

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 15 日現在

機関番号：82706

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24310018

研究課題名(和文) 熱帯落葉林の生物季節に及ぼす水ストレス効果の実験観測と植生モデルの高度化

研究課題名(英文) Experimental observations of water stress effects on the phenology of a tropical deciduous forest and the impact on the vegetation model

研究代表者

田中 克典 (TANAKA, KATSUNORI)

独立行政法人海洋研究開発機構・地球表層物質循環研究分野・主任研究員

研究者番号：80344274

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：自然環境下のチークでは、乾季の2014年2月から4月にかけての樹液流が停止、完全に落葉した。散水による湿潤土壌下では、葉が付いた状態での新葉による更新がなく、3月に完全落葉し、樹液流が停止した。2週間後、展葉して蒸散活動を再開した。根系の土壌水分は展葉・落葉現象に最も影響したが、他の要因によって落葉期間が発生することを確認した。幹は自然状況下と散水下とも2014年4月から9月まで成長し、成長期間に違いがなかった。光合成能を示す葉内窒素濃度は土壌水分量の低下に影響を受け、湿潤下のチークのほうが光合成能の低下は遅かった。一定の水消費に対する炭素獲得は、湿潤下のほうが自然状況下よりも低かった。

研究成果の概要(英文)：Observations of a teak plantation revealed that under natural conditions the trees significantly decreased sap flow and lost their leaves in the dry season between February and April 2014. In comparison, under controlled well-watered soil conditions, the subject teak trees did not open new leaves and ceased sap flow until March 2014. Two weeks later, the watered trees opened new leaves, and the sap flow once again increased. The stem growth of all the trees increased from April to September 2014 under both natural and well-watered conditions. Additionally, leaf nitrogen content, corresponding to the photosynthesis capacity decreased with lower soil moisture. Leaf nitrogen content capacity decreased more slowly in the watered trees. Lower carbon gain per water use was also observed in the trees subject to controlled watering conditions. Therefore, we believe the amount of soil moisture in the root zone directly influences sap flow, new leaves, and leaf fall.

研究分野：植生水文学

キーワード：フェノロジー 落葉チーク 土壌水分 幹成長 光合成能

### 1. 研究開始当初の背景

落葉林は着葉期間中に葉の光合成によって炭素を吸収する。このとき、同時に、葉の気孔から植物体内の水分を水蒸気として大気に放出する。着葉期間は、熱帯に生育する落葉林で、年々変動が著しく、温帯・寒帯落葉林の数週間の違いに対して、数ヶ月異なる。それゆえ、着葉期間の年々変動による炭素と水循環への影響は、熱帯で最大で、着葉期間がどのように決まるかが重要であった。

代表者らの研究チームは、落葉性チークの樹冠上と林床で計測する日射の減衰比を利用し葉量を推定する手法に基づき、展葉開始・その後の成長・完全落葉を評価し、これを10年間行った。その結果、降水による水分補給が根系の集中するポイントまで達したとき、展葉が開始したが、春分日の前では、十分な水分補給にも関わらず、展葉開始のシグナルが不明瞭で、春分後にようやく明瞭な増加がみられたのである。これにより、展葉開始のタイミングが土壌水分以外の要因で決まっているのではないかと議論する一方で、この方法による展葉開始のタイミング評価に限界があると考えられた。一方、落葉についてもどのタイミングで終了するかこの方法ではっきりしなかった。

さらに、観測による大気から落葉性チークによる二酸化炭素ガス吸収の季節変化と葉量の変化を比べると、葉量が最大にもかかわらず、その吸収速度が減少することが明らかになっており、葉量変化に加え葉の光合成能の季節変化も、落葉性チーク林の炭素・水循環に影響することを示唆した。

### 2. 研究の目的

落葉性チークは木材としての価値が高く、世界で広くプランテーションで栽培されるとともに、その年輪は過去の気候変動を読み解くのに利用されることが多い。これゆえ、その生物季節(フェノロジー)の研究を必要とする重要な樹種の1つである。本研究は、このチークの展葉と落葉のフェノロジーを制御する要因を明らかにする。このため、乾季においても土壌を湿潤に保つため、対象チークに散水を行い、水ストレスのない環境を実現させる。この対象木と合わせ、自然環境下で生育するチークのフェノロジーとを比較し、水ストレスのフェノロジーへの効果を評価する。さらに、幹成長の成長様式の違いを評価するとともに、個葉の生理特性における季節性と規模の違いを、葉の窒素含有量と炭素安定同位体比の測定に基づいて評価する。

