

タイ北部の落葉性チークの個葉ガス交換特性に土壤水分が及ぼす影響

松尾奈緒子・落合拓朗・梅村匠（三重大院・生物資源）・鎌倉真依（京都大院・農）
吉藤奈津子（森林総合研究所）・チャチャイ・タンタシリ（カセサート大・林）
田中延亮（東京大院・農）・田中克典（海洋研究開発機構）

熱帯モンスーン域に生育する落葉性チーク（*Tectona grandis* Linn. f.）の個葉ガス交換特性に土壤水分が及ぼす影響を明らかにするため、タイ北部のチーク植林地において2年間にわたり灌漑実験を行い、灌漑の有無が個葉の光合成速度と気孔コンダクタンスに及ぼす影響を調べた。その結果、一年中土壤が湿潤環境にある灌漑個体では、雨季中の無降雨期間に乾燥ストレスを経験する自然条件下の個体よりも気孔コンダクタンスに対する光合成速度の比（水利用効率）が低かった。このことから、タイ北部の落葉性チーク林では、着葉期間中の土壤水分低下による乾燥ストレスの経験が葉の水利用効率を上昇させることがわかった。

キーワード：灌漑実験、光合成速度、気孔コンダクタンス、水利用効率

I はじめに

東南アジアやインドなどの熱帯モンスーン域に分布し、木材生産のため造林されているチーク（*Tectona grandis* Linn. f.）は雨季に入ると展葉し、乾季に落葉する落葉広葉樹である。熱帯モンスーン域では雨季の開始・終了時期の年々変動にともない、落葉林の着葉期間も年々変動することが報告されている（1, 2）。こうした熱帯モンスーン林の一つであるタイ北部のチーク林では土壤水分が閾値を超えると展葉を開始することが葉面積指数や樹液流速の長期観測により明らかにされている（3, 4）。熱帯モンスーン林において土壤水分の影響によって着葉期間が変化すると、光合成・蒸散期間が変化し、それによって植生-大気間の二酸化炭素・水蒸気交換量も変化する（5）。

熱帯モンスーン林において、土壤水分は着葉期間のほかに個葉や群落のガス交換特性にも影響する（6, 7）。個葉ガス交換特性の変化も植生-大気間の二酸化炭素・水蒸気交換量の変化の要因となる。

そこで本研究では、土壤水分が個葉のガス交換特性に及ぼす影響を明らかにし、熱帯モンスーン域でのチーク造林における灌漑の効果を評価するため、タイ北部のチーク植林地において2年間にわたって灌漑実験を行い、個葉の光合成速度と気孔コンダクタンスを測定し、それらの比である水利用効率を灌漑の有無で比較した。

II 方法

1. 調査地

調査はタイ北部ランパン県メーモ（北緯18°25′, 東経99°43′, 標高380m）のチーク植林地（1969年植栽）において行った。年降水量は1361mm, 年平均気温は25.4℃である（2001～2012年平均）。概ね5月頃から10月頃までが雨季であり、この期間に降水は集中する。調査地内の露場において転倒ます型雨量計（No. 34 T,

太田計器製）を用いて降水量を20分おきに測定した。また、観測タワー上で短波放射計（CM21, Kipp & Zonen 製）を用いて日射量を、温湿度計（HMP45D または HMP155a, Vaisala 製）を用いて気温と相対湿度を20分おきに自記計測した（7）。

2. 灌漑実験

灌漑区のチーク2個体（以下、W1, W2）の周囲をそれぞれ深度50cmまでコンクリート枠で囲み、その内側に10:00における深度40cmの土壤体積含水率が14.5%以下の日にのみ10:00から2～3時間かけて60～70mmの降水量に相当する灌漑を行った。W1とW2への灌漑はそれぞれ2013年3月と2014年3月の乾季中に開始し、いずれも2015年6月の雨季開始直後まで上記条件を満たした日に行った。

