

トドマツ、アカエゾマツ苗木の耐乾性に関する研究

高 橋 邦 秀⁽¹⁾Kunihide TAKAHASHI : Studies on Drought Resistance of Todo-fir (*Abies sachalinensis* MAST.) and Akaezo-spruce (*Picea glehnii* MAST.) Seedlings

要 旨：この報告ではトドマツ、アカエゾマツ苗木の水ストレスに対する反応を耐性（樹体が乾燥状態になっても耐える性質）と回避性（乾燥状態にならないように樹体の水分状態を有利に保とうとする性質）の両面から検討し、2樹種の苗木の耐乾性の違いを明らかにすることを目的とした。

実験はトドマツ、アカエゾマツの1～8年生苗木を材料とし、障害を受けた時の苗木の水分状態や土壌含水率、致死時間、光合成の乾燥に対するヒステリシスの程度などで耐性を調べ、苗齢、脱水速度、気孔閉鎖時の水分状態、蒸散係数、乾燥時の光合成の低下速度などで回避性を調べた。苗木の水分状態は枝葉の木部圧ポテンシャル（P）、浸透圧、相対的含水率（RWC）で求め、光合成量は赤外線ガス分析装置で測定した。2樹種とも脱水速度は苗齢の大きいもの程速く、気孔閉鎖は永久萎凋点付近のPで始まり、可視被害発生の前に枝葉の篩部細胞に萎縮が観察された。被害発生点や致死点でのPはアカエゾマツがトドマツより低くなったが、永久萎凋点付近の土壌水分や同一脱水率に対する苗木の水分状態はトドマツがアカエゾマツより良好であり、致死点でのRWCや土壌含水率もトドマツのほうが小さかった。また、乾燥処理された苗木が移植後活着する限界のPはトドマツがアカエゾマツより低く、致死時間もトドマツで長くなった。このように一時的な水ストレスをおこす土壌乾燥や移植に対し、耐性と回避性とから総合するとトドマツはアカエゾマツより耐乾性が大きいと考えられる。一生育期を通しての土壌乾燥時における蒸散係数はトドマツがアカエゾマツより小さく、トドマツの水利用効率が良いことを示したが、これは光合成の低下速度や給水後のヒステリシスの程度により裏付けられる。これらのことから、慢性的水ストレス条件でもトドマツはアカエゾマツより耐乾性を示すと考えられる。

目 次

序 論	112
第1章 研 究 史	114
第2章 土壌乾燥および脱水に対する苗木の反応	117
第1節 実験の目的と方法の検討	117
第2節 土壌乾燥に対する苗木の反応	119
1) 実 験 1	119
(1) 材 料 と 方 法	119
(2) 結 果 と 考 察	119
2) 実 験 2	121
(1) 材 料 と 方 法	121
(2) 結 果 と 考 察	121
3) ま と め	127
第3節 脱水に対する苗木の反応	128
1) 実 験 3	128
(1) 材 料 と 方 法	128
(2) 結 果 と 考 察	130

2) 実 験 4	131
(1) 材 料 と 方 法	131
(2) 結 果 と 考 察	133
3) ま と め	135
第4節 乾燥処理された移植苗木の活着状態	136
1) 材 料 と 方 法	136
2) 結 果 と 考 察	137
3) ま と め	138
第3章 土壌水分の違いによる苗木の水利用特性と乾燥条件下でのみかけの光合成量	139
第1節 実験の目的と方法の検討	139
第2節 土壌水分の違いによる苗木の水利用特性	140
1) 材 料 と 方 法	140
2) 結 果 と 考 察	141
3) ま と め	144
第3節 乾燥条件下のみかけの光合成量	144
1) 材 料 と 方 法	144
2) 結 果 と 考 察	145
3) ま と め	147
第4章 結 論	148
引 用 文 献	150
Summary	157
Plate	1~2

序 論

トドマツ、アカエゾマツは北海道に天然分布する代表的な針葉樹であり、重要な造林樹種でもある。昭和53年度北海道林業統計によると、北海道における針葉樹の造林面積 31,169 ha のうち 68.0% がトドマツ、12.0% がアカエゾマツとなっている。最近の造林面積の減少傾向の中で、造林地の奥地化、高海拔地化にともないアカエゾマツの相対的な比率は10年前に比べて増している。このことは苗木の生産量の推移からもうかがうことができる。

林 (1960)²⁸⁾ によれば、天然分布上の特徴としてトドマツは深根性で適潤肥沃な深い土質を好み、南西斜面の中腹以上に多く、ミズナラ、エゾマツ等と競合するが、アカエゾマツは浅根性で湿原、蛇紋岩地、火山灰礫地など特殊な地域に多く、純林をなす性質があり¹³²⁾、トドマツと住み分けすることが多いとされている。しかし、アカエゾマツは適潤肥沃な土地に造林すれば、トドマツと同等の生長をすることも報告されており、アカエゾマツの土地条件に対する適応範囲は現実の天然分布より広いが、他樹種との競争に弱いため分布が狭められているとの見方⁸²⁾もある。

トドマツ、アカエゾマツ造林木の気象被害として大きな比重を占めているのは凍霜害、寒風害であるが^{38)78)79)81)97)~99)103)}、春から夏にかけての異常乾燥によっても活着不良等により前者と同程度の被害を受けることがある。造林現場では乾燥地に強いものとしてカラマツをあげ、トドマツがこれに次ぎ、アカエゾマツは前の2樹種に比べると乾燥に弱いといわれている。

気象災害としての干ばつは、記録のはっきりしている明治以降から1978年までに7例が報告¹⁾¹⁰⁰⁾¹¹⁸⁾されている。樹木被害については、天然林や人工林の成木が枯死するような乾燥害は記録になく、植え付け

後1～4年までの苗木, 特に前年秋植え苗木と当年春植え苗木に被害が集中している。森林保険調書に項目のあがっている1973年と1976年の乾燥害についてその特徴をみると, 1973年は空知, 上川, 留萌の各支庁に被害が多く, 平均被害率は被害の発生した造林地面積に対しトドマツで35%, カラマツで41%となった。1976年は空知, 上川, 留萌, 宗谷の4支庁に被害が多く, 平均被害率はトドマツで38%, カラマツで37%, アカエゾマツで41%となった。この両年について気象経過を検討してみると¹⁰¹⁾¹⁰²⁾, 5～7月の間に1か月は降水量が月平年値の30%以下の異常少雨となっており, 5～6月に異常少雨となった場合の被害が大きい傾向を示した。気温が低く, 土壌が乾燥しにくい北海道の造林地で乾燥害が発生するのは, 実例のような異常少雨が主因となり, 晴天, 高温, 風などはFRITTS (1966)²⁴⁾が模式化しているように乾燥害の促進要因と考えられる。

トドマツ, アカエゾマツの水ストレスに対する生理学, 生態学上の性質については, 土壌水分⁴⁰⁾¹²⁰⁾¹²⁸⁾, 蒸散量^{121)～123)126)}, 浸透圧⁴⁷⁾⁴⁸⁾¹³⁴⁾, 溶質比⁸⁷⁾などについて調べられているが, まだ断片的であり耐乾性そのものを論ずるに至っていない。特にアカエゾマツについては情報不足である。実例からみて北海道の造林地における乾燥害は, 異常気象の場合で被害対象林地の40%前後, 通常は10%未満であり, いずれも移植に際しての活着不良が主因と考えられる。また, 植え付け苗木が全滅するような造林地は少なく, 苗木の取り扱いによっては更に活着率を上げることが可能と考えられる。そのためには主に

- 1) 苗木の耐乾性
- 2) 耐乾性苗木の育苗法
- 3) 植え付け前後の苗木の取り扱い方法
- 4) 造林地の土壌水分条件や微気象

の4点を検討しておく必要がある。2), 3), 4)は実行上の問題が中心となるが, その判断基準となる苗

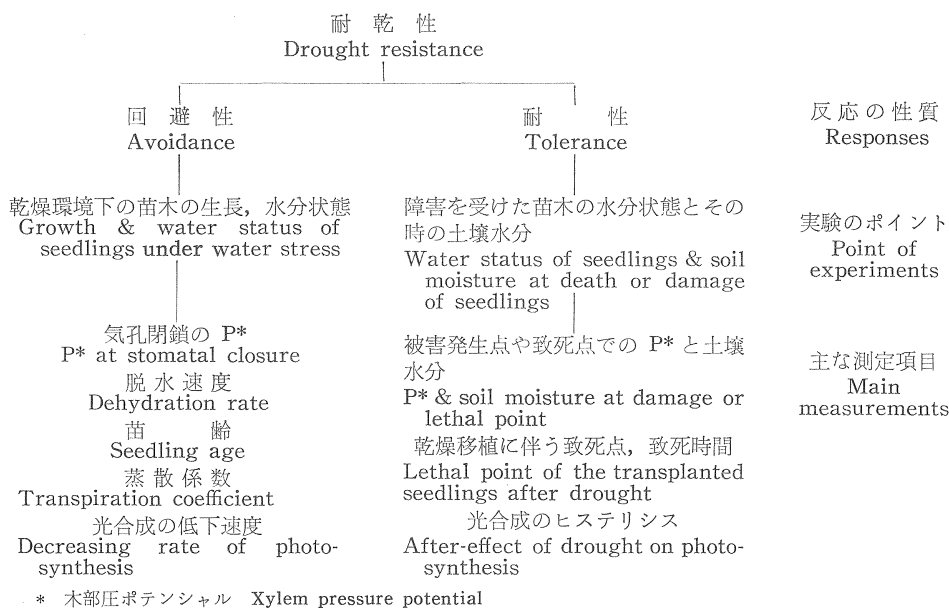


Fig. 1 実験のくみたち
Framework of this study.

木の生理面からの裏付けが重要となる。それ故、この研究では耐乾性の比較基準を検討するとともに、トドマツ、アカエゾマツ苗木の耐乾性を明らかにすることを目的とした。

耐乾性に関連した用語や比較基準については、現在でも整理されていない面があり、佐藤 (1956)¹⁰⁶⁾ や PARKER (1969)⁹⁰⁾ が指摘するように、研究者の好みや外国語の翻訳の困難さからくる混乱もある。本研究では、耐乾性を回避性と耐性の 2 つの性質に分け、Fig. 1 に示すような項目について調べ、トドマツ、アカエゾマツ苗木の耐乾性を評価し比較した。図中の致死時間については、LEVITT (1972)⁶⁷⁾ は耐性と回避性が総合された耐乾性を示すとしているが、全体として耐性の影響が大きいと述べており、図では便宜上耐性に含めた。そして、これらの耐性や回避性の比較基準としては、不可視害の状態でも枝葉の水分状態の違いをよく示す木部圧ポテンシャル (P) を用いることとした。しかし、苗木の水分状態に影響の大きい、根の生長周期⁴⁶⁾¹¹⁷⁾¹³¹⁾、風と蒸散量の関係¹⁷⁾⁶⁴⁾¹⁰⁵⁾¹³⁶⁾、冬の乾燥害の問題などについては触れることができなかった。

この研究をまとめるにあたって、懇切なご指導を賜った北海道大学農学部教授 武藤憲由博士に厚くお礼申しあげる。また、本論文の校閲を賜った北海道大学農学部教授 岡沢養三博士および同教授 東三郎博士、林業試験場北海道支場 坂上幸雄造林第一研究室長、同 早稲田 収育林部長、同 吉本 衛支場長、林業試験場 蜂屋欣二造林部長に謝意を表する。

第 1 章 研 究 史

植物の水分生理に関しては数多くの研究がおこなわれているが、ここでは耐乾性の内容およびその尺度となる基準のいくつかについて若干の整理をおこなった。

耐 乾 性

異常乾燥による造林地や森林での被害の樹種比較の報告は欧米に多いが、それらによる樹種の耐乾性の順位は必ずしも一致せず、相反する結果も報告されている⁹⁰⁾。北海道における異常乾燥による被害報告は 1976 年のものがあるが¹⁾¹¹⁸⁾、樹種の耐乾性の比較は立地上の差などにより困難である。

このように野外観察の結果のみでは耐乾性の比較がむずかしく、同一条件での比較実験が必要となる。耐乾性を明らかにするための実験はきわめて多くおこなわれており、そのレビュー—3)36)59)~64)66)67)88)~90)110)111) も多い。これら文献の中から耐乾性を検討する場合にその尺度となる性質を要約すると次のようになる。

- 1) 水の貯蔵能力—材の性質、幹の大きさなど
- 2) 乾燥条件下での脱水防止作用—気孔閉鎖、クチクラ蒸散量など
- 3) 乾燥条件下での吸水能力—根の深さ、吸水面積、葉による露の吸水力など
- 4) 乾燥条件下での代謝活動維持能力—光合成能率、生産物質の転流速度など
- 5) 乾燥条件下での原形質維持能力—酵素活性、たん白の変性など

このうち 1)~4) は LEVITT (1972)⁶⁷⁾ のいう回避性 (avoidance) の要素が強く、4) の一部と 5) は耐性に影響される面が強いと思われる。回避性は低い水ポテンシャルにならないようにできるだけ樹体の水分状態を有利に保とうとする性質で、水を保存することによって回避性を示す water savers と、水の損失を回復できるだけの吸水能力をもつ water spenders に大別されているが、葉、幹、根などの形態的な特徴によって影響を受ける。耐性は文字通り低い水ポテンシャルに耐える性質で、代謝活動や酵素活性、たん白の合成のように、生理、生化学上の性質が大きな意味をもってくる。被害レベルとの関連で

いえば、不可視被害の段階では回避性の違いが影響し、可視被害が発生する段階では耐性の影響が大きいといえる。

PARKER (1969)⁹⁰⁾ の分類によれば、STOCKER (1929)¹¹³⁾、1956¹¹⁴⁾ の non-plasmatic resistance や BIEBL (1938)⁶⁾ の ökologische Resistenz などが回避性にあたり、MAXIMOV (1929)⁷¹⁾ の true or physiological drought resistance、STOCKER の plasmatic resistance、ILJIN (1930)⁸⁹⁾ の Austrocknungsresistenz、PARKER (1968)⁸⁹⁾ の desiccation resistance などが耐性と同義とされている。

回避性の尺度としては、乾燥条件下での水の利用効率（例えば蒸散係数）、クチクラ蒸散量、気孔閉鎖時の水ポテンシャル、吸水力、根の発達状態などがあげられる。これらは単独で耐乾性の絶対的評価とはならないことが多いが、佐藤 (1956)¹⁰⁶⁾ や田崎 (1960)¹³⁸⁾ がアカマツ、スギ、ヒノキなどのクチクラ蒸散量や根の発達状態などを組み合わせて耐乾性を比較しているように、2つ以上の回避性を明らかにすることにより樹種の耐乾性の比較は可能である。耐性の尺度としては、致死点や被害の発生点における樹体の水ポテンシャルや光合成におけるヒステリシスなどがあげられる。永久萎凋点からの致死時間は耐性として使われることもある³¹⁾が、保持水分量やクチクラ蒸散量などの回避性も関係してくるので、総合的な耐乾性を示しているとも考えられる。また、致死点での土壌水分も総合的な耐乾性の尺度となりうる。最近では、プレッシャーチャンバー⁸⁰⁾¹⁰⁷⁾やサイクロメーター³⁷⁾⁷⁰⁾の利用により、植物体や土壌の水ポテンシャルの測定が容易となり、耐性についての研究がしやすくなった。

木部圧ポテンシャルおよび相対的含水率

植物体の水分状態を測定するために開発されたプレッシャーチャンバーは、DIXON (1914)¹⁹⁾によって基本型が作られ、SCHOLANDER ら (1965)¹⁰⁷⁾ や WARING (1970)¹³⁹⁾、WARING と CREARY (1967)¹⁴⁰⁾ によって野外測定用に改良された後、多くの研究で用いられるようになった。このプレッシャーチャンバーによって測定される負圧は、研究者によって、xylem sap pressure, xylem water potential, xylem pressure potential などと違った呼びかたをされているが、この研究では森川ら (1978)⁷⁷⁾ がまとめているように木部圧ポテンシャル (xylem pressure potential, P) を用語として用いる。

この P により SCHOLANDER¹⁰⁷⁾ らはいろいろな立地にある樹木の水分状態に特徴があることを示し、BOYER (1967 a)⁸⁾ はイチイ、シャクナゲ、ヒマワリを用いて P とサイクロメーターによる葉の水ポテンシャルとを比較し、P が葉の水ポテンシャルとほぼ等しいことを示した。このことは他の多くの報告⁵⁾⁷⁾¹⁰⁾²¹⁾²³⁾⁵⁰⁾⁹³⁾～⁹⁵⁾でも認められている。最近では、環境要因と P や樹液流速の関係から蒸散量を数式化する研究³²⁾～³⁴⁾もおこなわれている。

しかし、BOYER (1967 b)⁹⁾、KAUFMANN (1968 c)⁵²⁾、RITCHIE と HINCKLEY (1971)⁹³⁾ などの研究で明らかにされたように、木本植物では草本植物に比べ P と葉の水ポテンシャルとの差が大きくなる場合もあり、カン類のように全く相関が認められなかった例もある。これは髄の存在や木部組織内の空胞や空隙に原因があると説明されている。これらの例に対し、マツ類、モミ類、トウヒ類については P と水ポテンシャルとの相関が高く、P は葉の水ポテンシャルに等しいと考えても差しつかえない¹¹²⁾。そして、マツ²⁹⁾³⁰⁾⁵⁶⁾¹¹⁶⁾、スギ⁷⁵⁾¹⁰⁴⁾、ヒノキ⁷⁶⁾の P の日変化の測定例では、樹体の水分状態の変化を極めて良く示していることが報告されている。また、2種のマツについて造林地へ植え付け後の水分状態の違いを調べた報告²⁾、マツノザイセンチュウの加害と P の関係を論じたもの¹¹⁹⁾、トドマツの P に与える雪の影響¹²⁷⁾、梱包方法の違いと苗木の P との関係を論じたもの¹³⁰⁾なども報告されている。

さらに、プレッシャーチャンバーを使用する際の問題点として加圧速度がある。WARING と CLEARY (1967)¹⁴⁰⁾ は $0.7 \text{ bar} \cdot \text{sec}^{-1}$ で 4~5 bar, RITCHIE ら (1971)⁹³⁾ は $1 \text{ bar} \cdot \text{sec}^{-1}$ で 2~4 bar の誤差を認めている。

葉の相対的含水率 (relative water content, RWC) は葉の飽和含水量を基準としたもので、次式によって求められる。

$$\text{RWC} = [(\text{葉生重} - \text{葉乾重}) / (\text{葉の水飽和重} - \text{葉乾重})] \times 100 = 100 - \text{SD}$$

ここで、SD は STOKER (1929)¹¹³⁾ のいう飽差 (Sättigungsdefizit) である。

この RWC は、WEATHERLEY (1950)¹⁴¹⁾ が relative turgidity と呼んだものと同一であるが、含水率を基準にしていることから呼び方に疑義が出され¹³⁸⁾、BARRS (1968)⁹⁾ によって relative water content と名付けられ、現在ではこの用語が一般的となっている。

RWC や SD については、これまでの研究で葉の水ポテンシャルと相関が高く、乾重や生重を基準とした含水率に比べて植物体の水分状態を良く示すことが報告³⁾¹⁸⁾²⁵⁾²⁷⁾⁴⁴⁾¹¹²⁾¹⁴¹⁾¹⁴²⁾ されている。しかし、葉の水ポテンシャルに対応する RWC や SD は、植物の種類や生育相で異なる場合があり、種間の比較をする際は注意を要する。

蒸散係数、水ストレスと光合成

蒸散係数 (transpiration coefficient) と同じ概念を示すものとして、要水量¹²⁾ (water requirement) や蒸散比⁶³⁾ (transpiration ratio) があり、これと逆比例の関係にあるものとして蒸散効率⁷²⁾ (efficiency of transpiration) や P/T 率⁵⁸⁾⁶⁵⁾ (Productivität der Transpiration) があげられる。蒸散比や P/T 率は、単位時間における光合成量と蒸散量の関係であり、かなり短時間の生理学的な意味が強い用語である。生理学的にみると、光合成量の変化と蒸散量の変化は必ずしも一致しない²⁶⁾⁶⁵⁾ので、短時間の生理学レベルの結果を、いろいろな条件が積算された蒸散係数と対比させる場合は、実験条件や生育相の問題などを十分考慮する必要がある。

蒸散係数については、多くの作物¹²⁾⁷²⁾¹³⁵⁾ で調べられ、環境要因との検討もなされている。苗木についての蒸散係数は、平田ら (1930~1933)³⁷⁾ がスギ、ヒノキ、アカマツ、ケヤキ、ハンテンボクについて日射量と土性の影響を調べた。芝本 (1952)¹⁰⁹⁾ はスギ、ヒノキ、アカマツについて土壤水分や肥沃度との関係を調べ、肥沃なもののほど、土壤水分が少いもののほど蒸散係数が小さくなる傾向を報告している。香山 (1942)⁵⁵⁾ はカラマツ他 5 種の蒸散係数を調べたが、束植え状にしたためか先の平田や芝本の結果よりかなり小さな値となっている。高橋 (1972, 1973, 1975)^{123)~125)} はトドマツ、アカエゾマツ他 4 樹種について土壤水分の影響を調べたが、およそ 600~300 の範囲に各樹種の蒸散係数は含まれ、土壤水分に対する反応は樹種によって異なる傾向を示した。

土壤乾燥やポリエチレングリコールなどを用い、樹木について水ストレスと光合成の関係を調べたものには、根岸と佐藤 (1954 a, b, 1955)^{83)~85)}、根岸 (1966)⁸⁶⁾、BRIX (1962, 1971, 1972)^{14)~16)}、HINCKLEY (1972³²⁾, 1978³⁵⁾), GROSS (1976)²⁶⁾、BEADLE と JARVIS (1977)⁴⁾ の報告などいくつかあるが、光合成が低下しはじめる点や 0 になる点の樹木の水ポテンシャルは樹種や測定条件で異なる。早いものは -4 気圧以下になると光合成が低下しはじめる³²⁾。遅いものでは -10 気圧以下で低下をはじめ、-15 気圧で 20% 前後の減少、0 になるのは -22 気圧⁴⁾ や -35 気圧¹⁶⁾ という例もある。このような違いは、樹種の特性の他に、KRAMER と KOZLOWSKI (1979)⁶⁴⁾ が指摘している同化箱内の湿度、温度、照度などの条件の差も検討

する必要があるようである。

第2章 土壤乾燥および脱水に対する苗木の反応

第1節 実験の目的と方法の検討

この章では、土壤を乾燥させることや根から土を取り除くことにより苗木を強制的に脱水させ、トドマツ、アカエゾマツの乾燥耐性の違いを明らかにすることを目的とした。また、樹体内の水分状態悪化の指標を求めることも課題とした。

耐性を比較するためには被害現象の検討が早道と考えたので、極端乾燥条件下で被害の発生点や致死点における苗木や土壤の水分状態を調べることとし、脱水速度、気孔閉鎖、苗齢や苗木の大きさといった回避性に関連する問題も検討した。

はじめの実験1, 2は土壤乾燥に伴う苗木の反応をプレッシャーチャンバーによる木部圧ポテンシャルや相対的含水率などにより調べ、被害との関連を検討した。実験1では被害が発生しなかったので、実験2の予備的なものとなった。次の実験3, 4は吸水できない状態での脱水に対する反応をみた。実験3では開芽期における乾燥害発生時の苗木の水分状態を、実験4では脱水時間と苗木の水分状態、脱水率に与える苗齢の影響を主に調べた。実験5は乾燥処理した苗木を移植し、その活着状態から致死時間と結びつけて耐乾性について検討したものである。

こまかい実験方法については各実験ごとに述べることにし、ここでは苗木の水分状態の尺度として用いたプレッシャーチャンバーによる枝葉の木部圧ポテンシャル (P) と葉の相対的含水率 (RWC) について若干の検討を加える。

測定に用いたプレッシャーチャンバーは -40 気圧までしか測定できないため、-40 気圧以下の P については枝葉の搾汁液の浸透圧で代替した。この代替は植物体の細胞の水ポテンシャルの関係式から理論

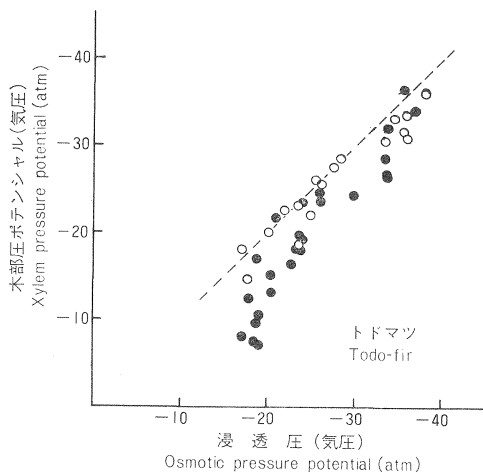


Fig. 2 秋期の当年枝葉の木部圧ポテンシャルと浸透圧の関係

Relationship between xylem pressure potential and osmotic pressure potential in current shoots in autumn.

