



# HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	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
Author(s)	香山, 雅純; KAYAMA, Masazumi
Citation	北海道大学 演習林研究報告, 63(1), 33-78
Issue Date	2006-03
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/21492">https://hdl.handle.net/2115/21492</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	63(1)_P33-78.pdf



# 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

香山 雅純<sup>1</sup>

## Study on the Adaptation Capacity of Spruce Species Grown on Serpentine Soil and Its Application for Forest Rehabilitation

by

Masazumi KAYAMA<sup>1</sup>

### 要 旨

本研究は、樹木の成長が抑制される蛇紋岩地帯において、適応性の高いトウヒ属樹木を用いた環境修復技術を確立することを目的とした。まず、複数のトウヒ属樹木の比較生理生態研究から、アカエゾマツとエゾマツの成長特性を解明した。次に、アカエゾマツ、エゾマツおよびヨーロッパトウヒ苗を蛇紋岩土壌に植栽し、適応性の高い樹種を選出した。さらに、蛇紋岩地帯のトウヒ属樹木の植林地を対象として調査を行い、環境修復の可否を検討した。

野外調査の結果、エゾマツはアカエゾマツよりも成長量、光合成速度、葉内窒素濃度が高かったが、アカエゾマツは針葉の寿命が長く、高い光合成速度を長期間維持することが解った。

植栽実験の結果から、アカエゾマツの成長だけが蛇紋岩土壌でも低下しないことが解った。この理由として、アカエゾマツは外生菌根菌の感染率が高く、植物体中の有害な元素濃度も低いことから、蛇紋岩土壌に生育可能な樹種であることが示唆された。

無立木地に植栽されたアカエゾマツの成長は、土壌中の養分濃度によって規定されていた。しかし、養分が乏しく、成長の悪い南向斜面のアカエゾマツは、養分を新しい葉に移動させることによって生き延びていた。

キーワード：トウヒ、蛇紋岩土壌、葉の寿命、光合成特性、養分吸収特性

---

2005年10月31日受理, Accepted October 31, 2005

1：独立行政法人森林総合研究所九州支所, 熊本市黒髪4-11-16, 860-0862

Kyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 4-11-16 Kurokami, Kumamoto, 860-0862

## 目 次

## 第1章 緒言

- 1.1 荒廃地における環境修復の必要性
- 1.2 活物材料としてのトウヒ属樹木の特性
- 1.3 蛇紋岩土壌における植物の生育阻害要因と適応機構
- 1.4 研究目的と論文の構成

## 第2章 トウヒ属5樹種の生態生理学的特性の把握

- 2.1 研究目的
- 2.2 材料と方法
- 2.3 実験結果
- 2.4 考察
- 2.5 結論

## 第3章 蛇紋岩土壌に育成させたトウヒ属苗木の成長解析

- 3.1 研究目的
- 3.2 材料と方法
- 3.3 実験結果
- 3.4 考察
- 3.5 結論

## 第1章 緒言

## 1.1 荒廃地における環境修復の必要性

森林は自然災害ならびに人為的な要因から、たえず被害にさらされる可能性がある。特に、山火事は大規模な森林の損失を招く一要因であり、世界各地での報告が多数ある<sup>22)・30)・44)</sup>。トウヒ属樹木が分布する亜寒帯地域もその例外でなく、山火事が頻発し多くの森林が消失している<sup>22)・30)</sup>。

山火事後の植生回復に関しては、速やかに植生が回復し、遷移が進行していくにしたがって二次林が成立するのが一般的である<sup>22)・44)</sup>。しかし、現状では山火事後、数年を経ても植生の回復があまり進行していない地域も多く存在する。1988年に大規模な山火事に遭遇したアメリカのイエローストーン国立公園でも、未だに植生が回復していない地域が存在する<sup>19)</sup>。また、山火事後の植生回復は土壌状態にも影響を受け、特に蛇紋岩土壌のような特殊土壌の地域では、植生の回復は極めて遅い<sup>2)・80)</sup>。

このように植生の回復が困難な地域においては、環境保全および防災的側面から人為的に森林を再生していく技術を確認することが急務である。蛇紋岩土壌や鉱山跡地において植生が破壊され、未だに植被が

## 第4章 トウヒ属樹木を用いた森林生態系の環境修復の試み

- 4.1 修復のための基礎資料の収集
- 4.2 環境要因と指標植物の解析
- 4.3 導入樹種の成長と生態生理学的応答
- 4.4 結論

## 第5章 総合考察

- 5.1 トウヒ属3種の環境応答性
- 5.2 生態生理学的視点からの研究展望
- 5.3 森林の修復と再生への展望

## 謝辞

## 引用文献

## Summary

## 写真

## Appendix (付表)

回復していない荒れ地において、再生が困難であっても森林修復事業が実施され、一定の成果を挙げてきた<sup>21)・41)・124)・130)</sup>。

日本にも、特殊土壌地帯において山火事後、原植生が回復していない地域が存在する。その一例として、北海道北部には、数度にわたる山火事の影響を受け、未だに森林植生が回復していない地域が存在する(Photo1)<sup>86)・112)</sup>。このような地域の一部は北海道大学天塩研究林内にも位置し、寒冷強風地域であり、かつ蛇紋岩土壌を立地環境とすることから、生育可能な種が制限されササが優占種として生育している<sup>52)・58)・69)</sup>。さらに、この地域では蛇紋岩土壌がむき出しの地域も多く存在し、地すべりが多発している。このことから、北海道北部の蛇紋岩土壌の荒廃地においても、森林を修復することが望まれる。実際に森林修復に使用される樹種としては、土壌条件に対して適応性の高い樹種で、北海道北部に生育していた樹種を用いることが望まれる。トウヒ属樹木は、本来北海道北部における主要樹種であり<sup>115)</sup>、荒廃地を緑化する活物材料としては妥当な種であると期待されてきた。

## 1.2 活物材料としてのトウヒ属樹木の特性

トウヒ属の樹木は、主に北半球の亜寒帯気候の地

域に約60種存在し<sup>42)</sup>、我が国では7種が記載されている<sup>91)</sup>。本州では多くのトウヒ属樹種が現在ごく限られた山岳地帯にのみ分布する種が多い。一方、北海道ではアカエゾマツ (*Picea glehnii*) とエゾマツ (*Picea jezoensis*) が広範囲に分布している<sup>82)</sup>。分布特性から、活物材料としてのトウヒ属樹木は北海道において汎用性の高い種であると考えられる。アカエゾマツは遷移初期から出現する樹種であり、蛇紋岩土壌、湿地、火山灰地、砂丘、岩礫地など貧栄養な環境、および山火事跡地にも生育する<sup>113)・114)</sup>。一方、エゾマツは耐陰性が高く、トドマツ (*Abies sachalinensis*) とともに発達した森林の構成種となる<sup>60)・82)</sup>。また、肥沃な褐色森林土を中心に分布していることが多い<sup>43)</sup>。アカエゾマツとエゾマツは同属の樹木でありながら分布域がやや異なる。アカエゾマツはエゾマツ等の他の針葉樹とともに優占する群落は少なく、上述の地域に純林を形成する<sup>82)・113)</sup>。

アカエゾマツとエゾマツは、主に天然更新に関して戦前から詳細な調査が行われてきた<sup>102)</sup>。また群落構造に関しても多岐に渡った研究が行われている<sup>79)・113)・127)</sup>。アカエゾマツの光合成特性は、エゾマツと比較して初期勾配が小さく、光合成速度が飽和に達する光合成有効放射が高いことから、光要求性が高い樹種であることが示唆された<sup>59)・98)</sup>。また、アカエゾマツの光合成速度は9月にピークに達するとされている<sup>56)</sup>。さらに、土壤凍結、水ストレスと光合成速度との関係解析に関する研究例もある<sup>111)</sup>。養分吸収特性に関しては、蛇紋岩土壌と褐色森林土に分布する樹木中の無機養分を分析した結果、蛇紋岩土壌下に生育するアカエゾマツは特にMg濃度が低い傾向を示した<sup>10)・57)</sup>。しかし、アカエゾマツの生理機能特性に関する実験生態学的研究は限定されている<sup>43)</sup>。

### 1.3 蛇紋岩土壌における植物の生育阻害要因

北海道の南宗谷付近から日高にかけて分布する蛇紋岩土壌は超塩基性土壌とされ、植生を構成する種にも著しい特徴を持つとされている<sup>11)・83)・120)</sup>。蛇紋岩土壌は、カンラン岩等の超塩基性岩が変成を受けて形成された蛇紋岩の風化によって形成される<sup>11)</sup>。蛇紋岩土壌の特徴として、(1) Ni、Cr等の重金属の含有、(2) 高濃度のMgの含有、(3) N、P、K、Ca等の植物必須元素の欠乏が挙げられる<sup>11)</sup>。重金属のうち、蛇紋岩土壌中に含まれるCrは主に3価のCrであり、6価Crと比較して植物に対する毒性は少ない<sup>11)</sup>。一方、

Niは原形質膜の極性、イオンの吸収および転流、細胞分裂の活性、および根への炭素分配に対して悪影響を及ぼすとされる<sup>18)・28)・76)・129)</sup>。その結果、根の成長はNiの吸収によって抑制される<sup>23)・46)・47)・49)・81)・85)・119)・129)</sup>。さらに、Niは葉内に吸収されると、光合成能力の低下、およびクロロフィル濃度の低下を招く<sup>13)・47)・129)</sup>。また、高濃度のMgは細胞外のCaと置換され、細胞壁の安定性と原形質膜の透過性を変化させる<sup>77)</sup>。しかし、蛇紋岩土壌に関しては、様々な生育阻害要因が複合的に関わっているため、植物の成長を決定づける要因にはいまだに不明な点が多い<sup>11)</sup>。

上記のような特徴を持つ蛇紋岩土壌であるが、いくつかの種は耐性を獲得し、蛇紋岩土壌にも生育している。植物の有害元素に対する一般的な耐性機構は、元素の植物体内への吸収や移動を制限する植物種 (excluder) と、有害元素を蓄積して液胞に貯め込んだり、植物体内でキレート等の無毒化した形態に置換できる植物種 (accumulator) の2種類に分けられる<sup>3)・4)・59)</sup>。一般的にaccumulatorは重金属を含んだ土壌に特殊化した固有種が多く、大量の重金属を体内に蓄積可能である<sup>11)・27)</sup>。これらの種はhyper accumulatorと記載され、葉内の液胞中に重金属を蓄積している<sup>11)・94)</sup>。

一方、蛇紋岩土壌に分布する *Silene italica* (ナデシコ科マンテマ属) や *Pinus virginiana* (マツ科マツ属) は水耕実験によってもNiを蓄積せず、excluderであることが示唆されている<sup>28)・81)</sup>。またexcluderと考えられるススキ (*Miscanthus sinensis*) は、根から有機酸を放出することで有害元素であるAlとキレートを形成し、吸収しない機構を持つことが解明された<sup>53)</sup>。さらに、特に木本に関しては、根と共生する外生菌根菌が大きな役割を果たしており<sup>128)</sup>、外生菌根菌を接種した苗では有害元素の吸収が抑制される<sup>46)・48)・128)</sup>。蛇紋岩土壌に育成したアカエゾマツとエゾマツは、針葉中のNiとMg濃度は高くない<sup>10)・57)</sup>。このことから、アカエゾマツとエゾマツはexcluderに相当すると推察されている。

### 1.4 研究目的と構成

本研究は、トウヒ属樹木を用いた北海道北部の蛇紋岩土壌地帯における森林環境修復技術の基礎情報に資することを最終的な目的とした。

まず、北海道に広範囲に分布するアカエゾマツとエゾマツの土壌環境に対する環境応答能を明らかにす

る必要がある。このために、アカエゾマツとエゾマツの成長特性を分布域の広い外国樹種3種（ヨーロッパトウヒ、グラウカトウヒ、マリアナトウヒ）と併せて測定し、アカエゾマツとエゾマツの主に光合成特性の同属内における位置付けを明確化した。また、同じトウヒ属樹木間で成長反応を比較することによって、系統間の違いによる成長特性の差異を最小限に抑えることができるので、種間比較がより明確になる<sup>50)</sup>。成長特性としては、伸長成長、針葉の寿命、光合成特性および養分吸収特性に関して着目した。これらについて、同一地域に植栽された個体で検討し、立地環境の類似した外国種と比較し検討した。そして、分布特性に裏付けられた生態生理的特性に関して解明した(第2章)。

アカエゾマツとエゾマツの生態生理的側面を明確化した後に、特に北海道で広く植栽されているアカエゾマツ、エゾマツおよびヨーロッパトウヒの3種の初期成長における蛇紋岩土壌への耐性と適応能力を検討した。このために、蛇紋岩土壌と非蛇紋岩土壌(褐色森林土)とにトウヒ属樹木苗3種を植栽し、両土壌間で育成させた3樹種の生態生理的特性を比較し検討した。さらに、特にNiとMgに対する耐性機構に大きく関与する外生菌根菌の感染状況についても検討した。これらの生育試験の結果から、環境修復のための活物材料としての適合性を調査し、蛇紋岩土壌の山火事跡に植林する樹種の妥当性を検討した(第3章)。

最後に、北海道北部の蛇紋岩土壌地帯の山火事跡の無立木地において実施された森林環境修復試験地の事例解析を行った。まず、気候要素と土壌要素に関して特に微地形単位で検討し、試験地に生育するササを生物指標とするセーフ・サイトの解析例を示した。また、導入樹種に関して生育状況を詳細に検討し、成長に影響を与える生態生理学的特性に関して検討した(第4章)。

これらの一連の研究結果より総合考察を行い、今後の研究展望に関する検討した。また、導入された樹木の生育を促進させ、蛇紋岩土壌地帯における森林再生を実施していく上での対策も併せて検討した(第5章)。

## 第2章 トウヒ属樹木の生態生理学的特性の把握

### 2.1 研究目的

森林の修復と再生を行うには、その立地解析から環境収容力を把握するとともに、森林環境修復に用いる活物材料としての樹種の選定が、環境修復の成否を決定づける主要な要因である。本研究で対象としたト

ウヒ属樹木の研究は多岐に渡るが、主要樹種の生育特性については情報が乏しい。そこで、まず北海道にも導入されているトウヒ属樹木数種の比較生態生理学的調査を行った。

海外における代表的なトウヒ属樹木としては、ヨーロッパトウヒが主に東欧、北欧地域を中心に広範囲に分布する<sup>88)</sup>。北米大陸に分布するトウヒ属樹木としては、グラウカトウヒ(*P. glauca*)とマリアナトウヒ(*P. mariana*)が広範囲に分布する。一方、ヨーロッパトウヒとグラウカトウヒが比較的乾燥した肥沃な土壌に分布するのに対し、マリアナトウヒは永久凍土上の貧栄養な立地に生育する<sup>12)</sup>。

北海道ではアカエゾマツとエゾマツは天然分布域がやや異なり、アカエゾマツが貧栄養土壌に分布するのに対し、エゾマツは肥沃な土壌環境に分布する<sup>43)・113)</sup>。しかし、両樹種の光合成特性や養分吸収特性はあまり解明されていない。生育環境に関しては、肥沃な環境に生育するエゾマツは、ヨーロッパトウヒとグラウカトウヒに類似した特性を持ち、貧栄養環境に生育するアカエゾマツは、マリアナトウヒに類似していることが予想される。

土壌を中心とした環境への応答能力は、光合成特性の評価を行うことから可能になる。とりわけ、トウヒ属樹木間における様々な生育環境の利用の仕方は、光合成特性から評価が可能である<sup>95)・96)</sup>。一般的に、植物の資源利用特性に関しては、生育環境によって2種類に区分することができる<sup>17)・65)・72)</sup>。一つは肥沃な立地に生育する植物種(a)で、本論文では多資源多利用型(Fast growing species)、他方は、貧栄養な立地に生育する植物種(b)で、少資源効率利用型(Slow growing species)と呼称する(Fig.1; A)。多資源多利用型の植物種は、高い光合成能力を短期間維持する特徴を持ち、少資源効率利用型の種は、低い光合成能力を長期間維持する(Fig.1; B)。結果として、葉の生涯における光合成生産量は、(b)の方が大きい量となる<sup>24)・38)</sup>。また、葉の寿命に関しては、多資源多利用型の種は寿命が短いのに対し、少資源効率利用型の種は低い光合成能力を補償するため長い寿命を持った葉を持つ<sup>57)・64)・96)</sup>。さらに、光合成能力は葉内の窒素濃度と正の相関を示す<sup>25)・26)・32)・33)・95)・96)</sup>。例えば、多資源多利用型の種は葉内の窒素濃度は高い。一方、少資源効率利用型の種では葉内窒素濃度は低い傾向があるが、少ない窒素を光合成に有効活用する指標である窒素利用効率は高い傾向を示す<sup>72)</sup>。

また、樹木個体における養分濃度、針葉の寿命、および光合成能は、枝のレベルで評価することができる<sup>16)、73)、103)、105)</sup>。このことから、トウヒ属樹木の成長反応に関して枝レベルで生育環境の違いが反映されることが予想される。さらに、同じトウヒ属樹木間で成長反応を比較することによって、系統間の違いによる成長特性の違いを最小限に抑えることができるので、種間比較がより明確になる<sup>50)</sup>。

以上の知見から、トウヒ属樹木の生態生理的な機能は、樹木の生育環境を反映すると予想できる。この予想を検証するため、同一地域に植林されたトウヒ属樹木5種の成長反応、特に光合成特性、葉の寿命、および窒素濃度を比較し検討した。

## 2.2 材料と方法

### 2.2.1 調査地域の概要

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森林圏ステーション苫小牧研究林の212と409林班(北緯42° 40', 東経141° 41', 標高70m)において、1982年に植栽されたトウヒ属樹木を対象として実施し

た。苫小牧研究林の土壌は、未成熟火山灰土壌とされている<sup>39)</sup>。苫小牧研究林の年間平均降水量は1,161mm、平均気温は5.6°Cである<sup>39)</sup>。

### 2.2.2 測定材料、産地

対象樹木としては、北海道に分布するアカエゾマツとエゾマツ、ヨーロッパに分布するヨーロッパトウヒ、北米に分布するグラウカトウヒとマリアナトウヒ、計5樹種とした。なお、これらの5樹種の成長反応に関しては、同一環境で調べられた例はない。

### 2.2.3 伸長量の測定

本研究では、成長量を代表する値として、5年間のシュート(枝と針葉を合わせた単位)伸長量を測定した。ここで5年間のシュート伸長量を測定する理由は、トウヒ属樹木の針葉は高い光合成速度を最低4年間は維持することから<sup>40)、107)</sup>、シュート伸長を測定することによって、この間の光合成産物量が評価できるものと考えたからである。生育期間の終期にあたる1999年10月に5樹種から各10本の枝を採取し、シュート伸長量を測定した。

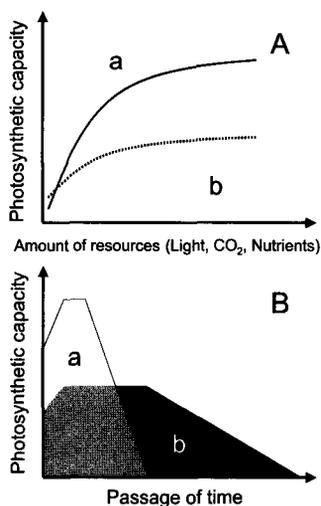
### 2.2.4 針葉の寿命

トウヒ属樹木5種の針葉の寿命を評価するため、枝の針葉の残存率の測定を実施した。1999年10月の成長が停止した時期に、トウヒ属樹木5種から3個体ずつ枝のサンプリングを行った。3本以上のシュートを枝から葉齢別に分け、それぞれ80°Cで4日間乾燥させた。乾燥後、各葉齢の実際の針葉数と葉痕の数をシュート毎に数えた。針葉の残存率は、実際の針葉数と葉痕の数から推定される本来の針葉数の比を計算することで評価した<sup>51)、56)、57)</sup>。

また、残存率の曲線から、実際の針葉の寿命の指標として針葉の半減期<sup>57)</sup>を推定した。1999年10月に採取したトウヒ属樹木5種の10本の主枝から、針葉の半減期を測定した。半数の針葉が落葉した状態では生理活性が大きく低下していることから、半減期を「活力ある針葉の寿命」ととらえることが可能である<sup>57)</sup>。

### 2.2.5 光合成速度測定

純光合成速度(=見かけの光合成速度)は、トウヒ属樹木5種の2年生針葉に関して測定した。2年生針葉を用いた理由は、トウヒ属樹木の針葉は最大光合成能力に達するのに2年を要するからである<sup>40)、74)</sup>。純



Photosynthetic productivity for a leaf of lifetime  $a < b$   
 a: Fast growing species, distributed on fertile habitat  
 b: Slow growing species, distributed on infertile habitat

Fig. 1. Difference of photosynthetic capacity for two growth types of species.

- A: The relationship between amount of resources and photosynthetic capacity  
 B: The relationship between passage of time and photosynthetic capacity

光合成速度は、1999年6月から11月まで毎月1回、各樹種に関して3個体以上を対象に測定した。光合成速度の測定には開放系の携帯式赤外線ガス分析計(H4A, ADC, U.K.)を用い、CO<sub>2</sub>濃度は周囲と等しい濃度の360ppmで測定を行った。太陽光が十分に得られないときは、補助光源にハロゲンランプ(WALZ, Effeltrich, Germany)を用いた。測定は高い光合成有効放射(PPF)から何点か行い、低いPPFの測定においては寒冷紗(クラレ, 大阪)を用いて遮光を行った。最後にチャンバーをアルミニウムホイルで被い、暗呼吸速度を測定した。測定後、針葉のサンプリングを行い、針葉の面積をスキャナー(FB636U, Canon)で取り込み、影の部分面積測定ソフト(Area Measure Ver. 1.00, MYKA Lab., 1995)で解析し、針葉の面積を算出した。また、針葉の面積と併せてSTAR<sup>14)</sup>(全針葉面積に対する影になっている面積の割合; Silhouette needle area to total needle area)に関しても測定を行った。測定した光合成速度は針葉の面積で割り、針葉の立体構造も反映できる葉面積ベース(投影面当たり)の光-光合成曲線を以下の式で求めた<sup>118)</sup>。

$$P_n = P_{max} [1 - e^{-\phi I / P_{max}}] \cdot R$$

ここで、P<sub>n</sub>は純光合成速度、P<sub>max</sub>は光飽和時における最大光合成速度、 $\phi$ は初期勾配、IはPPF値、Rは0  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFにおける暗呼吸速度を示す。

また、翌年にはトウヒ属樹木5種における葉齢ごとの光飽和時における最大光合成速度(P<sub>sat</sub>)を、2、3、4、6年生の針葉に関して測定した。P<sub>sat</sub>の測定は、前年の測定において光合成速度が安定していた8月に、各樹種3個体以上を対象として実施した。測定には携帯式赤外線ガス分析計を用い、葉温は20-25°C、CO<sub>2</sub>濃度は周囲と等しい約360ppmの下で測定を行った。測定した針葉はスキャナーで取り込んで面積を算出し、葉面積ベースの最大光合成速度を算出した。

## 2.2.6 針葉中の化学分析

針葉中のクロロフィルおよび窒素濃度の分析を行った。クロロフィル濃度は、1999年9月にトウヒ属樹木5種からそれぞれ3個体の枝を採取して行った。採取した枝は葉齢別に分け、1、2、4、6年生の針葉に関してクロロフィル濃度を定量した。クロロフィルは、針葉を液体窒素により粉碎した後、ジメシルスルフォキシド(DMSO)を用いて抽出し、分光光度計(Type 1240v, Shimadzu Co, Kyoto, Japan)を用いて測定し、

クロロフィル濃度a、bを以下の式から算出した<sup>5)・109)</sup>。

$$\text{Chl.a } (\mu\text{mol l}^{-1}) = 14.85 A_{665} - 5.14 A_{648}$$

$$\text{Chl.b } (\mu\text{mol l}^{-1}) = 25.48 A_{648} - 7.36 A_{665}$$

ここで、Chl.aはクロロフィルa、Chl.bはクロロフィルb、A<sub>665</sub>、A<sub>648</sub>は665nm、648nmにおける吸光度を示す。

残った針葉に関しては80°Cで4日間乾燥させた。乾燥させた針葉は、粉碎器(TI-100; Tester Industry Co, Tokyo, Japan)を用いて粉末にした。窒素濃度は、CHNS/O analyzer(PE 2400 series II, Perkin-Elmer, Norwalk, CT, USA)を用いて分析を行った。

また、最大光合成速度と窒素濃度との関係を検討するため、最大光合成速度を窒素濃度で割った瞬時的な値である光合成窒素利用効率(PNUE)<sup>26)・37)</sup>に関して検討した。光合成窒素利用効率は、光合成速度と窒素濃度の単位に関して、ともに重量ベース、または面積ベースで比較する<sup>26)</sup>。そのため、これらの値を算出するために比葉面積(Specific leaf area; SLA)を算出した。分析のために採取した針葉に関して、スキャナーで取り込んで面積を算出した。測定後、80°Cで4日間乾燥させた後に面積を求めた針葉の乾重量を測定し、比葉面積( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )を算出した。そして、重量ベースの光合成速度を算出し、光合成窒素利用効率を検討した。

## 2.2.7 統計分析

トウヒ属5種間における5年間のシュート伸長量、針葉の半減期、および窒素利用効率の平均値に関しては、Tukey testを用いて多変量の有意差検定を行った(Stat View 5.0; SAS Institute Inc.)。Fig. 3、Fig. 9における異なるアルファベットの値間には、5%の範囲で統計的に有意差があることを示している。

## 2.3 実験結果

### 2.3.1 シュート伸長量

5年間のシュート伸長量を測定した結果、トウヒ属樹木5種の中でエゾマツが最も長い伸長量である75cmを示し、グラウカトウヒ、アカエゾマツ、マリアナトウヒに対して有意に長い伸長量を示した(Fig. 3,  $p < 0.05$ )。以下、ヨーロッパトウヒ(70cm)、グラウカトウヒ(58cm)、アカエゾマツ(50cm)と続いた。マリアナトウヒでは35cmと最も短く、他の樹種と比較しても有意に短い伸長量を示した( $p < 0.05$ )。

2.3.2 針葉の寿命

古い針葉の落葉が始まるのは10月中旬以降であった。1999年10月初旬におけるトウヒ属樹木5種の葉齢別の針葉残存率は、アカエゾマツとマリアナトウヒでは比較的長期間針葉を持続しており、7年生針葉でも約45%ほどの針葉を保持していた (Fig.2)。一方、エゾマツ、ヨーロッパトウヒおよびグラウカトウヒは、先述の2種と比較して落葉する時期がやや早く7年生針葉はほとんど落葉していた。

また、同時期における針葉の半減年の測定結果から、アカエゾマツとマリアナトウヒは他の樹種と比較して有意に長い半減年を示した (Fig. 3,  $p < 0.05$ )。一方、エゾマツ、ヨーロッパトウヒおよびグラウカトウヒでは、上記の2樹種と比較して半減年が短く、特にグラウカトウヒで短い傾向を示した。また、伸長量と併せて比較すると、伸長量の短いアカエゾマツとマリアナトウヒにおいて半減年が長かった。一方、伸長量の長いエゾマツとヨーロッパトウヒでは半減年は短かった。

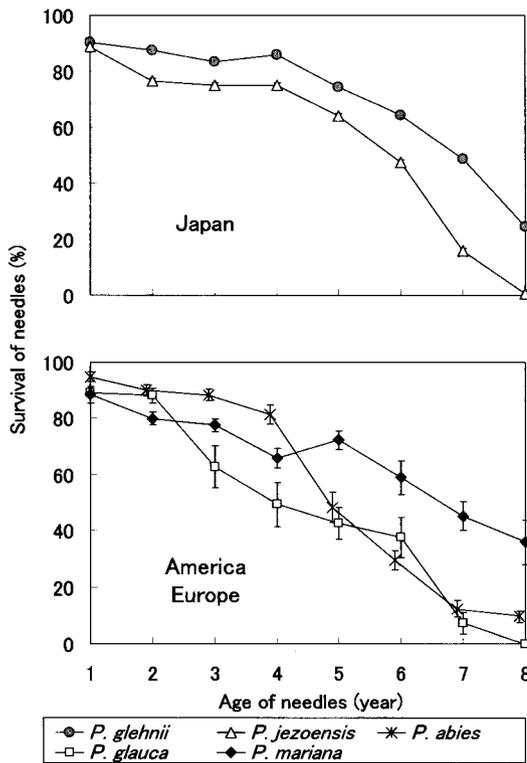


Fig. 2. Survival of needles at different ages for five spruce species (Mean  $\pm$  SE, n = 9).

