

E-4. 熱帯林生態系の修復に関する研究

(1) 自然更新機能の解析に関する研究

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

^{a)} 現在：東京都立大学理学部

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

(委託先) 名古屋大学農学部 萩原 秋男・小川 一治

平成5-7年度合計予算額 41,467千円

(平成7年度予算額 13,621千円)

[要旨]

(1) 熱帯樹種の種子形成過程

熱帯の樹木の種子形成過程を明らかにする目的で *Durio zibethinus* Murray 果実の形態特性を調べた。その結果、果実の長径と短径の間に、全生育期間を通して一定の関係が見られた。さらに、長径と短径の積と果実の容積との間に2/3則が成立することが分った。果実の容積と乾燥重量との関係は、全生育期間を通して一定で、果実の比重は果実の充実度とは関係無く一定であることが分った。果軸の断面積と果実の乾燥重量との間にも対数関係が見られた。以上の測定と解析結果より、果軸の役割は、葉からの光合成産物の転流や根からの水分の供給というよりも、果実を支持する器官と考えるべきだとの結論に達した。

大きさが異なる果実のCO₂交換速度を測定した結果、果実によるCO₂再吸収量は15~45%に達した。この値は、これまでに報告されている果実のCO₂再吸収量よりも低いが、果実の大きさを考えれば、果実の形成において重要な役割を担っているものと推察された。

(2) ギャップでの光環境

様々なサイズのギャップにおける光量子密度を調べた。その結果、オープンエリアでの光量子密度は1000 $\mu \text{ mol} \cdot \text{ m}^{-2} \cdot \text{ s}^{-1}$ を超えることもあるが、15時頃には降雨のために光量子密度が著しく低下した。低下が最も顕著であった時期には、14時以降は光量子密度が100 $\mu \text{ mol} \cdot \text{ m}^{-2} \cdot \text{ s}^{-1}$ 以下にまでなった。一方、比較的開けたギャップでは、12時頃と15時頃に二つのピークが見られ、このような光量子密度のピークが現れる頻度や時間はギャップの構造に起因するものと推察された。ギャップサイズが大きいと、当然の事ながら、かなりの時間にわたって光量子密度が100 $\mu \text{ mol} \cdot \text{ m}^{-2} \cdot \text{ s}^{-1}$ を超し、稚樹が成長し、次世代の樹冠木に成り得る可能性が推測された。しかし、樹冠が鬱閉している林床では、かなり耐陰性の高い樹種しか成長できないような低い光量子密度であった。そのような光環境下でも稚樹が枯死することはなく、成長は殆ど停止していたが、少なくとも数年は生存していた。

(3) ギャップでの稚樹の成長

熱帯林における自然更新過程を解明するために、自然状態と人為的環境下における実生の成長について調べた。自然状態における調査は、*Shorea leprosula*をサイズの異なるギャップに植栽し、成長の変化を調べた。被陰処理によって人為的に光環境を変化させ、*Shorea maxima*の実生苗の成長、窒素含量、光合成速度を測定した。その結果、*Shorea leprosula*は、ギャップの大きさが大きいほど成長が良かった。しかし、被陰実験より以下のことが明らかになった。

①葉の窒素含有量は、強光区より弱光区の苗で高かった。

②光飽和での純光合成速度は、葉面積当たり及び窒素含有量当たりともに弱光区より強光区の苗が高かったが、両区の光合成速度の差は、葉面積当たりよりも窒素含有量当たりで縮まった。

③量子収量は強光区より弱光区で高く、弱光区の苗は弱い光を効率良く利用していた。一方、光飽和値での総光合成速度は弱光区より強光区で高く、強光区の苗は強い光を効率良く利用していた。

(4) 土壌中でのCO₂濃度

2次林と焼き畑によって裸地化した草地の土壌中でのCO₂濃度分布を調べた。その結果、土壌中のCO₂濃度は深くなるにしたがって増加し、深さ50cmでは大気中のCO₂濃度の約100倍にもなった。また、草地での土壌中CO₂濃度は、2次林のそれよりも高く、各深さで約2倍の濃度に達した。2次林と草地とでのCO₂濃度差の違いは、一つには草地での焼き畑による埋没樹木の分解によるCO₂の放出が考えられたが、土壌中のCO₂濃度プロファイルと土壌中炭素含量とが一致しないことから、CO₂供給源として別の要因を考慮する必要が有ることが示唆された。

[キーワード] *Shorea leprosula*, *Shorea maxima*, ギャップ、光合成、成長、種子形成、種子生長、天然更新、*Durio zibethinus*

1. はじめに

この研究で目指していることは、乱伐や開発によって破壊された森林の生物資源と生態系の機能を回復させるためには、熱帯林生態系のもつ自己修復機能を利用して自然林の修復をはかることが重要であり、その機構を解明しこれらの知見に基づく熱帯林修復手法の開発が急務である。

現在用いられている熱帯林修復の施策は、伐採跡地に単一の早生樹種を植栽することである。しかし、この方法では熱帯林生態系の種構成は極めて乏しくなり、植物種ばかりでなく多くの動物種も消滅することになる。多様な種から構成されている熱帯林を修復するには、熱帯林生態系のもつ自己修復機能を利用して自然林の修復をはかることが最善の方法である。そのためには、熱帯林生態系の自己修復機構を解明する必要がある。すなわち、熱帯多雨林の主要構成樹種はフタバガキ科に属する。この樹種は林床の暗い光環境で芽生え、そして成育し、ついには林冠にまで達し、林冠構成種になる。この過程において、フタバガキ科樹種の生理機能は環境条件の変化に適応して変化していることが予想される。したがって、熱帯雨林の自然更新機能を解析するに当たってはフタバガキ科樹種の特性を明らかにする必要がある。

そこで、本研究では、異なる光条件下で成育させたフタバガキ科の *Shorea leprosula*、*Shorea maxima* の実生苗の成長過程について調べた。

2. 研究目的

(1) 熱帯樹種の種子形成過程

熱帯林生態系を修復していく上で、熱帯林樹木の開花・結実過程に関する生物季節学および生理生態学的解析は、熱帯林の天然更新とも関係するので極めて重要である。さらに、種子形成は、樹木の物質収支の面からも重要な課題である。これまでも、開花、結実時における炭素収支を測定した例はある。果実形成過程における果実による光合成の寄与が重要であることが、熱帯樹 (Whiley et al., 1992) や熱帯樹以外 (Dickmann and Kozlowski, 1970; Rook and Sweet, 1971; Bazzaz et al., 1979; Linder and Troeng, 1981; Koppel et al., 1987; Ogawa et al., 1988; Takano and Ogawa, 1993) で報告されている。しかしながら、温帯樹と比較して熱帯樹でのこのような知見は限られている。このような知見は、熱帯林の生物学的挙動を知る上でも、また、熱帯林を保全し再生する上でも極めて重要である。

本研究では、東南アジア、とりわけボルネオに自生している (Smith et al., 1992) *Durio zibethinus* Murray を実験材料として選択した。この樹種は、商業的にも生態学的にも有用な樹種である。そこで、本研究では、*Durio zibethinus* Murray 種子の生長パターンを測定し、生命経済表解析を行い、その解析結果を基に他器官から種子に流れる物質の転流に関する知見を得る試みを行った。

