

平成 30 年 6 月 8 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07466

研究課題名(和文) 食葉性昆虫の大規模食害による失葉に対する樹木の応答—成長と木質形成への影響—

研究課題名(英文) The effects of insect defoliation on the growth and secondary xylem formation of forest trees

研究代表者

渡邊 陽子 (Watanabe, Yoko)

北海道大学・農学研究院・研究員

研究者番号：30532452

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,200,000円

研究成果の概要(和文)：食葉性昆虫の大規模食害により成長期に失葉したカラマツ成木では、失葉した年に薄壁の晩材仮道管や未木化の仮道管壁が観察され、失葉した年の翌年には年輪幅の極端な減少が確認された。ウダイカンバ成木では、失葉後、薄壁の木部繊維壁が観察された。また、苗木による摘葉実験から成長期の失葉が根の成長に影響を与えることが示唆された。本研究から、成長期の失葉は、樹木の成長や木質形成、特に細胞壁形成に影響を与えるといえる。

研究成果の概要(英文)：Larix kaempferi and Betula maximowicziana are often defoliated by the outbreak of herbivorous insects such as gypsy moth and larch sawfly during growing season in Hokkaido, northern Japan. The insect defoliation is expected to affect wood formation and growth. Light microscopic observation revealed that insect defoliation induced the decrease in the secondary cell wall thickness of latewood tracheids and the formation of un lignified tracheids in the secondary xylem in Larix kaempferi. In Betula maximowicziana, light microscopic observation revealed the formation of white rings after insect defoliation. We also revealed that insect defoliation affects the top-root ratios in both seedlings. These results suggest that insect defoliation during growing season affects the growth and wood formation of trees, in particular the formation of secondary cell wall of tracheids in Larix kaempferi and wood fibers in Betula maximowicziana.

研究分野：木材解剖学

キーワード：木質形成 失葉 食葉性昆虫 細胞壁二次壁

1. 研究開始当初の背景

近年、北海道では食葉性昆虫の大発生により、樹木の成長期における失葉が頻発している (Ohno et al. 2008; Pinkantayong et al. 2015)。特に有用樹種であるウダイカンバでは、この食葉性昆虫の大発生による失葉による衰退、枯死が確認されている (写真 1)。



写真 1 クスサンに食害されたウダイカンバ二次林 (奈井江町, 2008 年 7 月下旬) 上層を占めるウダイカンバの葉が消失している。

成長期の失葉は、樹木の成長や木質形成に影響を与えると考えられる。北アメリカやヨーロッパでは、古くから larch sawfly (カラマツハラアカハバチ) や spruce budworm (トウヒノシントメハマキ) といった食葉性昆虫の大発生により失葉した樹木の影響について報告例があり、針葉樹ではカラマツ属やモミ属、トウヒ属など多くの樹種で年輪幅の減少や異常な細胞の形成が確認されている (例えば Liang et al. 1997, Krause and Morin 1995)。また、広葉樹においても、アメリカヤマナラシで、異常な年輪の形成が報告されている (Hogg et al. 2002)。これらの結果は、森林の生産量の減少や材質の低下につながることを示唆している。

国内においては、食葉性昆虫の食害による失葉の影響についての知見はほとんどない。その理由として、主な食葉性昆虫の大発生は数年~10 年間隔であること、落葉樹は成長期に失葉しても枯死しないことがあげられる。しかしながら、近年は地球環境変動により食葉性昆虫の大発生の頻度の増加や食葉性昆虫の生息地の拡大が予測される。したがって、地球環境変動下での持続的な森林管理を行うためには、食葉性昆虫の大規模食害による失葉が樹木の成長や木質形成へ及ぼす影響についての知見を得ることが急務であると考える。

2. 研究の目的

本研究は、食葉性昆虫の大規模食害により成長期に失葉した樹木の成長および木質形成について、以下の 2 つの手法により、その影響を解明することを目的とする。

(1) 実際に野外で被害を受けた樹木の調査 食害履歴が明らかな成木を用いて、失葉し

た年に形成された年輪の組織構造を観察することで、成長期の失葉における木質形成への影響の有無を明らかにする。影響が見られた場合は、どのような影響かを明らかにする。

また、森林において、1 樹種に複数種の食葉性昆虫が葉を食害することがよく見られる。そこで、複数種の食葉性昆虫の食害を対象とし、失葉時期や失葉程度による違いはあるのかを明らかにする。