(○: 1975年, ●: 1976年)

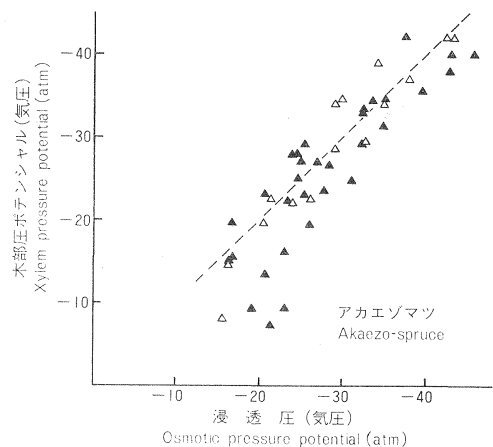


Fig. 3 秋期の当年枝葉の木部圧ポテンシャルと浸透圧の関係

Relationship between xylem pressure potential and osmotic pressure potential in current shoots in autumn.

(△: 1975年, ▲: 1976年)

上うらづけられる。すなわち、一般に植物体の水ポテンシャルの関係式は次式であらわされる。

$$\psi_w = \psi_p + \psi_s + \psi_m \quad \dots\dots\dots(1)$$

ここで ψ_w : 水ポテンシャル (符号は -), ψ_p : 圧ポテンシャル (+, 膨圧), ψ_s : 浸透ポテンシャル (-, 浸透圧) ψ_m : マトリックポテンシャル (-) である。通常の水分状態の場合には ψ_m の値が小さく無視して差しつかえないので (1) 式は,

$$\psi_w = \psi_p + \psi_s \quad \dots\dots\dots(2)$$

となる。ここで $\psi_p = 0$ であれば

$$\psi_w = \psi_s \quad \dots\dots\dots(3)$$

となる。この $\psi_p = 0$ になる ψ_s はトドマツで -15 気圧付近であることは既に報告¹²⁷⁾したが今回の測定結果もほぼ同じであり、アカエゾマツについても同様である (Fig. 2, 3) ので、-40 気圧以下の P について浸透圧で代替しても問題はないと考えた。

しかし、BOYER (1967 b)⁹⁾ が報告しているように、乾燥状態のイチイでは ψ_m が -5 bar にもなっており、また、HETH と KRAMER (1975)³¹⁾ の報告で乾燥したマツの ψ_p が計算上 -10 bar にも達している。このマツの例では ψ_m が低下したためとも考えられる。このように乾燥状態のときの ψ_m が無視できない場合もあるので、トドマツ、アカエゾマツの ψ_m を BOYER⁹⁾ の方法に従って測定してみると Fig. 4 のようになる。アカエゾマツでは枝葉の対乾重合水率が 80% 以下の ψ_m は無視できない結果となった。すなわち、 $\psi_p = 0$ のときのアカエゾマツは (1) 式から

$$\psi_s = \psi_w - \psi_m$$

となり、 ψ_s は真の水ポテンシャルよりもやや高い値を示すと考えられ、致死点付近で数気圧の差となった。

RWC の測定方法については SLAVIK (1974)¹¹²⁾ が紹介しているようにいろいろの工夫がされているが、飽和含水量を求めるときの条件により多少の誤差が生じる。この研究では測定材料が針葉なので、作業の都合上 WEATHERLEY (1950)¹⁴¹⁾ の方法に準じ、24 時間、20°C の暗黒下で針葉を純水に浮かせて飽和含水率を求めた。枝の左側の葉で RWC を測定し、同時に対乾重合水率を計算したものと、右側の葉で対乾

重合水率のみを測定したものとを比較し、葉を純水に浮かせている間の乾物重の減少による RWC の誤差を求めてみると、トドマツで $1.7 \pm 0.7\%$ (10本)、アカエゾマツで $2.6 \pm 1.2\%$ (8本) となった。しかし、この程度の誤差は今回の実験結果の検討に支障はなかった。

なお、実験に用いた苗木はどの苗齢のものも、トドマツが定山溪営林署百松苗畑産、アカエゾマツが大夕張営林署南部苗畑産である。

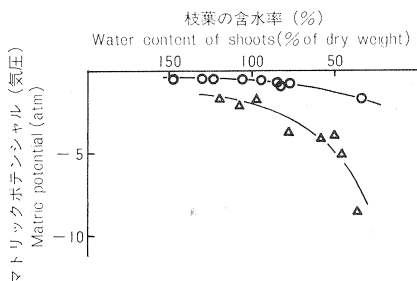


Fig. 4 乾燥にともなうトドマツ (○), アカエゾマツ (△) の当年枝のマトリックポテンシャル

Change of matric potential in current shoots of both Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△) with decreasing water content.

第2節 土壤乾燥に対する苗木の反応

1) 実験 1

(1) 材料と方法

1975年4月末にトドマツ5年生苗、アカエゾマツ6年生苗を1/5,000aの白色ワグナーポットに移植し、1か月間戸外に置いて活着を確認した後、6月からガラス室(側面は開放、室温20°C以上になると天井の1/5が自動的に開く)で育てた。9月までは3日に1回の割で給水をし、9月1日から給水を止め10月16日までガラス室においたまま自然条件で土壤を乾燥させた。

苗木の水分状態は、当年生輪生枝のPおよび葉のRWCを測定して調べた。PとRWCの測定は、9月1日より苗木の乾燥状態を観察しながら8回おこなった。2樹種とも1回の測定に5~6個体を使用し、全試料数はトドマツ43個体、アカエゾマツ42個体となった。

土壤水分は、各測定回ごとにPの最高値と最低値を示した2個体のものにつき、直径1.6cmのコルクボウラーで表面下3~13cmの範囲の土を採取し、90°Cで24時間乾燥させて含水率を求めた。遠心法²⁰⁾による使用土壤の水分当量(pF 2.7)の含水率は35.8%対乾土となり、永久萎凋点は計算上19.5%となる。

測定終了の苗木には十分給水して乾燥害の有無を観察したが、可視被害は認められなかった。

(2) 結果と考察

土壤の乾燥に伴うPの変化は、Fig. 5に示すように、トドマツ、アカエゾマツとも土壤水分が永久萎凋点以下になると急激に低下しはじめる。その変曲点は-15気圧付近と推定されるが、2樹種の変曲点の違いは、土壤水分の測定試料が少ないため明確にならなかった。永久萎凋点(pF 4.2)の土壤の水ポテンシャルは-15気圧であるから、苗木のPが-15気圧付近から急に低下してくるのは当然の結果といえる。Pが-40気圧に達した時の土壤水分はトドマツで12.5%対乾土、アカエゾマツで14.0%であった。

Fig. 6に示すPとRWCの関係から、トドマツでは-15気圧付近、アカエゾマツでは-20気圧付近を変曲点として、RWCの急で直線的な低下がみられた。この変曲点のRWCは、トドマツで85%付近、アカエゾマツで80%付近であった。この変曲点のRWCの値は、アカマツでRUTTERら(1958)⁹⁰⁾やJARVISら(1963d)⁴⁴⁾が気孔閉鎖のRWCとしたものにほぼ等しい。

また、先に述べたPと浸透圧の関係(Fig. 2, 3)から、枝葉における膨圧がほぼ0になるPは-15気圧以下であり、この変曲点は苗木にとっても生理的に重要な意味を持つ。

これらのことから、トドマツ、アカエゾマツの苗木ではPが-15~-20気圧、RWCが85~80%の範囲より低下すると膨圧は0となり樹体内の

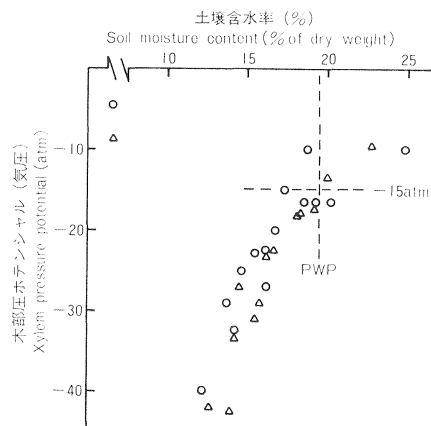


Fig. 5 土壤水分と木部圧ポテンシャルの関係

(○: トドマツ, △: アカエゾマツ)

Effect of soil moisture on xylem pressure potential in current shoots of Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△).

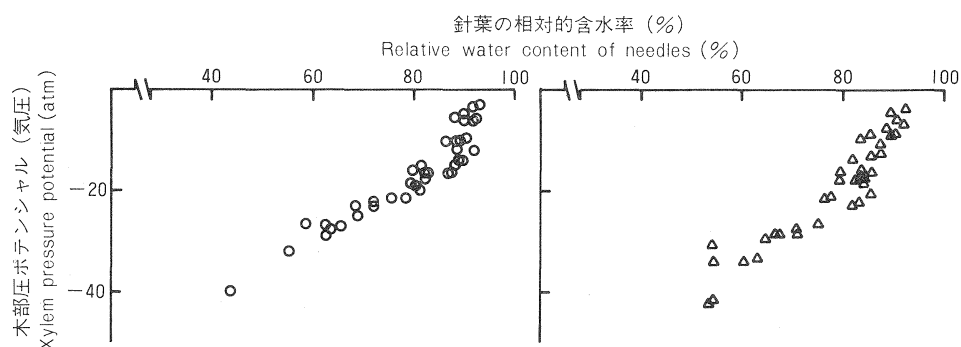


Fig. 6 木部圧ポテンシャルと針葉の相対的含水率の関係

(○: トドマツ, △: アカエゾマツ)

Xylem pressure potential in relation to relative water content of needles in Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△) current shoots.

Table 1. 給水後の P の回復

Changes of P after watering

トドマツ Todo-fir			アカエゾマツ Akaezo-spruce		
給水前 Before watering (-atm)	4 時間後 4 hours after watering (-atm)	24 時間後 24 hours after watering (-atm)	給水前 Before watering (-atm)	4 時間後 4 hours after watering (-atm)	24 時間後 24 hours after watering (-atm)
20.0	5.0	3.5	29.0	21.0	11.0
21.5	7.5	5.5	22.5	9.0	9.5
18.5	3.5		17.0	9.0	
19.0	6.8		21.5	8.5	
16.5	4.5		17.5	5.8	
16.5	4.0		21.0	7.5	

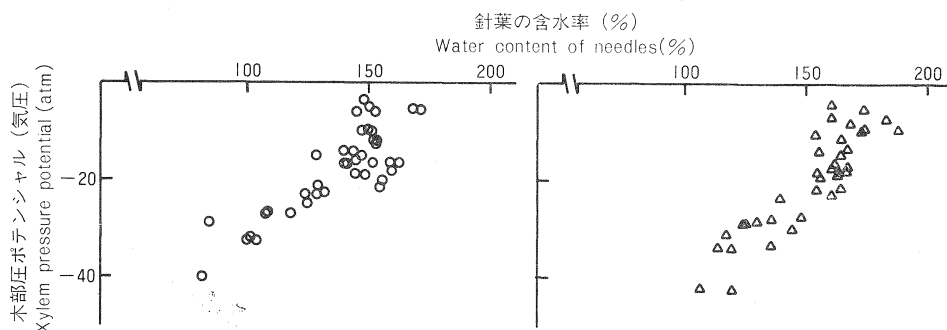


Fig. 7 木部圧ポテンシャルと針葉の含水率の関係

(○: トドマツ, △: アカエゾマツ)

Xylem pressure potential in relation to water content of needles in Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△) current shoots.

水分状態が悪化していくものと考えられる。この P の値は、加藤 (1954)⁴⁹⁾ がカラマツの浸透圧について水分経済悪化の指標とした値とも一致している。

この実験で測定に用いた苗木の P が夜間でも $-15 \sim -20$ 気圧以下になるには、給水停止後もっとも短いもので約 2 週間かかった。また、 -15 気圧以下になった苗木に再び給水すると、Table 1 に示すように 4 時間後にはほとんどの苗木が正常な P を示したが、 -29 気圧になったアカエゾマツでは -11 気圧まで回復するのに 24 時間も必要とした。従来から用いられている葉の含水率 (対乾重) と P の関係を見ると (Fig. 7), P との相関は認められるが、RWC に比べて変動が大きく、変曲点が不明確である。

2) 実験 2

(1) 材料と方法

1976 年 4 月末に 1/5,000 a ワグナーポットに移植し、戸外に置いておいたトドマツ 4 年生苗とアカエゾマツ 7 年生苗を材料とし、9 月 1 日より 11 月 7 日まで人工光グロースキャビネット 2 室で実験した。鉢用土壌は実験 1 と同じものを使用した。人工光の光源は 1 kw 水銀灯 6 個、400 w 陽光ランプ 16 個、200 w リフレクターランプ 8 個、蛍光灯 16 本を使用し、苗木上の照度は 45 Klux である。室温は 20°C 、空中湿度は 40~60%、日長条件は 14 時間日長とした。1 室内に置ける鉢数は 24 鉢なので、測定時ごとに補充をし、最後の補充をした 10 月 10 日にはトドマツ 64 個体、アカエゾマツ 61 個体となった。各鉢の土壌水分は同一にせず適当に給水して室内に持ちこんだ。

P, RWC および土壌水分の測定は実験 1 と同様におこない、土壌水分は全部の鉢について測定した。枝葉の浸透圧は P 測定用の枝を除いた 2~4 本の輪生枝葉を試料とし、 -30°C で凍結後搾汁した搾汁液について、cc 熱電対を利用した氷点降下測定装置で測定した。また、気孔閉鎖の P を推定するため、2 樹種の鉢植え苗木各 10 個体について蒸発散量を 0.5 g 精度の直示天秤で測定した。その他、乾燥に伴う枝葉の解剖学的所見を得るための試料を採取し、常法によりパラフィン切片を作成した。

測定を終了した苗木は、十分給水して一週間以上野外に置き可視被害を観察した。被害度は、0:健全(可視被害なし)、1:着葉の $\frac{1}{2}$ 以下枯死、2:着葉の $\frac{1}{2}$ 以上枯死、3:全枯の 4 段階に分けた。実際には被害度 2 のものは少なく、1 と 3 が多かった。被害度 1 では枝の先端部や上側についている葉の一部が枯死する程度の軽微なものが多かった。P と RWC、浸透圧の測定に用いた枝葉の被害状態は RWC 測定時の変色状態から判断したが、これらの測定に使用した枝葉量は全枝葉量からみればわずかであり、被害の判定に支障なかった。被害度 2 のトドマツ苗木 1 本と被害度 3 のトドマツ 7 本、アカエゾマツ 2 本については搾汁液が採取できず、浸透圧は測定できなかった。

(2) 結果と考察

トドマツ、アカエゾマツについて、土壌水分と P、土壌水分と RWC、P と RWC、P と葉の含水率の関係を Fig. 8~12 に示す。

土壌の乾燥に伴い P は低下するが、土壌含水率 30% 付近までは P に対する土壌水分の影響は少なく、アカエゾマツは 25% 以下で、トドマツは 20% 以下で急速な P の低下がおこる。永久萎凋点 (19.5%) 以下になると土壌水分に対して垂直的に P が低下する (Fig. 8)。この傾向は RWC でもまったく同じである。永久萎凋点付近の P はトドマツで $-15 \sim -20$ 気圧、アカエゾマツで $-20 \sim -25$ 気圧、RWC はトドマツで 90~80%、アカエゾマツで 85~75% であった。また、土壌含水率が 25~18% の範囲では、トドマツに比べアカエゾマツの P は低く、RWC は小さくなる傾向を示した (Fig. 8, 9)。このように

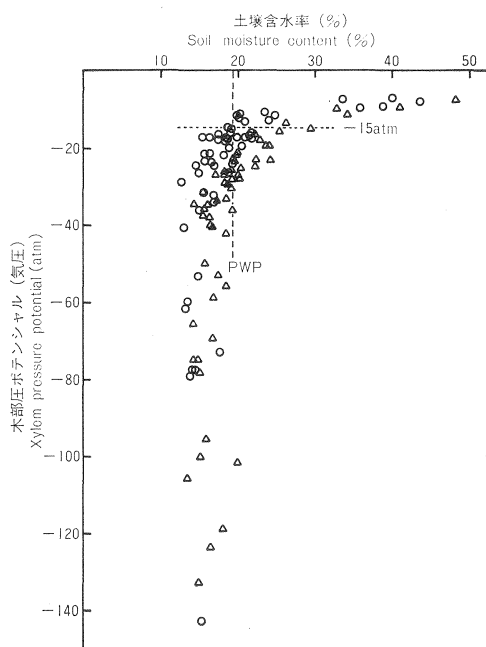


Fig. 8 土壤の乾燥にともなう木部圧ポテンシャルの変化
(○: トドマツ, △: アカエゾマツ)

Effect of soil moisture on xylem pressure potential of Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△) current shoots.

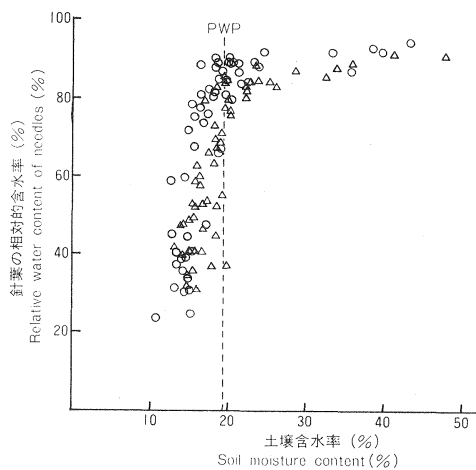


Fig. 9 土壤の乾燥にともなう針葉の相対的含水率の変化
(○: トドマツ, △: アカエゾマツ)

Effect of soil moisture on relative water content of Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△) current needles.

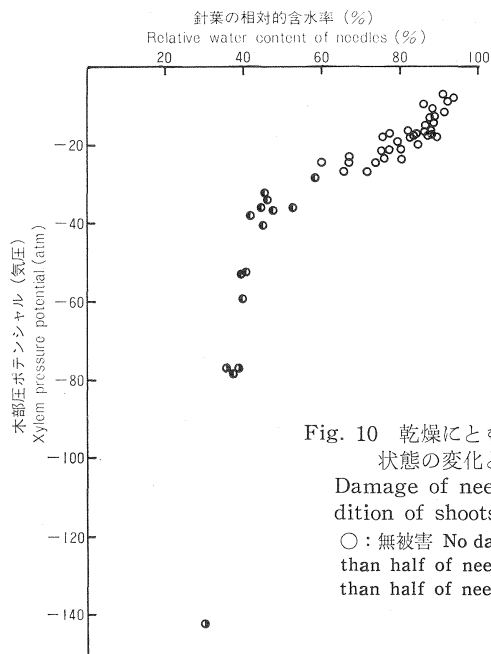


Fig. 10 乾燥にともなうトドマツ苗木の枝葉の水分状態の変化と被害度

Damage of needles in relation to water condition of shoots in Todo-fir seedlings.

○: 無被害 No damage, ◐: 1/2 以下 Damage on less than half of needles, ●: 1/2 以上 Damage on more than half of needles.

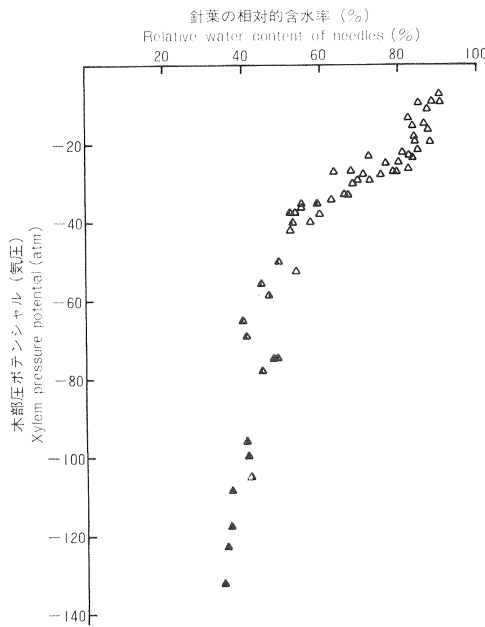


Fig. 11 乾燥にともなうアカエゾマツ苗木の枝葉の水分状態の変化と被害度
Damage of needles in relation to water condition of shoots in Akaezo-spruce seedlings.
△: 無被害 No damage, ▲: 1/2 以下 Damage on less than half of needles, ▲: 1/2 以上 Damage on more than half of needles, ▲: 枯死 Dead seedlings.

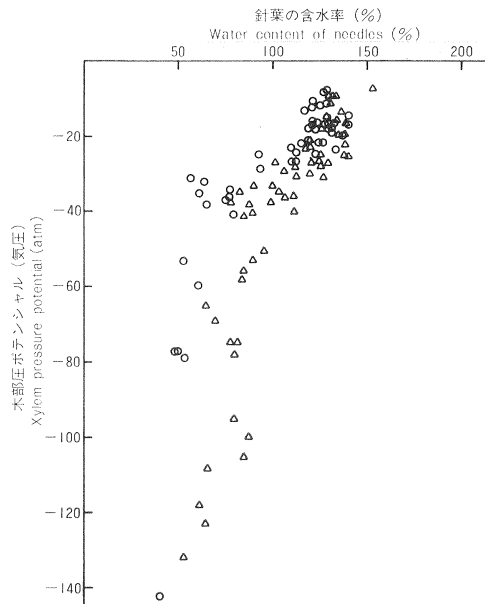


Fig. 12 木部圧ポテンシャルと針葉の含水率の関係
(○: トドマツ, △: アカエゾマツ)
Xylem pressure potential in relation to water content of needles in Todomatsu (○) and Akaezo-spruce (△) shoots.

