

ダケカンバの幹周囲長の日変化と環境要因の関係

大島暢人, 牧田直樹

信州大学理学部

Relationship of diurnal stem radial growth of *Betula ermanii* forest
with environmental factors

Nobuto Oshima & Naoki Makita

Faculty of Science, Shinshu University

キーワード：デンドロメーター, 日変化, 幹周囲長, 幹成長, 気温

Keywords: Dendrometer, Diurnal change, Stem circumference, Stem growth, Air temperature

1. はじめに

森林は主な二酸化炭素の吸収源とされており, 森林の炭素固定量を知るためには, 森林生態系の炭素循環を理解することが重要である(千葉2001). 樹木は, 光合成によって炭素を吸収し, 約50%が成長分として炭素固定され(Luysaert et al. 2007), 特に樹木の幹に固定されていることが知られている(Yang et al. 2019). したがって, 樹木の炭素固定の主要な構成要素である幹の肥大成長を定量化することは重要である(Zweifel et al. 2010).

樹木の年間スケールでみた幹肥大成長は, 様々な環境要因と関係がある. 例えば, 幹肥大成長は, 降雨や土壌水分(Zweifel et al. 2007)および気温や大気飽差(Liu et al. 2013)によって制御される. スイスの常緑針葉樹林において, 幹の肥大成長は, 降水量が多いほど大きくなり, 大気飽差が低いほど大きくなった(Zweifel et al. 2006). また, スイスのアルプス中央の常緑針葉樹林において, 幹成長の増加率は月平均気温と正の相関があった(King et al. 2013). ドイツ中央部の落葉広葉樹林において, 3週間の幹肥大成長は気温と相対湿度との間に正の相関があった(Köcher et al. 2012). このように, 森林における幹の肥大成長は環境要因と密接な関係がある.

樹木の幹肥大成長の研究は, 材の年輪幅測定や定期的な目視による幹周囲長測定に着目したものが多く, 年輪幅を用いて行われる研究は, 数ヶ月から数年の期間の形成層の細胞分裂と拡大を通じた連続的な成長を分析しており, 環境の長期的変動に強く影響を受けるデータを提供する. しかし, 長期的な時間軸における幹の成長評価はできるが, 短期間スケールでの環境応答性は, 多く知られていない. 実際, 幹の肥大成長は, 日々の

気象条件に応じた形成層細胞の拡大によって起こり, 数時間スケールの短時間で変化が生じる. つまり長期的な評価のみでは, 短期的に生じている幹肥大成長の詳細なメカニズムを捉えることができない. したがって, 樹木の幹肥大成長の制御要因を解明するためには, より短時間スケールでの幹肥大成長と環境要因の関係を調査する必要がある.

本研究では, 数分または数時間の分解能を評価するため, 自記型デンドロメーターを用いる. 自記型デンドロメーターとは, ワイヤー型のメジャーを樹の幹に巻き付け, 変化を電氣的に読みとり, 短いインターバルで長期間に渡った自動読取を可能にする測定機器である. 自記型デンドロメーターにより, 目視では難しかった μm 単位での安定した連続計測が可能になり, 幹の形成層の活動と細胞の膨張および収縮を敏感に記録することが可能となる.

本研究では, 自記型デンドロメーターを用いて, 山岳域に生育するダケカンバ(*Betula ermanii*)を対象に幹周囲長の日周性を評価し, 植物の成長に強く影響を与える気温, 相対湿度, 大気飽差, 光量といった環境要因との関係性を明らかにする. そして以下の疑問に答えることを目的とした.

- ① ダケカンバの幹肥大成長の日変化は, どのような周期パターンを示すのか?
- ② 幹肥大成長の日変化は, 環境要因とどのように関係性があるのか?

