

## スギ苗木の光合成速度と窒素含量に及ぼす庇陰と施肥の影響

小林 元<sup>\*,1</sup>・玉泉幸一郎<sup>2</sup>

小林 元・玉泉幸一郎：スギ苗木の光合成速度と窒素含量に及ぼす庇陰と施肥の影響 日林誌 84：180~183, 2002  
異なる光強度と窒素施与量で育てたスギ苗木の、葉の窒素含量と光飽和下の最大光合成速度との関係を調べた。面積あたりの最大光合成速度と窒素含量は生育光強度が高くなるにつれて増加し、窒素施与量が多いほど高い値を示した。このため、面積あたりの窒素含量と最大光合成速度との間には高い正の相関が認められ、直線式で近似された。一方、乾重あたりの最大光合成速度は生育光強度が高くなっても増加しなかったが、窒素施与量が多いほど高い値を示した。このため、乾重あたりの窒素含量と最大光合成速度との間にも正の相関が認められたが、その相関は低かった。スギ葉における面積あたりの窒素含量は、光環境と土壤養分の双方が異なる場合でも最大光合成速度と常に直線関係にあることから、光合成速度を推定するための有効な指標になると考えられた。

キーワード：光合成, スギ, 土壤養分, 葉の窒素含量, 光環境

Kobayashi, H. and Gyokusen, K.: Effects of Light and Nitrogen Fertilization on Photosynthesis and Leaf Nitrogen Content in *Cryptomeria japonica* Sapling. J. Jpn. For. Soc. 84: 180~183, 2002 Relationship between light-saturated photosynthesis and leaf nitrogen content was studied in *Cryptomeria japonica* D. Don saplings growing under different light and nitrogen supply. Both light-saturated photosynthesis per area ( $P_{\max\text{-area}}$ ) and leaf nitrogen per area ( $N_{\text{area}}$ ) increased with increasing light and nitrogen supply.  $P_{\max\text{-area}}$  was highly positively correlated with  $N_{\text{area}}$ . The slope of the linear regression between  $P_{\max\text{-area}}$  and  $N_{\text{area}}$  was  $1.67 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g N}^{-1} \text{ s}^{-1}$ , which was low compared to that for other conifer trees previously described. Light-saturated photosynthesis per mass ( $P_{\max\text{-mass}}$ ) did not increase with increased light, but increased with increasing nitrogen supply.  $P_{\max\text{-mass}}$  was also positively correlated with leaf nitrogen per mass ( $N_{\text{mass}}$ ), but the correlation coefficient was low. Since  $P_{\max\text{-area}}$  was highly correlated with  $N_{\text{area}}$  regardless of whether variation in  $N_{\text{area}}$  was due to light or nitrogen supply, this suggested that  $N_{\text{area}}$  would be a good index of photosynthesis in *Cryptomeria japonica*.

Key words: *Cryptomeria japonica*, leaf nitrogen, light, nitrogen availability, photosynthesis

## I. はじめに

近年、大気中の炭酸ガス濃度の上昇による地球温暖化の進行が懸念されており、その防止策の一つとして森林の炭酸ガス吸収機能が注目され、森林による炭酸ガス吸収量を正確に推定することが重要な課題となっている。

窒素はタンパク質である酵素の構成元素として光合成の生化学的反応に強く関与しており(7)、光合成速度は葉の窒素含量から推定することができる(8)。光合成速度は種によって異なり(1, 13)、光環境(3, 6, 11, 12)、土壤養分(4, 9, 17, 23)、季節(16)、葉齢(18)によって変化する。しかし、光合成速度がこれらの要因で変化した場合でも、葉の窒素含量と光飽和下の最大光合成速度との関係は直線式に近似される。さらに種によっては、この直線式に季節(16)や葉齢(18)による変動が認められないことが報告されている。このことから、葉の窒素含量は個葉の光合成速度、さらには単木、林冠の炭酸ガス吸収量を推定するための有効な指標となる可能性がある(19)。

このように、森林による炭酸ガス吸収量を推定する上で、葉の窒素含量と光合成速度との関係を調べることは重要な課題である。しかしスギにおいては、葉の窒素含量と光合成速度との関係を調べた研究は少ない。須崎ら(20)

は土壤養分の異なるスギ苗木を用いて、光合成速度は葉の窒素含量が高くなるにつれて増加することを示したが、他に研究例は見あたらないようである。スギの光合成速度は土壤養分以外にも、光環境(10, 14, 22)、季節(21)、葉齢(15)によって変化し、中でも光環境による変化は大きい。そこで、本研究では光環境と土壤養分の異なる条件下で育成したスギ苗木を用いて、葉の窒素含量と光合成速度との関係を明らかにすることを目的とした。

