

熱帯樹種の葉の生理特性 (4) 松本陽介¹⁾・丸山 温²⁾

浸透ポテンシャルから見たしおれにくさ

1. はじめに

これまでこの講座では、熱帯樹種の葉の特性として、光合成、蒸散と水蒸気拡散コンダクタンス、および水利用効率について解説を進めてきた。今回は、葉の吸水力に関係の深い“しおれにくさ”について、そのメカニズムを概説し、熱帯樹種の浸透ポテンシャルの特性について紹介する。

2. 吸水のメカニズム

植物の吸水は、現在、水ポテンシャルの概念によって説明されている。従来の根圧説では、根で吸い上げた水を葉まで押し上げていると説明されていて、負圧状態になっている水の通道部の実態と矛盾する。また、DPD (拡散圧不足) 説では自発的に起こる変化は、エネルギーの減少する方向に進行するという熱力学の第2法則に矛盾する。このような矛盾の起きない水分吸収メカニズムの説明として水ポテンシャルの概念が使われている。ここでは例をあげて簡単に解説するが、詳しくは成書 (森川・丸山; 1987, 水永; 1999, 森川・池田; 2002 など) を参照いただきたい。

標準状態の純水を0 (ゼロ) としたときの単位体積あたりの自由エネルギーを水ポテンシャル Ψ_w (プサイ・ダブリューまたはプサイ・ウオーターと発音する) と言い、水の状態を表すことに使われ、圧力 (MPa, 1 MPa=10 bar=10 気圧) の単位で表す。植物体内の水ポテンシャルは、高さに伴う重力ポテンシャル (Ψ_g)、表面張力によって生じるマトリックポテンシャル (Ψ_m)、溶質の存在によって生じる浸透ポテンシャル (Ψ_o)、細胞内圧力による圧ポテンシャル (Ψ_p) の和で表される。

$$\text{水ポテンシャル } \Psi_w = \Psi_g + \Psi_m + \Psi_o + \Psi_p$$

自発的な水の移動は、この水ポテンシャル Ψ_w の高い相から低い相に向かって起こる。樹高20~30mの木では先端の葉の水ポテンシャルは、夜明け前では、土壤の水ポテンシャル Ψ_{soil} (通常の状態では約-0.05~-0.2 MPa) と重力ポテンシャル Ψ_g (高さによる勾配-0.01 MPa/1mのため-0.2~-0.3 MPa) の和にほぼ相当する-0.25~-0.5 MPa程度である。その後、日が昇り葉に直射光があたりはじめて2~3時間後には、活発な蒸

Yoosuke Matsumoto & Yutaka Maruyama : Leaf Physiology of Tropical Forest Trees (4) Osmotic Potential

¹⁾(独)森林総合研究所 海外研究領域 ²⁾(独)森林総合研究所 北海道支所

◎熱帯林業講座◎

散によって葉内の水が失われて浸透ポテンシャル Ψ_o と圧ポテンシャル Ψ_p が下がるため、針葉樹で -1.3MPa 程度、広葉樹で -1.0MPa 程度まで葉の水ポテンシャル Ψ_{leaf} が低下する。なお、植物が永久しおれを起こすときの土壌の水ポテンシャルは約 -1.5MPa ($pF4.2$ に相当)である。このとき、土壌の水ポテンシャル Ψ_{soil} と比べれば、葉の水ポテンシャル Ψ_{leaf} の方が低いので、水は土壌から葉へと移動する。すなわち、蒸散に伴う葉の水分量低下が土壌と葉の水ポテンシャルに落差を生じさせ、水を引き上げる原動力になっていると言える。

この際、樹体内の水には強い張力がかかっているが、細く糸状になった水の凝集力は非常に大きく、仮道管壁・道管壁との親和性も大きいので、水の連続は保たれている。ただし、実際には、仮道管・道管から水が抜けて空洞化し、通導機能を失ってしまうことがしばしばある。この現象はキャビテーションと呼ばれ、環孔材などの太く長い道管で起こりやすい。修復不能なキャビテーションが木部全体に広がると、吸水が不可能になってやがて枯れる。しかし、木部の水はキャビテーションを起こした仮道管・道管を迂回して上昇でき、またキャビテーションを起こした仮道管・道管が再び水で満たされて修復される場合もあるので、通常は木部の水分通導機能は保障されている。

ヘチマの茎やミズギの幹の断面からの出水現象が知られているが、これは、光合成産物が根に転流し根の水ポテンシャルが低くなり（浸透ポテンシャルが低くなる。＝浸透圧が大きくなる）、土の水ポテンシャルとの間に落差が生じて土から植物体に水が移動し、集まった水が茎や幹の切り口から溢れ出すのである。

