

東シベリア北方林域におけるLarix gmelinii林の水分動態と土壌水分,飽差との関係

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	桑田,孝 小竹,利明 竹内,真一 Maximov,T.C. 吉川,賢
発行元	日本林學會
巻/号	84巻4号
掲載ページ	p. 246-254
発行年月	2002年11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

東シベリア北方林域における *Larix gmelinii* 林の水分動態と土壤水分、飽差との関係

栗田 孝^{*1}・小竹利明²・竹内真一³・Maximov, Trofim C.⁴・吉川 賢⁵

栗田 孝・小竹利明・竹内真一・Maximov, Trofim C.・吉川 賢：東シベリア北方林域における *Larix gmelinii* 林の水分動態と土壤水分、飽差との関係 日林誌 84: 246~254, 2002 東シベリアの永久凍土地帯に成立する *Larix gmelinii* 林の水分動態と土壤水分、飽差との関係について考察するために、林分の水利用量 (SF) と環境要因の季節変化を測定した。 SF は開葉直後から急激に増加し、6月上中旬の展葉の終了する時期に最大 (2.7 mm d^{-1}) となった。 SF はその後、ピーク値の75%の値まで低下したが、その値は7月終わりまで維持されていた。 SF には飽差の増大による頭打ちが認められた。土壤体積含水率が気孔コンダクタンスに及ぼす影響を調べた結果、飽差が20 hPa未満の領域では気孔コンダクタンスが土壤体積含水率の減少に対して直線的に低下する傾向が認められた。ただし、飽差が20 hPa以上の領域では、飽差の影響による蒸散の頭打ちが顕著となるため、土壤体積含水率と気孔コンダクタンスの関係は不明瞭になった。*L. gmelinii* は、当地のような寡雨地帯で生育していくために、土壤の水分状態に応じて気孔コンダクタンスを調節することで体内水分の損失を防ぎ、水ストレスを回避していると考えられた。

キーワード：水分動態、土壤水分、東シベリア、飽差、*Larix gmelinii*

Kuwada, T., Kotake, T., Takeuchi, S., Maximov, T. C., and Yoshikawa K.: Relationships among Water Dynamics, Soil Moisture and Vapor Pressure Deficit in a *Larix gmelinii* Stand, Eastern Boreal Siberia. J. Jpn. For. Soc. 84: 246~254, 2002 To clarify the relationships among water dynamics, soil water content and vapor pressure deficit (VPD) in a *Larix gmelinii* stand, eastern boreal Siberia, seasonal fluctuation of the stand water use (SF) and environmental factors were measured. SF increased rapidly after the needle flushing and reached the maximum value (2.7 mm d^{-1}) around the middle of June, when needle expansion ceased. Thereafter, it decreased sharply and was maintained at about 75% level of the peak value till the end of July. The tendency for SF to level off at high VPD could be observed. From the analysis of the effect of soil water content (SWC) on canopy stomatal conductance, a close linear relation could be found between stomatal conductance and SWC at $VPD < 20 \text{ hPa}$. However, this relation was not so clear at $VPD \geq 20 \text{ hPa}$ due to the effect of VPD on SF . In order to survive under the semi-arid environment, *L. gmelinii* could minimize the water loss with transpiration and avoid the water stress by regulating its stomatal conductance in response to soil water conditions.

Key words: eastern Siberia, *Larix gmelinii*, soil moisture, vapor pressure deficit (VPD), water dynamics

I. はじめに

東シベリアのタイガ地帯は総面積1,470万 km^2 に及ぶ北方林域 (Bonan and Shugart, 1989) にある。一般に、北方林は常緑針葉樹によって特徴づけられるが (Gower and Richards, 1990), 当地の優占種は落葉針葉樹の *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. で、その森林面積は100万 km^2 にもなる (Shvidenko and Nilsson, 1994)。東シベリアの気候の特徴は長く極度に寒冷な冬季と、短くて乾燥した夏季にある。Kelliher *et al.* (1997) によると、夏季には日中の気温は 30°C を超え、飽差は30 hPa以上にもなる。5月から9月までの可能蒸発量は460 mmに達するが、降雨量は200 mmしかなく、生育期間中は半乾燥気候が卓越する (Müller, 1982)。当地はまた、連続的永久凍土の

分布帯に位置しており (van Cleve and Dyrness, 1983), 夏季には凍土表層が融解するものの、下層の永久凍土の影響が大きく、7月下旬の盛夏に測定された地温は深度80 cmにおいて 0°C に達していた (Schulze *et al.*, 1995)。このことから樹木根系の垂直方向への発達が妨げられていると考えられる。*L. gmelinii* の優占する森林はこうした過酷な環境条件下に成立しており、森林からの蒸散は環境側から厳しく制約を受けると考えられる。

東シベリアの北方林に関する研究はここ数年でかなり進展し、例えば130年生の *L. gmelinii* 林で樹木の水分動態や水文気象に関する調査、観測が行われ、その成果が蓄積されつつある (Kelliher *et al.*, 1997; Vygodskaya *et al.*, 1997; Arneeth *et al.*, 1996; Hollinger *et al.*, 1995)。しかし、それらは盛夏のうちの短期間の調査、観測によって得

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: takashi7@cc.okayama-u.ac.jp

¹ 岡山大学大学院自然科学研究科 (700-8530 岡山市津島中 3-1-1)

Graduate School of Natural Science and Technology, Okayama University, 3-1-1 Tsushima-naka, Okayama 700-8530, Japan.

² 東京農工大学大学院農学研究科 (183-8509 東京都府中市幸町 3-5-8)

Graduate School of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, 3-5-8 Saiwai-cho, Fuchu, Tokyo 183-8509, Japan.

³ 九州共立大学工学部 (807-8585 北九州市八幡西区自由ヶ丘 1-8)

Faculty of Engineering, Kyushu Kyoritsu University, 1-8 Jiyugaoka, Yahatanishi-ku, Kitakyushu 807-8585, Japan.

⁴ 凍土地域生物問題研究所 (Yakutsk 677891, Russia)

Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Yakutsk 677891, Russia.

⁵ 岡山大学農学部 (700-8530 岡山市津島中 1-1-1)

Faculty of Agriculture, Okayama University, 1-1-1 Tsushima-naka, Okayama 700-8530, Japan.

