モウソウチク・マダケの侵入がスギ・ヒノキ人工林の水分生理状態に及ぼす影響

今治安弥^{1,4}・上田正文^{*2}・和口美明¹・田中正臣¹・上松明日香³
 糟谷信彦²・池田武文²

タケが侵入したスギ・ヒノキ人工林の衰退・枯死原因を検討するため、水分生理的な観点から調査した。モウソウチクあるいはマダケと木・竹混交林となったタケ侵入林に生育するスギ・ヒノキのシュートの日中の水ポテンシャル (Ψ_w^{mid}) は、タケ未侵入林に生育するスギ・ヒノキよりも低くなる傾向があった。タケ類の Ψ_w^{mid} は、スギ・ヒノキよりも著しく低い値を示したが、モウソウチクのシュートの夜明け前の水ポテンシャル (Ψ_w^{pd}) はほぼ 0 となり、夜間の積極的な水吸収を示唆した。さらに、すべての調査地でタケ類の根密度はスギあるいはヒノキよりも 5~14 倍程度高かった。タケ侵入林のスギでは、 Ψ_w^{mid} はシュートの細胞が圧ポテンシャルを失うときの水ポテンシャルと同程度の値を示した。これらの結果は、タケ侵入林に生育するスギ・ヒノキは、地下部の競争によってタケ未侵入林のスギ・ヒノキよりも水不足状態になることがあり、それらの中には、シュートの細胞が圧ポテンシャルを失うほど厳しい水不足状態に陥っている場合があることを示唆した。

キーワード：タケ、人工林、侵入、水分生理、根系競合

Aya Imaji,^{1,4} Masafumi Ueda,^{*2} Yoshiaki Waguchi,¹ Masami Tanaka,¹ Asuka Uematsu,³ Nobuhiko Kasuya,² Takefumi Ikeda² (2013) Effects of Bamboo Colonization on Water Relations of Japanese Cedar (*Cryptomeria japonica*) and Hinoki Cypress (*Chamaecyparis obtusa*). J Jpn For Soc 95: 141–146 In recent years, bamboo species have expanded into neighboring artificial forests of western Japan. The bamboo colonization has caused dieback of the planted Japanese cedar (*C. japonica*) and Hinoki cypress (*C. obtusa*). We investigated the water relations of the two planted species in bamboo colonized and uncolonized stands to clarify whether water stress contributed to their decline. The midday shoot water potentials (Ψ_w^{mid}) of the planted species were significantly lower in the bamboo colonized stands than in uncolonized stands. In addition, Ψ_w^{mid} approached shoot water potentials at turgor loss point (Ψ_w^{tp}) for *C. japonica* in colonized stands. The Ψ_w^{mid} of *Moso* bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) and *Madake* bamboo (*Phyllostachys bambusoides*) were from -2.0 to -3.0 MPa, and were much lower than the values of the planted species. Predawn leaf water potentials (Ψ_w^{pd}) of *P. heterocycla* approached zero, indicating that it actively absorbed water from soil during the night. The root densities of the bamboo species were 5 to 14 times higher than those of the planted species. These results suggest that the planted species in the bamboo colonized stands tend to be under water stress due to the underground competition for water resources, and are sometimes subject to severe water stress, resulting in wilting shoots.

Key words: bamboo, artificial forest, invasion, water relation, root competition

I. はじめに

近年、西日本各地で管理放棄されたタケが、隣接するスギ・ヒノキ人工林や広葉樹林に侵入している（片野田 2003；大野ら 1999；鳥居 1998, 2002, 2003；鳥居・井鷲, 1997）。タケに侵入されたスギ・ヒノキ人工林は、タケとスギあるいはヒノキの木・竹混交林となったのち、スギ・ヒノキが枯死し、竹林へと移行することが観察されている（Isagi and Torii 1997）。タケが侵入したスギ・ヒノキ人工林において、スギ・ヒノキの樹高がタケの稈高よりも低い場合は、ほぼすべてのスギ・ヒノキ個体が枯死する（前田・藤田 2006；豊田ら 2005；山本ら 2003；横尾ら 2005）。その原因として、侵入したタケの枝葉との接触によるスギ・

ヒノキの樹幹先端部主軸の物理的損傷や、伸長成長の速いタケによるスギ・ヒノキ樹冠の被圧が考えられている（片野田 2004；豊田ら 2001）。しかし、スギ・ヒノキの樹高がタケの稈高よりもはるかに高い林分においても、スギ・ヒノキの枯死が報告されている（前田・藤田 2006）。このような林分におけるスギ・ヒノキの枯死は、タケによるスギ・ヒノキの樹幹の損傷や樹冠の被圧といった地上空間における競争関係に起因するとは考えにくい。