永久萎凋点付近の同一土壌水分に対してトドマツよりアカエゾマツの P が低くなるのは、先に述べたマトリックポテンシャルの違いも影響しているかもしれない。

P と RWC の関係を見ると (Fig. 10, 11), 2 樹種とも -20 気圧付近と -40 気圧付近に 2 つの変曲点が認められる。 -20 気圧付近の変曲点は、実験 1 で述べたように膨圧がほぼ 0 になって萎凋が始まる点と考えられる。 -40 気圧付近の変曲点は、2 樹種とも P が -40 気圧以下になると葉の含水率の減り方が小さくなり、わずかな含水率の低下で大きな P (この場合は浸透圧で代替) の低下がおきていること (Fig. 12) から、脱水が限界に達して現われたものと考えられる。

Fig. 10, 11 でみられる P -RWC 曲線の -20 気圧付近における変曲点については、同様の結果を MILLAR ら (1968⁷³⁾, 1970⁷⁴⁾ がオオムギで、GARDNER ら (1965)²⁵⁾ がワタやヒマワリなどで葉の水ポテンシャルと RWC の関係から得ており、いずれも膨圧が 0 に近くなったためとしている。また、JARVIS ら (1963 d)⁴⁴⁾ もカンパやポプラで葉の水ポテンシャルと RWC の関係を求めているが、試料数が少ないためか明確な変曲点は現われていない。

この P -RWC 曲線に更に生理的な意味づけをするために気孔閉鎖の P および可視被害が観察される前の解剖所見を検討した。気孔閉鎖はトドマツで -12 気圧以下 (Fig. 13), アカエゾマツで -15 気圧以下 (Fig. 14) と考えられる。樹木の気孔閉鎖の水ポテンシャルについて述べたものは比較的少なく、文献か

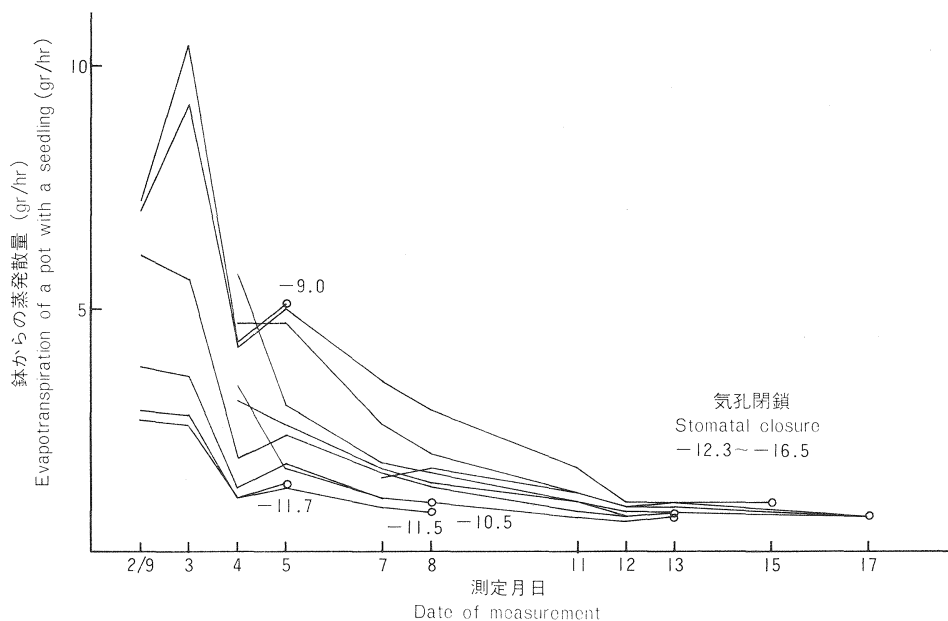


Fig. 13 蒸発散量からみたトドマツ苗木の気孔閉鎖時の木部圧ポテンシャル
Xylem pressure potential at stomatal closure judging from
evapotranspiration of a pot with a seedling in a growth
cabinet at 20°C and 45 Klux (Todo-fir).

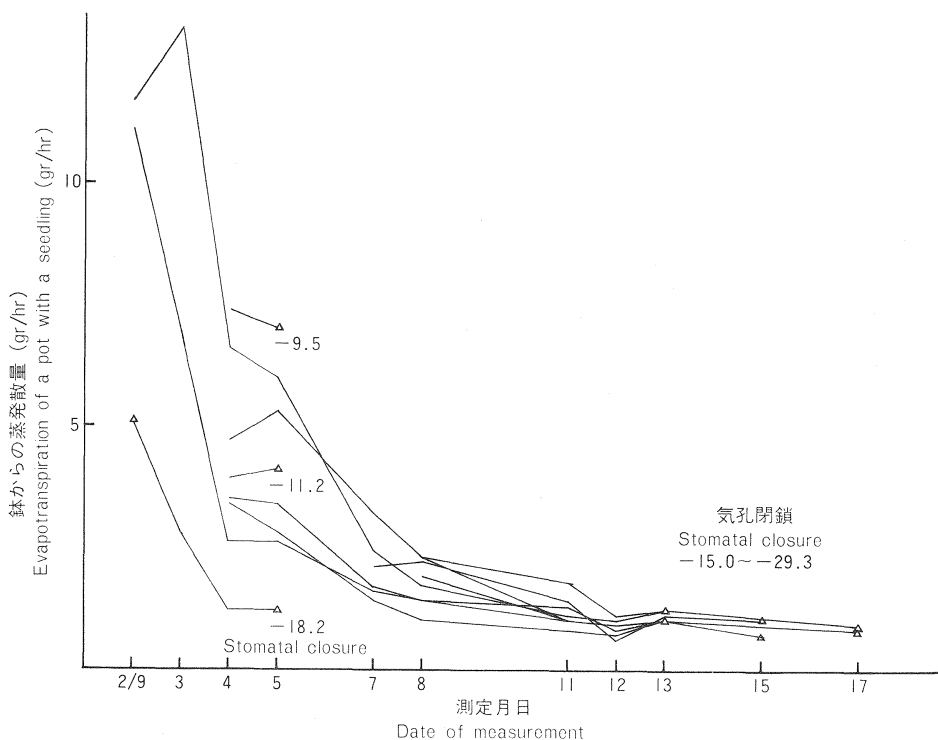


Fig. 14 蒸発散量からみたアカエゾマツ苗木の気孔閉鎖時の木部圧ポテンシャル
Xylem pressure potential at stomatal closure judging from
evapotranspiration of a pot with a seedling in a growth
cabinet at 20°C and 45 Klux (Akaezo-spruce).

Table 2. 気孔閉鎖がおきる葉の水ポテンシャル
Leaf water potential at stomatal closure

樹種 Species	葉の水ポテンシャル Leaf water potential	文 献 References
<i>Pinus sylvestris</i>	(85)*	RUTTER & SAND (1958) ⁹⁶⁾
<i>Pinus sylvestris</i>	15	JARVIS & JARVIS (1963) ⁴⁴⁾
<i>Picea abies</i>	37	
<i>Pinus taeda</i>	15	KAUFMANN (1968) ⁵¹⁾
<i>Pinus ponderosa</i>	16~17 (84~91)	LOPUSHINSKY (1969) ⁶⁸⁾
<i>Pinus contorta</i>	14~16 (81~85)	(1974) ⁶⁹⁾
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	19~22 (82)	
<i>Abies grandis</i>	25 (85)	
<i>Picea engelmanni</i>	16 (86)	
<i>Quercus</i>	8~15	SEIDEL (1972) ¹⁰⁸⁾
<i>Malus sylvestris</i>	19	WEST & GATF (1976) ¹⁴³⁾
<i>Picea engelmanni</i>	15	KAUFMANN (1976) ⁵³⁾
<i>Picea abies</i>	15~20	GROSS (1976) ²⁶⁾

* RWC

らまとめてみると Table 2 のようになる。トドマツ、アカエゾマツとも他の針葉樹と同様の値となったが、トドマツはアカエゾマツよりやや高い P で気孔閉鎖がおこり、回避性の点では有利と考えられる。

また、顕微鏡写真の 1~4 に見られるように、可視被害が観察される前に枝の節部細胞に明らかな萎縮が見られた。このことは葉の節部についても同様であった。-25 気圧以下のトドマツでは外見上、主軸や枝の表皮にシワが観察されるようになる。

苗木の被害度と枝葉および土壌の水分状態との関係をまとめると Table 3~5 となる。被害度 0, 1 の P は 2 樹種間で有意差が認められ、アカエゾマツの P はトドマツより平均値でそれぞれ 8 気圧, 17 気圧低くなった (Table 4)。このことは被害発生点の P がトドマツで -28.5 気圧, アカエゾマツで -34.5 気圧, 致死点がそれぞれ -72 気圧, -95 気圧となり (Table 5), P でみる限りアカエゾマツはトドマツよりかなり低い値で被害が発生しており, P の低下に対しては耐性を示したといえる。

一方、被害度 0, 1 の土壌水分には樹種間に差が認められず、被害度 3 の土壌水分には有意差が認められ、トドマツの土壌の方がアカエゾマツのものより乾燥していた。しかし、被害度 1~3 の土壌水分はトドマツで 19~10%, アカエゾマツで 19~13% の狭い範囲にあることから (Table 3), 土壌水分が 19.5 % の永久萎凋点を越えて乾燥すると、個体の耐性や回避性の差により被害度 1 から 3 までの被害が同様の土壌水分で発生するものと考えられる。アカエゾマツの場合、被害が開始する土壌水分は被害度 1 の上限から 19% 付近と考えられ、19% 以下になると軽い被害の個体と同時に枯死個体も発生する。トドマツの場合、アカエゾマツと同様に 19% 以下になると軽い被害は発生するが、被害度 3 の土壌水分の上限から致死土壌水分は 17% 以下と考えられる。また、被害度 2, 3 のトドマツの RWC や WC はアカエゾマツより小さく (Table 3), トドマツはアカエゾマツより永久萎凋点以下の土壌水分で長時間乾燥に耐えるのに有利な性質を持っているといえる。

葉の致死含水率は、トドマツで 41% 以下 (平均値 36%), アカエゾマツで 87% 以下 (同 62%) となりアカエゾマツの致死含水率はかなり高くなった。致死含水率は樹種や葉齢で異なるが、スギで 150% 前

Table 3. 被害と枝葉および土壌の水分状態
Water status of shoots and soil at which damage of seedlings was observed

樹種 Species	被害度 ¹⁾ Degree of damage	試料数 Number of sample	P (-atm)	RWC (%)	WC (%)	SM ²⁾ (%)
トドマツ Todo-fir	0	41	7.0~26.7	92.97~59.02	140.00~92.09	43.10~14.96
	1	12	28.5~78.8	58.24~37.31	93.28~52.29	19.00~11.87
	2	3	77.0~	39.96~35.39	59.10~46.95	14.33~14.05
	3	8	72.4~	33.81~23.80	40.67~22.98	17.51~10.78
アカエゾマツ Akaezo-spruce	0	40	7.3~52.6	90.59~52.16	152.72~84.08	47.66~15.13
	1	11	34.5~77.9	58.85~39.85	111.12~64.00	18.67~14.06
	2	2	58.3~104.8	46.65~41.63	84.52~83.20	16.80~13.20
	3	8	95.1~	40.95~30.23	86.90~41.47	19.82~14.80

1) 0: 健全 No damage, 1: 着葉(芽)の $\frac{1}{2}$ 以下枯死 Less than half of all needles was dead, 2: 着葉(芽)の $\frac{1}{2}$ 以上枯死 More than half of all needles was dead, 3: 枯死 Dead seedlings.

2) 土壌水分, 対乾重% Soil moisture on dry weight basis.

Table 4. 測定値の平均, 分散, 標準偏差
Mean value, variance, and standard deviation of the measurements

測定項目 ¹⁾ Item	被害度 Degree of damage	トドマツ Todo-fir				アカエゾマツ Akaezo-spruce				種間の差 Difference
		試料数 Number of sample	平均 Mean value	分散 Variance	標準偏差 Standard deviation	試料数 Number of sample	平均 Mean value	分散 Variance	標準偏差 Standard deviation	
P	0	41	16.9	26.7788	5.17	40	25.1	96.6589	9.83	**
	1	12	38.6	80.5802	8.98	11	55.8	266.9384	16.34	*
	3					6	112.5	164.9967	12.85	
RWC	0	38	82.6	64.0850	8.01	40	74.85	136.8886	11.70	**
	1	12	44.91	32.3883	5.69	11	47.80	27.3648	5.23	
	2	3	38.07	3.7982	1.95					
	3	8	28.97	9.7020	3.11	8	35.90	12.4353	3.53	**
WC	0	38	122.77	102.1414	10.11	40	119.28	333.6311	18.27	
	1	12	67.40	144.2461	12.01	11	86.54	221.9193	14.90	**
	2	3	51.59	28.7222	5.36					
	3	8	36.19	31.0498	5.57	8	61.50	230.5115	15.18	**
SM	0	41	21.29	45.9117	6.78	40	22.42	48.5731	6.97	
	1	12	14.97	4.3178	2.08	11	15.59	1.6686	1.29	
	2	3	14.17	0.0134	0.12					
	3	8	14.31	3.4241	1.85	8	16.45	2.3965	1.55	*

1) P: Xylem pressure potential of current shoots, RWC: Relative water content of current needles, WC: Water content of current needles on dry weight basis, SM: Soil moisture content on dry weight basis.

* 5% 有意 Significance at 5% level

** 1% 有意 Significance at 1% level

Table 5. 土 壌 乾 燥 に 対 す る 苗 木 の 耐 性
Tolerance of seedlings to soil drought

樹 種 Species	測 定 項 目 Item	永 久 萎 凋 点 Permanent wilting point	被 害 発 生 点 Initial damage point	致 死 点 Lethal point
ト ド マ ツ Todo-fir	P (—atm)	15~20	28.5	72
	RWC (%)	90~80	58	34
	WC (%)	140~115	93	41
	SM (%)	19.5	19	17
アカエゾマツ Akaezo-spruce	P (—atm)	20~25	34.5	95
	RWC (%)	85~75	59	41
	WC (%)	140~115	111	87
	SM (%)	19.5	19	19

後、アカマツで 100% 前後⁸⁰⁾¹⁰⁶⁾、ボンデローサマツなど 5 種の針葉樹で 80~60% となっている⁹¹⁾。テラダマツの例では 110%¹³⁾、105~65%¹¹⁵⁾とかなりの幅がみられ、URSIC (1961)¹³⁷⁾ が述べているように致死含水率は単一の値より幅として表わした方がよいと思われる。

この実験結果のように同じ土壌水分 (環境ストレス) に対するトドマツとアカエゾマツの P (ストレイン) が異なることから、被害発生の P (耐性) のみで耐乾性を比較することは無理であり、土壌水分の比較ができない場合は、脱水速度や致死時間なども加味して検討する必要がある。例えば、JARVIS ら (1963 a, b, c, d)^{41)~44)} は、ヨーロッパトウヒ、ヨーロッパアカマツなどの致死水ポテンシャルを測定し、耐性としてはヨーロッパトウヒ > ヨーロッパアカマツであるが、水利用効率や気孔閉鎖の水ポテンシャルなどの回避性でヨーロッパアカマツ > ヨーロッパトウヒであり、総合的な耐乾性としてはヨーロッパアカマツ > ヨーロッパトウヒとしている。

3) ま と め

a) 土壌乾燥に対するトドマツ、アカエゾマツ苗木の反応を検討するため、1975 年秋にガラス室で、1976 年秋に人工光グロースキャビネットで実験をおこなった。苗木の水分状態は、プレッシャーチャンパーによる木部圧ポテンシャル (P) と葉の相対的含水率 (RWC) を中心に調べた。

b) 土壌乾燥に対する P は、アカエゾマツで土壌含水率 25% 付近、トドマツで 20% 付近から急に低下する。永久萎凋点 (19.5%) 付近の P、RWC は、トドマツがおおよそ -15~-20 気圧、90~80%、アカエゾマツがおおよそ -20~-25 気圧、85~75% であった。

c) 被害発生点の P は、トドマツで -28.5 気圧、アカエゾマツで -34.5 気圧、致死点はそれぞれ -72 気圧、-95 気圧であり、いずれもアカエゾマツの方が低く、P を基準に判断する限りアカエゾマツはトドマツより耐性が大いことになる。しかし、同一土壌水分とくに永久萎凋点以下に対する P は、アカエゾマツがトドマツより低くなるので、耐乾性比較には土壌水分のような環境ストレスの強さと苗木の P の関係を考慮することが必要と思われる。

d) 被害発生の土壌水分は、トドマツ、アカエゾマツとも 19% 付近であるが、枯死個体の土壌水分や RWC、含水率の減り方などから、トドマツはアカエゾマツより土壌乾燥に対して耐性があると考えられる。

e) 気孔閉鎖のおこる P は、トドマツで -12 気圧以下、アカエゾマツで -16 気圧以下と推定される。また、顕微鏡による観察から可視被害が発生する前に枝や葉の節部細胞に顕著な萎縮がみられる。

f) 2 樹種の P-RWC 曲線には -15~-20 気圧と -40 気圧付近に 2 つの変曲点がみられる。前者は土壤水分が永久萎凋点に達したことにより枝葉の膨圧がほぼ 0 になったためであり、後者は脱水が限界に達したためと考えられる。

第 3 節 脱水に対する苗木の反応

1) 実 験 ³⁾²⁶⁾

(1) 材料と方法

乾燥害を受けやすい開芽時期の苗木について、可視被害発生時の P や RWC を検討する目的で実験をおこなった。1 週間程度の短期間に土壤水分を野外容水量から永久萎凋点以下まで調節して実験することは困難であるので、土を除いた脱水実験とした。

1976 年 5 月 28 日から 6 月 3 日まで自然光グロースキャビネットで実験した。トドマツ 5 年生苗 40 本、アカエゾマツ 7 年生苗 42 本について、根の土を水洗い後ポリエチレン袋で根を密封し、さらにアルミ箔をかぶせた。苗木は 1 鉢に 2 本ずつ立てて室内に置いた。室温は $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 、空中湿度は 40~60%、照度お

Table 6. 被害と枝葉の水分状態
Water status of shoots at which damage of seedlings was observed

樹 種 Species	被害度 ¹⁾ Degree of damage	芽 Bud			
		試料数 Number of sample	P (-atm)	RWC (%)	WC (%)
トドマツ Todo-fir	0	13	5.0~33.5	89.22~53.25	142.99~81.35
	1	10	26.0~38.0	63.02~49.03	95.97~74.12
	2	4	34.5~48.8	45.60~42.40	71.97~69.53
	3	13	35.0~	51.40~32.49	76.30~43.55
アカエゾマツ Akaezo-spruce	0	17	7.8~63.8	87.26~63.78	133.38~69.34
	1	6	34.0~65.5	78.01~59.71	87.86~59.69
	2	5	32.7~72.4	71.24~57.17	87.33~60.36
	3	14	46.5~112.9	67.40~45.98	79.80~56.76
樹 種 Species	被害度 ¹⁾ Degree of damage	葉 Leaf			
		試料数 Number of sample	P (-atm)	RWC (%)	WC (%)
トドマツ Todo-fir	0	14	5.0~38.0	89.22~53.25	142.99~81.35
	1	18	26.0~72.2	63.02~37.68	95.97~47.59
	2	6	58.8~	49.26~38.03	76.30~47.59
	3	2	100.0~	37.64~32.49	54.21~43.55
アカエゾマツ Akaezo-spruce	0	15	7.8~47.8	87.26~59.71	133.38~68.15
	1	20	34.0~74.0	78.01~57.60	87.86~59.69
	2	4	59.8~104.7	57.12~45.98	60.36~56.76
	3	3	80.6~112.9	57.45~54.70	69.00~58.02

1) Table 3 と同じ The same as Table 3.

よび日長は自然条件である。

P および RWC の測定は、苗木の乾燥状態を観察しながら実験 2 と同様におこなった。測定終了後は各苗木の根を水に浸し、1 週間後に芽および葉について実験 2 と同様に被害の判定をした。なお、芽の被害度 3 のトドマツ 4 個体については搾汁液が得られず浸透圧は測定できなかった。

Table 7. 測定値の平均, 分散, 標準偏差 (芽の被害)
Mean value, variance, standard deviation of the measurements
(damage of bud)

測定項目 Item	被害度 Degree of damage	トドマツ Todo-fir				アカエゾマツ Akaezo-spruce				種間の差 Difference
		試料数 Number of sample	平均 Mean value	分散 Variance	標準偏差 Standard deviation	試料数 Number of sample	平均 Mean value	分散 Variance	標準偏差 Standard deviation	
P	0	13	17.6	64.9993	8.06	17	27.5	262.3956	16.20	*
	1	9	31.8	14.06	3.75	6	47.6	111.8823	10.58	**
	2	4	46.5	48.17	6.94	5	50.2	227.94	15.10	
	3	10	64.8	498.22	22.32	14	79.9	323.3712	17.98	
RWC	0	13	72.00	76.4876	8.75	17	79.24	52.5530	7.25	*
	1	9	55.45	21.8309	4.67	6	67.28	53.8696	7.34	*
	2	4	43.83	1.3839	1.18	5	64.05	21.2548	4.61	**
	3	13	41.44	26.4142	5.14	14	58.48	26.6466	5.16	**
WC	0	13	119.80	398.9361	19.97	17	92.97	480.1280	21.91	**
	1	9	85.59	35.9771	6.00	6	73.42	80.0075	8.94	*
	2	4	71.02	0.8251	0.91	5	70.36	87.6577	9.36	
	3	13	57.83	93.5734	9.67	14	68.39	48.0390	6.93	**

* 5% で有意 Significance at 5% level.

