

E-2. 熱帯林生態系における野生生物種の多様性に関する研究

(1) 樹冠形成過程の生理生態学的多様性に関する研究

研究代表者 国立環境研究所 生物圏環境部 古川 昭雄

環境庁国立環境研究所

生物圏環境部 古川 昭雄

地球環境研究グループ 森林減少・砂漠化研究チーム 可知直毅^{a)}・奥田敏統・唐艶鴻・藤間剛^{b)}

^{a)} 現在：東京都立大学理学部、^{b)} 現在：森林総合研究所森林環境部

マレーシア農科大学 Muhamad Awang・Abdullah Ahmad Makmom

平成5-7年度合計予算額 40,107千円

(平成7年度予算額 13,530千円)

[要旨]

(1) 光合成速度の日変化

マレーシア半島部のパソー森林保護区に設置した樹冠回廊を用い、地上30mの低地熱帯林の樹冠を形成している葉の光合成速度、気孔コンダクタンスを *Neobalanocarpus heimii*, *Xanthophyllum amoneum*, *Ptychopyxis caput-medusae* と *Dipterocarpus sublamellatus* の4種について調べた。光合成速度は2日間連続して測定した。2日間で最も異なった環境条件は水蒸気飽差であった。光合成速度の日変化は測定日と種によって異なった。しかし、光合成速度はどの種でも低かった。*D. sublamellatus* と *N. heimii* の光合成速度は光量子密度 (PFD) が上昇するに伴い、午前中は増加したが、その後は減少した。光合成速度と PFD の日変化から両者の関係を求めたが、*N. heimii* では明瞭な関係が見られなかった。これは、日中の葉の水分不足によって気孔開度が減少したためと考えられる。気孔コンダクタンスと光合成速度の関係についても求めたが、*D. sublamellatus* を除いて、気孔コンダクタンスが増加すると光合成速度が増加する関係が認められた。この結果は、葉内 CO₂ 濃度が *D. sublamellatus* を除く測定した樹種ではほぼ類似の値を示すことを意味している。

(2) 光合成速度の季節変化

N. heimii, *X. amoneum*, *P. caput-medusae* と *D. sublamellatus* の樹冠構成葉の光合成速度と気孔コンダクタンスを降雨量の比較的少ない7月と多い11月に測定した。光合成速度の日変化の測定結果から光量子密度-光合成速度の関係を求め、両月の光合成速度の値を比較した。さらに、気孔コンダクタンスと光合成速度の関係についても求めた。その結果、両月における光合成速度と気孔コンダクタンスの差はほとんど見られなかった。7月と11月では葉齢で約4ヶ月の違いがあるが、光合成速度と気孔コンダクタンスに明瞭な差がなかったことは、熱帯雨林の樹冠構成葉の光合成は、かなり長い期間にわたって高い値を維持していることを意味している。

(3) 階層による光合成速度の違い

熱帯樹による樹冠形成過程を明らかにする目的で、マレーシア半島部のパソー森林保護区に設置した樹冠回廊近傍に自生している *Elateriospermum tapos* 葉の光合成速度と気孔コンダクタンスを調べた。光合成速度と気孔コンダクタンスは、樹冠部の34mから25m、21m、16mの高さ別に測定した。光合成特性から、34mと25mの高さに分布する葉は、陽葉的特性を示し、21m、16mの高さに分布する葉は陰葉的特性を示した。

(4) 階層による葉のアロメトリー

熱帯樹による樹冠形成過程を明らかにする目的で、マレーシア半島部のパソー森林保護区に設置した樹冠回廊近傍に自生している *E. tapos* 葉の外部形態特性について調べた。葉の外部形態については、樹

冠部の34 mから25 m、21 m、16 mの高さ別と林床に生育している稚樹(1 m)について測定した。また、葉柄の役割は、光の受光面を調節するために弱光域で長く強光域で短くなるを考えるよりも、葉の支持器官として捉えるべきだとの結果を得た。この結果は、熱帯林の階層構造の形成は、複数の樹種にのみよっているのではなく、広い光強度領域で生活可能な単一樹種によっても形成されうることを示唆するものである。

[キーワード] 光合成、気孔コンダクタンス、階層、樹冠構成葉、水蒸気飽差

1. 序

熱帯林は、そこに分布する樹種が多様なばかりではなく、複雑な階層構造を有することが知られている。とりわけ東南アジアの熱帯多雨林の生物種の多様度は世界でも最も高いと言われている。本研究を実施しているマレーシア半島部のパソー森林保護区においてもフロラは豊かで、中心部の50 haには、直径1 cm以上の木が33万5千本あり、その種数は814以上、294属、78科にまたがる⁷⁾。50 haの永久調査区を設定し、その中の樹種構成を調査する研究は、パナマのバロコロラド島で最初に行われ⁸⁾、その後、パソーで調べられた。現在、ボルネオ島のランピル国立公園で調査が行われている。さらに、フィリピンのルソン島北部の東海岸に分布する熱帯林においても調査が行われているようである。

このように、これまでの熱帯林研究によって、熱帯林の樹種構成やその分布に関する知見はかなり集められ、数年後には集大成された報告が出るものと期待される。しかし、樹高が30 m以上にもなる巨大木によって構成されている熱帯林では、階層構造の解析そのものが困難である。それゆえ、熱帯林の樹冠部を構成している樹種の生理学的特性はほとんど分っていない。さらに、樹冠部で樹木葉がどの程度の生理活性がありどのような生活を営んでいるのかについての知見は極めて少ない。

2. 目的

近年の熱帯林構成樹種に関する植物生理生態学的研究は、熱帯林を構成する樹種の植物生理学的反応が周囲の環境によってどのように影響され生活しているかを解明する必要性から派生している⁹⁾。このような基礎的な知見は、熱帯林の生態系や種の多様性を解明するのに重要であるものの、これまでに得

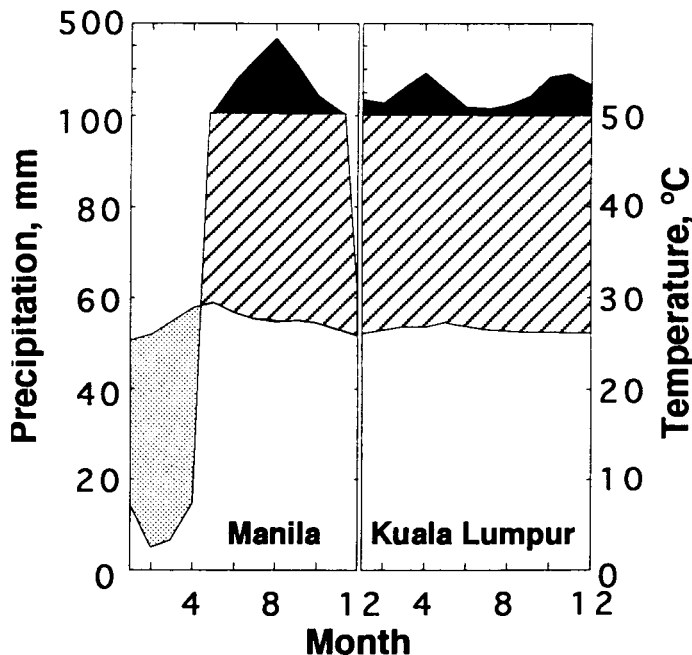


図1. マニラとクアラルンプールにおける気温と降雨量の月変化。

月間降雨量が60 mmと月平均気温が30 °Cが同じ縦軸の目盛りになるようにプロットしてある。また、月間降雨量が100 mm以上は、縦軸のスケールを縮小している。月間降雨量が100 mmを超えると植物の生長にとって水が制限要因にならないとの経験則から、図中の黒く塗りつぶした範囲(期間)が多いほど森林が大きくなり、巨大木が出現する。すなわち、マレーシアのクアラルンプールでは、植物の生長に水が制限要因とならない熱帯多雨林地帯であるのに対して、フィリピンのマニラでは、1~4月にかけて乾期があり、季節林地帯であることが分かる。

