

海水で生育するマングローブ植物の生態と現状

北宅 善昭

大阪府立大学大学院生命環境科学研究科教授

1. はじめに

マングローブは、熱帯から亜熱帯沿岸の河口部デルタ域で海水の干満の影響を受ける潮間帯に生育する樹木群の総称であり、塩性土壌に対して強い耐性を持つ。典型的なマングローブ(狭義のマングローブ)といわれる種はヒルギ科、クマツヅラ科、センダン科、シクンシ科、ハマザクロ科、ヤブコウジ科などに属する 50~60 種であり、マングローブ林の内陸側周辺で生育する塩生植物(広義のマングローブ)を含めると、約 100 種が世界に分布する。東南アジア沿岸に分布する種数が多いことから、マングローブはこの地域で発生して世界全体に広がっていったと考えられている。マングローブ林内での各樹種は、微地形の地面高に対応して分布する(McKee, 1995b)。0.1 m 程度の地面高差でも、生育する樹種が異なる場合もある。単純でなだらかな地形における自然植生では、潮位の影響を大きく受ける海側から、その影響の小さい陸側に向って、等高線に沿って特定の場所に特有の種が帯状に群落を形成する。このような分布特性は、地面高により異なる滞水時間、pH や塩類濃度などの土壌特性、および樹種によって異なる塩耐性の程度などに起因する。

2. マングローブの耐塩性機構

マングローブの生育する土壌は、塩分濃度が高いことに加えて、泥状で通気性が著しく悪い。しかしマングローブ樹の最大蒸散速度は熱帯樹木のそれと同等であり(Larcher, 1995)、マングローブ林の CO_2 吸収フラックスは最大 $30 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ になり、活発に光合成を行なっている(文字, 1996; Kitaya et al., 2001c)。一般の陸上植物ではとうてい生育できないような潮間帯で旺盛に生育するためには、マングローブは塩耐性に加えて嫌氣的な根圏

環境に対応する嫌気耐性機能を備えなければならない。塩水を含む水ポテンシャルの低い土壌から吸水するため、マングローブは他の塩生植物同様、ポリオール化合物やアミノ酸などの有機物を体内に蓄積して細胞の浸透圧を高め、植物体の水ポテンシャルを土壌水のそれ以下に維持できる(Larcher, 1995)。しかし根圏の高濃度の塩水は、マングローブの気孔コンダクタンスを低下させ、蒸散を抑制する(例えば Ball, 1996)ので、地下の淡水や降雨・河水で希釈された海水が利用できる場所では、マングローブの成長が促進されるという報告は多い(たとえば Sternberg and Swart, 1987)。その他、細胞生理学的な観点からは、他の塩生植物同様、塩によって誘導・生成されるタンパク質による浸透圧調節や代謝系保護、ナトリウムイオンの細胞内への流入抑制および液胞への集積などが塩耐性に寄与する。数種のマングローブでは、塩を集積した老化葉を脱落させることにより、塩を体外に排出する。

塩耐性のための機能の一つに、過剰に吸収した塩分を葉から排泄するための塩腺と呼ばれる器官を持つ樹種(ヒルギダマシヤツノヤブコウジなど)がある。塩腺は多細胞構造であり、葉内細胞と原形質連絡でつながり、葉内細胞内の NaCl を除去して葉面に排出する(図 1)。

2. マングローブ植物の耐嫌気性機構

2-1 気根のガス交換機能

一般にマングローブの生育土壌は通気性が悪いので、泥中の吸収根に O_2 を供給するため、多くの樹種では気根を地上に露出している(図 2)。泥中の吸収根では塩分濃度の高い土壌から水分を吸収するために多くのエネルギーを必要とし、そのために吸収根で O_2 を消費して呼吸

