

スギ成木の枝木部における通水機能の脆弱性

井上裕太¹・田中憲蔵¹・矢崎健一¹・小笠真由美²・荒木眞岳¹・齊藤哲²

1 森林総合研究所

2 森林総合研究所 関西支所

要旨：樹木の乾燥ストレス耐性を定量化することは、気候変動による森林への影響予測に役立つが、木部についての知見は少ない。本研究は、スギ成木について乾燥に対する枝木部の通水機能の脆弱性を明らかにすることを目的とした。樹冠上部の枝を対象に実験的に圧力をかけて木部の通水阻害を起し、圧力とその後の水分通導性の関係から枝木部の脆弱性曲線を求め、脆弱性の指標である水分通導度を50%失った時の圧力 (P_{50}) を算出した。スギ成木の枝木部における P_{50} の値は、 -5.1 MPa であった。この値は、スギで知られている日中の木部圧ポテンシャルや原形質分離時の葉の水ポテンシャルよりも $0.1\sim 1.5$ MPa 低い値であった。すなわち、スギ成木における枝木部の通水機能は、葉と比べると、乾燥に対する脆弱性が低い（耐性が高い）ものと考えられた。

キーワード：キャビテーション、木部脆弱性曲線、木部通水阻害、 P_{50} 、耐乾性

Hydraulic vulnerability of branch xylem in mature *Cryptomeria japonica*Yuta INOUE¹, Tanaka KENZO¹, Kenichi YAZAKI¹, Mayumi Y. OGASA², Masatake G. ARAKI¹, Satoshi SAITO²

FFPRI, Tsukuba, Ibaraki, 305-8687

Kansai Res. Cent., FFPRI, Kyoto, Kyoto, 612-0855

Abstract: Quantification of drought tolerance of trees is useful for predicting impact of climate change on forest ecosystems. However, information of xylem hydraulic vulnerability of Sugi (*Cryptomeria japonica*), which is one of the major plantation species in Japan, is limited. We studied the vulnerability of branch hydraulic function to drought-induced xylem cavitation in a 40-year-old Sugi stand, Ibaraki, Japan. To quantify the branch xylem vulnerability to cavitation, we sampled six branches from the upper canopy and measured hydraulic conductivity of the branches at various experimental xylem pressure which caused hydraulic dysfunction. The xylem vulnerability curve was approximated from relationship between xylem pressure and percent loss of branch conductivity. Then, the pressure at 50 % loss of hydraulic conductivity (P_{50}) was calculated as index of branch hydraulic vulnerability. The mean P_{50} value of Sugi branch was -5.1 MPa. This value was $0.1\sim 1.5$ MPa lower than values of xylem pressure potential at midday and water potential at turgor loss point of Sugi needles for known values. This indicates that, in comparison with needles, branch xylem hydraulic function can tolerate lower xylem pressure in response to drought in matured Sugi trees.

Key-word: cavitation, drought tolerance, embolism, P_{50} , xylem vulnerability curve

I はじめに

気候変動に伴う降水パターンの極端化によって、乾燥期間が長期化することが予測されている (11)。広葉樹と比較すると乾燥耐性の高い針葉樹においても、乾燥による成長低下や枯死のリスクが懸念されている (3)。

日本の主要な造林樹種であるスギは、アカマツやヒノキと比べて、斜面下部や谷筋などの湿潤環境で比較的成長が良いことが経験的に知られている (16)。降水不足によるスギへの影響について、九州地方では無降水日が春・夏季で30日以上、冬季で40日以上続くと乾燥による枯

損が生じたことが報告されている (13)。そのため、気候変動による乾燥によって、スギは他の造林樹種と比較すると成長低下や枯死のリスクが高いことが懸念される。

土壌が乾燥すると、樹木は気孔を閉鎖し水消費を抑えるが、同時に光合成が抑制されるため成長が低下する (14)。さらに、土壌や大気乾燥が長期化すると、通水組織（道管および仮道管）内の水にさらに強い張力が発生し、隣接する空気満たされた細胞から、気泡が通水組織内に引き込まれる。通水組織内に気泡が生じ（キャビテーション）、空洞化することで通水阻害を引き起こす

