

【解説】

異なる樹冠位置と窒素負荷に対するグイマツ雑種 F₁ 幼木の針葉の光合成応答

渡辺 誠^{*1}・毛 巧芝¹・伊森 允一¹・金 容爽¹・来田 和人²・小池 孝良¹

はじめに

グイマツ雑種 F₁ は母樹をグイマツ、花粉親をカラマツとする雑種で、北海道のカラマツ造林において問題となってきた、野鼠害や病害への抵抗性向上を目的とした種間交雑育種によって作出された。優良家系では炭素固定能や高い容積密度を持つなど材質の優れたものも明らかになってきている (Kita et al. 2009)。2008 年 7 月 7~9 日に開催された北海道洞爺湖サミットの記念植樹に用いられた事からも、グイマツ雑種 F₁ は北海道だけでなく、世界的にも林業や温暖化対策に期待が寄せられている樹種と言えるだろう (小池 2008 ; Ryu et al. 2009)。

植栽された植物は成長の過程で、その個体自身あるいは他の個体による被陰の影響を多かれ少なかれ受ける。このような被陰は、例えば枝の枯れ上がりを誘引することで、節のない良質な木材を生産する、というように林業生産の上で積極的に取り入れられてきた。一方で、グイマツ雑種 F₁ に関しては、幹の通直性が優れている事や、森林管理の省力化という観点から、1 ヘクタールあたり 600-1000 本という低密度栽培も試験されているが (来田ら 2009)、その場合においても、個体サイズが大きくなるにつれ、樹冠下部の針葉では被陰は起こる。針葉の被陰は光を利用する光合成生産という点において、望ましい事とは言えない。しかし、樹木も陰葉と呼ばれる比較的暗い環境に順応した葉を展開させることで、ある程度の生産性を保つようにしている。

土壌の養分環境は、樹木の生育を大きく左右する重要な要因である。特に窒素は冷温帯林において生産性を律速する要因と考えられている。一般に植物は、陰葉に比べて多くの光が照射される陽葉に、より多くの窒素を分配することによって、個体としての光合成生産効率を高めている (Field 1983 ; Hirose and Werger 1987)。さらに葉

内においても窒素の効率的な利用が見られる。すなわち、陰葉では暗い環境に順応するために、より多い割合の窒素をクロロフィルなどの集光に関わる部位に投資することで、限られた光を有効に利用している (Lambers et al. 2008)。なお、林床においては、上層木の出葉・落葉に伴って光環境が劇的に変化するが、そこに生育する稚樹の葉内では、それら光環境の変化に応じて、光合成における窒素の利用特性を変化させている事も報告されている (Kitaoka and Koike 2004)。

上述の通り、窒素は樹木の生育に欠かせない養分元素であるが、産業革命以降の人間活動の活発化は森林における窒素環境を大きく変えつつある。化石燃料やハーバーボッシュ法による空中窒素固定によって生産された窒素肥料の使用量増加に伴って、大気に放出される窒素化合物の量が増加している (Galloway et al. 2008)。大気中の窒素は雨や雪に溶けて、あるいは植物の葉などに直接附着するなどして森林や農地に供給される。このような大気からの窒素の供給現象を窒素沈着といい、大気に放出される窒素化合物の増加に伴い、窒素沈着量も増加している。一部の森林においては、窒素が植物の要求量を超えた「窒素飽和」の状況にある事も報告されている。このような窒素環境の変化はグイマツ雑種 F₁ の生産にどのような影響を与えるのだろうか？

グイマツ雑種 F₁ の針葉における、光環境変化への光合成特性の順化や、それらの窒素沈着量の増加に対する応答の理解は、グイマツ雑種 F₁ の適切な密度管理や枝打ちなど林業的な意味でも重要である。そこで我々は、グイマツ雑種 F₁ の植栽土壌への窒素負荷実験を行い、光環境の異なる針葉 (すなわち陰葉と陽葉) の光合成とその窒素利用特性を調査した。本稿では、その研究成果として *Photosynthetica* 誌に掲載された論文 (Mao et al. 2012) の内容を紹介する。