(2) ギャップでの光環境

光は植物の成長に第一義的に作用する環境要因であり、熱帯地域は赤道に近いこともあり、温帯地域と

比較して光強度が高いものと考えられる。本研究では、サイズを異にするギャップに稚樹を植栽し、成長速度を測定した。ギャップのサイズが変化すると、その環境要因も変化する。ギャップサイズが変化することによって最も大きく変化する環境要因は光環境である (Norman and Jarvis, 1974; Pearcy, 1983)。光環境の変化は、当然のことながらその場所の温度、湿度にも変化をもたらす。ギャップサイズが大きくなるに従って温度は上昇するであろうし相対湿度は低下するであろう (Pearcy, 1990)。すなわち、大きなギャップの下で生育する稚樹が受ける光強度は高くなり、受光時間は長くなる。しかし、ギャップサイズを的確に評価する手法はなく、全天写真によって開口度から求める方法や、群落外の光強度との相対値として評価する手法がある。ギャップの面積が等しくても、ギャップを取り囲む群落の高さによってギャップ下に降り注ぐ光強度と受光時間は変わってくる (Takenaka, 1987)。そこで、様々なサイズのギャップをパソー森林保護区内で選び出し、各々のギャップと裸地における光環境を測定した。

(3) ギャップでの稚樹の成長

過去における熱帯林の伐採は皆伐による大面積の裸地化で、稚樹を植栽しても成長は極めて悪く、多くの場合、枯死して熱帯林の再生を困難にしてきた。皆伐による伐採は、陰樹の多い極相林構成樹種の光合成を強光によって阻害し、成長を低下させ、稚樹の炭素収支を悪化させることによって究極的には枯死させてしまうものであった。そこで、裸地に植栽しても生育が可能な早生樹種である *Acacia mangium* を造林していた。しかし、*Acacia mangium* の市場価値は低く、現在、大面積に植栽した場所をどのようにするかがかえって問題になっている。この問題を解決するために、JICA では、マレーシア半島部のクアラランプール北方 (Bidor) で複相林プロジェクトを推進し、*Acacia mangium* 植栽地の一部を切り払って *Shorea leprosula* を植栽する試みを行っている。

しかし、現在の熱帯林の伐採手法は皆伐ではなく択伐によっている。すなわち、熱帯林の伐採によって生じる熱帯林生態系の変化は、裸地化によって稚樹の生育が阻止され修復が全く不可能になるといったことではない。伐採によって攪乱された熱帯林は、巨大木の消失によって大きなギャップが数多くかつ広範囲にわたって出現するということである。そのため、攪乱された熱帯林を効率よく修復するには、温帯林で培われたギャップ更新の科学的知見を用い、植物種のみではなく生物種の多様な熱帯林を再生するための科学的知見の集積が必要である。

本研究では、以上述べた目的のために、パソー森林保護区内に巨大木の倒木によって生じたサイズの異

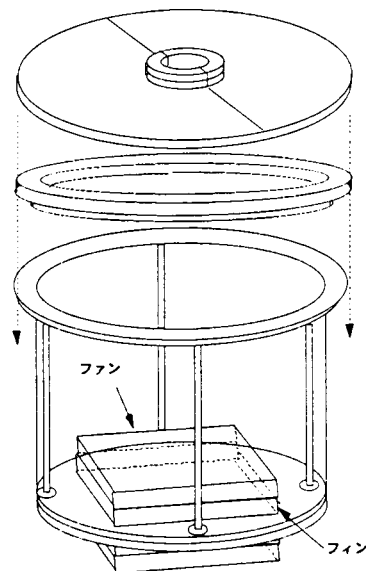


図1. 同化箱の概略図。同化箱の大きさは、上下のフタを変えることによって直径で3種類のサイズが利用可能で、高さは支柱を変えることによって任意の高さに調節できる。

なるギャップを5カ所選び、*Shorea leprosula*の稚樹を植栽し、成長速度を調べた。さらに、*Shorea maxima*を用いて、強光下と遮光下において栽培し、光合成速度、窒素含有量などの生理的要因に対する光環境の影響を調べた。

(4) 土壌中でのCO₂濃度

森林の伐採によって土壌表面は攪乱され、土壌温度、土壌からのCO₂放出、いわゆる土壌呼吸速度が影響を受けるものと考えられる。森林の伐採が皆伐によるものではなく択伐による抜き切りによっても、土壌表面は太陽からの直射光によって暖められ高温になるものと容易に予想される。

一方で、熱帯林はCO₂のシンクであるとかソースであるとか言われているが、土壌からのCO₂放出量が熱帯林における炭素収支に大きく影響するであろう事を予想するのに難しい。そこで、攪乱されて裸地化した場所と熱帯林内とで土壌呼吸速度にどの程度の違いがあるのか、土壌呼吸によって放出されるCO₂の供給源である土壌中内のCO₂濃度はどの程度なのかを明らかにする目的で測定を行った。

3. 材料と方法

(1) 熱帯樹種の種子形成過程

クアラランプール市郊外に位置するマレーシア農科大学の実験圃場に植栽されている*Durio zibethinus*を材料として用いた。調査は1992年4月から10月にかけて行なった。この期間に供試木は2度にわたって開花・結実した。開花・結実過程における種子の生存曲線を作成するため、花芽が観察された1992年3月下旬に5本の枝に着いた花芽を個体識別するためにマーキングを行い、花芽、花、種子の個体数をカウントした。ただし、本調査においては、開花時期における花数のカウントは行わなかった。

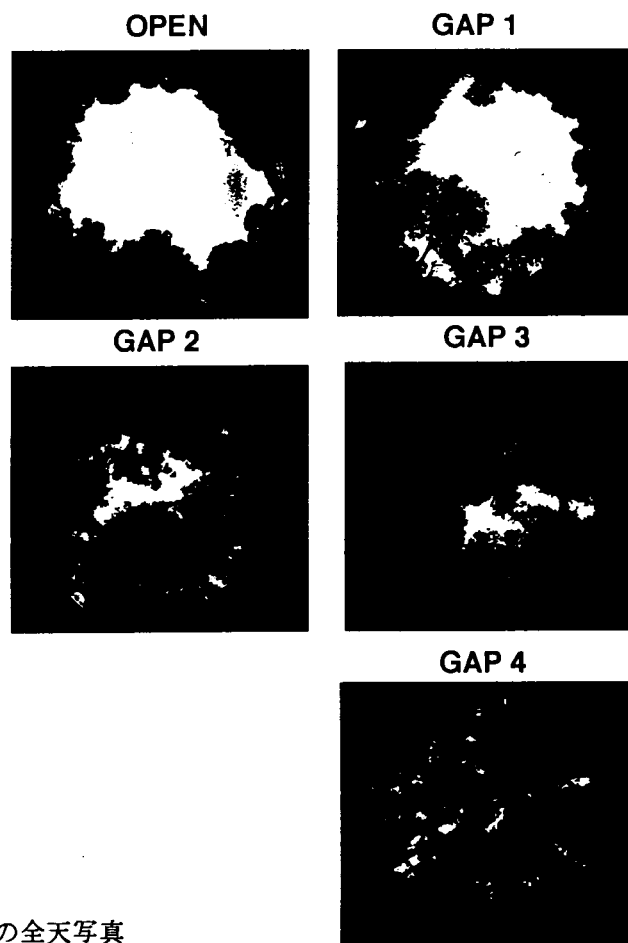


図2. 光量子密度測定地点の全天写真

種子の相対生長速度を求めるために、落下した種々のサイズの果実を定期的に採取し、合計202個体収集した。収集した果実の長径、短径および容積と乾重、果軸の直径と長さを測定した。果実の容積は果実を水中に沈め、増加した水量から求めた。

