

E-1 熱帯環境林保続のための指標の策定に関する研究
(2) 攪乱環境下における熱帯稚樹の応答選択に関する研究

研究代表者 環境庁国立環境研究所

奥田敏統

環境庁 国立環境研究所

地球環境研究グループ森林減少・砂漠化チーム

奥田敏統・唐艶鴻・足立直樹
梁乃申(科学技術特別研究員)
横田岳人(現奈良女子大学)
山田俊弘(現熊本県立大学)

マレーシアブトラ大学 環境科学部

Muhamad Awang, Ahmad Makmom

(委託先)

京都大学農学部
奈良女子大学理学部
信州大学理学部

武田博清
古川昭雄
佐藤利幸

平成8-10年度合計予算額 78,710 千円
(平成10年度予算額 29,788 千円)

[要旨]

本研究では攪乱環境下における熱帯稚樹の応答反応を把握するため、稚樹の移植から葉の生理生態および生態特徴までの幅広い実験と測定を行った。まず、熱帯林を構成する 21 種の稚樹を放棄ゴム園へ移植し、その後の生長を上層木がない裸地区と上層木によって被陰された被陰区でと比較した。稚樹の生残率は概して被陰区で高かったが、被陰区と裸地区との間で差が見られない樹種、または裸地区の方が高い生残率を示す樹種も見られた。また、着生シダの種多様度を半島マレーシアの人為的攪乱を受けた森林と天然林で調査した。その結果、着生シダの種多様度は人為的攪乱を表す指標となる可能性が示唆された。

一方、熱帯林内の不均質な微環境下での稚樹の生理的反応を明らかにする目的で、稚樹の生理生態と形態特性については以下のような研究を行った。まず、*Shorea parvifolia* を対象に林内の光や湿度環境が光合成、蒸散などの生理反応に及ぼす影響について測定を行った。その結果、空気中の湿度は光合成反応、とくに光合成誘導反応に大きな影響を及ぼすことが明らかになった。また、異なる生育段階の *Dipterocarpus sublamellatus* について葉の光合成特性と形態特徴を測定した。その結果、葉の生理特性と形態特徴は、生育段階に応じて大きく変化することがわかった。さらに、東南アジアの熱帯林で普遍的に見られる先駆種、*Macaranga gigante* について展葉過程と樹冠の受光効率の関係について解析し、その結果古い葉ほど葉柄の長さや角度が大きくなり、葉柄の長さの成長と角度を調節することで、樹冠内の葉を効率よく配置し、相互被陰を回避していることが明らかになった。さらに、熱帯林の林内二酸化炭素濃度の垂直分布を経時的に測定することを試み、森林内の二酸化炭素ガスの移動実態の解明を目指した。

[キーワード] 攪乱林、稚樹、光合成、成長、種多様度

1. 序

近年の熱帯林の減少速度は著しく、多くの地域で熱帯林の存亡が危ぶまれている。熱帯林の減少は、そこに生息する野生生物の多様性の低下や絶滅をもたらすことのみならず、熱帯地域やグローバルスケールの気象や環境にも多大な影響を与えると指摘されている。こうした背景から熱帯林を再生する試みが各地で試みられているが、早生外来樹種や少数の樹種が植栽対象種として用いられる場合が多く、こうして形成された森林に生息する野生動物種の多様性は天然林と比べて著しく低い。それゆえ、地域の固有種や多様な種を用いた森林の再生計画が早急に実施されることが望まれるが、天然林の構成種の生態的特性や、各種の群落の中での役割などの不明な点が多く、こうした知見無しでは、植栽事業を行っても多様な森の復元は難しい。一方、森林減少をくい止め、木材資源の持続的供給を目指して、早生樹種や外来導入種による再生が各地で行われているが、こうしたモノカルチャー的育林によって成立した森林が、生物多様性の視点や地域の保全、森林資源の安定供給という観点から見ても、天然林の代替にはなりえない。こうしたことから、近年在来種を用いた森林再生が試みられるようになったが、個々の種の生態的特性、地域種を含む森林群落内での種間の相互作用、及び再生産様式など不明な点が多く、コストを抑えつつ持続的に森林経営が出来るまでのモデルプランの策定までには至っていないのが現状である。本研究は、熱帯林保全のための施策を提示することを目標として、熱帯林構成種の生理生態的特性や人為的攪乱作用に対する適応力を把握することと、攪乱の指標となる種の選抜のための種特性を把握することにある。

2. 研究目的

- (1) 攪乱・非攪乱フタバガキ林の樹種構成や個体群構造とその動態を明らかにする。
- (2) 天然林の復元を目指して構成種の生態的特性や、各種の群落動態の中での役割などを明らかにする。

3. 研究方法

(1) 二次林への植栽実験

半島マレーシアのパゾ保護林で一斉開花後に結実した種子及び UPM の演習林から2次遷移初期に出現する樹種の稚樹を採取し、マレーシア Universiti Putra Malaysia (UPM) 構内で育苗を行った。これらの稚樹を二次林化した放棄ゴム園に1996年12月に移植した。植栽地は全部で0.45 haで、その中を5 m x 5 mのコードラートに区切った。植栽地は、ゴム林の伐採跡地で残存木があるため、林床の光環境はコードラートによって異なった。残存樹木の下で直射光が当たらない場所を被陰区、上部に樹木がなく直射光が当たるコードラートを裸地区として、各々のコードラートに樹種組成が同じになるように植栽した。また稚樹の移植を行う際に被陰区、裸地区とも下草を刈り取った。裸地区はイネ科の雑草(通称: ララン)によって被われていたので、移植を行う直前にも刈り取った。植栽した樹種は21種で、総本数は2423本であった。コードラートは

裸地区、被陰区、各々 13 区、合計 26 区で、植栽した個体数は、被陰区と裸地区それぞれ 1203 本と 1220 本であった。1996 年の 12 月から 2 ヶ月おきに稚樹の高さと生存個体数を記録した。

(2) 林床環境下における稚樹の生理生態的反応と微環境の関係

熱帯林内の不均質な微環境下での稚樹の生理的反応を明らかにする目的で、低地のフタバガキ林では普通に見られる *Shorea parvifolia* を対象にその光合成日変化を調べると同時に林内の微気象、光と湿度環境が同種の光合成、蒸散などの生理反応にどのような影響を及ぼすかについて調査した。

また、マレーシア半島部ネグリセンビラン州にあるパソ保護区の低地天然フタバガキ林で光合成測定を行った。用いた材料は、天然林内に生育している 2 年生稚樹(樹高 0.10-0.20 m 1996 年の一斉開花後に出来た実生)、12 年目の稚樹(樹高 1.5-2.0 m 1986 年の一斉開花後に出来た稚樹)、林冠を形成している成熟木(地上 20-25 m)、及び突出木)であった。LI-COR 社製の LI-6400 携帯式光合成・蒸散測定装置で光合成を測定し、各生育段階の樹木の葉における光合成—光反応曲線 (A/PFD)—及び二酸化炭素反応曲線 (A/Ci)を求めた。また、WP-3 マルチチャンバーサイクロメーター(米国デカゴン社製)を用いて、それぞれ生育段階の葉について水ポテンシャルを測定した。葉面積は LI-COR 社製の LI-3100-C 卓上葉面積計を用い測定を行った。葉のクロロフィルの測定は LI-3000 スペクトルフォトメーター(日立社製)で行った。葉内窒素含量は NC-90A C—Nアナライザー(島津社製)を用いて測定した。

微環境の二酸化炭素濃度測定はマレーシア国ネグリセンビラン州にある、マレーシア森林研究所(FRIM)のパソ保護林で行った。林内に設置してあるタワーを利用して、二酸化炭素濃度の垂直分布を測定した。地上高 3m、11m、21m、30m、41m の5カ所に空気取り入れ口を設け、常時分析計付近までポンプを用いて空気を吸引した。空気の流量は 0.5L min⁻¹である。短期的な二酸化炭素濃度の変動を除去するため、空気取り入れ口から取り入れた空気を 2L のバッファータンク内で安定させた。1台の分析計を用いて多点を測定するため、流路切換器を用いて5地点の空気を順次分析計に送った。流路の切換えは 10 分間隔で行った。林床部から林冠部にかけて一通り分析を行った後ソーダライムに通し、流路の切換えが時間通りに行われているかどうかをチェックした。二酸化炭素濃度の測定には、Li-Cor社の赤外線ガス分析計(LI-6251)を用いた。測定データは、データロガー(江藤電機、Thermodack-E)に 20 秒間隔で収録した。システム全体は 12V で駆動するように設計されていたが、車載用のバッテリーの電源供給が不安定で測定が中断しがちであったため、森林内の少し離れた場所で発電機を用いて発電し、測器の電源に供給した。

