

学位論文題名

Ecophysiological study on natural regeneration
of the two larch species with special references
to soil environment in larch forests

(カラマツ林における天然更新と土壤環境に関する生理生態学的研究)

学位論文内容の要旨

1. ニホンカラマツは北日本の最も重要な造林樹種で、本州中央部から移入されたが、先枯れ病や野鼠の害により人工林の成立が妨げられた例が多い。このためグイマツとの雑種 F1 が導入され良好な成長を認めた。母樹のグイマツは本来北海道に分布していたが、現在は永久凍土地帯を中心にユーラシア大陸北東部から千島列島に自生する。現在、カラマツ類の人工林面積は 4700km²に達し、北海道の主要な木材資源となった。さらに高い光合成能力と広い分布域から、大気中 CO₂ の削減機能にも期待が寄せられている。木材収穫後には、環境保全と省力化に最適と考えられる天然更新が期待される。既にグイマツ雑種 F1（以下 F1 と略称する）の林分も結実時期に達しており、カラマツと F1 の芽生え間の競合も予想される。両種とも更新初期の死亡率が高いが、芽生えの成長環境の解析は十分とは言えない。そこで本研究では、土壤環境を中心にカラマツと F1 林の天然更新が期待できる環境条件の解析と芽生えの成長を生理生態学的に解明することを目的とした。
2. 更新環境の解析は既に数報告あるが、植生学的な研究が主体で無機環境や共生菌類に着目した研究は限られていた。そこで、天然更新に関する文献調査や、火山噴火後の一次遷移が見られる渡島駒ヶ岳の 2 高度と、苫小牧研究林の 50 年生壮齢林での収穫に伴う攪乱後の天然更新に関連して、温度、栄養環境と菌根菌への感染率を調査した。変動の大きい地表面の温度により当年枝の成長は促進され、夜間の低温により呼吸消費量が抑制されるため、駒ヶ岳の樹木限界での芽生え集団の当年枝の成長は、低山集団よりやや大きかった。標高が増加すると外生菌根菌の感染率は低下するが、カラマツ芽生え中の窒素とリン酸の濃度は標高の違いではなく成長の良好な個体で高く、さらに外生菌根菌の感染率の高い個体で高かった。
3. カラマツ類は光要求性樹種であるが、更新初期は他の植物との競合も生じる。そこで、2 樹種の更新初期の光と栄養環境との関係を調べた。野外環境の予備調査を基礎に、相対的光環境は 8,16,32% と 100% とし、土壌窒素含量は 5 と 25mg・週⁻¹ を個体当たり施与するように設定した。成長は光と窒素量が少ないと小さく、光補償点は処理光強度が小さいほど低かった。また、カルボシレーション効率は光環境が悪いほど低下したが、窒素量が多いと低下の程度が少なかった。これらの機能量は比葉面積に反映され、暗く窒素量の多い環境で比葉面積は大きく、明るく窒素量の少ない環境で比葉面積が小さかった。カラマツでは明るい環境でより多くの葉を展開したが、F1 では 30~40 枚程度と増加しなかった。さらに、光合成速度は

両種で 25mg・週⁻¹ 処理で光量が少ないと低下した。カラマツでは窒素同化に F1 より多くのエネルギーが必要であり、多量の窒素により根の成長が遅れ、それが生理機能に反映されたと推察した。