樹木を衰弱・枯死させる原因として、直接的あるいは間接的に水ストレスが関与することが知られている（Manion and Lachance 1992）。竹林では、スギ・ヒノキ人工林や広葉樹林と比較して、表層土壌の含水率が低い傾向にあること（酒井ら 2007；鳥居・篠宮 2007）、そして、低い土

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: uedam@kpu.ac.jp

¹ 奈良県森林技術センター 〒635-0133 奈良県高市郡高取町吉備 1 (Nara Forest Research Institutes, 1 Kibi, Takatori-cho, Takaichi-gun, Nara 635-0133, Japan)

² 京都府立大学大学院生命環境科学研究科 〒606-8522 京都市左京区下鴨半木町 1-5 (Graduate School of Life and Environmental Science, Kyoto Prefectural University, 1-5 Hangi-cho, Shimogamo, Sakyo-ku, Kyoto 606-8522, Japan)

³ 京都府立大学農学部 〒606-8522 京都市左京区下鴨半木町 1-5 (Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural University, 1-5 Hangi-cho, Shimogamo, Sakyo-ku, Kyoto 606-8522, Japan)

⁴ 現勤務先：奈良県林業振興課 〒630-8501 奈良市登大路町 30 (Nara Prefecture Forestry Development Division, 30 Noborioji-cho, Nara 630-8501, Japan)

(2012 年 7 月 25 日受付, 2013 年 2 月 27 日受理)

図-1. 調査地
Study site.

○, Sample trees in bamboo colonized stands; ●, Sample trees in bamboo uncolonized stands; +, Sample bamboos; ■, Bamboo colonized stands; □, Bamboo uncolonized stands; ▨, Road; - - - -, Strip road.

表-1. 調査林分の概況
Study site.

Study site	Latitude	Longitude	Altitude	Slope	Aspect	Soil type	Stand area	Planted species				Bamboo				
								Species	Stand density	DBH ± SD	Height ± SD	Area	Species	Culm density	DBH ± SD	Height ± SD
Artificial forest																
Bamboo colonized stands																
Tochimoto Shimoichi	34.3	135.8	250	18.4	N12° W	B _D	0.89	<i>C. japonica</i>	3000	29.1 ± 9.0	24.0 ± 4.0 ^a	0.28	<i>P. heterocyclus</i>	8400	11 ± 1.9	14.1 ± 3.5 ^b
Heisaka Gose	34.5	135.7	170	16.7	N38° W	B _D	0.70	<i>C. obtusa</i>	2400	24.9 ± 3.8	18.4 ± 1.9 ^a	0.25	<i>P. heterocyclus</i>	2800	11 ± 2.6	12.9 ± 2.6 ^b
Tadono Gojo	34.3	135.7	130	33.7	N54° E	B _C	0.07	<i>C. obtusa</i>	3000	15.9 ± 2.6	13.1 ± 1.0 ^a	0.02	<i>P. bambusoides</i>	4400	5.6 ± 0.8	8.8 ± 1.5 ^b
Bamboo forest																
Sakyo-ku Kyoto	35.1	135.8	90	14.5	S42° E	B _D	0.02						<i>P. heterocyclus</i>	6900	9.7 ± 2.1	12.3 ± 2.8

SD indicates the standard deviation. Different letters represent significant differences between the heights of samples trees and bamboos (Tukey test, $P < 0.05$).

壤水分環境が林床植生の植被率や木本の実生の生存に負の効果を与えている（久家ら 2010）等の報告がある。しかし、タケの侵入が人工林に及ぼす樹木の水分生理的な影響についてはいまだ不明である。そこで、モウソウチク（*Phyllostachys pubescens*），あるいはマダケ（*Phyllostachys bambusoides*）が侵入したスギ・ヒノキ人工林において、各樹種とタケの水分状態を測定し、モウソウチク・マダケの侵入がスギ・ヒノキを枯死させる可能性について、樹木の水分生理的視点から検討した。

II. 材料と方法

1. 調査地および供試木と供試竹

奈良県吉野郡下市町栃本に位置するスギ人工林、奈良県御所市重阪および五條市田殿町に位置するヒノキ人工林（表-1、図-1）および京都府京都市左京区松ヶ崎に位置するモウソウチク林（表-1）において調査を行った。調査したスギ人工林・ヒノキ人工林は、林冠が完全には閉鎖しておらず、隣接する管理放棄された竹林からモウソウチクあるいはマダケの侵入を受け、それぞれの林分の一部が木-竹混交林（以下、侵入林）となっている。それぞれの侵入林におけるタケの立稈密度は、スギ人工林では 8,400 本/ha、ヒノキ人工林では 2,800 本/ha（御所市重阪）およ

