

## コナラ樹冠部の蒸散速度

田岡真由美\*・二宮 生夫\*・荻野 和彦\*

Transpiration rate in the crown of *Quercus serrata*

Mayumi TAOKA \*, Ikuo NINOMIYA \* and Kazuhiko OGINO \*

**Summary :** Daily changes of transpiration rate, leaf water potential and environmental factors in the crown of *Quercus serrata* growing in a natural secondary fir-hemlock forest of Ehime University Forest were measured during July to October 1994, which was an extraordinarily dry year. The daily change of the transpiration rate followed environmental factors, such as vapor pressure difference (VPD). During midday the transpiration rate fluctuated widely, possibly caused by intermittent stomata closure. Although the leaf water potential was observed to have kept persistently as low as at  $-3\text{ MPa}$  exhibiting severe short water stress in the leaves, the transpiration occurred intermittently. The maximum transpiration rate recorded in July was  $3.7\text{ mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ , a relatively low value than expected. The intermittent stomata closure in midday and the low transpiration were considered to be a survival strategy to water shortage in extraordinarily dry years.

**要 旨** 愛媛大学農学部演習林内のモミ・ツガ天然生二次林に生育するコナラ (*Quercus serrata*) の樹冠部で、例年ない小雨で乾燥条件にさらされた1994年7-10月に、蒸散速度と水ポテンシャルおよび気象要因の日変化を測定した。蒸散速度は、葉内と大気の水蒸気圧差 (VPD) などの気象要因を追従した変化を示したが、日中には断続的な気孔閉鎖のためと思われる蒸散速度のバラツキを示した。葉の水ポテンシャルは $-3\text{ MPa}$ まで低下し、水不足の状態をしめしたが、それでも日中には断続的に気孔を開設し蒸散をおこなっていた。蒸散速度の最大値は7月に記録した $3.7\text{ mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ であったが、期待したより比較的低い値を示した。これらの日中の断続的な気孔閉鎖と低い蒸散速度は、例年ない小雨年における水不足に対する生存戦略であると考えられる。

---

\* 森林資源生物研究室 Laboratory of Forest Resource Biology

## 1. はじめに

蒸散は、植物体の表面から通常水蒸気が排出される現象のことと言う。根から吸収された水は、植物体を経て葉から蒸散として放出される。葉の蒸散には、気孔蒸散とクチクラ蒸散がある。蒸散する水は、植物体内の物質代謝を円滑に行うための潤滑油の役割を果たし、葉温を低下させる。

しかし、雨が長い間降らず土壤の乾燥が進むと、土壤からの吸水が困難になる。そのような状態になると、葉に水が十分供給されないので、孔辺細胞は膨圧を失い気孔は閉じてしまう。そのため気孔蒸散は無くなるが、表皮からのクチクラ蒸散は止めることができないで、植物体内から水が失われて行く。一方、気孔が閉じれば光合成のための二酸化炭素のとりこみができず、植物の生産活動が停止する。従って、このような水ストレスが起こると生活や生長が抑制され、極端な場合は枯死してしまうこともある。

1994年愛媛県地方は、例年ない水不足に見舞われ、人々の生活にも深刻な影響を及ぼした。植物体への影響も大きく、山地でもたくさんの木が枯死した。本研究では、モミ・ツガ天然生二次林の林冠を形成するコナラ (*Quercus serrata*) を材料に用い、生理活動が最も活発であるが、アプローチのむずかしさのためこれまで測定がほとんどおこなわれなかった、しかも水欠乏の影響を真先にうける樹冠部の蒸散速度の測定結果について報告する。

## 2. 材料および方法

蒸散速度の測定は、愛媛大学農学部附属演習林2林班内の、モミ・ツガ天然生二次林内に生育するコナラ (*Quercus serrata*) でおこなった。コナラはこの林分では林冠構成樹種であり、胸高断面積合計の5%を占め、モミ、シデ類、クリにつぐ優占樹種である(二宮ほか, 1985)。測定対象木は、胸高直径33.6cm、樹高16.7mであり、ヒノキ丸太を使った梯子を取り付け、樹冠部まで到達できるようにした。

蒸散速度の測定には、定常型のポロメーター(ライカ社, LI-1600)を用いた。測定対象には、樹冠先端部の葉3枚を選び、1時間間隔で24時間測定した。各測定では、各葉3回づつくりかえし測定した。蒸散速度測定と同時に葉内の水分状態をしらべるため、プレッシャーチャンバー(PMS社, Model-1020)を用いて、葉の水ポテンシャルを測定した。蒸散速度を測定した葉の近傍から枝ごと葉を採集し、3枚の葉を選んで水ポテンシャルの測定に供した。測定時の環境条件として気温、湿度、葉温、照度を測定した。気温、葉温はサーミスタ温度計、湿度はバイサラ湿度計、照度は照度計(ミノルタ, T-1H)をそれぞれ用いて測定した。以上の各測定を7月16-17日、8月19-20日、9月25-26日、10月16日にそれぞれおこなった。また、蒸散速度の測定は毎回の測定に同じ葉を用いた。

蒸散速度と気象要因との関係を解析するために、気孔内間隙を水蒸気飽和状態とし、葉温、気温、外気の湿度から葉内と大気の間の水蒸気圧差(Vapor Pressure Difference, VPD)(Kramer, 1983, 田崎, 1986)を計算した。

### 3. 結 果

#### 3-1 測定日の気象条件

1994年は図-1に示すように、梅雨の時期にも僅かの降水量しかなく、年降水量も平年の半分近い量の969.5mmであった。このため夏季の水不足は深刻で、植物にも様々な影響を与えた。以下に測定実施日の気象概況を示す。なお雨量のデータは、演習林米野森林研究センターの気象データ（未発表）による。また測定日の気温、湿度の平均値、最高値、最低値を表-1に示す。

