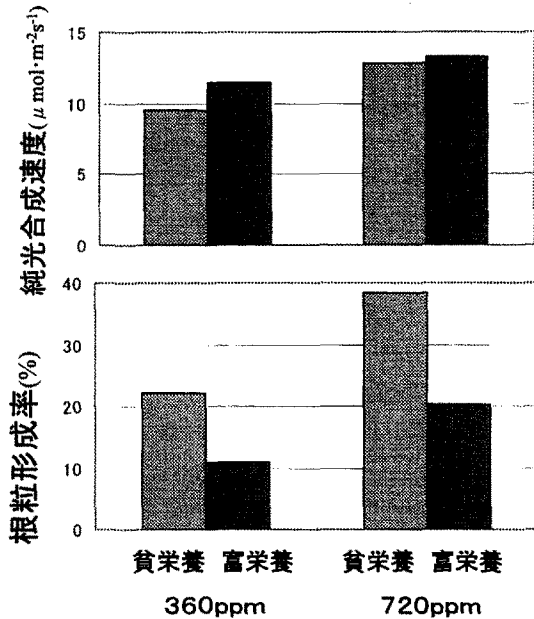


図5. 高CO₂がケヤマハンノキの光合成速度と根粒形成率に及ぼす影響 (Koike et al. 1997より改作)

さらに、栄養塩の量が異なる環境下では、樹木はどのような成長反応を示すだろうか？はじめにも述べたが山火事後には一挙に栄養分が供給される。しかし、更新したカラマツやトウヒ類のメバエは、どの様に栄養塩を利用するのかは明らかではない。一般に根の成長はやや乾燥環境や貧栄養条件下で促進されることが多い (Fitter 1999)。そこで山火事跡のように大量に栄養分が存在する時のメバエの成長を想定して、カラマツとグイマツ雑種のメバエの成長に及ぼす栄養塩の影響を調べた (Qu et al. 2002)。

栄養塩の添加方法としては、一定量の窒素量を毎週与える処理と生育期間中に渡り、メバエの成長に合わせて指数関数的にメバエが成長することを仮定して (Ingestad and Lund 1979)、栄養塩量を指数関数的に増加させて与えた。 (塩類の供給は、次の式で算出した。 $N_t = N_0(e^{rt} - 1)$ 、ここで、 N_t は生育期間中に与える全栄養塩量、 N_0 は初期栄養塩量、 r はメバエの成長率、 t は時間である)。この結果、一生育期間(3ヶ月)中に個体当たり10mgの窒素を与えたところ、もともと成長の緩慢なグイマツ雑種ではカラマツより根の伸長成長量は小さいが、明らかに指数関数的に個体の成長に合わせた窒素処理の成長量が最大になった。しかし、4倍量を与えたときには、むしろ根の伸長成長が抑制された (図6)。Fitter(1999)の予測通り、過剰な栄養分

は成長を抑制した。

同様の実験を蛇紋岩地帯にも生育するアカエゾマツのメバエの成長に及ぼす栄養塩と高CO₂の複合影響の視点から調べた (Quoreshi et al. 未発表)。指数関数的に与える量を増やす方法と一定量の窒素を、最終的には個体当たり45mg与えたところ、明らかに指数関数的な栄養塩の付加で地上部の発達が促進され、この傾向は高CO₂(720ppm)条件でより明確になった。根の成長量には、一定量を与える処理と指数関数的に与える処理の違いは見られなかった。カラマツとグイマツ雑種では指数関数的に栄養分を与える方が根系の発達も良好であったが、この点がアカエゾマツとの違いであった。この理由としては、常緑針葉樹では針葉自体が貯蔵器官として働くので、落葉針葉樹であるカラマツ・グイマツと比較すると光合成産物の転流の仕方が異なると考えられる。このような研究は野外で見られるスポット状の栄養塩に対する外生菌根菌の働きに関連して調査を進めている (Leak et al. 2001)。

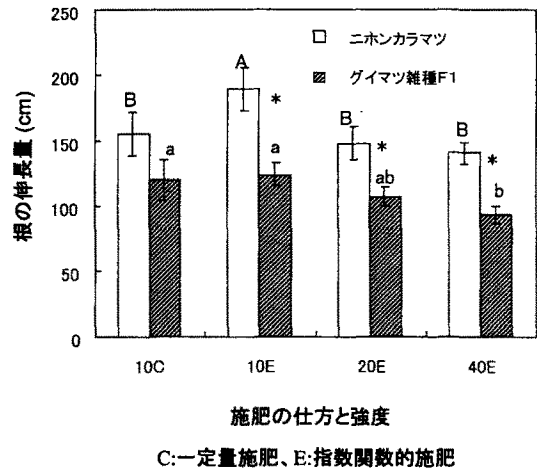


図6. 根の伸長成長に及ぼす栄養塩の濃度と施肥方法 (Qu et al. in press)

