生育立地の違いがアカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) 樹体における水利用調節に与える影響

三木直子¹⁾・梅田明宏²⁾・坂本圭児³⁾・西本 孝⁴⁾・吉川 賢¹⁾

1) 岡山大学農学部 Fac. of Agri., Okayama Univ. miki@cc.okayama-u.ac.jp

2) 前田工織株式会社 Maeda Kosen Co. Ltd.

3) 岡山大学大学院自然科学研究科 Grad. Sch. of Natural Sci. and Tech., Okayama Univ.

4) 岡山県自然保護センター Okayama Prefectural Nature Conservation Center

摘要: 生育立地の違いがアカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) 樹体の水利用調節に与える影響を明らかにするために、土壌水分が変動する際の葉、枝、および幹の諸機能について調べた。その結果、乾性な条件下で生育する斜面上部の個体は土壌の乾燥に対して、主に枝部の通水抵抗を調節して気孔を閉じ気味に保つことが示唆された。また、その際に枝および幹部の貯留水の利用が、通水抵抗の高さにより生じる一時的な水欠差を斜面下部の個体よりも相対的に高く補償していると考えられた。一方、相対的に湿潤な斜面下部に生育する個体は、常に気孔を開いており、土壌の乾燥に関わらず、活発に蒸散活動を行うことが示唆された。

キーワード: 気孔コンダクタンス、通水抵抗、水貯留、アカマツ、乾燥ストレス

MIKI, Naoko, UMEDA, Akihiro, SAKAMOTO, Keiji, NISHIMOTO, Takashi and YOSHIKAWA, Ken : Effects of different site conditions on water use in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.

Abstract : To elucidate the differences in whole-tree water use of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. growing in different site conditions, we measured the stomatal conductance, the transpiration rate, and the leaf water potential in leaf. The sap flow velocity and the change of diameter also were measured in branch and stem. It was suggested that pine tree of the upper part of the slope, growing under dry condition controlled the stomatal openness and reduce the water loss in response to soil drying, according to the increase of hydraulic resistance in branch. The water storage of branch and stem partially compensated the temporal water storage. While pine tree of the lower part of the slope, growing on relatively moist condition maintained the high stomatal conductance and transpired irrespective of soil drying.

Key words : stomatal conductance, hydraulic resistance, water storage, *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc., drought stress

1. はじめに

樹木は環境条件の変動により、様々なストレスを受けつつ生育している。特に土壌水分は降雨と密接に関係しており、乾燥が続くと樹体は水ストレスを受ける。このような状態において、樹木は蒸散活動を抑制し失水を極力抑えることが知られている¹⁾。樹体は葉、枝、幹、根の各器官から構成され、樹体の水分状態は各器官の有する蒸散、通水、貯水、および吸水といった諸機能の総合的な作用によりバランスを保っている。

樹体を構成する各器官の機能について統合的に解析した研究には、葉の蒸散と主に枝から幹の通水コンダクタンスの関係について、熱帯性の高木と低木の5種を用いて調べた報告や³⁾、アメリカ中部に生育するカシ2種を用いた解析がある⁷⁾。また、Linton et al. (1998)²⁾は葉の蒸散と根系の通水

コンダクタンスの関係について検討した。しかし、生育立地あるいは生育している土壌の水分条件が樹体の水利用の調節に与える影響については、アカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) の葉における失水の制御に焦点を当てて解析した報告^{5,6)}にとどまっている。アカマツは西日本の二次林を構成する代表的な常緑針葉樹である。また、尾根から谷、そして露岩地というように多様な立地に生育しており、生育する環境条件への適応性が高いことが推察される。

したがって、本研究ではこのアカマツを用いて土壌の水分条件が変動する際の葉、枝、幹の諸機能について調べ、生育立地の違いが樹体の水分制御に与える影響について、葉における気孔の応答と枝および幹部の通水と貯水機能の関係から評価することを目的とした。

