

ヒノキの樹幹および枝の直径日変化と水分生理状態

The relationships between water status and diurnal changes in trunk
and branch diameters in Hinoki cypress, *Chamaecyparis obtusa*

上田正文

Masafumi UEDA

目 次

第1章 序 論		5-1. 緒 言	70
1-1. 樹木と水および直径日変化	59	5-2. 材料と方法	70
1-2. 本研究の意義と目的	59	5-2-1. 強度枝打ちヒノキ林分における枯死被害	70
		5-2-2. 枝打ちによる樹幹辺材部の通水阻害	70
第2章 測定原理および方法		5-3. 結 果	71
2-1. 緒 言	60	5-3-1. 枯死木の発生と気象条件	71
2-2. 「ひずみゲージ」による直径日変化	61	5-3-2. 枝打ち処理木と無処理木の樹幹横断面における染色状況	71
2-2-1. 「ひずみゲージ」	61	5-3-3. 樹幹垂直方向における染色面積の変化	71
2-2-2. 「ひずみゲージ」の取り付け方法	61	5-3-4. 染色部、非染色部および心材部の含水率	72
2-3. 樹液流速	62	5-4. 考 察	72
2-4. 蒸散速度および葉の水ポテンシャル	62		
2-5. 樹幹横断面における水分通導部	62	第6章 ヒノキ衰退木の夏期乾燥期における樹幹直径日変化と水分生理状態	
2-6. 気象要因	63	6-1. 緒 言	73
第3章 「ひずみゲージ」による樹幹および枝の直径日変化測定		6-2. 材料と方法	73
3-1. 緒 言	63	6-2-1. 材 料	73
3-2. 材料と方法	63	6-2-2. 方 法	73
3-3. 結果と考察	63	6-2-2-1. 樹幹直径日変化	73
第4章 直径日変化と水ポテンシャル、樹液流速および蒸散速度の関係		6-2-2-2. 葉の水ポテンシャル	73
4-1. 緒 言	64	6-2-2-3. 樹液流速	73
4-2. 材料と方法	64	6-2-2-4. 比葉重水分通導度	73
4-2-1. 材 料	64	6-2-2-5. 樹幹横断面における水分通導面積	74
4-2-2. 方 法	64	6-2-2-6. 気象要因	74
4-2-2-1. 樹幹と枝の直径日変化	64	6-3. 結 果	74
4-2-2-2. 樹液流速	64	6-3-1. 供試木の外観	74
4-2-2-3. 蒸散速度	65	6-3-2. 樹幹横断面における染色面積	74
4-2-2-4. 葉の水ポテンシャル	65	6-3-3. 単位積算葉重あたりの染色面積の垂直分布	74
4-2-2-5. 気象要因	65	6-3-4. 比葉重水分通導度	74
4-2-2-6. 「ひずみ」変化速度の計算	65	6-3-5. 樹液流速	74
4-2-2-7. 水収支変化速度の計算	65	6-3-6. 乾燥期間における気象条件	75
4-2-2-8. 蒸散速度日変化パターンの計算	65	6-3-7. 乾燥期間における夜明け前の葉の水ポテンシャル	75
4-3. 結 果	65	6-3-8. 乾燥期間における木部「ひずみ」	75
4-3-1. 測定期間における気象要因	65	6-3-9. 乾燥期間における木部「ひずみ」変化速度	77
4-3-2. 「ひずみ」と葉の水ポテンシャルの関係	65	6-4. 考 察	78
4-3-3. 木部「ひずみ」と木部「ひずみ」変化速度、体積ヒートパルス速度、蒸散速度、推定水収支変化速度および推定蒸散速度の関係	66	第7章 総合考察	
4-3-4. 樹幹と枝の木部「ひずみ」日変化パターンの違い	67	7-1. ヒノキの直径日変化と水分生理状態	79
4-4. 考 察	67	7-2. 直径日変化からの樹木衰退度判定	80
4-4-1. 師部直径日変化と木部直径日変化の違い	67	7-3. 樹幹内水分通導部の減少による樹木の衰退と強度枝打ちによるヒノキ衰退・枯死のメカニズム	82
4-4-2. 木部直径日変化と葉の水ポテンシャルの関係	69	7-4. 「ひずみゲージ」による直径日変化測定の意義と応用	82
4-4-3. 木部直径日変化、蒸散速度および樹液流速の関係	69	謝 辞	83
4-4-4. 蒸散速度の日変化パターンの推定	69	引用文献	83
4-4-5. 樹幹と枝の木部直径日変化パターンの違い	70	摘 要	86
第5章 強度枝打ちヒノキ林分における枯死被害と強度枝打ちヒノキ樹幹横断面における水分通導部の変化		Summary	88
		主要記号リスト	90
		写 真	91

上田正文：名古屋大学大学院生命農学研究科 森林保護学研究室，奈良県森林技術センター

Masafumi UEDA: Laboratory of Forest Protection, Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-8601 Japan. Nara Forest Research Institute, Nara 635-0133, Japan.

(受理：2002年9月30日)

第1章 序 論

1-1. 樹木と水および直径日変化

植物に吸収された水は、蒸散、光合成に利用されるとともに、化学的变化を受けて植物体に保持される。しかし、その内訳は、蒸散による利用が大部分を占める。森林の年間総生産量を40~60 t/haとすると、光合成に利用される水は、呼吸による反応を差し引くと年間に24~36 t/haと計算できる。森林の年間蒸散量は4000~5000 t/haと推定されるため、光合成に利用される水の約100倍以上の水が蒸散によって大気に放出される(森川 1988, 1999)。したがって、植物の水代謝の大部分は、光合成・呼吸のような複雑な酵素化学的反応をとまなう物質代謝ではなく、単に、蒸発と浸透という物理現象であるといえる。樹木にとっての水は、光合成・呼吸などの代謝物質としての役割より、樹木体内の物質代謝が円滑におこなわれるための体内条件として、非常に重要な役割をもつ。そのため、体内の水が欠乏すると水ストレスが生じ、体内諸代謝の傷害から、樹木の生育に対し重大な影響を及ぼすと同時に、欠乏が激しくなると枯死に至る(田崎 1988; 森川 1999)。

一方、直径日変化は、樹木のあらゆる部位、根(Simonneau *et al.* 1993)、幹(Simonneau *et al.* 1993; Herzog *et al.* 1995)、枝(Simonneau *et al.* 1993)、葉(Chaney and Kozlowski 1969)および果実(Chaney and Kozlowski 1969; Schroeder and Wieland 1956)で生じることが知られている。これら部位のうち、樹幹部で直径日変化が生じることが最初に発見された。樹幹直径に周期的な変動が生じることを最初に発見したのはKraus (1877)であるとされる(MacDougal 1938; 黒岩ら 1958; 丸山・福本 1985; 丸山ら 1985)。以来、多くの研究者が様々な樹種について樹幹直径日変化の測定をおこなってきた。

樹幹直径日変化は、樹幹の肥大成長を精度高く測定しようという試みの副産物として発見された(Kozlowski 1971)。そのため発見当初、直径日変化と樹木の水分生理との関係には、ほとんど注意が払われることがなかったばかりか、長期間、温度、湿度等によって生じる測定装置の誤差として取り扱われた(例えば、Worrall 1966; Holmes and Shim 1968)。しかし、1960年代に入りようやく、樹木の水分状態との関係が注目されるようになり、蒸散に対する樹液の流入(吸水)の遅れが樹幹直径日変化に関与していることが明らかにされた(Kozlowski 1968a, b)。また、測定される樹幹あるいは枝の直径日変化のうち90%以上が師部組織の膨張収縮によって生じることをMolz and Klepper (1972)が証明した。そのため、樹幹あるいは枝の直径日変化を測定する場合、内樹皮上(師部組織上)から測定されることが多い。師部組織の膨張収縮は、辺材の水ポテンシャルの変化により、師部組織—辺材部組織間に拡散による水分移動が生じる結果、師部組織の水分量が変化するために生じると考えられている(Molz and Klepper 1972, 1973; Herzog *et al.* 1995)。そのため、師部組織の

上から測定される直径日変化は、葉あるいは木部水ポテンシャルの変化に対して遅れることが明らかにされている(Molz and Klepper 1972)。

1-2. 本研究の意義と目的

樹幹直径日変化は、蒸散に対する樹液の流入の遅れにより生じる(Kozlowski 1968b)。したがって、樹幹直径日変化を測定することにより、樹木の水分状態を明らかにすることができる(Kozlowski *et al.* 1991)。しかし、樹幹直径日変化は、樹幹の高さや方位によって異なり(Kozlowski and Winget 1964)、樹幹上方の部位から収縮を開始し、ついで下部の順に収縮を開始する(Zaerr 1971; Lassoie 1973; Brakke and Kozlowski 1975)。したがって、樹幹直径日変化と水分状態の関係を明らかにするためには、樹木の様々な部位における直径日変化を測定する必要がある。

近年直径日変化の測定には、精度、扱い易さの面から差動トランスデューサー(差動トランス式変位変換器; differential transducer)が最も多く使用されている(Huguet 1985; Li *et al.* 1989; 丸山ら 1985; Simonneau *et al.* 1993)(写真1-1)。しかし、差動トランスデューサーによる直径日変化の測定は、差動トランスデューサー本体を測定部位にしっかりと固定する必要があるため、直径が比較的大きい部位に限定される。さらに、差動トランスデューサー本体は高価であるため、一度に直径日変化を測定できる箇所数にも限界がある。そこで、第3章において樹幹および枝の直径日変化を簡易、安価、多点で測定する方法として、「ひずみゲージ」(写真1-2)を用いる方法の開発をおこなった。

樹木の水分状態を表すパラメータとして、樹液流速、蒸散速度および葉あるいは木部の水ポテンシャル等がある。そのうち、樹液流速は、ヒートパルス法(Marshall 1958)あるいは茎(幹)熱収支法(Smith and Allen 1996; Sakuratani *et al.* 1999)により容易に測定できるものの、蒸散速度および葉あるいは木部水ポテンシャルには様々な問題があり樹体全体での測定は容易ではない。蒸散速度の測定は、単木の測定と単葉の測定に分けられる。単木の蒸散速度の測定は、気孔コンダクタンスからの外挿法(Dugas *et al.* 1993)、樹冠全体を透明プラスチックテントで覆う被覆法(Decker and Skau 1964; Goulden and Field 1994)あるいは重水素法(Calder *et al.* 1992)等によっておこなわれる。しかし、野外で生育する大型樹木において測定するためには、重労働であるうえに、大がかりかつ高価な測定装置が必要となる(Smith and Allen 1996)。そのため、樹幹内を流れる蒸散流すなわち樹液流速が蒸散量の代用として用いられる。しかし樹液流速は、樹体内貯留水分の存在のために、必ずしも蒸散量と一致しないうえに、蒸散に対して必ず遅れて日変化する問題がある(Swanson and Lee 1966)。一方、単葉の蒸散速度の測定には、葉をチャンバー内に挿入し、チャンバー内を通過する空気の入り口

と出口における水蒸気量の差から蒸散速度を測定する拡散ポロメータ法が用いられる。しかし、単葉の蒸散速度は、樹冠部位、葉の着生部位、光条件および葉齢等により異なる。そのため、単葉での測定値を樹体全体にスケールアップするには注意を要する。葉あるいは木部の水ポテンシャルについては、サイクロメーター法 (Richards and Ogata 1958) あるいはプレッシャーチャンバー法 (Scholander *et al.* 1965) により比較的容易に測定することができる。しかし、蒸散速度の測定と同様に樹冠全体を測定することは技術上困難であるため、単葉での測定がおこなわれるが、単葉での測定値を樹体全体にスケールアップするには注意を要する。

それに対し、樹幹直径日変化は、新たに開発した「ひずみゲージ法」(第3章)を用いることにより、多くの測点において容易に測定することができる。そのため、「ひずみゲージ法」で測定した直径日変化と、葉の水ポテンシャルと蒸散速度および樹液流速との関係が明らかになれば、直径日変化は、自然状態で生育する大型樹木の水分状態を表現する優れた指標となると考えられる。前述したように、樹幹あるいは枝の直径日変化のうち、90%以上は師部組織で生じるとされる (Molz and Klepper 1972)。そのため、枝あるいは樹幹の直径日変化を測定する場合、通常、内樹皮 (師部組織) 表面上に測定器具を設置して直径日変化を測定する (例えば、Abe and Nakai 1999; Downes *et al.* 1999)。しかし、樹幹あるいは枝の辺材部は土壌から葉へ水分を供給する通導組織として機能する (Zimmerman 1983)。したがって、枝あるいは樹幹の直径日変化から樹木の水分状態を正確に捉えるためには、師部組織よりも辺材部表面 (すなわち木部表面) における直径日変化を測定することが重要になると考えられる。そこで、第4章では「ひずみゲージ」を用いて木部表面で測定した直径日変化 (木部直径日変化) と師部表面で測定した直径日変化 (師部直径日変化) の違いを、葉の水ポテンシャルの日変化との関係から明らかにすると同時に、木部直径日変化と葉の水ポテンシャル、樹液流速および蒸散速度との関係を明らかにし、木部直径日変化が樹木の水分状態を表す優れた指標となることを示した。さらに、木部直径日変化と樹液流速の関係から、蒸散速度の日変化パターンを精度良く推定する方法を提案すると同時に、幹と枝の直径日変化の違いについても考察をおこなった。

ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* Endl.) は、日本で最も広く分布する造林樹種の一つである。ヒノキは建築用材として利用され、その中でも節が表面に現れないものは特に高価格で取引される。そのため、林業労働者は、伐期に達するまで、林分の密度、成長を適切に判断しながら、枝打ちを繰り返しておこなう (Fujimori 1972; Fujimori and Waseda 1972)。通常、第一回目の枝打ちは、胸高直径が7 cm に達するまでに実施される。一回におこなう枝打ちの打上高 (枝打ち後の枝下高-枝打ち前の枝下高) は、葉量減少による樹幹の成長減退を考慮し、2 m 程度とされる (藤

森 1975)。ところが、最近では林業労働者の高齢化および減少により、枝打ちにかかる労働力を節約するために、一度に2 m を越える枝打高で枝打ちがおこなわれ、その結果、枯死を引き起こす場合が認められる。そこで、第5章では、強度に枝打ちしたヒノキ林分の枯死被害と気象条件の関係を調査するとともに、枝打ちによって樹幹辺材部に通水阻害が生じることを明らかにした。

森林・樹木の衰退度を判定することは、森林レベルあるいは個体レベルで衰退現象を明らかにするために重要であるのみではなく、衰退原因を特定するためにも重要となる。しかし、森林の衰退度調査の基準は各国で統一されていない (Larcher 1995)。したがって、衰退調査に関する標準化された客観的な調査方法の開発が望まれると同時に、衰退原因の究明には、環境変化に対する生理応答を明確にした樹木の診断技術の確立が必要となる (森川 1993)。そのため、物理的測定値に基づいた客観的かつ簡易な樹木活力度の判定方法の開発が望まれる (太田ら 1992)。多くの場合、衰退した樹木は、樹冠に水ストレスを生じていることが知られる (福田 1999)。樹幹の辺材部は根から吸収した水を葉に供給する水分通導部として機能する (Zimmerman 1983)。しかし、辺材における水分通導部は様々な要因で減少する。水分通導部を減少させる内的要因としては、キャビテーション (cavitation) やエンボリズム (embolism) があり (Sperry *et al.* 1988)、外的要因としては傷害 (Kozlowski *et al.* 1991) や病虫獣害 (Ikeda and Kiyohara 1995)、さらには枝打ち (第5章) などがあげられる。樹幹辺材部における著しい水分通導部の減少は、樹幹の水分通導抵抗を増加させるため樹冠に水ストレスを生じ、結果的に樹木を衰退させることが予想される。そこで第6章では、樹幹に傷を受け、樹幹横断面における水分通導部が著しく減少したヒノキの樹幹直径日変化を測定し、ヒノキ衰退木の直径日変化を明らかにするとともに、樹幹直径日変化から衰退木の水分生理状態について明らかにし、樹木の衰退状態を樹幹直径日変化から考察した。

第7章では、直径日変化と樹木の水分状態の関係を総括した。さらに、樹幹横断面における水分通導部が減少したヒノキの夏期乾燥期間における直径日変化から樹木の衰弱メカニズムについて考察するとともに、枝打ち適期を過ぎて強度の枝打ちを実施したヒノキの枯死原因について推察した。また、直径日変化からの樹木の衰退度判定について検討をおこなった。最後に、「ひずみゲージ」による直径日変化の応用について述べた。

第2章 測定原理および方法

2-1. 緒言

本研究では樹幹および枝の直径日変化、樹液流速、蒸散速度および葉の水ポテンシャルの測定をおこなった。また一連の測定をおこなっている間、気象要因として、時間雨量、光合成有効光量子束密度、湿・乾球温度を測定する

とともに、湿・乾球温度から飽差を計算した。さらに、樹幹に染料を注入し樹幹横断面における水分通導部の面積を測定した。それら測定原理および方法について以下に述べる。

2-2. 「ひずみゲージ」による直径日変化

2-2-1. 「ひずみゲージ」

剛体以外のすべての物体は、荷重に応じて生じる応力によって変形する。この変形の量は応力の大きさが同じであっても物体の大きさによって異なり、大きな物体ほど大きく変形する。そこで応力に対する変形量を異なる大きさの物体間で比較するために「ひずみ」(ϵ)が用いられる。

長さ L_0 (mm) の物体に引張荷重を負荷し、その物体が ΔL (mm) だけ伸びたとすると、 ϵ は次式で表される。

$$\epsilon = \frac{\Delta L}{L_0} \quad (2-1)$$

ここで、 L_0 は荷重を負荷する以前の物体の長さを、 ΔL は物体の伸縮量を示す。したがって、「ひずみ」(ϵ)の単位は無次元の量となる。

「ひずみゲージ」(図 2-1、写真 1-2) は物理的な微小変化量である「ひずみ」(ϵ) を電気信号として検出するセンサーの一種で、「ひずみ」あるいは応力を高精度で容易にかつ多くの測点で一度に測定する必要から、1950 年頃に開発された。現在では機械、電気分野のみならず、自動車、造船、航空、建築、化学、医学、土木、繊維、食品など非常に多方面にわたって使用されている(高橋・河井 1997)。「ひずみゲージ」の存在は、林学分野において 1960 年頃すでに黒岩(1959)によって知られていたが、樹幹直径日変化の測定に应用されることはなかった。

現在、最も一般的な「ひずみゲージ」である「箔ひずみゲージ」の構造を図 2-1 に示す。「ひずみゲージ」はベース、抵抗素子およびゲージリードからなる。「ひずみゲージ」の中心部には、抵抗素子(通常 120 Ω)としてニクロム系合金

箔が配置される。この金属箔が、被測定体の変形にともなって伸縮することにより、その電気抵抗が変化することを利用し、「ひずみ」(ϵ)を測定する。ベースの素材として、耐水性が高いポリイミド樹脂などが用いられているため、「ひずみゲージ」によって測定される ϵ の値は、湿度変化による影響は受けないが、温度変化には影響を受ける。しかし、温度変化による ϵ の誤差はわずかで、 $\pm 5 \times 10^{-6}/^{\circ}\text{C}$ 以下である。「ひずみゲージ」は、膨張・収縮サイクルを 1.2×10^{17} 回繰り返すまで、あるいは、「ひずみゲージ」がもとのゲージ長の 105% に伸張するまで正確に ϵ を測定することができる(高橋・河井 1997)。

「ひずみゲージ」の特徴として、小型、軽量、低価格および取り扱いの容易さがあげられる。また、様々なサイズの「ひずみゲージ」が市販されており、最もゲージ長が小さいものでは 2.4 mm のゲージ長の「ひずみゲージ」が市販されている。特殊な用途に用いる「ひずみゲージ」を除けば、「ひずみゲージ」1 枚あたり数百円程度ですむ。

「ひずみゲージ」によって測定される ϵ は、次式によって表される。

$$\epsilon = GF \cdot \frac{\Delta L_g}{L_g} \quad (2-2)$$

ここで、GF はゲージファクター、 L_g はゲージ長、 ΔL_g は「ひずみゲージ」の伸縮量を示す。したがって、「ひずみゲージ」によって測定される ϵ にゲージ長を乗することで、伸縮量 ΔL_g を求めることができる。

2-2-2. 「ひずみゲージ」の取り付け方法

「ひずみゲージ」は以下の手順で樹木に取り付ける。はじめに、「ひずみゲージ」を取り付ける部分の外樹皮を剥ぎ取り、内樹皮表面を露出させる。あるいは、外樹皮および部組織を剥ぎ取り、木部表面を露出させる(写真 2-1 A)。内樹皮上に「ひずみゲージ」を取り付ける場合には、外樹皮を剥ぎ取った部位の表面をサンドペーパー(#80)で滑ら

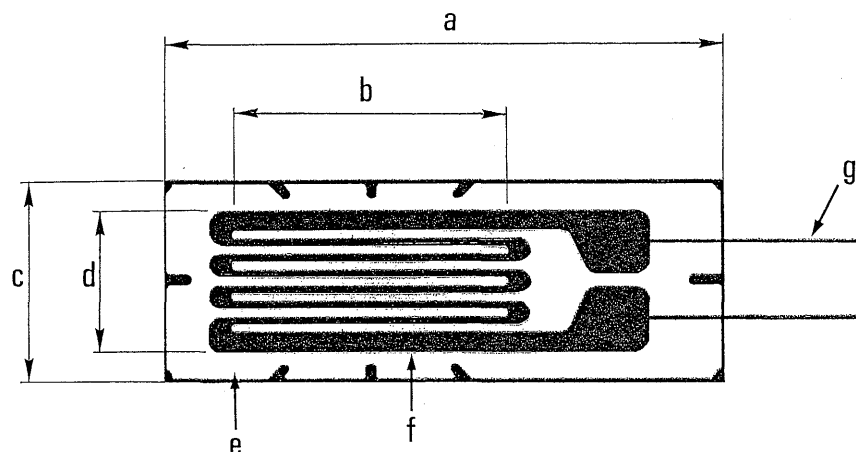


図 2-1. 「ひずみゲージ」の構造と各部名称

a: ベース長, b: ゲージ長, c: ベース幅, d: グリッド幅, e: ベース, f: 抵抗箔, g: ゲージリード

かになるまで磨く。露出させた部位に「ひずみゲージ」を、シアノアクリレート系接着剤を用いて、水平に貼り付ける(写真 2-1 B, C)。そして、「ひずみゲージ」の電気絶縁を保つため、ワセリンを「ひずみゲージ」上に塗布した後(写真 2-1 D)、シリコン樹脂で覆い(写真 2-1 E)、さらにその上を直射日光による温度上昇を防ぐためにアルミ箔でカバーする(写真 2-1 F)。「ひずみゲージ」を取り付けた後、「ひずみゲージ」を Wheat-stone ブリッジ回路を内蔵するデータロガーに 3 線法を用いて接続する。

2-3. 樹液流速速度

樹液流速速度は、ヒートパルス法 (Marshall 1958; Cross 1958; 森川 1972) によって測定した。ヒートパルス法は、樹幹あるいは枝にセンサーを挿入する際にあけた穴の影響により材の熱拡散が不均一となる。そのため正確なヒートパルス速度を求めるには、得られたヒートパルス速度に補正を加える必要があるとされる (Swanson and Whitfield 1980)。しかし、森川 (1972) により、補正を加えないヒートパルス速度においても、樹液流速速度とほぼ直線関係にあることが明らかにされている。そこで本研究では Swanson and Whitfield (1980) らの補正をおこなわず、測定によって得られたヒートパルス速度をヒートパルス速度の真値を表すものとして用いた。

ヒートパルス法によって得られる値は、幹あるいは枝の横断面の一点におけるヒートパルス速度である。そこで樹幹あるいは枝の横断面全体におけるヒートパルス速度を求めるために、深さを固定したセンサーでヒートパルス速度を測定する間、さらに、もう一組のセンサーを樹幹あるいは枝半径方向に沿って設置する深さを変えながら、それぞれの深さでヒートパルス速度を測定した。そして、樹幹あるいは枝半径方向におけるヒートパルス速度の速度比分布を、深さを固定したセンサーによって測定したヒートパルス速度に対するセンサーを設置する深さを変えながら測定したそれぞれの位置におけるヒートパルス速度の比として求めた。樹幹および枝横断面全体のヒートパルス速度は、枝半径方向のヒートパルス速度の速度比分布を随を中心回転させることにより、その体積を求め、その値に深さを固定して測定したヒートパルス速度を乗することで、体積ヒートパルス速度 (HPV_{VOL}) として表した。 HPV_{VOL} は、樹幹あるいは枝の横断面を流れる樹液流速速度と一次元の関係を持つことが知られている (小林ら 1993)。そこで、第 4 章においては HPV_{VOL} を樹幹あるいは枝の一横断面における樹液流速速度として用いた。しかし、実際のところは、 HPV_{VOL} はヒートパルスの移動速度であって、樹液流速速度を相対的に表す値である。そのため、個体間で樹液流速速度の比較をおこなう場合、 HPV_{VOL} を実際の樹液流速速度に換算する必要がある。そこで第 6 章では、 HPV_{VOL} を測定した後、実際に測定個体を切断し、その切断面から吸水させて、その吸水速度と HPV_{VOL} の関係を求めた。

