

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年5月10日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2009～2011

課題番号：21380092

研究課題名（和文） スギ高齢木の樹高成長規定機構に関する研究

研究課題名（英文） Study on limiting factors on height growth of old *Cryptomeria japonica* trees

研究代表者

丹下 健 (TANGE TAKESHI)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授

研究者番号：20179922

研究成果の概要（和文）：

東京大学千葉演習林での調査結果から Wetness Index(土壌水分条件の指標)と土層厚、開空度を説明変数とする高齢木の地位指数の推定式を提示した。スギ高齢木での光合成測定から、葉内 CO₂ 拡散抵抗が光合成の制限要因となっていること、葉内 CO₂ 拡散抵抗は年樹高成長量と高い相関があること、樹高が同じ場合に年樹高成長量が小さい成木で水ポテンシャルの低下が大きいことを明らかにした。葉面に付着させた水が葉内に浸透し、木部に達することを明らかにし、葉面への水滴付着が葉の水ストレスの回復や成長に寄与することを示唆した。

研究成果の概要（英文）：

We clarified that Site Index (mean tree height of dominant trees) of old *Cryptomeria japonica* stand in University Forest in Chiba, The University of Tokyo could be estimated with Wetness Index, effective soil depth and topographical openness of the site. We also clarified that mesophyll CO₂ diffusion resistance was one of major limiting factors for photosynthesis of old trees, mesophyll CO₂ diffusion resistance was negatively correlated to present height growth rates, and midday water potential was significantly more negative in slow growing trees than fast growing trees. Foliar water uptake of attached water on foliar surface and movement of absorbed water to xylem in a current shoot was observed and contribution of leaf wetting to recovery from water stress was suggested.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	3,900,000	1,170,000	5,070,000
2010年度	2,300,000	690,000	2,990,000
2011年度	2,400,000	720,000	3,120,000
年度			
年度			
総計	8,600,000	2,580,000	11,180,000

研究分野：森林学

科研費の分科・細目：森林科学

キーワード：森林生産・育種

1. 研究開始当初の背景

森林の物質生産は、温度や降水量、土壌などの環境条件の影響を強く受けるとともに、

森林の発達に伴い変化することが知られている。特に高齢林については、非同化器官の比率が大きいことに加え、樹高が高くなることに伴う樹冠への水分供給の制限が総生産

量減少の原因となると考えられている(Koch et al. 2004, Ryan et al. 2006, Matsuzaki et al. 2005)。高い位置に着生した芽の圧ポテンシャルが低く細胞伸長が制限されていることによる葉や枝の解剖学的形質の変化が、光合成能低下に影響する可能性も指摘されている(Ryan et al. 2006)。たとえば、Burgess et al.(2006)は、樹高成長に伴い、エンボリズム(道管や仮道管の中の水柱に発生するキャビテーション(空洞形成)によって起こる塞栓症)発生を抑制する機能が高まっていることを示し、Domec et al.(2008)は、針葉樹の仮道管について、エンボリズムが起きにくい形態の有縁壁孔は通水抵抗が大きいことを明らかにし、樹高成長に伴い水輸送効率とエンボリズム発生抑制のトレードオフが樹高成長の停止に関わっている可能性を示唆した。一般に、高齢林の炭素固定機能は小さいと見なされていたが、Luysaert et al. (2008)は、多くの高齢林が依然として高い炭素固定機能を維持しカーボンシンクとして機能していることを明らかにした。

樹高が高くなると光合成能が低下するのは一般的な傾向として認められているが、同じ樹種であっても立地条件によって高齢期の樹高や成長速度が異なることも広く認められている。たとえば立地による最大樹高の違いに関して、土層厚が薄い場合に低い高さで樹高が頭打ちになることが知られている(丹下 1995)。樹高成長に伴う水ストレスの増大がどのように物質生産の低下に関わっているか、その機構については十分に明らかになっていない。強風によって幹が強く揺さられることによる通水機能の低下(Ueda et al. 2004)など地形条件に由来する気象害の影響についても検討されていない。

森林に対して炭素固定・貯留機能とともに化石燃料の代替資源としての期待が高まっており、気候変動等の生育環境の変化が森林の物質生産に与える影響を予測する必要がある。そのための森林の発達に伴う光合成生産の制限要因の変化に関する知見の集積が求められている。

2. 研究の目的

スギを対象として、様々な立地に生育する人工林の高齢期の樹高成長(物質生産)を予測し、炭素固定・貯留機能と木質資源の持続的生産を両立させるための土地利用区分指標の開発などのために、以下の基礎的知見を得ることを目的とする。