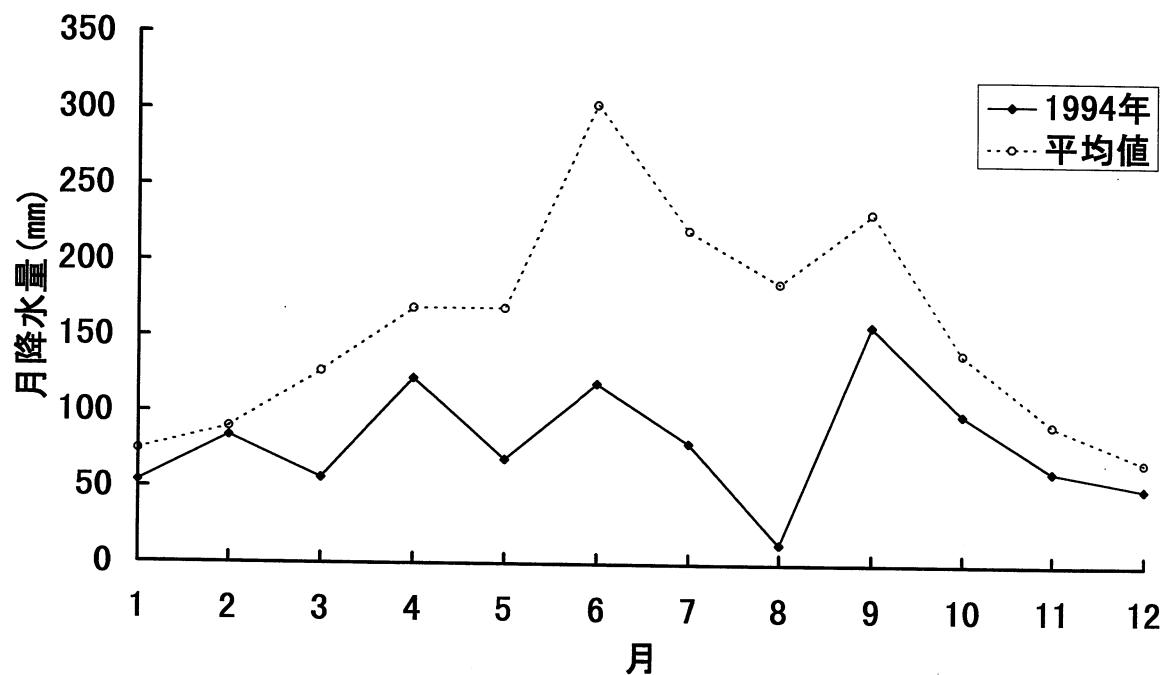


図-1 1994年の降水量と過去24年間の月平均降水量

表-1 測定日の気温と湿度

測定日		7月16-17日	8月19-20日	9月25-26日	10月16日*
気 温 [°C]	平均	30.2	24.8	18.5	21.1
	最高	35.6	30.4	22.4	23.2
	最低	22.8	19.6	15.2	19.8
湿 度 [%]	平均	64.9	65.1	49.3	61.1
	最高	100.0	100.0	91.7	100.0
	最低	34.8	44.4	34.8	59.2

\* 9~21時の値

#### 《7月16-17日》

6月30日の8mmの雨量を最後に晴天で無雨日が続き、土壤もかなり乾燥してきた。木の葉も幾分萎れ気味なのがよく分かった。7月16日は、気温が朝から20°C以上になり、10時過ぎには30°Cを上回った。午後には34.5°Cまで上昇し、その後少しづつ下がるが、18時でもまだ31°C近くあった。24時には

22℃まで下がった。一方、湿度も日の出前には98%あったものが、日中は40%にまで下がり、18時でも44%までしか上がらないが、24時には90%近くにまで上がった。

7月17日は、7月の最高気温を記録した。16日と同じような変化をしたが、午後には35.6℃を記録した。18時には30℃にまで下がり、24時には20℃近くにまで下がった。一方、相対湿度は深夜では90%前後であったものが、日の出直前に少し上昇した後急速に下がり始めた。午後には30%にまで下がった。その後18時には45%近くになり、24時には90%近くまで上昇した。この日は相対湿度平均が65%で7月中で一番乾燥した日であった。その後5日間無雨日が続いた後、23日に3mm、25-27日に台風の影響で77mmのまとまった雨量を記録した。

#### 《8月19-20日》

台風の後、7月28日から半月間無雨日が続いた後、12-14日に8mmと少しではあるが雨の日がでてきた。18日の午後5mmの雨の後、19日は薄雲がかかりながらも無風で、晴れの天気となった。しかし、22時過ぎから0.5mmの雨が降ったがすぐに止んだ。20日は薄雲がかかりながらも晴れた。19日の気温は、日の出前に18℃となり、午後には30.4℃まで上がった。18時には24℃に下がり、夜は20℃近くになった。20日は夜間は前日よりも少し高いが、日の出頃にはほぼ前日と同じ気温にまで下がり、日中は30℃まで上がり、前日より温度は上がった。一方湿度は、19日は前日の雨もあり9時になつても90%以上あった。日中は53%まで下がるが、18時には80%以上になり深夜には、ほぼ100%になった。20日も午前中はなかなか下がらず、9時で80%を記録しているが、日中は44.4%にまで下がった。

