

降雨遮断実験による土壌の乾燥がスギ成木のシュート伸長に及ぼす影響

井上裕太¹・荒木眞岳¹・釣田竜也¹・阪田匡司¹・齊藤哲²・田中憲蔵¹

1 森林総合研究所

2 森林総合研究所 関西支所

要旨：土壌の乾燥がスギ成木のシュート伸長に及ぼす影響を調べた。茨城県内の約 40 年生のスギ林において、2018 年 5 月に林内雨遮断用の屋根を設置した乾燥処理区と設置していない対照区を設定した。乾燥処理を促進するため、2019 年 6 月に樹幹流を遮断した。乾燥ストレスの指標として、夜明け前の葉の水ポテンシャル(Ψ_{pre})を毎月測定した。2018 年と 2019 年に樹冠上部の一次枝先端の当年生シュート長を定期的に測定した。 Ψ_{pre} は春から秋にかけて乾燥処理区の方がより低い値を示した。シュート年間伸長量は乾燥処理区の方が対照区よりも平均で 2018 年は 3.7 cm、2019 年は 3.5 cm 短かった。以上から、スギは土壌の乾燥により、シュートの水ポテンシャルが低下し、それによりシュート年間伸長量が減少することが示唆された。

キーワード：乾燥ストレス、シュート伸長成長、人工林、*Cryptomeria japonica*、林冠木

Effect of drought stress on shoot growth of mature *Cryptomeria japonica* by throughfall exclusion experimentYuta INOUE¹, Masatake G. ARAKI¹, Tatsuya TSURITA¹, Tadashi SAKATA¹, Satoshi SAITO², Tanaka KENZO¹

1 Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), Tsukuba, Ibaraki, 305-8687, Japan

2 Kansai Research Center, FFPRI., Kyoto, Kyoto, 612-0855, Japan

Abstract: In order to understand responses of shoot elongation under soil drought condition in mature Sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don), we conducted throughfall exclusion experiment from May 2018. We established two plots in a 40-year-old Sugi stand: one with roof to exclude throughfall (dry plot, 10×10 m); another without roof (control plot). Additionally, to enhance soil drought in the dry plot, we excluded stem flow from June 2019. We monthly measured shoot water potential at predawn (Ψ_{pre}) as index of drought stress of trees. We measured shoot length of current year shoot at upper canopy, during April to November in 2018 and 2019. There was significant difference between two plots in Ψ_{pre} during Spring to Autumn. Mean annual shoot elongation in drought treatment plot in 2018 and 2019 were 3.7 and 3.5 cm shorter than that in control plot. These results indicate that soil drought decreased shoot water potential and, consequently, annual shoot elongation of Sugi.

Key-word: drought stress, shoot growth, plantation, *Cryptomeria japonica*, canopy tree

I はじめに

近年の気候変動による降水パターンの極端化や気温上昇に伴う乾燥化は様々な森林帯において樹木の成長低下を引き起こしている(2)。乾燥ストレスは樹体内の水ポテンシャル低下に伴う細胞の膨圧低下を引き起こし、シュートの伸長が抑制されることが報告されている(1, 14, 15)。また、樹木は乾燥ストレスに対して気孔開閉を調節することによって蒸散による水分損失を抑制するが、光合成生産も低下するため、シュート伸長が低下する可能性がある(9)。

日本においても気候変動による無降水日の増加が予測

されており(8)、今後乾燥化が進めば、将来人工林の44%を占めるスギのシュート伸長も低下することが懸念される。スギは冬芽を形成しないため、当年の周辺環境に応じてシュートの伸長量を調節するといわれている(3)。スギのシュート伸長が盛んな期間は4月から8月であり(6)、光合成活動が活発な時期と重なる(5)。そのため、乾燥ストレスを受けて光合成生産が抑制された場合、シュート伸長に影響を及ぼすことが考えられる。

