

## 年輪の炭素同位体比から復元したスギとブナの水利用効率および蒸散量の比較

久保田多余子<sup>1</sup>・香川聡<sup>1</sup>

1 森林総合研究所

**要旨**：年輪のセルロースの炭素同位体比( $\delta^{13}C_{TR}$ )から、スギとブナの生涯にわたる水利用効率( $iWUE$ )と蒸散量( $E$ )を1年ごとに推定した。 $iWUE$ はスギの方がブナよりも大きく、 $E$ はブナの方がスギよりも大きい傾向が見られた。また、スギの $iWUE$ は $CO_2$ 濃度の上昇、飽差( $VPD$ )の上昇、および樹木の成長量増加(胸高断面積)によって上昇していたが、ブナの $iWUE$ と環境要因の関係は明瞭ではなかった。 $E$ はスギとブナともに $VPD$ の影響を受けて上昇していた。

**キーワード**：年輪、炭素同位体比、水利用効率、蒸散量、気候復元

### Comparison of water use efficiency and transpiration rate between Japanese cedar and Japanese beech reconstructed from carbon isotope ratios of annual tree-rings

Tayoko KUBOTA<sup>1</sup>, Akira KAGAWA<sup>1</sup>

1 Forestry and Forest Products Research Institute

**Abstract**: Based on carbon isotope ratios of the tree-ring cellulose ( $\delta^{13}C_{TR}$ ), lifetime water use efficiency ( $iWUE$ ) and transpiration rate ( $E$ ) of Japanese cedar and Japanese beech were estimated.  $iWUE$  of Japanese cedar was greater than that of Japanese beech, and  $E$  of Japanese beech tended to be greater than that of Japanese cedar.  $iWUE$  of Japanese cedar seemed to increase with increasing  $CO_2$  concentration, vapor pressure deficit ( $VPD$ ), and tree's radial growth (basal area), while the relationship between  $iWUE$  and environmental factors in Japanese beech was not clear.  $E$  seemed to increase with increasing  $VPD$  in both cedar and beech.

**Key-word**: tree-ring, carbon isotope ratio, water use efficiency, transpiration, climate reconstruction

#### I はじめに

広葉樹林化が進められ、種の多様性が高まるにあたり、今後、針葉樹と広葉樹の違いだけでなく、樹種の違いが水源涵養機能に及ぼす影響を明らかにする必要性が生じると予想される。しかし、流量を平準化する機能は、地表に成立する森林が針葉樹か広葉樹かよりも、地質や土壌の影響がはるかに大きく(14, 15)、流量データをもとに、森林の有無(1)だけでなく、林種や林況のような森林の質的な差が流量に与える影響を明確にすることは容易なことではない(12)。しかしながら、樹種や樹齢の違いによる蒸散量( $E$ )の違いを明確にすることは、林種や林況が流量に及ぼす影響を明らかにするための基礎的な情報として重要である。

年輪のセルロースの炭素同位体比( $\delta^{13}C_{TR}$ )を用いると、樹木の生涯にわたる単木あたりの水利用効率( $iWUE$ )を計算することが可能である(3)。また、この $iWUE$ から $E$ を推定する試みもなされている(9)。そこで、本研究では、スギとブナの $\delta^{13}C_{TR}$ を測定し、樹木の生涯にわたる $iWUE$ と $E$ を推定する。そして、環境要因として、大気中の $CO_2$

濃度( $c_a$ )と飽差( $VPD$ )、樹木の成長の指標として、胸高断面積が $iWUE$ と $E$ に与える影響を明らかにする。

#### II 材料と方法

**1. 調査地と試料の採取** 調査を森林総合研究所の釜淵森林理水試験地(以下、釜淵)および安比気象観測試験地(以下、安比)において行った(表-1)。釜淵において、成長錐を用いて、スギ16個体から胸高で直径12mmのコアをそれぞれ2方向以上から採取した。その中から4個体を選び解析に使用した。安比のブナはバイオマス量を推定するために伐採した大小様々なサイズの12個体(13)のうち、大きい方から2個体を胸高付近で輪切りにして採取した。

**2. 年輪幅の計測** スギ年輪の表面を紙やすりで磨いた上で、実体顕微鏡下(SZX 7; Olympus社製)でソフトウェア Tellervo を使用して年輪幅を分解能0.001mmで計測した。ブナの年輪幅については、スキャナ(解像度2400dpi)で読み込んだ画像を拡大して、ものさしで0.01mmの分解能で計測した。

