

熱帯樹種の強光と高温への防御機構

石 田 厚

1. はじめに

インドネシアやマレーシアは年間を通じ明確な乾季が無く、熱帯雨林とよばれる原生林が成立する。1982年から1983年そして1997年から1998年にかけておきた強いエルニーニョは、東南アジア域に強い乾季をもたらした。この間多くの場所で林野火災が起き、インドネシアの東カリマンタンだけでも四国の面積の2倍にも相当する350万ヘクタールに火が入った¹⁾。またこれらの林野火災から出た煙は煙霧（ヘイズ）とよばれ、空を薄暗くなるまで覆い、煙霧が濃い時は飛行機の発着をも難しくした。スマトラ島やボルネオ島で発生した煙霧はマレー半島に流れ、数ヶ月にわたって空を覆い人々に健康被害を生じさせた。また元々この地域には明確な乾季が無いため、乾燥や山火事は森林の木々に大きな影響を及ぼした。例えば、この乾燥期間ボルネオ島のサラワクでは、胸高直径が10 cm以上のフタバガキ科樹木の死亡率は平常の3倍にも達した²⁾。さらにインドネシアでは、森林に火災が入ることをきっかけにして人々が焼き畑を行い、多くの森林が畑へと変えられていった³⁾。

乾燥と林野火災によって木材としてのバイオマスが減少し劣化した林では、少なくとも一部は環境保全や用材生産のために人為的に森林の再生を促していく必要がある。しかしながら大きな樹木を失った劣化林は、乾燥が激しく強い光や高温に晒されやすい環境である。こういった乾燥、強光、高温は稚樹の葉に強いストレスを与え、光合成や成長を制限し、しばしば枯死をももたらす。

植物にとって光は、二酸化炭素からブドウ糖を作り出す過程である光合成反

本報告は2001年林学会賞受賞論文の一部を解説したものである。

Atsushi Ishida: Protective Mechanisms for Excess Light and Elevated Temperature in Tropical Trees

独立行政法人 森林総合研究所 植物生態研究領域

応のエネルギー源として必要である。葉は、吸収した光エネルギーを使って水を分解し電子と水素イオンを得、残りの酸素を大気中に放出する。電子は葉緑体内の電子伝達系に入り、その過程で ATP や NADPH といった高エネルギー物質が合成される。この ATP や NADPH を使って、二酸化炭素からブドウ糖を形成するのが光合成反応である。しかしこの反応で使い切れないぐらいの光を葉が吸収してしまうと、その過剰になった光エネルギーによって活性酸素が生じ、葉緑体が分解され葉は白く日焼けしてしまう。

白く日焼けした葉では光合成能力が低下しており、これは「光阻害 (photoinhibition)」とよばれる。例えば、被陰ネットの下で育てておいた苗木をいきなり明るい野外に出すと、厳しい光阻害が苗木の葉に生じる。しかし通常の野外の植物には大きな光阻害は見られない。すなわち植物は、過剰の光エネルギーに対する防御機構として、生理的・形態的にさまざまなメカニズムを持ち、強い光に対抗している。本稿では、特にストレス・フルな環境である熱帯の劣化造林地での植物の育成において問題点となる、強光・高温ストレスに対抗する樹木のメカニズムを、葉の形態面と生理面の二方向から考えてみる。我々がこのような樹木のストレス耐性のメカニズムを調べるのは、こういった知識なしに造林を行っても、今までの造林の成否の結果を活かすことが出来ず、熱帯造林の技術的な発達は危ういと考えるからである³⁾。

2. 樹形からの強光耐性

強い光が当たっている場所には、強光環境に適応した樹木が見られる。これらの樹木の葉群上部を見てみると、葉が立っているものから水平なもの、そして垂れているもの、葉面に毛が生えていたり、葉に赤い色素を持つものなど、樹種によって様々な形態的特性を持った葉が見られる。こういったさまざまな形態的特性は、強光耐性においてどのような意味があるのだろうか？