(2) 苗木を用いた摘葉実験

成木では、成長期の失葉による成長への影響を解明することは難しい。そこで、苗木を用いて、摘葉処理を行うことにより、成長への影響を解明する。

摘葉時期は、実際の食害時期に合わせて行い、摘葉により成長に影響があるのか、あるとしたら主にどの器官に影響があるのか、摘葉時期による成長への影響に違いはあるのかを明らかにする。

また、成長だけでなく、木質形成への影響についての観察も行い、摘葉処理により成木と同様の結果が生じるかどうかを解明する。

3. 研究の方法

(1) 実際に野外で被害を受けた樹木の調査

食害履歴の明らかなカラマツおよびウダイカンバの幹からコアを採取した。カラマツは、6~7 月にマイマイガ (ドクガ科) の幼虫に針葉を食害され失葉した個体、7~8 月にカラマツハラアカハバチ (ハバチ科) の幼虫に針葉を食害され失葉した個体からコアを採取した。ウダイカンバは、7~8 月にクスサン (ヤママユガ科) の幼虫に 3 年連続で食害され失葉した個体から採取した。

採取したコアは、木口面が上になるように台木に接着剤で固定した後、スライディングミクロトームで表面を切削し、面出しを行った。実体顕微鏡にて、失葉した年に形成された年輪を特定した。

その後、失葉年に形成された年輪から最外年輪までを含むように、スライディングミクロトームにて約 15 μm 厚の木口面切片を作成し、サフラニン・アストラブルー二重染色を行い、永久プレパラートを作製、光学顕微鏡にて観察を行った。また、一部の切片はサフラニン染色を行い、偏光顕微鏡で観察を行った。

カラマツについては、失葉年に形成された年輪から、失葉の影響を受けたと思われる部位を切り出し、エポキシ樹脂にて包埋を行った。ウルトラミクロトームにより、樹脂包埋した試料から約 70 nm 厚の超薄切片を作成し、過マンガン酸カリウム染色を行った。その後、透過型電子顕微鏡 (TEM) にて仮道管二次壁の観察を行った。

また、カラマツ、ウダイカンバとも同じ個体から採取した別のコアから年輪幅を計測し、年輪幅指数を算出した。

(2) 苗木を用いた摘葉実験

カラマツとウダイカンバの3-4年生苗木をそれぞれ約200本用意し、ポットに植えつけた。植え付けの影響を考慮して、約1年間実験苗木で生育させた後、対照区、早期摘葉区、後期摘葉区に分けた。早期摘葉区では6月から7月初旬、後期摘葉区では7月下旬から8月に摘葉処理を行った後、秋まで生育させ、10月末に刈り取りを行った。枝、葉、幹、根に分け、それぞれ乾燥させ、乾燥重量を測定した。測定したデータから、各器官重量の割合や地上部/地下部比を算出した。さらに、5月と10月に樹高と地際直径を計測し、相対成長率を計算した。

また、一部の個体から幹の地際部を採取し、FAAまたはGA固定を行った。固定した試料から約15 μ m厚の木口面切片を作成し、サフラニン・アストラブルー二重染色を行い、永久プレパラートを作製、光学顕微鏡にて観察を行った。

4. 研究成果

(1) 実際に野外で被害を受けた樹木の調査

カラマツ、ウダイカンバともに、食葉性昆虫の大規模食害による成長期の失葉により木質形成に影響を受けていた。カラマツでは、失葉時期により影響を受ける部位が異なることが明らかとなった。6~7月にマイマイガ幼虫の食害により失葉した個体では、晩材仮道管の薄壁化が観察された(図1a-c)。これは、先行研究と同じ結果であった(Filion and Cournoyer 1995, Liang et al. 1997)。さらに、早材と晩材の移行部で、未木化の仮道管壁が存在することを明らかにした。一方、7~8月にカラマツハラアカハバチの幼虫の食害により失葉した個体では、晩材部で未木化の仮道管壁が観察された。光学顕微鏡観察により、食害による失葉は、仮道管壁の形成、とくにリグニン堆積に影響を与えることが示唆された。

