

【総説】

グイマツ雑種 F₁ の環境ストレス応答と林木育種

来田 和人¹・菅井 徹人²・藤田 早紀^{2,3}・小池 孝良^{*,3,4}

Breeding effort on hybrid larch F₁ and its responses to environmental stresses.

Kazuhito Kita¹, Tetsuto Sugai², Saki Fujita^{2,3}, Takayoshi Koike^{3,4,*}

要旨：北海道の造林樹種として2代目造林が検討されるカラマツであるが、先枯れ病やネズミの食害に弱い弱点を克服したグイマツ雑種F₁への期待も高まっている。特に、幹の通直性や材の強度に優れ、比重の高いクリーンラーチの安価な挿し木増殖法が開発され、コンテナ苗での苗木生産の目処も立った。一方、カラマツはタネの発芽率が低く、F₁苗は生産数も限られている。このため、植え付け後の活着と初期成長に関する環境への応答特性を知って、さらなる改良を進めたい。急速な無機環境変化として窒素沈着と対流圏オゾン、長期的な変動としてCO₂への応答をF₁と両親のグイマツとカラマツの応答を操作実験によって評価した。その結果、F₁はO₃とCO₂の影響を受けやすい傾向があった。

キーワード：カラマツ、グイマツ雑種F₁、対流圏オゾン、窒素沈着、高CO₂

Abstract: Larch (*Larix kaempferi*) is a strong candidate for afforestation after the first harvest in northern Japan. We successfully produced hybrid larch F₁ (*L. gmelinii* var. *japonica* x *L. kaempferi*) to overcome the high susceptibility of larch to grazing damages of red-back vole and shoot blight disease. We also improved straightness and strength of stem in larch and developed new propagation methods using the branch cutting method on current-year seedlings. Furthermore, we are now trying to produce container seedlings to realize a low-cost afforestation system. We have been examining the growth responses of hybrid larch F₁ and its parents to several abiotic and biotic stresses for making plantations since larch has a low germination capacity and limitation of planting stocks. We studied the effects of increasing nitrogen deposition and ground-level ozone as rapidly changing abiotic stresses. We also examined the effects of elevated CO₂ and its combination effect with ozone (O₃) and nitrogen deposition. F₁ has high susceptibility to elevated CO₂ and O₃ due to its high growth rate.

Key words: Japanese larch, Hybrid larch F₁, ground-level ozone, nitrogen deposition, elevated CO₂

* E-mail: tkoike@for.agr.hokudai.ac.jp

¹ 北海道立総合研究機構・林業試験場・道北支場 Dohoku Station, Forest Research Department, Hokkaido Research Organization, Nakagawa town, Homare 300, Hokkaido 098-2805, Japan

² 北海道大学・大学院農学院 Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo N9-W9, Hokkaido 060-0811, Japan

³ 東京大学・大学院農学生命科学研究科（現所属）Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, Yayoi 1-1-1, Tokyo 113-8657, Japan

⁴ 北海道大学大学院・農学研究院 Research Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo N9-W9, Hokkaido 060-0811, Japan

2018年3月6日受付、2018年6月10日受理

はじめに

北海道へのカラマツの導入は、当初は石炭採掘のための坑木生産が主な目的であった（浅田・佐藤 1981；坂東 2013）。しかし、カラマツは北海道にとって導入種であり、導入初期では先枯れ病による被害として、梢端が本来の尖った円錐樹形にならないばかりか、そこから腐朽菌が侵入し衰退していった。さらに新植地では、カラマツには野鼠害が深刻で、その成林も危ぶまれる状況に陥った（横田 1968；小池 2008）。これらの弱点に加え、若齢木では幹材が乾燥によってねじれる事が多く、ヤニも多いことから加工方法も問題になった（坂東 2013）。

これらを克服するためにカラマツ属の交雑育種が行われ、野鼠害抵抗性が高く、樹幹の通直性と材の強度に優れたグイマツ雑種 F₁（グイマツ×カラマツ；以下 F₁）が開発された（Kita et al. 2009）。しかし雑種第2代 F₂ では、その優良形質が分離してしまうため組織培養による大量増殖法が開発されたが（Takata et al. 2005）、実用的にはもっと安価な増殖方法が必要となり F₁ に適した挿し木方法が開発された（黒丸・来田 2003）。一方、材のねじれは、カラマツと F₁ では違いはなく、育種的手法では解決できなかったが（大島・黒丸 1995）、戦後植栽したカラマツ林の収穫時期に入って、コアドライなど乾燥技術が発達して、木材の利用法もほぼ確立された（北海道立林産試験場 2005）。

