

北海道天然生林の落葉広葉樹の光合成  
特性に関する環境生理学的研究

名古屋大学図書	
和	1003106

小池孝良

1987年

報告番号

Z 第 3315

号

# 目 次

	頁
第1章 序論	
1-1. 研究の目的	1
1-2. 従来の研究	2
1-3. 研究の手順	5
第2章 切り枝による光合成・呼吸速度測定法の検討	8
2-1. 目的	8
2-2. 材料と方法	
2-2-1. 調査地の概要	8
2-2-2. 研究材料	10
2-2-3. 実験方法	10
2-3. 結果	19
2-4. 考察	21
第3章 葉の発達と諸機能の季節変化	23
3-1. 目的	23
3-2. 材料と方法	
3-2-1. 研究材料	24
3-2-2. 葉の形質の測定	24
3-2-3. 光合成・呼吸速度の測定	27
3-3. 結果	
3-3-1. 葉の発達の季節変化	31
3-3-2. 温度-光合成速度関係	36
3-3-3. 葉の光合成・呼吸速度の季節変化	36
3-4. 考察	
3-4-1. 葉の発達と気象との関係	42
3-4-2. 葉の発達と機能の樹種間差	44
第4章 個葉の生長と光合成・呼吸速度の経時変化	48
4-1. 目的	48
4-2. 材料と方法	
4-2-1. 研究材料	48
4-2-2. 測定方法	50
4-3. 結果	
4-3-1. 葉数の季節変化と葉の寿命	52
4-3-2. 葉位別の光合成・呼吸速度	56
4-4. 考察	
4-4-1. 個葉の生長と光合成速度との関係	58
4-4-2. 樹種間の比較適期の検討	59
第5章 光-光合成速度関係と葉形質の比較	67
5-1. 目的	67
5-2. 材料と方法	
5-2-1. 研究材料	67
5-2-2. 葉の形質の測定	68
5-2-3. 光-光合成速度関係の測定と定式化	72
5-3. 結果	
5-3-1. 光反応特性	76
5-3-2. 葉の形質	83
5-4. 考察	
5-4-1. 光利用特性の類型化	98
5-4-2. 葉の安定期間と光合成速度との関係	98
5-4-3. 葉の形質と光合成速度との関係	101
5-4-4. 葉の形質と葉の寿命との関係	115
第6章 光合成能力の生物経済学的考察	
6-1. 光合成速度と樹木の寿命との関係	121
6-2. 光合成特性の相補関係	124
6-3. 光合成特性から見た群落遷移の機構	
6-3-1. 落葉広葉樹の光利用特性	128
6-3-2. 広葉樹林の扱い方に対する提言	132
要約とまとめ	134
謝辞	139
引用文献	140
附図・附表	153

# 第 1 章 序 論

## 1-1. 研究の目的

森林の造成には、針葉樹が中心的役割を演じて来た。このことは北海道も例外ではない。山火事や伐採跡に成立した「低質」広葉樹中心の天然生二次林を次々に伐採し、生産力の高いトドマツやカラマツなど（吉良 1976、只木・蜂屋 1978）に改植してきた。しかし、経済流通の国際化の流れの中で、外材に圧倒されている我が国の針葉樹材に比べ、外材の影響が少なく、利用され続けているのは、樹種、用途共に多様な国産の広葉樹材である（林野庁研究普及課 1981、浅川・黒田 1986）。

北海道は全面積の72%が森林で、このうち天然生林が65%を占める。また、有用とされる落葉広葉樹は48種を数える（北海道営林局 1981）。これらは、名高い北海道の広葉樹材として、古くから利用されてきた（近藤 1951、柳沢 1981、菊沢 1983、古田 1985）。北海道の天然生林は、舘脇（1955～57）・Tatewaki（1958）のいう汎針広混交林帯に位置し、各樹種の分布の仕方、樹高、齡構成も多岐に渡る（菊沢 1983、向出 1985、渡辺 1985）。

広葉樹林は構成樹種が豊富なために、森林の取り扱い方が複雑かつ困難を極める。しかし、森林の健全性という点から見ると広葉樹林は病虫害に強く、風致上も優れている（蜂屋 1981）。そのため、今日的課題である、高度に自然力を利用し、人力、資金共に省力的な林業を推進するためには（松田 1974、半田 1986）、現在ある天然生二次林の広葉樹を仕立てて、優良大径材を生産できる技術の開発が急務である。

また、昭和40年以降、価格の点でも針葉樹材（トドマツ）より広葉樹材の方が高く（図-1・1、1・2）、広葉樹林の取り扱い方によっては、低迷を極める林業に活力をもたらすことも可能となろう。広葉樹林の取り扱い方を決めるには、森林の構造を解明するだけでなく（矢島 1982、Ishizuka 1984、渡辺 1985）、構成要素である落葉広葉樹の樹種特性を解明しなければならない。樹種特性のうち、緑色植物の最も重要な機能の一つである光合成特性を解明することによって、上述の目的に合致する施業法の開発が期待できる。しかしながら、現在までに落葉広葉樹の光合成特性についての解析例は乏しい。

本研究では、北海道天然生林を構成する主要落葉広葉樹の樹種特性を、主に光合成の光反応特性から解析する。さらに光合成特性と葉の寿命、形態的特徴との関係を調べる。これらの解析結果を基に、遷移系列を考慮に入れて、生育

特性を考察する。最後に、以上の考察を基にして、天然生林、特に広葉樹二次林施業のための基礎資料を得ることを目的とした。

## 1-2. 従来の研究

光合成特性と広葉樹林の動態に関する研究は、Boysen Jensen (1932)によって始められた広葉樹の光合成生産の解析に基礎をおいて発展して来た。まず、ヨーロッパ・ブナの生産構造が Müller et al. (1954)によって解明された。地理的分布特性の研究は、暖温帯の常緑広葉樹 (Kusumoto 1961)、我が国で最大の材蓄積を誇るブナ (Nomoto 1964)で行なわれた。

物質生産力推定の研究は IBP時に数多くなされた (Kira 1975)。個別に見ると、葉量の推移と葉の寿命との関係が解明され (斎藤・四手井 1968、斎藤 1981)、森林の光合成生産力推定は、照葉樹林 (Hozumi and Kirita 1970、Hozumi et al 1972、Nishioka et al. 1978)、熱帯多雨林 (Müller et Nielsen 1965、Hozumi et al. 1969、1973)で報告された。

これらの研究の基礎となる樹木の光合成特性の研究例は、1969年までは Lar-cher (1969)によってまとめられた。その他にも、熱帯林の構成樹種 (Hozumi et al. 1972、Koyama 1981、Mooney et al. 1984)、亜熱帯林の構成樹種 (楠元 1957)、常緑と落葉広葉樹との比較 (Saeki and Nomoto 1958)、豪雪地帯ブナ林の構成樹種 (丸山・手島 1972、丸山ほか 1972)、同地帯のブナ (丸山・山田 1968、角張 1973)、冷温帯スギ・ブナ林の広葉樹 (沖森 1982、沖森ほか 1983)の研究がある。

さらに、ナラ属各種の比較研究 (甲斐 1984)、冷温帯の落葉広葉樹 (小池・坂上 1982、小池 1985a、Jurik 1986a,b、小池・肥後 1987、Koike 1987)、ヤナギ科植物 (小池・春木 1985)、落葉性の果樹 (天野ほか 1972、日野ほか 1974)、南半球産の広葉樹 (Read and Hill 1985)などに関する研究が挙げられる。

光合成に基礎をおいた遷移に関する考え方も Boysen Jensen (1932)によって提示された。我が国では、Monsi and Oshima (1954)がモデル実験の中で、ギャップの光環境と植物の生長との関係を示した。この考え方に続いて、ミズナラ・ブナ林の遷移過程が解明された (野本 1956)。最近、ギャップに生育する樹種の光合成特性も一部報告された (Wallace and Dunn 1980)。

さらに、温帯林 (Bazzaz 1979、Hicks and Chabot 1985)と熱帯林 (Bazzaz and Pickett 1981、Bazzaz 1984)における遷移の生理生態特性が示され

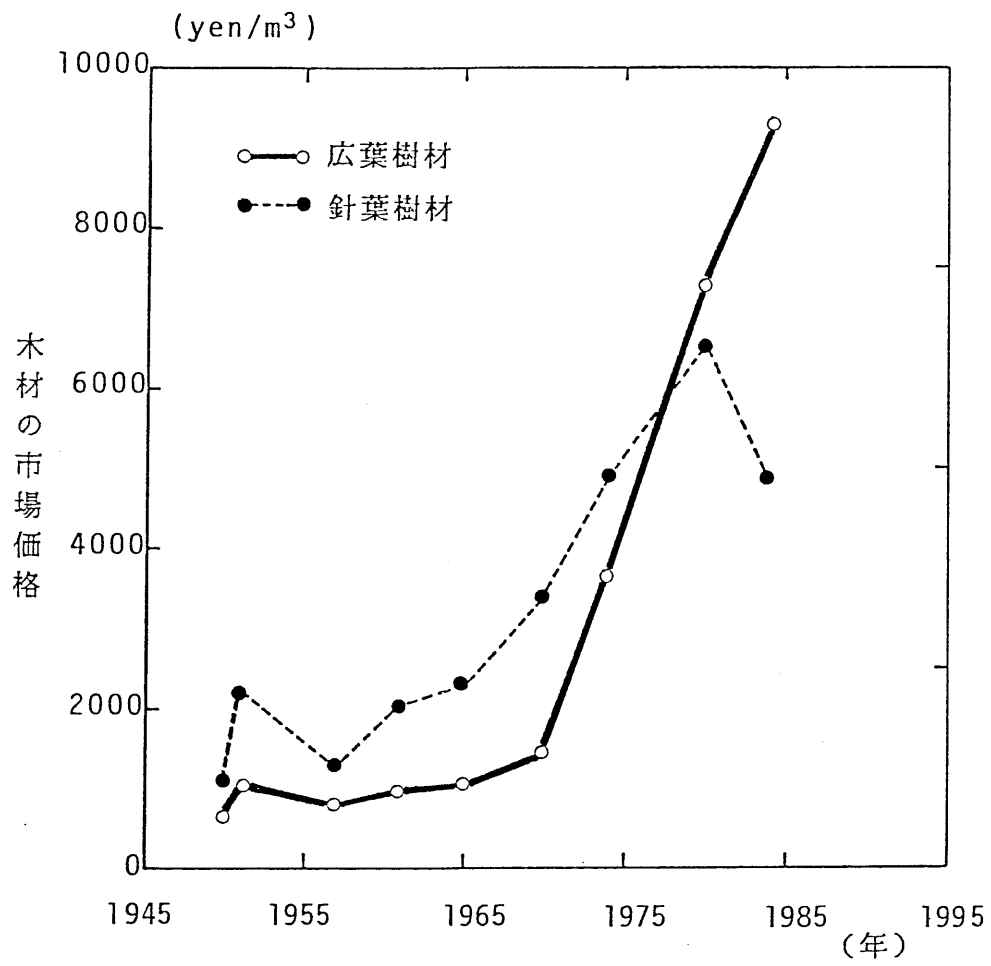


図-1・1 木材の市場価格の推移  
資料は古田(1985)による。

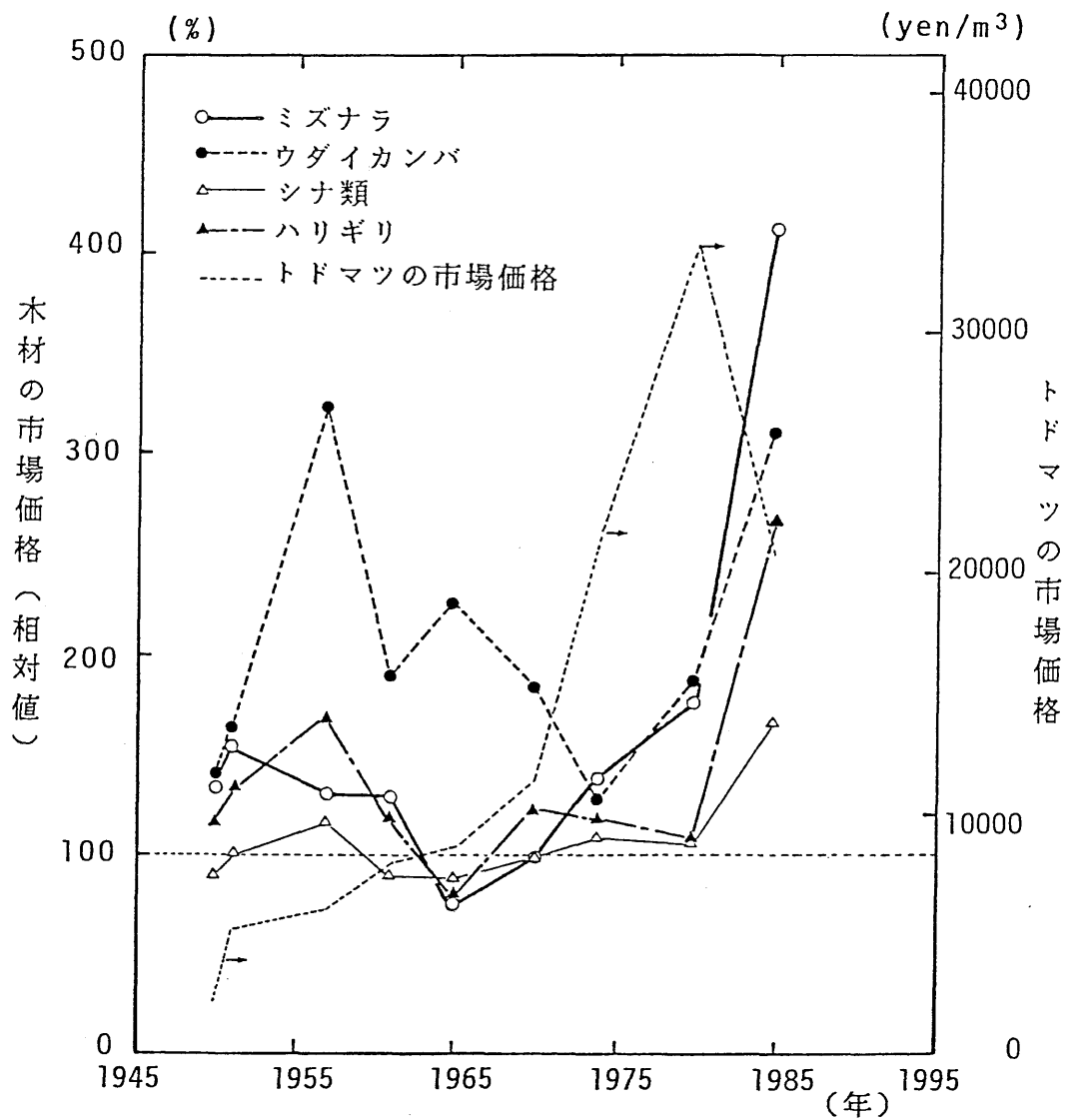


図-1・2 樹種別に見た木材市場価格の推移

広葉樹材市場価格はトドマツの市場価格を 100とする相対値で示した。

図中の破線はトドマツの市場価格を示す。

資料は古田(1985)による。

た。これらの報告によると、遷移の初期には生長が速く、光合成・呼吸速度の高い陽樹が現われ、後期には生長が緩慢で光合成・呼吸速度の低い陰樹に置き換わるという。

ところで、光合成特性は葉の寿命・形質と結びついている (Chabot and Hicks 1982、 Bazzaz 1984)。光合成特性と葉の寿命との関係は、植物季節と純一次生産量との関係 (Day, Jr. and Monk 1977)、当年枝の植物季節の観察結果から定性的な (丸山 1978, 1979) 考察が加えられた。また、北海道の落葉広葉樹については、当年生枝に着生する葉数の季節変化から、樹種特性が定量的に示された (Kikuzawa 1983)。

これらの研究によると、先駆性に富む樹種では、新葉の生産期間 (出葉期間)・落葉期間が長く、遷移の後期に出現する樹種では両期間とも短い。この傾向は熱帯林でも報告されている (Boojh and Ramakrishan 1982a,b)。

しかしながら、これらの研究は森林の遷移と樹種特性について、各構成樹種の光合成特性と葉の動態を調査したのみで、統一的に論じたものとは言い難い (菊沢 1986)。

### 1-3. 研究の手順

本報告では、始めに、個々の樹木の光合成特性と環境との関係を論じる。次に、主要な落葉広葉樹全体について、エネルギーの供給源であり、かつストレス源でもある光環境に対して、光合成の順化・適応能力を論じる、いわゆる環境生理学的解析 (Fitter and Hay 1981) を行なう。この解析によって、様々な樹種からなる広葉樹林の動態を、落葉広葉樹の光合成特性を通じて、枝レベル、個体レベル、群落レベルへと解析することを試みた。

本論文の構成を、以下に示す。

- 1) 切断材料を用いた光合成・呼吸速度の測定方法に関して検討を行なう (第2章)。
- 2) 代表的広葉樹14種について、葉の発達と光合成・呼吸速度の季節変化の概要を把握する (第3章)。
- 3) 個葉の生長と光合成・呼吸速度の経時変化から、樹種特性を比較する適期を決定する (第4章)。
- 4) 落葉広葉樹30種の光-光合成速度関係と葉形質との関係について調べる (第5章)。
- 5) 天然林に於ける主要広葉樹の光合成特性と生育地との関係について、生



物経済学的考察を行なう。さらに、広葉樹二次林の取り扱い方について、その着眼点と問題点を提起する（第6章）。

各章ごとの実験期間、対象樹種数、樹種名を表-1・1に示す。なお、本研究では、光合成速度は純光合成速度（見かけの光合成速度）を、呼吸速度は暗呼吸速度を意味する。なお、光呼吸速度については、測定方法が確立していない（Schaedle 1975、村田 1980）ので言及しない。

また、巻末の附表-1・1に、本論文中で用いる記号と単位の一覧を示す。

表-1・1 各章における測定期間と測定材料の一覧

章	測定項目	測定期間	測定樹種数	種名
2	切り枝による光合、 成・呼吸速度測定 法の検討	1982年～1985年	3	ダケカンバ、ウダイカ ンバ、シラカンバ
		1984年～1986年	30	*
3	樹冠葉色の観察	1984年	30	*
3	クロロフィル含量、 比葉面積重、光合 成・呼吸速度の季 節変化の測定	1984年～1986年	14	ドロノキ、ヤマナラシ、 エゾノバッコヤナギ、 ケヤマハンノキ、ハン ノキ、ダケカンバ、ウ ダイカンバ、シラカン バ、アサダ、サワシバ、 ミズナラ、イタヤカエ デ、オオバボダイジュ、 ヤチダモ
3	温度-光合成速度 関係の測定	1984年	8	ドロノキ、ケヤマハン ノキ、エゾノバッコヤ ナギ、ウダイカンバ、 アサダ、ミズナラ、オ オバボダイジュ、ヤチ ダモ
3	葉の解剖特性の季 節変化の測定	1986年	6	ドロノキ、ケヤマハン ノキ、ウダイカンバ、 アサダ、ミズナラ、オ オバボダイジュ
4	葉の生存曲線の作 製と個葉の光合成 呼吸速度の測定	1985年	6	ウダイカンバ、シラカ ンバ、アサダ、サワシ バ、イタヤカエデ、ヤ チダモ
5	光-光合成速度関 係の測定	1984年～1986年	30	*

\*：樹種名

オニグルミ、ドロノキ、ヤマナラシ、エゾノバッコヤナギ、ケヤマハンノキ、ハンノキ、ヤエガワカンバ、ダケカンバ、ウダイカンバ、シラカンバ、サワシバ、アサダ、ブナ、ミズナラ、ハルニレ、オヒョウ、ホオノキ、カツラ、エゾヤマザクラ、シウリザクラ、アズキナシ、ナナカマド、イヌエンジュ、イタヤカエデ、ヤマモミジ、シナノキ、オオバボダイジュ、ハリギリ、ミズキ、ヤチダモ

## 第2章 切り枝による光合成・呼吸速度測定法の検討

### 2-1. 目的

樹木は個体サイズが大きいため、苗木を除いて、測定環境を厳密に制御した測定を行なうためには切断材料を用いることになる。しかしながら、これまで光合成・呼吸速度の測定に関して、材料を切断することの影響を調べた例は少ない（根岸・佐藤 1955, Koike and Sakagami 1984, Koike 1986a）。また、得られたデータの信頼性の検討も十分とはいえない。

このために本章では、光合成・呼吸速度測定において、切断材料を利用できるかどうかを検討した。まず、苗木を用いて切断の影響をモデル的に調べ、次に、北海道天然林で高木層を構成する主要広葉樹30種類について、切断部位、材料の採取時刻と切断材料の機能持続時間について検討する。

### 2-2. 材料と方法

#### 2-2-1. 調査地の概要

##### 【位置と土壌条件】

調査は林業試験場北海道支場の樹木園、実験林で行なった。調査地は石狩平野の西南部（北緯42° 58'、東経 141° 23'、海拔高146 m）で札幌市の南部に位置している。土壌表層は黒色土（B<sub>2b</sub>型、B<sub>2E</sub>型）で、下層には通気性、透水性の悪い洪積世野幌層の風化物が堆積している（林業試験場北海道支場 1983）。

##### 【気象条件】

実験林の気象観測露場での観測結果では、年平均気温 6.9℃、月平均気温の最高値は20℃（8月）、最低値は-6.3℃（1月）で、温量指数は62月・℃である。また、根雪の期間は11月下旬から4月中旬の約145日間である（林業試験場北海道支場 1983）。

図-2・1に、調査期間である1984~1986年の10日ごとの旬別最高・最低気温並びに降水量を示す。比較のために、1974年（林試北海道支場の移転時）から1983年までの、4月下旬から11月上旬の旬別の最高・最低気温と降水量の平均値を併せて示す。1984年は例年より気温は高く、降水量が少なかった。また、1985年も例年より8月の気温が高く、降水量も少なかった。1986年は例年より7月までの気温が低かったが、降水量はほぼ平年並であった。

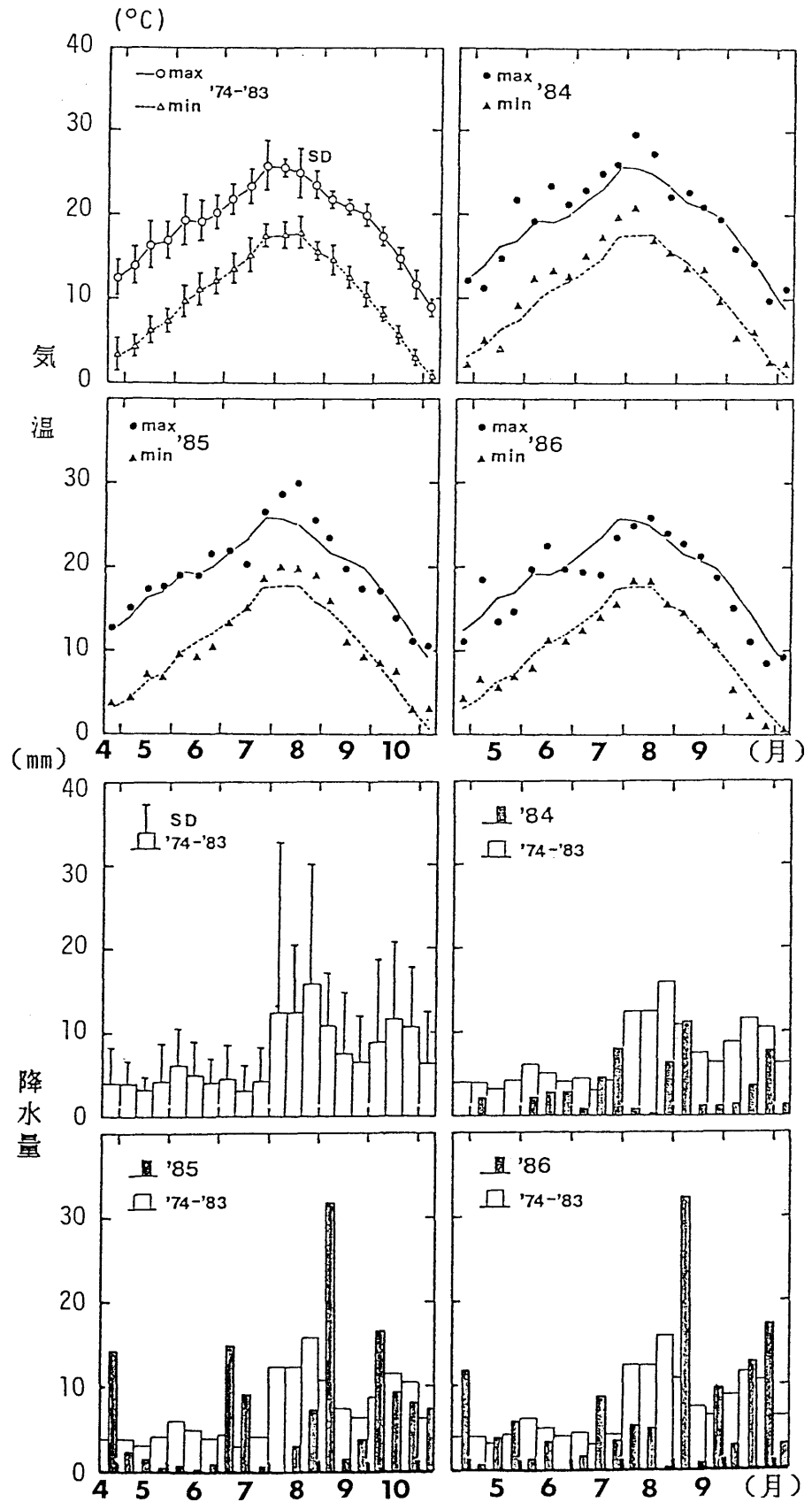


図-2・1 羊ヶ丘実験林における旬別の気温と降水量の変化（1974年～1983年）と1984年から1986年の気温と降水量の旬別変化  
縦線は標準偏差（SD）を示す。

図-2・2に1974年から1983年までの気温と降水量の変動係数と、旬別の平均値を示す。変動係数は最高気温では0.2付近で推移した。最低気温の場合、5月中旬から10月上旬までは0.2~0.3で、4月下旬と10月下旬以降では0.4以上になった。

降水量の変動係数は6月に最低になり、8月上旬が最高になった。6月には5.5 mm程度の雨が毎年期待され、8月上旬は台風による降水量の影響が認められた。また、8月中旬から9月上旬にかけては、毎年12 mm程度の雨が期待される。

### 2-2-2. 研究材料

#### 【苗木】

苗木の材料としては、散孔材のウダイカンバ、イタヤカエデと環孔材のミズナラ、ヤチダモの1年生苗を素焼きの鉢(18 cm径)に植えて用いた。実験に供するまで苗畑に鉢のまま埋め、灌水を適宜行なった。

種子の産地は、ウダイカンバとヤチダモは中富良野、ミズナラは伊達、イタヤカエデは羊ヶ丘であった。

#### 【成木】

15~40年生(以降、成木)の材料は、ヤエガワカンバを除いて、林試北海道支場内の樹木園と実験林の植栽木である。ヤエガワカンバの材料は農林水産省北海道林木育種場(江別市)のクローン集植場の植栽木から得た。材料の詳細については表-2・1に示す。いずれも地上150~250 cm付近の、陽樹冠の枝を50~80 cmに切断し、直ちに水切りをして実験室に搬入した。

各樹種の材の解剖特性は、貴島ほか(1962)を参考にした。なお、当年枝付近の解剖切片の写真(サフラニンとファスト・グリーンによる二重染色)を付図として巻末に示す。

### 2-2-3. 実験方法

#### 【測定期間】

カンバ類(ダケカンバ、ウダイカンバ、シラカンバ)の測定は、1982年~1985年に行なった。表-2・1に掲げた30種については、1984年~1986年に測定した。

#### 【苗木での測定】

図-2・3に示す条件下で光合成・呼吸速度を測定した。まず、鉢植え材料

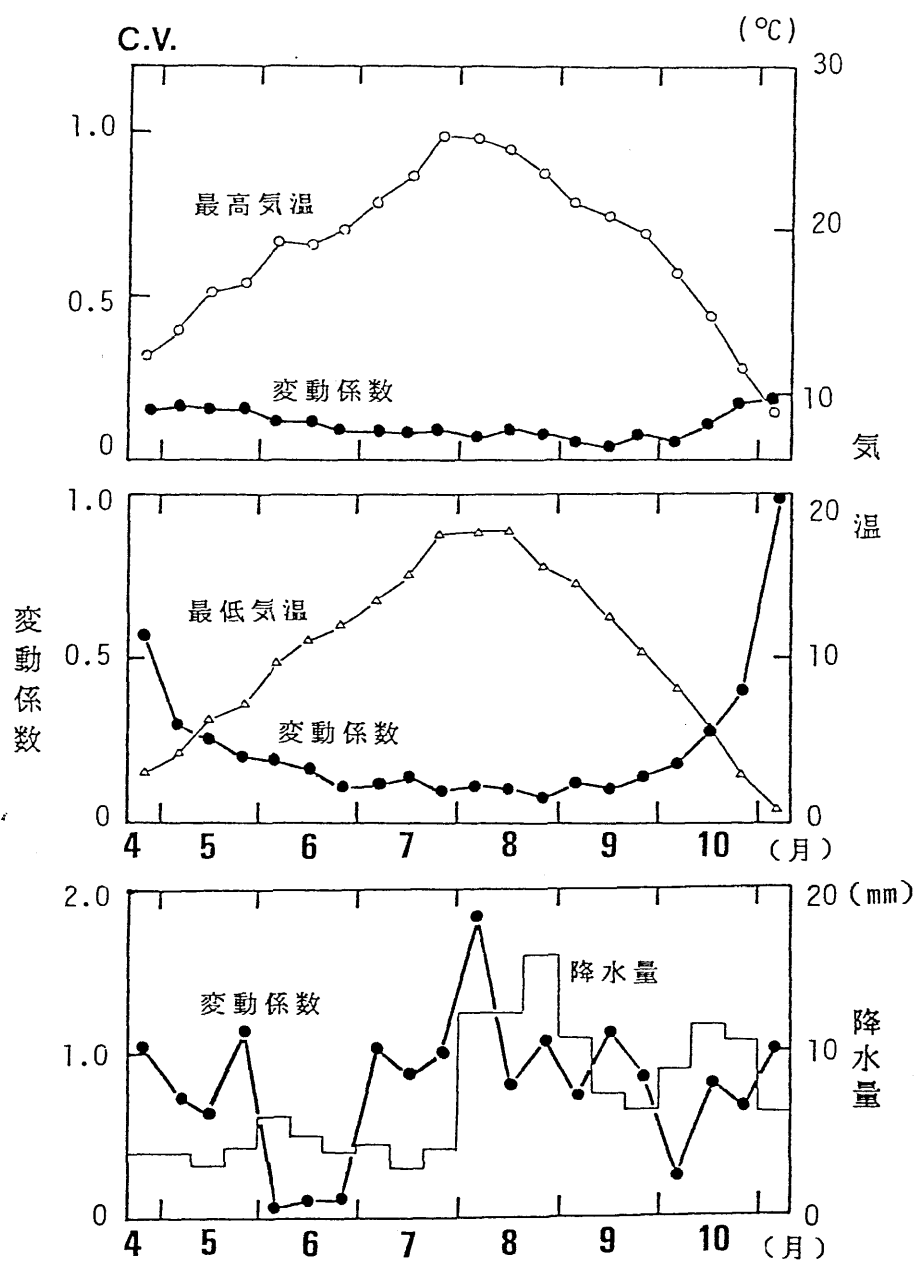


図-2・2 羊ヶ丘実験林における気温と降水量の変動係数 (C.V.) の旬別変化 (1974年~1983年)

表-2・1 材料の学名、和名、略号、胸高直径、樹高の一覧

学名	和名	(略号)	樹齡	胸高直径 (cm)	樹高 (m)
<i>Juglans ailanthifolia</i> Carr.	オニグルミ	(Ja)	18	5.8	4.2
<i>Populus maximowiczii</i> A. Henry	ドロノキ	(Pm)	25	17.2	12.5
<i>Populus sieboldii</i> Miq.	ヤマナラシ	(Ps)	15	10.6	6.3
<i>Salix hultenii</i> Floderus var. <i>angustifolia</i> kimura		(Sh)	15	8.5	5.4
<i>Alnus hirsuta</i> Turcz.	ケヤマハンノキ	(Ah)	25	13.5	5.8
<i>Alnus japonica</i> Steud.	ハンノキ	(Aj)	25	13.0	5.7
<i>Betula davurica</i> Pall.	ヤエガワカンバ	(Bd)	35	12.1	5.9
<i>Betula ermanii</i> Cham.	ダケカンバ	(Be)	15	5.8	4.7
<i>Betula maximowicziana</i> Regel	ウダイカンバ	(Bm)	15	13.0	8.2
<i>Betula platyphylla</i> Sukatch. var. <i>japonica</i> Hara		(Bp)	15	13.8	8.5
<i>Carpinus cordata</i> Blume	サワシバ	(Cc)	30	9.2	5.2
<i>Ostrya japonica</i> Sarg.	アサダ	(Oj)	30	9.2	5.2
<i>Fagus crenata</i> Blume	ブナ	(Fc)	30	11.4	6.3
<i>Quercus mongolica</i> Fisch. var. <i>grosseserrata</i> Rehd. et Wils		(Qm)	35	21.7	7.5
<i>Ulmus davidiana</i> Planch. var. <i>japonica</i> Nakai		(Ud)	35	15.9	7.5
<i>Ulmus laciniata</i> Mayr.	オヒョウ	(Ul)	35	12.2	6.0
<i>Magnolia obovata</i> Thunb.	ホオノキ	(Mo)	35	18.5	8.0
<i>Cercidiphyllum japonicum</i> Sieb. et Zucc.	カヅラ	(Cj)	30	11.2	5.6
<i>Prunus sargentii</i> Rehd.	エゾヤマザクラ	(Psa)	15	8.0	6.5
<i>Prunus ssiiori</i> Fr. Schm.	シウリザクラ	(Pss)	30	9.5	6.9
<i>Sorbus alnifolia</i> C. Koch	アズキナシ	(Sa)	30	10.0	5.1
<i>Sorbus commixta</i> Hedl.	ナナカマド	(Sc)	15	5.5	4.2
<i>Maackia amurensis</i> Rupr. et Maxim. var. <i>buergeri</i> C. K. Schn.		(Ma)	35	13.0	6.2
<i>Acer mono</i> Maxim.	イタヤカエデ	(Am)	40	12.1	6.0
<i>Acer palmatum</i> Thunb. var. <i>matsumurae</i> Makino		(Ap)	40	12.2	4.8
<i>Tilia japonica</i> Simonkai	シナノキ	(Tj)	35	17.1	4.5
<i>Tilia maximowicziana</i> Shirasawa	オオバボダイジュ	(Tm)	35	18.3	7.8
<i>Kalopanax pictus</i> Nakai	ハリギリ	(Kp)	15	7.5	5.0
<i>Cornus controversa</i> Hemsl.	ミズキ	(Co)	40	25.2	9.5
<i>Fraxinus mandshurica</i> Rupr. var. <i>japonica</i> Maxim.	ヤチダモ	(Fm)	25	18.7	8.8

学名の配列は伊藤 (1972) による。樹齡には苗齡は含まない。

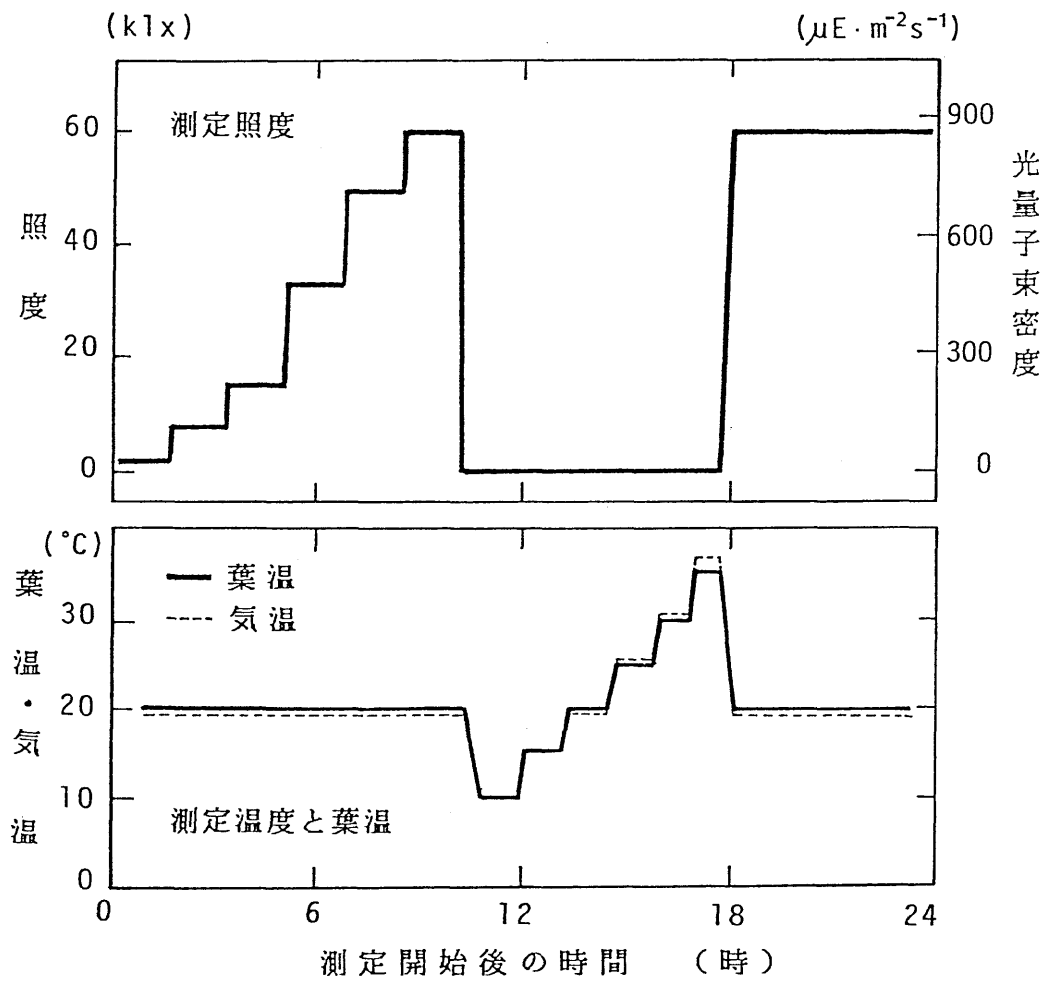


図-2・3 人工光室での測定条件の例



の光合成・呼吸速度を測定した。次に、苗木の主軸を0.3 klx, 20℃の条件下で地際から切断し、直ちに切り口を水中に入れて再び切断し、水切り処理を行った。その後、最初の条件で再び光合成・呼吸速度を測定した。

切断材料の機能持続時間を推定するために、測定開始から9～10.5時間後（A）と18時間以降（B）に、葉温 $20 \pm 1$ ℃、葉面での照度を61 klx（光量子束密度、 $860 \mu E \cdot m^{-2} s^{-1}$ ）に設定して、（A）と（B）の両方の光合成速度測定値を比較した。この値を回復率（%）として、次のように定義する。

$$\text{回復率} = \frac{B}{A} \times 100 \quad (1)$$

A：測定開始から9～10.5時間後の光合成速度

B：測定開始から18時間後の光合成速度

回復率の値が90%以上に達した材料は、光合成・呼吸速度の測定において材料切断の影響がなかったものと判断した。さらに、呼吸速度測定後に、再び上記の光量子束密度、温度条件にした場合、光合成速度の最高値の90%の値に達するまでの時間（ $T_{90}$ ）を測定した。 $T_{90}$ は気孔開度と関係し、葉の水ストレスの状態を推定する指標の一つとなる（Koike and Sakagami 1984）。

#### 【成木での測定】

成木の場合、苗木のモデル実験で定義した回復率を90%以上にするため、以下5つの処理を行った。これらの各測定の手順は、図-2・4に示す。

##### <測定-1>

午前8時～9時の間に採取した1年生枝を、繰り返して水切りした。吸水面を拡大するために斜めに切断した。切り口を水道水を満たした吸水ピンに挿入して給水した。

##### <測定-2>

<測定-1>と同時刻に採取した材料のうち、回復率が90%に達しなかった材料については、葉柄部から水中で切断して<測定-1>と同様の検討をした。以下の測定には、吸水ピンからは、イオン交換水を沸騰させて得た脱気水を供給した。

##### <測定-3>

<測定-2>において回復率が90%に達しなかった樹種は、測定前日の日没2時間後に材料を採取し、1年生枝部分または葉柄部で切断して<測定-1>と同様の検討をした。

切り枝による落葉広葉樹高木の  
光合成測定法

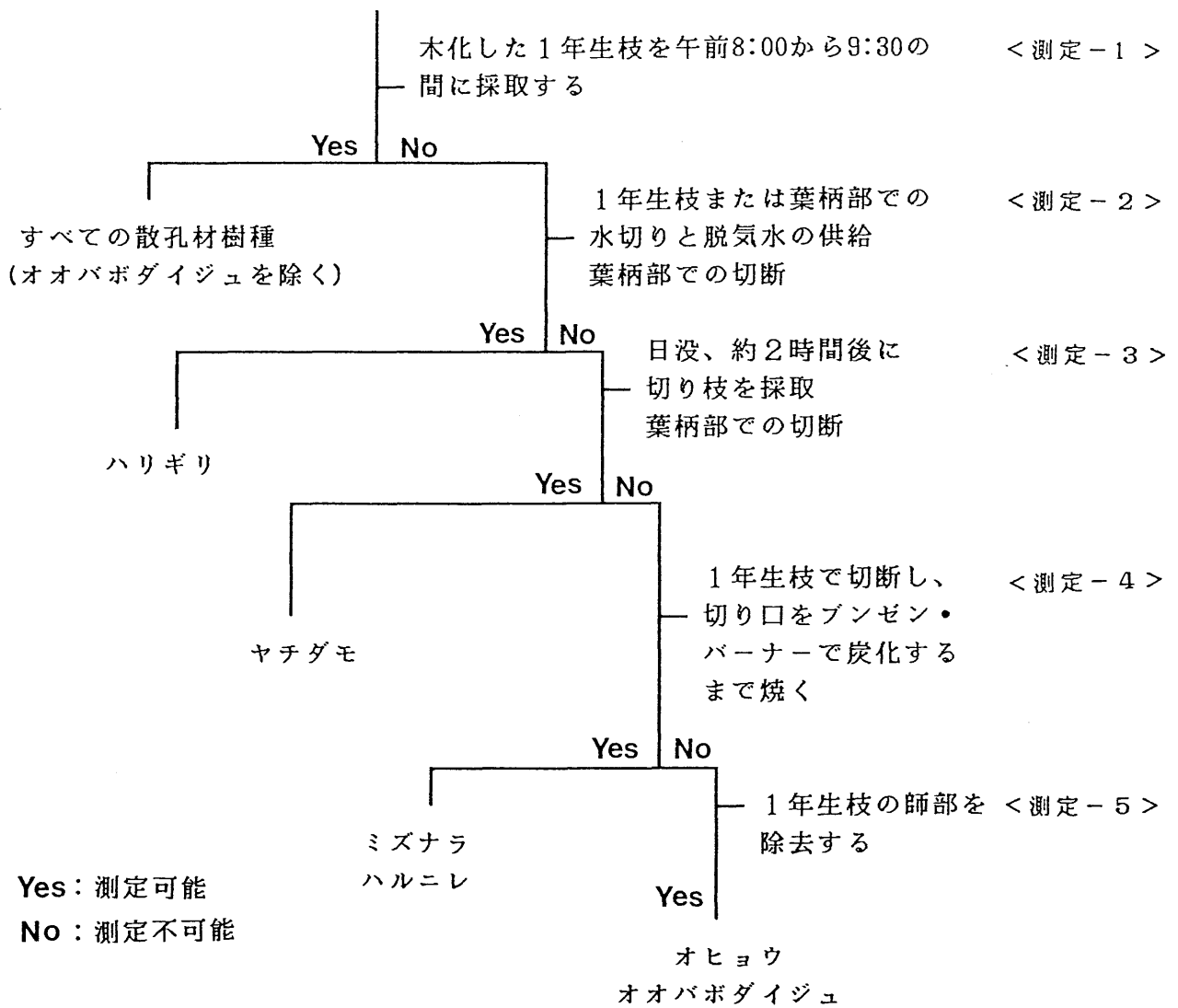


図-2・4 回復率を90%以上にする手順（切り枝による光合成・呼吸速度測定法）

詳細はKoike (1986a) を参照。

#### <測定 - 4 >

<測定 - 3 >において回復率が90%に達しなかった樹種は、1年生枝部分を水中で切断後、直ちにガスバーナーで切り口を炭化するまで焼いた。以下、<測定 - 1 >と同様の検討をした。

#### <測定 - 5 >

<測定 - 4 >において回復率が90%に達しなかった樹種は、1年生枝部分の節部を切り口から約3 cmまで剥ぎ取り、以下、<測定 - 1 >と同様の検討をした。なお、これらの測定は、主に1984年に実施した。ミズナラとオヒョウについては、1986年に再度<測定 - 5 >の検討した。

#### 【測定方法】

光合成・呼吸速度の測定には赤外線ガス分析器 (URA 2S、URA 106) を用いた通気式の同化箱法を採用した。ここでは、Higginbotham and Strain (1976) にならい、ポリエチレン製の袋 (25 x 20 cm) とアクリル製の箱 (18 x 20 x 2 cm) を同化箱として適宜用いた。

測定システムの概略図を図 - 2・5 に示す。測定条件は林試北海道支場の生物環境調節実験棟にある人工光室 (Koito KG) によって制御した。光源は陽光ランプ (400 w) が16本、水銀ランプ (200 w) が6本、白熱燈 (200 w) が8本、蛍光燈 (80 w) が16本である。

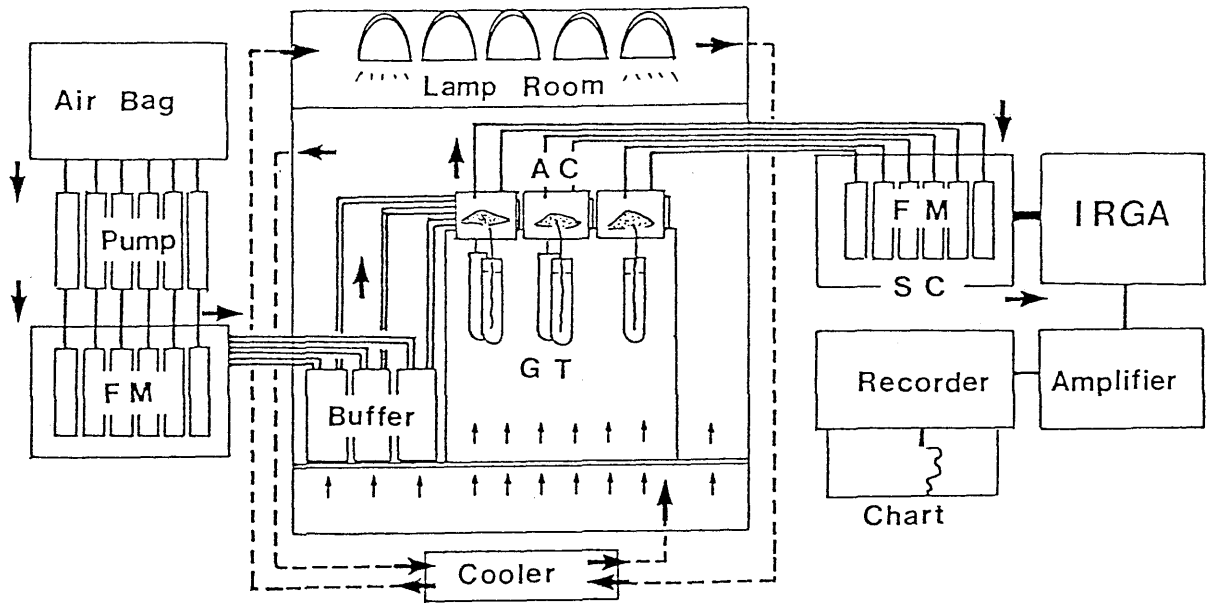
光環境の測定には光量子センサー (LI-190SB) と照度センサー (LI-190) を用いた。人工光室内の照度 (I) と光量子束密度 (光合成有効放射量、PPFD) との間には、直線関係があった (図 - 2・6)。両者の関係は、次式で表わすことができる。

$$\text{PPFD} (\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) = 13.99 \times I (\text{klx}) + 0.05 \quad (\gamma^2 = 0.99) \quad (2)$$

この関係は、Björkman (1981) の総説に示された、照度と光量子束密度との関係に、ほぼ一致する。

光合成・呼吸速度の値は、同化箱の入り口と出口の炭酸ガス濃度の差から算出した。光合成・呼吸速度の値は、従来の値と比較できるように、同化箱中の材料が常に 300ppm の空気に触れていたと仮定して、炭酸ガス濃度の補正 (戸塚 1966) を行なった。

測定用の空気は、エアバッグ (27 m<sup>3</sup>) に蓄えたものを用いた。流量は同化箱内が常に陽圧になるように調整した。即ち、苗木の場合では、5 l・min<sup>-1</sup> で、成木では、8 l・min<sup>-1</sup> とした。赤外線ガス分析器の分析部分へのサンプル・ガスの採集流量は 1 l・min<sup>-1</sup> とした。



- IRGA : 赤外線ガス分析器
- FM : 流量計
- AC : 同化箱
- SC : サンプル採取器
- GT : 給水管

図-2・5 炭酸ガス濃度分析装置の模式図

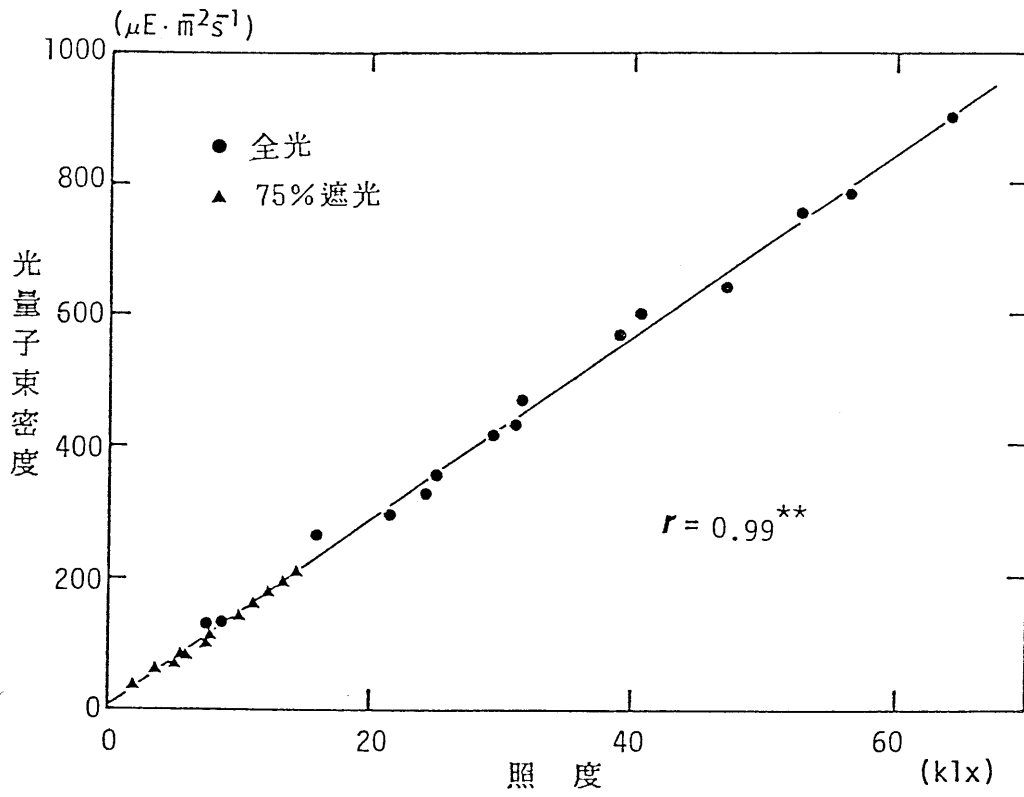


図-2・6 人工光室内の照度と光量子束密度との関係  
 照度はLI-190で、光量子束密度はLI-190SBで測定した。

光合成速度の計算は(3)式で、呼吸速度の計算は(4)式で行なった。

$$P_n = 60 \times V \times \Delta C \times \frac{273}{273+t} \times \frac{44.0}{22.4} \times \frac{100}{A} \times \frac{600}{a+b} \times 10^{-6} \quad (3)$$

$$R = 60 \times V \times \Delta C \times \frac{273}{273+t} \times \frac{44.0}{22.4} \times \frac{100}{A} \times 10^{-6} \quad (4)$$

$P_n$  : 純光合成速度 ( $\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ )

$R$  : 暗呼吸速度 ( $\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ )

$a$  : 同化箱の入り口の  $\text{CO}_2$  濃度 (ppm)

$b$  : 同化箱の出口の  $\text{CO}_2$  濃度 (ppm)

$\Delta C$  : 同化箱の入り口と出口の  $\text{CO}_2$  濃度差 ( $a-b$  ppm)

$V$  : 流量 ( $\text{l} \cdot \text{min}^{-1}$ )

$t$  : 測定時の流量計の温度 ( $^{\circ}\text{C}$ )

$A$  : 葉面積 ( $\text{cm}^2$ )

切り枝状の材料の光合成・呼吸速度を測定した後、葉を除いて枝部の呼吸速度を求めて先の値から加減し、以下のように葉の光合成・呼吸速度を算出した。

(葉の光合成速度) = (葉 + 当年枝の光合成速度) + (当年枝の呼吸速度)

(葉の呼吸速度) = (葉 + 当年枝の呼吸速度) - (当年枝の呼吸速度)

なお、光合成・呼吸速度を S I 単位 (国際単位) に換算するには、次の関係が利用できる。

$$(\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}) = 0.631 \times (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}) \quad (5)$$

この関係の誘導は付録に示した

光合成・呼吸速度測定後、自動面積計 (林電工 AAM-5) により葉面積を測定し、 $85^{\circ}\text{C}$  で 48 時間以上乾燥して葉乾重を求めた。上述の各測定はすべて 5 回以上繰り返し、その平均値で示した。

### 2-3. 結果

図-2・7には切断処理前後の苗木の光合成・呼吸速度の経時変化を示す。ウダイカンバとイタヤカエデでは切断前後で、光合成・呼吸速度にはほとんど差が認められなかった。しかし、ミズナラとヤチダモでは、切断前と後の光合

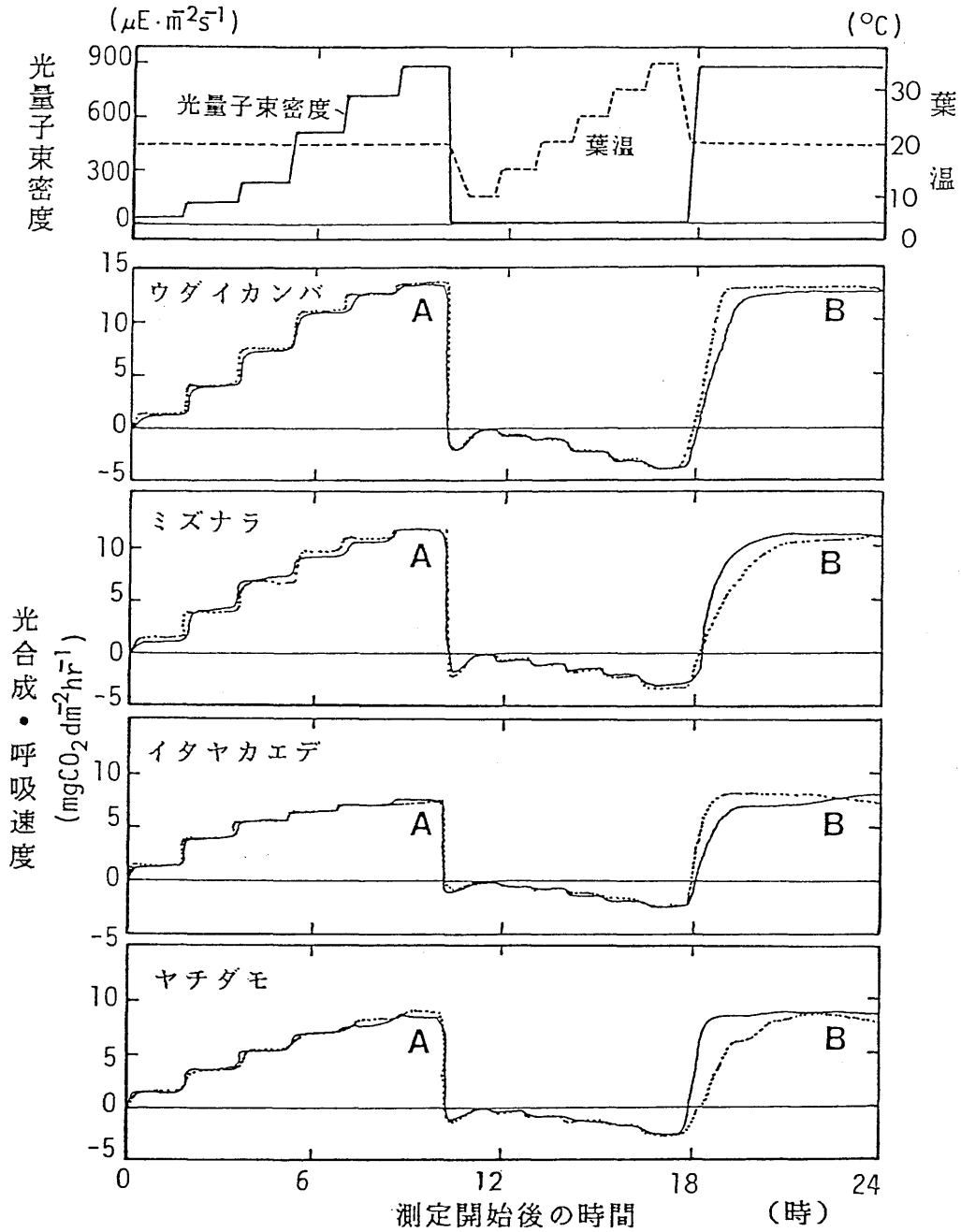


図-2・7 主軸切断前後の苗木の光合成と呼吸速度の経時変化

— : 切断前の光合成・呼吸速度

- - - : 切断後の光合成・呼吸速度

A : 最高照度 (61 klx) での光合成速度 (第1回目)

B : 最高照度 (61 klx) での光合成速度 (第2回目)

成・呼吸速度の値の間に10%未満の差が認められた。

$T_{90}$ の値はウダイカンバとイタヤカエデでは、切断前の値より後の値の方がやや短かった。ミズナラとヤチダモでは、切断前の値より後の値の方がやや長かった。

図-2・8に $T_{90}$ と回復率との関係を示す。アズキナシを除いて、散孔材の $T_{90}$ はいずれも環孔材より短く、大部分の回復率は95%以上、120%未満の値を示した。これとは反対に環孔材の $T_{90}$ は散孔材より長く、大部分の樹種では<測定-1>の方法では、回復率が90%以上にならないものが多かった。

個々の樹種について見ると、<測定-2>ではハリギリが葉柄部、<測定-3>ではヤチダモが葉柄部切断の方法で、回復率は90%以上になった。また大部分の環孔材は<測定-3>の1年生枝部切断の方法で、 $T_{90}$ が短くなり、回復率が90%以上に達した。

ミズナラとハルニレでは、切り口を焼く<測定-4>の方法を採用すると、回復率が90%以上に達した。

<測定-3, 4>の方法では、オオバボダイジュとオヒョウの切り口付近が、寒天状の物質で覆われたため、<測定-5>のように、それらの切り口付近の師部を削除することで、回復率が90%以上になった。

#### 2-4. 考察

散孔材と環孔材では水の通導経路が異なる。散孔材ではラセン状に、環孔材では木部の一部を通して、直線的に水が輸送される(Zimmerman 1975)。環孔材の道管径は散孔材ものより太く、しばしば、道管が気泡によって塞がれる(佐伯 1972)。しかし、散孔材では水がラセン状に輸送されるため、一部の道管が閉塞されても、別の道管を経由して通水される(Zimmerman 1975)。

これらの理由により、散孔材は環孔材より、切り枝による光合成測定が容易に行なえるものと考えられる。水ポテンシャルの日変化によると、水ポテンシャルの値は、明け方が最も小さく、日没後から徐々に小さくなる(小池・弓場 1986)。従って、材料を日没後に採取した場合、回復率が高くなるのは、切り枝の水ポテンシャルの値が小さくなり、葉の水分状態が良好に保たれるためと思われる。なお、アズキナシの $T_{90}$ の値が大きい理由はわからなかった。

以上のように、切り枝での光合成・呼吸速度測定は可能であった。また、得られた測定値は回復率を目安にして、信頼性があると判断した。



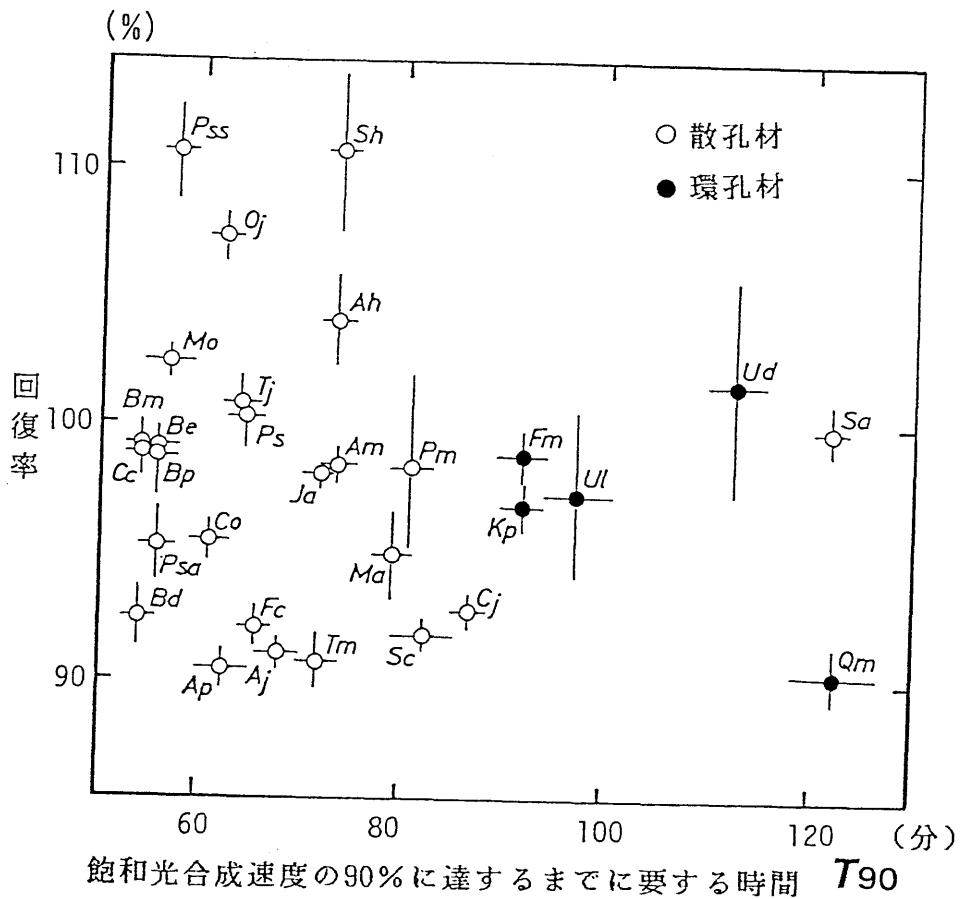


図-2・8 飽和光合成速度の90%に達するまでに要する時間 ( $T_{90}$ ) と回復率との関係

材の区分は貴島ほか (1962) による。

縦、横の棒はそれぞれ標準誤差を示す。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

## 第3章 葉の発達と諸機能の季節変化

### 3-1. 目的

シュートは原(1984)によると、葉と莖(当年枝)からなり、光合成能力・樹冠の発達と密接に関係している(Saeki 1959, 1960, Horn 1971, Schulze et al. 1986、Koike [F.] 1986)。このシュートの生長過程について、いくつかの類型化がなされてきた。

