

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 7 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26870833

研究課題名(和文)小笠原乾性林における土壌乾燥に伴う樹木水利用の時系列変化と乾燥枯死回避メカニズム

研究課題名(英文)Time-course changes in tree hydraulics under the soil desiccation processes in dry dwarf forest in Bonin islands.

研究代表者

吉村 謙一 (Yoshimura, Kenichi)

京都大学・農学研究科・研究員

研究者番号：20640717

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：小笠原乾性低木林において土壌乾燥にともない樹木がどのように水を利用しているのか調べ、強度の乾燥条件下で樹木がどのように乾燥枯死から耐えているのかそのメカニズムを明らかにした。乾燥にしたがい道管内の水は水切れを起こしており、それと同時に木部にあるデンプン量が減少し、可溶性糖量が増加していた。これにより降雨後の通水回復が速やかに行われると考えられる。また、乾燥にともない幹や枝の呼吸速度も低下していた。このように乾燥による樹木の応答には非構造的炭素や呼吸といった炭素利用が大きな役割を担うことがわかった。

研究成果の概要(英文)：We explored tree hydraulics and the mechanism how trees survive under the severe soil desiccation processes in dry dwarf forest in Bonin islands. Xylem embolism proceeded under the soil-drying processes, and simultaneously starch contents in xylem decreased and soluble-sugar contents increased. Such dynamics in non-structural carbohydrates enables recovery in xylem hydraulic conductance after the rainfall events. We also found that stem and branch respiration rates decreased under the soil drying process. We concluded that carbon use process such as respiration and the dynamics in non-structural carbohydrates are important for survival under the drought.

研究分野：森林生態学

キーワード：エンボリズム 非構造的炭素 乾燥耐性 水利用

### 1. 研究開始当初の背景

近年、局所的なゲリラ豪雨あるいは逆に渇水影響が生じるケースが多くなり、降雨頻度の変動が大きくなっている。降雨頻度が変動するとそれに伴い森林樹木の枯死率が長期的に変化し、植生の衰退や新たな遷移が引き起こされる可能性がある。土壌水分は降雨によって増加した後に漸次減少するため、樹木が利用可能な水分量は降雨間隔によって変動し、降雨間隔が長いと樹木は乾燥ストレスを強く受ける。土壌水分量が減少すると樹木が利用可能な水分量が減少するため、葉の水ポテンシャルが下がる。

強度の乾燥ストレス状態におかれると、道管内に気泡が入り水切れ(キャビテーション)を起こすことがある。キャビテーションによって幹枝の通水性は失われ、樹木内の水利用が不全になり(エンボリズム)、枯死に至るリスクが高くなる。しかし近年、キャビテーションを起こした導管に水が再充填することによって失われた通水機能が回復することが明らかになってきた(Hacke & Sperry 2003)。道管に隣接する柔細胞に蓄積された糖が浸透圧を調整しており、この浸透圧を駆動力として周囲の組織に貯水された水が導管に再充填する。これらの過程は異なるメカニズムに由来するため、乾燥によるキャビテーション過程時と灌水による再充填過程時で水ポテンシャルと通水性の関係は異なることが実験的にわかってきている。樹木がキャビテーションを起こす過程および再充填の過程は森林樹木の生育、枯死および乾燥地における森林生態系の変動を把握する上で重要なできごとである。

これまで、樹木の乾燥応答に関する研究の多くが大気湿度に対する気孔の応答に注目してきた。しかし、気孔開度は大気湿度の変化に直接的に反応するが、キャビテーションは回復するまでに時間がかかるため、樹木に対し長期的な影響を及ぼし致命傷となる場合がある。そのため、乾燥に対する樹木の応答をみる上で、土壌水分の獲得と樹木内部の通水性に注目し、樹木の水利用の時系列変動をみる必要がある。

### 2. 研究の目的

降雨間隔の長い時期があり、乾燥影響がおりやすい小笠原諸島父島に成立している乾性低木林において、降雨後の乾燥過程で樹木導管の水切れを引き起こすプロセスおよび降雨によって水切れした導管に水が再充填されるプロセスの時系列変化を明らかにする。その上で幹枝における貯水能力が導管の水切れを遅らせ、降雨による再充填を誘引し、乾燥による枯死を回避する役割があることを証明する。

### 3. 研究の方法

小笠原諸島父島の尾根部にある乾性低木林において土壌の湿潤・乾燥過程が樹木の生理機能に及ぼす影響およびその樹種差をみるために以下の野外で実験をおこなった。また、これらの調査は降雨間隔が長く、気温が高いため、樹木が乾燥影響を強く受けていると考えられる6月8月を中心におこなった。