2. 材料と方法

材料には岡山県自然保護センター内の南斜面に生育する約35年生のアカマツを用いた。同一斜面の上部と下部に生育する個体を1~2本ずつ選定し供試木とした(上部:H 11.5 m, DBH 15.9 cm, 下部:H 13.6 m, DBH 13.3 cm, H 14.8 m, DBH 15.0 cm)。これらの供試木が生育している林分では、斜面下部に比べて上部の方がより乾性な条件にあることがこれまでの調査から明らかになっている⁴⁾。

それぞれの個体について、葉の気孔コンダクタンス、蒸散速度、水ポテンシャル、枝および幹基部の樹液流速の日変化を測定した。気孔コンダクタンスと蒸散速度は定常型ポロメーター (LI-1600, Li-Cor Inc.) を、水ポテンシャルはプレッシャーチェンバー (model 600, PMS Instrument Co.) を用いて測定した。また、樹液流速はヒートパルス法を用いて評価し、測定には白山工業のヒートパルス測定装置 (JS-10200, Hakusan Co.) を用いた。土壌水分条件が変動した際の諸機能の評価を行うために、降雨直後と降雨後数日間が経過した日を選定して測定した。また、上部と下部の比較のために、各測定日の水分条件が上部と下部でそろいやすい秋季に測定を行った。実際には降雨後10日目の2002年11月19日(深度5 cmにおける体積含水率: 上部8.09 %, 下部8.58 %), 降雨翌日の11月28日(同様に上部12.09 %, 下部11.29 %)に測定した。気孔コンダクタンス、蒸散速度および葉の水ポテンシャルの測定は5:30から19:30まで2時間間隔で行った。測定には当年葉と1年葉を用いた。各測定時刻における測定束葉数はそれぞれ3束葉とした。また、各束葉における繰返し数は気孔コンダクタンスと蒸散速度は3回、葉の水ポテンシャルは1回とした。

樹液流速の測定は樹冠下部の枝(上部:地上高690 cm, D 3.1 cm 下部:地上高1004 cm, D 2.1 cm)および幹基部(上部:地上高40 cm, D 19.3 cm 下部:地上高55 cm, D 18.5 cm)で行い、ともに0:00から24:00まで10分間隔で測定した。測定深度(形成層からの深さ)は、予め行った深さ別測定で日変動が最も大きかった深度を用いることとし、枝7 mm, 幹基部16 mmとした。

また、日変化の測定とは別に枝(上部:地上高780 cm, D 3.3 cm 下部:地上高823 cm, D 3.0 cm)および幹基部(上部:地上高40 cm, D 19.3 cm 下部:地上高60 cm, D 16.5 cm)の多深度(枝:3, 7, 11, 15 mm, 幹:7, 13, 16, 19 mm)における樹液流速と径変化の同時測定を行った。径変化の測定にはひずみゲージ (KFG-10-120-C1-11L1M2R, 共和電業) を用いた。測定は斜面上部が2002年9月2日および10月30日, 下部が9月13日および10月24日に行った。両測定ともに各測定日において0:00から24:00まで測定した。測定間隔は樹液流速は10分, 径変化は1分とした。

3. 結果と考察

3.1 土壌水分の変化に対する気孔調節

斜面上部および下部に生育する個体の気孔コンダクタンス、蒸散速度および葉の水ポテンシャルの日変化を図-1に示す。

降雨後10日目の11月19日については、斜面上部と下部の個体ともに気孔コンダクタンスおよび蒸散速度の値(図-1のa, b)は夜明け後から徐々に上昇し日中に最大値を示した後、日没にかけて下降するという山型の日変化パターンを示した。測定日の大気環境条件に斜面上部と下部でほとんど差がみられなかったため(データ未掲載)、気孔コンダクタンスおよび蒸散速度の日最大値について比較したところ、上部の当年葉(○)が $0.024 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0.271 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 一年葉(△)が $0.025 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0.264 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 下部の当年葉(●)が $0.036 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0.387 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 一年葉(▲)が $0.028 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0.325 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、葉齢に関わらず斜面上部が低い値を示した。

