

## 熱帯樹種の葉の生理特性 (3)

松本陽介

## 水利用効率

## 1. はじめに

ある期間中の乾物成長量とそれに要した水消費量の比を水利用効率という。ある植物が乾燥に強いかどうかの指標として使われている。農作物では灌漑の日安としても使われている。通常、植物の栽培試験を行い、一定期間中の乾物増加量とその間の水供給量(=水消費量)を測定して求める。栽培試験には時間と労力を要するため、短時間で計測可能な光合成速度と蒸散速度の比をガス交換速度から推定した水利用効率として用いられることがある。乾物成長は光合成によって行われ、また、植物の水消費のほとんどは蒸散によるためである。また、小さな植物では個体レベルで測定することも可能であるが、樹木の場合では個体レベルでの測定に困難を伴うため葉レベルで行われることが多い。

いっぽう、前報で解説したように、蒸散速度は気孔開度のみならず空気乾燥度に大きく依存するため、測定日の空気の水蒸気飽差が違えばガス交換速度による水利用効率が大きく異なってしまうことがあり、測定日や場所の異なるデータで樹種比較を行うことが難しい。そこで、Ehleringer ほか (1993) は蒸散速度の代わりに、空気の水蒸気飽差の影響を除いた指標の水蒸気拡散コンダクタンスを用いて求めた値を潜在的水利用効率 (intrinsic water-use efficiency) とした。測定時の気象条件をキャンセルして標準化したガス交換速度による水利用効率として使うことが出来る。

ここでは、この概念を用いて、これまでに報告してきた最大光合成速度と最大水蒸気拡散コンダクタンスを用いて求めた熱帯樹種の潜在的水利用効率(以下、水利用効率)を解説する。

## 2. 水の消費と二酸化炭素の固定の比率

ここで、1モルの二酸化炭素を光合成によって樹木が取り込む間に、何モルの水を放出しているかに注目してほしい。一例をあげれば、この講座で示した *Shorea leprosula* の最大光合成速度は約  $9\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (松本, 2002a の図4) で、最大蒸散速度は約  $4\text{mmolH}_2\text{O}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (松本, 2002b の図2) である。これらの値は、一秒間に葉面積  $1\text{m}^2$  あたりで  $9\times 10^{-6}$  モルの二酸化炭素を取り込む間に最大で  $4\times 10^{-3}$  モルの水を失うことを示す。二酸化炭素と水の比をとれば  $0.00225:1 (=1:444)$  で、1分子の二酸化炭素を

---

Yoosuke Matsumoto: Leaf Physiology of Tropical Forest Trees (3) Intrinsic Water-use Efficiency

独立行政法人 森林総合研究所海外森林研究領域

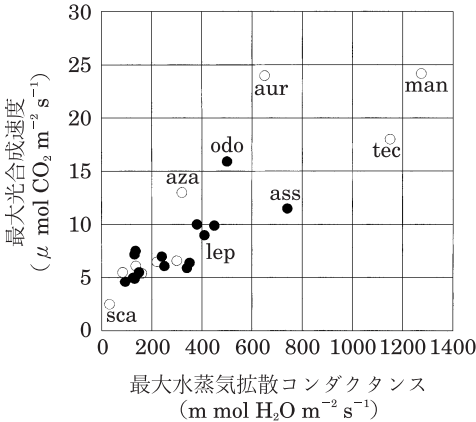


図1 最大水蒸気拡散コンダクタンスと最大光合成速度

フタバガキ科樹種を黒丸，その他の樹種を白丸で示した。記号は以下の樹種である。sca: *Scaphium macropodum*, lep: *Shorea leprosula*, aza: *Azadirachta excelsa*, ass: *Shorea assamica*, odo: *Hopea odorata*, tec: *Tectona grandis*, aur: *Acacia auriculiformis*, man: *Acacia mangium*

光合成によって固定している間に444分子の水が葉から放出されていることになる。1分子のブドウ糖 (C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>) を固定する間に2,664分子のH<sub>2</sub>Oが放出されることになる。1分子のセルロースでは?、1細胞では?、1個体では?と考えていくと途方もない数字になっていく。ここでは樹木は光合成による二酸化炭素の固定の間に、数百倍もの水を放出しなければならない効率の悪い“二酸化炭素固定装置”であることを記憶に留めていただきたい。

### 3. 熱帯樹種の水利用効率

図1に樹種ごとの最大光合成速度と最大水蒸気拡散コンダクタンスの関係を示す。図における原点との勾配が、各樹種の水利用効率となる。最大水蒸気拡散コンダクタンスの割に最大光合成速

