

日本木材学会 組織と材質研究会 2021 年秋季研究会

病虫害に対する樹木の防御応答と 木質形成への影響

講演要旨集

2021 年 11 月 20 日（土）13:00-17:20

オンライン開催

「病虫害に対する樹木の防御応答と木質形成への影響」

プログラム

13:00-13:05 開会挨拶

日本木材学会 組織と材質研究会 代表幹事 雉子谷 佳男

13:05-13:15 趣旨説明

日本木材学会 組織と材質研究会 企画担当 渡邊 陽子

13:15-14:15 講演 1 「北海道の森林害虫の生態と被害の特徴」

小野寺 賢介氏（北海道立総合研究機構 林業試験場）

14:15-15:00 講演 2 「食葉性昆虫による食害とその後の樹木の成長・生存
-北海道における事例-」

大野 泰之氏（北海道立総合研究機構 林業試験場）

15:00-15:15 休憩

15:15-16:15 講演 3 「樹木の木部・師部形成機構と植物ホルモンによるストレス応答」

船田 良氏（東京農工大学大学院農学研究院）

16:15-17:00 講演 4 「食葉性昆虫の大発生による失葉は木質形成に影響する」

渡邊 陽子（北海道大学大学院農学研究院）

17:00-17:15 総合討論

17:15-17:20 閉会挨拶

日本木材学会 組織と材質研究会 会計幹事 安部 久

北海道の森林害虫の生態と被害の特徴

北海道立総合研究機構林業試験場

小野寺 賢介

本発表では、食葉性害虫のうちカラマツの害虫の生態と被害を紹介する。森林の害虫は、その餌から食葉性、吸汁性、穿孔性などに分類できる。そのうち、もっとも種数が多いのが食葉性の害虫である。食葉性害虫は、普段はなかなか目につかないが、突然大発生する種が多い。今回紹介する 3 種の害虫も道内各地で大発生してきたが、大発生した時期や地域は種によって様々である。

カラマツハラアカハバチは、現在も主に道東地方で大発生している害虫である。北海道では 1977～1987 年に初めて 1,000ha 以上の被害が報告された（東浦 1990）。その後、1995 年に渡島地方で再び大発生が始まってからは、被害が道東地方にまで拡大を続けて現在に至っており、被害が長期化している。

マイマイガは、カラマツ以外にも様々な植物を摂食する害虫である。摂食する植物は、広葉樹から針葉樹、草本まで非常に幅広い（小野寺・原 2011）。北海道では戦前から大発生の記録があり、1970 年以降は、北海道全体で見ると約 10 年間隔で大発生しているが、市町村スケールで見ると、その頻度は異なっており数十年で 1 度のみの地域もある。それぞれの大発生は長期化することはなく、3 年程度で収束してきた。

ミスジツマキリエダシャクは、1976 年に道東で初めてカラマツの被害が記録された（鈴木ら 1984）。その後、美瑛町、北見市などにおいて、およそ 10 年間隔で大発生していた。しかし、2002 年の大発生以降は、被害が発生していない。大発生の記録数は多くはないが、被害によってカラマツが枯損した事例が発生事例に比較して多い。

食葉性害虫の大発生によってカラマツが枯損することは稀である。枯損被害が発生する時は、食葉被害に加えて、カラマツを衰弱させる別の要因が重なっていると推測されている。そこで、事例数は少ないがミスジツマキリエダシャクの食葉被害による枯損について、5～7 月の乾燥ストレスが関わっているか検討した。各地の 5～7 月の雨量の経年変化を調べたところ湿潤期と乾燥期が数年おきに発生しており、枯損率が 3 割程に達していた被害は乾燥期に発生していた。食葉被害と乾燥ストレスの相互作用を明確にするために、今後も被害データを蓄積していく必要がある。