円筒型のアクリル製同化箱を作成し、果実のCO₂交換速度を調べた。同化箱は、果実の大きさによって取り替えて測定することが可能なように、直径が9、17、20cmの3種類の大きさのものを用意した。高さは、これも果実の大きさによって支柱の長さを変えられるようにしてある。同化箱の上下のフタはアクリルで作り、周りを透明のテフロンシートで被ってある。果実のCO₂交換速度を果実が枝に着いたままで測定するため、上フタは半分に割れるようになっており、そこから果実を同化箱の中に入れ、果軸をスポンジで巻いて上フタをシールした(図1)。

同化箱内の温度は、外気温度に追従して制御できるように、温度調節器でサーモジュールに与えるで夏を調節することによって行った。同化箱内には内部の空気を攪拌するためと温度調節器の温度交換を行うためにファンを取り付けた。

CO₂交換速度の測定は通気法によって行った。同化箱の入口と出口のCO₂濃度はADC社製のCO₂分析計を用いて測定した。入口と出口の空気を電磁弁で切り替え、CO₂分析計からの出力を記録計に出力させ、吸収されたCO₂濃度と通気量から交換速度を求めた。

(2) ギャップでの光環境

低地林が保全されているパソのマレーシア森林研究所試験林で1991年8月8日から、ギャップサイズを異にする4地点とオープンエリアで光量子密度の日変化を測定した。図2に各地点での全天写真を示した。光量子密度の測定には小糸工業製のカンタムセンサーを用い、出力をコーナシステムの1チャンネル、データロガーに集録した。集録したデータは計算機で処理し、7時から20時までのデータについて図

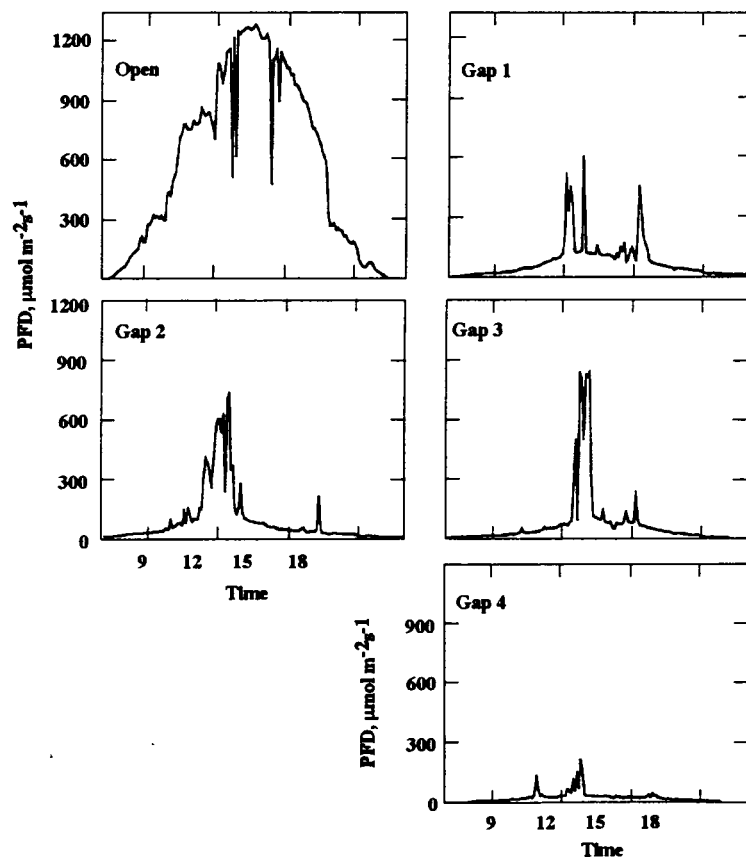


図3. 異なるギャップサイズにおける光量子密度日変化。ギャップの番号は図2の番号に対応している。

化した (図3)。

(3) ギャップでの稚樹の成長

パゾー保護林内に、大きさの異なるギャップを3カ所、管理小屋のために広い面積が伐採されている場所と林床の5カ所を選び、*Shorea leprosula*の1年生実生苗を植栽した。植栽後、苗の高さ、地際直径、葉数、葉面積を測定した。葉面積は、幅と長さを現地で測定し、幅と長さの積と面積の関係から求めた。

パゾー保護林で種子を採集し、被陰下のポットで育成させた *Shorea maxima* の実生苗を用いて実験を行った。被陰処理は寒冷紗で行い相対光度45%と15%の2区を設けた。ちなみに、この実験を開始する時点で被陰なしの苗木は全て枯死した。

各被陰処理区から3個体を選び、葉面積及び器官ごとの乾重、葉の窒素含量を測定した。光合成の測定は、鉢植えの実生苗を実験室内に持ち込み、携帯型光合成測定装置 (ADC社製) により光に対する光合成反応を葉位ごとに調べた。

(4) 土壌中でのCO₂濃度

UPM演習林内(2次林)と演習林外の焼き畑跡地とでCO₂濃度の垂直分布をADC社製の赤外線CO₂分析計を用いて調べた。土壌中のCO₂濃度は極めて高かったため、赤外線CO₂分析計で直接測定することは出来なかったため、ガスクロマトグラフで用いられている方法を、今回の測定において用いた。すなわち、土壌の深さ別のガスを注射器で採取し、直ちに注射針をゴム栓に差して注射器内のCO₂濃度が変化しないようにして実験室まで持ち帰り、窒素気流中に注入し、記録計のピーク値からCO₂濃度を求めた。

4. 結果

(1) 熱帯樹種の種子形成過程

① 相対成長速度

果実の長軸径 (D_L , cm) と短軸径 (D_S , cm) との間には、下式で示される関係が見られた。

$$D_L = 0.719 D_S^{1.042} \quad (1)$$

相対成長係数の標準誤差は0.01で、短軸径は長軸径に比例することを意味し、 $D_L/D_S = 0.773 \pm 0.006$ (± S.E., n=202) となり、果実のサイズに関係なく一定であった。