土壌の湿潤・乾燥が樹木の生理機能に及ぼす影響の解明

乾性低木林に生育するテリハハマボウおよびムニンネズミモチを用いて日中および夜明け前の水ポテンシャルを連続的に測定し、降雨による土壌湿潤ならびにその後の乾燥に対して樹木の水分特性がどのように変化するか調べた。またその期間に散発的に光合成速度の日変化パターンを調べることで、乾燥が樹木の炭素獲得に及ぼす効果も明らかにした。これを3年繰り返すことにより、湿潤年・乾燥年といった年変動との関連も明らかにした。

乾燥・湿潤による樹木の水切れおよび回復過程と木部炭水化物および呼吸活性の変化

水ポテンシャルの低下による道管の水切れおよび水ポテンシャルの上昇による水切れの回復が降雨や土壌乾燥とどの程度関係しているのか調べるために野外で枝の通水機能、木部非構造的炭素量、幹呼吸速度の時系列パターンを調べた。また野外で灌水実験をおこなうことにより、その動態の個体間比較をおこなった。

再発する乾燥と樹木の乾燥耐性の種間比較

乾性低木林に生育する5種(シマイスノキ、テリハハマボウ、シャリンバイ、ムニンネズミモチ、シマモクセイ)を用いて乾燥・湿潤過程が2度起こった場合の枝の通水機能、木部非構造的炭素量、幹呼吸速度の時系列パターンを調べ、それらを比較することにより、湿潤・乾燥に対する樹木の生理応答の樹種差および再発する乾燥に対する脆弱性を明らかにした。

近年の降雨パターンの長期変動と樹木の応答

の測定を通じて父島乾性低木林に生育する樹木がどのような気象条件で乾燥ストレスを受けるのか明らかにしてきた。次に父島の気象庁測候所の長期データを用いて乾燥被害がどのような頻度で生じているのかを示した。

#### 4. 研究成果

土壌の湿潤・乾燥が樹木の生理機能に及ぼす影響の解明

父島は毎年6月から7月にかけて太平洋高気圧に覆われて大気が安定するため晴天日が続く。全体として晴天が続くと水ポテンシャルは低下し、雨が降ると水ポテンシャルは上昇した(図1)。テリハハマボウは水ポテンシャルを急激に下げないがムニンネズミモチは乾燥にともなう水ポテンシャルの低下が著しかった。また、水ポテンシャルの変化パターンに年変動がみられ、全体として気温が低く飽差が小さかった2013年、2014年の夏は降雨間隔が長いときの水ポテンシャルの変化は緩やかであったが、気温が高く飽差が大きかった2015年の夏は土壌乾燥に対して急激な水ポテンシャルの低下がみられた。

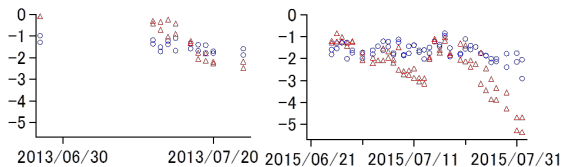


図1 日中葉の水ポテンシャルの時系列変化と樹種差(左は湿潤年の2013年、右は乾燥年の2015年、はテリハハマボウ、はムニンネズミモチ)

気孔コンダクタンスは飽差にตอบสนองしていたが、テリハハマボウでは乾燥時も湿潤時も同じようなตอบสนองパターンを示したのに対し、ムニンネズミモチは土壌含水率によって飽差とのตอบสนองパターンが異なっていた。

乾燥・湿潤による樹木の水分切れおよび回復過程と木部炭水化物および呼吸活性の変化

テリハハマボウ、ムニンネズミモチともに土壌の乾燥にしたがい枝のエンボリズムは進行し、降雨後数日でエンボリズムから回復することが明らかになった。また、木部の非構造性炭素量を調べると、湿潤時にはデンプン量が多かったが、乾燥にともないエンボリズムが進行するとデンプン量が減少し、可溶性糖量が増加した。逆に降雨にともない通水機能が回復すると可溶性糖量が減少し、デンプン量が増加することが明らかになった(図2)。先行研究ではエンボリズム後の通水回復には木部柔細胞が分泌する可溶性糖類が関与している可能性が指摘されている(Salleo et al. 2004)。こうした指摘と本研究の結果を総合的にまとめると、エンボリズムが生じると木部柔細胞はデンプンを可溶性糖に分解して通水回復に備え、降雨後の水分供給に対して速やかに通水機能の回復が可能になると考えることが可能である。