2008 年に北海道で開催された洞爺湖サミットでは、記念植樹の材料に F₁ が選ばれた（岩田 2008）。さらに、カラマツ属の木部の特徴から、疎植にしても容積密度の低下の少ない低コスト造林として単位面積当たりの植え付け本数を減らす試みがなされている（北海道 2006）。このようにカラマツ属の樹種特性に合わせた造林技術の開発は、今後も資源管理上、必要である。

上記のように、有用形質の遺伝的評価と育林や木材加工技術の開発は進められたが、急速に変化する窒素沈着、増加し続ける大気 CO₂ 濃度など無機生産環境への応答に関する情報は、未だに十分とは言えない（津村 2015；小池 2018）。そこで、本論では北海道でのカラマツ属の遺伝育種研究の成果を踏まえ、カラマツ苗木と若齢木を対象にした各種操作実験の成果の概要をまとめ、次の研究への一里塚としたい。

カラマツの育種小史

生態・遺伝・育種

カラマツ属は北半球、特にユーラシア大陸北東部に広く分布しており、ウラル山脈から東部にかけて、次のようなカラマツが分布している。シベリアカラマツ（*Larix sibirica*）、ダフリカカラマツ（*L. gmelinii*；シノニム *L. dahurica*）、中国に分布するマンシュウカラマツ（*L. olgensis*）とホクシカラマツ（*L. principis-rupprechtii*）、千島・樺太にも分布するグイマツ（*L. gmelinii* var. *japonica*）、日本のカラマツ（*L. kaempferi*；シノニム *L. leptolepis*）などが挙げられる（Abaimov et al. 2004）。ユーラシア北東部は、このため、生育時期は CO₂ の巨大な吸収源でもある。

このうちダフリカカラマツは東シベリアから極東にかけて分布するが、そこには、深さ 400 m に達する永久凍土が分布している。この地域では地下水が流れている谷状の場所以外には、常緑針葉樹は分布せず、地表の土壤凍結時期を回避できる落葉樹しか分布できない。北海道へ導入されたカラマツは寒さの害に遭って成林が難しい場所もあった。さらに生物害に感受性が高いため、育種用に世界各地からカラマツ属樹木が集められ、東大北海道演習林（倉橋 1988）と 1961 年には林木育種場として開設された北海道立林業試験場でも改良が進められた。1987 年には、スウェーデン農科大学のメンバーによってカラマツ属の葉緑体の父性遺伝が DNA レベルで、初めて解明された（Szmidt et al. 1987）。

このような特徴をもつカラマツ類の生理生態～育種～施業についての体系がまとめられた（浅田・佐藤 1981；Takata et al. 2005）。これらの成果を基礎に千島樺太産のグイマツとカラマツを交配しグイマツ雑種 F₁ が生み出された。その後、各種試験を経て、グイマツ精英樹「中標津 5 号」を母樹とするグイマツ雑種 F₁ 家系が高い CO₂ 吸収固定機能を有し、貯留能力が高いことから、CO₂ 吸収を介した森林資源として注目されることになった（Kita et al. 2009）。そして、この系統は、公募によって“炭素吸収力が強く地球をきれいにしてほしい”と願いが込められて“クリーンラーチ”と名付けられた（岩田 2008）。

なお、2008 年までの生育特性の情報がまとめられ（小池 2008；Koike 2009；Ryu et al. 2009）、最近の遺伝育種成果も提供されている（Kita et al. 2014；津村 2015）。また、蛇紋岩土壌への植栽実験では、褐色森林土での植栽結果と比較すると成長が著しく抑制されることが明らかになった（Watanabe et al. 2012）。

F₁ の増殖方法

上記の様に初期は茎頂培養法に注目が集まったが、実用化には、価格の問題と大量生産について、なお、技術面で克服せねばならない課題が多く、挿し木による増殖法が開発された（黒丸・来田 2003；来田ら 2010）。挿し木苗による苗木生産は 2003 年に開始され、2005 年より植栽された。2016 年現在で、年間 12 万本の挿し木苗木が生産されているが、北海道庁が掲げる 2036 年の生産目標 280 万本とは隔たりが大きく、苗木生産量増産に向けた、技術開発、生産体制の整備が求められている（北海道 2017）。

環境ストレスに対する研究と現状

生物ストレス

植栽初期には野鼠害と先枯れ病が深刻であった（横田 1968）。しかし、国公有林での被害センサスに基づくノネズミ類の駆除（中田ら 2000）と F₁ の導入で軽減された。しかし、2005 年頃からハバチ類の被害が目立ちはじめ、いまだに収束の目途は経っておらず、カラマツ人工林の健全性低下が懸念されている（小野寺・徳田 2016a；藤田ら 2018）。ハバチ類のなかでも、カラマツハラアカハバチは、長枝葉に比べ被食防衛物質の濃度の低い短枝葉を主に食害する（Pinkantayong et al. 2015）。樹齢が進むにつれ、このハバチが好む短枝葉の割合が相対的に増えるため、この食葉性害虫による食害は今後とも増えると考えられる。

