

令和元年5月28日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07795

研究課題名(和文) 東南アジアの熱帯山地林と低地熱帯雨林樹木の高温・乾燥耐性の解明

研究課題名(英文) Evaluation of high temperature and drought tolerance of tropical mountain forest and lowland tropical rain forest trees in Southeast Asia

研究代表者

田中 憲蔵 (Tanaka, Kenzo)

国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等

研究者番号：30414486

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：東南アジアの熱帯雨林では、気候変動による強い干ばつの発生が予測されている。しかし、これらが森林樹木へどのような影響を与えるかは不明な点が多い。そこで、低地熱帯雨林樹木に人工的な乾燥実験や高温環境への苗の移動実験を行って、乾燥や高温などストレス耐性を評価した。また熱帯山地林樹木を高温の低地へ移動させ、成長速度や光合成機能を評価した。その結果、乾燥耐性などストレス耐性は樹種による差が大きく、葉の厚さや毛の有無などの形態や、尾根や谷などももとの生育地との関係があることが分かった。山地林樹種は高温に対し、光合成の最適温度は比較的容易に順化できるが、呼吸の増加により成長が低下することが分かった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

この研究の成果は、将来干ばつが頻発した際の熱帯雨林の樹木の成木と実生の生理生態的な応答や、乾燥ストレスへの順化が可能な閾値の推定に役立つ成果である。また、これまでほとんど分かっていなかった熱帯山地林樹種の光合成や呼吸速度の高温順化能力や成長への影響の定量的な評価につながる。本研究で得られた、光合成や呼吸速度の温度依存性のパラメータや、乾燥に対する光合成や気孔開度の応答特性は、プロセスベースの森林動態や植生モデルに実測値を基にした変数として利用でき、気候変動の影響を考慮した東南アジアの熱帯雨林と熱帯山地林の森林動態・植生変動の予測に貢献できる。

研究成果の概要(英文)：Strong drought and high temperature due to climate change have been predicted in tropical lowland rain forests and tropical mountain forests in Southeast Asia. However, the effects of those drought and high temperature on trees are unknown in such forests. We conducted artificial drought experiments on lowland tropical rainforest trees to evaluate their drought tolerance. In addition, seedlings of tropical mountain forest trees were moved to lowlands with high temperature to evaluate changes on their growth rate and photosynthetic function. We found that the drought tolerance was largely different depending on the tree species in lowland tropical rain forest. Mountain forest tree seedlings under high temperature conditions can acclimate optimum photosynthetic temperature but their growth rate decreased due to increasing respiration rate.

研究分野：樹木生理生態学

キーワード：熱帯雨林 熱帯山地林 光合成 気孔コンダクタンス 気候変動 乾燥耐性 高温順化 水利用効率

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

東南アジア熱帯地域の気温は過去 100 年で既に 1 上昇しており、今後 100 年でさらに最大 4 上昇し、相対湿度も現在より低下すると予想されている。一方、年平均降水量は増加するが、降水の変動性が増加し、特にエルニーニョによる強度の干ばつ頻度が高まることが予想され、森林の動態などに大きな影響を及ぼす危険性が指摘されている。一般に、温暖化によって多くの生物の分布域はより高緯度や高標高へと移動し、後には高温または乾燥に対して耐性の高い生物が進入する。しかし、世界で最も低緯度に分布し、1 億年以上、常に高温・多湿環境にあった低地熱帯雨林では、置き換わるべき高温・乾燥環境に適した生物群が貧弱である可能性が高い。更に、標高 1000m 以上の熱帯山地林にはブナ科やクスノキ科など温帯林樹種の起源種と目される独特の樹木群集が優占する森林が分布しているが、高温化が進むと低地林樹種が侵入し、競合する可能性が高く、さらに山地林樹種群の逃避先がほとんどないため、環境順応能力の低い樹種は絶滅する危険性がある。つまり、温暖化の進行は、低地熱帯雨林だけでなく熱帯山地林の生物多様性や炭素固定といった生態系サービスを劣化させる可能性が高い。しかし、これらの森林に生育する樹木の高温・乾燥ストレスへの応答に関する研究は限られており、気候変動による影響予測が難しかった。