2.3.3 光合成特性

1999年の6月から11月まで測定した結果から、いずれの樹種においても光合成速度が安定していた1999年9月の測定結果に関して、トウヒ属樹木5種の2年生針葉を測定した結果を用いて光-光合成曲線を作成した (Fig.4)。光飽和時における光合成速度 ( $P_{sat}$ ) は

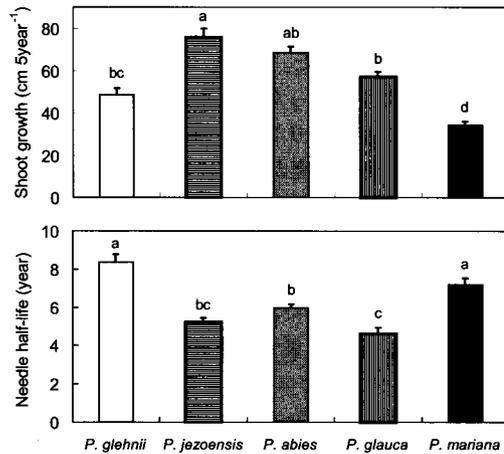


Fig. 3. Shoot growth for five years and a year of half of needle shedding for five spruce species (Mean  $\pm$  SE, n = 10). Different letters indicate significant differences among values of five spruce species ( $p < 0.05$ , Tukey test)

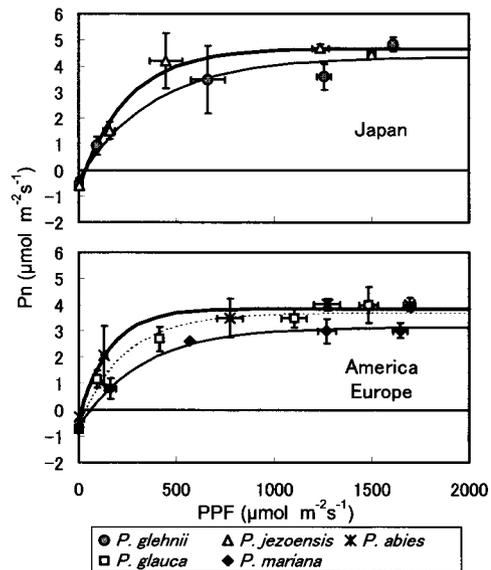


Fig. 4. Light photosynthetic curve for two-year-old needles of five spruce species (September 1999, Mean  $\pm$  SE, n = 3).

また、同時期における針葉の半減年の測定結果から、アカエゾマツとマリアナトウヒは他の樹種と比較して有意に長い半減年を示した (Fig. 3,  $p < 0.05$ )。一方、エゾマツ、ヨーロッパトウヒおよびグラウカトウヒでは、上記の2樹種と比較して半減年が短く、特にグラウカトウヒで短い傾向を示した。また、伸長量と併せて比較すると、伸長量の短いアカエゾマツとマリアナトウヒにおいて半減年が長かった。一方、伸長量の長いエゾマツとヨーロッパトウヒでは半減年は短かった。エゾマツが最も高かった。一方、マリアナトウヒの  $P_{sat}$  は他の4種より低かった。また、エゾマツ、グラウカトウヒ、およびマリアナトウヒは約  $800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  の PPF で光合成速度が飽和に達するのに対し、アカエゾマツでは PPF が  $1400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光合成速度が飽和した。さらに、アカエゾマツとマリアナトウヒは光-光合成曲線の初期勾配に関しても他の樹木と比較して緩い傾向を示した。

2年生針葉における最大光合成速度の季節変化をみると、アカエゾマツとエゾマツでは9月に光合成速度がピークに達した (Fig. 5)。一方、ヨーロッパトウヒ、グラウカトウヒ、およびマリアナトウヒでは6、7月に光合成速度が高くなる傾向を示した。

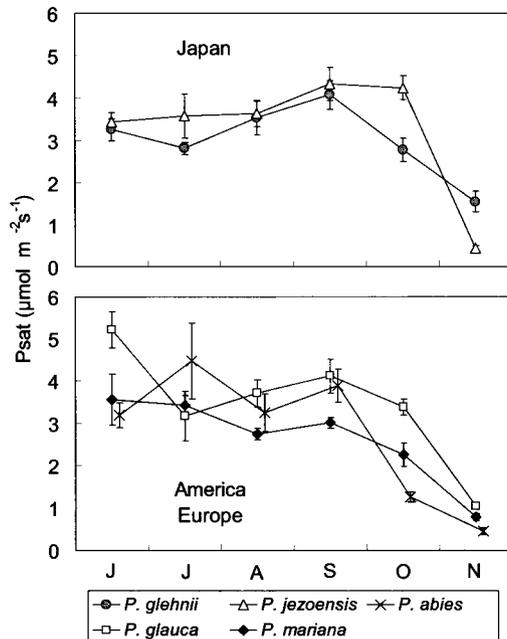


Fig. 5. Seasonal change of photosynthetic rate at light saturation ( $P_{sat}$ ) for two-year-old needles of five spruce species (1999, Mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ).

葉齢別の光飽和時における光合成速度は、エゾマツでは2年生針葉において最も高い光合成速度を示した (Fig. 6)。その後、加齢が進むにしたがって低下した。ヨーロッパトウヒとグラウカトウヒも同様の傾向を示した。一方、アカエゾマツとマリアナトウヒは2年生針葉の光合成速度はエゾマツと比較して高くないが、加齢が進んでも比較的高い光合成速度を維持していた。

### 2.3.4 針葉中のクロロフィルと窒素濃度

樹木の生理活性が安定している1999年9月初旬における葉齢ごとの針葉中のクロロフィル濃度 (a+b) は、エゾマツ、ヨーロッパトウヒ、グラウカトウヒ、およびマリアナトウヒではほぼ同じ濃度を示した (Fig. 7)。

しかし、アカエゾマツは他の樹種と比較して低かった。

また、葉齢ごとの針葉中の窒素濃度は、エゾマツ、ヨーロッパトウヒおよびグラウカトウヒの2年生針葉は特に高かった (Fig. 8)。一方、アカエゾマツとマリアナトウヒは先述の3種と比較して低い窒素濃度を示した。さらに、PNUE を算出した結果、アカエゾマツ高い値を示した (Fig. 9)。一方、エゾマツ、ヨ

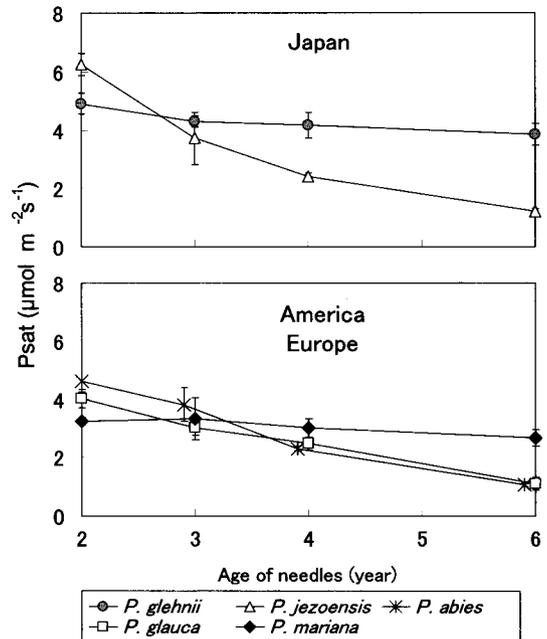


Fig. 6. Photosynthetic rate at light saturation ( $P_{sat}$ ) for each age of needles of five spruce species (1999, Mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ).

ヨーロッパトウヒおよびグラウカトウヒは、アカエゾマツと比較して有意に低いPNUEを示した ( $p < 0.05$ )。

比葉面積 (SLA) は、エゾマツ、グラウカトウヒおよびマリアナトウヒはいずれも約  $63 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  を示した。ヨーロッパトウヒは約  $72 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  と高く、アカエゾマツは約  $48 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  と低い値を示した。SLAが他の樹種より特に高かったヨーロッパトウヒは、エゾマツやグラウカトウヒより若干高いPNUEを示した。

## 2.4 考察

エゾマツ、ヨーロッパトウヒおよびグラウカトウヒは、若い針葉において高い光合成速度を示した (Fig.6)。特にエゾマツでは、2年生針葉における高い光合成能力を示した (Fig.4,6)。外国産樹種に関しても、ヨーロッパトウヒは7月に、グラウカトウヒは6月において高い光合成速度を示した。また、これらの3樹種の針葉中の窒素濃度はいずれも高い濃度を示した (Fig. 8)。窒素濃度は最大光合成速度と正の相関を示す<sup>(25), (26), (32), (33), (95), (96)</sup>。このことから、これらの3樹種は多くの窒素を獲得することで高い光合成能力を有し、その結果、シュートの伸長量も大きくなったと推察される。さらに、これらの3樹種は伸長量長いものの針葉の寿命が比較的短い傾向を示した (Fig.3)。これらの3樹種は針葉のターンオーバーを早めて生理活性の高い新しい針葉の比率を高め、若い針葉によって多くの光合成生産量を獲得していると考え

られる。

一方、アカエゾマツとマリアナトウヒは、若い針葉における光合成能力はあまり高くなかった。また、これらの2樹種は針葉内の窒素濃度も低い値を示した。このことから、特にマリアナトウヒに関しては、葉内の窒素濃度が少ないために最大光合成速度が低かったと考えられる。また、光-光合成曲線の初期勾配も葉内の窒素濃度と密接な関係があり、 $15 \text{ mmol cm}^{-2}$ 以下に窒素濃度が低下すると初期勾配も低下する<sup>(29), (37)</sup>。マリアナトウヒに関しては面積ベースの窒素濃度が  $13 \text{ mmol cm}^{-2}$  と低いことから、初期勾配の傾きが小さくなったと推察される。さらに、アカエゾマツは光合

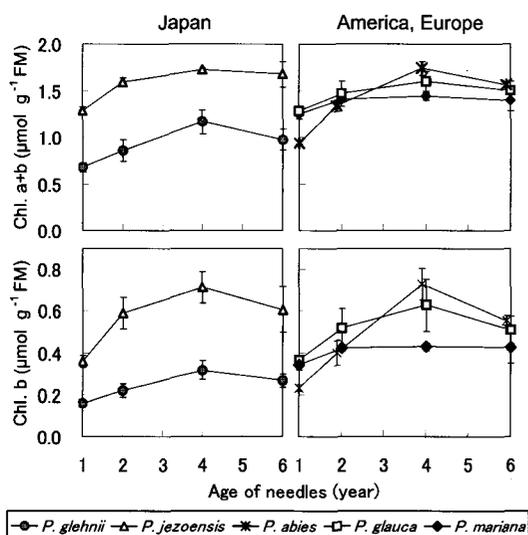


Fig. 7. Concentration of chlorophyll (a+b, b) in each age of needles of five spruce species (Mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ).

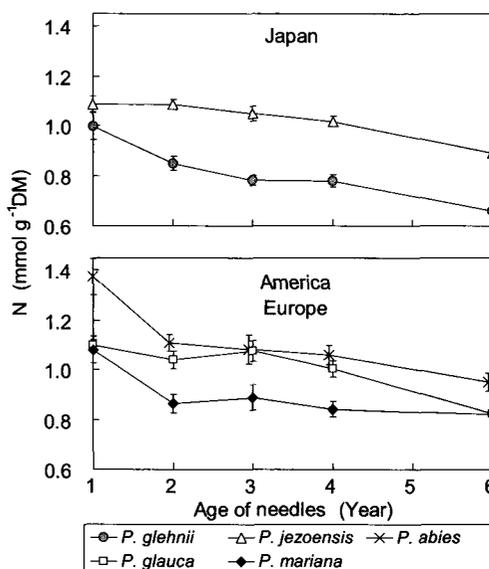


Fig. 8. Concentration of nitrogen in each age of needles of five spruce species (September 1999, Mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ).

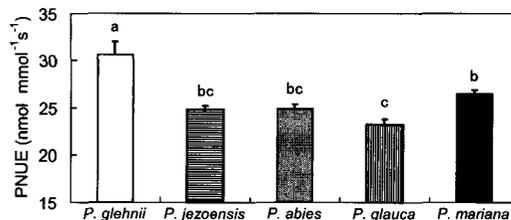


Fig. 9. Photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) for two-year-old needles of five spruce species (September 1999, Mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ). Different letters indicate significant differences among values of five spruce species ( $p < 0.05$ , Tukey test)

成速度が飽和に達するPPFも高く、アカエゾマツは強光利用型の性質を持っていると推察される。本研究結果は、過去の光合成速度の測定結果からも支持される(56), 57), 60), 98)。

アカエゾマツの針葉は葉内窒素濃度が低いうえに比葉面積が小さく、クロロフィル濃度も低い値を示した。比葉面積に関しても最大光合成速度と正の相関を示す<sup>95), 97)</sup>。アカエゾマツは比葉面積が小さい厚い針葉を持つために、他の樹種と比較して最大光合成速度は低いと推察される。

クロロフィル濃度に関しては窒素濃度と正の相関があり、特に窒素濃度が低くなるとクロロフィルbの割合が減少する<sup>37)</sup>。クロロフィルbは特にチラコイド膜上の光化学系IIの集光性クロロフィルタンパク質複合体(LHCPII)中に含まれている<sup>25), 37), 75)</sup>。本研究結果ではアカエゾマツは他の樹種と比較して低いクロロフィルb濃度を示した。アカエゾマツはLHCPIIの濃度が低く、その結果、光を集める能力も低いことが推察される。

しかし、アカエゾマツとマリアナトウヒは、針葉の寿命が長く、加齢の進んだ針葉においても光合成速度の低下は小さかった。このことから、アカエゾマツとマリアナトウヒは葉の寿命を延ばし、加齢による光合成能力の低下を小さくすることによって、若い針葉における低い光合成能力を補償していることが考えられる。また、針葉中の窒素濃度は低いが、PNUEは高い値を示していた。針葉中の窒素濃度は低くても、少ない窒素を効率的に利用して光合成作用を行っていたことが推察される。

また、国産種と外国種の生理特性に関して比較すると、光合成速度の季節変化は、ヨーロッパトウヒ、グラウカトウヒおよびマリアナトウヒでは6、7月に光合成速度が高くなるのに対し、アカエゾマツとエゾマツは9月にピークに達した。この原因は、外国産の3樹種は本来の分布地域が高緯度地域であり生育期間が短いことから、特に日長の長い初夏の時期に光合成能力が高いと考えられる。これらの種に関しては、特に春先のまだ土壌が十分に融解しない時期から光合成を開始することも報告されている<sup>7), 20)</sup>。

## 2.5 結論

本研究結果から、特に肥沃な土壌下に分布するエゾマツ、ヨーロッパトウヒおよびグラウカトウヒ、また貧栄養な土壌下に生育するアカエゾマツとマリアナ

トウヒではそれぞれ生態生理学的特性が類似していることが明らかになった。また、エゾマツ、ヨーロッパトウヒおよびグラウカトウヒは、特に若い針葉中の窒素濃度が高いことから高い光合成能力を獲得でき、伸長量も大きくなった。以上の結果から、エゾマツ、ヨーロッパトウヒおよびグラウカトウヒは、多資源多利用型の樹種であることが考えられる。一方、アカエゾマツとマリアナトウヒは針葉中の窒素濃度が低く伸長量も小さいが、針葉の寿命を延ばし、高い葉齢の針葉における光合成速度の低下を少なくし、PNUEを高めていた。これらの生態生理学的特性によって、伸長量や比葉面積が小さくても、一定の成長量が維持されていたと考えられる。そして、アカエゾマツとマリアナトウヒは少資源効率利用型の樹種であることが考えられる。

同じ地域に植栽された樹木においても、光合成能力の違いから樹種固有の生育立地環境への応答能を推定することができるものと考えられる。多資源多利用型の樹種であり、肥沃な立地環境に生育するエゾマツとヨーロッパトウヒに関しては、多くの成長量を獲得し、すみやかに生育空間を獲得すると考えられる。一方、少資源効率利用型の樹種であるアカエゾマツは、針葉の入れ替え速度を低下させることで、針葉が多く生産できない貧栄養環境においても生育が可能であることが考えられる。

## 第3章 蛇紋岩土壌に育成させたトウヒ属苗木の成長解析

### 3.1 研究目的

前章の実験によって、同一の土壌環境に植栽されたトウヒ属樹木においても、光合成特性や成長には樹種特有の反応が認められた。トウヒ属の中で比較すると、エゾマツは多資源多利用型の樹種であり、シュートの伸長量および若い針葉の光合成速度が高く、窒素濃度も高い値を示した。一方、アカエゾマツは少資源効率利用型の樹種であり、伸長成長は少ないが針葉の寿命は長く、高い葉齢の針葉においても光合成速度が維持されていた。また、針葉の窒素濃度は低くてもPNUEが高いことから、少ない窒素を効率よく利用していることが分かった。

これらの特徴を持つ両樹種であるが、貧栄養土壌で有害とされる元素を含む蛇紋岩土壌下ではどのような成長反応を示すのだろうか。蛇紋岩土壌にも分布域を持つアカエゾマツは<sup>113), 115)</sup>、成長量は小さくても

針葉の寿命を延ばし、個体としても窒素利用効率を高める環境応答を示すことが予想される。一方、エゾマツは肥沃な土壤に分布することが多いが、養分要求性は低い<sup>43)</sup>。蛇紋岩土壤は貧栄養土壤でもあることから、エゾマツは貧栄養環境に適応し、成長していくことが可能であると予想される。

有害元素を含む土壤に生育する適応機構としてのexcluderの特徴に関して、特に蛇紋岩土壤に生育する樹種には、外生菌根菌の感染が重要であることが指摘されている。事実、外生菌根菌を根に接種して高いNi濃度の土壤条件において育成させると、Niは外生菌根菌の体内に保持され<sup>46)・48)・128)</sup>、根の成長は促進される<sup>23)・46)・47)・49)</sup>。トウヒ属樹木が蛇紋岩土壤に生育するためには、細根に多くの外生菌根菌を感染させることによって、NiやMg等の有害な元素を植物体中に取り込まないようにし、耐性を獲得していることが予想される。Niは原形質膜の極性、イオンの吸収および転流、細胞分裂の活性、および根への炭素分配に対して悪影響を及ぼす<sup>18)・28)・76)・129)</sup>。Niは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を招く<sup>13)・47)・129)</sup>。また、Mgは細胞外のCaと置換され、細胞壁の安定性と原形質膜の透過性を変化させる<sup>77)</sup>。このことから、NiやMg等の有害な元素を植物体中に取り込まないことは、蛇紋岩土壤下で生育するためには重要な要因と考えられる。

本章では、北海道の郷土種であるアカエゾマツ、エゾマツと導入種のヨーロッパトウヒの環境応答能力を比較、検討した。ヨーロッパトウヒは、成長量が大きく通直であることから、材木生産のために現ドイツ国周辺から導入され、北海道における重要な造林樹種となった<sup>43)・71)</sup>。また、ヨーロッパトウヒは養分要求性が高い<sup>43)</sup>ことから、蛇紋岩土壤に植栽した場合、アカエゾマツとエゾマツとは異なる成長反応を示すことが予想される。

これらの予想を検証するために、3樹種の苗木を蛇紋岩土壤と非蛇紋岩土壤(褐色森林土)に造成した苗畑に移植させ、成長、外生菌根菌の感染状況、光合成能力、元素濃度を比較した<sup>61)</sup>。北海道の蛇紋岩土壤における森林環境修復に用いる造林樹種として、トウヒ属3樹種の適合性を評価した。

## 3.2 材料と方法

### 3.2.1 調査地の概要

本章の実験は、北海道大学北方生物圏フィールド

科学センター森林圏ステーション天塩研究林235林班(北緯45°06', 東経142°12', 標高110m a.s.l.)で行った。天塩研究林の蛇紋岩土壤が分布する地域ではアカエゾマツが優占している<sup>87)・115)</sup>。気候条件は、30年間の平均年間降水量は約1,200mm、平均最大積雪深は2.0m、平均、最高、最低気温は5.2℃、32.0℃および-33.5℃である(天塩研究林、未発表)。

### 3.2.2 苗畑の造成

本実験を行なうにあたり、天塩研究林235林班の蛇紋岩土壤と褐色森林土の地域にそれぞれ林間苗畑を新しく造成した。235林班には地質条件を分ける断層が存在し、一方では蛇紋岩土壤に、他方では褐色森林土(壤土)に覆われている。1999年5月に、2反復、4ブロックの苗畑を蛇紋岩土壤と褐色森林土の地域にそれぞれ造成した(Photo3)。この林間苗畑の大きさは、幅が2m、長さが20mに設定した。双方の苗畑の距離はおおよそ100mであり、気候条件は双方の苗畑で等しいと考えられる。

### 3.2.3 苗木の育成

実験を開始するにあたり、アカエゾマツ、エゾマツおよびヨーロッパトウヒの3樹種の苗木を育成させた。アカエゾマツとエゾマツの種子の生育地は、非蛇紋岩土壤が分布する富良野市の国有林からそれぞれ採取した。ヨーロッパトウヒの種子はドイツ南西部に生育する母樹から採取したものを使用した。これら3樹種の種子は札幌市内の埴土の苗畑に播種した。移植前に、アカエゾマツとエゾマツの苗木は4年間、ヨーロッパトウヒの苗木は2年間育成させた。開芽前の1999年5月上旬に苗畑からそれぞれの苗木を160個体掘り取り、天塩研究林に輸送した。そして、雪の中に1ヶ月の間苗木輸送用の袋に入れて保存し、林間苗畑周辺の積雪が消えるのを待った。1999年6月にアカエゾマツ(4年生)、エゾマツ(4年生)、およびヨーロッパトウヒ(2年生)を80個体ずつ蛇紋岩土壤および褐色森林土の苗畑に植栽した。