- (1)高齢期の樹高成長と立地環境との関係を、土壌特性だけではなく地形条件による風害や雪害などの気象害の発生危険度を含めて総合的に明らかにする。
- (2)通水組織の解剖学的形質や通水抵抗の日変化などを調べ、立地条件によって樹高が

頭打ちとなる高さが異なる理由について考察する。

- (3)日中や夜間の大気湿度環境が高齢木の物質生産に与える影響を明らかにする。特に、夏季日中の高気温による低湿度条件での気孔コンダクタンスや日没後の緩慢な気温低下による低湿度条件の継続が高齢木の水分生理状態に与える影響を明らかにする。
- (4)これらの研究で得られた結果に基づき、スギ高齢木の樹高成長や物質生産を規定している機構を明らかにする。

2. 研究の方法

(1)スギ高齢木の樹高成長と立地環境

- ① 東京大学千葉演習林の林齢 100 年生前後のスギ人工林 26 林分を調査対象とし、斜面上の異なる位置 70 カ所において、優勢木を中心に調査区(10m×10m)を設置し、優勢木の樹高を測定し地位を評価した。
- ② 半数の調査区で中央付近に試孔を掘り、土壌断面形態を観察し土壌型を判定し、調査区内の 3 カ所で 3 深度から不攪乱土壌試料を採取し透水係数を測定した。全ての調査区で、調査区内 5 カ所の土層厚を土壌貫入計を用いて測定した。
- ③ 10m メッシュの標高データ(DEM)を用いて、調査区の Wetness Index(土壌水分条件の指標)と山等によって遮られない開空度を求めた。
- ④ 東京大学田無演習林の樹高が 20m 程度と等しく、年樹高成長量に大きな差があるスギ人工林 3 林分について、土壌貫入抵抗と細根の分布を調べ、根系の発達阻害と樹高成長速度との関係性を評価した。

(2)スギ高齢木の葉の水分生理状態への樹高の影響評価

- ① 東京大学田無演習林の樹齢の異なるスギ植栽木(3~70 年生)を供試木とし、陽樹冠の葉の光合成速度と蒸散速度及び水ポテンシャルを測定し、光合成の気孔制限と通水抵抗を調べた。
- ② 当年葉の炭素の安定同位体比を測定し、高齢木での光合成速度が低い理由が葉緑体内の CO₂濃度が低いことによるのかを評価した。
- ③ Photocompensation 法を用いて葉内 CO₂拡散抵抗を測定し、年樹高成長量が小さい成木の光合成の制限要因としての葉内 CO₂拡散抵抗の影響を評価した。
- ④ CO₂濃度を 30~100 ppm の範囲で変化させて光合成速度を測定し、葉の窒素濃度あたりのカルボキシル化効率を測定した。
- ⑤ 樹冠先端のシュートから採取した木部試料の顕微鏡観察用切片を作製して、有縁壁孔の孔径を測定し、樹高と通水抵抗に

- 関わる解剖学的形質の関係を調べた。
- ⑥ 当年葉の横断面の顕微鏡観察用切片を作製し、海綿状組織の空隙率や細胞壁の厚さなど、解剖学的形質を調べた。
 - ⑦ 当年シュート内部の木部を取り出し、プレッシャーチャンバーで加圧して水を流す方法で通水抵抗を測定し、日中の水ポテンシャル低下によるエンボリズムの発生の有無を評価した。
- (3)スギ高齡木の水分生理状態への大気湿度環境の影響評価
- ① 田無演習林の74年生及び20年生スギ植栽木や苗木を供試し、夕方、直射日光が当たらなくなった時点で、陽樹冠の枝条をビニル袋で覆い重水溶液(約0.03%)を霧吹きで枝条全体にかかるように散布して3時間放置し、葉内及びシュート内木部の重水濃度の上昇から葉面に付着した水の吸収やその後の移動を評価した。
 - ② 田無試験地の74年生スギ成木を供試し、夕方、直射日光が当たらなくなった時点で、陽樹冠の枝条をビニル袋で覆い、噴霧器で水滴を付着させる処理を行い、翌朝の当年シュート内部の木部の通水抵抗を、無処理のシュートと比較し、夜間の水滴付着が、日中に生じたエンボリズムの解消に寄与しているかを評価した。
 - ③ 田無演習林のプランターに植栽された3年生スギ苗木を供試し、夕方直射日光が当たらなくなってから地上部をビニル袋で覆い、噴霧器で水滴を付着させる処理を12日間継続し、水滴付着処理を行わなかった苗木との比較によって、土壌から吸水しにくい環境に生育する苗木の気孔反応への影響を評価した。
 - ④ 田無演習林の74年生スギ成木を供試し、夕方、直射日光が当たらなくなってから枝条をビニル袋で覆い、噴霧器で水滴を付着させる処理を1週間継続し、水滴付着処理を行わなかった枝条との比較によって、高齡木の気孔反応への影響を評価した。

