

熱帯樹種の葉の生理特性 (1)

松本陽介

光合成

1. はじめに

熱帯地域ではアカシア、ユーカリ、チーク、ゴム、パームなど早生の樹種を用いた大規模な産業造林が現在盛んに行われている。比較的成長の遅いフタバガキなど郷土樹種を用いた植林も行われつつある。街路樹など都市・市街域での造園的な植樹も盛んで、樹高30mを越える立派な並木などを目にするのも珍しくない。

これらの木を植えることは当初から順調に行われたのであろうか？農業的なゴムやパームのプランテーションでは、収穫物の経済的価値が比較的高いので、土地の物理的な改良、施肥、殺虫・殺菌剤や除草剤の使用、灌水などを行いつつ植林されている。街路樹などの造園的植樹は比較的経費がかけられるので試行錯誤で植樹技術が発展している状況である。

一方、林業的植林では、適地に適種を植えることで植栽・育林コストを最小限に抑え、最大限の収穫を得ることが期待できる。「適地適木」とは植栽地の気候と土壌に適した樹種の中から植林目的に沿った樹種を選択して植えるということである。始めに植林樹種があるのではないのである。この「適地適木」の概念が海外での林業的植林において忘れられていないであろうか？

筆者は、これまでに国際農林水産業研究センター（旧：熱帯農業研究センター）、国際協力事業団、地球環境研究総合推進費などにより、マレーシア、インドネシア、フィリピン、およびタイにおける植林地の見聞および樹木の葉の生理生態研究を行ってきた。そして、熱帯地域の植林において「適地適木」を実践する必要性を感じている。

このシリーズでは、これまでに筆者が半島マレーシアなどにおいて得たおもに熱帯雨林樹種の光合成、蒸散、吸水能力などの葉の生理的特性に関する知見（松本ほか、2000）を、数回に分けて解説する。その第1回目としての光合成について解説する。

2. 熱帯低地の気象環境

熱帯気候とはケッペンの区分によれば最寒月の平均気温が18℃以上の気候をいう。熱帯気候帯は、降雨の状態によって、熱帯雨林（多雨林）、熱帯季節林（モンスーン林）、熱帯乾燥疎林（サバナ）などに分けられる。熱帯雨林気候は、1年を通じて一様に雨が降

Yoosuke Matsumoto: Leaf Physiology of Tropical Forest Trees (1) Photosynthesis.

独立行政法人 森林総合研究所 海外森林研究領域

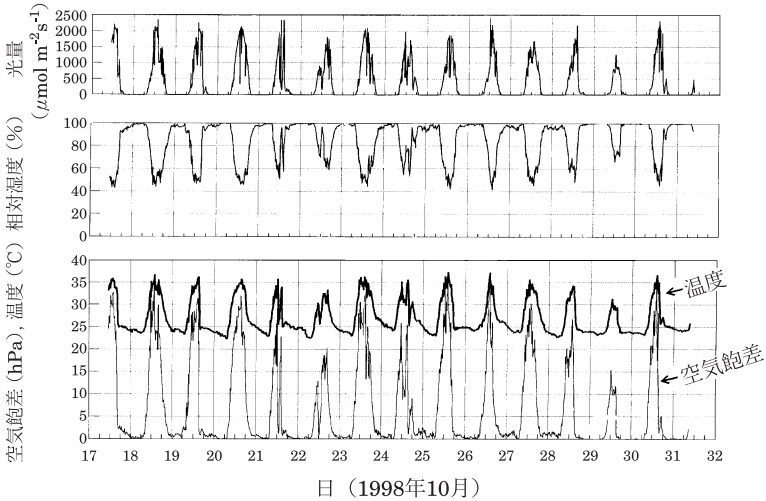


図 1 広い裸地における地上高約 60 cm における光量（光合成有効波長帯光子密度）、相対湿度、空気の温度、および空気飽差の日変化（チクス、ペラ州、マレーシア）

り、温度と相対湿度が高く、最暖月と最寒月の月平均気温の差が 6°C 以内で、最寒月気温が 25°C 以上である気候とされている（荒木ほか、1985）。このシリーズで熱帯と言うときは、とくに断らない限り、熱帯雨林気候帯の低地を意味する。