度が大きければ水利用効率が良く、逆の場合は悪いと判断できる。

図1において、フタバガキ科樹種とそれ以外の樹種の間でこの関係を比べるとあまり大きな差はなく、むしろ樹種による差のほうが大きい。半島マレーシアにおける導入樹種である *Acacia mangium*, *A. auriculiformis*, *Tectona grandis*, *Hopea odorata* (マレー半島北部に自生するフタバガキ科樹種であるが半島マレーシアには自生しない。), *Azadirachta excelsa* は光合成速度でベスト5に入る樹種であるが、水蒸気拡散コンダクタンスでは、*Aza. excelsa* の約310 mmolH<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> から *A. mangium* の約1,250 mmolH<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> まで大きな開きがある。

図2に樹種ごとの水利用効率 (単位は molCO<sub>2</sub> · molH<sub>2</sub>O<sup>-1</sup> となるが、紙面の都合で以下省略する) を示す。図において、*Scaphium macropodum* (約78×10<sup>-6</sup>) で最も水利用効率が高く、*Shorea assamica* (約16×10<sup>-6</sup>) で最も低かった。ここでの水利用効率は光合成と水蒸気拡散コンダクタンスの比であるため、光合成速度が低い *Sca. macropodum* (図1参照) で水利用効率が最も大きくなった理由は、水蒸気拡散コンダクタンスも非常に小さいためである。*Sca. macropodum* は短い乾期のある気候で、標高1,200 m

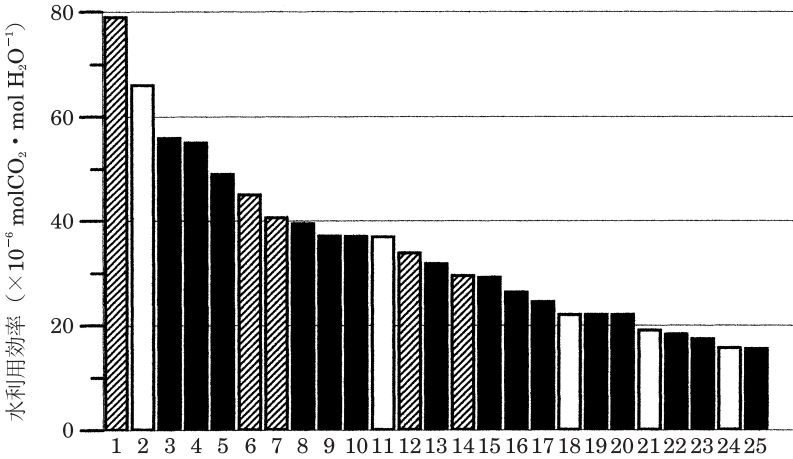


図 2 熱帯樹種における水利用効率 (IWUE)

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2の樹種番号と樹種名のリスト)

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

以下の排水の良い起伏地や尾根に分布することが多い。樹高 45 m, 胸高直径 80 cm に達する種であるが、その成長速度は低い。また、植栽苗木の生存率は 10% 程度と低いが、苗の乾燥耐性は相当高い (PROSEA, 1994) という。

前項で例にあげた *S. leprosula* ( $22.0 \times 10^{-6}$ ) は順位において 19 番目であった。フタバガキ科樹種の平均は  $32.0 \times 10^{-6}$ 、その他の樹種では  $45.6 \times 10^{-6}$ 、マレー半島導入樹種では  $31.9 \times 10^{-6}$  で、熱帯樹種全体の平均は  $34.7 \times 10^{-6}$  である。*Hevea brasiliensis* (パラゴムノキ) を除く主に林業目的で導入された 4 樹種のうち *T. catappa*, *A. mangium*, お

## ◎熱帯林業講座◎

よび *T. grandis* の 3 樹種はそれぞれ 18, 21, および 24 番目と水利用効率が低い傾向が見られる。

*H. brasiliensis* は 2 番目に水利用効率が良い樹種であった。ゴムの生産のために約 100 年前にマレー半島に導入され低地や丘陵地など各地に広大なプランテーションが作られている。4 番目に高い *Dryobalanops aromatica* はマレーシア森林研究所構内の丘陵地に約 80 年前に人工植栽され、現在みごとな森林になっている。

いっぽう、水利用効率が最も低かったのは *S. assamica* で、この樹種は典型的な水辺樹種として知られている。図 1 に明らかのようにマレー半島自生樹種のなかでも、またフタバガキ科樹種のなかでも最も水蒸気拡散コンダクタンスが大きい（水消費が大きい）樹種である。すでに述べたが、*T. grandis* (24 番目) および *A. mangium* (21 番目) は水利用効率が低いが、水蒸気拡散コンダクタンスが極めて大きい（図 1）。これらの樹種は光合成速度が大きく適地での成長は大きい、水浪費型の樹種で、熱帯雨林気候では乾燥地や滞水地に向かない。

