

平成 30 年 6 月 26 日現在

機関番号：13601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26292092

研究課題名(和文) 気候変動に伴うスギ・ヒノキの肥大成長および材質変動メカニズムの解明

研究課題名(英文) Clarification of the mechanisms of variations in radial growth and wood properties of *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* due to climate change

研究代表者

安江 恒 (Yasue, Koh)

信州大学・学術研究院農学系・准教授

研究者番号：00324236

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,500,000円

研究成果の概要(和文)：気候変動に伴うスギ、ヒノキの肥大成長変動のメカニズム解明と定量的予測のため、第一に、光合成特性と肥大成長の季節変動観測を行い、月別の光合成モデルを作成した。第二に、同位体トレーシング技術を用いて、光合成生産物が利用されるまでの時間を季節ごとに明らかにした。第三に、フラックスデータ観測に基づいて炭素収支モデルを改良し気候変動に伴う総一次生産量(GPP)を算出した。冬から春にかけての気温が強く影響していることが示され、年輪気候学的手法を用いて予測される肥大成長量と整合的であった。得られた光合成特性と光合成生産物の転流先の季節変動を炭素収支モデルに組み込むことにより肥大成長の将来予測が期待できる。

研究成果の概要(英文)：To clarify the mechanisms of variations in radial growth of *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* due to climate change, we conducted three experiments. The seasonal changes in photosynthesis parameters and in radial growths were observed and photosynthesis models were developed for every months. Seasonal changes in translocation of photosynthate to xylem were observed by stable isotope tracing techniques. The changes in Gross Primary Production (GPP) by temperature changes were estimated by a carbon balance model which based on forest carbon flux measurement at TKC site. The results revealed good synchronization between GPP and radial growth that were mainly affected by temperature from winter to spring. The physiological observations on photosynthesis and translocation of photosynthate also consistent with the statistical results. The carbon balance model and observed physiological parameters have potential development of a forecasting model of radial growth changes.

研究分野：木質科学

キーワード：気候変動 年輪年代学 スギ・ヒノキ フラックス 温暖化 光合成 フェノロジー 同位体ラベリング

### 1. 研究開始当初の背景

森林の主構成要素である樹木の樹幹は重要な木材資源であるとともに、大気中二酸化炭素の主要な固定源でもある。急激な気候変化は、樹木の成長や材質を変化させる可能性があり、気候変動に伴う我が国の主要樹種の成長や材質の予測が急務である。我が国で1位、2位の造林面積を占めるスギとヒノキでは、多くの生育地において、年輪重量成長量には冬季から春季にかけての気温と正の相関が認められることが年輪年代学的研究によって示唆された。光合成から光合成生産物の転流さらに木部形成に至る過程をあきらかにできれば、成長量を定量的に予測できる成長モデルの構築に至ることが出来ると考えた。普遍的に適用できる気候応答モデルの確立は、今後生じうる気候変動に伴う国土的な影響を把握するために重要である。

### 2. 研究の目的

本研究では、スギ、ヒノキの肥大成長量や密度変化のメカニズム解明と定量的予測を目的とする。第一に、肥大成長フェノロジーと同時に光合成活性、炭素収支データ、各種気象データを観測し、時間軸を追って相互の対応関係を明らかにする。第二に、同位体トレーシング技術を用いて、光合成での生産物が細胞壁として堆積されるまでの時間や滞留の有無を明らかにする。以上により、気候要素が樹冠の生理活性に作用し、その結果として木部肥大成長が変動するメカニズムを明らかにする。第三に、フラックスデータから得られる炭素収支モデルと年輪気候学的手法を用いて予測される肥大成長量を比較し、年輪構造変化と気候要素に関する定量的予測モデル作成の可能性を検討する。