われわれ温帯に住む者の熱帯気候のイメージは四六時中蒸暑いというのが一般的であろう。しかし、熱帯では夜間気温が 25°C 以下になることが通常で、関東平野の 8 月の夜のほうが蒸暑いと感じる。気象庁の用いている「熱帯夜」は夜間気温が 26°C を越える夜のことであるが、筆者は熱帯で「熱帯夜」を経験した記憶がない。なお、筆者がデータを集めた半島マレーシアでは、上述の熱帯雨林の気候からすれば、年降雨量が比較的に少なく、わずかながら乾燥期と降雨期があることが特徴である。

図 1 は、裸地における光量（光合成有効波長帯の光子密度）、空気の温度、相対湿度、および飽差の日変化である。観測地上高は、植栽時の苗木樹冠高におおむね相当する地上約 60 cm である。図において、光量はほぼ毎日 $2,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 前後まで達し、相対湿度は毎日夜間に 100% に達し日中はおおむね 50% 付近まで低下する。最高温度は日中におおむね 35°C 以上まで上昇し、最低温度は夜間に 25°C 以下まで低下する。気温と相対湿度の観測値から空気飽差が計算できるが、夜間はほぼゼロで日中はおおむね 20 hPa 以上、天気の良い日には 30 hPa 以上に達する。

なお、空気飽差とは、空気中にとどれだけの水蒸気が混ざりうる（とけ込める）かという値で、通常、圧力の単位（hPa: ヘクトパスカル）や密度の単位（ kg m^{-3} ）で表

す。空気飽差は空気の乾燥度を温度に関係なく表わすもので、値が大きいほど水分蒸発が大きく、洗濯物が早く乾く、あるいは植物の蒸散速度が大きくなることが知られていて、光合成や蒸散に影響する重要な環境要因である。一般に使われている相対湿度は、ある温度の空气中に水蒸気が混ざることができる最大量（飽和水蒸気量という。温度が高くなるほど鰻のぼりのように増加する。）に対するその時の水蒸気混入量比（単位は％）のことである。したがって、相対湿度の値が同じでも温度が違えば、空气中に混ざっている水蒸気量も、混ざることが出来る容量も違って来る。相対湿度は一定の体温を保持している恒温動物である人間にとって、蒸暑さの物差として実用的であるため使われている。これらに関しては次報でさらに詳しく解説する。

気象観測における観測高は通常1.2mもしくは1.3mで、その高さでの空気温度を気温と言うが、図1で示したデータは、植栽直後に苗木がさらされる微気象を知るためにあえて地上高約60cmで調べたものである。熱帯低地における植栽木は一年を通して、光合成に必要な十分な光量をほぼ毎日受け（短時間であろうとも）、また、23℃前後～35℃前後の温度変化にほぼ毎日晒され、一日の空気飽差は30hPa前後に達することを記憶にとどめていただきたい。空気飽差30hPaという値は、熱帯であろうと温帯であろうと洗濯物がおよそ1～2時間で乾くほどの空気乾燥度である。低地熱帯雨林の環境といえども、樹木の葉にとっては、日中は決して“湿潤”とはいえないのである。

3. 熱帯樹種の光合成

図2(上)に示したように光合成速度は温度に影響される。しかし、生育地の日常的な温度変化に馴らされるため、自生種の多くは自生地での温度変化幅内の高温または低温域での光合成速度低下は大きくないことが一般的である。図示した例でも、*Shorea platyclados*を除いて20～35℃の範囲での光合成の最大値（このときの温度を最適温度という）に対する低下幅は25%程度である。

一方、光が光合成反応のエネルギー源であるため、光合成は、一般に、光量との相関が高い（図2の下）。野外では、光量は0～2,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の幅でほぼ毎日大きく変動する（図1）。したがって、野外での光合成は、日の出後からの光量増加にともない増加し、日没前の光量減少にともない低下するという日変化をする。多くの樹種は約400～600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で単葉の光合成速度は飽和する（図2の下）ので、それ以上いくら光量があっても光合成速度は増加しない。逆に、光量が十分な日中に光合成速度が低下する現象がしばしば見られる。