2. 材料と方法

(1) 調査地

調査地は長野県北アルプス乗鞍岳(3026m a.s.l.)の東側斜面の標高2000m地点(北緯36度06分56秒 東経137度35分29秒)で行った. 乗鞍

岳の標高 1600m–2500m は亜高山帯であり、高木限界は 2500m である。標高 2000m ではダケカンバ、シラビソ、ツガが優占している (Miyajimai et al. 2007)。同調査地である乗鞍岳において、森林の地上部バイオマス量と純一次生産量は標高が高くなるほど低下することが知られている (Takeda and Takahashi 2020)。

本研究では、標高 2000m のダケカンバ (*Betula ermanii*) を対象樹種とした。ダケカンバは、カバノキ属カバノキ科の落葉広葉樹の高木で、材質は散孔材である。対象木は、成熟した高木で葉に光が十分に当たる立地の成木 (胸高直径 > 18 cm) を選択した。調査期間は、森林の成長期である夏季に限定し、2020 年 8 月 9 日から 9 月 9 日までの 1 か月間とした。

(2) 測定項目

本研究では標高 2000m の亜高山帯林にて、ダケカンバの幹周囲長と気象環境の連続測定を行った。幹周囲長の測定のために、樹木の胸高に幹周囲長を自動観測する自記型デンドロメーター (MIJ-02 TypeII : 日本環境計測株式会社, 福岡, 日本) を設置し、電圧ロガー (LR5042 : 日置電機株式会社, 長野, 日本) にて 60 分間隔で連続的に測定を行った。自記型デンドロメーターは、幹周囲長の変化を μm スケールで自動的に測定することを可能とする。幹周囲にワイヤーを巻き付け、ロータリーポテンシオメータと呼ばれる回転角度を抵抗値の変化に置き換える装置に固定し、幹周囲の膨張変化によってワイヤーが引っ張られることで装置が回転し、その回転角度が抵抗値として現れる原理である。その抵抗値を電圧に置き換えてデータロガーに記録することで幹周囲の変化を記録し、ダケカンバの幹周囲長の短期変化を解析した。

調査地内の気象条件を評価するために、林内の気温・湿度および林内ギャップ地の光量子束密度を測定した。気温と湿度は、地上高 150 cm の高さに温湿度ロガー (LR5001 : 日置電機株式会社, 長野, 日本) を用いて 30 分間隔で測定し、光量子束密度は光合成有効放射センサー (MIJ-14PARType2/K2 : 日本環境計測株式会社, 福岡, 日本) を用いて 10 分間隔で測定した。測定した気温と相対湿度から以下の式 1、式 2 を用いて大気飽差を算出した。

$$\text{式 1} \quad \text{大気飽差} = e(T) - \frac{e(T) \times \text{相対湿度}}{100}$$

$$\text{式 2} \quad e(T) = 0.6108 \times \exp \frac{17.27 \times \text{気温}}{(\text{気温} + 237.3)}$$

($e(T)$; 気温 $T(\text{K})$ の時の飽和蒸気圧)

気温、相対湿度、大気飽差 1 時間の移動平均化を行った。

また、1 時間スケールでの幹周囲長の変化をより明確にするために、調査期間の同時刻のデータを集約した。この時、幹周囲長のデータは各時刻のデータからその 1 日の平均値を引くことで標準化を行い、1 日の変化を示す Δ 幹周囲長を算出した。その後、幹周囲長、気温、相対湿度、大気飽差、光量子束密度の 5 つの項目について同時刻のデータをまとめ、平均化を行い、1 か月間の平均日変化を算出した。

3. 結果

標高 2000m のダケカンバ林の光量子束密度は、日中に高い値を示し、夜中に $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ を示す周期を示した (図 1)。その光量子束密度値の高さは天候に左右し、日によって大きく異なった。本調査地の調査期間では、8 月 19 日の晴天時に、最高値 $1591.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ を示した。同様に大気飽差は日中に高い値を示し、夜中に低下する周期を示した。また、大気飽差は気温や相対湿度と連動するパターンを示した。