(3) 熱帯樹木の樹形に関する定量的調査

① *Macaranga gigante* の樹冠構造

研究対象種は *Macaranga gigante* であり、東南アジアの熱帯林に普通に出現する典型的な先駆種である。成熟木の樹高は 20mを超える(Whitmore 1972)。本種は林冠ギャップや二次林に出現する。

伐採調査はマレーシア・セランゴール州のマレーシア農科大学で行った。樹高 5—210 cm の 12 本の *Macaranga gigante* を掘り出し、樹高、幹の直径、2 方向の樹冠直径、葉の形態特徴を測定した。その後、70 度で乾燥し、根、幹、葉身、葉柄の乾燥重量を測った。

樹冠構造の測定については、樹高 30 cm の *Macaranga gigantea* の実生 10 個体を鉢植えにし、実生についている全ての葉について葉柄の長さ、葉身の長さ、葉身の幅などを一週間間隔で測定した。測定は、1997 年 9 月 13 日から 1998 年 2 月 12 日までかけて行った。葉面積は、葉身の長さから幅から、伐採調査で得られた結果から構築した次式を用いて推定した。

葉面積=0.523(葉身の幅・葉身の長さ)^{1.052}

②フネミノキの樹形についての定量調査

フネミノキの樹形を定量的に調べるために、1 ha の調査区を設置し、そこに出現したフネミノキを対象として調査を行なった。この調査区内には 362 本のフネミノキが生息しており、最大樹高約 37 m であった。

4. 結果・考察

(1) 二次林への植栽実験

フタバガキ科樹種の実生の成長は、裸地区よりも被陰区での成長の方が良好な種と、*Shorea paucifolia*, *S. lepidota* のような生残率も樹高成長も裸地区での成長の方が被陰区での成長よりも良い種があった(図1)。このように、同じ科内に属する樹種でも種によって光環境に対する反応性が異なることが明らかになった。移植後、約1年を経過した時のフタバガキ科樹種の生残率は、他の樹種と比較して、被陰区のほうが裸地区よりも高かったが、*Dipterocarpus cornutus* のように裸地区でも高い生残率を示す樹種もあった。裸地区での生残率は、初期の稚樹の高さによって影響を受け、稚樹高が高い稚樹ほど生残率が高かった(図2)。しかし、被陰区ではこのような傾向は観察されず、生残率は稚樹の高さではなく、もっぱら種間差によっていることが明らかになった。全植栽樹種の生残率は裸地区で 58%、被陰区で 74%と、被陰区の方が生残率は高かった。フタバガキ科の中でも樹種によって裸地区と被陰区とで生残率に大きな違いが見られた。*Dipterocarpus crinitus* は被陰区で 100%、裸地区で 10%、*D. cornutus* は被陰区でも裸地区でも 70%以上の高い生残率を示した。この他にも、*Neobalanocarpus heimii*, *Elaterospermum tapos*, *Xanthophyllum amoenum* は、両区での生残率に違いはなかった。

植栽後約 300 日と約 600 日におけるフタバガキ科樹種の生残率は、被陰区で高かったが、裸地区でも高い生残率を示す *Dipterocarpus cornutus* のような樹種もあった。裸地区での生残率は、初期の稚樹の高さによって影響を受け、高さが高い稚樹ほど生残率が高かった。しかし、被陰区ではこのような傾向は観察されず、生残率は稚樹の高さではなく、もっぱら樹種間差によっていることが明らかになった。植栽後約 300 日における全植栽樹種の生残率は裸地区で 57%、被陰区で 71%、また、植栽後 600 日では各々 40%と 61%で、被陰区の方が生残率は高かった。しかし、伸長速度と初期の稚樹高との間には有意な相関はなかった。

裸地区での生残率が低かった理由として、根系が十分に発達していない稚樹では、葉への水分供給が充分に行えないためであると考えられる。すなわち、熱帯では純放射量が高いため、葉からの蒸発散量が多く、降雨量が多い土壤中に水分が多く含まれていても、根からの水分輸送に係わる抵抗があり葉が必要とするだけの水分が供給されずに枯死するのであろう。サイズの小さい稚樹の生残率が高ければ、稚樹の供給、輸送、植栽に要する各コストを低く抑えられるため、熱帯林再生には有効な手段となりうると思われる。

表-1. マレーシアの低地熱帯林における異なる生育段階の *Dipterocarpus sublamellatus*(フタバガキ科)の葉の形態特徴

Characteristic	Regenerating phase			
	Seedlings	Saplings	Main canopy	Emergents
Leaf water potential (bars)	-2.12ab ± 0.26	-2.35b ± 0.52	-5.07c ± 0.70	-7.85d ± 0.95
Chlorophyll a+b (g m ⁻²)	1.85a ± 0.04	1.92b ± 0.02	2.14d ± 0.03	2.01c ± 0.02
Chlorophyll a/b ratio	1.56ab ± 0.01	1.59b ± 0.01	2.60d ± 0.01	2.47c ± 0.01
Leaf nitrogen content (g m ⁻²)	0.754a ± 0.047	1.008b ± 0.044	2.253c ± 0.064	2.450d ± 0.089
Leaf area (cm ² leaf ⁻¹)	33.01a ± 4.50	101.78d ± 9.72	65.49c ± 5.03	45.42b ± 2.93
Specific leaf mass (g m ⁻²)	50.30a ± 2.43	69.54b ± 3.01	141.46c ± 5.34	159.47d ± 7.34

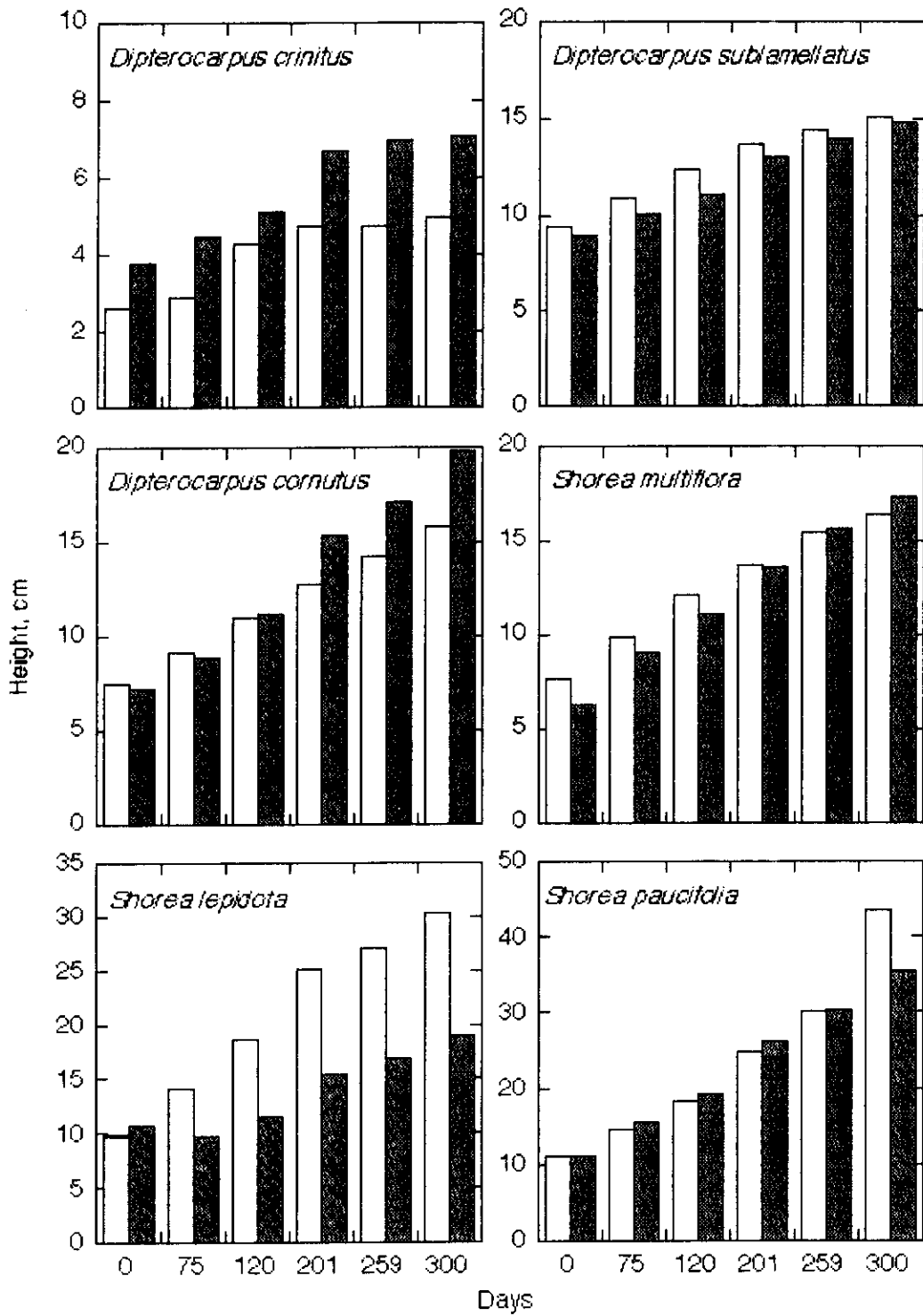


図1. フタバガキ科6種の樹高成長の経時変化。試験地に移植後の経過日数と苗高の関係を裸地区(白抜き)と被陰区(黒塗り)で示した。枯死個体の苗高も平均値に含めて算出した。