ヒートパルス速度の測定は、ノート型パソコン (PC9821

LD; NEC, 東京) と A/D 変換器および I/O ポートを備えた汎用計測装置 (GreenKit 88 Gf; ESD, 東京) および吉川・林 (1986) が開発したプログラムを改良したものを用いて測定した。

2-4. 蒸散速度および葉の水ポテンシャル

蒸散速度および葉の水ポテンシャルの測定をおこなった。蒸散速度は携帯型光合成測定装置 (LI-6400; LI-COR Inc., Lincoln, USA) を、葉の水ポテンシャルは、プレッシャーチャンバー (1003; PMS Instrument Co. Ltd., Corvallis, USA) を用い、それぞれ枝先端部付近の日の良くあたる当年生葉において測定した。

2-5. 樹幹横断面における水分通導部

樹幹内における水分 (樹液) の上昇経路を明らかにする方法として、樹幹に染色液を注入あるいは吸入させる方法が古くからおこなわれている (Greenidge 1955, 1958; Chaney and Kozlowski 1977; Čermák *et al.* 1992)。樹幹横断面における樹液の通導面積を明らかにするためには、樹液流動部を斑なく染色することが必要となる。そこで樹幹横断面における樹液流動組織を染色する方法として、樹幹を地際付近で切断し、切断面を染色液中に浸漬し、染色液を吸収させる方法が頻繁に用いられる (Čermák *et al.* 1992; 瀧澤ら 1996)。第 6 章ではヒノキ衰退木の樹幹横断面における水分通導部を明らかにするために本方法を用いた。

しかし、本方法は、大きなサイズの個体に適用する場合には、樹木を固定するための支えが大がかりなものになる。そこで、樹木を伐倒せずに、染色液を樹幹横断面辺材部に斑なく注入する立木染色法を飯田ら (1992) が開発した (写真 2-2)。この方法は、樹幹材部を染色液によって染色し、それを工芸品として利用する目的で開発された。第 5 章ではこの立木注入法を樹幹辺材部における水分通導部を測定するために応用した。立木注入法は、樹幹に染色液 (1% 酸性フクシン) を注入し樹幹辺材部を斑なく染色することができ、樹幹内部の水分通導部を調査するには非常に簡便な方法となる。地上から高さ 20-40 cm の樹幹に直径 16 mm の穴を樹幹中心部で交差するように 16 方向からドリルで貫通させた。したがって、樹幹表面にけられた穴の数は 32 個である。32 の穴のうち、29 の穴は、空気抜きをつけたシリコン栓で塞いだ。残り 3 カ所の穴に、染色液を入れたタンクにつないだホースを挿入し、染色液を樹幹に注入した。60 l の染色液を 7 日間かけて注入し、染色液の注入を終了した翌日に伐倒した。

染色液を注入 (第 5 章) あるいは吸収 (第 6 章) 終了後、樹幹横断面における染色液の上昇パターンを確認するため、5~10 cm の厚さに樹幹を玉切りし、その断面のコピーを取った。樹幹横断面における、染色部面積、非染色部面積、心材・辺材部を除く非染色部の面積を、樹幹横断面のコピーをプランメータでトレースすることにより求めた。

2-6. 気象要因

一連の測定をおこなう間、気象要因として光合成有効量子束密度 (PPFD) および飽差 (VPD) を測定した。光合成有効量子束密度は、量子センサー (IKS-25; 小糸工業製作所, 東京) を用い、データロガー (TDS-303; 東京測器研究所, 東京) により 10 分間隔で記録した。飽差は、自記温度計 (サーモレコダー RT-10; タバイエスベック, 大阪) により、湿球・乾球温度を 10 分間隔で測定し、計算によって求めた。

第3章 「ひずみゲージ」による樹幹および枝の直径日変化測定

3-1. 緒言

現在のところ、直径日変化を測定する測器として変位を電気的に検出する差動トランスデューサー (写真 1-1) が最も一般的に使用されている (黒岩 1959; ニノ方・宮里 1959; Namken *et al.* 1969; Splinter 1969; Zaerr 1971; Lassoie 1973; Parlange *et al.* 1975; Negishi 1981, 1982; 根岸ら 1982; Huguet 1985; 丸山ら 1985; Li *et al.* 1989; Simonneau *et al.* 1993; Herzog *et al.* 1995)。しかし、差動トランスデューサーを用いて直径日変化を測定する場合、差動トランスデューサー本体を測定部にしっかりと固定する必要がある。そのため直径日変化を測定できる部位は差動トランスデューサーを固定できる部位に限られる。また、差動トランスデューサーは、仕組みが複雑であるために高価であり、一度に測定できる箇所数にも限界がある。

そこで本章では、「ひずみゲージ」と差動トランスデューサーを用いて、樹幹直径日変化を師部組織 (内樹皮) 表面から比較測定し、樹木のあらゆる部位における直径日変化を容易に測定するための「ひずみゲージ」の有効性について明らかにした。

3-2. 材料と方法

東京大学農学部附属愛知演習林 (愛知県瀬戸市) に生育する 16 年生ヒノキ (樹高: 14.1 m, 胸高直径: 0.128 m) を供試木として用いた。地上から 1.65 m の高さの樹幹北側に、アルミニウムプレートをステンレス製ボルトを用いて固定し、その上に差動トランスデューサー (以下, D.T.) を Huguet (1985) の方法により固定した。外樹皮を 2 cm 四方にわたり剥皮し、師部組織 (内樹皮) 表面を露出させた。師部組織 (内樹皮) 表面に、ガラス板 (1 cm × 1 cm × 0.2 cm) をエポキシ樹脂を用いて接着した。ガラス板の上に D.T. のプローブが接するように、D.T. の固定位置を調節した。一方、「ひずみゲージ」(KFG-30-120-C 1-11; 共和電業, 東京) (ゲージ長: 30 mm) は、同じく樹幹北側、D.T. よりも 0.10 m 上方 (地上から高さ 1.75 m) に取り付け、第 2 章 2-2-2 の方法により、「ひずみゲージ」を師部組織 (内樹皮) 表面に樹幹円周に沿って取り付け、師部組

織表面での「ひずみ」(師部「ひずみ」; ϵ_{phloem}) の変化を測定した。「ひずみゲージ」および D.T. はデータロガー (TDS-303; 東京測器研究所, 東京) に結線し、測定は 1993 年 10 月 19 日から 22 日の 4 日間、10 分間隔でおこなった。

測定後、この供試木を切り倒し、「ひずみゲージ」を取り付けた部位の円盤を樹幹から切り取り、プランメータを用いてその円周を測定し、円盤の半径を計算によって求めた。

3-3. 結果と考察

「ひずみゲージ」を師部組織表面に貼付して測定した ϵ (ϵ_{phloem}) の日変化と、D.T. で測定した樹幹直径日変化を図 3-1 に示す。D.T. によって測定された樹幹直径日変化は、これまでに報告された日変化と同じパターンを示した。つまり、夜明け頃に最大値を示し、その後漸次収縮し、夕方頃に最小値を示した。そして、その後、ふたたび膨張する日変化を示した。10 月 20 日 20 時頃から 21 日 2 時頃の間、樹幹直径日変化のパターンは、少量の降雨により影響を受け、わずかに変曲した。「ひずみゲージ」によって測定された ϵ_{phloem} の日変化は、D.T. を用いて測定した樹幹直径日変化のパターンと酷似するパターンを示した。なお、 ϵ_{phloem} 測定値の欠測データは、 ϵ_{phloem} 測定期間中の停電が原因で生じた。

「ひずみゲージ」によって測定された「ひずみ」(ϵ) の変化が、D.T. によって測定された樹幹直径日変化と、どの程度一致するかを調べた。D.T. は樹幹半径変化を測定するのにに対し、「ひずみゲージ」は、樹幹周囲長の変化を「ひずみ」(ϵ) の変化として測定する。したがって、「ひずみゲ

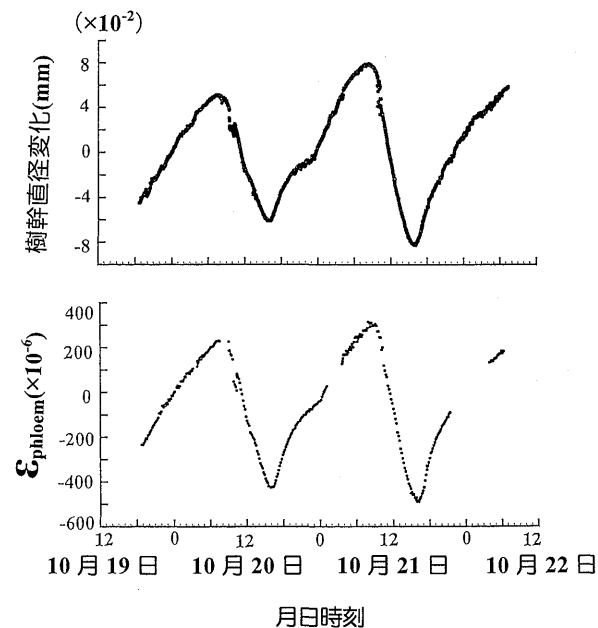


図 3-1. 「ひずみ」(ϵ) 変化と樹幹直径日変化の比較
上: 差動トランスデューサー (D.T.) により測定した樹幹直径日変化, 下: 「ひずみゲージ」により測定した「ひずみ」(ϵ) (師部「ひずみ」; ϵ_{phloem}) の変化

ジ」により得られる ε の変化は、D.T. によって測定される直径日変化と直接比較することはできない。そこで、「ひずみゲージ」で測定された ε の変化と、D.T. によって測定された樹幹直径日変化を比較するために、 ε を「ひずみゲージ」を取り付けた部位の樹幹半径と (3-2) 式を用いて直径日変化に換算した。

$$\frac{2\pi(r+\Delta r)-2\pi r}{2\pi r} = \varepsilon \quad (3-1)$$

$$\therefore \frac{\Delta r}{r} = \varepsilon \quad (3-2)$$

ここで、 r は樹幹半径 (mm)、 Δr は計算された樹幹の直径日変化 (mm) を示す。

D.T. によって測定した樹幹と ε ($\varepsilon_{\text{phloem}}$) の変化から計算した樹幹直径変化はきわめて高い相関 ($r=0.9826$, $p < 0.001$) を示した (図 3-2)。したがって、回帰係数は低い ($a=0.3207$) もの、 ε の変化は、樹幹直径の膨張・収縮挙動と酷似するパターンを示すといえる。

以上の結果は、「ひずみゲージ」は樹幹直径の膨張・収縮量は測定できないものの、樹幹直径日変化のパターンを測定するにはきわめて有効であることを示している。

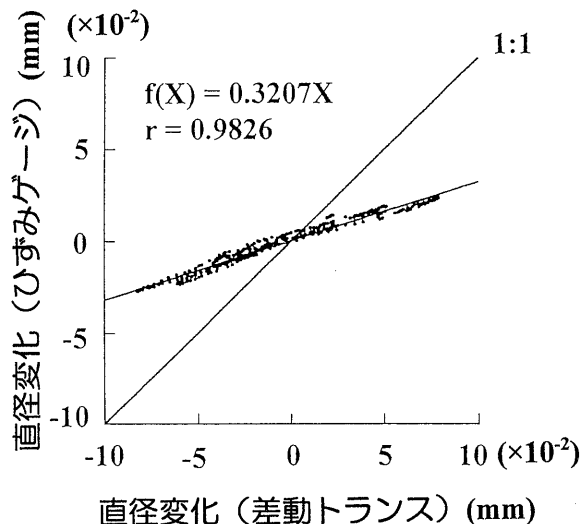


図 3-2. 差動トランスデューサー (D.T.) により実測した直径変化と「ひずみゲージ」により測定した「ひずみ」(ε) の変化から計算した直径変化の関係

第 4 章 直径日変化と水ポテンシャル、樹液流速および蒸散速度の関係

4-1. 緒言

本章では、ヒノキの力枝において、師部組織表面と木部表面で直径日変化 (師部直径日変化および木部直径日変化) を測定し、それらの違いについて明らかにするとともに、枝の木部直径日変化と葉の水ポテンシャル、蒸散速度および樹液流速との関係を明らかにした。さらに、枝における蒸散速度の日変化パターンをこれらの関係から推定する方法について提案した。一連の調査は、大気の状態が比較的安定する秋におこなった。

4-2. 材料と方法

4-2-1. 材料

供試木として、奈良県森林技術センターに生育する 27 年生ヒノキ (樹高: 11.61 m, 胸高直径: 0.17 m) を用いた。枝下高と樹冠直径はそれぞれ 3.54 m と 5.25 m であった。地上から 4.48 m の高さの樹幹北側に力枝 (枝基部直径 5.70 cm, 長さ 2.80 m) が着生し、力枝基部から 1.54 m の位置に二次枝が着生している。

4-2-2. 方法

4-2-2-1. 樹幹と枝の直径日変化

力枝の直径日変化を「ひずみゲージ」により測定した。4 枚の「ひずみゲージ」(KFG-5-120-C 1-11; 共和電業, 東京) を、力枝の基部から枝の先端に向かって 0.70 m (直径 3.6 cm) と 1.90 m (直径 2.2 cm) の位置に 2 枚ずつ設置した。2 枚の「ひずみゲージ」のうち、1 枚は師部組織表面に、もう 1 枚は木部表面に、それぞれ枝の円周に沿って第 2 章 2-2-2 の方法により取り付け、師部組織表面での「ひずみ」(師部「ひずみ」; $\varepsilon_{\text{phloem}}$) と木部表面での「ひずみ」(木部「ひずみ」; $\varepsilon_{\text{xylem}}$) を測定した (図 4-1)。さらに、樹幹直径日変化を測定するために、地際から 1.48 m, 4.17 m, 4.48 m および 5.14 m の高さの樹幹の木部表面に「ひずみゲージ」を樹幹円周に沿って水平に取り付け、 $\varepsilon_{\text{xylem}}$ を測定した (図 4-1)。 $\varepsilon_{\text{phloem}}$ および $\varepsilon_{\text{xylem}}$ は、データロガー (TDS-303; 東京測器研究所, 東京, 日本) を使い、1997 年 10 月 9 日から 23 日および 1998 年 9 月 9 日から 10 月 11 日の期間、10 分間隔で記録した。

4-2-2-2. 樹液流速

力枝において樹液流速を測定した。樹液流速は、ヒートパルス法 (Marshall 1958) (第 2 章, 2-3) によって測定した。サーミスタおよびヒーターを、枝基部から枝先端に向かった 0.7 m の部位において、木部表面から深さ 5 mm の位置に設置した (図 4-1)。樹液流速の測定は、1997 年 10 月 9 日から 23 日および 1998 年 9 月 9 日から 10 月 11 日の期間に 10 分間隔でおこなった。ヒートパルス法によって得られる測定値は、樹幹あるいは枝の一横断面の一点に

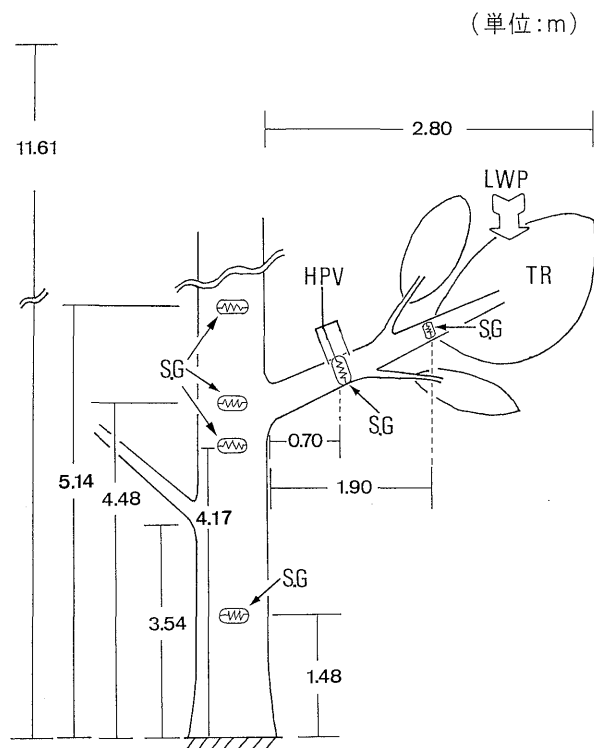


図4-1. 各種センサー設置位置と蒸散速度および葉の水ポテンシャル測定位置

S.G:「ひずみゲージ」、HPV:ヒートパルスセンサー(サーミスタおよびヒーター)、LWP:葉の水ポテンシャル測定試料採取位置、TR:蒸散速度測定位置

におけるヒートパルスの移動速度である（第2章、2-3）。そこで深さ5mmの位置に取り付けたセンサーでヒートパルス速度を測定している間、さらにもう一組のセンサーを用いて、枝半径方向に沿って木部表面から深さ1mmから17mmまで5mm置きにセンサーを設置する深さを順次変えながら、それぞれの深さでヒートパルス速度を測定した。そして、第2章2-3の方法により枝横断面における体積ヒートパルス速度（HPV_{vol}）を求めた。

4-2-2-3. 蒸散速度

蒸散速度（TR）は、力枝先端の日当たりの良い当年生葉において、第2章2-4の方法により、1997年10月9日から23日および1998年9月9日から10月11日の期間に10分間隔で測定をおこなった（図4-1）。

4-2-2-4. 葉の水ポテンシャル

葉の水ポテンシャル（LWP）は、力枝先端付近に着生する当年生葉を採取し、第2章2-4の方法により測定した（図4-1）。測定は1997年10月9日から15日の期間、20分あるいは30分間隔でおこなった。

4-2-2-5. 気象要因

光合成有効量子束密度（PPFD）および飽差（VPD）の日変化を10分間隔で第2章2-6の方法により測定した。

4-2-2-6. 「ひずみ」変化速度の計算

「ひずみゲージ」によって測定した ϵ から、「ひずみ」変化速度（ $R\epsilon$ ）を次式により計算した。

$$R\epsilon = \frac{d\epsilon}{dt} \quad (4-1)$$

ここで、 $R\epsilon$ は時間 t における「ひずみ」変化速度を示す。

4-2-2-7. 水収支変化速度の計算

HPV_{vol}とTRから枝における水収支変化速度を推定した。推定水収支変化速度（EWBR）を計算するために、実測したTRの日変化が枝全体の蒸散速度の日変化と同じパターンを示すと仮定した。また、TRとHPV_{vol}では単位が異なる。そこで、一日における蒸散量と樹液流量が等しいと仮定し、TRとHPV_{vol}が（4-2）式の条件を満足するように、TRとHPV_{vol}を相対値化した。

$$\int_0^{24} RTR(t)dt = \int_0^{24} RHPV_{vol}(t)dt = 1 \quad (4-2)$$

ここで、 $RTR(t)$ は時間 t におけるTRの相対値を、 $RHPV_{vol}(t)$ は時間 t におけるHPV_{vol}相対値を表す。そこで、EWBRは、（4-3）式により計算した。

$$EWBR(t) = RHPV_{vol}(t) - RTR(t) \quad (4-3)$$

ここで、EWBR(t)は時間 t における推定水収支変化速度である。

4-2-2-8. 蒸散速度日変化パターンの計算

推定蒸散速度（ETR）は、（4-4）式によって計算した。

$$ETR(t) = HPV_{vol}(t) - a \cdot R\epsilon_{xyiem}(t) \quad (4-4)$$

ここで、 $R\epsilon_{xyiem}$ は木部表面で測定した木部「ひずみ」（ ϵ_{xyiem} ）を（4-1）式によって換算した「ひずみ」変化速度（ $R\epsilon$ ）、 a は夜間におけるHPV_{vol}と $R\epsilon_{xyiem}$ との回帰直線の傾きをそれぞれ表す。

4-3. 結果

4-3-1. 測定期間における気象要因

調査期間前に、5mm以上の降水量がたびたび観測された。測定期間中の天候は、晴れ（1997年10月9日、22日）、曇り（1997年10月11日、1998年10月10日）、晴れ時々曇り（1997年10月10日から15日、1998年9月11日）であった。

4-3-2. 「ひずみ」と葉の水ポテンシャルの関係

枝の師部および木部表面において測定をおこなった ϵ とLWPの日変化は、夜明けにピークを示した後、午後遅くに最小値に達するまで順次減少した。最小値に達した後は、ふたたび増加した（図4-2）。LWPと ϵ の日変化は酷似したパターンを示したものの、LWPと ϵ の関係は、ヒステリ

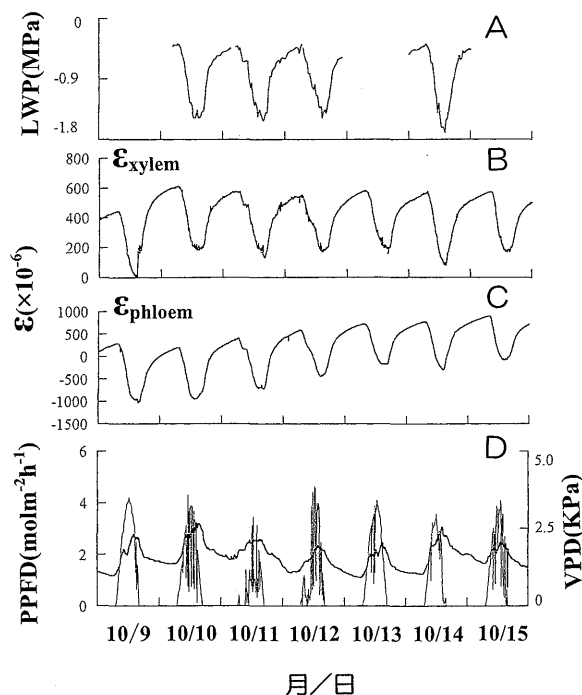


図 4-2. 葉の水ポテンシャル (LWP), 枝の木部および師部表面で測定した「ひずみ」(ϵ), 光合成有効量子束密度 (PPFD) および飽差 (VPD) の日変化
A: LWP, B: 木部「ひずみ」(ϵ_{xylem}), C: 師部「ひずみ」(ϵ_{phloem}), D: 光合成有効量子束密度 (細線) と飽差 (太線)

シスループを描いた (図 4-3)。ヒステリシスの大きさは、測定日によって異なった。しかし、木部表面で測定した ϵ (木部「ひずみ」; ϵ_{xylem}) は、師部表面で測定した ϵ (師部「ひずみ」; ϵ_{phloem}) よりもヒステリシスは小さかった。LWP の日変化と ϵ_{phloem} の関係は、測定日ごとに变化した。一方、LWP の日変化と ϵ_{xylem} の関係は、測定日と無関係に一定の関係にあった (図 4-3)。

4-3-3. 木部「ひずみ」と木部「ひずみ」変化速度、体積ヒートパルス速度、蒸散速度、推定水収支変化速度および推定蒸散速度の関係

木部「ひずみ」(ϵ_{xylem}) から (4-1) 式を用いて計算した木部「ひずみ」変化速度 ($R\epsilon_{\text{xylem}}$) の日変化は、午前中に負の値を示し、午後に正の値を示した。 $R\epsilon_{\text{xylem}}$ は、夜明けに減少を開始し、午前中に最小値に達し、その後急速に増加した。そして午後遅くにピークに達した後、日没まで急速に減少し、その後、夜間は緩やかに減少した (図 4-4)。

第 2 章 2-3 に示した方法により求めた体積ヒートパルス速度 (HPV_{VOL}) は、夜明け後数時間経過した後に上昇を開始し、午後に最大値に達した後、日没までは減少し、その後緩やかに減少した (図 4-4)。

蒸散速度 (TR) は、夜明けに上昇を開始し、正午に最大値に達し、その後日没まで減少し、日没後にはゼロになった (図 4-4)。

HPV_{VOL} の日変化は、TR の日変化に数時間遅れた。 HPV_{VOL} が最大値に達した時刻は、TR のそれと比較しておよそ 4 時間遅れた。TR がゼロになった夜間は、 HPV_{VOL}

