

蛇紋岩土壤に植栽したグイマツ雑種 F₁ の光合成と成長に与える窒素付加の影響 —処理二年目の応答—

北海道大学大学院農学院

笠 小春

日本学術振興会特別研究員（北海道大学大学院農学研究院） 渡辺 誠

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

高木 健太郎・野村 睦

北海道大学大学院農学研究院

小池 孝良

はじめに

蛇紋岩由来の土壤（以下、蛇紋岩土壤）は、北海道の脊梁山脈である神居古潭帯および日高帯、白亜系隆起帯を主体に分布する特殊土壤である(5)。蛇紋岩土壤は、塩基性、貧栄養（カルシウム(Ca)、可給態リン(P)の欠乏）およびニッケル(Ni)やマグネシウム(Mg)過剰などの特徴をもつ(3,10)。これらの性質により、生育できる植物種やその成長は制限される。また、北海道の多くの地域では林床がチンマザサやクマイザサに厚く覆われており、樹木の更新が困難である(16)。これらの条件が重なる地域では、山火事や伐採によって森林が喪失した後、森林植生の回復が難しい(20)。また、蛇紋岩土壤は風化を受けやすいことから崩壊地が多く発生するため、早期の緑化による土壤の安定化が求められている。そこで蛇紋岩土壤でも良好な生残・成長が期待できる緑化樹が必要である。

北海道のカラマツ造林にとって、野鼠害は最大の課題であった(2,6)。そこで、耐鼠性を持つグイマツ等と成長の速いカラマツを交配した雑種の育成が進められてきた。その結果、成長や諸被害への抵抗性、種苗生産の効率から選ばれたのが、千島列島に自生するグイマツ (*Larix gmelinii* var. *japonica* Pilg.) を母樹に、カラマツ (*L. kaempferi* Carr.) を花粉親にしたグイマツ雑種 F₁ (グイマツ×カラマツ、以下、F₁) である。F₁ は気象害耐性や材質などの点においても優れた性質を示し、新たな造林樹種として期待が高い(6,11)。また、カラマツ属は乾燥や貧栄養に耐えて生育できることから、緑化樹としても活用されている(11, 17, 21)。そこで緑化樹としての F₁ の有用性を評価するために、植物の生育を妨げる要素を持つ蛇紋岩土壤での植栽を試みることにした。

産業革命以来、人間活動に由来する大気中の窒素沈着量は増加し続けている(4)。窒素は樹木の成長に不足しがちな元素とされ、窒素が付加されれば成長は促進されると考えられていた。しかし、窒素付加の増加に伴う成長の促進は窒素付加量が一定のレベルに達すると見られなくなり、過剰になった窒素は成長を抑制する(1, 7, 8)。窒素過剰による植物への影響としては、養分バランスの崩れによる成長や光

合成速度の低下(14)、地下部に対する地上部の乾重量の比率の増大により無機塩類や水分欠乏への感受性の増加(18)が指摘されている。また、窒素沈着の増加によりしばしば土壤 pH の低下が引き起こされる(1)。蛇紋岩が風化あるいは混入した土壤では、窒素肥料が施与による土壤 pH が低下によって、Ni 過剰害が著しくなるとされる(19)。

これらを踏まえ、蛇紋岩土壤へ F₁ の導入を検討する際には、窒素沈着の増加による影響を考慮する必要がある。以上より、本研究の目的は①蛇紋岩土壤への F₁ 導入の可能性を F₁ の生残および成長から検討すること、②窒素付加が蛇紋岩土壤に植栽した F₁ の成長と光合成速度に与える影響の評価、の二点とした。