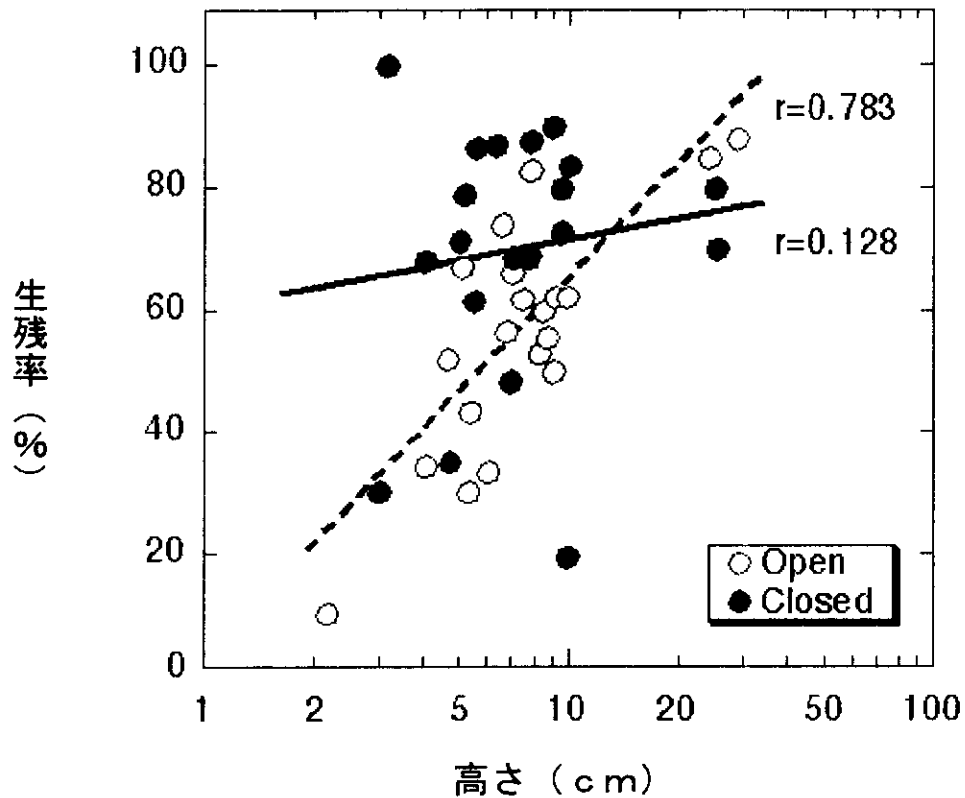


図2. 初期樹高と生残率との関係.

(2) 稚樹の生理生態的反応と形態特徴

林冠ギャップに生育する *Shorea parvifolia* の稚樹の葉面積あたりの日積算光合成量は閉鎖林冠下林のそれに比べて約2倍ほどの値を示したが、ギャップ下での葉は陽葉化し、葉の乾燥重量あたりの日積算光合成量は林床の稚樹とほぼ同じ値を示した。次に、ギャップでの稚樹の日積算光合成量は約50%が50マイクロモル以上の光(陽斑)によるものであったが、閉鎖林冠下林では葉の65%の日積算光合成量が陽斑によるものであることも明らかになった。気孔コンダクタンスの分析から、林床の安定した高い湿度環境は稚樹の光合成誘導反応に対して大きな役割を果たしていることも示唆された。さらに、ギャップ下に生育する稚樹は光合成の日中低下が林床の稚樹より著しく、ギャップでは日中の強光と乾燥が光合成を低下させることが示唆された。

また、異なる樹齢の葉について形態特徴および生理反応を測定し、その解析を行った(表1、図3、図4)。弱光下で生育している実生や稚樹の葉は薄く、葉面積は大であった。一方強光下で生育している林冠層の葉は厚く、葉面積は小さかった。実生と稚樹の葉について葉面積あたりの乾重量やクロロフィル含有量及び窒素含有量は、林冠木と上層木に比べて小さかった。特に、実生木層の成熟木における単位面積当たりの窒素含有量は木の葉の稚樹の約3倍近い値を示した(表1)。

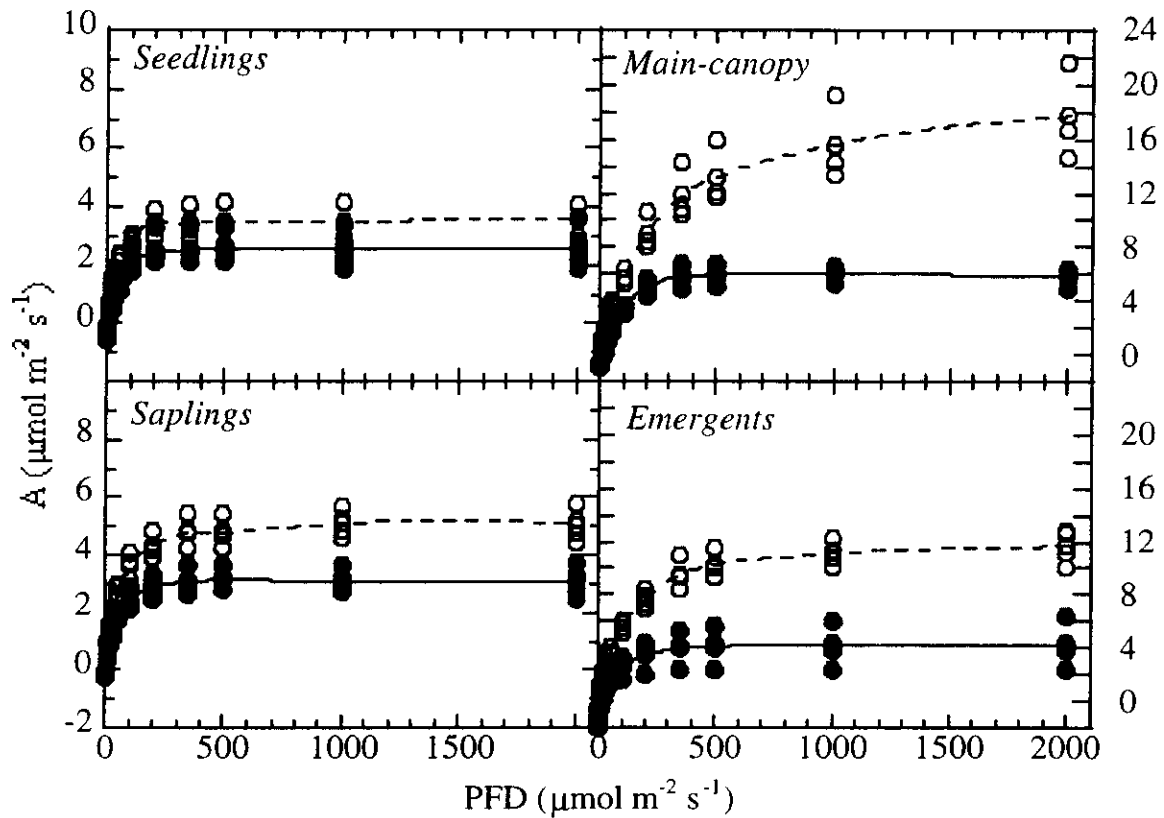


図3. 異なる樹齢の葉における光合成速度。同じ光強度で 5 回の測定を行い、その平均値を線で示している。実線(●)は 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ の二酸化炭素 濃度下で測定した値を示し、破線(○)は 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ の二酸化炭素 濃度下で測定した値を示している。

