

熱帯樹種の葉の生理特性 (2)

松本陽介

蒸散と水蒸気拡散コンダクタンス

1. はじめに

蒸散は、生化学的反応による光合成とは異なり、乾燥した空気と湿った葉（気孔）との間の水蒸気圧の差によって発生する。湿った空気中では洗濯物はなかなか乾かない（蒸散が少ない）が、乾燥空気に晒せば早く乾く（蒸散が大きい）ということと同じ物理的現象である。

動物と違い、植物は体液を大量に循環させる心臓のようなポンプ組織を持たない。細胞膜での能動的な物質移動のメカニズムをイオンポンプと呼び、カリウム、カルシウム、ナトリウム、塩素などが、細胞間をこの仕組みで移動することが知られているが、量的には少ない。蒸散によって、大量に水だけを葉から蒸発させ、根から養分を含んだ大量の水を吸い上げることで、体内の各種物質の濃度差が発生し、これが体内での物質移動の原動力になっている。

生物学の教科書などで、植物体温を低下させることが蒸散作用の主な機能としてあげられている。たしかに、強い光を受けたときに葉が冷却されることは、能率良く光合成を行うために効果的である。しかし、サボテンなどはほとんど蒸散しないで生命を維持していることから、蒸散による体温調節は植物の生存に必ずしも必要な条件ではないことが理解できる。むしろ、蒸散は濃度勾配を発生させて体内物質を容易に移動させるための機能ではなかろうか。

このような蒸散は、樹種によってもその速度が違ふことが知られている。一般に、乾燥を好む樹種で蒸散が小さく、湿潤を好むもので大きい。それでは、高温ではあるが多湿と言われる熱帯地域に成育する熱帯樹種ではどのようなものであろうか？ 蒸散のメカニズムを解説しつつ、温帯の広葉樹との比較を行う。

2. 蒸散速度と空気乾燥

湿度の表現の仕方には相対湿度と絶対湿度がある。前者はその時の温度における飽和水蒸気圧を 100 としてその時の水蒸気圧を%単位で表すもので、気象観測などでは一般的に使われている。飽和水蒸気圧は温度の上昇と共に指数的に増加するため、例えば相対湿度が同じであっても、温度が高いときの方が絶対湿度（表し方は、水蒸気の圧力、

Yoosuke Matsumoto: Leaf Physiology of Tropical Forest Trees (2) Transpiration and Water Vapor Conductance

独立行政法人 森林総合研究所海外研究領域

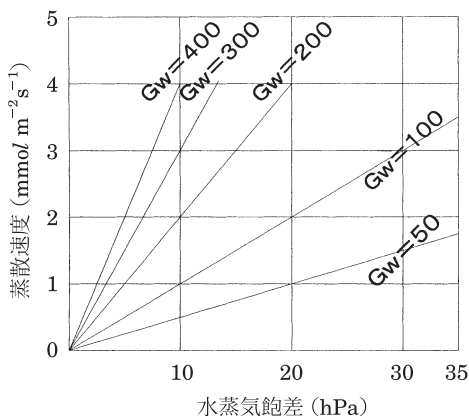


図1 水蒸気飽差と蒸散速度の関係
両者の傾きが水蒸気拡散コンダクタンス (Gw) になる。Gw が 50, 100, 200, 300, および 400 の直線を示した。

$$\text{蒸散速度} = Gw \cdot \text{水蒸気飽差}$$

である。ここで Gw は図中の直線の傾きで、水蒸気拡散コンダクタンスと呼び、気孔開度のおおまかな指標として使うことがある。なお、この逆数は蒸散に関する抵抗で水蒸気拡散抵抗と呼ばれる。

3. 蒸散速度および水蒸気拡散コンダクタンスの日変化

図2に実測例として *Shorea leprosula* の若い植栽木における蒸散速度、水蒸気拡散コンダクタンスの日変化を温度と水蒸気飽差とともに示した (Maruyama ほか, 1994 より作図)。水蒸気飽差は、一般に、夜間で小さく、日中の温度が高い時に大きくなる。一日のなかで、空気中に含まれる水蒸気は、降雨や前線の移動がなければ大きく変動しないため、温度上昇が水蒸気飽差を大きくする。

蒸散速度は、図に明らかなように、水蒸気飽差が大きくなると、気孔の開度を低下させるため、一定以上の蒸散速度にならない。葉がしおれることを回避するために気孔開度を低下させるのである。