び 4,400 本/ha（五條市田殿町）である。また、それぞれ的人工林の侵入林に生育するモウソウチクあるいはマダケの平均稈高は、スギあるいはヒノキの平均樹高よりも有意に低い（表-1）。また、スギ人工林の侵入林においては、スギの立枯れが認められる。これらそれぞれの侵入林に生育するスギ、ヒノキ（以下、侵入林スギと侵入林ヒノキ）、モウソウチク、マダケから、平均的なサイズで樹幹あるいは稈に損傷等がなく外見上健全な 5 個体あるいは 5 稈ずつを、供試木あるいは供試竹として選んだ（表-2）。また、それぞれ的人工林において、モウソウチクあるいはマダケが侵入していない範囲（以下、未侵入林）に生育するスギあるいはヒノキ（以下、未侵入林スギと未侵入林ヒノキ）についても同様に 5 個体を選んだ（表-2）。それぞれ的人工林における侵入林の供試木と供試竹は、侵入林と未侵入林の境界に比較的近い位置に生育するスギあるいはヒノキとタケから選定し、侵入林と未侵入林の供試木・供試竹の間で斜面方位・傾斜および土壌等の差が小さくなるよう配慮した。供試木の樹高は、周囲のタケの稈高よりも高く、樹冠はモウソウチクあるいはマダケの葉群によって被圧されていなかった。モウソウチク林においては、平均的なサイズで稈に損傷等がなく外見上健全なモウソウチク 3 稈を供試竹として選んだ（表-2）。

表-2. 供試木・供試竹の概要
Sample trees and bamboos.

Study site	Species	Bamboo uncolonized stands		Bamboo colonized stands		Bamboo		
		DBH $\pm$ SD (cm)	Height $\pm$ SD (m)	DBH $\pm$ SD (cm)	Height $\pm$ SD (m)	Species	DBH $\pm$ SD (cm)	Height $\pm$ SD (m)
Tochimoto Shimoichi	<i>C. japonica</i>	33.9 $\pm$ 8.6	23.8 $\pm$ 2.3 ^a	33.3 $\pm$ 10.6	23.2 $\pm$ 3.2 ^a	<i>P. heterocycla</i>	12.0 $\pm$ 1.8	12.1 $\pm$ 1.3 ^b
Heisaka Gose	<i>C. obtusa</i>	26.4 $\pm$ 3.5	19.4 $\pm$ 1.1 ^a	23.5 $\pm$ 4.9	17.6 $\pm$ 2.3 ^a	<i>P. heterocycla</i>	12.1 $\pm$ 2.7	13.5 $\pm$ 0.8 ^b
Tadono Gojo	<i>C. obtusa</i>	16.1 $\pm$ 2.8	12.6 $\pm$ 0.8 ^a	15.2 $\pm$ 2.9	13.0 $\pm$ 1.5 ^a	<i>P. bambusoides</i>	6.0 $\pm$ 0.8	8.9 $\pm$ 1.1 ^b
Sakyo-ku Kyoto						<i>P. heterocycla</i>	9.6 $\pm$ 0.7	12.4 $\pm$ 1.4

SD indicates the standard deviation. Different letters represent significant differences between the heights of samples trees and bamboos (Tukey test, $P < 0.05$).

2. 方法

1) 水分特性の測定

スギ・ヒノキ人工林の侵入林と未侵入林の供試木について、日中のシュートの水ポテンシャル (Ψ_w^{mid}) を測定した。 Ψ_w^{mid} を測定するために、供試木については樹冠上部の日が良く当たる当年生シュートを、供試竹については稈先端部のシュートを採取した。そして、直ちに採取したシュートの Ψ_w^{mid} をプレッシャーチャンバー (1003; PMS Instrument Co., Ltd., Corvallis, USA) を用いて測定した。 Ψ_w^{mid} の測定は、測定日ごとに供試木 1 個体あるいは供試竹 1 稈当たり 3 回繰り返し、平均値をその測定日における供試木あるいは供試竹の Ψ_w^{mid} とした。そして、それぞれの人工林の侵入林と未侵入林の種ごとに、それぞれ 5 個体の供試木あるいは 5 稈の供試竹の Ψ_w^{mid} の平均値を各測定日について求めた。 Ψ_w^{mid} の測定は、2010 年 8 月 13 日～9 月 18 日、2011 年 8 月 9 日～10 月 10 日および 2012 年 7 月 16 日～17 日までのうち、天候が良く晴れた数日間を選び、11 時から 14 時までの間に行った (表-3)。