** 1% で有意 Significance at 1% level.

Table 8. 測定値の平均, 分散, 標準偏差 (葉の被害)
Mean value, variance, standard deviation of the measurement
(damage of needle)

測定項目 Item	被害度 Degree of damage	トドマツ Todo-fir				アカエゾマツ Akaezo-spruce				種間の差 Difference
		試料数 Number of sample	平均 Mean value	分散 Variance	標準偏差 Standard deviation	試料数 Number of sample	平均 Mean value	分散 Variance	標準偏差 Standard deviation	
P	0	14	19.1	87.8550	9.37	15	23.7	158.1957	12.58	
	1	17	39.0	125.4883	11.20	20	56.9	165.3409	12.86	**
	2	4	77.6	191.6317	13.84	4	90.3	319.5125	17.87	
RWC	0	14	70.70	93.0499	9.65	15	80.29	54.0789	7.35	**
	1	17	49.44	53.4082	7.31	20	65.20	28.2853	5.32	**
	2	6	41.47	15.6425	3.96	4	52.61	17.1559	4.14	*
WC	0	14	117.17	460.0486	21.45	15	95.80	476.9041	21.84	*
	1	17	75.34	150.2508	12.26	20	72.60	49.7820	7.06	
	2	6	57.52	92.0481	9.59	4	61.39	30.5594	5.53	

(2) 結果と考察

脱水にともなう枝葉の水分状態と芽および葉の被害との関係を見ると (Table 6~9), 芽, 葉とも被害発生点の P はトドマツよりアカエゾマツで低くなった。アカエゾマツの芽については, 被害度 1 の P の変動幅がトドマツより大きくなっており, 耐性の範囲が広がったことを示している。芽の致死点はトドマツが -35 気圧, アカエゾマツが -47 気圧となった。葉の致死点は試料数が少なくはっきりしないが, 被

Table 9. 脱水に対する開芽期の苗木の耐性
Tolerance of seedlings to dehydration during bud-bursting season

樹 種 Species	測 定 項 目 Item	芽 Bud		葉 Needle	
		被害発生点 Initial damage point	致 死 点 Lethal point	被害発生点 Initial damage point	致 死 点 Lethal point
トドマツ Todo-fir	P (-atm)	26	35	26	(80) ¹⁾
	RWC (%)	63	51	63	
	WC (%)	96	76	96	
アカエゾマツ Akaezo-spruce	P (-atm)	34	47	34	(80)
	RWC (%)	78	67	78	
	WC (%)	88	80	88	

1) 推定値 Estimated value

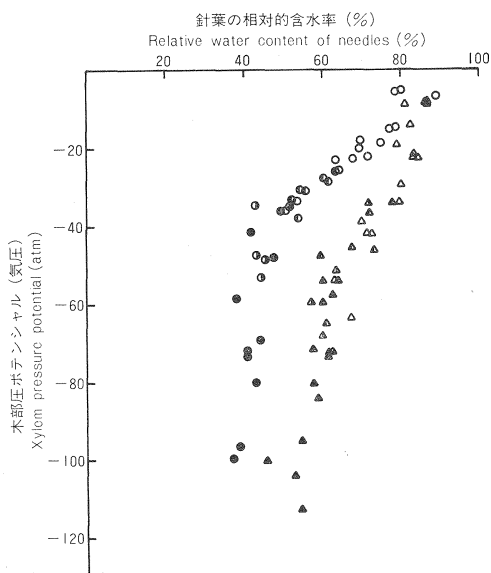


Fig. 15 脱水による枝葉の水分状態の変化と芽の被害度

Damage of buds in relation to water condition of shoots in Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△).

○△: 無被害 No damage, ●▲: 1/2 以下 Damage on less than half of buds, ◐◑: 1/2 以上 Damage on more than half of buds, ●▲: 枯死 Dead buds.

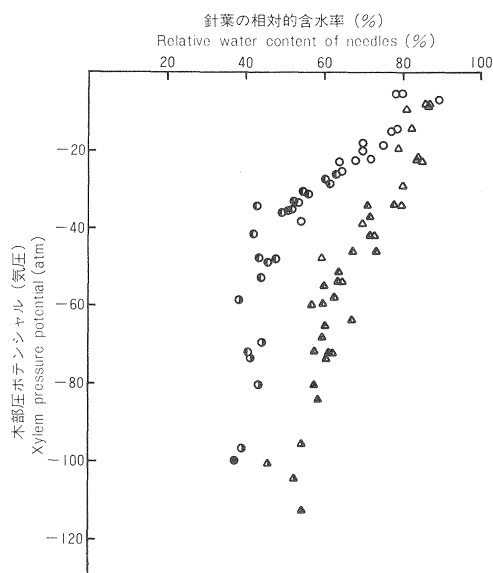


Fig. 16 脱水による枝葉の水分状態の変化と針葉の被害度

(記号は Fig. 15 と同じ)

Damage of needles in relation to water condition of shoots in Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△) seedlings shown in Fig. 15.

害度 1, 2 の P の分布からみて, 2 樹種とも -80 気圧前後と思われる。この結果から, 芽は葉に比べ明らかに乾燥耐性が弱いといえる。先の実験 2 の結果と比較すると, トドマツ, アカエゾマツとも葉の被害発生点, 致死点の P はほぼ同じと考えられる。

RWC は各被害度で樹種間の差がみられたが, これは同じ P に対する RWC がトドマツよりアカエゾマツでかなり大きいためである (Fig. 15, 16)。この RWC の違いは, KNIPPLING (1967)⁶⁷⁾ の報告にある生育相の違いによる影響が考えられる。トドマツでは冬期の RWC は P の大きな変化に対しわずかな変化しか示さない結果を得ている¹²⁷⁾。

P と RWC の関係は, トドマツでは実験 1, 2 と同様に -40 気圧, 40% 付近で変曲点がみられるが, アカエゾマツでは明確な変曲点は認められ

ず, -110 気圧, 50% まで直線に近い関係を示している。葉の含水率 (WC) と P の関係では 2 樹種の差はみられなかった (Fig. 17)。アカエゾマツの RWC と -60 気圧までの WC は秋期の実験 2 に比べかなり高くなっており, 生育相の影響が出ているものと考えられる。

4) 実験 4

(1) 材料と方法

Table 10. 脱水実験に用いた材料
Materials used in dehydration experiments

実験期間 Period of experiment	苗木 Seedling	試料数 Number of sample	初生重 Initial fresh weight
実験 I (76. 11. 10~28) 10~28 Nov., 1976	トドマツ 4 年生 four-year-old Todo-fir	27	87.27 ± 22.51
	アカエゾマツ 3 年生 three-year-old Akaezo-spruce	27	33.24 ± 10.32
	アカエゾマツ 7 年生 seven-year-old Akaezo-spruce	30	259.43 ± 67.11
実験 II (77. 5. 4~7) 4~7 May, 1977	トドマツ 1 年生 one-year-old Todo-fir	36	3.02 ± 1.01
	トドマツ 2 年生 two-year-old Todo-fir	41	20.69 ± 6.97
	トドマツ 4 年生 four-year-old Todo-fir	38	66.99 ± 12.02

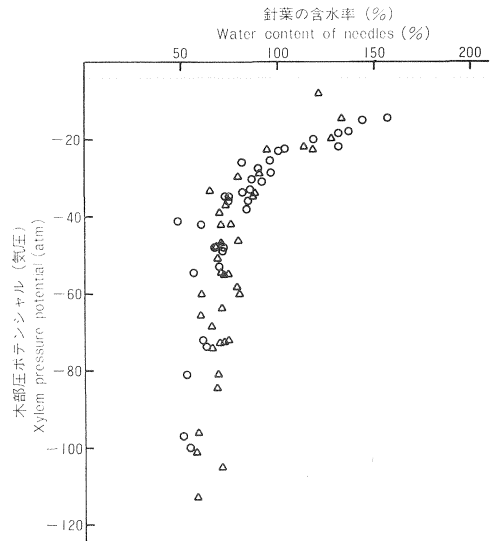


Fig. 17 木部圧ポテンシャルと針葉の含水率の関係
(○: トドマツ, △: アカエゾマツ)

Xylem pressure potential in relation to water content of needles in Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△) shoots.

実験は脱水時間、脱水率と苗木の水分状態との関係に与える苗齢の影響を知る目的でおこなった。実験に使用した材料と試料数は Table 10 に示す。

2 回の実験とも 苗木の根を水洗い後、新聞紙ではさんで水気を吸い取り、根をポリエチレン袋で密封し、その上にアルミ箔をかぶせた。実験 2 で使用した人工光グロースキャビネットに鉢 1 個当たり 2 本の苗木を立て、室温 20°C、苗木上の照度 45 Klux、空中湿度 40~60% で脱水させた。日長条件は 1976 年 11 月の実験 I が 11 時間、翌年 5 月の実験 II が連続光である。脱水量は 0.01 g 精度の上皿直示天秤で測定し

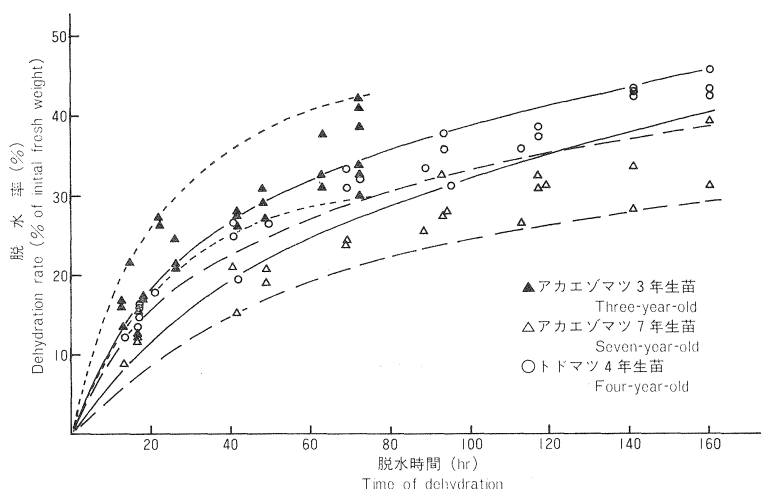


Fig. 18 脱水時間と脱水率の関係

Effect of seedling age on dehydration rate of Todo-fir (○) and Akaezo-spruce (△) seedlings shown in Table 10. Seedlings were dehydrated under 20°C and 14 hour daylength of 45 Klux in a growth cabinet.

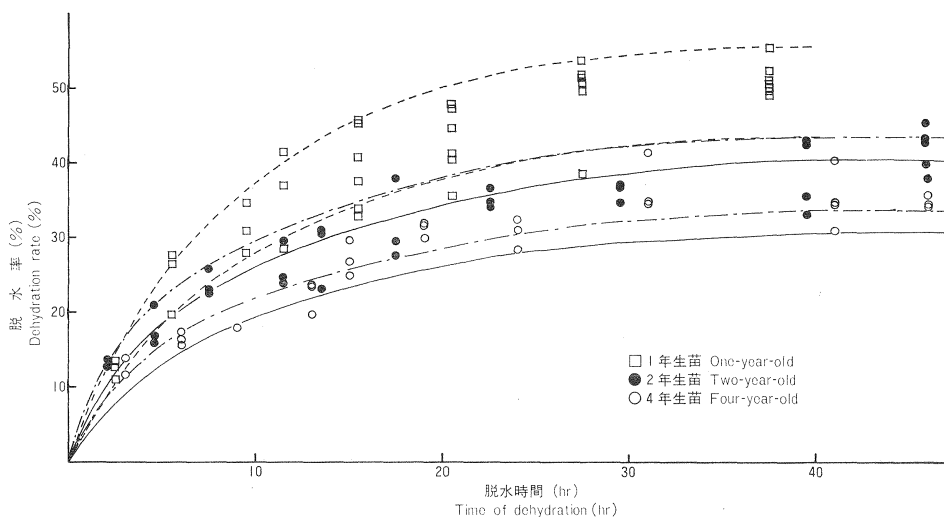


Fig. 19 脱水時間とトドマツ苗木の脱水率の関係

Effect of seedling age on dehydration rate of Todo-fir seedlings shown in Table 10. Seedlings were dehydrated under 20°C and continuous daylength of 45 Klux in a growth cabinet.

た。2回の実験ともポリエチレン袋に残った地下部からの脱水量も測定したが、2年生苗以上で1g以下であり、地上部からの脱水量に比べ無視できる量であった。また、トドマツ1年生苗では地下部からの脱水量を0.01g精度で測定できなかった。なお、実験Ⅱは実験Ⅰから苗木の大きさにより脱水速度が異なることがわかったので、トドマツ苗木について追試をおこなったものである。

(2) 結果と考察

2回の実験結果 (Fig. 18, 19) をみると、トドマツ、アカエゾマツとも苗齢の小さいものほど早く脱水され、苗齢が脱水速度に影響していることがわかる。Pと脱水率の関係をみると (Fig. 20, 21)、-40気圧付近まで急速に脱水され、苗齢に関係なく-40気圧付近で脱水が限界に達している。同一脱水率に対応するPは、土壌水分に対する反応と同様に、トドマツよりアカエゾマツで低くなっており、トドマツ4年生苗とアカエゾマツ7年生苗では5気圧以上の差が認められる。また、11月 (I) と5月 (II) のトドマツ4年生苗を比較してみると、5月のものは11月のものより同一脱水率に対し低いPを示したが、5月の実験開始時のPが約4気圧ほど11月より低くなっており、11月の実験開始のPを約4気圧下げると5月の曲線は11月のものとはほとんど同じになる。すなわち、11月と5月の脱水率に対応するPに差が生じたのは、実験開始時の苗木の水分状態の差によるものであり、脱水開始のPをそろえればトドマツ4年生苗の脱水率とPの対応関係は11月と5月ではほぼ同じと考えられる。苗木の掘り取り後から実験開始までの苗木の取り扱いが2回の実験とも同一にしたので、実験開始時の苗木のPの差は苗畑でのPの違いが影響している。

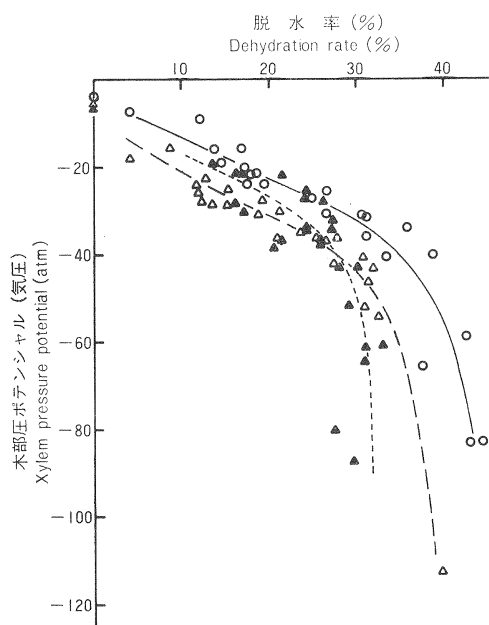


Fig. 20 脱水率と木部圧ポテンシャルの関係 (記号は Fig. 18 と同じ)

Change of xylem pressure potential with dehydrating in Todo-fir and Akazeo-spruce seedlings shown in Fig. 18.

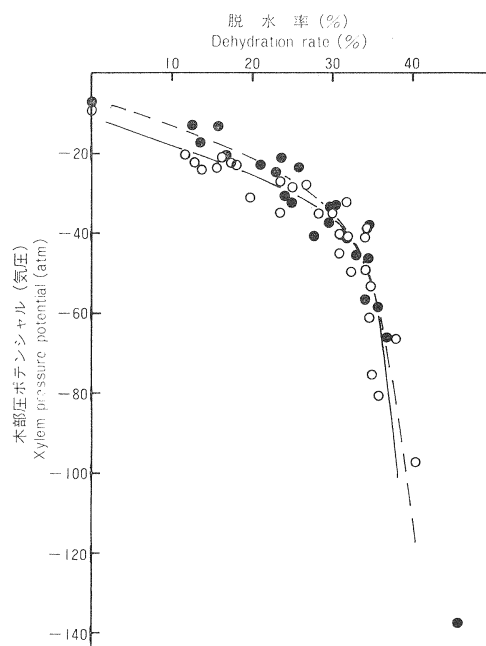


Fig. 21 脱水率と木部圧ポテンシャルの関係 (記号は Fig. 19 と同じ)

Change of xylem pressure potential with dehydrating in Todo-fir seedlings shown in Fig. 19.

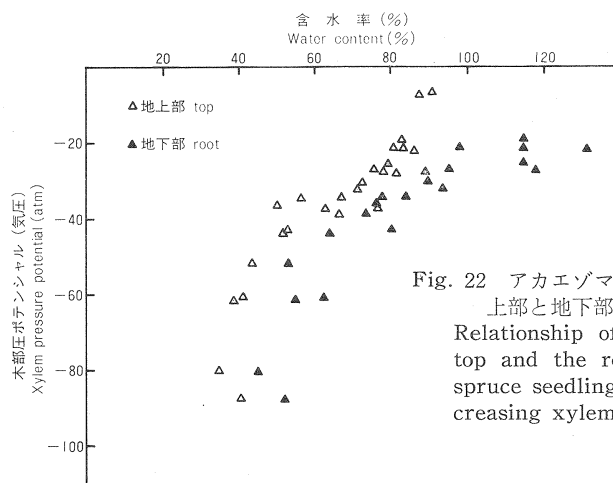


Fig. 22 アカエゾマツ 3 年生苗木の乾燥にともなう地上部と地下部の含水率の関係

Relationship of water content between the top and the root of three-year-old Akaezo-spruce seedlings, shown in Fig. 18, with decreasing xylem pressure potential of shoots.

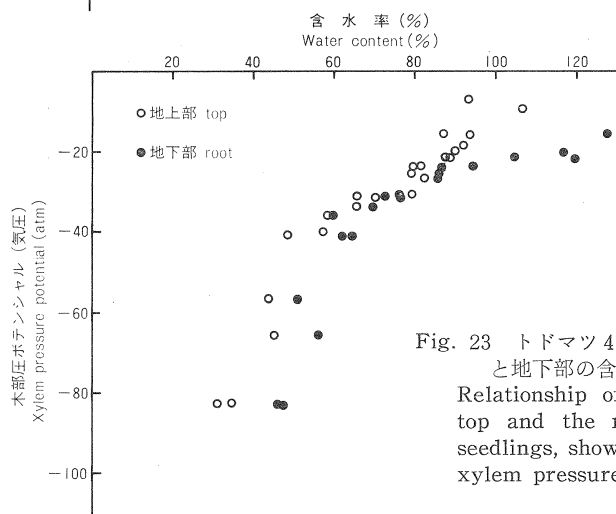


Fig. 23 トドマツ 4 年生苗木の乾燥にともなう地上部と地下部の含水率の関係

Relationship of water content between the top and the root of four-year-old Todo-fir seedlings, shown in Fig. 18, with decreasing xylem pressure potential of shoots.

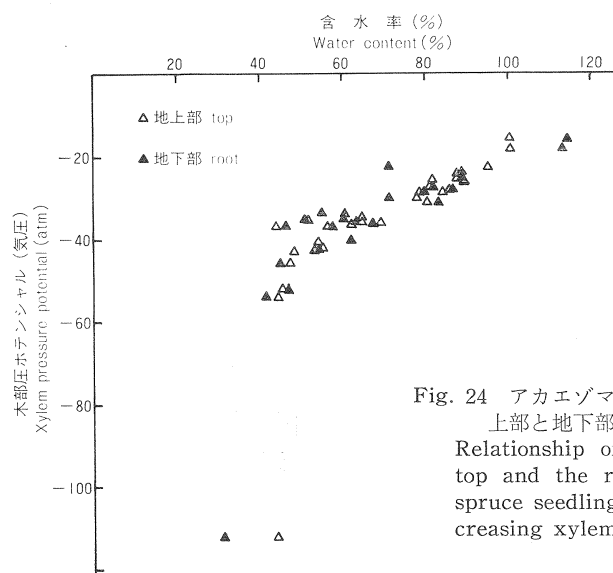


Fig. 24 アカエゾマツ 7 年生苗木の乾燥にともなう地上部と地下部の含水率の関係

Relationship of water content between the top and the root of seven-year-old Akaezo-spruce seedlings, shown in Fig. 18, with decreasing xylem pressure potential of shoots.

Table 11. 致死時間 (推定値) の比較
Comparison of lethal time between four-year-old seedlings of
Todo-fir and seven-year old seedlings of Akaezo-spruce

樹 種 Species	苗木の大きさ Seedling size (gr)	致死脱水量 Lethal amount of water by dehydration (gr)	クチクラ蒸散量 Cuticular transpiration (mg/hr)	致死時間(平均値) Lethal time* (hr)
トドマツ 4 年生 (Todo-fir)	73.35 ± 12.50	22.31 ± 3.75	9 ± 1	282
アカエゾマツ 8 年生 (Akaezo-spruce)	438.53 ± 154.05	131.56 ± 46.21	7 ± 1	380

* 推定値 The estimated mean value

1 回目の実験に用いた苗木について地上部と地下部の含水率を比較すると (Fig. 22~24), アカエゾマツ 3 年生苗木は 7 年生苗木より地上部と地下部の含水率の差が大きい傾向を示した。

実験 2 の P-RWC 曲線から、トドマツ 4 年生苗とアカエゾマツ 7 年生苗の気孔が閉鎖した点を、トドマツで -15 気圧、アカエゾマツで -20 気圧とすると、それぞれの初生重に対する脱水率は、Fig. 20 よりトドマツが約 12%, アカエゾマツが約 8%, 致死点はトドマツが -72 気圧で約 42%, アカエゾマツが -95 気圧で約 38% になる。この値を Fig. 18 の上限の脱水曲線にあてはめてみると、致死時間はトドマツ 4 年生苗で約 130 時間、アカエゾマツ 7 年生苗で約 150 時間となる。また、気孔閉鎖から致死点までの脱水率は、Fig. 20 からトドマツ 4 年生苗、アカエゾマツ 7 年生苗とも約 30% になるので、45 Klux, 20°C, 14 時間日長でクチクラ蒸散量を測定した苗木について致死時間を計算すると Table 11 のようになり、トドマツ 4 年生苗が約 12 日、大きめのアカエゾマツ 8 年生苗が約 16 日で枯死することになる。このように致死時間でみるとアカエゾマツ苗の耐乾性が大きいことになるが、これは主に苗齢すなわち回避性の差による影響を受けていると考えられる。

致死時間については HETH ら (1975)³¹⁾ が指摘しているように実験条件によって大きな影響を受けるが、次の第 4 節で述べるように苗齢 (苗木の大きさ) などの条件を規制しておけば、耐性や耐乾性の指標として十分な意味を持つ。これまでの研究でも、土壤水分が永久萎凋点に達してからの致死時間について、佐藤 (1956)¹⁰⁶⁾ がスギ、アカマツで、URSIC (1961)¹³⁷⁾ がテードマツで測定しており、FERREL ら (1966)²²⁾ や PHARIS ら (1966)⁹²⁾ はダグラスファーの耐乾性の産地間の違いを致死時間と致死点の土壤水分で比較し、内陸産のものが海岸地帯のものより耐乾性があるとしている。

3) ま と め

a) 開芽期におけるトドマツ、アカエゾマツ苗木の乾燥害や耐性を検討するための脱水実験を 1976 年 5 月に、脱水時間と脱水率に与える苗木の大きさの影響を検討する実験を 1976 年 11 月と翌年 5 月におこなった。

b) 開芽期の苗木に被害が発生する P は芽と葉で同じであり、トドマツが -26 気圧、アカエゾマツが -34 気圧、芽の枯死する P はトドマツが -35 気圧、アカエゾマツが -47 気圧となった。全葉の致死点は 2 樹種とも -80 気圧前後と推定され、葉は芽より耐性があった。

c) 開芽期における被害発生点の P は、実験 2 の結果とほぼ同じであったが、RWC や WC は開芽期でかなり高くなった。また、トドマツの P-RWC 曲線は実験 2 と同様の傾向を示したが、アカエゾマツは RWC の低下が小さく、明確な変曲点は認められなかった。

d) 脱水実験による苗木の脱水速度は、2 樹種とも小さい苗木ほど速くなり、地上部と地下部の含水率の差も小さい苗木ほど大きくなり、地上部が乾きやすかった。また、気孔閉鎖から枯死に至る脱水量はトドマツ 4 年生苗、アカエゾマツ 7 年生苗とも初生重のほぼ 30% となった。

e) 苗木の脱水率は 2 樹種とも P が -40 気圧付近で限界に達し、40% 前後で一定となった。同一脱水率に対する P はアカエゾマツの方がトドマツより低く、脱水率 30% 付近からその差は大きくなった。

第 4 節 乾燥処理された移植苗木の活着状態¹²⁹⁾

1) 材料と方法

林業試験場北海道支場の苗畑に一年据え置いたトドマツ、アカエゾマツの 6 年生苗を用い、乾燥時間と吸水時間を変えて 2 回の実験をおこなった。乾燥処理は室温 20°C の自然光グロースキャビネットでおこない、根を水洗いした苗木 20 本を 1 束として脱水させた。

1978 年 5 月 26 日から始めた実験 5 は、19, 25, 42, 50 時間脱水させたもの (A~D) と、処理後 24 時間吸水させたもの (A'~D') の合計 8 処理、7 月 3 日から始めた実験 6 は、48, 73, 116, 169 時間の 4 処理で、乾燥後全ての苗木に 48 時間吸水させた。供試苗木は各処理 10 個体で苗畑に移植後の被害判定は各処理とも 9 月初めにおこなった。

Table 12. 処理別被害本数と植え付け時の P (トドマツ)
Number of the damaged seedlings and P of seedlings when
transplanted (Todo-fir)

被害度 Degree of damage	対 照 Without drought	A	A'	B	B'	C	C'	D	D'
0	5	6	9		2				
+		2	1	2	6	1	2		
1				2		1	4	1	3
2				1	1	2	1	1	
3		2		5	1	6	3	8	7
P (-atm)	3.2±0.6	14.0 ±1.9	6.5±0.9	20.4 ±2.5	4.3±0.4	28.9 ±3.2	7.1±3.6	31.3 ±2.4	7.8±4.0

0: 無被害 No damage, +: 枝先のみ被害 Damage of only the top of shoots, 1: 着葉量の 1/2 以下 Damage on less than half of needles, 2: 着葉量の 1/2 以上 Damage on more than half of needles, 3: 枯死 Dead seedlings.

