

論文 (Original article)

四国のヒノキ強度間伐林分における残存木の葉の水分特性

宮本 和樹^{1)*}、奥田 史郎²⁾、野口 麻穂子³⁾、伊藤 武治¹⁾、佐藤 重穂¹⁾

Leaf water relations of residual trees in heavily thinned hinoki cypress stands in Shikoku, Japan

Kazuki MIYAMOTO^{1)*}, Shiro OKUDA²⁾, Mahoko NOGUCHI³⁾,
Takeharu ITOU¹⁾, Shigeho SATO¹⁾

Abstract

Leaf water relations derived from pressure–volume (P – V) curves were compared between two hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) plantations at low elevations (210 and 320 m a.s.l.) in Kochi prefecture, Shikoku, southwestern Japan. The objective of this study was to evaluate the effect of heavy thinning on the leaf water status and mortality of residual trees. Our study sites included a stand with a northwest-facing slope and no dead trees after thinning (called “Karakawa”), and a stand with a south-facing slope and many dead trees after thinning (called “Kochi-west”, ca. 23% of trees died). Mean values of dawn and midday leaf water potentials and the P – V parameters did not show any significant differences either between sites or between treatments (thinned vs. unthinned for Karakawa; upper slope vs. lower slope for Kochi-west). However, a significant difference was found in regression intercepts between the two sites when the relationship between osmotic potential at full turgor (ψ_s^{sat}) and water potential at the turgor loss point (ψ_w^{tlp}) was plotted at the individual tree level, suggesting that the surviving trees at Kochi-west were more drought-resistant than those at Karakawa. Our results basically suggest that there was no clear difference in the leaf water status of hinoki cypress trees between sites or between treatments in this study. However, the signs of higher water stress observed at Kochi-west at the individual tree level may partly account for tree mortality in hinoki cypress stands at low elevations on south-facing slopes. Therefore, heavy thinning of such stands should be avoided.

Key words : hinoki cypress, thinning, water potential, P – V curve, water stress

要旨

強度間伐が残存木の葉の水分特性と立ち枯れの発生に及ぼす影響を評価するため、高知県内の低標高域（標高 210 m および 320 m）のヒノキ人工林 2 か所を対象に、 P – V 曲線による水分特性値の比較を行った。調査は、強度間伐後も残存木の状態が健全な北西斜面の林分（辛川）と強度間伐後に残存木の立ち枯れが発生した南斜面の林分（高知西、枯死率約 23%）で実施した。明け方と日中の水ポテンシャルおよび P – V 曲線による水分特性値を平均値で比較した場合には、サイト間および処理区間（辛川では間伐の有無、高知西では斜面上部と下部）で有意差はみられなかった。一方、個体レベルで飽水時の浸透ポテンシャル（ ψ_s^{sat} ）と圧ポテンシャルを失う時の水ポテンシャル（ ψ_w^{tlp} ）の関係をみると、サイト間で切片が有意に異なる回帰直線が得られた。同じ ψ_s^{sat} でも ψ_w^{tlp} の値が高知西で低かったことから、現在生存している高知西の個体は辛川と比べて耐乾性が高くなっている可能性も考えられた。本研究では、基本的にサイト間および処理区間において残存木の葉の水分特性に明瞭な差は生じていないと考えられるが、高知西のように低標高の南斜面などの立地条件では、残存木に水ストレスを生じやすい傾向も見られ、これが個体の枯死を引き起こす可能性もあるため、このような林分では強度間伐を避ける方が望ましいであろう。

キーワード：ヒノキ、間伐、水ポテンシャル、 P – V 曲線、水ストレス

原稿受付：平成 24 年 6 月 7 日 Received 7 June 2012 原稿受理：平成 24 年 10 月 10 日 Accepted 10 October 2012

1) 森林総合研究所四国支所 Shikoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) 森林総合研究所関西支所 Kansai Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

3) 森林総合研究所東北支所 Tohoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

* 森林総合研究所四国支所 〒 780-8077 高知市朝倉西町 2-915 Shikoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), 2-915 Asakura-nishimachi, Kochi 780-8077, Japan; e-mail: mkazuki@affrc.go.jp

1. はじめに

近年増加している間伐遅れ林分を省力的に間伐し、針広混交林への誘導や森林の多面的機能を向上させる目的で、従来よりも強度な間伐が一部で実施されている。強度間伐にはこれまでのところ統一された定義はないが、森林総合研究所四国支所 (2010) では目安として、収量比数 (R_y) が 0.8 以上になる混み合った林分に本数間伐率で 40% 以上の間伐を行う場合としている。水ストレスによる残存木の枯死はこのような間伐遅れの過密人工林に対して強度間伐を行う際に懸念されるリスクのひとつである (Bladon et al., 2006)。強度間伐にともなう林冠部の疎開は、風速、飽差や日射量など樹木周辺の急激な環境変化を引き起こし、個体レベルでの蒸発散量の増加をまねいて水収支に悪影響を及ぼす可能性がある (村上, 2003; Bladon et al., 2006)。また、経験的にヒノキはスギと比べて、強度な枝打ちや間伐後に枯損木が生じやすいとも言われている (上田, 2010)。

ただし、強度な間伐の影響が水ストレスとして顕著に表れるのは、本数間伐率が 75% (森林総合研究所四国支所, 2010) や 90% (Bladon et al., 2006) など極端に高い場合であることが多く、林業の現場で実施されている 40—50% 程度の強度間伐では、これまでのところ残存木の顕著な水ストレスの徴候はあまり報告されていない (例えば、宮本ら, 2009; 森林総合研究所四国支所, 2010)。また、間伐後には競争緩和の効果により土壌水分が増加したとする報告が多い (荒木ら, 2002; 篠宮ら, 2004, 2006)。

