

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 1 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H02992

研究課題名(和文) 熱帯雨林樹木において乾燥ストレス耐性に種間差が生じる要因の解明

研究課題名(英文) Factors causing inter-specific difference in drought tolerance in a tropical rain forest

研究代表者

中川 弥智子 (Nakagawa, Michiko)

名古屋大学・生命農学研究科・准教授

研究者番号：70447837

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,200,000円

研究成果の概要(和文)：樹木の種多様性が特に高いことで知られるマレーシア・サラワク州のランビルヒルズ国立公園において、高木樹木を対象に、多数の樹種で樹木の吸水深度を推定し、吸水深度の種間や時期による差異、および地上部特性との関連性を調査した。

フタバガキ科6種の間ではある種がより深い土壤水を利用していること、土壤含水率や気温などの影響で吸水深度は期間によって変化するものの、そのパターンは樹種によって様々であること、一部の時期では開花頻度が高い樹種ほど深い層から吸水していることが分かった。樹種によって吸水深度および吸水深度の継時変化が異なるため、乾燥ストレス耐性の種間差に吸水深度が影響している可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

乾燥が進むにつれて土壤表層から水が蒸発するため、土壤深度に沿って水の酸素や水素の安定同位体比勾配が形成されること、および樹木の根から吸水された水の同位体分別が樹体内では起こらないことを利用して、樹木の吸水深度は推定されてきた。そのため、頻繁な降雨によって土壤の同位体比勾配が形成されにくい湿潤林の樹木の吸水深度に関する研究はかなり限定的であったが、本研究により、試料の採集方法を工夫することで、熱帯雨林樹木でも吸水深度推定が可能であることを示した。また、樹木の吸水深度と開花頻度の関係を初めて明らかにした点でも、学術的意義が高い研究成果である。

研究成果の概要(英文)： In Lambir Hills National Park in Sarawak, Malaysia, which is known for the extremely high tree species diversity, we estimated root water uptake depths of tropical canopy trees using stable isotope analysis and investigated interspecific and temporal variations in water uptake depth, and relationships with aboveground traits.

We found that *Dipterocarpus globosus* relied on more deep soil water among six dipterocarp tree species and that although water uptake depth varied according to the soil moisture content and temperature, the pattern varied among tree species. Our results also suggested that tree species that flowered more frequently tended to absorb water from deeper layers. Such species-specific and temporal variations in water acquisition ability may influence species-specific drought tolerance.

研究分野：森林生態学

キーワード：吸水深度 東南アジア熱帯雨林 安定同位体分析 樹木根 乾燥ストレス

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

これまでは稀であった気象現象(例えば酷暑、強い乾燥や山火事、巨大台風など)が世界各地で頻発しており、気候変動による生態系や人間生活への影響が危惧されるとともに、その影響予測と対策が喫緊の課題となっている。熱帯林は、陸域における二酸化炭素の最大のシンクであり、陸地の4~5割の炭素吸収に寄与していると推定されているため、気候変動(熱帯地域では特に乾燥化)に対する熱帯林の応答は、炭素吸収・貯留量に大きな影響を及ぼす。アマゾン熱帯林における50%の降水遮断実験では、大サイズ樹木の死亡率が3~4.5倍に増大した結果、地上部バイオマス量は20%減少した。一方で、樹木の死亡率の増大は特定の樹種のみで観察されたことから、熱帯樹木の乾燥ストレス耐性には種間差があることが指摘されており、そのメカニズムの解明にむけて、乾燥ストレス耐性に関連する水利用特性の評価が行われているが、そのほとんどは地上部の生理的・形態学的特性に着目した研究である。しかし、水吸収は地下部の根系で行われていることから、本研究では、熱帯樹木の乾燥ストレス耐性の種間差は、吸水深度の違いに起因していると仮説を立てた。