小笠原島嶼は東京から 1,000 km 南に位置する、太平洋にある海洋島である。特にこの島々の尾根部は強光や乾燥に晒される場所であり、このような極端な環境は日本には他に例をみない。この尾根部では、強光や乾燥に耐えることができる様々な樹種が同所的に見られる。これらの植物は種子が海を渡ってたまたまこの島にたどりつき、長い年月をかけ徐々に島々の環境に適応し、形態や生理的な特性を進化させてきた者達である。それゆえ小笠原島嶼は「東洋のガラパゴス」と呼ばれ、進化の途中にある多くの固有種を持つ興味深い場所である。

コバノアカテツ



テリハハマボウ



写真 1 小笠原父島の尾根部に生育するコバノアカテツとテリハハマボウの葉群

小笠原島嶼の尾根部では、テリハハマボウ (*Hibiscus glaber*) とコバノアカテツ (*Planchonella obovata* var. *dubia*) といった、背丈の低いかん木が普通に見られる。この2種は同所的に生育するにも関わらず葉群構造は異なっている(写真1)。テリハハマボウは樹冠上部の層に偏った葉群構造を持ち、光は葉群上方で急激に減少していた。また本種は無毛でより水平的な葉を多く持っていた。一方コバノアカテツは樹冠中層に偏った葉群構造を持ち、光は葉群下部までよく浸透していた。そして葉群上部ではより立った葉を持ち、特に当年に出た新葉は表面に赤い毛を持っていた。これらの形態的な特性は、テリハハマボウでは個々の葉が

強い光をより受けやすい形を、逆にコバノアカテツでは強い光を受けにくい形態を反映している。

ではこの2樹種間で、葉の強光に対する生理的な耐性能力は異なるのであろうか？すなわち強い光をより受けにくくしているコバノアカテツの葉は、テリハハマボウの葉よりも強光に対して生理的に弱いのではないだろうか？それを確かめるため、この2樹種の葉に対し、野外で強い人工光を3時間当てた後、暗黒下に移してから葉緑体の光利用能力の回復を測った。その結果コバノアカテツの葉は、テリハハマボウの葉よりも回復が遅かった(図1)。すなわちコバノアカテツの葉は強い光に対してより弱い性質の葉を持つことが確かめられた。またいずれの樹種も、1年葉よりも当年葉の方が強光に弱かった。赤色光は葉緑体が吸収し光合成に使う光なので、光合成能力の低い葉が赤い光を多く吸収してしまうと、過剰の光エネルギーが多くできてしまう。コバノアカテツ

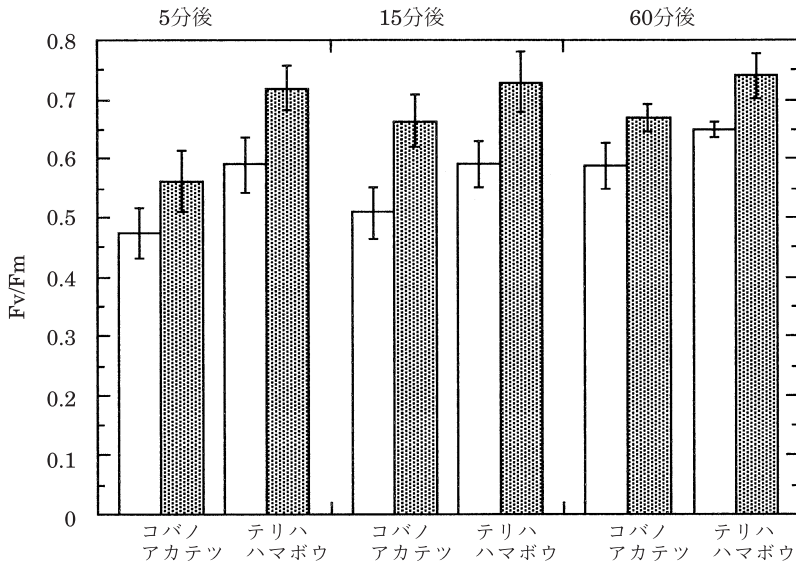


図1 コバノアカテツとテリハハマボウの当年葉（白棒）と1年葉（影棒）を、野外で3時間強光に晒した後、暗下に移して5分後と15分後と1時間後のクロロフィルの光利用効率（ F_v/F_m ） 縦のバーは、1SDを示す（Ishida *et al.* 2001 からデータ改変）

