

土壌水分条件の異なる立地に生育するハンリュウ(Salix matsudana)の水分動態の比較解析

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	小林,達明 吉川,賢 小橋,澄治 増田,拓朗
発行元	日本林學會
巻/号	75巻3号
巻号補足	
掲載ページ	p. 165-175
発行年月	1993年5月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



論 文

土壤水分条件の異なる立地に生育するハンリュウ (*Salix matsudana*)の水分動態の比較解析

小林達明*1・吉川 賢*2・小橋澄治*3・増田拓朗*4

小林達明・吉川 賢・小橋澄治・増田拓朗：土壤水分条件の異なる立地に生育するハンリュウ (*Salix matsudana*) の水分動態の比較解析 日林誌 75 : 165~175, 1993 湿性草地・砂丘の裾・砂丘上の土壤水分条件の異なる立地に植栽されたハンリュウ個体に、SPAC モデルを適用し、水分動態を解析した。シミュレーションの結果は実測値とよく適合した。夜明け前の水ポテンシャルには、立地による違いはなかった。個体全体の通水抵抗は、土壤水分条件の違いを反映し、砂丘上で著しく大きく、草地で小さかった。しかし砂丘上では、根系分布が深く、葉量/細根量率が小さく、抵抗をより小さく補償していた。砂丘上では葉面コンダクタンスが小さく、蒸散フラックス密度の大きさは草地上、砂丘の裾、砂丘上の順であった。日中の水ポテンシャルは砂丘上でやや低かったが、砂丘上の細胞の浸透ポテンシャルは草地上より低いため、圧ポテンシャルは同様と推測された。このように、ハンリュウは個体・器官・組織・細胞のそれぞれのレベルで反応して、圧ポテンシャルを安定的に保つよう、水分動態を制御していると考えられた。

KOBAYASHI, Tatsuaki, YOSHIKAWA, Ken, KOBASHI, Sumiji and MASUDA, Takuro : Comparative analysis of water dynamics of *Salix matsudana* growing under different soil moisture conditions. J. Jpn. For. Soc. 75: 165~175, 1993 A SPAC model was employed for the analysis of the water dynamics of *Salix matsudana* KOIDZ. trees, planted on a moist meadow, at the foot of a sand dune, and on a sand dune. Calculated values with the model fitted well to the measured values. Significant differences were not observed in the pre-dawn water potentials among samples. Reflected by soil moisture conditions, the whole tree hydraulic resistances were very large on the sand dune and small on the meadow. However, on the sand dune, root extension was deep and the leaf/fine-root ratio was small, which compensated for the great resistance. Leaf conductance was small on the sand dune. Transpirational flux densities were large on the meadow, medium at the foot of dune, and small on the sand dune. Midday leaf water potential was a little less on the sand dune. Because the solute potential of leaf cells was less on the sand dune than on the meadow, the pressure potentials were inferred to be the same among sites. It was concluded that *S. matsudana* controlled the water dynamics process in maintaining turgor through the responses at the various levels of whole plants, organs, tissues, and cells.

I. は じ め に

ハンリュウ (*Salix matsudana* KOIDZ., 旱柳) は中国北部の半乾燥砂漠化地域における代表的な緑化・造林樹種である (11)。既報 (12, 13) で述べたように、ハンリュウは立地条件によってその形態や生理的特性に大きな違いがみられる。すなわち、湿性の草地に生育するものでは根系は浅く、T/R 率が大きい。個葉面積、比葉面積が大きく、葉面コンダクタンスが大きかった。一方、砂丘上に生育するものではそれらの特性

が逆の性質を示した。立地条件は主として土壤水分条件に規定されていると考えられ、以上のような形態的・生理的差異は、水環境に対するハンリュウの反応と考えることができる。

そのような個体レベル・器官レベル・組織レベルの形態や生理的特性の違いは、個体にとってどのような意味をもっているのであろうか。その問いに答えることは、本種の水分条件に対する反応様式を総合的に理解し、今後の半乾燥地の緑化を考える上で貴重な知見になるものと思われる。本論文では上記の形態的・生

*1 千葉大学園芸学部 Fac. of Hort., Chiba Univ., Matsudo 271

*2 岡山大学農学部 Fac. of Agric., Okayama Univ., Okayama 700

*3 京都大学農学部 Fac. of Agric., Kyoto Univ., Kyoto 606

*4 香川大学農学部 Fac. of Agric., Kagawa Univ., Miki 761-07

理的な個別の特性が個体レベルで統合され、どのような意味をもつかを検討するため、土壌-植物-大気連続体 (SPAC) モデルによる解析を試みた。SPAC の考え方による水移動モデルでは、個体全体の水分動態を一つのシステムとしてとらえる。そこでは、形態的特性や生理的特性は、動態を制御するパラメータとして位置付けられ、系全体に対する働きを評価することができる。

ところで野外の樹木の水分動態に関する研究は、これまで、立地間の比較という観点からの研究は行われていない。ムウス砂地では地下水位が高いため、砂丘地帯においても、しばしば、砂丘と湿性の草地が混在している。そのため土壌水分条件が著しく異なる両立地が近接しており、比較に適した条件となっている。しかも、植栽されたハンリユウは同齢のさし木であり、材料の条件としても高い一様性を期待することができる。本研究では、それらの個体を同時に調べることによって、水分動態特性を比較し、ハンリユウの水分条件に対する総合的な反応様式を検討した。

II. 材 料 と 方 法

1. 調査地と材料

調査は中国内蒙古自治区ムウス (毛烏素) 砂地整治開発研究センター東試験地において行った。センターは北緯 39°・東経 109°・海拔 1,320 m でムウス砂地のほ

ぼ中央部に位置する。センターに近接するウシン・ジュ気象観測所のデータによると、年平均降水量は 362 mm, 年平均気温は 6.4°C で (10), 気候学的には冷温帯ステップに属する。

