

平成 30 年 6 月 14 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07492

研究課題名(和文) 渇水による樹木枯死要因の解明：喉の渇きか空腹か？

研究課題名(英文) Causes of tree death due to drought; hydraulic failure and carbon starvation

研究代表者

原山 尚徳 (Harayama, Hisanori)

国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等

研究者番号：60353819

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：地球温暖化の進行とともに渇水による樹木枯死の増加が予測されている。枯死の主要因とされている通水阻害と炭素欠乏について、冷温帯主要造林樹種のカラマツとトドマツを用いて調べた。両樹種ともに、渇水に対して幹よりも針葉の方が通水阻害を起こしやすく、針葉の通水阻害は光合成機能の低下と密接な関係があったが枯死要因ではなかった。急激な土壌乾燥下では幹の通水性が88%損失したときに枯死した。渇水時には樹体内でデンプンから糖への変換が生じたが、デンプンと糖の総量に大きな低下は認められず、炭素欠乏が枯死要因とは考えられなかった。

研究成果の概要(英文)：An increase of tree mortality due to drought is expected as global warming is progressing. However, the mechanisms of drought-induced mortality remain poorly understood. I studied hydraulic failure and carbon starvation as core traits involved in the stress response mechanisms in Japanese larch (*Larix kaempferi*) and Todo fir (*Abies sachalinensis*) saplings. Needles were more vulnerable to hydraulic failure than stems in both species. The hydraulic failure in needles was associated with a decrease in the photosynthetic rate but not with plant death. Under rapid soil drying conditions, plants died when stem hydraulic conductivity decreased by 88%. Transformation from starch to sugar was observed in saplings just before death induced by rapid drought, whereas the total amount of starch and sugar did not decrease significantly, suggesting carbon starvation was not an important cause of death.

研究分野：樹木生態生理学

キーワード：乾燥ストレス 通水阻害 炭素欠乏 エンボリズム キャピテーション 枯死

1. 研究開始当初の背景

地球温暖化にともなって渇水頻度や渇水強度が多く地域で増加することが予測されているが、渇水による樹木の枯死メカニズムはまだよくわかっていない。現在、渇水による樹木枯死の要因として有力と考えられているのは、樹木の「喉の渇き」(通水阻害)と「空腹」(炭水化物の欠乏)である。「喉の渇き」による枯死は、渇水により葉での蒸散量が根の吸水量を上回り木部(道管や仮道管)内の水の陰圧が強くなることで、木部に空気が入り込んで気泡が形成され(木部キャビテーション)、樹木個体全体の水分通道機能が停止する場合に生じる(=通水阻害)。「空腹」による枯死は、樹木が木部キャビテーションの発生を避けるために気孔を閉じて葉からの蒸散を押さえることにより、二酸化炭素の取り込みも抑制され光合成が出来ず、樹体内にため込んだ炭水化物を使い果たす場合に生じる(炭水化物欠乏)。「喉の渇き」と「空腹」のどちらが渇水枯死要因となっているのかを実証する研究は始まったばかりであり、その結果も、「喉の渇き」が原因であるもの、「空腹」が原因であるもの、両者が相互作用しているものと一貫性がない。

2. 研究の目的

近年枯死メカニズムの主要因として提案されている「喉の渇き」(通水阻害)と「空腹」(炭水化物欠乏)について、地球温暖化による気温上昇幅が大きいと予測されている冷温帯の主要造林樹種であるトドマツとカラマツを用いて明らかにする。また、この両要因と深く関与している仮道管の空洞化(木部キャビテーション)の発生と解消メカニズムについて、幹だけでなく新たに針葉を加えて統合的に解析する。

3. 研究の方法

1) トドマツおよびカラマツ苗の幹と針葉を実験的に脱水させて、幹や葉の通水性を測定する。脱水状態を表す水ポテンシャルを同時に測定することで、渇水に対する幹および針葉の通水の脆弱性曲線(vulnerability curve)を作成し、近年、渇水枯死メカニズムとの関連が指摘されている、通水性を50%および88%損失する時の水ポテンシャル(P50、P88)を算出する。

2) トドマツとカラマツの苗木を育成ポットにて栽培し、灌水を停止することで漸進的な土壌乾燥ストレスを課す。灌水休止時から枯死に至るまで、水ポテンシャル、幹・針葉の通水性、幹・根の炭水化物量、気孔開口の程度、光合成速度などを経時的に測定する。これらのことから、渇水による樹木枯死が生じるまでの通水阻害と炭素欠乏の発生状態を定量化する。また、乾燥ストレスの異なる段階で灌水を再開し、乾燥ストレスがどこまで進行すると、灌水を再開してもキャビテーシ