Table 13. 処理別被害本数と植え付け時の P (アカエゾマツ)
Number of the damaged seedlings and P of seedlings when
transplanted (Akaezo-spruce)

被害度 Degree of damage	対 照 Without drought	A	A'	B	B'	C	C'	D	D'
0	5		10		2	1			
+								3	
1									
2									
3		10		10	8	9	10	7	9
P (-atm)	7.7±2.4	21.4 ±2.0	8.1±1.3	28.4 ±4.6	5.4±1.6		12.9 ±7.4		21.0 ±9.4

苗木重量は処理前に測定し、同一処理での2樹種の苗木の大きさをできるだけそろえるようにしたが、作業時間の都合で処理時間の短いものほど小さい苗木を使用した。2回目実験では、乾きによる細根の損傷をできるだけ防ぐためポリエチレン袋に根を封入して脱水させた。処理後苗畑に移植する前に、1回目はPを、2回目はPが-40気圧以下になることが予想されたので脱水量を測定した。被害度は、0：無被害、+：芽の一部または枝の先端や下枝の一部に被害を受けたもの、1：全ての芽または全葉の1/2以下の被害、2：全葉の1/2以上の被害、3：枯死の5段階とした。

2) 結果と考察

実験5の脱水処理による被害結果から (Table 12, 13), トドマツは25時間以上のもので半数以上の個体が枯死したが、処理後十分吸水させると部分的被害はあっても42時間で7個体が生存していた。アカエゾマツは19時間で全て枯死し、十分吸水させたものでも半数以上生存するのは19時間のものしかなかった。アカエゾマツの被害程度はほとんど無被害か枯死かの極端な状態になっており、19時間脱水で吸水させたものを除いた7処理でトドマツよりひどい被害を受けている。アカエゾマツの42時間処理で3個体が生存している理由は不明であるが、42時間処理で吸水させたものは全て枯死しており、アカエゾマツは吸水させても19時間が限界と考えられ、トドマツは吸水させれば24時間脱水まではほとんどの苗木が耐え得ると考えられる。

全個体が枯死するPは、トドマツで-30気圧前後、アカエゾマツで-20気圧前後となり、これまでの実験結果よりかなり高いPで枯死している。とくにアカエゾマツでその傾向が強く、同様の時期におこなった実験3の結果より60気圧も高くなっている。この差は根の乾燥条件と乾燥後の吸水条件にあると考えられる。すなわち、実験3では根をポリエチレン袋とアルミ箔でおおい根からの急激な脱水を防いでいること、処理後は根を水に漬けたまま被害観察をしており、土に植えられたものより吸水条件が良かったことにより被害発生のPが低くなったと考えられる。

今回のように根を裸出したまま脱水させて移植した場合、根の損傷により土壤水を十分吸水できず、蒸散で失った水を確保できなくなり徐々に被害が進行すると思われる。このことは、被害程度が明確になるには1か月近く要したこと、24時間吸水させて樹体内の水分状態が回復した苗木も被害を受けていることから裏付けられる。このように2樹種の被害の差には根の乾燥耐性が大きく影響している。また、トドマツとアカエゾマツのPは同一乾燥処理で5気圧以上の差がみられ、

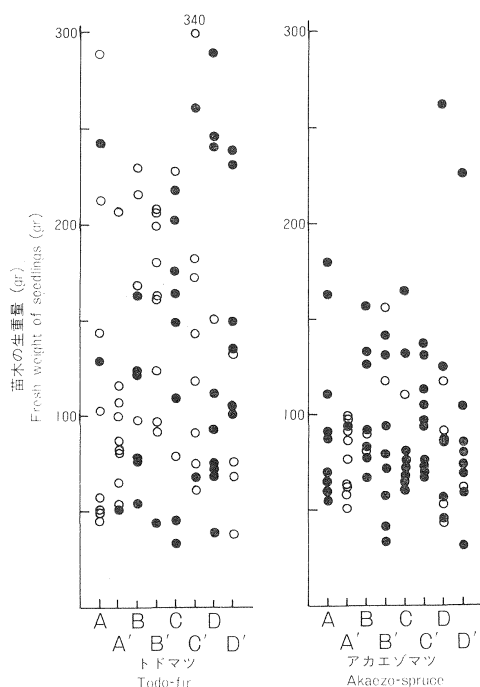


Fig. 25 処理別の苗木生重量と被害との関係
Damage of seedlings in relation to seedling weight in each treatment from 26 May 1976.

○：無被害または着葉量の1/2以下の被害 No damage or damage on less than half of needles, ●：1/2以上または枯死 Damage on more than half of needles or dead seedlings.

これまでの実験結果と同様であった。

各処理ごとに苗木生重量と被害の関係をみると (Fig. 25), 2 樹種とも一定の傾向を示さず, 脱水速度の遅い大苗が移植に強いという結果にはならなかった。このことは先に述べた根の乾燥耐性による影響と考えられる。

実験 6 の結果 (Table 14) は, 実験 5 の結果と同様の傾向を示し, アカエゾマツはトドマツより脱水速度が速く, 被害も著しかった。アカエゾマツは長時間脱水させると落葉するようになるが, 116 時間処理のものはわずかな量であった。脱水率 30% 程度でトドマツは半数以上, アカエゾマツは全個体が枯死した。実験 4 で考察した致死レベルの脱水率は 40% 前後であり, 今回の結果は 10% も少なく, それだけ早く致死レベルに達してしまうことを示している。

2 回の実験結果から, 乾燥処理して移植した場合, すでに活着している苗木や十分吸水できる条件にある苗木に比べ, 致死レベルの P は 40~60 気圧も高くなり, 脱水率も小さくなる。また, 乾燥と移植操作に対しては, トドマツはアカエゾマツより強く, その主因は苗木の大きさといった回避性より根の乾燥耐性にあり, 処理時間や脱水率などから判断して, 同じ大きさの苗木ではトドマツの致死時間がアカエゾマツより長くなると考えられる。

3) ま と め

a) トドマツ, アカエゾマツの耐乾性を比較するため, 同様の重量の苗木を 20°C 自然光グロースキャビネット で乾燥させ, 移植後の被害状態と P や脱水率などについて検討した。乾燥時間は 5 月末の実験が 19, 25, 42, 50 時間, 7 月初めの実験が 48, 73, 116, 169 時間である。

b) 処理苗の全てが枯死する P はトドマツで -30 気圧前後, アカエゾマツで -20 気圧前後, 脱水率はトドマツで約 35%, アカエゾマツで約 30% となったが, 2 樹種とも -20 気圧前後の苗木であれば 24 時間吸水させることによりほとんどのものが活着する。

c) 被害状態や枯死個体の P から, トドマツはアカエゾマツより耐乾性がある。これは主に根の乾燥

Table 14. 脱 水 率 と 被 害 状 態
Relationships between dehydration rate and damage
of seedlings after transplanting

樹 種 Species	脱水時間 Time of dehydration (hr)	初 生 重 Initial fresh weight (gr)	脱 水 率 Dehydration rate (%)	移植後の被害* Damage
ト ド マ ツ Todo-fir	48	52.0 ± 8.2	29.3 ± 2.1	0(4), 3(6)
	73	70.7 ± 6.0	32.1 ± 2.2	0(3), 3(7)
	116	94.3 ± 10.0	35.7 ± 1.4	0(1), 3(9)
	169	127.1 ± 10.5	41.1 ± 2.9	3(10)
アカエゾマツ Akaezo-spruce	48	73.4 ± 8.0	30.3 ± 2.4	0(1), 3(9)
	73	87.7 ± 7.0	35.0 ± 5.4	3(10)
	116	107.4 ± 5.1	42.5 ± 8.2**	3(10)
	169	132.2 ± 9.2	52.4 ± 8.0**	3(10)

* () の前の数字は被害度, () 内は被害本数

The number without () shows the degree of damage and the number with () shows the number of damaged seedlings.

** 落葉のための重量減も含まれる。

The value contains the decrease of weight by the fallen needles.

耐性の違いによると考えられる。また、同様の大きさの苗木では、致死時間はアカエゾマツよりトドマツで長くなると考えられる。

第3章 土壌水分の違いによる苗木の水利用特性と 乾燥条件下でのみかけの光合成量

第1節 実験の目的と方法の検討

この実験では、土壌水分の違いに対するトドマツ、アカエゾマツ苗木の水消費量と乾物生産量を比較し、2樹種の水利用特性を明らかにすると同時に回避性の指標としての蒸散係数について検討した。また、乾燥条件下の光合成量の低下の様子や給水後の回復状態を比較し、物質生産の面から回避性の裏付けをおこなった。

土壌水分条件と生長量との関係から耐乾性を論ずることは、LEVITT (1951)⁶⁶⁾ や佐藤 (1956)¹⁰⁶⁾ が指摘しているように、致死レベルや被害レベルを問題とするような生理学的側面では意味は薄いですが、実用的、生態学的には大きな意味があると考えられる。乾燥条件下のみかけの光合成量の測定は、水利用特性の実験からとくに乾燥土壌の2樹種の生長量に差が出てきたので、その特徴をPと光合成量との関連で検討するためにおこなった。

実験は土壌水分を一定範囲に保った鉢植え苗木を用い、ハカリによる秤量法で水消費量を測定して水消費量と生長量との関係を検討したものと、赤外線ガス分析装置により水ストレス下の苗木の光合成量を測定したものに分かれる。実験方法のうち初めの実験では土壌水分の調節、次の光合成量の測定では水ストレスの与え方について若干の検討を加える。

鉢内の土壌水分を長期間にわたり均一に保つことは、多くの研究者が指摘しているようになりかなり困難であり、とくに水分当量より乾燥すると素焼管による自動給水は不可能となる。今回の実験における乾燥区の土壌水分は水分当量より乾燥させたので、土壌含水量を秤量法によって調整することとした。土壌表面を裸出したままでの表面からの給水は、佐藤の実験で指摘されているよう¹⁰⁶⁾ に、とくに乾燥土壌で水が均一にゆきわたらなくなるので、Fig. 26 に示すように表面に5gの発泡スチロールの粒の層をかぶせ、給水はガラス管を用い底部からおこなった。この鉢の土壌表層と底部との含水率の差は、湿潤区、中庸区、乾燥区の給水前でそれぞれ7%、5%、4%対乾土であったが、給水時には一時的に底部の土が水飽和状態になる。各区の土壌水分は、湿潤区：85~75% 対乾土（93~82% 対最大容水量）、中庸区：60~50%（66~55%）、乾燥区：35~25%（38~27%）

とした。使用土壌の水分当量は40.1%対乾土、永久萎凋点は21.8%となり、実験1, 2の土壌乾燥実験に用いた土よりやや高い含水率を示した。

光合成の測定実験では、水ストレスに対する光合成量の変化を短時間でつかむため、調節のむずかしい土壌乾燥ではなく、単純な脱水と給水による方法をとった。これは、実験2, 3, 4の結果から、土壌乾燥と脱水に対する2樹種のPの相対関係が同様であったので、脱水処理によっても土

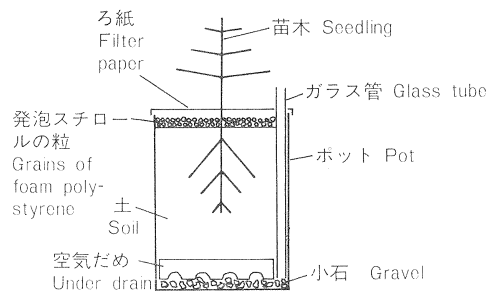


Fig. 26 実験に用いたポット
Sketch of a pot.

壤乾燥に対する光合成の特徴を推定し得ると判断したためである。しかし、追試の意味で鉢植え苗木を用い光合成が低下した時の土壤含水率も比較した。

第2節 土壤水分の違いによる苗木の水利用特性^{123)~125)}

1) 材料と方法

実験期間および材料等について Table 15 に示す。実験は同じガラス室内で3回おこなっているが、これは1971年と1972年で室内の温度上昇を防ぐ方法が異なったので1973年に追試したためである。71年は遮光率25%の黒色寒冷紗の庇陰により、72年はコンクリート床に水を流して気温が35°C以上になるのを防いだ。73年は同時に2つの方法を比較したものである。

苗木は2樹種とも林業試験場北海道支場苗畑で養成したものを用いた。土壤含水率は先に述べたように、湿潤区(85~75%)、中庸区(60~50%)、乾燥区(35~25%)の3区とし、蒸発散量は0.5g精度で7kgまで測定できる上皿直示天秤で測定し、各区ごとに苗木を植えない5個の蒸発量測定用鉢を設け、苗木の蒸散量の計算に用いた。給水は蒸発散量の測定時ごとに減少分だけを補充した。実験開始時に各苗木の生重を、終了時に生重と含水率を求め、乾重増加量を計算した。含水率は苗木を70°C熱風乾燥器で2日以上乾燥させて求めた。

乾物生産量と蒸散量の共分散分析の結果¹²⁵⁾では、年度間の違い(くり返しの差)は、直射光(無庇陰)のアカエゾマツを除き有意とならなかったので2回分を同一グループとしてあつかった。また、5%水準

Table 15. 実験期間と材料
Experimental period and materials

光条件 Light condition	実験期間 Experimental period	材 料 Materials	試 料 数 Number of samples			最大水蒸気圧 飽差の合計 Saturation* deficit (mmHg)
			W**	M**	D**	
庇 陰 Shade	1971. 5. 29~9. 15 29 May~ 15 September 1971	トドマツ4年生 four-year-old Todo-fir	5	5	5	997. 55
		アカエゾマツ4年生 four-year-old Akaezo-spruce	5	6	6	
	1973. 5. 15~9. 29 15 May~ 29 September 1973	トドマツ4年生 four-year-old Todo-fir	4	4	4	1, 609. 67
		アカエゾマツ4年生 four-year-old Akaezo-spruce	3	4	4	
直射光 Open	1972. 6. 1~9. 28 1 June~ 28 September 1972	トドマツ4年生 four-year-old Todo-fir	6	7	6	1, 403. 17
		アカエゾマツ5年生 five-year-old Akaezo-spruce	5	6	5	
	1973. 5. 15~9. 29 15 May~ 29 September 1973	トドマツ4年生 four-year-old Todo-fir	4	4	2	1, 743. 91
		アカエゾマツ4年生 four-year-old Akaezo-spruce	3	4	2	

* Total of daily maximum saturation deficit during the experimental period.

** Levels in soil moisture—W: Wet, M: Moderate, D: Dry.

で有意となった直射光下のアカエゾマツについても蒸散係数のくり返しによる平均値の差と変動範囲は庇陰下のものより小さかったので2回分を同一グループとしてあつかった。

2) 結果と考察

庇陰下のものでは (Table 16), 蒸散係数はトドマツが 611~337, アカエゾマツが 1,042~345 となり, 平均値では各処理区ともトドマツの蒸散係数がアカエゾマツのものより小さく, とくに中庸区でその差が大きく統計的にも有意となった。しかし, 同一樹種内では蒸散係数に与える土壌水分の影響は統計的にも有意ではなかった。

2 樹種の乾燥区における乾物生産量と蒸散量は (Fig. 27, 28), 他の 2 処理区に比べ低下が著しく, 生長率からみても土壌乾燥による影響は明らかであったが, 蒸散係数として他の処理区と差が出るほど乾物生産量と蒸散量のバランスは崩れていなかった。

葉乾重 1g あたりの乾物生産量や蒸散量は, トドマツがアカエゾマツよりやや多く, とくに中庸区での乾物生産量, 乾燥区での蒸散量の差が大きい。TR 率は各区ともトドマツよりアカエゾマツで大きく, とくに乾燥区でアカエゾマツの根の発達が悪かった。

直射光下のものでは, 蒸散係数は (Table 17), トドマツが 510~219, アカエゾマツが 782~349 となり, 平均値では各処理区ともアカエゾマツよりトドマツが小さく, 平均値の差の検定 (t 検定) の結果そ

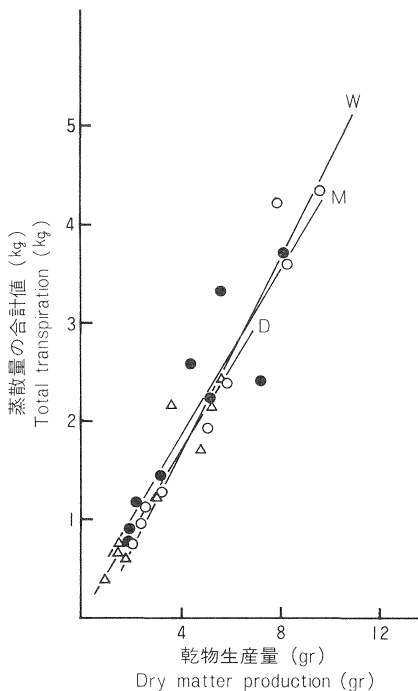


Fig. 27 庇陰下のトドマツ苗木の乾物生産量と水分消費量

Effect of soil moisture conditions on total transpiration and dry matter production in Todo-fir seedling in the shade.

●: 湿潤区 Wet, ○: 中庸区 Moderate, △: 乾燥区 Dry.

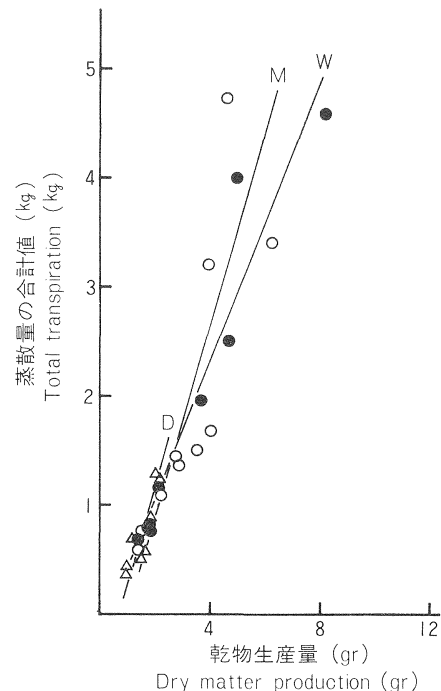


Fig. 28 庇陰下のアカエゾマツ苗木の乾物生産量と水分消費量

(記号は Fig. 27 と同じ)

Effect of soil moisture conditions on total transpiration and dry matter production in Akazezomatsu.

Table 16. 生長と水分消費に与える土壌水分の影響(庇陰下)
Effect of soil moisture on growth and water consumption in the shade

樹 種 Species	土壌水分 ¹⁾ Soil moisture	試料数 Number of sample	蒸散係数 Transpiration coefficient	乾物生長量/葉量 Growth/Leaf amount	蒸散量/葉量 Transpiration/Leaf amount	生長率 ²⁾ Growth rate	葉 量 ³⁾ Leaf amount (gr)	TR 率 TR ratio
トドマツ Todo-fir	W	9	483(598~337)	1.07(1.36~0.56)	501(625~337)	0.60(0.87~0.21)	4.30(7.65~1.79)	2.16(2.72~1.75)
	M	9	426(541~368)	1.17(1.34~0.85)	498(612~323)	0.62(0.83~0.46)	4.44(8.47~1.84)	2.00(2.78~1.68)
	D	9	451(611~360)	0.80(1.18~0.54)	352(481~252)	0.36(0.62~0.19)	4.11(9.65~1.28)	1.79(2.12~1.37)
アカエゾマツ Akaezo-spruce	W	9	535(811~436)	0.88(1.21~0.57)	456(576~352)	0.49(0.76~0.23)	4.39(9.78~1.36)	2.60(3.22~2.08)
	M	10	585(1,042~411)	0.83(1.20~0.39)	446(543~294)	0.44(0.79~0.14)	4.47(11.60~1.43)	2.70(3.27~1.98)
	D	8	505(798~345)	0.52(0.97~0.28)	248(334~193)	0.21(0.55~0.10)	3.52(7.67~1.55)	3.09(4.65~2.36)

1) W : 85~75% on a dry weight basis, M : 60~50%, D : 35~25%.

2) 生長量/初生重 Increment in fresh weight during the experimental period/Initial fresh weight of seedling.

3) 乾重 Dry weight.