この灌漑区から400m離れた位置にある気象観測タワー近傍のチーク2個体を対照個体（以下、C1, C2）とした。これら4個体の近くの土壤深度20, 40cmの土壤体積含水率をTDR 土壤水分計（CS-616, Campbell Scientific 製）を用いて20分おきに自記測定した。土壤物理特性に違いがあると考えられる灌漑区と対照区の土壤体積含水率を比較するため、各地点の土壤体積含水率をその地点における各年の最大値で除して相対土壤体積含水率を算出した。

C1, C2, W1, W2の樹高はそれぞれ24.1m, 26.6m, 22.5m, 21.6mであり、胸高直径はそれぞれ33.7cm, 28.8cm, 34.0cm, 22.4cmであった。

3. 個葉光合成速度と気孔コンダクタンスの測定

灌漑個体（W1）と対照個体（C1, C2）から日当たりのよい上層葉を7枚ずつ選び、携帯式光合成・蒸散測定装置（LI6400 Portable Photosynthesis System, LI-COR 製）を用いて飽和光（光合成有効放射量子束密度=1500 mmol m⁻² s⁻¹）を照射した条件での個葉の光

合成速度と気孔コンダクタンスを測定した。測定は照射光量のみ制御し、大気中二酸化炭素濃度や温度、湿度は制御しない自然条件下で行った。2 年間の実験期間中に雨季開始直後の 2013 年 4 月、雨季中の 2013 年 8 月と 2014 年 7 月、2015 年 6 月、雨季終了直後の 2013 年 11 月、乾季中の 2015 年 1 月の計 6 回行った。雨季開始直後と乾季中の 2 測定日には C2 には葉が存在なかったため、測定していない。測定は現地時刻 8:00 前後に開始し、2013 年 4 月の W1 と C1 についてはそれぞれ 9:00、12:00 まで、2014 年 7 月の W1 については 13:00 まで 1 時間に 1 回の頻度で行った。その他の測定は 8:00 前後から 17:00 前後まで 1~2 時間に 1 回の

頻度で行った。飽和光照射下の光合成速度と気孔コンダクタンスは一日のうち 9:00~12:00 に高い値をとり、その後は低下していた(松尾ら 未発表)。したがって、2013 年 4 月の W1 を除き、午前中のみ測定した日においても日最大値を捉えられていたものとした。

III 結果

1. 灌漑区と対照区の環境条件

実験 1 年目と 2 年目の乾季にそれぞれ W1 と W2 に灌漑を開始し(図-1 黒矢印)、雨季と乾季を 2 回経た後、3 回目の雨季に入るまで継続した(図-1)。実験期間中の灌漑区の相対土壌体積含水率は、灌漑を失敗

