

## 変動環境下でのカラマツ類の成長応答

小池 孝良

### はじめに

北海道洞爺湖サミットの記念植樹に利用された樹種は、特に炭素貯留能に優れた「クリーンラーチ」という名称のグイマツ雑種 F1 (以下 F1) であった<sup>9)</sup>。平成19年5月の内閣府による「森林と生活に関する世論調査」では、国民の森林に対する期待の第1位が温暖化防止となった。

一方、木材資源としてのカラマツ属樹木について、北海道立林産試験場の長年の研究の結果、「カラマツ活用ハンドブック」として利用ガイドが完成した (2007)。このように利用面からの期待は、北海道の森林資源を担うべく登場した F1 にも向けられている。

本小論では、F1 を含め北海道へカラマツ属導入とその環境資源としての役割を概説したい。

### 成長と光合成機能

カラマツ属の有用性の改良が、その高い成長速度に着目されて進められた。戦前よりドイツなど欧州へ輸出され、品種改良の材料として利用され、欧州カラマツとの雑種が創成された<sup>28,29)</sup>。

その高い光合成速度と光合成曲線からトウモロコシなどと同じく C4 植物の一種と考えられた<sup>5)</sup>。しかし、その後、光合成代謝の初期産物を調べた結果、C4 植物である可能性は否定された<sup>28)</sup>。

### カラマツ造林への挑戦—林木育種—

1970年はじめ、長野県ではニホンカラマツ (以下カラマツ) の2代目造林に腐心していた<sup>1)</sup>。植林の障害は、H. Molish によって紹介されたアレロパシー (他感作用)<sup>20)</sup>の影響ではないか、という指摘もあったが、原因究明の結果、ナラタケ病害であったことが判明した。一方、北海道では植栽

地がまるで北海道の形に見えるほどに植林した結果、エゾヤチネズミをはじめ野鼠害によって成林が危ぶまれる状況になり、大量の殺鼠剤を使用するに至った。さらに、カラマツ先枯れ病によって、枯死は免れても頂端が偏奇して材の価値が著しく低下した (図-1)。幸い、薬剤による防除法が確立され、その蔓延を阻止できた<sup>10,45)</sup>。これらの病獣害に耐性をもつ樹種として注目されていたのがグイマツであった<sup>24)</sup>。

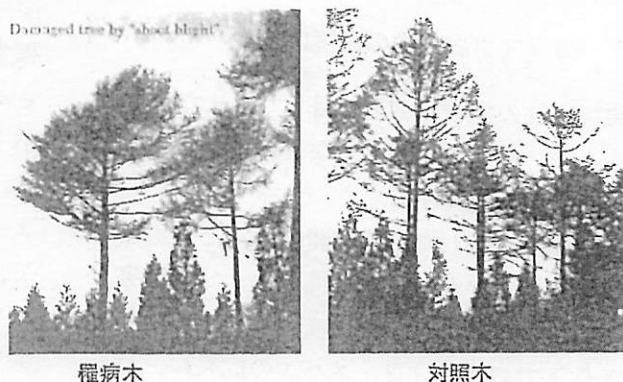


図-1 カラマツ先枯れ病罹病木と対照木の樹冠 (北大苫小牧研究林)

数々の育種改良が加えられた結果、千島列島産のグイマツを母親に、ニホンカラマツを花粉親にした F1 が開発された<sup>9)</sup>。被子植物では光合成を行う葉緑体の遺伝は母系遺伝をすると考えられてきたが、カラマツ属では父系遺伝が行われていた<sup>28)</sup>。スギでは父系遺伝の可能性が示唆されていたが<sup>28)</sup>、カラマツ属の研究が加わって、裸子植物における葉緑体の父系遺伝が一般的であることが指摘された。なお、成長は葉緑体の機能そのものよりは「入れ物」である樹型に影響され、樹冠下方まで針葉が茂り、光合成生産に寄与する葉量が多く比重の高い樹種が有望である。

F1 の優れた形質を保存するために、茎頂培養法が導入された<sup>24)</sup>。しかし、実用性の面からは新

たにさし木による増殖方法が以下のように検討された。その項目は、1) 台木の樹齢、2) さし木の基本技術の検証、3) さし付け方法、4) 床替え時期、5) 定植後の成長である<sup>94</sup>。これらの結果、さし木増殖によって将来十分量の苗木生産が可能になることが明らかになった。さらに、F1の中でも特に高い比重を持ち、従来の造林樹種より20%高い貯留量をもつ品種が見つかった<sup>(6,15)</sup>。