材料と方法

本研究は北海道大学北方生物圏フィールド科学センター天塩研究林 235 林班 (N45° 06', E142° 12', 標高 110 m) で行った。林班内には断層によって分けられた、褐色森林土と蛇紋岩土壤の二種類の土壤が隣接しており、この場所に試験地を設定した。試験地には各土壤に 1999 年 5 月に設置された 15×8 m² の林間苗畑を用いた。二つの苗畑間の距離は約 100 m であるため気候条件は同様であると考えられる(10)。各苗畑は窒素付加区と対照区を各 4 ヶ所設置した。

2007 年 5 月下旬に、各土壤それぞれ約 60 本ずつ 1 年生 F₁ を植栽した。

2008 年 5 月から 2009 年 8 月にかけて硫酸アンモニウムを用いた窒素付加処理を行った。付加量は天塩研究林で 2005 年に観測された窒素沈着量 4.7 kgN・ha⁻¹・y⁻¹ に基づき、その 10 倍量である 47 kgN・ha⁻¹・y⁻¹ とした。また、雪解けによって土壤に多量の窒素が供給されることを考慮して両年共に 5 月に 6 ヶ月分相当の窒素を付加した。2008 年は 8, 11 月に各 3 ヶ月分、2009 年は 8 月に 6 ヶ月分相当を施与した。

2009 年 7 月末に 携帯型赤外線ガス分析装置 (LI-6400, Li-Cor, Nebraska, USA) を用いて光飽和の純光合成速度を測定した。チェンバー内の測定環境は、外気二酸化炭素濃度、光強度、葉温、相対湿度をそれぞれ 380 μmol mol⁻¹, 1500 μmol m⁻² s⁻¹, 25°C, 70% とし、各処理 8-9 個体について測定を

Koharu RYU (Graduate School of Agr., Hokkaido Univ. Sapporo 060-8589), Makoto WATANABE (JSPS fellow, Res. Fac. Agr., Hokkaido Univ. Sapporo 060-8589), Kentaro TAKAGI, Mutsumi NOMURA (Hokkaido Univ. Forest, FSC, Sapporo 060-0809), Takayoshi KOIKE (Res. Fac. Agr., Hokkaido Univ. Sapporo 060-8589)

Effects of high nitrogen load on the photosynthesis and growth of the hybrid larch (*Larix gmelinii*×*L. kaempferi*) seedlings. ~The responses for the nitrogen treatment during two growing seasons ~

行った。測定には原則として長枝を用いたが、長枝の発生が見られなかった4個体(対照区, 窒素付加区各2個体)では、短枝を用いて測定を行った。

2009年9月上旬に樹高と地際直径を測定した後、頂端折れなどを除き全ての個体をサンプリングした(n=25-29)。針葉の一部は葉面積推定に用いた(LIA for Windows 0.33, Yamamoto, 1996)。サンプルは60℃で3日間以上乾燥させ、器官別に乾重量を測定した。乾燥後、針葉乾重量と葉面積値より個体あたり総葉面積を算出した。NC分析計(SUMIGRAPH, NC-900, 住化分析センター, 大阪)を用いて単位重量当たり窒素濃度を測定した。測定値は単位面積当たり葉重量に基づいて面積当たり窒素濃度に換算した。また、個体サンプリング時に処理区につき4ヶ所から土壌を採取し、ガラス電極を用いてpH(H₂O)を測定した。

窒素付加前後のD²H(地際直径²×樹高)について、また処理終了時の根重量と全乾重量について、Spearmanの積率相関係数を用いて解析を行った(P<0.05)。統計解析ソフト(S)MATR(<http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>)を用い、回帰係数および切片の有意差検定を行った(P<0.05)。針葉の窒素濃度、光飽和の純光合成速度、総葉面積については、統計解析ソフトR(I5)により二元配置分散分析を用い、土壌の違い、窒素付加の有無およびそれらの交互作用についての有意性を調べた(P<0.05)。

