

ハードニングによるスギコンテナ苗の乾燥耐性の向上の生理メカニズム

才木真太郎¹・矢崎健一¹・香山雅純¹・齋藤隆実¹・安藤裕萌¹・福本桂子¹・森英樹¹・飛田博順¹

1 国立研究開発法人 森林研究・整備機構 森林総合研究所

要旨：灌水を制限して育苗すること（ハードニング）に対するスギコンテナ苗の生理特性の変化を明らかにするために、発芽後3年目のスギコンテナ苗を異なる灌水頻度で育苗し、当年生シュートの萎れ点と含水量、個体蒸散量を測定し比較した。1カ月のハードニング処理の結果、全ての処理区で当年生シュートの萎れ点は変化しなかったが、中頻度および低頻度灌水処理区では個体蒸散が抑制され、当年生シュートの含水量が増加した。したがって、ハードニング処理は乾燥耐性の向上に有効であり、植栽後の土壤乾燥に対して効果的であるといえる。

キーワード：ハードニング，スギ，コンテナ苗，順化，灌水制限

Desiccation tolerance in shoots are improved by limited irrigation treatment in container-grown seedlings of *Cryptomeria japonica*.

Shin-Taro SAIKI¹, Kenichi YAZAKI¹, Masazumi KAYAMA¹, Takami SAITO¹, Yuho ANDO¹, Keiko FUKUMOTO¹, Hideki MORI¹, Hiroyuki TOBITA¹

Forestry and Forest Products Research Institute 1

Abstract: To clarify how container-grown seedlings of *Cryptomeria japonica* (sugi) respond to limited irrigation (hardening), we measured water relations in physiological traits such as water potential at turgor loss point and water content in current-year shoots and whole plant evaporation. Water potential at turgor loss point remained unchanged, whereas whole plant evaporation decreased and water content in current-year shoots increased from the start day of hardening to the end. These data suggest that hardening-experienced seedlings are more adaptive to drought.

Key-word: Hardening, *Cryptomeria japonica* (sugi), Container-grown seedling, acclimation, regulated deficit irrigation

I はじめに

日本の林業経営を健全に行うため、育林経費の低コスト化が喫緊の課題である(7)。造林コストの削減のため試みられている一貫作業システムは、伐採から植栽までの工程を連続して行う。このため、植栽開始時期が地拵えの作業の進捗に依存して変動する。従って、植栽適期の長い苗木が必要になり、ここで期待されるのがコンテナ苗である。

コンテナ苗は裸苗に比べて植栽後の活着が良く、植栽適期が長いと報告されている(14)。しかしながら、コンテナ苗の枯死の例として、2016年の富山県による植栽試験では、ディブル普通植えのスギコンテナ苗が、8日間の無降雨期間によって、植栽18日後に17.5%が枯死、12.5%が半枯れした(16)。加えて、2015年7月に徳島県の植栽試験では、礫が大きく乾燥しやすい土壤に植栽されたスギコンテナ苗の約30%が枯死した(藤井栄(徳島

県立農林水産総合技術支援センター)による私信(2016))。このように、土壤が乾燥する場合はコンテナ苗でも活着が困難であることが分かってきた。従って、一貫作業を推進していくうえで、土壤乾燥耐性の高いコンテナ苗木の育苗方法の開発が求められている。

いくつかの樹種では、土壤乾燥にさらされると、細胞内の浸透ポテンシャルの低下(4)や気孔調節によって蒸散量を抑えるよう順化する(15)ことが知られている。この順化によって、植物器官の致命的な脱水が抑えられ、樹木は土壤乾燥に耐えると考えられている。しかし、スギコンテナ苗の土壤乾燥への生理応答の理解は未だ乏しい。そこで本研究では、スギコンテナ苗への灌水を制限し土壤が乾燥した状態で育苗すること(ハードニング)で、スギコンテナ苗の水利用に係る特性である、個体の蒸散量とシュートの水分生理特性が変化するかを明らかにすることを目的とした。

