

カンボジアにおける乾燥フタバガキ林樹木と矮性タケ類の光合成 Leaf photosynthetic properties on dry dipterocarp forest trees and dwarf bamboo in Cambodia

田中憲蔵*¹・飯田真一*¹・清水貴範*¹・玉井幸治*¹・壁谷直記*²・清水晃*²・チャン・ソパル*³
Tanaka KENZO*¹, Shin'ichi IIDA*¹, Takanori SHIMIZU*¹, Koji TAMAI*¹,
Naoki KABEYA*², Akira SHIMIZU*² and Sophal CHANN*³

* 1 森林総合研究所

FFPRI., Tsukuba, Ibaraki, 305-8687, Japan

* 2 森林総合研究所九州支所・

Kyushu Research Center, FFPRI., Kumamoto, 860-0862, Japan

* 3 カンボジア野生生物開発研究所

Forest-Wildlife Research and Development Institute, Phnom Penh, Cambodia

要旨: 雨季乾季が明瞭なカンボジアでは、落葉樹主体の乾燥フタバガキ林が国土の25%を覆い、炭素収支や水収支に重要な働きを持つ。乾燥フタバガキ林樹木は乾季に入っても数カ月間は葉を維持する。そのため乾季初めの光合成活動は炭素・水収支にとって無視できない可能性があるが、季節変化についての知見は限られている。本研究では、乾燥フタバガキ林の優占樹種5種の稚樹から成木までの様々な生育段階の個体と矮性のタケについて、光合成特性を調べた。調査は乾季初めの11月と雨季の8月に実施した。雨季に比べ乾季初めは、光強度や飽差が高く、土壌水分量は低かった。林冠木の飽和光合成速度 (A_{max}) は稚樹や矮性タケより高かった。また、 A_{max} は5樹種中3種では雨季の方が高かったが、木本2種と矮性タケでは差が無かった。蒸散速度、気孔コンダクタンスは樹高や季節での変化がほとんどなかった。水利用効率は、雨季乾季とも林冠木で高かった。以上から、乾燥フタバガキ林樹木は、乾燥ストレスの高い林冠や乾季初めでも光合成活動を雨季と同程度に維持することが分かった。また、林冠では高い水利用効率を持つことで乾燥耐性を上げていた。

キーワード: インドシナ半島, 光合成, 蒸散, 炭素循環, 落葉フタバガキ

Abstract: Dry deciduous forest (DDF) is widely distributed through the monsoon area of Southeast Asia including Cambodia and have substantial role for regional carbon and water balance. However, little is known about seasonal changes on those photosynthetic properties on the tree species of DDF in Cambodia. In this study, our objective is to clarify the differences in leaf-level photosynthetic traits between rainy and early dry seasons on five DDF tree species and one dwarf bamboo. We measured leaf photosynthetic parameters such as maximum photosynthetic rate (A_{max}) and stomatal conductance with different ontogeny. In all species, A_{max} values of canopy leaves were significantly higher than those of understory leaves, in both rainy and dry seasons. There was interspecific difference in the seasonal change of A_{max} ; A_{max} in three species showed significantly higher value in rainy season than that in dry season. In contrast, A_{max} values in two other species and dwarf bamboo were almost constant between seasons. These species would have strong tolerance to drought stress and/or they did not sensitively close their stomata against drought stress such as higher vapor pressure deficit and lower soil water content during early dry season.

Keywords: carbon cycle, dry deciduous forest, Indochina, photosynthesis, transpiration

I はじめに

森林の炭素・水収支の推定精度を向上するために、樹木の葉の光合成・蒸散能力の把握は不可欠である(7)。雨季乾季が明瞭に存在するカンボジアでは、乾季に落葉する乾燥フタバガキ林が国土の25%を覆う最も代表的な植生である(12)。乾燥フタバガキ林の樹高は15m程度と低いが、林冠は閉鎖せず、疎林状の構造をしていることが多いため、林床まで直射光が到達する(1, 12)。従って、林床の稚樹や草本も比較的高い光合成活性を持