結果

2007年5月の植栽時から2009年9月迄のF₁の生残率はそれぞれ褐色森林土で93%, 蛇紋岩土壌で94%を示した。

窒素付加前後のD²Hおよび全乾重と根重量は、いずれも全ての処理区で有意な正の相関が見られた(表-1, 図-1, 2)。また、どちらも回帰係数および切片に処理による有意差は見られなかった。器官別乾重量は針葉・幹・根ともに褐色森林土において有意に高い値を示した(図-3)。針葉の窒素濃度、純光合成速度、総葉面積についても、全て褐色森林土において有意に高い値を示した(表-2, 図-4, 5, 6)。針葉の窒素濃度はいずれの土壌でも窒素付加により有意に増加した。器官別乾重量、純光合成速度、総葉面積は窒素付加による有意な違いは認められなかった。土壌pHは土壌間、窒素付加の有無およびその交互作用で有意差が見られた(図-7)。

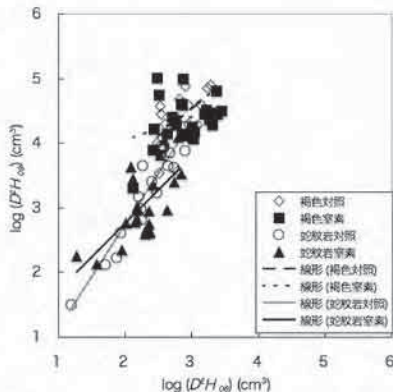


図-1 土壌条件および窒素付加の有無によるグイマツ雑種 F₁の窒素付加前後の乾重の関係(D²H₀₈: 窒素付加前のD²H (cm³), D²H₀₉: 窒素付加後のD²H (cm³))

表-1 土壌条件および窒素付加の有無によるグイマツ雑種 F₁のアロメトリー回帰パラメータ

(log₁₀y = a + b log₁₀x)

x	y	処理	a	b	r ²
D ² H ₀₈	D ² H ₀₉	BC	0.334 ^{NS}	1.104 ^{NS}	0.830 ^{**}
		BN	-0.035 ^{NS}	1.181 ^{NS}	0.860 ^{**}
		SC	0.062 ^{NS}	1.173 ^{NS}	0.964 ^{**}
		SN	0.203 ^{NS}	1.099 ^{NS}	0.897 ^{**}
W _t	W _r	BC	-0.836 ^{NS}	1.077 ^{NS}	0.875 ^{**}
		BN	-0.600 ^{NS}	0.991 ^{NS}	0.924 ^{**}
		SC	-0.437 ^{NS}	0.835 ^{NS}	0.660 ^{**}
		SN	-0.349 ^{NS}	0.774 ^{NS}	0.687 [*]

【註】

D²H₀₈: 窒素処理前のD²H (cm³), D²H₀₉: 窒素処理後のD²H (cm³), W_t (g): 全乾重量, W_r (g): 根乾重量, BC: 褐色森林土の対照区, BN: 褐色森林土の窒素付加区, SC: 蛇紋岩土壌の対照区, SN: 蛇紋岩土壌の窒素付加区, **: P<0.01, *: P<0.05, NS: 有意差無し

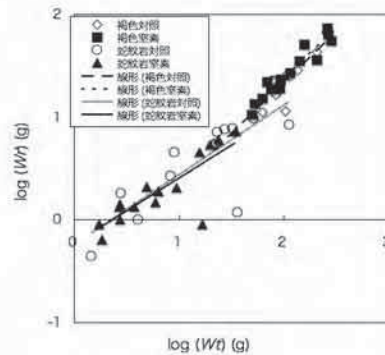


図-2 土壌条件および窒素付加の有無によるグイマツ雑種 F₁の根重量と全乾重量の関係(W_t: 全乾重量 (g), W_r: 根重量 (g))