F₁ にとって、さらに深刻な問題はナラタケ病害である。雑種交代検定林の結果から、カラマツより F₁ のナラタケ病に対する感受性が高く、低密度植栽実証林では F₁ の主要な死亡要因となっており（来田ら 2010）、再植林の際には、今後も十分に留意すべき問題である。

操作実験における無機ストレスの影響評価

進行し続ける大気環境のストレスの中でも、高オゾン暴露、窒素沈着、高 CO₂ 暴露がカラマツ属稚樹に与える影響について紹介する。まずは、対流圏オゾン（＝地表付近のオゾン；0~10 km 付近。光化学オキシダントの本体とされる）の急激な増加である。公害対策の結果、オゾン濃度は低下していたが、最近、前駆体（NO_x や VOC：揮発性有機化合物など）の局所的増加と越境大気汚染のため（Koike et al. 2013；Agathokleous et al. 2015b；Izuta 2017）、今後も悪影響が懸念されるストレスである。また、窒素沈着の量と組成も問題になり、本州各地で窒

素飽和による森林衰退も懸念されている。さらに、2000 年以降は 2.0~2.5 ppm/年で増加し続ける CO₂ の影響も無視できない。実験的に解明した単独の影響を概観するが、現実には、これらの複合影響が問題になるので、続いて要点を紹介したい。

1) 単独影響：窒素沈着、オゾン、高濃度 CO₂

窒素沈着の成分を模して 2015 年までは硝酸アンモニウム（NH₄NO₃：硝安）を付加してきた（Izuta 2017）。付加量は Galloway et al. (2008) による 2050 年ころの沈着量である 50 kg N・ha⁻¹・yr⁻¹（雪解けに含まれる多量の窒素を模して半分量を生育初期に、その後、夏期に向け分割 [15, 5, 5 kg N・ha⁻¹・yr⁻¹] にして与えた。2016 年以降、PM_{2.5} 等の組成と沈着量増加を考慮し（畠山・三浦 2012）、窒素付加形態を硫酸アンモニウムに変更した。この変更で顕著な差は生じなかったが、リンと窒素の養分バランス変化を介した生理活性の低下が示唆された（菅井ら 2016）。

カラマツ属 3 種（F₁ とその両親であるグイマツとカラマツ）の 2 年生苗木の成長と窒素付加の影響を調べた。よく風化した火山灰土を模した鹿沼・赤玉土混合土（1:1）を満たした 30 L ポットに植えて、硝安（50 kg N・ha⁻¹・yr⁻¹）を生育期間に 3 年間付加し、菌根菌の感染率と組成を調査した（Wang et al. 2018）。この結果、F₁ の成長量はリン欠で最小であったが、根の発達の指標である根/地上部（R/S）比は対照（窒素・リン無添加）が最大で、窒素・リン付加で最小であった。すなわち不足する窒素・リン処理下では F₁ は根を発達させていた。4 年目に 45 L ポットに植えかえ、硝安を生育期間に 5 年間付加し、地上部と地下部の成長を調べた。この結果、地上部はリン付加に関わらず、窒素付加で増加した。一方で、地下部に関しては、リン無付加・窒素付加で細根生産量は低下し、窒素付加で根量の割合が低下した（Fujita et al. 2018）。

2 年生 F₁ を北大札幌研究林の実験苗畑の土を詰めた 7.5 L ポットに植え付け、50 kg/ha 量のリン酸 2 水素カリウムと窒素源として 0, 20, 50, 100 kg/ha の硝酸アンモニウムを 1 生育期間に渡って付加し、成長と葉分析を行った。その結果、リン付加の効果はなく高 N 処理で弱度のマグネシウム欠乏傾向が見られた（Mao et al. 2014）。

一方、苗畑に地植えした F₁ の成長に及ぼす硝安付加を 8 生育期間に渡って行い、その影響を調べたところ、付加 2 年目まで窒素付加の光合成に増加傾向が見られた（Mao et al. 2012）。しかし、その後の成長には影響が見られなかった（荒木 2015）。また、窒素付加した場合の年