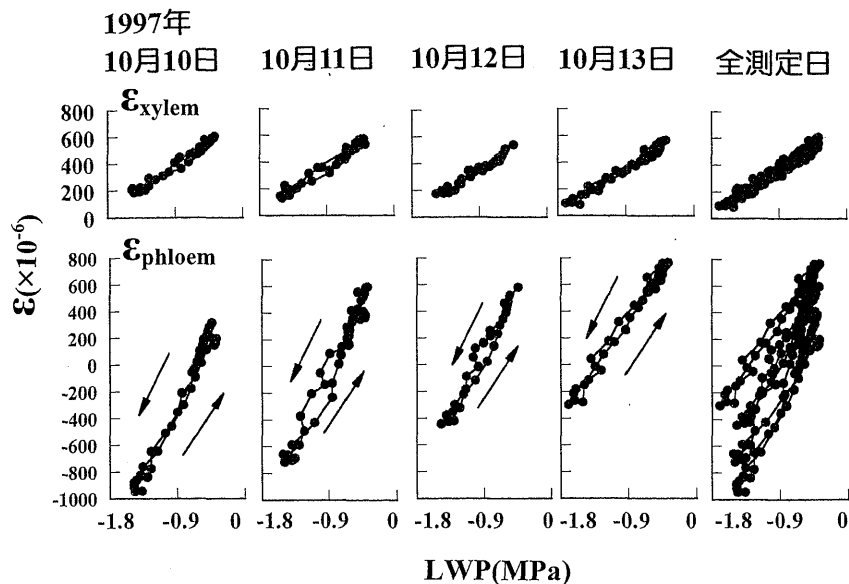


図 4-3. 葉の水ポテンシャル (LWP) と枝の師部および木部組織表面で測定した「ひずみ」(ϵ) の関係

矢印は朝から正午および正午から夜に向けての時間方向を表す

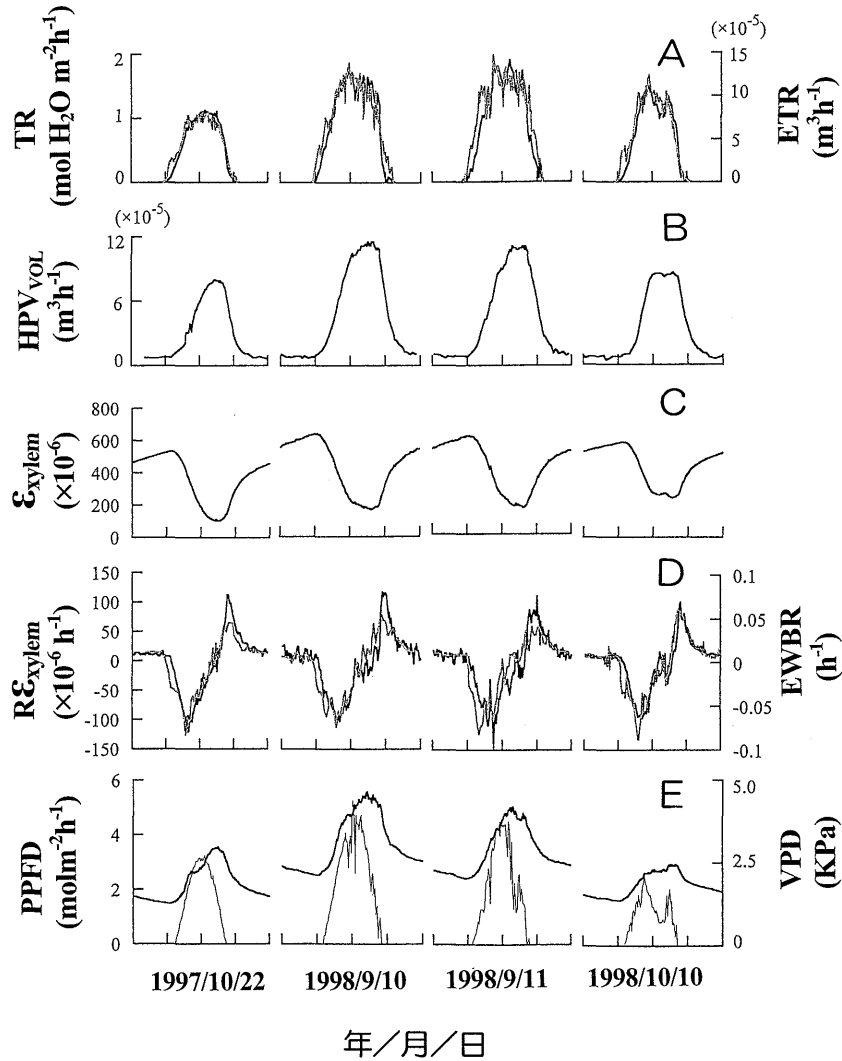


図4-4. 蒸散速度 (TR), 推定蒸散速度 (ETR), 体積ヒートパルス速度 (HPV_{vol}), 木部「ひずみ」 (ϵ_{xylem}), 木部「ひずみ」変化速度 ($R\epsilon_{\text{xylem}}$), 推定水収支変化速度 (EWBR), 光合成有効光量子束密度 (PPFD), 飽差 (VPD) の日変化
A: TR (黒線), ETR (灰色線), B: HPV_{vol}, C: ϵ_{xylem} , D: $R\epsilon_{\text{xylem}}$ (黒線), EWBR (灰色線), E: PPFD (細線), VPD (太線)

は一定の割合で徐々に減少した (図4-4)。

TRが上昇を開始すると同時に, $R\epsilon_{\text{xylem}}$ は負の値を示した。TRが最大値に達した時刻に, $R\epsilon_{\text{xylem}}$ は最小値を示した。TRがゼロを示した時刻に, $R\epsilon_{\text{xylem}}$ は最大値を示した。HPV_{vol}が最大値を示した時刻に, $R\epsilon_{\text{xylem}}$ はゼロとなった (図4-4)。TRがゼロとなった夜間における $R\epsilon_{\text{xylem}}$ と HPV_{vol} の関係は高い直線関係を示した (1997; $y = 4.015 \times 10^{-7}x$, $r^2 = 0.922$, $p < 0.001$, 1998; $y = 5.798 \times 10^{-7}x$, $r^2 = 0.914$, $p < 0.001$) (図4-5)。

(4-3)式により計算した推定水収支変化速度 (EWBR) の日変化は, $R\epsilon_{\text{xylem}}$ の日変化と酷似した変化を示した。また, (4-4)式により計算した推定蒸散速度 (ETR) の日変化は, TRの日変化と酷似したパターンを示した (図4-4)。

4-3-4. 樹幹と枝の木部「ひずみ」日変化パターンの違い

枝および樹幹において測定した木部「ひずみ」 (ϵ_{xylem}) の日変化を図4-6に示した。 ϵ_{xylem} の日変化は, ϵ_{xylem} を測定したすべての部位で, 日中に収縮し, 夜間に膨張する酷似したパターンを示した。しかし, 1日のうちで, ϵ_{xylem} の最大値, 最小値が現れる正確な時刻は, 樹幹と枝で異なった。枝における ϵ_{xylem} の最大・最小値を示す時刻は, 枝よりも樹幹で遅れた。

4-4. 考 察

4-4-1. 節部直径日変化と木部直径日変化の違い

「ひずみゲージ」で測定した ϵ の日変化は, 枝および樹幹の直径日変化を示す (第3章)。

力枝の師部表面において測定した ϵ (師部「ひずみ」; ϵ_{phloem}) の日変化は、第3章で測定した ϵ_{phloem} の日変化(図3-1)と酷似したパターンを示した(図4-2)。また、木部表面で測定した ϵ (木部「ひずみ」; ϵ_{xylem}) の日変化は、 ϵ_{phloem} と酷似したパターンを示した(図4-2)。このことから、枝の木部表面においても直径日変化が生じていることが明らかとなった。

ϵ_{phloem} と ϵ_{xylem} の日変化は、LWP の日変化と酷似したパターンを示した(図4-2)。Klepper *et al.* (1971) と Parlange *et al.* (1975) は、直径日変化と LWP の変化との間には時間差があることを指摘している。そのため、直

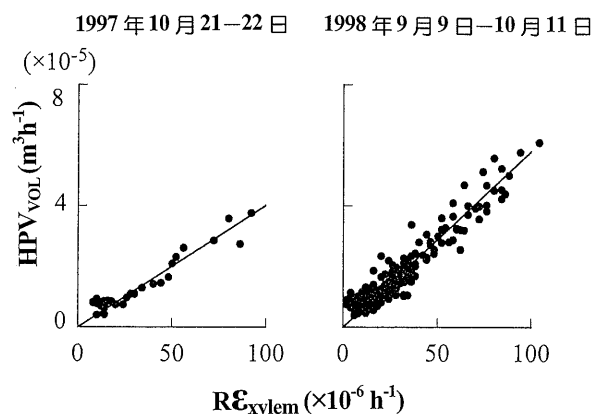


図4-5. 夜間における木部「ひずみ」変化速度 ($R\epsilon_{\text{xylem}}$) と体積ヒートパルス速度 (HPV_{vol}) の関係

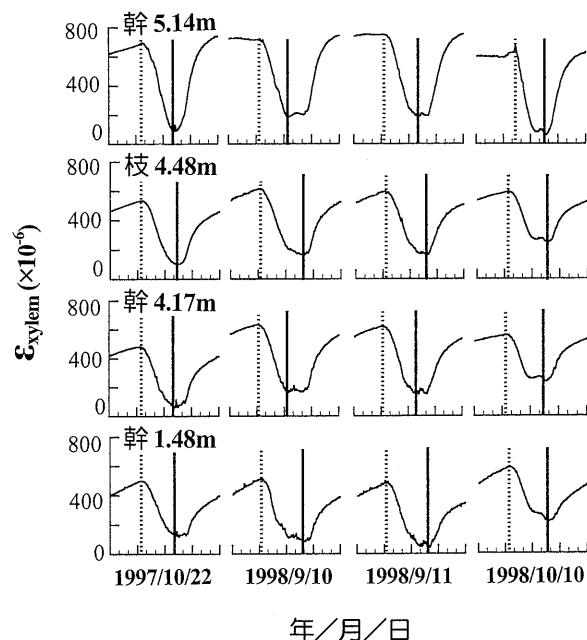


図4-6. 枝および樹幹の木部「ひずみ」(ϵ_{xylem}) の日変化
破線: 「ひずみ」の最大値出現時刻, 実線: 「ひずみ」の最小値出現時刻

径日変化と LWP との関係はヒステリシスループを示す (Klepper *et al.* 1971) (図4-3)。しかし、LWP と直径日変化とのヒステリシスループの大きさは、木部表面で測定した直径日変化 (木部直径日変化; ϵ_{xylem}) よりも、師部表面で測定した直径日変化 (師部直径日変化; ϵ_{phloem}) で大きくなった (図4-3)。このことは、木部直径日変化は、師部直径日変化と比較し、LWP の変化に対し時間の遅れが少なく、LWP の日変化とより酷似したパターンを示すことを表している。

師部組織のサイズの日変化は、蒸散活動にともなう木部組織の水ポテンシャルの変化によって、師部組織と木部組織の間に、師部組織→木部組織あるいは木部組織→師部組織への2方向の水分移動が生じることにより引き起こされる (Dobbs and Scott 1971; Molz and Klepper 1973; Jarvis 1975; Herzog *et al.* 1995)。師部組織のサイズの日変化は樹液流速の日変化と関係して5過程に分類される (Herzog *et al.* 1995) (図4-7, 4-8)。したがって、師部組織表面で測定した師部直径日変化の LWP の変化に対する時間的な遅れは、蒸散活動により生じられる木部組織の水欠差に対する師部組織-木部組織間における緩やかな水分拡散によって生じると考えられる (Molz and Klepper 1973)。しかし、木部辺材組織は、水分通導組織として機能し、蒸散活動に必要な多量の水分を葉へ供給する。そのため、木部組織表面で測定した木部直径日変化は、木部組織から師部組織あるいはその逆の水分拡散による影響はほとんど受けないと考えられる。したがって、LWP の変化に対する木部直径日変化の時間の遅れは生じない。

LWP の日変化と師部直径日変化との関係は、測定日ご

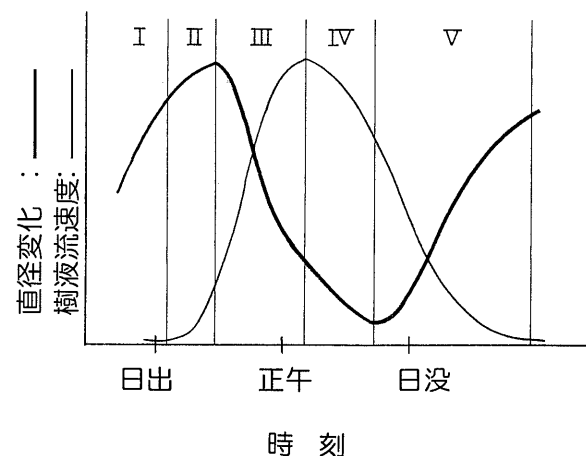


図4-7. 樹液流速と樹幹師部組織表面で測定した直径日変化の模式図

I: 夜間, II: 樹液流速の上昇に対し、直径変化の収縮開始が遅れる期間, III: 樹液流速が最大に達するまで、樹幹直径が急速に減少する期間, IV: 樹液流速の最大値と樹幹直径の最小値の折り返し時刻が異なる期間, V: 樹液流速が夜間のレベルに向けて順次低下するとともに、樹幹直径が増加する期間 (Herzog *et al.* 1995 改変)

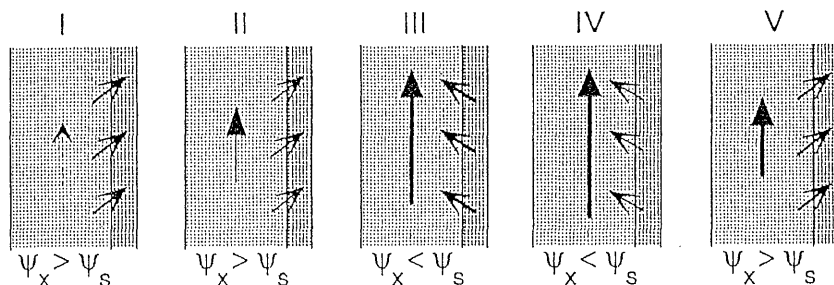


図 4-8. 樹幹内樹液流の日変化と辺材部組織（明部）と伸縮をおこなう篩部組織（暗部）間の水分移動

ψ_x , ψ_s は、水分移動方向を決定する辺材部組織および篩部組織の水ポテンシャルの勾配を表す。垂直方向の矢印の太さは樹液流速を表す。傾斜矢印は辺材部組織と篩部組織間の水分移動を表す。(Herzog *et al.* 1995 改変)

とに変化した（図 4-3）。篩部組織表面で測定した直径日変化には、篩部組織の細胞分裂による肥大成長およびそれら細胞の成熟に伴う細胞壁弾性率の変化が含まれる。それに対し、篩部組織を取り除き木部表面で測定した木部直径日変化と LWP の関係は測定日によって変化しない（図 4-3）。したがって、樹木の水分生理の観点から、直径日変化と LWP との関係を議論するときには、篩部直径日変化を測定するよりも、木部直径日変化を測定する方が妥当であると考えられる。

4-4-2. 木部直径日変化と葉の水ポテンシャルの関係

LWP は水収支（樹液流量－蒸散量）を表す（Larcher 1995）。枝の木部直径日変化は、LWP の日変化と酷似したパターンを示した（図 4-2, 4-3）。したがって、このことは木部直径日変化が葉の水ポテンシャル、ひいては木部の水ポテンシャルの変化によって生じ、ヒノキの枝で測定した木部直径日変化は、枝の水収支を反映していることを示す。

4-4-3. 木部直径日変化、蒸散速度および樹液流速の関係

時間 t における樹体内水分量 ($WC(t)$) は、(4-5) 式によって表される。

$$WC(t) = WC(t - \Delta t) - \Delta Tr(t) + \Delta Sap(t) \quad (4-5)$$

$\Delta Tr(t)$ は時間 Δt 間における蒸散量、 $\Delta Sap(t)$ は時間 Δt 間における樹液の流入量、 $WC(t - \Delta t)$ は時間 $t - \Delta t$ における水分量を示す。したがって、水収支の変化速度は、(4-6) 式によって表される。

$$\{WC(t) - WC(t - \Delta t)\} \cdot 1/\Delta t = -\frac{dTr}{dt} + \frac{dSap}{dt} \quad (4-6)$$

$WC(t) - WC(t - \Delta t)$ は時間 Δt 間における水分の増減量つまり水収支を表し、 $\{WC(t) - WC(t - \Delta t)\} \cdot 1/\Delta t$ は時間 t における水収支の変化速度を表す。 dTr/dt と $dSap/dt$ は、それぞれ蒸散速度 (TR) と樹液流速を表す。したがって、(4-3) 式から計算した EWBR の日変化は、枝の水収支の日変化を表すといえる。

HPV_{VOL} の日変化は、TR の日変化よりも遅れて変化し

た（図 4-4）。したがって、水収支の日変化は、樹液流速日変化が TR の変化に対して時間の遅れがあることによって生じることを示す。木部「ひずみ」(ϵ_{xylem}) から計算した木部「ひずみ」変化速度 ($R_{\epsilon_{xylem}}$) すなわち、木部直径変化速度の日変化は、EWBR の日変化と酷似したパターンを示した（図 4-4）。したがって、木部直径変化速度 ($R_{\epsilon_{xylem}}$) の日変化は、水収支の変化速度（樹液流速－蒸散速度）の日変化を表すといえる。つまり、木部直径日変化 (ϵ_{xylem}) が最小値から最大値へと変化する期間は、木部直径変化速度 ($R_{\epsilon_{xylem}}$) は正の値を示し、水分補給速度が蒸散による水分損失速度よりも上回っていることを示す。一方、木部直径日変化が最大値から最小値へと変化する期間は、木部直径変化速度は負の値を示し、蒸散による水分損失速度が水分補給速度よりも上回っていることを示す。

4-4-4. 蒸散速度の日変化パターンの推定

蒸散速度 (TR) は、樹木の水分状態を表現する重要な指標である。枝の木部直径日変化は、枝の水収支の日変化を反映する（本章、4-4-3）。夜間、蒸散活動が完全に停止した後、木部直径は一定の緩やかな割合で増加した（図 4-4）。夜間における木部直径変化速度と樹液流速は、高い相関関係を示した（図 4-5）。日中、蒸散によって消費された樹体内の貯留水分は、夜間の樹液流によって補給される（Nadezhdina 1999）。夜間における木部直径変化速度 ($R_{\epsilon_{xylem}}$)、すなわち水収支変化速度と樹液流速との関係は、次式により表される。

(4-6) 式において、

$$\frac{dTr}{dt} = 0$$

$$\therefore \{WC(t) - WC(t - \Delta t)\} \cdot 1/\Delta t = \frac{dSap}{dt} \quad (4-7)$$

したがって、夜間の木部直径変化速度は樹液流速を反映しているといえる。

夜間における枝の木部直径変化速度と樹液流速の関係

から、枝の木部直径変化速度を HPV_{VOL} に換算し、(4-4) 式を用いて蒸散速度 (TR) の日変化パターンを推定した。推定した TR (ETR) の日変化と実測した TR の日変化は酷似したパターンを示した (図 4-4)。このことは、蒸散速度の日変化パターンを木部直径日変化と樹液流速速度を同時に測定することにより推定できることを示している。

4-4-5. 樹幹と枝の木部直径日変化パターンの違い

枝および樹幹において測定した木部直径日変化 (ϵ_{xyiem}) は、日中に収縮し夜間に膨張する酷似したパターンを示した。しかし、 ϵ_{xyiem} の最大・最小値が現れる正確な時刻は、樹幹に対し枝では僅かに遅れる傾向を示した (図 4-6)。このことは枝は樹幹と比較し、水分補給に僅かな時間の遅れがあることを示唆している。この原因として、樹幹あるいは枝の横断面における樹液流速速度の分布が一樣でないこと (Swanson 1967; 上田・吉川 1994; 瀧澤ら 1996)、比葉面積水分通導度 (leaf specific hydraulic conductivity) が樹幹に比べて枝では低いこと (Zimmerman 1983) などが考えられる。

第 5 章 強度枝打ちヒノキ林分における枯死被害と強度枝打ちヒノキ樹幹横断面における水分通導部の変化

5-1. 緒 言

Sachsse (1965) は、枝打ちをおこなうことで辺材の心材化が促進することを示唆した。このことは、枝打ちによって樹幹横断面における水分通導面積が減少する可能性があることを示している。そこで、強度の枝打ちを実施した後、夏の干ばつを経験したヒノキ 3 林分における枯死被害を調査するとともに、ヒノキについて枝打ちを実験的におこない樹幹における水分通導部の変化について調査した。

5-2. 材料と方法

5-2-1. 強度枝打ちヒノキ林分における枯死被害

奈良県内のヒノキ同齢林 3 林分 (林分 A, B および C) について調査した。林分 A (林齢: 22 年, 標高 320 m) は新庄町, 林分 B (林齢: 25 年, 標高 160 m) および林分 C (林齢: 15 年, 標高 350 m) は明日香村に位置する。林分 A, B および C の林分密度はそれぞれ 1100 本/ha, 2000 本/ha および 2000 本/ha である (表 5-1)。林分 A および林分 C は、1990 年春に枝打ちを実施した。林分 B は、1991 年春に枝打ちを実施した。すべての林分において 1991 年秋に深刻な枯死被害が発生した。

1992 年 9 月に林分 A, B および C に、それぞれに 10×10 m のプロット (プロット A, B および C) を設定した。プロット内に出現したヒノキの本数を数えるとともに、胸高直径、樹高、枝打ち実施前および実施後の枝下高をプロット内に含まれるヒノキすべてについて測定した。さらに、葉の色から枯死を判断し、枯死本数を記録した。それぞれ

表 5-1. 調査林分の概要

調査林分	A	B	C
斜面傾斜	35°	17°	40°
斜面方位	北東	北	北西
林分面積	1.2ha	0.50ha	0.70ha
樹齢	22	25	15
林分密度	1100 本/ha	2000 本/ha	2000 本/ha

表 5-2. 調査プロット内における個体数と枯死率および胸高直径、樹高、枝下高、打上高、枝打ち率 (平均値 \pm SD)

調査プロット	A	B	C
個体数	11	21	20
胸高直径	17.1 \pm 1.4 cm	13.4 \pm 1.9 cm	13.3 \pm 1.7 cm
樹高	13.3 \pm 0.7 m	12.3 \pm 0.8 m	9.9 \pm 0.7 m
枝下高			
枝打ち前	5.2 \pm 0.6 m	1.7 \pm 0.2 m	1.4 \pm 0.5 m
枝打ち後	9.2 \pm 0.8 m	8.4 \pm 0.7 m	7.3 \pm 0.7 m
打上高*	4.0 \pm 1.0 m	6.7 \pm 0.7 m	6.0 \pm 0.7 m
枝打ち率			
樹冠長に対する**	49.4 \pm 7.3%	63.9 \pm 4.5%	70.0 \pm 5.5%
樹高に対する***	30.0 \pm 6.1%	54.9 \pm 4.0%	60.7 \pm 6.7%
枯死率	81.8%	23.8%	81.0%

*: (枝打ち後の枝下高) - (枝打ち前の枝下高)

** : (打上高) $\times 100 / \{ (\text{樹高}) - (\text{枝打ち前の枝下高}) \}$

***: (打上高) $\times 100 / (\text{樹高})$

のプロットにおけるプロット内のヒノキの本数、胸高直径、樹高、枝打ち実施前後の枝下高、打上高および枯死率を表 5-2 に示す。

1989 年、1990 年および 1991 年における夏期の降水量を日本気象協会発行奈良県気象月報により調べた。

5-2-2. 枝打ちによる樹幹辺材部の通水阻害

供試木として、奈良県森林技術センター室生林木育種園内のヒノキ同齢林 (奈良県宇陀郡室生村, 標高: 580 m, 林分密度: 1100 本/ha, 樹齢: 23 年) から 2 個体を選んだ。そのうち、1 個体 (胸高直径: 16.5 cm, 樹高: 11.3 m) は枝打ちを実施し (枝打ち処理木)、残り 1 個体 (胸高直径: 16.5 cm, 樹高: 11.3 m) は枝打ちを実施しなかった (対照木)。枝打ち処理木における枝打ち実施前の樹冠長および枝下高はそれぞれ 9.3 m と 2.0 m で、対照木はそれぞれ 9.9 m と 1.4 m であった。枝打ちは鉋を用いて 1995 年 12 月におこない、地上から高さ 6.4 m より下方の枝をすべて打ち落とした。その結果、打上高は 4.4 m で、枝打ち実施後の枝打ち処理木の樹冠長および枝下高はそれぞれ 4.9 m および 6.4 m になった。また、枝打ち痕の数は 49 個、枝打ち痕のサイズは、縦長 49.5 ± 27.9 mm (平均 \pm SD)、幅 32.2 ± 14.9 mm (平均 \pm SD) であった。枝打ち痕の最大の縦長および幅はそれぞれ 109.6 mm と 62.1 mm であった。

枝打ちが樹幹横断面における水分通導に及ぼす影響を調査するために 1% 酸性フクシン水溶液 60 l を、第 2 章 2-5 の方法により、枝打ち処理木および対照木に注入し、樹幹横断面における水分通導面積を調べた。枝打ち処理木は

1996年9月9日から15日まで、対照木は1996年9月28日から10月4日まで、それぞれ7日間かけて染色液を注入した。染色液の注入を終了した翌日に伐倒した。枝打ち処理木については、すべての枝打ち痕に番号をつけ、それらの位置を記録した。樹幹横断面における染色液の上昇パターンを確認するため、5~10 cmの厚さで樹幹を玉切りし、その断面のコピーを取った。樹幹横断面における、染色部面積、非染色部面積、心材・辺材部を除く非染色部の面積を、樹幹横断面のコピーをプランメータでトレースすることにより求めた。さらに、樹幹の染色部、心材を除いた非染色部および心材部からそれぞれ15サンプル(1×1×1 cm)を採取し、生重量と全乾重量(105°C, 120時間)を測定し含水率を計算した。

