

総説 (Review article)

アカマツの窒素利用特性と生育適地の関係

— 林木の栄養生理における一考察 —

赤間 亮夫¹⁾、溝口 岳男²⁾、長倉 淳子^{3)*}

要旨

森林は本来養分の少ない環境であるが、大気汚染は窒素の負荷の増大という面がある。大気汚染等の環境の変動が森林に及ぼす影響を考える際には、アカマツのようなやせ地に適応した樹木の特性を知ることが重要である。アカマツの適地とされる土壌は酸性が強く、相対的にアンモニア態窒素の供給量が多いと考えられる。水耕や土耕試験では、アンモニア態窒素を施用した場合にアカマツ苗の成長は優れることなどから、アカマツは好アンモニア性と考えられる。アカマツの樹体内の遊離アミノ酸としては、グルタミンとアルギニンが多く、根から地上部への転流形態としてはグルタミンが主である。根や針葉、および木部に存在する水にはほとんど硝酸態窒素は検出されない。アカマツ苗に吸収された無機態窒素は、根の呼吸活動と関連しながら、アミノ酸態へと同化されると考えられる。野外に生育する複数の樹種の中で比較すると、アカマツの葉は塩基類、特にカルシウムの含有率が低い。スギでは吸収した硝酸態窒素の一部は、電気的バランスをとるためにカルシウムを伴って転流し地上部で還元されていると考えられるが、アカマツは、主な窒素源としてアンモニア態を利用しており、硝酸態を吸収した場合には根において速やかに還元・同化する。アカマツは樹体内に硝酸態の窒素を保留しないことにより、塩基類の要求性が低いため、土壌が酸性で、塩基類の不足している環境に適応していると考えられた。

キーワード：遊離アミノ酸、アンモニア、硝酸、硝酸還元、塩基、カルシウム、転流

1. はじめに

酸性雨など大気汚染が森林に及ぼす影響を考える際には、大気汚染の主な原因が窒素化合物であることを考慮すべきであろう。森林の樹木の成長に影響する要素としては、養分条件の中では窒素が最も重要だと考えられる(佐藤 1971, van Groenigen et al. 2015) からである。自然状態の森林の樹木は、その利用する養分の主な供給源は落葉落枝であり、少量の養分を循環利用して生活している。農作物と比べれば森林の樹木は養分の少ない環境に適応して進化してきたと考えられる。中でもアカマツ(*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) は、主な造林樹種の中でもやせた土地に生育できる樹種とされている(佐藤 1983 など)。アカマツの栄養生理的特性を解明することは、養分の少ない条件に適応した森林の樹木の基礎的な特徴を明らかにするうえで有効であり、林業ばかりでなく環境変動に伴う森林衰退に対処するためにも役立つと考えられる。

アカマツは、スギ(*Cryptomeria japonica* D. Don)、ヒノキ(*Chamaecyparis obtusa* Endl.) と並んで我が国の主要な造林樹種の一つだが、スギが山地の中でも沢付近に植栽され、ヒノキが斜面中腹に植栽されるのに対し、アカマツは尾根筋に植栽されることが一般的である。これは

適地適木という言葉で表現される考え方に基づいており、この3樹種においてはその土壌水分条件に対する反応、すなわちスギは湿潤な土壌に適し、ヒノキは中程度であるのに対し、アカマツは乾燥気味の土壌に適していると考えられている(佐藤 1950, 四手井 1963) ことが適地を考える際の主な要因となっていると思われる。スギとヒノキの比較では、スギの成長における水利用効率は乾燥条件になっても変化が見られないのに対し、ヒノキでは乾燥処理により水利用効率の上昇が見られるなどの違いがある(長倉ら 2002, 2003)。一方、スギとヒノキの養分含有率には大きな違いは見られないようであるが、この2樹種に対してアカマツは塩基類の含有率が低いという栄養生理的特徴を持っているようである(柴田 1960)。さらにアカマツは、生育状態は必ずしも良好とはいえないが、湿地などにも生育している(塘 1962) ことから、アカマツの天然分布に関する土壌水分条件以外の要因が考えられる。アカマツの適地とされる斜面上部の土壌 pH は低いとされているが、低湿地でも有機物の堆積により pH の低い所が存在する(吉野 1981)。林木の立地適性を考える際に、土壌の pH 条件などにも目を向ける必要があると考える。

我が国のような湿潤な気候条件下では、土壌からカル

原稿受付：令和2年1月20日 原稿受理：令和2年6月30日

1) 元森林総合研究所 震災復興・放射性物質研究拠点

2) 森林総合研究所 関西支所

3) 森林総合研究所 立地環境研究領域

* 森林総合研究所 立地環境研究領域 〒305-8687 茨城県つくば市松の里1

シウム、マグネシウム、カリウムなどの塩基類の流亡が進行するため、土壌は一般に強酸性化しており、我が国の森林土壌の pH は 5 付近を中心として、4～6 程度が多い（有光 1983）。酸性化が進んだ土壌では、林木の生育に影響が大きいと考えられる窒素の動態に特徴があり、土壌有機物の分解などに携わる微生物、中でもアンモニア態窒素を硝酸態窒素に変換する硝酸化成作用を担っている細菌類の活性度が低下しやすく、相対的にアンモニア態窒素が多くなりやすいことが報告されている（大友ら 1995, 土壌微生物研究会 1996）。我が国の森林においては、このような理由により硝酸化成作用が低下しているとみられる場合があり（吉田ら 1979, 1980, 沓名ら 1988a, b）、森林の樹木にとっての主たる窒素源としてアンモニア態窒素が主要な地位を占めていると考えられるところが存在する（河原・堤 1968, 佐伯・脇 1978, 佐々木・山谷 1980）。特に斜面上部の土壌では斜面の下部に比べて硝酸態窒素よりもアンモニア態窒素が多い傾向がある（加藤 1984a, b, 高橋ら 1994, 戸田ら 1996, 徳地 1996）。

アカマツの生育に適する土壌 pH は 4.8～5.6 程度と、同じ造林樹種であるスギと比較してもより酸性側にあるため（川島 1943, 佐藤 1971）、森林においてアカマツに供給される無機態窒素は硝酸態よりもアンモニア態の方が高い可能性がある。

植物の利用する窒素源は、主としてアンモニア態と硝酸態の 2 種類であるが、この 2 つの窒素源の違いが植物に及ぼす影響については多くの植物において調べられている（Wallace 1954, Wallace and Mueller 1956, Grasmanis and Nicholas 1971, 石垣 1971, 米山・熊沢 1972）。アンモニア態と硝酸態のうちいずれの形態をよく利用するかは、種によって異なっており、農作物では好アンモニア性植物や好硝酸性植物といわれるものが知られている（但野・田中 1976）。好アンモニア性植物といわれるものは少数のものに限られており、多くの植物は好硝酸性と見られている（岩田・谷内 1953）。これは、アンモニア態窒素は植物体に対して毒性を持つが、硝酸態は毒性が無く、いつでもアンモニア態に変換して利用することができるという生理的理由（王子 1989）によると考えられている。

しかしアカマツは、その天然分布からみてアンモニア態窒素を主たる窒素源とすることに適した養分代謝機構を持つと考えられる。ここでは、アカマツが好む窒素源がアンモニア態であるか硝酸態であるか、またそれぞれの窒素源を取り込んでから根や葉などの部位に、どのような形態すなわちアンモニア態や硝酸態といった無機態窒素のみならず有機態の入り口である遊離アミノ酸としてどのくらいの量を含有しているか、という窒素の同化過程について、既往の文献に基づいて考察する。また硝酸還元酵素の活性や、根における呼吸が窒素同化に及ぼす影響、樹体内における窒素化合物の移動形態、および塩基類と窒素同化過程の関係、といったアカマツの窒素をめぐる代謝の特性についても考察を加える。さらにス

ギやその他の植物とアカマツの基礎的な栄養生理的特性の比較を行い、アカマツがやせ地に生育する理由を考察する。

2. 成長量に対する窒素源としてのアンモニア態と硝酸態

アカマツに対する窒素源としては、アンモニア態と硝酸態のいずれが適しているかを成長量の面から考察する。アカマツの栄養特性に関する研究は施肥試験から始められ（塘ら 1954, 芝本・中沢 1958, 三木・桑原 1959, 桑原 1960, 原田 1963, 伊藤・植田 1966）、複合肥料を用いたアカマツ林における肥培試験で、窒素含有率が少なく酸性が強い土壌の方が施肥による成長増加が大きい傾向が認められた（佐藤ら 1964, 佐藤 1977）。林地肥培試験の際に施用される窒素の形態はほとんどアンモニア態であり、林地の土壌においても硝酸化成作用を受けるものと考えられるが、これらの試験結果からは、pH が低く硝酸化成のおきにくい、すなわちアンモニア態窒素がその形態を維持しやすい土壌（大友ら 1995）に生育している場合の方がアカマツに対して肥効があらわれやすいのではないかと考えられる。

アカマツ苗に対し、窒素源をアンモニア態あるいは硝酸態として水耕栽培を行った結果（伊藤 1970a, b, 赤間ら 1983）を見ると、苗の重量成長はアンモニア施用区の方が大きかった。また Akama (1989) においても、アカマツ苗の各部位の生重が、硝酸施用区よりもアンモニア施用区の方で有意に大きかった。ヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris* L.) やバンクスマツ (*Pinus banksiana* Lamb.) もアンモニア態窒素を好む傾向がある（Arnold 1992, Lavoie et al. 1992）ので、アンモニア態窒素を好むのはマツ属の特徴といえるかもしれない。窒素源を異にする水耕試験でアカマツはアンモニア態窒素を施用された場合に成長量が多いという結果は、アカマツが好アンモニア性植物であることを示唆していると考えられる。

3. 樹体内における全窒素及び無機態窒素の動態

アカマツに対する窒素源としては、アンモニア態と硝酸態とどちらが利用されやすいかを、樹体に含有される全窒素および無機態窒素の濃度の面から考察する。

3.1 全窒素及び無機態窒素の動態に及ぼす窒素源の影響

窒素源の違いに関する試験では水耕法が使われることが普通であるが林地では水分がいつも潤沢であることは少なく、樹木における窒素の利用過程において土壌水分条件の影響は少なくないものと考えられる（Kaufmann 1968）。ヨーロッパアカマツでは窒素を含む施肥が葉の水ポテンシャルを高める（Hillerdal-Hagstomer et al. 1982）、あるいはスギでは窒素処理により水利用率が増加するがヒノキにはその様な傾向は見られない（長倉ら 2003）など樹木の栄養状態が水分代謝に影響することもある。

日本の森林土壌は一般的に湿潤な状態である（真下

1957) が、それでもスギの成長は土壤水分の影響を受け易い(戸沢 1967, 戸沢ら 1968a, b, 長倉ら 2002, 2003, 2004, 2006)。Akama (1991) におけるスギ苗の土耕試験では、地上部(ほぼ針葉に相当)の全窒素含有率は弱乾燥区よりも適潤区で高くなっていた(Fig. 1)。土壤水分状態の違いとその違いに基づく蒸散の違いは光合成に影響するが(重永ら 2004 など)、窒素の吸収及び窒素化合物の根から地上部への転流にも影響していると考えられる。さらにこの試験で硝酸態窒素を施用した場合に、弱乾燥区に比べて適潤区の方が根に硝酸態窒素を多く集積していたことは(Fig. 2)、土壤水分が硝酸態窒素の吸収に影響したことを示唆すると考えられる。

これに対して、同じような土壤条件でアカマツに対して行われた試験(Akama 1993)では、窒素施用後のアカ

マツの当年生葉及び根における全窒素含有率の上昇はスギほど明瞭ではなかった。むしろ、アンモニア施用区では硝酸施用区よりも根と針葉、特に針葉における全窒素含有率が高くなっていた(Fig. 1)。このことは、スギは土壤水分条件が良好になると樹体内の全窒素含有率が速やかに上昇するのに対し、アカマツは土壤水分条件の変化に応答しにくい、と解釈することができる。さらに、窒素源がアンモニア態であるときにアカマツの全窒素含有率が増加したこともアカマツが好アンモニア性植物であることを示唆していると考えられる。

同じ土耕試験における樹体内の無機態窒素の動態としては、アンモニア態窒素はスギ、アカマツいずれにおいても検出され、アンモニア施用区の方が硝酸施用区よりも多かった。一方 Fig. 2 に示すように、硝酸態窒素はス

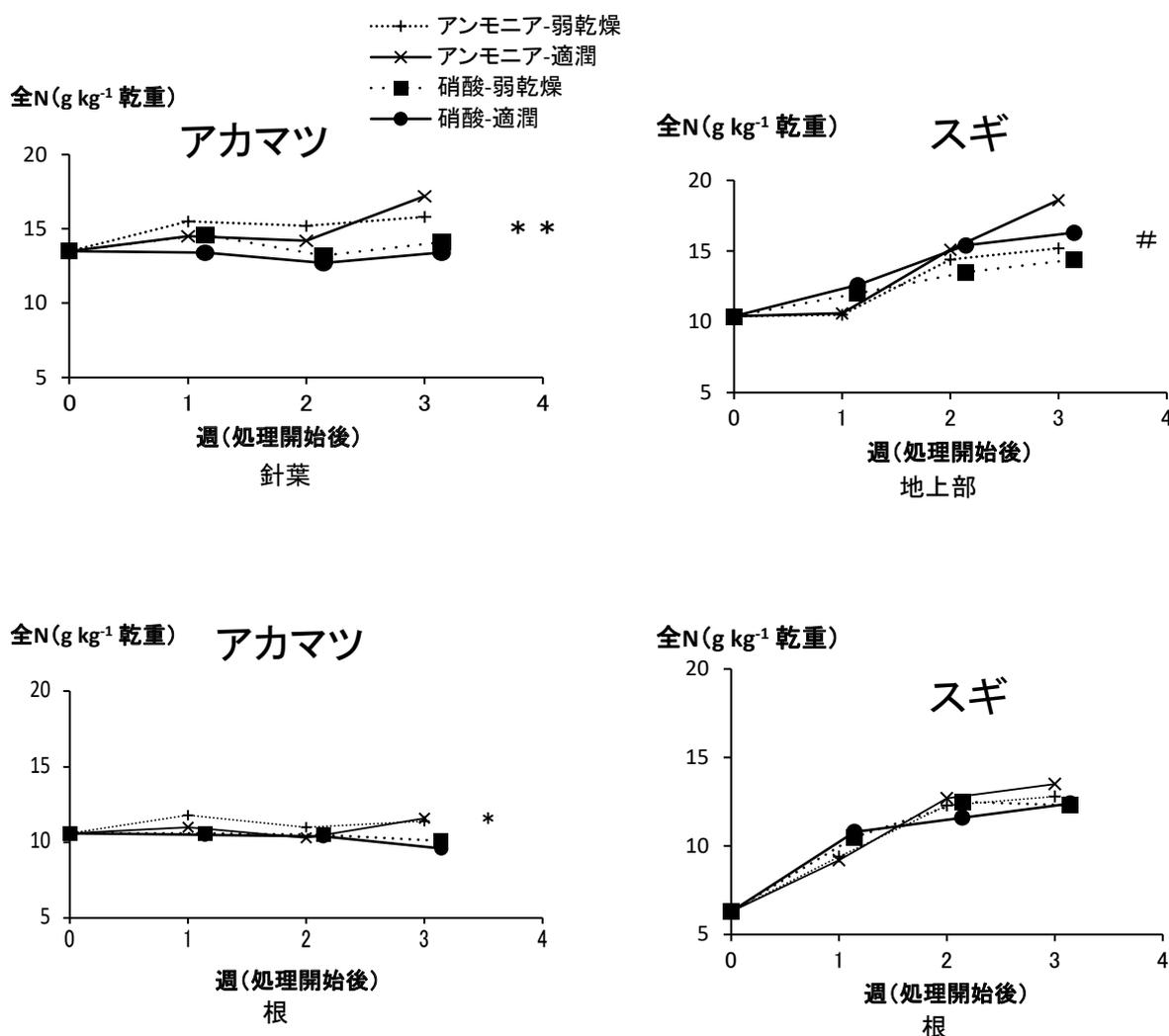


Fig. 1. 1年生苗に窒素施用(1g/ポット)後の全窒素含有率の変化

(Akama (1991, 1993) より調整)