引用文献

東浦康友(1990)1977年～1986年に大発生したカラマツハラアカハバチによる被害と防除(1)大発生の推移と被害. 北方林業 42:42-46

小野寺賢介・原秀穂(2011)アジア系統マイマイガ北海道個体群幼虫の餌としての植物各種の適合性. 北海道林業試験場研究報告 48:47-54

鈴木重孝・東浦康友・千葉博(1984)警戒を要するカラマツ害虫、ミスジツマキリエダシャク. 森林保護 180:9-10

食葉性昆虫による食害とその後の樹木の成長・生存 -北海道における事例-

北海道立総合研究機構林業試験場
大野泰之

はじめに

食葉性昆虫の食害によって著しく失葉しても、落葉性の樹木は二次展葉による補償反応によって葉を形成できるため、枯死に至ることは稀であるとされてきた。その一方で食害にともなう樹木の衰退（枝枯れ）や立枯れ被害も報告されている。この違いは何によって生じるのか？本発表では、北海道における主要造林樹種であるカラマツと銘木市の常連であるウダイカンバの二樹種を対象に、食害（失葉）に対する個葉、枝、個体の応答について調査された事例を“生物季節”をキーワードで紹介する。

失葉時期の違いと個体の成長、年輪の特徴（カラマツ）

異なる時期（6月中旬～8月下旬）に摘葉処理された3年生カラマツ苗木では、失葉時期の違いが二次展葉や個体の成長率に異なる程度で影響していた。最も遅い8月下旬に摘葉された個体では、二次展葉した冬芽の割合が低かったものの、摘葉当年の材積成長率の落ち込みが小さかった。一方、翌年の成長率は8月下旬に摘葉された個体が最も低かった。このことから、失葉時期とその後の応答の違いは翌年の成長にも影響するものと考えられた。

食害履歴の明らかなカラマツ（足寄町）の年輪解析を行った結果、7月にマイマイガの食害を受けた個体では、当年の晩材が非常に不明瞭であった。

食害後の個葉、当年生枝の応答、及び食害前の成長履歴から見た衰退過程（ウダイカンバ）

7月中旬にクスサンによって食害された40年生のウダイカンバを対象に、当年生の長枝における食害状況とその後の生存状況、および個葉の性質を調査した。失葉率が80%を超えた枝では、食害から約一か月後の真夏（8月中旬）に二次展葉したものの、二次葉は食べ残された葉に比べて“萎れやすい性質”であった。食害後の9月上旬に枝の死亡が観察された。二次展葉した枝の死亡率は二次展葉しなかった枝に比べて高く、樹冠上部に着生していたものほど高かった。この死亡パターンは、報告されている衰退木の症状（樹冠上部からの枝枯れ：dieback）と一致していた。激しい食害は単に葉量の減少だけでなく、「真夏の新緑」のように季節-樹木間に mismatches を生じさせ、このことが樹木の衰退と関係するものと考えられた。また、100年生のウダイカンバのセンサスと年輪解析を併用した結果、食害前に低成長で推移してきた個体ほど、食害後の死亡率が増加することが明らかとなった。

引用文献

- 原秀穂 (1991) カラマツ食葉性害虫の被害と対策. 北海道カラマツ・トドマツ等人工林対策協議会季報 87: 1-18.
- Ohno Y et al. (2008) Variation in shoot mortality within crowns of severely defoliated *Betula maximowicziana* trees in Hokkaido, northern Japan. Ecological Research 23: 355-362
- Watanabe Y and Ohno Y (2020) Severe insect defoliation at different timing affects cell wall formation of tracheids in secondary xylem of *Larix kaempferi*. Trees 34: 931-941.

樹木の木部・師部形成機構と植物ホルモンによるストレス応答

東京農工大学大学院農学研究院

船田 良

樹木は、形成層活動により長期間にわたり肥大成長を行い、樹幹が半径方向に太る。形成層細胞は、自らとは異なる形態や機能をもつ細胞に分化する能力をもち、また細胞分裂を行っても同様の分化能力を維持することができる細胞であることから、幹細胞 (stem cell) の性質をもつ。形成層細胞は、並層分裂により形成層の内側に二次木部の細胞を生産しながら形成層自体は外側に押し出され、形成層の外側には二次師部の細胞を生産する。一般に、樹幹の二次木部が蓄積した部分を木材 (木質バイオマス) として利用できる。樹木の形成層細胞は、分裂能力を失うと二次木部または二次師部の細胞に分化する。二次木部の細胞は、水分やミネラルの通道、重い樹幹や葉や枝などの樹冠の力学的な支持、長期間にわたる養分の貯蔵や供給、心材物質の生合成、などの機能を担っている。温帯や冷温帯に生育する樹木の形成層細胞の分裂活動は、分裂期と休眠期を繰り返す周期性を示し、その結果年輪が形成される。温帯や冷温帯では、晩冬から初春にかけて形成層細胞の分裂活動が始まり (形成層活動の再開; cambial reactivation)、初夏にかけて活発な分裂活動を行う。その後、夏から初秋にかけて分裂活動は低下し、最終的には分裂活動は停止して休眠期を迎える。休眠には、形成層の反応性の違いにより、自発休眠と他発休眠の二つのステージがある。