(7, 20)。通水障害が広がると、葉への水の供給が低下し、最終的には枯死に至る。樹木の耐乾性の指標の一つとして、木部のキャビテーションに対する通水機能の脆弱性を表すものがあり、木部の水分通導性が12%失われた時の木部圧ポテンシャル (P_{12}) と50%失われた時の木部圧ポテンシャル (P_{50}) が用いられる (5)。 P_{12} はキャビテーションが生じ始める時のポテンシャルを示すと考えられており、 P_{50} はキャビテーション抵抗性の指標として用いられている (5)。

樹木の枝は、葉と比較すると生産コストが高く、葉のように簡単に置き換えることが出来ない(21)。そのため、枝木部の水分通導性が完全に失われる前に、葉が先に萎れることで枝木部の通水機能を保護するという脆弱性の分節化仮説が提唱されている (1, 21)。これまで、枝木部の方が葉よりもキャビテーション抵抗性が高いというデータも報告されているが (12)、スギ成木での調査事例はない。そこで、本研究ではスギ成木を対象として、枝木部のキャビテーションに対する通水機能の脆弱性 (P_{12} と P_{50}) を評価し、これまでに報告されている日中および膨圧を失う時の葉の水ポテンシャルと比較することで、スギの葉と枝のどちらが乾燥に対してより脆弱なのかを比較した。

II 材料と方法

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。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。

2. サンプル採取と処理 樹冠上部 (高さ約20m) の一次枝 (約50cm) を、6個体から1本ずつ、2018年5月22日に採取した。実験室に持ち帰った後に、シュート先端から17cm長を切り捨て、そこから約16cm長の1年生シュートを切り出した。その後、針葉と樹皮を分離した木部 (元口側末端直径約5mm) を、脆弱性曲線を得るための測定サンプルとした。

メンブレンフィルター (Millipore, ポアサイズ 0.2 μm) でろ過した後に減圧脱気した20 mMのKCl溶液を入れた容器にサンプルを浸し、真空デシケーターを用いてKCl溶液に浸したままのサンプルを真空条件下に置き、サンプル木部のキャビテーションを解消した。その後、サンプルにKCl溶液を約7.4 kPaの陽圧で流して、圧力勾配当たりのKCl溶液の流量を測定し、この値を最大水分通導度 (K_{max}) とした (図-1)。 K_{max} を測定したサンプルにキャビテーションチャンバー (Model 1505D-EXP pressure chamber, PMS, USA) を取り付けてチャンバー内

を加圧し、サンプルの円周方向から木部内に空気を注入することでキャビテーションを人為的に発生させた。その後、キャビテーションによる通水障害を受けたサンプルの水分通導度 (K) を測定した。一つのサンプルについて、0.1から8 MPaまでの範囲で、0.5~1.5 MPaの間隔で圧力を徐々に増加させながら、加圧と水分通導度の測定を繰り返した。

加圧後の水分通導度の損失率 (PLC) を①式から算出した。

$$PLC (\%) = \frac{K_{max} - K}{K_{max}} \times 100 \quad \text{①}$$

全サンプルのデータをまとめて、加えた圧力とPLCの関係に'fitplc'パッケージを用いてワイブル累積分布関数を適用し、枝木部の脆弱性曲線を作成して P_{12} と P_{50} を算出した(6)。全ての解析は、R Version 3.6.1(The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria)を用いて行った。

III 結果

スギ成木の1年生枝木部の P_{12} と P_{50} の値は、それぞれ-3.72 MPaと-5.10 MPaであった (図-2)。 P_{12} の95%信頼区間の上限と下限値はそれぞれ-3.47, -3.96 MPa、 P_{50} の95%信頼区間の上限と下限値はそれぞれ-4.96, -5.22 MPaであった。