調査対象木は既報 (13) で報告した試料木のうち、湿性草地、砂丘の裾、砂丘上の異なる立地に生育していたものから各 1 本を選んだ。対象木の形状と立地条件を表-1 と表-2 に示す。調査地は比較的浅い位置に共通の地下水面を有している。湿性草地と砂丘の裾は、地下水面との標高差が小さいために、全体に土壌水分が多く、根系分布は浅い。一方、砂丘は標高差が大きいために、下層を除いて土壌水分は少ない。しかし調査木の根系分布は深く、下層の土壌水分の多い領域まで達している。なお根系分布域の土壌の物理性は草地と砂丘で類似している (16)。

2. SPAC モデルの構造

解析に用いるモデルの概念を図-1 に示す。樹木をめぐる実際の水の流れは三次元で複雑に集合、分岐しているが、これまでの SPAC モデルによるシミュレーションでは多く一次元モデルを採用している (8, 22, 24, 28, 29)。本論文でもそれらにならって一次元モデルを採用した。モデルは蒸散、樹体内の水の貯留、土壌から葉への通水という三つのサブモデルにより構成される。モデルの説明にはいる前に、モデルの基準単位について断っておく。モデルは単木の水分動態を

表-1. 測定個体の形状

Dimensions of sample trees

Nos.	Ages ¹⁾ (years)	DBHs (m)	Heights (m)	Leaf areas (m ²)	Leaf biomasses (kg)	Specific leaf areas (m ² /kg)	Fine root biomasses (kg)	Leaf/fine-root ratios
1	4	0.059	2.88	4.84	0.349	13.9	0.059	5.94
2	4	0.070	3.41	15.4	1.16	13.3	0.375	3.10
3	4	0.065	3.39	7.81	0.698	11.2	0.305	2.29

¹⁾ Ages show years after planting.

表-2. 測定個体の立地条件

Land conditions of sample trees

Nos.	Ground levels ¹⁾ (m)	Land types	Volumetric soil water contents ²⁾					
			Dominant root zones		Deepest root zones		Root zone totals	
			Depths (m)	Contents (%)	Depths (m)	Contents (%)	Depths (m)	Averaged contents (%)
1	0.88	Meadow	0.225	10.8	0.225	10.8	0~0.3	7.9
2	0.97	Foot of sand dune	0.215	9.7	0.315	10.8	0~0.45	8.9
3	3.25	Sand dune	0.825	4.3	2.225	13.9	0~2.5	6.6

¹⁾ Ground level is represented as height above groundwater table on July 4, 1987. ²⁾ Soil water contents were measured on July 4, 1987.

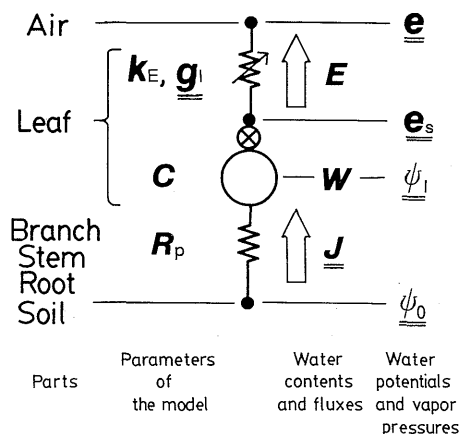


図-1. 本論文の SPAC モデルの概念図
Diagram of the SPAC model

二重下線は実測値を示す。記号は本文参照のこと。
Note: Double under-lining indicate measured values.

記述するものであるが、本モデルが主として葉の特性に関するパラメータによって構成されていること、単木当りの表現では、パラメータが個体サイズの影響を受けるために、個体間の比較には適さないことなどの理由により、変数、パラメータは原則として単位葉面積当りで表現することとした。以下にモデルの数学的構成について説明する。

蒸散のサブモデルは以下のように構成される。樹冠表面に位置する葉の蒸散速度 E_1 ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$) は、次のように求められる (3, 4)。

$$E_1 = \frac{e_1 - e}{(1/g_1 + r_b) \cdot P} \times M_w \quad (1)$$

ただし e_1, e はそれぞれ葉内、大気の水蒸気圧 (kPa) を、 g_1 は葉面コンダクタンス ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、 r_b は境界層抵抗 ($\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$) を示す。 P は大気圧で、調査地の標高を考慮し 87.2 kPa を与えた。 M_w は水の分子量で 0.01802 kg/mol である。

樹冠内には庇陰葉もあるので、個体内の葉の平均的な蒸散速度 E ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$) は、 E_1 に補正係数 k_E をかけて求められるものとする。また葉温が気温と等しく、葉内の水蒸気が飽和状態と仮定すると、 e_1 はその気温における飽和水蒸気圧 e_s に置き換えられる。以上の仮定の下に E は次のように求められる。

$$E = k_E \times \frac{\delta e}{(1/g_1 + r_b) \cdot P} \times M_w \quad (2)$$

ここで δe は大気飽差 (kPa) である。

g_1 はボロメーター法によって実測される。前報 (12) で述べたように、 g_1 の日変化は次式のように光と飽差からよい推定を得ることができる。独立変数としては、気象観測データの日射 I (W m^{-2}) と大気飽差 δe を用いた。

$$g_1 = \frac{a_1 I}{a_2 I + 1} \times (1 - b \delta e) \quad (3)$$

パラメータ a_1, a_2, b は実測値から非線形最小二乗法によって求めた。

次に土壌から葉への通水に関するサブモデルについて説明する。樹体内のフラックスは次式で表すことができる (8, 28, 29)。

$$J = \frac{\psi_s - \psi_1 - \psi_g}{R_p} \quad (4)$$

ここで J は葉面積当りの樹液フラックス密度 ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、 ψ_s, ψ_1 は土壌と葉の水ポテンシャル (MPa)、 ψ_g は土壌と葉の位置の違いによって生じる重力ポテンシャル (MPa) である。 R_p は土壌から葉への通水抵抗 ($\text{MPa m}^2 \text{s kg}^{-1}$) である。