2. 研究の目的

そこで本研究では、東南アジア熱帯雨林の高木樹木を対象に、以下の2つを明らかにすることを目的とした。

(1) 熱帯樹木の吸水深度

優占種を多く含むフタバガキ科だけでなく、林冠構成樹種のマメ科やウルシ科などの樹木を対象に、水の酸素と水素の安定同位体比分析を用いて吸水深度を推定し、種間の違いを比較する。熱帯樹木の吸水深度は土壤の乾燥状況に応じて季節変化することが報告されていることから、降水量が異なる期間の間での吸水深度も比較する。雨が多く降る湿潤期間では表層土壤に十分な水分があるため、概して樹木は土壤の浅い部分から吸水すると予想される。

(2) 吸水深度と地上部特性との関連性

吸水深度は水の獲得能力を示しているが、乾燥ストレス耐性は樹木の水利用効率にも左右されると考えられるため、水利用に関する地上部器官の特性と吸水深度との関連性を明らかにする。また、樹木の吸水深度は樹木の成長速度やフェノロジーといったパフォーマンスとも関連する可能性が考えられる。

3. 研究の方法

(1) 調査地

調査はマレーシア・サラワク州・ランビルヒルズ国立公園内の低地混交フタバガキ林(以下、ランビル)に既設の、2つのプロットで行った。調査地では、調査用クレーンのトップで降水量が観測されており、そのクレーン付近では深度10、30、60、100cmの土壤堆積含水率が連続測定されている。

(2) 試料採集と同位体分析

林冠構成樹種のフタバガキ科を中心に、6樹種~25樹種を含む23個体から33個体を選定した。個体サイズによる影響を最小限にとどめるために、各樹種の最大サイズクラスの個体を選定した。各個体、胸高のあたり(地上高約1.3m)の辺材(長さ約5cm)を、直径5.15mmの成長錘を用いて採集した。同日に選定個体の周囲の11~17地点で、土壤を10cm、60cm、100cmの深さで、ハンドオーガーを用いて採集した。採集試料は素早くスクリュウキャップ付きのガラス製バイアルに入れ、実験まで冷凍保管した。

試料採集は、降水量が異なる時期の数日間に実施し、降水量が通常程度、比較的少ない(少し乾燥、2回採集)かなり少ない(強い乾燥)の4期間とした。調査地では2019年5月に一斉開花(群集レベルでの同調した開花)が起こったが、2019年2月の試料採集は一斉開花直前の時期と、2019年5月の試料採集は一斉開花のピークと重なっていた。

試料から低温真空蒸留法により水を抽出し、ガスベンチ(GasBench)と質量分析装置(Delta, Thermo Fisher Scientific Inc., Germany)を組み合わせた質量分析装置を用いて、抽出水の酸素の安定同位体比を測定した。吸水深度は、混合ベイズモデルMixSIAR(Stock and Semmens 2016)を用いて、各深度層からの吸水割合として推定した。

(3) 地上部の形質やパフォーマンス特性

水利用に関わる形質として、材密度と樹種の最大樹高を用いた。材密度は、同調査地でこれまでに測定・報告された値や(Hiromi et al. 2012, Inoue et al. 2015, Nakagawa et al. 2016)、データベースに蓄積された値(<http://db.worldagroforestry.org/>)を用いた。また、4樹種では、胸高のあたりの材(長さ5~15cm)を成長錘を用いて採集した。採集した材の長さで成長錘の直径(5.15mm)から体積を求め、70度で72時間以上乾燥させた後の乾重から、材密度を算出した。各樹種の最

大樹高は、調査用のクレーンを用いて同調査地で測定された値を用いた (Kenzo et al. 2007)。

調査地では、1993 年以降、開花・結実のモニタリング調査 (月に 2 度) が継続されており、約 500 個体の植物が観察されている。その長期データを用いて各個体の 10 年間における開花回数から各樹種の開花頻度を算出した。解析対象は、1993 年 4 月から 2011 年 2 月までの期間に、3 個体以上で 1 回以上の開花が観察された樹種で、51 種 260 個体となった。また、2013 年と 2017 年に実施された毎木調査データを用いて、吸水深度を推定した樹種の相対成長速度を算出した。吸水深度は各樹種の最大サイズクラスの個体で推定したため、相対成長速度の解析対象は胸高直径 30 cm 以上の個体とした。