本研究は、土壌の乾燥がスギ成木のシュート伸長に及ぼす影響を明らかにすることを目的に、スギ人工林で林内雨遮断による土壌乾燥処理を約2年間行った。2年目

は樹幹流も遮断した。乾燥ストレスの指標である夜明け前のシュートの水ポテンシャルとシュート長を定期的に測定し、土壌の乾燥がシュート伸長速度、シュート伸長期間とシュート年間伸長量に及ぼす影響を評価した。

II 調査地と方法

1. 調査地 森林総合研究所千代田苗畑(茨城県かすみがうら市, 36°10'N, 140°13'E)の約40年生のスギ人工林を調査地とした。地形は平坦であり、この林分の立木密度は2650本/ha、平均樹高は20.8m、平均胸高直径は21.7cmであった。調査地内に、林内雨遮断のための屋根を地上高約4mに設置した乾燥処理区(10×10m)と、隣接して屋根を設置しない同サイズの対照区を設定した。処理区外からの地表流の流入や処理区外への根の伸長を極力防ぐため、乾燥処理区の周囲に深さ約40cmまでプラスチック製の波板を埋め込んだ。屋根が設置された2018年5月20日から、土壌乾燥処理を開始した。その後、強い降雨があると樹幹流により土壌の乾燥程度が回復することが観察された。そこで、2019年6月5日に屋根と幹の間の隙間をビニールシートで覆い、樹幹流を極力遮断した。

2. 土壌水ポテンシャルと降水量 乾燥処理区と対照区において、2018年5月1日から2019年12月31日まで土壌水ポテンシャルを測定した。各処理区の中央付近にセンサー(MPS-6, Decagon Devices)を2深度(10, 80cm)に埋め込み、各深度3センサーを用いて20分毎にデータロガーに記録した。降水量は、千代田苗畑内の転倒ます型雨量計を用い、10分毎にデータロガーに記録した。

3. シュートの水ポテンシャル 夜明け前と日中におけるシュートの水ポテンシャルを、2018年の5月から2019年12月にかけて毎月1回測定した。各処理区3～4個体から樹冠上部(高さ約21m)のシュートを夜明け前と日中に1本ずつ採取し、プレッシャーチャンバー(Model 600, PMS instruments)を用いて木部圧ポテンシャルを測定し、これをシュートの水ポテンシャルとした。

4. シュート伸長 処理区ごとに5～6個体から計15～20本の樹冠上部の一次枝先端における当年生シュートを選定し(表-1)、2018年および2019年の4月から11月にかけて、シュート長を毎月測定した。

5. 統計解析 測定したシュート全てについて、シュート長の経時変化をGompertz関数にあてはめた。その関数を微分し、最大シュート伸長速度を算出した。シュート伸長期間は年間伸長量の5%および95%に達した日付の差分として算出した。シュートの年間伸長量に対する最大伸長速度と伸長期間の貢献度を、3つの変数を

正規化した一般化線形モデル(誤差分布は正規分布を仮定)で評価した。処理と測定年の違いが年間シュート伸長量、最大シュート伸長速度およびシュート伸長期間に及ぼす影響を評価するため、二元配置分散分析を行った。シュートの水ポテンシャルの処理間差の検定は、測定日毎に一元配置分散分析を行った。Gompertz関数のあてはめは統計ソフトSigmaPlot(HULINKS社)を用いて、他の統計解析は統計ソフトR version 3.6.1を用いた。

III 結果

1. 土壌水ポテンシャル 対照区の土壌水ポテンシャル(10cm深さ)は、最も低下した2019年1月と5月で-0.2MPa程度であった(図-1)。一方、乾燥処理区の土壌水ポテンシャル(10cm深さ)は、処理開始から低下を始め2018年の7月には-0.4MPa付近に達したものの、10月にかけて強い降雨にともなう増減が観察された。冬季に-0.6MPa付近まで低下した後、2019年は3月から9月まで約-0.5～-0.6MPaの範囲で推移した(図-1)。2019年10月に台風19号等にともなう非常に強い降雨があり、乾燥処理区の土壌水ポテンシャルは増加した。

