

東南アジアに生育する沈香原料となる *Aquilaria* 属 3 種の光合成特性

田中憲蔵 (森林総研)・米田令仁 (国際農研)・MA Azani・NM Majid (マレーシアプトラ大)

要旨: 東南アジアに生育する *Aquilaria* 属樹木は沈香原料として伐採が進み資源が急減したため、数種の *Aquilaria* 属が植林対象となり植栽技術の開発が進められている。葉の光合成特性は、植栽適地の解明などに密接に関係するが、*Aquilaria* 属樹木に関する知見は少ない。本研究では、*A. malaccensis* (AM), *A. hirta* (AH), *A. subintegra* (AS) の種特性の把握を目的に、苗の葉の内構造、光合成・蒸散特性、初期成長について調査した。クチクラ層と葉面積当りの葉重は AH で最も大きく乾燥耐性が高い葉を持つことが分かった。最大光合成速度、蒸散速度、相対成長速度は AS で最も高く、AM, AH の順に低くなった。一方、葉の水利用効率は AH で最も良く、AM, AS の順に悪くなった。最大光合成速度と相対成長速度には正の相関が見られ、樹種間での初期成長の差は光合成能力が関係していると考えられた。また、AH のように尾根部に分布する樹種で乾燥耐性が高く、林内に生育する AS で低いことから、葉の特性は樹種の生育地との関係が強いと考えられた。

キーワード: 香木、蒸散、水利用効率、成長、熱帯林

Abstract: The genera *Aquilaria* (Thymelaeaceae, Malvales) are well known for the production of agarwood, which is a highly wanted forest product of substantial economic value. In Malaysia, several *Aquilaria* species are expected to artificial plantation trees and adequate plantation techniques is required in the area. Although leaf photosynthetic and water use traits directly relate to species specific ecological traits and growth rate, there is little known about these traits for *Aquilaria* species. In this study, to clarify species specific ecological traits, we measured leaf anatomical traits, photosynthetic and water use traits and relative growth rate on three *Aquilaria* seedlings (*A. malaccensis* (AM), *A. hirta* (AH), *A. subintegra* (AS)) in the nursery. The highest cuticle layer thickness and leaf mass per area (LMA) in AH indicate that this species has higher leaf drought tolerance. The maximum photosynthetic rate (P_{max}), transpiration rate and relative growth rate (RGR) are the highest in AS, and has lowered in order of AM and AH. In contrast, leaf photosynthetic water use efficiency is the highest in AH, and has lowered in order of AM and AS. Positive relation between P_{max} and RGR indicate that photosynthetic ability may limit seedling growth rate. These leaf traits may relate to their original habitats in the study species. For example, AH, which is normally distributed in drought condition in ridge, showed high drought tolerate leaf and high water use efficiency. In contrast, AS, which grow at understory, has low water use efficiency and thin cuticle layer in their leaves.

Keywords: agarwood, transpiration, water use efficiency, relative growth rate, tropical forest

I はじめに

ジンチョウゲ科の *Aquilaria* 属樹木は東南アジアを中心に生育し、20 種程度が知られている (1, 2, 5, 6)。この属の樹木のうち 5 種程度 (*A. crassna*, *A. malaccensis*, *A. sinensis*, *A. hirta*, *A. subintegra*) の材には、芳香のある樹脂が沈着することがある (5, 13, 15, 16)。こういった材は、沈香や伽羅と呼ばれ、線香など薫香原料に欠かすことが出来ないため高価で取引され、重要な非木材林産物である (17, 18)。マレーシアにおける 2008 年の統計によると最高級のグレード A の沈香価格は 1kg 当り 40 万円程度である (1)。沈香を生産するためには、木を伐採する必要があることから、天然林での樹木の密度が極端に低下しており、主要樹種の *A. malaccensis* を中心に人工植栽技術の開発が進められている (1, 3, 4, 15, 16)。

マレーシアで沈香生産樹種として期待されているのは有力樹種の *A. malaccensis* のほかに、*A. crassna*, *A. hirta*, *A. subintegra* などがある (1)。これら対象樹種の適切な植林技術を開発するためには、稚樹の生態特性の把握が

