

## 学位論文全文に代わる要約 Extended Summary in Lieu of Dissertation

氏名： 井上 裕太  
Name

学位論文題目： マレーシア熱帯雨林における林冠構成樹種の水利用特性に  
Title of Dissertation 関する研究

学位論文要約：  
Dissertation Summary

熱帯雨林は一年を通して高温・多雨な環境に成立する陸上生態系であり、炭素・水循環を含め、地球環境の維持に大きな影響力を持つ。地球全体の陸域生態系の一次生産のうち、約3割を熱帯雨林域が支えると言われる(Potter et al. 2012)。しかし、地球規模の気候変動の影響により、近年この地域においても降水量の減少や、降水量変動幅の増大、短期的な乾燥強度の増加等が報告されている。熱帯雨林の高精度な生産性評価や今後の森林動態予測のためには、種や個体、個葉レベルでの樹木の水利用や乾燥に対する適応能力を評価する必要がある。そこで本研究は、熱帯雨林の中でも特に高い生産性を誇る林冠構成種の水利用や乾燥に対する応答を明らかにすることを目的として、マレーシア・サラワク州のランビル国立公園の低地混交フタバガキ林において、以下の3つの研究を行った。

### 1. 林冠構成種の葉の内部構造の違いと水利用特性の関係

植物は環境に適した葉の形態を持つことで、効率的な光合成や蒸散を実現している。近年、熱帯雨林の林冠部では、維管束鞘延長部が発達した異圧葉樹種と延長部の無い等圧葉樹種が混在することが明らかになった(Kenzo et al. 2007)。異圧葉樹種は、延長部によって細胞間隙が細分され、葉肉が区切られた多数の小さな区画を持ち、水ストレス時に気孔の開閉を区画単位で調整することで、水消費を制御することができる。一方、等圧葉樹種は、細胞間隙を仕切る延長部がないために、異圧葉樹種よりも葉内における効率良いガス移動が可能であるが、細かな気孔の調整はできない。熱帯雨林の林冠部では熱帯特有の強烈な日射や高温により、日中強い水ストレスが生じる。本研究は、日中に水ストレスを受ける熱帯雨林の林冠部における異圧葉・等圧葉樹種の

## (様式5) (Style5)

光合成や蒸散、水ポテンシャル、木部構造を調べ、林冠構成種の葉の内部構造と水利用との関係を明らかにすることを目的とした。

調査地の林冠構成種 23 種（異圧葉樹種 15 種、等圧葉樹種 8 種）について、林冠観測用クレーンシステムを用い、各樹種の最大光合成・蒸散速度、及び夜明け前と日中の水ポテンシャルを測定した。さらにその測定葉について、気孔密度、気孔長、気孔開口面積指数(SPI)を調べた。また、成長錐を用いて各樹種の胸高部の木部コアを採取し、比重、道管直径を計測した。

その結果、異圧葉樹種は等圧葉樹種と比べて、有意に高い最大光合成・蒸散速度を示した(表 3-2)。また、夜明け前に対する日中の水ポテンシャルの変動幅についても、異圧葉樹種が等圧葉樹種よりも有意に大きな値を示した(表 3-2)。さらに、異圧葉樹種は等圧葉樹種と比べて有意に大径の道管を持ち、葉の SPI も高い値を示した(表 3-2)。道管直径と、SPI 及び水ポテンシャルの変動幅の間には、有意な正の相関関係が見られた(図 3-3,4)。つまり、異圧葉樹種は大径の道管を持ち、多量の水供給を可能にすることで高い光合成・蒸散能力を実現し、一方、等圧葉樹種は小径の道管を持ち、光合成・蒸散能力は低い、日中の水ストレスを低く抑えていた。従って、両者は同じ熱帯雨林の林冠環境であっても、葉の内部構造の違いに応じた異なる水利用様式を持つことで適応しているが明らかとなった。

