



Title	カラマツ不成績造林地に侵入した落葉広葉樹雅樹の環境応答に関する研究
Author(s)	北岡, 哲
Citation	北海道大学演習林研究報告, 64(1), 37-90
Issue Date	2007-03
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/24503
Type	bulletin (article)
File Information	64(1)_P37-90.PDF



[Instructions for use](#)

カラムツ不成績造林地に侵入した落葉広葉樹稚樹の 環境応答に関する研究

北岡 哲^{1,2}

Ecophysiological study on the growth and photosynthetic responses of
deciduous broad-leaved tree seedlings invading into unmanaged larch plantations

by

Satoshi KITAOKA^{1,2}

要 旨

カラムツ不成績造林地に侵入した葉の生物季節に特色ある落葉広葉樹稚樹4種（ホオノキ・ミズナラ・シウリザクラ・サワシバ）の光・窒素利用特性を明らかにすることによって、冬山造林法による林床環境の変化に対するこれらの環境応答能力を評価し、落葉広葉樹稚樹育成の基礎的情報を得ることを本研究の目的とした。

各樹種の葉の生物季節的特徴は、光合成能力や窒素の利用特性にも反映され、着葉期間の短いホオノキは、それを補償するように高い光合成速度と窒素利用効率を、着葉期間の長いシウリザクラとサワシバは、比較的低い光合成速度と林冠閉鎖後の環境へ高い順化能力を示した。ミズナラはこれらの中間的特性を示した。また春先の展葉時の乾燥による葉の構造の変化が、光合成速度の年次間差に大きく影響することが示唆された。

伐採により、ホオノキやミズナラは、遅くとも伐採後2年目以降には光合成速度が増加し、シュートレベルでは成長が改善された。また、シウリザクラやサワシバでは、伐採後2年目にも光合成速度の明瞭な増加は見られなかったが、伐採後1年目から光合成機能は環境に順化していた。従って、落葉広葉樹稚樹の効率的な育成に冬山造林は、シュートレベルでは一定の成果を期待できる方法と言える。

キーワード：カラムツ不成績造林地、落葉広葉樹稚樹、葉の生物季節、光合成特性、葉の構造と機能

2006年10月31日受理, Accepted Oct. 31, 2006

1：北海道大学 北方生物圏北方生物圏フィールド科学センター, 札幌市北区北9条西9丁目, 060-0809
Hokkaido University Forests, North 9, West 9, Sapporo 060-0809, Japan

2：現所在：日本学術振興会特別研究員, 独立行政法人森林総合研究所北海道支所, 札幌市豊平区羊ヶ丘7番地, 062-8516
Present address: JSPS fellow, Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Institute, Sapporo, 062-8516, Japan

目 次

第1章 序 論	4-2. 材料と方法
1-1. 背景と意義	4-3. 結 果
1-2. 研究小史	4-4. 考 察
第2章 更新した落葉広葉樹稚樹の光利用特性	第5章 CO ₂ 濃度の変化に対する順化特性
2-1. はじめに	5-1. はじめに
2-2. 材料と方法	5-2. 材料と方法
2-3. 結 果	5-3. 結 果
2-4. 考 察	5-4. 考 察
第3章 乾燥が葉の形態と光合成速度に与える影響	第6章 総合考察
3-1. はじめに	6-1. 窒素と光合成速度の関係
3-2. 材料と方法	6-2. 更新稚樹の取り扱い
3-3. 結 果	謝 辞
3-4. 考 察	引用文献
第4章 伐採による林内の環境の変化と前生広葉樹稚樹の環境応答	Summary
4-1. はじめに	

第1章 序 論

1-1. 背景と意義

産業革命以降の化石燃料の大量消費や爆発的な人口増加による森林域の急激な変化により、地球環境や生態系は激変してきている (IPCC 2001)。これまでの略奪的な森林資源の利用の仕方に対する反省から、資源の持続可能な利用が重大な課題となり、大気中の二酸化炭素 (CO₂) の固定や水源涵養機能などの高い公益的機能をもつ森林の造成と管理育成技術の高度化が必要とされてきている。

このような背景から、アメリカ合衆国東部では、農耕放棄地に成立した広葉樹二次林の CO₂固定機能の評価と天然更新による再生過程の研究が行われている (Bazzaz 1996)。また、ドイツでは、あぜ道 (Hedgerow) に侵入してきた広葉樹を育成し、種の多様性維持機構や樹種ごとの光の利用の仕方について研究が進められてきた (Küppers 1984a, b, c, 1985)。

わが国での造林は、針葉樹を中心として行われ、北海道では戦後の拡大造林政策以降、落葉広葉樹二次林を伐採し、トドマツ (*Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast.) と共に成長の速いニホンカラマツ (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière) を多く造林してきた。しかし、本来は日本の中部から東北地方に限られた地域にのみ分布するニホンカラマツは、北海道で

はカラマツ先枯病 (横田1962) などの病虫獣害が発生し、また、材のねじれや材価の低迷から保育作業が遅れた。保育遅れのカラマツ人工林では、根腐れ病や幹腐れ病、野鼠害によって造林木が枯死し、不成績造林地の様相を示している (Koike et al. 2000)。造林木の枯死によるギャップ (林内孔状地) には、種子の分散様式が鳥散布や重力 (哺乳類) 散布である落葉広葉樹稚樹の侵入が多く見られる (小山2002)。

一方、カラマツ不成績造林地内に侵入・更新してきた落葉広葉樹稚樹は貴重な広葉樹資源と考えられ、適切な保育作業を行なうことで、より高い公益的機能を持つ混交林に誘導されることが期待される。(小山2002, 北岡ほか2003, 花田ほか2006)。この施業方針は平成18年9月に改正された森林・林業基本法にも記された今後の森林管理の目標でもある (林野庁企画課2006)。また、育成林施業では高価値材を生む広葉樹の省力的育成方法の高度化に、様々な技術の開発が望まれている (藤森2003)。そこで、人工林内に侵入・更新してきた落葉広葉樹稚樹の取り扱いに関する基礎的な情報が重要となっている (坂上1991)。

一般に下層稚樹の生育に大きな影響を与えるのは光環境である。カラマツ林は、その林分構造やシュート形態から、林床の光環境は落葉広葉樹林と異なり、比較的均質であることが指摘されている (Kitaoka et

al. 2001)。また、光合成能力は個葉の光合成機能の時間的変化と個葉の時空的配列に規定される。そこで、本研究ではまず、カラマツ不成績造林地に侵入した落葉広葉樹稚樹の光利用について、葉の生物季節学（フェノロジー）的な特性と個葉レベルでの構造特性を明らかにし、稚樹の生理生態学的特徴を解明することを目的とした。カラマツ人工林内の広葉樹稚樹の育成を目的とした上層木の伐採は、カラマツ林への人為攪乱ととらえることができる。また、伐採により変化するのは微気象要因だけではなく、樹木の利用できる窒素の量も変化すると考えられる。伐採により窒素を多く含む枝条などが森林生態系から持ち出されるが、その逆に、酸性降下物などによって窒素が直接林床に供給されることが考えられる（Binkley et al. 2000, Piirainen et al. 2002）。そこで、上層木であるカラマツの伐採に対して落葉広葉樹稚樹がどのように応答するのかを、稚樹の利用できる窒素量を施肥によって変えることで、個葉の光利用特性から評価することを目的に実験を行った。

本論文の構成を図1-1に示す。第2章では、カ

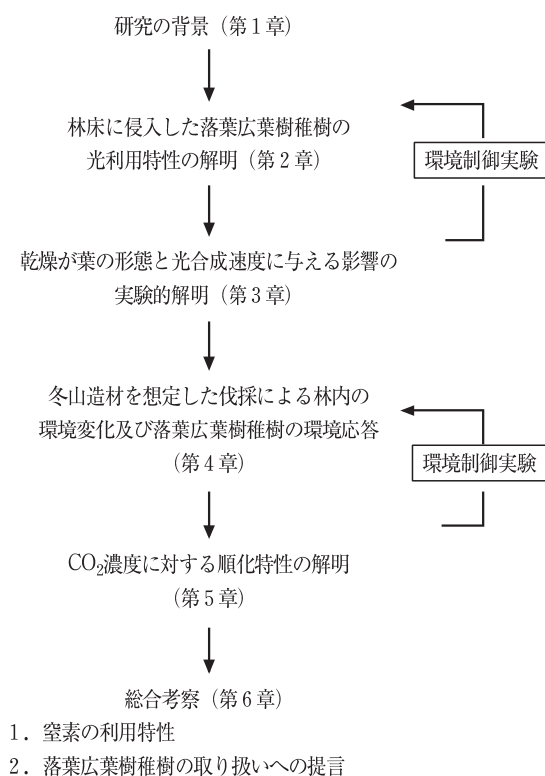


図1-1. 研究の流れ

ラマツ人工林に侵入・更新した落葉広葉樹稚樹の光および窒素利用特性について明らかにした。第3章では、光合成作用に影響する開葉時期の乾燥の影響を調べるために、ガラス温室で栽培実験を実施した。第4章では、カラマツ人工林の光・水分環境の改善を意図した冬山造材による林床環境の急激な変化が、前生広葉樹稚樹の炭素固定能に与える影響について、葉の形態と光合成機能を介して評価した。そして第5章では、朝夕に予想される高CO₂環境が更新稚樹に与える影響について解析した。これらの結果から、カラマツ不成績造林地に侵入・更新した落葉広葉樹稚樹の育成技術を生理生態学的に解明し、不成績造林地の取り扱いに関する基礎的な情報について議論する。

1-2. 研究小史

光環境が季節的に大きく変動する冷温帯性落葉樹林の林床の樹木の光利用特性に関する研究の多くは、成熟した落葉広葉樹林のギャップダイナミクス（Gap dynamics）の視点から研究が進められてきた（Bazzaz and Pickett 1980, 山本進一1981, Pickett and White 1985）。ギャップの形成によって光環境が大きく変わり（例えば Nakashizuka 1985）、その結果として、生存できる稚樹の数や成長の仕方が大きく変化するからである（中静2004）。これらに関連して、上層木の光利用に関係した耐陰性の研究（Bazzaz and Calson 1982, Koike 1986）や、ハリギリ（*Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz.）やヤチダモ（*Fraxinus mandshurica* var. *japonica* Rupr.）などの遷移中期種の光合成特性に関するサイズ依存性についても研究されている（Koike et al. 1998）。後者の研究では、一定のサイズに達するまで分枝の見られない状態で生育してきた個体が、分枝を発達させ光合成特性が強光利用型に変化することが明らかにされている。

このような Gap dynamics に焦点を置いた研究に関係して、林冠が閉鎖している時の木漏れ日（sunfleck）の利用特性についての研究（Percy 1983, 1987）や、林冠が開いている時期に着葉している林床の常緑植物や稚樹についても研究が行われてきた。例えば、常緑性のササ（*Sasa senanensis* (Fr. and Sav.) Rehd.）や冬緑性のナニワズ（*Daphne kamtschatica* Maxim. var. *jezoensis* (Maxim.) Ohwi）では、上層木の葉が落葉している時期に活発な光合成生産を行っていることが明らかにされた（Lei and Koike 1998a, b）。

また、下層木では上層木の開葉前に葉を開き、光合成作用を営むことが生存と成長にとって有効であることが指摘されている(丸山1979, Harrington et al. 1989, 清和1994)。しかし、従来の研究の多くは、開葉時期や着葉期間についての記載や植生学的研究が多く、葉のもつ光合成能力や窒素の利用の仕方に関する研究の多くは、草本植物や林床低木(Yoshie and Kawano 1986, 1990, Lei and Koike 1998a, b, Rothstein and Zak 2001)を対象としたものであり、高木種の落葉広葉樹を対象とした研究は限られている(Gill et al. 1998, Koike et al. 2001)。このため、本研究によって落葉広葉樹稚樹の光や窒素資源の利用特性を解明することは意義があると言える。

遷移の進行に伴って見られる各種植物の生育特性と葉の光合成速度には密接な関係があることが指摘されている(Bazzaz 1979, Küppers 1984a, 1989, Koike 1988)。また、北海道の落葉広葉樹の光合成速度と葉の寿命の関係については、遷移の初期に見られるものほど光合成速度が高く、葉の寿命が短いことが報告されている(Kikuzawa 1983, 小池1987, Koike 1988, 菊沢2005)。遷移ステージや葉の特性の異なる樹種間では、窒素含有量と光合成速度、比葉面積(SLA: Specific Leaf Area)の間に相関関係が見られる(Ellsworth and Reich 1993, 1996, Reich et al. 1992, 1994, 1995, 1998a, b, 1999)。しかし、これらの関係が季節的に変動する光環境の下でどのように変化するか、また、何が光合成能力と窒素の関係を決める重要な要因であるのかは、知見が充分であるとはいえない(Koike et al. 2001, 2004, Niinemets 1999)。

第2章 更新した落葉広葉樹稚樹の光・窒素利用特性

2-1. はじめに

林床に侵入・更新した樹木の生育に強い影響を与える光環境は、林冠構成木の樹種や光の利用の仕方によって大きく変化する。冷温帯域においては、稚樹の光の利用に関する研究は、落葉広葉樹林を中心に解析が進められてきた(丸山1979, Koike et al. 2001)。しかし、北日本、特に北海道の主要な造林地であるカラマツ林と林内に天然更新した構成樹種についての光環境に関する研究例は限られている(例えば小山2002)。落葉針葉樹であるカラマツ林では、落葉広葉樹林とは異なる光環境の季節変化を示すことが考えられる(北岡ほか2000, Kayama et al. 2001, Kitaoka

et al. 2001)。すなわち、落葉広葉樹混交林では、上層木の葉の生物季節などの生育特性によって、林床に直達光が到達する場合があります、極めて不均質になる。このことはseasonal gapとして認識され、林床植物の生活を左右することが明らかされている(例えばUemura 1994, 加藤・小見山1999, Seiwa 1999, Maeno and Hiura 2000)。これに対して、針葉樹林では、シュートの形態的特徴から、林床では散光成分が優占する(Carter and Smith 1985)ことと、単一種からなるカラマツ人工林では、開葉および落葉などの生物季節現象が、ほぼ一斉に起こると考えられる。このため、林床の光環境の影響を定量的に評価しやすい(Kitaoka and Koike 2005)。

落葉針葉樹であるカラマツ林分では、春先から林冠が閉鎖するまでの時期と晩秋の落葉期が、林床に生育する稚樹の光合成生産にとって重要であると考えられる(Harrington et al. 1989, Gill et al. 1998)。季節的に大きく変化する光環境のもとでの林床の樹木の光利用特性について、さらにカラマツ林の林床に侵入した落葉広葉樹稚樹の光利用特性について機能面から評価した研究例は少ない(Kitaoka and Koike 2004, 2005, Koike et al. 2004)。

光環境が大きく変動する林床における樹木の光利用特性は、森林の更新過程と強く関係している。これまでの研究の多くは、第1章で述べたように、成熟した落葉広葉樹林のGap dynamicsに焦点がおかれてきた(Bazzaz and Pickett 1980, Pickett and White 1985)。このような研究に加え、木漏れ日の利用特性(Pearcy 1983, Chazdon 1988)や、林床植物の光利用特性についても研究が行われてきた。その結果、下層木は上層木の開葉前に葉を開き、光合成生産を行なうことが有効であることが指摘されている(Harrington et al. 1989, Seiwa 1999)。これらのことから、葉の生物季節特性が異なる樹種の稚樹では、季節ごとの光利用特性が異なる可能性が考えられる。例えば、シウリザクラ(*Prunus ssiori* Fr. Schm.)のように開葉の早い種では上層木の開葉前の期間を、サワシバ(*Carpinus cordata* Blume)のように上層木の落葉期になっても緑葉を着けている樹種は、上層木の落葉後の光環境を利用するような光利用特性を持つと考えられる。また、ホオノキ(*Magnolia hyporeuca* Siebold et Zucc.)のようにギャップに出現する樹種では、高い光合成速度で短い着葉期間を補償している可能性が考えられる(Koike 1988, Reich et al. 1991,

1992)。

光合成速度は、一般に LMA (Leaf Mass per Area ; 単位面積当たりの葉乾重) やその逆数である SLA, そして葉の窒素含有量と密接な関係を持つ (Hirose and Werger 1987, Ellsworth and Reich 1993, 1996, Reich et al. 1998a, b, 1999, Anten et al. 2000)。一般に陽樹冠などの強い光を受ける葉では、陰樹冠に比べて柵状組織が複数層になることや伸長することで葉の厚みが大きくなるため (Björkman 1981, Koike 1988, Kimura et al. 1998), 大きな LMA (小さな SLA) を示す。さらに葉の構造の変化に伴って葉緑体や光合成系の酵素が増加すると考えることができることから, LMA や SLA は単位面積当たりの光合成器官と密接な関係をもったパラメーターと考えることができる (Ellsworth and Reich 1993, Reich et al. 1998a, Evans and Poorter 2001)。また, 葉に含まれる窒素のうち約70%が光合成系のタンパク質に分配される (牧野1999a)。窒素は、一般に、森林では不足しがちな資源とされる (Schulze et al. 2005)。樹木は窒素を効率的に利用して生存しているが、それは、樹種ごとの生活史特性にも反映されている (河野1974)。そこで本章では、葉の生物季節に特徴のある樹種を対象に、窒素利用特性に関する検討も行った。

窒素利用の仕方としては次の2点に着目される。

1点目は、いつ、どのくらいの量の窒素を、どれだけの期間、葉に投資しているのかという視点である。葉の生物季節に見られる違いが、これらの特性と関係が強いいため、葉の生物季節特性は、窒素の時空間的分配様式の違いを反映すると考えることができる。2点目は葉に投資された窒素はどのように光合成系に分配され、光を利用しているのかということである。

一般に、生育環境の光強度によって光合成系への窒素分配が異なることが指摘されており、強い光条件下に生育する個体は光合成系の窒素の多くを Rubisco に代表される炭素固定系に多く投資するのに対して、弱い光環境で生育する個体は、クロロフィル・タンパク質複合体 (LHCP ; Light Harvesting Chlorophyll Protein) に代表される集光系に多くの窒素を投資する (Evans and Seemann 1989, Hikosaka and Terashima 1995, 牧野1999a)。

以上のことから、ホオノキなどの葉の寿命の短い樹種 (Kikuzawa 1983, Koike 1988) では、着葉期間の短さを補償するために、炭素固定を担う部分に窒素を多く分配することで高い光合成速度を実現し、落葉

前には樹体に窒素を回収することで効率よく窒素を利用することが考えられる。これに対して、林床で生育するシウリザクラやサワシバの光利用特性として、開葉と落葉時期を早めたり遅らせることによって、林冠閉鎖前後の光環境への順化、すなわち、集光性部分への窒素の投資の調節能力が重要になると考えられ、葉の生物季節特性によって、葉内の窒素分配が異なると予測される。

これらのことを検証するために、まず、カラマツ人工林に侵入した落葉広葉樹稚樹の葉の生物季節と光合成能力、窒素含有量の季節変化について明らかにし、葉に対する時間的空間的な窒素の分配の仕方について明らかにした。次に葉に分配された窒素がどのように光合成系へと分配されているのか、またその季節変化についても明らかにし、カラマツ人工林に侵入した葉の生物季節に特徴のある樹種の光利用特性についての解析を試みた。

2-2. 材料と方法

2-2-1 調査地と材料

調査地は北海道大学フィールド科学センター (以下、北大) 苫小牧研究林の50年生 (2003年現在) のカラマツ人工林 (109班) である (図2-1)。調査林分内に見られた主要な落葉広葉樹稚樹であるサワシバ・

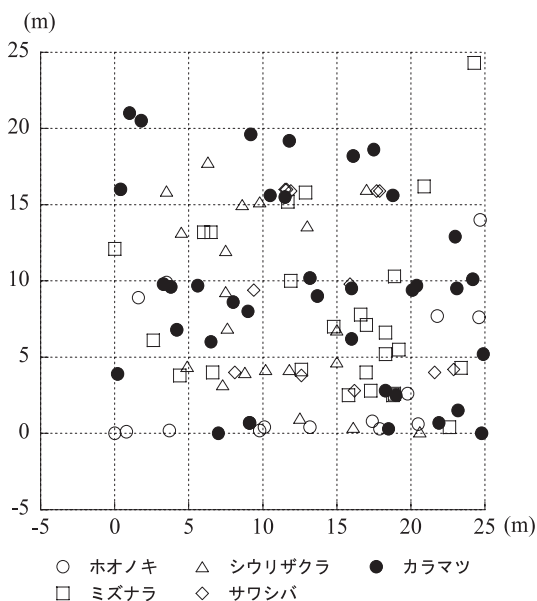


図2-1. 試験地内のカラマツと落葉広葉樹稚樹の分布

カラマツの樹高: 10m, 平均胸高直径: 21.6cm, 立木密度: 430本・ha⁻¹である。

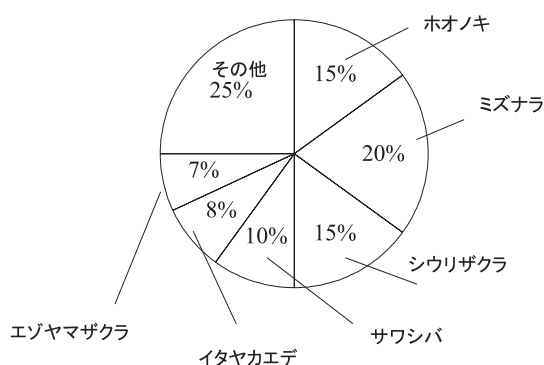


図2-2. 試験地の主要な落葉広葉樹稚樹
(樹高 ≥ 110 cm)の本数割合

ホオノキ・シウリザクラ・ミズナラ (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. var. *crispula* (Blume) Ohashi) の樹高110cm以上の若齢木について、頂端部のシュートを対象とし、各樹種3個体、1個体につき3～5枚の葉の光合成速度を測定した(図2-2)。葉の生物季節の調査は、1999年4月から2001年11月まで10～15日間隔で行ない、光合成速度の測定は各年の5～9月に一度実施した。

2-2-2. 測定方法

a. 光環境の評価

光環境の測定には光量子センサー (LI-190, Li-Cor 社, 米国) を用い、曇天の午前中 (10:00-11:30) に稚樹の梢端部の PPFD を測定した。開放地 (苫小牧研究林庁舎屋上) の PPFD は、自動記録式的光量子センサー (アースサイエンス社, 東京) の値を比較して用いた。これらによって、以下の式から相対光合成有効放射束密度 (rPPFD) を求めた。

$$\text{rPPFD (\%)} = \frac{\text{PPFD}_{\text{稚樹位置 (梢端)}}}{\text{PPFD}_{\text{開放地}}} \times 100 \quad (1)$$

b. 光合成能力

光合成速度は、赤外線ガス分析装置を用いた開放系の同化箱法 (SPB-H4A, ADC 社, 英国と LI-6400, Li-Cor 社, 米国) を用いて測定した。補光は SPB-H4A の場合はハロゲンランプ (WALZ 社, 独国) を、LI-6400 には青色光を付加した LED 冷光源 (LI-6400-02B, Li-Cor 社米国) を用いた。光-光合成関係の測定には高い PPFD から低い PPFD へと変

化させて測定を行った。これは気孔閉鎖反応が光強度の低下に対して速やかに生じるためである (Negisi 1966)。暗呼吸速度の測定の際には、チャンバーをアルミホイルで覆った。CO₂-光合成速度関係の測定には LI-6400 を用い、付属の CO₂ シリンダーで CO₂ 濃度を変化させて測定した。補光は上記の LED 冷光源を用いて行った。

なお、光-光合成曲線は、植物の群落光合成の推定によく用いられる以下の式 (Boote and Roomies 1996) により近似した。

$$P = P_{\text{sat}} \left\{ 1 - \exp \left(- \frac{\phi \text{PPFD}}{P_{\text{sat}}} \right) \right\} - R, \quad (2)$$

ここで P_{sat} : 大気 CO₂ 濃度における光飽和時の光合成速度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), ϕ : 曲線の初期勾配 ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), R : 暗呼吸速度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), PPFD : 光合成有効放射束密度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) である。

c. 葉の性質の評価

測定の終わった葉は速やかに実験室に持ちかえり、1cm²のディスクを2組打ち抜き、一方を葉内 Chl 濃度の測定に供し、他方は60℃で48時間乾燥させ、葉の SLA (比葉面積: $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) を測定後、葉内窒素含有量の測定に供した。Chl 濃度の測定は Barnes et al. (1992) や Shinano et al. (1996) の方法に従い、DMSO (Dimethyle Sulfoxide) を用いて抽出した後に、分光光度計 (Shimadzu, UVmini1240, 京都) により吸光度を測定し、以下の式より Chl 濃度 ($\mu\text{g} \cdot \text{ml}^{-1}$) を求めた。

$$\begin{aligned} \text{Ca} &= 14.85 \times A_{664.9} - 5.14 \times A_{648.2} \\ \text{Cb} &= 25.48 \times A_{648.2} - 7.36 \times A_{664.9} \\ \text{Ca} + \text{b} &= 7.49 \times A_{664.9} + 20.3 \times A_{648.2} \end{aligned} \quad (3)$$

ここで Ca: クロロフィル a の濃度 ($\mu\text{g} \cdot \text{ml}^{-1}$), Cb : クロロフィル b の濃度 ($\mu\text{g} \cdot \text{ml}^{-1}$), Ca + b : クロロフィル a とクロロフィル b の総濃度 ($\mu\text{g} \cdot \text{ml}^{-1}$), A_{664.9} : 波長 664.9nm の吸光度, A_{648.2} : 波長 648.2nm の吸光度である。

葉内窒素含有量は N-C analyzer (N-C900, 島津社, 京都) を用いて測定した。

なお葉から樹体に移動した窒素の割合 (%) は、次の式から計算した。

$$\text{NRMR (\%)} = \frac{[\text{N (LSP)} - \text{N (died)}] (\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})}{\text{N (LSP)} (\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})} \times 100, \quad (4)$$

ただし、NRMR (Nitrogen Re-mobilization Rate ; 再移動率) : 樹体内に再移動した窒素の量、

N (LSP) : 7月から9月における葉の窒素含有量の平均値, N (died) : 落葉寸前の葉に含まれる窒素含有量である。なお, LSP (Leaf Stable Period) とは開葉完了時期からシュート当たりの葉数の半数が落葉するまでの時期を意味し (Koike 1988), 通常7月上旬頃から9月中旬である。

d. 窒素利用効率

窒素利用効率には様々な定義があるが (Larcher 2003), 本研究では Field and Mooney (1983) に従い, 光合成の窒素利用効率 (Photosynthetic nitrogen use efficiency : PNUE) を用いた。PNUE は窒素-光合成関係の直線の傾きで表現される。

e. 光合成系への窒素分配

2001年4月から11月までの調査では, 上記調査に加えて, 以下の方法により光合成系への窒素分配について調べた。ここで, N_I : クロロフィル・タンパク質複合体などの集光部分への窒素投資, N_{II} : 主に電子伝達系などへの窒素分配, N_{III} : Rubisco に含まれる窒素量である。

