

半島マレーシアにおける熱帯樹木稚樹の光環境と葉の寿命・形態の関係

田中憲蔵・米田令仁(森林総研)・Mohamad Alias Azani・Nik Muhamad Majid (University Putra Malaysia)

Abstract: Relationships between light environment and leaf traits such as leaf longevity and hardness were studied in four tropical tree seedlings (*Dyera costulata* (DC), *Dipterocarpus baudii* (DB), *Neobalanocarpus heimii* (NH) and *Pouteria* sp. (PS)) in Peninsula Malaysia. DC and DB were considered to relatively pioneer tree species compared with the other two species. We selected from 12 to 13 individuals from each species. Leaf longevity on the all species linearly decreased with canopy openness and leaves on the bright condition showed approximately from 2/3 to 1/2 shorter longevity than dark condition. PS and NH had relatively long survived leaves. Leaf thickness increased with canopy openness in all species, except for PS. Leaf thickness on the PS showed approximately from 2 to 3 times thicker than the other species. Palisade thickness also increased with increasing canopy openness in DC and DB, though the layer of PS and NH showed less change. Because palisade thickness positively correlates with photosynthesis, DC and DB realize high photosynthetic rate at bright condition by having thick palisade layer. PS and NH showed relatively hard leaf. From our results, leaves on the relatively pioneer tree group such as DC and DB had high plasticity on the palisade layer to acclimate variable light conditions than late successional group such as PS and NH. However late successional groups may have advantage under high herbivore attack and low light condition, because these leaves keep their leaf photosynthesis for longer period and have harder leaf than relatively pioneer tree group.

Key words: Leaf longevity, leaf hardness, palisade layer, dipterocarp, Malaysia

要旨: 葉の寿命, 内部構造, 硬度を様々な光環境下に生育する熱帯樹木の稚樹で調べた。調査はマレーシアセランゴール州で行い, *Dyera costulata* (DC), *Dipterocarpus baudii* (DB), *Neobalanocarpus heimii* (NH), *Pouteria* sp. (PS) の4種を用いた。DCとDBは材が軽く, 成長が早い先駆的な性質を持つが, NHとPSは遷移後期的な性質を持つ。調査には各種12~13個体用いた。全種の葉寿命は開空度と共に短くなり, 暗環境の2/3~1/2になった。葉寿命はPSとNHでやや長かった。PSは他の樹種に比べ2~3倍厚い葉を持っていた。柵状組織厚は, DCとDBで光環境と共に増加した。柵状組織厚と光合成速度には正の相関があるため, 先駆性の強いDBやDCは, 明環境で光合成を高めていると考えられた。葉硬度はPSとNHで高かった。以上の結果から, 先駆性の強いDCやDBは, 柵状組織の可塑性が高く, 遷移後期型の特にPSでは葉の可塑性が低いと考えられた。しかし, PSやNHでは葉が硬く寿命が長いので, 被食圧が高い環境や暗環境では有利になると考えられた。

キーワード: 葉寿命, 柵状組織, 硬度, フタバガキ, マレーシア

I. はじめに

植物は様々な葉の性質を変化させ, 光環境に順応することが知られている(7)。特に, 葉の寿命や内部形態は光合成など生理的機能と密接に結びついており, 種により多様な変化を示す(2, 10)。これまでの研究から, 耐陰性の高い樹種では, 葉寿命が長く厚い葉を, 先駆樹種では葉寿命が短く薄い葉を持つ傾向があることがわかっている。つまり, 遷移後期樹種では厚く丈夫な葉を持つことで, 光合成は低い長期間葉を維持して耐陰性を高め, 先駆樹種では光合成が高く, 短命な葉を次々と入れ替えることで高い光合成を維持していると考えられている(6, 11, 12)。また, 同じ樹冠内でも光環境の悪い陰樹冠の葉寿命が長く, 陽樹冠では短くなることも報告されているが, これも同じメカニズムが働いていると考えられる(9)。これら生活型や光環境間での葉寿命の変化は, 樹種による葉の光合成速度など生理機能に直結しているため, 光環境への適応能力を明らかにする上で重要であ

ると考えられる(11)。

熱帯雨林は, 複雑な階層構造や林冠攪乱によるギャップ形成などにより, 時間的・空間的に多様な光環境を示す(16)。高木性の樹木は生育段階によりこれら多様な光環境を経験するため, 葉の形態や生理機能を変化させる能力が高いと考えられている。実際, 東南アジアで優占するフタバガキ科樹木では, 稚樹段階から成木に至るまで, 葉の形態や光合成能力が大きく変化し, 光環境に順応していることが分かっている(3)。しかし, 異なる光環境下での葉寿命の変化や, それに伴う葉の内部形態や葉硬度の変化に関する知見は限られている。この研究では, 東南アジア熱帯に生育し, 遷移段階の異なる高木樹種稚樹の光環境に伴う, 葉寿命, 内部形態, 葉硬度の変化を調べ, 樹種による光順応能力の違いを明らかにすることを目的とした。

