

窒素付加がグイマツ雑種 F<sub>1</sub> の針葉の養分濃度に及ぼす影響

北海道大学大学院農学院  
北海道大学大学院農学研究院 (学振特別研究員)  
北海道大学大学院農学院  
道総研・北海道立林業試験場  
北海道大学大学院農学研究院

伊森 允一・毛 巧芝  
渡辺 誠  
金 容爽  
来田 和人  
小池 孝良

## はじめに

北海道では本州から導入された落葉針葉樹のニホンカラマツ (*Larix kaempferi*; 以下カラマツ) が主要造林樹種であるが、病虫獣害などに対する抵抗性が低いなどの問題点があった。これらの問題点を解消するために改良されたのが、カラマツ属の種間雑種であるグイマツ雑種 F<sub>1</sub> である。グイマツ雑種 F<sub>1</sub> は母樹をグイマツ、花粉親をカラマツとした交配種であり、上記の問題点に対する抵抗性が高い事に加え、強度や幹の通直性はカラマツよりも優れていると報告されている (6, 14, 17)。このような利点から、グイマツ雑種 F<sub>1</sub> は今後の主要造林樹種として期待の高い品種である。また、その旺盛な成長速度から、地球レベルにおいても炭素の吸収源としての期待も高い。最近では苗木の需要に対し供給が追いついていないほどの人気からも、その造林面積は今後も増え続けると考えられる (7)。

産業革命以来活発化し続ける人間活動に伴う窒素酸化物 (NOx) 放出量の増加、酪農・堆肥からのアンモニアの揮散などにより、大気中の窒素化合物の濃度が増加し、降雨や降雪などを通じて大気から陸域への窒素沈着量は増加している (5, 11, 17)。この増加により、一部の森林域で窒素が不足な状態から植物の要求量を超えた過剰な状態に変化しつつある事が指摘されている (1)。森林域に大量の窒素が供給されると、土壌の酸性化や細根量の減少、菌根菌の感染率の低下などにより、葉内の窒素以外の養分の欠乏や窒素とそれ以外の養分のアンバランスや乾燥耐性の低下などの問題が生じ、光合成能力が低下するなどの結果、森林衰退が起こる可能性も指摘されている (1, 11, 14, 18)。日本においても、一部の森林域において、窒素が植物の要求量を超えた状態を示している (14)。また、今後も陸域への窒素沈着量は増加すると予測されている事からも (5)、森林域での窒素過剰による問題はいつそう顕著になってくる可能性は非常に高い。

伊森ら (7) は、グイマツ雑種 F<sub>1</sub> の光合成特性に対する窒素付加の影響を調べた結果、成長後期におけるグイマツ雑種 F<sub>1</sub> 個葉の窒素利用効率 (光飽和の光合成速度を針葉の単位面積当りの窒素含量で割った値) が窒素付加によって低下したと報告している。また伊森ら (7) はグイマツ雑種 F<sub>1</sub> 針葉の光合成窒素利用効率 (PNUE) の低下要因として、P や Mg 濃度など窒素以外の養分不足の可能性を指摘した。

本研究では PNUE 低下の原因を解明するためにグイマツ

雑種 F<sub>1</sub> 針葉の窒素以外の養分に着目し、前報告 (7) と同様の試験地において、窒素付加に対する応答を 2 成長期間に渡り調査した。この結果を栄養生理的な視点から解析し、これまでの疑問点の解明に迫りたい