図3に異なる樹齢の *D. sublamellatus* について葉の光合成特性を示した。樹齢によって葉の最大光合成速度と光飽和点は大きく異なった。実生、稚樹、林冠木と突出層の成熟木の最大光合成値度は 200、350、500、および 1000 を示した。林床の暗い環境に適応している植物の光合成速度は、強光下に適応している植物の光合成速度よりも低い。光合成光利用効率(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($\text{PPFD} = 0 \sim 50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)で直線回帰し、光合成光利用効率を求めた。その結果、光利用効率は、実生と稚樹では 0.034 と 0.037 で、林冠木と突出層の成熟木では 0.062 と 0.056 になり、実生や稚樹よりもはるかに高い値を示した(表2)。林冠木の葉で高い光利用効率を示したのは、高いクロロフィル含有量が部分的に寄与していることと思われる。

表 2. マレーシアの低地熱帯林における異なる生育段階の *Dipterocarpus sublamellatus*(フタバガキ科)の光合成特徴。 A_{sat} : 光飽和光合成速度、 $g_{\text{s,sat}}$: 光飽和気孔コンダクタンス、 ϕ : 光合成の光利用効率、 $V_{\text{c,max}}$: Rubisco の炭素固定の活性、 J_{max} : RuBP の再生能力、 R_d : 暗呼吸、 Q_{cp} : 光合成の光捕獲点。

Characteristic	Measurement Condition	Regenerating phases			
		Seedlings	Saplings	Main-canopy	Emergents
A_{sat} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Ambient CO_2	2.54a \pm 0.81	3.11b \pm 0.39	5.88d \pm 0.52	4.21c \pm 1.58
	Elevated CO_2	3.52a \pm 0.49	4.98b \pm 0.40	16.66d \pm 2.74	11.40c \pm 1.09
$g_{\text{s,sat}}$ ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Ambient CO_2	32.07a \pm 4.60	54.25b \pm 8.59	75.77c \pm 7.82	70.05bc \pm 11.63
	Elevated CO_2	56.76c \pm 9.37	29.61ab \pm 7.96	31.45b \pm 8.22	63.34d \pm 6.37
ϕ (mol mol^{-1})	Ambient CO_2	0.034ab \pm 0.007	0.037b \pm 0.001	0.062cd \pm 0.004	0.056c \pm 0.003
	Elevated CO_2	0.042a \pm 0.005	0.053b \pm 0.004	0.091cd \pm 0.007	0.087c \pm 0.009
$V_{\text{c,max}}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Saturation PFD	8.86ab \pm 0.51	10.75b \pm 1.24	26.39cd \pm 5.43	24.97c \pm 4.70
J_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Saturation PFD	23.57ab \pm 3.08	27.82b \pm 7.14	37.69cd \pm 7.17	35.85c \pm 5.33
R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Ambient CO_2	0.16ab \pm 0.07	0.29b \pm 0.16	0.91c \pm 0.04	1.42d \pm 0.33
Q_{cp} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Ambient CO_2	2.3a \pm 1.0	4.4b \pm 1.8	9.2c \pm 1.4	12.0d \pm 2.1

異なる樹齢における *D. sublamellatus* の葉の二酸化炭素-光合成曲線を図4に示した。樹齢によって葉の二酸化炭素-光合成特性も大きく異なった。Rubisco の炭素固定の活性は二酸化炭素-光合成曲線の立ち上がりの勾配から計算できる。そこで、二酸化炭素-光合成曲線の直線域(葉内二酸化炭素濃度 = 0~100 $\mu\text{mol mol}^{-1}$)の葉内二酸化炭素と光合成の関係を直線回帰した。その結果、Rubisco の活性は、生育段階によって異なることが分かった。すなわち、実生と稚樹とでは、8.86 と 10.75 でほぼ同じ値を示したが、林冠木と突出木では、26.39 と 24.97 と高い値を示した(表2)。実生と稚樹の葉で Rubisco 活性がもつとも低かったのは、森林内の地表面における高濃度の二酸化炭素が高く保たれており、馴化したことが原因と考えられる。

また、上記の生理生態学測定に伴い、パソ自然保護区で群落内二酸化炭素濃度の垂直分布についての測定も行った。夜間二酸化炭素濃度は垂直的にやや複雑な動きを示すものの時間の経過とともに増加する傾向がわかった。概観して林床付近の二酸化炭素濃度が高く、林冠部に近づくにしたがい減少する傾向がある。しかしながら、高さ 21m の測定点で二酸化炭素濃度が周囲より高いところがあるなど、高さ方向に単純な一定の傾向があるわけではなく、測定点付近の葉層の分布状態にも強く依存しているようである。林床付近では日の出後に 500ppm を超える濃度を記録した。林冠部でも 450ppm 程度の濃度を記録した。日の出後1時間程度を経過した午前9時頃から、林内の二酸化炭素濃度は林床付近および林冠部共に急速に減少を始め、午前10時頃には林床から林冠にいたるまでほぼ同じ濃度(410ppm)に落ち着いた。その後も林床から林冠部までほぼ同じ濃度を保ったまま二酸化炭素濃度は減少し、午前 12 時頃までに急激な変化を終えた。その後、日没まで 360~370ppm 程度で林床から林冠まで同じような二酸化炭素濃度で推移した。日没後、徐々に二酸化炭素濃度が増加する傾向にあったが、葉層の分布が少ない 30m 付近で二酸化炭素濃度の増加のペースが他よりも小さかった。

以上の様な変化パターンは、二酸化炭素濃度の垂直分布の変化の大部分は午前中に生じ午後にはほとんど変化が見られないこと、夕暮れから明け方にかけて林床部を中心に二酸化炭素濃度が徐々に増加すること、日中は垂直方向の二酸化炭素濃度の変化がほとんど無くなること、の3点に集約される。午前中の急

激な二酸化炭素の変化を引き起こした原因として、二酸化炭素が垂直的に輸送されることなく各層位での光合成によって急速に消費された、あるいは、二酸化炭素が垂直的に輸送されて林冠部での光合成で消費された(林内に貯留されていた二酸化炭素が林冠部に吸い上げられた)、の2点が考えられる。しかし、林内に供給される光量子密度量を考えると、各層位で同じ光合成能力で二酸化炭素を固定したとは考えにくく、林冠部に吸い上げられたと考えるのが妥当と思われる。

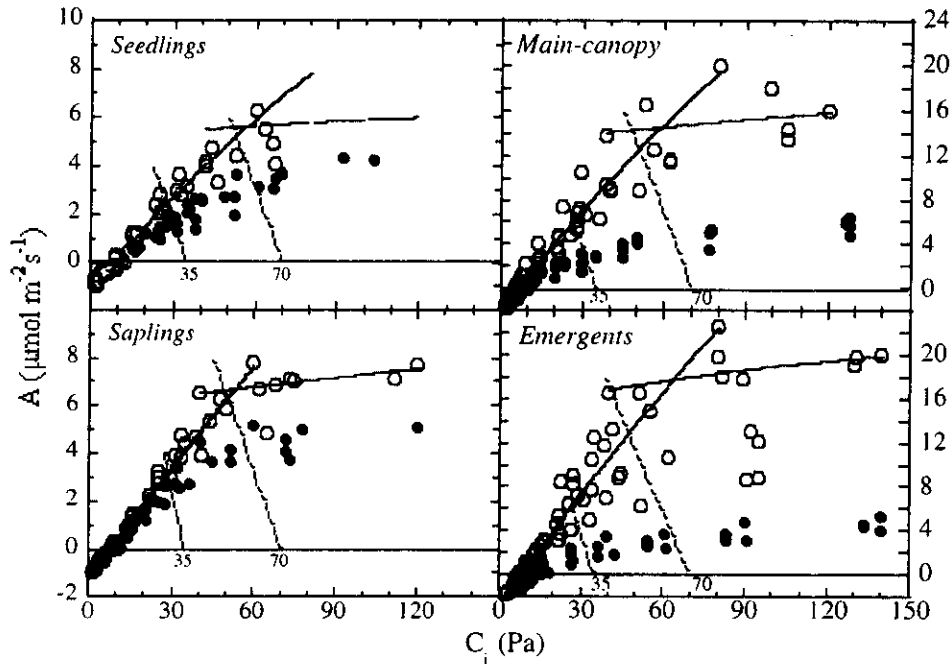


図4. 生育段階別の二酸化炭素－光合成速度の関係。測定点は各 5 回の測定値を示している。
●は $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の PFD 下で測定した値を示し、○は飽和 PFD 下で測定した値を示している。

今回行った測定は、ごく短い期間の測定であったが、長期にわたる連続測定を通じて、今回述べたような林内二酸化炭素濃度の垂直分布の日変化の再現性を確かめる必要がある。また、測定間隔を短くしたり異なる高さでの同時測定を行うことで、林内の二酸化炭素輸送の実態を的確に把握し、午前中の急激な二酸化炭素濃度の減少が林冠部への輸送の為なのか各層位での利用の為かを明らかにする必要がある。