植物は光合成を行う際、根から葉まで吸い上げられた水を気孔から気化させながら気孔開度を保ち、同時に光合成の原料であるCO₂を外気から取り込んでいる。上述のとおり、日中の空気は非常に乾いているので、葉からの水分消失を防ぐために、日中は気孔を閉じることがある。このためにクロロフィルへのCO₂の供給不足が生じ、光合成速度が日中に低下することがある。このような現象を「光合成の日中低下」あるいは「昼寝現象」という。また、この現象は必要以上の光量やそれに伴う高温によっても生じる（石

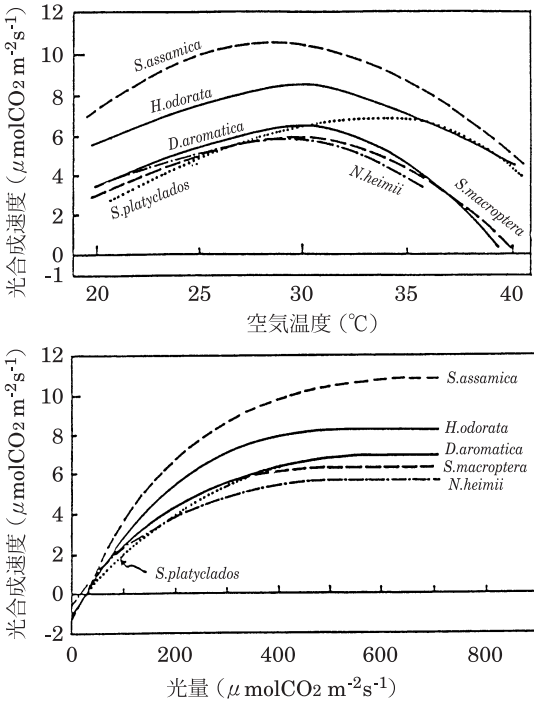


図 2 *Shorea assamica*, *S. platyclados*, *S. macroptera*, *Dryobalanops aromatica*, *Hopea odorata* および *Neobalanocarpus heimii* の陽葉における温度—光合成曲線 (上), および光量 (光合成有効波長帯光子密度)—光合成曲線 (下)
S. platyclados は熱帯丘陵地に分布し, 低地では見られないにも関わらず, 高温域で比較的高い光合成を行える。これ以外の種は熱帯低地に分布する。ここで示したデータは樹冠表面に位置する陽葉のものであるが, フタバガキ科樹種の大半は, 光量 400~600 μmol m⁻² s⁻¹ で光飽和する。

生しやすいためである。したがって, 熱帯地域の裸地では朝日, 夕日, 特に水分ストレスの少ない朝の日射の光合成生産に対する役割が非常に大きいといえる。

田 2001)。

図 3 (上) は, いくつかの樹種における光合成の日変化の測定例である。7:30 頃以降は十分な光が当たっていたが, 9:00 頃以降に光合成の日中低下が生じている。特に, 湿潤地を好む *Shorea assamica* では大きな光合成の日中低下が認められる。このような光合成の日中低下は図 3 (下) に示したように気孔コンダクタンス (気孔抵抗の逆数), すなわち気孔開度に大きく影響されている。なお, この測定を行った日には空気飽差は 10:00 頃には約 30 hPa 程度に達していた。

このように, 野外での実際の光合成は, 温度や光量のみならず, 乾燥に対する気孔の開き方にも大きく影響される。そのため, 一日の全光合成量は良く晴れた日に多いとは限らない。快晴の日には空気飽差が大きくなりすぎて, 気孔が早い時刻に閉じてしまうことが多く, また, 強光・高温によるストレスからクロロフィルの活性低下なども発