夜明け前の蒸散がなく、樹液フラックスもない状態を仮定すると、(4) 式より次式を得る。

$$\psi_0 = \psi_s - \psi_g \quad (5)$$

ここで ψ_0 は夜明け前の葉の水ポテンシャルである。

ψ_s は日変化しないと仮定し、(5) 式を (4) 式に代入すると次式を得る (24)。

$$J = \frac{\psi_0 - \psi_1}{R_p} \quad (6)$$

(6) 式を土壌から葉への通水のサブモデルとした。 J はヒートパルス法によって実測される。その方法の詳細は後述する。 R_p は (6) 式を用いて求めた。 ψ_1 は葉層の平均的な水ポテンシャルで表されることが望ましい。しかし、その推定は困難であるので、ここでは、水移動の駆動力として重要と考えられる樹冠表面の光条件のよい枝葉の水ポテンシャルを測定し、 ψ_1 とすることにした。

樹体内の水の貯留のサブモデルでは、枝・幹・根の保水力を考慮せず、葉層の貯留だけを考慮した。貯留の機能は器官の水ポテンシャルと含水量の関係によって決まる。葉の水ポテンシャル ψ_1 が葉の含水量 W (kg m^{-2}) の減少にともなって直線的に低下すると仮定すると、 ψ_1 は W から次式によって求められる (8, 9, 19, 28)。

$$\psi_1 = -\frac{W_{\max} - W}{C} = -\frac{1 - \theta}{C_r} \quad (7)$$

ここで $W_{\max}$ (kg m^{-2}) は葉の飽水時の含水量を、 θ

は相対含水率を示す。 C ($\text{kg m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$) は葉の単位面積当りの保水力を示す係数である。 C_r (MPa^{-1}) は $C_r = C/W_{\max}$ であり、葉の水分特性を示し、Pressure-Volume 法により求めることができる。吉川ら (3I) が対象木について調べているので、その値を用いた。 $W_{\max}$ は調査対象木の一部の枝葉を水切り採取し、一晩十分に吸水させた後に、葉の生重量、乾重量と葉面積を測定して求めた。

葉面積当りの含水量 W (kg m^{-2}) の変化は、樹液流による流入と蒸散による損失の差なので、ある時刻 $t + \Delta t$ の $W_{t+\Delta t}$ は次式によって決まる。

$$W_{t+\Delta t} = W_t + J - E \quad (8)$$

以上 (2), (3), (6)~(8) 式によって個体の水分動態モデルを構成した。モデルの妥当性についてはシミュレーションを行って実測値との対応を検討した。

3. 蒸散量・樹液流量・木部圧ポテンシャルの測定方法

実測値の測定方法について述べる。測定は 1987 年 7 月 4, 6, 8 日の 3 日間終日行った。

葉面コンダクタンスの測定はポロメーター法によって行った。測定は夜明け前から日没まで 1 時間ごとに行い、各個体ごとに光の十分に当たっている葉 3 葉を測定した。測定には定常型ポロメーター (LICOR 社 LI 1600) を用いた。

樹液流速はヒートパルス法によって測定した。各個体についてそれぞれ測定点を 2 点とり、夜明け前から日没まで 30 分ごとに行った。装置は林電工 HP-1 蒸散流速計を用いた。ヒートパルス速度の算出には CLOSS (2) によって提案され、SWANSON and WHITFIELD (23) によって修正された方法を用いた。直径 2 mm のセンサーを用いた場合のヒートパルス速度 HPV (mm s^{-1}) は次のように推定される。

$$HPV = 0.003289 + 1.072 \times (x/2t) + 31.32 \times (x/2t)^2 \quad (9)$$

ここで、 x はヒーターとそれをはさんで上下に設定されたサーミスタ・センサーとのそれぞれの間隔の差を示し、今回は 5 mm である。 t はヒーター加熱後、上・下流のセンサーの差温が加熱前のそれと等しくなるまでの時間 (s) を示す。

測定されるヒートパルス速度は樹幹断面上の一点のものであるから、個体の全樹液流量を知るためには、樹幹断面における樹液流速の分布状況を把握する必要がある。あらかじめ樹幹断面を半径方向に沿って層化

し、それぞれの層のヒートパルス速度分布を求めた。1 本のセンサーを固定しておいて、そのほかのセンサーを深さを変えて移動させて測定した。層は 2 mm ごととし、4 方向よりセンサーを挿入した。固定センサーと移動センサーの測定値の比をとることによって、測定時刻の違いによる条件の変化を相殺した。

測定日当日は、速度のピークが存在する位置にセンサーを固定してヒートパルス速度を測定した。その値から幹断面の速度分布を考慮して、次のように HPV_{vol} ($\text{mm}^3 \text{s}^{-1}$) を求めた。 HPV_{vol} は単木当りの流量に対応する値で、ここでは体積ヒートパルス速度とよぶ。

$$HPV_{\text{vol}} = \sum_{i=1}^n 2\pi \Delta r r_i k_i \cdot HPV \quad (10)$$

ここで n は幹断面上のヒートパルス速度分布の全層数を、 Δr は層厚 (mm) を、 r_i は幹断面の中心を原点とした場合の第 i 層の半径方向の位置 (mm) を、 k_i は第 i 層の速度分布の相対値を、 HPV は測定点のヒートパルス速度を示す。なお No. 2, 3 個体についてはさらに本測定後に実際の吸水量との関係を調べ、樹液流量の測定法の妥当性を検討した。吸水量は夜明け前に地際より幹を切断し、切断面を水を張ったポットにつけ、ポット内の水量の減少量を測定することによって求めた。

木部圧ポテンシャルは大起理化 DIK-7000 植物水分張力測定器を用い、プレッシャー・チャンバー法によって測定した。測定は、夜明け前と以後 2~3 時間おきに行い、夜明け前は各個体ごとに 3 点、日中は各 1 点ずつ、樹冠部の光のよく当たっている枝葉を採取した。

気象データはセンター内の気象観測露場で測定された 30 分おきの値を用いた。なお時刻は中国の標準時である北京時を採用した。ムウス砂地は北京よりかなり西方にあり、かつ調査当時は夏時間を採用していたため、データ中の時刻は太陽時より 2 時間近く早くなっていることを断っておく。

III. パラメータの算出

1. 葉面コンダクタンス g_l に関するパラメータの算出

3 日間の実測データを用いて、(2) 式について非線形最小二乗法による回帰を行い、パラメータを決めた。計算は GAUSS-NEWTON 法とシンプレックス法の二つの方法を用いて最適解を求めた。プログラムは山岡・