不可欠であるが不明な点が多く、*A. malaccensis* 以外の樹種についてはほとんど分かっていない (1)。

樹木の葉の光合成や蒸散特性は、稚樹の成長速度や乾燥耐性に密接に関係し、植栽適地の解明や成長速度の予測などに貢献するが (8, 10, 12)、*Aquilaria* 属樹木に関するこれらの知見は限られている (1)。この研究では、稚樹の生態特性の把握を目的に、東南アジアで沈香原料として期待されている *Aquilaria* 属 3 種 (*A. hirta*, *A. malaccensis*, *A. subintegra*) の苗の葉の内部構造、光合成・蒸散特性、初期成長について調査を行った。

II 材料と方法

調査はマレーシアセランゴール州に位置するマレーシアプトラ大学内の苗畑で行った。調査には発芽後約半年が経過した *Aquilaria* 属 3 種 (*A. hirta*, *A. malaccensis*, *A. subintegra*) のポット苗を用いた。苗は相対照度 40% の寒冷紗の下で育苗し、一日 2 回灌水を行った。調査地周辺の年平均気温は約 25 度、平均降水量は約 2700mm である (10)。

主な樹種の特徴として、*A. malaccensis* はインド、ブータン、ミャンマーからボルネオ、フィリピンまで広域に分布する高木で、樹高 40m, 直径 60~150cm に達する (5,13,15)。沈香生産木として最重要樹種の一つで低地熱帯雨林に分布し、林内の平坦地から斜面にかけて生育する (1,11,13)。*A. hirta* はマレー半島の東海岸を中心に分布し、スマトラ島にも生育する中層木で、樹高 15m, 直径 50cm ほどになる (1,15)。林内では、斜面の上部から尾根の比較的乾燥した環境に分布している (1)。*A. subintegra* はマレー半島でもタイ国境の常緑林に分布する種で、樹高 2m ほどの低木である (6,14)。

葉の光合成・蒸散特性は、携帯型光合成蒸散測定装置 (LI-6400, Li-Cor) を用い、飽和光合成速度 (P_{max})、蒸散速度 (Tr)、気孔コンダクタンス (gs) を 2010 年 11 月に測定した。各樹種 9~20 本苗を選び (表-1)、十分展開した成葉で午前中に行った (7,8)。測定葉の葉面積当りの葉重 (LMA) の測定も行った。また、葉の内部構造を顕微鏡で観察し、クチクラ層、柵状組織層、表皮層などの測定を行った (7)。苗の地際直径と高さの測定も 2010 年 6 月と 2011 年 2 月に行い相対成長速度を求めた。

表 - 1. 調査樹種と測定個体数

Table - 1. Number of individuals for studied three *Aquilaria* species.

Species	Number of individuals	
	Growth traits	Physiological traits
<i>A. hirta</i>	20	9
<i>A. malaccensis</i>	40	20
<i>A. subintegra</i>	23	10

III 結果と考察

1. 種間の葉形態の違い 葉の形態は樹種間で異なり、乾燥耐性や光合成能力など生態特性に関係していると考えられた。葉の厚さの指標となる葉面積あたりの葉重 (LMA) は、*A. hirta* が他の 2 種に比べて有意に大きく、厚い葉を持つことが分かった (図-1)。また、クチクラ層や表皮層も *A. hirta* で最も厚く (図-1)、クチクラ蒸散などが防げるために *A. hirta* の葉の乾燥耐性は高いと考えられた (8,12)。一方、有意な差は検出できなかったが、*A. subintegra* の柵状組織厚は他の 2 種に比べ 20~30% ほど厚かった (図-1)。一般的に柵状組織厚と飽和光合成速度には正の相関が見られることから (7,12)、*A. subintegra* の光合成能力が高い可能性が考えられた。