2. シュートの水ポテンシャル 夜明け前のシュートの水ポテンシャルは、2018年2019年とも、7月から9月にかけて乾燥処理区の方が対照区よりも有意に低かった(図-1)。日中の水ポテンシャルは、測定期間を通じてほぼ処理間差がなかったが、2018年7月18日(乾燥処理区-1.85MPa, 対照区-1.78MPa)と2019年8月6日(乾燥処理区-1.95MPa, 対照区-1.78MPa)では乾燥処理区の方が有意に低かった。

3. シュート伸長 シュート長の経時変化をGompertz関数にあてはめた結果、2018年、2019年ともにいずれにおいても自由度調整済み R^2 は0.99であった。シュートの年間伸長量に対する最大伸長速度と伸長期間の標準偏回帰係数はそれぞれ0.98と0.40であり($P < 0.001$)、貢献度は最大伸長速度の方が高かった。

シュート年間伸長量の平均値は、乾燥処理区の方が対照区よりも2018年は3.7cm、2019年は3.5cm短かった(表-1, 図-2)。年間伸長量に対して、処理は有意な($P = 0.042$)影響を与えたが、測定年と交互作用項は有意な影響を与えなかった($P > 0.05$)。

シュートの伸長は4月中旬から始まり、9月末まで続いた(図-2)。シュート伸長期間は、乾燥処理区の方が対照区よりも2018年は14日短く、2019年は4日短かった(表-1)。シュート伸長期間に対して、処理の影響は有意($P = 0.007$)であったが、測定年と交互作用項の影響はなかった($P > 0.05$)。

シュート伸長速度の最大値は6月に認められた(図-2)。最大シュート伸長速度に対する処理、測定年および交互作用項の影響はなかった($P > 0.05$)。しかし、最大シュート伸長速度における両区の差は、2018年には 0.1 mm day^{-1} であったのに対し、2019年は乾燥処理区の方が対照区よりも 0.36 mm day^{-1} 小さかった(表-1)。

IV 考察

スギ林で林内雨を遮断した結果、2018年は断続的ではあるが対照区より土壌は乾燥し、樹幹流も遮断した2019年はシュートの成長期間(4~9月)を通じて強い土壌の乾燥が観察された。両年とも夏において、夜明け前のシュートの水ポテンシャルは乾燥処理区で低く、スギは乾燥ストレスを受けていると考えられた。シュートの年間伸長量は乾燥処理区の方が小さく、土壌の乾燥によってシュートの伸長量が低下したことが示唆された。

土壌の乾燥による水分不足が、針葉樹の形成層の細胞分裂や新たな木部細胞の形成活動を低下させることが知られている(1, 14, 15)。3年生のスギポット苗を対象とした灌水制御実験において、シュートの水ポテンシャルが -1.9 MPa まで低下すると木部形成が抑制されることが報告されている(1)。本研究でも、乾燥処理区の日中のシュートの水ポテンシャルは -1.9 MPa 付近まで低下しており、スギ成木のシュート伸長の低下は細胞の膨圧低下が影響していると考えられた。

シュートの年間伸長量は、主に伸長速度と伸長期間によって決定されると考えられる(13)。本研究では、シュート伸長期間は乾燥処理区で短く、その日数は2018年の方が2019年より大きかった。一方、最大シュート伸長速度は有意ではなかったものの乾燥処理区で小さい傾向にあり、両区の平均値の違いは2019年の方が大きかった。また、年間伸長量に対する貢献度は伸長期間よりも最大伸長速度の方が高かった。これらの結果から、本研究で観察された土壌乾燥にともなう年間シュート伸長量の低下は、2018年は伸長期間の短期化が、2019年は伸長速度の低下が主な原因であったと考えられる。

オーストリアのマツ(*Pinus sylvestris*)における2年間の降雨遮断実験では、本研究と同様に、乾燥処理によってシュート伸長期間が1年目は25日、2年目は10日短くなったことが報告されている(12)。これらの結果は、土壌の乾燥がシュート伸長期間に及ぼす影響は1年目より2年目の方が小さいことを示唆していると考えられる。そのメカニズムは明らかになっていないが、気温や光周期等の外部要因の影響、あるいは細根分布の変化等の乾燥に対する順化が可能性として考えられる。