#### 《9月25-26日》

前述の8月半ば頃に僅かの雨量を記録した以外は、ほとんど雨は降らなかった。9月になつても半ばまでは、全く雨は降らなかつたが17日に9.5mm、19日に0.5mmと少し雨が降り始めた。24日の後半から朝にかけて3mmの雨が降つた。25日の天気は快晴で、風は1日を通して無風もしくは、枝を揺らす程度の微風が吹いた。気温は日の出前は16℃をきり、日中20℃を超えるが前日に比べて低かった。夕方には16℃に下がつた。全体的にこの日の気温は、他の日に比べて低かった。26日は前日よりは幾分暖かくなつた。日中は最高で22℃近くまで上がり、夕方には18℃、24時には16℃近くになつた。湿度は25日は前日の雨もあり、9時頃まで90%近くあるが、日中は35%まで下がり夕方には80%位になつた、21時には90%になつた。26日は、日の出前には90%近くあったものが、9時には60%に下がり日中は40%位にまで下がつた。

#### 《10月16日》

9月の終わりに145mm以上のまとまった雨が降つた後、10日間雨が降らず、10-12日に6mmの雨を記録した。その後雨は降らず、16日は曇りであった。しかし、1日を通して北西からの強い風が吹きつけ、21時以降は強風のため測定を断念した。結局17日の朝方から雨が降り始めた。16日の気温は9時には19.8℃となり、日中は23℃を超え、21時に20.8℃となつた。湿度は、12時になつても60%ぐらゐまでしか下がらず、18時には90%を超え、21時には100%近くにまで達した。

### 3-2 蒸散速度の日変化

図-2～5に各測定日における葉温、気温、相対湿度、光量子密度、VPD（水蒸気圧差）の各気象要因と蒸散速度、水ポテンシャルの経時変化を示す。7月16-17日では、測定開始の15時から夕刻にかけて光量子密度、気温、葉温ともにさがりはじめ、相対湿度は逆にあがりはじめた。4KPaほどあったVPDが2KPa程度に低下するのにつれて、蒸散速度も $3.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ からほぼ0

$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  まで低下し、夜間には気孔を閉じ蒸散をおこなっていないことを示した。それにともない、日中 $-3 \text{ MPa}$  以上あった水ポテンシャルが $-1 \text{ MPa}$  まで回復した。