しかし、実際には 40% 以上の強度間伐後の残存木に生理的要因による樹脂流出 (渡辺ら, 2008) や、虫害と関連した枯死木が発生する事例も見られることから (森林総合研究所四国支所, 2010; 佐藤ら, 2012)、立地条件によっては強度間伐後の水ストレスが残存木の衰弱を引き起こし、その結果として二次性害虫の加害等による枯損を生じる場合もあると考えられる (Ueda and Shibata, 2005; 佐藤ら, 2012)。

$P-V$ 曲線法 (Tyree and Hammel, 1972; 丸山・森川, 1983) により得られる飽水時の浸透ポテンシャル (ψ_s^{sat}) や圧ポテンシャルを失う時の水ポテンシャル (ψ_w^{up}) といった葉の水分特性値は耐乾性の指標として有効であり (水永, 1988)、強い乾燥にさらされている樹木ほどこれらの水分特性値が低く維持されていることが予想される。本研究では低標高のヒノキ人工林を対象に、強度間伐後に残存木が健全な林分 (間伐区と無間伐区) と立ち枯れが発生した林分 (斜面上部と下部) において、葉の水ポテンシャル測定および $P-V$ 曲線法により得られる水分特性値を比較し、強度間伐が残存木の葉の水分特性と立ち枯れの発生に及ぼす影響を斜面方位や斜面位置といった立地環境の点から評価した。

2. 調査地と方法

2.1 調査地

本研究の調査地は高知県内 2 か所のヒノキ人工林である。ひとつは土佐清水市の辛川山国有林の 35 年生ヒノキ林分である (以下、「辛川」)。もうひとつは高知県西部に位置し、間伐後に残存木の立ち枯れが発生した約 40 年生のヒノキ林分 (以下「高知西」) である。辛川の年平均気温と年間降水量はそれぞれ 14.1℃、2,964 mm、高知西では 15.3℃、2,707 mm である (気象庁, 2002)。調査地の標高は辛川が 320 m、高知西が 210 m で、共に暖温帯常緑広葉樹林域に属している。

辛川の北西斜面には 2007 年に強度間伐試験地が設置されており、試験地内のヒノキについて、胸高直径、樹高、枯れの有無を毎年記録している。辛川の斜面は急傾斜 (32—41°) であり、斜面の下部ほどヒノキの平均樹高が大きくなる傾向にある (Miyamoto et al., in press)。本研究では、斜面下部に隣接する無間伐区と間伐区 (それぞれ 20 m × 20 m) を用いた。立木密度はヘクタール当たり 1700 本以上と過密であったが、2008 年 1 月に本数間伐率約 60% の強度間伐が実施された (Table 1)。間伐前の調査区内の林冠は完全に閉鎖しており、林内にはホソバタブやヤブツバキの稚樹をはじめ常緑広葉樹の稚樹と実生が若干生育しているものの、全体として林内の植生は少なかった (Noguchi et al., 2011)。間伐区では、間伐実施直後にアカメガシワなどの先駆種を主体として林床植生の被度が増加したのち、次第に減少していった (Noguchi et al., 2011)。なお、強度間伐後 5 生育期目にあたる 2012 年 7 月時点に至るまで、辛川の間伐区では残存木の立ち枯れが発生していない。そのほか辛川試験地の調査区の詳細については、宮本ら (2009)、Inagaki et al. (2011)、Noguchi et al. (2011)、Miyamoto et al. (in press) などを参照されたい。

高知西は傾斜約 38° の南斜面に位置し、2002 年に本数間伐率約 40% の間伐が実施された林分である (Table 1)。高知西の概況を把握するため、2010 年 1 月に斜面上部から下部にかけて 25 m × 21 m の区画を設置し、毎木調査を行った。林分の立ち枯れ率は約 23% と多くみられ、特に斜面上部でその頻度が高い (Table 1, 佐藤ら, 2012)。斜面下部では林冠がほぼ閉鎖していたものの斜面上部では枯死木によってギャップが形成されていた。林床にはウラジロが出現し、特に斜面上部で密生していた。間伐前の立木密度および間伐率を残存木と切り株から推定し、残存木について胸高直径、樹高および個体の生存・枯死を記録した (Table 1)。

本研究では、辛川の無間伐区、間伐区および高知西の区画を斜面上部と斜面下部に分けた合計 4 か所を調査区とよび、水分特性値を調査区間で比較した。これにより、不完全なデザインではあるが、それぞれのサイトで葉の水分特性値に及ぼす間伐の有無や微地形の影響を評価した。

Table 1. 調査地の概要
Summary of study sites.

調査区 Plot	面積 Area (m ²)	方位 Slope aspect	林齢 (2009 年時) Stand age in 2009 (years)	立木密度 Tree density (trees ha ⁻¹)		間伐率 Thinning rate (%)	間伐年 Year of thinning	間伐後の枯死率 Mortality after thinning (%) ^a
				間伐前 Before thinning	間伐後 After thinning			
辛川 Karakawa								
無間伐区 Unthinned	400	NW	35	1775	1775	0.0	—	—
間伐区 Thinned	400	NW	35	1700	725	57.4	2008	0.0 (0/29)
高知西 Kochi-west								
斜面上部 Upper slope	262.5	S	c. 40	1714	1143	33.3	2002	35.7 (10/28)
斜面下部 Lower slope	262.5	S	c. 40	1714	952	44.4	2002	8.0 (2/25)
林分全体 Total	525	S	c. 40	1714	1048	38.9	2002	22.6 (12/53)

^a 括弧の中の数値は、[間伐後の枯死木の個体数]/[間伐直後の残存木の総個体数]を示す。被圧木は計算から除外している。高知西のデータは佐藤ら (2012) による。

[number of dead trees]/[total number of remaining trees] is shown in parentheses; suppressed trees were eliminated from the calculation. Data in the Kochi-west stand is from Sato et al. (2012).