スギ人工林において、侵入林と未侵入林のスギ供試木のシュートの水分生理特性を P-V 曲線法 (Tyree and Hammel 1972; 丸山・森川 1983) により測定した。2010 年 9 月 10 日に、 Ψ_w^{mid} を測定した侵入林と未侵入林のそれぞれ 5 個体のスギ供試木のうち、それぞれ 3 個体の供試木について樹冠上部の日が良く当たる当年生シュートを採取した。採取したシュートは、直ちに水切り後、水挿しを行い全体を黒色のビニール袋で覆い、一晚、十分に吸水させた。そして、シュートの細胞が圧ポテンシャルを失うときの水ポテンシャル (Ψ_w^{thp})、飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_s^{sat}) および体積弾性率 (ε_{max}) を測定した。測定は供試木 1 個体当たり 3 回繰り返し、平均値をその供試木の値とした。そして、侵入林と未侵入林について、それぞれ 3 個体の供試木の平均値を求めた。

モウソウチク林において、3 稈の供試竹の Ψ_w^{mid} および夜明け前の水ポテンシャル (Ψ_w^{pd}) を測定した。 Ψ_w^{pd} および Ψ_w^{mid} は、夜明け前および日中 (11 時から 13 時まで) に、それぞれの供試竹の稈先端部からシュートを採取し、直ちにプレッシャーチャンバーを用いて測定した。測定は、2011 年 8 月 9 日～9 月 28 日までのうち、天候が良く晴れた 3 日間を選んで行った (表-3)。 Ψ_w^{pd} および Ψ_w^{mid} の測定は、測定日ごとに供試竹 1 稈当たり 3 回繰り返し、平均値をその測定日におけるそれぞれの供試竹の値とした。そして、

表-3. シュートの水ポテンシャル測定日前日および前 3 日間の降水量

Precipitation for 1 day and 3 days before shoot water potential measurements.

Study site	Measurement date	Previous day (mm)	Last three days (mm)
Tochimoto Shimoichi	13 Aug 2010	11.0	18.5
	7 Sep 2010	0.0	6.5
	14 Aug 2011	0.0	0.0
	10 Sep 2011	0.0	0.0
	10 Oct 2011	0.0	0.0
	16 Jul 2012	0.0	0.0
Heisaka Gose	7 Sep 2010	0.0	11.0
	18 Sep 2010	0.0	40.5
	9 Oct 2011	0.0	2.0
Tadono Gojo	9 Sep 2010	0.5	0.5
	11 Sep 2011	0.0	0.0
	17 Jul 2012	0.0	0.0
Sakyo-ku Kyoto	9 Aug 2011	0.0	0.0
	8 Sep 2011	0.0	0.0
	28 Sep 2011	0.0	0.0

3 稈の供試竹の 3 日間の Ψ_w^{pd} および Ψ_w^{mid} の平均値を求めた。

2) 根密度の測定

スギ人工林とヒノキ人工林において、侵入林と未侵入林における根密度を明らかにするために、2012 年 9 月に土壌を採取した。それぞれの人工林の侵入林と未侵入林において、スギあるいはヒノキ供試木に比較的近いそれぞれ 5 カ所の位置から、ライナー採土器 (内径 $\phi 55$ mm, DIK-11013; 大起理科工業(株), 東京) を用いて、A₀ 層を除いた A 層表面から深さ 30 cm までの土壌を採取した。採取した土壌から、直径 2 mm 以下のスギあるいはヒノキとモウソウチクあるいはマダケの根を別けて取り出し、それぞれの乾燥重量 (80°C) を測定し、根密度を求めた。そして、それぞれの人工林ごとに侵入林と未侵入林に別け、種ごとに根密度の平均値を求めた。

3) 統計解析

侵入林と未侵入林におけるそれぞれの Ψ_w^{mid} の平均値および根密度の平均値の差については、一元配置分散分析法により検定した。また、一元配置分散分析法で有意な差が認められたものについては、Tukey 法により多重比較を行った。侵入林スギおよび未侵入林スギの個体内における Ψ_w^{mid} と Ψ_w^{thp} の平均値の差および侵入林スギと未侵入林スギの Ψ_w^{thp} 、 Ψ_s^{sat} および ε_{max} の平均値の差は、それぞれ t 検定により検定した。全ての統計解析には R ver. 2. 11. 1 を用いた。

図-2. 各調査地における侵入林と未侵入林におけるスギあるいはヒノキとモウソウチクあるいはマダケのシュートの日中の水ポテンシャル (Ψ_w^{mid})

Midday shoot water potentials (Ψ_w^{mid}) of bamboo species and planted tree species in bamboo colonized and uncolonized stands.

Sugi, Japanese cedar (*C. japonica*); Hinoki, Hinoki cypress (*C. obtusa*); Moso, Moso bamboo (*P. heterocycla*); Madake, Madake bamboo (*P. bambusoides*); Col., Bamboo colonized stand; Uncol., Bamboo uncolonized stand. Error bars show SD. Different letters represent significant differences between samples (Tukey test, $P<0.05$).