表-1 調査地と試料木の特徴

Table 1 The study site and characteristics of sample trees

	釜淵	安比
緯度経度	38°56' N, 140°15' E	40°00' N, 140°56' E
樹種	スギ	ブナ
樹齢 <sup>1)</sup>	103	114
個体数	4	2
DBH (cm)	65±18	56, 75
樹高 (m)	23.6±13.6	18.2, 23.8

1) スギとブナそれぞれ採取時の2017年, 2012年の樹齢

**3.  $\delta^{13}C_{TR}$  の分析** スギの年輪コアと輪切りにしたブナの材から、丸鋸で、幅 12 mm、厚さ 1 mm の木口薄片を作成した。薄片のまま脂質とリグニンの除去、漂白、およびヘミセルロースの除去をして、 $\alpha$ -セルロースを抽出した(6)。試料を凍結乾燥後、実体顕微鏡(SMZ745T, Nikon 社製)下で、眼科用ナイフ(ハンドル部分 MF100 に替刃 K-730 を装着、マイクロフェザー社製)を用いて1年輪ごとに切り分けた。これを 200  $\mu$ g ずつ秤量して銀箔に包んだ後、熱分解炉(HTO, Hekatech 社製)と質量分析計(MAT252, サーモフィッシャーサイエンティフィック社製)により  $\delta^{13}C_{TR}$  を分析した。

**4. 気象データ** 成長期である5-10月の気温と湿度の月平均値を用いて、5-10月のVPDの平均値を計算した。釜淵は1938年からの釜淵における観測値を使用した。このデータが欠測の場合は新庄のアメダス値(7)をもとに補完した(9)。安比は盛岡の1924-2012年のアメダス値(7)を使用した。大気圧は酒田と盛岡のアメダス値(7)を使用した。

### 5. $iWUE$ および $E$ の推定

(1)式から  $c_i/c_a$  を、(2)式から  $iWUE$  を算出した(3)。

$$\delta^{13}C_a - \delta^{13}C_{TR} = 4.4 \left(1 - \frac{c_i}{c_a}\right) + 27 \left(\frac{c_i}{c_a}\right) \cdot \cdot \cdot (1)$$

ここで、 $\delta^{13}C_{TR}$  および  $\delta^{13}C_a$  は、それぞれ年輪のセルロースおよび大気中の  $CO_2$  の炭素同位体比(‰)。  $c_i$  と  $c_a$  はそれぞれ葉内と大気中の  $CO_2$  濃度(ppm)。  $\delta^{13}C_a$  と  $c_a$  の値は文献(11)の値を使用した。

$$iWUE = \frac{A}{g_{sw}} = \frac{(c_a - c_i)}{1.6} = \frac{c_a}{1.6} \left(1 - \frac{c_i}{c_a}\right) \cdot \cdot \cdot (2)$$

ここで、 $A$  は光合成量(kg period<sup>-1</sup>)。  $g_{sw}$  は水蒸気に対する単木あたりの気孔コンダクタンス(mol tree<sup>-1</sup> period<sup>-1</sup>)。 period は成長期の5-10月とした。

蒸散量  $E$  は次式で表される(3)。

$$E = \gamma g_{sw} \cdot \cdot \cdot (3)$$

ここで、 $v$  は葉温における飽和水蒸気圧から葉周囲の

大気の水蒸気圧の差を大気圧で割った値(hPa hPa<sup>-1</sup>)。本研究では、葉温と気温が等しいと仮定した。この時、 $v=VPD$  / 大気圧となる。

光合成量  $A$  は1年間の炭素固定量として、次の(4)~(6)式により算出した。

$$B = kD^n \cdot \cdot \cdot (4)$$

$$C = \frac{1}{2}(B_{幹} + B_{枝} + B_{葉} + B_{根}) \cdot \cdot \cdot (5)$$

$$A = C_t - C_{t-1} \cdot \cdot \cdot (6)$$

ここで、 $B$  とその添え字はそれぞれ幹、枝、葉または根の乾燥重量(kg)である。 $D$  は DBH(cm)であり、年輪幅を足し合わせて推定した。 $C$  は樹木の炭素量固定量(kg)である。 $k$  と  $n$  は係数で、スギについては、Hosoda & Iehara (4)より、幹： $k=0.046$ ,  $n=2.52$ ; 枝： $k=0.0075$ ,  $n=2.31$ ; 葉： $k=0.058$ ,  $n=1.81$  の値を使用した。スギの根についてはスギの TR 比である 0.25 (8)を地上部(幹+枝+葉)の乾燥重量に掛けて求めた。ブナは Ono et al.(13)により、幹： $k=0.095$ ,  $n=2.44$ ; 枝： $k=0.0049$ ,  $n=2.78$ ; 葉： $k=0.001$ ,  $n=2.56$ ; 根： $k=0.015$ ,  $n=2.62$  の値を使用した。 $C$  は乾燥重量の約半分であるから(8), (5)式より求めた。ある年  $t$  の1年間の炭素固定量(=光合成量  $A$ )はある年の値から前年度の値を引いて、(6)式から求めた。この  $A$  と  $iWUE$  から(2)式より  $g_{sw}$  を算出し、(3)式より  $E$  を算出した。

