

環境変動と森林施業に伴う針葉樹人工林のCO₂吸収量の変動評価に関する研究

(2) 林分成長に及ぼす水分環境の影響評価

独立行政法人森林総合研究所

植物生態研究領域 物質生産研究室

九州大学農学研究院

川崎達郎

玉泉幸一郎、作田耕太郎

平成16～20年度合計予算額 121,266千円（全課題分）
 （うち、平成20年度当初予算額 21,261千円（全課題分））

[要旨]

スギとヒノキの成長に及ぼす水分環境の影響を評価することを目的として、(1)スギとヒノキの水分特性値の比較、(2) 水分特性値を組み込んだ光合成モデルによる水分環境変動の影響評価、(3) 斜面位置の異なる立地で生育するスギ、ヒノキの成長差と立地環境および葉の生理機能との関係について研究した。

(1) スギとヒノキの樹体全体の通水抵抗を比較した結果、土壤水分が十分な状況、乾燥した状況のいずれにおいてもヒノキはスギよりも通水抵抗が大きく、樹体内の水移動に不利な形態を持つ樹種であることが明らかになった。一方、土壤乾燥に伴う光合成速度の維持機構については、ヒノキの方がスギよりも低い木部圧ポテンシャルまで光合成を維持できる種であり、乾燥に有利な特性を有することが示された。

(2) スギとヒノキの水分特性を組み込んだ光合成モデルにより水分環境（大気飽差、土壤水分）の影響を評価した。ヒノキはスギよりも大気飽差の増大にともない光合成が大きく低下した。このことから、温度上昇に伴って生じる大気飽差の増大の影響はヒノキで大きくなると予想された。これは、ヒノキがスギよりも大きな通水抵抗を有することが大きな原因であると考えられた。

(3) 斜面位置ごとの立地環境を比較した結果、斜面上部は斜面下部に比べて土壤の乾燥が強いなど、恒常的な水分不足にさらされていた。成長については、斜面上下ともにスギの個体サイズが大きく、また斜面上下間の差もスギで大きかった。斜面上部では下部よりも日中の光合成速度が低く、斜面上部の樹体サイズの小ささの一因として水分不足による光合成速度の低下が示唆された。作成した光合成モデルから、野外条件での樹冠頂部における光合成速度などを精度良く再現することができた。このモデルによって樹冠全体での光合成速度を推定したところ、斜面上下でのスギとヒノキの成長差と対応した結果が得られた。

[キーワード] 水分ストレス、成長、光合成、通水コンダクタンス、斜面位置

1. はじめに

スギとヒノキは我国の重要な造林樹種であり、その立地特性としては、スギは谷部の適潤な立地、ヒノキは中腹のやや乾性の立地が適地とされ、両種は乾燥に対する応答に違いがあると考えられている。しかし、これまでの研究において、両種の応答の違いは明らかにされていない。気候変動に伴う、水分環境悪化の影響を予測するためには、両種の応答機構を明らかにする必要がある。

ある。

また、日本の造林地は山地斜面上にあることが多く、成長に差が生じ斜面上部に比べて斜面下部で成長は良好となる。斜面の上部と下部では土壌の水分⁵⁾や養分条件⁴⁾、大気飽差³⁾などに差があり、斜面上部は乾燥ストレスを受けやすいことが知られている。また、このような慢性的な乾燥ストレス下で生育している植物は最大光合成速度が低いことなど^{1,6)}が知られている。しかし、このような水分環境や光合成特性が、斜面上下での樹木の成長差にどのように影響しているのかその実態は明らかではない。

2. 研究目的

スギとヒノキの成長に及ぼす水分環境の影響を評価することを目的とし、本研究においては以下の点を明らかにするために三つの試験を実施した。すなわち、(1)スギとヒノキの水ストレスに対する反応の違いを樹木の水分生理特性から明らかにすること、(2)これらの水分特性の違いがどのように光合成、ひいては成長に影響を及ぼすかをシミュレーションモデルによって評価すること、(3)斜面の異なる位置に植栽されたスギとヒノキの成長や生育個体の水分特性とそれらを取りまく水分環境との関係解析により、水分環境の与える影響を明らかにすること、である。

3. 研究方法

(1) 水分特性の比較

①通水抵抗の比較

スギとヒノキを1本ずつ植栽した大型ポットを3個用意した。それぞれの個体について、熱収支プローブ(TDP-1)により、樹液流速を測定した。さらに、測定終了時に吸水法により吸水量を測定し、樹液流速との関係から補正係数を求めた。通水抵抗は木部圧ポテンシャル(XPP)と樹液流速との関係を直線回帰し、回帰係数の絶対値を用いた。2006年8月に、灌水を十分に行った状態で、樹液流速とXPPの日変化を1時間に1回測定した。XPPは樹冠の上部と、暗黒条件にした最下位の枝葉で測定した。

