

SOIL NUTRIENTS AFFECT SWEETNESS OF SUGAR MAPLE SAP

by Adam D. Wild

<https://www.esf.edu/melnhe/documents/WildMSThesis2014finalversion.pdf>

土壌と葉の栄養素がサトウカエデの樹液の甘さにおいてどのように役割を果たすかを理解することは、メイプルシロップを生産するために経済的に重要です。砂糖の濃度は、1ガロンのシロップを生成するために必要な樹液の量に影響を与えます。ニューハンプシャー州のホワイトマウンテンにある5つの林分で、サトウカエデの樹液の甘さをサンプリングし、葉と土壌の栄養素と相関させました。処理区画は、栄養素の添加が樹液の甘味を増加させるかどうかをテストするために、N、P、N、P、およびCaで施肥されました。樹液中のより高い糖濃度は、土壌窒素の無機化と相関していた。葉状Pは樹液の甘味と負の相関があり、葉状N:Pが高い樹木は樹液が甘い。30 kg N ha / yrの添加は、最初の処理から2年後に樹液の甘味を増加させました。土壌窒素が多い場所を選択するか、Nで肥料を与えることにより、メイプル生産者はより甘いメイプル樹液を集めることができるかもしれません。

Understanding how soil and foliar nutrients play a role in sap sweetness of sugar maples is economically important for producing maple syrup. Sugar concentration affects the amount of sap required to produce a gallon of syrup. Sugar maples were sampled for sap sweetness in five stands in the White Mountains of New Hampshire and correlated to foliar and soil nutrients. Treatment plots were fertilized with N, P, N and P, and Ca to test whether a nutrient addition increases sap sweetness. Higher sugar concentration in the sap was correlated with soil nitrogen mineralization. Foliar P had a negative correlation with sap sweetness while trees with higher foliar N:P had sweeter sap. Addition of 30 kg N ha/yr increased sap sweetness two years after initial treatment. By selecting sites with higher soil nitrogen or fertilizing with N, maple producers may be able to collect sweeter maple sap.

第1章

1.はじめにと知的メリット

サトウカエデ (*Acer saccharum* Marsh.) の木は、米国北東部とカナダ南東部全体で、高品質の木材、日陰、鮮やかな秋の色、メイプルシュガーで高く評価されています。樹液は、メイプルシロップまたはメイプルシュガー製品を生産するために、冬の終わりまたは春の初めにサトウカエデから抽出されます。米国で生産されたメイプルシロップまたは砂糖製品は、年間8100万米ドル以上 (Farrell and Cabot 2012)、カナダでは3億カナダドル以上 (Statistics Canada 2013) と評価されています。広大な市場にもかかわらず、メイプル樹液の甘さに影響を与える要因は完全には理解されていません。

メイプル樹液は主に平均2.5%の糖分を含む水で構成されています (Gabriel and Seegrist 1977)。樹液の甘さは樹木によって大きく異なり、10%に達する可能性があります (Gregory and Hawley 1983)。ショ糖はメイプル樹液の主要な糖であり、他の糖が樹液の0.05%を超えることはめったにありません (Gregory and Hawley 1983)。シ

ロップは、樹液を約66%の砂糖まで煮詰めることによって生成されます。1ガロンのシロップを生成するために必要な樹液の量は、樹液の甘味に依存し、糖濃度のパーセントを86で割ることによって計算できます (Taylor 1956、Jones 1967、Perkins and van den Berg 2009)。より甘い樹液は、樹液を集めてシロップに沸騰させるのに必要なエネルギーと労力の量を減らします。樹液が甘い木はまた、樹液の量が多くなる傾向があり、シロップの生産が増加します (Marvin et al. 1967)。

Chapter 1

I. INTRODUCTION AND INTELLECTUAL MERIT

Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) trees are valued for their high quality timber, shade, vibrant fall color, and maple sugar throughout the northeastern United States and southeastern Canada. Sap is extracted from sugar maples in the late winter or early spring for producing maple syrup or maple sugar products. Maple syrup or sugar products produced in the United States are valued at over US\$81 million a year (Farrell and Cabot 2012) and well over CAN\$300 million in Canada (Statistics Canada 2013). Despite the extensive market, factors affecting maple sap sweetness are not fully understood.

Maple sap consists primarily of water with an average of 2.5% sugar (Gabriel and Seegrist 1977). Sap sweetness varies substantially between trees and can reach 10% (Gregory and Hawley 1983). Sucrose is the primary sugar of maple sap with other sugars rarely exceeding 0.05% of the sap (Gregory and Hawley 1983). Syrup is produced by boiling sap down to approximately 66% sugar. The amount of sap required to produce a gallon of syrup is dependent upon sap sweetness and can be calculated by dividing the percent sugar concentration into 86 (Taylor 1956, Jones 1967, Perkins and van den Berg 2009). Sweeter sap reduces the amount of energy and labor required to collect and boil the sap into syrup. Trees with sweeter sap also tend to yield a higher volume of sap which increases syrup production (Marvin et al. 1967).

II. SAPフロープロセス

カエデの樹液浸出メカニズムは複雑で、ほとんどの植物とは異なります

(Tyree 1983)。カエデの樹液の流れのメカニズムは、他の種のように根の圧力ではなく、茎の圧力に依存しています (Gregory 1982、Tyree 1983)。葉のない期間中の樹液流メカニズムは、葉内の蒸散が茎を通して水を引き上げる期間中の葉の樹液流とは異なります。樹液の流れには、夜間の氷点下の温度と、それに続く日中の解凍温度が必要です (Marvin 1958、Marvin et al. 1971)。小枝の温度は、根や茎の温度よりも樹液の流れとよりよく相関することがわかっています (Marvin 1958)。茎内の圧力は、氷点下では大気圧より低く、気温が高いほど高くなります (Gregory 1982、Tyree 1983)。樹液流中の茎内の圧力が高いと、大気圧が低いときに樹液が蛇口の穴から染み出します

(Gregory 1982)。樹液の急速な流れは、発熱、水の凍結からの熱の放出の開始後わずか5~60秒で発生することがわかっています (Tyree 1983)。カエデの樹液の流れにはショ糖などの浸透圧活性物質が必要であり、ブドウ糖や果糖だけでは機能しません (Marvin 1958)。

温度変動によって茎の圧力が樹液を枝に引き上げる方法は興味深いものです。カエデの辺材細胞には、他の種類の広葉樹とは異なるCO₂気泡が大量に含まれています (Gregory

1982、Tyree1983)。休眠期には、成長期よりも高密度の気泡が存在します (Sperry et al.1988)。枝の温度が下がり始めると、セル内でガス粒子の張力が発生し、CO₂の圧力が低下し (Gregory 1982、Tyree 1983)、樹液がセルに流れ込みます。水粒子は結晶化してセルの外壁に凍結し、その過程で熱を放出します。

分岐して大気中に放出され、茎内の圧力がさらに低下します (Gregory1982)。

2

樹液は、細胞内の温度と大気が等しくなるまで、水張力と低い幹圧圧縮ガス粒子を介して、より暖かい内部細胞から細胞に引き込まれ続け、最終的には根に引き込まれます (Gregory1982)。樹液の流れは、土壌で研究されているように、成長する氷のレンズに向かって水が移動した結果である可能性もあります (Tyree1983)。気温が下がると、氷が溶けてCO₂の泡の圧力が高まり、樹液が茎に押し戻されます (Gregory 1982、Tyree1983)。CO₂気泡がどこから来ているのか、なぜそれらがカエデに豊富にあるのかは不明です (Gregory1982)。気温が急速に下がった場合よりも、気温が氷点下にゆっくりと下がった場合、より多くの樹液が枝に流れ込むことができます (Tyree1983)。デンプンのショ糖への変換は、CO₂を生成する代謝プロセスである可能性があり、樹液が甘い樹木は、より高い代謝からより高い圧力とより多くの樹液の流れを生み出す可能性があります (Gregory1982)。また、利用可能な土壌水分量が多いほど樹液の流れが増えると考えられています (Gregory1982)。

II. SAP FLOW PROCESS

Sap exudation mechanisms in maples are complex and different from most plants (Tyree 1983). The mechanism for maple sap flow is dependent upon stem pressure, instead of root pressure as in other species (Gregory 1982, Tyree 1983). Sap flow mechanism during the leafless period are different than sap flow during the leaf on period when transpiration within the leaves pulls water up through the stem. Sap flow requires subfreezing temperature at night followed by thawing temperature during the day (Marvin 1958, Marvin et al. 1971). Twig temperature has been found to correlate better with sap flow than root or stem temperature (Marvin 1958). Pressure within stems is lower than atmospheric pressure during freezing temperatures and greater during warmer temperatures (Gregory 1982, Tyree 1983). Greater pressure within stems during sap flow allows sap to exude out of tap holes while atmospheric pressure is lower (Gregory 1982). Rapid flow of sap has been found to occur only 5-60 seconds after the onset of an exotherm, a release of heat from water freezing (Tyree 1983). An osmotically active substance, such as sucrose, is required for maple sap flow and glucose or fructose alone will not work (Marvin 1958).