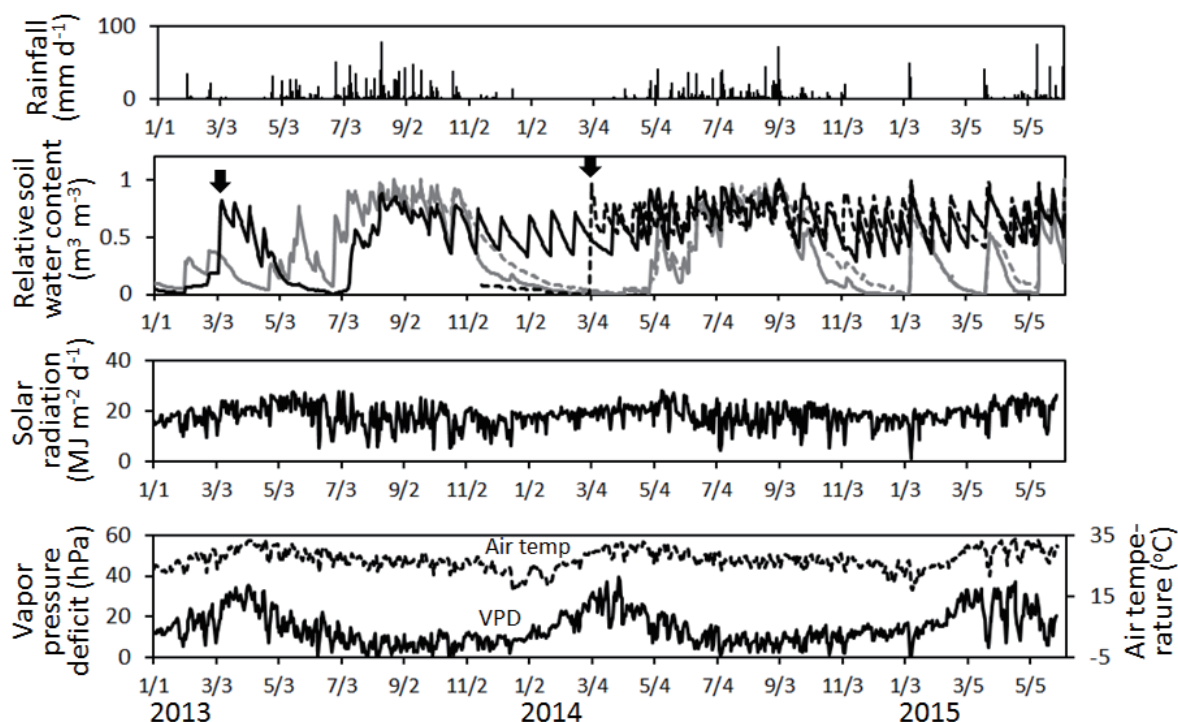


図-1. 実験期間中の日降水量、相対土壌体積含水率、日射量、大気飽差、気温。相対土壌体積含水率の黒色の太線、点線はそれぞれ灌漑個体(W1, W2)を、灰色の太線、点線はそれぞれ対照個体(C1, C2)を表す。

