

タイ熱帯季節林の多様性と生理機能

石田 厚^{*1}・前田高尚^{*2}

1. はじめに

中部タイでは、11月から3月にかけて降雨がほとんど無い明瞭な乾季があり、また近接した場所に、常緑樹林も落葉樹林も見られる。世界的には「降水量が少なくなると落葉樹が増える」と言われている。しかしタイを初め乾季のある東南アジア地域では、年降水量や降水の季節パターンが似ていても常緑樹林も落葉樹林も存在することから、異なった森林タイプの成因には土壌の性質が重要であろう。立地条件の違いにより、生育する樹木タイプが異なり、樹木の資源利用や土壌特性の違いにより、炭素吸収や水循環といった森林機能や生態系サービスの特性も異なってくる。

また乾季は、樹木に大きなストレスを与える。乾季の落葉は、樹体の蒸散面を減らす意味がある。また乾季に葉を維持した場合、気孔を閉じ光合成は低下し、特に林冠の葉は強い光を浴びる。この時、光合成で消費できなかった光エネルギーは活性酸素を生み出し、葉緑体を壊して白化させたり、個葉や植物個体をも枯らしたりすることもある¹⁾。これは光障害もしくは強光障害とよばれている。従って樹木が乾季に葉を維持するためには、水だけでなく、強光に対する傷害も同時に解決していかなければならない。これらからタイの森林では、土壌、気象、植生タイプ、樹木生理特性はお互いに密接な関係を持ち、どこかの要素に変化が生じると、陸域生態系の

バランスを大きく崩す可能性が高い。温暖化は極域や高山帯に大きな影響を及ぼすと言われているが、東南アジアの熱帯季節林も脆弱な森林帯であると予測される。ここではタイを舞台に、常緑樹と落葉樹の生理的な違い、そしてそれにもなう森林機能の違いについて、わかってきたことや今後の問題点などを紹介していく。

2. 葉寿命に関わる生理機構と物質循環

葉寿命は樹木の生理機能を代表する鍵である。小笠原亜熱帯林で調べていると、常緑樹でも3か月という短い葉寿命の樹種もあれば、数年間維持する樹種もある²⁾。一方東南アジアでは情報は少ないが、現在我々がタイの森林で行っている観察によると、常緑樹では葉を1年から数年間維持している種が一般のようである。葉寿命と葉の生理機能の間には、世界的に一般則が存在する。すなわち葉寿命が短いほど、薄く低コストの葉を作るが、短い生育期間にその炭素コストを回収するため、高い光合成速度を持つ。細胞壁も薄く、葉内の窒素もより多く光合成を行うタンパク質に振り分けるため、葉重あたりや窒素あたりの光合成速度も高くなる。その分、物理的にも弱く、昆虫などにとっても質の高い葉と言える。長寿命が長い葉ほど、この逆の現象がおきる。このことは、葉寿命に関わるトレードオフとして、植物種の間で見られる広く世界的に見られる³⁾。このように短寿命でも長寿命でも有利な面、不利な面

Atsushi Ishida and Takahisa Maeda : Diversities and Physiological Function of Seasonally Dry Tropical Forests in Thailand

^{*1} 京都大学・生態研センター、^{*2} 産業技術総合研究所

が存在してしまうことは、同じ場所であっても、様々な葉寿命をもつ様々な樹種が共存できる理由の一つでもあろう。しかし新葉を連続的に出す樹種では、葉を作ってもすぐに光合成に不適な乾季が到来してしまった場合、このトレードオフの関係を崩す可能性がある。こういった例は、冬が制限要因になっている日本の常緑カシ類で観察できる。

トレードオフは樹木が様々な葉寿命を持つことを可能するが、生育環境によって樹種間の平均葉寿命は変化してくる。例えば、低貧栄養土壌では葉寿命が長い樹種が増えると言われている。落葉する際、葉内の窒素やリンなどを植物体内に一旦回収し、また新規の葉を作る際にそれを再利用している。しかし窒素やリンの回収率は植物種によって異なるが、平均的には50%くらいである⁴⁾。すなわち樹木は、落葉時に葉内の栄養塩をかなり土壌へ損失してしまい、土壌の分解系で無機化されたあと根から再吸収する。そのため低貧栄養土壌では葉寿命を長くし、できる限り樹体内に栄養塩を保持できる方が有利であり、その結果、生態系内での物質循環はよりゆっくりと回されることになる。