輪幅は0.6–0.8 cm程度で、密度が対照区に比べやや低く、その影響で縦圧縮強度がやや低い傾向が見られた(坂東2017)。結局、 $50 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$ までの窒素沈着では生理機能、木部形成機能には影響は無かったが、これは脱窒現象が進み、肥効が不十分であったためと考えられる(Kim 2012)。

カラマツ類は外生菌根菌と共生する生育特性を持つが、感染率と種組成にも窒素付加の大きな差はなかった。詳しく見ると遷移初期種とされる *Wilcoxina mikolae* (ウィルクキシナ属) が約6割の形成率を示し優占し、次は *Hydnodontaceae* sp. (ヒドノドン科) が続いた。この種の形成率は対照区に比べN付加区で約10%低く、観察された外生菌根菌の中では比較的高い窒素感受性を持つと考えられる(Wang et al. 2018)。

2年生のカラマツとF1を褐色森林土に地植えし、活性炭でオゾンを除去した区(5 ppb<)、大気区(30–35 ppb)、日本の環境基準値である60 ppb区、そして80 ppb濃度のオゾン付加をオープントップチェンバー(OTC: 天井が開いた枠で囲われフレームはA領域紫外線の透過できるフィルムで陽光を88%透過する)を用いて2生育期間育成して掘り取りその成長を調べた(Sugai et al. 2018)(図-1)。その結果、カラマツでのみ低濃度のオゾン暴露処理によって、生理機能と成長が促進された。低ストレスに対する促進作用はホルメシス(Hormesis: 毒物が毒にならない程度の濃度で刺激効果を示すこと)と呼ばれ、カラマツにおけるオゾン応答で生じることが示唆された(Sugai et al. 2018)。一方、カラマツ属3種の稚樹(2年生)を、風化火山灰土を満たした7Lポットに植え、活着を待って、60 ppbのオゾン付加をOTCによって育成し成長を調べた。この結果、F1のみ肥大成長がオゾンによって低下した。成長の速いF1では気孔コンダクタンス(通道性)が、他の2種に比べて大きくオゾンをより多く吸収した結果と考えられる(Koike et al. 2012)。

1970年代に開発されたオゾン影響を緩和できるというエチレンジウレア(EDU)の効果に再び注目が集まってきた(Agathokleous et al. 2015a)。育苗時でのオゾン障害回避に利用可能性を検討中である。

開放系CO₂付加施設(FACE: Free Air CO₂ Enrichment)に2年生F1を褐色森林土壌に植え2生育期間、CO₂付加(500 ppm CO₂)を行った。その結果、対照区(約390 ppm CO₂)に比べて地上部/地下部(T/R)比が大きくなった。従って風害に遭いやすい形態に変化することが予想される(Watanabe et al. 2013)。人工気象施設で行われた貧栄養での実験では負の制御(生育CO₂環境

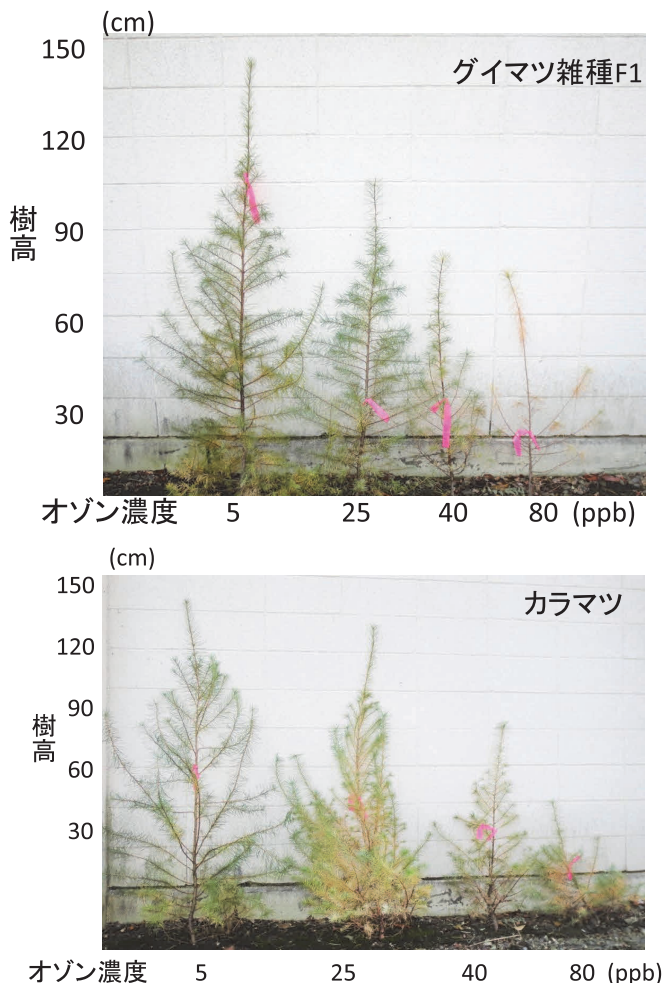


図-1 異なる4段階のオゾン濃度で育成したグイマツ雑種F1とカラマツの2生育目の写真。オープントップチェンバーを利用して、左から順に、活性炭によるオゾン除去区、大気区、オゾン付加区(+10 ppb)、北海道での5月上旬の最高値区を付加した。土壌は褐色森林土で材料は直植えした。