N_I は Evans and Seemann (1989) より,

$$N_I = [\text{Chl}] \times 37.1 \times 14 \quad (6)$$

ただし, $[\text{Chl}]$ は Chl (a + b) 量 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2}$) である。

また, N_{II} は Hikosaka and Terashima (1995) より,

$$N_{II} = [\text{Cyt f}] \times 9530 \times 14 \quad (7)$$

であり, $[\text{Cyt f}]$ (シトクロム f) 量 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2}$) は Niinemets and Tenhunen (1997) より,

$$[\text{Cyt f}] = J_{\max} / 156 \times 10^{-3} \quad (8)$$

であるため,

$$N_{II} = J_{\max} / 156 \times 10^{-3} \times 9530 \times 14 \quad (9)$$

である。

$J_{\max}$ は Farquhar et al. (1980) の個葉光合成モデルにより求めた。すなわち, 光飽和の条件のとき $J = J_{\max}$ と考えることができ (Long and Bernacchi 2003, Onoda et al. 2005),

$$P_n = J_{\max} \frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i - \Gamma^*)} - R_d, \quad (10)$$

である。ただし, P_n : 光合成速度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), $J_{\max}$: 最大の電子伝達速度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), C_i : 葉内 CO_2 濃度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), Γ^* : CO_2 補償点 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), R_d : Respiration at day time ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), である。 $\Gamma^* = 42.8 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, (Bernacchi et al. 2001), そして R_d は最大の Rubisco 活性 ($V_{c \max}$)

の 0.02 倍 (von Caemmerer 2000) として算出した。

なお, $V_{c \max}$ は以下の式から算出した。

$$P_n = V_{c \max} \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c \left(1 + \frac{\Gamma^*}{K_o}\right)} - R_d, \quad (11)$$

ここで, K_c および K_o はミカエリス-メンテン定数のことであり, $K_c = 405 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, $K_o = 278 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (Bernacchi et al. 2001) とした。また, N_{III} は Evans and Seemann (1989) より,

$$N_{III} = [\text{Rubisco}] \times 0.204 \quad (12)$$

である。ただし, $[\text{Rubisco}]$ は Rubisco 量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) である。

Rubisco の定量は Makino et al. (1988) に従い, 以下の手順で行った。乳鉢の中に pH7.5 に調整したリン酸バッファー 1 ml と 2% (w/v) のポリビニルピロリドン, 1% (V/V) の β メルカプトエタノールとタンパク質を可溶化させる界面活性剤 (Triton X-100) を加え, 葉サンプルを石英砂と乳棒で氷冷しながら磨砕後, 冷却遠心分離器にかけて, タンパク質を抽出した。タンパク質抽出溶液から SDS-Page 法により Rubisco を分離し, CBB 染色の後, 比色法を用いて Rubisco 量を定量した。

2-3. 結 果

2-3-1. 光環境の季節変化と葉の生物季節み

カラマツが開葉して林冠が閉鎖するとともに, ギャップ周辺, 林床ともに rPPFD は急激に低下し, 6 月には rPPFD は約 10%, ギャップ周辺では約 18% の値を示した (図 2-3)。以後, 林床ではカラマツの落葉が始まる 9 月下旬までこの値を維持し, カラマツの落葉とともに増加した。なお, 2000 年は林冠の閉鎖が 1999 年と 2001 年に比べて約 1 週間早かった。

葉の生物季節の違いは種間で明瞭に見られた。すなわち, 遷移中期種とされるホオノキは 4~5 枚の葉を 5 月中旬に展葉し, 9 月上旬には色づき始め 9 月下旬までに落葉した。遷移後期種であるシウリザクラは 4 月の終わりに葉を開き, 8 月中旬から落葉が始まり, 10 月中旬までにすべて落葉した。サワシバは上層木が開葉した 5 月中旬になって葉を開き, 秋にはカラマツが落葉して葉が霜で枯れるまで緑葉を着けており, 葉の大部分が翌春まで枯葉の状態で枝に着いていた。ミズナラはこれらの樹種の間隔的な開葉パターンを示した。

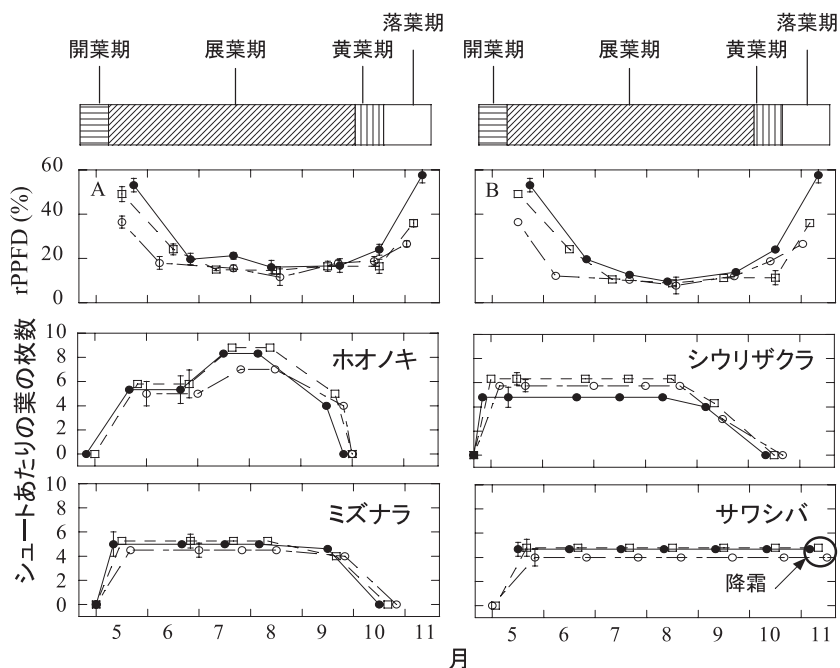


図2-3. 林床の光環境と葉の生物季節の季節変化

A: ギャップ, B: 林床。●: 1999, ○: 2000, □: 2001である。

This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

2-3-2. 林内気象

最高気温は、1999年は27.1℃、2000年は24.8℃、2001年は22.5℃であった。1999年は7月初旬から8月中旬にかけて上昇し、気象観測史上でも稀な高い気温を記録した(図2-4)。2000年は7月中旬から8

月中旬にかけて徐々に気温が上昇した。これに対して、2001年は夏季に明瞭な温度の上昇が見られなかった。降水量には年次間で差が見られた(図2-5)。特に、2000年は開葉時期の降水量が1999年と2001年に比べて多かった。2001年は6月中旬から9月初旬まで

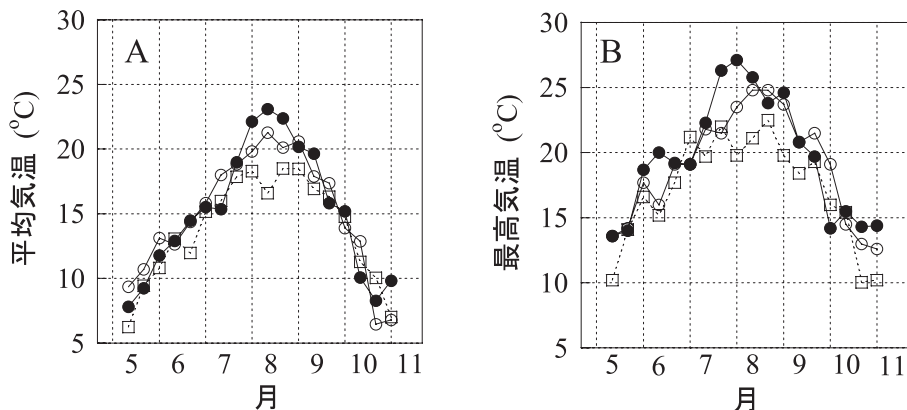


図2-4. 林内平均気温と最高気温の季節変化

●: 1999, ○: 2000, □: 2001である。

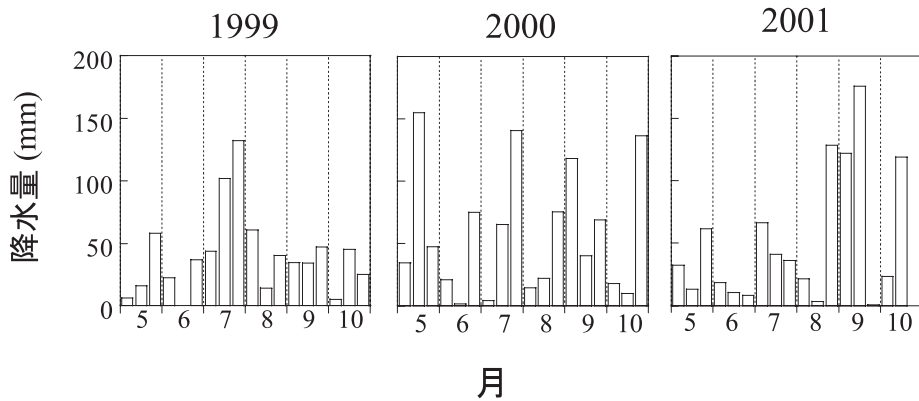


図 2-5. 降水量（旬別の積算値）の季節変化

霧雨の日が多かった。

2-3-3. 光合成特性

a. 光-光合成曲線

ホオノキは光合成有効放射束密度（PPFD；Photosynthetic Photon Flux Density）が約 $1200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

$\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で光飽和し、光飽和での光合成速度（ P_{sat} ）は約 $5\sim 8\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ であった（図 2-6）。対照的にサワシバやシウリザクラの P_{sat} はホオノキより低く、PPFD が約 $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で光飽和し、 P_{sat} は $2\sim 3\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 前後であった。ミズナラは約 $1200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で光飽和し、約 $5\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ とホオノキとサ

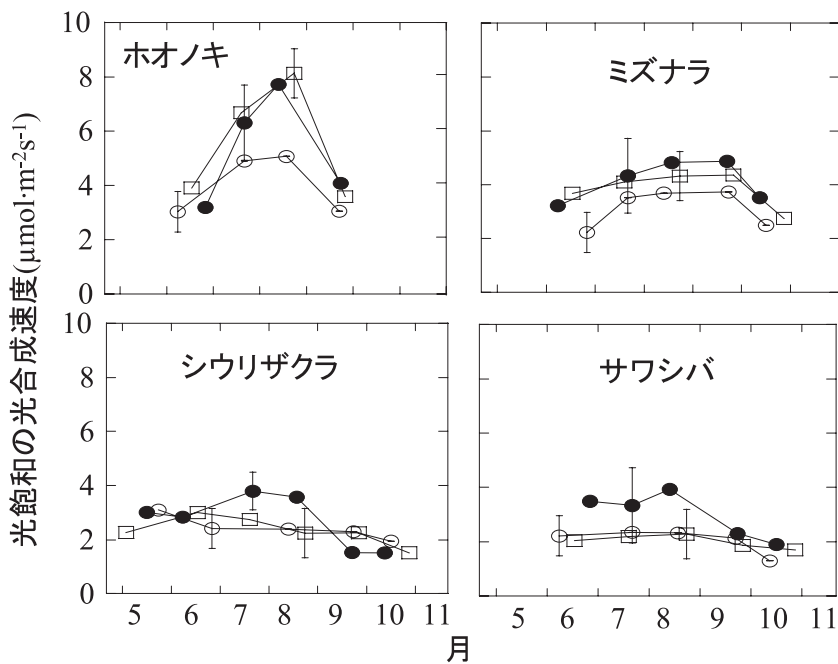


図 2-6. 光飽和の光合成速度（ P_{sat} ）の季節変化

$n = 4$ ，葉温 25°C ， CO_2 濃度 360ppm の条件で測定，図中の縦棒は各年の測定値の中の最大の標準誤差を示す。●：1999，○：2000，□：2001である。
This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

ワシバ、シウリザクラの中間の値を示した(図2-6)。

b. 光飽和の光合成速度 (Psat) の季節変化

ホオノキでは明瞭な季節変化が見られた(ANOVA, $P < 0.05$)のに対して、シウリザクラとサワシバでは、明瞭な季節変化が見られなかった(図2-6)。ホオノキのPsatは1999年、2001年に $8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 前後の高い値を8月に示し、以後、急激に低下した。対照的にシウリザクラとサワシバでは季節の進行にともなうPsatの明瞭な増加が見られず、生育の時期を通して $2 \sim 3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の値を示した。ミズナラのPsatは9月から10月にかけても $3 \sim 5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の値を維持した。ミズナラを除いた3樹種ではPsatに年次間の差が見られた(ANOVA, $P < 0.01$)。ホオノキが2000年に最も低い値を示したのに対して、シウリザクラやサワシバでは1999年に最も高い値を示した。

c. 葉の窒素含有量の季節変化

葉の窒素含有量には年次間でのばらつきが見られたが、すべての樹種内で6～9月の窒素含有量は安定した値を示し、有意な変化は見られなかった(ANOVA, $P > 0.05$, 図2-7)。しかし、1999年における各樹種の葉の窒素含有量は他の年よりも高い値を示した(ANOVA, $P < 0.01$)。

2-3-4. Chl/Nの季節変化

Chl/N比は、クロロフィル(Chl)などの集光性部位への窒素(N)の分配を表す指標である(Kimura et al. 1998)。この値が大きくなるほど、窒素をChlにより多く投資して集光能力を高めていると考えることができる。ホオノキとシウリザクラでは、上層木が閉鎖している8～9月に増加傾向が見られた(ANOVA, $P < 0.01$, 図2-8)。しかし、サワシバとミズナラでは年によって傾向が異なった。すなわち、ミズナラでは1999年は夏季に向かって値が高くなる傾向が見られたが、2000年と2001年は季節の進行と共に減少した。サワシバでは2000年の6～7月には値が急

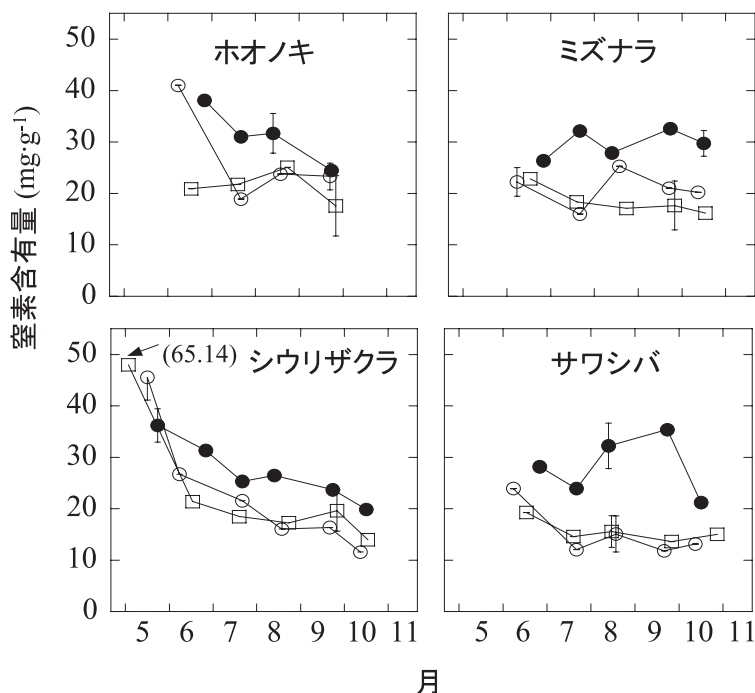


図2-7. 葉の窒素含有量の季節変化

$n = 4$, 図中の縦棒は各年の測定値中の最大の標準誤差を示す。●: 1999, ○: 2000, □: 2001である。
This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

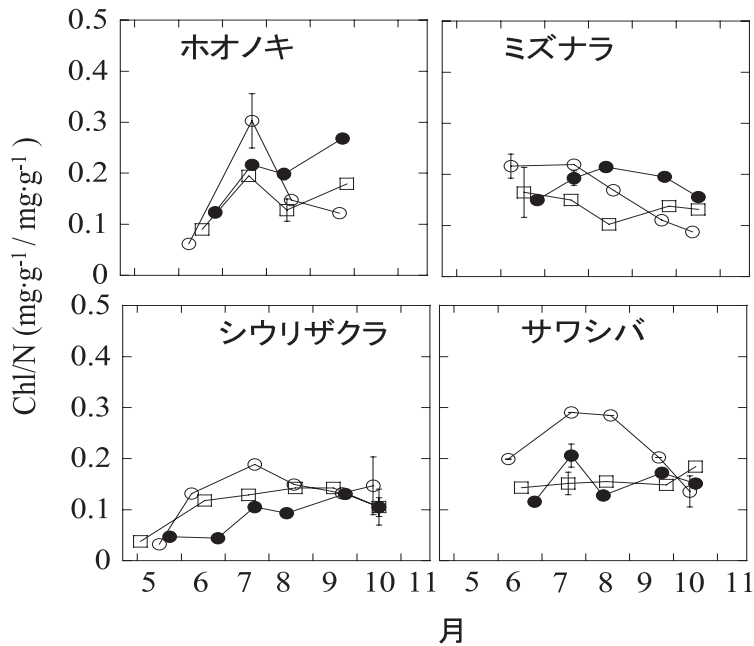


図2-8. クロロフィル量／窒素量 (Chl/N) 比の季節変化

n = 4, 図中の縦棒は各年の測定値中の最大の標準誤差を示す。●：1999, ○：2000, □：2001である。
This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

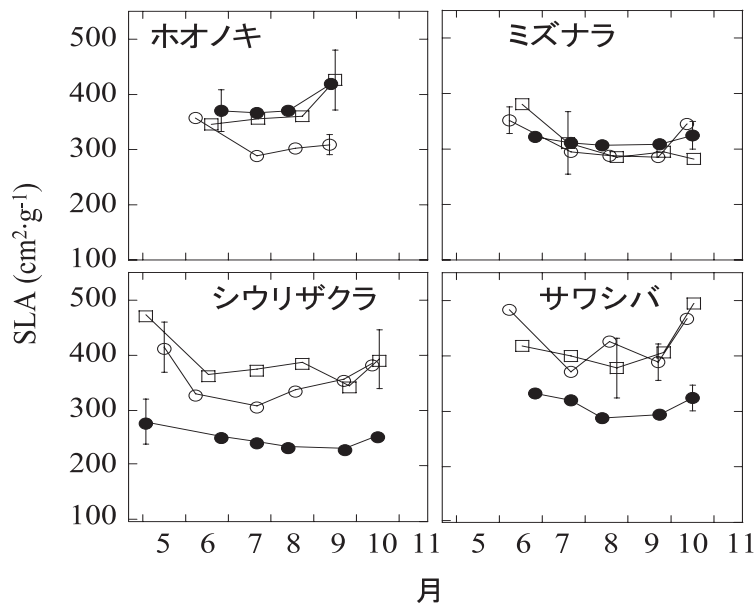


図2-9. 比葉面積 (SLA) の季節変化

n = 4, 縦棒は各年の測定値中の最大の標準誤差を示す。●：1999, ○：2000, □：2001である。
This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

激に増加したが、1999年と2001年では、ほぼ一定の値（1999年と2001年両年ともに $0.15 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} / \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ）を示した。

ホオノキ、シウリザクラ、サワシバでは、2000年に Chl/N 比が有意に高くなる傾向が見られた（ANOVA, ホオノキ $P < 0.01$, シウリザクラ $P < 0.05$, サワシバ $P < 0.01$ ）。

2-3-5. SLA の季節変化

すべての樹種において、SLA の値は7月から9月にかけてほぼ一定の値を示す傾向にあった。年次間の差はミズナラを除く3樹種でみられ、ホオノキでは2000年に最も低い値を示したのに対して、シウリザク

ラとサワシバでは1999年に最も低い値を示したが、ミズナラでは有意な差は見られなかった（ANOVA, ホオノキ $P < 0.01$, ミズナラ $P > 0.05$, シウリザクラ $P < 0.01$, サワシバ $P < 0.01$, 図2-9）。

2-3-6. 光合成系への窒素分配の季節変化

すべての樹種において、開葉期から林冠の閉鎖する8月に向かって集光性部分（ N_I ）への窒素分配の増加が見られたものの、光合成系への窒素分配の季節変化には4種それぞれに特徴的なパターンが見られた（図2-10）。ホオノキは6月から8月にかけて光合成系に投資される窒素のすべての割合が増加し、9月には減少するというパターンを示した。シウリザクラは、

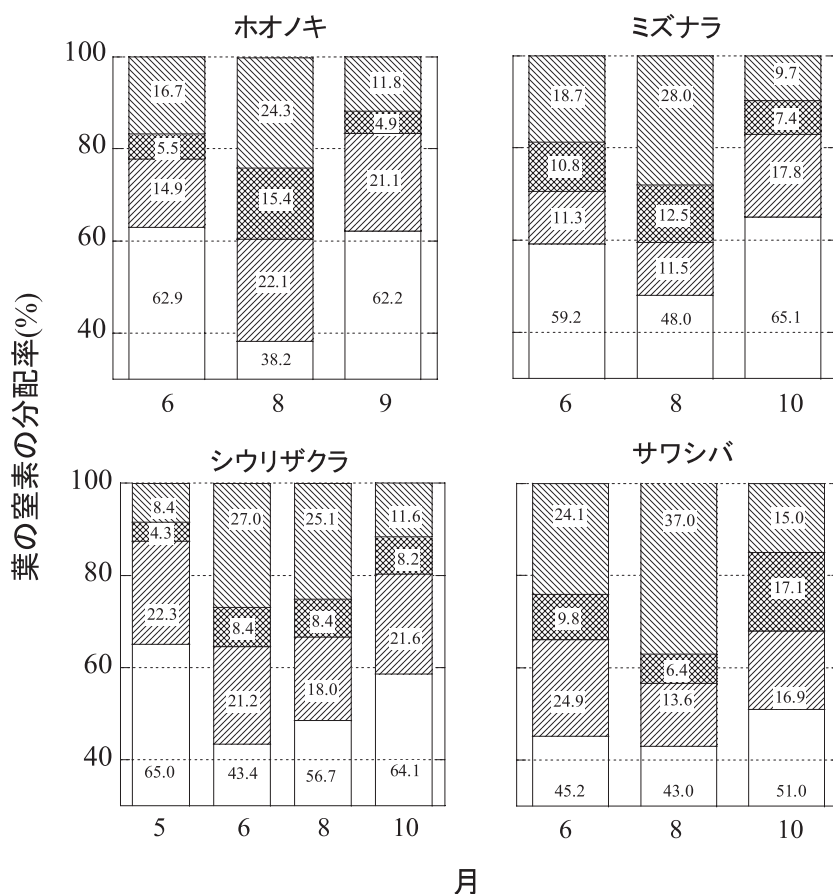


図2-10. 葉中窒素の分配率の季節変化

▨: 集光・光化学反応 (クロロフィルタンパク質複合体、光化学系 I, II への窒素分配),
 ▩: 電子伝達系および Rubisco を除くカルビンサイクルのタンパク質への窒素分配,
 ▨: Rubisco への窒素分配, □: その他である。

This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2004) with the permission of Blackwell Publishing in *Physiologia Plantarum*.