3. タイ低地乾燥林のタイプと土壌

ここでは標高約1,000m以下の森林を低地林とよぶ。タイの明確な乾季のある低地林には、落葉フタバガキ林 (Dry dipterocarp forest or Dry deciduous forest : DDF), 混交落葉林 (Mixed deciduous forest : MDF), 乾燥常緑林 (Dry evergreen forest : DEF) の3タイプがある。その分布は土壌特性に関連している。落葉樹からなる DDF は母岩の露出した土壌の浅い場所に見られ、背丈の低い *Shorea obtusa*, *S. siamensis*, *Dipterocarpus obtusifolius*, *D. tuberculatus* といったフタバガキ科が優占する。別の落葉樹林である MDF は比較的背丈の高い多樹種から構成され、*Tectona grandis* や *Xylia xylocarpa* がその典型的な樹種で、フタバガキ科樹木はあまり見られない。MDF の分布は石灰岩の分布している地質地帯と比較的一致している (図1)。

タイの地質構造は主に、西部のシャンタイ地塊、

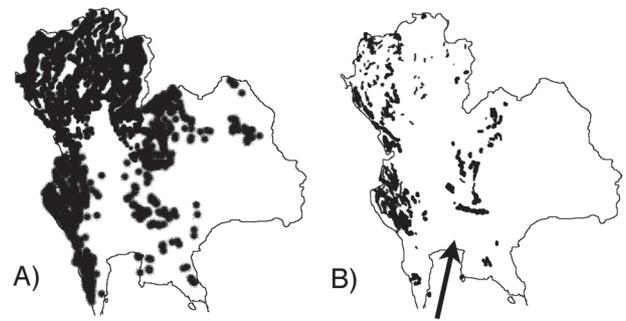


図1 A) タイ国立林野局発表の2000年の混交落葉林 (Mixed deciduous forest : MDF) と、B) タイ鉱物資源局発表の石灰岩のタイ国内での分布。B) の矢印はバンコクの位置を示す。

北東部のインドシナ地塊、その間にある中央帯の3つに分けられる。タイ西部山地はミャンマーの山岳地帯と一体化しており、後期中世代のヒマラヤ造山運動によって褶曲を受け、両プレート衝突の熱エネルギーが多く、温泉を生み出している。西部山地帯や中央帯は、衝突による褶曲を強く受け、異なった年代の地層が南北に走り、中・古生層には石灰岩も豊富である。それに対し北東部はほとんど褶曲を受けず、先カンブリア紀の基盤に中・古生層が覆い、火山活動もなく安定した台地 (コラート高原) を形成している。タイ東部のコラート高原は先カンブリア紀の古い基盤と砂岩質土壌のため、一般に土壌が貧栄養で低 pH になっている。常緑樹林である DEF はこの地帯に分布し、常緑性の *Hopea ferrea* や *Shorea henreyana* といった比較的少ない種数の背の高いフタバガキ科によって優占されている。彼らは約2年の葉寿命を持ち、重さや窒素あたりの光合成能も低いことから、生態系内の栄養塩サイクルもゆっくりであると考えられる。

堤ら (1966)⁵⁾ のタイ土壌の A0 層の栄養塩分析によると、カルシウム濃度が多い土壌ほど、窒素、リン、マグネシウム濃度が多くなり (図2)、pH も高くなる。このことは、西部から中央帯に見られる石灰岩地帯の土壌は比較的高い栄養塩を持っていることを示す。また西部から中央帯に見られるフタバガキ科の少ない MDF と呼ばれる落葉樹林は、不適