いくつかの常緑針葉樹において、当年生シュートの伸長には当年の光合成産物が用いられることが報告されている(4, 10, 11)。日本におけるモミの稚樹について調べた例では、光環境に応じた光合成速度の違いによって当年生シュートの年間伸長量は異なり、その原因として伸長速度の低下と伸長期間の短期化が報告されている(7, 13)。したがって、乾燥ストレスにともなう気孔閉鎖は、光合成速度の低下をもたらし、シュート伸長速度の低下につながる事が予想される。本研究における土壌の乾燥は、2018年よりも2019年においてその程度が強く春先からシュート伸長期間を通じて継続した。また、実際に2019年では、気孔コンダクタンスと光合成速度は乾燥処理区の方が対照区よりも低い傾向にあった(未発表)。したがって、2019年における年間シュート伸長量の低下には、土壌乾燥にともなう光合成速度の低下が影響していた可能性が考えられる。

以上から、土壌の乾燥によってスギ成木はストレスを受け、年間シュート伸長量が低下することが示唆された。今後は、乾燥によるスギの生理特性や個体成長への影響を明らかにすることで、気候変動がスギ人工林に及ぼす影響をより評価できると考えられる。

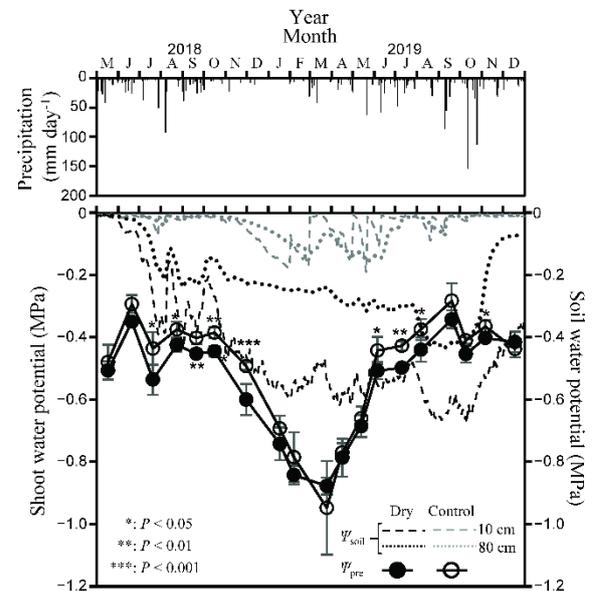


図-1. 降雨遮断期間中における降水量、土壌水ポテンシャル、および夜明け前のシュートの水ポテンシャルの変化
アスタリスクは処理間の有意差を示す(*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$)。縦線は標準偏差を示す。

Fig.1 Changes in precipitation, predawn leaf and soil water potential during the throughfall exclusion experiment.

Asterisks indicate significant difference between treatments (*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$). Vertical bars indicate SD.

表-1. 年間シュート伸長量, 最大シュート伸長速度とシュート伸長期間

Table 1. Annual shoot elongation, maximum shoot elongation rate and shoot elongation period of *Cryptomeria japonica*.

Year	Treatment	Annual shoot elongation (cm y ⁻¹)	Maximum shoot elongation rate (mm day ⁻¹)	Shoot elongation period (day)	n (individuals)	n (branches)
2018	Control	29.3 ± 12.3	3.99 ± 1.72	113 ± 17	6	15
	Dry	25.6 ± 8.8	3.89 ± 1.36	99 ± 12	6	20
2019	Control	25.9 ± 4.4	3.79 ± 0.75	104 ± 13	5	20
	Dry	22.4 ± 3.9	3.43 ± 0.66	100 ± 13	5	20