表-4. スギ人工林（下市町栃本）の未侵入林と侵入林に生育したスギ供試木のシュートの日中の水ポテンシャルおよび P-V 曲線特性値
Shoot water relations of *C. japonica* in the bamboo colonized and uncolonized stands.

Bamboo uncolonized stand					Bamboo colonized stand				
Tree number	$\Psi_w^{\text{mid}} \pm \text{SD}$ (MPa)	$\Psi_w^{\text{tp}} \pm \text{SD}$ (MPa)	$\Psi_s^{\text{sat}} \pm \text{SD}$ (MPa)	$\epsilon_{\text{max}} \pm \text{SD}$	Tree number	$\Psi_w^{\text{mid}} \pm \text{SD}$ (MPa)	$\Psi_w^{\text{tp}} \pm \text{SD}$ (MPa)	$\Psi_s^{\text{sat}} \pm \text{SD}$ (MPa)	$\epsilon_{\text{max}} \pm \text{SD}$
1	-1.22 ± 0.03^a	-1.87 ± 0.04^b	-1.40 ± 0.06	9.83 ± 1.09	6	-1.80 ± 0.03^a	-1.84 ± 0.17^a	-1.28 ± 0.14	6.77 ± 1.38
2	-1.15 ± 0.00^a	-1.79 ± 0.04^b	-1.19 ± 0.07	4.93 ± 0.85	7	-1.74 ± 0.08^a	-1.87 ± 0.09^a	-1.19 ± 0.06	5.52 ± 0.67
3	-1.18 ± 0.06^a	-1.98 ± 0.00^b	-1.25 ± 0.10	6.36 ± 2.41	8	-1.95 ± 0.03^a	-1.80 ± 0.03^b	-1.31 ± 0.09	6.80 ± 1.46

Ψ_w^{mid} , Midday shoot water potential (measured on 7 Sep 2010); Ψ_w^{tp} , Water potential at the turgor loss point of the shoot cell; Ψ_s^{sat} , Osmotic potential at the saturated point of the shoot cell; ϵ_{max} , Bulk modulus of elasticity of the shoot cell. SD indicate the standard deviation. Different letters represent significant difference between Ψ_w^{tp} and Ψ_w^{mid} in each tree (t -test, $P<0.05$).

III. 結 果

測定したすべての人工林における侵入林と未侵入林のスギ・ヒノキの日中のシュートの水ポテンシャル (Ψ_w^{mid}) は、測定日間で異なった（図-2）。しかし、同一測定日についてスギあるいはヒノキの Ψ_w^{mid} を侵入林と未侵入林とで比較すると、御所市重阪の2010年9月7日を除き（図-2, B-1, Tukey, $P=0.055$ ），侵入林において有意に低かった（Tukey, $P<0.05$ ）。侵入林に生育したモウソウチクあるいはマダケの Ψ_w^{mid} は、 $-2.0 \sim -3.0$ MPa の値を示し、測定したすべての人工林において侵入林・未侵入林のスギ・ヒノキよりも有意に低い値を示した（図-2, Tukey, それぞれ $P<0.05$ ）。

スギ人工林（下市町栃本）において、P-V 曲線法により測定したスギのシュートの細胞が圧ポテンシャルを失うときの水ポテンシャル (Ψ_w^{tp})、飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_s^{sat})、体積弾性率 (ϵ_{max}) は、侵入林スギと未侵入林スギとの間に有意な差は認められなかった（ t 検定, それぞれ $P=0.287$, $P=0.298$, $P=0.399$ ）（表-4）。 Ψ_w^{tp} は、測定したすべての個体で $-1.8 \sim -2.0$ MPa 程度の値を示し

た（表-4）。供試木それぞれについて、 Ψ_w^{tp} を2010年9月7日に測定した Ψ_w^{mid} と比較したところ、侵入林スギ3個体のうち2個体（No. 6および7）については、 Ψ_w^{mid} と Ψ_w^{tp} に有意な差が認められず（ t 検定, それぞれ $P=0.426$, $P=0.160$ ），1個体（No. 8）については、 Ψ_w^{mid} が Ψ_w^{tp} よりも有意に低い値を示した（ t 検定, $P<0.05$ ）。それに対し、未侵入林に生育する3個体すべてにおいては、 Ψ_w^{mid} は Ψ_w^{tp} よりも有意に高い値を示した（ t 検定, それぞれ $P<0.05$ ）（表-4）。

モウソウチク林において測定したモウソウチクの Ψ_w^{mid} と夜明け前のシュートの水ポテンシャル (Ψ_w^{pd}) は、それぞれ -2.87 ± 0.19 MPa と 0.05 ± 0.02 MPa（平均値 $\pm$ 標準偏差）の値を示し、 Ψ_w^{mid} が極めて低いにもかかわらず、 Ψ_w^{pd} は0に極めて近い高い値を示した。