## 材料と方法

## 1) 試験地と材料

本研究は、北海道大学札幌研究林実験苗畑 (土壌は褐色森林土) にて行った。供試木として、3 年生のグイマツ雑種 F<sub>1</sub> (*Larix gmelinii* var. *japonica* Pilg. × *Larix kaempferi* Carr., 品種名: グリーム) を用いた。2008 年 5 月 21 日に苗木を植栽し、2009 年 12 月 10 日までの 2 成長期間育成した。試験地として、対照区 (n=3) と窒素付加区 (n=3) を設けた。窒素付加区には 50 kg N ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> 相当の窒素を大気からの窒素沈着を想定し NH<sub>4</sub>(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> 溶液で付加した。対照区には窒素処理の代わりに同量の灌水を行った。窒素付加は各成長期間に 4 回に分けて行った。なお、本研究における 50 kg N ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> の窒素付加量は日本で観測されている最大の窒素沈着量の約 1.5 倍量であるが、ヨーロッパにおいては 75 kg N ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> の窒素沈着量が観測されている事実からも、現時点でも決して並外れた付加量ではない。

## 2) 測定項目と方法

## 2-1) 針葉の養分濃度 (N, P, K, Mg)

針葉の養分濃度を分析するために、2008 年から計 7 回葉の採取を行った。なお、5 月の葉の採取時には長枝葉がほとんど無かったため、短枝葉を用い、6 月以降は長枝葉を用いた。長枝葉の採取は根元部から約 10~30 cm に限定した。葉の採取後、ドライオーブンにて 60°C、3 日間以上乾燥させた後、針葉の N 濃度を NC アナライザー (NC 900, (株)住化分析センター, 大阪, 日本) を用いて測定し、針葉の P, K, Mg は湿式分解した後、プラズマ発光分析装置 (IRIS Advantage, Thermo Fisher Scientific, マサチューセッツ, アメリカ合衆国) を用いて分析した。

## 2-2) 個体当たりの葉量と枝数

2009 年 11 月 5 日にそれぞれの個体の樹冠下部に寒冷沙を設置し、全ての葉が落葉した 2009 年 12 月 10 日に寒冷沙を回収し、落葉を採取した。葉の採取後、ドライオーブンにて 60°C、3 日間以上乾燥させた後、乾重量を測定し、その値を葉量とした。枝数は、2008 年 1 次枝、2009 年 1 次枝、2 次

枝に分類し測定した。

### 2-3) 土壤溶液の pH, 養分濃度 ( $\text{NH}_4^+$ , $\text{NO}_3^-$ , P, K, Mg)

2008年5月にテンションライシメーター (Dik-8390, 大起理化学工業, 埼玉, 日本) を深度 10-15cm に設置し, 実験開始から 2009年11月17日まで計 17回採取した。採取した土壤溶液の pH を測定した後,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  濃度を連続流れ式分析装置 (オートアナライザー, ビーエルテック社製, AACS-4) にて, P, K, Mg 濃度を上記のプラズマ発光分析装置にて測定した。

### 3) 統計処理

針葉の養分濃度, 土壤溶液の pH と養分濃度に関しては, 固定効果を窒素処理と測定月日, 変量効果を同じ処理区の反復として, 一般化線形混合モデルによって解析した。また, 針葉の養分濃度に関しては, 測定日毎に窒素処理を固定効果として解析した葉量, 枝数に関しても針葉の養分濃度と同等な方法で検討した。有意水準 5%未満で有意とし ( $P < 0.05$ ), 10%未満は傾向ありとした ( $P < 0.1$ )。なお, 統計解析には R (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2008) を用いた。

## 結果

### 1) 針葉の養分濃度

針葉の養分濃度の季節変化の結果を図-1, 2, 3 および 4 に示す。窒素付加区で対照区に比べ, N 濃度は処理 1 年目の 9 月中旬, 2 年目の 8 月下旬に有意に増加した。これに対して, 窒素付加区で対照区に比べ, P 濃度は処理 1 年目の 9 月中旬, 2 年目の 5 月下旬に有意に低下し, K 濃度は処理 2 年目の 7 月下旬に低下傾向に, Mg 濃度は処理 2 年目の 11 月下旬に有意に低下した。測定期間全体としては, 窒素付加区で対照区に比べ, N 濃度は有意に増加し, P 濃度は有意に低下し, Mg 濃度は低下傾向に, K 濃度は有意な差は認められなかった。なお, Mg 濃度には窒素処理と測定月日との間に交互作用が認められた。しかし, 2009 年 11 月の測定値を除いて統計処理を行うと, 交互作用は見られなくなり, 窒素処理と測定月日が Mg 濃度へ与える影響は図-4 に示す統計結果とほぼ変わらなかった。そのため, 窒素処理が Mg 濃度に与える影響に関してのみ本論では言及する。

