調査報告

ブラジル北東部における水分条件の季節変化に対する カーチンガ構成樹木の葉フェノロジーの応答

Leaf Phenology of Tree Species in Response to the Seasonality of Water Availability
in Caatinga, Northeast Brazil

吉田 圭一郎・宮岡 邦任

YOSHIDA Keiichiro and MIYAOKA Kunihide

(2020年6月2日受付 2020年9月15日受理)

ブラジル北東部には熱帯乾燥林のカーチンガが分布する。本研究では、ペルナンブコ州ペトロリーナ近郊のカーチンガを対象に、フェノロジーと立地環境の水分条件との関連性を検討した。その結果、カーチンガ構成樹木の葉フェノロジーは水分条件の季節変化とよく対応しており、カーチンガ構成樹木は雨季開始直後のわずかな水分条件の変化に素早く応答して展葉していた。その後2週間程度で成熟した林冠が形成されており、カーチンガ構成樹木は不規則な降水に適応した生活史を持っていた。落葉は雨季の終わりにから徐々に進行しており、カーチンガ構成樹木は樹体内の水分状態を調整することで、乾季の高い水ストレスの中でもしばらくは生産活動を継続するものと推察された。これらの結果から、水分条件に敏感に応答する葉フェノロジーにより、カーチンガ構成樹木は半乾燥域の限られた水資源を効率よく利用できていると考えられた。

The Caatinga, which is the largest tropical dry forest in the neotropics, is distributed in the semi-arid region of northeast Brazil. We investigated the relationship between tree phenology and hydroclimatic conditions in Petrolina-Perunambuco, Brazil. The leaf phenology of Caatinga trees was strongly related to the seasonality of water availability. Leaf flushing was triggered by the slightly increased soil water content immediately after the start of the rainy season in the year of observation, and then the canopies of Caatinga tree species formed synchronously in about 2 weeks. Progressive leaf abscission occurred through the first 3 to 4 months of the dry season, suggesting that the production of Caatinga trees can continue for a time under high water deficits by regulating water status. These results demonstrated that the leaf phenology of Caatinga tree species effectively adapted to limited water availability in a semi-arid region.

キーワード: カーチンガ, 葉フェノロジー, 水利用可能性, インターバルカメラ, ブラジル北東部

Key words: Caatinga, leaf phenology, water availability, digital time-lapse camera, northeast Brazil

I はじめに

ブラジル北東部には、アマゾンとマタアトランチカ（大西洋岸森林）の二つの熱帯雨林に挟まれて、「カーチンガ Caatinga」と呼ばれる熱帯乾燥林 tropical dry forests: TDFs が分布する（松本 2012）。その面積は日本国土の約2.5倍となる91万km²で（Silva et al. 2017）、アマゾンやセラードとも比肩する、ブラジルの代表的な生物区系の一つである（吉田 2013）。

熱帯乾燥林は、世界の植生分布の中で大きな面積を占め、隣接する熱帯雨林と共に重要な植生として位置付けられる（Miles et al. 2006）。ブラジルのカーチンガは、新熱帯区の中で最も面積が大きくまとまった熱

帯乾燥林で（Silva and Souza 2018）、ラテンアメリカやブラジルにおける生物多様性を保全する上で重要な植生の一つとされている（Leal et al. 2005; DRYFLOR 2016）。実際、現在までにカーチンガでは4,659種の種子植物が記載されており、固有種の割合（19.6%）はアマゾン熱帯雨林（15.9%）よりも高いことが報告されている（BFG 2015）。

カーチンガはブラジル先住民Tupiの言葉で「白い森」を意味し（Leal et al. 2005）、植生を構成する落葉広葉樹の生活史が名前の由来となっている。カーチンガの構成樹木は一年の大半で落葉したままであり、その名の通り、白っぽい幹や枝が目立つ景観を呈す。しかし、雨が降ると構成樹木のほとんどが一斉に展葉し

て、「白い森」とは対照的にカーチングは一面の緑に覆われる。こうした植生景観の劇的な変化は、カーチングの大きな特徴となっている。

カーチングにおける植生の季節変化（フェノロジー）は、ほかの地域の熱帯乾燥林と同様に、立地環境の水分条件に依存する（Araújo et al. 2007）。これはカーチングを構成する樹木の生活史が水分条件に規定されるため、カーチング構成樹木は降水の季節性に対応して展葉・落葉や開花・結実などを行っている（Silveira et al. 2013）。しかし、隣接するアマゾン熱帯雨林やセラードなどと比べてカーチングは研究対象としてあまり注目されておらず（Santos et al. 2011）、カーチング構成樹木のフェノロジーに関する研究は少ない（Lima and Rodal 2010）。2000年代以降には、構成樹木の水分生理特性に着目した研究が進められてはいるものの（Santos et al. 2014）、カーチング構成樹木のフェノロジーと水分条件との関連性については未だ十分には理解されていない（Lima et al. 2012）。また、既存研究ではフェノロジーと関連付ける気象データとして、実際の調査地から数十km離れた地点で得られたものを用いる場合が多く、降水が不規則なカーチングでは現地の観測データとの対応関係を検討する必要がある。さらに、人的労力との兼ね合いから、既存研究におけるカーチング構成樹木のフェノロジー調査は2週間～1カ月間隔で実施されていることが多く、短期間で進行するフェノロジーの高頻度かつ長期間のモニタリングが課題となっている。