The way stem pressure pulls sap up into branches through temperature fluctuations is intriguing. Sapwood cells of maples contain CO₂ gas bubbles in greater quantity which is different from other species of hardwoods (Gregory 1982, Tyree 1983). Higher density of gas bubbles are present during the dormant season than during the growing season (Sperry et al. 1988). As the temperature starts to cool in a branch, tension of gas particles occurs within cells and CO₂ decreases in pressure (Gregory 1982, Tyree 1983) allowing sap to flow into the cell. Water particles crystallize and freeze to the outer wall of the cell and in the process release heat out of the

branch and into the atmosphere which further reduces pressure within the stem (Gregory 1982).

2

Sap continues to be pulled into the cell from warmer inner cells and eventually the roots through water tension and low stem pressure compressing gas particles until the temperature within the cells and the atmosphere equalize (Gregory 1982). Sap flow could also be a result of water moving toward growing ice lenses as studied in soil (Tyree 1983). As temperatures thaw, ice melts and CO₂ bubbles increase in pressure and push sap back down the stem (Gregory 1982, Tyree 1983). It is not known where the CO₂ gas bubbles come from and why they are abundant in maples (Gregory 1982). More sap is allowed to flow into the branches if temperature slowly drop below freezing than if the temperature fell fast (Tyree 1983). The conversion of starch to sucrose may be a metabolic process that produces CO₂ and trees with sweeter sap could create higher pressure and more sap flow from higher metabolism (Gregory 1982). It is also thought that higher amounts of available soil water increases sap flow (Gregory 1982).

III. 炭水化物

炭水化物は植物の発育に不可欠です (Magel et al.2000) 。植物内で生成される炭水化物は、成長、発達、防御、開花、耐寒性、生存に使用されるエネルギー源です。植物は炭水化物を貯蔵して、休眠後および落葉後に新しい葉を形成します。炭水化物は、植物の構造とエネルギーに使用されるさまざまな形態の炭素、水素、酸素の分子です (Rost et al.2006) 。

A.炭水化物の生産

炭水化物は、植物の葉の光合成プロセスによって形成されます (Kozlowski 1992、Magel et al.2000) 。葉に加えて、子葉、芽、小枝などの他の植物組織、

3

莖、花、果実にはクロロフィルが含まれていることが多いため、光合成して糖を生成します (Kozlowski1992) 。光合成は、炭素、水素、酸素の結合を形成して環を形成することにより、グルコースやフルクトースなどの単糖を生成します (Rost et al.2006) 。脱水反応により、2つ以上の単糖が結合して、スクロースなどのオリゴ糖を形成します

(Rost et al.2006) 。ショ糖は植物に豊富に含まれる炭水化物であり、植物内で輸送される炭水化物の最大95%を占めることがよくあります (Kozlowski1992) 。ショ糖の生成に加えて、単糖の長鎖が結合してデンプンなどの多糖類を形成する可能性があります

(Rost et al.2006) 。デンプンは植物によく見られる多糖類であり、糖分が過剰になると予備の炭水化物として蓄積します (Kozlowski1992) 。

B.炭水化物の貯蔵

炭水化物の貯蔵は、植物の長期生存にとって重要です (Kozlowski 1992、Regier et al.2010) 。過剰になると、植物は、昆虫による枯葉や鹿などのより大きな生物による草食動物などの不足時に、将来の動員のために炭水化物を蓄積します

(Kozlowski1992) 。貯蔵された炭水化物はまた、春の根と新芽の成長、開花、葉の発達にエネルギーを提供します。予約された炭水化物は、葉の発達前に開花するサトウカエデの花の生産にも使用されます (Kozlowski1992) 。非構造的炭水化物の埋蔵量は、植

物で利用可能な炭素の90%以上を占めています (Regier et al.2010)。光合成によって生成された糖は、貯蔵場所への輸送のために篩部に入ります (Gifford and Evens1981)。砂糖は通常、植物の篩部にのみ存在しますが、砂糖はサトウカエデの休眠期に木部に入ります (Gifford and Evans 1981; Kozlowski1992)。

4

1.ルートストレージ

炭水化物はしばしば植物の根に貯蔵されます。ルートストレージは、植物が越冬のために炭水化物を根に輸送するときの休眠 (Regier et al.2010)。成長と発達のためのエネルギーを提供することに加えて、根に貯蔵された炭水化物は、地上組織への損傷後に多くの植物が木の根元から再芽生えることを可能にします (Regier et al.2010)。炭水化物は、根に加えて、枝、茎、種子、果実、樹液にも貯蔵されます (Kozlowski 1992、Wong et al.2003)。

2.レイセルストレージ

サトウカエデは、樹液の光線細胞に炭水化物をデンプンとして貯蔵します (Marvin et al. 1971、

Gregory 1983、Kozlowski 1992、Liu et al. 1997)。初冬に、デンプンは糖に変換され、光線および軸性実質接触細胞で木部血管に放出されます (Gregory and Hawley 1983、Kozlowski、1992、Liu et al. 1997、Wong et al.2003)。デンプンが糖に変換される速度は、温度と細胞呼吸活動に依存します (Kozlowski1992)。メープルシロップのためにタップされた糖は、木部から抽出されます。

メープル樹液の甘さには光線細胞の量が重要です。より多くの光線細胞とより大きなサイズの光線細胞を持つ木は、より多くの糖を貯蔵し、より甘い樹液を持つことができます (Morsellie et al.1978)。より甘い樹液を持つ木は、必ずしも一年を通してより多くの砂糖を生産するわけではありませんが、より多くの砂糖を貯蔵することができます

(Morsellie et al.1978)。樹液の甘さを増す糖濃度を保存するために、より多くの光線細胞を生成するため、より速く成長する木は甘い木にとって重要です (Gregory 1977、Morselli et al.1978)。管理を通じてサトウカエデの成長率を上げることにより、光線細胞の存在量を増やすことができます (Gregory1982)。より高い成長率に加えて、より多くの光線細胞領域も遺伝的特徴である可能性があります (Morselli et al1978)。

C.炭水化物の割り当て

植物は、種の長期的な成功を確実にするために、さまざまな方法で炭水化物を割り当てます。植物は、光合成によって生成された炭水化物を、直接の構成成分または貯蔵備蓄のいずれかに割り当てます (神戸1997)。構造的に割り当てられた炭水化物は、細胞の発達や成長などの即時の成長や呼吸 (神戸1997) に使用され、新しい葉、芽、果実、新芽や根の伸長を生み出します (Kozlowski1992)。構造的に割り当てられた炭水化物は、成長がより多くの光合成生成を可能にし、したがってより多くの炭水化物の製造を可能にするため、連続サイクルです (神戸1997)。

炭水化物の植物配分にはトレードオフがあります。でんぷんと糖が構造に割り当てられると、呼吸によって炭水化物を失うという犠牲を払って、光合成生産のためのより多くの領

域を生産することができます（神戸1997）。炭水化物の割り当ては季節によって異なります。

D.炭水化物貯蔵の変動性

炭水化物は、光合成と植物の発達が変化するにつれて季節によって異なります（Wong et al.2003）。休眠状態から抜け出すと、サトウカエデの枝や茎の炭水化物が減少し、成長と発達の春のフラッシュに分配されます。成長と葉が発達し続けるので、炭水化物レベルは夏の初めの間低いままです（Wong et al.2003）。発育中の葉は、それらが生成するショ糖を使用して発育を終了し、短期間の目的でショ糖を一時的に保管します

