



Title	施肥がヤナギの光合成特性と成長に与える影響
Author(s)	丸山, 温; 森, 茂太; 北尾, 光俊 他
Description	@2002森林立地学会 本文データは学協会の許諾に基づきJ-STAGEから複製したものである。丸山 温, 森 茂太, 北尾 光俊, 飛田 博順, 小池 孝良 (2002) 施肥がヤナギの光合成特性と成長に与える影響. 森林立地, 44(2):71-75.
Citation	森林立地, 44(2), 71-75 https://doi.org/10.18922/jjfe.44.2_71
Issue Date	2002
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/67781
Type	journal article
File Information	44_KJ00005291833.pdf



施肥がヤナギの光合成特性と成長に与える影響

丸山 温*・森 茂太**・北尾光俊*・飛田博順*・小池孝良***

*森林総合研究所北海道支所**森林総合研究所東北支所***北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

Yutaka Maruyama, Shigeta Mori, Mitsutoshi Kitao, Hiroyuki Tobita and Takayoshi Koike: Effects of fertilization on photosynthetic traits and yield of two willow species

1. はじめに

二酸化炭素、メタンなどの温室効果ガス濃度の上昇による地球温暖化問題が顕在化してきた。温暖化防止のための二酸化炭素放出削減の一環として、環境に与える負荷の小さいエネルギーが求められており、木材や草などのバイオマスエネルギー資源もその一つとして注目されている。北欧諸国では、温暖化ガス排出防止に加えて、化石燃料や原子力の代替エネルギー資源確保、農産物減産のための作物転換などの政策的背景もあって、すでにバイオマスエネルギーが地域熱源などに利用され始めており、フィンランドでは総エネルギー消費量の約20%がバイオマスエネルギーでまかなわれている(駒木, 1997)。

木質バイオマスエネルギー資源としては、主に伐出・製材の廃材やポプラ、ヤナギなどの早生樹の超短伐期生産方式(1~4年生収穫, 永田ら, 1995)による収穫材が想定される。ヤナギ類は挿し木による無性繁殖が容易で初期成長が早く、萌芽再生能にも優れており、短伐期での繰り返し生産に適している。加えて優良クローンの早期選抜も可能であることから(松崎, 2000)、短期間で成長の優れたクローンの選抜が期待できる。スウェーデンでは、すでにエネルギー用にヤナギ超短伐期人工林の造成・利用が進められている(駒木, 1997)。現在の我が国の状況では、ヤナギの造成と利用にはコスト面など社会経済的に解決すべき問題が残されているが(駒木ら, 1997)、将来的にはバイオマスエネルギー資源として期待される。

バイオマスエネルギーとして利用するには、資源の効率的な造成と持続的な管理が前提条件であり、そのためには樹種特性に関する情報が不可欠である。しかし日本産のヤナギ類に関しては、分布や生活史などの生態学的知見は報告されているものの(新山, 1995)、生理学的知見は限られている(Koike et al. 1995)。また、これまで大規模に植栽・利用されたことはなく、その造林特性についても不明な点が多い。

ヤナギ類の多くは土壌養水分の要求度が高く(Christenson, 1987)、立地環境が収量に大きく影響すると考えられる。天然に分布する河川敷は、湿潤で上流から栄養塩類が少しずつ供給される。一方、植栽候補地の一つである耕作放棄

地は、初期の栄養条件は良好であるが地力の維持には施肥が必要となり、丘陵傾斜地や山地では栄養条件に加えて土壌水分の影響も予想される。ここでは、ヤナギ類造成の際の適切な立地管理指針を得ることを目的として、施肥条件を変えてヤナギを育て、生理的特性と成長を調べた。

2. 材料と方法

材料には、王子製紙(株)森林博物館で育成されたナガバヤナギ(*Salix sachalinensis*)、エゾノキヌヤナギ(*S. pet-susu*)の雌雄クローンをを用いた。この両種は、北海道内に自生するヤナギ類の中で特に成長の良好な樹種である(永田ら, 1995)。5月中旬にこれらのさし穂を森林総合研究所北海道支所一般苗畑に、1処理区あたり各樹種雌雄それぞれ16本ずつ、80cm間隔でさし付け、開芽を確認してから各さし穂ごとにシュート1本を残して芽欠きした。

