HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ブナとイヌブナ成木の環境適応に関する生理生態学的研究
Author(s)	上村, 章
Citation	北海道大学演習林研究報告, 64(2), 131-190
Issue Date	2007-09
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/30303
Type	departmental bulletin paper
File Information	64(2)_131-190.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

ブナとイヌブナ成木の環境適応に関する生理生態学的研究

上村　　章

Ecophysiological study for adaptation to environment in adult trees of *Fagus crenata* and *Fagus japonica*

by

Akira UEMURA

要　　旨

日本の代表的な落葉広葉樹であるブナと同じブナ属のイヌブナを用い，個葉レベル，当年枝レベル，樹冠レベルでの環境応答特性の違いを調べた。ブナとイヌブナは，蒸散要求の季節的な増加に対し，個葉レベルと個体レベル両方の通水特性の季節的な順化を行い，水蒸気圧飽差に対する水蒸気拡散気孔コンダクタンス（gs）の反応性を低くし，光合成の気孔制限（L_S）を低くしていた。ブナと比べて，イヌブナは，低い gs，高い L_S を持った。イヌブナ当年枝は，ブナと比べて大きな葉面積比（当年枝総葉面積／当年枝乾重），小さな当年枝の木部断面積／総葉面積比（HV）を持った。この小さい HV が，イヌブナの保守的な水利用と関係していると考えられた。また，ブナと比べて，イヌブナは樹冠内の葉の特性の可塑性が小さく，樹冠上部の葉角が垂直的で樹冠内部に光を透過させ，比較的樹冠全体で CO_2を獲得していた。ブナでは，冬芽の段階で葉の特性の前決定があることが知られている。樹冠上部に被陰処理をすることによって，ブナ葉とイヌブナ葉に対する光の履歴効果の違いを調べた。イヌブナと比べ，ブナは，葉厚の変化に対する前年の光環境の影響を強く受けた。

キーワード：ブナ，イヌブナ，光合成特性，水分特性，順化

2007年３月６日受付，Received March 6, 2007
2007年７月２日受理，Accepted July 2, 2007
１：森林総合研究所北海道支所，（〒062-8516　札幌市豊平区羊ヶ丘７）
Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Reserch Institute, Sapporo, 062-8516, Japan

目　　次

第Ⅰ章　序　論
１．１　環境変化と葉の特性
1.1.1　環境変化に対する葉の特性の順化
1.1.2　葉の特性間の連動（linkage）
1.1.3　成木樹冠における生理生態学的調査の重要性
１．２　ブナ属に対する研究
1.2.1　研究の必要性
1.2.2　ブナ属の分布
1.2.3　ブナとイヌブナの種特性
１．３　論文の目的と構成
第Ⅱ章　調査地および調査方法
２．１　はじめに
２．２　試験地概要
２．３　材料および調査方法
２．４　勿来広葉樹試験地の気象
２．５．　統計解析
第Ⅲ章　樹冠表層葉のガス交換速度の日・季節変化
３．１　ガス交換と水分特性の季節的な連動
3.1.1　はじめに
3.1.2　方　法
3.1.2.1　生化学的，形態的特性
3.1.2.2　ガス交換特性の日変化
3.1.2.3　光合成の気孔制限
3.1.2.4　水分特性
3.1.3　結　果
3.1.3.1　ブナとイヌブナの個葉の特性の比較
3.1.3.2　生化学的，形態的特性の季節変化
3.1.3.3　ガス交換特性の季節変化
3.1.3.4　水分特性
3.1.3.5　光合成の気孔制限
3.1.4　考　察
３．２　ブナとイヌブナのガス交換特性の違い
3.2.1　はじめに
3.2.2　方　法
3.2.2.1　当年枝の特性
3.2.2.2　個葉のガス交換特性
3.2.2.3　葉と当年枝の呼吸
3.2.2.4　ガス交換モデル
3.2.3　結　果
3.2.3.1　ブナとイヌブナの当年枝の特性の比較
3.2.3.2　葉のガス交換に対する微気象要因の影響
3.2.3.3　日 CO_2獲得量，日 H_2O 損失量の季節変化
3.2.4　考　察
3.2.4.1　当年枝の形態と葉のガス交換の間の連動
3.2.4.2　個葉レベルでの炭素収支
3.2.4.3　当年枝レベルでの炭素収支
第Ⅳ章　樹冠内における葉の特性の空間的変化
４．１　はじめに
４．２　方　法
4.2.1　樹冠構造
4.2.2　個葉の生化学的，形態的特性
4.2.3　個葉の光合成特性
4.2.4　樹冠光合成の推定
４．３　結　果
4.3.1　樹冠構造
4.3.2　樹冠内における形態的，生化学的特性の可塑性
4.3.3　樹冠内における光合成特性の可塑性
4.3.4　樹冠光合成の見積もり
４．４　考察
4.4.1　樹冠構造と葉の可塑性の連動
4.4.2　炭素獲得に関する最適分配
4.4.3　種間の葉の可塑性の違い
第Ⅴ章　葉の特性に対する光の履歴効果
５．１　はじめに
５．２　方　法
5.2.1　樹冠被陰処理
5.2.2　形態的，生化学的特性
5.2.3　ガス交換速度，水ポテンシャルの日変化
5.2.4水分特性
５．３　結　果
5.3.1　形態的，生化学的特性に対する光環境の履歴効果
5.3.2　ガス交換特性に対する光環境の履歴効果
5.3.3　水分特性に対する光環境の履歴効果
５．４　考察
5.4.1　水分特性に対する光環境の履歴効果
5.4.2　ガス交換特性に対する光環境の履歴効果
5.4.3　枝の成長に対する光環境の履歴効果

5.4.4　履歴効果のブナとイヌブナの違い
第Ⅵ章　結論
6．1　落葉広葉樹の環境適応能力
6．2　ブナの環境適応能力
謝　辞
引用文献
Appendix 1
Appendix 2
Summary

第Ⅰ章　序　論

1.1　環境変化と葉の特性

1.1.1　環境変化に対する葉の特性の順化

地球温暖化による森林への影響が懸念されている（例えば，田中ほか 2003）。温暖化による環境の変化は，環境に対して最も柔軟に変化する器官の一つである葉に影響を与える。気温の上昇とともに，降水量や大気飽差の変化も予測される。降水量が減少しなくても，飽差が増大した場合には，植物葉に対する蒸散要求は高まり，土壌－植物－大気連続体（SPAC）内の水バランスに影響を与える。一方，植物は，環境の変化に対して葉の生理的，形態的特性を順化させることができる。順化によって導かれるこれらの特性の変異は，置かれた環境下で個体レベルでの炭素獲得（光合成）をより高めていると考えられている（Hirose and Werger 1987，Ellsworth and Reich 1993，Evans 1993a，1993b，Hollinger 1996）。ある特性の順化の幅は，それぞれの種によって異なるので，森林に対する環境変化の影響を評価するためには，その違いを考慮に入れ評価する必要がある。本論文では，特性の順化の幅のことを特性の「可塑性」と定義する。分布や成長を左右する生理的特性の評価に加え，特性の可塑性の評価は，樹木の環境適応性に対するより詳細な情報を与え，森林の将来を予測したり森林の持続可能な経営や劣化した森林の生態系修復に関する計画を作成したりするために役立つだろう。近年，針葉樹の単一造林地は，それぞれの地域の潜在種である広葉樹種を再導入することによって針広混交林へと転換されようとしてきている。導入する広葉樹種の気象変動に対する潜在的なリスクを知っておく必要がある（Geßler et al. 2007）。日本の冷温帯域における再導入に有力な樹種は，ブナである。地球規模の気象変動を含む環境変化に対するブナの応答特性を解明し，造林域を判定する必要がある。

これまで，その重要性から，光環境の変化に対する葉の生理的，形態的特性の可塑性の調査が多くなされてきている。変化する光の傍受と使用の種間差は，耐陰性や更新特性と関係する（Ishida et al. 2003）。一般的に，同一樹種内でも明るい場所にある陽葉は，被陰下にある陰葉と比べ，葉が厚く，単位葉面積あたりの窒素含量，クロロフィル含量が多いことが知られている（Larcher 2003）。窒素を炭素固定系や集光部位などへどのように分配するかが重要で，例えば，明環境下で炭素固定系の効率を上げ，暗環境下で光獲得の効率を上げるように分配が変化し，それぞれの光環境下で光合成速度を高めていると考えられている。一方，水分特性は，樹木の耐乾性，成長，個体活力度に影響を及ぼす重要な要因であるが（例えば，高橋 1981，丸山・森川 1984，松本ほか 1992），水分特性の大気飽差や土壌水分の変化に対する順化過程や可塑性は，主要樹種に関しても十分解明されていない。

1.1.2　葉の特性間の連動（linkage）

植物個体における生理生態学的諸特性は，お互い密接に関係しあう。例えば，光合成速度は，種ごとの水分特性と環境によって大きく左右される（Meinzer et al. 1995，Saliendra et al. 1995，Hubbard et al. 1999，Sperry 2000，Hubbard et al. 2001，Tyree 2003）。なぜなら，光合成に必要な CO_2 は，気孔を通じて葉内に供給され，その気孔の開度（気孔コンダクタンス）は水分特性によって影響を受けるからである。気孔開閉のメカニズムは，完全には解明されていないが，それは，光合成による CO_2 の取り込みを進行することと蒸散による水の損失を制限し葉が過度に脱水することを妨げることの間の，あるバランスを保つために働く複雑なメカニズムによって制御されていると考えられている（Whitehead 1998）。一日の内の明け方から日中にかけての蒸散要求度（飽差）の増加は，気孔コンダクタンスの日中低下を引き起こし，光合成速度を低下させる，すなわち，光合成の気孔制限（stomatal limitation）を増大させることがある（Ishida et al. 1999b）。このように，樹木葉の環境適応機構を明らかにするためには，どのような特性とどのような特性が連動しているかを明らかにすることが

重要である。種特性は，1つ1つの特性の違いだけでなく，様々な特性の連動の仕方の違いによって形作られていると考えられる。

1.1.3 成木樹冠における生理生態学的調査の重要性

同じ場所に長期間生育し，サイズが大きくなる樹木の個体の機能維持には，個体としての生理生態学的特性の変化が重要である。大きな樹木個体には，樹冠内に大きな物理的環境の勾配を生じ（例えば，Ackerly and Bazzaz 1995，Ishida et al. 1999b，Kimura et al. 1998），樹冠下部の枝から展開する葉は，樹冠が発達するにつれ異なる光環境に置かれる（Schoettle and Smith 1991，Ishida et al. 1999c）。この個体内にできる環境の勾配に応じて，生理生態学的特性は複雑に変化する（Bassow and Bazzaz 1998，Koike et al. 2001）。また，この個体を取り巻く物理的環境の変化に加え，個体サイズが大きくなる樹木においては，成長に伴って生物的変化が生じるかもしれない（Nabeshima and Hiura 2004）。例えば，実生から成木への成長に伴って，同化器官と非同化器官の割合の違い，一定の面積の葉が支える非同化器官の重さの違いが生じる。成木の樹高成長の制限要因の一つとして，成長にともなう土壌と葉の間の通水コンダクタンス（K_W）の減少が考えられている（Ryan and Yoder 1997）。成木の樹冠葉が，どのようなガス交換を行っているかを明らかにするためには，実際の着葉位置でのインタクトな測定が欠かせない。

成木樹冠は，森林生態系の機能において多くの重要性を持つと同時に，特にアクセスの難しさから生じる，多くの調査の難しさを持つ（Barker and Pinard 2001，Ryan 2005）。例えば，成木樹冠の重要性は，光資源を十分に利用できる樹冠表層葉の個体の炭素獲得に対する高い貢献度や，樹冠内の葉の特性の垂直的変化の種による違いにあるが，その研究は制限されている。現在，タワーやクレーンなどの設置により，広葉樹樹冠における葉の生理生態学的ふるまいは，熱帯樹種（例えば，Furukawa et al. 2001）や温帯樹種（例えば，Saito and Kakubari 1999，小池ほか 2004，Iio et al. 2005）に関して蓄積されつつある段階である。そこで本研究では，本州冷温帯林を代表し世界遺産に登録された白神山系の主要構成樹種であるブナとその近縁種イヌブナの成木樹冠に焦点をあてて，これらの環境応答に関する生理生態学的研究を行って，森林管理のための基礎資料とすることを試みた。詳細は後述する。

1.2 ブナ属に対する研究

1.2.1 研究の必要性

ブナ属は，北半球中緯度地域を代表する樹種である。各地域において，材の供給だけでなく文化，環境面で人類に大きく貢献している（Peter 1997）。ブナ属は，比較的湿潤な環境下で生育し，共存する他の種と比べて乾燥に対して敏感であることから（Peter 1997），生育，分布に対する地球温暖化の影響も懸念される。

ブナ属が優占する北半球中緯度地域は，そこに成立する森林生態系の，温暖化ガスとしてのCO_2収支への寄与度（隔離能力）と温暖化による影響の両面で重要視されている（Wofsy et al. 1993，Fan et al. 1998）。しかし，ブナ属成木のガス交換特性や環境適応性は，十分調査されていない。調査により得られたデータは，CO_2吸収量や成長をモデル化するための生理的基礎データを供給することができる。

ブナ（*Fagus crenata* Blume）は，日本の冷温帯林を代表する樹種である。ブナは，材積ベースで日本の全広葉樹天然林の約9％と最も豊富な広葉樹種である。冷温帯域に限れば，胸高断面積ベースで80%がブナである（Nakashizuka and Iida 1995）。近年，ブナには，広葉樹材の需要拡大の他，水源の確保，風致・景観の維持，環境保全等の公益的機能の発揮を期待して，国民の関心が高い。現在の気象条件と植生データから導かれた分布モデルによる温暖化影響予測は，このブナ林の減少を示し，その脆弱性が懸念されている（本間ほか 1995，田中ほか 2003，Matsui et al. 2004）。本研究では，近縁で後述するように分布域や生態的地位の異なるイヌブナ（*Fagus japonica* Maxim.）と比較することで，ブナの環境応答特性を明確にすることを期待した。

1.2.2 ブナ属の分布

世界のブナ属は，北半球の中緯度地域の海洋性気候または湿潤な夏期を伴う大陸性気候に分布し，約12種に分類されている（生態的変異種か独立種であるかの分類上の問題で種数が確定していない）。ブナ林は，いずれも各地域において文化や資源の面で重要な役割を演じてきた。ブナ属は，生態的に同質なグループとして見られてきている。冬期落葉高木で冷温帯林の代表的な樹冠を構成する極相樹種である。いずれの種も

耐陰性が強く，乾燥に弱いとされる（例えば *F. sylvatica*（Aranda et al. 2000，Leuschner et al. 2001，Raftoyannis and Radglou 2002），*F. crenata*（Maruyama and Toyama 1987），*F. grandifolia*（Tschaplinski et al. 1998））。

日本には，ブナとイヌブナの２種のブナ属が分布している。日本の温帯域は，寒冷な方から針広混交林，冷温帯落葉林，暖温帯落葉林の３つに大別されるが（Kira 1991），ブナは，冷温帯落葉林，イヌブナは暖温帯落葉林に優占する（Nakashizuka and Iida 1995）。垂直的分布では，ブナは，北緯37度付近では，標高300mから1500mに優占する。ブナとイヌブナは，冷温帯落葉林下部域，ブナ垂直分布の下限域において共存する（野嵜・奥富 1990）。

ブナ林は，気候条件の違い（主として冬期の降積雪の違い）を反映して，相観的，組成的に異なる太平洋（表日本）型のブナ林と日本海（裏日本）型のブナ林に大別できる（藤田 1987）。日本海型ブナ林（積雪深〉 0.5m）は，組成が単純で純林を形成する（Nakashizuka 1987）。太平洋型ブナ林（積雪深〈0.5m）は，多様な高木性の樹種を混生する。日本海型ブナ林と比べて，太平洋型ブナ林の樹勢の衰えや後継稚樹の少なさから，その脆弱性が懸念され，研究が行われてきている（丸田・紙谷 1996，Shimano 1998）。一方，イヌブナは，日本海側にはほとんど分布せず，太平洋側に分布する。イヌブナは，めったに純林を形成せずに，多様な樹種と森林を形成する。