このことは、水蒸気拡散コンダクタンスの変化によって知ることが出来る。図2において、朝方いったん上昇して、昼前に低下する。このような現象のことを「気孔の日中閉鎖」あるいは「水蒸気拡散コンダクタンスの日中低下」という。この原因は水蒸気飽差が大きくなり蒸散が活発になると根からの水の供給が間に合わなくなるからである。

図3は図2の例を用いて水蒸気飽差と蒸散速度の関係を示したものである。10時30分頃までは、ほぼ一定の水蒸気拡散コンダクタンス (Gw) を保ちつつ蒸散速度は増大す

密度、結露する温度などがある) は大きくなる。

一方、植物の蒸散は空気の乾燥度に強く影響される。ここで、空気の乾燥度は水蒸気飽差といい、その時の空気温度での飽和水蒸気圧からその時の水蒸気圧を引いた値をいう。すなわち、その温度であとどれだけ空気中に水蒸気が混ざれるかの値である。この水蒸気飽差が大きいほど蒸散は大きくなりやすい。空気飽差と蒸散速度の関係を示したものが図1である。

気孔開度が一定であれば、図中に示した直線のように、両者は一定の傾きを持つ直線関係を示す。式で示すと;

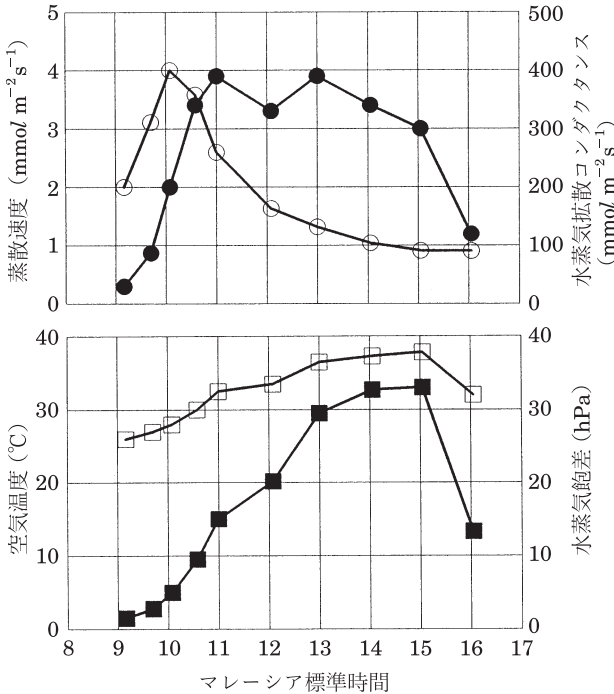


図 2 *Shorea leprosula* の若い植栽木における蒸散速度 (●) および水蒸気拡散コンダクタンス (○) の日変化の例 (上), および測定日の空気温度 (□) と水蒸気飽差 (■) の日変化 (下)

測定法上、葉が濡れていると蒸散の測定が出来ない。この例では、夜間についた露が蒸発するまでに直射光が葉にあたりだしてから約40分かかった。また、12:00頃は一時的に曇った。16:00頃の測定15分前頃から曇り出し、測定直後にスコールになった。なお、測定地の南中時刻はマレーシア標準時間でおおよそ13:30である。

るが、それ以降、15時頃までは水蒸気飽差が大きくなって、蒸散速度はおおむね一定の範囲を保ち、日射量が急激に低下した16時頃(この直後にスコールとなった)に急激に低下することが理解できる。なお、この例では夕方に水蒸気拡散コンダクタンスの回復が見られない。

ここで示した例では、水蒸気拡散コンダクタンスが低下し始めるのは10時30分頃以降であったが、土壌が乾燥している場合はその時刻が早まる。また、すこぶる乾燥している場合は、朝日が当たっても気孔はほとんど開くことがないため、水蒸気拡散コンダ

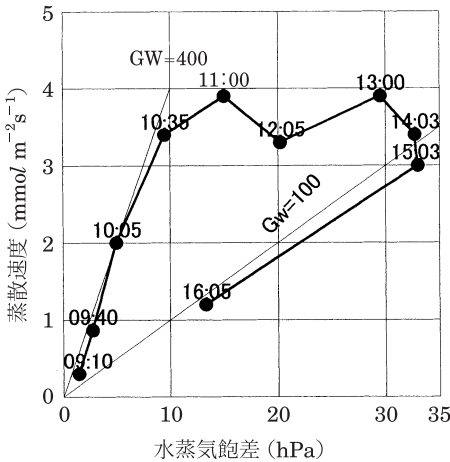


図3 図2に示したデータをもとにした水蒸気飽差と蒸散速度の関係の日変化
シンボルの上部に測定時刻を示した。12:05の測定値がやや低いのは一時的な曇りの影響と思われる。16:05の空気飽差が時刻の割りに低いのは、積乱雲により日光が著しく遮られ空気温度が低下したためである。原点を通る直線は、水蒸気拡散コンダクタンス (Gw) が100および400を示す。