### 3. 研究の方法

散水実験：本研究は、タイ北部ランパン県メーモ区にあるメーモ・チークプランテーション(北緯18度25分、東経99度43分、海拔380m)で、40mと25mの観測タワーを中心とした2つの研究サイトで行った。25m観測タワー付近の樹高(H)22.5m・胸高直径(DBH)

32cmのチークを対象に散水区画を設けた。散水区画は、林床に投影される対象チークの樹冠面積とその形状を考慮し、5m×9.5mの長方形に定めた。2012年11月この区画の周囲を幅10cm深さ40cmのトレンチを設け、それを鉄筋コンクリートで埋め、土壌水分の水平方向の移動を妨げた。トレンチ上に、煉瓦を並べコンクリートで隙間を埋めた高さ10cmの防水壁を設けた。散水区画のトレンチの長辺の両サイドの外側に、2013年11月幅10cm・基岩(最深97cm)に達するトレンチを新たに設け、鉄筋コンクリートでトレンチを埋めた。これにより、長辺の外側に位置する自然環境下にある測定対象チークへの散水による水分移動のリスクを極力妨げた。散水区画は長辺方向にやや傾斜しており、その高圧部側にあたる短辺外側に高さ10cmのコンクリートの基礎を設け、その上に1000Lの貯水タンクを3台設置した。等間隔に直径2mm孔を8か所にあけた長さ4.5m・直径2.5cmの塩ビパイプ9本を短辺に沿って等間隔に並べた。これら9本の塩ビパイプと貯水タンクとは、散水速度を調節するため適宜5か所にバルブのついた塩ビパイプで連結した。散水で使用した水は、500m離れた貯水池で、携帯ポンプで集水され、車で散水施設近くまで運び、同型のポンプで3台の貯水タンクを満たした。1日の散水量は合計3000Lで、換算すると約63mmの降水量に等しい。

散水は2013年3月2日に開始し、3月3日にも行い、深さ40cmまでに根系が集中する土壌を完全に湿潤状態にした。その後、2013年4月中旬まで2週間おきに散水し、同年7月から、2013年2月まで測定した樹液流速と土壌水分量との関係に基づき、深度40cmの土壌水分量の閾値を設定、1日おきに土壌水分量を確認しながら、その閾値に達したとき、散水を行った。

(1) 樹液流測定には、Heat Ratio法を応用した、樹液流速計(SFM1 Sap Flow Meter, ICT international)を利用して行った。40m観測タワー周辺の自然環境下のC1(H=24.1m・DBH=33.7cm)とC3(H=26.6m・DBH=38.3cm)と名付けたチークの高さ140cmの地点に、樹液流速計を設置し、それぞれ2013年3月と2012年10月に測定を開始した。25m観測タワー周辺の自然状況下のC4(H=22.8m・DBH= )と散水下のW1のそれぞれ高さ140cmと150cmとに樹液流速計を設置、2012年10月より測定を開始した。

チークC1、C3、C4とW1の展葉、その後の成長と落葉の様子を観察するため、タイムラプス・カメラ(GardenWatchCam, Brinno)を観測タワーに設置した。設置高度は、それぞれ24m、24m、25mと25mで、C1とC4およびC4とW1の撮影はそれぞれ2012年8月と2013年4月に開始した。

(2) 幹の直径成長の測定：2012年1月2日～2015年2月20日の約3年間、散水処理を行った2個体(処理個体)、散水処理を施さなかった10個体(コントロール個体)について、少なくとも週1回の頻度で、アルミバンド式デンドロメーターを用いて、幹の直径の増減を0.1mm単位で測定した。