5-3. 結 果

5-3-1. 枯死木の発生と気象条件

プロットA, BおよびCにおけるヒノキの枯死率は、それぞれ81.8%, 23.8%および81.0%であった(表5-2)。それぞれのプロットにおける枯死木と生育木の胸高直径には明らかな違いは認められず(プロットA: $t=2.26$, $p>0.05$, プロットB: $t=2.09$, $p>0.05$, プロットC: $t=2.09$, $p>0.05$)、胸高直径と無関係に枯死が生じた。

1989年, 1990年および1991年における7月から8月までの総降水量はそれぞれ609 mm, 615 mm および209 mmで, 1991年における夏期の降水量はきわめて少なかった。

5-3-2. 枝打ち処理木と無処理木の樹幹横断面における染色状況

樹幹横断面における染色状況を写真5-1に示す。対照木では辺材部が一様に染色され、樹幹および樹幹に着生した枝の心材部と移行材部は染色されなかった(写真5-1 A)。それに対し、枝打ち処理木では枝打ち痕に接する部位の辺材部は染色されなかった(写真5-1 B)。非染色部は、枝打ち痕表面から心材部まで枝打ち痕の幅と同じ幅で広がった。写真5-1 Bに示した部位より20 cm上方の樹幹横断面における染色状況を写真5-1 Cに示す。非染色部は、枝打ち痕から遠ざかるにしたがい徐々に面積を減少させながら樹幹縦方向へ広がった(写真5-1 C, 図5-3)。4カ所に枝打ち痕(枝打ち痕幅: 3~4 cm, 枝打ち痕長: 4~7 cm)がある部位の樹幹横断面における染色面積は著しく減少した(写真5-1 D)。樹幹横断面における非染色部面積は、「辺材部の厚さ×枝打ち痕の幅」と高い相関関係を示した(図5-1, $r=0.938$, $p<0.001$)。非染色部の樹幹縦方向への拡がりには、枝打ち痕長と高い相関関係を示し(図5-2, $r=0.829$, $p<0.001$)、非染色部の樹幹縦方向の拡がりは最大で1.1 mであった。図5-3に枝打ち処理木における非染色部の樹幹縦方向における面積変化を例示する。非染色部の面積は、枝打ち痕のサイズと無関係に、枝打ち痕のある横断面で最も大きく、枝打ち痕から遠ざかるにしたがい減少した。

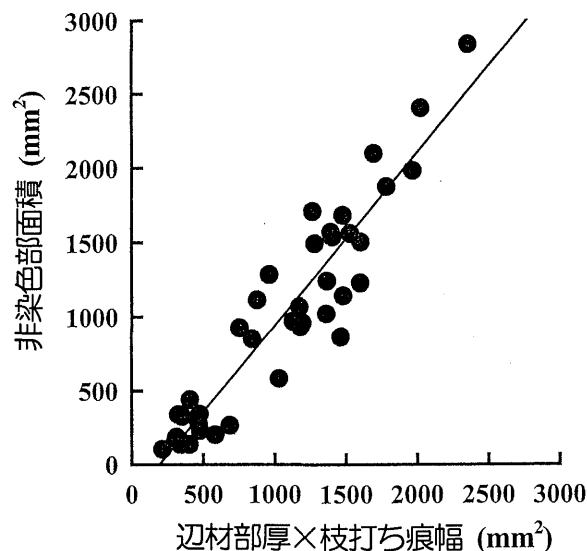


図5-1. 非染色部面積と辺材部厚と枝打ち痕幅の積との関係

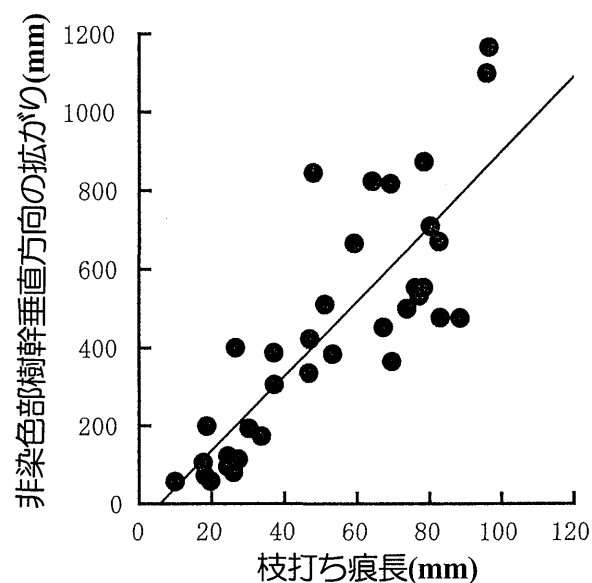


図5-2. 枝打ち痕長と樹幹垂直方向における非染色部の拡がりとの関係

5-3-3. 樹幹垂直方向における染色面積の変化

樹幹横断面における染色部の占める割合の垂直変化を図5-4 Aに示す。樹幹根元とその付近では、通常、樹幹横断面において心材部および移行材が高い割合を占める。したがって、対照木の樹幹横断面に占める染色部の割合は、樹幹の根元付近で低く(約50%)、樹幹の上方へと向かうにしたがい増加し、樹冠先端部付近ではほぼ100%に達した。それに対し、枝打ち処理木における樹幹横断面に占める染色部の割合は、地際から1.5 m~7.0 mの枝打ちを実施した樹幹範囲で著しく減少した。地際から1.5 mまでの樹幹範

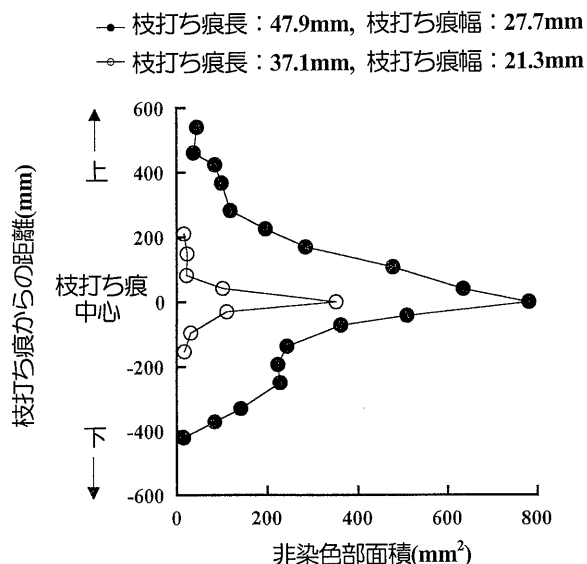


図 5-3. 非染色部面積の樹幹垂直方向における変化

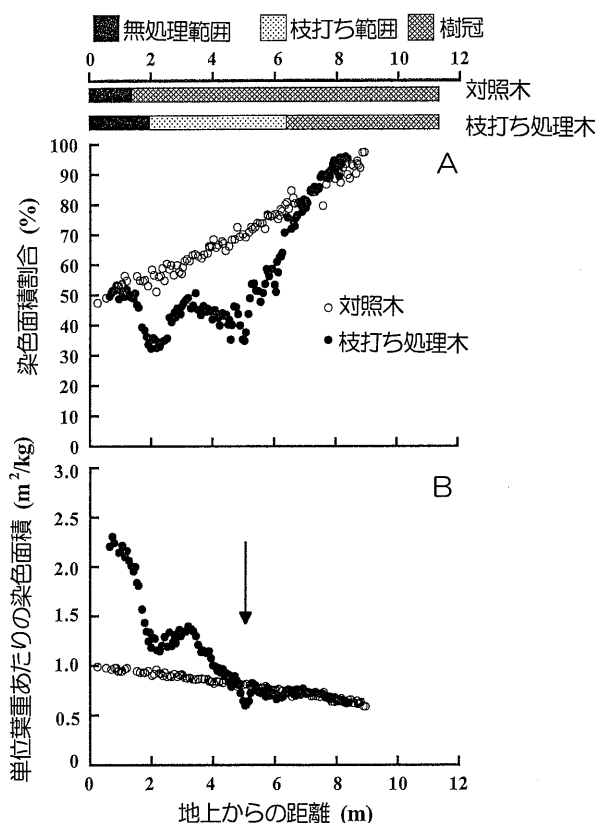


図 5-4. 枝打ち処理木と対照木の染色面積の垂直分布
A：樹幹横断面に占める染色面積割合の垂直分布，B：単位葉重あたりの染色面積の垂直分布，矢印：枝打ち処理木における単位葉重あたりの染色面積の著しい減少

図と 7.0 m から樹幹先端までの枝打ちを実施しなかった樹幹範囲における染色部の占める割合は、対照木と酷似していた。単位葉重あたりの染色面積は、枝打ち処理木の樹冠直下で部分的に減少した（図 5-4 B）。

5-3-4. 染色部、非染色部および心材部の含水率

染色された辺材部、心材部および心材部を除いた非染色部の含水率は、それぞれ $165.2 \pm 44.7\%$ （平均 \pm SD）、 $26.7 \pm 4.3\%$ および $29.9 \pm 8.3\%$ であった。染色された辺材部の含水率は心材部および心材を除いた非染色部の含水率よりも有意に高かった（one-way ANOVA, $F=3.22$, $p < 0.001$ ）。

5-4. 考 察

一般に、第一回目の枝打ちは胸高直径が 7 cm に達したときにおこなうとされる。また、一度におこなう枝打ちの打上高は約 2 m とされる（藤森 1975）。調査をおこなったヒノキ林分は、平均の胸高直径が 13 cm 以上であるとともに、打上高が 4 m を越えて枝打ちが実施された（表 5-2）。したがって、調査した 3 林分すべて、枝打ちの適期を過ぎた時期に、非常に強度の枝打ちをおこなった林分であるといえる。枝打ちがおこなわれたのは 1990 年および 1991 年の春であり、集団枯死が発生したのは 1991 年の秋であった。1991 年の夏期は 1989 年～1991 年の 3 年間のうち、最も降水量が少なく、最も乾燥が厳しかったといえる。したがって、調査林分で発生した集団枯死は、強度の枝打ちと夏期の異常乾燥の 2 要因によって引き起こされたと考えられる。

樹幹辺材部は、根から吸収した水を葉へ供給する水分導管経路として機能する（Zimmerman 1983）。したがって、染色液を樹幹に注入した場合、通常では辺材部は染色液によって均一に染色される（写真 5-1 A）（Greenidge 1955; 1958; Chaney and Kozlowski 1977; 飯田ら 1992）。しかし、枝打ちを実施した場合には、枝打ち痕に接する部位の辺材部は染色されなかった（写真 5-1 B）。辺材の非染色部の含水率は、心材の含水率と同程度で、辺材における染色部の含水率よりもきわめて低かった。これらのことは、枝打ちは、枝打ち痕に接する部位の辺材にエンボリズム（embolism）を生じさせ、樹幹横断面における樹液流動を部分的に阻害することを示唆している。このことは、辺材部に外傷が生じると、水分張力が生じている仮導管に空気が引き込まれ塞栓（gas emboli）が生じるために局所的な乾燥領域が辺材部に形成されること（Shain 1995）によって説明できる。

樹幹横断面において、枝打ち痕に接した通水阻害部は、枝打ち痕と同じ幅で枝打ち痕の表面から心材部へと広がった（写真 5-1 B）。樹幹横断面における通水阻害部の面積は、枝打ち痕の幅に比例した（図 5-1）。さらに、通水阻害部の樹幹縦方向への広がり、枝打ち痕の長さに比例し（図 5-2）、枝打ち痕の長さの約 9 倍にまで広がった（図 5-2）。樹

幹横断面における通水阻害部の面積は、枝打ち痕から遠ざかるにしたがい減少した(図5-3)。したがって、樹幹内における通水阻害部は、立体的にみると枝打ち痕を中心として半紡錘体の形をしているといえる。そのため、大きな枝打ち痕が2つ以上接近してある場合、樹幹横断面における通水阻害部は著しく拡大し、その結果、樹幹横断面における水分通導部を著しく低下させる(写真5-1D)と考えられる。

枝打ち処理木は、胸高直径が16 cm以上あるうえに、枝打ちの打上高は4 mを越えた。さらに、着生した枝の直径が大きく、枝打ち痕の幅と長さの平均は、それぞれ約30 mmと50 mmであった。したがって、枝打ち処理木は、枝打ちの適期を逃し枝が太くなった時期に非常に強度の枝打ちが実施された個体であるといえる。すなわち、枝打ち適期を逃したヒノキに、非常に強度の枝打ちを実施した場合には、樹幹横断面における水分通導部を著しく減少させる(図5-4A)。樹幹横断面における単位葉重あたりの水分通導面積は相対通導面積(Huber value)(Huber 1928; Zimmerman and Brown 1974)と呼ばれ、耐乾性の指標となることが知られている(Larcher 1995)。しかし、強度の枝打ちによる通水阻害の発生は相対通導面積の部分的低下を引き起こす(図5-4B, 矢印)。このことが、枝打ち適期を逃して強度の枝打ちを実施されたヒノキが、夏期に厳しい乾燥と遭遇すると枯死に至ることに関係していると考えられる。

第6章 ヒノキ衰退木の夏期乾燥期における樹幹直径日変化と水分生理状態

6-1. 緒言

樹幹直径日変化から樹木の衰退度を判断することを目的に、著しく水分通導部が減少したヒノキについて夏期の長期無降雨期間における樹幹の木部直径日変化を測定し、ヒノキ健全木と衰退木の水分生理状態の違いを樹幹の木部直径日変化から明らかにした。

6-2. 材料と方法

6-2-1. 材料

奈良県森林技術センターに生育する20年生ヒノキ2個体(Tree A: 胸高直径12.5 cm, 樹高8.54 m, 枝下高3.0 m, Tree B: 胸高直径10.5 cm, 樹高8.03 m, 枝下高3.4 m)を実験に用いた(写真6-1)。Tree AとTree Bは、単木で生育し、双方の間隔は約10 mである。Tree Aは、地際から高さ0.82 m~2.49 mの範囲の樹幹に、樹齢17年生時に受けたと推定される外傷がある(写真6-2)。

6-2-2. 方法

6-2-2-1. 樹幹直径日変化

Tree AおよびTree Bにおける樹幹の木部直径日変化を、「ひずみゲージ法」(第2章, 2-2)を用いて、地上から

3 mの高さの樹幹部位で測定した。「ひずみゲージ」(KFG-10-120-C 1-11; 共和電業, 東京)を、樹幹西側の木部表面に第2章2-2-2の方法により樹幹周囲に沿って貼付し、木部表面における ϵ (木部「ひずみ」; ϵ_{xylem})を測定した。 ϵ_{xylem} の測定は1997年8月8日から9月20日まで10分間隔でおこなった。測定した ϵ_{xylem} から木部「ひずみ」変化速度($R\epsilon_{xylem}$)を第4章(4-1)式により計算した。

6-2-2-2. 葉の水ポテンシャル

葉の水ポテンシャル(LWP)を第2章2-4の方法により測定した。1997年8月8日から9月12日まで、夜明け前の葉の水ポテンシャル(LWP_{predawn})をTree Aにおいて測定した。9月9日から12日までの4日間については、Tree AおよびTree Bの葉の水ポテンシャルを20~30分間隔で終日測定した。葉の水ポテンシャルは、樹冠下部の枝先端付近に着生した日当たりの良い当年生葉を採取し測定した。

6-2-2-3. 樹液流速速度

ヒートパルス速度を、第2章2-3の方法によって測定した。サーミスタおよびヒーターを、Tree AおよびTree Bの地際から高さ3 mの樹幹に木部表面から5 mmの深さに挿入し、ヒートパルス速度を1997年9月9日から12日まで30分間隔で測定した。また、5 mmの深さでヒートパルス速度を測定する間、さらにもう一組のセンサーを用いて、樹幹半径方向に沿って木部表面から深さ1 mmから17 mmまで5 mm置きにセンサーを設置する深さを順次変えながら、それぞれの深さでヒートパルス速度を測定した。そして、第2章2-3の方法により枝横断面におけるHPV_{vol}を求めた。HPV_{vol}から樹体全体の樹液流速速度(F_{tree})を求めるため、10月1日にTree AおよびTree Bともに樹幹を地際で切断し、その切断面から吸水させ、HPV_{vol}と吸水速度の関係を求めた。そして、樹体全体における樹液流速速度(F_{tree})をそれらの関係から次式により求めた。

$$\text{Tree A: } F_{tree} = 1.429 \text{ HPV}_{vol} + 0.0000039 \quad (r^2 = 0.829, p < 0.001) \quad (6-1)$$

$$\text{Tree B: } F_{tree} = 1.449 \text{ HPV}_{vol} + 0.0000632 \quad (r^2 = 0.832, p < 0.001) \quad (6-2)$$

F_{tree} は単位葉重あたりの樹液流速速度($\text{m}^3\text{h}^{-1}\text{kg}^{-1}$)を表す。

6-2-2-4. 比葉重水分通導度

Tree AおよびTree Bの土壌から葉までの比葉重水分通導度(leaf specific hydraulic conductance; KL)を、1997年9月9日から12日まで測定した葉の水ポテンシャル(LWP; Ψ_{leaf})およびHPV_{vol}と吸水速度の関係から計算した樹液流速速度(F_{tree})を用いて次式によって求めた。

$$KL = \frac{F_{tree}}{\Psi_{soil} - \Psi_{leaf}} \quad (6-3)$$

Ψ_{soil} は土壌の水ポテンシャルを表す。 Ψ_{soil} の値には、

1997年9月9日から12日まで測定した夜明け前の葉の水ポテンシャル ($LWP_{predawn}$) を代用した。

6-2-2-5. 樹幹横断面における水分通導面積

樹幹横断面における水分通導面積を測定するために、 HPV_{vol} と吸水量の関係を測定した後、樹幹切断面から1%酸性フクシン水溶液を Tree A および Tree B それぞれに吸収させた。染色液の吸収は、1997年10月5日から8日までの4日間にわたっておこなった。染色液の吸収を終了した翌日、Tree A および Tree B とともに、すべての枝に番号をつけ、それらの位置を記録するとともに、葉を枝から分離し、枝ごとに葉の生重量を測定した。樹幹横断面における染色液の上昇パターンを確認するため、5 cm から10 cm の厚さに樹幹を玉切りし、その断面のコピーを取った。樹幹横断面における染色部および非染色部の面積を、樹幹横断面のコピーをプラニメータでトレースすることにより測定した。

6-2-2-6. 気象要因

光合成有効量子子束密度 (PPFD) および飽差 (VPD) の日変化を第2章2-6の方法により10分間隔で測定した。

6-3. 結 果

6-3-1. 供試木の外観

樹木の衰退度は、樹冠の形あるいは枝の枯れの有無から外観上5段階に区分される(山家 1978)。樹幹に傷が認められた Tree A は、樹冠先端部の葉量が減少し、衰退度3に相当した。一方、Tree B は、健全であることを示す衰退度1に相当していた(写真6-1)。Tree A および Tree B の総葉量(生重)はそれぞれ18.0 kg および21.5 kg で、Tree A の地際部における積算葉量は Tree B よりも少なかった(図6-1)。

6-3-2. 樹幹横断面における染色面積

Tree A および Tree B とともに心材および移行材を除いた辺材部が染色された。しかし、Tree A では樹幹に生じた傷のために、Tree B と比較し樹幹横断面に占める染色部の面積は著しく少なかった(写真6-3)。樹幹地際部から樹幹先端まで、樹幹横断面に占める染色部の割合は、Tree B と比較し Tree A は低かった。とくに、Tree A の地上1 m から3 m までの範囲における樹幹横断面に占める染色面積は著しく減少した(図6-1)。

6-3-3. 単位積算葉重あたりの染色面積の垂直分布

Tree B における単位積算葉重あたりの染色面積の垂直分布は、樹幹地際付近で最も大きく、樹冠直下に向かって順次減少し、樹冠内では一定の値を示した。それに対し、Tree A では地上1 m から2.5 m の範囲で著しく低い値を示した。そして、樹幹先端に向かって増加し、樹幹内では Tree B よりも高い値を示した(図6-1)。

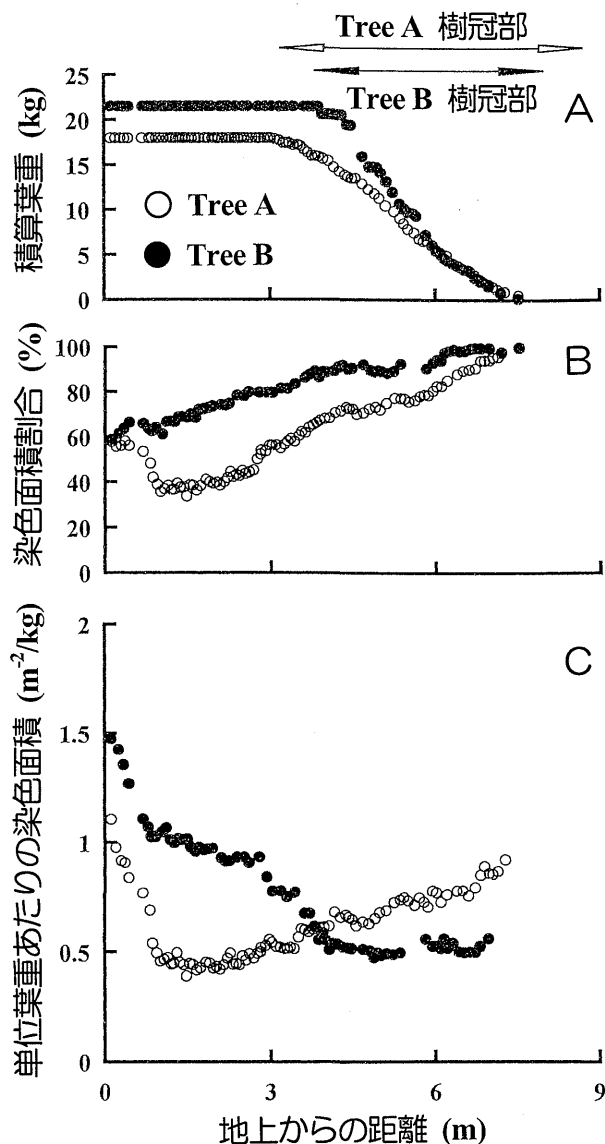


図6-1. Tree A および B における積算葉重、樹幹横断面に占める染色面積の割合および単位積算葉重あたりの染色面積の樹幹垂直方向における分布
A：積算葉重、B：染色面積割合、C：単位葉重あたりの染色面積

6-3-4. 比葉重水分通導度

(6-3) 式を用いて計算した9月9日から12日までの比葉重水分通導度 (KL) の日変化を30分ごとにまとめて図6-2に示す。Tree A における日中の KL は、Tree B と比較し低い値を示した。

6-3-5. 樹液流速速度

9月9日から12日までの樹液流速速度の変化を30分ごとにまとめて図6-3に示す。Tree A の日中の樹液流速速度 (F_{tree}) は、Tree B と比較し著しく低い値を示した。

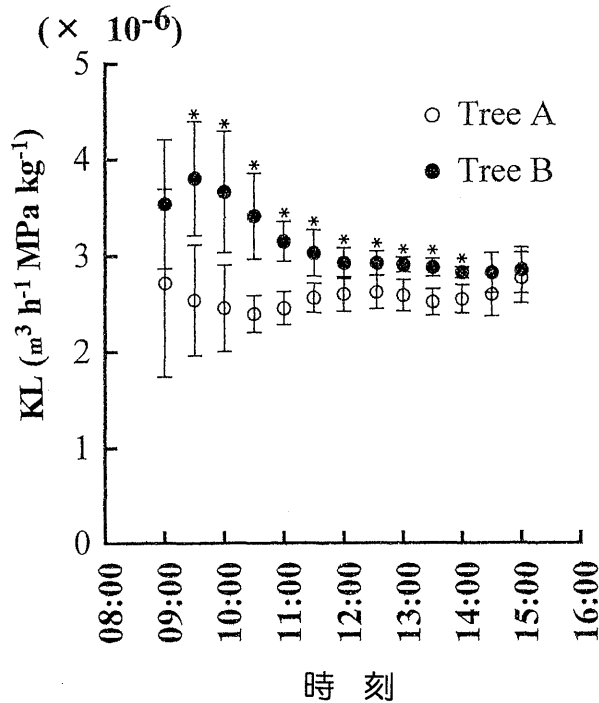


図 6-2. Tree A および B の比葉重水分通導度 (KL)
(6-3) 式を用いて計算した 9 月 9 日から 12 日までの平均値。バーは、標準偏差を示す。* は、危険率 0.1% で有意差 (*t*-test) があることを示す。

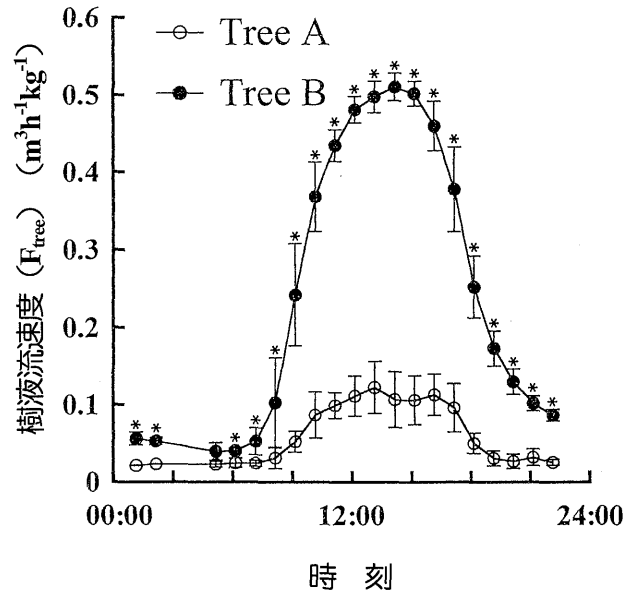


図 6-3. Tree A および B の単位葉重あたりの樹液流速 (F_{tree})