にかかわらず、生育時のCO₂で測定すると同じような光合成速度を示す)が見られ、成長への影響は少なかった(Watanabe et al. 2011)。

2) 複合影響: 窒素沈着とオゾン、オゾンと高濃度CO₂

一般に森林では不足しがちの窒素が十分に存在すると、光合成が高まり、オゾン吸収量の増加、そして衰退が予想される。OTCによる鉢植え実験では、ブナ稚樹において、この傾向が確認された(渡辺・山口2011)。一方、カラマツでは窒素沈着量が $50 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$ で、オゾンによる重量減少が対照区にくらべ緩和された。同じくOTCを用いたオゾン・硫酸アンモニウム([NH₄]₂SO₄)複合処理のカラマツとF1に対する影響評価では、カラ

マツで先行研究と同様の傾向であったが、F₁ ではオゾン感受性が窒素付加で増加していた（菅井ら 2016）。ここで、硫酸を用いたのは、PM_{2.5} 本体の主要成分だからである（畠山・三浦 2012）。開放系オゾン付加施設で火山灰土をつめた 15 L ポットに 2 年生苗木を植え、硝酸付加をした研究でも同じ傾向であった（Dong-Gyu et al. 2015）。

世界最大規模でみるとオゾンと CO₂ の組み合わせ処理は、北米ミネソタの開放系実験施設で実施されたが、対象樹種は製紙用のポプラとカンバ類のみであった。そこで、OTC を用いて褐色森林土に植え付けた F₁ 稚樹への付加実験を行った（Wang et al. 2015）。成長量はオゾン付加区が最低で、CO₂ 付加が最大であった。オゾン付加であっても高 CO₂ によって成長は CO₂ 付加処理に続いた。これは、高 CO₂ では気孔が閉鎖気味になるためオゾンの吸収が抑制された結果である。感染した外生菌根菌の感染率や種の多様性指数も成長量と同じ傾向であった。オゾンによって光合成生産が抑制された中でも *Suillus*（イグチ）属は、カラマツ属に特異的に見られる外生菌根で、感染率は低下しなかった。この点は今後検討をさらに加えたい。

植林への貢献

近年期待されている低コスト造林をカラマツ属の造成について考察したい。主に 6 つの提言（コンテナ苗利用、一貫した作業、大苗・下刈り回数軽減、シカ被害軽減、低密度植栽、成長の優れた品種導入）がある（石塚 2013）。これらのカラマツ属植林への適用を考察する。材料の育成であるが、育種苗（精英樹同士の交配種）として F₁ の導入とコンテナ苗の生産が実践されている。ここでコンテナ苗には、栄養分がほとんどない培地で育苗するために肥料を与える。ここで問題なのは、リン鉱石の枯渇問題が生じてきたことである（大竹ら 2011）。

3 大肥料（窒素、リン酸、カリ）のうちリン鉱石は生産地が局在し、モロッコ、アメリカ、南アフリカ、中国で世界中の約 90 % を占める。リン鉱石が悲観的には約 50 年、楽観的には 100 年くらいで枯渇するという。日本はアメリカからの輸入が 1987 年に途絶えて以降、主に中国から輸入している。そこで農業用資源を保全するために、宿主ヘリンと水分を供給する外生菌根菌の役割に注目したい（小池 2018）。

Wang et al. (2015, 2018) の研究から、環境ストレスに遭っても減少しない感染率を示すイグチ属の外生菌根菌は、

リンの欠乏しやすい立地でも利用を見込むことのできる緑化資材として期待できる。イグチ属は味覚に優れたキノコを生産できることでも知られている。宿主のカラマツ属は北海道には導入種であるため、土着の外生菌根菌相との調和も重要になると思われる。

一方で、F₁ の窒素付加に対する感受性はカラマツよりも高いことが示唆された（菅井ら 2016）。一般に成長制限になりやすい窒素栄養であるが、過剰な窒素沈着は生理成長を抑制する可能性がある。特に火山灰土壌が広がる北海道では本来リン欠乏条件になりやすく、窒素沈着が更にリン欠乏を誘発する可能性も懸念される（Fujita et al. 2018）。

