

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

(2) 主要樹種の環境適応機構の多様性に関する研究

研究代表者 森林総合研究所 森林環境部 環境生理研究室 松本 陽介

農林水産省 林野庁 森林総合研究所

森林環境部 環境生理研究室

松本陽介・石田 厚・重永英年・上村 章

北海道支所 樹木生理研究室

丸山 温

元森林環境部 群落生態研究室 (現 JICA、インドネシア駐在)

藤間 剛

(委託先) 早稲田大学 人間科学学部

森川 靖

農林水産省 国際農林業研究センター 林業部

大角泰夫

マレーシア連邦国 マレーシア森林研究所 (Forest Research Institute Malaysia, FRIM)

環境科学部 (Environmental Sciences Division)

Son Kheong Yap, Ang Lai Hoe

平成5～7年度合計予算額 28,455 千円

(平成7年度予算額 7,450 千円)

[要旨] フタバガキ科樹種は、熱帯林生態系を特徴づけるエマージェント層を構成する樹種群であり、かつ熱帯における主要木材生産樹種群である。その成長や生態生理特性を明らかにするために、主にフタバガキ科樹種を対象に、P-V法を用いた水分特性、および携帯式光合成・蒸散測定装置等を用いた個葉の光合成特性や水蒸気拡散コンダクタンス特性などを測定し、その特性の評価を行い、環境適応機構の多様性を以下のように明らかにした。

フタバガキ科樹種の苗木における水分維持能力は低いが、若齢木や成木では、葉の形態的な乾燥適応のみならず、浸透圧調節による水分維持能力を高めていること。また、水ストレスや温度や光環境に対する適応機構は、樹種間差が認められ、*Shorea platyclados* および *Hopea odorata* は、高温、および水ストレスに対する適応性がフタバガキ科樹種のなかでは比較的高いこと。いっぽう、*S. assamica* では、光要求度が強く光合成の最適温度が比較的低く高温域での低下が大きく、かつ水ストレスに弱いこと。早生樹である *Acacia mangium* の光合成速度は、熱帯樹種のなかでは比較的高いが、温帯の代表的な早生樹であるカバノキ類とほぼ同等であること。また、フタバガキ科樹種の光合成速度は、温帯の常緑広葉樹類とほぼ同じ範囲にあり、*Dipterocarpus oblongifolius* や *S. leprosula* は比較的高いが、*D. cornutus* や *S. ovalis* などは低いこと。フタバガキ科樹種のうちでも比較的成長の早い *S. leprosula* と早生樹である *A. mangium* の水蒸気拡散コンダクタンスなどの比較から、前者は吸水抵抗が大きいため気孔閉鎖を起こしやすく、その結果十分なCO₂供給が妨げられ光合成の日中低下が起こりやすいこと。高温多湿な熱帯多雨林を構成する樹種においても、*S. assamica* のように大きな光合成の日中低下を示すものが少なからずあること。高木の陽樹冠を構成している葉は、様々な葉齢構成を持っており、その葉齢によっても、また、同様な葉齢であっても、光合成速度が異なること。などが明らかになった。

[キーワード] : 熱帯樹木、水分特性、光合成特性、半島マレーシア

I. はじめに

地球上に生命が誕生しておよそ 35 億年であるが、環境が生命を育み、生命はまた環境を変化させて緑豊かな地球生命圏をつくりあげた。しかしいま、豊かな地球生命圏のなかで、およそ 200 万年前に現れた人類が自らの生命圏を危機に陥れようとしている。爆発的な人工増加と生産活動は、大気を汚しオゾン層を破壊して生命圏を守る成層圏まで影響を及ぼし、いっぽうでは、化石燃料の消費や森林の破壊によって大気中の CO₂濃度を上昇させ、人類の生存に関わる気候変動をもたらそうとしている。

熱帯林は陸地面積のわずか 6% にしかすぎないが、地球上の陸上生態系のおよそ半分のバイオマスを保有し、その量的豊かさ、生産力の高さは、人類の生存に大きく関わる地球環境の形成と維持に大きな影響を与えている。その熱帯林には、地球上の生物種の半分以上におよぶ多様な動植物種が生息している。

これらの動植物種が相互に依存し、影響し合うことによって、熱帯林生態系が形成され、維持されているが、それを保全するためには、この複雑な生態系を理解することが不可欠である。すでに熱帯林生態系は毎分およそ 21ha の速度で急速に消失しており、動植物種の維持が困難になりつつあり、生物資源確保、維持からも熱帯林生態系を構成する動植物種の多様性を保ち得ている要因を早急に解明する必要がある。

フタバガキ科樹種は、熱帯林を特徴づけるエマージェント層を構成する主要な樹種である。また、その材はラワン材として知られるように、林業的に非常に有用であるため、商業伐採の対象となっている。このフタバガキ科樹種は、耐陰性樹種として知られており、生育の初期には適度な被陰を必要とし、オープンプランティングには適していないと一般的に考えられている。一方、早生先駆樹種は強光を必要とし、オープン条件下でも植栽することができる。最近の研究では、いくつかのフタバガキ科樹種ではオープン条件下でも植栽が可能であることが示されているが、経験に基づく知見に留まっている。このように、熱帯林生態系の主要な樹種群であり、また、林業的にも利用価値の高い樹種群でありながら、フタバガキ科樹種とその生態生理特性は未解明である。

ここでは、様々なフタバガキ科樹種の水分特性、およびガス交換特性を、生育地の微環境と関連させて明らかにし、その特性の評価を行い、環境適応機構の多様性を明らかにすることを目的とする。

II. 調査地、材料、および方法

A. フタバガキ科樹種の水分特性

熱帯多雨気候における自然条件下に生育するフタバガキ科数種の成木および若齢木の陽葉と、十分な灌水を行って育てた苗畑苗における水分特性を、P-V 曲線法 (Tyree & Hammel 1972) によって調べ比較した。

用いた材料は、マレーシア連邦国半島マレーシアに位置するマレーシア森林研究所 (FRIM、北緯約 3°) 構内に成育する *Shorea assamica*, *S. platyclados*, *Hopea odorata*, *Dryobalanops aromatica*,

および *Neobalanocarpus heimii* の1年生苗木、*S. assamica*, *S. platyclados*, *H. odorata* の若齢低樹高木、および *D. aromatica*, *N. heimii* の壮齢高樹高木である。

材料の採取場所で枝（長さ1m程度）を水切りし、吸水させた後ポリ袋に密封し、FRIMの実験室に持ち帰った。持ち帰った材料から30cm程度の枝を切りとり、再度水切りをして十分吸水させた後、単葉を切りとって測定に用いた。切りとった試料から室温条件で蒸散により徐々に水分を失わせながら、分析天秤とプレッシャーチャンバー（米国ソイルモイスチャー社製）を用いて、相対含水率と木部圧ポテンシャルの測定を繰り返し行い、P-V曲線（Tyree & Hammel 1972、丸山・森川 1983）を作成した。木部圧ポテンシャルの値はそのまま水ポテンシャル（ Ψ_w ）とした。

P-V曲線から、膨圧（圧ポテンシャル、 Ψ_p ）を失って萎れを起こすときの水ポテンシャル（ Ψ_w^{wil} ）およびその時の相対含水率（ RWC^{wil} ）、飽水時の浸透ポテンシャル（ Ψ_s^{sat} ）などのパラメータを求めた。細胞壁の体積弾性係数（ ϵ ）は、細胞の体積変化に対する圧ポテンシャルの変化の割合から次式によって求め、その最大値を ϵ_{max} とした。

$$\epsilon = V \cdot d\Psi_p / dV \quad (1)$$

飽水時の生細胞内液量（ V_o ）とそれにとけ込んでいる溶質のosmole数（ N_s ）は、 Ψ_s^{sat} を表す次式から求めた。

$$\Psi_s^{sat} = R \cdot T \cdot N_s / V_o \quad (2)$$

B. フタバガキ科樹種の光—および温度—光合成特性

フタバガキ科樹種の若齢木の陽樹冠から得た陽葉について、切り枝法による温度および光強度と光合成速度の関係を調べた。

材料は、FRIM構内に成育する *S. assamica*, *S. platyclados*, *S. macroptera*, *D. aromatica*, *H. odorata*