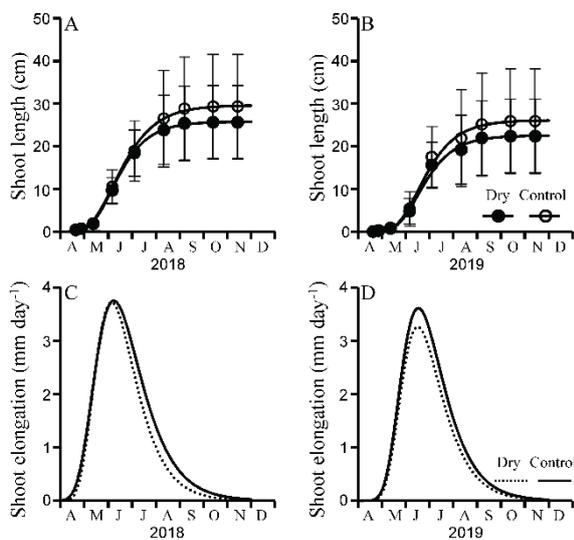


図-2. 降雨遮断期間中におけるシュート長(A, B)およびシュート伸長速度(C, D)の季節変化。縦線は標準偏差を示す。

Fig.2 Seasonal changes in shoot length (A, B) and shoot elongation (C, D) during the throughfall exclusion experiment.

Vertical bars indicate SD.

謝辞：原稿に対する有益なコメントを頂いた河合清定博士には深く感謝申し上げます。本研究は農林水産省委託プロジェクト研究「人工林に係る気候変動の影響評価」支援を受けた。

引用文献

(1) Abe H, Nakai T, Utsumi Y, Kagawa A (2003) Temporal water deficit and wood formation in *Cryptomeria japonica*. *Tree Physiol* 23: 859-863

(2) Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, et al. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecol Manag* 259: 660-684

(3) 八田洋章 (2014) 冬芽と環境—成長の多様な設計図 (環境Eco選書10). 北隆館, 東京, 340pp

(4) He M, Bräuning A, Rossi S, Gebrekirstos A, Griefinger J, Mayr C, Peng C, Yang B (2020) No evidence for carryover effect in tree rings based on a pulse-labelling experiment on *Juniperus communis* in South Germany. *Trees* 1-10.

(5) 井上裕太・北岡哲・荒木眞岳・田中憲蔵・齊藤哲(2018) スギ成木の樹冠上部の葉の水ポテンシャルと光合成・蒸散速度の季節変化. 関東森林研究 69: 19-22

(6) 伊藤明・吉原真・玉井重信(1989) スギ, ヒノキの葉の展開について. 京大演報 61: 85-94

(7) Kenzo T, Yoneda R, Ninomiya I (2018) Seasonal changes in photosynthesis and starch content in Japanese fir (*Abies firma* Sieb. et Zucc.) saplings under different levels of irradiance. *Trees* 32: 429-439

(8) 気象庁 (2017) 地球温暖化予測情報第9巻. <http://www.data.jma.go.jp/cpdinfo/GWP/index.html>

(9) Larcher W (1995) *Physiological Plant Ecology*, 3rd Edn, Springer-Verlag, New York, 506 pp

(10) Lippu J (1994) Patterns of dry matter partitioning and ¹⁴C-photosynthate allocation in 1.5-year-old Scots pine seedlings. *Silva Fenn* 28:145-153

(11) Mildner M, Bader MKF, Leuzinger S, Siegwolf RT, Körner C (2014) Long-term ¹³C labeling provides evidence for temporal and spatial carbon allocation patterns in mature *Picea abies*. *Oecologia* 175:747-762

(12) Swidrak I, Schuster R, Oberhuber W (2013) Comparing growth phenology of co-occurring deciduous and evergreen conifers exposed to drought. *Flora* 208: 609-617

(13) 田中憲蔵・米田令仁・二宮生夫(2014) 光環境に伴うモミ (*Abies firma*) 稚樹の伸長フェノロジーと樹形. 関東森林研究 65: 327-330

(14) Zahner R, Lotan JE, Baughman WD (1964) Earlywood-latewood features of red pine grown under simulated drought and irrigation. *For Sci* 10: 361-370

(15) Zahner R (1968) Water deficits and growth of trees. In *Water Deficits and Plant Growth*. Ed, Kozlowski TT, Academic Press, New York, 191-254 pp