(弱乾燥区: 灌水時土壤水分 -0.035Mpa, 適潤区: 灌水時土壤水分 -0.006MPa、

スギの地上部は、ほぼ針葉に相当。

*: 2週目、3週目の含有率がアンモニア区と硝酸区の間で5%有意水準で差がある。

** : 2週目、3週目の含有率がアンモニア区と硝酸区の間で1%有意水準で差がある。

: 2週目、3週目の含有率が適潤区と弱乾燥区の間で5%有意水準で差がある。)

ギでは検出されたが、アカマツでは葉、根いづれにも検出されなかった。

以上、土耕条件においてもアカマツは硝酸態よりもアンモニア態の方の窒素を吸収しやすいことを示している。さらに、スギでは樹体内にアンモニア態、硝酸態ともに検出されたのに対し、アカマツではアンモニア態窒素は検出されたものの、硝酸態窒素は樹体内に検出されなかったことは、アカマツは硝酸態窒素をほとんど吸収しないか、あるいは吸収直後に硝酸還元を行っていることを示唆する。しかし、Akama (1989) に示されるように硝酸態窒素のみを窒素源とした場合にもアカマツは生育可能であることを考慮すると、後者すなわち吸収直後に硝酸還元を行っている可能性が高い。

3.2 土壌中に異なる窒素源が共存する場合

一般にアンモニア態窒素の存在は硝酸態窒素の吸収を抑制するといわれている (福元・長井 1981, Kreuzwieser et al. 1997)。

樹木が利用する窒素は主にアンモニア態と硝酸態であるが、この両者は土壌中で共存していることが多い。この両形態の窒素が共存している場合にどのように利用されるかに関しては、真田・塘 (1978) が水耕栽培において ¹⁵N で標識したトレーサー試験を行い、スギはアンモ

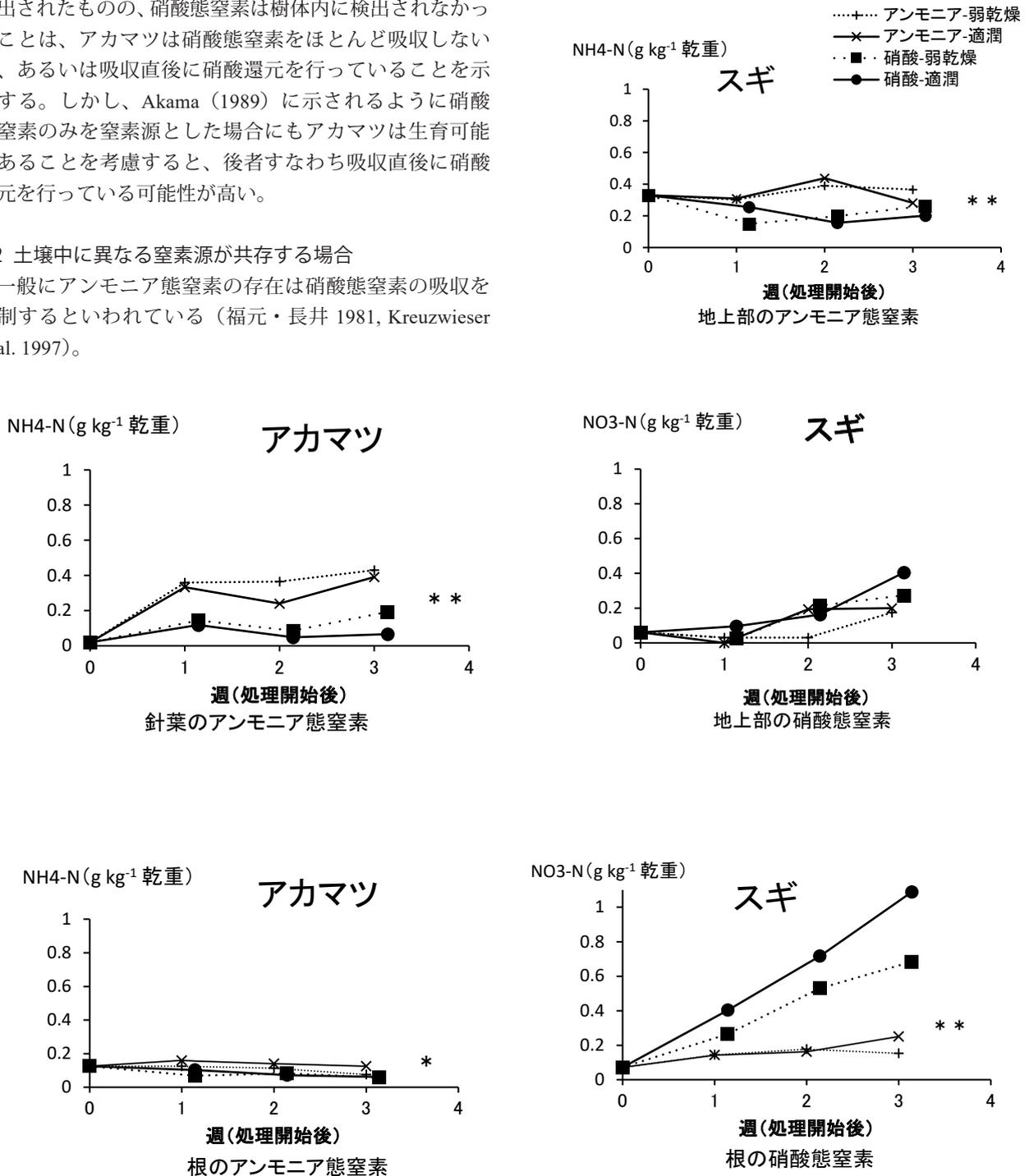


Fig. 2. 1年生苗に窒素施用 (1g/ポット) 後の無機態窒素含有率の変化

(Akama (1991, 1993) より調整)

(弱乾燥区：灌水時土壌水分 -0.035Mpa, 適潤区：灌水時土壌水分 -0.006MPa、

スギの地上部は、ほぼ針葉に相当。アカマツでは葉、根いづれにも硝酸態窒素は不検出。

*：2週目、3週目の含有率がアンモニア区と硝酸区の間で5%有意水準で差がある。

**：2週目、3週目の含有率がアンモニア区と硝酸区の間で1%有意水準で差がある。)

ニア態、硝酸態いずれもよく吸収するがそれに比較してヒノキとアカマツは硝酸態窒素よりもアンモニア態窒素の吸収が多いという結果を得ている。さらに土耕によるトレーサー試験 (Akama 1986a) によっても、土壤中にアンモニア態と硝酸態の窒素が共存している場合には、硝酸態として存在する窒素よりもアンモニア態として存在する窒素の方がアカマツ苗に吸収されやすいことが認められている。

4. 根の硝酸還元酵素活性と菌根

植物が無機態窒素であるアンモニア態窒素を同化する過程は、アンモニア態窒素をアミノ酸に取り込むことである (Mifflin and Lea 1976)。一方、硝酸態窒素は亜硝酸態を経てアンモニア態にまで還元されてからでなくては有機化合物に合成、利用することはできない (Schrader et al. 1968, 井田 1996, 王子 1996)。

無機態窒素を同化する第一段階である硝酸還元について、アカマツにはどのような特徴があるかを考察する。硝酸態窒素の利用に関して、硝酸還元はどこで行われているのか、という問題がある (Pate et al. 1964)。一般に、木本植物の硝酸還元酵素活性は草本植物のそれに比べると低く (Plassard et al. 1991)、特に裸子植物の地上部では硝酸還元酵素活性は低いといわれる (Martin et al. 1981, Smirnoff et al. 1984, Smirnoff and Stewart 1985, Scheromm and Plassard 1988)。アカマツでは硝酸態窒素を吸収しているにもかかわらず、硝酸態窒素は樹体内においてほとんど検出されなかったことは、根において硝酸還元を行っている可能性が高いと考えられる。

しかし、一般に野外で生育している植物の根の周囲には多くの微生物が生息しており、これらの微生物と植物の窒素をめぐる相互作用は複雑なものがある (Moreau et al. 2019)。スギの根には内生菌根が、アカマツの根には外生菌根が形成されている。しかし、水耕栽培された苗木の根には菌根は形成されにくい (溝口・赤間 1989)。Li et al. (1972) は、ダグラスモミ (*Pseudotsuga menziesii* (Mird.) Franco) が硝酸態窒素を施肥することによく反応するにもかかわらず、その苗の根や針葉に硝酸還元酵素の活性を認めなかったことから、土壤中において菌根菌あるいは他の微生物の関与により、施肥された硝酸態の窒素が還元される可能性を述べている。Ho and Trappe (1975) も、内生菌根が硝酸還元酵素活性を持つ場合があることを報告している。このためアカマツについて、野外に生育し菌根を形成している根と水耕栽培のため菌根を形成していない苗の根の違いが、窒素同化の初期過程である硝酸還元酵素の活性に関与していることが懸念される。すなわち、菌根のない水耕苗においては硝酸還元酵素の活性に支障があるということになると、窒素源の比較試験に水耕法を用いることが適切ではなくなると考えられるからである。

水耕栽培によって菌根のない状態にした苗を用いて、

根の硝酸還元酵素活性を測定した赤間 (1992b) の結果によると、スギとアカマツの両樹種ともに根の硝酸還元酵素の活性はアンモニア施用区に比べて硝酸施用区で明らかに高くなっていた。スギだけでなくアカマツでも、硝酸還元の過程に関係する酵素や補酵素など、すなわち硝酸還元酵素の活性の発現に必要なすべての要素がその植物自身に存在し、少なくともこの過程の一部が菌根ないし菌根菌に依存しているわけではないということを示していると考えられる。なお、両樹種ともに根に硝酸還元酵素活性が認められたにもかかわらず、アンモニア施用区では硝酸施用区に比べて硝酸還元酵素の活性が低かったということは、スギ及びアカマツにおいて、この酵素が他の植物と同じように硝酸態窒素、すなわち基質の存在によって誘導される基質誘導酵素であるということを示すと考えられる。

以上のように、アカマツ苗に関する試験において水耕法を用いる場合に、硝酸還元酵素の活性の欠如という懸念は排除できるといえる。

5. 樹体内における遊離アミノ酸の動態

無機態窒素を同化するということはアンモニア態窒素をアミノ酸として取り込むことであるので、アカマツの遊離アミノ酸組成の特徴について考察する。樹木の栄養状態の判定あるいは肥培効果の判定のために、葉に含有される成分の濃度を測定する「葉分析」という方法が使われる (原田 1964, 原田ら 1964, 1968, 河田 1966, 永野ら 1977, 1978, 吉崎ら 1978)。特に遊離アミノ酸組成は、窒素の過不足などの供給状態によく反応すると考えられ (黒瀬・松崎 1979)、窒素の同化過程を理解するための基礎情報として、遊離アミノ酸組成の特徴を知ることは重要である。マツ科樹木の遊離アミノ酸に関する研究はいくつか行われている (Barnes 1962, Durzan and Stewart 1967, Durzan 1968, 1971, Lahdesmaki and Pietilainen 1988, Vezina et al. 1989)。

アカマツの遊離アミノ酸については、窒素源を異にする水耕試験によれば、当年生葉中の遊離アミノ酸はアンモニア施用区の方が硝酸施用区より著しく高く、特にグルタミンとアルギニンが高かった (赤間ら 1983)。遊離アミノ酸の分析結果もアカマツが好アンモニア性であることを示唆している。

また、Bryan (1976) によれば、植物体中のアミノ酸は、その主な代謝経路によって、セリングループ、ヒスチジングループ、アスパラギン酸グループ、そしてグルタミン酸グループの四つに分かれる。この内、グルタミン酸グループにはグルタミン酸、グルタミン、プロリン、アルギニン、シトルリン、オルニチンなどが含まれる。さらに、グルタミン酸の脱炭酸反応によってできる γ -アミノ酪酸 (GABA) もこの仲間に入れてよいだろう。スギ苗においては、窒素施用後に含有率の上昇の大きい遊離アミノ酸はこのグルタミン酸グループに属するものが

多い (Akama 1991)。

ところで樹木の窒素同化過程について葉分析などの方法で判断をする場合には、その樹木の成長によって養分含有率が希釈されるということも配慮しておく必要があり、施肥等の処理行為から養分含有率の測定までの時間はあまり長くない方がよいと考えられる。アカマツの窒素利用過程については、窒素施用から3週間ほどの遊離アミノ酸の動態を調べた Akama (1993) があるが、これによれば、針葉、根どちらでも窒素源の種類に関係なく窒素の施用により、グルタミン酸 (Fig. 3)、アラニン、GABA などの遊離アミノ酸が増加し、グルタミン (Fig. 4) 及びセリンも硝酸施用区の根を除いてかなりの増加傾向

を示した。さらに、アンモニア施用区では、アルギニンが根と針葉で (Fig. 5)、また、アスパラギンが根で増加していた。このような傾向から、アカマツにおいてもグルタミン酸グループが遊離アミノ酸の中でも主要なアミノ酸であり、アカマツの窒素の同化過程においてグルタミン合成酵素が重要な働きをしている可能性が考えられる。テーダマツ (*Pinus taeda* L.) でも主たるアミノ酸はグルタミン酸グループと考えられ (Barnes 1962)、マツ属では遊離アミノ酸としてはグルタミン酸グループのアミノ酸が多いようである。

アルギニンは、リンゴ、クワで貯蔵機能が認められ (Hill-Cottingham and Cooper 1970, Cooper et al. 1976, Tromp

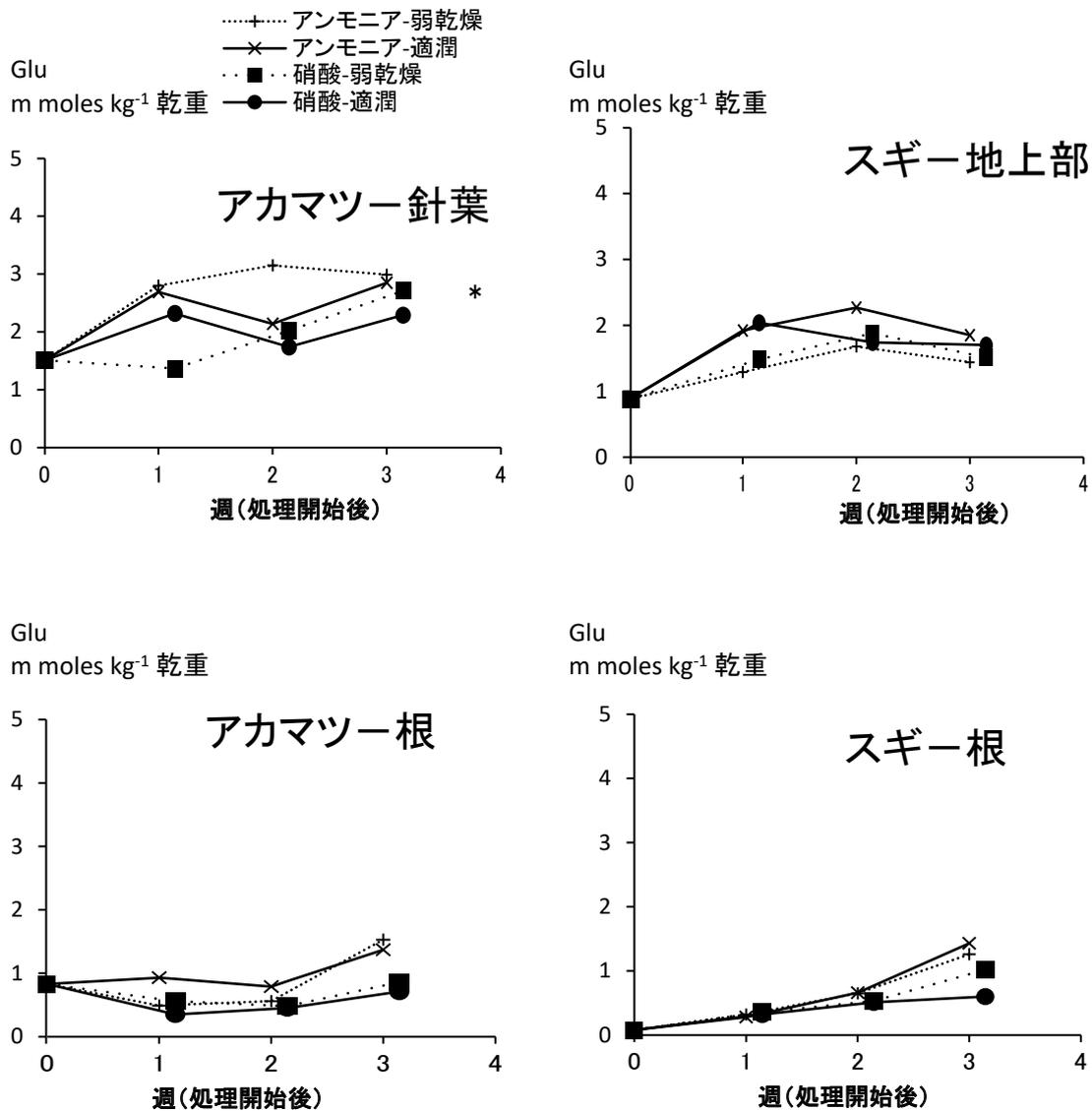


Fig. 3. 1年生苗に窒素施用 (1g/ポット) 後のグルタミン酸含有率の変化

(Akama (1991, 1993) より調整)