6. まとめにかえて

各種環境条件による冷温帯構成樹種の成長の仕方には、種固有の反応があり、取り分け、共生菌類の活動に成長が左右される樹種では根圏の栄養塩類の存在形態や地上部のCO₂濃度にも大きな影響を受けることが解明された。さらに、蛇紋岩土壌のように貧栄養で有害元素を含む特殊土壌での根の成長には、外生菌根菌の活動が不可欠であることが示唆された。マンガン過剰障害は、野生直物ではあまり問題視されてこなかったが、緑化を進める中でシラカンバ類は高い耐性能力をもつ樹種であることを確認できた。この耐性樹種を用いて荒廃地の造林に貢献できると考えられる。なお、本稿では触れ

なかったが北海道の夕張岳やキリギシ山のように石灰岩土壌地帯には固有種が多く、急激な環境変化の中でその存在自体が危ぶまれる。そこに生育する固有種、花粉媒介者、そして土壌も含め生態系の丸ごと保全が切望される。

執筆の機会を与えられた阿部 純(東大農学生命科学研究科)・山内 章(名大生命農学研究科)両氏に感謝する。なお、本稿には科学研究費(基盤研究B 柴田英昭)と学振奨励研究費を一部使用した。記して感謝する。

引用文献

- 青葉幸二 1982. 果樹のマンガン吸収と体内挙動。(吉野実・矢沢文雄編) 植物と金属元素—その吸収と体内挙動—, 日本土壌肥科学会. PP. 167-212.
- Aoba, K. 1986. Excess manganese disorder in fruit trees. *Jpn Agr. Res. Quarterly* 20: 38-47.
- Arnon, J.A.III and Gordon, J.C. 1990. Effect of nodulation, nitrogen fixation and CO₂ enrichment on the physiology, growth and dry mass allocation of seedlings of *Alnus rubra* Bong. *New Phytologist* 116: 55-66.
- Arp, W.J. 1991. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Cell Environment* 14: 869-875.
- Bazzaz, F.A. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 167-196.
- Brooks R.R. 1987. *Serpentine and its vegetation*. Dioscorids Press, Portland, OR, 454 p.
- Campbell, L.C. and Nable, R.O. 1988. Physiological functions of manganese in plants. In: *Manganese in Soils and Plants* (eds. Graham, R.D., Hannam R.J. and Uren N.C.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 139-154.
- Fitter, A.H. 1999. Root as dynamic systems: the developmental ecology of root and root systems. *British Ecological Society, Blackwell Science U.K.*, 115-132.
- Foy, C.D., Chaney, R.L. and White, M.C. 1978. The physiology of metal toxicity in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 29: 511-566.
- Foy, C.D., Scott, B.J. and Fisher, J.A. 1988. Genetic differences in plant tolerance to manganese toxicity. In: *Manganese in Soils and Plants* (eds. Graham, R.D., Hannam R.J. and Uren, N.C.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 293-307.
- Harley, J.L., and Smith, S.E. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press, New York, 483 p.
- IGBP 1998. The terrestrial carbon cycle: Implications for the Kyoto Protocol. *Science* 280: 1393-1394.
- Ingestad, T. and Lund, A.-B. 1979. Nitrogen stress in birch seedlings. I. Growth technique and growth. *Physiologia Plantarum* 45: 137-148.
- 伊藤浩司編. 1987. 北海道の植生, 北海道大学図書刊行会, 札幌
- Jones, M.D. and Hutchinson, T.C. 1986 The effect of mycorrhizal infection on the response of *Betula papyrifera* to nickel and copper. *New Phytologist* 102: 429-442.
- Jones, M.D., and Hutchinson, T.C. 1988a Nickel toxicity in mycorrhizal birch seedlings infected with *Lactarius rufus* or *Scleroderma flavidum*. I Effects on growth, photosynthesis, respiration and transpiration. *New Phytologist* 108: 451-459.
- Jones, M.D., and Hutchinson, T.C. 1988b Nickel toxicity in mycorrhizal birch seedlings infected with *Lactarius rufus* or *Scleroderma flavidum*. II Uptake of nickel, calcium, magnesium, phosphorus and iron. *New Phytologist* 108: 461-470.
- Jones, M.D., Dainty, J., and Hutchinson, T.C. 1988. The effect of infection by *Lactarius rufus* and *Scleroderma flavidum* on the uptake of ⁶³Ni by paper birch. *Canadian Journal of Botany* 66: 934-960.
- Kajimoto, T., Matsuura, Y., Sofronov, M.A., Volokitina, A.V., Mori, S., Osawa, A., and Abaimov, A.P. 1999. Above and belowground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia. *Tree Physiology* 19: 815-822.
- 加藤 誠, 勝井義雄, 北川芳男, 松井 愈 1990. 日本の地質1 北海道地方. 共立出版, 東京, 337 p.
- Kayama, M. 2001. Comparison of the aluminum tolerance of *Miscanthus sinensis* Anderss. and *M. sacchariflorus* Benth in hydroculture method. *International Journal of Plant Science* 162: 1025-1031.
- 香山雅純, 秋林幸男, アリ・クオレシ, 小池孝良 2001. 樹木の生育に果たす外生菌根菌の役割—トウヒ属樹木の観察から— 北方林業 53:197-200.
- Kayama, M., Sasa, K. and Koike, T. 2002a. Needle life span, photosynthetic rate, and nutrient concentration of *Picea glehnii*, *P. jezoensis*, and *P. abies* planted on serpentine soil in Northern Japan. *Tree Physiology*, 22: 707-716.
- Kayama, M., Quoreshi, A.M, Kitaoka, S., Kitahashi, Y., Sakamoto, Y., Maruyama, Y., Kitao, M., and Koike, T. 2002b. Effects of deicing salt on the vitality and health of two spruce species, *Picea abies* Karst and *P. glehnii* Masters planted along roadsides in northern Japan. *Environmental Pollution* (in press)
- Kitao, M. 2002. Effects of manganese toxicity on photosynthesis in seedlings of five deciduous broad-