栄養が上流から少しずつ供給される河川敷を想定した処理区として緩効性肥料(留萌肥料ロング180, N:P₂O₅:K₂O=14:12:14, 粒状, 25℃で180日間に成分の80%溶出)を、初期の栄養条件が良好な耕作放棄地を想定した処理区として硫安、過磷酸石灰、硫酸カリの速効性肥料(いずれも粒状)を、それぞれ6月と翌年5月にばらまきで施用した。施肥量は両処理区とも1回あたりNとして30g/m², Pとして11.2g/m², Kとして24.9g/m²である。対照は無施肥とした。なお、試験を行った苗畑表土の土性は埴質壤土でpH6.0, C 6.0%, 全N0.52%, HNO₃-HClO₄可溶のP₂O₅, K₂O, CaOはそれぞれ0.19%, 0.12%, 1.24%である(真田, 私信)。

翌年5月初旬の開芽前に全ての個体を地際から20cmの高さで台切りし、萌芽を成長させた。7月下旬に、直射光を十分受けている成熟葉について、携帯型光合成蒸散測定装置(米国Li-Cor社製LI-6200)を用いて光合成速度(Pn)と気孔コンダクタンス(Gw)を測定した。繰り返しは各処理当たり各樹種雌雄クローンそれぞれ3個体で、1個体につき3枚(1クローン1処理当たり計9枚)を行った。大気の水蒸気飽差の上昇が気孔コンダクタンスに与える影響を避けるため、測定は大気湿度の高い午前中に行った。また、土壌水分条件が制限要因にならないよう、測定の前日に全個体に十分灌水を行った。なお、7月下旬時点では最も長い萌芽枝

* 森林総合研究所北海道支所 Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, Sapporo 062-8516, Japan

** 森林総合研究所東北支所 Tohoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute

*** 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター Forest Research Station, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University

森林立地44 (2), 2002

の長さは1~1.5mで高さに大きな差はなく、また上部の葉を選んで測定したので、ここで得られた光合成速度は被圧や底陰の影響は受けていない。

全ての個体が落葉したあとの11月中旬に、1樹種雌雄それぞれについて1処理当たり4~6個体を掘り取って、地下部と地上部に分けて乾燥器(80℃)で48時間以上乾燥させ、乾燥重量を求めた。

3. 結果と考察

台切り・萌芽後1成長期を経た時点での1個体当たり平均地上部乾重は、対照区エゾノキヌヤナギ♀の0.10kgから緩効性肥料処理区(以下S区)エゾノキヌヤナギ♂の1.23kgまで、クローン、肥料処理によって10倍以上のばらつきがあった(図-1)。クローン間で比較すると、エゾノキヌヤナギ♂>♀>ナガバヤナギ♂>♀という傾向が見られた。同じ処理区でクローンによる違いが大きかったのは、80cmという狭い間隔でクローンごとに列状に植栽したため、成長過程で成長の旺盛なクローンが成長の劣るクローンを被圧したことが一因と考えられる。全クローンを込みにして処理区ごとの平均個体重をhaあたりの乾重に換算すると、対照区2.4t/ha、速効性肥料処理区(以下R区)5.1t/ha、S区9.3t/haで、施肥により成長が著しく促進され、その効果は河川敷を想定した緩効性肥料が大きかった。永田ら(1995)が王子製紙(株)森林博物館の苗畑で行った栽培試験では、萌芽4年生収穫時のエゾノキヌヤナギとナガバヤナギの地上部年平均成長量は12~18t/haで、この結果と比較すると今回の成長量は全体的に少ない範囲にあった。王子製紙(株)森林博物館の苗畑は標高100m未満で、平坦で湿潤であるが、今回試験を行った苗畑は標高約150mの緩傾斜地に位置しており、土壌水分は低下しやすい。こうした立地の違いが成長に影響したと考えられる。