3) 熱帯樹木の樹形に関する定量的調査

① *Macaranga gigante* の樹冠構造

熱帯の植物には 2 つの主要な成長パターン、連続成長と周期成長が知られている¹⁾。この成長特性は葉の展葉パターンと関係する。周期型成長をする種は成長休止期間後に葉を多くの葉を一度にフラッシュする一斉展葉型の展葉パターンとなる。これらの種はこのフラッシュにより成長する。反対に連続成長をする種は

だらだらと葉を出し続け、順次開葉型と呼ばれる展葉パターンになる。植物の樹冠は様々な大きさと齢の葉からなり、これらの葉をいかに効率よく配置するかは植物にとって大きな命題である。樹冠内の相互被陰は樹冠レベルでの受光効率を悪くさせるので、植物の成長と生存に対して不利となる。したがって、植物には相互被陰を少なくさせるような淘汰圧がかかっていたことが予想させる。多くの科学者が今までに樹冠構造を解析し、相互被陰を回避する形態的適応を明らかにしてきた^{2, 3, 4, 5, 6)}。しかし、それらのほとんどは、一斉展葉型の植物を扱っており、順次開葉型の植物がどのようにして相互被陰を避けるのは分かっていない。そこで、本研究では短い展葉間隔で連続的に葉を出す *Macaranga gigantea* を用い、この種がいかにして相互被陰を回避しているかを探ってみる。

Macaranga gigantea の実生と稚樹は分枝せず、単軸の幹上に大型の葉を直接展葉させていた。実生は葉を連続的に展開した。展葉間隔は短く、19日 1個-1枚-1ほどであった(図5)。この間隔は落葉間隔とほぼ等しく、実生1個体当たりの着葉数は、7枚ほどの動的な平衡状態を保っていた(図5)。

葉身部分は急速に成長し3週間ほどで成長を完了したのに対し、葉柄部分はゆっくりと成長し、成長が完了するまで約90日かかった(図6)。葉柄角(葉柄と主軸がなす角度;葉柄が真上を向いているとき0度、真横を向いているとき90度と定義する。)は時間とともに大きくなっていった(図7)。以上より、樹幹上の葉は、若い葉ほど葉柄の長さが短く、角度が小さくなるのがわかる。したがって、*Macaranga gigantea* の実生の樹冠を真上から見た場合、古い葉程葉身は幹から遠い位置に展葉されていることになる(図8)。この構造は、明らかに樹冠内での相互被陰を減少するのに有利である。

以上の結果より、*Macaranga gigantea* 実生は葉柄の伸長成長と葉柄角を葉位により調節することで、相互被陰を避けているとまとめられる。

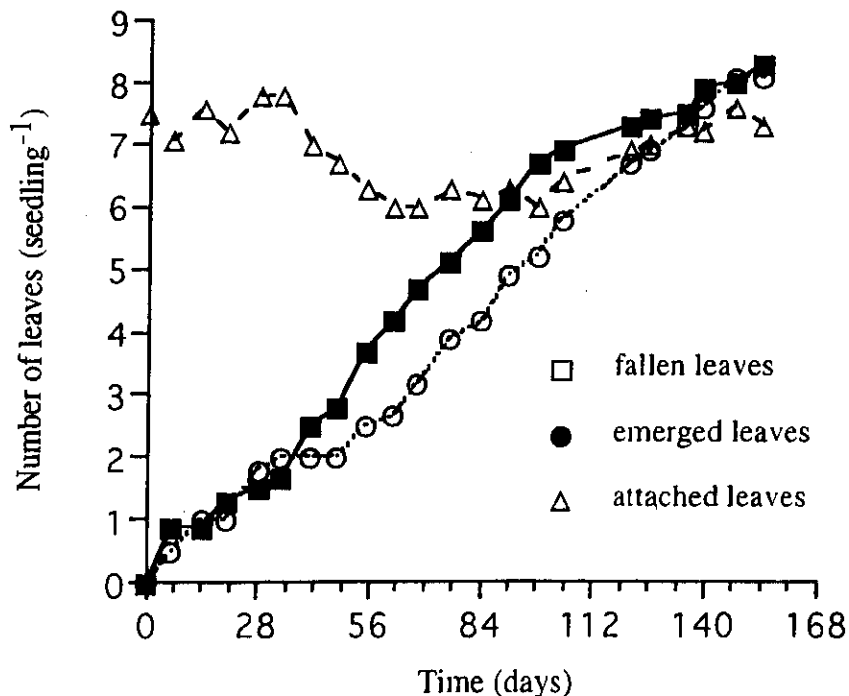
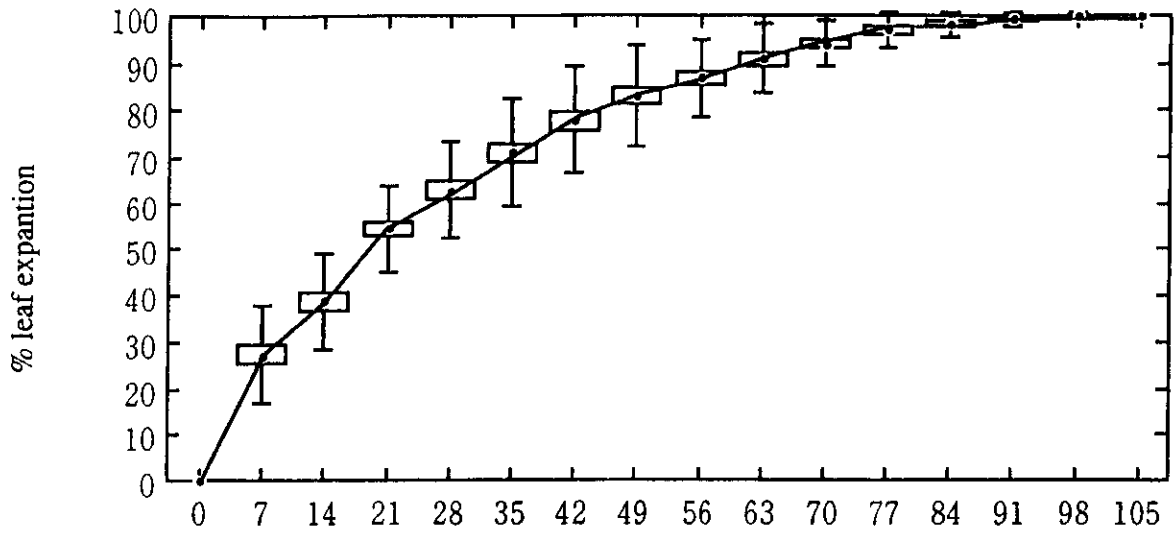