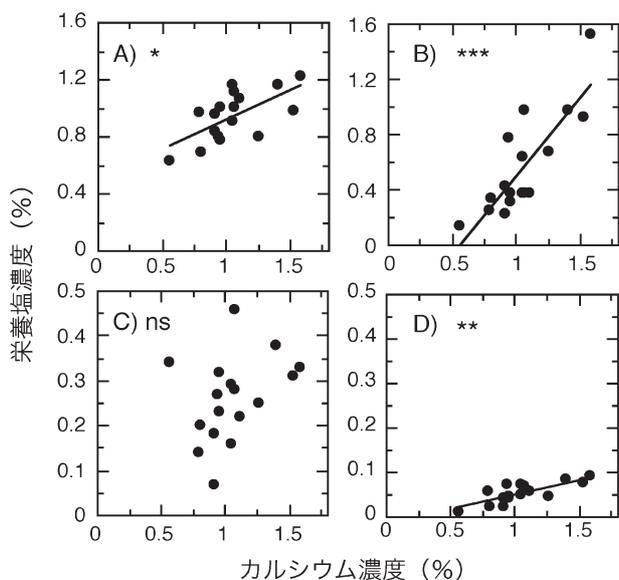


図 2 堤ら (1966) をもとに作成したタイの様々な森林土壌 A0 層のカルシウム濃度と, A) 窒素濃度, B) マグネシウム濃度, C) カリウム濃度, D) リン濃度との関係 (***: $P < 0.001$, **: $P < 0.01$, *: $P < 0.05$; ns: 有為差なし)。

な乾季には葉を落としてしまい、栄養塩を浪費しても雨季に光合成を集中させるという、高い土壌栄養塩に適した短い葉寿命をもつ戦略と考えることもできる。実際に落葉樹は、葉の窒素当たりの光合成速度は高く、葉内の窒素をより光合成系の酵素類に回している。しかし落葉時の栄養塩損失も大きくなるので、生態系全体としての栄養塩サイクルは活発ではないかと予測される。一方フタバガキ科の樹木が優占する DDF と呼ばれる落葉樹林は、タイの様々な地帯の土壌のごく薄いとこに見られ、乾季の水不足により落葉樹林が成立すると考えられる⁶⁾。両落葉樹林とも森林火災は頻繁するので、火災耐性も生育できる樹木の重要な特性になる。小川 (1961)⁷⁾ は、土壌水によって、DDF と MDF の二つの落葉樹林を分けているが、MDF は石灰岩と結びついた高い土壌栄養塩と関連したものであるかも知れない (図 3)。しかしタイでは、土壌深と栄養塩を分けられるものではないかも知れない。

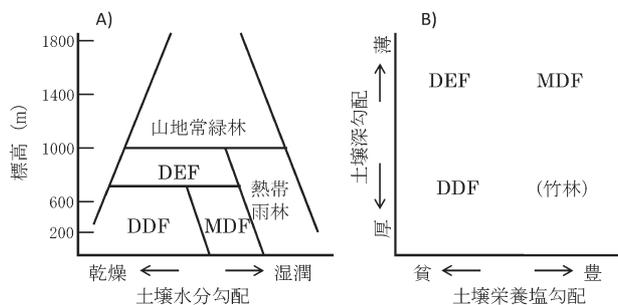


図 3 タイの主要森林タイプ (Dry dipterocarp forest : DDF, Mixed deciduous forest : MDF, Dry evergreen forest : DEF) の分布概念図。A) Ogawa *et al.* (1961) の標高と水分勾配軸をもとにしたものと, B) 標高 1000 m 以下に分布する DDF, MDF, DEF の土壌深と栄養塩勾配の新規軸で想定し直したもの。特にタケ類は、栄養塩の多い土壌で多く見られる。