北米の落葉広葉樹では、遷移系列において先駆性に富む樹種では、極相的樹種より、シュートの伸長期間が長い(Kozlowski 1964, Marks 1975, Bicknell 1983)。同様の傾向が熱帯多雨林の構成樹種でも報告されている(Boojh and Ramakrishan 1982a, b)。

我が国の豪雪地帯ブナ林の構成樹種では、一斉に開葉するブナ(*Fagus*)型、順次開葉するドロノキ(*Populus*)型と、これらの中間型であるオオバクロモジ(*Lindera*)型が認められている。ドロノキ型では、ブナ型より当年枝の伸長期間が長いことが報告されている(丸山 1978)。

北海道の樹種では、当年枝一本当たりの着葉数の季節変化が示された。これを基にして、開葉型が類型化された。即ち、先駆樹種に見られる順次開葉型、極相的樹種に見られる一斉開葉型、これらの中間型に大別された。これらの開葉型は、環境条件をこれらの樹種がどのように利用しているのかを反映している(Kikuzawa 1983)。

この章では、これまで考察だけに終始していたシュートの発達と、光合成能力との関係(Marks 1975, 丸山 1978, Bicknell 1983, Kikuzawa 1983)を、実測値に基づいて説明することを目的とした。

このために、シュートの形成から老化の過程を、葉の開葉過程と光合成能力の発達過程の面から把握した。測定は、次の手順で行なった。

- 1) 樹冠の葉色の変化を観察する。
- 2) 諸機能の季節変化の概要を把握するために、測定対象の葉位を選定する。
- 3) 樹冠の葉色の変化を、葉のクロロフィル含量として表示する。
- 4) 比葉面積重と葉の解剖特性の季節変化を説明する。
- 5) 光合成適温(純光合成速度の最高値を実現する温度)を決定する。
- 6) 飽和光合成速度(光合成適温下、光飽和時の純光合成速度)、光合成適温下の呼吸速度の季節変化を測定する。

## 3-2. 材料と方法

### 3-2-1. 研究材料

#### 【測定した樹種】

用いた材料は、当年枝の伸長と葉の展開のパターンが樹種の光合成特性との関係が深いことから (Saeki 1959, 1960、Marks 1975、丸山 1978)、Kikuzawa (1983) の示した主要広葉樹41種の開葉様式のうち、ミズキ型を除く、すべてを代表する14樹種とした。これらを表-3・1に掲げる。

開葉のタイプは、新葉の生産期間と当年枝の伸長期間を基準にすると、次の二つに大別できる。

1) 順次開葉タイプ：新葉を次々に展開し、当年枝の伸長期間が長い樹種

2) 一斉開葉タイプ：新葉を一斉に開葉し、当年枝の伸長期間が短い樹種  
14樹種のうち、特に、ケヤマハンノキ、ウダイカンバ、ドロノキ、アサダ、ミズナラ、オオバボダイジュについては、葉の解剖特性を経時的に追跡した。また、上述の6樹種にエゾノバッコヤナギ、ヤチダモを加えて光合成適温を決定する材料とした。これら8樹種は、上述の14樹種の開葉様式すべてを代表している (表-3・1)。

#### 【測定対象にした葉位の定義】

14樹種について、葉の諸機能の最大値の季節変化を把握するために、測定の対象とした葉位の葉 (「測定葉」) を定義する。即ち、順次開葉タイプの樹種については、開葉直後の葉と老化の進んだ葉を除いた葉位の葉を測定に供した (図-3・1の水玉模様の⊙が「測定葉」を意味する)。一斉開葉タイプの樹種については、生育後期には老化した葉を除いた。

光合成・呼吸速度測定葉については、比葉面積重、クロロフィル含量を測定した。また、同一材料の変化を追跡するために、クロロフィル含量と葉の解剖特性は、光合成・呼吸速度測定用の材料を得たシュートの、すぐ隣のシュートを決めておいて測定材料とした。

### 3-2-2. 葉の形質の測定

#### 【測定期間】

温度-光合成速度関係の測定は、1984年に行なった。クロロフィル含量、比葉面積重、光合成・呼吸速度の季節変化は、1984年~1986年に測定した。葉の解剖特性の季節変化は、1986年に測定した。

#### 【樹冠の葉色の観察】

表-3・1 開葉タイプに基づく測定材料の一覧

開葉タイプ	主軸の生長型	
	単軸分枝	仮軸分枝
<b>順次開葉タイプ</b>		
(順次開葉型)	* <u>ケヤマハンノキ</u> ▲	
(中間型)		
(異形葉型)		<u>シラカンバ</u> <u>ダケカンバ</u> * <u>ウダイカンバ</u> ▲
(一斉・ 順次開葉型)	<u>ヤマナラシ</u> * <u>ドロノキ</u> ▲ ハンノキ * <u>ヤチダモ</u>	* <u>エゾノバッコヤナギ</u> * <u>アサダ</u> ▲
<b>一斉開葉タイプ</b>		
(一斉開葉型)	* <u>ミズナラ</u> ▲ <u>イタヤカエデ</u>	サワシバ * <u>オオバボダイジュ</u> ▲

\_\_\_\_\_ : クロロフィル含量と炭酸ガス交換速度を測定した樹種

\* : 温度-光合成速度関係を測定した樹種

▲ : 葉の解剖特性の経時変化を観察した樹種

開葉型の ( ) 内の名称の分類は、Kikuzawa(1983)による。

主軸の生長型は、原(1984)による。

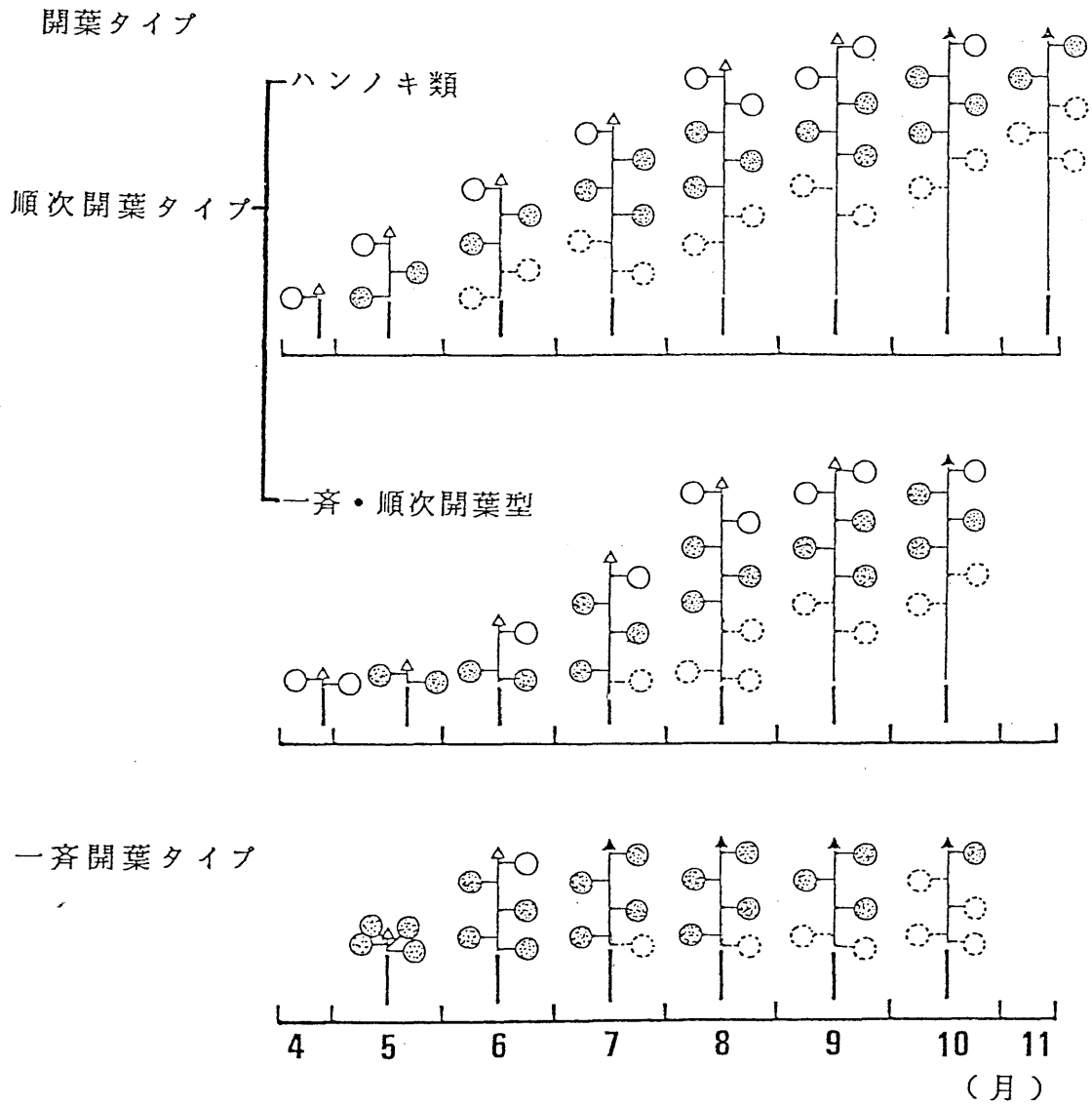


図-3・1 測定した葉位表示のための模式図  
未成熟の葉と老化した葉を除去して測定に供した。

- △: 伸長中のシュート
- ▲: 伸長を停止したシュート
- : 未成熟葉
- ⊙: 「測定葉」(測定材料)
- : 老化葉
- |: 前年枝

樹木園植栽木を対象に、葉色の変化を観察した。観察期間は、開葉期である4月中旬から7月上旬と、落葉期の9月中旬から10月上旬には、4～7日間隔で、7月中旬から9月上旬には、2週間々隔で、特に当年枝の発達に注目して葉色を観察した。

#### 【クロロフィル含量の測定】

クロロフィル含量は、同一材料について経時変化を追跡できるグリーン・メーター（フジ・フィルム GM-1）を用いて測定した。グリーン・メーターの指示値をクロロフィル含量に変換するために、各樹種の陽樹冠から「測定葉」を採取した（第2章の表-2・1に示した全樹種を対象）。

グリーン・メーターで葉の値を読み取った後、Mackinneyの方法(1941)を用いてクロロフィル含量を求めた。これらの値を用いて、グリーン・メーターの指示値とクロロフィル含量の間の検量線を作製した（図-3・3）。なお、測定部位は図-3・2に示した。グリーン・メーターによる測定と、Mackinneyの方法による抽出は、各々3回以上繰り返した。

#### 【比葉面積重の測定】

光合成・呼吸速度測定後、葉面積を自動面積計（林電工 AAM-5）で計測した。その後、85℃、48時間以上乾燥し、乾重量を測定して比葉面積重を算出した。

#### 【葉の解剖特性の観察】

材料を採取後、解剖切片を作り易くするため、7～40日間冷蔵庫（-0.5～+1.0℃）に保存した。切片の採取位置は、葉身の中央脈よりわずかに葉縁よりの葉肉部である（図-3・2）。この葉から、凍結ミクロトーム（Leitz）を用いて、厚さ15～20μmの切片を作製した。これらの切片をラクトフェノール酸性フクシンで染色し、光学顕微鏡によって葉の断面の観察を行なった。

図-3・4に、葉の断面図と各組織の名称を示す。葉の構成組織各層の厚さは、顕微鏡に装着した接眼マイクロメーターを用いて測定した。クチクラ層と表皮細胞は向軸、背軸両面に存在するが、表示は各層の厚さの向軸、背軸両面を加えた厚さとした。測定は各樹種5枚ずつとし、同一切片上の2箇所各層の厚さを計測した。

### 3-2-3. 光合成・呼吸速度の測定

#### 【光合成適温の決定】

まず、測定温度を一定に保って、測定照度を3段階（52, 32, 8.5 klx）に変化させた。次に、測定温度を低温から高温域へと移動させ、一定温度ごとに測

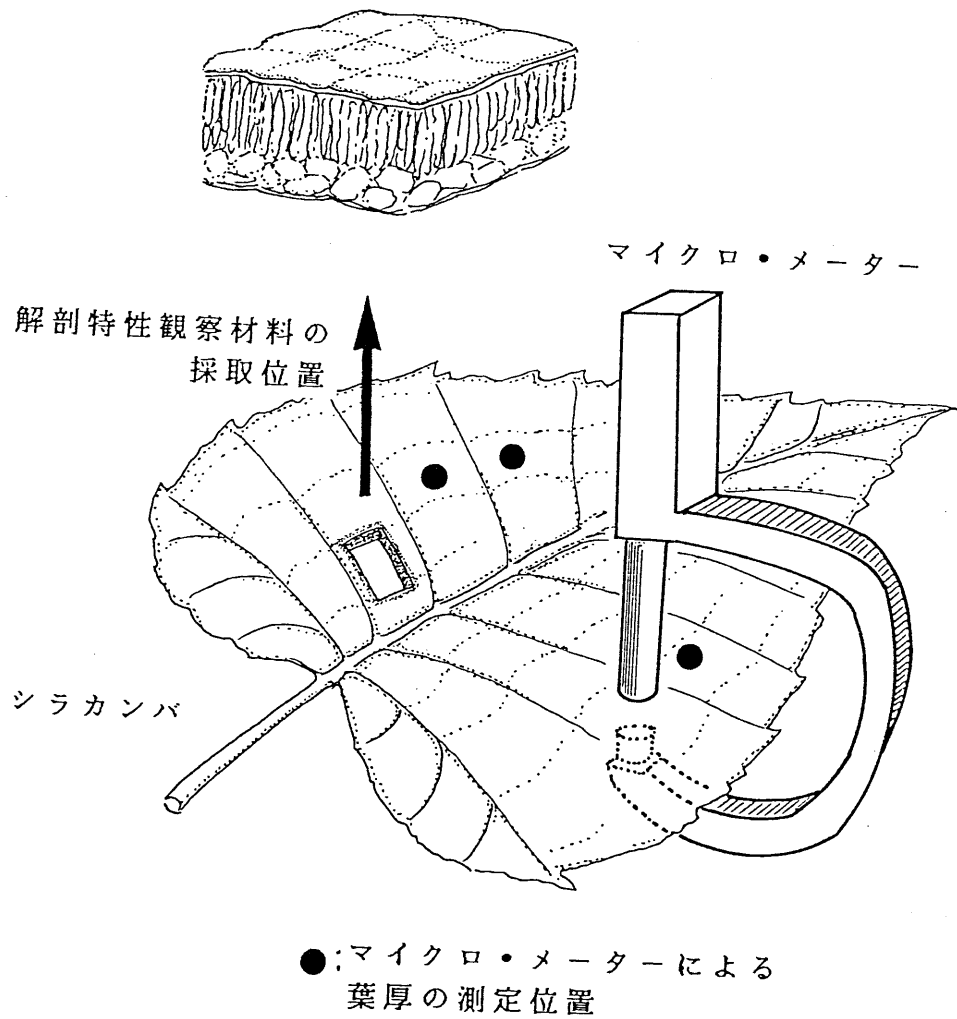


図-3・2 葉厚の測定位置と解剖特性の観察部位

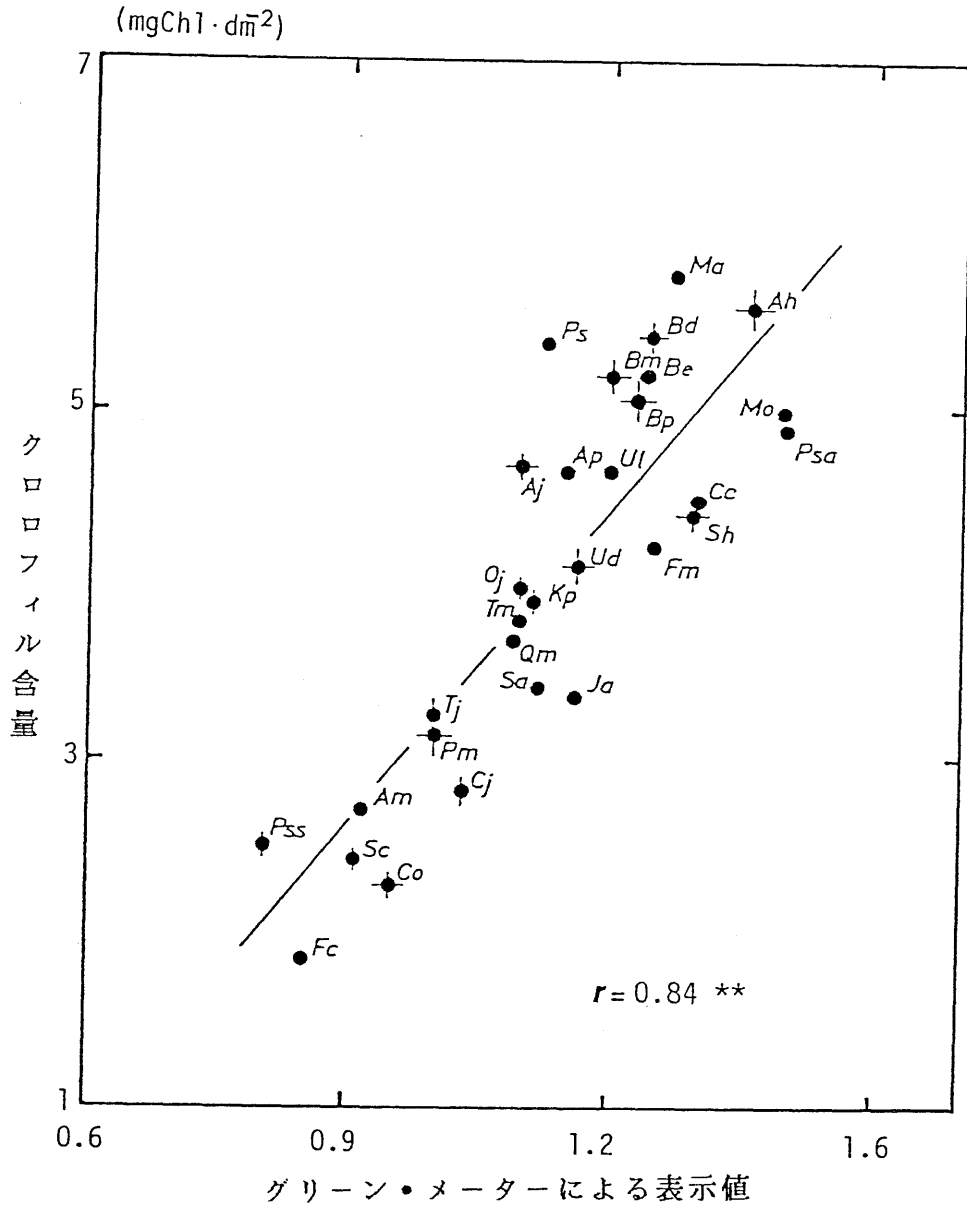


図-3・3 グリーン・メーターの表示値とクロロフィル含量の分析値との関係  
縦、横の棒は、それぞれ標準誤差を示す。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ



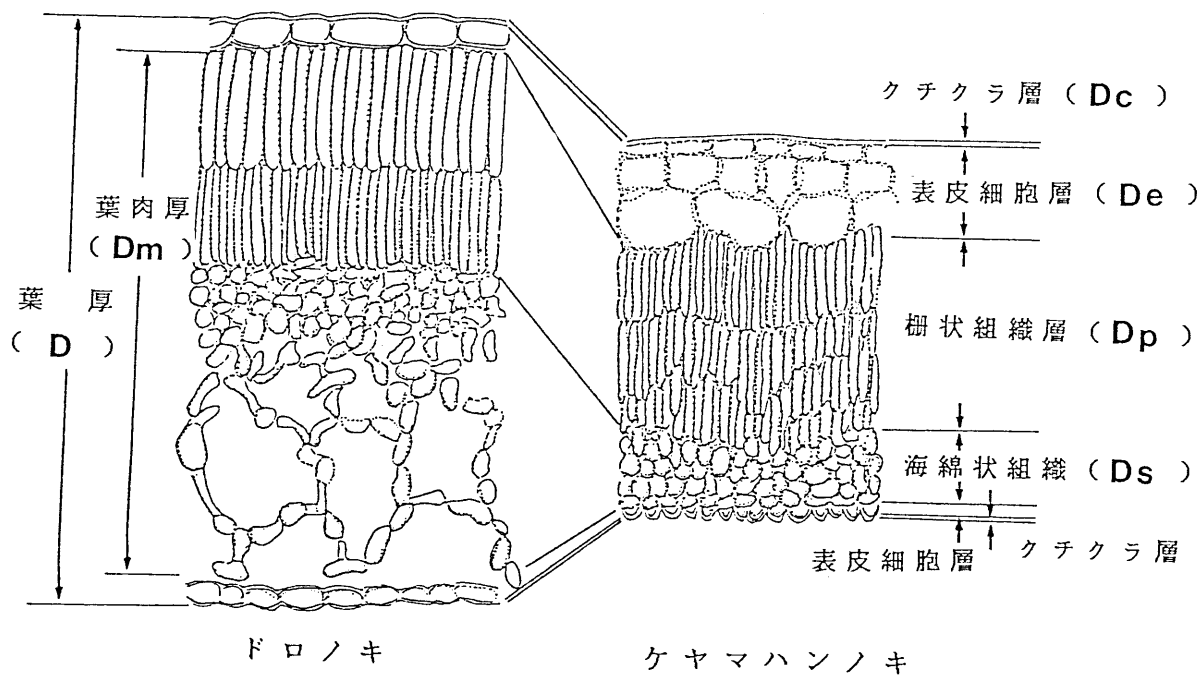


図-3・4 葉の縦断面図と各組織の名称

ドロノキとケヤマハンノキを例にした。

定照度を3段階に変化させた。この操作によって、光合成適温の変化の程度を解明した。

さらに、最高照度の下で求めた温度－光合成速度関係から、予備的に光合成適温を決めた（約20℃）。この葉温（約20℃）を保ちつつ、光源ランプと25%透過のフィルター（三菱油化製）を組み合わせて、低照度から高照度へと上げた。この操作によって、光－光合成速度関係を調べて、光飽和域を決めた。この光飽和の下で、測定温度を低温から高温域へと移動させ、光合成適温を決定した。

#### 【光合成・呼吸速度の測定】

測定方法は第2章と同じである。測定照度は光合成適温下（20℃）、飽和光合成速度を示す55 klxで、呼吸速度も光合成適温で測定した。流量はすべて8 l・min<sup>-1</sup>とした（小池・坂上 1982、小池 1985）。

### 3-3. 結果

#### 3-3-1. 葉の発達の季節変化

##### 【樹冠の葉色の季節変化】

樹冠全体の葉色の季節変化を図-3・5に模式的に示す。ここで、開葉期と落葉期を、次のように定義する。

開葉期：開葉から当年枝の伸長が停止するまでの期間。

落葉期：落葉が認められてから、落葉し終わるまでの期間。

なお、黄（紅）葉期を含む。

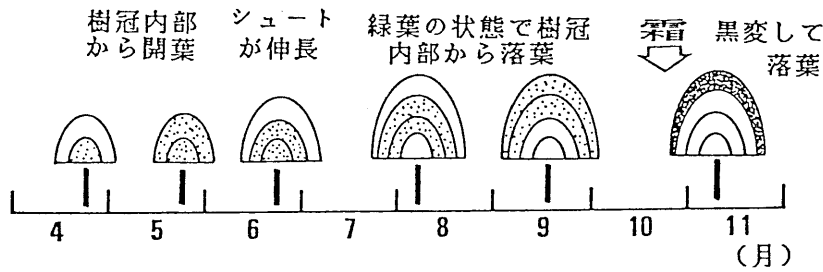
ハンノキ類とシラカンバの開葉期は、4月下旬から5月初頭、ダケカンバとシウリザクラの開葉期は5月上旬から認められた。他の樹種は、ヤチダモが5月下旬に開芽する以外は、5月中旬過ぎに認められた。全体としては、順次開葉タイプの方が、一斉開葉タイプより、開葉は早い傾向が認められた。

ケヤマハンノキとハンノキ（ハンノキ類）では、当年生枝の葉が全部展開し終わる前の7月下旬頃から、ほとんど黄化せずに落葉し始めた。また、11月中旬頃になっても樹冠の先端部には緑色の葉が着いていたが、最終的には霜によって黒変してから落葉した。

順次開葉タイプのシラカンバ属の各樹種と、カツラ、オニグルミ、エゾノバッコヤナギ、ドロノキ、ヤマナラシ、アサダ、オヒョウ、ハルニレ、ハリギリでは、8月中旬頃から、樹冠内部の老化した葉から、順次黄化して落葉し始めた。最終的には11月上旬ですべて落葉した。

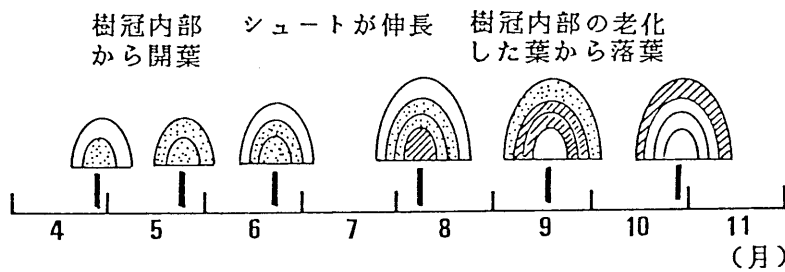
ハンノキ類

樹種



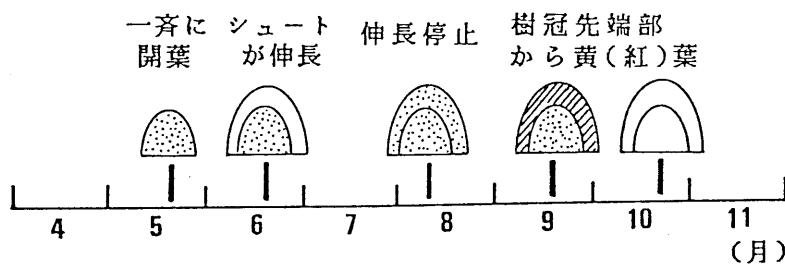
Ah Aj

順次開葉タイプ



Bp Bd Be Bm Cj  
Ja Sh Pm Ps  
Oj Ud Ul Kp

一斉開葉タイプ



Cc Fe Qm Mo Psa  
Pss Sa Sc Ma Am  
Ap Tj Tm Co  
Fm

図-3・5 各種開葉タイプによる樹冠の葉色の変化

- : 開葉直前と開葉直後、9月以降は落葉後
- ▨ : 葉が展開中と成熟葉
- ▩ : 葉が老化と黄(紅)葉

【略号】

Ja:オニグルミ Pm:ドロノキ Ps:ヤマナラシ Sh:エゾノバッコヤナギ  
Ah:ケヤマハンノキ Aj:ハンノキ Bd:ヤエガワカンバ Be:ダケカンバ Bm:ウダイカンバ  
Bp:シラカンバ Cc:サワシバ Oj:アサダ Fc:ブナ Qm:ミズナラ Ud:ハルニレ  
Ul:オヒョウ Mo:ホオノキ Cj:カツラ Psa:エゾヤマザクラ Pss:シウリザクラ  
Sa:アズキナシ Sc:ナナカマド Ma:イヌエンジュ Am:イタヤカエデ Ap:ヤマモミジ  
Tj:シナノキ Tm:オオバボダイジュ Kp:ハリギリ Co:ミズキ Fm:ヤチダモ

一斉開葉タイプの樹種には、サワシバ、ブナ、ミズナラ、ホオノキ、エゾヤマザクラ、シウリザクラ、アズキナシ、ナナカマド、イヌエンジュ、イタヤカエデ、ヤマモミジ、シナノキ、オオバボダイジュ、ミズキ、ヤチダモが属した。これらの樹種では、9月下旬頃になると、先ず、樹冠の先端部位から少し黄（紅）葉して、10月中旬には一斉に黄（紅）葉した。そして、10月下旬には落葉し終えた。

#### 【クロロフィル含量の季節変化】

図-3・6に陽樹冠に着生する「測定葉」の、クロロフィル含量の季節変化を示す。7月中旬から9月中旬までは、いずれの樹種のクロロフィル含量も一定の安定した値を示した。この傾向は光合成測定葉でも認められた。7月中旬から9月中旬における単位面積当たりのクロロフィル含量は、ミズナラとイタヤカエデでは  $3.6 \text{ mgChl} \cdot \text{dm}^{-2}$  で、他の樹種では平均  $4.3 \text{ mgChl} \cdot \text{dm}^{-2}$  であった。

図中では、上方に位置しているのが順次開葉タイプの樹種である。ハンノキ類を含む順次開葉タイプの樹種であるケヤマハンノキ、ダケカンバ、シラカンバ、ウダイカンバ、ドロノキ、ヤマナラシ、エゾヤマザクラ、ハンノキでは、開葉後、約80日間は葉のクロロフィル含量が増加し続けた。これに対し、一斉開葉タイプに近い樹種であるサワシバ、イタヤカエデ、ミズナラ、アサダ、ヤチダモでは、約50日間で最高値に達した。

ケヤマハンノキ、ハンノキ以外の樹種では、10月上旬から急激にクロロフィル含量は低下した。順次開葉タイプの樹種では、10月下旬には、ほぼ0に近くなり、一斉開葉タイプでは、10月中旬までに0となった。ケヤマハンノキとハンノキでは、霜に何度か会って黒変した。

#### 【比葉面積重の季節変化】

「測定葉」の比葉面積重の季節変化を図-3・7に示す。いずれの樹種も比葉面積重は5月下旬から増加した。ケヤマハンノキを除いて7月下旬から9月下旬にかけて、一定の安定した比葉面積重の値を示した。9月下旬から10月中旬にかけては老化期になった。この期間の比葉面積重の値は、やや低下傾向が認められた。ケヤマハンノキの比葉面積重の値は8月まで増加し続け、その後安定した一定値を示した。

比葉面積重の値の安定した、7月下旬から9月下旬の間で比較すると、比葉面積重の値は、順次開葉タイプの樹種で大きく、一斉開葉タイプでは小さい傾向が認められた。比葉面積重の値の最大値はケヤマハンノキとエゾノバッコヤナギの約  $9 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$  であった。最低値は、イタヤカエデとアサダの約  $6 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$  で

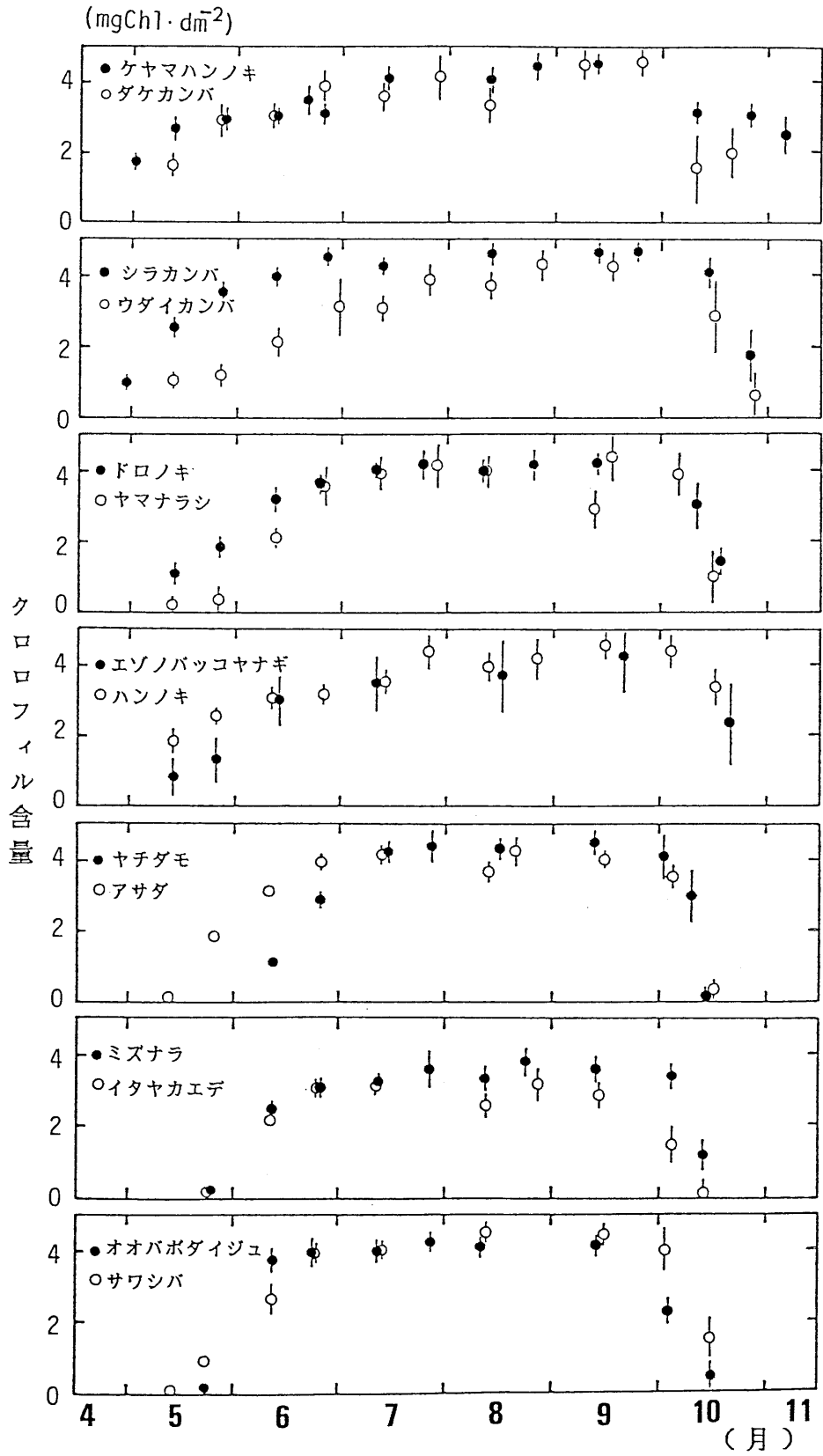


図-3・6 測定葉のクロロフィル含量の季節変化  
 グリーン・メーターによって測定した。  
 縦線は標準誤差を示す。

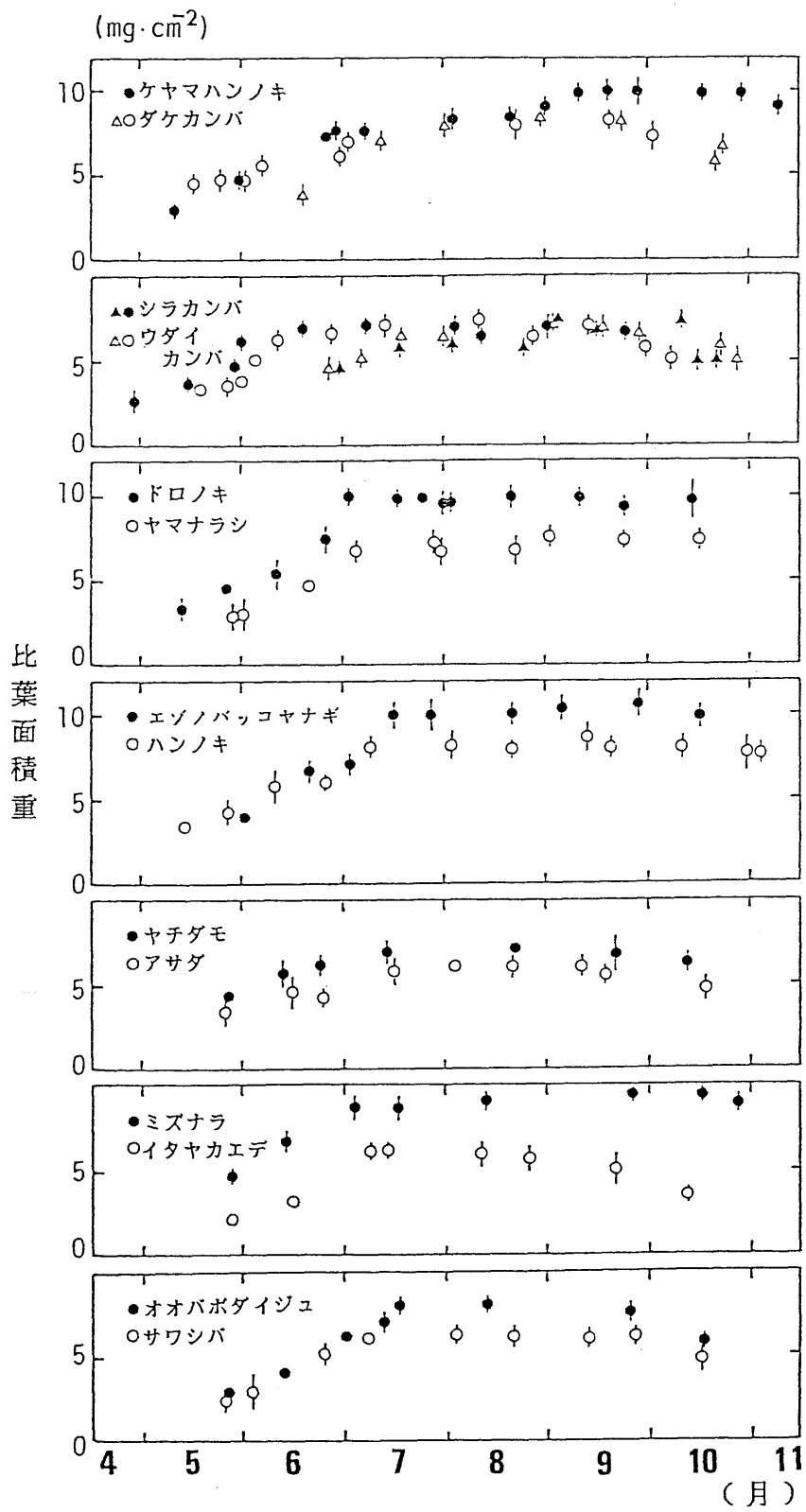


図-3・7 測定葉の比葉面積重の季節変化  
 縦線は標準誤差を示す。  
 カンバ類の場合；丸印：春葉、  
 三角印：夏葉

あった。

#### 【葉厚の季節変化】

図-3・8に定期的に測定した「測定葉」のクチクラ層、葉の表皮、柵状組織、そして海綿状組織の厚さの季節変化を示す。葉厚全体としては、順次開葉タイプのケヤマハンノキ、ウダイカンバ、ドロノキでは、後から開葉した葉の方が厚かった。この傾向は、ドロノキで顕著であった。

一斉開葉タイプでは、開葉後、約15日以内に、葉厚は一定値になった。各層の厚さを見ると、クチクラ層の増加は観察されず、表皮細胞層の厚さが、開葉後、約30日間にやや増加した。また、葉肉細胞層の厚さは、やや増加する傾向が認められた。

図-3・9には「測定葉」について、葉肉の発達程度を示す指標の一つである葉肉商の経時変化を示す。以下に、葉肉商 (Mesophyll quotient) の定義を示す (Šesták 1985)。

$$\text{葉肉商} = \frac{D_p}{D_s}$$

$D_p$  : 柵状組織の厚さ

$D_s$  : 海綿状組織の厚さ

葉肉商の値は、いずれの樹種でもばらつきが大きかった。全体としての傾向を見ると、葉肉商の値は開葉後わずかに大きくなり、開葉後の約30日間は、約0.5~0.8の範囲にあり、それ以降には約0.9~1.5の範囲であった。

#### 3-3-2. 温度-光合成速度関係

異なる照度における、各樹種の温度-光合成速度関係を図-3・10に示す。Larcher (1980)の定義によると、最高の光合成速度の90%以上の値が実現する温度域を光合成適温という。この定義に従うと、いずれの樹種においても、光合成適温は低照度では低温域に、高照度では高温域に存在した。しかし、光飽和の照度55 klxにおける光合成適温は、樹種に関係なく20℃付近に存在した。

温度-光合成速度関係を示す曲線は、ケヤマハンノキ(8.5 klxの測定値を除く)、ウダイカンバ、ドロノキの場合、高照度ほど、25℃以上の温度域での光合成速度の低下が激しかった。これら以外の樹種では、いずれの照度下でも温度-光合成曲線の形が、ほぼ等しかった。光合成速度の最高値は照度が下がると低下した。

#### 3-3-3. 光合成・呼吸速度の季節変化

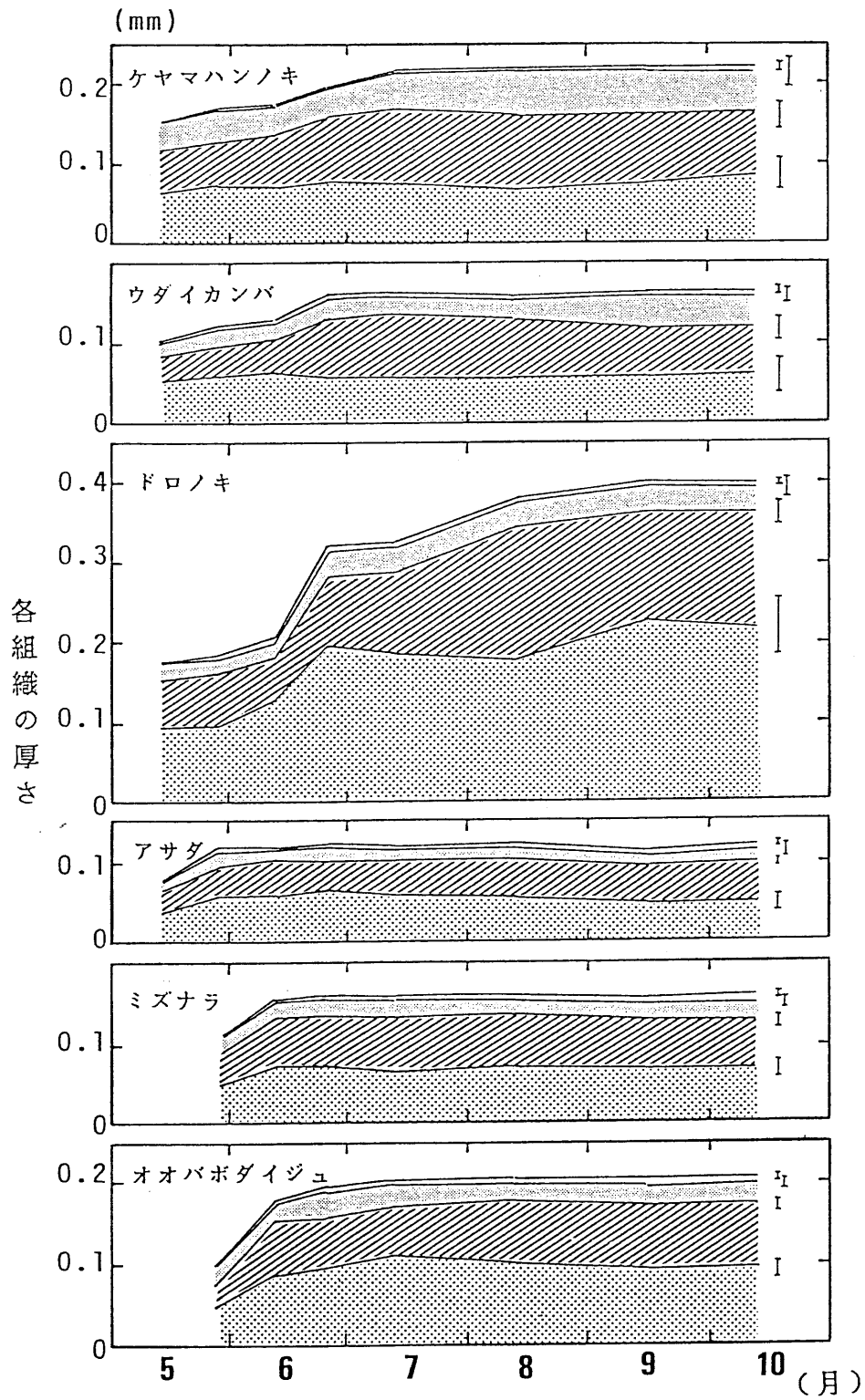


図-3・8 測定葉における各組織厚の季節変化

: 柵状組織  
 : 海綿状組織  
 : 表皮細胞層  
 : クチクラ層

右端の縦線は最大の標準誤差の値を示す。



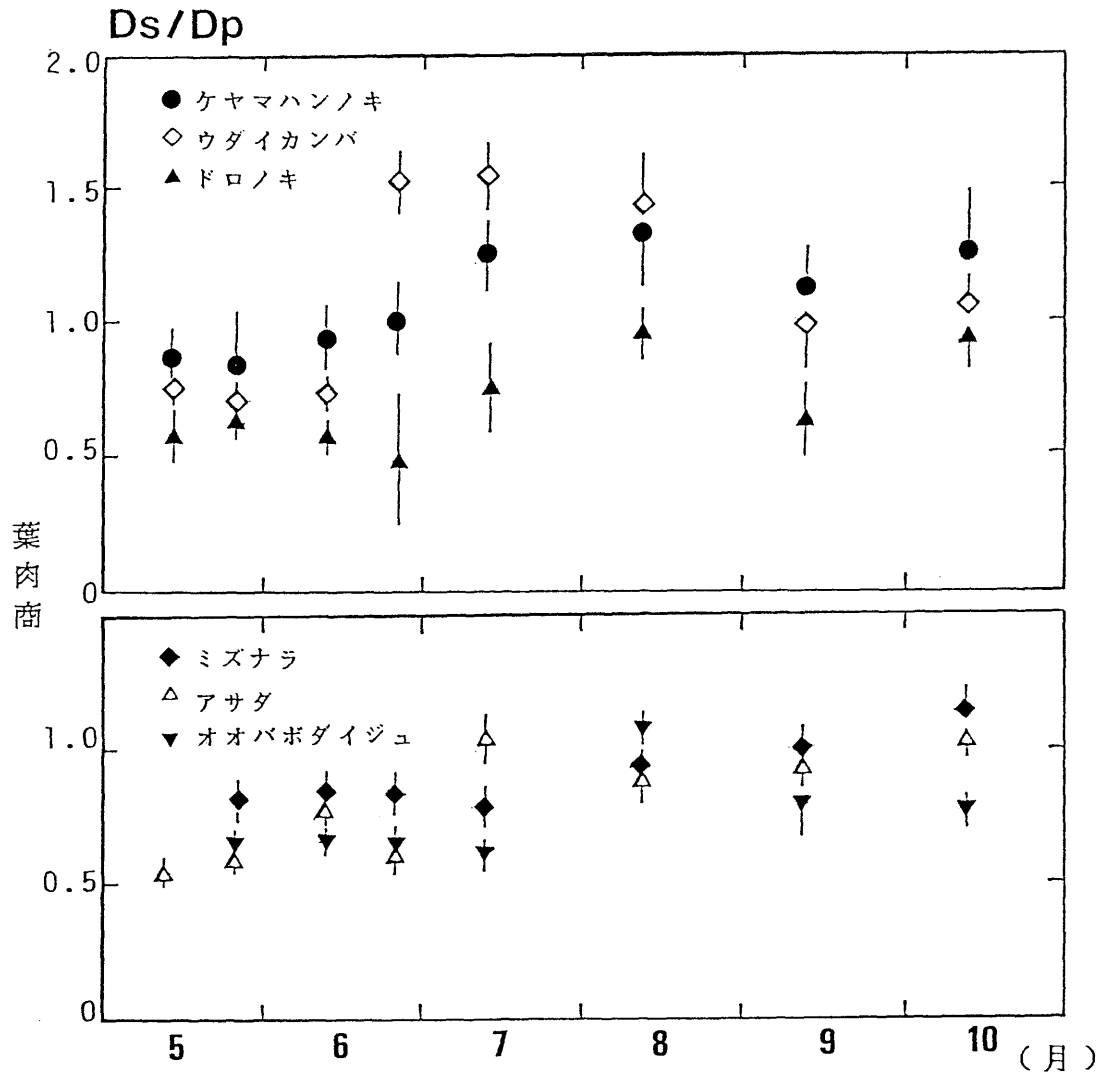


図-3・9 測定葉の葉肉商 (Mesophyll quotient) の季節変化

縦線は標準誤差を示す。

D s : 海綿状組織

D p : 柵状組織

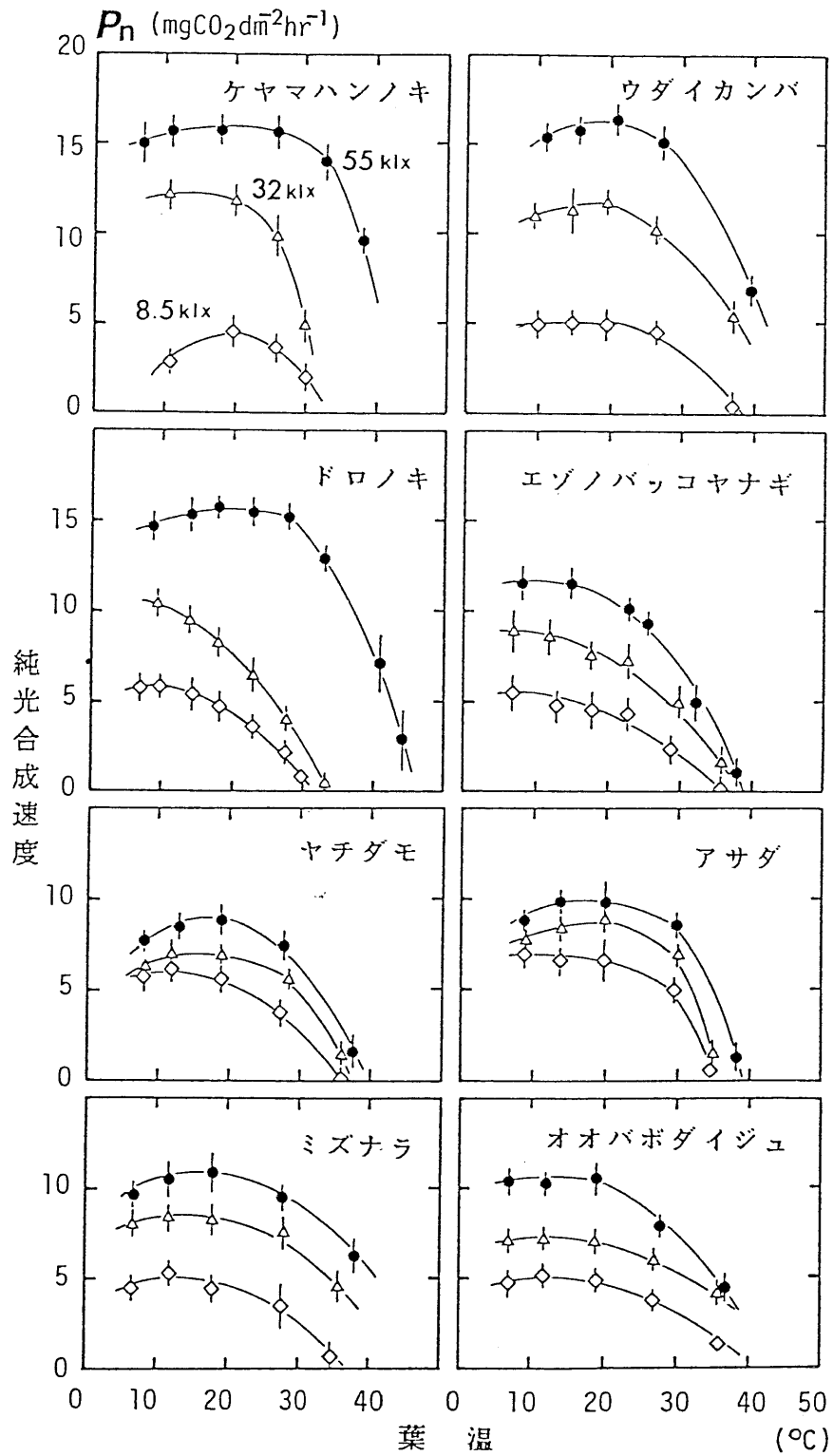


図-3・10 各種光強度下における温度-光合成速度関係  
 測定照度を3段階に変化させ、温度-光合成速度関係を調べた。  
 測定照度； ●: 55 klx、 △: 32 klx、 ◇: 8.5 klx

葉温20℃、照度55 klxの条件下における、「測定葉」の光合成速度と呼吸速度の季節変化を図-3・11に示す。飽和光合成速度が最高値に達するまでに要する時間は、異形葉型のカンバ類においては、春葉では開葉後、約50日であった。一方、夏葉の場合、ダケカンバでは約85日、シラカンバとウダイカンバでは約80日要した。

他の樹種では、飽和光合成速度の最高値に達するまでに要する時間は、ケヤマハンノキ、ドロノキ、ヤマナラシ、エゾノバッコヤナギ、ハンノキの場合、開葉後、約50日を要した。また、ヤチダモ、ミズナラ、イタヤカエデでは、約30日、アサダ、オオバボダイジュでは、約40日を要した。

ケヤマハンノキとハンノキの飽和光合成速度は、10月下旬から低下した。他の樹種では、9月下旬から10月上旬にかけて飽和光合成速度は低下した。どの樹種にも共通して、飽和光合成速度が高い値を維持しているのは、7月中旬から9月上旬であった。

7月中旬から9月上旬の間における、飽和光合成速度は順次開葉タイプの性質の強い樹種ほど高かった。例えば、ドロノキ、ケヤマハンノキの飽和光合成速度は、 $16\sim 18\text{ mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ を示し、一斉開葉タイプのイタヤカエデ、サワシバでは  $7\sim 8\text{ mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$  であった。

葉温20℃における「測定葉」の呼吸速度は、開葉後の約30日間と落葉前の約10日間にはやや増加した。その間の呼吸速度は低かった。

ここで、全体をまとめると、「測定葉」について測定した諸機能の季節変化は、次のように言える。

- 1) 各々の値の最高値に達するまでの期間（開葉から7月中旬頃まで）には、比葉面積重（図-3・7）と葉厚（図-3・8）の値の増加は、クロロフィル含量（図-3・6）と飽和光合成速度（図-3・11）の値の増加よりやや先行した。
- 2) 9月下旬から落葉し終えるまでは、クロロフィル含量（図-3・6）と飽和光合成速度（図-3・11）の減少が平行して認められた。
- 3) 比葉面積重は葉厚が最大値に達してから約25日余り経過して、最大値に達した。
- 4) 9月下旬から落葉し終えるまでは、葉厚（図-3・8）は最大値のまま推移した。比葉面積重（図-3・7）は、落葉期の最終時に低下した。比葉面積重が落葉期後半に低下する現象は、一斉開葉タイプの樹種に認められた。しかし、ケヤマハンノキでは判然としなかった。

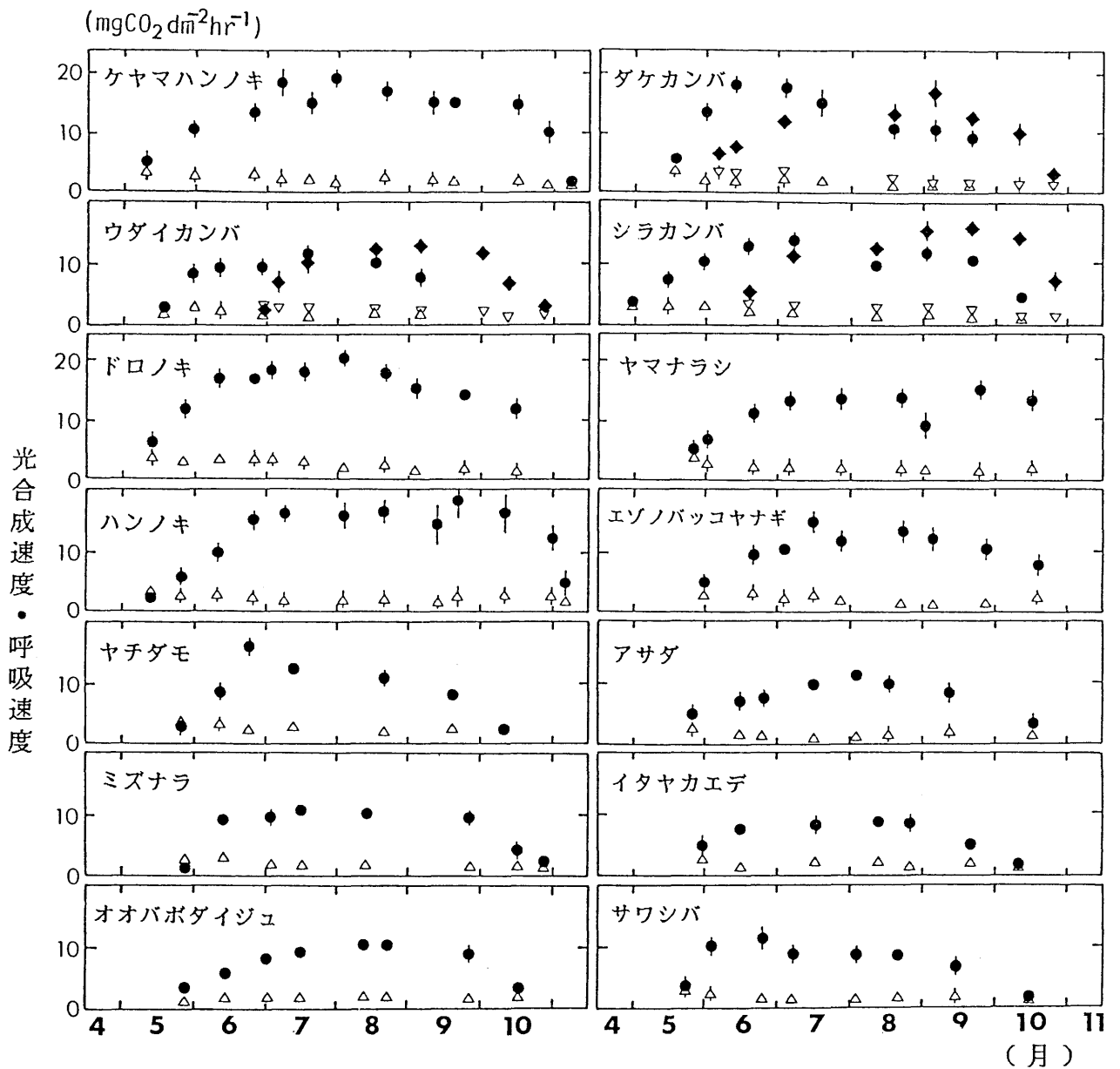


図-3・11 測定葉の光合成・呼吸速度の季節変化

測定条件：光合成適温（20℃）、光飽和

黒印（●,◆）：光合成速度、白印（△,▽）：呼吸速度

カンバ類の場合； ●,△：春葉、◆,▽：夏葉

### 3-4. 考察

#### 3-4-1. 葉の発達と気象との関係

##### 【光合成適温の樹種間差】

光合成適温は、いずれの樹種も約20℃付近に存在した。ダケカンバのように主に亜高山帯にまで分布域を持つ樹種では、光合成適温の幅が低温域を中心にして広い（小池 1985）。

落葉広葉樹の光合成適温が20℃付近に存在することは、多くの樹種でも認められている（Larcher 1969, 1981）。また、光合成適温は、順次開葉タイプのポプラ・クローン（Shiba 1978）やダケカンバ（小池 1985）では、季節変化がほとんど認められない。反対に一斉開葉タイプのブナでは、光合成適温の季節変化には約5℃の差が認められている（角張 1973）。しかしながら、常緑広葉樹の場合では、この差が10℃以上である（Kusumoto 1961, 1978）。さらに、測定時の順化も考えられるので、落葉広葉樹の場合、光合成適温の季節変化は極めて小さいと言える。

##### 【葉の生長と気象条件】

図-3・12に、葉の光合成速度と比葉面積重、それに着葉数（Kikuzawa 1983）の季節変化を、それぞれの最大値を100とする相対値で、気象要因（最高気温、最低気温、降水量）と併記して示した。開葉の時期は、ハンノキ類とシラカンバが4月下旬であった。他の順次開葉タイプの樹種では、大部分は5月上旬であった。

一斉開葉タイプの樹種の開葉時は、大部分が5月中旬であった。シウリザクラが4月下旬であることを除いて、順次開葉タイプに比べると開葉時には、約20日の遅れがある。いずれの樹種についても、開葉時の日平均気温は10~13℃（最低気温7.5℃、最高気温18.5℃）であった。

ハンノキ類を除く順次開葉型タイプと、一斉開葉タイプの落葉時は9月下旬で、この期間の日平均気温は約13℃（最低気温7.5℃、最高気温18.5℃）であった。順次開葉タイプと一斉開葉タイプの樹種に見られる、落葉期前の8月頃からの落葉は、葉の老化に起因すると考えられる。

ハンノキ類の落葉は年二峰型である（菊沢 1980）。第一回目の落葉は、6月中旬から始まり、第二回目は他の樹種とほぼ同時期の、9月下旬から始まった。第一回目の落葉は芽の構造に起因し（菊沢 1980）、第二回目の落葉は葉の老化と気温との関係が深いと考えられる。