②土壌乾燥における光合成・気孔コンダクタンスおよび通水抵抗の比較

供試材料は2006年3月に直径80cmのコンクリートポットに植栽されたスギ・ヒノキの3年苗で、各3本ずつを用いた。灌水は2007年8月22日から8月31日まで1日に2回行い、9月1日から10月1日まで灌水を停止した。光合成・蒸散速度の測定は2007年8月22日から10月3日まで行なった。測定には自作の通気式の自動光合成・蒸散測定装置(CO₂・H₂Oガス分析装置; LI-840)を用いた。同化箱は開閉式で50分間は開放し、10分間は閉鎖した。同化箱には1.5L/minで常時通気し、1時間に1回、閉鎖時間に光合成・蒸散を測定した。測定期間中に葉温は熱電対、光強度は光量子センサー、樹液流速はTDP、XPPはプレッシャーチャンバー(晴天日の日中)、および土壌水ポテンシャルは水分センサー(watermark sensor)で測定した。

(2) 光合成シミュレーションモデルによる影響評価

本研究(3-1)で得られた結果をもとに、水ストレス下におけるヒノキシュートの光合成、葉のコンダクタンスを予測するシミュレーションモデル²⁾に必要とされる各パラメーターをスギとヒノキについて算出した。

(3) 斜面位置を異にするスギとヒノキの成長と樹冠光合成

①斜面位置による生育条件とスギとヒノキの樹体サイズおよび葉の生理的機能測定

2005年6月に九州大学農学部附属福岡演習林内のスギおよびヒノキの14年生林分に調査地を設定した。調査地の斜面上部ではスギとヒノキが混植され、斜面下部では小谷をはさみ、北側にヒノキ、南側にスギが植栽されていた。調査地斜面上下の林分それぞれに、気象および生理測定のためのタワーを構築した。2005年8月から樹冠頂部の高さで光強度、気温、相対湿度を、根もと近くで土壌の水ポテンシャルを継続的に観測した。11月からは風向風速についても同様に観測した。斜面上下のタワー内に生育する個体より生理的測定の試料木を選定し、2005年9月に光合成速度、蒸散速度および木部圧ポテンシャルの日変化測定を行った。

②樹冠光合成シミュレーションモデルの構築

光合成有効光量子束密度や大気飽差、および土壌の水ポテンシャルなどの環境因子を変数とする、樹冠頂部シュートの生理的機能を推定するモデルを作成した。モデル作成後、2007年11月から12月にかけて環境因子と生理的因子の樹冠内分布を測定した。樹冠内の環境条件と生理的因子の、樹冠頂部に対する相対値より生理的機能の樹冠内分布を表す関係式を作成した。さらに、相対光強度と最大光合成速度の関係より、樹冠頂部に対する各測定点の最大光合成速度の相対値を算出し、樹冠全体の光合成速度を推定した。

4. 結果・考察

(1) 水分特性の比較

①通水抵抗の比較

樹液流速はスギがヒノキよりも高い値を示したが、XPPはヒノキがスギよりも低かった(図1)。この結果、通水抵抗は、ヒノキがスギよりも大きくなった(図2左)。さらに、被覆した部位のXPPを地際のXPPとすることで抵抗の分布を推定した。その結果、地上部、地下部ともに通水抵抗の50%を占めており種間差はなかった(図2右)。このように、ヒノキは地上部、地下部の両方でスギよりも通水抵抗が大きく、地上部と地下部の通水抵抗の分布量に差が認められなかったことから、スギとヒノキの樹体の通水抵抗の差は通水組織の構造に起因するものと推測される。

