

熱帯産樹種の目に見えない年輪を道管から見る

大橋伸太*¹・岡田直紀*²

はじめに

熱帯では樹木の生育環境の季節変化が乏しいため、明確な年輪を形成する樹木はごく一部であり、多くの樹木は不明瞭もしくは不規則な成長輪を形成する。そのため、樹齢や成長速度を知ることが困難であり、年輪年代学や年輪気候学をはじめとした年輪の応用研究の対象となる樹種や地域は非常に限定的である。近年、温室効果ガスの排出削減や生物多様性の保全の点から、森林の炭素収支を正確に把握することや気候変動の影響を予測することがより重要になっている。また、生物多様性の高い熱帯林を適切に保全・管理するためには、林分レベルだけでなく樹種・個体レベルの成長特性を理解することも重要である。こうした課題に取り組む上で、年輪から得られる情報は非常に有用であり、熱帯の多くの樹種や地域において年輪解析が行われることが望まれる。

肥大成長と材中の安定同位体比

熱帯には大きく分けて、1年に明瞭な雨季と乾季が存在する季節熱帯と、乾季が存在しない湿潤熱帯がある。季節熱帯では多くの樹木が乾季に肥大成長を休止するが、それでも明確な年輪を形成するものは少ない。しかし、乾季の存在が樹木の水分生理や光合成、葉のフェノロジーなどに大きな影響を与えていることは明らかであり、その影響が何らかの形で材に記録されていると期待される。そして近年、

材中の炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) や酸素安定同位体比 ($\delta^{18}\text{O}$) が注目され始めた。材中の $\delta^{13}\text{C}$ や $\delta^{18}\text{O}$ は材が形成される時期によって異なっており、放射方向の変化 (中心側から外側に向けた連続的な変化) を調べることで年輪を検出できるという研究報告が季節熱帯を中心に見られるようになった^{1,2)}。原理としては、光合成産物の $\delta^{13}\text{C}$ は主に気孔開度と光合成速度によって変化し、 $\delta^{18}\text{O}$ は主に蒸発散量と樹木が吸い上げる水自体の $\delta^{18}\text{O}$ によって変化する³⁾ ということが根底にある。こうした指標を年輪のプロキシとして用いれば、熱帯での年輪の応用研究が大きく前進すると期待される。しかし、同位体比を指標とすることには主に2つの問題がある。1つは、材中の同位体比が変化するプロセスは樹種や生育地域によって大きく異なるため、結果の解釈が難しく、また条件によっては年輪の指標にならないということである。そしてもう1つは、測定に多くの時間とコストがかかることである。したがって、より簡便に測定でき、よりシンプルな原理に基づいた指標を新たに見つけることが、応用研究を進める上で求められる。

道管のサイズ・密度の変化

こうした背景から、筆者らは新たな指標として、樹木の水分状態の影響を受けると考えられる道管のサイズ (内腔面積) や密度に着目した。道管が水分状態の影響を受けると考えられる理由には、物理的な要因として細胞拡大時の膨圧が挙げられ、水分が

Shinta Ohashi, Naoki Okada : Detect Invisible Annual Rings thorough Vessels for Tropical Tree Species

*¹ 森林総合研究所, *² 京都大学大学院地球環境学

少なく膨圧が低い時に形成される道管のサイズは小さいと考えられる。また、乾燥への適応という生物学的な要因が挙げられる。これは、乾燥による道管閉塞のリスクを低減する上では小さい道管を多く形成することが有利であると考えられる⁴⁾ためであり、実際に乾燥条件下でそうした傾向が見られることが報告されている⁵⁾。したがって、水分が少ない時に形成される道管のサイズは小さく、密度は高いと予想される。本稿では、熱帯樹木の道管のサイズと密度の変化が水分状態の変化に対応しているか、乾季がない湿潤熱帯でも変化しているか、そして道管を指標としてどれくらいの精度で年輪を検出できるかについて紹介する。

調査地と試料

調査は明瞭な乾季がある熱帯サバナ気候に属するタイのチャチュンサオ県、弱い乾季がある熱帯モンスーン気候に属する半島マレーシアのブルリス州、そして乾季がない熱帯雨林気候に属する半島マレーシアのスランゴール州で行った（図1）。本研究では年輪の検出精度を調べるため、いずれの地域でも

樹木の植栽年が判明している人工林を調査地とした。試料には10年生前後のフタバガキ科、マメ科、センダン科、フトモモ科の樹種を用いた（表1）。これらは熱帯でよく見られる、あるいはよく植えられる樹種であるが、いずれも明確な年輪を形成しない。