*E-mail: nab0602@for.agr.hokudai.ac.jp

¹ わたなべ まこと、まお きゃおち、いもり まさかず、きむ よんそく、こいけ たかよし 北海道大学大学院農学研究院

² きた かずひと 北海道立総合研究機構林業試験場

グイマツ雑種 F₁ 植栽地における窒素負荷実験

苗木の栽培と処理条件

実験は北海道大学札幌研究林実験苗畑（褐色森林土）において行われた。2008年5月にグイマツ雑種 F₁（品種グリーム）の3年生の挿し木苗を植栽した。早く樹冠を閉鎖させるために植栽密度は4200本 ha⁻¹と高めに設定した。その結果、実験開始から3年目に当たる2010年7月には樹冠の閉鎖が認められた。窒素処理区として窒素を負荷しない N0 区と 50 kg ha⁻¹ year⁻¹ となるように窒素負荷を行った N50 区を設定した。降水中の硝酸イオンとアンモニウムイオンの割合がほぼ 1 : 1 であることから、窒素負荷には硝酸アンモニウム溶液を用い、成長期に4回に分けて植栽土壌に添加した。50 kg ha⁻¹ year⁻¹ という窒素負荷量は、関東地方の都市郊外で観測されている窒素沈着量と同等で、国内としては最も多い沈着量に相当する（Kimura et al. 2009）。なお、林地肥培などでは 100 kg ha⁻¹ 程度の窒素処理が行われるが（相澤ら 2012）、窒素以外の養分を添加しない点が肥培試験などと比較して特徴的であろう。なお、中国の四川盆地などでは 90 kg ha⁻¹ year⁻¹ という極めて高い窒素沈着が観測されている（Xu et al. 2013）。

林冠閉鎖から2か月経過した2010年9月において、樹冠上部と下部の長枝から展開した針葉を対象に、光飽和条件で光合成を測定した。その後、針葉を採取し投影面積あたりの乾重量で表される比葉重（LMA、leaf mass per area）および養分状態の測定を行った。

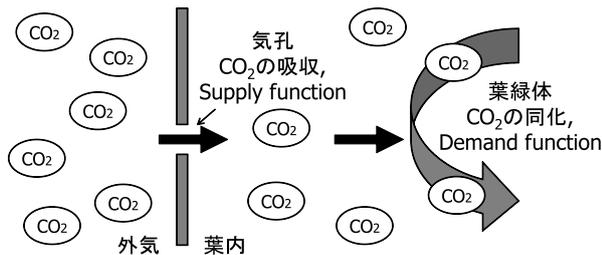


図-1 光合成における CO₂ の流れ

異なる樹冠位置に対する光合成応答

表-1 に光合成の各パラメーターの測定結果を示す。葉緑体における光合成活性を表す最大カルボキシレーション速度および最大電子伝達速度は樹冠下部で有意に低かった。一方、純光合成速度に樹冠位置間で有意な違いはなかった。気孔の開き具合の指標となる気孔コンダクタンスは有意ではないが、樹冠下部で高い傾向を示し、葉内 CO₂ 濃度は有意に高かった。

これらの結果を解釈するために、光合成の基本的な作用機構を説明しよう（図-1）。葉の光合成速度は①気孔を介した CO₂ の吸収（supply function）と②葉緑体における生化学的な CO₂ の同化（demand function）によって制御されている。光がある条件では CO₂ の同化が葉緑体で起こる。この時、葉内の CO₂ 濃度が高いほど CO₂ の同化速度（つまり光合成速度）は高くなる。一方で、CO₂ の同化によって葉内の CO₂ 濃度は低くなる。この濃度の低下を補うように CO₂ が葉の外から気孔を通して流入してくる。例えば乾燥などで気孔が閉じ気味になった場合は、CO₂ の流入が制限されるため、葉内 CO₂ 濃度は通常より低くなる。表-1 の光合成のパラメーターのうち、最大カルボキシレーション速度や最大電子伝達速度は demand function、気孔コンダクタンスは supply function の指標である。葉内 CO₂ 濃度は demand と supply のバランスで決定され、純光合成速度が最終的な結果である。