呼吸速度の変化をみると、乾燥過程において徐々に低下し、降雨後数日で回復すること

が明らかになった。乾燥による呼吸速度の低下はATP生産に影響を及ぼすと考えられ、それにともない様々な生理機能の低下に結び付く可能性がある。

このような乾燥湿潤に対する樹木の通水機能や非構造性炭素の動態等の機能は野外において自然降水時にのみ生じるのではなく、野外で灌水実験をおこなっても同様の結果がみられたことから天候の変化に伴う飽差等の環境要因の変化ではなく土壌水分の増加や減少がトリガーとなること明らかになった。

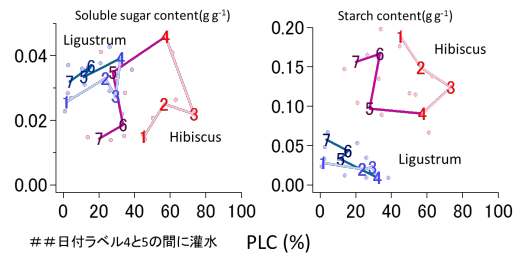


図2 木部の非構造性炭素量とPLC(エンボリズムが起こっている割合)の関係の時系列変化  
左図は可溶性糖量とPLCの関係、右図はデンプン量とPLCの関係を示す。数字は測定日を示し、測定日4と5の間に灌水実験をおこなった。

再発する乾燥と樹木の乾燥耐性の種間比較

乾性低木林に生育する5種の通水機能・非構造性炭素量の時系列変化について種間比較をおこなうと、材が柔らかく柔細胞が多いテリハハマボウは乾燥にともなうエンボリズムを起こしやすく、水分供給後の回復も起こしやすいことが明らかになった。逆に材が強く柔細胞が少ないシャリンバイは乾燥にともなうエンボリズムを起こしにくく、水分供給後の通水回復は遅れることが明らかになった。

非構造性炭素の動態をみると、柔細胞が多いテリハハマボウはデンプン、可溶性糖も多くエンボリズムに対する非構造性炭素の動態は活発であったが、柔細胞が少ないシャリンバイでは非構造性炭素量は少なく、乾燥に対するデンプン・可溶性糖の変動も小さかった。

乾燥・湿潤プロセスが再発した場合の通水機能の変化についてみると、どの樹種においても2度目の通水回復は1度目の通水回復と比較すると時間遅れがみられることが明らかになった。これは何度も乾燥湿潤を繰り返すと降雨による通水機能の回復が鈍くなることを示唆している。

近年の降雨パターンの長期変動と樹木の応答

気象庁のデータを用いて降水量と基準蒸発散量の差分を求めると、基準蒸発散量が降水量を上回る乾燥期間は2月から3月にかけての期間と6月から8月にかけての期間の年2回みられた。その中で、通常年であると5月の降雨によって一度土壌が湿潤になった後に6月の乾燥を迎えるが、この際5月に十分な降雨がみられなかった場合には春の乾燥と夏の乾燥がつながってしまい、乾燥期間が長期化する(図3)。このように春と夏の乾燥期間が繋がった例として近年では2002-2004年、2011年、2015年、2016年が挙げられる。その中で2015年、2016年の調査結果から飽差が大きく(図4)、土壌乾燥による水ポテンシャルの低下が著しい、エンボリズムが頻発している、光合成低下にともなう木部の非構造的炭素量が低下している、樹木呼吸量の低下がみられる、といった現象が確認された。また現地観察からシマイスノキやシャリンバイといったエンボリズム耐性が強い樹木において枯死が頻発することが確認できた。これはシマイスノキやシャリンバイといったエンボリズムを起こしにくい回復もしにくいという樹種で枯死が頻発するということを意味し、特に春と夏の乾燥が連続する年にこのような影響が出やすいことが示唆された。シマイスノキやシャリンバイといった樹種がどのようなメカニズムによって乾燥年で枯死しやすくなるのかについては今後継続調査をすることによって解明する必要がある。

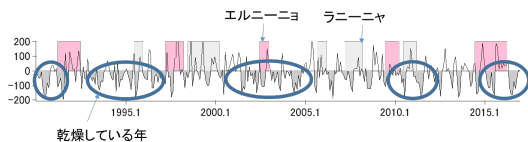


図3 降水量と基準蒸発散量の差分の年変動  
で囲った部分は春と夏の乾燥が連続していることを示す。

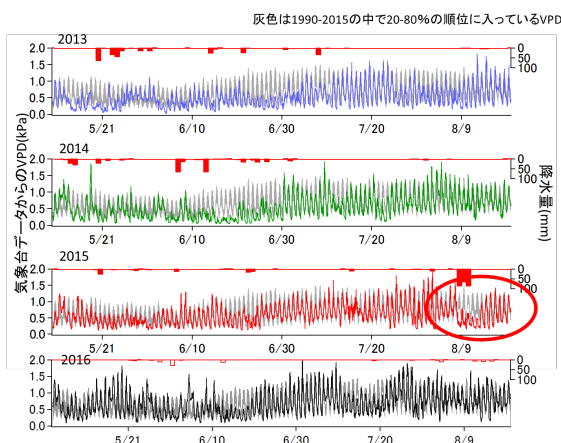


図4 2013年から2016年にかけての飽差の季節変化パターン  
乾燥年である2015年、2016年は湿潤年である2013年、2014年に比べて飽差が高いこと

がわかる。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 2 件)