地下部重も地上部重と同様の傾向を示した(図-1)。地上部/地下部比(T/R比)は肥料処理やクローンによって異なり、ナガバヤナギ♀を除いて対照区が小さい傾向が見られた。これは、土壌養分が制限になる立地では光合成産物の根系への分配率が高く、T/R比は小さくなるというこれまでの報告(Walters and Reich, 1989, 他多数)と一致する。T/R比は0.84~1.66と全体的に小さかったが、これは地上部が萌芽1成長期間後、地下部が2成長期間後で、後者の成長期間が長かったためであろう。エゾノキヌヤナギでは、最も長い萌芽枝の長さ(L)とその根元径(D)は施肥区が大きかったが、1個体あたりの萌芽枝数はばらつきが大きく処理間で有意差は見られなかった(図-2)。処理間での成長差は主に萌芽枝サイズの違いによるものと考えられる。エゾノキヌヤナギの萌芽枝数はいずれの処理区でも♂が♀の倍前後あり、♂♀間の大きな成長差は萌芽枝のサイズだけでなく数の違いも影響していた。ナガバヤナギではDは施肥によって大きくなったが、Lと萌芽枝数は処理間に有意差は見られなかった。成長量が施肥区で大きかったのは、主に萌芽枝の径の違いによるものと考えられる。

土壌養分が制限になる場合、一般的に光合成速度(Pn)は低くなる(Walters and Reich, 1989, 他多数)。しかしこの試験ではPnは19.8~30.1 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ で、成長と反対に対照区が施肥区と比べて同じかやや高くなる傾向があった(図-3)。図には載せていないが比葉面積(SLA、葉面積/葉乾重)は肥料処理間で差がなかったため、この傾向は葉乾重当たりの光合成速度でも変わらず、個葉の光合成能は施肥の影響を受けていなかったことになる。光合成速度は主として、葉緑体における光合成活性と、大気から葉緑体までのCO₂拡散コンダクタンスによって左右される。CO₂拡散コンダクタ

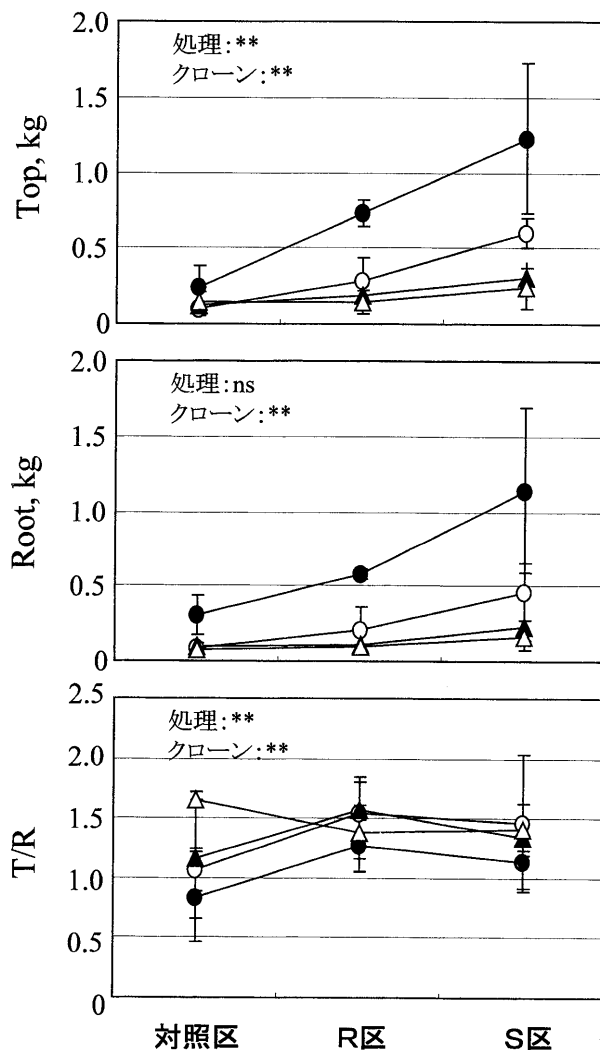


図-1 台切り・萌芽1成長期経過後の1個体あたりの地上部(Top, 上)と地下部(Root, 中)平均乾重および地上部/地下部比(T/R, 下)

対照区: 無施肥, R区: 速効性肥料処理区, S区: 緩効性肥料処理区

いずれも平均で棒は標準偏差を示す。図中の*, **は分散分析の結果で、処理間(treatment), クローン間(clone)でそれぞれ危険率5%未満, 1%未満で有意差有り, nsは有意差無し。○, ●: エゾノキヌヤナギ, △, ▲: ナガバヤナギ, 黒塗り: 雄クローン, 白抜き: 雌クローン