図5 *Macaranga gigantea* の稚樹における落葉(□)、展葉(●)及び着葉(△)の時間変化

A



B

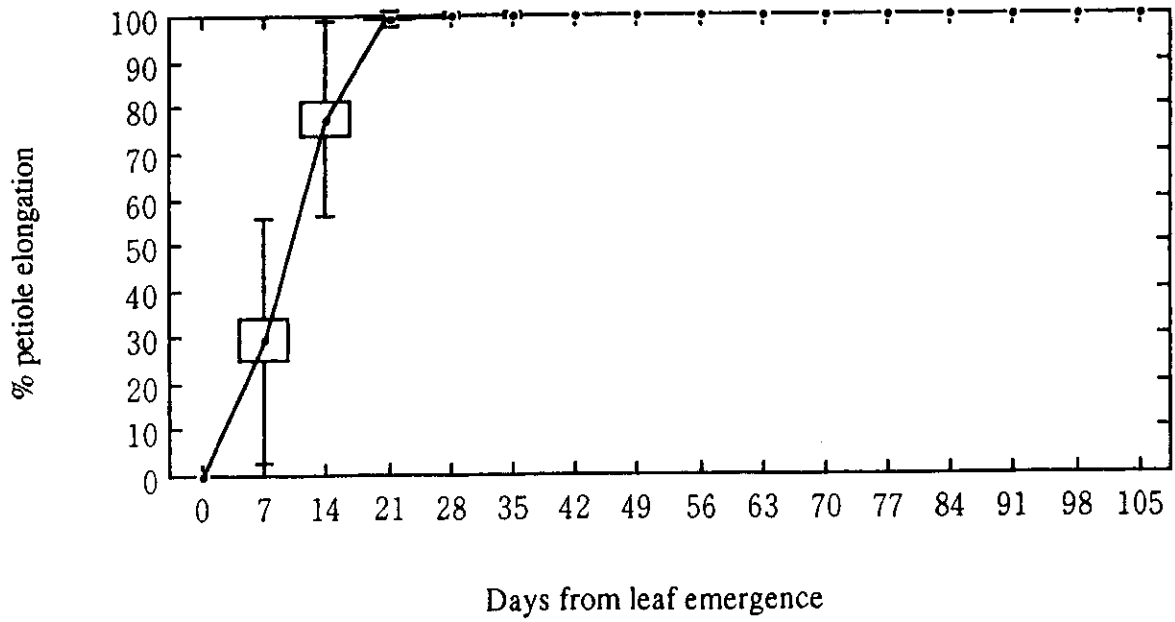


図6 *Macaranga gigantea* の稚樹における葉身と葉柄の成長の時間変化

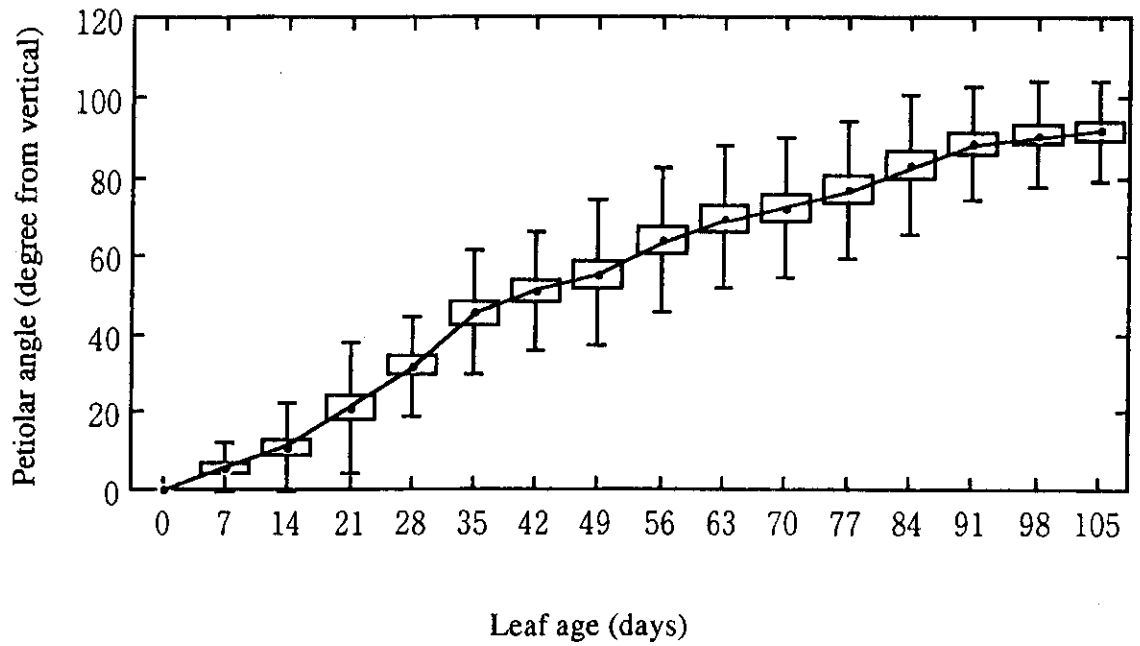


図7 *Macaranga gigantea* の葉柄角(葉柄と主軸がなす角度;葉柄が真上を向いているとき0度、真横を向いているとき90度と定義する)の時間変化

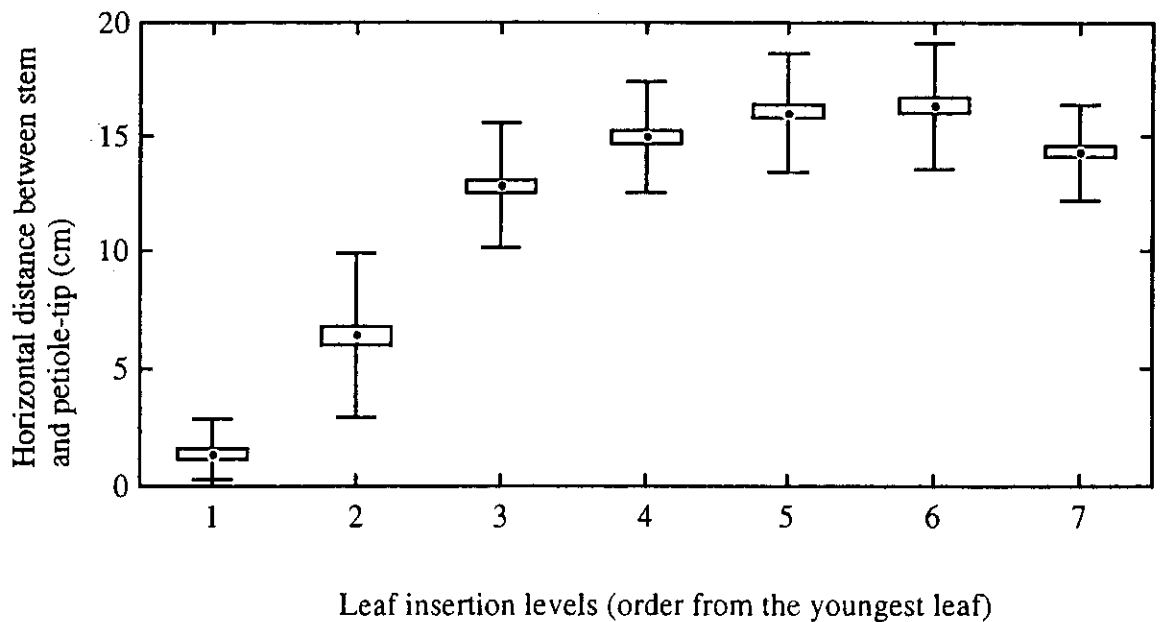


図8、*Macaranga gigantea* の稚樹の幹から葉柄先端の距離と葉齢の関係

②フネミノキの成長に伴う樹形の変化

フネミノキの樹高の頻度分布図を分枝しているかどうかにより塗り分けると、樹形 10 m 以下の個体のほとんどが枝を出していないことが分かった(図5)。また、樹高 15 m 以上の全ての木は分枝していた。枝を数本しか持たず、分枝したばかりと思われる個体の、生枝下高の平均は 12 m であった。このことから、フネミノキは樹高 12m に達するまでは枝を出さず、単軸のヤシのような樹形を持ち、12 m に達すると分枝を開始することが予想される。また、フネミノキは、この単軸成長の間、木のサイズが大きくなるにつれて展葉する葉が大きくなっていった。実生の葉は葉柄の基部から葉身の先端までの長さが 15 cm 程しかないが、分枝直前の樹高 13 m の個体の葉では、長さは 146cmにも及んだ。そして、分枝を始めると葉の大きさは再び小さくなり、樹冠に達した樹高 37 m の個体の葉では、40 cm 程になった。フネミノキの葉は、木のサイズの変化に伴い大きさだけでなく形態も変化させた。実生の葉は全縁だったが、木のサイズが大きくなるにつれて掌状葉になり、その裂片数も木のサイズの増加に従い増えていった。前述の樹高 13m の個体の葉の裂片数は9だったが、分枝を開始し葉のサイズが小さくなるにつれて、掌状葉の裂片数は減少してゆき、樹高 37m の個体の葉形は、再び全縁となった。

樹高 12m までのフネミノキは単軸の幹に直接大きな葉を展葉していた。フネミノキのような巨大木の稚樹にとって、樹冠面積の拡大のため、低い高さで分枝することは、将来不要になるであろう低い位置での側枝にエネルギーを分配することになる。逆に、全く分枝しない単軸の成長様式は、全ての伸長成長を主軸に集中することが出来るので主軸の急速な伸長に適している。したがって、フネミノキは主軸の急速な伸長成長の実現のため、単軸の成長様式を選んだと考えられる。しかし、単軸の成長様式では、樹冠面積の拡大に制約がかかるため、生産量自体が低く押さえられ、結局は、成長速度が遅くなってしまった。フネミノキはこの問題を、大型の葉を展葉し樹冠面積を拡大することにより解決しているのである。葉の力学的強度の大部分は繊維と膨圧から生じているので、同じ強度の枝に比べて構築のコストがかからないことが知られている⁷⁾。実際に明るいギャップに生息したフネミノキの稚樹は、単軸の成長を続け、主軸の急速な伸長成長を実現していた。また、この急速な伸長成長の結果、稚樹の樹冠は、ギャップのような高エネルギー環境下での同化に適した多層構造樹冠である円筒形となっていた。