近年、インターバルカメラを用いて、連続的な植生景観の画像を取得し、植生のフェノロジーを観測する事例が蓄積されている。たとえば、Sonntag et al. (2012) は、北アメリカの夏緑広葉樹林と針葉樹林を対象に、インターバルカメラでの林冠の連続撮影を行い、展葉や落葉といった植生の重要なフェノロジーを観測できることを示した。また、Ide and Oguma (2013) では、日本の北アルプスの高山域をインターバルカメラで連続撮影し、積雪期間と植物の生育期間との対応関係について検討している。こうしたインターバルカメラを用いたフェノロジー研究では、写真判読だけでなく、取得した画像のRGB値を解析して、植生景観の時間変化を検出しており、客観性の高い評価を行なっている（小熊・井手 2014）。また、アクセ

スが難しい遠隔地であっても、高頻度かつ長期間の観測が可能であり、カーチングのように、短期間で急速に植生景観が変化した場合でも、その時間変化を詳細に把握することができる。したがって、現地での気象観測を組み合わせることで、カーチングにおけるフェノロジーと水分条件の季節性との対応関係を、より高い時間分解能で検討することができるものと考ええる。

本研究の目的は、ブラジル北東部ペトロリーナ近郊のカーチングにおける構成樹木のフェノロジーと水分条件との関連性について検討することである。そのため、(1) 不規則で変動の大きい降水量と土壌水分量の現地観測を実施し、(2) インターバルカメラを用いて長期間連続して撮影したカーチングの植生景観の画像解析から、構成樹木の展葉と落葉を中心とした葉フェノロジーを検出する。そして、(3) 観測により得られた水分条件の季節変化とカーチング構成樹木の葉フェノロジーとの対応関係を検討し、半乾燥地に成立する熱帯乾燥林における水分条件の季節性への構成樹木の応答様式について考察する。一般に、落葉樹の葉フェノロジーは、樹木の生長や開花・結実などとも関連が深いことから、本研究はこれまであまり研究が行われてこなかったカーチングの生態的特徴を明らかにすることにつながると考える。また、ブラジル北東部では気候変動による乾燥化が危惧されており（Torres et al. 2017）、構成樹木の水分条件への応答様式を明らかにすることは、顕在化しつつある気候変動によるカーチングへの影響の将来予測やカーチングの保全策の立案にも貢献できると考える。

II 調査地と手法

1. 調査地概要

本研究では、ブラジル北東部（ノルデステ）のペルナンブコ州ペトロリーナ近郊にあるニチレイブラジル農産 NIAGRO が所有する農場（以下「NIAGRO農場」とする）において調査を行った（図1-a, b）。ブラジル北東部の内陸にはセルトンと呼ばれる熱帯の半乾燥域が広範囲にみられ（松本 1999）、本研究の研究対象であるカーチングが広く分布している。調査地であるペトロリーナはセルトンのほぼ中央に位置する。ペトロリーナ周辺のサンフランシスコ川中流域では、1980

図1 ブラジル・ペルナンブコ州における (a) ペトロリーナと (b) NIAGRO 農場の位置, および (c) NIAGRO 農場内の土地利用と観測地点の位置

Fig. 1 Locations of (a) Petrolina in Perunambuco, Brazil, (b) NIAGRO Farm, and (c) the land use and observation points on NIAGRO Farm

年代以降に大規模な開発プロジェクトが実施されるなど、果樹栽培を中心とした灌漑農業が盛んであり（山下・羽田 2016）、河川や灌漑用水に沿って農場が広がる。NIAGRO 農場はそうした灌漑農場の一つで、サンフランシスコ川の左岸にあり、幅約 100 m、奥行き 3.6 km で西側に伸びる短冊状の農場である（図 1-c）。サンフランシスコ川から直接取水した河川水を灌漑に利用しており、河岸から約 1.1 km までの範囲で果樹栽培（主にアセロラ）を行っている。河岸から 1.5～3.6 km の範囲にはカーチンガが自然状態で残されており、ここを本研究の調査対象とした。

NIAGRO 農場の地形は、サンフランシスコ川から離れるにしたがい緩やかに比高が高まるものの、起伏はほとんどなくおおむね平坦である。NIAGRO 農場に近い気象観測点であるペトロリーナの平年値（1981～2010 年）は、年平均気温が 26.9℃ で、年降水量が 483 mm であった（表 1）。調査を行ったカーチンガは砂質土壌に成立しており、林冠高は 4～6 m で、立木密度は約 16 本/100 m² の灌木林である（図 2）。マメ科の *Caesalpinia microphylla* や *Mimosa verrucosa* などが林冠層に優占し、林床には *Cnidoculus urens* や *Melocac-*

tus zehntneri などのトゲのある植物種が散在している。調査対象とした NIAGRO 農場内のカーチンガは少なくとも 30 年以上は手つかずの状態であり、近隣で放牧されているヤギなどの家畜が林内に侵入することがあるものの、比較的自然度の高い植生が維持されている。

2. 調査手法

1) 気象観測

ペトロリーナ周辺の水文気候条件を把握するため、本研究ではブラジル国立気象研究所 INMET とブラジル農牧研究公社 EMBRAPA の気象観測データを使用した。ブラジル国立気象研究所の気象観測点は、調査地である NIAGRO 農場から約 20 km 西方のペトロリーナ市街地に位置する（図 1-b）。本研究ではペトロリーナ観測点の平均気温および積算降水量の月別平年値（1981～2010 年）と 2015～2017 年の日平均気温および日降水量を用いた。また、月平均気温からソーンスウェイト法（Thornthwaite 1948）により年可能蒸発散量を推定し、年降水量との比で表される乾燥度指数 Aridity Index を算出した（Cherlet et al. 2018）。