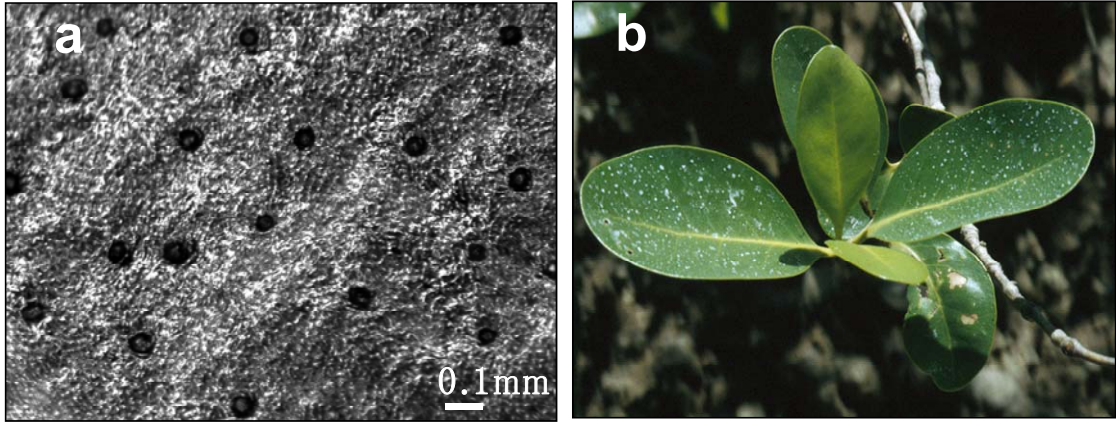


図1 マングローブ(ヒルギダマシ)の(a)葉表面に分布する塩腺(黒く見える円形の窪み)および(b)塩腺から排出された塩(白く見える結晶)



ハウガンヒルギの膝根



オヒルギの屈曲根



フタバナヒルギの支柱根



マヤブシキの直立根

図2 マングローブ各樹種に特有の気根の形状

ハウガンヒルギ、オヒルギ、フタバナヒルギ、マヤブシキの順に、海側から陸側に向かって地面高の高い場所に生育する。

活性を高く維持する必要がある。このことも、マングローブが塩耐性を獲得するための重要な機能の一つである。

気根の機能については従来から、皮目と呼ばれる表面の小さな穴を通して大気中の O_2 を根に拡散させることが知られていた (Scholander et al., 1955)。気根が露出している場合、大気、気根内空隙、根内空隙の O_2 分圧の勾配に従って、大気から根へ O_2 が拡散する。また湛水時、根内の CO_2 が水に溶解するため、根内の空隙気体が減圧し、干潮時に気根が露出すると、空気が一気に根に進入する。近年、数種マングローブの気根で、日中に光合成反応が行なわれていることが実証された (矢吹ら, 1990a, b; Kitaya et al., 2001d)。これは、泥中の根の呼吸で発生した CO_2 が気根で同化され、その時に発生する O_2 が再び根の呼吸に使われるというガスの循環再利用機能があることを意味している。このような気根での光合成による O_2 生成機能は、気根が水没している時でも日射があれば、泥中の吸収根に O_2 を供給でき、吸収根の呼吸に貢献している。潮位は地面高によって異なるので、樹種ごとの地面高に応じた分布特性は、気根の O_2 供給能力の程度に

関連することも考えられる。一般に気根の光合成活性は、地面高の低い海側に生育するマヤプシキヤヒルギダマシの直立気根で高く、次いでフタバナヒルギやオオバヒルギの支柱根が高く、内陸側や地面高の高い場所に出現するオヒルギの屈曲根はほとんど光合成活性を示さない (矢吹ら, 1991)。

2-2 幼植物胚軸のガス交換機能

マングローブ実生幼植物の生存率や成長も、微地形に大きく依存する (例えば, Komiyama et al., 1996)。実際、干潟の傾斜地での数種マングローブを用いた植林実験の結果、地面高によって各樹種の生存率および成長に大きな差が生じた (Kitaya et al., 2001a)。気根同様、実生胚軸の持つ O_2 供給機能に関連すると考えられる。