太平洋型ブナ林と日本海型ブナ林の間において，森林の相観的，組成的違いだけでなく，そこに生育するブナ自身の違いが明らかになっている。太平洋型ブナは，日本海型ブナと比べて，葉が小さい傾向がある（萩原 1977，Hiura 1993，日浦 1996，Hiura 1998，小池・丸山 1998，小山ほか 2002）。太平洋型ブナの葉は厚く，それは，より柵状組織が発達する（２～３層）ことに関係している（小池・丸山 1998）。太平洋型における小さくそして厚い葉は，乾燥に適応していると考えられている（小池ほか 1990，日浦 1996）。近年，日本海型と太平洋型ブナは，遺伝的に異なることが明らかになっている（Koike et al. 1998，Tomaru et al. 1998）。

1.2.3　ブナとイヌブナの種特性

ブナ，イヌブナは，春先にその年に着けるすべての葉を展開させる一斉展葉型の樹種である。散孔材樹種である。耐陰性のある林冠構成種に分類される（Masaki 2002）。両種の葉の外観は非常によく似ている（Photo. 1-1）。

両種は，上述の分布域に加え更新様式が異なる。すなわち，ブナは実生更新，イヌブナは萌芽更新に大きく依存する（Niiyama and Abe 2002）。結果，ブナ

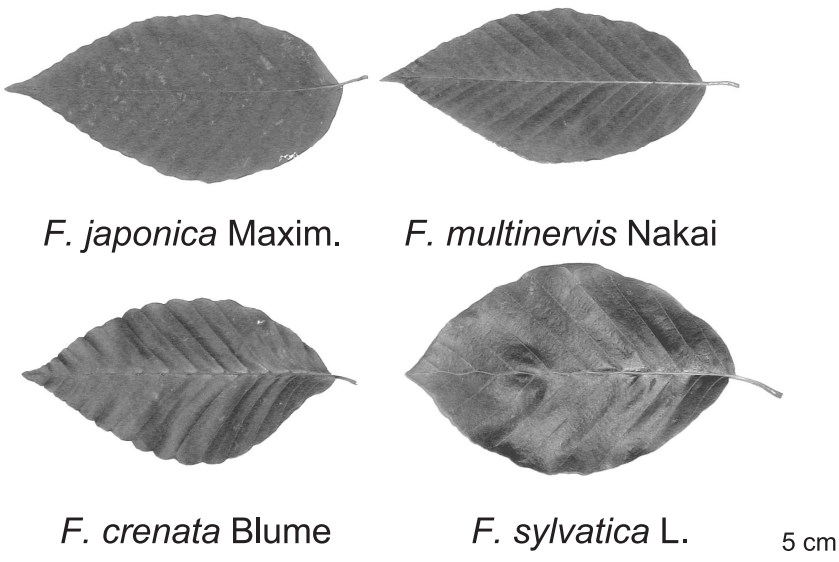


Photo. 1-1.　Leaves of *Fagus* sp.

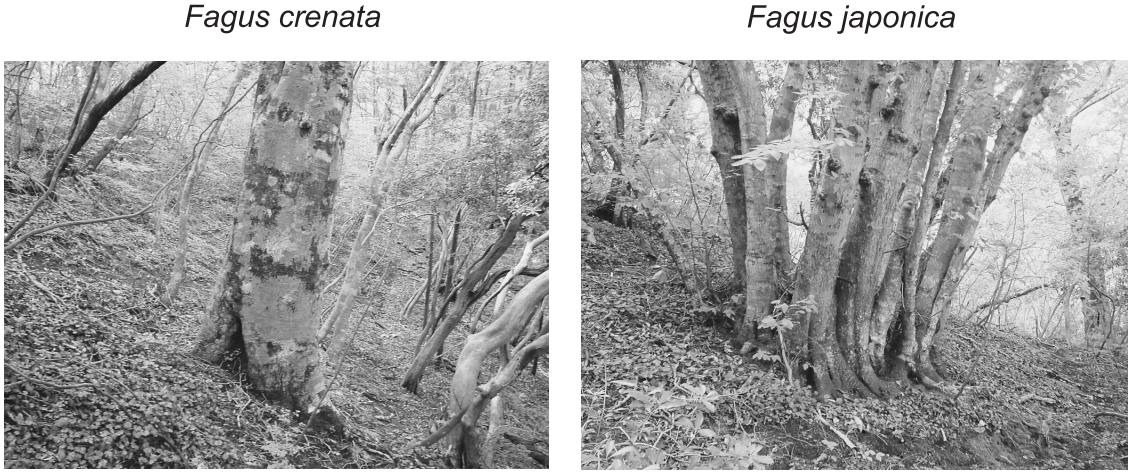


Photo. 1-2. Stems of two *Fagus*.

は，単幹を形成するが，イヌブナは，ストレスを受けない自然条件下でも多幹を形成する（Ohkubo 1992）(Photo. 1-2)。ブナは，林冠下における暗い環境下からギャップ下の明るい環境に適応でき，イヌブナは，萌芽枝が親木の下の暗い環境下で効率的に光を利用できることが更新に有利に働くと考えられる。

個葉特性に関しては，林内稚樹に関して，ブナ葉と比べてイヌブナ葉の方が大きくて薄く，低い光合成速度を持つことが報告されている（Yamamura et al. 1993)。個葉特性や更新特性の違いは，環境適応に関して異なる成長戦略を示すかもしれないが，両種の違いは明らかになっていない。

1.3　論文の目的と構成

本研究の目的は，ブナとイヌブナ成木を用い，環境の時空間的変化に対する個葉と個体レベルでの反応を明らかにする，また，成木個体に存在する生理生態学的特性の間の連動関係を明らかにすることである。特に，水分特性と個葉の生理的特性の関係を明らかにすることを目的として研究を行った。成木では，枝ごとの生理的自立性（branch autonomy）(Sprugel et al. 1991）が存在することを前提に，当年枝を１つのモジュールとして，モジュール間の特性の違いを比較し考察を進めた。本研究では，両種の生態的違いの要因を解明するというよりはむしろ，異なる特性を持つ葉の環境応答性の違いを明らかにする。以下の点を解明することに重点をおき解析を行った。

⑴　個葉のガス交換と通水特性の季節的な連動（個葉レベルの解析）
⑵　当年枝の形態と葉のガス交換との間の連動（当年枝レベルの解析）
⑶　樹冠構造と葉の特性の可塑性の連動（個体レベルの解析）
⑷　葉の特性の決定時期の解明

第２章では，調査地，調査方法に関する概略を説明する。第３章では，ブナとイヌブナの樹冠表層葉（樹高約14～15m）の生理生態学的特性に関する基礎的データを示す。土壌と葉の間の通水コンダクタンス（K_W），葉の水分特性，ガス交換速度の日・季節的変化を調べ，上記の⑴と⑵を解析した。第４章では，これら成木樹冠において層別刈り取り調査を行った結果を示す。樹冠表層の明環境から樹冠下部の暗環境にかけて，光合成能力と関連する葉の特性の垂直的変化を調べ，上記の⑶の解析を行った。第５章では，ブナ属樹種において，葉の特性決定に関して環境の履歴効果を受けることが報告されていることから，樹冠被陰実験を行い，前年と当年の光環境を変えることによって，上記の⑷を調べた。なお，高木の樹冠表層での被陰実験は，これまで行われていない。履歴効果のブナとイヌブナの違いを明らかにする。第６章では，本研究の成果をまとめ，結論を述べる。

三次元測定タワーを用いた本研究により，生育環境下における，ブナとイヌブナ成木の樹冠表層葉のガス交換特性，樹冠内での葉の特性の垂直的変化が明ら

かになる。得られた環境応答特性は，脆弱なブナ生態系の保全管理に資することができると考える。本論文に関する略号は，Appendix 1にまとめられた。

第Ⅱ章　調査地および調査方法

2.1　はじめに

調査地域は，阿武隈山地の南端にあたり，冷温帯と暖温帯（中間温帯）の移行域にあたり，山地帯（標高600m以上）地域には，ブナとイヌブナ両種が同所的に生育している。本試験地から約５㎞南にある小川学術参考林（北緯36°55′，東経140°35′，標高610～660m）では，これまで6 haのプロットを設置し，森林動態，種多様性等に関する様々な研究がなされていきてる（Nakashizuka and Matsumoto. 2002）。樹種構成比は，コナラ27%，イヌブナ21%，ブナ９%とこれら樹種が全樹冠構成種（46樹種/6ha）の半分以上を占める（小川学術参考林データ，胸高直径ベース）（Masaki 2002）。ブナの優占度が高くときに純林に近い森林を形成する日本海側と異なり，ブナ以外に多様な樹種が出現する。本地域に出現するブナは，葉が小さく厚いことから，太平洋型ブナとみなされる。Fujiiほか（2002）のブナDNAの種内変異分析の地理的な分布調査結果に当てはめると，本地域のブナはクレードⅡ（Clade：共通の祖先から進化した生物群）に分類される（本州日本海側ブナは，クレードⅠ）。

2.2　試験地概要

関東森林管理局管内，福島県いわき市田人町国有林内に試験地が設置された（以下，勿来広葉樹試験地，北緯36°58′，東経140°36′，標高700m）（Photo 2-1）。太平洋岸から約20㎞内陸に位置する。試験地は，落葉広葉樹二次林で，尾根部林冠高は，約14～17mで，ブナ，イヌブナに加えて，コナラ（*Quercus serrata* Thunb.），ミズナラ（*Quercus crispula* Blume），アカシデ（*Carpinus laxifolia* Blume），ミズメ（*Betula grossa* Sieb. et Zucc.）等の落葉広葉樹で構成される（学名は，牧野（1961）による）。林冠は閉鎖し，林床上約１mの高さの相対照度は，約５%である。なお，学名は牧野（1972）に依った。

2.3　材料および調査方法

試験地尾根部に生育するブナとイヌブナの成木（樹高14～15m）について，枝ごとの生理的自立性（branch autonomy）が存在することを考慮し（Sprugel et al. 1991），複数の枝を測定対象として得られたデータの比較を行った。樹齢は，100年を超えている。1994年４月に，底辺４×３，高さ16mの森林空間を１辺約1.5mの３次元格子で区切ったジャングルジムタワーが設置された（Photo. 2-2）。タワーを



Photo. 2-1. Location of the study site (Nakoso research station).



Photo. 2-2. Research tower.

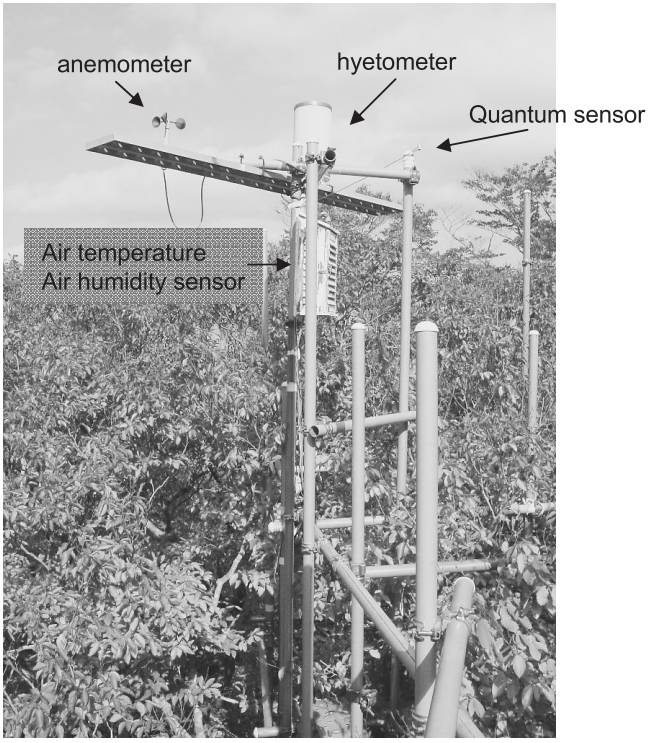


Photo. 2-3. Sensors for micro climate above the top canopy (16m above the ground).

用い，上層（16m），中層（8 m），下層（1 m）において，光量子束密度（PPFD: μmol m^{-2} s^{-1}，IKS-25, Koito Seisakusho Co., Tokyo, Japan），気温（T_{air}: ℃，OPT-150-10，Koito Seisakusho Co., Tokyo, Japan），相対湿度（RH: %，TDK，CHS-APS, Tokyo, Japan）が測定された（Photo. 2-3）。上層では，さらに，風速（μ: m s^{-1}，A-702-01，Yokokawa Co., Tokyo, Japan），雨量（mm: MES-1705, Koito Seisakusho Co., Tokyo, Japan）が測られた。データは，1994年5月から10分間隔でデータロガー（MES-901，Koito-Seisakusho，Tokyo, Japan）に連続的に記録された。

2.4 勿来広葉樹試験地の気象

試験地の冬期は，少雪（最深積雪50㎝以下）で乾燥する典型的な日本の太平洋側の気候を示す。晩春から早夏にかけて，本太平洋北東沿岸は，寒冷な北東風にみまわれ，しばしば曇りがちな気象あるいは霧が発生する（Mizoguchi et al. 2002）。1995年から2004年の10年間の樹冠上部の気温と雨量の平均値をTable 2-1に示す。温量指数は，67 ± 5（平均値 ± S.D.）であり，冷温帯（45〜85）の下限にあたる（吉良 2001）。10年間の平均年降水量は，1596㎜であった。落葉広葉樹の生育期間である5月から10月の月降水量は，100㎜以上あった。降雨頻度は高く，1995年の生育期間にお

Table 2-1. Mean values of air temperature and precipitation from 1995 to 2004 at Nakoso research station. Data were measured above the canopy at 10 minute intervals.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Mean / Total
Air temperature (℃)	-2.6	-2.5	0.7	7.1	12.0	15.8	20.1	20.5	16.7	10.9	5.6	0.1	8.7
Precipitation (mm)	44	20	89	143	164	149	258	185	260	174	92	30	1596

いては，連続して降雨が無い期間は平均で３日，最大で７月下旬に観察された10日であった。このように，本試験地は，湿潤な森林に分類できる。

1995年の落葉広葉樹の展葉が始まる５月から落葉の始まる10月までの気象の変化を Figure 2-1に示した。生育初期（６月から７月中旬）の間の PPFD の

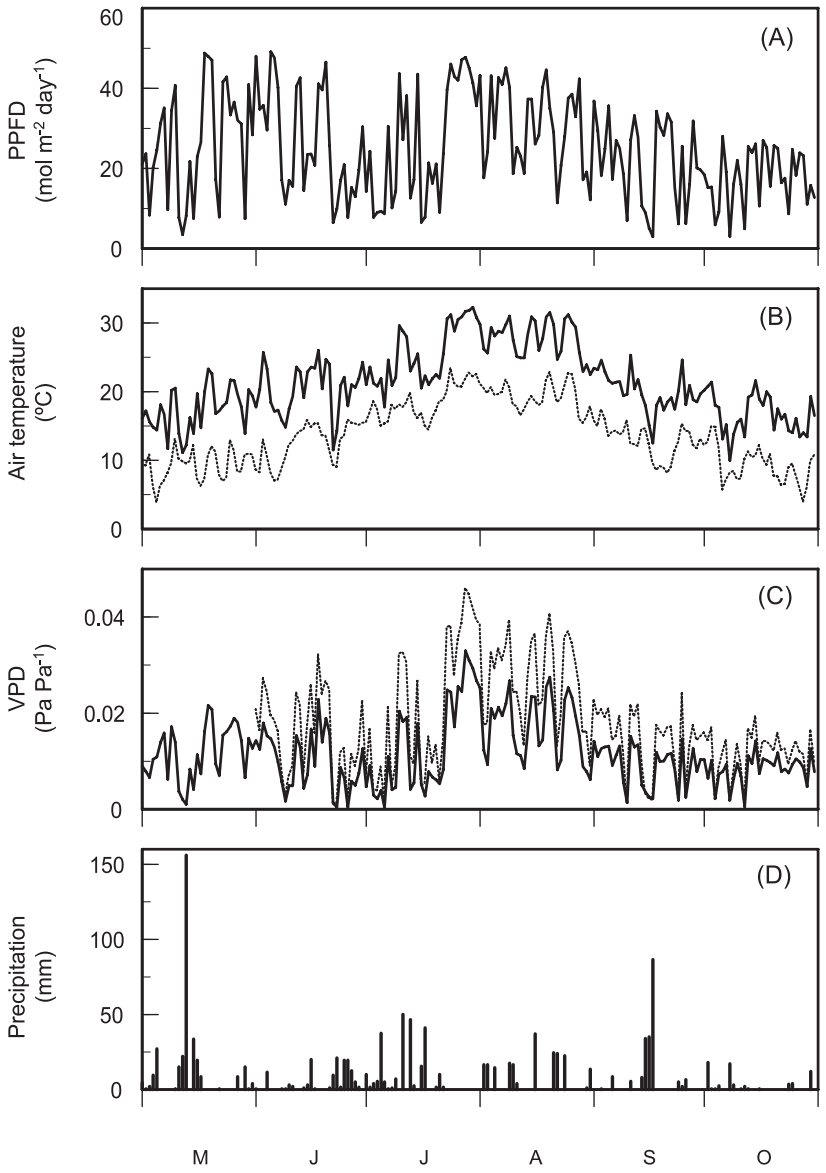


Fig. 2-1. Seasonal course of daily total photosynthetic photon flux density (PPFD) (A), air temperature (B), vapour pressure deficit (VPD) (C), and precipitation (D) at the top canopies of *Fagus* trees in 1995. The thick line and the dotted line in panel (B) represent maximum air temperature and minimum air temperature, respectively. The thick line and the dotted line in panel (C) represent the daily maximum value of air VPD and the estimated maximum leaf-to-air VPD for *F. crenata*, respectively.