（Gifford and Evans1981）。夏の終わりから初秋にかけて、過剰な炭水化物が蓄積されます。サトウカエデの炭水化物は、葉が老化するにつれて晩秋にピークレベルに達します（Wong et al.2003）。炭水化物

6

量は、新しい組織の発達に使用される次の春まで、休眠中ずっと一定のままです。炭水化物レベルは、休眠直前の短い期間を除いて、晩秋の間に高くなります。この間、耐寒性の開始のために炭水化物はわずかに枯渇します（Wong et al.2003）。一部の樹種は、寒い時期の凍結を防ぐために、秋に茎に糖を蓄積します（Kozlowski 1992、Regier et al.2010）。糖は液胞に蓄積し、細胞間氷の形成を減少させ、植物が凍結するのを防ぎます（Kozlowski1992）。

E.ソースまたはシンク

貯蔵された炭水化物は、光合成が起こっていないとき、または光合成が十分な量の炭水化物を供給できないときに炭水化物を提供するため、供給源と見なされます。シンクは、プロセスと活動のために炭水化物を必要とする植物内の領域です（Kozlowski1992）。シンクは、細胞の発達、貯蔵、呼吸によく使用されます。シンクで使用される炭水化物は、他の貯蔵された炭水化物から、または直接光合成生産から来ることができます。リバーシブルシンクは、茎または枝に集められた炭水化物であり、植物が必要とするときに炭水化物源として再動員することができます（Kozlowski1992）。木の根や樹液の木の中に貯蔵されている炭水化物は、芽を壊すための糖を供給するための可逆的なシンクとして機能することができます。

F.シンク強度

シンク強度は、競争分割を通じて炭水化物を獲得する植物の能力です。特定の植物器官シンクへの炭水化物の割り当ては、組織または器官の潜在的なシンク強度によって決定されます（Kozlowski 1992、Magel et al.2000）。シンク強度は

7

正味の炭素増加から呼吸による炭素損失を差し引いた合計を計算することによって最もよく決定されます（Kozlowski1992）。木の成長率は、植物組織の沈下強度を決定することができます（Kozlowski1992）。炭水化物シンクの需要には、光合成の供給を調節する能力があります（Gifford and Evans1981）。果実などの植物器官からのより大きなシンク強度は、葉の成長を低下させる可能性があります（Gifford and Evans1981）。

ただし、各シンクの需要と特性は、ショ糖、ブドウ糖、デンプンなどの炭水化物シンクのタイプによって異なります (Gifford and Evans 1981)。

G.炭水化物貯蔵に対する土壌の影響

土壌養分は、植物内の炭水化物輸送に寄与する可能性があります。研究によると、利用可能なリン酸塩の増加は、根の炭素輸送を制限することがわかっています (Magel et al. 2000)。窒素が十分に供給されている植物は、炭水化物を酵素の生産と成長に割り当てます (Magel et al. 2000)。その結果、貯蔵に割り当てられる炭水化物が少なくなり、根はそれほど多くの炭水化物を貯蔵しなかったため、菌根に悪影響を及ぼしました (Magel et al. 2000)。

IV. SAP SWEETNESS VARIABILITY

サンプリング日や樹木ごとのメープル樹液の樹液の甘さの変動は、メープル生産者の間で一般的に知られており、研究者によって文書化されています (Wiley 1885、Morse and Wood 1895、Taylor 1956、Larochelle et al. 1997)。しかし、樹木の樹液の甘さのランク付けは、通常、サンプリング日と季節の間で変化しません (Taylor 1956)。樹液の甘味を制御するものを理解することは、砂糖の生産を増やし、エネルギーコストを削減するために重要です。

8

A. 遺伝的影響

同様の場所要因を持つ林分における樹液の甘味の変動性は、樹液の甘味が遺伝学によって制御されているという考えを示しています。樹液の甘味が増加する理由として、光線細胞面積と樹液の甘味との関連があります (Gregory 1977、Morselli et al. 1978)。より高い光線細胞面積は、より速く成長する樹木の結果です (Gregory 1977) が、遺伝形質でもあります (Morselli et al. 1978、Gregory 1982)。遺伝的に甘い木を作ることは長年考えられてきました。1885年の米国の砂糖産業に関するワイリーの報告書は、「砂糖を大量に生産するカエデの種族は、大量のバターを生産する牛の種族と同じくらい簡単に開発できると信じる理由は十分にあります。カエデはまだジャージーのレースがあるかもしれませんが」 (Wiley 1885、p.209)。遺伝的影響を理解する試みは、サトウカエデをクローンで複製することによってなされてきましたが、ワイリーが考えたほど簡単ではありませんでした。クローン複製に関する公表された研究は、種子で育てられた台木への芽または接ぎ木接ぎ木に限定されています。樹液の甘さのために選択された接ぎ木のラメットの樹液の甘さは、依然として高い変動性を持っています (Santamour and Cunningham 1964、Demeritt 1985)。接ぎ木ユニオンの上下の樹液糖濃度の測定では、同じ木の樹液の甘さに違いがありました (Demeritt 1985)。これらの結果は、台木が茎に集められた樹液の甘さに影響を及ぼし、接ぎ木が甘い木を繁殖させる最良の方法ではないことを示しました (Santamour and Cunningham 1964、Demeritt 1985)。甘い木からの種子の選択は、より甘い樹液を持つ木を生産するための別の可能性です。しかし、母体の種子の選択は、繁殖体間で樹液の甘味に大きなばらつきが残っているため、

効果的であることが証明されていません (Gabriel 1972、Kriebel 1989&1990) 。優れた甘さのために接ぎ木された木の採種園での交配による二親の種子の選択は、

9

樹液の甘さの高い子孫を生み出す (Kriebel 1990) 。したがって、遺伝的に甘い木を繁殖させる効率的な方法は開発されていませんが、遺伝学は樹液の甘味に大きく影響します。根付いた挿し木は、遺伝的に甘い木を大量生産し、形質の遺伝率を確保するための最も効果的な方法ですが、サトウカエデの挿し木を根付かせるための効果的な方法はまだ開発中です (Santamour and Cinningham 1964) 。発根挿し木で再現したサトウカエデの樹液甘味の変動性に関する研究は発表されていない。

B.環境への影響

樹液の甘味に影響を与える可能性のある要因として、土壌や気象パターンへの曝露などのサイト要因が考慮されています。葉の光合成は糖を生成するため、樹液の甘さには光が重要です。より健康なサトウカエデは、不健康な木よりも正味の光合成が高い (Liu et al. 1997) 。樹冠が大きい開放栽培の木は、通常、森林栽培の木よりも樹液が甘い (Morrow 1955) 。大きな天蓋は、光合成のための葉面積が多く、光が木の下部に到達できるため、樹液が甘くなります (Morrow 1955) 。光は林冠の上部に限定されるため、林冠の直径は林冠の高さよりも重要です (Morrow 1955) 。優れた甘い木がキャノピーのサイズと砂糖の生産を増やすことができるように、砂糖の茂みを薄くすることが一般的に推奨されています (Kriebel 1990、Wilmot and Perkins 2004) 。光合成が高い樹木は樹液が甘いと予想されますが、これはテストされていません。

管理戦略として、土壌の質が良い場所を選ぶことが推奨されていますが、樹液の甘味に対する土壌と栄養素の影響についてはほとんど研究されていません。1885年でさえ、「ロームの多い」場所を選択するようにアドバイスされ、スレートまたは石灰岩の母材がある場所は