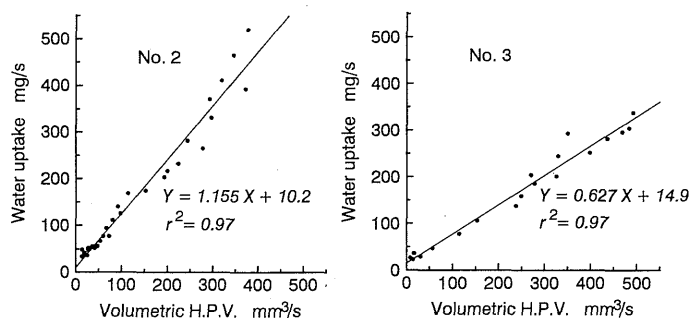


図-2. No.2個体とNo.3個体の体積ヒートパルス速度 (HPV_{vol}) と吸水量の関係

Relationships between volumetric heat pulse velocities (HPV_{vol}) and water uptake rates of No. 2 and No. 3 trees

谷川原 (30) のものを用いた。いずれもよい相関を得ることができ、寄与率は70%以上であった。

2. 葉面積当りの樹液フラックス密度 J 、蒸散フラックス密度 E の推定と k_E の算出

図-2 は体積ヒートパルス速度 HPV_{vol} と幹断面よりの吸水量の関係を示したものである。No. 2, 3 ともに直線的な相関を示すが、その傾きは1から若干ずれていた。SWANSON and WHITFIELD (23) の補正を用いた方法による樹液流速の推定はオーダーとしては比較的よい値を得るが、正確な推定にはやはり個体ごとに実樹液流量との関係を求めることが必要といえよう。No. 2 と No. 3 については吸水量を実樹液流量と考えて、図中の回帰式を用いて、単木当りの樹液流速を推定することにした。

単木当りの樹液流速を総葉面積で割って、樹液フラックス密度 J ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) を求めた。図-3 は J と葉面コンダクタンスの実測値から求めた代表葉の蒸散速度 E_1 の関係を示したものである。樹液フラックス密度 J と個体の平均的な蒸散速度である蒸散フラックス密度 E はかりに時間的な遅れがあっても、1日の単位では平衡しており、とくに日中の蒸散の安定した時間帯では、両者は一対一の関係にあることが見込まれる。よって図-3 は E と E_1 の関係を示すともいえ、その傾きは補正係数 k_E を示す。砂丘の裾の No. 2 では $k_E < 1$ で、砂丘上の No. 3 では $k_E > 1$ なる関係になっている。No. 2 では葉層が厚く、一部の葉が庇陰を受けることから、平均的な蒸散速度 E は光条件の十分な葉の値である E_1 より低くなったと考えられる。一方、No. 3 は個葉の面積は小さく、葉の重なりも少ない。また、砂丘上では日中、湿度が草地上より低くなること

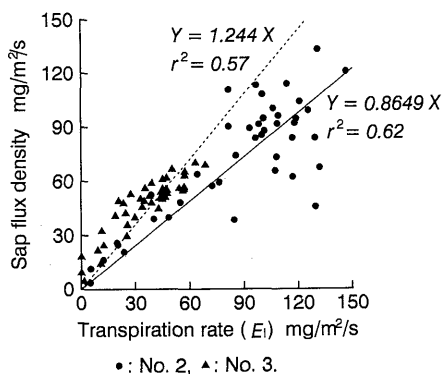


図-3. No.2個体とNo.3個体の樹冠表面の葉の蒸散速度 (E_1) と樹液フラックス密度 (J) の関係
Relationships between transpiration rates on canopy surfaces (E_1) and sap flux densities on leaf area basis (J) of No. 2 and No. 3 trees

が調べられている。よって E_1 の算出に用いている気象観測露場の湿度は砂丘上の実際の湿度より高かったことが考えられる。そのため E が E_1 よりやや大きくなったのではないかと考えられる。

No. 1 については吸水法によって実樹液流量が求められていない。しかし草地上で気象条件は露場とほぼ同様であると考えられること、葉量が少なく葉どうしの庇陰も小さいと考えられることから、 E_1 と E はほぼ等しい関係にあることが推測される。そこで $k_E = 1$ と仮定した。No. 1 の樹液フラックス密度 J は、以上のようにして得た蒸散フラックス密度 E と HPV_{vol} の間で回帰式を求め、その係数を HPV_{vol} にかけて推定した。

3. 葉面積当りの通水抵抗 R_p の算出

図-4に樹液フラックス密度 J と水ポテンシャル Ψ の関係について示す。(4)式よりその関係は個体の通水抵抗 R_p を示す。図の傾きは、No.1とNo.2は同様にNo.3が大きかった。よって砂丘上のNo.3では R_p がとくに大きいことがわかる。また図中の樹液流速と水ポテンシャルの関係は、必ずしも直線的なものではなく、流速が早くなると水ポテンシャルの低下率は小さくなっている。すなわち流速の早い状態では R_p が低下していると解釈される。この R_p の流速従属性の原因についてはいくつかの仮説が提示されているが、まだよくわかっていない(9, 14)。今回のモデルではその非線形性は考慮せず、定数として扱うことにし、流速の早い10:00から17:00までの値から R_p を求めた。

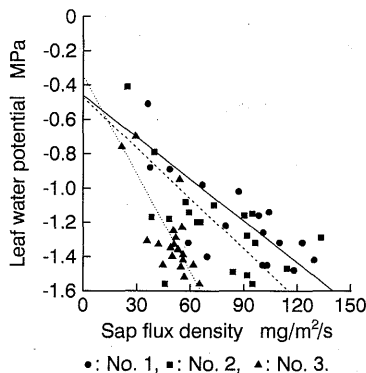


図-4. 各個体における樹液フラックス密度 (J) と葉の水ポテンシャル (Ψ) の関係

Relationships between sap flux densities (J) and leaf water potentials (Ψ)

実線はNo.1の、破線はNo.2の、点線はNo.3の関係を示す。
Note: Solid, dashed, and dotted lines show relationships in No. 1, No. 2, and No. 3 trees, respectively.