4. カラマツ類 2 樹種の芽生えの成長に及ぼす地温 (7,15,25°C) の影響を調べた。112 日間地温を制御した条件で芽生えを育成し、成長量、光合成機能、炭水化物の分配量を調べた。15 と 25°C での成長量には大きな違いは両樹種に見られず、窒素利用効率は 7°C 処理で F1 が高く、炭水化物と糖の集積量も高かった。これは母樹であるグイマツの本来の生育地が寒冷地であることを反映すると考えた。7°C 付近の温度域では F1 の成長が有利であると考えられた。
5. 2 樹種の成長に及ぼす栄養塩類の効果を調べるために、芽生えに 10,20,40mg 窒素・個体⁻¹ 季節⁻¹ を、個体の成長に応じて指数関数的に与える処理と一定量与える処理を 120 日間行い、3 週間間隔でサンプリングし成長を比較した。指数関数的な窒素施与の方が一定量施与より成長を促進した。これは一定量施与法では、指数関数的な施与より個体内での養分の希釈効果が働き成長が低下したことを意味する。しかし、施与方法にかかわらず 10mg 処理区で両樹種の成長は一番小さかった。一方、40mg 処理では根長の抑制が見られ、その影響は F1 で顕著であった。これらから、F1 の方が貧栄養条件での成長が良好になることを示唆した。
6. 外生菌根菌を接種する方法を 6 種 (*Russula emetica*, *Tricholoma saponaceum*, *Lactarius hatsudake*, *Suillus grevillei*, *S. laricius*, *Cenococcum geophilum*) について簡便方法を利用し、実験室で検討した。これらを 2 種の芽生えに感染させ、70 日間の培養を行い良好な成長を確認した。この上で、外生菌根菌に分配される炭素量を評価するために、成長の良好であった *Suillus grevillei* とカラマツ林土壌から採取した土壌 (菌根菌等の種は未同定) を接種源とし、二種の芽生えの成長を追跡した。110 日間栽培してから 14C を与えて光合成作用を行わせ、根系への炭素の分配比を調べた。接種源にかかわらず外生菌根菌感染個体の成長量は有意に増加し、各部位ごとの窒素量とリン酸濃度も対照より有意に高かった。*S. grevillei* に感染したカラマツと F1 への分配量は、対照に比べ炭素量は約 2.5% 多く細根部位へ転流した。カラマツ林土壌の場合、カラマツと F1 では対照に比べると細根部位への分配は、それぞれ 6.5% と 18.9% であった。接種源による分配量の違いは光合成能力の違いと関係があると推察した。
7. 芽生えは生育場所として土壌面に近い高 CO₂ 濃度環境を利用している。そこで、更新に重要な影響を持つ土壌呼吸速度を、苫小牧の 50 年生カラマツ壮齢林で 3 年間追跡した。その結果、土壌呼吸速度は 4 月から 8 月にかけて増加し、10 月に向かって低下した。地温と土壌呼吸速度との間には指数関数関係が見られたが、土壌水分含量との関係は明瞭ではなかった。土壌切断法により土壌呼吸に占める根の呼吸量を推定したところ、約 40~50% であり、世界の多くの森林での報告例と一致した。落葉落枝からの呼吸量は約 10~30% と推定された。微生物由来の呼吸量は全呼吸量の約 50% を占めていた。クロロホルム薫蒸法による微生物バイオマス量は明瞭な季節変化を示さず、土壌呼吸にはバイオマス量ではなくそれらの活性が重要な役割を果たすことが解った。以上から土壌表面近くの CO₂ 環境としては、落葉の存在と林分構成木の根の呼吸が重要であることが示唆された。
8. これらの結果を総合すると、カラマツの芽生えの定着には、常に一定量の栄養が供給され、地温は 7°C 以上に達する条件が重要で、F1 は窒素利用効率が高く低温での成長が良好であることから、貧栄養環境で低温条件では F1 の芽生えが優占することが解った。また、十分量の窒素を利用するには、十分明るい環境が必要でその傾向はカラマツで顕著であった。さら

に、外生菌根菌に感染することで 2 樹種の成長は増加したが、カラマツ林土壌を接種源とすると光合成産物は F1 での分配量がカラマツより多いことが明らかになった。天然更新を期待する壮齢林では光合成作用の気質である CO₂ の供給源として、土壌呼吸に占める根の割合が約 50% と大きいことが解り、土壌微生物バイオマス量は影響しないことを明らかにした。

学位論文審査の要旨

主査	教授	小池孝良
副査	教授	大崎満
副査	教授	佐藤冬樹
副査	助教授	玉井裕
副査	助教授	柴田英昭

学位論文題名

Ecophysiological study on natural regeneration of the two larch species with special references to soil environment in larch forests

(カラマツ林における天然更新と土壤環境に関する生理生態学的研究)

本研究は173ページの英文論文で、引用文献166編含み、8章で構成されている。他に参考論文6編が添えられている。

ニホンカラマツは北日本の重要な造林樹種で、本州中部から移入されたが先枯れ病や野鼠害により成林が妨げられた例が多い。このため千島列島に自生するグイマツを母樹とする雑種F1が創出された。今やカラマツ類は北海道の主要な木材資源であり、高い光合成能力から大気中CO₂の削減機能も期待される。木材収穫後には環境保全と省力化のため天然更新が期待される。グイマツ雑種F1(以下F1)の林分も結実時期に達しており、カラマツとF1の芽生え間の競合も予想される。そこで、カラマツとF1林の天然更新の期待できる土壤環境の解析と芽生えの成長を生理生態学的に解明することを研究の目的とした。