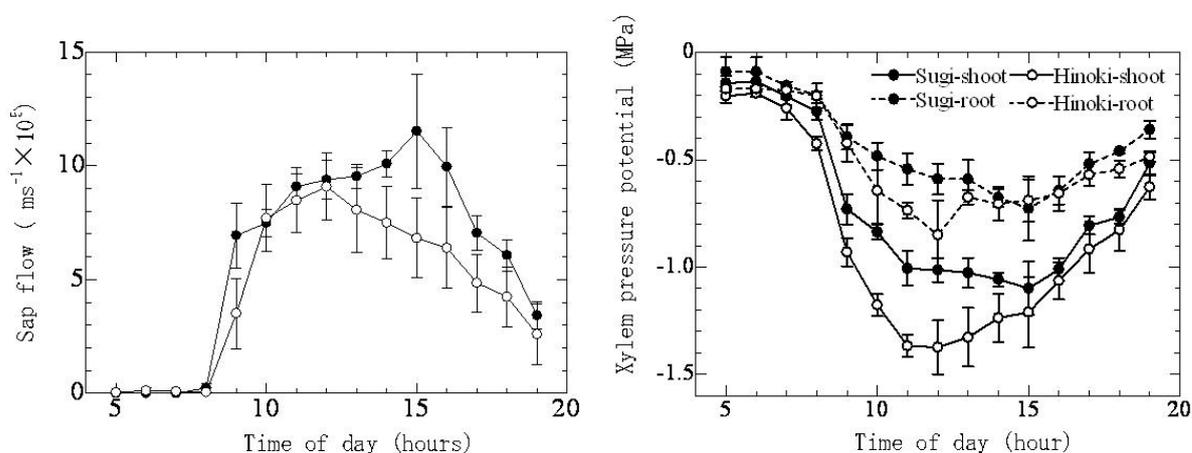


図1 樹液流速とXPPの日変化
測定日 8/28, 各点は3本の平均値

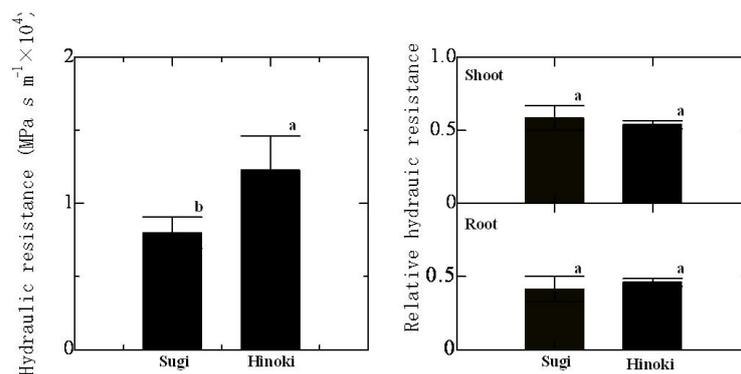


図2 灌水された状態で測定された通水抵抗の比較
左図：全通水抵抗，右図：地上部，地下部の相対通水抵抗
図中のアルファベットは5%水準で有意差あり。

② 土壌乾燥にともなう光合成・木部圧ポテンシャルおよび通水抵抗の変化

土壌乾燥に伴う光合成速度の変化を図3に示した。光合成速度が低下を開始する土壌水ポテンシャルは、スギがヒノキよりも高い傾向にあった。スギは高い土壌水ポテンシャルで低下を始めたが、低下は緩慢で放物線的に低下した。一方、ヒノキはスギよりも低い土壌水ポテンシャルで低下を始めたが、急激で直線的に低下した。

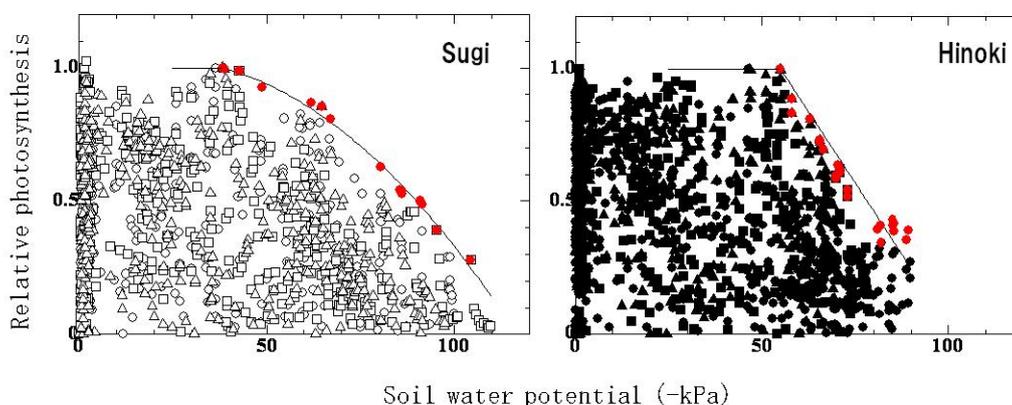


図3 光合成速度と土壌の水ポテンシャルとの関係

光合成速度と木部圧ポテンシャルの関係を図4に示した。スギはヒノキよりも高いXPPで光合成の低下が始まり、高いXPPでゼロに近づいた。光合成の低下の始まるXPPはスギで0.82MPa、ヒノキで1.28MPaでおよそ0.4MPaの違いがあった。つぎに、土壌乾燥に伴う通水抵抗の変化を図5に示した。土壌水分が-40kPa以上においてはほぼ一定であったが、-40kPa以下において通水抵抗の増大が認められ、ヒノキがスギよりも早く増大する傾向が認められた。