- leaved tree species. PhD Thesis of The Univ. of Tokyo (Agr. & Life Science). 101pp.
- Kitao, M., Lei, T.T. and Koike, T. 1997a. Comparison of photosynthetic responses to manganese toxicity of deciduous broad-leaved trees in northern Japan. *Environmental Pollution* 97: 113-118.
- Kitao, M., Lei, T.T. and Koike, T. 1997b. Effects of manganese toxicity on photosynthesis of white birch (*Betula platyphylla* var. *japonica*) seedlings. *Physiologia Plantarum* 101: 249-256.
- Kitao, M., Lei, T.T. and Koike, T. 1999. Effects of manganese in solution culture on the growth of five deciduous broad-leaved tree species with different successional characters from northern Japan. *Photosynthetica* 36: 31-40.
- Kitao, M., Lei, T.T. and Koike, T. 1998. Application of chlorophyll fluorescence to evaluate Mn tolerance of deciduous broad-leaved tree seedlings native to northern Japan. *Tree Physiology* 18: 135-140.
- Kitao, M., Lei, T.T., Nakamura, T. and Koike, T. 2001. Manganese toxicity as indicated by visible foliar symptoms of Japanese white birch (*Betula platyphylla* var. *japonica*). *Environmental Pollution* 111: 89-94.
- Koike, T. 1993. Ecophysiological responses of the northern tree species in Japan to elevated CO₂ concentrations and temperature. First IGBP Symposium (Oshima, Y. ed.), Japan Promotion of Sciences, Tokyo, 425-430.
- 小池孝良 2002a. 地球温暖化低減に関わる森林生態系の炭素循環システムの構築に向けて. *技術と経済* 428:52-57.
- 小池孝良. 2002b. 温暖化環境における樹木と森林の応答. 日本河川協会, *河川文化* 10 : 183-243.
- 小池孝良, 真田 勝, 太田誠一 1993. 酸性雨: 森林生態系の現状と取り組み. *日本土壤肥料学会誌* 64:704-710.
- 小池孝良, 大崎 満 1997. 機能タイプからみた樹木の温暖化適応能. *日本生態学会誌* 47: 307-313.
- Koike, T., Izuta, T., Lei, T.T., Kitao, M. and Asanuma, S. 1997 Effects of high CO₂ on nodule formation in roots of Japanese mountain alder seedlings grown under two nutrient levels. In: *Plant Nutrition- for sustainable food production and environment*, (Ando, T. et. al. eds.) Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 887-888.
- Korotkii, T., Prokushkin, S.G., Matsuura, Y. and Koike, T. 2002. Effects of soil temperature on the content of nitrogen compounds in seedlings of *Larix gmelinii* regenerated on permafrost in central Siberia. *Eurasian Journal of Forest Research* 5: 39-48.
- 久馬一剛 1984. 熱帯, 特に東南アジアにおける低湿度土壌の分布と特性. (田中明編) *酸性土壌とその農業利用-特に熱帯における現状と将来-*, 日本土壤肥料学会. pp. 101-142.
- Leake, J.R., Donnelly, D.P., Saunders, E.M., Boddy, L., and Read, D.J. 2001. Rates and quantities of carbon flux to ectomycorrhizal mycelium following ¹⁴C pulse labeling of *Pinus sylvestris* seedlings: effects of litter patches and interaction with a wood-decomposer fungus. *Tree Physiology* 21: 71-82.
- Levitt, J. 1980. Salt and ion stresses. In: *Responses of plants to environmental stresses II, 2nd ed.*, (Ed. Levitt, J.) pp. 365-488, Academic Press, New York.
- McConnaughay, K.D.M., Bertson, G.M. and Bazzaz, F.A. 1993. Limitations to induced growth enrichment in pot studies. *Oecologia* 94: 550-557.
- Marschner H 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, New York, USA, 889 p.
- Matsuura, Y. and Abaimov, A.P. 2000. Nitrogen mineralization in larch forest soils of continuous permafrost region, central Siberia -An implication for nitrogen economy of a larch forest stand-. *Proceeding of Joint Siberia Permafrost Studies* 129-134.
- 奈良一秀, 畑 邦彦. 1998. ブナの共生菌とその役割. (佐橋憲生・金子繁編著) *ブナ林をはぐくむ菌類*, 文一総合出版, 79-149.
- Osawa, A., Abaimov, A.P. and Zyryanova, O.A. 1999. Tree size-density relationship and size-dependent mortality in *Larix gmelinii* stands. In: *Proceedings of the Eighth Symposium on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1999* (eds. Inoue, G. and Takenaka, A.), NIES, Tsukuba, Japan. pp. 36-41.
- Osawa, A., Abaimov, A.P. and Zyryanova, O.A. 2000. Reconstructing structural development of even-aged larch stands in Siberia. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 580-588.
- Prasittikhet, J. and Gambrell, R.P. 1989. Acidic sulfate soils. In: *Acidic Precipitation Vol 4: Soils, Aquatic Processes, and Lake Acidification* (eds. Norton, S.A., Lindberg, S.E. and Page, A.L.), Springer-Verlag, New York, pp. 35-62.
- Prokushkin, S.G., Prokushkin, A.S., Stasova, V.V., Mori, S., Sakamoto, Y., Quoreshi, A.M. and Koike, T. (2001) Reaction of *Larix gmelinii* roots under low soil temperatures in northern parts of Central Siberia. *Eurasian Journal of Forest Research* 4: 25-38.
- Qu, L.Y., Quoreshi, A.M. and Koike, T. 2003. Root growth characteristics, biomass and nutrient dynamics of seedlings of two larch species raised under dif-