ヒルギの仲間など多くのマングローブ樹種の種子は、樹上において胚の一部を伸長させた状態で成熟する。落下後、この胚の伸長部分の上端から発芽し、下端付近から発根して、この伸長部分は実生の胚軸となる (図3)。このような種子は胎生種子と呼ばれ、胎生種子が落下して土

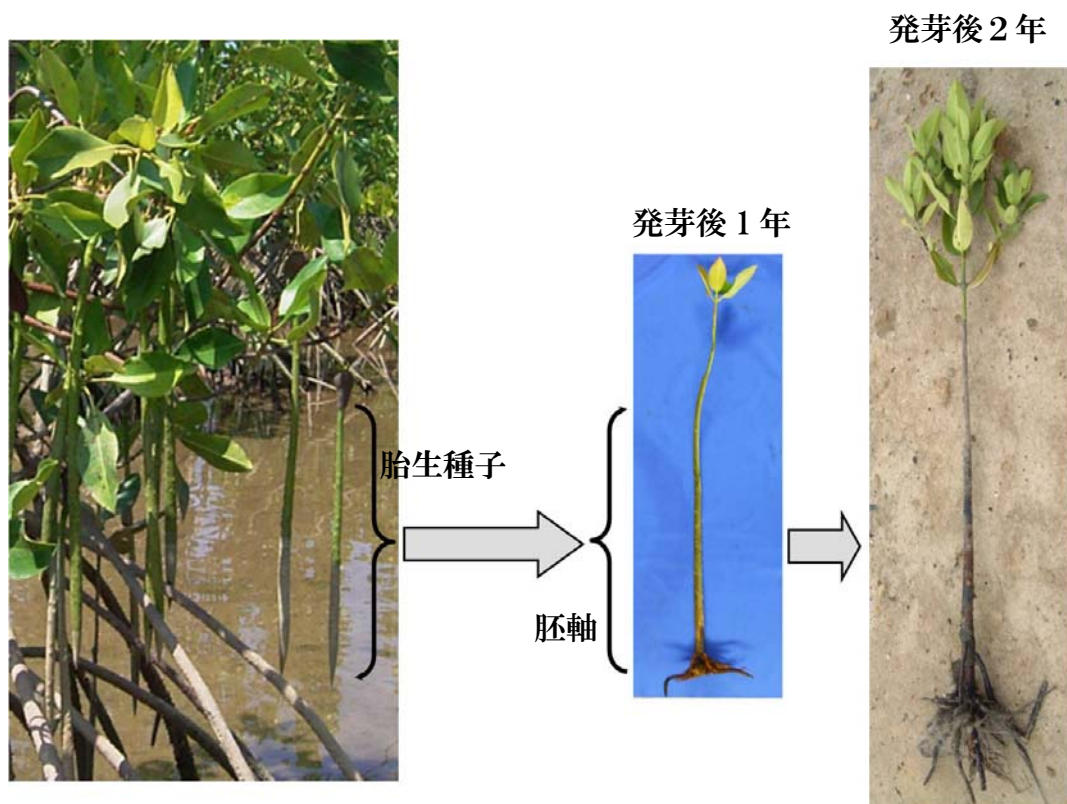


図3 マングローブ(オオバヒルギ)の胎生種子および実生の胚軸

壤に接すると、数日で根を伸ばし、同時に茎を伸長させる。落下時に土壤に突き刺さる胎生種子は比較的少なく、多くの胎生種子は水平に着地したり、水面を漂って干潮時に着地する。このような場合、胎生種子は発根後、胚軸を鉛直に立ち上げる。このようにして実生の初期段階で植物高を確保する戦略も、塩水に浸かるマングローブ植物の塩耐性および嫌気耐性の間接的な一手段と考えられる。胎生種子の胚軸も気根と同様に光合成機能を持っており、発根後のマングローブ幼植物の根の吸水能力を高く維持するために、根の呼吸に必要な O_2 を供給している(Kitaya et al., 2001b)。