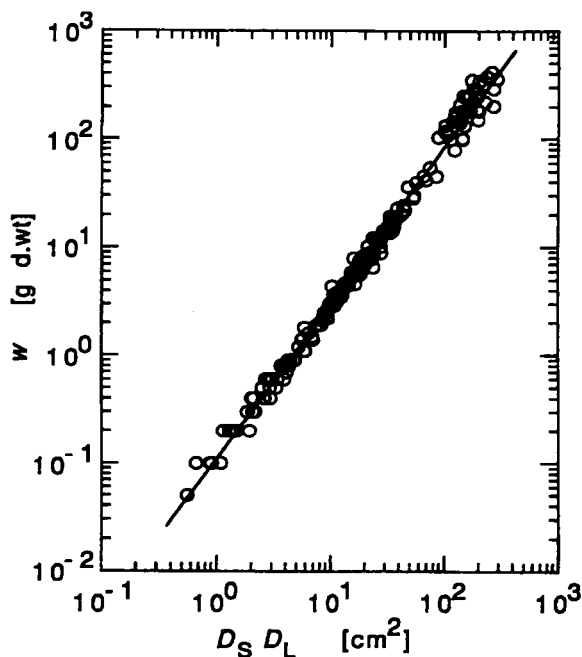


図4. 果実の幅・長さ ($D_S D_L$) と乾燥重量 (w) との関係。

D_L と D_S の積と果実の容積 (v, cm^3) との間には、

$$v = 0.468 (D_S \cdot D_L)^{3/2} \quad (2)$$

の関係が見られ (図 4)、相対成長係数の標準誤差は ± 0.011 で、 $v / (D_S \cdot D_L) = 0.388 \pm 0.007$ ($\pm \text{S.E.}, n=202$) となった。

果実の容積と乾燥重量 (w, g) との間には

$$w = 0.233 v^{1.010} \quad (3)$$

の関係が見られ、相対成長係数の標準誤差は 0.008 で、果実の比重は果実のサイズに関係なく一定であることを示している。比重は 0.248 ± 0.005 ($\pm \text{S.E.}$) g cm^{-3} であった。

果軸の断面積 (s, cm^2) と w との間には

$$w = (s - s_{\text{min}}) 1.839 \quad (4)$$

の関係が見られた (図 5)。ただし、 s_{min} は $w \propto 0$ の時の果軸の断面積である。

果実の形は、果実の成長期間を通して一定の性質を有していた。すなわち、果実の長径と単径との間には、全成長期間を通して同一の関係が見られたばかりではなく、果実の比重も一定であった。この結果は、果実の長径と単径を測定すれば果実の容積、重量を求めることができ、非破壊的に果実の重量を簡単な計測で極めて正確に求められることを意味している。すなわち、果実が何時成熟し、成熟した種子が採取できるかの予測が極めて容易に行なえる。

②生存曲線

花芽は 2 月中旬に始めて観察され、個体識別した 3 月中旬において全花芽数は 504 個であった。結実後、落下数の多かった 4 月の種子乾重の頻度分布より、落下する種子は小個体で多い傾向にあった。

6 月まで残存した種子 5 個の平均個体重 w の成長速度 $\Delta w / \Delta t$ と平均果軸断面積 s との間には、下式で示される関係が見られた。

$$\Delta w / \Delta t = a \cdot s^b \quad (1)$$

両者の関係は両対数グラフ上で 2 本の折れ線で近似され、 b の値は 1.71 と 1.24 になった。このことから、成長速度と果軸の断面積との間には成長過程によって異なり、ある程度種子が成長すると果軸の肥大成長速度は低下することを示しているものと思われる。

果軸は他器官からの物質が種子に転流するパイプと捉えることができ、果軸を通して他器官から種子に流れる物質の移動速度、すなわち転流速度 $\Delta T_r / \Delta t$ が成長速度 $\Delta w / \Delta t$ と下式で示される比例関係があると仮定する。

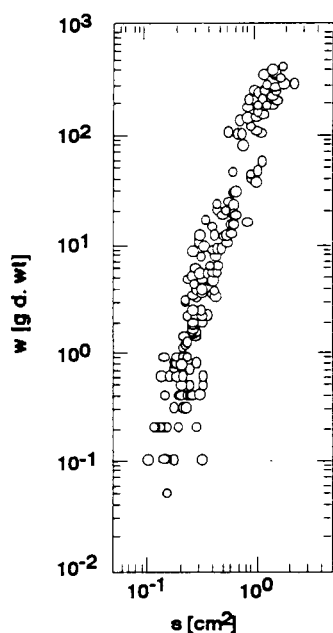


図 5. 果軸の断面積と果実の乾燥重量の関係。

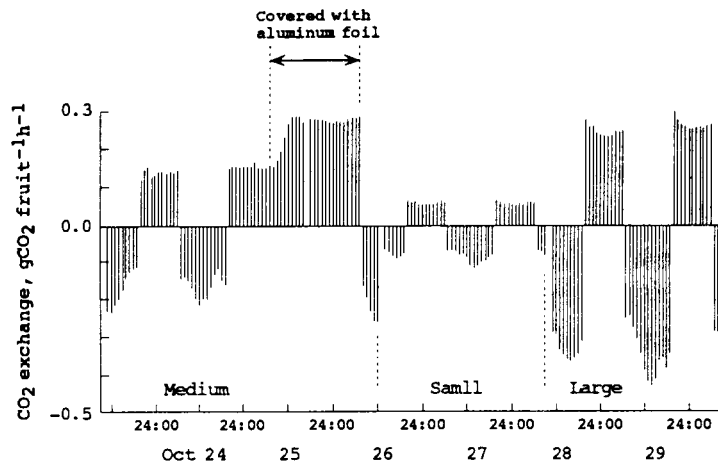


図6. 果実のCO₂交換速度の日変化. CO₂交換速度の正の値は呼吸速度 (CO₂放出速度) を示し、負の値はCO₂吸収速度を示す。10月25日～6日にかけて、同化箱をアルミフイルで被い、日中のCO₂放出速度を測定した。

$$\Delta T_r / \Delta t \quad \Delta w / \Delta t \quad (2)$$

(1), (2) 式より $\Delta T_r / \Delta t$ は,

$$\Delta T_r / \Delta t = s b (3)$$

となり、転流速度は果軸の断面積と巾乗関係にあることを示している。ここで係数bの値より、単位断面積当りの転流速度である相対転流速度はsの増加、すなわち時間とともに増加すると言える。しかし、bの値の変化により、相対転流速度と果軸断面積の関係は種子の成長にともなって変化するものと考えられる。