This figure is adopted from Uemura et al. (2005) with the permission of Elsevia in Forest Ecology and Management.

積算値は，夏期（7月中旬から8月）の22%であった。これは，生育初期が天気の悪い梅雨の期間を含むからである。8月において，日最高気温の月平均値は，27.8℃であったけれど，30℃を超える日が何度かあった。葉と大気の間の水蒸気圧飽差（LAVPD）の最大値は，8月に記録された。このことは，夏期に大気の蒸散要求が高いことを示す。時々，LAVPDが大気飽差（VPD）より0.01 Pa Pa^{-1}以上高くなった。1995年において，年降水量は，1614㎜で，5月から10月の総降水量は，1167㎜であった。

2.5 統計解析

分散分析（ANOVA）あるいはt-testが，葉の特性の違いを比較するために用いられた。違いは，Pが0.05以下であるとき，有意な差があると判断された。

第Ⅲ章 樹冠表層葉のガス交換速度の日・季節変化

3.1 ガス交換と水分特性の季節的な連動

3.1.1 はじめに

光を十分受けることのできる樹冠上層の葉は，光エネルギーの効率的な利用を行う一方，光阻害や葉と大気の間の水蒸気圧飽差（LAVPD）の増大などのストレスによる光合成の損失の可能性を回避しなければならない（小池ほか 2004）。日中，もし，光を受けている葉がLAVPDの増加に伴う蒸散要求の増加に応えることができなければ，葉からのさらなる水の損失を抑えるために気孔コンダクタンス（gs）を低下させることになる。gsの減少は，葉の膨圧の維持（例えば，Robichaux 1984，Ishida et al. 1992）や木部のキャビテーションの回避（例えば，Tyree and Sperry 1988，Tyree and Ewers 1991）に貢献する。一方，gsの減少は，光合成に対する気孔制限（stomatal limitation）を増加させ，光合成速度を低下させる。gs増減のメカニズムは十分理解されていないけれど，葉の水ポテンシャル（Ψ_L）や土壌と葉の間の通水コンダクタンス（K_W）といった通水に関する特性が，gsに影響を及ぼす重要なパラメーターであることが示されてきている。

高い蒸散要求下でのgsの維持は，単位葉面積当たりの土壌と葉の間の通水コンダクタンス（K_W）の増加あるいは葉の浸透調節によって可能となる（Turner and Jones 1980，Ishida et al. 1992，Gebre et al. 1998，Hubbard et al. 1999）。gsとK_WやΨ_Lのような水分特性の間の関係は，お互いに複雑に影響しあう。gsとK_Wの間には，成長の間（Saliendra et al. 1995，Hubbard et al. 1999，McDowell et al. 2005）や種間（Meinzer et al. 1995，Nardini and Salleo 2000）に関係が見られる。高いK_Wは，葉への水分供給を効率的に行うことができ，植物葉のガス交換を最大化することを可能にし，結果として光合成に対する気孔制限を最小化する。葉の浸透調節（溶質濃度を増加させることによって引き起こされる液汁の浸透ポテンシャルの減少）は，高い蒸散要求下において，Ψ_Lをより低下させ吸水力を増しても圧ポテンシャル（膨圧）そしてgsを維持することを可能にする。逆に，Ψ_Lは，K_Wとgs間の相互作用を決定する重要な要因であるけれど，冷温帯湿潤林の樹冠構成種に関するその季節変化はあまり知られていない（丸山・森川 1984）。水分特性の季節的な順化がどのようにガス交換速度の日・季節変化に影響しているのだろうか。

ブナ属は乾燥に敏感との報告がある。もし，ブナ属が乾燥に対して高い感受性を持つなら，湿潤な森林に生育していても夏の高い蒸散要求によってより深刻な水ストレスを感じているかもしれない。一方，季節的な環境の変化に対して順化を行い，生育期間を通じて高い光合成量を実現しているかもしれない。本研究では，ブナとイヌブナの樹冠表層葉に対して，純光合成速度（P_n）とgsの環境要因の変化に対する反応性と水分特性，生化学的特性，形態的特性の季節変化を調べた。主要な目的は，ブナとイヌブナに関して，いかにP_nとgsの季節変化がK_WとΨ_Lと関係しているかを明らかにし，仮説「湿潤な森林に生育するブナとイヌブナでさえ，飽差の増大に対して水分特性を順化している。その結果，夏期でも光合成に対する気孔制限は低い」を検証することである。

3.1.2 方法

3.1.2.1 生化学的，形態的特性

樹冠上部の葉のクロロフィル（chl）濃度，窒素（N）濃度，比葉面積（SLA）が生育期間を通じて一ヶ月に1度か2度調査された。それぞれの種，それぞれの測定日において，chl濃度に関して10枚，N濃度とSLAに関して7枚の葉が選ばれた。chl濃度の季節変化は，枝に着いたままの葉に関して，携帯型クロロフィルメーター（Model SPAD-502，Minolta Co.，Osaka，Japan）を用いて得られたSPAD値から見積もられた。これに加えて，SPAD値からchl濃度を

見積もるために，採取された葉からSPAD値とchl濃度の間の関係が調べられた。chl濃度測定葉は，葉身から約10㎠の葉ディスクがくり抜かれ，冷却された80%アセトン下でホモジナイズされた。その液は，4℃，12,000Gで10分間遠心分離にかけられた。chl濃度は，分光光度計（Ubest-30，Japan Spectroscopic Co.，Tokyo，Japan）を用い，Porra et al.（1989）の等式に従って決定された。使われた回帰式は，次のようになった。

$$chl = \exp\left(\frac{\mathrm{SPAD}-54.61}{19.79}\right)-0.05 \qquad (3\text{-}1)$$

（for *F. crenata*，$r^2=0.95$，$n=92$）

$$chl = \exp\left(\frac{\mathrm{SPAD}-52.33}{21.53}\right)-0.08 \qquad (3\text{-}2)$$

（for *F. japonica*，$r^2=0.95$，$n=92$）

SLAは，葉乾重に対する葉面積の割合として決定された。葉面積は，葉面積計（LI-3000，LiCor Inc.，Lincoln，NE）を用いて測定された。葉身のN濃度は，N-Cアナライザー（Sumigraph NC-900，Sumika-Bunseki Center，Osaka，Japan）を用いて測定された。展開が完全に終わった葉において，気孔密度，気孔口の長さが，セルロイド版への複写による方法（SUMP法）によって得られた型を光学顕微鏡で撮影し決定された。

枝の成長量は，デジタルノギスを用いて約1ヶ月に1回，通年測定された。1994年にブナ，イヌブナそれぞれ10本の1年枝を選び，基部にマジックで印をつけ，同じ場所を測定した。それぞれの枝の成長量は，その年の成長が止まった時の値に対する相対成長量として示した。

3.1.2.2　ガス交換特性の日変化

樹冠表層葉のガス交換速度が，比較的晴天であった7日（1994年の5月31日，7月5日，8月4日と1995年の8月4日，9月12日，10月18日）において，約1時間間隔で夜明け前から日没後まで測定された。葉は，枝に着いた状態で，1日を通じて同じ5枚の葉が測定された。測定日には，PPFD，T_{air}，RH，風速の微気象データが1分間隔で記録された。同時に，葉温（T_{leaf}）が，小さなテープで葉の裏面に取り付けられた銅コンスタンタン熱電対（diameter 0.1mm，Hayashi-Denko Co.，Tokyo，Japan）を用いて測定された。

単位葉面積当たり純光合成速度（P_n: μmol m^{-2} s^{-1}）は，携帯型H_2O/CO_2分析計（LCA-4，ADC Co.，Hoddesdon，U.K.）を用いて測定された。単位面積当たり水蒸気拡散気孔コンダクタンス（gs: mmol m^{-2} s^{-1}）は，スーパーポロメーター（LI-1600，LiCor Inc.，Lincoln，NE）を用いて測定された。P_nとgsの測定に同じ葉が使われたので，両測定の間に約10分の時間のずれが生じた。蒸散速度（Tr: mmol m^{-2} s^{-1}）は，Equation in Appendix 2，AP2-1のように計算された。得られたTrは，土壌と葉の間の通水コンダクタンス（K_W）の計算に使われた。

3.1.2.3　光合成の気孔制限

気孔抵抗による純光合成速度の相対的な気孔制限（stomatal limitation）の大きさ（Ls: %）を調べるために，葉内CO_2濃度（Ci）に対するP_nの反応（Ci-P_n曲線）が測定された。測定は，葉のガス交換速度の日変化測定日の前日か次の日の，gsの日最大値が記録される9時から12時の間に行われた。ブナとイヌブナそれぞれ3枚の葉が選ばれた。温度は，大気気温，PPFDは，2000μmol m^{-2} s^{-1}で，導入空気のCO_2濃度は，1500から0μmol mol^{-1}まで徐々に減少させた。CO_2同化効率（CE: mol m^{-2} s^{-1}）が，Ciが0から350μmol mol^{-1}の範囲のP_nとCiの間の直線関係から計算された。Lsは，Farquhar and Sharkey（1982）に応じて次のように計算された。

$$Ls = (1 - P_n/P_p) \times 100 \qquad (3\text{-}3)$$

ここで，P_Pは，CEと，Ciが大気CO_2濃度と等しい（すなわち，気孔コンダクタンスが無限大）と仮定した場合に見積もられる飽和光下の純光合成速度を意味する。

3.1.2.4　水分特性

葉の水ポテンシャル（Ψ_L: MPa）の日変化測定は，夜明け前から日没まで，約1時間間隔で行われた。Ψ_Lの値は，ガス交換が測定された近くの枝の葉に関して，プレッシャーチャンバー（Model-3000，Soil-Moisture Equipment Co.，Santa Barbara，CA）を用いて調べられた。

飽水時と原形質分離点での水ポテンシャルを決定するために，P-V曲線がプレッシャーチャンバーを

用いて生育期間を通じて測定された。得られたP-V曲線から，飽水時の浸透ポテンシャル（Ψ_π^0: MPa），膨圧を失うときの水ポテンシャル（Ψ_L^{tlp}: MPa），細胞壁の体積弾性係数の最大値（ε^{max}）が決定された。測定は，ガス交換の測定から3日以内，ブナとイヌブナそれぞれ3枚ずつ行われた。採取された枝は，実験室に輸送され，薄暗い湿潤な条件下で一晩吸水させられた。ε^{max}は，葉の圧ポテンシャル（Ψ_P: MPa）と自由水含量の間の直線回帰の最も急な傾きから決定された。Ψ_Pの日変化は，Ψ_Lの日変化とそれぞれの季節に得られたP-V曲線から見積もられた。

水流の土壌－植物－大気連続体内の定常状態を仮定し，単位葉面積当たりの通水コンダクタンス（K_W: mmol m^{-2} s^{-1} MPa^{-1}）は，ガス交換速度の日変化測定から得られた単位葉面積当たり蒸散速度（Tr）と葉の水ポテンシャル（Ψ_L）の間の直線回帰の傾きから次のように決定された。

$$K_W = \frac{Tr}{\Psi_S - \Psi_L} \qquad (3\text{-}4)$$

ここで，Ψ_Sは，土壌の水ポテンシャルである（MPa）。全ての測定日において，夜明け前のΨ_LがΨ_Sとして使われた。この仮定の正しさは，水の損失を最小にするためにビニール袋の中に一晩入れられた葉の夜明け前のΨ_Lが，そのような処理をされていない葉の夜明け前のΨ_Lと違いがないといった観察結果から確かめられた。

K_Wの季節変化に対する枝の通水性の影響を調べるために，枝の水の伝導率（K_S: kg s^{-1} m^{-2} MPa^{-1} m）が，Sperry et al.（1988）の方法を修正したLo Gullo and Salleo（1991）の方法に従って，当年枝と1年枝において測定された。樹冠最上部の枝が，1995年の5月30日と8月21日に採取された。全ての切断処理は，空気が道管に入ることを防ぐために，蒸留水下で行われた。枝は，葉からの蒸散を押さえるために，ビニール袋に入れて研究室に運ばれた。研究室において，それぞれの種の8枝が，当年枝と1年枝に分けられた。枝の基部は，1mの高さにつり下げられた水袋につながった，水で満たされたチューブにつなげられることによって，10kPaの圧がかけられた。水温と室温は，25℃に維持された。単位時間当たりの水流（kg s^{-1}）は，枝のもう一方から出てくる水を小さなチューブに詰めた紙に吸収させ，その重さを測ることによって計算された。その測定後，エンボリズムを解消し最大の水の伝導率の値を得るために，チューブにつながった基部は，プレッシャーチャンバーによって100kPaの水圧がかけられた。水の伝導率の最初の値と最大値の間の違いから，エンボリズムによる水の伝導率の低下として考えられた（Kolb et al. 1996）。それぞれのサンプルに対して，5点の安定した値の平均値が，枝の水の伝導率として用いられた（kg s^{-1} MPa^{-1} m）。値は，枝の基部断面積によって標準化された（kg s^{-1} m^{-2} MPa^{-1} m）。

3.1.3 結 果

3.1.3.1 ブナとイヌブナの個葉の特性の比較

生育期間の中期にあたる8月の，ブナとイヌブナ陽葉の特性の比較をTable 3-1に示した。イヌブナの

Table 3-1. Comparisons between the *Fagus crenata* and *F. japonica* leaves at the top canopies in August.

	F. crenata	*F. japonica*	%	*P*-value
Morphological properties				
Leaf area (cm^2)	10.6±3.9 (n=179)	15.2±6.3 (n=201)	〈143〉	＜0.001
Thickness (μm)	207±9 (n=5)	134±3 (n=5)	〈65〉	＜0.001
SLA (m^2 kg^{-1})	10.4±1.7 (n=10)	14.2±1.6 (n=10)	〈74〉	＜0.001
Stomatal density (mm^2)	250±21 (n=10)	534±104 (n=7)	〈214〉	＜0.001
pore length (μm)	12±1.8 (n=100)	8±1.6 (n=100)	〈67〉	＜0.001
Biochemical properties				
Nitrogen concentration (g g^{-1})	2.31±0.19 (n=10)	2.31±0.14 (n=10)	〈100〉	n.s.
Chlorophyll concentration (mg g^{-1})	3.15±0.32 (n=5)	2.86±0.48 (n=5)	〈91〉	n.s.
Photosynthetic properties				
Daily maximum P_n (μmol m^{-2} s^{-1})	11.9±1.1 (n=5)	7.3±1.0 (n=5)	〈61〉	＜0.001
Daily maximum gs (mol m^{-2} s^{-1})	0.286±0.043 (n=5)	0.142±0.030 (n=5)	〈50〉	＜0.001

Data are presented as means ±1 S.D. Student's t-test was used to detect significances between two *Fagus* species in each properties; n.s.: not significant. 〈 〉 show the ratio of *F. japonica* to *F. crenata*.