Table 17. 生長と水分消費に与える土壌水分の影響(直射光下)
Effect of soil moisture on growth and water consumption in the open

樹 種 Species	土壌水分 Soil moisture	試料数 Number of sample	蒸散係数 Transpiration coefficient	乾物生長量/葉量 Growth/Leaf amount	蒸散量/葉量 Transpiration/Leaf amount	生長率 Growth rate	葉 量 Leaf amount (gr)	TR 率 TR ratio
トドマツ Todo-fir	W	9	362(510~311)	1.37(1.85~0.92)	490(600~301)	0.75(1.33~0.37)	7.60(10.90~4.85)	2.10(2.33~1.75)
	M	11	346(442~278)	1.78(2.73~1.05)	603(884~395)	1.14(1.41~0.54)	7.01(9.15~5.03)	1.91(2.60~1.70)
	D	10	309(393~219)	1.47(2.75~0.82)	427(601~306)	0.74(1.59~0.29)	6.76(8.92~4.90)	1.74(2.02~1.11)
アカエゾマツ Akaezo-spruce	W	8	442(545~349)	0.95(1.29~0.75)	413(487~367)	0.48(0.63~0.36)	11.84(14.37~5.02)	2.49(3.00~2.08)
	M	10	506(637~410)	0.84(1.20~0.62)	417(527~296)	0.40(0.59~0.26)	12.26(16.43~3.82)	2.52(3.19~1.74)
	D	7	556(782~386)	0.56(0.79~0.32)	292(382~224)	0.20(0.32~0.06)	10.92(15.30~6.04)	2.33(2.66~1.99)

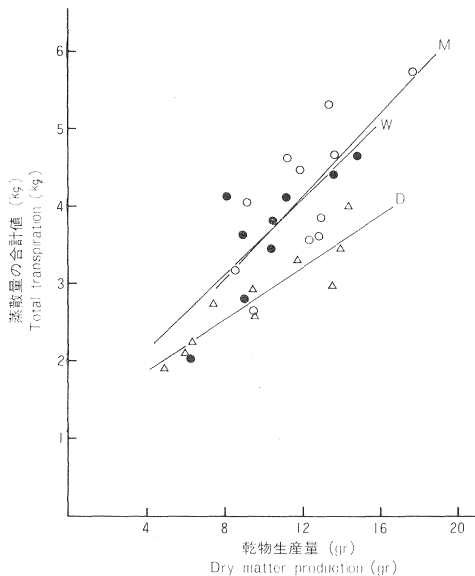


Fig. 29 直射光下のトドマツ苗木の乾物生産量と水分消費量
(記号は Fig. 27 と同じ)

Effect of soil moisture conditions on total transpiration and dry matter production in Todo-fir seedling in the open.

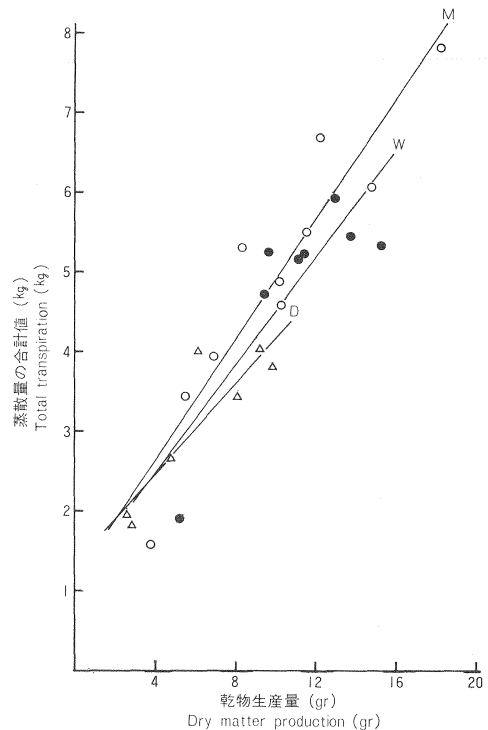


Fig. 30 直射光下のアカエゾマツ苗木の乾物生産量と水分消費量
(記号は Fig. 27 と同じ)

Effect of soil moisture conditions on total transpiration and dry matter production in Akaezo-spruce seedling in the open.

の差は有意であった。とくに中庸区、乾燥区でその差が大きく、樹種間の違いが明らかであった。土壌水分の蒸散係数への影響は同一樹種内では統計的に有意とならなかったが、トドマツは乾燥す

るにしたがい小さく、アカエゾマツは逆に大きくなる傾向がみられ、庇陰下のものより差がみられた。

乾燥区でアカエゾマツの乾物生産量と蒸散量は中庸区の50%程度に低下しているが (Fig. 30), トドマツの乾物生産量は乾燥区でもほとんど低下せず (Fig. 29), 葉乾重1gあたりの乾物生産量は湿潤区よりわずかに多くなった (Table 17)。

生長率からみて、トドマツは中庸区での生長が良く、湿潤区と乾燥区は中庸区の70%弱の生長であった。アカエゾマツは湿潤区の生長が良く、乾燥区は湿潤区の半分以下になった。乾葉1gの乾物生産に対する効率はトドマツがアカエゾマツより良く、乾燥区ではトドマツが1.47、アカエゾマツが0.56となり、トドマツはアカエゾマツより3倍近い効率を示している。このように直射光下のトドマツはアカエゾマツより乾燥土壌による生長低下が少なく、当然光合成量の低下も少ないことが推測される。

TR率は各処理区ともトドマツよりアカエゾマツで大きくなり、アカエゾマツの根量が少なかったが、直射光下の乾燥区では庇陰下のものに比べ、アカエゾマツの地上部重量の減少率がトドマツより大きく2樹種の差は小さくなった。

蒸散係数に与える土壌水分の影響は統計的に有意とならなかったが、これは乾燥土壌の最低含水率が

25%と永久萎凋点の21.8%より高いため、乾物生産量と蒸散量のバランスが大きく崩れなかったことを示していると考えられる。

この実験に用いた土壌と永久萎凋点と同様の含水率を持った土壌による実験2で、土壌乾燥にともなうPの急速な低下がトドマツでは20%付近でおこるのに対し、アカエゾマツでは25%付近であり、アカエゾマツの方が樹体内の水分状態を早く悪化させ、光合成の低下が早まっていることも考えられる。

このように乾燥土壌で蒸散係数が小さく、乾物生産効率の良いトドマツは、アカエゾマツより乾燥土壌に対し回避性が大きく、このことは実験2の結果からも裏付けられる。

3) ま と め

a) 蒸散係数に与える土壌水分の影響をみるため、5月から9月にわたり同一ガラス室で3回実験をおこなった。土壌水分の調節、蒸散量の測定は秤量法でおこなった。土壌水分は、湿润区(85~75%対乾土)、中庸区(60~50%)、乾燥区(35~25%)の3処理とし、使用土壌の永久萎凋点は21.8%である。ガラス室内の温度上昇を防ぐ方法が異なったため、庇陰下と直射光下に分けて検討した。

b) トドマツの蒸散係数は、庇陰下で611~337、直射光下で510~219、アカエゾマツではそれぞれ1,042~345、782~349となった。土壌水分の蒸散係数に与える影響は統計的に有意とならなかったが、直射光下のものでは土壌乾燥にともなってトドマツの蒸散係数は小さくなり、アカエゾマツのものは逆に大きくなった。

c) 乾燥区でのアカエゾマツの乾物生産量と蒸散量は、庇陰の有無に関係なく小さくなったが、トドマツの直射光下のものは蒸散量が減少しても乾物生産量はほとんど低下せず、1g乾葉あたりの乾物生産量はアカエゾマツの3倍近い値となった。このため直射光下、乾燥区のトドマツの蒸散係数はアカエゾマツよりかなり小さくなり、乾燥土壌に対する回避性を示した。

第3節 乾燥条件下のみかけの光合成量

1) 材料と方法

トドマツ5年生苗とアカエゾマツ6年生苗を用い、水ストレスに対する苗木の光合成量の変化をみるため人工光グロースキャビネットで1979年5月15日~24日に実験をおこなった。苗木は前年秋に林業試験場北海道支場苗圃に床替してあったもので、実験直前に掘り取り、根を水洗いしてガーゼで根をつつみ、地際部を厚さ2.8cmの発泡スチロール板で固定して鉢にうめこんだ。ポリエチレン袋(48cm×80cm)を同化袋として苗木にかぶせ、袋の口を地際部でしばり、赤外線ガス分析装置により光合成量を測定した。グロースキャビネット内の温度を調節して同化袋内の温度を20°Cとし、照度は30 Klux、通気量は5.6 l/minとした。

光合成量の変化をみながら同化袋内より1年生枝を随時切り取り、プレッシャーチャンバーによりPを測定して苗木の乾燥状態を調査した。P測定に使用した枝の葉はそのつど乾重を求め光合成量の計算に用いた。Pが-20気圧前後になった時点で鉢内に給水し、その後のPと光合成量の回復状態を調べた。測定終了時の根は2樹種とも測定開始時と同じ状態で白根の膨圧も保たれていた。1回の測定は5個体で約2日間を要し、Pは5~6回測定した。供試苗はトドマツ15個体、アカエゾマツ10個体である。

また、5月から戸外に鉢植えてあったトドマツ5年生苗とアカエゾマツ6年生苗各10個体を用い、7月9日~16日に25°Cの自然光グロースキャビネットでは給水を止めて土壌を乾燥させながら5個体ずつ人工光グロースキャビネットに持ちこみ、5月と同様の方法で光合成量を測定した。光合成量が最大値の

30% 以下になった時の 土壌含水率を調べ 2 樹種間の比較をおこなった。土壌含水率は実験 1 と同様にコルクボウラーで採取した土壌について測定した。

2) 結果と考察

脱水実験での時間経過にともなうみかけの光合成量の変化を、測定開始後 2 時間たった時の値を 100 として Fig. 31 に示す。相対値 100 の時の P と 光合成量は、トドマツで -7.2 ± 1.5 気圧, 4.00 ± 0.58 mg CO₂/g·hr, アカエゾマツで -7.5 ± 1.9 気圧, 2.97 ± 0.80 mg CO₂/g·hr であった。

同様の P から始まった脱水過程の光合成量は、アカエゾマツがトドマツより早く落ち始め、20% にまで低下するのに 10 時間前後の差となり、P が -20 気圧に達するのもトドマツより早くなった。この低下速度の差は葉量の違いによりアカエゾマツ (24.17 ± 6.98 g 乾重) がトドマツ (13.08 ± 2.90 g) より早く脱水されたためとみることも可能であるが、先の脱水実験の結果で苗木の大きいものほど脱水速度は遅くなること、同一脱水率の P はアカエゾマツで低くなること、Fig. 31 の B (14.27 ± 1.83 g) と C (12.98 ± 4.34 g), E (29.25 ± 5.84 g) と D (19.08 ± 3.30 g) のように葉量の多いもので光合成や P の低下速度が遅いことなどから、トドマツとアカエゾマツの低下速度の差は、葉量の差というより乾燥条件における水ストレスの受け方の差、すなわち回避性の差と考えられる。

給水後の吸水過程では、トドマツの光合成量の回復が早く、給水後 20 時間でトドマツは 60% 前後、アカエゾマツで 30% 前後となり、アカエゾマツはトドマツの 1/2 程度の回復状態であった。給水直前の P はトドマツで -21.5 ± 2.7 気圧、アカエゾマツで -23.4 ± 3.1 気圧となりわずかにアカエゾマツで低くなったが、同一の水ストレス条件ではアカエゾマツの方が低い P を示すので、この程度の差は問題とならず、同じ条件で給水されている。

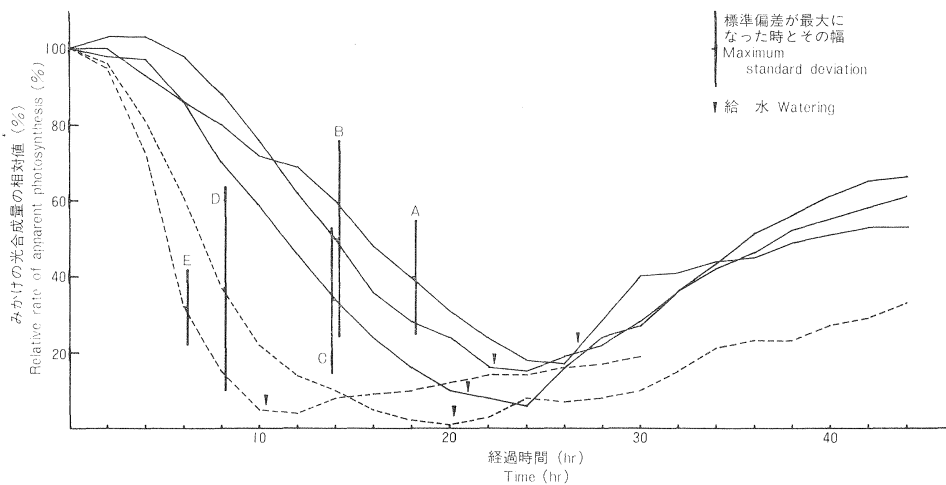


Fig. 31 脱水と給水にともなうみかけの光合成量の変化

A (11.98 ± 1.94), B (14.27 ± 1.83), C (12.98 ± 4.34) はトドマツ,
D (29.25 ± 5.84), E (19.08 ± 3.08) はアカエゾマツ

Photosynthetic response of Todo-fir and Akaezo-spruce to dehydration and watering.

A, B, C (Todo-fir), D and E (Akaezo-spruce) show a group of seedlings used in an experiment.

Dry weight of needles—A: 11.98 ± 1.94 gr, B: 14.27 ± 1.83 gr, C: 12.98 ± 4.34 gr, D: 29.25 ± 5.84 gr, E: 19.08 ± 3.08 gr.

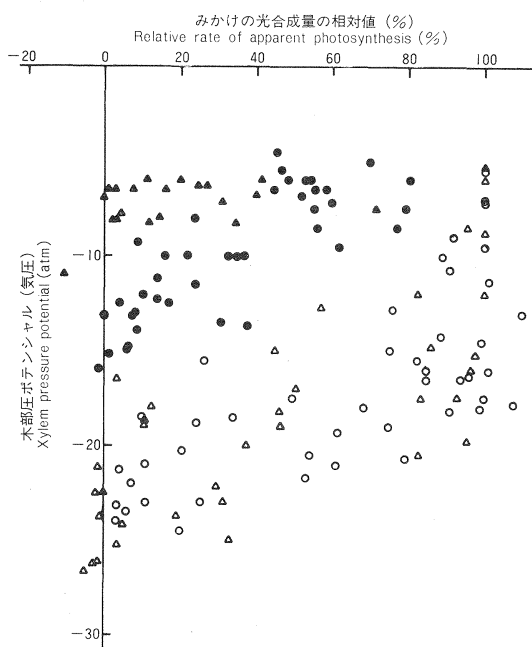


Fig. 32 給水前後の木部圧ポテンシャルと
みかけの光合成量の比較

Photosynthetic response of Todo-fir
(○) and Akaezo-spruce (△) to drought
and watering.

○△ : 給水前(脱水過程)のトドマツとアカエゾマツ
Before watering,
●▲ : 給水後(吸水過程)のトドマツとアカエゾマツ
After watering.

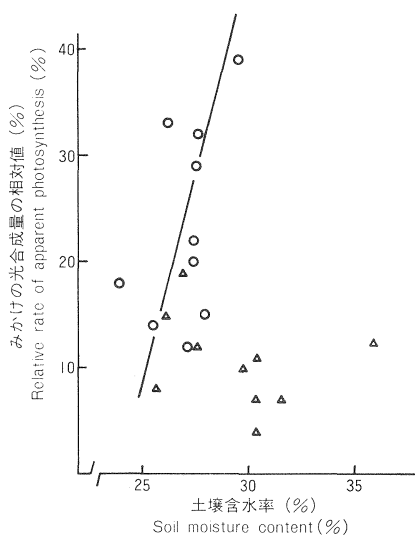


Fig. 33 土壌の乾燥にともなうみかけの光
合成量の変化

(○ : トドマツ, △ : アカエゾマツ)

Photosynthetic response of Todo-fir (○)
and Akaezo-spruce (△) to soil drought.

P とみかけの光合成量との関係を 2 時間後
の相対値でみると Fig. 32 のようになる。

脱水過程では同じ P に対応する 光合成量の
相対値は、トドマツ、アカエゾマツとも同一
範囲にあり、P の低下にともなう光合成量の
相対値の変化に差はみられない。しかし、吸
水過程における P に対する 光合成量の 相対
値はトドマツがアカエゾマツより大きく、ト
ドマツの回復状態の良いことを示している。

また、2 樹種とも脱水過程と吸水過程の同一
P に対する 光合成量は吸水過程で小さくなっ
ており、P が -20 気圧前後になった苗木で
は光合成に乾燥によるヒステリシスがみられ
る。とくにアカエゾマツの光合成量の回復が
遅く、乾燥による光合成のヒステリシスはト
ドマツ より アカエゾマツ で強いと考えられ
る。乾燥によるヒステリシスは気孔開度によ
って調べられたものがあり、-20 パールに
なったテーダマツ⁵¹⁾やニセアカシア¹¹⁾、-25
パール以下になったレモン⁵⁴⁾で給水後も乾燥
の影響が数日続いている。-25 パール以下

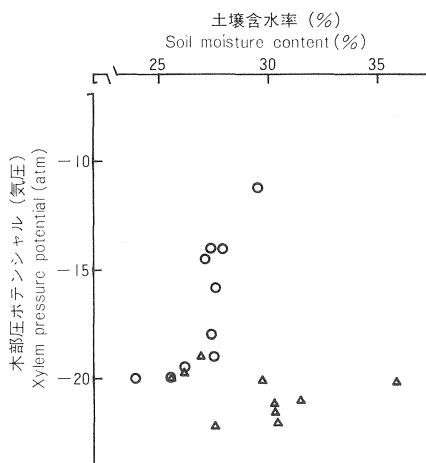


Fig. 34 土壌の乾燥にともなう木部圧ポテ
ンシャルの変化

(○ : トドマツ, △ : アカエゾマツ)

Change of xylem pressure potential
with decreasing soil moisture.

になったワタ^{4b)}でも RWC や気孔開度にヒステリシスが観察されている。

脱水過程でみられるように P の低下にともなう光合成量の低下率がトドマツとアカエゾマツで同じであることは (Fig. 32), 土壤乾燥や脱水などによる同一の水ストレスのもとではトドマツがアカエゾマツより高い P を示すので, トドマツの光合成量はアカエゾマツより大きくなると考えられ, 乾燥に対しトドマツはアカエゾマツより回避性があることになる。さらに, アカエゾマツに比べてトドマツのヒステリシスが小さいことは, トドマツの乾燥耐性がアカエゾマツよりあることになり, 回避性と耐性の両面からみて, 光合成の面からみてもトドマツはアカエゾマツより耐乾性があると考えられる。

次に光合成量が低下した時の土壤含水率を比較すると Fig. 33 のようになり, この時の P は Fig. 34 のようになった。この実験に用いた土壤の永久萎凋点の含水率は 22.7% 対乾土である。最大光合成量を示した測定開始時の P とみかけの光合成量は, トドマツが -5.6 ± 0.8 気圧, 5.27 ± 0.82 mg CO₂/g·hr, アカエゾマツが -6.3 ± 0.5 気圧, 4.50 ± 0.78 mg CO₂/g·hr であった。

先の脱水実験で考察したようにアカエゾマツの P の低下が早いいため光合成量の低下も早く始まり, 35~25% の土壤含水率で最大値の 10% 前後に低下しており, P は -20 気圧前後になっている。一方, トドマツは 30~25% の土壤含水率で光合成量は最大値の 40~10%, P は -15 気圧以下のものが 4 個体のみであった。このように土壤乾燥でも脱水実験と同様にトドマツはアカエゾマツより回避性を示している。

この土壤乾燥実験に用いた土壤の永久萎凋点は, 苗木の水利用特性の実験に用いた土壤のものとほぼ等しく, 水利用特性の乾燥区でアカエゾマツの乾物生産がトドマツよりかなり低下しているのは, この光合成の低下率の違いによるものと考えられる。しかし, 乾燥区での生長率は, トドマツで最大生長率の 60~70%, アカエゾマツで 40% 前後となり光合成の低下率に比べかなり高い。これには実験条件の違いの他, 長期間かかる水利用特性の実験では苗木が乾燥条件に適応していることが考えられる。一方, 適潤状態から短期間に乾燥した場合, 長期間のものより光合成の低下率が大きくなることも考えられる。

3) ま と め

a) 根をガーゼでつつんだ苗木を材料とし, 脱水過程におけるみかけの光合成量の低下と給水後の回復状態を, 照度 30 Klux, 同化箱内温度 20°C の条件で赤外線ガス分析装置により調べ, 水ストレスに対する 2 樹種の合光成の特徴を検討した。また, 土壤乾燥にともなう合光成量の低下率が 30% 以下になった時の土壤水分も比較した。

b) 脱水過程におけるみかけの合光成の低下速度は, トドマツ 5 年生苗はアカエゾマツ 6 年生苗より遅く, 測定開始 2 時間後の値の 20% まで低下するのに 10 時間前後の差がついた。これは P の低下速度がトドマツで遅いため生じた回避性の差と考えられる。

c) 給水は P が -20 気圧前後になった時点でおこない, 給水後 20 時間での回復率はトドマツで 60% 前後, アカエゾマツで 30% 前後となり, トドマツはアカエゾマツの約 2 倍の回復率を示した。

d) P に対するみかけの光合成量の相対値は 2 樹種とも脱水過程と吸水過程では異なり, 吸水過程の値は脱水過程のものより小さく, 乾燥にともなう光合成のヒステリシスを示した。ヒステリシスの程度はトドマツがアカエゾマツより小さく耐性を示した。

e) 土壤含水率 35~25% (永久萎凋点 22.7%) の土壤乾燥に対する光合成量の低下率はトドマツがアカエゾマツより小さく, トドマツは土壤乾燥についても回避性を示した。これは同一土壤水分に対するト

ドマツの P がアカエゾマツより高いためである。

f) トドマツ苗は脱水過程における光合成の低下速度が遅いこと（回避性）、給水後のヒステリシスが小さいこと（耐性）から判断して、光合成における耐乾性はアカエゾマツ苗よりあると考えられる。

第 4 章 結 論

実験結果から、トドマツ、アカエゾマツの苗木の耐乾性を比較する上で必要な項目をまとめて Table 18 に示す。土壤水分や脱水率のような同一水ストレスに対する P に差があることから、被害発生点や致死点の P（耐性）のみの比較では 2 樹種の耐乾性を評価することはできず、致死土壤含水率や致死時間、乾燥にともなう光合成や水消費特性などを比較して評価する必要がある。

また、苗木の水分状態が悪化する様子を Fig. 35 に示す P-RWC 曲線に模式的にあらわすことができ、土壤水分と P の関係では Fig. 36 のようになる。

土壤乾燥にともない 2 樹種の P は -15 気圧の永久萎凋点付近で急に落ち始めるが、アカエゾマツはトドマツより 5% 程度高い土壤含水率で低下しはじめる (Fig. 8)。この土壤水分の永久萎凋点付近であられる変曲点の P はトドマツで -15~-20 気圧、アカエゾマツで -20~-25 気圧、RWC はそれぞれ 90~80%, 85~75% となり、気孔閉鎖はこの変曲点の数気圧前から始まり、トドマツは -12 気圧付近、アカエゾマツは -15 気圧付近と考えられる (Fig. 10, 11, 13, 14)。苗木がさらに乾燥すると 2 樹種と

Table 18. トドマツ、アカエゾマツ苗木の耐乾性比較
Components of drought resistance of seedlings

項 Component	トドマツ Todo-fir	アカエゾマツ Akaezo-spruce
土壤乾燥に伴う被害発生点 (T) P at which initial damage occurred by soil moisture	-28.5 atm	-34.5 atm
致死点 (T) Lethal point	-72 atm	-95 atm
致死土壤含水率 (D, T) Soil moisture at lethal point	17%	19%
脱水に伴う被害発生点 (T) P at which initial damage occurred by dehydration of seedlings	-26 atm	-34 atm
致死点 (T) Lethal point	(-80 atm)*	(-80 atm)*
乾燥移植に伴う致死点 (T) Lethal point after transplanting	-30 atm	-20 atm
致死時間 (D, T) Time to death	42 hr	19 hr
気孔閉鎖 (D) P at stomatal closure	-12 atm	-15 atm
乾燥土壤での蒸散係数 (A) Transpiration coefficient in dry soil moisture	309	556
乾燥に伴う光合成の低下速度 (A) Decreasing rate of photosynthesis	遅い slow	速い fast
乾燥に伴う光合成のヒステリシス (T) After-effect of drought on photosynthesis	小さい small	大きい large

T: 耐性 Drought tolerance, A: 回避性 Drought avoidance, D: 耐乾性 Drought resistance.