られた結果であり、季節による環境変化が著しい地域において植物の生命活動と環境変化とのダイナミクスを理解するためには、長期的な調査、観測を行わなければならない。また、永久凍土地帯および、季節的に凍土の発達する地域における樹木の成長と土壤環境との関係や、永久凍土地帯における夏季の活動層の形成過程と樹木の水分動態との関係を明らかにすることは近年の気候変動シナリオのもとでの植生変動を予測する上でも重要である (Bergh and Linder, 1999; Kajimoto *et al.*, 1999)。

本研究の目的は永久凍土地帯に成立する *L. gmelinii* 林における成長期間中の蒸散量を環境要因とともに計測し、*L. gmelinii* 林の水分動態と環境要因、とくに土壤水分と飽差との関係を考察することにある。

II. 材料と方法

1. 調査地概要

調査地はロシア連邦サハ共和国首都ヤクーツクの北西 30 km に位置する Spaskayapait 実験林 (62° 15' N, 129° 37' E, 標高 220 m) である (図-1)。ヤクーツクはレナ川中流域に位置し、実験林は北東方向に 1.6° の傾斜をもつ河岸段丘面上にある。ヤクーツクにおける年平均気温は -10°C, 最高気温は 31.6°C (7月), 最低気温は -64.4°C (2月) である。年降水量は 236.9 mm でそのうちの約 7割が 4月から9月の暖侯季に集中している (国立天文台編, 1999)。ヤクーツクにおける温量指数は 36.4 (°C・月) で、亜寒帯針葉樹林帯に属する。

調査プロット (50×50 m) を約 160 年生の *L. gmelinii* 林内に設置し、プロット内に出現する樹高 1.3 m 以上の個体すべてについて樹高、胸高直径 (DBH) を測定した。同時に実生を含めた樹高 1.3 m 未満の個体の位置図を樹冠投影図とともに作成した。林分の概況を表-1 に示す。

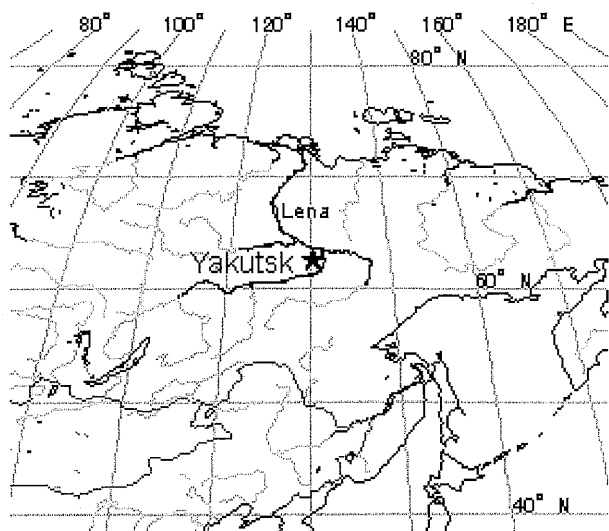


図-1. 調査地の位置
Location of the study site.

プロット内で魚眼レンズを用いて着葉期と落葉期の全天空写真を撮影し、それから求めた林分の葉面積指数 (LAI) は 2.00 であった (Ohta *et al.*, 2001)。林床では *Vaccinium vitis-idaea* L. や *Arctous erythrocarpus* Small. などの常緑、落葉低木が優占していた。調査地における夏季の活動層厚は最大で 1.2 m であった。土壤は USDA 分類体系では Pergelic Cryochrept, FAO 分類体系では Gelic Cambisol に分類される (松浦, 1996)。土性は全層位にわたって砂が卓越していたが、下層には粘土・シルト含量の高い層位が存在していた。

2. 環境要因の測定

調査プロット内に設置された高さ 32 m の微気象観測塔とその直下の林床面において、日射量、純放射量、気温、相対湿度、風速を測定し、データロガー (Data Mark, LS-3300 PtV, 白山工業) に記録した。日射量、純放射量は 1 分間隔で測定し、5 分間の平均値を記録した。気温、相対湿度、風速は 5 分間隔で測定、その値を記録した。各測器の設置高度は全天日射計 (CM-6 F, プリード) が地上高 32 m と 1.2 m, 純放射計 (Q7, プリード) が 28 m と 1.1 m, 温湿度プローブ (HMP-35 D, ヴァイサラ) が 31.4 m と 1.8 m, 風速計 (AC 750, 牧野応用測器) が 32 m と 1.9 m であった。さらに土壤の体積含水率を TDR センサー (TRIME-IT, 東北電子産業) で 10, 20, 40, 60, 80 cm の 5 深度で、地温をサーミスタ (TS 101, 白山工業) で 0, 10, 20, 40, 60, 80, 120 cm の 7 深度で測定した。体積含水率および地温の測定はいずれも 5 分間隔で行い、その値を記録した。TDR 法は、水がその他の土壤物質に比べて著しく大きな誘電率をもつために、土壤中の誘電率が含水量によって大きく変動することを利用した土壤水分測定法である (波多野ら, 1995; 広田, 2000)。氷の誘電率は 3~3.2 と土壤粒子の値に近い (Baker *et al.*, 1982; Patterson and Smith, 1980), 土壤凍結期間中の測定値は融解後の値より小さい値を示し、その値は凍土の融解が進行するにつれて増加した。したがって、デー

表-1. 調査プロットの概要
Outline of an experimental plot in the larch forest.

Plot area		0.25	ha	
Tree density	Larch	836	trees ha ⁻¹	(34.6%)
	Others*	1580	trees ha ⁻¹	(65.4%)
Basal area	Larch	27.1	m ² ha ⁻¹	(98.2%)
	Others*	0.5	m ² ha ⁻¹	(1.8%)
Larch trees**	DBH	Mean	18.4	cm
		Max.	41.8	cm
		Min.	0.6	cm
	Height	Mean	14.7	m
	Max.	21.8	m	
	Min.	1.4	m	

* プロット内には他に *Betula platyphylla*, *Alnus* 属と *Salix* 属の種がみられた。 ** Larch は *L. gmelinii* をさし、胸高以上の個体とした。

* Other tree species found in the plot were *Betula platyphylla*, *Alnus* sp. and *Salix* sp. ** Larch trees taller than 1.3 m were included.

夕の解析に際しては各測定深度ごとで地温の日平均値が0°C以上になった日以降のデータを信頼できる値として用いた。観測塔より1 kmの位置にある開放地において、降水量を雨量計(RT-5, 池田計器)で測定し、1時間の合計雨量を記録した。

本報では以上の環境要因データを時間平均値あるいは日平均値, 日積算値にして解析に用いた。

3. 活動層内の土壌体積含水率の算出

凍土の融解によって活動層の厚さは季節的に変化し, それに応じて活動層全体の体積含水率も変化する。このことを考慮して活動層内の体積含水率を以下のようにして算出し, 土壌水分条件の指標として解析に用いた。まず, 活動層を0~15, 15~30, 30~50, 50~70, 70~120 cmの5層に区分した。各層の体積含水率には10, 20, 40, 60, 80 cmで測定された値を用い, 地温の日平均値が0°C以上の層の層厚による重み付けをした平均体積含水率を活動層の土壌体積含水率とした。

4. 樹液流速速度(HPV)の測定

調査プロット内で胸高直径の異なる *L. gmelinii* 4個体を選んで樹液流速速度(HPV)を測定した(表-2)。樹液流速速度はヒートパルス法(Marshall, 1958; 森川, 1972)によって測定した。測定装置はサーミスタとヒーター(以下, センサ), ヒーター用電源からなる樹液流速センサ(白山工業), およびデータロガー(Data Mark, LS-3300 PtV, 白山工業)から構成される。センサは地上高1 mの樹幹北側に, センサ受感部が形成層表面から10 mmの深さに位置するように設置した。測定間隔は10分で, データの解析には1時間ごとの平均値を用いた。

5. 林分の樹液流量(水利用量)の推定

林分の樹液流量を推定するためには, まず深さ10 mmでのHPVの測定値から個体全体の樹液流量($\text{cm}^3 \text{h}^{-1}$)を推定する必要がある。そのためにセンサを設置した位置での形成層表面からの深さによるHPVの違いを調べた。1本のセンサは深さを変えないでHPVを測定し(固定センサ), そのほかは3 mm間隔で順次深さを変えてHPVを測定した(移動センサ)。センサは東西南北の4方向より樹幹に対して垂直に挿入し, それぞれの深さでのHPVを同時刻の固定センサでのHPVに対する比率(速度比)

表-2. 樹液流速速度測定木のサイズ

Dimensional characteristics of the sample larch trees for sap flow measurements.