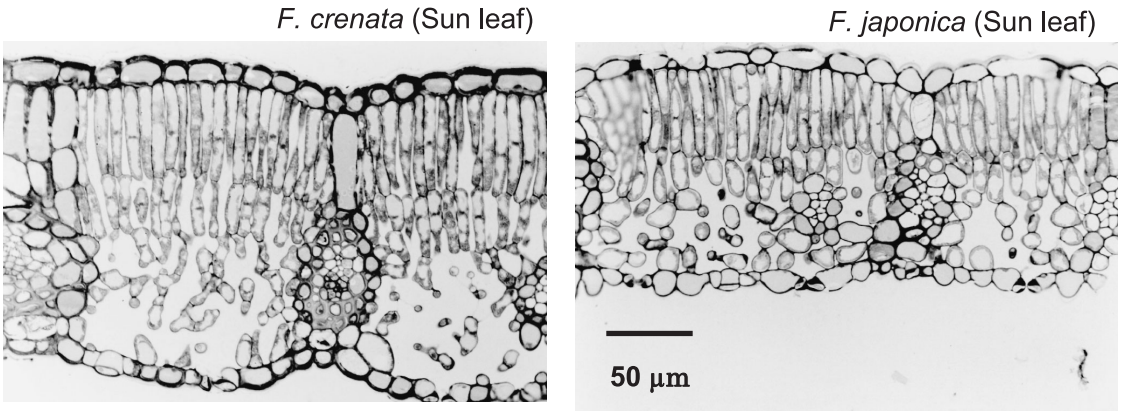


Photo. 3-1. Micrographs of transverse sections of sun leaf of *F. crenata* and *F. japonica*.

葉厚は，ブナの65%と薄かった。すなわち，イヌブナの大きな比葉面積（SLA）は，主に，ブナと比べてイヌブナの方が葉身の厚さが薄いからであった（Photo. 3-1）。イヌブナの気孔密度はブナの2.1倍で，イヌブナの気孔口の長さはブナの67%であった。すなわち，ブナと比べてイヌブナはたくさんの小さい気孔を持った。窒素（N）濃度，クロロフィル（chl）濃度は，両種に違いはなかったが，SLA がブナよりイヌブナが大きいため，単位葉面積あたりのN含量，chl 含量はイヌブナと比べてブナで大きくなる。ガス交換速度の日変化測定から得られた日最大純光合成速度（P_n^{max}）と日最大水蒸気拡散気孔コンダクタンス（gs^{max}）は，それぞれ，イヌブナはブナの61%と50%であった。単位葉乾重あたりの P_n^{max} は，イヌブナ（0.102μmol g^{-1}DW s^{-1}）はブナ（0.121μmol g^{-1}DW s^{-1}）の84%となった。単位窒素あたりの P_n^{max} は，イヌブナ（4.45μmol g^{-1}N s^{-1}）はブナ（5.27μmol g^{-1}N s^{-1}）の84%となった。

3.1.3.2　生化学的，形態的特性の季節変化

測定個体に関して，1995の開葉は，ブナ（5月12日）と比べてイヌブナ（4月30日）が約2週間早かった。葉の展開は，両樹種とも開葉開始後約2週間で終わった。イヌブナの早い開葉と遅い落葉のために，イヌブナの着葉期間はブナより約20日長かった。両樹種に関して，生育初期の間，葉の chl 含量は，葉の発達とともに徐々に増加した（Fig. 3-1A）。夏の安定期に続いて，ブナの chl 含量は，10月上旬から大きく低下した。一方，イヌブナの chl 含量は10月下旬まで目立った減少は見られなかった。このことは，イヌブナ

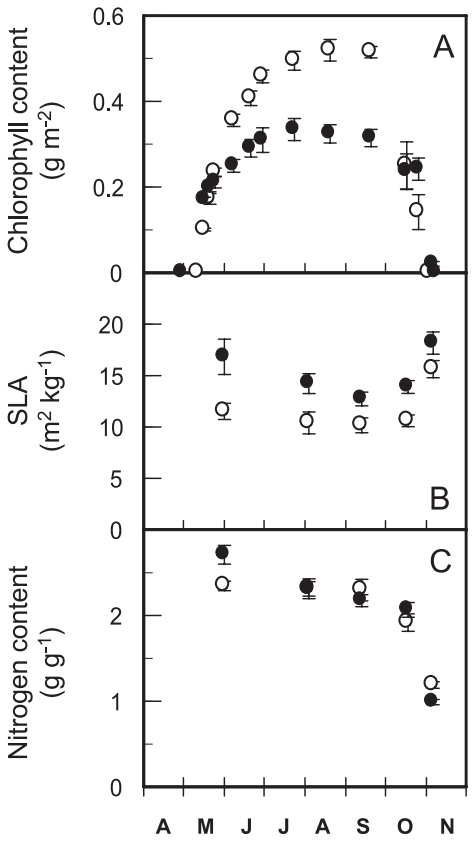


Fig. 3-1. Seasonal changes in chlorophyll content (A), specific leaf area (SLA) (B), and nitrogen content (C) in the top canopy leaves of *F. crenata* (○) and *F. japonica* (●) in 1995. Vertical bars represent 95% confidence intervals.

This figure is adopted from Uemura et al. (2005) with the permission of Elsevia in Forest Ecology and Management.

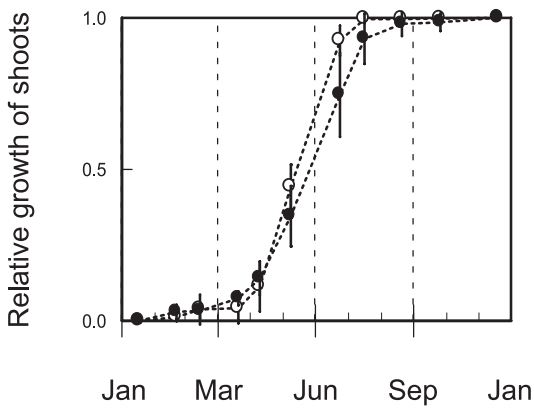


Fig. 3-2. Relative growth of shoots of *F. crenata* (○) and *F. japonica* (●) in 1995. Vertical bars represent 95% confidence intervals.

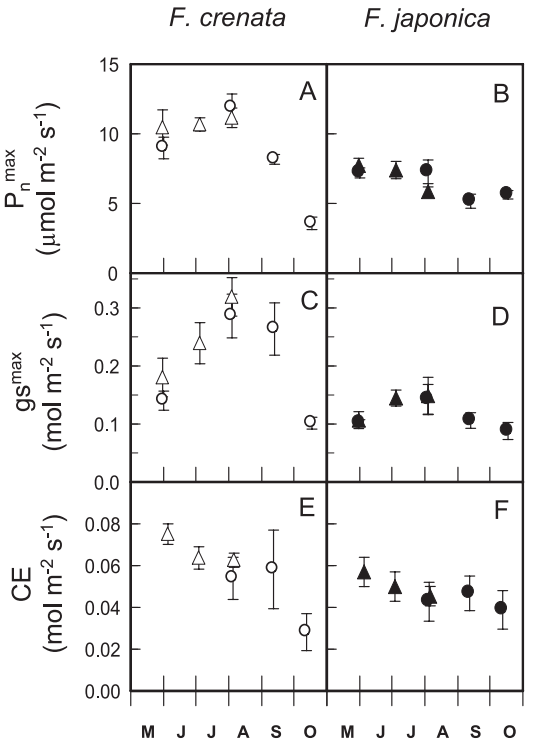


Fig. 3-3. Seasonal changes of mean daily maximum net photosynthetic rate (P_n^{max}), mean daily maximum stomatal conductance for water vapor (gs^{max}), and carboxylation efficiency (CE) in the top canopy leaves of *F. crenata* and *F. japonica* in 1994 (triangles) and in 1995 (circles). Vertical bars represent 95% confidence intervals.

This figure is adopted from Uemura et al. (2004) with the permission of Springer-Verlag in Trees.

のゆっくりとした葉の老化を示す。両樹種に関して，生育初期から夏期の間の安定期の後，10月下旬から落葉までの間，SLAは大きく増加し，N濃度は大きく低下した（Fig. 3-1B，C）。

枝の直径成長量は，ブナとイヌブナとも4月から大きく増加した（Fig. 3-2）。ブナは，7月中旬には成長が止まった。イヌブナは，8月中旬には成長が止まったが，7月中旬にはまだ成長が止まっていなかった。

3.1.3.3　ガス交換特性の季節変化

P_n^{max}，gs^{max}は，両樹種とも生育期間を通じて，8時から11時の間に観察された（data not shown）。イヌブナのP_n^{max}の年最大値（7.7μmol m^{-2} s^{-1}）は，ブナの年最大値（11.9μmol m^{-2} s^{-1}）より，約35%低かった（Fig. 3-3A，B）。8月中旬以降，ブナのP_n^{max}は，急速に減少した。ブナのこの傾向は，日本の別のブナで得られた結果と一致した（Saito and Kakubari 1999）。一方，イヌブナのP_n^{max}は，10月下旬まで比較的変化が少なかった。結果として，葉齢が140日を超えたとき（9月中旬），イヌブナのP_n^{max}は，ブナのP_n^{max}より大きくなった。イヌブナのgs^{max}（0.15mol m^{-2} s^{-1}）は，ブナのgs^{max}（0.3mol m^{-2} s^{-1}）の約半分であった（Figure 3-3C，D）。gs^{max}の年最大値は，両樹種に関して，葉齢80から90日（8月上旬）に記録された。CO_2同化効率（CE）は，両樹種とも，葉の展開終了後徐々に低下した（Fig. 3-3E，F）。

純光合成速度（P_n）は，PPFDの増加とともに増加した（Fig. 3-4）。両樹種とも生育期間を通じて，PPFDが約600μmol m^{-2} s^{-1}以上で，P_nは飽和した。LAVPDとgsの関係がFigure 3-5に示された。夜明け前のLAVPDは，ゼロに近かった。日中のLAVPDは，7，8月を除いて0.025 Pa Pa^{-1}以下であった。強光下（PPFD> 600μmol m^{-2} s^{-1}，●）において，7月のブナのgsは，LAVPDが約0.015 Pa Pa^{-1}を超えたとき減少したけれど，他の測定日，両種において，明確なLAVPDの増加に伴うgsの減少傾向は見られなかった。

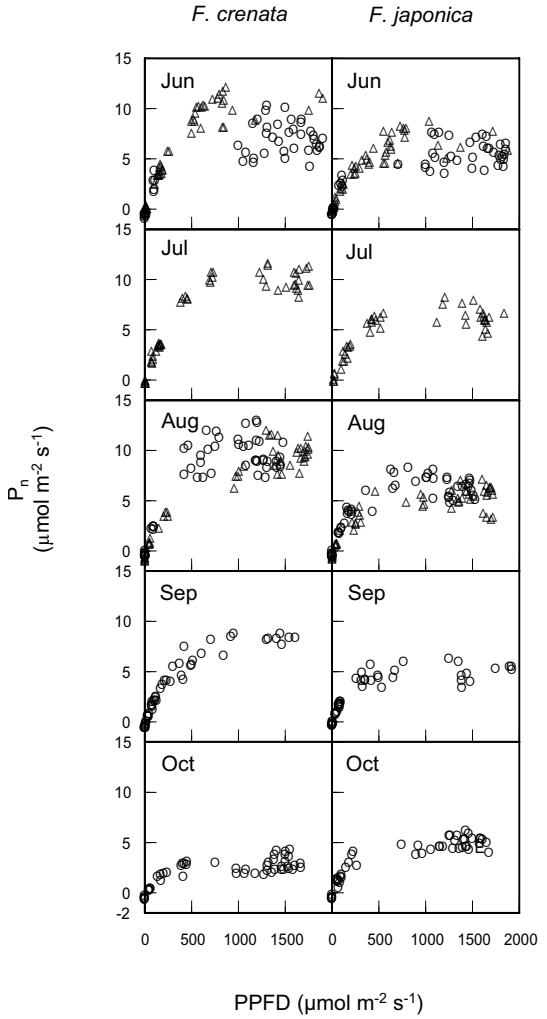


Fig. 3-4. Relationships between PPFD and net photosynthetic rate (P_n) in the top canopy leaves of *F. crenata* and *F. japonica* in 1994 (triangles) and in 1995 (circles).

This figure is adopted from Uemura et al. (2004) with the permission of Springer-Verlag in Trees.

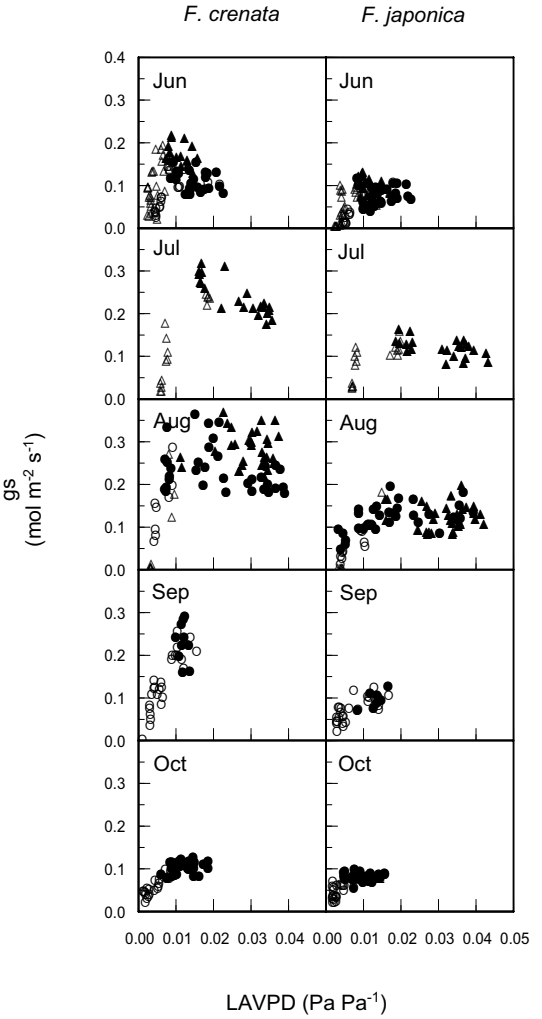


Fig. 3-5. Relationships between leaf-to-air vapor pressure deficit (LAVPD) and stomatal conductance for water vapor (gs) in the top canopy leaves of *F. crenata* and *F. japonica* in 1994 (triangles) and in 1995 (circles). Filled-symbols indicate the values under near-light saturated conditions (PPFD> 600μmol m^{-2} s^{-1}).

This figure is adopted from Uemura et al. (2004) with the permission of Springer-Verlag in Trees.