実生胚軸の水没および遮光は水上にある葉の気孔コンダクタンスを低下させ、長期の水没および遮光は、実生の生存および成長を著しく抑制する(Kitaya, 2007)。この現象は胚軸から根への O_2 供給の抑制が原因である。ヤエヤマヒルギの実生胚軸の総光合成速度は光合成有効光量子束(PPFD)の増加にともなって増大し、PPFD 300~400 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ で光飽和点に達した。光飽和点での胚軸の総光合成速度は、暗黒下での胚軸からの CO_2 放出速度の75%であった。オオバヒルギの胚軸および根に O_2

センサを取り付けて、胚軸表面の遮光および水没による通気抑制が胚軸・根内 O_2 濃度におよぼす影響を調べた。その結果、胚軸内 O_2 濃度は、根に向かって低下する分布を示した(図4)。胚軸および根内 O_2 濃度は、遮光処理、水没処理それぞれによって低下した。遮光水没処理を同時に行なった場合、胚軸下部および根内の O_2 濃度は0.2%に低下した。遮光処理、水没処理および遮光水没処理2日後の葉面コンダクタンスはそれぞれ、無処理対照区の61%、54%および13%に低下した。また2週間後の実生生存率は、対照区100%、遮光処理区100%、水没処理区80%および遮光水没処理区0%であった。

ヒルギ科マングローブのように、比較的大きな胚軸を持つ実生苗について、植林後の苗の生存率を高め、さらにその成長を促進するためには、図5に示すような胚軸のガス交換機能を高く維持する必要がある。そのためには、定植時に胚軸部分を土中に深く埋設しないこと、胚軸部分が長期間水没しないようにすること、および胚軸の遮光の原因となる水の汚濁、胚軸表面の汚れ、海藻やフジツボなどの付着がないようにすることが重要である。

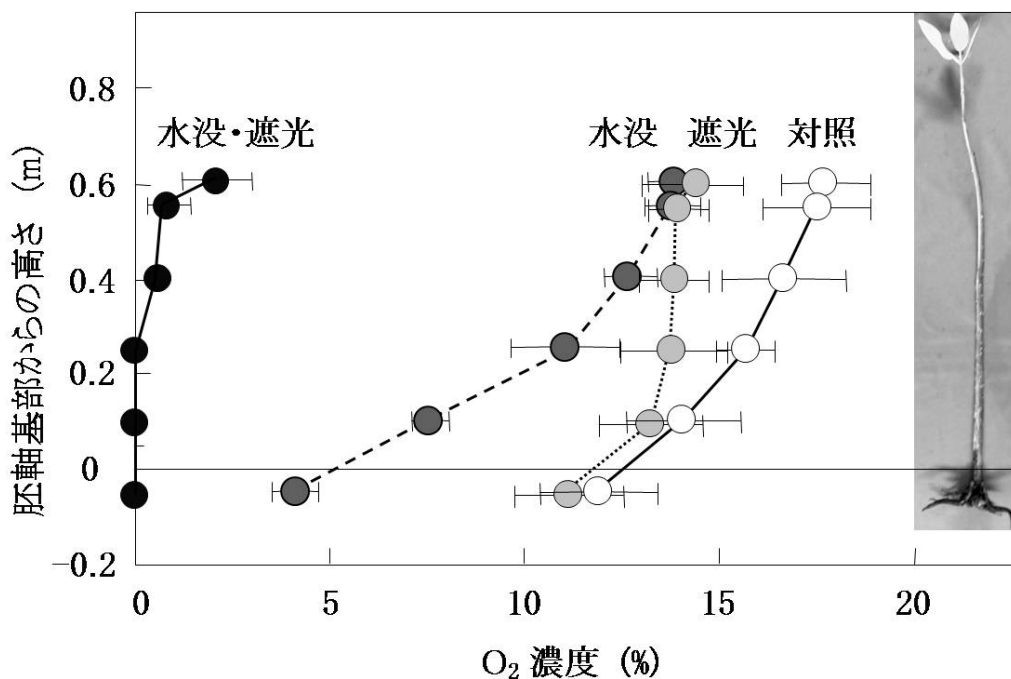


図4 オオバヒルギ実生の胚軸内 O_2 濃度におよぼす水没および遮光処理の影響

処理開始から3時間後の測定値を示す。気温および水温:28°C、相対湿度:65%、明期の光合成有効光量子束密度:300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