水分状態の評価

樹木の水分状態を評価するため、プレッシャーチェンバーを用いて夜明け前の葉の水ポテンシャルを3ヶ月毎に測定した。夜明け前の葉は1日の内で最も水分が補給された状態であると考えられるため、樹木の水分状態の季節変化をみる上で適していると言える。また、各調査地の土壌の水分状態の季節変化を調べるため、土壌水分センサーを地下30cmに設置し、データロガーを用いて土壌の水ポテンシャルを30分毎に測定した。

道管の形成時期の推定

葉の水ポテンシャルを測定した時期にどの道管が形成されたのかを推定するため、3ヶ月毎の測定の際に形成層へのナイフマーキングを合わせて行った。形成層を傷つけるとその傷が材に残るため（図2a）、それを目印として傷をつけた時にどこまでが形成されていたかを知ることができる。なお、後述する道管の測定にはマーキングの影響が少ない部分を用いた。

道管のサイズ・密度の測定

まず測定する部分の木口面の表面をカッターナイフで切り落とし、道管の断面がはっきりと観察できるようにした。そして実体顕微鏡に取り付けたデジタルカメラで木口面を撮影した（図2b）。Photoshop（アドビシステムズ）を用いて得られた画像の道管部分を黒く塗り、それ以外の部分を白くした（二値化；図2c）。二値化した画像とImageJ（アメリカ国立衛生研究所；フリーソフト）を用いて、各道管のサイズと形成層からの距離を測定した。道管の放射方向の変化傾向を見るにあたり、道管1つ1つの

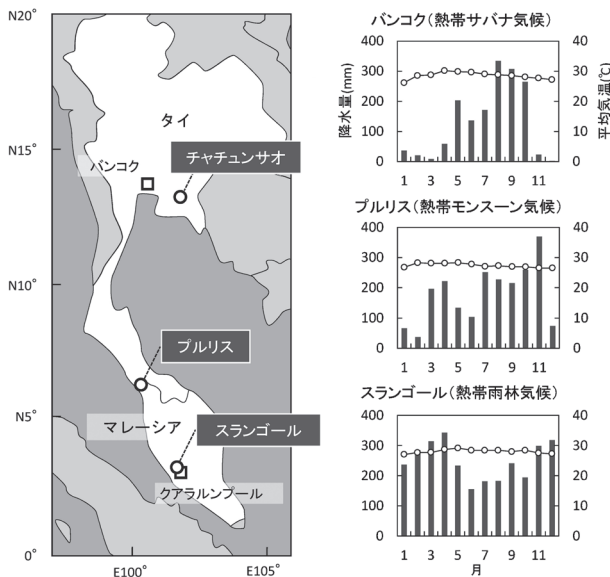


図1 調査地の位置と各地域の月別の降水量と平均気温。降水量と気温は2009年と2010年の平均値。（文献9の原図を一部改変）

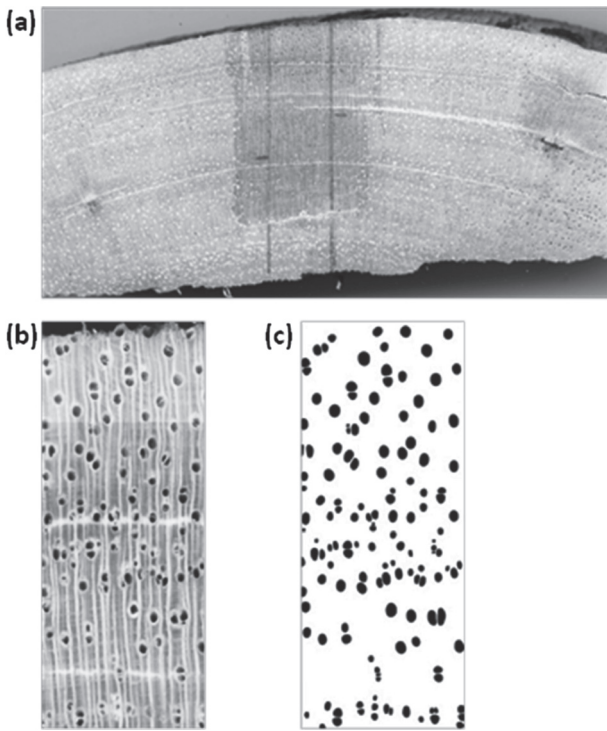


図2 アザディラクタ・エクセルサ(プルリス産, 9年生)の木口面。a: 形成層へのナイフマーキングでできた傷。b: 実体顕微鏡に取り付けたデジタルカメラで撮影した画像。c: 二値化処理(道管のみ黒)を行った画像。