降雨翌日の11月28日についてみると、斜面上部の個体は気孔コンダクタンスおよび蒸散速度(図-1のa, b)ともに降雨10日目(11月19日)とほぼ同様の日変化パターンを示した。斜面下部の個体については、当年葉の気孔コンダクタンスで夜明け直後に高い値を示す傾向が認められたが、日中から日没にかけては上部とほぼ同様の変化を示した。気孔コンダクタンス、蒸散速度の日最大値は上部の当年葉(○)が $0.039 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0.350 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 一年葉(△)が $0.043 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0.428 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 下部の当年葉(●)が $0.064 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0.474 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 一年葉(▲)が $0.034 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0.299 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であった。上部の個体の当年葉は下部よりも若干低かったが、一年葉は下部と遜色なく高い値を示した。

このように、斜面上部の個体は土壌が乾燥すると気孔を閉じ気味にし、湿潤条件下では大きく開くというように、土壌の水分条件の変化に対して気孔開度を調節していた。一方、下部の個体は土壌の乾燥に対してやや気孔を閉じる傾向はあるものの、上部ほどではなく常に蒸散を活発に行っていた。このような乾性な条件下に生育する個体の、土壌の水分条件に対する速やかな気孔調節は、本調査林分に生育するアカマツで晩夏(9, 10月)に測定した結果⁶⁾と一致するものであった。

葉の水ポテンシャルの値(図-1のc)は、生育立地の違いや測定時の土壌水分条件の違いに関わらず、夜明けとともに低下し、日中に最低値を示してその後回復するという日変化を示した。上部と下部を比較すると、降雨直後、降雨後10日目ともに1日を通して上部で高い値を維持していた。また、気孔コンダクタンスの日最大値と樹木の水分状態の指標である夜明け前の水ポテンシャルの値を図-2に示す。気孔コンダクタンスの日最大値と 0.0 MPa から 2.0 MPa の範囲の夜明け前の葉の水ポテンシャルの値の関係をみた場合、両者には正の相関があることが報告されている⁷⁾。しかし、今回の測定条件下では夜明け前の水ポテンシャルの値が約 $-0.5 \sim$

図-1 気孔コンダクタンス，蒸散速度，葉の水ポテンシャルの日変化 縦棒は標準誤差を示す。また，凡例中の括弧内の数字は供試葉の齢を示す。

Fig. 1 Diurnal changes of the stomatal conductance, the transpiration rate, and the leaf water potential. Vertical bars indicate S. E.. Numbers in parentheses in the legend show the age of sample leaves.

図-2 気孔コンダクタンスの日最大値と夜明け前の水ポテンシャルの関係 凡例中の括弧内の数字は供試葉の齢を示す。また、図中のマークのサイズが小さな方が11月19日(降雨後10日目)、大きな方が11月28日(降雨翌日)を示す。

Fig. 2 Relationship between the daily maximum stomatal conductance and the leaf water potential at predawn. Numbers in parentheses in the legend show the age of sample leaves. The smaller sizes of marks in the figure are data on November 19, 10 days after rainfall, and the bigger ones are data on November 28, 1 day after rainfall.

-1.0 MPaの範囲に限られていたため、気孔コンダクタンスの日最大値と明確な関係は認められなかった。

気孔コンダクタンスの大きさは葉の水分状態だけでなく、樹体の通水コンダクタンスあるいは通水抵抗と相関があり、両者が統合的に蒸散を制御している^{10,12)}。したがって、幹基部および枝部で測定した樹液流速の値を用いて通水抵抗を算出し、気孔コンダクタンスの日最大値との関係を検討した(図-3)。通水抵抗はオームの法則のアナロジーから帰帰法⁸⁾を用いて算出した。幹基部および枝部の樹液流速の値から求めた通水抵抗はいずれも土壌から葉までの通水抵抗を表す。ただし、幹と枝の測定は同一個体で行っており、葉および土壌の水ポテンシャルは共に同値であることから、各抵抗の値の違いは、それぞれ幹基部および枝部の通水抵抗の差異を反映していると考えられる。図-3より、全体を通じて通水抵抗が高くなるにつれて気孔コンダクタンスの日最大値に低下する傾向が認められた。特に上部の個体の枝で通水抵抗の変動が大きく、乾燥条件下で通水抵抗が高かった。したがって、上部の個体は土壌の乾燥に対して、枝部の通水抵抗を高め気孔を閉鎖し、失水を抑えていると考えられた。