気温は 1 日の中で日中に高い値を示し、夜中に低下する周期を示し、天候の影響で日格差の大小は様々であった。最高気温は、8 月 20 日の正午に $24.4 \text{ }^\circ\text{C}$ を示し、最低気温は 8 月 24 日の早朝に $10.5 \text{ }^\circ\text{C}$ を示した。調査期間内の平均気温は $16.7 \text{ }^\circ\text{C}$ であった。幹周囲長は 1 日の中で早朝に高い値を示し、日中は低下し、夕方以降また増加するという周期を示した。幹周囲長は、周期性を持ちながら調査期間内に $582.1 \mu\text{m}$ 増加し成長した。

光量子束密度、大気飽差、相対湿度、気温、幹周囲長の 1 か月データをプールし、各時刻でデータを整理した平均日変化を図 2 に示した。光量子束密度は早朝 5 時に $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ から上昇し始め、12 時に最高値 $418.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に達し、その後は低下し、19 時には $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ まで低下し、夜間は $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ である日変化を示した (図 2)。

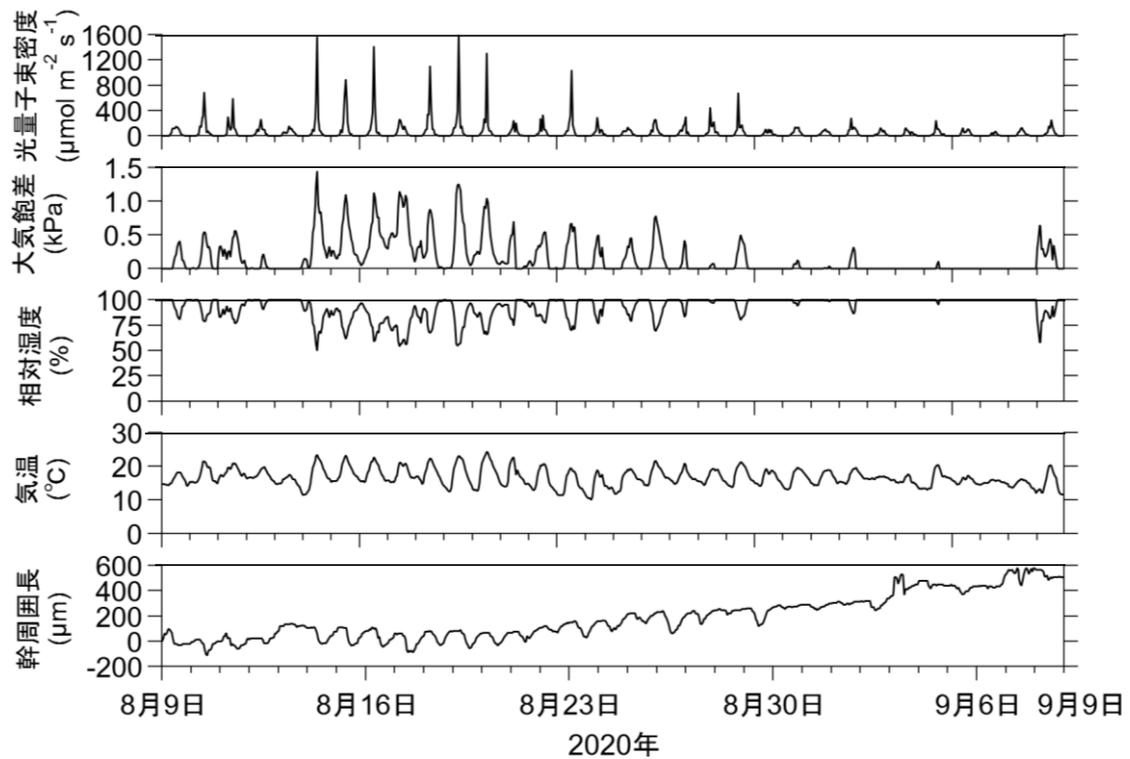


図1 調査期間内のダケカンバの幹周囲長の変化 (μm) と気温 ($^{\circ}\text{C}$), 相対湿度 (%), 大気飽差 (kPa), 光量子束密度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