表1 ブラジル・ペルナンブコ州ペトロリーナにおける年平均気温、年降水量、年積算蒸発散量、乾燥度指数の2015～2017年の観測値、およびそれらの平年値

Table 1 Annual mean temperature, annual precipitation, annual potential evapotranspiration, and aridity indices from 2015 to 2017, and their normal values at Petrolina-Pernambuco, northeast Brazil

Year	annual mean air temperature (°C)	annual precipitation (P) (mm)	annual potential evapotranspiration (PET) (mm)	Aridity Index (P/PET)
2015	27.6	185	1940	0.10
2016	27.6	364	1910	0.19
2017	27.3	145	1878	0.08
Normals (1981～2010)	26.9	483	1715	0.28

図2 カーチングの植生景観
(2017年1月撮影)

Fig. 2 Landscape of the Caatinga dry forest

カーチング構成樹木のフェノロジーと関連付ける水分条件を明らかにするため、現地での気象観測を実施した。対象となるカーチングの森林内にデータロガー付温湿度計（U23-001A, Onset社製）を設置し（図1-c）、1時間間隔での気温の連続観測を行った。温湿度計は自然通風式シェルター（ラジエーションシールドRS-1, Onset社製）の中に固定し、高さ1.5 mで立木の幹に取り付けた。また、データロガー（電圧ロガー LR5042, 日置電機社製）に接続したADR式土壌水分計（SM150, Delta-T社製）を同じ地点に設置し、土壌水分量についても連続測定を行った。カーチングにおける植物の水利用可能性 water availability を把握する上では、地表面から20 cm深までが重要であることから（Pinheiro et al. 2016）、土壌水分計は20 cm深に設置した。土壌水分計は、実験室に持ち帰った現地の土壌により校正し、土壌水分計の測定値から土壌水分量を算出した。降水量は、樹冠などによる遮断を避けるため、フェノロジーの観測対象としたカーチングから約1.4 km東方にある小屋の屋上（地上高2.5 m）

に転倒マス型雨量計（7852 Rain Collector, Davis社製）を設置し、観測した¹⁾。これらの気象観測は2015年9月から2017年8月までの2年間実施した。

2) 葉フェノロジーの観測と画像解析

カーチング構成樹木の葉フェノロジーの観測には、比較的安価な市販のインターバルカメラ（IR7, KINGJIM社製）を用いた。NIAGRO農場内でカーチングが観察できる場所において、高さ1.5 mのポール上にインターバルカメラを設置して、カーチング構成樹木の連続撮影を行った。撮影は毎日正午頃に行い、2メガピクセル（1,600×1,200 dpi）の解像度でJPEG形式により撮影した画像を保存した。インターバルカメラによる撮影は2015年9月1日～2016年2月15日と2016年9月13日～2017年8月31日の期間で実施した。なお、2016年2月16日～2016年9月12日は機器の不具合により画像が取得できなかった。

カーチング構成樹木の葉フェノロジーを検出するため、インターバルカメラにより撮影された画像を判読するとともに、画像解析を行った。撮影した画像に対象領域 area of interest: AOI を設定し、そこに含まれる各画素のRGB値から次式により green chromatic coordinate: Gccを算出した。

$$Gcc = G / (R + G + B)$$

R, G, Bはそれぞれ赤, 緑, 青に相当する画素のデジタルナンバー（DN値）であり、Gccは各画素における緑色の濃さを表す指数となる。Gccは光合成を行う緑葉の指標として用いられ（小熊・井手 2014）、その季節変化から展葉や落葉などの葉フェノロジーを検出することができる（Richardson et al. 2007; Ide and Oguma 2013; Vrieling et al. 2018）。本研究では、対象領

域について日別に算出したGccの値とともに、撮影時の局所的かつ瞬時的な気象条件による小さなばらつきを除外するため、局所重み付け回帰 locally estimated scatterplot smoothing: LOESS により平滑化した曲線を用いて、カーチンガ構成樹木の葉フェノロジーを評価した。

III 結果

1. ペトロリーナ周辺の気候

セルトンと呼ばれるブラジル北東部の内陸はブラジル国内で最も乾燥した地域である。ペトロリーナにおける月平均気温の平年値から Thornthwaite 法により算出した年可能蒸発散量 (1,715 mm) は年降水量よりも大きく、乾燥度指数は 0.28 で、ペトロリーナは半乾燥域に位置付けられた。調査を行った 2015 年から 2017 年は平年に比べて乾燥しており、特に 2015 年と 2017 年の年降水量は平年の 3 分の 1 程度であった (表 1)。乾燥度指数は 2015 年から 2017 年まで乾燥地域に含められる 0.2 以下であり、調査期間中は厳しい乾燥環境が顕著に卓越していた。

図 3 には 2015 年から 2017 年までのペトロリーナにおける日平均気温と日降水量の季節変化を示した。ペトロリーナにおける夏期の日平均気温は 30°C を超え

て暑さが厳しく、冬期でも 25°C 程度で、気温の年較差は 4 ~ 6°C と小さかった。雨季と乾季の季節変化は明瞭で、11 月から 4 月が降水のある雨季²⁾にあたり、そのほかの 6 ~ 7 カ月は降水がほとんどみられない乾季となっていた。雨季には日降水量が 50 mm を超える日がある一方で、日降水量が 1 mm 以上となる日数は 20 日前後と少なく、連続した降水はあまりみられなかった。雨季における降水パターンは 2015/2016 年と 2016/2017 年では異なっていた。2015/2016 年は 12 月下旬から 1 月に降水日が集中していたが、2016/2017 年は 11 ~ 12 月に時々雨が降った後、1 月には雨は降らず、2 月になりややまとまった降水がみられるなど、年ごとの差異がみられた。