## III 結果と考察

**1.  $iWUE$  と  $E$  の長期傾向** スギの  $iWUE$  は  $c_a$  と同じ傾向で上昇していた(図-1)。ブナの  $iWUE$  も上昇していたが、スギの  $iWUE$  よりも小さい傾向があった。これまでの研究で、 $c_a$  が増加すると、植物は炭素の取り込み量を減らすことなく、気孔を閉じて水の損失を最小限に抑えることができるため、水利用効率は  $c_a$  の増加に伴い上昇すると考えられている(16)。光合成量はブナの方が高い傾向があった。これは、解析に使用したブナとスギの直径や樹高は同じくらいであるが(表-1)、DBH と乾燥重量の関係式((4)式)を見ると、同じ直径でブナの乾燥重量の方が大きいためであった。 $E$  は  $A$  と同じ傾向を示し、ブナの方がスギよりも大きくなっていった。これは、針葉樹は気候の変化に対してすばやく気孔を調節できるため水の消費を防ぐことができる一方で、ブナの近縁種のミズナラは乾燥条件下でも水を消費し続けたという研究結果(2)と同じ結果ではないかと考えられた。スギとブナの  $E$  は、スギとミズナラにおける樹液流速による測定値(10, 5) と比べやや小さい。これは、VPD の計算に夜間の気温と湿度を含んでおり、VPD が過小に見積もられていることが原因の一つと考えられる。

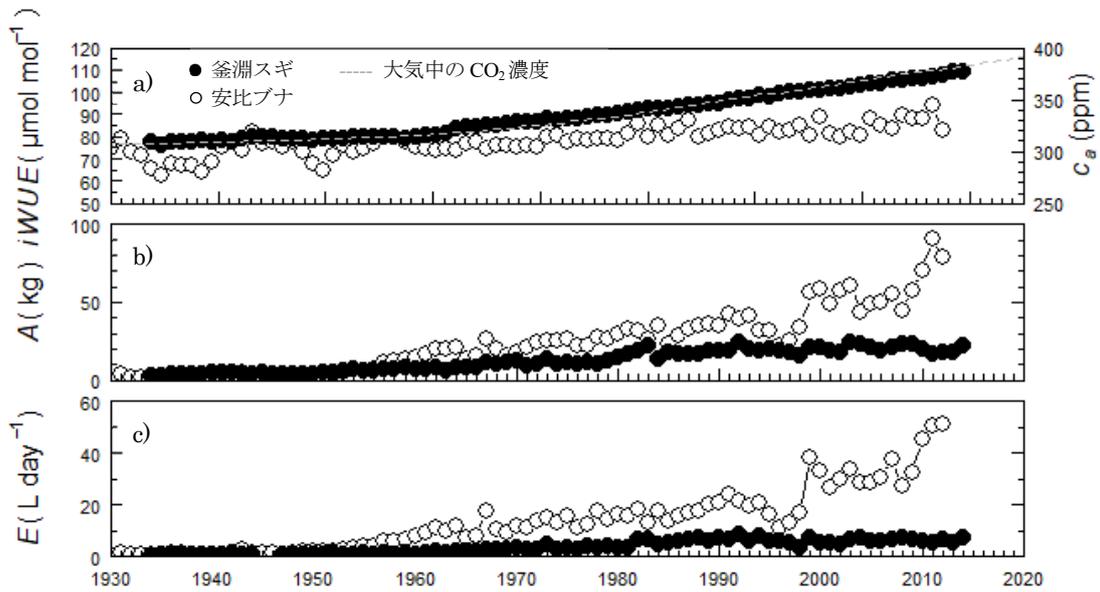


図-1. 釜淵のスギと安比のブナの(a) 水利用効率 ( $iWUE$ ), (b) 光合成量 ( $A$ ) および(c) 蒸散量 ( $E$ ) の長期変動  
 Fig.1 Long-term fluctuations of the (a) intrinsic water use efficiency ( $iWUE$ ), (b) annual net photosynthesis ( $A$ ), and (c) transpiration ( $E$ )