一方、どの樹種でも開葉時は6月であるが、この月は降水量の年変動が極め

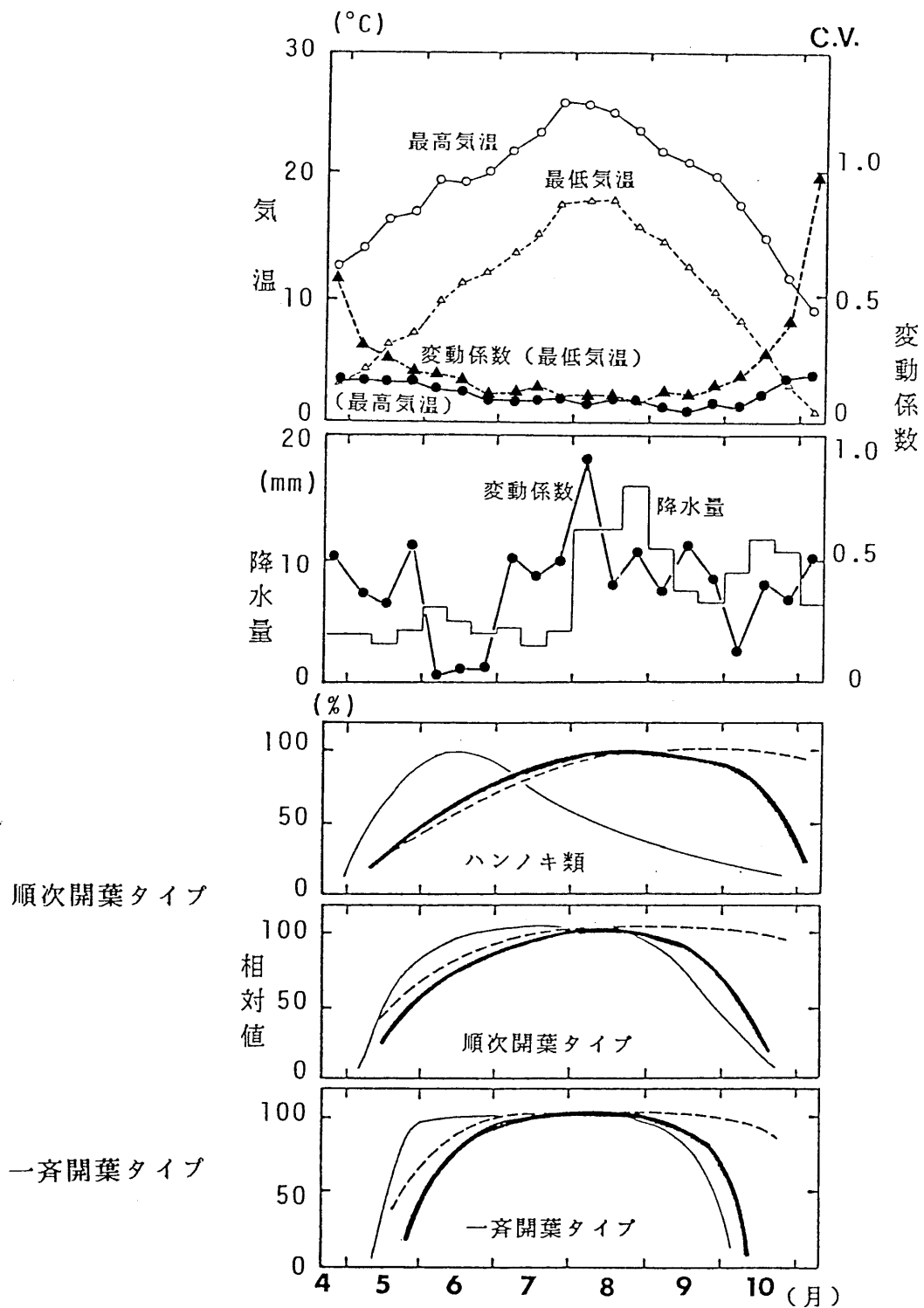


図-3・12 測定葉における純光合成速度、比葉面積重、当年枝一本当たりの着葉数の季節変化と気象条件との関係の模式図  
 相対値は各測定値を 100として表示した。

- : 当年枝一本当たりの葉数
- - - -: 比葉面積重
- : 純光合成速度

て小さく、降水量が生長の制限要因とならないと考えられる。また、光合成速度が安定した値を示すのは、どの樹種でも7月下旬から9月上旬であった。この期間の日平均気温は約23℃で、光合成適温とほぼ一致している。7月下旬から9月上旬の期間は、最高気温・最低気温の年変動が最も小さかった。また、降水量にも年変動はあるが、旬ごとに12 mm程度が毎年期待できる期間である。

光合成速度は、日最低気温が10℃以下になる9月下旬から急激に低下した。この傾向は、カンバ類をはじめとして (Koike and Sakagami 1985)、多くの温帯性落葉広葉樹でも認められている (Larcher 1980)。

9月下旬に生じる光合成速度の低下の原因はよくわかっていない。ここでは、夏緑性広葉樹の葉緑体膜系の冷温障害 (Öquist 1983) よりも、ミトコンドリア膜系が、10℃以下の低温による冷温障害と、老化に伴う生理的障害によって機能を失う (旭 1981) ことに起因すると考えた。

### 3-4-2. 葉の発達と機能の樹種間差

#### 【葉の生長】

図-3・13に葉厚、クロロフィル含量、比葉面積重、および飽和光合成速度の季節変化を模式的に示す。表示はいずれの項目も、最大値を100とする相対値で示した。葉の発達は、順次開葉タイプと一斉開葉タイプとに大別できた。開葉期・落葉期共に順次開葉タイプの樹種の方が、一斉開葉タイプのものよりも長かった。

順次開葉タイプの樹種では、生育空間を長期間に渡って拡大するのに対して、一斉開葉タイプの樹種では、生育空間を短時間に確保する開葉様式を持つと考えられる。

着葉数の増加に伴うシュートの発達に伴って、「測定葉」では葉厚の完成が最も先行した。続いて、比葉面積重、クロロフィル含量、光合成速度の増加の順であった。この順序に従えば、先ず、生存空間を確保し、続いて、光合成機能が高くなって本格的な生長が始まり、翌年の生長の準備が行なわれることを意味する。この順序は、各樹種の林内における生存にとって合理的と考えられる (Koike and Sakagami 1985)。

葉厚が最大値に達する時期は、一斉開葉タイプの樹種では、ハンノキ類と順次開葉タイプの樹種より、約2週間速い傾向が認められた。これは、一斉開葉タイプの樹種の展葉速度が、順次開葉タイプの樹種より速いのではなく、順次開葉タイプの樹種では、生育の後期に葉厚の大きい葉が生産されることを示し

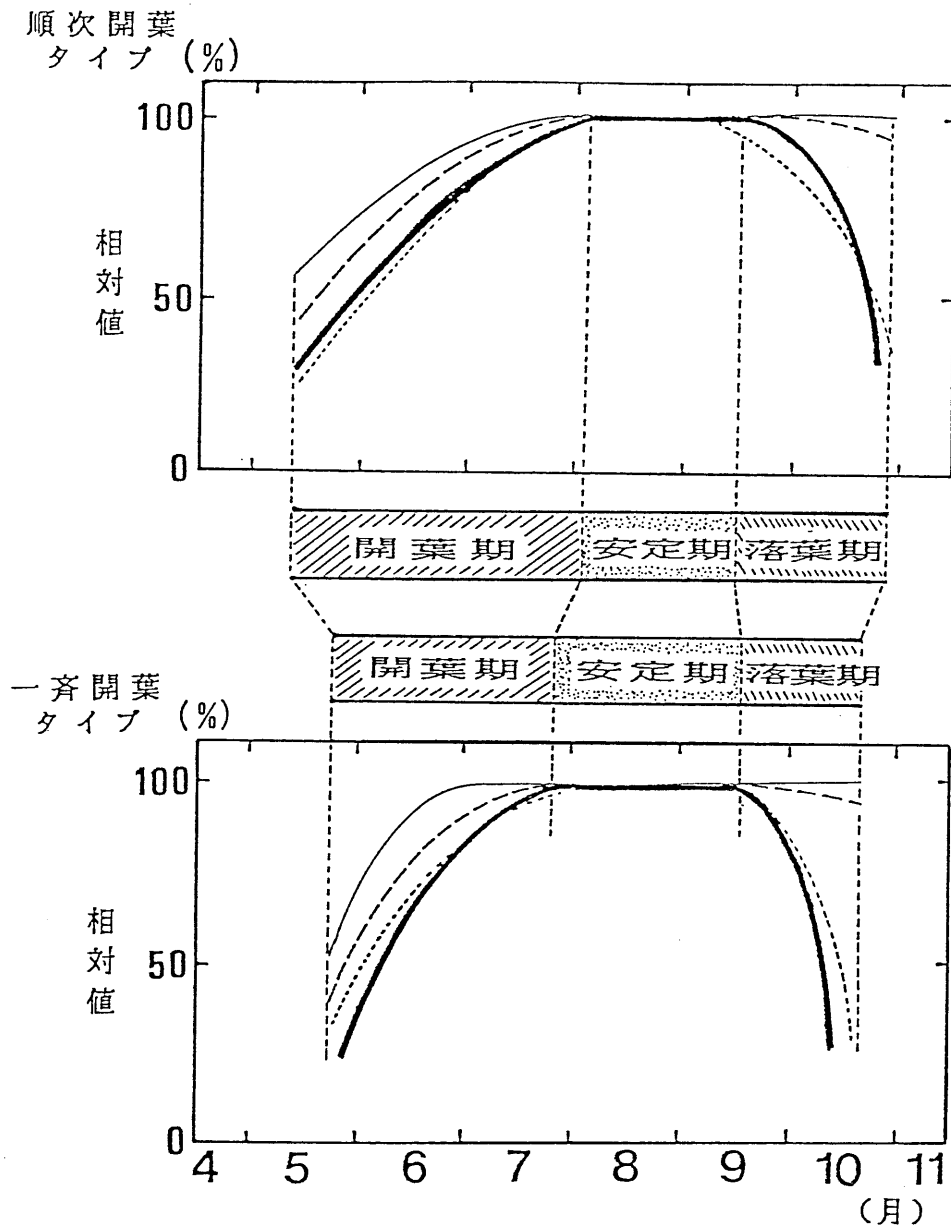


図-3・13 測定葉における葉厚、比葉面積重、クロロフィル含量、純光合成速度の季節変化の模式図

すべて最大値を100とする相対値で示した。

- : 葉厚
- - - : 比葉面積重
- · · : クロロフィル含量
- : 純光合成速度



ている。

「測定葉」の葉肉商は（図-3・9）、生育期の後期に向かうほど大きくなる傾向を示した。これは海綿状組織の発達が、柵状組織より先行していることを示している（日野ほか 1974、Šesták 1985）。庇陰下では、海綿状組織は完成していても、柵状組織の発達が悪くなることがある（天野ほか 1972、原 1984）。この現象は、海綿状組織の発達が、柵状組織より先行することを反映すると考えられる。

#### 【葉の安定期】

「測定葉」の葉厚、クロロフィル含量、比葉面積重、および飽和光合成速度が最大値の90%以上の値を示す期間は、いずれの開葉タイプでも7月下旬から9月上旬であった。7月下旬から9月上旬の期間は、気象条件も比較的安定した時期であり（図-3・12）、この期間を「測定葉」の安定期とみなすことができる。北米の落葉広葉樹でも、比葉面積重と光合成速度の値が、夏期に、ある一定値（安定期）を示すことが報告されている（Jurik 1986a, b）。

葉の発達を示す形質のうち、飽和光合成速度との対応関係が明瞭なものは、クロロフィル含量であった。同一の開葉タイプを示す樹種では、飽和光合成速度の季節変化の概要を把握する場合、葉色を代表するクロロフィル含量の相対値が目安となろう。しかし、7月中旬から9月下旬の安定期で比較すると、クロロフィル含量の絶対値と、光合成速度の絶対値との対応関係は判然としなかった（図-3・6、3・11）。

#### 【落葉期の樹種間差】

葉の黄（紅）葉の仕方は、順次開葉タイプでは、出葉した順に老化した葉から順に黄（紅）化して落葉した。一斉開葉タイプの多くの樹種では9月中旬頃に樹冠先端部分から黄（紅）化し、落葉期を迎えた。この現象は、以下に述べる機構に関係すると考えられる。

すなわち、順次開葉タイプでは、老化した葉中の養分を順次回収しつつも、降霜まで、できるだけ光合成を行なう期間を延ばしている。これに対して、一斉開葉タイプでは、落葉前に樹冠のほぼ全葉から、一斉に葉中の養分が回収されると考えられる。

順次開葉タイプのうちハンノキ類は、6～7月頃に緑葉のまま落葉する（菊沢 1980）。この落葉には葉の芽鱗化（Kikuzawa 1981）が関係しており、葉の光合成機能が十分発揮されない状態で、落葉が起こるものと推察される。さらに、ハンノキ類では落葉期に、降霜によって枯死するまで黄化せず着葉して

いる。この現象は、ハンノキ類には窒素固定能力があり、落葉前に葉中の養分の回収が十分にはなされていない可能性が考えられる。

また、ハンノキ類が10月下旬になっても緑葉を着けて光合成機能を維持していることが、生長の速さと関係しているのであろう。落葉期にあっても緑葉を着けている意義は、高い生長速度を示すポプラ・クローンにおいて認められている (Nelson and Isebrands 1983)。

## 第4章 個葉の生長と光合成・呼吸速度の経時変化

### 4-1. 目的

葉の生長と光合成機能は密接に結びついている (Tazaki 1959, Saeki 1960, Shiba 1978, 沖森 1983, Šesták 1985, Dickson 1986)。また、開葉のパターンと光合成速度は、葉の寿命 (Chabot and Hicks 1982) や葉積 (穂積・篠崎 1960, Ondok 1971) を介して、樹種の生育特性をも反映している (小池 1985b, Šesták 1985, Koike and Sakagami 1985, 小池 1986, Koike 1987)。

第3章では、開葉タイプ別に葉の生長と発達、飽和光合成速度の季節変化の概要を把握した。しかし、葉の諸機能の維持期間をはじめとして、葉の寿命と光合成能力との関係は、十分に解明されていない。

この章では、第3章で述べた葉の飽和光合成速度の季節変化を、さらに細かく検討する。すなわち、葉の寿命や最大光合成速度維持期間 (Koike 1987) と光合成速度との関係を、開葉タイプを示す当年枝一本当たりの着葉数の季節変化 (以下、葉数の季節変化; 菊沢 1986) と関連して解明することを目的とした。

このために、第3章で調べた14樹種の中から、開葉タイプに特徴のある6樹種を選び、個葉の生長に伴う光合成速度の変化を追跡した。さらに、葉数の季節変化と光合成速度との関係から、光合成の場である葉の形質と光合成能力を、樹種間で統一的に比較するための適期を選定した。

### 4-2. 材料と方法

#### 4-2-1. 研究材料

第3章で葉の発達を調べた材料のうち、順次開葉タイプの性質が強いものから順に、一斉開葉タイプに向かって、樹種名を以下に列記する：

シラカンバ>ウダイカンバ>アサダ>ヤチダモ>サワシバ>イタヤカエデ

この順序を考慮して、以下の測定を行なった。測定材料の詳細については表4・1に示した。

光合成測定用の材料は、樹木園植栽木の陽樹冠から採取し、実験室で葉位ごとに切断した。ヤチダモは葉柄部で切断した (Koike 1986a)。他の樹種は、軸の小片を付けた状態で測定に供した (Koike and Sakagami 1984)。なお、同一材料の測定をできるだけ短時間に終えるために、奇数の葉位の葉のみ測定に供

表-4・1 開葉タイプに基づく個葉の光合成・呼吸速度測定材料の一覧

開葉タイプ	主軸の生長型	
	単軸分枝	仮軸分枝
<b>順次開葉タイプ</b>		
(中間型)		
(異形葉型)		シラカンバ ウダイカンバ
(一斉・順次開葉型)		アサダ
	ヤチダモ	
<b>一斉開葉タイプ</b>		
(一斉開葉型)		サワシバ
	イタヤカエデ	

開葉タイプの ( ) 内の名称の分類は、Kikuzawa(1983)による。  
 主軸の生長型は、原(1984)による。

した（図-4・1）。

葉数の季節変化を測定する材料としては、光合成測定に用いた枝のすぐ隣の当年枝を対象にした。なお、ハンノキ類は、1984年よりハンノキハムシが毎年発生したために、食害を受けていない単葉を光合成測定用として大量に入手することが困難であったので、この章では対象からはずした。

#### 4-2-2. 測定方法

##### 【測定期間】

葉数の季節変化の観察と、個葉の光合成・呼吸速度の測定は1985年に行なった。ただし、アサダの場合、1985年の6月と8月には光合成速度の測定ができなかった。そこで、光合成・呼吸速度の経時変化には、1984年に測定した6月と8月分の値を1985年の値と合わせて示した。

##### 【葉数の季節変化】

葉数の季節変化を求めるために、当年枝一本当たりの着葉数と落葉数を数えた。測定間隔は、4月から7月の開葉期と、9月から10月の落葉期には4～10日ごとで、8月から9月には15～20日ごとであった。対象にした当年枝は樹種ごとに10～15本である。葉位は、図-4・1に示すように当年枝の基部から数えた。

なお、葉数の季節変化は樹冠表層の位置によって、当年枝一本当たりの着葉数、新葉の出葉期間、落葉期間が異なるため（小池ほか 1983, 菊沢 1986）、光合成測定材料を採取した地上 2.0～3.0 m 付近の当年枝を選んだ。

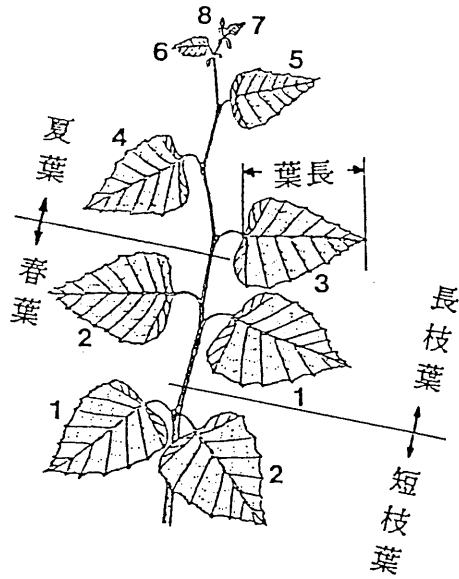
##### 【葉長の測定】

葉の生長過程を追跡するために、葉面積と相関の高い葉長（穂積ほか 1962, 小池ほか 1981）を測定した。図-4・1に示すように、葉長としてはカンバ類では心形の切れ込みを、基部として測定した。羽状複葉のヤチダモでは、小葉ではなく、葉の全長を測定した。

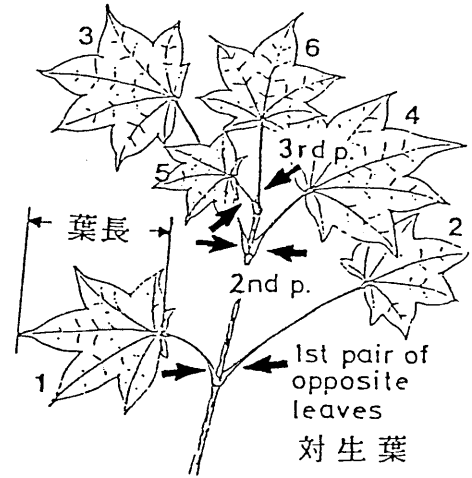
##### 【光合成・呼吸速度の測定】

測定法は、第2章の2-3-3と同様である。異なる点は光飽和（55 klx）における光合成速度と、光合成適温下の呼吸速度のみを経時的に測定した点である。各々の測定時間は1.5時間で、前照射を含めると、一樹種の一葉位を測定し終えるのに、最大4時間を要した。

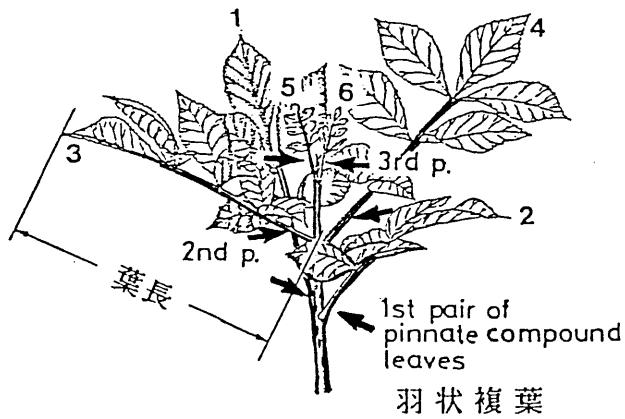
カンバ類では葉位が最大13位までであったので、8月から9月までは測定に48時間余り要した。なお、カンバ類では切断材料でも48時間以内ならば、光合成



シラカンバ



イタヤカエデ



ヤチダモ

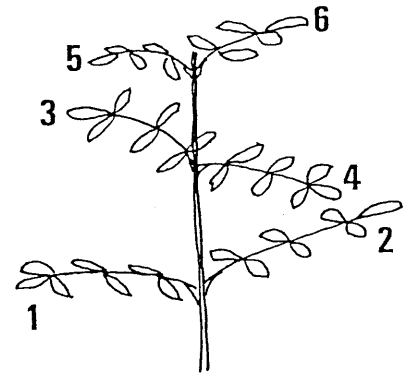


図-4・1 葉位の表示法と葉長の測定位置の例

順次開葉タイプ； シラカンバ（異形葉型）

ヤチダモ（一斉・順次開葉型、羽状複葉）

一斉開葉タイプ； イタヤカエデ（一斉開葉型、対生）

ウダイカンバとシラカンバでは春葉を第1位葉として測定した。

機能の低下はほとんどない (Koike and Sakagami 1984)。

### 4-3. 結果

#### 4-3-1. 葉数の季節変化と葉の寿命

##### 【葉数の季節変化の比較】

図-4・2に当年枝一本当たりの葉数の季節変化と、各曲線の名称（着葉曲線、展開曲線、落葉曲線）を示す。

着葉数の季節変化を図-4・3に示す。開葉のパターンを比較するために、当年枝一本当たりの最大着葉数を基準（100）にして、相対値で表示した。ウダイカンバとシラカンバは異形葉型で、開葉後、約25日間は2～3枚の春葉だけが確認された。6月中旬から夏葉が開き始めた。出葉期間はウダイカンバでは8月上旬、シラカンバでは8月中旬まで続いた。

シラカンバの開葉は5月初頭から始まり、ウダイカンバより約10日早かった。出葉期間はシラカンバで約105日、ウダイカンバで約85日であった。落葉は両樹種ともに8月下旬から認められた。着葉曲線と落葉曲線が交差するのは、ウダイカンバが10月中旬、シラカンバでは10月下旬であった。

一斉・順次開葉型のアサダとヤチダモでは、カンバ類より出葉期間が短かった。開葉はアサダは5月中旬、ヤチダモでは5月下旬であった。出葉期間は両樹種とも約30日であった。落葉はアサダは8月上旬から、ヤチダモでは8月中旬から認められた。着葉曲線と落葉曲線が交差するのは、アサダでは10月初頭、ヤチダモでは9月下旬であった。

一斉開葉型では、サワシバの出葉期間が約20日、イタヤカエデでは約25日であった。落葉は両樹種とも9月上旬から始まり、着葉曲線と落葉曲線は10月上旬に交差した。サワシバとイタヤカエデの落葉は、10月下旬までには完了した。

##### 【葉位別の葉の寿命】

図-4・4に葉位ごとの葉の寿命を示す。葉の平均寿命は以下のように定義する。

$$\text{葉の平均寿命} = \frac{\sum_{i=1}^n L(i)}{n} \quad (1)$$

i : 当年枝の基部から数えた葉位

L : 葉位ごとの葉の寿命

n : 当年枝一本当たりの葉数

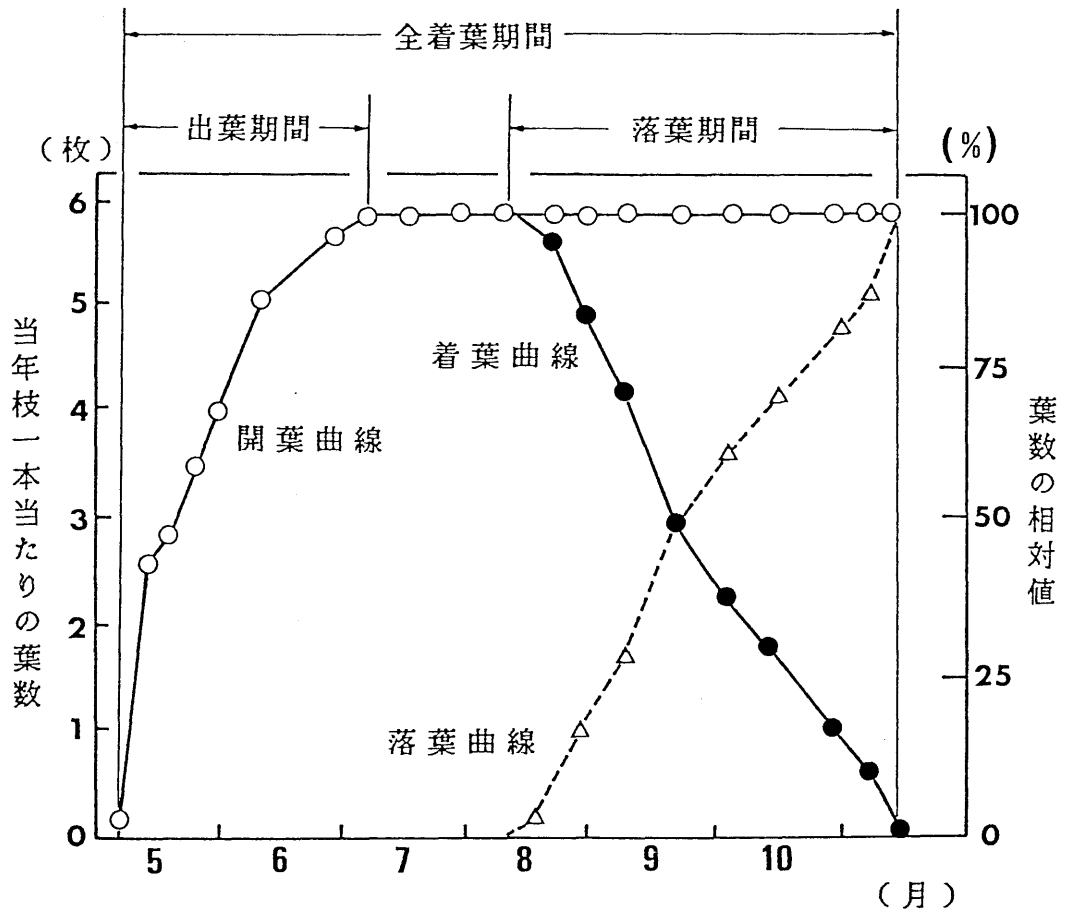


図-4・2 葉数の季節変化と各期間の名称  
 縦軸は当年枝一本当たりの平均値で示した。



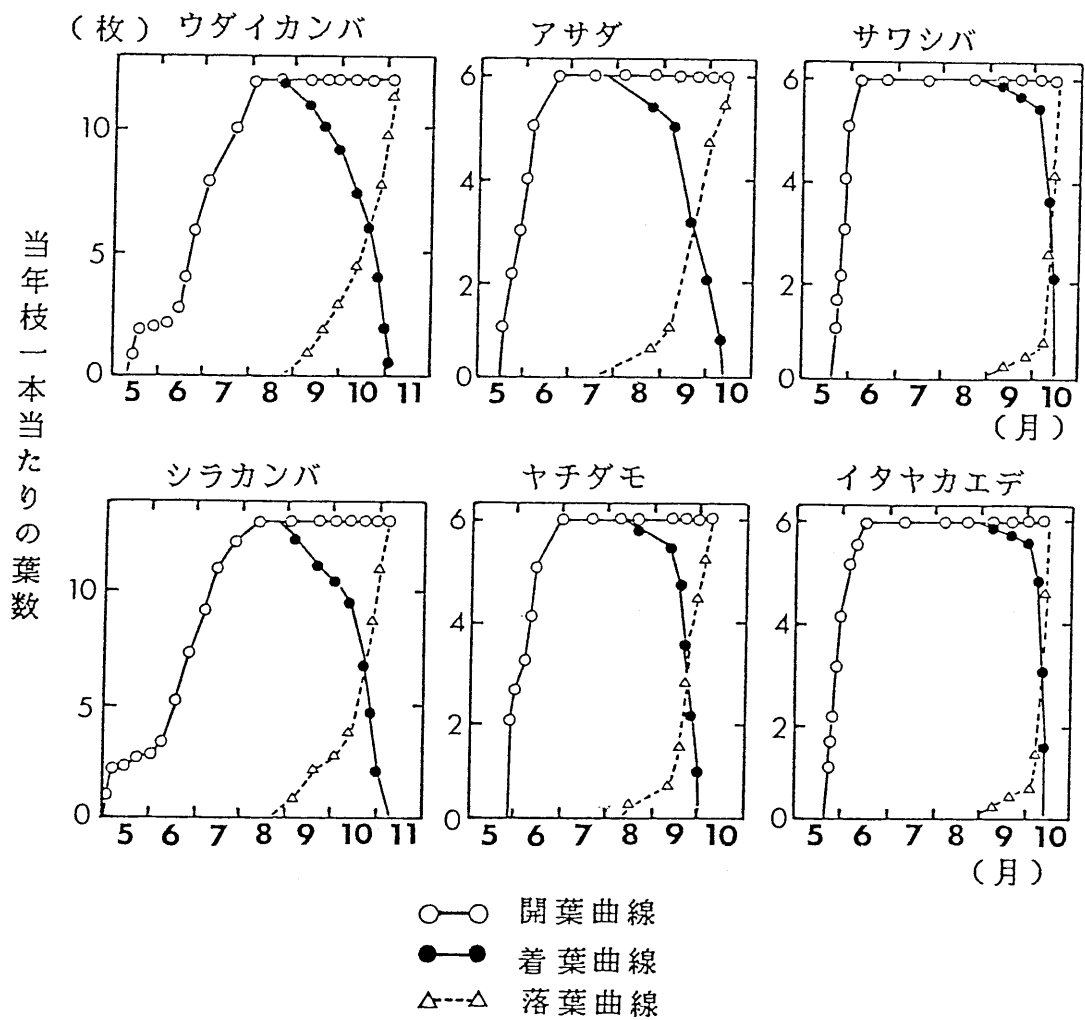


図-4・3 着葉数の季節変化  
縦軸は当年枝一本当たりの平均値で示した。

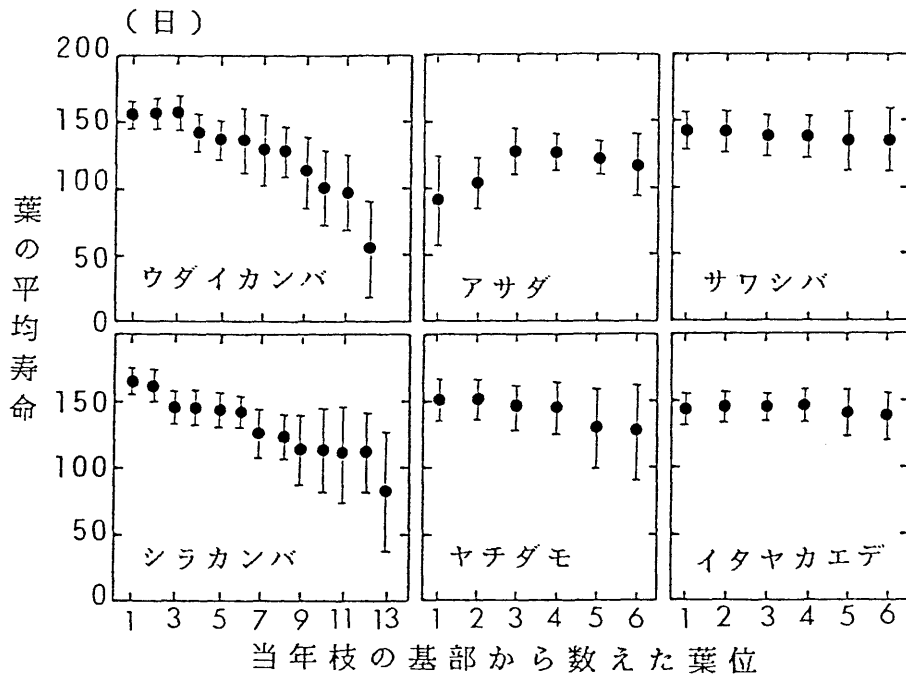


図-4・4 葉位ごとの葉の平均寿命  
 縦軸は当年枝一本当たりの平均値で示した。  
 縦線は標準誤差を示す。

このようにして求めた当年枝一本当たりの葉の平均寿命±標準誤差の値を、以下に示す。ウダイカンバで125 ± 30日、シラカンバで 130 ± 21日、アサダで 138 ± 16日、ヤチダモで 136 ± 14日、サワシバで 140 ± 4 日、イタヤカエデで、143 ± 5 日。

葉位ごとの葉の平均寿命の標準誤差は、カンバ類以外は小さく、特にサワシバとイタヤカエデが最も小さかった。ウダイカンバ、シラカンバでは、春葉に相当する1～2位の葉の寿命は長く、約 155日であり、標準誤差は小さかった。さらに、葉位が上がると寿命は短かくなって 100日未満となった。標準誤差の値は葉位が上がるにつれて大きくなった。アサダとヤチダモでは、第5、6位葉の標準誤差がやや大きいことを除けば、葉の寿命の値は約 150日と、ほぼ揃っていた。

#### 4-3-2. 葉位別の光合成・呼吸速度

図-4・5に葉位別の葉長と光合成・呼吸速度の経時変化を示す。測定したのは、すべて奇数の葉位の葉である。どの樹種についても飽和光合成速度の最大値は、葉長が展葉完了時の約80%に達した時点で認められた。

ヤチダモ以外は、葉位が上がるほど飽和光合成速度も高くなる傾向を示した。ウダイカンバでは展葉完了までに第1位葉は45日、第3、5位葉で50日、それ以上では55日を要した。シラカンバでは、第1位葉は50日、第3、5位葉は40日、それ以上の葉位では60日を要した。アサダの第1位葉は45日、第3、5位葉では55日、ヤチダモでは、いずれの葉位でも50日を要した。サワシバではどの葉位のものも45日、イタヤカエデの第1、3位葉では25日、第5位葉では50日をそれぞれ要した。

カンバ類の第1位葉の飽和光合成速度は、開葉後、約40日で最高値に達してからわずかに低下し、再び高くなった。また、葉位が上がると飽和光合成速度の最高値も高くなった。どの葉位の飽和光合成速度も10月初頭には急激に低下した。この傾向はシラカンバに顕著である。呼吸速度は展葉が完了すると低下し、9月下旬にわずかに高くなり、その後、低下した。

アサダでは開葉後約25日で、飽和光合成速度が最高値に達した。第1位葉の飽和光合成速度は第3、5位葉よりも低かった。呼吸速度は、どの葉位でも展葉完了とともに急激に低下した。ヤチダモでは、一斉に開葉した第1、3位葉の飽和光合成速度は最高値に達した後、急激に低下した。第5位葉は最高値に達するのに約50日を要した。また、初めの2枚より飽和光合成速度は低かった

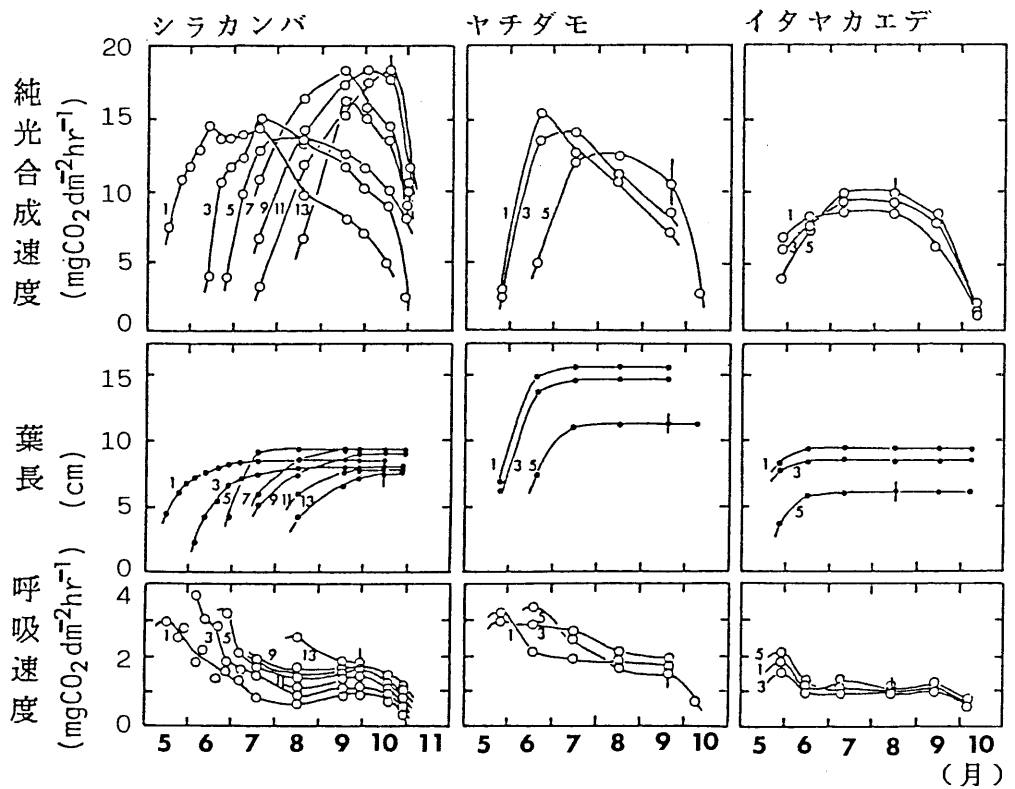
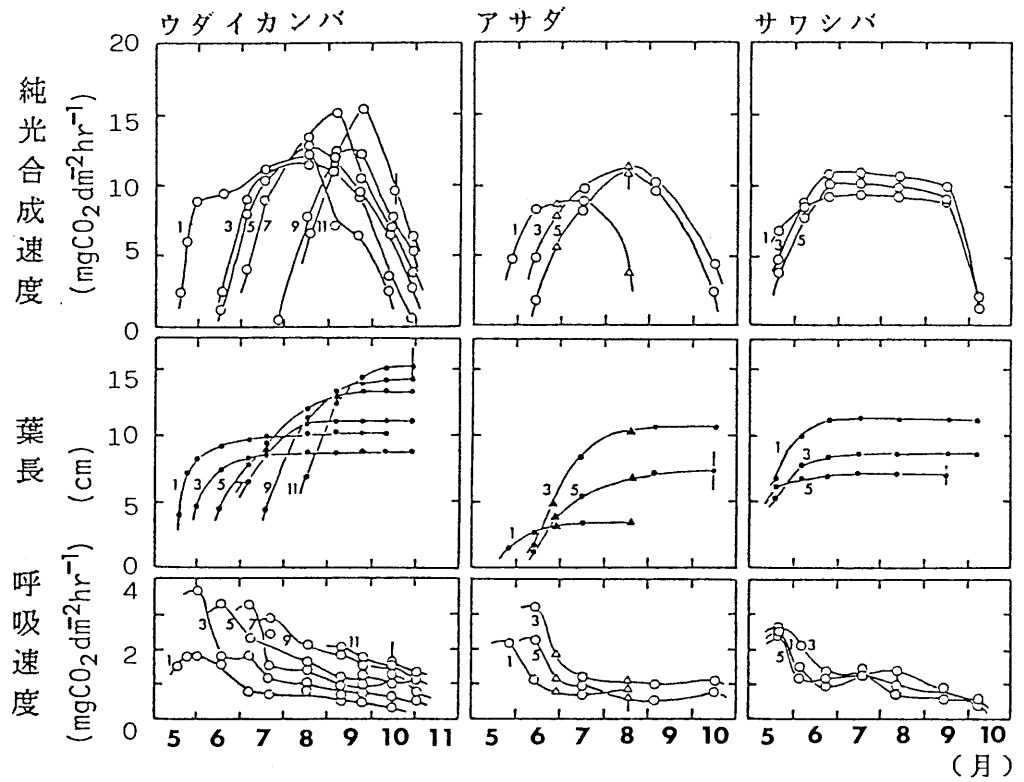


図-4・5 個葉の光合成・呼吸速度と葉長の経時変化(1985年)

図中の数字は葉位(図-4・1参照)を示す。縦線は標準誤差の最大値を示す。アサダの△印は1984年の測定値を示す。

が、飽和光合成速度の高い期間はやや長かった。

サワシバとイタヤカエデの飽和光合成速度は約45日で最高値に達した。他の樹種と比べると飽和光合成速度の葉位間の差が少なかった。展葉完了に伴う呼吸速度の低下は他の樹種より速かった。

#### 4-4. 考察

##### 4-4-1. 個葉の生長と光合成速度との関係

樹木の生育特性と光合成特性は、当年枝の葉の出葉期間と落葉期間の長短ばかりでなく（丸山 1978, 1979, Kikuzawa 1983, Koike 1984, Koike et al. 1986, 菊沢 1986）、葉齢（萩原 1973, Shiba 1978）、葉の寿命（Boojh and Ramakrishnan 1982b, Chabot and Hicks 1982, Mooney and Gulmon 1982, 小池 1985b）とも密接に関係している。

カンバ類の春葉の飽和光合成速度は、最高値に達してから再び高くなり、その後、漸減した。また、春葉の寿命は夏葉よりやや長く、春葉が夏葉の展開のためのエネルギー生産に関与していると考えられる（Kozłowski and Clausen 1966, Dickson and Shive 1982, Koike and Sakagami 1985, Koike 1987）。このような傾向は、いくつかの植物についても報告されている（Šesták 1985）。

先駆樹種として生育するカンバ類の特性の一つとして、次のことが挙げられる。即ち、春葉を一斉に展開して、光合成を営むのに必要な最低限の空間を確保し、その後、次々に夏葉を展開して生育空間を拡大する。そして、相互庇陰を受けた葉は直ちに落葉する。また、カンバ類では、葉位が上がるほど、光合成速度が高い傾向がある。上位葉ほど光合成速度が高いのは、光条件が上位葉ほど良好になることに対応すると考えられる（秋田 1980）。

これに対して、サワシバとイタヤカエデでは、前年から用意されていた葉原基を一斉に展開する。これらの葉は寿命が長く、飽和光合成速度はカンバ類に比べて低い（図-4・5）。サワシバとイタヤカエデに見られる生長特性は、例えば、林冠中層や林床など、毎年ある程度予想される環境条件に対応しており、生育空間を、前年の同化産物を利用して短時間に確保する生育様式と考えられる。

一方、アサダとヤチダモでは、カンバ類とサワシバ・イタヤカエデの中間的なパターンを示す。アサダでは第1位葉の寿命は短く、飽和光合成速度も3・5位葉のものに比べて低い。光合成速度の高い上位葉を次々に展開して生育空間を確保する。ヤチダモでは最初の2組を展開して生育空間を確保し、その

後、林冠の競争状態に応じて葉を展開すると思われる。

また、ヤチダモでは、稚苗段階の材料の光合成速度は、20 klx付近で光飽和するのに対して、成木になると50 klx付近まで光飽和せず、飽和光合成速度も高い (Koike 1984)。ヤチダモでは、発育段階に応じて、光利用特性が変化すると考えられる。アサダやヤチダモなどの樹種では、林内の孔状地 (ギャップ、山本 1981) にも出現する。これらの樹種では、激しく変化する光環境を有効に利用しながら、すみやかに林冠の構成種になるような生育特性を持つと考えられる。

#### 4-4-2. 樹種間の比較適期の検討

葉の生育期間の長短は樹種特性の重要なものの一つであり、光-光合成速度関係の比較を、全生育期間について行なうことは重要である。しかしながら、樹種ごとの特性値は、あらゆる条件が整った時期に比較するのが普通である (村田 1980、Koike and Sakagami 1985)。この章で対象としたのは、すべて林冠の構成樹種であり、樹木園の材料を用いている。従って、いずれの樹種も光環境としては強光を利用することになるので、飽和光合成速度の比較が樹種特性を探るてがかりとなろう (小島 1975、小池 1985b, Koike 1987)。

また、第3章でも述べたように、生育期の前半 (開葉期) と後半 (落葉期) には、葉の光合成速度が最高になる条件が整わなかったり、光合成生産にとって不利な、低温や寡雨などの気象条件も予想される。さらに、多樹種を比較の対象としたので、測定が多年度に渡り、年変動の最も少ない時期を樹種間の比較の時期として、選択する必要があった。

葉の飽和光合成速度の最高値は、気象条件が安定し、当年枝一本当たりの葉数の安定した7月下旬から9月中旬に出現する。この期間を細かくみると、光合成速度が最高になるのは、順次開葉タイプの先駆樹種では、8月下旬から9月中旬にかけてであった。一斉開葉タイプの極相的樹種では、7月中旬から8月にかけて、飽和光合成速度が最高になった (図-3・12)。

生育空間を拡大できる先駆的樹種では、生育後期にまで高い光合成速度を維持できるのであろう。これに対して、極相的樹種では他樹種との競争によって生育空間が狭められることが予想されるので、生育の前期に最高の光合成速度が現われる方が有利なのであろう。

図-4・6には、個葉の光合成速度の経時変化を葉数の季節変化と対応させて模式的に示した。第3章でも述べたように、生育後期に光合成速度が急激に

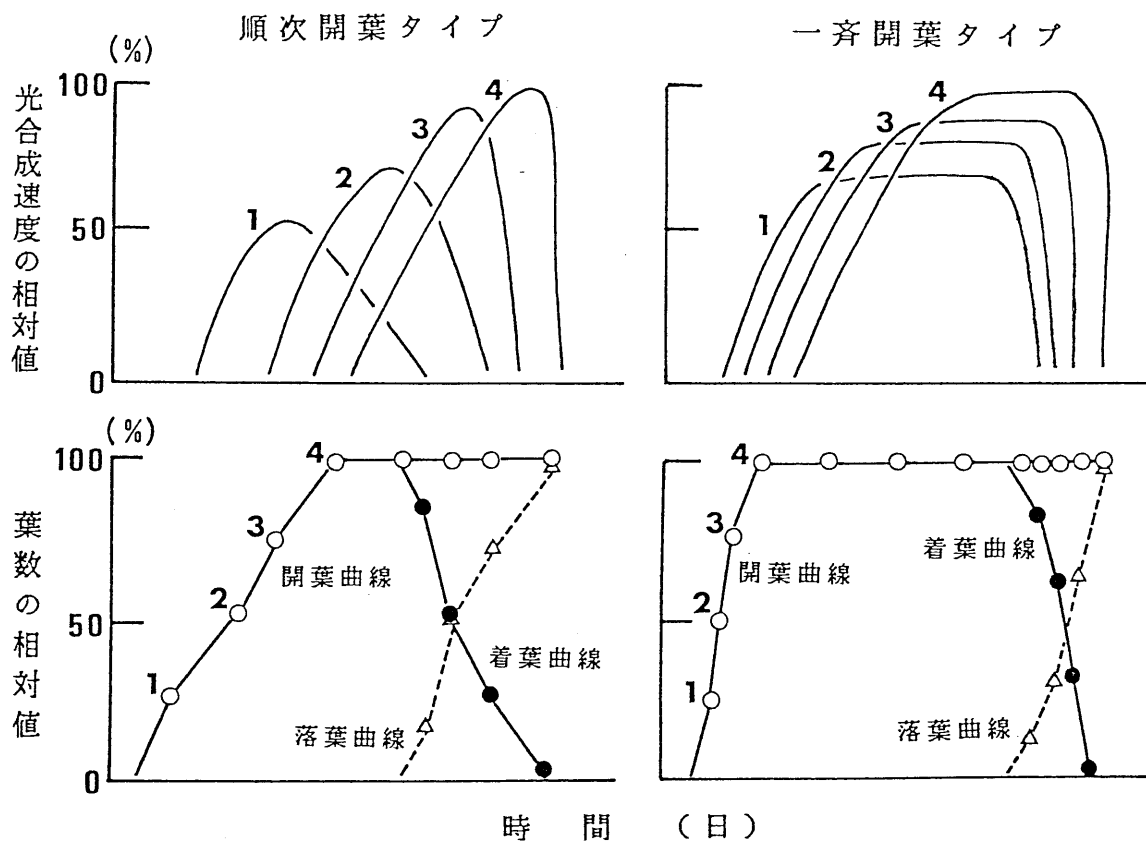


図-4・6 開葉タイプ別の個葉の純光合成速度の経時変化と葉数の季節変化との関係の模式図  
 個葉の純光合成速度の経時変化は葉数の季節変化と対応関係がある。  
 図中の数字は葉位を示す。

低下する時期は、日平均気温が10℃以下になる時期と一致する。この光合成速度の急激な低下のために、個葉の光合成速度の経時変化は（以下、光合成軌跡）は、順次開葉タイプでは三角形に、一斉開葉タイプでは台形の軌跡を描く（図-4・7）。

さらに、生育期間を通じて最高の光合成速度を比較する場合には、どの葉位の葉で光合成速度を比較するのかが選定する必要がある。例えば、ハンノキ類の第1～3位葉のように早く落葉するものや、カンバ類の春葉のように夏葉より光合成速度が、かなり低い葉の場合は、それらの葉は除いて残りの葉で比較することになる。

個葉の光合成生産速度は、その形から図-4・7に示すように、台形と長方形の和として、次下のように算出できる。

$$P_s = \frac{1}{2} \times (a + b) \times 80\% P + b \times 10\% P \quad (2)$$

$P_s$  : 個葉の光合成生産速度

$P$  : 個葉の最大光合成速度

$a$  : 上底（90%  $P$  を維持する時間）

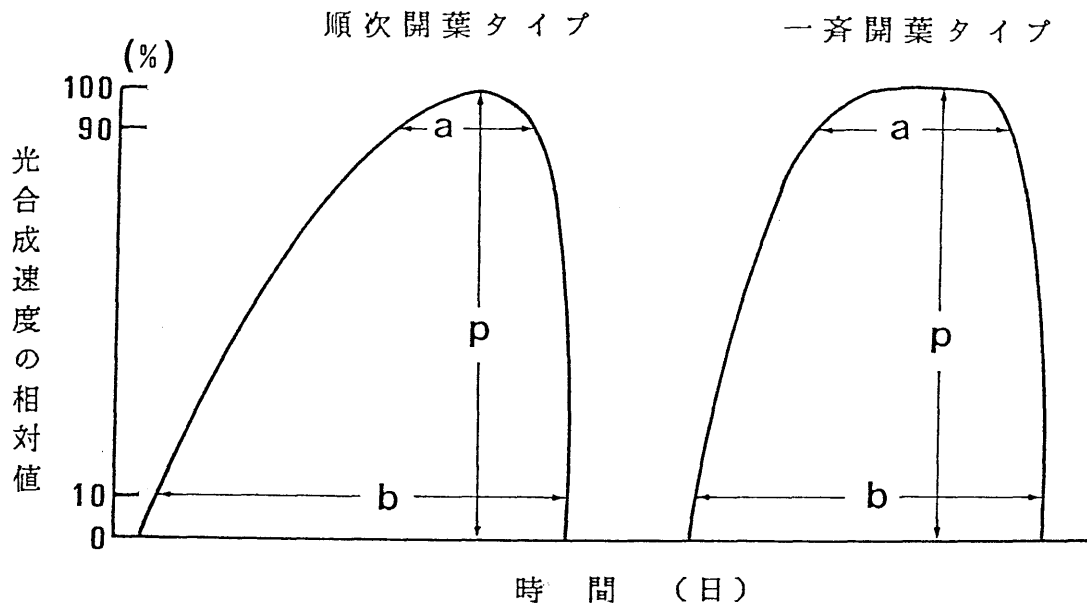
$b$  : 下底（10%  $P$  を維持する時間）

このようにして、葉位別に個葉の光合成生産速度を求めた（図-4・8）。当年枝一本当たりの個葉の光合成生産速度の平均値は、シラカンバが最高で、イタヤカエデが最低であった。ヤチダモの光合成生産速度の平均値は、ウダイカンバより大きかった。しかし、同じ葉位で比較すると、第5位葉までは、ウダイカンバの光合成生産速度の方がヤチダモより大きかった。

ここで、葉数の季節変化と個葉の最大光合成速度から、個葉の最大光合成速度が持続されている期間を誘導する。図-4・9には、葉数の季節変化と各種期間の名称を示す。各部の名称については、Kikuzawa（1981）、菊沢（1986）を参考にした。

新葉の展開期間（出葉期間）は、シュートにおける Source-Sink のバランスが変化し続ける（Dale 1985, Dickson 1986）。従って、全着葉期間から、出葉期間は除く。当年枝一本当たりの葉数が増加しなくなった時から、50%落葉期間（着葉曲線と落葉曲線が交差する時点から落葉し終わる時点まで）を全着葉期間から除いた期間を、葉の安定期間と名付ける（小池 1986）。葉の安定期間を、次式のように定義する。





個葉の光合成生産速度 ( $P_s$ ) の推定  
 (台形+長方形に近似した)

$$P_s = \frac{1}{2} (a + b) \times 80\% p + b \times 10\% p$$

$p$ : 個葉の最大光合成速度  
 $a$ : 90%  $p$  を持続する時間  
 $b$ : 10%  $p$  を持続する時間

図-4・7 個葉の光合成生産量を推定するための各部の名称  
 光合成速度の軌跡は順次開葉タイプが三角形、一斉開葉タイプが台形に似る。

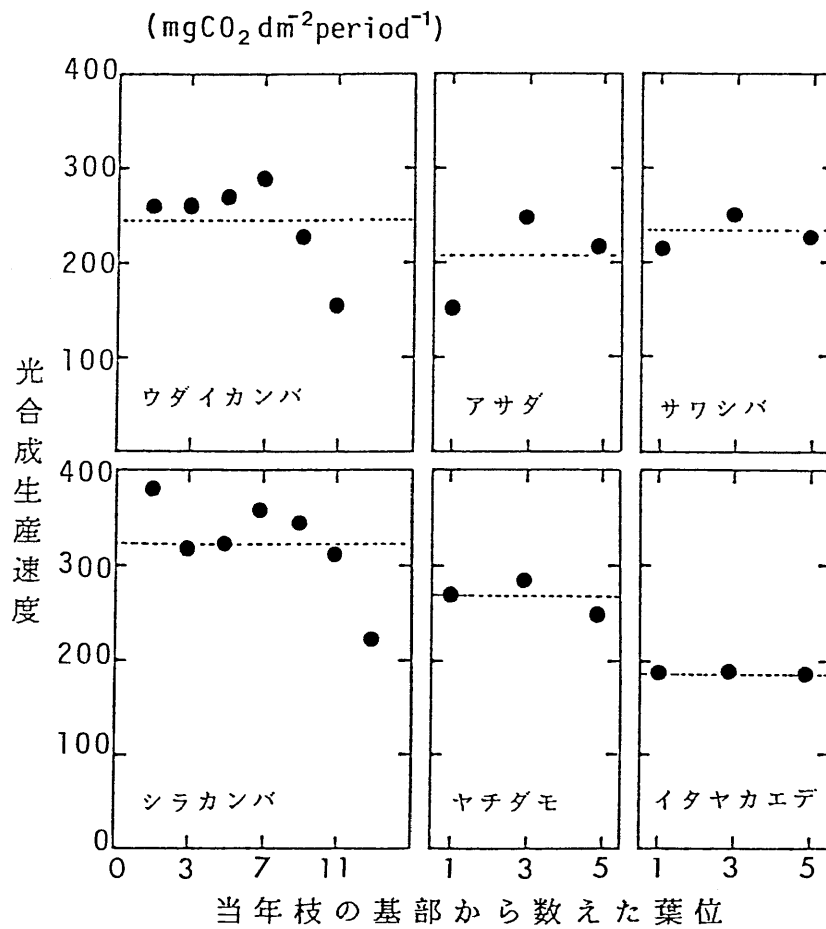


図-4・8 葉位ごとに推定された個葉の光合成生産量  
 破線は当年枝一本当たりの平均値を示す。  
 period: 各個葉の平均寿命

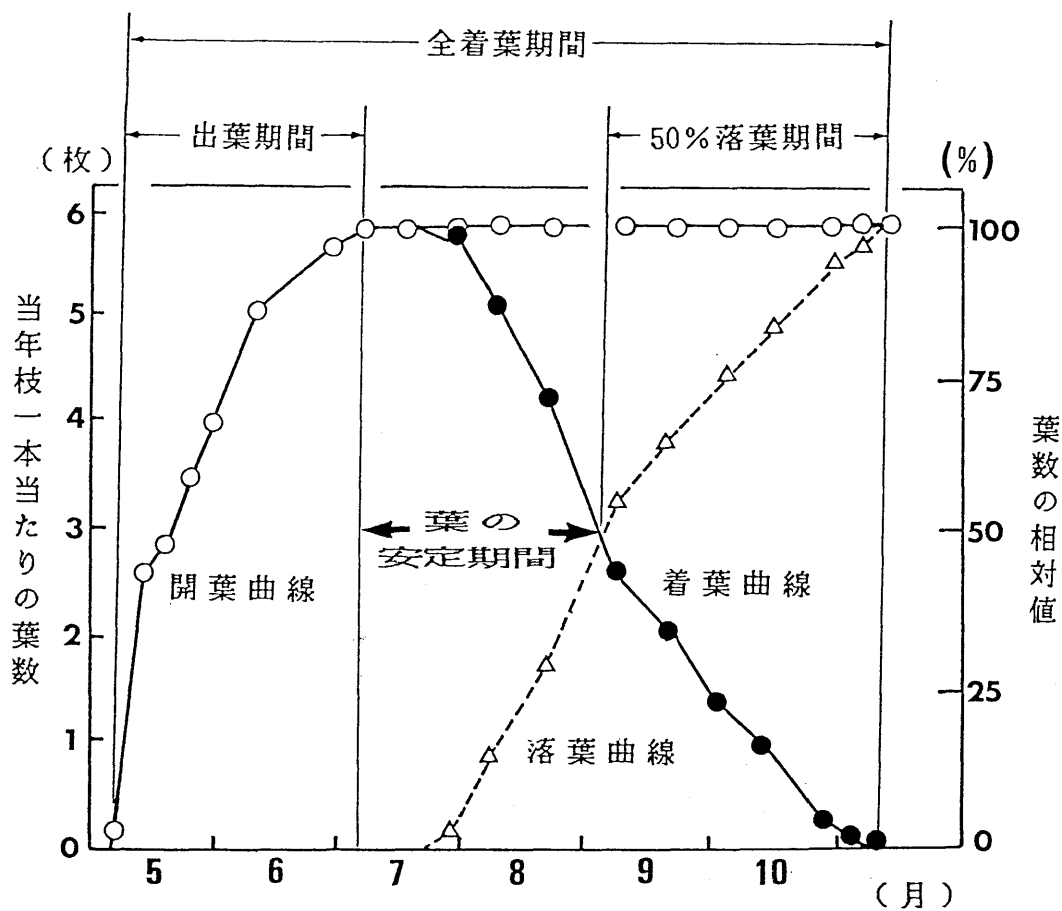


図-4・9 葉数の季節変化と各種期間の名称

葉の安定期間 = 全着葉期間 - (出葉期間 + 50%落葉期間)

$$LSP = LD - (LEP + 50\% LFP) \quad (3)$$

LSP : 葉の安定期間 (Leaf Stable Period)

LD : 全着葉期間 (Leaf Duration)

LEP : 出葉期間 (Leaf-Emergence Period)

LFP : 落葉期間 (Leaf-Fall Period)

葉の安定期間は、第3章で明らかにしたように、「測定葉」の安定期に相当する(図-3・12、3・13)。また、この期間は、ウダイカンバではシュート当たりの最適葉面積指数が実現し、光合成生産量が最大になる時期でもある(坂上 1985)。

ここで、葉数の季節変化と個葉の最大光合成速度から、当年枝一本当たりの光合成生産速度を推定する方法について検討する。このために、7月下旬から9月中旬付近における最高の光合成速度と、各種着葉期間とを掛けた値を以下に示す。

A : 葉の安定期間を掛けた値

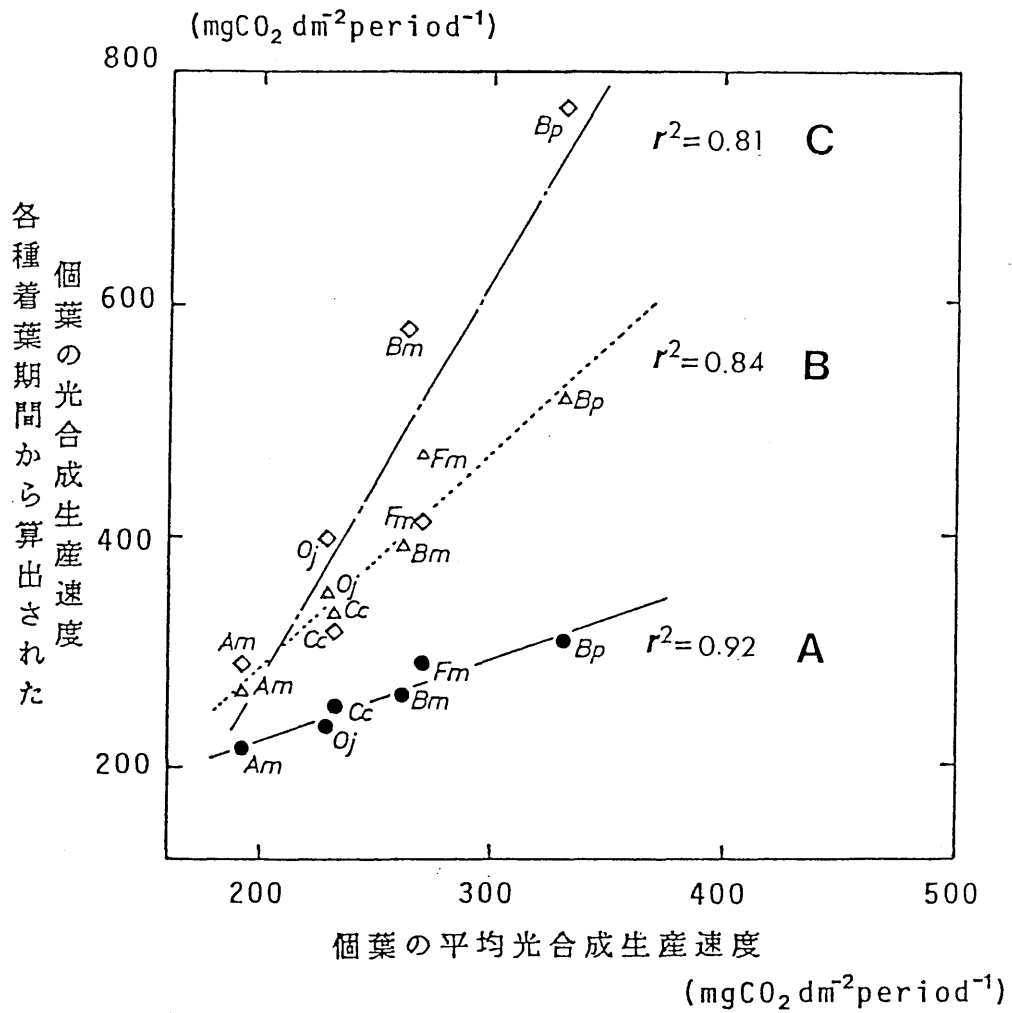
B : 葉の平均寿命を掛けた値

C : 全着葉期間を掛けた値

これらの値と、当年枝一本当たりの個葉の光合成生産速度(図-4・8)との相関を計算したのが、図-4・10である。決定係数( $r^2$ )の値と直線の傾きの値は、次のようになった。