データではノイズが大きすぎるため、放射方向にある一定の間隔で区切り、各区間の平均道管サイズ(μm^2)と道管密度(mm^{-2})を算出した。ここでは区切る間隔を年成長幅の1/10、例えば1年に1mm成長していたら0.1mmに設定した。そしてその後、移動平均(5点)でスムージングを行った。

道管のサイズと密度の変化と水分状態の関連性

道管のサイズと密度はそれぞれ放射方向に沿って周期的な変化を示した(図3a)。これは湿潤熱帯であるスランゴールを含めた全ての地域・樹種で見られた。

明瞭な乾季があるチャチュンサオでは、土壌の水ポテンシャルは乾季に大きく低下していることが確認された(図3b)。そして、例えばアカシア・マン

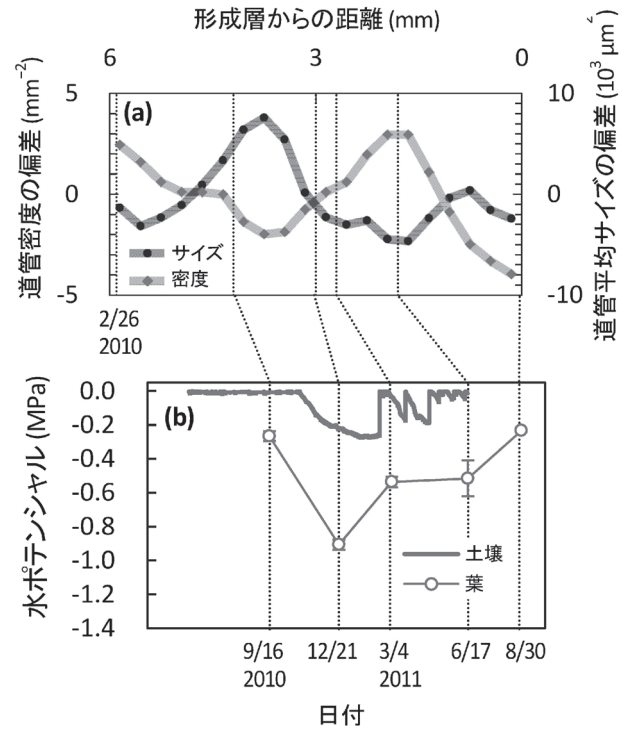


図3 アカシア・マンギウム(チャチュンサオ産, 10年生)の道管のサイズ・密度の季節変化(a)と土壌と葉(夜明け前)の水ポテンシャルの季節変化(b)。(文献9の原図を改変)

ギウムでは夜明け前の葉の水ポテンシャルがそれに合わせて低下していることが明らかになった(図3b)。このアカシア・マンギウムでは、土壌と葉の水ポテンシャルが低下し始めた時期に道管サイズの減少と道管密度の増加が始まっていた。こうした道管の変化は前述した乾燥に対する応答に一致していることから、アカシア・マンギウムでは道管のサイズと密度の変化は水分状態の変化によって生じているという可能性が示された。しかし、チャチュンサオの他の3樹種ではこのような道管形成と水分状態の対応は見られなかった。

弱い乾季があるプルリスでは、土壌の水ポテンシャルは1ヶ月ほど減少傾向を示しただけであった。葉の水ポテンシャルもカヤ・アイヴォレンシス以外では大きな低下は見られず、道管形成が水分状態の直接的な影響を受けた可能性が考えられたのは

その1樹種だけであった。

乾季がないスランゴールでは土壌と葉の水ポテンシャルはいずれも1年を通して大きな減少は見られなかった。したがってスランゴールで見られた道管のサイズと密度の周期的な変化は、水分状態以外の要因によって生じていると言える。

道管形成が水分状態の影響を受けやすいと考えられる樹種

季節熱帯において道管形成と水分状態の間に対応が見られた樹種と見られなかった樹種があった理由はいくつか考えられる。まず挙げられるのが材の管孔性の違いである。対応が見られた2樹種は散孔性であるが、対応が見られなかったものの1つは半環孔性である。半環孔性のもは比較的大径の道管が成長再開時に形成されるため、道管のサイズが内的要因（遺伝形質）によって強く制御されており、水分状態のような外的要因が直接的に影響する余地があまりないと考えられる。