IV. シミュレーションの結果

シミュレーションに用いたパラメータと計算条件について表-3にまとめて示す。 r_b はポロメーター測定時に境界層抵抗として採用した値をそのまま用いた。初期値である Ψ_0 は各個体の測定時の平均値である。

測定日の気象データとシミュレーションの結果は図-5～8に示す。いずれの個体ともに実測値と全体により適合を示したが、No.3で14:00前で樹液フラックス密度の計算値が高めに、14:00以降で低めになった。また同じくNo.3で、水ポテンシャルの計算値が14:00以降で実測値より高い傾向にある。この原因としては、葉層の複雑な構造を単一に簡略化したため生じた誤差、あるいは R_p が日変化を起こしていたこと

表-3. シミュレーションの計算条件
Calculating condition of model simulation

Parameters	Tree nos.		
	1	2	3
k_E	1.000	0.8643	1.244
r_b (s m ² mol ⁻¹)	0.43	0.43	0.43
a_1	0.2058×10^{-2}	0.1845×10^{-2}	0.8203×10^{-3}
a_2	0.5066×10^{-2}	0.5128×10^{-2}	0.3096×10^{-2}
b	0.1330	0.1259	0.1711
R_p (MPa s m ² kg ⁻¹)	0.9419×10^4	1.112×10^4	1.970×10^4
W_{max} (kg m ⁻²)	0.7125	0.7206	0.8105
C_r (MPa ⁻¹)	0.02165	0.02260	0.02679
Initial conditions			
Ψ_0 (MPa)	-0.28	-0.29	-0.30
Calculation time units			
Δt (s)	60	60	60

Legend: k_E , Adjusting coefficients for canopy transpiration; r_b , Boundary layer resistances; a_1 , a_2 , b , Parameters for leaf conductances; R_p , Whole plant hydraulic resistances on leaf area bases; W_{max} , Maximum leaf water contents on leaf area bases; C_r , Relative leaf capacitances; Ψ_0 , Pre-dawn leaf water potentials.

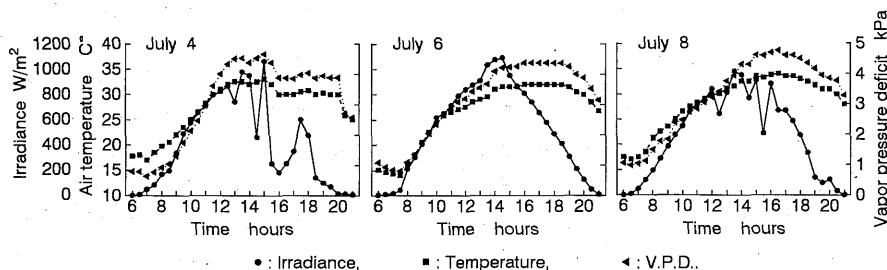


図-5. シミュレーション期間中の気象条件の日変化
Diurnal variances of meteorological conditions

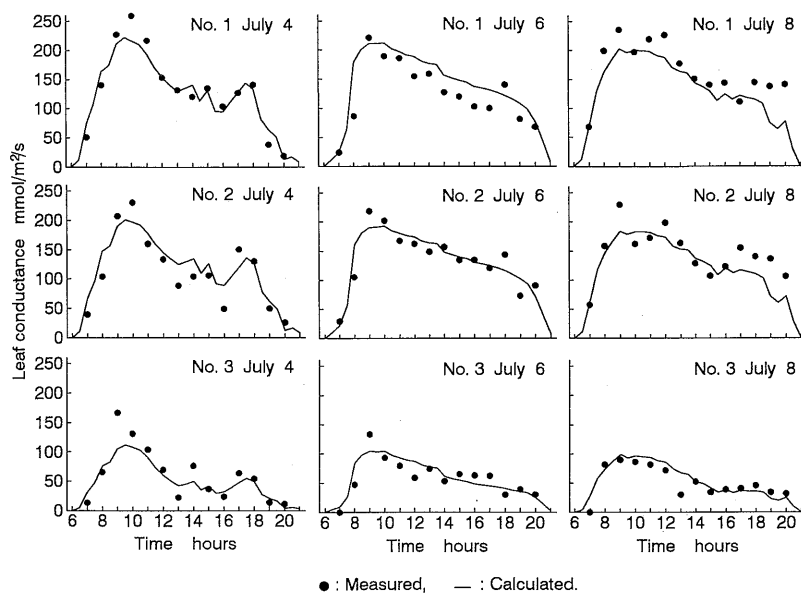


図-6. シミュレーションの結果(1)葉面コンダクタンス
Results of Simulation (1) leaf conductances

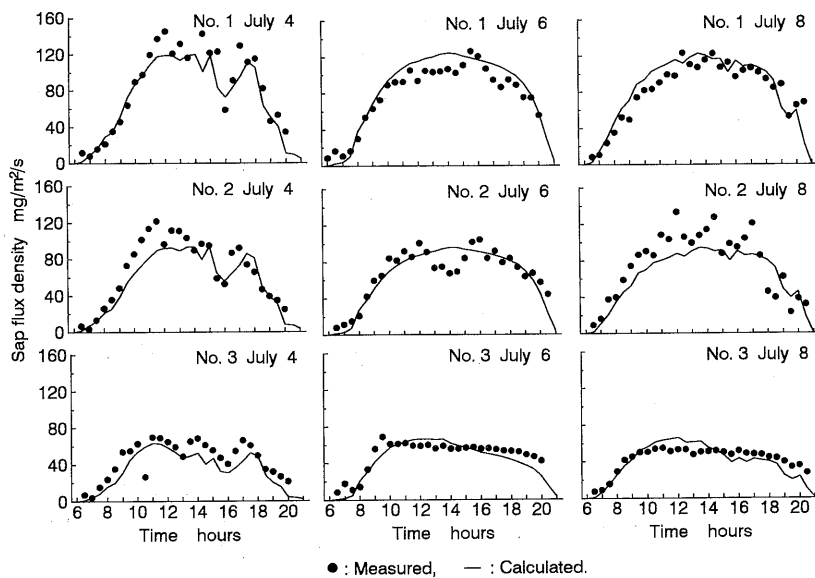


図-7. シミュレーションの結果(2)樹液フラックス密度
Results of Simulation (2) sap flux densities

などが考えられる。このように一部に若干の食い違いはあるが、全体としてはモデルは実際によく再現しているといえよう。

V. パラメータの意味の検討

このモデルの形は JONES (9) のいう「パラメータを一まとめにしたモデル」にあたる。それにならってモデルのパラメータのもつ意味を検討してみる。(8)