③果軸の役割

果軸の役割には、ア. 葉で作られた光合成産物の果実への転流、イ. 果実への水分の供給、ウ. 果実の支持器官、が考えられる。Shinozaki et al. (1964a, b) は樹木の形に関してパイプモデル理論を提唱し、幹や枝は葉からの光合成産物を輸送するパイプとして捉えた。すなわち、ある枝に着いている葉の乾燥重量は枝の断面積に比例するとした。我々のサクラの木を用いた測定でも枝の断面積と葉面積との間には両対数で直線関係があり、Shinozaki et al. (1964a, b) が提唱した理論に一致する結果が得られている。しかし、葉面積と枝の断面積との間に相関関係が見られたとしても、枝を光合成産物の輸送器官としての役割のみを考えるには無理があると思われる。葉から他の器官へ転流される光合成産物の単位時間当たりの量と根から葉へ供給される水分の単位時間当たりの量を考えると、水分量は光合成産物量の約10倍にもなる。すなわち、枝は光合成産物の輸送の場と考えるよりも水分の供給の場として考えた方が妥当と思われる。一方、(4) 式で表わされる果軸の断面積と果実の重量との関係は、果実の肥大のわりには果実が肥大しない。果実の形成初期に急激に果実重量が増加しているにもかかわらず果軸の肥大は少なく、また、果実の重量増加率が減少している時に果軸の肥大が起こっている。さらに、果実の肥大速度は極めて遅く、葉からの光合成産物の輸送の場として果軸の役割を捉えるよりも果実の支持器官として捉えるべきと思われる。この考えは、果軸の長さが極めて短いことから、光合成産物の輸送に関わる輸送抵抗は極めて低いと考えられるからである。

④果実のCO₂交換速度

図6に *Durio zibethinus* の果実のCO₂交換速度の日変化を示した。CO₂交換速度は、CO₂吸収と放出を分けて示してある。図からも明らかなように、日中、日が当たっているときには果実はCO₂を吸収して光合成を営み、夜間にはCO₂を放出して呼吸している。また、夜間のCO₂放出速度は気温の変化に伴って変化することが明らかになった。一方で、昼間のCO₂吸収速度は気温の変化によるのではなく光の変化によって明らかになった。この現象は、果実も昼間にはCO₂を吸収して光合成を営み、夜間にはCO₂

を放出して呼吸を営んでいることを意味するものである。

そこで、サイズの異なる果実の呼吸速度と温度との関係について調べてみた(図7)。呼吸速度を対数にしてプロットしてみると、果実の呼吸速度は温度と直線関係にあった。この関係は、

$$r = r_0 \exp(kT)$$

で表された。k、 r_0 は果実に特有の定数で、果実の大きさが異なると変化し、小さい果実のk、 r_0 は各々 $0.0266\text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ 、 $0.0315\text{ g CO}_2\text{ fruit}^{-1}\text{ h}^{-1}$ 、中サイズの果実で $0.0747\text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ 、 $0.0517\text{ g CO}_2\text{ fruit}^{-1}\text{ h}^{-1}$ 、大きいサイズの果実で $0.0424\text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ 、 $0.0883\text{ g CO}_2\text{ fruit}^{-1}\text{ h}^{-1}$ であった。

昼間の果実の呼吸速度についても同様の関係を調べたが(結果は示していない)、時間の変化とともに時計方向に回るような関係となり、午前と午後では呼吸速度に違いが見られた。さらに、昼間の呼吸速度は夜間の呼吸速度よりも高く、果実の呼吸活性は夜間よりも昼間の方が高いことが分かった。

アルミホイルをかけて測定した昼間の呼吸速度と光合成速度から光合成活性を調べ、光との関係について解析してみると、

$$P_g = 0.0222 I / (1 + 0.186 I)$$

の関係が得られた。この式において、 P_g は総光合成速度($\text{g CO}_2\text{ fruit}^{-1}\text{ h}^{-1}$)、Iは光強度($\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$)である。

果実の光合成による CO_2 再吸収量(総光合成速度/呼吸速度)は、中サイズの果実で15~45%に達した。1日の積算光合成速度と呼吸速度は、各々1.15、 $4.90\text{ g CO}_2\text{ fruit}^{-1}$ であった。この結果より、果実の光合成によって補償される CO_2 放出量は1日あたり23%にのぼることになる。このような果実による CO_2 の再吸収は他の植物でも報告されているが、マツで40%(Linder and Troeng, 1981)、モミで34%(Koppel et al., 1987)で、このような値と比較すると*Durio zibethinus*の果実の CO_2 再吸収量は低い。*Durio zibethinus*の CO_2 再吸収量が低いことの理由に、果実の大きさが考えられる。今回測定した果実は、小さいものでも直径が11cmあり、単位表面積当たりの果実の容積はマツやモミの果実と比較するとかなり大きくなるものと思われる。また、果実のサイズによって見かけの CO_2 吸収量と放出量の比は変わり、サイズが大きくなるに従って比は大きくなる。すなわち、果実が熟すに従って呼吸活性が増加し、見かけの果実1個体当たりの光合成速度が高くなっても呼吸速度がそれ以上に増加するため、光合成によって補償される CO_2 放出量が23%と他の植物種と比較して低いと考えられる。それゆえ、果実形成初期にはこの値はもっと高いはずで、果実の形成にとって果実が行う光合成は重要な要因になっているものと推察される。

(2) ギャップでの光環境

オープンエリアでの光量子密度の変化から、最大光量子密度は $1000\text{ }\mu\text{ mol}\cdot\text{ m}^{-2}\cdot\text{ s}^{-1}$ を超えることもあるが、15時頃には降雨のために光量子密度が著しく低下し、低下が最も顕著であった9月3日には、14

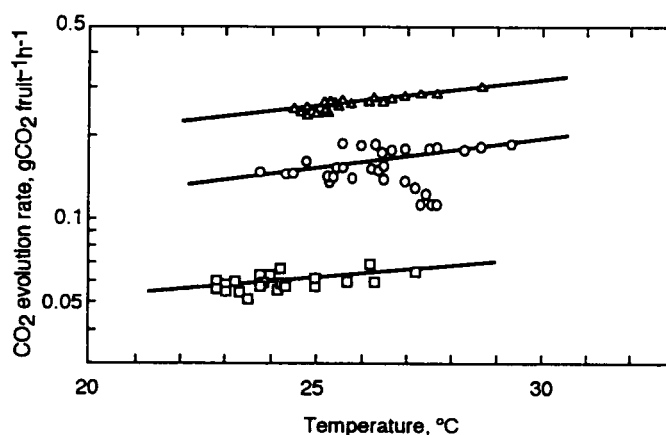


図7. 果実の CO_2 交換速度と夜間の気温との関係. \triangle : 乾重384g、 \circ : 乾重241g、 \square : 乾重126gの果実の CO_2 放出速度を示す。

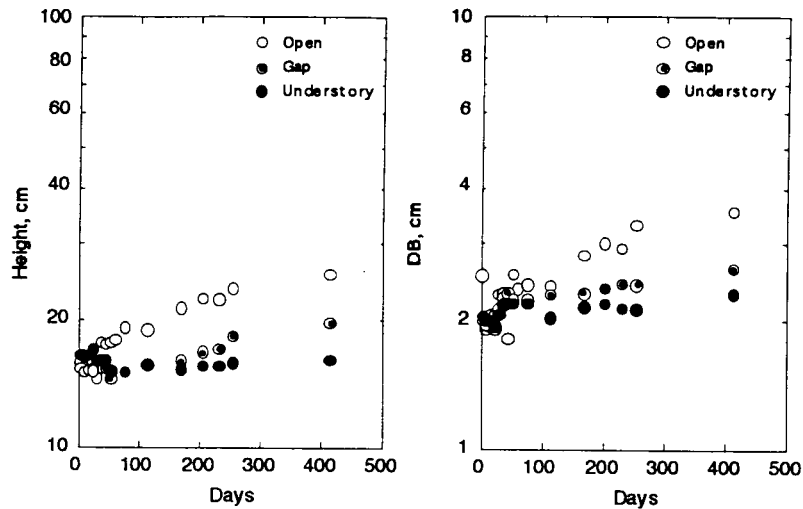


図 8. *Shorea leprosula* 実生の高さや地際直径の変化. 縦軸は対数スケールで示してある. 図に示したギャップの開空率は、13.5%である. ちなみに、裸地と林床の開空率は、各々42.8、8.7%であった.