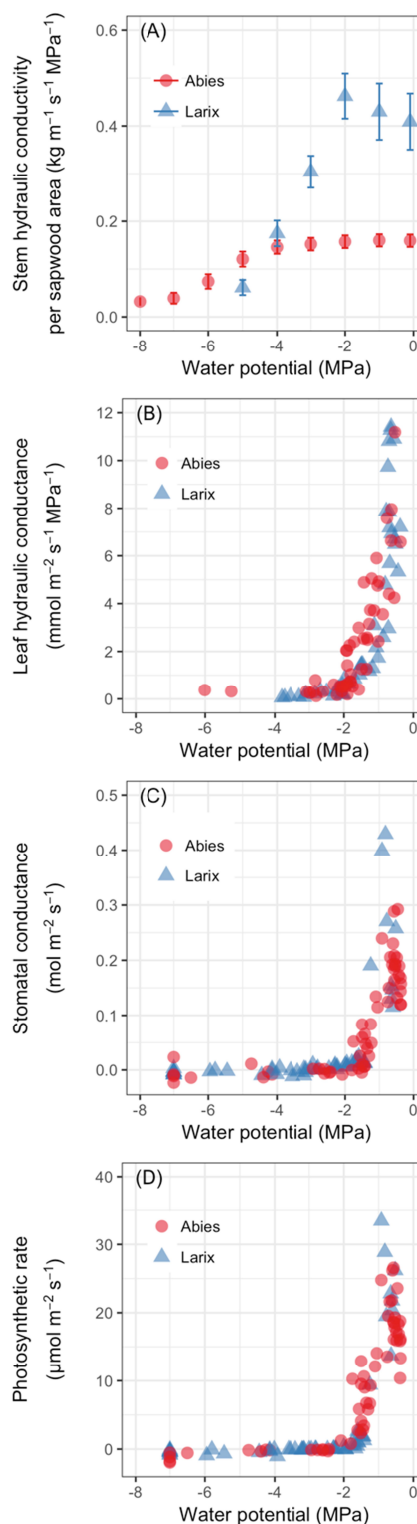


図1 トドマツ (Abies) とカラマツ (Larix) の苗木における水ポテンシャルと (A) 幹の水分通道度、(B) 針葉の通水コンダクタンス、(C) 気孔コンダクタンスおよび (D) 光合成速度の関係 (渇水に対する脆弱性曲線)

ョンが回復せず、不可逆的に枯死するのかを定量化する。

4. 研究成果

1) 渇水に対する針葉および幹の通水阻害感受性を、トドマツとカラマツの苗木で比較し

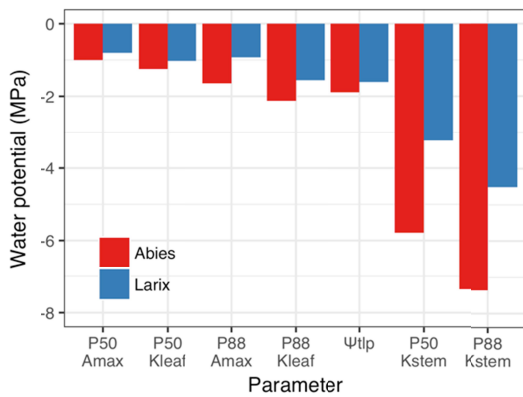


図2 トドマツ (Abies) とカラマツ (Larix) における光合成速度 (Amax)、葉の通水コンダクタンス (Kleaf)、幹の水分通道度 (Kstem) が最大値の 50% および 88% 損失する時の水ポテンシャル (P50、P88) および葉がしおれる時の水ポテンシャル (tip) の比較

た。その結果、幹では、カラマツのほうがトドマツよりも、水ポテンシャルの低下 (渴水の進行) に対して通水阻害を生じやすかった (図 1A)。トドマツでは、水ポテンシャルが -4 MPa 程度まで水分通道度が低下しなかったのに対して、カラマツでは -2 MPa を下回ると水分通道度が低下した。針葉の通水性は、両樹種ともに、幹と比べて水ポテンシャルの低下に対して通水阻害を生じやすく、水ポテンシャルが -1 MPa よりも高い値で通水コンダクタンスが大きく低下した (図 1B)。また、針葉の通水阻害の傾向に明瞭な樹種間差は認められなかった。水ポテンシャルと葉の通水コンダクタンスの関係は、水ポテンシャルと気孔コンダクタンスや光合成速度の関係と非常によく似ており (図 1C、D)、渴水時の葉の通水性の低下と気孔の閉鎖や光合成速度の低下には密接な関係があることが示唆された。