葉の葉脈の先端にある水孔からの排水現象（イチゴやブドウなどで明け方に葉の先端に水滴がつくことがある）も根系の水ポテンシャルの一時的な低下によって生じる。また、落葉樹などの開葉時にも一時的に低下した根の水ポテンシャルと土との大きな差によって土壌から水を吸収し、押し上げる現象が生じる。

これらは、植物の成長段階のなかで一時的に発生する現象であるが、先に述べた葉が水を引き上げていることと正反対のように思える。しかし、このような現象でも水ポテンシャルの概念によって水ポテンシャルの高い方から低い方（絶対値の小さい方から大きい方）へ水が移動するという統一的な説明が可能である。

3. しおれにくさの指標としての浸透ポテンシャル

蒸散によって葉から水が失われて葉の水ポテンシャルが低くなっても、圧ポテンシャル Ψ_p （膨圧）を維持できる樹種は乾燥枯死しにくい。葉内細胞が圧ポテンシャルを失ってしおれを起こすときの葉の水ポテンシャル $\Psi_{w_{tlp}}$ (tlp : turgor loss point) や飽水時の浸透ポテンシャル $\Psi_{o_{sat}}$ (sat : saturated) は植物の乾燥耐性を評価する目安のひとつとなる。

これらのを直接測定することは不可能で、多くの場合、P-V法（丸山・森川；1983）と呼ばれる測定法が用いられる。この方法は採集した試料を速やかに測定する必要があるが、また1点の測定に長時間を要するため、多くの試料の測定には不向きである。

いっぽう、飽水時の葉の浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ については、細胞内液を取り出して直接測定する方法がある。この方法では、厳密に細胞内液だけを取り出すのは困難で細胞外の水による希釈のために過大評価（絶対値が小さくなる）が避けられない。しかしこの方法によれば、短時間で多数の測定が可能であり、また試料を凍結保存しておけばいつでも測定できる便利さがある。今回は、この細胞内液の浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ を直接測定する方法で得たデータ（松本ほか、2000）を紹介する。

測定は、実験環境が必ずしも十分ではなかったマレイシアで行ったので、重く簡単に運搬できないフレンチプレスや入手と運搬に手間がかかる高圧ガスを用いるプレッシャー・チャンバーなどを用いなですむ搾液方法を工夫した。すなわち、飽水させた葉を密閉袋に入れて一旦冷凍し細胞内凍結させて細胞内液の搾液を容易な状態にし、室温で解凍後、測定直前に開封し葉を丸めてシャープな切り口を作り、大きなプライヤーで挟みつけて絞り出すという方法である。これで得た搾液を直ちに浸透圧計にかけて浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ を測定するのである。しかし、本方法で得られた値は、先に述べたように細胞外の水による希釈がおこるのでP-V法で得られた値にくらべ若干高くなる（絶対値が小さくなる）可能性がある。P-V法での浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ の苗木での測定例（Maruyama & Yap, 1995; Maruyamaら, 1997）と比較すると、*Neobalanocarpus heimii*, *Dryobalanops aromatica*, および *Hopea odorata* で、それぞれ -1.3 MPa, -1.4 MPa, および -1.2 MPa に対して、本測定値は、それぞれ -1.3 MPa, -1.1 MPa, および -1.2 MPa であり、やや高いかほぼ同じであった。したがって、このような簡便法で得られた値を比較に用いても大きな誤りとは思われないと思われる。

4. 熱帯樹種の飽水時の浸透ポテンシャル

わが国の温帯の主要造林樹種で湿潤を好むスギの苗木の飽水時の葉の浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ は約 -1.7 MPa (Doiら, 1986), また、比較的乾燥を好むクロマツの苗木は約 -2.1 MPa (丸山・森川, 1983) である。

図1に熱帯樹種の飽水時の葉の浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ を低い順（絶対値の大きい順、吸水能力の高い順）に示す。最も浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ が低い樹種は、*Azadirachta excelsa* の -2.1 MPa で、他の樹種と比べ、特異的に大きなしおれにくさを有していることが明らかである。二番目の *Shorea roxburghii* はフタバガキ科樹種であるが、*A. excelsa* と同様に明瞭な乾期のある熱帯地域に自然分布する樹種である。明瞭な乾期が無い、いわゆる熱帯降雨林地域に自然分布する樹種の浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ は、 $-1.6 \sim -0.8$ MPa の範囲で、図示した樹種の8割弱は -1.5 MPa 以上であった。また、フタバガキ科樹種とそれ以外の樹種間での浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ の大きな差は認められなかった。