表 3-2 異圧葉と等圧葉における機能的、構造的特性の比較。有意な相関関係は太字で表した。特性値は平均±標準偏差を示す。

Trait	Heterobaric	Homobaric	<i>P</i>
$P_{\max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	12.94±2.35	10.43±1.81	<b>0.016</b>
$E_{\max}$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	5.34±0.96	4.01±0.66	<b>0.002</b>
$g_{s \max}$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0.38±0.10	0.28±0.07	<b>0.025</b>
WUE	2.45±0.37	2.69±0.74	0.409
$N_{\text{area}}$ ( $\text{g m}^{-2}$ )	2.54±0.73	2.26±0.26	0.287
$N_{\text{mass}}$ ( $\text{mg g}^{-1}$ )	17.02±5.32	17.29±5.57	0.949
PNUE ( $\text{mmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	5.36±1.20	4.64±0.62	0.128
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-29.41±1.31	-28.78±0.99	0.245
LMA ( $\text{g m}^{-2}$ )	154.54±37.16	143.56±52.60	0.565
Stomatal density (No. $\text{mm}^{-2}$ )	537.54±198.30	421.57±270.80	0.252
Guard cell length ( $\mu\text{m}$ )	23.26±4.41	20.42±5.02	0.175
Stomatal pore index ( $\times 10^2$ )	27.73±9.77	15.71±7.59	<b>0.007</b>
$\Psi_{\text{pd}}$ (MPa)	-0.39±0.05	-0.41±0.06	0.321
$\Psi_{\text{mid}}$ (MPa)	-1.69±0.31	-1.31±0.15	<b>0.004</b>
$\Delta\Psi\text{L}$ (MPa)	1.30±0.30	0.90±0.17	<b>0.002</b>
Wood density ( $\text{g cm}^{-3}$ )	0.68±0.16	0.70±0.04	0.679
Vessel diameter ( $\mu\text{m}$ )	180.00±59.15	134.33±18.85	<b>0.013</b>
Vessel density (No. $\text{mm}^2$ )	5.89±3.32	6.14±2.78	0.857
Mean annual diameter relative growth rate ( $\% \text{y}^{-1}$ )	0.81±0.45	0.49±0.34	<b>0.049</b>

(様式5) (Style5)

$E_{max}$  (最大蒸散速度);  $g_s$ (気孔コンダクタンス); LMA (葉面積あたりの葉重);  $N_{area}$ 、 $N_{mass}$ (単位面積あたり、単位乾燥重量あたりの葉の窒素濃度);  $P_{max}$ (最大光合成速度); PNUE(光合成窒素利用効率); RGR(年平均相対肥大成長速度);  $WUE$ (水利用効率);  $\delta^{13}C$ (炭素安定同位体比);  $\Delta\psi L$ (日中の水ストレス変動幅);  $\psi_{mid}$ (日中の葉の水ポテンシヤル);  $\psi_{pd}$ (夜明け前の葉の水ポテンシヤル)