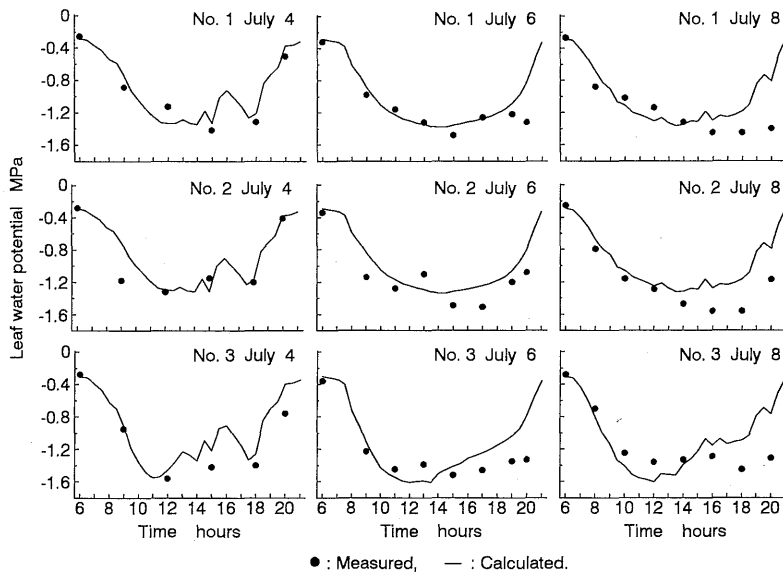


図-8. シミュレーションの結果(3)葉の水ポテンシャル
Results of Simulation (3) leaf water potentials

表-4. 各個体のモデルの時定数
Time constants of the model for sample trees

	Tree nos.		
	1	2	3
τ (min)	2.42	3.02	7.13

式を微分方程式にし、(6)、(7)式を代入すると次式を得ることができる(9)。

$$\frac{d\psi_l}{dt} + \frac{\psi_l}{R_p C} = \frac{\psi_0 - E R_p}{R_p C} \quad (11)$$

ψ_l の初期値が ψ_0 で、 E が一定であると仮定すると、この微分方程式は次のように解ける(9)。

$$\psi_l = \psi_0 - E R_p + E R_p e^{-t/\tau} \quad (12)$$

ただし $\tau = R_p C$ である。この式は、当初 $E=0$, $\psi_l = \psi_0$ だった植物が、 E が瞬時に一定値に上がった場合、 ψ_l が遅れて低下するようすを示す。ここで $t \rightarrow \infty$ の場合を考えると、 $e^{-t/\tau}$ を含む項は0に限りなく近づくので、 $\psi_l \rightarrow \psi_0 - E R_p$ となる。すなわち平衡時には、 ψ_0 が一定であれば、 ψ_l は E と R_p によって決まる。

(12)式を $E R_p$ でくくると次のようになる。

$$\psi_l = W_0 - E R_p (1 - e^{-t/\tau}) \quad (13)$$

すなわち $1 - e^{-t/\tau}$ の項は ψ_l の低下の時間的遅れを示し、遅れを決めるパラメータは τ である(8, 9, 15, 19, 28)。 τ は時定数とよばれ、 ψ_l の全低下量の e^{-1} 、

すなわち63%が減少するまでの時間を示す。 τ は R_p と C によって決まる。 ψ_l の低下の時間的遅れは、光合成の条件のよい日中に、圧ポテンシャルの低下を遅らせる生理的意味があると考えられる。

まず時間遅れの問題を検討する。モデルのパラメータから算出される各個体の時定数を表-4に示す。No. 3でやや大きいものの、値は全体に小さいものであった。7月4日には、樹液フラックス密度の実測値は、いくつかのピークをもっているが、シミュレーションの結果もそれをよく再現しているので、実際に時間遅れは小さかったものと考えられる。本調査対象木における貯留能は小さく、水分動態に与える効果は小さいといってよいだろう。本調査木はサイズが小さかった。また広葉樹種では道管の通水抵抗は小さく(6, 22)、組織的性質から材の保水力も小さい(22)。本モデルでは根・幹・枝における保水を考慮していないが、以上の理由でその影響は小さかったものと考えられる。針葉樹で、サイズの大きな樹木では、明らかな樹液流の遅れが報告されており(17, 22, 26)、そうした現象の理解には貯留の効果を検討する必要があるだろう。

次に ψ_l に影響を与えるパラメータについて検討する。表-5に各個体の g_l , E , R_p , ψ_0 , ψ_l の比較を示す。 g_l , E , R_p , ψ_l については、日中10:00~17:00の値を平

表-5. 各個体の水分動態パラメータ, フラックス密度, 水ポテンシャルの比較 (行内の同一符号は, 5%レベルで有意差のないことを示す)

Comparisons of water dynamics parameter, flux density, and water potential among sample trees

	<i>n</i>	Tree nos.		
		1	2	3
g_l (mol m ⁻² s ⁻¹)	24	0.156±0.0087 ^a	0.144±0.0078 ^a	0.0630±0.0052
E (×10 ⁻³ kg m ⁻² s ⁻¹)	24	0.107±0.0034	0.0859±0.0035	0.0541±0.0031
R_p (×10 ⁴ MPa m ² s kg ⁻¹)	10	0.942±0.030	1.11±0.033	1.97±0.026
$R_{p,r}$ (MPa kg s kg ⁻¹)	10	0.114±0.0036	0.270±0.0080	0.769±0.0076
Ψ_0 (MPa)	9	-0.28±0.003 ^a	-0.29±0.005 ^a	-0.30±0.005 ^a
Ψ_l (MPa)	10	-1.27±0.046 ^a	-1.33±0.050 ^{ab}	-1.40±0.030 ^b

Note: Means (±S.E.) in a row followed by the same letter are not significantly different by *t*-test ($p < 0.05$).Legend: g_l , Midday leaf conductances on canopy surfaces from 10:00 to 17:00; E , Midday transpirational flux densities on leaf area bases; R_p , Midday whole plant hydraulic resistances on leaf area bases; $R_{p,r}$, Midday whole plant hydraulic resistances on fine root biomass bases; Ψ_l , Midday leaf water potentials.

