

【解説】

窒素負荷に対するグイマツ雑種 F₁ 幼木の生理生態学的応答は
立地環境により異なるか? –リンの利用可能量に注目して–小林 真^{*,1,2}・毛 巧芝¹・渡辺 誠¹・来田 和人³・小池 孝良¹

はじめに

カラマツ属は北半球、特に欧州中央部や朝鮮半島・中国東北部において重要な造林樹種である (Zhang et al. 2000; 渡辺ら 2013)。中でもグイマツ雑種 F₁ は母樹をグイマツ、花粉親をカラマツとする雑種で、既に植栽が進められている北海道だけでなく、今後、国内の広い地域でも木材生産や林業や温暖化対策への貢献が期待される可能性をもった樹種であろう (小池 2008; Kita ら 2009; Ryu et al. 2009)。

寿命の長い樹木から構成される森林による生態系サービスを持続的に享受可能かを知る上で、今後、数十年～百年間で予想される環境下で樹木の生育がどのように変化するかを理解する事は極めて重要である。この中でもグイマツ雑種 F₁ の植林を進める上で、その生育に影響を及ぼす要因として懸念されているのが大気からの窒素沈着である。

窒素は樹木の生育に不可欠な養分であるが、過剰な窒素の吸収は、樹体内の養分バランスの不均衡を通じて樹木の生育阻害をもたらす事が知られている (伊豆田 2007)。大気から森林に沈着する窒素量は増加している。特に東アジア地域では、近年の急速な工業化や、窒素肥料の使用量増加にともなった窒素沈着量の増加が観測されており (Galloway et al. 2004)、このことが引き起こすグイマツ雑種 F₁ の生育阻害が懸念される。

一方、窒素に次いでしばしば樹木の生育の律速要因となるのが土壌におけるリンの利用可能量である。リンは光合成を含む様々な生理活動に不可欠な養分である。しかし、土壌中においてリンは鉄やアルミニウムと強く結合し、樹木が利用しにくい形として存在している

(Schulze et al. 2005)。

日本は火山国であり、火山灰土壌が占める割合は国土の一割を超える。火山灰土壌には鉄やアルミニウムが多く含まれており、リンの利用可能量が低く抑えられてしまう事が知られている (Negrin et al. 1996)。今後、国内において広くグイマツ雑種 F₁ を造林樹種として利用していく上で、リン利用量と窒素沈着の複合影響について基礎情報を収集する事は重要である。これまでの研究では、一般に見られる葉内の窒素含有量と光合成速度の正の相関関係は、リンの利用可能量が低い立地では明確ではなくなる (Reich et al. 2004) など、窒素とリンの利用可能量の間には相互作用が存在することが示唆されている。

こうした過去の研究から、窒素沈着はある程度の量まではグイマツ雑種 F₁ の成長を促進するが、過剰になった場合には養分バランスが崩れることでグイマツ雑種 F₁ の成長が阻害されると予想される。また、そうした窒素沈着が成長を阻害する段階では、窒素ではなくリンの利用可能量が制限となり、例えばリンの利用可能量次第で、グイマツ雑種 F₁ の窒素沈着への反応が異なると予想できる。

そこで我々は、リンの利用可能量の異なる土壌に植栽したグイマツ雑種 F₁ への様々な量の窒素負荷実験を行い、苗の光合成特性や成長への影響を調査した。本稿では、その研究成果として *Landscape and Ecological Engineering* 誌に掲載された論文 (Mao et al. 2013) を紹介する。

* E-mail: makoto@fsc.hokudai.ac.jp

¹ こばやし まこと、まお きゃおち一、わたなべ まこと、こいけ たかよし 北海道大学大学院農学研究院² こばやし まこと 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター³ きた かずひと 北海道立総合研究機構林業試験場