4. 葉のフェロロジーと樹木生理

タイでは 11 月から降雨が無くなり、落葉樹は乾季中盤の 12 月～1 月に葉を落とし、最も乾燥の厳しい 2 月に新葉を展開し始める。樹木は、生理的には水がなければ、葉を展開することはできない。しかし根が比較的浅くまでしかないとされる稚樹でも、成木と同様、新葉展開は乾季に見られる。タイの落葉樹林を乾季後期に見ると、旧葉をつけている樹種、完全に落葉している樹種、新葉の展開を終えてしまっている樹種など、様々である。一見すると常緑樹と落葉樹が混在しているように見えるが、MDF でもその構成樹種のほとんどは乾季落葉樹である。その葉のフェノロジー特性より、特に MDF では、リモートセンシング技術による NDVI (植生指数) からは乾季に明確な低下が見られない⁸⁾。

落葉樹が乾季にすでに葉を作っておくことは、雨季に雨が降り出した時に、すばやく光合成を開始できる利点を持つ。また常緑樹種でも乾季に新葉展開をしている個体も見られる。冷温帯の冬季落葉樹の場合、落葉前もしくは落葉後に枝の木部道管の水切れ (キャビテーション) が進み、春先に新しい道管を作るか、水切れしてしまった道管に水を再充填し

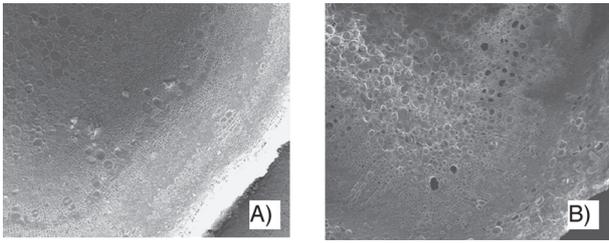


写真 1 A) 落葉樹 *Vitex peduncularis* と B) 常緑樹 *Hopea ferrea* の、乾季後半の林冠部枝におけるクライオセム画像。水の抜けている道管は黒く見えるが、葉の無い *Vitex* では、水切れを起こしている道管は見当たらない。

て、根から葉へと水を運ぶルートを確保してから、新葉展開が始まることがわかっている。では熱帯季節林の樹種は、土壌が堅くなるほど乾燥が進んでしまうのに、どうやって乾季に新葉の展開をしているのであろうか？その疑問のため、成木樹冠部の枝や葉脈で、木部道管の水切れの進行状態を測定した。切り枝から実験室で直接吸水性を測定する方法と、木についている状態で枝を液体窒素で凍らせ、クライオセムと呼ばれる電子顕微鏡で観察する方法の二つをとった⁹⁾。クライオセムは氷を見ることができると特殊な電子顕微鏡で、サンプリングした時にどの道管が水切れを起こしていて、またしていないかを直接見ることが出来る。その結果タイでは、いずれの方法でも、落葉樹でも常緑樹でも、乾季に木部道管の水切れが進み、通水性が低下するという証拠は得られなかった(写真1)。すなわち乾季の落葉は木部水切れとは関係していないか、もしくは木部の水切れをすばやく回復させていると思われる。乾季に木部道管の水切れを起こさない仕組みはどれくらい熱帯季節林の樹木に一般的なのか、また冬季落葉樹とは違うそのメカニズムなどは、今後の研究課題である。

では葉のフェノロジーは、何をきっかけとして決まっているのであろうか？Williams *et al.* (2008)¹⁰⁾ によるタイの24落葉樹種における新葉展開の観察では、その38%は日長、25%は降雨、37%は日長にも降雨もきっかけにしていなかった。すなわち開葉

を決める要因は、樹種によって異なることを示している。現在我々は、タイの森林の林冠タワーで炭素フラックスの測定をしてきている。そのタワーに固定カメラを設置し、自動的に毎日写真を撮り、葉や花の継続観察を行い、フェノロジーを決める要因をより詳しく解明しようとしている⁸⁾。

タイ低地林の常緑も落葉樹も、乾季に気孔開度も光合成速度も低下させるが、林冠葉でさえ光障害を強く受けている証拠は得られていない。しかし光障害を回避するメカニズムは常緑と落葉樹種間で異なっていた^{11,12)}。常緑樹では、乾季に葉内でキサントフィルサイクル色素を多く作り、過度の光エネルギーを熱として放散していた。一方落葉樹の葉では、乾季に入ると光呼吸を高くして過度の光エネルギーを消費していた。こういった常緑と落葉樹種間の光障害耐性のメカニズムの違いは、彼らの栄養塩資源の利用特性の違いや葉の残された寿命の長さの違いに関係していると考えている。