(弱乾燥区：灌水時土壌水分 -0.035Mpa、適潤区：灌水時土壌水分 -0.006MPa、

スギの地上部は、ほぼ針葉に相当。

*：2週目、3週目の含有率がアンモニア区と硝酸区の間で5%有意水準で差がある。)

and Ovaas 1979, Suzuki 1982, 鈴木・河野 1985)、またマツ科樹木において施肥による増加が顕著なアミノ酸と考えられる (Gessler et al. 1998)。アカマツでは、アンモニア態窒素の施用によって特にグルタミンとアルギニンが増加するようであるが、Akama (1993) によれば、針葉においてはグルタミンの含有率の上昇は窒素施用後2週目くらいで頭打ちになる (Fig. 4) のに対し、アルギニンは3週目まで含有率の上昇が続いていた (Fig. 5)。グルタミンは1分子の中に炭素5個、窒素2個を含んでいるのに対して、アルギニンは1分子の中に炭素6個、窒素4個を含んでいて炭素の数に対して窒素の数が多く、このことからアルギニンを合成することが窒素の貯蔵に貢献

している可能性が考えられる。

樹木の生長には樹体内に蓄えられている貯蔵物質の影響が大きい (Oland 1959, Kozlowski and Winget 1964, Krueger 1967, Tromp and Ovaas 1971, 1973, 佐藤 1981, 鈴木 1983, Sarjala et al. 1987)。樹体内に貯蔵されている成分は1年間の季節変化だけでなく樹齢によっても変化し、アカマツについて小笠原 (1974) は、樹齢の増加とともに葉内の全窒素、タンパク態窒素、全リン、カルシウム、クロロフィル、DNA 様物質が減少することを示している。一方、Mori (1974, 1975a, 1976a, b, c) および森 (1975b) はスギにおいて遊離アミノ酸の季節変化を調べ、シトルリンに移動形態や貯蔵形態としての重要性を認めている。

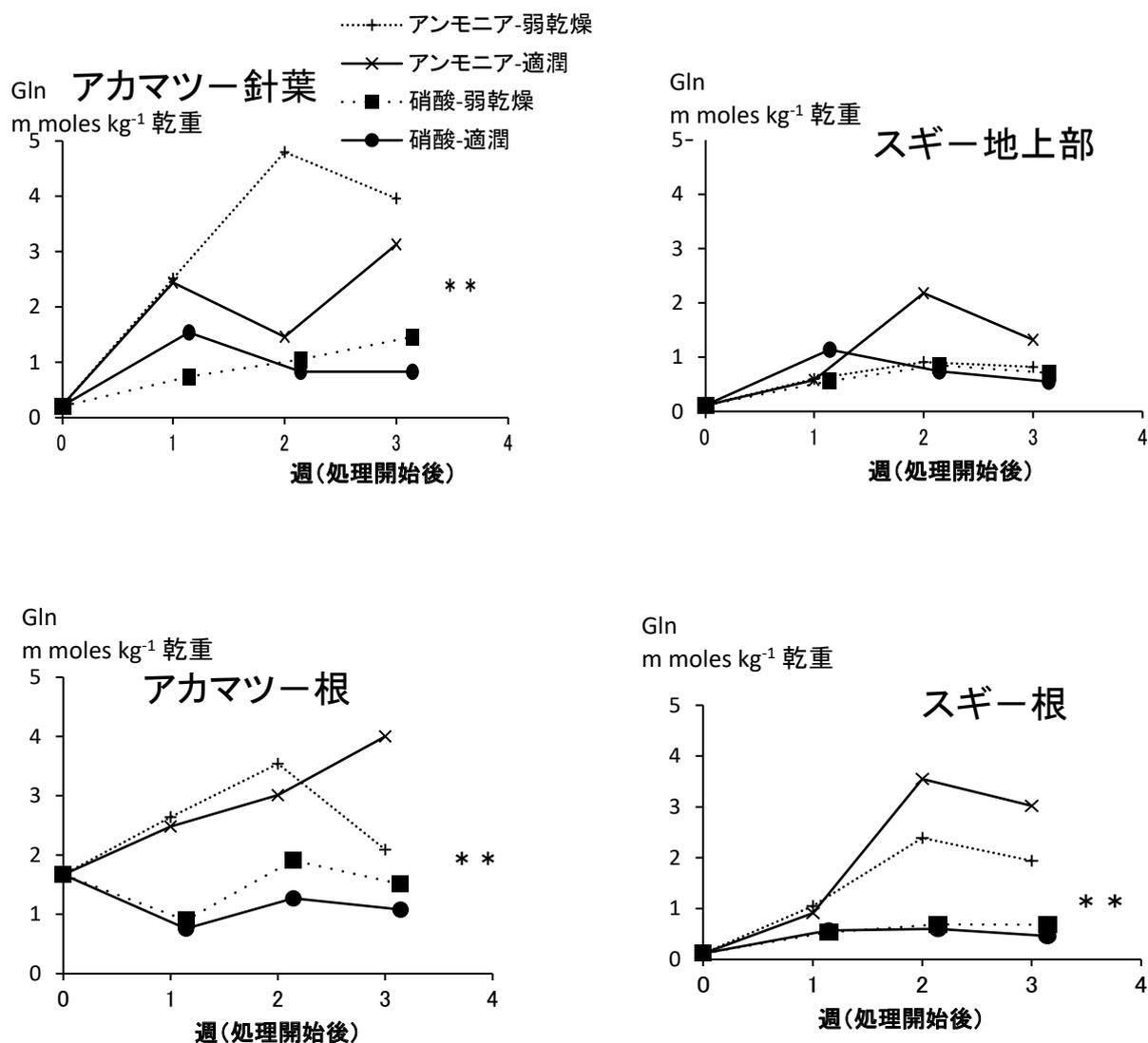


Fig. 4. 1年生苗に窒素施用 (1g/ポット) 後のグルタミン含有率の変化

(Akama (1991, 1993) より調整)

(弱乾燥区: 灌水時土壌水分 -0.035Mpa 、適潤区: 灌水時土壌水分 -0.006MPa 、

スギの地上部は、ほぼ針葉に相当。

** : 2週目、3週目の含有率がアンモニア区と硝酸区の間で1%有意水準で差がある。)

アカマツは、春先の短期間に伸長成長するという成長特性を持っており、このような急激な成長を行うためには樹体内に蓄えておいた養分の役割が大きいと考えられる (Akama 1986b)。

アカマツの成木の針葉中の遊離アミノ酸が季節的にどのように変動しているかについては赤間(2002)によると、針葉中に検出される遊離アミノ酸の種類が、5月に増加していることが特徴的であったが、5月は成長が活発な時期なのでタンパク質合成のために多種類のアミノ酸が存在していたと推察される。さらに根や旧葉において、5月には冬季よりもアルギニンの含有率が低下していた。このことも、アカマツにおいてアルギニンが貯蔵養分としての役割を持っていることを示唆するものと思われる。

6. 根における呼吸の影響

窒素の同化経路と呼吸の経路に共通する化合物は多数存在するので、アカマツにおいても相互の関連があると考えられる。ここではアカマツの根における呼吸が窒素同化に及ぼす影響について考察する。アカマツを含めたマツ属においても、窒素を中心とした栄養生理的問題に関する基礎的研究として水耕や砂耕試験が行われており (Addoms 1937, 真部 1961, 原田ら 1967)、特に窒素源の問題を検討するためには、水耕試験が有効な手法の1つである。

我が国の樹木の栄養特性に関してポット苗試験から林地における試験までを本格的にとりまとめたものとしては、芝本(1952)の報告が最初のものと考えられるが、この中で、水耕試験についても精力的な研究が行われて

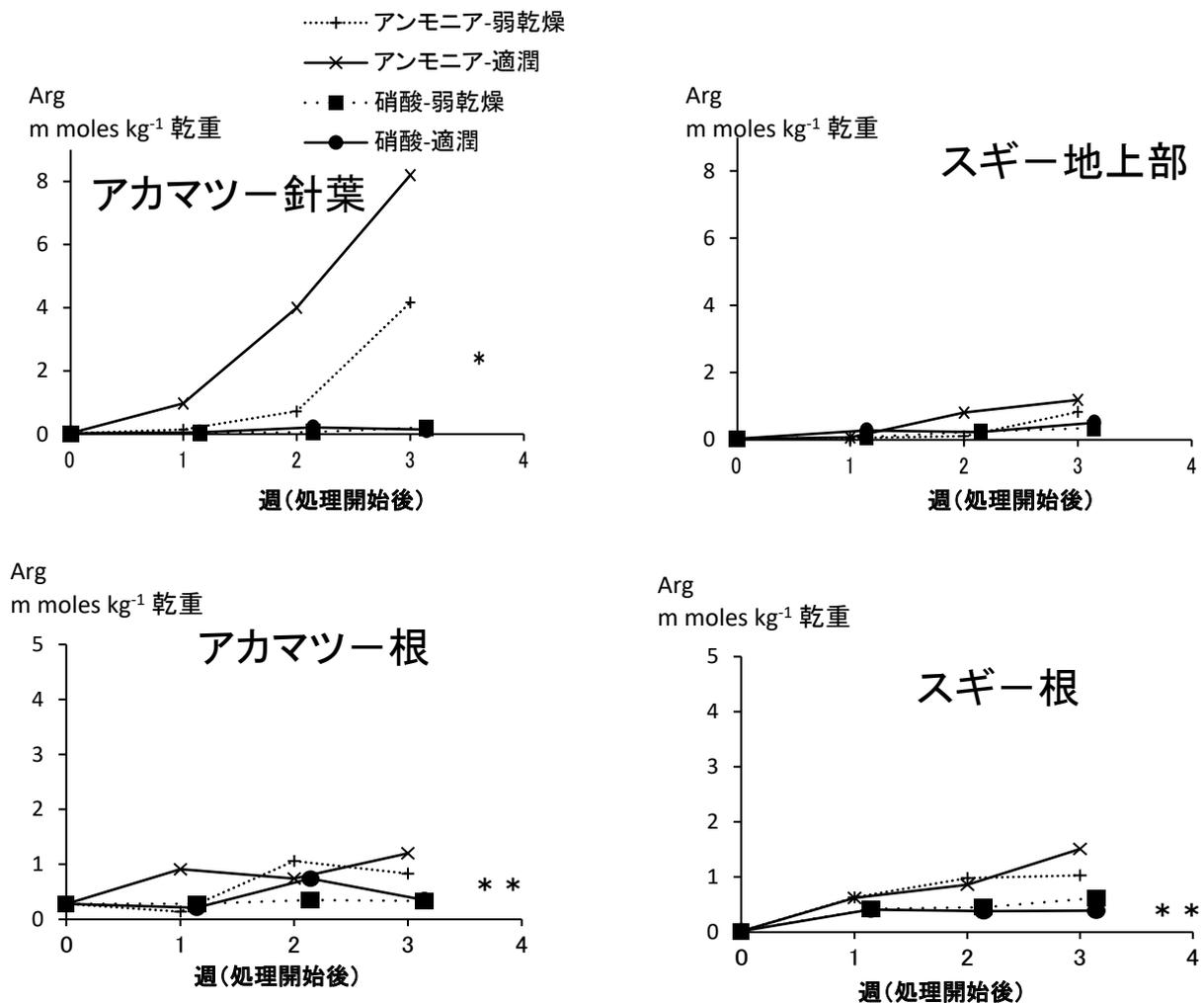


Fig. 5. 1年生苗に窒素施用 (1g/ポット) 後のアルギニン含有率の変化

(Akama (1991, 1993) より調整)

(弱乾燥区: 灌水時土壌水分 -0.035Mpa, 適潤区: 灌水時土壌水分 -0.006MPa、

スギの地上部は、ほぼ針葉に相当。

* : 2週目、3週目の含有率がアンモニア区と硝酸区の間で5%有意水準で差がある。

** : 2週目、3週目の含有率がアンモニア区と硝酸区の間で1%有意水準で差がある。)

いる。この水耕試験では、水耕培養液の窒素源、pH、濃度等に関する基礎データをまとめているが、アカマツ苗に枯損するものが多く、特に窒素源がアンモニア態の時に枯死が多かった。これに続き塘 (1962) も、スギ、ヒノキ、アカマツなど主要な針葉樹について、苗木から成木までの養分に関する広範な試験結果をとりまとめている。その中で、スギとアカマツではその根のおかれている環境の通気状態に対する反応が対照的で、スギは無通気で嫌気的な状態に耐えるが、アカマツは好気的な条件を好むようだということを見いだしている。特にアカマツに対してアンモニア態を窒素源とした場合には、水耕培養液に対して通気することが枯損を防ぐばかりでなく成長にとっても効果が大いことを示した。

野外でアカマツの生育している土壌環境では窒素源としてはアンモニア態が主体となる場合が多いと考えられるが、植物は吸収したアンモニア態窒素を速やかに解毒する必要があり (王子・伊沢 1974a 池田 1986, 井上ら 1986)、このため、植物はアンモニア態窒素からアスパラギンあるいはグルタミンといったアミドを合成する (王子・伊沢 1974b)。Vollbrecht et al. (1989) はヨーロッパアカマツについて、アンモニア耐性が低く、アンモニア態窒素の集積が根の伸長を阻害するが、その理由として、アンモニア態窒素を負荷してもアンモニア態窒素からグルタミンを合成するグルタミン合成酵素の活性が上がないということをおげている。

苗に対する通気区と無通気区をもうけた水耕試験 (赤間 1992a, 2002) によれば、スギはアンモニア態、硝酸態いずれの窒素源においても通気しない方が成長が良好であり、溶存酸素量としては $3 \sim 4 \text{ O}_2\text{-mg L}^{-1}$ 程度で支障はないと考えられるが、アカマツではアンモニア態、硝酸態いずれの窒素源においても通気によって成長が促進された。さらにアカマツの根においては、アンモニア-通気区ではアンモニア態窒素ばかりでなく、グルタミンをはじめとするいくつかのアミノ酸の含有率が増加していた。一方、無通気区においては、スギでも見られたが、特にアカマツのアンモニア-無通気区ではアラニンの含有率の増加が顕著であった (Fig. 6)。

ここで、アラニンについて考察する。窒素の同化過程においては、呼吸系はエネルギーの供給ばかりでなく、アミノ酸合成のための炭素骨格の供給という役割も持つと考えられる。呼吸経路は大きく分けると、細胞質に存在する解糖系と、ミトコンドリアに存在する TCA 回路の 2 つから構成されている (Conn et al. 1987)。窒素を取り込む過程の初期段階のアミノ酸と考えられるグルタミン酸やアスパラギン酸の炭素骨格である 2-オキソグルタル酸やオキサロ酢酸は、呼吸過程のうちでも酸素を必要としている TCA 回路から供給されると考えられるが、アラニンの炭素骨格はピルビン酸であり、これは同じ呼吸過程でも酸素を必要としない解糖系から供給されると考えられる。したがって、アカマツの窒素同化過程に

おける炭素骨格の供給源は、通常は TCA 回路に依存するアミノ酸が主体のようであるが、無通気区のような酸素の供給が制限された状態では TCA 回路の方は酸素不足の影響を強く受けて活動が低下するため、解糖系から供給される炭素骨格であるピルビン酸を利用したアミノ酸合成が相対的に増加する可能性がある。Fig. 7 にそのイメージを示す。詳細については、それぞれに関わる酵素の反応速度特性や酸素の吸収に関わる特性などを調べる必要があるが、アカマツの窒素同化、すなわちアミノ酸合成においては、根に対する酸素の供給状態の影響が大きく、呼吸系との関わりが強いことが示唆される。