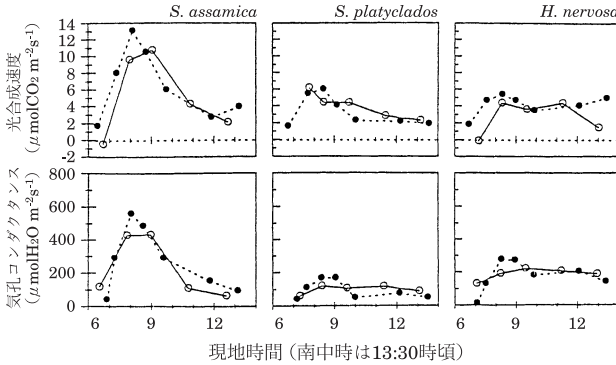
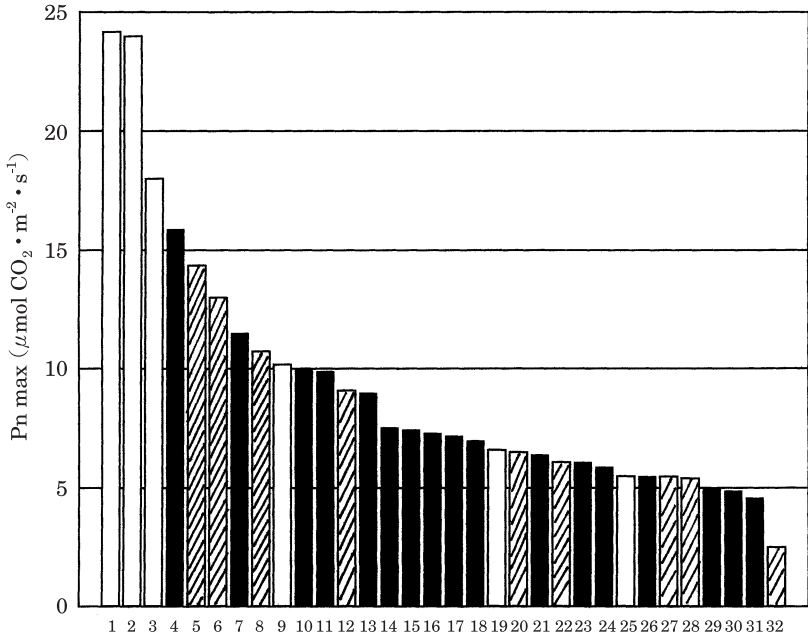


図 3 *Shorea assamica*, *S. platyclados*, および *Hopea nervosa* の陽葉における光合成 (上) および気孔コンダクタンス (下) の日変化
 植栽後約 2 年経過し、樹高 2~4 m に成長した若齢木の陽葉を測定。○と●は測定日が違う。両日も朝から良く晴れた日であったが、14:00 頃からスコールになった。

4. 熱帯樹種の光合成能力

図 4 に樹種ごとの最大光合成速度 (松本ほか, 2000) を、その値の大きい順に示す。それぞれのデータは、マレーシア森林研究所 (FRIM) 構内、FRIM スズ採掘跡地緑化プロジェクトのビドー試験地、パソ保護林、および JICA マレーシア国複層林施業実証プロジェクトのチクス試験地における苗木、稚樹、若木、および成木の陽葉から得た。光合成速度の測定には携帯式光合成蒸散速度測定装置 (SPB-H2, SPB-H3, SPB-H4, 英国 ADC 社-島津製作所) を用いた。ここで、光合成速度は測定時の外気 CO_2 濃度に大きく影響されるため、外気 CO_2 濃度 400 ppm における値に換算した。そのうえで、それぞれの樹種における光合成速度の最大値をそれぞれの樹種の光合成能力とした。なお、光合成における平均値を求めることは極めて難しい。なぜなら、葉は呼吸もしている、葉齢によっても、さらに葉の付いている位置や葉の被陰程度によっても、それぞれの葉の光合成速度は異なるからである。しかし、様々な葉齢、様々な立地環境に生育している個体、様々な時期に測定して得られた光合成速度は、その測定数が多くなれば、その樹種の光合成速度の最大値 (光合成能力) をおおむね抽出することが出来る。