これらを踏まえて表-1 の結果を見ると、樹冠下部では、葉緑体の光合成活性が低いことと気孔が開き気味になって葉内 CO₂ 濃度が高くなったことが相殺的に働き、純光合成速度に樹冠位置間の違いがなかったと考えられる。

針葉の養分含量の結果を図-2 に示す。樹冠上部に対して樹冠下部では針葉面積あたりの重量で表される窒素、リンおよびカリウムの含量が有意に低かった。このことから、グイマツ雑種 F₁ においても、樹冠上部の針葉により多くの養分元素を分配している事が示された。この時、LMA も樹冠下部で有意に低かった。また、ここには示していないが、乾重量当たりの窒素、リンおよびカリウム

表-1 異なる窒素負荷条件で育成したグイマツ雑種 F₁ 幼木の樹冠上部と樹冠下部における光合成

	樹冠上部		樹冠下部		二元配置分散分析		
	対照	窒素負荷	対照	窒素負荷	窒素	樹冠	窒素 × 樹冠
純光合成速度 (μmol m ⁻² s ⁻¹)	9.3 (2.1)	9.4 (2.5)	9.9 (1.9)	7.9 (2.2)	n.s.	n.s.	n.s.
最大カルボキシレーション速度 (μmol m ⁻² s ⁻¹)	110.9 (14.8)	112.9 (41.2)	90.1 (18.2)	64.9 (9.9)	n.s.	**	n.s.
最大電子伝達速度 (μmol m ⁻² s ⁻¹)	176.7 (31.5)	188.6 (48.1)	159.0 (27.0)	145.0 (32.0)	n.s.	*	n.s.
気孔コンダクタンス (mol m ⁻² s ⁻¹)	0.09 (0.04)	0.09 (0.02)	0.11 (0.04)	0.10 (0.05)	n.s.	n.s.	n.s.
葉内 CO ₂ 濃度 (μmol mol ⁻¹)	188.2 (28.9)	201.5 (63.2)	220.6 (50.0)	233.9 (34.4)	n.s.	*	n.s.

** P < 0.01, * P < 0.05, ns 有意差なし。

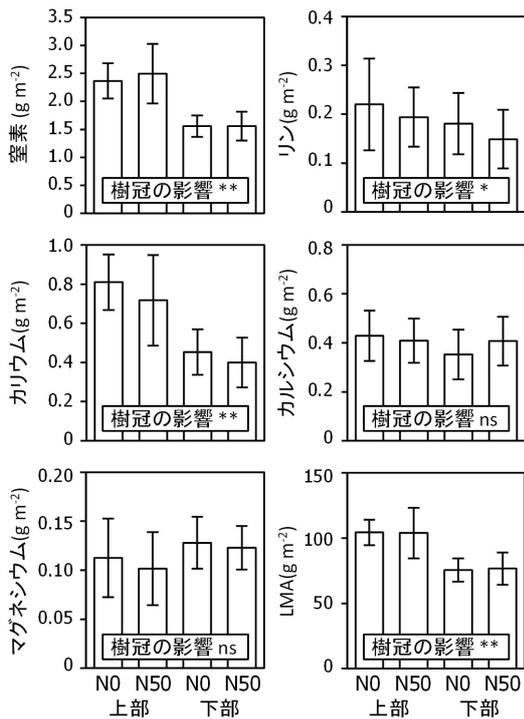


図-2 針葉の養分元素含量と面積当たりの針葉乾重量 (LMA、leaf mass per area)

樹冠位置の違いと窒素負荷を要因とした二元配置分散分析を行った結果、樹冠位置の有意な影響のみが認められた (** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, ns 有意差なし)。

