

# 材の酸素・炭素安定同位体比からみる熱帯樹木の成長特性

## Growth characteristics of tropical trees revealed by oxygen and carbon stable isotope ratios of wood

大橋伸太（森林総合研究所）

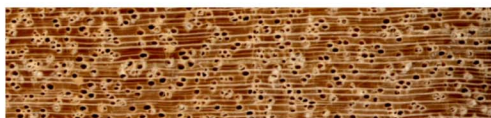
### 1. はじめに

熱帯樹木の多くは明確な年輪を形成しないため、天然林に成育する樹木の樹齢や成長特性の大部分は今なお未知のままとなっている。乾燥や洪水などの強い環境ストレスが毎年生じるような地域では年輪を形成する樹種が比較的多く見られるという報告もあるが（Worbes 1995）、例えばタイの低地フタバガキ林のように、厳しい乾季があっても明確な年輪を形成しない樹種が多い地域もある（Ohashi et al. 2009）。そして乾季のない湿潤な地域ではやはり明確な年輪を形成しない樹種が大半を占めており、年輪年代学的な手法が実際に上手く適用された例はほとんどない。

ここで「明確な年輪を形成しない樹種」について少し掘り下げてみたい。これはまず「視認できる成長輪構造がほとんど見られないタイプ」と「成長輪構造はあるが不規則に形成されているタイプ」の2種類に大別できる（図1）。そしてここからは仮説に基づく分類であるが、前者は①強い環境ストレスを受けておらず、年輪形成のトリガーが引かれていないタイプと②環境ストレスを受けてはいるが視認できる年輪構造となる形質をもっていないタイプ、そして後者は③強い環境ストレスを受けておらず、材形成の概年リズムが不明確になっているタイプと④環境ストレスに過剰に反応してしまっているタイプがあるのではないかと予想される。そしてこの仮説に沿って考えてみると、従来の木材解剖学的な観察では④のタイプの年輪を見出すことは辛うじて可能かもしれないが、①～③のタイプで年輪を見出すことは不可能だということになる。

しかし、近年盛んに行われるようになった材の炭素や酸素の安定同位体比分析を持ってすれば、①～③のタイプにおいても年輪を検出（厳密には「年間成長区間を推定」といった表現が正しい）できる場合があると考えられ、実際にここ十数年ほどの間に実証例がいくつか出てきた。本講演では、材の炭素及び酸素の安定同位体比を用いた熱帯樹木の年輪検出の原理とその実証例、そしてその一連の研究から明らかになってきた熱帯樹木の成長特性について紹介する。

(a) *Shorea henryana*（フタバガキ科）



(b) *Azadirachta indica*（センダン科）



樹皮側 →

5 mm

図1 乾季のある地域（タイ）で採取した *Shorea henryana* (a) と *Azadirachta indica* (b) の木口面（大橋 2015 の図を改変）

### 2. 材の炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）を指標とした年輪検出の原理と実証例

炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）は質量数が13と12のCの比であり、標準物質PDB（VPDB）から

の相対偏差 (%) で表される ( $^{13}\text{C}$  の割合が多くなると  $\delta^{13}\text{C}$  の値は大きくなる)。C3 植物では光合成時に  $\text{CO}_2$  固定酵素の Rubisco によって大きな同位体分別が生じる (軽い  $^{12}\text{CO}_2$  の方が優先的に固定され、光合成産物の  $\delta^{13}\text{C}$  の値が小さくなる) が、気孔コンダクタンスが低下したり光合成速度が増加したりして  $^{12}\text{CO}_2$  の葉内の消費量が気からの供給量を上回ると葉内の  $^{13}\text{CO}_2$  濃度が増加して Rubisco による同位体分別効果が小さくなる (光合成産物の  $\delta^{13}\text{C}$  の値が大きくなる) (McCarroll and Loader 2004)。したがって、気孔コンダクタンスが低下するような降水量の少ない時期がある地域では、材の  $\delta^{13}\text{C}$  は年内変動 (intra-annual variation) を示すと考えられ、その変動を利用して年輪が検出できるのではないかと期待される。