Tree No.	Height (m)	DBH (cm)	Leaf area* (m ²)	CPA** (m ²)
1	14.7	12.1	15.0	6.7
2	16.1	13.0	22.2	9.5
3	18.9	30.8	44.2	28.5
4	16.3	15.6	20.4	5.9

* Kanazawa *et al.* (1994) のデータから作成した葉の現存量についての相対成長式と, 比葉面積とから算定した。葉の現存量 WL (g): $WL = 21.25(\text{DBH}^2 \text{H})^{0.51}$ 。比葉面積 SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$): $SLA = 139$ 。 ** Crown projection area (樹冠投影面積)。

として求めた。こうすることで測定時刻の違いによる環境要因の変化がHPVに及ぼす影響を取り除くことができ, 樹幹半径方向のHPVの速度分布を求めることができる。このようにして得られた樹幹断面の円周4方向におけるHPV速度比分布を深度ごとに平均したものをセンサ設置位置でのHPV速度比分布とした。これを円周方向に積分したものに深さ10 mmでのHPVを乗じることによって断面通過流量($\text{cm}^3 \text{h}^{-1}$)を求めた(Yoshikawa *et al.*, 1986; 吉川ら, 1988; 小南・鈴木, 1988)。

しかし, HPVは樹幹内に挿入されたプローブによる通水阻害(Swanson and Whitfield, 1981)や固相と液相の熱容量に違いがあるため(Marshall, 1958), 実際の樹液流速速度と同じものではなく, 補正が必要とされる。そうした補正を行うため, 伐倒個体(樹高7.4 m, DBH 6.7 cm)を用いて吸水量($\text{cm}^3 \text{h}^{-1}$)を直接測定するキャリブレーション実験(Roberts, 1977; Olbrich, 1991)を行った。夜明け前に地際で樹幹を切断し, 水槽内で水切りを行った。その後, 樹体を支持しながら切断面を給水ポットに浸け, HPVとポット内の減水量を測定した。ポット内の減水を個体の吸水量とした。推定した個体の全樹液流量($X: \text{cm}^3 \text{h}^{-1}$)と実測した吸水量($Y: \text{cm}^3 \text{h}^{-1}$)から関係式を得て, 補正を行った。得られた補正式は以下のとおりである。

$$Y = 0.5515X (R^2 = 0.5602)$$

補正を行った4個体の全樹液流量から林分の樹液流量($S_f, \text{mm h}^{-1}$)への推定は以下のようにして行った(Granier *et al.*, 1996 a)。

$$S_f = Fd \times (SA/A) \times 10$$

Fd は樹液流速速度測定木4個体の樹液フラックス密度の平均値(cm h^{-1}), SA はプロット内全個体の辺材面積(cm^2), A はプロット面積(cm^2)である。また, S_f の日積算値を SF (mm d^{-1})とする。

Schulze *et al.* (1995) はヤクーツク地域で *L. gmelinii* 林の林分構造やバイオマスに関する調査を行い, その中で辺材面積が樹齡や立地に関係なく, 胸高直径によって決まることや, 立地によって林床植生が異なることを示した。そこで, 本林分の SA は調査プロットにおける *L. gmelinii* の胸高直径階分布と, 幹横断面積と辺材面積との関係から求めた。幹横断面積と辺材面積との関係には, 本林分と同じく, 林床に *Vaccinium vitis-idaea* が優占し, 本林分と立地条件に大きな違いがないと考えられる130年生林分において得られた関係(Arneth *et al.*, 1996)を用いた。Ohta *et al.* (2001) は, 本林分が *L. gmelinii* からなる林冠層と, 林床面の2層に分けられることに着目して, 樹冠上水蒸気フラックスと林床面蒸発量の観測を行い, それらの結果と樹液流速速度の測定結果とを比較している。樹冠上水蒸気フラックスと樹液流速速度から推定した SF の残差は林床面からの蒸発量を表しており, それを実測した林床面蒸発量と比較したところ, 良く一致し, 本法による SF の推定値の妥当性が確認されている(Ohta *et al.*, 2001)。

6. 可能蒸発散量

Penman-Monteith 式(Monteith, 1964)中のパラメータ r_c (群落抵抗)をゼロとして可能蒸発散量(PET, mm s^{-1})を算出した。

$$PET = \left\{ s \times R_n / \lambda \times (s + \gamma) \right\} + \left\{ \rho \times c_p \times (e_a - e) / r_a \right\} / \lambda \times (s + \gamma)$$

s は飽和水蒸気圧曲線の傾き ($\text{hPa } ^\circ\text{C}^{-1}$), λ は蒸発潜熱 (J kg^{-1}), γ は乾湿計定数 ($\text{hPa } ^\circ\text{C}^{-1}$), R_n は純放射フラックス密度 ($\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ρ は乾燥空気密度 (kg m^{-3}), c_p は空気の比熱 ($\text{J kg}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$), $e_a - e$ は飽差 (hPa), r_a は空気力学的抵抗 (s m^{-1}) である。 r_a には Ohta *et al.* (2001) の値を用いた。

ここに記した一連の観測項目は1998年の融雪期前の4月から開始していたが、林分の水分動態と環境要因との関係についての解析には *L. gmelinii* の展葉が終了した6月中旬から8月上旬までの無降雨日のデータを用いた。

7. 林分の PAI (plant area index) の測定

林分の葉面積指数(LAI)に準ずる指数として、樹体や枝葉を含めた plant area index (PAI) をプラントキャノピーアナライザー(LAI-2000, 米国 Li-Cor 社)を用いて測定した。

8. 根系分布

活動層の十分に発達した1998年8月に、*L. gmelinii* の根系の垂直分布を調べた。微気象観測塔の東50mに位置する樹高17.8m, DBH 20cmの個体の根元から0.5, 1.5, 2.5mの位置に土壌断面を作成し、土壌ブロック(縦10×横30×高さ10cm)を深さ1mまで採取した。これらのブロックから根のみを選別し、太さによって六つの階級に分類した。その後、各階級別に乾重を測定し、各測定断面の測定結果から直径階級ごとに平均値を求め、さらに土壌1m³中に含まれる根量に換算した。