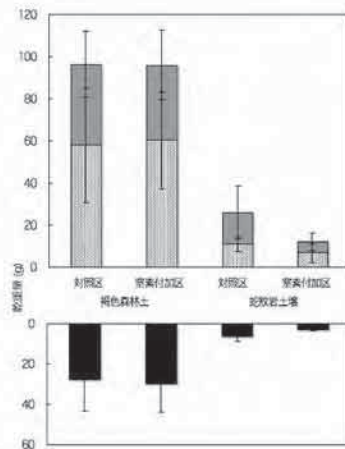


図-3 土壌条件および窒素付加の有無がグイマツ雑種 F₁の器官別重量に与える影響(濃灰色: 針葉, 灰色: 幹, 黒: 根)

根, $n=25-29$, エラーバーは標準偏差)

表-2 土壌および窒素付加を要因とした器官別乾重量, 針葉窒素濃度, 光飽和の純光合成速度, 個体当たり総葉面積, 土壌 pH についての分散分析の結果

	土壌	窒素付加	交互作用
乾重量	針葉	**	NS
	幹	**	NS
	根	**	NS
針葉窒素濃度	**	*	NS
純光合成速度	**	NS	NS
総葉面積	**	NS	NS
土壌 pH	*	*	*

【註】

** : $P < 0.01$, * : $P < 0.05$, NS : 有意差無し

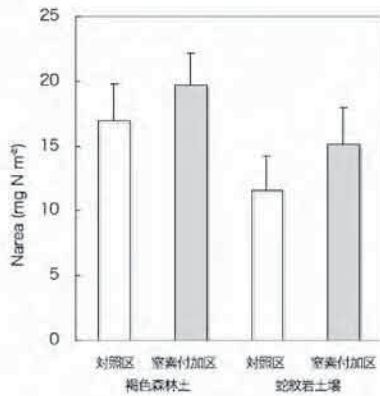


図-4 土壌条件および窒素付加の有無がグイマツ雑種 F₁ の針葉の窒素濃度に与える影響 ($n=8-9$, エラーバーは標準偏差)

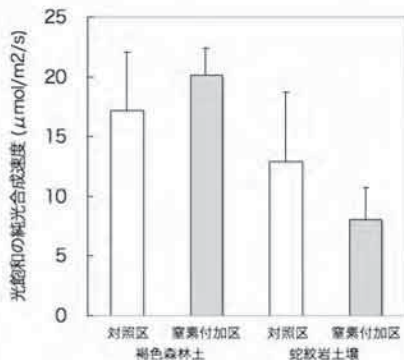


図-5 土壌条件および窒素付加の有無がグイマツ雑種 F₁ の光飽和の純光合成速度に与える影響 (外気二酸化炭素濃度 380 μmol l⁻¹, 光強度 1500 μmol·m⁻²·s⁻¹, 葉温 25°C, 相対湿度 70%。 $n=8-9$, エラーバーは標準偏差)

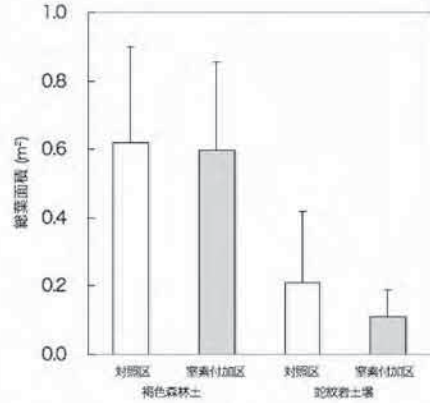


図-6 土壌の違いと窒素付加の有無がグイマツ雑種 F₁ の総葉面積に与える影響 ($n=20$, エラーバーは標準偏差)

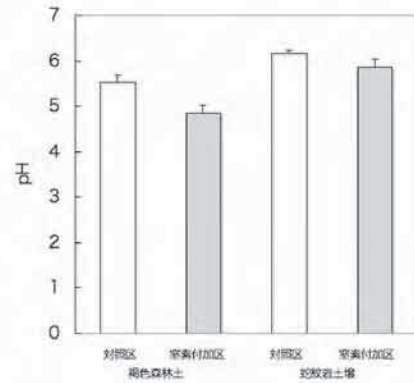


図-7 土壌の違いと窒素付加の有無が土壌 pH に与える影響 ($n=4$, エラーバーは標準偏差)