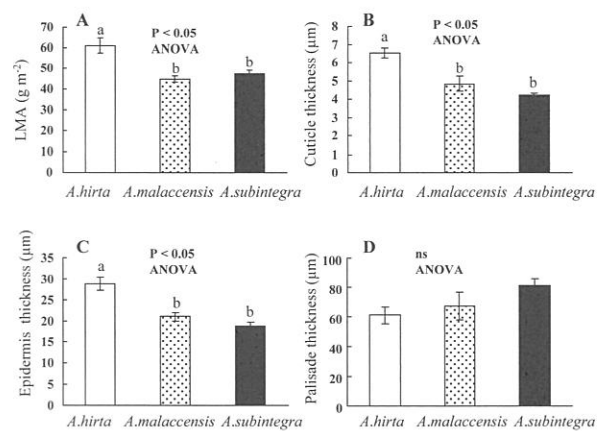


図 - 1. 葉面積当りの葉重 (LMA, A), クチクラ層厚 (B), 表皮層厚 (C), 柵状組織厚 (D)

Fig - 1. Leaf mass per area (LMA, A), cuticle thickness (B), epidermis thickness (C) and palisade layer thickness (D).

2. 種間の光合成と水利用特性の違い 葉の光合成や水利用特性は種間で大きな違いが見られ、生態特性に関係していると考えられた。飽和光合成速度は *A. subintegra* で最も高く、*A. malaccensis*, *A. hirta* の順に低くなった (図-2)。暗呼吸速度は種間に関係なくほとんど一定の値を示し (図-2)、光合成の効率を示す炭素利用効率 (飽和光合成速度/呼吸速度) も *A. subintegra* で最も高くなった。高い炭素利用効率の葉を持つ *A. subintegra* の成長量が高くなる可能性が考えられた (11)。

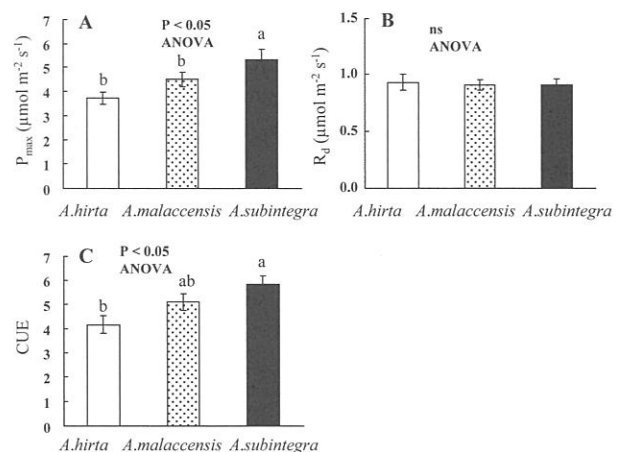


図 - 2. 飽和光合成速度 (P_{max} , A), 暗呼吸速度 (R_d , B), 光合成炭素利用効率 (CUE, C)

Fig - 2. Maximum photosynthetic rate (P_{max} , A), dark respiration rate (R_d , B) and carbon use efficiency (CUE, C).

葉の蒸散速度や気孔コンダクタンスは、光合成速度とほぼ同じ傾向を示し、*A. subintegra*, *A. malaccensis*, *A. hirta*の順に低下した(図-3)。特に、*A. subintegra*の蒸散量は*A. hirta*の2倍近くと大きな値を示し、水消費量の多い特徴があった(8,9)。そのため、光合成を行う際の水消費効率を示す光合成水利用効率が*A. subintegra*で最も低くなり(図-3)、葉の生理的な乾燥耐性も他の2樹種に比べ低いと考えられた(9,10,12)。

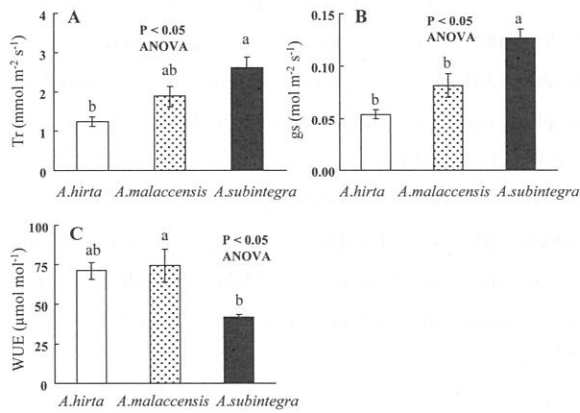


図-3. 蒸散速度(Tr, A), 気孔コンダクタンス(gs, B), 光合成水利用効率(WUE, C)の種間差

Fig-3. Transpiration rate (Tr, A), stomatal conductance (gs, B), and photosynthetic leaf water use efficiency (WUE, C).