**2. 環境要因および樹木の成長と  $iWUE$  および  $E$  の関係** スギとブナの間で  $iWUE$  または  $E$  に差があるかどうかを2標本の  $t$  検定で検定した。また,  $c_a$ ,  $VPD$  と胸高断面積が変化したときに, スギとブナのそれぞれについて  $iWUE$  や  $E$  が, 要因ごとのグループ間で有意な差があるかどうかを Tukey 検定により調べた(図-2)。すべての要因とその中のグループで, スギとブナの間には有意な差があった。スギの  $iWUE$  は  $c_a$  が上昇するにつれ有意に上昇したが, ブナでは緩やかな上昇を示した。 $VPD$  は釜淵と安比でやや異なっていたが, スギとブナともに  $iWUE$  は  $VPD$  が上昇すると上昇した。胸高断面積が大きくなるとスギの  $iWUE$  は有意に増加したが, ブナでは上昇するが有意な違いはなかった。

$E$  は一般に葉のレベルでは  $c_a$  が上昇すると, 葉は気孔を閉じるため減少する(16)。しかし, 単木あたりのスギとブナの  $E$  は  $c_a$  の上昇により上昇していた(図-1, 図-2)。スギとブナともに  $E$  は  $VPD$  が上昇するほど, また胸高断面積が大きいほど大きかった(図-2)。これは樹液流量が  $VPD$  の上昇とともに上昇すること,  $DBH$  が大きいほど樹液流量が大きい(10)ことと同じ結果であると考えられた。一方で,  $c_a$  の上昇と樹木の成長が同時期に生じているため, 両者の影響を分離することができず,  $c_a$  が上昇するにつれて  $E$  が減少すると解釈することには注意が必要である。また, スギの  $E$  は胸高断面積が  $1500\text{ cm}^2$

以上でやや減少しているが,  $1500\text{ cm}^2$  を超える大きさのときは樹齢が 80 年を超えていたため, 樹齢による成長量の低下や  $E$  の減少の可能性も考えられる。

**III まとめ**  $\delta^{13}C_{TR}$  をもとに推定する  $E$  については, まだ推定精度に関する検討が必要である。しかし, 本研究で計算し, 比較したスギとブナの  $iWUE$  と  $E$  から, スギの方が環境変化に対する応答が明瞭であり, ブナの方が成長するにつれ蒸散量が多くなる傾向が示唆された。

**謝辞** : 本研究は科研費 (16K07796) の助成を得ました。

**引用文献**

(1) Bosch JM, Hewlett JD (1982) A review of catchment experiments to determine the effect of vegetation changes on water yield and evapotranspiration. *Journal of Hydrology*, 55:3-23  
 (2) Chirino E, Bellot J, Sánchez JR (2011) Daily sap flow rate as an indicator of drought avoidance mechanisms in five Mediterranean perennial species in semi-arid southeastern Spain. *Trees*, 25:593-606  
 (3) Farquhar GD, O' Leary MH, Berry JA (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137