- ferent fertilization regimes. *Plant and Soil* (in press).
- Read, S.E. and Smith, D.J. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*, Academic Press, San Diego
- Schulze, E.-D., Valentini, R. and Sanz, M.-J. 2002. The long way from Kyoto to Marrakesh: implications of the Kyoto protocol negotiations for global ecology. *Global Change Biology* 8: 505-518.
- Sumner, M.E., Fey, M.V. and Noble, A.D. 1991. Nutrient status and toxicity problems in acid soils. In: *Soil Acidity* (eds. Ulrich, B. and Sumner, M.E.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 149-182.
- Sverdrup, H., Warfvinge, P., and Nihlgård, B. 1994. Assessment of soil acidification on forest soils in the Nordic countries. *Water, Air and Soil Pollut.* 78: 1-36.
- Tatewaki, M. 1958 Forest ecology of the islands of the North Pacific Ocean. *Journal of Faculty of Agriculture, Hokkaido University* 50: 371-486.
- 飛田博順・北尾光俊・丸山温. 2003. ケヤマハンノキの根粒形成に及ぼす高 CO₂ 濃度と窒素供給量の影響. 林学会北海道支部 52 : 印刷中
- Ulrich, B. 1989. Effects of acidic precipitation on forest ecosystems in Europe. In: *Acidic Precipitation, Vol. 2, Biological and Ecological Effects* (eds. Adriano, D.C. and Johnson, A.H.), Springer-Verlag: New York. pp. 189-272.
- Watanabe, T. and Osaki, M. 2002. Role of organic acids in Al accumulation and plant growth in *Melastoma malabathricum* L.. *Tree Physiology*, 22: 785-792.
- Wilkins, D.A. 1991. The influence of sheathing (ecto-) mycorrhizas of trees on the uptake and toxicity of metals. *Agriculture Ecosystem Environment* 35: 245-260.
- Yang, X., Baligar, V.C., Martens, D.C., and Clark, R.B. 1996. Plant tolerance to nickel toxicity. II. Nickel effects on influx and transport of mineral in four plant species. *Journal of Plant Nutrition* 19: 265-279.
- Zhang, P., Sho, G., Zhao, G., Master, D.C.L., Parker, G.R., Dunning, J.B. and Li. Q. 2000. China's forest policy for the 21st century. *Science* 289: 2047-2048.

Title: Growth and development of roots of trees species native to cool temperate forests under changing environment.

Authors: Takayoshi KOIKE, Masazumi KAYAMA and Mitsutoshi KITAO