次に、北海道ではカラマツと比べ総じて生存率が高く、初期成長が早い F₁ の低密度植栽として 500 ~ 625 本/ha にする試みも提唱されている。これはカラマツと比べ総じて生存率が高く、初期成長が早いためであるが、さらに、ラジアータパインのニュークロップ（宮島 1992）のように、F₁ の中には、春材の密度が高く、年輪幅が広くても材強度が低下しないもの（黒丸ら 2007）もある。

次に、カラマツ属樹木は典型的な陽樹であり、特に F₁ では春材と夏材の形成が明瞭に行われることから、年輪幅が広がっても木部強度の低下が少ない（宮島 1992；坂東 2017）ことから、北海道では低密度植栽として 500 ~ 625 本/ha にする試みも提唱されている（八坂 2000；北海道 2006）。ただ、実用的には、下枝の枯れ上りが遅れ、枝が太くなること、ナラタケ病の発生など生存率が低下したときに将来の収穫材積に影響することから 1,000 本/ha が下限と考えられている（八坂 2000；来田ら 2010）。

また、今後懸念される窒素沈着とそれに伴うオゾンの増加に対応するためには、窒素分の多い環境でオゾン障害が緩和されるので、カラマツは窒素養分に富む場所に植える。ただし、ノネズミの被害に遭わないように防除を考えておく必要がある。F₁ はカラマツと異なり、土壌中の窒素分が豊富な場合、オゾン感受性が増加して成長抑制が予想されるので、貧栄養土壌で生育させる。この場合、イグチ属の外生菌根菌に感染させたコンテナ苗を疎植することを期待する。ただし、ナラタケ病には感受性があると考えられるので、ナラタケ病の子実体などが無い場所を選んで植える必要がある。

なお、最近、カラマツハラアカハバチによる約 20 年生～壮齢林への夏期の被害が北海道南部から北東部へ広がっている（小野寺・徳田 2016a）。被害後には、光合成生産量が低下し防御能力が低下するため、穿孔虫カラマツヤツバキクイによる害には注意を払う必要が

ある (小野寺・徳田 2016b)。このハバチは被食防衛物質の量が少ない短枝葉を主に食害するので、長枝葉が卓越する成長の旺盛な苗木〜約15年生林までは、病害と気象害への影響に留意する必要がある。

謝 辞

実験的研究を遂行するに当たって科学研究費 (新学術領域、基盤B、挑戦的萌芽等) の支援を得てきた。また、材料の育成、管理などに多大な御支援をいただいている林業試験場の黒丸亮氏、今博計氏、石塚航氏ら、関係各位に深謝する。また、開放系実験施設の維持・管理には北大北方生物圏フィールド科学センターの佐藤冬樹教授と市川一技術職員らの支援を得た。ここに記して感謝する。