### 2) 葉量と枝数

葉量と枝数の結果をそれぞれ図-5 および 6 に示す。葉量は, 窒素付加区で対照区に比べ有意に増加した。2008 年の 1 次枝数, 2009 年の 2 次枝数に対しては処理による有意な差は認められなかったが, 2009 年の 1 次枝は窒素付加区で対照区に比べ有意に増加した。

### 3) 土壤溶液の pH および養分濃度

土壤溶液の pH および養分濃度の結果を表-1 に示す。2008 年と 2009 年の測定期間全体を通じて, pH,  $\text{NH}_4^+$  濃度および K 濃度に対して処理による有意な影響は認められなかった。一方で, 窒素付加区では対照区に比べて  $\text{NO}_3^-$  濃度, Mg 濃度が有意に増加した。なお, P 濃度は検出限界以下のサンプルが多く見られたため, 結果は示していない。

## 考察

測定期間全体を通じて, 窒素付加によりグイマツ雑種  $F_1$  の針葉中の N 濃度は有意に増加したが, P 濃度は有意に低下し, Mg 濃度は低下傾向にあった (図-3, 4)。これらの結果は,

伊森ら (7) が指摘した窒素付加区にて窒素以外の他の養分が不足した可能性を支持する。

窒素付加区にて, 対照区に比べ針葉中の N 濃度が増加した理由として, 土壤溶液中窒素有効性の増加が考えられる。ここで本研究の試験地では, 土壤溶液中の  $\text{NO}_3^-$  濃度が窒素付加によって有意に増加したのに対して,  $\text{NH}_4^+$  の有意な増加は認められなかった (表-1)。カラマツ属における土壤溶液中の  $\text{NH}_4^+$  の吸収は  $\text{NO}_3^-$  と比較して 3.5~6 倍程度多い事が報告されている (2, 9)。また, 土壤中の pH が高い条件だと樹木は  $\text{NH}_4^+$  の吸収量を  $\text{NO}_3^-$  の吸収量と比較して増加させるとの報告もある (2)。本研究で用いたグイマツ雑種  $F_1$  の植栽地は対照区, 窒素付加区ともに比較的 pH が高かった (表-1)。したがって本研究では, カラマツ属の栄養要求性と試験地の土壤特性が相加し,  $\text{NH}_4^+$  が選択的に  $\text{NO}_3^-$  と比較してより吸収される環境であったと考えられる。そのため, 窒素付加区における  $\text{NH}_4(\text{NO}_3)_2$  溶液の添加の結果同処理区のグイマツ雑種  $F_1$  が  $\text{NH}_4^+$  を選択的に吸収し, 針葉中の窒素濃度が増加した可能性も考えられる。なお, 土壤溶液中の  $\text{NO}_3^-$  は土壤への吸着力が非常に低いため, 土壤-植物系外へ溶脱しやすい。したがって, 他樹種で構成される森林と比較してグイマツ雑種  $F_1$  林を含む水系を考えた場合, 窒素沈着の増加は, 土壤中の  $\text{NO}_3^-$  濃度の増加を引き起こし, グイマツ雑種  $F_1$  にさほど吸収されない結果, 地下水, 湖沼および河川の富栄養化を引き起こしやすくなる可能性が高い。