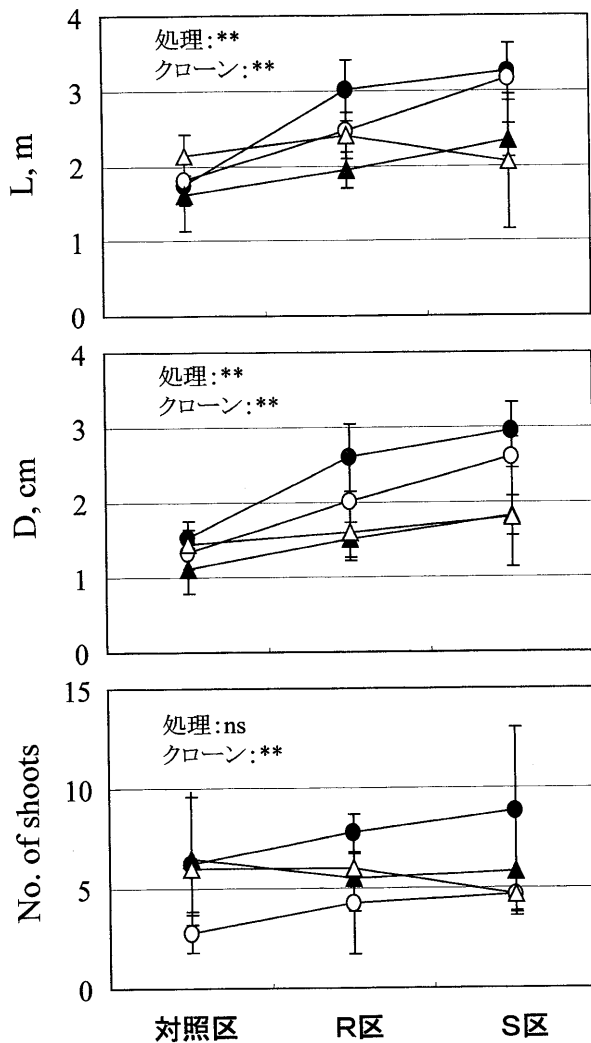


図-2 最長萌芽枝長 (L, 上)とその根元径 (D, 中) および1個体あたりの平均萌芽指数 (No. of shoots, 下)
対照区, R区, S区, 図中の書き込み, およびシンボルは図-1に同じ

ンスの主要因である気孔コンダクタンス (Gw) は0.48~2.69 mol/m²/sで, 対照区が施肥区と比べて高かった (図-3)。光合成速度が施肥によって変わらなかったのは, 施肥区では葉緑体における光合成活性が高いが, 対照区ではCO₂の大気から葉内への拡散効率が高く, 結果的に両者が相殺したためと考えられる。

ここで得られたPnは, Koike *et al.* (1995) が *Salix sachalinensis* と *S. miyabeana* で得た値 (8~14 μmol/m²/s) よりもかなり高い範囲にあった。Koike *et al.* (1995) の測定は環境調節施設で育成したポット苗を対象としたもので, 生育状況の違いが影響した可能性がある。またここで得られたPn, Gwは, 松本ら (1999) が41種の日本産広葉樹で得た最大光合成速度 (9~24 μmol/m²/s), 最大気孔コンダクタンス (0.07~0.8 mol/m²/s) と比較していずれも高い範囲にあった。このことは, 両種の高い光合成能はCO₂の大気から葉内への拡散効率が高いことが要因の一つであることを示している。特に