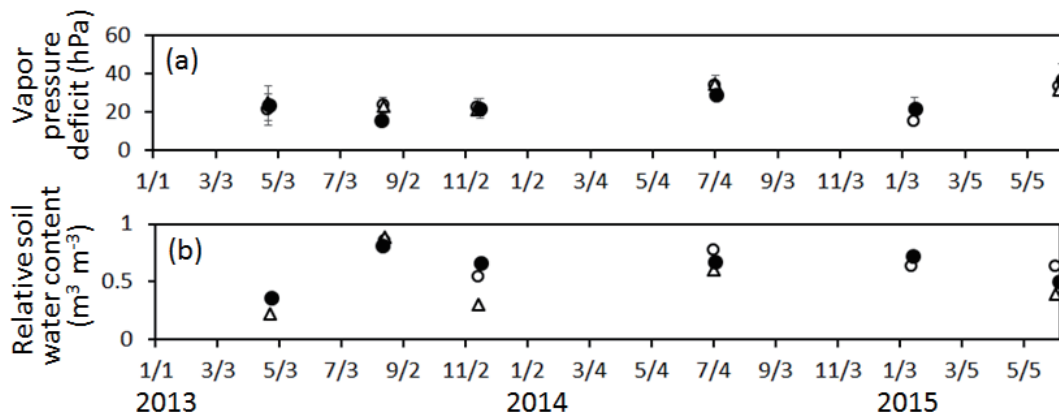
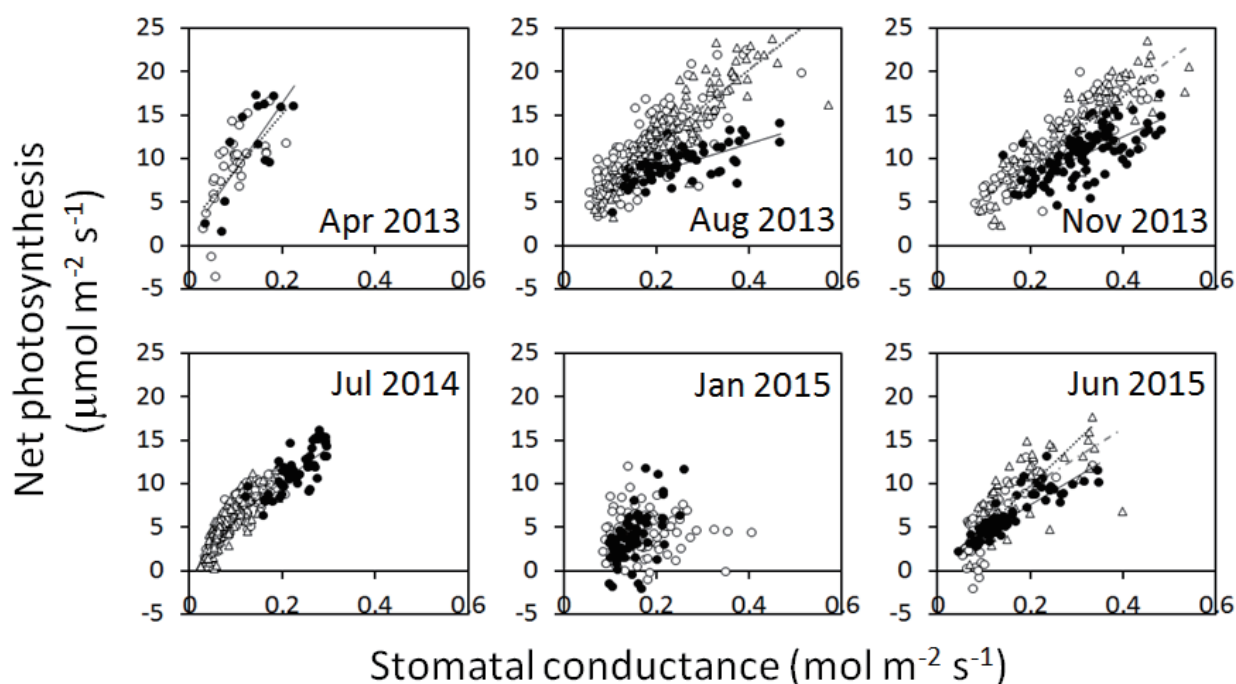


図-2. 個葉ガス交換速度測定日の(a) 葉面飽差の9:00~12:00の平均値と(b) 相対土壌体積含水率の日平均値。黒丸は灌漑個体(W1)、白丸と白三角は対照個体(C1, C2)を表す。



図－3. 飽和光照射下で測定した気孔コンダクタンスと光合成速度の関係。黒丸は灌漑個体(W1)，白丸と白三角は対照個体(C1, C2)を表す。

した実験1年目の5～6月を除いて高く維持されていた(図－1)。これに対し、対照区の相対土壌体積含水率は雨季に高く、乾季に低下しており、雨季中でも無降雨期間があると低下した(図－1)。日射量と気温は一年を通して変動が小さかった(図－1)。飽差は乾季后半に上昇した(図－1)。また、飽差の9:00～12:00の平均値と相対土壌含水率の日平均値はいずれも灌漑区と対照区の間で差がなかった(図－2)。

2. 個葉光合成速度と気孔コンダクタンス

2013年4月の灌漑個体(W1)の光合成速度と気孔コンダクタンスは8:00～9:00のデータしかないため日最大値を捉えられていない可能性が高く、対照個体との比較はできないが、それ以外の測定日における光飽和時の気孔コンダクタンスの最大値は2014年7月のみ灌漑個体(W1)の方が対照個体(C1, C2)よりも高く、他の測定日には両者に大きな差がなかった(図－3)。