引用文献

- 浅田節夫・佐藤大七郎 (1981) カラマツ造林学. 農林出版, 東京
- Abaimov AP, Barzut VM, Berkutenko, AN, Buitink, J, Martinsson O, Milyutin LI, Polezhaev A, Putenikhin, VP, Takata K (2004) Seed collection and seed quality of *Larix* spp. from Russia: Initial phase on the Russian-Scandinavian larch project. *Eurasian Journal of Forest Research*, 4: 39–49
- Agathokleous E, Koike T, Watanabe M, Hoshika Y, Saitanis CJ (2015a) Ethylene-di-urea (EDU), the most effective phytoprotectant against O₃ deleterious effects and a valuable research tool: a mystery of decades. *Journal of Agricultural Meteorology* 71: 185–195
- Agathokleous E, Saitanis CJ, Koike T (2015b) Tropospheric O₃, the nightmare of wild plants –A review study. *Journal of Agricultural Meteorology* 71: 142–152
- 荒木基二 (2015) 8年間の窒素付加をおこなったグイマツ雑種 F₁ の外生菌根菌相. 平成26年度北海道大学・大学院農学院修士論文
- Dong-Gyu, K, Shi C, Watanabe M, Kita K, Satoh F, Koike T (2015) Growth of Japanese and hybrid larch seedlings grown under free-air O₃ fumigation –an initial assessment of the effects of adequate and excessive nitrogen–. *Journal of Agricultural Meteorology* 71: 239–244
- 坂東忠明 (2013) カラマツの来た道. 総北海 (エコネッ トワーク販売), 札幌
- 坂東克起 (2017) グイマツ雑種 F₁ への窒素付加が及ぼす材質への影響. 平成28年度北海道大学・農学部卒業論文
- Fujita S, Wang XN, Sugai T, Kita K, Koike T (2018) The effect of nitrogen loading under low and high phosphorus conditions on above and belowground growth of hybrid larch F₁ saplings. *iForest -Geoscience and Forestry* 11: 32–40
- 藤田早紀・中路達郎・渡邊陽子・小池孝良 (2018) カラマツ属2種のコンテナ苗成長に及ぼす奪葉の影響—予報—. *北方森林研究* 66: 35–36
- Galloway JN, Townsend AR, Erisman JW, Bekunda M, Cai Z, Fren JR (2008) Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320: 889–892
- 畠山史郎・三浦和彦 (2012) みんなが知りたいPM2.5の疑問25. 成山堂書店, 東京
- 北海道立林産試験場 (2005) カラマツ活用ハンドブック. <http://www.fpri.hro.or.jp/manual/karamatsu/karamatsu.htm> (2018年3月2日アクセス)
- 北海道 (2006) 植える本数を減らしてみませんか. 北海道水産林務課
- 北海道 (2017) 北海道採種園整備方針. <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/srs/grp/hokkaidoseedplan.pdf> (2018年4月18日アクセス)
- 石塚森吉 (2013) 低コスト造林技術の研究開発方向. *林業改良普及双書* 172: 14–23
- 岩田聡 (2008) クリーンラーチサミットで植樹される. *北海道の林木育種* 51: 12–14
- Izuta T (2017) *Air Pollution Impacts on Plants in East Asia*. Springer, Tokyo
- Kim YS, Imori M, Watanabe M, Hatano R, Yi MJ, Koike T (2012) Simulated nitrogen inputs influence methane and nitrous oxide fluxes from a young larch plantation in northern Japan. *Atmospheric Environment* 46: 36–44
- Kita K, Fujimoto T, Uchiyama K, Kuromaru M, Akutsu H (2009) Estimated amount of carbon accumulation of hybrid larch in three 31-year-old progeny test plantations. *Journal of Wood Science*, 55: 425–434
- Kita K, Uchiyama K, Ichimura Y, Moriguchi Y, Tsumura Y, Kuromaru M (2014) Verification of a phenotypic discrimination method for hybrid larch seedlings using DNA markers. *Journal of Forest Research* 19: 461–468
- 来田和人・内山和子・市村康裕・黒丸亮 (2010) さし