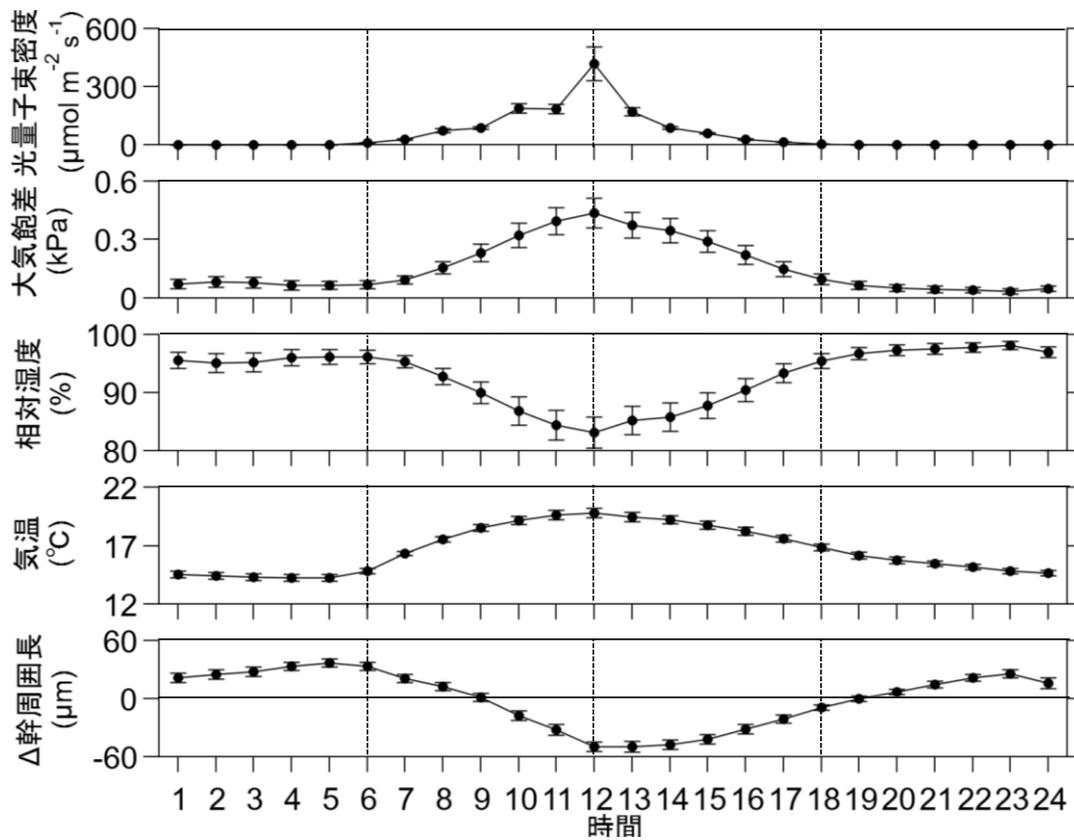


図2 調査期間の Δ 幹周囲長, 気温, 相対湿度, 大気飽差, 光量子束密度の平均日変化. 8月9日から9月9日までの同時刻のデータを集約し, 時刻毎に平均化を行い, 平均日変化として表した. エラーバーは標準誤差を表す.

大気飽差は5時に0.06 kPaまで減少し、その後は12時に最高値0.44 kPaまで上昇し、その後はまた低下し、23時に最低値0.03 kPaである日変化を示した(図2)。相対湿度は12時に最低値83.1%まで低下し、その後はまた上昇し、23時に最高値98.1%である日変化を示した。気温は、早朝4時に最低値の14.2度まで低下し、その後、12時に最高値の19.8℃まで上昇し、その後24時に14.7℃まで低下する日変化を示した。幹周囲長は早朝5時に最大値の37.3 μmまで増加し、その後、12時に-49.3 μmまで減少し、その後、24時に15.8 μmまで増加する日変化を示した。