時以降は光量子密度が $100 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下にまでなった (図 3)。

比較的開けたギャップ 1 の地点では、12 時頃と 15 時頃に二つのピークが見られた。これは、ギャップの構造に起因するもので、西側の樹冠部が空けているためである。一方、ギャップ 2 では 13 時頃に高い光量子密度が観察され、その他の時間帯における光量子密度は $100 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下であった。同様の傾向はギャップ 3 でも観察され、ギャップ 2、3 の樹冠部は真上のみが空いているギャップ構造であることが、全天写真と光量子密度の日変化から明らかである。ギャップ 4 の地点は、樹冠部は閉鎖されており、 $50 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下の光量子密度が林床に降り注いでいるだけである。図 9 に示した光量子密度のヒストグラムからも明らかのように、ギャップ 1、2 ではかなりの時間にわたって光量子密度が $100 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ を超し、稚樹が成長し、次世代の樹冠木に成り得る可能性が推測されたが、ギャップ 3、4 では $100 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ を超すことはなく、かなり耐陰性の高い樹種しか成長できないのではないかとと思われる。

(3) 異なるサイズのギャップにおける稚樹の成長

開空面積の異なる 3 カ所のギャップと林床、裸地において *Shorea leprosula* の成長を調べた。その結果、伸長成長、肥大成長ともギャップの大きさが増すにつれて増大した (図 9)。しかし、林床においても実生苗は枯死することなく、極めて低い成長速度ではあるが、成長していた。しかし、裸地における実生の生育はギャップや林内に比較して良かったものの、枯死率は高かった。これは、植栽した時期に降雨が少なく、乾燥害によるものと推察される。

林床には、どの地点でも稚樹が見られたが、稚樹の高さはギャップ 1 から 4 に光量子密度が低下するにしたがって低くなる傾向が見られた。現在、このギャップサイズを異にした地点に *Shorea leprosula* の実生苗を植栽し、成長速度を測定している。今後、得られた光のデータと成長速度の関係から、ギャップ内に生育する実生の光利用効率を明らかにする計画である。

(4) 異なる被陰強度下における稚樹の成長及び光合成特性

分配率: *Shorea maxima* の実生苗は被陰の過程により成長に差があらわれた。強光区の苗は弱光区の苗に比べて苗高で 1.7 倍、また、乾重量で 2.1 倍ほど大きかった。葉面積比では 1.2 倍ほど強光区の苗木は弱光区の苗木より高かった。したがって、光合成器官である葉への分配率は弱光区の苗木より強光区の苗木で高かったといえる。相対成長率は葉面積当たりの光合成速度に葉面積比を乗じた値であるため、葉への分

配率（葉面積比）の違いが成長の違いを生じた一つの要因である。

窒素含有率：葉の窒素含有率は両被陰区とも上部の葉から下部の葉にかけて減少した（図10）。これは、葉の老化と関係があるものと思われる。すなわち、下部の老化した葉より上部の若い葉に窒素を転流したと考えられる。また、両被陰区の葉の窒素含有量を比較すると、強光区よりも弱光区の方が窒素含有量が高かった。これは、弱光区の苗木が光不足を補うために、光合成能力を決める重要な元素である窒素の含有率を高めたためと考えられる。

リター層のアセチレン還元活性は非常に微弱であったため、リター層での非共生窒素固定活性は無視できる。培養実験の結果、硝化活性は非常に微弱であった。これは培地がpH3.8と酸性であったためと類推される。硝化活性が低いと、無機態窒素は、脱窒とか養脱しにくいアンモニア態窒素として存在する。

温帯林土壌と比較して、熱帯林の窒素の無機化速度は高くなかった。したがって、熱帯林の窒素の無機化の速さは、微生物の潜在的な能力に依存しているのではなく、微生物が活発に活動でき得る環境（高温・多湿）の持続期間に依存していることが明らかになった。

光合成速度：純光合成速度の光飽和値は、単位葉面積当たり及び単位窒素量当たりとも強光下の値が弱光下の値を上回り、強光区では約 $7.0 \mu \text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と $5.5 \mu \text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$ であり、強被陰区では約 $4.0 \mu \text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と $4.5 \mu \text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$ であった。強光区の純光合成速度は弱光区の光合成速度の、単位葉面積当たりでは1.8倍であったのが、単位窒素量当たりでは1.2倍となり、両被陰区の間では縮まった。弱光下にある苗木の葉は、光の不足を補うために葉の窒素含有率を高め、光合成能力を高めていることがうかがえる。

光-光合成関係を、 $P_n = b \cdot I / (1 + a \cdot I) - r$ にて回帰した。ただし、 P_n ：純光合成速度； I ：光量子密度； a, b, r ：係数。この関係を用いて両被陰区の間を比較した。光-光合成曲線の初期勾配、 b は強光区より弱光区で高く、弱光区の葉は弱い光を効率よく利用しているものと考えられる（図11）。一方、光飽