2.2 測定方法

2.2.1 葉のサンプリング実施日の気象条件

本研究では、2009 年 9 月 8 日に辛川、9 日に高知西で葉のサンプリングを実施した。水ポテンシャルや *P*-*V* 曲線から得られる水分特性値は生育地の水分前歴、低温、葉齢など様々な要因による影響を受けることが知られている。晩夏のサンプリングは、低温に対する浸透調節の影響を回避できるほか、葉が成熟しているため葉齢の違いによる影響を受けにくい点で有効であると考えられる (水永, 1986)。辛川の無間伐区と間

伐区に設置した土壌水分センサー (ECH₂O, Decagon Device 社) で測定した 2009 年 4 月 1 日から 2010 年 4 月 1 日までの土壌水分の季節変化 (Fig. 1) によれば、サンプリング実施日は年間で最も乾燥が進んだ期間の初期と位置づけられ、土壌含水率は 2009 年 12 月下旬から 2010 年 1 月の乾燥した時期の値と同程度であった。当日 2 日間の天候は晴天で、辛川から最寄りのアメダス気象観測地点である三崎のデータによれば、9 月 4 日深夜 1:00 以降当日まで、0.5 mm 以上のまとまった降雨は観測されなかった (気象庁, 2009; Fig. 1)。

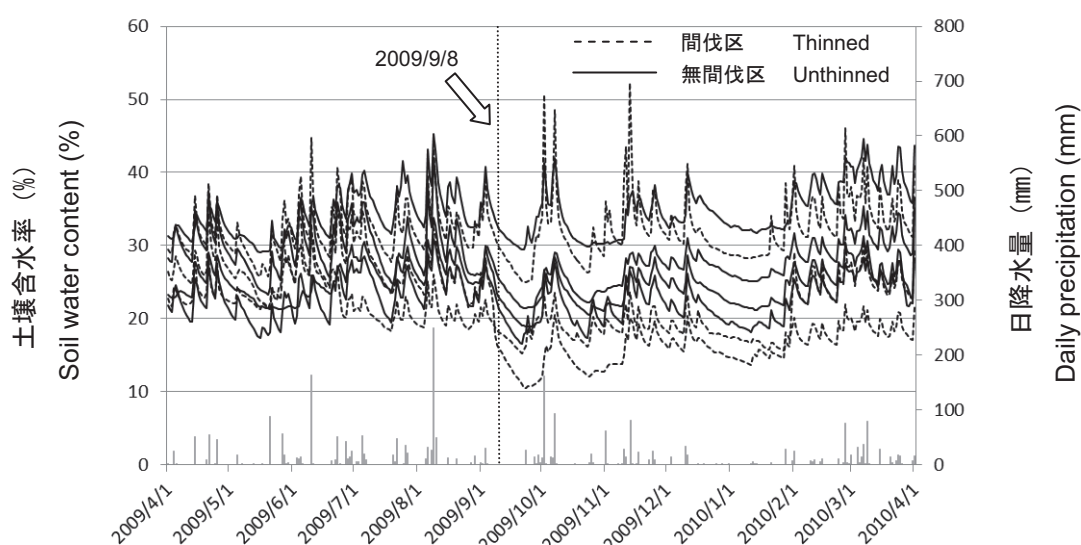


Fig. 1. 辛川のヒノキ人工林における土壌含水率 (実線、破線) および三崎 (最寄りの気象観測地点) における日降水量 (棒) の季節変化; 各折れ線は一つの水分センサー (ECH₂O, Decagon Device 社) の測定値を示す
Seasonal patterns of soil water content in the hinoki cypress stand at Karakawa (solid and broken lines) and daily precipitation at Misaki (bars), the nearest meteorological station. Each line indicates the soil water content measured by soil moisture probes (ECH₂O, Decagon Device Inc.).

2.2.2 明け方と日中の水ポテンシャル

葉の水ポテンシャルの測定に使用する樹木は辛川の間伐区、無間伐区および高知西の斜面上部と斜面下部からそれぞれ3個体ずつ選定した (Table 2)。供試木のサイズは、高知西の斜面下部における個体の胸高直径が辛川の間伐区と無間伐区に比べて有意に大きかった (Tukey の多重比較法、 $p < 0.05$) ほかは、樹高、枝下高および樹冠長率に有意差はみられなかった。当日の明け方 (5:50–6:40) と日中 (12:10–12:50) に、各個体の樹冠上部の日当たりの良い場所で、長さ約 20cm 程度の枝葉の先端部分を3枚ずつサンプリングした。サンプルは直後にラップで全体を包んだのち、アルミホイルで内張りをしたポリ袋に入れた。さらに、その中に水を含ませた濾紙を入れ蒸散を抑制した状態で測定まで保管した。水ポテンシャルの測定にはプレッシャーチャンバー (PMS600, PMS 社) を用いた。

使用したサンプルは水ポテンシャル測定後にスキヤナで葉面積を求め、乾燥重量 (75°C で 72 時間以上乾燥) を測定した。これらの測定値から、葉の厚さの指標となる葉面積あたりの乾燥重量 (LMA) を求めた。LMA は乾燥した立地に生育する個体ほど高い値を示す傾向にあり (Pooter et al., 2009)、 P – V 曲線から得られる水分特性値とともに立地条件の違いに応じた変化を特定する目的で測定した。