また、アカマツの根では、通気区よりも無通気区の方がアンモニア態窒素の含有率は低くなっていた (Fig. 8)。このことから、アカマツの無通気区で成長が悪いのは、酸素不足が根におけるアンモニア態窒素の集積を引き起こし、それが生育を阻害した、という仮説は否定されるものと考えられる。むしろ、成長の良い通気区の方がアンモニア態窒素含有率が高かったので、アカマツはアンモニア態窒素にある程度の耐性を持つことが示唆されているものと考えられる。この耐性は、アカマツの天然分布は土壌中のアンモニア態窒素が集積しやすい土地である、ということと整合し、アカマツが好アンモニア性植物であることを支持する一要素と考えられるが、そのメカニズムの詳細は今後の課題の一つであろう。

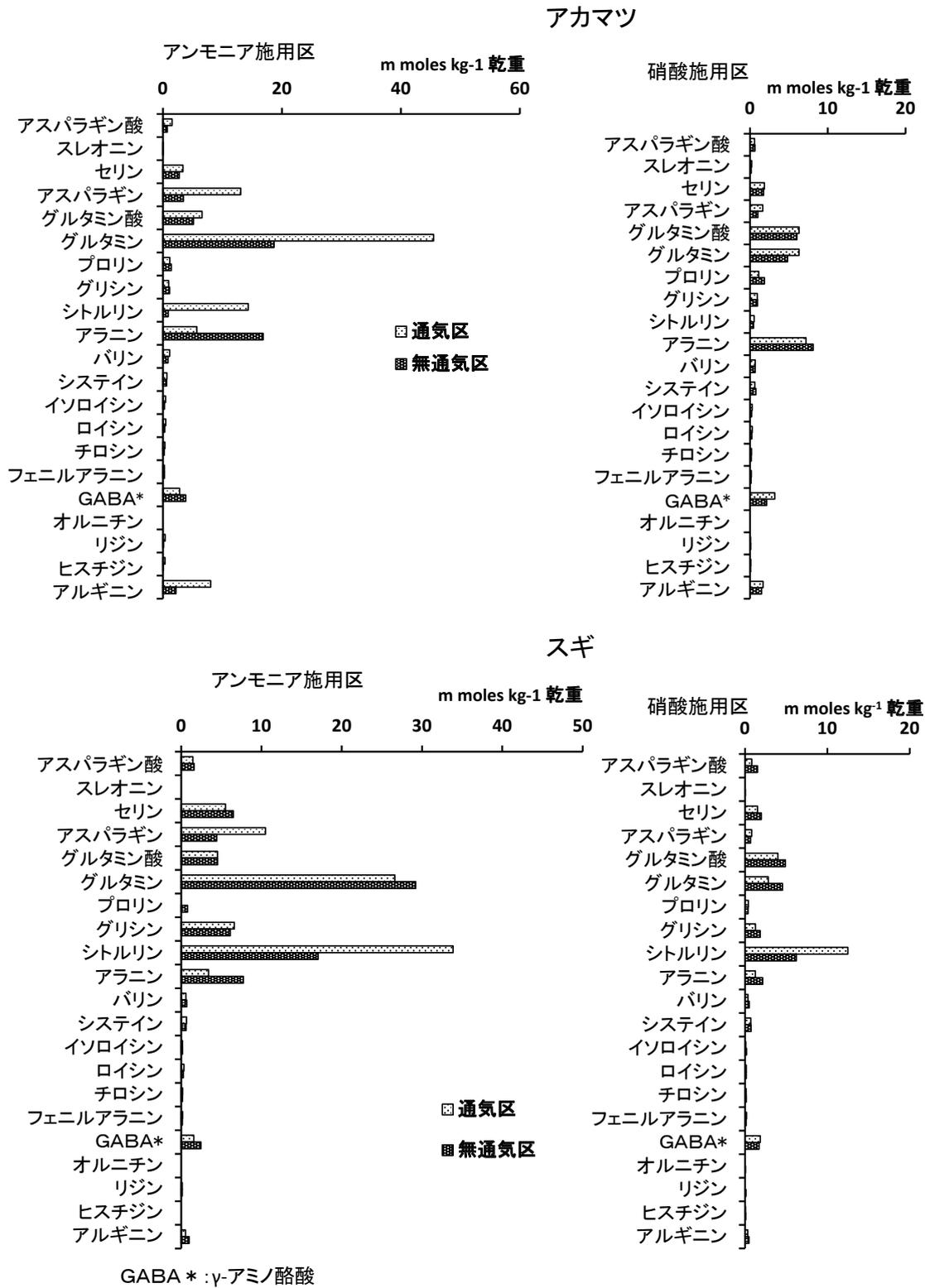
7. 木部液により転流する成分

根から吸収された窒素を樹体全体で利用するためには木部を転流する必要があるため、アカマツの木部における窒素化合物の状態を知ることが重要である。硝酸態からアンモニア態、アンモニア態からアミノ酸態という窒素の同化過程は、光合成活動との関連も深く (榊原・杉山 1997)、根から吸収された硝酸態窒素を葉に転流させて、葉でアンモニア態に還元する場合には、そこで光合成によって作り出された還元力を直接利用すると考えられる。ところが、根で還元する場合には必要な還元力は呼吸によって作り出していると考えられ、さらにアンモニア態をアミノ酸に同化する際にも ATP や NAD(P)H といったエネルギーや還元力を必要とする。このようなことから、樹体内において、硝酸態窒素、アンモニア態窒素、アミノ酸態窒素など窒素の同化過程に直接関わる化合物がどの器官にどのくらいの量で存在しているかは、樹木の各器官の栄養生理的役割を理解するために欠くことのできない基本的な情報である (Pate 1980)。

植物が吸収した窒素を根から他の部位に転流する際には木部を通過する。木部に存在する水 (以下、木部液と呼ぶ) に含まれる成分として、硝酸態やアミノ酸態などさまざまなものがあり (Bollard 1957)、リンゴ、クワ、ミカンではアスパラギンなど (Cooper et al. 1972, Tromp and Ovaas 1976, Suzuki and Kohno 1983, 鈴木・河野 1984, Kato et al. 1984)、あるいはスギでシトルリン (Mori 1975a)、テー

ダマツなどマツ属の樹種7種でグルタミン (Barnes 1963) などが報告されている。また、木部に含まれる無機養分を調べた報告 (古川 1964, 1966, 原田・佐藤 1966)、ある

いはスギの木部についての黒心材という症状についての報告 (富田ら 2004) などがあり、黒心材の特徴としては、心材部が弱アルカリ化し、塩基類の含有率が増加し、含



GABA* : γ -アミノ酪酸

Fig. 6. 水耕1年生苗の根の遊離アミノ酸組成に及ぼす窒素源と通気の影響 (赤間 (1992a, 2002) より調整) (溶存酸素量: 通気区は 7~8 O₂-mg L⁻¹、無通気区は 3~4 O₂-mg L⁻¹ 程度、各区 4 個体の混合試料を分析)

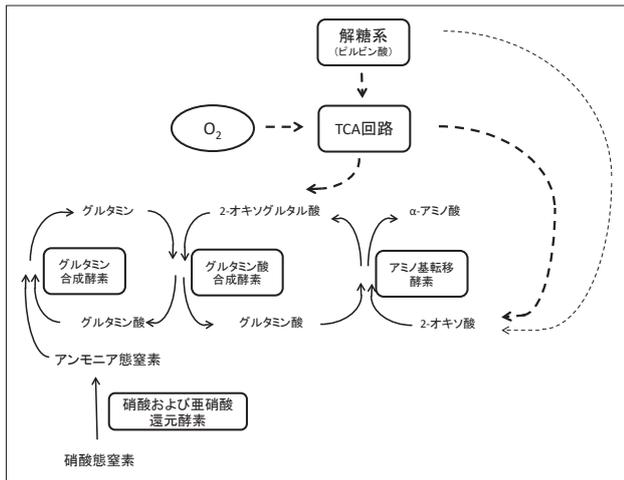


Fig. 7. アカマツとスギの根に想定される窒素同化のイメージ
(太点線は酸素が十分な場合、細点線は酸素が十分な場合)

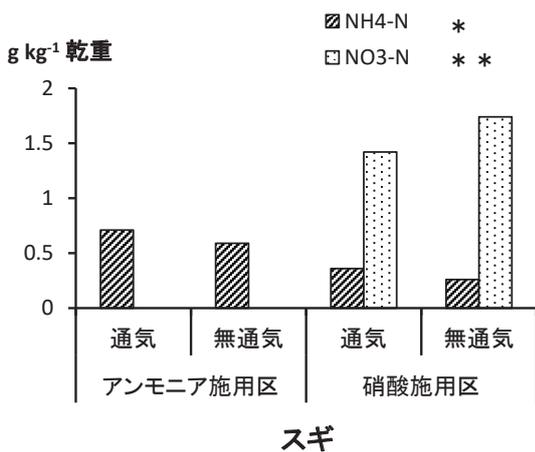
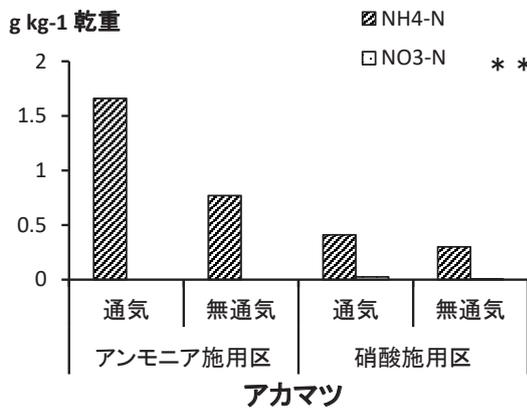


Fig. 8. 水耕1年生苗の根に含まれる無機態窒素含有率 (赤間 (1992a) より調整)
(溶存酸素量: 通気区は 7~8 O₂-mg L⁻¹、無通気区は 3~4 O₂-mg L⁻¹ 程度、
*: 含有率がアンモニア区と硝酸区の間で 5% 有意水準で差がある。
**: 含有率がアンモニア区と硝酸区の間で 1% 有意水準で差がある。)

水率も増加するなどの症状を示すことが知られている。
アカマツについては、針葉や根に硝酸態窒素はほとんど存在せず (Akama 1992a, 1993)、また根には硝酸還元酵素活性が存在する。しかし、一部の硝酸態窒素が吸収後ただちに木部を通過して地上部に転流し、そこですみやかに還元されている可能性や、一部のアンモニア態窒素が木部を移動し、針葉においてアミノ酸に合成されている可能性もあるために、木部液に含まれる化合物を調べることが必要である。

なお、木部液を採取する方法としては減圧法と加圧法があるが、吸引しながら枝や幹部分の洗浄を行い、木部に存在する水溶性の物質を取り出す減圧法 (Bollard 1953, 1957, 1960) では、木部液に含まれる物質の濃度が確定できない。一方、加圧法では植物に対し切断などの操作を行うと篩部はただちに閉塞されるので篩部液は溢れにくく (Marschner 1995)、また加圧作業中の細胞の破壊は少ない (Schneider et al. 1996) ことから、木部における水溶性の窒素化合物の組成を考える材料として、加圧法で得られた液を用いることは妥当であると考えられる。

加圧法を用いた Akama (1996) におけるスギ及びアカマツ苗の木部液を分析した結果 (Fig. 9) によれば、スギ、アカマツともに木部液中の全窒素濃度はアンモニア態窒素を施用した苗の方が硝酸態窒素を施用した苗よりも高かった。さらにスギの木部液中の硝酸態窒素は、特に窒素源が硝酸態の場合に多かった。これは吸収された硝酸態窒素の一部がそのまま転流することを示していると同時に、地上部においても硝酸還元が行われていることを示唆している。硝酸還元還元力として用いられる NADH あるいは NADPH は呼吸によっても供給されるが

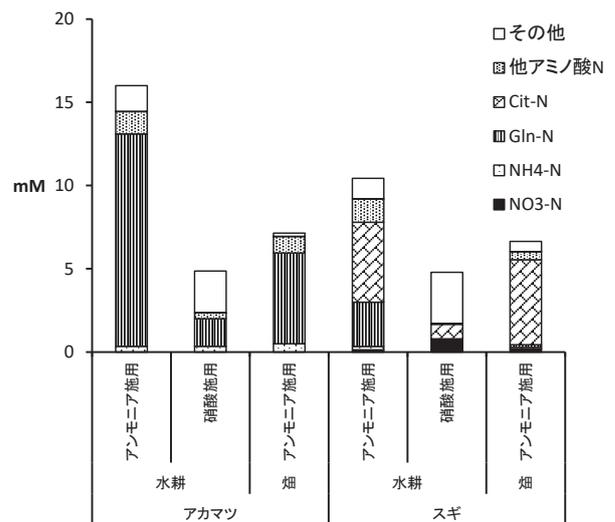


Fig. 9. 1年生苗の木部液中の窒素化合物の組成 (Akama (1996) より調整)
(試料: 根からプレッシャーチャンバーにより採取)
Cit: シトルリン
Gln: グルタミン

光合成によっても供給されるので (Smirnoff et al. 1984 など)、硝酸態窒素を地上部に運び、そこで還元する場合には還元力を得やすいという利点がある (Conn et al. 1987)。スギの場合に、吸収した硝酸態窒素の一部がそのまま地上部に送られているということは、硝酸態窒素が供給された場合の還元方法において優れた一面を持っていることができる。

これに対しアカマツの場合は、ドイツトウヒ (*Picea abies* Karst) (Stoermer et al. 1997) やテーダマツなど (Barnes 1963) と同じく、グルタミンが窒素の転流の主要な形態である (Akama 1996)。さらに木部液に硝酸態窒素が検出されない (Fig. 9) ことは、硝酸還元がほとんどすべて根で行われていることを示していると考えられる。ヨーロッパクロマツ (*Pinus nigra* Arnold var. *nigricans* Host.) では硝酸態窒素を吸収した場合、ほとんどを根で還元して、有機態にした窒素を転流させているが (Martin et al. 1981)、アカマツでも同じように根において呼吸によるエネルギーを用い、硝酸還元作用やアミノ酸合成作用を推進しており、硝酸態窒素を直接地上部に転流させて地上部で硝酸還元を行うという方法は用いられていないと考えられる。

さらに、窒素の転流にはカルシウムが関与しているという報告 (Pharis et al. 1964) もあるが、Akama (1996) によれば、木部液中のカルシウムやマグネシウムは、アカマツではスギに比較して少ない。

8. 樹体内における塩基類などの無機成分の動態

窒素の動態に関わる元素として塩基類があるため、アカマツにおいて窒素源と塩基類の動態の関係を考察するとともに、アカマツの塩基含有状態の特徴をスギや他の植物と比較し相対的に整理する。

8.1 窒素源の影響

施肥効果の向上、あるいは生育環境の改善を考えた場合には、塩基類などの無機養分の吸収や代謝について窒素源との関係において理解を深める必要がある。一般に窒素源がアンモニア態の場合に比べると、硝酸態の場合には塩基類などの吸収が多くなる (Pharis et al. 1964, 森次・河崎 1981, Scheromm and Plassard 1988)。

アカマツとクロマツ (*Pinus thunbergii* Parl.) の苗の水耕試験でも同様の傾向が認められた (伊藤 1970a, b)。さらにアカマツ苗の水耕試験で窒素源の違いが塩基類などの養分の動態に及ぼす影響を調べた報告 (赤間ら 1983, Akama 1989) によれば、窒素源を変えて1成長期あるいはそれ以上水耕栽培を行ったアカマツ苗では、カリウム含有率に関しては窒素源の違いの影響はわずかであったが、カルシウムの含有率は硝酸態窒素を供給された苗で高かった (Fig. 10)。アカマツでも、窒素源が硝酸態の時にカルシウムの含有率が高まる傾向があるといえる。Plassard et al. (1991) によれば、アンモニア態窒素 (アン

モニウムイオン) は陽イオン、硝酸態窒素 (硝酸イオン) は陰イオンであり、これらの窒素源の吸収や、硝酸還元などの反応の際には陽イオンと陰イオンのバランスが重要で、アンモニア態を窒素源とした場合には、樹木ではカルシウム、マグネシウムなどの陽イオンの含有率が減少するといわれている。アカマツにおいても、アンモニア態窒素とカルシウムの吸収の間には拮抗作用 (岩田・谷内 1953) が働いている可能性があるが、逆に考えれば