得られた脆弱性曲線から算出した幹の水分通道度、葉の通水コンダクタンス、光合成速度が 50% および 88% 損失する時の水ポテンシャル (P50 および P88) を、葉がしおれる時の水ポテンシャルとともに比較した (図 2)。光合成および葉の通水性の P50、P88 は、葉がしおれる時の水ポテンシャルとほぼ同等かそれ以上であり、光合成や葉の通水性の機能障害は葉がしおれるまでに生じることが明らかになった。これらの値に比べて、幹の通水コンダクタンスの P50 や P88 は非常に低かった。過去に行われた、野外に生育するトドマツやカラマツ稚樹を対象にした研究では、日中でも水ポテンシャルは -1.5 MPa 程度までしか低下していない (佐藤・菅原 1985、笹岡ら 2000、三田村ら 2008)。したがって、通常野外に生育するトドマツやカラマツの稚樹は、水ポテンシャル低下に伴って気孔閉鎖、光合成低下、針葉の通水阻害が生じている一方で、幹の通水阻害はほとんど生じていないと考えられた。幹の通水阻害が、気孔閉

鎖や葉の通水阻害よりもかなり遅れて生じるという今回の結果は、幹よりもより末端の葉や小枝で通水阻害が起こりやすくなっていることが、結果として乾燥ストレス時の樹木個体の枯死を避けることにつながっているという、脆弱性分割仮説 (vulnerability segmentation hypothesis) を強く支持するものであった。また、カラマツはトドマツよりも、算出したどのパラメータにおいても高い水ポテンシャルで機能障害が発生した。このことから、カラマツのほうがトドマツよりも渴水に対してより脆弱であると考えられた。

2) トドマツとカラマツのポット苗を用いて、灌水を停止することで漸進的な土壤乾燥を生じさせ、苗が枯死するまでの水ポテンシャル、気孔コンダクタンス、光合成速度の経時変化を測定した。両樹種ともに水ポテンシャルは灌水停止からの日数の経過とともに漸進的に低下し、枯死が発生するトドマツで 60 日後まで、カラマツでは 40 日後まで低下し続けた。一方、気孔コンダクタンスや光合成速度は、灌水停止後急激に低下し、トドマツでは 30 日後、カラマツでは 10 日後にはほぼ 0 になった。

灌水停止処理直後と枯死発生時 (トドマツでは 60 日後、カラマツでは 40 日後) の、幹と根の非構造性炭水化物濃度を測定した。その結果、デンプン濃度はトドマツ、カラマツともに渴水枯死した個体の幹、根でともに大きく低下した (幹では両樹種ともに有意、根ではトドマツで有意、カラマツでは $P = 0.059$ (t 検定); 図 3A)。一方、糖濃度は、幹では増加傾向にあり、根では変化が認められなかった (図 3B)。渴水により空洞化した道管に再灌水などによって水が再充填される際に、空洞化した道管近傍の柔細胞にある糖が重要な役割を果たしている可能性が、近年の研究で明らかになっている (Sessi et al 2017)。今回、渴水によりトドマツ、カラマツともに幹のデンプン濃度が低下し、糖濃度が増加したことは、幹の通水阻害を回復させるために、幹内に蓄えられているデンプンから糖へ変換されたことを示唆している。ただし、デンプンと糖を足し合わせたトータル炭水化物濃度は、渴水開始の個体と渴水により枯死した個体間に、大きな低下は認められなかった (図 3C)。このことから、1-2 ヶ月程度の急激な渴水進行によるトドマツやカラマツの枯死には、炭水化物欠乏が主要因ではなかったことが示唆された。

灌水停止実験を行った枯死寸前のトドマツおよびカラマツポット苗に再灌水し、どの程度水ポテンシャルが低下すると時に枯死するを調べた。その結果、トドマツでは、水ポテンシャルが -6 MPa 程度まで低下していても、再灌水後に 1 週間程度で水ポテンシャルは回復し、翌年春には開葉した (図 4)。再灌水しても回復しなかったのは、水ポテン