図において、熱帯樹種の陽葉の光合成能力は $2.5 \sim 24.2 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ の範囲であった。ここでの上位 2 種はいずれも *Acacia* で、3 位の *Tectona grandis* とともにマレーシアの熱帯降雨林における郷土樹種ではない。これらを除いた半島マレーシアの郷土樹種



- | | |
|----------------------------------------|--------------------------------------|
| 1. <i>Acacia mangium</i> | 17. <i>Dryobalanops aromatica</i> |
| 2. <i>Acacia auriculiformis</i> | 18. <i>Shorea platyclados</i> |
| 3. <i>Tectona grandis</i> | 19. <i>Terminalia catappa</i> |
| 4. <i>Hopea odorata</i> | 20. <i>Ptychopyxis caput-medusae</i> |
| 5. <i>Cinnamomum iners</i> | 21. <i>Shorea macroptera</i> |
| 6. <i>Azadirachta excelsa</i> | 22. <i>Gonystylus</i> spp.(Ramin) |
| 7. <i>Shorea assamica</i> | 23. <i>Neobalanocarps heimii</i> |
| 8. <i>Alstonia angustiloba</i> | 24. <i>Hopea nervosa</i> |
| 9. <i>Khaya ivorensis</i> | 25. <i>Hevea brasiliensis</i> |
| 10. <i>Dipterocarpus sublamellatus</i> | 26. <i>Shorea curtisii</i> |
| 11. <i>Dipterocarpus oblongifolius</i> | 27. <i>Intsia palembanica</i> |
| 12. <i>Endospermum diadenum</i> | 28. <i>Xanthophyllum amoenum</i> |
| 13. <i>Shorea leprosula</i> | 29. <i>Shorea ovalis</i> |
| 14. <i>Shorea parvifolia</i> | 30. <i>Dipterocarpus cornutus</i> |
| 15. <i>Shorea accuminata</i> | 31. <i>Dipterocarpus kerrii</i> |
| 16. <i>Shorea pauciflora</i> | 32. <i>Scaphium</i> spp. |

図 4 熱帯樹種における最大光合成速度 (Pn max)
 マレー半島に自然分布する樹種のうち、フタバガキ科樹種は黒、その他樹種は斜線、マレー半島導入樹種は白で示した。

の光合成能力は $2.5 \sim 16 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ の範囲である。また、代表的なエマージェント樹種であるフタバガキ科樹種の光合成能力は、おおむね $5 \sim 10 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ で、*Hopea odorata* および *Shorea assamica* などはフタバガキ科樹種のなかでも特異的に高いと言える。

5. 熱帯樹種の光合成能力は温帯樹種に比べて大きいのか？

フタバガキ樹種の樹高成長は、*Shorea parvifolia* では植栽後 15 ヶ月間で 1 m 以上 (Takai ほか, 1997), *Shorea leprosula* では植栽後 30 ヶ月で 3~6 m (Ueda ほか, 1997) と、温帯樹種の成長速度と比べて極めて旺盛である。はたして、熱帯樹種の光合成能力は温帯樹種に比べて大きいために、成長が早いのであろうか？ここでは、熱帯樹種の光合成能力を森林総合研究所構内の第一樹木園に生育する温帯性落葉広葉樹 28 樹種および温帯性常緑広葉樹 13 樹種の成木の陽葉から得たデータ (松本ほか, 1999) と比べてみる。

熱帯の 32 樹種および温帯の 41 樹種の最大光合成速度光合成能力の頻度分布を図 5 に示す。熱帯樹種の最大光合成速度は $6 \sim 9 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ にピークがあり、温帯樹種の $12 \sim 15 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ にピークがある。ここで、温帯樹種のうち、常緑広葉樹の光合成速度の範囲は $9 \sim 21 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (その分布ピークは $9 \sim 12 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) であり、落葉広葉樹 ($12 \sim 15 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ にピーク) よりもやや低い傾向があった。常緑広葉樹どうして温帯と熱帯の比較を行うと、両者の分布はおおむね重なるものの、温帯性常緑広葉樹では $9 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以下の樹種がみられないなど、熱帯のほうが温帯よりも光合成能力が低い樹種が多い。したがって、熱帯樹種の高い成長速度は、光合成能力によるものではないと言えるのではなからうか。ほぼ 1 年中、光合成が可能な熱帯の生育環境が、熱帯樹種の高い成長速度をもたらしているといえる。