## II. 材料と方法

九州大学農学部圃場で生育させたスギ挿し木苗を供試した。苗高およそ30 cmのジャカインスギを、1995年3月に赤マサ土で満たした1.8 Lの素焼き鉢に植え付けた。これらの苗木は庇陰処理(相対光強度: 100, 60, 36, 22, 13%)と施肥処理(全窒素施与量: 5.4, 1.8 g N pot<sup>-1</sup>)を組み合わせた計10の処理区で約6カ月生育させた。苗木は各処理区ごとに4個体ずつ生育させた。庇陰には寒冷紗を用いた。また、窒素肥料として緩効性のIB態窒素(ウッドエース, 三菱化成)を施与した。光合成速度の測定は、通気式の同化箱法で1995年9月12日から9月27日にかけて行った。試料苗を鉢ごとと実験室に持ち込み、測定枝を20 cm程度の長さに水切りした。試料葉は針葉が

\* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: kobafor@mbox.nc.kyushu-u.ac.jp

<sup>1</sup> 九州大学農学部附属北海道演習林 (089-3705 北海道足寄郡足寄町北5条 1-85)

Hokkaido Branch of University Forests, Faculty of Agriculture, Kyushu University, 1-85 Kita-5 Ashoro-cho, Ashoro-gun, Hokkaido 089-3705, Japan.

<sup>2</sup> 九州大学大学院農学研究院造林学教室 Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812-8581, Japan.

重ならないように同化箱内に固定した。葉温は熱電対でモニタし、ペルチェ素子を用いた冷却装置 (SL-4 FF, 日本ブローア) で 25°C に調節した。同化箱に流入する空気は、恒温装置 (CTE 42 W, 小松) で水温を調節した水槽を通過させ、飽差が 1.3 kPa になるように調節した。CO<sub>2</sub> 濃度は赤外線ガス分析装置 (ASSA-1610, 堀場), 温湿度は温湿度センサー (HMP 133 Y, ヴァイサラ) で測定した。光源は 250 W のハロゲンランプ (HQI-TS 250 W, オスラム) を 2 灯用いた。同化箱内の光強度は、光量子センサー (IKS-25-10, 小糸) で測定した。光合成速度を 1,500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上の光強度で安定させ、光飽和下の最大光合成速度を測定した。測定は当年葉について 3 個体ずつ行った。光合成の測定後、葉面積を測定した。スギの葉は木部にらせん状に着生しており、一方向によじると平面に揃う (24)。この性質を利用して平面とした葉を透明なポリエステルフィルムに複写し、葉面積計 (LI-3000 A, ライカー) を用いて面積を測定した。さらに、葉と木部を分け、葉を 70°C で 48 時間乾燥させた後、重量を測定した。得られた重量を葉面積で除し、葉面積重を求めた。窒素含量は、試料葉を乳鉢ですりつぶし、1 mm の円孔篩でふるったものを、CN コーダー (MT-500, 柳本) で測定した。乾重あたりの窒素含量に葉面積重を乗じて、面積あたりの窒素含量を求めた。

### III. 結 果

葉の窒素含量は光強度が高くなるにつれて増加し、高窒素区が低窒素区より高い値を示した (図-1 a, b, 表-1)。葉面積重も光強度が高くなるにつれて増加したが、施肥処理間に有意差は認められなかった (図-1 c, 表-1)。

光飽和下の最大光合成速度は面積あたりでは光強度が高くなるにつれて増加したが、乾重あたりでは光強度が高くなっても増加しなかった (図-2, 表-1)。施肥処理については、面積あたりと乾重あたりの双方で高窒素区が低窒素区より高い値を示した。

図-3 に葉の窒素含量と光飽和下の最大光合成速度との関係を示した。最大光合成速度は面積あたりでは窒素含量と高い正の相関を示したが ( $r=0.908$ ), 乾重あたりでは窒素含量との相関は低かった ( $r=0.429$ )。

面積あたりの窒素含量は乾重あたりの窒素含量と葉面積重の積である。そこで、葉面積重と面積あたりの最大光合成速度および窒素含量との関係を調べた (図-4)。面積あたりの最大光合成速度と窒素含量は、葉面積重と正の相関を示した。共分散分析の結果、高窒素区と低窒素区では、それぞれ異なる直線式で近似された。

### IV. 考 察

面積あたりの最大光合成速度と窒素含量は光強度が高くなるにつれて増加し、窒素施与量が多いほど高い値を示した (図-1 a, 2 a)。このため、面積あたりの窒素含量と最大光合成速度との間には高い正の相関が認められ、直線式