形成層活動は、植物ホルモンなどの成長調節物質により内的に制御される。オーキシシン、サイトカイニン、ジベレリンなど植物ホルモンは、形成層領域内に極微量に存在し、それぞれ特異的な生理作用をもつ。形成層領域内における植物ホルモンは量的にそれぞれ局在し、単独または複数の植物ホルモンが相互作用して、形成層活動や細胞分化を制御していると考えられる (図 1A)。植物ホルモンのなかでも、成長を促進する働きのあるオーキシシンが形成層活動の制御に重要な役割を担っている。主要なオーキシシンであるインドール酢酸 (indole-3-acetic acid; 以下 IAA と略する) は樹冠で生成され、形成層細胞を通過して求底的に樹幹を極性移動する。IAA の生成場所であるシュート頂を取り除くと、形成層に供給される IAA 量は減少し形成層活動は阻害されるが、IAA を供与すると形成層活動は維持される。また、NPA のような IAA 極性移動阻害剤を樹幹に供与すると、供与部より下側の樹幹の形成層では内生 IAA レベルが低下し、形成層活動が阻害される。さらに、IAA に対する反応性を低下させた形質転換樹木では、形成層細胞の分裂活動が抑制される。したがって、IAA は形成層活動の維持にとって不可欠な植物ホルモンといえる。アカマツの形成層領域に含まれる内生 IAA レベルは、明らかな季節的变化を示す (図 1B)。IAA レベルは、春から初夏にかけて増加しピークを迎え、秋にかけて急激に減少し春と同じレベルとなる。冬でも内生 IAA は

低レベルながら形成層領域に存在するが、量的な変化はほとんど示さない。春から初夏にかけての内生 IAA レベルが急激に増加する時期と形成層細胞の分裂が活発になる時期はよく一致することから、IAA が形成層細胞の分裂速度を制御すると考えられる。内生 IAA レベルは形成層帯でピークをもち、師部や木部に向けて急激に減少するという半径方向への勾配を示す (図 1 A)。形成層細胞が分裂能力を維持するためには、ある一定以上のレベルの IAA が必要と考えられている。樹冠で生成される総 IAA 量が増加するに伴い、形成層における内生 IAA レベルが高い領域が半径方向に広がると、分裂能力をもつ形成層細胞数は増加する。形成層細胞数が増加すると、二次木部細胞の生産活動が活発になると考えられる。

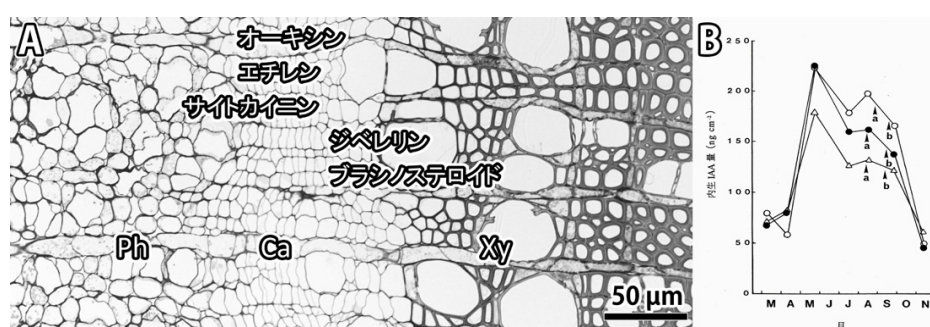


図 1 形成層細胞および分化中二次師部と二次木部における植物ホルモンの局在 (A) と内生 IAA 量の季節的変化 (B) A ; オーキシシン、ジベレリン、サイトカイニンの内生レベルの局在は、Ugglä, C. *et al.* (1996)、Israelsson, M. *et al.* (2005)、Immanen, J. *et al.* (2016) を基に作成し、エチレンとブラシノステロイドは想定図である。Ph : 二次師部, Ca : 形成層細胞, Xy : 二次木部 (交雑ポプラの横断面写真は Begum 氏提供) B ; アカマツ樹幹の形成層領域に含まれる内生 IAA 量 (Funada, R. *et al.* 2001)