考察

蛇紋岩土壌における F₁ の活着率は褐色森林土と同様に高い値を示した。蛇紋岩土壌で F₁ の乾物成長は褐色森林土と比べて有意に小さかった (図-3, 表-2)。これらのことから, F₁ は蛇紋岩土壌においても生残は可能であるが, 褐色森林土に比べて成長が抑制されているといえる。なお, 蛇紋岩土壌においては樹高成長も抑制されていた (データ示さず)。カラマツ類は光要求性の高い樹種であることから, 蛇紋岩土壌における成長の抑制は植栽地にササが繁茂した場合, 生残率低下に繋がる恐れもある。

根重量, 総葉面積は褐色森林土と比べて蛇紋岩土壌で有意に小さい値を示した (図-3, 6)。一般にカラマツ類でも根量と葉面積に正の相関があるとされている。重粘土質土壌に分類され, 含水比が高い蛇紋岩土壌において F₁ は, 根の成長が制限されることで, 生産器官である針葉の生産を制限された結果, 乾物成長が抑制されたことが考えられる。

窒素付加によって針葉の窒素濃度は有意に増加していた (図-4)。しかし, 全乾重量に対する根重量の割合, D²H₀₉ 値は窒素付加による有意な影響は見られなかった (図-1, 2, 表-1)。褐色森林土では窒素付加区において純光合成速度が高い傾向が見られたが, 蛇紋岩土壌においては窒素付加区で純光合成速度が低い傾向が見られた (図-5)。葉の窒

素濃度と純光合成速度との間には正の相関関係があることが知られている。褐色森林土においては葉の窒素濃度と純光合成速度との間にこの一般的な傾向が見られたものの、蛇紋岩土壌においては窒素付加によって純光合成速度が低い傾向が確認された(図—4, 5)。蛇紋岩土壌における窒素付加によって葉の窒素濃度が増加したにも関わらず、光合成速度が増加しなかった理由として考えられる一つの可能性は、Ni 過剰害が引き起こされたことである。蛇紋岩土壌は全量では Ni を高濃度で含んでいるが、塩基性土壌であるため通常であれば可溶性 Ni 濃度は低い状態である。しかし、Ni の可溶性は土壌 pH の低下に伴って上昇する(13)。そのため、本実験における窒素付加によって引き起こされた土壌 pH の低下により、可溶性 Ni 濃度が上昇したことが考えられる。Ni 過剰による光合成の抑制は Ni 自体が気孔閉鎖を引き起こす場合と(9)、Ni との比で相対的な鉄や Ca 等の欠乏が生じる場合がある(13, 19)。これらの可能性を検証するためには、葉の養分濃度の定量が求められる。

本実験によって、蛇紋岩土壌に植栽した F₁ は活着できること、その一方で、褐色森林土で生育した個体に比べ乾物成長が抑制されることが明らかとなった。また、蛇紋岩土壌における窒素付加によって、土壌 pH の低下や F₁ の純光合成速度の低下傾向が確認された。今後、養分分析等により蛇紋岩土壌における窒素付加が F₁ の光合成や成長に与える影響をより深く理解し、窒素沈着量の増加を考慮した蛇紋岩土壌への樹木の導入に活かす知見を蓄積していくことが望まれる。

謝 辞

本研究を行うにあたり、天塩研究林技術職員の高橋廣行、北条元、小塚力、坂井励、伊藤欣也、実生智香子、上浦達哉(現、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター北管理部)各氏、また同研究林の補佐員の各氏には調査地での作業をご指導頂いた。澁谷正人准教授、齋藤秀之助教ら造林学研究室諸氏との議論は有益であった。ここに記し、深謝する。