フネミノキの単軸の樹形はギャップでの急速な伸長成長に適しているが、暗い林床では光合成による生産量自体が少なく、そのほとんどを葉の入れ替えに用いていたため、幹の伸長成長はほとんど見られなかった。この結果、暗い林床に生息するフネミノキの稚樹は葉が幹の先端部のみに集中した傘型の樹冠形となった。これは被圧形態と呼ばれ、林床での同化に最も適した樹形であることが知られている⁸⁾。フネミノキは被圧の程度により、主軸と葉への成長量の分配比を変化させ、暗い林床では、被圧形態を形成することによってより長く生きながらえ、明るいギャップでは、主軸の急速な伸長成長を行い、林冠に達する努力をしているのだろうと思われる。

フネミノキの葉の形態の変化は、大きな掌状葉ほど多い裂片数を持つという事実で考えるとよく説明することが出来る。大きな葉は小さな葉に比べて、厚い葉面境界層を持つ。この葉面境界層は葉のガス交換の際に大きな抵抗となるため、同じ葉面積ならば、多数の小さな葉の方が大きな一枚の葉に比べて物質生産に有利であることが示されている⁹⁾。それぞれが自由に動くことが出来る裂片からなる掌状葉は、あたかも個葉の集団の様にふるまうので、葉面境界層の減少に対し小型の葉を作ることと同様な効果を持つ。したがって、フネミノキの大型の葉は、切れ込むことにより、葉面境界層抵抗を少なくし、個葉レベルでの光合成効率を高めているのだろう。また、傘型の樹冠に大きな葉を詰め込んだフネミノキの場合、樹冠内での上の葉による下の葉の相互被陰は大きな問題だろう。掌状葉の細長い裂片の形は樹冠内により多くの光を通し、相互被陰を少なくする効果があることが知られている。したがって、フネミノキは掌状葉を持つことで、樹冠内での相互被陰を減少し、樹冠全体で捕捉する光の量を増やし、樹冠全体での生産量を上げていると考えられる。

以上により、フネミノキの稚樹は、主軸の急速な伸長成長のため単軸の成長様式を採択し、その時生じる樹冠面積拡大の制約を、大型の葉を作ることで解決しているかとまとめることが出来る。そして、大型の葉を作ることによって生じる、葉面境界層抵抗や樹冠内の相互被陰の弊害を葉形を変化させることにより回避していると帰結することが出来るかもしれない。

フネミノキの単軸の樹形はギャップでの急速な成長と閉鎖林冠下での生残の両面で有利であることを示した。ではなぜ、フネミノキは12 mの高さで単軸の成長を止め、分枝を開始するのだろうか。地上高12 mでは、フネミノキはまだ樹冠に達していないし、繁殖を開始する樹高20 mまでにも達していない。葉は、葉身と葉柄に分けることが出来る。葉身は光合成の中心であり、同化部分であるのに対し、葉柄は葉身を配置し、力学的に支え、葉身と幹の間の水や養分のパイプの役割を果たしており、非同化部分と位置づけられる。この葉柄の乾燥重量(WP)と葉身の乾燥重量(WB)の間の相対成長関係は、次式により表すことが出来た。

$$WB=1.86WP^{0.791}$$

この累乗式の指数は有意に1より小さく、葉身が葉柄に対して劣成長の関係にあることが分る。すなわち、葉が大きくなるにつれて、葉柄と葉身の乾燥重量の比は大きくなる。このことは、もし、フネミノキがこの相対成長関係に従って無限に大きな葉を作ってゆくのなら、いずれは非同化部分である葉柄を構築するコストが、その葉柄が支える葉身の生産量を超えることを意味する。したがって、この相対成長関係はフネミノキには葉のサイズには上限があることを示している。単軸のフネミノキは、大きな葉を作ることで樹冠面積を拡大していた。しかし、葉のサイズに上限があるため、この方法では無限に樹冠を広げてゆくことは出来ない。植物が生残するため必要な樹冠面積は、木の成長とともに大きくなる。フネミノキは、単軸の成長様式で広げられる最大の樹冠面積以上の樹冠面積が必要となったとき、分枝により樹冠面積を広げてゆかざるを得ないだろう。フネミノキの分枝は、最大にできる葉のサイズに強く影響されているだろう。

しかし、葉身乾燥重量と葉柄乾燥重量の間の相対成長関係は、葉の大型化の限界を示しているだけで、なぜ樹高12 mで分枝し始めるかについては答えていない。フネミノキの生えていた周りの光環境を測定すると面白いことが分かった。光環境は、12 mまでは地上高があがるにつれて、指数関数的によくなっていったが、その後は数メートル上がっても改善されなかった⁶⁾。フネミノキの分枝はこの光の垂直分布に対応していると考えることが出来る。樹高12 mに達するまでは、樹高があがるにつれて光環境は改善されるので、フネミノキはこの間、よりよい光環境を求めて積極的に伸長成長を進める。しかし、樹高12 m以上では数メートル伸びても光環境はほとんど変わらないので、分枝を開始し横方向への成長することで、より多くの光エネルギーを捕捉するのだろう。熱帯林では、土壌や降水量の差によって群落の高さが異なる、このため、群落内の光の垂直分布は、群落間で異なることが予想される。森林内の光環境とフネミノキの分枝が対応しているという仮説を検証するためには、今後多くの森林で同様の調査を行い、分枝する高さや光環境の間に同様の関係が認められるか、調べる必要がある。

光の獲得以外にも、分枝は多くの生態学的な意味をはらんでいる。そのひとつは、分枝することにより、頂端分裂組織を欠損するリスクを分散させることです。頂端分裂組織をただひとつしか持たない単軸な幹の場合、この頂端分裂組織を動物による被食や他の植物の落枝等により失うと、回復することは不可能となる。実際は、頂端分裂組織が失われた場合に他の分裂組織が変化して新たな頂端分裂組織が形成されるが、それでも頂端分裂組織の破損は成長に対して非常に大きなダメージとなるでしょう。反対に、分枝を盛んに行い、同質の頂端分裂組織をたくさん持っている植物の場合、ある頂端分裂組織が失われても、他にも頂端分裂組織があるため、回復できないほどのダメージを受けるリスクを低く押さえることが出来る。

また枝は、葉だけではなく、花を配置する骨格にもなる。ほとんどの植物は花を、頂端分裂組織の先端、もしくは葉腋に付ける。フネミノキの場合は、葉腋に花を咲かせる。単軸の幹上に付けることの出来る花の量は、非常に限られたものだろう。フネミノキは、分枝を繰り返し、多くの枝を作成することにより、多くの花を付けら

れる構造を構築することができるのである。フネミノキは繁殖を開始するまでに、ある程度の数の枝をそろえる必要がある。

このように、分枝という一つの事象をとってみても、そこには多くの生態学的な意味が内在しており、それぞれの意味ごとに最適となる成長様式が異なる。ある植物の成長様式がその植物に与える影響を包括的に議論する場合、樹形を形作る各器官の生態学的な意味を吟味し、そのそれぞれの意味に対して、その成長様式をとることによってどのような結果が生じるかについて評価することが必要となる。

熱帯林は種の多様性だけではなく、樹形の多様性も高い群落である。乾燥や低温による気候のふり合いが弱い熱帯林では、植物がとることの出来る樹形の幅が広がるのでだろう。Halle et. al¹⁾は頂端分裂組織が、植物の成長とともにどのように複製されているかにより樹形を分類し、23の樹形モデルを提唱した。この樹形モデルのほとんどが熱帯の樹木に特有であることから、熱帯林の樹形の多様性の高さを示すことが出来るだろう。また、同一の樹形モデルに属する植物の間でさえも、分枝を開始する時の木のサイズ、分枝率、それぞれの枝へのエネルギーの分配比の差などによって樹形は大きく異なるため、実際に我々が目にする樹形は多岐にわたる。それぞれの種が、その種固有の樹形を持っているといえるだろう。ここで紹介したフネミノキの成長様式は熱帯林に生息する数千という種のうちの、ほんの一例に過ぎない。また、全ての巨大木が、フネミノキの稚樹ような単軸の成長様式を採用しているわけではない。むしろ、単軸の成長様式は少数派であり、多くは、低い位置から分枝を始める。このことは、林冠層に達するというゴールは同じでも、そこに達するまでの成長様式は種によって異なっており、多様な成長戦略が存在し得ることを示している。今後は、より多くの種の成長様式を詳細に調べ、樹形の多様性とその中に秘められた成長戦略の多様性を解き明かしてゆく努力が必要である。