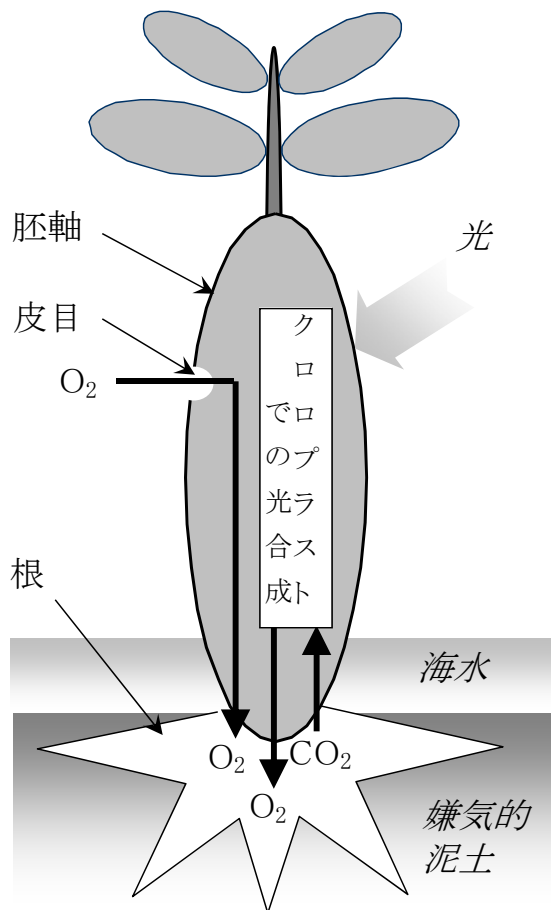


図5 マングローブ実生胚軸のガス交換機能

3. マングローブ林の役割

幅数十 m から数 km、長さ数 km から数十 km に渡って沿岸域に広がるマングローブ林は、波による侵食から海岸線を保護する天然の防波堤の役割を担っている(例えば Mazda et al., 2007)。バングラディッシュでは毎年のように、サイクロンに伴う高波による大きな被害が報道されるが、被害を大きくする原因の一つとして、海岸線にあったマングローブ林の消失が挙げられている。

マングローブ林内あるいはその周辺の土壌にはマングローブの落葉や朽ち木、川の上流から運ばれる有機物が堆積し、その一帯は有機質に富む栄養豊富な水域になっている。したがって、藻類をはじめ、貝類、甲殻類、およびそれらを捕食する魚類の採餌や特に稚魚の生育の場として、周辺海域の水産資源の保護に重要な役割を担っており、周辺住民にとっては大切な漁業の場である。またマングローブは陸と海の境界に位置するため、サル、ヘビ、トカゲなどの陸上動物および鳥類の採餌、繁殖の場でもあ

り、野生動物を保護する役割も持っている。また数種のマングローブは、民間薬として利用されており、今後、医薬原料としての利用が期待されるなど、有用遺伝子資源としても重要である。他方、マングローブは地域の重要な木材資源であり、土木建築資材としての利用のみならず、良質な木炭の材料として重要である。

樹高数 m から数十 m の樹体を柔らかな泥土上で支持するため、また O_2 供給器官としての発達した気根組織を持つため、マングローブは根系が発達している。そのため、マングローブ林の地下部のバイオマス量は、地上部バイオマス量と同等かそれ以上である。さらに嫌氣的な土壌にはマングローブ由来の有機物が多く堆積しており、マングローブ林の地下部は地上部同様、炭素のシンクとして重要である。地球環境保全の観点において、マングローブ林の炭素固定能力や物質循環機能は、まだ十分には解明されておらず、今後、海洋生態系への物質供給や、温暖化効果ガス等の削減に対するマングローブ林の寄与を定量化する必要がある。