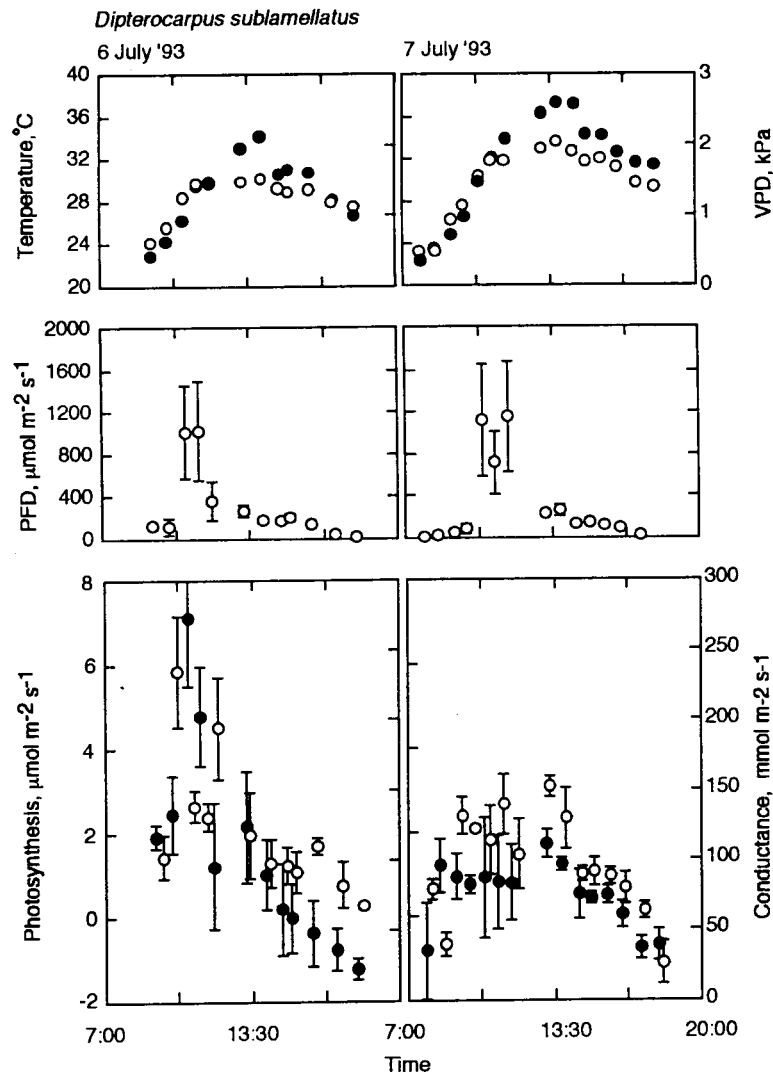


図 2. *Dipterocarpus sublamellatus* の気温、飽和蒸気圧差 (VPD)、光量子密度、光合成速度 (○)、気孔コンダクタンス (●) の日変化。

られている知見は限られている。

熱帯地域に限らず、野外で生育している植物は極めて変動する環境条件にさらされている。熱帯多雨林における光強度の変化には著しいものがあり、しばしば植物の成長にとって制限要因となっている¹¹⁾。とりわけ樹冠部の下層に生存している樹種や同一木でも下層の葉にとって光合成を行い生存する上で光条件は重要な制限要因となっていると考えられる。また、樹冠を構成している樹種の樹冠部における葉にとって、光条件が重要であるばかりでなく、根からの水分供給が重要な制限要因となっていると考えられる。熱帯多雨林は、降雨量が多く、水分不足が植物の生長の制限要因にはならないと考えられている。すなわち、クアラルンプールにおけるワルターの気候図からも明らかのように (図 1)、月間降雨量が 100mm 以下になる月はなく、降雨量が樹木の生長に充分であると思われる。しかし、植物は、根系で吸収した水分を蒸散する場である葉にまで輸送しなければならず、根系から葉に至るまでには水分輸送に関わる抵抗が存在し、根系に充分量の水分が存在したとしても、葉において十分だとは限らない。もし、葉に供給される水分が不足すると、水ストレスのために気孔が閉鎖し、光合成速度が低下する¹¹⁾。日中の光強度が高い時に光合成速度が低下する、いわゆる“昼寝現象”は、多くの場合、葉における水

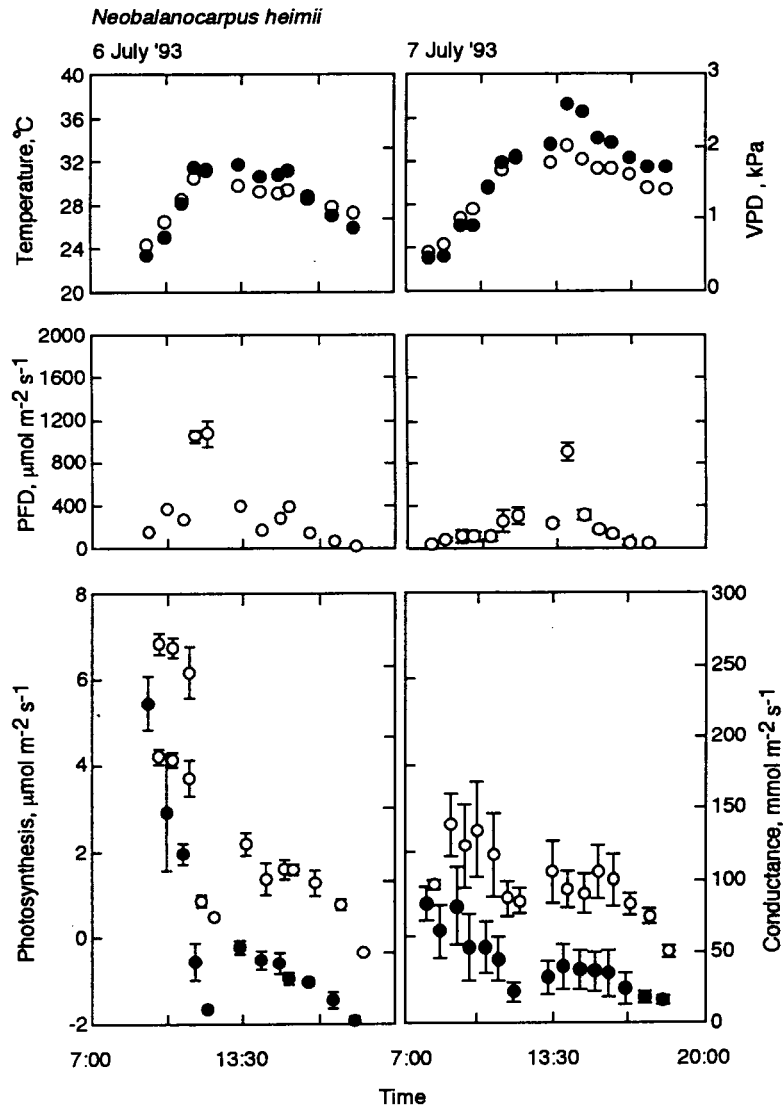


図3. *Neobalanocarpus heimii* の気温、飽和蒸気圧差 (VPD)、光量子密度、光合成速度 (○)、気孔コンダクタンス (●) の日変化。

分不足が原因となっていると考えられる。

熱帯林構成種の樹高は30m以上にもなるため、樹冠における光合成速度に関する知見は少ない¹²⁾。そこで、樹冠に達するための様々な方法が考えられている。例えば、1990年11月から米国スミソニアン研究所が中心となって、中南米パナマのバロコロラド島 (BCI) に樹冠部に到達できるクレーンを建設している。このクレーンを利用して米国の研究者が中心となって植物生理生態学的研究を精力的に行っている。フランスの研究者グループは、気球を用いて樹冠部に到達する手法を考案し、アフリカの熱帯林を対象に研究を行った。一方、京大大学生態学研究センターを中心とする熱帯林研究グループは、マレーシア、サラワク州において、木製の樹冠回廊を建設し、多様性の研究を行っている。

このように、樹冠に到達するために様々な手法が考えられているが、本研究では、熱帯林内に設置した樹冠回廊を利用して樹冠構成葉の光合成速度、気孔コンダクタンスを測定した。この樹冠回廊は、パソの森林保護区内に1992年に建設された。樹冠回廊は、3本の塔から構成されている。各塔の高さ30mの場所に各々の塔を結ぶ一辺が20mの回廊を設けた。なお、3本の塔の2本は高さが30m、残りの1本の高さは52mである。この樹冠回廊を上から見ると正三角形になっている。正三角形にした

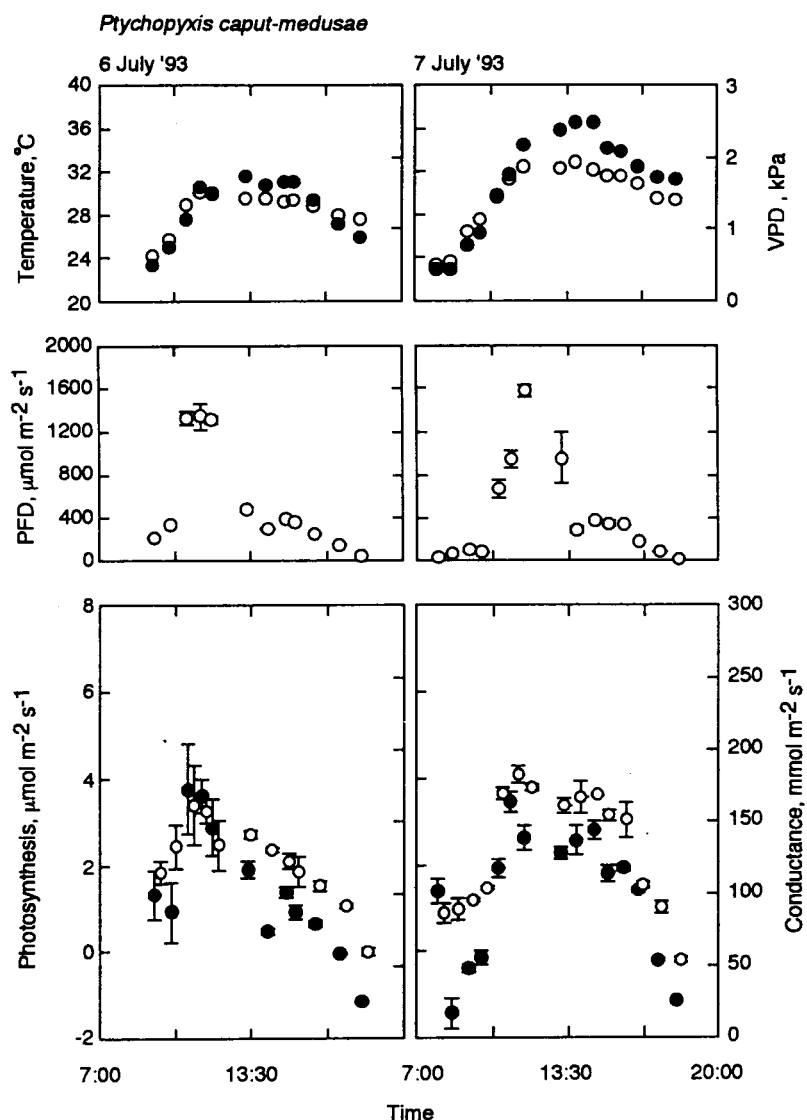


図4. *Ptychopyxisu caput-medusae* の気温、飽和蒸気圧差 (VPD)、光量子密度、光合成速度 (○)、気孔コンダクタンス (●) の日変化。