一方、2013年4月を除く測定日における光飽和時の光合成速度の最大値は、乾季中の2015年1月にはW1とC1, C2の間に大きな差はなかったが、雨季中の2013年8月と2015年6月、雨季終了直後の2013年11月にはW1の方がC1, C2よりも低く、同じく雨季中の2014年7月にはW1の方がC1, C2よりも高かった(図－3)。

2014年7月のW1の光合成速度と気孔コンダクタンスの低い範囲のデータがないのは(図－3)、これらが低下する午後のデータが欠測しているためである。

IV 考察

気孔コンダクタンスと光合成速度が低かった乾季中の2015年1月を除き、灌漑個体(W1)と対照個体(C1, C2)ともに気孔コンダクタンスと光合成速度の間には正の相関があった(図－3)。この傾きは灌漑個体の方が対照個体よりも小さかった(図－3)。気孔コンダクタンスに対する光合成速度の比は水利用効率と呼ばれ、大気飽差の上昇や土壌水分の低下などにより樹木が乾燥ストレスを受けると上昇することが報告されている(8, 9)。各測定日の飽差の午前中平均値と土壌体積含水率の日平均値は灌漑区と対照区の違いに差がなかったことから(図－2)、灌漑個体よりも対照個体の方が気孔コンダクタンスに対する光合成速度の傾きが大きかった、すなわち水利用効率が高かった原因は、着葉期間中、測定日以前に経験した乾燥ストレスのためであると考えられる。

個葉の光合成速度(A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)と気孔コンダクタンス(g_{sw} , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)の関係を利用した気孔コンダクタンスモデルは次式のように表される(10)。

$$g_{sw} = m A h_s C_s^{-1} + b \quad (1)$$

ここで、 h_s は葉面における相対湿度、 C_s は葉面における二酸化炭素濃度(mol mol^{-1})、 b は A が0のときの g_{sw} の切片($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)である。パラメーター m は(1)式を変形した次式で算出でき、水利用効率($A g_{sw}^{-1}$)と強い関係を持つことがわかる。

$$m = (g_{sw} - b) A^{-1} h_s^{-1} C_s \quad (2)$$

東南アジアのカンボジアの熱帯モンスーン林において個葉ガス交換速度データから算出した m は雨季よりも乾季において低い値であったことが報告されている(11)。これは熱帯モンスーン林において土壌の乾燥により個葉の水利用効率が上昇したことを示唆しており、本稿で示した結果と一致する。

灌漑個体と対照個体のいずれも8:00から17:00までの日変化測定を行った3測定日(2013年8月, 2013年11月, 2015年6月)において、気孔コンダクタンスの日変動幅は灌漑個体と対照個体間で差がなかったのに対し、光合成速度は灌漑個体の方が対照個体よりも低かった(図-3)。したがって、対照個体において灌漑個体よりも水利用効率が高かった原因は、着葉期間中の乾燥ストレスの経験によって気孔コンダクタンスが低下したのではなく、光合成速度が上昇したため、または灌漑によって光合成速度が低下したためであると考えられる。このことは、熱帯モンスーン域でのチーク造林において灌漑を行っても個葉光合成速度が上昇しないことを示唆している。このように灌漑の有無で光合成速度が変化した原因を解明するには、葉の窒素濃度などの光合成能に関わるパラメーターの評価や電子伝達速度など光合成速度の制御要因の解析、異なる手法を用いた水利用効率の評価などを行う必要がある。

V 結論

タイ北部の落葉性チーク林において2年間にわたって灌漑実験を行い、灌漑の有無が個葉の光合成速度と気孔コンダクタンスに及ぼす影響を調べた。その結果、一年中土壌が湿潤環境にある灌漑個体では、雨季中の無降雨期間に乾燥ストレスを経験する自然条件下の個体よりも気孔コンダクタンスに対する光合成速度の比、すなわち水利用効率が低かった。このことから、タイ北部の落葉性チーク林では、着葉期間中の土壌水分低下による乾燥ストレスの経験が葉の水利用効率を上昇させることがわかった。