II. 材料と方法

Tanaka KENZO, Reiji YONEDA (FFPRI., Ibaraki, 305-8687 Japan), Mohamad Alias Azani・Nik Muhamad Majid (Univ. Putra Malaysia) Leaf longevity and morphology on the some tropical tree seedlings under different light conditions in Peninsula Malaysia

調査はマレーシアセランゴール州の Ayer Hitami 保護林内の様々な光環境下に生育する稚樹で行った。対象樹種としてキョウチクトウ科の *Dyera costulata* (DC), フタバガキ科の *Dipterocarpus baudi* (DB), *Neobalanocarpus heimii* (NH) とアカテツ科の *Pouteria* sp. (PS) を選んだ。DC と DB は材密度が軽く、光合成速度や成長の早い先駆樹種的な性質を持つのにに対し、NH と PS は材密度が高く、光合成速度や成長の遅い遷移後期的な性質を持っている (5)。調査個体の林冠開空度は、約 5%~50% で、各樹種 12~13 個体選んだ。林冠開空度は、魚眼レンズ付カメラによる全天空写真から計算した。

それぞれの個体についている全葉または個体上部の葉にマーキングを行ない、数カ月おきに展葉数と落葉数を記録した。展葉落葉数の記録は 2006 年 11 月から 2008 年 6 月まで 19 ヶ月間行ない葉寿命を求めた。葉の内部形態と硬度は 2007 年 11 月に各個体から 1 枚から 2 枚選び測定した。測定葉には枝先から 3~5 番目の老化していない成葉を選んだ。葉の内部形態は断面を整形後、顕微鏡観察によって葉厚、柵状組織厚を測定した。葉硬度は Aikoh 製デジタルゲージ RX-1 を用い、葉表面に直径 3 mm の金属棒を押し当て、葉を貫通する時の力を測定した。

III. 結果と考察

1. 葉の寿命と生育光環境の関係 葉寿命は、全種で光環境が明るくなるに従って連続的に短くなった (図-1)。暗環境 (開空度 10%以下) では、ほとんどの個体が 300 日以上寿命を示し、PS では 500 日近かった。しかし、明環境 (開空度 50%前後) における DC と DB の葉寿命

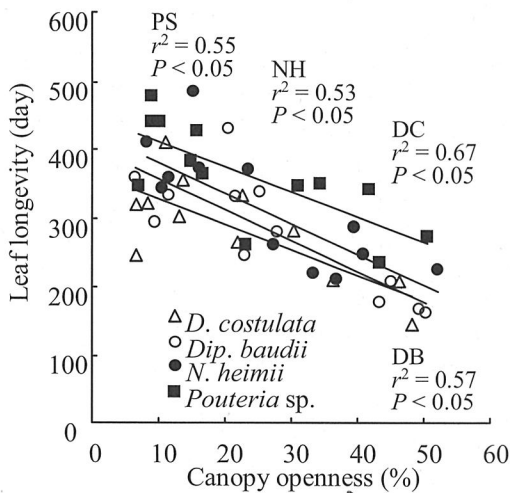


図-1 林冠開空度と葉寿命の関係

Fig-1. Relation between canopy openness and leaf longevity

は、150 日~200 日と暗環境の約半分に短くなった。この結果は、同一樹種における陽樹冠での短命化や、暗光環境における稚樹葉の長寿化と同様であった (8, 9, 15)。また、どの光環境でも、最も材密度が高く、光合成や成長速度の遅い PS では他の 3 種に比べ、80 日ほど葉寿命が長い傾向が見られた。新熱帯の樹種でも、成長速度が遅く、遷移後期的な性質を持つ樹種では、葉寿命が長くなる傾向が報告されており今回の結果と矛盾しなかった (12)。

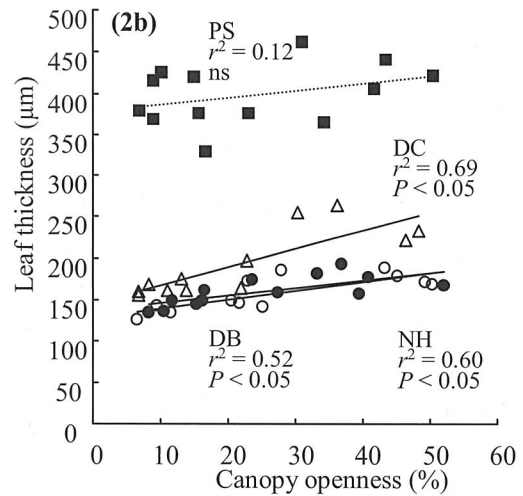
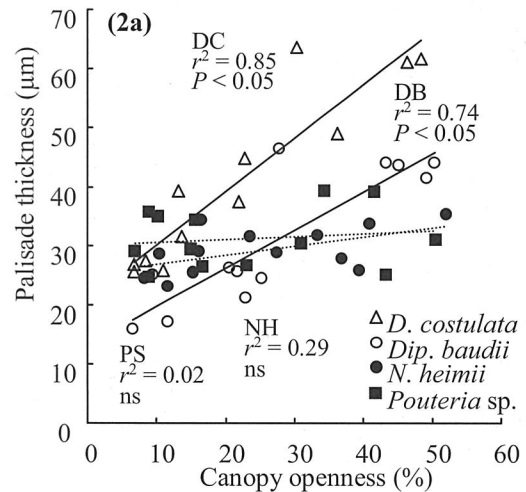