10

花崗岩の母材よりも好ましい (Wiley 1885) 。Morrow (1955) は、「良好な土壌」のある場所を選択することを推奨しましたが、良好な土壌を定義せず、土壌の影響が不明であることを認めました。より高い葉のNとCaは、より高い光合成と相関することがわかっています (Ellsworth&Liu 1994) 。NとCaが光合成を増加させる場合、NとCaの量が多いと、光合成速度が増加することで糖の生成が増加する可能性があることは論理的に思われます。Caは植物細胞の完全性と細胞壁の成長に使用されるため、光合成を増加させるCaの能力は驚くべきことではありません (Jones and Lunt 1967、Ellsworth&Liu 1994、White and Broadley 2003) 。それどころか、葉のPは、光合成に悪影響を与える可能性のあるサトウカエデの減少が高いことがわかっています (Liu et al 1997) 。成長の早い樹木は樹液が甘いことが多く (Taylor 1956、Gregory 1977) 、樹木の成長は適切な栄養素に依存します (Horsley et al 2002、Juice et al 2006) 。気温はまた、季節内の樹液の甘さに影響を与えることがわかっており (Marvin 1958、Marvin et al. 1971) 、それは太陽と風への斜面の露出によって影響を受ける可能性があります。温度はサンプリング日の変動を説明しますが、必ずしもツリー間の変動を説明するわけではなく、高コストなしで制御することはできません。

V. サトウカエデの健康と衰退

サトウカエデの衰退は、過去50年間、北東部と

米国中西部 (Horsley et al. 2002、Bailey et al. 2004)。サトウカエデの衰退は晩春の霜、凍結と解凍のサイクル、または栄養不足などの非生物的要因の結果

(Horsley et al. 2002、Bailey et al. 2002)。サトウカエデの衰退も生物の結果である可能性があります

侵入昆虫、真菌または病気などの要因 (Horsley et al. 2002、Bailey et al. 2004)。

11

サトウカエデの衰退の理由として大気沈着がしばしば考えられますが、衰退は複数の要因の結果である可能性が高く、場所によって異なる可能性があります (Horsley et al. 2002)。

A. 土壌の酸性化と陽イオン

大気沈着による土壌の酸性化は、二酸化硫黄の投入とガス状排出物からの窒素酸化物の結果です (Driscoll et al. 2003)。これらの入力、塩基カチオン (Ca、Mg、K) を置換し、土壌から浸出させます (Driscoll et al. 2003)。花崗岩の母材上のサイトには、Caの枯渇を緩衝するのに十分なCaがないことがよくあります。サトウカエデはCaとMgに依存し (Horsley et al. 2002)、サトウカエデの健康状態は土壌養分によって予測できます (Bailey et al. 2004)。CaとMgが低い土壌で成長するサトウカエデは、陽イオンが高い土壌で成長するサトウカエデほど健康的ではないことがよくあります (Horsley et al. 2000、Bailey et al. 2004、Schaberg et al. 2006)。サトウカエデの繁殖は、Caが少ない場所では低いか、存在しません (Sullivan et al. 2013)。その結果、サトウカエデの健康に不可欠な大気沈着枯渇陽イオンは、通常、サトウカエデの衰退の主な理由として関係しています (Horsley et al. 2002)。

B. Al&Mn毒性

サトウカエデの衰退は、AlまたはMnの毒性の結果である可能性もあります。酸性雨はAlとMnの動員を引き起こし、土壌溶液の一部として植物に侵入することを可能にします (Driscoll et al. 2003、Kogelmann and Sharpe 2006、Schaberg et al. 2006)。マンガンとAlは、サトウカエデの健康に悪影響を及ぼします (Kogelmann and Sharpe 2006、Schaberg et al. 2006、Long et al. 2009)。葉状Mnは、サトウカエデの光合成も減少させます (Kogelmann and Sharpe 2006)。

C. Caの追加

カルシウムの添加は、サトウカエデの健康を増進することがわかっています。ペンシルベニア州のアレゲニー高原の森林に石灰を加えると、サトウカエデの健康と成長が促進され、AlとMnの悪影響が減少しました (Long et al. 1997、Horsley et al. 2002)。ニューハンプシャーのホワイトマウンテンのCaSiO₂流域の追加で、サトウカエデの木と実生の成長と適応度が増加しました (Juice et al. 2006)。これらのCaの添加により、サトウカエデがCaの増加に反応することがさらに確認されました。大気沈着は土壌中の塩

基性陽イオンを枯渇させ、サトウカエデにストレスを与え、昆虫や病気にかかりやすくし、衰退と死亡率を高める可能性があります。

D. N&Pの影響

窒素は通常、北部の温帯林で最も制限的な栄養素です (Aber et al.、1998)。米国北東部の他の優占種と比較して、サトウカエデは異常に高い葉のN濃度を持っていませんが、それらを取り巻く土壌で高いN無機化を持っています (Lovett&Mitchell2004)。より高いNまたはNの添加があるサイトは、サトウカエデの成長を増加させました (Liu et al. 1997、Thomas et al.2010)。クロロフィルには大量のNが含まれているため、葉のNが高いサトウカエデの葉は光合成の増加と直接関連します (Ellsworth&Liu 1994)。Moore and Houle 2013)。リンは、オンタリオ州のNとCaで十分な土壌のサトウカエデに限定されていました (Casson et al. 2012、Gradowski&Thomas2006)。Pを追加すると、オンタリオ州のサトウカエデの成長が増加しました (Gradowski&Thomas2008)。しかし、バーモント州北西部のサトウカエデが減少している場所では、より高い葉のPが見つかりました (Liu et al.1997)。

VI. SAPの甘味を高めるための栄養素添加研究

施肥による樹液の甘さの増加が数回試みられ、結果はまちまちでした (Yawney&Walters1973)。樹液の甘さを増すための最初の文書化された肥料試験の1つは、木灰と石膏を加えるとバーモント州の土壌での糖の生産が増えることを発見しました

(Wiley1885)。樹液の甘さに関する肥料試験では、通常、特定の栄養素の効果を特定する能力を制限する栄養素の組み合わせが追加されます。LaValley (1969) は、20-10-10 (パーセントN、P、K) を2回施用し、16-16-16肥料を3回施用して、十分なNが含まれる土壌の1エーカーに合計1000ポンドの肥料を施肥しました。ニューヨークのアディロンダック山地。樹液の甘味は、処理後2年で11%増加し、処理後少なくとも5年間この甘味を維持しました。より甘い樹液は、タップごとにシロップの生産を23%増加させました。Kriebel (1961) は、オハイオ州で1エーカーあたり600ポンドの硝酸アンモニウムで2つの林分に肥料を与えてから、2年後に樹液の甘味を増しました。NPKとNPの添加は樹液量の収量を増加させましたが、NPKは樹液の甘さを増加させることができる唯一の処理であり、NKまたはNCaによる施肥はオンタリオ州の樹液の甘さを増加させませんでした (Leech&Kim1990)。栄養素が不足している植物だけが、栄養素の添加後に樹液の甘さを増すことができます。KCaMgの施肥試験は、バーモント州北部の樹液の甘味を高めるのに最適でした (Wilmot and Perkins 2004)。これは、酸性雨に対する陽イオンの減少の結果である可能性があります。

シュガーブッシュに肥料を与えても、樹液の甘さが増すとは限りません。オンタリオ州のアイスストームによって深刻な被害を受けた樹木では樹液の甘味が減少し、石灰、PK、または石灰とPKを添加しても樹液の甘味は増加しませんでした (Noland et al.2006)。Wilmot et al. (1995) CaKMg、石灰とCaKMgの混合物、およびNPKの市販のMapleGro肥料を使用したバーモント州の施肥スタンド

しかし、糖濃度の変化は見られませんでした。樹液の甘さに関する肥料の試験でも、樹液の糖濃度を下げることができます。Pの添加は糖収量を減少させたが、NとKを別々に適用しても、ニューヨーク州中部の樹液の甘味には影響しなかった (Watterston et al.1963)。NPKの添加は、処理後2年目に糖収量を増加させることができましたが、最初のシーズンの樹液の甘味の大幅な減少を補うことはできませんでした (Watterston et al.1963)。オンタリオ州のサトウカエデの健康な林分にN、NK、NMg、またはCaMgKを添加すると、施肥後1年目は総糖生産量 (樹液量×糖濃度) が減少し、2年目はわずかに増加しましたが、樹液の甘味は変化しませんでした (Bary&ロイ1998)。衰退するカエデ林分と同じ栄養素を加えると、樹液の甘さが増しました (Bary&Robichaud 1994)。適切な養分を加えるのは林分によって異なりますが、施肥によって樹液の甘さを増す可能性はあります。

