

父島乾性低木林における短期的および長期的な 乾燥に対する樹木の生理応答

吉村 謙一（京 都 大 学 農 学 研 究 科）
才木真太郎（京都大学生態学研究センター）
石田 厚（京都大学生態学研究センター）

要 約

乾性低木林に生育する樹木が土壌湿潤および乾燥サイクルにおいて水を利用する生理メカニズムを調べることにより、乾燥環境下で樹木が生きる仕組みを明らかにした。樹木は強い乾燥下において道管内に気泡が入り通水性が失われるが、降雨により通水性は回復する。その際に木部のデンプンが可溶化することが明らかになり、通水回復は炭水化物が木部に充分にある状態に限られることが示唆された。小笠原は3月と7月の年2回乾燥するが、5月に乾燥すると春と夏の乾燥期が分断されずに乾燥が長期化する。こうした年は木部の炭水化物量が充分回復していない状態で夏の乾燥を迎えるため、乾燥害が深刻化することが懸念される。

I. はじめに

小笠原諸島は亜熱帯の海洋部に位置するという地理的条件のために、夏季に大気が安定し長期の乾燥がみられることが知られている（飯島ほか、2004）。そのため、乾燥ストレスは小笠原の森林で樹木が生存・生長するうえで重要な因子となっていると考えられる。乾燥条件下で小笠原の樹木が生存するメカニズムを調べることは、小笠原の植生成立機構や将来の植生変化を予測するだけでなく、小笠原の森林をどのように保全していくのかを考える上で大きな意義をもつ。

乾燥条件下で樹木が生きる仕組みを知るうえで植物水分生理学の知識は大いに役に立つ。樹木は根で吸水して葉で蒸散するが、このような樹体内の水の流れは水ポテンシャルの勾配によって生じる。樹木が水を利用するためには、水が通る器官である木部の水ポテンシャルが土壌の水ポテンシャルよりも低く保つ必要がある。このため、乾燥により土壌の水ポテンシャルが著しく低下しても木部の水ポテンシャルはそれ以上に低くしなければ樹木は生育できない。実際に、父島の尾根部において乾燥した年ではムニンネズミモチの木

部の水ポテンシャルは -3.8 MPa (38 気圧相当の圧力で引っ張っている) にまで低下することがわかった (吉村ほか、未発表)。水を通す管である道管にそれだけ強い陰圧がかかると空気が入り込み、これが道管内に詰まることにより通水欠損が生じ (Tyree & Sperry, 1988)、結果的に樹木は枯死に至ることがある (Hoffmann *et al.*, 2011)。しかし一方で、通水欠損後に降雨や灌水によって通水機能が回復することが確認されており (Salleo *et al.*, 1996)、そのメカニズムとして通水欠損を起こした道管内に可溶性糖類が注入され、水が浸透圧により再充填される現象が起こっているのではないかとされているが (Salleo *et al.*, 2004)、あくまで理論的な仮説であり野外で検証されていない。

このような背景に基づき、本報では父島における気象条件と樹木の生理機能を結びつけ、将来のどのようなことが起こりうるかについて考察する。

II. 方法

1. 気象環境の年変動

本報告では気象庁父島測候所の気象官署データを解析に用いた。1990 年から 2015 年までのデータから短波放射・長波放射量を推定し、Penman-Monteith 式の改良版 FAO 基準蒸発散量 (Allen *et al.*, 2008) を求めた。

$$ET_o = \frac{0.408 \cdot \Delta \cdot (R_n - G) + \gamma \cdot \frac{900}{T} U \cdot \{e_s(T) - e_a\}}{\Delta + \gamma \cdot (1 + 0.34U)} \quad \text{式 1}$$

ただし、 ET_o は FAO 基準蒸発散量 (mm d^{-1})、 Δ は飽和水蒸気曲線の傾き (kPa K^{-1})、 R_n は純放射 ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$)、 G は地中熱流量 ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$)、 γ は乾湿計定数 (kPa K^{-1})、 T は気温 (K)、 U は風速 (m s^{-1})、 e_s は飽和水蒸気圧 (kPa)、 e_a は水蒸気圧 (kPa) を示す。 G は充分小さいとして無視し、 R_n は Allen *et al.* (2008) に従いアルベドを 0.23 とし、短波収支と長波収支の和により求めた。