および *N. heimii* の6樹種である。早朝に生育場所から長さ40～60cmの枝を採取し、直ちに水上げを行い、FRIMの実験室に持ち帰った。再度の十分な吸水処理の後、FRIMの実験室を借用して、切り枝法（松本・根岸、1982）による光—光合成曲線、および温度—光合成曲線の測定を行った。測定には携帯式光合成蒸散測定装置（SPB-2、ADC-島津）および日本で自作し現地に持ち込んだ移動式人工気象箱装置を用いた。いずれの曲線の測定においても、光量および温度は往復させて測定した。測定は、1992年3月に予備的測定を行った後、1992年11月に行った。

切り枝による光合成の測定において、今回用いた熱帯樹種では切り葉の水揚げが悪く、温帯樹種に比べきわめて新鮮なうちに測定を終えるなどの工夫が必要であった。また、気孔開度の周期的な変動のため、測定中の光合成速度の変動が大きく、一定条件下での安定した結果を得るのにやはり長時間を要した。

なお、葉の水分特性や光合成速度測定は、材料が新鮮であるうちに行う必要があるため、現地での測定が不可欠であるが、現地実験室での測定中の停電や断水により、測定の中断、やり直しの事態が極めて多かった。日本国内での測定にくらべ非常に非効率で測定作業の大きな弊害となった。

C. 熱帯樹種の光合成速度および水利用効率

熱帯樹種 17 種の苗木の光合成速度および水利用効率を比較した。

材料は、フタバガキ科樹種である *Shorea assamica*, *S. parvifolia*, *S. macroptera*, *S. pauciflora*, *S. c*
urtisii, *S. leprosula*, *S. ovalis*, *Dipterocarpus kerrii*, *D. cornutus*, *D. oblongifolius*, *Dryobalanops aromatic*
a, および *Hopea nervosa* の 12 樹種、非フタバガキ科樹種の *Scaphium spp.*(現地名、Kembang se
mangkok), *Hevea brasiliensis*(同、Getah), *Gonystylus spp.*(同、Ramin), *Terminalia catappa*(同、Jel
awai ketapang), および *Acacia mangium* の 5 樹種、合計 17 樹種である。これらの材料は、国際協
力事業団 (JICA) とマレーシア連邦国 Peraw 州森林局において共同で行われている " 複層林 "
プロジェクト (MSFMP) の苗畑で育てられた (50% 遮光、毎日灌水) 苗木である。各樹種と
も 3 個体からそれぞれ 2 枚ずつ計 6 枚の健全な葉を測定に用いた。

これらについて、気孔が十分開いている午前中 (おおむね 9:00 ~ 11:00 の間) の光合成速度
(P_n)、蒸散速度 (T_r) に加え、葉温 (T_{leaf})、気温 (T_{air})、相対湿度 (RH)、光合成
光量子束密度 (PPF) を同時に測定した。測定には、携帯式光合成測定装置 (H-4、ADC 社)、
携帯式蒸散速度測定装置 (Li-1600、Li-Cor 社)、および携帯式温湿度計 (HN-K、チノ社) を
用いた。また、測定時に苗木に当たる PPF は約 500 ~ 約 1,000 $\mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の範囲とした。
測定は 1994 年 10 月に予備測定を行い、1995 年 10 月に行った。

なお、水蒸気拡散コンダクタンス (G_w) は、 T_r の値を同時に測定した T_{air} と RH をもとに
求めた大気の水蒸気欠差で除して計算した。

D. *Shorea leprosula* と *Acacia mangium* の水蒸気拡散コンダクタンスの日変化

フタバガキ科樹種である *Shorea leprosula* 稚樹と早生樹種である *Acacia mangium* 稚樹の蒸散速
度 (T_r)、および水蒸気拡散コンダクタンス (G_w) の日変化を調べ、両種の水消費特性およ
び気孔開度調節特性を比較した。

調査地は、MSFMP で設定された帯状更新試験地 (Chikus Forest Reserve に隣接) である。こ
の試験地内に、*Acacia mangium* 林に、1、2、4、8、16 列伐開の試験区が多数設けられ、1
992 年に 3 種の郷土樹種が植栽された試験区画がある (Iwasa ら、1993)。本研究では、この
うち、樹高約 12m (植栽後約 3 年、植栽間隔南北 3.0m x 東西 3.7m) の *A. mangium* 林を南北に
4 列伐採 (幅約 12m、plot C)、および東西に 16 列伐採 (同約 59m、plot E) された試験区
を用いた。それぞれの試験区内で、約 15 ヶ月前に植栽された *S. leprosula* 稚樹と天然更新してい
た *A. mangium* 稚樹を測定に用いた。測定に用いた個体はいずれもそれぞれの試験区のほぼ
中央に位置するものを用いた。したがって、plot C の個体は日中約 2 ~ 3 時間程度しか直達光
が当たらないが、plot E のものは日中を通じて直達光が当たりほぼ裸地の環境に近い。

これらの稚樹において、 T_r 、 G_w 、葉温 (T_{leaf})、および葉の水ポテンシャル (Ψ_w) を 2
~ 3 回 / 時の割合で測定した。 T_r 、 G_w 、 T_{leaf} はスーパーポロメータ (Li-1600、Li-Cor) で、
 Ψ_w はプレッシャーチャンバー (Soil Moisture) で測定した。また、気温 (T_{air})、相対湿度
(RH)、光合成光量子束密度 (PPF) を微気象測定装置 (Kadec、コーナーシステム) を用
いて、5 分おきに測定した。

なお、大気の水蒸気欠差 (VPD_{air}) は気温における飽和水蒸気圧と大気の水蒸気圧との差に
よって、葉 - 大気の水蒸気欠差 (VPD_{leaf}) は葉温における飽和水蒸気圧と大気の水蒸気圧と
の差によって求めた。また、土の水ポテンシャル (Ψ_{soil}) は、日の出前の稚樹の葉の水ポテン

シャル (Ψ_{w-dark}) が土のそれと平衡に達しているとして、 Ψ_{w-dark} の値を用いた。土壌-葉の水分通導コンダクタンス (L) は、 $L = Tr / (\Psi_{soil} - \Psi_w)$ によって計算した。

E. フタバガキ科樹種の光合成、蒸散、水蒸気拡散コンダクタンス、および葉の水ポテンシャルの日変化

フタバガキ科樹種を用いて、光合成速度、蒸散速度、水蒸気拡散コンダクタンス、および葉の水ポテンシャルを測定し、ガス交換特性および水分状態を比較した。

FRIM 構内に生育する *Shorea assamica*, *S. platyclados*, および *Hopea nervosa* の若い植栽木 3 樹種を材料とした。樹高は 2 ~ 4m である。また、パソ保護林内の低地フタバガキ林内に建てた樹冠アクセスタワーを用いて、非フタバガキ科樹種である *Xanthophyllum amoenum*, *Dipterocarpus sublamellatus*, *Ptychopyxis caput-medusae*, およびフタバガキ科樹種である *Neobalanocarpus heimii* の天然性高木 (樹高 35 ~ 50m) の 4 樹種を材料とした。いずれの測定においても、日当たりの良い 3 ~ 5 枚の葉を選び用いた。