一方, 窒素付加区にて土壤溶液中の養分濃度が低下していないにもかかわらず, 針葉中の P や Mg 濃度が有意に低下あるいは低下傾向にあった原因として (図-3, 4), 次に挙げる 2 点が考えられる。1 点目は, 個葉の養分濃度の希釈である。図-5, 6 に示したように, 本研究では窒素付加により葉量や枝数は対照区に比べ有意に増加した。したがって窒素付加区にて増加した葉や枝へ根から吸収した P や Mg が分配された結果, 個葉レベルでの養分濃度は減少したと考えた。土壤中の窒素有効性の増加に伴う個体の成長促進によって個葉の養分が希釈される事例は他の研究でも報告されている (4, 14)。2 点目は, 細根量の減少と菌根菌の感染率の低下である。土壤へ供給される窒素量が多い場合, 細根量や菌根菌への感染率が低下する事が知られている (11, 14, 18)。菌根菌は宿主の養分吸収に重要な役割を担っており, 菌根菌への感染によって樹木の葉内の P や Mg 濃度が増加する (18)。特に菌根菌は P の吸収に優れており, 樹木個体の約 80% の P は菌根菌の吸収によるものだと報告もある (10)。このようなことから, 本研究においても細根量や菌根菌が減少した結果, 窒素付加区において針葉内の P および Mg 濃度の低下が引き起こされたと考えた。本研究では, 窒素付加区におけるグイマツ雑種  $F_1$  では上記の 2 点が同時に起こっていた可能性が考えられる。なぜならば, 個葉の養分濃度の希釈のみが窒素付加区において生じていた場合, 土壤溶液中の K 濃度は対照区と窒素付加区において有意な差がないため, K 濃度も窒素付加区において対照区に比べ有意に低下していなければならないと考えられるが, 実際には針葉中の K 濃度は低下していなかった (図-3)。そのため, 個葉の養分濃度の希釈のみでは窒素付加区において対照区に比べ, P や Mg 濃度が低下した原因を解明出来ず, 個葉の養分濃度の希釈に加え, 細根量や菌根菌の感染率の低下も関与している可能性が高い。

### 結論

本研究から、50kg N ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>の2成長期間にわたる窒素付加により、グイマツ雑種 F<sub>1</sub> 針葉中の P, Mg 濃度は対照区に比べ低下した。この原因として、窒素付加区で対照区に比べ、葉量や枝数が増加し、相対的に個葉の養分濃度が希釈された事と細根量の減少や菌根菌の感染率の低下した可能性が考えられた。今後は、細根量や菌根菌の感染率を調査し、グイマツ雑種 F<sub>1</sub> 針葉中の養分濃度に対する窒素付加の影響をより明らかにしたいと考えている。

### 謝辞

本研究を遂行するにあたり日本学術振興会科学研究費補助金(新学術領域, 基盤研究B, 代表 小池 孝良), 日本学術振興会特別研究員奨励費(代表: 渡辺 誠)の支援を得た。また、日頃ゼミなどで議論頂く造林学研究室の澁谷正人博士、斉藤秀之博士をはじめとする皆様、圃場管理でお世話になる北方生物圏フィールド科学センターの皆様へ感謝する。

### 参考文献

- (1) Aber, J., Nadelhoffer, K., Steudler, P. and Melillo, J. (1989) Nitrogen saturation in Northern Forest Ecosystems. *BioScience*.**39**:378-386
- (2) Arnold, G. and Diest, AV. (1991) Nitrogen supply, tree growth and soil acidification. *Fertilizer Research*. 27: 29-38
- (2) Disc, MB. And Wright, RF. (1995) Nitrogen leaching from European forests in relation to nitrogen deposition. *Forest Ecology and Management*, 71:153-161
- (4) Flückiger, W, Braun, S. (1998) Nitrogen deposition in Swiss forests and its possible relevance for leaf nutrient status, parasite attacks and soil acidification. *Environmental Pollution* **102**: 69-76
- (5) Galloway, JN., Dentener, FJ., Capone, GP., Boyer, EW., Howarth, RW., Seitzinger, SP., Asner, GP., Cleveland, CC., Green, PA., Holland, EA., Karl, DM., Michaels, AF., Porter JH, Townsend, AR and Vörösmarty, CJ.(2004) Nitrogen cycle: past, present, and future. *Biogeochemistry*.**70**:153-226
- (6) 北海道立林産試験場 (2008) 林産試だより 4月号
- (7) 伊森 允一, 渡辺 誠, 金 容爽, 毛 巧芝, 来田 和人, 小池 孝良. (2010) グイマツ雑種 F<sub>1</sub> (グリーン) 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
- (8) Jentschke, G., Brandes, B., Kuhn, AJ., Schröder, WH., Becker, JS. and Godbold, DL. (2000) The mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* transports magnesium to Norway spruce seedlings. Evidence from stable isotope labeling. *Plant and Soil*. **220**:243-246
- (9) Malagoli, M., Canal, AD., Quaggiotti, S., Pegoraro, P. and Bottacin, A. (2000) Differences in nitrate and ammonium uptake between Scots pine and European larch. *Plant and Soil*. **221**: 1-3
- (10) Marschner, H. and Dell, B. (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*. **149**: 89-102
- (11) Nakaji, T., Fukamai, M., Dokiya, Y. and Izuta, T. (2001) Effect of nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings.