II 材料と方法

1. 供試木 茨城県林業種苗組合から購入した小花粉スギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) コンテナ苗 (150 cc) の3年生苗を孤立ポットに植え替えて供試木とした。培地として、ヤシガラ培地 (スーパーココ, 日本土工株式会社, 埼玉県) に適量の水を混合し用いた。植え替え後1カ月は光を抑えた人工光室 (光量子束密度が約 $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で10時間/日で照射。室温は昼/夜: $28/25^\circ\text{C}$, 湿度 $70/60\%$ に設定) で養生した。その後, 光量子束密度を高くした人工光室 (約 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で10時間/日で照射。室温は昼/夜: $28/25^\circ\text{C}$, 湿度 $70/60\%$ に設定) に移した。

2. ハードニング処理 高頻度灌水 (毎日1回の灌水), 中頻度灌水 (3日に1回の灌水), 低頻度灌水 (5日に1回灌水) の3処理を設けた。土壌水分含量を評価するため, 各処理につき4個体ずつ土壌水分センサー (Onset 社, S-SMC-M005) を設置し土壌体積含水率を測定した。灌水は水で満たされたプラスチックトレーにコンテナ苗を一晩漬けて行った。灌水後のスギコンテナ苗の当年生シュートの水分状態を評価するために, 灌水後の夜明け前の当年生シュートの水ポテンシャルをプレッシャーチャンパー (Model 1505D-EXP, PMS Instruments, Corvallis, OR, USA) で測定した。ハードニングは約1カ月間行った。土壌の含水率の時系列変化は処理間で顕著に異なっていた (図.1)。また, どの処理においても, 定期的な灌水によりハードニング前と同程度の土壌含水率まで回復しており, ハードニングに必要な条件は満たされていた。

3. 測定項目 ハードニング開始から1日目, 15日目, 30日目に個体蒸散速度と当年生シュートの萎れ点, 当年生シュートの含水率を測定した。すべての測定は灌水翌日に行った。個体蒸散量は, 土壌表面をポリ袋で覆ったポットの重量の日変化 (光照射開始の9時から光照射停止の19時までの変化量) から求めた。シュートの萎れ点は, 葉の水ポテンシャルと脱水量との関係 (PV 曲線法) (5) から求めた。測定シュートは夜明け前に採取し, 測定までの4時間の間, 十分に吸水させた。当年生シュートの含水量は, 夜明け前に当年生シュートを採取し, 生重量と乾燥重量 (70度, 3日間乾燥) の差を乾燥重量で除することで求めた。

4. 統計解析 処理の効果の比較のため, ハードニング開始日に測定した値を基準 (0) として測定値を標準化した。ハードニング効果を一般化線型モデル (GLM) により解析した。目的変数を夜明け前の当年生シュートの水ポテンシャル, 個体蒸散量, 当年生シュートの含水量 (3つの測定項目それぞれ, 各処理区 $n=36$), 当年生シ

ュートの萎れ点 (各処理区 $n=12$), 説明変数をハードニングの経過日数 (数値因子) と灌水頻度の違い (区分因子), またその交互作用とした。統計解析には, 統計分析フリーソフト R (ver. 3.3.0) の glm 関数を用い, family は gaussian とした。

III 結果と考察

1. 灌水後のシュートの夜明け前の水ポテンシャル 灌水後のシュートの夜明け前の水ポテンシャルは, ハードニングに影響されなかった (表. 1, 図. 2-a)。この結果は, すべての処理区の当年生シュートは灌水後に水分状態が回復していることを意味している。

2. ハードニングによる生理特性の変化 灌水後の当年シュートの萎れ点は, ハードニングによる影響を受けなかった (表. 1, 図. 2-b)。萎れ点がハードニングの影響を受けなかったのは, 灌水後に当年生シュートの水分状態が回復しており, シュートが強い脱水を経験していないためと考えられる。また, 1年生のスギコンテナ苗を灌水制限に弱光条件を加えて育苗した実験では, 当年生シュートの萎れ点は高くなり, シュートはより萎れやすい性質へ変化することが分かっている (11)。従って, ハードニングによって当年シュートの萎れ耐性を高めるには, シュートが強い脱水を経験することと, 十分な光が与えられることの2つが関係していると考えられる。