次に考えられるのが、葉のフェノロジーの違いである。対応が見られたものは常緑性であるが、落葉性の3樹種はいずれも対応が見られなかった。落葉樹では形成層に供給される光合成産物や植物ホルモンが展葉や落葉に大きく左右される。道管のサイズや密度は葉で作られる植物ホルモン（例えばインドール-3-酢酸）にも影響されるため⁷⁾、とりわけ一斉に展葉や落葉が起こるタイプでは植物ホルモンの濃度変化の影響が強くなる可能性が考えられる。そして落葉樹のもう一つの大きな特徴は、次の成長期に葉を作るための養分を必ず貯蔵しておかなければならないという点である。今回調査した落葉樹は乾季に入る前の湿潤で葉も健全な時期から成長速度が著しく低下しており、成長期の終わりに向けて光合成産物が貯蔵される割合が増加する可能性が考えられた。そしてこの場合も、水分状態が影響する余地は少なくなると言える。

最後に、乾燥への適応様式の違いが考えられる。対応が見られなかったユーカリプタス・ユーロフィラは常緑性であるが、乾季でも夜明け前の葉の水ポ

テンシャルがほとんど低下していなかった。この樹種は乾燥に対して敏感に気孔開度を変化させるという報告があることから⁷⁾、乾燥回避タイプであると考えられる。このような樹種では樹木の水分状態自体が悪化しにくいいため、道管形成への影響も小さくなるだろう。一方で、乾燥ストレスを受けながらも成長するような乾燥耐性タイプが影響を受けやすいと考えられる。

以上のことから、道管のサイズと密度が水分状態の直接的な影響を受けやすいのは、散孔性、常緑性、乾燥耐性タイプの樹種であると推測される。そしてそれ以外の樹種においては、水分状態は主に葉のフェノロジーを通して道管形成に間接的に影響すると言える。

年輪の検出精度

幹の中心から外側まで道管のサイズと密度の周期的な変化を調べ、それぞれの周期数と植栽後の年数がどれだけ一致するかを調べた（図4）。その結果、いずれの地域・樹種でも、誤差が少なかった方の指標で、概ね±10%以内（10年で±1年以内）の誤差であることがわかった。道管のサイズと密度のどちらが良い指標となるかは樹種によって異なった。

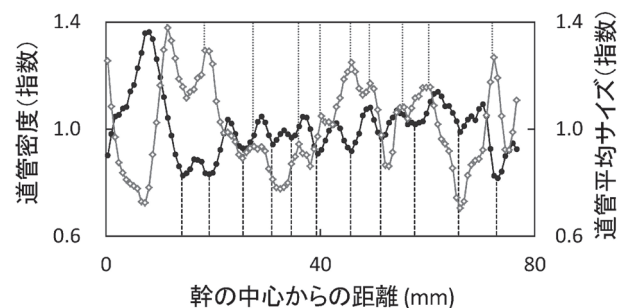


図4 アシヨレア・ロクスブルギー（スランゴール産、12年生）の道管のサイズ（●）と密度（◇）の中心から外側までの周期的な変化。中心から外側までの全体的な変化傾向を取り除くため、全体に当てはめた近似曲線で指数化している。周期数は道管サイズが12、道管密度が11であった。破線は道管サイズから、点線は道管密度から推定した年輪の境界を示す。

これは樹種によって環境への応答様式や形質の可塑性が異なるためであると考えられる。これに関しては、今後より多くの樹種を対象として調査する必要がある。

道管のサイズと密度が水分状態の直接的な影響を受けやすいと考えられる樹種とそうでない樹種の間で、年輪の検出精度に差はなかった。したがって、年輪を検出する上では道管形成に概年リズムがあるということが重要であり、水分状態の直接的な影響があるかどうかは重要ではないことがわかった。しかし応用研究において、例えば道管のサイズや密度から生育環境を復元するという使い方をすれば、水分状態の直接的な影響の有無は考慮しなければならぬだろう。

ここでもう1点注目すべきは、湿潤熱帯でも季節熱帯と遜色ない誤差で年輪を検出できたことである。これは生育環境にほとんど季節変化がない湿潤熱帯でも、道管形成に概年リズムがあることを示唆している。