均した。 Ψ_0 は個体間で差はみられなかった。 E は草地上および砂丘の裾のNo.1, 2で大きく, 砂丘上で小さかった。 R_p は逆に草地上および砂丘の裾のNo.1, 2で小さく, 砂丘上で大きかった。日中の Ψ_l はNo.3でやや低いものの個体間で大きな違いはみられなかったが, それは E と R_p との上記の関係によって決まっているといえる。

Ψ_0 は立地条件が著しく異なるにもかかわらず, なぜ差はみられなかったのだろうか。表-2に示したように, 全体的な土壤水分条件は, 砂丘上と草地上で大きく異なるが, 砂丘上の個体は, 下層の水分の多い土層まで達する深い根系を有していた。また砂の特性から, 砂丘中の5%前後の土壤水分でも, 土壤水ポテンシャルは-0.1 MPa以上を維持している。それらのため Ψ_0 は, 各個体とも同様であったものとみられる。

一方, R_p は Ψ_0 が同様にもかかわらず, 個体ごとに異なり, とくに砂丘上のNo.3で大きかった。 R_p は土壤から葉までの各経路の抵抗によって決まっている。通水抵抗の所在について樹木に関して扱った論文がいくつかあるが(5, 15, 18, 20, 21), 主たる抵抗の所在については, BOYER(1)の総説では植物体内の抵抗を強調し, WEATHERLEY(27)の総説では土壤と根の間の抵抗を強調するなど, 見解は今のところ一致していない。しかし今回は同一樹種で同齢の調査木を比較しているため, 抵抗の違いは主として土壤水分量の関与する吸水過程に起因していると考えてよいだろう。そこで, 葉面積当りで示した R_p を, あらためて細根量当りに換算して $R_{p,r}$ とし, 比較した。 $R_{p,r}$ は, No.2がNo.1よりやや大きく, No.3で著しく大きかった。砂は土壤水分がかなり少なくなるまで, 高い水

ポテンシャル値を維持する性質をもっている。しかし, TINKLIN and WEATHERLEY(25)は土質を変えて実験を行い, 砂では水ポテンシャルは高くとも土壤水分が少なければ, 根圏域で水ポテンシャル勾配が増大し, 水ストレスを引き起こすことを述べている。No.3では根系は下層の土壤水分の多い部分にも展開しているが, 大部分は含水率が5%前後の砂丘中に分布している。そのため, その部分での吸水抵抗が大きく, 単木当りの吸水抵抗も高かったと考えられる。

砂丘上のNo.3では根系が深いということのほか, 分岐が少ないという形態の特徴があった。根系分布が深いことは, 吸水抵抗を低下させる意味があるが, 一方では, 長い根系は, それだけ根系中の通水抵抗を増すという矛盾を抱えている。樹木の地上部では分岐部分の通水抵抗が高いことが確かめられている(7)。砂丘上の個体は, 根系の分岐を少なくすることによって, 深い根系にかかわる通水抵抗の矛盾を最大限に解消しているとみることができる。

R_p は葉面積単位で示されている。そのため, 主たる抵抗が吸水過程で生じているとすれば, R_p を決めているもう一つの要因は吸収根と葉面積の比率である。吸水に最も寄与する根が細根と仮定すれば, その比率は葉量/細根量率と比葉面積によって決まり, それらが小さければ, R_p をより小さく補償する。表-1で示したように, 葉量/細根量率はNo.3が最も小さく, 次にNo.2, No.1の順であった。比葉面積はNo.3で小さかった。そのためNo.3では, 吸水器官では他に比べてより高いと考えられる抵抗が, 個体レベルではより小さく補償されているといえる。

立地条件の違いによって生じた R_p の違いを解消

し、 Ψ を安定的に維持するのに最も寄与しているのは蒸散フラックス E による制御である。そして E を決めている主たる要因は葉面コンダクタンス g_l である。葉面コンダクタンスは、気孔の形態と分布様式、およびその開閉運動によって決まる。気孔の形態と密度は、主に分布する裏面では、顕著な違いはなかった (13)。よって葉面コンダクタンスの違いは主として気孔の開閉運動の違いに起因しているといえよう。開閉運動の違いは短期の水ストレスではなく、長期の緩やかなストレスによって生じたものと考えられた (11)。砂丘上の個体ではこのほかに、個葉面積が小さく、比葉面積も小さい。表面の気孔密度が高いなどの葉の特徴がみられた。それらの特徴もまた長期の緩やかなストレスによって生じたものと考えられる。それらの意義については今回のモデルではとらえられないが、今後の興味深い課題である。

このように調査個体は個体・器官・組織のさまざまなレベルで立地条件に反応し、水分動態が成り立っている。その中で Ψ の挙動は安定的であった。同じ調査地のハンリュウ個体の $P-V$ 曲線の解析によると、砂丘上に生育する個体では砂丘の裾に生育する個体に比べ、浸透ポテンシャルが 0.21 MPa 低かった (31)。このことは日中の平均的な水ポテンシャルで 0.13 MPa 低かった砂丘上の No. 3 個体でも、細胞の圧ポテンシャルは草地上と同等に維持されていることを示している。圧ポテンシャルは細胞の生理活性に大きな影響を与えられ、その安定的な維持は樹木の生育にとって重要な意味をもっている。ハンリュウは圧ポテンシャルの維持を中心的な目的として、総合的にストレスに反応していると考えられる。このことは、本種が当地における緑化樹種として幅広い立地条件で高い適性を有することの、大きな要因となっているといえよう。

本研究を遂行するにあたり、内蒙古林業科学院の廖茂彩元副院長、姚洪林治砂研究室主任には調査全般を支援していただきたいへんお世話になった。李樹青研究員、張文軍研究員、内蒙古大学の廖汝棠講師には現地調査において多大なるご援助をいただいた。東京都立大学の石田 厚氏には文献の教示をいただいた。東京大学の鈴木雅一助教授には草稿に目を通していただきご意見をいただいた。ここにこれらの方々に対して心から感謝の意を表する。なお本研究の一部はトヨタ財団研究助成を得て行われた。

