

上層木伐採が抾伐残存林下に植栽したフタバガキ科樹木6種の成長と光合成特性に与える影響

田中憲蔵（森林総研）・服部大輔・櫻井克年（高知大農）・J. J. Kendawang（サラワク森林局）・二宮生夫（愛媛大農）

Abstract : Effect of crown liberation by artificial cutting on canopy tree to the growth and leaf photosynthetic traits on planted dipterocarp seedlings were investigated in the logged over lowland tropical rainforest, Sarawak, Malaysia. *Dryobalanops beccarii* (DB), *Parashorea macrophylla* (PM), *Shorea macrophylla* (SM), *S. parvifolia* (SP), *S. seminis* (SS) and *S. virescens* (SV) were selected for the studied species. Artificial cutting was conducted at approximately three years after planting. Relative light intensity (RLI) of the after cutting forest increased from approximately 2-5% to 20%. Relative growth rate (RGR) and photosynthetic rate at light saturation (Pmax) in the gap seedlings increased for all species. Pmax showed positive relation between both leaf nitrogen content (N) and leaf mass per area (LMA) in many species. These relations suggested that increment of leaf N and LMA contribute to rise up Pmax for the gap seedlings. On the contrary, the non-gap seedlings showed higher chlorophyll content and chlorophyll nitrogen ratio (Chl/N) than the gap seedling. These may contribute to the light harvesting efficiency at low light availability. Positive relation between seedling RGR in diameter and Pmax suggested that increment of the Pmax directory support to their high growth rate under the gap condition. In this study, studied dipterocarp species could acclimate to the sudden increment of light intensity by having flexible leaf physiological and morphological traits to the light condition, though they also showed interspecific variation about leaf and growth response to the gap formation.

Key words : Dipterocarpaceae, photosynthesis, light environment, tropical rainforest, Malaysia

要旨：マレーシアサラワク州の抾伐残存林で、上層木伐採が植栽したフタバガキ科6種 (*Dryobalanops beccarii*, *Parashorea macrophylla*, *Shorea macrophylla*, *S. parvifolia*, *S. seminis*, *S. virescens*) の成長と光合成特性に与える影響を調べた。伐採前の林床の相対照度は2～5%であったが、伐採後は約20%と明確に増加した。伐採前と伐採1年後のギャップおよび非ギャップ下で、苗の成長と葉の光合成特性、窒素濃度(N)、クロロフィル濃度(Chl)などを測定した。ギャップ区では、他区に比べ全種で直径成長と飽和光合成速度(Pmax)が増加した。また、6種中5種で葉のPmaxとNに、全種でPmaxと葉重比(LMA)に正の相関が見られ、これらの種では葉のNとLMAの増加が、ギャップ区の光合成能力上昇に貢献したと考えられた。一方、非ギャップ区ではギャップ区に比べ、Chlとクロロフィル窒素比(Chl/N)が低く、光補償点が高かったことから、Chlの低下と集光系への窒素投資量の減少が耐陰性の低下に繋がったと考えられた。また、苗の成長量とPmaxにも正の相関があり、光改善による光合成能力の増加が高い成長量に直接貢献したと考えられた。

キーワード：フタバガキ科、光合成、光環境、熱帯雨林、マレーシア

I はじめに

フタバガキ科樹木は東南アジア熱帯雨林の林冠を構成する主要樹種であり、用材として伐採が進められたため抾伐残存林が増加している(13)。抾伐残存林では、後継稚樹がうまく生育せず更新不良となる林分が増加し問題視されている(1)。これらの劣化した抾伐残存林では、いわゆるEnrichment plantingとしてフタバガキ科樹木の植栽が行われ更新の促進が図られている(1, 11)。

光は、熱帯雨林を構成する樹木の稚樹の成長や生存にとって重要な働きを持つ環境因子である(10)。被陰下に定着した樹木の稚樹は一般的に光合成速度の低い陰葉をつけ弱光環境に順応し(8)，ギャップ形成などで光環境が改善されると一気に成長し林冠に到達すると考えられている(13)。しかし、樹種により弱光環境から開放された際の強光環境への順応能力は異なり、その後の成長などへ大きな影響を及ぼす(9)。フタバガキ科樹木も成

