

学 位 論 文 題 名

Ecophysiological study on growth of the
ectomycorrhizal conifer species in Korea treated with
soil acidification and elevated CO₂

（土壌酸性化と高 CO₂環境下における
韓国産主要針葉樹の成長と外生菌根菌に関する研究）

学位論文内容の要旨

近年、大気中の CO₂ 濃度増加などに伴う温暖化と、増加し続ける酸性沈着による変動環境下での環境緑化や生態系修復が期待されている。韓国の主要緑化造林樹種はマツ属やカラマツ属樹木であり、土壌は花崗岩を母材とし比較的貧栄養であるため、共生菌類の役割がマツ科樹木の成長と生存に決定的な役割を果たすことが指摘される。そこで、本研究では、森林衰退が顕在化した韓国の工業団地周辺を調査地として、被害の実態解明を行い、大気汚染と土壌酸性化が緑化樹木に与える影響を明らかにした。そして緑化樹であるマツ類稚樹の成長に及ぼす外生菌根菌の影響と緑化資材としての炭の効果を調査した。

まず、公害先進地帯の欧米や日本の森林衰退の状況を文献から分析すると、湿性と乾性沈着は樹木の生理活動と成長に深刻な影響を与えることが指摘されている。森林土壌に沈着した酸性物質は、根圏から必須元素イオン(Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺, Na⁺など)の溶出を引き起こし、pH<5.0ではMn²⁺を、pH<4.5ではAl³⁺等の物質が多量に溶脱し、光合成酸素発生系の阻害や根の分裂組織に悪影響を与える。一方、大気 CO₂ 濃度の上昇によって光合成能力の向上が予想されるが、一定期間、高 CO₂ 濃度環境で育成すると光合成速度は低下する（負の制御）。この光合成能力は成長に密接に関与し、光合成産物が樹体内でどのように分配されるかによって制御される。さらに、土壌中の栄養条件、特に窒素と可給態リン酸濃度に大きく左右される。樹木と共生関係を持つ外生菌根菌の活動によって、樹木の根が到達できない土壌鉱物中のリンを吸収可能な状態にして植物体に渡す働きが重要となる。この共生関係による樹木の光合成能力と成長に及ぼす影響は大きいと考えられる。

増加し続ける大気中 CO₂ 濃度の低減に森林の持つ CO₂ 固定及び貯留機能が期待されているが、土壌酸性化による栄養バランスの乱れから森林衰退も予想され、栄養生理学的視点からも外生菌根菌と樹木間の共生関係と生態系修復の場における外生菌根菌の役割を解明する必要がある。

第2章では、韓国の工場地帯や大都市周辺で、最近、衰退現象が見られているマツ属2樹種（チョウセンゴヨウマツとリギダマツ）植栽林の被害区と対照区を比較し、衰退現象の原因を調べた。被害区では土壌中のマンガン（Mn）、並びに大気中、降雨、土壌中のフッ素（F）と塩素（Cl）の濃度が高かった。針葉の成分分析の結果、FやCl及びMnが高濃度で蓄積されていた。被害区に植栽されているチョウセンゴヨウマツとリギダマツでは、これらの物質濃度が高いと光合成能力（最大光合成速度、光量子収率、カルボキシレーション効率やRuBP再生産速度）及びクロロフィル含有濃度が低下していた。このような生理的

活性の低下と共に外生菌根菌の発達も抑制されていた。被害区での外生菌根菌の発達及びマツ属2種の生理活動の低下は、養水分の供給低下をもたらし、シュートの成長や針葉の残存率の低下を引き起こしたと考えられる。また、光飽和での最大光合成速度と針葉中のMnの蓄積量との関係から、チョウセンゴヨウマツはリギダマツより土壌酸性化には耐性のあることが解明された。