	決定係数 ( $r^2$ ) の値	直線の傾き
A :	0.92	0.75
B :	0.84	2.04
C :	0.81	3.39

決定係数から判断すると、当年枝一本当たりの光合成生産速度の平均値(図-4・8において、破線で示した)との対応関係が最も良いのは、A(葉の安定期間)であった。従って、葉の安定期間が、当年枝一本当たりの光合成生産速度を推定するのに最も適している(小池 1986)。葉の安定期間は、最大の光合成速度が持続する期間とみなせる。以上のことから、葉の安定期間を樹種間の比較の適期とみなす。



period

【略号】

A: 葉の安定期間

Bm: ウダイカンバ Cc: サワシバ

B: 葉の平均寿命

Bp: シラカンバ Am: イタヤカエデ

C: 全着葉期間

Oj: アサダ Fm: ヤチダモ

図-4・10 個葉の光合成生産量と様々な着葉期間から算出した光合成生産量との関係

## 第5章 光—光合成速度関係と葉の形質の比較

### 5-1. 目的

前章までは、飽和光合成速度のみを対象に解析を進めた。その結果、各樹種の光合成特性は、開葉パターンと密接に関係していることが判明した。すなわち、ケヤマハンノキやシラカンバのような順次開葉タイプの先駆樹種では、ヤマモミジやサワシバのような一斉開葉タイプの極相的樹種より、飽和光合成速度が高く、葉の寿命は短かった。

一方、森林では林冠の構成木であっても樹冠上部の葉以外は、複雑に変化する光環境を効率よく利用して光合成生産を行ない、生長に貢献している。従って、樹種特性を把握するためには、飽和光合成速度に加えて、様々な光強度に対する光合成反応特性をも解明する必要がある（武田 1969b）。

また、光—光合成速度関係の比較を行なうことによって、光合成の樹種間差を詳細に調べることができ、森林における樹種ごとの生育環境の解明が可能になる（丸山・手島 1972, 小池・坂上 1982, 小池 1985a, 小池・春木 1985, Read and Hill 1985）。

この章では、まず、第4章で決定した樹種間の比較の適期、すなわち葉の安定期間に、主要広葉樹30種の光—光合成速度関係を測定して樹種間の差を定量的に比較した。次に、樹種間の差が明瞭に現われる飽和光合成速度について、この差をもたらす原因を、光合成の場である葉の形質と関連して解析することを目的とした。

また、これらの結果を踏まえて、葉の形質と葉の寿命との関係について考察をくわえた。

### 5-2. 材料と方法

#### 5-2-1. 研究材料

材料は第2章と同じである。詳細については、表-2・1に示した。光合成測定時には各々の葉齢が、60~80日に揃うよう、植物季節（功力・佐々木 1960）を葉について観察し、開葉した順に光—光合成速度関係を測定した。

光合成・呼吸速度測定後に、葉の形質として、葉厚、葉面積、クロロフィル含量、比葉面積重を測定した。解剖特性を調べた材料は、光合成・呼吸速度測定のための材料を得たシュートの、すぐ隣のシュートから得た葉である。

## 5-2-2. 葉の形質の測定

### 【測定期間】

主要樹種30種の光-光合成速度関係、葉の諸形質は、1984年～1986年に測定した。

### 【葉の形質の測定】

クロロフィル含量、比葉面積重、葉の解剖特性についての測定方法は、第3章と同じである。葉厚の測定位置と、解剖観察用の葉片の採取位置については、図-3・2に示した。また、図-3・4に葉の解剖特性に関する各組織の名称を示した。

ここで、表-5・1に示すように葉の解剖特性に関して、各種の形質を表わす特性値を定義する。

### 【葉内空隙量の測定】

葉内空隙量の測定方法には比重法、減圧法などがあるが（長南 1983）、いずれの方法も測定法が複雑であったり、葉を細かく切断するので誤差を伴い易い。そこで、Yokoi and Kishida (1985)の提唱した「容積密度」と「乾物含量」の概念を、葉に適用して葉内空隙量を算出した。この方法を用いると、切断などによって葉形を損なわずに葉内空隙量を測定できる（小池 1987a）。

測定の手順を以下に示す。

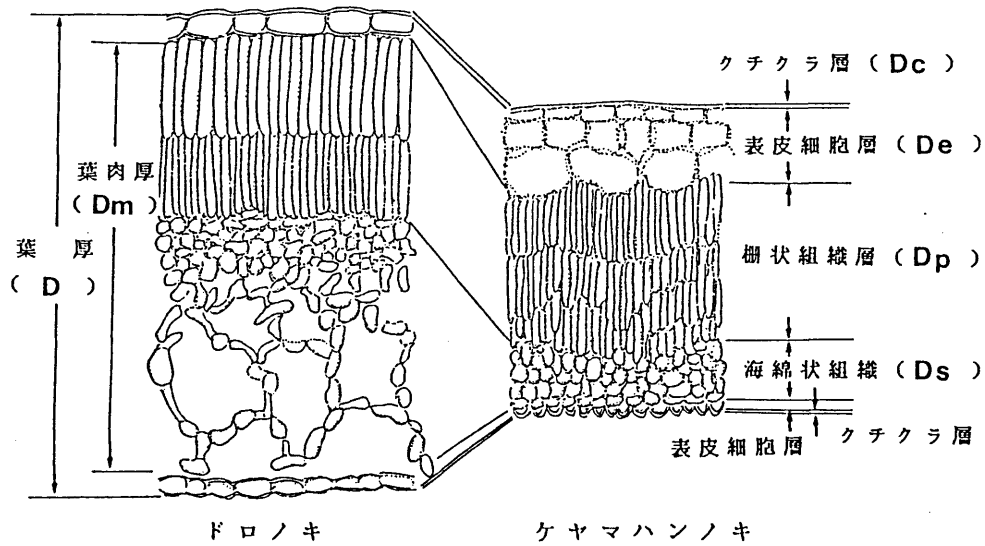
- 1) 陽樹冠の葉を切り枝状にして採取する。
- 2) 切り枝を直ちに室温・暗黒条件下で湿度 100%の容器に入れ、24時間以上吸水させる。
- 3) 吸水させた材料の生重を秤量する。
- 4) 葉厚はマイクロ・メーターで、葉面積は自動面積計で測定し、乾重（85°C 48時間）を求めた。

なお、葉厚の測定には測定時間を短縮するために、マイクロ・メーターを用いた。このために、測定方法の検討を行なった。すなわち、解剖切片を顕微鏡に装着した接眼マイクロ・メーターで測定して、葉厚の値を求めた。次に、マイクロ・メーター（三豊 K.K.）を用いて測定した葉厚の値と接眼マイクロ・メーターで測定した葉厚の値との関係を調べた（図-5・1）。どの樹種の測定値も相対誤差10%の範囲であり、対応関係はよかった。従って、葉厚の測定には、マイクロ・メーターを使用しても、一定の精度は期待できる。

葉内空隙量は、葉がクチクラ層、葉肉、空隙から構成されており、乾燥によって失われたものは大部分が水であると仮定して、次式によって算出した。

表-5・1 葉の縦断面における各組織の名称と特性値の定義

名称 (略記号)	
葉厚 (D)	
葉肉厚 (Dm)	
クチクラ層 (Dc) : 向軸面と背軸面の和	
表皮細胞層 (De) : 向軸面と背軸面の和	
柵状組織層 (Dp)	
海綿状組織層 (Ds)	
クチクラ率 = $Dc / D$	(クチクラ層 / 葉厚)
葉肉率 = $Dm / D$	(葉肉厚 / 葉厚)
柵状組織率 = $Dp / D$	(柵状組織厚 / 葉厚)
海綿状組織率 = $Ds / D$	(海綿状組織厚 / 葉厚)
葉内空隙率 = $Va / Vf$	(葉内空隙量 / 葉の生容量)





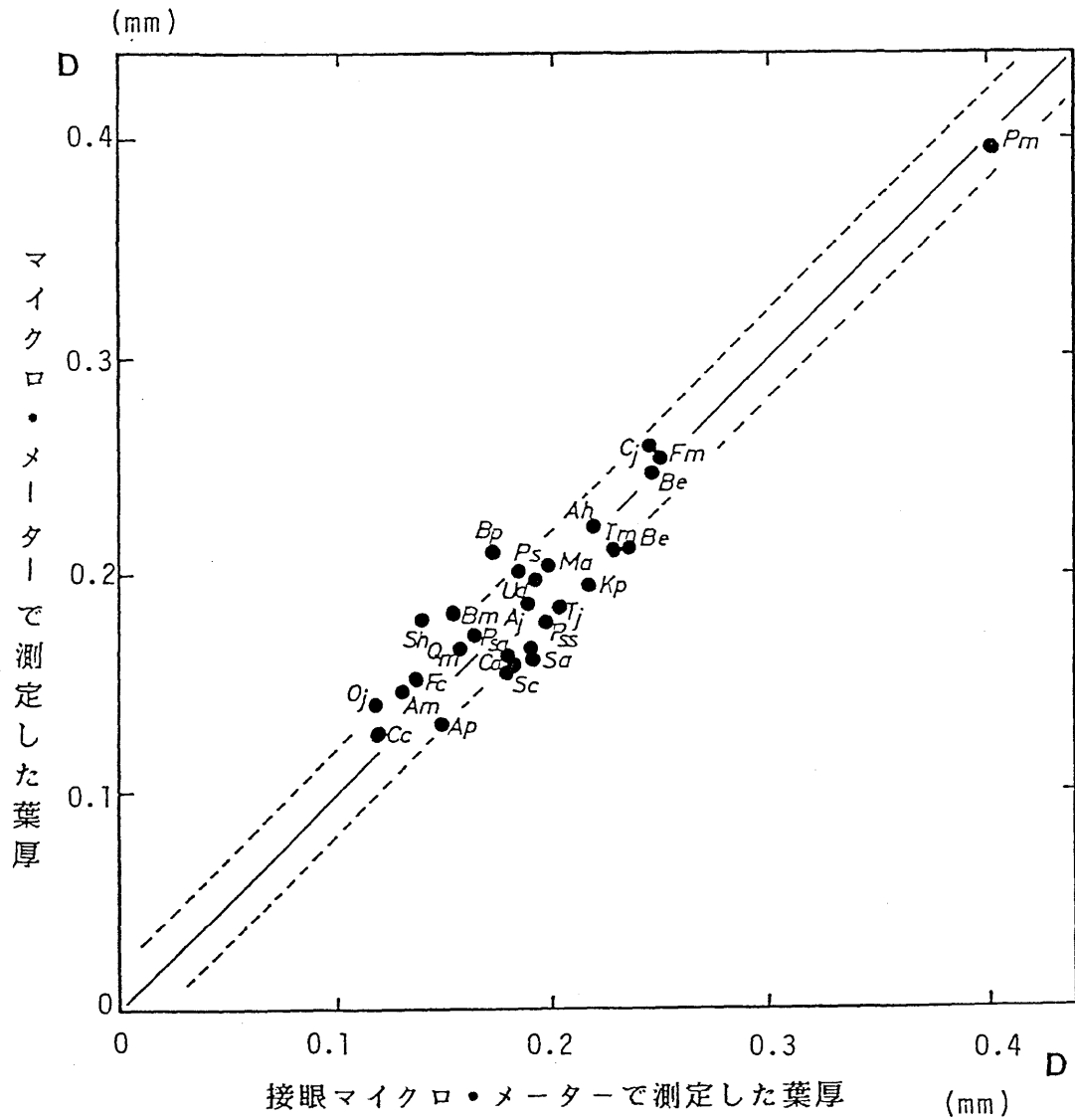


図-5・1 接眼マイクロ・メーターで測定した葉厚とマイクロ・メーターで測定した葉厚との関係

実線は両者の比の値が1、破線は±10%の相対誤差を示す。

【略号】

- |            |             |            |              |
|------------|-------------|------------|--------------|
| Ja:オニグルミ   | Pm:ドロノキ     | Ps:ヤマナラシ   | Sh:エゾノバッコヤナギ |
| Ah:ケヤマハンノキ | Aj:ハンノキ     | Bd:ヤエガワカンバ | Be:ダケカンバ     |
| Bm:ウダイカンバ  | Bp:シラカンバ    | Cc:サワシバ    | Oj:アサダ       |
| Fc:ブナ      | Qm:ミズナラ     | Ud:ハルニレ    |              |
| Ul:オヒョウ    | Mo:ホオノキ     | Cj:カツラ     | Psa:エゾヤマザクラ  |
| Pss:シウリザクラ | Sa:アズキナシ    | Sc:ナナカマド   | Ma:イヌエンジュ    |
| Am:イタヤカエデ  | Ap:ヤマモミジ    |            |              |
| Tj:シナノキ    | Tm:オオバボダイジュ | Kp:ハリギリ    | Co:ミズキ       |
| Fm:ヤチダモ    |             |            |              |

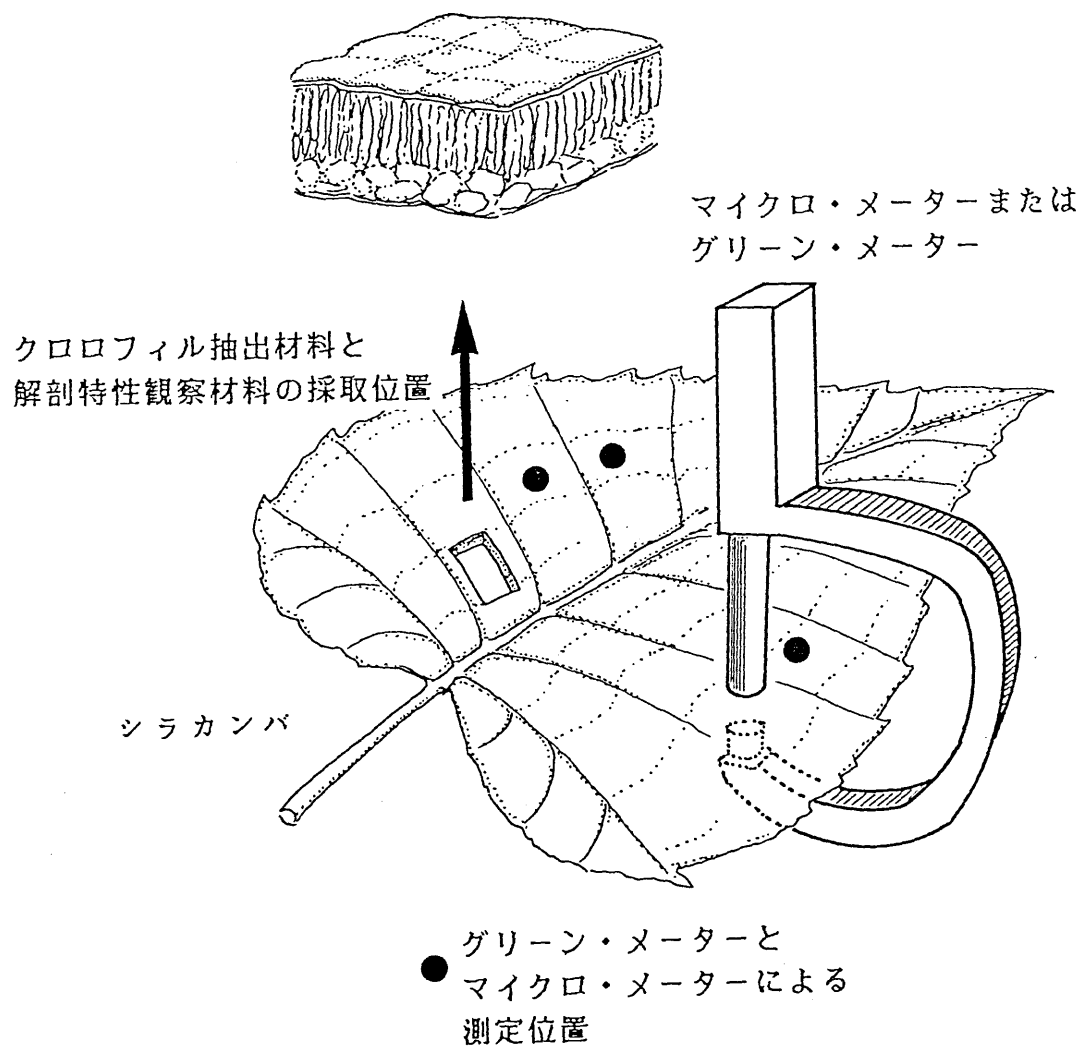


図-3・2 クロロフィル含量と葉厚の測定位置と解剖特性の観察部位

$$V_f = \frac{(W_f - W_d)}{\rho_w} + \frac{W_d}{\rho_d} + V_a \quad (1)$$

$V_f$  : 葉の生容量

$W_f$  : 葉の生重

$W_d$  : 葉の乾重

$\rho_w$  : 乾燥によって失われた物質の密度

$\rho_d$  : 葉の乾物の密度

$V_a$  : 葉内空隙量

ここで、 $\rho_w$  は乾燥によって失われた物質が、すべて水であると仮定した。このため、 $\rho_w = 1$  とした。また、Yokoi and Kishida (1985) によると、葉の乾物の密度、 $\rho_d$  は、 $\rho_d = 1.40 \sim 1.50$  の範囲にある。本稿においては、 $\rho_d = 1.45$  を採用した。

また、葉内空隙率(%) は、次式で定義される。

$$\text{葉内空隙率} = \frac{V_a}{V_f} \quad (2)$$

#### 【葉肉細胞表面積の測定】

細胞表面積の測定法は幾通も考案されている (Dengler and Mackay 1975, Nobel 1975, Parkhurst 1982, Morris and Thain 1983, Raskin 1983)。本稿では、測定方法が簡便でよく用いられている Nobel の方法 (1975) を採用した。

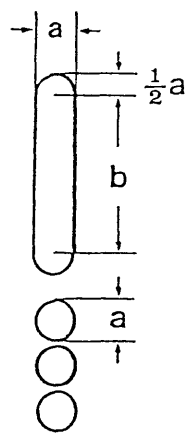
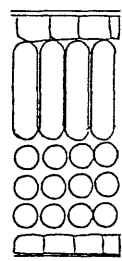
Nobel の方法とは、柵状組織の細胞は両端が半球の円筒形に、海綿状組織の細胞では球、または柵状組織と同様の形を仮定して表面積を算出するものである。単位葉面積 (A) 当たりの葉肉細胞表面積 (A<sub>mes</sub>) を  $A_{mes} / A$  と表示する (Nobel 1975)。写真に撮った葉の解剖切片を用いて測定した。算出方法は、図-5・2に示す。

#### 5-2-3. 光-光合成速度関係の測定と定式化

測定方法は、第2章で示した。測定条件は図-2・3に示した。光合成特性を特徴付けるのは、1) 強光域での飽和光合成速度、2) 弱光域での光利用効率 (光-光合成曲線の初期勾配と見かけの光量子収量に代表される)、である。

光-光合成速度関係を量的に比較するためには、この関係を定式化する必要がある。定式化のために、古くから数多くの式が考案されてきた (Thoroney 1979)。これらは、次の三つに大別される。

タイプ I

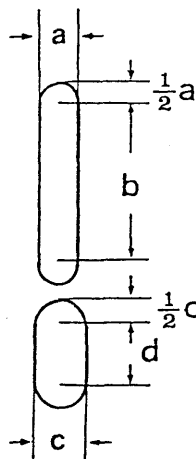
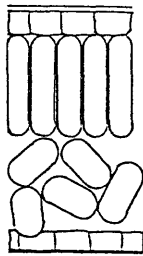


算出法

$$\frac{A_{mes}}{A} = \frac{a(a+b)\pi + 3\pi a^2}{a^2}$$

両端が半球の円筒が1つ、球が3つの場合

タイプ II



$$\frac{A_{mes}}{A} = \frac{a(a+b)\pi + c(c+d)\pi}{\left(\frac{a+c}{2}\right)^2}$$

異なるタイプの、両端が半球の円筒が2つの場合

図-5・2 単位葉面積当たりの葉肉細胞表面積 ( $A_{mes} / A$ ) の算出法  
細胞を両端が半球の円筒（主に柵状組織）または球（主に海綿状組織）と仮定して計算した (Nobel 1980)。

1) 直線で表現する Blackmann の式 (1905)

2) 直線と曲線を組み合わせた Linder et al. の式 (1981)

3) 双曲線式

3) の双曲線式は、Tamiya (1951) が導入して Monsi und Saeki (1953) が群落の物質生産の解析に適用して以来、伝統的に用いられている。これらの式の持つ意味は、個葉の解剖学的特徴に着目して、生化学的測定によって吟味された (Terashima and Saeki 1986)。

さて、森林の光環境は、強光域から弱光域にまで複雑に変化する (玉井 1974)。また、下層木の生存にとって、光斑が重要な役割を担うことも指摘された (Ino and Oshima 1979)。このように様々に変化する光強度に対して、光-光合成速度関を一本の線で近似できる双曲線式は、森林を構成する樹種の光合成特性を統一的に説明するのに適している。この双曲線式は次式で表わされる。

$$P_n = \frac{b \cdot I}{1 + a \cdot I} - R \quad (3)$$

$P_n$  : 純光合成速度

$R$  : 呼吸速度

$a$ 、 $b$  : 係数

$I$  : 葉面上の照度

この係数  $a$ 、 $b$  は Hozumi et al. (1971, 1972) によって吟味され、両者共に対象となる植物が生育していた光環境の関数であることが解明された。係数  $a$  ( $\text{klx}^{-1}$ ) は、理論的光飽和における総光合成速度の半分の値を実現する照度の逆数で、係数  $b$  ( $\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}\text{klx}^{-1}$  または  $\text{mol}\cdot\text{E}^{-1}$ ) は光-光合成曲線の原点付近における初期勾配を表わす。なお、係数  $b$  と、Björkman (1981) や Linder et al. (1981) のいう、見かけの光量子収量  $\Phi$  ( $\text{mol}\cdot\text{E}^{-1}$ ) とは、単位は等しいが、異なるものである。

見かけの光量子収量の求め方を図-5・3に示す。光-光合成速度関係を測定した温度条件下での呼吸速度と、光量子束密度の増加に伴って、光合成速度が直線的に増加する範囲で測定された光合成速度の値を、直線で回帰した。こうして得られた直線の勾配を、見かけの光量子収量とした。

光合成速度が直線的に増加するときの光量子束密度は、一般に  $100\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  付近の値である (Linder et al. 1981, Ludlow 1981, Agata et al. 1985)。

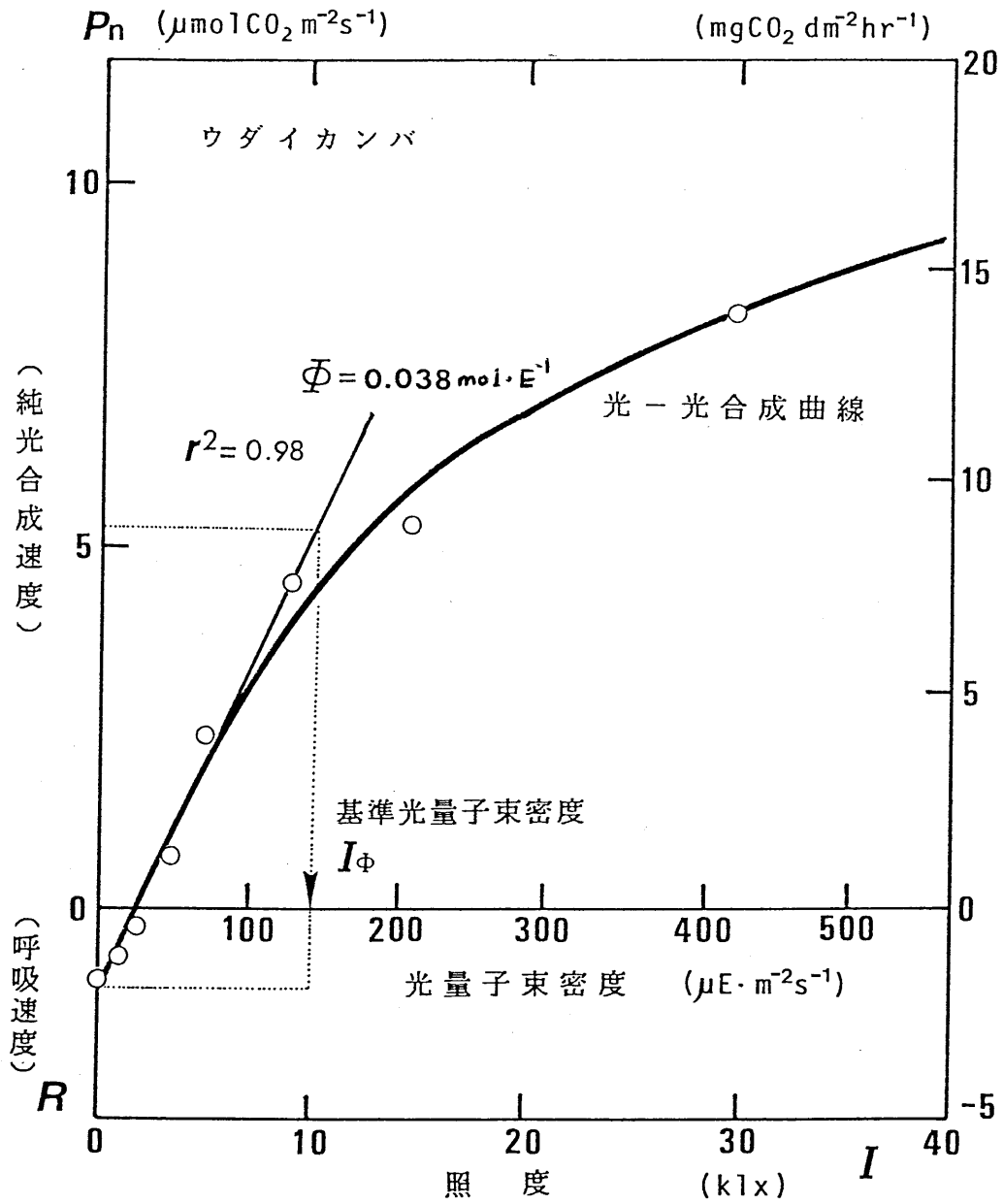


図-5・3 光-光合成曲線の各部名称と見かけの光量子収量の求め方  
 $I_\Phi$ : 基準光量子束密度 ( $100 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  付近の値)

この付近の光量子束密度を基準光量子束密度 ( $I_0$ ) と呼ぶ。

光強度と光合成速度との関係を定式化するときには、穂積・篠崎 (1960) の相対誤差最小の方法を用いた。

光補償点 ( $I_c$ ) は、次式で算出した (Koike and Sakagami 1985)。

$$I_c = \frac{R}{b - a \cdot R} \quad (4)$$

$R$  : 呼吸速度

$a$ 、 $b$  : 係数 (上述の係数)

これらの定式化によって得られた各樹種の初期勾配 ( $b$ )、理論的光飽和時の総光合成速度 ( $b/a$ )、光補償点 ( $I_c$ ) について標準得点を計算した。標準得点の求め方を、次式に示す。

$$D_{ij} = \frac{S_{ij} - \mu_j}{\sigma_j} \quad (5)$$

$D_{ij}$  : ある樹種  $i$  の特性  $j$  の標準得点

$S_{ij}$  : ある樹種  $i$  の特性  $j$  の値

$\mu_j$  : ある特性  $j$  の平均値

$\sigma_j$  : ある特性  $j$  の値の標準偏差

各々の樹種のそれぞれの特性値について標準得点を合計し、順位付を行なった。この標準得点の合計値は次式で求めた。標準得点の合計値 (合計値) を基準にして、樹種ごとの光利用特性の類型化を試みた。

$$SD_i(n) = \sum D_{ij} \quad (6)$$

$SD_i(n)$  : ある樹種  $i$  の特性値  $n$  個の標準得点の合計値

$D_{ij}$  : ある樹種  $i$  の特性  $j$  の標準得点

## 5-3. 結果

### 5-3-1. 光反応特性

図-5・4に葉温20℃における光-光合成速度関係を示す。光飽和域は、オニグルミ、ハンノキ類、ヤナギ類、カンバ類では50~60 klxであった。ニレ類、サクラ類、ミズナラ、ホオノキ、カツラ、アズキナシ、シナ類、ハリギリ、ヤ

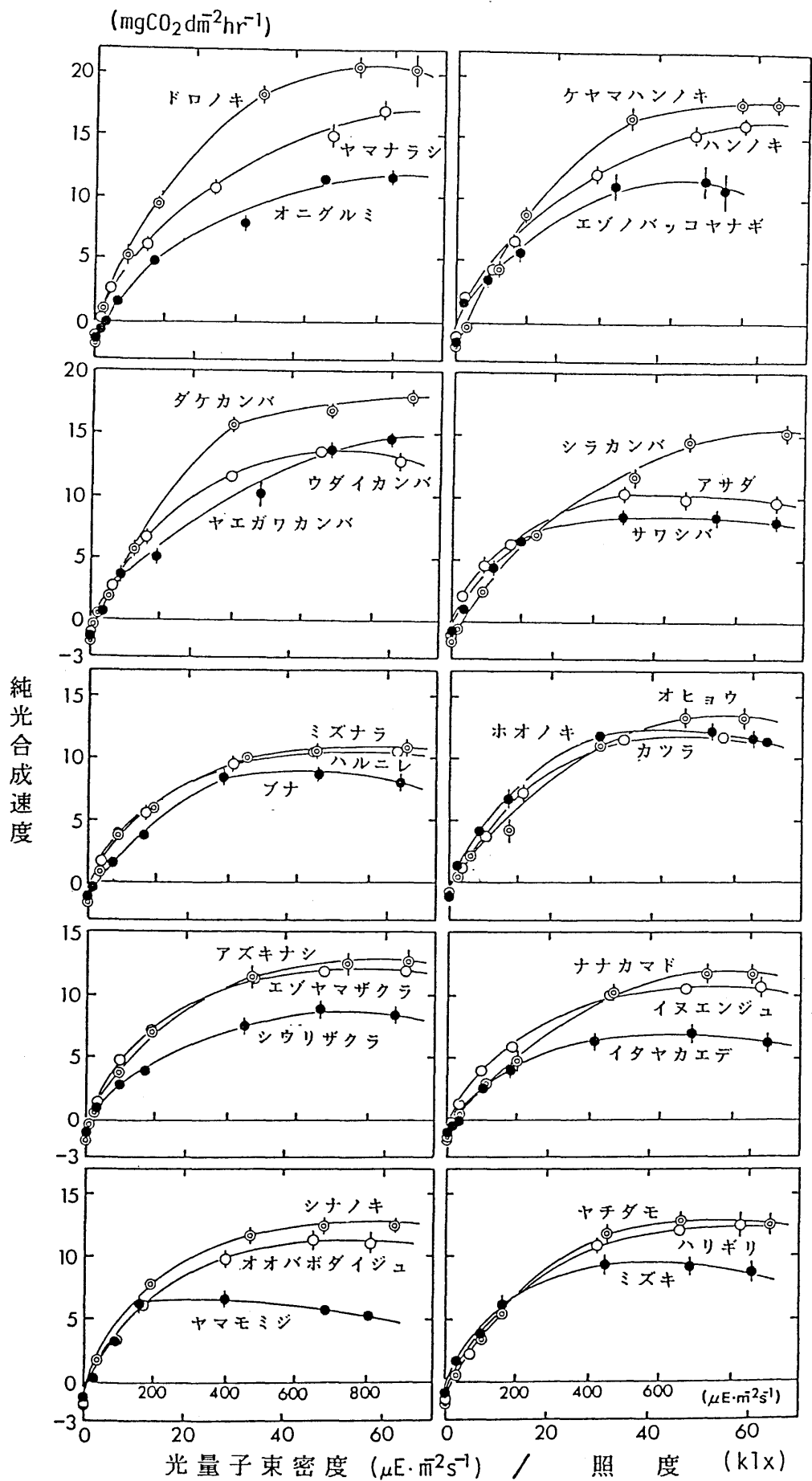


図-5・4 落葉広葉樹の光-光合成速度関係 (光合成適温20℃で測定)  
縦線は標準誤差を示す。



チダモ、ミズキでは30~40 klxに存在した。アサダ、サワシバ、カエデ類では20~30 klxであった。

全体の傾向としては、先駆的樹種の方が極相的樹種より光飽和域が高かった。

図-5・5に葉温20℃、照度55 klxにおける総光合成速度 ( $P_g$ ) から光合成適温 [葉温20℃] 下での呼吸速度との関係を示す。総光合成速度は次式を仮定する。

$$P_g = P_n + R \quad (6)$$

$P_g$  : 総光合成速度

$P_n$  : 純光合成速度

$R$  : 呼吸速度

カンバ類、ヤナギ類、ハンノキ類では、総光合成・呼吸速度、ともに高い傾向があり、シウリザクラ、ブナ、アサダ、サワシバ、カエデ類では両者ともに低い傾向にあった。これらの中に位置したのは、オニグルミ、ミズナラ、ニレ類、カツラ、ホオノキ、シナ類、ミズキ、ヤチダモであった。

図-5・6に光-光合成曲線の初期勾配 ( $b$ ) と理論的光飽和時の総光合成速度 (最大光合成速度、 $b/a$ ) との関係を示す。初期勾配の小さいオニグルミ、カンバ類、ヤナギ類、ハンノキ類、ナナカマド、ヤチダモなどの樹種は、最大光合成速度が高かった。

これらに対して、初期勾配の大きいブナ、アサダ、サワシバ、イヌエンジュ、シウリザクラ、カエデ類の最大光合成速度は低かった。これらの中に位置したのは、カツラ、ミズナラ、アズキナシ、エゾヤマザクラ、シナ類、ハリギリ、ホオノキなどであった。

初期勾配 ( $b$ ) と算出された光補償点 ( $I_c$ ) との関係を図-5・7に示す。オニグルミ、ケヤマハンノキ、シラカンバ、ナナカマド、ヤチダモなどのような順次開葉タイプでは、初期勾配は小さくて光補償点が高かった。反対に、初期勾配の大きいアサダ、エゾノバッコヤナギ、シウリザクラ、ヤマモミジでは、光補償点が低かった。これらの樹種の中に位置するのは、ドロノキ、ウダイカンバ、ミズナラ、カツラ、アズキナシ、ハリギリ、ホオノキ、シナ類などであった。

Linder et al. の方法 (1981) で算出した、見かけの光量子収量 ( $\Phi$ ) と初期勾配 ( $b$ ) との関係を図-5・8に示す。全体としては、見かけの光量子収量の値が大きいと初期勾配も大きい傾向があった。見かけの光量子収量の最小

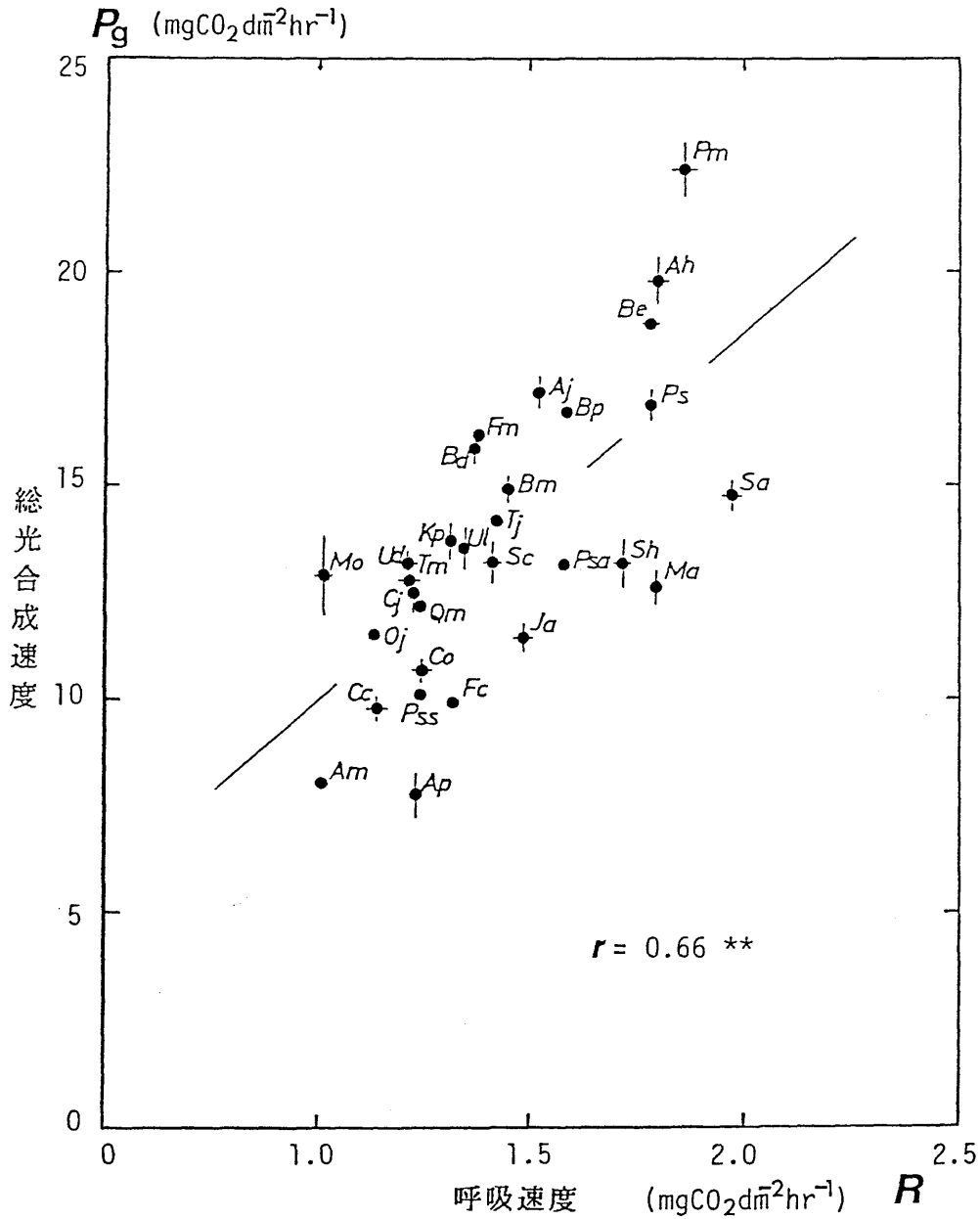


図-5・5 呼吸速度と総光合成速度との関係（光合成適温20℃で測定）  
 各々の値は5～10回の測定結果の平均値。  
 縦横棒は標準誤差を示す。

【略号】

- |            |             |            |              |
|------------|-------------|------------|--------------|
| Ja:オニグルミ   | Pm:ドロノキ     | Ps:ヤマナラシ   | Sh:エゾノバッコヤナギ |
| Ah:ケヤマハンノキ | Aj:ハンノキ     | Bd:ヤエガワカンバ | Be:ダケカンバ     |
| Bm:ウダイカンバ  | Bp:シラカンバ    | Cc:サワシバ    | Oj:アサダ       |
| Fc:ブナ      | Qm:ミズナラ     | Ud:ハルニレ    |              |
| Ul:オヒョウ    | Mo:ホオノキ     | Cj:カツラ     | Psa:エゾヤマザクラ  |
| Pss:シウリザクラ |             |            |              |
| Sa:アズキナシ   | Sc:ナナカマド    | Ma:イヌエンジュ  | Am:イタヤカエデ    |
| Ap:ヤマモミジ   |             |            |              |
| Tj:シナノキ    | Tm:オオバボダイジュ | Kp:ハリギリ    | Co:ミズキ       |
| Fm:ヤチダモ    |             |            |              |

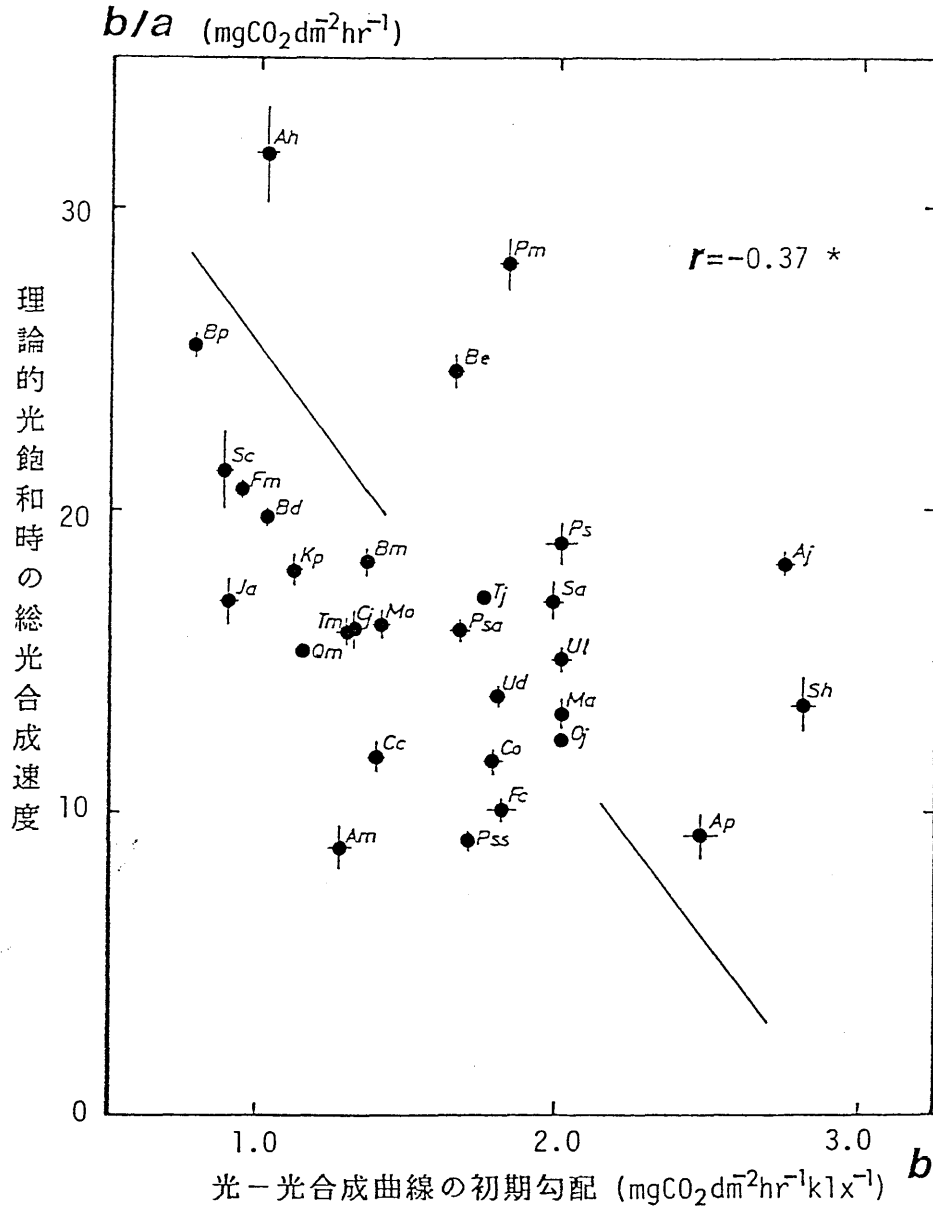


図-5・6 初期勾配 ( $b$ ) と理論的光飽和時の総光合成速度 ( $b/a$ ) との関係  
 各々の値は5~10回の測定結果の平均値。  
 縦横棒は標準誤差を示す。

【略号】

- Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

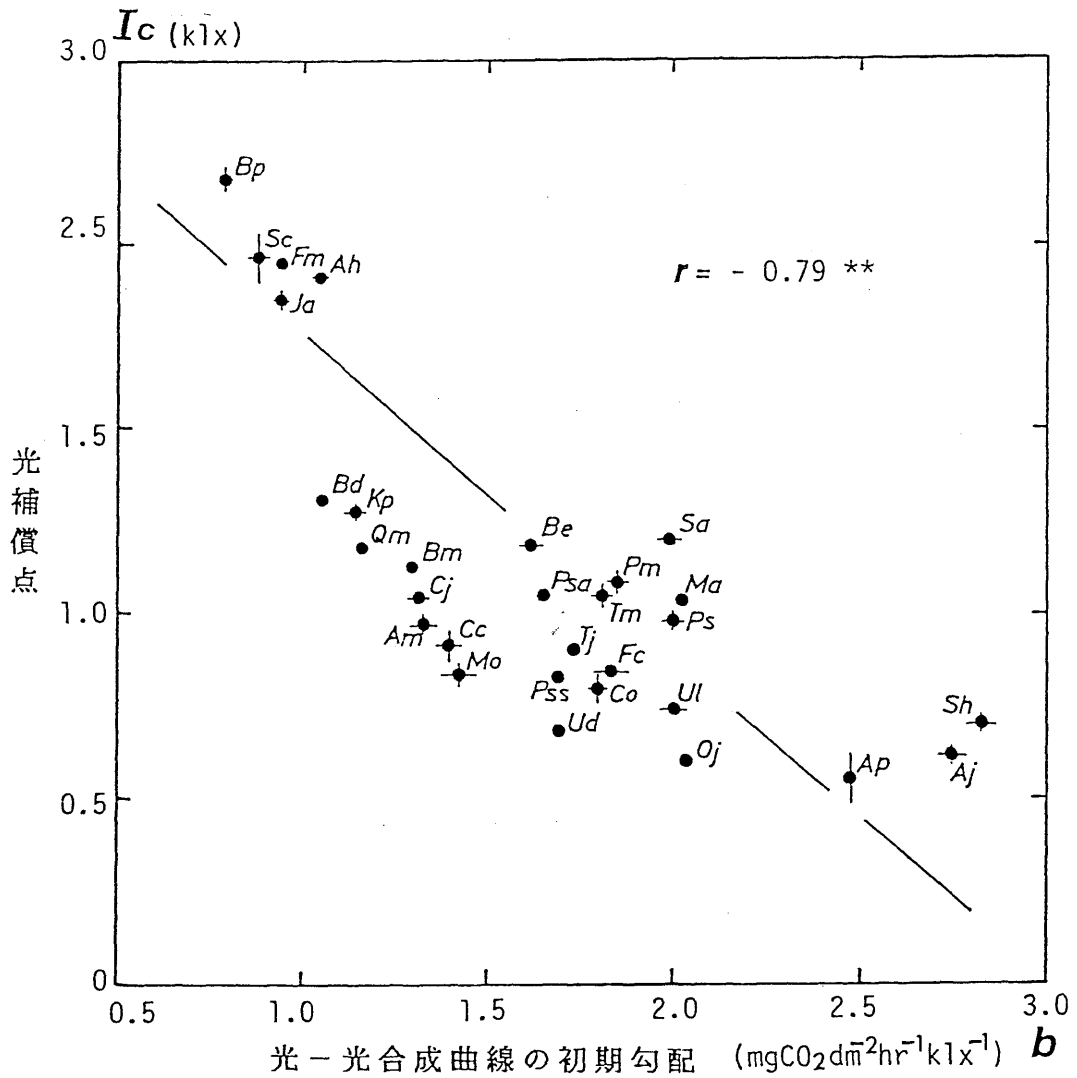


図-5・7 初期勾配 ( $b$ ) と光補償点 ( $I_c$ ) との関係  
 各々の値は5~10回の測定結果の平均値。  
 縦横棒は標準誤差を示す。

【略号】

- |            |             |            |              |
|------------|-------------|------------|--------------|
| Ja:オニグルミ   | Pm:ドロノキ     | Ps:ヤマナラシ   | Sh:エゾノバッコヤナギ |
| Ah:ケヤマハンノキ | Aj:ハンノキ     | Bd:ヤエガワカンバ | Be:ダケカンバ     |
| Bp:シラカンバ   | Cc:サワシバ     | Oj:アサダ     | Fc:ブナ        |
| Ul:オヒョウ    | Mo:ホオノキ     | Cj:カツラ     | Psa:エゾヤマザクラ  |
| Sa:アズキナシ   | Sc:ナナカマド    | Ma:イヌエンジュ  | Am:イタヤカエデ    |
| Tj:シナノキ    | Tm:オオバボダイジュ | Kp:ハリギリ    | Co:ミズキ       |
|            |             |            | Fm:ヤチダモ      |

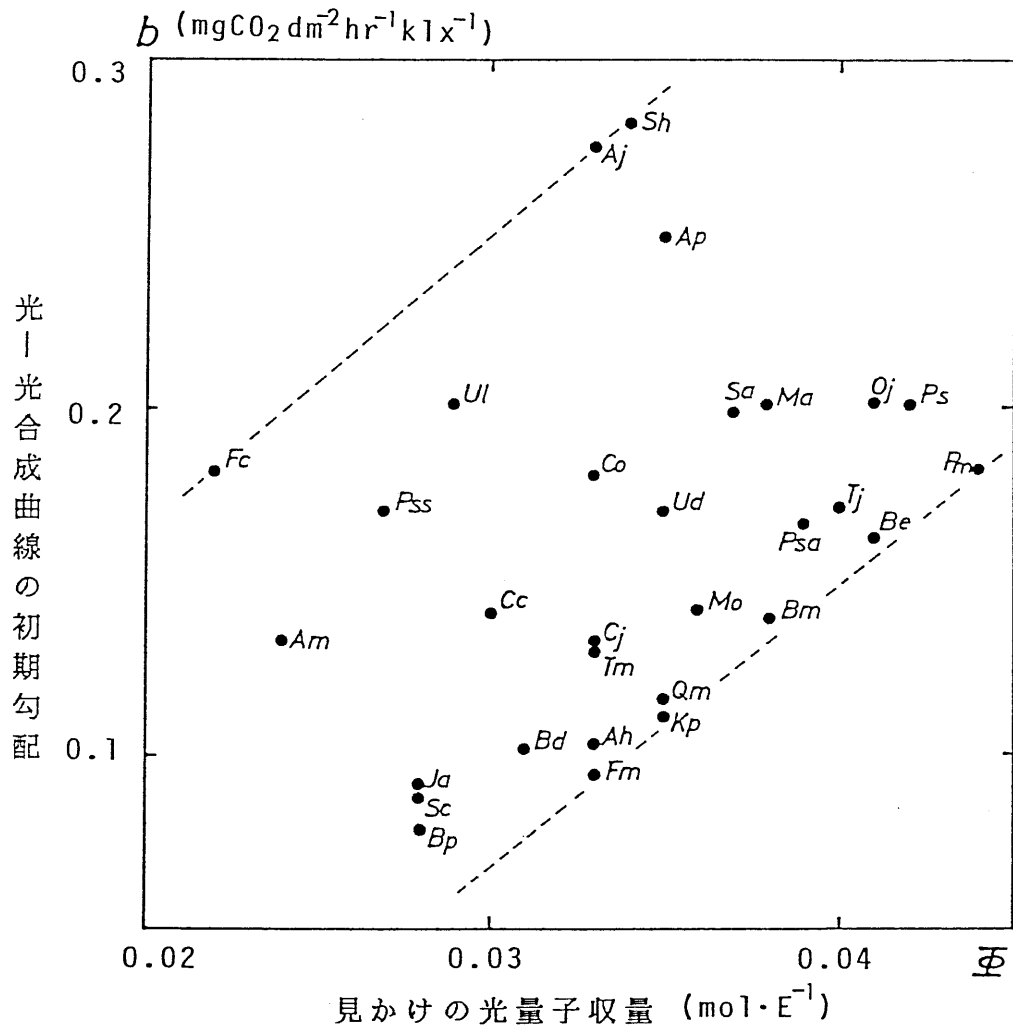


図-5・8 見かけの光量子収量 ( $\Phi$ ) と初期勾配 ( $b$ ) との関係  
 見かけの光量子収量 ( $\Phi$ ) は Linder et al. (1981) の方法で算出した (図-5・3)。  
 破線は各々の値の上限と下限を示す。

【略号】

- |             |           |             |               |
|-------------|-----------|-------------|---------------|
| Ja: オニグルミ   | Pm: ドロノキ  | Ps: ヤマナラシ   | Sh: エゾノバッコヤナギ |
| Ah: ケヤマハンノキ | Aj: ハンノキ  | Bd: ヤエガワカンバ | Be: ダケカンバ     |
| Bm: ウダイカンバ  | Bp: シラカンバ | Cc: サワシバ    | Oj: アサダ       |
| Fc: ブナ      | Qm: ミズナラ  | Ud: ハルニレ    |               |
| Ul: オヒョウ    | Mo: ホオノキ  | Cj: カツラ     | Psa: エゾヤマザクラ  |
| Pss: シウリザクラ | Sa: アズキナシ | Sc: ナナカマド   | Ma: イヌエンジュ    |
| Am: イタヤカエデ  | Ap: ヤマモミジ | Tj: シナノキ    | Tm: オオバボダイジュ  |
| Kp: ハリギリ    | Co: ミズキ   | Fm: ヤチダモ    |               |

値は、ブナに認められた  $0.022 \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  であった。最大値は、ドロノキに認められた  $0.044 \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  であった。大部分の樹種の見かけの光量子収量は  $0.030 \sim 0.040 \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  の範囲にあった。

### 5-3-2. 葉の形質

ここでは、葉の形質として、葉面積、比葉面積重、そして葉厚について調べた。さらに、各組織の厚さ、葉内空隙量、それに葉肉細胞の表面積を代表するものとして、 $A_{\text{mes}} / A$  (単位葉面積当たりの葉肉細胞表面積率) を測定した。これらの値と光合成速度との関係を調べた。

#### 【葉の解剖特性と葉内空隙量】

図-5・9に比葉面積重と葉厚との関係を示す。比葉面積重が大きいと葉が厚い傾向があった。比葉面積重は  $6 \sim 10 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$  の範囲に、葉厚は、ドロノキを除くと  $0.10 \sim 0.28 \text{ mm}$  の範囲にあった。カエデ類、アサダ、サワシバは両者共に小さく、ドロノキ、ヤエガワカンバ、オヒョウでは両者共に大きかった。

図-5・10はクチクラ率と葉肉率との関係を示す。クチクラは保護組織であり、葉肉は葉緑体の存在する場所であるが、両者の間に一定の傾向は認められなかった。

図-5・11は葉厚に占める柵状組織と海綿状組織の存在率を示す。両者の間には負の相関が認められた。柵状組織率 ( $D_p / D$ ) が高いのは、オニグルミ、エゾノバッコヤナギ、カツラ、ヤマナラシ、エゾヤマザクラ、ヤチダモであった。反対に、海綿状組織率 ( $D_s / D$ ) の高いのは、アズキナシ、シナノキ、オオバボダイジュ、ホオノキ、アサダ、ハンノキ、ドロノキであった。

次に、海綿状組織をはじめ、葉肉組織の中に顕著に見られる空隙について述べる。図-5・12は葉内空隙率 ( $V_a / V_f$ ) と葉面積との関係を示す。両者の間には一定の傾向がなかった。

図-5・13は葉厚と葉内空隙率との関係を示す。全体としては、葉が厚くなると葉内空隙率が増加する傾向があった(小池 1987b)。しかし、ドロノキを除くと、この傾向は認められなくなった。例えば、アサダでは葉厚が  $0.12 \text{ mm}$  であるのに、葉内空隙率は  $34.0\%$  で大きく、ケヤマハンノキの葉厚は  $0.22 \text{ mm}$  であるのに、葉内空隙率は  $16.5\%$  で、アサダの半分であった。

図-5・14は葉内空隙率 ( $V_a / V_f$ ) とクチクラ率 ( $D_c / D$ ) との関係を示す。葉内空隙率が増加するとクチクラ率が低下する傾向があった。葉内空隙率が低くてクチクラ率が高いのは、ミズナラ、イタヤカエデ、ブナ、ナナ

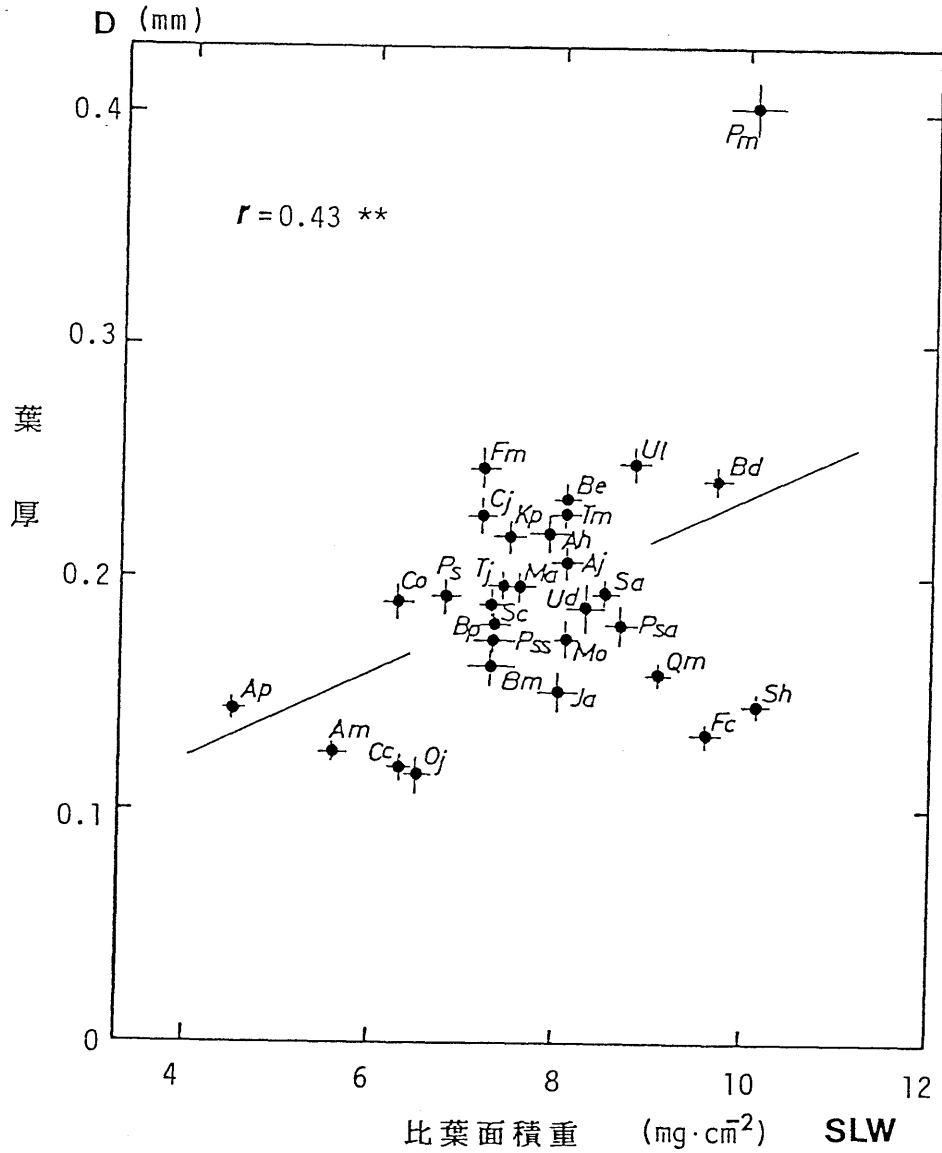


図-5・9 比葉面積重と葉厚との関係  
 各々の値は10回の測定結果の平均値。  
 縦横棒は標準誤差を示す。

【略号】

- |            |          |            |              |
|------------|----------|------------|--------------|
| Ja:オニグルミ   | Pm:ドロノキ  | Ps:ヤマナラシ   | Sh:エゾノバッコヤナギ |
| Ah:ケヤマハンノキ | Aj:ハンノキ  | Bd:ヤエガワカンバ | Be:ダケカンバ     |
| Bm:ウダイカンバ  | Bp:シラカンバ | Cc:サワシバ    | Oj:アサダ       |
| Fc:ブナ      | Qm:ミズナラ  | Ud:ハルニレ    |              |
| Ul:オヒョウ    | Mo:ホオノキ  | Cj:カツラ     | Psa:エゾヤマザクラ  |
| Pss:シウリザクラ | Sa:アズキナシ | Sc:ナナカマド   | Ma:イヌエンジュ    |
| Am:イタヤカエデ  | Ap:ヤマモミジ | Tj:シナノキ    | Tm:オオバボダイジュ  |
| Kp:ハリギリ    | Co:ミズキ   | Fm:ヤチダモ    |              |