TANAKA KENZO (FFPRI., Ibaraki, 305-8687 Japan), Daisuke HATTORI, Katsutoshi SAKURAI (Kochi Univ.), J. J. Kendawang (Sarawak Forest Dep.), Ikuo NINOMIYA (Ehime Univ.) Effect of crown liberation to the growth and leaf photosynthetic traits on some dipterocarp seedlings in the logged over tropical rainforest, Sarawak, Malaysia

長や生理機能の種間差が多様であることが知られ(4), 一部の樹種では強光環境下での生育不良や枯死が報告されている(1)。残存林下でEnrichment plantingを効果的に行うためには、適切な生育光環境の維持が望まれるが、林冠搅乱などによる急激な光環境の変化が植栽したフタバガキ苗に与える影響については知見が少ない(2, 7)。

伐採残存林下に植栽されたフタバガキ科樹木は、ギャップ形成などで光環境が激変した際にどのような反応を示すのであろうか。光環境の変化に対するフタバガキ樹木の成長や葉の生理機能の反応を明らかにすることは、適切な植栽保育技術の確立に貢献できると考えられる。この研究では、マレーシアサラワク州でEnrichment planting対象樹種として期待されているフタバガキ科6種の、人工ギャップ形成後の成長と葉の光合成・形態特性などの変化を調べた。

II 材料と方法

調査は、マレーシアサラワク州のニア森林保護区内の伐採残存林で行った。1980年代の伐採以前の植生は低地フタバガキ林で、現在もShorea属やDipterocarpus属などフタバガキ科樹木の中径木が見られる。しかし、母樹の多くが伐採されたため、林床の後継稚樹はほとんど見られない。調査林分は現在ほぼ林冠が閉鎖し、林床の相対照度は2~5%と暗い環境になっている。

残存林には、2000年の5月にフタバガキ科樹木など20種を植栽した。調査には、この中からフタバガキ科樹木のDryobalanops beccarii(DB), Parashorea macrophylla(PM), Shorea macrophylla(SM), S. parvifolia(SPA), S. seminis(SS), S. virescens(SV)の6種を用いた。植栽は、各樹種0.25ha、約100本ずつ行った。

2003年10~12月にかけて各植栽区で、1~数本の上層木伐採が行われ、新たに出来たギャップでは相対照度が10~25%に上昇した。しかし、ギャップから離れた植栽区の相対照度は伐採前とほとんど同じ1~5%であった。

伐採前の2003年7月と、伐採後の2004年10月にギャップ下および非ギャップ下で植栽苗の樹高、直径成長率と葉の光合成などを測定した。なお、ギャップ区は植栽苗の直上の相対照度が10%以上とし、全調査個体の平均値は17%であった。また、非ギャップ区は植栽苗の相対照度が5%以下とし、平均値は約2%であった。成長量の測定に用いた苗は、伐採前区から各樹種約100本、伐採後のギャップ区と非ギャップ区からは各樹種10~20本であった。また、葉の生理特性は、Li-Cor社の携帯式光合成蒸散測定装置(LI-6400)を用い飽和光合成速度(Pmax)と光補償点(Ic)を測定した。測定は、各処理区より5~6本苗を選び、十分展開した成葉で午前中に行った(3)。測定葉の葉重比(LMA)、葉内窒素濃度(N)と葉内クロロフィル濃度(Chl)の測定も行った(5)。

III 結果と考察

1. ギャップ形成による成長量の変化 植栽苗の成長量はギャップ形成後増加傾向を示したが、樹種間で差が見られた。伐採前区に比べ、ギャップ区では全樹種で有意な直径成長率(RGRd)の増加が見られた(図-1, ANOVA, $P < 0.05$)。しかし、RGRdの変化には種間差が見られ、P. macrophyllaではRGRdが約3倍に増加したが、S. seminisでは約40%の増加にとどまった。また、樹高成長率(RGRh)の有意な増加も2樹種(P. macrophylla, S. macrophylla)のみであった(図-1)。これらのことからギャップ形成による光環境の改善により、成長量の増加が見込めるが、樹種による反応が異なることが示された。また、直径と樹高成長の種間差は、樹種による資源分配特性とも密接に関係しており、樹形や樹冠形など個体レベルでの解析も必要であると考えられた(12)。