降水の季節性の違いだけでなく、ペトロリーナ周辺では降水の地域的な差異もみられた。表 2 にはブラジル農牧研究公社による調査地周辺の観測点における月降水量を示した。マングカル Mandacaru はペトロリーナから東 10 km に、ベベドーロ Bebedouro は北東 40 km に位置する (図 1-b)。ペトロリーナと比較して、これらの地点における降水量の年々変化の傾向や雨季の期間はおおむね一致していた。しかし、毎年まとまった降水がある雨季であっても、2 月のように月降水量がほかの地点の 2 ~ 3 倍以上になるなど、降水には地域的な差異が生じていた。

図3 ペルナンブコ州ペトロリーナにおける 2015 ~ 2017 年の日平均気温と日降水量
折れ線—日平均気温、縦棒—日降水量、グレーは雨季の期間を示す。

Fig. 3 Daily temperature and precipitation from 2015 to 2017 at Petrolina-Perunambuco
Solid line—daily temperature, bar—daily precipitation, gray—rainy seasons.

表2 ペトロリーナとペトロリーナ周辺の観測点（マンダカル、ベベドロー）における2015～2017年の月降水量（mm）

Table 2 Monthly precipitation (mm) from 2015 to 2017 at Petrolina, Mandacaru, and Bebedouro, northeast Brazil

Station	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Annual
2015													
Petrolina	12	36	37	77	1	2	3	0	0	14	0	3	185
Mandacaru	16	101	55	66	0	2	4	0	0	16	1	8	268
Bebedouro	9	45	44	92	42	1	12	1	0	2	0	19	267
2016													
Petrolina	292	26	13	3	1	1	1	1	0	0	17	11	364
Mandacaru	269	7	6	3	0	1	1	0	3	0	22	17	329
Bebedouro	154	50	13	1	6	2	2	0	1	33	9	32	303
2017													
Petrolina	0	80	10	8	3	2	1	0	6	0	22	14	145
Mandacaru	0	43	21	13	3	1	1	0	3	0	15	0	100
Bebedouro	10	24	6	3	26	9	5	1	12	0	7	20	123

2. NIAGRO農場における水分条件の季節変化

調査地であるNIAGRO農場における日平均気温はおおむね24～30℃で推移しており、ペトロリーナとほぼ同様であった（図4-a）。また、NIAGRO農場での降水は2カ月間ほどの雨季に限られており、雨季と乾季との区別は明瞭であった（図4-a）。ただし、調査した2年間で雨季の開始時期は異なっており、2015/2016年は12月下旬であるのに対し、2016/2017年は2月初旬からで、1カ月程度ずれていた。2015/2016年は12月下旬に降水がみられた後、2016年1～2月に降水量が集中し、雨季となっていた。2016/2017年は2017年2～3月に降水がみられたが、3月上旬から中旬には降水がほとんど観測されず、雨季の積算降水量は2015/2016年に比べて少なくなっていた。雨季に挟まれた乾季は2016年3月から12月までの10カ月間におよんでいた。

雨季の降水量や降水日には地域的な差異がみられた。NIAGRO農場での1年ごとの積算降水量は2015年9月～2016年8月が398.8 mm、2016年9月～2017年8月が199.6 mmで、同じ期間のペトロリーナでの積算降水量に比べ、それぞれ41.4 mmと62.8 mm多くなっていた。また、NIAGRO農場における降水日数（1 mm以上の降水が観測された日数）は2年間で45日であり、ペトロリーナにおける同期間の降水日数よりも7日多かった。NIAGRO農場における降水日のうち21日はNIAGRO農場のみで観測されたものであり、約半数がペトロリーナと一致しなかった。さらに、雨季の開始時期は、2015/2016年は両者ともほ

ぼ同じ12月下旬～1月上旬であったが、2016/2017年はペトロリーナの11月中旬に比べてNIAGRO農場では3カ月ほど遅れた2月初旬であった。

カーチングの森林内での乾季における土壌水分量は、体積含水率で3～4%程度であった（図4-b）。土壌水分量は降水に速やかに応答して急増し、雨季でまとまった降水のあった2016年1月から2月の土壌水分量は8～10%で推移した。2017年2月から3月の雨季では、期間中の降水量がそれほど多くなかったため、2016年ほど土壌水分量は高くなり、6～8%程度にとどまった。雨季から乾季へと変わり、無降水期間が続くと、土壌水分量は急速に減少し、数週間程度で3～4%となった。2017年3月上・中旬には無降水期間が続いたため、雨季にあたる時期にもかかわらず土壌水分量は乾季と同程度まで低下していた。

3. カーチング構成樹木の葉フェノロジー

インターバルカメラにより連続撮影した画像からは、降水に応答したカーチングの相観変化を判読することができた（図5）。降水のない乾季では、カーチングを構成するほとんど全ての樹木が落葉しており、乾季の終わり（雨季の開始直前）まで全く変化しなかった。雨季が始まると、樹種の違いにかかわらず、カーチング構成樹木は一斉に展葉し、2週間程度ではほとんどの樹木が成熟した樹冠を形成した。雨季が終了して乾季へと移行する期間には、降水はほとんどみられなかったものの、構成樹木はしばらく葉をつけている様子がみられた。無降水期間が長期間継続すると

図4 NIAGRO農場における2015年9月から2017年8月までの (a) 日平均気温と日降水量, (b) 土壌水分量, および (c) green chromatic coordinate (Gcc)

Gccの黒丸はその日に撮影された写真から抽出したRGB値より算出した値であり, グレーの実線は局所重み付け回帰により平滑化したものを示す。

Fig. 4 (a) Daily temperature and precipitation, (b) soil moisture, and (c) the green chromatic coordinate (Gcc) from September 2015 to August 2017 on NIAGRO Farm

Black circles indicate daily Gcc estimated by RGB digital number, and gray line is the loess smoothing line.