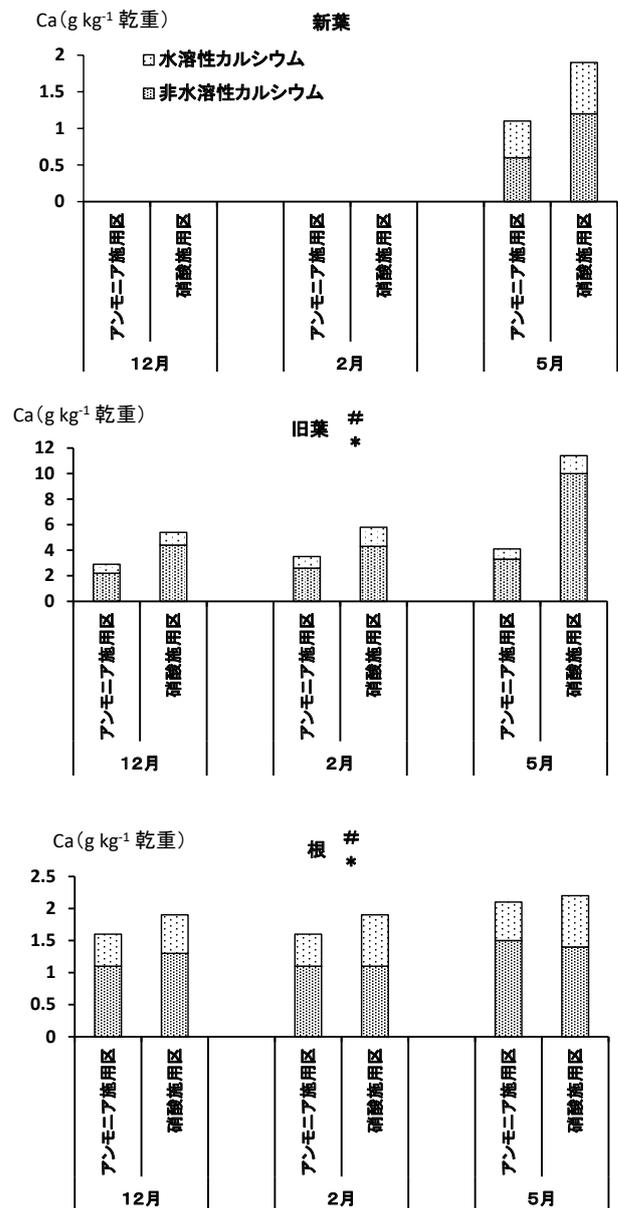


Fig. 10. 当年生から1年生の水耕アカマツ苗の部位別カルシウム含有率に及ぼす窒素源の影響 (Akama (1989) より調整)
(非水溶性カルシウム=全カルシウム-水溶性カルシウム)
* : 水溶性カルシウム含有率がアンモニア区と硝酸区の間で5%有意水準で差がある。
: 全カルシウム含有率がアンモニア区と硝酸区の間で5%有意水準で差がある。

植物の体内において硝酸態窒素とカルシウムには陰イオンと陽イオンという結びつきがあることが推察される。

8.2 野外に自生する樹木の葉中無機成分含有率の比較

苗における試験ではアカマツは、同じ条件で水耕栽培したスギと比べると、カルシウムなどの塩基類の含有率が低い(赤間 2002)。柴田(1960)でも、スギとヒノキの塩基類の含有率は同程度であるが、これらと比較してアカマツの塩基類の含有率は低い傾向がみられる。アカマツはカルシウムなどの塩基の吸収・蓄積が少ない樹種であることが考えられる。なお樹齢の影響については、苗と成木では違いがあるが、20年生を超えるような成木と見なされるようになって以降の変化は少ないと考えられる(塘 1962)。そこで、野外に自生するアカマツ成木の葉における各種元素の含有率を、その他の樹種と比較してみることが重要と考えられる。

複数の樹種の葉に含まれる無機成分の含有率を比較したのものとしては、朝日(1958, 1962)、朝日・春田(1970)、藤田・米山(1975)、原ら(1975)、後藤(1977)、中村(1977)などいくつかの報告があるが、これらの研究は1年間の

養分の吸収量の解明を目的としたため、成長活動が低下しつつあると考えられる秋季に採取したものが多い。しかし、樹木の樹種ごとの栄養生理的な特徴を比較しようとするならば、樹木の養分含有率の季節変動を考え(大平ら 1987, 野上 1989, 溝口ら 2003)、さらに落葉樹では秋季には落葉の準備等で葉から幹へ養分の移動が起きると考えられるので(川名ら 1989, 長倉ら 2009)、樹木が安定して成長していると考えられる夏季に調べることが有効と考えられる。

葉の成長段階が安定していて養分の動態も安定していると考えられる時期である7月下旬から9月上旬に、本州中央部のいくつかの山地に自生している数十種の樹木の成木の葉を採取し樹種ごとの比較を行った結果は Fig. 11 ~ 15 のとおりである(赤間 2002)。一般的に落葉樹の葉に比べて、常緑樹、特に常緑針葉樹の葉では無機成分含有率が低いとされている(堤ら 1968)。アカマツは、全窒素と全リンの含有率は針葉樹の中では比較的高い方で、特に全リンは全樹種の中でも中程度であった(Fig. 12)。カリウムについては、津田・大友(1975)の栽培試験によると、針葉樹ではカリウム欠乏処理でも成長に大きな差をみだせなかったが、広葉樹ではカリウムの影響が大きい、とされており、カリウム含有率は広葉樹の方が針葉樹よりも相対的に高いことが考えられる。赤間(2002)では、カリウム含有率は樹種間差が小さいようで

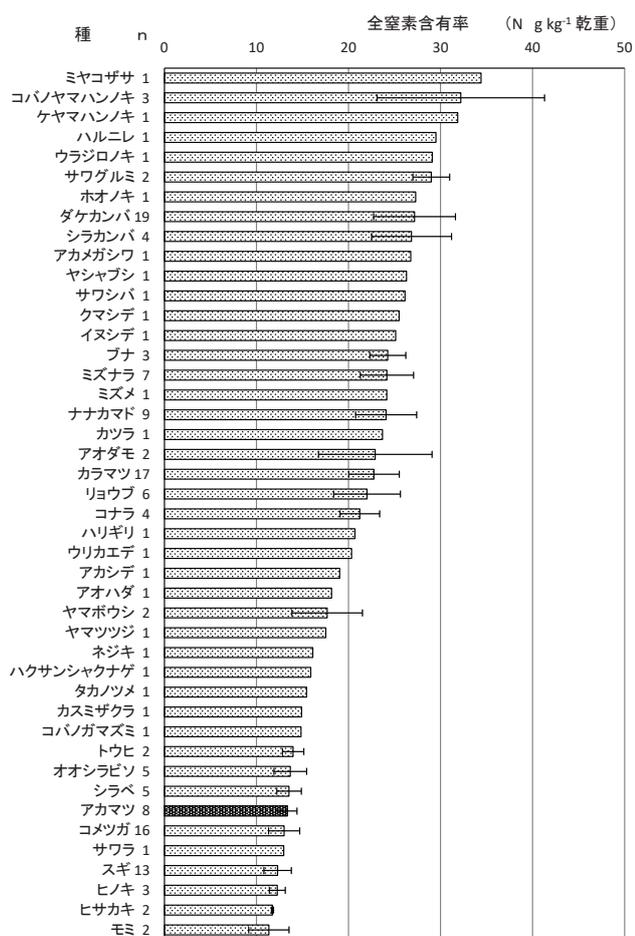


Fig. 11. 樹木の葉の全窒素含有率 (本州中央部のいくつかの山地で、7月下旬から9月上旬に採取、横棒は標準偏差、赤間(2002)より)

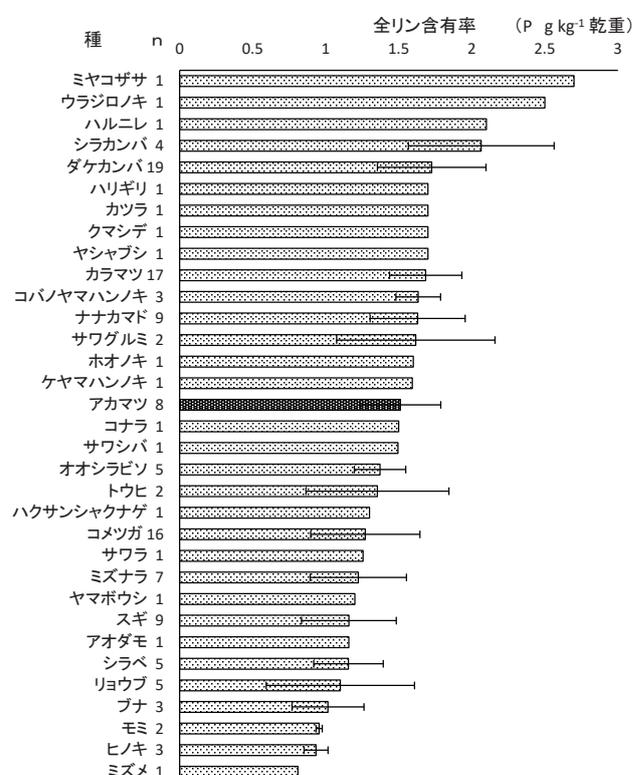


Fig. 12. 樹木の葉の全リン含有率 (本州中央部のいくつかの山地で、7月下旬から9月上旬に採取、横棒は標準偏差、赤間(2002)より)

あったが、全体的に見るとアカマツを含めて針葉樹ではカリウム含有率は低かった (Fig. 13)。同報告におけるカルシウムとマグネシウムは樹種による差が大きく、その中でもアカマツは、この2元素に関しては最も含有率が低い部類に属していた (Fig. 14, 15)。

同一種でも、葉の養分含有率はその個体の生育している立地環境条件によって変動することが考えられるが、大友ら (1993) によると樹種により微酸性の培地を好むものや弱アルカリ性に適しているものなどがあり、自然状態ではそれぞれの種はその種の持つ栄養生理特性に対応した立地条件のところに分布していると考えられる。そのため、無機成分の含有率はそれぞれの種によって一定の範囲の値をとる傾向があると考えられる (朝日 1962)。またスギなど限られた樹種については全国規模での調査が行われ、葉の窒素含有率の平均値はスギで 14.0 g kg^{-1} (重永ら 2003, 2008)、常緑性の針葉樹で $11 \sim 15 \text{ g kg}^{-1}$ 、カラマツ (*Larix leptolepis* Murray) で 22 g kg^{-1} (重永ら 2013)、またスギ針葉のカリウム含有率の平均値は 6.45 g kg^{-1} 、マグネシウム含有率の平均値は 1.97 g kg^{-1} 、カルシウム含有率の平均値は 11.6 g kg^{-1} と報告されており (重永ら 2011)、これらのいずれについても同一樹種内では変動が少ない。

したがってカルシウム含有率が低いということはアカマツの特性としてあげることができると考えられる。種々の特性としての葉のカルシウム含有率が低い植物は、カルシウム欠乏症状が発現する状態になる培地 (土壌) 中

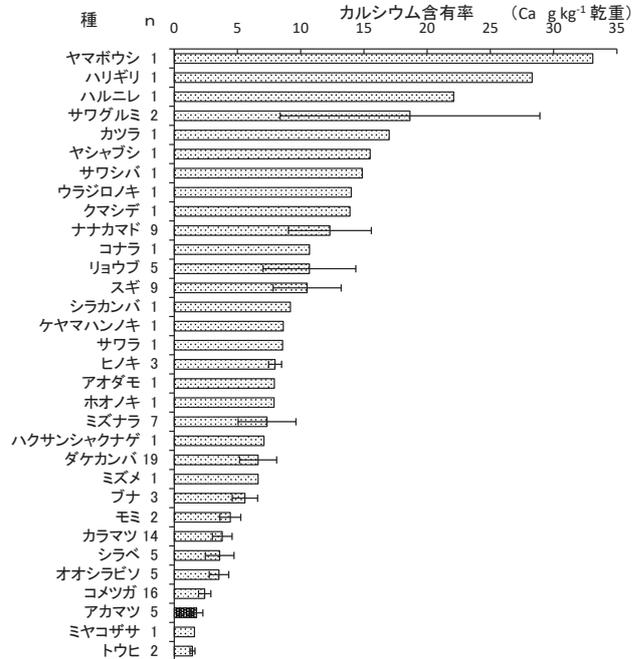


Fig. 14. 樹木の葉のカルシウム含有率 (本州中央部のいくつかの山地で、7月下旬から9月上旬に採取、横棒は標準偏差、赤間(2002)より)

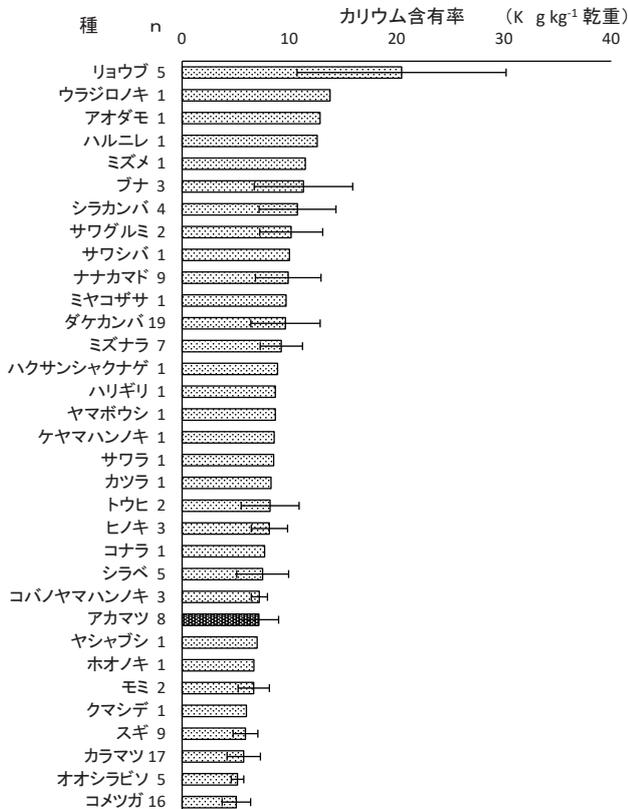


Fig. 13. 樹木の葉のカリウム含有率 (本州中央部のいくつかの山地で、7月下旬から9月上旬に採取、横棒は標準偏差、赤間(2002)より)

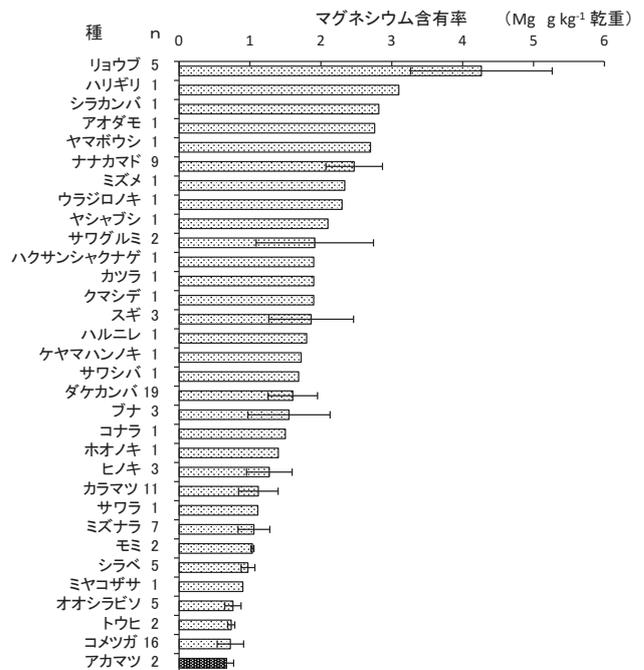


Fig. 15. 樹木の葉のマグネシウム含有率 (本州中央部のいくつかの山地で、7月下旬から9月上旬に採取、横棒は標準偏差、赤間(2002)より)

のカルシウム濃度が低く、カルシウムの要求性が低い傾向があるといわれる(田中・但野 1973)。アカマツにおけるカルシウム含有率が低いことは、アカマツが酸性で塩基類の乏しい土壤環境に適応していることを示唆すると考えられる。