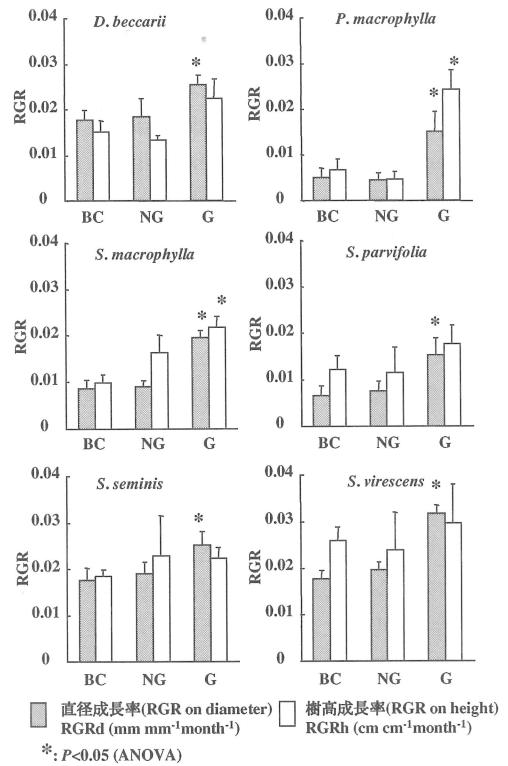


図-1 各処理区の地際直径と樹高の相対成長率

Fig-1 Changes of the seedling RGR on the diameter and height after gap formation
BC: 伐採前区 (before cutting), NG: 非ギャップ区 (non-gap), G: ギャップ区 (gap)

2. 葉の光合成、形態、生化学特性の変化 葉の光合成、形態、生化学特性は多くの樹種でギャップ形成後変化し、耐陰性の低下と強光下での光合成能力の上昇が見られた。葉の光合成能力の指標となる飽和光合成速度(Pmax)は、全樹種ともギャップ区で最も高くなかった(図-2, ANOVA, $P < 0.05$)。Pmaxは一般的に高照度下で増加

することから、ギャップ形成後、植栽苗の陽葉化が進んだと考えられた(8)。また、耐陰性の指標となる光補償点 (Ic) も全樹種ギャップ区で最も高くなり (図-2, ANOVA, $P < 0.05$)、ギャップ形成後、耐陰性が低下したことを示していた(5)。特に、*S. macrophylla* (SM), と*S. virescens* (SV) ではIcの値が20を超えて、ギャップ形成後、耐陰性が大きく低下したと考えられた(9)。

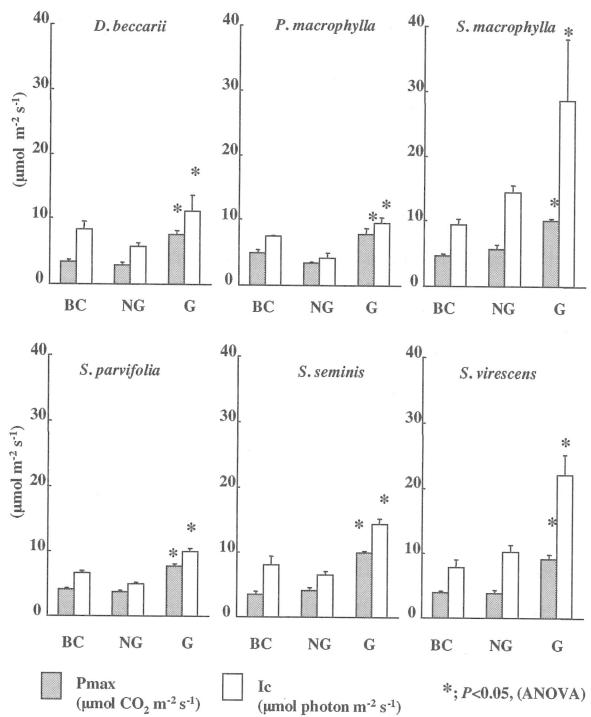


図-2 飽和光合成速度 (Pmax) と光補償点 (Ic) の変化

Fig-2 Changes of Pmax and Ic after gap formation
BC: 伐採前区 (before cutting), NG: 非ギャップ区 (non-gap), G: ギャップ区 (gap)

葉重比 (LMA) は全樹種でギャップ形成後増加した (ANOVA, $P < 0.05$)。LMAの増加は葉厚の増加を意味し、ギャップ下で葉が形態的にも陽葉化したことを見た(8)。葉の窒素濃度 (N) も全樹種でギャップ形成後増加した (ANOVA, $P < 0.05$)。一方、ギャップ区の葉内クロロフィル濃度 (Chl) とクロロフィル窒素比 (Chl/N) は、*S. parvifolia* (SPA) を除き全種で有意に低下した (ANOVA, $P < 0.05$)。クロロフィルは集光色素であるため暗環境下で増加し、耐陰性を高めることが知られる(5)。また、クロロフィル窒素比は、葉内窒素の集光系への投資指標と考えられ暗環境で増加することが多い(6)。両指標はギャップ下で低下したことから、これらの樹種の葉内資源分配がギャップ形成後変化したと考えられた。