理由は、3本の塔がお互いに支え合うため、1本の塔よりも強度的に強くなり、将来は蜂巢構造にして樹冠を立体的に観察し調べられることを考えていたため、正三角形がその最小単位であるとの理由による。

しかし、蜂巢構造にすることは強度的に無理であることが分かり、現在でも正三角形のままである。なお、1本の塔は、当初40mであったが、微気象の測定には突出木の樹高よりも低かったため、1994年に52mに延伸した。

現在、世界各地で樹冠部の研究が脚光を浴びているのは、樹冠を構成している樹木葉がどのような生理活性を有し、どのような生活を営んでいるかが明らかにされていないため、一つには植物生理的興味のためと種多様性は生理学的にも多様性に富んでいるのかを明らかにすることにある。そこで、樹冠を形成している樹種がどのような生理生態学的特性を有しているかを明らかにすることを目的として、樹冠を構成している葉の光合成、気孔コンダクタンスの日、季節変化を現地に設置されている樹冠回廊を用いて測定した。

熱帯林は、階層構造の複雑さに一つの特徴がある。階層を構成する樹種は異なり、突出木になる樹種

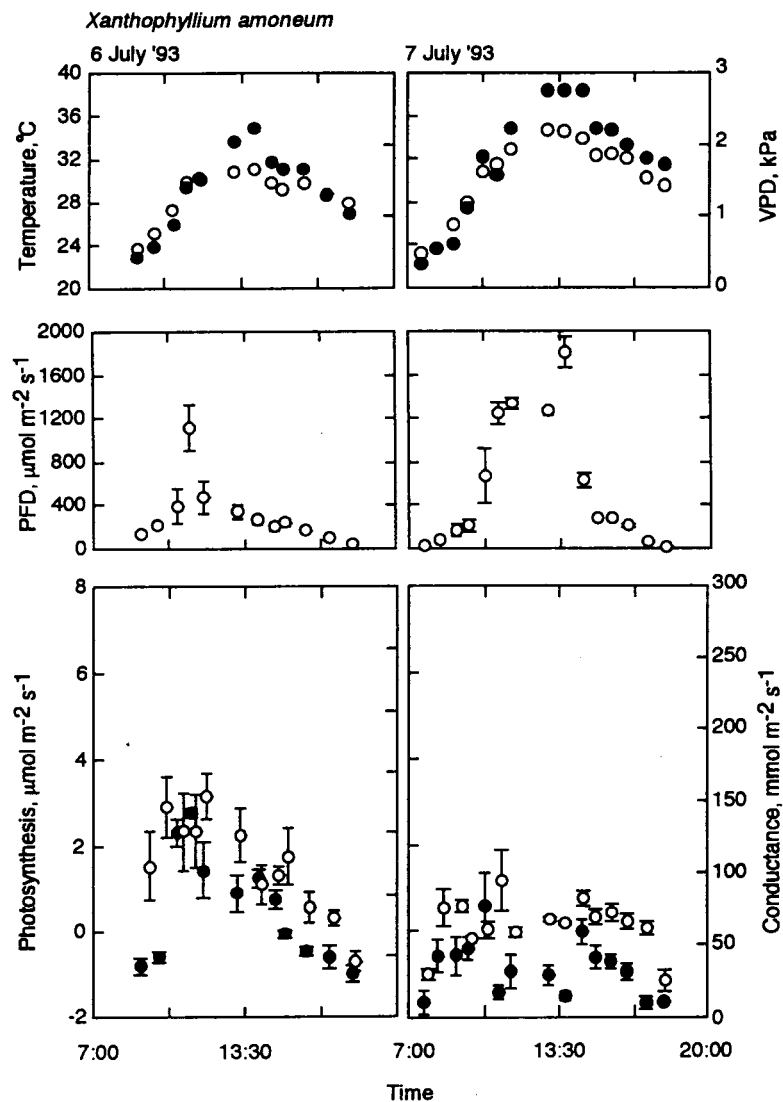


図5. *Xanthophyllum amoneum*の気温、飽和蒸気圧差 (VPD)、光量子密度、光合成速度 (○)、気孔コンダクタンス (●) の日変化.

と樹冠を形成する樹種、樹冠の下層を形成する樹種は異なっている。しかし、熱帯林を構成する樹種は耐陰性が高く、同じ種でも樹冠から林床にまで各階層に分布している樹種がある。一方で、1本の樹木でも樹冠からかなり下層にまで葉を付けて1本で複数の階層を構成する葉群を有する樹種もある。樹冠回廊に隣接して生育している *Elateriospermum tapos* はこのような樹種で、約35mの樹高があるが、地上から10m付近にまで葉を着けている。このような同一樹種で、それも1本の木で樹冠部から階層の下部にまで葉を着けて生育している樹木葉の生理生態学的特徴は全く分かっていない。このような樹種の生理学的特徴を明らかにすることは、階層構造の複雑さを解明するための一助になると考え、樹冠から下層に至るまでの葉の外部形態と生理生態学的特性を調べた

3. 材料と方法

(1) 光合成速度の日変化

マレーシア半島部のパソー森林保護区内に建設された樹冠回廊を用い、*Neobalanocarpus heimii*、*Xanthophyllum amoneum*、*Ptychopyxis caput-medusae* と *Dipterocarpus sublamellatus* の4種の光合成

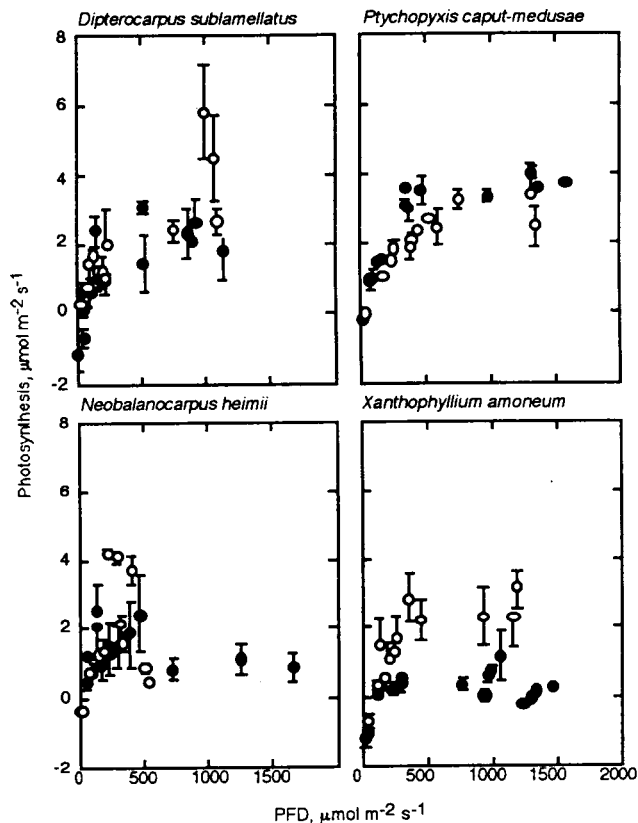


図 6. 4種類の樹冠構成樹種の光合成速度と PFD との関係. 第 1 日 (○)、第 2 日 (●). 各点は 3 回の測定平均と ± S.E.