図5 インターバルカメラにより撮影された2015/2016年および2016/2017年のカーチングのサンプル画像 (9月, 乾季の終わり, 雨季, 乾季の始まり)

赤で囲んだ範囲を対象にGccを算出した。2015/2016年における乾季の始まりについては機器の不具合により画像を取得できなかった。

Fig. 5 Images of Caatinga acquired by the digital time-lapse camera in the 2015/2016 and 2016/2017 season (September, end of the dry season, rainy season, and beginning of the dry season)

The Gcc was estimated in the red area (AOI). Images at the beginning of the dry season in 2015/2016 were not acquired because of equipment failure.

徐々に落葉し、2017年は雨季の終わってから2～3カ月で多くの樹木が落葉した。

取得した画像のRGB値から算出したGccは、カーチングの相観と同様の季節変化を示した(図4-c)。乾季にGccはおおよそ0.29～0.32で安定して推移しており、カーチングの構成樹木のほとんどが落葉していることを示したものと考えられた。雨季の開始直後にGccは急速に上昇し、2016年は1月中旬に、2017年は2月中旬に、それぞれ0.42と0.39の最大値に達していた。降水が断続的にみられ、土壌水分が高い雨季には、Gccは0.35～0.4で推移し、カーチング構成樹木が樹冠を維持していることを示していた。2017年は3月下旬に雨季末期の降水があった後に乾季へと移行していたが、土壌水分量が低下した後も、しばらくGccは0.35以上の値となっており、葉をつけたままの期間が続いていた。土壌水分の低い状態が長期間継続すると、Gccは徐々に低下し、7月下旬から8月にGccは0.32程度となった。

調査地としたカーチングにおけるGccの急速な上昇は、雨季の最初の降水があった雨季開始直後にみられた。2015/2016年における雨季の開始日³⁾は12月29日で、6日後の1月5日には局所重み付け回帰により平滑化したGccが25%上昇して、Gccが安定して推移した乾季とは明確に異なっており、構成樹木は一斉に展葉を開始していたことを示していた(表3)。同様に、2016/2017年における雨季の開始日は2月1日であり、Gccが25%上昇したのは2月4日で、3日後には展葉を開始していた(表3)。雨季の開始日から、Gccが25%上昇するまでの期間における積算降水量と土壌水分量は、2015/2016年と2016/2017年でそれぞれ、13.6 mm

と12.4 mm、2.9～3.8%と2.8～3.4%であった。

IV 考察

ブラジル北東部のペトロリーナでは、乾季が8カ月以上にも及び、乾燥度指数では気候が半乾燥～乾燥域に位置付けられ、周辺に分布するカーチングは厳しい乾燥環境にさらされている。そのため、カーチングを構成する植物種は、水ストレスへの耐性を高めたり、植物活動を休止して水ストレスを避けたりするなど、厳しい乾燥環境へ適応した機能や生活史を持つと考えられている(Sampaio 1995)。本研究では、こうしたカーチングの特徴的な生活史を明らかにする目的で、葉フェノロジーと水分条件の関連性を検討し、特に、水分条件の変化に応答したカーチング構成樹木の展葉および落葉を日単位の時間スケールの中で把握した。

インターバルカメラで取得した画像の解析から、カーチング構成樹木の葉フェノロジーは水分条件の季節変化に敏感に応答していることが分かった。長期間続いた乾季が終わり雨季が始まると、土壌水分量とともにGccは急上昇しており、カーチングの構成樹木は雨季の開始直後から展葉を開始した。その後、2週間程度でGccは最大値に達しており、成熟した樹冠を形成していた。土壌水分量が比較的高く保たれる雨季の間は成熟した林冠が維持されており、活発な生産活動が行われていたと推察される。雨季から乾季へ移行すると、土壌水分量は急速に低下し、それにともないカーチング構成樹木は落葉して、活動を休止していた。ただし、Gccの変化から、落葉期間は2～3カ月と長く、落葉が漸移的に進行していたことが示された。こうしたカーチング構成樹木の展葉および落葉の様子はインターバルカメラの画像からも直接観察された。

熱帯乾燥林における水分条件の季節変化と構成樹木のフェノロジーとの関連性については、古くから着目され、研究されてきた(たとえば、Lieberman 1982やReich and Borchert 1984など)。降水パターンや土壌水分などは葉フェノロジーを規定する重要な要因となっており(Borchert 1994; Williams et al. 1997; 塩寺 2013)、カーチングにおいても降水などの水分条件の季節変化は葉フェノロジーの主たる要因となっている

表3 調査地における雨季の開始日、Gccが25%上昇した日、およびこれら二つの日には含まれた期間の降水量と土壌水分量

Table 3 Start date of the rainy season, dates exceeding Gcc 25%, and precipitation and the range of soil moisture during those two dates at the study site

Rainy season	Start date of the rainy season (A)	Date exceeding Gcc 25% (B)	During the period from A to B	
			precipitation (mm)	range of soil moisture (%)
2015/2016	2015-12-29	2016-01-05	13.6	2.9～3.8
2016/2017	2017-02-01	2017-02-04	12.4	2.8～3.4