### 3.2.4 土壤分析

土壤の化学分析として、蛇紋岩土壤と褐色森林土における土壤pHおよび各種元素濃度の分析を実施した。双方の苗畑における深さ0-10cmから各ブロックから4ヶ所ずつ土壤のサンプリングを行った。サンプリング後、10gの乾燥させていない土壤に対し25mlの

純水を加えて1時間振盪し、1時間以上静置した後に土壌pHをpHメーター (HM30V, TOA Electronics Ltd., Tokyo, Japan) で測定した。土壌pH測定後、土壌サンプルは105℃で24時間乾燥させた。乾燥させたサンプルは、C、N量をCHNS/O analyzer (PE 2400 series II, Perkin-Elmer, Norwalk, CT, USA) を用いて分析を行った。交換性Pに関しては、オルセン法<sup>90)</sup>を用いて抽出し、抽出液を得た。交換性塩基 (Ca, Mg, K, Na) は、2.5gの乾土に対して50mlの1 N酢酸アンモニウムを加え、1時間振盪し、抽出液を得た。微量元素と重金属 (Mn, Fe, Cu, Zn, Ni, Cr) は、5.0gの乾土に対して25mlの0.1N塩酸を加え、30℃に温度を保った状態で1時間振盪し、抽出液を得た。P、塩基、微量元素それぞれの抽出液は、ICP プラズマ発光分析機 (IRIS, Jarrel ash, Franklin, MA, USA) を用いて分析を行った。

### 3.2.5 苗木の成長測定

トウヒ属樹木3種の生育特性を定量するため、苗木のそれぞれの器官の乾重量を測定した。1999年6月、2000年5月、2000年11月および2001年10月に (以下、0月目、11月目、17月目、28月目と表記する)、蛇紋岩土壌と褐色森林土に育成したトウヒ属樹木3種の苗木を各サンプリング時に各ブロックから4個体、計16個体をそれぞれ無作為に採取した。

また、2000年5月のサンプリング時には生存している苗木と枯死した苗木を数え、初めに植えた苗木の総数から生存している苗木の割合 (活着率) を算出した。採取した苗木は、まず水道水で、次いで蒸留水を用いて洗浄した。洗浄後、苗木の樹高を測定し、その後、シュート (針葉+枝、葉齢別)、幹、および根に分類した。それぞれの器官は乾燥機を用いて80℃で4日間乾燥させた。

乾燥後、シュートは針葉と枝に分類し、針葉 (葉齢別)、幹・枝および根の乾重量を測定した。また、苗木の地上部器官の生育指標の一つとして、樹高を地上部乾重量 (針葉+幹・枝) で割った弱さ度<sup>101)</sup> に関しても検討した。この値は苗木の地上部における充実度を示す指標としてよく用いられる。また、28月目のサンプリングに関しては針葉の残存率も検討した。トウヒ属の苗木は枝が細くて直接葉痕を数えてシュート毎の針葉残存率を算出することが困難であったため、以下の式より算出した<sup>61)</sup>。

$$\text{針葉残存率} = (\text{FTNM} / \text{ITNM}) \times (\text{INM} / \text{FNM}) \times 100$$

ここで、FTNMは28月目の葉齢別針葉乾重量、ITNMは各サンプリング時における葉齢別最大針葉乾重量、INMは最大乾重量時の1本あたりの針葉の重量、FNMは28月目の1本あたりの針葉の重量を示す。

### 3.2.6 外生菌根菌の感染率の測定

外生菌根菌の感染率を測定するため、蛇紋岩土壌と褐色森林土に生育させたトウヒ属樹木苗の細根における感染率を測定した。移植当時では、新しい根の生育が未発達のため外生菌根菌の観察が困難であった。根の生育が充実した17月目にサンプリングした苗木に対して、外生菌根菌の感染率の測定を行った。2000年11月に蛇紋岩土壌および褐色森林土の苗畑から採取したトウヒ属樹木3種の苗に関して、乾燥前に外生菌根菌の観察を行った。採取したトウヒ属樹木苗16個体は10本の側根を無作為に選び、側根から枝分かれした直径2mm以下の根を細根と定義した。全細根の根端部分に関して、双眼実体顕微鏡を用いて外生菌根菌の感染の有無を観察し、外生菌根菌に感染している根端および感染していない根端の本数を数えた。そのあと、両根端数を合計し、以下の式から外生菌根菌の感染率を算出した<sup>61), 93)</sup>。

$$\text{感染率} = [\text{ESR} / (\text{ESR} + \text{NSR})] \times 100$$

ここで、ESRは外生菌根菌の感染した根端、NSRは外生菌根菌の感染していない根端を示す。

純光合成速度は、蛇紋岩土壌と褐色森林土に生育するトウヒ属3樹種の2年生針葉に関して測定した。純光合成速度は、2001年9月に蛇紋岩土壌と褐色森林土に植栽された各ブロックのトウヒ属3樹種の苗に関して各ブロックからそれぞれ3個体以上を対象として測定した。光合成速度の測定は第2章と同様である。

また、蛇紋岩土壌および褐色森林土に生育するトウヒ属樹木3種における、光飽和時における最大光合成速度 (Psat) を1、2、3年生の針葉に関して測定を行った。Psatは、2001年9月に蛇紋岩土壌および褐色森林土に生育するトウヒ属3樹種に関して各ブロックからそれぞれ3個体以上を対象として測定した。測定には携帯式赤外線ガス分析計を用い、葉温は20-25℃、CO<sub>2</sub>濃度は周囲と等しい約360ppmの下で測定を行った。測定した針葉はスキャナーで取り込んで面積を算出し、葉面積ベースのPsatを算出した。

### 3.2.8 植物体中の化学分析

針葉中のクロロフィル濃度、および針葉および根

のN、P、K、Ca、Mg、およびNi濃度の分析を行った。

クロロフィル濃度は、2001年10月に、蛇紋岩土壌および褐色森林土に生育するトウヒ属3樹種の苗に関して各ブロックからそれぞれ4個体の枝を採取した。採取した枝は葉齢別に分け、1、2、3年生の針葉に関してクロロフィル濃度を定量した。クロロフィルは、針葉をハサミを用いて細かく分解した後にジメシルスルオキシド (DMSO) を用いて抽出を行い、分光光度計 (Type 1240v, Shimadzu Co., Kyoto, Japan) を用いて測定し、クロロフィルaとb濃度を2章の式から算出した<sup>5), 109)</sup>。

各種元素の分析に関しては、成長測定のために採取した個体を用いた。元素分析には、光合成速度が最大である2年生針葉<sup>40), 74)</sup>と根を用いた。乾燥させた針葉および根は、粉碎器 (TI-100; Tester Industry Co., Tokyo, Japan) を用いて粉末にした。窒素濃度はCHNS/O analyzerを用いて分析を行った。他の元素 (P、K、Ca、Mg、Ni) に関しては、microwave digestion system (O-I Analytical, Collage Station, TX, USA) を用いて湿式灰化を行い、分解液を50mlに定量した後、ICP分析機を用いて分析を行った。また、過剰になると植物成長に有害な元素とされるNiとMgがどの根系の部位に集積するかを検討するため、

28月目のサンプリングに関して主根と細根に分け、元素分析を行った。28月目のサンプリングしたトウヒトウヒ属3樹種の根は網目の径が2.0mmの円形ふるいを用いて分類し、主根 (直径  $\geq 2.0$ mm) および細根 (直径  $< 2.0$ mm) とした。これらの根に関してはそれぞれ湿式灰化を行い、NiとMgの分析を行った。

### 3.2.9 統計分析

土壌の化学成分、苗木の各乾重量、弱さ度、針葉残存率、外生菌根菌の感染率、葉齢別の最大光合成速度およびクロロフィル濃度、針葉および根の各種元素濃度の平均値に関しては、データをt検定を用いて有意差検定を実施した (Stat View 5.0; SAS Institute Inc.)。これらのデータはいずれも蛇紋岩土壌と褐色森林土の個体間で比較、検討した。それぞれの図表における\*、\*\*、\*\*\*の印は、5%、1%、0.1%の範囲で統計的に有意差があることを示している。

また、主根と細根のMgとNi濃度の平均値に関しては、Tukey testを用いて多変量の有意差検定を行った (Stat View 5.0; SAS Institute Inc.)。図3. 10における異なるアルファベットの値間には、5%の範囲で統計的に有意差があることを示している。

Table.1. Chemical properties of soils from the two types of nurseries, sampled at depth of 0-10 cm (Mean  $\pm$  SD, n=16). \*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$ , \*\*\*= $p < 0.001$

	pH	C	N	P	Ca
		(g kg <sup>-1</sup> )			(mg 100g <sup>-1</sup> )
Serpentine	6.73 $\pm$ 0.09	27.4 $\pm$ 5.1	1.85 $\pm$ 0.25	1.11 $\pm$ 0.12	25.5 $\pm$ 3.1
Brown forest	5.18 $\pm$ 0.06	35.3 $\pm$ 9.3	2.43 $\pm$ 0.39	0.94 $\pm$ 0.34	32.2 $\pm$ 7.9
Statistical test	***	n.s.	*	n.s.	n.s.
	Mg	K	Na	Mn	Fe
	(mg 100g <sup>-1</sup> )				
Serpentine	135 $\pm$ 35	6.44 $\pm$ 0.89	7.25 $\pm$ 1.06	0.09 $\pm$ 0.04	0.06 $\pm$ 0.03
Brown forest	7 $\pm$ 2	5.24 $\pm$ 1.03	4.89 $\pm$ 0.44	1.33 $\pm$ 0.01	4.68 $\pm$ 2.94
Statistical test	***	n.s.	**	n.s.	*
	Cu	Zn	Ni	Cr	
	(mg 100g <sup>-1</sup> )				
Serpentine	0.051 $\pm$ 0.015	0.350 $\pm$ 0.041	8.61 $\pm$ 1.52	0.342 $\pm$ 0.035	
Brown forest	0.070 $\pm$ 0.021	0.163 $\pm$ 0.018	0.11 $\pm$ 0.04	0.137 $\pm$ 0.016	
Statistical test	n.s.	***	***	***	

### 3.3 実験結果

#### 3.3.1 土壌の化学分析

土壌の化学性に関してはTable1に示した。蛇紋岩土壌のpHは6.7であり、褐色森林土 (pH=5.2) と比較して有意に高い値を示した ( $p<0.001$ )。蛇紋岩土壌のMg、Na、Ni、ZnおよびCr濃度は、褐色森林土と比較して有意に高い値を示した ( $p<0.01$ )。特に、Mg濃度は20倍、Ni濃度は200倍も高い濃度を示した。一方、NとFe濃度は、褐色森林土の方が蛇紋岩土壌より有意に高い値を示した ( $p<0.05$ )。C、P、Ca、K、MnおよびCu濃度に関しては、両土壌間で有意な違いが認められなかった。

#### 3.3.2 苗木の活着率と成長

トウヒ属樹木3種の苗木の活着率は、褐色森林土に植栽した個体ではいずれも90%以上の高い値を示した (Fig.10)。一方、蛇紋岩土壌に植栽した個体では、アカエゾマツとヨーロッパトウヒはほぼ褐色森林土の個体と同じ値を示した。しかし、蛇紋岩土壌に植栽したエゾマツは55%と活着率が大きく低下した。

アカエゾマツの総乾重量は、蛇紋岩土壌および褐色森林土の個体間で4回のサンプリングのいずれにおいても有意な差は認められなかった (Fig.11)。一方、エゾマツは蛇紋岩土壌に植栽した個体に関して11と28月目のサンプリング時において有意に低い総乾重量を示した ( $p<0.05$ )。ヨーロッパトウヒに関しては、蛇紋岩土壌に植栽した個体に関して17と28月目のサンプリング時において有意に低い総乾重量を示した ( $p<0.01$ )。特にヨーロッパトウヒに関しては、生育期間が長くなるにつれて蛇紋岩土壌と褐色森林土の個

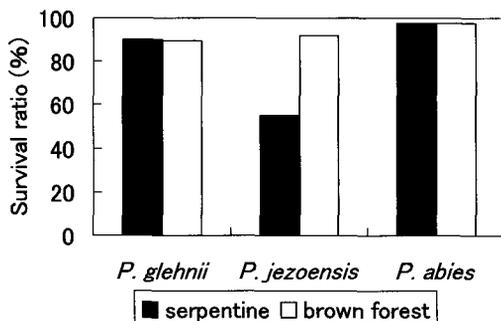


Fig. 10. Survival rate of seedlings of three spruce species planted on two types of soil (28th month).

体間の乾重量の差が大きくなり、最終的に褐色森林土の個体は蛇紋岩土壌の個体より4倍も大きくなった。

各器官別の乾重量に関して検討しても、アカエゾマツでは2種類の土壌間でほとんど有意な成長の差は認められなかった (Fig.12)。エゾマツは、特に針葉および根の乾重量に関して蛇紋岩土壌の個体で有意に低い値を示した ( $p<0.05$ )。ヨーロッパトウヒは、いずれの器官に関しても蛇紋岩土壌の個体で有意に低い値を示した ( $p<0.05$ )。

弱さ度に関しても、アカエゾマツでは2種類の土壌間でほとんど有意な差は認められず、成長とともに値が低くなり、地上部が充実していくことを反映した (Fig.13)。エゾマツとヨーロッパトウヒも、成長とともに値が低くなったが、蛇紋岩土壌の個体は褐色森林土の個体と比較して有意に高い値を示した ( $p<0.05$ )。特にヨーロッパトウヒでは弱さ度が高く、地上部の充実度が低かった。

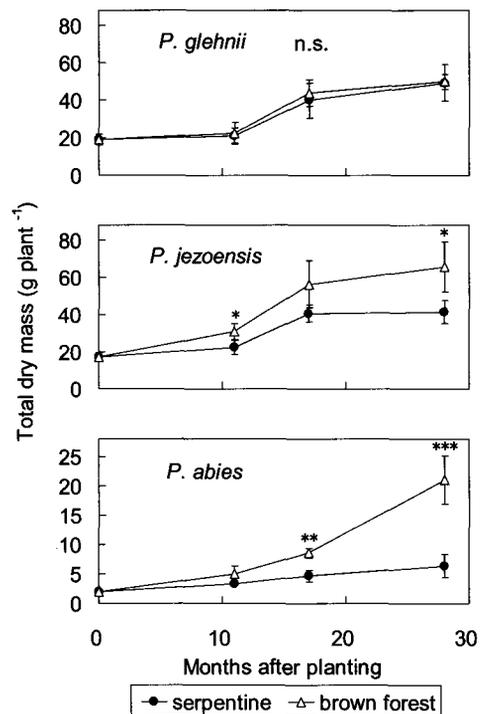


Fig. 11. Total dry mass for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (Mean  $\pm$  SD,  $n=16$ ).  
\*= $p<0.05$ , \*\*= $p<0.01$  and \*\*\*= $p<0.001$

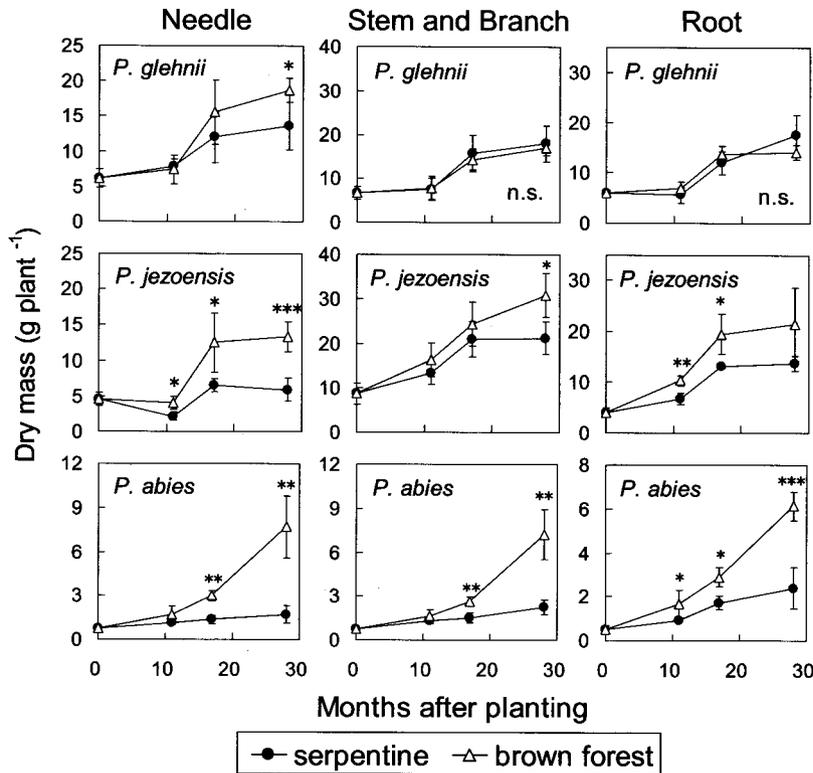


Fig. 12. Dry mass of needle, stem and branch, and root for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (Mean  $\pm$  SD,  $n=16$ )<sup>61)</sup>. Copyright Oxford University Press. \*= $p<0.05$ , \*\*= $p<0.01$  and \*\*\*= $p<0.001$

アカエゾマツの針葉残存率は、エゾマツと比較して高い葉齢の針葉においても高かった (Fig.14)。特に、アカエゾマツの2年生針葉に関しては、蛇紋岩土壌の個体において褐色森林土の個体より有意に高い値を示した ( $p<0.05$ )。一方、エゾマツはアカエゾマツと比較して落葉が早く、両土壌の個体とも2年生針葉で半分以上の針葉が落葉した。また、蛇紋岩土壌の個体において褐色森林土の個体より有意に低い残存率を示した ( $p<0.05$ )。ヨーロッパトウヒは褐色森林土の個体で特に高い残存率を示し、4年生針葉でも約50%の針葉が残存した。一方、蛇紋岩土壌の個体は2年生針葉から落葉が始まり、褐色森林土と比較して有意に低い残存率を示した ( $p<0.05$ )。

### 3.3.3 外生菌根菌の感染率

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およそ60%を示した

(Fig.15)。蛇紋岩土壌に植栽したアカエゾマツの感染率では、80%と有意に感染率が高かった ( $p<0.01$ ; 写真5参照)。一方、蛇紋岩土壌に植栽したエゾマツは感染率が40%と有意に低かった ( $p<0.05$ )。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、両土壌間で有意な差は認められなかった。

### 3.3.4 光合成特性

蛇紋岩土壌および褐色森林土に植栽したトウヒ属3樹種の2年生針葉における光-光合成曲線を作成した結果、アカエゾマツでは両土壌の個体間でほぼ同じような形状を示した (Fig.16)。一方、エゾマツとヨーロッパトウヒは、蛇紋岩土壌に植栽した個体に関して  $P_{sat}$  が低い値を示した。また初期勾配は低く、光飽和点は高くなった。

さらに、葉齢別の最大光合成速度に関しても、アカエゾマツの個体は両土壌の個体間で差が小さく、2、3

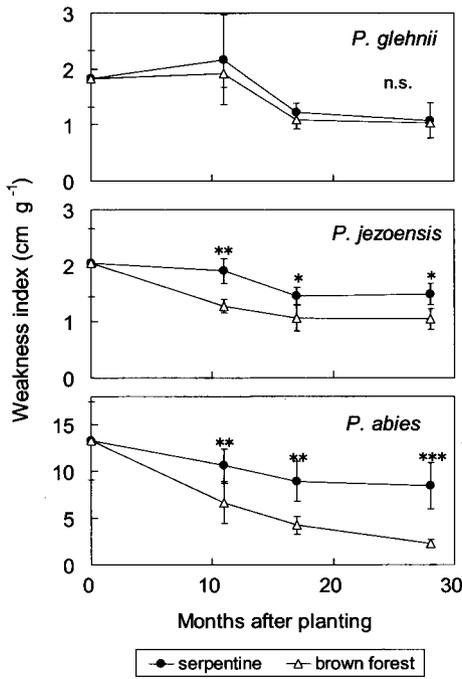


Fig. 13. Weakness index (Tree height per dry mass of aboveground organ) for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (Mean  $\pm$  SD, n=16).  
 \*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$  and \*\*\*= $p < 0.001$

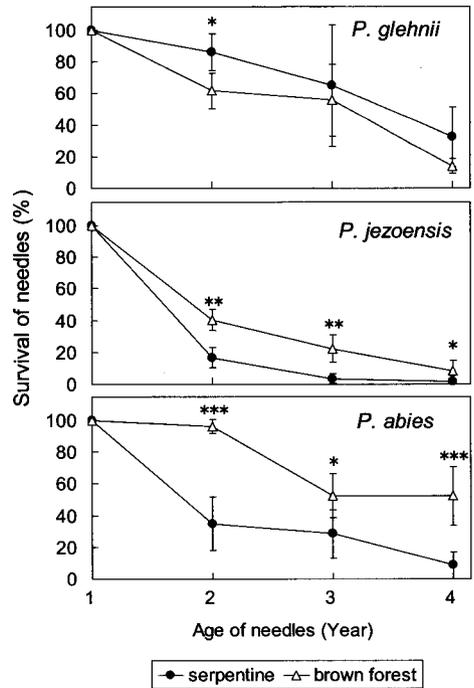


Fig. 14. Survival of needles of three spruce species planted on two types of soil (28th month, Mean  $\pm$  SD, n=16)<sup>61</sup>.  
 Copyright Oxford University Press.  
 \*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$  and \*\*\*= $p < 0.001$

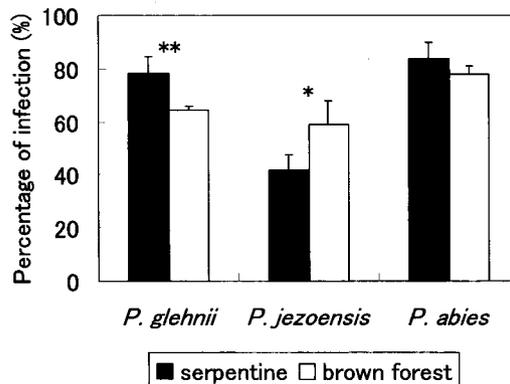


Fig. 15. Ectomycorrhiza infection percentage for short roots of seedlings of three spruce species planted on two types of soil (17th month; Mean  $\pm$  SD, n=16)<sup>61</sup>.  
 Copyright Oxford University Press.  
 \*= $p < 0.05$ , and \*\*= $p < 0.01$

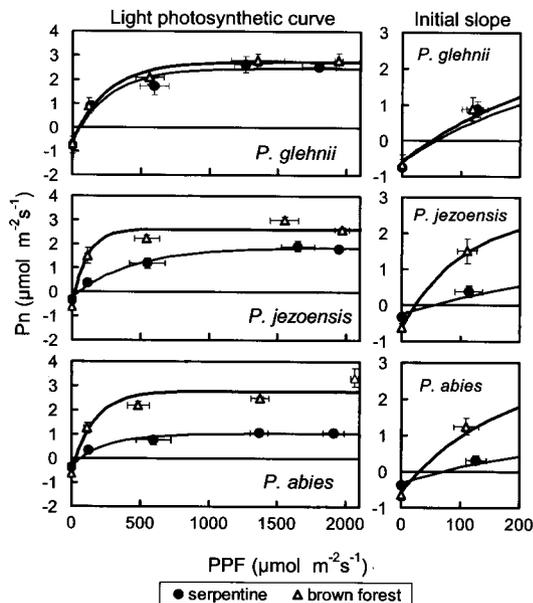


Fig. 16. Light photosynthetic curves and initial slopes of their curves for 2-year-old needles for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (September 2001, n=12).