4. マングローブ林の現状

このように多くの利点を持つマングローブが、最近、乱伐や無秩序な開発により、東南アジアをはじめ世界各地で急激に減少してきている。そのため生態系の破壊のみならず、図 6 に示すような海岸線の侵食や高潮による洪水などが発生しやすくなっており、当該地域のみならず、地球規模の環境破壊に繋がる懸念される。

タイ国では約 30 種のマングローブが、タイ湾およびベンガル湾に面した沿岸域に大規模な群落を形成している。しかしタイでは 1960 年から 1990 年までの 30 年間に、マングローブ林が半減した。マングローブ林消失の一因として、木材および木炭の材料として乱伐あるいは盗伐されることが挙げられる。タイ国のマングローブ林の大部分は王立森林局が管理しており、伐採区域や伐採方法を指定して、マングローブ林の恒常的な利用、維持を図っている。しかし現実には、それらの規定を守らない違法な伐採が行なわれている。タイ国の重要な鉱物資源である錫の鉱脈はマングローブ林の地下に多くあり、錫鉱石採掘のため広大な面積のマングローブ林が皆伐されてきた。採掘が川の上流で行われると、流出した土砂が下流域で堆積し、マングローブを枯死させる場合もある。近年マングローブ



図6 マングローブ消失に伴う海岸侵食(タイ、バンコク近郊)

後方には石組みの護岸が見える。

林破壊の原因として注目されているのが、水産養殖池、とくにエビ養殖池の開発である。1986年までに、タイのマングローブ林の約30%が、水産養殖池に転用されている。前述のようにマングローブ林内土壌は有機質が多いため、養殖池の管理が不十分であると水質が急激に悪化し、数年で使用できなくなる。そうすると養殖業者はまた別の新しい池を造成する。生態系への影響としてみた場合、山間部の熱帯林における焼畑農業と同様のことがマングローブ林でも行なわれていることになる。その他、マングローブ林の内陸側では、農地への変換、宅地や道路の建設によって破壊されるマングローブ林も少なからずある。また、原油の流出や水質汚濁などの海洋汚染によって、マングローブの樹勢が弱くなり、枯死に至る場合もある。

マングローブ林が破壊されると、その土壌の化学的、物理的条件は急激に変化する。たとえば錫鉱石の採掘跡は、表土に含まれていた有機質が流亡し、栄養分の乏しい砂質土壌になる。またマングローブ伐採後に土壌が干上がり乾燥すると、その表面に塩分が集積し著しく高塩分濃度

になる。またもともと嫌気条件下で存在していた硫化物が酸化されて硫酸を生成し、強い酸性を示す場合も多い。あるいはアルカリ塩の集積により、強アルカリになる場合もある。このような貧栄養、高塩分濃度、強酸性、強アルカリ性などを示す土壌がマングローブの成長を妨げ、マングローブ林の再生を困難にしている。

ベトナム戦争時に完全に破壊されたホーチミン市近郊のマングローブ林は、その後の総面積約200km²の大規模植林活動とともに、政府による伐採規制により、現在では大面積のマングローブ林に育っている。すでに15年以上経過しているフタバナヒルギの植林地では、樹高が10-20mになっている。これらマングローブ林は、完全に破壊された跡地に再生させた事例として世界的に高く評価されており、2000年にユネスコ(UNESCO)の「人間と生物圏計画」において、生物圏保護地域に指定されている。この地域におけるマングローブの植林面積の増加は、周辺海域の漁獲量増加に顕著な影響を示した(図7)。またそれに関連して、干し魚などの水産加工工場もできている。マ