っている可能性がある。一方、林冠では光資源は豊富だが、根から樹冠まで光合成・蒸散活動に必要な水輸送を行う必要があるため、強い乾燥ストレスを受け光合成が低下する可能性がある(6, 9, 10)。また、乾燥フタバガキ林の樹木は、雨のほとんど降らない乾季に入っても数カ月間は葉を維持し落葉しない。こうした乾季初めの葉の光合成・蒸散活動も年間の炭素・水収支にとって重要であるという指摘がなされている(11)。一般的に、葉の光合成能力は樹木の個体サイズで大きく変化すること

が明らかになっており (6, 9, 10), その季節変化も根の吸水深度の違いなどから異なる可能性がある。しかし、カンボジアの樹木の光合成・蒸散能力や、その季節変化についての知見は常緑のユーカリやフタバガキ樹木以外ほとんど無く、またタイなどの周辺国でも報告例に限られている (2, 4, 9, 11)。本研究では、カンボジア乾燥フタバガキ林を対象に、林冠優占樹種の稚樹から成木までの葉の光合成・蒸散特性を明らかにすることを目的とした。また、林床で優占する草本の内、バイオマスが最も多い矮性のタケ (*Vietnamosasa pusilla*) も測定対象とした。

II 材料と方法

調査はカンボジア・クラチエ州の乾燥フタバガキ林 (12° 55' N, 106° 11' E) で行った。この地域の年降水量は約 1500-1700mm で、降水の大半は雨季 (5月~10月) に集中している (3)。調査地はフタバガキ科、マメ科、シクシン科などの落葉樹が優占する林分で、林冠木は高さ 15m に達する。着葉期間は樹種によってばらつくが 2 月後半から 4 月に展葉し、1 月頃落葉する種が多い。

調査地に優占して出現する林冠構成樹種から、フタバガキ科の *Dipterocarpus tuberculatus* と *Shorea obtusa*, シクシン科の *Terminalia alata*, マメ科の *Xylia xylocarpa* を対象として選んだ。*T. alata* には、葉の裏に毛が密生するタイプと全くないタイプの 2 つのバリエーションが見られそれぞれ別種として解析した。各樹種について、稚樹から成木まで 5~10 個体を選び測定を行った。樹高は 0.5~15m であった。また、林床を密に覆う高さ 1 m 前後の矮性のタケも 3 から 5 個体測定した。

光合成速度などの生生理態特性の測定は、乾季初めにあたる 2012 年 11 月と雨季の中ごろの 2013 年 8 月の午前 9 時ごろから正午ごろまで行った。測定日は雨天を避け、おおむね晴れ時々曇りの日に行った。測定枝は測定個体の樹冠最上部で採取し、すぐに水切りを行った。水切り後、葉の光飽和光合成速度 (A_{max}), 蒸散速度 (T_r), 気孔コンダクタンス (g_s) を携帯式光合成蒸散測定装置 (LI-6400, LI-COR, NE, USA) で測定した。測定時は、チャンバー内の環境を葉温 30 °C, 相対湿度約 60%, 光強度を 1500 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) に設定した。葉内二酸化炭素-光合成曲線 (A-Ci 曲線) は、CO₂ 濃度を 400, 200, 100, 50, 0, 700, 1200, 1800, 400ppm の順に変化させて測定し、最大カルボキシレーション速度 ($V_{c_{max}}$) と最大電子伝達速度 (J_{max}) を求めた。また、400ppm で 2 回測定した際に、気孔コンダクタンスなどの測定値が 10% 以上変化している場合は測定が上手くいかなかったと判断し

再度新しい枝を採取して測定した。測定葉の葉面積当たりの葉重 (LMA) の測定も行った。また、測定を行った 2012 年 11 月と 2013 年 8 月の地上 2 m と林冠高 (地上 18 m 以上) の光強度、林冠高の気温、VPD と土壌含水率について測定した (詳細は Iida et al. (2013) を参照)。

III 結果と考察

1. 乾季初めと雨季の環境 乾燥フタバガキ林の光強度、気温、飽差は、いずれも 11 月の方が 8 月に比べて高く、土壌含水率は 11 月に低下していた (表-1)。これらのことから、乾季初めには樹木が受ける乾燥ストレスが高くなることが分かった。林冠部分の日中の最大光強度は、1500~1700 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) と林床の 300~500 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) に比べ 4 倍近く強く、気温も数度高かったことから、樹木にとって林冠部は乾燥や強光ストレスがより強いと考えられた。また、乾燥フタバガキ林の林床は、同一地域に分布する閉鎖した林冠を持つ乾燥常緑林と比べ、直射光が入り気温も 30 °C 以上になることから、稚樹が受ける乾燥や強光ストレスはより高いと考えられた (9)。