(3) 個葉の生理特性の測定：散水開始後、10日または14日に一回の頻度で散水2個体と対照2個体から日当たりのよい葉を3枚ずつ採取した。それらの窒素含有量と炭素安定同位体比を燃焼式元素分析計・安定同位体比質量分析計(Flash 2000 & DELTA-V, Thermo Fisher Scientific)を用いて測定し、それぞれ個葉の光合成能と水利用効率(蒸散速度に対する光合成速度の比)の指標とした。また、展葉直後1回、成熟葉期2回、落葉前2回の計5回、散水1個体と対照2個体の各10枚前後の葉について光飽和時の光合成速度や気孔コンダクタンス等を携帯式光合成・蒸散測定装置(LI-6400, Li-Cor)を用いて測定した。

#### 4. 研究成果

(1) 図1は2013年2-4月にかけての降水量、自然状況下(対象区・チークC3)と散水区(W1)における相対土壌水分(観測期間中の土壌水分の最大値と最小値を100%と0%とした)と樹液流速の変化を示す。

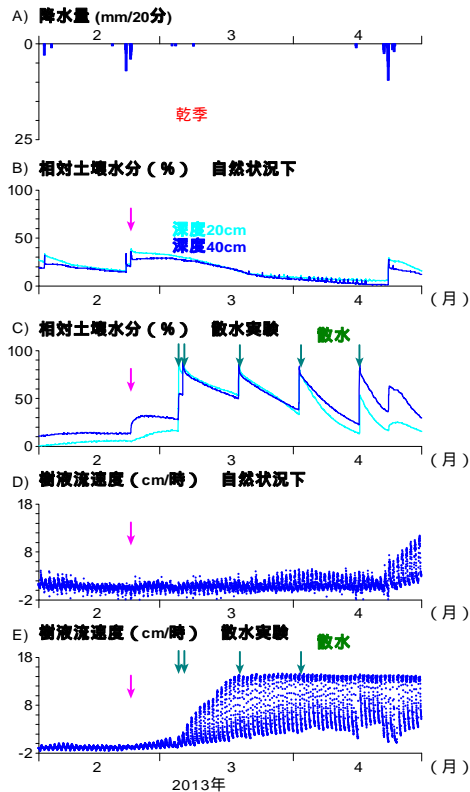


図1 2013年2月～4月の降水量(A)、相対土壌水分・自然環境下C3(B)と散水区W1(C)、樹液流速・C3(D)とW1(E)

2月下旬の降水で、すでにC3とW1の土壌水分が上昇した。これにより2月27日にW1で展葉が開始し、遅れて3月10日にC3が展葉を開始した。これにより春分前でも、土壌水分の上昇が展葉トリガーであると認められた。

2013年3月2日と3日に、散水により深さ40cmの土壌水分を十分に湿潤にした(図1C)。その後、W1の樹液流速の日中の最大値が上昇し、3月中旬にピークに達した。その間、展葉開始後の葉の伸長も確認された。一方、C3は2月下旬の降水で土壌水分が上昇したが、その後4月下旬の降水イベントまで減少しつづけた。3月10日の展葉開始から葉の伸長は認められたが、土壌水分の減少のため成長は停止した。3月下旬にC3の樹液流速の上昇が見られたが、その後4月下旬のまとまった降水イベントまで減少し、その降雨イベント後に再び上昇を始め、これとともに葉の伸長も認められた。

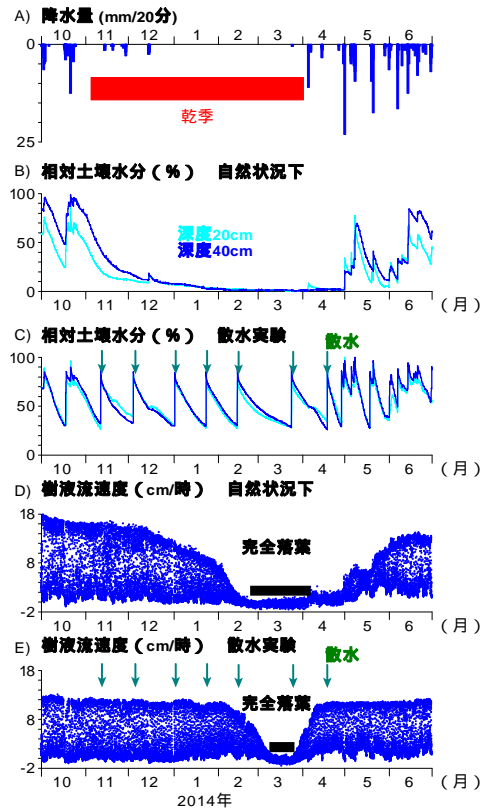


図2 2013年10月～2014年6月の降水量(A)、相対土壌水分・自然環境下C3(B)と散水区W1(C)、樹液流速・C3(D)とW1(E)