以上、ヒノキは通水抵抗が大きいため木部圧ポテンシャルが低下しやすく乾燥に対し不利な特性を持っている種と言えるが、一方で、光合成の維持機構の面からは、低い木部圧ポテンシャルまで気孔コンダクタンスを大きくし、高い光合成速度を維持できることから、乾燥に対し有利な特性を持っているといえる。つまり、ヒノキは通水抵抗が大きいという欠点を、低い木部圧が

テンシカルまで気孔を閉じないという機構で補完している種であると考えられる。

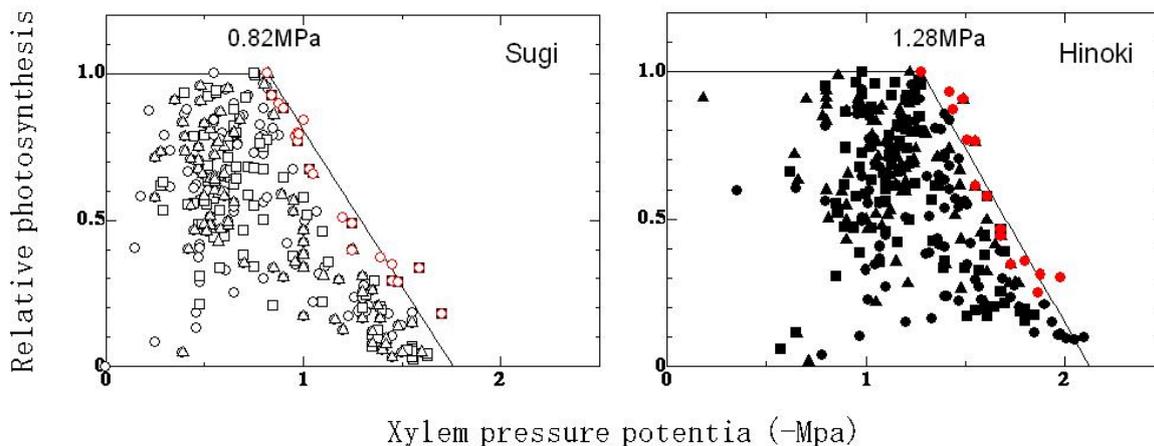


図4 相対光合成速度と木部圧ポテンシャルとの関係

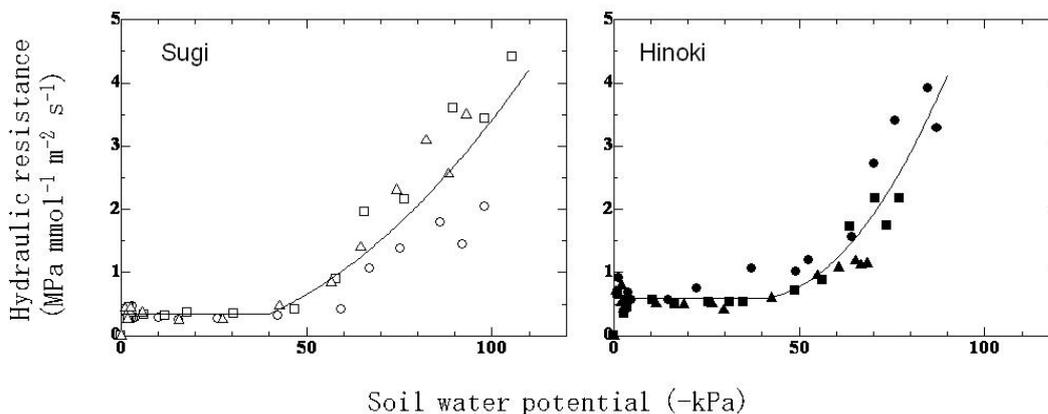


図5 通水抵抗と土壌水ポテンシャルとの関係

(2) 水分特性値をパラメーターに取り込んだ光合成モデルによる影響評価

光合成モデルに用いたパラメーターと関係式を表1に示した。それぞれの値は3本の苗木でえられた平均値を示した。

表1 光合成モデルに用いたパラメーターと関係式

	Sugi	Hinoki
<i>G_s</i>-max (mmol m ⁻² s ⁻¹)	131.7	206.5
<i>P_n</i>-max (μmol m ⁻² s ⁻¹)	7.87	7.93
relative <i>G_s</i>-<i>XPP</i>	<i>XPP</i> >-0.57MPa <i>G_s</i> =1 <i>XPP</i> <=-0.57MPa <i>G_s</i> =1.485-0.850 × <i>XPP</i>	<i>XPP</i> >-1.13MPa <i>G_s</i> =1 <i>XPP</i> <=-1.13MPa <i>G_s</i> =2.41978-1.256 × <i>XPP</i>
relative <i>P_n</i>-<i>XPP</i>	<i>XPP</i> >-0.82MPa <i>P_n</i> =1 <i>XPP</i> <=-0.82MPa <i>P_n</i> =1.873-1.065 × <i>XPP</i>	<i>XPP</i> >-1.28MPa <i>P_n</i> =1 <i>XPP</i> <=-1.28MPa <i>P_n</i> =2.509-1.179 × <i>XPP</i>