形成層細胞の分裂能力を維持するためには、IAA の継続的な供給が必要であることから、内生 IAA レベルの変化が形成層活動の開始や停止時期を制御している可能性が考えられる。しかしながら、IAA を生成する樹冠が十分に存在する場合、形成層活動の停止が起こる初秋においても形成層領域に含まれる内生 IAA レベルは比較的高い。したがって、樹冠から形成層に十分に IAA が供給されていても、ある時期になると形成層活動は必然的に停止することを示しており、IAA に対する形成層細胞の反応性の変化など内生 IAA レベル以外の要因が自発休眠への誘導を制御していると考えられる。さらに、内生 IAA レベルの変化時期と初春の形成層細胞の分裂再開時期には関連性が認められないことから、内生 IAA レベルの増加が形成層活動の分裂を誘導しているとはいえない。一方、他発休眠中である冬季に、樹幹に局所的な加温処理 (22~25°C) を行うと、加温した樹幹のみ局所的に形成層細胞が分裂を開始する。また、晩冬から初春にかけての気温が高いと形成層活動の再開が早く起こる。さらに、晩冬から初春の形成層細胞の分裂開始には、ある閾値以上の日最高気温が一定期間以上累積

することが必要である。日最高気温と閾値との差を積算した値は、形成層活動の再開時期と密接な関連性が認められ、気象データから形成層活動の再開時期を予想する上で有効な指標 (Cambial Reactivation Index; CRI) である。日最高気温の閾値には樹種特性があり、交雑ポプラでは 15°C 以上の日最高気温が、サワラでは 13°C 以上の日最高気温が、スギでは 10 または 11°C 以上の日最高気温が一定の日数以上続くと形成層活動が再開する。樹幹温度の上昇が、形成層活動開始の直接的な引き金であるといえる。

樹木は、生育中に傷害など様々なストレスを受け、形成層活動が変化する。植物ホルモンは、樹木のストレス応答にも密接な関連性がある。ある特定の樹種では、樹幹が受けた傷害に反応して、二次木部や二次師部に分泌細胞であるエピセリウム細胞に囲まれた傷害樹脂道が形成される。日本産の針葉樹では、正常樹脂道を形成するアカマツやトガサワラだけでなく、正常樹脂道を形成しないモミ、トドマツ、ツガなどにも二次木部に傷害樹脂道が形成される。また、正常樹脂道を形成しないスギやヒノキでは、二次木部ではなく二次師部 (内樹皮) に傷害樹脂道が形成される。一方、日本産の広葉樹では、カラスザンショウやチャンチンなど一部の樹種で、樹幹が傷害を受けたとき、二次木部に傷害樹脂道が形成される。また、二次師部に軸方向の正常樹脂道が存在するウルシにおいては、漆搔きによる傷害により傷害樹脂道が形成される。

針葉樹の傷害樹脂道の誘導に、植物ホルモンが重要な役割を担っている。例えば、モミ、トドマツ、ヒノキ、ヨーロッパトウヒ、ダグラスファーなどの樹幹にジャスモン酸メチルやエチレンの発生剤であるエテホンを塗布すると、傷害処理を行わなくても二次木部または二次師部に傷害樹脂道が形成される。一方、広葉樹であるフウの樹幹にエテホンを塗布すると、二次木部に傷害樹脂道を誘導できる。また、ウルシの苗木の樹幹に、エテホン、ジャスモン酸メチル、サリチル酸を単独で塗布すると、傷害処理を行わなくてもエテホンの塗布により内樹皮に傷害樹脂道が形成される。ジャスモン酸メチルやサリチル酸の塗布では傷害樹脂道は形成されないことから、ウルシではエチレンが傷害樹脂道の形成誘導に密接に関与しているといえる。一方、ウルシの樹幹に傷害を与えた後にジャスモン酸メチルを塗布すると、傷害樹脂道の量が増加し漆の滲出量も増加する。また、ニューコウジュにおいて、樹幹の傷害部にエテホン、ジャスモン酸メチル、サリチル酸を単独または組み合わせて塗布すると、エテホンとジャスモン酸メチルを組み合わせた処理により剥皮傷部からとれる乳香 (フランキンセンス) 量が著しく増加する。ジャスモン酸メチルは、ウルシなどの二次師部の傷害に対する応答性を促進している。したがって、ジャスモン酸メチルやエチレンは、傷害樹脂道の形成など樹木のストレス応答に密接に関与しているといえる。