光合成速度の測定には、携帯式光合成蒸散測定装置 (SPB-2、英国 ADC 社-島津製作所) を、蒸散速度の測定には、スーパーポロメータ (LI-1600、米国 LiCor 社) を、水ポテンシャルはプレッシャーチャンバー (Model3000、米国 Soil moisture 社) を用いた。測定は、日の出 (現地時間で 7 時頃) 頃から始め、1 ~ 2 回/時の割で、天候の許す限り、日没まで行った。

F. *Dryobalanops aromatica* 成木の光合成、気孔コンダクタンスの日変化

樹冠アクセスタワーを用いて、樹高約 40m の *Dryobalanopsis aromatica* 成木の陽樹冠内の微環境、および陽樹冠葉のガス交換速度を調べ、成木の光合成生産における生理的過程を明らかにした。

測定には、FRIM 構内の林分高約 38m の *D. aromatica* 林内に建てた高さ約 40m の樹冠アクセスタワーを用いた。用いた材料は、樹高約 38m の *D. aromatica* の成木の陽樹冠内 (地上高約 35m) の比較的若い葉と古い葉である。これらの葉の光合成速度 (P_n) および水蒸気拡散コンダクタンス (G_w) の日変化の測定を、携帯式光合成蒸散測定装置 (LCA-4、ADC) を用いて行った。これらガス交換の測定は、1 時間に 3 ~ 4 回行った。一回の測定には 6 ~ 7 枚の葉を用いた。なお、葉が非常に割れやすいので、同じ葉で 2 度測定を行うことはさけた。

また、微気象要素は、光合成有効放射密度 (PPFD)、相対湿度 (RH)、気温 (T_{air})、葉温 (T_{leaf}) を測定した。PPFD の測定には光量子センサー (IKS-25、小糸工業) を、RH の測定にはアスマン通風式乾湿計 (いすゞ製作所製) または湿度センサー (CHS-APS XD3、TDK) を、 T_{air} の測定には白金抵抗測温計 (Pt 100 Ω 、Model KDC-S3、コーナシステム社製) を、 T_{leaf} の測定には直径 0.1mm の銅コンスタンタン熱電対 (林電工社製) を用いた。 T_{air} と RH のセンサーはアルミ箔の傘で直達光が当たらないようにした。測定は 1994 年 10 月 20 日、21 日と 11 月 11 日に行った。

III. 結果および考察

A. フタバガキ科樹種の水分特性

P-V法による葉の水分特性の測定結果を表-1に示す。しおれを起こす水ポテンシャル (Ψ_w^{1p})、十分吸水したときの浸透ポテンシャル (Ψ_s^{1p}) は、乾燥抵抗性を比較する上で重要なパラメータであり、値が低いほど水ストレスに対して膨圧を維持しやすく、乾燥抵抗性が高いと言える。また、 Ψ_w^{1p} および Ψ_s^{1p} の値が低いほど気孔が閉じ始めるときの水ポテンシャルの値が低くなる傾向が認められている (Lakso 1983)。

表において、各樹種の苗木におけるしおれを起こす水ポテンシャル (Ψ_w^{1p}) および十分飽水したときの浸透ポテンシャル (Ψ_o^{1p}) は、それぞれ -1.43 ~ -1.66 MPa および -1.23 ~ -1.39 MPa と比較的高い範囲であったが、自然状態に生育する若齢木や成木では、いずれも苗木に比べて低かった。すなわち、自然条件下で生育する成木の葉の乾燥抵抗性は、適潤条件下の苗木に比べて高いといえる。このような着葉位置の高さによる乾燥抵抗性の違いは、スギ (*Cryptomeria japonica*) でも認められており (丸山ほか 1989)、また同じ個体の陽葉でも樹冠の上部と下部で水分特性は異なる (丸山ほか 未発表)。水ポテンシャル (Ψ_w) は高さによっても左右され、通導抵抗を込みにして、その勾配は $0.015 \sim 0.020 \text{ MPa} \cdot \text{m}^{-1}$ 程度と見積もられる (森川・丸山 1987)。したがって、たとえば 25m の高さの差があれば、 $0.4 \sim 0.5 \text{ MPa}$ 程度の Ψ_w の違いが生じており、成木の樹冠葉は苗木に比べて常に水ストレスを受けやすい状態にあると言える。成木の葉が苗木と比べて乾燥抵抗性が高いことは、このような理由によると考えられる。

しおれを起こすときの相対含水率 (RWC^{1p}) は、*Shorea assamica* を除き、若齢木や成木のほうが低かった。細胞体積弾性率 ($\epsilon_{m.s.}$) は、苗木のほうが小さい傾向が認められ、柔軟で弾性に富んだ細胞壁を持っていた。

さらに、葉の単位面積当たりの重さ (DW/LA) は、若齢木や成木のほうが大きく、葉面積当たりの細胞壁量が多かった。植物は水ストレスに適應するために、葉細胞で浸透圧調節を行っているが、*S. platyclados* および *N. heimii* の若齢木や成木では細胞内の溶質量 (N_s) を増加させ、*S. assamica* と *D. aromatica* の若齢木や成木では細胞内の液量 (V_o) を減少させ、また *H. odorata* の若齢木では溶質増加と液量減少の双方で Ψ_o^{1p} を低下させることで水ストレスに適應していることが明らかになった。すなわち、成木の葉は厚く、乾性形態を示しており、すでに述べたように膨圧の維持だけでなく、形態的にも高樹冠に位置することからおこる水ストレスに適應していると考えられる。

B. フタバガキ科樹種の光—および温度—光合成特性

図-1に *S. assamica*, *S. platyclados*, *S. macroptera*, *D. aromatica*, *H. odorata*, および *N. heimii* の陽葉の温度—光合成曲線を示した。それぞれの樹種の最適温度は $28 \sim 35 \text{ }^\circ\text{C}$ の範囲にあり、*S. platyclados* で高く、*S. assamica* で低かった。*S. macroptera*, *S. assamica*, *D. aromatica*, および *N. heimii* では、高温側で光合成速度 (P_n) の低下が大きく、乾燥に比較的強いと言われている *H. odorata* や、*S. platyclados* では、最適温度を外れても P_n 低下は比較的少なかった。また、*N. heimii*, *S. macroptera* および *D. aromatica* は、比較的成長の遅い樹種であるが、*H. odorata* と *S. assamica* に比べて最適条件下における P_n が低かった。

図-2に *S. assamica*, *S. platyclados*, *S. macroptera*, *D. aromatica*, *H. odorata*, および *N. heimii* の陽葉の光—光合成曲線を示した。最適温度における、それぞれの樹種の陽葉の光飽和点は、450

～ $620 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の範囲にあり、光要求度の高い樹種 (Symington 1943) である *S. assamica* で最も高かった。Mori ら (1990) の報告によれば、*N. heimii*、*D. aromatica*、および *S. assamica* の光飽和点は $200 \sim 300 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の範囲にあり、今回得られた値よりかなり低い。これは、野外の最大光量の 1/2 以下の $400 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の条件で材料を育てていたため、材料が陰葉化していたためと考えられる。今回、野外に成育する材料を用いて得られた結果では、耐陰性が強く成長の遅いと言われる *N. heimii* でも、その光飽和点は他のフタバガキ科樹種や国内の多くの樹種 (松本 未発表) と同様に $400 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上の光強度にあった。

図-1 および 2 において、それぞれの樹種の P_n の最大値は、 $5.6 \sim 10.8 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の範囲にあった。この値は Koyama (1981) の報告した値と大差なかったが、Mori ら (1990) が国内のファイトトロンで育成した材料で得た値に比べやや大きかった。*N. heimii*、*S. macroptera* および *D. aromatica* は、比較的成長の遅い樹種であるが、*H. odorata* と *S. assamica* に比べて P_n が低かった。丘陵フタバガキ林の主要構成種である *S. platyclados* も、 P_n が低かった。