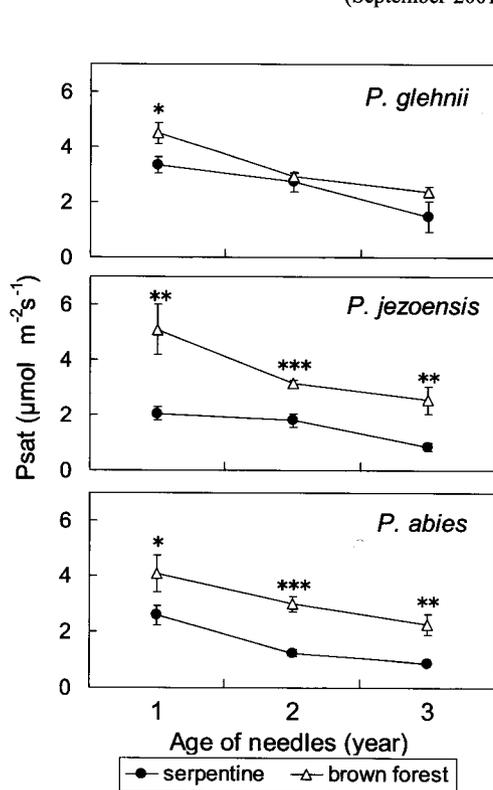


Fig. 17. Photosynthetic rate at light saturation ( $P_{sat}$ ) of each age of needles for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (September 2001, n=12). \*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$  and \*\*\*= $p < 0.001$

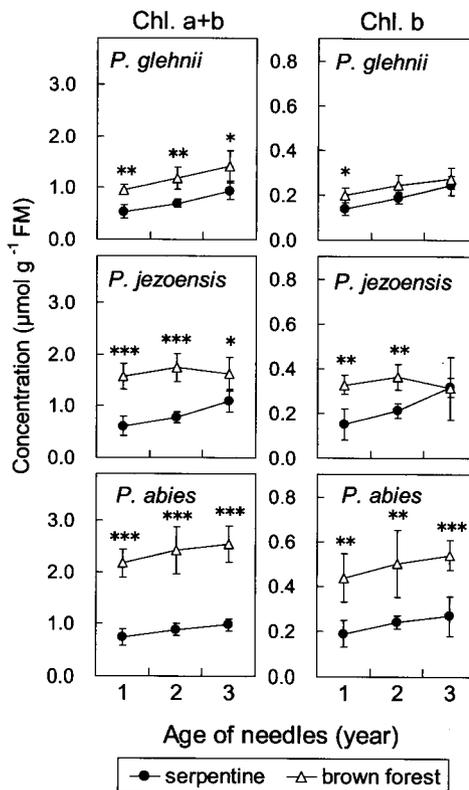


Fig. 18. Concentration of chlorophyll (a+b, b) in each age of needles for seedlings of three spruce species planted on two types of soil and \*\*\*= $p < 0.001$  (September 2001, n=16). \*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$

年生針葉では有意な差が認められなかった (Fig.17)。一方、エゾマツおよびヨーロッパトウヒは、いずれの葉齢の針葉においても蛇紋岩土壤に植栽した個体に関して、褐色森林土の個体より有意に低いPsatを示した ( $p < 0.05$ )。

### 3.3.5 針葉中クロロフィル濃度

蛇紋岩土壤および褐色森林土に植栽したトウヒ属3樹種の各葉齢の針葉中クロロフィル濃度の分析を行った (Fig.18)。その結果、クロロフィル濃度 (a+b) は、蛇紋岩土壤に植栽した個体において、いずれの樹種も褐色森林土植栽の個体より有意に低い濃度を示した。一方、クロロフィルbの濃度は、アカエゾマツの個体では両土壤の個体間で差が小さく、2、3年生針葉では有意な差が認められなかった。一方、エゾマツおよびヨーロッパトウヒでは、特に1、2年生の針葉において蛇紋岩土壤に植栽した個体に関して有意に低い濃度を示した ( $p < 0.01$ )。

### 3.3.6 器官ごとの元素濃度

2年生針葉中および根中の各元素濃度は、樹種間であまり明瞭な傾向を示さなかった (Appendix1, 2, 3)。そこで、各元素濃度の中で、特に明確な傾向を示した針葉中のNi濃度と根中のMg、Ni濃度に関して比較検討を行った。

2年生針葉中のNi濃度は、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツおよびエゾマツにおいて移植後に上昇し、11月目のサンプリングで高い濃度を示した (Fig.19)。その後、両樹種ともNi濃度は減少し、28月目のサンプリングではアカエゾマツの濃度は3樹種の中で  $0.3 \mu\text{mol g}^{-1}$  と最も低い濃度を示した。一方、蛇紋岩土壤に植栽したヨーロッパトウヒの針葉中Ni濃度は、 $1.0 \mu\text{mol g}^{-1}$  前後を示し、あまり濃度は変わらなかった。28月目のサンプリングにおいても蛇紋岩土壤に植栽したヨーロッパトウヒは  $0.8 \mu\text{mol g}^{-1}$  と最も高い濃度を示した。

28月目のサンプリングにおける主根と細根のMgおよびNi濃度を分析した結果、いずれの樹種においても蛇紋岩土壤に植栽した個体における細根のMgとNi濃度は、褐色森林土の個体より有意に高い濃度を示した (Fig.20,  $p < 0.05$ )。また、蛇紋岩土壤に植栽した個体に関しては、いずれの樹種も主根より細根の方が有意に高い濃度を示した ( $p < 0.05$ )。蛇紋岩土壤に植栽したトウヒ属3樹種で比較すると、アカエゾマツの細

根のMg濃度はおよそ  $200 \mu\text{mol g}^{-1}$  を示した。エゾマツとヨーロッパトウヒの細根のMg濃度は、それぞれ  $270 \mu\text{mol g}^{-1}$  および  $300 \mu\text{mol g}^{-1}$  と高い濃度を示した。また、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツの細根のNi濃度は約  $3.5 \mu\text{mol g}^{-1}$  を示した。一方、エゾマツとヨーロッパトウヒの細根のMg濃度は、それぞれ  $6.2 \mu\text{mol g}^{-1}$  および  $7.0 \mu\text{mol g}^{-1}$  と高い濃度を示した。

## 3.4 考察

### 3.4.1 蛇紋岩土壤に植栽したトウヒ属3樹種の生育特性

蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツ苗は、他の樹種と比較して総乾重量と各器官の乾重量は低下していないことが分かった (Fig.11, 12)。また、弱さ度に関しても蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツは褐色森林土の個体と比較して有意差がなかった (Fig.13)。弱さ度は、徒長苗を示す指標として育苗に用いられ、地上部組織の充実状態を示す。また、「弱さ度」の値が低いほど特に地上部組織の生育が充実している<sup>10)</sup>。このことから、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツは、褐色森林土の個体と同様に地上部組織の発達が充実していると考えられる。さらに、針葉残存率に関しても、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツは、特に2年生針葉に関して褐色森林土の個体と比較して有意に高い値を示していることから (Fig.14)、針葉の寿命が延びていると推察される。一般に、貧栄養環境においては針葉樹では針葉の寿命が延長される<sup>57)・96)</sup> ことから、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツは、葉齢の延長によって貧栄養条件を補償していると推察される。

一方、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツとヨーロッパトウヒでは、総乾重量、特に葉および根の乾重量が減少した (Fig.11, 12)。弱さ度に関しても蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツとヨーロッパトウヒは、褐色森林土の個体より有意に高い値を示した (Fig.13)。このことから、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツとヨーロッパトウヒは、地上部の生育が抑制されていると考えられる。針葉残存率に関しても、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツとヨーロッパトウヒは2年生針葉から有意に低い値を示しており (Fig.14)、針葉の寿命が短くなったと推察される。

### 3.4.2 蛇紋岩土壤に植栽したトウヒ属3樹種の光合成特性

蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツ苗は、褐色森林土の個体と比較して2年生針葉の光-光合成曲線は

ほぼ同じ形状をしており、葉齢別のPsatの低下量も小さかった (Fig.16, 17)。一方、エゾマツとヨーロッパトウヒの2年生針葉における光-光合成曲線は、Psatと初期勾配が低下した (Fig.16)。葉齢別のPsatに関して有意に低下した (Fig. 16, 17)。

このように、蛇紋岩土壤に植栽したトウヒ属樹木の光合成能力が種間で異なった原因に関して検討した。まず、Psatや初期勾配は葉内の窒素濃度と密接な関係がある。本研究では、蛇紋岩土壤に植栽したトウヒ属樹木の針葉中の窒素濃度は、いずれの樹種においても褐色森林土の個体と比較して有意に低下していた (Appendix 1)。このことから、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツおよびヨーロッパトウヒは、窒素濃度が低いことからPsatおよび初期勾配が低下したと考えられる。しかし、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツに関しては、窒素濃度が低いにもかかわらず、高い光合成能力を示していた。この点を考察するため、2章でも検討したPsatを窒素濃度で割った光合成窒素利用効率 (PNUE) に関して検討した (Fig.21)。その結果、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツは、褐色森林土の個体より有意に高いPNUEを示した ( $p<0.01$ )。

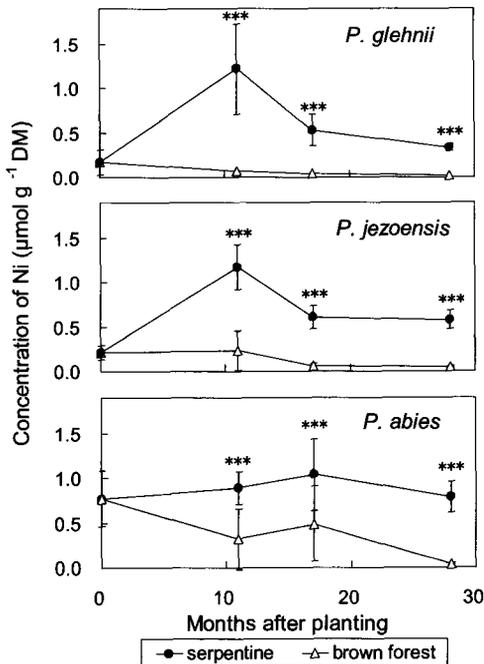


Fig. 19. Concentration of nickel in two-year-old needles for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (September 2001, n=16). \*\*= $p<0.01$  and \*\*\*= $p<0.001$

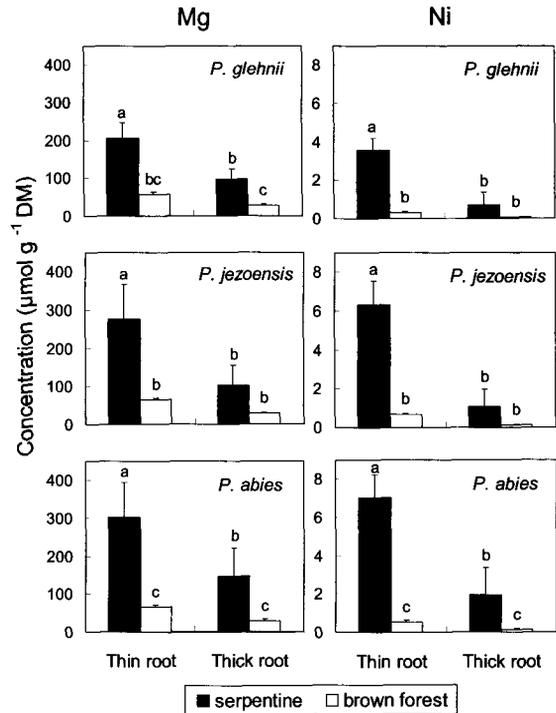


Fig. 20. Concentration of magnesium and nickel in two classes of roots for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (September 2001, n=16). Different letters indicate significant differences between values ( $p<0.05$ , Tukey test).

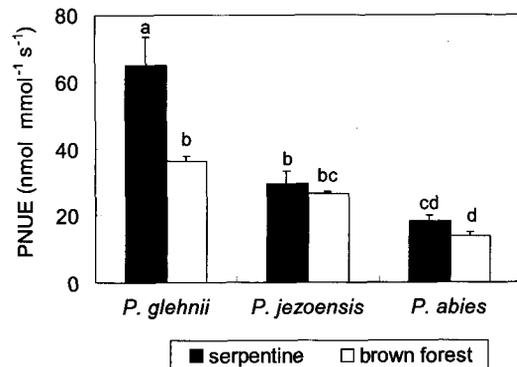


Fig. 21. Photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) of 2-year-old needles for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (September 2001, n=12). Different letters indicate significant differences between values ( $p<0.05$ , Tukey test).

一方、エゾマツとヨーロッパトウヒの窒素利用効率は両土壌間で有意な差は認められなかった。樹種間で比較すると、特にヨーロッパトウヒにおいて有意に低いPNUEを示した ( $p < 0.05$ )。このことから、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツは、特に低い窒素濃度で効率的に光合成作用を営む能力が高いと推察される。

また、クロロフィル濃度に関しても、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツではクロロフィルbの濃度が低下していなかった (Fig.18)。このことから、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツではクロロフィルb中に多く含まれる集光性クロロフィルタンパク質複合体 (LHCPII) 量が低下していなかったことから、弱光域での光合成速度も一定値以下には低下しなかったと示唆される。一方、エゾマツとヨーロッパトウヒのクロロフィルb濃度は有意に低下していた。蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツとヨーロッパトウヒはLHCPII量が低下することによって光を集める能力が低下し、特に弱光域での光合成能力も低下した可能性が示唆される (Fig. 16)。

### 3. 4. 3 蛇紋岩土壤に植栽したトウヒ属3樹種の養分吸収特性

蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツは針葉中のNi濃度が3樹種の中で最も低かった (Fig.19)。また、根中のMgとNi濃度に関しては、3樹種とも細根より主根の方が明らかに低かった (Fig.20)。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。アカエゾマツは3樹種の中で特にMgとNiを植物体内に取り込まない能力が高いと考えられる。この原因として、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツは外生菌根菌の感染率が高く (Fig.15)、その結果、MgとNiの吸収を抑制し、根のMgとNi濃度が低くなったことが考えられる<sup>(46)・(48)・(128)</sup>。また、針葉中のNi濃度も低いことから、光合成速度はNiの毒性を受けないことで低下しなかったことが推察される。針葉中のNi濃度が低い原因に関しては、針葉中の窒素濃度が他種と比較して低い (Appendix 1) ことから、Niの輸送も少なくなったことが可能性の一つとして指摘できる。

蛇紋岩土壤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 (Fig.15)。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。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によって、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツは成長が抑制されたと推察される。

一方、蛇紋岩土壤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 (Fig. 19, 20)。蛇紋岩土壤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 (Appendix 1)。外生菌根菌の一般的な役割として、宿主である樹木に窒素およびリンの吸収を促進させるはたらきがある<sup>(50)・(110)</sup>。ヨーロッパトウヒは外生菌根菌の高い感染率によって、窒素濃度が高くなったと推察される。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、他種と比較して高いNiとMg濃度を示す理由に関しては不明である。いずれにせよ、蛇紋岩土壤に植栽したヨーロッパトウヒはNiの毒性によって光合成速度が低下し、結果として乾重量が低下したのと考えられる。また、アカエゾマツと比較して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はたらきが小さいことが可能性の一つとして推察される。

### 3. 4. 4 トウヒ属樹木3樹種の蛇紋岩土壤における活物材料としての適合性

トウヒ属樹木3樹種に関して、蛇紋岩土壤における造林樹種としての適合性に関して検討した。一般的に、トウヒ属樹木は外生菌根菌の感染なしでは貧栄養土壤において生育が悪い樹木であり、感染していない苗木はうまく活着できないことが多い<sup>(53)・(68)・(89)</sup>。蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツは外生菌根菌の感染率が高いことから、根を活着させる可能性が高いことが考えられる。しかも、アカエゾマツはexcluderとしての能力が高く、光合成能力の低下が少なく、針葉の寿命も長い傾向を示した。このことから、アカエゾマツは蛇紋岩土壤における環境修復に用いる活物材料として、特に重要かつ有用な樹種であることが考えられる。

一方、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツは、外生菌

根菌の感染率はかなり低い値にとどまった。この結果は、蛇紋岩地帯に導入する際に根が活着しにくいことも意味している。実際、アカエゾマツの移植時の活着率は約90%であるのに対し、エゾマツは55%であり、しかも半数の個体が枯死した (Fig.10)。この結果は、外生菌根菌の感染率に反映されている可能性がある。また、針葉の落葉も早く、エゾマツは蛇紋岩土壌においては有用な活物材料ではないと考えられる。

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値を示した。実際、ヨーロッパトウヒの移植時の枯死率は10%と低く、長期的に見ると貧栄養環境における森林生態系の修復に決して不向きな樹種でないようである。しかし、有害なNiおよびMgの濃度が根および針葉中で高い濃度を示し、これらの元素の過剰吸収による毒性をまともに受ける可能性が示唆された。ヨーロッパトウヒは活物材料としては不向きではないが、蛇紋岩土壌においてアカエゾマツのように高い成長量は期待できないであろう。

### 3.5 結論

蛇紋岩土壌に植栽したアカエゾマツ、エゾマツおよびヨーロッパトウヒ苗の成長反応、光合成特性、および元素分析の実験結果から、針葉中のNi濃度と根のNi、Mg濃度は3種の中でアカエゾマツが最も低い濃度を示した。また、蛇紋岩土壌に植栽したアカエゾマツは外生菌根菌の高い感染率を示し、その結果Ni、Mgの吸収を抑制し、これらの元素の毒性を減少させていたと推定できる。アカエゾマツは特に有害元素を取り入れないことで耐性を獲得するexcluderとしての能力が高いと考えられる。

これらの結果から、蛇紋岩に植栽したアカエゾマツは、褐色森林土の個体と比較してほぼ等しい光合成能力を獲得し、乾重量も低下しなかったと考えられる。以上の特性を持つアカエゾマツは、蛇紋岩土壌において高い適合性を持った活物材料であると考えられる。

一方、蛇紋岩土壌に植栽したエゾマツとヨーロッパトウヒは、褐色森林土の個体と比較して有意に乾重量が低下した。また、針葉の寿命は短く、針葉中のNi濃度、根のNiとMg濃度は高い濃度を示した。また、光合成速度、クロロフィル濃度も大きく低下した。これらの原因が複合的に関与することによって、エゾマツとヨーロッパトウヒは光合成生産量が減少し、成長が抑制されたと考えられる。また、アカエゾマツと比較すると、エゾマツおよびヨーロッパトウヒは蛇紋岩

土壌に対する適合性が低いと考えられる。

## 第4章 トウヒ属樹木を用いた森林生態系の修復への試み

### 4.1 環境修復のための基礎資料の収集

前章において北海道で広く植栽されているトウヒ属3樹種 (アカエゾマツ、エゾマツ、ヨーロッパトウヒ) の苗木の成長特性を比較した結果、特にアカエゾマツの蛇紋岩土壌に対する高い適応能力が明らかになり、蛇紋岩土壌に対して高い適合性を持った活物材料であると推察された。本章では、アカエゾマツを用いて、蛇紋岩土壌地帯の荒廃地における森林生態系の環境修復方法を確立することを最終的な目的とする。

まず、本章では活物材料であるアカエゾマツを導入する前に、気象条件と土壌条件に関して検討した。また、生育立地の微地形に注目したセーフサイト探索のための生物指標として、優占度の著しく高いササの生育の調査を行い、評価を行った。その後、導入されたアカエゾマツの成長反応として、光合成特性、葉の寿命、葉内元素濃度、および葉の冬季の被害状況を測定し、ササの生育との関連を検討した。特に生育が悪いアカエゾマツ生育する地域に関しては、その原因を生態生理学的側面から検討した。そして、その生育環境を改善する補助作業を考案することによって、特に山火事跡の無立木地における順調な森林回復に必要な条件を論じた。

### 4.2 生育環境と指標植物の解析

#### 4.2.1 目的

北海道北部の蛇紋岩土壌が分布している地域では、過去100年間山火事が人為的な要因から相次いで発生してきた<sup>112)</sup>。この地域の植生は、かつてアカエゾマツがダケカンバを伴って優占していた<sup>115)</sup>。山火事の発生後、「中の峰」地区以外のほとんどの植生はカンバ類およびハンノキ類の二次林として回復した<sup>112)</sup>。しかし、この地域の中に原植生が回復せず、ササが優占する地域が存在する (Photo1)。この地域は強風寒冷地であり、気候条件が極めて厳しい地域であることも、他の植物が成長しにくい原因と考えられているが、原因を特定できる十分な情報が得られていない。

無立木地において優占している植物であるササは、大部分がクマイザサ (*Sasa senansis*) であり、一部にチシマザサ (*S. kurilensis*) を交える。ササは、耐凍性に関する実態調査が進められ<sup>45)</sup>、クマイザサと

チシマザサは、寡雪地のササと比較して耐凍性が $-15 \sim -25^{\circ}\text{C}$ 、特に地下の芽は $-5 \sim -10^{\circ}\text{C}$ と低く、積雪の被覆がないところでは凍害を受け枯死することが知られている<sup>99)</sup>。しかし、実際に屋外に生育しているササの生育状態に関する研究例は乏しい<sup>70)・99)</sup>。また、樹木限界付近では、特に微地形が樹木の成長と生存を大きく左右する<sup>36)・66)・70)</sup>。研究対象とした試験地は強風寒冷地であることから森林限界付近の環境と類似しており、生育するササも積雪深、斜面方向、風向・風速、土壌などの様々な要因に成長が制限されると推察される。

本研究では、ササの稈高、葉色および葉の被害状況を通して、微地形による環境条件を把握する新しい生物指標とすることを目的とした。またササの生育に影響を与える環境要因として、気温、地温、風向・風速、積雪深の気候条件、および土壌状態に関して、異なる微地形ごとに測定を行った。これらの結果をもとに、アカエゾマツを環境修復として植栽する際に、具体的な環境生物指標として用いていく。

#### 4.2.2 材料と方法

##### 4.2.2.1 調査地域の概要

調査地は、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター森林圏ステーション天塩研究林「中の峰」地区134と135林班（北緯 $45^{\circ}00'$ 、東経 $142^{\circ}07'$ 、標高150-380m、総面積300ha）で行った。過去30年間の平均年間降水量は約1,200mmである（天塩研究林、未発表）。本地区は強風寒冷地であり、土壌は蛇紋岩土壌である<sup>86)・115)</sup>。「中の峰」地区では、数度にわたる山火事後、クマイザサ (*Sasa senanensis*) が優占している<sup>69)・100)</sup>。「中の峰」地区には、南向斜面と北西向斜面の2種類の斜面が存在する。本研究は、特に南向斜面と北西向斜面の環境要因、および両斜面に優占的に生育するクマイザサの生育特性に関して比較し、検討した<sup>52)</sup>。

##### 4.2.2.2 気候条件の測定

調査地内の冬季期間の気候条件に関しては、南向斜面と北西向斜面の気温、地温、風向、風速、および積雪深を測定した。気温と地温に関しては、1999年11月から2000年5月まで自記録式の温度計（Thermo recorder mini, RT-21S, Tabai Espec Corp., Osaka, Japan）を用いて測定した。さらに地温の測定のために、温度計は双方の斜面の地表から5cmの深さに2個ずつ埋めた。また、気温の測定のために、温度計を双

方の斜面の地表から2mの高さに2個ずつ設置した。南向斜面と北西向斜面の日射量に関しては、日射計（アースサイエンス社製、東京）を両斜面にそれぞれ2個設置し、2001年5月から11月の間に測定した。なお、これらの器具の機差を中心とした校正を事前に行った。

風向、風速に関しては、調査地の頂上付近で、1998年12月から1999年3月まで、KADEC-KAZE（コーナシステム社製、札幌）を用いて継続的に測定を行った。積雪深に関しては、2000年1月から4月にかけて、調査地上部における南向斜面と北西向斜面の各40ヶ所で毎月測定を行った。

##### 4.2.2.3 土壌の化学分析

土壌の化学性については、双方の斜面における土壌深度、土壌pH、および主要元素を分析した。2000年11月に、双方の斜面のA層とB層から4ヶ所ずつ土壌のサンプリングを行い、A層とB層の土壌深度も測定した。化学分析の手順は第3章と同様である。

##### 4.2.2.4 ササの生育測定

南向斜面と北西向斜面に生育するクマイザサの成長を比較するため、両斜面にそれぞれ4ヶ所の調査区を設定し、1999年9月に調査を行った。それぞれの調査区から30本のクマイザサの稈を無作為に選出し、稈高を測定した。また、成長期におけるササの生育状況の指標として、クロロフィル濃度に関しても分析を行った。クロロフィル濃度は、両斜面に生育する各6シュートのササの葉を採取した。採取した葉はハサミを用いて細かく分解した後、ジメシルスルフォキシド（DMSO）を用いて抽出を行い、分光光度計（Type 10-100, Hitachi Co., Tokyo, Japan）を用いて測定し、2章の式からクロロフィル濃度a、bを算出した<sup>5)・109)</sup>。さらに、両斜面に生育する各6シュートのササの当年

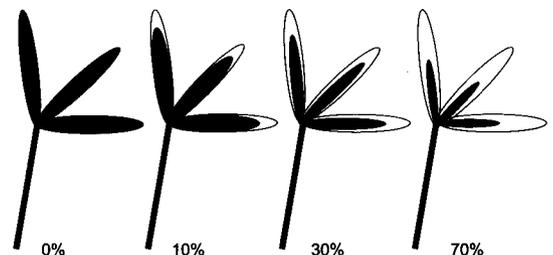


Fig. 22. Schematic representation of damaged leaves (white part) and healthy leaves of dwarf bamboo<sup>52)</sup>. Copyright Japan Bamboo Society.