ここで実際に発表者が  $\delta^{13}\text{C}$  を指標として年輪の検出を行った例を一部紹介したい。まず試料としたのは、明確な乾季が存在するタイの季節林 (seasonally dry forest) に成育する常緑フタバガキ科 *Shorea henryana* と落葉マメ科 *Afzelia xylocarpa* から採取した材である。前者には成長輪がほとんど見られず、後者には明確な年輪が見られる (図 2)。試料をマイクロトームで放射方向 0.1 mm 毎に分割し、それぞれの  $\delta^{13}\text{C}$  を同位体比質量分析計で測定した。

材の  $\delta^{13}\text{C}$  は期待通り周期的に変動し、1 年で 1 周期を示したため、これらの試料では  $\delta^{13}\text{C}$  は年輪検出の指標となることがわかった (図 2)。特に *S. henryana* では  $\delta^{13}\text{C}$  は降水量が少ない時期に増加しており、年内変動は想定したように水分条件の変化によって生じていると考えられた (図 2a)。一方 *A. xylocarpa* では  $\delta^{13}\text{C}$  の年内変動パターンは *S. henryana* のパターンのほぼ逆であった (図 2b)。このような  $\delta^{13}\text{C}$  の年内変動パターンの違いから、*A. xylocarpa* は雨季の中頃に光合成速度が非常に速くなる可能性や、材形成に前年の貯蔵養分を多く使用する可能性があることが示唆される。ここでは実際に何がキーファクターとなっているのかは不明であるが、 $\delta^{13}\text{C}$  の変動パターンは樹種特性に大きく左右されることは間違いないと考えられる。

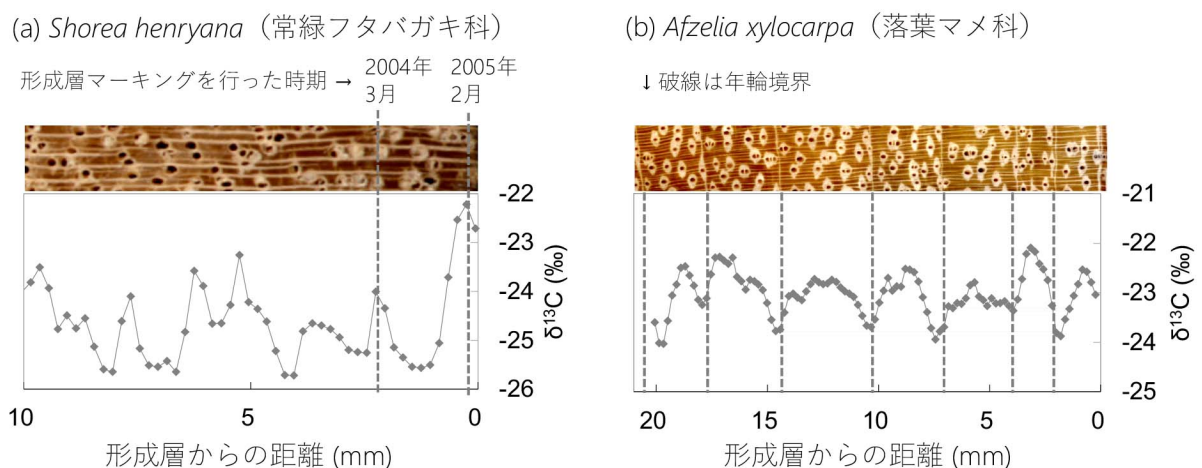


図 2 タイ熱帯季節林に成育する 2 樹種における材の  $\delta^{13}\text{C}$  の年内変動

- (a) 成長輪がみられない常緑フタバガキ科 *Shorea henryana* (Ohashi et al. 2009a の図を改変)
- (b) 明確な年輪を持つ落葉マメ科 *Afzelia xylocarpa* (Ohashi et al. 2009b の図を改変)