これらの検討の結果、以下のことが言えよう。すなわち、*Shorea assamica* は、光-光合成曲線から、光飽和点が高く、光要求度の強い樹種であること、温度-光合成曲線から最適温度が比較的低温、高温側の光合成低下が大ききことが明らかになり、これまでの水分特性の解析から得られた水ストレスに弱いことと相まって、熱帯林造成の目的には適さないことが示唆された。いっぽう、*S. platyclados* および *H. odorata* は、高温に対する適応性、水ストレスに対する適応性の面で、今回検討した樹種の中では優れていた。

C. 熱帯樹種の光合成速度および水利用効率

図-3 にフタバガキ科樹種 12 種と非フタバガキ科樹種 5 種の光合成速度と水利用効率の関係を示した。樹種ごとに示した値は 3 個体 6 枚の葉の平均値である。光合成速度は 400ppm 換算値である。また、水利用効率は光合成速度 (P_n) を水蒸気拡散コンダクタンス (G_w) で除した値を用いた。すなわち、短時間における水利用効率を示している。

図において、比較した 17 樹種のうち、 P_n は光要求度が高い早生樹である *A. mangium* が $19.2 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ と最も大きかった。フタバガキ科樹種の P_n は前者の半分以下であったが、なかでも *Dipterocarpus oblongifolius* や *Shorea leprosula* 等が比較的 P_n が高く、*D. cornutus* や *S. ovalis* 等などは約 $3 \sim 4 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ と低かった。図示はしていないが、 G_w では $1.24 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ と *A. mangium* が最も大きく、フタバガキ科樹種で最も大きかった *D. oblongifolius* でも $0.47 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ と前者に比べ 40% 以下であり、最小値は *S. parvifolia* と *D. kerrii* の $0.09 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ と前者の約 7% と極めて低かった。

P_n の温帯性樹種約 50 種の測定例では、おおむね $5 \sim 25 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ である (松本ら、未発表)。常緑広葉樹はおおむね $5 \sim 15 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の範囲内、また落葉性広葉樹でおおむね $10 \sim 25 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の範囲である。このことから、*A. mangium* の P_n は温帯の落葉広葉樹、とりわけカバノキ類やポプラ類などとほぼ同じ、フタバガキ科樹種は、常緑広葉樹類とほぼ同様な値である。

また、比較した樹種中で水利用効率が高かったのは、*Scaphium* spp., *Hevea brasiliensis* であり、フタバガキ科樹種では *Dryobalanops aromatica*, *S. parvifolia*, *S. macroptera*, *D. kerrii* 等が高かった。いっぽう、*A. mangium* は水利用効率が最も悪く、*D. oblongifolius*, *D. cornutus*, *Terminalia catapp*

a. *S. assamica*, および *S. ovalis* は次いで悪かった。

Pn および水利用効率とも高い樹種はなかった。いっぽう、両者とも低い樹種として、*D. cornutus*, *S. ovalis*, および *S. assamica* があげられた。これらの樹種は、湿潤環境を好むが、競合する樹種がある場合には競争に負けやすいと考えられ、その自然分布はかなり点在的であろうと考えられる。

なお、*S. assamica* については、B. の項の切り枝法で測定した Pn が約 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上と高く、ここで得られた Pn はこれらに比べ低い。さらに、Gw も E. の項の若齢木で得た測定値に比べ 1/3 と低い。生育環境による Pn および Gw の変動の大きい樹種、特に Pn については窒素要求度が高いのではないかと考えられるが、現時点では理由は不明である。

D. *Shorea leprosula* と *Acacia mangium* の水蒸気拡散コンダクタンスの日変化

図-4に *Shorea leprosula* 稚樹と *Acacia mangium* 稚樹の水蒸気拡散コンダクタンス (Gw)、蒸散速度 (Tr)、葉の水ポテンシャル (Ψ_w)、気温 (T_{air})、水蒸気飽差 (V.P.D.)、および光合成有効光量子密度 (PPFD) の日変化を示した。図において、plot C (4列伐開)、plot E (16列伐開)とも、*S. leprosula* では、午前中、PPFDが増加するにつれ急速にGwが増加した。plot Eでは、Gwは10:30 (現地時間)に $350 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ のピークに達し、再び葉が陰となる15:00まで低下を続けた。plot CではGwは10:30以後も徐々に増加を続け、12:00に $410 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ のピークに達し、以後急激に低下した。これらは、晴天の日でも、日中2~3時間しか直達光が当たらないplot Cより、ほぼ裸地と見なせ日中直達光が当たり続けるplot Eにおいて、気孔を介したガス交換がより強く制限されていることを示唆する。

S. leprosula の蒸散速度は、plot C、Eとも、午前中、Gw、葉-大気間蒸気圧欠差 (VPD_{leaf}) の上昇にともない増加した。plot Cでは午前中はTrは増加を続け、12:00に $6.3 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ のピークに達し、以後、Gwの急激な低下のため、低下した。一方、plot Eでは、10:30の $3.8 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ のピーク後も、Gwの低下に関わらず低下を示さなかった。

A. mangium では、plot Eにおいては、GwとTrは、PPFDの日変化と類似しており、午前中、PPFDの増加にともない増加し、日中は比較的一定値を維持し、葉が陰になると低下した。直達光下でさえも、蒸散による蒸発冷却のため、葉温 (T_{leaf}) および VPD_{leaf} は、 T_{air} 、VPD_{air} よりも低く維持された。一方、plot Cでは、GwはPPFDの変化に関わらず日中は比較的一定の値であり、Trは、およそ14:00まで増加を続け、その後低下するという、VPDに付随したパターンを示した。plot Cとplot Eにおいて、Gw、Trの最高値は *S. leprosula* に比べてかなり大きな値であった。

両樹種とも Ψ_w は Tr のパターンと関連していた。plot Cでは、 Ψ_w は午前中低下し、12:00から14:00の間に約 -1.4MPaの最低値に達し、以後回復した。plot Eでは、午前中急速に低下し、日中は -0.85 から -1.2MPaの範囲で維持され、15:00以降回復した。樹種間で比較すると、日中の Ψ_w は Tr が大きく異なるにも関わらず同程度の範囲であった。

土壌-葉の水分通導コンダクタンス (L) は plot C と E でそれぞれ、*S. leprosula* では 6.4 、 $5.4 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ 、*A. mangium* では 10.1 、 $12.2 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ であった。*A. mangium* では、*S. leprosula* と比較して、同じ Tr では Ψ_w がより高く、これは高い L に起因するものであった。この結果は、*S. leprosula* より *A. mangium* のほうがより水分の利用性が高いことを

意味する。高いLは、*A. mangium*のTrが大きい日中において、高いGwの維持を可能にしている理由である。

E. フタバガキ科樹種の光合成、蒸散、水蒸気拡散コンダクタンス、および葉の水ポテンシャルの日変化

図-5に *Shorea assamica*, *S. platyclados* および *Hopea nervosa* の若齢木における光合成速度 (Pn) および水蒸気拡散コンダクタンス (Gw) の日変化を示した。いずれの樹種も Pn の日変化は、Gw とよく似た変動を示した。これは、自然条件下での光合成速度は、温度や日射量といった環境に影響

を受けるだけでなく、それ以上に自身の気孔開度にも大きく影響を受けているためである。

図において、*S. assamica* は日の出後およそ4時間でPnおよびGwは大きく低下した。いっぽう、*H. nervosa* および *S. platyclados* では日変動が少なく、Pn および Gw はほぼ一定であった。このことから *S. assamica* は、水の供給が十分にあり、かつ、水消費があまり無いような環境、すなわち、低湿地、谷筋、雲霧帯などの湿潤環境に適した樹種と考えられる。いっぽう、*S. platyclados* や *H. nervosa* のような、常に一定のPnおよびGwを保てる樹種では、比較的乾燥した環境でも良好な成育が可能と考えられる。