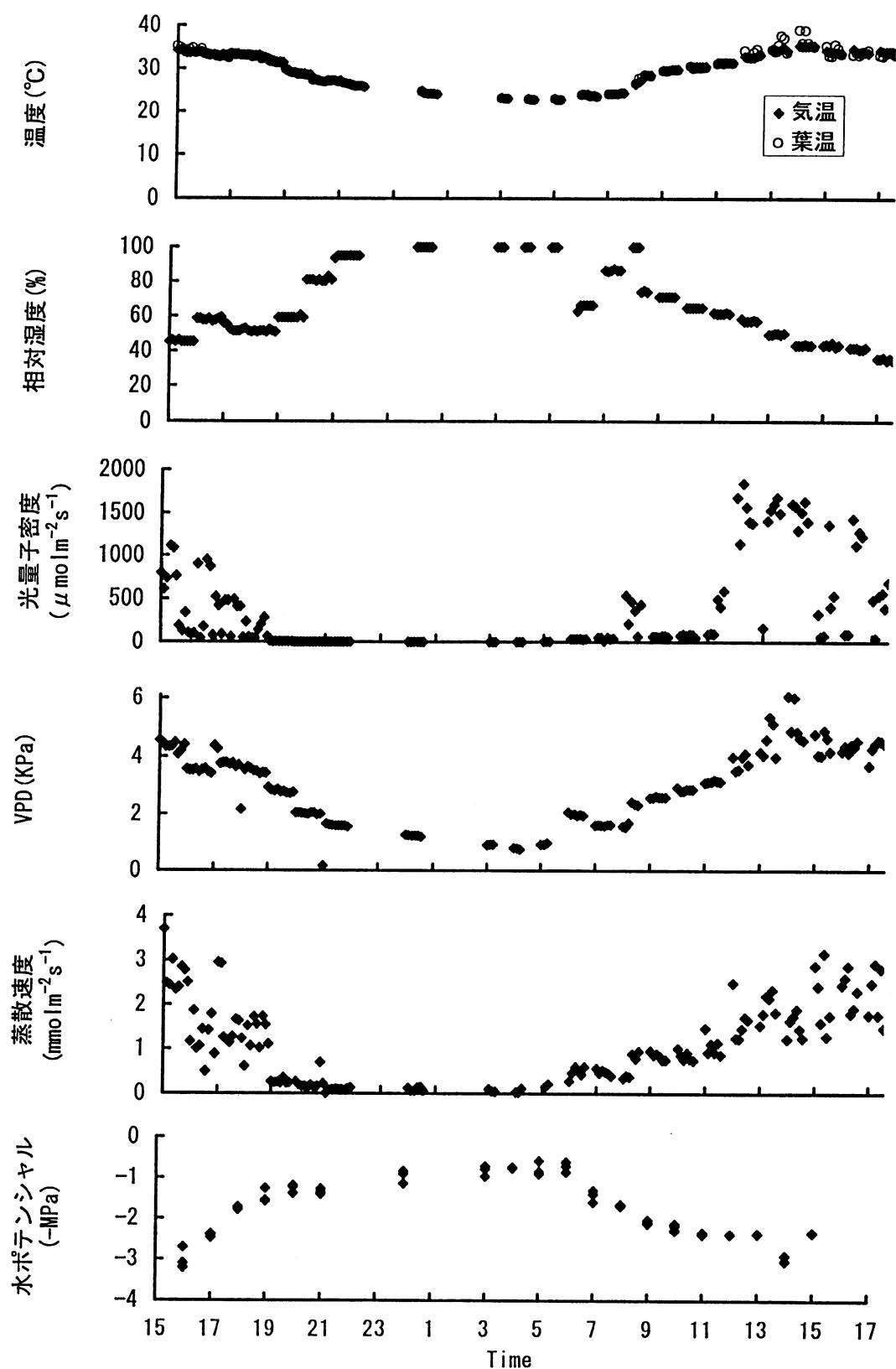


図-2 蒸散速度、水ポテンシャル、環境要因の日変化（7月16-17日測定）

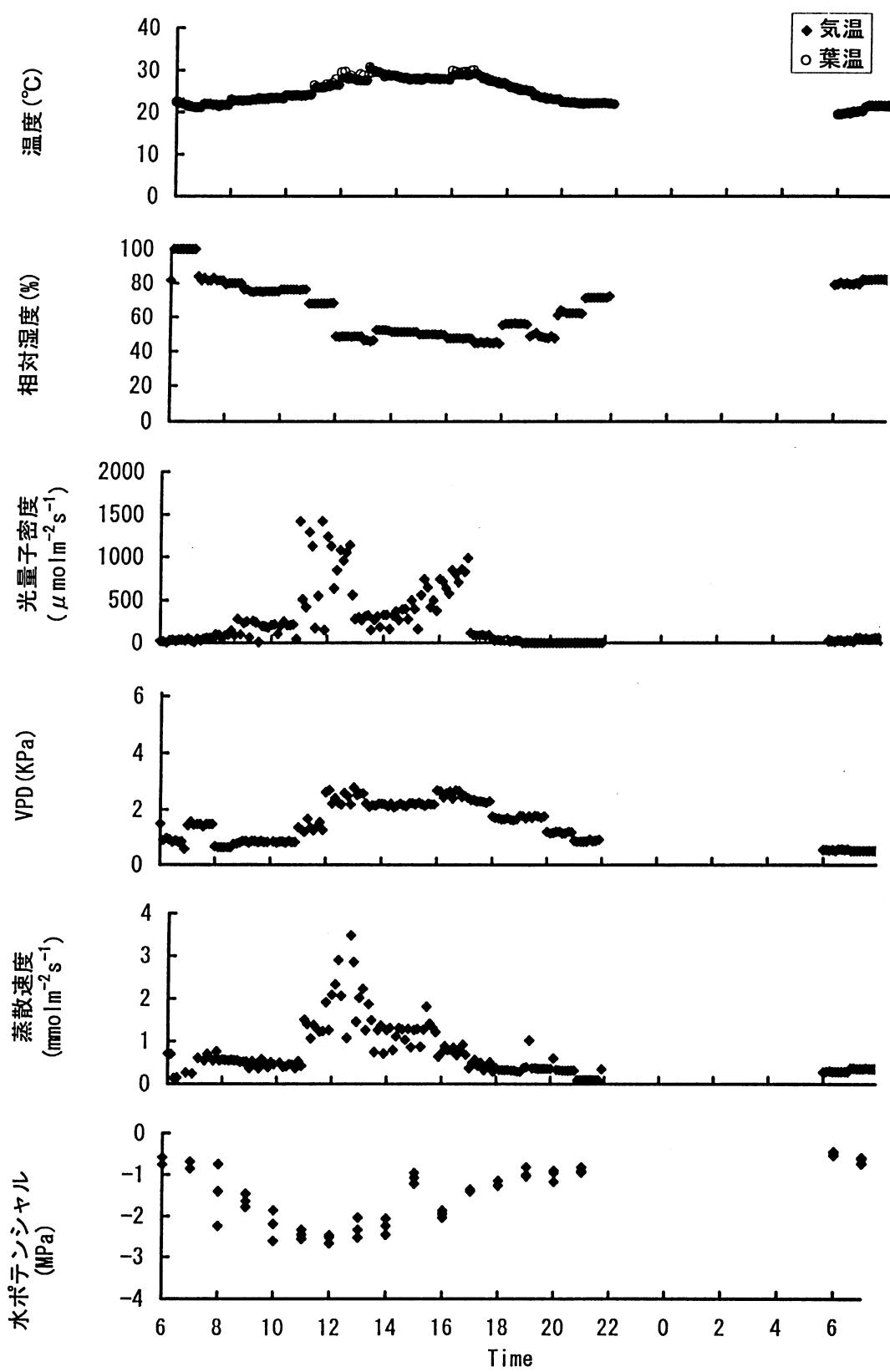


図-3 蒸散速度、水ポテンシャル、環境要因の日変化（8月19-20日測定）

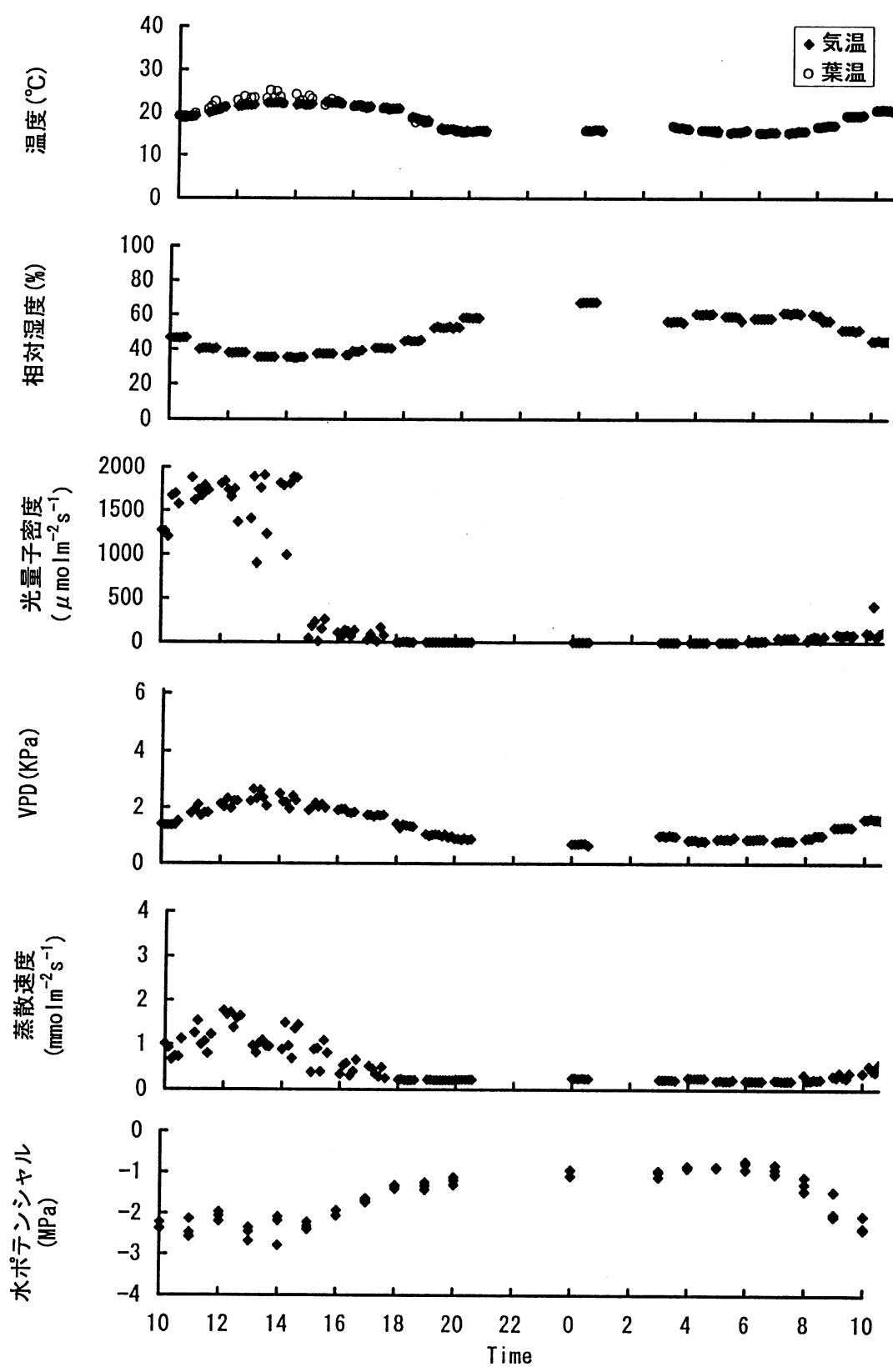


図-4 蒸散速度、水ポテンシャル、環境要因の日変化（9月25-26日測定）

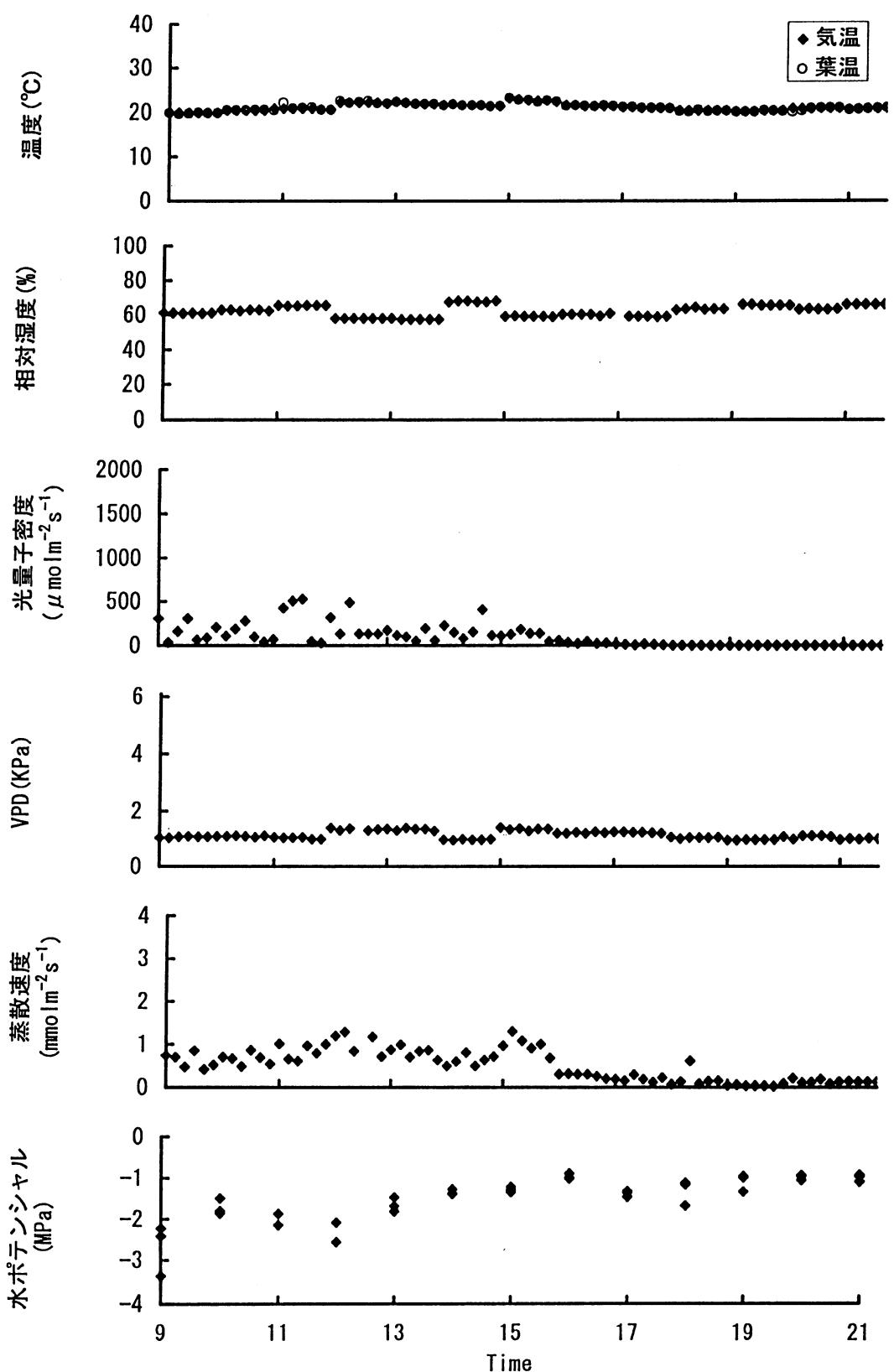


図-5 蒸散速度、水ポテンシャル、環境要因の日変化（10月16日測定）

日の出とともに光量子密度、気温、葉温があがりはじめ、相対湿度が低下した。VPD の上昇とともに蒸散速度も上昇し、日中には VPD が 6 KPa、蒸散速度が  $3 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上に達した。水ボテンシャルは低下しあげ、日中には  $-3 \text{ MPa}$  まで低下した。日中には蒸散速度の変動が大きく、断続的に蒸散速度が低下する傾向を示した。また日中には、しばしば葉温が気温を上回った。