環境問題を謳ったサミットG8では、公募の結果「クリーンラーチ」と命名されたグイマツ「中標津5号」を母樹とするグイマツ雑種F1<sup>94</sup>が記念植樹された<sup>95</sup>。このように新しい品種は多くの可能性を持ち、平成21年度に向けて民間での大量増殖の目途が立った。しかし、この新種を植栽し機能を発揮させるには、酸性雨や高CO<sub>2</sub>による変動環境にどの程度耐性があるのか？長年間に渡って成長を続ける樹木の持続的生産を期待する場合には、これらを予見する必要がある。

#### カラマツ属樹木の環境応答

各種環境耐性の実験はF1に関してはまだ十分とは言えない。そこで、不十分ながらカラマツ属で行われた実験を紹介する。

1980年代に顕在化した酸性雨問題は、その原因を特定できていないが、土壤酸性化にオゾン障害が加わった複合汚染が注視されている<sup>(94,95)</sup>。土壤酸性化条件下でのカラマツ・メバエの成長は、外生菌根菌(コツブタケ、シノコッカム・ゲフォルム、これらの混菌)に感染している条件では、土壤酸性化の目安として土壤中のプロトン(H<sup>+</sup>イオン)量で示したが、光合成速度は30mmolH<sup>+</sup>kg<sup>-1</sup>までは増加していた(図-2)。

コツブタケは、ややpHの高い環境に最適生育条件があると考えられているが、感染した宿主カラマツでは明らかに成長が増加していた<sup>(94)</sup>。酸性沈着は一時的に窒素肥料の役割を果たすので、カラマツ稚樹の成長は30mmolH<sup>+</sup>kg<sup>-1</sup>くらいまでは増加する。しかし、過剰な窒素は共生菌類の活動を低下させ<sup>(94)</sup>、さらに根系の発達は阻害されることが確認された<sup>(94)</sup>。

外生菌根菌は共生菌とされるが、宿主の光合成産物の最大30%を利用すると考えられている<sup>(94)</sup>。

事実、F1での計測例ではカラマツより多く、約16%を利用していた<sup>(94)</sup>。外生菌根菌は宿主から

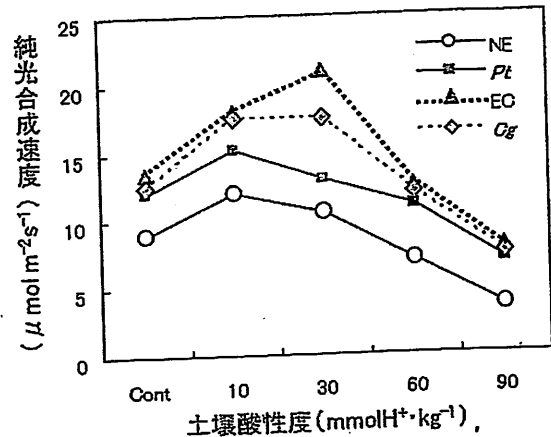


図-2 外生菌根菌が感染したニホンカラマツ苗の光合成に及ぼす土壤酸性化の影響  
NE: 対照, Pt: コツブタケ感染, EC: 混菌感染 Cg: シノコッカム・ゲフォルム感染 Choi (2008) より改作

光合成産物を得ながら、植物の細根も届かない土壤間隙に吸着しているリンや水などを吸収し、宿主へ渡す働きをする。この事実は養分の不足する厳しい環境に植栽する樹種が、外生菌根菌と共生関係を持つ樹種であれば積極的に外生菌根菌を接種することによって、劣悪な土壤条件にも生育できるように造林樹種に機能を付与できる可能性を示す<sup>(94)</sup>。北海道に広く分布する蛇紋岩土地帯では、アカエゾマツは外生菌根菌との共生関係によって重金属NiやMg等の吸収を抑制することで、そこに生育が可能である<sup>(94)</sup>。我が国では、スギやヒノキのような主要造林樹種が外生菌根菌と共生しない樹種であるため、林学分野での外生菌根菌はじめ「共生菌類」の研究は、現在、進展中である<sup>(94)</sup>。