*Trees Structure and Function*. 15:453-461

- (12) Ohara, T., Akimoto, H., Kurokawa, J., Horii, N., Yamaji, K., Yan, X. and Hayasaka, T. (2007) An Asian emission inventory of anthropogenic emission sources for the period 1980-2020. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*. **7**:6843-6902
- (13) 宮本 雅美 (1990) ハイブリッドカラマツの特性と改良. 北海道の林木育種 **33**:7-12
- (14) 大類清和 (1997) 森林生態系での Nitrogen Saturation. 森林立地. **39**:1-9
- (15) Reichardt, PB., Chapin, FS., Bryant, JP., Mattes, BR. and Clausen, TP. (1991) Carbon/nutrient balance as a predictor of plant defense in Alaskan balsam poplar: Potential importance of metabolite turnover. *Oecologia*.**88**:401-406
- (16) 田村 敏昭 (2005) グイマツ雑種 F<sub>1</sub> の新たな挑戦と課題. 北海道の林木育種. **48**:5-8
- (17) Vistousek, PM., Aber, JD., Howarth, RW., Likens, GE., Matson, PA., Schindler, DW., Schlesinger, WH. and Tilman, DG. (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Application*.**73**:737-750
- (18) Wallander, BH. and Nylund, JE. (1992) Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extrametrical mycelium of ectomycorrhiza of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist* **120**: 495-503

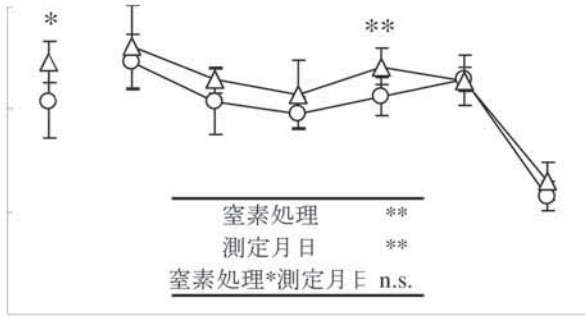


図-1 針葉中の N 濃度 (%) の季節変化  
(○: 対照区, △: 窒素付加区, n=4~12)

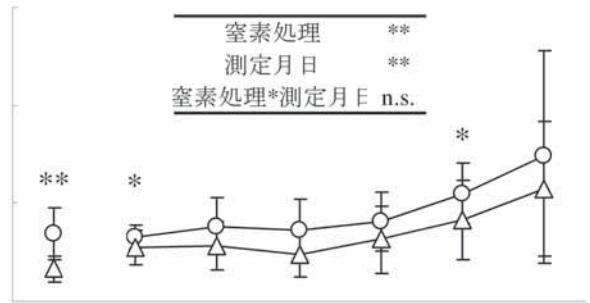


図-2 針葉中の P 濃度 (%) の季節変化  
(○: 対照区, △: 窒素付加区, n=4~12)