同調査地におけるこれまでの研究において、斜面上部の個体は、乾燥条件下での水分の損失に対して圧ポテンシャルを大きく低下させることにより、土壌水分の低下に対して速やかな気孔閉鎖を可能とする葉の細胞構造を持つことが明らか

図-3 気孔コンダクタンスの日最大値と通水抵抗の関係 図中のマークのサイズについては図-2を参照。

Fig. 3 Relationship between the daily maximum stomatal conductance and the hydraulic resistance. The sizes of marks in the figure refer to Fig. 2.

かになっている⁶⁾。これから、土壌乾燥による葉の水ポテンシャルの低下の初期過程において、斜面上部の個体は葉における圧ポテンシャルの低下、および樹体の枝部における通水抵抗の低下という葉と枝の双方の機能により、土壌の乾燥に対して速やかに気孔調節を行っていると考えられた。

3.2 樹液流速と径変化の関係

図-4に樹液流速と径の日変化を示す(一例として、斜面上部の個体の枝)。樹液流速は、いずれの深度においても夜明けとともに上昇し、日中にピークに達し、その後低下するという日変化を示した。一方、径変化は、夜明け前に最大値を示し、その後低下して樹液流速のピークに少し遅れて

図-4 樹液流速と径の日変化 (斜面上部の枝)

Fig. 4 Diurnal changes in the sap flow velocity and the change of diameter. (pine tree on the lower part of the slope : branch)

図-5 樹液流速と径変化の関係（斜面下部の枝、深さ7mm）

Fig. 5 Relationship between the sap flow velocity and the change in diameter (pine tree on the lower part of the slope : branch ; depth 7mm)

最低値をとり回復するという日変化を示した。樹液流速と径変化の関係を検討したところ（図-5のa），上部および下部ともに，測定深度に関わらず樹液流速の上昇に対する径の収縮，樹液流速の低下に対する径の膨張の過程にタイムラグが認められた。そこで，このタイムラグを推定するために，樹液流速の測定時刻に遅れを設け，時間をずらして樹液流速と径変化の関係を検討した（図-5のb）。遅れを10分間隔で増加させ，樹液流速と径変化の関係で最も相関係数が高いときの遅れをタイムラグとみなした。これにより求められた斜面上部および下部の個体の各部位のタイムラグを表-1に示す。測定深度間ではタイムラグにほとんど差は認められなかった。測定部位で比較すると，タイムラグは上部，下部ともに幹よりも枝の方が短かった。また，立地間で比較すると，幹，枝ともに上部の個体の方が下部よりも短い傾向が認められた。

樹木の幹および枝は一日のうちに収縮し，膨張する。この

表-1 樹液流速と径変化のタイムラグ

Table 1 Timelag between the sap flow velocity and the change in diameter.

	Depth	Pine tree on the upper part of the slope	Pine tree on the lower part of the slope
Stem	7mm	1hr 30min	1hr 30min
	13mm	1hr 20min	2hr 50min
	16mm	1hr 10min	2hr 40min
	19mm	1hr 20min	2hr 40min
Branch	3mm	—	1hr 50min
	7mm	1hr	1hr 40min
	11mm	1hr	1hr 20min
	15mm	1hr 10min	1hr 40min

樹幹および枝の径変化は，樹木の水分状態の変化と関係している⁹⁾。Tyree and Yang (1990)¹¹⁾によると，幹の木部における含水率が変化するとき最初の段階で細胞間隙および孔隙内に毛管力で保持された貯留水が通水部へ移動する。したがって，今回樹液流速と径変化の間に認められたタイムラグは，蒸散により生じた負圧で抵抗の小さい通水部の水分が軸方向に上昇し，続いて細胞間隙および孔隙内に保持された水分が通水部へ放射方向に移動することにより生じたと考えられた。また，タイムラグが短かった上部の個体は，下部に比べて枝，幹ともに細胞間隙および孔隙内に毛管力で保持された貯留水の利用が容易であると考えられた。枝部および幹基部の通水抵抗は，いずれも上部の個体の方が高かったが，これは通水抵抗が主に通水部における軸方向の抵抗を表しているためであると考えられた。細胞間隙から通水部への放射方向への水の移動の通水抵抗への寄与は大きくないと思われる。