人工林の侵入林・未侵入林におけるスギあるいはヒノキの根密度は $0.5 \sim 0.8 \text{ kg/m}^3$ 程度であったのに対し、侵入林におけるモウソウチクあるいはマダケの根密度は、スギ人工林（下市町栃本）では 10 kg/m^3 程度、ヒノキ人工林（御所市重阪および五條市田殿町）では、それぞれ 3 kg/m^3 お

図-3. 各調査地における侵入林と未侵入林におけるスギあるいはヒノキとモウソウチクあるいはマダケの根密度

Root densities of bamboo species and planted tree species in bamboo colonized and uncolonized stands.

Sugi, Japanese cedar (*C. japonica*); Hinoki, Hinoki cypress (*C. obtusa*); Moso, Moso bamboo (*P. heterocycla*); Madake, Madake bamboo (*P. bambusoides*); Col., Bamboo colonized stand; Uncol., Bamboo uncolonized stand. Error bars show SD. Different letters represent significant differences between samples (Tukey test, $P < 0.05$).

よび 3 kg/m^3 程度であった (図-3)。侵入林のモウソウチクあるいはマダケの根密度は、調査した人工林によって大きく異なったものの、全ての人工林において、侵入林・未侵入林のスギあるいはヒノキの根密度よりも 5~14 倍程度、有意に高い値を示した (Tukey, それぞれ $P < 0.05$)。

IV. 考 察

良く晴れた日に測定した侵入林スギ・ヒノキの ψ_w^{mid} は、同一林分の未侵入林スギ・ヒノキの ψ_w^{mid} と比較し、低い傾向にあった (図-2)。このことは、良く晴れた日の侵入林スギ・ヒノキは、同一林分の未侵入林スギ・ヒノキと比較し、水不足の傾向にあったことを示す。タケに近縁のササ (*Sasa kurilensis*) が林分の下層植生として存在した場合、ササの蒸散により土壌水分が減少し、土壌の水ポテンシャルが低下することで上層木の成長量が減少することが報告されている (Takahashi *et al.* 2003)。竹林の蒸散量については、針葉樹の林分蒸散量よりも多いと推測されている (上田 1979; 内村 1994)。近年、竹林の蒸散量について正確な推定方法が検討され (小野澤ら 2009; Kume *et al.* 2010)、その中で、モウソウチク林の夏期の林分蒸散量については、針葉樹林の林分蒸散量よりも多いことを裏付ける報告がなされている (Komatsu *et al.* 2010)。このことと対応するように、竹林の表層土壌の含水率は、スギ・ヒノキ人工林や広葉樹林の表層土壌と比較し、低い傾向にあることが報告されている (酒井ら 2007; 鳥居・篠宮 2007)。この傾向は、モウソウチクに侵入された侵入ヒノキ林においても認められている (横尾ら 2005)。そのため、侵入林スギ・ヒノキが水不足の傾向を示した要因として、侵入林では、林分の下層植生としてササが存在する場合と同様に、タケの蒸散の影響により土壌水分が減少傾向にあることが関係している可能性がある。

良く晴れた日に測定したモウソウチクとマダケのシュートの ψ_w^{mid} は、 $-2.0 \sim -3.0 \text{ MPa}$ 程度で、国内に生育する健全な樹木の夏期の ψ_w^{mid} (笹岡ら 2000; Saito *et al.* 2003; Ueda and Shibata 2004) と比較し、極めて低い値を示した (図-2)。タケの ψ_w^{mid} については、パナマ熱帯湿润林原産の *Rhipidocladum racemiflorum* (稈高 4~5 m 程度) の稈先端部のシュートにおいて -3.0 MPa 以下に達することが明らかとなっている (Cochard *et al.* 1994)。モウ

ソウチクとマダケについても、良く晴れた日の日中には *R. racemiflorum* と同様にシュートの水ポテンシャルを、極めて低い値まで低下させるといえる。竹林の表層土壌は、タケの根系が高密度に存在することが報告されている (横尾ら 2005; 鳥居・篠宮 2007)。今回調査した侵入林の表層土壌においても、モウソウチクあるいはマダケの根系が高密度に存在し、その根密度は、侵入林・未侵入林のスギあるいはヒノキと比較し極めて高かった (図-3)。良く晴れた日のモウソウチクとマダケの ψ_w^{mid} は、スギとヒノキの ψ_w^{mid} よりも遙かに低い値を示すため、モウソウチクとマダケの根系の ψ_w^{mid} についても、スギ・ヒノキのそれよりも低いことが考えられる。つまり、良く晴れた日中の侵入林の表層土壌は、低い水ポテンシャルを持つモウソウチクあるいはマダケの根系が高密度に存在する状態にある。そのため、日中の侵入林においては、土壌からタケ根系への水分移動が大量に生じていると考えられる。また、モウソウチク林で測定したモウソウチクの ψ_w^{pd} は、 ψ_w^{mid} が極めて低い値を示したにもかかわらず、極めて 0 に近い高い値を示した。タケは、夜間に根圧を生じることが報告されている (Cochard *et al.* 1994; Saha *et al.* 2009)。そのため、モウソウチクにおいては、日中の蒸散により生じた水欠差を完全に償還するほど、夜間においても土壌から水分を旺盛に吸収している可能性がある。つまり、侵入林では、侵入したモウソウチク・マダケとスギ・ヒノキとの間で水分を巡る競合が 1 日を通じて生じ、その結果として、スギ・ヒノキ根系への水分移動が抑制され、侵入林スギ・ヒノキに水不足が生じている可能性がある。