### 3. 研究の方法

#### (1) 光合成特性および材形成の季節変動解明

スギおよびヒノキ葉の光合成特性の季節変動を観測した。スギは岐阜県高山市にある岐阜大学流域圏科学研究センターの常緑針葉樹林フラックスサイト (TKC サイト)、ヒノキは信州大学手良沢山演習林のヒノキ林を対象とした。毎月一回、陽樹冠から切枝を採取し、スギにおいては携帯型光合成蒸散測定装置 (LI-6400, LI-COR 社) に人工光源チャンパー (6400-22L, LI-COR 社) を取り付け光合成測定を行い、ヒノキにおいてはスギと同様の測定装置に LED 冷光源チャンパー (6400-02B, LI-COR 社) を取り付け行った。葉温が 15, 20, 25, 35 となるように室内の温度を調節し、得られた温度別の CO<sub>2</sub>-光合成曲線から Farquhar ら (1980) の方法に従って最大カルボキシル化速度 (V<sub>max</sub>)、最大電子伝達速度 (J<sub>max</sub>) を求め、月別の光合成モデルを作成した。それをもとにスギは TKC サイトで 2016 年に得られた気象データ

(光強度, 気温, 大気飽差), ヒノキは手良沢山演習林内の足場やぐらにて 2017 年に得られた気象データを環境変数として光合成の推定を行った。なお、ヒノキの光強度の測定は光量子センサーの取り付けを 2017 年の 5 月の中旬に行ったため、光合成は 6 月から計算した。

スギおよびヒノキの形成層活動の季節変動観測については、TKC サイト、信州大学構内演習林、同手良沢山演習林および東京農業大学奥多摩演習林にて行った。全てのサイトでナイフマーキング法による測定を実施した。奥多摩演習林では樹幹にダイヤルゲージ (最小目盛: 0.01 mm) を金属板と木ネジで取り付け付けた。その際には、外樹皮をできるだけ取り除いた。さらに、ダイヤルゲージをタイムラプスカメラで撮影することで、測定値を記録した。

#### (2) <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> ラベリングによる光合成生産物の配分解析

手良沢山演習林に生育する 9 年生のヒノキ各 1 個体を 2016 年 4 月, 7 月に、構内演習林に生育するスギ各 1 個体を 2017 年 4 月, 5 月, 7 月にそれぞれラベリングを行った。樹冠を囲ったチャンパー内に 99.9%<sup>13</sup>CO<sub>2</sub> を注入し、

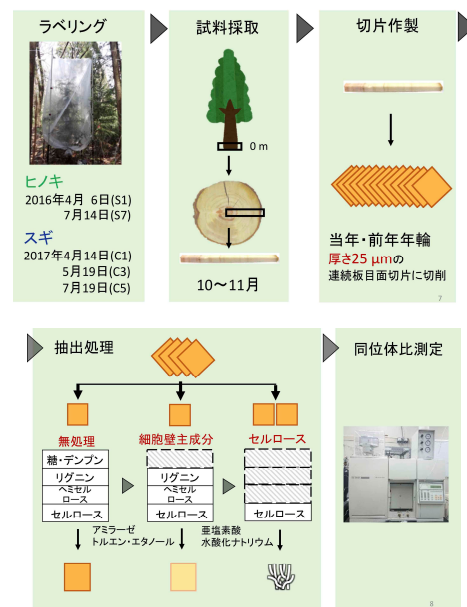


図 1: <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> ラベリングの方法

約 1 時間から 4 時間かけて光合成により取り込ませた (図 1)。当年の 10 月または 11 月に供試木を伐倒し、地上高 0 m より幹の円盤を採取した。当年および前年年輪を含むブロックより放射方向に 25 μm 厚の連続板目面切片を切削した。隣り合う 4 枚の連続切片について、1 枚を無処理の試料 (以下、無処理)、1 枚をアミラーゼおよびトルエン、エタノールによって抽出処理を行う試料 (以下、細胞壁主成分)、2 枚を亜塩素酸と水酸化ナトリウム処理によりリグニンとヘミセルロースを除去する試料 (以下、セルロース) とした。質量分析計を使用して切片の同位体比を測定