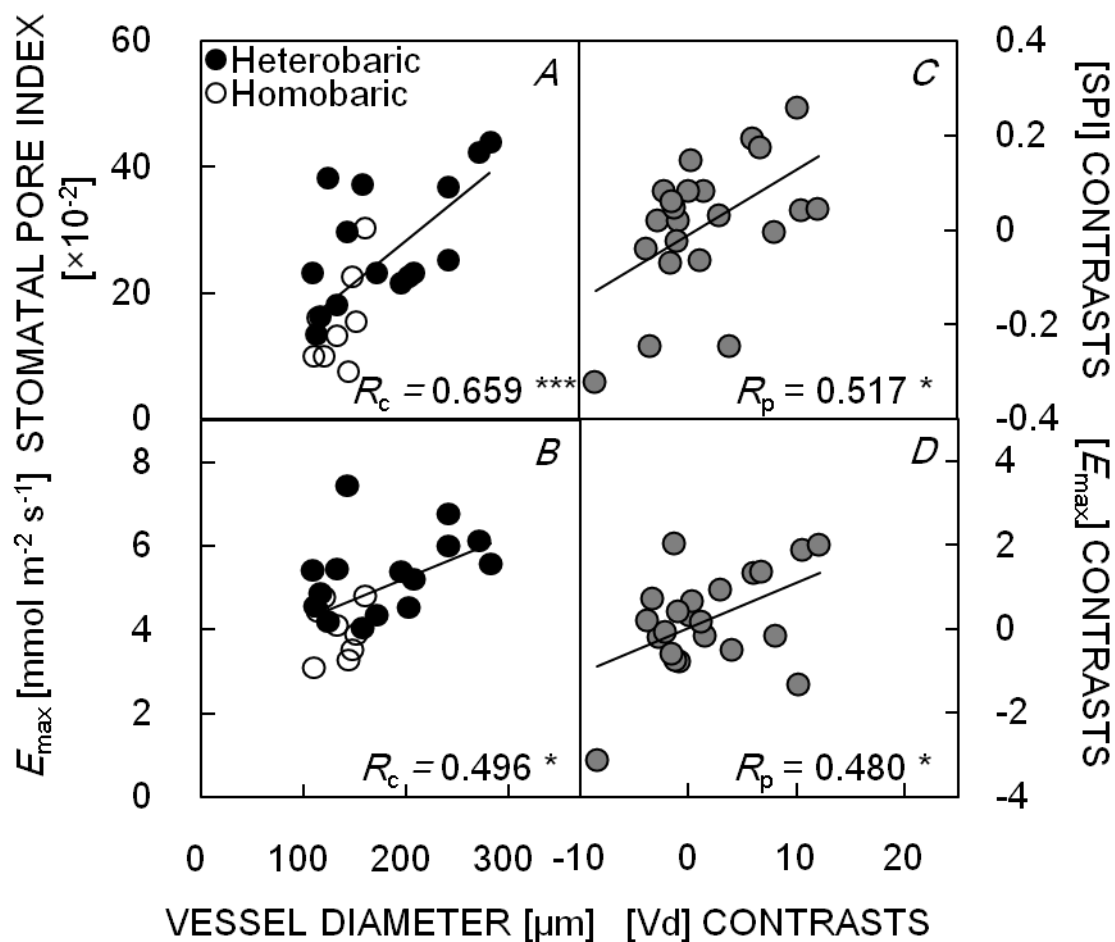


図 3-3 系統を考慮した場合としない場合での道管径と気孔面積指数(stomatal pore index)と最大蒸散速度との相関関係。気孔面積指数 ( $g_s$ ) (A,C)、最大蒸散速度 ( $E_{max}$ ) (B,D)●:異圧葉、○;等圧葉を表す。系統を考慮しないピアソンの積率相関係数( $R_c$ )と系統を考慮したピアソンの積率相関係数( $R_p$ )を示した。\*、\*\*と\*\*\*はそれぞれ有意な相関関係を意味する(\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ )。