<i>R(s-t) - Ψ_s</i> (MPa mmol ⁻¹ m ⁻² s ⁻¹)	<i>Ψ_s</i> >-0.04MPa <i>R(s-t)</i> =0.346 <i>Ψ_s</i> <-0.04MPa <i>R(s-t)</i> =-0.0670-0.00602 × <i>Ψ_s</i> +0.000408 × <i>Ψ_s</i> ²	<i>Ψ_s</i> >-0.04MPa <i>R(s-t)</i> =0.509 <i>Ψ_s</i> <-0.04MPa <i>R(s-t)</i> =2.497-0.1004 × <i>Ψ_s</i> +0.00132 × <i>Ψ_s</i> ²

モデルでは環境因子として気温、相対湿度、土壌水分の3つを変数とした。それぞれの変数を変化させることで多くのパターンが得られるが、ここでは、相対湿度を50%で固定し、気温と土壌水分の2因子を変動させた場合の結果を示した。なお、本モデルでの気温上昇の影響は飽差の増大(XPPの低下)のみに作用し、光合成の生化学反応への影響は無いとした。

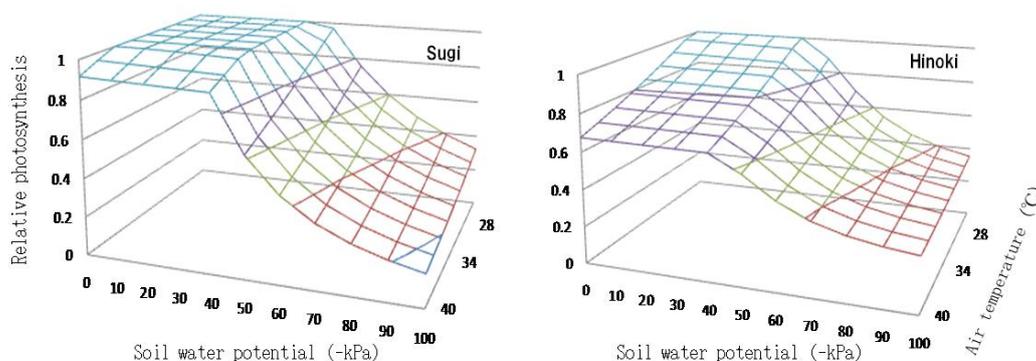


図6 土壌水分の低下と温度の上昇がスギとヒノキの光合成速度に及ぼす影響
大気中の相対湿度50%、土壌水分0-100kPa、気温24-40℃でシミュレートした。

スギでは土壌水分が-40kPa付近までは気温上昇の影響はほとんど見られなかった(図6左)。これに対し、ヒノキでは、土壌水分が十分にある場合でも気温上昇の影響を受け、光合成の低下が認められた(図6右)。これは、ヒノキの通水抵抗が大きいために飽差の影響を強く受けることが原因として考えられる。土壌水分に関しては両種ともに-40kPa以下で大きな低下が認められており、このような土壌乾燥の出現頻度の増加は、両種の成長に大きな影響を及ぼすと考えられる。

(3) 斜面位置を異にするスギとヒノキの成長と樹冠光合成

①斜面位置による生育条件とスギとヒノキの樹体サイズおよび葉の生理的機能

斜面上下ともにスギの個体サイズが大きく、斜面上下間の差もスギで大きかった(表2)。斜面上部の土壌の水ポテンシャルは斜面下部よりも恒常的に低く、降水時の回復速度も遅かった(図7)。また、恒常的に高い風速にさらされるために、特に夜間の飽差が高い環境にあった。スギ、ヒノキともに光合成速度は斜面下部で高く、木部圧ポテンシャルの日中の低下は斜面上部で大きかった(図8)。樹種間で比較すると、スギの光合成速度、木部圧ポテンシャルはヒノキよりも高かった。以上より斜面上部では水分不足が生じており、このことが成長を小さくする一因であることが示された。また、スギとヒノキでは立地環境に対する水分応答が異なると考えられた。