速度の日変化を測定した。光合成速度は ADC 社製の光合成ポロメーターによって測定し、気孔コンダクタンスの測定は LI-COR 社製のステディーステートポロメーター (LI-6000 型) を用いて行なった。測定は、気孔コンダクタンスを測定したのと同一葉について光合成速度を気孔コンダクタンス測定直後に測定した。樹冠部の光量子密度の時間変動は大きい。光合成測定と気孔コンダクタンス測定の時間差はなるべく少なくして両測定時における光量子密度の差をなるべく小さくし、両方のパラメーターを用いて葉内 CO_2 濃度を算出した⁴⁾。

光合成有効光量子密度は、LI-COR 社製の LI-1900SA 光量子センサーを用いた。湿度は、Vaisala 社製の 12813P HM を用いて測定し、気温は 0.3mm の銅-コンスタンタン熱電対を用いて測定した。各環境要因の 1 分間の測定値は LI-COR 社製の LI-1000 データロガーに収録した。飽差は、Goff-Gratch の式⁷⁾ を使用して飽和蒸気圧から求めた。

(2) 光合成速度の季節変化

上述の 4 種について光合成速度の季節変化を測定した。光合成速度は、LI-COR 社製の光合成ポロメーター (LI-6200 型) を用いて測定し、気孔コンダクタンスは LI-COR 社製のステディーステートポロメーター (LI-6000 型) を用いて測定した。各種環境要因の測定方法は、日変化の測定と同様に行なった。

(3) 階層による光合成速度の違い

樹冠回廊の近傍に生育している *E. tapos* の高さ別光合成速度は、光合成速度の季節変化の測定と同様に、LI-COR 社製の光合成ポロメーター (LI-6200 型) を用いて測定し、気孔コンダクタンスは LI-COR 社製のステディーステートポロメーター (LI-6000 型) を用いて測定した。

光合成有効光量子密度は、LI-COR 社製の LI-1900SA 光量子センサーを各高さに設置し、LI-COR 社

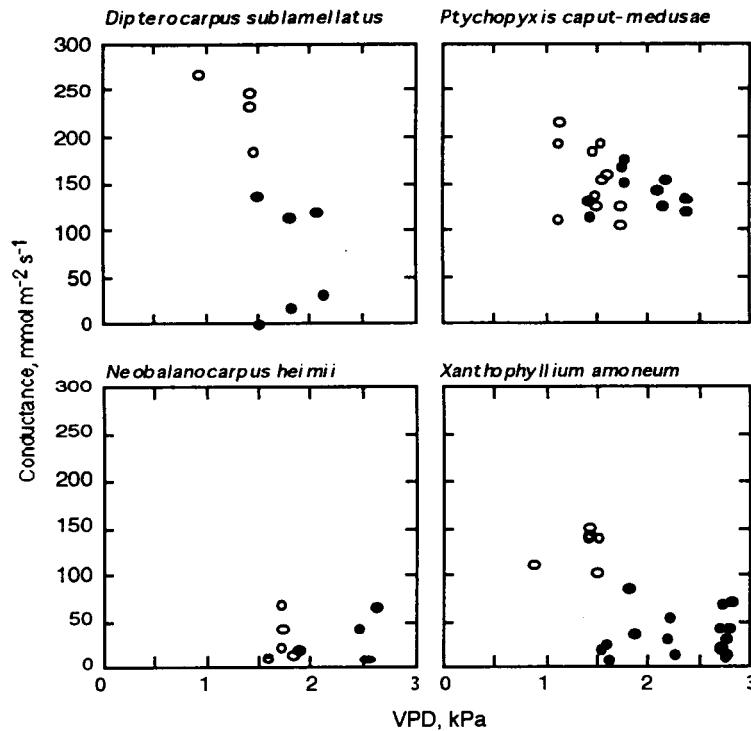


図 7. 4 種類の樹冠構成樹種の光合成速度と VPD との関係. 第 1 日 (○), 第 2 日 (●). 各点は 3 回の測定と ± S.E.

製の LI-1000 データロガー 3 台を用いて測定し相対 PFD (光量子密度) を求めた。すなわち、相対 PFD は、観測塔の最上部 (40 m) と各層で測定した PFD の日変化より 1 日の積算 PFD を求め、最上部の積算値との相対値として求めた。これまでに用いられてきた群落内における相対照度の測定方法は、曇天の南中時における群落外と群落内の照度を測定することにより求めていたが、熱帯雨林において曇天の日には測定することは時間的制約もあるため困難である。さらに、樹冠回廊を用いたとしても、回廊をのぼり降りして測定するのは 1 人では不可能で、相対照度の測定に少なくとも 2 人が同時に関与しなければならない。そこで、1 日の時間別 PFD をデータロガーに収録し、積算して 1 日の積算 PFD を求め、林外の日積算 PFD と林内日積算 PFD との比を求める方法を考案した。この方法で求めた値と、従来の方法で求めた値との比較は行っていないが、有意な差はないものと考えられる。しかし、サンフレックによって日積算 PFD が若干高くなることはあると思われるが、1 日を積算した場合には、それによって生じる増分は僅かなものであろう。

(4) 階層による葉のアロメトリー

E. tapos の様々な高さに着いている葉を枝に付いた状態で採取し、葉が乾燥しないようにビニール袋に収納して持ち帰った。葉の縦と横の長さ、葉面積、葉柄の長さを測定した後、乾燥し、葉と葉柄を分けて各々の乾燥重量を測定した。*E. tapos* の近傍に生育していた稚樹数個体の葉と枝も採取して持ち帰り、同様に葉面積と葉の乾燥重量を測定した。稚樹の高さは約 1 m であった。

4. 結果および考察

(1) 光合成速度の日変化

N. heimii, *X. amoneum*, *P. caput-medusae* と *D. sublamellatus* の光合成速度と気孔コンダクタンスを 1993 年 7 月 6, 7 日の両日測定した (図 2 ~ 5)。光量子密度 (PFD)、気温、水蒸気飽差 (VPD) も同時に測定した。6, 7 両日での環境条件の最も大きな違いは VPD であった。PFD は 2 日目の午前中は

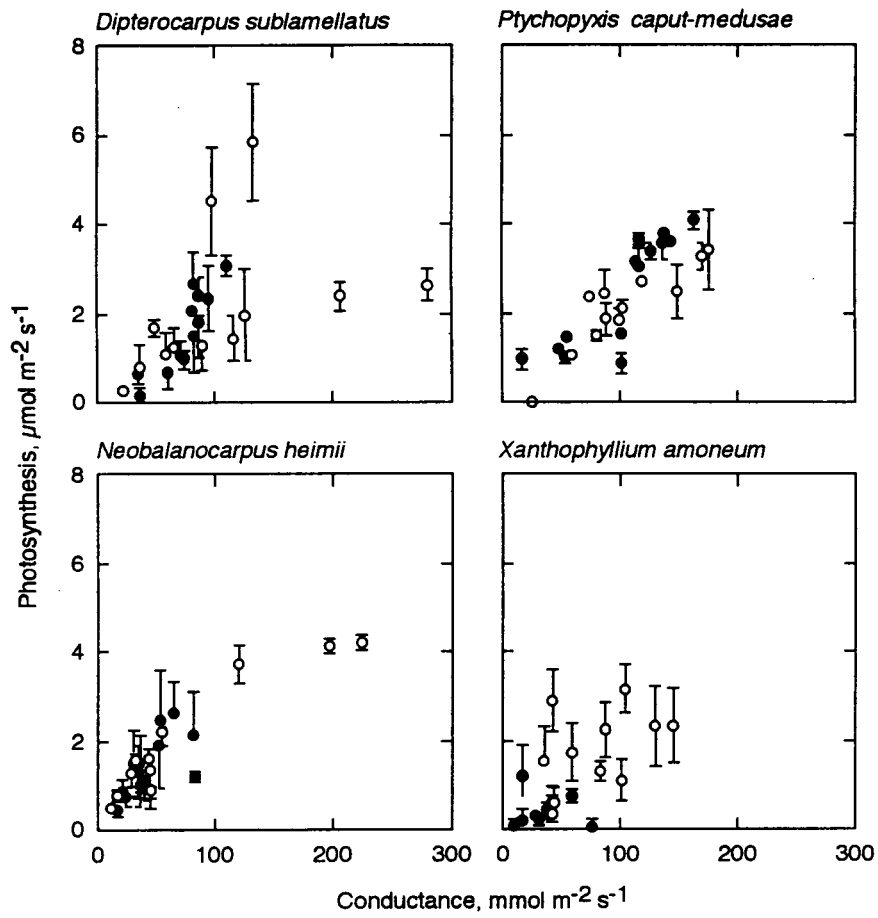


図8. 4種類の樹冠構成樹種の光合成速度と気孔コンダクタンスとの関係. 第1日 (○)、第2日 (●). 各点は3回の測定と \pm S.E.

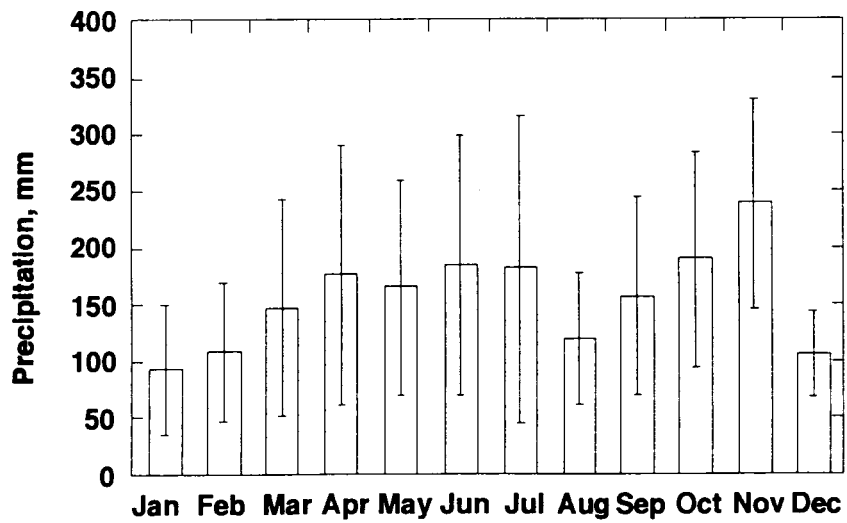


図9. パソーにおける降雨量の月変化.