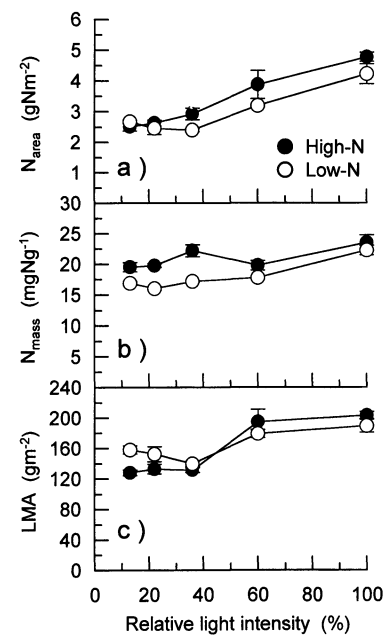


図-1. 庇陰と施肥処理による葉の窒素含量および葉面積重の変化

Changes in leaf nitrogen per area (a), leaf nitrogen per mass (b) and leaf mass per area (c) with different light and nitrogen supply.

Data are means and SE ( $n=3$ ). Black and white circles represent high (5.4 g N pot<sup>-1</sup>) and low (1.8 g N pot<sup>-1</sup>) levels of nitrogen supply, respectively.

表-1. 分散分析の結果

Results of two-way analysis of variance with leaf properties and light-saturated photosynthesis as dependent variables and light and nitrogen supply as independent variables.

		Light	Nitrogen supply	Interaction
$N_{\text{area}}$	g N m <sup>-2</sup>	****	*	ns
$N_{\text{mass}}$	mg N g <sup>-1</sup>	****	****	ns
LMA	g m <sup>-2</sup>	****	ns	*
$P_{\text{max-area}}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	****	***	*
$P_{\text{max-mass}}$	nmol CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	ns	***	ns

\*\*\*\*  $p < 0.0001$ , \*\*\*  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ . ns, not significant.

で近似された (図-3 a)。一方、乾重あたりの最大光合成速度は光強度が高くなっても増加しなかったが、窒素施与量が多いほど高い値を示した (図-2 b)。このため、乾重あたりの窒素含量と最大光合成速度との間にも正の相関が認められたが、その相関は低かった (図-3 b)。

面積あたりの最大光合成速度は葉面積重と正の相関にあった (図-4 a)。このことから、面積あたりの最大光合成速度が光強度が高くなるにつれて増加するのは、主に葉面積重が増加するためといえた (図-1 c)。さらに、葉面積重には高窒素区と低窒素区で有意差が認められなかったことから (表-1)、面積あたりの最大光合成速度が窒素施

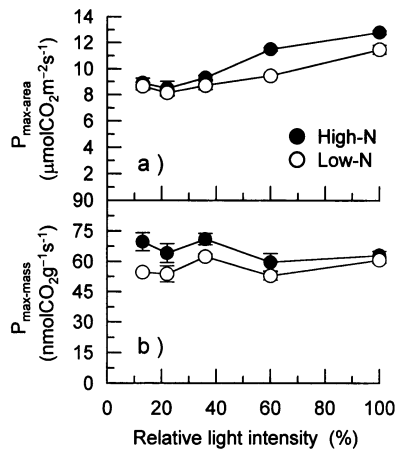


図-2. 庇陰と施肥処理による光飽和下の最大光合成速度の変化

Changes in light-saturated photosynthesis on an area (a) and mass (b) basis with different light and nitrogen supply.

The legend is as same as in Fig. 1.

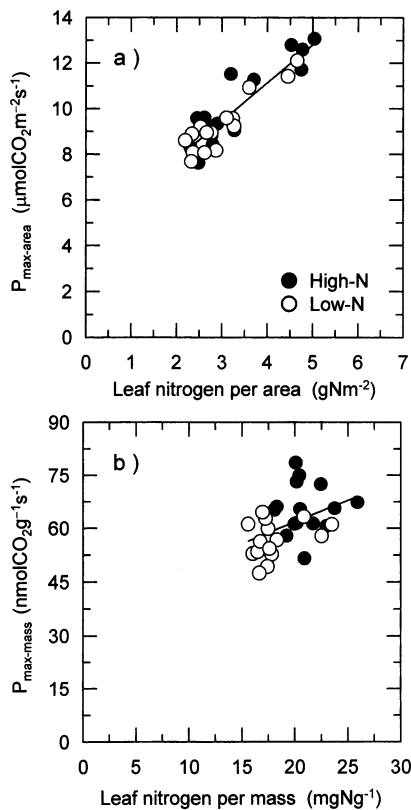


図-3. 葉の窒素含量と光飽和下の最大光合成速度との関係

Relationships between light-saturated photosynthesis and leaf nitrogen on area (a) and mass (b) basis.