2013年11月から降水量が少ない状態となり、2014年3月まで続いた(図2A)。その後C3では土壌水分が減少し続け、1月から4月上旬まで、干ばつになった(図2B)。一方、W1では散水により、乾季中も湿潤に保たれた(図2C)。C3では土壌水分の減少とともに、樹液流速が低下し、2月下旬に完全に停止した(図2D)。図2D中の黒帯で示す期間は、タイムラプスカ

メラで確認した落葉期間である。4月上旬の降水イベントによりわずかであるが、土壤水分が上昇し、これにより展葉と樹液流速度が上昇し始めたが、この後の干ばつで、葉の伸長と樹液流速度に変化がなかった。4月下旬からの雨季となり(図2A)、葉の伸長とともに、樹液流速度も上昇した。ここでは、C1とC4について示されないが、落葉・展葉のタイミングは早かれ遅かれ、それぞれの土壤水分の変化に対応しており、C3の挙動と類似したものであった。一方W1の樹液流速度は2月上旬まで、日中の最大値は変わらなかったが、その後3月初めにかけて減少し、その間落葉も起こった。3月中の約2週間完全に落葉し、樹液流も停止した(図2E)。W1で、常緑樹のように、前年の葉を維持し、新たに展葉するといった現象はみられなかった。2週間後、展葉が開始し、前年の2013年3月に見られたように、樹液流速度の日中の最大値が約2週間後に最大になった。

以上のことから、落葉チークのフェノロジーは、主として、土壤水分の季節変化によって制御されることが明らかとなった。一方で、散水実験によって、落葉現象が土壤水分の低下以外のほかの原因によっても起こることが示された。

(2) 幹の直径成長: コントロール個体の直径は、おおむね、雨季が開始し展葉が進行した後に増加し始めて、雨季終盤から減少し始めるという季節変化を繰り返した。約3年間の調査期間全体を通した、コントロール個体の肥大成長量の平均値は6.4mmであった。この直径成長を、同時期の降水量、土壤水分量、葉量(LAI)の時系列変化と比較すると、上で述べたような季節変化に加えて、乾季から雨季開始の時期にかけて、1) 落葉状態での土壤水分上昇時の直径増加、2) 展葉直後の小干ばつに伴う土壤水分低下時の直径減少などの細かい変動が見られることがわかった。

処理個体2個体のうち1個体(T1あるいはW1)について、処理前後の直径の時系列変化を図xに示した。T1の場合、全期間を通した直径の肥大成長量は11.2mmであり、同期間のコントロール個体の直径成長の平均値よりも2倍程度大きかった。T1の処理前の期間において、T1の直径成長はコントロール個体よりもやや小さいことから(図3) また、同様の結果は別の処理個体(T2あるいはW2)についても得られたことから、散水処理により、期間全体を通じた肥大成長が促進されたといえる。

上述のように、コントロール個体では、雨季終盤から乾季にかけて直径が減少したが、散水処理後の処理個体については、その減少傾向は見られなかった(図3のDN=700-800付近、DN=1050-1100付近)。また、同時期において、処理個体の蒸散活動は維持されてい

るにもかかわらず、直径成長は見られなかった(図3)。同様の結果は、T2についても得られた。以上の処理個体2個体の直径成長についての結果は、同時期の葉の光合成能力の低下、水利用効率の低下、光合成による同化産物の根系などの幹以外への配分・貯蔵を示唆する。