一般に、熱帯降雨林地域では、比較的高温ではあるが降雨が多いので湿潤環境下にあり、そのために生産速度も大きいと考えられがちであるが、熱帯多雨林を構成する樹種においても、温帯のスギなどと同様 (松本ほか, 1992) に、光合成生産を妨げるほどの水ストレスが大きい樹種も少なからずあることが明らかになった。

F. *Dryobalanops aromatica* 成木の光合成、気孔コンダクタンスの日変化

図-6にガス交換測定を行った日の光合成有効放射密度 (PPFD), 相対湿度 (RH), 気温 (T_{air}), 葉内と大気間の水蒸気圧欠差 (VPD) を示す。調査地での日の出、日の入り、南中はそれぞれ7:00, 19:00, 13:00であった。毎日14:00以降は強い雨がふった。10月20日と21日の最大PPFDは比較的低く、約 $1,000 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ であった。これは、山火事や焼き畑による dry haze が原因であった。一方、dry haze が少なかった11月11日はPPFDの最大値が高く、 $2,000 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ まで上昇した。樹冠部の葉は、露により直達光が当たるまで濡れたままであった。朝の露と午後の雨はRHを高くしVPDを減少させた。日中の気温は32℃を越えることは希であった。日中の葉温はおよそ33℃であった。

図-7に *Dryobalanops aromatica* 成木の光合成速度 (Pn)、水蒸気拡散コンダクタンス (Gw)、大気中のCO₂濃度 (Ca)、葉内空隙のCO₂濃度 (Ci)、大気と葉内の間のCO₂濃度の差 (Ca-Ci) の平均値と変動係数 (C.V.) を示す。日中のPnとGwは測定した葉ごとに大きく異なっていた。若い葉と古い葉のPnの最大値は、それぞれ $12 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $10 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ であった。これらの値は、B. およびC. の項で明らかにしたようにフタバガキ科の主な樹種の中では比較的高い値であった。光飽和条件下ではGwとPnの間に直線関係が見られた。これは、特に古い葉で顕著であった。Ca-Ciの変動係数は、PnやGwの変動係数より低かった。このことはCiは一定に保持されていることを示している。これらのデータは、Wong et al (1979) の mesophyll assimilation (Pn/Ci) がCi一定にするようにそれぞれの葉のGwの最大値を制御してい

るという仮説を支持している。また、 C_i/C_a は 0.69-0.73 と比較的高かった。このことは、*D. aromatica* の樹冠の葉の光合成が、気孔によりあまり制限されていないこと、non-conservative な水利用をしていることを示している。この点、E. の項の若いすなわち樹高の低い木の結果と異なる。樹種の違いか、またはサイズの違いによるのか今後の研究に待ちたい。

IV. おわりに

本研究は、マレーシア国、マレーシア森林研究所との共同研究として実施している。カウンターパートは、環境科学部 (Environmental Sciences Division) の Dr. Son Kheong Yap 氏および Ang Lai Hoe 氏である。

調査にあたり、国際協力事業団が行っている "複層林" プロジェクトにお世話になった。坂本元リーダー、岩佐 前リーダー、佐古田 現リーダーはじめ関係スタッフの皆様に感謝いたします。

主要な熱帯樹種の水分特性、光合成特性、および水蒸気拡散コンダクタンス特性などが苗木レベルと成木レベルでそれぞれ明らかになった。熱帯林が減少している状況を改善するための熱帯林の修復、および有用樹種の造林・補植に関する根本的・基礎的な知見が得られたと言えよう。これらの成果は、地球レベルでの環境保全を積極的に推進すること、および熱帯林の商用伐採後などの森林再生を推進するための技術開発に活用できる。

V. 引用文献

- Iwasa, M., Roslan, A., and Mangsor, M. Y. (1993) The establishment of multi-storied forest in Peninsula Malaysia -Underplanting of Dipterocarpaceae in *Acacia mangium* plantation-. Proc. of International Workshop BIO-REFOR, Yogyakarta 66-68.
- Koyama, H. (1981) Photosynthetic rates in lowland rain forest trees of Peninsular Malaysia. Jpn. J. Ecol. 31:361-369
- LAKSO, A. N. (1983) Morphological and physiological adaptations for maintaining photosynthesis under water stress in apple tree. In "Effects of stress on photosynthesis (MARCELLE, R. et al. ed.)". 85-93, Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers(Hague)
- 丸山 温・森川 靖 (1983) 葉の水分特性の測定 - P-V 曲線法 -. 日林誌 65:23-28
- 丸山 温・太田敬之・正木 隆・丹下 健・松本陽介 (1989) スギ樹冠上部の葉の水分特性. 林木の成長機構 3, 19-25
- 松本陽介・根岸賢一郎 (1982) 林内および伐採跡地に生育するシラベ前生稚樹の光合成・呼吸. 日林誌 64(5), 165-176
- 松本陽介・丸山 温・森川 靖 (1992) スギの水分特性と関東平野における近年の気象変動 - 樹木の衰退現象に関連して -. 森林立地 34(1), 2-13
- 森川 靖・丸山 温 (1987) 生長と水 (樹木の生長と環境. 畑野健一・佐々木恵彦編著, 383pp., 養賢堂、東京). 297-330
- Mori, T., Nakashizuka, T., Sumizono, T., and Yap, S. K. (1990) Growth and photosynthetic responses to temperature in several Malaysian tree species. Journal of Tropical Forest Science 3(1):44-57
- Symington, C. F. (1943) Foresters' manual of dipterocarps. Malay Forester Rec. 16.
- TYREE, M. T. and H. T. HAMMEL (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. J. Exp. Bot. 23, 267-282
- Wong, S. C., Cowan, I. R., and Farquhar, G. D. (1979) Stomatal conductance correlations with photosynthetic capacity. Nature 282:424-426.

VI. 国際共同研究等の状況

本研究は、マレーシア国、マレーシア森林研究所との共同研究として実施している。カウンターパートは、環境科学部（Environmental Sciences Division）の Dr. Son Kheong Yap 氏および Ang Lai Hoe 氏である。また、調査にあたり、国際協力事業団が行っている"複層林"プロジェクトの協力を得た。

VII. 研究発表の状況

論文：

- Ang, L. H., Maruyama, Y., Wan Razali Wan Mohd., & Abd. Rahman Kassim(1992) The early growth and survival of three commercial dipterocarps planted on decking sites of a logged-over hill forest. Proc. of International Symposium on Rehabilitation of Tropical Rainforest Ecosystems. (Nik Muhamad Majik *et al.* eds.), Kuching, Malaysia, 147-156
- Ang, L. H. & Maruyama, Y.(1995) Survival and early growth of *Shorea platyclados*, *S. macroptera*, *S. assamica* and *Hopea nervosa* in open planting. Journal of Tropical Forest Science4:541-557
- Ishida, A., Toma, T., Matsumoto, Y., Yap, S. K., and Maruyama, Y. (in press) Diurnal changes in leaf gas exchange characteristics at the top canopy of a rain forest tree, *Dryobalanops aromatica* Gaertn. f., Tree Physiology.
- Maruyama Y., Yap, S. K., Shigenaga, H., Matsumoto, Y., and Iwasa, M. (1994) Transpiration, stomatal conductance, and leaf water potential of *Shorea leprosula* and *Acacia mangium* seedlings under differently opened *A. mangium* plantation. Proc. 5th National Conference on Plant Physiology(at FRIM), 2-4, Malaysian Soc. of Plant Physiology, Univ. Malaya, Kuala Lumpur, Malaysia
- 藤間 剛・古川昭雄(1995) 林冠構成葉の CO₂吸収速度は高いか? TROPICS 4(4):287-296