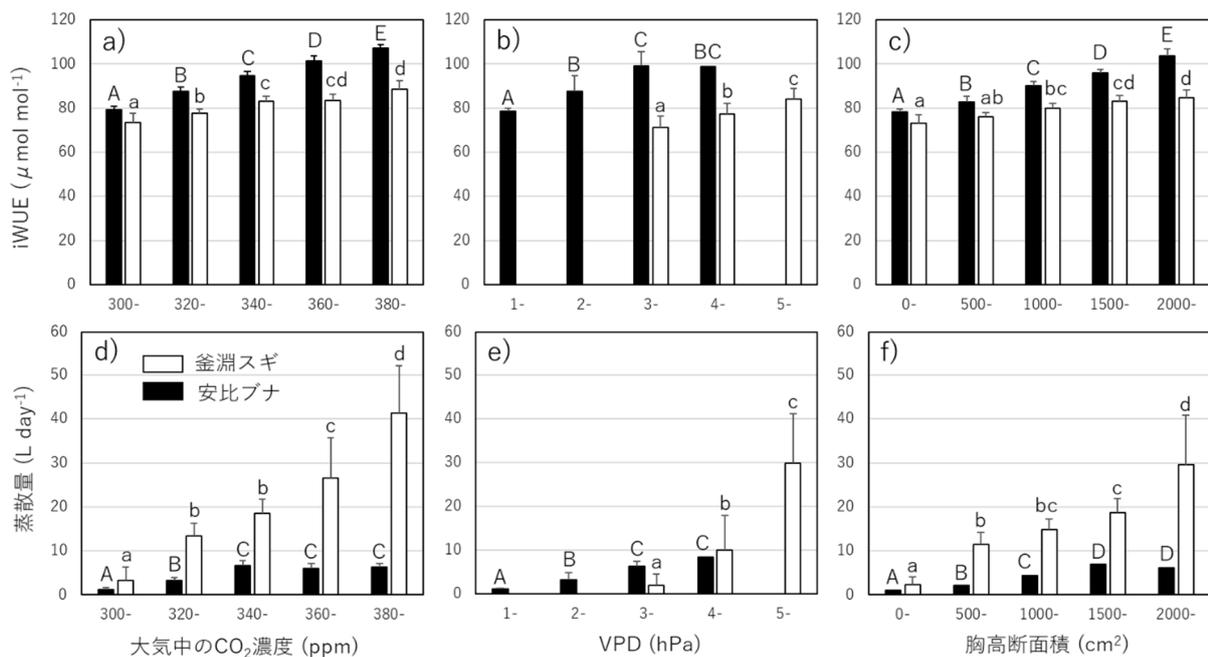


図-2. 釜淵のスギと安比のブナの *iWUE* と (a)  $c_a$ , (b) *VPD*, (c) 胸高断面積の関係および *E* と (d)  $c_a$ , (e) *VPD*, および (f) 胸高断面積の関係。エラーバーは標準偏差を示す。異なる文字を伏したエラーバーはスギまたはブナの *iWUE* または *E* に異なるグループ間で有意な差 ( $P < 0.05$ ) があることを示す。

Fig.2 The relationships between *iWUE* and (a)  $c_a$ , (b) *VPD*, and (c) basal area, and between *E* and (d)  $c_a$ , (e) *VPD*, and (f) basal area of Japanese cedar at Kamabuchi and Japanese beech at Appi site. Error bars indicate standard deviation. Error bars with different letters indicate that there is a significant difference ( $P < 0.05$ ) in the *iWUE* or *E* of cedar or beech among the different groups.

(4) Hosoda K, Iehara T (2010) Aboveground biomass equations for individual trees of *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *Larix kaempferi* in Japan. *Journal of Forest Research*, 15:299-306

(5) 飯田真一・中谷壮・田中正 (2006) 山地源流域の落葉広葉樹林における樹液流速測定に基づく林分蒸散量の評価. *水文・水資源学会誌* 19(1):7-16

(6) Kagawa A, Sano M, Nakatsuka T, Ikeda T, Kubo S (2015) An optimized method for stable isotope analysis of tree rings by extracting cellulose directly from cross-sectional laths, *Chemical Geology* 393-394:16-25

(7) 気象庁 (2021) 過去の気象データ検索. <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php> (2021年11月1日閲覧)

(8) 国立環境研究所地球環境研究センター (2020) 日本国温室効果ガスインベントリ報告書2020年. 国立環境研究所, つくば, 733pp.

(9) Kubota T, Kagawa A, Abe T, Hosoda I (2021) Effect of clear-cutting, meteorological, and physiological factors on evapotranspiration in the Kamabuchi experimental watershed in northern Japan. *Hydrological Processes* 35(4): e14111

(10) Kumagai T, Aoki S, Shimizu T, Otsuki K (2007) Sap flow estimates of stand transpiration at two slope positions in a Japanese cedar forest watershed. *Tree Physiology*, 27: 161-168.

(11) McCarroll D, Loader NJ (2004) Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, 23:771-801

(12) 村井宏 (1980) 水源かん養のためにのぞましい森林とその取扱いについて. *水利科学* 23(6) : 84-99

(13) Ono K, Yasuda Y, Matsuo T, Hoshino D, Chiba Y, Mori S (2012) Estimating forest biomass using allometric model in a cool-temperate *Fagus crenata* forest in the Appi Highlands, Iwate, Japan. *Bulletin of Forestry and Forest Products Research Institute* 12(3):125-141

(14) 志水俊夫 (2005) 日本における山地河川の流出特性. *水利科学* 48(6) : 6-17

(15) 塚本良則 (1998) 森林・水・土の保全. 朝倉書店, 東京, 138pp.

(16) Yi K, Maxwell JT, Wenzel MK, Roman DT, Sauer PE, Phillips EP, Novick KA (2019) Linking variation in intrinsic water-use efficiency to isohydricity: a comparison at multiple spatiotemporal scales. *New Phytologist*, 221:195-208