3. 相対成長速度と光合成特性の関係 樹種間で相対成長速度が大きく異なり、光合成能力と密接な関係がある可能性が考えられた。樹高と地際直径の相対成長速度は*A. subintegra*で最も高く、*A. malaccensis*, *A. hirta*の順に低くなり、*A. subintegra*は*A. hirta*に比べ2~3倍の成長速度を示した(図-4)。

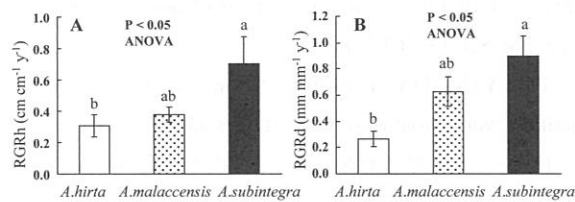


図-4. 樹高(RGRh, A)と直径(RGRd, B)の種間差

Fig-4. Relative growth rate of seedling height (RGRh, A) and diameter (RGRd, B) among species.

葉の飽和光合成速度(P_{max})と樹高と直径それぞれの相対成長速度には全樹種をプールした場合に有意な正の相関が見られた(図-5)。また、樹種ごとに調べた場合、樹高と P_{max} の関係では*A. subintegra*に($P < 0.05$, $r^2 = 0.43$)、地際直径と P_{max} の関係では*A. hirta*に($P < 0.05$, $r^2 = 0.26$)有意な正の相関があった(図-5)。これらの結果から、葉の P_{max} から初期成長速度をある程度予測できると考えられた(12)。

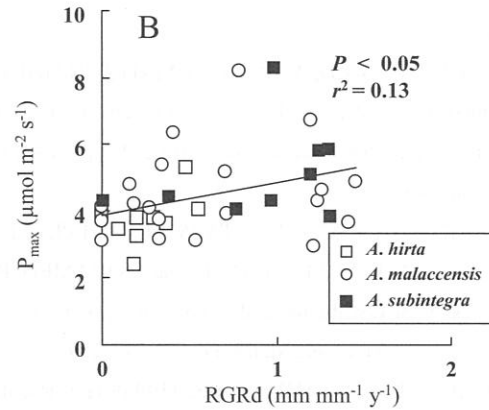
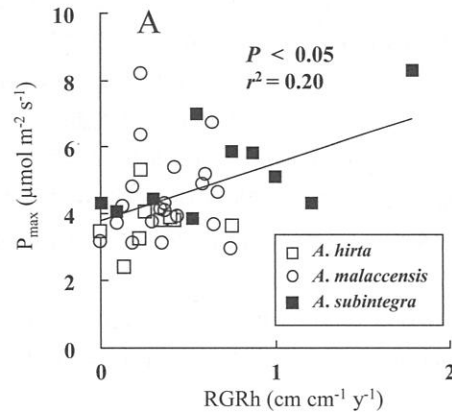


図-5. 樹高(RGRh, A)と直径(RGRd, B)の相対成長速度と飽和光合成速度(P_{max})の関係

Fig-5. Relative growth rate of seedling height (RGRh, A) and diameter (RGRd, B) relate to leaf maximum photosynthetic rate (P_{max}).

IV まとめ

以上の結果から、*A. hirta*は光合成速度や成長速度が他の2種に比べ低いが、葉の形態的、生理的な乾燥耐性能力が高いことが明らかになった。また、マレーシアに分布する*Aquilaria*属では*A. hirta*のみ葉の裏に葉毛が密生しており、この葉毛も過度の蒸散を防ぎ、乾燥耐性を高