その生育の季節を通して約20%の窒素を Rubisco (N_{III}) に分配していた。サワシバでは6月に Rubisco に25%近い窒素を投資していたが、8月には13.6%に低下し、集光系への窒素の投資が37%と明瞭に増加していた。ミズナラは6月から8月にかけて11%の窒素を Rubisco に投資しており、10月には約18%に増加するパターンを示した。

2-3-7. 窒素と SLA の関係

SLA と面積当たりの窒素含有量の関係には負の相関関係が認められた (図2-11)。シウリザクラ、サワシバでは年次間で SLA が分離する傾向がみられ、ホオノキ、ミズナラではみられなかった。シウリザクラでは1999年に SLA が小さく、窒素濃度の高い葉を保持していたが、サワシバでは年次間の明瞭な差が見られなかった。

2-3-8. 窒素の再移動率と利用効率

すべての樹種において年次間でのばらつきが見られ、窒素の再移動率 (NMR) は1999年が最も高く、次いで2000年、2001年の順であった (表2-1)。樹種ごとの窒素の再移動率はホオノキで最も高く、次いでミズナラ、シウリザクラ、サワシバの順になった。ホオノキは面積当たり、乾燥重量当たり共に約45~70%の窒素が葉から樹体に回収され再移動していた。ミズナラは40~60%の窒素が再移動していた。シウリザクラでは15~40%の窒素を再移動していた。サワシバでは面積当たりと乾重当たりで窒素の再移動量は大きく異なった。どちらの場合も年変動はあるが、全体としての傾向は同じであり、乾重当たりでは1999年は約33%、2000年、2001年は約7%。面積当たりでは1999年が約46%、2000年は約23%、2001年は26%であった。

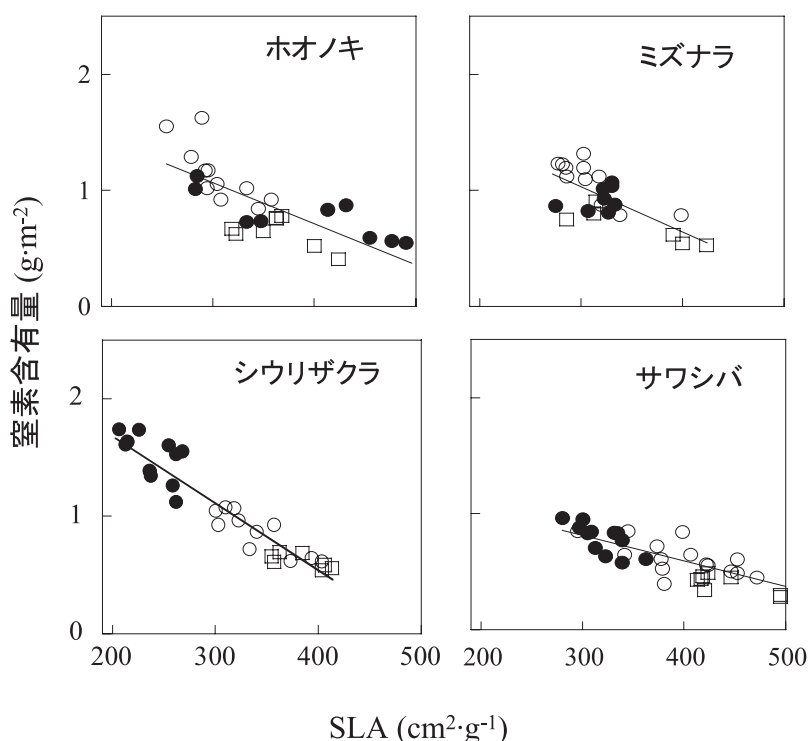


図2-11. 比葉面積 (SLA) と面積当たりの葉の窒素含有量 (N_{area}) の関係

回帰式; ホオノキ: $N_{area} = 2.01 - 0.0035SLA$, $r^2 = 0.55$,

ミズナラ: $N_{area} = 2.20 - 0.0039SLA$, $r^2 = 0.52$,

シウリザクラ: $N_{area} = 2.51 - 0.0049SLA$, $r^2 = 0.90$,

サワシバ: $N_{area} = 1.50 - 0.0023SLA$, $r^2 = 0.73$ 。

●: 1999, ○: 2000, □: 2001である。

This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

表2-1. 窒素の再移動量と光合成の窒素利用効率

樹種	測定年	窒素の再移動量		光合成の窒素利用効率	
		重量当り	面積当り	重量当り	面積当り
		(%)	(%)	(nmolCO ₂ ·mg ⁻¹ Ns ⁻¹)	(μmolCO ₂ ·g ⁻¹ Ns ⁻¹)
ホオノキ	99	68.8	59.1	6.62	4.02
	00	68.7	60.3	12.05	9.01
	01	46.6	43.9	13.32	12.42
ミズナラ	99	60.1	63.2	9.37	3.99
	00	42.8	68.8	12.30	5.60
	01	45.4	48.5	11.95	5.57
シウリザクラ	99	44.1	31.2	2.47	1.85
	00	42.0	23.8	4.59	2.05
	01	26.1	15.7	4.30	2.32
サワシバ	99	32.7	45.9	2.98	1.74
	00	6.7	23.8	2.92	1.44
	01	7.0	26.1	4.16	2.72

光合成の窒素利用効率 (PNU) は回帰直線の傾きから求めた。

This table is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

2-3-9. 窒素利用効率

すべての樹種で2001年の窒素利用効率が最も高かった(表2-1)。ホオノキの窒素利用効率が最も高く、シウリザクラとサワシバで低い傾向が見られた。窒素利用効率は年次間で大きな差が見られた。特に、ホオノキとミズナラにおいて、その違いは明瞭であった。

2-3-10. 窒素-光合成速度の関係

すべての樹種において面積当たりおよび乾重当たりの窒素-光合成の関係に年次間差が見られた(図2-12, 2-13)。年次間差はホオノキで大きく、シウリザクラやサワシバで小さかった。

2-4. 考 察

2-4-1. 葉の生物季節と光および窒素利用特性

3年間の季節変化の測定結果から、カラマツ不成績造林地に侵入・更新した落葉広葉樹稚樹は、季節的に大きく変化する光環境に対して、葉の生物季節(図2-3)やChlへの窒素の投資量を変える(図2-10)ことで、光環境に順化していたことが明らかになった。これらの結果は、冷温帯落葉広葉樹林を構成する樹木の遷移特性にも認められる(Bazzaz 1979, Küppers 1984a, Koike 1988)。すなわち、遷移後期種とされるシウリザクラとサワシバは、遷移中期種であるホオノキに比べて低い光合成速度の葉を長期間維持し、これ

に対して、ホオノキは、比較的高い光合成速度を示し、短い着葉期間を補償しているようで、ミズナラではこれらの中間の性質を示した。

落葉前の窒素の回収量を多くすることは、次年度の生存と成長に重要であるが、遷移後期種のサワシバでは窒素の再移動率が小さく、比較的高い窒素含有量の高い葉を枯葉の状態まで翌春の開葉時期まで維持した。これはサワシバの生育特性として、着葉期間を延ばす(図2-3)ことによって光合成作用をより長く営むことが生存に重要であることを反映すると考えられる。なお、枯葉が翌春まで枝に着いている現象はカシワ(*Quercus dentata* Thunb.)やアカナラ(*Quercus rubra* Linn.)などにも見られる現象でマレッセントと呼ばれる(Koike 2004)。これに対して、ホオノキは着葉期間の短さ(図2-3)を、高い光合成速度(図2-6)と高い窒素の再移動率(表2-1)で補償することによって生育していると考えられる。

Chl/N比は、上層木の林冠の閉鎖とともにホオノキやシウリザクラで増加した(図2-8)。これらの樹種では、林冠が閉鎖し、林床が弱光条件に変化することに対して、高い順化能力を示していると考えられる。8月下旬から9月にかけてホオノキで見られたChl/N比の増加は、葉の老化によるものと考えられた。これはChlが他のタンパク質に比べて分解が遅く(Makino et al. 1983)、ホオノキの窒素の再移動量

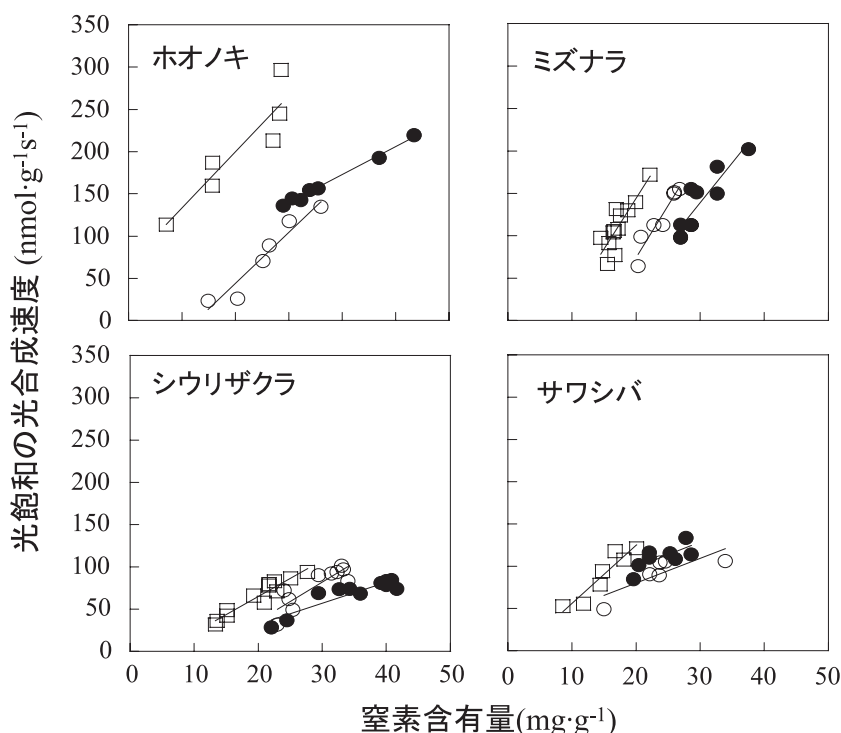


図2-12. 乾重当りの葉の窒素含有量 (Nmass) と光飽和の光合成速度 (Pmass) の関係

光合成速度は葉温25℃, CO₂濃度360ppmの条件下で測定。●: 1999, ○: 2000, □: 2001である。
 回帰式: ホオノキ: (1999: $P_{mass} = -26.20 + 6.62N_{mass}$, $r^2 = 0.78$, 2000: $P_{mass} = -197.46 + 12.05N_{mass}$, $r^2 = 0.81$, 2001: $P_{mass} = -66.42 + 13.32N_{mass}$, $r^2 = 0.58$), ミズナラ: (1999: $P_{mass} = -142.11 + 9.37N_{mass}$, $r^2 = 0.79$, 2000: $P_{mass} = -171.65 + 12.3N_{mass}$, $r^2 = 0.68$, 2001: $P_{mass} = -94.64 + 11.95N_{mass}$, $r^2 = 0.74$), シウリザクラ: (1999: $P_{mass} = -17.05 + 2.47N_{mass}$, $r^2 = 0.82$, 2000: $P_{mass} = -55.94 + 4.59N_{mass}$, $r^2 = 0.74$, 2001: $P_{mass} = -20.99 + 4.30N_{mass}$, $r^2 = 0.92$), サワシバ: (1999: $P_{mass} = 39.01 + 2.98N_{mass}$, $r^2 = 0.53$, 2000: $P_{mass} = 21.35 + 2.92N_{mass}$, $r^2 = 0.66$, 2001: $P_{mass} = 18.54 + 4.16N_{mass}$, $r^2 = 0.70$)。
 This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

が高いことから、Chl以外の光合成系タンパク質の分解が進み、葉から樹体に窒素が再移動したため、Chl/N比が高くなったと考えられる。同様の傾向は2001年のサワシバでも認められた(図2-8)。

2-4-2. 光合成系への窒素分配

林冠閉鎖後の集光系への窒素分配の増加は4樹種ともに見られたが(図2-10)、この現象は、弱光条件下で炭素固定能を高めるのに重要であり(Evans and Seemann 1989, Pons & Pearcy 1994, Lei et al. 1996), また、このような窒素分配の変化は、光環境の変化に対する順化として非常に重要である(Niinimets and Tenhunen 1997)。

ホオノキでは6～8月のSLAに明瞭な変化はみ

られなかった(図2-9)が、光合成速度の季節変化(図2-6)と窒素分配のパターン(図2-10)が一致していて、光合成系への窒素分配が大きく増大していた。このことから光合成系への窒素分配の増加が、8月の高い光合成速度に強く関与していると考えられる。シウリザクラではRubiscoに約20%の窒素が投資されていたのに(図2-10)、高い光合成速度は見られなかった。この原因として電子伝達系への窒素の分配が小さかった(図2-10)ことなどが考えられる。これは光合成速度がRubisco量だけに強い影響を受けるのではなく、Rubiscoの活性や電子伝達系、そして葉の形態による二酸化炭素の拡散効率といった様々な要因の影響を受けること(Terashima and Evans 1988, Hikosaka 1996, Makino et al. 1994)を示唆している。

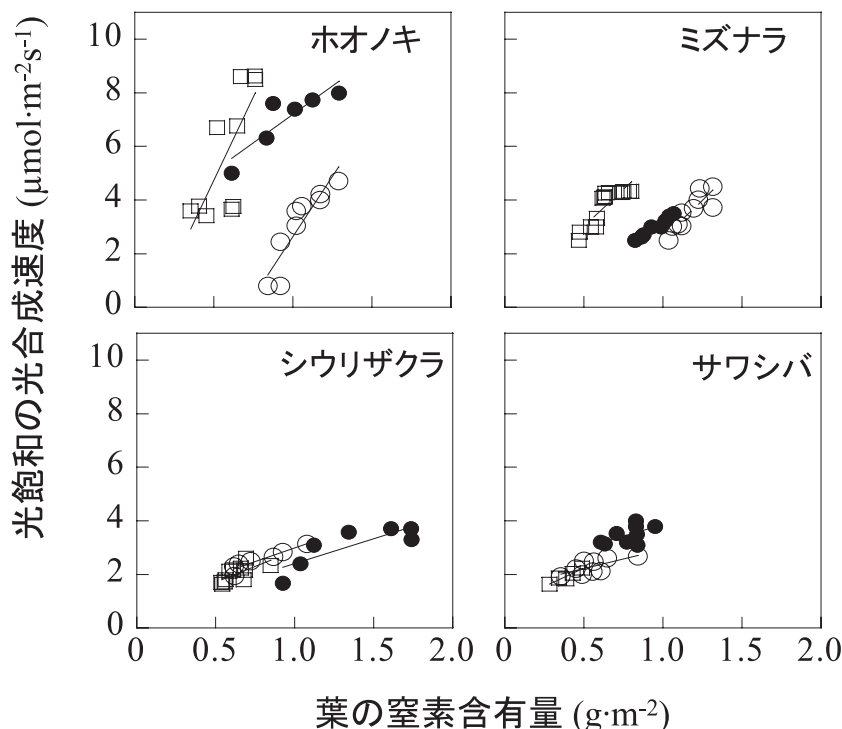


図2-13. 面積当りの葉の窒素含有量 (Narea) と光飽和の光合成速度 (Psat) の関係

光合成速度は葉温25℃, CO₂濃度360ppmの条件で測定。●: 1999, ○: 2000, □: 2001である。

回帰式; ホオノキ: (1999: $P_{area} = 2.96 + 4.22N_{area}$, $r^2 = 0.78$, 2000: $P_{area} = -6.37 + 9.01N_{area}$, $r^2 = 0.81$, 2001: $P_{area} = -1.48 + 12.42N_{area}$, $r^2 = 0.58$), ミズナラ: (1999: $P_{area} = -0.80 + 3.99N_{area}$, $r^2 = 0.96$, 2000:

$P_{area} = -3.01 + 5.60N_{area}$, $r^2 = 0.68$, 2001: $P_{area} = -0.21 + 5.57N_{area}$, $r^2 = 0.74$), シウリザクラ: (1999:

$P_{area} = 0.56 + 1.85N_{area}$, $r^2 = 0.82$, 2000: $P_{area} = -0.94 + 2.05N_{area}$, $r^2 = 0.74$, 2001: $P_{area} = 0.56 + 2.32N_{area}$, $r^2 = 0.92$), サワシバ: (1999: $P_{area} = 2.12 + 1.74N_{area}$, $r^2 = 0.53$, 2000: $P_{area} = 1.49 + 1.44N_{area}$, $r^2 = 0.66$, 2001: $P_{area} = 0.87 + 2.72N_{area}$, $r^2 = 0.70$)。

This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

サワシバでは、林床での光強度が弱くなる6月から8月にChlに窒素を20%以上分配し(図2-10)、集光系に投資することで弱光環境に順化していると考えられる。また降霜に遭うまで光合成速度を維持できる要因のひとつに電子伝達系への窒素分配の増加(図2-10)が考えられる。これらに対してミズナラが9月下旬まで高い光合成速度を維持できた(図2-6)のは、生育の後期に向かってRubiscoへの窒素分配が増加すること(図2-10)が一因であると考えられる。

2-4-3. 窒素-光合成関係の年次変動の原因

光合成能力は、葉の生理的機能および葉の窒素含有量と密接に関係しており(Evans 1989, Makino et al. 1988, Hikosaka and Hirose 2000), 葉の構造は葉内でのCO₂の拡散に強い影響を与え(Koike 1988, 寺

島1999, Terashima et al. 2001), 葉内CO₂の拡散抵抗の影響はRubiscoの活性に大きな影響を与える。そこで光合成速度がRubiscoの活性によって制限されない光・CO₂飽和時の光合成速度を比べることで、葉の構造がCO₂の拡散に与える影響についても評価(Makino et al. 1994)を行った(図2-14)。その結果、PNUEにおいてみられた年次間による窒素-光合成速度のばらつきは見られなかった。このことから光飽和の光合成速度やP_{sat}-N関係に見られた年次間の違いには、SLAの違いによるCO₂の拡散過程を介したRubisco活性の違いが、最大光合成速度に強い影響を与えていたことが考えられる。このようなSLAの変化が起こった原因として、展葉時の気温(特に最高気温)の影響が考えられる。葉の構造を代表するSLA

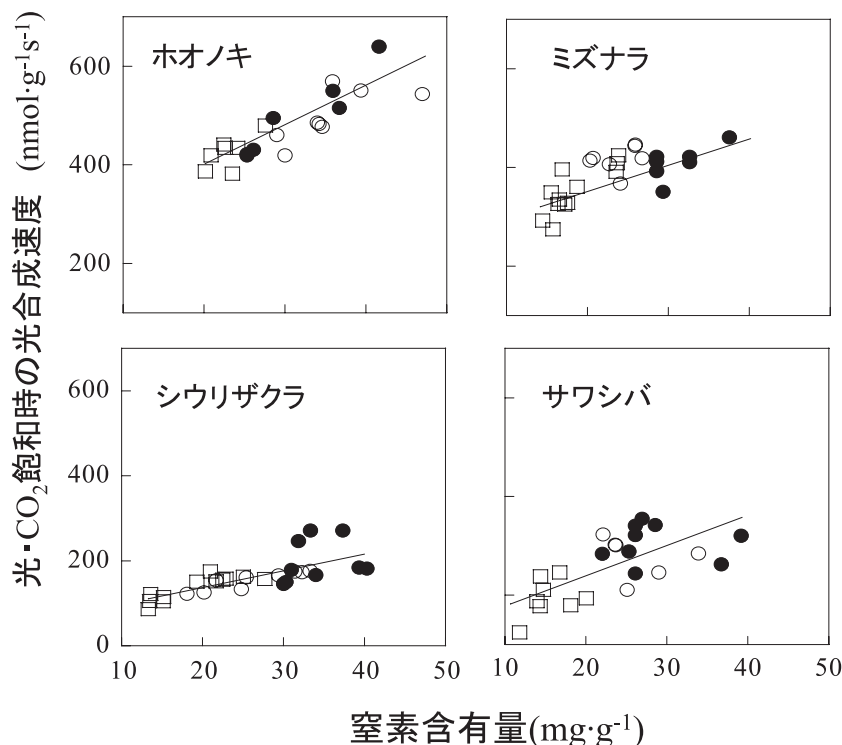


図 2-14. 葉の窒素含有量と光・CO₂飽和時の光合成速度の関係

光合成速度は葉温25℃，葉内CO₂濃度900ppmの条件で測定。●：1999，○：2000，□：2001である。
 回帰式；ホオノキ： $P_{mass} = 236.43 + 8.19N_{mass}$ ， $r^2 = 0.63$ ，ミズナラ： $P_{mass} = 224.15 + 5.36N_{mass}$ ， $r^2 = 0.66$ ，
 シウリザクラ： $P_{mass} = 55.43 + 4.10N_{mass}$ ， $r^2 = 0.56$ ，サワシバ： $P_{mass} = 114.73 + 6.13N_{mass}$ ， $r^2 = 0.49$ 。
 This figure is adopted from Kitaoka and Koike (2005) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

は、開葉時期の気温や降水量に影響を受ける (Biscoe and Gallagher 1977, Koike 1995)。通常、SLAは降水量や気温と相関関係があり、降水量が少なく気温が高い気象条件で、厚い葉が形成される (Niinemets 2001, Larcher 2003)。このため、春先に、例年に比べて平均最高気温が約4℃高くなった1999年には、厚い葉が形成された (図2-9)と推測される。この傾向はシウリザクラやサワシバにおいて特に明瞭に見られた。

さらに、気温の変化によって、葉の構造の変化によるCO₂拡散以外の要因も変化することが考えられる。成長期における平均気温が窒素利用効率 (PNUE) に影響を与える例として、イネ (*Oryza sativa* L.) では、生育温度が異なると、葉の窒素量とともに窒素当たりのRubisco量にも変化が見られ、特に、大気の

CO₂濃度 (約360ppm) の状態で差が大きくなること が指摘されている (Makino et al. 1994)。このため生育温度の年次間での変動が、光合成速度の年次変動をもたらした一因と考えられる。

一方、地温が上昇すると土壌の微生物等の活動が促進され (例えば Wang et al. 2001, Qu et al. 2004)、落葉落枝として林床へ供給された有機態窒素の分解が進んで、植物が利用できる窒素の量も変化すると推察される。これらの複雑な相互作用が関係して、本研究で見られた光合成速度の年次変動や、窒素-光合成関係においてみられた年次間のばらつきを引き起こしたと考えられる。すなわち光合成速度の年次変動は、主に気温による葉の構造と樹体の変化と、それを取り巻く環境の変化を通じて、個葉レベルでの生理的特性が変化したために生じたと考えた。

第3章 乾燥が葉の形態と光合成速度に与える影響

3-1. はじめに

第2章の結果から、光合成速度の年次変動の要因としてSLAの変化の影響が考えられた。これまでの研究から、開葉時の高い気温によって大気飽差が増大することや、利用できる水分量が葉の展開速度に影響し、その結果、比葉面積（SLA）が小さくなることが報告されている（Tardieu et al. 1999）。また、開葉時期の乾燥が葉の機能や構造に影響を与えることは、熱帯林や温帯林の樹木で報告されており（Phillips and Riha 1993, Ellsworth 2000）、乾燥した条件に育つ樹木ほどSLAは小さく、保水力が高いことが知られている（丸山1996）。従って、乾燥処理によってSLAが小さく、厚い葉が形成されると、好条件下では面積当たりの光合成速度が高くなることが予想される。

そこで本章では、供給される水を制限し、葉の展開時期の乾燥が稚樹の光合成能力に与える影響を明らかにすることを目的に実験を行った。

3-2. 材料と方法

2002年4月に、4種（ホオノキ・ミズナラ・シウリザクラ・サワシバ）の苗木を北大苫小牧研究林にて掘り取り、直ぐに9号鉢（直径26cm；10リットル）に植え、葉の展開前から落葉までの期間、北大札幌研究林実験苗圃の全天条件で育成した。植付け時の苗高は20～30cm、3～4年生であった。灌水は鉢の水分状態を確認して、過度な乾燥状態にならないように実施した。肥料としては、総合肥料のハイポネックス1000倍希釈液を、各鉢に250mlずつ2週間に1回の割合で与えた。このようにして生育させた材料（各樹種10本ずつ）を、2003年4月の開葉前に森林総合研究所北海道支所のガラス温室に設置し、乾燥処理を行った。この温室の温度制御方法は太友ら（1988）に詳しい。なお、最高気温は快晴時には室内温度が温室外に比べると約5℃上昇した。

土壌の乾燥の度合いを評価するために、石膏性の土壌含水率センサー（5210fl, Soil moisture equipment Corp. California, 米国）を用いて土壌含水率の測定を行った。乾燥処理に供した個体は土壌含水率が約20%まで低下したところで、ビニル袋で覆いをかけて過度の乾燥を防いだ。この20%という値は、苫小牧のカラマツ林における観測値から設定した（北岡ら、

未発表）。土壌の水分状態の確認は3日に1回行ない、含水率が20%以下に乾燥した時には、1回当たり500mlの水を灌水した。灌水の後はビニル袋の覆いを外し、速やかに含水率を約20%まで乾燥させた。対照に用いた個体は、約50%の値を示すように土壌水分を調節した。乾燥処理個体は展葉を確認後、さらに30日間の乾燥処理を行った。その後は対照と同じように2ヶ月間灌水を行ない生育させた。

光合成速度の測定は、乾燥処理終了直後の30日後、その後、灌水を始めてから40日目になる開葉後70日後の2回行なった。光合成速度の測定はLI-6400（Li-Cor社 米国）を用い、光源として青色光を含むLED光源（LI-6400-02B, Li-Cor社 米国）を用いた。測定時のCO₂濃度は360ppm、葉温25℃また飽差は1.2kPaとした。測定の終わった葉から1cm²のディスクを3枚打ち抜き、60℃で48時間乾燥させ、SLAと窒素含量の分析（NCアナライザー、N-C900、島津、京都）に供した。

3-3. 結 果

3-3-1. 土壌の乾燥状態

乾燥処理開始後、約2週間で乾燥処理の含水率は約20%に達した。展葉が進むにつれて灌水と乾燥の間隔は短くなった（図3-1）。

3-3-2. SLAの変化

乾燥処理を開始してから、30日後には、サワシバを除く3樹種では、乾燥処理と対照で葉のSLAに違いが見られなかったが、サワシバではSLAが乾燥処理で有意に小さかった（t検定、 $P < 0.05$ 、図3-2）。葉の展葉が完全に終わり、葉数も安定していた70日後には、ホオノキとミズナラ、サワシバでSLAの有意な低下が見られた（t検定、ホオノキ： $P < 0.01$ 、サワシバ： $P < 0.01$ ）。

3-3-3. 光合成速度

乾燥処理終了直後の結果では、ホオノキとサワシバ以外の樹種では乾燥処理と対照との間で、面積当たりの光飽和の光合成速度（ P_{sat} ）に差は見られなかった（t検定、ホオノキ： $P < 0.01$ 、サワシバ： $P < 0.05$ 、図3-3）。しかし、70日後には、シウリザクラを除く3樹種で P_{sat} に有意な差が見られた（t検定、ホオノキ： $P < 0.01$ 、ミズナラ： $P < 0.01$ 、サワシバ： $P < 0.05$ ）。ホオノキ、ミズナラ、サワシバでは、

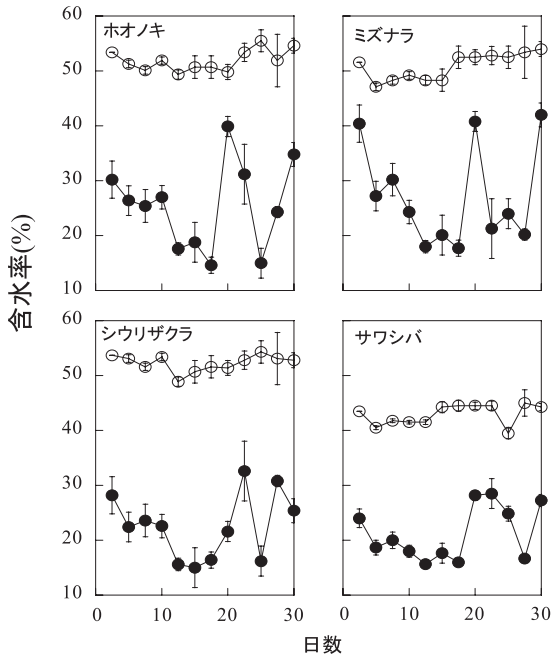


図3-1. 乾燥処理による土壌水分の変化

n = 4, 縦棒は標準誤差を示す。○：対照, ●：乾燥処理である。

乾燥処理の個体で、対照に比べて光合成速度が有意に大きかった。一方、シウリザクラでは70日後でも光合成速度に処理間での有意な差は見られず、乾燥処理、対照の個体ともに約 $3.5\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ であった。

乾燥処理終了直後の乾重当たりの光合成速度は $80\text{--}125\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ であった（図3-4）。全樹種で、乾燥処理と対照の個体の間に有意差は見られなかった。70日後にはホオノキとミズナラで光合成速度に有意な差が見られたが、シウリザクラとサワシバでは見られなかった（t検定、ホオノキ： $P < 0.01$, ミズナラ： $P < 0.05$ ）。ホオノキの乾燥処理の光合成速度は約 $270\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ であったのに対して、対照の個体では約 $230\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ であった。ミズナラは対照の個体では光合成速度が約 $170\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ で、乾燥処理の個体の光合成速度は約 $200\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ であった。シウリザクラは乾燥処理、対照の個体ともに $100\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, サワシバは乾燥処理、対照ともに約 $180\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ であった。