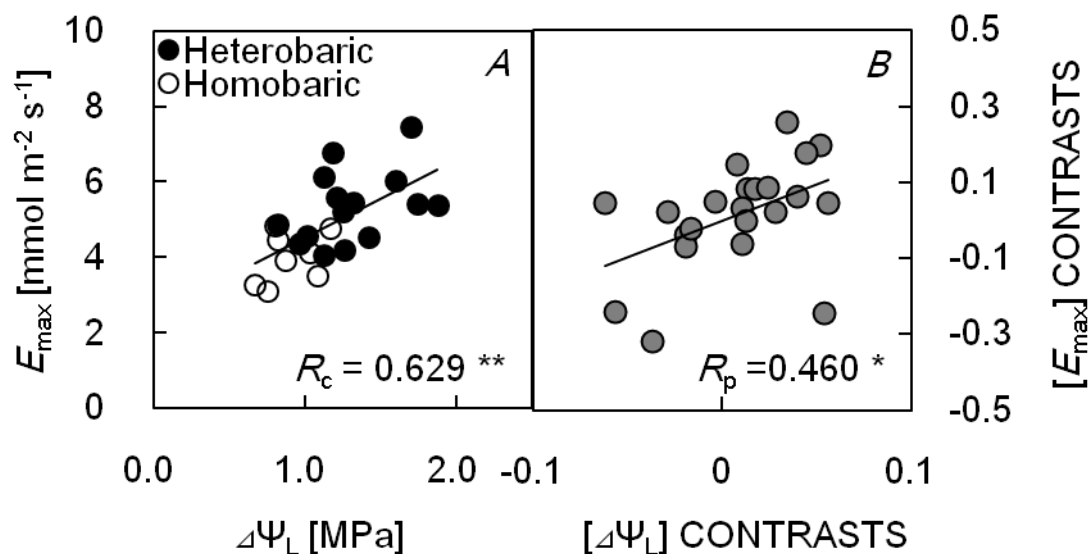


図 3-4 系統を考慮した場合としない場合での日中の水ポテンシャルの変動幅と最大蒸散速度( $E_{\max}$ )との相関関係。●:異圧葉、○;等圧葉を表す。系統を考慮しないピアソンの積率相関係数( $R_c$ )と系統を考慮したピアソンの積率相関係数( $R_p$ )を示した。\*と\*\*はそれぞれ有意な相関関係を意味する(\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ )。

## 2. 熱帯雨林樹木の葉の気孔・トリコーム形態と生態学的分布特性

樹木の光合成や呼吸、蒸散活動は全て気孔を介して行われる。気孔やトリコーム(気孔周辺の毛や突起物)を含めた葉の表皮構造は、外部環境との境界部位であり、ガス交換や被食防衛といった、樹木と生物的・非生物的なよう委員との相互作用を仲介する上で重要な役割を示す。一年中高温多雨な環境の下、複雑な階層構造を持つ熱帯雨林に生育する樹木は、林冠から林床にいたる様々な林内環境に対して、どのように気孔やトリコームの形態や密度を適応させて対応しているだろうか。この研究では、熱帯雨林樹木の気孔・トリコームの形態や密度と、生態的・系統的な特性との関係を明らかにすることを目的として行った。

調査地内に設置された林冠クレーンシステムやツリータワー・ウォークウェイシステムを用いて、林冠構成種を含む様々な生活形に属する 35 科 74 属 136 種の葉を採取した。採取した葉は、気孔形態や密度、葉厚、葉の硬さ、葉面積、葉裏にトリコームを持つ樹種についてはその形状及び密度を測定した。属や科といった系統関係に加え、成熟時の樹高によって 5 つの生活形(林床・低木種(< 12.5m)、亜高木種(12.5–27.5m)、林冠構成種(27.5–42.5m)、巨大高木種(> 42.5m)、ギ

(様式5) (Style5)

ャップ構成種)に分類して、気孔形態や葉の特性との関係性を解析した。林冠構成種・巨大高木種については、最大光合成速度や水利用効率といった生理特性についても調査を行った。

その結果、熱帯雨林の樹木の気孔形態は、生活形や系統に関係なく、大部分が隆起型(39.7%)か平坦型(40.4%)を持つことがわかった(表4-2)。また、実に6割以上の樹種が、気孔周辺にトリコームを持つこともわかった。気孔密度やSPI、トリコームの密度は、下層・中間層種で低く、ギャップや林冠・巨大高木層の樹種で高くなるなど、林内環境と密接な関係を持っていた(表4-2)。しかし、気孔密度、SPI、LMA(葉乾重量/葉面積)を除き、葉の形態的な特性において、系統の影響は見られなかった。一方、林冠構成種や巨大高木種について、トリコームの密度が高い樹種は、密度の低い樹種よりも有意に高い水利用効率を示した。つまり、熱帯雨林の樹木は、各樹種的生活形に応じた気孔やトリコームの形態や密度を変化させることで、それぞれの環境に適応していることが考えられた。