の新葉に見られる赤い毛や垂直に立った葉の角度は、過剰の光を反射させることによって光阻害から葉を守るための防御機構であろう。

このことを確かめるため、野外に生育するコバノアカテツの葉の赤い毛をテープで取り除き、さらに水平に固定して、光合成の日変化を測定してみた。そうしたところわずか1日で光合成能力は落ちてしまった⁴⁾。これらの実験から、コバノアカテツの葉は強光に対して生理的に弱かったが、それを赤い毛や垂直的な葉の角度によって、過剰の光エネルギーの吸収を減らすようにしていることがわかった。すなわちコバノアカテツはより弱い光を、一方テリハハマボウはより強い光を光合成に利用していることがわかった。これは明るい場所に適応し同所的に生育している樹種でも、利用している光の強さが違う事を示す。コバノアカテツの葉は、葉が生理的に成熟していくにつれて強光に対しても強くなり、葉面の毛も脱落していく。

葉の傾きや毛以外にも、葉の相互被陰も過剰の光を吸収しないようにする機構として働いている。マカラング (*Macaranga gigantea*) とオマランタス



写真 2 インドネシアの山火事跡地に生育する *Macaranga gigantea* 稚樹 茎先端部の展開途中の葉はその下の成熟葉によって覆われている

(*Omalanthus populneus*) は、東南アジアで攪乱後の明地によく見られる典型的な先駆性樹種である。強光下で生育する稚樹について、オマランタスの展開途中の葉は光に晒されていたが、マカラングの展開途中の葉はより成熟した葉によって被陰されていた(写真 2)。その形態からマカラングの展開途中の葉は強光により弱く、先駆性樹種の間でも光の利用特性が異なると考えられた。それを上記の小笠原と似た方法で確かめてみると、やはりマカラングの、特に展開途中葉は、葉緑体の光利用能力が低かった。また実験室で様々な温度下で葉片に強光を連続照射した後、暗黒下において葉緑体の光利用能力の回復を比べてみると、高温になるほど回復は遅くダメージが大きくなった。すなわち、強光に高温が加

わることによって、葉緑体はダメージをより受けやすくなるのである。このように、自分自身もしくは他の植物個体同士での葉の相互被陰も、強い光を受ける事をさけ、生理的に強光や高温に弱い葉を守る機能であると考えられる。

3. 生理面からの強光耐性

葉は樹種によってまた葉齢によって、生理的に強光や高温に対する強さが異なる。このような生理的な違いは、細胞の中の何によってもたらされているのであろうか？吸収してしまった光に対し光阻害を防ぐ葉の生理的な防御機構の一つに、NPQ (non-photochemical quenching) とよばれる反応がある。NPQ は細胞の中の葉緑体内で行われ、過剰の光エネルギーを熱として放出させ、葉緑体を光阻害から守る機構である⁵⁾。この NPQ は、カロチノイド系の色素の形を変えることによって行われている。しかしながら NPQ によっても消費できなかった過剰の光エネルギーは、細胞内で活性酸素を生み出す。スカベンジャーとよばれるいくつかの物質(例: ビタミン C)はこの活性酸素を消費するように働くが、それでも消費しきれなかった活性酸素は葉緑体を分解し光阻害をもたらす(図 3 参照)。雑草を枯らす除草剤として、現在 350 種類以上の化