#### 高CO<sub>2</sub>環境

カラマツ属樹木は上記のようにC3植物であり、700ppmくらいまでは大気CO<sub>2</sub>濃度の増加に敏感に反応する。ハワイのマウナ・ロアでの大気CO<sub>2</sub>濃度モニターの結果では、この2~3年間に390ppmに達する。CO<sub>2</sub>濃度はノコギリの刃型のようなパターンを描いて増加しているが、この「谷」の部分は北半球の成長期と一致する。北半球の陸地の約65%を占めるユーラシア大陸の東半分にはカラマツ属の優占する「明るいタイガ」が分布するが、その地域の地下には季節凍土や永久凍土が分布している。特にグイマツの分布域と厚い永久凍土の存在する地帯は一致する<sup>(94)</sup>。降水量が300mm・年<sup>-1</sup>しかなく、気候的には草原の広が

冬季、積雪下で根株周辺にノネズミの活動による傷ができるとそこから腐朽が進む。事実、北海道・苫小牧の55年生に達したカラマツ人工林では50%近くが腐朽を生じていた<sup>6)</sup>。

このように長伐期にするためには、環境変化に伴う病虫獣害など生物ストレスの影響を検討すべきである。さらに事例を紹介する。

カラマツ属は成木になると落葉性とはいえ、葉の食害が繰り返されると枯死に至る。北海道中央部では、開葉直後の5月末頃に食葉性のカラマツツツミノガの100haを越える被害地が記録され、食害によってカラマツ林が「丸裸」になることがある<sup>6)</sup>。また、F1は耐性があるとされるが<sup>6)</sup>、カラマツハラアカハバチの食害は6～8月と食害期間が長く、この期間は樹体が光合成産物を貯蔵器官へ転流する時期に相当するため、食害が次年度の成長にも影響を及ぼすと考えられる。このためにカラマツツツミノガの食害よりも深刻と考えられる。

さらに、進行する大気CO<sub>2</sub>濃度の増加は、気温上昇を進行させるため、食葉性昆虫類の生活環に影響を及ぼす可能性がある。また、気孔が閉じ気味になることで葉温が上昇し、特に常緑葉では代謝が促進されて開葉時期が早まり、落葉時期が遅れる可能性がある<sup>6)</sup>。また、高CO<sub>2</sub>環境では、一時的にせよ光合成産物の生産が増加するので、二次代謝産物由来の被食防衛物質の量が増加する樹種がある<sup>6)</sup>。さらに病害に対する耐性にも変化も考えられることから、長伐期には、このような生物ストレスとされる病虫獣害への対策を考慮する必要がある。

最後に、再度、無機環境の変化に伴う生物ストレス耐性に注目する。主に大気から供給される窒素沈着と紫外線などの到達量増加によって対流圏(地表面から10km付近まで)に生じるオゾンによって引き起こされる障害が森林衰退に関与する。これまでのグローブキャビネットを利用した生態生理実験からは、カラマツは感受性が比較的小さく、今後のオゾン増加による北海道における成長減退は最大5%以内で収まると考えられている<sup>6)</sup>。一方、オゾン暴露実験を8年間実施してきたドイツでの観測例では、罹病性が上がることが明らかになった(Luedemann et al. 2005)。しかし、偏西風の風下に位置する我が国は、将来とも

に開発を急ぐ国々からの窒素沈着の影響を受け続ける。

従って、カラマツ属に注目した東アジア北部地域の緑化と大気環境の保全の両面に貢献する育種技術協力が、我が国の生産環境の保全に有効と考えられる。

## 謝辞

本稿は平成20年5月の林木育種協議会にて提供した「変動環境下でのカラマツ類の生理生態特性に関する話題」に加筆訂正したものである。発表の機会を与えられた本協会と文献を御教示頂いた北尾光俊博士(森林総研企画調整部)に感謝する。なお、本論を纏めるに当たって科研(基盤研究費B:20380083小池代表)を使用した。記して深謝する。

(北海道大学大学院農学研究院造林学研究室)