図-2 林冠開空度と柵状組織厚(2a)、葉厚(2b)の関係

Fig-2. Palisade thickness (2a) and leaf thickness (2b) in relation to canopy openness.

2. 葉の内部形態や硬度と生育光環境の関係 遷移後期的樹種に比べ先駆的性質を持つ樹種の葉は、柵状組織厚の可塑性が高く、光環境に応じて光合成速度を変化させる能力が高いと考えられた。一般的に、葉の柵状組織厚

は光合成能力と正の相関を示すことが知られている(7)。実際、フタバガキ科樹木でも明環境で柵状組織を厚くし、高い光合成を示すことが分かっている(2, 3)。この研究では、先駆的性質の強い、DC と DB の柵状組織は、暗環境に比べ明環境で2~3倍厚くなったが、成長が遅く重い材を持つ NH と PS ではほとんど変化せず、柵状組織の変化による光合成の増加はほとんど無いと考えられた(図-2a)。一方、葉厚そのものは、PSを除く3種では光環境と共に厚くなったが、柵状組織ほど大きな変化は見られなかった(図-2b)。このことから、DC と DB は葉厚よりも葉内構造の可塑性が高いと考えられた。

葉の硬度は PS, NH で高く、硬い葉を持つことが分かった。また、葉硬度は DC, DB, NH の3種では開空度と共に増加したが、PS ではほとんど変化しなかった(図-3)。

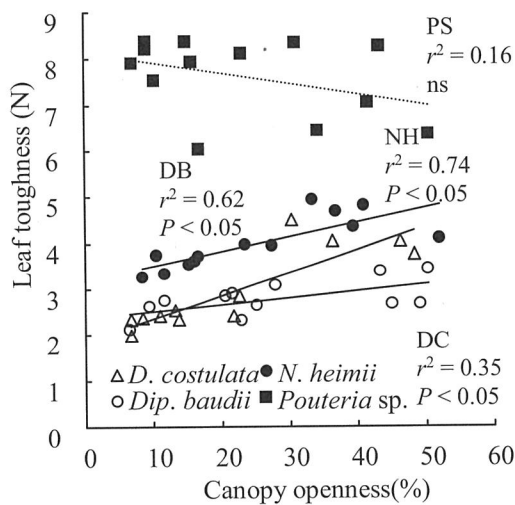


図-3 林冠開空度と葉硬度との関係
Fig-3. Relation between canopy openness and leaf toughness

3. 葉寿命と葉の形態や硬度の関係 遷移後期的樹種は、葉内構造の可塑性は低い、厚く硬い葉をつけることで葉寿命を伸ばし、先駆樹種は短命だが可塑性の高い葉を光環境に応じて着け替えていると考えられた。実際、同じ光環境下における葉寿命は、樹種に関係なく葉厚や硬度と有意な正の相関を示した(図-4a, 4b)。したがって、最も厚く硬い葉を持つ PS は、被食など物理的破損を受けにくく、葉をより長く保てると考えられた。しかし、極端に厚い葉は葉内のガス拡散抵抗が高くなるため、密に詰まった柵状組織を増やすことが出来ず、低い光合成の要因となる(14)。実際、PSの光合成速度は4種中最低で、明環境ではDCやDBに比べ1/3程度しかなかった(5)。また、NHは、葉は薄いものの、同じ厚さでも最も硬い葉を持っていた(図-5)。硬い葉を作るためには、

構造投資が必要なため光合成能力が低くなるが、被食防衛能力は高くなると考えられる(1, 13)。NHが比較的長寿命な葉を持つことは、硬い葉が一因であると考えられた。一方、DCやDBは、葉が薄く柔らかいため葉寿命は短い、光環境に応じて柵状組織を変化させ最適な光合成能力を発揮していると考えられた。また、DCは最も柔らかい葉を持つが、これは葉を構造的に支える葉内の維管束鞘延長部を欠くためであると考えられた(4)。