8.3 林地における塩基類の欠乏

林木の苗木における養分欠乏症については塘(1962)などで研究されているが、林地に生育している成木については、アカマツに限らず、養分の欠乏症についての報告は少ない。カリウムについては、近年九州地方において報告されているスギの集団葉枯症状(長倉ら 2008, 2011, 重永ら 2011)が、カリウム欠乏の可能性を指摘されているが、確定に至っていない。これはカリウムが、pH や浸透圧の調整に使われており(高橋 1993)、樹体内のカリウムは大部分が水溶性であるため(Akama 1989)移動性が高く、役割の解明が難しいためと思われる。また、マグネシウムの欠乏についてはスギにおける欠乏症が報告されている(生原・相場 1978)。一方、カルシウムに関しては林地における明瞭な欠乏症の報告はない。しかし、原田ら(1972)の報告を元に整理すると、スギにおいては根のカルシウム含有率とその林分の地位指数(40年生時の樹高)に正の相関が認められる(Fig. 16)。スギの苗木施肥試験でカルシウムを施用した場合に成長が良くなるという報告(芝本 1943, 中沢 1960)もあることを考えると、スギではカルシウム供給量が成長量の制限因子になっており、カルシウム不足が成長を減退させている可能性が推察される。以上のようにスギにおいては塩基類の欠乏症をうかがわせる報告が散見されるが、アカマツに関しては報告されていない。このことも、アカマツが塩基類の欠乏に耐性があることを示唆しているの

はないかと考えられる。

9. 総合考察

日本のような湿潤な気候条件下では、土壤からカリウム、カルシウム、マグネシウムなどの塩基類の流亡が生じるため、自然土壤である森林土壤では一般に酸性化が進んでいる。特にアカマツの適地とされている尾根筋の場所では強酸性で塩基類の不足している土壤が出現する。芝本(1943)は、アカマツが酸性の土壤に生育し、またその針葉におけるカルシウム含有率が低いことを把握しつつも、カルシウムには土壤のpHや物理性を改善する効果が期待できることから、スギ苗などとともにアカマツ苗に対してもカルシウム施用効果を調べた。その結果、スギ・ヒノキ・ケヤキ(*Zelkova serrata* (Thunb.) Makino)には効果が認められたものの、アカマツにはカルシウム施用の効果が見られなかった。この結果をより合理的に説明するためには、アカマツやスギにおいて、窒素をはじめとする養分の代謝に関わる特性を明らかにすることが必要と考えられる。

アカマツ苗の栽培試験では、窒素源としてアンモニア態を与えた場合は、硝酸態を与えたものに比べて成長量が大きく、またトレーサー試験では、土壤中にアンモニア態と硝酸態の窒素が共存する場合に、硝酸態よりアンモニア態窒素の吸収量が多い。これらのことから、アカマツは好アンモニア性であることが示唆される。ただし硝酸態のみを与えた場合でも、アカマツは窒素を吸収、利用し、生育することが可能である。

一方、硝酸態窒素を与えて栽培したスギ苗には針葉や根に硝酸態窒素が検出されるが、同じように栽培したアカマツ苗の根や針葉には硝酸態窒素は検出されず、木部液にも硝酸態窒素は検出されない。さらにアカマツ苗の根においては、水耕苗のようにほとんど菌根を形成していないような状態の根においても硝酸還元酵素の活性が認められる。これらのことから、吸収された硝酸態窒素は根ですみやかにアンモニア態窒素に還元されていると考えられる。またアカマツでは、根から地上部への窒素の転流形態は主にグルタミンであると考えられる。

アンモニア態窒素を同化するにはアミノ酸を合成することになるが、アカマツ苗の針葉及び根では、グルタミン酸と、グルタミン酸から合成されるグルタミン、アルギニン、シトルリンなどが多く、アンモニア態窒素を与えたものでは、特にグルタミンとアルギニンが多い。アカマツは硝酸還元によって、あるいは吸収によってもたらされたアンモニア態窒素を速やかにグルタミンやアルギニンに合成している。このような仕組みは、毒性を持つといわれるアンモニア態窒素の樹体内における集積の抑制に役立つと考えられ、アンモニア態窒素に対する耐性に貢献していると考えられる。

また、アカマツのアミノ酸合成は根におけるグルタミンの合成が主たる経路と考えられるが、水耕アカマツ苗

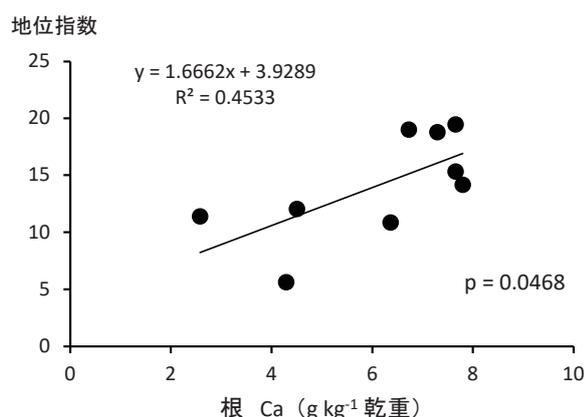


Fig. 16. 林地のスギの根のカルシウム含有率と地位指数の関係

(原田ら (1972) より調整)

(地位指数; 40年生時の樹高 (m)、

根; 表層 (A層) に分布する直径 2mm 以下のもの)

の根に対する酸素供給が不足すると遊離アミノ酸のうちではアラニンの増加が認められる。酸素不足のアカマツ苗の根における遊離アミノ酸組成のこのような変化は、根圏の酸素不足に応じて、呼吸経路のうちの酸素を用いる TCA 回路よりも酸素を必要としない解糖系が優先されるため、解糖系に由来するピルビン酸を炭素骨格とするアミノ酸であるアラニンの含有率が高まったと考えられ、根におけるアミノ酸合成が呼吸経路と強く関わっていることが示唆される。なおスギにおいても、内生菌根を形成しないように水耕状態にした苗の根において硝酸還元酵素の活性が認められ、また酸素の供給を減らした場合に根のアラニンの含有率の上昇が認められるので、硝酸還元酵素の活性および窒素同化に対する呼吸の影響については、アカマツとスギとではある程度共通した特性があるようである。

しかしながら、アカマツとスギの生育適地には違いがあるので、さらに窒素代謝における両樹種の違いを明らかにするためにそれぞれの樹種に特徴的に集積される遊離アミノ酸について考察する。スギについては特徴的な遊離アミノ酸としてシトルリンがあげられており (Mori 1976a, b, c)、ヒノキについてはオルニチンが検出された (赤間 未発表) という事例がある。これらに対し、アカマツにはアルギニンが特徴的である。アルギニンは塩基性アミノ酸であり、中性付近においては陽イオンの状態である。アカマツにおいて陽イオンであるアルギニンが多く存在するという事は、カルシウムなどの無機の塩基類の含有率が低いことと関係していることが推察される。すなわち、植物体内においては電氣的バランスを保つために一定量の陽イオンが必要であり、一般的植物ではカルシウムなどの無機の塩基類がある程度存在して陽イオンとしての役割を担っているが、アカマツにおいてはその生理的特性、あるいは生育環境の影響で、樹体内における塩基類の含有率が低く、それを補完する意味で塩基性アミノ酸であるアルギニンの含有率が高くなっているという可能性も考えられるのではないだろうか。アルギニンの役割の詳細については今後の課題であろう。

アカマツが好アンモニア性であることは、硝酸化作用の起きにくい酸性の土壤に適応していることを示すが、土壤が酸性であることは塩基類が不足していることにもなるので、次に窒素と塩基類との関係について考察する。

植物の窒素の吸収や利用にはカルシウムが関与しているといわれている (Pharis et al. 1964)。アカマツ及びスギの苗の針葉や根におけるカルシウムなどの塩基類の含有率は、硝酸態を窒素源とした場合の方がアンモニア態を窒素源とした場合より高い。一方、カリウムイオンとセシウムイオンなどのように陽イオン同士の間には吸収においては拮抗作用が認められる (Komatsu et al. 2017 など)。陽イオンであるアンモニア態窒素を窒素源として吸収している場合には、同じ陽イオンであるカルシウムは拮抗的に吸収を抑制されるが、逆に硝酸態窒素を窒素源

とする場合には拮抗作用が働かないためにアカマツやスギの苗等におけるカルシウム含有率は増加すると考えられる。

また、アカマツ及びスギの苗の針葉におけるカルシウムの含有率を樹種間で比較してみると、スギ苗の地上部 (ほぼ針葉に相当) に比較してアカマツ苗の針葉におけるカルシウムの含有率は低い。苗だけでなく、野外に自生する成木について比較したところでも、アカマツは、カルシウムやマグネシウムの含有率が他の多くの樹種より低い。葉のカルシウム含有率が低い種は、カルシウム要求性が低いといわれており (田中・但野 1973)、アカマツでは低カルシウム条件でも欠乏症が現れにくい (塘 1962, 伊藤 1970b) という報告がある。

一方、土壤水の成分組成について、硝酸態窒素とカルシウムの含有率は強い相関を示す (加藤ら 1986, 川添ら 1987, 加藤ら 1995) という報告がある。森林植物の体内における硝酸態窒素とカルシウムを同時に測定した報告はほとんど見られないが、各種広葉樹の葉のカルシウム含有率については、天然分布が乾性型の樹種よりも適潤、弱湿性型の樹種の方が高いという報告がある (長倉ら 2000)。硝酸態窒素については、森林内のいくつかの草本の調査で、同一種の中で斜面下部に生育している個体あるいは弱湿～湿性土壤に分布する種が高い含有率を示すことが報告されている (加藤 1978)。森林の植物の体内においても、硝酸態窒素とカルシウムの含有率は相関を示す可能性がある。

田中ら (1973) 及び但野・田中 (1976) の報告から、いくつかの植物の地上部における硝酸態窒素とカルシウムの含有率の関係を整理し、これにアカマツとスギの含有率のデータを加えたものを図示すると Fig. 17 のようになる。地上部の硝酸態窒素含有率が高い種ではカルシウム含有率も高いという傾向が見られる。このような種と比べてスギでは硝酸態窒素は低濃度であるが、カルシウム含有率は多くの種と同程度の値を示した。一方アカマツでは硝酸態窒素とカルシウムの含有率が共にきわめて低い範囲にある。これらのことは、植物体内のカルシウムが硝酸態窒素の動態に強く関与していることを示唆していると考えられる。

カルシウムの供給が樹体内の窒素の動態に及ぼす役割としては、樹体内において陰イオンとして存在している硝酸態窒素に対して陽イオンであるカルシウムが電氣的バランスをとっているという可能性が考えられる。好硝酸性の植物においては、カルシウムイオンと硝酸態窒素を同時に吸収し、陰イオンである硝酸態窒素が木部を転流する際に、2 価の陽イオンであるカルシウムが硝酸態窒素のカウンターイオンとして電氣的バランスを保ちながら蒸散流によって地上部に転流し、光エネルギーを利用して硝酸態窒素を還元・同化するという仕組みが考えられる (Conn et al. 1987)。スギではこのような仕組みが機能するため、水分や硝酸態窒素及びカルシウム等に恵

な養分をめぐるさまざまな代謝過程のメカニズムが明らかになり、樹木の個体内部における窒素や塩基類などの相互の関係が理解されてはじめて、それぞれの樹木の特徴が総合的に理解されたことになり、樹木の適地判定法や衰退樹木の診断法なども有効性が増すものと考えられる。

謝 辞

本研究を進め、取りまとめるにあたり、常に温かくご指導いただいた八木久義 東京大学名誉教授に心から感謝の意を表します。

林業試験場時代の土壌肥料研究室の先輩である藤田桂治 元森林総合研究所九州支所育林部長、佐藤久男 元森林総合研究所研究管理室長、西本哲昭 元森林総合研究所養分動態研究室長、佐々朋幸 元森林総合研究所研究管理官には数々のご配慮とご指導をいただきました。

重永英年 森林総合研究所植物生態研究領域長には本研究の構成、取りまとめに当たり有益な助言をいただきました。

三浦覚 元森林総合研究所震災復興・放射性物質研究拠点長、篠宮佳樹 森林総合研究所震災復興・放射性物質研究拠点長には多大なご支援をいただきました。

これらの方々に対し、ここに心からのお礼を申し上げます。

引用文献

- Addoms, R.M. (1937) Nutritional studies on loblolly pine. *Plant Physiol.*, 12, 199-205.
- Akama, A. (1986a) Balance sheet of nitrogen applied to Japanese red pine (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) seedlings, a pot experiment. *J.Jpn.For.Soc.*, 68, 150-154.
- Akama, A. (1986b) Translocation of nitrogen absorbed by Japanese red pine (*Pinus densiflora*) seedlings during the growing season. *J.Jpn.For.Soc.*, 68, 375-379.
- Akama, A. (1989) Changes of some nutrients in Japanese red pine (*Pinus densiflora*) seedlings in the early stage of a growing season. *J.Jpn.For.Soc.*, 71, 10-14.
- Akama, A. (1991) Nitrogen utilization by Sugi (*Cryptomeria japonica* D.Don) seedlings and the influences of soil moisture. *J.Jpn.For.Soc.*, 73, 128-134.
- 赤間 亮夫 (1992a) アカマツ・スギ苗の水耕栽培における窒素源と通気効果の関係. 103 回日林論, 241-242.
- 赤間 亮夫 (1992b) アカマツ・スギ苗の硝酸還元酵素の活性. 103 回日林論, 279-280.
- Akama, A. (1993) Nitrogen utilization by *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. seedlings under two soil moisture conditions. *J.Jpn.For.Soc.*, 75, 41-45.
- Akama, A. (1996) The nutrient translocation of seedlings with chemical analyses of the xylem saps of *Cryptomeria japonica* D.Don and *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. *J.For. Res.*, 1, 23-25.
- 赤間 亮夫 (2002) アカマツ苗における窒素の吸収、移動、貯蔵に関する研究. 学位論文, 東京大学
- 赤間 亮夫・間藤 徹・高橋 英一 (1983) 窒素形態を異にする水耕アカマツ苗木の遊離アミノ酸組成. 94 回日林論, 221-222.
- 有光 一登 (1983) 林野土壌の種類と性質. 「日本の森林土壌」編集委員会編 "日本の森林土壌". 日本林業技術協会, 41-62.
- Arnold, G. (1992) Soil acidification as caused by the nitrogen uptake pattern of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Plant and Soil*, 142, 41-51.
- 朝日 正美 (1958) 森林植生と土壌との相互作用 (1), 樹木の葉分析. *日林誌*, 40, 135-138.
- 朝日 正美 (1962) 森林植生と土壌との相互作用 (2), 樹木の成分吸収とかんきょうとの関係. *日林誌*, 44, 225-230.
- 朝日 正美・春田 泰次 (1970) 花崗岩質土壌のスギの造林法 (3), 土壌の物理、化学、鉱物学的性質と広葉樹の無機組成. *日林誌*, 52, 322-330.
- Barnes, R.L. (1962) Ornithine- 2- C¹⁴ metabolism in loblolly Pine needles. *For. Sci.*, 8, 284-287.
- Barnes, R.L. (1963) Organic nitrogen compounds in tree xylem sap. *For.Sci.*, 9, 98-102.
- Bergholm, J. and Majdi, H. (2001) Accumulation of nutrients in above and below ground biomass in response to ammonium sulphate addition in a Norway spruce stand in southwest Sweden. *Water, Air, and Soil Pollution* 130, 1049-1054.
- Bollard, E.G. (1953) The use of tracheal sap in the study of Apple-tree nutrition. *J. Exp.Bot.*, 4, 363-368.
- Bollard, E.G. (1957) Translocation of organic nitrogen in the xylem. *Aust. J. Biol. Sci.*, 10, 292-301.
- Bollard, E.G. (1960) Transport in the Xylem. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 11, 141-166.
- Bryan, J.K. (1976) Amino acid biosynthesis and its regulation. In Bonner, J. and Varner, J.E. (eds.) "Plant biochemistry". Academic press, New York, 525-560.
- Conn, E.E., Stumpf, P.K., Bruening, G. and Doi, R.H. (1987) (田宮信雄・八木達彦訳, 1988) コーン・スタンプ生化学 (第5版). 東京化学同人, 455pp.
- Cooper, D.R., Hill-Cottingham, D.G. and Lloyd-jones, C.P. (1976) Distribution and identity of labelled products following autumn application of ¹⁵N-labelled Urea or potassium nitrate fertilisers to apple trees. *J. Sci. Fd Agric.*, 27, 266-272.
- Cooper, D.R., Hill-Cottingham, D.G. and Shorthill, M.J. (1972) Gradients in the nitrogenous constituents of the sap extracted from apple shoots of different ages. *J. Exp. Bot.*,