ことが知られる (Lima and Rodal 2010; Albuquerque et al. 2012). 本研究では、降水パターンや土壌水分など水分条件の季節変化と対応したカーチンガ構成樹木の葉フェノロジーを明確にとらえており、カーチンガを含む熱帯乾燥林を対象とした既存研究と同様の結果を得ることができた。

加えて本研究では、水文条件と葉フェノロジーの連続観測により、カーチンガ構成樹木は雨季の開始直後から極めて短期間で展葉することが分かった。すなわち、調査したカーチンガでは雨季開始直後に Gcc が急上昇しており、雨季の開始から 3～7 日後には明瞭な展葉期となって、短期間のうちに林冠が形成されていた。熱帯乾燥林では、雨季初期の降水に反応して展葉が始まることが知られている (Rich and Borchert 1984; Gunaratne and Perera 2014)。カーチンガにおいても雨季開始時の降水をきっかけとして構成樹木の展葉が生じており (Silveira et al. 2013)、2 週間ごとの観察を実施した Machado et al. (1997) は 35 mm 程度の降水でカーチンガ構成樹木が発達した林冠を形成したことを報告している。本研究では、インターバルカメラを用いた日単位での観察から、カーチンガ構成樹木が雨季の最初の降水直後から展葉を開始しており、積算降水量が 10～20 mm 程度、土壌水分量が 1～2% 程度の上昇で、カーチンガは明瞭な展葉期へと推移していたことを明らかにした。このことは、カーチンガ構成樹木が水文条件のわずかな変化に非常に敏感に応答して展葉することを示している。

厳しい乾燥環境に生育する植物にとっては、水ストレスを回避しつつ展葉の時期を調整して、効率的に生産活動を行うことが必要不可欠となる (塩寺 2013)。カーチンガに生育する樹木は厳しい乾燥環境の影響を受けており、2～3 カ月の短期間の雨季を最大限に活かすため、雨季開始直後のごくわずかな水分条件の変化に素早く応答して展葉し、林冠を形成しているものと推察される。また、わずかな水分条件の変化に敏感に応答する展葉フェノロジーは、半乾燥域の不規則な降水パターンにも適応したものとも考えられる。半乾燥域では、ほかの気候に比べて降水の時空間変動が大きい傾向があり、そのことが植物の分布や生産性に強く影響している (Augustine 2010)。半乾燥地域に位置付けられるブラジル北東部のセルトンでは降水は規則

的ではない。たとえば、ペトロリーナ周辺では降水パターンに地域的な差異がみられ (表 2)、また、ブラジル北東部ではしばしば干ばつが生じるなど、降水量の年々変動が大きい (Marengo et al. 2017)。調査した 2 年間においても 2015/2016 年と 2016/2017 年とでは雨季開始日が 1 カ月程度異なっており、展葉の開始時期もそれに合わせて 1 カ月程度ずれていた。このことは、調査地におけるカーチンガの構成樹木が、雨季の開始日や期間の年ごとの違いが大きい半乾燥域の不規則な降水にうまく適応していることを支持している。適切な水分条件で生産活動をする期間をできるだけ長くするため、カーチンガの構成樹木はわずかな降水に素早く応答して展葉し、生産活動を開始する必要があるものと考えられた。

カーチンガでは落葉も水分条件の季節性に影響を受ける (Machado et al. 1997; Lima and Rodal 2010)。本研究では、雨季の終わりから乾季にかけて Gcc は減少しており、カーチンガ構成樹木の落葉が水分条件の季節変化に対応していることが示された。しかし、Gcc と水分条件との対応関係は明瞭ではなく、乾季の無降水期間になると土壌水分量は短期間で減少したにもかかわらず、Gcc は 2～3 カ月をかけて緩やかに減少していた。気温低下に応じて一斉に落葉する夏葉広葉樹林とは異なり、熱帯乾燥林では落葉のタイミングや落葉する期間には地域ごとにばらつきがみられ (Holbrook et al. 1995)、水分条件の季節変化との対応関係はあまり明瞭ではないことが指摘されている (Borchert 1999)。これは、樹木が樹体内の水分状態を調整し、生育環境における水分条件の変化を緩和する生理的な機能を持つため (Borchert 1994)、カーチンガ構成樹木も乾季の高い水ストレスに耐えて葉を維持し、乾季になってもしばらくは生産活動を継続している可能性が考えられる。実際に、カーチンガでは、樹体内に水を貯蔵できる能力の違いにより、水分条件の季節変化への葉フェノロジーの応答に差異が生じていることが報告されており (Lima and Rodal 2010; Lima et al. 2012)、構成樹木が乾季に落葉するメカニズムについては、生物的要因についても考慮する必要がある (塩寺 2013)。インターバルカメラで取得した画像の解析だけでは、実際の植物活動 (光合成速度や蒸散量、純一次生産や生長量など) を正確に把握できていない可能

性があり、植物の水分状態や生産活動などの生物的な要因についての現地での測定が今後の課題である。

V まとめ

本研究では、現地での観測に基づいて、ブラジル北東部の半乾燥地域であるセルトンに成立するカーチンガにおける構成樹木の葉フェノロジーを明らかにした。その結果、カーチンガ構成樹木の葉フェノロジーは水分条件の季節変化と対応しており、特に展葉は水分条件のわずかな変化に敏感に反応していることが分かった。また、雨季から乾季へと移行すると、カーチンガ構成樹木は徐々に落葉しており、樹体内の水分状態を調整することで厳しい乾燥環境に対応していることが推察された。こうしたカーチンガ構成樹木の葉フェノロジーは、半乾燥域において限られた水資源を効率的に利用できるようにするもので、カーチンガの特異な生態系を形づくる基盤となっていると考えられる。