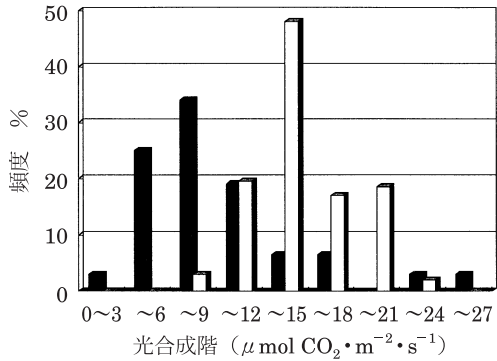


図 5 熱帯樹種と温帯樹種の最大光合成速度 (Pnmax) の比較
図 4 に示した熱帯樹種を黒で、温帯樹種を白で示した。

〔引用文献〕 1) 荒木 峻・沼田 真・和田 攻 (編) (1985) 環境科学辞典. 東京化学同人, 東京 2) 石田 厚 (2001) 熱帯樹種の強光と高温への防御機構. 熱帯林業 53 : 12~21 3) 松本陽介・丸山 温・Lai Hoe ANG (2000) 熱帯樹種陽葉における最大ガス交換速度および浸透ポテンシャルのスクリーニング. TROPICS 9 (3) : 195-209 4) 松

◎熱帯林業講座◎

本陽介・田中 格・小菅進吉・丹原哲夫・上村 章・重永英年・石田 厚・奥田史郎・丸山 温・森川 靖(1999) 日本産広葉樹 41 樹種の当年生陽葉における最大ガス交換速度のスクリーニング. 森林立地 41 (2) : 113-121 5) Takai, H., Matsumoto, Y., Ueda, K., Mangsor, M.Y. & Kimura, K. (1997) Growth performance of *Shorea parvifolia* at 15 month after planting in a logged-over hill forest. Trans. of the 3rd Conference of Forestry and Forest Products Research, 201-210 6) Ueda, K., Samusudin, S., Kimura, K. & Matsumoto, Y. (1997) Survival and growth of line-planted three Dipterocarpus species under *Acacia mangium* plantation. Trans. of the 3rd Conference of Forestry and Forest Products Research, 101-110

■海外情報

●世界森林白書 2001

FAO が隔年に刊行している State of the World's Forest 2001 (FAO Rome, pp. 181, ISBN 92-5-104590-9) が出版されました。2000 年に行われた世界の森林アセスメントの結果がまとめられている。全世界の森林面積は 3,870 百万 ha と推定され、そのうちの約 95% が天然林である。森林面積は開発途上国で引き続き減少を続けており、過去 10 年間 (1990-2000) の全世界の純森林面積の推定年間変化量は -9.4 百万 ha (14.6 百万 ha の減少と 5.2 百万 ha の増加の差) であった。熱帯地域のみでは 12.3 百万 ha の減少である。(なお、森林の定義を林冠率 10% 以上に先進工業国も統一したことで、全森林面積は 1995 年調査結果より約 400 百万 ha 増加している。)

世界の生態系区分図が作製された。世界生態系は熱帯、亜熱帯、温帯、北方の 4 大気候帯ごとに、主に降雨の状態と標高によって細区分されている。砂漠を含めて、熱帯は 6 区分、亜熱帯、温帯は 5 区分、北方は 3 区分である。例えば、日本はおもに Subtropical humid forest (従来の照葉樹林帯) と Temperate mountain system (温帯落葉樹林帯) に属する。その他の区分を一部紹介すると、熱帯は Tropical rain forest, Tropical moist deciduous forest, Tropical dry forest (タイ中部などの季節林), Tropical shrubland (サヘル地域) と湿潤順に並ぶ。この順序は、アフリカで最も典型的にみられ、コンゴ川低地から南北に進むと、帯状に出現し、砂漠に達する。(以下 85 頁につづく)