し、炭素安定同位体比  $^{13}\text{C}$  値を用いて表した。

### (3) 生態系炭素収支モデルと肥大成長の関係解明

TKC サイトでは、タワーフラックス観測および生態系プロセス観測を継続して実施して

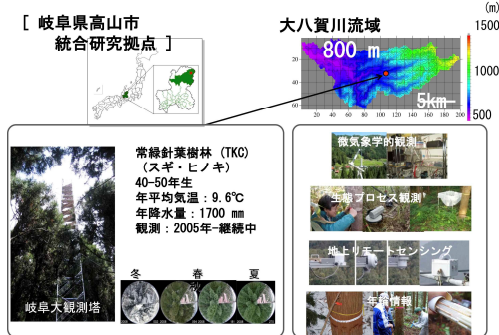


図2：岐阜大学流域圏科学研究センターの常緑針葉樹林フラックスサイト (TKC サイト) における観測

おり、これらのデータを生態系モデルの検証データに供した (図2)。幅広い気候変動振幅に対応した炭素収支を再現することを目的に、タワーフラックス、生態系プロセス観測データを用いて生態系モデルを最適化し、生態系モデルの精度を検証した。さらに最適化された生態系モデルを利用して、スギ林の気候変動応答について調査した。加えて、年輪年代学的手法によって得られている早材幅や晩材幅の気候応答との対応関係を比較し、生態系モデルによる炭素収支と肥大成長量の対応を比較した。

## 4. 研究成果

### (1) 光合成特性および材形成の季節変動解明

光合成速度の推定は、まず30分おきの気象データ (光強度、気温、大気飽差) から光合成速度を算出し、日あたりの光合成量を求めた (図3)。日あたりの光合成量を積算して1ヵ月の光合成量を求めた。表-1に月別のスギとヒノキの光合成量および呼吸量を示した。スギの月あたりの光合成量は、2月、3月はマイナスの値をとり、4月からはプラス

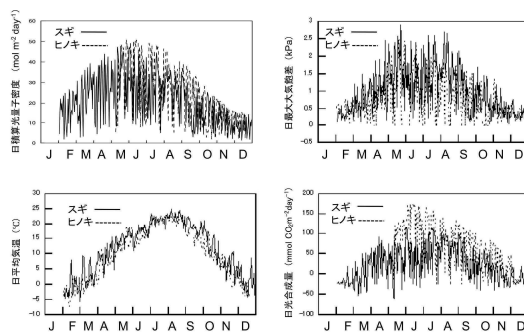


図3：スギとヒノキの日積算光量子密度と日最大大気飽差および日平均気温と日光合成量

表-1 月別のスギとヒノキの光合成量および呼吸量

月	光合成量 (mmolCO <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> month)		呼吸量 (mmolCO <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> month)	
	スギ	ヒノキ	スギ	ヒノキ
2月	-534	-	527	315
3月	-23	-	1070	373
4月	1062	-	718	658
5月	985	-	2034	1078
6月	1264	3940	1463	506
7月	1809	3052	1194	1091
8月	2241	2373	911	1304
9月	1139	2210	933	1047
10月	702	1211	1134	872
11月	-227	870	852	454
12月	-157	-153	538	242

の値に転じた。5月に一旦低下したのち、8月をピークに上昇し、その後大きく低下し、11月と12月は再びマイナスに転じた。5月の光合成速度は4月よりも低くなったが、これは5月~6月は開葉期にあたり、暗呼吸量がほかの月と比べ高くなっているため光合成量は低くなったと考えられる。加えて5月は大気飽差も高く、気孔閉鎖によって光合成速度が律速された可能性も考えられる。ヒノキの光合成量は6月から徐々に減少し、12月にはマイナスに転じた。6月から12月の光合成量は、ヒノキがスギよりも常に高い値を示した。これは6月以降の手良沢山演習林の光量子束密度が、10月を除くすべての月でTKCサイトより高かったことが大きな原因だと