8月19-20日の測定では、蒸散速度は午前中は7月の測定と同様に環境要因に追従する変化を示し、12時ごろには  $3 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  前後の最大値に達したが、午後には VPD が高いのにもかかわらず、蒸散速度は低い値をとりつけ、気孔閉鎖がおこっていることを示した。

9月25-26日、10月16日の測定では、蒸散速度は環境要因に追従したが、日中には断続的な蒸散速度のバラツキと葉温の上昇がみられた。蒸散速度の最大値は、9月25-26日では  $1.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、10月16日では  $1.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  と7月、8月の測定に比べて低い値をしめした。

### 3-3 蒸散速度と環境要因

蒸散速度に直接影響を与える環境要因に、葉内と大気との間の水蒸気圧差 (VPD) がある。図-6に7月に測定した蒸散速度と VPD の関係を示す。蒸散速度と VPD は正の相関があり、VPD が大きくなるほど蒸散速度も高くなることを示した。しかし、VPD が 3 KPa をこえるあたりから蒸散速度にバラツキが大きくなり、しかも VPD が大きくなるほどバラツキも大きくなる傾向を示した。本測定では、風速一定の条件下で蒸散速度を測定しており、風速の変化による蒸散速度のバラツキはない。したがって、このバラツキは気孔抵抗の増加、すなわち気孔閉鎖を示している。この傾向は日変化からも明らかであり、VPD の大きい場合には気孔の閉鎖が蒸散速度に影響を与えていていることを示した。この傾向はその他の測定日でもみられた。

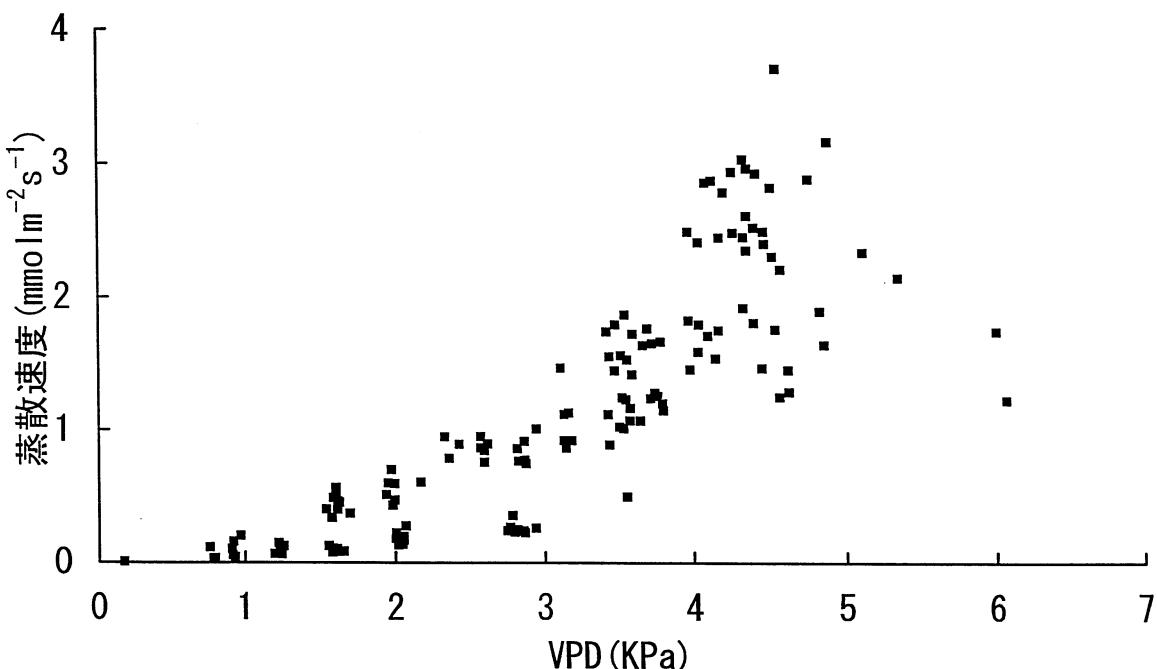


図-6 蒸散速度と水蒸気圧差の関係（7月16-17日測定）

気孔の閉鎖のもう一つの要因として、光量子密度の低下があげられる。図-7に7月測定の蒸散速度と光量子密度の関係を示す。光量子密度が $30\sim40\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以下の暗い場合には正の相関があったが、それ以上の明るさでは蒸散速度の上限値の著しい低下がみられ、大きくばらついた。このことは、光量子密度の低下による気孔閉鎖が、 $30\sim40\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 程度でおこりはじめることを示している。