* 推定値 Estimated value.

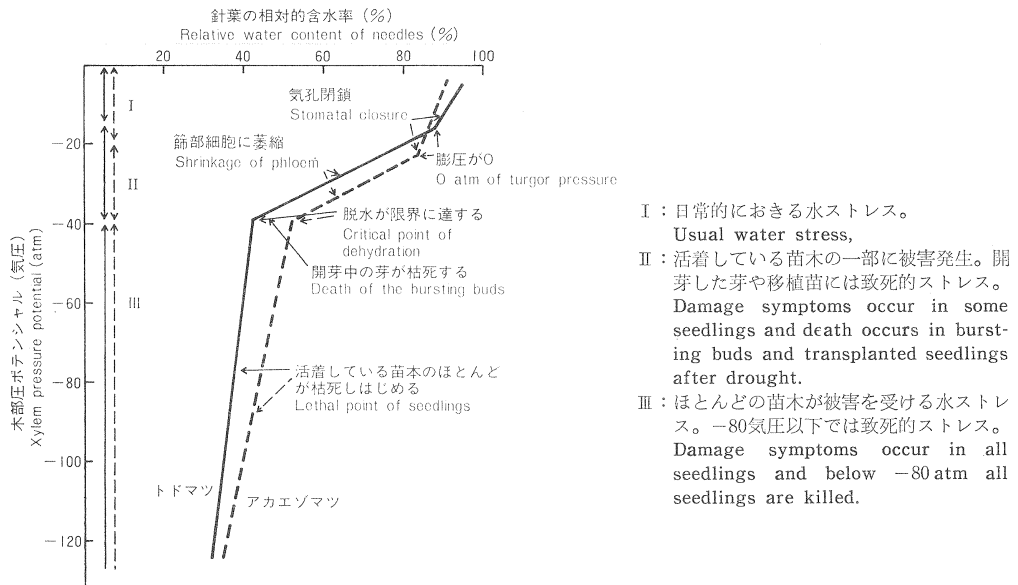


Fig. 35 乾燥にともなうトドマツ、アカエゾマツ苗木の水分状態
Water status of seedlings in Todo-fir (solid line) and Akaezo-spruce (broken line) under water stress.

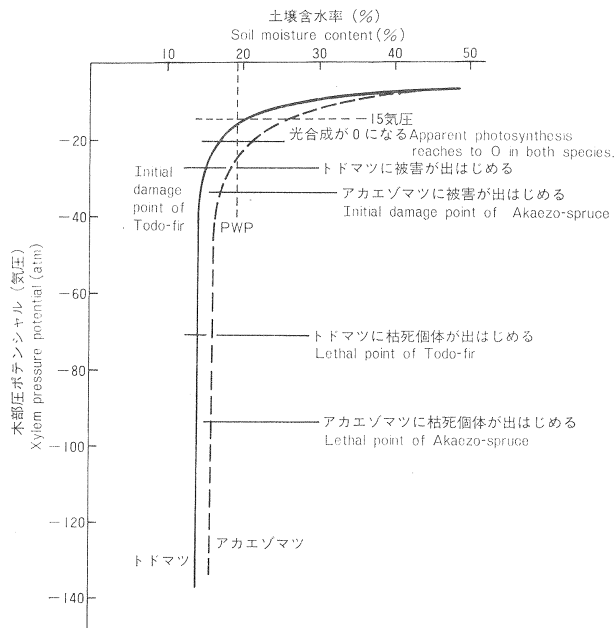


Fig. 36 土壌乾燥にともなう苗木の木部圧ポテンシャルの変化と被害の関係
Relationship between xylem pressure potential and soil moisture.

も -40 気圧付近に再び変曲点があらわれるが、これは脱水が限界に達したための現象と考えられる (Fig. 20, 21)。同一の土壌水分や脱水率に対する P はトドマツよりアカエゾマツで低く (Fig. 8, 20), 乾燥にともないその差が広がるが、その理由の一つとしてアカエゾマツのマトリックポテンシャルが乾燥にともなって大きくなることがあげられる (Fig. 4)。

葉の被害発生点や致死点の P はトドマツでそれぞれ -28.5 気圧, -72 気圧, アカエゾマツで -34.5 気圧, -95 気圧となりアカエゾマツはトドマツより低くなった。開芽期 (6 月初め) と秋期 (9, 10 月) での被害発生点の P は同一樹種内ではほとんど差が認められなかった (Table 5, 9)。また、開芽期の芽の致死点はトドマツで -35 気圧, アカエゾマツで -47 気圧となり (Table 9), 葉よりかなり高く、葉に比べ芽の乾燥耐性は小さくなった。脱水速度は苗木の大きいものほど遅くなり (Fig. 18, 19), 苗木の大きさをほぼそろえた乾燥移植実験ではトドマツの脱水速度はアカエゾマツより遅い傾向を示し (Table 14), 致死時間もトドマツは 42 時間, アカエゾマツは 19 時間となり, トドマツで長くなったが、これは根の耐性の違いによる (Table 12, 13)。

乾燥にともなう光合成の低下速度はトドマツがアカエゾマツより遅く (Fig. 31), 光合成の落ち始める土壌水分もトドマツで低くなる (Fig. 33)。これは水ストレスに対するトドマツの P の低下速度がアカエゾマツより遅いためである。合光成が 0 に近づく P は 2 樹種とも -20 気圧付近となったが (Fig. 32 ~ 34), 給水後の光合成のヒステリシスはアカエゾマツがトドマツより大きくなった。このように乾燥条件下での光合成活動はトドマツがアカエゾマツより有利となり, その結果が乾燥土壌の蒸散係数の違いに影響している (Table 16, 17)。永久萎凋点に近い乾燥土壌の蒸散係数はトドマツが 309, アカエゾマツは 556 となり, 乾物生産量 (1 g 乾葉当り) は直射光下でトドマツがアカエゾマツの 3 倍近くに達し, 明らかにトドマツはアカエゾマツより水利用効率が良く, 乾燥土壌に対して回避性があった。これらの結果を総合すると, トドマツ苗木はアカエゾマツ苗木より耐乾性があるといえることができる。

引用文献

- 1) 青柳正英・東原義晴: 昭和 51 年春の異常気象による乾燥害, 北方林業 29 : 128~133, (1977)
- 2) BALDWIN, V. C. & BARNEY, C. W. : Leaf water potential in planted ponderosa and lodgepole pines. For. Sci. 22 : 344~350, (1976)
- 3) BARRS, H. D. : Determination of water deficits in plant tissues. In : KOZLOWSKI, T. T. (ed) Water deficits and plant growth. Vol. I. 235~368. Academic Press. New York—London, (1968)
- 4) BEADLE, C. L. & JARVIS, P. G. : The effects of shoot water status on some photosynthetic partial processes in Sitka spruce. Physiol. Plant. 41 : 7~13, (1977)
- 5) BEGG, J. E. & TRUNER, N. C. : Water potential gradients in field tobacco. Plant Physiol. 46 : 343~346, (1970)
- 6) BIEBL, R. : Trockenresistenz und osmotische Empfindlichkeit der Meersalgen verschiedener tiefer Standorte. Jahrb. f. wiss. Bot. 86 : 350~386, (1938)
- 7) BLUM, A., SULLIVAN, C. Y. & EASTIN, J. D. : On the pressure chamber technique for estimating leaf water potential in sorghum. Agron. J. 65 : 337~338, (1973)
- 8) BOYER, J. S. : Leaf water potentials measured with a pressure chamber. Plant Physiol. 42 : 133~137, (1967 a)
- 9) ————— : Matric potentials of leaves. Plant Physiol. 42 : 213~217, (1967 b)

- 10) BOYER, J. S. & GHORASHY, S. R. : Rapid field measurement of leaf water potential in soybean. *Agron. J.* **63** : 344~345, (1971)
- 11) BRANDLE, J. R., HINCKLEY, T. M. & BROWN, G. N. : The effects of dehydration-rehydration cycles on protein synthesis of black locust. *Physiol. Plant.* **40** : 1~5, (1977)
- 12) BRIGGS, L. J. & SHANTZ, H. L. : Relative water requirement of plants. *J. Agr. Res.* **3** : 1~63, (1914)
- 13) BRIX, H. : Determination of viability of loblolly pine seedlings after wilting. *Bot. Gaz.* **121** : 220~223, (1960)
- 14) ——— : The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plant and loblolly pine seedlings. *Physiol. Plant.* **15** : 10~20, (1962)
- 15) ——— : Effects of nitrogen fertilization on photosynthesis and respiration in Douglas-fir. *For. Sci.* **17** : 407~414, (1971)
- 16) ——— : Nitrogen fertilization and water effects on photosynthesis and earlywood-latewood production in Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* **2** : 467~478, (1972)
- 17) CALDWELL, M. M. : Plant gas exchange at high wind speeds. *Plant Physiol.* **46** : 535~537, (1970)
- 18) CLAUSEN, J. J. & KOZLOWSKI, T. T. : Use of the relative turgidity technique for measurement of water stresses in gymnosperm leaves. *Can. J. Bot.* **43** : 305~316, (1965)
- 19) DIXON, H. H. : Transpiration and the ascent of sap in plants. McMillan, London, (1914)
- 20) 土壤物理性測定法委員会編 : 土壤物理性測定法, 養賢堂, 505 pp., (1972)
- 21) DUNIWAY, J. M. : Comparison of pressure chamber and thermocouple psychrometer determination of leaf water status in tomato. *Plant Physiol.* **48** : 106~107, (1971)
- 22) FERRELL, W. K. & WOODARD, E. S. : Effects of seed origin on drought resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). (MIRB.) FRANCO. *Ecology*, **47** : 499~503, (1966)
- 23) FRANK, A. B. & HARRIS, D. G. : Measurement of leaf water potential in wheat with a pressure chamber. *Agron. J.* **65** : 334~335, (1973)
- 24) FRITTS, H. C. : Growth rings of tree : their correlation with climate. *Science*, **154** : 973~979, (1966)
- 25) GARDNER, W. R. & EHLIG, C. F. : Physical aspects of the internal water relations of plant leaves. *Plant Physiol.* **40** : 705~710, (1965)
- 26) GROSS, K. : Die Abhängigkeit des Gaswechsels junger Fichtenpflanzen von der Luftfeuchtigkeit bei unterschiedlichen CO₂-Gehalten der Luft. *Forstw. Cbl.* **95** : 211~225, (1976)
- 27) HARMS, W. R. & MCGREGOR, W. H. : A method for measuring water balance of pine needles. *Ecology*, **43** : 531~532, (1962)
- 28) 林 弥栄 : 日本産針葉樹の分布と環境, 農林出版, 246 pp., (1960)
- 29) HELLKVIST, J. : The water relations of *Pinus sylvestris*. II Comparative field studies of water potential and relative water content. *Physiol. Plant.* **29** : 371~379, (1973)
- 30) ——— & PARSBY, J. : The water relations of *Pinus sylvestris*. III Diurnal and seasonal patterns of water potential. *Physiol. Plant.* **38** : 61~68, (1976)
- 31) HETH, D. & KRAMER, P. J. : Drought tolerance of pine seedlings under various climatic conditions. *For. Sci.* **21** : 72~82, (1975)
- 32) HINCKLEY, T. M. & RITCHIE, G. A. : Reaction of mature *Abies* seedlings to environmental stresses. *Trans. Mo. Acad. Sci.* **6** : 24~37, (1972)
- 33) ——— & ——— : A theoretical model for calculation of xylem sap pressure from climatological data. *Amer. Midl. Natur.* **90** : 56~69, (1973)

- 34) HINCKLEY, T. M., SCHROEDER, M. O., ROBERTS, J. E. & BROCKERHOFF, D. N. : Effect of several environmental variables and xylem pressure potential on leaf surface resistance in white oak. *For. Sci.* **21** : 201~211, (1975)
- 35) ————— et al. : Leaf conductance and photosynthesis in four species of the oak-hickory forest type. *For. Sci.* **24** : 73~84, (1978)
- 36) HSIAO, T. C. : Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **24** : 519~570, (1973)
- 37) 平田徳太郎・神保幸雄 : 樹木の通気水量測定試験成績, *森林気象彙報* **10** : 1~46, **11** : 30~70, **12** : 1~40, **13** : 1~50, (1930~1933)
- 38) 北海道林務部 : 昭和 49 年北海道東部地方における冬の乾燥害, 道有林業務資料, 87 pp., (1976)
- 39) ILJIN, W. S. : Die Ursachen der Resistenz von Pflanzenzellen gegen Austrocknen. *Protoplasma*, **10** : 379~414, (1930)
- 40) 石原供三・鷺見三郎 : トドマツ及エゾマツ稚樹の生育に対する適当なる土壌水分量に就て, 昭和15年日林春季講 : 37~41, (1941)
- 41) JARVIS, P. G. & JARVIS, M. S. : The water relations of tree seedlings. I. Growth and water use in relation to soil water potential. *Physiol. Plant.* **16** : 215~235, (1963 a)
- 42) ————— & ————— : The water relations of tree seedlings. II. Transpiration in relation to soil water potential. *Physiol. Plant.* **16** : 236~253, (1963 b)
- 43) ————— & ————— : The water relations of tree seedlings. III. Transpiration in relation to osmotic potential of the root medium. *Physiol. Plant.* **16** : 269~275, (1963 c)
- 44) ————— & ————— : The water relations of tree seedlings. IV. Some aspects of the tissue water relations and drought resistance. *Physiol. Plant.* **16** : 501~516, (1963 d)
- 45) JORDAN, W. R. & RITCHIE, T. J. : Influence of soil water on evaporation, root absorption, and internal water status of cotton. *Plant Physiol.* **48** : 783~788, (1971)
- 46) 苅住 昇 : 樹木根系図説, 誠文堂新光社, 1, 121 pp., (1979)
- 47) 加藤亮助 : トドマツ, エゾマツの分布限の生態学的解明, *東大演報* **41** : 33~41, (1951)
- 48) ————— : トドマツ, エゾマツ極盛相地帯における浸透価による森林植生の生活標示 第2報, *日林誌*, **33** : 215~218, (1951)
- 49) ————— : カラマツの水分経済 (予報)・63回日林講 : 164~166, (1954)
- 50) KAUFMANN, M. R. : Evaluation of the pressure chamber method for measurement of water stress in *Citrus*. *Pros. Amer. Soc. hort. Sci.* **93** : 186~190, (1968 a)
- 51) ————— : Water relations of pine seedlings in relation to root and shoot growth. *Plant Physiol.* **43** : 281~288, (1968 b)
- 52) ————— : Evaluation of the pressure chamber technique for estimating plant water potential of forest tree species. *For. Sci.* **14** : 369~374, (1968 c)
- 53) ————— : Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light and water stress. *Plant Physiol.* **57** : 898~901, (1976)
- 54) ————— & LEVY, Y. : Stomatal response of *Citrus jambhiri* to water stress and humidity. *Physiol. Plant.* **38** : 105~108, (1976)
- 55) 香山信男 : 主要造林樹種の幼苗時における蒸発作用, *日林誌*, **24** : 1~19, (1942)
- 56) KLEPPER, B. : Diurnal pattern of water potential in woody plants. *Plant Physiol.* **43** : 1931~1934, (1968)
- 57) KNIPLING, E. B. : Effect of leaf aging on water deficit-water potential relationships on dogwood leaves growing in two environments. *Physiol. Plant.* **20** : 65~72, (1967)
- 58) KOCH, W. : Der Tagesgang der Productivitat der Transpiration. *Planta*, **48** : 418~452,

- (1957)
- 59) KOZLOWSKI, T. T. : Water relations and growth of trees. *J. Forestry* **56** : 498~502, (1958)
 - 60) ————— : Water metabolism in plants. Harper & Row, New York, 227 pp., (1964)
 - 61) ————— (ed) : Water deficits and plant growth (I). Academic Press, New York & London, 390 pp., (1968)
 - 62) ————— : Water deficits and plant growth (II). Academic Press, New York & London, 333 pp., (1968)
 - 63) KRAMER, P. J. : Plant and soil water relationships. Macgraw-Hill Book Company, 482 pp., (1969)
 - 64) ————— & KOZLOWSKI, T. T. : Physiology of woody plants, Academic Press, New York & London, 811 pp., (1979)
 - 65) KUNSTLE, E. & MITSCHERLICH, G. : Assimilations- und Transpirationsmessungen in einem Stangenholz. *Allg. Forst- und J.-Ztg.* **141** : 89~94, (1970)
 - 66) LEVITT, J. : Frost, drought, and heat resistance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **2** : 245~268, (1951)
 - 67) LEVITT, J. : Water stress. in "Response of plants to environmental stress." Academic Press, New York & London, 322~446, (1972)
 - 68) LOPUSHINSKY, W. : Stomatal closure in conifer seedlings in response to leaf moisture stress. *Bot. Gaz.* **130** : 258~263, (1969)
 - 69) ————— & KLOCK, G. O. : Transpiration of conifer seedlings in relation to soil water potential. *For. Sci.* **20** : 181~186, (1974)
 - 70) MACKLON, A. E. S. & WEATHERLEY, P. E. : A vapour-pressure instrument for the measurement of leaf and soil water potential. *J. exp. Bot.* **16** : 261~270, (1965)
 - 71) MAXIMOV, N. A. : Internal factors of frost and drought resistance in plants. *Protoplasma*, **7** : 259~291, (1929)
 - 72) N. A. マクシーモフ (野口弥吉他訳) : 植物と水, 刀江書院, 871 pp., (1959)
 - 73) MILLAR, A. A., DUYSSEN, M. E. & WILKINSON, G. G. : Internal water balance of barley under soil moisture stress. *Plant. Physiol.* **43** : 968~972, (1968)
 - 74) —————, ————— & NORUM, E. B. : Relationships between the leaf water status of barley and soil water. *Can. J. Plant Sci.* **50** : 363~370, (1970)
 - 75) 森川 靖 : 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, (1977)
 - 76) —————・佐藤 明 : 幹の樹液流速と樹冠部の木部圧ポテンシャル, *日林誌*, **58** : 11~14, (1976)
 - 77) —————・佐藤大七郎 : 水 (樹木, 佐藤大七郎, 堤 利夫編), 文永堂, 145~167, (1978)
 - 78) 森田健次郎 : 道東地方の造林地に発生した寒さの害の実態, *北方林業*, **19** : 345~348, (1967)
 - 79) —————・水井憲雄 : 林木の寒さの害に関する研究 (II), 林木の冬期間における乾燥抵抗性, *北林試報*, **9** : 59~67, (1971)
 - 80) 森 徳典・坂上幸雄 : Pressure chamber による林木の水分状態の推定, *日林誌*, **54** : 388~391, (1972)
 - 81) 生井郁郎 : 道有林における寒風害の実態, *北方林業*, **15** : 258~262, (1963)
 - 82) 成田孝一 : アカエゾマツの造林と土壌, *北方林業叢書*, **43** : 20~37, (1969)
 - 83) 根岸賢一郎・佐藤大七郎 : 土のカワキがアカマツのナエの同化, 蒸散, 貯蔵炭水化物, 生長にあたる影響, *日林誌*, **36** : 66~71, (1954 a)
 - 84) —————・————— : 土のカワキとアカマツ, スギのナエの同化, 呼吸量との関係, *日林誌*, **36** : 113~117, (1954 b)
 - 85) —————・————— : 土の水分とアカマツ, スギのナエの同化, 呼吸量, *日林誌*, **37** : 100~

- 103, (1955)
- 86) NEGISHI, K. : Photosynthesis, respiration and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. Bull. Tokyo Univ. For. **62** : 1~115, (1966)
- 87) 岡崎文彬 : 樹木の水分経済, 日林誌, **34** : 337~343, (1952)
- 88) PARKER, J. : Drought resistance in woody plants. Bot. Rev. **22** : 241~289, (1956)
- 89) ——— : Drought resistance mechanism. In "Water Stresses in Plants". ed. by KOZLOWSKI, T. T., Academic Press, 195~234, (1968)
- 90) PARKER, J. : Further studies of drought resistance in woody plants. Bot. Rev. **35** : 317~371, (1969)
- 91) PHARIS, R. P. : Comparative drought resistance of five conifers and foliage moisture content as a viability index. Ecology, **47** : 211~221, (1966)
- 92) ——— & FERRELL, W. K. : Difference in drought resistance between coastal and inland sources of Douglas fir. Can. J. Bot. **44** : 1651~1659, (1966)
- 93) RITCHIE, G. A. & HINCKLEY, T. M. : Evidence for error in pressure-bomb estimates of stem xylem potentials. Ecology, **52** : 534~536, (1971)
- 94) DeROO, H. C. : Leaf water potentials of sorghum and corn, estimated with the pressure bomb. Agron. J. **61** : 969~970, (1969)
- 95) ——— : Leaf water potentials of tobacco, estimated with the pressure bomb. Tobacco Sci. **14** : 105~106, (1970)
- 96) RUTTER, A. J. & SANDS, K. : The relation of leaf water deficit to soil moisture tension in *Pinus sylvestris*. I. The effect of soil moisture on diurnal changes in water balance. New Phytol. **57** : 50~65, (1958)
- 97) 酒井 昭・高樋 勇・渡辺富夫 : 林木の寒風害の研究 (I), 日林誌, **45** : 412~420, (1963)
- 98) ———・斎藤 満 : 林木の寒風害の研究 (II) 日林誌, **49** : 198~204, (1967)
- 99) ———・渡辺富夫・山根玄一 : 道東地方における 林木の冬の乾燥害, 日林誌, **51** : 111~117, (1969)
- 100) 札幌管区气象台 : 異常気象調査報告 一昭和 48 年 6 月上旬から 9 月上旬にかけての北海道における干ばつについて一, 札幌管区气象台, 44 pp., (1973)
- 101) ——— : 昭和 48 年北海道気象月報 5 月~7 月, 札幌管区气象台, (1973)
- 102) ——— : 昭和 51 年北海道気象月報 5 月~7 月, 札幌管区气象台, (1976)
- 103) 笹沼たつ・坂上幸雄 : 造林地の寒害と その対策 (わかりやすい林業解説シリーズ), 日本林業技術協会, 61 pp., (1979)
- 104) 佐藤 明・森川 靖 : ふたつの斜面に生育するスギ林分における木部圧ポテンシャルの日経過, 日林誌, **58** : 321~327, (1976)
- 105) 佐藤大七郎 : スギ, ヒノキ, アカマツの蒸散作用におよぼす風の影響, 東大演報, **50** : 27~35, (1955)
- 106) ——— : スギ, ヒノキ, アカマツのマキツケナエの耐乾性, とくに樹種のあいだのチガイについて, 東大演報, **51** : 1~108, (1956)
- 107) SCHOLANDER, P. F. et al. : Sap pressure in vascular plants. Science, **148** : 339~346, (1965)
- 108) SEIDEL, K. W. : Drought resistance and internal water balance of oak seedlings. For. Sci. **18** : 34~40, (1972)
- 109) 芝木武夫 : スギ, ヒノキ, アカマツの栄養並びに森林土壌の肥沃度に関する研究, 林野庁, 23~42, (1952)
- 110) SLATYER, R. O. : Absorption of water by plant. Bot. Rev. **26** : 331~392, (1960)