4. 研究成果

(1)スギ高齡木の樹高成長と立地環境

- ① 40年時の優勢木の樹高で表される地位指数は、深さ50cmまでの土壌の透水性で表される透水係数と相関が高いことが報告されている。東京大学千葉演習林のスギ高齡林で行った本研究においては、斜面上部のやや乾性な土壌が分布している地点では透水係数と樹高との間に有意な相関が認められたが、適潤～湿潤な地点では認められなかった。
- ② 千葉演習林の100年前後のスギ高齡林26林分、70地点でのデータを解析し、

樹高は、Wetness Index (土壌水分条件の指標)と最も高い相関を示し、Wetness Index と土層厚、開空度を説明変数とした重回帰式によって樹高を精度良く推定できることを明らかにした。このことから、高齡木の樹高は、主に土壌水分条件によって規定されること、根系発達可能な土層の厚さや風当たり等の影響も受けることを示唆した。

- ③ 田無演習林の3カ所のスギ人工林の土壌貫入抵抗と細根の分布から、年樹高成長量の小さい人工林ほど、土壌の軟らかい土層が薄く、細根の分布が表層に限られることを明らかにした。

(2)スギ高齡木の葉の水分生理状態への樹高の影響評価

- ① 樹高と年樹高成長量の異なるスギの光合成特性を調べ、年樹高成長量が小さい供試木ほど、日中の水ポテンシャルが低く、気孔コンダクタンスが小さく、光合成速度も低いことを明らかにした。葉の炭素の安定同位体比の測定結果から、年樹高成長量の小さい供試木で炭素固定の場である葉緑体内のCO₂濃度が低いと推定された。葉内CO₂濃度に差がないことから、葉内の細胞間隙から葉緑体内までのCO₂の拡散抵抗(葉内CO₂拡散抵抗)が大きい可能性を示唆した。
- ② 樹高や年樹高成長量の異なるスギ成木と苗木での葉内CO₂拡散抵抗の測定結果から、年樹高成長量が0.5m/年以下の供試木については、年樹高成長量と葉内CO₂拡散抵抗に負の相関があること、年樹高成長量の大きい供試木と苗木で葉内CO₂拡散抵抗に差が無いことを明らかにした。
- ③ 葉内CO₂拡散抵抗は、窒素あたりのカルボキシル化効率と有意な相関があり、CO₂の葉内拡散抵抗が成木の光合成速度を規定していることを示唆した。
- ④ 樹高成長速度の異なる成木の葉の解剖学的形質を比較した結果、樹高成長速度によって海綿状組織の空隙率には差が無いこと、苗木に比べて成木の海綿状組織の細胞が小さいこと、樹高成長速度が大きい成木に比べて小さい成木の葉の細胞壁がやや厚いことを明らかにした。
- ⑤ 以上の結果から、樹高成長速度が小さいスギ成木で光合成速度が小さいのは、気孔制限ではなく、葉内でのCO₂の拡散抵抗が大きいためであることを明らかにし、水ポテンシャルの低い状態で展開した葉の解剖学的形質が関わっていることを示唆した。
- ⑥ 当年シュート内部の木部の通水抵抗