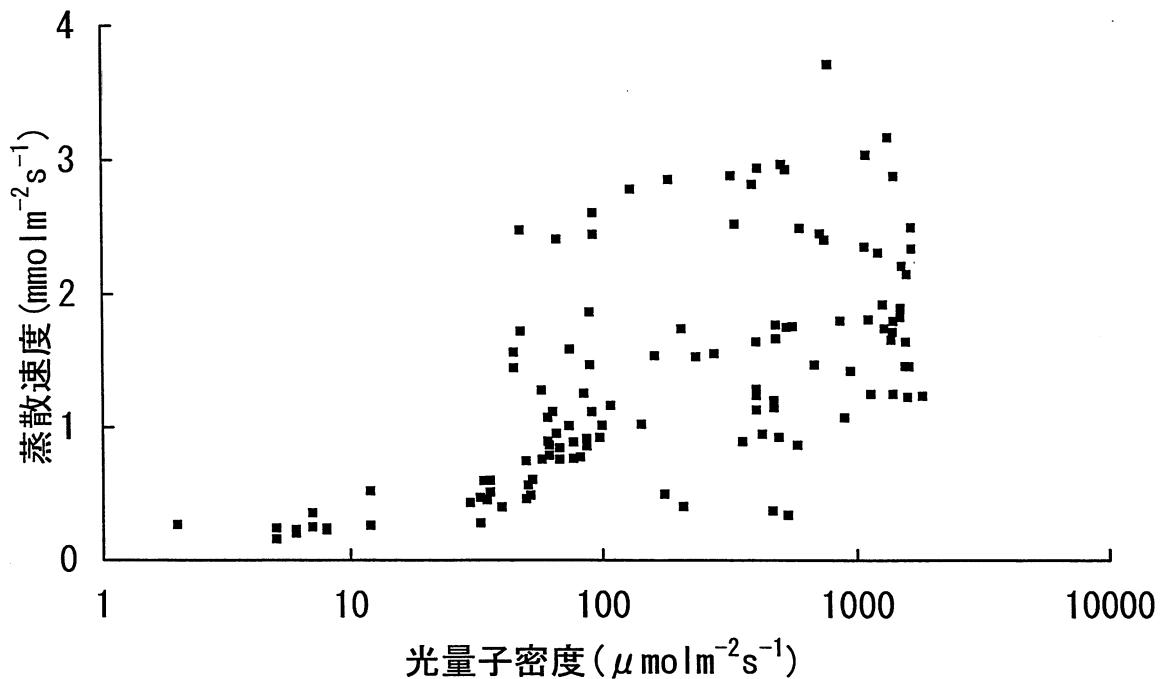


図-7 蒸散速度と光量子密度の関係（7月16-17日測定）

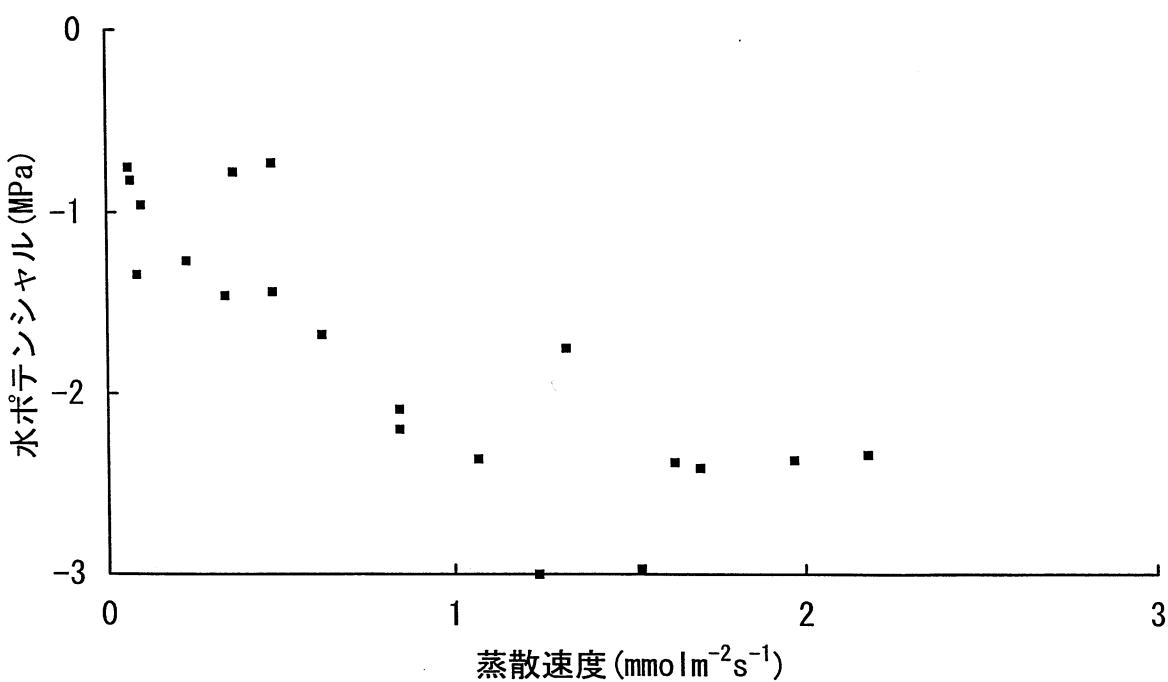


図-8 蒸散速度と水ポテンシャルの関係（7月16-17日測定）

図-8に7月測定の蒸散速度と水ポテンシャルの関係を示す。蒸散速度が上昇するにつれて、水ポテンシャルが低下しているのがわかる。蒸散によって葉の水分が失われ、水ポテンシャルが低下していることを示している。