クタンスの値は1日中低いままである。なお、明け方の葉の水ポテンシャル(植物体内の水分張力)の値によって、その植物が受けている土壌乾燥の程度を知ることができる。

4. 熱帯樹種の水蒸気拡散コンダクタンス

日中の蒸散速度は、図2の例のように水蒸気飽差が異なっても大きな違いがない日もあるが、土壌水分が十分でない日では午前中の早い時刻に大きく低下する場合も少なくない。しかし、熱帯雨林気候の低地では、朝日があたりだしてからの数時間は、気孔開度が大きいままの状態が続くことが一般的である。同じ葉で測定を2~3回ほど繰り返すと、気孔が開いたか閉じ始めたかが確認できる。このような方法で測定された水蒸気拡散コンダクタンスの値は、種固有の最大水消費の指標となる。

水蒸気拡散コンダクタンスが低下する(=気孔コンダクタンスが低下、=気孔開度が低下)と、光合成の原料である二酸化炭素の供給も制限を受けるため、光合成速度も低下する。この関係は、すでに前回の講座の図3に熱帯樹種3種について示した。水蒸気拡散コンダクタンスの最大値が大きい樹種ほど“光合成の日中低下”を起こしやすく、水要求度の高い樹種であることが一般的である。

図4は樹種ごとの最大水蒸気拡散コンダクタンスを値の高い順に並べた(松本ほか、2000より作図)。Acacia mangiumが1,273 mmol H₂O m⁻² s⁻¹と最も高く、次いで、Tectona grandisの1,150 mmol H₂O m⁻² s⁻¹であった。これらは、半島マレーシアにおいては外来種である。熱帯降雨林の郷土樹種の最大は、Shorea assamicaの740 mmol H₂O m⁻² s⁻¹である。上位5樹種のうちS. assamicaを除く4樹種はいずれも成長が早い樹種として知られている。

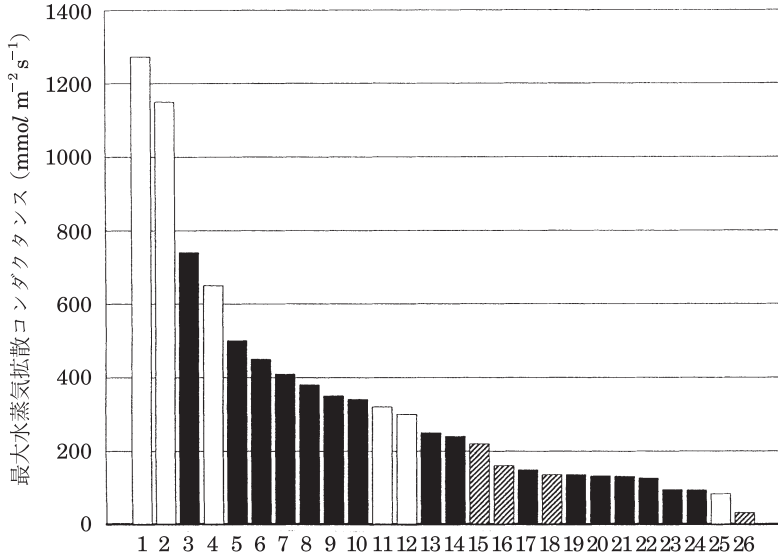


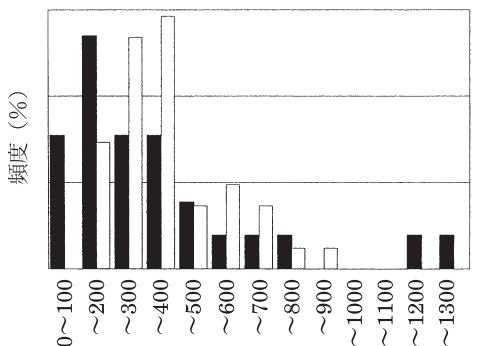
図 4 熱帯樹種における最大水蒸気拡散コンダクタンス (Gw max)
マレー半島に自然分布する樹種のうち、フタバガキ科樹種は黒、その他の樹種は斜線、マレー半島導入樹種は白で示した。