表-2 スギとヒノキの光合成推定に用いた月別の環境変数

月	月積算光量子束密度 (mol/m <sup>2</sup> month)		月平均気温 (°C)		月最大大気飽差 (kPa)	
	スギ	ヒノキ	スギ	ヒノキ	スギ	ヒノキ
2月	446	-	-1.10	-2.09	0.84	0.78
3月	714	-	2.71	0.52	1.49	1.15
4月	790	-	9.47	6.98	2.46	1.81
5月	975	-	15.16	13.59	2.91	2.54
6月	806	1077	17.13	15.13	2.44	2.32
7月	851	997	21.38	21.37	2.61	1.97
8月	839	872	22.30	21.32	2.71	1.86
9月	515	766	19.03	15.99	2.15	1.56
10月	467	441	12.40	10.80	1.69	1.29
11月	313	418	5.49	4.33	1.20	1.35
12月	166	218	0.77	-1.30	0.77	0.72

考えられる。さらに、TKC サイトは月の平均気温が手良沢山演習林より高く、月最大大気飽差も高い (表-2)。スギでは大気飽差 1.5kPa 以上の条件では気孔閉鎖によって光合成速度が抑制される現象が観察されており (中田, 2017)、スギはヒノキと比較して大気乾燥条件下における気孔コンダクタンスの低下も大きいことが報告されている (山口, 2017)。以上のことから、TKC サイトでは大気の乾燥によってスギの光合成速度が律速されていた可能性も考えられる。

スギおよびヒノキの温度および光に対する光合成能力が定量的に月ごとに明らかにされたことは、今後の林分における炭素収支の定量的な予測モデルの作成に大きな寄与が期待できる。また、冬期においても一定の温度条件下で光合成が行われうることを明らかにした点でも重要な知見である。

形成層活動の季節変動観測において、ナイフマーキングにより形成割合の曲線を作成し、光合成観測やラベリング試験地における解析の基礎資料とした。加えて、デンドロメータ観測により、より時間分解能の高い成長期間の把握を検討した。ヒノキの樹幹径およ

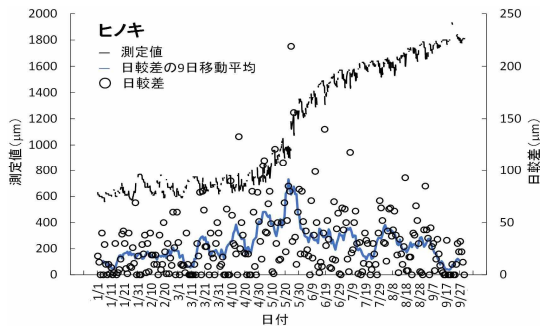


図4：ヒノキの樹幹径およびその日較差の経時変化

びその日較差（日変化の最大値と最小値との差）の経時変化は、どの個体も同様な傾向を示し、4月初旬までは一定であり、それ以降緩やかに増加しはじめ、5月に急激な増加が認められた（図4）。また、それ以降の増加は緩やかとなった。一方、日較差は3月頃から上下しながら増加し、5月に最大となり、

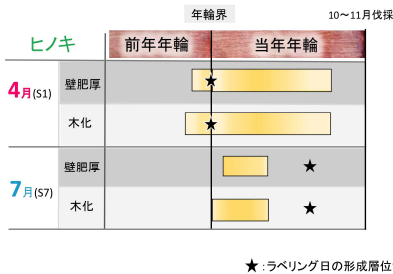
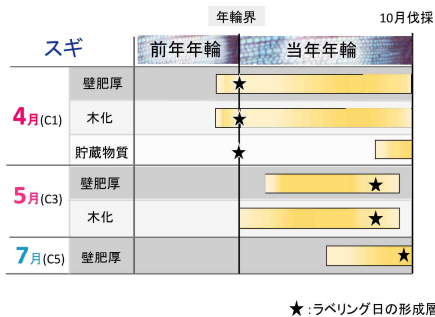


図5：ヒノキにおいてラベリングした<sup>13</sup>Cの局在  
それ以降緩やかに減少した。つまり、この日変化を指標とすることで肥大成長の再開時期や停止時期を判断できる可能性が示唆された。