Δ幹周囲長の平均日変化と光量子束密度、大気飽差、相対湿度、気温の平均日変化の関係を図3に示した。Δ幹周囲長は、光量子束密度と負の相関を示した(図3a: $R^2=0.45$, $P<0.001$)。Δ幹周囲長と光量子束密度の平均日変化の関係は、午前中、光量子束密度の上昇に伴い幹周囲長は低下し、午後になると、光量子束密度の低下に伴い、Δ幹周囲長は増加し、24時間では時計回りの楕円を示した。

また、Δ幹周囲長は大気飽差と負の相関を示した(図3b: $R^2=0.77$, $p<0.001$)。Δ幹周囲長と大気飽差の平均日変化の関係は、午前中、大気飽差の上昇に伴いΔ幹周囲長は減少し、午後になり、大気飽差が低下するに伴いΔ幹周囲長は増加し、24時間では時計回りの楕円を示した。一方で、Δ幹周囲長は相対湿度と正の相関を示した(図3c: $R^2=0.74$, $p<0.001$)。Δ幹周囲長と相対湿度の平均日変化の関係は、午前中に相対湿度が低下するに伴いΔ幹周囲長は減少し、午後になり、相対湿度が上昇するに伴ってΔ幹周囲長は増加した。光量子束密度や大気飽差とは反対に、24時間では反時計回りの楕円を示した。さらに、Δ幹周囲長は気温と正の相関があった(図3d: $R^2=0.86$, $p<0.001$)。Δ幹周囲長と気温の平均日変化の関係は、光量子束密度や大気飽差と同様に、午前中に気温が上昇するに伴いΔ幹周囲長は減少し、午後に気温が低下するに伴いΔ幹周囲長は増加した。24時間では時計回りの楕円を示した。