Linear regression lines are shown (a)  $y=4.46+1.67x$ ,  $r=0.908$ ,  $p<0.001$ ; (b)  $y=37.42+1.22x$ ,  $r=0.429$ ,  $p<0.05$ .

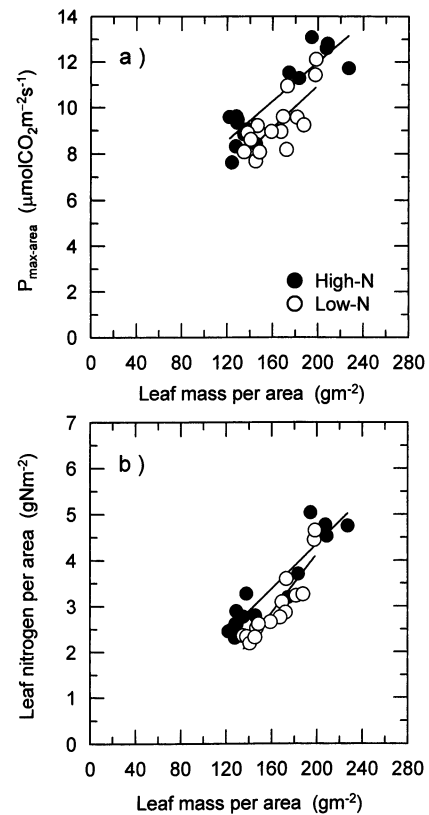


図-4. 葉面積重と面積あたりの最大光合成速度および窒素含量との関係

(a) Relationship between light-saturated photosynthesis and leaf mass per area. (b) Relationship between leaf nitrogen per area and leaf mass per area.

Linear regression lines are (a) High-N:  $y=3.44+0.043x$ ,  $r=0.885$ ,  $p<0.001$ ; Low-N:  $y=1.75+0.046x$ ,  $r=0.764$ ,  $p<0.001$ . (b) High-N:  $y=-0.528+0.024x$ ,  $r=0.938$ ,  $p<0.001$ ; Low-N:  $y=-2.265+0.032x$ ,  $r=0.910$ ,  $p<0.001$ .

与量が多いほど高いのは乾重あたりの窒素含量が高いためといえた (図-1 b)。

樹木葉においては光強度が高くなっても乾重あたりの窒素含量はあまり増加せず、面積あたりの最大光合成速度は葉面積重が高くなることで増加する例が多い(3~6)。また、窒素施与量を増やしても葉面積重は増加せず、面積あたりの最大光合成速度は乾重あたりの窒素含量が高くなることで増加する傾向がみられる(4, 17, 23)。このように樹木葉においては、面積あたりの最大光合成速度を調節する要因は環境条件で異なるが、スギにおいても、光環境による変化は葉面積重で調節され、土壌養分による変化は乾重あたりの窒素含量で調節されると考えることができた。

面積あたりの窒素含量と最大光合成速度との直線式の回帰係数は、落葉広葉樹では  $5\sim10 \mu\text{mol CO}_2 \text{g N}^{-1} \text{s}^{-1}$  (4~6, 16)、常緑針葉樹では  $1\sim4 \mu\text{mol CO}_2 \text{g N}^{-1} \text{s}^{-1}$  と報告されている(2, 18)。本研究で得られた回帰係数

は  $1.67 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g N}^{-1} \text{ s}^{-1}$  で (図-3 a), これまでに報告された針葉樹の中でも低い値であった。一方, 直線式の  $y$ -切片はふつう負の値, もしくは 0 付近の値を取る (8)。しかし, 本研究では  $4.46 \text{ g N m}^{-2}$  と高い正の値を示した。須崎ら (20) は窒素含量  $10 \sim 15 \text{ mg N g}^{-1}$  までの光合成速度を  $40 \sim 50 \text{ nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$  と報告している。このことから, 本研究の直線式は窒素含量が  $2 \text{ g N m}^{-2}$  より低い葉の光合成速度を過大に評価している可能性が示唆された。

## V. おわりに

スギ葉における面積あたりの窒素含量は, 光環境と土壌養分の双方が異なる場合でも最大光合成速度と常に直線関係にあることから, 光合成速度を推定するための有効な指標になることがわかった。今後, 直線式が季節や葉齢など他の要因で変化するかどうかが調べる必要がある。