2.2.3 P – V 曲線と水分特性値

前述の明け方の水ポテンシャルの測定に用いる葉のサンプリングの際に、 P – V 曲線作成用の枝葉を各個体の樹冠上部の日当たりの良い場所から1つずつサンプリングした。サンプルは、水ポテンシャル測定用のものよりもやや大きめにサンプリングした。サンプルは水切りし、ビニール袋をかぶせ暗くした状態で5時間程度吸水させたのち、再度長さ約 20cm 程度の先端部分を切り取り、プレッシャーチャンバーを用いて水ポテンシャルを繰り返し測定し P – V 曲線を作成した。実際の測定手法は丸山・森川 (1983) に従った。作成した P – V 曲線から、圧ポテンシャルを失う時の水ポテンシャル (ψ_w^{tp}) と相対含水率 (RWC^{tp})、飽水時の浸透ポテンシャル (ψ_s^{sat}) および細胞の体積弾性率 (ϵ) を求めた。これらは耐乾性の指標となり、 ψ_w^{tp} と ψ_s^{sat} の値が低いほど葉の含水率が大きく低下しても圧ポテンシャルを維持して乾燥に耐えることができる (水永, 1988)。また、一般に ϵ の値が高いほど細胞壁が固く柔軟性に乏しいために水分の低下による膨圧変化が大きく、反対に ϵ の値が低いほど細胞壁の柔軟性が高く水分の低下による膨圧変化も小さいとされている (丸山・森川, 1983)。体積弾性率はいくつかの算出方法が提案されているが、本研究では Jane and Green (1983) の方法に従って体積弾性率の最大値 (ϵ_{max}) を求めた。

Table 2. 供試木の胸高直径 (DBH)、樹高 (H)、枝下高 (H_b) および樹冠長率 (CLR)
Diameter at breast height (DBH), tree height (H), the height to the lowest live branch (H_b) and crown length ratio (CLR, $[H - H_b]/H$) of sample trees.

調査区 Plot	No.	DBH (cm)	H (m)	H_b (m)	CLR (%)
辛川 無間伐区 Karakawa unthinned	127	20.4	16.0	10.3	35.6
	128	23.8	17.8	9.6	46.1
	136	19.4	14.2	10.1	28.9
辛川 60%間伐区 Karakawa 60%-thinned	290	26.9	15.4	7.1	53.9
	292	19.5	15.8	9.4	40.5
	294	23.8	15.8	9.4	40.5
高知西 斜面上部 (40%間伐) Kochi-west upper slope (40%-thinned)	1	22.7	15.7	10.3	34.4
	2	29.2	16.8	7.4	56.0
	3	23.2	16.5	8.5	48.5
高知西 斜面下部 (40%間伐) Kochi-west lower slope (40%-thinned)	4	29.2	17.9	8.7	51.4
	5	33.3	17.3	7.8	54.9
	6	32.5	17.9	7.6	57.5

3. 結果

3.1 明け方と日中の水ポテンシャル

明け方の水ポテンシャルは各処理の平均値で -0.45 MPa から -0.43 MPa の値を示した。日中の水ポテンシャルは -1.62 MPa から -1.49 MPa の値を示した。明け方、日中共に、サイト間および調査区間で水ポテンシャルに有意差はみられなかった (Fig. 2)。

3.2 LMA と水分特性値

LMA および $P-V$ 曲線から得られる水分特性値の調査区別平均値を Table 3 に示す。LMA は辛川の 60% 間伐区が他の調査区に比べて有意に低い値を示した (Tukey の多重比較法、 $p < 0.05$; Table 3)。水分特性値については、いずれの値も調査区間で有意差はみられなかった。 RWC^{up} は 0.76 から 0.78 を示し、4 つの調査区間でばらつきが非常に小さかった。 ψ_s^{sat} は -1.23 MPa から -0.97 MPa、 ψ_w^{up} は -1.70 MPa から -1.46 MPa を示した。 ψ_s^{sat} と ψ_w^{up} はいずれも、辛川では無間伐区の方が間伐区よりも値が低く、高知西では斜面上部の方が斜面下部よりも値が低かった。 ϵ_{max} は 4.82 MPa から 8.45 MPa となり、辛川では間伐区で、高知西では斜面下部で低い値を示した。辛川の 60% 間伐区における ψ_s^{sat} と ψ_w^{up} は 4 つの調査区のなかで最も高く、逆に ϵ_{max} は最も低い値を示した。

個体レベルで ψ_s^{sat} と ψ_w^{up} との関係をプロットすると、 ψ_s^{sat} の上昇に伴い ψ_w^{up} も上昇するパターンが得られた (Fig. 3)。さらに、サイト間で切片が有意に異なる

回帰直線が得られた (ANCOVA, $p = 0.038$)。回帰直線の切片は辛川の方が高知西よりも高かった。辛川のパターンに着目すると、60% 間伐区のすべての個体の ψ_s^{sat} が無間伐区の個体よりも高い傾向を示した。一方、高知西では ψ_s^{sat} と ψ_w^{up} いずれの水分特性値も斜面上部と斜面下部で明瞭な違いはみられなかった。

4. 考察

ヒノキ個体の水ポテンシャルおよび $P-V$ 曲線から得られる水分特性値に関する平均値の比較では、サイト間および処理区間で有意差は検出されなかった (Fig. 2, Table 3)。したがって、本研究の 2 か所のヒノキ人工林においては基本的に、サイト間、処理区間いずれの場合においても個体の耐乾性に明瞭な違いはないと考えられる。土壌含水率の低下パターン (Fig. 1) やサンプリング前の約 4 日間は降雨が観測されなかったこと、およびサンプリング実施日は晴天であったことを考慮すると、今回の水ポテンシャルや各種水分特性値は、比較的乾燥した時期におけるヒノキ個体の水分状態を反映したものと考えられる。しかし、その後さらに乾燥が進み、約 10 日後に乾燥のピークを迎えていたことから (Fig. 1)、このピーク時にサンプリングを実施した場合には今回とは異なる結果が得られた可能性がある。ただし、 ψ_w^{up} や ψ_s^{sat} は新葉の成熟後から秋にかけては比較的安定した値を示すこと (水永, 1986) や斜面上部と下部の間に通年で明け方の水ポテンシャルに差がみられた 8 年生ヒノキ林の事例 (玉泉・