表4-2 マレーシア低地熱帯雨林の5つの生活型における異なる気孔(平坦型:flat type、隆起型:mound type、くぼみ型:pit type)・トリコーム(腺毛型:GT type、非腺毛型:NGT type)形態を持つ樹種数と葉の形態的特性(気孔密度:stomatal density、気孔長:stomatal length、気孔面積指数:stomatal pore index、トリコーム密度:trichome density、葉面積:Leaf area、葉面積あたりの葉の乾燥重量:LMA)(平均値±標準誤差)。異なる文字は有意差を示す。

Growth form	Understory	Subcanopy	Canopy	Emergent	Canopy gap	Total
<b>Stomatal type</b>						
Flat type tree spp.	6	22	8	12	7	55
Mound type tree spp.	10	15	14	5	10	54
Pit type tree spp.	0	7	9	4	0	20
Unknown	1	2	3	1	0	7
Total	17	46	34	22	17	136
<b>Trichome type</b>						
GT type tree spp. <sup>1</sup>	2	5	7	0	10	24
NGT type tree spp. <sup>2</sup>	7	15	18	15	5	60
Hairless type tree spp.	8	26	9	7	2	52
Tree spp. with trichomes (%) <sup>3</sup>	52.9	43.5	73.5	68.2	88.2	61.8
<b>Leaf characteristics</b>						
Stomatal density (stomata mm <sup>-2</sup> ) <sup>***</sup>	162.4 ± 24.8 a	233.5 ± 23.9 a	479.9 ± 47.5 b	582.0 ± 46.2 b	558.5 ± 115.8 b	381.5 ± 26.4
Stomatal length (μm) <sup>NS</sup>	18.5 ± 1.6	15.8 ± 0.7	14.4 ± 1.0	12.6 ± 1.0	16.4 ± 1.0	15.4 ± 0.5
Stomatal pore index (x10 <sup>2</sup> ) <sup>***</sup>	4.4 ± 0.4 a	5.2 ± 0.5 ab	8.7 ± 1.0 bc	9.1 ± 0.8 c	11.2 ± 1.0 c	7.3 ± 0.4
Trichome density <sup>4</sup> (trichome mm <sup>-2</sup> ) <sup>*</sup>	20.4 ± 8.1 ab	64.2 ± 22.9 a	177.7 ± 36.8 b	187.4 ± 45.9 b	113.2 ± 36.7 ab	113.5 ± 15.6
Leaf area (cm <sup>2</sup> ) <sup>NS</sup>	20.7 ± 13.2	20.8 ± 5.4	34.9 ± 7.6	46.0 ± 14.4	92.5 ± 59.1	37.4 ± 8.5
LMA (g m <sup>-2</sup> ) <sup>***</sup>	62.5 ± 6.5 a	117.6 ± 8.0 bc	151.2 ± 6.4 c	152.1 ± 9.0 c	80.7 ± 13.8 ab	120.1 ± 4.8

<sup>1</sup>GT型とNGT型のトリコームタイプを両方持つ樹種はGT型と定義した。

<sup>2</sup>NGT型は単一毛、多分岐毛、盾型毛を持つ樹種と定義した。

(様式5) (Style5)

<sup>3</sup>GT型、NGT型のどちらかもしくはその両方を持つ樹種の割合。

<sup>4</sup>剛毛を単位面積あたり500本以上持つ樹種はトリコーム密度を500 trichomes per mm<sup>2</sup>と定義した。NS:有意差無し、 $P > 0.05$ ; \*  $P < 0.05$ ; \*\*\*  $P < 0.001$