同様の分析を乾季が比較的弱いブラジルの中央アマゾン台地林（tropical moist forest に分類される）に成育する常緑3樹種（サガリバナ科 *Eschweilera coriacea*、ニクズク科 *Iryanthera coriacea*、カンラン科 *Protium hebetatum*）を対象として行ったところ、タイの季節林で見られたほどの明瞭な  $\delta^{13}\text{C}$  の年内変動は見られなかった（Ohashi et al. 2016; 図5参照）。このことから、 $\delta^{13}\text{C}$  を指標とした年輪検出は強い環境ストレスがない地域やストレスを受けにくい樹種では難しいと考えられた。したがって冒頭の仮説で提示したタイプで整理すると、 $\delta^{13}\text{C}$  による年輪検出は、②の環境ストレスを受けてはいるが視認できる年輪構造となる形質をもっていないタイプに適しており、①・③・④のタイプでは不適であると言えるだろう。

### 3. 材の酸素安定同位体比（ $\delta^{18}\text{O}$ ）を指標とした年輪検出の原理と実証例

酸素安定同位体比（ $\delta^{18}\text{O}$ ）は質量数が18と16のOの比であり、標準物質 VSMOW からの相対偏差（‰）で表される（ $^{18}\text{O}$  の割合が多くなると  $\delta^{18}\text{O}$  の値は大きくなる）。光合成産物の  $\delta^{18}\text{O}$  にはまず葉内水の  $\delta^{18}\text{O}$  が反映され、次に材形成時に木部水の O との置換が一部生じるため木部水の  $\delta^{18}\text{O}$  も反映される（McCarroll and Loader 2004）。葉内水と木部水はいずれも土壌水が起源であるが、葉内水は蒸散による  $^{18}\text{O}$  濃縮を受けるという違いがある。この点を加味して整理すると、材の  $\delta^{18}\text{O}$  の変動は主に土壌水の  $\delta^{18}\text{O}$  の変動と葉内水の  $^{18}\text{O}$  濃縮の変動に起因することがわかる。ここで土壌水は、根を深く伸ばして地下水を吸い上げるような樹木を除けば、雨水だと考えることができる。そして雨水の  $\delta^{18}\text{O}$  の変動は、熱帯地域では基本的に降水量と逆のパターンになること（amount effect）が知られている（Risi et al. 2008）。したがって  $\delta^{13}\text{C}$  と同様に、降水量が少ない時期がある地域では材の  $\delta^{18}\text{O}$  は年内変動を示すと考えられ、それを利用して年輪の検出が可能だと予想される。ただし  $\delta^{13}\text{C}$  と大きく異なるのは、樹木がストレスを受けるかどうかに関わらず、雨水の  $\delta^{18}\text{O}$  にさえ年内変動があれば年輪の検出ができると期待される点である。

発表者が実際に  $\delta^{18}\text{O}$  による年輪検出を試みたのは、前述した比較的弱い乾季があるブラジルの中央アマゾン台地林に成育する常緑3樹種である。この地域（マナウス、図3）では比較的雨の少ない時期に雨水の  $\delta^{18}\text{O}$  が高くなることが観測されており（図4）、タイの季節林のような強い水分ストレスはないかもしれないが  $\delta^{18}\text{O}$  で年輪の検出が可能ではないかと考えた。



図3 ブラジル中央アマゾンのマナウスの位置  
（大橋ほか 2016 の図を引用）

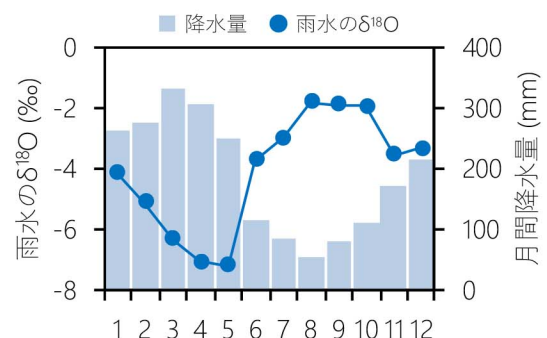


図4 マナウスでの降水量と雨水の  $\delta^{18}\text{O}$  の  
年内変動（1965–90年の平均；

IAEA/WMO 2015)