引用文献

- (1) BOYER, J. S. (1985) Water transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **36**: 473~516.
- (2) CLOSS, R. L. (1958) The heat pulse method for measuring rate of sap flow in a plant stem. *N. Z. J. Sci.* **1**: 281~288.
- (3) COWAN, I. R. (1979) Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.* **4**: 117~228.
- (4) HALL, A. E. (1982) Mathematical models of plant water loss and plant water relations. *In* Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation (LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B. and ZIEGLER, H., eds.). 231~261, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- (5) HELLKVIST, J., RICHARD, G. P. and JARVIS, P. G. (1974) Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. *J. Appl. Ecol.* **11**: 637~668.
- (6) 池田武文 (1984) 樹木木部の水分通導性. 北方林業 **36**(10): 22~25.
- (7) IKEDA, T. and SUZAKI, T. (1984) Distribution of xylem resistance to water flow in stems and branches of hardwood species. *J. Jpn. For. Soc.* **66**: 229~236.
- (8) JARVIS, P. G., EDWARDS, W. R. N. and TALBOT, H. (1981) Models of plant and crop water use. *In* Mathematics and plant physiology (ROSE, D. A. and CHARLES, D. A., eds.). 151~194, Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.
- (9) JONES, H. G. (1983) Plants and microclimate, A quantitative approach to environmental plant physiology. 323pp, Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- (10) 神近牧男・山本太平 (1986) 中国毛烏素砂漠における自然環境について一、二、三の気象・土壌特性. 鳥取大砂丘研報 **25**: 27~35.
- (11) 小林達明・増田拓朗・小橋澄治 (1989) モウソ砂地におけるハンリュウの大枝じかざし造林の立地と生育の関係. 日本緑化学会誌 **15**(2): 1~8.
- (12) 小林達明・小橋澄治・吉川 賢・増田拓朗 (1993) ハンリュウ (*Salix matsudana*) の葉面コンダクタンス変化の説明要因. 日林誌 **75**: 79~87.
- (13) 小林達明・増田拓朗・小橋澄治・吉川 賢 (1988) 旱柳 (*Salix matsudana* KOIDZ.) の立地と蒸散、吸水特性、成長量との関係一毛烏素沙地における野外測定から. 緑化研究 **10**: 111~139.
- (14) KRAMER, P. J. (1983) Water relations of plants. Academic Press; 石原 邦・倉石 晋・田崎忠良・橋本 康訳 (1986) 水環境と植物. 506pp, 養賢堂, 東京.
- (15) LANDSBERG, J. J., BLANCHARD, T. W. and WARRIT, B. (1976) Studies on the movement of water through apple trees. *J. Exp. Bot.* **27**: 579~596.
- (16) 増田拓朗・小林達明・森本幸裕・吉川 賢 (1988) 中

- 国毛烏素沙地における土壌水分条件と旱柳の根系分布について. 造園雑誌 51(5): 126~131.
- (17) 森川 靖 (1974) ヒノキの樹液の流れ—林木の水分収支と関連して. 東大演報 66: 251~297.
- (18) NNYAMAH, J. U., BLACK, T. A. and TAN, C. S. (1978) Resistance to water uptake in a Douglas-fir forest. Soil Sci. 126: 63~76.
- (19) POWELL, D. B. B. and THORP, M. R. (1976) Dynamic aspect of plant-water relations. In Environmental effects of crop physiology (LANDSBERG, J. J. and CUTTING, C. V., eds.). 259~285, Academic Press, New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco.
- (20) ROBERTS, J. (1977) The use of tree-cutting techniques in the study of the water relations of mature *Pinus sylvestris* L. J. Exp. Bot. 28: 751~767.
- (21) RUNNING, S. T. (1980) Field estimates of root and xylem resistances in *Pinus contorta* using root excision. J. Exp. Bot. 31: 555~569.
- (22) SCHULZE, E. D., CERMAK, J., MATYSSEK, R., PENKA, M., ZIMMERMANN, R., VASICEK, F., GRIES, W. and KUCERA, J. (1985) Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees — a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. Oecologia 66: 475~483.
- (23) SWANSON, R. H. and WHITFIELD, D. W. (1981) A numerical analysis of heat pulse velocity theory and practice. J. Exp. Bot. 32: 221~239.
- (24) THOMPSON, D. R. and HINCKLEY, T. M. (1977) A simulation of water relations of white oak based on soil moisture and atmospheric evaporative demand. Can. J. For. Res. 7: 400~409.
- (25) TINKLIN, R. and WEATHERLEY, P. E. (1968) The effect of transpiration rate on the leaf water potential of sand and soil rooted plants. New Phytol. 67: 605~615.
- (26) WARING, R. H. and RUNNING, S. W. (1978) Sapwood water storage: Its contribution to transpiration and effect upon conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. Plant Cell Environ. 1: 131~140.
- (27) WEATHERLEY, P. E. (1982) Water uptake and flow in roots. In Physiological plant ecology II. Water Relations and carbon assimilation (LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B. and ZIEGLER, H., eds.). 79~109, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- (28) WHITEHEAD, D. and JARVIS, P. G. (1981) Coniferous forests and plantations. In Water deficits and plant growth VI: Woody plant communities (KOZŁOWSKI, T. T., ed.). 49~452, Academic Press, New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco.
- (29) YAHATA, H. (1987) Water relations characteristics of *Cryptomeria japonica* D. DON (VI). A simulation model of water regime using the parameters obtained by the *P-V* curve technique. J. Fac. Agric., Kyushu Univ. 31(3): 235~245.
- (30) 山岡 清・谷川原祐介 (1983) マイコンによる薬物速度論入門. 234pp, 南江堂, 東京.
- (31) 吉川 賢・小林達明・小橋澄治 (1992) 中国の半乾燥地帯に生育する樹木の葉の水分特性. 日本緑化学会誌 17(2): 85~93.

(1991年12月18日受理)