表-1. 乾季初めと雨季の平均光強度 (PAR), 気温, 飽差 (VPD), 体積土壌含水率

Table 1 Microenvironments between early dry and rainy season in the site. All values are means of the daytime in November 2012 and August 2013

	PAR canopy ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	PAR understory ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Temperature (°C)	VPD (hPa)	Soil water content (%)
August	841.5	203.4	28.9	8.63	41
November	977.1	275.9	30.3	13.61	32

値は午前 8 時から午後 4 時の平均値

2. 樹木の光合成・蒸散特性の季節変化と環境適応 乾燥フタバガキ林の葉の形態や生理特性は、樹高に従って大きく変化した (図-1, 2, 3)。葉の厚さの指標となる葉面積当たりの葉重 (LMA) は、全ての樹種で稚樹

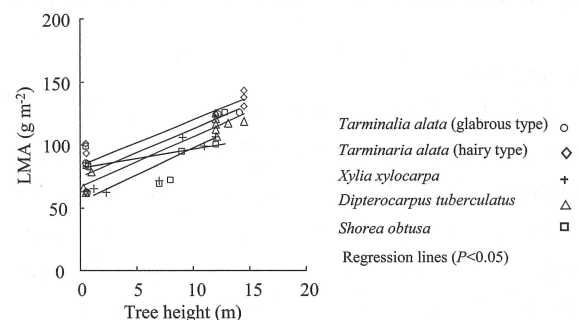


図-1. 樹高と LMA の関係

Fig. 1 Relationship between tree height and LMA

に比べ樹高 10m 以上の林冠個体が高い値を示した(図-1)。LMA が大きいほど、乾燥に強く、物理的強度も高いことが分かっており(5, 9), 林冠木の葉は LMA を高くすることで乾燥耐性を高め、林冠の高温・乾燥環境に順応していると考えられた。

A_{max} , V_{cmax} , J_{max} も樹高に伴ってほぼ直線的に増加し、林冠木では高い光合成能力を持っていることが分かった(図-2, 3 AB)。またこれらの傾向は季節変化せず、常に林冠木で高い光合成能力を示すことが分かった。一方、気孔コンダクタンス (g_s) や蒸散速度 (Tr) は樹高との相関がほとんど見られず、稚樹でも林冠木でも変化しなかった(図-3 CD)。乾季初めに測定したカンボジアの乾燥常緑林樹木では、林冠木(樹高 20-30m)で光合成速度や気孔コンダクタンスの低下が見られたが(9), 乾燥フタバガキ林樹木ではこのような低下が見られなかった。

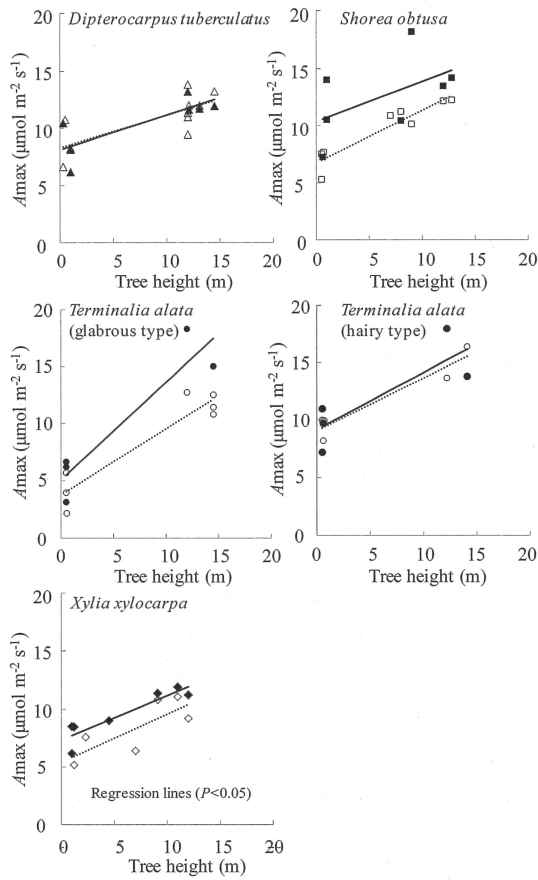


図-2. 乾季初めと雨季における樹高と飽和光合成速度 (A_{max}) の関係

白抜きは乾季初め、塗りつぶしは雨季を示す

Fig. 2 Leaf maximum photosynthetic rate with tree height between early dry and rainy seasons