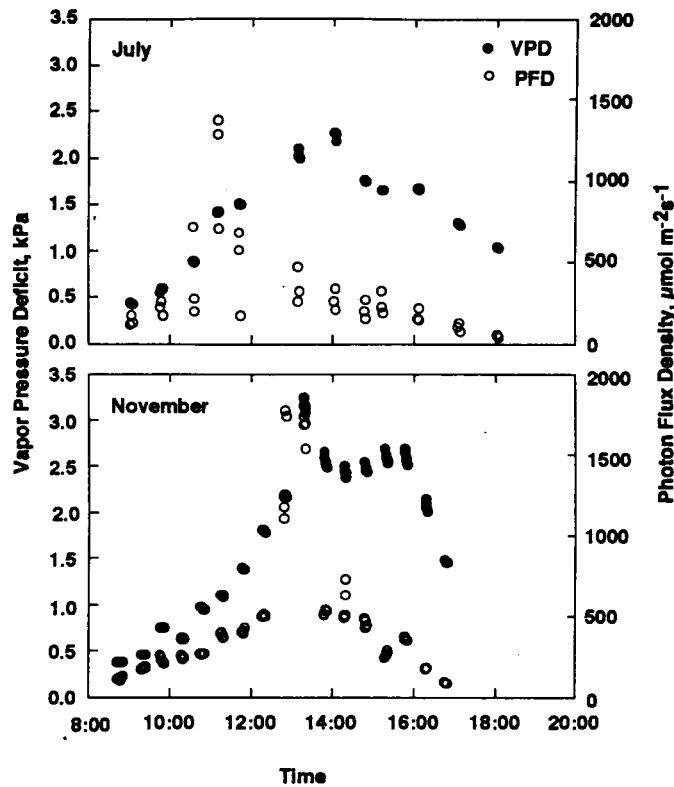


図 10. 7月と11月の樹冠回廊における光合成速度測定時の光量子密度と飽和蒸気圧差の日変化。

曇天のため1日目よりも低かったが、午後には1日目の最大PFDよりも高いPFD値が得られた。気温は両日で大差無かったが、VPDは2日目の方が1日目よりも高かった。

光合成速度は両日で異なったばかりではなく、測定した種によっても異なった。1日目では、*N. heimii*と*D. sublamellatus*の光合成速度は朝の早い時間に最大値に達し、その後減少した。*X. amoneum*と*P. caput-medusae*の光合成速度は*N. heimii*とは異なり、PFDの増加に伴って増加し、PFDが最大になったときに最大値を示した。しかし、2日目の光合成速度の日変化は1日目のそれとは異なり、2日目のPFDは1日目のPFDよりも高かったにもかかわらず最大光合成速度は1日目よりも低かった。

気孔コンダクタンスの日変化は光合成速度の日変化と類似のパターンを示した(図2~5)。*N. heimii*と*D. sublamellatus*の気孔コンダクタンスは1日目では早朝に高い値を示し、時間の経過と共に減少したが、*D. sublamellatus*の2日目の気孔コンダクタンスは朝に低く、正午に最大値を示した。一方、*N. heimii*の気孔コンダクタンスは1、2両日で日変化に差は見られなかった。しかし、2日目の早朝の気孔コンダクタンスは、1日目のそれと比較すると極めて低かった。

光合成速度と気孔コンダクタンスの日変化だけからでは、なぜ早朝の一時期だけ光合成速度が高く、光量子密度が増加するのに伴って光合成速度が高くないのかは不明である。さらに、日によって光量子密度や気温などの環境条件が大きく異なる。そこで、日中の光合成速度の低下現象や熱帯雨林の樹冠を構成している樹木葉の光合成速度は高いのか低いのかを明らかにする目的で、光合成速度を環境要因との関係から調べた。

光合成速度とPFDの関係は、種によって異なっていた(図6)。*P. caput-medusae*のPFD-光合成速度の関係は典型的なPFD-光合成速度曲線を示し、1日目と2日目で違いは見られなかった。*X. amoneum*も典型的なPFD-光合成速度曲線を示したが、2日目の光合成速度は1日目よりも低かった。これら2種の樹木葉のPFD-光合成速度曲線とは異なり、*N. heimii*の光合成速度は低いPFDで高い値を示し、600~1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のPFDでは比較的一定の値を示した。さらに、*D. sublamellatus*の1日目の光合成速度は、光量子密度が最大になったときには、かえって低い値を示していた。すなわち、ある種では、光

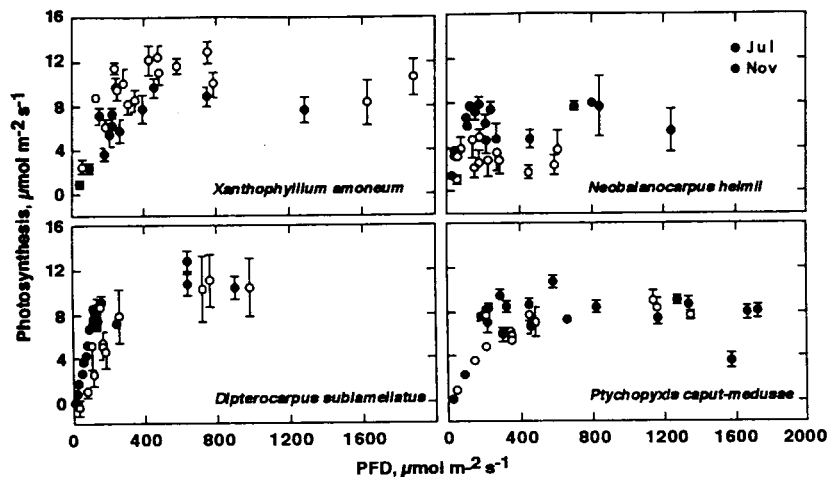


図 1 1. 4 種類の樹冠構成樹種の光合成速度と光量子密度との関係。7 月と 11 月に測定した日変化の結果を用いて図示した。各点は 3 回の測定と土 S.E.

量子密度の増加にみあうだけの光合成速度の増加は見られず、また、同一樹種でも日によって光合成速度と光量子密度の関係は異なり、光以外の別の環境条件が樹冠構成葉の光合成速度を制限しているものと考えられる。

いわゆる“昼寝現象”と呼ばれる日中の光量子密度が高いときに光合成速度が低下する現象が測定した 4 樹種で観察された。この現象は、*D. sublamellatus*、*P. caput-medusae* で顕著に見られた。昼寝現象は、日中に葉に十分な水分の供給がないために気孔が閉鎖し、それに伴って起こると考えられるため、VPD と気孔コンダクタンスとの関係を調べた。

500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の PFD における VPD と光合成速度との関係を図 7 に示した。図からも明らかのように、*D. sublamellatus*、*P. caput-medusae*、*X. amoneum* では、高い VPD によって気孔が部分的に閉鎖した。しかし、*N. heimii* ではこのような VPD と気孔コンダクタンスとの明瞭な関係は見られなかった。すなわち、この結果は、日中に光合成速度が低下するのは葉における水分不足のために気孔が閉鎖して光合成速度が低下するという仮説を裏付けるものと考えられる。

しかし、この仮説は、図 8 に示した気孔コンダクタンスと光合成速度との関係から、必ずしも全ての種において成り立つものではないようである。すなわち、*N. heimii* では、気孔コンダクタンスの増加に伴って光合成速度が増加するのに、*D. sublamellatus* や *X. amoneum* では両者の間に明瞭な関係が見られなかった。*N. heimii* における昼寝現象は気孔の閉鎖によって説明ができ、この樹種の日中の光合成速度の減少は気孔閉鎖によるものであるらしい。しかし、*D. sublamellatus* における両者の関係は、気孔コンダクタンスがかなり高いにも関わらず光合成速度が低いという現象が観察され、昼寝現象が単に気孔の閉鎖によるばかりではないと思われる。気孔開度が大きく、外気から CO_2 を吸収できる状態にあるにも関わらず光合成速度が低いということは、この樹種の気孔は、水分不足に対する反応が鈍く、水分不足によって容易に落葉する性質を有しているのではないかと考えられる。しかし、この仮説に対する実証は、今回の測定では行わなかった。

一般に、温帯に分布する落葉樹の光合成速度は常緑樹のそれよりも高いことが知られている⁹⁾。今回の測定結果でも、*N. heimii*、*X. amoneum*、*P. caput-medusae* と *D. sublamellatus* 4 種の樹冠形成葉の光合成速度は、温帯に生育している落葉樹について報告されている光合成速度の値よりも低い値しか得られなかった。さらに、4 樹種の光合成速度は、測定日による違いは見られたものの、最大値は類似しており、著しい差異は見られなかった。これらの樹種の光合成速度は温帯の常緑樹で報告されている光合成速度と類似していた⁹⁾。しかし、Zotz と Winter¹²⁾ は、中南米のバロコロラド島（熱帯多雨林）に生育している *Ceiba pentandra* で $17.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ という高い値を報告している。