3.1.3.4　水分特性

水分特性の季節変化パターンに，ブナとイヌブナの間に大きな違いはなかった（Fig. 3-6）。葉の水ポテンシャルの日最低値（Ψ_L^{min}）は，6月より8月で低かった（Fig. 3-6A，B）。P-V 特性から見積もられた圧ポテンシャルの日最低値（Ψ_P^{min}）は，生育期間を通じて，ブナにおいて1.0MPa，イヌブナにおいて0.7MPa を下まわらなかった（Figure 3-6C，D）。飽水時の浸透ポテンシャル（Ψ_π^0）は，6月より8月で低かった（Fig. 3-6E，F）。この結果は，LAVPD の増加に伴って浸透調節が効率的に行われたことを示す。細胞壁の体積弾性係数の最大値（ε^{max}）は，低いほど水の損失あたりの膨圧の減少が小さく，柔らかい細胞壁を持つことを示す。ε^{max} は，季節を通じて大きな変化が見られなかった（Fig. 3-6G，H）。土壌

と葉の間の通水コンダクタンス（K_W）は，6月から8月にかけて増加した（Fig. 3-6I, J）。1995年における K_W の年最大値は，ブナにおいて6.7mmol m^{-2} s^{-1} MPa^{-1}，イヌブナにおいて3.2mmol m^{-2} s^{-1} MPa^{-1} と，イヌブナはブナの約半分の値であった。当年枝および一年枝の水の伝導率（K_S）は，ブナの当年枝を除いて，5月30日より8月21日に有意に高かった（Fig. 3-7）。エンボリズムによる水の伝導率の低下は，両測定日，両樹種に関して，5％以下と小さかった。

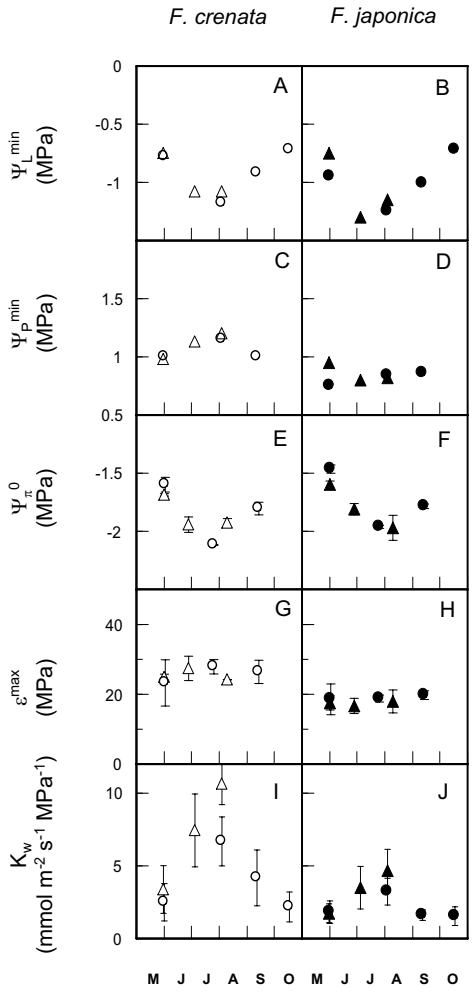


Fig. 3-6. Seasonal changes of daily minimum of xylem water potential (Ψ_L^{min})estimated daily minimum turgor potential (Ψ_P^{min}), osmotic potential at full turgor (Ψ_π^0), maximum bulk modulus of elasticity in leaf cell walls (ε^{max}), and whole-plant hydraulic conductance per unit leaf area (K_w) in the top canopy leaves of *F. crenata* and *F. japonica* in 1994 (triangles) and in 1995 (circles). Vertical bars represent 95% confidence intervals.

This figure is adopted from Uemura et al. (2004) with the permission of Springer-Verlag in Trees.

3.1.3.5 光合成の気孔制限

夏期の高い飽差にもかかわらず，光合成に対する気孔制限は，6月より8月で低かった（Fig. 3-8）。6月から8月にかけて，1995年のイヌブナを除いて，気孔制限は，両樹種に関して有意に減少した。結果として，CEは，6月に最も高かったけれども，6月の P_n^{max} は，8月の値と比較して必ずしも高くなかった。8月の気孔制限の平均値は，ブナが37.6%，イヌブナが44.0%とイヌブナの方が有意に大きかった。

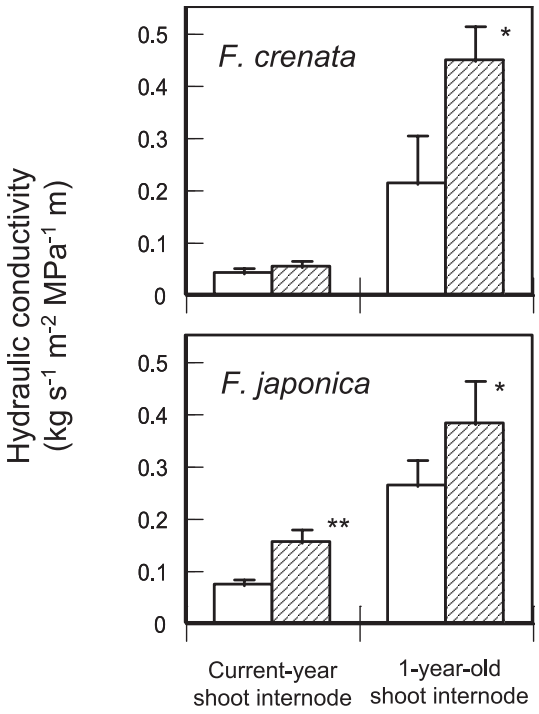


Fig. 3-7. Specific hydraulic conductivity in the internodes of current and 1-yearold shoots at the top canopy of *F. crenata* and *F. japonica*. Open bars and hatched bars represent measured values on 30 May and 21 August, respectively. Vertical gars indicate 95% confidence intervals. ** and * indicate significant difference between May and August (n = 8, **$P < 0.001$, *$P < 0.05$, t-test).

This figure is adopted from Uemura et al. (2004) with the permission of Springer-Verlag in Trees.

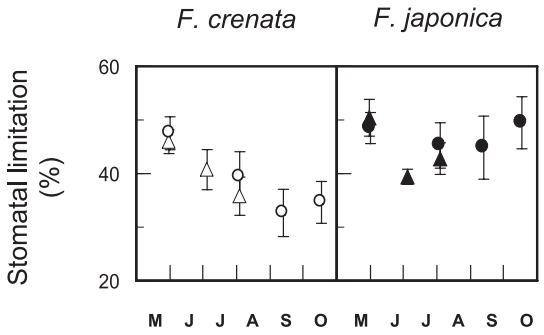


Fig. 3-8. Seasonal changes of relative stomatal limitation to net photosynthetic rate in the top canopy leaves if *F. crenata* and *F. japonica* in 1994 (triangles) and in 1995 (circles). Vertical bars represent 95% confidence intervals.

This figure is adopted from Uemura et al. (2004) with the permission of Springer-Verlag in Trees.

3.1.4 考　察

湿潤な環境下に生育するブナとイヌブナにおいても，炭素獲得にとって，個葉レベルと個体レベル両方の水分特性の季節的な順化が重要であった。LAVPDの増加に伴うK_Wとgsの同時の増加が見られた。この結果は，両ブナが大気の蒸散要求の変化に対して水分特性の順化能力があることを示す。この順化は，LAVPDが最も高くなる夏において，gs^{max}を最大化し（Fig. 3-3C，D），光合成に対する気孔制限をより低くする（Fig. 3-8）ことを可能にしている。いくつかの研究が，減少させられたK_Wが，葉の水ポテンシャルを維持する一方，gsの減少を引き起こすことを実験的に示した（Sperry and Pockman 1993，Saliendra et al. 1995，Hubbard et al. 2001）。本研究は，gsは，個体レベルでのK_Wの増加だけでなく，個葉レベルでの浸透調節によって影響されることを示した。以上のような結果は，gsと水分特性の順化の間に密接な連動（linkage）があることを示している。

飽和光下におけるgsの日中の変動は，一般的にLAVPDの変化が原因とされてきている（例えば，Heath 1998，Aranda et al. 2000による*F. sylvatica*の研究参照）。しかしながら，研究に用いたブナとイヌブナに関して，生育期間を通じてgsとLAVPDの間に明らかな関係を見つけることができなかった（Figure 3-5）。また，特に湿潤な環境下において，低いK_Wを持つ樹木と比べて，高いK_Wを持つ樹木のgsがLAVPDの変化により敏感であるという報告があるが（McDowell et al. 2005），イヌブナと比べて高いK_Wを持つブナのgsの方がLAVPDに対する高い感受性を持つという結果は得られなかった。両ブナにおけるLAVPDに対するgsの低い感受性は，次のことが原因であるように思われる。(1)環境要因の季節変化に対するこれらの種の能力，(2)極端に高いLAVPDの低い頻度，(3)土壌乾燥の低い頻度。湿潤な環境は，gsに対する根によって作り出されるアブシジン酸の影響を抑制するかもしれない（Aasamaa et al. 2002）。また，ブナや*F. sylvatica*の異なる生態型（エコタイプ）は，異なる特性を持つことが知られているので（小池・丸山 1998，Peuke et al. 2002），微気象に対するgsの反応性は生態型で変化するかもしれない。

ブナとイヌブナにおいて，浸透調節は，高いLAVPD下で葉の圧ポテンシャルを減少させることなしに低い葉の水ポテンシャル（すなわち，高い水の吸引力）を持つことを可能にした（Figure 3-6）。両ブナにおいて，浸透調節は，増加したLAVPDに対応する最も可塑的な順化過程であるかもしれない。同様に，浸透調節は，イベリア半島の*F. sylvatica*において土壌の水損失に関連して起こることが報告されている（Aranda et al. 1996）。対照的に，ドイツ北西の湿潤な環境における*F. sylvatica*では，浸透調節がほとんど見られなかった（Backes and Leuschner 2000）。低い弾性係数ε^{max}（柔らかい細胞壁）を持つ葉の細胞壁は，水の損失当たりの膨圧の減少が小さい（Salleo 1983，Ishida et al. 1992）。いくつかの研究において弾性係数が水ストレスに対して調節されることが示されてきているけれど（Salleo 1983，Ishida et al. 1992，Aranda et al. 1996，Backes and Leuschner 2000，Saito et al. 2003），本研究においては，弾性係数の変化は観察されなかった（Fig. 3-6G，H）。本研究の結果は，変化する環境下に生育する植物に関して，膨圧の日最小値の安定が水ポテンシャルの日最低値の安定より重要であるというこれまでの調査結果（Robichaux 1984，Morgan 1984）によって支持された。

植物は，2つの方法によってK_Wを増加させ，高い蒸散要求に対して順化できる。1つは，辺材（木部）面積に対する総葉面積の割合を減少させることによって（Mencuccini and Grace 1995，Maherali and DeLucia 2001），もう一つは，K_Sを増加させることによってである。ブナとイヌブナは，一斉開葉型シュー

トを持ち，展開した葉を秋まで保持するので，総葉面積は，生育期間にわたってほとんど変化しない。すなわち，K_W の増加は，おそらく，K_S の増加に関係する2つのメカニズムのせいであると考えられる。すなわち，木部における新しい機能的な道管の形成とエンボリズムの生じた道管の最充填である（Hacke and Sauter 1995）。K_S は，個体の通水性に影響を与えるいくつかある要因のうちの一つであるけれど，いくつかの研究が，K_W と K_S の間の幅広い相互関係を示してきている（Tyree et al. 1998，Becker et al. 1999，Brodribb and Hill 2000）。ブナとイヌブナの K_S は，生育期初期から夏にかけて増加した（Figure 3-7）。芽が開く春に通水性を回復させるために，新しい機能的な道管を作ることは重要である（Ameglio et al. 2002）。本研究における水の伝導率の改善もまた，2つの理由から新しい機能的な道管の形成が主要な要因であるだろう。1つめは，シュートの直径は，ちょうど芽が開く前の4月後半から7月に大きく増加した（Fig. 3-2）。2つめは，枝の水の伝導率のパーセンテージロスとして定量化されたエンボリズムは，ブナとイヌブナにおいて，5月で十分低く，5月と8月の間に大きな違いはなかった。

K_W の低下は，水ストレス状況下において土壌と植物体の水ポテンシャルが低下したとき，木部のエンボリズムによって引き起こされる（Tyree and Ewers 1991，Sperry et al. 1998，Sperry 2000）。減少した K_W は，乾燥条件下での gs を小さくし，さらなる回復不能なエンボリズムを防ぐ（Nardini and Salleo 2000，Sperry 2000）。生育期初期における低い K_W をもたらす別の可能性は，低温である（Cochard et al. 2000，Brodribb and Hill 2000，Wan et al. 2001）。低温は，水の粘性を高め，根における水チャンネルの活性を弱める。ゆえに，本研究において春と秋に観察された低い K_W は，この低温の影響が含まれているだろう。

変化する蒸散要求に対する水分特性の順化は，生育期間を通じて高い炭素獲得を得るために重要であると考える。本研究の結果は，極端にひどい通水的制限が生じないような条件下でさえ，K_W と gs の間の相互作用が順化過程の一つとして重要であることを示した。それぞれの樹種がいかに季節的な環境の変化に反応しているかを予測するためには，水分特性の順化を含めて理解する必要がある。

3.2　ブナとイヌブナのガス交換特性の違い

3.2.1　はじめに

研究に用いた個体に関して，生育中期（8月）における gs と K_W が，イヌブナはブナの約半分であることが観察された（Uemura et al. 2004）。このことが，イヌブナの光合成速度が高い気孔制限を受けていることと関連していると考えられる。gs の最大値の種間の違いは，LAVPD に対する気孔の反応性の生理的な違いより，通水に関する構造的特性によって大きく支配される（Whitehead et al. 1984，Andrade et al. 1998，Hubbard et al. 1999，Brodribb and Field 2000）。それでは，ブナとイヌブナにこれらの違いをもたらした要因は何であろうか。

当年枝は，落葉広葉樹，特に一斉開葉型樹木にとって，光合成（CO_2獲得）に関する最も重要な部分である。また，当年枝のふるまいは，成長モデル構築のための重要な要素である（Terashima et al. 2001）。高い当年枝当たりの炭素獲得は，次のように形態的，生理的な方法によって達成させることができる。すなわち，(1)当年枝当たりで大きな総葉面積を持つ，すなわち，当年枝において大きな LAR（総葉面積／枝乾重）を持つ，(2)高い単位葉面積当たりの光合成能力を持つ。これら当年枝レベルでの炭素獲得に対する形態的，生理的方法の間にトレードオフがあるだろう。すなわち，もし，当年枝が与えられた乾物量（バイオマス）で大きく薄い葉，すなわち，大きな SLA（葉面積／葉乾重）を持つなら，その枝は，大きな LAR を得ることができる。しかしながら，薄い葉は，低い単位葉面積当たりの光合成速度と関係する（Koike 1988）。さらに，通水構造の点において，高い LAR を持つことは，当年枝における低い Huber value（HV: $m^2\ m^{-2}$，当年枝の総葉面積に対する当年枝基部の木部の断面積の割合）を持つ結果となる。高い HV は，枝に単位葉面積当たりの水輸送の高い効率を与えることができる。逆に，低い HV は，高い蒸散要求下で gs を減少させるだろう。大きな木における水フラックスに対する制限は，樹冠葉面積の減少といった構造的な補償によって必ずしも達成されないけれど（Phillips et al. 2003），辺材に対する葉の割合の木の高さに伴う減少は，木が高くなることに対する通水的なコストを和らげる過程として，個体レベルで議論されている（McDowell et al. 2002）。当年枝レベルでの比較は，種による通水特性，ガス交換特性の違いをもたらす要因を解明するための重要な情報を与えてくれ

ると思われる。

ここでは，個葉から当年枝レベルにスケールアップし，ブナとイヌブナの違いをさらに詳しく調べた。また，ブナとイヌブナに関して得られた，葉の生理的プロセス（環境応答性）とフェノロジーからガス交換モデルを作り，個葉レベルと当年枝レベルでの季節を通じた炭素獲得量と水損失量を見積もり，ブナとイヌブナの違いを検討した。そして，仮説「当年枝の形態的特性と葉のガス交換特性は関連している」を検証した。

3.2.2 方　法

3.2.2.1 当年枝の特性

当年枝のバイオマス分配におけるブナとイヌブナの違いを調べるために，1995年7月25日に，ブナとイヌブナそれぞれ50本の当年枝が樹冠最上部からランダムに採取された。葉の数，総葉面積，総葉乾重，総枝（芽＋葉＋幹）乾重がそれぞれの枝で測られた。葉に対する木部の通水能力の指標として，当年枝のHuber value（HV: $m^2\ m^{-2}$），すなわち，当年枝の総葉面積に対する当年枝基部の木部の断面積の割合がそれぞれの枝で評価された。木部の断面積は，カミソリによるハンドセクションで得られた切片を光学顕微鏡で観察し求めた。

3.2.2.2 個葉のガス交換特性

個葉のガス交換速度のデータは，「3.1　ガス交換と水分特性の季節的な連動」と同じデータが用いられた。

3.2.2.3 葉と当年枝の呼吸

夜間の呼吸量を含めた純CO_2獲得量を見積もるために，単位葉面積当たりの呼吸速度（R_L: $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$）と当年枝（stem）の単位乾重当たりの呼吸速度（R_S: $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$）が，生育期間を通じて大気温度，大気CO_2濃度下で測定された。R_Lは，ガス交換速度の日変化測定日の夜明け前と日没後に測られた。当年枝の呼吸は，遮光された針葉樹用チャンバーをつないだ携帯型H_2O/CO_2分析計（LI-6400，LiCor Inc.，Lincoln，NE）を用いて，日中測定された。枝は，葉を取り除いてすぐにチャンバーに入れられた。葉脱による傷害呼吸は無視できると仮定した。

3.2.2.4 ガス交換モデル

ガス交換速度の日，季節変化測定から得られた，環境要因（PPFD，LAVPD，T_{leaf}）とガス交換速度の間の関係から，ブナとイヌブナそれぞれに対して，樹冠最上部個葉の光合成速度，蒸散速度を見積もるためのモデルを構築した（Appendix 2-2，Appendix 2-3参照）。得られたモデル式と2.4節のFig. 2-1に示した1995年の10分間隔で測定された気象データを用い，6月から10月までの生育期間を通じた，日CO_2獲得量と日H_2O損失量を見積もった。

3.2.3 結　果

3.2.3.1 ブナとイヌブナの当年枝の特性の比較

生育期間の中期である8月に樹冠表層の当年枝の形態的特性が調べられた。当年枝において，LAR（総葉面積／当年枝乾重）は，ブナよりイヌブナで大きかった（Table 3-2）。LARは，次に示すように，SLA

Table 3-2. Comparisons between the *Fagus crenata* and *F. japonica* of the current-year shoots at the top canopies in August.