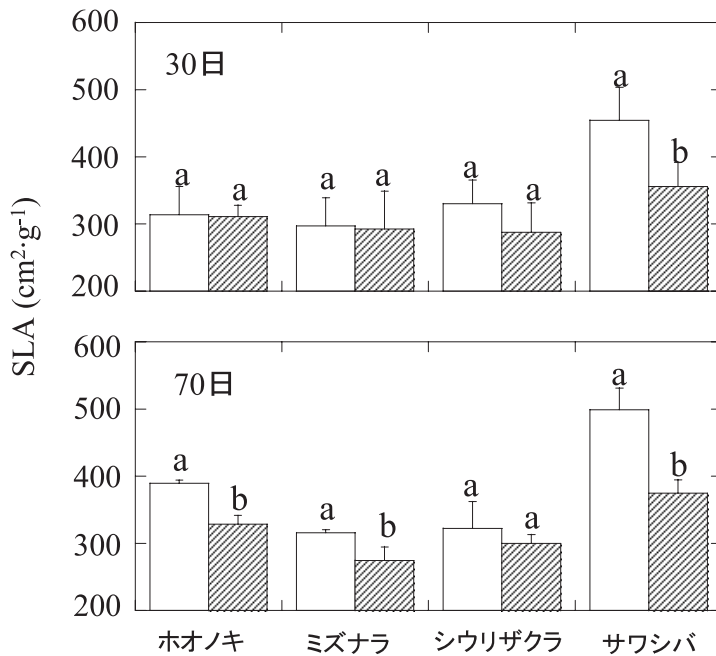


図3-2. 比葉面積 (SLA)

n = 4, アルファベットの違いは樹種内で乾燥処理と対照に統計的に有意な差があることを示す（t検定）。縦棒は標準誤差を示す。□：対照, ▨：乾燥処理である。30日目, 70日目はそれぞれの測定日を示す。

3-3-4. 葉の窒素含有量

サワシバ樹種において、乾燥処理30日後の葉の窒素含有量には、乾燥処理と対照の個体間で差が見られなかった(サワシバ: $P < 0.05$, 図3-5)。しかし、70日後にはホオノキとサワシバにおいて、葉の面積当たりの窒素含有量が、乾燥処理で高くなった(t 検定, $P < 0.01$)。葉の乾重当たりの窒素含有量は、乾燥処理終了直後はすべての樹種において、乾燥処理と対照の個体間で有意な差が見られなかった(図3-6)。しかし、70日後にはホオノキとミズナラの乾燥処理で、葉の窒素含有量は有意に大きかった(t 検定, $P < 0.05$)。

3-4. 考 察

乾燥処理70日後では、シウリザクラを除くホオノキ、ミズナラ、サワシバにおいてSLAの明瞭な低下が見られた(図3-2)。また、ホオノキとサワシバで面積当たりの窒素含有量が増えて(図3-5)、シウリザクラ以外の3樹種でPsatが増加するという傾向が見られた(図3-3)。ホオノキをはじめ3樹種では、予想したように、開葉時期の乾燥によって厚くてSLAの小さい葉が形成され、その結果、面積当たり

の窒素含有量が増加したと考えられる。

最も顕著な反応を示したのはサワシバであった。この樹種では、面積当たりの光合成速度は乾燥処理で対照の個体よりも有意に高かったが(図3-3)、乾重当たりでは処理間で光合成速度に有意な差が見られなかった(図3-4)。このことは、サワシバの処理間でのSLAの差が大きい(図3-2)ためと考えられる。

シウリザクラとサワシバは遷移後期樹種であるが、両樹種の乾燥処理に対する反応が大きく異なった。乾燥処理によってSLAの明瞭な低下がサワシバでは見られたが、シウリザクラでは見られなかった(図3-2)。この原因のひとつとして、樹種の持つ生育特性が反映されていると考えられる。サワシバは、近縁種であるアカシデ(*Carpinus laxiflora* (Siebold et Zucc.) Blume)よりも、乾燥ストレスに弱く、乾燥条件では葉の水ポテンシャルや光合成速度の明瞭な低下が見られ、サワシバはアカシデよりも湿気を帯びた土地を好んで生育することが明らかにされている(Park and Morikawa 2002)。また、サワシバの開葉の時期は、シウリザクラの開葉から約2週間遅れる。これに対して、シウリザクラでは、春先の乾燥が始まる前に他の植物に先駆けて一早く開葉する(図2-3)。このよう

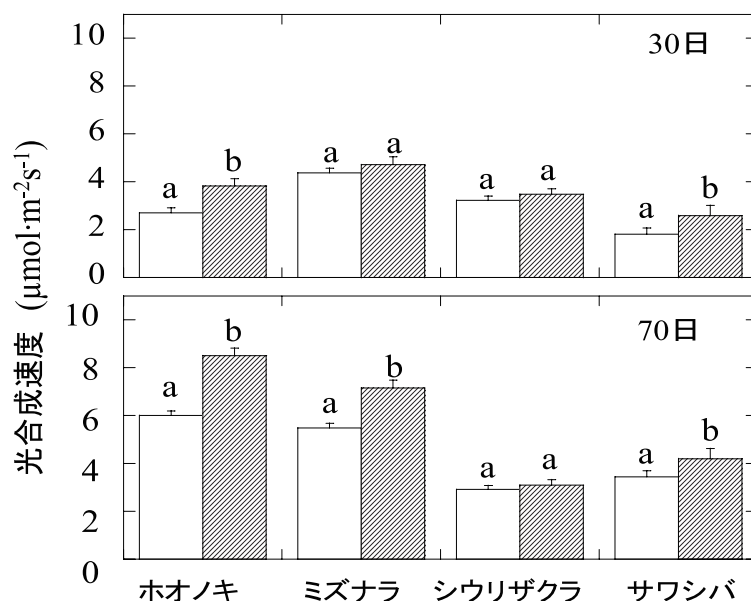


図3-3. 面積当りの光飽和の光合成速度

n = 4, アルファベットの違いは樹種内で乾燥処理と対照に統計的に有意な差があることを示す (t 検定)。縦棒は標準誤差を示す。□: 対照, ▨: 乾燥処理である。

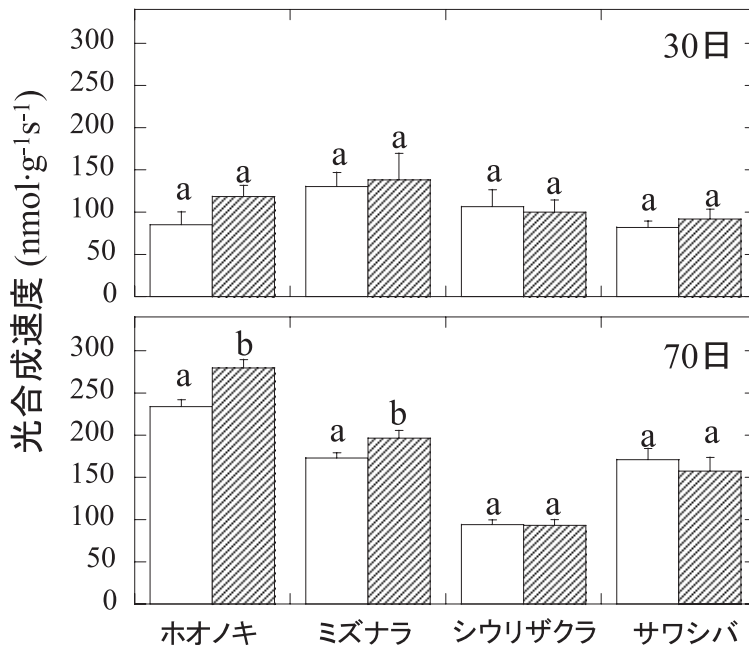


図3-4. 乾量当りの光飽和の光合成速度

n = 4, アルファベットの違いは樹種内で乾燥処理と対照に統計的に有意な差があることを示す (t 検定)。縦棒は標準誤差を示す。□: 対照, ▨: 乾燥処理である。

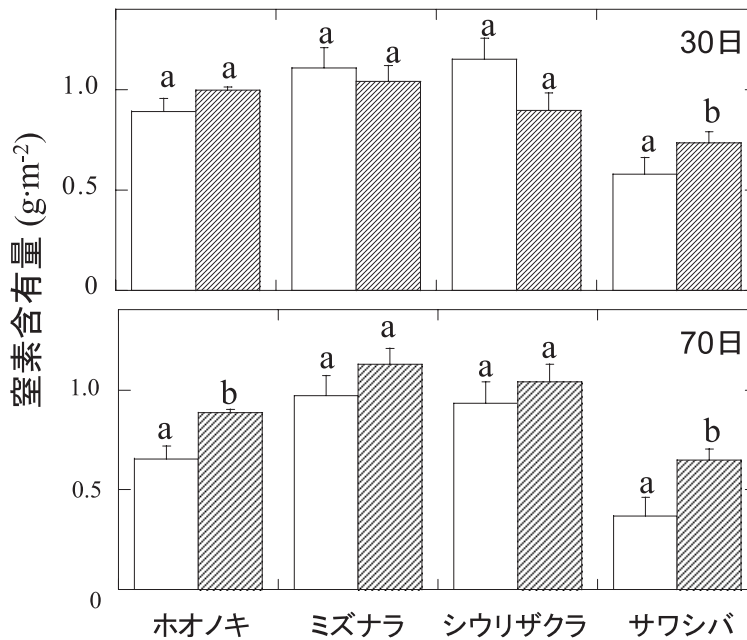


図3-5. 面積当りの葉の窒素含有量

n = 4, アルファベットの違いは樹種内で乾燥処理と対照に統計的に有意な差があることを示す (t 検定)。縦棒は標準誤差を示す。□: 対照, ▨: 乾燥処理である。

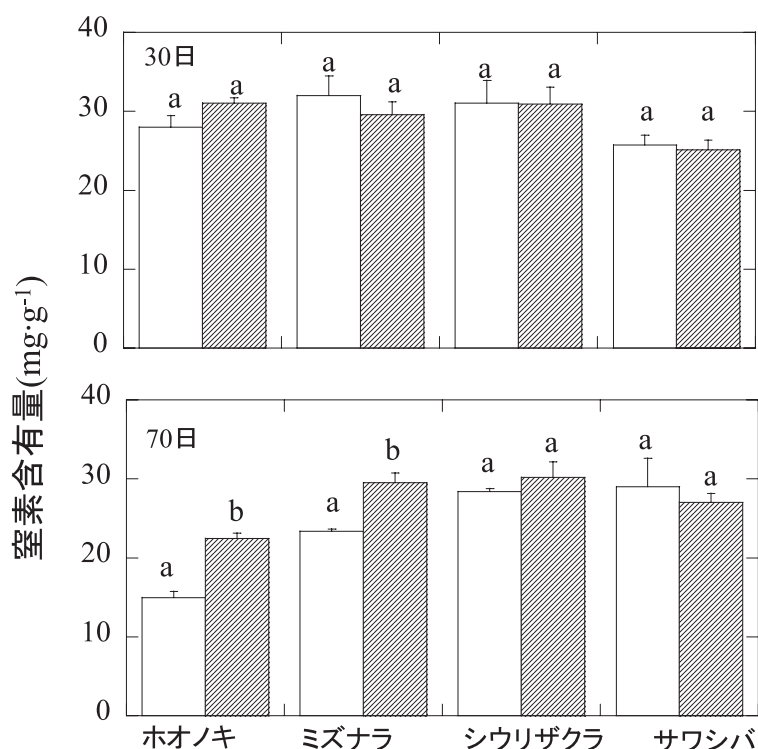


図3-6. 乾重当りの葉の窒素含有量

n = 4, アルファベットの違いは樹種内で乾燥処理と対照に統計的に有意な差があることを示す (t 検定)。縦棒は標準誤差を示す。□: 対照, ▨: 乾燥処理である。

な乾燥に対する感受性の違いや開葉時期の違いが、同じ遷移後期種であるサワシバとシウリザクラでも、乾燥処理に対する反応が大きく異なった原因のひとつとして考えられる。

第4章 伐採による林内の環境の変化と前生稚樹の環境応答

4-1. はじめに

カラマツ林内の落葉広葉樹の前生稚樹は、着葉期間や窒素の利用の仕方を変えることで、季節的に大きく変化する光環境に対して順化していることが明らかになった (2章)。

林床の光環境の変化は、カラマツの伐採や、枯死によるギャップの形成によっても生じる。これまでの光環境の変化を想定した実験の多くは、大規模な操作実験が困難であったこともあり、被陰格子やポット苗を用いて行われてきた (Koike 1986, Naidu and De-Lucia 1998, Kitao et al. 2000, Yamashita et al. 2000)。

しかし、被陰格子を用いた実験では、林床の光質を再現できないことや、ポット苗を用いる実験では、根系の発達がポットサイズによって制限される可能性がある。

さらに、伐採によって、光環境だけでなく、気温、土壤水分環境、林床の二酸化炭素 (CO_2) 濃度なども変化することが予想される (Qu et al. 2004)。そこで、本研究では、北海道で広く実施されている冬山造材をカラマツ人工林において行ない、伐採による林内環境の変化と、それに対する落葉広葉樹前生稚樹の応答、特に光利用特性についての応答能力を解明することと、現行の施業法に生理生態学的視点からの評価を加えることを目的に実験を行った。

天然更新した落葉広葉樹稚樹の育成を目的とした上層木であるカラマツの伐採は、カラマツ林に対する人為攪乱と考えることができる。攪乱によって樹木が利用できる光や資源は大きく変化する (Bazzaz 1996)。カラマツ林に侵入した広葉樹稚樹には、樹種

に固有の開芽や落葉時期等の葉の生物季節に特徴があり、異なる光や窒素利用特性を持つことから (Kitaoka and Koike 2004)、攪乱に対する応答は樹種によって異なることが予想される。

攪乱に対する個葉レベルの応答として、形態面では光環境に応じて柵状組織数や葉の厚さ（比葉面積：SLA）や大きさを変えること、機能面からの応答としては葉のクロロフィル（Chl）量やその構成比（Chla/b）を変えることが注目される（北岡ほか2003）。これらの応答反応は樹種によって異なる。春先の短期間に当年の伸長を完了するミズナラなどの一斉開葉タイプの樹木には、前年の光環境の影響下で葉原基を分化（前形成）させる樹種があり（Koike et al. 1997）、前年の光環境が暗いと、葉が薄く、暗環境に適した形態になっており、攪乱後の強い光を十分に利用できない可能性がある。このように形態面での制約がある場合、攪乱に対して、葉の光合成系への窒素の分配の仕方やChl量とその組成を変えて対応する樹種がみられる（Kimura et al. 1998, Koike et al. 1997）。

ホオノキは比較的明るいところに生育する遷移中期種であり、一斉＋順次型の開葉パターンを示す（Kikuzawa 1983）。このような樹種では、順次開葉する葉によって伐採後の光環境に順化し、高い光合成速度を示すことが予想される。これに対して、一斉開葉型の樹木であるシウリザクラ、サワシバ、ミズナラでは、Chl量や組成を変えて速やかな応答をすることによって、柵状組織数などの形態面の制約を補償すると予想される。さらに一斉開葉型の樹木でも、伐採後2年目には、伐採後の強い光環境に応答して、厚い葉や柵状組織の発達した葉が形成されることが予想される。また、このような葉の形態レベルの応答には、樹種ごとの光利用特性や樹種の持つ生物季節学的な特徴が反映されと考えられる。

植物の成長を大きく規定するもうひとつの要因として、光合成能力と強い結びつきのある窒素があげられる。森林生態系における窒素の動態は伐採によって大きく変化する（堤1987）。伐採により生じた枝条の分解によって、土壤中の硝酸態窒素の量は一時的には増えるが、その多くは雨水に溶けて流出し、結果として林地内の窒素は減少する（戸田2000）。その一方で、近年、社会的な問題にもなっている酸性沈着物による窒素酸化物の森林への影響も懸念される。伐採によって窒素沈着物が直接林床に供給されるようになり、施肥の役目を果たすことが予想される。また、窒

素は光合成系タンパク質の増加を促進し、葉の構造も変化させる（長南1983）。このため森林生態系に流入する窒素は、伐採後の光環境への順化を促進すると考えられる。

これらの予想を検証するために、林内に伐採と窒素施肥を組み合わせた試験地を設け（図4-1）、葉の生物季節に特徴のあるホオノキ、ミズナラ、シウリザクラ、サワシバの4樹種について、最大光合成速度、葉の窒素量、比葉面積（SLA）、さらに葉の解剖学的特性について調べた。

また、伐採後の環境に対する落葉広葉樹の応答については、個葉レベルの応答とともに、葉と枝の集合体であるシュートレベルでの応答にも着目される（Hiura 1998, 菊沢1999）。シュートは環境条件によるストレスを受け、それに対する反応が明瞭であるとされ（小池1998）、ストレスの影響が顕著であると考えられる。そこで本研究では、伐採後の環境に対するシュートの応答についても注目し、伸長量と直径成長を明らかにすることで、個体レベルの反応を評価する手がかりとした。

4-2. 材料と方法

調査地は北大苫小牧研究林の50年生（2003年現在）のカラマツ人工林である（立木密度：430本・ha⁻¹、平均樹高：10.5m、平均胸高直径：21.6cm）。2001年12月に伐採を行ない、同じ林班内に伐採区（25m×25m×3反復）と対照区（以下林床区、25m×25m×3反復）を設けた（図4-1）。伐採は胸高直径10cm以上のカラマツについて行った（図4-1）。伐採したカラマツの枝条は長さ50-60cmに切り分け、林内に残した。

伐採区と林床区のそれぞれ半分の面積に窒素施肥を行ない、合計4処理区（林床区、林床＋施肥区、伐採区、伐採＋施肥区、各処理区：25m×12.5m×3反復）を設けた。施肥区は硫酸（(NH₄)₂SO₄）を60kg・ha⁻¹、植物の開葉が始まる前の4月初旬に散布して設定した。硫酸の散布は2002年と2003年の2年間行なった。この肥料はアンモニア態窒素であるため、土壌での滞留時間が比較的長いことと、酸性沈着物を想定したため亜硫酸（SO₂）を含むことが特徴である。

4-2-1. 林内環境の調査方法

光環境の測定は、2章で光環境の季節変化を求めた時と同じ方法を用いて、相対光合成有効放射束密度（rPPFD）の季節変化を、2002年に林床区と伐採区で

測定した。CO₂濃度の垂直分布の測定には、工事用足場を利用して作成した自立型タワー（12m）を用い、自作した6点式の携帯型ガス分析装置（ダルトン製、北海道）によって計測した（小池ほか2001）。CO₂のサンプリング高は、地際付近を地上20cmとし、以後2m間隔で2m, 4m, 6m, 8m, 12mとした。サンプリングは各高さ3分間で6点測定したのち、約40分停止させた。データロガーは記録前後10秒間のデータを廃棄し、残りを記録するように設定した。

土壌呼吸速度の測定は、自作した6点式の土壌呼吸測定装置（ダルトン製、北海道）を用い、60分間隔で自動測定を行った（北岡ほか2002）。設定した時間になるとタイマーにより約5分間、センサーのランニングを行ない、その後、チャンバーを閉鎖する前のCO₂濃度を測定して外気の数値としてロガーに記録し、以後約5分間、1分間隔で土壌呼吸速度の測定を行なう仕組みである。土壌水分の測定にはDecagon社のECH20（EC-20, Decagon社, Washington, 米国）を用い、地表から10-20cmの深さの土壌水分を1時間間隔で連続測定した。

植生調査は2001年の夏、および2002年夏に行った。被度の記載は森林立地調査法（森林立地調査法編集委員会1999）に従った。土壌のpHと窒素含有量は、土壌環境分析法（土壌環境分析法編集委員会1997）に従

って分析を行った。窒素含有量の測定は風乾させた土壌をN-Cアナライザー（N-C 900, 島津, 京都）を用いて分析した。

4-2-2. 落葉広葉樹稚樹の環境応答の調査方法

a. 材 料

林床に生育する5-8年生の樹高約1.3mの稚幼樹群から、一斉開葉タイプで開葉時期の早いシウリザクラ、落葉の遅いサワシバとミズナラ、そして、一斉+順次開葉型で開葉時期が遅く、葉の寿命の短いホオノキを対象とした。調査個体数は、それぞれの樹種について、一処理当たり9個体（3個体×3反復）を測定した。

b. シュートの伸長成長と肥大成長の評価

伐採区と林床区の材料について、2000年から2003年の4年間、シュートの伸長成長と肥大成長を測定した。伸長成長量の測定は金属製のスケールを用いて行ない、肥大成長の測定はデジタルノギスを用いて測定した。肥大成長の測定は開葉前の4月に、伸長成長の測定は、成長の停止した11月上旬に行った。

c. 光合成特性の測定方法

光合成速度の測定は7月から8月に行った。開放

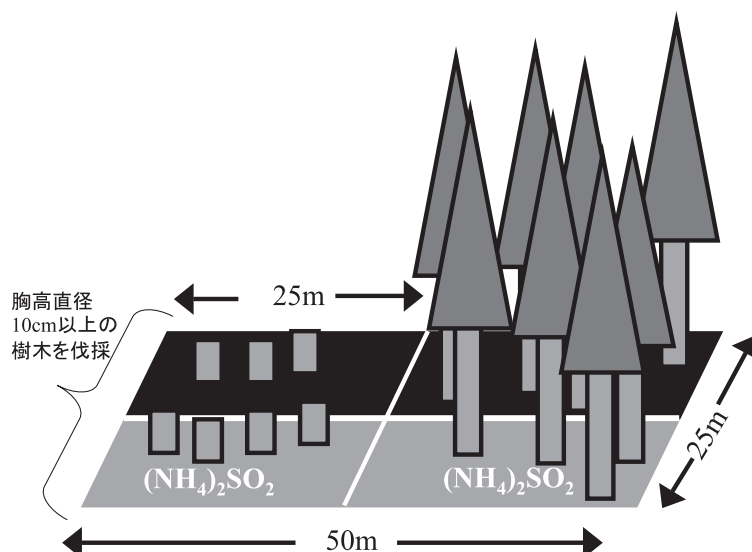


図4-1. 試験地の概略

カラマツ人工林（50m×25m）のうち、半分の面積（25m×25m）を2001年12月に伐採した。図中の(NH₄)₂SO₄は硫酸を散布したことを示す。2002年、2003年4月に硫酸を60kg・ha⁻¹散布した。このような試験地を3ヶ所設置した。

系の同化箱法 (LI-6400, Li-Cor 社 米国) を用い、葉温 25°C 、 CO_2 濃度 360ppm で、各樹種3個体以上測定した。光源は青色光を含む付属LED光源 (6400-02B, Li-Cor 社 米国) を用いた。第2章で明らかになったように (図2-4)、光飽和域が樹種によって異なる。このためPPFDを $800\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (林床区, 林床+施肥区) と $1300\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (伐採区, 伐採+施肥区) に設定して、光飽和の光合成速度 (Psat) を測定した。測定の終わった葉は速やかに持ち帰り、葉から 1cm のディスクを3枚打ち抜き、 60°C で48時間乾燥させ、SLAと窒素含量の分析 (NCアナライザー, N-C 900, 島津, 京都) に供した。

ディスクを打ち抜いた残りの部分をすみやかに4%グルタルアルデヒド固定液につけて固定し、葉の内部形態観察の材料とした。解剖切片の作成は、固定した試料をエポキシ樹脂で包埋し、ウルトラミクロトームを用いて約 $1\mu\text{m}$ 厚の横断面切片を作成し、サフランインとゲンチアナ・バイオレットで二重染色したものを光学顕微鏡により観察した。

4-2-3. 統計解析

各処理区間の比較には一元配置の分散分析を行った後、 t -検定を用いて各処理区間の有意差を検定し、有意確率の調整はHolmの多重比較法により行った。また各処理区における年次間差の検定には t -検定を用いた。検定の結果は章末の付表4-2から4-5に示した。

4-3. 結 果

4-3-1. 林内環境の変化

伐採前後の光環境の変化について図4-2に示す。 $r\text{PPFD}$ は伐採前の林冠閉鎖時に約10%であったもの

が、伐採によって約50%となった。土壌の含水率は、林床区に比べ伐採区で開葉時期には高かったが、6~7月に低下し、その後9月中旬までは差がなかった。9月中旬から11月までは伐採区が高い値を示した (図4-3)。

CO_2 濃度の鉛直プロファイルを図4-4に示す。林床区の CO_2 濃度は、日中樹冠内で 320ppm 、林床では 380ppm 、夜間林床では約 560ppm に付近に達するところが見られた。伐採後、特に日中の CO_2 濃度は林床付近でも約 340ppm に低下した。

土壌呼吸速度は、伐採区と林床区で、春先 (5月) と秋 (10月) に有意な差は見られなかったが、夏 (7月) には伐採区が林床区の約2倍に達した (図4-5)。亜硫酸 (SO_2) を含むアンモニア態窒素を散布しているため、土壌中のpHの低下が予想されたが、1年目の林床施肥区を除いてpHの大きな低下は見られなかった (図4-6 A, B)。また土壌中の窒素含有量は、伐採後2年目に伐採区で大きく低下し、伐採区と伐採+施肥区で差が見られた (図4-6 C, D)。

伐採前後の調査地に見られた下層植物について表4-1に示す。伐採後1年目では、林床に生育していたオシダ (*Dryopteris crassirhizoma* Nakai) やフッキソウ (*Pachysandra terminalis* Siebold et Zucc.) が目立ったが、伐採後2年目には高茎草本の侵入が見られ、特に、チシマアザミ (*Cirsium kamschaticum* Ledeb. ex DC.) やアキノキリンソウ (*Solidago virgaurea* L. subsp. asiatica (Nakai ex H.Hara) Kitam. ex H.Hara) が目立つようになった。セイタカアワダチソウ (*Solidago altissima* L.) は伐採+施肥区に侵入が見られた。また、タラノキ (*Aralia elata* (Miq.) Seem.) やエビガライチゴ (*Rubus phoenicolasius* Maxim.) などの植物も見られた。

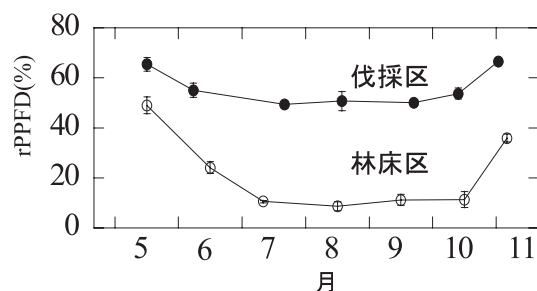


図4-2. 伐採前後の相対光合成有効放射束密度 ($r\text{PPFD}$) の季節変化 (2002年に測定)