III. 結果と考察

1. 1998年における環境条件

図-2に本林分で観測された日平均飽差および日積算日射量(a), 日平均気温および地温(b), 日降水量(c), 活動層内の日平均土壌体積含水率(d)を示す。飽差と日射量, 気温は樹冠上での観測値である。飽差は5月下旬から急激に増加し始めて、6月中旬に最も大きくなり、そのとき記録された瞬間値の最大値は38 hPaであった。日積算日射量は5月下旬からすでに $25 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 以上の値を記録する日があった。日平均飽差と日積算日射量は8月以降は減少傾向にあった。気温と地表面温度は5月下旬から時期を同じくして増加し始めたが、深度ごとに地温が0°C以上になる時期に違いがみられ、深度40cmでは6月中旬に入って始めて0°C以上になった。また深度20cmでは地温が測定期間中10°C以上にならず、深度40cmでは6°C以上を記録することはなかった。日最高気温(31°C)は6月中旬に記録された。土壌の深度別の体積含水率と地温の測定値から求めた活動層全体の体積含水率は6月から8月

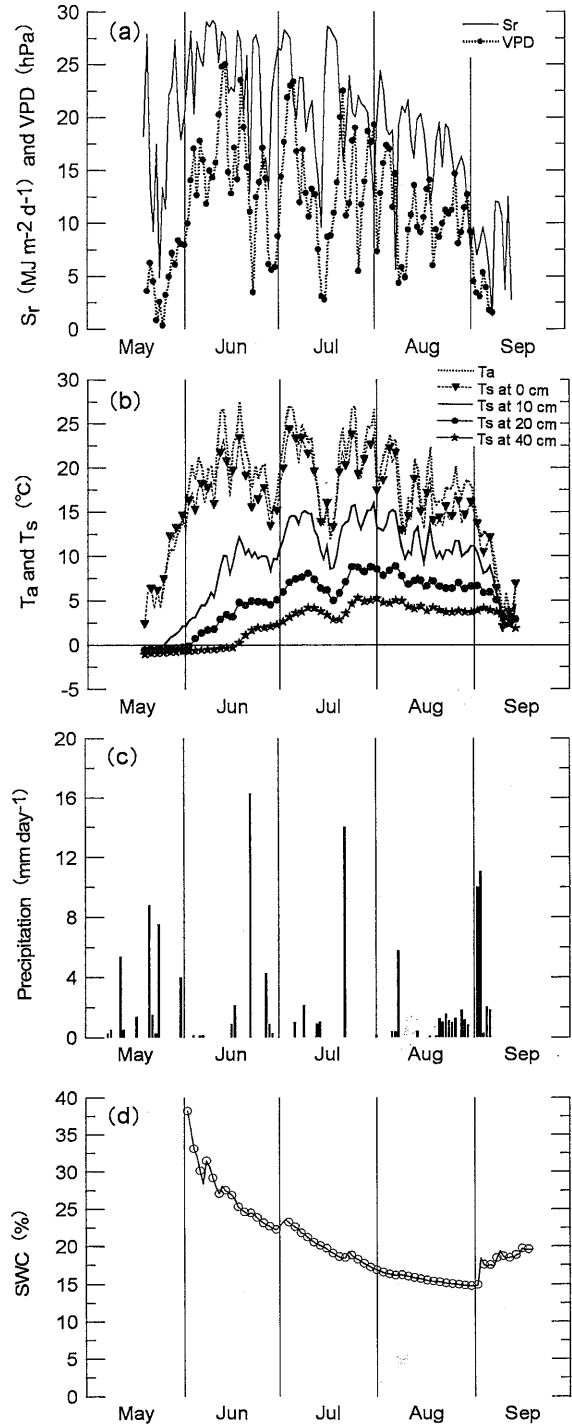


図-2. (a)日積算日射量(Sr)と日平均飽差(VPD), (b)日平均気温(Ta)と日平均地温(Ts), (c)日降水量, (d)日平均土壌体積含水率(SWC)の季節変化

Seasonal fluctuations of (a) daily cumulative solar radiation (Sr) and daily average vapor pressure deficit (VPD), (b) daily average air temperature (Ta) and soil temperature (Ts), (c) daily precipitation and (d) daily average soil water content (SWC).

にかけて減少し続けていた。その間は降雨があっても顕著な土壌水分量の増加は認められず、8月末には体積含水率は15%まで低下した。しかし、9月に入ると20%まで回復した。

2. 林分の水利用量の季節変化

1998年、*L. gmelinii* 林では針葉の展開が5月下旬から始まり、6月上旬に完了した。開葉時期は、日平均気温および深さ10 cmにおける地温がそれぞれ、5°C以上、0°C以上になる時期と一致していた(図-2(b))。9月上旬になると黄葉が始まり、着葉期は正味3カ月間であった(図-3)。開葉開始から展葉終了までの期間にあたる、5月27日から6月14日までの間、*L. gmelinii* 林における可能蒸発散量(PET)は1.4 mm d⁻¹から4.7 mm d⁻¹まで大きく増加した(図-4)。林分の水利用量(SF)は針葉の展開とともに急激に増大して6月14日に最大値(2.7 mm d⁻¹)に達した(図-5)。SFはその後、最大値の約75%の値まで低下したが、それ以後7月の終わりまで、ほぼそのままの値で推移した。

本林分で観測されたSFの最大値は2.7 mm d⁻¹であった。スウェーデンの北方林域に位置する*Picea abies*と*Pinus sylvestris*からなる50年生(LAI=4~5)と100年生(LAI=3~4)林分ではSFの最大値はそれぞれ2.8

mm d⁻¹, 1.7 mm d⁻¹ (Cienciala *et al.*, 1997) で、同程度の値が観測されている。北方林域より低緯度に位置し、より温暖な合衆国ワシントン州の*Abies amabilis*と*Tsuga heterophylla*からなる43年生の天然更新林分(LAI=9.4)では3.5 mm d⁻¹ (Martin *et al.*, 1997), ポルトガルの地中海性気候のもとに発達する58~67年生の*Pinus pinaster* 林(LAI=2.66)では3 mm d⁻¹ (Loustau *et al.*, 1996) という値が報告されている。以上のように、SFは温帯域に向かうにつれて大きくなる傾向にあるが、林分構造(LAI)や林齢によっても異なるようである。7月下旬に本林分で観測されたSFは1.2~1.3 mm d⁻¹であったが、ヤクーツクの南160 kmに位置する130年生の*L. gmelinii* 林(LAI=1.5)で得られた値はそれよりも大きく、1.8~2.3 mm d⁻¹であった(Arneth *et al.*, 1996)。また、同時期に樹冠上で計測された蒸発散量を両林分で比較しても、本林分が1.8~2.3 mm d⁻¹ (Ohta *et al.*, 2001)であったのに対し、後者の林分では2.1~3.0 mm d⁻¹ (Arneth *et al.*, 1996)で、SFと同様の傾向にあった。両林分における測定時の環境条件には大きな違いがないにもかかわらず、LAIの大きな林分でSFが小さかった。北方林域では一般に、森林の更新が頻発する火災を契機として起こるため(Schulze *et al.*, 1995)、林齢や密度の異なる森林パッチがモザイク上に分布している。そのため、よりスケールの大きな広域レベルでの蒸散量推定にはこのような地表面の異質性を考慮する必要がある。Zimmermann *et al.* (2000) はこのような観点から、中央シベリアにおいて、*Pinus sylvestris* 林からの蒸散量を発達段階の異なるいくつかの林分で測定し、蒸散量とLAIや林齢、その他のパラメータとの相関を調べた。その結果、相関が最も高かったのは林分の辺材面積で、LAIとの相関は低かったことを示した。本調査地の*L. gmelinii* 林においても同様のことが考えられ、今後、発達段階の異なるより多くの林分で蒸散量の推定を行い、蒸散量と諸パラメータとの関係を詳しく検討していく必要があるだろう。