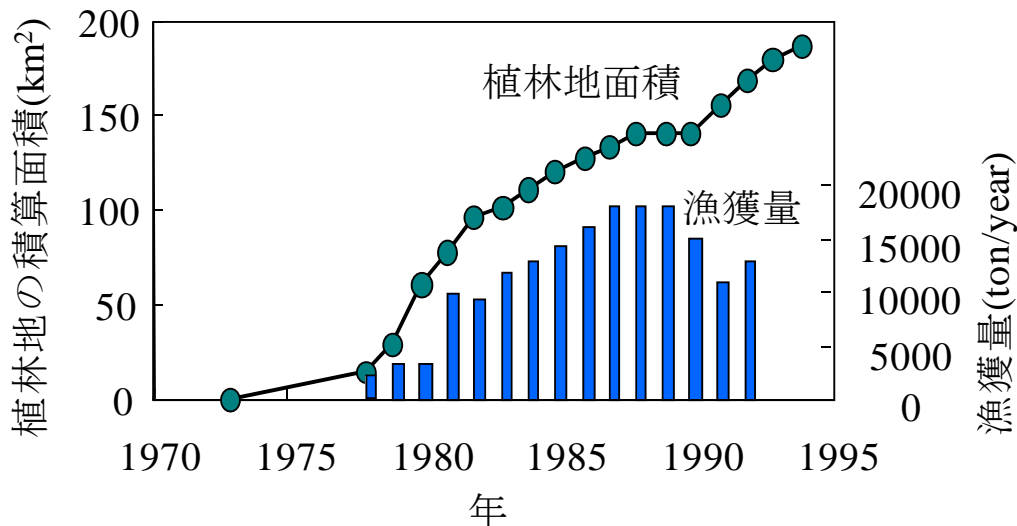


図7 ベトナム、ホーチミン市カンザ地区における植林面積および周辺沿岸海域での漁獲量の推移 (Hong, 1996 より)

1990年以降の漁獲量低下は、違法漁法の取り締まり強化のためである。

ングローブの植林が、沿岸湿地生態系の保全を通して、地域住民に対して社会経済的に貢献することを示す事例である(Hong, 1996)。

5. おわりに

マングローブ林は地球規模の環境変動を和らげる緩衝帯であり、また沿岸域における海洋生態系と陸上生態系のインターフェースとしても重要である。人間活動によるマングローブ林生態系の劣化は現在も進行しており、さらに最近では、地球温暖化に伴う急激な海面上昇がマングローブの生育可能な干潟面積を縮小する懸念があり、海岸侵食がそれに拍車をかけている。健全な沿岸域生態系を修復するため、マングローブ林の再生は緊急の課題である。

引用文献

Ball, M.C., 1996, Comparative ecophysiology of mangrove forest and tropical lowland moist rainforest. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (ed.): Tropical Forest Plant Ecophysiology, 461-496, Chapman and Hall, New York.

Hong P. N., 1996, Restoration of mangrove ecosystems in Vietnam. In: Restoration of mangrove ecosystems, C.

Field (ed.), International Society for Mangrove Ecosystems, Okinawa, Japan, pp. 76-96.

Kitaya, Y., 2007, Hypocotyls play an important role to supply oxygen to roots in young seedlings of mangroves. In "Greenhouse gas and carbon balances in mangrove coastal ecosystems", (Eds. by Y. Tateda), Gendai-Tosho, Tokyo, 109-117.

Kitaya Y., Jintana V., Piriyaoytha S., Jaijing D., Yabuki K., Izutani S., Nishimiya A. and Iwasaki M., 2001a, Early growth of seven mangrove species planted at different elevations in a Thai estuary. *Trees-Structure and Function*. 16, 150-154.

Kitaya Y., Sumiyoshi M., Kawabata K. and Monji N., 2001b, Effect of submergence and shading of hypocotyls on leaf conductance in young seedlings of a mangrove *Rhizophora stylosa*. *Trees-Structure and Function*. 16, 147-149.

Kitaya Y., Yabuki K., Aoki M. and Supappibul K., 2001c, Photosynthesis and evapotranspiration of the mangrove forest in eastern Thailand. *Mangrove Science*, 2, 11-17.