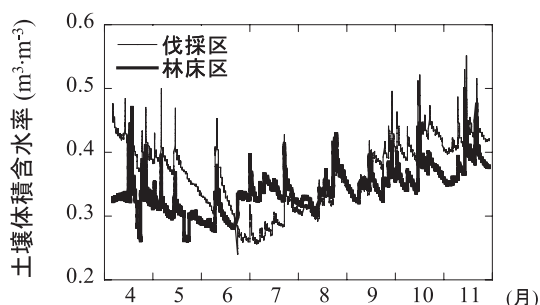
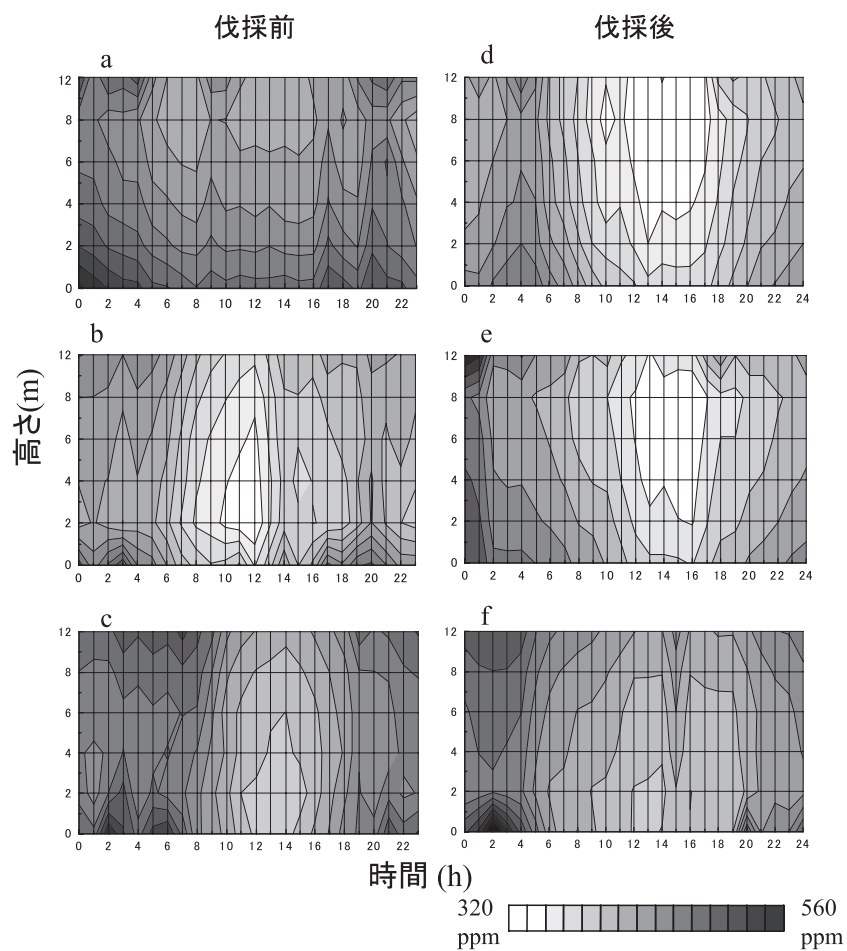


図4-3. 土壌体積含水率の季節変化

図4-4. 林内CO₂濃度の垂直分布

晴天時の例を示す。a：伐採前（2001）の春，b：同夏，c：同秋，d：伐採後（2002）の春，e：同夏，f：同秋の結果である。

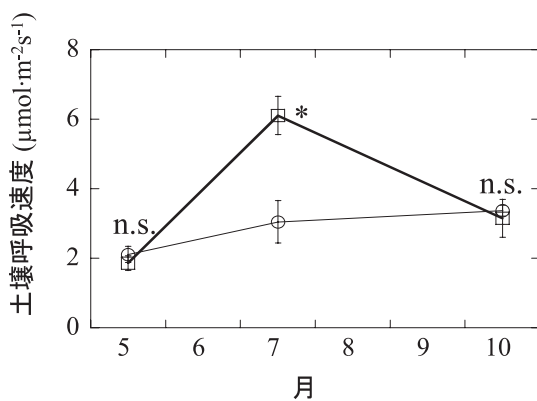


図4-5. 土壌呼吸速度の季節変化

n = 3, *は処理区間に有意差があることを示す (t 検定 $P < 0.001$)。○：林床区，□：伐採区である。

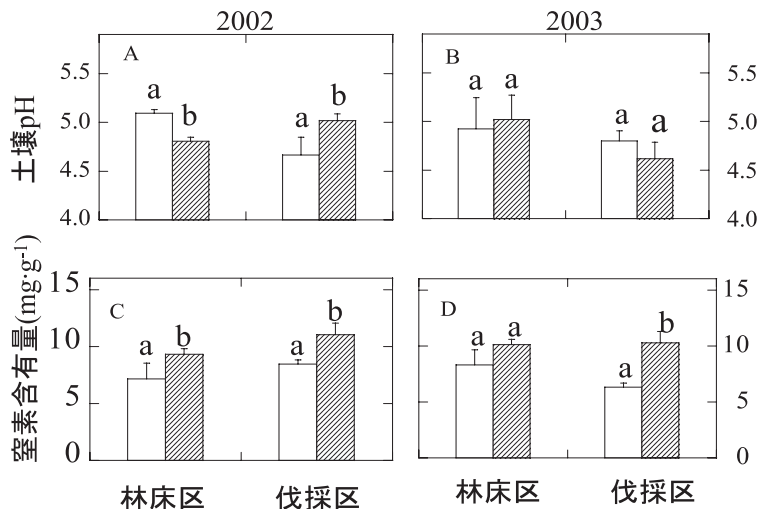


図4-6. 各処理区における土壌 pH と土壌窒素含有量

n = 4, アルファベットの違いは樹種内で乾燥処理と対照に統計的に有意な差があることを示す (t 検定)。縦棒は標準誤差を示す。▨: 対照, □: 施肥である。

表4-1. 伐採区に侵入した主要な草本・シダ・木本類

種 名	伐採前		伐採後1年目		伐採後2年目	
	高さ(cm)	被度	高さ(cm)	被度	高さ(cm)	被度
オシダ	50-60	2	50-60	2	50-60	2
フッキソウ	10	1	10	1	10-20	+
イタヤカエデ	80-90	1'				
アオダモ	100-110	1'				
エゾヤマザクラ	100-110	1'				
ツルアジサイ	200	+				
チシマアザミ			40-50	1'	100-130	1'
アキノキリンソウ			60-70	+	80-100	1'
イネ科草本*1			20-30	+	40-50	1'
エビガライチゴ					50-60	1'
ウツギ			50-60	1'	50-60	1'
タラノキ					60-80	1'
セイタカアワダチソウ*2					100-130	3

*1: 種の同定ができなかった

*2: 伐採施肥区においてのみ見られた

4-3-2. 落葉広葉樹稚樹の環境応答

a. 伸長成長と肥大成長

シュートの伸長量は, 4 樹種ともに, 伐採前のシュート長の長い個体ほど伐採年以降も伸長量が多い傾向が見られた (図4-7)。また, 施肥処理に対する

明瞭な反応は認められなかった。遷移中期種であるホオノキでは, 伐採後2年目以降に伸長量が大きくなった。遷移後期種であるサワシバでは, 伐採後1年目と2年目の伸長量の差は小さく, 伐採に対する反応も小さかった。

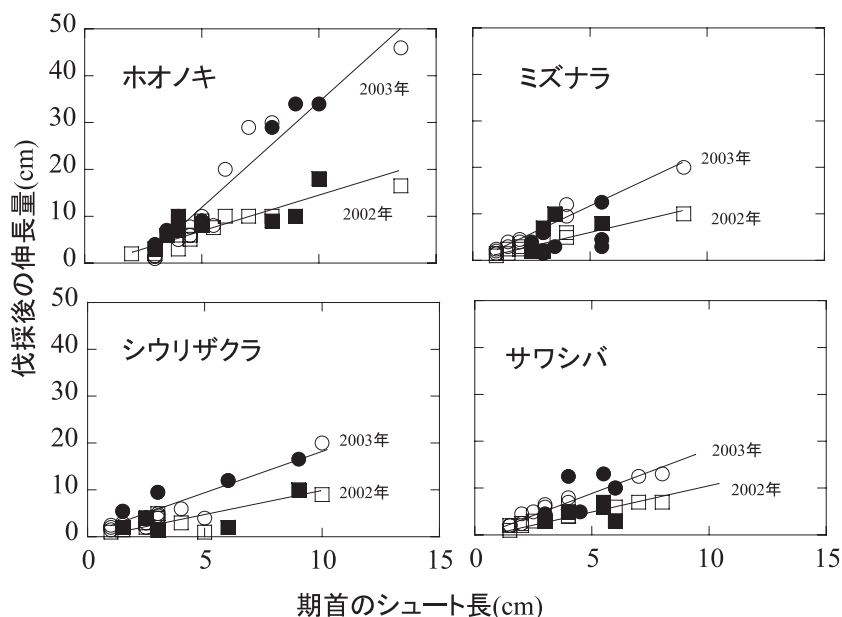


図4-7. 伐採によるシュート伸長量の変化

決定係数：ホオノキ： $r^2=0.86$ (2002年), 0.90 (2003年), ミズナラ： $r^2=0.81$ (2002年), 0.86 (2003年), シウリザクラ： $r^2=0.90$ (2002年), 0.71 (2003年), サワシバ： $r^2=0.94$ (2002年), 0.96 (2003年)。

□：伐採1年目施肥なし, ■：伐採2年目施肥なし,
○：伐採1年目施肥あり, ●：伐採2年目施肥なしである。

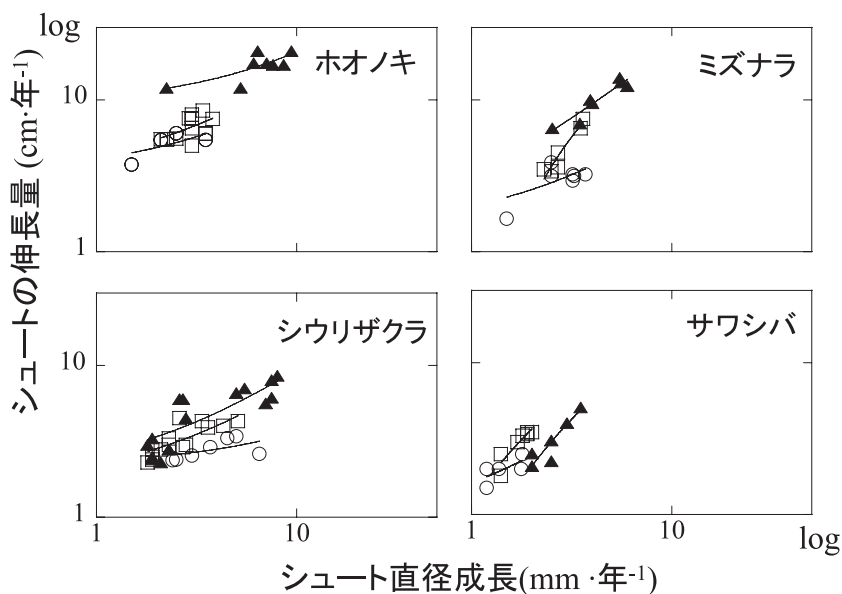


図4-8. シュートの直径成長と伸長量の関係

決定係数：ホオノキ： $r^2=0.40$ (2001年), 0.30 (2002年), 0.53 (2003年), ミズナラ： $r^2=0.35$ (2001年), 0.93 (2002年), 0.87 (2003年), シウリザクラ： $r^2=0.24$ (2001年), 0.59 (2002年), 0.70 (2003年), サワシバ： $r^2=0.50$ (2001年), 0.87 (2002年), 0.88 (2003年)。

○：2001年, □：2002年, ▲：2003年である。

施肥による差が明瞭ではなかったのでここでは年次間差のみ示す。

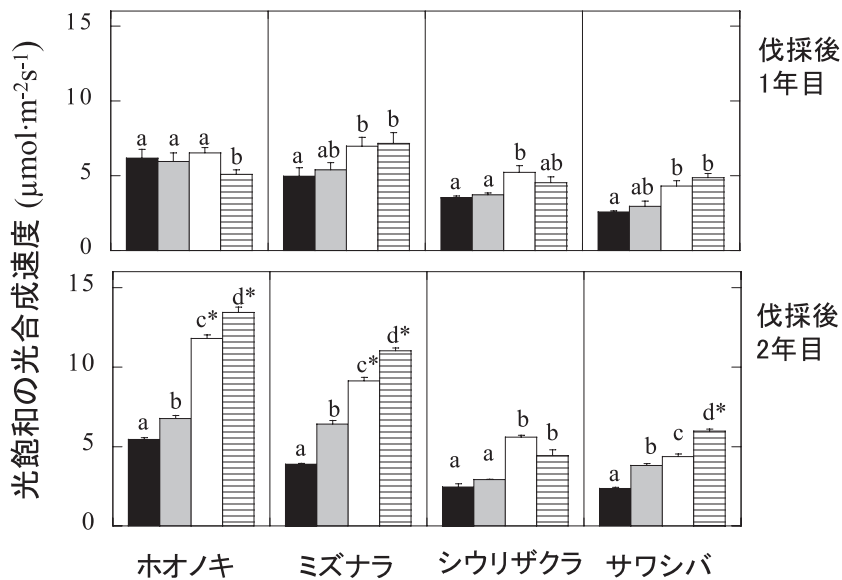


図 4-9. 落葉広葉樹前生稚樹 4 種の光飽和の光合成速度

図中のアルファベットは各処理区間での有意差を示し，*は各処理区における年次間での有意差を示す（ $n = 4$ ，検定結果は表 4-2 に示す）。縦棒は標準誤差を示す。

■：伐採区，■：林床+施肥区，□：林床区，▨：伐採+施肥区である。

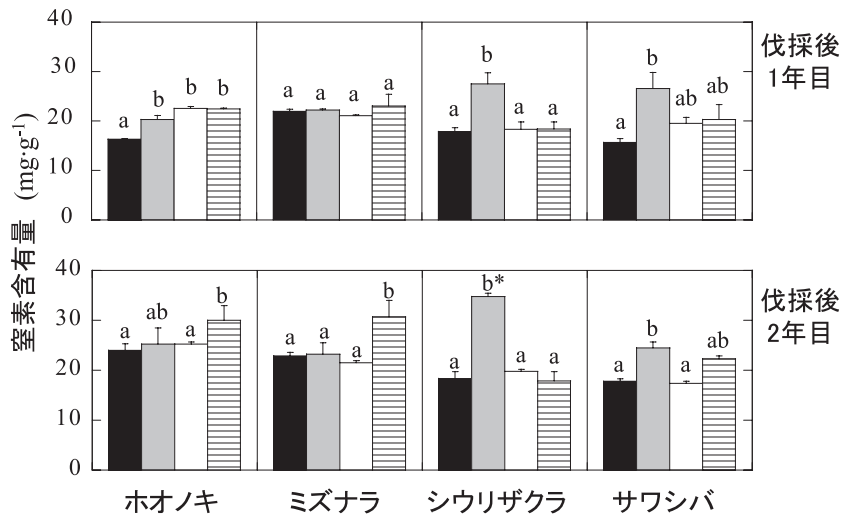


図 4-10. 落葉広葉樹前生稚樹 4 種の窒素含有量

図中のアルファベットは各処理区間での有意差を示し，*は各処理区における年次間での有意差を示す（ $n = 4$ ，検定結果は表 4-3 に示す）。縦棒は標準誤差を示す。

■：伐採区，■：林床+施肥区，□：林床区，▨：伐採+施肥区である。

一年ごとのシュートの直径成長と伸長成長の関係を示す（図 4-8）。シュートの伸長量と同じように、遷移後期種であるシウリザクラやサワシバでは、伐採

後の反応が小さく、ホオノキとミズナラでは、特に伐採後 2 年目以降の伸長成長速度が大きかった。ホオノキは伐採後 1 年目の成長は伐採前とほとんど同じよう

であったが、2年目以降に大きい伸長成長を示した。これに対して、ミズナラでは伐採後1年目から直線の傾きが急になっており、伸長成長は伐採1年目から新しい環境に応答しており、続いて旺盛な肥大成長が続いていた。

b. 光合成特性

4樹種の P_{sat} (光飽和の光合成速度) は $2.5 \sim 13.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ であった (図4-9)。統計解析の結果を表4-2に示す。ホオノキとミズナラの2樹種では、伐採区と伐採+施肥区ともに、2年目に P_{sat} が有意に大きかった。しかし、伐採後2年目のサワシバの伐採+施肥区を除いて、伐採後1年目と2年目でシウリザクラとサワシバの P_{sat} には有意な差は見られなかった。

4樹種の葉の窒素含有量は約 $15.7 \sim 34.8 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ であった (図4-10)。統計解析の結果を表4-3に示す。伐採後1年では、ホオノキ、シウリザクラとサワシバの林床+施肥区において、林床区よりも窒素含有量が有意に大きくなった。伐採後2年目は、ホオノキとミズナラの伐採+施肥区において窒素含有量の増

加が見られた。また、シウリザクラの林床+施肥区を除いて、窒素含有量の年度間での有意差は見られなかった。

4樹種の比葉面積 (SLA) は $150 \sim 360 \text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ の値を示した (図4-11)。統計解析の結果を表4-4に示す。伐採後1年目から SLA は伐採区で小さかった。また施肥の効果はサワシバを除くすべての樹種で見られた。伐採後2年目も、伐採区で SLA は小さかった。ホオノキを除く3樹種で林床+施肥区で SLA が大きかった。

葉の解剖切片の例を示す (写真4-1, 2)。柵状組織の厚さは $27 \sim 135 \mu\text{m}$ であった (図4-12)。伐採1年目ではホオノキとミズナラの伐採+施肥区で柵状組織は有意に厚かった。また、ミズナラの伐採区は林床区よりも厚かった。しかし、サワシバでは、柵状組織の厚さに各処理区での有意な違いは見られなかった。伐採後2年目の結果を見ると、ホオノキ、ミズナラ、シウリザクラの伐採区では柵状組織が有意に厚かった。ホオノキとミズナラでは、伐採区で年次間の差がみられた。またミズナラの伐採区では施肥処理による差が見られた。シウリザクラでは伐採区で厚かった

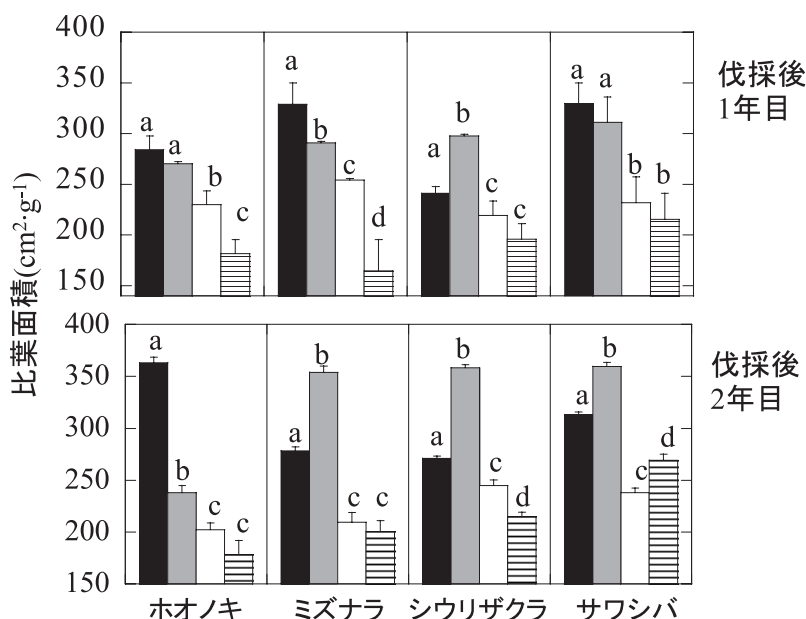


図4-11. 落葉広葉樹前生稚樹4種の比葉面積 (SLA)

図中のアルファベットは各処理区間での有意差を示し、*は各処理区における年次間での有意差を示す (n = 4, 検定結果は表4-4に示す)。縦棒は標準誤差を示す。

■: 伐採区, □: 林床+施肥区, □: 林床区, ▨: 伐採+施肥区である。

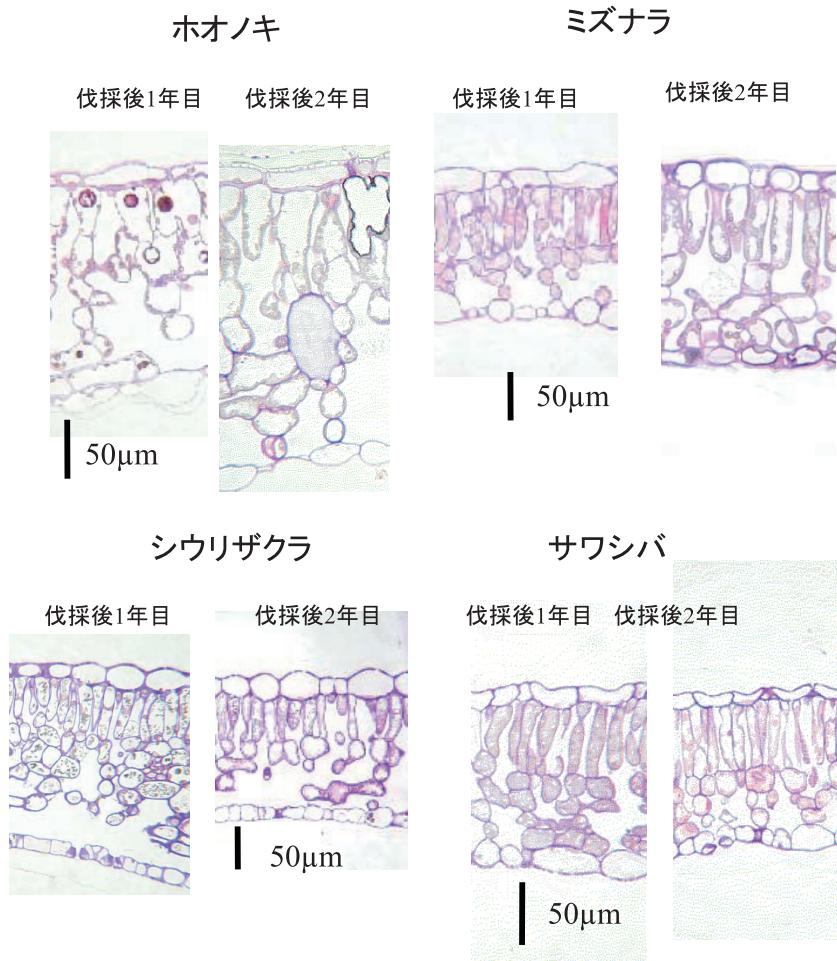


写真4-1. 解剖切片の例（伐採区）

が、年次間での有意な差は見られなかった。サワシバでは伐採＋施肥区で、他処理と有意差があった。しかし、伐採区のホオノキやミズナラに見られたような明瞭な差ではなかった。

4-4. 考 察

4-4-1. 林内の環境要因の変化

伐採区の土壌の含水率が6～7月には林床区よりも低い値を示した（図4-3）。この原因として、侵入した草本類（表4-1）の蒸散による土壌の水分の持ち去りが考えられる。

また、伐採後、日中における林床付近のCO₂濃度の低下が見られた（図4-4）。これは林床に生育す

る草本類（表4-1）の光合成活動の影響と考えられる。一般に、林床のCO₂濃度は夕方から早朝にかけて高い値を示し、日中は光合成活動や風による拡散で低下することが知られている。本研究でもそのような傾向がみられ、CO₂濃度は日中、樹冠内で320ppm、林床では380ppmであったのに対し、夜間林床では560ppmに近かった（図4-4）。これらの値は冷温帯林で観測された先行する研究とはほぼ同じ値であった（Bazzaz 1996, Koike et al. 2001）。このことから、林床に生育する落葉広葉樹稚樹は、夕方と、早朝のCO₂濃度が高い環境におかれるため、稚樹のCO₂の利用について評価する必要があると考えられる。

土壌の窒素含有量は、伐採後2年目の伐採区で明

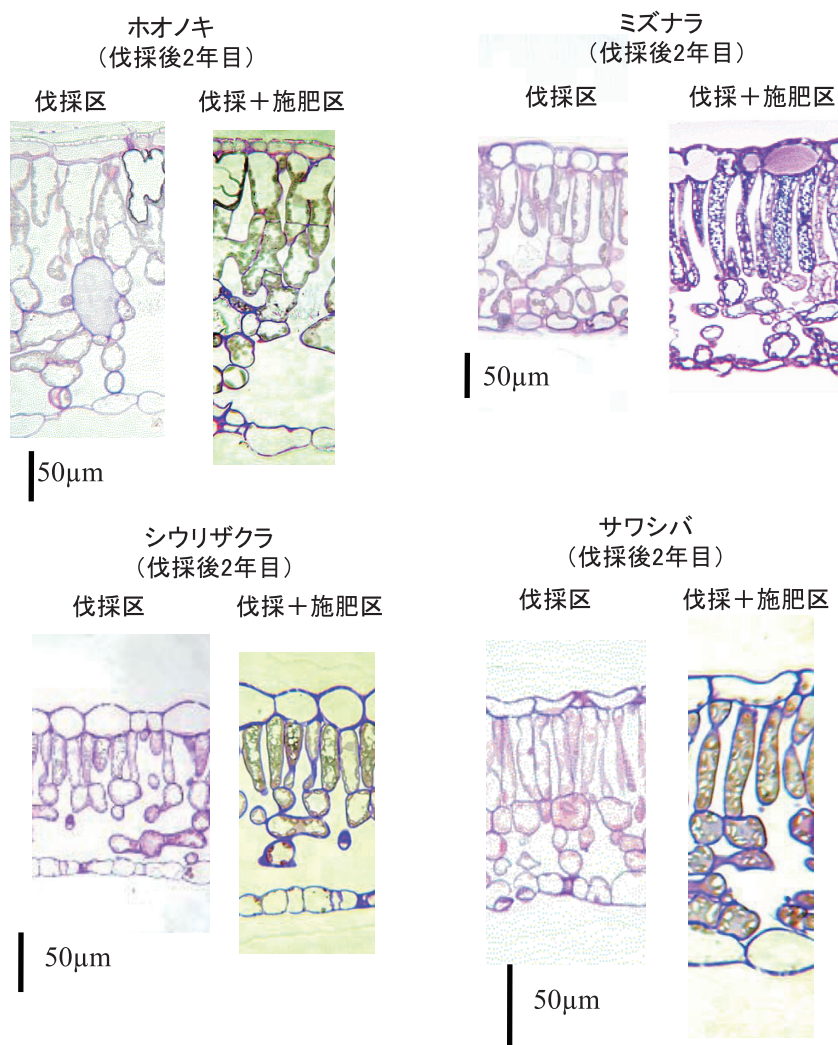


写真4-2. 解剖切片の例 (施肥区)