- 木苗木と実生苗木を植栽したグイマツ雑種 F₁ 低密度植栽実証林における幼齢期の成長と造林コスト. 北海道林業試験場研究報告 47: 1-13
- 小池孝良 (2008) 変動環境でのカラマツ類の成長応答. 北海道の林木育種 51: 1-6
- Koike T (2009) A trial of revegetation practices with larch species under changing environment. *Landscape and Ecological Engineering* 5: 97-98
- Koike T, Mao QZ, Inada N, Kawaguchi K, Hoshika Y, Kita K, Watanabe M (2012) Growth and photosynthetic responses of cuttings of a hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* x *L. kaempferi*) to elevated ozone and/or carbon dioxide. *Asian Journal of Atmospheric Environment* 6: 104-110
- Koike T, Watanabe M, Hoshika Y, Kitao M, Matsumura H, Funada R, Izuta T (2013) Effects of ozone on forest ecosystems in East and Southeast Asia. *Matyssek R et al. (eds.), Climate Change, Air Pollution and Global Challenges*, 371-390. Elsevier Publishers, Netherlands
- 小池孝良 (2018) カラマツ属苗木の成長の及ぼす環境変化の影響予測—特に共生菌類に注目して—. 北方林業 69: 42-45
- 黒丸 亮・来田和人 (2003) グイマツ雑種 F₁ の幼苗からのさし木増殖法. 北海道林業試験場研究報告. 40: 41-63
- 黒丸 亮・来田和人・内山和子・安久津久・藤本高明・根井三貴 (2007) 炭素固定能の高いグイマツ雑種 F₁ の品種開発. 公立林業試験研究機関研究成果選集 4: 43-44
- 倉橋昭夫 (1988) カラマツ属の交雑育種に関する研究. 東大演習林報告 79: 1-94
- Mao QZ, Watanabe M, Imori M, Kim YS, Kita K, Koike T (2012) Photosynthesis and nitrogen allocation in needles in the sun and shade crowns of hybrid larch. *Photosynthetica* 50: 422-428
- Mao QZ, Watanabe M, Makoto K, Kita K, Koike T (2014) High nitrogen deposition may enhance growth of the new hybrid larch F₁ growing at two phosphorus levels. *Landscape and Ecological Engineering* 10: 1-8
- 宮島 寛 (1992) 樹を育て. 木を使うために木材を知る本. 北方林業会, 札幌
- 中田圭亮・佐々木 満・松尾 巖 (2000) 施業・環境因子による野ネズミ被害の数値予測. 北海道林業試験場研究報告 37: 41-49
- 小野寺賢介・徳田佐和子 (2016a) カラマツハラアカハバチ被害の現状と将来の展望. 森林保護 343: 17-19
- 小野寺賢介・徳田佐和子 (2016b) カラマツヤツバキクイムシのモニタリングのためのフェロモントラップの開発. 山づくり 485: 4-5
- 大島紹郎・黒丸 亮 (1995) グイマツ雑種 F₁ の材質における特性. 日本林学会大会論文集 106: 297-298
- 大竹久夫・長坂徹也・松八重一代・黒田章夫・橋本光史 (2011) リン資源枯渇危機とはなにか. 大阪大学出版会, 大阪
- Pinkantayong P, Kubo M, Terada T, Fujii M, Kamoda S, Muramoto K, Kamata N (2015) The effect of successive years of defoliation by the larch sawfly (*Pristiphora erichsonii* (Hartig)) on the foliage properties of the Japanese larch (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carr.), with particular reference to the CN balance hypothesis. *Journal of Forest Research* 20: 104-113
- Ryu K, Watanabe M, Shibata H, Takagi K, Nomura M, Koike T (2009) Ecophysiological responses of the larch species in northern Japan to environmental changes as a base of afforestation. *Landscape and Ecological Engineering* 5: 99-106
- Szmidt AE, Aldén T, Hällgren J-E (1987) Paternal inheritance of chloroplast DNA in *Larix*. *Plant Molecular Biology* 9: 59-64
- Sugai T, Kam DG, Agathokleous E, Watanabe M, Kita K, Koike T (2018) Growth and photosynthetic response of two larches exposed to O₃ mixing ratios ranging from pre-industrial to near future. *Photosynthetica* 56: doi: 10.1007/s11099-017-0747-7
- 菅井徹人・渡部敏裕・来田和人・齋藤秀之・渋谷正人・小池孝良 (2016) ニホンカラマツとグイマツ雑種 F₁ の光合成能に対するオゾン暴露と硫酸アンモニウム付加の影響. 北方森林研究 64: 63-66
- Takata K, Kurinobu S, Koizumi A, Yasue K, Tamai Y, Kisanuki, M (2005) Bibliography on Japanese larch (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carr.). *Eurasian Journal of Forest Research* 8: 111-126
- 津村義彦 (2015) 特集「カラマツの遺伝育種学の進展と育種の展望」について. 森林遺伝育種 4: 145-147
- Wang XN, Qu LY, Mao QZ, Kawaguchi K, Watanabe M, Koyama A, Hoshika Y, Tamai Y, Koike T (2015) Ectomycorrhizal colonization and growth of the hybrid larch F₁ under elevated CO₂ and O₃. *Environmental Pollution* 197: 116-126
- Wang XN, Agathokleous E, Qu LY, Fujita S, Watanabe M,

- Tamai Y, Mao QZ, Koyama A, Koike T (2018) Effects of simulated nitrogen deposition on ectomycorrhizae community structure in hybrid larch and its parents grown in volcanic ash soil: the role of phosphorous. *Science of the Total Environment*. doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.283
- Watanabe M, Watanabe Y, Kitaoka S, Utsugi H, Kita K, Koike T (2011) Growth and photosynthetic traits of hybrid larch F₁ under elevated CO₂ concentration under low nutrient availability. *Tree Physiology* 31: 965–975
- 渡辺 誠・山口真弘 (2011) 日本の森林樹種6種に対する窒素沈着を考慮したオゾンのリスク評価. *日本生態学会誌* 61: 89–96
- Watanabe M, Ryu K, Kita K, Takagi K, Koike T (2012) Effects of nitrogen load on the growth and photosynthesis of hybrid larch F₁ (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) seedlings grown on serpentine soil. *Environmental and Experimental Botany* 83: 73–81
- Watanabe M, Mao Q, Novriyanti E, Kita K, Takagi K, Satoh F, Koike T (2013) Elevated CO₂ enhances the growth of hybrid larch F₁ (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) seedlings and changes its biomass allocation. *Trees* 27: 1647–1655
- 八坂道泰 (2000) グイマツ雑種 F₁ の低密度植栽の可能性. *光珠内季報* 118: 1–4
- 横田俊一 (1968) カラマツ先枯病の発生に関与する病原菌の生態ならびに気象因子に関する研究. *日本林学会誌* 50: 320–324