気孔コンダクタンスが低いと大気から葉内へのCO₂の供給が低下し光合成速度は低くなることは良く知られた事実である³⁾。それゆえ、光合成速度の低い樹種は気孔コンダクタンスが低いためと考えられる。今回の測定では、4樹種の光合成速度も気孔コンダクタンスも類似しており、熱帯林の樹冠を形成している葉の光合成速度にまでこの考えを一般化することはできなかったが、過去に報告された光合成速度や気孔コンダクタンスの測定値と比較すると、やはり、熱帯の樹冠形成葉の光合成速度についても同様の考えが適用できる。

(2) 光合成速度の季節変化

パソーにおける降雨量の月変化を図9に示した。月間降雨量はいずれの月においても100mmを越すが、8月と12月~1月は、他の月に比較して降雨量が少なく、パソーは1年間に2回の降雨量の少ない時期があることが明らかである。このような熱帯多雨林地帯において樹冠部の葉の光合成速度が季節によってどのように変化するかを調べた。

光合成速度の日変化を測定したのと同様の樹種である *N. heimii*、*X. amoneum*、*P. caput-medusae* と *D. sublamellatus* の光合成速度と気孔コンダクタンスを比較的降雨量の多い11月と降雨量の少ない7月に測定した。

上述の光合成速度の日変化の解析から明らかなように、熱帯林の樹冠を構成する樹木葉の光合成速度は光量子密度とVPDによって大きく影響されることが明らかになった。そこで、7月と11月の測定した日における光量子密度とVPDの日変化を図10に示した。

光量子密度が最大に達する時間は、7月と11月で異なり、7月には11時頃に、11月には12時30分頃であった。この値は、光合成速度の測定時における値であって、両月における太陽高度がこのように違うと言うことではない。パソーにおける南中時は7月と11月においてそれほど差はなく、13時頃である。

一方、VPDは、11月には低く7月には高くなると思われたが、かえって雨期である11月のVPDの最大値は7月よりも高かった。この違いも、おそらく光量子密度の違いと同様に、季節による違いを反映しているのではなく、測定日による違いによるものであろう。

光合成速度の日変化の測定結果から、7月と11月の光合成速度と光量子密度との関係を求め図11に示した。図からも明らかなように、両月における光合成速度の違いはどの樹種においても見られなかつ

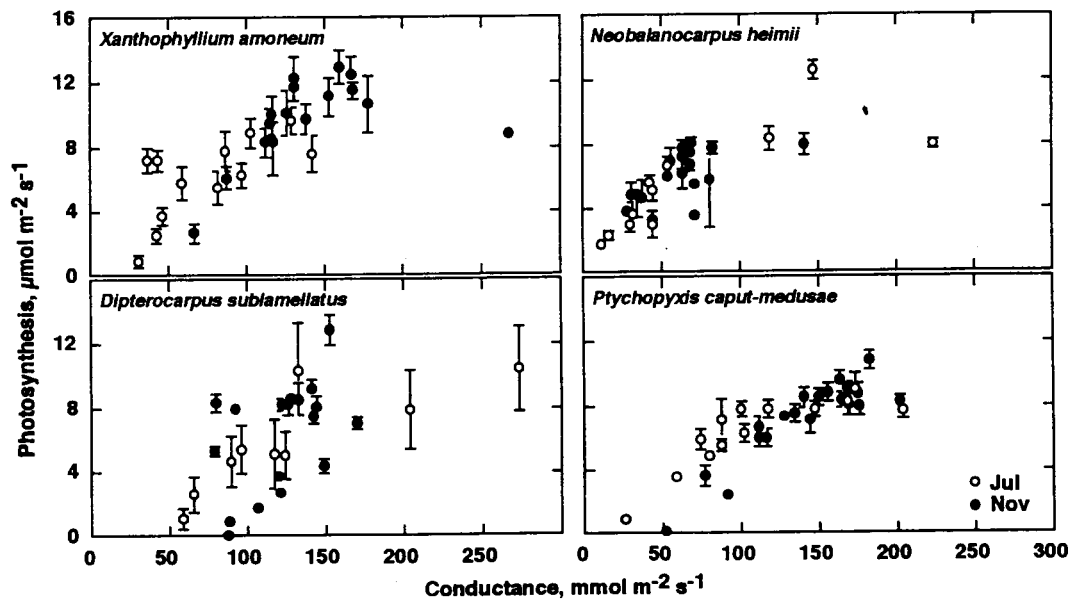


図12. 4種類の樹冠構成樹種の光合成速度と気孔コンダクタンスとの関係。7月と11月に測定した日変化の結果を用いて図示した。各点は3回の測定と± S.E.

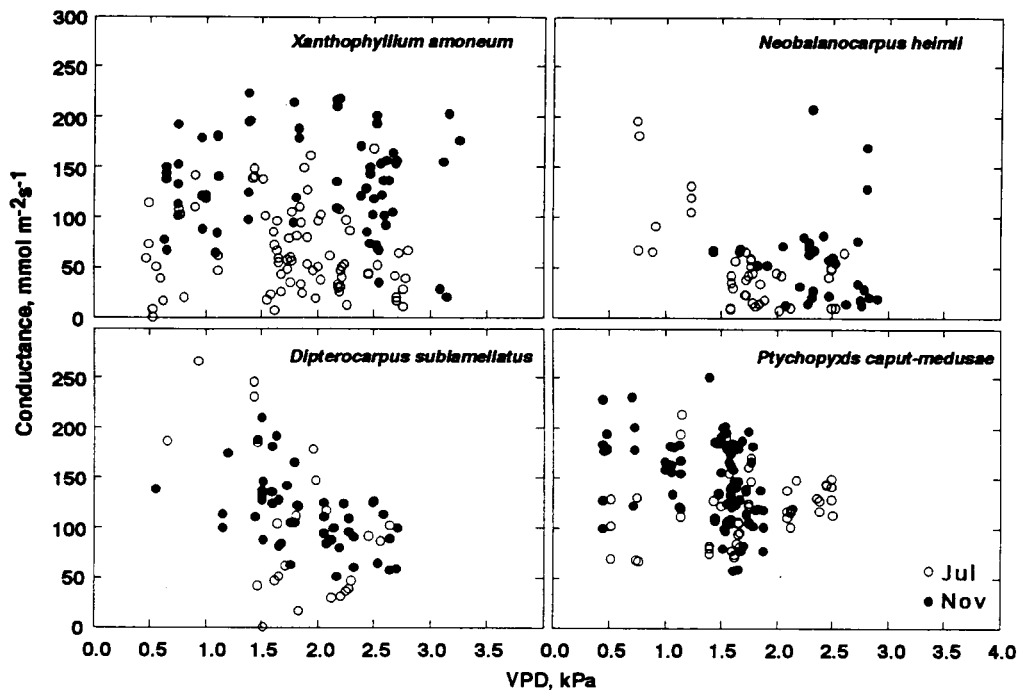


図 13. 7月と11月における樹冠構成4樹種の飽和蒸気圧差 (VPD) と気孔コンダクタンスとの関係。

た。すなわち、降雨量の違いによる差よりも日による環境要因の違いのほうが光合成速度に大きく影響することが明らかになった。さらに、11月の測定葉は7月の測定葉よりも少なくとも4カ月は葉齢が進んでいたが、葉齢による光合成速度の違いも見られず、熱帯林の樹冠を構成している樹木葉は、かなりの長期にわたって光合成を営む性質を有していることが分かった。

葉齢による光合成速度の低下がなかったばかりではなく、気孔コンダクタンスも両月の測定値の間に差は見られなかった (図12)。また、気孔コンダクタンスと光合成速度との関係も、7月と11月との間にはどの樹種においても差が見られなかった。この結果は、少なくとも今回測定した4樹種の葉の生理活性は、かなり長い期間高く維持されていることを示すものである。それゆえ、瞬間の光合成速度が温帯林を構成する樹種よりも低くとも、熱帯林では、冬の低温による気孔コンダクタンスの著しい低下や光合成速度の低下がないため、年間を通しての生産は温帯よりもはるかに高いことが推測される。さらに、熱帯季節林地域とは異なり、降雨量が少ない月でも光合成機能を著しく阻害するほどには少なくともないので、熱帯雨林の生産力は、やはり、地球上で最も高いものと考えられる。

(3) 階層による葉のアロメトリー

E. tapos は一斉開葉型の樹種¹⁰⁾で、マレーシア半島部のパソーでは3月に新葉を展開する。樹高は30~40 mに達するが、樹冠部からかなりの下層に至るまで葉を着けている。しかし、最下層や実生の葉でも1年に1回は入れ替わるようである。この樹種は遷移のわりと早い時期に出現すると言われているが (Yap 私信)、耐陰性はかなり強いようである。林床に生育している実生でも1年は葉を着けている。そこで、この樹種の葉の性質を高さ別に調べた。