2. 研究の目的

本研究では、低地熱帯雨林と熱帯山地林の優占樹種を対象に、高温や乾燥ストレスに対する生理生態学的な耐性やストレス順応メカニズムを人工的な乾燥や高温環境への移植を用いた操作実験などから解明し、気候変動への東南アジア熱帯林の応答予測に貢献することを目的とする。

3. 研究の方法

まず、低地熱帯雨林樹木の稚樹の乾燥や高温に対する応答を明らかにするため、苗畑で人工的な乾燥実験や、高温乾燥ストレスの強い全天環境への苗の移動などの操作実験を行った。ボルネオ島で林冠構成種であるフタバガキ科樹木の *Shorea* 属や *Dryobalanops* 属の稚樹 4 種を用い、ポット苗の灌水頻度を変えて人工的な乾燥ストレス状態を作り出した。乾燥ストレスの経度に沿って、光合成や蒸散速度、浸透圧調整機構などの生理機能の変化を調べ、乾燥耐性を定量化した。また、東南アジアの熱帯雨林に生育し、沈香原料として近年様々な地域で植林が進められている *Aquilaria* 属 3 種 (*A. hirta*, *A. malaccensis*, *A. subintegra*) について高温強光環境への順化能力を調べた。これら 3 種の種子をポット苗で育苗し、苗畑で葉の光合成・蒸散速度や葉の窒素濃度などの測定を行った。次に、苗畑の弱光・高湿度環境から、低湿度で高温・強光環境の全天にポット苗を移動させた。移動した苗について、枯死率や成長量、水利用効率の指標となる炭素安定同位体比 (^{13}C)、葉の形態などの変化を調べ、高温強光環境への順化に種間差があるか調べた。

次に、熱帯雨林樹木の成木の乾燥への応答を明らかにするために、常に湿潤なボルネオ島の熱帯雨林に優占するフタバガキ科のリュウノウジュ (*Dryobalanopus aromatica*) を対象に、降雨を遮断し、人工的な土壤乾燥を引き起こす操作実験を行った。樹高 40m に達するリュウノウジュの成木 3 本の周囲にビニールで出来た直径 30m の傘を作り、降雨を約 3 か月間遮断することで、土壤を乾燥させた。土壤乾燥の影響を評価するために、降雨遮断を行った処理木と降雨遮断を行わない対照木を対象に、林冠の葉の光合成や蒸散速度、吸水能力の指標となる葉の浸透圧や夜明け前と日中の葉の水ポテンシャル、葉の細胞が原形質分離を起こす際の水ポテンシャルなどについて、実験開始から終了まで定期的に測定した。調査は高さ 90m の林冠調査用クレーンやハシゴを用いて、リュウノウジュ巨大高木の林冠部先端の葉に直接アクセスして調べた。葉の光合成・蒸散速度は携帯式光合成蒸散測定装置 (LI-6400) を用いて、午前中と午後測定した。また、葉の浸透圧や原形質分離を起こす際の水ポテンシャルはプレッシャーチャンバーを用い、PV 曲線法で評価した。

熱帯山地林樹種については、代表的な林冠構成樹種である *Agathis*、*Exbucklandia*、*Shorea*、*Quercus* のポット苗を本来の生育地である高標高のキャメロンハイランド (標高 1400m) で育苗した。苗は 2 か所の低標高のレンタン保護林 (標高 150m) と、セランゴール州のアエルヒタム保護林 (標高 40m) の苗畑に移動させた。3 か所の苗畑ではデータロガーを用いて温湿度を約 10 分おきに記録した。移動 3 か月後に、測定温度を約 15 度から 40 度まで変化させて光飽和時の最大光合成速度を測定し、温度光合成曲線を作成した。また葉を暗順化させたのちに同様の測定温度で葉の暗呼吸速度を測定した。二酸化炭素濃度-光合成曲線も作成し、最大カルボキシレーション効率などを求めた。これらの測定には携帯式光合成蒸散測定装置 (LI-6400) を用いた。また、光化学系 II の機能の指標となる Fv/Fm 値をクロロフィル蛍光測定器 (FluorPen-FP100) で測定した。3 か所の苗畑で、苗の地際直径と苗高、葉面積、葉面積当たりの葉重 (LMA)、葉の窒素濃度、クロロフィル含有量の指標となる SPAD 値も測定した。