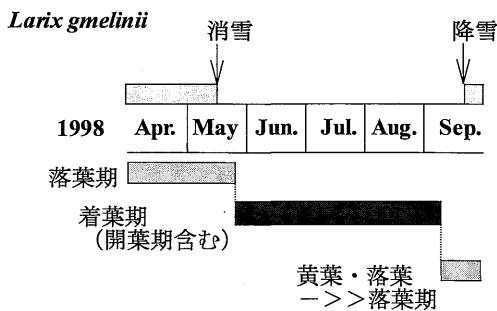


図-3. 調査地における *L. gmelinii* のフェノロジー
Phenology of *L. gmelinii* trees at the study site.

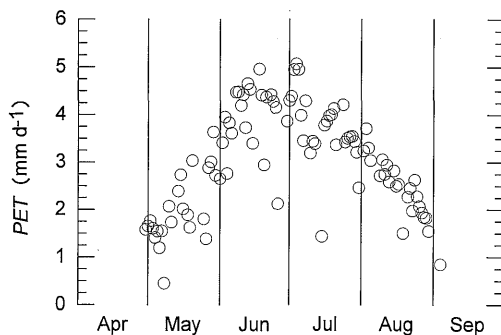


図-4. *L. gmelinii* 林における可能蒸発散量(PET)の季節変化
Seasonal fluctuation of the potential evapotranspiration (PET) in a *L. gmelinii* stand.

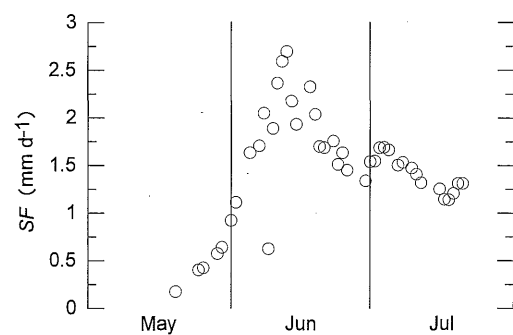


図-5. *L. gmelinii* 林における水利用量(SF)の季節変化
Seasonal fluctuation of the stand water use (SF) in a *L. gmelinii* stand.

3. 飽差が林分の水利用量に及ぼす影響

図-6に純放射量, 飽差, S_f の日変化を6月19日と7月5日, 7月21日の3日間について示す。土壌体積含水率は図-2(d)に示すように6月19日から7月21日までの間, 連続的に減少していた。6月19日と7月5日の気象条件はほぼ同じであったが, 7月21日は飽差が前の2日間とは異なり, 小さかった。 S_f には, どの観測日においても, 飽差が20 hPa前後になると頭打ちを示す傾向が認められた。ただし, 頭打ちを示してから急激に低下するまでの S_f の推移は日によって異なっていた。6月19日は14:00ごろまでは緩やかな増加傾向を示し, その後18:00ごろまで緩やかな減少傾向を示した。7月5日と7月21

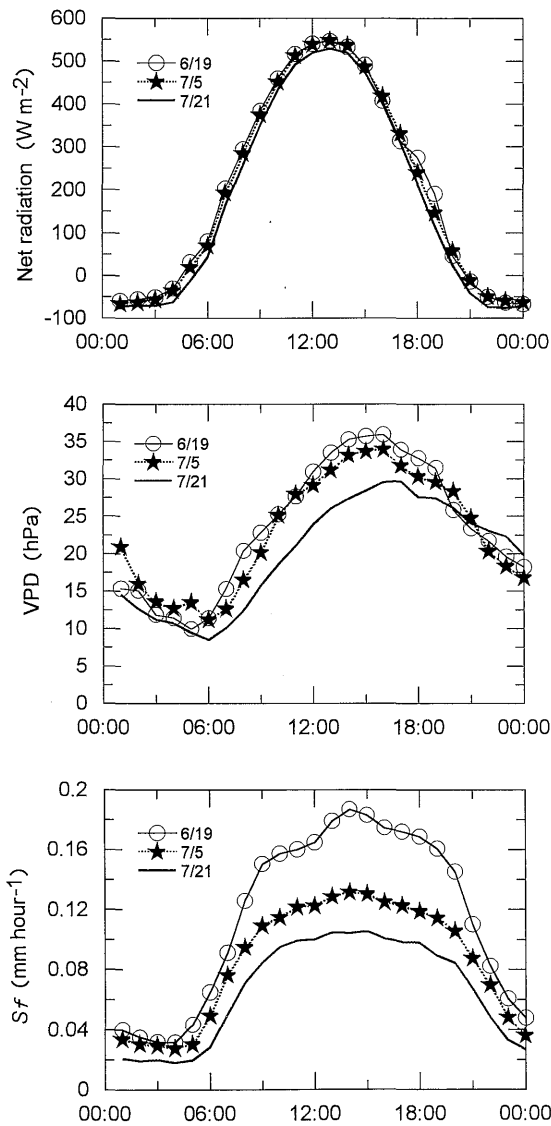


図-6. 1998年6月19日と7月5日, 21日における純放射量, 飽差 (VPD), 林分の水利用量 (S_f) の日変化
Diurnal fluctuation of net radiation, VPD and stand water use (S_f) on 19 June, 5 and 21 July 1998.