### (2) <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> ラベリングによる光合成産物の配分解析

ヒノキにおいて、4月の光合成産物は当年年輪では長期間にわたって細胞へ配分され、細胞壁の肥厚や木化に使用されていた（図5）。



年輪の初めではラベリング前に産生された光合成産物が同時に細胞壁の肥厚や木化に利用されたと考えられる。加えて、4月の光合成産物が前年年輪最外部に配分されたことが確認され、翌年春においても前年年輪の最終部において細胞壁の肥厚と木化が行われていたことが初めて示唆された。当年成長終了時の貯蔵物質への4月の光合成産物の

利用はなかった。

7月の光合成産物は、ラベリング時に分化中だった細胞の細胞壁肥厚と木化のみに直ちに利用された。またセルロース堆積が完了していた細胞の木化にも光合成産物が利用された。7月の光合成産物の貯蔵物質への利用はなかった。

スギにおいて、4月の光合成産物は成長期を通じて細胞壁の肥厚と木化に利用されていた（図6）。年輪の始めではラベリング前に産生された光合成産物が同時に細胞壁の肥厚や木化に利用された。また形成終了後の年輪最外部では光合成産物が貯蔵物質として蓄えられたことが示唆された。前年年輪最外部では翌年春においても細胞壁の木化が行われていたことが示唆され、細胞壁肥厚も行われていた可能性がある。

5月には、ラベリング時の光合成産物の大部分が分化中だった細胞へ配分された。年輪の初めにおいて細胞壁肥厚の完了していた細胞の木化に光合成産物が利用されたことが示唆された。年輪内相対位置約10%より外側の細胞の壁肥厚にも用いられた。貯蔵物質への光合成産物の利用はなかった。

7月には、ラベリング日の形成層位置（年輪内相対位置約90%）にて<sup>13</sup>C値が最も高かった。7月の光合成産物が年輪の後半部の細胞のみに配分された。

ラベリング実験の結果により、スギとヒノキにおいて、季節によって光合成産物の木部への配分パターンが大きく異なっていることが初めて明らかになった。形成層活動開始以前の早春の光合成産物は貯蔵物質と混じりながら比較的長期にわたり肥大成長に配分され、さらにスギにおいては翌年に繰り越される貯蔵物質としても配分されていた。加えて、前年の年輪最終部の形成にも用いられていることが示唆されたことは常識を覆す結果である。それに対し、形成層活動が盛んな時期の光合成産物は細胞壁肥厚中の木部細胞に直ちに利用されること、貯蔵物質としては利用されないことが明らかになった。

### (3) 生態系炭素収支モデルと肥大成長の関係解明

高山常緑針葉樹林サイトの観測データを利用して生態系モデルの再現性を検証した結果、生態系モデルによって推定された総一次生産量（GPP）、生態系呼吸量（RE）、純生態系生産量（NEP）の季節変化は、観測値の季節変化とよく一致していた。また、年積算値のGPP、RE、NEP、純一次生産量（NPP）、土壤呼吸量、根呼吸量、微生物呼吸量についても、概ね2MgC/ha/yr以内の精度で一致していた。最適化された生態系モデルを利用して、スギ林の気候変動応答について調査した結果、気候変動に伴う温暖化（現在気候に対して約2℃上昇）がGPP、NEPを増加させ、その増加量は特に冬季および春先（12月から4月）に最も大きいことが予測された（図7）。また、

NPP についても、その増加量は特に冬季および春先(12月から4月)に最も大きいことが予測された。年輪情報と GPP および NPP の比較では、春先の GPP や NPP が肥大成長と高い相関を示していることから、将来気候では、現在よりも肥大成長量が大きくなる可能性があるものの、夏季の乾燥に対する生態系の応答については不明な部分も多い。今後、暖