口頭発表：

- Ang, L. H. & Maruyama, Y.(1995) Growth and photosynthesis of *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* seedlings planted on sand tailing. Proc. of International Workshop BIO-REFOR, Kangar.
- Matsumoto, Y. *et al.*(1994) Ecophysiological research on adaptation of tropical tree species to environmental stress. Reserch report of FRIM/NIES/UPM Joint Research Project for 1993. 72-77
- 松本陽介・上村 章・重永英年・丸山 温・Ang, L. H.・Yap, S. K.(1994) フタバガキ科数樹種の切り枝における光および温度と光合成速度. 第 105 回日林講要 p.343
- Matsumoto, Y. *et al.*(1995) Ecophysiological research on adaptation of tropical tree species to environmental stress. Reserch report of FRIM/NIES/UPM Joint Research Project for 1994. 72-79
- Matsumoto, Y. *et al.*(1996) Ecophysiological research on adaptation of tropical tree species to environmental stress. Reserch report of FRIM/NIES/UPM Joint Research Project for 1995. 92-102
- 松本陽介・石田 厚・重永英年・上村 章・丸山 温・中野隆志・田坂仁志 (1996) 熱帯主要樹種の苗木における浸透圧調節. 第 107 回日林講要 p192
- Maruyama Y., Ang, L. H., Yap, S. K.(1993) Leaf water relations of several dipterocarps of different tree sizes grown under varying environmental stresses. Abstracts of Conference on Forestry & Forest Products Research, Kuala Lumpur, Malaysia, p31
- Maruyama, Y., Matsumoto, Y., Ishida, A., Toma, T., Okuda, S., Iwasa, M., and Yap, S. K.(1995) Photosynthetic characteristics of tropical tree species. The third conference on forestry and forest products research 1995(Kuala Lumpur, Malaysia)
- Takai, H., Samusudin, S., and Matsumoto, Y.(1995) Growth performance of *Shorea parvifolia* 15 months after planting in a logged-over hill forest. The third conference on forestry and forest products research 1995(Kuala Lumpur, Malaysia)
- Ueda, K., Samusudin, S., Mangsor, M. Y., and Matsumoto, Y.(1995) Influence of planting methods on the growth of *Shorea leprosula* in the Multi-Storied forest management project site in Malaysia. The third conference on forestry and forest products research 1995(Kuala Lumpur, Malaysia)
- 上村 章・松本陽介・重永英年・丸山 温・Ang, L. H.・Yap, S. K.(1994) フタバガキ科数樹種における個葉のガス交換速度の日変化. 第 105 回日林講要 p.342

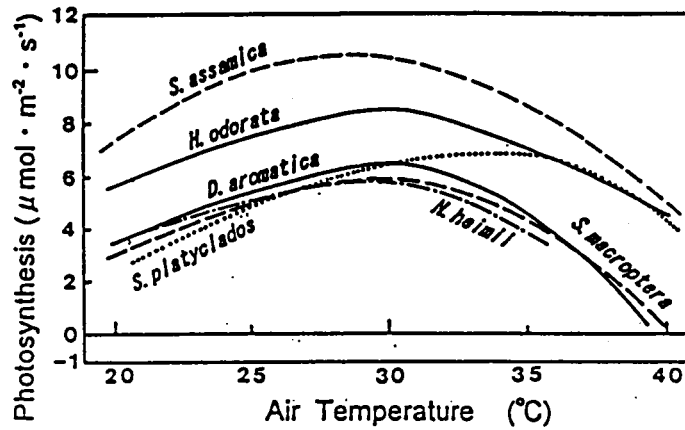


図-1 *Shorea assamica*, *S. platyclados*, *S. macroptera*, *Dryobalanops aromatica*, *Hopea odorata*, および *Neobalanocarpus heimii*の陽葉の温度-光合成曲線

表-1 フタバガキ科数樹種の十分灌水された苗木および自然状態で成育する成木における、しおれを起こす水ポテンシャル (Ψ_w^{t1p})、十分吸水したときの浸透ポテンシャル (Ψ_o^{sat})、相対含水率 (RWC^{t1p})、細胞体積弾性率 (ϵ_{max})、生細胞内液にとけ込んでいる溶質Osmole数 ($N_s \cdot DW^{-1}$)、単位葉量当たりの生細胞内液量 ($V_o \cdot DW^{-1}$)、単位葉面積当たりの葉乾重 ($DW \cdot LA^{-1}$)、および全細胞内液量 ($V_t \cdot LA^{-1}$)

species	Ψ_w^{t1p} -MPa	Ψ_o^{sat} -MPa	RWC^{t1p} %	ϵ_{max} MPa	N_s/DW OS/kgDW	V_o/DW lH ₂ O/kgDW	DW/LA mgDW/cm ²	V_t/LA μ lH ₂ O/cm ²
Nursery seedlings								
<i>S. assamica</i>	1.66	1.32	84.1	23.9	0.64	1.20	6.97	12.37
<i>S. platyclados</i>	1.47	1.18	88.9	10.6	0.44	0.92	8.31	13.31
<i>H. odorata</i>	1.43	1.23	91.1	23.7	0.65	1.30	6.27	12.50
<i>D. aromatica</i>	1.66	1.39	87.6	16.0	0.73	1.31	6.88	11.65
<i>N. heimii</i>	1.50	1.28	89.3	23.1	0.41	0.80	7.72	8.52
Open-planted trees								
Juvenile								
<i>S. assamica</i>	1.75	1.42	88.3	25.6	0.60	1.05	7.73	11.29
<i>S. platyclados</i>	2.10	1.46	74.1	15.6	0.74	1.26	9.41	14.14
<i>H. odorata</i>	2.35	1.64	74.3	29.5	0.77	1.16	8.91	12.26
Mature								
<i>D. aromatica</i>	2.58	1.87	80.2	18.7	0.64	0.84	15.74	18.60
<i>N. heimii</i>	2.42	1.95	85.2	81.4	0.66	0.84	9.00	10.09

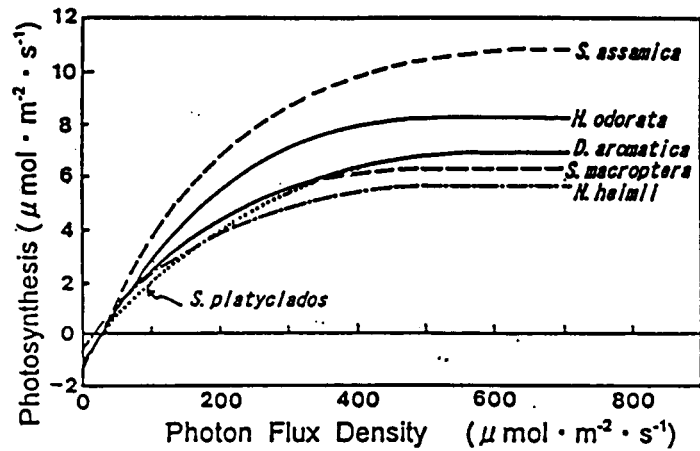


図-2 *Shorea assamica*, *S. platyclados*, *S. macroptera*, *Dryobalanops aromatica*, *Hopea odorata*, および *Neobalanocarpus heimii*の陽葉の光-光合成曲線