分析した材の  $\delta^{18}\text{O}$  は非常に明瞭な変動（周期としては概ね 5‰以上の振れ幅）を示し、その周期数から推定された年代は放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ ) 年代測定の結果とよく一致していたため、年輪の検出指標になると考えられた（図 5; Ohashi et al. 2016）。また、 $\delta^{18}\text{O}$  の変動パターンは同一個体の 2 方向間で非常によく同調しており、同一樹種の個体間でも同調していることが確認できた。他の研究では樹種間でも共通の変動パターンが見られるとも報告されている（Poussart and Schrag 2005）。このような  $\delta^{18}\text{O}$  の変動パターンの同調性の高さは年輪年代学的な研究を行う上で非常に大きなメリットである。そして  $\delta^{18}\text{O}$  にこのような特徴が見られるのは、やはり雨水の  $\delta^{18}\text{O}$  が主に反映されており、環境ストレスや生物学的な概年リズムの影響が小さいためだと推測する。図 5 を見ると 5 月に採取した個体では最外部の  $\delta^{18}\text{O}$  が減少傾向を示し、10 月に採取した個体では増加傾向を示していることがわかる。これは試料採取地の雨水の  $\delta^{18}\text{O}$  の年内変動パターン（図 4 参照）と一致することから、当樹種の材の  $\delta^{18}\text{O}$  には雨水の  $\delta^{18}\text{O}$  がよく反映されると考えられた。

$\delta^{18}\text{O}$  の年内変動パターンが同一個体の 2 方向間でよく同調していると考えられたサガリバナ科 *Eschweilera coriacea* には比較的明瞭な成長輪が見られる。しかし成長輪幅の変動パターンや成長輪数は 2 方向間でほとんど一致せず、円板試料を見ると成長輪が部分的に欠損していたり、部分的に形成されていたりすることが多く確認された。したがって、当樹種では木材解剖学的な特徴の同調性は低く、材形成の概年リズムが周囲方向であまり揃っていないと考えられた。

以上のことから、 $\delta^{18}\text{O}$  を指標とした年輪検出は、強い環境ストレスがない地域でも、また材形成の概年リズムがあまり明確でない樹木においても可能だと考えられた。つまり冒頭の仮説で提示した①～④のタイプ全てにおいて年輪を検出できるポテンシャルがあると言える。しかし、雨水の  $\delta^{18}\text{O}$  に明確な年内変動がない地域（乾季が全くない湿潤な地域）や、根を深く伸ばして地下水を吸い上げる樹種などには不適だと考えられ、実際に  $\delta^{18}\text{O}$  で年輪が検出できなかった例も少なくない（Poussart and Schrag 2005）。いずれの年輪検出手法も適用可能範囲を見極めて上手く使い分けることが重要である。

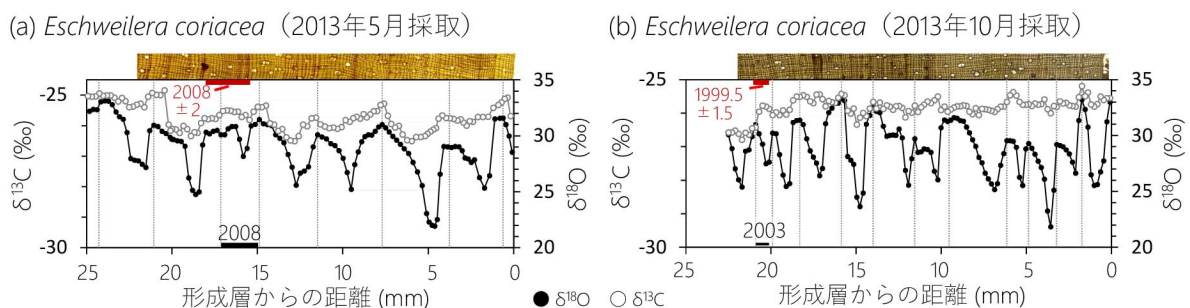


図 5 中央アマゾン台地林に成育するサガリバナ科樹種における材の  $\delta^{18}\text{O}$  及び  $\delta^{13}\text{C}$  の年内変動 (a) 2013 年 5 月採取個体、(b) 2013 年 10 月採取個体 (Ohashi et al. 2016 の図を改変)