日は8~10時間にわたって, ほぼ一定の値を維持した。図-7に S_f と飽差の関係を示す。 S_f と飽差は10:00~14:00までの値をプロットした。全体として, 飽差が20 hPa未満の領域では S_f は直線的に増加し, 20 hPa以上の領域では, 頭打ちを示して緩やかに増加していく傾向を示した。

飽差が大きくなると蒸散量が頭打ちを示す傾向は温帯林 (Goulden and Field, 1995) だけでなく, 熱帯林 (Granier *et al.*, 1996 b) においても報告されている。蒸散量は気孔コンダクタンスと飽差のそれぞれと正の相関にある。したがって, 飽差が増加しても蒸散量がそれに追従せず頭打ちを示すということは, 飽差が大きくなるにつれて気孔が徐々に閉じていることを示している (Hogg *et al.*, 1997)。このような反応には, 植物が蒸散を抑えて水ポテンシャルの低下を防ぎ, 水ポテンシャルをキャビテーションが起こるとされる値よりも高く維持して, 樹体の通水機能を保つ意義があると考えられている (Tyree and Sperry, 1988; Sperry and Pockman, 1993; Goulden and Field, 1995)。このようなことから, 最近では土壌から葉までの通水抵抗が蒸散速度の最大値を決める究極要因であると考えられるようになってきた (Meinzer and Grantz, 1991)。本林分で観測された S_f の飽差に対する反応もこのような視点で捉えることができよう。

4. 土壌水分が林分の水利用に及ぼす影響

1) S_f/PET の季節変化

S_f は気象条件の影響を受けて日によって変動する。 S_f に対する土壌水分量の影響を評価するためにはそうした気象条件の影響を取り除く必要がある。そのために, 可能蒸発散量 (PET) で S_f を基準化した (S_f/PET)。 S_f と PET にはともに日積算値 ($mm d^{-1}$) を用いた。 S_f/PET の季節変化を図-8に示す。本林分では5月下旬から針葉の展開が始まったが, それから針葉が展葉し終える6月上中旬まで S_f/PET は増加傾向を示した。しかし, それ以降は値が上下に変動するものの, 減少傾向に

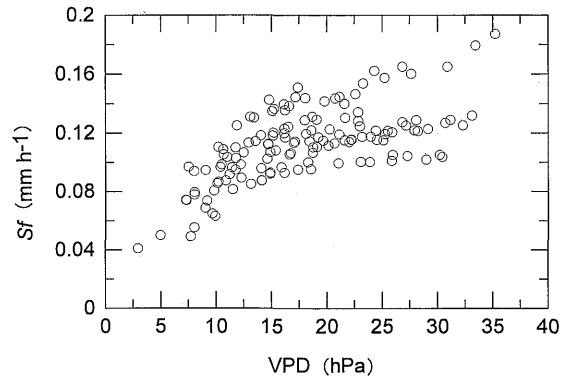


図-7. 林分の水利用量 (S_f) と飽差 (VPD) の関係
Relationship between S_f and VPD.
日中 (10:00~14:00) の S_f と VPDの値をプロットした。
Values from 10:00 to 14:00 were plotted.

あった。

図-9に *L. gmelinii* 林の開葉期における *SF/PET* と *PAI* の変化を示す。*PAI* の増加は林分の *LAI* の増加を相対的に表すものと考えられる。*PAI* は5月下旬から急激に増加し、6月上旬に最大となって、その後、安定する傾向にあった。一方、*SF/PET* は *PAI* よりも早い時期に立ち上がっていたが、その後は *PAI* よりも緩やかに増加していく傾向にあり、*SF/PET* の変化は *PAI* の変化と完全には同調していなかった。開芽まもない時期の葉面積の変化は *PAI* の変化として検出できない可能性があり、その時期にすでに樹液流が発生していたため、両者の立ち上がりの時期に違いが生じたと考えられる。また、*L. gmelinii* の葉の解剖学的特徴は表皮が厚いことで、数層の厚壁細胞で補強されている (Vygodskaya *et al.*, 1997)。高緯度寒冷圏に位置する当地においても夏季は高温乾燥条件に曝されるため、表皮細胞の外側に厚いクチクラ層を形成し、表皮からの水分損失を抑えなければならない (Kolattukudy, 1980)。*SF/PET* が *PAI* よりも緩やかに増加したのは、この期間の *SF/PET* が、*PAI* で示さ

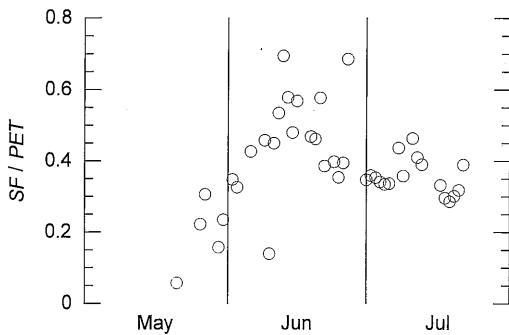


図-8. 林分の水利用量 (*SF*)/可能蒸発散量 (*PET*) の季節変化
Seasonal fluctuation of *SF/PET* ratio.

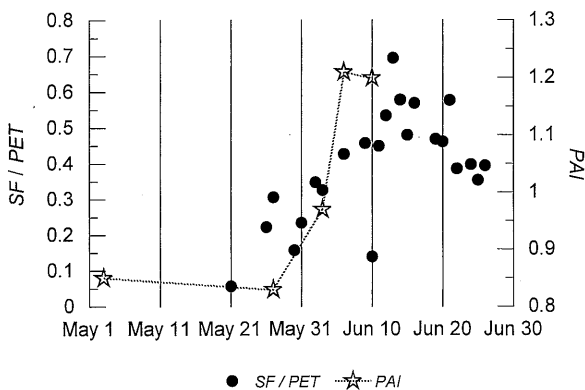


図-9. *L. gmelinii* 林の開葉期における *SF/PET* と *PAI* との関係
Relationship between *SF/PET* and *PAI* (plant area index) during leaf emergence period in a *L. gmelinii* stand.

れる蒸散に関わる器官の量的変化だけでなく、脱水を防ぐためのクチクラ層の発達など、蒸散に関する機能の発達過程を反映したためと考えられた。

2) *SF/PET* と土壌体積含水率との関係

6月上旬中旬以降は林冠を形成する葉群は成熟した状態にあるので、*SF/PET* は林冠を1枚の大きな葉と考えたときの気孔コンダクタンスを表す指標と考えてよい。6月上旬中旬以降の *SF/PET* と活動層内の土壌体積含水率 (*SWC*) との関係を図-10に示す。図では両者の関係を日中 (10:00~14:00) の飽差の平均値で場合分けした。(a)は飽差が20 hPa未満で、(b)は飽差が20 hPa以上のときの関係である。

飽差が20 hPa未満の場合 (図-10(a)), *SF/PET* は *SWC* の減少とともに低下し、両者の間には有意な正の相関関係が認められた ($p < 0.001$, $r^2 = 0.78$)。一般に、土壌の体積含水率の低下に伴って林分の水利用量が減少する反応は降水量の少ない乾燥環境への適応として重要である (Kelliher *et al.*, 1993)。本林分では、成長期においても土壌下層の温熱環境が根の生育には好ましくないと考えられるため (Kobak *et al.*, 1996)、図-11に示すように、土壌の40 cm以浅にほとんどの根系が分布していた。このことは樹木にとって水利用上の制約が大きいことを示唆し、本林分で見られた土壌体積含水率の減少に伴う蒸散抑制は