異なるリン利用可能量のグイマツ雑種 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において行われた。施肥実験では、リンの利用可能量による影響を検出することを目的とし、1種類の土壌（褐色森林土）にリン（リン酸 2 水素カリウム）を施肥しない条件と施肥する条件（50kg P ha⁻¹）を設定した。なお、リン施肥に伴うカリウム施肥の影響を除外するため、リンを施肥しない区には、施肥区においてリン酸 2 水素カリウムとして施肥されたカリウム量に相当する量を塩化カリウムとして施肥した。そうして準備した2つの土壌を7.5 L入れたポットに、2008年5月にグイマツ雑種 F₁（品種：グリーン）の3年生の挿し木苗を植栽した。

窒素処理区として、窒素施肥量を0、20、50、100 kg N ha⁻¹とした条件を設定した。国内において観測されている窒素沈着量は50 kg N ha⁻¹であり（Kimura et al. 2009）、100 kg N ha⁻¹では十分に窒素過剰が見られ始めると考えた。現在の我が国における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（伊豆田 2006）、窒素負荷には硝酸アンモニウム溶液を用い、成長期に3回に分けて植栽土壌に施肥した。

土壌サンプリングは実験が終了する10月末に行った。採取した土壌を対象に、全窒素量、全炭素量、土壌 pH を調べた。全炭素と全窒素の含有量より炭素・窒素比 (C/N) を算出した。さらに、Bray-2 法によって抽出したリンを

可給態リンとして分析した。

グイマツ雑種 F₁ の苗については、2008年9月に光合成特性（ガス交換能力：今回は光飽和時（光強度 1500 μmol m⁻² s⁻¹、二酸化炭素濃度 380 ppm）の光合成速度 *Asat* の結果のみを示す）を測定した（他の光合成パラメータについては Mao et al. 2013 を参照のこと）。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 LMA (leaf mass per area)、光合成色素であるクロロフィル量、また養分状態（窒素、リン、カリウム、マグネシウム、炭素の全含有量）の測定を行った。炭素と窒素の含有率より C/N を算出した。苗が成長を終え黄葉が始まる前の同年10月末には苗を刈り取り、各器官の重量を測定した。

土壌の変化

表-1 にリンおよび窒素施肥を行った際の土壌特性を示す。土壌 pH はリン施肥を行う事で有意に増加した。リン利用可能量はリン施肥によってのみ有意に増加した一方で、全窒素量はリン施肥および窒素施肥の双方で増加した。結果として土壌の C/N はリン施肥および窒素施肥によって有意に減少した。

苗への影響

苗の針葉、枝および幹、そして根の量は窒素施肥により有意に増加した（図-1）。一方、リンの利用可能量は、実験全体を通じて苗の成長に影響を及ぼさなかった（図-1）。また、窒素施肥とリン施肥の交互作用も見られなかった（図-1）。

表-1 リン施肥および窒素施肥による土壌特性への影響

	pH	C/N (g g ⁻¹)	全窒素含有量 (g kg ⁻¹)	可給態リン含有量 (g kg ⁻¹)
P0N0	4.94 (0.13)	13.68 (0.19)	3.72 (1.90)	0.15 (0.07)
P0N20	5.09 (0.07)	13.64 (0.08)	3.89 (0.82)	0.18 (0.02)
P0N50	5.04 (0.12)	12.50 (0.79)	4.24 (7.86)	0.13 (0.07)
P0N100	5.03 (0.13)	12.03 (0.62)	4.48 (6.20)	0.14 (0.08)
P50N0	5.14 (0.10)	11.87 (0.19)	4.06 (1.88)	0.20 (0.16)
P50N20	5.08 (0.08)	11.63 (0.57)	4.49 (5.74)	0.22 (0.13)
P50N50	5.10 (0.09)	11.99 (1.13)	4.21 (11.29)	0.17 (0.04)
P50N100	5.20 (0.03)	11.20 (0.88)	4.66 (8.83)	0.28 (0.05)
N	n.s.	*	**	n.s.
P	*	***	*	***
N × P	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

データは平均値を示す。リンを0、50 kg P ha⁻¹与えた条件をそれぞれ P0、P50 として、窒素を0、20、50、100 kg N ha⁻¹与えた条件をそれぞれ N0、N20、N50、N100 として示す。二元配置分散分析：**P* < 0.05、***P* < 0.01、****P* < 0.001、n.s. 有意差なし。