## 引用文献

- (1) 浅田節夫・佐藤大七郎編著 (1981) カラマツ造林学, 農林出版株式会社, 東京.
- (2) Choi, D.S. (2008) Ecophysiological study of the growth of conifers in Korea in acidified soil with elevated CO<sub>2</sub>: The role of ectomycorrhizal infection. *Eurasian J For Res* 11: 1-39.
- (3) Eguchi, N. et al. (2004) Changes in morphology, anatomy and photosynthetic capacity of needles of Japanese larch (*Larix kaempferi*) seedlings grown in high CO<sub>2</sub> concentrations. *Photosynthetica* 42: 173-178.
- (4) Eguchi, N. et al. (2008) Photosynthetic responses of birch and alder saplings grown in a free air CO<sub>2</sub> enrichment system in northern Japan. *Trees* 22: 437-447.
- (5) Fry, D.J. and Phillips, I.D.J. (1976) Photosynthesis of conifers in relation to annual growth cycles and dry matter production, 1: Some C4 characteristics in photosynthesis of Japanese Larch (*Larix leptolepis*). *Physiologia Plantarum* 37: 185-190. (*Larix leptolepis* = *Larix kaempferi*)
- (6) 藤本高明 (2006) 森林の炭素固定能を改良する試み。林産誌だより2006年7月号, <http://www.fpri.asahikawa.hokkaido.jp/dayori/0607/3.htm>
- (7) 東浦康友 (1988) カラマツハラアカハバチの産卵に対するカラマツ類の抵抗性。日本林学会誌, 70: 461-463.
- (8) 東浦康友 (1991) カラマツツツミノガが札幌に発生。光珠内季報, 84: 20-21.
- (9) 北海道新聞 (2008) 新種マツを記念植樹。北海道新聞。平成20年7月7日。
- (10) 五十嵐恒夫・高岡恭 (1964) カラマツ先枯病の薬剤防除に関する研究 (I~XIV)。日本林学会大会論文集など一連の論文。林業科学技術賞受賞研究。
- (11) Igarashi, T. and Takeuchi, K. (1985) Decay damage to planted forest of Japanese larch by wood-destroying fungi in the Tomakomai Experiment Forest of Hokkaido University. *Res. Bull. Hokkaido Univ. Forests* 42: 837-847.

るはずの場所にカラマツ属森林が存立するのは、凍土によって夏期には地面から水が供給され、また、森林が存在することによって直射光が遮られるため、地温上昇が食い止められている結果と考えられる。しかし、「退耕還林」政策によって中国は自国の森林は伐採しないことを宣言し、代わって世界各国から木材を輸入し始めた。当然、この中にはロシア東部の永久凍土地帯のカラマツ林も含まれる。さらに、森林地帯であった中国東北部では、カラマツ類、カンバ・ポプラ類の3樹種によって「退耕還林」の植樹を行うと宣言した<sup>64</sup>。種多様性維持や気象害耐性の観点からは、脆弱な森林再生計画と言わざるを得ない。このように、カラマツ属樹木は木材資源だけではなく、地球の環境資源とも言うべき役割を担っている。では、このカラマツ属樹木は高CO<sub>2</sub>環境へ順化できるのだろうか？

多くの落葉広葉樹では、高CO<sub>2</sub>環境に3週間程度生育させると光合成速度の低下が見られ、生育させたCO<sub>2</sub>濃度で測定すると同じような値を示すダウン・レギュレーションを示すことが多い<sup>61, 62</sup>。しかし、カラマツ3年生苗木では高CO<sub>2</sub>環境で5ヶ月生育させても光合成速度の低下は見られなかった。針葉の解剖特性を調べたところ葉肉細胞の表面積が増加していた<sup>63</sup>。針葉内でのCO<sub>2</sub>の拡散がうまく進むと考えられる。

通常、光合成産物の転流先が制限され、根を無限に伸ばす事が出来ず栄養バランスが損なわれるため、ダウン・レギュレーションが生じる(小池2006)。針葉の内部構造の変化に伴う光合成速度の維持がグイマツ雑種F1でも行われるかどうか、検証する必要がある。

高CO<sub>2</sub>環境では成長が促進されるが、その炭素貯留場所である幹の構造に及ぼす高CO<sub>2</sub>の影響を調べた結果は極めて限られる<sup>64</sup>。高CO<sub>2</sub>であっても木部の成長は栄養塩が十分ある時のみ応答し<sup>64</sup>、さらに肥大成長は細胞壁の肥厚を伴わず、細胞内腔が肥大していた。

ただ、木部の構造は現在までの環境で生育した個体とは大差ないことがわかった。なお、落葉広葉樹の環孔材樹種では道管直径が高CO<sub>2</sub>環境ではやや低下することが確認された。従って、樹木のCO<sub>2</sub>固定貯留と機能が期待できるのは、肥沃な土壌に限られる。

さらに共生菌類の働きは、上記のように光合成産物のシンクであり、根の成長に制限があって生じる栄養欠乏は、この共生関係によって一部解消される可能性がある。事実、カラマツ、グイマツ雑種F1では、外生菌根菌の感染個体の光合成速度にはダウン・レギュレーションが生じない<sup>62, 68</sup>ことから、この可能性が指摘できる(図-3)。