- 23, 247-254.
- 土壤微生物研究会 (1996) 新・土の微生物 (1). 博友社, 東京, 129-154.
- Durzan, D.J. (1968) Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. I. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoot apices, and leaves, and the metabolism of uniformly labelled ^{14}C -l-arginine by buds during the onset of dormancy. *Can. J. Bot.*, 46, 909-919.
- Durzan, D.J. (1971) Free amino acids as affected by light intensity and the relation of responses to the shade tolerance of white spruce and shade intolerance of jack pine. *Can. J. For. Res.*, 1, 131-140.
- Durzan, D.J. and Steward, F.C. (1967) The nitrogen metabolism of *Picea glauca* (Moench) Voss and *Pinus banksiana* Lamb. as influenced by mineral nutrition. *Can. J. Bot.*, 45, 695-710.
- 藤田 桂治・米山 徳造 (1975) 緑化用樹木の葉の養分組成. 86 回日林講, 128-129.
- 福元 将志・長井 晃四郎 (1981) リンゴ樹によるアンモニア態ならびに硝酸態窒素の吸収. 果樹試報, C8, 57-65.
- 古川 忠 (1964) 林木の幹に蓄積する無機養分元素の研究. 日林誌, 46, 281-293.
- 古川 忠 (1965) 林木稚苗の無機養分吸収におよぼす施肥量の効果について. 日林誌, 47, 356-362.
- 古川 忠 (1966) カラマツの幹に蓄積する無機養分について. 日林誌, 48, 158-162.
- Gessler, A., Schneider, S., Weber, P., Hanemann, U. and Rennenberg, H. (1998) Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: a comparison between the roots of Norway spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees grown under field conditions. *New Phytol.*, 138, 385-399.
- 後藤 和秋 (1977) 葉分析による林木の栄養診断にたいする 2.3 の考察. 林試研報, 290, 35-75.
- Grasmanis, V.O. and Nicholas, J.D. (1971) Annual uptake and distribution of N15-labelled ammonia and nitrate in young jonathan / mm104 apple trees grown in solution cultures. *Plant and Soil*, 35, 95-112.
- 生原 喜久雄・相場 芳憲 (1978) スギの赤変徴候に関する研究 (III)、下枝葉の徴候と葉の養分濃度および Mg 施肥. 日林誌, 60, 41-48.
- 原 弘・柴田 信男・和田 克之・市川 清美 (1975) 緑化用樹木の栽培管理法に関する研究 (6)、緑化用樹木に対する三要素適量試験並びに葉分析結果について (2) 常緑広葉樹. 日林中支講, 23, 164-168.
- 原田 洗 (1963) 苗木の生長と養分吸収におよぼす土壌中の養分状態の影響 (第 3 報)、施肥量を 2 段階に変えた 3 要素試験におけるスギ, カラマツ, アカマツ 1-0 苗の生長と養分吸収. 日林誌, 45, 404-411.
- 原田 洗 (1964) 落葉期におけるカラマツの葉の養分の動き. 日林誌, 46, 124-126.
- 原田 洗・後藤 和秋 (1964) スギ幼齢木の葉分析に関する 2-3 の考察. 75 回日林講, 273-275.
- 原田 洗・堀田 庸・佐藤 久男 (1967) 水耕で N、P、K の各養分を欠如培養した場合のスギ、アカマツの成長、養分吸収ならびに苗体内における乾物と養分の配分. 78 回日林講, 278-280.
- 原田 洗・佐藤 久男 (1966) スギ壮令木の幹の乾重量、養分含有量、および樹皮、辺材、心材におけるこれらの配分状態について. 日林誌, 48, 315-324.
- 原田 洗・佐藤 久男 (1968) 8 年生アカマツの葉の枝階別、葉齢別の養分濃度. 日林誌, 50, 351-353.
- 原田 洗・佐藤 久男・堀田 庸・蜂屋 欣二・只木 良也 (1972) スギ壮齢木の養分含有量に関する研究. 林試研報, 249, 17-74.
- Hill-Cottingham, D.G. and Cooper, D.R. (1970) Effect of time of application of fertiliser nitrogen on the distribution and identity of the nitrogenous constituents of young apple trees. *J. Sci. Fd. Agric.*, 21, 172-177.
- Hillerdal-Hagstomer, K., Mattson-Djos, E. and Hellkvist, J. (1982) Field studies of water relations and photosynthesis in Scots pine. II. Influence of irrigation and fertilization on needle water potential of young pine trees. *Physiol. Plant.*, 54, 295-301.
- Ho, I. and Trappe, J.M. (1975) Nitrate reducing capacity of two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia*, 67, 886-888.
- 井田 正二 (1996) 窒素栄養の分子生物学的アプローチ 2, 硝酸塩と亜硝酸塩の同化. 土肥誌, 67, 707-715.
- 池田 元輝 (1986) 無機窒素の吸収・同化と植物生育. 日本土肥学会編 "植物生産性の生理生化学". 博友社, 73-106.
- Imamura, N., Komatsu, M., Ohashi, S., Hashimoto, S., Kajimoto, T., Kaneko, S. and Takano, T. (2017) Temporal changes in the radiocesium distribution in forests over the five years after the Fukushima Daiichi Nuclear Power Plant accident. *Scientific Reports*, volume 7, Article number: 8179.
- 井上 興一・横田 弘司・山田 芳雄 (1986) カルシウム濃度の異なる条件において、水耕液中のアンモニア態窒素ならびに硝酸態窒素が作物の根の生育に及ぼす影響. 土肥誌, 57, 493-502.
- 石垣 幸三 (1971) 茶樹に対するアンモニア態窒素と硝酸態窒素の比較 (第 1 報)、窒素濃度の影響. 茶業技術研究, 42, 27-34.
- 伊藤 省吾 (1970a) アカマツ, クロマツの造林学的性質に関する研究 (1)、Mg 施肥量、窒素源および pH がアカマツ, クロマツの水耕稚苗の生長ならびに無機栄養に及ぼす影響. 名大農演報, 5, 109-122.

- 伊藤 省吾 (1970b) アカマツ, クロマツの造林学的性質に関する研究 (2)、Ca 施肥量, 窒素源および pH がアカマツ, クロマツの水耕稚苗の生長ならびに無機栄養におよぼす影響. 名大農演報, 5, 123-140.
- 伊藤 忠夫・植田 正幸 (1966) アカマツ幼齡造林地における立地別肥培試験. 日林誌, 48, 213-220.
- 岩田 正利・谷内 武信 (1953) 窒素形態の差異と蔬菜の生育. 園学誌, 22, 183-192.
- 加藤 正樹 (1978) 森林土壌及び水分動態と林床植生 (II)、植物体中の窒素の変動. 89 回日林論, 155-157.
- 加藤 正樹 (1984a) 林地斜面における窒素の動態 (I)、土壌の無機態窒素の動態. 95 回日林論, 185-188.
- 加藤 正樹 (1984b) 林地斜面における窒素の動態 (II)、吸引法による土壌溶液の採取と溶存窒素の動態. 95 回日林論, 189-192.
- 加藤 正樹・有光 一登・小林 繁男・荒木 誠 (1986) 採土円筒を用いて Incubation した土壌の窒素の変化 (III)、異なる pH 値で加圧脱水した土壌溶液の K, Ca, Mg 濃度. 97 回日林論, 225-227.
- 加藤 正樹・小野寺 真一・小林 政広 (1995) 源頭部森林小流域における土壌溶液と湧水の硝酸態窒素の動態. 日林誌, 77, 516-526.
- Kato, T., Yamagata, M. and Tsukahara, S. (1984) Seasonal variations in nitrogenous compounds in xylem sap of satsuma mandarin trees. J. Japan. Soc. Hort. Sci., 53, 13-16.
- Kaufmann, M.R. (1968) Water relations of pine seedlings in relation to root and shoot growth. Plant Physiol., 43, 281-288.
- 河田 弘 (1966) アカマツ 1-1 苗の時期別養分吸収について. 林試研報, 187, 27-52.
- 河原 輝彦・堤 利夫 (1968) 森林土壌中の無機態チッ素に関する研究 (1)、その季節変化について. 京大演報, 40, 157-168.
- 川名 明・熊田 淳・足立 博貴 (1989) 落葉広葉樹および常緑広葉樹の枝葉中の生育休止期に入る前後の諸元素含有率の変化について. 100 回日林論, 237-238.
- 川島 禄郎 (1943) アカマツの生育と土壌反応並びに置換性石灰との関係について. 赤松林施業法研究論文集, 71-82.
- 川添 強・堀田 庸・森貞 和仁・長友 忠行 (1987) 斜面地形と水溶性成分 (V)、土壌溶液中の成分比. 98 回日林論, 155-158.
- 切替 眞智子・波多野 隆介 (2000) 外部 NH_4^+ が各種森林土壌 A 層の硝酸化成に及ぼす影響. 土肥誌, 71, 63-71.
- Komatsu, M., Hirai, K., Nagakura, J. and Noguchi, K. (2017) Potassium fertilisation reduces radiocesium uptake by Japanese cypress seedlings grown in a stand contaminated by the Fukushima Daiichi nuclear accident. Scientific Reports, 7: 15612 | DOI:10.1038/s41598-017-15401-w
- Kozłowski, T.T. and Winget, C.H. (1964) The role of reserves in leaves, branches, stems, and roots on shoot growth of red pine. Amer. Jour. Bot., 51, 522-529.
- Kreuzwieser, J., Herschbach, C., Stulen, I., Wiersema, P., Vaalburg, W. and Rennenberg, H. (1997) Interactions of NH_4^+ and L-glutamate with NO_3^- transport processes of non-mycorrhizal *Fagus sylvatica* roots. J. Exp. Bot., 48, 1431-1438.
- Krueger, K.W. (1967) Nitrogen, phosphorus, and carbohydrate in expanding and year-old Douglas-fir shoots. For. Sci., 13, 352-356.
- 黒瀬 邁・松崎 徹 (1979) 発芽前後の桑樹の各部位における遊離アミノ酸組成. 蚕糸研究, 111, 27-34.
- 杳名 重明・本庄 真・鈴木 道代・仁王 以智夫 (1988a) 土壌型および樹種の相違による窒素の無機化と硝化活性. 日林誌, 70, 80-85.
- 杳名 重明・鈴木 道代・仁王 以智夫 (1988b) 同一斜面に植栽されたスギ林の土壌型の相違による窒素の無機化と硝化活性. 日林誌, 70, 127-130.
- 桑原 武男 (1960) 林地肥培試験. 広島県林業試験場報告, 69-79.
- Lahdesmaki, P. and Pietilainen, P. (1988) Seasonal variation in the nitrogen metabolism of young Scots pine. Silva Fennica, 22, 233-240.
- Lavoie, N., Vezina, Louis-P. and Margolis, H.A. (1992) Absorption and assimilation of nitrate and ammonium ions by jack pine seedlings. Tree Physiol., 11, 171-183.
- Li, C.Y., Lu, K.C., Trappe, J.M. and Bollen, W.B. (1972) Nitrate-reducing capacity of roots and nodules of *Alnus rubra* and roots of *Pseudotsuga menziesii*. Plant and Soil, 37, 409-414.
- 真部 辰夫 (1961) 養分 (3 要素)・庇陰の違いがスラッシュマツの生育におよぼす影響. 日林誌, 43, 325-332.
- Marschner, H. (1995) "Mineral nutrition of higher plants". Second edition. Academic Press, London, 95.
- Martin, F., Chemardin, M. and Gadal, P. (1981) Nitrate assimilation and nitrogen circulation in Austrian pine. Physiol. Plant., 53, 105-110.
- 真下 育久 (1957) 森林土壌の水湿状態 (pF). 林野土調報, 8, 43-66.
- Mifflin, B.J., and Lea, P.J. (1976) The pathway of nitrogen assimilation in plants. Phytochem., 15, 873-885.
- 三木 円・桑原 武男 (1959) 林地肥培試験. 広島県林業試験場報告, 47-65.
- 溝口 岳男・赤間 亮夫 (1989) 水耕栽培におけるスギ・アカマツ苗の菌根形成状況. 100 回日林論, 247-248.
- 溝口 岳男・赤間 亮夫・高橋 正通・重永 英年・長倉 淳子・阪田 匡司・野口 享太郎 (2003) スギ,

- コナラ, シデ成木における部位別窒素濃度の季節変動. 日林学術講, 114, 683.
- Moreau, D., Bardgett, R.D., Finlay, R.D., Jones, D.L. and Philippot, L. (2019) A plant perspective on nitrogen cycling in the rhizosphere. *Funct. Ecol.*, 33, 540–552.
- Mori, T. (1974) Seasonal changes of soluble nitrogen and free amino acids in *Cryptomeria japonica* seedlings. *J.Jpn.For. Soc.*, 56, 347-352.
- Mori, T. (1975a) The role of citrulline in the nitrogen translocation of *Cryptomeria* seedlings. *J.Jpn.For.Soc.*, 57, 117-120.
- 森 徳典 (1975b) 春先のスギ苗の成長と可溶性蛋白質. 日林誌, 57, 440-443.
- Mori, T. (1976a) Effect of nitrogenous nutrition on citrulline accumulation in *Cryptomeria japonica* shoots. *J.Jpn.For. Soc.*, 58, 15-19.
- Mori, T. (1976b) Effect of free amino acid level on citrulline degradation in *Cryptomeria japonica* shoots. *J.Jpn.For. Soc.*, 58, 57-59.
- Mori, T. (1976c) The role of citrulline in amino acid metabolism and the ornithine cycle in *Cryptomeria japonica* seedlings. *J.Jpn.For.Soc.*, 58, 328-333.
- 森次 益三・河崎 利夫 (1981) 作物生育ならびに無機養分吸収に及ぼす窒素源の影響 2、窒素限定供給栽培法の場合. 土肥誌, 52, 20-26.
- 長倉 淳子・安部 久・張 春花・高野 勉・高橋 正通 (2016) 放射性セシウム沈着量の異なる林分から採取したスギの葉と材のセシウム, ルビジウム, カリウム含有量. 森林立地, 58(2), 51-60.
- 長倉 淳子・稲垣 昌宏・重永 英年・三浦 寛 (2011) 塩基欠乏条件下で育成したスギ苗の養分状態と症状. 関東森林研究, 62, 199-202
- 長倉 淳子・金子 真司・赤間 亮夫・重永 英年 (2009) 各種広葉樹における夏期と秋期の葉の養分濃度. 関東森林研究, 60, 195-198
- 長倉 淳子・重永 英年・赤間 亮夫 (2000) 各種広葉樹における養分組成の比較. 日林学術講, 111, 560
- 長倉 淳子・重永 英年・赤間 亮夫・高橋 正通 (2002) 土壤水分条件がスギ・ヒノキ苗の成長反応に及ぼす影響. 日林学術講, 113, 539.
- 長倉 淳子・重永 英年・赤間 亮夫・高橋 正通 (2003) スギ・ヒノキ苗の成長に与える土壤水分と窒素の影響. 日林学術講, 114, 681.
- 長倉 淳子・重永 英年・趙 炳薫・野口 享太郎・高橋 正通 (2004) 異なる窒素と水分条件下で育成したスギの土壤乾燥に対する蒸散応答. 日林学術講, 115, 666.
- 長倉 淳子・重永 英年・今矢 明宏 (2008) スギ集団葉枯症発生林分の葉の栄養状態. 九州森林研究, 61, 150-151.
- 長倉 淳子・高橋 正通・重永 英年 (2006) 土壤水分・窒素条件の異なるスギ苗木当年葉の生理特性. 日林関東支論, 57, 123-124
- 永野 正造・小西 好洋 (1977) アカマツの葉分析についての二、三の検討 (1)、枝葉の形態的配列と葉内窒素含有率の関係. 日林東北支, 29, 88-90.
- 永野 正造・ファン - デイン - タン (1978) アカマツの葉分析についての二、三の検討 (2)、施肥による葉内窒素含有率の変動. 日林東北支, 30, 167-169.
- 中村 義司 (1977) 広葉樹の葉の N、P、K 濃度の樹種間差と生育立地との関係. 日林誌, 59, 287-292.
- 中沢 春治 (1960) スギ播種苗の石灰窒素施肥試験. 日林誌, 42, 321-322.
- 野上 寛五郎 (1989) 萌芽更新したクヌギ成木の葉部の養分含有率の季節変化. 100 回日林論, 239-240.
- 小笠原 隆三 (1974) 樹齢、葉齢によるアカマツの葉内成分の変化. 日林誌, 56, 271-275.
- 大平 亘・川名 明・丹下 勲・熊田 淳・本江 一郎 (1987) クヌギ葉の生育相別無機元素含量に及ぼす N 施肥の影響. 98 回日林論, 161-162.
- Oland, K. (1959) Nitrogenous reserves of apple trees. *Physiol. Plant.*, 12, 594-648.
- 大友 玲子・太田 誠一・真田 勝 (1993) 土壤 pH の違いと苗木の成長. 日林論, 104, 331-332.
- 大友 玲子・真田 勝・高橋 正通 (1995) 土壤 pH の違いと苗木の成長 (II), 土壤養分環境について. 日林論, 106, 225-226.
- 王子 善清 (1989) 植物の好アンモニア性と好硝酸性. 農化, 63, 1382-1385.
- 王子 善清 (1996) 植物の無機態窒素に対する生理応答と硝酸還元への制御に関する研究. 土肥誌, 67, 239-242.
- 王子 善清・伊沢 悟郎 (1974 a) インタクト植物による無機窒素の吸収ならびに同化に関する研究 (第 3 報)、水稻およびキュウリの無機窒素同化初期における遊離アミノ酸含量について. 土肥誌, 45, 259-262.
- 王子 善清・伊沢 悟郎 (1974 b) インタクト植物による無機窒素の吸収ならびに同化に関する研究 (第 4 報)、NH₄N および NO₃-N の利用性における水稻とキュウリの差異, 特にその代謝的背景. 土肥誌, 45, 341-351.
- Pate, J.S. (1980) Transport and partitioning of nitrogenous solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 31, 313-340.
- Pate, J.S., Wallace, W. and Van Die, J. (1964) Petiole bleeding sap in the examination of the circulation of nitrogenous substances in plants. *Nature*, 204, 1073-1074.
- Pharis, R. P., Barnes, R. L. and Naylor, A. W. (1964) Effects of nitrogen level, calcium level and nitrogen source upon the growth and composition of *Pinus taeda* L.. *Physiol. Plant.*, 17, 560-572.
- Pitcairn, C.E.R., Leith, I.D., Fowler, D., Hargeaves, K.J.,