第2章

I.はじめに

メープルシロップの生産は、米国北東部とカナダ南東部で経済的に重要な長年の伝統です。非木材林産物であるメープルシュガーは、サトウカエデの木 (*Acer saccharum* Marsh.) から集められた樹液を沸騰させることによって生産されます。カエデの木から集められた樹液は、主に糖濃度が1~5%の水です (Gregory and Hawley 1983、Laroche et al 1997)。メープル樹液から生成されるシロップの量は、樹液の糖濃度によって決まります。1ガロンのシロップを生成するために必要な樹液のガロンは、86を樹液の糖のパーセントで割ることによって計算できます (Taylor 1956、Jones1967)。樹液の甘さを増すと、樹液を沸騰させてシロップにするのに必要な時間とエネルギーに直接影響します (LaValley1969)。

樹液の甘さを増す最良の方法として、シュガーブッシュの管理が提案されています (Morrow 1955、Wilmot&Perkins2004)。シュガーブッシュを薄くすることが最も一般的な管理上の推奨事項です (Kriebel 1961、Kriebel 1990、Laing&Howard 1990、Wilmont&Perkins 2004)。間伐に加えて、シュガーバスに適した土壌品質の場所を選択することをお勧めしますが、樹液の甘さに対する土壌品質の影響は限られていません (Morrow1955)。土壌の栄養素が樹液の甘さにどのように影響するかをさらに理解することで、砂糖の茂みを選択するときに探す理想的な土壌の質 (Morrow 1955)、または栄養素を追加する必要があるかどうかを砂糖の茂みの管理者に知らせます。

光合成はカエデ内に糖を生成します (Noland et al.2006)。光合成によって生成された糖は、デンプンとして光線細胞と根の中に保存されます (Marvin et al. 1971、Gregory 1983、Liu et al.1997)。晩秋から初冬にかけて、でんぷんはショ糖に変換され、木部を流れて、春にシロップを生産するために樹液が集められます (Marvin et al. 1971、

グレゴリー1983、劉ら。1997年、ウォンら。2003)。キャノピーが大きく成長率が高い健康な樹木は、糖濃度が高くなります (Morrow 1955、Taylor 1956、Blum 1973、Laing&Howard1990)。成長の早い木は、砂糖を貯蔵し、樹液の甘さを増すために、ますます大量の光線細胞を作り出すため、特に重要です (Gregory 1977、Morselli et al.1978)。

サトウカエデの衰退は、過去50年間、米国北東部の森林で観察されています (Horsley et al. 2002、Bailey et al.2004)。サトウカエデの健康状態は、利用可能な土壌栄養素によって予測でき、栄養素の欠乏はサトウカエデの衰退の理由として関係している可能性があります (Bailey et al.2004)。サトウカエデの健康における栄養素の欠乏は、塩基カチオンの置換と酸性雨からの浸出の結果です (Horsley et al. 2002、Driscoll et al.2003)。利用可能な土壌カルシウム (Ca) とマグネシウム (Mg) が少ない場所では、健康なサトウカエデのサポートが少なくなります (Horsley et al. 2000、Bailey et al. 2004、Schaberg et al. 2006、Sullivan et al.2013)。衰退する林分にCaを加えることで、樹木や苗木の健康、成長、適応度が向上しました (Long et al. 1997、Horsley et al. 2002、Juice et al 2006)。Caの添加は、アルミニウム (Al) とマンガン (Mn) がサトウカエデに及ぼす毒性の影響も媒介します (Schaberg et al 2006、Long et al.2009)。KまたはMgなしでCaを添加すると樹液の甘味が増加する可能性があることはまだ示されていません。

土壌窒素 (N) の無機化は、サトウカエデ周辺で他の広葉樹種よりも高くなっています (Lovett&Mitchell2004)。Nが高い場所では、サトウカエデ (Thomas et al. 2010) とより健康な天蓋 (Liu et al. 1997) の成長率が高くなります。サトウカエデのより高い光合成能力は、より高い葉のNと相関しており (Ellsworth&Liu 1994)、Nを加えると樹液の甘味が増す可能性があることを示唆しています。一方、過剰な土壌Nは、キャノピーのダイバックと葉のCaの減少を引き起こす可能性があります (Aber et al. 1998、Moore&Houle 2013)。前世紀に、N沈着は増加しました
米国北東部の陸域生態系におけるN (Aber et al. 1998、Driscoll et al. 2003、トーマスら。2010)。フォイラーPは、十分なNを含むオンタリオ州の酸性サイトでのDRIS分析による最も制限的な栄養素であり (Casson et al. 2012)、土壌Pはサトウカエデの成長の変動の74%を説明しました (Gradowski&Thomas2006)。しかし、健康な樹木と比較して、バーモント州北西部のサトウカエデが減少している場所では、葉のPが高くなっています (Liu et al1997)。

その経済的重要性のために、いくつかのシュガーブッシュ施肥試験がありましたが、樹液の甘味を高めるための施肥試験がさまざまな結果をもたらしたため、どの特定の栄養素がメープル樹液の糖濃度に影響するかはまだ示されていません (Yawney&Walters1973)。肥料添加研究の大部分は、特定の栄養素の影響を特定する能力を制限する栄養素の組み合わせを追加しました。Nが十分な土壌では、NPKの完全な肥料添加により、アディロンダックの樹液の甘味が増加し (LaValley 1969)、NPKはオンタリオ州南部の共優勢樹木の糖収量を増加させました (Leech&Kim1990)。NPKの添加は、ニューヨーク州中部で異なる年に樹液の甘味を減少および増加させた (Watterston et al. 1963) か、バーモント州北部の樹液の甘味に影響を与えなかった (Wilmot et

al.1995)。カルシウム、カリウム (K)、Mgは、バーモント州北部の樹液の甘味を増加させましたが (Wilmot and Perkins 2004)、ニューブランズウィック州北西部の健康なサトウカエデには影響しませんでした (Bary&Roy1998)。NとK、P、Ca、またはMgの組み合わせは、オンタリオ州またはニューブランズウィック州の樹液の甘さを増加させませんでした (Leech&Kim 1990、Bary&Roy 1998、Noland et al.2006)。Nを単独で添加すると、オハイオ州の樹液の甘味が増加しましたが (Kriebel 1961)、ニューヨーク中心部の樹液の糖濃度とニューブランズウィック州の健康な樹木には影響しませんでした (Watterston et al. 1963、Bary&Roy 1998)。Pを単独で加えると、ニューヨーク州中部の樹液の甘さが減少しました (Watterston et al.1963)。これらの研究はさまざまな結果を示しており、どの栄養素が樹液の甘味を制御するかについての決定的な答えを提供していません。

この研究の目的は、どの栄養素がメープル樹液の糖濃度に影響を与えるかを決定することでした。この研究では、個別の施肥による樹液の甘味に対するN、P、N、P、およびCaの影響をテストします。土壌、樹液および葉の養分濃度、成長速度、キャノピーの健康状態、および光合成の部位特性を測定し、樹液の甘味と相関させて、養分濃度または部位因子が樹液の甘味に影響を与えるかどうかを判断しました。私は、土壌と葉のCaとNが樹液の甘味の栄養素を制限し、Caが樹液の甘味を増加させると予測しました。

II. 方法

A. サイトの説明

この調査の森の略は、米国ニューハンプシャー州のホワイトマウンテンにあります。3つのサイトはバートレットエクスペリメンタルフォレストにあり、2つのサイトはホワイトマウンテン国有林の西端にあるジェファーズブルックにありました (表1)。両方のサイトの土壌は、氷河期までに開発されたスポドゾルです。バートレットの岩盤は花崗岩で、ジェファーズブルックの岩盤は変成岩です。ホワイトマウンテンの気温は夏に30°C以上に達する可能性があり、冬の気温は-35°Cに達する可能性があり、年間平均気温は5.5°Cです。バートレットエクスペリメンタルフォレストの平均年間降水量は127cmで、雪は150~180cm蓄積することがよくあります。