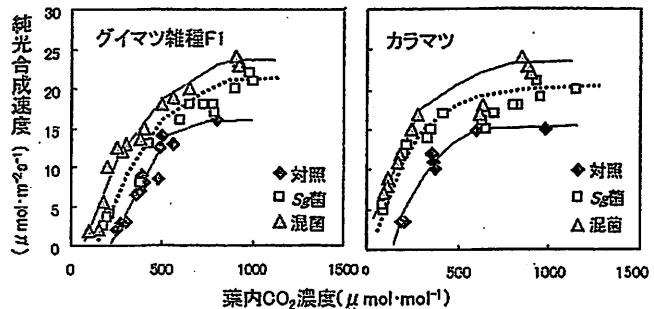


図-3 ニホンカラマツとグイマツ雑種F1の光合成能力に及ぼす混菌とヌメリイグチ; *Suillus greville* (*Sg*) 感染の影響 Qu et al. (2004) を改作

なお、*Frankia* sp.を共生するハンノキ類も同様の傾向を示した<sup>64</sup>。従って、光合成産物を利用する共生菌類の役割は高CO<sub>2</sub>環境では、これまで以上に注視する必要がある。

CO<sub>2</sub>に次いで温室効果ガスとして比率の高いものにメタンがある。メタンは質量ベースではCO<sub>2</sub>の約23倍の温室効果を持つという。嫌氣的条件下で生産されるメタンは森林が吸収源とされているが、最近、好氣的条件下でも樹木からメタンが発生していることが指摘された<sup>64</sup>。カラマツからもメタン放出が確認されたが(約0.03ng g<sup>-1</sup>hr<sup>-1</sup>)、開放系大気CO<sub>2</sub>増加FACE (Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment) 実験(500ppm)で生育した材料との差は無かった<sup>64</sup>。なお、落葉広葉樹(ウダイカンバ、ミズナラ)に比べるとカラマツからのメタン放出量は約2倍量であった。植物からの好氣的メタン放出について、今後、グイマツF1も含め事例を増やす必要がある。

#### 長伐期と生物ストレス被害の可能性

育種技術によってある程度カラマツ属樹木の木材の欠点とされる「ねじれ」が軽減されたが、さらに、約60年生以上の長伐期にすることによって、「ねじれ」はある程度解消されるという<sup>64</sup>。しかし、長伐期に誘導できる立地ばかりではない。例えば、空中湿度の高い場所では幹腐れが生じ、