- Moghaddam, M., Kennedy, V.H. and Granat, L. (2001) Foliar nitrogen as an indicator of nitrogen deposition and critical loads exceedance on a European scale. *Water, Air, and Soil Pollution*, 130, 1037-1042.
- Plassard, C., Scheromm, P., Mousain, D. and Salsac, L. (1991) Assimilation of mineral nitrogen and ion balance in the two partners of ectomycorrhizal symbiosis : Data and hypothesis. *Experientia*, 47, 340-349.
- 佐伯 岩雄・脇 孝介 (1978) 林地における無機態窒素の季節的変動. *日林九支論*, 30, 191-192.
- 榎原 均・杉山 達夫 (1997) 窒素栄養の分子生物学的アプローチ 3、無機態窒素の代謝と光合成. *土肥誌*, 68, 75-80.
- 真田 勝・塘 隆男 (1978) スギ, ヒノキ, アカマツの苗木が生育中期に吸収する窒素の形態. *日林誌*, 60, 423-425.
- Sarjala, T., Raitio, H. and Turkki, E.-M. (1987) Nitrate metabolism in Scots pine seedlings during their first growing season. *Tree Physiol.*, 3, 285-293.
- 佐々木 茂・山谷 孝一 (1980) 土壌の相違による窒素供給力の差異 (III)、垂直成帯的な 4 土壌についての無機態窒素生成過程. *日林東北支*, 32, 161-163.
- 佐藤 久男 (1977) 笠間国有林におけるアカマツ幼齡林施肥試験、植栽施肥後 15 年間の経過. *林試研報*, 297, 43-57.
- 佐藤 敬二 (1971) "新造林学". 地球社, 466pp.
- 佐藤 光政 (1981) 桑の物質生産に関する研究、特に収穫後における残葉の生理機能の変化と再成長への寄与について. *蚕試報*, 28, 401-494.
- 佐藤 大七郎 (1983) "育林". 文永堂, 169.
- 佐藤 俊・山谷 孝一・長谷川 浩一・後藤 和秋・西田 豊昭・柳谷 清子 (1964) 東北地方における主要造林樹種の施肥効果について. *林試研報*, 167, 93-190.
- 佐藤 彌太郎 (1950) "スギの研究". 養賢堂, 309.
- Scheromm, P. and Plassard, C. (1988) Nitrogen nutrition of non-mycorrhized maritime pine (*Pinus pinaster*) grown on nitrate or ammonium. *Plant Physiol. Biochem.*, 26, 261-269.
- Schneider, S., Gessler, A., Weber, P., von Sengbusch, D., Hanemann, U., and Rennenberg, H. (1996) Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: A comparison of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) grown under field conditions. *New Phytol.*, 134, 103-114.
- Schrader, L.E., Ritenour, G.L., Eilrich, G.L. and Hageman, R.H. (1968) Some characteristics of nitrate reductase from higher plants. *Plant Physiol.*, 43, 930-940.
- 芝本 武夫 (1943) アカマツ林土壌の性質. 赤松林施業法研究論文集. 日本林学会, 55-69.
- 芝本 武夫 (1952) スギ、ヒノキ、アカマツの栄養並びに森林土壌の肥沃度に関する研究. *林野庁*, 253pp.
- 芝本 武夫・中沢 春治 (1958) アカマツ稚苗の成長にともなう無機栄養分の吸収について. *日林誌*, 40, 383-390.
- 柴田 信男 (1960) 林木稚苗の栄養生理に関する研究 (7)、スギ, ヒノキ, アカマツ及びクロマツ稚苗における肥料要素含有量に関する 2-3 の総合的考察. *京大演報*, 29, 181-206.
- 四手井 綱英 (1963) アカマツ林の造成、基礎と実際. 地球出版, 326pp.
- 重永 英年・荒木 眞岳・釣田 竜也・長倉 淳子 (2011) スギ葉枯れ症状発生林分の針葉の K, Mg, Ca 含有量の特徴、大分県山国町、熊本県水上村、鹿児島県東郷町の事例調査と全国値との比較から. *九州森林研究*, 64, 66-68.
- 重永 英年・長倉 淳子・三浦 覚 (2013) 日本の主要針葉樹の葉の窒素含有量. *日林学術講*, 124, 240.
- 重永 英年・三浦 覚・長倉 淳子・高橋 正通 (2004) 気象環境に対するスギ樹液流速の応答. *日林学術講*, 115, 672.
- 重永 英年・長倉 淳子・高橋 正通・赤間 亮夫 (2003) 日本におけるスギ針葉の窒素含有率. *日林学術講*, 114, 682.
- 重永 英年・高橋 正通・長倉 淳子・赤間 亮夫 (2008) 日本におけるスギ針葉窒素含有量の空間変動. *日林誌*, 90, 182-189.
- Smirnoff, N. and Stewart, G.R. (1985) Nitrate assimilation and translocation by higher plants. *Comparative physiology and ecological consequences. Physiol.Plant.*, 64, 133-140.
- Smirnoff, N., Todd, P. and Stewart, G.R. (1984) The Occurrence of Nitrate Reduction in the Leaves of Woody Plants. *Ann. Bot.*, 54, 363-374.
- Stoermer, H., Seith, B., Hanemann, U., George, E. and Rennenberg, H. (1997) Nitrogen distribution in young Norway spruce (*Picea abies*) trees as affected by pedospheric nitrogen supply. *Physiol.Plant.*, 101, 764-769.
- Suzuki, T. (1982) Changes in total nitrogen and free amino acids in stem cuttings of mulberry (*Morus alba* L.). *J. Exp. Bot.*, 33, 21-28.
- 鈴木 健夫 (1983) 木本植物の生長と窒素の貯蔵・転流形態、樹木生物学・生理学のすすめ. *化学と生物*, 21, 496-498.
- Suzuki, T. and Kohno, K. (1983) Changes in the nitrogen compounds of xylem sap of mulberry (*Morus alba* L.) during regrowth after pruning. *Ann. Bot.*, 51, 441-448.
- 鈴木 健夫・河野 清 (1984) クワの溢液と上位葉の遊離アミノ酸. *日蚕雑*, 53, 216-221.
- 鈴木 健夫・河野 清 (1985) 木本植物の生長と窒素の貯蔵、利用. *日蚕雑*, 54, 175-180.

- 高橋 英一 (1993) ここまでわかった作物栄養のしくみ. 農文協, 232pp.
- 高橋 輝昌・生原 喜久雄・相場 芳憲 (1994) スギ・ヒノキ造林地での斜面位置別の表層土壌の窒素無機化量. 森林立地, 36, 15-21.
- 田中 明・但野 利秋 (1973) 塩基適応性の作物種間差 (2)、カルシウム欠乏症発現限界培地濃度の種間差を生ぜしめる作物の属性、比較植物栄養に関する研究. 土肥誌, 44, 372-376.
- 田中 明・但野 利秋・山田 三樹夫 (1973) 塩基適応性の作物種間差 (1)、カルシウム適応性、比較植物栄養に関する研究. 土肥誌, 44, 334-339.
- Tanikawa, T., Sobue, A. and Hirano, Y. (2014) Acidification processes in soils with different acid buffering capacity in *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* forests over two decades. For. Ecol. Manage., 334, 284-292.
- 但野 利秋・田中 明 (1976) アンモニア態および硝酸態窒素適応性の作物種間差 (第1報)、生育初期におけるアンモニア態及び硝酸態窒素選択吸収能と生育反応、比較植物栄養に関する研究. 土肥誌, 47, 321-328.
- 戸田 浩人・鈴木 美恵子・生原 喜久雄 (1996) 森林土壌および A₀ 層における無機態窒素の季節変化. 森林環境資源科学, 34, 33-43.
- 徳地 直子 (1996) 竜王山森林試験地の斜面上の異なる位置における窒素循環機構. 京大演報, 68, 9-24.
- 富田 智・松永 浩史・松村 順司・小田 一幸 (2004) スギ黒心材におけるカリウム分布. 九州森林研究, 57, 289-292.
- 戸沢 俊治 (1967) スギの生長に及ぼす土壌の養水分の影響 (予報)、スギ品種苗木の灌水試験. 日林東北支, 19, 6-9.
- 戸沢 俊治・千葉 宗男・永野 正造・野宮 正宣 (1968a) スギ苗木の生長に及ぼす養、水分因子の関連 (1)、低濃度養液のみの連続灌水. 日林東北支, 20, 46-48.
- 戸沢 俊治・千葉 宗男・永野 正造・野宮 正宣 (1968b) スギ苗木の生長に及ぼす養水分因子の関連 (2)、高濃度養液の断続灌水. 日林東北支, 20, 49-50.
- Tromp, J. and Ovaas, J.C. (1971) Spring mobilization of storage nitrogen in isolated shoot sections of apple. *Physiol. Plant.*, 25, 16-22.
- Tromp, J. and Ovaas, J.C. (1973) Spring mobilization of protein nitrogen in apple bark. *Physiol. Plant.*, 29, 1-5.
- Tromp, J. and Ovaas, J.C. (1976) Effect of time of nitrogen application on amino-nitrogen composition of roots and xylem sap of apple. *Physiol. Plant.*, 37, 29-34.
- Tromp, J. and Ovaas, J.C. (1979) Uptake and distribution of nitrogen in young Apple trees after application of nitrate or ammonium, with special reference to asparagine and arginine. *Physiol. Plant.*, 45, 23-28.
- 津田 耕治・大友 玲子 (1975) 要素欠乏が、カンバ、ハンノ木苗木の生育と養分吸収におよぼす影響. 日林北支講, 24, 53-57.
- 塘 隆男 (1962) わが国主要造林樹種の栄養および施肥に関する基礎的研究. 林試研報, 137, 1-158.
- 塘 隆男・道仙 喜一・三宅 勇・飯塚 三男・佐藤 克男 (1954) 天然更新した6年生アカマツ林に対する施肥の効果 (予報). アカマツに関する研究論文集, 31-37.
- 堤 利夫・河原 輝彦・四手井 綱英 (1968) 森林生態系における養分の循環について (1)、個体および林分の地上部の養分量. 日林誌, 50, 66-74.
- van Groenigen, J.W., Huygens, D., Boeckx, P., Kuyper, Th. W., Lubbers, I. M., Rütting, T. and Groffman, P. M. (2015). The soil N cycle: new insights and key challenges. *Soil*, 1, 235-256.
- Vezina, L.-P., Margolis, H.A., McAfee, B.J., and Delaney, S. (1989) Changes in the activity of enzymes involved with primary nitrogen metabolism due to ectomycorrhizal symbiosis on jack pine seedlings. *Physiol. Plant.*, 75, 55-62.
- Vollbrecht, P., Klein, E. and Kasemir, H. (1989) Different effects of supplied ammonium on glutamine synthetase activity in mustard (*Sinapis alba*) and pine (*Pinus sylvestris*) seedlings. *Physiol. Plant.*, 77, 129-135.
- Wallace, A. (1954) Ammonium and nitrate nitrogen absorption by Citrus. *Soil Sci.*, 78, 89-94.
- Wallace, A. and Mueller, R.T. (1956) Ammonium and nitrate nitrogen absorption from sand culture by rough lemon cuttings. *Am. Soc. Hort. Sci.*, 69, 183-188.
- 米山 忠克・熊沢 喜久雄 (1972) 水稻幼植物に吸収された ¹⁵NO₃-N, ¹⁵NH₄-N の体内分布における相異について. 土肥誌, 43, 329-332.
- 吉田 重明・三宅 大浄・仁王 以智夫 (1979) 森林土壌中の窒素の動態 (1)、森林表層土における硝化細菌の分布と硝化活性. 日林誌, 61, 21-25.
- 吉田 重明・春田 泰次・仁王 以智夫 (1980) 森林土壌中の窒素の動態 (2)、土壌型の異なる2種の天然林土壌中の窒素の無機化と硝化活性. 日林誌, 62, 230-233.
- 吉野 みどり (1981) 湿原. 町田 貞・井口 正男・貝塚 爽平・佐藤 正・樫根 勇・小野 有五編 "地形学辞典". 二宮書店, 241.
- 吉崎 真司・湯浅 保雄・松本 陽介・大原 正之・橋本 与良 (1978) クロマツ15年生林分における葉中チッ素含量の垂直分布について. 日林中支講, 26, 93-96.

Relationship between nitrogen utilization characteristics and suitable growth area for *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. A consideration on nutritional physiology of forest trees

Akio AKAMA¹⁾, Takeo MIZOGUCHI²⁾ and Junko NAGAKURA^{3)*}

Abstract

It is necessary to know the nutritional characteristics of forest trees when considering the effects of changes in nutrient environment due to air pollution on forests. The reasons why *Pinus densiflora* grows on a poor nutrition area like ridge were examined. It is considered that the soil is acidic and the main nitrogen source is ammonium nitrogen in locations where *P. densiflora* grows. *P. densiflora* seedlings grown by both hydroponics and soil cultivation grow better when the nitrogen source supplied is ammonium nitrogen. Nitrate nitrogen is barely detectable in the roots, needles, and xylem saps in *P. densiflora*. Free amino acids detected in these seedlings are mainly glutamine and arginine, and nitrogen is transferred from the root to the shoot in the form of glutamine most. Absorbed inorganic nitrogen appears to be rapidly assimilated into amino acids in relation with root respiration. In the needles of *P. densiflora* grown in the field, the concentrations of bases, such as calcium and magnesium, are lower than the concentrations in most other coniferous and broadleaf trees. In many plants such as *Cryptomeria japonica*, bases are thought to be necessary for electrical balance when nitrate nitrogen is absorbed. However, *P. densiflora* does not use such a mechanism. In case of *P. densiflora*, ammonium nitrogen is the main nitrogen source; on the other hand, nitrate nitrogen is reduced immediately after absorption. Furthermore amino acid synthesis progresses smoothly in the root. The quick reduction of nitrate nitrogen in *P. densiflora* tree might be the adaptation to acidic soil areas where bases are lacking.

Key words : free amino acid, ammonium, nitrate, nitrate reduction, base, calcium, translocation

Received 20 January 2020, Accepted 30 June 2020

1) Center for Forest Restoration and Radioecology, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) Kansai Research Center, FFPRI

3) Department of Forest Soils, FFPRI

* Department of Forest Soils, FFPRI, 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki, 305-8687 JAPAN; e-mail: kurya@ffpri.affrc.go.jp