瞭な低下が見られた (図4-6)。この原因として、伐採によって光環境が好転したため地温が上昇し (Qu et al. 2004), 土壤中微生物や独立栄養生物である硝化菌の活動が活発になったことが考えられる。このことは伐採区で見られた夏季における土壤呼吸速度の有意な増加からも示唆される (図4-5)。土壤中の硝化菌によって、土壤中のアンモニア態窒素 (NH_4^+-N) が硝酸態 (NO_3^--N) になり、雨水によって土壤中の NO_3^--N が流出してしまうことや、被度を増加させた草本植物 (表4-1) が利用している可能性が考えられる。

4-4-2. 落葉広葉樹稚樹の環境応答

a. 伸長成長と肥大成長

遷移後期樹種とされるシウリザクラやサワシバでは、光合成特性に見られたのと同じように、伐採後の環境に対する応答能力が比較的小さく、伐採後のシュート伸長量の増加は小さかった。これに対して遷移中期樹種であるホオノキでは、光合成速度と同じように、伐採後2年目に大きな増加が見られた (図4-7, 4-8)。

この原因として、伐採後1年目に、根量が増加したことが考えられる。被陰下で生育したコナラ

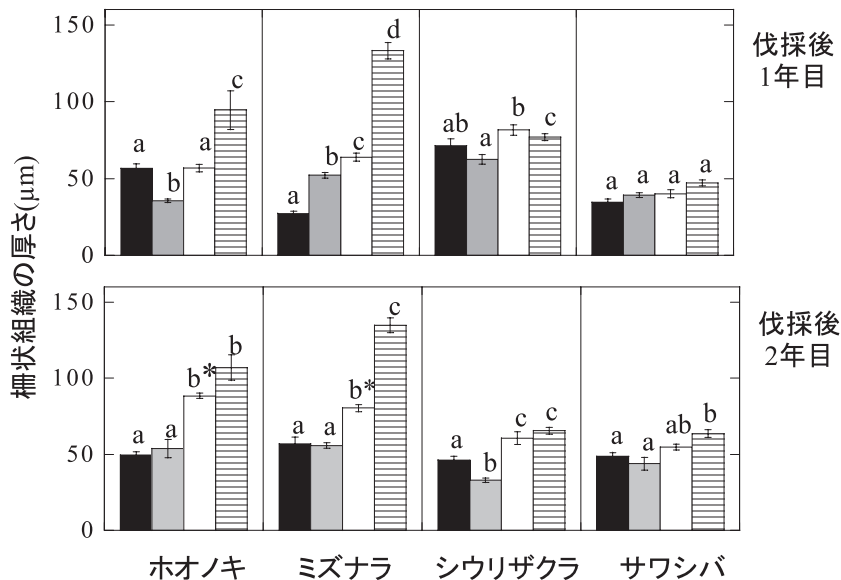


図4-12. 落葉広葉樹前生稚樹4種の柵状組織の厚さ

図中のアルファベットは各処理区間での有意差を示し、*は各処理区における年次間での有意差を示す (n = 4, 検定結果を表4-5に示す)。縦棒は標準誤差を示す。

■：伐採区，□：林床+施肥区，□：林床区，▨：伐採+施肥区である。

(*Quercus serrata* Murray) では、地上部に比べて根が十分発達しておらず、吸水能力が低いという報告がある (橋本・青木1996)。したがって、伐採1年目は水ストレスを受けやすく、強い光を十分に利用できなかったことや、伐採後の環境に順化するためシュート伸長や肥大成長などの地上部の成長よりも、水養分を吸収するために地下部が発達したことが考えられる。その結果、伐採後2年目には、光合成速度の結果 (図4-9) に見られたように、根系が発達することによって高い光合成速度を示し、伸長成長、肥大成長ともに大きくなったと考えられる。窒素への反応がほとんど認められなかったが、多年生であるため、養分が一時貯蔵されたことが原因として考えられる。

b. 葉の解剖特性と光合成作用

遷移中期種とされるホオノキと遷移中後期種のミズナラでは、伐採後2年目に、伐採区と伐採+施肥区との両方で、光合成速度が増大し (図4-9)、伐採後の環境に対してよく応答していることがわかった。これに対して遷移後期種であるシウリザクラやサワシバでは、 $Psat$ の年次間差は明瞭ではなかった (図4-9)。

伐採区における窒素施肥の効果は樹種によって違

いが見られ、ホオノキとミズナラでは伐採+施肥区で1年目から柵状組織の伸長が見られ (写真4-1)、2年目以降には葉の窒素含有量も増加した。このことから窒素施肥は、伐採後の光環境などへの応答を促進する働きがあると考えられる (長南1983)。しかし、シウリザクラやサワシバでは林床+施肥区で窒素含有量の増加が見られたが、柵状組織の伸長は見られなかった。柵状組織は強光を利用できる環境ではよく発達し、柵状組織の発達には層数を増やす樹種 (Koike et al. 1997, Uemura et al. 2000) と、層数は増えないが柵状組織を長く伸ばすイヌブナなどの樹種 (Kimura et al. 1998) が報告されている。このような柵状組織の層数の増加や伸長は、強光に対する適応的な反応と考えられている (寺島1999)。

ホオノキとミズナラでは $Psat$ の増加が窒素含有量とは対応せず、柵状組織の厚さの増大とよく対応していたことから、葉の構造が $Psat$ を決める重要な要因であることが考えられた (小池1999)。一般に光合成能力の高い葉ほど、葉緑体表面積/表面積 (A_{mes}/A) 比が高いことが報告されており (Koike 1988)、柵状組織が伸長することで葉肉細胞表面積が増加したことが考えられる。このため葉緑体内 CO_2

付表4-2. 4樹種の最大光合成速度(Psat)についての分散分析表

分散分析表 ホオノキ 伐採後1年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	7.4876923	2.4958974	3.6572606	0.06326
個葉	11	12.947292	1.1770266		
残差	8	5.4595999	0.68244999		
分散分析表 ホオノキ伐採後2年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	100.37249	33.457495	48.912674	<.0001
個葉	11	105.84469	9.6222443		
残差	8	5.4722006	0.68402507		
分散分析表 ミズナラ 伐採後1年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	10.470467	3.4901557	12.748261	0.00205
個葉	11	12.660668	1.1509698		
残差	8	2.1902004	0.27377505		
分散分析表 ミズナラ 伐採後2年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	130.00629	43.335431	100.86457	<.0001
個葉	18	136.45089	7.580605		
残差	15	6.4445964	0.42963976		
分散分析表 シウリザクラ 伐採後1年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	15.118458	3.7796145	17.281886	0.0001
個葉	15	17.5242	1.16828		
残差	11	2.405742	0.21870382		
分散分析表 シウリザクラ 伐採後2年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	13.2209	4.4069667	23.653102	<.0001
個葉	15	15.4567	1.0304467		
残差	12	2.2357998	0.18631665		
分散分析表 サワシバ 伐採後1年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	18.155448	6.051816	30.171749	<.0001
個葉	15	20.562395	1.3708263		
残差	12	2.4069467	0.20057889		
分散分析表 サワシバ 伐採後2年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	16.70977	5.5699232	207.0123	<.0001
個葉	15	17.032645	1.1355096		
残差	12	0.32287491	0.026906243		

付表4-3. 4樹種の乾重当りの窒素含有量についての分散分析表

分散分析表	ホオノキ	伐採後1年目			
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	6.207281	2.06909	0.40852	0.75127
個葉	11	46.72590	4.24780		
残差	8	40.51862	5.06482		
分散分析表	ホオノキ	伐採後2年目			
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	223.52777	74.50925	7.68418	0.00966
個葉	11	301.09932	27.37266		
残差	8	77.57155	9.69644		
分散分析表	ミズナラ	伐採後1年目			
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	2.03487	0.67829	0.74539	0.55463
個葉	11	9.31465	0.84678		
残差	8	7.27978	0.90997		
分散分析表	ミズナラ	伐採後2年目			
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	91.95962	30.65320	4.45942	0.04036
個葉	11	146.95009	13.35909		
残差	8	54.99046	6.87380		
分散分析表	シウリザクラ	伐採後1年目			
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	208.42325	69.47441	27.46482	0.00015
個葉	11	228.65987	20.78726		
残差	8	20.23662	2.52957		
分散分析表	シウリザクラ	伐採後2年目			
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	590.32402	196.77467	31.19930	<.0001
個葉	11	640.78018	58.25274		
残差	8	50.45616	6.30702		
分散分析表	サワシバ	伐採後1年目			
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	91.158708	30.38623	4.80135	0.03379
個葉	11	141.78814	12.88983		
残差	8	50.62943	6.32867		
分散分析表	サワシバ	伐採後2年目			
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	118.46994	39.489979	25.34644	0.00019
個葉	11	130.934	11.90309		
残差	8	12.46406	1.55800		

付表4-4. 4樹種の比葉面積 (SLA) についての分散分析表

分散分析表 ホオノキ伐採後1年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	16303.376	5434.458	24.584	0.00022
個葉	11	18071.813	1642.892		
残差	8	1768.437	221.054		
分散分析表 ホオノキ 伐採後2年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	82370.202	27456.734	9.107	0.00586
個葉	11	106489.380	9680.852		
残差	8	24119.178	3014.897		
分散分析表 ミズナラ伐採後1年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	70282.499	23427.5	50.988	<.0001
個葉	11	73958.237	6723.476		
残差	8	3675.737	459.467		
分散分析表 ミズナラ伐採後2年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	32748.244	10916.081	6.886	0.01316
個葉	11	45429.321	4129.938		
残差	8	12681.078	1585.1347		
分散分析表 シウリザクラ 伐採後1年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	14976.900	4992.299	15.472	0.00108
個葉	11	17558.178	1596.198		
残差	8	2581.278	322.6598		
分散分析表 シウリザクラ 伐採後2年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	39691.668	13230.556	27.398	0.00015
個葉	11	43554.781	3959.525		
残差	8	3863.113	482.889		
分散分析表 サワシバ 伐採後1年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	34415.250	11471.750	14.412	0.00137
個葉	11	40782.733	3707.521		
残差	8	6367.482	795.935		
分散分析表 サワシバ 伐採後2年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	31810.634	10603.545	15.638	0.00104
個葉	11	37234.911	3384.991		
残差	8	5424.2774	678.03468		

付表 4-5. 4 樹種の柵状組織の長さについての分散分析表

分散分析表 ホオノキ伐採後 1 年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	0.01858	0.00619	170.9861	<.0001
個葉	21	0.01923	0.00091		
残差	18	0.00065	3.62e-05		
分散分析表 ホオノキ伐採後 2 年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	0.00913	0.00304	16.10326	<.0001
個葉	19	0.01215	0.00064		
残差	16	0.00302	0.00019		
分散分析表 ミズナラ伐採後 1 年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	0.03790	0.01263	176.81899	<.0001
個葉	27	0.03962	0.00146		
残差	24	0.00171	7.14e-05		
分散分析表 ミズナラ伐採後 2 年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	0.05669	0.01889	156.09677	<.0001
個葉	43	0.06153	0.00143		
残差	40	0.00484	0.00012		
分散分析表 シウリザクラ 伐採後 1 年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	0.00256	0.00085	14.51239	<.0001
個葉	31	0.00421	0.00013		
残差	28	0.00165	5.89e-05		
分散分析表 シウリザクラ伐採 2 年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	0.00401	0.00133	28.56970	<.0001
個葉	31	0.00532	0.00017		
残差	28	0.00131	4.67e-05		
分散分析表 サワシバ伐採後 1 年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	0.00583	0.00194	69.38804	<.0001
個葉	19	0.00628	0.00033		
残差	16	0.00044	2.80e-05		
分散分析表 サワシバ伐採後 2 年目					
ソース	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
処理	3	0.00433	0.00144	17.03841	<.0001
個葉	39	0.00739	0.00018		
残差	36	0.00305	8.48e-05		

濃度の低下が小さくなり、光合成速度が高くなったと考えられる (Terashima et al. 2001)。

以上の結果から、遷移中期種であるホオノキと遷移中後期種であるミズナラは、伐採後の環境に対する応答能力が高く、また高い P_{sat} を示した要因として、葉の構造の発達による単位面積当たりの光合成器官の増加や、 CO_2 の拡散効率の増加が重要であることがわかった。これに対して、遷移後期種であるシウリザクラとサワシバは、伐採後の環境に対する応答能力が小さいことが明らかになった。

第5章 CO_2 濃度の変化に対する順化特性

5-1. はじめに

カラマツ人工林において、稚樹は夕方から早朝にかけて、林床の500ppmを超える高い CO_2 濃度下で生育しており (第4章)、早朝における高い CO_2 環境が稚樹の光利用に大きな影響を与えている可能性が考えられる (Bazzaz 1996)。例えば、高 CO_2 環境下では電子伝達速度が高くなり (DuLucia and Thomas 2000)、モデルによる木漏れ日の利用の研究では、約2倍近い光合成生産を示すことが指摘されている (Naumburg et al. 2001)。

では、カラマツ林に更新してきた落葉広葉樹稚樹は、更新の初期過程において CO_2 濃度の日変化にどのような応答を示すのであろうか。この章では、林床および伐採地に生育する樹木の CO_2 濃度に対する応答と将来の高 CO_2 環境に対する順化特性についての基礎的情報を得ることを目的に実験を行った。

5-2. 材料と方法

5-2-1. カラマツ人工林における測定材料

光合成速度の測定は2003年の8月上旬に行った。対象とした樹種はホオノキ・ミズナラ・シウリザクラ・サワシバの4樹種である。これら4種は、4章で示した伐採区と林床区に生育する材料について測定を行った。各樹種3個体について光合成-二酸化炭素曲線 (A-Ci curve) の測定を行なった。測定が終わった葉サンプルは速やかに実験室に持ち帰り、葉から1cm²のディスクを3枚打ち抜き、60℃で48時間乾燥させ、SLAと窒素含量の分析 (NCアナライザー, N-C 900, 島津, 京都) に供した。

5-2-2. 高 CO_2 環境に対する応答の測定材料

高 CO_2 環境に対する応答の実験は、森林総合研

究所北海道支所で2001年から2002年にかけて行った。2001年5月上旬に北大苫小牧研究林から掘り取った4種 (ホオノキ・ミズナラ・シウリザクラ・サワシバ) の3~4年生の苗木を9号鉢 (直径26cm) に植えた。土壌は鹿沼土と赤玉土を1:1の割合で混合した土壌を用いた。鉢植えを行って2週間後から、 CO_2 濃度を720ppmと360ppmに制御した同支所の環境調節施設実験棟の自然光室に移し、処理を開始した (施設の詳細については Koike 1996を参照)。気温は26℃/16℃ (昼/夜) に制御した。肥料としてハイポネックスの1000倍希釈液を各鉢、250mlずつ2週間に1回の割合で与えた。この環境条件で材料を生育させ、2002年の7~8月に光合成速度の測定を行った。測定が終わった葉は、カラマツ人工林における測定材料と同様に、葉から1cm²のディスクを3枚打ち抜き、60℃で48時間乾燥させ、SLAと窒素含量の分析 (NCアナライザー, N-C 900, 島津, 京都) に供した。

5-2-3. 光合成特性値の算出方法

光合成速度の測定はLI-6400 (Li-Cor社, 米国) を用い、光源には付属の青色光を含むLED光源 (6400-02B) を用いた。光合成速度-葉内二酸化炭素濃度曲線 (A-Ci 曲線) の測定は、大気中の CO_2 濃度の状態から100ppmずつ CO_2 濃度を低下させて60ppmまで測定を行った後、大気の状態に戻し、安定を確認した後、100ppmずつ CO_2 濃度を増加させて1200ppmまで測定を行った。A-Ci 曲線の当てはめには、よく用いられている Farquhar et al. (1980) の個葉光合成モデルを採用した。図5-1にA-Ci 曲線の各パラメーターについての説明図を示す。このモデルの解説については、牧野 (1999b)、寺島 (2002)、Long and Bernacchi (2003) が詳しい。すなわち、光合成速度がRubiscoの炭素固定反応の速度 (V_c) に依存する低 CO_2 濃度条件下では、

$$P_n = V_{c \max} \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c \left(1 + \frac{\Gamma^*}{K_o}\right)} - R_d, \quad (13)$$

となり、A-Ci 曲線の初期勾配はCE:カルボキシレーション効率 (炭素固定速度) として表される。ここで P_n : 光合成速度 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), $V_{c \max}$: 最大のRubisco活性 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), K_c および K_o はミカエリス-メンテン定数のことであり、 C_i : 葉内 CO_2 濃度 ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$), Γ^* : CO_2 補償点 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), R_d : Day respiration ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), で

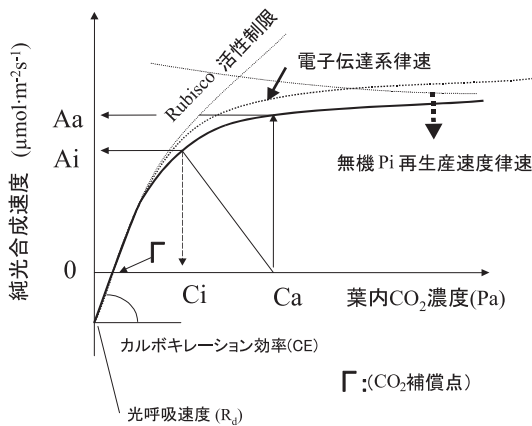


図5-1. A-Ci 曲線の解説

葉内 CO_2 濃度は (Pa) や (ppm), ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) などと表示される。Pa=10⁻¹ (ppm), または10⁻¹ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) である。

ある。

これに対して CO_2 濃度が大気濃度を超える高濃

度条件の場合、光合成速度は RuBP の再生産速度つまり潜在的な電子伝達速度 (J) や無機リン酸 (Pi) の再生産速度によって律速される。さらに、光飽和の条件のとき $J = J_{\max}$ と考えることができ (Long and Bernacchi 2003, Onoda et al. 2005),

$$P_n = J_{\max} \frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i - 2\Gamma^*)} - R_d, \quad (14)$$

となる。ただし、 $J_{\max}$: 最大の電子伝達速度 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) である。(13), (14)式では $\Gamma^* = 42.8 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, $K_c = 405 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, $K_o = 278 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (Bernacchi et al. 2001), そして R_d は最大の Rubisco 活性 (V_{cmax}) の0.02倍 (von Caemmerer 2000) として算出した。

また、気孔制限 (L_s : stomatal limitation) は、次の式から算出した (Sharkey 1985)。

$$L_s = \frac{A_a - A_i}{A_a} \times 100 (\%) \quad (15)$$

ただし、 L_s : 気孔制限, A_i : 光合成速度 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), A_a : 気孔制限がない時の光合成速度 (C_i)

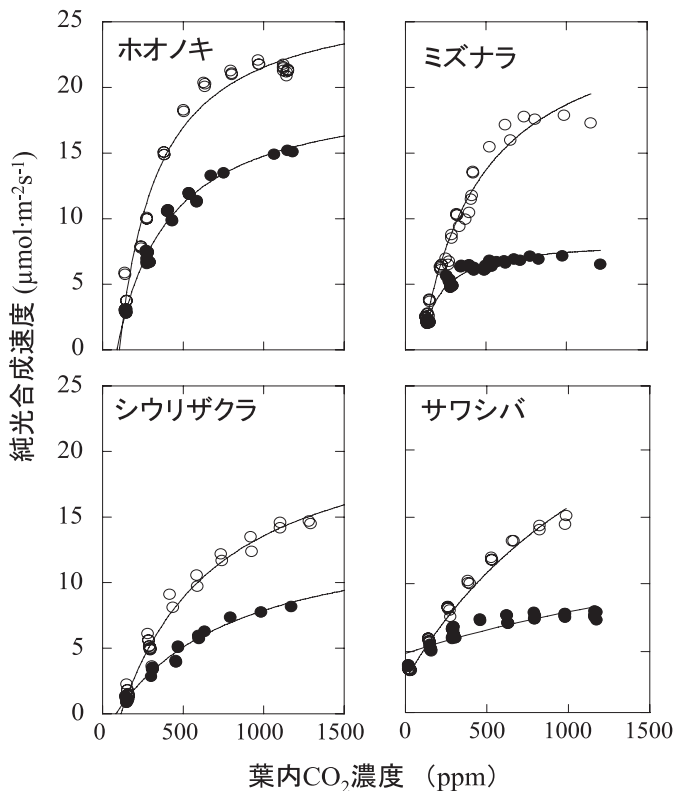


図5-2. 林床区と伐採区の落葉広葉樹稚樹の A-Ci 曲線

●: 林床区, ○: 伐採区である。

表5-1. 林床区と伐採区の落葉広葉樹稚樹の A-Ci 曲線の特性値

種名	生育条件	カルボキシレーション効率 (CE)	RuBP 再生産速度	気孔制限
ホオノキ	林床区	0.033(0.002)	15.23(0.12)	18.31(2.08)
	伐採区	0.046(0.001)	21.44(0.30)	22.34(0.98)
ミズナラ	林床区	0.017(0.002)	6.88(0.12)	13.75(0.47)
	伐採区	0.038(0.001)	17.57(0.12)	20.26(3.89)
シウリザクラ	林床区	0.011(0.002)	7.99(0.26)	20.23(1.30)
	伐採区	0.024(0.002)	14.68(0.20)	23.84(0.88)
サワシバ	林床区	0.013(0.001)	3.91(0.22)	22.91(4.68)
	伐採区	0.018(0.002)	12.33(0.33)	34.64(5.85)

*各パラメーターの単位；

カルボキシレーション効率：($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}/\text{PaCO}_2$)，RuBP 再生産速度：($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，気孔制限：(%)，

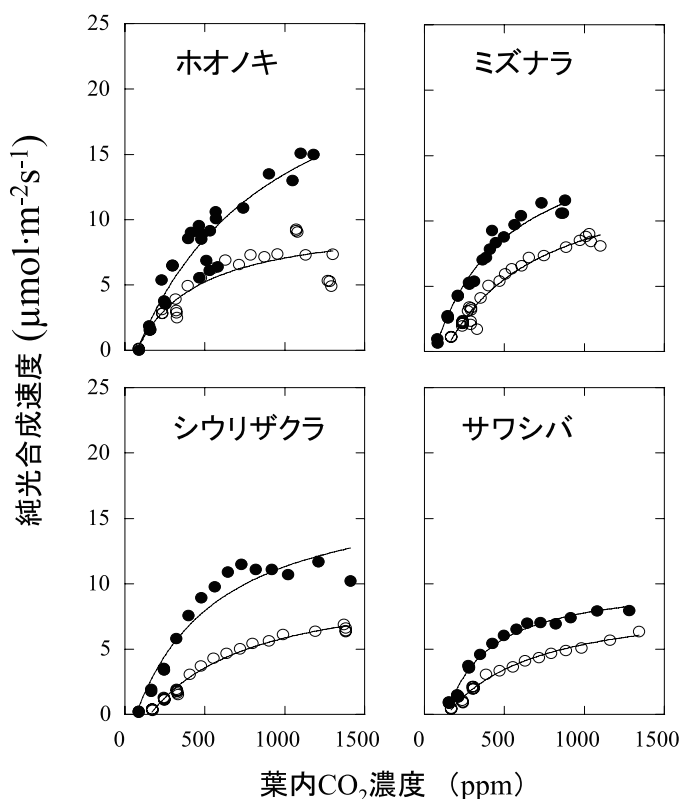
n = 4, ()内は SE を示す。

=36Pa のときの光合成速度： $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) である。
Ls が小さいほど気孔はよく開いていると考えることができる。

5-3. 結 果

5-3-1. 林床と伐採区への順化

4 樹種ともに伐採区において CE は林床区よりも高くなった (図 5-2, 表 5-1)。林床区と伐採区の CE の差はサワシバ以外の樹種で大きかった。また、

図 5-3. 異なる CO_2 濃度で育生した落葉広葉樹稚樹の A-Ci 曲線

●: 360ppm, ○: 720ppm である。

表5-2. 異なる CO₂濃度で育成した落葉広葉樹稚樹の A-Ci 曲線の値

種名	生育条件	カルボキシレーション効率 (CE)	RuBP 再生産速度	気孔制限
ホオノキ	360ppm	0.026 (0.022)	14.20 (0.48)	36.20 (2.20)
	720ppm	0.012 (0.001)	7.28 (0.11)	46.24 (4.20)
ミズナラ	360ppm	0.027 (0.002)	11.20 (0.20)	34.73 (3.21)
	720ppm	0.011 (0.001)	8.54 (0.22)	54.05 (5.15)
シウリザクラ	360ppm	0.021 (0.001)	11.20 (0.20)	31.30 (3.15)
	720ppm	0.009 (0.001)	6.42 (0.23)	44.27 (6.03)
サワシバ	360ppm	0.022 (0.002)	7.92 (0.06)	27.33 (1.03)
	720ppm	0.012 (0.001)	6.05 (0.89)	43.34 (1.35)

*各パラメーターの単位；

カルボキシレーション効率：($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}/\text{PaCO}_2$)，RuBP 再生産速度：($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，気孔制限：(%)，
n = 4，()内は SE を示す。

RuBP 再生産速度は伐採区で高くなり，特にミズナラで林床区と伐採区での差は大きかった。また，気孔制限はホオノキとミズナラの伐採区で約20%であった。サワシバで気孔制限は最も高い値を示した。

速度の低下の程度は，特に，ホオノキとミズナラ，シウリザクラで大きく，サワシバで小さかった。気孔制限は高 CO₂に長期間順化させた材料で大きく，特に，ミズナラで大きくサワシバで小さかった。

5-3-2. 高 CO₂環境への順化

すべての樹種において，720ppm で80日間生育した処理区では，光合成速度，およびカルボキシレーション効率 (CE) の低下が見られ，また気孔制限が高くなった (図5-3，表5-2)。CE と RuBP 再生産

5-3-3. 葉の性質に見られる特徴

伐採区の個体は，SLA が林床区よりもすべての樹種において有意に小さかった (図5-4)。高 CO₂環境下で生育した稚樹では，通常大気条件で生育したものに比べて SLA が4 樹種ともに有意に小さかった