②シミュレーションモデルによる樹冠光合成の推定

生理的因子の実測値とモデルによる計算値の日変化は斜面上下、また両樹種ともに高い相関があった(図9、10)。各式の係数は斜面上部、下部および樹種間で異なり、環境条件の変化に対する生理的応答が異なると考えられた。モデル式の変数を任意に変化させることでシミュレーションモデルの有用性を検証した結果、モデルは両樹種の生理的機能を推定する上で有用と判断された。モデルと樹冠内の環境因子の分布から推定した、斜面位置別および樹種別の樹冠内の平均光合成速度を算出したところ、スギ樹冠での単位葉面積あたりの平均光合成速度は斜面上部で49.4、下部で74.5 $\text{mmol m}^{-2} \text{day}^{-1}$ 、ヒノキ樹冠では斜面上部52.0、斜面下部で58.4 $\text{mmol m}^{-2} \text{day}^{-1}$

であり、両樹種ともに斜面下部で高かった。樹種間で比較すると、斜面下部ではスギの光合成速度が高かったが、斜面上部では両樹種の樹冠平均光合成速度には差がなかった。

表2 試験地におけるスギとヒノキの樹高と胸高直径

樹種	植栽位置	樹高 (m)				胸高直径 (cm)			
		2005年	比	2008年	比	2005年	比	2008年	比
スギ	斜面上部	6.8±0.5	1.250	8.8±1.2	1.409	10.7±1.0	1.224	12.9±1.7	1.341
	斜面下部	8.5±0.3		12.4±1.1		13.1±0.6		17.3±1.0	
ヒノキ	斜面上部	6.2±0.1	1.194	7.9±0.4	1.203	9.8±0.3	1.214	12.3±1.1	1.106
	斜面下部	7.4±0.2		9.5±0.3		11.9±0.5		13.6±1.3	