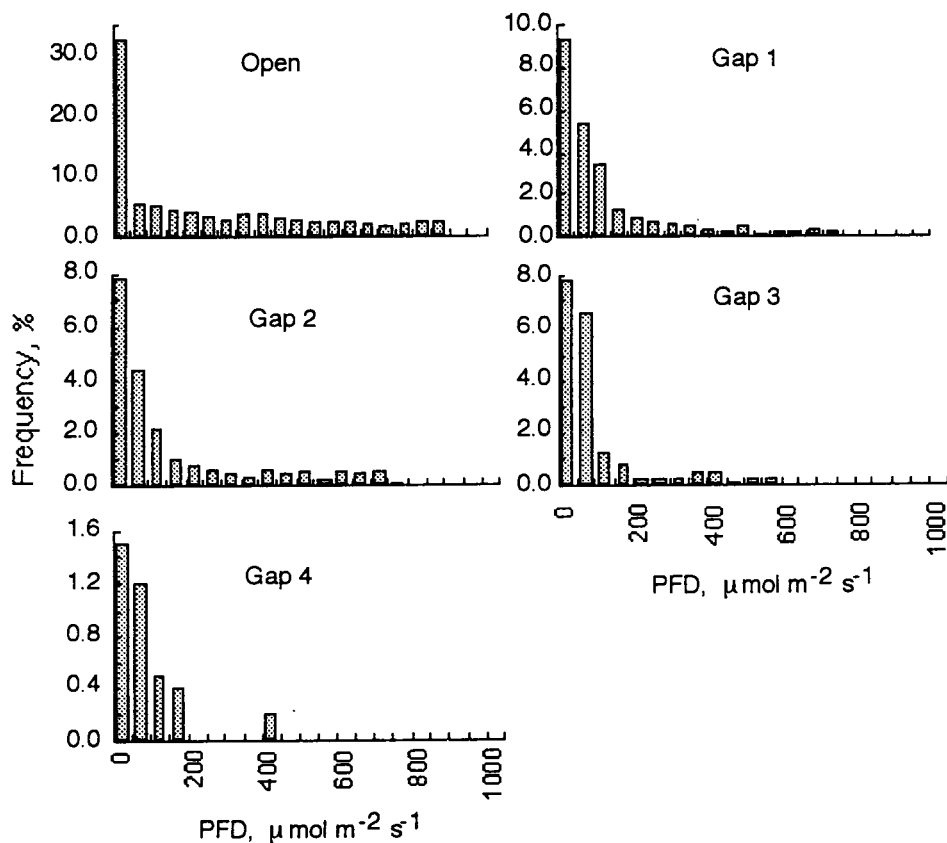


図9. 光量子密度のヒストグラム。データは1カ月の平均値を示す。

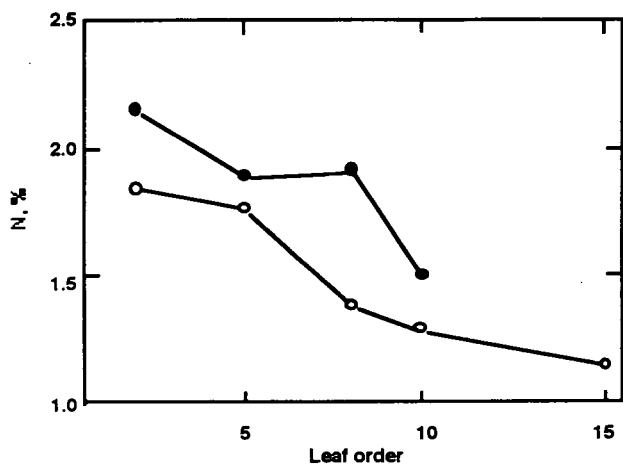


図10. 強光区(○)と弱光区(●)の葉の窒素含有量の葉位別変化.

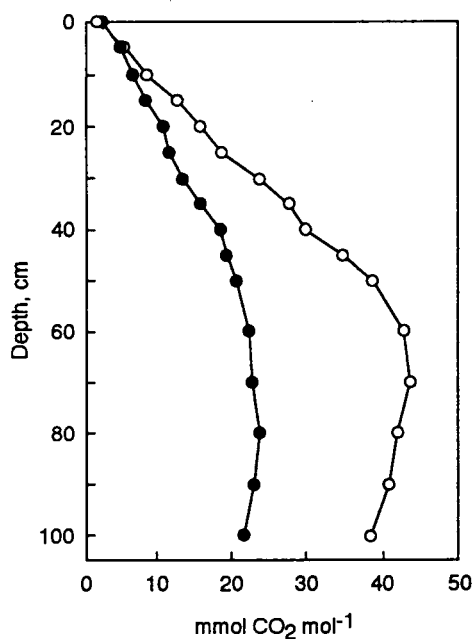


図12. 土壌気相中のCO₂濃度の垂直分布。(○)二次林内、(●)草地.

和総光合成速度を示す係数 b/a は弱光区より強光区で高く、強光区の葉は効率よく強い光を利用していると推察できる。

以上の結果から、稚樹の成長は光環境によって大きく影響され、ギャップの形成などによって光環境が好転すると急速に成長することが示唆された。また、光環境が極めて悪い林床においても、*Shorea* 2種において見られるように、個体を維持して光環境が好転するのを待っている。一般に、熱帯の樹木は浅根性で、土壌のごく表層の水分を利用しており、巨大な地上部を支持するのは板根によるものと思われる。それゆえ、かえって成長の初期から裸地のような光環境が良い所では乾燥によって葉への水分の供給が充分ではないために枯死するものと思われる。すなわち、林床の弱光のもとで成育を余儀なくされている段階では、弱光下でも光合成を効率良く行えるように葉の窒素含有率を高め、光に対する光合成反応様式を弱光域でも効率良く行えるような体制にして生存を図る。一方、ギャップの形成等で光環境が好転すると、光に対する光合成反応様式を強光域で効率良く行えるような体制に改変させて成長を増進するようになるのであろう。

(5) 土壌中でのCO₂濃度

上層が樹木の葉で被われて直射光によって土壌表面が暖められていない2次林内と、焼き畑によって草地化した場所での土壌中のCO₂濃度を測定した。

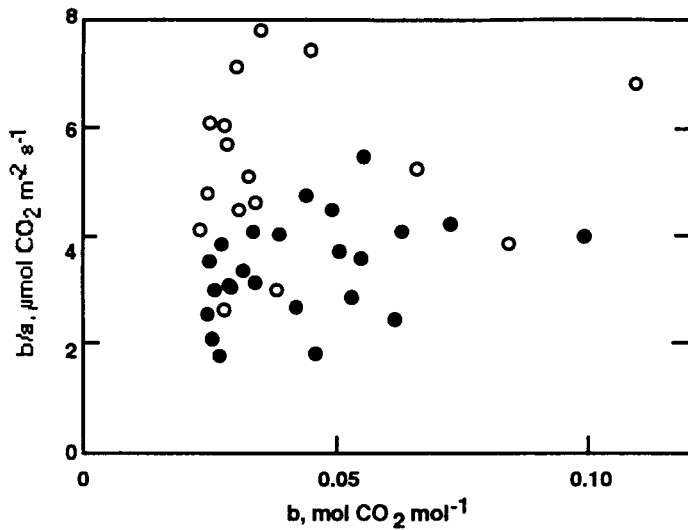


図 1 1. 強光区と弱光区における光飽和下での総光合成速度 (○) と見かけの量子収量 (●) との関係。

2次林内での土壌中のCO₂濃度は、土壌表面では約500μmol CO₂ mol⁻¹であったのが、土壌の深さが深くなるに連れて上昇し、25cmの深さでは10 mmol CO₂ mol⁻¹にまで上昇した(図1 2)。CO₂濃度の深さによる上昇は、深くなるに連れて上昇し、深さ50cm以上では10 mmol CO₂ mol⁻¹以上に達した。

土壌中のCO₂濃度は、焼き畑によって草地になった場所では、土壌表土表面でのCO₂濃度は2次林のそれと大きな違いは見られなかったが、土壌中のCO₂濃度は2次林のそれよりもかなり高く、深さ60cm以上では40 mmol CO₂ mol⁻¹以上にも達した。