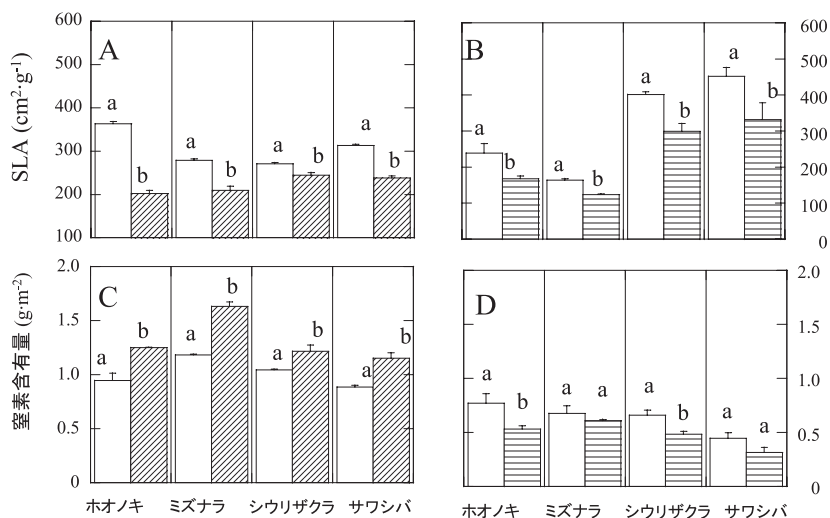


図5-4 比葉面積 (SLA) と葉の面積当りの窒素含有量

A：林床区と伐採区の落葉広葉樹稚樹の比葉面積 (SLA)，B：異なる CO₂濃度で生育した落葉広葉樹稚樹の比葉面積 (SLA)，C：林床区と伐採区の落葉広葉樹稚樹の葉の面積当りの窒素含有量，D：異なる CO₂濃度で生育した落葉広葉樹稚樹の葉の面積当りの窒素含有量 (n = 4)。図中のアルファベットは各処理区間での有意差を示す (t 検定)。

□：林床区 (図A，C)，または360ppm (図B，D)，▨：伐採区 (図A，C)，▨：720ppm (図B，D) である。

(t 検定, $P < 0.01$)。またカラマツ人工林の調査区では、面積当たりの窒素含有量は、すべての樹種において、伐採区で有意に高かった。高 CO_2 条件下では、ホオノキとシウリザクラで葉の窒素含有量が有意に小さかった (t 検定, $P < 0.01$)。

5-4. 考 察

ホオノキやミズナラなどの遷移中期種や遷移中後期種で、高 CO_2 環境に順化した材料で見られた光合成速度や CE の低下 (図 5-3) は、シラカンバ (*Betula platyphylla* var. *japonica* (Miq.) Hara) などで見られた現象 (Koike et al. 1996) と同じである。すなわち、高 CO_2 環境に順化した材料では、光合成能力が低下する「負の制御」(down regulation) が見られた。また、高 CO_2 環境下で育てた材料の気孔制限が高くなった (表 5-2)。この理由として、高い CO_2 濃度に順化したために気孔が閉じ気味になっていたことが考えられる (Bazzaz 1990, Koike et al. 1996)。遷移後期種では、サワシバの光合成特性は高 CO_2 環境による影響は小さかったが、シウリザクラは、ホオノキやミズナラと同じ程度の変化の見られるような数値もあり (表 5-1, 5-2)、樹種間差があるようであった。

ミズナラの林床区の個体では、360ppm で生育させた個体や伐採区の個体に比べて、高い CO_2 濃度で光合成速度の頭打ち現象が見られた (図 5-2, 5-3)。この原因として、RuBP の再生産速度の低下 (表 5-1) や葉の光合生産物の転流速度の低下などが考えられる。サワシバでは、林床区と伐採区で CE の差が小さく、また伐採区では気孔制限が他の樹種に比べて高かった (表 5-1)。これらのことからサワシバは他の 3 樹種に比べて、環境の変化に対する葉の生理的応答能力は低いと考えられた。

360ppm の条件で生育させた個体と伐採区の個体では、 CO_2 濃度と光条件がほぼ等しいのにもかかわらず、光合成速度に大きな違いが見られた (図 5-2, 5-3)。この原因として、SLA や葉の窒素含有量の違いが考えられる。360ppm の個体は伐採区の個体に比べて SLA が大きい傾向があり、また、葉面積当たりの窒素含有量はすべての樹種で小さかった (図 5-4)。このことが、両処理間で葉の光合成特性が大きく異なっていた原因であると考えられる。

一般に、高 CO_2 条件では、葉の窒素含有量が減少する傾向が報告されている (Koike et al. 1996)。ミ

ズナラを除く 3 種で、高 CO_2 条件 (720ppm) で面積当たりの窒素含有量が 360ppm で育成した稚樹に比べて低下したが (図 5-4)、このことは光合成作用において負の制御が見られた原因のひとつであると考えられる。

第 6 章 総合考察

個体の光合成能力は、樹形として表れる葉の時空的配列と個葉の光合成機能の時間的変化によって規定される。樹木の光合成機能に強い影響をあたえているのが、森林生態系で制限要因となっている窒素である。このため樹種固有の葉の生物季節とそれに伴う窒素分配の変化が見られる (例えば図 2-10)。窒素資源の吸収や分配には生育環境が大きく影響し、さらに個葉の構造や光環境に影響され、光合成量が決定されている。そこでこの章では、光合成の窒素利用効率と、葉の生理・生化学的あるいは、形態的な要因や環境要因との関係の一般性について苫小牧研究林以外での測定データも使用して検討する。また、その結果に基づいて、カラマツ人工林に更新した落葉広葉樹類の施業的取り扱いについて考察する。

6-1. 窒素と光合成速度の関係

葉の窒素量と光合成速度には、強い正の相関関係が見られ (Field 1983, Field and Mooney 1983, 1986, Evans 1989)、その直線の傾きは光合成作用の窒素利用効率 (PNUE : Photosynthetic nitrogen use efficiency) と呼ばれる。PNUE に影響を与える要因として、窒素の光合成系への分配、Rubisco の活性、葉内における CO_2 の拡散などが挙げられる (Field and Mooney 1986, Anten et al. 2000)。いくつかの研究では、これらの要因と比葉面積 (SLA) との関係について検討されており、窒素分配や葉内 CO_2 の拡散の違いが SLA と関係があり、PNUE に影響を与えている可能性を指摘している (Poorter and Evans 1998, Evans and Poorter 2001)。

また、SLA の逆数である単位面積当たりの葉乾重 (LMA : Leaf Mass per Area) も、光飽和・大気 CO_2 条件での最大光合成速度 (P_{sat}) と正の相関関係があることが示されており (例えば Koike 1988)、SLA や LMA は葉の構造と機能を示すパラメーターであるといえる (Reich 1993, Ellsworth and Reich 1993, Reich and Walter 1994, Reich et al. 1991, 1992, 1994, 1995, 1997, 1998a,b 1999, Evans and Caem-

merer 1996, Poorter and Evans 1998, Niinemets 1999, Evans and Poorter 2001)。

本研究でもカラマツ林内の落葉広葉樹稚樹は、ギャップや林床の光環境の変化に応じて葉の窒素分配を変化させることで光環境の季節変化に順化していたが、光合成速度や、窒素-光合成関係の年次間差には葉の構造の違いを介した拡散抵抗が影響を与えていた(図2-14)。また、4章の結果からも、同じ窒素含有量を持つ葉でも、SLAが異なれば、PNUEが異なることが指摘された(図4-9, 4-10, 4-11)。これらのことから、光合成作用の窒素利用効率と言われる光合成-窒素含有量関係の直線の傾きに、SLAの違いが影響していると推察される。SLAは林内光環境の垂直分布にともなって異なることが報告されている(例えば Ellsworth and Reich 1993, Koike et al. 2001)。そこでPNUEに影響を及ぼす要因を統一的に理解するために、本節では、1) 樹木の生育ステージと樹種の違い、2) 生育環境の違いの2点に着目して、落葉広葉樹のPNUEの変異について検討する。

6-1-1. 生育ステージと樹種の違い

成木や稚樹という異なる生育ステージではPNUE(窒素-光合成関係の直線の傾き)は異なるのだろうか。この検討には、データセットの整っている札幌郊外の羊ヶ丘の落葉広葉樹混交林で得られたデー

タを、成木の値として利用した(Koike et al. 2001, Koike et al. 2004)。羊ヶ丘の林分はシラカンバを中心とした約95年生(2006年現在)の二次林である。対象樹種は遷移初期種のケヤマハンノキ(*Alnus hirsuta* (Spach) Rupr.)、シラカンバ、遷移中期種のオニグルミ(*Juglans ailanthifolia* Carrière), ハルニレ(*Ulmus davidiana* var. *japonica* (Rehd.) Nakai), ヤチダモ、ミズキ(*Cornus controversa* Hemsl. ex Prain), ハリギリ、遷移後期種のシナノキ(*Tilia japonica* (Miq.) Simonk.), イタヤカエデ(*Acer mono* Bunge)である。

これらの陽樹冠と陰樹冠の葉について、面積あたりの葉の窒素含有量と光飽和の光合成速度の関係を、本研究で得られた4種の落葉広葉樹稚樹のデータと比較した(図6-1)。その結果、羊ヶ丘二次林の陽樹冠の葉とカラマツ林のギャップ近くを更新していたホオノキ、ミズナラは同じような直線の傾きを持つことがわかった。これに対して羊ヶ丘二次林の陰樹冠の葉とカラマツ林の林床に更新していたシウリザクラとサワシバのグループは、回帰係数は類似しているが、陽樹冠やギャップ近くに更新した樹種の回帰とは、異なる回帰係数を持つことがわかった。このことは、同じ窒素含有量の植物でも、光環境が異なれば、PNUEが異なることを示している。SLAの値は羊ヶ丘二次林の陽樹冠で $120\text{--}200\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ の値を示し、陰樹冠では $250\text{--}350\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ であったことから(Koike et al. 2001)、光環境によって葉の構造を示すSLAが大きく変化し、SLAの違いがPNUEの違いに強く影響していると推察される。このことから、一般的に光合成速度は、生理・生化学的機能だけでなく、葉の構造に強く依存していることが推察される。

SLAの変化はまた、強光阻害に対する応答を反映するという意味でも重要な役割を持つことが指摘されている(Evans and Poorter 2001)。陽樹冠で光阻害が見られた部位の葉では、SLAは小さい値を示し(Koike et al. 2001)、陽樹冠とギャップに生育する樹木が持つ Psat と窒素含有量の回帰線から大きく逸脱して、陰樹冠の葉の回帰線近くに位置した(図6-1)。このことは、窒素含有量が充分であっても強光阻害などによって光合成系の活性が低下している時は、低いPNUEになることを示している。これらの現象から、葉が持つ窒素を光合成能力の向上に生かすためには、葉の構造が環境条件に対応して発達し、強い光を十分に利用できるような形態を持つことが重要である

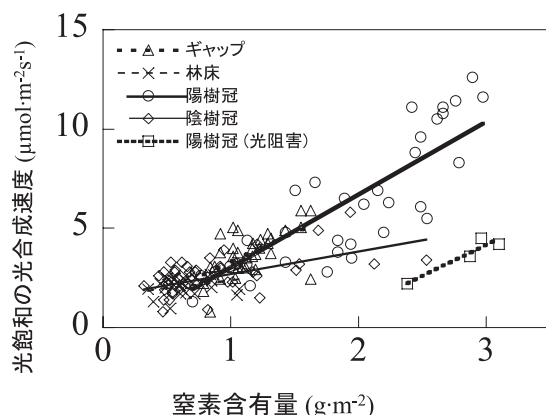


図6-1. 葉の窒素含有量と光合成速度の関係

陽樹冠・陰樹冠のデータは Koike et al. (2001)、ギャップ・林床のデータは Kitaoka and Koike (2004) を参考にした。回帰式；ギャップ： $\text{Psat} = 0.35 + 2.95\text{Narea}$, $r^2 = 0.36$, 林床： $\text{Psat} = 1.59 + 0.79\text{Narea}$, $r^2 = 0.35$, 陽樹冠： $\text{Psat} = -0.67 + 3.68\text{Narea}$, $r^2 = 0.74$, 陰樹冠： $\text{Psat} = -1.74 + 1.07\text{Narea}$, $r^2 = 0.31$, 光阻害： $\text{Psat} = -5.17 + 3.11\text{Narea}$, $r^2 = 0.31$ 。

ことが示唆される。以上のことから、PNUEの違いには、生育ステージの違いよりも、光環境によるSLAの違いが強く影響していることが推察される。

6-1-2. 生育環境の違いがPNUEに与える影響

ここでは4章と5章で用いたデータを使って、面積当たりの P_{sat} と窒素含有量の関係について解析することでPNUEの変化について検討した。6-1-1から光環境の違いによってPNUEが異なり、特にSLAの違いがPNUEに影響を与えていることがわかった。では、生育環境や利用できる窒素の量の変化に対して、どのようにPNUEが変化するのであろうか。図6-1に示したように、 P_{sat} -窒素含有量関係には樹種による差が見られたので、ホオノキとミズナラ、シウリザクラとサワシバの2群に分けて検討を行っ

た。なお、4章で述べたように、伐採前の環境が根系や葉の構造に影響を与えるため（北岡ほか2004）、この解析では、伐採後の環境の影響を評価できる2年目のデータのみを用いた（図6-2）。

ホオノキとミズナラようにギャップ近くに生育する樹木では、伐採区と伐採+施肥区において直線の傾き（PNUE）が7.23および4.82と、施肥区の1.41に比べて高い値を示した。林床区に生育するシウリザクラやサワシバでは、施肥処理だけではPNUEは1.30と小さく、伐採による光環境の改善によってPNUEは1.80、伐採+施肥区では2.68に増加した。このことから光環境の変化がPNUEに与える影響は、ホオノキやミズナラなどギャップ近くで生育する樹種で大きく、シウリザクラやサワシバのように林床で生育する樹木で小さいと考えられる。さらに、窒素施肥よりも光環境によってPNUEが大きく増加していたことから、葉構造の変化の影響がPNUEに大きな影響を与えと考えられる。すなわち、伐採による環境の改善、特に光環境によって、葉の柵状組織が発達することで（北岡ほか2003, 2004）、光合成速度が高くなり、高いPNUEが実現されると考えられた。

また、高 CO_2 条件で生育した個体では、大気条件で生育した個体と比べて高いPNUEを示した（図6-2）。この傾向は落葉広葉樹を対象にして行われた CO_2 付加実験でも認められている（Bazzaz 1990, 1996, Koike et al. 1996, 小池・大崎1997）。これは高 CO_2 条件で生育した個体の窒素含有量が、他の条件に比べて低いにも関わらず、同程度の光合成速度を維持するためと考えられる。すなわち、高 CO_2 条件では効率よく窒素が利用されることを意味する。

6-2. 更新稚樹の取り扱い

カラマツ不成績造林地に侵入・更新した落葉広葉樹稚樹の育成を考える際には、樹種の遷移上に見られる特徴や、開葉パターンの特徴に留意する必要があると考えられる。すなわち、遷移中期種のホオノキや遷移中後期種のミズナラの育成を考える際は、一定以上の養分が土壤中に存在すれば、上層木の冬山造材を行なうことで、遅くとも、伐採後2年目以降には光合成能力が増大し、成長が改善されと考えられる（図4-7, 4-9）。伐採後1年目の光環境が2年目の葉の構造や光合成速度に強い影響を与えるため、草本植物などの被陰下に置かれないように、下刈りなどの保育作業を行なう必要があると考えられる。また、夏季に

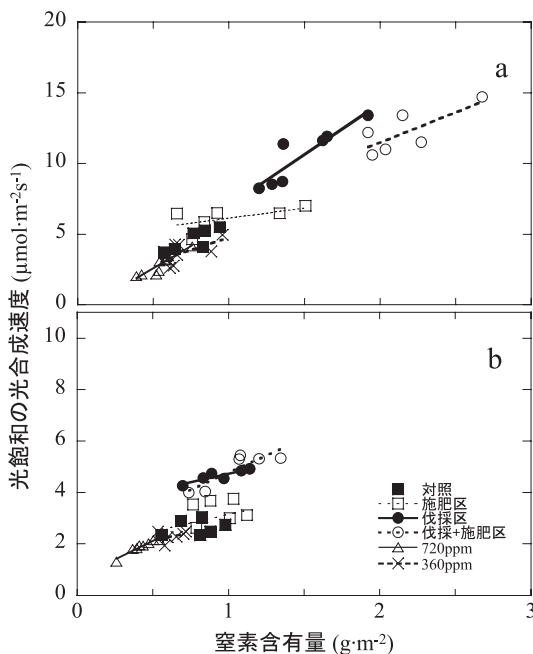


図6-2. 生育環境（光，窒素， CO_2 ）を操作した時の光合成と窒素の関係

a : ホオノキ, ミズナラ, b : シウリザクラ, サワシバ。
 回帰式；施肥区 a : $P_{sat} = 4.73 + 1.41 N_{area}$, $r^2 = 0.34$, b : $P_{sat} = 1.86 + 1.30 N_{area}$, $r^2 = 0.31$, 伐採区 a : $P_{sat} = -0.20 + 7.23 N_{area}$, $r^2 = 0.83$, b : $P_{sat} = 1.10 + 1.80 N_{area}$, $r^2 = 0.83$
 伐採+施肥区 a : $P_{sat} = 3.03 + 4.24 N_{area}$, $r^2 = 0.58$, b : $P_{sat} = -0.28 + 2.68 N_{area}$, $r^2 = 0.76$
 高 CO_2 (720ppm) a : $P_{sat} = 0.80 + 4.33 N_{area}$, $r^2 = 0.37$, b : $P_{sat} = 1.10 + 1.84 N_{area}$, $r^2 = 0.75$
 大気条件 (360ppm) a : $P_{sat} = 1.23 + 2.56 N_{area}$, $r^2 = 0.38$, b : $P_{sat} = 1.70 + 0.97 N_{area}$, $r^2 = 0.12$ 。

刈り払いを行なう時には、高い窒素やカリウム含有量を持つ刈り払った雑草類を、さらに木材の収穫時には枝条を、林内に残し栄養分の保全を考えることが重要である。

また、遷移後期樹種であるシウリザクラやサワシバの育成を考える際には、これらの樹種の光や窒素の利用特性に配慮した上層木の取り扱いが重要になると考えられる。本研究の結果から、シウリザクラやサワシバは上層木が着葉していない時の光環境を利用し、上層木の着葉期間は光合成系の窒素分配を集光系に分配することで暗い林床の光環境に順化していることがわかった（図2-11）。シウリザクラやサワシバの開葉前から光環境を改善する冬山造材を行なっても、ホオノキやミズナラほどの明瞭な光合成速度の増加や成長はみられないが（図4-7、4-9）、伐採後1年目から、特にSLAの低下などによって伐採後の環境に順化していることが明らかになった（図4-11）。これらのことから、冬山造材は遷移後期種にとっても、伐採後の環境への順化がスムーズに行われる施業法と考えられる。

今後の課題として、上層木の伐採後に侵入・更新してきた広葉樹稚樹の成長と雑草類との競合関係について明らかにしていく必要がある。更新稚樹の成長に比べて雑草類の成長は速く、多くの場合、落葉広葉樹稚樹は被陰条件下におかれ、成長が阻害される可能性がある。例えば、比較的耐陰性の高いスギ（*Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don）の場合では、樹冠の1/2以上が覆われると成長量が大きく抑制される（谷本1982, 1983）。また、上層に葉群が分布するタイプの植物では、葉群内での光の減衰が著しく、成長を大きく阻害する。従って、今後、落葉広葉樹稚樹の枝の張り方と光の利用の仕方（Functional display; Küppers 1989, 1994）を考慮に入れて、侵入・更新してきた目的樹種以外の種との光の利用の仕方について、個体全体の生理（Whole Plant Physiology）の視点から明らかにしていく必要があると考える。

これまで述べてきたように、現在広く行われている冬山造材は、特に、多雪地帯においては稚樹が小さい時には保護効果を持つことが最大の利点といえる。さらに、開葉前から光環境を改善できるため上層木を疎開する効果がより速やかに期待できる施業法といえる。

謝 辞

本研究を行なうにあたり、終始、研究の御指導と御支援を頂いた北海道大学北方生物圏フィールド科学センター（農学研究科北方森林保全学講座）の小池孝良教授（現農学研究科）に心より御礼申し上げる。北方生物圏フィールド科学センターの笹賀一郎教授、佐藤冬樹教授、日浦勉教授、北海道大学農学研究科の平野高司教授（現農学研究科）の皆様には、本論文の作成に多大なるご指導を頂き、心から深く感謝申し上げます。また、同センターの柴田英昭助教授と田中夕美子博士にはデータ収集などに貴重な御助言をいただいた。記して感謝する。

さらに、森林総合研究所の丸山温博士、北尾光俊博士、飛田博順博士、松浦陽次郎博士には、研修生であった私に適切なご指導と援助をいただいた。北海道大学農学研究科の渡辺陽子博士（現北方生物圏フィールド科学センター研究員）には、解剖切片の作成と観察にご協力いただいた。また森林総合研究所の石塚森吉博士、田中永晴博士、宇都木玄博士、上村章博士には数々のご指導を賜っている。これらの方々に心より御礼申し上げます。また、野外調査を行なう際に絶大なる御協力をいただいた苫小牧研究林、札幌研究林、森林圏ステーション南管理部、情報室の職員の皆様と野外計測器を作製くださった北海道ダルトンの上田龍四郎氏に感謝申し上げます。

北方生物圏フィールド科学センター研究員の市榮智明博士（現高知大学農学部）、香山雅純博士（現森林総合研究所）、中村隆俊博士（現東京農大学生物産業学部）、農学研究科の松木佐和子博士（現岩手大学農学部）には、研究を進める上で貴重なご意見を頂いた。さらに東北大学農学研究科の牧野周教授、東北大学生命科学研究科の小野田雄介博士（現オーストラリア Macquarie 大学）、小口理一博士（現日本学術振興会研究員）、龍谷大学理工学部の Thomas Ting Lei 教授、エストニア・Tartu 大学の Dr. Ülo Niinemets には、本研究を進める上で貴重なご意見を頂いた。また、草本植物の同定には元北大農学研究科の大西瑞木さんにご援助いただいた。中国・東北林業大学の石福臣教授（現南開大学生命科学院）、王文杰博士、北方森林保全学講座の曲来葉博士（現中国科学院生態環境研究センター）・崔東壽博士（現東京農工大学共生科学技術研究部）・北橋善範博士（現北海道立林産試験場）、野口麻穂子博士（現森林総合研究所）、江口則和氏（現森林資源科学講座）ほか、研究室の皆様にはゼ

ミなどで様々なご意見をいただいた。記してお礼申し上げます。

私に樹木研究の面白さを教えて下さり、終始励ましの言葉を頂いた三重大学生物資源学部の永田洋名誉教授、武田明正名誉教授、伊藤進一郎教授、万木豊助教授に感謝申し上げます。最後になったが、父、珍一と母、すみ子ならびに家族の理解と温かい支援に感謝する。

本論文は北海道大学審査博士論文を元に加筆・改作した内容である。本稿への図表の改作と引用を許可下さった日本森林学会と各出版社に感謝申し上げます。

引用文献

- Anten NPR, Hikosaka K and Hirose T (2000): Nitrogen utilization and the photosynthetic system. *In*: Marshall B and Roberts J, eds. Leaf development and canopy growth, pp 171-203. Sheffield: Sheffield Academic Press
- Barnes JD, Balaguer L, Manrique E, Elvira S and Davison AW (1992): A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. *Environmental and Experimental Botany* **32**, 85-100
- Bassow SL and Bazzaz FA (1998): How environmental conditions affect canopy leaved photosynthesis in four deciduous tree species. *Ecology* **79**, 2660-2675
- Bazzaz FA (1979): Physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**, 351-371
- Bazzaz FA and Pickett STA (1980): Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**, 287-310
- Bazzaz FA and Carlson RW (1982): Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* **54**, 313-316
- Bazzaz FA (1990): The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**, 167-196
- Bazzaz FA (1996): Plants in changing environments. 320 p, Cambridge: Cambridge University Press
- Bernacchi CJ, Singsaas EL, Pimentel C, Portis Jr. AR and Long SP (2001): Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* **24**, 253-259
- Binkley D, Son Y and Valentine DW (2000): Do forests receive occult inputs of nitrogen? *Ecosystems* **3**, 321-331
- Biscoe PV and J. H. Gallagher (1977): Weather, dry matter production and yield. *In*: Landsberg, JJ and Cutting, CV eds. Environmental effects on crop physiology, pp 75-100, New York: Academic Press
- Björkman O (1981): Responses to different quantum flux densities. *In*: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB and Ziegler H, eds. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12A, pp 57-107, Berlin: Springer-Verlag
- Boote KJ and RS Loomis (1991): The prediction of canopy assimilation. *In*: Boote KJ and Loomis RS, eds. Modeling crop photosynthesis —from biochemistry to canopy, pp 109-140, Wisconsin: American Society of Agronomy and Crop Science Society of America.
- Carter GA and Smith WK (1985): Influence of shoot structure on light interception and photosynthesis in conifers., *Plant Physiology* **79**, 1038-1043
- Chazdon RL (1988): Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* **18**, 1-63
- DeLucia E and Thomas R (2000): Photosynthetic responses to CO₂ enrichment of four hardwood species in a forest understory. *Oecologia* **122**, 11-19
- 土壤環境分析法編集委員会 編 (1997): 土壤環境分析法, 427p. 博友社
- Ellsworth DS (2000): Seasonal CO₂ assimilation and stomatal limitations in a *Pinus taeda* canopy. *Tree Physiology* **20**, 435-445
- Ellsworth DS and Reich PB (1993): Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* **96**, 169-178