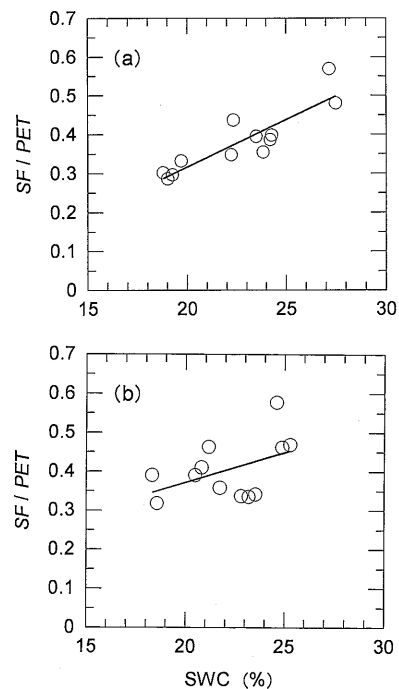


図-10. *SF/PET* と土壌水分量 (*SWC*) との関係
Relationships between *SF/PET* ratio and *SWC*.
日中 (10:00~14:00) の飽差の平均値によって場合分けした。
(a) < 20 hPa, (b) 20 hPa ≤. 回帰式: (a), $y = 0.024x - 0.17$; (b), $y = 0.016x + 0.06$.
When daytime averaged VPD from 10:00~14:00 was
(a) < 20 hPa, (b) 20 hPa ≤. Regression line: (a), $y = 0.024x - 0.17$; (b), $y = 0.016x + 0.06$.

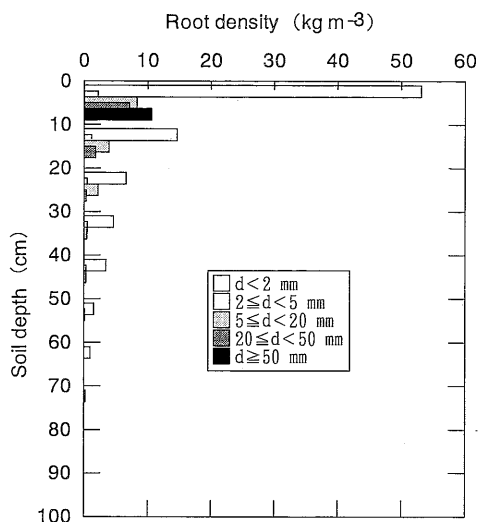


図-11. 根系の垂直分布
Profiles of root dry weight with different root diameter classes.

当地のような寡雨地帯で樹体や土壌からの水分損失を抑制して生育を継続していく上で有利な反応といえよう。

飽差が 20 hPa 以上では、(図-10(b)), SF/PET と SWC との間に統計的に有意な相関関係は認められなかった ($p > 0.1$, $r^2 = 0.22$)。III.3 (図-6, 7) で述べたように、飽差が 20 hPa 以上では飽差の増大に伴う気孔閉鎖が顕著となる。したがって、 SF/PET と SWC の関係が不明瞭になったのは飽差が 20 hPa 未満では SWC が気孔コンダクタンスの主な制限要因であり、飽差が 20 hPa 以上では SWC と飽差の両方が気孔コンダクタンスの制限要因になっているためであると考えられた。

IV. ま と め

東シベリアの永久凍土地帯に成立する *L. gmelinii* 林の水分動態と土壌水分、飽差との関係について考察するために、林分の樹液流量 (水利用量, SF) と環境要因の季節変化を測定した結果、以下の知見が得られた。

SF は開葉直後から急激に増加し、6 月上中旬の展葉の終了する時期に最大となった。 SF はその後ピーク値の 75% の値まで低下したが、その値は 7 月終わりまで維持されていた。

SF には飽差の増大に伴う頭打ちが観測された。また、土壌の体積含水率の低下に伴う気孔コンダクタンスの減少が認められ、このような気孔コンダクタンスの調節機能によって、体内水分の損失を防ぎ、水ストレスを回避していると考えられた。

本研究は GAME-Siberia 観測プロジェクトの一環として行われた。このような観測プロジェクトに参加する機会を与えて頂いた筑波大学の安成哲三教授、名古屋大学の福嶋義宏教授 (現 総合地球環境学研究所教授)、北海道大学

の大畑哲夫教授、凍土地域生物問題研究所長の Dr. B. I. Ivanov に深く感謝いたします。岩手大学農学部の太田岳史助教授 (現 名古屋大学大学院生命農学研究科教授) にはデータを提供して頂いた。また現地調査に御協力頂いた GAME-Siberia の各観測班の皆様にも厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Arneth, A., Kelliher, F. M., Bauer, G., Hollinger, D. Y., Byers, J. N., Hunt, J. E., McSeveny, T. M., Ziegler, W., Vygodskaya, N. N., Milukova, I., Sogachev, A., Varlargin, A., and Schilze, E.-D. (1996) Environmental regulation of xylem sap flow and total conductance of *Larix gmelinii* trees in eastern Siberia. *Tree Physiol.* 16: 247-255.
- Baker, T. H. W., Davis, J. L., Hayhoe, H. N., and Topp, G. C. (1982) Locating the frozen-unfrozen interface in soils using time-domain reflectometry. *Can. Geotech. J.* 19: 511-517.
- Bergh, J. and Linder, S. (1999) Effects of soil warming during spring on photosynthetic recovery in boreal Norway spruce stands. *Global Change Biol.* 5: 245-253.
- Bonan, G. B. and Shugart, H. H. (1989) Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 1-20.
- Cienciala, E., Kucera, J., Lindroth, A., Cermak, J., Grelle, A., and Halldin, S. (1997) Canopy transpiration from a boreal forest in Sweden during a dry year. *Agric. For. Meteorol.* 86: 157-167.
- Goulden, M. L. and Field, C. B. (1995) Three methods for monitoring the gas exchange of individual tree canopies: Ventilated-chamber, sap-flow and Penman-Monteith measurements on evergreen oaks. *Funct. Ecol.* 8: 125-135.
- Gower, S. T. and Richards, J. H. (1990) Larches: Deciduous conifers in an evergreen world. *BioScience* 40: 818-826.
- Granier, A., Biron, P., Köstner, B., Gay, L. W., and Najjar, G. (1996 a) Comparisons of xylem sap flow and water vapour flux at the stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. *Theor. Appl. Climatol.* 53: 115-122.
- Granier, A., Huc, R., and Barigah, S. T. (1996 b) Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agric. For. Meteorol.* 78: 19-29.
- 波多野隆介・長谷川周一・佐久間敏雄 (1995) TDR 土壌水分計のキャリブレーション. *日土肥誌* 66: 678-680.
- 広田知良 (2000) 地中温度・土壌水分 (身近な気象・気候調査の基礎). 牛山素行編, 195 pp, 古今書院, 東京). 28-44.
- Hogg, E. H., Black, T. A., den Hartog, G., Neumann, H. H., Zimmermann, R., Hurdle, P. A., Blanken, P. D., Nescic, Z., Yang, P. C., Staebler, R. M., McDonald, K. C., and Oren, R. (1997) A comparison of sap flow and eddy fluxes of water vapor from a boreal deciduous forest. *J. Geophys. Res.* 102 (D 24): 28929-28937.
- Hollinger, D. Y., Kelliher, F. M., Schulze, E.-D., Vygodskaya, N. N., Varlargin, A., Milukova, I., Byers, J. N., Sogachov, A., Hunt, J. E., McSeveny, T. M., Kobak, K. I., Bauer, G., and Arneth, A. (1995) Initial assessment of multi-scale measures of CO_2 and H_2O flux in the Siberian taiga. *J. Biogeogr.* 22: 425-431.
- Kajimoto, T., Matsuura, Y., Sofronov, M. A., Volokitina, A. V., Mori, S., Osawa, A., and Abaimov, A. P. (1999) Above- and belowground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia. *Tree Physiol.* 19: 815-822.
- Kanazawa, Y., Osawa, A., Ivanov, B. I., and Maximov, T. C. (1994) Biomass of a *Larix gmelinii* (Rupr.) Litv. stand in Spaskayapad, Yakutsk. *In Proceedings of the Second Symposium on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan*