侵入林スギと未侵入林スギについて ψ_w^{mid} と ψ_w^{tp} を比較すると、未侵入林スギの ψ_w^{mid} は ψ_w^{tp} よりも高い値を示したのに対し、侵入林スギの ψ_w^{mid} は ψ_w^{tp} と同じか低い値を示した (表-4)。このことは、侵入林スギは、良く晴れた日にはシュートの細胞が圧ポテンシャルを失うほど、日中に強い水不足状態にあったことを示している。一方、ヒノキの夏期における ψ_w^{tp} は、 -2.0 MPa 程度であることが報告されている (水永 1988)。この値と比較すると、調査した侵入林ヒノキの ψ_w^{mid} は高い値 ($-1.30 \sim -1.45 \text{ MPa}$ 程度) を示した。このことから、今回調査した侵入林ヒノキは、未侵入林ヒノキよりも水不足状態ではあったものの、シュートの細胞が圧ポテンシャルを失うほど深刻

な水不足の状態ではなかった可能性がある。侵入林において、モウソウチクの稈密度が3,000本/ha程度を超えると、スギ・ヒノキの25%が枯死することが報告されている(片野田2007)。また、片野田(2007)の調査結果からは、稈密度の増加とともにスギ・ヒノキの枯死本数が増加する傾向も読み取れる。調査したスギ人工林の侵入林では、立稈密度は3,000本/haを遙かに超える8,400本/haで、スギの立ち枯れが認められたのに対し、ヒノキ人工林の侵入林では、立稈密度は2,800本/haおよび4,400本/haで、ヒノキの立ち枯れは認められなかった(表-1)。また、調査した人工林の侵入林におけるモウソウチクとマダケの根密度については、スギ人工林では10 kg/m³程度であったのに対し、ヒノキ人工林ではそれぞれ3 kg/m³および6 kg/m³程度の低い値を示した(図-3)。したがって、今回調査した侵入林スギと侵入林ヒノキにおける Ψ_w^{mid} の違い、すなわち生じていた水不足の程度の違いは、侵入したモウソウチク・マダケの立稈密度や根密度の違いと関係していた可能性があり、そのことが各侵入林におけるスギあるいはヒノキの立ち枯れ発生の有無として現れたのかもしれない。

これまで、タケ類が侵入したスギ・ヒノキ人工林に枯死が発生する原因については、タケ類によるスギ・ヒノキの樹幹の損傷や樹冠の被圧といった地上空間における競争関係のみが主因として考えられてきた。今回調査したスギ・ヒノキは、侵入したモウソウチク・マダケの稈高よりも樹高が遙かに高く、樹冠がモウソウチク・マダケの葉群に接触あるいは被圧されていない外見上健全な個体であった。本研究結果は、モウソウチク・マダケが侵入したスギ・ヒノキ人工林におけるスギ・ヒノキの枯死原因について検討する際には、樹木の水分生理的な視点も重要となることを示している。