	F. crenata	*F. japonica*	*P*-value
Morphological properties in the current-year shoots (*n* =50 in each tree)			
Total leaf number	3.62±0.89	4.04±1.27	n.s.
Total leaf dry mass (g)	0.35 ± 0.12	0.41 ± 0.22	n.s.
Total leaf area (cm^2)	38.8±11.0	60.9±25.7	<0.001
Shoot mass (g)	0.38±0.14	0.48±0.30	<0.05
Leaf area ratio, LAR ($m^2\ kg^{-1}$)	10.35±1.41	13.80±2.30	<0.001
Leaf mass ratio, LMR ($g\ g^{-1}$)	0.929±0.022	0.879±0.060	<0.001
Huber value ($m^2\ m^{-2}\times10^{-5}$)	12.5±4.0	8.8±4.4	<0.001

Data are presented as means ±1 S.D. Student's t-test was used to detect significances between two *Fagus* species in each properties; n.s.: not significant.

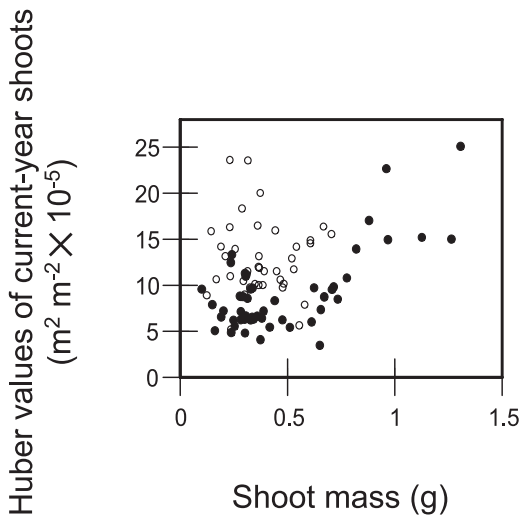


Fig. 3-9. Relationships between shoot mass and Huber value (the ratio of xylem cross-section area to total leaf area) of the current-year shoots at the top canopies of *F. crenata* (○) and *F. japonica* (●).

This figure is adopted from Uemura et al. (2005) with the permission of Elsevia in Forest Ecology and Management.

と LMR（総葉乾重/当年枝乾重）の積から成り立つ。

$$LAR = SLA \times LMR \qquad (3\text{-}5)$$

ブナと比べて，LMR は，イヌブナで低かった。ゆえに，イヌブナのより大きな LAR は，より大きな SLA のために得られた結果であった。このことは，イヌブナの当年枝における大きな LAR は，葉に対するバイオマスの大きな投資によって達成されるのではなく，薄い葉を持つことによって達成されていることを暗示する。

イヌブナの当年枝の Huber value は，いくつかの特に枝乾重が大きな枝（＞ 0.7 g）を除いて，ブナより小さかった（Fig. 3-9）。イヌブナの大きな Huber value を持つ大きな枝は，長い節間を持つ長枝であった。

3.2.3.2 葉のガス交換に対する微気象要因の影響

ブナとイヌブナの樹冠表層における，個葉あたり，当年枝あたりの CO_2 獲得量，H_2O 損失量を明らかにするために，葉のガス交換特性と微気象環境の関係からモデルを構築した。P_n と微気象環境の間，gs と微気象環境の間の関係が，Fig. 3-10に示された。それぞれの P_n と gs は，それぞれの測定日の5枚の葉で観察された日最大値の平均値に対する相対値として表された（それぞれ P_n^{rel}，gs^{rel}）。すなわち，それぞれの日の P_n^{max} 値，gs^{max} 値が1になる。1994年と1995年の生育期間にわたる全てのデータが，Fig. 3-10のそれぞれのパネルに一緒にプロットされた。P_n がそれぞれの測定日の日最大値に達する前において（Fig. 3-10の●），PPFD と P_n^{rel} の間に正の相関関係が見られた（非直角双曲線への当てはめ。$r^2 = 0.97$ for *F. crenata* and $r^2 = 0.95$ for *F. japonica*）。P_n がそれぞれの測定日の日最大値に達した後において（Fig. 3-10の○），強光下（PPFD が600μmol m^{-2} s^{-1}以上）における P_n の減少傾向がみられた（P_n の日中低下現象）。しかしながら，ブナに関して LAVPD と P_n^{rel} の間に弱い負の相関関係が見られた時を除いて，増加する LAVPD や T_{leaf} に伴って P_n^{rel} は，減少しなかった（Fig. 3-10 C-F）。P_n^{rel} と同じように，強光下において，gs^{rel} は，増加する LAVPD や T_{leaf} に伴って減少しなかった（Fig. 3-10 I-L）。これら環境要因に対する P_n と gs の反応性において，ブナとイヌブナの間に違いは検出できなかった。

これまでの測定結果から，光合成の日中低下は，過度に吸収された光エネルギーのためであるように思われる。それぞれの日，両種に関して，P_n が最大値に達した後，強光下（PPFD が600μmol m^{-2} s^{-1}以上）において，日積算 PPFD と P_n^{rel} の間に負の相関関係が見られた（Fig. 3-11）。つまり，P_n は，増加する LAVPD や T_{leaf} に伴ってというよりはむしろ，日積算 PPFD に伴って減少した（$r = 0.53$，$n = 182$，$P < 0.001$ for *F. crenata* and $r = 0.49$，$n = 1742$，$P < 0.001$ for *F. japonica*）。本論文では，日 CO_2 獲得に対する P_n の日中低下の評価としてこの関係を用いた（Equation AP2-6）。

両種に関して，生育期間を通じた葉温と葉の暗呼吸速度（R_L）の間に曲線関係が得られた（$r^2 = 0.89$ for both trees，data not shown）。生育期間を通じた R_L に関する R_{10} の値は，ブナが-0.438，イヌブナが-0.357であった。付随する Q_{10} の値は，ブナが2.73，イヌブナが2.61であった。この Q_{10} の値は，様々な広葉樹で観察された値（2から4）の範囲にある（Bolstad et al. 1999，Amthor 2000）。枝乾重あたりの枝の暗呼吸速度（R_S: μmol kg^{-1} s^{-1}）の値は，両種

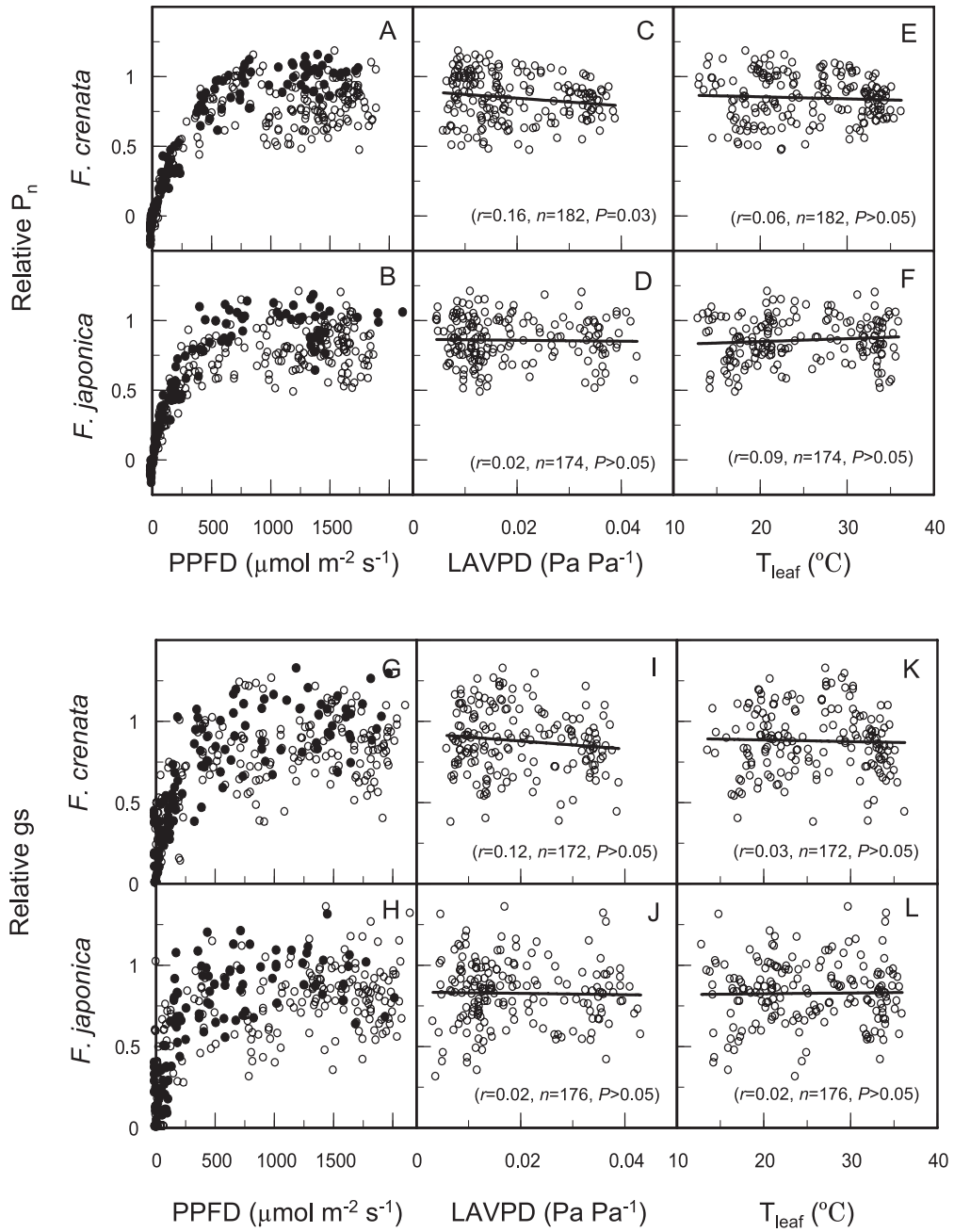


Fig. 3-10. Relationships between net photosynthetic rate (P_n; A–F) or stomatal conductance for water vapour (gs; G–L) and microclimatological variables in the top canopy leaves of *F. crenata* and *F. japonica*. The values of P_n and gs were expressed as P_n^{rel} and gs^{rel}, i.e. as a fraction of the mean daily maximum value on each measurement day. In the PPFD graphs, closed circles (●) indicate P_n values before the mean daily maximum of P_n, and open circles (○) indicate P_n values after the mean daily maximum of P_n. In the LAVPD and T_{leaf} graphs, the data were obtained under PPFDs above 600μmol m^{-2} s^{-1}.

This figure is adopted from Uemura et al. (2005) with the permission of Elsevia in Forest Ecology and Management.

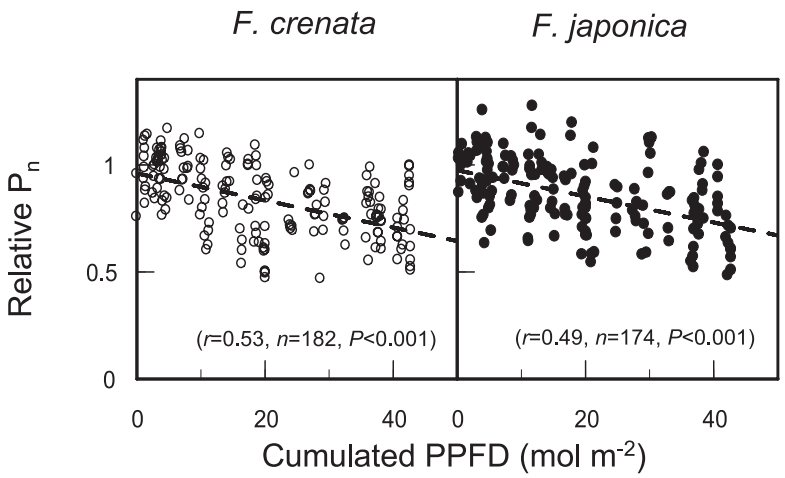


Fig. 3-11. Relationships between daily-cumulated PPFD and net photosynthetic rate (P_n) in the top canopy leaves of *F. crenata* (○) and *F. japonica* (●). P_n was expressed as P_n^{rel}, i.e. a fraction of the mean daily maximum value on each measurement day. The cumulated PPFD shows total PPFD above 600μmol m^{-2} s^{-1} accumulated during the daytime. All data were obtained under PPFDs above 600μmol m^{-2} s^{-1} over the growing season.

This figure is adopted from Uemura et al. (2005) with the permission of Elsevia in Forest Ecology and Management.