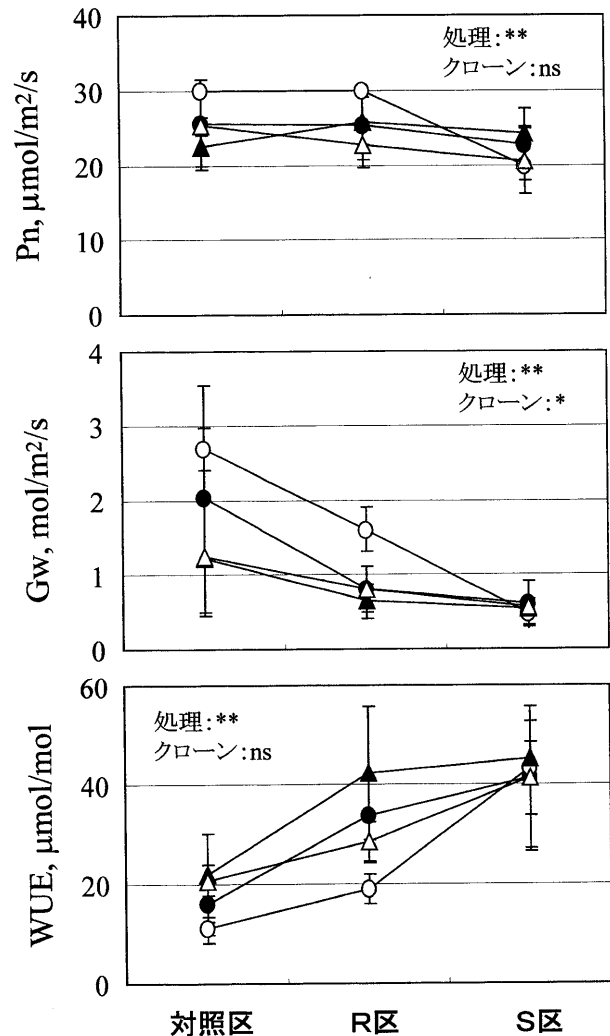


図-3 クローン別処理別の光合成速度 (Pn, 上), 気孔コンダクタンス (Gw, 中), および水利用効率 (WUE, 下)
対照区, R区, S区, 図中の書き込み, およびシンボルは図-1に同じ

対照区では, Gwは1.23~2.69 mol/m²/sと著しく高い範囲にあり, 対照区の高いPnは主として高いGwによって維持されていると考えられる。気孔コンダクタンスが高いと光合成速度も高くなるが, 同時に蒸散で失われる水も多くなる。ヤナギは高い光合成能を有するが, 水分要求度が大きく水浪費型の特性を持つと言えよう。

ガス交換過程での水利用効率 (WUE, water use efficiency) は光合成速度と蒸散速度 (Tr) との比 (Pn/Tr) または気孔コンダクタンスとの比 (Pn/Gw) で表され, いずれも水分要求度を比較する上での指標となる。後者は特に内在的水利用効率 (intrinsic water use efficiency, Ehleringer *et al.*, 1993) と呼ばれ, 測定時の水蒸気飽差が直接影響しないため, 標準化した水利用効率と考えることができる。ここでは, 光合成速度と気孔コンダクタンスの比 (Pn/Gw) を用いて水利用効率 (WUE) を比較した。WUEは11.1~45.1 μmol/molで, 処理間ではS区>R区>対照区であったが, ク

森林立地44 (2), 2002

ローン間では有意差はなかった (図-3)。松本ら (1999) が最大光合成速度と最大気孔コンダクタンスから求めた水利用効率 ($20 \sim 90 \mu\text{mol/mol}$) と比較すると、R区とS区は $19.1 \sim 45.1 \mu\text{mol/mol}$ でほぼ同じ範囲にあるが、対照区は $11.1 \sim 21.8 \mu\text{mol/mol}$ とかなり低い範囲にある。このことは、対照区のような栄養条件が制限になる環境では、光合成生産を維持するために大量の水を必要とすることを示している。S区、R区でWUEが高かったのは葉緑体における光合成活性が高まったためで、施肥によるこのようなWUEの上昇はこれまでも知られている (Walters and Reich, 1989)。施肥は、光合成活性を高めることで副次的にガス交換過程での水利用効率を高める効果があると言えそうだ。

Pn, Gw, WUEと成長の関係を樹種毎に見ると、ナガバヤナギのPnと成長に相関がなかった他は、成長はPn, Gwと負の相関が、WUEと正の相関が、それぞれ認められた (図-4)。光合成生産は葉の量や寿命、着葉期間の長さなど多くの要因に影響されるので、個葉レベルでのガス交換特性がそのまま個体・林分レベルの一次生産力を左右するわけではない。例えば、同じ樹種の家系内で、個葉の光合成速度と成長の間に負の相関が見られる場合があるという (Kramer and Kozlowski, 1979)。ここで調べたエゾノキヌヤナギでもPnと成長に負の相関があったことから、光合成速度と一次生産力の関係は一定ではないようだ。しかし、落葉/常緑、針葉/広葉、先駆/後継など幅広い北方系樹種で調べられた例 (Reich *et al.*, 1998) では、個葉の光合成速度と個体の相対成長率 (RGR) の間に正の相関が認められる。熱帯樹種でも早生樹の光合成速度が全般的に高い傾向があり (Maruyama *et al.*, 1997, 松本ら, 2000), 幅広い樹種で比較した場合はやはり光合成速度の高い樹種が生産力も大きいことが多い。ヤナギ類の優れた生産力 (永田ら, 1995) も、高い光合成能が一要因になっていると考えられる。