しかし、樹形はただやみくもに多様なわけではない。多様な樹形と成長様式の中にも、多くの規制やシンドロームが存在しているはずである。例えば、フネミノキのような単軸の成長を選んだ種は、樹冠面積を拡大するために大型の葉を付けることが必須である。多様な成長様式と樹形の中に潜んでいる樹形の一般的法則を見つけだすことも、樹形の適応的な意味を理解する上で大切なことであろう。

(4) 羊歯植物の多様性に関する研究

攪乱の程度を表す指標として、羊歯植物の多様性に着目し、マレーシア半島部の丘陵地(セマンゴック)及び、低地の混交フタバガキ林(パソ)、油椰子林、天然林内の林冠ギャップ下、マレーシア森林研究所内の見本園の林床において羊歯植物の分布調査を行った。その結果、セマンゴックにおける γ 多様度が最も高く(26種/40立方体)油椰子林で最も低かった(12種/40立方体)。

また、 β 多様度はパソ保護区内の10年を経過したギャップで最も高かったのに対して油椰子林では最も低かった。さらに、標高が高くなるにつれて羊歯植物の種数は増加した。これらの結果は、羊歯植物の多様度は立地条件によって影響されるものの、類似した立地条件の下では、人為的攪乱によって多様度が低下することを示しており、羊歯植物の種多様度が人為的攪乱を表すための一つの指標になるのではないかと考えられる。

5. 本研究により得られた成果

- (1) 自然条件下で、異なる光および水環境に対するフタバガキ科樹種の実生の成長反応を明らかにした。これらの結果は、熱帯稚樹の植栽、管理などの際に基礎情報として重要である。

- (2) 熱帯稚樹 *Shorea parvifolia* の稚樹の光合成・蒸散特性に及ぼす光、湿度の影響を明らかにした。また、異なる樹齢の *D. sublamellatus* について葉の光合成特性、葉の形態と化学成分を明らかにした。
- (3) 熱帯樹木の樹形に関する定量的調査をおこない、樹木の形態形成と熱帯環境の関連性を解明した。
- (4) 攪乱の程度を表す指標としての羊歯植物の多様性を明らかにした。

6、引用文献

- 1) Halle, F., Oldemann, R.A.A., and Tomlinson, P.B. 1978. Tropical trees and Forests. 441pp. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- 2) Fisher, J.B. (1978) A quantitative study on terminaria branching. In: P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, eds. Tropical Trees as Living System. Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 285-320.
- 3) Chazdon, R.L. (1985) Leaf display, canopy structure, and light interception of two under story palm species. Amer. J. Bot. 72: 1493-1502.
- 4) Niklas, K.J. (1992) Plant Biomechanics. An Engineering Approach to Plant Form and Function. The University of Chicago Press, Chicago.
- 5) Yamada, T. and Suzuki, E. (1996) Ontogenic change in leaf shape and crown form of a tropical tree species, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. J. Plant Res. 109: 211-217.
- 6) Kikuzawa, K., Koyama, K., Umeki, K., and Lechowicz, M.J. (1996) Some evidence for adaptive linkage between leaf phonology and shoot architecture in sapling trees. Functional Ecology 10: 252-257.
- 7) Givnish, T.J. 1978. On the adaptation significance of compound leaves: With particular reference to tropical rain trees. In " Tropical Trees as Living System" (eds. P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman) pp. 351-380. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- 8) Horn, H.S. 1971. The Adaptive Geometry of Trees. 144pp. Princeton Univ. Press. Princeton.
- 9) 矢吹萬寿 1985. 植物の動的環境 200pp. 朝倉書店

[国際共同研究等の状況]

本研究はすべてマレーシアプトラ大学 (UPM)、マレーシア森林研究所 (FRIM) との共同研究により行われた。

[研究成果の発表状況]

(1) 口頭発表

- ①長田典之、武田博清、古川昭雄、M. Awang: 第 44 回日本生態学会(1997)「マレーシア低地フタバガキ林構成種の樹冠部動態」
- ②横田岳人、古川昭雄、A.M.Abdullah、M. Awang: 第 44 回日本生態学会(1997)「熱帯林樹冠木2種の光合成速度の垂直分布」
- ③古川昭雄、横田岳人、M.Awang: 第7回日本熱帯生態学会(1997)「熱帯林構成樹の階層別光合成速度」
- ④長田典之、武田博清、古川昭雄、M. Awang(1998)マレーシア低地フタバガキ林構成種 15 種の葉群動態。第 45 回日本生態学会、京都、3月
- ⑤横田岳人、唐 艶鴻、古川昭雄、A.M.Abdullah、M. Awang: 第 45 回日本生態学会(1998)「熱帯林の林床環境と光合成」
- ⑥Liang Naishen, Tang Yanhong, T. Okuda, A. Furukawa: 第 45 回日本生態学(1998)“Effects of fluctuation in leaf temperature on photosynthesis in a tropical tree *Eugenia grandis*”
- ⑦Liang N, Tang Y, Okuda T (1998) Is long-term elevation of CO₂ concentration beneficial to seedling photosynthesis in the understory of tropical rain forests? 1998 ESA Annual Meeting – Baltimore, Maryland
- ⑧梁 乃申・奥田敏統・唐 艶鴻 (1999) 光質と CO₂ 濃度が熱帯林林床に生育するクワズイモの光合成特性に及ぼす効果。第 46 回日本生態学会大会—信州大学
- ⑨梁 乃申・奥田敏統・唐艶鴻・マノカラン N. (1999) マレーシアの低地熱帯林における異なる生育段階の *Dipterocarpus sublamellatus* (フタバガキ科)の生態生理特性。第 110 回日本林学会大会—愛媛大学
- ⑩Liang N, Tang Y, Okuda T (1999) Elevated CO₂ will stimulate the spectral quality-limited photosynthesis in *Alocasia odora*, an Asian tropical forest understory herb. XVI International Botanical Congress – Saint Louis, Missouri, USA.
- ⑪Liang N, Tang Y, Manokaran N, Okuda T (1999) Ecophysiological traits of *Dipterocarpus sublamellatus* as correlates of natural regeneration in a tropical rainforest. XVI International Botanical Congress – Saint Louis, Missouri, USA.

(2) 論文発表

- ①Tang, Y., N. Kachi, A. Furukawa and M. Awang (1996) Light reduction by regional haze and its effect on stimulated leaf photosynthesis in a tropical forest of Malaysia. *Forest Ecology and Management* 89: 205-211.
- ②Tang Y., N. Kachi (1997) A measuring system for characterizing spatial and temporal variation of photon flux density within plant canopies. *Forest Ecology and Management*. 97 : 85-90
- ③Tang Y., N. Kachi, A. Furukawa and M. Awang (1999) Heterogeneity of light availability and its effects on simulated carbon gain in tree leaves in a small gap and the understory in a tropical rain forest. *Biotropica*, in press.

- ④Sato, T., H. Itoh, G. Kudo, S. K. Yap and A. Furukawa (1996) Species composition and structure of Epiphytic fern community on oil palm trunks in Malay Archipelago. *Tropics* 61: 139-148.
- ⑤古川昭雄 (1996) 熱帯林減少の現状と研究の歴史. 中央法規出版.
- ⑥Yamada, T. and Suzuki, E. 1996. Ontogenic change in leaf shape and crown form of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *J. Plant. Res.* 109: 219-225.
- ⑦Yamada, T. and Suzuki, E. 1997. Plasticity of biomass allocation and tree form in relation to light environment of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *Tropics* 7:173-182.
- ⑧Okuda T., Kachi, N., Yap.S.K. & Manokaran, N. (1997) Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest - implications for regeneration and maintenance of species diversity. *Plant Ecology* 131: 155-171.
- ⑨奥田敏統, Manokaran, N. (1997) マレーシア・パソに見られる低地フタバガキ林の森林動態 個体群生態学会会報 54: 41-46.

4. 研究者略歴

課題代表者: 奥田敏統

1956 年生まれ、広島大学大学院博士過程終了(理学博士)、現在、国立環境研究所 森林減少・砂漠化研究チーム総合研究官

主要論文:

Okuda T., N. Kachi, S.K. Yap. N. & N. Manokaran (1995). Spatial Pattern of adult trees and seedling survivorship of *Pentaspadon motleyi* Hook, f. in a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *J. Tropical Forest Science* 7:475-489.

Okuda T., Kachi, N., Yap.S.K. & Manokaran, N. (1997) Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest - implications for regeneration and maintenance of species diversity. *Plant Ecology* 131: 155-171.

奥田敏統, Manokaran, N. (1997) マレーシア・パソに見られる低地フタバガキ林の森林動態 個体群生態学会会報 54: 41-46.