- and Russia in 1993. Inoue, G. (ed.), 218 pp, National Institute for Environmental Studies, Tsukuba, 153-158.
- Kelliher, F. M., Leuning, R., and Schulze, E.-D. (1993) Evaporation and canopy characteristics of coniferous forests and grasslands. *Oecologia* 95: 153-163.
- Kelliher, F. M., Hollinger, D. Y., Schulze, E.-D., Vygodskaya, N. N., Byers, J. N., Hunt, J. E., McSeveny, T. M., Milukova, I., Sogatchev, A., Varlargin, A., Ziegler, W., Arneith, A., and Bauer, G. (1997) Evaporation from an eastern Siberian larch forest. *Agric. For. Meteorol.* 85: 135-147.
- Kobak, K. I., Turchinovich, I. Ye., Kondrasheva, N. Yu., Schulze, E.-D., Schulze, W., Koch, H., and Vygodskaya, N. N. (1996) Vulnerability and adaptation of the larch forest in eastern Siberia to climate change. *Water Air Soil Pollut.* 92: 119-127.
- 国立天文台編 (1999) 理科年表. 1058 pp. 丸善, 東京.
- 小南裕志・鈴木雅一 (1988) ヒノキの樹液流速と吸水量の関係. 京都大学農学部演習林報告 60: 190-197.
- Kolattukudy, P. E. (1980) Biopolyesters of plants: Cutin and suberin. *Science* 208: 990-1000.
- Loustau, D., Berbigier, P., Roumagnac, P., Arruda-Pacheco, C., David, J. S., Ferreira, M. I., Pereira, J. S., and Tavares, R. (1996) Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. I. Seasonal course of water flux through maritime pine. *Oecologia* 107: 33-42.
- Marshall, D. C. (1958) Measurement of sap flow in conifers by heat transport. *Plant Physiol.* 33: 385-396.
- Martin, T. A., Brown, K. J., Cermák, J., Ceulemans, R., Kucera, J., Meinzer, F. C., Rombold, J. S., Sprugel, D. G., and Hinckley, T. M. (1997) Crown conductance and tree and stand transpiration in a second-growth *Abies amabilis* forest. *Can. J. For. Res.* 27: 797-808.
- 松浦陽次郎 (1996) 東シベリア連続永久凍土分布帯の土壤特性と炭素・窒素集積量に関する研究. 104 pp, 京都大学学位論文.
- Meinzer, F. C. and Grantz, D. A. (1991) Coordination of stomatal, hydraulic, and canopy boundary layer properties: Do stomata balance conductances by measuring transpiration? *Physiol. Plant.* 83: 324-329.
- Monteith, J. L. (1964) Evaporation and environment. In *The state and movement of water in living organisms. Proceedings of the 19th Symposium of the Society for Experimental Biology*, Swansea, Academic Press, New York, 205-234.
- 森川 靖 (1972) 樹液流速測定装置と測定法. *日林誌* 54: 166-171.
- Müller, M. J. (1982) Selected climatic data for a global set of standard stations for vegetation science. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands.
- Ohta, T., Hiyama, T., Tanaka, H., Kuwada, T., Maximov, T. C., Ohata, T., and Fukushima, Y. (2001) Seasonal variation in the energy and water exchanges above and below a larch forest in eastern Siberia. *Hydrol. Process.* 15: 1459-1476.
- Olbrich, B. W. (1991) The verification of the heat pulse velocity technique for estimating sap flow in *Eucalyptus grandis*. *Can. J. For. Res.* 21: 836-841.
- Patterson, D. E. and Smith, M. W. (1980) The use of time domain reflectometry for the measurement of unfrozen water content in frozen soils. *Cold Reg. Sci. Technol.* 3: 205-210.
- 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.
- Schulze, E.-D., Schulze, W., Kelliher, F. M., Vygodskaya, N. N., Ziegler, W., Kobak, K. I., Koch, H., Arneith, A., Kusnetsova, W. A., Sogatchev, A., Issajev, A., Bauer, G., and Hollinger, D. Y. (1995) Aboveground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Dahurian *Larix* stands in eastern Siberia. *Can. J. For. Res.* 25: 943-960.
- Shvidenko, A. and Nilsson, S. (1994) What do we know about the Siberian forests? *Ambio* 23: 396-404.
- Sperry, J. S. and Pockman, W. T. (1993) Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell Environ.* 16: 279-287.
- Swanson, R. H. and Whitfield, D. W. A. (1981) A numerical analysis of heat pulse velocity theory and practice. *J. Exp. Bot.* 32: 221-239.
- Tyree, M. T. and Sperry, J. S. (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiol.* 88: 574-580.
- van Cleve, K. and Dyrness, C. T. (1983) Introduction and overview of a multi-disciplinary research project: The structure and function of a black spruce (*Picea mariana*) forest in relation to other fire-affected taiga ecosystems. *Can. J. For. Res.* 13: 695-702.
- Vygodskaya, N. N., Milyukova, I., Varlargin, A., Tatarinov, F., Sogatchev, A., Kobak, K. I., Desyatkin, R., Bauer, G., Hollinger, D. Y., Kelliher, F. M., and Schulze, E.-D. (1997) Leaf conductance and CO₂ assimilation of *Larix gmelinii* growing in an eastern Siberian boreal forest. *Tree Physiol.* 17: 607-615.
- Yoshikawa, K., Ogino, K., and Maiyus, M. (1986) Some aspects of sap flow rate of tree species in a tropical rain forest in west Sumatra. In *Diversity and dynamics of plant life in Sumatra*. Hotta, M. (ed.), Sumatra Nature Study (Botany), 114 pp, Kyoto, 45-59.
- 吉川 賢・小林達明・増田拓朗・森本幸裕・小橋澄治 (1988) 毛烏素沙地に生育する早柳の樹液流速と蒸散量. *緑化研究* 10: 140-166.
- Zimmermann, R., Schulze, E.-D., Wirth, C., Schulze, E.-E., McDonald, K. C., Vygodskaya, N. N., and Ziegler, W. (2000) Canopy transpiration in a chronosequence of Central Siberian pine forests. *Global Change Biol.* 6: 25-37.

(2001年9月15日受付; 2002年9月9日受理)