灌水後の個体蒸散量は, 各ハードニングにより減少した (中頻度灌水処理区の経過日数と灌水頻度との交互作用 ($P=0.058$), 低頻度灌水処理区の経過日数と灌水頻度の交互作用 ($P<0.0001$), 表. 1, 図. 2-c)。したがって, ハードニングによって土壌水分を節約的に利用する変化を示したといえる。ハードニングによって個体蒸散量が低下した要因として1) 葉の気孔反応の変化と2) 根から葉にかけての通水性の低下が考えられる。植物は土壌が乾燥している間, 気孔が閉鎖し個体の蒸散量を低下させることで, 結果として植物細胞の膨圧を維持される (例えば, 葉であれば萎れない) ことが知られている (12)。従って, ハードニングによる個体蒸散量の低下は, 土壌乾燥に対する気孔の感受性が高くなりより気孔が閉鎖しやすくなったためだと考えられる。また, 蒸散量は根から葉までの通水性と土壌と葉の水ポテンシャル差との積によって説明される。従って, 蒸散量の低下は, 根から葉までの通水性が低下したことが予想される。通水性が低下する生理機構には諸説あるが (2, 9, 13 など), 今後この点に着目した研究が必要である。一方で, 発芽後3カ月のスギ苗木を湿潤・乾燥処理でそれぞれ育て比較すると, 土壌の乾燥に対する個体蒸散量の変化速度は処理間で変化しないことが分かっている (6)。この結果は,

本研究の成果とは異なる結果を示している。従って、個体蒸散量がハードニングによって変化する条件に、個体の年齢やサイズも関係しているかもしれない。

灌水後の当年シュートの含水量はより強度なハードニングにより増加した(表. 1, 図2-d)。従って、ハードニングによってシュートに水をより貯える変化を示したといえる。水欠乏を起こしやすい高樹高のスギの林冠の葉では、貯水組織構造が変化し、より林冠に近い葉で含水量が増加する事が知られている(1)。従って、ハードニングによって当年生シュートの含水率が高くなる要因として、シュートの貯水組織構造の変化が関係しているかもしれないが、本研究では明らかになっていない。

IV. おわりに

本研究において、スギコンテナ苗はハードニングによって、土壤乾燥に対し有効な生理特性を獲得することが明らかになった。しかしながら、なぜハードニングによって個体蒸散量が低下したのか、なぜシュートの含水率が増加したのかについての生理機構の理解は未だ不十分である。また、これらのハードニング効果と植栽後の活着率との関係性は未だ不明確である。これまでの研究から、植栽後の活着や成長特性(3)、夏期の植栽後の活着率(10)については裸苗と同等という報告もあり、品種や気象環境が活着や成長特性に影響を与えるかもしれない。これらを踏まえて、植物器官の形態と機能に注目し、より詳細な基礎研究を行いハードニング効果の生理機構を明らかにすることで、育苗や植栽などの林業技術への発展が望めるだろう。

謝辞: 同研究所樹木生理研究室の酒井恵子氏と石川昌美氏には実験サンプルの整理や測定の補助をしていただいた。ここに感謝の意を表します。

引用文献

(1) Azuma W, Ishii RH, Kuroda K, Kuroda K (2016) Function and structure of leaves contributing to increasing water storage with height in the tallest *Cryptomeria japonica* trees of Japan. *Trees* 30(1) : 141-152

(2) Hartmann H, Ziegler W and Trumnore S (2013) Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. *Functional Ecology* 27 : 413-427

(3) 壁谷大介・宇都木玄・来田和人・小倉晃・渡辺直史・藤本浩平・山崎真・屋代忠幸・梶本卓也・田中浩 (2016) 複数試験地データからみたコンテナ苗の植栽後の活着及び成長特性 日林誌 98 : 214-222

(4) Kozolowski TT, Pallardy GS (2002) Acclimation

and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review* 68 : 270-334

(5) 丸山温・森川靖 (1983) 葉の水分特性の測定—*P-V* 曲線法— 日林誌 66 (1) : 23-28

(6) Nagakura J, Shigenaga H, Akama A and Takahashi M (2004) Growth and transpiration of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) and Hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) seedling in response to soil water content. *Tree physiology* 24(11) : 1203-1208