林分は年齢が異なり、収穫から28~130年前のもので (表1)。成熟した林分の平均基礎面積は33.9 (m² / ha) であり、2つの中年林分の平均基礎面積は31.0 (m² / ha) でした。バートレットの高層植物は、主にサトウカエデ、キハダカンバ (*Betula alleghaniensis* Britton)、アメリカブナ (*Fagus grandifolia* Ehrh.) で、時折白い灰 (*Fraxinus americana* L.) とアメリカハナノキ (*Acer rubrum* L.) があります。ジェファーズの古いスタンドの植生

19

ブルックは主にサトウカエデとキハダカンバですが、ジェファーズブルックの若いスタンドの植生はサトウカエデ、キハダカンバ、ピンチェリー (*Prunus pennsylvanica* L.f.) の混合物でした。

この研究は、北部広葉樹生態系における複数要素の制限 (MELNHE) 研究の一部でした。スタンドには、Ca、N、P、N、Pを追加するための処理プロットとコントロールが

含まれていました。カルシウムは2011年秋に1回CaSiO₃として1150kg Ca haの割合で施用され、NとPは2011年、2012年、2013年に年2回施用されました。窒素はNH₄NO₃として30 kg N ha /年の割合で施用されました。、およびPは、10 kg P ha /年の割合でNaH₂PO₄として適用された。

処理区画は50x50mで、区画の内側30x30 mからサンプリングするために樹木が選択され、10 mの緩衝液が残されました。ただし、区画が5mの緩衝液で30x30mであったジェファーズブルックの若いスタンドは例外です。ジェファーズブルックとバートレットC8の両方のスタンド-モートルは5つの処理すべてを行いました。バートレットで成熟したスタンドC9にはCaプロットがありませんでした。バートレットの中央にあるスタンドC6にはすべての処理区画がありましたが、他の処理区画には十分なサトウカエデがなかったため、区画の端から少なくとも15m離れた区画の外側にコントロールツリーが選択されたCa区画のみがサンプリングされました。ジェファーズブルックの古い林分を除いて、胸の高さ(1.37 m)で直径が10 cm以上のすべてのサトウカエデが選択されました(プロットあたり10~18本)。サトウカエデが豊富だったので、乱数発生器。

B.メープル樹液のサンプリング

タッピングシーズン中の樹液の流れには、夜間の凍結とそれに続く日中の気温の解凍が必要です(Edson 1910、Tyree 1983)。4回サンプリングされたバートレットで成熟したスタンドC8を除いて、各サイトは3回サンプリングされました。バートレットのすべてのサイトは同じ日にサンプリングされました

20

ジェファーズブルックのサイトは、翌日またはバートレットがサンプリングされる前日にサンプリングされました。2つの連続したサンプリング日は1つのサンプリング期間と見なされました。サンプリング期間は、2月24日(バートレットC8成熟のみ)、3月10日と11日、3月24日と25日、3月30日と31日でした。この期間は、2013年の樹液流シーズンの大部分をカバーしました。樹木からの各サンプルは、少なくとも1週間間隔で採取され、その間に温度が氷点下にとどまり、樹液が流れなかった日がありました。サイトとプロットがサンプリングされる順序は、樹液がサンプリングされた時刻を配布するために、サンプリング日ごとに切り替えられました。

樹液は、ミニタッピング手順を使用して各ツリーからサンプリングされました

(Gabriel 1982)。地上約1.3mの木の南側に直径2mmの穴を約1cm開けた。次に、16ゲージの注射針を樹液の棘として木に挿入しました。サンプリングの際、注射針の先にプラスチック製の50ml試験管(試験管の側面に穴を開けたもの)を吊るして樹液を採取しました。雨や雪が降った場合は、希釈を防ぐために試験管の上部を覆いました。試験管が少なくとも15分間木にぶら下がっていて、少なくとも1.5 mlの樹液が試験管に集められた後、糖を提供するMISCO PA201 デジタル温度補償屈折計(MISCO、オハイオ州クリブランド)で樹液を測定しました。樹液の濃度(Gregory 1983)をブリックススケールで。屈折計は、サンプリング前と10本ごとのサンプリング後に脱イオン水で校正されました。屈折計のプリズムは、サンプルごとにイソプロピルアルコールで洗浄し、ティッシュワイプで乾燥させました。

各区画からの複合樹液サンプルは、各樹木から約2 mlの樹液を収集し、畑から戻ったらすぐに凍結することによって収集されました。その後、樹液サンプルを#1ワットマン濾紙で濾過して、破片と2滴の硝酸 (HNO₃) を除去しました。

安定化のために追加されました。次に、樹液サンプルを誘導結合プラズマによって分析しました。

21

P、Ca、Mg、K、およびMnの濃度にPerkinElmer Optima 3300 DV (PerkinElmer inc.、マサチューセッツ州ウォルサム) を使用した発光分光分析 (ICP-OES) 。

C. 土壌養分

土壌養分は、Fisk et al. によって報告されたように、2009年6月下旬に測定されました。(2014)。各区画で直径2cm、深さ10cmの約30個の土壌コアをサンプリングする前に、Oi (リター層) を除去しました。サンプルは、2009年6月下旬に各サイトの4つの区画から採取されました。バートレットC6半ばでサンプリングされた区画では、土壌養分は利用できませんでした。各コアは大江、大亜、ミネラル土壌に分けられました。鉱物土壌には、存在する場合はE層が含まれていました。地平線で区切られた土壌コアは、各プロットから合成されました。

窒素の無機化率は、21日間の実験室でのインキュベーションによって決定されました (Fisk et al.、2014)。土壌Pは、pH 8.5の重炭酸塩で抽出することによって分析されました (DeForest and Scott2010)。交換可能な土壌Caは、NH₄Clで抽出することによって決定されました (Naples&Fisk、2010)。抽出可能な土壌のCaおよびP濃度とN無機化率は、各区画の栄養素特性について、地平線全体で平均化されました。

D. 葉の収集とガス交換の測定

各区画で、平均糖濃度が最も高い2本の木と平均糖濃度が最も低い2本の木について、葉の栄養素とガス交換を測定しました。樹液の甘さが同じ樹木が2本以上ある場合は、ランダムに樹木を選びました。ショットガンを使用して、各樹木から上部キャノピーから少なくとも15枚の日光にさらされた葉を収集しました。ショットホール、病気、昆虫の草食動物のない葉のみを使用しました。葉が乾燥して光合成することを確認するために、晴れた日の午前10時から午後2時の間に葉をサンプリングしました。ザ・

22

ガス交換測定のための蒸散を維持するために、除去された枝はすぐに水中に置かれた。

撃墜されてから数分以内に枝に付着したまま、各樹木から1枚の健康な葉をサンプリングして光合成と導電率の可能性を調べました (Schaberg et al.1997)。ガス交換測定は、LI 6400 (LI-COR Inc.、Lincoln、NE) を使用して、既知のCO₂およびH₂Oの密閉チャンバー内でLEDライトを照射することによって行われました (Schaberg et al.1997)。各葉について10回の測定を行い、潜在的な光合成と導電率について平均しました。

E. 葉の栄養素

ガス交換測定後、葉を65°Cで24時間乾燥し、Wiley Mill 40メッシュスクリーン

(Thomas Scientific、ニュージャージー州スウェズボロ) を使用して粉碎しました。葉のP、Ca、Mg、K、およびMnの濃度は、マッフル炉で470°Cで一晩約0.25 gのサンプルを灰化し、ホットプレート上の6N HNO₃で20分間分解し、分解した溶液をワットマン # 1でろ過することによって決定しました。42濾紙と脱イオン水ですすいでください

(Wilde 1979)。分解した溶液をICP-OESで分析し、P、Ca、Mg、K、およびMnの濃度を調べました。窒素は、約2.5 mgのサンプルをCおよびN元素分析装置 (Flash EA 1112シリーズ、CE Elantech Inc.、ニュージャージー州レイクウッド) で燃焼させることによって分析しました。