先に示したわが国の造林材料と比べれば、大半の熱帯樹種で浸透ポテンシャル $\Psi_{O_{sat}}$ はかなり高く、熱帯樹種のしおれにくさはかなり低いといえる。特に、*Shorea macroptera*, *S. accuminata*, *Dipterocarpus oblongifoli*, *Dip. kerrii*, *Acacia mangium*, *S. ovalis*, *Durio* sp. (Dulian), *Dip. cornutus*, および *Terminalia catappa* では -1.0 MPa 以

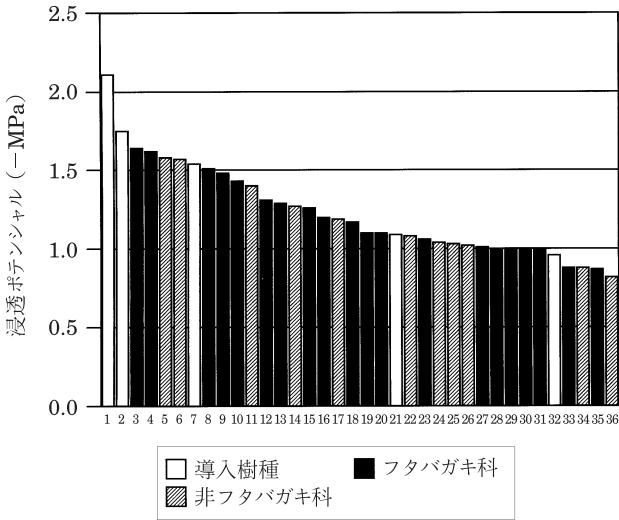


図 1 熱帯樹種における飽水時の葉の浸透ポテンシャル (Ψ_{0sat})
 マレー半島に自然分布する樹種のうち、フタバガキ科樹種は黒、その他の樹種は斜線、マレー半島導入樹種は白で示した (かっこ内は現地名)。
 (図 1 の樹種番号と樹種名のリスト)

- | | |
|-----------------------------------|--|
| 1. <i>Azadirachta excelsa</i> | 19. <i>Dryobalanops aromatica</i> |
| 2. <i>Shorea roxburghii</i> | 20. <i>Shorea bracteolata</i> |
| 3. <i>Shorea assamica</i> | 21. <i>Tectona grandis</i> |
| 4. <i>Shorea multiflora</i> | 22. <i>Heritiera</i> sp. (Mengkulang) |
| 5. <i>Pentaspadon motleyi</i> | 23. <i>Shorea leprosula</i> |
| 6. <i>Gonystylus affine</i> | 24. <i>Scaphium macropodum</i> |
| 7. <i>Acacia auriculiformis</i> | 25. <i>Melastoma malabathricum</i> |
| 8. <i>Hopea odorata</i> | 26. <i>Endospermum malaccensis</i> |
| 9. <i>Parashorea densiflora</i> | 27. <i>Hopea pubescens</i> |
| 10. <i>Shorea parvifolia</i> | 28. <i>Shorea macroptera</i> |
| 11. <i>Sindora coriacea</i> | 29. <i>Shorea accuminata</i> |
| 12. <i>Neobalanocarps heimii</i> | 30. <i>Dipterocarpus oblongifolius</i> |
| 13. <i>Shorea glauca</i> | 31. <i>Dipterocarpus kerrii</i> |
| 14. <i>Alstonia angustiloba</i> | 32. <i>Acacia mangium</i> |
| 15. <i>Shorea guiso</i> | 33. <i>Shorea ovalis</i> |
| 16. <i>Shorea ovata</i> | 34. <i>Durio</i> sp. (Dulian) |
| 17. <i>Palaquium</i> sp. (Nyatoh) | 35. <i>Dipterocarpus cornutus</i> |
| 18. <i>Shorea curtisii</i> | 36. <i>Terminalia catappa</i> |

上と浸透ポテンシャル Ψ_{sat} が高く、しおれにくさが非常に低い樹種と考えられる。現在、熱帯地域でフタバガキ科樹種の人工造林が盛んに試みられ、林内植栽は比較的成功しているが、裸地あるいは裸地に近い条件での植栽では不成功の事例も少なくない（例えば、榎森，2003）理由のひとつであろう。