(7) 農林水産省 (2013) 林業経営統計調査 平成 25 年度林業経営体の林業経営収支

(8) 林野庁 (2017) 平成 29 年度版森林・林業白書 森林及び林業の動向 90pp

(9) Saiki TS, Ishida A, Yoshimura K and Yazaki K (2017) Physiological mechanisms of drought-induced tree die-off in relation to carbon, hydraulic and respiratory stress in a drought-tolerant woody plant. *Scientific Reports* 7 : 2995

(10) 新保優美・平田令子・溝口拓朗・高木正博・伊藤哲 (2016) スギコンテナ苗は夏期植栽で本当に有利か? — 植栽時の水ストレスから 1 年後の活着・成長・物質分配までの比較— 日林誌 98 : 151-157

(11) 染谷祐太郎・丹下健 (2017) 弱光・灌水制限条件に置かれたスギコンテナ苗の水分生理特性の変化 森林立地 59 (2) : 53-60

(12) Tyree MT and Jarvis PG (1982) Water in tissues and cells. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond Ziegeler H (eds) *Physiological plant ecology II: water relations and carbon assimilation II*.

(13) Tyree MT, Davis SD and Cochard H (1994) Biophysical perspectives of xylem evolution, is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* 15 : 335-360

(14) 山川博美・重永英年・久保幸治・中村松三 (2013) 植栽時期の違いがスギコンテナ苗の植栽後 1 年目の活着と生長に及ぼす影響. 日林誌 95 : 214-219

(15) Yazaki K, Kuroda K, Nakano T, Kitao M, Tobita H, Ogasa MY and Ishida A (2015) Recovery of physiological traits in saplings of invasive *Bischofia* tree compared with three species native to the Bonin Islands under successive drought and irrigation cycles. *PLOS ONE* 10(8) : 1-20

(16) 図子光太郎 (2018) 乾燥期に植栽したスギコンテナ苗と裸苗の活着, 生育および積雪被害発生状況の比較. 森林利用学会誌 33 : 73-80

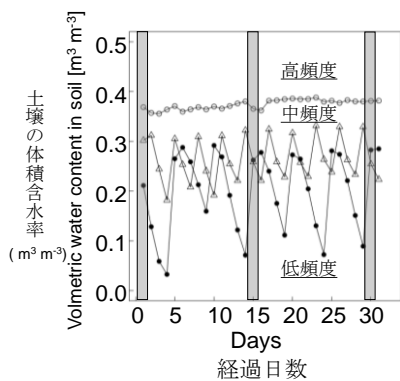


図 1. 土壌の体積含水率の時系列変化
白丸が高頻度灌水（毎日灌水）、三角が中程度灌水（3日おき灌水）、黒丸が低頻度灌水（5日おき灌水）を示す。また、灰色のバーは生理特性の測定日を示す。

Fig. 1 The time series of volumetric water content in soil White circles; high-frequency irrigation (no intervals), white triangles; middle-frequency irrigation(3day intervals), black circles; low-frequency irrigation(5 day intervals). Gray bars indicate the timing for the measurements of physiological traits.