3. 光合成特性と葉の形態・生化学特性の関係 葉の窒素濃度 (N) やLMA、クロロフィル濃度と光合成特性には強い相関が見られ、ギャップ形成後の光環境への順応と密接な関係があると考えられた。飽和光合成速度

(Pmax) は、全樹種で葉のNおよびLMAと正の相関を示した (図-3 a, 3 b, $P < 0.05$) ことから、NとLMAの増加がPmaxの増加に貢献したと考えられた。しかし、PmaxとNには種間差が見られなかったが、PmaxとLMAの関係には種間差が見られ (ANCOVA, $P < 0.05$)、同じ葉厚を持っていても光合成能力に差があることが分かった。

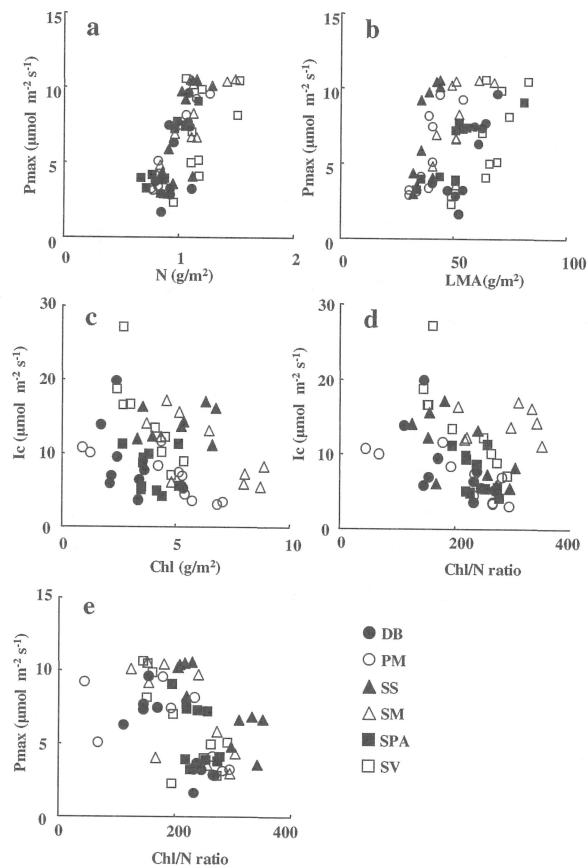


図-3 光合成特性と葉の諸特性の関係

Fig-3 Relationships between photosynthetic parameters and leaf properties

一方、光補償点を指標にした葉の耐陰性は、葉内クロロフィル濃度 (Chl) とクロロフィル窒素比 (Chl/N) に関連した。*S. macrophylla* (SM) と*S. parvifolia* (SPA) 以外の4樹種では、光補償点 (Ic) とChl, Chl/Nに負の相関が見られ (図-3 c, 3 d, $P < 0.05$)、これらの割合の減少がギャップ下での耐陰性の低下に影響したと考えられた。また、Chl/N比は全種でPmaxと負の相関を示し (図-3 e, $P < 0.05$)、ギャップ環境での高いPmaxは、集光系への窒素資源分配が減少したことの一因であると考えられた。これらのことから、ギャップ形成後の明環境へ順応するためほとんどの樹種で、葉内資源の分配特性が変化し、それが葉のPmaxやIcといった光合成特性の変化に影響していると考えられた。

4. 飽和光合成速度と成長量の関係 ギャップ形成による光合成能力の増加は、ギャップ下での成長量の増加に

直接貢献していると考えられた。光合成能力の指標となるPmaxと直径成長率（RGRd）には全樹種で有意な正の相関が見られた（図-4 a, $P < 0.05$ ）。しかし、種間差も見られ、*D. beccarii* (DB), *S. seminis* (SS), *S. virescens* (SV)の3種では同じPmaxでも高いRGRを持っていた。また、*S. seminis* (SS)と*S. virescens* (SV)以外の4樹種でRGRhとPmaxにも正の相関が見られた（図-4 b, $P < 0.05$ ）。相関のなかった2種については、ギャップ形成後増加した光合成産物を樹高成長以外により多く投資したと考えられた。