IV 考察

本研究と同様の空気注入法で得られたスギ幼木の1年生枝木部と当年生枝の P_{50} の値はそれぞれ、-4.38 MPa、-5.17 MPa (8, 17) と報告されており、本研究のスギ成木も同等の値を示した。一方で、Pittermann *et al.* (2010) (18) および Bouche *et al.* (2014) (2) では、樹木園の植栽木から採取した枝木部の P_{50} の値を、-4.55 (3, 18), -3.66 ± 0.16 (2) MPa とする報告もある。

自然条件下での、スギの幼木や成木の葉で知られている日中の木部圧ポテンシャルや膨圧を失う原形質分離を起こす時の水ポテンシャルの季節変化は、それぞれ-0.85~-1.78 MPa および-1.64~-3.55 MPaの範囲であることが報告されている (4, 9, 10, 15, 17, 19)。枝木部の P_{12} (-3.72 MPa) や P_{50} (-3.66~-5.10 MPa) は野外における葉の水ポテンシャルや葉の細胞が原形質分離を起こす時の水ポテンシャルの変動範囲よりも低い値であった。また、 P_{50} と葉の原形質分離を起こす時の水ポテンシャルとの差は0.1~1.5 MPa程度であることから、枝木部の水分通導性の50%が失われる前に葉が萎れる (葉の細胞が原形質分離を起こす) 可能性が示唆された。Johnson *et al.* (2016)(12)のデータに基づけば、枝の P_{50} と葉の日中の水

ポテンシャルの差は針葉樹で 1.56~2.49 MPa (マツ科 3 種) や 9.93 MPa (ヒノキ科 1 種) である。スギについては 2.81~3.32 MPa であり, 他の針葉樹と同等と考えられた。

V まとめ

本研究では, スギ成木を対象として枝木部の通水機能の脆弱性を評価することを目的とした。枝木部の通水機能の脆弱性の指標である P_{12} と P_{50} の値はそれぞれ -3.72 MPa と -5.10 MPa であった。 P_{50} の値を他の針葉樹の値と比較したところ, スギの枝の乾燥に対するキャビテーション抵抗性は針葉樹の中でも平均的であると考えられた。 P_{50} の値と既往の葉の水ポテンシャルとを比較した結果, スギにおいては枝の方が葉よりも乾燥に対するキャビテーション抵抗性が高いものと考えられた。

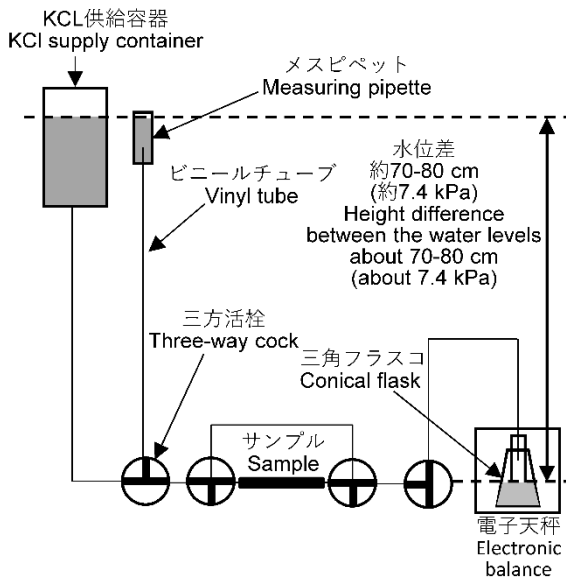


図-1. 水位差による陽圧を用いた枝木部の水分通導度の測定手法の模式図

Fig. 1 Schematic diagram of branch xylem hydraulic conductivity measurement apparatus by using a gravity-induced positive pressure difference.