### 3. 降水遮断による林冠構成種の乾燥ストレスに対する生理生態的応答

気候変動は地球上の森林生態系に多様な影響を与える(Foley et al. 2007; Trumbore et al. 2015)。地球温暖化に伴う乾燥頻度・強度の増加が、様々な森林タイプの衰退・機能低下を引き起こすことが報告されている(Allen et al. 2010)。東南アジアの熱帯雨林においても、近年エルニーニョ現象などが関係した大乾燥時がたびたび発生し、林冠木の大量枯死が生じている(Nakagawa et al. 2000; Slik 2004; Newbery and Lingenfelder 2009)。熱帯雨林の林冠環境は、熱帯特有の日射に晒されるのに加えて、樹体サイズの大きさによる水分要求度の高さにより、強度乾燥時には下層・中層木よりも枯死する危険性が高い(Bennet et al. 2015, Rowland et al. 2015)。このような林冠構成樹種の枯死や生理機能の低下は、森林の機能を著しく低下させる危険性がある。本研究では、東南アジアの熱帯雨林地域で今後予想される降水量の減少や短期的な乾燥頻度の増加が、熱帯雨林樹木の生理生態に及ぼす影響を評価することを目的として、調査地の主要な林冠構成種であるフタバガキ科の *Dryobalanops aromatica* を対象に、降水遮断実験を行った。



図 5-1 降水遮断装置側面部の写真

(様式5) (Style5)

調査対象である *D. aromatica* 3 個体の周囲半径 15m をビニールシートで覆い、降雨を遮断することで人工的に土壌乾燥を引き起こした(図 5-1)。降水遮断を行わない 3 個体を含む計 6 個体について、実験期間中の土壌水分、樹冠部の枝の夜明け前及び日中の水ポテンシャル、膨圧損失時の水ポテンシャル、及びガス交換特性の日変化を調べた。

降水遮断実験により、土壌の水分含有量は著しく低下した。最も低下した時の土壌水分含有量は、調査地で 1997-1998 年に起こったエルニーニョ現象による大乾燥時とほぼ同等の乾燥度合いを示し、その値は調査地の普段の土壌水分の約半分程度であった(図 5-3)。土壌水分の低下に伴い、処理個体の夜明け前の水ポテンシャルは、対照個体よりも有意に低下した。つまり、処理個体は土壌の乾燥によって水ストレスを受けていることが示された。また、土壌水分の低下に伴い、植物の吸水力限界を示す指標となる膨圧損失時の水ポテンシャルも有意に低下し、その値は日中の水ポテンシャルの最低値よりも常に低い値を示した(表 5-2)。つまり、*D. aromatica* は乾燥に対して葉の吸水能力を高め、土壌水分の極端な低下に対して機能的に適応していることが示唆された。しかし、降水遮断期間中、日中の水ストレスが大きくなる時間帯に、処理個体の光合成や蒸散速度、気孔コンダクタンスは、対照個体の 5 割程度の値を示した。つまり、*D. aromatica* は土壌水分の低下に対し、葉の吸水能力を改善して耐乾性を高め、水消費を節約して対応していると考えられた。