引用文献

- Cochard H, Ewers FW, Tyree MT (1994) Water relations of a tropical vine-like bamboo (*Rhipidocladum racemiflorum*): root pressure, vulnerability to cavitation and seasonal changes in embolism. *J Exp Bot* 45: 1085-1089
- 久家光晴・矢原徹一・大槻恭一・池松伸也(2010) 竹林ではなぜ林床植生が衰退するのか. 日本生態学会大会講演要旨集 57: 472
- Isagi Y, Torii A (1997) The range expansion and its mechanism of naturalized bamboo species, *Phyllostachys pubescens* in Japan. *J Sustain For* 6: 127-141
- 片野田逸朗(2003) 蒲生町西浦地域における竹林拡大の実態. 九州森林研究 56: 82-87
- 片野田逸朗(2004) 造林地に侵入したモウソウチクの葉群とヒノキ樹冠との関係. 九州森林研究 57: 99-103
- 片野田逸朗(2007) スギ・ヒノキ人工林に侵入したモウソウチクの再生様式に対応した施業方法の検討. 鹿児島県林試研報 10: 19-32
- Komatsu H, Onozawa Y, Kume T, Tsuruta K, Kumagai T, Shinohara Y, Otsuki K (2010) Stand-scale transpiration estimates in a Moso bamboo forest: II. Comparison with coniferous forest. *For Ecol Manag* 260: 1295-1302
- Kume T, Onozawa Y, Komatsu H, Tsuruta K, Shinohara Y, Otsuki K (2010) Stand-scale transpiration estimates in a Moso bamboo forest: I. Applicability of the sap flux measurements. *For Ecol Manag* 260: 1287-1294
- 前田雄一・藤田 亮(2006) 竹林拡大における森林被害の実態解析と防止対策. 鳥取県林業試験場平成 18 年度業務報告: 14-15
- Manion PD, Lachance D (1992) *Forest decline concepts*. APS Press
- 丸山 温・森川 靖(1983) 葉の水分特性の測定—P-V 曲線法—. 日林誌 65: 23-28
- 水永博巳(1988) P—V 曲線法を用いたヒノキの耐乾性検定. 日林誌 70: 362-366
- 大野朋子・平井 潤・丸山 宏・前中久行(1999) 地形図を用いた都市近郊林における竹林化の解析. ランドスケープ研究 62: 599-602
- 小野澤郁佳・久米朋宣・小松 光・鶴田健二・大槻恭一(2009) 樹液流計測のモウソウチクへの適用—切り竹における吸水量と樹液流量の比較—. 日林誌 91: 366-370
- Saha S, Holbrokk NM, Montti L, Goldstein G, Cardinot K (2009) Water relations of *Chusquea ramosissima* and *Merostachys clausenii* in Iguazu national park, Argentina. *Plant Physiol* 149: 1992-1999
- Saito T, Tanaka T, Tanabe H, Matsumoto Y, Morikawa Y (2003) Variations in transpiration rate and leaf cell turgor maintenance in saplings of deciduous broad-leaved tree species common in cool temperate forests in Japan. *Tree Physiol* 23: 59-66
- 酒井正治・今矢明宏・横尾謙一郎・重永英年(2007) 竹林とスギ林における林内雨, 樹幹流成分および土壌水分の比較. 九州森林研究 60: 137-138
- 笹岡英二・好田美穂子・矢島 崇・渋谷正人・高橋邦秀(2000) 北海道駒ヶ岳における軽石堆積地の水分条件と主要樹種の水ポテンシャル. 北大演報 57: 105-112
- Takahashi K, Uemura S, Suzuki J, Hara T (2003) Effects of understory dwarf bamboo on soil water and growth of over story trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, northern Japan. *Ecol Res* 18: 767-774
- 鳥居厚志(1998) 空中写真を用いた竹林の分布拡大速度の推定 (I) 滋賀県八幡山および京都府男山における事例. 日生態誌 48: 37-47
- 鳥居厚志(2002) 空中写真を用いた竹林の分布拡大速度の推定 (II) —奈良県香具山における事例—. 環境情報科学論文集 16: 375-380
- 鳥居厚志(2003) 周辺二次林に侵入拡大する存在としての竹林. 日本緑化工学会誌 28: 412-416
- 鳥居厚志・井笠祐司(1997) 京都市南部地域における竹林の分布拡大. 日生態誌 47: 31-41
- 鳥居厚志・篠宮佳樹(2007) モウソウチク群落の表層土壌の水湿特性. 日本生態学会大会講演要旨集 54: 148
- 豊田信行・得居 輝・松岡真悟・山崎康司(2001) モウソウチクと樹木の混交林の林分構造について. 日林関西支論 52: 15-16
- 豊田信行・得居 輝・松岡真悟(2005) モウソウチクの林分構造と混交による樹木の成長変化. 愛媛県林技研報 23: 29-34
- Tyree MT, Hammel HT (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J Exp Bot* 23: 267-282
- 内村悦三(1994) 「竹」への招待—その不思議な生態—. 研成社
- 上田弘一郎(1979) 竹と日本人. 日本放送出版協会
- Ueda M, Shibata E (2004) Why do trees decline or dieback after a strong wind? Water status of Hinoki cypress standing after a typhoon. *Tree Physiol* 24: 701-706
- 山本哲郎・楠木覚士・鈴木素之・島重 章(2003) 現地調査と航空写真に基づく山口県内の竹林分布とその周辺環境への影響. 土木学会論文集 776: 107-112
- 横尾謙一郎・酒井正治・今矢明宏(2005) ヒノキ人工林に侵入した竹が林分構造と土壌に与える影響. 九州森林研究 58: 195-198