に関して同じ温度反応を示した。ゆえに，両種に関する生育期間を通じた葉温と R_S の間に1つの曲線関係が得られた（$r^2 = 0.81$ for both trees, data not shown）。生育期間を通じた R_{10} と Q_{10} の値は，それぞれ，-1.17と1.84であった。

3.2.3.3 日 CO_2 獲得量，日 H_2O 損失量の季節変化

本論文で用いたモデルによって見積もられた P_n は，測定された実際の P_n と高い相関関係がみられた（Fig. 3-12A，B）。P_n の日中低下の等式（Equation in Appendix 2, AP2-6）を用いることにより，より高い相関を得た（$r^2 = 0.93$ for *F. crenata* and $r^2 = 0.88$ for *F. japonica*）。もし，この等式を使わなければ，相関は低下した（$r^2 = 0.90$ for *F. crenata* and $r^2 = 0.85$ for *F. japonica*）。蒸散速度（Tr）に関してもまた，見積もられた値と実際の値の間に密接な関係が見られた（$r^2 = 0.92$ for *F. crenata* and $r^2 = 0.88$ for *F. japonica*）（Fig. 3-12C，D）。

5ヶ月の生育期間（1995年の6月から10月）の間の樹冠表層部の個葉の単位面積あたりの日 CO_2 獲得量と日 H_2O 損失量が，Fig. 3-13に示された。生育期間初期（6月から7月中旬）において，日純 CO_2 獲得量が相対的に低い日が何日か見られるが，これは梅雨の影響である（Fig. 3-13A，B）。5ヶ月間の総計の単位葉面積あたりの純 CO_2 獲得量は，ブナが30.1mol CO_2 m^{-2}（= 361g C m^{-2}），イヌブナが22.3mol CO_2 m^{-2}（= 268g C m^{-2}）であった。5ヶ月間の総計の単位葉面積あたりの呼吸による夜間の CO_2 消費量は，ブナが4.9mol CO_2 m^{-2}，イヌブナが4.3mol CO_2 m^{-2}であった。夏期（7月中旬から8月）の夜間の高い CO_2 消費のために，生育期間初期から夏期の，日中の純 CO_2 獲得量に対する夜間の CO_2 消費の割合は，ブナにおいて10から16%，イヌブナにおいて12から21%に増加した。すなわち，夏は夜間の呼吸による消費が大きいので，より晴天日が続く夏期の稼ぎが生育初期と比べて高いという結果にはならなかった。本論文で用いた CO_2 収支モデルでは，日中低下は，両樹種において5ヶ月間の総計値で7～8%純 CO_2 獲得量を低下させた。

5ヶ月間の総計の単位葉面積あたりの H_2O 損失量は，イヌブナ（5,267mol H_2O m^{-2} = 95kg H_2O m^{-2}）はブナ（10,900mol H_2O m^{-2} = 196kg H_2O m^{-2}）の約半分であった（Fig. 3-13C，D）。LAVPD の日最大値は，太陽放射のために，VPD より0.01 Pa Pa^{-1} 以上高くなることがあった（Fig. 2-1）。もし，本論文で用いた蒸散量推定モデル（Equation in Appendix 2,

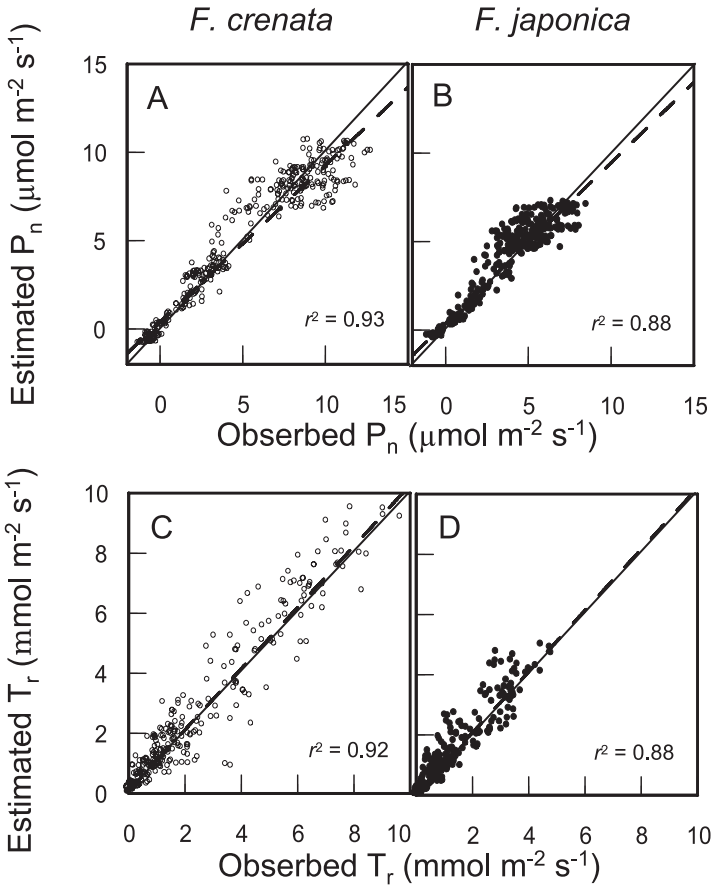


Fig. 3-12. Relationships between the measured values of net photosynthetic rate (P_n; A, B) and transpiration rate (T_r; C, D) and the values predicted from the model in the top canopies leaves of *F. crenata* (○; A, C) and *F. japonica* (●; B, D). The measured data were obtained from the diurnal time courses of P_n and T_r obtained on 7 measurement days during the growing season. The thin lines are 1:1. The dashed lines are from the least squares regression.

This figure is adopted from Uemura et al. (2005) with the permission of Elsevia in Forest Ecology and Management.

AP2-1）で，LAVPD のかわりに VPD を用いた場合，両樹種において 5 ヶ月間の総計値で H_2O 損失量を20～30%過小評価する結果となった。このように太陽放射による葉温の上昇は，樹冠表層葉の H_2O 損失に関して大きな効果を持つ。両樹種において，夏期の高い蒸散要求と高い gs のために，夏期の間の日 H_2O 損失量は，生育期間初期の量の 2 倍以上あった。結果として，H_2O 損失に対する純 CO_2獲得量の割合（すなわち，日的な水利用効率）は，夏期に低かった（Fig. 3-13E，F）。

単位葉面積あたり，単位葉乾重あたり，当年枝（樹冠表層における平均サイズの当年枝）あたりの，5 ヶ月間の日純 CO_2獲得量の総計（年純 CO_2獲得量）が，Fig. 3-14に示された。イヌブナの単位葉面積あたりの年純 CO_2獲得量は，ブナの74%であった。それが単位葉乾重あたりで計算されたとき，イヌブナはブナの84%であった。当年枝あたりの年純 CO_2獲得量は，ブナとイヌブナの間に大きな違いはなかった。

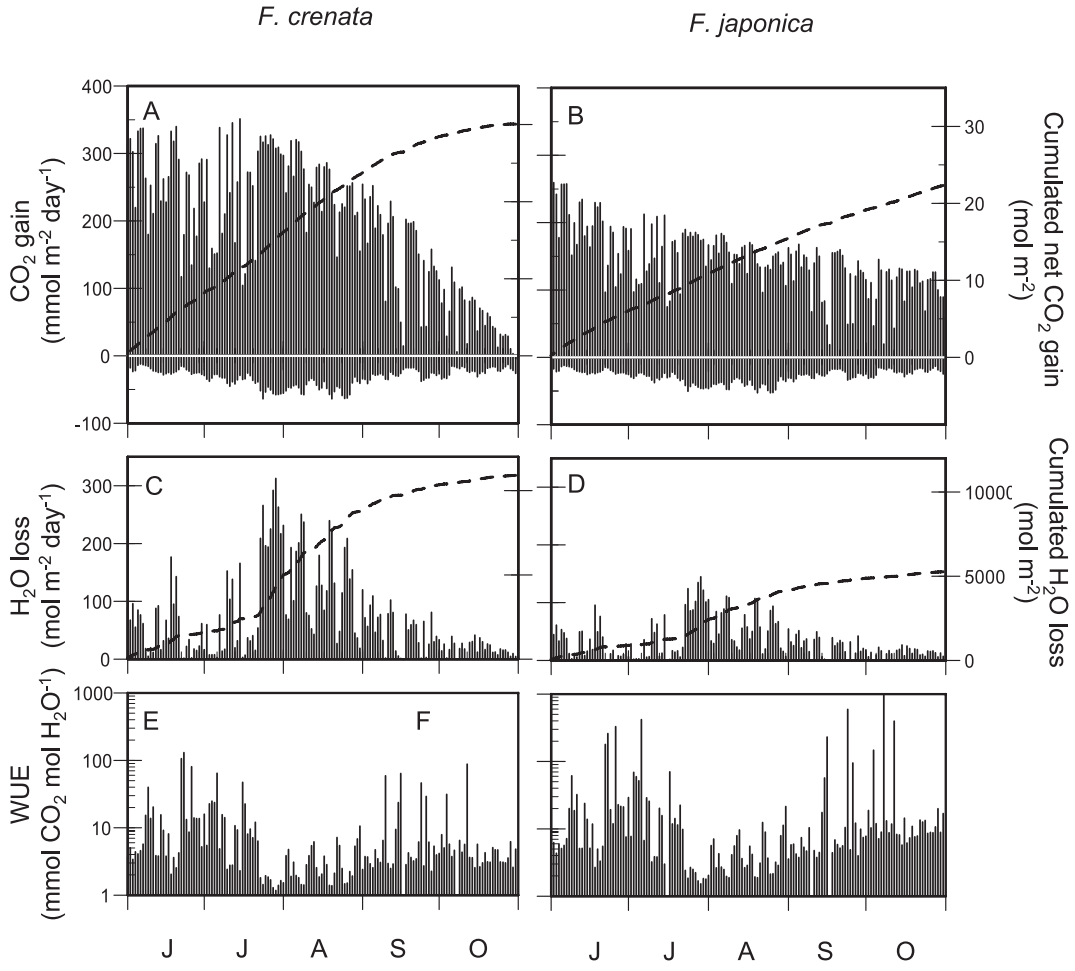


Fig. 3-13. Seasonal courses of CO_2 budget (A, B), H_2O loss (C, D) and water-use efficiency (WUE; E, F) per unit leaf area in the top canopies of *F. crenata* (A, C, E) and *F. japonica* (B, D, F) (left axis). Negative bars in panels A and B represent the nocturnal respiratory CO_2 consumption. The dashed lines in the CO_2 budget (A, B) and H_2O loss (C, D) represent the cumulative amounts of daily net CO_2 budget and daily H_2O loss, respectively (right axis).

This figure is adopted from Uemura et al. (2005) with the permission of Elsevia in Forest Ecology and Management.

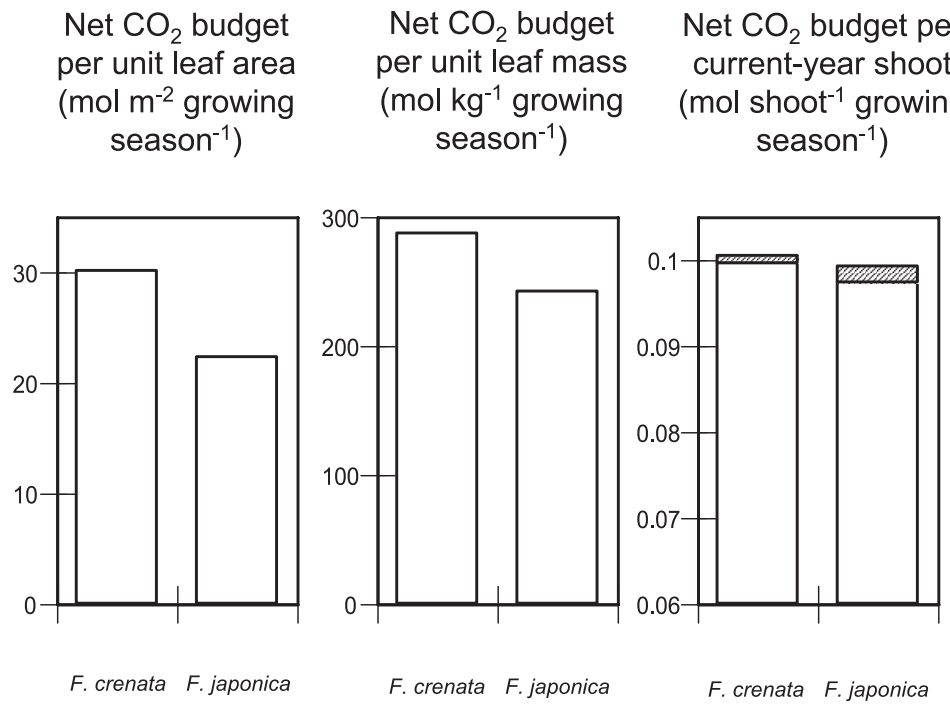


Fig. 3-14. Net CO_2 budget per unit leaf area, per unit leaf mass, and per a current-year shoot at the top canopies of *F. crenata* and *F. japonica* trees during the growing season, when the canopy leaves fully expanded. Hatched bars represent the part of stem respiration in the net CO_2 budget in the current-year shoots. The calculation in the current.year shoots is based on the average size of shoots at the top canopies.

This figure is adopted from Uemura et al. (2005) with the permission of Elsevia in Forest Ecology and Management.

3.2.4 考　察

3.2.4.1 当年枝の形態と葉のガス交換の間の連動

当年枝の形態と葉のガス交換特性の間に関連があった。ブナと比べて，イヌブナは，低い日最大 gs を持ち（Fig. 3-3），長枝を除いて低い HV を持った（Fig. 3-9）。このことは，当年枝において gs と HV の間に密接な関係があることを暗示する。イヌブナの低い HV が，イヌブナの高い通水に関する制約と関係していると考えられる。光合成速度に対する気孔制限は，生育期間を通じてブナと比べてイヌブナで大きかった（Fig. 3-8）。個葉レベルの gs と枝レベルの HV の間の通水バランスが，圧ポテンシャルの維持や木部におけるキャビテーションの回避に関して重要であるだろう（Willigen and Pammenter 1998，Bond and Kavanagh 1999）。イヌブナの上記のような特性が，ブナと比べてイヌブナがより水利用に関してより水節約型である（水利用効率が高い）という特性を導くと考えられる。別の研究においても，イヌブナは，他の日本産広葉樹と比較しても，水利用効率が高いという結果が示されている（松本ほか 1999）。

イヌブナは，当年枝当たりの総葉面積，すなわち LAR が大きかった（Table 3-2）。これは，イヌブナが枝総乾物量をより高い割合で葉乾物量に振り分けているからではなく，薄い葉を持つことによって達成されていた。薄い葉は，低い単位葉面積当たり P_n と関係している。このように，当年枝レベルでの炭素獲得に対する戦略の違いが，同じブナ属の樹種間にも存在することが明らかになった。

3.2.4.2 個葉レベルでの炭素収支

単位葉面積あたりの生育期間を通じた CO_2 獲得量（年純 CO_2 獲得量）の，ブナに対するイヌブナの割合は74%であった（Fig. 3-14）。P_n^{max} の年最大値は，イヌブナはブナの65%であったので，両種の間の

違いは，主にイヌブナの遅い老化スピードのために小さくなったと考えられる。単位乾重あたりの年純CO_2獲得量は，イヌブナはブナの84%で，これは主にイヌブナの高い気孔制限に起因する。

6月の晴れた日の単位葉面積あたりの日純CO_2獲得量は，ブナにおいて0.3mol m^{-2} day^{-1}，イヌブナにおいて0.2mol m^{-2} day^{-1}であった。Granier et al.（2000）は，また，*F. sylvatica*の樹冠上部葉において，その獲得量が，生育初期（5から6月）の間の晴れた日に0.3mol m^{-2} day^{-1}であることを示している。その*F. sylvatica*の単位葉面積あたりの日純CO_2獲得量の季節的な変化は，我々のブナの変化結果と似ていた。梅雨で天気の悪い生育初期と比べて晴れの日が多い夏期の期間総炭素獲得量は，生育初期より必ずしも高くなかった。これは日中の炭素獲得量に対する夜間のCO_2放出量の割合が，夏期において増加するからである。

光合成の日中低下（midday depression，光が十分にある条件下における光合成速度の低下）は，炭素収支を減少させる1つの要素である。本研究において，ブナとイヌブナにおける光合成の日中低下は，LAVPDやT_{leaf}からではなく，日中の積算PPFDから決定されることが明らかになった（Figure 3-11）。積算PPFDに伴う光合成の低下は，回復可能な光阻害（例えば，Faria et al. 1996，Ishida et al. 1999b，Niinemets and Kull 2001）あるいは葉内での過剰なでんぷん集積による阻害（例えば，Turnbull et al. 2002）が原因であるだろう。他の付随するストレスがなくても，自然の光強度だけで光阻害を引き起こすという証拠がある（Ögren and Sjostrom 1990，Raven 1994）。Werner et al.（2001）による光合成モデルでは，炭素獲得に対する日中低下の影響を組み込み，常緑の*Quercus coccifera* L.では，晴れた日の最上部の葉において，潜在的な炭素獲得量の7.5～8.5%が損失することを示した。彼らの研究のように，本研究において，日中低下の効果を取り除くことは，生育期間を通じた総CO_2獲得量において7～8%の過剰見積もりとなった。