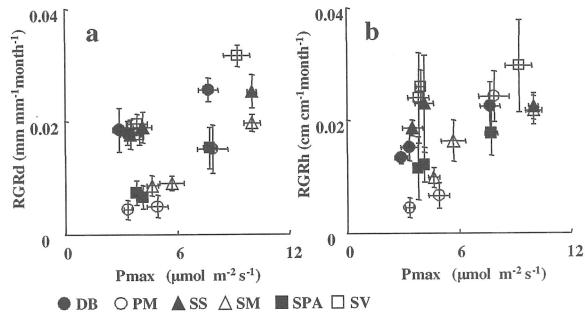


図-4 飽和光合成速度と相対成長率の関係

Fig-4 Relationships between Pmax and relative growth rate
RGRd: 直径の相対成長率 (RGR on diameter), RGRh: 樹高の相対成長率 (RGR on height)

IV おわりに

相対照度20%程度のギャップ形成は、択伐残存林下に植栽したフタバガキ6種の直径成長を促進した。この成長増加は葉のPmaxなど光合成能力の増加が一因であると考えられた。また、ギャップ形成後の光合成能力の増加は、葉のLMAやN濃度の増加に加え、Nなどの葉内資源の分配が集光系から光合成系へシフトしたことによる結果であると結論付けられた。一方、同じフタバガキ科樹木でも、ギャップ形成後の葉や成長の反応は異なり多様な種間差を反映していると考えられた。

引用文献

- (1) APPANAH, S. and WEINLAND, G. (1993) Planting quality timber trees in peninsular Malaysia. -A review. Malayan Foresters Records No.38, pp247., Forest Research Institute Malaysia, Kuala Lumpur, Malaysia.
- (2) CLEARWATER, M. J., SUSILAWATY R., EFFENDI, R. and VAN GARDINGEN, P. R. (1999) Rapid photosynthetic acclimation of *Shorea johorensis* seedlings after logging disturbance in Central Kalimantan. Oecologia 121 : 478-488.
- (3) KENZO, T., ICHIE, T., NINOMIYA, I. and KOIKE, T. (2003) Photosynthetic activity in seed wings of Dipterocarpaceae in a mast year: Does wing photosynthesis contribute to reproduction? Photosynthetica 41 : 551-557.
- (4) KENZO, T., ICHIE, T., YONEDA, R., KITAHASHI, Y., WATANABE, Y., NINOMIYA, I. and KOIKE, T. (2004) Interspecific variation of photosynthesis and leaf characteristics in five canopy trees of Dipterocarpaceae in a tropical rain forest. Tree Physiol. 24 : 1187-1192.
- (5) 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.
- (6) KULL, O. and NIINEMETS, U. (1998) Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. Funct. Ecol. 12 : 472-479.
- (7) KUUSIPALO, J., JAFARSIDI, Y., ADJERS, G. and TUOMELA, K. (1996) Population dynamics of tree seedlings in a mixed dipterocarp rainforest before and after logging and crown liberation. For. Ecol. Manag. 81 : 85-94.
- (8) LAMBERS, H., CHAPIN III, F. S. and PONS, T. L. (1998) Plant physiological ecology. pp540. Springer -Verlag, New York.
- (9) LARCHER, W. (2003) Physiological Plant Ecology. 4 th Edn. 513pp. Springer-Verlag, New York.
- (10) LEE, D. W., OBERBAUER, S. F., JOHNSON, P., KRISHNAPLAY, B., MANSOR, M., MOHAMAD, H. and YAP, S. K. (2000) Effects of irradiance and special quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast Asian Hopea (Dipterocarpaceae) species. Am. J. Bot. 87 : 447-455.
- (11) SCHULZE, P. C., LEIGHTON, M. and PEART, D. R. (1994) Enrichment planting in selectively logged rain forest: A combined ecological and economic analysis. Ecological Applications 4 : 581-592.
- (12) 田中憲蔵・服部大輔・入野和朗・櫻井克年・J.J. KENDAWANG・二宮生夫 (2006) マレーシアサラワク州ニア造林試験地に植栽された7樹種の生態生理 (IV). 日林関東支論文集57 : 109-111
- (13) WHITMORE, T. C. (1998) An introduction to tropical rain forests. 282pp., Oxford Univ. Press, Oxford, UK.