- 111) SLATYER, R. O. : Plant-water relationships. Academic Press, New York & London, 366 pp., (1967)
- 112) SLAVIK, B. : Methods of studying plant water relations. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, 449 pp., (1974)
- 113) STOCKER, O. : Das Wasserdefizit von Gefäßpflanzen an verschiedenen Klimazonen. *Planta*, **7** : 382~387, (1929)
- 114) ——— : Die Dürresistenz. In “Handbuch der Pflanzenphysiologi,” ed. by RUHLAND, W., Vol. 3 : 696~741, (1956)
- 115) STRANSKY, J. J. : Needle moisture as a mortality index for southern pine seedlings. *Bot. Gaz.*, **124** : 178~179, (1956)
- 116) SUCOFF, E. : Water potential in red pine : soil moisture, evapotranspiration, crow position. *Ecology*, **53** : 681~686, (1972)
- 117) 菅原セツ子 : トドマツ苗木の移植時期と地上部、地下部の生長, 林試北支年報 1966 : 31~38, (1967)
- 118) 杉浦 勲 : 昭和 51 年春の異常気象による乾燥害, 北方林業, **28** : 327~329, (1976)
- 119) SUZUKI, K & KIYOHARA, T. : Influence of water stress on development of pine wilting disease caused by *Bursaphelenchus lignicolus*. *Eur. J. For. Path.* **8** : 97~107, (1978)
- 120) 高橋邦秀 : トドマツ苗木の開芽および開芽後の生長に与える土壤水分の影響, 日林北支講, **18** : 88~91, (1969)
- 121) ——— : トドマツ 2 年生苗の蒸散量の日変化について, 81 回日林講, 199~201, (1970)
- 122) ——— : トドマツ苗とアカエゾマツ苗の蒸散量について, 日林北支講, **19** : 109~111, (1970)
- 123) TAKAHASHI, K. : Difference among species with respect to the transpiration ratio in different soil moisture conditions. *J. Jap. For. Soc.* **54** : 373~378, (1972)
- 124) 高橋邦秀 : シラカンバ苗の生長と水分消費に与える土壤水分と日射の影響, 84 回日林講, 166~167, (1973)
- 125) TAKAHASHI, K. : Effects of shading and soil moisture conditions on transpiration and dry matter production in fir, spruce and birch seedlings. *J. Jap. For. Soc.* **57** : 95~99, (1975)
- 126) 高橋邦秀 : 開芽期におけるトドマツ, アカエゾマツ苗の乾燥害と木部圧ポテンシャル, 日林北支講, **25**, 16~18, (1976)
- 127) TAKAHASHI, K. : Effects of snow on sap pressure of Todo-fir (*Abies sachalinensis* MAST.) whorls. *J. Jap. For. Soc.* **58** : 233~236, (1976)
- 128) ——— : Effects of soil moisture stress on xylem sap pressure and relative water content of *Abies* and *Picea* seedlings. *J. Jap. For. Soc.* **59** : 64~66, (1977)
- 129) 高橋邦秀 : 乾燥処理によるトドマツ, アカエゾマツ移植苗の耐乾性比較, 日林北支講, **27** : 55~57, (1978)
- 130) ———・伊藤道男・森 茂男 : 梱包方法とトドマツ苗木の乾燥状態, 北方林業, **31**, 230~234, (1979)
- 131) TAMARI, C. : Nutritional studies on the seedlings of *Abies sachalinensis* MAST. with lamas shoots. *Bull. Hokaido Univ. For.* **24** : 513~598, (1966)
- 132) 館脇 操 : アカエゾマツの群落学的研究, 北大演報, **13** (2) : 1~180, (1943)
- 133) 田崎忠良 : 植物の耐乾燥性の指標としての水経済, 日植生理報, **1** : 73~78, (1960)
- 134) 田添 元 : 寒帯産針葉樹稚苗の生長期間における根端細胞の原形質限界分離濃度の日変化と主茎の伸長生長の日変化との相関関係について, 日林誌, **33** : 203~206, (1951)
- 135) 戸笥義次他 : 作物生理講座 3, 朝倉書店, 183 pp., (1961)
- 136) TRANQUILLINI, W. : Photosynthese und Transpiration einiger Holzarten bei verschieden

- starkem Wind. Cbl. Gesamte Forstwes. **86** : 35~48, (1969)
- 137) URSIC, S. J. : Tolerance of loblolly pine seedlings to soil moisture stress. Ecology. **42** : 823~825, (1961)
- 138) WALTER, H. : Zur Klarung des spezifischen Wasserzustandes im Plasma und in der Zellwand. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **76** : 40~71, (1963)
- 139) WARING, R. H. : Die Messung des Wasser-potentials mit der SCHOLANDER-Methode und ihre Bedeutung fur die Forstwissenschaft. Forstw. Cbl. **89** : 195~200, (1970)
- 140) ————— & CLEARY, B. D. : Plant moisture stress : evaluation by pressure bomb. Science, **155** : 1248~1254, (1967)
- 141) WEATHERLEY, P. E. : Studies in the water relations of cotton plant. I. the field measurement of water deficits in leaves. New Phytol. **49** : 81~97, (1950)
- 142) ————— & SLATYER, R. O. : Relationship between relative turgidity and diffusion pressure deficit in leaves. Nature, **179** : 1085~1086, (1957)
- 143) WEST, D. W. & GATF, D. F. : The effect of leaf water potential, leaf temperature and light intensity on leaf diffusion resistance and transpiration of leaves of *Malus sylvestris*. Physiol. Plant. **38** : 98~104, (1976)
- 144) 山本 肇 : アカエゾマツ人工林土壌について (1), 林試北支年報 1958, 40~49, (1959)

Studies on Drought Resistance of Todo-fir (*Abies sachalinensis* MAST.) and Akaezo-spruce (*Picea glehnii* MAST.) Seedlings

Kunihide TAKAHASHI⁽¹⁾

Summary

Todo-fir (*Abies sachalinensis* MAST.) and Akaezo-spruce (*Picea glehnii* MAST.) are most important tree species of afforestations in Hokkaido. Immediately after transplanting their seedlings damage is sometimes caused by serious drought from spring to summer in Hokkaido. Todo-fir is usually rated as a more drought resistant tree than Akaezo-spruce, but we do not have sufficient proof as to which of these two tree species is more drought resistant. The difference of the drought damage between Todo-fir and Akaezo-spruce on afforested lands does not always indicate the difference of the drought resistance of both species, because these two species are not planted in the same place. To compare the drought resistance among tree species, environmental conditions must be the same.

In the natural forests of Hokkaido, Todo-fir is rooted more deeply than Akaezo-spruce and appears to flourish on fertile thick soil. Todo-fir is often distributed on southwestern-facing slopes and ridges with deciduous broad leaf tree species and Ezo-spruce (*Picea jezoensis* CARR.). On the other hand, Akaezo-spruce is a shallow rooted tree and often is distributed in special sites such as swamps, serpentines, and larva flows apart from other species. Akaezo-spruce sometimes appears to develop into pure dense forests in such sites.

In this report both drought avoidance and drought tolerance of these two tree species having such different ecological characteristics were studied and the total drought resistance was compared between two species. Drought avoidance was based on the xylem pressure potential at stomatal closure, the dehydration rate of seedlings, the transpiration coefficient, and the decreasing rate of photosynthesis during droughts. Drought tolerance was based on the xylem pressure potential and the soil moisture content at which death or visible damage was observed, and the survival rate of the seedlings transplanted after drought, the time to death, and the after effect of drought on photosynthesis.

The water status of the seedlings was measured by the xylem pressure potential (P) of the shoots, the relative water content (RWC) and the water content (WC) of the needles. P above -40 atm was measured with a pressure chamber and the osmotic pressure potential of the shoots was substituted for P below -40 atm. The osmotic pressure potential of the shoots was measured by the cryoscopic method using a copper-constantan thermocouple after the shoots were killed by freezing. RWC was measured after floating the needles in distilled water for 24 hours at 20°C in the dark. The apparent photosynthesis of the seedlings was measured by an infrared gas analyzer.

Responses of seedlings to soil drought

1. The P and RWC of Todo-fir and Akaezo-spruce were measured under soil moisture stress in the autumn of 1975 when the seedlings of both species were placed in a glasshouse and in

Received September 4, 1980

(1) Hokkaido Branch Station

1976 when the seedlings were placed in a growth cabinet with the temperature at 20°C and a light intensity of 45 klux with a day length of 14 hours.

2. A rapid decrease of P began when the soil moisture content dropped below 25% in Akaezo-spruce and 20% in Todo-fir in the autumn of 1976. The P and RWC at the permanent wilting point of soil moisture (19.5%) were -15 atm to -20 atm and 90% to 80% respectively in Todo-fir and -20 atm to -25 atm and 85% to 75%, respectively in Akaezo-spruce.

3. The P at which the visible damage and the death of the seedlings were observed was -28.5 atm and -75 atm, respectively in Todo-fir, and -34.5 atm and -95 atm, respectively in Akaezo-spruce. Judging from only these value of P, Akaezo-spruce was more drought tolerant than Todo-fir. But the soil moisture content at which the damage or the death of seedlings was observed is considered to be more suitable for comparing the drought tolerance of these two species than P, because P of Akaezo-spruce was lower than that of Todo-fir under the same stress conditions of soil moisture, especially below the permanent wilting point.

4. The soil moisture content at which the damage was observed was around 19% in both species, but the range of soil moisture, RWC and WC at which the death of the seedlings occurred may indicate that Todo-fir was more drought tolerant than Akaezo-spruce in dry soil moisture content.

5. The P at stomatal closure was concluded to be below -12 atm in Todo-fir and below -15 atm in Akaezo-spruce by the measurement of the evapotranspiration from a pot with a seedling. The phloem of shoots or needles in both species was observed under a microscope to shrink severely before visible damage occurred.

6. The P-RWC curves of both species had two inflection points which were at -15 atm to -20 atm and around -40 atm. It was considered that the turgor pressure of the shoots reached nearly 0 atm in the former and the dehydration of the seedlings reached the critical point in the latter.

Responses of seedlings to dehydration

1. In the bud-bursting season from May 28th to June 3rd, 1976, visible damage to both buds and needles was observed at the same value of P which was -26 atm in Todo-fir and -34 atm in Akaezo-spruce. Those were the same as the values of P at which damage occurred in the autumn. The lethal P of the seedlings was assumed to be around -80 atm in both species. Needles were more drought tolerant than buds in the bud-bursting season.

2. The RWC or WC in the bud-bursting season was higher than those in autumn, because the increase of RWC or WC may be related to the change of RWC or WC with the growth stage. The P-RWC curves of Todo-fir had two similar inflection points, as those in autumn, but the curve of Akaezo-spruce did not show a single inflection point because of the increase of RWC.

3. The younger seedlings of both species were dehydrated more rapidly than the older ones, and in the younger seedlings the WC of the tops was smaller than the WC of the roots covered with polyethylene bags. It was easy for younger seedlings to lose water from the top in comparison with the older seedlings. The amount of water lost by dehydration from stomatal closure to the death of the seedlings was about 30% of the initial fresh weight in both four-year-old seedlings of Todo-fir and seven-year-old seedlings of Akaezo-spruce.

4. The dehydration rate of both species was limited to -40 atm and was kept at a constant rate of about 40%. Akaezo-spruce showed a lower P than Todo-fir at the same rate of dehydration, and the difference of P between the two species became large below the dehydra-

tion rate around 30%.

Lethal point and lethal time of the seedlings transplanted after drought

1. The seedlings of about the same weight of both species were desiccated in the growth cabinet at 20°C and natural light conditions for 19, 25, 42, and 50 hours from May 26th, 1978, and also for 48, 73, 116, and 169 hours from July 3rd, 1978. In September, after the seedlings were transplanted in the nursery of the Hokkaido branch of the institute the drought damage of the seedlings was observed.

2. The P at which one-half of the seedlings were damaged was about -20 atm in Todo-fir. The P and dehydration rate at which all the seedlings were killed were -30 atm and 35% in Todo-fir and -20 atm and 30% in Akaezo-spruce, respectively, but if the roots of the seedlings reaching around -20 atm were immersed in water for 24 hours, the seedlings of both species were hardly damaged.

3. Todo-fir was more drought resistant than Akaezo-spruce in the case of transplanting, because Todo-fir showed longer lethal time and lower lethal P than Akaezo-spruce. The drought resistance of Todo-fir may be caused by the drought tolerance of the roots.

Efficiency of water utilization

1. The effects of shading and soil moisture conditions were studied during the growing season in 1971, 1972, and 1973. Transpiration was measured by the pot weighing method. The three levels of soil moisture on a dry weight basis were "wet (W)" at 85~75%, "moderate (M)" at 60~50% and "dry (D)" at 35~25%. The permanent wilting percentage of the used soil was 21.8%.

2. The transpiration coefficient of Todo-fir was 611~337 in the shaded condition of a light intensity of 75% in the open, and 511~219 in the open. That of Akaezo-spruce was 1042~345 in the shaded condition and 782~349 in the open. The effects of the three levels of soil moisture were not statistically significant, but the transpiration coefficient of Todo-fir decreased with the decreasing soil moisture and that of Akaezo-spruce increased with the decrease.

3. In dry soil moisture conditions the dry matter production and the transpiration of Akaezo-spruce decreased in both shade and open, but the dry matter production of Todo-fir in the open almost never decreased with decreasing soil moisture in this experiment. This was because in the open the dry matter production per gram of oven-dry weight of Todo-fir needles under dry soil moisture conditions was nearly three times as much as that of Akaezo-spruce. The transpiration coefficient of Todo-fir showed a higher drought avoidance than Akaezo-spruce in dry soil moisture.

Apparent photosynthesis of seedlings during drought and after watering

1. The apparent photosynthesis of seedlings was measured at a temperature of 20°C in the assimilation chambers when the light intensity above the seedlings was 30 klux. Seedlings with roots wrapped in gauze were fixed in empty plastic pots covered with foam polystyrene.

2. The depression of the apparent photosynthesis of Todo-fir occurred more slowly than that of Akaezo-spruce. The apparent photosynthesis of Akaezo-spruce declined to 20% of its maximum value 10 hours faster than that of Todo-fir because P of Todo-fir decreased more slowly than that of Akaezo-spruce.

3. The seedlings of the two species were watered when P decreased to around -20 atm. The relative value of the apparent photosynthesis increased to 60% in Todo-fir and 30% in Akaezo-spruce 20 hours after watering, which indicates that Todo-fir recovered the apparent photosynthesis twice as fast as Akaezo-spruce.

4. In both species the apparent photosynthesis after watering was smaller than that before watering at the same P. Todo-fir was more drought tolerant than Akezo-spruce, because Todo-fir showed a smaller after-effect of drought than Akezo-spruce.

5. The apparent photosynthesis of both species also declined with the decreasing soil moisture. But the apparent photosynthesis of Todo-fir did not decline so much as that of Akezo-spruce at the soil moisture content from 35% to 25%. The permanent wilting percentage of the used soil was 22.7%.

Total drought resistance

Table 24 shows the different components of drought resistance. The P at which the damage or the death of seedlings occurred did not show drought tolerance because P of both species showed different values from each other under the same stress of soil moisture or the same rate of dehydration. Judging from both drought avoidance and tolerance, Todo-fir is more drought resistant than Akezo-spruce.

Fig. 35 shows the typical water status of the seedlings of the two species with P-RWC curves and Fig. 36 shows the typical relationships between P and soil moisture content.

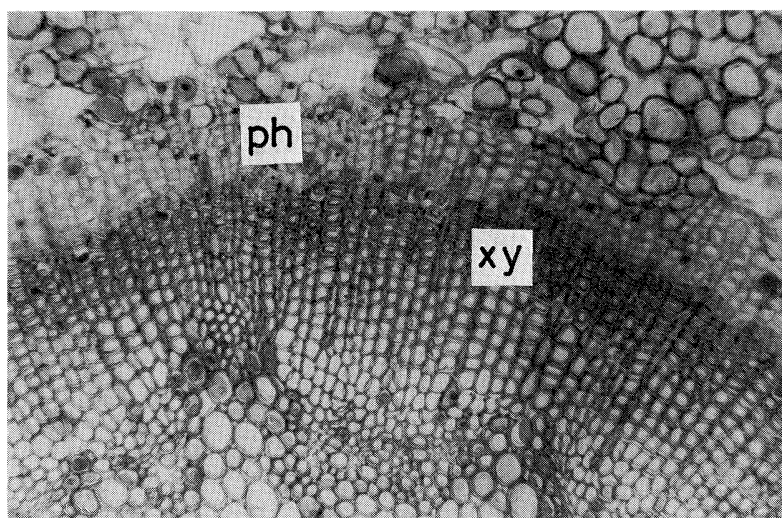


Photo. 1 トドマツ当年枝（ $P = -9.5$ 気圧）の横断面

Cross section of a Todo-fir shoot in -9.5 atm of xylem pressure potential.

ph : phloem 篩部, xy : xylem 木部 (20×5)

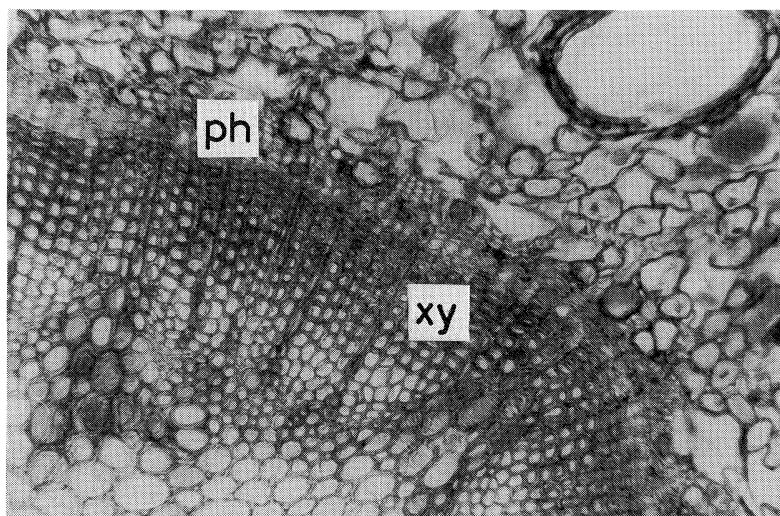


Photo. 2 トドマツ当年枝（ $P = -28.5$ 気圧）の横断面

Cross section of a Todo-fir shoot in -28.5 atm of xylem pressure potential.

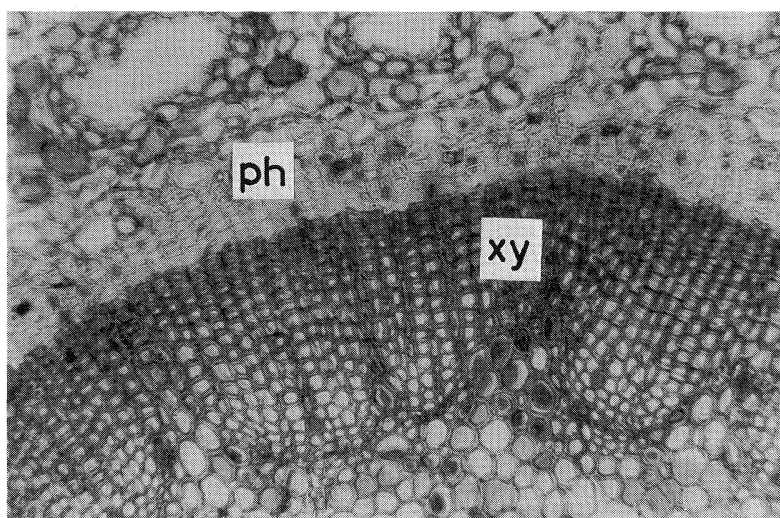


Photo. 3 アカエゾマツ当年枝 ($P = -12$ 気圧) の横断面
Cross section of a Akaezo-spruce shoot in -12 atm of xylem pressure potential.

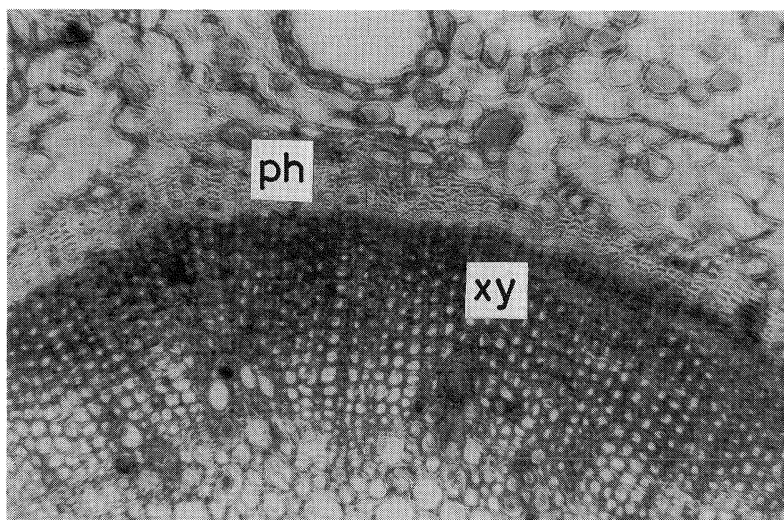


Photo. 4 アカエゾマツ当年枝 ($P = -31.5$ 気圧) の横断面
Cross section of a Akaezo-spruce shoot in -31.5 atm of xylem pressure potential.