本研究で対象とした落葉樹の葉フェノロジーのような、短期間での変化が大きい自然現象について、インターバルカメラを用いた現地観測は有用であると考えられた。インターバルカメラによるフェノロジー研究は世界各地で進められつつあり (Fitchett et al. 2015)、日本でも高山帯を中心として研究や画像データが蓄積されつつある (小熊・井手 2014)。特に、カーチンガのように不規則な気候の季節変化に対応するフェノロジーを明らかにする上で、自動かつ高頻度で画像が取得できるインターバルカメラは有効であり、本研究では現地での気象観測を組み合わせることで、葉フェノロジーと水分条件との対応関係を詳細に把握することができた。今後、取得した画像の解析方法の改善とともに、無人航空機 UAV や人工衛星などによるリモートセンシングと組み合わせることで、気候と植生との対応関係についての研究を、さらに詳細かつ広域なものへと発展できる可能性がある。

世界のほとんどの熱帯乾燥林は、人間活動の影響を受けて断片化しており、ブラジル北東部に大面積でまとまって分布するカーチンガは世界の中でも貴重な存在となっている。しかし、ブラジル北東部では近年の気候変動による乾燥化が指摘されており (Marengo et

al. 2017)、限られた水資源に依存するカーチンガ生態系への影響が危惧されている (Santos et al. 2014)。また、ペトロリーナ周辺域を含むサンフランシスコ川中流域では大規模な灌漑農地が現在も拡大しつつあり (山下・羽田 2016)、農地での大量の灌漑が周辺のカーチンガに影響を及ぼしていることが現地で観察されている。気候変動や人間活動によるわずかな水分条件の変化は、カーチンガにおいてフェノロジーをはじめとした樹木の生活史を大きく変化させることが予想され、生態系全体への影響へと波及する可能性がある。これらについては、水分条件を中心とした気候や生態系についての現地観測に基づく研究を続け、カーチンガの保全に向けた今後の研究課題としたい。

謝 辞

現地調査では、ニチレイブラジル農産 NIAGRO の石山知夫氏、林 真人氏、唐木真吾氏、平野哲志氏に農場での調査許可や観測機器の設置にご協力いただいた。また、(社)日本ブラジル中央協会の岸和田 仁氏にはニチレイブラジル農産の方々を紹介いただくなどお世話になった。ペルナンブコ連邦大学の Prof. Armando Hideki Shinohara と IF Sertão Pernambuco の Dr. Marcelo Eduardo Alves Olinda には調査地における情報収集やデータ収集でご尽力いただいた。ブラジル北東部ペトロリーナ周辺で実施している研究プロジェクトの共同研究者である筑波大学の山下亜紀郎先生と徳山大学の羽田 司先生にはさまざまなご助言をいただいた。そのほかにも、現地調査に際しては大変多くの方々にお世話になった。この場をお借りして深くお礼申し上げる。

本研究は、科学研究費補助金基盤研究 (B) (海外学術研究)「ブラジル・セルトンの急激なバイオ燃料原料の生産増加と水文環境からみた旱魃耐性評価」(課題番号: 26300006, 研究代表者: 宮岡邦任)の研究成果の一部である。

注

- 1) 乾燥した地域では、10 km 以下の空間スケールにおける降水量の空間的な変動が小さいことから (Augustine 2010)、本研究ではフェノロジーの観測対象としたカーチンガにおける降水量とみなし

て解析した。

- 2) ブラジル北東部の雨季にあたる11～4月において、平年値から算出した年平均の半月積算降水量(6.6 mm/5日)を上回った最初(最後)の半月を雨季の開始(終了)として、各年の雨季の期間を判定した。
- 3) 雨季の開始にあたる半月で、最初の日降水量1 mm以上の降水日を雨季の開始日とした。