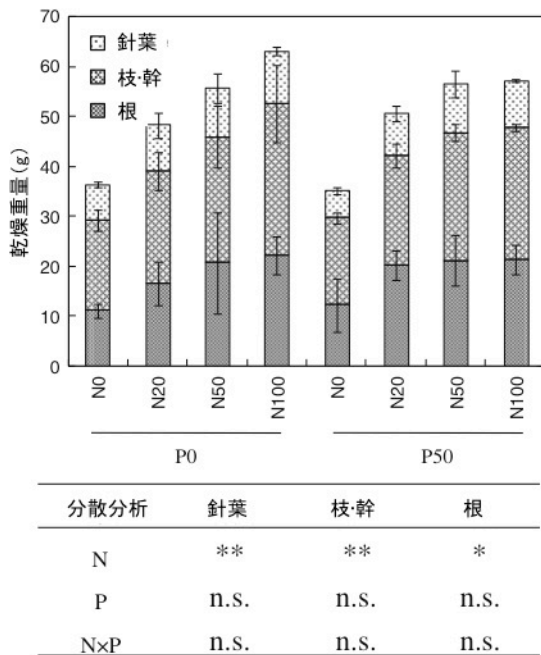


図-1 リン施肥および窒素施肥によるグイマツ雑種 F₁ の器官重量への影響
 図中の略号は表-1 に従う。

針葉の養分状態や構造への影響

表-2 にリンおよび窒素を施肥した際の針葉の変化を示す。針葉中の窒素含有量は、窒素施肥によって有意に増加した。また、リン含有量はリン施肥によって有意に増加した。一方、針葉中のカリウムやマグネシウム含有量についても窒素施肥により増加した。光合成色素であるクロロフィル量は、窒素およびリン施肥によって増加した。一方、施肥による LMA への影響は見られなかった。

ガス交換能力への影響

窒素施肥は光合成特性を増加させた一方で、リン施肥は、光合成特性に影響を及ぼさなかった(表-3)。一方、光飽和時の光合成速度は窒素、マグネシウム、カリウム含有量と正の相関が見られた(図-2)。

表-2 リン施肥および窒素施肥によるグイマツ雑種 F₁ の針葉特性への影響

	窒素 (g m ⁻²)	リン (mg m ⁻²)	カリウム (mg m ⁻²)	マグネシウム (mg m ⁻²)	C/N (g g ⁻¹)	クロロフィル (mg m ⁻²)	LMA (g m ⁻²)
P0N0	1.16 (0.22)	36.43 (7.32)	21.26 (9.79)	4.95 (1.24)	41.08 (3.75)	109.67 (21.72)	90.70 (11.05)
P0N20	1.22 (0.41)	33.02 (12.32)	18.26 (4.06)	6.13 (1.30)	37.27 (2.65)	109.85 (7.33)	75.82 (2.30)
P0N50	1.21 (0.32)	38.72 (2.11)	27.85 (1.80)	6.11 (0.66)	35.47 (6.62)	128.87 (35.54)	82.97 (14.58)
P0N100	1.62 (0.14)	35.98 (3.31)	29.78 (9.03)	9.42 (3.56)	30.09 (3.81)	161.87 (20.91)	94.54 (4.53)
P50N0	1.26 (0.11)	45.87 (9.34)	21.07 (2.97)	5.86 (0.93)	37.74 (1.17)	137.24 (14.30)	93.33 (10.58)
P50N20	1.15 (0.13)	46.27 (12.85)	21.96 (3.87)	6.10 (0.45)	36.84 (0.88)	133.68 (12.04)	84.08 (10.21)
P50N50	1.25 (0.15)	42.12 (1.76)	25.69 (12.17)	7.85 (3.96)	33.81 (6.91)	155.61 (20.14)	82.66 (7.29)
P50N100	1.38 (0.39)	38.15 (3.99)	34.88 (8.74)	10.16 (2.02)	28.09 (1.89)	176.65 (33.45)	90.72 (3.88)
N	**	n.s.	*	*	**	**	n.s.
P	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.
N×P	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