含量は樹冠間で有意な差は認められなかった。したがって、グイマツ雑種 F_1 における養分元素の樹冠内における分配は、針葉の LMA の違いによって説明される。つまり、樹冠上部では LMA の大きい (厚みのある) 針葉を展開させることで、針葉面積当たりの養分元素量を多くしていると考えられる。

続いて針葉の成分的な違いに注目する。図-3 は光合成の機能を炭酸固定系、電子伝達系、集光系およびその他に分類し、それぞれに対する窒素の利用率を調べた結果である。一般に、被陰された植物の葉では集光系への窒素投資が増加することが知られている。しかしながら、本研究のグイマツ雑種 F_1 においては、集光系への窒素利用率は樹冠位置間で違いはなかった。一方で、電子伝達系への窒素利用率は樹冠下部で有意に増加した。これらの現象のメカニズム解明は今後の課題であるが、集光系への窒素投資量は、樹冠下部においても既に十分であったのかもしれない。

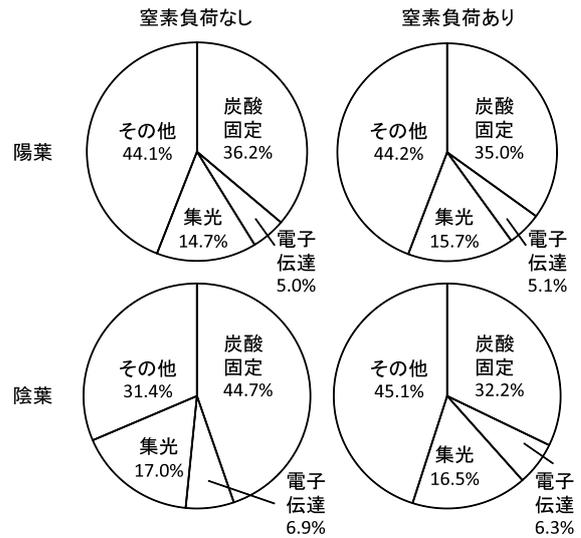


図-3 針葉内における光合成への窒素利用
樹冠位置の違いと窒素負荷を要因とした二元配置分散分析を行った結果、電子伝達への窒素利用率に関して樹冠位置の有意な影響が認められた ($P < 0.05$)。

窒素負荷の影響

今回測定したいずれのパラメーターに関しても窒素負荷の有意な影響は認められなかった。一方で、伊森ら (2010, 2011) によると本実験サイトのグイマツ雑種 F_1 の成長は窒素負荷によって促進されていた。したがって本研究における窒素負荷は、個葉の光合成、窒素含量や窒素利用ではなく、個体としての針葉量の増加に寄与したと考えられる。

おわりに

本稿では、異なる窒素負荷量で育成したグイマツ雑種 F_1 の樹冠内および針葉内の窒素分配と光合成に関する研究成果 (Mao et al. 2012) を解説した。グイマツ雑種 F_1 においては、より効率的な光合成生産ができるように、樹冠上部と下部で、針葉の LMA を変化させることによって、養分含量の勾配 (上部 > 下部) を作り出していることが明らかになった。また針葉内の窒素利用についても、樹冠下部において電子伝達系への窒素利用率が増加していることが確認され、被陰条件への順化が示唆された。さらに、樹冠下部では気孔を比較的大きく開けることによって、葉内の CO_2 濃度を高く保ち、高い純光合成速度を実現させている事が確認された。

樹冠位置間で針葉の特性が大きく異なったのに対して、

窒素負荷の個葉に対する影響は明確でなかった。上述の通り、窒素負荷によって個体の成長が増加していたことから、少なくとも本試験地において $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ 程度の窒素沈着はグイマツ雑種 F_1 の生産性へ悪影響を与えないと判断される。しかし、より長期に渡る調査が必要であることは言うまでもない。また、特殊土壌である蛇紋岩土壌で調査されたように (Watanabe et al. 2012)、窒素と他の養分のバランス関係に注目した研究も必要である。さらに、渡辺ら (2013) でも述べたが、産業革命以降の人間活動の活発化による環境変動は、窒素沈着量の増加だけではない。大気汚染物質である対流圏オゾンの増加 (Koike et al. 2012) など、他の環境変動がグイマツ雑種 F_1 の生育に与える影響を、様々な角度から明らかにしていく必要がある。