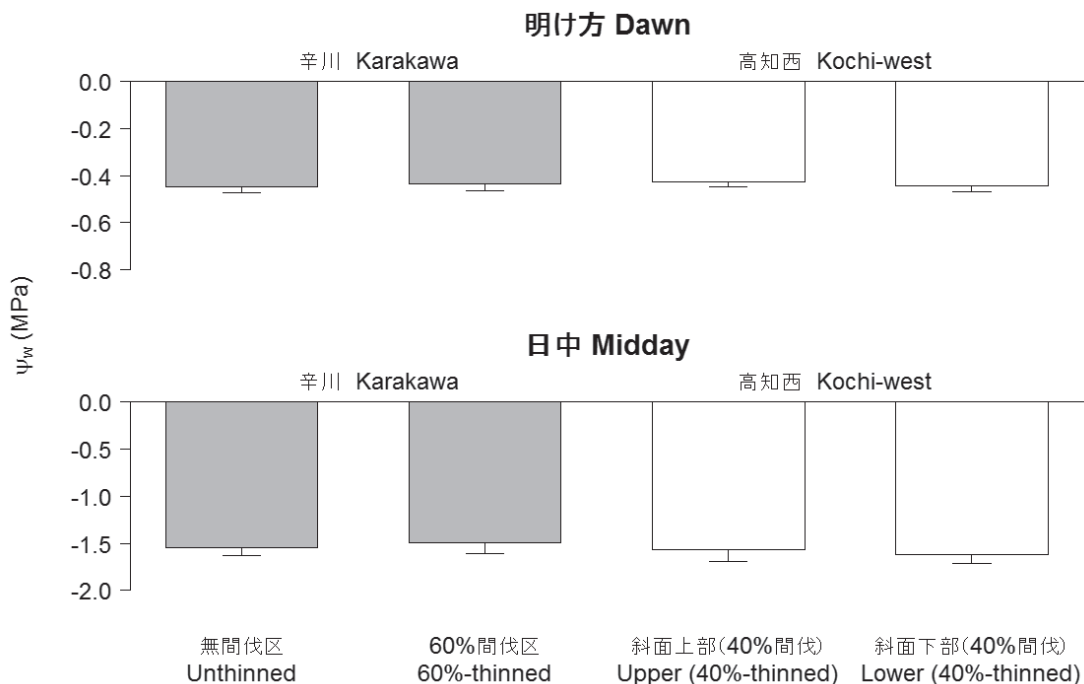


Fig. 2. サイト間および処理区間の明け方（上）と日中（下）の水ポテンシャルの比較
Comparisons of dawn and midday water potentials between sites and treatments.

Table 3. ヒノキの LMA (g m^{-2}) および $P-V$ 曲線によって得られた葉の水分特性値の平均値 (標準偏差); 原形質分離を起こす時の相対含水率 (RWC^{tp}) と水ポテンシャル (ψ_w^{tp} , MPa)、飽水時の浸透ポテンシャル (ψ_s^{sat} , MPa) および細胞の体積弾性率の最大値 (ϵ_{max} , MPa)

Mean (SD) values of LMA (g m^{-2}) and leaf water parameters of Hinoki cypress trees calculated from $P-V$ curves; relative water content at turgor loss point (RWC^{tp}), water potential at turgor loss point (ψ_w^{tp} , MPa), osmotic potential at full turgor (ψ_s^{sat} , MPa) and the maximum bulk modulus of elasticity (ϵ_{max} , MPa).

調査区 Plot	LMA ($n = 21$)*	葉の水分特性値 Leaf water parameters ($n = 3$)			
		RWC^{tp}	ψ_w^{tp}	ψ_s^{sat}	ϵ_{max}
辛川 無間伐区	176.6 ^a	0.77	-1.63	-1.23	8.45
Karakawa, unthinned	(16.4)	(0.06)	(0.13)	(0.11)	(3.51)
辛川 60%間伐区	158.0 ^b	0.77	-1.46	-0.97	4.82
Karakawa, 60%-thinned	(12.6)	(0.04)	(0.07)	(0.15)	(1.79)
高知西 斜面上部 (40%間伐)	182.7 ^a	0.78	-1.70	-1.22	7.94
Kochi-west, upper slope (40%-thinned)	(9.5)	(0.03)	(0.14)	(0.28)	(3.98)
高知西 斜面下部 (40%間伐)	179.5 ^a	0.76	-1.62	-1.03	5.27
Kochi-west, lower slope (40%-thinned)	(12.3)	(0.07)	(0.06)	(0.15)	(2.51)

*高知西の斜面下部は $n = 20$ 。異なるアルファベットは4調査区間の有意差 (Tukeyの多重比較法, $p < 0.05$)。

* $n = 20$ for lower slope at Kochi-west. Different letters indicate significant differences among four plots (Tukey's HSD test, $p < 0.05$).