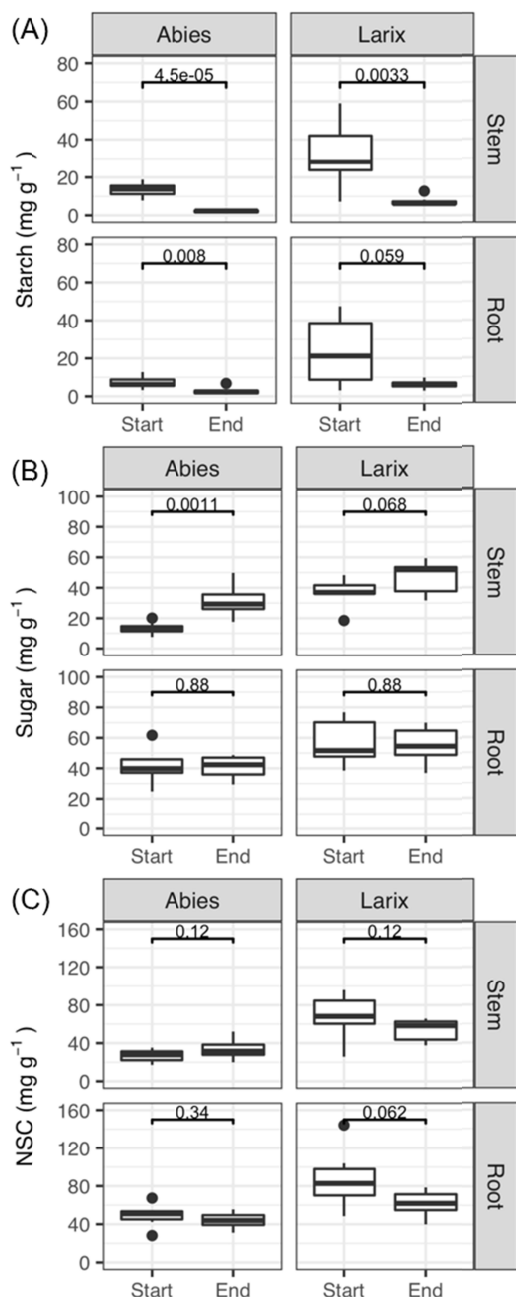


図3 トドマツ (*Abies*) とカラマツ (*Larix*) における灌水遮断処理開始時 (Start) と渇水により枯死した直後 (End) の幹と葉の (A) デンプン、(B) 糖および (C) 非構造性炭水化物濃度 (NSC; デンプン + 糖)。図中の数値は t 検定の P 値。

シヤル測定装置の測定限界である-7 MPa 以下に低下した個体であった。カラマツでは、枯死するか回復するの境界値は-4.4 MPa であった。この値はカラマツの幹の水分透過度が 88% 損失する時の水ポテンシャルの値とほぼ同じ値であった。枯死に至る時の水ポテンシャルを算出した過去の研究では、広葉樹では幹の通水性が 88% 以上損失したときに生じた (Urili et al. 2013, Li et al 2016) が、針葉樹では幹の通水性が 50% 損失し、葉の通水性が 95% 損失した時に生じた (Brodrribb and Cochard 2009) と報告され

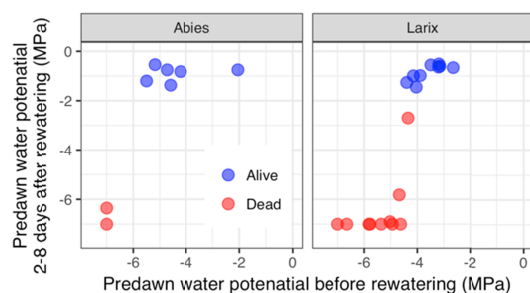


図4 トドマツ (*Abies*) とカラマツ (*Larix*) における、再灌水後に生存 (Alive) または枯死 (Dead) した個体の、再灌水前と再灌水後 2 から 8 日後の水ポテンシャルの関係。水ポテンシャル測定装置の測定限界が-7 MPa だったため、-7 MPa の点は実際はそれよりも低い値まで低下していた。

ている。本研究では、カラマツで幹の通水性が 88% 損失したときに枯死し、トドマツでも少なくとも幹の通水性が 50% 損失したときには生存していた。したがって、渇水による樹木枯死の閾値がどこにあるのかについては樹種間差があり、包括的な理解にはさらなる研究が必要である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 1 件)

HARAYAMA Hisanori, ISHIDA Atsushi, YOSHIMURA Jin, Overwintering evergreen oaks reverse typical relationships between leaf traits in a species spectrum, Royal Society Open Science, 3:160276, 2016, DOI:10.1098/rsos.160276

〔学会発表〕(計 2 件)

原山尚徳、カラマツ・トドマツ苗の土壤乾燥に対する通水およびガス交換特性の反応、第 65 回日本生態学会大会、2018 年

原山尚徳、北方針葉樹種ポット苗における灌水停止後の生理生態特性の反応、第 63 回日本生態学会大会、2016 年

〔図書〕(計 0 件)

なし

〔産業財産権〕

なし

〔その他〕

なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

原山 尚徳 (HARAYAMA, Hisanori)
 国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等
 研究者番号: 60353819