葉に対して、Fig.22の図を元にして黄化した葉の割合を測定することで被害度を算出した。

#### 4. 2. 2. 5 統計分析

積雪深、ササの秆高、クロロフィル濃度、および被害度の平均値に関しては、南向斜面と北西向斜面のデータをt検定を用いて有意差検定を実施した (Stat View 5.0; SAS Institute Inc.)。それぞれの図表における\*、\*\*、\*\*\*のサインは、5%、1%および0.1%の範囲で統計的に有意差があることを示している。また、土壌の化学成分に関しては、Tukey testを用いて多変量の有意差検定を行った (Stat View 5.0; SAS Institute Inc.)。Table2における異なるアルファベットの値間には、5%の範囲で統計的に有意差があることを示している。

#### 4. 2. 3 調査結果

##### 4. 2. 3. 1 斜面別の気候条件

気温は、1月の終わりから2月まで氷点下の値を示した (Fig.23)。3月に入ってから気温は次第に上昇し、5月には20℃に達した。また、北西向斜面の気温は南向斜面よりも8~10℃低かった。両斜面における最高と最低気温は、35.5℃と-18.9℃であった。地温は、両斜面とも11月下旬から4月上旬まで0℃以上を保ち、冬季でも凍結しなかった (Fig.23)。南向斜面の地温は4月に入ってから上昇を始め、北西向斜面は南向斜

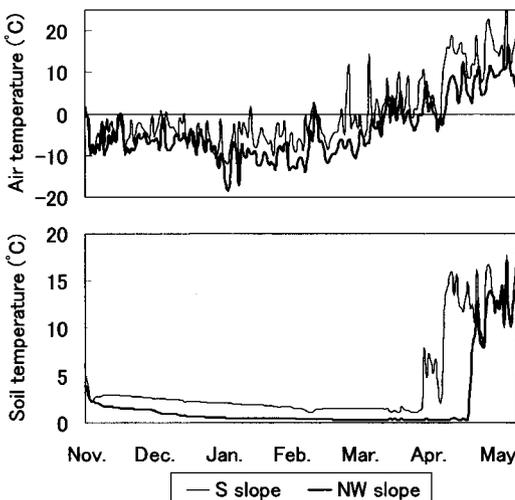


Fig. 23. Seasonal change of air and soil temperatures in 12:00 for S and NW slopes.

面より25日遅れて5月に入ってから上昇した。また、南向斜面と北西向斜面の5月から11月までの総日射量は、それぞれ4400MJm<sup>-2</sup>、3790MJm<sup>-2</sup>であり、北西向斜面では南向斜面と比較して日射量は14%少なくなった。

調査地では、南西方向の卓越風が多い頻度で吹いていた (Fig.24)。風速に関しては南西方向の風が特に強く、平均風速は7m sec<sup>-1</sup>、最大瞬間風速は12m sec<sup>-1</sup>を示した。

積雪深に関しては、南向斜面の積雪深は1月から3月にかけて80cmを示した (Fig.25)。一方、北西向斜面の積雪深は同じ時期において160cmを示し、南向斜面より有意に高くなった (p<0.001)。両斜面とも3月下旬から融雪が始まり、4月の積雪深は北西向斜面で60cm、南向斜面で10cmを示した。

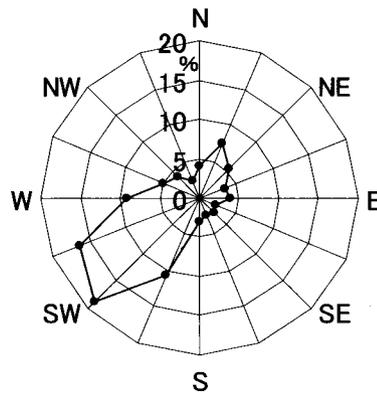


Fig. 24. Frequency distribution of wind directions at the top of the study site (From December 1998 to March 1999)<sup>52</sup>. Copyright Japan Bamboo Society.

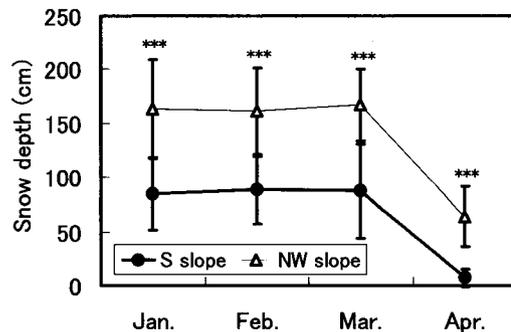


Fig. 25. Seasonal change of depth of snow cover for S and NW slope (Mean ± SD, n=40). \*\*\*=p<0.001

#### 4.2.3.2 土壌の化学的特性

土壌分析結果はTable 2に示した。北西向斜面のA層におけるC、N、P、Mg濃度は、南向斜面と比較して有意に高い値を示した ( $p<0.05$ )。特に、北西向斜面におけるA層のP濃度は、南向斜面より3倍高い値を示した。しかし、A層における土壌pHおよび他の元素濃度は、両斜面間において有意な差は認められなかった。また、B層における土壌pHと各元素濃度は、いずれも両斜面間において有意な差は認められなかった。A層における土壌深度は、北西向斜面において有意に南向斜面より厚い値を示した ( $p<0.05$ )。

また、A層とB層の土壌分析値を比較すると、土壌pHは両斜面においてB層の方がA層より高い値を示した。C、N、P、Ca、K、およびNa濃度は、両斜面においてA層の方がB層より高い濃度を示した ( $p<0.05$ )。一方、NiとMg濃度は、両斜面間で有意に濃度の違いを示さなかった。

#### 4.2.3.3 斜面別のササの成長

北西向斜面に生育するクマイザサの稈高は、南向斜面に生育するササより平均して48cm高くなった (Fig.26,  $p<0.001$ )。また、クロロフィル濃度 (a+b) に関しては、北西向斜面のシュートで南向斜面のシュートより4倍以上の高い濃度を示した (Fig.26,  $p<0.001$ )。さらに、ササの葉の被害度に関しては、北西向斜面が5%であるのに対し南向斜面では18%と高い値を示した (Fig. 26,  $p<0.01$ )。

#### 4.2.4 考察

本調査の結果から、特に南向斜面では気候条件が厳しく、特に厳冬期における積雪深が低いことが分か

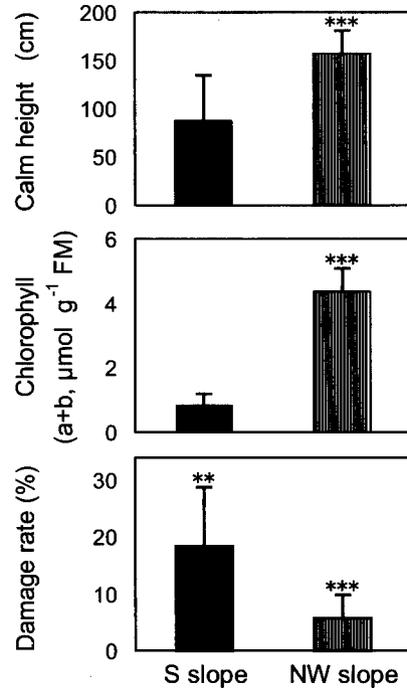


Fig. 26. Growth characteristics of dwarf bamboo (culm height, concentration of chlorophyll in leaf, and damage rate of leaf) grown on Sand NW slopes (Mean  $\pm$  SD, culm height:  $n=120$ , chlorophyll:  $n=6$ , damage rate:  $n=6$ )<sup>52)</sup>. Copyright Japan Bamboo Society. \*\*= $p<0.01$ , \*\*\*= $p<0.001$

Table 2. Chemical properties of soils sampled two kinds of depth at the S- and the NW-slopes (Mean  $\pm$  SD,  $n=4$ ). Different letters indicate significant differences among values of the S and NW slopes, and A and B horizons ( $p<0.05$ , Tukey test).

	pH	C	N	P	Ca
		(g kg <sup>-1</sup> )			(mg 100g <sup>-1</sup> )
A horizon S slope	5.70 $\pm$ 0.42 a	70 $\pm$ 3 b	4.48 $\pm$ 0.39 b	2.34 $\pm$ 0.97 b	77.5 $\pm$ 27.2 ab
NW slope	5.71 $\pm$ 0.73 a	121 $\pm$ 10 a	6.73 $\pm$ 0.21 a	7.65 $\pm$ 3.20 a	88.4 $\pm$ 49.6 a
B horizon S slope	6.37 $\pm$ 0.23 a	24 $\pm$ 4 c	1.38 $\pm$ 8.07 c	1.46 $\pm$ 0.26 b	31.4 $\pm$ 6.1 b
NW slope	6.35 $\pm$ 0.27 a	31 $\pm$ 0 c	1.73 $\pm$ 2.75 c	1.59 $\pm$ 0.32 b	26.2 $\pm$ 5.0 b
	Mg	K	Na	Ni	Depth (cm)
	(mg 100g <sup>-1</sup> )				
A horizon S slope	66 $\pm$ 13 b	10.1 $\pm$ 4.3 a	5.47 $\pm$ 1.14 a	6.4 $\pm$ 7.0 a	10 $\pm$ 5 b
NW slope	125 $\pm$ 6 a	14.3 $\pm$ 5.6 a	6.75 $\pm$ 1.10 a	7.4 $\pm$ 5.9 a	30 $\pm$ 10 b
B horizon S slope	83 $\pm$ 34 ab	2.5 $\pm$ 0.9 b	2.86 $\pm$ 0.46 b	14.0 $\pm$ 8.1 a	90 $\pm$ 20 a
NW slope	77 $\pm$ 35 ab	2.4 $\pm$ 0.8 b	3.18 $\pm$ 0.73 b	8.8 $\pm$ 2.8 a	120 $\pm$ 30 a

った (Fig.25)。また、この調査地においては南西方向から卓越風が吹いていたので (Fig.24)、主要な風向と斜面方向がほぼ一致していたことが考えられる。したがって、南向斜面においては風によって雪がとばされ、結果として積雪深が低くなったことが考えられる。一方、北西向斜面においては主要な風向と斜面方向とが異なり、雪が貯められやすいことが推察される。その結果、南向斜面と比較して積雪深が深くなったと考えられる。また、南向斜面と北西向斜面は地形分類が異なり、南向斜面が頂部斜面であるのに対し、北西向斜面は谷頭凹地に分類できる<sup>62)</sup>。谷頭凹地は周囲を谷壁斜面で囲まれていることから<sup>62)</sup>、谷壁斜面によって雪が遮られ、雪が貯められやすい地形であると推察される。

調査地域における土壌の発達過程も、斜面方向で大きく異なっていた (Table2)。特に、南向斜面では元素濃度が有意に低く、土壌深度も浅かった。この原因として、強風による有機物の移動が、調査地内の土壌発達に影響を与えたと考えられる。すなわち山火事発生後、調査地内は無立木地となり<sup>69)</sup>、樹木と周囲の植生の炎上によって風を遮る障害物が無くなり、有機物を貯められなかったと推察される。また、南向斜面においては、雪と同様に風の影響によって有機物が吹き飛ばされてしまったと考えることができる。したがって、南向斜面における有機物の蓄積は少なくなり、A層も薄くなったと考えられる。一方、北西向斜面では有機物が蓄積され、A層も南向斜面に比べると厚くなったことが可能性の一つとして推察される。また、風の影響以外にも、斜面を構成する微地形の違いによっても土壌層の厚さは異なる<sup>62)</sup>。谷頭凹地である北西向斜面は上部からの土層が崩壊するため、土壌が発達しているという特徴がある<sup>62)</sup>。このことから、北西向斜面では上部の土層が崩壊することによって、A層が厚くなったと推察される。さらに、土壌の肥沃度に関して、植物遺体中のC/N比は微生物の分解による窒素の無機化速度に影響を与え、C/N比が高いと無機化速度は低下する<sup>67), 117)</sup>。調査地内のササの葉内元素中のC/N比は、南向斜面は37、北西向斜面は20であった (Appendix4,  $p < 0.001$ )。このことから、南向斜面では、窒素の無機化が遅いことが推察される。

ササの成長に関しては、南向斜面のササの稈高は北西向斜面のササと比較して低かった (Fig.26)。また、南向斜面のササの葉内クロロフィル濃度も低く、葉の被害率は高い傾向を示した (Fig.26)。クロロフ

イル濃度は窒素濃度と正の相関を示す<sup>37), 75)</sup>。ササの葉内窒素濃度を分析した結果 (Appendix4)、南向斜面のササの葉は窒素濃度に関して有意に低い値を示した ( $p < 0.001$ )。また、南向斜面のA層の土壌中の窒素濃度も低いことから、南向斜面のササは窒素の欠乏を起こしており、その結果クロロフィル濃度も低い値を示したと考えられる。窒素をはじめとした栄養元素の欠乏症が出ていたため (Appendix4)、南向斜面のササは被害率が上昇したと考えた。窒素は光合成能力とも強い正の相関があることから<sup>25), 26), 32), 33), 95), 96)</sup>、光合成作用による生産性も低いと推察される。実際、光合成速度を測定しても、特に南向斜面のササは北西向斜面のササと比較しても低い値を示した (Appendix5)。一方、南向斜面は日射量が北西向斜面より大きく、気温、地温とも南向斜面の方が北西向斜面より高い傾向を示した。しかし、南向斜面に生育するササの成長が悪く、高い光合成能力を持たないことから、日射量、気温、地温は、ササの生育に直接大きくは関与していなかったと考えられる。

一般に、ササは1.0mの積雪を超えると倒伏するが<sup>100)</sup>、南向斜面の積雪は1.0m以下であったため、ササ植物体の一部は、冬季において積雪深の上に突き出て、枯死していたことが観察された。ササの植物体は積雪深より大きく生育することは困難であることが推察される。

本調査地では、南向斜面で特にササの生育が悪かった。その原因としては、気候条件と土壌条件の2種類の要素が関与していることが考えられた。また、これらの要素がササの生育に反映されているため、気候状態と土壌状態を示す生物指標として使用可能であることが考えられる。この結果から、環境修復として南向斜面における植林を行う場合、特に樹木の生育が困難である場所がササの生育状態から予想できる可能性が示唆された。

## 4.3 導入樹種の成長と生態生理学的応答

### 4.3.1 目的

調査地「中の峰」では、特にササの生育が悪い地域では積雪深と土壌深度が浅く、土壌養分濃度が低いことから、植林した樹木の生育も抑制されることが予想される。

本調査地においては、蛇紋岩土壌の樹種であるアカエゾマツを用いて山火事跡森林復元試験として全面的に植林が実施された<sup>69)</sup>。一般的に、樹木の成長お

よび光合成能力は、主に日射量の違いから、日陰の斜面の方が日向の斜面より低い<sup>36), 66), 122)</sup>。また、樹木の針葉は、冬季に風の影響を受けて乾燥し枯死することが多い<sup>34), 35), 78), 121), 126)</sup>。そして、樹木個体における針葉のバイオマスも低下し、樹体全体の光合成生産量にも影響を与える。このことから、樹木の成長に関しては、4.2章で明らかになった気候条件や土壌条件のほかに、日照不足、針葉の寿命、および冬季における針葉の傷害程度が関与していることが示唆される。また、特に生育の悪い個体の針葉に関しては、冬季の乾燥害を受けていたことも考えられる。

さらに、樹木の成長には針葉の光合成能力が直接関与するため、特に生育の悪いアカエゾマツでは、光合成速度が低いことが予想される。また、成長期間における乾燥ストレスについても検討する必要がある。葉の気孔コンダクタンスは、大きく乾燥した環境下で低下する<sup>31), 33), 106)</sup>ことから、乾燥ストレスを受けた個体は、気孔コンダクタンスが低いことが予想される。そして、光合成能力は針葉中の窒素<sup>25), 26), 32), 33), 95), 96)</sup>とリン<sup>9), 108), 116)</sup>との正の相関を持つ。また、クロロフィルも光化学系色素中に含まれ<sup>75)</sup>、光合成能力に大きく関与することが推察される。従って、生育の悪い個体に関しては、針葉内のこれらの養分濃度が低いと予想される。

本節では、まず導入したアカエゾマツの成長に関して測定を行った。また樹木の成長に直接影響を及ぼす針葉の寿命、および冬季における針葉の被害状況に関して比較し、検討を行った。次いで、アカエゾマツの光合成特性と針葉の元素濃度についても調査を行い、環境応答能力の指標とした。

#### 4.3.2 材料と方法

##### 4.3.2.1 調査地域

「中の峰」地区では、1982年から1997年の間に実施された「山火事跡地森林復元試験」として、530,000本を越えるアカエゾマツが導入された<sup>69)</sup>。ササの稈がアカエゾマツの生育を妨げることを防ぐため、植栽前にササを縞状に刈り取りアカエゾマツを植えるスペースを確保した。本研究ではアカエゾマツの生育特性を検討するため、南向斜面と北西向斜面の標高230-360 mの地域の中で、1987年に植栽した地域に各4ヶ所の調査区(各50m×30m)を設定した。そして、調査区内の植栽されてから14年目のアカエゾマツの調査を行った<sup>51), 58)</sup>。

##### 4.3.2.2 導入樹種の成長測定

アカエゾマツの成長を検討するため、南向斜面と北西向斜面の各4ヶ所の調査区から、30個体のアカエゾマツを無作為に選出し、1999年9月に樹高と主枝の節間長を測定した。そして、アカエゾマツの樹高の年変化とササの稈高との関係を検討した。なお、ササの稈高は、過去5年間大きな変化がないことを仮定した。

##### 4.3.2.3 針葉の寿命の測定

両斜面に導入されたアカエゾマツ個体の針葉の寿命を評価するため、樹体の中間に位置する枝における針葉の生存率を測定した。1999年9月に、アカエゾマツの主枝を南向斜面では50cm、北西向斜面は130cmの位置から4個体採取した。なお、採取した枝は厳冬の積雪面より下部の位置であり、日当たりのよい位置の枝を選定した。測定方法に関しては2章と同様である。

##### 4.3.2.4 冬季における針葉被害の評価

冬季における針葉の被害を評価するため、アカエゾマツ主枝の半数の針葉が落葉する半減年と、アカエゾマツ針葉の相対含水率を測定した。2001年4月上旬に、双方の斜面に生育するアカエゾマツの枝を採取した。風による針葉の乾燥を比較するため、同じ個体の積雪面より下、積雪面より上に位置する枝のサンプリングを行った。積雪面より上の枝は、南向斜面では90cm、北西向斜面では180cmの位置から採取した。なお、積雪面より下の枝は、針葉の残存率における採取位置と同じである。サンプリング後、それぞれの葉齢の針葉に関して生重量を測定した。測定後、針葉はイオン交換水に入れ、5℃で2日間貯蔵した。貯蔵後、それぞれの針葉に関して飽和生重量を測定した。その後、針葉は80℃で4日間乾燥させた。乾燥後、葉齢別の乾重量を測定し、以下の式から針葉の相対含水率を算出した<sup>34)</sup>。

相対含水率(%)=

$$[(\text{生重量}-\text{乾重量})/(\text{飽和生重量}-\text{乾重量})]\times 100$$

##### 4.3.2.5 光合成速度と気孔コンダクタンスの測定

純光合成速度は、南向斜面と北西向斜面に導入された積雪面下部のアカエゾマツの2年生針葉に関して3個体以上を対象にして測定した。光合成の測定方法は、2・3章と同様である。

また、光飽和時における最大光合成速度 (P<sub>sat</sub>)

を、同様の方法で2~6年生の針葉に関して測定を行った。Psatは、2000年9月に両斜面に植栽したアカエゾマツに関して3個体以上を対象として測定した。

また、2~6年生の針葉の気孔コンダクタンス(通気性)は、携帯式ガス分析計(ADC H4a, バイサラ湿度センサー内蔵, Finland)を用いて測定した。

#### 4.3.2.6 針葉中の元素分析

元素分析として、積雪面下部のアカエゾマツ針葉中のクロロフィル、N、P、K、Ca、MgおよびNiの分析を行った。分析方法は第3章と同じである。

#### 4.3.2.7 統計分析

アカエゾマツの樹高成長、針葉の残存率、針葉の半減年、最大光合成速度、気孔コンダクタンス、クロロフィル濃度、および各種元素濃度の平均値に関して、南向斜面と北西向斜面のデータをt検定を用いて有意差検定を実施した(Stat View 5.0; SAS Institute Inc.)。それぞれの図表における\*、\*\*、\*\*\*のサインは、5%、1%、および0.1%の範囲で統計的に有意差があることを示している。また、針葉の相対含水率に関しては、Tukey testを用いて多変量の有意差検定を行った(Stat View 5.0; SAS Institute Inc.)。Table2における異なるアルファベットの値間には、5%の範囲で統計的に有意差があることを示している。

### 4.3.3 結果

#### 4.3.3.1 異なる方向の斜面に導入されたアカエゾマツの成長

北西向斜面に植栽したアカエゾマツの樹高は、南向斜面に植栽した個体よりも有意に高い値を示した(Fig. 27,  $p < 0.001$ ; Photo 5)。南向斜面のアカエゾマツの樹高の平均値が $103 \pm 30$  cmであったのに対し、

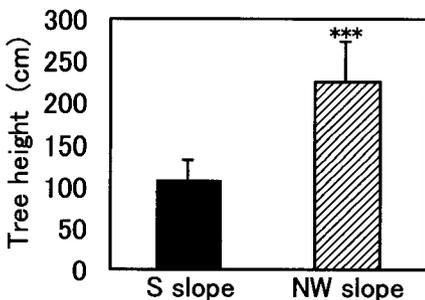


Fig. 27. Tree height of *P. glehnii* planted on S and NW slopes (Mean  $\pm$  SD,  $n=120$ ). \*\*\*= $p < 0.001$

北西向斜面のアカエゾマツの樹高の平均値は $224 \pm 47$  cmであった。

また、5年間の節間成長から、過去6年間の樹高の推移を算出した(Fig.28)。その結果、北西向斜面におけるアカエゾマツは、積雪深より低い時期から南向斜面のアカエゾマツより樹高が高くなっていった。また、積雪深よりアカエゾマツの樹高が高くなっても成長量は衰えなかった。一方、南向斜面のアカエゾマツは、1994年の時点で積雪深より高くなっており、北西向斜面の個体に比べて成長が悪かった。

#### 4.3.3.2 針葉の残存率

葉齢別の針葉残存率は、2年生針葉より古い針葉では、北西向斜面に植栽した個体の方が南向斜面に植栽した個体よりも有意に高い値を示した(Fig.29,  $p < 0.05$ )。北西向斜面に植栽したアカエゾマツの針葉は、4年生の針葉においても多くの割合で針葉が残存

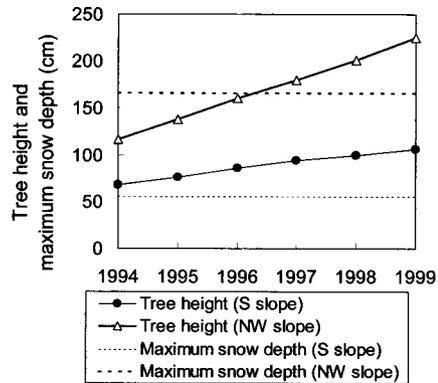


Fig. 28. Transition of tree height of *P. glehnii* for the last six years and maximum snow depth at S and NW slopes<sup>52)</sup>. Copyright Japan Bamboo Society.

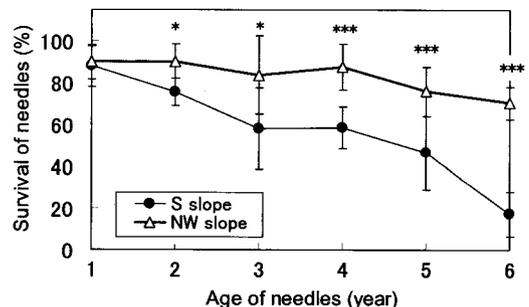


Fig. 29. Survival of needles at different ages for *P. glehnii* planted on S and NW slopes (Mean  $\pm$  SD,  $n=12$ ). \*= $p < 0.05$ , \*\*\*= $p < 0.001$

し、4年間針葉の残存率は減少しなかった。また、北西向斜面に植栽したアカエゾマツは、6年生針葉においても70%以上の針葉が残存しており、残存率も南向斜面の個体と比較して55%も高い値を示した。一方、南向斜面に植栽したアカエゾマツの針葉は、2年生針葉から落葉が始まり、半数の針葉が5年間で落葉した。最終的に、北西向斜面に植栽したアカエゾマツの針葉は6年生の針葉でも78%残存しているのに対し、南向斜面に植栽したアカエゾマツの針葉は6年間でほとんどの針葉が落葉した。

#### 4.3.3.3 針葉の冬季の被害状況

アカエゾマツ針葉中の相対含水率は、両斜面に植栽した個体とも積雪面上部の針葉の方が有意に積雪面下部の針葉より低かった (Fig.30,  $p<0.01$ )。また、積雪面上部の針葉の相対含水率は、両斜面とも加齢とともに減少した。斜面で比較すると、積雪面上部のアカエゾマツ針葉の相対含水率は、当年生針葉のみ北西向斜面上において有意に低かったが ( $p<0.05$ )、2年生針葉以降では有意な差は認められなかった。また、両斜面間の個体に関しても、針葉中の含水率は有意な差が認められなかった。一方、雪面下部の低い位置の相対含水率は、葉齢に関わらず73~78%の一定した値を示し、斜面間で有意な差は認められなかった。なお、5年生以上の雪面上部の針葉は、両斜面ともサンプリング時における量が少ないため含水率を算出できなかった。

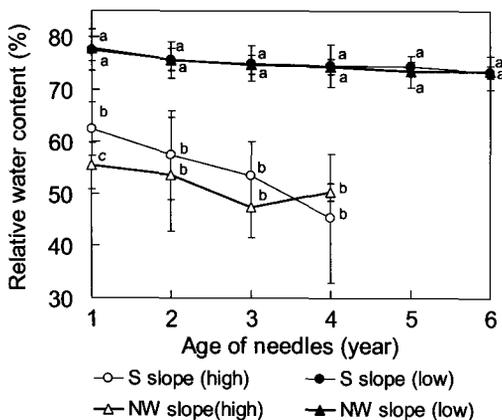


Fig. 30. Relative water content of two positions of needles at different ages for *P. glehnii* planted on S and NW slopes (Mean  $\pm$  SD,  $n=6$ ). Needles were collected at high position, which are exposed throughout the year, and at low position, which are protected by snow cover. Different letters indicate significant differences among values of two positions of the S and NW slopes ( $p<0.05$ , Tukey test).