本研究会では、樹木の木部・師部形成やストレス応答と植物ホルモンとの関連性について概説する。

参考文献

- Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y., Funada, R. (2013) Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum* 147: 46-54.
- Begum, S., Kudo, K., Rahman, Md H., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Nabeshima, E., Nugroho, D.W., Oribe, Y., Kitin, P., Jin H.O., Funada, R. (2018) Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. *Trees* 32: 3-15.
- Franceschi, V.R., Krekling, T., Christiansen, E. (2002) Application of methyl jasmonate on *Picea abies* (Pinaceae) stems induces defense-related responses in phloem and xylem. *American Journal of Botany* 89: 578-586.
- 船田 良 (2004) 樹木の肥大成長、樹木生理生態学 (小池孝良編著)、朝倉書店、東京、p.125-137.
- 船田 良 (2008) 樹木形成層活動の制御機構. *木材学会誌* 54: 1-10.
- 船田 良 (2008) 木質バイオマスの形成機構. *Eco-Engineering* (生態工学会誌) 20: 37-43.
- 船田 良 (2011) 木材の構造と形成、改訂版・木質の形成 –バイオマス科学への招待– (福島和彦、船田 良、山本浩之、高部圭司、梅澤俊明、杉山淳司編著)、海青社、大津、p.15-144.
- 船田 良 (2011) 伸長成長と肥大成長、木質の構造 (日本木材学会編)、文永堂出版、東京、p.109-123.
- 船田 良 (2015) 木質バイオマスの形成と地球環境、閉鎖生態系・生態工学ハンドブック (生態工学会出版企画委員会編)、アドスリー (丸善出版)、東京、p.111-116.
- Funada, R., Yamagishi, Y., Begum, S., Kudo, K., Nabeshima, E., Nugroho, W.D., Oribe, Y., Nakaba, S. (2016) Xylogenesis in trees: from cambial cell division to cell death. In: Kim, Y.S., Funada, R., Singh, A. (eds.), *Secondary Xylem Biology*, Elsevier, p.25-43.
- 船田 良 (2016) あて材形成と植物ホルモン、あて材の科学–樹木の重力応答と生存戦略– (吉澤伸夫監修、日本木材学会組織と材質研究会編 (編集代表: 石栗 太、高部圭司、藤井智之、船田 良、山本浩之、横田信三))、海青社、大津 p.267-308.
- 船田 良、保坂路人、山岸祐介、塚田健太郎、Md Hasnat Rahman、田端雅進、半 智史 (2019) 漆生産量の異なるウルシにおける樹皮の組織構造の解剖学的解析. *森林学会誌* 101: 305-310.
- 船田 良、半 智史 (2020) 樹皮の組織構造、生活工芸双書 漆–植物特性と最新植栽技術– (田端雅進、橋田 光監修、船田 良、渡辺敦史他著)、農山漁村文化協会、東京 p.14-20.
- 船田 良、半 智史、矢崎健一 (2020) 木部の構造と機能、木本植物の生理生態 (小池孝良、北尾光俊、市栄智明、渡辺 誠編著)、共立出版、東京 p.93-110.
- 船田 良 (2021) 植物ホルモンを用いた傷害樹脂道の誘導による漆滲出量の増加. 特集「国産