図中の上側の数字は  $^{14}\text{C}$  年代測定による推定年、下側の数字は  $\delta^{18}\text{O}$  を指標とした推定年を示す



#### 4. 熱帯樹木の成長特性

これまでの調査・研究から明らかになってきた（再確認された）熱帯樹木の成長特性としては、熱帯と言えどやはり天然林では肥大成長速度は遅く、優勢な林冠木であっても胸高部で材形成がほとんど行われていない年（欠損輪 missing ring）が多いということである。また、材形成の周囲方向の同調性（概年リズム）は湿潤な地域ほど低下し、その低下の程度は樹種によって異なるようである（Ohashi et al. 2014）。材形成の周囲方向の同調性が低下すると、部分欠損輪や部分形成輪（wedging ring）が発生しやすくなるだろうし、それは年輪年代学にとって非常に厄介な問題である。しかし、生物学的な概年リズムの影響を受けにくいと考えられる  $\delta^{18}\text{O}$  の分析と共に材形成の観察を丁寧に行えば wedging ring などの発生メカニズムに迫れると考えられ、そのような積み重ねによって依然として未知の部分が多い熱帯樹木の成長の実態が明らかになると期待される。

#### 5. 引用文献

- IAEA/WMO (2015) Global network of isotopes in precipitation. The GNIP Database (URL <http://www.iaea.org/water/>). Accessed 19 April 2013.
- McCarroll D, Loader NJ (2004) Stable isotopes in tree rings. *Quat Sci Rev* 23:771–801.
- Ohashi S, Okada N, Nobuchi T, Siripatanadilok S, Veenin T (2009a) Detecting invisible growth rings of trees in seasonally dry forests in Thailand: isotopic and wood anatomical approaches. *Trees* 23:813–822.
- Ohashi S, Okada N, Siripatanadilok S, Veenin T (2009b) Detecting tree rings of Leguminosae in tropical seasonal forests by wood anatomy. *Proc FORTROP II Int Conf* 2:1–13.
- Ohashi S, Okada N, Abdul Azim AA, Siripatanadilok S, Veenin T, Yahya AZ, Nobuchi T (2014) Vessel feature changes as a tool for detecting annual rings in tropical trees. *Trees* 28:137–149.
- 大橋伸太 (2015) 熱帯樹木の目に見えない年輪を検出する。日本熱帯生態学会ニューズレター 98:4–8.
- Ohashi S, Durgante FM, Kagawa A, Kajimoto T, Trumbore SE, Xu X, Ishizuka M, Higuchi N (2016) Seasonal variations in the stable oxygen isotope ratio of wood cellulose reveal annual rings of trees in a Central Amazon terra firme forest. *Oecologia* 180:685–696.
- 大橋伸太, フラビア ドゥルガンチ, 香川 聡, 梶本卓也, スーザン トランボア, シャオメイ シュウ, 石塚森吉, ニーロ ヒグチ (2016) ブラジル・中央アマゾンでの年輪検出の試み—材の酸素・炭素安定同位体比に季節変化はあるか—. *海外の森林と林業* 97:38–42.
- Poussart PF, Schrag DP (2005) Seasonally resolved stable isotope chronologies from northern Thailand deciduous trees. *Earth Planet Sci Lett* 235:752–765.
- Risi C, Bony S, Vimeux F (2008) Influence of convective processes on the isotopic composition ( $\delta^{18}\text{O}$  and  $\delta\text{D}$ ) of precipitation and water vapor in the tropics: 2. Physical interpretation of the amount effect. *J Geophys Res Atmos* 113:D19306.

Worbes M (1995) How to measure growth dynamics in tropical trees: a review. IAWA J 16:337–351.