引用文献

- (1) Aber J. D., Nadelhoffer K. J., Steudler P. and Melillo J. M. (1989) Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience* **39**: 378-386.
- (2) 浅田節夫・佐藤大七郎(1987) *カラマツ造林学*. 農林出版, 東京
- (3) Brooks R. R. (1987) *Serpentine and its vegetation*. Dioscorides Press, Portland, Oregon
- (4) Galloway J. N and Cowling E. B. (2002) Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio* **31**: 64-71.
- (5) 北海道立地下資源調査所(1980) 北海道の地質と資源 I. "北海道の地質", 北海道立地下資源調査所, 札幌, 9pp.
- (6) 北海道林木育種協会(2008) *カラマツ精英樹選抜育種とグイマツとの交雑育種の経過*. "北海道における林木育種と森林遺伝資源", 北海道林木育種協会 監修, 北海道林木育種協会, 江別, 36-46pp.
- (7) Izuta T. and Nakaji T. (2003) Effects of high nitrogen load and ozone on forest tree species. *Eurasian J. For. Res.* **6**: 155-170.
- (8) 伊豆田猛(2006) 樹木に対する窒素過剰の影響. 伊豆田猛編著, "植物と環境ストレス", コロナ社, 東京, 65-87pp.
- (9) Jones M. D. and Hutchinson T. C. (1988) Nickel toxicity in mycorrhizal birch seedlings infected with *Lactarius rufus* or *Scleroderma flavidum* I. Effects on growth, photosynthesis, respiration and transpiration. *New Phytol.* **108**: 451-459.
- (10) 香山雅純(2006) トウヒ属樹木の蛇紋岩土壌における適応機構の解明と環境修復に関する研究. 北海道大学演習林報告 **63**: 33-78.
- (11) Koike T., Yazaki K., Funada R., Maruyama Y., Mori S. and Sasa K. (2000) Forest health and vitality in northern Japan – A case study on larch plantation-. *Res. Note Fac. Forestry Univ. Joensuu* **92**: 49-60.
- (12) Larcher W. (1999) CO₂ 交換と無機栄養, "植物生態生理学", 佐伯敏郎 監訳, Springer Verlag Tokyo, 東京, 89-91pp.
- (13) 水野直治(1987) 蛇紋岩質土壌におけるニッケル過剰. "北海道農業と土壌肥料 1987", 日本土壌肥料学会北海道支部編, 財団法人北農会, 札幌, 462-466pp.
- (14) Nakaji T., Fukami M., Dokiya Y. and Izuta T. (2001) Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Criptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings. *Trees* **15**: 453-461.
- (15) R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.
- (16) 林業試験場北海道支場(1983) 北海道ササ分布図. 林業試験場北海道支場, 札幌, 5-21pp.
- (17) Ryu, K., Watanabe, M., Shibata, H., Takagi, K., Nomura, M. and Koike, T. (2009) A trial of afforestation with larch species in northern Japan in changing environment. *Landscape & Ecol. Eng.*, **5**: 99-106.
- (18) Seith B., George E., Marschner H., Wallenda T., Schaeffer C., Einig W., Wiegler A. and Hampp R. (1996) Effects of varied soil nitrogen supply on Norway spruce(*Picea abies* [L.] Karst.), *Plant and Soil* **184**: 291-298.
- (19) 宍戸信貞・石田哲也(1999) 蛇紋岩質土壌におけるニッケル(Ni) 障害. 開発土木研究所月報 **559**: 33-37.
- (20) 山田健四(1999) 蛇紋岩土壌における土壌攪乱強度と二次林の成長. 日本森林学会誌 **81**: 291-297.
- (21) Zhang P., Shao G., Zhao G., Le Master D. C., Parker G. R., Dunning J. B. and Li Q. (2000) China's forest policy for the 21st century. *Science* **288**: 2135-2136.