九州大学農学部附属演習林の岡野哲郎助教授と田代直明助手には, 光合成測定装置を作成していただいた。ここに, 厚く御礼申し上げる。

## 引用文献

- (1) Bassow, S. L. and Bazzaz, F. A. (1997) Intra- and interspecific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. *Oecologia* 109: 507-515.
- (2) Bond, B. J., Farnsworth, B. T., Coulombe, R. A., and Winner, W. E. (1999) Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia* 120: 183-192.
- (3) Dejong, T. M. and Doyle, J. F. (1985) Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). *Plant Cell Environ.* 8: 701-706.
- (4) Dejong, T. M., Day, K. R., and Johnson, R. S. (1989) Partitioning of leaf nitrogen with respect to within canopy light exposure and nitrogen availability in peach (*Prunus persica*). *Trees* 3: 89-95.
- (5) Ellsworth, D. S. and Reich, P. B. (1992) Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Funct. Ecol.* 6: 423-435.
- (6) Ellsworth, D. S. and Reich, P. B. (1993) Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96: 169-178.
- (7) Evans, J. R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of  $C_3$  plants. *Oecologia* 78: 9-19.
- (8) Field, C. and Mooney, H. A. (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In *On the economy of plant form and function*. Givnish, T. J. (ed.), 717pp, Cambridge University Press, Cambridge, 25-55.
- (9) Gulmon, S. L. and Chu, C. C. (1981) The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics, and dry matter allocation in the chaparral shrub, *Diplacus aurantiacus*. *Oecologia* 49: 207-212.
- (10) Hashimoto, R. and Suzuki, T. (1979) Studies on the response of photosynthesis to light intensity in leaves attached at various positions in tree crowns of a *Cryptomeria japonica* even-aged stand: Effects of shading and leaf aging. *J. Jpn. For. Soc.* 61: 193-201.
- (11) Hirose, T. and Werger, M. J. A. (1987) Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiol. Plant.* 70: 215-222.
- (12) Hollinger, D. Y. (1996) Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. *Tree Physiol.* 16: 627-634.
- (13) Koike, T., Kitao, M., Maruyama, Y., Mori, S., and Lei, T. (2001) Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiol.* 21: 951-958.
- (14) 宮浦真澄・萩原秋男・穂積和夫 (1995) 門司・佐伯の群落光合成理論にもとづくスギ人工林の総生産量の推定. *名大演報* 14: 49-88.
- (15) 宮浦真澄・萩原秋男・穂積和夫 (1996) 加齢に伴う光合成速度と暗呼吸速度の変化がスギ人工林の総生産量及び葉群呼吸消費量の推定に及ぼす影響. *名大演報* 15: 85-109.
- (16) Reich, P. B., Walters, M. B., and Ellsworth, D. S. (1991) Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant Cell Environ.* 14: 251-259.
- (17) Rosati, A., Esparza, G., DeJong, T. M., and Pearcy, R. W. (1999) Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees. *Tree Physiol.* 19: 173-180.
- (18) Schoettle, A. W. and Smith, W. K. (1999) Interrelationships among light, photosynthesis and nitrogen in the crown of mature *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Tree Physiol.* 19: 13-22.
- (19) Schulze, E.-D., Kelliher, F. M., Körner, C., Lloyd, J., and Leuning, R. (1994) Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: A global ecology scaling exercise. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 629-660.
- (20) 須崎民雄・矢幡 久・野田 孝・岡村正秀 (1979) さし木集団の生産特性の比較. スギさし木地帯の再選抜対象集団の特性に関する研究. (文部省科学研究費試験研究報告書, 宮島寛編, 185pp, 九州大学農学部造林学教室, 福岡). 67-125.
- (21) Tabuchi, R., Ogino, K., and Tsutsumi, T. (1987) On the seasonal course of photosynthetic activity of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) layerings growing under different light climates in the forest. *J. Jpn. For. Soc.* 69: 294-300.
- (22) 丹下 建・鈴木 誠・糟谷重夫・粕谷伊佐義 (1991) 被陰条件下で育てたスギ, ヒノキ苗木の被陰解除前後の光合成特性と成長. *日林誌* 73: 288-292.
- (23) Walters, M. B. and Reich, P. B. (1989) Responses of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status. I. Photosynthesis and growth. *Tree Physiol.* 5: 159-172.
- (24) 汰木達郎 (1964) 林木の成長を支配する要因に関する解析的研究. *九大演報* 37: 85-178.

(2002年1月21日受付; 2002年3月15日受理)