このような土壌中のCO₂濃度の違いが上層に植生が有る無しで起こるとは考えがたい。すなわち、土壌呼吸速度は温度との間に指数関数的関係があり、温度が10℃上昇すると土壌呼吸速度も約2倍になる。それゆえ、土壌表面でのCO₂濃度は土壌表面温度によって大きく影響され、太陽からの直射光が当たる草地での土壌表面近くでの土壌中CO₂濃度が2次林のそれよりも高くなる傾向は推察できるが、深さが50cm以上においても草地の土壌中CO₂濃度が2次林のそれよりも高いのは、裸地化のためとは考えにくい。土壌中での温度分布は測定しなかったが、深さが50cmにもなれば、通常は、土壌温度の日変化は極めて少なく、裸地でも林内でも、その深さにおける温度の違いはなく、それによるCO₂濃度の明瞭な差は見られないと考えられる。そこで、2次林と草地での土壌中のCO₂濃度の違いが何に起因しているかを調べるために、土壌中の炭素含量を調べた(図1 2)。

焼き畑によって裸地化した草地における土壌中には、焼き畑を行った時に埋没したと考えられる樹木の炭化した木片が存在し、土壌中の炭素含量は2次林のそれよりも有意に高かった。草地の土壌中CO₂濃度が2次林よりも高かったのは、この炭化した木片が微生物活動によってCO₂となって土壌気相中に放出され、土壌中内CO₂濃度を高めていたと考えられる。しかし、草地での土壌中の炭素量が最も高かったのは深さ20~30cmであったのに対して、2次林と草地での土壌中のCO₂濃度の差が最も大きかったのは深さ70cmであった。土壌中のCO₂濃度プロファイルは単なる濃度拡散によって生じると考えられるため、土壌気相中のCO₂の流れが上から下に行くとは考えにくい。それゆえ、草地における土壌中CO₂濃度が2次林のそれよりも高かったのは、埋没していた木片、すなわちCO₂供給源の有無のみよっているのではないと思われる。また、炭素供給源が草地ほど多かったために微生物活性が2次林よりも草地で高かったために土壌中のCO₂濃度が2次林よりも高かったと考えられるが、微生物活動のための炭素供給源の影響が数十cm下にまで及ぶとは考えられない。

以上、裸地化した場所と森林、今回の測定では2次林、における土壌中のCO₂濃度に大きな差が見られたが、草地における埋没木片が土壌中のCO₂濃度に影響を与えているばかりではなく、裸地化した場所と林内の土壌とでは基本的に大気中へのCO₂供給の仕方が異なっているのではないかと考えられる。その一つに土壌孔隙の違い、乾燥化などが考えられるが、今後の研究に待たねばならない。

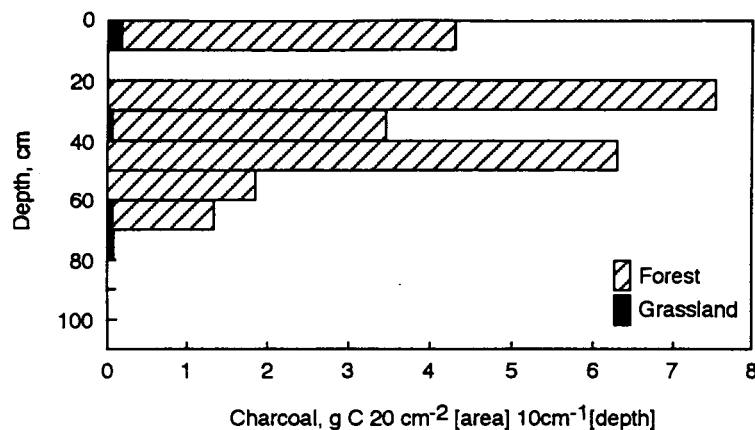


図1.3. 土壌中の埋没材の垂直分布.

5. 引用文献

- Bazzaz FA, Carlson RW, Harper JL (1979) Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature* 279 : 554-555.
- Dickmann DI, Kozlowski TT (1970) Photosynthesis by rapidly expanding green strobili of *Pinus resinosa*. *Life Science* 9 : 549-552.
- Hagihara A, Hozumi K (1986) An estimate of the photosynthetic production of individual trees in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. *Tree Physiology* 1 : 9-20.
- Koppel A, Troeng E, Linder S (1987) Respiration and photosynthesis in cones of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees* 1 : 123-128.
- Linder S, Nordstrom B, Parsby J, Sundbom E, Troeng E (1980) A gas exchange system for field measurements of photosynthesis and transpiration in a 20-year-old stand of Scots pine. *Swedish Conifer Forest Project Rechemical Research* 23 : 1-34.
- Linder S, Troeng E (1981) The seasonal course of respiration and photosynthesis in strobili of Scots pine. *Forest Science* 27 : 267-276.
- Mori S, Hagihara A (1991) Gross photosynthetic production of individual trees in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. *Bulletine of Nagoya University Forest* 11 : 1-14.
- Ninomiya I, Hozumi K (1981) Respiration of trees. I. Measurement of repiration in *Pinus densi-thunbergii* Uyeki by an enclosed standing tree method. *Journal of Japanese Forestry Society* 63 : 8-18.
- Ninomiya I, Hozumi K (1981) Respiration of trees. II. Measurement of nighttime repiration in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. *Journal of Japanese Forestry Society* 65 : 193-200.
- Norman JM, Jarvis PG (1974) Photosynthesis in Sitka Spruce (*Pice sitchensis* (Bong.) Carr.) . III. Measurements of canopy structure and interception of radiation. *Journal of Applied Ecology* 11 : 375-398.
- Ogawa K, Hagihara A, Hozumi K (1985) Growth analysis of a seedling community of *Chamaecyparis obtusa*. I. Respirationconsumption. *Journal of Japanese Forestry Society* 67 : 218-227.
- Ogawa K, Hagihara A, Hozumi K (1988) Photosynthesis and respiration in cones of hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) . *Journal of Japanese Forestry Society* 70 : 220-226.
- Pearcy RW (1983) The light environment and growth of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58 19-25
- Pearcy RW (1990) Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Physiology and Plant*

Molecular Biology 41 : 421-453.

- Rook DA, Sweet GB (1971) Photosynthesis and photosynthate distribution in Douglas-fir strobili grafted to young seedlings. Canadian Journal of Botany 49 : 13-17.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964a) A quantitative analysis of plant form -the pipe model theory. I. Basic Analysis. Japanese Journal of Ecology 14 : 97-105.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964b) A quantitative analysis of plant form -the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Japanese Journal of Ecology 14 : 133-139.
- Takenaka A (1987) Analysis of light transmissivity of forest canopies with a telephoto method. Agricultural and Forest Meteorology 40 : 359-369.
- Smith NJH, Williams JT, Plucknett DL, Talbot JP (1992) Tropical forests and their crops. Cornell University Press, Cornell
- Whiley AW, Schaffer B, Lara SP (1992) Carbon dioxide exchange of developing avocado (*Persea americana* Mill.) fruit. Tree Physiology 11 : 85-94.

[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、マレーシア農科大学との共同研究として行なわれている。

研究発表の状況

誌上発表

- 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.
- 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.
- 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) .
- 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.
- Ogawa, K., A. Furukawa, A. Hagihara, A.M. Abdullah and M. B. Awang (1995) In situ CO₂ gas-exchange in fruits of a tropical tree, *Durio zibethinus* Murray. Trees 9 : 241-246.
- 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.

口頭発表

- 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. 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)

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.

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)