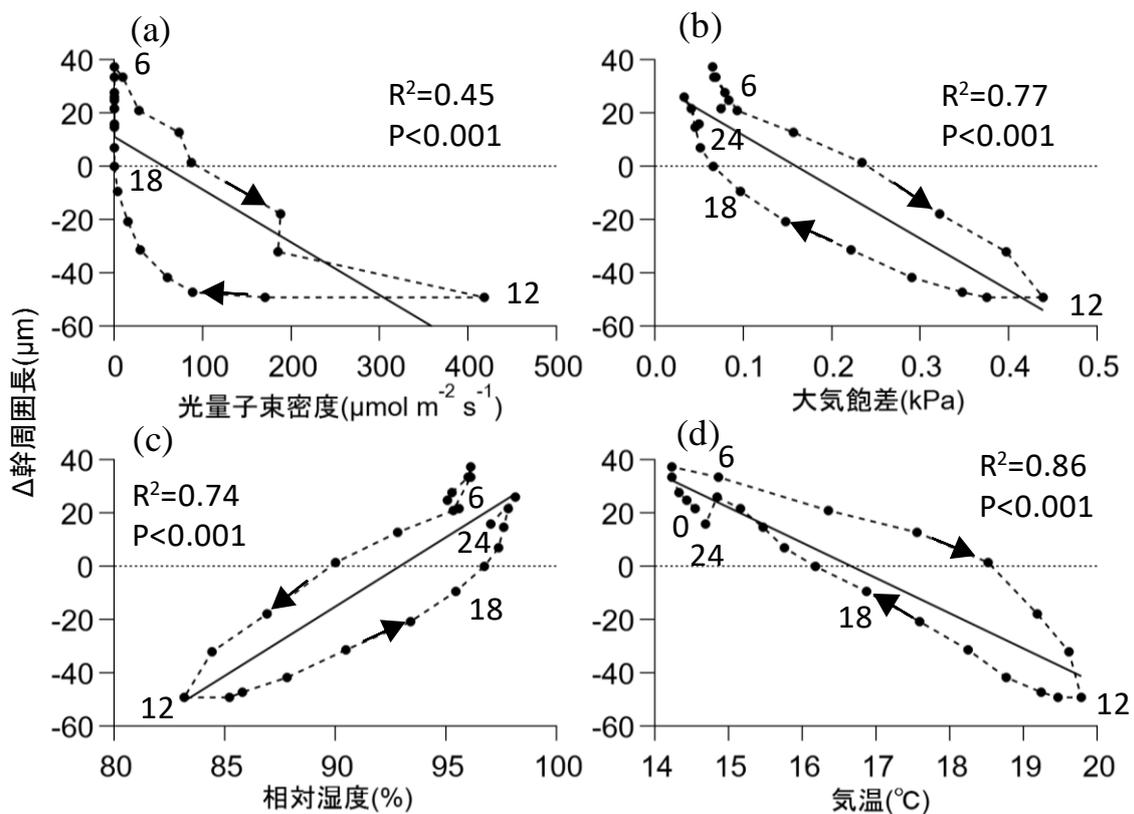


図3 調査期間の各時刻のΔ幹周囲長と気温、相対湿度、大気飽差、光量子束密度の平均日変化の関係。図中の数字は時刻を表し、矢印は時間の経過方向を示す。本データ値は図2のデータに由来する。

4. 考察

本研究では、幹周囲長の日変化と環境要因との関連性を明らかにするために、2020年の夏季に長野県乗鞍岳で自記型デンドロメーターを用いたダケカンバの幹周囲長の調査を行った。その結果、ダケカンバの幹周囲長は日変化をし、気温の上昇や相対湿度の低下に伴い幹周囲長は減少し、反対に、気温の低下や相対湿度の上昇に伴って増加するという関係があることが分かった(図2-3)。これらの結果は、山岳域に生息する樹木の短期的な幹肥大成長と環境要因の関係を理解することに貢献する。

幹周囲長の短期的な増減は、不可逆的な樹木の成長と樹木の水分状態に関連する可逆的な変化の二つが含まれている。不可逆的な変化は幹肥大成長であり、連続的な形成層の細胞分裂と拡大である。一方、水分状態に関連する幹周囲長の可逆的な変化は、主に蒸散による収縮と根の水分吸収や樹皮の吸水などによる膨張に起因する(Zweifel et al. 2014, Zweifel et al. 2016)。そのため、幹周囲長の短期的な減少と樹木内の水分状態の減少は関連している(Zweifel et al. 2000)。また、細胞の拡大が日々の幹周囲長の増加の主要な要素であることが知られており(Deslauriers et al. 2003)、樹木生理学的研究によると膨圧が細胞の不可逆的な成長や増殖を促進するため、細胞拡大は基本的に水に依存する(Proseus and Boyer 2005)。これらの結果は、樹木の幹肥大成長や幹周囲長の変化に対する水の重要性を示しており、本研究の結果はダケカンバの幹周囲長が樹木の水分状態に依存していることを示唆した。

本研究のダケカンバの幹周囲長の日変化は、樹木の蒸散と水吸収、幹肥大成長が重なることによって引き起こされたものだと考えられる(図2)。一般的に樹木は、日の出や相対湿度の低下が引き金となり光合成が開始すると、蒸散により気孔から水分が失われ、幹周囲長が減少する。蒸散が高い場合、幹は主に樹皮と形成層から水分を失い樹木内の水ポテンシャルが低下するため、膨圧の低下により細胞の不可逆的な成長が起きない可能性が大きい(Zweifel et al. 2014)。ノルウェーの亜高山針葉樹林帯の標高1640m地点でノルウェートウヒ(*Picea abies* (L.) Karst.)を対象に行われた気孔閉鎖と樹冠周辺の大気環境との関係を調べた研究によると、大気飽差の上昇に伴い、葉の気孔閉鎖が起きることを示した(Zweifel et al.