気孔コンダクタンスは光、温度、湿度、土壤水分などの環境条件だけでなく、樹体の水分状態にも左右される。最大光合成が同じでも水利用効率が低いと光合成の維持により多くの水を必要とするため、吸水の遅れによる水分状態の悪化が生じやすく、短期的な気孔コンダクタンスの低下による光合成の低下もおこりやすい (Jones, 1998)。したがって、Pnが同じでもGwが高くWUEが低いほど、個葉レベルでの光合成生産の維持に不利と考えられる。また、蒸散が多くなると土壤からの吸水量も多くなるので、葉量によっても左右されるが、長期的に見て相対的に土壤水分が低下しやすくなることが予想される。両樹種で、成長とPn, Gwとに負の相関が、WUEとに正の相関が見られたことは、こうしたガス交換過程での蒸散による水消費が成長に影響を与える可能性を示唆している。

4. ま と め

エゾノキヌヤナギ、ナガバヤナギとも施肥により著しく成長が促進され、その効果は速効性肥料と比べて緩効性肥料がより大きかった。しかし、ここで得られた成長量は永田ら

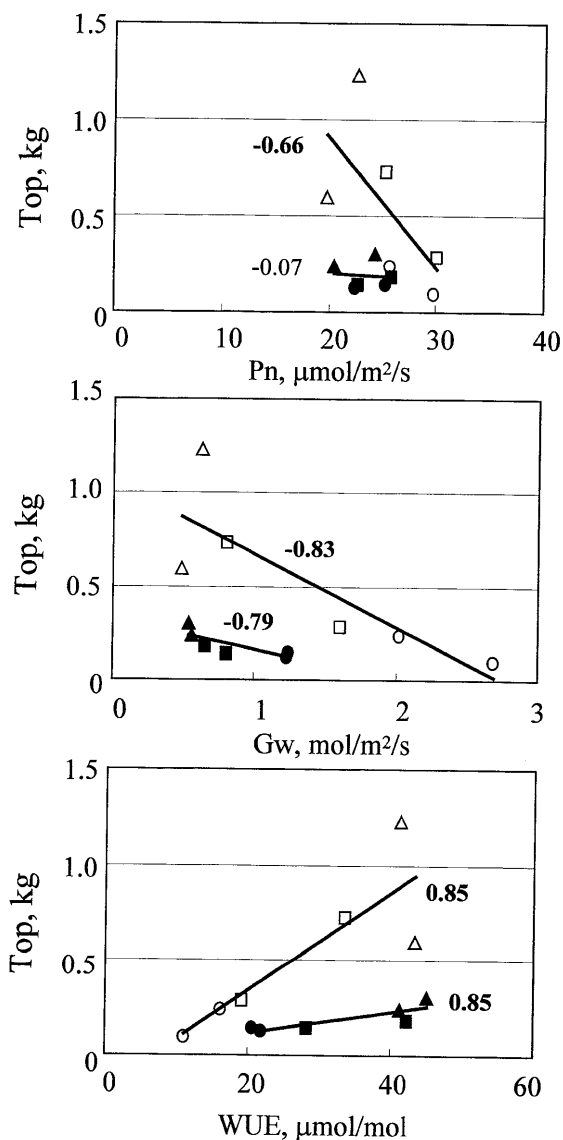


図-4 光合成速度 (Pn), 気孔コンダクタンス (Gw), 水利用効率 (WUE) と台切り・萌芽1成長期経過後の地上部成長 (乾重) (Yield) の関係

図中の線は樹種毎の回帰直線で数字は相関係数 (太字: $p < 0.05$ で有意)

白抜き: エゾノキヌヤナギ, 黒塗り: ナガバヤナギ, □, ■: R区 (速効性肥料処理), ○, ●: 対照区 (無施肥), △, ▲: S区 (緩効性肥料処理)