9 月 9 日から 12 日までの平均値。バーは、標準偏差を示す。* は、危険率 0.1% で有意差 (*t*-test) があることを示す。

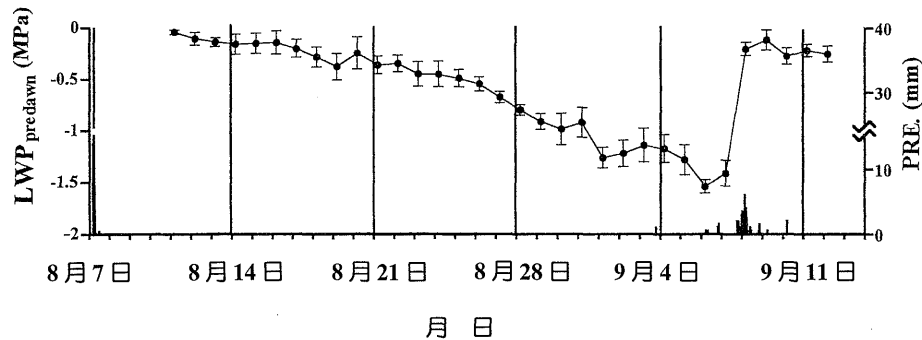


図 6-4. 8 月 7 日から 9 月 12 日までに Tree B の夜明け前における葉の水ポテンシャルの推移 (LWP_{predawn}) および時間降水量 (PRE)

6-3-6. 乾燥期間における気象条件

測定期間中に観測された降雨は、8 月 7 日 10 時に 64.0 mm, 9 月 3 日 23 時に 1.0 mm, 6 日 23 時に 3.0 mm そして 8 日 1 時に 30.0 mm であった。8 月 7 日に降雨が観測された後、9 月 3 日に降雨が観測されるまでの 27 日間は降雨が観測されなかった。9 月 6 日から 8 日にかけて 64 mm の降雨が観測された (図 6-4)。

6-3-7. 乾燥期間における夜明け前の葉の水ポテンシャル

Tree A における夜明け前の葉の水ポテンシャル (LWP

predawn) は、8 月 8 日から 9 月 5 日までの期間、順次低下した。30 mm の降雨が観測された 9 月 8 日には夜明け前における葉の水ポテンシャルは 8 月 8 日と同程度の値にまで回復した (図 6-4)。

6-3-8. 乾燥期間における木部「ひずみ」

降雨が観測された 8 月 7 日直後の測定開始当初では、Tree A および Tree B における木部「ひずみ」(ϵ_{xylem}) の日変化は、夜明け前に最大値を示した後に減少し、午後最小値に達し、そしてその後ふたたび増加する同様の日変

化を示した。しかし、その後、Tree A および Tree B ともに ϵ_{xylem} の最大値および最小値は、日の経過とともに順次低下する傾向を示した。 ϵ_{xylem} の最大値および最小値の低下の程度は Tree A と Tree B では異なり、Tree A は Tree B と比較し、著しく急速に低下した (図 6-5)。また、

8月7日に降雨が観測された後、約25日が経過した9月1日以降は、Tree A の ϵ_{xylem} は明確な日変化を示さなくなった (図 6-5, 6-6)。

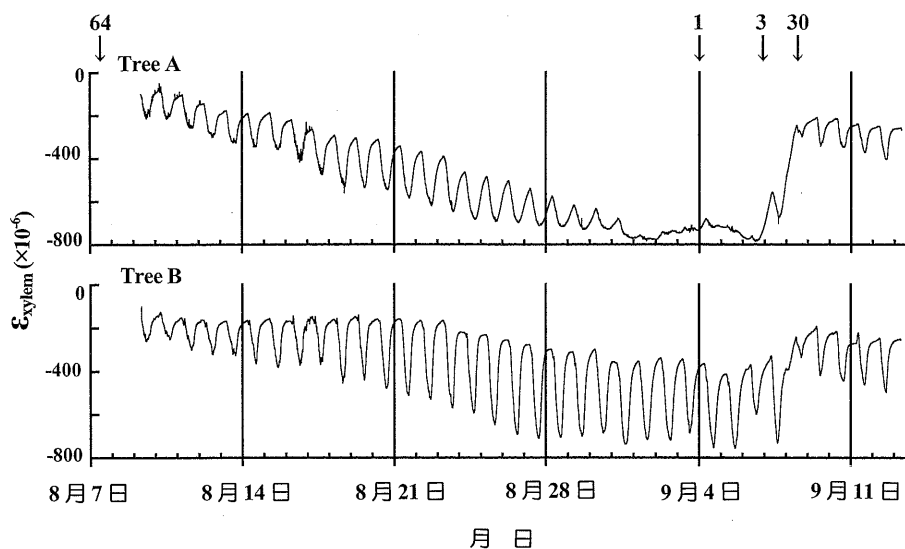


図 6-5. Tree A と Tree B における木部表面で測定した「ひずみ」(木部「ひずみ」; ϵ_{xytem}) の日変化の推移 (8月8日から9月13日まで)
矢印と数字は降雨観測時刻と時間降水量 (mm) を示す

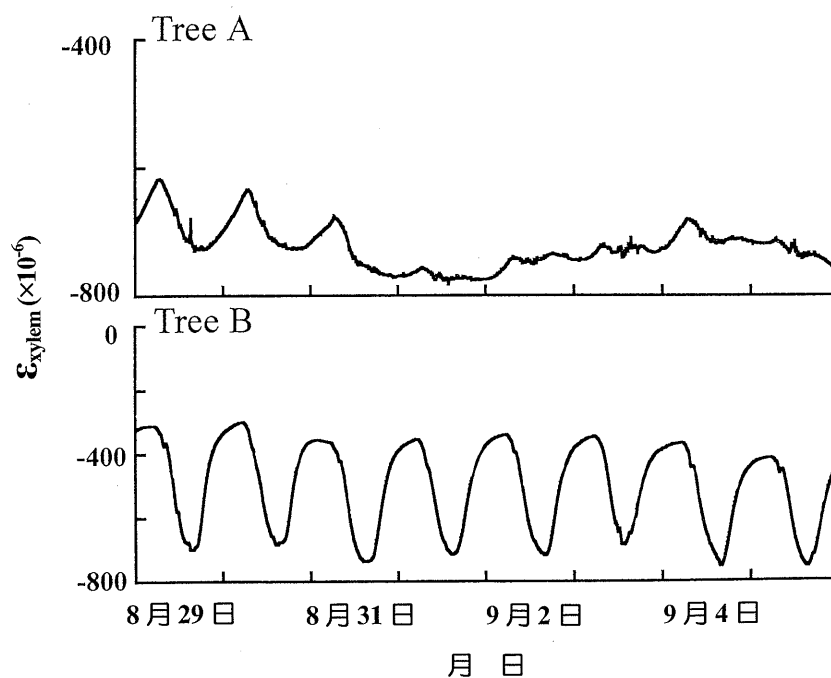


図 6-6. Tree A と Tree B における木部表面で測定した「ひずみ」(木部「ひずみ」; ϵ_{xytem}) の日変化の推移 (8月29日から9月5日までの詳細)

6-3-9. 乾燥期間における木部「ひずみ」変化速度

Tree B における木部「ひずみ」変化速度 ($R\epsilon_{xylem}$) の日変化は、夜明けとほぼ同時に負の値を示した後急激に減少し、正午前に最小値に達した。その後急激に増加し、日没頃に最大値に達した。そして、深夜頃まで急激に減少した後、夜明けまで緩やかに減少し、低い正の値を示した。そして、ふたたび夜明けとほぼ同時に負の値を示した。このパターンは、測定期間中変わりなく続いた(図 6-7, 6-8)。

一方、Tree A における $R\epsilon_{xylem}$ の日変化は、測定開始当初では Tree B の $R\epsilon_{xylem}$ と同様な日変化のパターンを示

した。しかし、Tree A における $R\epsilon_{xylem}$ の日変化は日が経過するにしたがい最大値が小さくなるとともに、最大値が現れる時刻が遅くなる傾向を示した。さらに、夜明け前における正值から負値に転じる直前の $R\epsilon_{xylem}$ は、日が経過するにしたがい高い値を示した(図 6-7, 6-8)。測定開始後 23 日間が経過した 8 月 30 日から 30 mm の降雨が観測される直前の 9 月 6 日までの間、 $R\epsilon_{xylem}$ に明確な最大値、最小値が現れず、日中に正值と負値の間を頻繁に振動する不安定な日変化を示した(図 6-7, 6-8)。

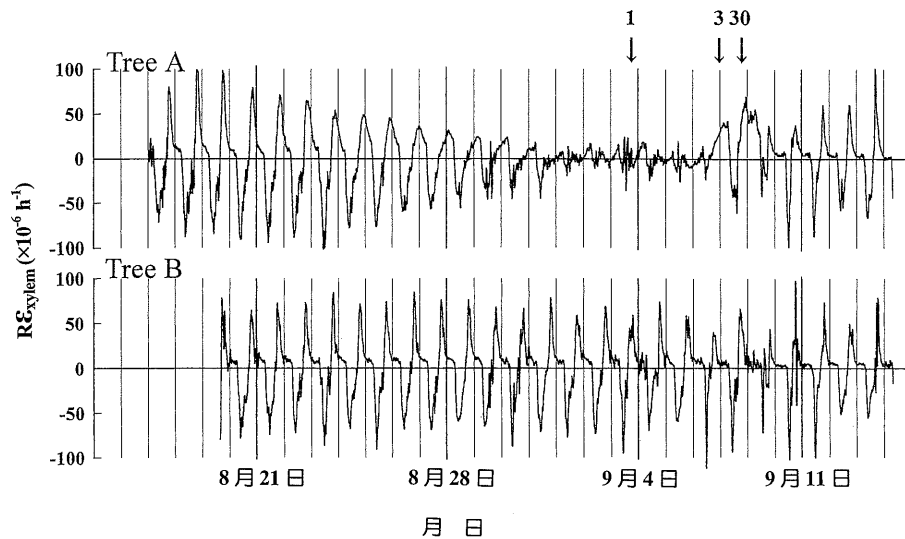


図 6-7. Tree A と Tree B における木部表面で測定した「ひずみ」変化速度(木部「ひずみ」変化速度; $R\epsilon_{xylem}$)の日変化の推移(8月17日から9月13日まで)
矢印と数字は降雨観測時刻と時間降水量(mm)を示す

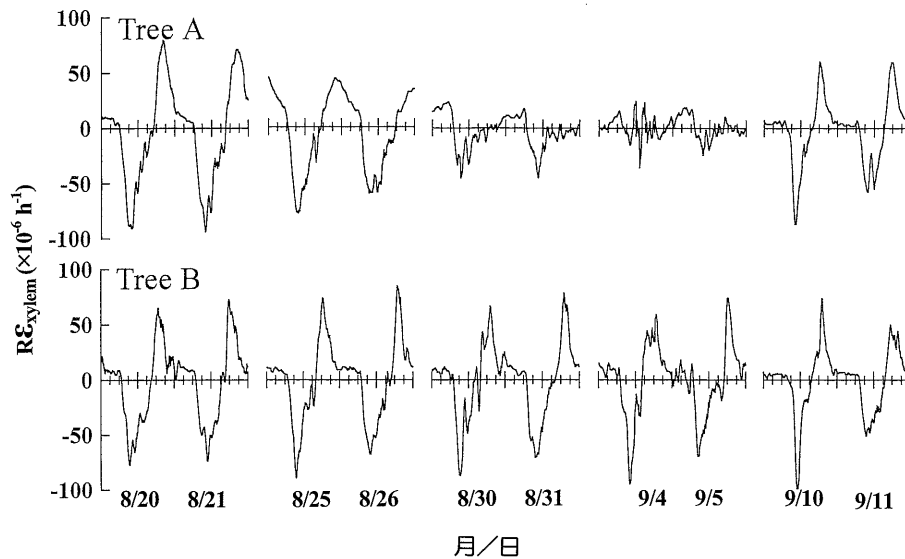


図 6-8. Tree A と Tree B における木部表面で測定した「ひずみ」変化速度(木部「ひずみ」変化速度; $R\epsilon_{xylem}$)の日変化の推移(詳細)

6-4. 考 察

樹幹辺材部は、根から吸収した水分を葉に供給する水分通導部として機能する (Zimmerman 1983)。したがって、樹幹に染料を吸収させた場合、蒸散流による染料の上昇によって辺材部は一様に染色される (Greenidge 1955; 1958; Chaney and Kozlowski 1977; 飯田ら 1992; 第3章)。しかし、Tree A の地際から高さ 0 m~3 m の範囲の樹幹横断面における水分通導部は、外傷を受けたことによる辺材部の減少により、Tree B の同じ高さの樹幹横断面と比較し著しく減少した (図 6-1, 写真 6-3)。樹幹のある部位における積算葉面積あるいは積算葉重と、その樹幹部位の樹幹横断面における辺材面積は高い相関関係にあり (Kramer and Boyer 1995; Kaufmann and Troendle 1981; Whitehead *et al.* 1984; Gartner 1991; Larcher 1995; Zimmerman and Brown 1974), それらの割合は相対通導面積 (Huber value) (Huber 1928; Zimmermann and Brown 1974; Larcher 1995) として表される。通常、相対通導面積の垂直分布は、樹幹地際付近で最も大きく、樹冠直下まで地面からの高さが増すにしたがって減少する (Kramer and Boyer 1995; Kaufmann and Troendle 1981; Whitehead *et al.* 1984; Gartner 1991) (図 6-1, Tree B)。しかし、Tree A における相対通導面積の垂直分布は、樹幹に生じた傷のために、地上 1 m から 2.5 m の範囲で最も低く、樹幹先端に向かって増加する傾向を示した。Tree A の地上から 1 m~2.5 m の範囲における相対通導面積は、Tree B の同じ樹幹位置の相対通導面積と比較し小さかった。

樹冠内における相対通導面積は通常の場合一定の値を示す (Kramer and Boyer 1995; Kaufmann and Troendle 1981; Whitehead *et al.* 1984; Gartner 1991) (図 6-1, Tree B)。それに対し、Tree A の樹冠内における相対通導面積は樹冠下部から樹冠先端に向かって増加する傾向を示し、Tree B の樹冠部の相対通導面積と比較し高い値を示した。相対通導面積は樹木の耐乾性と密接に関係する (Waring *et al.* 1982) と同時に、水分生理状態によって変化する (Larcher 1995)。とくに、樹冠内の相対通導面積は、水分環境が厳しい条件下にある植物ほど大きい値をとる (Firbas 1931)。したがって、Tree A は、樹幹に生じた傷によって樹幹横断面における水分通導部が減少したことにより、葉の総重量を減少させた個体である可能性がある。

以上の結果から、Tree A は、衰退した個体 (衰退木)、Tree B は健全な個体 (健全木) であるといえる。このことは、外観によって判断した衰退度区分 (山家 1978) において、Tree A が衰退度 3 に、Tree B は衰退度 1 に相当したと一致する。

土壌から葉までの水分移動は、土壌から葉までの水分移動経路の比葉重水分通導度 (KL) に影響を受ける。KL は単位葉重あたりの水分通導抵抗の逆数で表され、値が低いほど水が流れる抵抗が大きいことを示す (Hubbard *et al.* 1999)。そのため、Tree A は Tree B と比較し KL が低かったことは (図 6-2)、Tree A は Tree B よりも土壌から葉

までの水分移動に生じる抵抗が大きいことを示し、土壌からの水分補給能力が低いことを示している。このことは、Tree A の日中の樹液流速度が Tree B と比較し著しく低いこと (図 6-3) から明らかである。

8月6日から8日にかけて、64 mm の降雨が観測された (図 6-4, 6-5)。そのため、測定開始当初における土壌水分条件は、樹木に好適な条件下にあったと考えられる。測定開始当初における Tree A および Tree B の ϵ_{xylem} の日変化は、これまでに報告されている日変化と同じパターンを示した (Kozlowski 1968a, b; Klepper *et al.* 1971; Molz and Klepper 1973; 第3章, 第4章) (図 6-5)。その後、日の経過にしたがって、Tree A および Tree B とともに、 ϵ_{xylem} の最大値および最小値が低下する傾向を示した。 ϵ の日変化は直径の日変化を示す (第3章)。木部直径日変化 (ϵ_{xylem}) は、水収支を表す葉の水ポテンシャル (Larcher 1995) と関係して引き起こされる (第4章)。したがって、Tree A の水ポテンシャルは、Tree B と同様に乾燥状態が継続するにしたがって、順次低下したといえる。しかし、Tree A の ϵ_{xylem} は、Tree B の ϵ_{xylem} と比較し急速に低下した。このことは、乾燥状態が続くにしたがい、Tree A の水ポテンシャルは Tree B と比較して急速に低下していったことを示す。

木部直径変化速度 ($R\epsilon_{xylem}$) は、水収支の変化速度 (樹液流速度-蒸散速度) を示す (第4章)。Tree B では、 $R\epsilon_{xylem}$ の日変化は、調査期間を通じて同じパターンを示した (図 6-7, 6-8)。日中の蒸散活動によって消費された樹体内貯留水分は夜間の樹液流動によって補給される (Nadezhdina 1999)。したがって、夜間、蒸散停止後における $R\epsilon_{xylem}$ は、日中の蒸散によって消費された水分の補給速度を表す (第4章)。Tree B における $R\epsilon_{xylem}$ の日変化が、約1ヶ月間にわたる乾燥条件下の調査期間を通じて午後に最大値を示した後、夜間に急速に低下し、その後低い正の値を示す同じパターンを示したことは (図 6-7, 6-8)、健全木では夜間速やかに水分補給をある程度完了することを示す。一方、Tree A の $R\epsilon_{xylem}$ は、日が経過するにしたがい最大値が低くなるとともに、最大値が現れる時刻が遅くなる傾向を示した。さらに、夜明け前における正值から負値に転じる直前の $R\epsilon_{xylem}$ の値は、日の経過にともないしだいに高くなる傾向を示した (図 6-7, 6-8)。これらのことは、衰退木では、比葉量水分通導度 (KL) が低く (図 6-2)、水分補給能力が劣るために、無降雨期間が長く続き土壌の乾燥が進むと、日中の蒸散によって失われた水分を夜間十分に補給できないまま、翌朝の日の出を迎え蒸散活動を再開することを示す (図 6-7, 6-8; 8月25日~31日)。そのため、衰退木では樹体内の貯留水分の消費が急速に進むといえる。土壌の乾燥がさらに進み、Tree A では樹体内の水分消費が著しく進むと $R\epsilon_{xylem}$ の日変化に明確な最大・最小値が現れず不安定となり、正および負の値の間を頻りに震動した (図 6-7, 6-8; 8月31日~9月7日)。また同時に ϵ_{xylem} も明確な日変化を示さなくなった (図 6-5, 6-6)。こ

れらは、衰退木では、日中に水ストレスが生じているため蒸散活動が極端に抑制され、水分状態（水分収支）が不安定になっていることを示している。

本調査で用いた衰退木（Tree A）は、樹幹横断面における水分通導面積が著しく減少し、水分需給能力が低下していた。このような衰退木においては、通常、水分環境が好適条件にある場合、水ポテンシャルおよび水収支の日変化を表す木部直径日変化および水収支の変化速度（樹液流速—蒸散速度）を表す木部直径変化速度の日変化パターンは、健全な生育を行っている個体と同様な日変化を示す。しかし、長期間の乾燥条件下に晒された場合には、衰退木の水分収支は大きく崩れるため、健全木の木部直径日変化および木部直径日変化速度とは大きく異なったパターンを示すことが明らかになった。

第7章 総合考察

7-1. ヒノキの直径日変化と水分生理状態

樹木の水分生理状態あるいは水ストレスを評価するうえで、樹木の水収支を明らかにすることは重要である。樹木の水収支を表現する重要なパラメータとして、蒸散速度、樹液流速、葉あるいは木部の水ポテンシャルなどがあげられるが（Kozlowski *et al.* 1991）、そのうち蒸散速度および葉あるいは木部の水ポテンシャルについては、大型樹木の樹体全体において明らかにするのは困難である（第1章）。しかし、直径日変化とくに木部直径日変化を測定することにより、これまで測定が困難であったそれらを明らかにすることができた。

直径日変化は、樹体のあらゆる部位で生じる（Schroeder and Wieland 1956; Chaney and Kozlowski 1969; Simonneau *et al.* 1993; Herzog *et al.* 1995）。そのうち、樹幹および枝の直径日変化は、師部組織と木部組織で生じる。その割合は師部組織で90%程度、木部組織で10%未満であるとされる（Dobbs and Scott 1971; Molz and Klepper 1973; Richards 1973; Siau 1971; Brough *et al.* 1986; Zweifel *et al.* 2000）。本研究において用いたヒノキについても、師部および木部で直径日変化が測定された（第3章、第4章、第6章）。師部表面で測定される直径日変化（師部直径日変化）は、師部組織の膨潤収縮によって生じることが明らかにされている。木部（辺材部）組織と師部組織間には、蒸散に対する樹液流入の遅れにより辺材部の水ポテンシャルが変化するため、水分移動が生じる。その結果、師部組織細胞の水分量が変化するため師部組織細胞が膨張収縮し直径日変化が生じる（Dobbs and Scott 1971; Molz and Klepper 1973; Parlange *et al.* 1975; Siau 1971; Brough *et al.* 1986）。したがって、樹幹直径日変化を師部組織表面（内樹皮表面）から測定した場合、測定される直径日変化は、樹体含水量の変化（師部組織細胞内の含水量の変化）（Klepper *et al.* 1971; Parlange *et al.* 1975; Huck and Klepper 1977; So *et al.* 1979; Hol-

brook 1995）によって生じると考えられている。師部直径日変化から葉あるいは木部の水ポテンシャルを推定する試みがおこなわれているが（So *et al.* 1979）、師部直径日変化には木部組織—師部組織間の水分移動が関与するため、双方の変化には時間のずれが生じ、師部直径日変化と葉あるいは木部の水ポテンシャルの関係はヒステリシスを描く（第4章、図4-3）。そのため師部直径日変化と葉あるいは木部の水ポテンシャルの関係を説明するためには拡散モデル（diffusion model）を使う必要があり（Jarvis 1975; Parlange *et al.* 1975; Nobel and Jordan 1983; Wronski *et al.* 1985; Molz and Klepper 1972, 1973）、師部直径日変化から単純に葉あるいは木部の水ポテンシャルの日変化を推定あるいはモデル化することはできない。一方、木部表面で測定される直径日変化（木部直径日変化）については、木部組織—師部組織間の水分移動の影響は大きくは受けない（第4章）。そのため、木部直径日変化は葉の水ポテンシャルの変化に対し大きなヒステリシスを描かずほぼ直線の関係にある（第4章）。したがって、木部直径日変化は、Neher (1993), Irvine and Grace (1997), Offenthaler *et al.* (2001) らの結果と同様に、葉の水ポテンシャルあるいは木部の水ポテンシャルと関係して生じると考えられ、Holbrook (1995), Irvine and Grace (1997), Panterne *et al.* (1998), Zweifel *et al.* (2000) らが指摘するように、木部直径日変化は葉あるいは木部の水ポテンシャルの有効な指標となる。

木部直径日変化が水収支の日変化を表すと同時に、木部直径変化速度は水収支の変化速度（樹液流速—蒸散速度）を表すことが明らかとなった（第4章）。そのため、蒸散速度の日変化パターンを蒸散が完全に停止した夜間における木部直径変化速度と樹液流速の関係からきわめて精度よく推定することができることが示された（第4章）。Herzog *et al.* (1995) によって師部組織表面から測定した直径日変化量（師部直径日変化量）（収縮量と膨張量の収支）と樹液流速の関係から蒸散量推定法が考案されている。しかし、Herzog *et al.* (1995) は、半月から1ヶ月間における蒸散量を推定しており、推定精度は高いとはいえない。それに対し、本研究では、夜間および日中の樹液流速と木部直径変化速度の関係から、枝における蒸散速度の日変化パターンを正確に推定した（第4章）。蒸散は葉の気孔を通しておこなわれる。そのため、葉は蒸散をおこなう気孔の集合体としてとらえることができる。さらに、樹冠を構成するそれぞれの枝は、葉の集合体、つまり蒸散に関してモジュールとみなすことができる。そのため、樹幹、とくに樹冠下の樹幹はそれらモジュールの集合であるといえる。そこで、樹冠下における樹幹の直径日変化は、樹冠全体の蒸散量（蒸散速度）および樹液流量（樹液流速）の収支を総括していると考えられる。したがって、樹冠下の樹幹部位で木部直径日変化と樹液流速を同時に測定し、本研究でおこなった推定方法（第4章、4-2-2-7）を用いることにより、樹体全体における蒸散速度の日変化および蒸散量