2002)。本研究のダケカンバでも同様に、日中に大気飽差が高まり、12時に大気飽差がピークを迎えた後に気孔閉鎖が起き、光合成が停止した可能性がある。そして、土壌からの吸水が顕著となり、材組織が膨張したことが考えられる。この幹肥大成長の増加分の中には、膨圧が回復したことによる形成層細胞の増殖や拡大による幹肥大成長も加味されているが、調査期間を通して正味の増加は少なかったことから(図1)、幹肥大成長は小さく、樹木の水分状態による膨張が大部分を占めていたと考えられる。Köcher et al. (2012)のドイツ中部の温帯落葉樹林帯でセイヨウカジカエデ(*Acer pseudoplatanus* L.)、ヨーロッパブナ(*Fagus sylvatica* L.)、セイヨウトネリコ(*Fraxinus excelsior* L.)、セイヨウシデ(*Carpinus betulus* L.)、フユボダイジュ(*Tilia cordata* Mill.)の5種を対象に幹直径の変化と環境要因を調査した研究によると、有意な土壌乾燥がない場合、相対湿度と大気飽差の両方の大気水分パラメータが樹木の水分状態の短期変動の重要な制御要因であると示している。以上より、大気飽差は樹木の水分状態を左右し、幹成長に影響を与えたと考えられる。本研究の結果は、幹肥大成長が少ない場合であっても、幹周囲長は樹木の水分状態に起因する日変化を繰り返しており、主に蒸散によって制限されていることを示している。本研究は樹木の短期的な幹肥大成長のタイミングと樹木の水分状態の密接な関係性を提示し、幹成長の制限要因の理解に貢献するものと期待する。

一方、本研究の結果は、過去に同調査地で年輪幅を用いて行われた幹成長の長期観測の結果とは環境要因との関連性が異なる。長野県乗鞍岳でダケカンバの年輪幅と気候要因の関係を調べた研究では、ダケカンバの幹成長は降雨や霧の発生に伴う日照時間の減少や気温の低下がに負の影響を受けたとしている(Takahashi et al. 2005)。さらに、木材形成の気候応答性を調べたShen et al. (2020)は、8月中旬から9月中旬の間、ダケカンバの年輪幅は日照時間と正の相関があることを示した。本研究では、幹周囲長の変化は気温や光量子束密度と負の関係があり、先行研究と相反する結果となった。この理由として、測定に用いられた時間スケールの違いが起因していると考えられる。つまり、長期的な幹肥大成長は気温や光量子束密度と正の関係があるが、短期的な幹肥大成長を含む幹周囲長の日変化は気温や光量子

束密度と負の関係がある。この幹の日変化を繰り返しながら長期的に成長していると考えられるため、幹成長と環境要因の関係性は、対象とする期間に注意を払う必要がある。

5. まとめ

本研究を通して 1 時間スケールでの幹周囲長の変化が明らかになり、幹周囲長は成長と樹木の水分状態による膨張と収縮を繰り返しながら増加していき、それらは大気的水分状態である相対湿度や大気飽差に制限されていた。この結果は、今後、気候変動による気温上昇が顕著になった際に、土壌が十分に水分を保持していても、大気の乾燥により樹木の成長が制限される可能性がある。また、幹周囲長は日変化しており、気温や大気飽差、光量子束密度と有意な相関が認められた。これらの結果から、樹木の光合成が幹の成長に関係していることが示唆された。幹肥大成長は 1 日の中の一時的な気温上昇や大気の乾燥にも強い影響を受け、気孔を閉鎖し、光合成が止まることで制限される可能性がある。幹肥大成長の制限は樹木の炭素固定量の低下に繋がることが考えられ、短期的な気温の上昇や大気の乾燥が樹木の炭素固定量の低下をまねく恐れがある。したがって、短期的な環境要因の変化と幹成長に関する影響評価研究を、今後も進めていく必要があるだろう。