- Ellsworth DS and Reich PB (1996): Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology* **77**, 581-594
- Evans JR (1989): Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* **78**, 9-19
- Evans JR and Seemann JR (1989): The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: cost, consequences, and control. *In*: Briggs WR, ed. *Photosynthesis*, pp171-203, New York: Alan R. Liss
- Evans JR and von Caemmerer S (1996): Carbon dioxide diffusion inside leaves. *Plant Physiology* **110**, 339-346
- Evans JR and Poorter H (2001): Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* **24**, 755-767
- Farquhar GD, von Caemmerer S and Berry JA (1980): A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta* **149**, 78-90
- Field C (1983): Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* **56**, 341-347
- Field C and Mooney HA (1983): Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in California shrubs. *Oecologia* **56**, 348-355
- Field C and Mooney A (1986): The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *In*: Givnish TJ ed. *On the economy of form and function*, pp 25-55, Cambridge: Cambridge University Press
- 藤森隆郎 (2003): 新たな森林管理, 持続可能な社会に向けて. 428p. 全国林業技術改良普及協会
- Gill DS, Amyhor JS and Bormann FH (1998): Leaf phenology, photosynthesis, and the persistence of saplings and shrubs in a mature northern hardwood forest. *Tree Physiology* **18**, 281-289
- 花田尚子・澁谷正人・斎藤秀之・高橋邦秀 (2006): カラマツ人工林への広葉樹の侵入経過. *日本森林学会誌* **88**, 1-7
- 橋本良二・青木亨宏 (1996): 冷温帯コナラ二次林の林冠下で枯死する同種稚樹の炭素収支前生稚樹・更新・炭素収支. *日本緑化工学会誌* **21**, 164-176
- Harrington R, Brown BJ, Reich PB and Fownes JH (1989): Ecophysiology of exotic and native shrubs in Southern Wisconsin I. Relationship of leaf characteristics resource availability, and phenology to seasonal patterns of carbon gain. *Oecologia* **80**, 356-367
- Hikosaka K and Terashima I (1995): A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment* **18**, 605-618
- Hikosaka K (1996): Effects of leaf age- nitrogen nutrition and photon flux density on the organization of the photosynthetic apparatus in leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Planta* **198**, 144-150
- Hikosaka K and Hirose T (2000): Photosynthetic nitrogen-use efficiency in evergreen broad-leaved woody species coexisting in a warm-temperate forest. *Tree Physiology* **20**, 1249-1254
- Hirose T and Werger MJA (1987): Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* **72**, 520-526
- Hiura T (1998): Shoot dynamics and architecture of saplings in *Fagus crenata* across its geographical range. *Trees, structure and function* **12**, 274-280
- 伊豆田猛 (2001): 森林生態系における窒素飽和とその樹木に対する影響. *大気環境学会誌* **36**, 1-13
- IPCC, 気象庁, 環境省, 経済産業省 (2001): IPCC 地球温暖化第三次レポート—気候変化2001., 289p. 中央法規出版
- 加藤正吾・小見山章 (1999): ブナ林の上層木がもたらす散光環境と下層木の分布. *日本生態学会誌* **49**, 1-11
- Kayama M, Kitaoka S, Koike T, Takagi K, Satoh F, Wang W, Shi F, Sugata S, Hojyo H, Sugishita Y, Nomura M, Akibayashi Y and Sasa K (2001): Photosynthetic capacity of hybrid larch and dwarf bamboo grown in the Teshio Experiment Forest located at the border between Russia and Japan., *Proceedings of International Workshop for Adv-*

- anced Flux Network and Flux Evaluation **1**, 105-108
- 河野昭一 (1974) : 種の分化と適応 植物の進化生物学 II. 407p. 三省堂
- Kikuzawa K (1983) : Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests 1. Tall trees. Canadian Journal of Botany **61**, 2133-2139
- 菊沢喜八郎 (1999) : 森林の生態, 新・生態学への招待. 198p. 共立出版
- 菊沢喜八郎 (2005) : 葉の寿命の生態学—個葉から生態系へ—. 212p 共立出版
- Kimura K, Ishida A, Uemura A, Matsumoto Y and Terashima I (1998) : Effects of current-year and previous year PPFDs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica*. Tree Physiology **18**, 459-466
- Kitao M, Lei TT, Koike T, Tobita H and Maruyama Y (2000) : Susceptibility to photoinhibition of three species with different successional traits raised under various light regimes. Plant, Cell and Environment **23**, 81-89
- 北岡哲・秋林幸男・菅田定雄・北條元・芦谷大太郎・奥山悟・浪花彰彦・笹賀一郎・小池孝良 (2000) : カラマツ類の光合成能力の季節変化. 日本林学会北海道支部論文集**48**, 78-90
- Kitaoka S, Koike T, Quoreshi AM, Takagi K, Wang W, Shi F, Kayama M, Ishida N, Mamiya H and Sasa K (2001) : Seasonal changes in the photosynthetic capacity of Japanese larch trees planted on the Tomakomai National Forest, northern Japan. Proceedings of International Workshop for Advanced Flux Network and Flux Evaluation **1**, 109-112
- 北岡哲・王文杰・奥山悟・杉下義幸・菅田定雄・秋林幸男・小池孝良 (2001) : カラマツ類の樹冠部における光合成特性. 日本林学会北海道支部論文集 **49**, 15-17
- 北岡哲・上田龍四郎・石井正・田中夕美子・柴田英昭・小池孝良 (2002) : 無電源地帯用の6点式土壤呼吸測定装置の開発. 日本林学会北海道支部論文集 **50**, 26-28
- 北岡哲・奥山悟・石井正・小池孝良 (2003) : 上層木の伐採が広葉樹前生稚樹の光利用特性に与える影響. 日本林学会北海道支部論文集**51**, 30-32
- Kitaoka S and Koike T (2004) : Invasion of broad-leaf tree species into a larch plantation: seasonal light environment, photosynthesis and nitrogen allocation. Physiologia Plantarum **121**, 604-611
- 北岡哲・渡邊陽子・日浦勉・奥山悟・石井正・小池孝良 (2004) : 上層木の伐採と窒素施肥に対する落葉広葉樹前生稚樹の個葉の応答. 日本林学会北海道支部論文集**52**, 84-86
- Kitaoka S and Koike T (2005) : Seasonal and year-to-year variation in light use and nitrogen use of four deciduous broad-leaved tree seedling invading larch plantations. Tree Physiology **25**, 467-475
- Koike T (1986) : Photosynthetic responses to light intensity of deciduous broad-leaved tree seedlings raised under various artificial shade. Environmental Control Biology **24**, 51-58
- 小池孝良 (1987) : 落葉広葉樹の光合成と寿命. 北方林業 **39**, 209-213
- Koike T (1988) : Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. Plant Species Biology **3**, 77-88
- Koike T (1990) : Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. Tree Physiology **7**, 21-32
- Koike T (1994) : Effects of CO₂ interaction with temperature and soil fertility on the foliar phenology of alder, birch, and maple seedlings. Canadian Journal of Botany **73**, 149-157
- Koike T (1995) : Physiological ecology of the growth characteristics of Japanese mountain birch in Northern Japan: a comparison with Japanese white birch. *In*: Box, EO eds. Vegetation Science in Forestry, pp 409-422, Netherlands: Kluwer Academic Publishers
- Koike T, Lei TT, Maximov TC, Tabuchi R, Takahashi K and Ivanov BI (1996) : Comparison of the photosynthetic capacity of Siberian and Japanese birch seedlings grown in elevated CO₂ and temperature. Tree Physiology **16**, 381-385
- Koike T, Miyashita N and Toda T (1997) : Effects of shading on leaf structural characteristics in successional deciduous broadleaved tree seedlings

- and their silvicultural meaning. *Forest Resources Environment* **39**, 9-25
- 小池孝良・大崎満（1997）：機能タイプを基礎にした樹木の温暖化環境への反応. *日本生態学会誌* **47**, 307-313
- 小池孝良（1998）：森林修復のための樹木生理学的基礎. 東京農工大学「地域生態システム学」編集委員会編, *地域生態システム学*, pp83-86, 朝倉書店
- Koike T, Tabuchi R, Takahashi K, Mori S and Lei TT (1998): Characteristics of the light response in seedlings and saplings of two mid-successional species, ash and kalponax, during the early stage of regeneration in a mature forest., *Journal of Sustainable Forestry* **6**, 73-84
- 小池孝良（1999）：樹木の葉の展開と老化パターン—光利用特性の視点から—. 渡邊昭・篠崎一雄・寺島一郎監修, *植物の環境応答—生存戦略とその分子機構—*, pp102-106, 秀潤社
- Koike T, Yazaki K, Funada R, Maruyama Y, Mori S and Sasa K (2000): Forest health and vitality in northern Japan. *Rese Note Fac Forestry Univ of Joensuu* **18**, 99-101
- Koike T, Kitao M, Maruyama Y, Mori S, and Lei TT (2001): Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiology* **21**, 951-958.
- 小池孝良・北岡哲・王文杰・上田龍四郎（2001）：携帯用6点式CO₂濃度サンプリング装置の開発. *日本林学会北海道支部論文集* **49**, 45-47
- Koike T (2004): Autumn coloration, carbon acquisition, and leaf senescence. *In: Noodén, LD ed: Plant Cell Death Processes*, pp 245-258, Amsterdam, San Diego: Elsevier-Academic Press
- Koike T, Kitaoka S, Ichie T, Lei TT and Kitao M (2004): Photosynthetic characteristics of mixed broadleaf forests from leaf to stand. *In: Kawahata, H. et al. eds. Global carbon cycle and related mapping based on satellite imagery*, 453-472, Tokyo: Terrapub.
- 小山博正（2002）：近自然型森林造成方法の提案-（Ⅰ）-人工レフュージアとしてのカラマツ林の価値. *北方林業* **54**, 193-197
- 小山里奈・徳地直子（2000）：富栄養酸性雨の生物多様性への影響. *遺伝* **54**, 33-38
- Küppers M (1984a): Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow 1. Photosynthetic characteristics. *Oecologia* **64**, 332-343
- Küppers M (1984b): Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow 2. Stomatal responses, water use, and hydraulic conductivity. *Oecologia* **64**, 344-354
- Küppers M (1984c) Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow 3. Carbon and water balance on the leaf level. *Oecologia* **65**, 94-100
- Küppers M (1985): Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow 4. Growth form and partitioning. *Oecologia* **66**, 343-352
- Küppers M (1989): Ecological significance of above ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology and Evolution* **4**, 375-379
- Küppers M (1994): Canopy gaps: Competitive light interception and economic space filling -A matter of whole-plant allocation. *In: Caldwell MM and Pearcy RW eds. Exploitation of environmental heterogeneity by plants- ecophysiological processes above and below ground*, pp 111-144, New York: Academic Press
- Larcher W (2003): *Physiological Plant Ecology, Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Fourth edition 513p Springer, New York,
- Lei TT, Tabuchi R, Kitao M and Koike T (1996): The functional relationship between chlorophyll content, leaf reflectance, and light capturing efficiency of Japanese forest species under natural shade and open light regimes. *Physiologia Plantarum* **79**, 411-418
- Lei TT and Koike T (1998a): Functional leaf phenotypes for shaded and open environments of a dominant dwarf bamboo (*Sasa seohahehsis*) in Northern Japan. *International Journal of Plant Science* **159**, 812-820
- Lei TT and Koike T (1998b): Some observations of phenology and ecophysiology of *Daphne kamscha-*

- tica* Maxim. var. *jezoensis* (Maxim.) Ohwi, a shade deciduous shrub, in the forest of northern Japan. *Journal of Plant Research* **111**, 207-212
- Long SP and Bernacchi CJ (2003): Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany* **54**, 2393-2401
- Maeno H and Hiura T (2000): The effect of leaf phenology of overstory trees on the reproductive success of an understory shrubs. *Staphylea bumalda* DC, *Canadian Journal of Botany* **78**, 781-785
- Makino A, Mae T and Ohira K (1983): Photosynthesis and ribulose1,5-bisphosphate carboxylase in rice leaves. *Plant Physiology* **73**, 1002-1007
- Makino A, Mae T and Ohira K (1988): Differences between wheat and rice in the enzymic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the relationship to photosynthetic gas exchange. *Planta* **174**, 30-38
- Makino A, Nakano H and Mae T (1994): Effects of growth temperature on the responses of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, electron transport components, and sucrose synthesis enzymes to leaf nitrogen in rice, and their relationship to photosynthesis. *Plant Physiology* **105**, 1231-1238
- 牧野周 (1999a): 光と炭酸ガスを獲得するための植物の窒素利用の戦略. *化学と生物* **37**, 335-340
- 牧野周 (1999b): CO₂と光合成. 渡邊昭・篠崎一雄・寺島一郎監修 植物の環境応答—生存戦略とその分子機構—. pp134-pp141, 秀潤社
- 丸山幸平 (1979): 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. *新潟大学演習林報告* **12**, 19-4
- 丸山温 (1996): 北方産主要樹種の水分特性. *北方林業* **48**, 5-8
- 丸山温・北尾光俊・飛田博順・小池孝良 (2001): ヤナギ樹種・雌雄クローンの成長と光合成. 112回日本林学会大会学術講演集, 89
- Nakashizuka T (1985): Diffused light condition in a canopy gaps in a beech (*Fagus crenata* Blume) forest. *Oecologia* **66**, 472-474
- 中静透 (2004) 森のスケッチ, 日本の森林／多様性の生物学シリーズ①. 236p. 東海大学出版会.
- Naidu SL and DeLucia EH (1998): Physiological and morphological acclimation and of shade-grown tree seedlings to late season canopy gap formation. *Plant Ecology* **138**, 27-40
- Nasholm T, Ekblad A, Nordin A, Giesler R, Hogberg M, and Hogberg P (1998): Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* **392**, 914-916
- Naumburg E, Ellsworth DS and Katul GG (2001): Modeling dynamic understory photosynthesis of contrasting species in ambient and elevated carbon dioxide. *Oecologia* **126**, 487-499
- Naumburg E and Ellsworth DS (2002): Short-term light and leaf photosynthetic dynamics affects estimates of daily understory photosynthesis in four tree species. *Tree Physiology* **22**, 393-401
- Negisi K (1966): Photosynthesis, respiration and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. *Bulletin of the Tokyo University Forests* **62**, 1-117
- Niinemets Ü and Tenhunen JD (1997): A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment* **20**, 845-866
- Niinemets Ü (1999): Components of leaf dry mass per area- thickness and density- alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist* **144**, 35-47
- Niinemets Ü (2001): Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. *Ecology* **82**, 453-469
- Nordin A, and Nasholm T (1997): Nitrogen storage forms in nine boreal understory plant species. *Oecologia* **110**, 487-492
- 大友玲子・西本哲昭 (1989): ポット水位の違いがヤチダモ・ミズナラの生育に及ぼす影響-主として根の成長について-. *日本林学会北海道支部論文集* **37**, 125-127
- Onoda Y, Hikosaka K and Hirose T (2005): Seasonal changes in the balance between capacities of RuBP carboxylation and RuBP regeneration affects CO₂ response of photosynthesis in *Polygonum cuspidatum*. *Journal of Experimental Botany*

- 56, 755-763
- Park YM and Morikawa Y (2002): Habitat-related responses to water stress and flooding in deciduous tree species. *In*: Nakashizuka T and Matsumoto Y, eds. Ecological studies **158**, Diversity and interaction in a temperate forest community, pp 216-pp 228, New York: Springer
- Pearcy RW (1983): The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of Hawaiian forest. *Oecologia* **58**, 19-25
- Pearcy RW (1987): Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology* **1**, 169-178
- Pickett STA and White PS (1985): Patch dynamics: a synthesis. *In*: Pickett STA and White PS eds. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics, pp 371-384, New York: Academic Press
- Piirainen S, Finér L, Mannerkoski H and Starr M (2002): Effects of forest clear-cutting on the carbon and nitrogen fluxes through podzolic soil horizons. *Plant and Soil* **239**, 301-311
- Phillips JG and Riha SJ (1993): Canopy development and solar conversion efficiency in *Acacia auriculiformis* under drought stress. *Tree Physiology* **12**, 137-149
- Pons TL and Pearcy RW (1994): Nitrogen reallocation and photosynthetic acclimation in response to partial shading in soybean plants. *Physiologia Plantarum* **92**, 636-644
- Poorter H and Evans JR (1998): Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* **116**, 26-37
- Qu LY, Kayama M, Kitaoka S, Akasaka M, Sasa K and Koike T (2004): Micro-environmental analysis of natural regeneration of larch in northern Japan. *Eurasian Journal Forest Research* **7**, 43-51
- Reich PB, Uhl C, Walters MB and Ellsworth DS (1991): Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia* **86**, 16-24
- Reich PB, Walters MB and Ellsworth DS (1992): Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* **62**, 365-392
- Reich PB (1993): Recompiling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: 'the blind men and the elephant retold'. *Functional Ecology* **7**, 721-725
- Reich PB and Walters MB (1994): Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species II. Variation in nitrogen vis-à-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia* **97**, 73-81
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS and Uhl C (1994): Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species I. Patterns among species and communities. *Oecologia* **97**, 62-72
- Reich PB, Kloeppel BD and Ellsworth DS (1995): Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* **104**, 24-30
- Reich PB, Walters MB and Ellsworth DS (1997): From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of National Academy Science U S A* **94**, 13730-13734
- Reich PB, Ellsworth DS and Walters MB (1998a): Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* **12**, 948-958
- Reich PB, Walter MB, Ellsworth DS, Vose JM, Volin JC, Gresham C and Bowman WD (1998b): Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* **114**, 471-482
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC and Bowman WD (1999): Generality of leaf trait relationships: a test across six biome. *Ecology* **80**, 1955-1969
- 林野庁企画課 (2006): 新たな森林・林業基本計画について. *林業技術* **775**, 9-14
- Rothstein DE and Zak DR (2001): Photosynthetic adaptation and acclimation to exploit seasonal periods of direct irradiance in three temperate deciduous-forest herbs. *Functional Ecology* **15**,

- 722-731
- 坂上幸雄 (1991): 北海道人工林の今後の課題. 北方林業**44**, 2-5
- Schulze ED, Beck E and Müller-Hohenstein K (2005): Plant Ecology. 702p. Springer Verlag, Berlin.
- 清和研二 (1994): 落葉広葉樹の定着に及ぼす種子サイズと稚苗のフェノロジーの影響. 北海道立林業試験場研究報告**31**, 1-68
- Seiwa K (1999): Ontogenetic changes in leaf phenology of *Ulmus davidiana* var. *Japonica* a deciduous broad-leaved tree. Tree Physiology **19**, 793-797
- Sharkey TD (1985) Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. Botanical Review **51**, 53-105
- Shinano T, Lei TT, Kawamukai T, Inoue MT, Koike T and Tadano T (1996): Dimethylsulfoxide method for the extraction of chlorophylls a and b from the leaves of wheat, field bean, dwarf bamboo, and oak. Photosynthetica **32**, 409-415
- 森林立地調査法編集委員会編 (1999): 森林立地調査法—森の環境を測る—. 284p. 博友社.
- 谷本丈夫 (1982): 造林地における下刈, 除伐, つる切りに関する基礎的研究 (第1報) スギ幼齢造林地におけるスギと雑草木の成長. 林業試験場研究報告**320**, 53-121
- 谷本丈夫 (1983): 造林地における下刈, 除伐, つる切りに関する基礎的研究 (第2報) スギ幼齢木の成長と雑草木との相互関係とその応用. 林業試験場研究報告**324**, 55-79
- Tardieu F, Granier C and Muller B (1999): Modeling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate? New Phytologist **143**, 33-43
- Terashima I and Evans JR (1988): Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. Plant, Cell and Physiology **29**, 143-155.
- 寺島一郎 (1999): 光合成系としての葉の構造. 化学と生物**37**, 266-272
- Terashima I, Miyazawa S-I and Hanba YT (2001): Why are sun leaves thicker than shade leaves? -Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. Journal of Plant Research **114**, 93-105
- 寺島一郎 (2002): 個葉および個体レベルにおける光合成. 佐藤公行監修, 光合成, pp125-147, 朝倉書店
- 戸田浩人 (2000): 森林土壌における窒素無機化特性に関する研究. 森林環境資源科学**38**, 1-95
- 堤利夫 (1987): 森林の物質循環. up バイオロジー 124p, 東京大学出版会
- 長南信雄 (1983): 作物の形態と機能-光合成・転流における葉の構造と機能 (作物の形態と機能). 日本作物学会紀事**52**, 379-385
- Uemura A, Ishida A, Nakano T, Terashima I, Tanabe H and Matsumoto Y (2000): Acclimation of leaf characteristics of *Fargus* species to previous-year and current-year solar irradiances. Tree Physiology **20**, 945-951
- Uemura S (1994): Patterns of leaf phenology in forest understory. Canadian Journal of Botany **72**, 409-414
- von Caemmerer S (2000): Biochemical models of leaf photosynthesis. 165p, CSIRO publishing, Canberra, Australia
- Walters MB and Reich PB (1996): Are shade tolerance survival and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. Ecology **77**, 841-853
- Walter MB and Reich PB (1999): Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? New Phytologist **143**, 143-154
- Wang W, Kayama M, Kitaoka S, Osaki M and Koike T (2001): Photosynthetic characteristics of *Sasa senanensis* grown under low nitrogen, potassium and phosphorus nutrient conditions. Bamboo Journal **18**, 22-36
- 王文杰・石福臣・笹賀一郎・秋林幸男・菅田定雄・杉下義幸・北條元・小池孝良 (2001): カラマツ人工林の非同化器官と土壌の呼吸測定. 日本林学会北海道支部論文集**49**, 36-38
- 山本進一 (1981): 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
- Yamashita N, Ishida A, Kushima H and Tanaka N (2000): Acclimation to sudden increase in light

- favoring an invasive over native trees in subtropical island, Japan. *Oecologia* **125**, 412-419
- 横田俊一（1962）：カラマツ先枯病に関する研究（II）—病原菌とその生活史—。林業試験場報告**142**, 173-202
- Yoshie F and Kawano S (1986) : Seasonal changes in photosynthetic characteristics of *Pachysandra terminalis* (Buxaceae), an evergreen woodland chamaephyte, in the cool temperate region of Japan. *Oecologia* **71**, 6-11
- Yoshie F and Yoshida S (1987) : Seasonal changes in photosynthetic characteristics of *Anemone raddeana*, spring-active geophytes, in the temperate region of Japan. *Oecologia* **72**, 202-206
- Yoshie F, Arai H, Nakashima H and Kawano S (1990) : Seasonal changes in nitrogen fractions of *Pachysandra terminalis*, a forest evergreen chamaephyte. *Physiologia Plantarum* **79**, 7-14

Summary

1. Several deciduous broad-leaved tree species have been invading unmanaged larch plantations in northern Japan. These broad-leaved trees will produce a high quality timber. Information on light use traits of invaded deciduous broad-leaved tree seedlings is therefore crucial for silviculture practices in unmanaged larch plantations. Light environment at forest floor in larch plantations are characterized by their uniform light environment, due to the needle shape and the stand structure. We also harvested canopy trees of larch in winter (winter bucking) and investigated the leaf morphology and photosynthetic characteristics of invaded deciduous broad-leaved tree seedlings, in order to evaluate the significance of winter bucking for expecting natural regenerations.

2. I investigated light and nitrogen use traits of four seral deciduous broad-leaved tree seedlings. The gap phase species, *Magnolia hyporeuca* Siebold et Zucc (hereafter *M. hyporeuca*) had a short foliage period, and values of higher light saturated photosynthetic rate (P_{sat}) and nitrogen remobilization rates (NRMR) values. In contrast, two species that grow at the forest floor, *Prunus ssiori* Fr. Schm (*P. ssiori*), which flushes its leaves before needle flushing of larch canopy, and *Carpinus cordata* Blume (*C. cordata*) which maintains green leaves until frost comes, both had lower values of P_{sat} and NRMR. These species instead exploited the leafless period of the larch canopy trees. *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. var. *crispula* (Blume) Ohashi (*Q. mongolica*), which flushed all, leaves at the time of leaf unfolding in the overstory, had intermediate values of photosynthetic parameters.

3. Characteristics of nitrogen allocation were estimated from the leaf nitrogen to photosynthetic proteins, light harvesting protein and the other proteins in four successional tree species growing in a larch plantation. Nitrogen allocation pattern of the four seral tree species showed specific patterns and clearly reflected to their phenological differences of their canopy. The gap phase species, *M. hyporeuca* displayed higher photosynthetic rates to compensate for the short leafy period and allocate more nitrogen to Rubisco (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase). In contrast, tree species those grow at the forest floor, *P. ssiori* and *C. cordata*, used the leafless period of the canopy trees to change their allocation of nitrogen from Rubisco to Chl (chlorophyll) in line with canopy closure. *Q. mongolica* maintained a high photosynthetic rate in September before leaf senescence because it allocates more nitrogen to Rubisco.

4. In all species the relation between N_{area} and P_{sat} showed species-specific yearly fluctuations. However, there was no yearly fluctuation in the relation between leaf nitrogen content per area (N_{area}) and net photosynthetic rate at light and CO_2 saturation (P_{max}). These results suggest that *M. hyporeuca* and *Q. mongolica*

have higher photosynthetic rates and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE). Yearly fluctuations in the relations appear to be induced by changes in specific leaf area (SLA) and nitrogen use characteristics, which in turn are affected by climatic variations.

5. To determine the causes of the yearly variation of the P_{sat} , I studied the effect of imposing a drought during the leaf development period. The three tree species except *P. ssiori*, then displayed lower SLA, higher nitrogen content per unit area, and higher photosynthetic rates per unit area. These results suggest that drought stress during the leaf expansion period was directly related to the large yearly variations of P_{sat} through leaf morphology and structure.

6. Winter harvesting practices took place in December 2001, and nitrogen fertilizer was applied in April 2002 and April 2003. The relative photosynthetic photon flux (RPPF) increased by 10%, to 50%, during the growth period. The soil water content was higher in the canopy opening treatment than in controls, but the CO_2 concentration at the forest floor decreased from 380ppm to 340ppm after the canopy opening larch plantation.

7. The gap phase species *M. hyporeuca* and the mid-late successional tree species *Q. mongolica*, which grows in or near canopy gaps, had slightly higher photosynthetic rates and increased mesophyll surface area (Smes), and reduced SLA (Specific Leaf Area) in both the canopy opening treatment and the canopy opening with nitrogen fertilization treatment in the second year. These two species therefore increased their photosynthetic rates through the increase in Smes and decrease of SLA. The late successional tree species *P. ssiori* and *C. cordata* which grow in the understory displayed smaller responses to the canopy opening treatment; there was no marked increment of P_{sat} or Smes. However, their SLA decreased in the canopy opening treatment. These results indicate specific differing responses to the disturbance regimes among the four seral tree seedlings. P_{sat} increased in line with an increase in Smes. The nitrogen supply accelerated the change of SLA and increase of Smes within leaves.

8. To evaluate the effect of high CO_2 concentration in the morning at the forest floor on the photosynthetic traits of invaded broad-leaved tree seedlings, I grew four seral tree species in a high CO_2 concentration environment for 80 days with use of a phytotron, and determined the relation between photosynthesis (A) and the intercellular CO_2 concentration (C_i). All four seral tree species down-regulated their photosynthetic rates and reduced their carboxylation efficiency and RuBP regeneration rates in the high CO_2 treatment. The decrements were greater in *M. hyporeuca* and *Q. mongolica* than in *P. ssiori* and *C. cordata*. I also compared the A- C_i relation in four seral broad-leaved tree seedlings grown at the forest floor and in an open environment. In all four seral tree species, especially *M. hyporeuca* and *Q. mongolica*, the open individuals displayed higher carboxylation efficiency and higher RuBP regeneration rates than species grown at the forest floor. Stomatal limitation (Ls) was highest in open-environment *C. cordata*, so that higher Ls values would prevent *C. cordata* acclimating to open environments.

9. Based on these results, I conclude that tree harvesting practices in winter would allow the naturally regenerated seedlings to acclimate to open light environments and lead to efficient growth of the deciduous broad-leaved tree seedlings that have invaded unmanaged larch plantations.