HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Study on the growth responses of larch species raised under elevated ozone, nitrogen loading, and saline soil [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	菅井, 徹人
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第14204号
Issue Date	2020-09-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/79557
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Tetsuto_Sugai_abstract.pdf, 論文内容の要旨

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士の専攻分野の名称： 博　士（農学）　　氏名　　菅　井　　徹　人

学 位 論 文 題 名

Study on the growth responses of larch species raised under elevated ozone, nitrogen loading, and saline soil

（オゾン暴露、窒素付加、及び塩類土壌下における
カラマツ属樹種の成長応答に関する研究）

カラマツ属（*Larix* sp.）は北半球に広く分布する落葉針葉樹であり、冷涼な気候でも優れた成長を示す特性から、造林樹種として多用されている。カラマツ（*L. kaempferi*）は国内に加えて海外でも広く利用されている。またグイマツ（*L. gmelinii* var. *japonica*）とカラマツとの交雑から開発されたグイマツ雑種 F_1 は、生物耐性や材形質等が改良され、造林木として期待が高い。国内では多くの人工林が主伐期を迎えており、伐採後の再造林が必須となる。一方、産業革命以降、大気汚染物質である窒素酸化物や対流圏オゾン（地表付近のオゾン、O_3）濃度がアジアを中心に北半球で増加している。これらの環境因子は樹木に対し複合的に影響している。さらに、塩類化土壌が世界的に拡大している。従来の環境造林では利用樹種が限定的で、環境変動に対する生態系の脆弱化が懸念されている。これらを踏まえ、本研究ではグイマツ、カラマツ、グイマツ雑種 F_1 に着目した。急速に劣化する大気・土壌環境に対する 3 種の応答を生理生態的に解明し、環境劣化に対するリスク評価、また生態系修復に向けた造林技術における基盤情報の構築を目的とした。

オゾン暴露に対する北方造林樹種の成長応答

北海道ではカラマツや北海道を分布南限とするトドマツ（*Abies sachalinensis*）による造林面積の増加が見込まれている。一方、高濃度の O_3 が北海道でも観測されているが、人工林を構成する主要な樹種へのリスク評価は限られている。本研究では、O_3 に対するカラマツとトドマツ苗木の個葉光合成応答を評価した。O_3 暴露は以下、天井の開いたオープントップチャンバーを用いて、自然条件下で行った。両樹種とも、O_3 暴露により光合成速度は低下したが、光合成と高い相関を示す葉の窒素濃度はカラマツで有意に低下し、トドマツは微増した。カラマツでは O_3 暴露により葉の老化が進み、落葉前の窒素の回収率が増加されるが、トドマツではタンパク質の転流が増加し、加齢した葉の窒素が当年葉に再転流された可能性がある。本研究では、O_3 によるカラマツの光合成速度の低下が葉の窒素濃度の低下に起因することを、常緑針葉樹であるトドマツとの比較から明らかにした。

さらに、主要造林種であるグイマツ雑種 F_1 とカラマツ苗木の O_3 への応答を比較した。２成長期間、異なる O_3 濃度を暴露し、光合成と成長を追跡した。実験の結果、O_3 暴露により個体の乾燥重量はグイマツ雑種 F_1 で著しく低下した。これはカラマツよりも、育種開発されたグイマツ雑種 F_1 で O_3 リスクが高いことを示唆している。一方、カラマツでは低濃度の O_3 に対して、個体乾燥重量や最大光合成速度が増加した。これらの反応は、高濃度で有害に作用する因子が、低濃度で有益に作用する現象であるホルメシス（Hormesis）だと推察した。

オゾン暴露と窒素付加、塩ストレスの複合影響に対するカラマツ属の成長応答

野外環境は、O_3 以外の大気汚染物質も樹木に対して複合的に影響する。先行研究ではカラマツに対する O_3 の生理阻害影響が、窒素付加により緩和されることが示唆されたが、そのメカニズムや、グイマツ雑種 F_1 との種間差は分かっていない。本実験では、土壌に対する窒素沈着を想定し、カラマツとグイマツ雑種 F_1 苗木の O_3 応答を異なる窒素付加条件で比較した。２成長期間、O_3 を