1 ヶ月積算した降水量と基準蒸発散量の差を森林と大気の水に関する収支と仮定し、これが正の値を示していれば湿潤な状態であり、負の値を示していれば乾燥しているとみなした。

2. 枝の通水機能と糖分析

父島の尾根部に生育するテリハハマボウとムニンネズミモチ各 1 個体を用いて、湿潤期 (6/23)、乾燥期 (7/18)、降雨後 (7/22) に調査をおこなった。夜間には蒸散せず樹木の水の流れが停止しているため樹木のどの部位でも水ポテンシャルが同じであると仮定できる

点、また木部の水ポテンシャルが低下する日中にサンプリングしてしまうと強い負圧下のサンプリングによる問題点 (Sperry, 2013; Wheeler *et al.*, 2013) が生じる点を考慮して夜明け前にサンプリングをおこなった。枝の切断後すぐに水中で二度切りして実験室に持ち帰った。Sperry *et al.* (1988) の手法に従い、20 mM 塩化カリウム溶液を用いて 5 kPa の圧力下での流量を測定した後、100 kPa の圧力で道管内の空気を追い出して再度流量を測定した。空気を追い出す前後の流量の差から通水欠損の度合い (PLC) を定量化した。

$$PLC = (1 - F_{initial} / F_{flush}) \times 100 \quad \text{式 2}$$

$F_{initial}$ 、 F_{flush} はそれぞれ道管内の空気を追い出す前と後の枝通水流量 (mg s^{-1}) である。

通水回復に対する糖の寄与を調べるため、サンプリングした枝の本部を用いて糖分析をおこなった。粉末化した材を 80% エタノールで抽出し、遠心分離後の上澄みを用いてフェノール硫酸法により可溶性糖の分析をおこない、沈殿物をグルコース C-II テストキット (和光純薬) を用いてデンプンの分析をおこなった。

Ⅲ. 結果と考察

1. 気象環境の年変動

降水量と基準蒸発散量の差には 3 月と 7 月の年 2 回乾燥する時期があり、5 月と 9 月に湿潤期があるという季節性がみられた (図 1)。しかし、2015 年のように 5 月の降水量が少ない年には春の乾燥と夏の乾燥がつながることにより乾燥が長期化する年もみられる。また、年変動パターンをみると、1990 年、1991 年、1997 年、2002～2004 年、2011 年、2015 年は春の乾燥と夏の乾燥が分断されずに乾燥が長期化していた (図 2)。特に夏場は太平洋高気圧に覆われ大気が安定することに加えて太陽高度が高くなることにより、短波放射が