図中の略号は表-1 に従う。

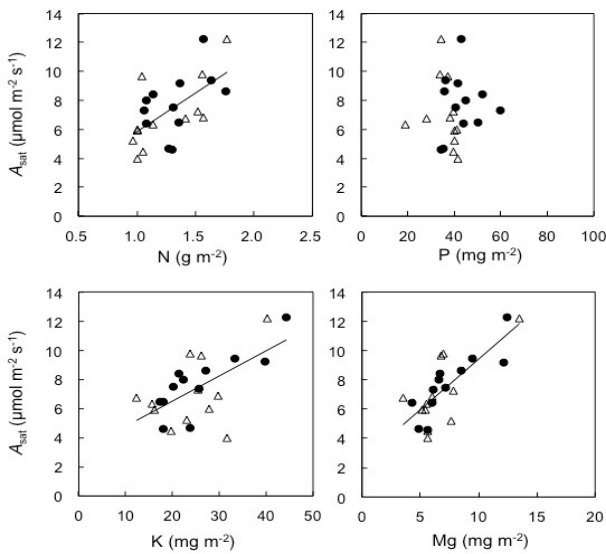


図-2 光飽和時の光合成速度(*Asat*)と葉内元素との関係
各点は各グイマツ雑種 F_1 個体のデータを示す。白三角は P0 条件、黒丸は P50 条件。*Asat*-窒素: $y=5.329x+0.514$, $R^2=0.373$ ($P<0.01$); *Asat*-リン: $y=0.006x+7.162$, $R^2=0.000$ (n.s.); *Asat*-カリウム: $y=0.173x+3.507$, $R^2=0.394$ ($P<0.01$); *Asat*-マグネシウム: $y=0.690x+2.508$, $R^2=0.608$ ($P<0.001$)。略号は表-1 に従う。

考察 一窒素沈着がグイマツ雑種 F_1 へ及ぼす影響メカニズムと植栽への示唆

窒素施肥はグイマツ雑種 F_1 針葉の光合成特性やクロロフィル含有量の増加へつながっていた。その結果として、個体全体としての炭素固定量が増加し、窒素施肥はグイマツ雑種 F_1 の成長を増加させていたと考えられる。また、この結果はグイマツ雑種 F_1 の成長にとって窒素が制限要因であり続けたという事を示唆する。

窒素の施肥によって懸念された養分の不均衡であるが、少なくとも光合成速度へ負の作用を及ぼすほどその影響は顕在化していなかった。それどころか、窒素施肥により増加した針葉中のマグネシウムやカリウム含有量と光合成速度との間に正の相関が見られた。マグネシウムやカリウムは、細胞の浸透圧調整や針葉中の pH を調整する役割を果たしている (Wu and Berkowitz 1992; Wi et al. 2007)。また、マグネシウムはクロロフィルの骨格をなす元素である (Lambers et al. 2008; Schulze et al. 2005)。窒素施肥は、他の養分の吸収量を増加させる事で、間接的に針葉で光合成が行われる条件を向上させ、結果として成長の促進へ繋がったことが示唆された。今後は、窒素施

肥が植物によるマグネシウムやカリウムの吸収量を増加させるメカニズムの解明が求められる。

以上の結果を元に、グイマツ雑種 F_1 による植林について考察する。グイマツ雑種 F_1 は、将来的に窒素沈着量がある程度増加した場合でもその成長は促進され続ける可能性が高く、炭素固定能力や木材生産の増加が見込める樹種であるといえる。また、そうした窒素沈着による正の効果は、土壤に依るがリンの利用可能量には左右されないという事も示唆された。

表-3 リン施肥および窒素施肥によるグイマツ雑種 F_1 の光飽和の光合成速度 (*Asat*) へ及ぼす影響

	<i>Asat</i> ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
P0N0	6.07 (1.48)
P0N20	5.83 (0.57)
P0N50	7.49 (1.92)
P0N100	9.76 (2.48)
P50N0	6.51 (1.88)
P50N20	6.65 (1.80)
P50N50	7.71 (1.39)
P50N100	10.10 (1.91)
N	**
P	n.s.
N×P	n.s.