- (2) 香山雅純 (2006) トウヒ属樹木の蛇紋岩土壌における適応機構の解明と環境修復に関する研究. 北大演研報63: 33-78.
- (3) Keppler, F. et al. (2006) Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions. *Nature* 439: 187-191.
- (4) 来田和人 (2007) グイマツ「中標津5号」を母樹とするグイマツ雑種F1, 光珠内季報147: 11-15.
- (5) 来田和人 (2008) 林木育種と温暖化対策, 北海道新聞(夕刊) 平成20年7月1日
- (6) Kitaoka, S., et al. (2007) Methane emission from leaves of larch, birch and oak saplings grown under elevated CO<sub>2</sub> in northern Japan—A preliminary study—*J Agr. Meteorol.*, 63: 201-206.
- (7) 倉橋昭夫 (1988) カラマツ属の交雑育種に関する研究. 東大演報79: 1-94.
- (8) 黒丸亮 (1991) 組織培養による優良グイマツ雑種F1の増殖. 北海道の林木育種34: 11-16.
- (9) 黒丸亮・来田和人 (2003) グイマツ雑種F1幼苗からのさし木増殖法. 北海道林試研報, 40: 41-63.
- (10) 小池孝良・真田勝・太田誠一 (1993) 酸性雨: 森林生態系の現状と取り組み. 日本土壌肥科学会誌64: 704-710.
- (11) Koike, T. et al. (1996) Effects of high CO<sub>2</sub> on the shoot growth and photosynthetic capacity of seedlings of Sakhalin fir and Monarch birch native to northern Japan. *Environ Science* 4: 93-102.
- (12) 小池孝良・森茂太・松浦陽次郎 (1998) 東シベリアのタイガにおける温暖化影響調査. 北方林業50: 241-244.
- (13) 小池孝良・香山雅純・北尾光俊 (2002) 変動環境下での冷温帯樹木根系の成長. 根の研究11: 161-169.
- (14) Koike, T. et al. (2003) Bottom-up regulation for protection and conservation of forest ecosystems in northern Japan under changing environment. *Eurasian J For Res* 6: 177-189.
- (15) 小池孝良 (2006) 地球温暖化と植物, 植物と環境ストレス (伊豆田穂編著), コロナ社, 東京, 88-144.
- (16) Lovery, B., Egerton, J.-G., and Ball, M.C. (2006) Higher daytime leaf temperatures contribute to lower freeze tolerance under elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Environ.*, 29: 1077-1086.
- (17) Luedemann, G., Matyssek, R. et al. (2005) Acclimation to ozone affects host/pathogen interaction and competitiveness for nitrogen in juvenile *Fagus sylvatica* and *Picea abies* trees infected with *Phytophthora citricola*. *Plant Biol.*, 7: 640-649.
- (18) Matyssek, R. and Schulze, E.-D. (1987) Heterosis in hybrid larch (*Larix decidua* x *leptolepis*) I. The role of leaf characteristics. *Trees* 1: 219-224.
- (19) Matyssek, R. and Schulze, E.-D. (1987) Heterosis in hybrid larch (*Larix decidua* x *leptolepis*) II. Growth characteristics. *Trees* 1: 225-231.
- (20) Matyssek, R. and Schulze, E.-D. (1988) Carbon uptake and respiration in above-ground parts of a *Larix decidua* x *leptolepis* tree. *Trees* 2: 233-241.
- (21) 宮木雅美・東浦康友 (1991) グマツ雑種F1はカラマツハラアカハバチにも強い. 北海道の林木育種34: 27-30.
- (22) 中野達夫 (2007) 106年生カラマツ造林木の用材品質 <http://www.asahi-net.or.jp/~hf2t-nkn/wood/kara.html#karamatsu-q-1>
- (23) 沼田真 (1972) 植物たちの生. 岩波新書. 東京.
- (24) 小口健男 (1970) カラマツ3種の生長と先枯病に対する罹病期間. 北海道林試研報8: 1-7.
- (25) Ohba, K., et al. (1971) Paternal transmission of a plastid anomaly in some reciprocal crosses of Sugi, *Cryptomeria japonica* D. Don. *Silva Genetica* 20: 101-107.
- (26) Oren, R. et al. (2001) Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere. *Nature* 411, 469-472.
- (27) Qu Laiye, Quofeshi, A.M., and Koike, T. (2003) Root growth characteristics, biomass and nutrient dynamics of seedlings of two larch species raised under different fertilization regimes. *Plant and Soil* 255: 293-302
- (28) Qu, Laiye et al. (2004) Allocation of <sup>14</sup>C-Carbon in two species of larch seedlings infected with ectomycorrhizal fungi. *Tree Physiol* 24: 1369-1376.
- (29) Richards, J.H. and J.A. Teeri (1982) Re-evaluation of proposed C4 photosynthetic characteristics in the genus *Larix*. *Physiol Plantarum* 55: 117-120.
- (30) Ryu, K. et al. (2008) A brief history of larch plantations in northern Japan with special reference to their responses to changing environment. *Proc. Int. Con. Sustainability Agriculture. ICSA 08*: 64-67
- (31) Smith, S.E. and Read, D.J. (1997) Mycorrhizal Symbiosis. Second edition. Academic Press, San Diego,
- (32) Szmidi, E.A. et al. (1987) Paternal inheritance in chloroplast DNA in *Larix*. *Plant Mol. Biol.* 9: 59-64.
- (33) Watanabe, M., et al. (2006) Effects of ozone and/or nitrogen load on the growth of *Larix kaempferi*, *Pinus densiflora* and *Cryptomeria japonica* seedlings. *J Jpn Soc Atmospheric Environ.*, 41: 320-334.
- (34) Yazaki, K. et al. (2005) Effects of elevated carbon dioxide concentration on wood structure and formation in trees, Plant responses to air pollution and global change. (Omasa, K. Nouchi, I. De Kok, L. J. eds.), Springer Tokyo, pp 89-97.
- (35) 横田俊一 (1968) カラマツ先枯れ病の発生に関与する病原菌の生態ならびに気象因子に関する研究. (日本林学会受賞内容). 日本林学会誌 50: 320-324.
- (36) Zhang, P. et al. (2000) China's Forest Policy for the 21st Century. *Science* 288: 2135-2136.