暴露しつつ、近年沈着量が増加している硫酸アンモニウムを用いて、年間ヘクタール当たり 50 kg 窒素相当量をポット土壌に付加した。窒素付加による成長促進効果は、カラマツよりもグイマツ雑種 F_1 苗木で高かった。また O_3 による成長抑制効果は、窒素付加されたカラマツで緩和されたが、グイマツ雑種 F_1 では成長抑制効果が促進した。このように、O_3 の感受性に対する窒素付加の影響には明瞭な種間差があることがわかった。

また中国・黒竜江省を中心とする東北部では大気汚染の進行に加えて、気候変動に伴う塩類化土壌の拡大が懸念されている。退耕環林政策の中ではカラマツ属の利用に向けた期待が高いが、耐塩性に関する研究事例は少ない。本実験では、グイマツとカラマツ苗木の塩ストレスに対する応答を、O_3 暴露条件を変えて評価した。実験では内陸の塩類土壌を想定し、ポット土壌に合計約 80 mmol ナトリウム（Na）相当量を $NaHCO_3$ と NaCl の混合塩から付加した。どちらの種でも、葉の Na 濃度は増加したが、Na 集積に対する O_3 の影響は検出されなかった。個体レベルの葉面積に対する Na 集積の効果を種間で比較すると、グイマツよりカラマツにおいて葉面積の低下が顕著であり、カラマツ属内の異なる耐塩性が示唆された。

塩ストレスに対するカラマツ属の成長応答

塩付加条件下で生育させたグイマツ雑種 F_1、グイマツ、そしてカラマツ苗木の成長と生理応答を評価した。塩ストレスに対する個体乾燥重量の低下はカラマツで顕著であった。一方、塩付加条件下における葉 Na 濃度はグイマツが最も高かった。いずれの種でも、葉に Na が集積するにもかかわらず、その他のカチオン濃度は維持または増加する傾向が見られた。これは、カラマツ属の耐塩性機構として、カチオン恒常性の維持が関連することを示唆している。葉に集積した Na は、葉内イオンバランスの撹乱や、酸化ストレスの発生を介して、光合成速度を低下させることが知られている。本実験では、カチオンの恒常性の維持が、光合成速度の塩ストレス応答を緩和すると予想した。カチオンのバランス維持指標、また Na に対する光合成速度の応答を相関分析し、その関係性を個葉耐塩性として評価した。個葉耐塩性はグイマツ雑種 F_1 で最も高く、グイマツとカラマツは同程度であった。

また本実験では、カラマツ属の耐塩性と、根系形態の発達との関連性を評価した。樹木根系の形態形成に必要な炭素量は、その発達に応じて増加する。これは、樹木根系の遺伝的制御による二次的な成長と、環境に対する可塑的な応答の複合的な結果だと考えられる。本実験では、同一個体における一次成長根と二次成長根の比根長や比表面積から、根の発達程度の指標を算出した。塩処理に対して、どの種でも比根長や比表面積に有意な変化はなかったが、根の発達程度はカラマツで最も低く、また処理によってカラマツでは根の発達程度が増加した。塩ストレスに対してカラマツの個体乾燥重量は低下したため、根系形態の発達と耐塩性は関連している可能性がある。

以上の実験を通して、本研究は（1）北方造林種における O_3 リスクは種間差があり、グイマツ雑種 F_1 の O_3 感受性が高いこと、（2）窒素付加により、カラマツでは O_3 の影響が緩和されるが、グイマツ雑種 F_1 における O_3 の感受性は増加すること、（3）カラマツ３種の耐塩性は、個葉や根系レベルで明瞭に異なり、カチオンの恒常性や根系形態の発達が関与していることを明らかにした。本研究は、親種との比較を通じて、グイマツ雑種 F_1 における O_3 や窒素付加に対する高い応答性、優れた個葉耐塩性を明らかにした。育種開発されたグイマツ雑種 F_1 では、優良木としての形質に加えて、ストレス耐性も変化している可能性が示唆された。今後は遺伝生態学的な知見を組み込んだカラマツ属の環境適応性の評価と育種の推進が求められる。