をきわめて高い精度で推定することができる可能性がある。

近年、樹木の水分生理状態を明らかにするうえで、樹体内貯留水分の存在が注目されている (Waring *et al.* 1979; Tyree and Yang 1972; Lo Gullo and Salleo 1992; Goldstein *et al.* 1998; Borchert 1994; Stratton *et al.* 2000)。樹体内貯留水分は実質的に蒸散に利用されるためその存在は重要となる。しかし、その量的評価をおこなうことは非常に困難である。Zimmerman (1983) によると樹体内の水分は、1) 木部辺材組織、2) 細胞壁内あるいは木部の不活性道管内における毛管、3) 師部組織の生きた細胞の3カ所に貯留される。乾燥期間において、乾燥が進むにしたがい木部直径日変化の最大・最小値が日を追うにしたがい低下したことは(第6章、図6-5)、木部辺材組織内における貯留水の存在を示すとともに、辺材部に貯留する水分が減少していることを示すと考えられる。また、樹幹に蓄えられた貯留水は蒸散に利用されること (Waring *et al.* 1979; Lo Gullo and Salleo 1992; Goldstein *et al.* 1998; Borchert 1994; Stratton *et al.* 2000)、および、早朝樹液流動を開始する前に樹幹直径は収縮を開始することから (Herrzog *et al.* 1995)、とくに蒸散活動開始直後は、樹体内の貯留水分が蒸散に使用されると考えられる。長期の乾燥期間において、乾燥の進行とともに木部直径変化速度の午前の減少が認められなくなることは(第6章、図6-7、6-8 Tree A)、辺材部における貯留水分が完全に消費されたことを示す。したがって木部直径日変化の最大・最小値の推移、あるいは木部直径変化速度の午前の減少パターンに注目することにより、樹体内に貯留される水分のうち辺材部に貯留される水分量について評価できる可能性があると考えられる。

以上に示したように、木部直径日変化を測定することにより、これまで測定に多大な労力を要した樹木の水分状態を明らかにする重要なパラメータ(葉あるいは木部の水ポテンシャル、蒸散速度、蒸散量、辺材部貯留水分量)を容易に明らかにすることができると考えられる。

水収支の変化速度を表す木部直径変化速度の日変化パターンは、本研究の結果から、次の7タイプに分類される(図7-1)。

タイプI：土壤水分がきわめて豊富で、日中の蒸散によって失われる樹体内の貯留水分が、夜間の蒸散停止後の土壤からの吸水によって迅速に補給される。1日の蒸散量と吸水量(樹液流量)がほぼ均衡し貯留水分の得失はない。すなわち、日中の蒸散量による水分消費をその日のうちに償還するタイプで、樹体の水分状態が最も理想的な場合を示す。

タイプII：蒸散停止後、日中の蒸散活動によって失われた樹体内の貯留水分を補給するための吸水(樹液流動)が翌朝の蒸散開始まで生じる。このタイプは、1日の蒸散量が1日の吸水量(樹液流量)を上回るタイプで、蒸散活動が活発な場合や、土壤の乾燥がタイプIと比べて進んでい

る場合に生じる。日中の蒸散活動によって消費した樹体内貯留水分をその日のうちに償還しないまま翌朝の日の出を迎えて蒸散活動を再開するため、長期間この状態が続くと樹体内の貯留水分が徐々に減少する。

タイプIII：木部直径変化速度が負の最小値を示した後、一時的に上昇する(矢印d)。土壤の乾燥が進むと同時に樹体内貯留水分の減少が進んでいるため、蒸散速度の増加に対して吸水速度が追いつかず、蒸散開始後まもなく樹体内貯留水分が急速に消費される。その結果、一時的な水ストレスが生じて蒸散が抑制されるため吸水速度(樹液流速)が蒸散速度を上回るようになり、水収支が正に傾く。その後、樹体内貯留水分を補給した後、ふたたび蒸散を開始する。

タイプIV：土壤の乾燥が深刻化し、蒸散速度に対し吸水速度がタイプIIIよりもさらに追いつかなくなっているため、木部直径変化速度の最大値(矢印b)が低くなるとともに最大値が現れる時刻も遅くなる。しかし、夜間の吸水による樹体内貯留水分の補給が続くため、翌朝の蒸散開始直前の値(矢印C)はタイプI・IIと比べて高くなる。タイプIIIに比べれば、1日の蒸散量が1日の吸水量よりもさらに大きく上回るため、樹体内貯留水分は急速に減少する。

タイプV：土壤の乾燥がタイプIVの場合よりもさらに深刻化した場合で、蒸散が抑制されるため木部直径変化速度の負の最小値(矢印a)はタイプIII・IVと比べてさらに低くなる。土壤の乾燥にともなって日中の吸水が非常に困難となり、樹体内貯留水分の減少がさらに進んでいる。夜間においても水分補給がおこなわれるため、吸水速度(樹液流速)は緩やかに上昇を続け、翌朝の蒸散開始前に最大値に達する。樹体内貯留水分の補給をほとんど完了しないうちに翌朝の蒸散を開始するため、樹体内の貯留水分はさらに急速に減少する。

タイプVI：土壤の乾燥が非常に激しく、土壤からの吸水がほとんどおこなえないとともに、蒸散に使用されるべき樹体内貯留水分の大部分が消費されているため、終日、蒸散が極端に抑制される。この状態では光合成がほとんどおこなわれていないため、長期間この状態が続けば、枯死に至ると考えられる。

タイプVII：樹体内貯留水分が極度に減少した後に、突然の降雨による土壤水分の回復があると、日中、夜間を問わず樹体内貯留水分の補給がおこなわれる。このタイプを示した後は、木部直径変化速度の日変化パターンはふたたびタイプIまたはIIを示すようになる。

7-2. 直径日変化からの樹木衰退度判定

樹木衰退は、多くの場合、水ストレスをともなう(福田1999)。例えば、国内で昨今報告されているスギ衰退の場合、気象と土壤状態の変化によって引き起こされる水ストレスが衰退現象に大きな役割を果たしていることが明らかにされている(佐々木ら1989; 松本ら1992a, b)。そこで、樹木の水分状態を反映する木部直径日変化(第4章)から、

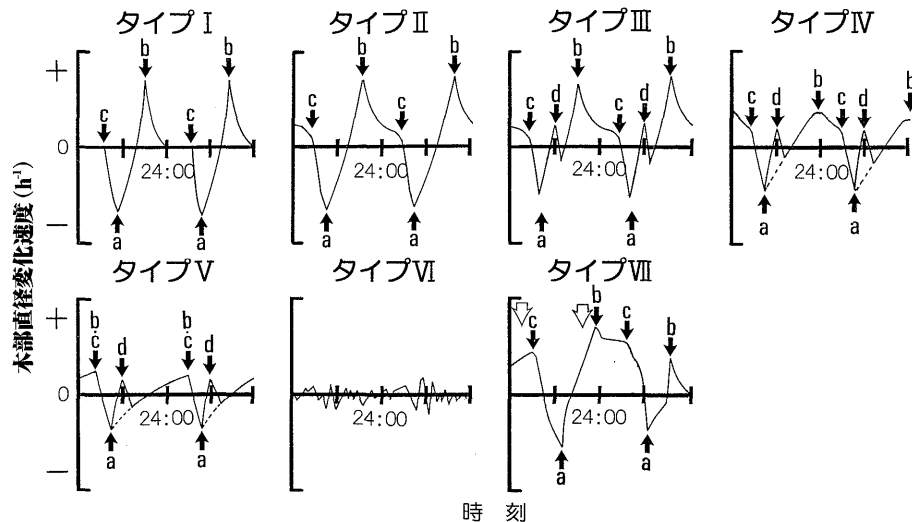


図 7-1. 晴天時における木部直径変化速度の日変化パターンのタイプ分類を示す模式図

タイプ I：夜明けとほぼ同時に負の値を示した後急激に減少し、正午前に最小値に達する（矢印 a）。矢印 a での図形は下向きに細い凸型となる。その後急激に増加し、日没頃に最大値に達する（矢印 b）。矢印 b での図形は上向きに細い凸型となる。その後、深夜頃までに急激に減少し、深夜には 0 に近い正の値となる。そして、夜明け直前にカーブが負の側に下がり始めるとき（矢印 c）まで、0 に近い正の値を示す。タイプ II：タイプ I に近い日変化パターンを示すが、タイプ I に比べて深夜の値が高い。タイプ III：タイプ II に類似したパターンを示すが、負の最小値を示した後、一時的に上昇する点が異なる（矢印 d）。また負の最小値（矢印 a）は、タイプ I・II に比べて高い値を示す。タイプ IV：最大値（矢印 b）が現れる時刻が遅くなるとともに図形は鋭くどがらず鈍形となる。また、深夜の値および夜明け直前の正から負に転換するときの値（矢印 c）は、タイプ II・III と比べ高い。木部直径変化速度の一時的上昇（矢印 d）が無く、矢印 b に達する場合もある（破線）。タイプ V：正午前の負の最小値（矢印 a）と翌朝の夜明け直前の正の最大値の間で、緩上昇・急下降のカーブを描くため、矢印 b と矢印 c が同時に現れる。最小値（矢印 a）はタイプ IV よりもさらに高い値を示す。木部直径変化速度の一時的上昇（矢印 d）は、認められない場合もある（破線）。タイプ VI：最大・最小値は不明瞭となり、終日、正值と負値の狭い幅の中で変動を繰り返す。タイプ VII：降雨等によって土壌水分の回復があるとき、日中・夜間を問わず、急速に木部直径変化速度が高まる。模式図では、早朝および夕刻にまとまった量の降雨（白矢印）があった場合の変化グラフを示した。

樹木の衰退度を判断することが可能であるかどうかの検討をおこなった。

夏期乾燥期間における木部直径日変化の推移は健全木と衰退木で異なった（第 6 章、図 6-5）。衰退木は、健全木と比較し水ストレスが強く生じるために長期の無降雨期間においては樹体内貯留水分の消費が急速に進む。そのため衰退木では、健全木と比較し木部直径日変化の最大・最小値は急速に低下する（第 6 章）。したがって、長期無降雨期間における木部直径日変化の低下の様子から健全木・衰退木を判別できる。しかし、木部直径日変化の推移から健全木・衰退木の判定をおこなうためには、乾燥期 1 ヶ月間を通して直径日変化を測定する必要があるうえに、継続して 1 ヶ月以上の乾燥期を待つ必要がある。

そこで、比較的短期間の乾燥期間において樹木の健全・衰退を判定する方法として、木部直径変化速度の日変化パターンを基準とした判定を考える。晴天時の木部直径変化速度日変化パターンは、土壌の乾燥の進展にともない図 7-1 に示したタイプ I から VI へ順次移行すると考えられる。しかし、樹木が健全である場合、その推移速度は遅く、約

1 ヶ月間にわたる無降雨乾燥期間においてもタイプ II あるいは III を維持する（第 6 章、図 6-7、6-8）。それに対し、樹木が衰退している場合、健全木と比較して水ストレスが強く生じるために水分バランスを崩しやすい。そのため、衰退木の木部直径変化速度の日変化パターンは、最後の降雨観測後約 15 日でタイプ I～III からタイプ IV に移行する。さらにその後、乾燥の進展にともないタイプ V、タイプ VI へと推移する（第 6 章、図 6-7、6-8）。したがって、15 日以上程度の乾燥期間が続いた時点においても木部直径変化速度の日変化パターンがタイプ II あるいはタイプ III を維持している個体は、健全に生育している個体であり、タイプ IV～VI を示す個体は何らかの原因で衰退している個体であるといえる。このように、木部直径変化速度の日変化パターンの比較をおこなうことで、比較的短い期間（2 週間程度）の乾燥期間で健全木・衰退木を判定できると考えられる。

また、木部直径変化速度の日変化パターンの分類は、衰退木の衰退の程度を明らかにするうえでも役立つと考えられる。タイプ I からタイプ VI に分類される木部直径変化速度の日変化パターンは、土壌の乾燥にともなう樹木の水分

状態（水分収支）の悪化（崩壊）の程度を表す。したがって、乾燥期間において木部直径変化速度をほぼ同じ環境条件下にある複数の樹木に対し測定し、その日変化のパターンがどのタイプに属するかを判断することにより、樹木の衰退レベルを6段階（タイプIからVIまで）に比較区分することができると考えられる。

7-3. 樹幹内水分通導部の減少による樹木の衰退と強度枝打ちによるヒノキ衰退・枯死のメカニズム

樹幹の光合成能の低下は、根系の発達を抑制する（Redmond 1959）とともに、根の菌根化率（mycorrhizal level）を減少させ（Gehring and Whitham 1991）、根の吸水能の低下を引き起こす（Osman and Sharrow 1993）。そこで、様々な外的・内的要因により水分通導面積が減少した樹木は、図7-2に示す衰退過程をたどると推察される。まず、何らかの内的・外的要因を受けて、樹幹内における水分通導面積が減少する（図7-2①）。そして、相対通導面積（Huber value）（Huber 1928；Zimmerman and Brown 1974）が減少し（図7-2②）、樹幹の水分通導コンダクタンスが減少する（図7-2③）。その結果、樹幹内水分通導面積が減少する以前と比較し葉への水分供給が困難となる。そして、葉の水ストレスが増加し（図7-2④）、樹冠全体の光合成能が低下する（図7-2⑤）。その結果、根の現存量および菌根化率の低下（図7-2⑥）を引き起こし、根の吸水能が低下する（図7-2⑦）。そして、夏期に長期の無降雨乾燥期間が生じた場合、通常の個体と比較し水分バランスを崩し易い状態となり枯死すると考えられる（図7-2⑨）。また、長期の無降雨期間が生じなかった場合でも、根の吸水能が低下しているために葉に生じる水ストレスがさらに増加し衰退の度を増す（図7-2④に戻る）。このことは、水分通導部が減少したヒノキの夏期無降雨期間における木部直径日変化、木部直径変化速度の日変化パターンが通常のヒノキと比較し異なる（第6章、図6-5、6-6、6-7、6-8）ことから明らかである。

ヒノキに強度の枝打ちを実施した場合、枯死に至る危険性があり、とくに強度枝打ち後極度の乾燥を経験すると枯死に至る可能性が増大するといわれる（村本ら 1998）。また、二次性害虫は、健全な個体を攻撃しないことが知られる（Knight and Heikken 1980）。しかし、強度枝打ちをおこなった場合、しばしば、二次性害虫の発生が増加する（本車田・竹谷 1980；越智 1981；奥田 1982；久保 1987；柴田 1991）。そのため、枝打ちは、樹木に対して何らかのストレスとなると考えられるが、強度枝打ち—ヒノキ衰退・枯死についてのメカニズムについては明らかにされていない。第5章において、枝打ちにより樹幹辺材部に通水阻害が生じ（第5章、写真5-1 B）、場合によっては樹幹横断面における水分通導面積が著しく減少するため（第5章、写真5-1 D）、相対通導面積の低下を引き起こすことが明らかとなった（第5章、図5-4 矢印）。そのため、強度の枝打ちをおこなったヒノキについても水分通導コンダクタンス

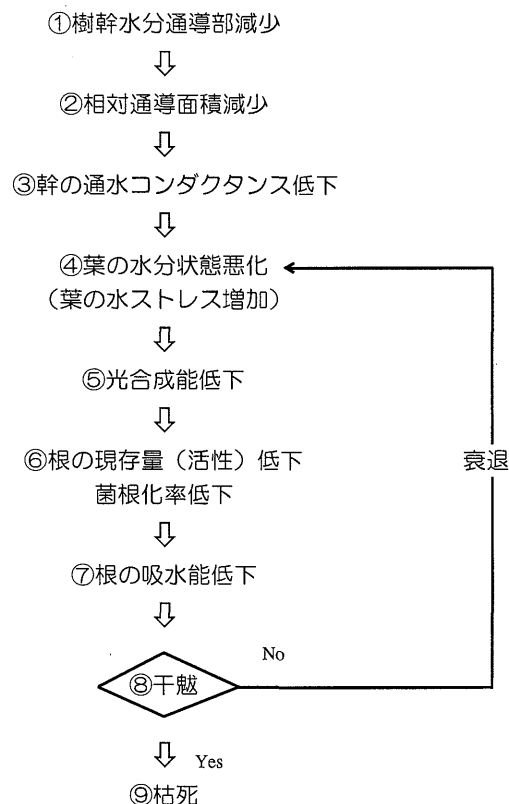


図7-2. 樹幹通水面積減少による樹木衰退のメカニズム

が減少するため、図7-2に示した衰退・枯死の過程をたどると考えられる。その結果、夏期の乾燥がある程度厳しい場合、通常生育している個体が枯死しない程度の乾燥でも、枝打ちの適正時期を過ぎて強度の枝打ちを実施されたヒノキでは、枯死に至るケースが生じると考えられる。

7-4. 「ひずみゲージ」による直径日変化測定の意義と応用

樹木の樹幹と枝の直径日変化を測定する手段として、「ひずみゲージ」の有効性について議論した。その結果、「ひずみゲージ」により、幹あるいは枝の直径日変化パターンを測定できることが明らかとなった（第3章）。「ひずみゲージ」は、小型、軽量、低価格、取り扱いが容易で、さらに信頼度が高い。また、「ひずみゲージ」の固定には特別な器具を使わず、測定部位にわずかな傷を与える程度で設置が可能である。したがって、一般に樹幹直径日変化測定に使用される差動トランスデューサーよりも多くの利点がある。そのため、「ひずみゲージ法」を用いることにより、多くの測定点における直径日変化を同時に測定することが可能となった。

前述したように、大型の樹木の水分状態を示すパラメータの測定には、多大な労力および高価な装置を必要とするとともに様々な問題がある。しかし、直径日変化を測定することにより、大型樹木の水分状態を明らかにできる可能性

があると考えられること、「ひずみゲージ法」を用いることにより多数の測点における直径日変化を同時に測定することができることから、樹木の水分生理状態（葉あるいは木部の水ポテンシャル、水収支変化速度（樹液流速－蒸散速度）、蒸散速度）を多数の個体あるいは様々な樹体の部位について一度に同時に明らかにすることができる可能性がある。このことは、「ひずみゲージ」を用いて木部直径日変化を測定することにより、樹木の水分状態を個体レベルあるいは林分レベルで容易に明らかにすることができることを示している。

また、樹木の水分生理分野にとどまらず、樹木と他の生物間の相互作用との関係を調査するうえでも、直径日変化を「ひずみゲージ法」によって測定することは意義深いと考えられる。

樹木を加害する昆虫類は、一次性害虫と二次性害虫とに区分される (Knight and Heikken 1980)。一次性害虫は、健全な樹木個体を加害する。一次性害虫は、スギカミキリ (*Semanotus japonicus* (LACORDAIRE)) のように寄主を加害し直接枯死に至らせる種と、マツノマダラカミキリ (*Monochamus alternatus* HOPE) やカシノナガキクイムシ (*Platypus quercivorus* MURAYAMA) のように、昆虫自体は直接樹木の枯死には関与せず、それらの昆虫によって運搬される菌類あるいはセンチュウ類が、寄主の樹幹辺材部における水分通導部を減少させて枯死に至らせる種とに分けられる。「ひずみゲージ法」は、これら枯死メカニズムの違いについても明らかにできる可能性がある。二次性害虫は、通常健全な生育をおこなう樹木には加害しない。二次性害虫の加害は、寄主となる樹木の衰弱度と関係する。例えば、マダグロホシタマムシ (*Ovalisia vivata* (LEWIS)) は、強度の間伐や枝打ちを実施したことによって生じた生理的異常木を加害するといわれる。しかし、寄主の状態と二次性害虫の加害の関係についての報告は限られる。「ひずみゲージ」を用いて木部直径日変化を測定することにより、二次性害虫と寄主である樹木の状態の関係を解明していくうえで重要な要因を明らかにすることができる可能性がある。

近年、樹木と菌根菌との相互作用についての研究が盛んにおこなわれている。菌根菌は樹木の根と共生し菌根を合成する。菌根は、樹木が土壌養分を吸収するのを補助すると同時に水分吸収をも促進させ、樹木に生じる水ストレスを軽減させると考えられている (明間 2000)。したがって、直径日変化測定を応用することにより、樹木と菌根菌の関係を樹木の水分状態から評価できる可能性がある。

さらに、樹木個体レベルあるいは林分レベルでの蒸散速度あるいは蒸散量を正確に推定することは、森林水文・気象分野ではきわめて重要である。樹体全体の蒸散速度の日変化あるいは蒸散量は、樹液流速と木部直径日変化の日変化測定を組み合わせることにより、高精度で推定できる可能性がある。樹液流速はヒートパルス法あるいは茎熱収支法により、また、木部直径日変化は「ひずみゲージ法」

により比較的容易に多くの測点で測定ができる。したがって、これまで測定あるいは推定が困難であった個体レベルあるいは林分レベルでの蒸散速度・蒸散量の日変化を、きわめて容易かつ正確に推定できる可能性がある。

以上のように、「ひずみゲージ法」を用いて、直径日変化を一度に多くの測点で同時に測定できることは、樹木の水分生理あるいは衰退調査にとどまらず、樹木と他の生物間の相互作用、森林水文・気象などの広範囲な研究分野に応用できるとともに、健全な森林・樹木の育成管理技術の開発にも役立つと考えられる。

謝 辞

本論文は、名古屋大学大学院生命農学研究科森林保護学研究室 柴田勲教授のご指導のもとで作成された。名古屋大学大学院生命農学研究科森林生態生理学研究室 山本進一教授、同生物材料物理学研究室 奥山 剛教授、同森林保護学研究室 肘井直樹助教授、梶村 恒博士からは、本論文に関し数々の貴重なご意見、ご批評を頂いた。また、同森林保護学研究室の院生、学生諸氏にも貴重なご意見を頂いた。岡山大学農学部緑地造成学研究室 吉川 賢教授には東大愛知演習林での調査の機会を与えて頂いた。これにより、本論文の基礎となる知見を得ることができた。前奈良県森林技術センター所長 隅 孝紀氏、奈良県森林技術センター所長 吉川武志氏、前奈良県林業試験場場長 中西祺周氏、(財)奈良県林業基金 村瀬玲二氏、奈良県北部農林振興事務所 天野孝之氏、奈良県森林技術センター 杉山清彦氏、渡辺和夫博士、杉本英明氏、和田 博博士、江口 篤氏、衣田雅人氏、片岡晴夫氏、南 宗憲氏、生澤起一氏、山下俊二氏、河合昌孝氏、和口美明氏、小島 靖氏、若山 学氏、奈良県東部農林振興事務所 坂野三輪子氏らには本研究の遂行に対し配慮を頂いた。また、実験の遂行に際し、奈良県森林技術センター室生林木育種園 野田勝悟氏、部谷君子氏、野田年子氏、吉田時子氏らの支援を受けた。これらの方々には厚く感謝申し上げる。

引用文献

- Abe H. and Nakai T. (1999) Effect of the water status within a tree on tracheid morphogenesis in *Cryptomeria japonica* D. Don. *Trees* 14: 124-129.
- 明間民央 (2000) 樹木と木のこの関わり合い：樹木を支える菌根性きのこについて. *森林科学* 30: 26-30.
- Borchert R. (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Brakke F.H. and Kozlowski T.T. (1975) Shrinkage and swelling of stems of *Pinus resinosa* and *Betula papyrifera* in Northern Wisconsin. *Plant and Soil* 43: 387-410.
- Brough D.W., Jones H.G. and Grace J. (1986) Diurnal changes in water content of the stems of apple trees, as influenced by irrigation. *Plant, Cell and Environ.* 9: 1-7.
- Calder I.R., Kariyappa G.S., Srinivasalu N.V. and Murty K. V.S. (1992) Deuterium tracing for the estimation of transpiration from trees. I: Field calibration. *J. Hydrology* 130: 17-25.
- Čermák J., Cienciala E., Kučera J. and Hällgren J.E. (1992) Radial velocity profiles of water flow in trunks of Norway spruce and oak and the response of spruce to severing. *Tree Physiol.* 10: 367-380.