(4) 統計解析

各採集時期において、土壌水の酸素の安定同位体比 ($^{18}\text{O}_{\text{soil}}$) が土壌深度間で異なるかどうか、フタバガキ科 6 樹種の土壌深層 (100 cm) からの吸水割合が樹種間で異なるかどうか、および土壌深層からの吸水割合が採集時期によって異なるかどうか、前提条件の各検定結果のもと、一元配置分散分析もしくはクラスカル・ウォリス検定で比較し、テューキー法もしくはウィルコクソンの順位和検定 (ボンフェローニ補正) で多重比較した。また、土壌深層からの吸水割合と地上部特性 (材密度、最大樹高、成長速度、開花頻度) の関係は、サンプルサイズで重み付した重回帰分析により評価した。以上の解析にはフリーソフトウェア R 3.6.3 を用いた。

4. 研究成果

(1) フタバガキ科 6 樹種による吸水深度の種間差

土壌深度方向による $^{18}\text{O}_{\text{soil}}$ の勾配は比較的緩やかであったが、表層 10 cm の $^{18}\text{O}_{\text{soil}}$ と深層 100 cm の $^{18}\text{O}_{\text{soil}}$ はどの採集時期にも有意に異なったことから、表層と深層の 2 層による吸水深度の推定を行った。土壌深層からの吸水割合は、フタバガキ科 6 種の間で有意に異なり、*Dipterocarpus globosus* は *Dryobalanops aromatica* や *Shorea beccariana* より深い層からの吸水を行っていることが判明した (図 1)。調査地では樹種の分布と土壌特性との関係が知られていたが、生育土壌と吸水深度との間には関連性が見られなかった。浅い層から吸水している *D. aromatica* では、乾燥ストレスに応じた柔軟な気孔制御による水利用が報告されていることから (Hiromi et al. 2012, Inoue et al. 2017) 吸水深度と地上部の水利用特性とは密接に関連があるのかもしれない。

DGL: *D. globosus* DPA: *D. pachyphyllus*
 DAR: *D. aromatica* DLA: *D. lanceolata*
 SBE: *S. beccariana* SMI: *S. smithiana*

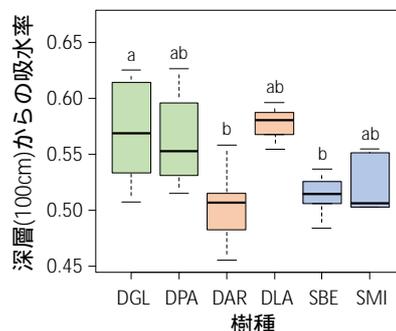


図 1. フタバガキ科 6 樹種による吸水割合 (Hiiragi et al. 2022 より改変)

(2) 吸水深度の季節変化

樹種全体でみた吸水深度では、少し乾燥していた時期の深層からの吸水割合が一番高くなった (図 2)。また、樹種別にみた吸水深度割合では、樹種全体と同様のパターンを示したのは 4 樹種であり、土壌の乾燥に合わせて吸水深度が深くなったのはマメ科の 1 樹種のみで、明瞭な変化がみられなかった樹種が 9 種と一番多くなった。

強い乾燥時期に、土壌深層からの吸水割合が最も高くなること予想に反して、少し乾燥した時期の吸水深度が一番深くなる傾向が検出された。この時期は一斉開花直前の時期にあたり、弱い乾燥にくわえて通常時より 1.2 気温が低かったことから、吸水深度は土壌の乾燥程度のみならず気温といった他の要因にも左右される可能性が示唆された。

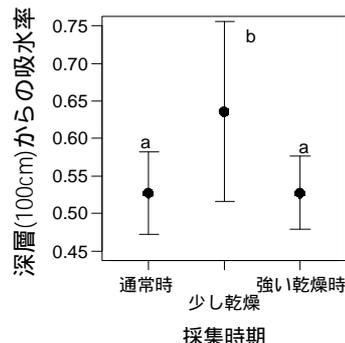


図 2. 採集時期による樹種全体での吸水割合 (Hiiragi et al. 2022 より改変)

(3) 吸水深度と地上部特性との関連性

重回帰解析の結果、通常時と強い乾燥時において、開花頻度と吸水深度割合との間に関連性が認められ、開花頻度が高い樹種ほど深い層の土壌水をより利用していた (図 3)。