各年の平均値±標準偏差を示した。なお、比は斜面上部の値を1とした場合の斜面下部の値である。

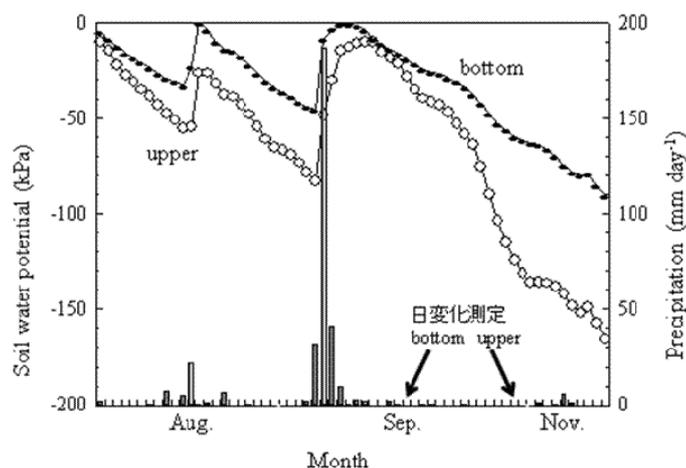


図7 2005年8-10月における日降水量および25cm深での土壌の水ポテンシャル

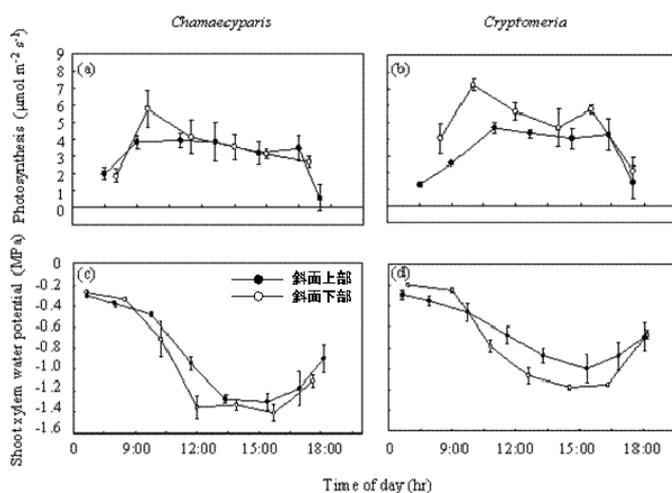


図8 測定木樹冠頂部シュートの光合成速度と水ポテンシャルの日変化
(a)、(b); 光合成速度、(c)、(d); 水ポテンシャル

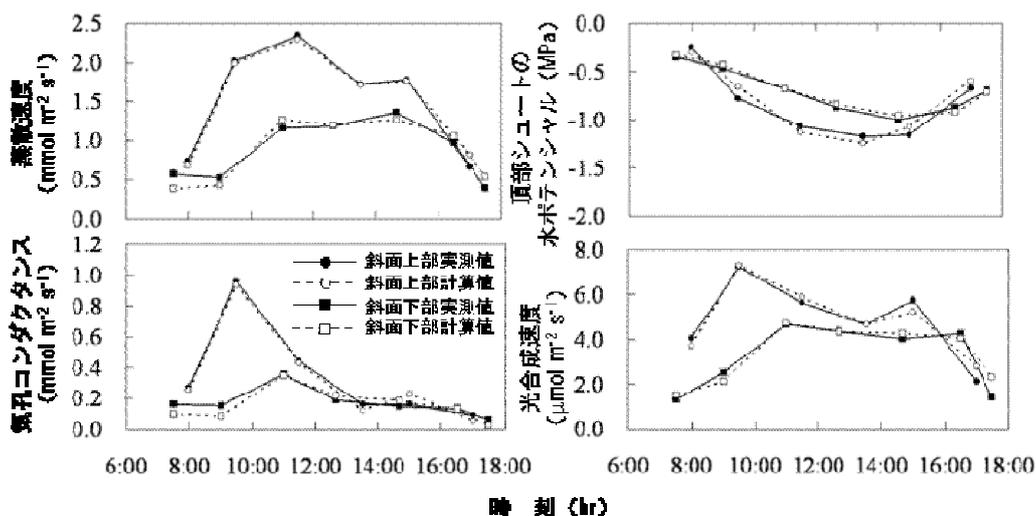


図9 スギにおける生理的因子の日変化の実測値とモデルによる計算値

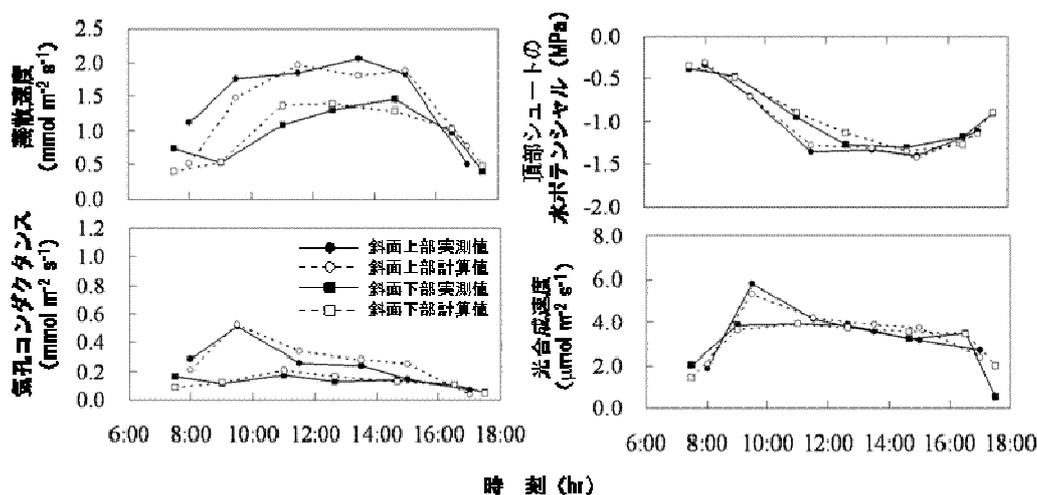


図10 ヒノキにおける生理的因子の日変化の実測値とモデルによる計算値

5. 本研究により得られた成果

(1) スギとヒノキの通水抵抗を比較した結果、樹体の通水抵抗はヒノキがスギよりも大きかった。さらに、土壌乾燥に伴う光合成、通水抵抗の変化を比較した結果、ヒノキはスギよりも低い木部圧ポテンシャルまで光合成を維持できる種であった。通水抵抗はスギよりも高い土壌水ポテンシャルで増大する傾向が認められた。

(2) スギとヒノキの成長に及ぼす水分環境変動の影響を、両種の水分特性パラメーターを組込んだ光合成シミュレーションモデルにより評価した。その結果、気温上昇や土壌水分上昇に伴う水分環境の悪化に対し、スギよりもヒノキの方が大きな影響を受けることが予想された。

(3) 斜面位置を異にするスギ・ヒノキにおいて、斜面上部の林分は斜面下部より強く水ストレスを受け光合成を低下させていた。このような水ストレスの発生が、斜面位置での成長を規定している要因と考えられた。