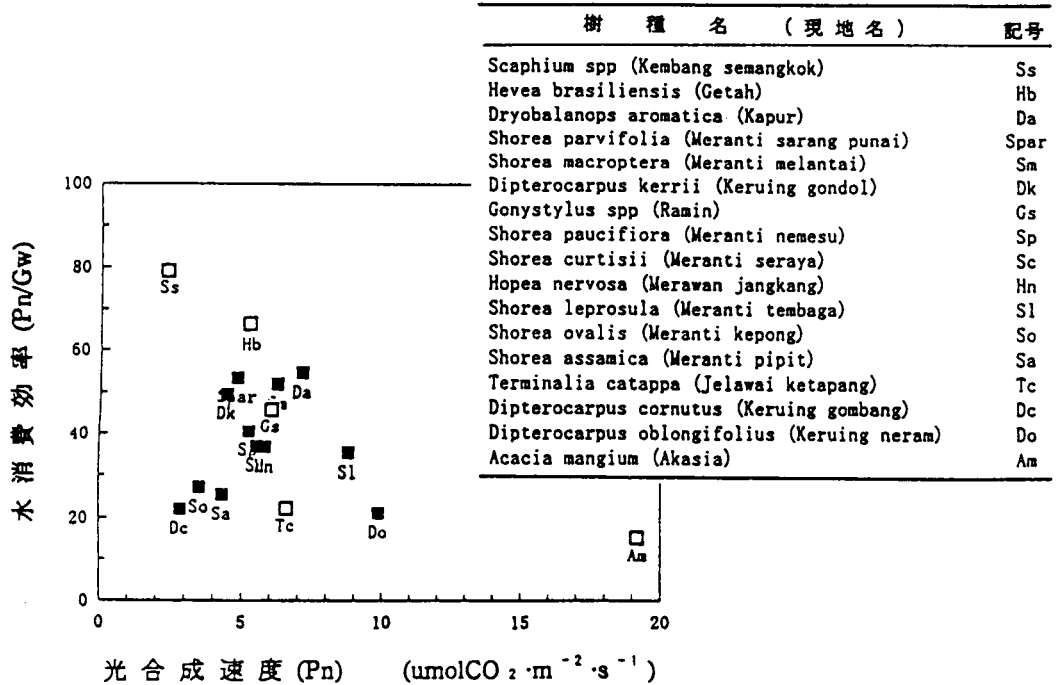


図-3 フタバガキ科樹種12種と非フタバガキ科樹種5種の光合成速度と水利用効率
□: フタバガキ科樹種、■: 非フタバガキ科樹種

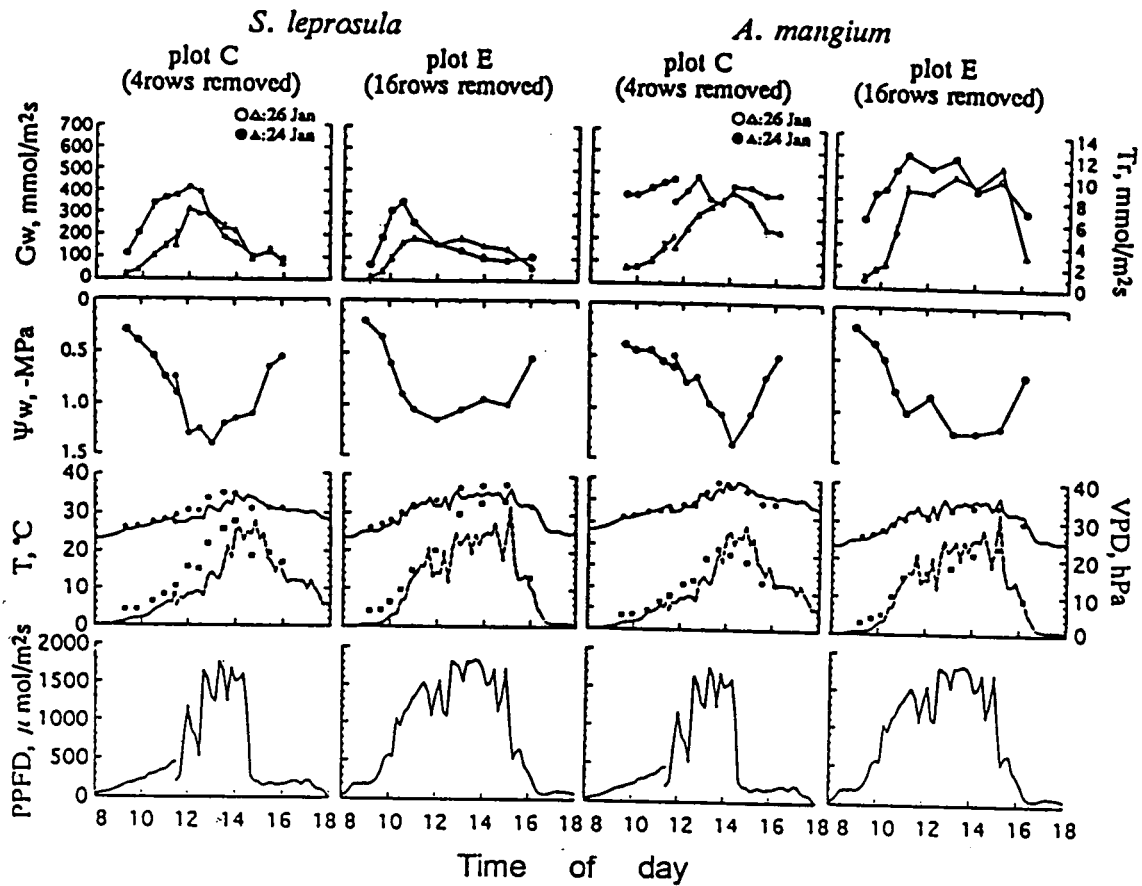


図-4 *Shorea leprosula* 稚樹と *Acacia mangium* 稚樹の水蒸気拡散コンダクタンス (Gw)、蒸散速度 (Tr)、葉の水ポテンシャル (Ψ_w)、気温 (T)、水蒸気飽差 (V.P.D.)、および光合成有効光量子密度 (PPFD) の日変化

plot C は24日11:00すぎから夕方までと26日朝から11:00すぎまでの2日分の測定を合成している。plot E の測定日は1月25日である。

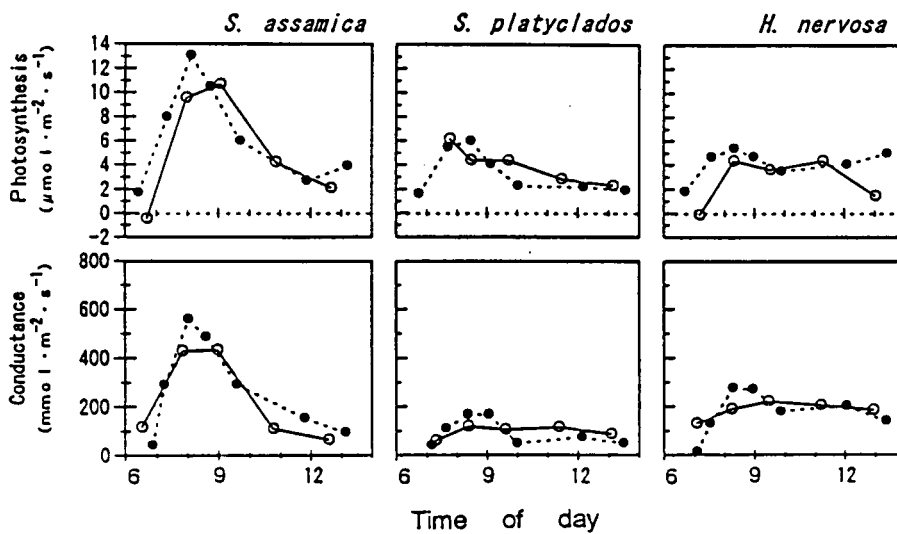


図-5 *Shorea assamica*, *S. platyclados*, および *Hopea nervosa* の若い造林木における光合成速度および水蒸気拡散コンダクタンスの日変化