F.木の健康と成長

サンプリングされたすべての木の樹冠の健康状態は、北米のメープルプロジェクト

(Miller et al. 1991) によって開発された手順を使用して評価されました。2人の個人は、バーモント州森林公園レクリエーション局を通じて、2つの異なる角度から木を視覚化することによって評価を実行するように訓練され、認定されました。評価では、ツリーの特性を評価しました

23

全体的な樹木の活力、立ち枯れ率、樹冠の透明度、生きている樹冠の比率、および樹冠の全体的な密度。キャノピーの健全性の評価に加えて、2008年、2011年、2013年の各樹木のDBHを測定することにより、成長を決定しました。各樹木の成長率は、年ごとの成長率の直径の3つの観測値への回帰によって適合されました。

G.データ分析

合計で314本の樹木がタップされ、298本がサンプリング用の樹液を提供しました。各日付の糖濃度サンプルは、各樹木に特徴的な単一の樹液の甘味について、個々の樹木から平均化されました。個々の木の葉の養分濃度、光合成、および気孔伝導率は、合計84の実験単位で同じ木からの平均糖濃度と相関していました。葉状Nのサンプルが分析中に漏れ、使用できませんでした。個々の木の成長の測定値、茎の直径、および樹冠の評価も、298本すべての木からの個々の樹液の甘さと相関していました。以前の直径測定値はすべての木で利用できなかったため、成長測定値は256本の木でしか計算できませんでした。土壌養分特性は個々の区画で利用可能であったため、区画内の各樹木の平均樹液甘味は、各区画の平均樹液甘味について平均されました。各区画の平均樹液甘味度は、16区画の土壌Ca、P、およびNの無機化と相関していた。16のプロットは、各スタンドに4つの複製プロットがある4つのスタンドを表しています。各区画の樹液養分濃度は季節全体で平均され、5つの林分からサンプリングされた21区画すべての平均樹液甘味度と相関していました。相関の有意性をテストするための基準として、アルファレベル0.10 ($\alpha < 0.10$) およびr値0.25以上 ($r > 0.25$) が考慮されました。

24

樹液の甘味に対する栄養素処理効果の試験は、ランダム化された不完全なブロック設計の分散分析を通じて樹液の甘味のプロット平均を比較することによって実行されました。プロット間の不均一な差異を調整するために、共分散分析の付随として、前処理土壌のN無

機化が使用されました。前処理共変量を含めるための基準では、変数を樹液糖濃度と相関させる必要があり、少なくともr値は0.30 ($r > 0.30$)、アルファ値は0.10以下

($\alpha < 0.10$) でした (Cochran 1957)。前処理土壌N無機化は、この基準に適合する唯一の値でした。ダネットの検定を使用して、処理間の有意性を検定しました。カルシウム添加プロットとバートレットC6-midは、前処理土壌N無機化が利用できなかったため、共分散分析には使用されませんでした。したがって、共分散分析は、4つのスタンドの4つの処理でランダム化された完全なブロックデザインとして実行されました。分散分析と共分散分析の両方で、スタンドはブロッキング変数と見なされました。治療反応の有意性をテストするための臨界値として、0.10のアルファレベル ($\alpha = 0.10$) が使用されました。分散分析と共分散分析は、SASバージョン8 (SAS Institute Inc.、ノースカロライナ州ケアリー) のProcGLMを使用してテストされました。相関もSASを使用してテストされました。図は、Microsoft Office Excel 2007 (Microsoft Corporation、ワシントン州レッドモンド) およびMinitab 16 (Minitab Inc.、ペンシルベニア州ステートカレッジ) を使用して作成されました。

III. 結果

A. 土壌と葉の栄養素

樹液の甘味の相関結果を表2に示します。土壌Nの無機化が高い場所の樹木は、樹液中の糖濃度が高かった ($p = 0.007$, $r = 0.65$ 図1)。より高い土壌Caはより高い糖濃度と相関すると予想されたが、これはそうではなかった

25

trueを保持します ($p = 0.83$, $r = -0.06$, 図1)。土壌Pも糖濃度と有意な関係はありませんでした ($p = 0.42$, $r = -0.22$, 図1)。

土壌Nとは強い関係があったが、葉のNは樹液の甘味とは関係がなかった ($p = 0.14$, $r = 0.16$)。葉のPが高いほど樹液の甘味は低かった ($p = 0.02$, $r = -0.25$, 図1)。土壌Caと同様に、樹液の甘味と葉のCaの間に相関関係はありませんでした ($p = 0.79$, $r = -0.03$, 図1)。葉のN:Pの比率で示されるように、葉のNが高くPが低い木は樹液が甘くなりました ($p < 0.001$, $r = 0.38$, 図2)。

葉の栄養素と健康なサトウカエデの公表されている栄養素濃度との比較 (Kolb and McCormick 1993, Vizcayno-Soto and Côté 2004) は、樹木の76%が十分な葉のCa濃度を持ち、24%がCaが不足していることを示しました (図1)。樹木の35%はNが不足していましたが、すべての樹木は十分なPを持っていました (図1)。樹木の61%がMgの閾値を下回っていたため、Mgは樹液の甘味と相関していませんでしたが、Mgが最も不足していました。樹木の8%のみがKを欠乏していました。サトウカエデに毒性が多すぎると、Mnに最小のMn欠乏閾値は適用されません。すべての木はMn毒性閾値を下回っていませんでした。

B. 肥料処理効果

すべての処理プロットを分析し、処理前の土壌養分を考慮しなかった場合、処理は樹液の甘味に影響を与えませんでした ($p = 0.21$, 図3, 表3)。N、P、N、Pのみのバランス

の取れた設計、および対照区も樹液の甘味に影響を与えませんでした ($p = 0.23$ 、表3)。共分散分析でプロット間の差異を調整するために、前処理土壌のN無機化を併用した場合、Nの添加により樹液の甘味が増加しました ($p = 0.09$ 、表3)。N添加プロットの樹液の甘味は対照プロットより0.25%高かった (表3)。リンまたは

26

NとPを一緒に添加しても、樹液の甘味は増加しませんでした (表3)。同様に、Ca添加プロットでは樹液糖濃度が高くありませんでした (表3)。

C. 成長とキャノピーの健康評価

直径の成長率が大きい、または基底面積の成長が大きい樹木は、樹液の甘味とは相関関係がありませんでした (表2)。また、樹液糖濃度および茎の直径との相関関係はありませんでした ($p = 0.997$ 、表2)。キャノピーの健康状態の測定では、樹液の甘味は予測されませんでした (表2)。

D. ガス交換

葉での光合成の可能性が高い樹木は、樹液中の糖濃度が高いとは見なされませんでした ($p = 0.04$ 、 $r = 0.23$ 、表2)。葉の導電率は糖濃度と相関していませんでした ($p = 0.57$ 、 $r = -0.06$ 、表2)。葉のNは、より高い光合成ポテンシャル ($p < 0.001$ 、 $r = 0.40$ 、図5) および導電率 ($p = 0.02$ 、 $r = 0.26$) と正の相関がありました。

E. 樹液栄養素

樹液の栄養素は、区画ごとに、また季節全体で大きく異なり、各区画はかなり異なります。平均樹液栄養素濃度は、平均樹液糖濃度と相関していませんでした (表2)。樹液の栄養素濃度は樹液の甘味を予測せず、異なるサンプリング日で一貫していません (データは示していません)。

IV. 討論

A. 樹液の甘味に対する土壌と葉の栄養素の影響

研究の結果は、樹液の甘味の制限栄養素としてNを示しています。土壌のN無機化は樹液の甘味の増加と相関し、Nの添加は樹液の甘味の増加と相関しました (図1、表2)。さらに、葉のN:Pが高い木は、樹液が甘くなりました。Nの重要性

27

Nが光合成に及ぼす影響から、より甘い樹液への変化を理解することができます。樹液の甘味と潜在的な光合成の相関関係は統計的に有意であるとは考えられていませんでしたが、この傾向は、より高い光合成が樹液の甘味を増加させることを示唆しています。より高い葉のNは、予想されるように光合成の速度を増加させ (図4) (Ellsworth and Liu 1994, Liu et al. 1997)、おそらく糖のより高い生産を可能にしました。

葉のPが高くなると樹液の甘味が低下するのは驚くべきことでした (図1および2)。Pが高い場合、Pの悪影響は、Nが低い結果である可能性があります。Pが高いことが樹液の甘味が低いことと相関する理由の理解は不明です。フォイラーPは、十分なNがあるオンタリオ州の酸性サイトでのDRIS分析による最も制限的な栄養素であり (Casson et al.