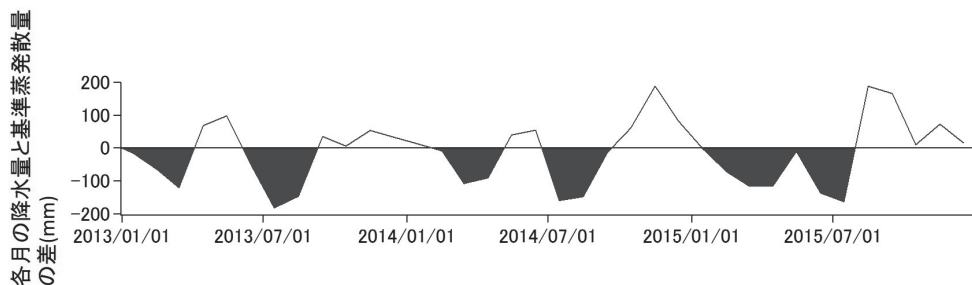


図 1 降水量と基準蒸発散量の差の季節変動

2013 年から 2015 年までの各月の降水量と基準蒸発散量の差を示した。正の値は湿潤 (白色)、負の値は乾燥 (灰色) を示している。

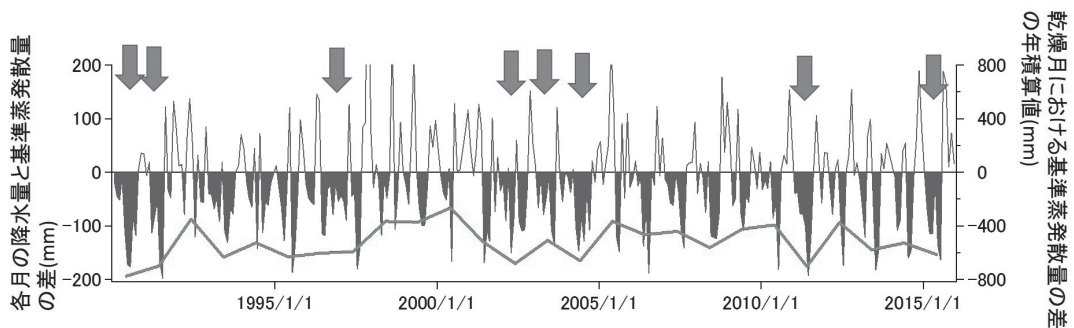


図 2 降水量と基準蒸発散量の差の年変動

1990 年から 2015 年までの各月の降水量と基準蒸発散量の差を示した。正の値は湿潤（白色）、負の値は乾燥（灰色）を示している。太線は負の値を示す月のみ年積算した値であり、その値が低く春と夏の乾燥が分離していない年に矢印を付与した。

非常に高くなる。加えて、春から夏にかけて乾燥期が分断されない年は春先の乾燥影響が残っている状態かつ土壌水分が充分でない状態で夏の強い乾燥を経験することになり、植物にとって深刻な乾燥被害が生じる恐れがある。実際に我々が調査を開始した 2011 年以降の樹木の観察結果からも 2011 年と 2015 年には野外で樹木の乾燥被害が確認され概ねこのような気象データから予測される事象と一致した。また、乾燥年と湿潤年のサイクルは交互に訪れるのではなく、2 年もしくは 3 年乾燥年が続いた後に 2 年もしくは 3 年湿潤年が続くといった数年単位のサイクルをもつ傾向がみられた。

本報告では気象官署から公開されているデータを用いて解析した。しかし、吉田ら (2002) が指摘するように父島内でも気象環境に不均一性がみられることから、対象とする森林において気象の実地観測が必要であり、これは残された大きな課題である。

2. 乾燥に対する樹木の生理応答

6 月から 7 月の乾燥期にかけて木部の水ポテンシャルは低下し、それとともに通水欠損が起こっていた (図 3)。また、水ポテンシャル、PLC とともに降雨後に回復していた。可溶性糖は両樹種ともに通水欠損が起こると増加し、通水回復すると減少しており、デンプン量は可溶性糖とは逆に通水欠損とともに減少し、通水回復とともに増加した (図 4)。これは乾燥・湿潤にしたがい、デンプンを能動的に分解して可溶化するプロセスであると考えられる。通水欠損後の通水回復には木部の柔細胞が分泌する糖が関与している可能性が指摘されており (Salleo *et al.*, 2004)、本研究の結果と結びつけると柔細胞は乾燥を感知すると積極的にデンプンを可溶性糖化し通水回復に備え、この状態で降雨が来ると速やかな通水回復が可能となると考えることができる。

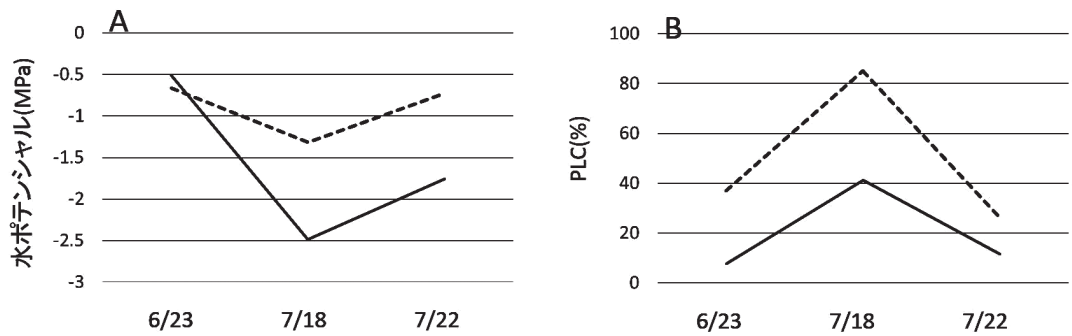


図3 乾燥・湿潤に対する生理応答

Aは枝木部の水ポテンシャルの時系列変化を示す。Bは枝の通水欠損の度合い（PLC）の時系列変化を示す。実線はムニンネズミモチ、破線はテリハハマボウを示す。6/23は湿潤期、7/18は乾燥期、7/22は降雨後を意味する。