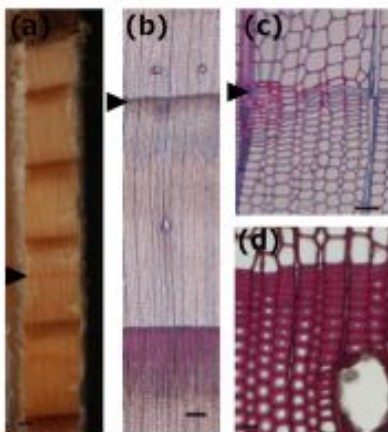


図1. マイマイガの幼虫に食害されて失葉したカラマツの年輪(a, b)と顕微鏡写真(c)。矢頭は食害年を示す。(d)は正常な晩材部。

そこで、仮道管二次壁のどの層が影響を受けているのかを明らかにするために、影響を受けている部位の仮道管壁のTEM観察を行った。その結果、 S_1 層が厚く S_2 層が薄い壁、 S_2 層のみが薄い壁、などが観察された。これらの二次壁は、ほとんど過マンガン酸カリウムで染色されなかった。また、偏光顕微鏡観察により S_3 層は観察されなかった。つまり、成長期の失葉は、リグニン堆積のみならず、セルロースマイクロフィブリルの堆積にも影響を及ぼすことが示唆された。

ウダイカンバでは、実体顕微鏡によるコア観察で、最初の食害年から数年以内に、複数年にわたって白く見える部位が観察された(図2a)。この部位の光学顕微鏡観察を行ったところ、白く見える部位は、食害以前に形成された年輪(図2d)と比較して、木部繊維壁が薄くなっていることが明らかとなった(図2b, c)。つまり、ウダイカンバの場合、成長期の失葉は、木部繊維壁の形成に影響を与えることが示唆された。

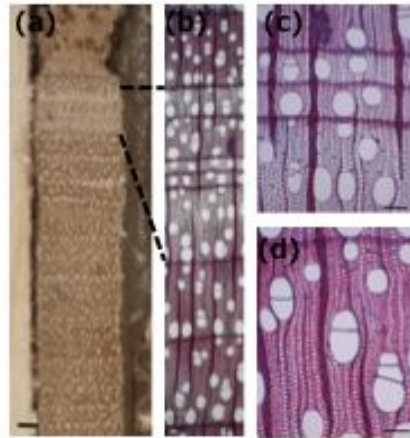


図2. クスサンの幼虫に食害されて失葉したウダイカンバの年輪(a, b)と顕微鏡写真(c)。 (d)は食害される前に形成された年輪の顕微鏡写真。

また、年輪幅を解析した結果、カラマツでは食害年の翌年に年輪幅指数が有意に減少し、ウダイカンバでは、食害年の翌年から年輪幅指数の減少が見られた。

これらの結果から、成長期の失葉は木質形成、とくに仮道管壁や木部繊維壁の形成に影響を与えることが明らかとなった。この原因として、失葉による光合成産物の減少やオキシシンなどの植物ホルモンの変化が考えられる。また、カラマツでは失葉時期の違いにより影響を受ける部位が異なることが明らかとなった。失葉時期に形成中の細胞が影響を受けると考えられる。また、年輪解析の結果から肥大成長への影響は翌年以降に現れることが明らかとなった。これは、翌年の木質形成に利用されるはずの貯蔵物質が失葉後の再展葉などに利用されたためではないかと考えられる。

カラマツとウダイカンバでは、木質形成へ

の影響が異なっていた。カラマツでは失葉した年に影響が出ていたが、ウダイカンバでは失葉年に影響はでなかった。カラマツと異なり、ウダイカンバは複数年にわたり食害を受けていることだけでなく、樹体内の光合成産物の貯蔵能や光合成産物の利用方法などがカラマツと異なっていることが考えられる。