2012)、土壌Pはサトウカエデの成長の変動の74%を説明しました (Gradowski & Thomas 2006)。しかし、健康な樹木と比較して、葉のPはサトウカエデの減少で高く (Liu et al. 1997)、サトウカエデ林分にPを添加すると、カエデ樹液の糖濃度が低下しました (Watterston et al. 1963)。樹液がより甘い葉のN:Pが高い木は、Pが樹液の甘味に悪影響を与える可能性があることも示唆しています。

土壌または葉のCaがより甘い樹液と関連しなかったことは驚くべきことでした (図1)。Caの存在量が多いと、シュガーメープルの健康が増すことが知られており (Horsley et al 2002、Schaberg et al 2006、Sullivan 2013)、健康な樹木は樹液糖濃度が高くなります (Noland et al. 2006)。Caが樹液の甘味を増加させない最も可能性の高い理由は、樹木の24%のみが葉のCa濃度の欠乏範囲にあったためです (図1)。この研究の樹木はNが最も不足しており、十分なCaを持っている可能性があります。葉のN濃度を欠乏閾値と比較すると、樹木の35%がNの欠乏範囲にあることが明らかになりました (図1)。キャノピーの健康状態を測定すると、大部分の木が健康であることが確認されます。

B. 肥料処理効果

窒素は、区画が前処理土壌N無機化で中和されたときに樹液の甘味を有意に増加させた唯一の栄養素でした (表3)。より高い樹液の甘味と相関する土壌のN無機化と一致して、土壌へのNの添加は、樹液の甘味を増加させることを可能にした。Nの添加は、光合成の増加に寄与した可能性が最も高く (図4)、これにより糖生産の増加が可能になりました。N施肥後の樹液の甘味の増加もKriebel (1961) によって報告されましたが、対照的に、N施肥の試験では樹液の甘味は増加していません (Watterston et al. 1963、Bary & Roy 1998)。平均して、Nの添加は、対照樹木よりも樹液糖濃度を0.25%増加させ、1ガロンのシロップの生産に必要な4ガロンの樹液を排除しました。Nの施用量はかなり少なく、Nを追加すると樹液の甘味がさらに高まるかどうか、または現在の施用率が樹液の甘味を高め続けるかどうかを判断するには、将来のサンプリングが必要です。

NとPの添加は樹液の甘味を高めることができなかったため、リンはNに悪影響を与える可能性があります。施肥試験では、Pは樹液の甘味を減少させることが報告されました (Watterston et al. 1963)。また、私たちのスタンドでの別の研究で見つかったように、栄養素が共制限されている可能性もあります (Fisk et al. 2014)。

カルシウムはNまたはPよりもはるかに高い施用量で施用されたため、葉に処理反応がなかったことは驚くべきことです。サトウカエデの葉は、CaSiO₃添加でケイ酸塩を吸収しました (データは示していません)。カルシウムは、樹液の甘さを増す代わりに、芽の成長に割り当てることができます。樹液の甘味を高めるためのCa処理反応が発生するかどうかを判断するには、さらに時間が必要です。

29

ほとんどの樹液の甘味肥料添加試験は、処理後2年間のみ監視し (Kriebel 1961、Watterston et al. 1963、Bary & Roy 1998)、最大5年間監視します (LaValley 1969)。樹液の甘味の低下は、肥料添加後の最初の年に見られました

(Watterston et al. 1963、Bary&Roy1998)。樹液の甘味の低下は、新芽と根の成長に追加の栄養素を割り当てた結果である可能性があります。根と新芽の増加は、その後数年でより高い砂糖の生産と貯蔵を可能にするでしょう。施肥が樹液の甘味に与える影響をさらに理解するには、長時間のサンプリングが必要です。

C. 樹液栄養素

樹液の養分濃度は樹木内で異なり (McCormick 1997、Perkins&van den Berg 2009)、サンプリング日によって異なる可能性があることが知られています

(McCormick 1997、Leaf and Watterson 1964)。タッピングシーズンのサンプリング日の変動は、温暖化の天候と芽の休憩のタイミングの生物季節学的応答である可能性が最も高いです (McCormick1997)。樹液中の窒素濃度はタッピングシーズンを通して増加する可能性があり、樹液がシーズン後半にバディフレーバーを持つ理由である可能性があります (Holgate 1950、Leaf and Watterson1964)。カルシウムとMgはタッピングシーズンを通して増加し、最後に急速に減少し、PとKはシーズンの前半に増加し、後半に減少し、芽が折れる直前に急速に増加することがわかっています (Leaf and Watterson 1964)。プロットで樹液を合成することで気付いた大きな変動のため、個々の木の樹液栄養素濃度を測定するのが最善です。

D. 木の健康と成長

キャノピーの健康状態の測定値はいずれも、樹液の甘味と相関していませんでした。以前の研究では、より健康的な天蓋は通常より甘い樹液を持っていることが示されているので、これは驚くべきことでした

30

(テイラー1956、ブルム1973)。Wilmot and Brett (1995) も、キャノピーのダイバックと砂糖の収量との間に相関関係がないことに驚いていました。しかし、私たちのスタンド全体で木の健康にほとんど変化はありませんでした。

キャノピーが樹液の甘さに影響を与えるため、生冠比は樹液の甘味に影響を与えると予想されてきました (Morrow 1955、Taylor1956)。ただし、樹冠の直径は、樹冠の高さよりもおそらく重要です。これは、閉鎖された林冠林では、太陽が樹木の下部に到達しないためです (Morrow1955)。

V. 結論

間伐と遺伝的に優れたものの選択によるシュガーブッシュの適切な管理

樹木は肥料よりも有益かもしれません (Kriebel 1990、Wilmot&Perkins 2004、Perkins&van den Berg 2009)。砂糖の茂みの場所を選択することは、樹液の甘さを最大化するための可能性です。Nが高い場所を選択することで、メープル生産者はより甘い樹液を集めることができ、樹液を煮てシロップにするのに必要なエネルギーを減らすことができます。Nが少ない林分は、Nを追加することで恩恵を受ける可能性があります。30kgNha /年で施肥すると、樹液の甘味が25%増加します。シュガーブッシュを施肥する前に、スタンドの栄養素を評価して不足を判断することが重要です (Wilmot&Perkins2004)。Nを過剰に加えると、サトウカエデの健康に悪影響を与える可能性が

あります (Moore&Houle2013) 。 Pが高い部位は樹液の甘味に悪影響を与える可能性があり、Nのみが樹液の甘味を増加させたが、PをNとともに添加しても樹液の甘味を増加させることはできなかった。私たちの研究にCaを追加しても、少なくとも処理から2年以内に、樹液の甘味は増加しませんでした。個々の栄養素と樹液の甘味のさらなる研究は、部位が糖濃度に及ぼす影響を理解するために必要ですが、この研究の結果は、Nが樹液の甘味を説明するための最も重要な栄養素であることを示しています。

3.表

Site	Stand	Treatments	Year of Harvest	Coordinates	Elevation (m)	Slope	Slope Aspect	BA (m ² /ha)	BA of Sugar Maple (m ² /ha)	DBH of Tapped Trees (cm)
Bartlett	C8 Mature	Control, N, P, NP, Ca	1883	44° 03' N 71° 18' W	330	5-35%	NE	34.7	14.1	34.9
	C9 Mature	Control, N, P, NP	1890	44° 03' N 71° 17' W	440	10-45%	NE	32.7	17.1	29.3
	C6 Mid	Control, Ca	1975	44° 02' N 71° 16' W	460	13-20%	NNW	34.6	1.2	18.3
Jeffers Brook	Mature	Control, N, P, NP, Ca	~1900	44° 03' N 71° 88' W	730	30-40%	WNW	34.2	27.0	27.0
	Mid	Control, N, P, NP, Ca	1985	44° 03' N 71° 88' W	730	25-35%	WNW	27.3	3.5	13.7