#### 4.3.3.4 光合成速度と気孔コンダクタンス

アカエゾマツの2年生針葉の光-光合成曲線は、両斜面に植栽した個体とも同様の形状を示した (Fig. 31)。光合成速度 ( $P_n$ ) は、両斜面に植栽した個体とも PPF (光合成有効放射) が約  $1,200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で飽和した。光-光合成曲線の初期勾配は、北西向斜面に植栽したアカエゾマツは、南向斜面の個体よりわずかに大きい傾向を示した。

葉齢別に光飽和時の光合成速度 ( $P_{\text{sat}}$ ) を測定した結果、両斜面の個体とも針葉の加齢に伴い減少した (Fig.32)。北西向斜面に植栽したアカエゾマツでは、

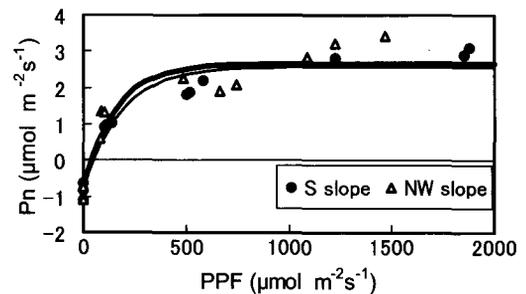


Fig. 31. Light photosynthetic curve of two-year-old needles for *P. glehnii* planted on S and NW slopes (September 2000,  $n=3$ ).

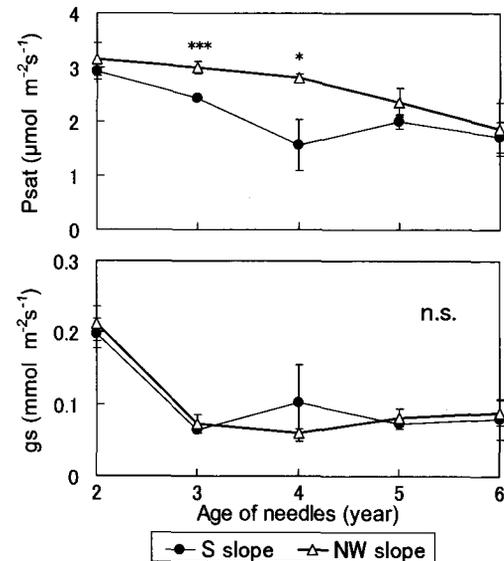


Fig. 32. Photosynthetic rate at light saturation ( $P_{\text{sat}}$ ) and stomatal conductance ( $g_s$ ) of needles at different ages for *P. glehnii* planted on S and NW slopes (September 2000, Mean  $\pm$  SD,  $n=3$ ). \*= $p<0.05$ , \*\*\*= $p<0.001$

Psatの減少が南向斜面に生育する個体より緩やかな傾向を示した。アカエゾマツの3と4年生針葉に関して、北西向斜面の個体の方が南向斜面の個体より有意に高いPsatを示した ( $p < 0.05$ )。

光飽和時の葉齢別の気孔コンダクタンス (gs) は、両斜面に植栽した個体とも針葉の加齢に伴い減少した (Fig.32)。しかし、gsの値は両斜面のアカエゾマツ個体間で有意な差は認められなかった。gsの値は両斜面の2年生針葉とも約  $0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  を示し、3年生以上の葉齢の針葉では  $0.10\text{-}0.15 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  を示した。

#### 4. 3. 3. 5 針葉中のクロロフィル濃度

アカエゾマツ針葉中のクロロフィル (a+b) 濃度は、北西向斜面に植栽したアカエゾマツの3、4、5年生針葉において有意に高い濃度を示した (Fig.33,  $p < 0.05$ )。この傾向はクロロフィルb濃度に関しても同様で、北西向斜面に植栽したアカエゾマツの3、4、5年生針葉において、南向斜面の個体より有意に高い濃度を示した ( $p < 0.01$ )。

#### 4. 3. 3. 6 針葉中の養分濃度

アカエゾマツ針葉中の各種元素濃度に関しては Appendix 6に示した。その中で、特に両斜面に植栽した個体間で違いに見られたNとPに関して検討した

(Fig.34)。アカエゾマツ針葉中のN濃度は、3、4、5年生針葉において北西向斜面に植栽した個体の方が南向斜面の個体より有意に高かった ( $p < 0.05$ )。また、アカエゾマツ針葉中のP濃度も、5、6年生針葉において北西向斜面に植栽した個体で有意に高い濃度を示した ( $p < 0.05$ )。この2元素以外は斜面間の差はなかった。

### 4. 3. 4 考察

#### 4. 3. 4. 1 導入樹種の成長

以上の結果から、ササの稈高と同様に、「中の峰」地区に導入されたアカエゾマツは、南向斜面の個体の樹高が北西向斜面より低かった (Fig.27, 28; Photo5)。また、特に南向斜面におけるアカエゾマツは針葉の寿命が短かった (Fig.29)。このことから、南向斜面のアカエゾマツは、樹木全体の針葉量と光合成生産量が少なくなると考えられ、樹高の違いに影響を与える主要な要因であると考えられる。針葉の寿命は、一般的にある閾値を超えない範囲において、温度、光、土壤養分、水分状態等の様々なストレスによって延長される<sup>(65) . 96)</sup>。

本研究では、針葉の寿命は日射量が少ない環境で生育しているアカエゾマツ (北西向斜面) において、明るい環境に生育する個体 (南向斜面) よりも長い結果となった (Fig.29)。光環境は、植物の生理反応に

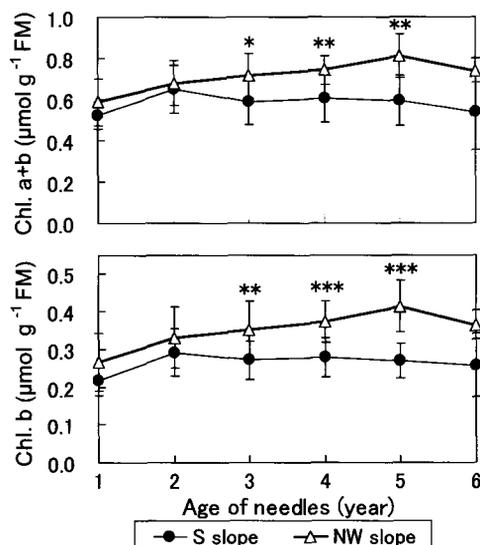


Fig. 33. Concentration of chlorophyll (a+b, b) in needles at different ages for *P. glehnii* planted on S and NW slopes (Mean  $\pm$  SD, n=6).

\*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$ , \*\*\*= $p < 0.001$

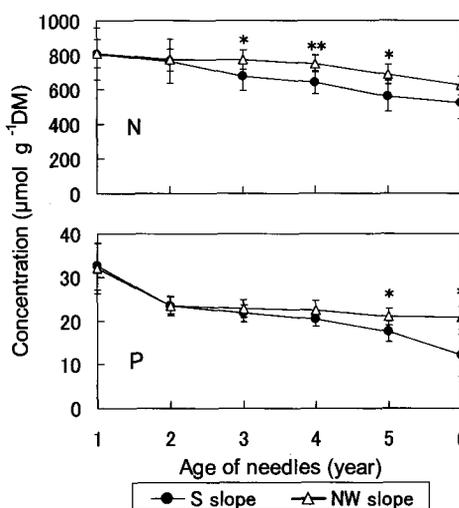


Fig. 34. Concentration of nitrogen and phosphorus in needles at different ages for *P. glehnii* planted on S and NW slopes (Mean  $\pm$  SD, n=6).

\*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$

において重要な要素であり、針葉の寿命は、一般に被陰下において低い光合成生産能を補償するために延びる<sup>60) . 66) . 96) . 104) . 105)</sup>。この針葉の寿命に関する傾向は異なる光環境下に生育するトウヒ類とモミ類でも観察されている<sup>60) . 66) . 105)</sup>。この事実から推察すると、北西向斜面に植栽したアカエゾマツは、南向斜面の個体と比較して針葉の寿命が長いことから低い日射量を補償できると考えられる。一方、積雪面上部の針葉の相対含水率は、高い成長の北西向斜面に植栽したアカエゾマツにおいて60%以下に大きく低下していた (Fig.30)。特に相対含水率が60%以下の針葉では、生存率が30%以下であったとの報告もあることから<sup>34)</sup>、冬季に積雪によって保護を受けなかったアカエゾマツの針葉は、斜面方向やアカエゾマツの成長の違いにかかわらず、強度の乾燥ストレスを受けていると推察される。

一方、南向斜面では、土壤中の養分が北西向斜面より低く貧栄養であったが (Table2)、針葉の寿命は短くなった (Fig.29)。一般に、針葉の寿命は土壤の肥沃度に強く影響を及ぼし、貧栄養の状態において低い生産能を補償するための適応機構として理解されてきた<sup>15) . 57) . 65) . 95) . 96)</sup>。しかし、本研究結果は過去の研究結果と一致しなかった。しかも、南向斜面に植栽したアカエゾマツの積雪面下部の針葉は、高い相対含水率を維持していることから、冬季の傷害によって寿命が短くなった原因ではないと推察される。従って、成長期間の生態生理的特性にも注目して検討する必要がある。

#### 4.3.4.2 導入樹種の生態生理的特性

「中の峰」地区に導入されたアカエゾマツの成長期における気孔コンダクタンスは、両斜面間の個体間で有意な違いはなかった (Fig.32)。この結果から、成長期間における乾燥ストレスには斜面間で大差はなかったものと考えられる。

一方、アカエゾマツのPsatは南向斜面の個体における3年生以降の針葉において有意に低下した (Fig.32)。さらに、N濃度に関しても、Psatとともに南向斜面の個体において、3年生以降の針葉において有意に低下した (Fig.34)。この原因として、南向斜面は土壤中の窒素濃度が低いために (Table2)、アカエゾマツの針葉中の窒素濃度も低下したと考えられる。また、針葉中の窒素濃度とPsatには強い正の相関が存在するので<sup>25) . 26) . 32) . 33) . 95) . 96)</sup>、南向斜面のアカエゾマツは3年生以降の針葉は、窒素濃度の減少に

よって光合成能力が低下したと考えられる。以上の結果から、アカエゾマツの成長にとっては、土壤中の養分濃度、特に窒素濃度が主な制限要因と考えられる。

では、南向斜面に植栽したアカエゾマツの針葉の寿命は、乾燥ストレスを受けてないにもかかわらずなぜ低下したのだろうか。南向斜面における葉齢の進んだ針葉におけるPsatと窒素濃度は北西向斜面より有意に低下した。しかし、若い2年生針葉におけるPsatと窒素濃度は両斜面の個体と比較して、差は認められなかった (Fig.31, 32, 34)。一方、土壤中の窒素濃度は低いことから、南向斜面のアカエゾマツは、北西向斜面の個体と比較して、土壤から多くの窒素を吸収して、高い光合成能力を得ることはできないと考えられる。南向斜面に植栽したアカエゾマツは、針葉中の窒素を葉齢の高い針葉から活動の盛んな若い針葉へと効率よく再移動していると推察される。実際に、南向斜面の個体の古い針葉はNおよびP濃度が大きく低下していた (Fig.34図)。この結果から、南向斜面に植栽したアカエゾマツは、養分の再移動 (樹体内転流) によって若い針葉中の窒素濃度は増加し、北西向斜面の個体と変わらない光合成能力を獲得したと考えられる。また、古い針葉は養分を再移動する過程で落葉が助長されたことが考えられる。これは、貧栄養条件下で生存するための適応機構の一つと考えられる。

また、これとは別に、特に北西向斜面に植栽したアカエゾマツは、クロロフィル濃度が増加する傾向を示した。光に乏しい環境下で生育する植物は、光化学系IIの集光性クロロフィルタンパク質複合体 (LHCPII)が増加するため<sup>75)</sup>、LHCPII中に多く含まれるクロロフィルb濃度は増加する<sup>1) . 25) . 37) . 75)</sup>。北西向斜面は南向斜面と比較して日射量が少ないことから、北西向斜面に植栽したアカエゾマツは、光を集める能力を高めるためにLHCPIIを増加させていると推察される。

#### 4.4 結論

蛇紋岩土壤が卓越した天塩研究林「中の峰」地区は、南向と北西向の斜面に分類され、優占するササの生育は特に南向斜面で悪かった。ササの生育が悪い原因は、冬季における積雪深と土壤中の養分濃度が低いことが考えられた。

この地域に導入されたアカエゾマツも、ササの生育と同様に南向斜面に植栽した個体の生育が悪かった。さらに、針葉の寿命は短い傾向を示した。一方、南向斜面に植栽したアカエゾマツの生育はササとは異なり、

土壤有機物の蓄積過程と養分組成によって大きく規定されていることが推察された。しかし、生育の悪い南向斜面のアカエゾマツは、窒素やリンなどの養分を新しい針葉への再移動しており、その結果、光合成能力が低下した高い葉齢の針葉の落葉を助長し、針葉の寿命が短くなったと考えた。この能力は、貧栄養状態においてアカエゾマツが生育していくための適応機構と考えられる。

## 第5章 総合考察

### 5.1 トウヒ属3樹種の環境応答能力

蛇紋岩土壤に広大な分布域を持つアカエゾマツに対し、エゾマツとヨーロッパトウヒは、ほとんど蛇紋岩土壤に分布していない<sup>113)・115)</sup>。また、トウヒ属5種の成長特性の測定結果から、エゾマツとヨーロッパトウヒは多資源多利用型の樹種であることも明らかにされた (Fig.1)。この現象は苗木の植栽実験の結果にも反映され、良好な生育を示したアカエゾマツに対し、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツとヨーロッパトウヒは生育が抑制された。特に、この2樹種では葉の乾重量が低下し、落葉が促進された。またexcluderとしての能力も低く、針葉および根中のMgとNi濃度もアカエゾマツと比較して高い濃度を示した。

エゾマツとヨーロッパトウヒの針葉の落葉に関しては、窒素やリンが針葉内で再移動を行なった結果、落葉が促進された可能性も考えられる。トウヒ属3樹種に関して、苗木実験による針葉中の総窒素含有量の変化を検討した結果 (Appendix7)、特にエゾマツは、移植後に針葉中の総窒素含有量が低下した。このことは、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツは養分を回収することができずに落葉していることを示唆する。養分を回収できない原因としては、針葉が蛇紋岩土壤中のNiとMgを多量に吸収したことによって毒性を受け、回収前に枯死したことが可能性の一つと考えられる。

また別の理由としては、苫小牧研究林の未成熟火山灰土壤に植栽されたエゾマツとヨーロッパトウヒを対象として考えると、針葉のターンオーバーを高め新しい針葉を多く生産していた。すなわち、この特性は特に肥沃な環境で、針葉が多く生産可能であれば、より多くの光合成産物の生産が可能となる。しかし、蛇紋岩土壤に植栽したときにこの特性は負の効果をもたらし、新しく針葉を生産する能力よりも針葉を落葉する量の方が上回ってしまったことも推察される。また、

蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツとヨーロッパトウヒでは、針葉中の窒素濃度とPNUEが低いと、光合成能力が大きく低下したと考えられる。これらの要因が複合的に関わったことで、エゾマツとヨーロッパトウヒは、蛇紋岩土壤において成長が抑制されたと考えられる。

以上のように、エゾマツとヨーロッパトウヒは蛇紋岩土壤では生育が困難であるが、光合成特性に関してはアカエゾマツよりも優れている特徴も存在していた。この2樹種では光-光合成曲線の初期勾配が高く、光合成速度が飽和に達するPPFも低い値を示した (Fig.4)。このことから、エゾマツとヨーロッパトウヒは、弱い光環境下において高い光合成能力を持っており、耐陰性が高いことが推察される。そして、この特性があるからこそ、遷移の後期も生存し光の乏しい林床においても生育が可能であると考えられる。また、肥沃な環境下では成長量が大きいことから、他の樹種と競合する肥沃な土壤下においても生育可能であることが考えられる。

一方、アカエゾマツは蛇紋岩土壤にも分布域を持つ<sup>113)・114)</sup>。また、トウヒ属5種の成長特性の測定結果から、アカエゾマツは少資源効率利用型の樹種であることも明らかにされた (Fig.1)。これらの知見は苗木の植栽実験により確認され、蛇紋岩土壤に植栽したアカエゾマツでは針葉と根中のNiとMg濃度が低く、有害元素を体内に取り込まない特性を持ったexcluderとしても、高い能力を持つことが明らかになった。蛇紋岩土壤は有害なNiやMgを多く含んでいることに加えて貧栄養土壤でもある (Table1)。このため、低い養分濃度の蛇紋岩土壤に生育するためには、針葉の低い生産性を補償するために、針葉の寿命を延ばす適応機構が重要であろう。しかし、実際にトウヒ属苗を蛇紋岩土壤に植栽した結果、針葉の寿命が延長されたのはアカエゾマツだけであった。この結果は、成木においても確認されており、蛇紋岩地域に植栽したアカエゾマツにおいては特に針葉の寿命が長い<sup>57)</sup>。また、2章における同一地域に植栽したアカエゾマツにおいても、針葉の寿命が長い傾向を示した。また、寿命の長い針葉を持つことに加えて、光合成能力も長期間にわたって維持していた (Fig.6)。この傾向は、蛇紋岩土壤に植栽された60年生の成木においても確認されている<sup>57)</sup>。さらに、低い窒素濃度でも効率的に光合成作用を行っていた (Fig.9, 21)。これらの特性は、アカエゾマツが少資源効率利用型の樹種であることから裏付けられ、貧栄養土壤に生育する上で重要であ

ることが考えられる。

加えて、アカエゾマツの苗は特に蛇紋岩土壤において早い段階で高い外生菌根菌の感染が認められた (Fig.15)。外生菌根菌は共生している宿主の樹木の窒素およびリンの吸収を助長させることから<sup>110)</sup>、成長の早い段階から感染すれば窒素やリンの吸収がより順調に行われると考えられる。アカエゾマツにはこの特性があることから、貧栄養土壤である火山灰地などにも先駆的に侵入、成長し<sup>60)</sup>、優占できると考えられる。さらに、60年間蛇紋岩土壤に育成させたアカエゾマツは、褐色森林土に生育する個体より窒素とリン濃度が有意に高い濃度を示した<sup>57)</sup>。これには、外生菌根菌が養分の獲得に長期間にわたって大きく貢献していることを示唆する。

以上の結果から、アカエゾマツは他の2樹種と比較すると、(1)長い針葉の寿命、(2)光合成能力の長期間の維持、(3)高い窒素利用効率、(4)高い外生菌根菌の感染率、という4つの生態生理的特性を持っていた。これらの特性を持つことによって特殊な環境への高い環境適応性を獲得し、他の樹木が生育困難な様々な立地に分布が可能であると考えられる。

## 5.2 生態生理学的視点からの研究展望

本研究では、3章で外生菌根菌の感染に関する調査を行った。今回は、根に感染した外生菌根菌の割合は定量できたものの、外生菌根菌の詳細にはなお不明な点が多い<sup>55)</sup>、<sup>68)</sup>。これは、我が国における主要な造林樹種であるスギとヒノキの2樹種は内生菌根を持ち、外生菌根菌の感染が無くても順調に生育することから、特に外生菌根菌に関する研究例が少ないと考えられる<sup>55)</sup>。このために、まずトウヒ属3樹種の苗木にどのような外生菌根菌の種が感染しているかを明らかにする必要がある。また、蛇紋岩土壤と褐色森林土に植栽した各樹木に関して、外生菌根菌の種が異なるかどうか検討する必要があるだろう。

また、アカエゾマツは他の樹種と比較してもとりわけ光合成能力は低くないが、成長量はあまり大きくない。この原因として様々な原因が考えられるが、光合成産物が外生菌根菌に吸収される割合に関しても無視することはできないだろう。外生菌根菌は、樹木が光合成作用によって獲得した炭水化物を根系から得るが、その量が寄主である樹木の光合成産物の15~30%にも達しているとの報告がある<sup>110)</sup>、<sup>123)</sup>。このことから、特に早い段階から高い外生菌根菌の感染率を示し

たアカエゾマツは、外生菌根菌によって多くの光合成産物を消費されている可能性も予想される。今後の展望として、<sup>13</sup>Cなどの同位体をラベルしたCO<sub>2</sub>を取り込んだときに、植物のどの器官に取り込まれるかを調査するトレース実験を行ってみる必要があるだろう。

さらに、excluderとしての働きに関しても多くの検討が必要と考えられる。本研究では細根中に多くのMgおよびNiが蓄積されていたが、細根の中のどの部位に蓄積されていたのかは明らかにはなっていない。実際に外生菌根菌の菌鞘に蓄積されているのかは、今後さらに検討すべきである。

加えて、針葉樹では高い葉齢の針葉の役割が重要である。本研究から、特に窒素とリンが樹体内転流により再移動したことが推察された。今後、樹体内転流を検討するためには、同位体をラベルした元素を植物に取り込ませて分析をする必要がある<sup>8)</sup>。本実験においても、ラベルした窒素源を与えることで樹体内転流を考慮する必要があるだろう。

光合成作用に関しては、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツとヨーロッパトウヒにおいて大きく低下した。本研究では、赤外線ガス分析計を用いて二酸化炭素の濃度差を測定したが、さらに光合成機能の評価は、ガス交換以外にもクロロフィル蛍光反応を測定することで、光化学系IIの電子伝達系に関して評価をすることが可能である。クロロフィル蛍光反応は、様々な環境ストレスを評価する指標として広く使われている<sup>63)</sup>、<sup>84)</sup>。特に、蛇紋岩土壤に植栽したエゾマツやヨーロッパトウヒは、クロロフィル蛍光反応のパラメータが低下することが予想されることから、今後の実験においてクロロフィル蛍光反応に関しても検討していきたい<sup>54)</sup>。

## 5.3 森林の修復と再生への展望

本研究の結果を受けて、今後の展望を「中の峰」を中心に考察した。成長が優れなかった南向斜面に生育するアカエゾマツの成長を改善する対策には、どのようなことをすればよいか。南向斜面に植栽されたしたアカエゾマツの成長が低下した最も大きな原因は、土壤層の薄さと土壤中の養分濃度の低さであった。これらを改善するには、施肥を行うことが最も効果的ではある。また、本調査地においては特に風の強い地域でもあるため、固形肥料では風にとばされてしまう可能性もある。そのため液体やコーティング肥料を添加することが必要になってくるであろう。しかし、い

れの肥料においてもコストが大きくかかる。また、人工的な肥料を投与することによって、養分のアンバランスを生じさせ、環境が大きく改変されてしまうことが予想される。このことから、あまり実用的な方法でないものと思われる。

そのような中で、最近、特に炭の効果に関して着目され研究がなされるようになった。本調査地は山火事跡地であることから、多くの炭が土壌に残っている可能性がある。特に炭が多く存在する環境においては外生菌根菌の成長が促進され<sup>92)</sup>、樹木の生育が促進される<sup>125)</sup>。このことから、山火事跡地での環境修復において、炭は根圏環境における土壌改善を行う材料として特に期待できる。しかし、炭の効果を実際に確認するために、今後は炭を添加した生育実験を行い、炭の有無と樹木の成長との関係に関して検討する予定である。また、炭のどのような存在形態が生育に役立つのかは不明である。これらの研究を進めることで、実際に有機材料としての「炭」を応用していきたい。

また、冬季の風および氷雪から保護することも重要である。そのために、積雪深および植物のリターを蓄積させるような建造物を造ることが必要とされるだろう。本調査地である「中の峰」においては、すでに耐雪柵が設置されアカエゾマツの生育の改善が試みられたが<sup>69)</sup> (Photo7)、残念ながら顕著な成果は現れていない。これからは、調査地の風向に関しても考慮し、特に卓越風に対して垂直な方向に耐雪柵を設置し、効率的に雪を貯めることが必要と考えられる。

積雪深が増加すれば、アカエゾマツの針葉は雪によって覆われ、冬季間の過酷な気候条件から保護されるだろう。また、リターが強風によって吹き飛ばされず蓄積すれば、これらを分解する微生物の無機化作用によって養分の増加も見込まれる。さらに、ササやアカエゾマツの生育が促進されれば土壌中の根の発達も助長され、土壌深度の低い南向斜面においても、これらの根の生物的風化作用により基盤の風化を促進させ、土壌層を深くすることができるかもしれない。これによって土壌環境が改善され、アカエゾマツの成長が改善されると考えられる。もちろん、暗色雪腐れ病など、菌害対策も同時に考慮すべき課題ではある。

## 謝辞

本研究をまとめるにあたり、終始一貫して御指導頂いた北方生物圏フィールド科学センターの小池孝良

教授に、心から感謝の意を表す。本論文の作成に数々の御指導を頂いた、北海道大学大学院農学研究科の大崎 満教授、北方生物圏フィールド科学センターの笹賀一郎教授、植村 滋助教授の皆様方に深謝する。