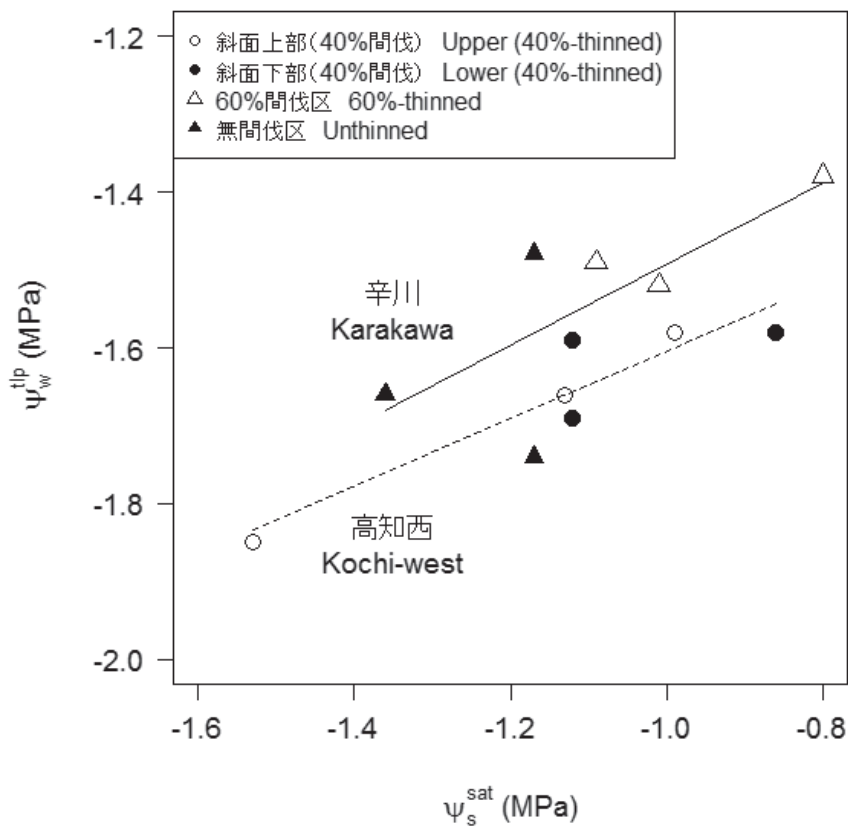


Fig. 3. 飽水時の浸透ポテンシャル (ψ_s^{sat}) と圧ポテンシャルを失う時の水ポテンシャル (ψ_w^{tp}) との関係 (実線は辛川、破線は高知西の回帰直線)

Relationship between osmotic potential at full turgor (ψ_s^{sat}) and water potential at turgor loss point (ψ_w^{tp}). Solid and dashed lines indicate regression lines for Karakawa and Kochi-west.

須崎, 1983) もあることから、降雨イベントや土壌含水率の変化だけでは一概に個体の水ストレスの状態を判断できないと考えられる。

明け方および日中の水ポテンシャルは、いずれの調査区もこれまでヒノキで報告されている値(水永, 1986; 宮本ら, 2009)と同程度であった。明け方の水ポテンシャルはいずれの調査区でも -0.4MPa 程度で、ヒノキで水ストレスによる光合成能力の低下が始まるといわれている -0.9MPa から -0.8MPa (水永, 1986)よりもかなり高かった。このことから、測定時の調査対象木は水ストレスを受けておらず、蒸散による日中の水ポテンシャルの低下から回復できていたと考えられる。一方、日中に野外で気孔が閉じ始める時の水ポテンシャルは、常緑針葉樹で -1.8MPa から -1.0MPa (田崎, 1978)、土地生産性の低い受蝕土壌に生育する11年生ヒノキ林では約 -1.5MPa (水永, 1986)と報告されており、今回の日中の水ポテンシャルの値とほぼ一致する。したがって、本研究の調査区でも日中は気孔閉鎖を生じていたと考えられ、土壌水分が十分でも晴天日であったため蒸散量が過大であったことがうかがえる。

今回得られた RWC^{up} は、これまでにヒノキで報告されている値の範囲内ではあるが、比較的值が高く、4調査区間でのばらつきが非常に小さかった(Table 3)。 RWC^{up} はその値が低いほど、葉内の水分が失われても葉が萎れないことを示すが(渥美ら, 2002)、水欠差に対する耐性を考える際には、 ψ_w^{up} や ψ_s^{sat} 、さらには RWC の変化に対する膨圧の変化などを考慮する必要がある、 RWC^{up} のみで単純な比較はできない(丸山・森川, 1984)。また、 ψ_w^{up} や ψ_s^{sat} とは異なり、気温や乾燥など環境条件との明瞭な関係が見出されていない(水永, 1986; 丸山ら, 1996)。

一方で、 ψ_w^{up} と ψ_s^{sat} の関係について個体ごとの値をプロットし、同じ ψ_s^{sat} で比較した場合には、高知西の残存木は辛川よりも ψ_w^{up} が有意に低くなり、耐乾性が高い傾向がうかがえた(Fig. 3)。1日分の違いはあるが、測定日までの気象条件の前歴や当日の天候は2つのサイトで大きく異ならなかった(方法参照; Fig. 1)。したがって、無間伐区の有無や間伐からの経過年数が異なるため一概には言えないものの、同じ低標高の強度間伐林分でも、北西斜面の辛川と比べて南斜面の高知西の方が水ストレスにさらされやすい傾向にあることを示唆している。

細胞の膨圧維持のメカニズムには、細胞内液の浸透ポテンシャルの変化による調節(浸透調節)と、細胞の体積弾性率による調節の2つがあり、 ψ_w^{up} は、浸透ポテンシャルだけでなく体積弾性率(ϵ)によっても影響を受ける(Saito and Terashima, 2004; 原ら, 2008)。同じ ψ_s^{sat} の範囲で見た場合に、 ψ_w^{up} が高知西で低いこ

とから、このことだけを考えれば、今回調査した個体では浸透調節よりもむしろ体積弾性率の方が細胞の膨圧の維持に貢献していると予想される。しかし、 ψ_s^{sat} と ϵ_{max} の関係および ϵ_{max} と ψ_w^{up} の関係を個体レベルでプロットしてみると、全体としては有意な回帰直線が得られるものの、いずれの関係でもサイト間の有意差はみられなかった。このように、今回の結果だけでは膨圧維持に対する浸透調節と体積弾性率の貢献の度合いを特定することはできず、今後の検討を要する点である。

P - V 曲線から得られる水分特性値は、事前の吸水処理に影響を受け、無吸水のサンプルと比べると ψ_s^{sat} や ψ_w^{up} は高めの値を、逆に RWC^{up} や ϵ は低めの値を示すことが指摘されている(Evans et al., 1990; Kubiske and Abrams, 1991)。本研究において処理間で水分特性値に差が出なかった要因のひとつとして、この影響を考慮する必要がある。本研究では、通常(12時間程度)よりも短い5時間程度の吸水時間で処理を行ったが、辛川の試料で12時間程度の吸水処理を行った宮本ら(2009)の結果と比べてほとんど差はみられなかった。過去の事例では、水分特性値に対する吸水処理の影響が顕著にみられる樹種がある(Evans et al., 1990; Kubiske and Abrams, 1991)一方で、異なる吸水処理時間による影響がみられない事例(Harayama et al., 2006)もあり、樹種によってさまざまである。本研究では実施しなかったが、さらに短い時間(1–2時間)での処理や無吸水処理の場合を考慮する必要がある。