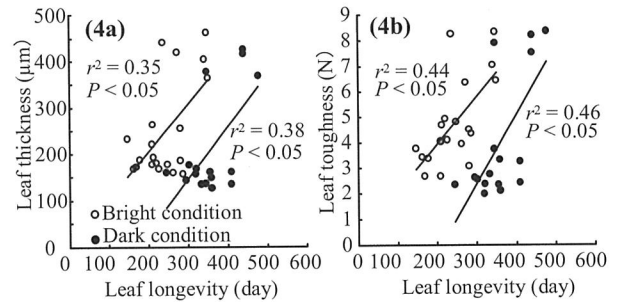


図-4 明環境(開空度 30%以上)と暗環境(開空度 15%以下)における葉寿命と葉厚(4a)、葉硬度(4b)の関係
Fig-4. Leaf thickness (4a) and toughness (4b) in relation to leaf longevity under dark and bright condition.

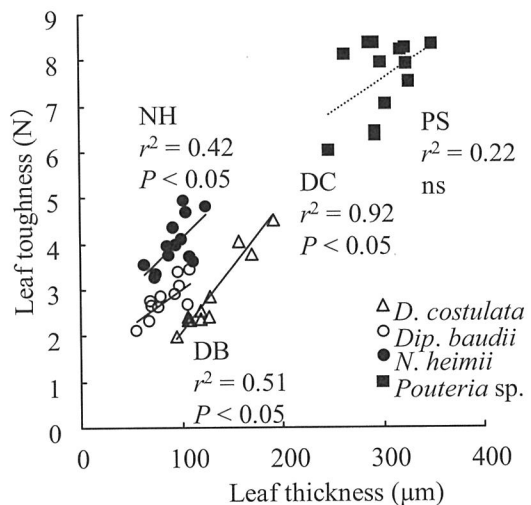


図-5 葉厚と葉硬度との関係
Fig-5. Relation between leaf thickness and leaf toughness.

IV. おわりに

以上の結果から、比較的先駆性の強いDCやDBでは葉の柵状組織厚などの可塑性が高く、遷移後期樹種の特

に PS では光環境に対する葉の可塑性が非常に低いと考えられた。ただし、PS や NH など後期樹種では、葉が硬く、葉寿命が長いため、1枚の葉で長期間光合成生産を行えると予想され、被食圧が高い環境や暗い環境では比較的有利になると考えられた。

引用文献

- (1) COLEY, P. D. (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Mono.* 53: 209-229.
- (2) 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.
- (3) 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.
- (4) KENZO, T., ICHIE, T., WATANABE, Y. and HIROMI, T. (2007) Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *Am. J. Bot.*, 94: 764-775.
- (5) KENZO, T., YONEDA, R., MATSUMOTO, Y., AZANI M, A., MAJID, N. M. (2008) Leaf photosynthetic and growth responses on four tropical tree species to different light conditions in degraded tropical secondary forest, Peninsula Malaysia. *JARQ* 42: 299-306.
- (6) KIKUZAWA, K. (1991) A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *Am. Nat.* 138: 1250-1263.
- (7) LAMBERS, H., CHAPIN III, F. S. and PONS, T. L. (1998) *Plant physiological ecology.* pp540. Springer-Verlag, New York.
- (8) NG, F. S. P. (1992) Leaf senescence in Kapur (*Dryobalanops aromatica*, Dipterocarpaceae) under different canopy conditions. *J. Trop. For. Sci.* 4: 275-280.
- (9) OSADA, N., TAKEDA, H., FURUKAWA, A., AND AWANG, M. (2001) Leaf dynamics and maintenance of tree crowns in a Malaysian rain forest stand. *J. Ecol.* 89: 774-782.
- (10) REICH, P. B., UHL, C., WALTERS, M. B. and ELLSWORTH, D. S. (1991) Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86: 16-24.
- (11) REICH, P. B., WALTERS, M. B. and ELLSWORTH, D. S. (1992) Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Mono.* 62: 365-392.
- (12) REICH, P. B., UHL, C., WALTERS, M. B., PRUGH, L. and ELLSWORTH, D. S. (2004) Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: a census of 40000 leaves of 23 tree species. *Ecol. Mono.* 74: 3-23.
- (13) TAKASHIMA, T., HIKOSAKA, K. and HIROSE, T. (2004) Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell Environ.* 27: 1047-1054.
- (14) TERASHIMA, I., MIYAZAWA, S-I. and HANBA Y. T. (2001) Why are sun leaves thicker than shade leaves? – Consideration based on analysis of CO₂ diffusion in the leaf. *J. Plant Res.* 114: 93-105.
- (15) VINCENT, G. (2006) Leaf life span plasticity in tropical seedlings grown under contrasting light regimes. *Ann. Bot.* 97: 245-255.
- (16) WHITMORE, T. C. (1998) *An introduction to tropical rain forests.* 282pp., Oxford Univ. Press, Oxford, UK.