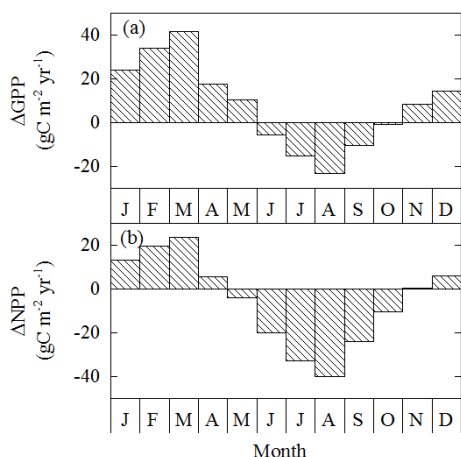


図7：炭素収支モデルにより予測した温暖化後(+2)の月別総一次生産量(GPP)と純一次生産量(NPP)

温帯のスギ林の観測値などを利用して夏季の乾燥応答に関するモデルの再現性についてさらに検証し、乾燥が肥大成長へ与える影響について調査する必要があると考える。

#### (4) 総合考察

年輪年代学的な気候応答解析において、TKC サイトでは年輪重量成長量の変動がほぼ早材幅に依存すること、早材幅の変動に冬期～春期の気温が寄与していることが従前に報告されていたが、フラックスデータに基づく炭素収支モデル計算においても温暖化に伴う GPP, NEP の増加量は特に冬季および春先(12月から4月)に最も大きいことが予測された。このことは、TKC サイトで構築された炭素収支モデルを気候変動に伴う肥大成長量の予測に適用可能なことを示唆している。加えて、光合成特性の季節変動観測においても、冬～春にかけて気温や日照の条件を整えば光合成が可能なが示唆された。<sup>13</sup>C<sub>2</sub> ラベリング実験においても、形成層開始前の光合成生産物がその年の肥大成長期間を通じて利用されることが示された。これら生理的に確認できた現象は、スギにおいて冬から春にかけての光合成量が肥大成長量に強く影響している事を支持しており、計算上で示される炭素収支モデルの有用性が生理的にも蓋然性が高いことを示すものである。従って、本研究で得られた光合成特性と光合成生産物の転流先の季節変動を炭素収支モデルに組み込むことにより、スギおよびヒノキの肥大成長モデルの構築が可能となると

考えられる。本研究によって得られた知見は、再現性が高くかつ異なる環境条件下における肥大成長予測モデルの開発に大きく貢献できる。

#### 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 1 件)

- 1) 齋藤琢, 永井信, 村岡裕由 (2014) 陸域生態系の炭素収支の現状診断と将来予測 -リモートセンシングの利用-. 日本生態学会誌 64: 243-252 (査読有)

〔学会発表〕(計 22 件)

- 1) 猪野紫穂, 庄司 岳, 香川 聡, 檀浦正子, 小林 元, 平野 優, 齋藤智寛, 安江 恒. <sup>13</sup>C<sub>2</sub> ラベリングを用いたスギ, ヒノキにおける木部への光合成生産物配分の季節変動. 第 68 回日本木材学会大会. 2018 年
- 2) 植村友美, 安江 恒, 齋藤 哲, 細田和男, 飛田博順, 齋藤 琢. 日本各地の異なる環境に生育するスギの年輪構造に影響を及ぼす気候要素. 第 68 回日本木材学会大会 2018 年
- 3) 松本有樹, 桃井尊央, 大林宏也. 樹幹径の日変化および季節変化と樹幹内の構造との関係. 第 68 回日本木材学会. 2018 年
- 4) 北川雄一, 水澤拓未, 中田航, 山口一仁, 小林元, 安江恒, 齋藤琢. Farquhar モデルによるスギ, ヒノキの光合成の環境応答比較. 第 129 回日本森林学会大会. 2018 年
- 5) 庄司 岳, 檀浦正子, 香川 聡, 小林 元, 齋藤智寛, 平野 優, 安江 恒. <sup>13</sup>C<sub>2</sub> パルスラベリングによるヒノキ木部形成への光合成産物の配分の追跡. 第 67 回日本木材学会大会. 2017 年
- 6) 齋藤琢. 生態系の時空間マッピングのリモートセンシング. 第 64 回日本生態学会. 2017 年
- 7) 齋藤琢, 永井信, 安江恒, 村岡裕由. 気候変動が冷温帯常緑針葉樹林の炭素循環に及ぼす影響. 第 64 回日本生態学会 2017 年
- 8) 松本有樹, 桃井尊央, 大林宏也. 肥大成長と樹幹径の日変化および季節変化との関係. 第 67 回日本木材学会大会. 2017 年
- 9) Saitoh T.M., Nagai S., Yasue K., Muraoka H. The different responses of carbon cycle to climate change in evergreen coniferous and deciduous broad-leaf forests in a cool-temperate region, Japan. Joint conference of AsiaFlux workshop 2017 and the 15th anniversary celebration of ChinaFlux. 2017 年
- 10) 北川雄一, 水澤拓未, 中田航, 安江恒, 齋藤琢, 小林元. TKC フラックスサイトにおける Farquhar モデルを用いたスギ