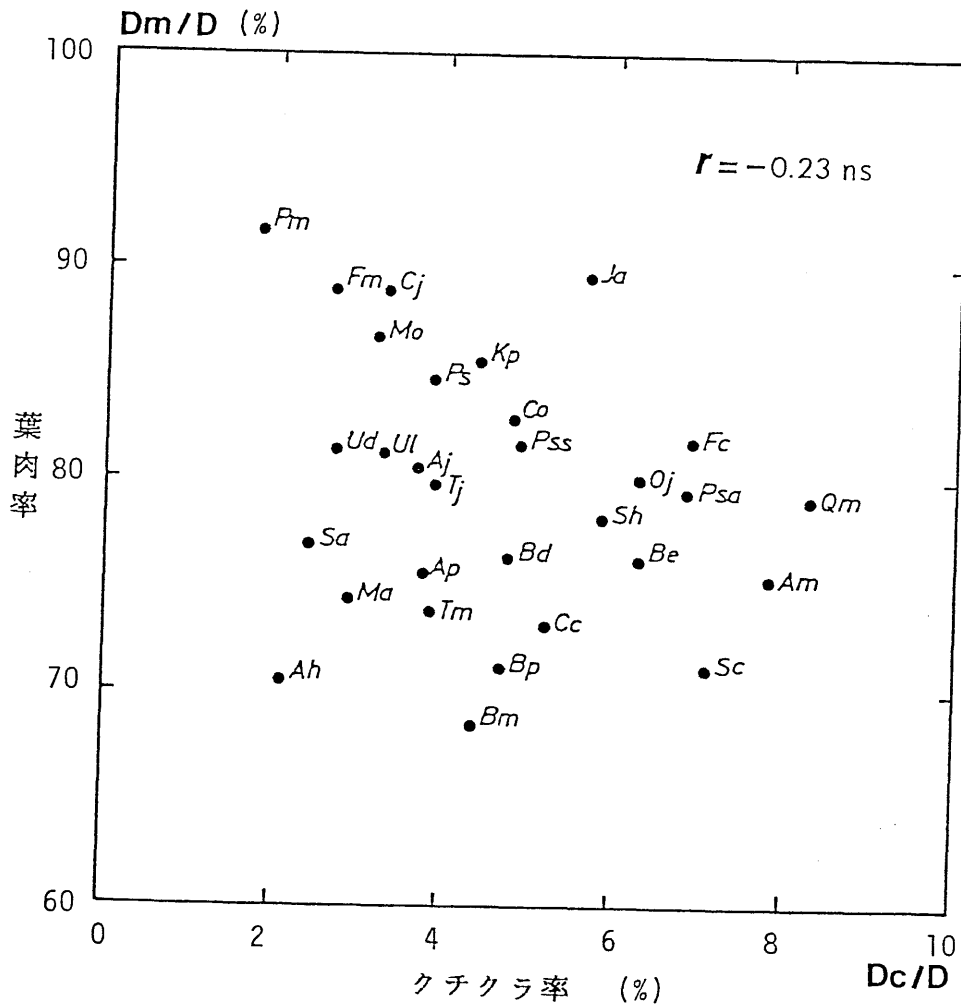


図-5・10 クチクラ率と葉肉率との関係

クチクラ率：葉厚に占めるクチクラ層の割合。

葉肉率：葉厚に占める葉肉層の割合。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ



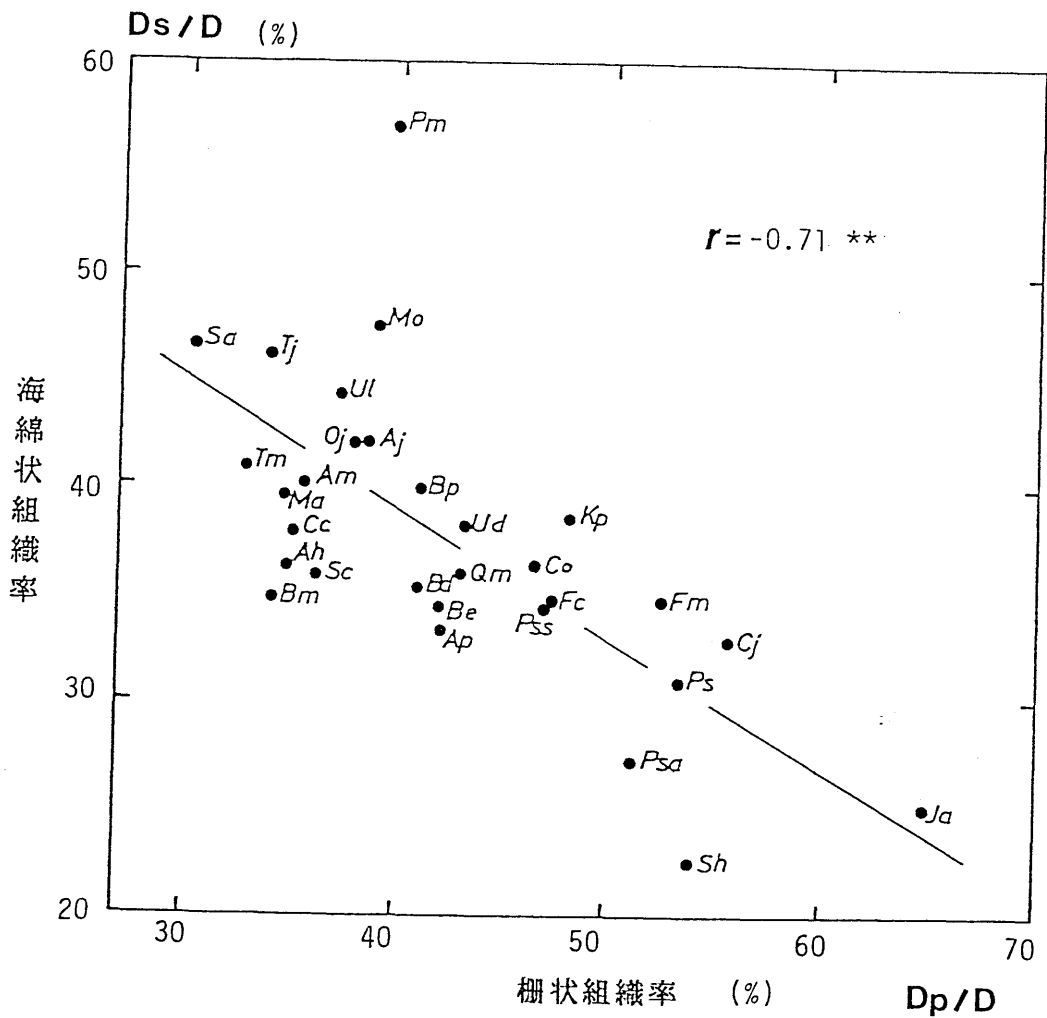


図-5・11 柵状組織率と海綿状組織率との関係

柵状組織率：葉厚に占める柵状組織層の割合。

海綿状組織率：葉厚に占める海綿状組織層の割合。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

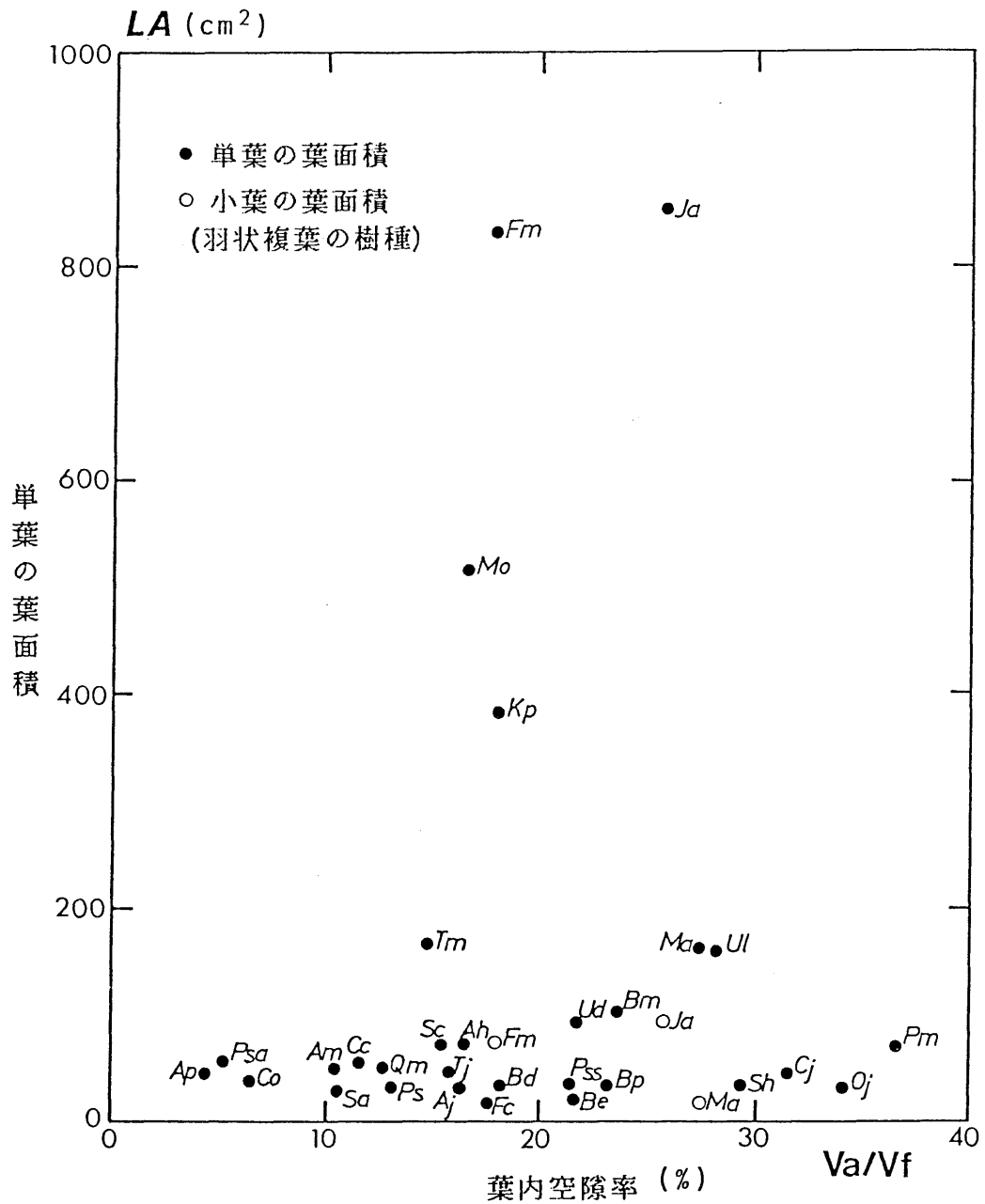


図-5・12 葉内空隙率と単葉の葉面積との関係

【略号】

**Ja:**オニグルミ      **Pm:**ドロノキ      **Ps:**ヤマナラシ      **Sh:**エゾノバッコヤナギ  
**Ah:**ケヤマハンノキ      **Aj:**ハンノキ      **Bd:**ヤエガワカンバ      **Be:**ダケカンバ **Bm:**ウダイカンバ  
**Bp:**シラカンバ      **Cc:**サワシバ      **Oj:**アサダ      **Fc:**ブナ      **Qm:**ミズナラ      **Ud:**ハルニレ  
**Ul:**オヒョウ      **Mo:**ホオノキ      **Cj:**カツラ      **Psa:**エゾヤマザクラ      **Pss:**シウリザクラ  
**Sa:**アズキナシ      **Sc:**ナナカマド **Ma:**イヌエンジュ      **Am:**イタヤカエデ      **Ap:**ヤマモミジ  
**Tj:**シナノキ      **Tm:**オオバボダイジュ      **Kp:**ハリギリ      **Co:**ミズキ      **Fm:**ヤチダモ

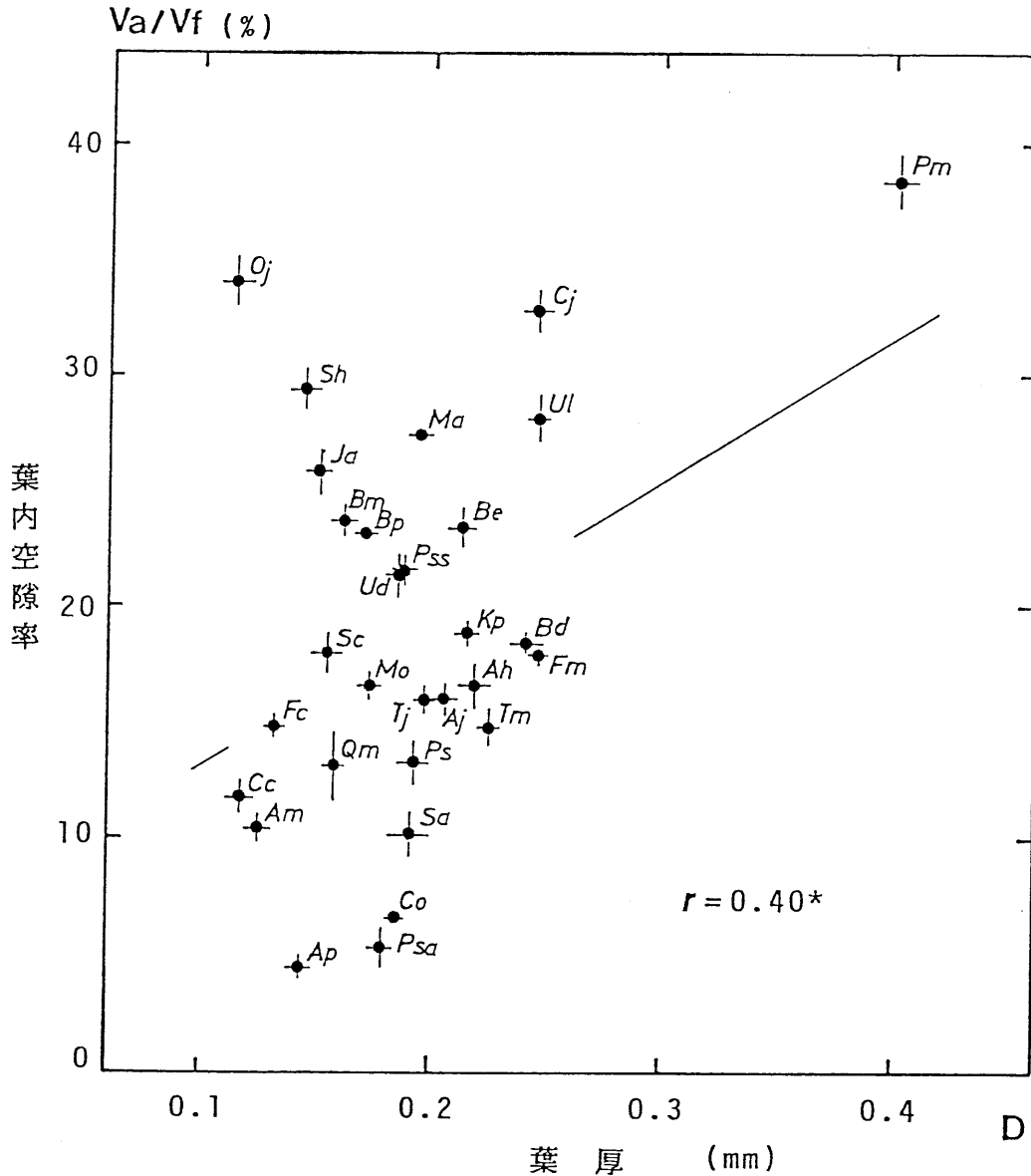


図-5・13 葉厚と葉内空隙率との関係

各々の値は10回の測定結果の平均値。

縦横棒は標準誤差を示す。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オショウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

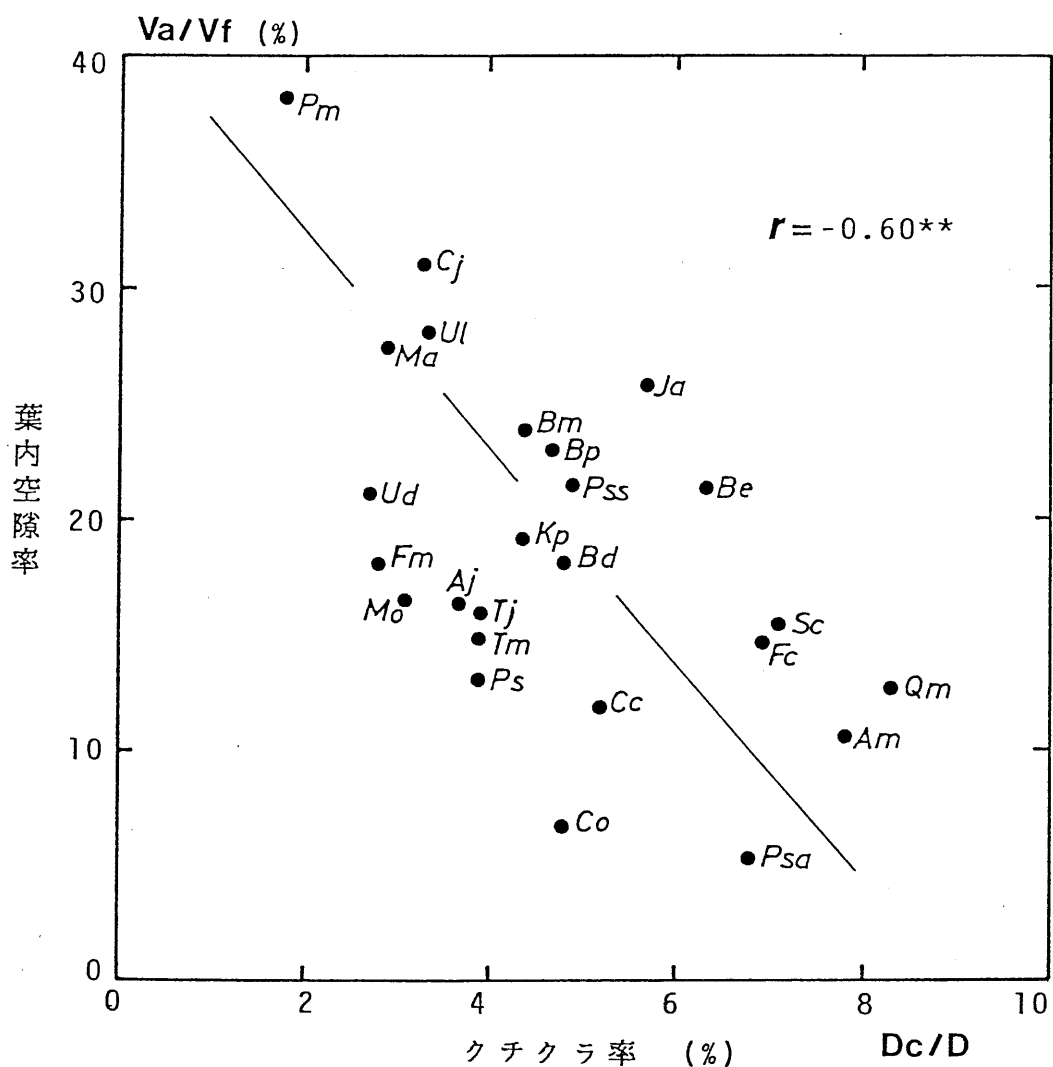


図-5・14 クチャラ率と葉内空隙率との関係

【略号】

**Ja:**オニグルミ      **Pm:**ドロノキ      **Ps:**ヤマナラシ      **Sh:**エゾノバッコヤナギ  
**Ah:**ケヤマハンノキ      **Aj:**ハンノキ      **Bd:**ヤエガワカンバ      **Be:**ダケカンバ **Bm:**ウダイカンバ  
**Bp:**シラカンバ      **Cc:**サワシバ      **Oj:**アサダ      **Fc:**ブナ      **Qm:**ミズナラ      **Ud:**ハルニレ  
**Ul:**オヒョウ      **Mo:**ホオノキ      **Cj:**カツラ      **Psa:**エゾヤマザクラ      **Pss:**シウリザクラ  
**Sa:**アズキナシ      **Sc:**ナナカマド **Ma:**イヌエンジュ      **Am:**イタヤカエデ      **Ap:**ヤマモミジ  
**Tj:**シナノキ      **Tm:**オオバホダイジュ      **Kp:**ハリギリ      **Co:**ミズキ      **Fm:**ヤチダモ

カマド、エゾヤマザクラであった。これに対して、葉内空隙率が高くてクチクラ率の低いのは、ドロノキ、カツラ、オヒョウ、イヌエンジュであった。

図-5・15は葉肉厚(Dm)と $A_{mes}/A$ との関係を示す。両者の間には正の相関があった。葉肉部分が増えると、葉肉細胞表面積も増加した。

図-5・16に葉内空隙率と $A_{mes}/A$ との関係を示す。ドロノキとカツラが両者共に大きな値を示したので、全体として葉内空隙率が増せば $A_{mes}/A$ が大きくなる傾向が認められた。しかし、この二樹種を除くと、葉内空隙率は5~35%、 $A_{mes}/A$ は20~60の範囲に存在し、葉内空隙率が高くなっても、 $A_{mes}/A$ の増加の程度は小さかった。

#### 【葉形質と光合成速度】

ここでは、樹種間差を比較するために、飽和光合成速度(光合成適温、光飽和時の純光合成速度)と葉の諸形質との関係を調べた。さらに、低照度域での光利用特性を検討するために、クロロフィル含量と見かけの光量子収量との関係を調べた。

図-5・17に葉面積と飽和光合成速度との関係を示す。両者の間には一定の傾向はなかった。

図-5・18に葉厚と飽和光合成速度との関係を示す。葉が厚いほど、光合成速度が高い傾向が認められた。葉厚と飽和光合成速度共に、ドロノキが最大で、カンバ類、ハンノキ類がこれに続いた。これらに対して、カエデ類、ブナ、サワシバ、アサダなどは葉が薄く、飽和光合成速度も低かった。

図-5・19に比葉面積重と飽和光合成速度との関係を示す。全体としては、比葉面積重が大きいほど、飽和光合成速度の値が高い傾向が認められた。しかし、両者の値が共に高いドロノキを除くと、大部分の樹種の比葉面積重は5~10 $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ の範囲に存在した。飽和光合成速度の範囲は8.5~17.5  $\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ であった。

図-5・20にクロロフィル含量と飽和光合成速度との関係を示す。両者の間には正の相関があった。個別に見ると、ケヤマハンノキはクロロフィル含量、飽和光合成速度共に高かった。カエデ類、ブナ、シウリザクラは両者共に低かった。大部分の樹種のクロロフィル量は3.5~5.5  $\text{mgChl}\cdot\text{dm}^{-2}$ の範囲にあった。飽和光合成速度の範囲は8.5~20.5  $\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ であった。

次に、見かけの光量子収量とクロロフィル含量との関係を図-5・21に示す。全体としては、クロロフィル含量が増加すると見かけの光量子収量が高くなる傾向を示した。図中の曲線は、葉中のクロロフィル含量が一定値を越える

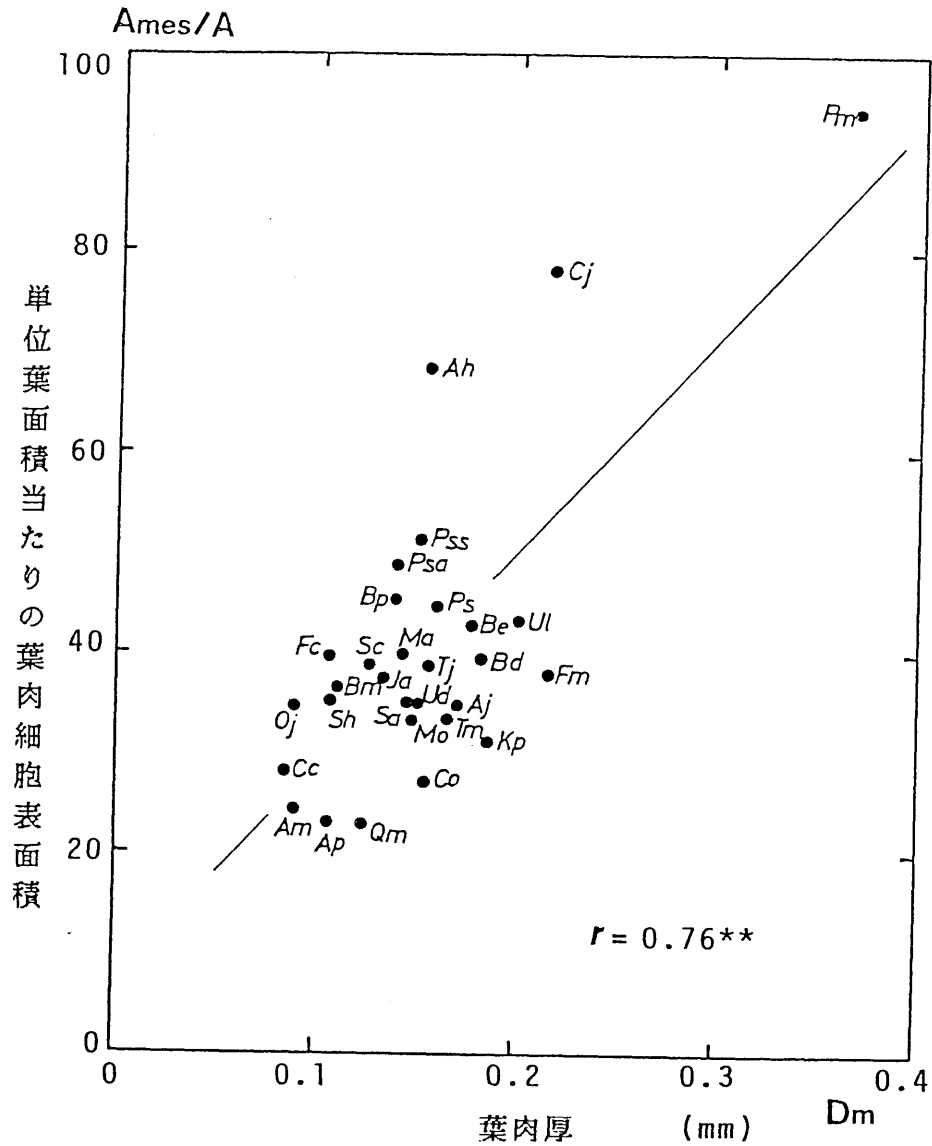


図-5・15 葉肉厚と単位葉面積当たりの葉肉細胞表面積 (Ames / A) との関係  
【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

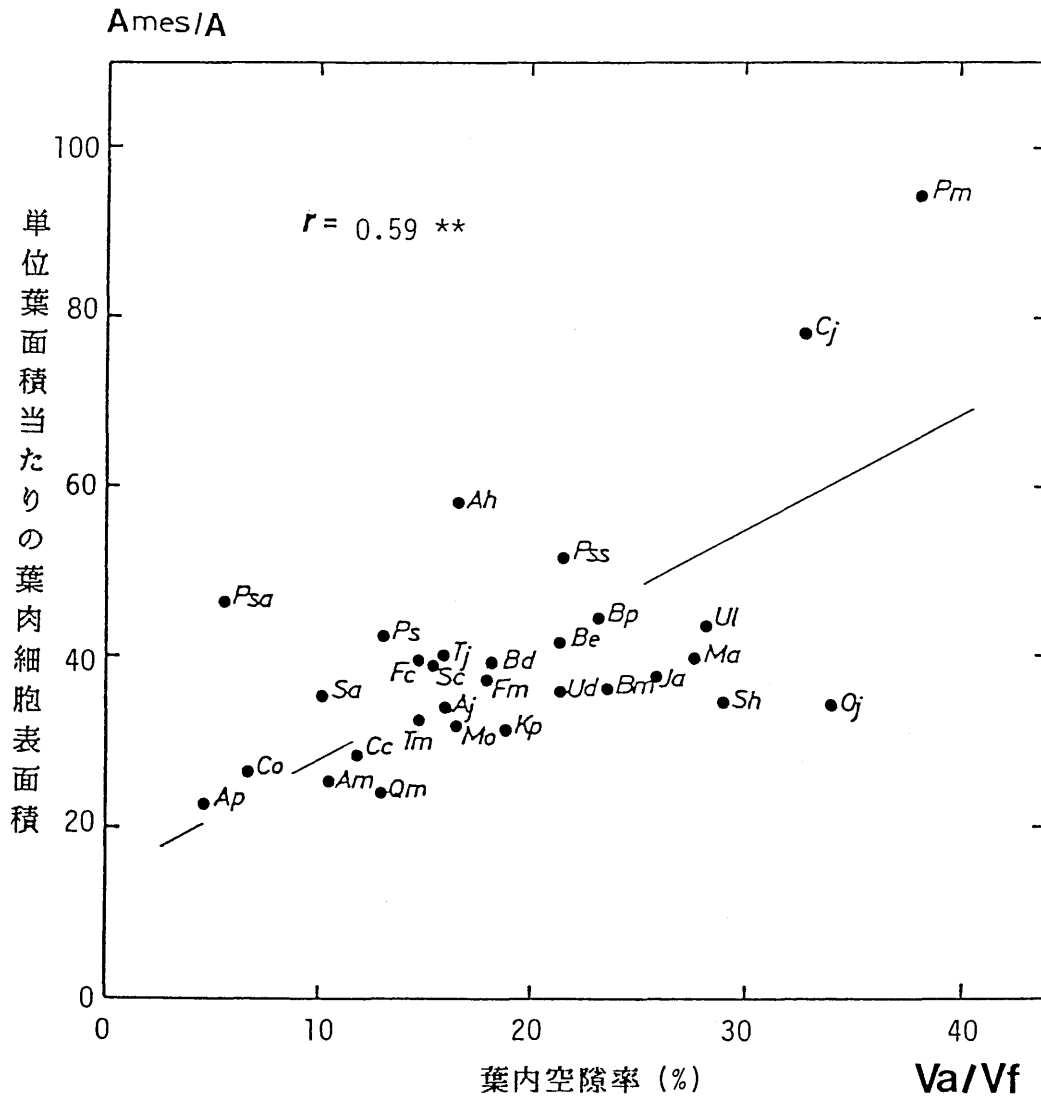


図-5・16 葉内空隙率と単位葉面積当たりの葉肉細胞表面積 (Ames / A) との関係

【略号】

- |             |              |             |               |
|-------------|--------------|-------------|---------------|
| Ja: オニグルミ   | Pm: ドロノキ     | Ps: ヤマナラシ   | Sh: エゾノバッコヤナギ |
| Ah: ケヤマハンノキ | Aj: ハンノキ     | Bd: ヤエガワカンバ | Be: ダケカンバ     |
| Bm: ウダイカンバ  | Bp: シラカンバ    | Cc: サワシバ    | Oj: アサダ       |
| Fc: ブナ      | Qm: ミズナラ     | Ud: ハルニレ    |               |
| Ul: オヒョウ    | Mo: ホオノキ     | Cj: カツラ     | Psa: エゾヤマザクラ  |
| Pss: シウリザクラ |              |             |               |
| Sa: アズキナシ   | Sc: ナナカマド    | Ma: イヌエンジュ  | Am: イタヤカエデ    |
| Ap: ヤマモミジ   |              |             |               |
| Tj: シナノキ    | Tm: オオバボダイジュ | Kp: ハリギリ    | Co: ミズキ       |
| Fm: ヤチダモ    |              |             |               |

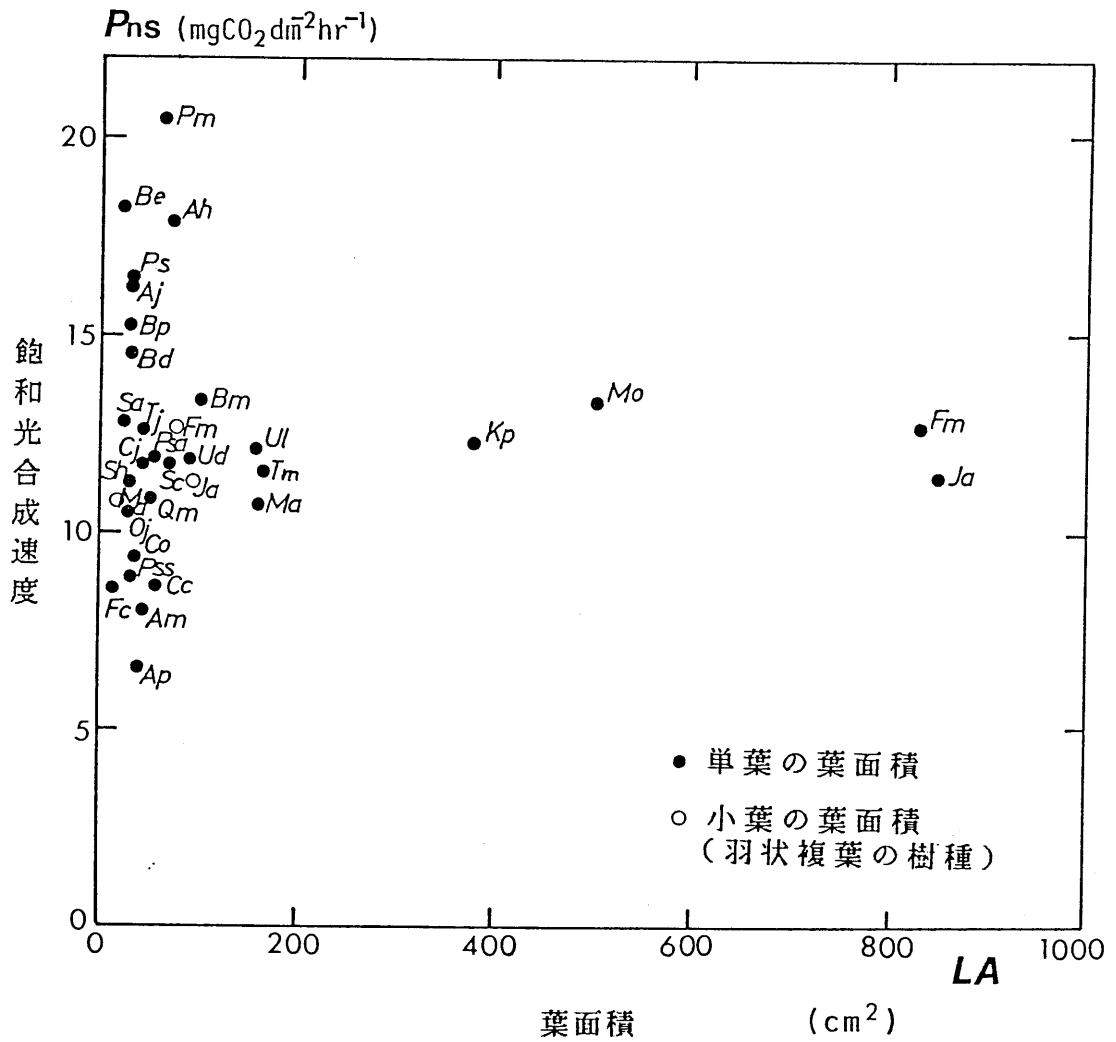


図-5・17 単葉の葉面積と飽和光合成速度との関係

飽和光合成速度は光合成適温、光飽和時の光合成速度を意味する。  
以下同様。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ



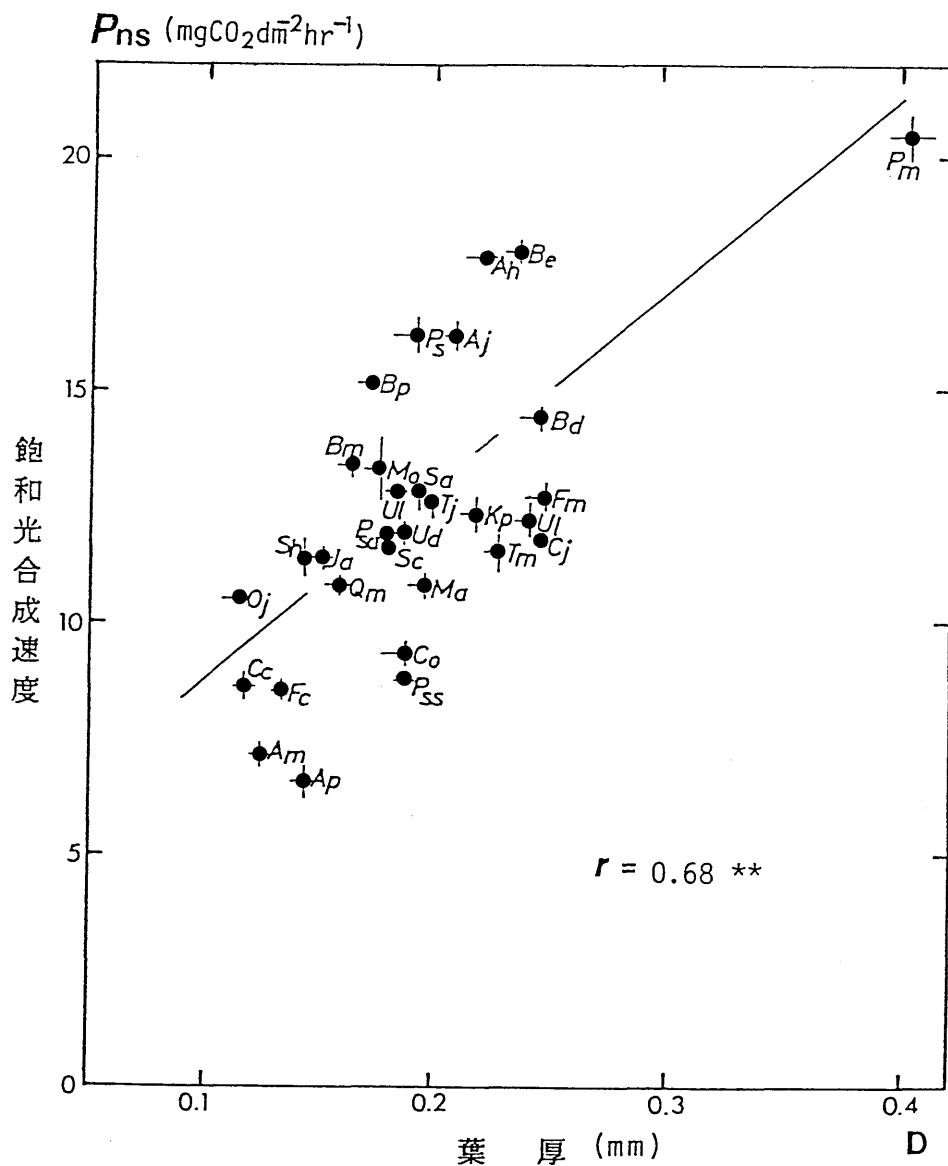


図-5・18 葉厚と飽和光合成速度との関係  
 各々の値は5~10回の測定結果の平均値。  
 縦横棒は標準誤差を示す。

【略号】

- |            |             |            |              |
|------------|-------------|------------|--------------|
| Ja:オニグルミ   | Pm:ドロノキ     | Ps:ヤマナラシ   | Sh:エゾノバッコヤナギ |
| Ah:ケヤマハンノキ | Aj:ハンノキ     | Bd:ヤエガワカンバ | Be:ダケカンバ     |
| Bm:ウダイカンバ  | Bp:シラカンバ    | Cc:サワシバ    | Oj:アサダ       |
| Fc:ブナ      | Qm:ミズナラ     | Ud:ハルニレ    |              |
| UI:オヒョウ    | Mo:ホオノキ     | Cj:カツラ     | Psa:エゾヤマザクラ  |
| Pss:シウリザクラ |             |            |              |
| Sa:アズキナシ   | Sc:ナナカマド    | Ma:イヌエンジュ  | Am:イタヤカエデ    |
| Ap:ヤマモミジ   |             |            |              |
| Tj:シナノキ    | Tm:オオバボダイジュ | Kp:ハリギリ    | Co:ミズキ       |
|            |             |            | Fm:ヤチダモ      |

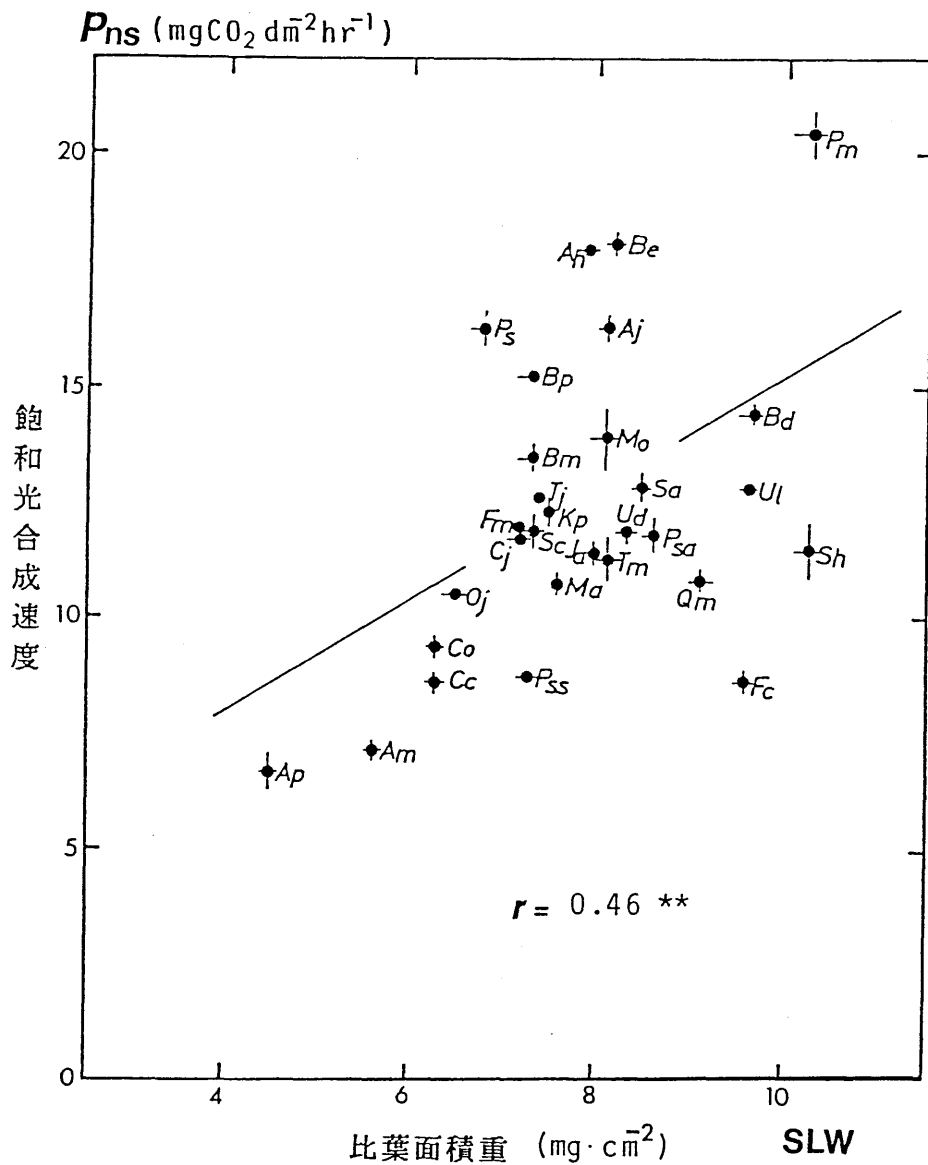


図-5・19 比葉面積重と飽和光合成速度との関係  
 各々の値は5~10回の測定結果の平均値。  
 縦横棒は標準誤差を示す。

【略号】

Ja:オニグルミ Pm:ドロノキ Ps:ヤマナラシ Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ Aj:ハンノキ Bd:ヤエガワカンバ Be:ダケカンバ Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ Cc:サワシバ Oj:アサダ Fc:ブナ Qm:ミズナラ Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ Mo:ホオノキ Cj:カツラ Psa:エゾヤマザクラ Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ Sc:ナナカマド Ma:イヌエンジュ Am:イタヤカエデ Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ Tm:オオバボダイジュ Kp:ハリギリ Co:ミズキ Fm:ヤチダモ

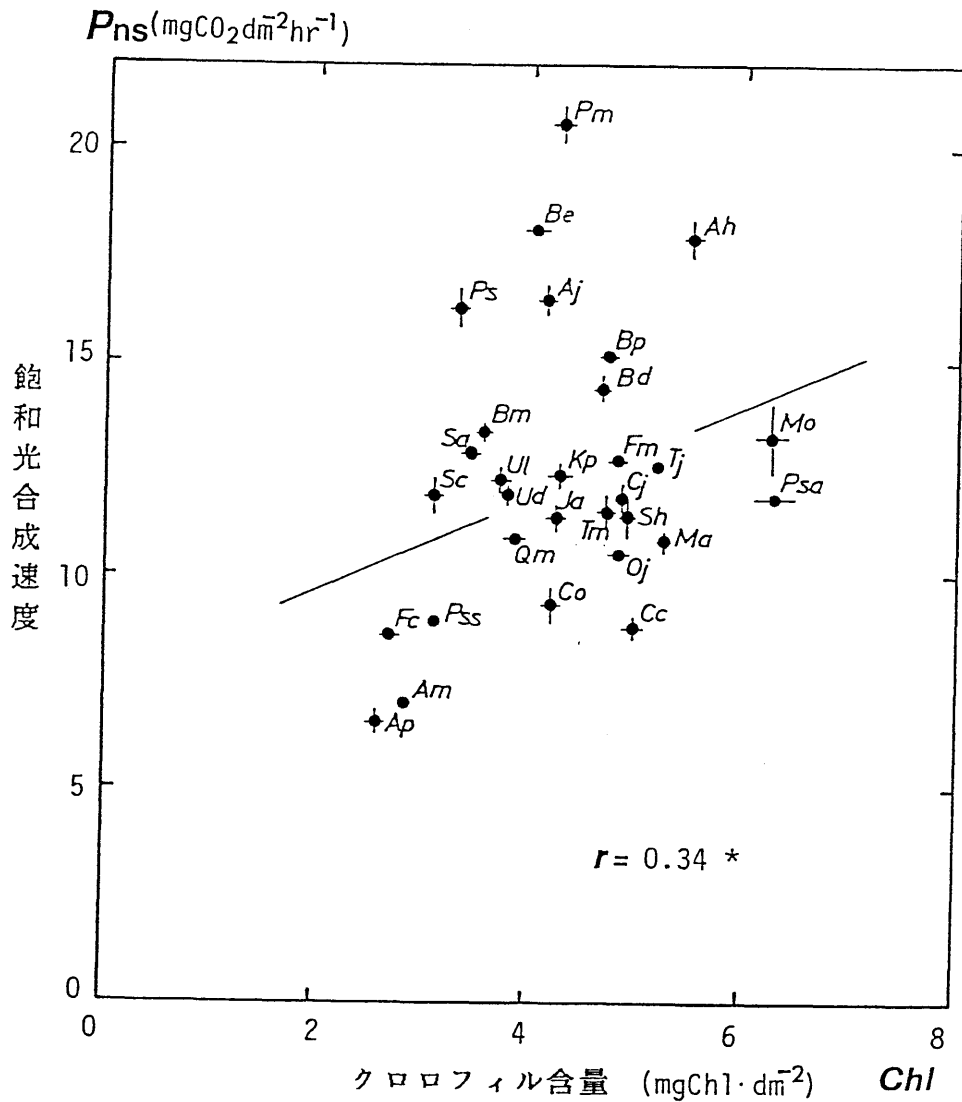


図-5・20 クロロフィル含量と飽和光合成速度との関係

クロロフィル含量は Mackinney (1941) の方法で求めた。

【略号】

- |                    |                  |                    |                      |
|--------------------|------------------|--------------------|----------------------|
| <b>Ja:</b> オニグルミ   | <b>Pm:</b> ドロノキ  | <b>Ps:</b> ヤマナラシ   | <b>Sh:</b> エゾノバッコヤナギ |
| <b>Ah:</b> ケヤマハンノキ | <b>Aj:</b> ハンノキ  | <b>Bd:</b> ヤエガワカンバ | <b>Be:</b> ダケカンバ     |
| <b>Bm:</b> ウダイカンバ  | <b>Bp:</b> シラカンバ | <b>Cc:</b> サワシバ    | <b>Oj:</b> アサダ       |
| <b>Fc:</b> ブナ      | <b>Qm:</b> ミズナラ  | <b>Ud:</b> ハルニレ    |                      |
| <b>Ul:</b> オヒョウ    | <b>Mo:</b> ホオノキ  | <b>Cj:</b> カツラ     | <b>Psa:</b> エゾヤマザクラ  |
| <b>Pss:</b> シウリザクラ | <b>Sa:</b> アズキナシ | <b>Sc:</b> ナナカマド   | <b>Ma:</b> イヌエンジュ    |
| <b>Am:</b> イタヤカエデ  | <b>Ap:</b> ヤマモミジ | <b>Tj:</b> シナノキ    | <b>Tm:</b> オオバボダイジュ  |
| <b>Kp:</b> ハリギリ    | <b>Co:</b> ミズキ   | <b>Fm:</b> ヤチダモ    |                      |

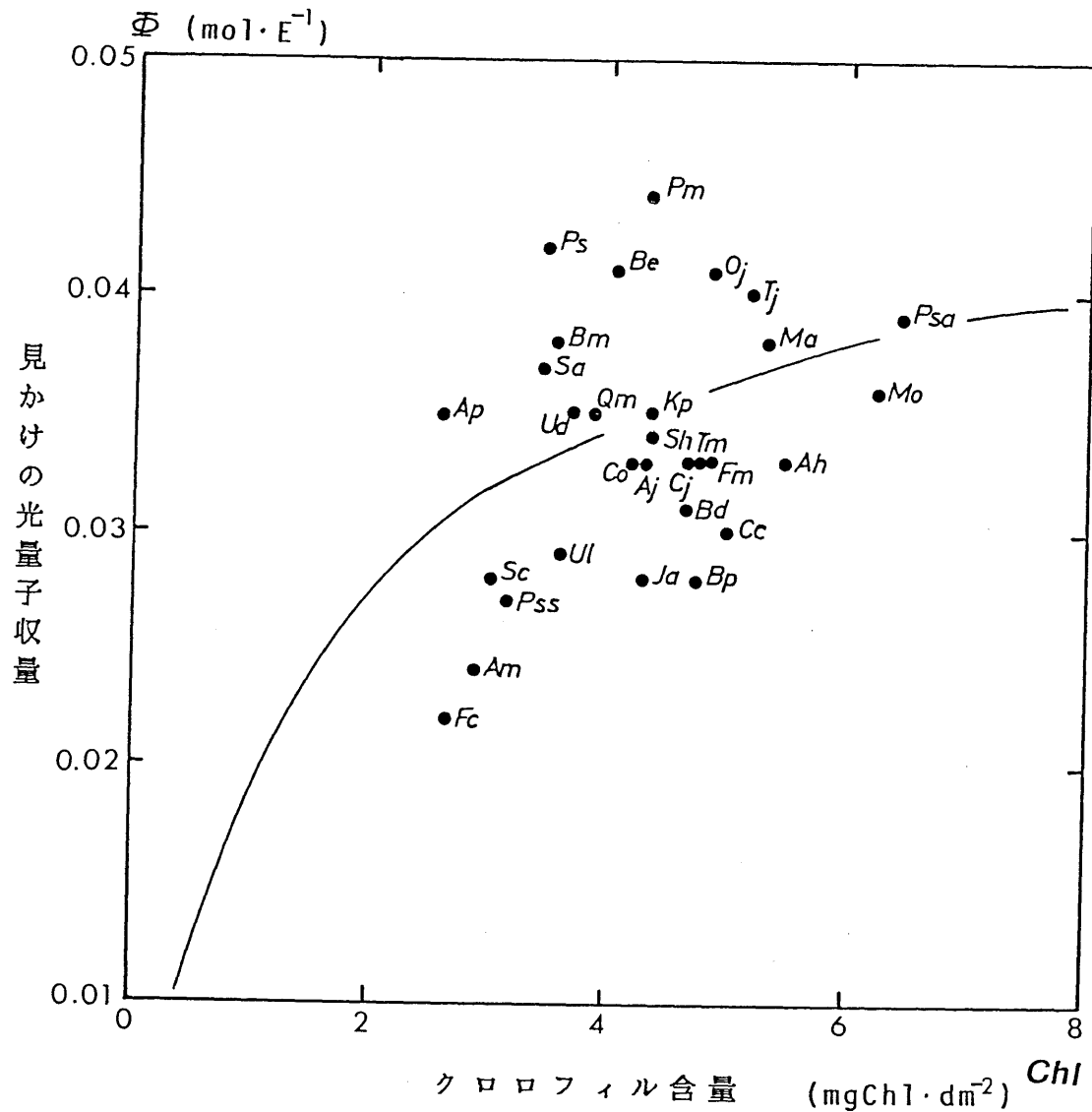


図-5・21 クロロフィル含量と見かけの光量子収量(Φ)との関係

図中の曲線はC-D曲線の第IV型(Shinozaki and Kira 1961)で近似した。これはクロロフィル含量が一定値を越えると見かけの光量子収量は変化しないという、Gabrielson(1948)以来の定説に基づく。

【略号】

- |            |             |            |              |
|------------|-------------|------------|--------------|
| Ja:オニグルミ   | Pm:ドロノキ     | Ps:ヤマナラシ   | Sh:エゾノバッコヤナギ |
| Ah:ケヤマハンノキ | Aj:ハンノキ     | Bd:ヤエガワカンバ | Be:ダケカンバ     |
| Bm:ウダイカンバ  | Bp:シラカンバ    | Cc:サワシバ    | Oj:アサダ       |
| Fc:ブナ      | Qm:ミズナラ     | Ud:ハルニレ    |              |
| Ul:オヒョウ    | Mo:ホオノキ     | Cj:カツラ     | Psa:エゾヤマザクラ  |
| Pss:シウリザクラ |             |            |              |
| Sa:アズキナシ   | Sc:ナナカマド    | Ma:イヌエンジュ  | Am:イタヤカエデ    |
| Ap:ヤマモミジ   |             |            |              |
| Tj:シナノキ    | Tm:オオバボダイジュ | Kp:ハリギリ    | Co:ミズキ       |
|            |             |            | Fm:ヤチダモ      |

と、見かけの光量子収量は増加しなくなるというGabrielson (1948) 以来の測定結果に基づいて (鮫島・玖村 1975)、両者の間の関係を、頭打ちのある曲線式で両者を近似したものである。曲線のあてはめには、C-D則IV型を採用した (Shinozaki and Kira 1961)。

エゾヤマザクラ、ホオノキ、ケヤマハンノキ、イヌエンジュはクロロフィル含量が約  $6 \text{ mgChl} \cdot \text{dm}^{-2}$  程度と高く、見かけの光量子収量は  $0.035 \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  付近の値を示した。これらに対して、ブナ、イタヤカエデ、シウリザクラ、ナナカマド、ヤマモミジでは、クロロフィル含量が約  $3 \text{ mgChl} \cdot \text{dm}^{-2}$  と低く、見かけの光量子収量は  $0.025 \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  付近の値を示した。

#### 5-4. 考察

ここでは、樹種の生育特性を葉の構造・機能と葉の寿命に着目して光合成特性について考察する。

##### 5-4-1. 光利用特性の類型化

まず、光-光合成速度関係から求めた特性値である初期勾配 ( $b$ )、最大光合成速度 ( $b/a$ )、光補償点 ( $I_c$ ) から、樹種ごとの標準得点を本章の (5) 式を用いて計算した。これらの合計値を本章の (6) 式から求め、光利用特性を類型化した。

表-5・2は、それぞれの標準得点の合計値によって、30種を強光利用型から弱光利用型へと並べたものである。

図-5・22に、光-光合成速度関係を基にした光利用特性の類型化を、模式的に示した。光-光合成曲線の形から、つぎの三つにタイプ分けした。

強光利用型：飽和光合成速度、光補償点の値が高く、初期勾配が小さい

弱光利用型：飽和光合成速度、光補償点の値が低く、初期勾配が大きい

中間型：飽和光合成速度、光補償点、初期勾配の値が中間に位置する

ところで、落葉広葉樹の耐陰性の程度は、柳沢 (1981) によると、ブナが陰性であることを除いて、他の樹種は、陽性か中間的ということになっている。

しかし、光合成を基礎にした光利用特性の類型化によって、ケヤマハンノキからダケカンバまでが強光利用型、ミズナラからサワシバまでが中間型、イタヤカエデからヤマモミジまでが弱光利用型に区分された (表-5・2)。

##### 5-4-2. 葉の安定期間と光合成速度との関係

表-5・2 光-光合成曲線に基づく主要落葉広葉樹の光利用特性の類型化と耐陰性の序列化

光利用特性	順位	和名	合計点	耐陰性の程度
強光利用型	1	ケヤマハンノキ	5.6	H
	2	シラカンバ	5.5	H
	3	ナナカマド	4.1	I
	4	ヤチダモ	3.7	I
	5	オニグルミ	3.0	I
	6	ヤエガワカンバ	2.2	H
	7	ドロノキ	1.6	H
	8	ハリギリ	1.5	I
	9	ダケカンバ	1.4	H
中間型	10	ミズナラ	0.7	I
	11	ウダイカンバ	0.6	H
	12	オオバボダイジュ	0.2	I
	13	カツラ	0.1	I
	14	エゾヤマザクラ	-0.3	H
	15	ホオノキ	-0.4	I
	16	アズキナシ	-0.5	I
	17	ヤマナラシ	-0.7	H
	18	シナノキ	-0.8	I
	19	サワシバ	-1.0	
弱光利用型	20	イタヤカエデ	-1.3	I
	21	ハルニレ	-1.5	I
	22	イヌエンジュ	-1.6	H
	23	オヒョウ	-1.9	I
	24	ミズキ	-2.0	H
	25	シウリザクラ	-2.1	I
	26	ブナ	-2.2	L
	27	アサダ	-2.8	H
	28	ハンノキ	-3.4	H
	29	エゾノバッコヤナギ	-3.9	H
	30	ヤマモミジ	-4.4	I

合計点は、初期勾配、光補償点、理論的光飽和時の総光合成速度ごとの標準得点を合計した値。耐陰性の程度（H、I、L）は、柳沢（1981）の資料による。H：陽性、I：中性、L：陰性

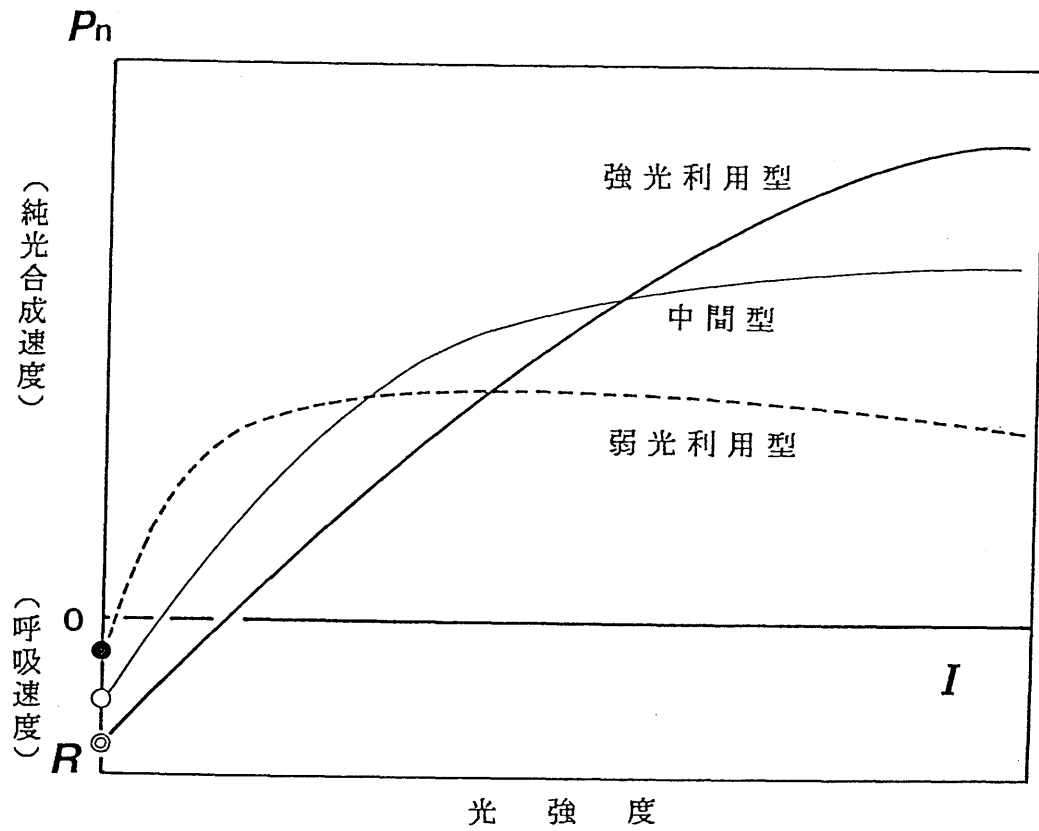


図-5・22 光-光合成速度関係から見た光合成特性の類型化の模式図

- 強光利用型：飽和光合成速度と光補償点が高く、初期勾配が低い
- 弱光利用型：飽和光合成速度と光補償点が低く、初期勾配が高い
- 中間型：飽和光合成速度、光補償点、初期勾配が中間的

図-5・23に葉の安定期間と飽和光合成速度との関係を示す。葉の安定期間は第4章の図-4・10に示したように、飽和光合成速度の最大値が維持される期間である。順次開葉タイプの樹種は左上に、一斉開葉タイプの樹種は右下に位置し、両者の中間タイプである一斉・順次開葉型の樹種は両者の間に位置する。

順次開葉タイプのヤナギ類、ハンノキ類、カンバ類などは、強光利用型であり、先駆性に富む樹種である。これらの樹種では、光合成速度は高いが、葉の安定期間の短い葉を次々に生産し、相互庇陰によって光合成速度の低下した葉を、次々に入れ替える生育特性を持つ。この結果、長期間に渡ってシュートを伸ばし、生育空間を拡大することができる。

これに対して、極相樹種的性質の強い一斉開葉タイプのシウリザクラ、ブナ、サワシバ、カエデ類は弱光利用型である。これらの樹種では、前年から用意されていた葉原基を、貯蔵養分を利用して短時間に展開し、シュートを伸長させる。弱光利用型の樹種は、光合成速度は低いが、葉の安定期間の長い葉を生産して、林内での生育空間を確保すると考えられる。

さらに、開葉期は一斉開葉タイプの樹種（シウリザクラは除く）の方が、順次開葉タイプより遅い。これは、一斉開葉タイプの樹種では、林内あるいは林冠を主な生育場所とするので、その環境が前年とあまり大きくは変化しないことに対応すると思われる。

一方、ハリギリ、ホオノキ、カツラ、シナノキ、ヤチダモなどは、順次開葉タイプと、一斉開葉タイプの中間的樹種である。これらの樹種は、稚苗時には弱光を利用するが、ある程度大きくなって林冠の構成木となれば、強光を利用するように変化する（Koike et al. 1986, 小池・肥後 1987）。この光合成特性によって、ハリギリ、ホオノキ、カツラ、シナノキ、ヤチダモなどは林冠木が伐採や風倒によって欠如してできる孔状地（ギャップ）にも、生育することができるのであろう（Watt 1947, Okali 1976）。

また、順次開葉タイプの樹種では光合成・呼吸速度が共に高く、一斉開葉タイプでは低かった。前者の方が代謝速度が高いと思われる。

### 5-4-3. 葉形質と光合成速度との関係

ここでは、光-光合成速度関係、葉厚（丸山・手島 1972）、葉の解剖特性（El-Sharkaway and Hesketh 1965, 日野ほか 1974, Terashima and Saeki 1985, Parhaust 1986, 小池 1987a）を手掛かりにして、先ず、低照度域にお



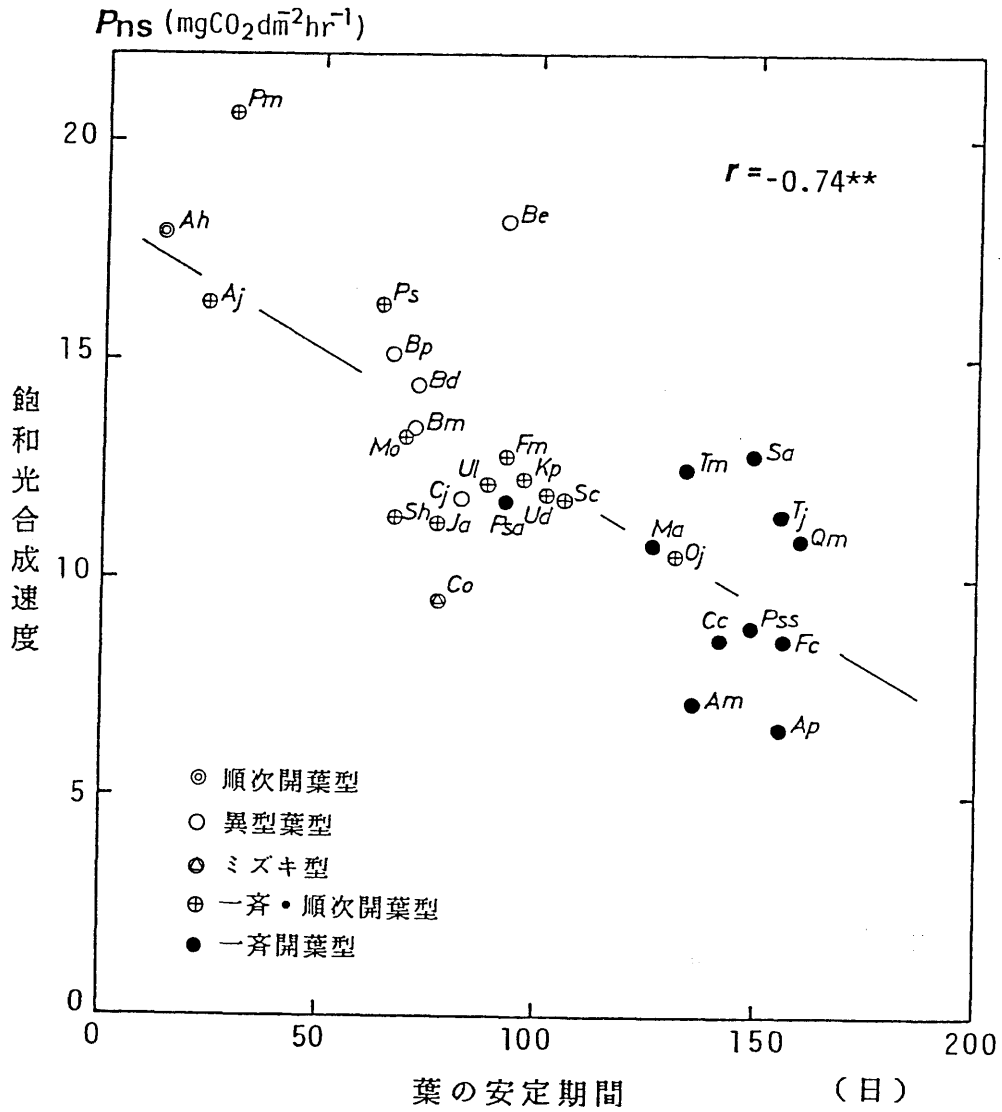


図-5・23 葉の安定期間と飽和光合成速との関係

開葉パターンはKikuzawa (1983) から引用した。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