1. Saiki S.-T., Ishida A., Yoshimura K., 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 (in press).
2. Yoshimura K., Saiki S.-T., Yazaki K., Ogasa MY., Shirai M., Nakano T., Yoshimura J., Ishida A. (2016) The dynamics of carbon stored in xylem sapwood to drought-induced hydraulic stress in mature trees. Scientific Reports 2: 24513.

〔学会発表〕(計 10 件)

1. 吉村謙二、(中3名) 矢崎健一、丸山温、石田厚 (2017) 父島低木林における強度乾燥経験後の樹木生理活性回復過程と衰退過程の分岐点、第128回日本森林学会大会、鹿児島、3月
2. 松山泰、(中5名) 吉村謙二、(中2名) 中野隆志、石田厚 (2017) 葉内のCO<sub>2</sub>不足に誘導される光合成能力の上昇 ~ポリアミンによる光合成促進の寄与~、第64回日本生態学会大会、東京、3月
3. 才木真太郎、(中4名) 吉村謙二、矢崎健一、中野隆志、石田厚 (2017) 小笠原の水利用戦略の異なる樹種における土壌乾燥勾配に沿った乾燥耐性の変化、第64回日本生態学会大会、東京、3月
4. 甲野裕理、(中3名) 吉村謙二、檀浦正子、矢崎健一、相川真一、石田厚 (2017) ウラジロエノキ稚樹の乾燥枯死の生理メカニズム、第64回日本生態学会大会、東京、3月
5. Saiki S.-T., Ishida A., Yoshimura K., Yazaki K. (2016) New model in drought-induced tree die-off in carbon, hydraulic, respiratory stress. The 7th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International Congress.大邱 (韓国) 3月
6. 甲野裕理、才木真太郎、吉村謙二、(中4名) 矢崎健一、中野隆志、相川真一、石田厚 (2016) 乾燥による樹木枯死の水分欠損仮説と糖制限仮説の検証、第63回日本生態学会大会、仙台、3月

7. 才木真太郎、吉村謙一、矢崎健一、池田武文、石田厚(2016) 炭素と通水と呼吸のストレスに関係した乾燥による樹木枯死のメカニズム、第 63 回日本生態学会大会、仙台、3月
8. 甲野裕理、才木真太郎、吉村謙一、(中4名) 矢崎健一、中野隆志、相川真一、石田厚(2016) 小笠原のウラジロエノキ稚樹の乾燥枯死の生理機構、第 127 回日本森林学会大会、神奈川、3月
9. 才木真太郎、吉村謙一、(中4名) 矢崎健一、(中3名) 石田厚(2016) 南根腐病による樹木枯死の生理メカニズム、第 127 回日本森林学会大会、神奈川、3月
10. 吉村謙一、(中3名) 矢崎健一、中野隆志、石田厚(2015) 小笠原乾性林樹木における光合成生産物が樹木水利用にもたらす効果、第 125 回日本森林学会大会、札幌、3月

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称：  
 発明者：  
 権利者：  
 種類：  
 番号：  
 出願年月日：  
 国内外の別：

取得状況(計 0 件)

名称：  
 発明者：  
 権利者：  
 種類：  
 番号：  
 取得年月日：  
 国内外の別：

〔その他〕

出版物  
吉村謙一、才木真太郎、石田厚(2017)父島乾性低木林における短期的および長期的な乾燥に対する樹木の生理応答 小笠原研究年報 40 : 37-44

講演会  
吉村謙一 (2017) 小笠原の乾燥は樹木にとって厳しい? ほどよい? 小笠原の乾きに耐える木、枯れる木 母島村民会館/父島小笠原ビジターセンター、2月

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

吉村謙一 (YOSHIMURA, Kenichi)  
 京都大学・農学研究科・研究員  
 研究者番号 : 20640717

### (2) 研究分担者

なし

### (3) 連携研究者

なし

### (4) 研究協力者

石田厚 (ISHIDA, Atsushi)  
 才木真太郎 (Saiki, Shintaro)  
 矢崎健一 (YAZAKI, Kenichi)  
 中野隆志 (NAKANO, Takashi)