ゼミ等の様々な場面において、貴重な意見を頂いた北方生物圏フィールド科学センターの秋林幸男助教授、柴田英昭助教授、佐藤冬樹教授、日浦 勉教授、松田 彊名誉教授、野村 睦助手、および高木健太郎助手の皆様方にも感謝の意を表す。また、森林総合研究所の丸山 温博士、北尾光俊博士、松浦陽次郎博士、および飛田博順氏にも厚い感謝の意を表す。

現地の調査・研究においては、天塩研究林、苫小牧研究林、および南北管理部の技官と、森林技能補佐員の方々には大変お世話になった。特に、苫小牧研究林の奥山 悟氏、石井 正氏、札幌研究林の菅田定男氏、北管理部の杉下義幸氏、天塩研究林の北條 元氏、中川研究林の浪花彰彦氏、和歌山研究林の芦谷大太郎氏、雨龍研究林の中島潤子氏、総括技術部の外崎勝美氏、間宮春大氏には、様々な実験準備と調査に多大なご尽力を頂いた。ここに感謝の意を表す。

ゼミを通して議論に加わられた北海道大学大学院農学研究科北方森林保全学講座の大学院生の方々にも、感謝の意を表す。特に、実験準備や、測定、分析など多岐に渡って支援された北岡 哲博士、柳原祐子氏、大石真智子氏、北橋善範氏、武田佐知子氏、日月 伸氏、真田 勝氏、およびAli M. Quoreshi博士には感謝する。また、日本学術振興会特別研究員の松木佐和子博士、高知大学農学部市栄智明助教授、東京学芸大学小泉研究室の皆様方にはゼミを通して貴重なご意見を頂いた。重ねて感謝の意を表す。

本研究の一部は、日本科学協会助成金「変動環境下におけるトウヒ属樹木を用いた山火事跡の森林修復試験」、および日本学術振興会特別研究員奨励研究費「トウヒ属の環境耐性に関する生理特性と環境修復に関する研究」によって実施した。これらの研究支援にも感謝の意を表す。また、アラスカ大学フェアバンクス校のLarry Hinzman教授らには、研究林における人工山火事実験から、生態系の安定性と山火事が与える様々な環境要因の変化に関して学ぶ機会を頂いた。

最後に、私が研究に携わっていく中で、精神的、経済的に多大なる支援を頂いた香山厚雅、房江両氏にも、心から深く感謝の意を表す。

本論文は、北海道大学審査博士論文を基礎に改作した内容である。

## 引用文献

- 1) Anderson, J.M. (1986) : Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes, *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37, 93-136
- 2) Arbas, K.B. (2000) : Special and temporal relationships among fire frequency, vegetation, and soil depth in an eastern North American serpentine barren, *J. Torrey Bot. Soc.* 127, 51-65.
- 3) Baker, A. J. M. (1981) : Accumulators and excluders-strategies in the response of plants to heavy metals, *J. Plant Nutr.* 3, 643-654.
- 4) Baker, A.J.M. (1987) : Metal tolerance, *New Phytol.* 106, 93-111.
- 5) Barnes, J.D., Balaguer, L., Manrique, E., Elvira, S., and Davison, A. (1992) : A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants, *Environ. Exp. Bot.* 32, 85-100.
- 6) Beckjord, P.R., Melhuish, J.H., and McIntosh, M.S. (1985) : Effect of nitrogen and phosphorus fertilization on growth and formation of ectomycorrhizae of *Quercus alba* and *Q. rubra* seedlings by *Pisolithus tinctorius* and *Scleroderma aurateum*, *Can. J. Bot.* 63, 1677-1680.
- 7) Berg, E.E., and Chapin III, F.S. (1994) : Needle loss as a mechanism of winter drought avoidance in boreal conifers, *Can. J. For. Res.* 24, 1144-1148.
- 8) Binkley, D. (1986) : Forest nutrition management, 290 pp, John Wiley & Sons.
- 9) Black, C.H. (1988) : Interaction of phosphorus fertilizer form and soil medium on Douglas-fir seedling phosphorus content, growth and photosynthesis, *Plant Soil* 106, 191-199.
- 10) Blandon, D.M.Z., Satoh, F., Matsuda, K., Sasa, K., and Igarashi, T. (1994) : The mineral condition of soils and tree species in serpentine and non-serpentine areas of northern Hokkaido, *Bull. Hokkaido Univ. For.* 51, 1-13
- 11) Brooks, R.R. (1987) : Serpentine and its vegetation, OR. 454 pp, Dioscorids Press.
- 12) Burns, R.M., and Honkala, B.H. (1990) : Silvics of North America. vol. 1, Conifers, 675 pp, Forest Service, United States of Department of Agriculture.
- 13) Carlson, R.W., Bazzaz, F.A., and Rolfe, G.L. (1975) : The effect of heavy metals on plants II. Net photosynthesis and transpiration of whole corn and sunflower plants treated with Pb, Cd, Ni, and Ti, *Environ. Pollut.* 7, 241-246.
- 14) Carter, G.A., and Smith, W.K. (1985) : Influence of shoot structure on light interception and photosynthesis in conifers, *Plant Physiol.* 79, 1038-1043.
- 15) Chapin, F.S. III (1980) : The mineral nutrition of wild plants, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13, 233-260.
- 16) Chapin, F.S. III and Kedrowski, R.A. (1983) : Seasonal change in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous trees, *Ecology* 64, 376-391.
- 17) Chapin, F.S. III, Autumn, K., and Pugnaire, F. (1993) : Evolution of suites of traits in response to environmental stress, *Am. Nat.* 142, S78-S92.
- 18) Cocucci, S. M., and Morgutti, S. (1986) : Stimulation of proton extrusion by  $K^+$  and divalent cations ( $Ni^{2+}$ ,  $Co^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$ ) in maize root segments, *Physiol. Plant.* 68, 497-501.
- 19) Covington, W.W. (2000) : Helping western forests heal. The prognosis is poor U.S. forest ecosystems, *Nature* 408, 135-136.
- 20) Cowling, J.E., and Kedrowski, R.A. (1980) : Winter water relations of native and introduced evergreens in interior Alaska, *Can. J. Bot.* 58, 94-99.
- 21) Davis, M.R., Langer, E.R., and Ross, C.W. (1997) : Rehabilitation of native forest species after mining in Westland, N. Z. *J. For. Sci.* 27, 51-68.
- 22) DeBano, L.F., Neary, D.G., and Ffolliott, P.F. (1998) : Fire's effects on ecosystems, 333pp, John Wiley & Sons, Inc.
- 23) Dixon, R.K. and Buschena, C.A. (1988) : Response of ectomycorrhizal *Pinus banksiana* and *Picea glauca* to heavy metals in soil, *Plant Soil* 105, 265-271.
- 24) Escudero A. and Mediavilla, S. (2003) : Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span, *J. Ecol.* 91, 880-889.
- 25) Evans, J.R. (1989) : Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants, *Oecologia* 78, 9-19.
- 26) Field, C., and Mooney, H.A. (1986) : The

- photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. On the economy of plant form and function, 25-54 pp, Cambridge University Press.
- 27) Gabbrielli, R., and Pandolfini, T. (1984) : Effect of  $Mg^{2+}$  and  $Ca^{2+}$  on the response to nickel toxicity in a serpentine endemic and nickel - accumulating species, *Physiol. Plant.* 62, 540-544.
- 28) Gabbrielli, R., Pandolfini, T., Vergnano, O., and Palandri, M.R. (1990): Comparison of two serpentine species with different nickel tolerance strategies. *Plant Soil* 122, 271-277.
- 29) Gabrielsen, E.K. (1948) : Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves, *Physiol. Plant.* 1, 5-37.
- 30) Goldammer, J.G., and Furyaev, V.V. (1996) : Fire in ecosystems of boreal Eurasia, 528 pp, Kluwer Academic Publishers.
- 31) Gollan, T., Schurr, U., and Schulze, E.-D. (1992): Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. 1. The concentration of cations, anions, and amino acids in, and pH of the xylem sap, *Plant Cell Environ.* 15, 551-559.
- 32) Gower, S.T., Reich, P.B., and Son, Y. (1993) : Canopy dynamics and aboveground production of five tree species with different leaf longevities, *Tree Physiol.* 12, 327-345.
- 33) Grossnickle, S.C. (2000) : Ecophysiology of northern spruce species -The performance of planted seedlings-, 407 pp, NRC Research Press.
- 34) Hadley, J.L., and Smith, W.K. (1983) : Influence of wind exposure of needle desiccation and mortality for timberline conifers in Wyoming, U.S.A., *Arc. Alp. Res.* 15, 127-135.
- 35) Hadley, J.L., and Smith, W.K. (1986) : Wind effects on needles of timberline conifers: seasonal influence of mortality, *Ecology* 67, 12-19.
- 36) Hasler, R. (1982) : Net photosynthesis and transpiration of *Pinus montana* on east and north facing slopes at alpine timberline, *Oecologia* 54, 14-22.
- 37) Hikosaka, K., and Terashima, I. (1995): A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use, *Plant Cell Environ.* 18, 605-618.
- 38) Hiremath, A.J. (2000) : Photosynthetic nutrient-use efficiency in three fast-growing tropical trees with differing leaf longevities, *Tree Physiol.* 20, 937-944.
- 39) 日浦勉・藤戸永志・石井正・浪花彰彦・菅田定雄・石田清・村上正志・加藤悦史・前野華子・福島行我・酒井武 (1998) : 北海道大学苫小牧演習林における大面積調査区データにもとづいた落葉広葉樹林の群落構造, 北大演研報55, 1-10.
- 40) Hom, J.L., and Oechel, W.C. (1983): The photosynthetic capacity, nutrient content, and nutrient use efficiency of different needle age-classes of black spruce (*Picea mariana*) found in interior Alaska, *Can. J. For. Res.* 13, 834-839.
- 41) Hoover, L.D., McRae, J.D., McGee, E.A., and Carolyn, C. (1999): Horse mountain botanical area serpentine revegetation study, *Nat. Area J.* 19, 361-367.
- 42) Hora, B. (1981): The Oxford encyclopedia of trees of the world, 288 pp, Oxford University Press.
- 43) 北方林業会 (1982): 北海道林業技術者必携. 上巻 立地・施業・造林・保護, 459pp, 北方林業会.
- 44) 飯泉 茂 (1991) : ファイヤーエコロジー. 火の生態学, 192 pp, 東海大学出版会.
- 45) Ishikawa, M. (1984) : Deep supercooling in most tissues of wintering *Sasa senanensis* and its mechanism, *Plant Physiol.* 75, 196-202.
- 46) Jones, M.D., and Hutchinson, T.C. (1986) : The effect of mycorrhizal infection on the response of *Betula papyrifera* to nickel and copper, *New Phytol.* 102, 429-442.
- 47) 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.
- 48) Jones, M.D., and Hutchinson, T.C. (1988): Nickel toxicity in mycorrhizal birch seedlings infected with *Lactarius rufus* or *Scleroderma flavidum*. II Uptake of nickel, calcium, magnesium, phosphorus and iron, *New Phytol.* 108, 461-470.
- 49) Jones, M.D., Dainty, J., and Hutchinson, T.C. (1988): The effect of infection by *Lactarius rufus* and *Scleroderma flavidum* on the uptake of  $^{63}Ni$  by paper birch, *Can. J. Bot.* 66, 934-960.

- 50) 粕谷英一 (1995) : 最近の比較生態学の方法の発展 - 種間比較には系統関係が必要である -, 日生態誌 45, 277-288.
- 51) 香山雅純・北岡 哲・笹 賀一郎・秋林幸男・中嶋潤子・北條 元・杉下義幸・松田 彊・小池孝良 (2000) : アカエゾマツによる山火事跡再生試験の解析 - 北大天塩地方演習林「中の峰」試験地の事例 -, 日林北支論 48, 72-74.
- 52) Kayama, M., Nomura, M., Sugishita, Y., Satoh, F., Sasa, K., and Koike, T. (2000) : Growth and survival of *Sasa (Sasa senanensis)* community grown under cold and strong windy environment in northern Japan, *Bamboo J.* 17, 20-26.
- 53) Kayama, M. (2001) : Comparison of the aluminum tolerance of *Miscanthus sinensis* Anderss. and *M. sacchariflorus* Benth in hydroculture method, *Int. J. Plant Sci.* 162, 1025-1031.
- 54) 香山雅純・北岡 哲・北尾光俊・丸山 温・飛田博順・小池孝良 (2001) : 蛇紋岩土壌及び酸性土壌に植栽された主要樹種の蛍光測定によるストレス評価, 日林北支論 49, 30-32.
- 55) 香山雅純・秋林幸男・Ali M. Quoreshi・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.
- 56) 香山雅純・北岡 哲・奥山 悟・松田 彊・小池孝良 (2002) : 同一地域に植栽されたトウヒ属木 4 種の生理特性, 日林北支論 50, 23-25.
- 57) Kayama, M., Sasa, K., and Koike, T. (2002) : Needle life span, photosynthetic rate, and nutrient concentration of *Picea glehnii*, *P. jezoensis*, and *P. abies* planted on serpentine soil in Northern Japan, *Tree Physiol.* 22, 707-716.
- 58) 香山雅純・杉下義幸・菅田定雄・北條 元・野村睦・秋林幸男・笹 賀一郎・小池孝良 (2003) : アカエゾマツを利用した蛇紋岩地帯の無立木地からの森林再生 - 北海道北部「天塩・中の峰」の事例解析から -, 北方林業 55, 4-7.
- 59) 香山雅純 (2004) : 11.3 土壌と栄養, 樹木生理生態学, 234-243 pp, 朝倉書店.
- 60) 香山雅純 (2004) : アカエゾマツの更新特性 - 生理生態的特性から -, 北方林業 56, 257-260.
- 61) Kayama, M., Quoreshi, A.M., Uemura, S., and Koike, T. (2005) : Differences in growth characteristics and dynamics of elements absorbed in seedlings of three spruce species raised on serpentine soil in northern Japan, *Annals of Botany* 95, 661-672.
- 62) 菊池多賀夫 (2001) : 地形植生誌, 220pp, 東京大学出版会.
- 63) 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 Physiol.* 18, 135-140.
- 64) Koike, T. (1988) : Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees, *Plant Sp. Biol.* 3, 77-87.
- 65) 小池孝良 (1991) : 葉の寿命と樹種の生活の仕方, 北方林業 43, 323-326.
- 66) Koike, T., Hasler, R., and Item, H. (1994) : Needle longevity and photosynthetic performance in Cembran pine and Norway spruce growing on the north- and east-facing slopes at the timberline of Stillberg in the Swiss Alps, *Subalpine Stone Pines and Their Environment: the Status of Our Knowledge*, INT-GTR-309, 78-80 pp, USDA Forest Service.
- 67) 小池孝良・笹 賀一郎・松浦陽次郎 (2001) : タケ、ササ類群落のCO<sub>2</sub>固定機能の評価に関する考察, *Bamboo J.* 18, 1-14.
- 68) 小池孝良・香山雅純・北尾光俊 (2002) : 変動環境下での冷温帯樹木根系の成長, 根の研究 11, 161-169.
- 69) 小宮圭示 (1996) : 山火事跡地森林復元試験の経過と今後の課題 - 山火事跡強風寒冷地における森林造成法の確立のプロジェクト -, 北大演習林試験年報 14, 28-31.
- 70) Korner, Ch. (1999) *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*, 343 pp, Springer-Verlag.
- 71) 久保田泰則・福地 稔 (1981) : トウヒ属, 日本の樹木種子 針葉樹編, 42-51 pp, 材木育種協会.
- 72) Lambers, H., Chapin, F.S. III, and Pons, T.L. (1998) : *Plant physiological ecology*, 540 pp, Springer-Verlag.
- 73) Lanner, R.M. (1976) : Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential, *Tree physiology and yield improvement*, 223-244pp, Academic Press.
- 74) Larcher, W. (1995) : *Physiological plant ecology*. 3th. ed., 506 pp, Springer-Verlag.
- 75) Lawlor, D.W. (2001) : *Photosynthesis*. 3 ed., 386 pp, BIOS Scientific Publishers Ltd.

- 76) Lee, J., Reeves, R.D., Brooks, R.R., and Jaffre, T. (1978) : The relationship between nickel and citric acid in some nickel-accumulating plants, *Phytochemistry* 17, 1033-1035.
- 77) Marschner, H. (1995) : Mineral nutrition of higher plants, 889 pp, Academic Press.
- 78) Maruta, E. (1996) : Winter water relations of timberline larch (*Larix leptolepis* Gord.) on Mt. Fuji, *Trees* 11, 119-126.
- 79) 松田 彊 (1989) : アカエゾマツ天然林の更新と成長に関する研究, 北大演研報 46, 595-717.
- 80) Miller, G.L. (1981) : Secondary succession following fire on a serpentine barren, *Prec. PA Acad. Sci.* 55, 62-64.
- 81) Miller, S.P., and Cumming, J.R. (2000) : Effects of serpentine soil factors on Virginia pine (*Pinus virginiana*), *Tree Physiol.* 20, 1129-1135
- 82) 宮脇 昭 (1988) : 日本植生誌 北海道, 563 pp, 至文堂.
- 83) Mizuno, N., and Nosaka, S. (1992) : The distribution and extent of serpentinized areas in Japan, The ecology of areas with serpentinized rock, 271-311 pp, Kluwer Academic Publishers.
- 84) Mohammed, G.H., Binder, W.D., and Gillies, S.L. (1995) : Chlorophyll fluorescence: a review of its practical forestry applications and instrumentation, *Sca. J. For. Res.* 10, 383-410.
- 85) Nagy, L. and Proctor, J. (1997) : Soil Mg and Ni as causal factors of plant occurrence and distribution at the Meikle Kilrannoch ultramafic site in Scotland, *New Phytol.* 135, 561-566.
- 86) 中田 誠 (1986) : 山火事による蛇紋岩地帯の植生と土壌の変化, *森林立地* 28, 37-45.
- 87) Nakata, M. and Kojima, S. (1987) : Effects of serpentine substrate on vegetation and soil development with special reference to *Picea glehnii* in Teshio district, Hokkaido, Japan, *For. Ecol. Manag.* 20, 265-290.
- 88) Nikolov, N. and Helmissari, H. (1992) : Silvics of the circumpolar boreal forest tree species, A systems analysis of the global boreal forest, 13-84 pp, Cambridge University Press.
- 89) 岡部宏秋 (1997) : 森作りと菌根菌, 110pp, 林業科学技術振興所.
- 90) Olsen, S.R. and Sommers, L.E. (1982) : Phosphorus, Methods of soil analysis, Part 2. Chemical and microbiological properties. 2nd ed., 403-430 pp, Soil Science Society of America Inc.
- 91) 大井次三郎 (1983) : 日本植物誌 顕花編, 1560 pp, 至文堂.
- 92) Pietikainen, J., Kiikkila, O., and Fritze, H. (2000) : Charcoal as a habitat for microbes and its effect on the microbial community of the underlying humus, *Oikos* 89, 231-242.
- 93) Quoreshi, A.M. and Timmer, V.R. (1998) : Exponential fertilization increases nutrient uptake and ectomycorrhizal development of black spruce seedlings, *Can. J. For. Res.* 28, 674-682.
- 94) Reeves, R.D., Baker, A.J.M., Borhidi, A., and Berazain, R. (1999) : Nickel hyperaccumulation in the serpentine flora of Cuba, *Ann. Bot.* 84, 29-38.
- 95) Reich, P.B., Walters, M.B., and Ellsworth, D.S. (1992) : Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystem, *Ecol. Monog.* 62, 365-392.
- 96) Reich, P.B., Koike, T., Gower, S.T., and Schoettle, A.W. (1995) : Causes and consequences of variation in conifer leaf life-span, *Ecophysiology of coniferous forests*, 225-254 pp, Academic Press.
- 97) Reich, P.B., Ellsworth, S.D., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., and Bowman, W.D. (1999) : Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes, *Ecology* 80, 1955-1969.
- 98) 坂上幸雄・藤村好子 (1981) : トドマツ・アカエゾマツ苗の光合成速度、呼吸速度の季節変化, *日林誌* 63, 194-200.
- 99) Sakai, A., and Larcher, W. (1987) : Frost survival of plants, *Ecol. Stud.* 62, 321 pp, Springer-Verlag.
- 100) 笹 賀一郎 (1997) : 北方環境林の造成を目的とした植生による厳冬期環境指標の確立, 164pp, 文部省科研報告 (H9) .
- 101) 佐々木恵彦・八木久義・大庭喜八郎・浅川澄彦・原田 洸・藤森隆郎・安藤 貴・前田禎三 (1994) : 造林学. 基礎の理論と実践技術, 238 pp, 川島書店.
- 102) 佐藤義夫 (1929) : えぞまつ天然更新上の基礎条件と其適用, 北大演研報 6, 1-354.
- 103) Schoettle, A.W. (1990) : The interaction between leaf longevity and shoot growth and

- foliar biomass per shoot in *Pinus contorta* at two elevations, *Tree Physiol.* 7, 209-214.
- 104) Schoettle, A.W., and Smith, W.K. (1991) : Interrelation between shoot characteristics and solar irradiance in the crown of *Pinus contorta* spp. *latifolia*. *Tree Physiol.* 9, 245-254.
- 105) Schoettle, A.W., and Fahey, T.J. (1994) : Foliage and fine root longevity of pines, *Ecol. Bull.* 43, 136-153.
- 106) Schulze, E.-D., Lange, O.L., Evanari, M., Kappen, L., and Buschbom, U. (1974) : The role of air humidity and temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* L. under desert conditions. I. A simulation of the daily course of stomatal resistance, *Oecologia* 17, 159-170.
- 107) Schulze, E.-D., Fuchs, M.I., and Fuchs, M. (1977) : Special distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO<sub>2</sub> uptake in different crown layers, *Oecologia* 29, 43-61.
- 108) Sheriff, D.W., Nambiar, E.K.S., and Fife, D.N. (1986) : Relationships between nutrient status, carbon assimilation and water use efficiency in *Pinus radiata* (D. Don) needles, *Tree Physiol.* 2, 73-88.
- 109) Shinano, T., Lei, T.T., Kawamukai, T., Inoue, M.T., Koike, T., and Tadano, T. (1996) : Dimethylsulfoxide method for the extraction of chlorophyll a and b from the leaves of wheat, field bean, dwarf bamboo, and oak, *Photosynthetica* 32, 409-415.
- 110) Smith, S.E., and Read, D.J. (1997) : Mycorrhizal symbiosis. 2 ed., 605 pp, Academic Press.
- 111) 高橋邦秀 (1982) : トドマツ、アカエゾマツ苗木の光合成速度に与える水ストレスと地温変動の影響, *日林誌* 64, 79-86.
- 112) Takaoka, S., and Sasa, K. (1996) : Landform effects on fire behavior and post-fire regeneration in the mixed forests of northern Japan, *Ecol. Res.* 11, 339-349.
- 113) 館脇 操 (1943) : アカエゾマツ林の群落学的研究. 北大演研報 13: 1-181.
- 114) Tatewaki, M. (1958) : Forest ecology of the islands of the north pacific ocean, *J. Fac. Agr., Hokkaido Univ.* 50, 371-486.
- 115) 館脇 操, 五十嵐恒夫 (1971) : 北大天塩・中川地方演習林の森林植生, 北大演研報28, 1-192.
- 116) Teskey, R.O., Sheriff, D.W., Hollinger, D.Y., and Thomas, R.B. (1995) : External and internal factors regulating photosynthesis, *Resource physiology of conifers*, 105-140 pp, Academic press.
- 117) Thomas, K.D., and Prescott, C.E. (2000) : Nitrogen availability in forest floors of three tree species on the same site: the role of litter quality, *Can. J. For. Res.* 30, 1698-1706.
- 118) Thornley, J.H.M. (1976) : Mathematical models in plant physiology, 318 pp, Academic Press.
- 119) Tilstone, G.H., and Macnair, M.R. (1997) : Nickel tolerance and copper-nickel co-tolerance in *Mimulus guttatus* from copper mine and serpentine habitats, *Plant Soil* 191, 173-180.
- 120) Toyokuni, H. (1992) : Japanese serpentinophytes: their classification and distribution, *The vegetation of ultramafic (serpentine) soils*, 139-145 pp, Intercept.
- 121) Tranquillini, W. (1979) : Physiological ecology of the alpine timberline. Tree existence at high altitudes with special reference to the European alps, 137 pp, Springer-Verlag, Berlin.
- 122) Turner, H., Hasler, R., and Schronenberger, W. (1982) : Contrasting microenvironments and their effects on carbon uptake and allocation by young conifers near alpine treeline in Switzerland, *Carbon uptake and allocation in subalpine ecosystems as a key to management*, 22-30 pp, Proceeding of an I.U.F.R.O. workshop, Ecology of subalpine zones.
- 123) Vogt, K.A., Grier, C.C., Meier, C.E., and Edmonds, R.L. (1982) : Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington, *Ecology* 63, 370-380.
- 124) Ward, S.C., Koch, J.M., and Ainsworth, G.L. (1996) : The effect of timing of rehabilitation procedures on the establishment of a jarrah forest after bauxite mining, *Restoration Ecol.* 4, 19-24.
- 125) Wardle, D.A., Zackrisson, O., and Nilsson, M.-C. (1998) : The charcoal effect in boreal forests:

- mechanisms and ecological consequences, *Oecologia* 115, 419-426.
- 126) Wardle, P. (1981) : Winter desiccation of conifer needles simulated by artificial freezing, *Arc. Alp. Res.* 13, 419-423.
- 127) 渡辺定元 (1994) : 樹木社会学, 450 pp, 東京大学出版会.
- 128) Wilkins, D.A. (1991): The influence of sheathing (ecto-) mycorrhizas of trees on the uptake and toxicity of metals, *Agric. Ecosyst. Environ.* 35, 245-260.
- 129) 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, *J. Plant Nutr.* 19, 265-279.
- 130) Yu, Z.Y., Wang, Z.H, and He, S.Y. (1994) : Rehabilitation of eroded tropical coastal land in Guangdong, China, *J. Trop. For. Sci.* 7, 28-38.