なお、*T. grandis* は熱帯季節林の比較的排水の良い土地に自生し、人工林も盛んに作られているが、インドの 4 地位指数に分けた収穫表では 80 年生での樹高で 17~43m の幅がある（加藤，1996）という。樹木が高くなれないのは、養分供給もさることながら、その土地の水供給が間に合わないためであることも多い。熱帯季節林気候での *T. grandis* は乾期には葉を落とすため、水蒸気拡散コンダクタンスが大きくとも水ストレスを回避できるので問題はないが、乾期のない熱帯雨林気候では一年中葉をつけているため、水利用効率の面では水消費の割に大きな光合成生産が期待できない。*T. grandis* の適地、すなわち水はけの良い土地で、かつ水供給に支障が出ない土地は、熱帯降雨林気候下ではあまり多くないと思われる。半島マレーシアを南北に走る高速道路沿いに、数年前から *T. grandis* が林地に比べればはるかに手間と費用をかけて植栽されている。著者の観察によればこれらの活着や成長は、一部で良い場所も見られるが、全体にあまり良いとは言えない。

ここで、*A. auriculiformis* の水利用効率は比較的良く（約  $38 \times 10^{-6}$ 、11 番目）、近縁種の *A. mangium* に比べておよそ倍の水利用効率である。この種は、スズ採掘跡地の砂地など貧栄養で乾湿の繰り返しがおきる土地でも良い成長をすることが報告（Ang and Maruyama, 1994）されている。材質の点で *A. mangium* に劣るので用材生産には向かないが、積悪地の一次緑化には向いている。最近では *A. mangium* の材質で *A. auriculiformis* の積悪地耐性を持つハイブリッド種が注目されている。

近年、マレーシアの高速道路や都市域の街路に *Hopea odorata* の植栽木・並木を目にする事が多くなった。苗木の活着・成長も良いようである。水利用効率では 13 番目と今回比較した樹種の中では平均的であるが、光合成速度はフタバガキ科樹種の中では飛びぬけて高い（図 1 参照）。

#### 4. 熱帯樹種の水利用効率は大 いか？

図3に熱帯の25樹種および温帯41樹種の水利用効率の頻度分布を示す(松本ほか, 1999, 松本ほか, 2000)。熱帯樹種では約 $15\sim 80\times 10^{-6}$ の範囲, 平均で $34.7\times 10^{-6}$ で,  $20\sim 40\times 10^{-6}$ の樹種が多かったのに対し, 温帯樹種では約 $10\sim 90\times 10^{-6}$ の範囲, 平均で $44.6\times 10^{-6}$ で,  $40\sim 50\times 10^{-6}$ の樹種が多かった。

水利用効率の範囲では熱帯と温帯で大きく違わない。熱帯でも温帯でも湿潤, 乾燥それぞれの立地に適応した樹種が生存しているということ

を意味しているように思える。しかし, 温帯樹種の水利用効率の平均値よりも低い熱帯樹種は, 25樹種中の20樹種である。熱帯は温帯よりも水利用効率の低い樹種が多いと言える。

フタバガキ科樹種に注目すると, 温帯樹種の水利用効率の平均値である $44.6\times 10^{-6}$ より低い樹種数は, 15樹種中に12樹種にのぼる。また, すでに述べた林業目的で導入した4樹種のいずれも温帯樹種の平均以下である。したがって, 熱帯で植林するには, 温帯の場合よりも, 植栽時および植栽後の水環境に特段の注意が必要であろう。適地適木の判断基準の上位に, 植栽時期もさることながら, 植栽地の水環境と植栽樹種の水利用効率を位置づけることが肝要と思われる。

〔参考文献〕 1) Ang, L.H., Maruyama (1994) Growth and photosynthesis of *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* seedlings planted on sand tailings. Proc. of the International Workshop of Bio-Refor, Kangar, 67-71 2) Ehleringer, R.J., Anthony, H.E. & Farquhar, D.G. (Ed.)(1993) Stable isotopes and plant carbon-water relations. 555pp., Academic Press, San Diego 3) 加藤亮助(1996) チーク. 熱帯樹種の造林特性 1: 222-228 4) 松本陽介ほか11名(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 5) 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. TROPICS9 (3): 195-209 6) 松本陽介(2002a) 熱帯樹種の葉の生理特性 (1) 光合成. 熱帯林業 53: 73-80 7) 松本陽介(2002b) 熱帯樹種の葉の生理特性 (1) 蒸散と水蒸気拡散コンダクタンス. 熱帯林業 54: 71-76 8) PROSEA (1994) Plant resources of South-EastAsia 5 (1) Timber trees: Major commercial timbers. 379-384

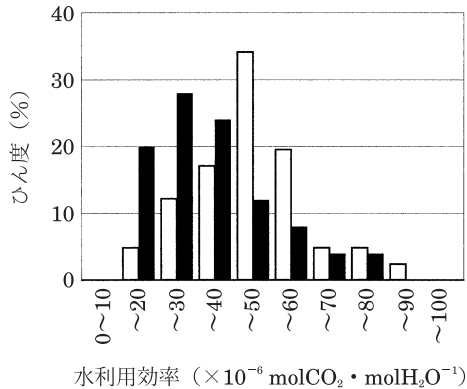


図3 熱帯樹種と温帯樹種の水利用効率  
図2に示した熱帯樹種を黒で, 温帯樹種を白で示した。