○ : 1993年6月24日測定、● : 同25日測定

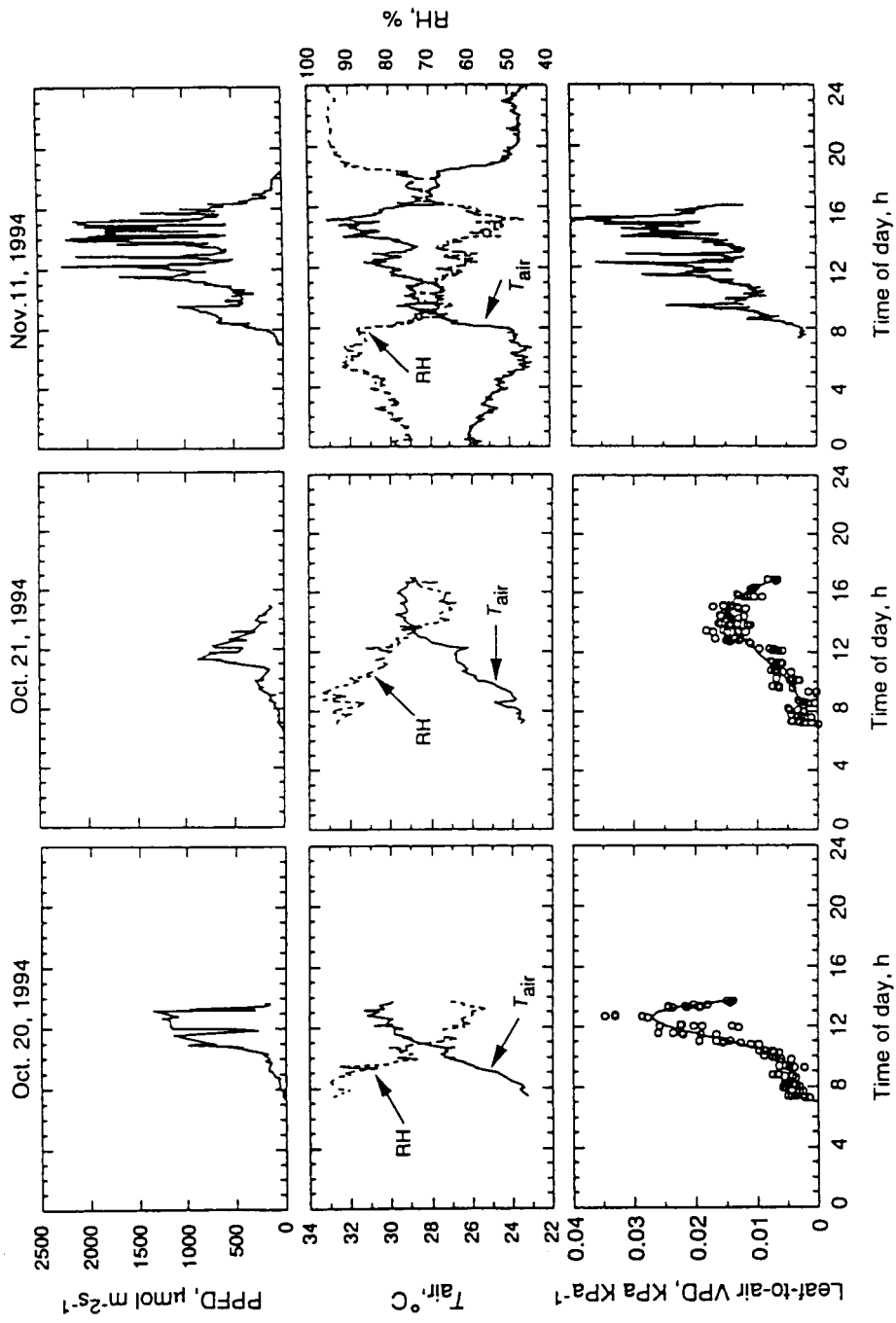


図-6 *Dryobalanops aromatica*成木のガス交換測定日における光合成有効放射密度 (PPFD)、相对湿度 (RH)、気温 (T_{air})、葉内と大気間の水蒸気圧欠差 (VPD) の日変化

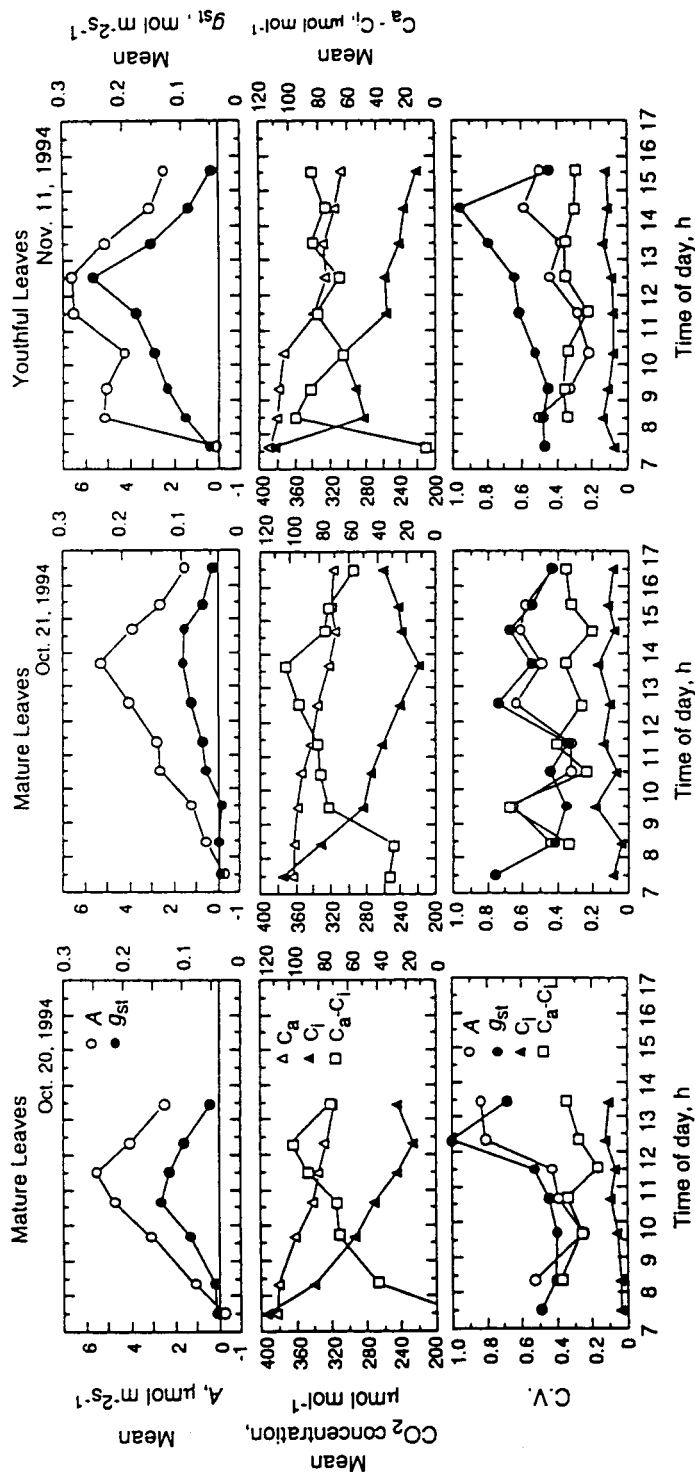


図-7 *Dryobalanops aromatica*成木の光合成速度 (Pn)、水蒸気拡散コンダクタンス (Gw)、大気CO₂濃度 (C_a)、葉内空隙のCO₂濃度 (C_i)、大気と葉内間のCO₂濃度の差 (C_a-C_i) の平均値と変動係数 (C.V.) の日変化