第3章では、土壌酸性化と外生菌根菌の感染がマツ科4樹種の稚樹（リギダマツ、チョウセンゴヨウマツ、アカマツ、カラマツ）の生理的応答や成長に及ぼす影響を明らかにした。土壌酸性化が進むと水溶性のMnやAlなどの物質の溶脱が進行し、針葉にMn、根にはAlが蓄積した。また、針葉中の窒素濃度は土壌pHが低下するとやや増加した。硫酸による10と30 mmolH⁺・kg⁻¹処理区で最大光合成速度はやや増加し成長抑制は見られなかったが、土壌酸性化が進むほど（60と90 mmolH⁺・kg⁻¹処理区）植物個体の中で蓄積されたMnやAlの増加は、マツ類4種稚苗の光合成能力と乾重量の低下をもたらした。針葉中の窒素濃度の増加によって光合成能力が低下した原因は、樹体の感受性が増加し、さらに、MnやAlなどの毒性物質の樹体内蓄積が主因だと考えられる。また、土壌pHのやや低い条件（10と30 mmolH⁺・kg⁻¹処理区）では外生菌根菌の発達を促したが、60と90 mmolH⁺・kg⁻¹処理区では外生菌根菌の発達が制限された。外生菌根菌の発達によって針葉中のMnや根中のAl濃度の増加は抑制され、対照個体より高い光合成能力と成長の増加が見られた。土壌溶液のBC（=Ca+Mg+K）/Alモル比の低下に伴ってマツ類4種稚苗の乾重量は低下した。チョウセンゴヨウマツとカラマツ苗の乾重量は、BC/Alモル比=1.0の場合は約40%低下したが、リギダマツとアカマツ苗の乾重量は約50%低下した。これに対して、外生菌根菌に感染させた各マツ類の乾重量は、BC/Alモル比=1.0の場合、感染していない対照区の各マツ類より約20～100%多かった。外生菌根菌に感染させた各マツ類稚苗の乾重量は対照に比較するとチョウセンゴヨウマツとカラマツ稚苗で約40%、リギダマツとアカマツ稚苗では約50%低下した。このことから、リギダマツやアカマツに比べて、チョウセンゴヨウマツやカラマツ稚苗の方が、BC/Alモル比の低下に対する耐性を有することが推察された。なお、感染した外生菌根菌が宿主への有害物質の吸収を抑制する働きもあることが考えられる。

第4章では、高CO₂環境（36Paと72Paの比較）下におけるマツ類3種（チョウセンゴヨウマツ、アカマツ、カラマツ）と外生菌根菌（コツブタケとこれを中心にしたシノコッカム等の混菌）の感染による生理的な反応や成長の変化を検討した。高CO₂環境は3種において外生菌根菌の発達を増加させ、針葉中のリン含量を増加した。その結果、外生菌根菌に感染しない個体より高い光合成能力（カルボキシレーション効率やRuBP再生産速度など）及び成長の増加が見られた。また、外生菌根菌に感染していない個体では、高CO₂環境で光合成能力が低下する光合成の「負の制御」現象が見られたが、外生菌根菌に感染させた個体では見られなかった。また、4種類の外生菌根菌が混合されているEC（エクト・ドレンチ）では、一種類の外生菌根菌を接種した場合より生理応答が良好な効果が見られた。

また、最近、頻発している山火事後の森林再生を想定した炭の培地への添加実験では、炭の存在によりタネの発芽率は森林土壌単独培地より有意に高かった。しかし、炭を添加した森林土壌ではメバエの外生菌根菌の発達は低下した。これは炭の添加によってpHが上昇したことが一因と考えられる。

以上の結果、大気汚染物質や酸性沈着による土壌酸性化は工業団地周辺の森林衰退を引き起こしたことが指摘できた。高CO₂環境下では、必須元素の溶脱で養分不足が生じ光合成の「負の制御」の顕在化が予想されたが、外生菌根菌の感染により針葉中の窒素やリン濃度は増加し、光合成の「負の制御」の軽減が見られた。さらに土壌酸性化で増加するMnやAlなどの毒性物質は、外生菌根菌によって樹体内への吸収が抑制される可能性が示唆された。今後、外生菌根菌の適切な利用法に関する研究を進展させる必要があると考えられた。

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	助教授	平 野 高 司
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 growth of the ectomycorrhizal conifer species in Korea treated with soil acidification and elevated CO₂

(土壌酸性化と高 CO₂環境下における

韓国産主要針葉樹の成長と外生菌根菌に関する研究)

本論文は、本文 117 ページ、引用文献 216 編からなる英文論文で 5 章から構成されている。他に参考論文 8 編が添えられている。

近年、酸性沈着や大気 CO₂ 濃度の増加などに伴う地球温暖化などの変動環境下での森林の動態に注目が集まっている。花崗岩を母材とする韓国の森林土壌は貧栄養であり、酸性沈着によって土壌が酸性化しやすい。このため、韓国ではこのような環境条件に耐性のあるマツ属樹種を造林樹種として植栽している。しかし、最近、韓国の工場地帯や大都市周辺ではマツ属の衰退現象が見られている。