- Chaney W.R. and Kozlowski T.T. (1969) Diurnal expansion and contraction of leaves and fruits of English Morello Cherry. *Ann. Bot.* 33: 991-999.
- Chaney W.R. and Kozlowski T.T. (1977) Patterns of water movement in intact and excised stems of *Faxinus americana* and *Acer saccharum* seedlings. *Ann. Bot.* 41: 1093-1100.
- Cross R.L. (1958) The heat pulse method for measuring rate of sap flow in a plant stem. *N. Z. J. Sci.* 1: 281-288.
- Decker J.P. and Skau C.M. (1964) Simultaneous studies of transpiration rate and sap velocity in trees. *Plant Physiol.* 39: 213-215.
- Dobbs R.C. and Scott D.R.M. (1971) Distribution of diurnal fluctuations in stem circumference of Douglas fir. *Can. J. For. Res.* 1: 80-83.
- Downes G., Beadle C. and Worledge D. (1999) Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. *Trees* 14: 102-111.
- Dugas W.A., Wallace J.S., Allen S.J. and Roberts J.M. (1993) Heat balance, porometer, and deuterium estimates of transpiration from potted trees. *Agri. For. Meteorol.* 64: 47-62.
- Firbas F. (1931) Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 74: 459-696.
- Fujimori T. (1972) Fundamental studies on pruning. III: Difference of pruning method and subsequent variation of stand structure (1). *Bull. Gov't For. Exp. Sta.* 246: 55-67.
- Fujimori T. and Waseda O. (1972) Fundamental studies on pruning. II: Effects of pruning on stem growth (1). *Bull. Gov't For. Exp. Sta.* 244: 1-15.
- 藤森隆郎 (1975) 枝打ちの技術体系に関する研究. 林試研報 273:1-74.
- 福田健二 (1999) 衰退度測定法. 森林立地調査法 (森林立地調査法編集委員会編). pp.74-76. 博友社, 東京.
- Gartner B.L. (1991) Stem hydraulic properties of vines vs. shrubs of Western poison oak, *Toxicodendron diversilobum*. *Oecologia* 87: 180189.
- Gehring C.A. and Whitham T.G. (1991) Herbivore-driven mycorrhizal mutualism in insect-susceptible Pinyon pine. *Nature* 353: 556-557.
- Goldstein G., Andrade J.L., Meinzer F.C., Holbrook N.M., Cavelier J., Jackson P. and Celis A. (1998) Stem water storage and diurnal pattern of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environ.* 21: 397-406.
- Goulden M.L. and Field C.B. (1994) Three methods for monitoring the gas exchange of individual tree canopies: ventilated-chamber, sap-flow and Penman-Monteith measurements on evergreen oaks. *Funct. Ecology* 8: 125-135.
- Greenidge K.N.H. (1955) Studies in the physiology of forest trees. III: The effect of drastic interruption of conducting tissues on moisture movement. *Am. J. Bot.* 42: 582-587.
- Greenidge K.N.H. (1958) A note on the rates of upward travel of moisture in tree under differing experimental conditions. *Can. J. Bot.* 36: 357-361.
- Herzog K.M., Hasler R. and Thum R. (1995) Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees* 10: 94-101.
- Holbrook N.M. (1995) Stem water storage. In *Plant stems: physiology and functional morphology* (Garther B.L. ed.). pp.151-174. Academic Press, San Diego.
- Holmes J.W. and Shim S.Y. (1968) Diurnal changes in stem diameter of Canary Island pine trees (*Pinus canariensis*, *C. smith*) caused by soil water stress and varying microclimate. *J. Exp. Bot.* 19: 219-232.
- 本車田 勇・竹谷昭彦 (1980) マスダクロホシタマムシによるヒノキ林の被害実態. 日林九支論 33: 125-126.
- Hubbard R.M., Bond B.J. and Ryan M.G. (1999) Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiol.* 19: 165-172.
- Huber B. (1928) Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 67: 877-959.
- Huguet J.G. (1985) Appreciation de l'état hydrique d'une plante a partir des variations micrométriques de la dimension des fruits ou des tiges au cours de la journée. *Agronomie* 5: 733-741.
- Huck M.G. and Klepper, B. (1977) Water relations of cotton. II: Continuous estimates of plant water potential from stem diameter measurements. *Plant Physiol.* 69: 593-597.
- 飯田生穂・趙 広傑・時 維春・王庭 魁 (1992) 立木注入法による材の染. IV: 穿孔法によるスギ材の染色条件の検討. 京都府大演報 36: 37-43.
- Ikeda T. and Kiyohara T. (1995) Water relations, xylem embolism and histological features of *Pinus thunbergii* inoculated with virulent or avirulent pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *J. Exp. Bot.* 46: 285. 441-449.
- Irvine J. and Grace J. (1997) Continuous measurements of water tensions in the xylem of trees based on the elastic properties of wood. *Planta* 202: 455-461.
- Jarvis P.G. (1975) Water transfers in plants. In *Heat and mass transfer in the biosphere. I: Transfer processes in plant environment* (Vries D.A and Afgan N.H. eds.). pp. 36-94. John Wiley & Sons, New York.
- Kaufmann M.R. and Troendle C.A. (1981) The relationship of leaf area and foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine forest tree species. *For. Sci.* 27: 477-482.
- Klepper B., Browning V.D., and Taylor H.M. (1971) Stem diameter in relation to plant water status. *Plant Physiol.* 48: 686-685.
- Knight F.B. and Heikken H.J. (1980) Principles of Forest Entomology 5th ed. McGraw-Hill, New York.
- 小林達明・吉川 賢・小橋澄治・増田拓朗 (1993) 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. 日林誌 75: 165-175.
- Kozlowski T.T. (1968a) Diurnal changes in diameters of fruits and tree stem of Montmorency cherry. *J. Hortic. Sci.* 43: 1-15.
- Kozlowski T.T. (1968b) Water balance in shade trees. In *Proceedings on Shade Tree Conf.* 44: 29-42.
- Kozlowski T.T. (1971) Cambial growth, root growth, and reproductive growth. In *Growth and development of trees. II.* (Kozlowski T.T. ed.). pp.168-195. Academic press, London.
- Kozlowski T.T. and Winget C.H. (1964) Diurnal and seasonal variation in radii of tree stem. *Ecology* 45: 149-155.
- Kozlowski T.T., Kramer P.J. and Pallardy S.G. (1991) The physiological ecology of woody plants. Springer-Verlag, Tokyo.
- Kramer P.J. and Boyer J.S. (1995) Water relations of plants

- and soil. Academic Press, New York.
- 久保完二 (1987) 過度の枝打ちによるマダクロシタマムシの被害. 森林防疫 36: 32-34.
- 黒岩菊郎 (1959) 抵抗線歪計による幹の半径変動の測定. 日林誌 41: 331-333.
- 黒岩菊郎・吉野連一・高橋五良 (1958) キリの肥大成長曲線. II: 成長期間中の変化. 日林誌 40: 139-145.
- Larcher W. (1995) *Physiological Plant Ecology*. 3rd ed. Springer-Verlag, Berlin.
- Lassoie J.P. (1973) Diurnal dimensional fluctuations in a Douglas-fir stem in response to tree water status. *For. Sci.* 19: 251-255.
- Li S.H., Huguet J.G. and Bussi C. (1989) Irrigation scheduling in a mature peach orchard using tenshiometers and dendrometers. *Irrig. Drain. Sys.* 3: 1-2.
- Lo Gullo M.A. and Salleo S. (1992) Water storage in the wood and xylem cationation in 1-year-old twigs of *Populus deltoides* Bartr. *Plant, Cell and Environ.* 15: 431-438.
- MacDougal D.T. (1938) Tree growth. *Chronica Botanica*, Leiden.
- Marshall D.C. (1958) Measurement of sap flow in conifers by heat transport. *Plant Physiol.* 33: 385-396.
- 丸山幸平・福本安正 (1985) 二, 三の落葉広葉樹の幹径日変化について I. 新潟大演報 18: 1-17.
- 丸山幸平・福本安正・紙谷智彦 (1985) 二, 三の落葉広葉樹の幹径の日変動量とそれを左右する環境要因. 日林誌 67: 148-152.
- 松本陽介・丸山 温・森川 靖 (1992a) スギの水分生理特性と関東平野における近年の気象変動. 樹木の衰退現象に関連して. 森林立地 34: 2-13.
- 松本陽介・丸山 温・森川 靖・井上敏雄 (1992b) 人工酸性雨(霧)およびオゾンがスギに及ぼす影響と近年の汚染状況の変動. 樹木の衰退現象に関連して. 森林立地 34: 85-97.
- Molz F.J. and Klepper B. (1972) Radial propagation of water potential in stem. *Agron. J.* 64: 683-685.
- Molz F.J. and Klepper B. (1973) On the mechanism of water potential in stem. *Agron. J.* 65: 304-306.
- 森川 靖 (1972) 樹液流動測定装置と測定法. 日林誌 54: 166-171.
- 森川 靖 (1988) 植物の水経済. 環境植物学 (田崎忠良編). pp. 132-147. 朝倉書店, 東京.
- 森川 靖 (1993) 森林衰退の現状. 森林衰退 酸性雨は問題になるか. わかりやすい林業研究解説シリーズ (堀田 庸・森川 靖・坪田 宏・松本陽介・松浦陽次朗・石塚和裕) No. 100. pp. 4-27. 林業科学技術振興所, 東京.
- 森川 靖 (1999) 樹木の生理生態. 樹木医学 (鈴木和夫編). pp. 83-109. 朝倉書店, 東京.
- 村本康治・伊藤 哲・野上寛五郎 (1998) ヒノキ壮齡林における台風被害後の林縁木の衰退. 森林立地 40: 27-32.
- Nadezhkina N. (1999) Sap flow index as indicator of plant water status. *Tree Physiol.* 19: 885-891.
- Namken L.N., Bartholic J.F. and Runkles J.R. (1969) Monitoring cotton plant stem radius as an indication of water stress. *Agron. J.* 61: 891-893.
- Negishi K. (1981) Diurnal and seasonal fluctuations in the stem bark respiration of a standing *Quercus myrsinaefolia* tree. *J. Jpn. For. Soc.* 63: 235-241.
- Negishi K. (1982) Diurnal fluctuations of the stem bark respiration in relationship to the wood temperature in standing young *Pinus densiflora*, *Chamaecyparis obtusa* and *Quercus myrsinaefolia* trees. *J. Jpn. For. Soc.* 64: 315-319.
- 根岸賢一郎・林田好広・八木喜徳郎 (1982) アカマツ, スギ, ヌタセコイア立木の幹木部温度の日変化と季節変化. とくに日中低下について. 東大演報 72: 1-15.
- 二ノ方兼武・宮里 満 (1959) 歪計による樹幹直径の日変化測定. 鹿大演報 8: 76-88.
- Neher H.V. (1993) Effect of pressures inside Monterey pine trees. *Trees* 8: 9-17.
- Nobel P.S. and Jordan P.W. (1983) Transpiration stream of desert species: resistances and capacitances for a C₃, a C₄, and a CAM plant. *J. Exp. Bot.* 34: 1379-1391.
- 越智鬼志夫 (1981) 四国地方におけるマダクロシタマムシの生態と被害. 森林防疫 30: 108-112.
- Offenthaler L., Hietz P. and Richter H. (2001) Wood diameter indicates diurnal and long-term patterns of xylem water potential in Norway spruce. *Trees* 15: 215-221.
- 奥田清貴 (1982) スギカミキリ幼虫のスギ生立木への接種試験. 幼虫の加害と寄生の状態. 日林中支講 30: 107-108.
- 太田敬之・丹下 健・佐々木恵彦・松本陽介・小澤徹三 (1992) 樹木活性の判定方法. 日緑工誌 17: 18-24.
- Osman K.A. and Sharrow S.H. (1993) Growth responses of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) to defoliation. *For. Ecol. Manage.* 60: 105-117.
- Panterne P., Baurger J. and Cruziat P. (1998) A model of the variation of water potential and diameter within a wood axis cross-section under transpiration conditions. *Trees* 12: 293-301.
- Parlange J.Y., Turner N.C. and Waggoner P.E. (1975) Water uptake, diameter change and nonlinear diffusion in tree stem. *Plant Physiol.* 55: 247-250.
- Redmond D.R. (1959) Mortality of root lets in Balsam fir defoliated by the spruce budworm. *For. Sci.* 4: 64-69.
- Richards G.P. (1973) Some aspects of the water relations of Sitka spruce. Ph D thesis, University of Aberdeen.
- Richards L.A. and Ogata G. (1958) Thermocouple for vapor pressure measurement in biological and soil systems at high humidity. *Science* 128: 1089-1090.
- Sachs H. (1965) Untersuchungen über den Einfluß der Ästung auf die Farbkern- und Zugholzausbildung einiger Pappelsorten. *Holz als Roh- und Werkstoff* 23: 425-434.
- 佐々木千晶・福田健二・鈴木和夫・濱谷稔夫 (1989) 関東地方におけるスギの衰退と水分生理状態. 日林論 100: 585-586.
- Sakuratani T., Aoe T. and Higuchi H. (1999) Reverse flow in roots of *Sesbania rostrata* measured using the constant power heat balance method. *Plant, Cell and Environ.* 22: 1153-1160.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. and Hemmingsen E.A. (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Schroeder C.A. and Wieland P.A. (1956) Diurnal fluctuations in size in various parts of the avocado tree and fruit. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 68: 253-258.
- Shain L. (1995) Stem defense against pathogens. In *Plant stem. Physiology and functional morphology* (Gartner B. L. ed.). pp. 383-406. Academic Press, London.
- 柴田徹三 (1991) ヒノキ林で見られたマダクロシタマムシの被害. 森林防疫 40: 231-233.
- Siau J.F. (1971) Transport processes in wood. Springer-verlag, Berlin.
- Simonneau R., Habib J., Goutouly P. and Huguet J.G. (1993) Diurnal changes in stem diameter depend upon variations in water content: direct evidence in peach tree. *J. Exp. Bot.* 44: 615-621.
- Smith D.M. and Allen S.J. (1996) Measurement of sap flow

- in plant stems. *J. Exp. Bot.* 47: 1833-1844.
- So H.B., Reicosky D.C. and Taylor H.M. (1979) Utility of stem diameter changes as predictions of plant canopy water potential. *Agron. J.* 71: 707-711.
- Sperry J.S., Donnelly J.R. and Tyree M.T. (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environ.* 11: 35-40.
- Splinter W.E. (1969) Electronic micrometer continuously monitors plant stem diameters. *Agr. Eng.* 50: 220-221.
- Stratton L., Goldstein G. and Meinzer F.C. (2000) Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environ.* 23: 99-106.
- Swanson R.H. (1967) Seasonal course of transpiration of Lodgepole pine and Engelmann spruce. In *Forest hydrology* (Sopper W.E. and Lull H.W. eds.). pp.419-434. Pergamon Press, New York.
- Swanson R.H. and Lee R. (1966) Measurement of water movement from and through shrubs and trees. *J. For.* 64: 187-190.
- Swanson R.H. and Whitfield D.W.A. (1980) A numerical analysis of heat pulse velocity theory and practice. *J. Exp. Bot.* 32: 221-239.
- 高橋 貴・河井正安 (1997) ひずみ測定入門. 大成社, 東京.
- 瀧澤英紀・窪田順平・塚本良則 (1996) 幹横断面における樹液流速分布. 日林誌 78: 190-194.
- 田崎忠良 (1988) 植物の水環境. 環境植物学 (田崎忠良編). pp. 121-131. 朝倉書店, 東京.
- Tyree M.T. and Yang S. (1972) Water-storage capacity of Thuja, Tsuga and Acer stems measured by dehydration isotherms. *Planta* 182: 420-426.
- 上田正文・吉川 賢 (1994) 夏の無降雨期間がフウの樹液流速に与える影響. 日林誌 76: 249-257.
- Waring R.H., Schroeder P.E. and Oren R. (1982) Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. *Can. J. For. Res.* 12: 559-560.
- Waring R.H., Whitehead D. and Jarvis P.G. (1979) The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. *Plant, Cell and Environ.* 2: 309-317.
- Whitehead D., Edward W.R.N. and Jarvis P.G. (1984) Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Can. J. For. Res.* 14: 940-947.
- Worrall J. (1966) A method of correcting dendrometer measures of tree diameter for variations induced by moisture stress changes. *For. Sci.* 12: 427-429.
- Wronski E.B., Holmes J.W. and Turner N.C. (1985) Phase and amplitude relations between transpiration, water potential and stem shrinkage. *Plant, Cell and Environ.* 8: 613-622.
- 山家義人 (1978) 都市域における環境悪化の指標としての樹木衰退と微生物相の変動. 林試研報 301: 119-130.
- 吉川 賢・林 邦夫 (1986) 樹液流速の自動化. 日林関西支講 37: 138-141.
- Zaerr J.B. (1971) Moisture stress and stem diameter in young Douglas fir. *For. Sci.* 17: 446-469.
- Zimmerman M.H. (1983) Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin.
- Zimmerman M.H. and Brown C.L. (1974) Trees, structure and function 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin.
- Zweifel R., Item H. and Häsler R. (2000) Stem radius changes and their relation to stored water in stem of young Norway spruce trees. *Trees* 15: 50-57.

摘 要

直径日変化は、樹木の水分状態と関係し樹体のあらゆる部位で生じる。本研究では、直径日変化からヒノキの水分生理状態を把握することを目的として、樹幹および枝の直径日変化の測定法を開発すると同時に、直径日変化と水分生理状態を表すその他パラメータとの関係について調査した。また、直径日変化からヒノキ衰退木の水分生理状態を評価することを目的として、強度枝打ちヒノキ林分における枯死被害と樹幹横断面における水分通導部の変化について調査するとともに、ヒノキ衰退木の夏期乾燥期における水分生理状態について調査した。調査内容、および得られた結果と考察は以下のとおりである。

(1) 「ひずみゲージ」による樹幹および枝の直径日変化測定

- ① 樹幹および枝の直径日変化を、簡便かつ多測点で測定できる方法を開発することを目的に、ヒノキ(樹高: 14.1 m, 胸高直径: 12.8 cm)の樹幹に差動トランスデューサーを設置し、樹幹直径日変化を測定すると同時に、ほぼ同一位置で「ひずみゲージ」を樹幹に接着し「ひずみ」の日変化測定をおこなった。
- ② 「ひずみゲージ」によって測定された「ひずみ」の日変化と差動トランスデューサーによって測定された直径日変化は、日中に減少し、夜間に増加する酷似したパターンを示した。
- ③ 「ひずみ」日変化から計算した直径日変化と実測した直径日変化は高い相関を示した($r=0.9826$, $p<0.001$)ものの、回帰係数は低い値を示した($a=0.3207$)。
- ④ 以上から「ひずみゲージ」を樹幹あるいは枝に接着することにより、樹幹あるいは枝の直径日変化のパターンを簡便に測定することができることが明らかとなった。

(2) 直径日変化と水ポテンシャル、樹液流速および蒸散速度の関係

- ① 直径日変化と樹木の水分状態を表すパラメータ(葉の水ポテンシャル、樹液流速、蒸散速度)の関係を明らかにする目的で、ヒノキ(樹高: 11.61 m, 胸高直径: 17.0 cm)の力枝(枝長: 2.80 m, 基部直径: 5.70 cm)において、直径日変化パターンを師部組織表面および木部組織表面で測定すると同時に、葉の水ポテンシャル、樹液流速および蒸散速度の日変化を測定した。
- ② 樹体位置による直径日変化の違いを明らかにする目的で、樹幹および枝の直径日変化パターンを「ひずみゲージ」により測定した。
- ③ 師部組織表面および木部組織表面で測定された「ひずみ」の変化は、日中に減少し、夜間に増加する類似したパターンを示した。したがって、直径日変化は師部組織表面のみでなく、木部組織表面においても生じることが明らかとなった。

- ④ 葉の水ポテンシャルの日変化と師部直径日変化および木部直径日変化は酷似したパターンを示した。しかし、師部直径日変化と葉の水ポテンシャルの日変化の関係は、ヒステリシスを描くとともに、測定日ごとに変化した。それに対し、木部直径日変化と葉の水ポテンシャルの関係は明確なヒステリシスを描かないうえに測定日による違いは認められなかった。
 - ⑤ 木部直径変化速度と“樹液流速－蒸散速度”の日変化は、夜明けとほぼ同時に負の値を示した後急激に減少し、正午前に最小値に達した。その後急激に増加し日没頃に最大値に達した。そして、深夜頃まで急激に減少した後、夜明けまで緩やかに減少し、低い正の値を示した。そして、ふたたび夜明けとほぼ同時に負の値を示した。双方の日変化は酷似したパターンを示した。
 - ⑥ 以上から、木部直径日変化は水ポテンシャルすなわち水収支の日変化を、木部直径変化速度の日変化は“樹液流速－蒸散速度”すなわち水収支の変化速度の日変化を表すことが明らかとなった。また、直径日変化から樹木の水分状態を明らかにするためには木部表面において直径日変化を測定する必要があることが示唆された。
 - ⑦ 蒸散停止後の夜間における樹液流速と木部直径変化速度は高い相関関係にあった ($r^2=0.914\sim0.922$, $p<0.001$)。
 - ⑧ 夜間における木部直径変化速度と樹液流速の関係を用い、日中の樹液流速と木部直径変化速度から、力枝における蒸散速度の日変化を推定した。
 - ⑨ 実測した蒸散速度と推定した蒸散速度とは酷似した日変化を示し、木部直径日変化と樹液流速を測定することにより、きわめて高い精度で蒸散速度の日変化を推定できることを明らかにした。
 - ⑩ ヒノキ樹幹および枝の直径日変化は、同様なパターンを示した。しかし、直径日変化の最大値および最小値が現れる時刻は、樹幹と比較し枝で遅れることが明らかとなった。
- (3) 強度枝打ちヒノキ林分における枯死被害と強度枝打ちヒノキ樹幹横断面における水分通導部の変化
- ① 枝打ちがヒノキに与える影響を明らかにする目的で、枝打ち実施後枯死被害が現れた林分において枯死被害調査をおこなうとともに、枝打ちによる樹幹横断面における水分通導部の変化について調査した。
 - ② 1990年春および1991年春に強度の枝打ちを実施した後、1991年秋に枯死被害が発生したヒノキ同齡林3林分(15年生、22年生および25年生)において、プロット調査をおこなった。プロット内のヒノキ本数、胸高直径、樹高、枝打ち実施前および実施後の枝下高、枯死本数を測定するとともに1989年～1991年における夏期降水量を調査した。
 - ③ 調査したすべての林分は、枝打ちの適齡期を大幅に過ぎて強度の枝打ちをおこなった林分であった。
 - ④ 1991年の夏期降水量は、著しく少なかった。
 - ⑤ 枝打ち適齡期を過ぎて強度の枝打ちを実施したヒノキ(樹高:11.3 m, 胸高直径:16.5 cm)および枝打ちを実施していないヒノキ(樹高:11.3 m, 胸高直径:16.5 cm)の樹幹に1%酸性フクシン水溶液を注入し、樹幹横断面における水分通導部を調べた。
 - ⑥ 樹幹横断面において、枝打ち痕に接する部位の辺材部は染色されず、枝打ちにより樹幹辺材部に通水障害が発生することが明らかとなった。
 - ⑦ 樹幹横断面における通水障害部の面積は、枝打ち痕中心で最も大きく、樹幹上下方向に枝打ち痕から離れるにしたがい減少した。樹幹上下方向における通水障害部の拡がり、枝打ち痕サイズに比例した。そのため複数の枝打ち痕が、樹幹の狭い範囲に存在した場合、樹幹横断面における水分通導部が著しく減少した。したがって、枝打ちを実施した樹幹範囲では、樹幹横断面における水分通導部面積が著しく減少した。
 - ⑧ 強度枝打ちを実施したヒノキの枯死現象は、強度の枝打ちを実施したことによる樹幹横断面の水分通導部の減少と夏期異常乾燥の2要因により引き起こされると推察された。
- (4) ヒノキ衰退木の夏期乾燥期における樹幹直径日変化と水分生理状態
- ① 直径日変化から樹木の衰退度を判断することを目的に、著しく水分通導部が減少したヒノキの夏期長期無降雨期間における直径日変化を測定した。
 - ② 20年生ヒノキ2個体(健全木; 樹高:8.03 m, 胸高直径:10.5 cmと衰退木; 樹高:8.54 m, 胸高直径:12.5 cm)を用いた。衰退木は樹幹に傷があり、樹幹横断面における水分通導面積が著しく減少していた。
 - ③ 衰退木の比葉重水分通導度および樹液流速は、健全木と比較し有意に低い値(t -test, $p<0.001$)を示した。
 - ④ 夏期の長期無降雨期間における木部直径日変化の最大値および最小値は、乾燥の進捗とともに順次低下する傾向を示した。しかし、衰退木における低下の程度は、健全木と比較し急激であった。
 - ⑤ 健全木の木部直径変化速度は、夜明けとほぼ同時に負の値を示した後急激に減少し、正午前に最小値に達した。その後急激に増加し、日没頃に最大値に達した。そして、深夜頃まで急激に減少した後、夜明けまで緩やかに減少し、低い正の値を示した。そして、ふたたび夜明けとほぼ同時に負の値を示した。このパターンは、乾燥期間中変わりなく続いた。一方、衰退木では、乾燥の進捗に伴わない木部直径変化速度の日変化パターンが変化した。
 - ⑥ 樹幹横断面における水分通導面積が著しく減少し水分補給能力が低下した衰退木では、長期間の乾燥条件下に晒された場合、比較的容易に水分収支が崩れると考えられた。そのため、乾燥期間においては木部直径日変化および木部直径変化速度の日変化は、健全木のそれらとは

異なるパターンを示すと考えられた。

(5) 以上の結果を総合して、次のことが示唆された。

- ① 「ひずみゲージ」を用いて測定する本部直径日変化は、樹木の水分生理状態（水分収支）を明らかにするうえで非常に有用な指標となる。
- ② 本部直径変化速度の日変化パターンは、7タイプに分類された。
- ③ 本部直径変化速度を測定しそのパターンを比較することにより、樹木の衰退度判定をおこなうことが可能となる。
- ④ 枝打ちや傷が原因で、樹幹横断面における水分通導部が著しく減少した個体は、夏期乾燥期に水分バランスを崩しやすく、枯死に至る危険性が高い。
- ⑤ 「ひずみゲージ」による直径日変化測定は、「ひずみゲージ」の有利性から、樹木の水分生理研究にとどまらず、樹木と他の生物間相互作用の研究および森林水文・気象の研究等広く応用できると考えられた。

キーワード：ヒノキ、水分生理、幹枝、直径日変化、ひずみゲージ

The relationships between water status and diurnal changes in trunk and branch diameters in Hinoki cypress, *Chamaecyparis obtusa*

Masafumi UEDA

Diurnal changes in diameter caused by water status are observed in all parts of trees including the trunk, branches, roots, leaves, and fruit. The aim of this study was to estimate the water status in Hinoki cypress, *Chamaecyparis obtusa* from diurnal changes in trunk and branch diameters. I developed a simple method to measure diurnal diameter changes in trunks and branches and investigated the relationships between the diurnal diameter changes and parameters that express the water status of a tree. Moreover, I investigated dieback in heavily pruned Hinoki cypress stands, changes in the water-conduction area of the trunk caused by pruning, and water status in declining Hinoki cypress under reduced hydraulic conductance during hot dry summers.