謝 辞

本研究は、日本学術振興会科学研究費 (新学術領域研究および若手研究) および農林水産技術会議・農林水産分野における温暖化緩和技術及び適応技術の開発「温暖化2010」の支援を得た。記して感謝する。

引用文献

- Field C (1983) Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* 56: 341-347
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai Z, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008) Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320: 889-892
- Hirose T, Werger MJA (1987) Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of *Solidago altissima* stand. *Physiologia Plantarum* 70: 215-222
- 伊森允一・渡辺誠・金容ソク・来田和人・小池孝良 (2010) グイマツ雑種 F_1 の成長と光合成特性に対する窒素付加の影響. 日本森林学会北海道支部論文集 58: 39-42
- 伊森允一・毛巧芝・渡辺誠・金容爽・来田和人・小池孝良 (2011) 窒素付加がグイマツ雑種 F_1 の針葉の養分動態に及ぼす影響. 日本森林学会北海道支部論文集 59: 45-48
- Kimura SD, Saito M, Hara H, Xu YH, Okazaki M (2009) Comparison of nitrogen dry deposition on cedar and oak leaves in the Tama Hills using foliar rinsing method. *Water Air and Soil Pollution* 202: 369-377
- Kita K, Fujimoto T, Uchiyama K, Kuromaru M, Akutsu H (2009) Estimated amount of carbon accumulation of hybrid larch in three 31-year-old progeny test plantations. *Journal of Wood Science* 55: 425-434
- 来田和人・内山和子・市村康裕・黒丸亮 (2009) グイマツ雑種 F_1 低密度植栽実証林5年間の成長と造林コスト. 第58回日本森林学会北海道支部大会講演要旨集
- Kitaoka S, Koike T. (2004) Invasion of broadleaf tree species into a larch plantation: Seasonal light environment, photosynthesis, and nitrogen allocation. *Physiologia Plantarum* 121: 604-611
- 小池孝良 (2008) 変動環境下でのカラマツ類の成長応答. 北海道の林木育種 51: 1-6
- Koike T, Mao Q, Inada N, Kawaguchi K, Hoshika Y, Kita K, Watanabe M (2012) Growth and photosynthetic responses of cuttings of a hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) to elevated ozone and/or carbon dioxide. *Asian Journal of Atmospheric Environment* 6: 104-110
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (2008) *Plant physiological ecology*, 2nd ed. Springer, New York.
- Mao Q, Watanabe M, Imori M, Kim YS, Kita K, Koike T (2012) Photosynthesis and nitrogen allocation in needles in the sun and shade crowns of hybrid larch saplings: effect of nitrogen application. *Photosynthetica* 50: 422-428
- Ryu K, Watanabe M, Shibata H, Takagi K, Nomura M, Koike T, (2009) Ecophysiological responses of the larch species in northern Japan to environmental changes as a basis for afforestation. *Landscape and Ecological Engineering* 5: 99-106
- Watanabe M, Ryu K, Kita K, Takagi K, Koike T (2012) Effects of nitrogen load on the growth and photosynthesis of hybrid larch F_1 (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) grown on serpentine soil. *Environmental and Experimental Botany* 83: 73-81
- 渡辺誠・来田和人・渡邊陽子・北岡哲・宇都木玄・小池孝良 (2013) 貧栄養条件で栽培したグイマツ雑種 F_1 の高 CO_2 に対する応答. 森林遺伝育種 2: 13-17
- Xu Z, Tu L, Hu T, Schädler M (2013) Implications of greater than average increases in nitrogen deposition on the western edge of the Szechwan Basin, China. *Environmental Pollution* 177: 201-202