そこで、野外調査を実施し、マツ属 2 樹種の被害区と被害を受けてない対照区を比較して、衰退現象の原因を調べた。被害区の大気中、雨、土壌及び土壌水の中の汚染物質、特にフッ素 (F) や塩素 (Cl) 及びマンガン (Mn) などの濃度が高かった。大気や土壌水中の F、Cl、Mn が吸収されて針葉中に蓄積されていた。この結果、被害区に植栽されているチョウセンゴヨウマツとリギダマツの光合成機能 (最大光合成速度、光-光合成曲線の初期勾配、カルボキシレーション効率や RuBP 再生産速度) 及びクロロフィル含有量が低下した。これらのような生理的活性の低下と共に外生菌根菌の発達も抑制されていた。被害区での外生菌根菌の発達及び生理活動の低下は、植物個体への養分や水分などの供給の低下によってシュートの成長や針葉の残存率の低下をもたらしたと考えられる。また、光飽和での最大光合成速度と針葉中の Mn の蓄積傾向からチョウセンゴヨウマツはリギダマツより耐性のあることが解明された。

土壌酸性化によるマツ種（リギダマツ、チョウセンゴヨウマツ、アカマツ、カラマツ）の生理的な反応の変化では、土壌酸性化が進むほど水溶性 Al や Mn などの物質の溶脱が増加し、針葉には Mn が、根には Al が蓄積した。また、針葉中の窒素の濃度も土壌 pH が低下するとやや増加した。植物体の中で蓄積された Al や Mn などはマツ属の光合成速度の低下と、乾重量の低下を伴った。針葉中の窒素濃度が上昇しているの、光合成能力の低下は窒素などの栄養分不足ではなく、Al や Mn などの毒性物質の蓄積が原因だと考えられる。また、土壌 pH のやや低い条件(10 と 30 mmolH⁺ kg⁻¹ 処理区)では外生菌根菌の発達は促進されたが 60 と 90 mmolH⁺ kg⁻¹ 処理区では外生菌根菌の発達が制限された。外生菌根菌の発達によって針葉中の Mn や根中の Al 濃度増加は見られず、外生菌根菌に感染していない個体より高い光合成能力と成長の増加が見られた。

土壌溶液の(Ca+Mg+K)/Al モル比の低下に伴って、マツ類 4 種稚苗の乾重量は低下した。チョウセンゴヨウマツとカラマツ苗の乾重量は、(Ca+Mg+K)/Al = 1.0 の場合は約 40%低下し、リギダマツとアカマツ苗の乾重量は約 50%低下した。これに対して、外生菌根菌に感染させた各マツ苗の乾重量は約 20~100%増加した。このことから、リギダマツやアカマツに比べて、チョウセンゴヨウマツやカラマツ苗の方が、(Ca+Mg+K)/Al モル比の低下に対する耐性を備えていることが推察された。また、外生菌根菌の感染によって抵抗性の増加も考えられる。

高 CO₂ 環境によるマツ類 3 種（チョウセンゴヨウマツ、アカマツ、カラマツ）と外生菌根菌の感染による反応の変化では、高 CO₂ 環境は外生菌根菌の発達を増加させ、針葉中のリン含量を増加させた。その結果、外生菌根菌に感染しない個体より高い光合成能力（カルボキシレーション効率や RuBP 再生産速度など）が見られた。また、外生菌根菌に感染していない個体では、高 CO₂ 環境で光合成能力が低下する、いわゆる光合成ダウンレギュレーション現象が見られたが、外生菌根菌に感染させた個体では見られなかった。特に 4 種類の外生菌根菌が混合されている EC（エクト・ドレンチ）では 1 種類の外生菌根菌より生理応答が良好な効果が見られた。

また、山火事など森林攪乱後の針葉樹の発芽とメバエの初期生存を想定した炭の培地への添加実験では、炭を入れた場合の発芽率は森林土壌単独での発芽率より有意に高かった。しかし、炭を入れた森林土壌では外生菌根菌の発達は低下し、芽生えの成長はむしろ抑制された。これは炭の添加によって pH が上昇したことが一因と考えられる。

これまでの研究から、土壌酸性化や高 CO₂ による温暖化などの変動環境下においても、共生する外生菌根菌の役割によってマツ類の成長は促進されることが明らかになり、土壌酸性化に耐性のある樹種を選ぶことができ、森林生態系修復の基礎資料を提供した。よって審査委員一同は、崔 東寿が博士（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。