(1995) の栽培試験の結果と比較して少ない範囲にあった。これは、森林総研北海道支所苗畑が丘陵緩傾斜地に位置し、永田ら (1995) が試験を行った低地の平坦な苗畑と比べて土壤が乾燥しやすかったことが要因の一つと考えられる。今回調べたヤナギ2種は、光合成能は高いが気孔コンダクタンスも高く、高い光合成速度の維持に大量の水を消費する水浪費型の樹種で、特に無施肥の対照区でこの傾向は顕著であった。これらの結果を考慮すると、やはり天然に分布する河川敷などの平坦で湿潤な立地がヤナギの有力な栽培候補地となる。また施肥を行う場合、価格の問題はあるが、施肥の

効率から見ると有効成分が徐々に溶け出す緩効性肥料が推奨される。

土壌養分が少ない立地では、一般的に個葉の光合成能は低くなる。しかし今回用いたヤナギ2種では、無施肥の対照区でも水利用率は低かったが光合成能は施肥区と同じか高かった。すなわち、土壌養分が十分でなくても、水分状態が良好であれば個葉レベルである程度高い光合成生産を維持できると考えられる。このことは、休耕田のような灌水が比較的容易な立地で栽培する場合、土壌水分管理によりある程度施肥を代替できる可能性を示唆している。今後はこうした立地での灌水・施肥の効果について調べる必要がある。

今回は台切り・萌芽後1成長期を経た時点で収穫したが、ヤナギを用いた木質バイオマス生産は1～4年サイクルでの超短伐期収穫方式が想定される。2成長期以上のサイクルで収穫する場合、台切り2年目以降の施肥効果についても調べる必要がある。

最後に、本研究に用いたヤナギの挿し穂を提供していただいた王子製紙(株) 森林博物館の幸田秀穂氏と永田義明氏に、心からお礼申し上げる。苗畑表土の土壌特性に関するデータを提供していただいた林業科学技術振興所の真田勝氏に深く感謝する。

引用文献

- Christensson, L. (1987) : Biomass production by irrigated and fertilized *Salix* clones. *Biomass* 12 : 83-95.
- Ehleringer, J. R., Hall, A. E. and Farquhar, G. D. (1993) : Stable isotopes and plant carbon-water relations. 555pp, Academic Press, San Diego.
- Jones, H. G. (1998) : Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 49 : 387-398.
- Koike, T., Kohda, H., Mori, S., Takahashi, K., Inoue, M. T. and Lei, T. T. (1995) : Growth responses of the cuttings of two willow species to elevated CO₂ and temperature. *Plant Species Biology* 10 : 95-101.
- Kramer, P. J. and Kozlowski, T. T. (1979) : Physiology of woody plants. 811pp, Academic Press, New York.
- 駒木貴彰 (1997) : ヨーロッパにおける木質系燃料の利用. 国際資源 268 : 38-43.
- 駒木貴彰・天野智将・八巻一成 (1997) : ヤナギ類の造成及び利用に冠する経営的考察. 日林北支論45 : 98-100.
- Maruyama, Y., Toma, T., Ishida, A., Matsumoto, Y., Morikawa, Y., Ang, L. H., Yap, S. K. & Iwasa, M. (1997) : Photosynthesis and water use efficiency of 19 tropical tree species. *Journal of Tropical Forest Science* 9 : 434-438.
- 松本陽介・田中 格・小菅進吉・丹原哲夫・上村 章・重永英年・石田厚・奥田史郎・丸山 温・森川 靖 (1999) : 日本産広葉樹41樹種の当年生陽葉における最大ガス交換速度のスクリーニング. 森林立地41(2) : 113-121.
- 松本陽介・丸山 温・Ang, L. H. (2000) : 熱帯樹種陽葉における最大ガス交換速度および浸透ポテンシャルのスクリーニング. *TROPICS* 9 : 195-209.
- 松崎智徳 (2000) : ナガバヤナギとエゾノキヌヤナギの成長と形態におけるクローン間差. 日林北支論48 : 90-91.
- 永田義明・戸巻邦男・舩甚知子 (1995) : ヤナギ類木質バイオマスの短期生産. 日林北支論43 : 203-205.
- 新山 馨 (1995) : ヤナギ科植物の生活史特性と河川環境. 日本生態学会誌45 : 301-306.
- Reich, P. B., Walters, M. B., Tjoelker, M. G., Vanderklein, D. W. & Buschena, C. (1998) : Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology* 12 : 395-405.
- Walters, M. B. & Reich, P. B. (1989) Response of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status. 1 Photosynthesis and growth. *Tree Physiology* 5 : 159-172.

(2002年7月1日受付)