(図 4 の樹種番号と樹種名のリスト)

- | | |
|---------------------------------------|--------------------------------------|
| 1. <i>Acacia mangium</i> | 14. <i>Shorea platyclados</i> |
| 2. <i>Tectona grandis</i> | 15. <i>Ptychopyxis caput-medusae</i> |
| 3. <i>Shorea assamica</i> | 16. <i>Xanthophyllum amoneum</i> |
| 4. <i>Acacia auriculiiformis</i> | 17. <i>Shorea curtisii</i> |
| 5. <i>Hopea odorata</i> | 18. <i>Gonystylus</i> spp. |
| 6. <i>Dipterocarpus oblongifolius</i> | 19. <i>Shorea pauciflora</i> |
| 7. <i>Shorea leprosula</i> | 20. <i>Dipterocarpus cornutus</i> |
| 8. <i>Dipterocarpus sublamellatus</i> | 21. <i>Dryobalanops aromatica</i> |
| 9. <i>Shorea macroptera</i> | 22. <i>Shorea ovalis</i> |
| 10. <i>Hopea nervosa</i> | 23. <i>Shorea parvifolia</i> |
| 11. <i>Azadirachta excelsa</i> | 24. <i>Dipterocarpus kerrii</i> |
| 12. <i>Terminalia catappa</i> | 25. <i>Hevea brasiliensis</i> |
| 13. <i>Neobalanocarps heimii</i> | 26. <i>Scaphium</i> spp. |

5. 熱帯樹種の水蒸気拡散コンダクタンスは高いか/低いのか？

熱帯の 26 樹種および温帯の 41 樹種の水蒸気拡散コンダクタンスの頻度分布を、図 5 に示す (松本ほか, 1999, 松本ほか, 2000 より作図)。ここで示した水蒸気拡散コンダクタンスは、各樹種における水の失い易さの指標と考えることができるが、熱帯樹種の水



水蒸気拡散コンダクタンス階 (mmol m⁻² s⁻¹)

図5 熱帯樹種と温帯樹種の最大水蒸気拡散コンダクタンス

図4に示した熱帯樹種を黒で、温帯樹種を白で示した。

蒸気拡散コンダクタンスは温帯樹種に比べやや低く、水を失いにくい傾向が認められる。これは、熱帯は高温多湿気候ではあるが、植物の蒸散に強く影響する水蒸気飽差（空気乾燥度）の面では必ずしも湿潤ではないことと良く対応している。前回の講座でくわしく述べたように、熱帯の裸地における日中の空気の水蒸気圧飽差は30 hPaをこえることもあり、温帯のそれと大差ない。熱帯地域では温帯地域の一時的な空気乾燥と同等なことがほぼ一年中続くことを考えれば、温帯性樹木よりも水を失わないような適応として水蒸気拡

散コンダクタンスを大きくしないということが生存のために必要なことと理解できる。

6. おわりに

気孔の日中閉鎖は、欧米や日本の温帯域で観察されていたが、我々の研究などで、熱帯の多くの樹種でも、同様な現象が晴天の日には必ずと言えるほど頻繁に発生していることが明らかになってきた。熱帯の樹木の大きな成長速度を考えたとき、日中にしばしば気孔閉鎖を起こしているとは、当初は思いもよらなかった。

例えば、茨城県のつくば市では6月中旬～9月中旬の間の晴天日には水蒸気飽差が30 hPaを越えることがしばしばあるが、熱帯でも同程度の空気乾燥が観測されている。熱帯は植物にとって湿潤とはいえないのである。

〔引用文献〕 1) Maruyama, Y., Yap, S.K., Shigenaga, H., Matsumoto, Y. & Iwasa, M. (1994) Transpiration, stomatal conductance, and leaf water potential of *Shorea leprosula* and *Acacia mangium* seedlings under differently opened *A. mangium* plantation. Trans. of the Malaysian Society of Plant Physiology 5: 2-4 2) 松本陽介, 田中 格, 小菅進吉, 丹原哲夫, 上村 章, 重永英年, 石田 厚, 奥田史郎, 丸山 温, 森川 靖 (1999) 日本産広葉樹41樹種の当年生陽葉における最大ガス交換速度のスクリーニング. 森林立地 41 (2): 113-121 3) 松本陽介・丸山 温・Lai Hoe ANG (2000) 熱帯樹種陽葉における最大ガス交換速度および浸透ポテンシャルのスクリーニング. TROPICS 9 (3): 195-209