4. 研究成果

(1) 低地熱帯雨林樹木の稚樹の高温や乾燥ストレスへの応答

マレーシアの熱帯雨林のフタバガキ科の林冠樹種の稚樹の土壤の乾燥に対する葉の耐乾性は種間で異なった。全ての樹種で夜明け前の水ポテンシャルの値は湿潤条件下 (土壤含水率 20%以

上)よりも乾燥条件下(土壌含水率 10%未満)で有意に低下し、乾燥によるストレスを受けていた。尾根に分布する *Dryobalanops aromatica* などの樹種は原形質分離時の水ポテンシャルを最も低下させ、葉の耐乾性が高かったのに対し、谷部に分布する *Shorea* 属の樹種はこの値が最も高く乾燥ストレスに弱かった。原形質分離時の水ポテンシャルを低下させた樹種は、浸透ポテンシャルも有意に低下しており、葉の浸透調節を行うことで原形質分離時の水ポテンシャルを低下させていると考えられた。以上から、これらの葉の耐乾性の種間差は、森林内での尾根や谷などの地形による分布の違いにも関係すると考えられた。

次に、低地熱帯雨林に分布し、沈香の原料として植林もされているジンチョウゲ科の *Aquilaria* 属 3 種の成長と光合成・蒸散量など葉の生理生態的特性を調べたところ、種間差があり全天環境への順応能力の違いに関係することが分かった。*A. subintegra* は高い光合成や成長速度を示し、蒸散速度も高かった(図 1)。一方 *A. hirta* は光合成や成長速度が低かったが、炭素安定同位体比から調べた長期的な水利用効率は最も高かった(図 2)。*A. malaccensis* は両者の中間的な光合成や水利用特性を持っていた。3 種のポット苗を強光高温ストレスのかかる全天環境に移動させ枯死率や成長量をモニタリングしたところ、明確な種間差が見られた。*A. subintegra* は成長速度は高いものの水利用効率が低下し、18 か月後の生存率はわずか 9%であった(図 2)。一方、*A. hirta* は最も成長速度が遅かったが水利用効率が高く、生存率も 50%と比較的高かった。またこの樹種は葉の裏に密な葉毛が発達し、気孔を覆っていることから過度の蒸散速度の抑制が行われ、水利用効率の上昇につながった可能性が考えられた。*A. malaccensis* の水利用効率は 3 種の中で中間的で、生存率も 31%と中間的であった。これらのことから、同じ *Aquilaria* 属内でも光合成・蒸散速度や成長速度が速く、水利用効率の低い樹種ほど全天の高温・強光や乾燥ストレスが高い環境への順応能力が低いと考えられた。*Aquilaria* 属はマレーシア、タイ、インドネシア、インド、中国南部など東南アジアや南アジアの広域で沈香の原料としての植林が進んでいるが、本研究で得られた生理的な順応能力は、樹種による環境順応能力の違いを考慮した植栽適地や植栽技術の開発につながると期待できた。

(2) 低地熱帯雨林樹木の成木の乾燥ストレスへの応答

低地熱帯雨林の林冠樹種であるフタバガキ科のリュウノウジュ (*Dryobalanops aromatica*) の成木への人工的な乾燥実験を行ったところ、葉の浸透調節などの生理的な応答が見られた。リュウノウジュの葉は土壌の乾燥が始まって 2 週間以内に葉の浸透圧を下げた。葉の浸透圧の低下は樹体の吸水能力の増加に結び付き、より強い力で乾いた土壌から水を吸い続けた。この時の葉が水を吸い上げる力(水ポテンシャル)は、乾燥ストレスを受けていない対照木の葉肉細胞が原形質分離を起こす水ポテンシャルを下回っていた。しかし、降雨遮断を行った個体では、葉が浸透圧調整を行うことで原形質分離を起こす水ポテンシャルをさらに低下させて順応できていた。そのため、降雨遮