ける光合成の樹種間差を検討する。次いで、高照度域での飽和光合成速度の樹種間差を規定する要因について論議する。

#### 【弱光域での光合成特性】

木本植物は、マングローブとトウダイグサ科のある種を除いて、現在までに調べられたものはすべてC3植物である (Schaedle 1975, 村田 1980, Pearcy and Ehleringer 1984)。同じC3植物である草本植物の見かけの光量子収量は平均  $0.050 \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  付近の値を示す (Ehleringer and Pearcy 1983)。しかし、Linder et al. (1981)の方法で得た落葉広葉樹の見かけの光量子収量は、平均  $0.034 (\pm 0.005) \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  と草本の値 (Ludlow 1981, Agata et al. 1985) に比べると低かった。この原因の一つとして、葉中のクロロフィル含量が考えられる。

クロロフィル含量は  $5 \text{ mgChl} \cdot \text{dm}^{-2}$ 以上であれば、見かけの光量子収量に影響しない (鮫島・玖村 1975, Björkman 1981)。今回の測定値は、平均  $4.25 (\pm 0.94) \text{ mgChl} \cdot \text{dm}^{-2}$  とやや低かった。従って、葉中のクロロフィル含量が増加すると見かけの光量子収量が増加し (図-5・21)、弱光域での光利用効率が高まるような範囲にクロロフィル含量が存在した。すなわち、ブナ、イタヤカエデ、シウリザクラなど一斉開葉タイプの樹種がこれに相当する。

見かけの光量子収量の大小は、強光利用型か弱光利用型かという樹種ごとの、光利用特性を反映しているわけではない。また、見かけの光量子収量の大小は、陽性植物と陰性植物の区分にも関係しない (Björkman and Holmgren 1963, 1966, 秋田 1980)。

低照度での光合成反応を考察する際、基準となる量として、対象とした全樹種の光補償点を目安にした。全樹種の光補償点の平均値は、 $1.12 \text{ klx}$  (標準偏差  $0.42$ 、最大値  $2.16 \text{ klx}$ 、最小値  $0.55 \text{ klx}$ ) であった。従って、光補償点の平均値付近と、この最大・最小値を考慮に入れて、 $2.5$ ,  $1.1$ ,  $0.5 \text{ klx}$  での光合成速度の値を本章(3)式から算出した。これらの値と、葉の形質との関係を以下のように検討した。

図-5・24はクロロフィル含量と、低照度での光合成速度との関係を示す。いずれの照度域についても、両者の間に一定の傾向はなかった。

図-5・25に葉厚と、低照度下での光合成速度との関係を示す。 $0.5 \text{ klx}$  での光合成速度と葉厚との間には、ゆるやかな負の相関が認められた。他の照度域 ( $2.5$ ,  $1.1 \text{ klx}$ ) では、葉厚との間に一定の傾向はなかった。弱光下では、葉が厚いと向軸面から入った光が葉中のクロロフィルで吸収され、背軸面 (海

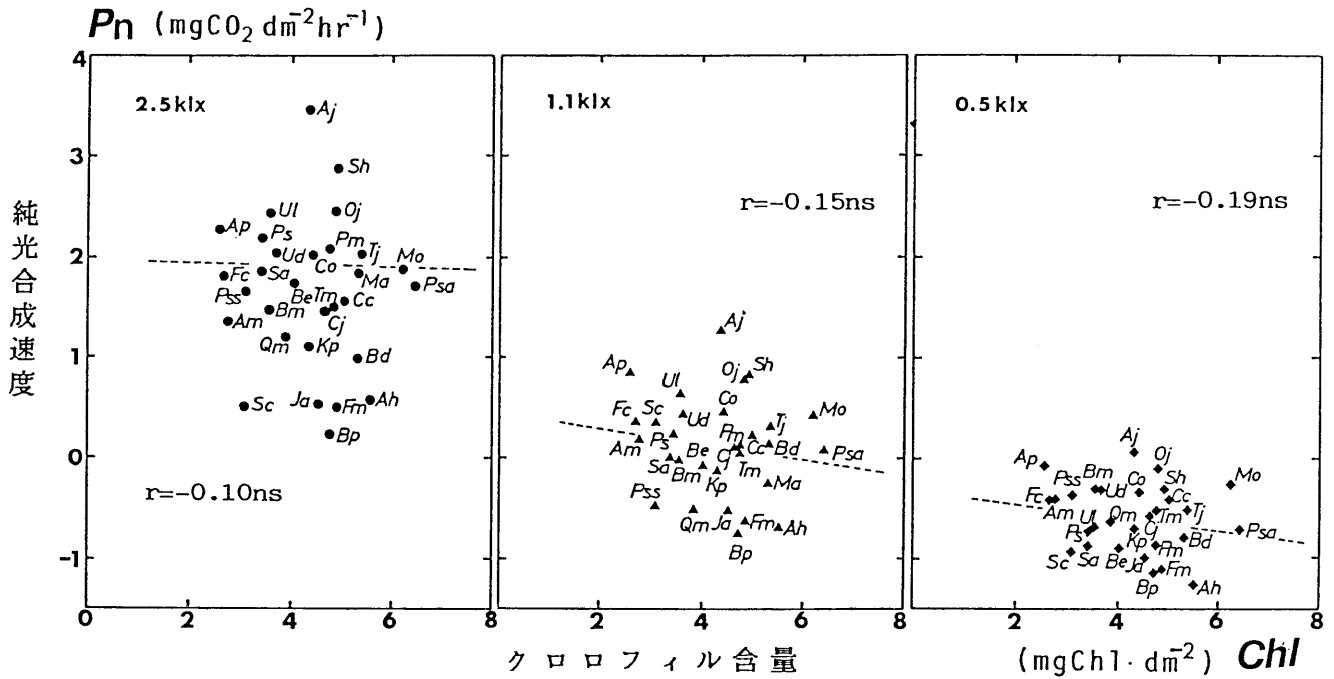


図-5・24 クロロフィル含量と光補償点付近の純光合成速度との関係  
 図中左上の数字は計算に用いた照度を示す。

【略号】

- Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

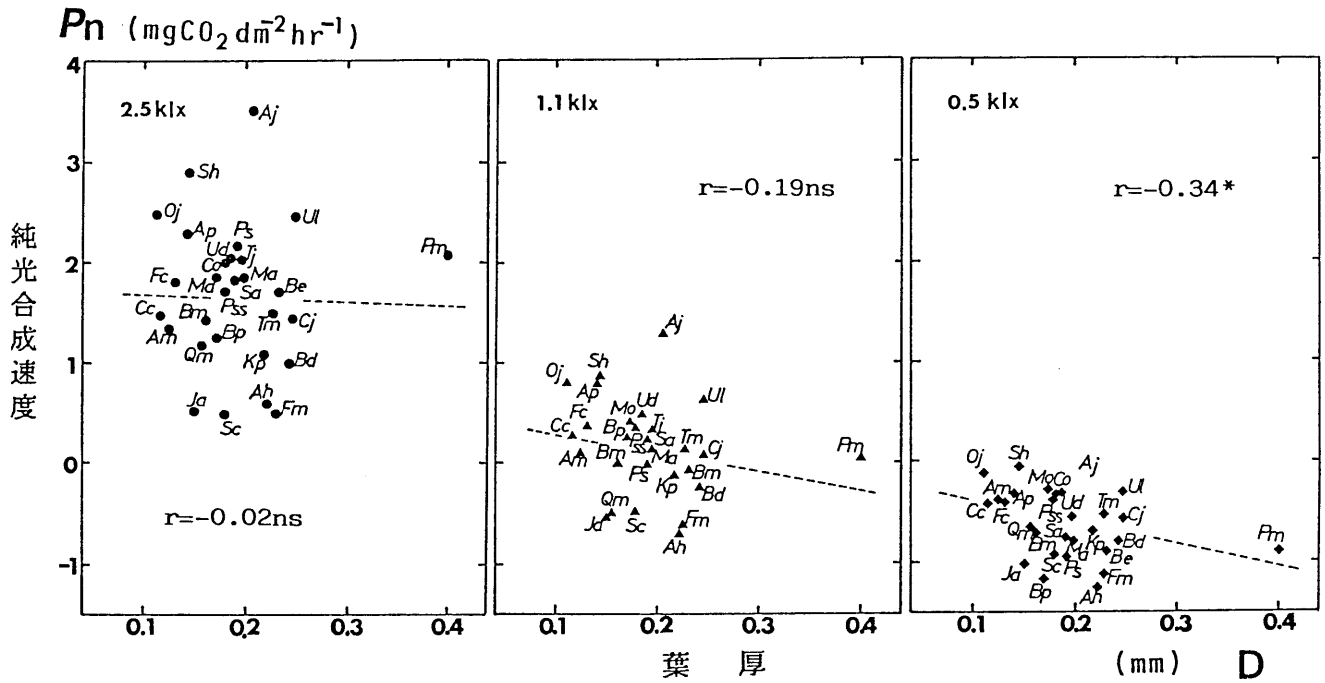


図-5・25 葉厚と光補償点付近の純光合成速度との関係  
 図中左上の数字は計算に用いた照度を示す。

【略号】

- |             |              |             |               |
|-------------|--------------|-------------|---------------|
| Ja: オニグルミ   | Pm: ドロノキ     | Ps: ヤマナラシ   | Sh: エゾノバッコヤナギ |
| Ah: ケヤマハンノキ | Aj: ハンノキ     | Bd: ヤエガワカンバ | Be: ダケカンバ     |
| Bm: ウダイカンバ  | Bp: シラカンバ    | Cc: サワシバ    | Oj: アサダ       |
| Fc: ブナ      | Qm: ミズナラ     | Ud: ハルニレ    |               |
| Ul: オヒョウ    | Mo: ホオノキ     | Cj: カツラ     | Psa: エゾヤマザクラ  |
| Pss: シウリザクラ | Sa: アズキナシ    | Sc: ナナカマド   | Ma: イヌエンジュ    |
| Am: イタヤカエデ  | Ap: ヤマモミジ    |             |               |
| Tj: シナノキ    | Tm: オオバボダイジュ | Kp: ハリギリ    | Co: ミズキ       |
| Fm: ヤチダモ    |              |             |               |

綿状組織)に達しないと考えられる。

従って、弱光下では、葉の薄い方が、光合成速度が高いと考えられる。事実、海綿状組織に存在する葉緑体の活性は、強光下において、向軸面(柵状組織)の葉緑体の活性より低く、陰葉緑体と呼ばれている(Terashima and Saeki 1983, 寺島 1984, Terashima and Saeki 1985, Terashima and Inoue 1985)。

ところで、ヤチダモやアオダモをはじめ、一斉・順次開葉型の樹種の稚苗では、庇陰下で生育すると、光-光合成曲線の初期勾配が増加するばかりでなく、葉色が濃くなり、全光条件下で生育したものに比べて、低照度域での光利用効率が増す(Bazzaz and Carlson 1982, Koike 1986b)。

また、一斉・順次開葉型の多くの樹種では、成木の葉面積が稚樹の5~20倍になることも特徴である(小池・肥後 1987)。葉の大きさと、葉内空隙率との間には一定の傾向はなかった(図-5・12)。さらに、弱光下でも、葉内空隙率と光合成速度との間に、一定の傾向はなかった(図-5・26)。葉内空隙率は強光下で光合成速度の律速段階になる。葉内空隙率と光合成速度との関係については後述する。

一方、葉が大きいほど、葉の表面が滑らかになるほど、葉面近くに層流構造が発達しやすくなる。これらは、炭酸ガスが気孔付近に運ばれることに関して、不利に働く(武田 1969a, Givnish 1984, 矢吹 1985)。一方、葉が小さいと葉面境界層の拡散抵抗は低下する。また、葉の表面が平滑でなければ、乱流が発生してdead spaceが少なくなり、炭酸ガスの気孔への取り込みには有利に作用する。

葉の表面の凹凸は、ケヤマハンノキとエゾノバッコヤナギの背軸面に特徴的に認められる(附図-5・1a参照)。また、背軸面には気孔が多いので炭酸ガスの吸収にも有利と考えられる。

#### 【強光域での光合成特性】

ここからは、強光下での特性を検討する。カラマツとトウヒ種内(Oren et al. 1986)や草本(Kallis and Tooming 1974)では、比葉面積重は飽和光合成速度と正の相関が高い。しかし、本研究で扱った落葉広葉樹の場合、比葉面積重では飽和光合成速度との相関は低かった(図-5・19)。従って、葉の構造と飽和光合成速度との関係について、さらに検討が必要となる。

図-5・26は柵状組織率( $D_p/D$ )と飽和光合成速度( $P_{ns}$ )との関係を示す。柵状組織は葉の成熟化の過程では、やや遅い時期に造られる。また、光合成活性の高い陽葉緑体が多く存在する(寺島 1984, Terashima and Sa-

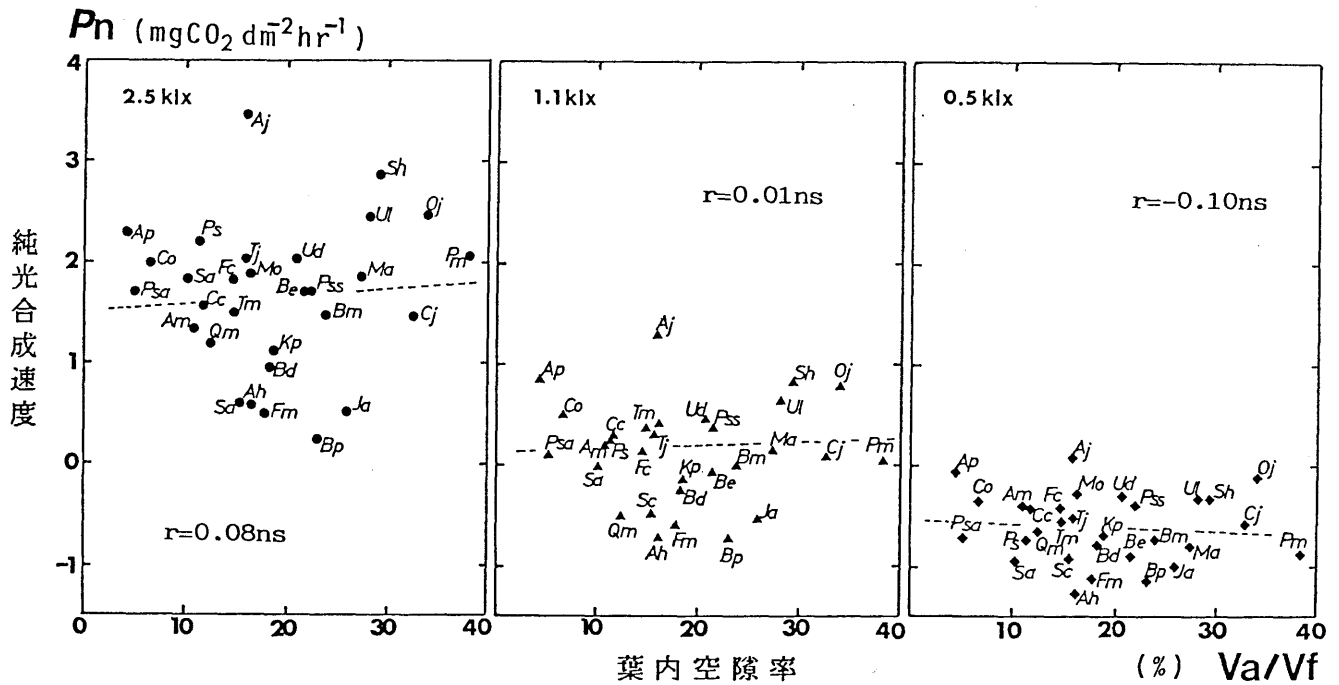


図-5・26 葉内空隙率と光補償点付近の純光合成速度との関係

図中左上の数字は計算に用いた照度を示す。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

eki 1983, Terashima and Inoue 1984)。しかし、柵状組織率と飽和光合成速度との間には、一定の傾向は認められなかった。

これは、葉厚の中に占める柵状組織の比率が増加しても、あるいは海綿状組織の比率が減少しても（図-5・11）、さほど光合成速度は高くないことを意味する。

では、飽和光合成速度を律速する葉の形質とは何であろうか。これをBoardman (1977)は陰・陽葉緑体の特性から、Terashima and Saeki (1983, 1986)は個葉の解剖学的、生化学的特性によって、光を最も効率よく利用するように分化した葉緑体の特性に求めた。

これらを受けて、菊沢 (1986)は強光下では、葉の厚いことが光合成に有利であると推論している。しかしながら、これらの研究や総説には、光合成の律速段階として重要な炭素ガスの拡散過程 (Gasstra 1959、武田 1969a, 石井 1981、小池 1987a)に関する検討がなされていない。

林床を除いて、自然条件下では低炭酸ガス濃度と強光を特徴とする。そこでは、十分な光エネルギーが供給されているため、光化学反応系の活性よりも、炭酸ガスの拡散過程、あるいは化学反応系、特にRuBPカルボキシラーゼの活性が律速的に作用する (村田 1980, Raven and Glidewell 1981、石井 1981)。

本稿では、材料がすべてC3植物なので、化学反応系の活性は考察の対象からはずし、炭酸ガスの拡散過程についての考察を進める。

落葉広葉樹においては、葉が厚いことは純光合成速度の拡散過程にとって不利である。しかし、光合成に関与する器官が増えるため、強光下では、葉が厚いほど、光合成速度が高くなる傾向は認められた (図-5・18)。陽性の強い樹種ほど、光合成速度が高い樹種ほど (長南 1983、小池 1987a)、葉が厚くなる傾向は熱帯の樹種 (Müller et Nielsen 1965)、北米温帯林の広葉樹 (Carpenter and Smith 1981)やポプラ・クローン (Isebrands and Michael 1986)でも報告されている。

また、Parkhurst (1984, 1986)によると、拡散方程式から誘導された最も光合成速度の高くなる葉厚は、0.1~0.2 mmと報告している。本実験で対象とした落葉広葉樹の葉厚はドロノキ以外では0.13~0.27mmの範囲なので、上述の値に比べるとやや厚いが、Parkhurst (1984, 1986)の計算結果の範囲に近い値であった。

葉内空隙率と飽和光合成速度との関係を図-5・28に示す。葉内空隙率が増せば飽和光合成速度が高くなる傾向が認められた。葉内空隙率は炭酸ガスの

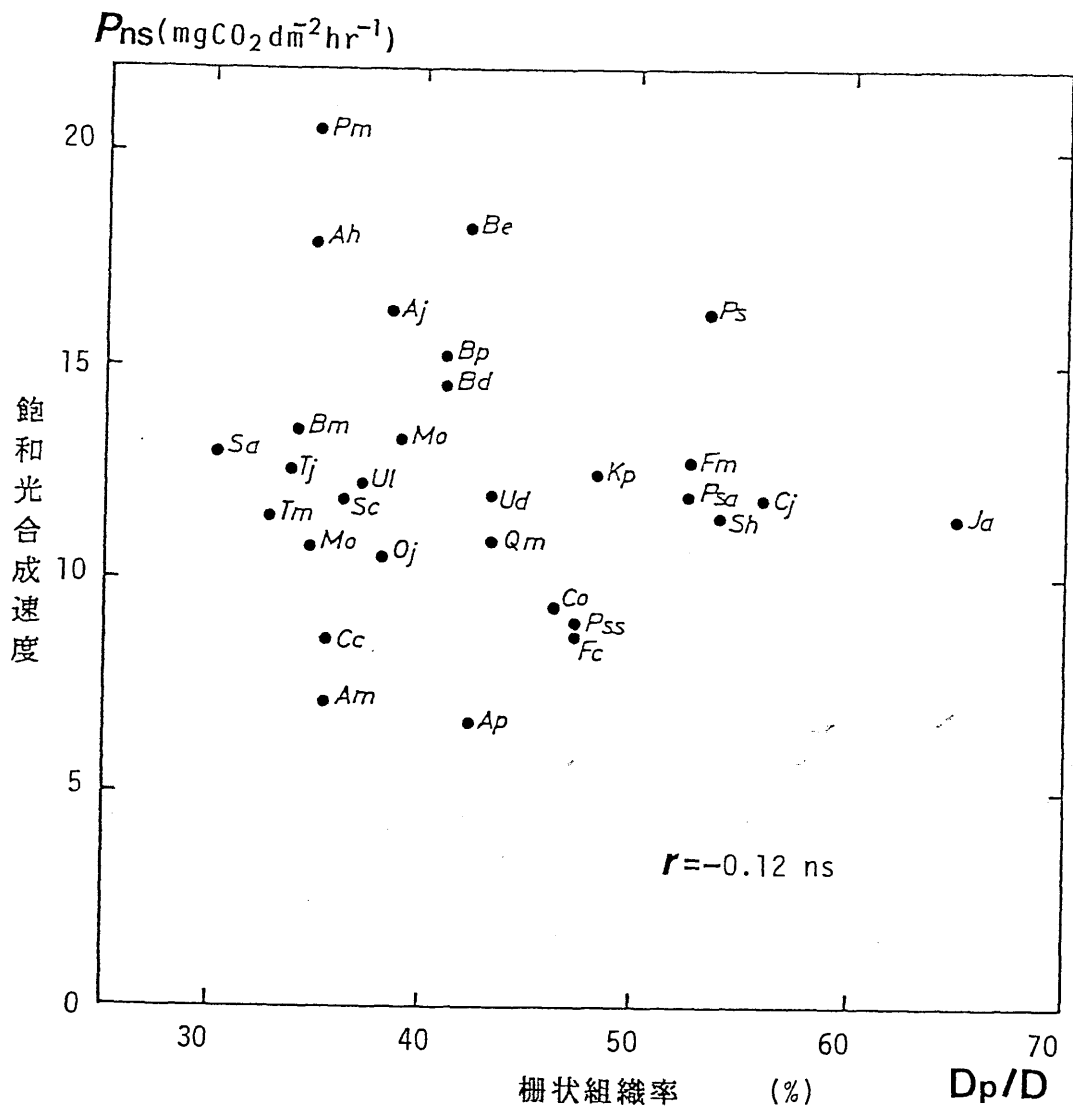


図-5・27 柵状組織率と飽和光合成速度との関係

【略号】

**Ja:**オニグルミ      **Pm:**ドロノキ      **Ps:**ヤマナラシ      **Sh:**エゾノバッコヤナギ  
**Ah:**ケヤマハンノキ      **Aj:**ハンノキ      **Bd:**ヤエガワカンバ      **Be:**ダケカンバ **Bm:**ウダイカンバ  
**Bp:**シラカンバ      **Cc:**サワシバ      **Oj:**アサダ      **Fc:**ブナ **Qm:**ミズナラ      **Ud:**ハルニレ  
**Ul:**オヒョウ      **Mo:**ホオノキ      **Cj:**カツラ      **Psa:**エゾヤマザクラ      **Pss:**シウリザクラ  
**Sa:**アズキナシ      **Sc:**ナナカマド **Ma:**イヌエンジュ      **Am:**イタヤカエデ      **Ap:**ヤマモミジ  
**Tj:**シナノキ      **Tm:**オオバボダイジュ      **Kp:**ハリギリ      **Co:**ミズキ      **Fm:**ヤチダモ



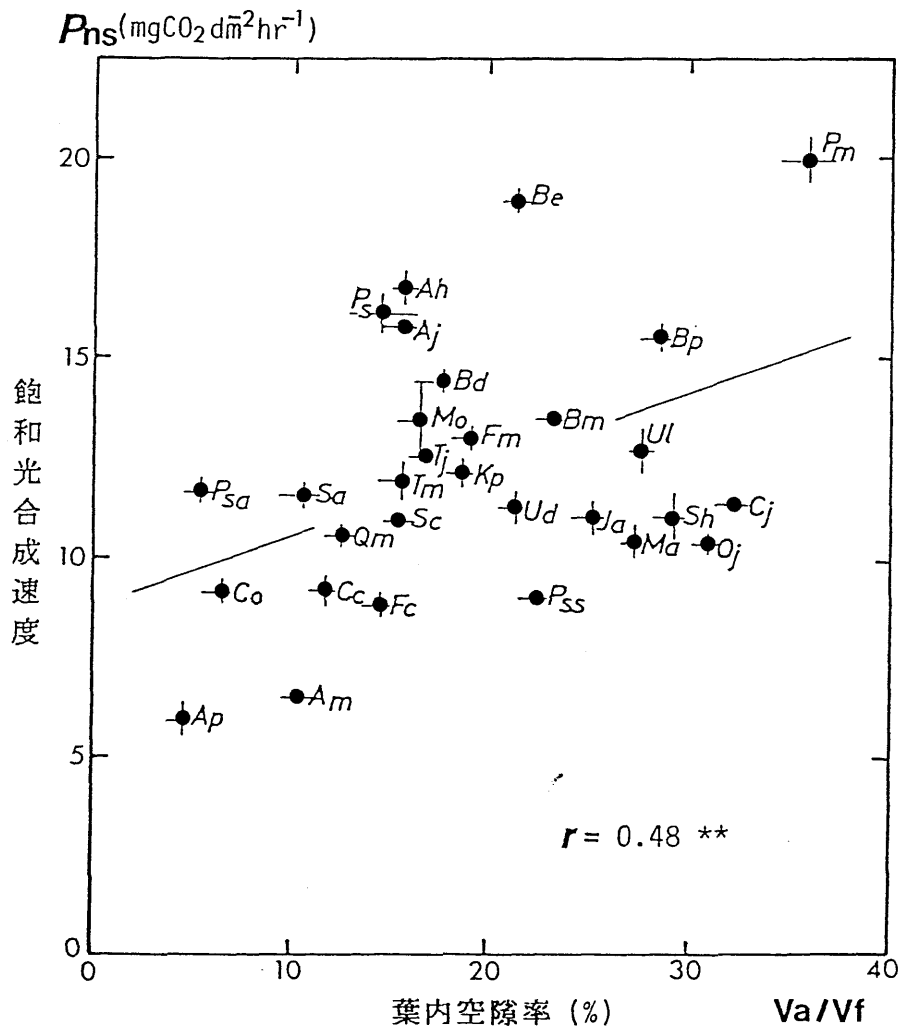


図-5・28 葉内空隙率と飽和光合成速度との関係  
 各々の値は5~10回の測定結果の平均値。  
 縦横棒は標準誤差を示す。

【略号】

Ja: オニグルミ	Pm: ドロノキ	Ps: ヤマナラシ	Sh: エゾノバッコヤナギ
Ah: ケヤマハンノキ	Aj: ハンノキ	Bd: ヤエガワカンバ	Be: ダケカンバ
Bm: ウダイカンバ	Bp: シラカンバ	Cc: サワシバ	Oj: アサダ
Fc: ブナ	Qm: ミズナラ	Ud: ハルニレ	
Ul: オヒョウ	Mo: ホオノキ	Cj: カツラ	Psa: エゾヤマザクラ
Pss: シウリザクラ	Sa: アズキナシ	Sc: ナナカマド	Ma: イヌエンジュ
Am: イタヤカエデ	Ap: ヤマモミジ	Tj: シナノキ	Tm: オオバボダイジュ
Kp: ハリギリ	Co: ミズキ	Fm: ヤチダモ	

拡散と密接な関係があると考えられる。順次開葉タイプのドロノキ、カンバ類などが両者共に高かった。これに対して、一斉開葉タイプのカエデ類、ミズキ、ブナ、サワシバなどは葉内空隙率、飽和光合成速度共に低かった。葉内空隙率が高い葉は、飽和光合成速度が高い。これは、葉内で炭酸ガスが葉緑体の近くにまで運ばれることと、葉内の空隙が、炭酸ガスのプールとなっていることが原因の一つと考えられる。

また、葉が厚くても葉内空隙率が高いことにはならない(図-5・13)。これは、図-5・29と附図-5 a~eに示すように、葉の厚さが等しくても、樹種によって細胞の大きさが異なるからである。例えば、同じような厚さのウダイカンバとミズナラとでは葉内空隙率が異なる。さらに、葉の縦断切片で見ると、細胞の大きさも異なり、ウダイカンバの細胞の方がミズナラのものより小さい。

次に、単位葉面積当たりの葉肉細胞表面積 ( $A_{mes} / A$ ) と飽和光合成速度との関係を図-5・30に示す。両者の間には正の相関が認められた。概して、順次開葉タイプの樹種の葉は、 $A_{mes} / A$  と飽和光合成速度共に高く、一斉開葉タイプでは両者共に低い傾向があった。

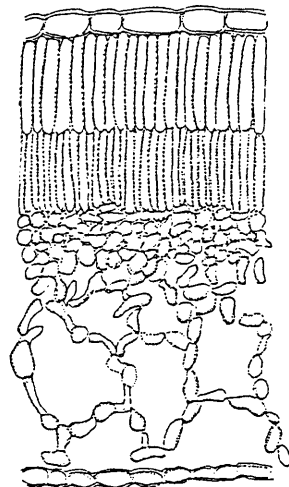
飽和光合成速度は、葉の細胞表面積が増すと高くなる。庇陰条件下では葉内空隙量(行木 1986)、 $A_{mes} / A$  (Nobel 1975, 1977, 1983) が、共に増加する。さらに、葉緑体表面積が増せば光合成速度が高くなることも、アブラナ科の植物について報告されている(Kariya and Tsunoda 1971)。

以上のことから、落葉広葉樹の強光下での光合成速度の律速には、単に比葉面積重やクロロフィル含量ではなく、葉の解剖特性の一つである葉内空隙率や葉肉細胞表面積が、炭酸ガスの拡散と直接関係すると言える。従って、独立生物と考えられている葉緑体(篠崎・杉浦 1986)の働きが等しくても、入れ物である葉の構造や、葉緑体の空間配置によって光合成機能が著しく制限されているのであろう。菊沢(1986)の推論は、この点の考察が十分とはいえない。

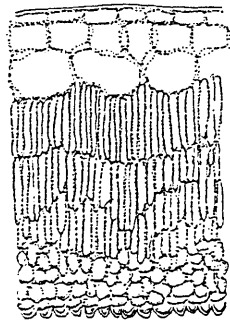
#### 【葉の形質を考慮した光利用特性の類型化】

次に、光-光合成速度関係から求めた光利用特性に加え、5-4-3で見てきた葉の形質を組み込んで、光利用特性の順位付けを行なった。すなわち、光-光合成速度関係から求めた特性値の標準得点に、葉の形質(葉厚、比葉面積重、クロロフィル含量、葉内空隙率、 $A_{mes} / A$ 、クチクラ率)と葉の安定期間の値の標準得点を加えて合計値を求めた。

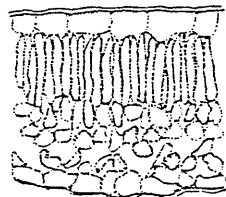
この合計値に基づいて、順位付けを行なった(表-5・3)。ドロノキから



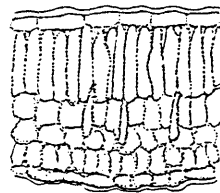
ドロノキ



ケヤマハンノキ

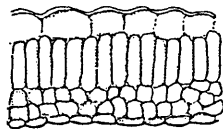


ウダイカンバ

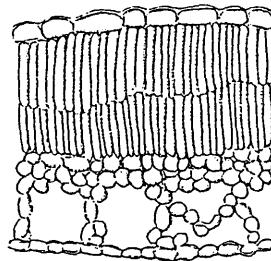


ミズナラ

(mm)  
0.1  
0



ヤマモミジ



ヤチダモ

図-5・29 葉の解剖縦断面の例

ドロノキ、ウダイカンバ、ヤチダモの葉には大きな空隙が存在する。ケヤマハンノキの背軸面には凹凸が見られる。ミズナラとヤマモミジの柵状組織、海綿状組織の細胞断面は他の樹種のものより大きい。

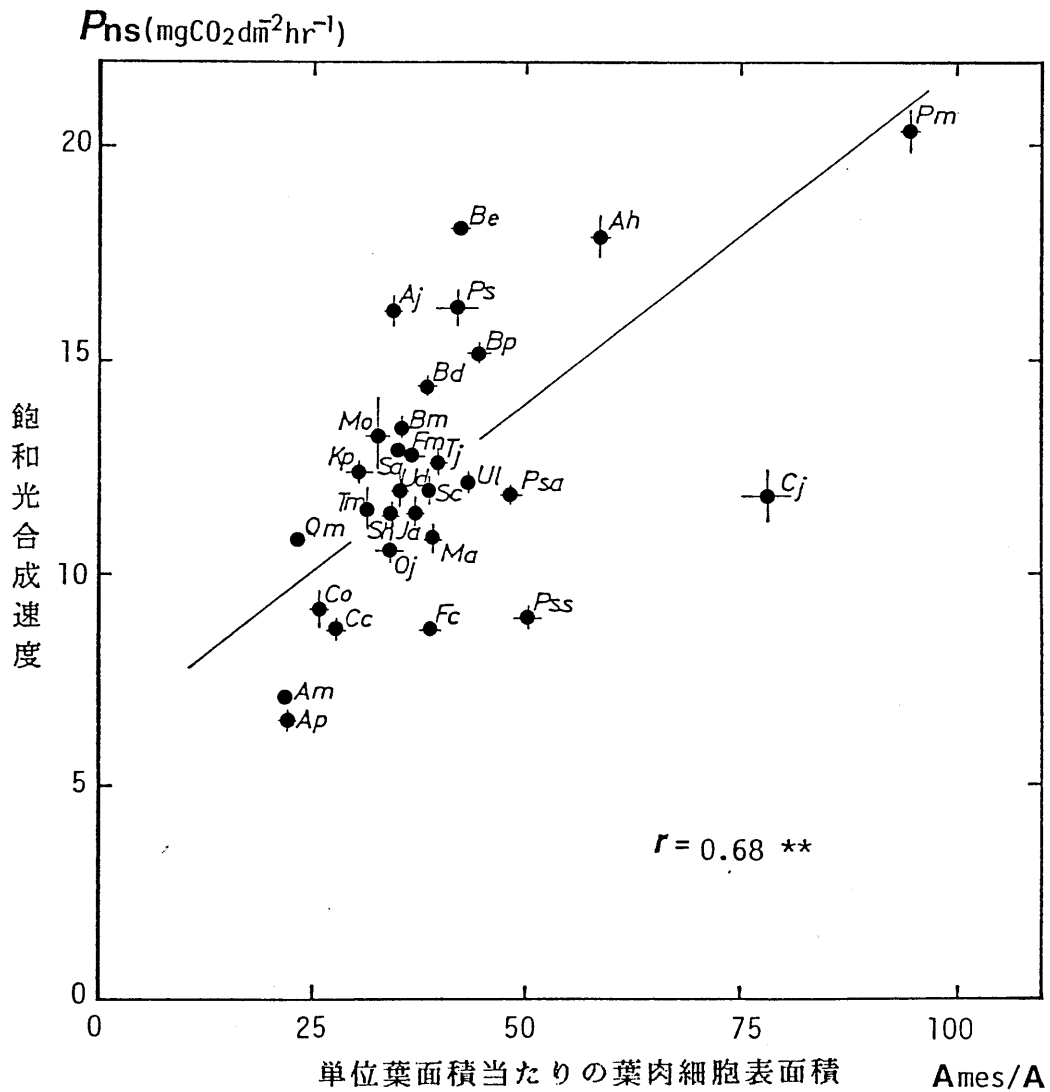


図-5・30 単位葉面積当たりの葉肉細胞表面積 ( $A_{mes}/A$ ) と飽和光合成速度との関係

各々の値は5~10回の測定結果の平均値。

縦横棒は標準誤差を示す。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

表-5・3 光-光合成曲線と葉の形質に基づく主要落葉広葉樹の光利用特性の類型化と耐陰性の序列化

光利用特性	順位	和名	合計点	耐陰性の程度
強光利用型	1	ドロノキ	16.8	H
	2	ケヤマハンノキ	9.4	H
	3	シラカンバ	6.9	H
	4	カツラ	6.7	I
	5	ヤチダモ	5.9	I
	6	ヤエガワカンバ	5.4	H
	7	オニグルミ	3.0	I
	8	ホオノキ	2.4	I
	9	ダケカンバ	2.1	H
中間型	10	オヒョウ	1.6	I
	11	ハリギリ	1.5	I
	12	イヌエンジュ	0.9	I
	13	エゾヤマザクラ	0.4	H
	14	ウダイカンバ	0.3	H
	15	ナナカマド	0.2	I
	16	オオバボダイジュ	- 0.2	I
	17	ハルニレ	- 0.7	I
	18	シナノキ	- 0.8	I
	19	ハンノキ	- 1.3	H
	20	ヤマナラシ	- 1.6	H
	21	エゾノバッコヤナギ	- 1.7	H
	22	アズキナシ	- 2.1	I
弱光利用型	23	シウリザクラ	- 4.0	I
	24	ミズナラ	- 4.7	I
	25	アサダ	- 4.8	H
	26	ミズキ	- 5.2	H
	27	サワシバ	- 5.7	
	28	ブナ	- 6.7	L
	29	イタヤカエデ	- 10.6	I
	30	ヤマモミジ	- 13.3	I

合計点は、初期勾配、光補償点、理論的光飽和時の総光合成速度、葉の諸形質ごとの標準得点を合計した値。耐陰性の程度、(H、I、L)は柳沢(1981)の資料による。

H：陽性、I：中性、L：陰性

ダケカンバまでが強光利用型、ハルニレからアズキナシまでが中間型、シウリザクラからヤマモミジまでを弱光利用型とみなすことができる。表-5・3に示した結果は、多くの形質を定量化し、総合的に光利用特性を比較した点で光-光合成速度関係のみから算出した光利用特性の順位(表-5・2)に比べると、よりよく落葉広葉樹の光利用特性を類型化したものと考えられる。

#### 5-4-4. 葉の形質と葉の寿命との関係

光合成生産量が増加するためには、光合成速度が高いことと、光合成のある葉の寿命が長くなる必要がある。しかしながら、ハンノキ類やカンバ類をはじめとして順次開葉タイプの樹種では、光合成速度は高くても葉の寿命は100日前後と短い。これに対して、カエデ類やブナなど一斉開葉タイプの樹種では光合成速度が低くても、葉の寿命は150日を越える。このような葉の寿命の長短ができる原因を葉の構造と関連して考察する。

図-5・31は比葉面積重と当年枝一本当たりの葉の平均寿命との関係を、樹種ごとに示す。両者の間には一定の傾向は認められなかった。葉の平均寿命はKikuzawa(1983)が報告した北海道立林業試験場の樹木園(美唄市、札幌市の北東、約60kmに位置する)での調査結果から、読み取った値である。

葉の寿命を延ばすためには、葉が諸害に対して一定の耐性・強度を必要とすると考えられる。しかし、比葉面積重を算出する場合には、光合成に関与する葉肉部分とクチクラ層や表皮細胞をまとめて乾重として表わしている。従って、耐性・強度そのものを表わす指標にはならない。そこで、葉の解剖特性に着目して、葉の寿命に関係する葉の形質について、考察を進める。

図-5・32はクチクラ率と葉の平均寿命との関係を示す。両者の間には正の相関が認められた。葉の厚さは樹種によって異なるので、葉厚に対するクチクラ層の相対的厚さは異なる。このために、クチクラ率を採用する。

クチクラ率が高い葉ほど、葉の平均寿命は長くなる傾向があった。クチクラ層は、葉からの蒸散を抑制するだけでなく、葉の機械的強度を高めて、葉相互の擦れなどの物理害や、虫害・菌害などの生物害に対する保護組織としても働いている。この結果、クチクラ率の高い樹種ほど葉の寿命が延るのであろう(小池 1987a)。

図-5・33は葉内空隙率と葉の平均寿命との関係を示す。クチクラ率と葉内空隙率との間には負の相関がある(図-5・14)。さらに、クチクラ率と葉の寿命との間には正の相関がある(図-5・32)ことから、葉内空隙率と

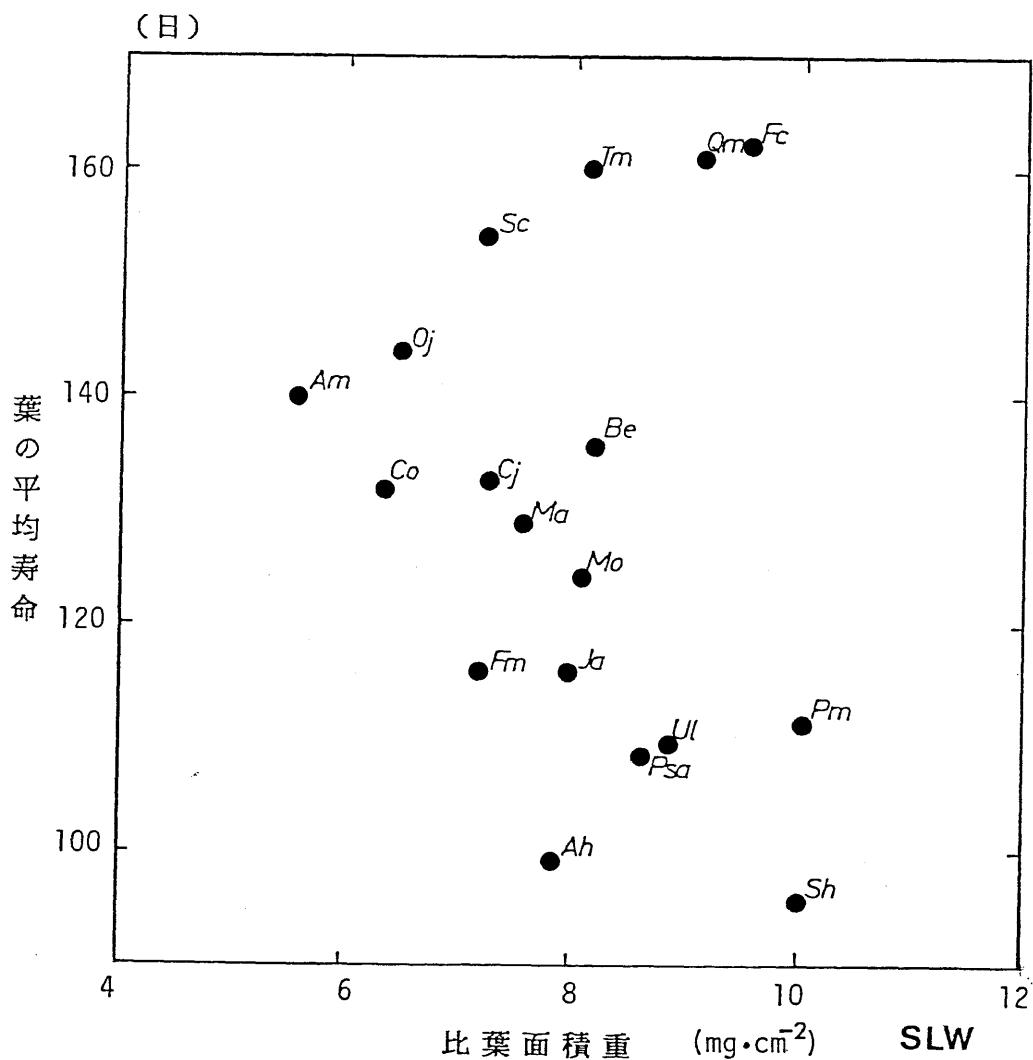


図-5・31 比葉面積重と葉の平均寿命との関係

葉の平均寿命は当年枝一本当たりで示す。

当年枝一本当たりの葉の平均寿命はKikuzawa (1983) から求めた。

図-5・32~33に共通

【略号】

Ja:オニグルミ Pm:ドロノキ Sh:エゾノバッコヤナギ Ah:ケヤマハンノキ Be:ダケカンバ  
 Oj:アサダ Fc:ブナ Qm:ミズナラ Ul:オヒョウ Mo:ホオノキ Cj:カツラ Psa:エゾヤマザクラ  
 Sc:ナナカマド Ma:イヌエンジュ Am:イタヤカエデ Tm:オオバボダイジュ Co:ミズキ  
 Fm:ヤチダモ

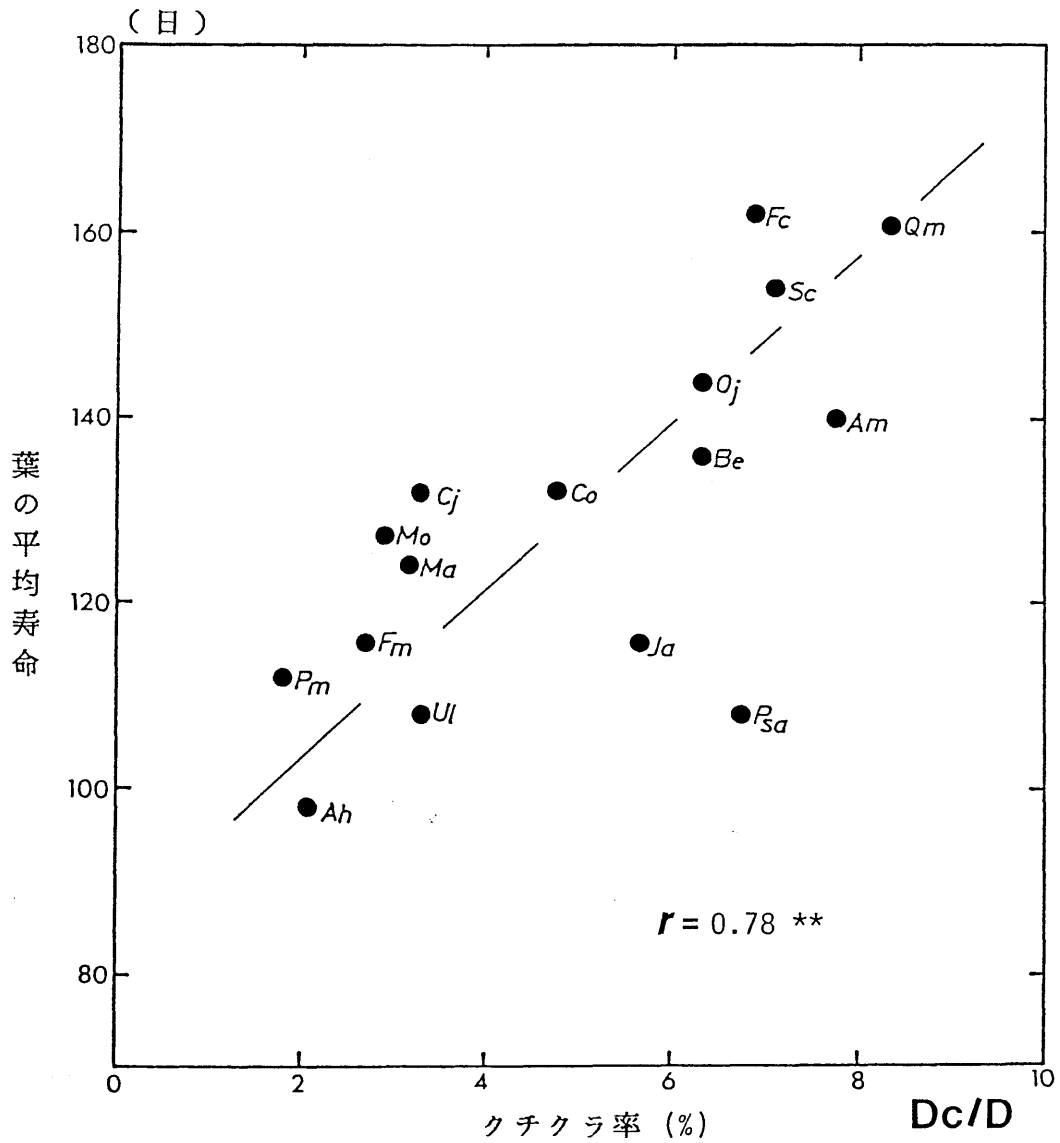


図-5・32 クチクラ率と葉の平均寿命との関係  
 葉の平均寿命は当年枝一本当たりで示す。

【略号】

Ja:オニグルミ Pm:ドロノキ Ah:ケヤマハンノキ Be:ダケカンバ Oj:アサダ  
 Fc:ブナ Qm:ミズナラ UI:オヒョウ Mo:ホオノキ Cj:カツラ Psa:エゾヤマザクラ  
 Sc:ナナカマド Ma:イヌエンジュ Am:イタヤカエデ Co:ミズキ Fm:ヤチダモ



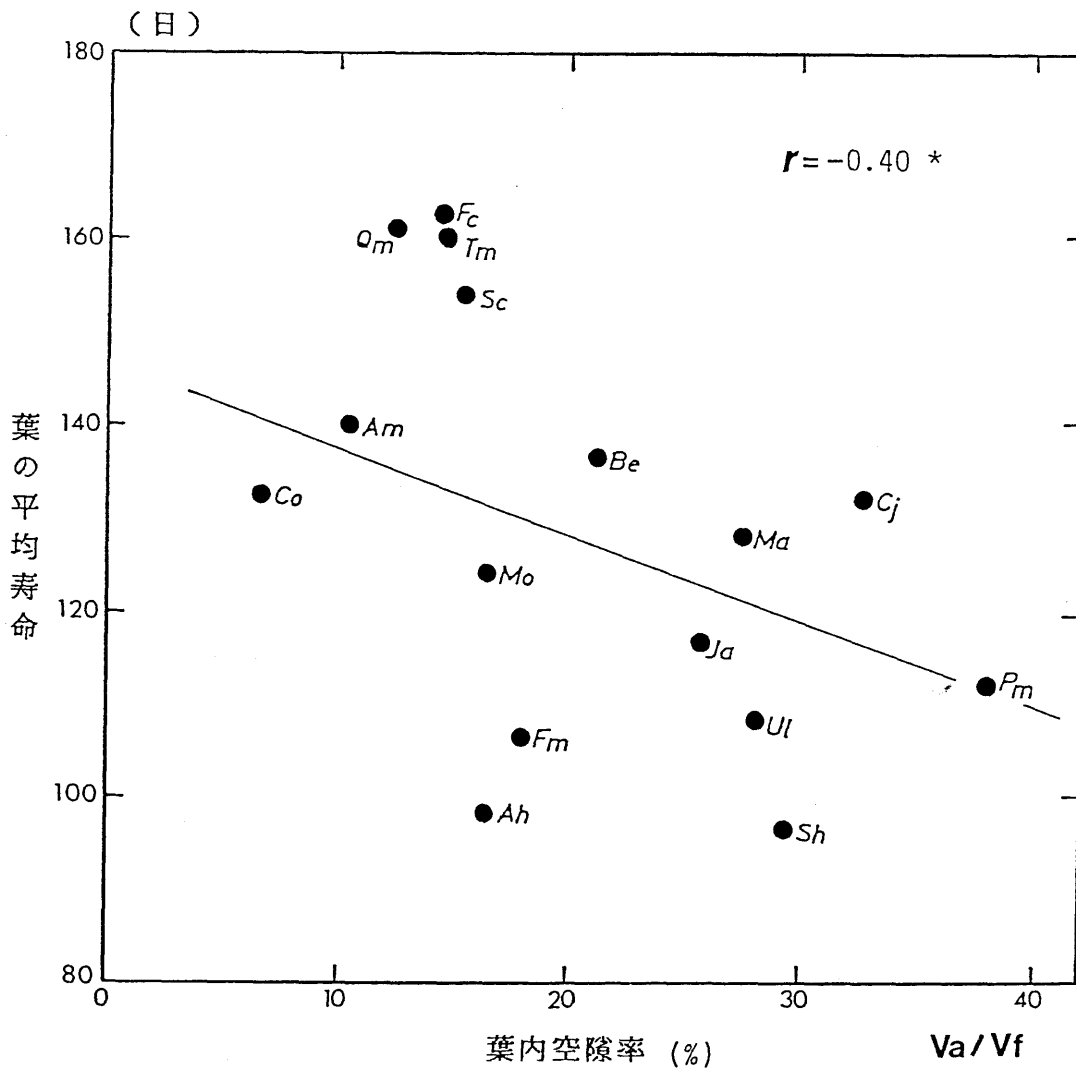


図-5・33 葉内空隙率と葉の平均寿命との関係

葉の平均寿命は当年枝一本当たりで示す。

【略号】

Ja:オニグルミ Pm:ドロノキ Sh:エゾノバッコヤナギ Ah:ケヤマハンノキ  
 Be:ダケカンバ Fc:ブナ Qm:ミズナラ Ul:オヒョウ Mo:ホオノキ Cj:カツラ  
 Sc:ナナカマド Ma:イヌエンジュ Am:イタヤカエデ Tm:オオバボダイジュ  
 Co:ミズキ Fm:ヤチダモ

葉の平均寿命の間に認められる負の相関は、十分に予測できる。

葉内空隙率が増加して光合成速度が増加しても、クチクラ率が低い樹種（例えば、ドロノキ）では、葉の物理的強度が低下する。このために葉の寿命が短くなるのであろう。反対に、葉内空隙率が減少し、クチクラ率が高く（例えば、ヤマモミジ）なって葉の強度が増加し葉の寿命が延ても、葉内空隙率や  $A_{mes}/A$  が減少して、炭酸ガスの拡散抵抗が増し、光合成速度が低下すると考えられる。

クチクラ率と飽和光合成速度との関係を図-5・34に示す。順次開葉タイプのドロノキ、ハンノキ類、ヤチダモ、ヤマナラシ、ニレ類では、クチクラ率は低いが、飽和光合成速度は高かった。一方、一斉開葉タイプのミズナラ、イタヤカエデ、ブナ、アサダなどでは、クチクラ率は高くても飽和光合成速度は低かった。しかも、順次開葉タイプの樹種では、葉の寿命は短く、一斉開葉タイプの樹種では、葉の寿命は長い（図-5・32）。

ところで、一般に葉中の窒素濃度が上がれば、光合成速度も増加することが認められている（Mooney and Gulmon 1979, 長南 1983, 秋田 1984）。しかし、窒素濃度が上がると虫や菌にとって、栄養源としての価値も上がるので、生物害を受けやすくなると思われる（Mooney and Gulmon 1982, Yoshida 1985, Gulmon and Mooney 1986）。

虫害や菌害のような生物害に対する葉の防御機能を高める方策は、クチクラ率の増加に代表される（小池 1987a）、いわば葉の物理的強度を高めるやり方と、葉中のタンニンやフェノール類など、防御物質の量を増やす、いわば葉の化学的強度を高めるやり方がある。後者には、一斉開葉タイプのカエデ類やナラ類の化学成分に顕著な例が報告されている（Schultz et al. 1982）。以上のような事実から、菊沢（1986）の総説には、葉の物理的強度に対する考察が不十分であると思われる。

以上、樹種の先駆的や極相的といった生育特性は、樹種に固有の開葉タイプと光合成特性と対応関係があった。すなわち、飽和光合成速度の高い樹種では、葉内空隙率と単位葉面積当たりの葉肉細胞表面積が大きく、飽和光合成速度が低い樹種では、両者共に小さかった。

さらに、クチクラ率が小さい樹種は、先駆性に富む順次開葉型タイプの樹種で、飽和光合成速度は高いが、葉の寿命は短かった。反対に、飽和光合成速度が低い樹種は、一斉開葉タイプの極相的樹種であり、クチクラ率が大きく、葉の寿命が長かった。

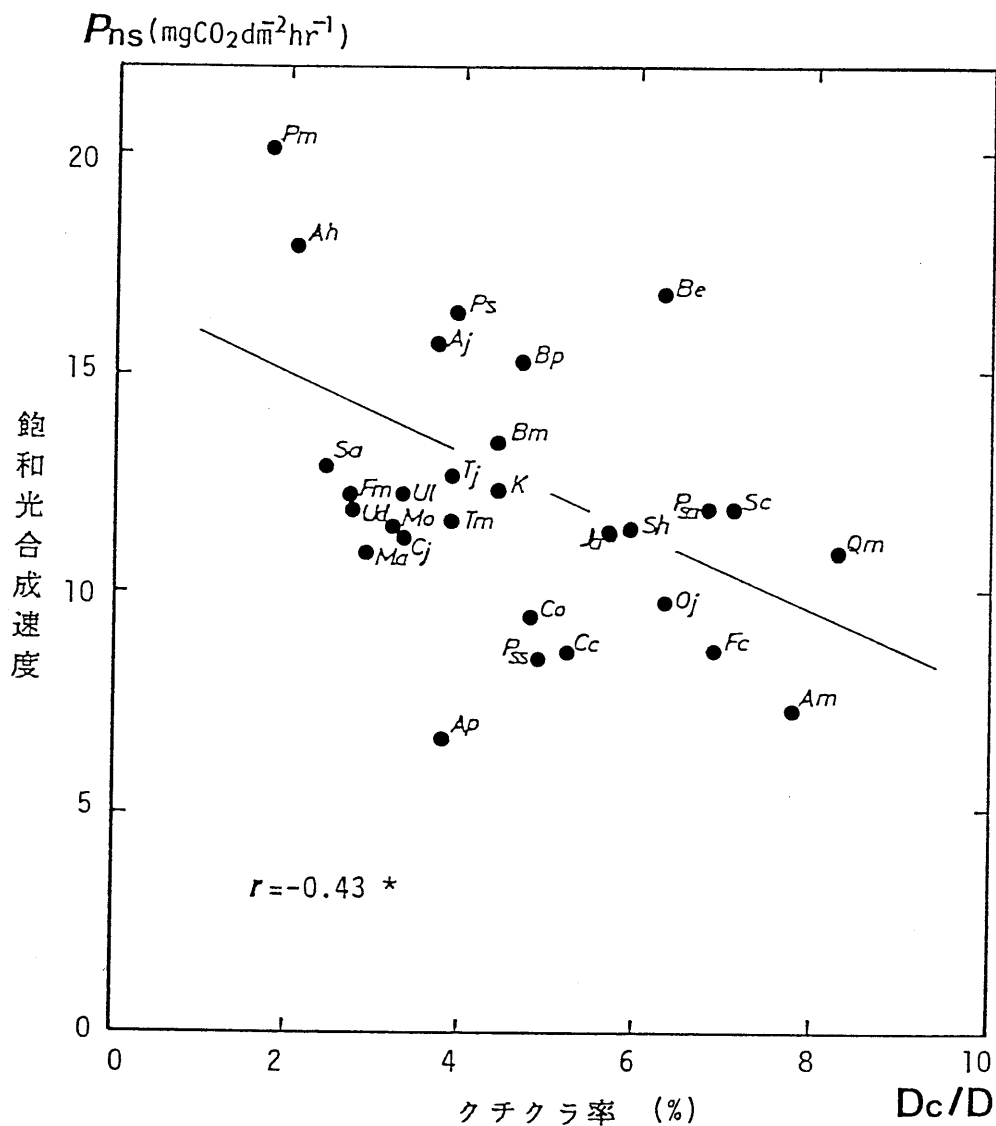


図-5・34 クチクラ率と飽和光合成速度との関係

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

## 第6章 光合成能力の生物経済学的考察

第5章までは当年枝に着生する複数の葉を一つの単位（枝レベル）として論じてきた。この章では、まず、この枝レベルの光合成特性を、個体レベルにまで拡大して論議する。このために、光合成産物のうち幹の比重に注目して、森林内における各樹種の平均寿命を基に、樹種特性を考察する。

次に、第5章までに述べてきた光合成特性と葉の形質について、生物経済学的な考察（Bloom et al. 1985）をくわえ、生育特性との関係を述べる。最後に、光合成特性を基にして、北海道の天然生二次林の構成樹種を取り扱ううえで必要な群落遷移の特徴について述べる。

### 6-1. 光合成速度と樹木の平均寿命との関係

図-6・1に幹の比重と光合成速度との関係を示す。幹比重（気乾比重）の値は、貴島ほか（1962）から引用した。幹比重と光合成速度との間には負の相関が認められた。

順次開葉タイプのケヤマハンノキ、ドロノキ、ハンノキ、ヤマナラシなどでは光合成速度は高いが、幹比重が小さかった。これに対して、一斉開葉タイプのカエデ類、ブナ、サワシバ、ミズナラなどでは、光合成速度は低いが、幹比重は大きかった。

図-6・2は幹比重と森林群落内における、樹木の平均的な寿命との関係を示す。一般に、樹木の寿命は、単木レベルでは群落レベルよりも、かなり高い値を示す（根岸 1983）。ここでは、群落レベルでの寿命を対象に考え、これまでに報告された北海道の森林の解析データ（小池 1987b）から、樹木の寿命の平均値を算出した。幹比重と寿命との間には正の相関が認められた。

なお、小池（1987b）の報告は、既発表のいくつかの資料（太田 1970、松田・矢島 1979、矢島 1982、石塚 1981、1984、渡辺 1985）と、標本館の資料（林試北海道支場 1982）を加えて林分状態での、樹木の平均寿命を求めたものである。

さて、幹比重が高まれば幹の強度が増すと考えられる（福山 1982）。この結果として、風害をはじめとする諸害に対して強くなり、寿命が延びて、長期間に渡って森林の構成木と成り得ると思われる。