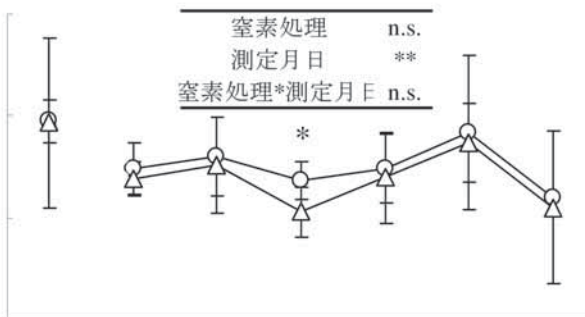


図-3 針葉中の K 濃度 (%) の季節変化  
(○: 対照区, △: 窒素付加区, n=4~12)

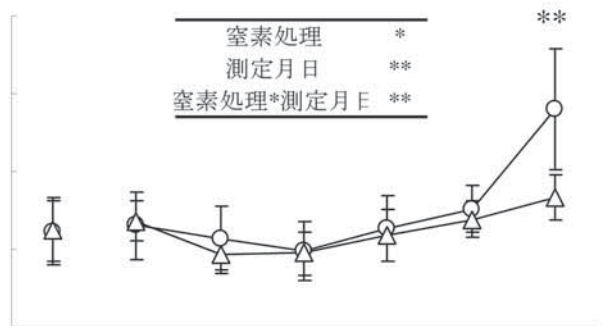


図-4 針葉中の K 濃度 (%) の季節変化  
(○: 対照区, △: 窒素付加区, n=4~12)

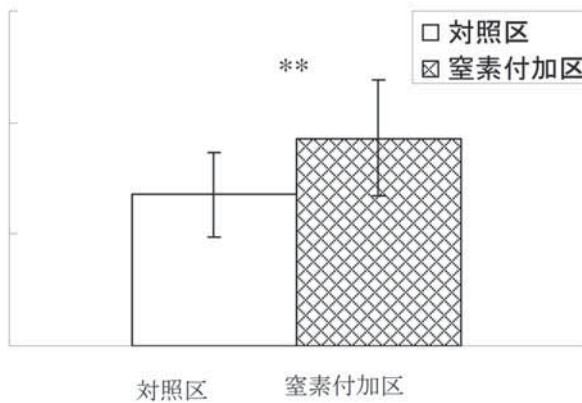


図-5 2009年の個体当たりのリター量(葉量)  
(対照区, 窒素付加区, n=12)

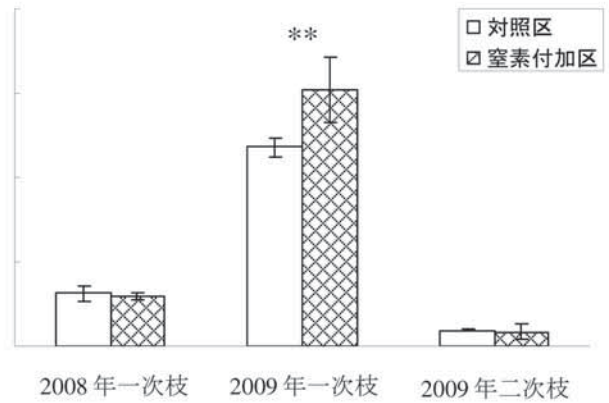


図-6 枝数  
(対照区 n=34, 窒素付加区 n=31)

	pH	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	K	Mg
対照区(n=134)	6.21(0.49)	0.401(0.381)	0.009(0.014)	0.150(0.157)	0.059(0.060)
N付加区(n=95)	6.11(0.51)	0.618(0.466)	0.010(0.012)	0.148(0.150)	0.089(0.081)
	n.s.	**	n.s.	n.s.	*

表-1 土壌溶液の 2008 年と 2009 年の平均 pH, 平均養分濃度 (mM)

図中の縦棒, 表中のカッコ内は各月の標準偏差を示す。なお, \*\*:  $P < 0.05$ , \*:  $P < 0.01$  である。