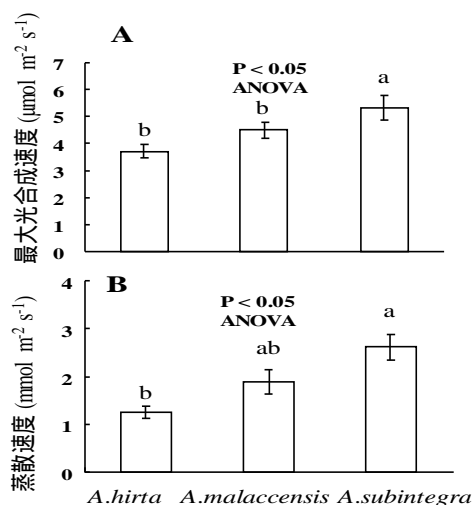


図 1 苗畑環境での *Aquilaria* 属 3 種の最大光合成速度(A)と蒸散速度(B)

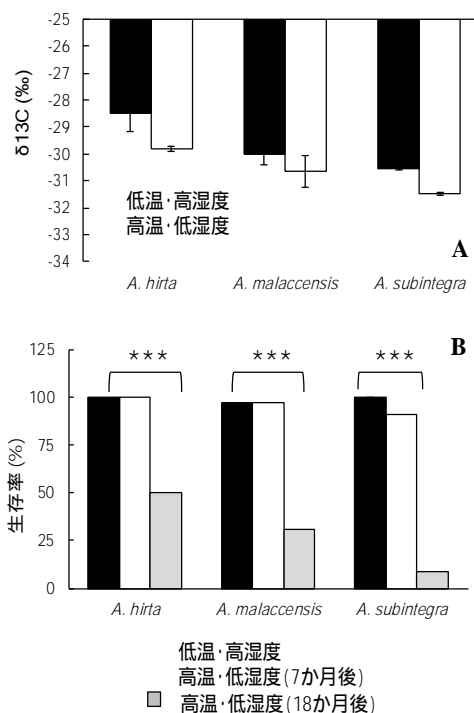


図 2 低温高湿度から高温低湿度環境へ移動させた *Aquilaria* 属 3 種の水利用効率の指標となる炭素安定同位体比(A, $\delta^{13}C$)と生存率(B)の変化

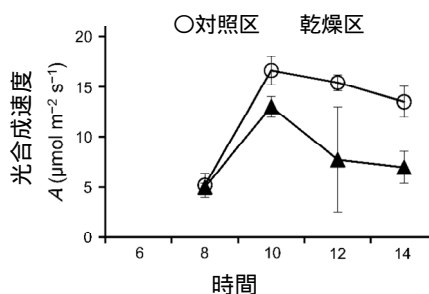


図 3 乾燥処理区と対照区のリュウノウジュ成木の光合成の日変化

断を行っているにもかかわらず、午前中は対照木とほとんど変わらない活発な光合成・蒸散活動を維持した(図3)。しかし、乾燥ストレスがさらに強くなる午後にはその活動が半分程度に低下したが、葉の裏にある気孔を完全に閉鎖して光合成や蒸散活動を止めることはなかった。このように土壌が乾燥した環境下でも、光合成を行うために気孔を開き、水を消費し続ける戦略は Anisohydric な戦略と呼ばれ、短期的な乾燥下では光合成や成長を維持できるため生存に有利になると考えられている。東南アジアの熱帯雨林は明確な長期の強い乾季がなく常に湿潤であるが、2週間程度の短期間の乾燥イベントは比較的起こる。熱帯雨林に生育する樹木はこれら短期間の干ばつでも光合成をある程度維持し、成長に有利になる生理的な応答を取っていると考えられる。しかし、この光合成を維持し続ける応答は乾燥が長期間続き、更なる土壌の乾燥が進めば吸水の限界を迎え枯死する危険が高くなる。実際、1997年にボルネオ島を襲った100年に一度といわれる大干ばつでは、リュウノウジュなどフタバガキ科樹木を含む巨大高木の枯死が相次いだことから、東南アジア熱帯雨林の林冠木は強度の乾燥に対するストレス耐性がそれほど高くないことを示している。