処理個体では、土壤が湿潤に保たれたにもかかわらず、乾季後半に一時的な完全落葉とその後の展葉が見られ、展葉後まもなく、活発な蒸散活動が観測された(図3のDN=800付近)。ただし、この時期の処理個体の蒸散活動は直径成長を伴わず、処理個体の直径成長が開始したタイミングは、コントロール個体の直径成長が開始したタイミングとほぼ同じであった(図3のDN=850付近)。同様の結果は、T2についても得られた。ここで、蒸散活動が直径成長を伴わなかったことについては、未成熟な新葉の低い光合成能力や光合成同化産物の幹以外への配分・貯蔵が示唆される。また、処理個体とコントロール個体の直径成長のタイミングが同調した結果は、チークの直径成長の開始のタイミングは、蒸散や光合成などの生理活動だけで単純に決定されるのではなく、他の要因(例えば、日長など)にも依存していることを示している。

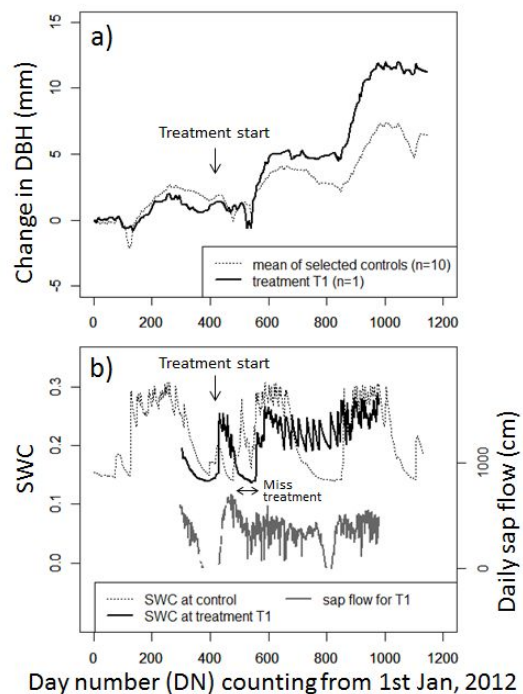


図3 コントロール個体と処理個体 T1 (W1) の直径 (a) と両区の土壤体積含水率 (SWC) と処理個体 T1 の樹液流速度 (b) の時系列変化

(3) 土壤水分量が個葉の生理特性に与える影響: 葉の窒素含有量は散水一年目では散水個体の方が対照個体よりも低かった(図4A)。葉の窒素含有量の低下の開始時期は対照個

体では乾季に土壤水分量が低下し始めた直後であったのに対し、散水個体ではその約1ヶ月後であった(図4A)。これらの結果から、落葉性チークの葉の光合成能や落葉前の葉内窒素の転流開始時期は土壤水分量の影響を受けることが示唆された。

葉の炭素安定同位体比は概ね全期間を通して散水個体の方が対象個体よりも低い値であったことから(図4B)、土壤水分量が上昇すると落葉性チークの葉の水利用効率は低下することが示された。

散水個体と対照個体ともに葉が十分に成熟していた時期に測定した気孔コンダクタンスの最大値は散水個体と対照個体の間で有意差がなかったのに対し、光飽和時の光合成速度は散水木の方が低かった。したがって、これらの値から算出した瞬間的な水利用効率は散水個体の方が低いという結果であった。これは、葉の炭素安定同位体比から推定した長期平均的な水利用効率と同様の傾向であった。

以上より、散水による土壤水分量の上昇に対する落葉性チークの個葉の生理特性の応答として、気孔コンダクタンスは変化しなかったが光合成能が低下した結果、水利用効率が低下したこと、葉の老化開始時期が遅れたことが示された。