- 針葉の光合成季節変化のモデリング. 第7回中部森林学会大会. 2017年
- 11) Yuki MATSUMOTO, Takao MOMOI, Hiroya OHBAYASHI. Diurnal and Seasonal Changes in Radial Growth and Trunk Diameter. 9th Pacific Regional Wood Anatomy Conference. 2017年
  - 12) 平野 優, 齋藤 琢, 村岡裕由, 小林 元, 安江 恒. スギの年輪構造と気候要素との関係. 第66回日本木材学会大会. 2016年
  - 13) 齋藤琢. 我が国におけるリモートセンシング観測による生態系評価研究の現状, 課題, 将来性:まとめと今後の展望. 第63回日本生態学会. 2016年
  - 14) Saitoh T., Nagai S. Modeling gross primary production of an evergreen coniferous forest in Japan: comparison between vegetation index and process-based models. International Workshop on Vegetation Lidar and Application from Space. 2016年
  - 15) 叶 嘉銘, 桃井尊央, 大林宏也. タイムラプスカメラを用いた樹木の肥大成長量の測定. 第66回日本木材学会大会. 2016年
  - 16) Yu Hirano, Taku M. Saitoh, Hiroyuki Muraoka, Koh Yasue. Influence of climatic factors on an annual tree ring structures of *Cryptomeria japonica*. International Symposium on Wood Science and Technology 2015. 2015年
  - 17) 齋藤琢. 統合的手法による森林生態系機能の現状診断と変動予測 -高山サイトにおける取り組み-. 第126回日本森林学会大会, 森林水文ワークショップ(招待講演). 2015年
  - 18) 齋藤琢. 高山常緑針葉樹林サイトにおける生態系機能評価研究-10年目の総括と展望-. 第62回日本生態学会 2015年
  - 19) 小林元, 蔵屋諒丞, 吉竹晋平, 齋藤琢, 安江恒. 岐阜大学高山試験地の常緑針葉樹林フラックスサイトにおけるスギ個葉光合成の季節変化. 日本森林学会大会 2015年
  - 20) 齋藤琢. 冷温帯林における生態系機能とその気候変動応答-常緑針葉樹林と落葉広葉樹林の比較-. 2015年度日本生態学会中部支部会(招待講演). 2015年
  - 21) 麦島啓央, 小林元. ヒノキ光合成の季節変化におよぼす大気飽差と土壌水分の影響. 中部森林学会大会 2014年.
  - 22) 齋藤琢, 永井信, 近藤裕昭. スギ, ヒノキ林を対象としたGPP推定モデルの精度検証. 日本気象学会 2014年度秋季大会 2014年

## 6. 研究組織

### (1)研究代表者

安江 恒 (YASUE KOH)

信州大学・学術研究院農学系・准教授

研究者番号: 00324236

### (2)研究分担者

桃井 尊央 (MOMOI TAKAO)

東京農業大学・地域環境科学部・助教

研究者番号: 00445694

小林 元 (KOBAYASHI HAJIME)

信州大学・学術研究院農学系・准教授

研究者番号: 40325494

齋藤 琢 (SAITOH TAKU)

岐阜大学・流域圏科学研究センター・助教

研究者番号: 50420352