#### 4. 考察

蒸散速度の最大値は7, 8, 9, 10月の測定でそれぞれ、 $3.7, 3.7, 1.7, 1.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  であった。高木の陽樹冠部で蒸散速度を測定した報告例は少ないが、静岡県中川根で標高1400mに生育するブナの13mの陽樹冠部で8月に測定した $3.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (VPD 1.02KPa, 葉温約25°Cで測定) (角張ほか, 1985), 静岡県中伊豆の標高320mにあるクヌギの13mの陽樹冠部で7月に測定した $7.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (VPD 約3KPa, 葉温36.5°Cで測定) (角張・山本, 1987) という最大値の報告がある。また、広見ら (1995) がサラワクの熱帯雨林での林冠構成樹種であるフタバガキ科の *Dipterocarpus pachyphyllus* の樹冠部で、雨期の11月に $8 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (VPD 2.2KPa, 葉温32°Cで測定) という最大値を報告している。本結果の7, 8月の最大値とこれらの報告と比較すると、熱帯雨林の林冠構成樹種の雨期の値と比較して低い値であることは言うまでもないが、同じ温帯の落葉広葉樹と比較しても低い値であったと言える。他の年との比較ができないが、例年には小雨が蒸散速度に影響を与えていることが考えられる。

葉の水ポテンシャルの値で水分欠乏状態をみてみると、7月の測定では $-3 \text{ MPa}$  まで、その他の月でも $-2.5 \text{ MPa}$  程度まで低下している。このモミ・ツガ林の7樹種で、1990年の8月から11月にかけて測定した結果、コナラの最低値で $-2 \text{ MPa}$ 、他の樹種でも $-2 \text{ MPa}$  を下回るものはなかった (エリザルほか, 1991)。これまで報告されている、通常の環境条件に生育する落葉広葉樹の値 (Larcher, 1980など) と比較しても $-3 \text{ MPa}$  という値はかなり低く、測定したコナラは強い水欠乏の状態にあったといえる。

各測定における蒸散速度の日変化では、日中の蒸散速度にかなりバラツキがみられる。VPD と蒸散速度の関係をしらべてみると (図-6) VPD の上昇にしたがって蒸散速度も上昇するが、VPD が大きくなると蒸散速度の低下がみられるようになる。蒸散は葉内から大気への物理的な拡散であり、VPD は葉内と大気の水蒸気圧差であるので、VPD に比例して蒸散速度は上昇するはずである。ここで蒸散速度が低下するのは明らかに拡散抵抗の増加、すなわち気孔の閉鎖が断続的におこっていることを示している。

蒸散のはたらきとして重要なものに、強い光に葉がさらされた時に葉を冷却し、葉温を同化生産の適温に近づけることがある。日中にこのように気孔が閉鎖してしまうと、日変化にあらわれたように葉温が上昇すると同時に、ガス交換そのものができなくなる。また蒸散速度と葉の水ポテンシャルの関係をみると (図-8), 蒸散にともない葉内の水分が失われ、水ポテンシャルが低下していることがあきらかである。今回みられたような気孔閉鎖は、過剰な蒸散により葉内の水分が欠乏するのを防ぐためと考えられ、乾燥条件下での一種の防御反応であるといえよう。しかし、本測定でみられた気孔の閉鎖は断続的であり、蒸散-水欠乏-気孔閉鎖-葉温上昇-水欠乏回復-気孔解放-蒸散をくりかえしているものと考えられる。このような短時間の蒸散速度と葉温の変化は、熱帯雨林の樹冠部でも報告されている (広見ら, 1995)。

例年には小雨で、乾燥条件にさらされた1994年に本測定対象のコナラは、葉の水ポテンシャルが

—3 MPa まで低下し、かなりの水欠乏の状態にあったが、気孔を解放し蒸散をおこなっていた。しかし、日中には断続的に気孔を開閉し、蒸散速度の値を低下させるなど、水欠乏が致命的になるのを防ぐ生存戦略をもっていたものと考えられる。

## 引 用 文 献

- 1) エリザル・ムクタル, 二宮生夫, 萩野和彦 (1991) : モミ・ツガ天然生林の構成樹種の樹液流速度と葉の水ポテンシャルの季節変化と日変化, 第102回日林論: 497-498
- 2) 角張嘉孝, 佐藤 潤, 杉山厚吉 (1985) : データ計測装置をそなえた樹木の CO<sub>2</sub>・H<sub>2</sub>O ガス代謝システムとブナ林での計測例, 静岡大農演習林報 9 : 1-14
- 3) 角張嘉孝, 山本茂弘 (1987) : 17年生クヌギ崩芽林の陽樹冠・陰樹冠における光合成・呼吸・蒸散
- 4) 角張嘉孝, 細川和弘 (1992) : スーパーポロメーターと生態・生理学シミュレーション・モデルを用いたブナ林分蒸散量の推定法, 日林誌74: 263-272
- 5) Krammer, P. J. (1983) : Water Relations of Plants, 489pp., Academic Press, New York, London
- 6) Larher, W. (1980) : Physiological Plant Ecology, 303pp., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- 7) 二宮生夫, 富田英司, 辻田昭夫, 萩野和彦 (1985) : モミ・ツガ天然性二次林の種組成の多様性と林分構造, 愛媛大農演習林報23: 59-76
- 8) 田崎忠良 (1986) : 水環境と植物. 506pp. 養賢堂, 東京

(1995年11月20日受理)