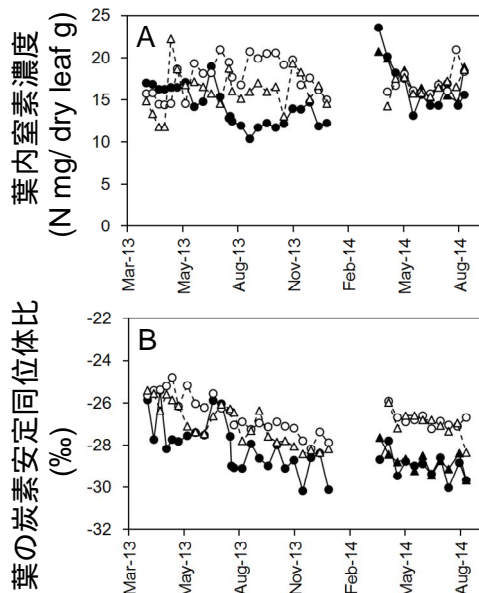


図4 散水個体と対照個体の葉の窒素含有量(A)と炭素安定同位体比(B)。○が散水個体、△が対照個体を示す

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 6件)

Tanaka K, Tantasirin C, Wiwatwittaya D, Tanaka N, Takahashi HG, Yoshifuji N, Igarashi Y, Sato T, Suzuki M. Earlier

leaf flush associated with increased teak defoliation. Forest Science, 2015 (in Press) (査読有) .

Tanaka N, Levia D, Igarashi Y, Nanko K, Yoshifuji N, Tanaka K, Tantasirin C, Suzuki M, Kumagai T. Throughfall under a teak plantation in Thailand: a multifactorial analysis on the effects of canopy phenology and meteorological conditions International Journal of Biometeorology.

DOI: 10.1007/s00484-014-0926-1. 2015. (査読有)

[学会発表](計 9件)

落合拓朗, 松尾奈緒子, 吉藤奈津子, 鎌倉真依, 山本心平, 田中延亮, タンタリシンチャチャイ, 田中克典. 散水実験による熱帯性落葉樹の個葉ガス交換特性の土壤水分への応答の解明. 日本生態学会第62回全国大会(2015年3月、鹿児島大学、鹿児島県鹿児島市) 3月18日-22日

Tanaka N, Levia D, Igarashi Y, Nanko K, Yoshifuji N, Tanaka K, Tantasirin C, Suzuki M, Kumagai T. Throughfall under a teak plantation in Thailand: a multifactorial analysis on the effects of canopy phenology and meteorological conditions. AGU Fall Meeting, Moscone Center, San Francisco, USA 15-19 December (December 16, 2014)

Tanaka K. Water budget and the consequent canopy duration period in a teak plantation in a dry tropical region. Japan Geoscience Union Meeting, パシフィコ横浜, 神奈川県横浜市, 29th April 2014.

松尾奈緒子, 梅村匠, 鎌倉麻衣, 馬場亮輔, 田中克典. 散水実験によるタイ北部の落葉性チーク林のフェノロジーに土壤水分が及ぼす影響の解明日本生態学会第62回全国大会(2014年3月、広島国際会議場、広島県広島市) 3月14日-18日

馬場亮輔, 鎌倉麻衣, 吉藤奈津子, 田中克典, 松尾奈緒子, 五十嵐康記, 佐藤貴紀, 田中延亮, 小杉緑子, チャチャイ タンタシリン, 鈴木雅一. 幹の水ポテンシャル測定に基づいた熱帯モンスーン地域におけるチークの水利用特性の季節変化.

日本生態学会第62回全国大会(2014年3月、広島国際会議場、広島県広島市) 3月14日-18日

[その他]

ホームページ等

田中克典, 落葉樹は常緑樹になれるのか? 落葉チークを対象にした散水実験、平成26年度独立行政法人海洋研究開発機構横浜研究所施設一般公開(平成26年10月11日)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

田中 克典 (TANAKA, KATSUNORI)  
独立行政法人海洋研究開発機構・地球表層物質循環研究分野・主任研究員  
研究者番号：80344274

### (2) 研究分担者

鈴木 雅一 (SUZUKI, MASAKAZU)  
東京大学・農学生命科学研究科・教授  
研究者番号：10144346

田中 延亮 (TANAKA, NOBUAKI)  
東京大学・農学生命科学研究科・助教  
研究者番号：10323479

松尾 奈緒子 (MATSUO, NAOKO)  
三重大学・生物資源学研究科・講師  
研究者番号：00423012

### (3) 連携研究者

小杉 緑子 (KOSUGI, YOSHIKO)  
京都大学・農学研究科・助教  
研究者番号：90293919