辛川の強度間伐林分の水ポテンシャルと各種水分特性値に関しては、前年に行った予備調査(宮本ら, 2009)と同様に今回も間伐処理の有無で水分特性値に差がみられなかった。先述のように、乾燥状態の前歴や吸水処理時間の影響など考慮すべき点はあるものの、辛川の強度間伐林分においては、間伐後残存木に顕著な水ストレスが生じていないことが示唆される。これは、調査区が間伐区、無間伐区ともに斜面下部に位置していることと、林分が北西斜面に位置しており、乾燥の影響を受けにくい立地条件であることが要因のひとつと考えられる。また、前年の結果と異なった点として、葉の厚さの指標である LMA が間伐区で有意に低くなったことが挙げられる(Table 3)。これは、有意差はなかったものの、辛川の間伐区における ψ_s^{sat} と ψ_w^{up} の値が高知西を含めた4調査区間で最も高く、逆に ϵ_{max} は最も低かったことと関係していると考えられ(Table 3)、間伐による競争緩和で耐乾性が低下する傾向にあると推察される。強度間伐後の林分の土壌水分を調べた事例では、間伐後土壌水分が間伐前と比べて変わらない(宮本ら, 2009; 篠宮ら, 2012)もしくは増加する傾向を報告している(篠宮ら, 2004,

2006; 稲垣ら, 2008)。

高知西においては、斜面位置の違いに着目した比較となったが、枯死木が多かった斜面上部と比較的少なかった斜面下部とで残存木の水分特性値に明らかな差は検出されなかった。間伐直後は斜面位置の違いによって水ストレスの違いが生じ、斜面上部でより多くの個体が衰退し、マダクロホシタマムシのような二次性の害虫による被害を受けて枯死に至ったと推察されるが(佐藤ら, 2012)、本研究では間伐直後の測定データが無く、枯死の要因やプロセスを明らかにすることはできなかった。高知西は間伐後7年が経過しており、林冠の閉鎖度合いをはじめ間伐直後とは環境条件が異なっていると考えられる。現在生存している個体は南斜面の乾燥しやすい立地条件にすでに順応し耐乾性の高い葉を着けていると考えられるが、これについても今後の検討が必要である。

今回はサンプル数が少なく統計的に有意ではなかったが、Table 3における ψ_w^{up} と ψ_s^{sat} の値に着目すると、高知西では斜面下部よりも斜面上部の方が低い傾向を示していた。また ε_{max} は、斜面上部で高い傾向を示した。これは、斜面上部という乾燥しやすい立地条件に対する葉の適応の表れであると考えられる。辛川の間伐区に対する無間伐区の水分特性値の傾向もこれらと同様と考えられる(Table 3)。Saito and Terashima (2004)は、コナラとミズナラを対象とした野外実験から、成熟葉が一時的な強い水ストレスを受けた場合は、体積弾性率(ε)を低くして膨圧を維持するよう反応するのに対し、水ストレス下で葉が展開するような条件下では、 ε を高くして速やかに膨圧を変化させる傾向を指摘している。このことから、辛川の無間伐区や高知西の斜面上部における高い ε_{max} は、施業や立地条件に起因する水ストレス環境下で葉が展開した影響ととらえられるのかも知れない。

以上のように、本研究の結果からは基本的に、サイトの違いや間伐の有無、斜面位置の違いによるヒノキ残存木への明瞭な水ストレスの影響は認められなかった。しかし、現時点では十分なデータが得られておらず、今回の結果のみで強度間伐の残存木への影響評価やさまざまな立地環境、施業履歴をもつ林分への適用可能性を一般的に論じることにはできない。一方、個体レベルで水分特性値のパターンをみた場合には、高知西のように残存木がやや高い耐乾性を示す傾向もみられた。佐藤ら(2012)は高知県内で強度間伐がおこなわれた28林分を調査し、標高600 m以下で南向き斜面(南東、南西斜面を含む)の林分で残存木の立ち枯れが著しいことを示した。本研究で示された、高知西における水ストレスの徴候は、このような立地条件でヒノキ枯死木を発生させる要因のひとつとして注目すべき点である。このような林分に対しては、通常の間

伐をおこない間伐率を高くしないよう注意が必要である。本研究では、高知西に無間伐区が設定されていないため、残存木の枯死が間伐によるものなのか、斜面方位などの立地環境要因によるものなのかを特定することはできなかった。この点については、更なるデータの蓄積により今後明らかにしていく必要がある。

5. 謝辞

本研究の実施にあたり、四国森林管理局、同四万十森林管理署、土佐清水市森林組合の皆様には、調査に関して便宜を図っていただいた。

日本大学の丸山温教授には、水ポテンシャルの測定法に関してご教示いただいた。また、森林総合研究所の篠宮佳樹博士、同四国支所の酒井寿夫博士には土壤水分センサーの使用法をご指導いただくとともに、有益なご助言をいただいた。ここに感謝申し上げる。本研究は森林総合研究所交付金プロジェクト#200701「管理水準低下人工林の機能向上のための強度間伐施業技術の開発」(平成19～21年度)により実施した。