- 漆の増産を目指した取り組み-日本の伝統文化を継承するために-」、森林科学 93: 18-20.
- 船田 良 (2021) 木材の形成、森林・林業実務必携 (東京農工大学農学部森林・林業実務必携編集委員会編)、朝倉書店、東京 p.369-375.
- 船田 良、半 智史 (2021) 木材の構造、木材の化学 (伊藤和貴、川田俊成編)、海青社、東京 p.7-16
- 楠本 大、鈴木和夫 (2001) エスレル処理によるヒノキ科樹木の傷害樹脂道形成の誘導. 木材学会誌 47: 1-6.
- Rahman, Md H., Kudo, K., Yamagishi, Y., Nakamura, Y., Nakaba, S., Begum, S., Nugroho, W.D., Arakawa, I., Kitin, P., Funada, R. (2020) Winter-spring temperature pattern is closely related to the onset of cambial reactivation in stems of the evergreen conifer *Chamaecyparis pisifera*, Scientific Reports 10: 14341.
- Yamamoto, F., Iwanaga, F., Al-Busaidi, A., Yamanaka, N. (2020) Roles of ethylene, jasmonic acid, and salicylic acid and their interactions in frankincense resin production in *Boswellia sacra* Flueck. trees. Scientific Reports 10: 16760.
- Zheng, Y., Pan, B., Itoh, T. (2015) Chemical induction of traumatic gum ducts in Chinese sweetgum, *Liquidambar formosana*. IAWA Journal 36: 58-68.

食葉性昆虫の大発生による失葉は木質形成に影響する

北海道大学大学院農学研究院

渡邊陽子

はじめに

近年、北海道内では、カラマツハラアカハバチ（以下ハバチ）やマイマイガ、クスサンといった食葉性昆虫の大発生がみられるようになった。大発生した食葉性昆虫の食害による失葉（以下、insect defoliation）は、樹木の成長のみならず木質形成にも影響を与える（例えば Krause and Morin 1995, Hogg et al. 2002）。本研究では、食葉性昆虫の大発生による失葉の履歴が明らかなカラマツとウダイカンバを用いて、成長期の失葉が木質形成に与える影響を明らかにした。

カラマツの木質形成における insect defoliation の時期の違いによる影響

カラマツでは、食害時期の異なる 2 種類の食葉性昆虫（マイマイガとハバチ）の大発生による失葉を経験した試料を観察した。6~7 月にマイマイガ幼虫により失葉したカラマツでは、食害年において、失葉時期にあたる早晚材移行期にリグニンの堆積していない仮道管壁が形成されていた。また、その年の晩材は薄壁化し、light ring とよばれる偽年輪様の年輪を形成していた(Watanabe and Ohno 2020)。年輪幅を測定した結果、食害年の翌年の年輪幅は急激に減少していた。一方、ハバチ幼虫の食害により 8 月に失葉したカラマツでは、食害 2 年目の晩材において、リグニンの堆積していない仮道管壁を形成していた。さらに、未木化仮道管の形成部位では、細胞壁の壁層構造が通常とは異なっていた。このことから、カラマツの場合、失葉による光合成産物の減少により仮道管壁に正常なリグニン堆積が出来なくなるだけでなく、再展葉による貯蔵物質の減少による晩材の薄壁化が示唆された。

ウダイカンバの white ring 形成

クスサン幼虫による insect defoliation が生じたウダイカンバの試料を北海道内 2 カ所（富良野、奈井江）の地域から採取し観察を行った。その結果、ウダイカンバには white ring とよばれる木部繊維壁が薄壁化して白っぽく見える年輪が形成されていた。クロスデイトニングと顕微鏡観察の結果から、white ring の翌年は年輪幅が急激に狭くなり、さらに、その後、欠損輪を生じることが明らかとなった。white ring は晩材の中央部から木部繊維壁が急激に薄くなっており、これは、クスサン幼虫の食害時期の 7 月と一致していると考えられる。激害が複数年続くと、複数年の white ring が形成されることも明らかとなった。ウダイカンバについても、失葉による光合成産物の減少から、木部繊維壁が薄壁になることが明らかとなった。

引用文献

- Krause C, Morin H (1995) Impact of spruce budworm defoliation on the number of latewood tracheids in balsam fir and black spruce. Can. J. For. Res. 25: 2029-2034.
- Hogg EH, Hart M, Lieffers VJ (2002) White tree rings formed in trembling aspen saplings following experimental defoliation. Can. J. For. Res. 32: 1929-1934.
- Watanabe Y, Ohno Y (2020) Severe insect defoliation at different timing affects cell wall formation of tracheids in secondary xylem of *Larix kaempferi*. Trees 34: 931-941.