の測定結果から、木部の通水抵抗は夜明け前に比べて日中に大きいこと、年樹高成長量の小さいスギで木部の通水抵抗が大きい傾向にあることを明らかにした。

- ⑦ 木部の通水抵抗に関わる仮道管の有縁壁孔の解剖学的形質として、孔径を測定したが、苗木と成木で差が無く、樹高が高くなることに伴う水ストレスの増大に対してエンボリズム(仮道管の水柱が切れることによる通水阻害)が起きにくくなる解剖学的形質の適応は起きていないことを明らかにした。
 - ⑧ 以上の結果から、樹高が高く日中に水ポテンシャルがより低下するスギほどエンボリズムによる通水阻害が起きやすく、水ストレスの強さに加え、強い水ストレス条件で展開した葉の解剖学的形質が、光合成速度が低いことに関わっていることを示唆した。
- (3) スギ高齢木の水分生理状態への大気湿度環境の影響評価
- ① 重水濃度を高めた溶液を枝条に付着させることによって葉内の水の重水濃度が高まったこと、当年シュート内の木部の水の重水濃度も高まったことから、葉面から水が吸収され、木部にまで移動していることを明らかにした。
 - ② 葉の重水濃度の上昇から推定した葉面吸水量は、葉乾燥重量に匹敵する場合もあり、スギは比較的多量の葉面付着水を葉内に吸収する樹種であると推定した。
 - ③ 乾燥した土壤に生育するスギ3年生苗の葉に夜間、水滴を付着させると、気孔閉鎖が緩和される傾向があることを明らかにし、霧や結露などの大気湿度環境がスギの気孔反応に影響する可能性を示唆した。
 - ④ 年樹高成長量が小さい成木の葉に、夜間の水滴付着処理を行うことによって、気孔開度や光合成速度への影響は認められなかったが、日中の水ポテンシャルの低下が有意に緩和されることを明らかにした。
 - ⑤ 夜間にシュートに水滴を付着させると夜明け前のシュート内木部の通水抵抗がより小さくなる傾向があることを明らかにした。
 - ⑧ 以上の結果から、葉面からの水吸収は、通水木部のエンボリズムの解消によって通水抵抗を小さく維持する効果があることを示唆した。
- (4) スギ高齢木の樹高成長規定要因
上記研究成果を総括し、以下のことを

示唆した。

- ① スギ高齢木の樹高は、葉への水分供給に関わる要因によって規定されている。
- ② 葉への水分供給に関わる環境要因としては土壤の水分条件が主要であり、土壤の水分条件が好適でない場合には根系発達を規定する土層厚が影響する。
- ③ 年樹高成長量が小さい成木ほど、日中の水ポテンシャルの低下が大きく、より強い水ストレスを受けている。
- ④ スギは、葉面からの水分吸収の大きい樹種であり、水ポテンシャルの回復や通水阻害の解消等に葉面吸水が寄与しており、そのことが霧の多発地帯でスギの成長が良いことと関わっている。
- ⑤ 夜間に葉に水滴が付着することは、シュート内の通水抵抗を小さくすることによって日中の水ポテンシャルの低下を緩和する効果がある。
- ⑥ 細胞分裂や細胞伸長は、水ストレスの影響を強く受けることから、日中の水ポテンシャルの低下と夜間の回復の状態が樹高成長に影響し、大気湿度環境、特に夜間に結露や霧等によって葉が濡れるかどうか水ポテンシャルの日変化に影響を与える。
- ⑦ 水ストレスによって樹高成長が抑制されている状態で展開した葉は、葉内CO₂拡散抵抗が大きい解剖学的な形質を有しており、そのことが、樹高成長速度の小さい成木で光合成速度が低く、成長量が小さい原因となる。

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4件)

- ① Tange, T., Someya, M., Norisada, M., Masumori, M. (2013) Photosynthetic limitation of similar-height *Cryptomeria japonica* trees growing at different rates, *Photosynthetica*, 査読有, 51巻, 2013, 158-160, DOI: 10.1007/s11099-012-0006-5
- ② 丹下 健, 染谷 恵, 東京大学田無演習林における樹高成長が異なるスギ植栽地の土壤. 演習林(東大), 査読有, 53巻, 2013 1-7, <http://repository.dl.itc.u-tokyo.ac.jp/dspace/bitstream/2261/53322/1/esr053001.pdf>
- ③ 丹下 健, 小島克己, 千葉演習林安野スギ成長測定試験地の地上部現存量, 演習林(東大), 査読有, 49巻, 2010, 1-6, <http://repository.dl.itc.u-tokyo.ac.jp/dspace/bitstream/2261/35468/1/esr049001.pdf>
- ④ 丹下 健, 年輪幅-容積密度関係を用い

たスギ造林木の材積成長量の重量成長量への変換の試み、森林立地、査読有、51巻、2009、137-141、
<http://ci.nii.ac.jp/naid/110007521010>

[図書] (計1件)

- ① 丹下健 (共著)、東海大学出版会、森のバランス ―植物と土壌の相互作用―、2012、300

6. 研究組織

(1)研究代表者

丹下 健 (TANGE TAKESHI)
東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授
研究者番号：20179922

(2)研究分担者

益守 眞也 (MASUMORI MASAYA)
東京大学・大学院農学生命科学研究科・講師
研究者番号：50282702