パソーに建設した観測塔の傍に生育している樹高約35 mの *E. tapos* の葉を高さ別に採取し、葉の幅、長さ、面積、乾燥重量、葉柄の長さ、乾燥重量を測定した。葉は地上から34、26、21、16 mと林床に生育していた実生苗から採取した。すなわち、実生苗を除き、同一個体から採取した。

E. tapos の葉は卵型で、葉の幅は34 mの高さで平均39.7 mmで、下層にいくほど広くなり、最下層の16 mでは57.7 mm、実生苗では64.3 mmであった。葉の長さも同様の傾向を示し、最上層で111.9 mmであったのに対して最下層では173.8 mm、実生苗では194.3 mmであった。葉の幅に対する長さの比は下

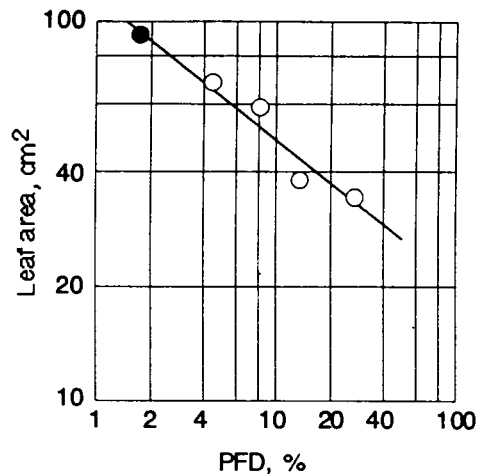


図14. 葉面積と光量子密度との関係。葉面積と相対光量子密度の関係は両対数で示した。

状はこの関係には影響を与えないようであった。

1枚あたりの葉乾重も下層にいくほど増加した。しかし、SLA（葉面積/葉重）は下層葉ほど高い値を示し、下層の葉は上層の葉よりも薄くなっていた。すなわち、下層の葉はSLAは高く単位面積あたりの乾重は低いものの、葉面積が大きく1枚あたりの重量が高くなることを示している。

葉柄長は下層にいくほど長くなり、葉柄重も同様の傾向を示した。しかし、実生苗の葉柄長と葉柄重は最下層の葉柄のそれよりも小さかった。SPL（葉柄長/葉柄重）は高さ別の差は見られなかった。

葉柄長と葉面積の関係は高さによって変化した。下層の葉ほど同じ長さの葉柄に着いている葉面積が大きくなる傾向を示した。しかし、実生苗では最下層の葉柄長よりも長い葉柄で同一の面積の葉を支持している傾向があった。葉柄長と葉重の関係も同様の傾向を示し、下層になるほど同じ長さの葉柄が支持する葉の重量は大きくなった。

これらの関係をより明確に示すために、SPLと葉重の関係を調べた（図18）。SPLと葉重の対数との間に負の相関関係が見られ、勾配は下層にいくほど高くなった。葉の支持器官としての葉柄を考えると、SPLが小さい値を示すほど重い葉を支持できることになる。この考えは実生苗を含めた全ての階層の葉で有意の相関関係が見られたことから当然のことと思われる。すなわち、葉柄の主たる役割は葉を支持する器官と考えることができる。水分の供給や光合成産物の輸送を葉柄の主たる役割と考えるには長さがあまりにも短く、輸送の抵抗は極めて低く、他の器官の抵抗と比べて無視できると考えられる。しかし、同一のSPLで支持できる葉重は層別に異なり、下層ほど同一のSPLで支持できる葉重が軽くなるのは下層ほど葉柄が長くなるのにSPLがそれに見合うだけの値を示さないためと考えられる。

林内の下部では、光量子密度が低いのみならず、風速も極めて低く、風の影響を直接受けないため、SPLが小さくても葉を支持できるものと考えられる。さらに、SPLが大きいと、微風によって葉が揺れることがなく、光合成にとってはかえってマイナスになると考えられる。風速が低いと、葉の表面に形成される境界層抵抗が大きくなり、光合成速度は低くなる。それゆえ、SPLを小さくして葉がよく揺れる状態のほうが葉面境界層抵抗を小さくできるので、都合がよいと考えられる。下層の葉を合目的に考えれば、以上の理由により、光量子密度が低く、光合成速度を高められる状態にない葉にとって、SPLを大きくすることは光合成にとっては不利になるため、葉を支持するのに充分なだけのSPLを有していた方が、葉を水平に保持しておくよりも効率的であろう。

一般に、弱光下で生育している葉は、葉柄を長くして上層の葉によって遮られた光を効率的に受けるようにしていると考えられている。たしかに下層の葉は葉面積も大きくして受光面を拡大し葉柄を長くして僅かな光を効率よく受けられる形態を有している。しかし、この考えに沿えば、下層の葉はもっと葉柄を長くしなければならなくなる。また、稚樹と最上層部の葉を比較しても、葉面積で約3倍、葉柄

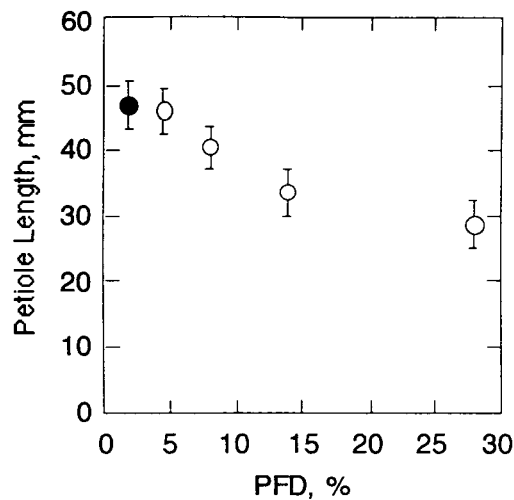


図 15. 葉柄長と相対光量子密度の関係.

長で約1.5倍にしかならず、受光効率を高めるためにだけ葉柄長や葉面積を大きくしているとは考えにくい。

(4) 階層による光合成速度の違い

各高さ別の *E. tapos* の光合成速度の日変化を、測定時の光量子密度と光合成速度との関係にしてプロットした (図 19)。林冠部の光合成速度の測定値は、 $200\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 近傍の光量子密度においても下層の光合成速度の測定値よりも高かった。ちなみに、各層での相対 PFD は 34 m で 28%、26 m で 14%、21 m で 8%、16 m で 4%、林床 (1 m) の実生が生育している場所では 2% であった。一般に、高い光量子密度における弱光下で生育している植物の光合成速度は、強光下で生育している植物の光合成速度よりも低いが、光-光合成曲線の立ち上がりの勾配は高いことが知られている。そこで、光-光合成曲線の直線域 ($0\sim 100\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) の光と光合成速度との関係を直線回帰した。その結果、直線の勾配は、高さによって 2 つに分かれた。すなわち、高さが 34 m と 26 m とでは、0.026 と 0.028 でほぼ同じに、21 m と 16 m とでも 0.048 と 0.049 とほぼ同じ値になった。この結果は、34 m と 26 m の高さに分布する葉は陽葉的光合成性質を有し、21 m と 16 m に分布する葉は陰葉的光合成性質を有することを示している。被陰実験による光-光合成速度の関係は、相対光強度が半分になると光-光合成曲線の立ち上がりの勾配がかなり変化する。しかし、今回の測定結果から、相対光量子密度が 34 m と 26 m とでは 2 倍の違いがあるにもかかわらず、勾配にほとんど差が見られなかった。被陰実験では、異なった個体を用いて光り-光合成曲線を得ているのに対して、今回の測定では同一の樹木で着葉位置の異なった葉について測定したためと思われる。すなわち、光合成産物が転流によって光合成活性の高い上層の葉から低い下層の葉に流れ、光-光合成曲線の立ち上がりの勾配を高める方向に動いているのではないかと考えられる。しかし、一般に葉は独立栄養的で、このような作用をおこなっているとは思われない。そのため、今回得られた事象をより確かなものにするためには、人工的に光を照射して光-光合成曲線を得て詳細に比較する必要がある。

5. 引用文献

1. Boyer JS (1985) Water transport. *Ann Rev Plant Physiol* 36: 473-516.
2. Bruenig E, S Csomos (1995) Harmonized ecosystem research methodology for an integrated forest research programme in Southeast Asia. In "Vegetation Science in Forestry" ed. EO Box et al. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, p. 613-620.
3. Farquhar GD, Dubbe DR and Raschke K (1978) Gain of the feedback loop involving carbon dioxide