5. 今後の研究と温暖化対策

タイの低地熱帯季節林では、土壌、気象、樹木種、森林機能との間に密接な関係が見られた。このことは、この熱帯林が環境変化に対し脆弱であることを示唆する。すなわちそれぞれの要素の小さな変化は、森林生態系のバランスを大きく崩し、炭素吸収能、高い生物多様性、林産資源の供給、安定的な水の供給といった、今まで我々が受けてきた生態系サービスを大きく失いかねない。タイでも在来樹種を用いた植林事業見られるが、土壌特性と合わせた適地適木の選択を誤ると、造林の失敗につながり、また土壌特性や森林生態系に不可逆的な変化をあたえる可能性がある。また近年、乾季期間の減少傾向が見られる。そのため、気象変化や土地利用の改変、森林火災の増加が、どのように森林機能に変化を与えるかを、注意深く各地でモニタリングしていく必要がある。また同時に、大規模灌水実験などによって、樹木のフェロロジーの変化、森林機能や森林動態の変化、栄養塩サイクルや土壌に与える影響を予測していくことも重要である。REDD(発展途上国で

の森林減少・劣化に伴う温室効果ガス排出の抑制)は、森林を保護することにより温室効果ガス排出を抑制するものである。しかし不適切な樹種の植林や無秩序な灌水や施肥は、たとえ陸域の炭素貯留を最大化し REDD の効果を高めたとしても、生物多様性の保全や生態系機能には逆効果になる場合がある。現在、大気二酸化炭素濃度の増加は加速してきている。今後も我々が様々な生態系サービスを持続的に受けられるよう森林を維持管理していくためには、1) 東南アジア域を網羅した気象や森林機能の変化をとらえるためのモニタリングシステムの強化と、2) 大規模野外実験による変化予測体制の確立が、急務であろう。

〔引用文献〕 1) 石田 厚 (2002) 熱帯樹種の強光と高温への防御機構 熱帯林業 53 : 12-21. 2) Ishida, A. *et al.* (2008) Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia* 156 : 193-202. 3) Reich, P.B., *et al.* (1997) From tropics to tundra : global convergence in plant functioning. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United State of America* : 94 : 13730-13734. 4) Yuan, Z.Y. and Chen, Y.H. (2009) Global-scale patterns of nutrient re-absorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography* 18 : 11-18. 5)

堤 利夫, 菅 誠 (1966) タイ国に森林土壌における物質量とその循環 東南アジア研究 4 : 327-366. 6) Murata, N. *et al.* (2009) Comparison of soil depths between evergreen and deciduous forests as a determination of their distribution, Northeast Thailand. *Journal of Forest Research* 14 : 212-220. 7) Ogawa, H. *et al.* (1961) A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature and Life in Southeast Asia* 1 : 21-157. 8) Maeda, T. *et al.* (2009) Leaf Phenology detected by fixed view camera images in a tropical seasonal forest at Mae Klong, Thailand. *Proceedings of Fortrop II, Vol.3*, pp 167-182. 9) Ishida, A. *et al.* (2010) Seasonal variations of gas exchange and water relations in deciduous and evergreen trees in monsoonal dry forests of Thailand. *Tree Physiology* 30 : 935-945. 10) Williams, L.J. *et al.* (2008) Deciduousness in a seasonal tropical forest in western Thailand: interannual and intraspecific variation in timing, duration and environmental cues. *Oecologia* 155 : 571-582. 11) Ishida, A. *et al.* (2006) Contrasting seasonal leaf habits of canopy trees between tropical dry-deciduous and evergreen forests in Thailand. *Tree Physiology* 26 : 643-656. 12) Ishida A. *et al.* (2009) Contrasting photoprotective ability and water use of dry-deciduous and evergreen trees in tropical forests with a distinct dry season in Thailand. *Proceedings of Fortrop II, Vol. 2*, pp 201-216.