めるのに貢献している可能性が高い (9,12)。 *A. hirta* は斜面上部や尾根筋といった比較的乾燥ストレスの強い立地に分布することが多く (1), 高い葉の乾燥耐性はこれらの生育地で有利に働くと考えられた。一方, *A. subintegra* は光合成速度や炭素利用効率が高いため苗の初期成長は良いが, クチクラ層が薄く, 水利用効率が低いため葉の乾燥耐性も低いと考えられた (9,12)。 *A. subintegra* は低木種のため比較的乾燥ストレスの低い林内環境で生育する (14)。葉の乾燥耐性の低さはこの樹種のもともとの生育地の環境を反映しているのかもしれない。また, *A. subintegra* を育苗する際は灌水頻度など, 水分環境に注意する必要があると考えられた (12)。 *A. malaccensis* については光合成, 初期成長, 乾燥耐性のいずれもが *A. subintegra*, *A. hirta* との中間的な特性を持っていた。 *A. malaccensis* は低地熱帯林の平坦部から斜面などに幅広く分布することから (1,11), 尾根に多い *A. hirta* より葉の乾燥耐性が低くなったと考えられた。

本研究から明らかになった稚樹の葉の生理的, 形態的な特性から植栽適地や適切な育苗手法の判断がある程度可能になると考えられた。

引用文献

- (1) ABDUL RASHID, A.M., and AHMAD ZUHAIIDI Y. (2011) Malayan Forest Records No. 50. Tapping the wealth from Karas (*Aquilaria malaccensis*) tree. 89pp. FRIM, Kepong, Malaysia.
- (2) FARIDA-HANUM, I., MUSTAPA, M. Z., LEPUN, P., TUAN, T. I., NAZRE, M. M., ALAN, R. and MOHAMED, R. (2009) Notes on the distribution and ecology of *Aquilaria* Lam. (Thymelaeaceae) in Malaysia. Malay. For. 72: 247-259.
- (3) HAI, L. E. and YAHYA, A. Z. (1996) The growth performance of plantation grown *Aquilaria malaccensis* in peninsular Malaysia. J. Trop. For. Sci. 8: 573-575.
- (4) HAI, L. E., SHYUN, C. Y. and YUSOFF, A. M. (1999) Early survival and growth in field trials of *Aquilaria malaccensis* (Karas) and *Azadirachta excelsa* (Sentang). J. Trop. For. Sci. 11: 852-854.
- (5) HOU, D. (1960) Thymelaeaceae. Flora Malesiana 6: 1-59.
- (6) HOU, D. (1964) Note on some Asiatic species of *Aquilaria* (Thymelaeaceae). Blumea 12 (2): 285-288.
- (7) 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.
- (8) KENZO, T., ICHIE, T., OZAWA, T., KASHIMURA, S., HATTORI, D., IRINO, K. O., KENDAWANG, J. J., SAKURAI, K. and NINOMIYA, I. (2007) Leaf physiological and morphological responses of seven dipterocarp seedlings to degraded forest environments in Sarawak, Malaysia: a case study of forest rehabilitation practice. Tropics 17: 1-16.
- (9) KENZO, T., YONEDA, R., AZANI M. A., 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.
- (10) KENZO, T., YONEDA, R., MATSUMOTO, Y., AZANI M. A., MAJID, N. M. (2011) Growth and photosynthetic response of four Malaysian indigenous tree species under different light conditions. J. Trop. For. Sci. 23: 271-281.
- (11) LA FRANKIE, J. V. (1994) Population dynamics of some tropical trees that yield non-timber forest products. Economic Bot. 48: 301-309.
- (12) LARCHER, W. (2003) Physiological Plant Ecology. 4th Edn. 513 pp. Springer-Verlag, New York.
- (13) OYEN, L. P. A., and DUNG, N. X. (1999) Plant resource of South-East Asia. No19 Essential-oil plants. 277pp., Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- (14) PETERSON, B. 1997. Thymelaeaceae. Flora of Thailand 6: 226-245.
- (15) SOEHARTONO, T., and NEWTON, A. C. (2001) Reproductive ecology of *Aquilaria* spp. in Indonesia. For. Ecol. Manage. 152: 59-71.
- (16) SOEHARTONO, T., NEWTON, A. C., and MARDIASTUTI, A. (2002) Factors influencing the survival and growth of *Aquilaria malaccensis* seedlings in Indonesia. J. Trop. For. Sci. 14: 364-378.
- (17) YAMADA, I. (1995) Aloeswood forest and the maritime world. Southeast Asian Studies 33: 181-186.
- (18) 山本福寿 (2008) タイにおける沈香 (じんこう) の人工生産. 樹木医学研究. 12: 41-42.