(2) 苗木を用いた摘葉実験

野外で実際に食害による失葉した被害木の観察から、木質形成が影響を受けることが明らかとなった。しかしながら、成木では失葉により成長への影響が評価できない。そこで、苗木を用いて、実際の失葉時期に合わせて人為的に摘葉処理を行った。

まず、相対成長率では、カラマツでは後期摘葉区で樹高が有意に増加したが、地際直径では対照区と摘葉区で差は見られなかった。一方、ウダイカンバでは、樹高では対照区と摘葉区で差は見られなかったが、地際直径では摘葉区で有意に減少した(図3)。

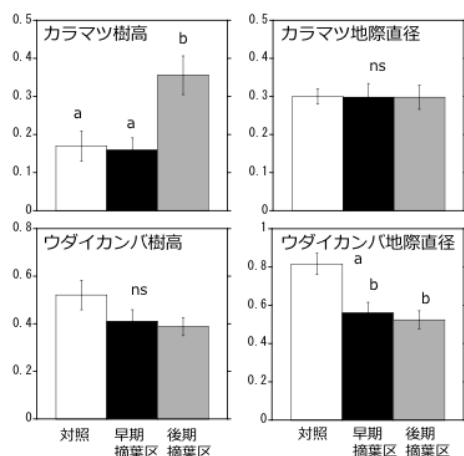


図3. カラマツとウダイカンバの相対成長率。

各器官(葉、枝、幹、根)別重量の割合では、カラマツ、ウダイカンバともに後期摘葉区で、根の割合が有意に低下した。さらに地上部・地下部比が摘葉処理により有意に増加した。これらの結果から、摘葉処理は特に根の成長に影響を及ぼすことが示唆された。根は地上部に遅れて成長を始めることから、失葉の時期と根の成長時期が重なったことが原因と考えられる。

また地際部の幹の組織構造の観察を行った。カラマツでは、早期摘葉区では早材部で、後期摘葉区では晩材部で、それぞれ未木化の仮道管壁が観察された。ウダイカンバでは、早期摘葉区では早材部で、後期摘葉区では晩材部で未木化の木部繊維壁が観察された。この結果は、両樹種とも失葉が形成中の細胞壁形成に影響を与えることを示唆している。また、カラマツでは苗木と成木で同様の応答を示したが、ウダイカンバでは異なっていた。

本研究から、食葉性昆虫の大規模食害により成長期に失葉した樹木では、木質形成、とくに仮道管壁や木部繊維壁の二次壁形成に

影響を受けることが明らかとなった。しかしながら、失葉に対する樹木の応答については、樹種により異なっていた。これは、樹種による光合成産物の利用の仕方が異なっていると考えられる。

今後は、二次壁形成にどのようなメカニズムで影響を及ぼすのかを解明する必要があるだろう。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[学会発表](計 4 件)

渡辺陽子, 大野泰之. カラマツおよびウダイカンバ苗木の成長と木質形成における摘葉処理の影響. 第 68 回日本木材学会大会. 2018 年 3 月 16 日. 京都府立大学(京都府・京都市)

丸山賢一, 内海泰弘, 中村琢磨, 大野泰之, 渡邊陽子, 安江 恒. カラマツハラアカハバチによる食害がカラマツの年輪に及ぼす影響. 第 68 回日本木材学会大会. 2018 年 3 月 16 日. 京都府立大学(京都府・京都市)

Yoko Watanabe and Yasuyuki Ohno. The effect of insect defoliation on the secondary cell wall formation of tracheids in Japanese larch (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière). The 9th PRWAC (Pacific Regional Wood Anatomy Conference). 2017 年 9 月 26 日. Sunset Garden Convention Centre (Bali, Indonesia)

渡辺陽子, 大野泰之. カラマツ仮道管の細胞壁形成における成長期の失葉の影響. 第 67 回日本木材学会大会. 2017 年 3 月 17 日. 九州大学(福岡県・福岡市)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

渡邊 陽子 (Watanabe, Yoko)
北海道大学・大学院農学院・学術研究員
研究者番号: 30532452

(2) 研究分担者

大野 泰之 (OHNO, Yasuyuki)
地方独立行政法人北海道立総合研究
機構・林業試験場・研究主幹
研究者番号: 30414246