順次開葉タイプの樹種には強光利用型が多く、細胞壁の薄い細胞を次々に生産するため幹比重が小さい。また、これらの樹種は、高い初期生長速度を示す

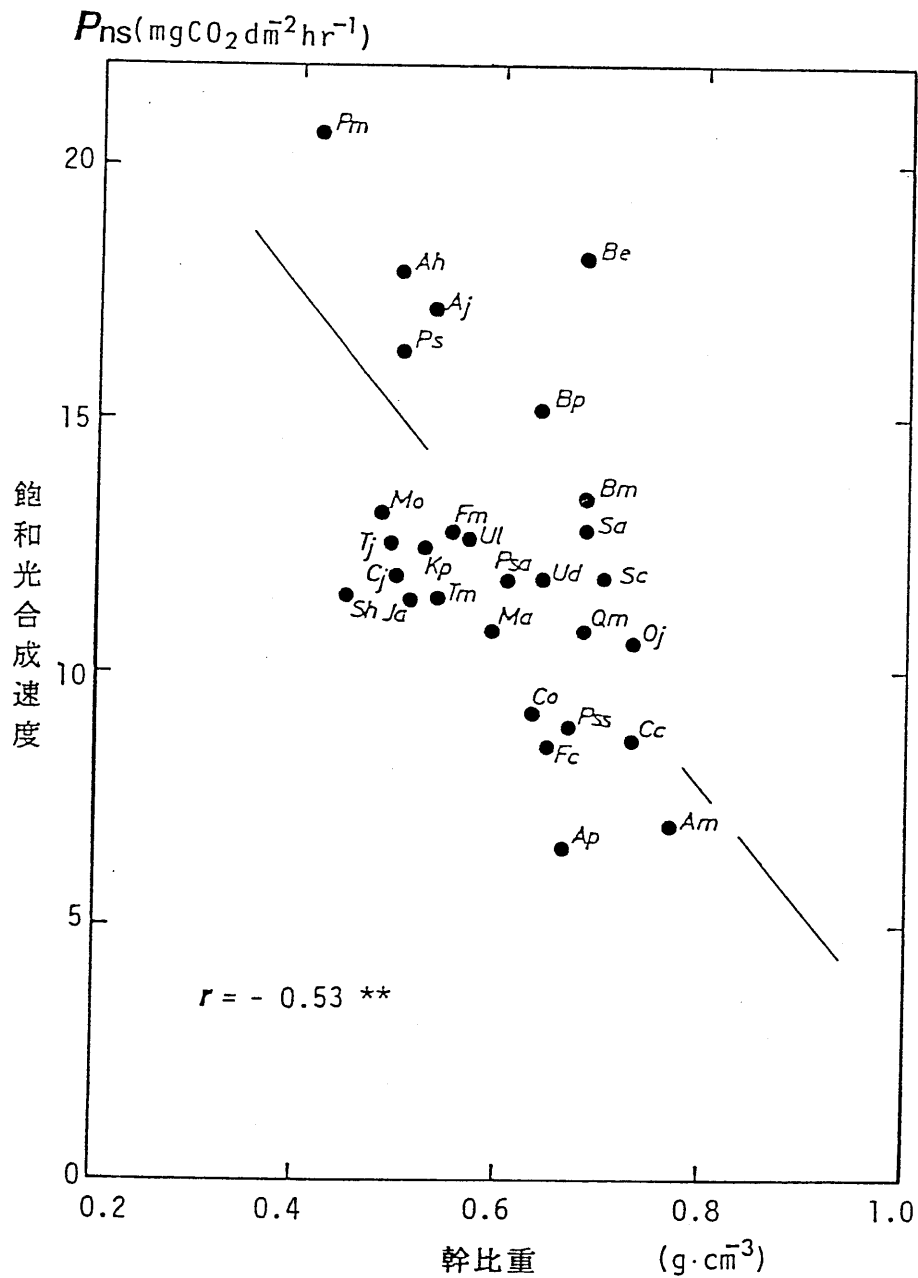


図-6・1 干比重と飽和光合成速度との関係  
干比重の値は貴島ほか(1962)から引用した。

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:ブナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

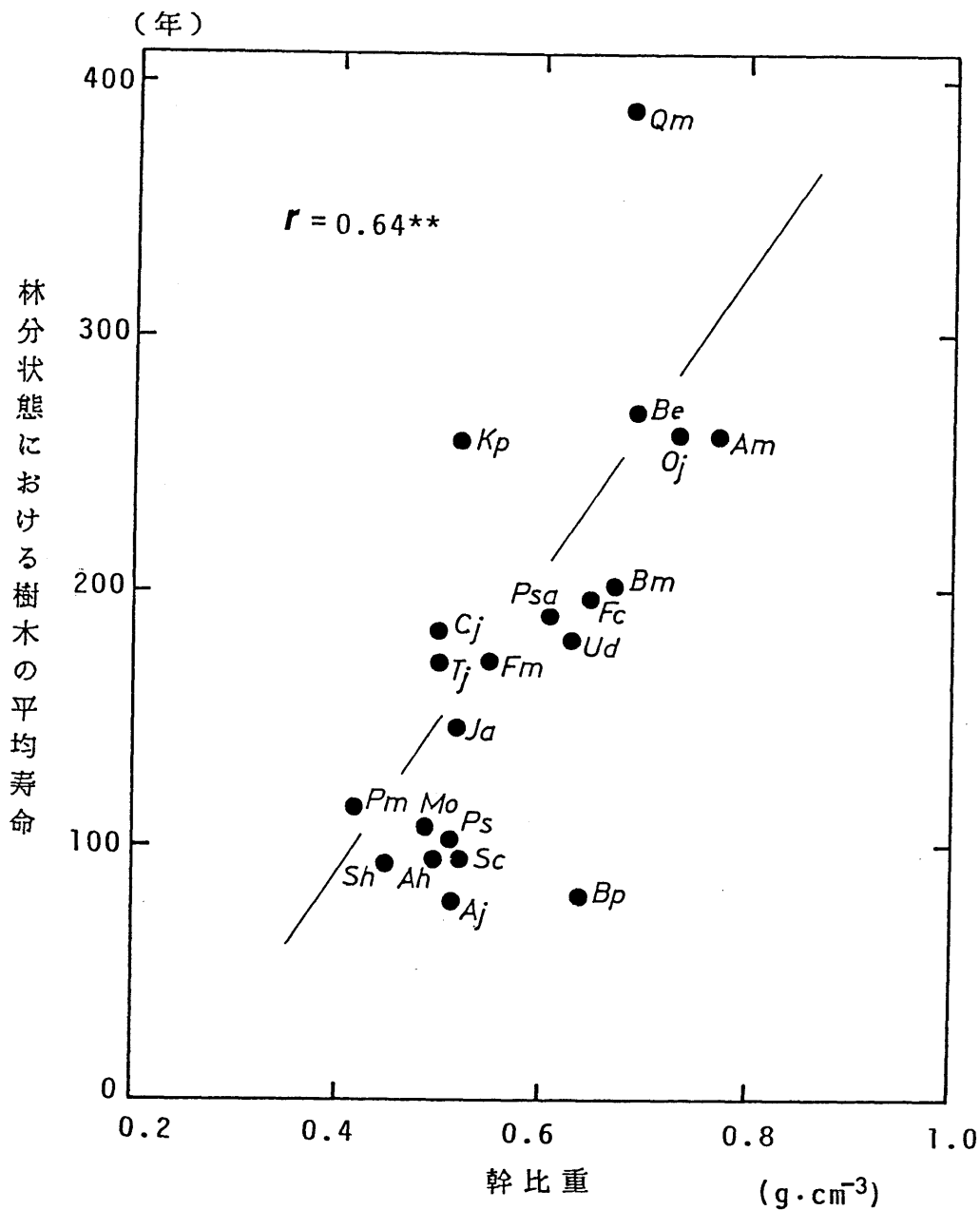


図-6・2 幹比重と林内における樹木の平均寿命との関係  
 幹比重の値は貴島ほか(1962)による。  
 林内における樹木の平均寿命は、小池(1987)による。

【略号】

Ja:オニグルミ Pm:ドロノキ Ps:ヤマナラシ Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ Be:ダケカンバ Bm:ウダイカンバ Bp:シラカンバ Oj:アサダ  
 Fc:ブナ Qm:ミズナラ Ud:ハルニレ Mo:ホオノキ Cj:カツラ  
 Tj:シナノキ Psa:エゾヤマザクラ Sc:ナナカマド Am:イタヤカエデ  
 Kp:ハリギリ Fm:ヤチダモ

(石塚 1981, 沖津 1982, 岸田・中村 1985)。この結果として、光合成器官である葉群を、常に光環境の良好なところへ押し上げることができるのであろう。また、これらの樹種では、寿命が短い樹種が多い。これは、材の強度を犠牲にして、高い生長速度を示した結果と考えられる。

これに対して、一斉開葉タイプの樹種では厚い細胞壁からなる幹を生産し幹比重は大きい。また、これらの樹種では生長速度は緩慢である(石塚 1981, 沖津 1982, 岸田・中村 1985)。これらの樹種は、光合成特性が弱光利用型なので、林内の光環境を有効に利用して生長を続けることができる。このような生長特性によって、一斉開葉タイプの樹種は、遷移後期には森林の構成樹種と成り得るのであろう。

概して、陽性樹種の材比重は小さく、陰性樹種の材比重は大きい。このような傾向は、北米の落葉広葉樹林(Williamson 1975)、我が国の暖帯林(大賀 1977)の構成樹種についても報告されている。

図-6・2で調べた樹種のうち、寿命が約80年と最も短いシラカンバ以外のカンバ類、ハリギリ、ニレ類、ヤチダモは幹比重が大きく、寿命は長い。これらの樹種は、針広混交林でも林冠木として散見される。また、カンバ類、ハリギリ、ニレ類、ヤチダモは、熱帯林で見られる急生長樹種(吉良 1983)と似ている。急生長樹種には、メライナやセンダンなどが挙げられる。これら急生長樹種は生長が速く、常に林冠からおどり出ているにもかかわらず、幹比重が大きくて寿命が長いという特徴を持つ。

従って、我々は、ダケカンバ、ウダイカンバ、ハルニレ、ハリギリ、ヤチダモを、有用材生産木として仕立る方法を確立する必要があるだろう。

## 6-2. 光合成特性の相補関係

強光も弱光も利用できて、光合成速度が高く、葉の寿命も長くて幹比重が大きく、その上に寿命も長い樹種があれば、森林は、その樹種によって被われることであろう。しかし、現実の森林では、林内、孔状地、疎開地、裸地と、それぞれの立地に適した樹種が生育し、徐々に極相的な樹種に被われていく(Bazzaz 1985, 渡辺 1985)。そして風倒や伐採などの攪乱によってパッチ構造が形成される(Ishizuka 1984, Pickett and White 1985)。

第5章までに述べてきた光合成特性、葉の形質のうち相補関係(Trade-off Relationship)にある項目を表-6・1に示した。例を挙げると、強光利用型の樹種では、最大光合成速度( $b/a$ )は高いが、初期勾配( $b$ )が小さく、光補

表-6・1 光合成特性、葉の形質、幹比重に見られるトレード・オフ関係  
(Trade-off Relationship)

項目 I	項目 II	対応する図
初期勾配	理論的光飽和時の総光合成速度	図-5・6
初期勾配	光補償点	図-5・7
クチクラ率	葉内空隙率	図-5・14
葉の平均寿命	葉内空隙率	図-5・23
葉の安定期間	最大光合成速度	図-5・33
クチクラ率	最大光合成速度	図-5・34
幹比重	最大光合成速度	図-6・1



償点 ( $I/c$ ) は高い。

また、光合成速度の高い樹種の葉の形質を見ると、葉内空隙率や単位面積当たりの葉肉細胞表面積 ( $A_{mes}/A$ ) は高いが、クチクラ率が低くて葉の寿命は短い。さらに、このような樹種では生長速度は高いが幹比重が小さくて平均寿命が短い。

表-6・1に掲げた相補関係にある項目を、どのように位置付けるか、という概念を表わしたのが図-6・3である。どのように光環境を利用して、光合成産物をどのように配分するのか、また、どのような特性が選択されるかは、森林における樹種に固有な生育様式、生存戦略 (Grime 1977) によって決まっているのであろう (Bazzaz 1984, Bloom et al. 1985, Koike 1987)。

例えば、相対的に光合成速度の高い落葉広葉樹では、葉肉部分への資源 (光合成生産物など) の配分量が多い。これらの樹種では、葉の強度を高めて寿命を延ばすためのクチクラ層 (小池 1987a) や、タンニンなどの生体防御のための化学物質 (Gulmon and Mooney 1986) への投資が減少すると思われる。

また、ある樹種では葉内空隙率や  $A_{mes}/A$  が増加すると、飽和光合成速度が高くなる。しかし、葉の空隙部分が増加し、クチクラ率が減少することで葉の強度が低下し、葉の寿命は短くなる。このような特性を持つ樹種は、先駆性に富み、裸地、皆伐跡地・風害跡地や山火事跡地のような疎開地に侵入する。これらの先駆的樹種では、初期生長速度は高いが幹比重は小さく、寿命は比較的短い。さらに、小型の種子を多量に散布する。なかでもシラカンバは、3年生になると種子を生産し始めるが、このような早熟多産も先駆的樹種の特徴である。

上述のような先駆的樹種とは反対に、極相的樹種では、クチクラ層や生体防御のための化学物質など、葉の強度を高めるための資源投資が行なわれ、葉肉部分への資源配分量が減少する。この結果、相対的に光合成速度の低下を招く。また、光合成速度の低い樹種では、葉内空隙量や  $A_{mes}/A$  が減少して、拡散抵抗も増すが、クチクラ率が大きく、葉の寿命は比較的長い。

このような特性を持つ樹種は、林冠での競争は激しいが、遷移後期の比較的安定で、次年度の環境もある程度予測できるような森林に出現する。また、極相的樹種では、初期生長速度は低いが、幹比重は大きく、比較的寿命は長くて、大形の種子を少量生産する。

そして、すべての生育特性が先駆的樹種と極相的樹種の間間的な樹種は、風倒や択伐によって林冠が欠如してできる孔状地にも出現し、短時間に孔状地

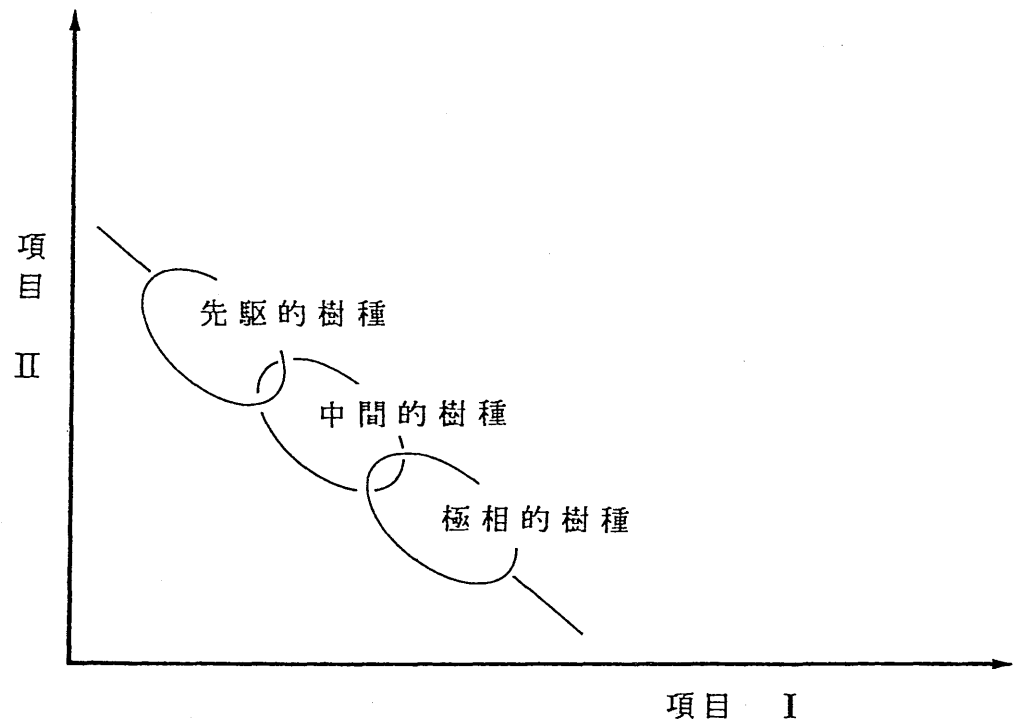


図-6・3 遷移系列を基にした各樹種の相補関係 (Trade-off Relationship)  
 縦軸と横軸の項目は表-6・1を参照。

(ギャップ)を埋めて、林冠の構成樹種となり得るのであろう (Bormann and Likens 1979, Bazzaz 1985)。

### 6-3. 光合成特性から見た群落遷移の機構

#### 6-3-1. 落葉広葉樹の光利用特性

樹種の分布や遷移を進める要因は、局所的には、温度環境 (楠元 1957) と水分環境が重要であるが (植村ほか 1986)、主要なものは、光環境である (Monsi and Oshima 1954)。森林は、その構成樹種が、陽性の強い樹種から陰性の強い樹種に移り変わって、極相林となる。遷移前期の樹種は強光を利用し、高い蒸散速度を示すが、遷移後期には弱光を利用し、蒸散速度の低い樹種に置き換えられる (Bazzaz 1979, Bazzaz and Pickett 1981)。

ここで、光利用特性を個体レベルで、再度、類型化する。表-5・3で調べた光-光合成曲線の特性値と葉の形質 (枝レベル)に加えて、幹の比重の値を標準得点の項目に取り上げた。これらの標準得点の合計値から、個体レベルにおける光利用特性を類型化した (表-6・2)。この結果、ドロノキからオヒョウまでが強光利用型、ダケカンバからハルニレまでが中間型、アズキナシからヤマモミジまでが弱光利用型に位置付けられた。

次に、枝レベル (表-5・3) と個体レベル (表-6・2) における光利用特性の対応関係を調べた。両レベルでの対応関係を、図-6・4に示す。若干の入れ替わりはあるが、順位相関は  $r = 0.98$  と高かった。この結果から判断すると、枝レベルでの光-光合成曲線の特性値と、葉の形質に関する特性値から、個体レベルの光利用特性 (耐陰性) の順位がある程度推定できる。

以上の結果を踏まえると、従来、経験的で、時には稚苗の性質から分けられていた高木状態における落葉広葉樹の耐陰性の程度に (柳沢 1981)、光合成特性を基礎にした光利用特性に関する順位を与えることができた。

図-6・5に北海道の天然林における群落遷移を模式的に示した。山火事跡や伐採跡のような疎開地には、順次開葉タイプの陽性樹種が侵入して林冠を形成する。なかでもウダイカンバのような急生長樹種は、いつまでも林冠からおどりでていて大木となり、林冠の構成木となる。

次に、林冠が樹木の寿命や風倒、択伐などによって破れてできる孔状地 (ギャップ) には、中間的な性質を持つ Gap species (ギャップ樹種; Okali 1967, Wallace and Dunn 1980, 山本 1981, Nakashizuka 1984) が出現して孔状地は埋まる。そして、徐々にギャップ樹種は、一斉開葉タイプの陰性樹種に

表-6・2 光-光合成曲線、葉の形質、そして幹比重に基づく主要落葉広葉樹の  
光利用特性の類型化と耐陰性の序列化

光利用特性	順位	和名	合計点	耐陰性の程度
強光利用型	1	ドロノキ	18.3	H
	2	ケヤマハンノキ	12.9	H
	3	カツラ	7.5	I
	4	シラカンバ	6.4	H
	5	ヤチダモ	6.3	I
	6	オニグルミ	3.6	I
	7	ホオノキ	3.3	I
	8	ヤエガワカンバ	2.3	H
	9	ハリギリ	2.1	I
	10	オヒョウ	1.8	I
中間型	11	ダケカンバ	1.3	H
	12	イヌエンジュ	1.0	H
	13	ウダイカンバ	0.5	H
	14	オオバボダイジュ	0.3	I
	15	シナノキ	0.1	I
	16	エゾヤマザクラ	0	H
	17	エゾノバッコヤナギ	- 0.3	H
	18	ハンノキ	- 0.7	H
	19	ヤマナラシ	- 0.8	H
	20	ナナカマド	- 0.9	I
	21	ハルニレ	- 1.0	I
弱光利用型	22	アズキナシ	- 2.8	I
	23	シウリザクラ	- 4.7	I
	24	ミズナラ	- 5.4	I
	25	ミズキ	- 5.5	H
	26	アサダ	- 6.0	I
	27	サワシバ	- 6.8	
	28	ブナ	- 7.2	L
	29	イタヤカエデ	- 12.1	I
	30	ヤマモミジ	- 13.9	I

合計点は、初期勾配、光補償点、理論的光飽和時の総光合成速度、葉の諸形質ごとの標準得点を合計した値に幹比重の標準得点を加えた値。耐陰性の程度（H、I、L）は、柳沢(1981)の資料による。  
H：陽性、I：中性、L：陰性

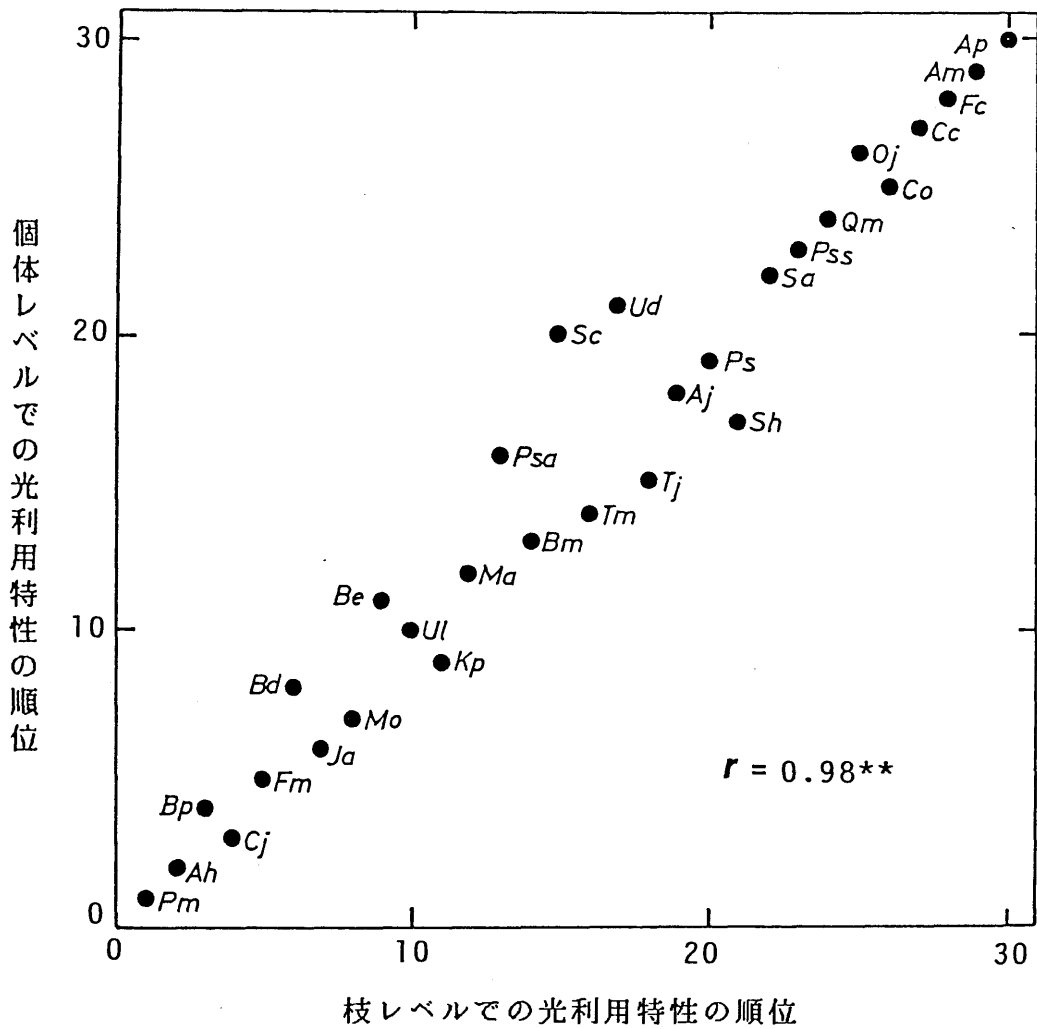


図-6・4 枝レベルでの光利用特性の順位と個体レベルでの光利用特性の順位との関係

枝レベル : 光-光合成曲線に基づく光利用特性と葉の形質から求めた順位 (表-5・3)

個体レベル : 枝レベルの光利用特性に幹比重を加えて求めた順位 (表-6・2)

【略号】

Ja:オニグルミ      Pm:ドロノキ      Ps:ヤマナラシ      Sh:エゾノバッコヤナギ  
 Ah:ケヤマハンノキ      Aj:ハンノキ      Bd:ヤエガワカンバ      Be:ダケカンバ      Bm:ウダイカンバ  
 Bp:シラカンバ      Cc:サワシバ      Oj:アサダ      Fc:フナ      Qm:ミズナラ      Ud:ハルニレ  
 Ul:オヒョウ      Mo:ホオノキ      Cj:カツラ      Psa:エゾヤマザクラ      Pss:シウリザクラ  
 Sa:アズキナシ      Sc:ナナカマド      Ma:イヌエンジュ      Am:イタヤカエデ      Ap:ヤマモミジ  
 Tj:シナノキ      Tm:オオバボダイジュ      Kp:ハリギリ      Co:ミズキ      Fm:ヤチダモ

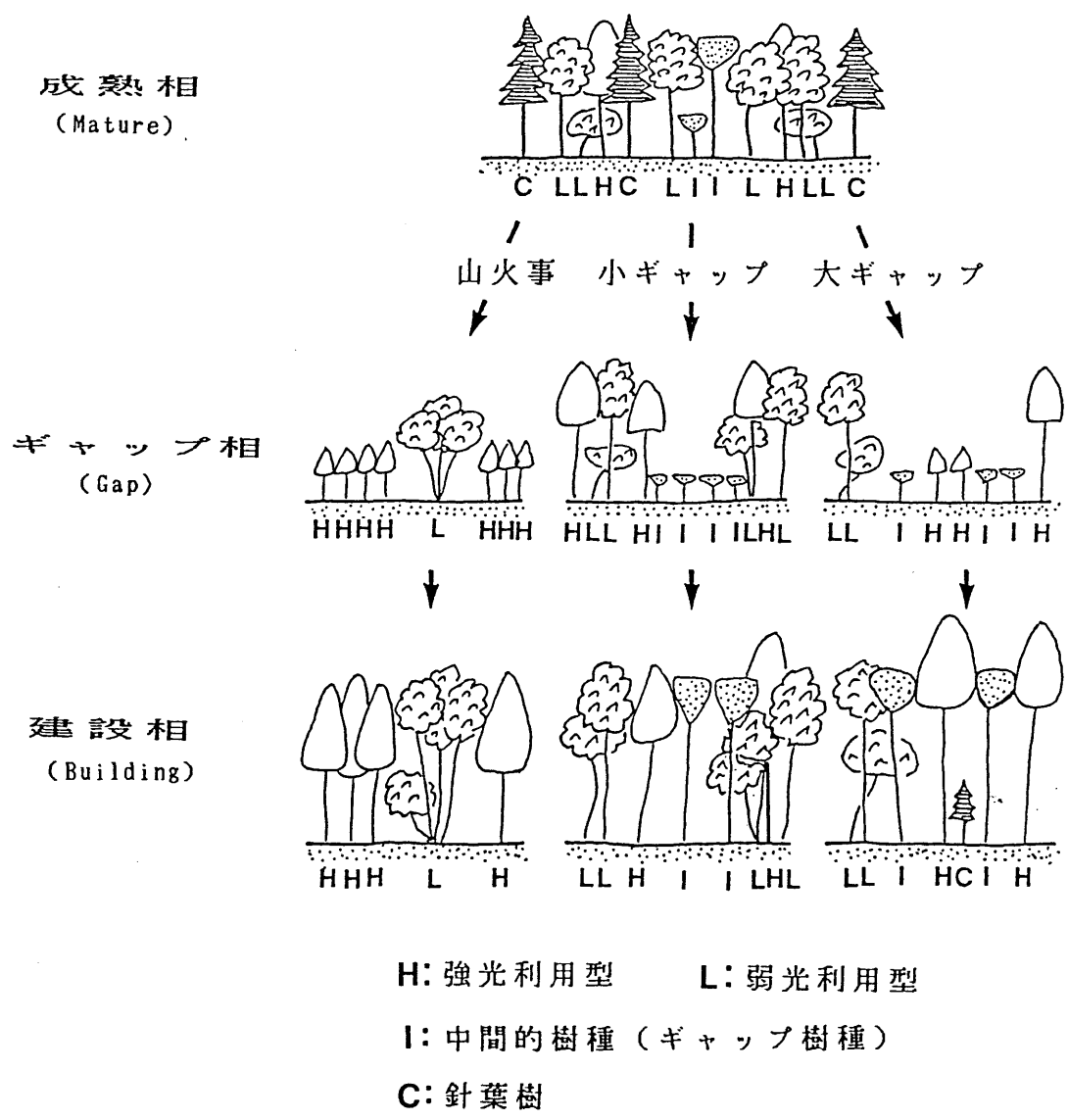


図-6・5 北海道天然生林における光利用特性から見た群落遷移の模式図  
 山火事などの跡には強光利用型の樹種が侵入し、萌芽能力の高い樹種が混生する。孔状地には、その大きさに応じて、小さいと中間型樹種が、大きいと中間型樹種と強光利用型樹種が混生する。各相の名称は、Whitmore (1982) による。

置き換えられる。その後は、様々な攪乱の程度に応じて、出現する樹種が変わり、現在見られるように、いろいろなタイプの樹種によって構成された森林となる (Ishizuka 1983, Ishizuka and Sugahara 1986)。

### 6-3-2. 広葉樹林の扱い方に対する提言

最後に、実際に森林を取り扱う上で考慮すべき点について述べる。広葉樹には有用とされる樹種が多い (近藤 1951、柳沢 1981、長内 1985、向出 1985)。また、その性質も多岐に渡るため、針葉樹のような群落単位の取り扱いより、単木レベルの択伐や小面積皆伐を中心とした施業方法が適している (柳沢 1981)。

肥大生長を促進するための間伐を行なう場合、芽の形成時期を考えると順次開葉タイプの樹種ではシュートの伸長期間が長いので、7月頃までに周囲を疎開すれば、間伐の効果は遅くても翌年から期待できる。しかし、一斉開葉タイプの樹種では当年枝の生長期間が短いので、伐採時期が遅れて8月頃になると、次々年度以降でないと間伐や除伐の効果は期待できない。

また、光合成速度の低い一斉開葉タイプのイタヤカエデなどでは、肥大生長の増大を、光合成速度の高い順次開葉タイプのウダイカンバなどのようには期待できない (佐藤・坂本 1985)。除間伐を行なう時期と、その効果を考慮に入れ、更新稚樹の保護を考えると、現行の冬山造材は残存木の肥大生長促進にとって、除間伐として一定の効果が期待できよう。

さらに、カンバ類、ハンノキ類、サクラ類、シナ類、ブナなどの散孔材では、年輪幅の大小にかかわらず、材が一定の強度を持つことを期待できる。しかし、ミズナラ、ヤチダモ、ハリギリ、ニレ類などの環孔材では、生長が悪いと年輪幅が狭くなり、道管の割合が増加して材の強度が低下する。

従って、環孔材樹種では、利用目的に見合う枝下高が形成されれば、ある一定以上の肥大生長速度が維持できるように樹冠を発達させ、さらに光合成生産が高まるように、周囲を十分に疎開する必要がある (石塚ほか 1985)。

特に、開葉タイプ・光合成特性が共に中間的であるニレ類、ハリギリ、ヤチダモ、ホオノキなどでは、稚苗段階には弱光利用型であっても、林冠の構成木になれば強光利用型となる (Koike et al. 1986, 小池・肥後 1987)。中間的な光利用特性を示すこれらの樹種において、優良材を生産するためには、一定の個体サイズに達すると樹冠を十分に発達させるように注意しなければならない。

さらに、樹木の生存様式は光合成特性だけでなく、樹型（藤本 1985、Schulze et al. 1986）、順化能力（Bazzaz and Carlson 1982、Koike 1986b）、萌芽などの再生能力（Tabata 1966、紙谷 1986a）、繁殖特性（佐々木 1985、紙谷 1986b）などに関係する。従って、落葉広葉樹の施業法を確立するためには多方面からの検討が必要である。また、北海道において広葉樹の更新を考える場合、林床のササの取り扱いが重要となるので（北海道営林局 1984）、ササの生育特性の解析を、ツル植物や低木類の生長特性の解明と平行して行なうことも、今後の課題である。



# 要約とまとめ

## 要約

### 第1章

北海道の天然生二次林を構成する主要落葉広葉樹（高木）の光合成特性を解析する必要性と従来の研究例、本研究の手順を述べた。

### 第2章

- 1) 高木の光合成特性を調べるために、切り枝による光合成・呼吸速度測定法の検討を行なった。苗木を用いたモデル実験から、材料の活性を吟味するために回復率（測定途中の光合成速度に対する測定終了時の光合成速度の割合）を提案した。
- 2) 散孔材では比較的容易に切り口から吸水させることができた。しかし、環孔材では、水ストレスを軽減するために日没後に材料を採取し、切り口を焼き、切り口付近の師部を除去することによって、吸水させることができた。
- 3) 回復率を目安にすると、切り枝による光合成・呼吸速度の測定値は十分に信頼性があると判断できた。

### 第3章

- 1) 当年枝一本当たりを単位とすると、新葉の展開期間（出葉期間）・落葉期間の長い順次開葉タイプと、出葉・落葉期間共に短い一斉開葉タイプに大別できた。順次開葉タイプには先駆性樹種が、一斉開葉タイプには極相的樹種が相当した。
- 2) 順次開葉タイプでは、樹冠内部の老化した葉から黄（紅）葉するのに対して、一斉開葉タイプでは、樹冠先端部からほぼ一斉に黄（紅）葉した。
- 3) ハンノキとケヤマハンノキは、降霜まで緑葉を着けており、降霜後に黒変して落葉した。
- 4) 葉のクロロフィル含量が一定の安定した値を示すのは、7月中旬から9月中旬までであった。開葉後、一定の最大値には、順次開葉タイプよりも一斉開葉タイプの樹種の方が、短期間に達した。
- 5) 葉の比葉面積重は、7月下旬から9月下旬にかけて安定した値を示した。順次開葉タイプの樹種では9月下旬以降の比葉面積重の低下は少なかった。

一斉開葉タイプの樹種では、9月下旬以降の葉が老化する時期には、比葉面積重が若干低下する傾向が認められた。

- 6) 順次開葉タイプでは、後から生産された葉ほど厚い傾向があった。葉肉商の経時変化から、海綿状組織の方が柵状組織より早く生長が完了することが判明した。
- 7) 光合成適温は葉温20℃付近に存在した。
- 8) 葉の飽和光合成速度は開葉期(4月下旬から7月上旬)には増加し、葉の老化に伴って低下した。この間の7月中旬から9月上旬の飽和光合成速度は、樹種ごとに安定した一定の最大値を示した。
- 9) 葉の呼吸速度は開葉期に最も高く、葉が老化すると若干増加した。開葉期と落葉期の期間は低かった。
- 10) 葉の飽和光合成速度は、いずれの樹種においても9月下旬の日最低気温10℃以下になると急激に低下した。

#### 第4章

- 1) 当年枝一本当たりの着葉数を経時的に観察して葉数の季節変化を調べた。この結果、シラカンバ、ウダイカンバ、アサダ、ヤチダモは順次開葉タイプに、サワシバ、イタヤカエデは一斉開葉タイプに類型化できた。
- 2) 葉の平均寿命は110~140日前後で、順次開葉タイプの樹種の方が、一斉開葉タイプのものより長かった。
- 3) 個葉の光合成速度は、葉の展開が完了する3~4日前に最高値に達し、その後低下した。
- 4) ウダイカンバとシラカンバでは後から生産された葉の方が、飽和光合成速度が高く、高い飽和光合成速度の維持される時間は短かった。サワシバとイタヤカエデでは、葉位による飽和光合成速度に差はなく、ウダイカンバとシラカンバに比較して高い光合成速度の維持時間も長かった。アサダとヤチダモでは光合成速度、機能維持時間共に、カンバ類とサワシバ・イタヤカエデの間であった。
- 5) 光合成特性を樹種間で比較する適期として、シュートの生長が完了し、飽和光合成速度の値が安定した、7月中旬から9月中旬が適当であることが判明した。そして、この期間を葉の安定期間と名付けた。

#### 第5章

- 1) 光-光合成速度関係から、光飽和域は先駆的樹種のハンノキ類、カンバ類、ヤナギ類では50~60 klx、中間的なニレ類、シナ類、ヤチダモ、ホオノキ、カツラなどでは30~40 klx、極相的樹種のアサダ、サワシバ、ブナ、カエデ類では20~30 klx付近に存在した。
- 2) 光-光合成速度関係を定式化して、初期勾配、理論的光飽和時の総光合成速度、光補償点を算出して類型化を行ない、強光利用型、弱光利用型、中間型に大別した。
- 3) Linder et al. (1981) の方法で、落葉広葉樹の見かけの光量子収量を求めた。大部分の樹種の見かけの光量子収量は  $0.030 \sim 0.040 \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  の範囲にあった。見かけの光量子収量の最大値はドロノキの  $0.044 \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  で、最小値はブナの  $0.022 \text{ mol} \cdot \text{E}^{-1}$  であった。
- 4) クチクラ率（葉厚に占めるクチクラ層の割合）と葉肉率（葉厚に占める葉肉の割合）の間には一定の傾向がなかった。葉内空隙率が増加するとクチクラ率は低下した。
- 5) 低照度条件下（0.5 klx）では、葉が薄いほど、光合成速度がわずかに高くなる傾向が認められた。
- 6) 葉が厚いほど、また、比葉面積重が大きいほど、飽和光合成速度は高かった。クロロフィル含量と飽和光合成速度との間には、ゆるやかな正の相関が認められた。
- 7) 葉の安定期間の短い樹種の飽和光合成速度は高かった。一斉開葉タイプの樹種では葉の安定期間が長く、飽和光合成速度が低かった。
- 8) 葉内空隙率、単位葉面積当たりの葉肉細胞表面積（ $A_{\text{mes}} / A$ ）が増加するほど飽和光合成速度は増加した。
- 9) 比葉面積重と当年枝一本当たりの葉の平均寿命との間には一定の傾向がなかった。クチクラ率が増加すると、当年枝一本当たりの葉の平均寿命が増加した。葉内空隙率が増加すると、当年枝一本当たりの葉の平均寿命が低下した。

## 第6章

- 1) 一斉開葉タイプの樹種では、幹比重が大きく、飽和光合成速度は低かった。順次開葉タイプの樹種では、幹比重は小さいが、飽和光合成速度は高かった。
- 2) 幹比重が小さい樹木では、群落レベルにおける平均寿命も短かった。

3) 光合成特性、葉の形質、幹比重の間には、いくつかの相補関係 (Trade-off Relationship) が認められた。

相補関係の認められたのは、初期勾配と光補償点との間、初期勾配と理論的光飽和時の総光合成速度との間、葉の形質 (クチクラ率、柵状組織・海綿状組織の存在比率) と飽和光合成速度との間、葉の安定期間と飽和光合成速度との間、幹比重と飽和光合成速度との間、であった。

4) 光合成特性、葉の諸形質、幹比重を基にして有用広葉樹の光利用特性を強光利用型から弱光利用型へと序列化した。

5) 落葉広葉樹二次林を取り扱う上での問題点と注意点を提起した。

## ま と め

広葉樹天然生二次林には、自然力を活用した高価値材生産と公益的機能を持つ森林を作ることが要求されている。このためには、現存する二次林を目的とする森林に誘導する技術が必要である。本論文は高木層を形成する落葉広葉樹の光合成特性を解明し、上述の技術完成のために、基礎資料を得ることを目的とした。

結果を要約すると、先駆的樹種では出葉・落葉期間が長く、樹冠内部の老化した葉から黄（紅）葉した。極相的樹種では両期間共に短く、樹冠先端部から一斉に黄（紅）葉した。ハンノキ類では降霜まで緑葉を着けており、降霜後に黒変して落葉した。

高木の光合成特性を調べるために、切り枝による測定法の検討を行ない、信頼性のある結果を得た。いずれの樹種においても、光合成適温下（約20℃）の飽和光合成速度は、開葉期に増加し葉の老化に伴って低下した。この間は安定した最大値を示した。また、日最低気温が10℃以下になると飽和光合成速度は急激に低下した。呼吸速度は開葉期に高く、老化と共に若干増加した。

主要樹種30種の光－光合成速度関係を類型化し（強光利用・弱光利用・中間型）、飽和光合成速度と葉の形質を調べた。この結果、葉の寿命の短い樹種では葉肉細胞表面積が大きく、飽和光合成速度は高かった。また、クチクラ率が高いほど葉の寿命は長いことが判明した。低照度条件下では、葉が薄いほど光合成速度の高い傾向が認められた。

以上、葉の構造を手掛かりにして、光合成速度の高低、葉の寿命の長短が統一的に解明できた。また、光合成速度の高低と群落状態での樹木の寿命の長短との関係が判明した。この結果、主要広葉樹の光利用特性が序列化でき、上述の目的にあった省力的択伐施業を行なう際の指針を与えることができた。

## 謝 辞

この論文の取りまとめに際して、名古屋大学農学部の穂積和夫教授から懇切なる御指導と絶えざる励ましを受けた。ここに謹んで深い謝意を表す。また、本論文の作成に当たっては、名古屋大学農学部の鈴木太七教授と同生化学制御研究施設の岩村達一教授から適切な御指導を受けた。心からお礼を申し上げる。

材料の選定と生育特性について御指導いただいた、北海道大学環境科学研究科々長の伊藤浩司教授と自然環境研究室の鮫島惇一郎博士に感謝する。さらに、測定方法や問題点について数々の御指導をいただいた茨城大学理学部の横井洋太博士、弘前大学理学部の沢田信一博士、名古屋大学農学部の弓場 讓博士、萩原秋男博士、国立公害研究所の古川昭雄博士、並びに、林業試験場の坂上幸雄博士、高橋邦秀博士、佐々木恵彦博士に深い謝意を表す。

また、本研究に共通の関心を持ち、数々の貴重な御助言をいただいた、北海道立林業試験場の菊沢喜八郎博士と清和研二氏はじめ「朝ゼミ」の仲間、林業試験場の向出弘正室長、石塚森吉氏、並びに、京都大学理学部の田端英雄博士、北海道大学理学部の阪井与志雄教授、同低温科学研究所の吉江文男博士、オーストラリア国立大学の寺島一郎博士、東京大学理学部の広瀬忠樹博士、丸田恵美子博士に感謝する。

さらに、材料を提供していただいた北海道林木育種場、調査・測定に御援助いただいた林業試験場の田中 潔室長、松崎清一氏、豊岡 洪氏、船津忠雄氏、藤村好子氏、岸田昭雄氏、真田 勝氏、橋本 幸氏、横山勝行氏、並びに、公私ともに数々の御援助をしていただいた名古屋大学農学部の末田達彦博士、同鈴木道代氏、肘井直樹博士、小川一治氏はじめ造林学教室の皆様、林業試験場の浅川澄彦博士、東京大学農学部畑野健一前教授、同渡辺定元教授、京都府立大学農学部の斎藤秀樹博士、北海道大学農学部の三上哲夫博士、さらに、父、小池司朗、妻、みつ子に心から感謝する。

なお、本研究は林業試験場基本研究目標の地域部門研究問題の小課題、『広葉樹の光合成特性解明』の一環として行なったものである。また、研究費の一部には、農林水産省の大型別枠研究『生物資源の効率的利用技術の開発に関する総合研究（バイオマス変換計画）』を使用した。関係各位に併せてお礼を申し上げます。

## 引用文献

- Agata, W., Hakoyama, S., and Kawamitsu, Y. :Influence of light intensity, temperature and humidity on photosynthesis and transpiration of Sasa nipponica and Arundinaria pygmaea. Bot.Mag.Tokyo 98: 125-135, 1985
- 秋田重誠：葉、葉群の光合成（光合成と物質生産、宮地重遠・村田吉男編）。387-437,理工学社、東京、1980
- 浅川澄彦・黒田義治：広葉樹林を育てる。230pp、全国林業改良普及協会、東京、1986
- 旭 正：エネルギー代謝—ミトコンドリアの構造と機能—（代謝Ⅱ 植物における代謝と細胞構造、旭 正編）。45-75, 朝倉書店、東京、1981
- 天野勝司・日野 昭・大東 宏・倉岡唯行：果樹の光合成作用に関する研究（第1報）環境条件が光合成速度に及ぼす影響。園学雑、52:144-150, 1972
- Bazzaz F.A. :The physiological ecology of plant succession. Ann.Rev. Ecol.Syst., 10: 351-371, 1979
- and Pickett, S.T.A. :Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. Ann.Rev.Ecol.Syst., 11: 287-310, 1980
- and Carlson, R.W. :Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. Oecologia (Berl) 54: 313-316, 1982
- :Demographic consequences of plant physiological traits: Some case studies. In Perspectives on Plant Population Ecology (Dirzo, R. and Sarukhan, J. eds.). 324-346, Sinauer Associates Inc. Pub., Sunderland, Massachusetts, 1984:
- : Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics (Medina, E., Mooney, H.A. and Vazquez-Yanes, C. ed.). 232-243, Dr W. Junk Pub., The Hague, Boston, Lancaster, 1984
- Bicknell, S.H. :Development of canopy stratification during early succession in northern hardwoods. For.Ecol.Manag., 4: 41-51, 1982
- Björkman, O. :Responses to different quantum flux densities. In Encyclo. Plant Physiol. N.S. Vol. 12A Physiological Plant Ecology I (Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., and Zieger, H. eds.). 57-107, Springer V., Berlin, Heidelberg, New York, 1981
- and Holmgren, P. :Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. Physiol.Plant. 16: 889-914, 1963
- and ————— :Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. Physiol. Plant., 19: 854-859, 1966
- Blackman, F.F. :Optima and limiting factors. Ann.Bot., 19: 281-295,

1905

- Bloom, A.J., Chapin, III, F.S., and Mooney, H.A. :Resource limitation in plants - An economic analogy. *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, 16: 363-392, 1985
- Boardman, N.K. :Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann.Rev.Plant Physiol.*, 28: 355-377, 1977
- Boojh, R. and Ramakrishnan, P.S. :Growth strategy of trees related to successional status I. Architecture and extension growth. *For.Ecol. Manag.*, 4: 359-374, 1982a
- and ————— :Ibid. II. Leaf dynamics. *For.Ecol. Manag.*, 4: 375-386, 1982b
- Bormann, F.H. and Likens, G.E. :Pattern and Process in A Forested Ecosystem. 253 pp, Springer-V., New York, Heidelberg, Berlin, 1979
- Boysen Jensen P. :Die Stoffproduktion der Pflanzen. Verlag von Gustav Fischer in Jena. 108 pp. 1932
- Carpenter, S.B. and Smith, N.D. :A comparative study of leaf thickness among southern Appalatian hardwoods. *Can.J.Bot.* 59: 1393-1396, 1981
- Chabot, B.F. and Hicks, D.J. :The ecology of leaf life spans. *Ann.Rev. Ecol.Syst.*, 13: 229-259, 1982
- Charles-Edwards, D.A., Charles-Edwards, J., and Sant, F.I. :Models for mesophyll cell arrangement in leaves of Rye-grass (Lolium perenne L.). *Planta* 104: 297-305, 1972
- 長南信雄 : 光合成・転流における葉の構造と機能 (作物の形態と機能 日本作物学会シンポジウム記録). *日作紀* 52: 379-385, 1983
- Day, Jr., F.P. and Monk, C.D. :Net primary production and phenology on a southern Appalachian watershed. *Amer.J.Bot.*, 64: 1117-1125, 1977
- Dale, J.E. :The carbon relations of the developing leaf. In *Control of Leaf Growth* (Baker, N.R., Davies, W.J., and Ong, C.K. eds.). 135-154, Cambridge Univ. Press Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, 1985
- Dengler, N.G. and Mackay, L.B. :The leaf anatomy of beech, Fagus grandifolia. *Can.J.Bot.*, 53: 2202-2011, 1975
- Dickson, R.E. and Shive, J.B., Jr. :<sup>14</sup>C<sub>2</sub> fixation, translocation, and carbon metabolism in rapidly expanding leaves of Populus deltoides. *Ann.Bot.*, 50: 37-47, 1982
- :Carbon fixation and distribution in young Populus trees. In *Crown and Canopy Structure in Relation to Productivity* (Fuji-mori, T. and Whitehead, D. eds.). 409-426, *For. and Forest Prod. Res.Inst.*, Ibaraki, Japan, 1986
- Ehleringer, J. and Pearcy, R.W. :Variation in quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake among C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plants. *Plant Physiol.*, 73: 555-559, 1983
- El-Sharkawy, M. and Hesketh, J. :Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO<sub>2</sub> diffusion resist—



- ances. *Crop Sci.*, 4: 517-521, 1964
- Fitter, A.H. and Hay, R.K.M. : *Environmental Physiology of Plants*. 355 pp. Academic Press, London, New York, Toronto Sydney, San Francisco, 1981
- 藤本征司：樹形の生態学的意味について－北海道の高木類の生育・更新様式の類型区分に関する予備的解析および作業仮設－. *北大演研報*. 42: 733-768, 1985
- 福山万治郎：木材の物理（基礎木材工学、越島哲夫・杉原彦一・浜田良三・福山万治郎・布施五郎）、55-148、フタバ書店、大阪、1979
- 古田昭司：広葉樹材利用サイドからの施業への提言. *森林立地* 27: 19-25, 1985
- Gabrielsen, E.K. : Effects of different concentrations on photosynthesis in foliage leaves. *Physiol. Plant.*, 1: 5-37, 1948
- Gasstra, P. : Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59: 1-68, 1959
- Givnish, T. : On the adaptive significance of leaf form. In *Topics in Plant Population Biology* (Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B., and Raven, P.E. eds.). 375-407, Columbia Univ. Press, New York, 1979
- : Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics* (Medina, E., Mooney, H.A. and Vázquez-Yanes, C. eds.). 232-243, Dr W. Junk Pub., The Hague, Boston, Lancaster, 1984
- Grime, J.P. : *Plant Strategies and Vegetation Processes*. 222 pp. John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, 1979
- Gulmon, S.L. and Mooney, H.A. : Costs of defence and their effects on plant productivity. In *On the Economy of Plant Form and Function* (Givnish, T.J. ed.). 681-698, Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, 1986
- 蜂屋欣二：広葉樹林の生態（広葉樹林とその施業、林野庁研究普及課監修）、59-70、地球社版、東京、1981
- 萩原秋男：林木の光合成および呼吸。（Ⅰ）葉齢によるクロマツ葉の光合成能の差異. *日林誌*、55: 71-74, 1973
- 原 囊：植物の形態（増訂版） 241 pp. 裳華房、東京、1984
- 半田良一：「粗放林業」論への疑問. *林業技術*、531: 2-7, 1986
- 原田 泰：改訂 森林と環境－森林立地論－、159 pp. 北海道造林振興協会、札幌、1954
- Hicks, D.J. and Chabot, B.F. : Deciduous forest. In *Physiological Ecology of North American Plant Communities* (Chabot, B.F. and Mooney, H.A. eds.). 257-277, Chapman and Hall, New York, London, 1985
- Higginbotham, K.O. and Strain, B.R. : A climatized assimilation chamber for use with whole-plants or whole-branches. *Photosynthetica* 10:

54-58, 1976

- 日野 昭・天野勝司・沢村泰則・佐々木専治・倉岡唯行：果樹の光合成作用に関する研究（第2報） 光合成速度の季節変化、園学雑、43: 209-214, 1974
- 北海道営林局：北海道の広葉樹施業（特定地域森林施業基本調査） 135 pp. 札幌、1981
- ：北海道における天然林施業（ササ地における天然林施業）特定地域森林施業基本調査 214 pp. 札幌、1984
- Horn, H.S. :The Adaptive Geometry of Trees. 144 pp. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 1971
- 穂積和夫・篠崎吉郎：植物生長のロジスチック理論（植物生態学〔2〕 吉良竜夫編）、272-304、古今書院、東京、1960
- ・—————・吉良竜夫：クサフヨウの生長におよぼす光の強さと個体密度の影響 III. 葉量生長のロジスチック理論. 生理生態 11: 62-77, 1962
- Hozumi, K., Yoda, K., and Kira, T.:Production ecology of tropical rain forests in southwestern Cambodia II. Photosynthetic production in an evergreen seasonal forest. In Nature and Life in Southeast Asia (Kira, T. and Iwata, K. eds.). 57-81, Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo, 1969
- and Kirita, H. :Estimation of the rate of total photosynthesis in forest canopies. Bot.Mag.Tokyo 83: 144-151, 1970
- , —————, and Nishioka, M. :Estimation of canopy photosynthesis and its seasonal change in a warm-temperate evergreen oak forest at Minamata (Japan). Photosynthetica 6: 158-168, 1972
- Ino, Y. and Oshima, Y. :Effect of fluctuating light on photosynthesis of tree leaves. In Ecophysiology of Photosynthetic Productivity (Monsi, M. and Saeki, T. eds.). 19-24, JIBP Synthesis 19, Univ. of Tokyo Press, Tokyo, 1978
- Isebrands, J.G. and Michael, D.A. :Effects of leaf morphology and orientation on solar radiation interception and photosynthesis in Populus. In Crown and Canopy Structure in Relation to Productivity (Fujimori, T. and Whitehead, D. eds.). 359-381, For. and Forest Prod. Res.Inst., Ibaraki, Japan, 1986
- 石井龍一：各種要因による光合成の制御、光（光合成Ⅱ 植物個体の太陽エネルギー利用、宮地重遠編）、48-56、朝倉書店、東京、1981
- 石塚森吉：針広混交林の構造と動態—定山溪における解析から—（天然林における樹群構造と更新の解析 中間報告、北海道営林局）、81-100, 1980
- ：針広混交林の形成過程—定山溪における解析から—（天然林における樹群構造と更新の解析 第2報、北海道営林局）、91-101, 1981
- Ishizuka, M. :Spatial pattern of trees and their crowns in natural mixed forests. Jap.J.Ecol., 34: 421-430, 1984
- 石塚森吉：林木の配置からみた北海道の針広混交林、（天然林における樹群構

- 造と更新の解析 第4報、北海道営林局)、115-120, 1984
- ・菅原セツ子・鮫島惇一郎：ミズナラの樹型と生長経過、北方林業、433: 10-12, 1985
- Ishizuka, M. and Sugawara, S. :Composition and structure of natural mixed forests in central Hokkaido (I) Compositional differences and species characteristics by elevation and from disturbances. J.Jpn. For.Soc., 68: 79-86, 1986
- 伊藤 洋：新高等植物分類表、128 pp. 北隆館、東京、1972
- Jurik, T.W. :Seasonal patterns of leaf photosynthetic capacity in successional northern hardwood tree species. Amer.J.Bot., 73: 131-138 1986a
- : Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. Amer.J.Bot., 73: 1083-1092, 1986b
- 角張嘉孝：ブナ天然林における上限・下限付近の光合成同化能力について。日林論 84: 163-165, 1973
- 甲斐重貴：暖帯性落葉広葉樹林の特性と施業に関する研究、宮大演報、10: 1-124, 1984
- Kallis, A. and Tooming, H. :Estimation of the influence of leaf photosynthetic parameters, specific leaf weight and growth functions on yield. Photosynthetica 8: 91-103, 1974
- 紙谷智彦：豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究 (II) 主要樹種の伐り株の樹齢と萌芽能力との関係。日林誌、68: 127-134, 1986a
- : 同上 (III) 平均胸高直径の異なるブナ二次林6林分における種子生産。日林誌、68: 447-453, 1986b
- Kariya, K. and Tsunoda, S. : Relationship of chlorophyll content, chloroplast area index and leaf photosynthetic rate in Brassica. Tohoku J.Agric.Res., 23: 1-14, 1972
- 貴島恒夫・岡本省吾・林 昭三：原色木材大図鑑、204 pp. 保育社、大阪、1962
- 菊沢喜八郎：ハンノキ属の葉はなぜ夏に落ちるか、日生態誌、30: 359-368, 1980
- Kikuzawa, K. :Leaf survival and evolution in Betulaceae. Ann.Bot., 50: 345-353, 1982
- :Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. Can.J.Bot., 61: 2133-2139, 1983
- 菊沢喜八郎：北海道の広葉樹林、153 pp. 北海道造林振興協会、札幌、1983
- : 葉の生存戦略－森林樹木を中心として－、日生態誌、36: 189-204, 1986
- Kira, T. :Primary production in terrestrial ecosystems. 2. Primary production of forests. In Photosynthesis and Productivity in Different Environments (Cooper, J.P. ed.).5-40, Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York, Melbourne, 1975

- 吉良竜夫：陸上生態系－概論－. 166 pp. 共立出版、東京、1976
- ：熱帯林の生態、251 pp. 古今書院、京都、1983
- 岸田昭雄・中村和子：北海道産広葉樹の生長特性、北方林業、37：289-293，1985
- Koike, F. :Canopy dynamics estimated from shoot morphology in an ever-green broad-leaved forest. *Oecologia* (Berlin) 70: 348-350, 1986
- 小池孝良・坂上幸雄・藤村好子：北海道産カンバ属単葉の生長、日林北支講、30：136-138, 1981
- ・———：八月における北海道産有用広葉樹の光－光合成速度関係、日林北支講、31, 85-87, 1982
- Koike, T. and Sakagami, Y. :Examination of methods of measuring photosynthesis with detached parts of three species of birch in Hokkaido. *J.Jpn.For.Soc.*, 66: 373-340, 1984
- ：Comparison of photosynthetic responses to habitat factors between seedlings and saplings of Fraxinus mandshurica var. japonica. *Environ.Cont.Biol.*, 22: 33-38, 1984
- 小池孝良・坂上幸雄・藤村好子：北海道産カンバ類3種の層別の開葉速度と着葉期間、日林論、95: 373-374, 1984
- Koike, T. and Sakagami, Y. :Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of Betula maximowicziana and Betula platyphylla var. japonica. *Can.J.For.Res.* 15: 631-635, 1985
- 小池孝良：弱い光、強い光を上手に利用する樹種－広葉樹の光合成特性－（天然林を考える、北海道営林局）、116-119, 札幌、1985a
- ：葉っぱが語るもの－葉の寿命は広葉樹の生長特性でもある－（天然林を考える、北海道営林局）、120-121, 札幌、1985b
- , ———, and Fujimura, Y. :Characteristics of the leaf dynamics and the photosynthesis of the seedlings and saplings of Betula maximowicziana and Fraxinus mandshurica var. japonica in Hokkaido, Japan. In *Crown and Canopy Structure in Relation to Productivity* (Fujimori, T. and Whitehead, D. eds.). 396-408, For. and Forest Prod.Res.Inst., Ibaraki, Japan, 1986
- 小池孝良・春木雅寛：夏期における北海道産ヤナギ科植物数種の光－光合成速度関係、日林北支論、34: 154-156, 1986
- ・弓場 譲：落葉広葉樹数種の蒸散速度の日変化、日林論、97: 365-366, 1986
- ：落葉広葉樹数種の単葉の生長と光合成の経時変化、日林論、97: 373-374, 1986
- Koike, T. :A method for measuring photosynthesis with detached parts of deciduous broad-leaved trees in Hokkaido. *J.Jnp.For.Soc.*, 68: 425-428, 1986a
- ：Photosynthetic responses to light intensity of deciduous broad-leaved tree seedlings raised under various artificial shade. *Environ.Cont.Biol.*, 24: 51-58, 1986b

- 小池孝良・肥後睦輝：夏期における有用広葉樹稚苗の光－光合成速度関係、日林北支論、35：135-137, 1987
- ：北海道産落葉広葉樹の葉内空隙率と樹種間差、日林北支論、35：138-140, 1987a
- ：落葉広葉樹の光合成と寿命、北方林業、39：209-213, 1987b
- Koike, T. :Photosynthesis and expansion in leaves of early, mid, and late successional tree species, birch, ash, and maple. *Phoytosyn-thetica* 21: accepted for publication, 1987
- 小島睦男：光合成特性の品種間差と遺伝（作物の光合成と物質生産、戸蒔義次監修）、118-122, 養賢堂、東京、1971
- 近藤 助：潤葉樹用材林作業、158 pp. 朝倉書店、1953
- Koyama, H. :Photosynthetic rates in lowland rain forest trees of penin-sular Malaysia. *Jap.J.Ecol.*, 31: 361-369, 1981
- Kozlowski, T.T. : Shoot growth in woody plants. *Bot.Rev.*, 32: 335-392, 1964
- and Clausen J.J. :Shoot growth characteristics of hete-rophyllous woody plants. *Can.J.Bot.*, 44: 827-843, 1966
- 功力六郎・佐々木忠兵衛：主要樹木の季節調査資料。日林北支講、10：59-63, 1960
- 楠元 司：植物群落における植物生産に関する生理生態学的研究 第3報 常緑広葉樹の温度－光合成曲線の生態学的考察、日生態誌、7：126-130, 1957
- ：同上 第5報 奄美大島の常緑広葉樹の光合成について。鹿大教紀要、9：21-25, 1957
- Kusumoto, T. :An ecological analysis of the distribution of broad-leav-ed evergreen trees, based on the dry matter production. *Jap.J.Bot.* 17: 307-331, 1961
- :Photosynthesis and respiration in leaves of main compo-nent species. In *Biological Production in a Warm-temperate Ever - green Oak Forest of Japan* (Kira, T., Ono, Y., and Hosokawa, T. eds.). 88-98, JIBP Synthesis 18, Univ. of Tokyo Press, Tokyo, 1978
- Larcher, W. :The effects of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica* 3: 167-198, 1969
- : *Physiological Plant Ecology*. Second Totally Revised Edi-tion. 303 pp. Springer-V. Berlin, Heidelberg, New York, 1980
- Linder, S., McDonald, J., and Lohammar, T. :Effekten av kvävetillstånd och odlingsljus på fotosyntes och andning hos björkplantor. Tekn-isk Rapport No 12, 19 pp. Projekt Energiskogsodling Institutionen for ekologi och miljovard Sveriges Lantbruksuniversitet, Uppsala, 1981
- Ludlow, M.M. :Effect of temperature on light utilization efficiency of leaves in C3 legumes and C4 grasses. *Photo.Res.*, 1: 243-249, 1981

- Mackinney, G. :Absorption of light by chlorophyll solutions. J.Biol. Chem., 140: 315-322, 1941
- Marks, P.L. :On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States. Torrey Bot.Club 102: 172-177, 1975
- 丸山幸平・山田昌一：ブナ林の生態学的研究（16） 海拔高別にみた光合成及び呼吸の季節変化について. 新大演報、13: 17-26, 1968
- ・柳沢 亨・金井忠一：同上（24） ブナ帯の二、三の落葉広葉樹の光合成能力について（予報）. 新潟農林研究、24: 13-21, 1972
- ・手島利男：同上（29） 若干の広葉樹の光合成能力の比較（I）. 新潟農林研究、24: 31-42, 1972
- ：ブナ天然林—とくに低木層および林床—を構成する主要木本植物の伸長パターンと生物季節について —ブナ林の生態学的研究（32）. 新大演報、11: 1-30, 1978
- ：高木層の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較—ブナ林の生態学的研究（33）. 新大演報、12: 19-41, 1979
- 松田 彊：北海道林業と天然更新（北海道林業への期待、日本林学会北海道支部春季シンポジウム）、日林北支講、28: 186-187, 1979
- ・矢島 崇：天然林の生長量調査—生産材の年輪解析による方法—。北方林業、31: 104-109, 1979
- 宮地謙一・田川日出夫：シナノキ（*Tilia japonica* Sim.）の葉の生命表。えびの高原野外実験室研究業績、1: 98-108, 1973
- Monsi, M. und Saeki, T. :Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap.J.Bot., 14: 22-52, 1953
- and Oshima, Y. :A theoretical analysis of the succession process of plant community, based upon the production of matter. Jap. J.Bot., 15: 60-82, 1955
- Mooney, H.A. and Culmon, S.L. :Environmental and evolutionary constraints on the photosynthetic characteristics of higher plants. In Topics in Plant Population Biology (Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B., and Raven, P.H. eds.). 316-337, Columbia Univ. Press, New York, 1979
- and ———— :Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. BioScience 32: 198-206, 1982
- , Field, C., and Vázquez-Yánes, C. :Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. In Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics (Medina, E., Mooney, H.A., and Vázquez-Yánes, C. eds.). 113-128, Dr W. Junk Pub. The Hague, Boston, Lancaster, 1984
- Morris, P. and Thain, J.F. :Improved methods for the measurement of total cell surface area in leaf mesophyll tissue. J.Exp.Bot., 34: 95-98, 1983