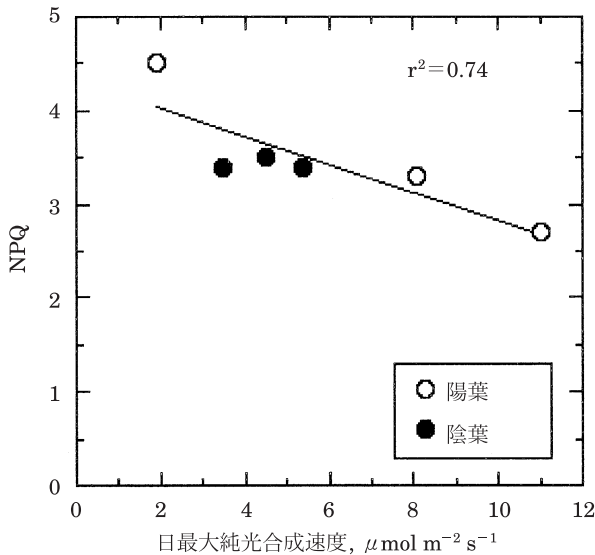


図 2 マレーシアで見られる 3 樹種の、陽葉（白丸）と陰葉（黒丸）の日最大純光合成速度と NPQ との関係 それぞれの点は異なった樹種を示す（Ishida *et al.* 1999 からデータ改変）

学物質が農業分野で使われている。除草剤の一つのパラコートは、葉の中で活性酸素を増やしてしまうことによって、光が当たっている葉の葉緑体を破壊する強力な除草剤である。逆に言えば過剰の光エネルギーをいかに消去するかは、植物にとって重要な死活問題なのである。

NPQ は先に述べたように過剰の光エネルギーを熱として放出する機構であるため、暗い時には働かず、葉に当たる光が強くなるほど活発になる。そして NPQ の最大値は葉の光合成能力の低い樹種の葉ほど大きくなる（図 2）。光合成能力の低い葉では、吸収した光エネルギーを光合成に使ってしまう能力が低いため、吸収してしまった光エネルギーが過剰になりやすい。すなわち光合成能力の低い葉の高い NPQ は、その過剰になってしまった光エネルギーを熱として消失させる能力（すなわち生理的防御機構）が高いことを意味する。しかし陽光が有り余るほど十分に降り注ぐ熱帯地域で明るい場所を好む先駆性樹種（pioneer trees）の葉でさえ、NPQ は光阻害を防ぐために重要な役割をになっている⁷⁾。

こういった葉が吸収した光エネルギーの行方を、図 3 に模式化した。NPQ や

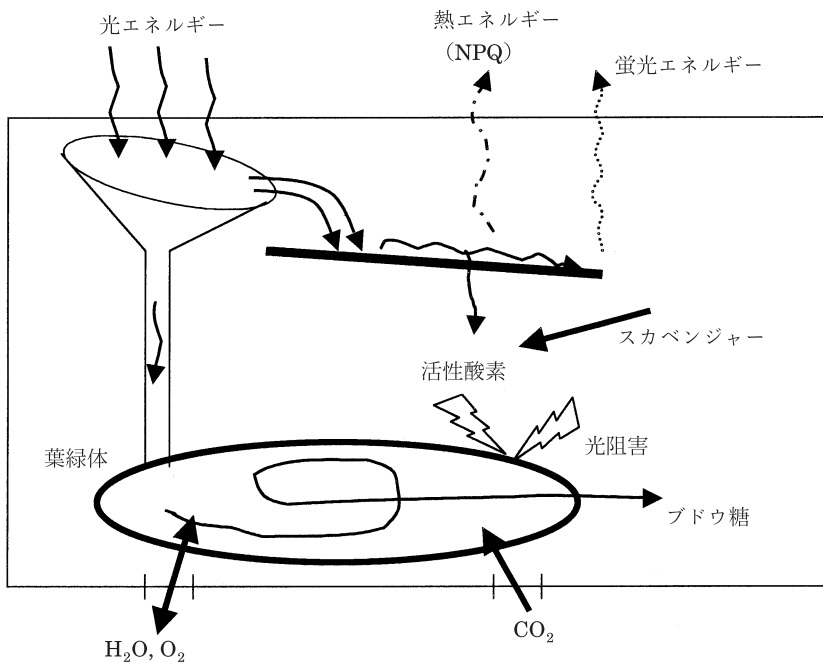


図 3 葉の中での光エネルギーの流れの模式図 葉緑体が吸収した光エネルギーは光合成過程に使われるが（ロートの中の流れ）、使いきれず過剰になったエネルギーは熱（NPQ の指標）や、蛍光として消費される。それでも消費できなかったエネルギーは活性酸素が生み出す。各種のスカベンジャーが活性酸素を消すが、残った活性酸素は細胞膜を壊し、光阻害をおこさせる。