熱帯的林内では裸地に比べはるかに湿った環境（空気および土壌）で、蒸散により失う水の量が少なくてすむため、植栽時に根と土の水チャンネル（糸状に繋がった水）が一時的に絶たれても、植栽木は乾燥枯死に比較的至りにくい。しかし、裸地では土壌表層や空気の一時的な強い乾燥（植物にとっての）が毎日のように繰り返され（松本，2002，本講座の初回の図1参照）、蒸散により多くの水を失いやすい。しかも、水チャンネルが切れた状態では土からの吸水が困難な状態になっているので、植栽直後は強い水ストレスによる乾燥枯死が発生しやすい。しおれやすい樹種，すなわち、浸透ポテンシャルを低く保てない樹種ほどこの傾向が顕著になりやすいと考えられ、熱帯の通常林地の裸地での植栽後の活着率に大きなバラツキが生じている理由のひとつであろうと考えられる。

5. おわりに

熱帯低地の気候は関東平野部の8月とほぼ同じであることは本講座の初回ですでに示した。日本において、植林は夏期には行わないが、それは乾燥枯死する植栽木が多発するからである。しかるに熱帯地域では、関東平野部の夏と同じような環境、植物にとって乾燥環境のもとで行わなければならないこと、が忘れられてはいないであろうか？

熱帯での植林の基本は、健苗を育て、雨の多い時期を選んで、根系を土中にしっかり植え込むことである。その上で、熱帯樹種の多くは比較的しおれやすく、裸地植栽に如何にむいていないかの理解を深めていただければ幸いである。裸地に植えなければいけない場合、真っ先に考えるべきことは、如何に植栽木を乾燥枯死させないかである。土の乾燥を防ぐためのマルチ、植栽木の蒸散を押さえるための人工被陰法や蒸散抑制剤の利用、苗木のハードニングやT/R率の改善など、現場ごとの技術開発に“終わり”は無いであろう。

“熱帯樹種の多くはしおれにくさにおいて脆弱である。例えば低質二次林と言えどもシェルターとしての植被があれば、これを剥ぎ取り、裸地を作ってから植栽することは極めて不合理なことである。”ということ、を、敢えて言わせていただきたい。

〔参考文献〕 1) 森川 靖・丸山 温 (1987) 成長と水 (樹木の成長と環境. 畑野健一・佐々木恵彦編著, 養賢堂, 東京, 382 pp). 297-330. 2) 水永博己 (1999) 植物体水分状態測定 (森林立地調査法. 森林立地調査法編集委員会編, 博友社, 東京, 284 pp). 71-73. 3) 森川 靖・池田武文 (2002) 水環境への適応 (樹木環境生理学, 永田 洋・佐々木恵彦編著, 文永堂, 東京, 257 pp.). 157-199. 4) 丸山 温・森川 靖 (1983) 葉の水分特性—P-V 曲線法—. 日本林学会誌 65 : 23-28. 5) 松本陽介・丸山 温・Lai

◎熱帯林業講座◎

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) Maruyama, Y. & Yap, S.K. (1995) Ecophysiological research on adaptation of tropical tree species to environmental stress with emphasis on water relations of Dipterocarps (Final report of FRIM/JIRCAS cooperative study, Sep. 1991-Mar. 1995), JIRCAS and FRIM, 43pp. 7) Maruyama, Y., Matsumoto, Y., Morikawa, Y., Ang, L.H. and Yap, S.K. (1997) Leaf water relations of some Dipterocarps. Journal of Tropical Forest Science 10 (2) : 249-255. 8) Doi, K., Morikawa, Y. & Hinckley, T.M. (1986) Seasonal trends of several water relation parameters in *Cryptomeria japonica* seedlings. Can. J. For. Res. 16 : 74-77. 9) 榎森啓三 (2003) マレーシアにおける熱帯樹種造林試験—JICA 熱帯早生郷土樹種造林技術現地実証調査—. 熱帯林業 56 : 12-21. 10) 松本陽介 (2002) 熱帯樹種の葉の生理特性 (1) 光合成 (熱帯林業講座). 熱帯林業 53 : 73-80.

会員の皆様へ

海外林業研究会々員の広場 (11 頁) の欄は会員の皆様への情報伝達の場ですが、会員の交流の場として、海外森林・林業に関して、会員の方々のちょっと一言的な意見、情報交換、疑問・質問などを掲載して、会員相互で活用していただければと思います。とりあえず、字数は 800 字以内とさせていただきます。皆様の自由なご投稿をお待ちしております。(なお、それ以上の長さの情報については、従来同様に海外情報の欄で扱わせていただきます。)

熱帯林業編集委員会