- Müller, M.D. and Nielsen, J. :The dry matter production of european beech. *Der forst. Forsogsv. i Danmark* 21: 253-271, 273-301, 319-326, 327-335, 1954
- et ————— :Production brute, pertes par respiration et production nette dans la foret ombrophile tropicale. *Det forst. Forsogsv. i Danmark.* 29: 69-160, 1965
- 向出弘正：北海道の広葉樹施業－広葉樹資源－. *森林立地*, 27:13-18, 1985
- 村田吉男：種の系統分類と物質生産（光合成Ⅱ 植物個体の太陽エネルギー利用、宮地重遠編）、148-173, 朝倉書店、東京、1981
- :光合成の種間差（進化・環境）（光合成と物質生産、宮地重遠・村田吉男編）。437-475, 理工学社、東京、1980-98, 1983
- Nobel, P.S., Zaragoza, L.J., and Smith, W.K. :Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant Physiol.*, 55: 1067-1070, 1975
- :Leaf anatomy and water use efficiency. In *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress* (Turner, N.C. and Kramer, P.J. eds.). 43-55, John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 1980
- Nakashizuka, T. :Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. IV. Gap formation. *Jap.J.Ecol.*, 34: 75-85, 1984
- 行木涼子：異なる環境における葉内空隙率量の差異。茨大理学部生態研部内報（'86）：23-28, 1986
- Nelson, N.D. and Isebrands, J.G. :Late-season photosynthesis and photosynthate distribution in an intensively cultured *Populus nigra* × *laurifolia* clone. *Photosynthetica* 17: 537-549, 1983
- 野本宣夫：ブナ・ミズナラ林における遷移過程の解析、*日生態誌*, 6: 102-107 1956
- Nomoto, N. :Primary productivity of beech forest in Japan. *Jap.J.Bot.*, 18: 385-421, 1964
- 根岸賢一郎・佐藤大七郎：キリエダのCO<sub>2</sub>同化、*東大演報*, 48: 129-138, 1955
- :樹木の生と死（生と死Ⅰ、木村尚三郎編）、219-245, 東京大学出版会、東京、1983
- Nishioka, M., Hozumi, K., Kirita, H., and Nagano, M. :Estimation of canopy photosynthesis and respiration. In *Biological Production in a Warm-temperate Evergreen Oak Forest of Japan* (Kira, T., Ono, Y., and Hosokawa, T. eds.). 99-111, JIBP Synthesis 18, Univ. of Tokyo Press, Tokyo, 1978
- 沖森泰行：芦生スギ・ブナ天然林に生育する数種の樹木の光－光合成曲線の季節変化、*日林論*, 93: 223-224, 1982
- ・田淵隆一・荻野和彦：同上（Ⅱ）、*日林論*, 94: 329-332, 1983

- 沖津 進：樹種特性の簡単な解析による北海道の森林の成立解明の試み、日林北支論、31：202-205, 1983
- Okali, D.U.U.:A comparative study of ecologically related tree species *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior*. *J.Ecol.*, 54: 129-141, 1966
- Ondok, J.P. :Growth analysis applied to the estimation of gross assimilation and respiration rate. *Photosynthetica* 4: 214-222, 1970
- 大賀宣彦：木本期の遷移－山地帯と丘陵帯－、(群落の遷移とその機構、沼田真編)、30-43, 朝倉書店、東京、1977
- 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原晃一郎：北海道の森林における主要樹木の時間的、空間的分布、その2. アカエゾマツ天然林 (1) 令構成と樹高(予報)、日林北支講、19：61-64, 1970
- Öquist, G. :Effects of low temperature on photosynthesis. *Plant Cell Environ.*, 6: 281-300, 1983
- Oren, R., Schulze, E.D., Matyssek, R., and Zimmermann, R. : Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass. *Oecologia (Berlin)* 70: 187-193, 1986
- 長内 力：北海道におけるこれからの広葉樹施業、森林立地、27：26-33,1985
- Parkhurst, D.F. :A three-dimensional model for CO<sub>2</sub> uptake by continuously distributed mesophyll in leaves. *J.Theor.Biol.*, 67: 471-488, 1977
- :Stereological methods for measuring internal leaf structure variables. *Amer.J.Bot.*, 69: 31-39, 1982
- :Internal leaf structure: a three-dimensional perspective. In *On the Economy of Plant Form and Function* (Givnish, T.J. ed.). 215-250, Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, 1986
- Pearcy, R.W. and Ehleringer, J. :Comparative ecophysiology of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant Cell Environ.*, 7: 1-13, 1984
- Pickett, S.T.A. and White, P.S. :Patch dynamics: A synthesis. In *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Pickett, S.T.A. and White, P.S. eds.). 371-385, Academic Press, Orlando, San Diego New York, London, Tronto, Montreal, Sydney, Tokyo, 1985
- Raskin, I. :A method for measuring leaf volume, density, thickness, and internal gas volume. *HortSci.* 18: 698-699, 1983
- Raven, J.A. and Glidewell, S.M. :Processes limiting photosynthetic conductance. In *Physiological Processes Limiting Plant Productivity* (Johnson, C.B. ed.). 109-136, Butter-worths, London, Boston, Sydney, Wellington, Durban, Toronto, 1981
- Read, J. and Hill, R.S. :Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rainforest dynamics. *New Phytol.*, 101: 731-742, 1985



- 林業試験場北海道支場 : 標本館のしおり. 66 pp. 札幌、1982  
 \_\_\_\_\_ : 羊ヶ丘実験林施業計画、65 pp. 札幌、1983
- Saeki, T. and Nomoto, N. : On the seasonal change of photosynthetic activity of some deciduous and evergreen broad-leaf trees. Bot.Mag. Tokyo 71: 236-241, 1958  
 \_\_\_\_\_ : Leaf growth as influenced by dry matter production. Bot.Mag. Tokyo 74: 70-78, 1960
- 佐伯敏郎 : 水の吸収・移動・排出、(物質の交換と輸送、古谷雅樹・宮地重遠・玖村敦彦編集)、112-140, 朝倉書店、東京、1972
- 坂上幸雄 : ウダイカンバ苗木の生長モデルとこれによる被陰試験 - 炭素収支シミュレーションによる - . 北大演研報、42: 985-1006, 1985
- 斎藤秀樹 : 森林におけるリターフォール研究資料、京府大演報、25: 78-89, 1981  
 \_\_\_\_\_ • 四手井綱英 : カンレンボク小型林分の葉令に関する2, 3の考察. 日生態誌, 18: 230-234, 1968
- 鮫島宗明・玖村敦彦 : 葉における色素の含量および種類と光合成、(作物の光合成と物質生産、戸苅義次監修)、85-86, 養賢堂、東京、1971
- 佐々木忠兵衛 : 道央自生広葉樹の着果の周期性、日林北支論、34: 130-132, 1986
- 佐藤清左衛門・坂本 武 : 天然生広葉樹の肥大生長、北方林業、37: 15-18, 1985
- Schulze, E.-D., Koppers, M. and Matyssek, R. : The roles of carbon balance and branching pattern in the growth of woody species. In On the Economy of Plant Form and Function (Givnish, T.J. ed.) 585-602 Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, 1986
- Schultz, J.C., Nothnagle, P.J., and Baldwin, I.T. : Seasonal and individual variation in leaf quality of two northern hardwood tree species. Amer.J.Bot., 69: 753-759, 1982
- Schaedle, M. : Tree photosynthesis. Ann.Rev.Plant Physiol., 26: 101-115 1975
- Šesták, Z., Tichá, I., Čatský, J., Solárová, J., Pospíšilová J., and Hodáňová, D. : Integration of photosynthetic characteristics during leaf development. In Photosynthesis during Leaf Development (Šesták, Z. ed.). 263-286, Dr W.Junk Pub. Dordrecht, Boston, Lancaster 1985
- Shiba, Y. : Seasonal changes in the rates of photosynthesis and respiration of three poplar clones in relation to leaf age. In Ecophysiology of Photosynthetic Productivity (Monsi, M. and Saeki, T. eds.) 67-72, Univ. of Tokyo Press, Tokyo, 1978
- 篠崎一雄・杉浦昌弘 : 葉緑体遺伝子の構造と発現、遺伝雑、61: 371-409, 1986
- Shinozaki, K. and Kira, T. : The C-D rule, its theory and practical uses

- (Interspecific Competition among Higher Plants X) . J.Biol.Osaka City Univ. 12: 69-82, 1961
- Tabata, H. :A contribution to the biology of Japanese birches. Mem. Coll.Sci.Univ. Kyoto. Ser.B. 32: 239-271, 1966
- 只木良也・蜂屋欣二：森林生態系とその物質生産、林業科学振興所、東京、64 pp. 1968
- 武田友四郎：単葉の光合成速度をめぐる諸問題（I）、農業気象、25: 45-53, 1969a
- ：同上（II）、農業気象、25: 127-131, 1969b
- 玉井重信：林内光環境と林分構造に関する研究。京大博士論文、66 pp. 1974
- Tamiya, H. :Some theoretical notes on the kinetics of algal growth. Bot.Mag.Tokyo 64: 167-173, 1951
- 舘脇 操：汎針広混交林帯、北方林業、7: 8-11, 8: 7-9, 8: 10-13, 8: :8-11, 8: 12-15, 9: 17-23, 1955-1957
- Tatewaki, M. :Forest ecology of the islands of the north pacific ocean. J.Fac.Agri. Hokkaido Univ., 50: 371-486, 1958
- Tazaki, T. :Leaf age and unfolding season in the photosynthetic activity of cultivated mulberry plants. Bot.Mag.Tokyo 72: 68-76, 1959
- Terashima, I. and Saeki, T. :Light environment within a leaf. I. Optical properties of paradermal sections of Camellia leaves with special reference to differences in optical properties of palisade and spongy tissues. Plant Cell Physiol., 24: 1493-1501, 1983
- 寺島一郎：陽葉緑体と陰葉緑体－光合成装置の光環境への適応－、化学と生物、21: 699-700, 1984
- Terashima, I. and Inoue, Y. :Vertical gradient in photosynthetic properties of spinach chloroplasts dependent on intra-leaf light environment. Plant Cell Physiol., 26: 781-785, 1985
- and Saeki, T. :A new model for leaf photosynthesis incorporating the gradients of light environment and of photosynthetic properties of chloroplasts within a leaf. Ann.Bot., 56: 489-499, 1985
- Thornley, J.H.M. :Mathematical models in plant physiology. 318 pp. Academic Press, London, New York, San Francisco, 1976
- 戸塚 績：高等植物の物質生産と炭酸ガス条件、植雑、79: 51-60, 1966
- 植村 滋・武田義明・中西 哲：北海道の温帯植物の気候環境傾度に対する反応特性、日生態誌、36: 141-152, 1986
- Wallance, L.L. and Dunn, E.L. :Comparative photosynthesis of three gap phase successional tree species. Oecologia (Berlin) 45: 331-340, 1980
- 渡辺定元：北海道天然生林の樹木社会学的研究、196 pp. 北海道営林局、札幌、1985
- Watt, A.S. :Pattern and process in plant community. J.Ecol., 35: 1-22, 1947

- Whitmore, T.C. :On pattern and process in forests. In *The Plant Communities as an Working Mechanism* (Newman, E.I. ed.), 45-59, Blackwell Sci. Pub., Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, 1982
- Williamson, G.B. :Pattern and seral composition in an old-growth forest. *Ecology* 56: 727-731, 1975
- 矢吹万寿 :植物の動的環境、 200 pp. 朝倉書店、東京、1985
- 矢島 崇 :針広混交林における主要構成樹種の生長過程に関する研究、北大演研報、39: 1-54, 1982
- 山本進一 :極相林の維持機構—ギャップダイナミクスの視点から—、*生物科学*、33: 8-16, 1981
- 柳沢聡雄 :落葉広葉樹林の施業 (広葉樹林とその施業、林野庁研究普及課監修)、117-173, 地球社、東京、1981
- Yokoi, Y. and Kishida, A. :On the relationship between two indices ("Bulk Density" and "Dry-Matter Content") of dry matter accumulation. *Bot.Mag.Tokyo* 98: 335-345, 1985
- Yoshida, K. :Seasonal population trends of macrolepidopterous larvae on oak trees in Hokkaido, northern Japan. *Kontyu Tokyo* 53: 125-133 1985
- Zimmermann, M.H. :Transport in the xylem. In *Trees Structure and Function* (Zimmermann, M.H. and Brown, C.L. eds.). 160-220, Springer-V. New York, Heidelberg, Berlin, 1974

## 附図、附表の一覧

- 附表 - 1・1 本論文中で使用した記号の一覧
- 付録 光合成速度単位の S I 単位への変換
- 附図 - 2・1 当年枝の解剖切片  
a : 散孔材  
b : 散孔材・環孔材  
c : 環孔材と葉柄部
- 附図 - 3・1 落葉広葉樹林の紅葉期  
3・2 各種開葉タイプに見られる黄（紅）葉  
a : 順次開葉型、異形葉型、一斉・順次開葉型  
（順次開葉タイプの樹種）  
b : 一斉・順次開葉型、一斉開葉型  
（一斉開葉タイプの樹種）  
3・3 葉の解剖特性の経時変化
- 附図 - 5・1 各樹種の葉の解剖特性  
樹種名の配列は、伊藤（1982）による。

附表 - 1 • 1 本論文中で使用した記号の一覧表

記号	[単位]	意味	章
<i>a</i>	[klx <sup>-1</sup> ]	係数	5
<i>a</i>	[day]	90% P を維持する時間	4
A mes / A	[ -- ]	単位葉面積当たりの葉肉細胞表面積	5
<i>b</i>	[mgCO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup> klx <sup>-1</sup> ]	係数 (光 - 光合成曲線の初期勾配)	5
<i>b</i>	[day]	10% P を維持する時間	5
<i>b/a</i>	[mgCO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup> ]	理論的光飽和時の総光合成速度	5
<b>Chl</b>	[mgChl · dm <sup>-2</sup> ]	クロロフィル含量	3 • 5
C.V.	[ -- ]	変動係数	2
<i>D</i>	[mm]	葉厚	3 • 5
<i>Dc</i>	[mm]	クチクラ層の厚さ	3 • 5
<i>De</i>	[mm]	表皮細胞層の厚さ	3
<i>Dij</i>	[*]	ある樹種 <i>i</i> の特性 <i>j</i> の標準得点	5
<i>Dm</i>	[mm]	葉肉の厚さ	3 • 5
<i>Dp</i>	[mm]	柵状組織層の厚さ	3 • 5
<i>Ds</i>	[mm]	海綿状組織層の厚さ	3 • 5
<i>Dc / D</i>	[ -- ]	クチクラ率	5
<i>Dm / D</i>	[ -- ]	葉肉率	5
<i>Dp / D</i>	[ -- ]	柵状組織率	5
<i>DS / D</i>	[ -- ]	海綿状組織率	5
<b>I</b>	[klx]	照度	2 • 5
<i>i</i>	[*]	当年枝の基部から数えた葉位	4
<i>Ic</i>	[klx]	光補償点	5
<i>L</i>	[day]	葉位ごとの寿命	4
<b>LA</b>	[cm <sup>2</sup> ]	葉面積	5
<i>LD</i>	[day]	全着葉期間	4
<i>LEP</i>	[day]	出葉期間	4
<i>LEP</i>	[day]	出葉期間	4
<i>LFP</i>	[day]	落葉期間	4
<i>LSP</i>	[day]	葉の安定期間	4 • 5
<i>n</i>	[枚]	当年枝一本当たりの葉数	4
<i>P</i>	[mgCO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup> ]	個葉の最大光合成速度	3
<b>Pn</b>	[mgCO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup> ]	純光合成速度	2 • 5
<b>Pns</b>	[mgCO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup> ]	光飽和における純光合成速度	5 • 6
<b>Pg</b>	[mgCO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup> ]	総光合成速度	5

記号	[単位]	意味	章
PPFD	$[\mu E \cdot m^{-2} s^{-1}]$	光合成有効放射量（光量子束密度）	2・5
<b>P</b> s	$[mgCO_2 dm^{-2} period^{-1}]$	個葉の光合成生産速度	4
<b>R</b>	$[mgCO_2 dm^{-2} hr^{-1}]$	呼吸速度	2・3・5
S.D.	[*]	標準偏差	2
SLW	$[mg \cdot dm^{-2}]$	比葉面積重	3・5
S <sub>ij</sub>	[*]	ある樹種 i の特性 j の値	5
S D <sub>i(n)</sub>	[*]	樹種 i の特性値 n 個の標準得点合計値	5
<b>T</b> 90	[min]	最大光合成速度の90%に達する時間	2
V a	$[cm^3]$	葉内空隙量	5
V a / V f	[— —]	葉内空隙率	5
V f	$[cm^3]$	葉の生容量	5
W f	[g]	葉の生重	5
W d	[g]	葉の乾重	5
$\mu_j$	[*]	ある特性 j の平均値	5・6
$\rho_w$	$[g \cdot cm^{-3}]$	乾燥によって失われた物質の密度	5
$\rho_d$	$[g \cdot cm^{-3}]$	葉の乾物の密度	5
$\sigma_j$	[*]	ある特性 j の値の標準偏差	5
$\Phi$	$[mol \cdot E^{-1}]$	見かけの光量子収量	5

[\*] : ある特性値ごとに定まる単位

[— —] : [dimensionless]

## 付録

光合成速度単位 (  $\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$  ) の S I 単位への変換

$$\begin{aligned}\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1} &= 10^{-3} \text{gCO}_2 / (10^{-1} \text{m})^2 \text{hr} \\ &= 10^{-3} \text{gCO}_2 / 10^{-2} \text{m}^2 36 \times 10^2 \text{s}\end{aligned}$$

ここで、 $\text{CO}_2$  の分子量は44だから

$$1 \text{ molCO}_2 = 44 \text{ gCO}_2$$

$$\therefore 1 \text{ gCO}_2 = 1 / 44 \text{ molCO}_2$$

従って、

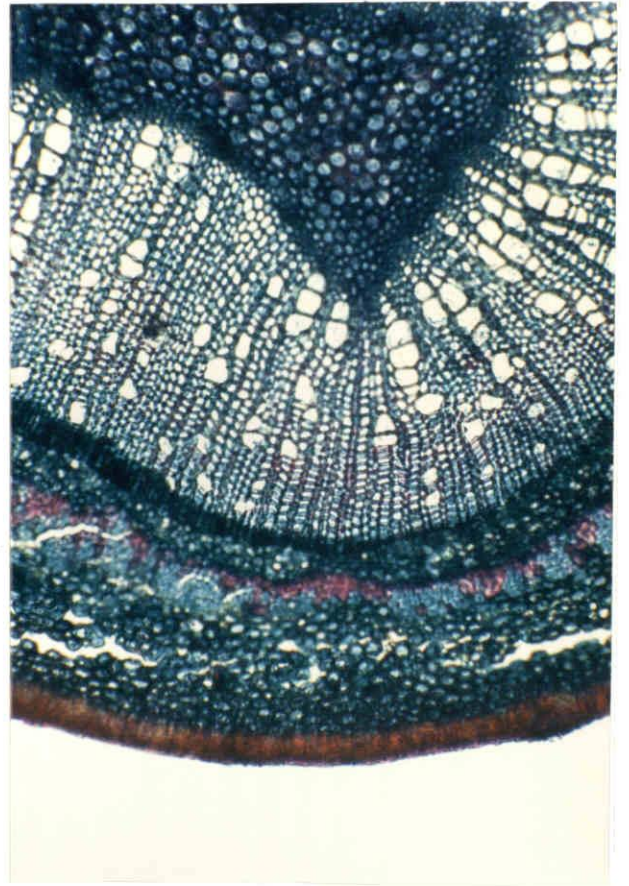
$$\begin{aligned}\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1} &= 10^{-3} \times 1/44 \text{ molCO}_2 / 36 \text{ m}^2 \text{s} \\ &= 10^{-3} \times 1/44 \times 10^6 \mu \text{ molCO}_2 / 36 \text{ m}^2 \text{s} \\ &= 1/44 \times 10^3 / 36 \times \mu \text{ molCO}_2 / \text{m}^2 \text{s} \\ &= 1/1584 \times 10^3 \times \mu \text{ molCO}_2 / \text{m}^2 \text{s} \\ &\doteq 0.631 \times \mu \text{ molCO}_2 / \text{m}^2 \text{s}\end{aligned}$$

以上から、両者の関係は、

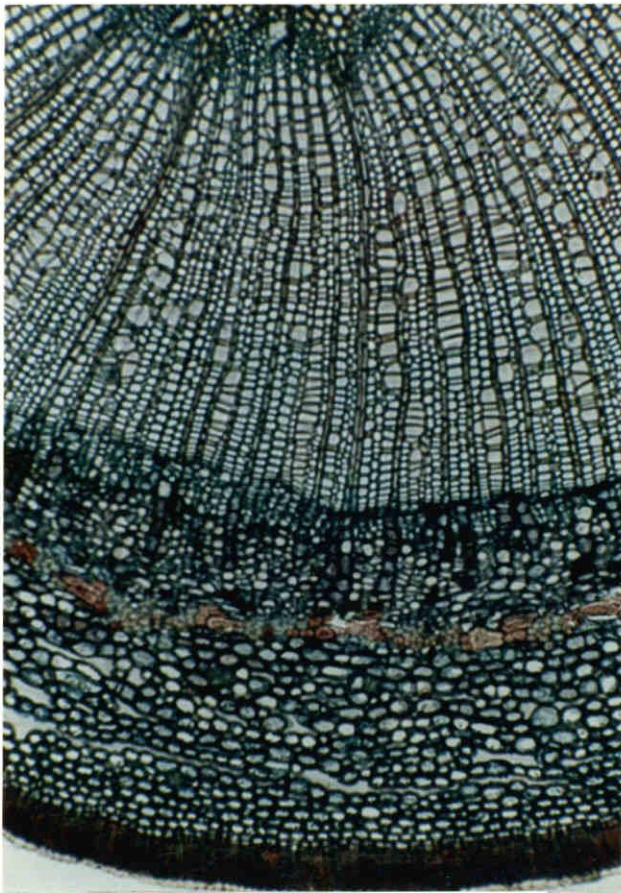
$$\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1} \doteq 0.631 \times \mu \text{ molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$$



ケヤマハンノキ



ウダイカンバ



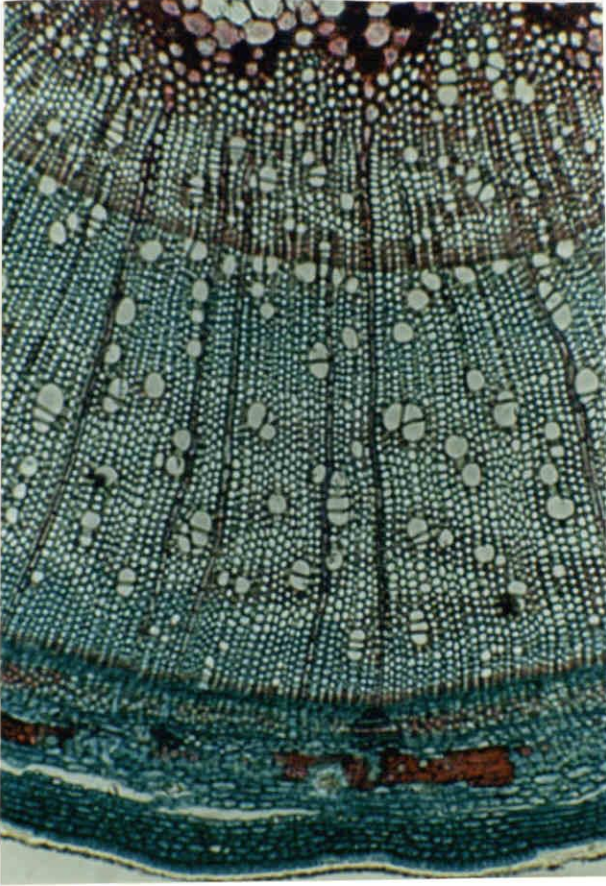
エゾヤマザクラ



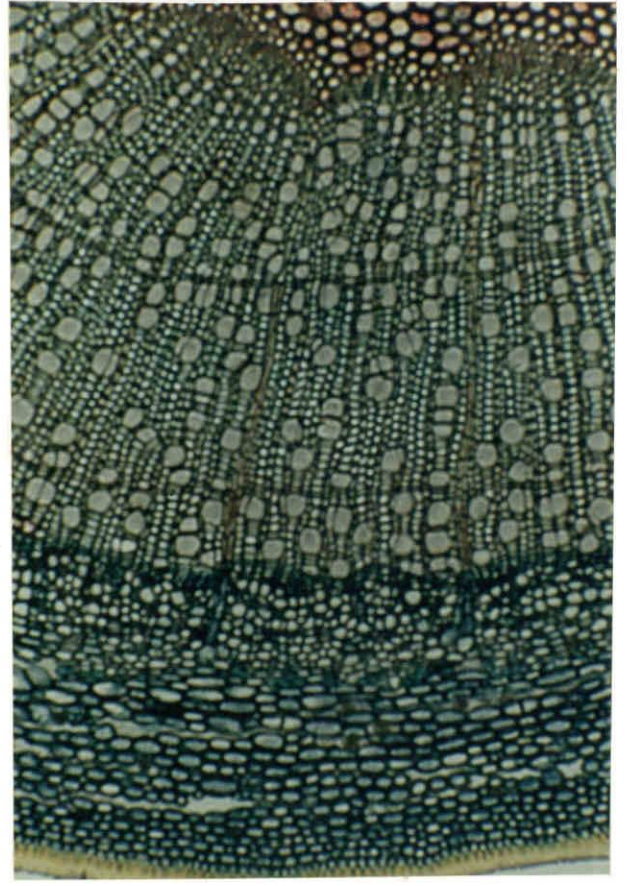
オオバボダイジュ

附図-2・1 a 散孔材の1年生枝の縦断面 (×120)





ヤマモミジ



ミズキ

附図-2・1b 散孔材の1年生枝の縦断面 (×120)

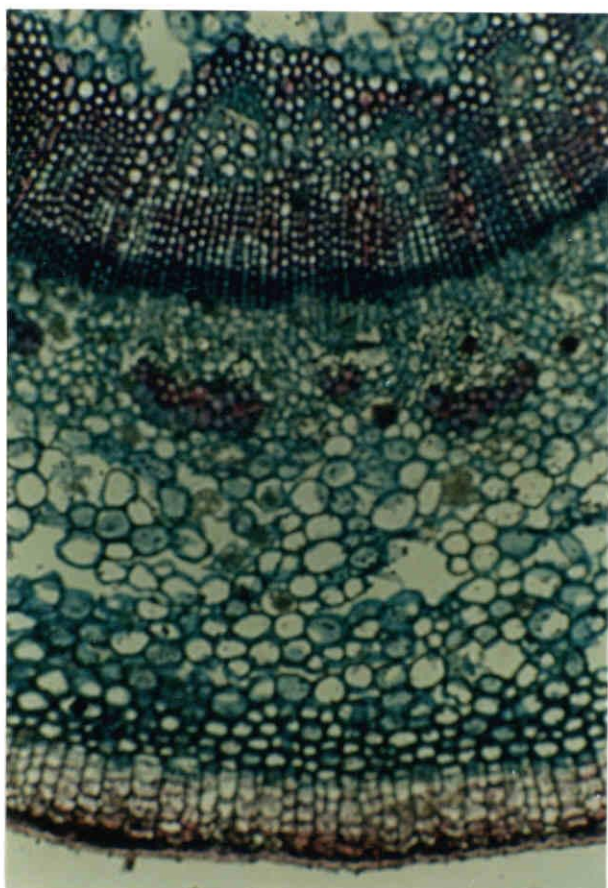


ミズナラ

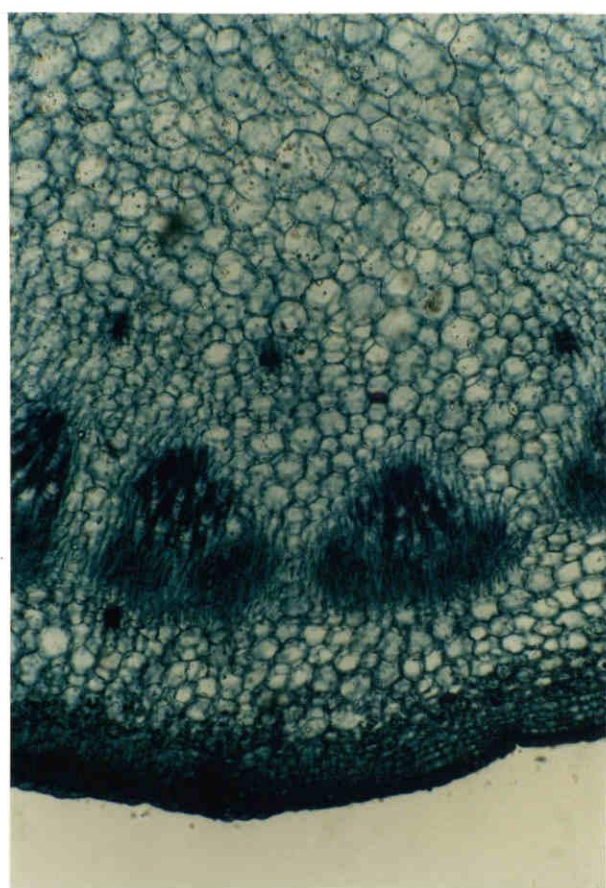


オヒョウ

附図-2・1c 環孔材の1年生枝の縦断面 (×120)



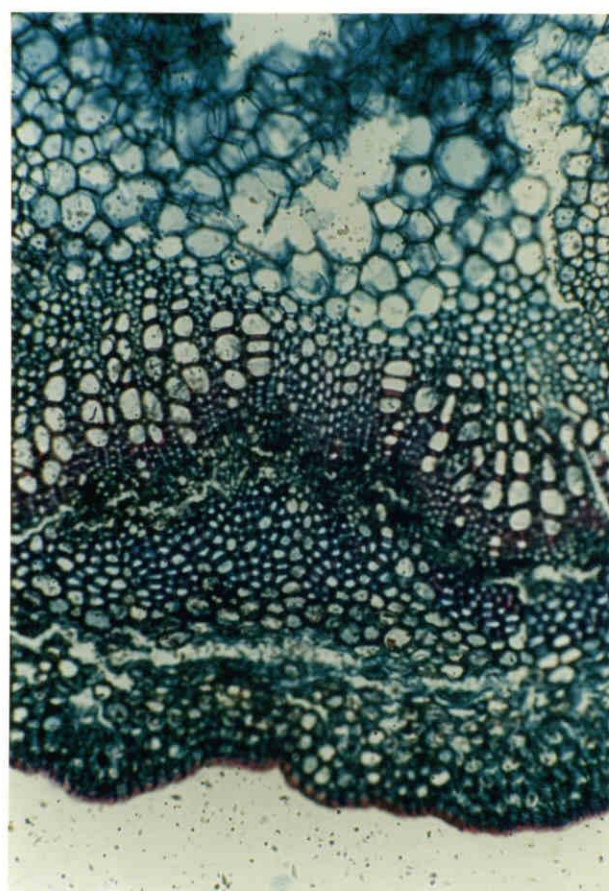
ハリギリ



ハリギリ (葉柄)



ヤチダモ



ヤチダモ (葉柄)

附図-2・1 d 環孔材の1年生枝と葉柄の縦断面 (×120)



紅葉期の針広混交林 (札幌定山溪)

黄葉は主にカンバ類とシナ類、紅葉はサクラ類とカエデ類



黄（紅）葉期の広葉樹二次林

附図-3・1 黄（紅）葉期の針広混交林と落葉広葉樹林



ケヤマハンノキ  
(順次開葉型)



ヤマナラシ  
(一斉・順次開葉型)



ウダイカンバ  
(異形葉型)

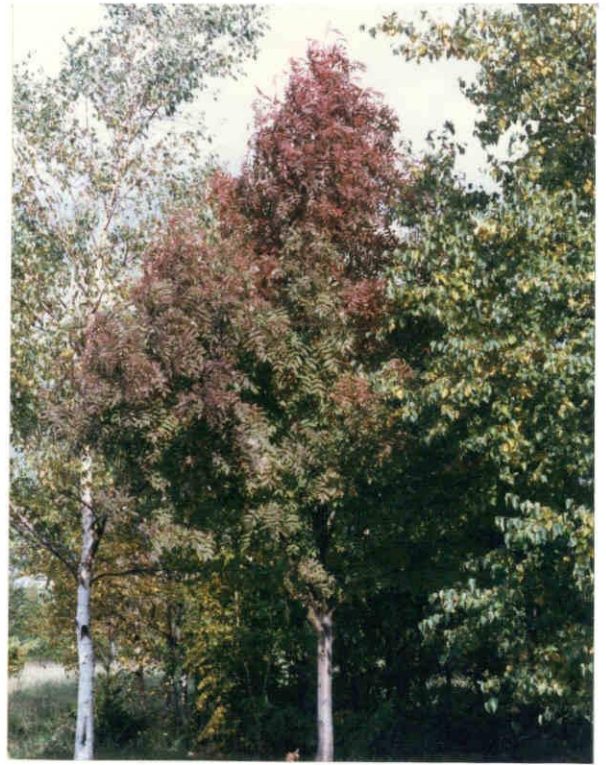


カツラ  
(異形葉型)

附図-3・2a 各種開葉タイプに見られる黄(紅)葉



ハリギリ  
(一斉・順次開葉型)



ナナカマド  
(一斉・順次開葉型)

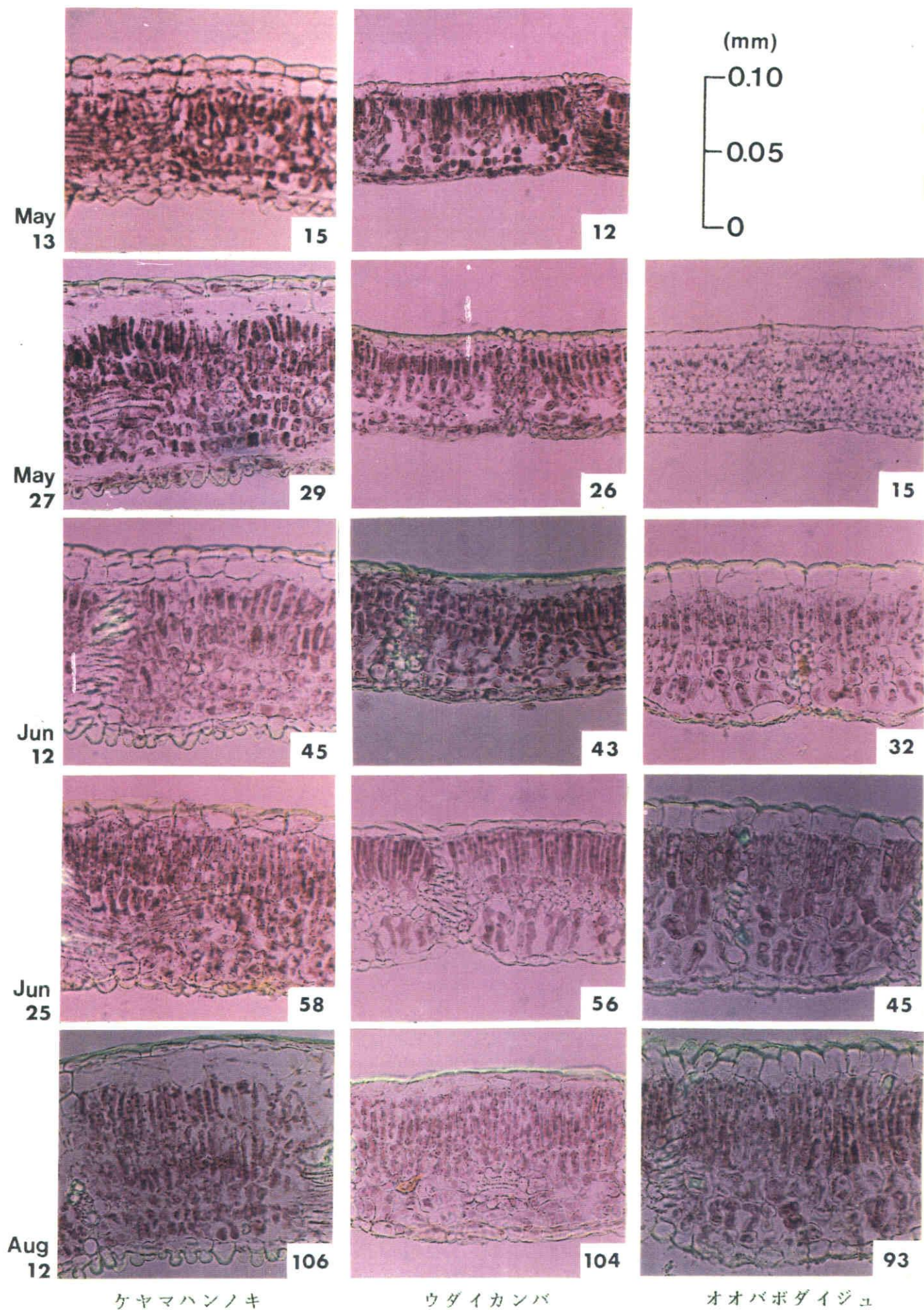


アズキナシ  
(一斉開葉型)



オオバボダイジュ  
(一斉開葉型)

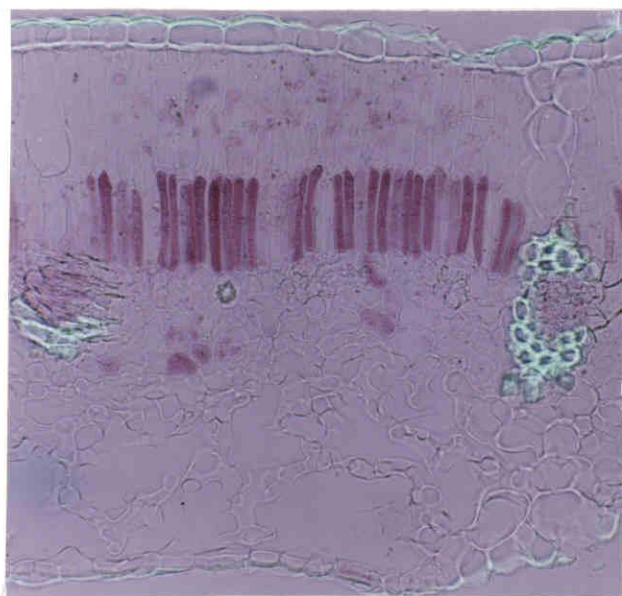
附図-3・2b 各種開葉タイプに見られる黄(紅)葉



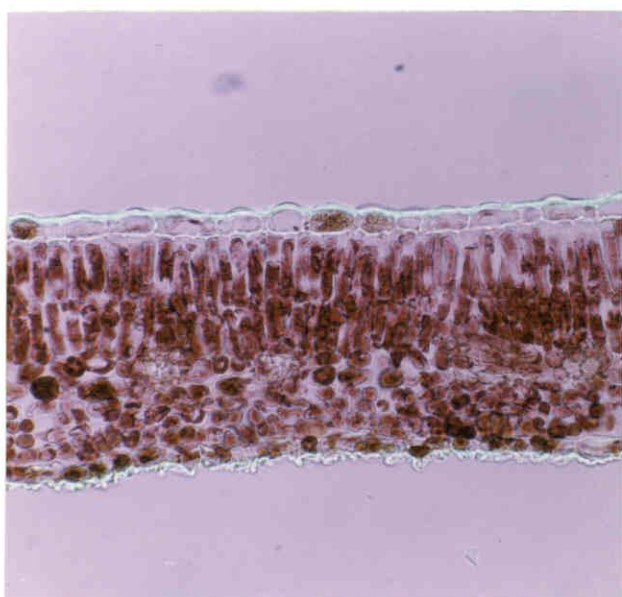
附図-3・3 測定葉における葉の縦断面の経時変化（図中の数字は葉齢）



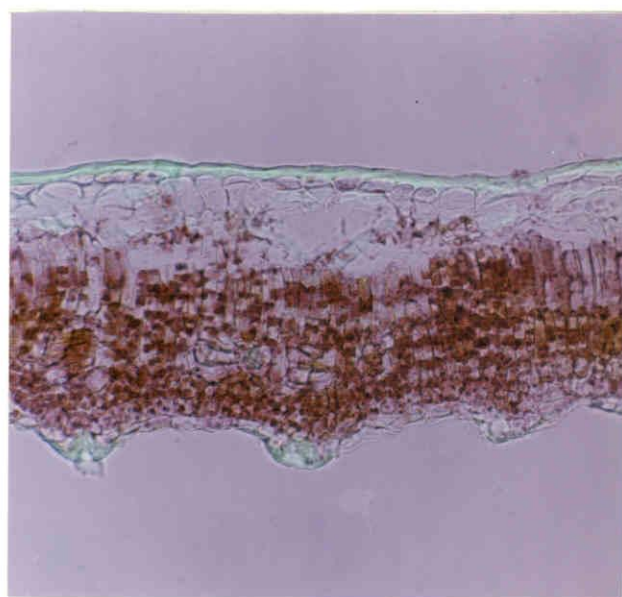
オニグルミ



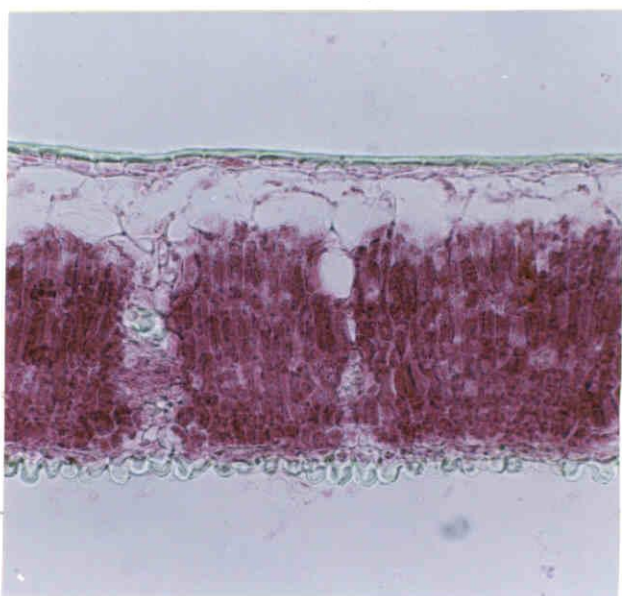
ドロノキ



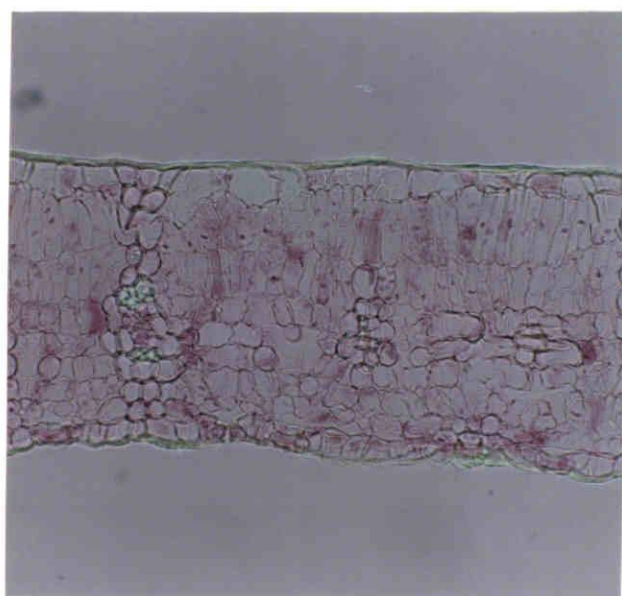
ヤマナラシ



エゾノバッコヤナギ

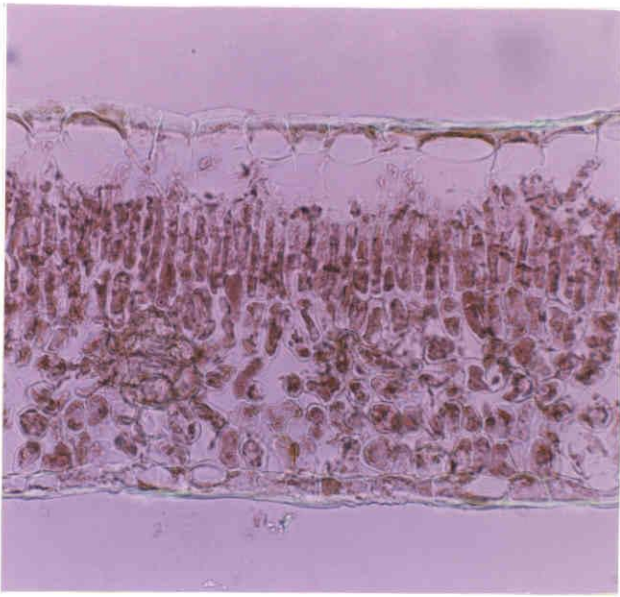


ケヤマハンノキ



ハンノキ

附図-5・1 a 各樹種の葉の縦断面 (スケールは附図-3・3を参照)



ヤエガワカンバ



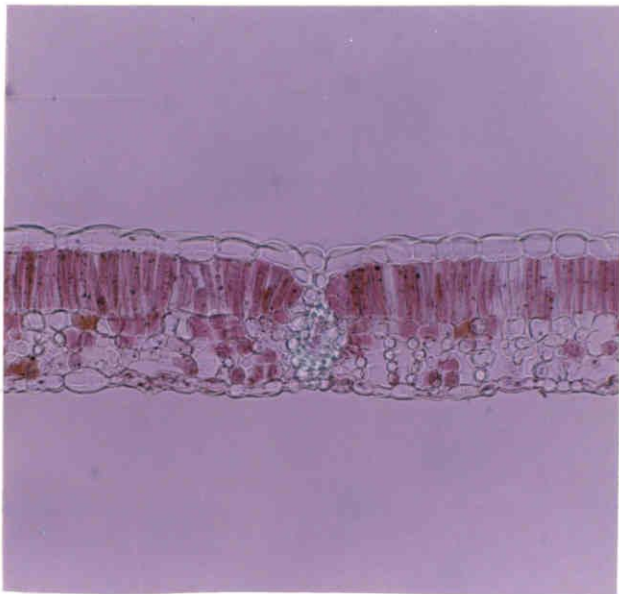
ダケカンバ



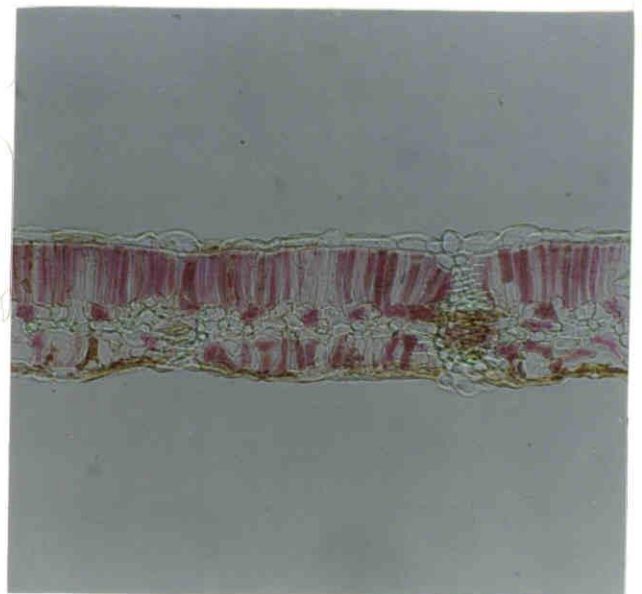
ウダイカンバ



シラカンバ



サワシバ



アサダ

附図-5・1b 各樹種の葉の縦断面 (スケールは附図-3・3を参照)

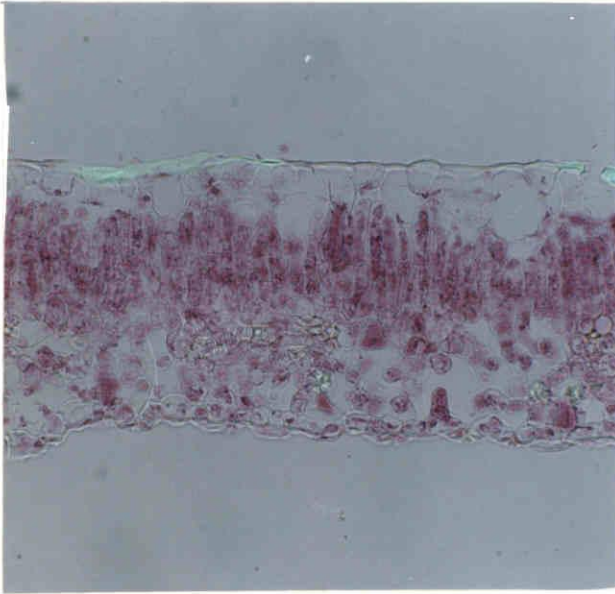




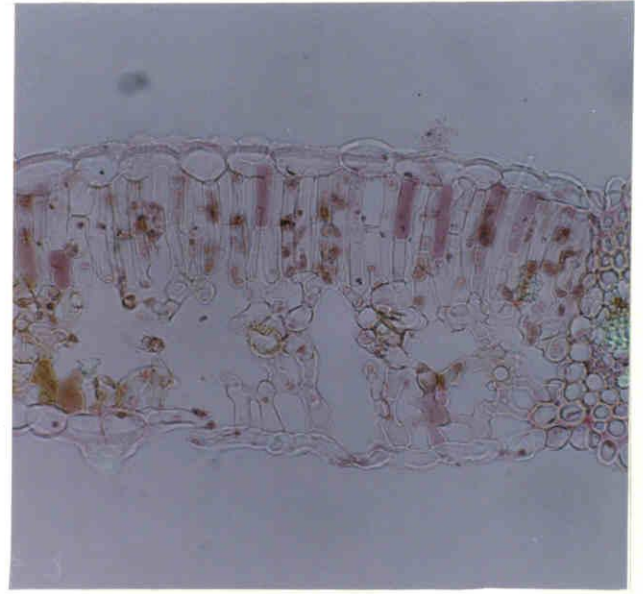
ブナ



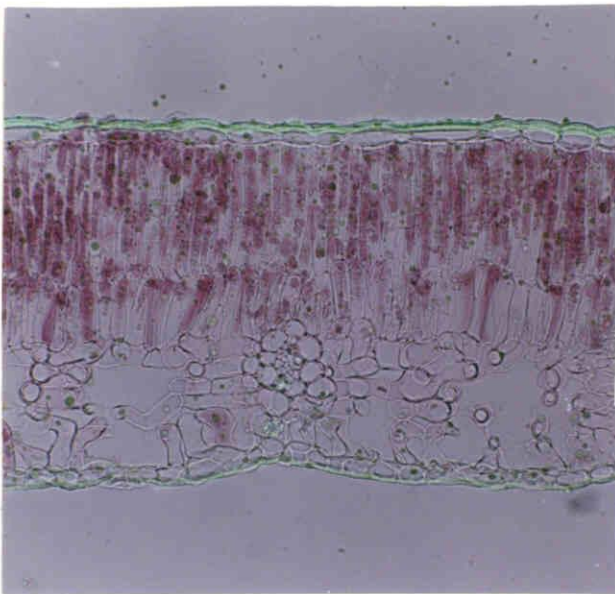
ミズナラ



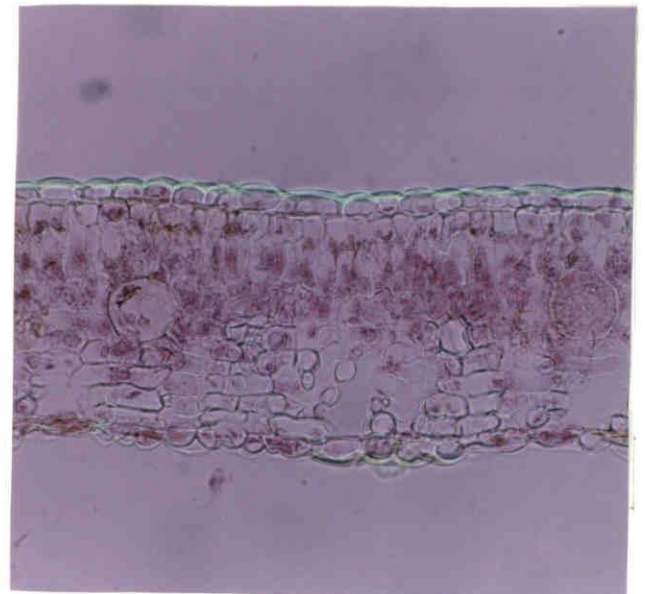
ハルニレ



オヒョウ

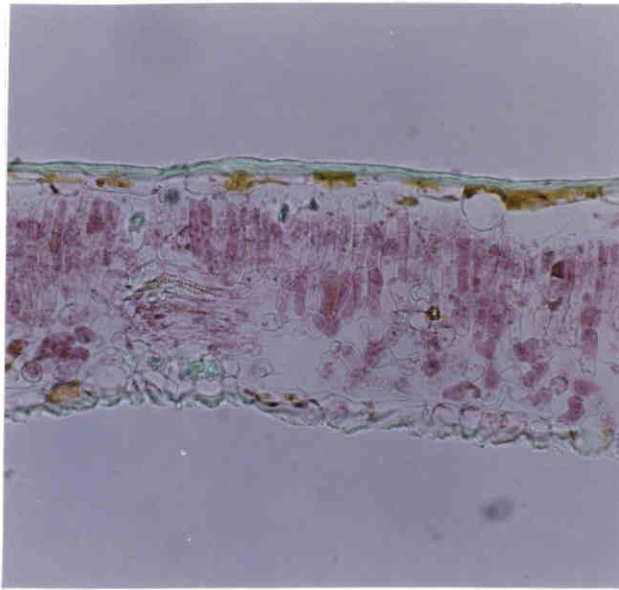


カツラ



ホウノキ

附図-5・1c 各樹種の葉の縦断面 (スケールは附図-3・3を参照)



エゾヤマザクラ



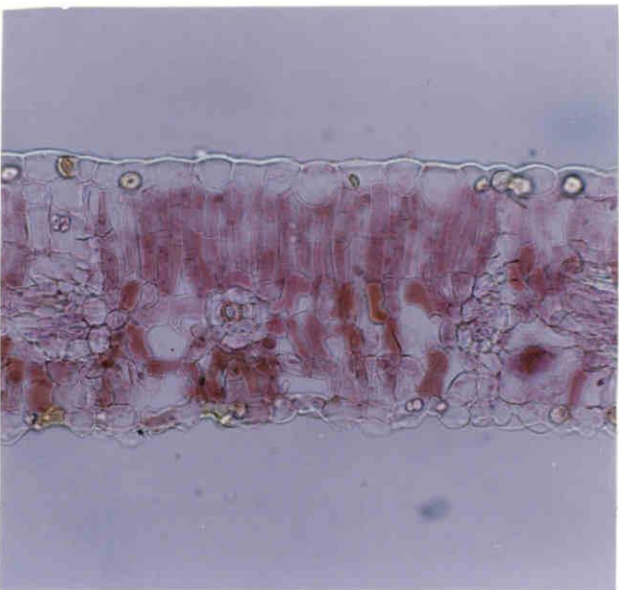
シュウリザクラ



アズキナシ



ナナカマド

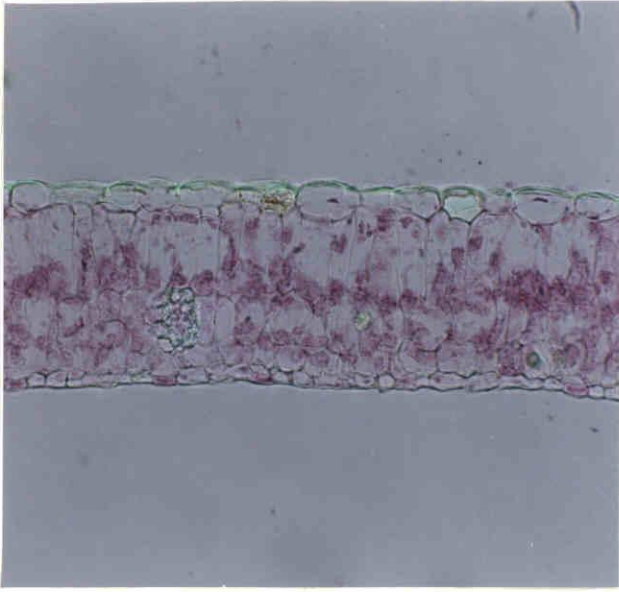


イヌエンジュ

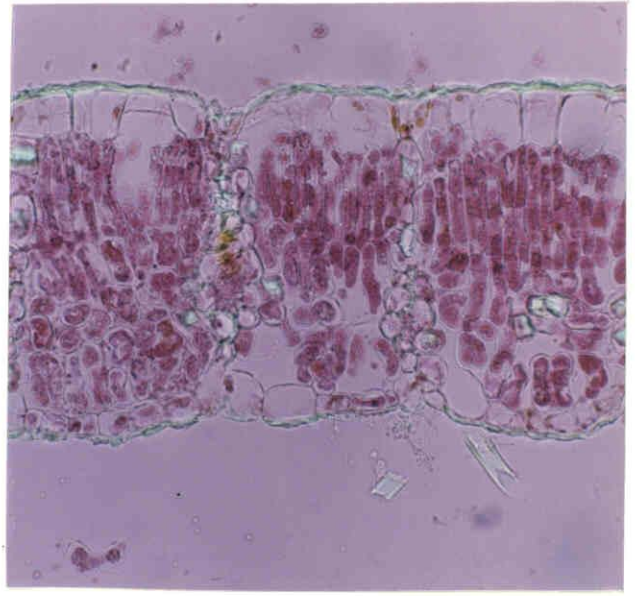


イタヤカエデ

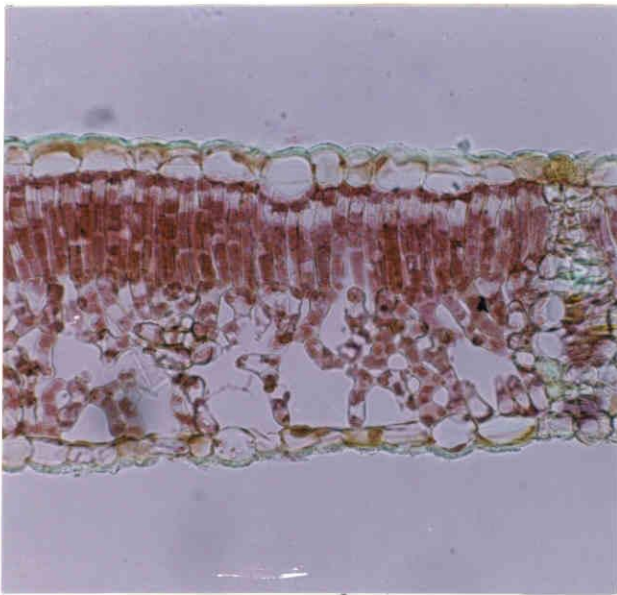
附図-5・1 d 各樹種の葉の縦断面 (スケールは附図-3・3を参照)



ヤマモミジ



オオバボダイジュ



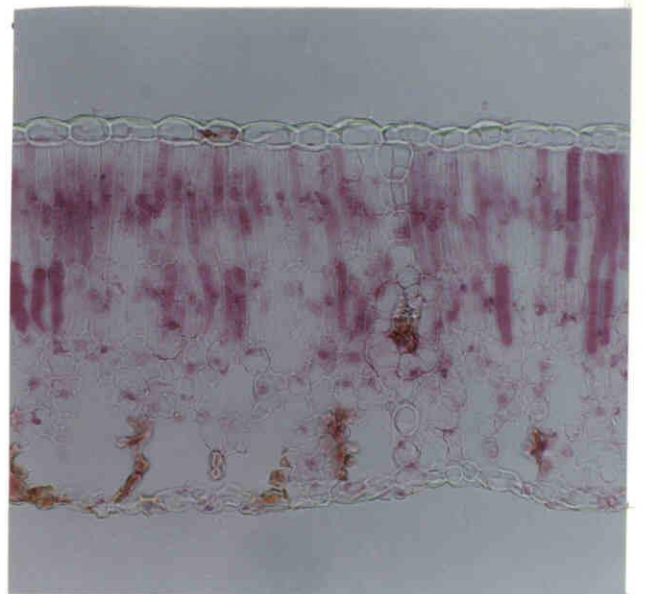
シナノキ



ハリギリ



ミズキ



ヤチダモ

附図-5・1 e 各樹種の葉の縦断面 (スケールは附図-3・3を参照)

## 報文目録

- 1) Koike, T and Sakagami, Y.:  
Examination of methods measuring photosynthesis with detached parts of three species of birch in Hokkaido.  
J. Jap. For. Soc., 66: 373-340, (1984)
- 2) Koike, T.:  
Comparison of photosynthetic response to habitat factors between seedlings and saplings of Fraxinus mandshurica var. japonica.  
Environ. Cont. Biol., 22: 33-38, (1984)
- 3) Koike, T. and Sakagami, Y.:  
Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of Betula maximowicziana and Betula platyphylla var. japonica.  
Can. J. For. Res., 15: 631-635, (1985)
- 4) Koike, T., Sakagami, Y., and Fujimura, Y.:  
Characteristics of the leaf dynamics and the photosynthesis of the seedlings and saplings of Betula maximowicziana and Fraxinus mandshurica var. japonica in Hokkaido, Japan.  
In Crown and Canopy Structure in Relation to Productivity  
(Fujimori, T. and Whitehead, D. eds.). 396-408, Forestry and Forest Products Research Institute, Ibaraki, Japan, (1986)
- 5) Koike, T.:  
A method for measuring photosynthesis with detached parts of deciduous broad-leaved trees in Hokkaido J. Jpn. For. Soc., 68: 425-428, (1986a)
- 6) Koike, T.:  
Photosynthetic responses to light intensity of deciduous broad-leaved tree seedlings raised under various artificial shade.  
Environ. Cont. Biol., 24: 51-58, (1986b)
- 7) Koike, T.:  
Photosynthesis and expansion of leaves of the early, mid and late successional tree species, birch, ash and maple. Photosynthetica. 21: accepted for publication. (1987)