スカベンジャーといった強光に対する葉の生理的な防御機構の強さは、同一樹種でも個体の生育条件によっても異なるし、同一個体内でも異なる。一般に陰葉は、陽葉よりも防御機構が発達していない。また強光に晒されるような場所では、高温や乾燥がともなう。高温や乾燥によって、葉は強光阻害をより受けやすくなってしまう。強光に晒されるような場所に生育している稚樹の葉の温度を、野外の気温よりも 3~5℃ 上昇させると、光阻害を示していなかった葉でも光阻害がしばしば生じる。それも明るい場所が好きな先駆性樹種では、光阻害は起きなかったが、遷移後期の樹種であるフタバガキ科では、樹種によっては強い光阻害が見られた（表 1）。従って強光や高温、乾燥に対する耐性を組み合わせる樹種ごとにその特性を明らかにすることが、生態学的に森林の動態を理解し、また造林技術の発達にとっても必要である。

表 1 クロロフィル光利用効率の高温処理による変化

種名	Fv/Fm (正常時)	Fv/Fm (高温処理後)
先駆性樹種		
<i>Glochidion obscurum</i>	0.78	0.80
<i>Omalthus populneus</i>	0.81	0.81
<i>Macaranga triloba</i>	0.79	0.80
<i>Mallotus paniculatus</i>	0.83	0.82
<i>Melastoma malabethricum</i>	0.82	0.82
<i>Piper aduncum</i>	0.79	0.81
<i>Trema cannabina</i>	0.81	0.79
<i>Trema orientalis</i>	0.81	0.81
平均値	0.80	0.81
フタバガキ科樹種		
<i>Hopea rudiformis</i>	0.77	0.69
<i>Dryobalanops beccarii</i>	0.70	0.59
<i>Shorea ovalis</i>	0.77	0.76
平均値	0.75	0.68

注) 明るいオープンな場所に植栽されたフタバガキ科稚樹と自然に生育している先駆性樹種の葉の、夜明け前の暗下でのクロロフィルの光利用効率 (Fv/Fm) と、日中の葉温を3度から5度C上昇させた状態にして8日後の値。この値が低下するほど、葉緑体が光阻害を受けていることを示す (Ishida *et al.* 2000 から改変)。

4. おわりに

光は光合成に必要なであるが、強すぎる光はその過剰のエネルギーによって光合成速度を低下させてしまう。生理的に強光に弱い葉を持つ樹種は、葉を垂直的な角度に保ったり、葉の相互被陰によって強光を受けづらくしたり、葉面に毛を持って過剰の光を反射させることによって、強光から葉を守っていることがわかった。すなわち明るい所に適応した樹種でも、種間によって光合成に利用する光の強さが違うのである。こういった形態的な特性は葉群上部の葉の光合成の低下を防ぎ、葉群全体の光合成量を高めるのに貢献しているのであろう。また強光に強い葉を持つ樹種でも、被陰ネット下で育てた苗木を突然強光や乾燥に晒さすとダメージを受けるので、植栽する際に強光ストレスを回避させたり、徐々に苗木に耐性を付けさせていくハードニング (hardening) の工夫が必要である。最近、我々の研究グループでは、弱光から強光へ稚樹を突然

移された時の植物の反応や成長特性を調べ始めている。これは被陰ネット下から野外に植栽した苗木の条件や、ギャップ更新とよばれる自然界で親木が倒れた後の稚樹の成長条件を想定しての実験である。これらの実験結果から、光を変化させた後の苗木の成長に関し以下の3つの観点が重要であることがわかってきた。1) 暗い時に出ていた葉が突然に強光をあびた時の光阻害の受け易さ、2) 光阻害からの回復能力、そして3) 新たに明るい環境に適した高い光合成能力を持った葉を出す能力である。すなわち光阻害を受けにくく、また光阻害からの回復能力が高く、かつ新葉の出葉スピードが早い樹種が、変化する光環境下で最も早くに成長を開始する⁹⁾。