(4) 斜面位置ごとのパラメーターを用いて構築したシミュレーションモデルによって、スギと

ヒノキの樹冠頂部シュートおよび樹冠光合成速度を大気や土壌の状態、および光条件から推定することが可能となった。

6. 引用文献

- 1) Ghosh, A. K. Ishijiki, K., Toyots, M., Kusutani, A., Asanuma, K. (2000) Water potential, stomatal dimension and leaf gas exchange in soybean plants under long-term moisture deficit. *Jpn. J. Trop. Agr.*, 4430-37
- 2) 玉泉幸一郎、矢幡久 (1991) 水ストレス下におけるヒノキシュートの光合成、葉のコンダクタンスのシュミレーションモデル. 九大演報、65、67-87
- 3) 梶谷宜弘・堀田記文・小松光・久米朋宣・鈴木雅一 (2005) 斜面上部・下部に生育するスギ幼齢木の蒸散日変化パターンの差異. 日林誌、87(1)、63-72.
- 4) Tokuchi, N., Takeda H., Yoshida T., Iwatsubo, G. (1999) Topographical variations in a plant-soil system along a slope on Mt Ryuoh, Japan. *Ecological Research*, 14, 361-369.
- 5) 堤 利夫・片桐成夫 (1984) 森林の物質循環と地位との関係性について (II) 斜面の環境勾配と乾湿度指数. 日林誌、56(12)、434-440.
- 6) Yin, C., Duan, B., Wang X., Li C., (2004) Morphological and physiological responses of two contrasting Poplar species to drought stress and exogenous abscisic acid application, *Plant Sci.*, 167, 1091-1097.

[研究成果の発表状況]

(1) 誌上発表 (学術誌)

- ① 草野瑛司、作田耕太郎、小林 元：九州森林研究、59、186-188 (2006)
「斜面の上部と下部に植栽されたスギ・ヒノキ若齢木当年生シュートの光合成・蒸散速度」
- ② 長崎真由、玉泉幸一郎：九州森林研究、59、180-182 (2006)
「施肥と土壤乾燥に対するスギとヒノキの光合成、気孔コンダクタンスの反応」
- ③ 草野瑛司、作田耕太郎、小林 元：九州森林研究、60、72-74 (2007)
「斜面の上部と下部に植栽されたスギとヒノキ若齢木の当年生シュートにおける光合成特性」
- ④ 長崎真由・玉泉幸一郎：九州森林研究、60、79-80 (2007)
「スギとヒノキの通水抵抗の比較」

(2) 口頭発表

- ① 作田耕太郎、小林 元、草野瑛司：第61回日本林学会九州支部大会 (2005)
「斜面上部と下部に植栽されたスギ・ヒノキ若齢木当年生シュートの水分特性値」
- ② 草野瑛司、作田耕太郎、小林 元：第61回日本林学会九州支部大会 (2005)
「斜面の上部と下部に植栽されたスギ・ヒノキ若齢木当年生シュートの光合成・蒸散速度」
- ③ 草野瑛司、作田耕太郎、小林 元：第117回日本森林学会大会 (2006)
「斜面上に植栽されたスギ・ヒノキ若齢木の成長と生理状態」
- ④ 草野瑛司、作田耕太郎、小林 元：第62回日本林学会九州支部大会 (2006)

「斜面の上部と下部に植栽されたスギ、ヒノキ若齢木の当年生シュートにおける光合成特性」

- ⑤ 草野瑛司、作田耕太郎、小林 元：第118回日本森林学会大会（2007）

「山地に植栽されたスギ・ヒノキ若齢木当年生シュートの水分特性」

- ⑥ 玉泉幸一郎・長崎真由：第118回森林学会（2007）

「土壌乾燥がスギ・ヒノキ苗の通水抵抗に及ぼす影響」

- ⑦ 玉泉幸一郎 日本森林学会九州支部大会（2007）

「自動開閉チャンバーによるスギ、ヒノキシュートの光合成速度の測定」

- ⑧ 作田耕太郎、草野瑛司、小林 元：第119回日本森林学会大会（2008）

「斜面上に生育するスギ・ヒノキ若齢木樹冠における気孔コンダクタンスおよび光合成速度の推定」

- ⑨ 玉泉幸一郎：第119回日本森林学会大会（2008）

「土壌水分の低下に伴うスギ・ヒノキシュートの光合成速度の変化」

- ⑩ 片渕郁哉、作田耕太郎：第120回日本森林学会大会（2009）

「斜面上に生育するスギ・ヒノキ若齢林におけるHuber Value(HV)の比較」

(3) 出願特許

なし

(4) 受賞等

なし

(5) 一般への公表・報道等

なし

(6) その他成果の普及、政策的な寄与・貢献について

今後、学会や学術誌上での発表、および行政機関への情報提供等を通じて成果の広報と普及に努める。