Filled and open symbols are rainy and early dry seasons, respectively

このことから、比較的樹高が低い乾燥フタバガキ林樹木は、乾燥ストレスに対する気孔閉鎖による蒸散抑制反応が鈍いと考えられた。このような光合成や蒸散速度が樹高で低下しない現象は、年中湿潤なマレーシアの熱帯雨林樹木でも観察されている(6, 7)。また乾季初めでも蒸散速度の変化が見られなかったことの要因として測定時のチャンパー内の環境が雨季と同一であったことも考えられたが、本調査と同じ個体で行われた樹液流測定では、乾季初めでも個体レベルの蒸散活動の有意な低下は無かったことから(3), 着葉状態でも乾季初めと雨季の蒸散速度の差がほとんど無いものと考えられた。また、

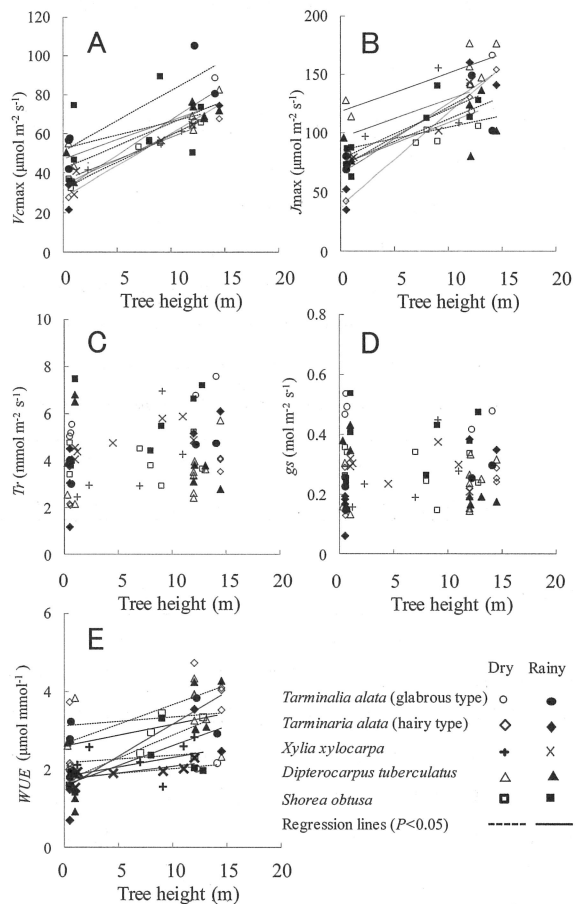


図-3. 樹高と光合成蒸散特性の季節変化

(A): 最大カルボキシレーション速度 (V_{cmax}), (B): 最大電子伝達速度 (J_{max}), (C): 蒸散速度 (Tr), (D): 気孔コンダクタンス (g_s), (E): 水利用効率 (WUE)

Fig. 3 Leaf ecophysiological traits with tree height between early dry and rainy seasons

(A): maximum rate of carboxylation (V_{cmax}), (B): maximum rate of photosynthetic electron transport (J_{max}), (C): transpiration rate (Tr), (D): stomatal conductance (g_s), and (E): water use efficiency (WUE).

乾季に光阻害を受ける樹木もあるが、測定樹種は光合成能力の低下が見られなかったことから、光阻害もほとんど受けていないと推測された(4)。

一方、水利用効率(WUE)は林冠木で増加し(図-3E)、樹高の高い個体は葉の水利用効率を高めて林冠の乾燥環境に順応していると考えられた(7,8,9)。

3. 林床の矮性タケの光合成特性の季節変化 林床の矮性のタケの光合成速度や気孔コンダクタンス、水利用効率などの生理生態特性はほとんど季節変化しなかった(表-2)。また、矮性タケの光合成速度は樹木の稚樹と比べほとんど変わらない値を示したが、気孔コンダクタンスや蒸散速度は半分程度で水利用効率が比較的高かった。

表-2. 矮性タケの飽和光合成速度 (A_{max})、最大カルボキシレーション速度 (V_{cmax})、蒸散速度 (Tr)、気孔コンダクタンス (gs)、水利用効率 (WUE) の季節変化

Table 2 Seasonal changes on maximum photosynthetic rate (A_{max}), maximum rate of carboxylation (V_{cmax}), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (gs) and water use efficiency (WUE) of *Vietnamosasa pusilla*.