引用文献

- 渥美裕子・玉井重信・山本福壽・山中典和(2002) 冷温帯構成樹種20種の葉の水分特性. 日本林学会誌, 84, 271-275.
- 荒木誠・加藤正樹・宮川清・小林繁男・有光一登(2002) ヒノキ林における皆伐および間伐が表層土壌水分状態に及ぼす影響. 森林立地, 44, 1-8.
- Bladon, K. D., Silins, U., Landhausser, S. M. and Liefers, V. J. (2006) Differential transpiration by three boreal tree species in response to increased evaporative demand after variable retention harvesting. *Agricultural and Forest Meteorology*, 138, 104-119.
- Evans, R. D., Black, R. A. and Link, S. O. (1990) Rehydration-induced changes in pressure-volume relationships of *Artemisia tridentata* Nutt. ssp. *tridentata*. *Plant Cell and Environment*, 13, 455-461.
- 玉泉幸一郎・須崎民雄(1983) 土壌水分環境が植物群落の分布におよぼす影響について(VII) 斜面位置による水分状態の比較. 日本林学会九州支部研究論文集, 36, 81-82.
- 原有香里・張文輝・杜盛・玉井重信・山中典和(2008) 中国黄土高原における緑化用樹種4種の水分生理特性. 日本林学会誌, 90, 247-252.
- Harayama, H., Ikeda, T., Ishida, A. and Yamamoto, S.-I. (2006) Seasonal variations in water relations

- in current-year leaves of evergreen trees with delayed greening. *Tree Physiology*, 26, 1025-1033.
- 稲垣善之・篠宮佳樹・鳥居厚志 (2008) 間伐施業が土壌水分と窒素資源に及ぼす影響. *森林応用研究*, 17, 37-40.
- Inagaki, Y., Miyamoto, K., Okuda, S., Noguchi, M., Itou, T. and Noguchi, K. (2011) Stem productivity in relation to nitrogen concentration and $\delta^{13}\text{C}$ in leaves of hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa* Endlicher) plantations in Shikoku district, Japan. *Soil Science and Plant Nutrition*, 57, 710-718.
- Jane, G. T. and Green, T. G. A. (1983) Utilization of pressure-volume techniques and non-linear least-squares analysis to investigate site induced stresses in evergreen trees. *Oecologia*, 57, 380-390.
- 気象庁 (2002) メッシュ気候値 2000. CD-ROM, 気象業務支援センター.
- 気象庁 (2009) “気象統計情報”, 気象庁, <http://www.jma.go.jp/jma/menu/report.html>.
- Kubiske, M. E. and Abrams, M. D. (1991) Rehydration effects on pressure-volume relationships in four temperate woody species: variability with site, time of season and drought conditions. *Oecologia*, 85, 537-542.
- 丸山温・森川靖 (1983) 葉の水分特性の測定 - $P-V$ 曲線法 -. *日本林学会誌*, 65, 23-28.
- 丸山温・森川靖 (1984) ミズナラ, ダケカンバ, ウラジロモミの葉の水分特性の季節変化. *日本林学会誌*, 66, 499-505.
- 丸山温・松本陽介・森川靖 (1996) スギ樹冠上部と下部の葉の水分特性と形態的特徴. *日本林学会誌*, 78, 427-432.
- 宮本和樹・奥田史郎・野口麻穂子・伊藤武治 (2009) 強度間伐後のヒノキの葉の水分特性に関する予備試験. *森林応用研究*, 18, 27-31.
- Miyamoto, K., Okuda, S., Inagaki, Y., Noguchi, M. and Itou, T. (in press) Within- and between-site variations in leaf longevity in hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) plantations in southwestern Japan. *Journal of Forest Research*, DOI 10.1007/s10310-012-0346-1.
- 水永博己 (1986) 受蝕土壌条件下におけるヒノキの葉の水分特性と水分状態. *日本林学会誌*, 68, 454-461.
- 水永博己 (1988) $P-V$ 曲線法を用いたヒノキの耐乾性検定. *日本林学会誌*, 70, 362-366.
- 村上茂樹 (2003) 森林からの蒸発散と林齢・葉量・林分構造との関係 - 水源林管理への応用に向けて -. *水利科学*, 46, 1-28.
- Noguchi, M., Okuda, S., Miyamoto, K., Itou, T. and Inagaki, Y. (2011) Composition, size structure and local variation of naturally regenerated broad leaved tree species in hinoki cypress plantations: a case study in Shikoku, south-western Japan. *Forestry*, 84, 493-504.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565-588.
- Saito, T. and Terashima, I. (2004). Reversible decreases in the bulk elastic modulus of mature leaves of deciduous *Quercus* species subjected to two drought treatments. *Plant Cell and Environment*, 27, 863-875.
- 佐藤重穂・松本剛史・奥田史郎 (2012) 強度間伐を実施したヒノキ林における立枯れ発生と立地条件. *樹木医学研究*, 16, 9-14.
- 篠宮佳樹・稲垣善之・深田英久 (2004) 間伐がヒノキ林の表層土壌水分に及ぼす影響. *森林応用研究*, 13, 137-142.
- 篠宮佳樹・豊田信行・中岡圭一・奥田史郎・稲垣善之 (2006) 間伐・小面積皆伐がヒノキ林の表層土壌水分に及ぼす影響. *森林応用研究*, 15, 93-99.
- 篠宮佳樹・稲垣善之・野口麻穂子・奥田史郎・宮本和樹・伊藤武治 (2012) 強度間伐したヒノキ人工林の表層土壌の物理性. *森林総合研究所研究報告*, 11, 175-180.
- 森林総合研究所四国支所 (2010) 間伐遅れの過密林分ための強度間伐施業のポイント. *森林総合研究所四国支所*, 20 pp.
- 田崎忠良 (1978) 環境植物学. 朝倉書店, 138 pp.
- Tyree, M. Y. and Hammel, H. Y. (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, 23, 267-282.
- Ueda, M. and Shibata, E. (2005) Water status of hinoki cypress, *Chamaecyparis obtusa*, attacked by secondary woodboring insects after typhoon strike. *Journal of Forest Research*, 10, 243-246.
- 上田正文 (2010) ヒノキの取り扱いには注意が必要. *樹木医学研究*, 14, 146-147.
- 渡辺直史・深田英久・塚本次郎 (2008) ヒノキ強度間伐林分の残存木樹幹表面における樹脂流出と間伐強度および立地要因との関係. *森林立地*, 50, 117-123.