湿潤熱帯における材形成の特徴

スランゴール（湿潤熱帯）とプルリス（季節熱帯）の同一樹種を比較してみると、材形成の同調性に大きな違いがあった。プルリスでは成長リズムや道管のサイズ・密度の変化が幹の円周方向で比較的一致していたのに対し、スランゴールではそうしたリズムや周期的な変化が幹の部分によって異なる傾向にあった。湿潤熱帯において非同調的な材形成が見られることはこれまでも報告があるが⁸⁾、なぜ起こるのかはよくわかっていない。湿潤熱帯では同一個体内でも枝によって葉のフェノロジーが異なることが観察されるが、その結果として幹に供給される光合成産物や植物ホルモンの量が円周方向で異なるためではないかと筆者らは推測している。枝ごとに葉のフェノロジー（概年リズム）が揃っていないのは、おそらく明瞭な乾季がないためだろう。

年輪の応用研究に向けて

季節熱帯では、道管のサイズや密度は年輪の指標

表 1 各調査地で用いた樹種

| 調査地名 | 学名 | 科名 | 葉のフェノロジー | 材の管孔性 |
|----------------------|-------------------------------------------------------|--------|----------|-------|
| チャチュンサオ (熱帯サバナ気候) | アザディラクタ・インディカ (<i>Azadirachta indica</i>) | センダン科 | 半落葉性* | 散孔性 |
| | アカシア・マンギウム (<i>Acacia mangium</i>) | マメ科 | 常緑性 | 散孔性 |
| | ユーカリプトス・ユーロフィラ (<i>Eucalyptus urophylla</i>) | フトモモ科 | 常緑性 | 散孔性 |
| | プテロカルパス・マクロカルパス (<i>Pterocarpus macrocarpus</i>) | マメ科 | 半落葉性 | 半環孔性 |
| プルリス (熱帯モンスーン気候), | アザディラクタ・エクセルサ (<i>Azadirachta excelsa</i>) | センダン科 | 半落葉性 | 散孔性 |
| | ホベア・オドラータ (<i>Hopea odorata</i>) | フタバガキ科 | 常緑性 | 散孔性 |
| スランゴール (熱帯雨林気候) | カヤ・アイヴォレンシス (<i>Khaya ivorensis</i>) | センダン科 | 常緑性 | 散孔性 |
| | ショレア・ロクスブルギー (<i>Shorea roxburghii</i>) | フタバガキ科 | 常緑性 | 散孔性 |

*葉を全くつけていない期間が短いため半落葉性とした。

として有用であった。また、道管形成が水分状態の影響を直接的に受ける樹種を解析して、過去の水分状態や降水パターンを復元するという応用も期待できる。あるいは、樹木の環境への応答や適応様式を道管の変化パターンから理解するという使い方も、今後多くの樹種・個体を調べれば可能になるだろう。

湿潤熱帯でも道管のサイズや密度の変化は概年リズムを示し、樹齢を推定する上では有効であることが示された。しかし、概年リズムに不確かさが残ることや材形成の同調性が低いことから、年輪幅を正確に推定することは難しい。もし材形成の非同調性が乾燥ストレスの欠如で生じているなら、同調性の変化から過去の乾燥イベントを推定するといった使い方ができる可能性はある。

実用的に年輪の検出を行う上ではまだいくつか課題が残るが、例えば部分的に安定同位体比や¹⁴C年代測定などを組み合わせることで、熱帯での年輪研究の可能性は大きく広がる。目に見えない年輪を解

析するという挑戦的な課題に取り組むには、今後こうした手法の改善や新たな手法の考案をすることにより、着実にできることを増やしていくことが重要である。

〔引用文献〕 1) Evans and Schrag (2004) *Geochimica et Cosmochimica Acta* : 68, 3295-3305. 2) Poussart *et al.* (2004) *Earth and Planetary Science Letters* : 218, 301-316. 3) McCarroll and Loader (2004) *Quaternary Science Reviews* : 23, 771-801. 4) Mauseth and Stevenson (2004) *International Journal of Plant Sciences* : 165, 359-368. 5) Schume *et al.* (2004) *Trees - Structure and Function* : 18, 184-194. 6) Zakrzewski (1991) *Physiologia Plantarum* : 81, 234-238. 7) Herrera *et al.* (2012) *Trees - Structure and Function* : 26, 1759-1769. 8) Ogata *et al.* (2002) *Journal of Wood Science* : 48, 89-94. 9) Ohashi *et al.* (2013) *Trees - Structure and Function* : in press.