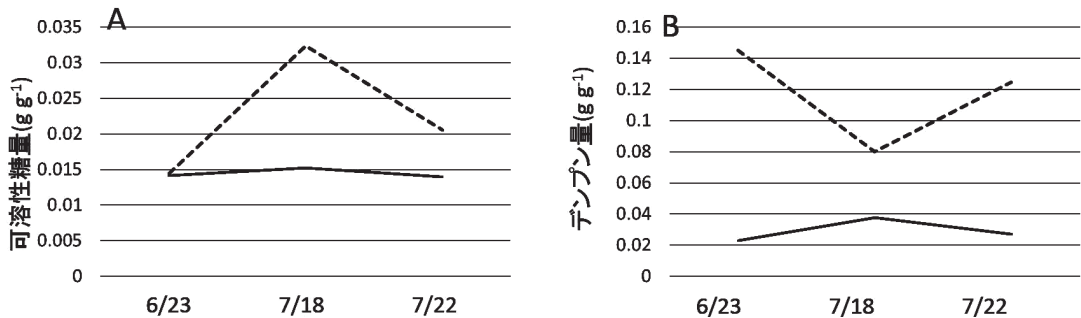


図4 乾燥・湿潤に対する炭水化物の応答

Aは枝木部の可溶性糖量の時系列変化を示す。Bは枝木部のデンプン量の時系列変化を示す。実線はムニンネズミモチ、破線はテリハハマボウを示す。6/23は湿潤期、7/18は乾燥期、7/22は降雨後を意味する。

通水回復には降雨による水分供給だけでなく糖が関与するため、木部にはあらかじめ可溶性糖やデンプンという形で炭水化物が蓄積されていなければ通水回復することは不可能である。この炭水化物は葉の光合成によって生産されるため、光合成が不十分であると木部の炭水化物量は低下する。長い乾燥ストレスがかかっている樹木では乾燥による過剰な脱水を防ぐために気孔が閉鎖することによって光合成が低下し、結果として炭水化物の蓄積が充分ではなく通水回復が不十分になることが考えられる。また、降雨により通水回復するとはいえ、降雨が来るまでの間は少なくとも樹木は生存している必要がある。そのため乾燥地で生きるためには通水欠損耐性と炭水化物の枯渇を防ぐ両者の性質をもっている必要がある。

3. 父島の乾性低木林における樹木の乾燥耐性

乾性低木林には様々な木材や葉の形質をもつ樹木が生育している (Ishida *et al.*, 2008)。たとえばテリハハマボウは柔らかい材をもち、材の中には柔細胞とよばれる生きた細胞が多く存在する。一方で、シャリンバイやシマイスノキは硬い材をもち、材の中に柔細胞は少なく繊維が多い。材密度が高い樹種は通水欠損起こしにくいことが知られており (Hacke *et al.*, 2001)、実際にシャリンバイやシマイスノキでは通水欠損を起こしにくくテリハハマボウでは通水欠損を起こしやすいことが分かっている (吉村ほか、未発表)。また、テリハハマボウでは乾燥による枝枯れが頻繁にみられる。しかし、糖を用いた通水回復のほか、枝枯れをおこしても萌芽再生能力が高い。乾燥被害後の樹勢回復には生細胞である柔細胞や資源としての炭水化物が新しい枝を作るうえで必要となるため、こうした応答はテリハハマボウの材形質と関与しているかもしれない。一方で、乾燥に強いと考えられるシャリンバイやシマイスノキは通水欠損を起こしにくい、一度通水欠損を起こすと回復しにくい樹種であると考えられる。また、枝単位の枯れではなく個体全体が枯れている例をよく観察でき、一度乾燥被害が生じると樹勢回復能力が低く個体枯死まで至りやすい樹種であるといえる。