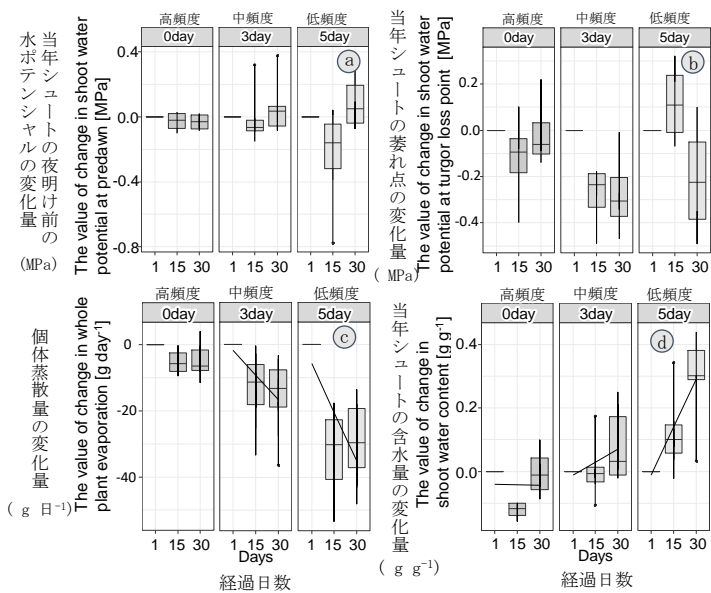


図 2. ハードニング開始日からの生理特性の変化量
a) 灌水後の当年生シュートの夜明け前の水ポテンシャル, b) 当年生シュートの萎れ点, c) 個体蒸散量, d) 当年生シュートの含水量のハードニング開始日からの変化量。実線は経過日数と生理特性の変化量との間に統計的に有意な関係があることを意味する。詳しくは表. 1 を参照

Figure. 2 The values of change in physiological traits from the start day of hardening The values of change in a) shoot water potential at predawn, b) shoot water potential at turgor loss point, c) whole plant evaporation, and d) shoot water content from the start day of hardening. Solid line indicate that significant relationship between days and the value of change in physiological traits. Details were shown in table. 1.

表. 1 統計結果

Table 1. Results of statistical analysis.

生理特性 Physiological traits	単位 Unit	説明変数と切片 Explanatory variables and intercept	係数の推定値 Estimated coefficients	標準偏差 Standard error	t値 t values	P値 P values
当年生シュートの夜明け前の水ポテンシャルの変化量 The values of change in current shoot water potential at predawn	MPa	切片 Intercept	0.002	0.037	0.063	n.s
		経過日数 Days	-0.001	0.002	-0.362	n.s
		3日おき灌水 3day interval irrigation	-0.012	0.052	-0.242	n.s
		5日おき灌水 5day interval irrigation	-0.072	0.052	-1.403	n.s
		経過日数と3日おき灌水の交互作用 Interaction between days and 3day interval irrigation	0.004	0.003	1.498	n.s
		経過日数と5日おき灌水の交互作用 Interaction between days and 5day interval irrigation	0.003	0.003	1.214	n.s
		当年生シュートの萎れ点の変化量 The values of change in current shoot water potential at turgor loss point	MPa	切片 Intercept	-0.040	0.082
経過日数 Days	0.000	0.004		-0.059	n.s	
3日おき灌水 3day interval irrigation	-0.003	0.116		-0.028	n.s	
5日おき灌水 5day interval irrigation	0.123	0.116		1.059	n.s	
経過日数と3日おき灌水の交互作用 Interaction between days and 3day interval irrigation	-0.009	0.006		-1.503	n.s	
経過日数と5日おき灌水の交互作用 Interaction between days and 5day interval irrigation	-0.007	0.006		-1.193	n.s	
個体蒸散量の変化量 The values of change in whole plant evaporation	g day ⁻¹	切片 Intercept		-0.832	2.409	-0.345
		経過日数 Days	-0.173	0.124	-1.388	n.s
		3日おき灌水 3day interval irrigation	-0.622	3.406	-0.183	n.s
		5日おき灌水 5day interval irrigation	-4.286	3.406	-1.258	n.s
		経過日数と3日おき灌水の交互作用 Interaction between days and 3day interval irrigation	-0.337	0.176	-1.918	P = 0.058
		経過日数と5日おき灌水の交互作用 Interaction between days and 5day interval irrigation	-0.827	0.176	-4.701	***
		当年生シュートの含水量の変化 The values of change in shoot water content	g g ⁻¹	切片 Intercept	0.241	0.050
経過日数 Days	-0.050			0.003	-19.089	***
3日おき灌水 3day interval irrigation	-0.253			0.071	-3.579	***
5日おき灌水 5day interval irrigation	-0.260			0.071	-3.678	***
経過日数と3日おき灌水の交互作用 Interaction between days and 3day interval irrigation	0.052			0.004	14.074	***
経過日数と5日おき灌水の交互作用 Interaction between days and 5day interval irrigation	0.060			0.004	16.219	***

P値の列の“***”はP < 0.001を意味し、n.s. はP > 0.05を意味する。
In the P values, “***” means that P values lower than 0.001 and “n.s.” that means P values are higher than 0.05.