長期観測による成長の研究は 1 年間の総成長量を明らかにする一方で、短時間スケールでの調査は、その中で起きる植物の環境応答性や生理活性の変化を明らかにすることができる。今後は長期的な成長だけではなく、短期的な成長と環境要因をより短時間のスケールで長期観測することで、今まで明らかにすることができなかった年間の総生産量と、植物の環境応答性との関係を明らかにすることが可能となるだろう。さらに、森林生態系の炭素循環の構成要素はバイオマス成長以外にも多岐にわたるため、炭素循環を正確に理解するためには他の環境要素の短期的変動についても研究を行う必要があると考える。

6. 謝辞

本研究を行うにあたり、信州大学理学部の高橋耕一博士と榊原厚一博士には多大なるご協力をいただいた。また、同研究室に所属する伊藤拓生氏と増本泰河氏には機器の設置などにご協力をいただいた。ここに記し篤く御礼申し上げる。

7. 引用文献

- 千葉 幸弘 (2001) 植物への炭素蓄積のメカニズムと評価 森林科学 33
- Deslauriers A, Morin H, Urbinati C, Carrer M (2003) Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees - Struct Funct* 17:477–484.
- King G, Fonti P, Nievergelt D, et al (2013) Climatic drivers of hourly to yearly tree radius variations along a 6°C natural warming gradient. *Agric For Meteorol* 168:36–46.
- Köcher P, Horna V, Leuschner C, Abrams M (2012) Environmental control of daily stem growth patterns in five temperate broad-leaved tree species. *Tree Physiol* 32:1021–1032.
- Liu H, Park Williams A, Allen CD, et al (2013) Rapid warming accelerates tree growth decline in semi-arid forests of Inner Asia. *Glob Chang Biol* 19:2500–2510.
- Luyssaert S, Inglis I, Jung M, et al (2007) CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Glob Chang Biol* 13:2509–2537.
- Miyajimai Y, Sato T, Takahashi K (2007) Altitudinal changes in vegetation of tree, herb and fern species on Mount Norikura, central Japan
- Proseus TE, Boyer JS (2005) Turgor pressure moves polysaccharides into growing cell walls of *Chara corallina*. *Ann Bot* 95:967–979.
- Shen Y, Fukatsu E, Muraoka H, et al (2020) Climate responses of ring widths and radial growth phenology of *Betula ermanii*, *Fagus crenata* and *Quercus crispula* in a cool temperate forest in central Japan. *Trees - Struct Funct* 34:679–692.
- Takahashi K, Tokumitsu Y, Yasue K (2005) Climatic factors affecting the tree-ring width of *Betula ermanii* at the timberline on Mount Norikura, central Japan. *Ecol Res* 20:445–451.

- Takeda S, Takahashi K (2020) Elevational variation in abundance of coarse woody debris in subalpine forests, central Japan. *For Ecol Manage* 473:118295.
- Yang B, Zhang W, Lu Y, et al (2019) Carbon storage dynamics of secondary forest succession in the central Loess Plateau of China. *Forests* 10:.
- Zweifel R, Böhm JP, Häsler R (2002) Midday stomatal closure in Norway spruce - Reactions in the upper and lower crown. *Tree Physiol* 22:1125–1136.
- Zweifel R, Eugster W, Etzold S, et al (2010) Link between continuous stem radius changes and net ecosystem productivity of a subalpine Norway spruce forest in the Swiss Alps. *New Phytol* 187:819–830.
- Zweifel R, Drew DM, Schweingruber FH, Downes GM. (2014) Xylem as the main origin of stem radius changes in Eucalyptus. *Functional Plant Biology* 41: 520–534.
- Zweifel R, Haeni M, Buchmann N, Eugster W (2016) Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? *New Phytol* 211:839–849.
- Zweifel R, Item H, Häsler R (2000) Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees - Struct Funct* 15:50–57.
- Zweifel R, Steppe K, Sterck FJ (2007) Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: Interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *J Exp Bot* 58:2113–2131.
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM (2006) Intra-annual radial growth and water relations of trees: Implications towards a growth mechanism. *J Exp Bot* 57:1445–1459.

(原稿受付 2021. 3. 17)