### Summary

In a harsh field where large scaled disturbance occurred and restoration of vegetation is difficult, establishment of reforestation technology is an urgent subject for environmental conservation and disaster prevention. For example, forest fire is one of the factors causing large scaled forest destruction. After a forest fire, restoration of vegetation is affected by edaphic factors, and its speed is quite slow, especially on serpentine region. There is a similar region in the northern part of Japan, and in this region, forest vegetation is not recovered yet because of several forest fire occurred. When reforestation is executed in this region, native woody species that has high adaptation capacity against edaphic factors is desirable. Spruce is a common woody species in the northern part of Japan, and it is expected that spruce is suitable species to restore a harsh field.

Spruce species are distributed widely throughout the northern hemisphere, and seven spruce species have been recorded in Japan. In the northern part of Japan, *Picea glehnii* and *P. jezoensis* are widely distributed. *P. jezoensis* is found on fertile soils whereas *P. glehnii* is distributed in infertile soil conditions, such as serpentine soil. However, little is known about growth characteristics of *P. glehnii* and *P. jezoensis* associated with their habitats.

Serpentine soils are characterized by an excess of elements (such as Ni and Mg) and low levels of several essential plant nutrients. Excess Ni has a negative effect on plasma membrane polarisation and cell mitotic activity. Consequently, root growth and photosynthetic capacity are inhibited by the uptake of Ni. A high Mg concentration may lead to alter cell wall stability and plasma membrane. However, some plant species have tolerance against edaphic factors in serpentine soils. On spruce species grown in serpentine soil, the concentration of Ni in needles was lower than in other species. Therefore, spruce species may be a Ni excluder that uptake and transpiration of toxic metals are inhibited; as a result, tolerance of them can be obtained.

The final objective of this study is establishment of reforestation technology using spruce species in serpentine region where natural and man-made disturbances occurred, and growth of woody species is poor. Firstly, there are little data on ecophysiological characteristics of *P. glehnii* and *P. jezoensis*. Ecophysiological characteristics of several spruce species were compared to determine traits of *P. glehnii* and *P. jezoensis* in whole of spruces. Secondly, seedlings of *P. glehnii*, *P. jezoensis* and *P. abies* (planted for timber production) were planted on serpentine and brown forest soils, and growth and ecophysiological characteristics were compared. Based on results of this experiment, we selected a spruce species that has high adaptation capacity against serpentine soil, and is a useful material for rehabilitaing on harsh field of its soil. Furthermore, growth

characteristics of spruce planted on serpentine harsh field was investigated to apply method of reforestation, and selected poor growth site of introduced spruce. Moreover, we elucidate the cause of poor growth of introduced spruce, and examined the improvement of its growth.

1. I compared ecophysiological characteristics of five species of spruce included American and European species. I found that *P. jezoensis* had a long shoot growth, high photosynthetic capacity in younger needles, and high concentration of nitrogen in needles. *P. jezoensis* was classified as fast-growing species. In contrast, *P. glehnii* had a short shoot growth, low photosynthetic capacity, and low concentration of nitrogen in needles. However, *P. glehnii* had long needle longevity, had high photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE), and maintained high photosynthetic capacity in older needles. *P. glehnii* is classified as a slow-growing species.

2. I established an experiment that seedlings of *P. glehnii*, *P. jezoensis* and *P. abies* were planted on serpentine and brown forest soils. The total dry mass of *P. glehnii* planted on serpentine soil was almost the same as on brown forest soil. By contrast, growth of *P. jezoensis* and *P. abies* in serpentine soil was significantly less than in brown forest soil, and needle shedding was accelerated. Moreover, roots of seedlings of *P. glehnii* on serpentine soil were infected at a high percentage with ectomycorrhiza, and its infection may cause positive effect to exclude Ni and Mg. Furthermore, *P. glehnii* planted on serpentine soil had high photosynthetic capacity and PNUE. Based on these results, we concluded that *P. glehnii* is the most suitable spruce species to apply reforestation.

3. I made a case study in a plantation of serpentine soil with use of *P. glehnii* for a material of reforestation. Moreover, I also investigated dwarf bamboo dominated in the research site to apply a biological indicator. The research site was separated by the south-facing slope (S slope) and the northwest-facing slope (NW slope). Calm height of dwarf bamboo was shorter for S slope than that for NW slope. Shallow snow depth and poor nutrients condition were limited growth of dwarf bamboo on S slope. Also, tree height and needle longevity of *P. glehnii* were shorter for S slope than those for NW slope. The limiting factor of *P. glehnii* planted on S slope was not climatic condition, but poor nutrients condition. However, *P. glehnii* planted on S slope may remobilize nutrients from old needles to young needles to adapt poor nutrients condition.

**Key Words** : spruce, serpentine soil, needle longevity, photosynthetic capacity, nutrient physiology

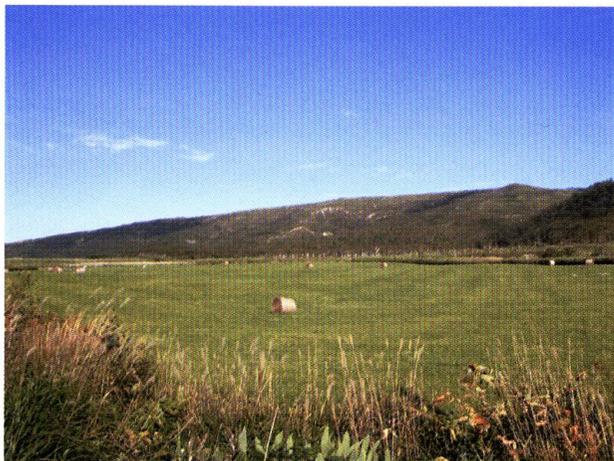


Photo 1. Harsh field of serpentine region in Teshio Experimental Forest (upper part: distant view, lower part: aerial photograph).



Photo 2. Pure forest of *P. glehnii* in Teshio Experimental Forest.

Serpentine soil

Brown forest soil



Photo 3. Nurseries cultivated on serpentine and brown forest soils in Teshio Experimental Forest.



Photo 4. Hypha of ectomycorrhiza infected on roots of seedling of *P. glehnii* (planted on serpentine soil).



Photo 6. Snow barrier established in Nakanomine region, Teshio Experimental Forest.

S slope



NW slope

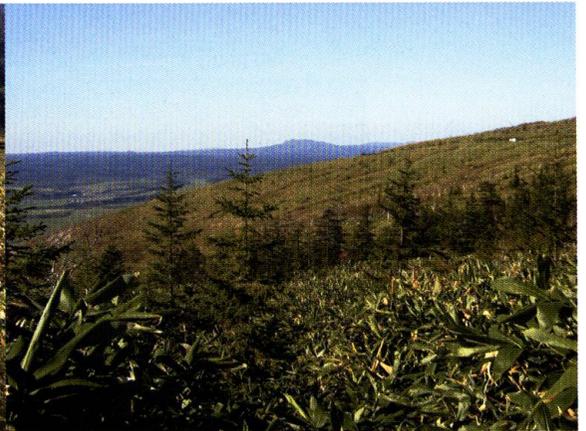
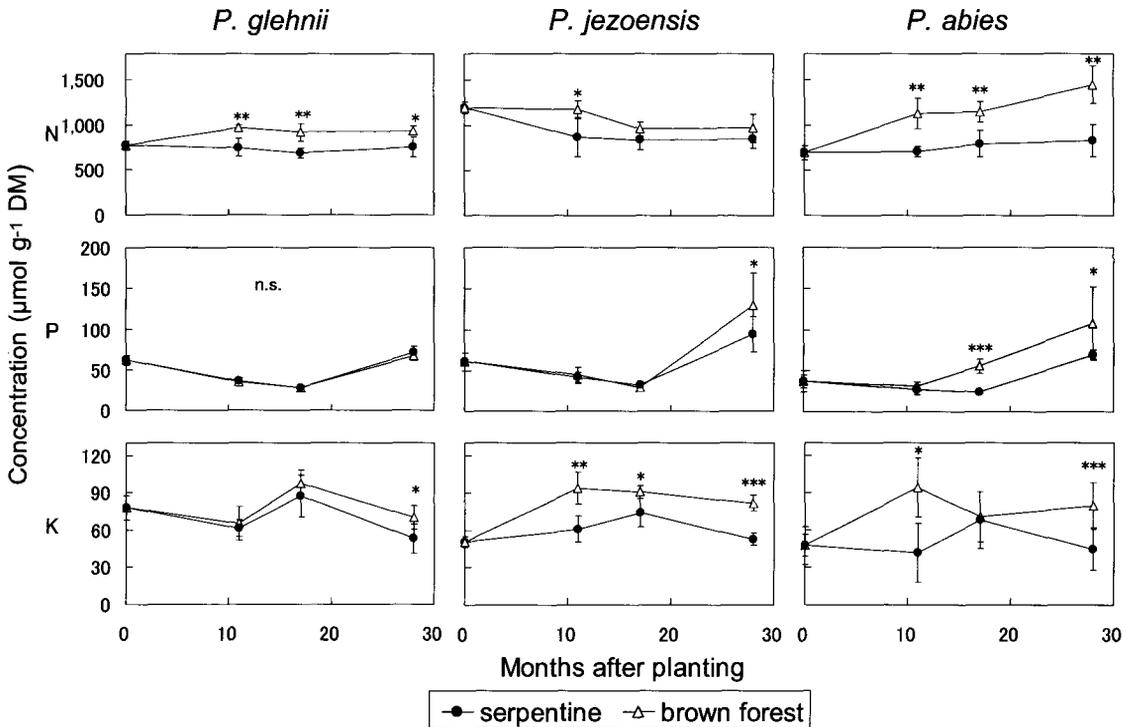


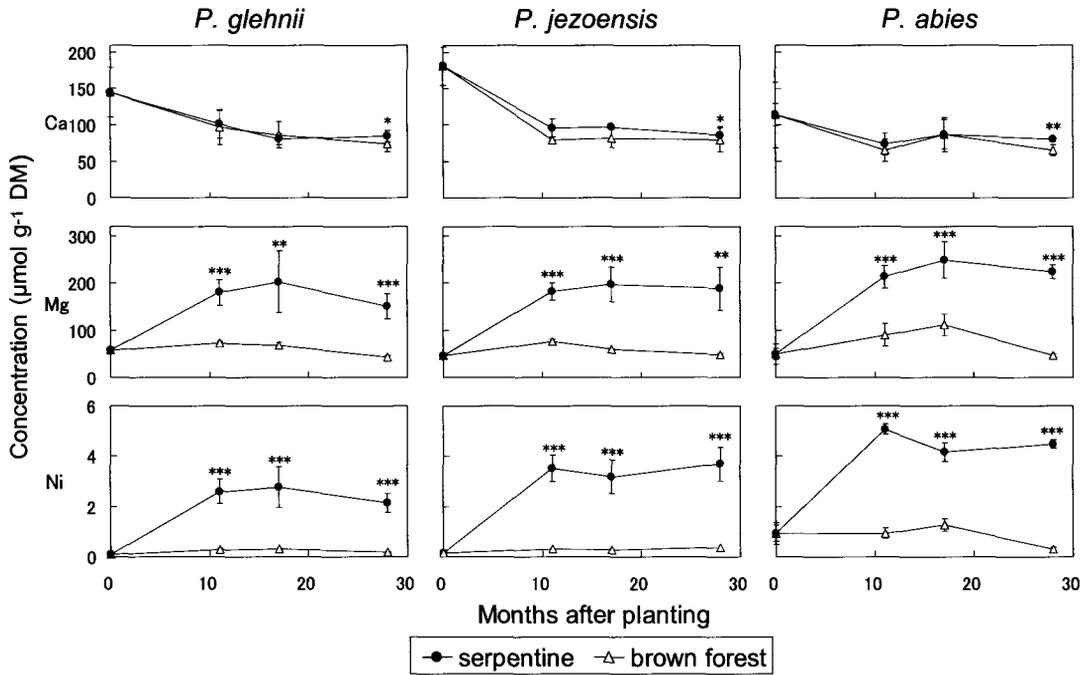
Photo 5. *P. glehnii* planted S and NW slopes (Nakanomine region, Teshio Experimental Forest).

Appendix 1. Concentrations of elements (N, P, K, Ca, Mg and Ni) in two-year-old needles for seedlings of three spruce species planted on serpentine (S) and brown forest (B) soils (Mean  $\pm$  SD, n=16) <sup>61)</sup>. Copyright Oxford University Press. \*= $P < 0.05$ , \*\*= $P < 0.01$ , \*\*\*= $P < 0.001$

Months	N ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ DM)		P ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ DM)		K ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ DM)		Ca ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ DM)		Mg ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ DM)		Ni ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ DM)	
	S	B	S	B	S	B	S	B	S	B	S	B
<i>P. glehnii</i>	1387 $\pm$ 70		62 $\pm$ 14		99 $\pm$ 11		204 $\pm$ 52		28 $\pm$ 4		0.17 $\pm$ 0.14	
0	1387 $\pm$ 70		62 $\pm$ 14		99 $\pm$ 11		204 $\pm$ 52		28 $\pm$ 4		0.17 $\pm$ 0.14	
11	732 $\pm$ 45***	929 $\pm$ 103	31 $\pm$ 3	31 $\pm$ 3	73 $\pm$ 12	75 $\pm$ 19	53 $\pm$ 13***	114 $\pm$ 61	112 $\pm$ 30***	25 $\pm$ 6	1.22 $\pm$ 0.51***	0.07 $\pm$ 0.05
17	730 $\pm$ 82***	1242 $\pm$ 40	25 $\pm$ 2**	29 $\pm$ 5	76 $\pm$ 8	80 $\pm$ 13	58 $\pm$ 4***	160 $\pm$ 31	101 $\pm$ 28***	37 $\pm$ 13	0.53 $\pm$ 0.18***	0.04 $\pm$ 0.01
28	464 $\pm$ 36***	983 $\pm$ 82	48 $\pm$ 2***	86 $\pm$ 5	88 $\pm$ 24***	42 $\pm$ 8	64 $\pm$ 15***	96 $\pm$ 28	88 $\pm$ 7***	14 $\pm$ 3	0.33 $\pm$ 0.04***	0.02 $\pm$ 0.01
<i>P. jezoensis</i>	1588 $\pm$ 255		81 $\pm$ 12		114 $\pm$ 12		309 $\pm$ 24		37 $\pm$ 6		0.21 $\pm$ 0.08	
0	1588 $\pm$ 255		81 $\pm$ 12		114 $\pm$ 12		309 $\pm$ 24		37 $\pm$ 6		0.21 $\pm$ 0.08	
11	983 $\pm$ 89***	1332 $\pm$ 70	59 $\pm$ 11	59 $\pm$ 11	73 $\pm$ 12	73 $\pm$ 12	131 $\pm$ 82	133 $\pm$ 23	111 $\pm$ 23***	34 $\pm$ 3	1.17 $\pm$ 0.25***	0.23 $\pm$ 0.22
17	712 $\pm$ 115***	1126 $\pm$ 147	39 $\pm$ 6	39 $\pm$ 6	82 $\pm$ 15**	98 $\pm$ 11	144 $\pm$ 73	179 $\pm$ 42	106 $\pm$ 21***	27 $\pm$ 3	0.61 $\pm$ 0.13***	0.06 $\pm$ 0.03
28	761 $\pm$ 79***	1555 $\pm$ 150	91 $\pm$ 17***	143 $\pm$ 43	93 $\pm$ 7	97 $\pm$ 33	55 $\pm$ 13***	175 $\pm$ 57	94 $\pm$ 18***	18 $\pm$ 5	0.58 $\pm$ 0.11***	0.05 $\pm$ 0.01
<i>P. abies</i>	732 $\pm$ 79		62 $\pm$ 10		130 $\pm$ 13		199 $\pm$ 42		39 $\pm$ 6		0.77 $\pm$ 0.31	
0	732 $\pm$ 79		62 $\pm$ 10		130 $\pm$ 13		199 $\pm$ 42		39 $\pm$ 6		0.77 $\pm$ 0.31	
11	688 $\pm$ 65***	1320 $\pm$ 255	32 $\pm$ 5***	26 $\pm$ 4	91 $\pm$ 21**	113 $\pm$ 23	60 $\pm$ 15***	105 $\pm$ 39	86 $\pm$ 20**	39 $\pm$ 8	0.89 $\pm$ 0.18***	0.32 $\pm$ 0.34
17	801 $\pm$ 56***	1614 $\pm$ 375	18 $\pm$ 1***	29 $\pm$ 1	124 $\pm$ 23***	92 $\pm$ 7	78 $\pm$ 18***	171 $\pm$ 17	135 $\pm$ 36**	26 $\pm$ 8	1.04 $\pm$ 0.40***	0.49 $\pm$ 0.42
28	814 $\pm$ 354***	1986 $\pm$ 435	46 $\pm$ 7***	92 $\pm$ 21	92 $\pm$ 18*	107 $\pm$ 17	35 $\pm$ 6***	131 $\pm$ 30	130 $\pm$ 7***	64 $\pm$ 17	0.79 $\pm$ 0.17***	0.04 $\pm$ 0.01



Appendix 2. Concentrations of elements in roots for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (N, P, K, n=16) \*= $P < 0.05$ , \*\*= $P < 0.01$ , \*\*\*= $P < 0.001$

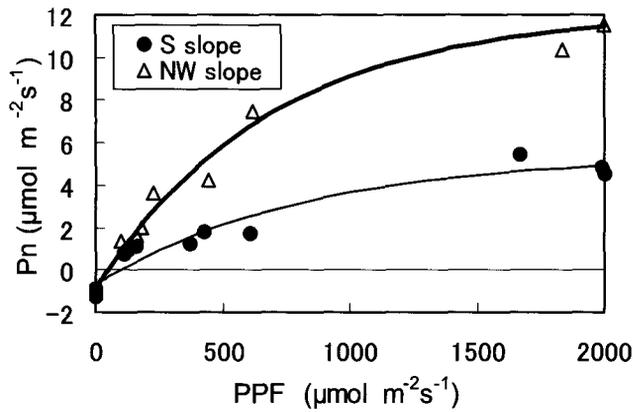


Appendix 3. Concentrations of elements in roots for seedlings of three spruce species planted on two types of soil (Ca, Mg, Ni, n=16) \*= $P < 0.05$ , \*\*= $P < 0.01$ , \*\*\*= $P < 0.001$

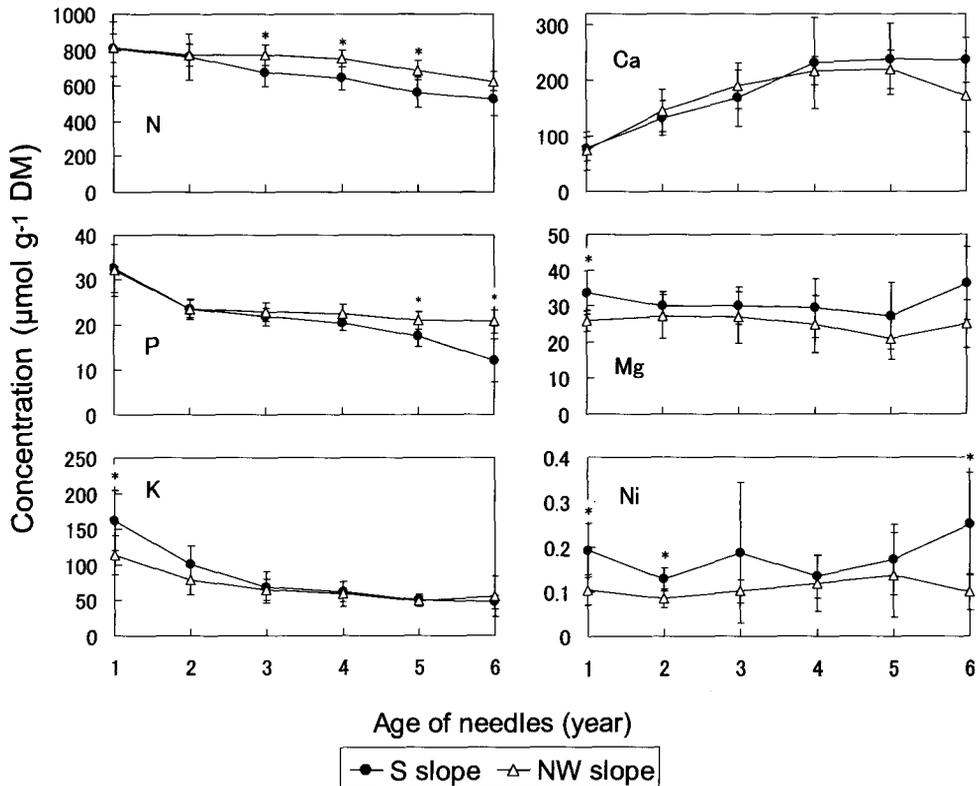
Appendix 4. Concentrations of nutrients and C/N ratio in leaf of dwarf bamboo grown on S and NW slopes (n=4).

	C (mmol g <sup>-1</sup> DM)	N (mmol g <sup>-1</sup> DM)	C/N	P	K	Ca (μmol g <sup>-1</sup> DM)	Mg	Ni
S slope	38.22±0.26	1.024±0.004	37.33±0.36	6.180±0.241	39.20±4.94	5.304±0.550	8.55±1.15	0.111±0.043
NW slope	37.21±0.26	1.857±0.111	20.10±1.44	8.504±0.398	30.16±1.39	9.253±1.620	14.01±2.99	0.062±0.020
Statistical test	n.s.	***	***	***	*	*	*	n.s.

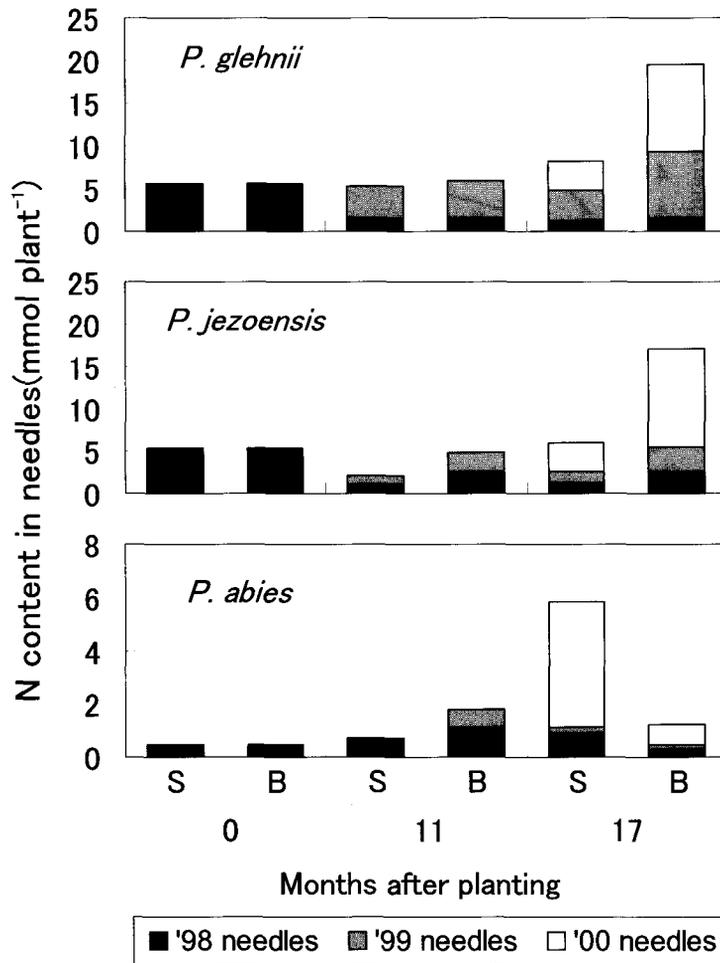
\*= $P < 0.05$ , \*\*\*= $P < 0.001$  (t -test)



Appendix 5. Light-photosynthetic curve of dwarf bamboo grown on S and NW slopes (n=3)



Appendix 6. Concentration of elements in needles at different ages for *P. glehnii* planted on S and NW slopes (Mean ± SD, n=6). \* = p < 0.05



Appendix 7. Total nitrogen content in needles of seedlings three spruce species planted in serpentine and brown forest soils (n=16).

Note. "S" means the serpentine soil, and "B" means the brown forest soil.