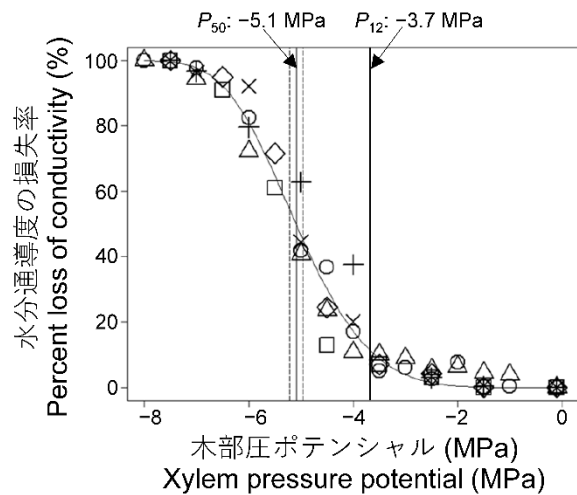


図-2. スギ成木樹冠上部における枝木部の脆弱性曲線 破線は P_{50} の 95%信頼区間を示す。異なるシンボルは異なる測定個体を示す。

Fig. 2 Xylem vulnerability curve in *Cryptomeria japonica* branches at upper canopy. Dashed lines indicate 95% confidential interval for P_{50} . Different symbols indicate different individuals ($n = 6$).

謝辞: 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」の支援を受けた。

引用文献

(1) Bouche PS, Delzon S, Choat B *et al.* (2016) Are needles of *Pinus pinaster* more vulnerable to xylem embolism than branches? New insights from X-ray computed tomography. *Plant Cell Environ* 39: 860-870

(2) Bouche PS., Larter M, Domec JC *et al.* (2014) A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers. *J Exp Bot* 65: 4419-4431

(3) Choat B, Jansen S, Brodrribb TJ *et al.* (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752-755

(4) Doi K, Morikawa Y, Hinckley TM (1986) Seasonal trends of several water relation parameters in *Cryptomeria japonica* seedlings. *Can J Forest Res* 16: 74-77

(5) Domec JC and Gartner BL (2001) Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees* 15: 204-214

(6) Duursma RA and Choat B (2017) fitplc—an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *J Plant Hydr* 4: 1-14

(7) 池田武文 (1998) キャビテーションとエンボリズム

ムー渴きのシグナル。 森林科学 24: 35

(8) 池田武文 (2002) スギ, ヒノキ, マツのキャビテーション感受性の差異. 日林学術講 113: 289

(9) 井上裕太・荒木眞岳・釣田竜也・阪田匡司・田中憲蔵・北岡哲・韓慶民・齊藤哲 (2019) 降雨遮断による土壌の乾燥がスギ成木の葉の水利用特性に与える影響. 関東森林研究 70: 53-56

(10) 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

(11) 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>

(12) Johnson DM, Wortemann R, McCulloh KA *et al.* (2016) A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species. *Tree Physiol* 36: 983-993

(13) 小河誠司 (1996) 九州地方におけるスギ・ヒノキの乾燥被害 (干害). 森林防疫 45: 62-69

(14) Larcher W (1995) *Physiological Plant Ecology*, 3rd ed, Springer-Verlag, New York.

(15) 丸山温・松本陽介・森川靖 (1996) スギ樹冠上部と下部の葉の水分特性と形態的特徴. 日林誌 78: 427-432

(16) 松本陽介・重永英年・三浦覚・長倉淳子・埜田宏 (2006) 温暖化に対するスギ人工林の脆弱性マップ. 地球環境 11: 43-48

(17) Osone Y, Hashimoto S, Kenzo T, *et al.* (2020) Plant trait database for *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* (SugiHinoki DB)—their physiology, morphology, anatomy and biochemistry. *Ecol Res* 35: 274-275

(18) Pittermann J, Choat B, Jansen S *et al.* (2010) The relationships between xylem safety and hydraulic efficiency in the Cupressaceae: the evolution of pit membrane form and function. *Plant Physiol* 153: 1919-1931

(19) 佐藤明 (1977) スギ幼齢木の木部圧ポテンシャルの日経過と季節変化. 日林誌 59: 293-297

(20) Tyree MT and Dixon MA (1986) Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiol Plantarum* 66: 397-405

(21) Tyree MT and Zimmermann MH (2002) *Xylem structure and the ascent of sap*. 2nd ed, Springer-Verlag, New York.