4. おわりに

生育立地の異なるアカマツ個体において，土壌水分が変動した際の樹体の水利用調節に違いが認められた。相対的に乾性な条件下に生育する斜面上部の個体は，速やかな気孔調節を可能とする葉の細胞構造を有するとともに，乾燥に対して枝部の通水抵抗を高めることで葉からの失水を制御していた。その際，枝および幹部の貯留水を利用することにより，通水抵抗の高さにより生じる一時的な水欠差を斜面上部の個体よりも相対的に高く補償していると考えられた。一方，湿潤な斜面下部に生育する個体は，土壌の水分条件の変動に対して常に気孔開度を高く維持し，蒸散を活発に行う傾向がみら

れた。

研究を進めるにあたり、岡山県自然保護センターの所長および職員の方々には、野外測定が円滑に行われるように便宜を図っていただきました。奈良県森林技術センターの上田正文氏には、樹液流速および径変化の測定に際し、様々なご教示をいただきました。岡山大学工学部助手の清水憲一氏には径の変化量の算出において大変お世話になりました。また、岡山大学農学部森林保全学研究室の大月光星氏、平井晃余氏には測定に際し、多面にわたりご協力いただきました。ここに記し、深謝の意を表します。

引用文献

- 1) Kramer, P. J. (1983) Water relations of plants. Academic press, New York and London, 506pp. (田崎忠良 (1986) 水環境と植物, 養賢堂, 東京, 506pp.)
- 2) Linton, M. J., Sperry, J. S. and Williams, D. G. (1998) Limits to water transport in *Juniperus osteosperma* and *Pinus edulis* : implications for drought tolerance and regulation of transpiration. *Functional Ecology*, 12 : 906-911.
- 3) Meinzer, F. C., Goldstein, G., Jackson, P., Holbrook, N. M., Gutierrez, M. V., Cavelier, J. (1995) Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic conductance properties. *Oecologia*, 101 : 514-522.
- 4) Miki, N., Sakamoto, K., Nishimoto, T., Yoshikawa, K. and Hada, Y. (2001) Relationship between the incidence of pine wilt disease and the drainage area. *J For Res*, 6 : 181-186.
- 5) 三木直子・平井晃余・坂本圭児・西本 孝・吉川 賢 (2002) 異なる土壌水分条件下で生育したアカマツ苗木の気孔コンダクタンス, 蒸散速度および光合成速度の日変化, 日本緑化工学会誌 28(1) : 103-108.
- 6) Miki, N., Otsuki, K., Sakamoto, K., Nishimoto, T. and Yoshikawa, K. (2003) Leaf water relations in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. on different soil moisture conditions. *J For Res*, 8 : 153-161.
- 7) Reich, P. B. and Hinckley, T. M. (1989) Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. *Functional Ecology*, 3 : 719-726.
- 8) Schulze, E.-D., Ěemák, J., Matyssek, R., Penka, M., Zimmermann, R., Vasicek, F., Gries, W. and Kučera, J. (1985) Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees - a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia*, 66 : 475-483.
- 9) Simonneau, R., Habib, J., Goutouly, P. and Huguet, J. G. (1993) Diurnal changes in stem diameter depend upon variations in water content. Direct evidence in peach trees., *J. Exp. Bot.*, 44 : 615-621.
- 10) Sperry, J. S. (2000) Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 104 : 13-23.
- 11) Tyree, M. T. and Yang, S. (1990) Water-storage capacity of *Thuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms. *Planta*, 182 : 420-426.
- 12) Wullschlegel, S., Meinzer, F. C. and Vertessy, R. A. (1998) A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology*, 18 : 499-512.

(2004.6.19 受理)