強光の上にさらに高温や乾燥が合わさることによって、葉はより強い光阻害を受ける事が多くの熱帯樹種で示されてきている。地上部の葉面積に対し、根が小さい稚樹や浅い根系をもつ樹種は乾燥に弱い。苗木の土に十分すぎる水や栄養を与えると根の発達が悪くなり、野外に植栽した時に乾燥害や光阻害を受けやすくなってしまう¹⁰⁾。従って育苗において植栽地の環境条件を考えて苗木を育てることや、野外に植栽した後の強光や高温や乾燥ストレスを避けるような技術開発は重要である。例えば、強光耐性の小さい樹種を林内植栽や樹間植栽（混植）することは強光・高温ストレス回避法の一つで、各地で試験が試みられている。また苗木のそばの雑草さえ、強光・高温ストレスを回避させるように働くこともあるであろう。

地球の温暖化によって今後100年で気温は3~5℃上昇すると言われている。従って特に熱帯域では強光や高温に強い先駆性樹種が有利であろう。また今後、食料生産や用材要求の増加によって人為的な森林開発がすすみ、その森林の放棄によって、先駆性樹種が占める面積はさらに増大するであろう。今後は、開発されてしまった土地の有効な利用の促進が重要である。そのためには用材になるような樹種のそれぞれの種間特性の解明とそれに応じた造林技術の開発、そして先駆性樹種の種特性の解明と木材の利用開発の促進が重要である。また菌根菌は、宿主である稚樹の土壌の栄養塩や水の吸収を促進し苗木の生長を促進する例も知られているので^{11,12)}、混植や菌根菌を利用し生態系により近い造林技術の開発も今後重要になろう。

〔引用文献〕 1) 森 徳典 (2000) ブキツスハルトの森で見たこと、考えたこと—JICA 熱帯降雨林研究プロジェクト15年の成果をもとに—熱帯林業 47: 2-10. 2) Nakagawa, M., Tanaka, K., Nakashizuka, T., Ohkubo, T., Kato, T., Maeda, T., Sato, K., Miguchi, H., Nagamasu, H., Ogino, K., Teo, S., Hamid, A.A. & Lee H.S. (2000) Impact

of severe drought associated with the 1997–8 El Niño in a tropical forest in Sarawak. *Journal of Tropical Ecology* 16 : 355–367. 3) 石田 厚・藤間 剛 (2001) 熱帯雨林の減少と森林再生へのチャレンジ 静電気学会誌 25 : 192–201. 4) Ishida, A., Nakano, T., Uemura, A., Yamashita, N., Tanabe H. & Koike, N. (2001) Light-use properties in two sun-adapted shrubs with contrasting canopy structures. *Tree Physiology* 21 : 497–504. 5) 宮尾 (徳富) 光恵・水澤直樹 (1999) 強光環境から身を守る植物の防御機構 化学と生物 37 : 396–400. 6) Ishida, A., Nakano, T., Matsumoto, Y., Sakoda, M. & Ang, L.H. (1999) Diurnal changes in leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in tropical tree species with contrasting light requirements. *Ecological Research* 14 : 77–88. 7) Ishida, A., Toma, T. & Marjenah (1999) Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth, and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga conifera*. *Tree Physiology* 19 : 117–124. 8) Ishida, A., Toma, T., Ghozali, D.I. & Marjenah (2000) In situ study of the effects of elevated temperature on photoinhibition in climax and pioneer species. *Ecological Studies* 140 : 269–280. 9) Yamashita, N., Ishida, A., Kushima, H. & Tanaka, N. (2000) Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia* 125 : 412–419. 10) Ishida, A., Toma, T., Mori, S. & Marjenah (2000) Effects of foliar nitrogen and water deficit on the carbon economy of *Shorea smithiana* Sym. seedlings. *Biotropica* 32 : 351–358. 11) Duddridge, J.A., Malibari, A. & Read D.J. (1980) Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature* 287 : 834–836. 12) Mori, S. & Marjenah (1994) Effect of charcoaled rice husks on the growth of Dipterocarpaceae seedlings in East Kalimantan with special reference to ectomycorrhiza formation. *Journal of Japanese Forestry Society* 76 : 462–464.