	A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Tr ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	gs ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	WUE ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$)
August	7.4	39.2	2.61	0.13	2.87
November	7.7	38.6	2.71	0.18	2.89

4. まとめ カンボジアの乾燥フタバガキ林樹木の光合成能力は樹高と共に増加し、乾季初めでも低下せず、活発な光合成生産を維持することが示唆された。また、林床を密に覆う矮性タケ類の乾季初めにおける光合成速度も、雨季と比べてほとんど低下せず、樹木稚樹と比べても同程度の値を示したことから、森林の一次生産への貢献度が高いと考えられた。

引用文献

(1) CORLETT, R. T. (2009) The ecology of tropical East Asia. Oxford University Press, Oxford, UK
 (2) HOZUMI, K., YODA, K. and KIRA, T. (1969) Production ecology of tropical rain forests in southwestern Cambodia. II. Photosynthetic production in an evergreen seasonal forest. Nat. Life SE. Asia 6:57-81
 (3) IIDA, S., SHIMIZU, T., TAMAI, K., ITO, E., KABEYA, N., SHIMIZU, A., OHNUKI, Y., KETH, N. and CHANN, S.

(2013) Intra- and Interspecies differences in transpiration in a lowland deciduous forest in Cambodia. Acta Horticulturae 991: 417-423

(4) ISHIDA, A., YAMAZAKI, J., HARAYAMA, H., YAZAKI, K., LADPALA, P., NAKANO, T., ADACHI, M., YOSHIMURA, K., PANUTHAI, S., STAPORN, D., MAEDA, T., MARUTA, E., DILOKSUMPUN, S., and PUANGCHIT, L. (2014) Photoprotection of evergreen and drought-deciduous tree leaves to overcome the dry season in monsoonal tropical dry forests in Thailand. Tree Physiol. 34: 15-28
 (5) KENZO, T., ICHIE, T., OZAWA, T., KASHIMURA, S., HATTORI, D., IRINO, K., KENDAWANG, J.J., SAKURAI, K., and NINOMIYA, I. (2007) Leaf physiological and morphological responses of seven dipterocarp seedlings to differing degraded forest environments in Sarawak, Malaysia. Tropics 17:1-16
 (6) KENZO, T., ICHIE, T., YONEDA, R., WATANABE, Y., NINOMIYA, I. and KOIKE, T. (2006) Changes in photosynthesis and leaf characteristics with height from seedlings to mature canopy trees in five dipterocarp species in a tropical rain forest. Tree Physiol. 26: 865-873
 (7) KENZO, T., INOUE, Y., YOSHIMURA, M., YAMASHITA, M., TANAKA-ODA, A., and ICHIE, T. (2015) Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. Oecologia 177:191-202
 (8) KENZO, T., YONEDA, R., AZANI, M.A. and MAJID, N.M. (2008) Changes in leaf water use after removal of leaf lower surface hairs on *Mallotus macrostachyus* (Euphorbiaceae) in a tropical secondary forest in Malaysia. J. For. Res. 13:137-142
 (9) KENZO, T., YONEDA, R., SANO, M., ARAKI, M., SHIMIZU, A., TANAKA-ODA, A. and CHANN, S. (2012) Variations in leaf photosynthetic and morphological traits with tree height in various tree species in a Cambodian tropical dry evergreen forest. JARQ 46:167-180
 (10) KOCH, G. W., SILLETT, S. C., JENNINGS, G. M., DAVIS, S. D. (2004) The limits to tree height. Nature 428:851-854
 (11) MIYAZAWA, Y., KOBAYASHI, N., MUDD, R. G., TATEISHI, M., LIM, T., MIZOUE, N., GIAMBELLUCA, T.W. and KUMAGAI, T. (2013) Leaf and soil-plant hydraulic processes in the transpiration of tropical forest. Procedia Environ. Sci. 19:77-85
 (12) SIN, M.S. (2014) Forestry in Cambodia: The dilemma of development and preservation. Sin Mengsrun, Phnom Penh, Cambodia