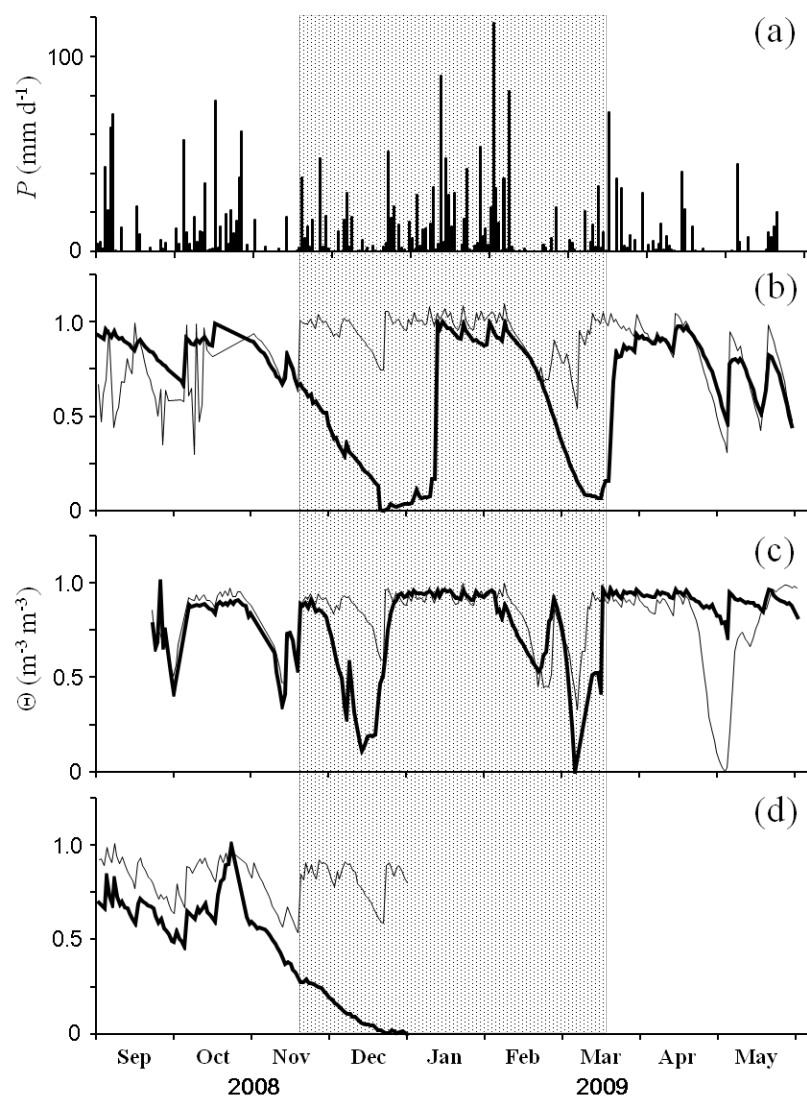


図5-3. 調査期間中の降水量( $P \text{ mm d}^{-1}$ )と処理木3個体の降水遮断処理装置内外の利用可能な土壌体積含水率の経時変化( $\Theta \text{ m}^{-3} \text{ m}^{-3}$ )。

表 5-2 調査期間における水分生理特性値(夜明け前の葉の水ポテンシャル;  $\Psi_{pd}$  日中の葉の水ポテンシャル;  $\Psi_{mid}$  原形質分離時の水ポテンシャル;  $\pi_{tlp}$  飽水時の浸透ポテンシャル;  $\pi_{100}$  体積弾性率;  $\varepsilon$ )の変化

Parameter	Pre-experimental period		Experimental period		Post-experimental period	
	Control	Drought	Control	Drought	Control	Drought
$\Psi_{pd}$	$-0.34 \pm 0.02$ a	$-0.37 \pm 0.04$ a	$-0.35 \pm 0.02$ a	$-0.51 \pm 0.02$ b	$-0.34 \pm 0.03$ a	$-0.36 \pm 0.02$ a
$\Psi_{mid}$	-	-	$-1.33 \pm 0.06$ a	$-1.48 \pm 0.21$ a	$-1.20 \pm 0.04$ a	$-1.22 \pm 0.15$ a
$\pi_{tlp}$	$-1.67 \pm 0.03$ a	-	$-1.84 \pm 0.03$ b	$-2.50 \pm 0.06$ c	$-1.73 \pm 0.03$ a	$-1.81 \pm 0.02$ ab
$\pi_{100}$	$-1.34 \pm 0.06$ a	-	$-1.60 \pm 0.04$ b	$-2.25 \pm 0.11$ c	$-1.47 \pm 0.07$ ab	$-1.57 \pm 0.02$ b
$\varepsilon$	$2.46 \pm 0.13$ a	-	$3.90 \pm 1.22$ a	$9.69 \pm 0.15$ b	$3.67 \pm 1.30$ a	$3.69 \pm 1.16$ a



(様式5) (Style5)

本研究を通して、東南アジア熱帯雨林の林冠構成種は、葉の形態に応じた生理生態特性を持つことで林冠の環境に適応しており、土壌水分の極端な低下に対してはその生理機能を調整することで応答していることが明らかになった。しかし、乾燥強度の増加により、熱帯雨林の炭素循環や水循環が今後大きく変化する可能性があることも示唆された。