この灌漑による水利用効率の変化は気孔コンダクタンスの変化ではなく光合成速度の変化に起因することが示唆され、熱帯モンスーン域でのチーク造林において灌漑を行っても光合成速度は上昇しないと考えられた。灌漑によってチークの着葉期間は延長したことから(落合ら 投稿中)、チーク造林における灌漑の効果を評価するために個葉光合成速度の低下と着葉期間の延長が年間成長量に及ぼす影響を明らかにする必要がある。

謝辞

本研究は科研費(No. 24310018, 一部 No. 263040041)の助成を受けて行った。現地でのデータ収集では五十嵐康記博士、スワン氏、エイ氏にご協力いただいた。ここに記して謝意を表する。

引用文献

- (1) Do FC, Goudiaby VA, Gimenez O, Diagne AL, Diouf M, Rocheteau A, Akpo LE (2005) Environmental influence on canopy phenology in the dry tropics. *For Ecol Manage* 215: 319-328
- (2) Yoshifuji N, Kumagai T, Tanaka K, Tanaka N, Komatsu H, Suzuki M, Tantasirin C (2006) Inter-annual variation in growing season length of a tropical seasonal forest in northern Thailand. *For Ecol Manage* 229: 33-339
- (3) Yoshifuji N, Komatsu H, Kumagai T, Tanaka N, Tantasirin C, Suzuki M (2011) Interannual variation in transpiration onset and its predictive indicator for a tropical deciduous forest in northern Thailand based on 8-year sap-flow records. *Ecohydrol* 4:225-235
- (4) Yoshifuji N, Igarashi Y, Tanaka N, Tanaka K, Sato T, Tantasirin C, Suzuki M (2014) Inter-annual variation in the response of leaf-out onset to soil moisture increase in a teak plantation in northern Thailand. *Int J Biometeorol* 58: 2025-2029
- (5) Tanaka K, Yoshifuji N, Tanaka N, Shiraki K, Tantasirin C, Suzuki M (2009) Water budget and the consequent duration of canopy carbon gain in a teak plantation in a dry tropical region: Analysis using a soil-plant-air continuum multilayer model. *Ecol Model* 220: 1534-1543
- (6) Kume T, Takizawa H, Yoshifuji N, Tanaka K, Tantasirin C, Tanaka N, Suzuki M (2007) Impact of soil drought on sap flow and water status of evergreen trees in a tropical monsoon forest in northern Thailand. *Forest Ecol Manage* 238: 220-230
- (7) Igarashi Y, Kumagai T, Yoshifuji N, Sato T, Tanaka N, Tanaka K, Suzuki M, Tantasirin C (2015) Environmental control of canopy stomatal conductance in a tropical deciduous forest in northern Thailand. *Agri For Meteorol* 202: 1-10
- (8) Brodribb T (1996) Dynamics of changing intercellular CO₂ concentration (C_i) during drought and dertermination of minimum functional C_i. *Plant Physiol* 111: 179-185
- (9) Matsuo N, Banjo R, Teraminami T, Abdelwahab A, Amgad E-S, Nakashima A, Nawata H, Yoshikawa K (2016) Branch morphology of a mangrove (*Avicennia marina* (Forsk.) Vierh) growing in a per-arid area on the Egyptian Red Sea coast regulates water use of its leaves. *J Arid Land Stud* 26: 91-94
- (10) Ball JT, Woodrow IE, Berry JA (1987) A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: *Progress in Photosynthesis Research*, Biggens L (ed) Martinus Nijhoff Publishers, 221-224
- (11) Miyazawa Y, Kobayashi N, Mudd RG, Tateishi M, Lime T, Mizoue N, Giambelluca TW, Kumagai T (2013) Leaf and soil-plant hydraulic processes in the transpiration of tropical forest. *Procedia Environ Sci* 19: 77-85