Kitaya Y., Yabuki K., Kiyota M., Tani A., Hirano T. and Aiga I., 2001d, Gas exchange and oxygen concentrations in pneumatophores and prop roots of four mangrove

species. *Trees-Structure and Function*. 16, 155-158.

Komiyama A, Santian T, Higo M, Patanaponpaiboon P, Kongsangchai J, Ogino K., 1996, Microtopography, soil hardness and survival of mangrove (*Rhizophora apiculata* BL.) seedlings planted in an abandoned tin-mining area. *Forest Ecology and Management*, 81: 243-248

Larcher W., 1995, *Physiological Plant Ecology*. 3rd Edition. Edited by Walter, 506 pp, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg

Mazda Y, Wolanski EJ and Ridd P., 2007, The role of physical processes in mangrove environments: manual for the preservation and utilization of mangrove ecosystems. Terrapub, Tokyo, 593 p.

McKee K.L., 1995, Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia*, 101, 448-460

Monji, N., Hamotani, K., Hirano, T., Yabuki, K. and Jintana, V., 1996, Characteristics of CO₂ flux over a mangrove forest of southern Thailand in rainy season. *Journal of Agricultural Meteorology*, 52, 149-154, 1996.

Scholander P. F., Van Dan L. and Scholander S. I., 1955, Gas exchange in the roots of mangroves. *Am. J. Bot.*, 42: 92-98.

Sternberg L.S.L. and Swart P.K., 1987, Utilization of fresh water and ocean water by coastal plants of southern Florida. *Ecology*, 68: 1898-1905.

矢吹万寿・北宅善昭・杉二郎, 1990a, マングローブ気根のガス交換機能に関する研究(1), *生物環境調節*, 28: 95-98.

矢吹万寿・北宅善昭・杉二郎, 1990b, マングローブ気根のガス交換機能に関する研究(2), *生物環境調節*, 28: 99-102.

矢吹万寿・北宅善昭・杉二郎, 1991, 潮位とマングローブ気根の種類と機能, *日本海学会誌*, 45: 126-129.

略 歴

- 1984年 大阪府立大学大学院農学研究科博士後期課程 (単位取得退学)
- 1984年 大阪府立大学農学部助手
- 1988年 大阪府立大学農学部講師
- 1991年 千葉大学園芸学部助教授
- 1996年 大阪府立大学農学部助教授
- 2000年 大阪府立大学大学院農学生命科学研究科助教授
- 2005年 大阪府立大学大学院生命環境科学研究科教授

主な著書(最近5年)

- 1) マングローブの生態, 「湿地環境と作物」, 石澤ら編, 養賢堂, 2009.(分担)(印刷中)
- 2) 植物成長への宇宙環境影響を解明するための実験装置開発, 「産学官連携活動の実際」, 大阪府立大学編, 中央経済社, 113-131, 2008.(分担)
- 3) Hypocotyls play an important role to supply oxygen to roots in young seedlings of mangroves, In “Greenhouse Gas and Carbon Balances in Mangrove Coastal Ecosystems. Edt. Y. Tateda”, Gendai-tosho, Japan, 109-117, 2007.(分担)
- 4) Importance of air movement for promoting gas and heat exchanges between plants and atmosphere under controlled environments, In “Plant Responses to Air Pollution and Global Change, Edts, K. Omasa, I. Noguchi, L.J. De Kok”, Springer, Japan, 185-193, 2006.(分担)
- 5) 空気流動, CO₂, 根圏環境, 宇宙農場, 「最新施設園芸学」, 古在ら編, 朝倉書店, 65-71、108-114、114-118、205-211、2006.(分担)
- 6) Heat and Gas Exchanges between Plants and Atmosphere in Space, In “Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology, Volume IV, Edt. J. A. Teixeira da Silva”, Global Science Books, UK, 261-265, 2006.(分担)
- 7) 光合成と環境, 「新農業気象・環境学」, 長野ら編, 朝倉書店, 101-108, 2005.(分担)