IV. まとめ

気象官署データおよび樹木生理データを用いて父島の樹木がどのように乾燥に耐えて生存するのかについて調べた。樹木が乾燥に耐えて生存するには通水欠損を起こしにくいという特性だけでなく、木部への炭水化物の蓄積も重要な役割を担うことがわかった。平常年では春の乾燥の後に5月から6月の湿潤期を経て7月の乾燥期を迎えるが、初夏に湿潤にならずに春と夏の乾燥期が連続すると土壤の水分状態や植物体内の炭水化物の蓄積が不十分な状態で夏の乾燥を迎えることになり、乾燥被害が生じやすくなると考えられる。また、これまでの傾向から乾燥年は2年ないし3年続くことが多く、強度乾燥により通水欠損、炭水化物の枯渇、枝の枯死が起こった際にそれらの機能が復活しなければ翌年の乾燥において大きな被害を受ける可能性がある。2016年の夏は強い乾燥が生じ乾性低木林の樹木に落葉や枝枯れが多くみられた。その後も少雨傾向は続き、2017年2月現在父島の時雨ダムの貯水率が32%になるほど乾燥は長期化している。もしこの状態で夏までまとまった降雨がみられなければ、2016夏の乾燥によるダメージから回復していない状態で、水や炭水化物も枯渇した状態で夏の乾燥を迎えることになるため乾燥枯死害が生じる恐れがある。

シマイスノキ群落は小笠原の乾性低木林を特徴付ける群落であり (清水, 2008)、個体数も非常に多い。万が一、シマイスノキ群落において樹木の大量枯死が生じると小笠原の生

態系に極めて大きな影響が生じる恐れがある。現在の我々の調査ではこの可能性に対する確証は得られておらず、特にシマイスノキやシャリンバイをはじめとする材が硬い樹種が純群落を形成する森林においては乾燥影響の生理応答の調査とともに長期的な経過観察が必要となってくる。

謝辞

本研究では気象庁から公開されている気象データをもとに解析させていただいた。また、JSPS 科学研究費 13J09663, 26870833, 24370009 の助成を受けておこなわれた。

文 献

- Allen RG, Pereira LS, Raes D & Smith M (2008) Crop evapotranspiration. FAO Irrigation and Drainage Paper No.56, FAO, Rome, Italy
- 飯島慈裕・吉田圭一郎・岩下広和・岡秀一 (2004) ポテンシャル蒸発量からみた小笠原諸島父島における水文気候環境の変化. 小笠原研究年報 27: 97-104.
- Hoffmann WA, Marchin RM, Abit P & Lau OL (2011) Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology* 17: 2731-2742.
- Ishida A, Nakano T, Yazaki K, Matsuki S, Koike N, Lauenstein DL, Shimizu M & Yamashita N (2008) Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia* 156: 193-202.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD & McCulloh KA (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457-461.
- Salleo S, Lo Gullo MA, de Paoli D & Zippo M (1996) Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. *New Phytologist* 132: 47-56.
- Salleo S, Lo Gullo MA, Trifilo P & Nardini A (2004) New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L. *Plant, Cell and Environment* 27: 1065-1076.
- 清水善和 (2008) 小笠原の「乾性低木林」とは何か. 小笠原研究年報 31: 1-17.
- Sperry JS, Donnelly JR & Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic

- conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11: 35-40.
- Sperry J (2013) Cutting-edge research or cutting-edge artefact? An overdue control experiment complicates the xylem refilling story. *Plant, Cell and Environment* 36: 1916-1918.
- Tyree MT & Sperry JS (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiology* 88: 574-580.
- Wheeler JK, Hugget BA, Tofte AN, Rockwell FE & Holbrook NM (2013) Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant, Cell and Environment* 36: 1938-1949.
- 吉田圭一郎・飯島慈裕・岩下広和・岡秀一（2002）水文気候条件からみた小笠原諸島父島における乾性低木林の立地環境. 地学雑誌 111: 711-725.