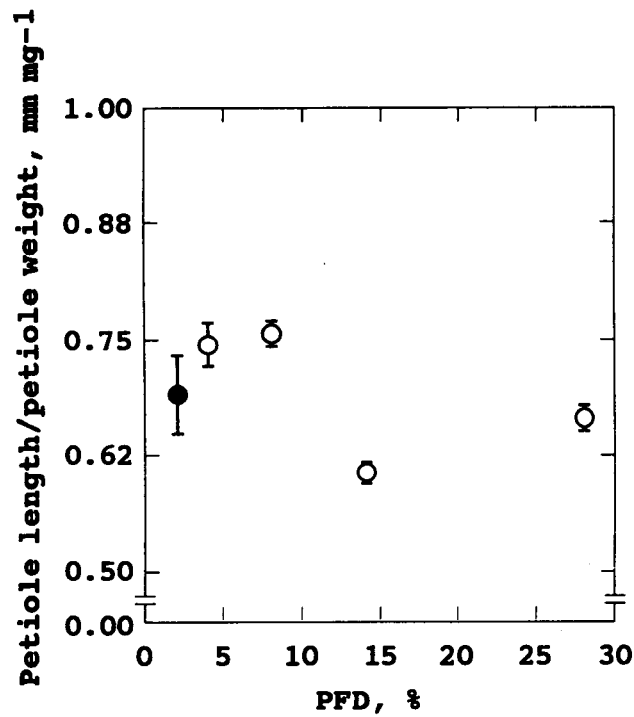


図17. 高さ別の光量子密度と比葉柄重（葉柄長/葉柄重）の関係。
○：成木についている葉の重さと葉柄長の比、●：稚樹の葉の重さと葉柄長の比。

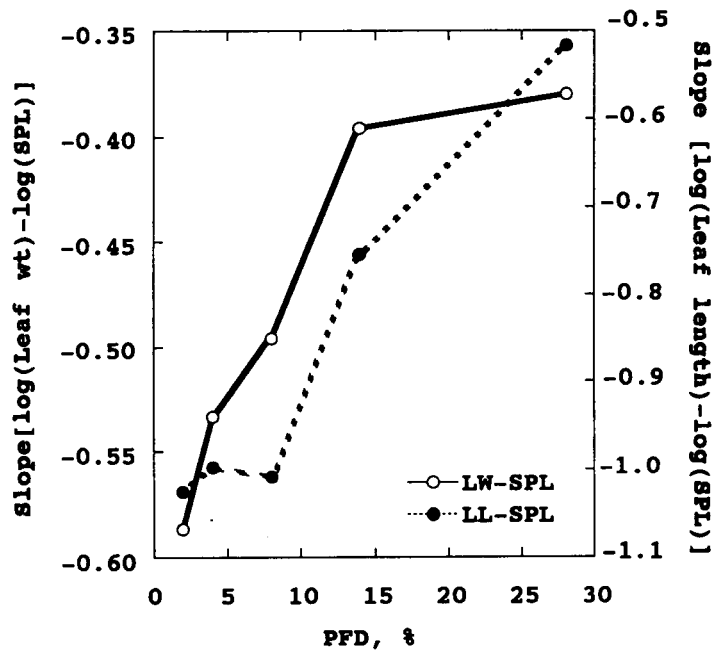


図18. 高さ別の葉重と比葉柄重（葉柄長/葉柄重）の相関関係と葉長と比葉柄重との相関関係。
各要因の関係を両対数上にとり、勾配を求めて光量子密度との関係として表してある。○：成木、●：稚樹

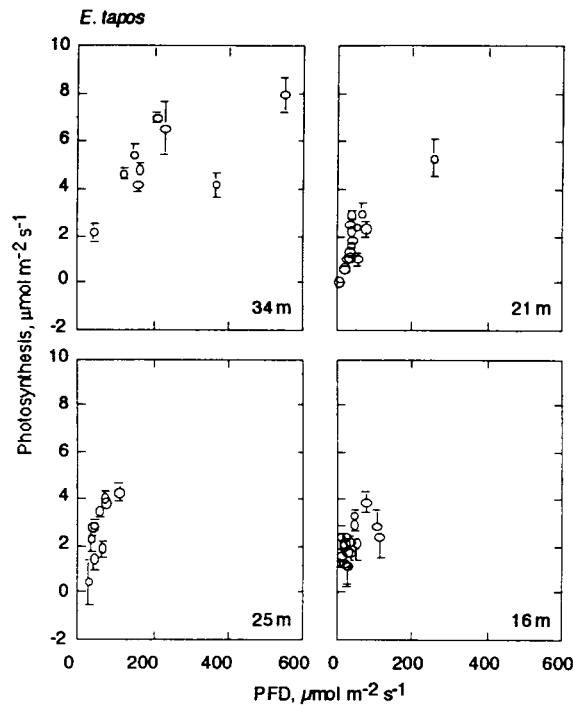


図 19. 高さ別の光 - 光合成速度の関係. 各測定点は 5 回の測定の平均値と標準誤差を示している。

- and stomata. - Theory and measurement. *Plant Physiol* 62 : 406-412
4. Farquhar GD and Sharkey TD (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol* 33 : 317-317-345.
 5. Fujinuma Y, Furukawa A, Totsuka T and Tazaki T (1987) Uptake of O₃ by various street trees. *Environ Control Biol* 25 : 31-39.
 6. 古川昭雄 (1981) 単葉の光合成・呼吸測定法. 牛島忠広・古川昭雄・米山忠克著「植物の生産過程測定法」pp. 1-82. 共立出版.
 7. Manokaran N, JV Lafrankie, KM Kochummen, ES Quah, JE Khan, PS Ashton, SP Hubbel (1990) Methodology for the fifty hectare research plot at Pasho forest Reserve. Forest Research Institute Malaysia, Research Pamphlet No. 104, pp. 69.
 8. Mooney HA, Bjorkman O, Hall AE, Medina E and Tomlinson PB (1980) The study of physiological ecology of tropical plants - current status and needs. *Bioscience* 30 : 22-26
 9. Newell EA, McDonald EP, Strain BR and Denslow JS (1993) Photosynthetic responses of *Miconia* species to canopy openings in a lowland tropical rainforest. *Oecologia* 94 : 49-56
 10. Whitmore TC (1984) Tropical Rainforests of the Far East. Clarendon Press, Oxford, UK. pp. 352
 11. Yates DJ, Unwin GL and Doley D (1988) Rainforest environment and physiology. *Proc Ecol Soc Aust* 15 : 31-37
 12. Zotz G. and Winter K (1993) Short-term photosynthesis measurements predict leaf carbon balance in tropical rain-forest canopy plants. *Planta* 191 : 409-412

国際共同研究等の状況

本研究は、熱帯林生態系の自然更新機能の解析を目的として、1991年6月に調印された協定書に基づき、マレーシア森林研究所 (FRIM)、マレーシア農科大学 (UPM) との共同研究として行なわれた。

研究発表の状況

①誌上発表

- Awang, M. B., A.M. Abdullah, A. Furukawa, K. Ogawa and A. Hagihara (1994) In situ CO₂ gas-exchange in leaves and reproductive organs of *Durio zibethinus* Murray. Trans. Malaysian Plant Physiology 5 : 89-92.
- Ogawa, K., A. Furukawa, A. Hagihara, A.A. Makmom and M. Awang (1995) In situ CO₂ gas-exchange in fruits of a tropical tree, *Durio zibethinus* Murray. Trees 9 : 241-246 .
- Awang, M. B., A. Furukawa, A. Hagihara, A.M. Abdullah and K. Ogawa (1995) Measurement of CO₂ gas-exchange of Durian (*Durio zibethinus* Murray) fruits using a portable field chamber. Pertanika (in press) .
- Abdullah, A.M., K. Ogawa, M. Awang, A. Furukawa and A. Hagihara (1993) Phenological characteristics of flowering and fruiting of *Durio zibethinus* Murray. In Proceedings of "International Symposium and Workshop on Commercial Production of Fruits, Vegetables and Flowers" pp. 96-97.
- 可知直毅 (1994) : 熱帯林の減少と生物多様性. 暮らしの木, No 3, 24-25.
- 藤間 剛・古川昭雄 (1995) 林冠構成葉のCO₂吸収速度は高いか? 熱帯研究 4 : 287-296.
- Ogawa, K., A. Furukawa, A. Hagihara, A.M. Abdullah and M. Awang (1995) Morphological and phenological characteristics of leaf development of *Durio zibethinus* Murray (Bombacaceae) . Journal of Plant Research, 108 : 511-515.
- Ogawa, K., A. Furukawa, A.M. Abdullah and M. Awang (1996) Analysis of translocatory balance in durian (*Durio zibethinus*) fruit. Tree Physiology 16 : 315-318.
- 古川昭雄 (1991) 子どもに伝える環境保護 4. 熱帯林消失. 小学校教育 4 (4) 76-80.

②口頭発表

- 可知直毅 (1994) 熱帯林の更新と多様性の維持機構 : 個体群生態学の立場から. 日本生態学会第41回大会シンポジウム (福岡)
- Abdullah, A.M., K. Ogawa, M. Awang, A. Hagihara and A. Furukawa (1993) CO₂ gas exchange of fruits of *Durio zibethinus* Murray. XV International Botanical Congress, Yokohama, Japan.
- Abdullah, A.M., K. Ogawa, M. Awang, A. Furukawa and A. Hagihara (1993) Phenological characteristics of flowering and fruiting of *Durio zibethinus* Murray. IILP International Symposium and Workshop on Commercial Production of Fruits, Vegetables and Flowers (COMHORT) , Serdang, Malaysia.
- Ogawa, K., Furukawa, A., Abdullah, A.M. and M.B. Awang (1995) Analysis on translocatory balance in a tropical fruit of Durian (*Durio zibethinus* Murray) , International Symposium on Interactive Environmental Effects on Forest Stands, Christchurch, New Zealand.