東南アジアの熱帯雨林における開花はリンの蓄積に影響を受けることや (Ichie and Nakagawa 2013, Kitayama et al. 2015) リンは土壌鉛直方向に比較的一様に分布すること (Imai et al. 2010) が報告されている。表層の土壌水が豊富な通常時は土壌表層での資源をめぐる競争が激しくなるため、土壌深層から吸水することがリンのより効率的な吸収につながるのかもしれない。

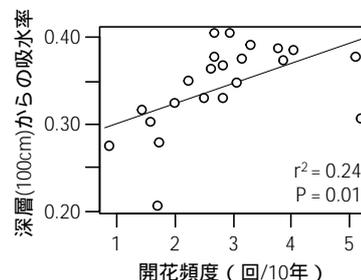


図 3. 通常時における深層からの吸水割合と開花頻度

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Natsuki Komada, Takao Itioka, Akira Nakanishi, Shuichiro Tagane, Usun Shimizu-kaya, Michiko Nakagawa, Paulus Meleng, Runi anak Sylvester	4. 巻 30
2. 論文標題 Effects of host tree size on the species richness and abundance of epiphyte assemblages in a Bornean lowland tropical forest	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Tropics	6. 最初と最後の頁 53-61
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3759/tropics.MS21-12	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Ayumi Katayama, Tomonori Kume, Ryuji Ichihashi, Michiko Nakagawa	4. 巻 39
2. 論文標題 Vertical variation in wood CO2 efflux is not uniformly related to height: Measurement across various species and sizes of Bornean tropical rainforest trees	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Tree Physiology	6. 最初と最後の頁 1000-1008
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/treephys/tpz022	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Katsuura Hiiragi, Naoko Matsuo, Shoko Sakai, Kazuma Kawahara, Tomoaki Ichie, Tanaka Kenzo, Dulce Chung Aurelia, Tomonori Kume, Michiko Nakagawa	4. 巻 42
2. 論文標題 Water uptake patterns of tropical canopy trees in Borneo: species-specific and temporal variation and relationships with aboveground traits	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Tree Physiology	6. 最初と最後の頁 1928-1942
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/treephys/tpac061	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 1件/うち国際学会 3件）

1. 発表者名 Michiko Nakagawa
2. 発表標題 Long-term Field Data Unveil Characteristics of Phenology and Forest Dynamics in a Bornean Tropical Rain Forest
3. 学会等名 (The 9th IC-GU12) International Symposium on a recent progress in forest ecology and management 2021（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ayumi Katayama, Mizue Ohashi, Michiko Nakagawa
2. 発表標題 Carbon cycling of a mature tropical rainforest in Lambir Hills Natinoal Park
3. 学会等名 International Conference on Forest Resources Management (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 勝浦柊・松尾奈緒子・中川弥智子
2. 発表標題 フタバガキ科樹木における吸水深度の種間比較
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Yuji Tokumoto, Masaki J Kobayashi, Masaomi Hatakeyama, Yuta Inoue, Yayoi Takeuchi, Daisuke Todaka, Tomonori Kume, Tomo'omi Kumagai, Tomoaki Ichie9, Tohru Nakashizuka, Michiko Nakagawa, Shoko Sakai, Kentaro K Shimizu
2. 発表標題 Effects of rainfall exclusion on tropical emergent tree in Southeast Asian tropics
3. 学会等名 World Biodiversity Forum (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 勝浦柊, 松尾奈緒子, 酒井章子, 川原和眞, 市栄智明, 田中憲蔵, Dulce Chung Aurelia, 久米朋宣, 中川弥智子
2. 発表標題 東南アジア熱帯雨林における樹木の吸水深度特性: 種間差・季節変動・地上部特性との関係
3. 学会等名 第32回日本熱帯生態学会大会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	松尾 奈緒子 (Matsuo Naoko) (00423012)	三重大学・生物資源学研究科・准教授 (14101)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 協力者	勝浦 柊 (Katsuura Hiiragi)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関		
	マレーシア	サラワク州森林局	サラワク森林公社