(1) Measurement of diurnal diameter changes in trunk and branches using strain gauges

1. Diurnal changes in the trunk diameter of a 16-year-old *C. obtusa* Endl. tree (14.1 m high and 12.8 cm diameter at breast height (dbh)) were measured with a differential transducer and a strain gauge installed at the same location on the trunk.
2. The diurnal change in strain obtained by the strain gauge shows a similar pattern to that shown by the differential transducer, reaching a maximum at dawn and then gradually decreasing to a minimum in late afternoon, before increasing again.
3. The trunk diameter changes obtained by the differential transducer were closely correlated ($r=0.9826$, $p<0.001$) with the changes calculated from the strain changes, although the regression formula had a low coefficient ($a=0.3207$).
4. These results suggest that strain gauges can be used to observe diurnal changes in trunk and branch diameters.

(2) Relationships between diurnal diameter changes and leaf water potentials, sap flow velocities, and transpiration rates

1. I measured diurnal changes in the diameter, leaf water potentials, sap flow velocities and transpiration rates simultaneously at the largest spreading branch (2.80 m long and 5.70 cm diameter at joint with trunk) of a 27-year-old *C. obtusa* tree (11.61 m high and 17 cm dbh). Diameter changes were measured at the phloem and xylem surfaces of the branch using strain gauges.
2. To investigate the differences between diurnal patterns of trunk and branch diameters, diurnal changes in trunk and branch diameters were also measured at various parts of the tree.
3. Diurnal patterns of diameter changes measured at the xylem surfaces are similar to those measured at the phloem surfaces, indicating that diurnal changes in diameter occur at both phloem and xylem tissues.
4. Diurnal diameter changes measured at the phloem and xylem surfaces have a similar pattern to diurnal changes in leaf water potentials. The relationships between diameter changes and leaf water potential are described by a hysteresis loop that is smaller in the xylem diameter - leaf water potential relationship than in the phloem diameter - leaf water potential relationship.
5. Diurnal patterns of diameter change rates show

similar patterns of water balance rates (sap flow velocities minus transpiration rates), *e.g.*, they were negative in the morning and positive in the afternoon. They decrease at dawn, reach a minimum in the morning, and then increase rapidly. After peaking in late afternoon, diameter decreases rapidly until sunset and then gradually decreases during the night.

6. These results suggest that the diurnal patterns of diameter change and diameter change rates measured at the xylem surfaces express diurnal change in the leaf water potential and the diurnal change in tree water balance rates, respectively.
7. The diameter rate of change at night is closely related to the sap flow velocities ($r^2=0.914\sim0.922$, $p<0.001$).
8. The diurnal patterns of transpiration rates in the largest branch were estimated using the relationships between sap flow velocities and diameter change rate.
9. The diurnal change in estimated transpiration rate shows a similar pattern to the diurnal change in the actual transpiration rate. This result shows that the diurnal patterns of the transpiration rate can be easily estimated using the sap flow velocity - diameter change rate relationships.
10. Diurnal patterns of trunk diameter changes were similar to branch diameter changes. However, the times at which both the maximum and minimum diameters occurred were later in the branch than in the trunk.

(3) Change in trunk water transport area and dieback of heavily pruned Hinoki cypress

1. To clarify the causal relationship between heavy pruning and dieback of *C. obtusa*. I investigated the mortality in heavily pruned *C. obtusa* stands and the change in the water transport area caused by experimental pruning.
2. Height, diameter, pruning length and mortality of trees were investigated in three *C. obtusa* stands (15, 22 and 25-years-old) that had been heavily pruned in spring 1990 or 1991. The dieback of *C. obtusa* was estimated in autumn 1991. Precipitation records from 1989 to 1991 were also obtained.
3. The mean pruning height of all stands was more than 4 m. Mortality in each stand was more than 20%. In 1991, when dieback was confirmed in the research stands, the summer precipitation was the lowest in the past 3 years.
4. To investigate the effects of pruning on the water

transport area in the trunk cross-section, dye solution (1% aqueous acid-fuchsin) was injected into a pruned tree (11.30 m high and 16.5 cm dbh) and a tree that had not been pruned (11.30 m high and 16.5 cm dbh).

5. In the pruned tree, the sapwood bordering the pruning wound was not dyed, suggesting that pruning causes local blocking of xylem-sap ascent in the trunk.
6. In the trunk cross-section, the blocked area abutting the pruning wounds extended from the wound surface to the heartwood at the same width as the wound. The blocked areas were in proportion to the width of the pruning wounds. The vertical extent of the blocked area paralleled the length of the wounds, extending for about 9 times the pruning wound length in the trunk longitudinal direction and decreasing in area with distance from the wound. Therefore, two or more large close pruning wounds greatly increase the blocked area and greatly reduce the water conduction area of the trunk.
7. These results show that dieback of heavily pruned *C. obtusa* could be caused by the interaction between the decreased water conduction area in trunk resulting from heavy pruning and summer drought.

(4) Water status of declining *C. obtusa* during hot dry summer estimated from diurnal changes in trunk diameter

1. To estimate tree decline, diurnal changes in trunk diameters of two 20-year-old *C. obtusa* (8.03 m and 8.54 m high, and 10.5 cm and 12.5 cm dbh, respectively) were measured during a hot dry summer.
2. One tree showed a greatly reduced water-transport area in its trunk cross-section, and its leaf specific hydraulic conductivity and sap flux velocity were much lower than the other tree (*t*-test, $p<0.001$).
3. Diurnal changes in trunk diameters were measured at xylem surfaces using the strain-gauge method. At the start of the experiment, the diurnal changes in trunk diameters were similar in both trees with shrinking during the day and swelling at night. However, in the trunk of the tree with reduced hydraulic conductance, the maxima and minima decreased rapidly as the dry conditions continued.
4. These results suggest that trees with greatly reduced water-transport area in their trunk cross-section and reduced leaf specific hydraulic conductivity easily lose their water balance during prolonged dry conditions.

Conclusion

1. The diurnal changes in trunk and branch diameters measured at the xylem surface with strain gauges are useful indicators of tree water status.
2. There are seven diurnal patterns of xylem diameter changes.
3. Tree decline can be evaluated by measuring diurnal patterns of trunk and branch diameter.
4. Trees with reduced trunk water transport area caused by pruning easily lose their water balance during hot dry summers, risking dieback.
5. Measurement of diurnal change in trunk and branch diameters using strain gauges could be useful in other areas of forest management.

Keywords: Hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*), water status, trunk and branch, diameter change, strain gauge

主要記号リスト

a: 夜間における HPV_{VOL} と $R\epsilon$ との回帰直線の傾き
 D. T: 差動トランスデューサー
 ETR: 推定蒸散速度
 EWBR: 推定水収支変化速度
 F_{tree} : 単位葉重あたりの樹液流速
 GF: ゲージファクター
 HPV : ヒートパルス速度
 HPV_{VOL} : 体積ヒートパルス速度
 KL: 比葉重水分通導度

L_0 : 荷重を負荷する以前の物体の長さ
 L_g : ゲージ長
 LWP: 葉の水ポテンシャル
 $LWP_{predawn}$: 夜明け前の葉の水ポテンシャル
 PPFD: 光合成有効光量子束密度
 r: 樹幹半径(mm)
 $RHPV_{VOL}$: HPV_{VOL} 相対値
 RTR: TR 相対値
 $R\epsilon$: 「ひずみ」変化速度
 $R\epsilon_{xylem}$: 木部表面で測定した「ひずみ」変化速度 (木部「ひずみ」変化速度)
 $R\epsilon_{phloem}$: 師部組織表面で測定した「ひずみ」変化速度 (師部「ひずみ」変化速度)
 S. G.: 「ひずみゲージ」
 Sap: 樹液流入量
 Tr: 蒸散量
 TR: 蒸散速度
 VPD: 飽差
 WC: 水分量
 ΔL : 物体の伸縮量
 ΔL_g : 「ひずみゲージ」の伸縮量
 Δr : 計算された幹の直径変化
 ϵ : 「ひずみ」
 ϵ_{phloem} : 師部組織表面において測定した「ひずみ」(師部「ひずみ」)
 ϵ_{xylem} : 木部表面において測定した「ひずみ」(木部「ひずみ」)
 Ψ_{leaf} : 葉の水ポテンシャル
 Ψ_{soil} : 土壌の水ポテンシャル

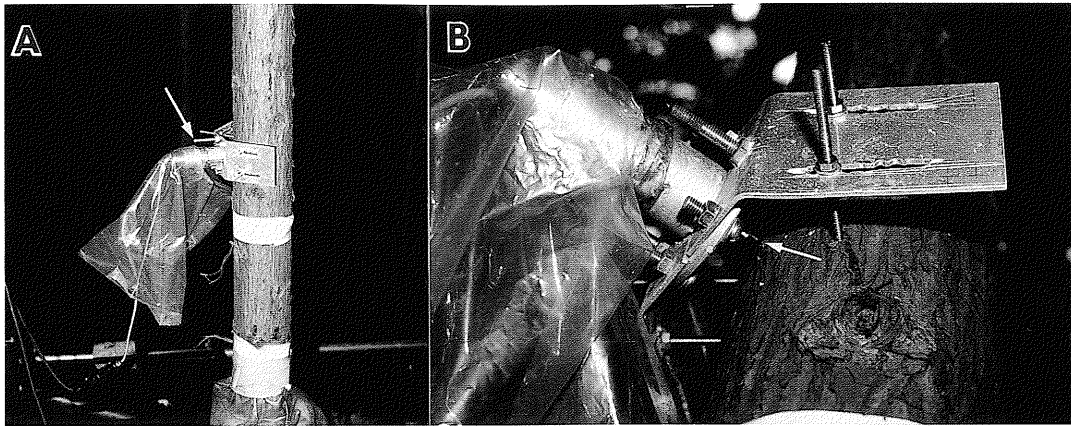


写真 1-1. 差動トランスデューサー (D. T) の設置状況

A : 差動トランスデューサー遠景 (矢印は差動トランスデューサー)

B : 差動トランスデューサー近景 (矢印は差動トランスデューサーのプロープ)

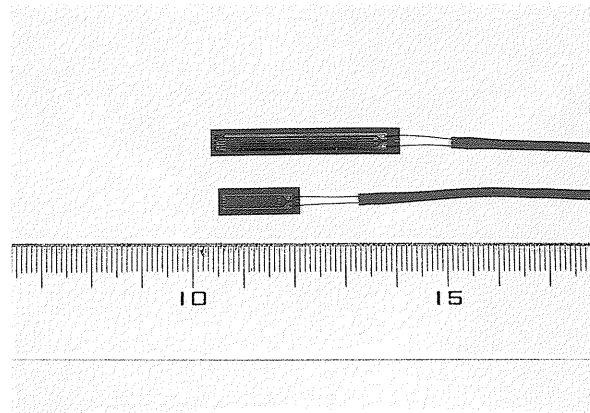


写真 1-2. ひずみゲージ

上 : 共和電業 (株) 製, KFG-30-120-C 1-11 L 1 M 2 R (ゲージ長 30 mm)

下 : 同, KFG-10-120-C 1-11 L 1 M 2 R (ゲージ長 10 mm)

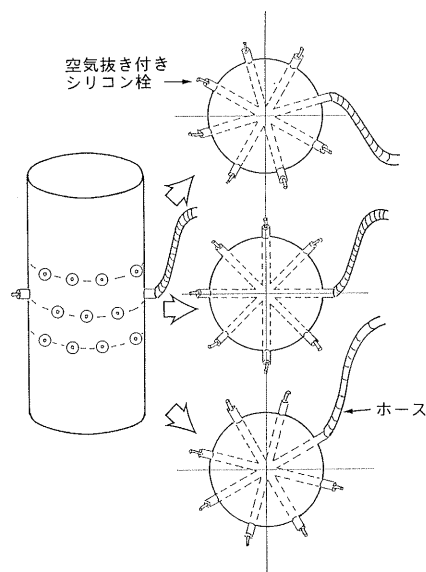


写真 2-2. 立木注入法

左 : 立木注入法の模式図, 右 : 立木注入法実施風景

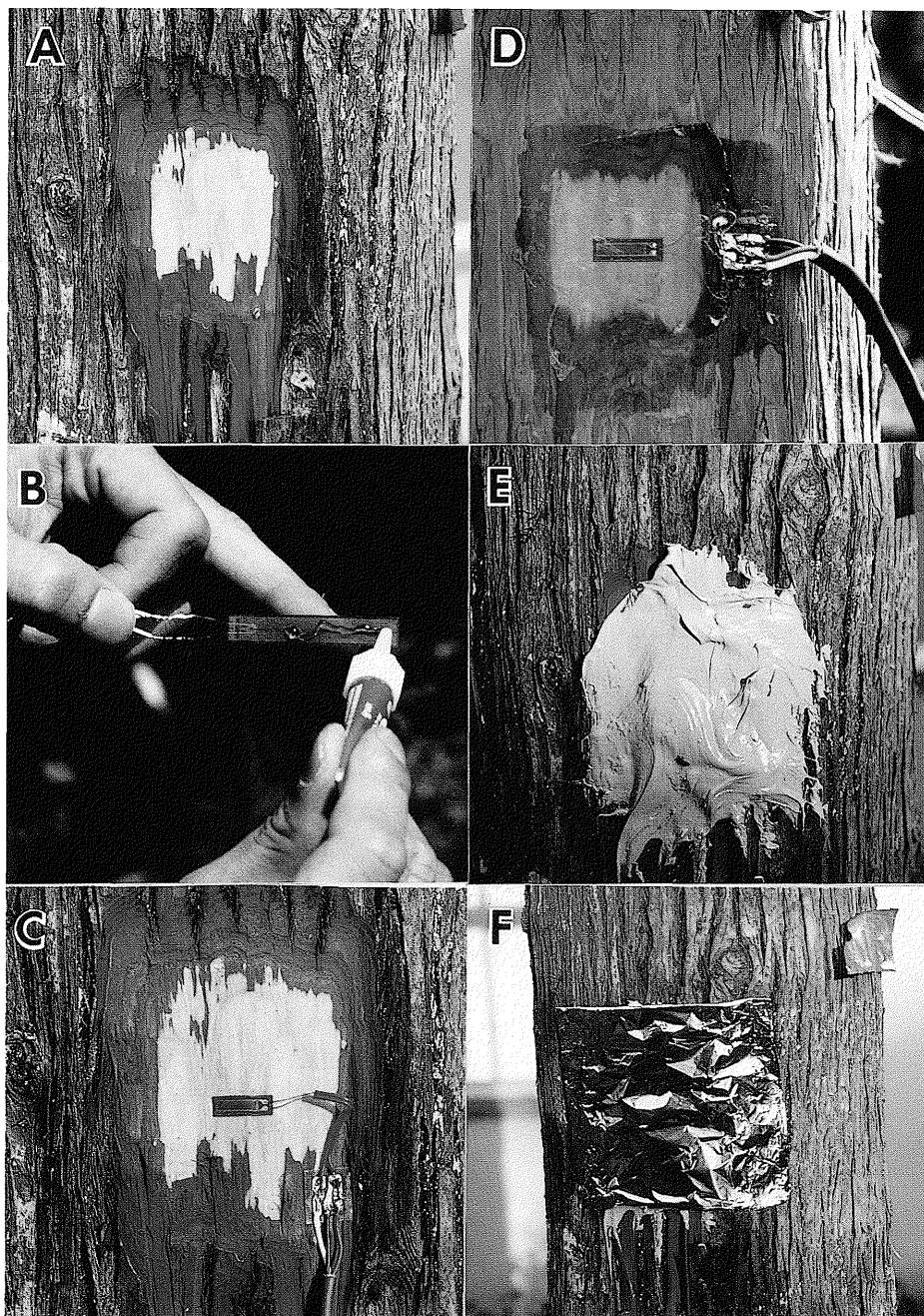


写真 2-1. 「ひずみゲージ」取り付け方法

A：外樹皮を剥皮し内樹皮を露出させる。あるいは外樹皮、内樹皮、師部組織および形成層を剥皮し、木部表面を露出させる。B：「ひずみゲージ」にシアノアクリレート系接着剤を塗布する。C：「ひずみゲージ」を内樹皮あるいは木部表面に接着する。D：「ひずみゲージ」の上からワセリンを塗布。E：シリコン樹脂を塗布。F：アルミ箔で覆う。

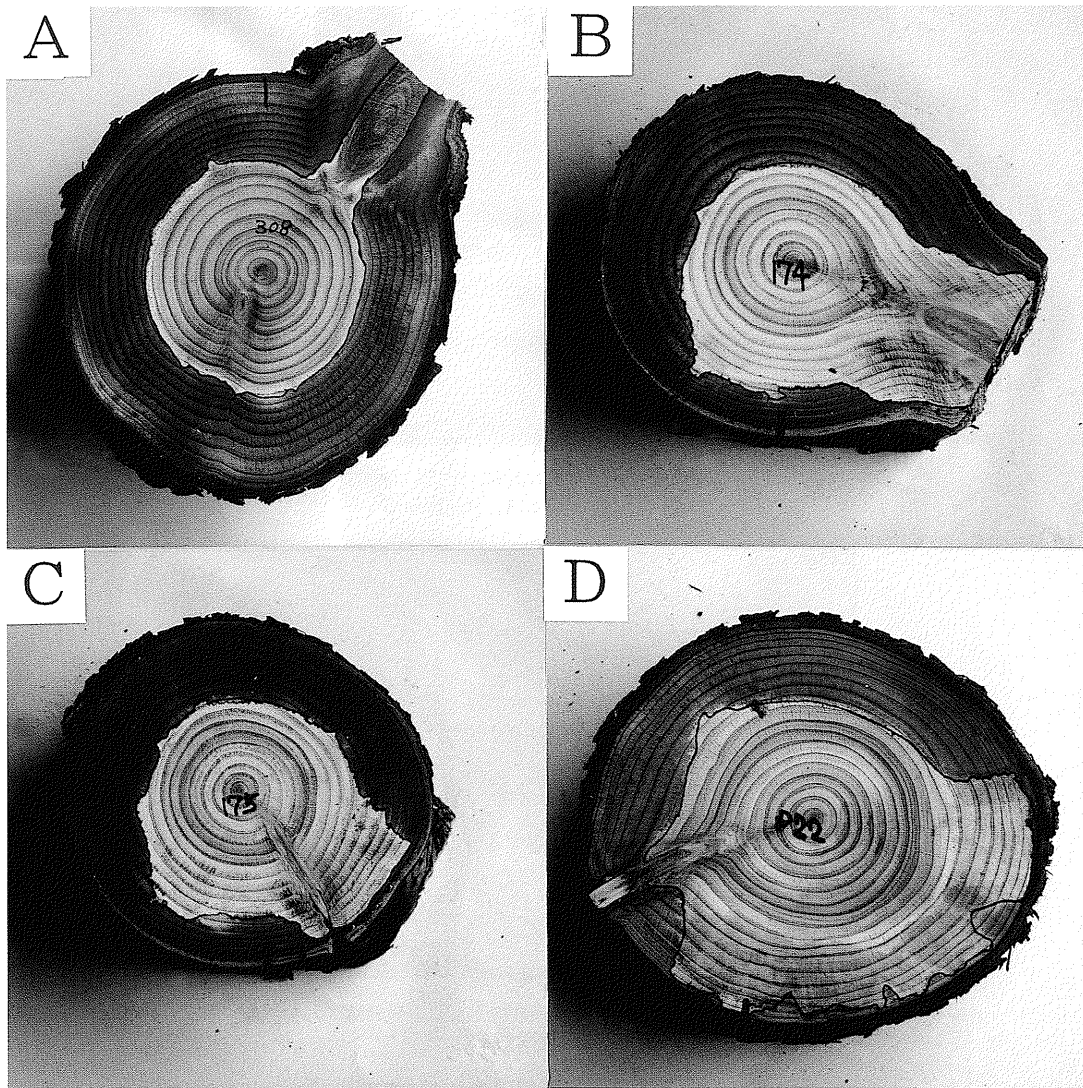


写真 5-1. 樹幹横断面における染色状況

A: 対照木の樹幹横断面, B: 枝打ち処理木における枝打ち痕を有する部位の樹幹横断面, C: 枝打ち処理木の樹幹横断面 (B の 20 cm 上), D: 枝打ち処理木における 4 個の枝打ち痕を有する部位の樹幹横断面

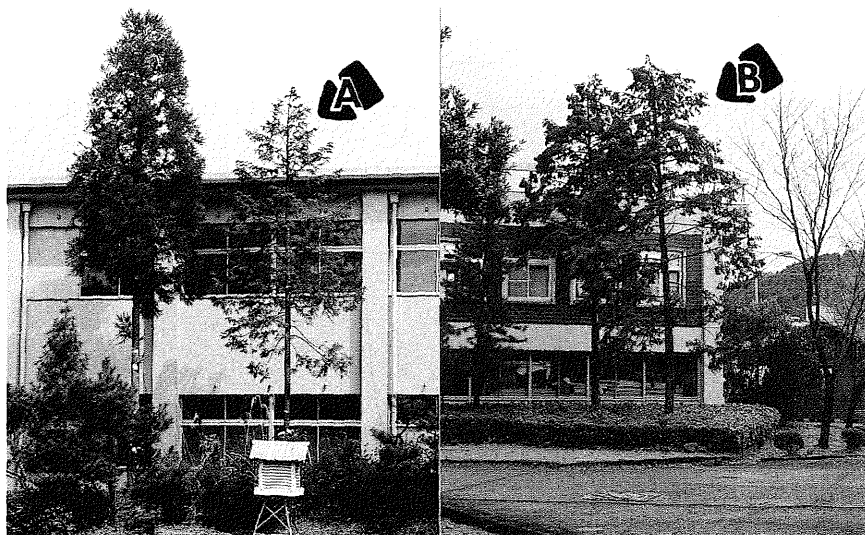


写真 6-1. 供試木の外観
左：Tree A, 右：Tree B

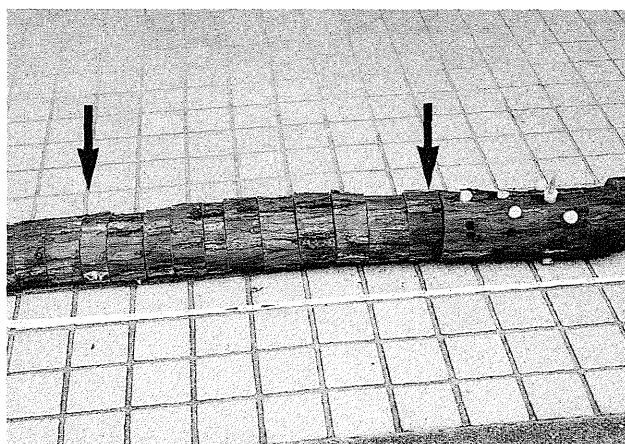


写真 6-2. Tree A の樹幹に生じた傷の外観
矢印は傷の範囲を示す

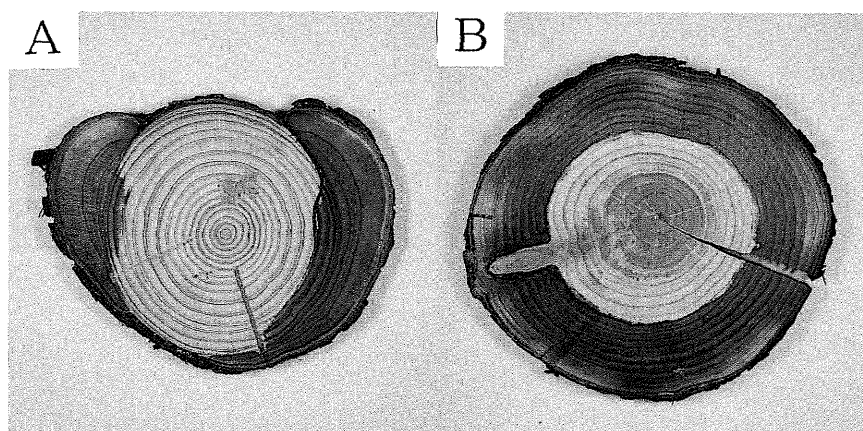


写真 6-3. 樹幹横断面における染色状況（地上高 1.3 m）
A：Tree A の樹幹横断面（樹幹に傷有り）、B：Tree B の
樹幹横断面（樹幹に傷なし）