(3) 熱帯山地林樹木の高温ストレスへの応答

マレーシアの熱帯山地林に優占する4樹種の苗を、高標高の苗畑から気温の高い低標高の2か所の苗畑に移動させる実験を行ったところ、全種で成長や生理生態的特性に変化が見られた。3か所の苗畑の日平均気温、最高気温、最低気温は大きく異なり、山地のキャメロンハイランドが最も低く約18度、27度、11度、低地のレンタンでは約25度、35度、20度、アエルヒタムは最も高くそれぞれ約26度、36度、21度であった。一方、日平均の相対湿度は3か所とも90%以上と高かった。4樹種とも苗の成長は本来の生育地の環境に近いキャメロンハイランドに比べ、高温環境のレンタンやアエルヒタムで低くなった。葉のFv/Fm値は、4樹種とも3か所の苗畑間で大きな違いが無く、高温による光化学系IIの機能低下はほとんど起こっていないと考えられた。光飽和時の最大光合成速度や最大カルボキシレーション効率なども山地と低標高の苗では差がほとんどなかった。光飽和時の光合成速度は、4樹種とも測定温度と共に増加したが、30~35度を超えると再び低下する一山型の変化を示し、光合成に最適な温度が存在した。山地林に比べ、最高気温が10度程度高い低標高では、光合成の最適温度も高温域に移動し、光合成は高温順化することが分かった。一方、温度に対する葉の呼吸速度の関係は、すべての樹種で測定温度に従って指数関数的に増加した。このことから、キャメロンハイランドに比べ10度近く気温の高いアエルヒタムなど低地の苗畑に移動した苗では、呼吸消費量が単位葉面積当たりで約2倍高くなると推測された。以上から低地に移動した苗の成長量の低下は、光合成速度の低下というよりは、主に気温の上昇に伴う呼吸速度の増加による炭素収支の悪化が一因であると考えられた。

これらの成果は、本プロジェクトの初期の達成目標である熱帯林樹種の高温・乾燥に対する応答の解明と合致しており、計画通りの研究の遂行が行うことができた。また成果の一部は国際学術誌や学会等で公表し、プレスリリースなども行うことで普及に努めた。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計15件)

Kenzo T, Kamiya K, Ngo KM, Faizu N, Lum SKY, Igarashi S, Norichika Y, Ichie T. Overlapping flowering periods among *Shorea* species and high growth performance of hybrid seedlings promote hybridization and introgression in a tropical rainforest of Singapore. *Forest Ecology and Management*, 435:38-44. 2019、査読有 <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.038>

Kenzo T, Yoneda R, Tanaka-Oda A, Azani MA. Growth performance and leaf ecophysiological traits in three *Aquilaria* species in Malaysia. *New Forests*, 2019、査読有 <https://doi.org/10.1007/s11056-018-09693-7>.

Hattori D, Kenzo T, Shirahama T, Harada Y, Kendawang JJ, Ninomiya I, Sakurai K. Degradation of soil nutrients and slow recovery of biomass following shifting cultivation in the heath forests of Sarawak, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 432:467-477. 2019、査読有 <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.051>

井上裕太、市栄智明、田中憲蔵ら、異なる乾燥条件下で育苗した南米半乾燥地のマメ科3樹種の当年生実生の耐乾性評価。日本緑化工学会誌。43:499-508。2018、査読有

Inoue Y, Kenzo T, Ichie T. et al. Effects of rainfall exclusion on leaf gas exchange traits and osmotic adjustment in mature canopy trees of *Dryobalanops aromatica* (Dipterocarpaceae) in a Malaysian tropical rain forest. *Tree Physiology*, 37:1301-1311. 2017. 査読有 <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpx053>

Kenzo T, Sano M, Yoneda R, Chann S. Comparison of wood density and water content between dry evergreen and dry deciduous forest trees in Central Cambodia. *JARQ*, 51:363-374. 2017. 査読有 <http://dx.doi.org/10.6090/jarq.51.363>

田中憲蔵、フタバガキ科樹木の多彩な光合成と水利用特性。海外の森林と林業。99:23-28。2017、査読なし

田中憲蔵、服部大輔．マレーシアサラワク州の劣化した熱帯雨林に植栽したフタバガキ科樹木の応答．*海外の森林と林業*．98：31-36．2017、査読なし

Inoue Y, Kenzo T, Ichie T．Ecophysiological study of tropical canopy and emergent trees in Lambir Hills National Park, Borneo Island. *DIWPA News Letter* , 31:2-4 . 2017.査読なし