表中の略号は表-1 に従う。

過去の研究では、グイマツ雑種 F_1 の花粉提供種であるニホンカラマツでは窒素施肥による正の効果が見られなかった (Watanabe et al. 2006、ただし同論文では黒ぼく土を使用)。このことから、グイマツ雑種 F_1 の有用性が見て取れる。今後は、リン以外の養分も注目し、地滑りが起こりやすい上にマグネシウムが過剰になりがちな蛇紋岩土壤 (Kayama et al. 2009; Wang et al. 2010, Watanabe et al. 2013) など、植物の生育がしにくい一方で、水土保全の面から緑化が求められる土壤にも注目し、窒素施肥による影響の違いを比較可能な系で調べる必要も指摘したい。また、グイマツ雑種 F_1 の実用性を検討する上で、小さな苗に比べて環境変化時の過疎的な応答能力の低いとされる成木の反応についても、さらに知見を集積する必要がある。

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

- 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
- 伊豆田猛 (2006) 植物と環境ストレス. コロナ社, 東京
- Kayama M, Nomura M, Satoh F (2009) Dynamics of elements in larch seedlings (*Larix Kaempferi*) regenerated on serpentine soil in northern Japan. *Landscape and Ecological Engineering* 5: 125-135
- 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
- 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 and 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 FS III, Pons TL (2008) *Plant physiological ecology*. Springer, New York, pp 58-60
- Negrín MA, Espino-Mesa M, Hernández-Moreno JM (1996) Effect of water:soil ratio on phosphate release: P. aluminum and fulvic acid associations in waters extracts from Andisols and Andic soils. *European Journal of Soil Science* 47: 385-393
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Uhl C (1994) Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. 1. Patterns among species and communities. *Oecologia* 97: 62-72
- 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
- Schulze E-D, Beck E, Muller-Hohenstein E (2005) *Plant Ecology*. Springer Berlin, pp 315-345
- Mao QZ, Watanabe M., Makoto K., Kita K., Koike T (2013) High nitrogen deposition may enhance growth of the new hybrid larch F1 growing at two phosphorus levels. *Landscape and Ecological Engineering*. DOI: 10.1007/s11355-012-0207-2 (in press)
- Wang G, Suemine A, Schuze H (2010) Shear-rate-dependent strength control on the dynamics of rainfall-triggered landslides, Tokushima Prefecture, Japan. *Earth Surface Process and Landforms* 35: 407-416
- Watanabe M, Yamaguchi M, Iwasaki M, Matsuo N, Naba J, Tabe C, Matsumura H, Koho Y, Izuta T (2006) Effects of ozone and /or nitrogen load on the growth of *Larix kaempferi*, *Pinus densiflora* and *Cryptomeria japonica* seedlings. *Japanese Society of Atmospheric Environment* 41: 320-334
- Watanabe M, Ryu K, Kita K., Takagi K and Koike T (2012) Effects of nitrogen load on the growth and photosynthesis of hybrid larch F₁ (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) seedlings grown on serpentine soil. *Environmental and Experimental Botany* 83: 73-81
- Wu W, Berkowitz GA (1992) Stromal pH and photosynthesis are affected by electroneutral K⁺ and H⁺ exchange through chloroplast envelope ion channels. *Plant Physiology* 98: 666-672
- Yi MJ, Son Y, Kim JH, Kim YS, Shin DM, Jeong MJ, Han SS (2007) Invasion of Korean pine (*Pinus koraiensis*) seedlings into an oak forest in Korea: biomass, leaf mass per area (LMA). *Eurasian Journal of Forest Research* 10: 97-104
- Zhang P, Shao G, Zhao G, Master DCL, Parker GR, Dunning JB and Li Q (2000) China's forest policy for the 21st century. *Science* 288: 2135-2136