文 献

- 小熊宏之・井手玲子 2014. 自動撮影カメラを用いた高山植生の季節性のモニタリング. 地球環境 19: 79–86.
- 塩寺さとみ 2013. 熱帯林における樹木のリーフフェノロジーと環境要因——水分環境と樹木の機能的多様性. 日本生態学会誌 63: 37–48.
- 松本英次 1999. ノルデステの自然環境. 斎藤 功・松本英次・矢ヶ崎典隆編『Nordeste——ブラジル北東部の風土と土地利用』1–12. 大明堂.
- 松本栄次 2012. 『写真は語る南アメリカ・ブラジル・アマゾンの魅力』二宮書店.
- 山下垂紀郎・羽田 司 2016. ブラジル北東部ペトリーナにおける果樹農業の発展と灌漑方式の変遷. 人文地理学研究 36: 43–53.
- 吉田圭一郎 2013. 多様な気候と植生. 丸山浩明編『世界地誌シリーズ6 ブラジル』26–37. 朝倉書店.
- Albuquerque, U. P., Lima Araújo, E., El-Deir, A. C. A., Lima, A. L. A., Souto, A., Bezerra, B. M., Ferraz, E. M. N., Freire, E. M. X., Sampaio, E. V. S. B., Las-Casas, F. M. G., Moura, G. J. B., Pereira, G. A., Melo, J. G., Ramos, M. A., Rodal, M. J. N., Schiel, N., Lyra-Neves, R. M., Alves, R. R. N., Azevedo-Júnior, S. M., Telino Júnior, W. R. and Severi, W. 2012. Caatinga revisited: Ecology and conservation of an important seasonal dry forest. *The Scientific World Journal* 2012, DOI:10.1100/2012/205182.
- Araújo, E. L., Castro, C. C. and Albuquerque, U. P. 2007. Dynamics of Brazilian caatinga: A review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecosystems and Communities* 1: 15–28.
- Augustine, D. J. 2010. Spatial versus temporal variation in precipitation in a semiarid ecosystem. *Landscape Ecology* 25: 913–925.
- BFG (The Brazil Flora Group) 2015. Growing knowledge: An overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085–1113.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437–1449.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20: 239–247.
- Cherlet, M., Hutchinson, C., Reynolds, J., Hill, J., Sommer, S. and von Maltitz, G. eds. 2018. *World atlas of desertification*, 3rd ed. Luxembourg: Publication Office of the European Union.
- DRYFLOR 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383–1387.
- Fitchett, J. M., Grab, S. W. and Thompson, D. I. 2015. Plant phenology and climate change: Progress in methodological approaches and application. *Progress in Physical Geography* 39: 460–482.
- Gunaratne, R. M. U. K. and Perera G. A. D. 2014. Climatic factors responsible for triggering phenological events in Manikara hexandra (Roxb.) Dubard., a canopy tree in tropical semi-deciduous forest of Sri Lanka. *Tropical Ecology* 55: 63–73.
- Holbrook, N. M., Whitbeck, J. L. and Mooney, H. A. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. In *Seasonally dry tropical forests*, eds. S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina, 243–276. New York: Cambridge University Press.
- Ide, R. and Oguma, H. 2013. A cost-effective monitoring method using digital time-lapse cameras for detecting temporal and spatial variations of snowmelt and vegetation phenology in alpine ecosystems. *Ecological Informatics* 16: 25–34.
- Leal, I., Silva, J., Tabarelli, M. and Lacher, T. 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19: 701–706.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70: 791–806.
- Lima, A. L. A. and Rodal, M. J. N. 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of Northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 74: 1363–1373.
- Lima, A. L. A., Sampaio, E. V. S. B., Castro, C. C., Rodal, M. J. N., Antonino, A. C. D. and Melo, A. L. 2012. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? *Trees* 26: 1605–1616.
- Machado, I. C. S., Barros, L. M. and Sampaio, E. V. S. B. 1997. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *BIOTROPICA* 29: 57–68.
- Marengo, J. A., Torres, R. R. and Alves, L. M. 2017. Drought in Northeast Brazil: Past, present, and future. *Theoretical and Applied Climatology* 129: 1189–1200.
- Miles, L., Newton, A., DeFries, R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. and Gordon, J. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests.

- Journal of Biogeography* 33: 491–505.
- Pinheiro, E. A. R., Metsellar, K., van Lier, Q. J. and Araújo, J. C. 2016. Importance of soil-water to the Caatinga biome, Brazil. *Ecohydrology* 9: 1313–1327.
- Richardson, A. D., Jenkins, J. P., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Ollinger, S. V. and Smith, M-L. 2007. Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broadleaf forest. *Oecologia* 152: 323–334.
- Reich, P. B. and Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61–74.
- Sampaio, E. V. S. B. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In *Seasonally dry tropical forests*, eds. S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina, 35–63. New York: Cambridge University Press.
- Santos, J. C., Leal, I. R., Cortez, J. S. A, Fernandes, G. W. and Tabarelli, M. 2011. Caatinga: The scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science*: 4: 276–286.
- Santos, M. G., Oliveira, M. T., Figueiredo, K. V., Falcão, H. M., Arruda, E. C. P., Almeida-Cortez, J., Sampaio, E. V. S. B., Ometto, J. P. H. B., Menezes, R. S. C., Oliveira, A. F. M., Pompelli, M. F. and Antonino, A. C. D. 2014. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: Can it tolerate climate changes? *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 26: 83–99.
- Silva, J. M. C., Barbosa, L. C. F., Leal, I. R. and Tabarelli, M. 2017. The caatinga: Understanding the challenges. In *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America*, eds. J. M. C. Silva, I. R. Leal and M. Tabarelli, 3–19. Cham: Springer International Publishing.
- Silva, A. C. and Souza, A. F. 2018. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS ONE* 13: e0196130, DOI:10.1371/journal.pone.0196130.
- Silveira, A. P., Martins, F. R. and Araújo, F. S. 2013. Do vegetative and reproductive phenophases of deciduous tropical species respond similarly to rainfall pulses? *Journal of Forestry Research* 24: 643–651.
- Sonnentag, O., Hufkens, K., Teshera-Sterne, C., Young, A., Friedl, M., Braswell, B., Milliman, T., O’Keefe, J. and Richardson, A. 2012. Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 152: 159–177.
- Torres, R. R., Lapola, D. M. and Gamarra, N. L. R. 2017. Future climate change in the Caatinga. In *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America*, eds. J. M. C. Silva, I. R. Leal and M. Tabarelli, 383–410. Cham: Springer International Publishing.
- Thornthwaite, C. W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* 38: 55–94.
- Vrieling, A., Meroni, M., Darvishzadeh, R., Skidmore, A., Wang, T., Zurita-Milla, R., Oosterbeek, K., O’Connor, B. and Paganini, M. 2018. Vegetation phenology from Sentinel-2 and field cameras for a Dutch barrier island. *Remote Sensing of Environment* 215: 517–529.
- Williams, R. J., Myers, B. A., Muller, W. J., Duff, G. A. and Eamus, D. 1997. Leaf phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542–2558.

〈著者略歴〉

吉田 圭一郎（よしだ けいいちろう）

東京都立大学大学院理学研究科修了。博士（理学）。現在 横浜国立大学教育学部教授。

宮岡 邦任（みやおか くにひで）

筑波大学大学院地球科学研究科修了。博士（理学）。現在 三重大学教育学部教授。