Kenzo T, Ichie T, et al . Growth and survival of hybrid dipterocarp seedlings in a tropical rain forest fragment in Singapore : *Plant Ecology and Diversity* , 9:447-457.2016、査読有
<http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2016.1265606>

Kenzo T, et al. Seasonal and height-related changes in leaf morphological and photosynthetic traits of two dipterocarp species in a dry deciduous forest in Cambodia. *Plant Ecology and Diversity*, 9:505-520 , 2016、査読有
<http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2016.1262472>

Ichie T, Inoue Y, Takahashi N, Kamiya K, Kenzo T. Ecological distribution of leaf stomata and trichomes among tree species in a Malaysian lowland tropical rain forest. *Journal of Plant Research*.129:625-635、2016. 査読有
<http://dx.doi.org/10.1007/s10265-016-0795-2>

Tanaka-Oda A, Kenzo T, Inoue Y, Yano M, Koba K, Ichie T. Variation in leaf and soil $\delta^{15}\text{N}$ in diverse tree species in a lowland dipterocarp rainforest, Malaysia. *Trees - Structure and Function*. 30:509-522. 2016. 査読有 <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-015-1298-9>

Kenzo T, Ichie T et al . Vertical changes in leaf ecophysiological traits in diverse tropical rainforest tree species in Lambir Hills National Park in Sarawak. Proceedings of the symposium “Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak”、71-83.2016. 査読なし

Inoue Yuta, Ichie T, Kenzo Tら . Effect of through-fall exclusion on leaf water use in the tropical canopy tree species *Dryobalanops aromatica*. Proceedings of the symposium “Frontier in Tropical Forest Research: Progress in Joint Projects between the Forest Department Sarawak and the Japan Research Consortium for Tropical Forests in Sarawak”、104-113 2016. 査読なし

〔学会発表〕(計 10 件)

田中憲蔵ら．半島マレーシアにおける熱帯山地林樹木の光合成の温度依存性．日本熱帯生態学会．2018.

井上裕太、田中憲蔵、市栄智明ら．フタバガキ科稚樹 6 種の土壤の乾燥に対する葉の吸水能力の変化．日本熱帯生態学会．2018.

米田令仁、田中憲蔵、Mohamad Azani Alias 半島マレーシアにおけるエンリッチメント植栽苗の 12 年後の成長．日本熱帯生態学会．2018.

武田紗季、名波哲、濱田稔史、山倉拓夫、上谷浩一、市栄智明、田中憲蔵ら．ボルネオ熱帯雨林におけるリュウノウジュ属樹種の雑種形成時の遺伝子流動 日本生態学会大会，2017

田中憲蔵．ボルネオ熱帯林における樹高の増加に伴う様々な樹木の葉の光合成特性の変化．日本森林学会大会、2017

田中憲蔵．熱帯雨林の光合成能力は樹木の高さで決まる．環境研究シンポジウム、2017.

井上裕太、玉井重信、山本福寿、山中典和、田中憲蔵、市栄智明．南米半乾燥地原産マメ科 3 樹種の乾燥に対する成長と葉の水分生理．第 128 回日本森林学会大会、2017

井上裕太、市栄智明、田中憲蔵ら．操作実験による土壤の強度乾燥がフタバガキ科巨大高木の葉の水利用に及ぼす影響．日本熱帯生態学会 2016.

田中憲蔵ら．カンボジアにおける落葉フタバガキ 2 種の葉の生理生態的特性．日本熱帯生態学会．2016.

服部大輔、田中憲蔵ら．マレーシアサラワク州の劣化した二次林に植栽したフタバガキ苗 (*Parashorea macrophylla*) の生育と環境要因の関係．日本熱帯生態学会．2016.

〔その他〕

ホームページ等

プレスリリース 2017 年 10 月 23 日「大規模野外操作実験により熱帯雨林の巨大高木の乾燥ストレス応答を解明」<https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/2017/20171023-1.html>

6 . 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：市栄 智明

ローマ字氏名：(ICHIE Tomoaki)

所属研究機関名：高知大学

部局名：教育研究部自然科学系農学部門

職名：准教授

研究者番号（8桁）：80403872

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。