更新環境の解析は火山噴火後の一次遷移が見られる渡島駒ヶ岳の2高度と、苫小牧研究林の50年生林の収穫に伴う攪乱後の天然更新に関連して、温度、栄養環境と菌根菌への感染率を調査した。変動の大きい地表面の温度により当年枝の成長は促進され、夜間の低温により呼吸消費量が抑制され、駒ヶ岳の樹木限界での芽生えの当年枝の成長は低山集団より大きかった。高標高では外生菌根菌の感染率は低下したがカラマツ芽生え中の窒素とリン酸の濃度は外生菌根菌の感染率の高い個体で高かった。

カラマツ類は光要求性樹種で2樹種の更新初期の光と栄養環境との関係を調べた。相対的光環境は8, 16, 32%と100%、土壤窒素含量は5と25mg・週⁻¹を個体当たり施与した。成長は光と窒素量が少ないと小さく、光補償点は処理光強度

が小さいほど低かった。暗く窒素量の多い環境で比葉面積は大きく、明るく窒素量の少ない環境で比葉面積が小さかった。カラマツでは明るい環境でより多くの葉を展開したが、F1 では 30~40 枚程度と増加しなかった。光合成速度はカラマツの 25mg・週⁻¹ 処理で光量が少ないと低く、窒素同化に F1 より多くのエネルギーが必要と考えられた。カラマツ類 2 樹種の芽生えの成長に及ぼす地温 (7, 15, 25℃) の影響を、112 日間地温を制御した条件で育成したところ両樹種に 15 と 25℃での成長量に差はなく、窒素利用効率は 7℃処理で F1 が高く炭水化物と糖の集積量も高く、母樹の生育地が寒冷地であることを反映した。7℃付近の低温度域では F1 の成長が有利であると考えられた。

2 樹種の成長に及ぼす栄養塩類の効果は、芽生えに 10, 20, 40mg 窒素・個体⁻¹ 季節⁻¹ を、個体の成長に応じて指数関数的に与える処理と一定量与える処理を 120 日間行い、3 週間間隔でサンプリングし成長を比較した。指数関数的な窒素施与の方が一定量施与より成長を促進した。一定量施与法では指数関数的な施与より個体内での養分の希釈効果が働き成長が低下した。40mg 処理では根長の抑制が見られ、その影響は F1 で顕著であった。これらから F1 の方が貧栄養条件での成長が良好であった。

外生菌根菌の接種方法を 6 種 (*Russula emetica*, *Tricholoma saponaceum*, *Lactarius hatsudake*, *Suillus grevillei*, *S. laricius*, *Cenococcum geophilum*) について実験室で検討した。これらカラマツ類 2 種の芽生えに感染させ 70 日間の培養を行い良好な成長を確認した。外生菌根菌に分配される炭素量を評価するために、成長の良好であった *S. grevillei* とカラマツ林土壌から採取した土壌 (菌根菌等の種は未同定) を接種源とし、2 種の芽生えの成長を追跡した。110 日間栽培してから ¹⁴C を与えて光合成作用を行わせ根系への炭素の分配比を調べた。外生菌根菌感染個体の成長量は有意に増加し、各部位ごとの窒素量とリン酸濃度も対照より有意に高かった。*S. grevillei* に感染したカラマツと F1 への分配量は対照に比べ、炭素量は約 2.5% 多く細根部位へ転流した。カラマツ林土壌の場合、カラマツと F1 では対照に比べると細根部位への分配は、それぞれ 6.5% と 18.9% であった。芽生えは生育場所として土壌面に近い高 CO₂ を基質として利用する。そこで、更新に重要な影響を持つ土壌呼吸速度を苫小牧の 50 年生のカラマツ林で 3 年間追跡した。切断法により土壌呼吸に占める根の呼吸量を推定したところ約 40~50% であり、CO₂ 環境には落葉と構成木の根の呼吸が重要であることが示唆された。

本研究によってカラマツ類の芽生えの定着に必要な微環境の解明と林分構造に関連した土壌呼吸との関連が明らかになり、天然更新の誘導に必要な基礎情報を提供できた。よって審査員一同は、曲 来葉が博士 (農学) の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。