3.2.4.3 当年枝レベルでの炭素収支

当年枝当たりの生育期間を通じたCO_2獲得量は，ブナとイヌブナで大きな違いはなかった（約0.1mol $shoot^{-1}$（Fig. 3-14））。当年枝レベルでの炭素獲得において，イヌブナの低い単位葉面積あたりの光合成速度は，イヌブナ個葉のゆっくりとした老化スピードの効果に加えて，イヌブナの大きなLAR（Table 3-2）によって補償された。分枝パターンや樹冠の空間的な広がり等，個体としての評価をしなければならないが（Küppers 1989），似通った当年枝当たりのCO_2獲得量は，両種がこの試験地付近で共存できる原因の一つであるかもしれない。

当年枝レベルにおいて，幹の呼吸が炭素収支を減少させる1つの要素である。生育期間の間，当年枝の呼吸は，当年枝のCO_2獲得量の2%以下であり，当年枝レベルでの炭素収支に大きな影響を与えなかった。加えて，日中の当年枝の光合成は，枝の呼吸を部分的に補償することができる（Damesin 2003）。本研究において，当年枝の炭素収支が計算されるとき，幹の光合成は無視されたけれど，総CO_2収支に対するその効果は，ごくわずかであるだろう。

第Ⅳ章 樹冠内における葉の特性の空間的変化

4.1 はじめに

前章まで，樹冠表層葉（陽葉）の特性を取り扱ってきた。しかし，個体～林分レベルで見た場合，樹冠内での葉の特性の空間的変化が重要になってくる。樹冠内にできる環境の変化に対する葉の特性の順化の程度（可塑性）は，ブナとイヌブナで異なるだろうか。

葉面積指数（LAI: m^2 leaf area m^{-2} ground），葉の空間分布，葉の傾斜角といった樹冠構造は，樹冠内での光の遮断や透過を決定する（Campbell and Norman 1989）。樹冠構造，葉の形態や光合成は，お互い密接に関係し，この関係は，樹冠レベルでのCO_2獲得を増進することに貢献していると思われる（Ellsworth and Reich 1993，Bond et al. 1999，Ishida et al. 2001，Koike et al. 2001，Kull 2002，Niinemets and Valladares 2004，Pons and Anten 2004）。しかし，樹冠構造の複雑さや種間で光に対する順化反応が異なるために，この関係はまだよく理解されていない（Sack et al. 2006）。葉の垂直的配置や傾斜角の違いが，葉の生化学的能力の違いと関係することが示されてきている（Ishida et al. 2001）。また，葉の特性の可塑性と更新特性が関連していることが，特に稚樹に関して示されている（Ishida et al. 2003）。非耐陰性樹種の樹冠内の葉は，光に対する反応において，耐陰性樹種と比べて，低い可塑性を示す（例えば，Teskey and Shrestha 1985，Chen et al. 1996，Kubiske and Pregitzer 1996）。しかるに，非耐陰性

樹種は，効率的な光利用と樹冠全体の葉による炭素獲得を行うために，比較的薄い樹冠を持つことが予測される。

樹冠内の個々の葉が受ける光強度は，樹冠内の瞬時の炭素獲得量を決める。温度，湿度，CO_2濃度のような他の環境要因も同時に変化するが，光強度が光合成速度の第一の決定物であることに疑いはない（例えば，Niinemets et al. 1999，Niinemets and Valladares 2004）。また，個々の葉が受ける光強度は，SLA，光合成能力，クロロフィル蛍光，クロロフィル含量，窒素含量といった葉の特性の重要な決定要因である（例えば，川又・丸山 1972，Eschrich et al. 1989，Kimura et al. 1998，Ishida et al. 1999a，Uemura et al. 2000，Le Roux et al. 2001b，Meir et al. 2002，Yamashita et al. 2002，Iio et al. 2005）。いくつかの研究は，葉の単位重さあたりの生化学的特性（濃度）よりもむしろLMAの変化が，樹冠内の単位葉面積あたりの生化学的特性の重要な決定要因であることを示している（例えば，Popma et al. 1992，Evans 1996，Niinemets 1997，Evans and Poorter 2001，Ishida et al. 2005）。

純光合成速度（P_n）は，PSⅡを通じた電子伝達速度（ETR）と正の相関関係がある（He and Edwards 1996，Ishida et al. 1999b）。近年，携帯型の蛍光測定器が開発され，野外条件下で蛍光収率が測定可能となった。与えられた微気象環境下で *in situ* でPSⅡ活性をモニターすることは，ETRに対する情報を供給でき，結果として，樹冠内の葉のETR-P_n関係は，炭素獲得量の推定を可能にする。

本研究では，層別刈り取りが行われ，葉の特性の樹冠内変化が調べられた。夏の晴れた日中の瞬時の単位地面面積あたり樹冠光合成速度が，それぞれの樹冠層で測られたETRとETR-P_n関係から見積もられた。樹冠内における葉の特性の可塑性は，ブナとイヌブナで異なるだろうか。また，ブナとイヌブナにみられた結果が，遷移後期種としての特徴を示すかどうか検証するために，隣接して生育する遷移前期種で同じブナ目でカバノキ科のミズメ（*Betula grossa* Sieb. et Zucc，樹高約14.8m）で同様の測定を行った。仮説「樹冠上部の層においてより垂直な葉を持つ樹冠は，樹冠内により直達光を透過できる。その結果として，そのような樹冠は，例え樹冠高の減少に伴って葉の特性を大きく変化させなくても，高い樹冠光合成を発揮できる。」を検証した。

4.2 方　法

4.2.1 樹冠構造

樹冠内の葉の分布が，層別刈り取り法（Monsi and Saeki 1953，2005）によって調べられた。調査に選んだ場所は，それぞれの木において均質な樹冠部分であると仮定した。それぞれの木に関して，正方形枠（1 m × 1 m）が樹冠最上部に設置され，樹冠の上部から下部に直方体枠を形成するために，4つのメジャーが枠の4隅からつり下げられた。直方体枠は，高さ30㎝層ごとに分割された。直方体枠内の相対照度の高さに伴う変化を調べるために，2002年夏の高曇りの日中に，光量子センサー（Koito Seisakusho Co.，Tokyo，Japan）を用いて各層5点ずつPPFDが測定された。葉の角度を調べるために，枠内の10%の葉が選ばれた。測定は分度器を用いて，水平に対する葉身の傾き（90°＝垂直）として測定された。各層における吸光係数（$k(\theta)$）が，葉角が円錐形分布をすると仮定したときの係数xを用いて次のように表された（Campbell and Norman 1989，Campbell and Norman 1998）。

$$k(\theta) = \frac{\sqrt{x^2 + \tan^2\theta}}{x + 1.774(x + 1.182)^{-0.733}} \qquad (4\text{-}1)$$

ここで，θは，太陽の天頂角で，今回は本調査地の8月の天頂角として19°を採用した。係数xは，水平表面と垂直表面上における群落要素の平均投影面積の比率である。葉が，球面上の葉角分布を持つ場合はx = 1，垂直分布ではx = 0，水平分布の場合はxは無限大に近づく。すなわち，多くの水平的な葉を持つ層は，大きなxを持つ。葉以外の要素が$k(\theta)$に与える影響は小さいと仮定した。樹冠を貫通した直達光の割合（$\tau(\theta)$）は，次のように決定された。

$$\tau(\theta) = \exp(-k(\theta)\, L_t) \qquad (4\text{-}2)$$

ここで，L_tは，樹冠の深さtまでのLAI（leaf area index: m^2 leaf m^{-2} ground）である。葉の生理的特性の測定が終わった後，枠内の全ての葉がLAIを決定するために採取された。

4.2.2 個葉の生化学的，形態的特性

生理的特性が測定された各層10枚の葉が，その測定後採取され，実験室での葉の特性の分析に用いられた。第一に，葉の吸光度（A）が，積分球（LI-1800-12，

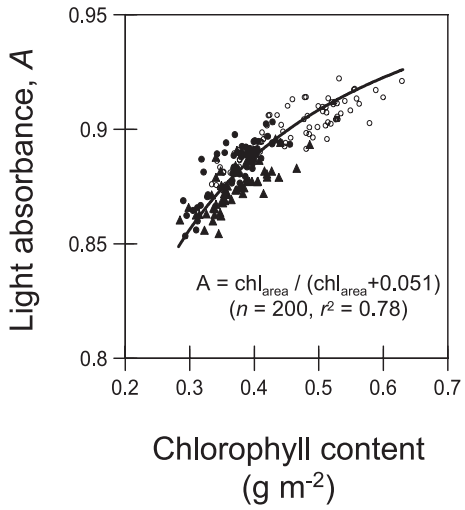


Fig. 4-1. Relationship between chlorophyll content per unit area and light absorbance in the leaves for *F. crenata* (○), *F. japonica* (●), and *B. grossa* (▲).

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

LiCor Inc., Lincoln, NE) を備え付けた波長別エネルギー測定器 (LI-1800, LiCor Inc.) を用いて, 1 nm 間隔で400から700nm の波長内で測定された。A は, それぞれの波長での反射と透過の残り (A = 1 − 反射 − 透過) として計算された。第二に, 葉の半分が, クロロフィル (chl) 濃度の測定のために用いられた。chl は, 80%アセトンで抽出され, chl a と chl b の量が, Porra et al. (1989) の等式に従って決定された。単位葉面積当たりのクロロフィル含量 (chl_{area}) と A の間の関係は, 全ての種に関して1つの関数で表された (Fig. 4-1)。第三に, 葉のもう半分が, 比葉面積 (SLA), 葉身窒素 (N) 濃度, 炭素安定同位体比 ($\delta_{13}C$) を決定するために, 80℃で乾燥させられた。窒素濃度は, N-C アナライザー (Sumigraph NC-900, Sumika-Bunseki Center, Osaka, Japan) を用いて測定された。$\delta_{13}C$ は, 安定同位体比分光測定器 (MAT 252, Finnigan, Bremen, Germany) を用いて測定された。

4.2.3　個葉の光合成特性

葉の生理的特性の垂直的変化は, 直方体枠内において, 2002年 8 月に調べられた。枝に着いた状態の葉の P_n が, gs と P_n の日中低下を避けるために, 8:00から11:00の間に測定された。測定には, 人工光源チャンバーを持つ開放型ガス交換測定システム (LI-6400, LiCor Inc., Lincoln, NE) を用いた。それぞれの樹種において, 直方体枠の高さ30㎝層ごとに10枚の葉がランダムに選ばれた。日最大純光合成速度 (P_n^{max}, 導入空気 CO_2濃度 = 350μmol mol^{-1}, T_{leaf} = 30℃, PPFD = 1500μmol m^{-2} s^{-1}) と飽和 CO_2濃度下における潜在的な純光合成能力 (P_n^{sat}, 導入空気 CO_2濃度 = 1500μmol mol^{-1}, T_{leaf} = 30℃, PPFD = 2000μmol m^{-2} s^{-1}) が測定された。

PPFD-P_n 曲線の初期勾配 (見かけの光量子収率) が, 各樹冠層で選ばれた10枚の葉の内の 5 枚に関して, 導入空気 CO_2濃度 = 350μmol mol^{-1}, T_{leaf} = 30℃下で測定された。PPFD は, 30から0μmol m^{-2} s^{-1}まで, 10μmol m^{-2} s^{-1}間隔で減少させた。暗呼吸速度, 光補償点, 見かけの量子収率は, PPFD に対する P_n の直線回帰から決定された。見かけの量子収率は, 個々の葉の吸光度を用いて, 吸収された PPFD あたりの量子収率として修正された。

4.2.4　樹冠光合成の推定

樹冠内の瞬時の総炭素固定速度を見積もるために, 夏の晴れた日の日中に直方体枠内の電子伝達速度 (ETR) と ETR と総光合成速度 ($P_g = P_n + R_L$) の関係を測定した。R_L の値は, 各層で測定された葉温30℃での R_L と, Q_{10} = 2.65を仮定して計算された (Equation in Appendix 2, AP2-7参照)。ETR-P_g 関係は, 蛍光測定チャンバーヘッドを装備した LI-6400 (Model 6400-40, LiCor Inc., Lincoln, NE) を用いて, それぞれの樹種に関して, 樹冠最上部の葉と最下部の葉それぞれ3枚ずつ測定された。葉上の PPFD は, 1500, 1000, 800, 500, 300, 200, 100, 50, 20, 0μmol m^{-2} s^{-1}の順番で減少させた。葉温は, 25, 30, 33℃に変化させた。導入空気の CO_2濃度は, 360μmol mol^{-1}を用いた。葉は, P_n の決定の前, それぞれの葉温で少なくとも30分, それぞれの PPFD で少なくとも15分順化させられた。Genty et al. (1989) に応じて, ETR は, 次のように計算された。

$$ETR = (\Delta F/F_m') \times 0.5 \times A \times PPFD \quad (4\text{-}3)$$

ここで，$\Delta F/Fm'$ は，PS Ⅱの光量子収率，0.5は，エネルギー分配における PS Ⅰに対する PS Ⅱの割合である。ETR-P_g 関係は，次のような直線式で表された。

$$P_g = \alpha ETR \qquad (4\text{-}4)$$

α は，葉温の関数として表された。それぞれの葉温での ETR-P_g 関係は，それぞれの葉に関してタワー上で測られた ETR から *in situ* の CO_2 獲得量を見積もるために使われた。ETR-P_g 関係に，樹冠上部葉と下部葉の間，3樹種の間に明らかな違いは見られなかった（Fig. 4-2）。それぞれの葉温での ETR-P_g 関係は，高い正の相関関係を示した（$r^2=0.95\sim0.97$）。結果として，3樹種と3つの葉温を含む全てのデータに関して，測定された P_g と Equation 4-4から見積もられた P_g の間に密接な関係が得られた（$r^2=0.96$）。樹冠葉の間の光合成速度の違いは，結果的に，in situ の ETR の大きさの違いとして計算された。

ETR-P_g 関係から，瞬時の，樹冠全体の単位地面

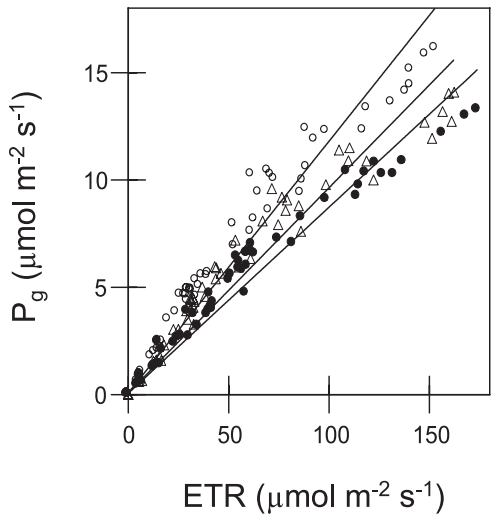


Fig. 4-2. Relationships between electron transport rate (ETR) and gross photosynthetic rate (P_g) at three different leaf temperatures (○: 25, △: 30, and ●: 33℃). The values of the uppermost and the lowermost crown leaves for three trees are shown by the same symbols.

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

面積当たりの炭素獲得量を見積もるために，樹冠各層ごとのそれぞれの葉に関して，ETR，葉表面の PPFD，葉温が，葉クリップホルダー（Model 2030-B，Walz，Effeltrich，Germany）を装着した携帯型蛍光測定器（Mini-PAM，Walz）を用いて測定された。測定は，8月（生育期間の中期）の晴れた日中に行われた。樹冠上部から下部にかけて，直方体枠内のそれぞれの層ごとに50枚の葉がランダムに選ばれた。ETR と葉が受けている PPFD を正確に測定するために，蛍光測定の間，葉の角度と向きを変えないように注意した。ETR の測定には，それぞれの種に関して1時間を要した。

4.3 結　果

4.3.1 樹冠構造

樹冠上部の PPFD に対する樹冠内の相対 PPFD（rPPFD）は，樹冠内の高さの減少に伴って減少した（Figure 4-3）。ミズメ（4.50）は，ブナとイヌブナ（それぞれ，5.26，5.52）と比べて低い総 LAI を持った。総 LAI に対する樹冠上部層（樹冠表層から深さ0.9mまで）の LAI の割合は，ブナで41%，イヌブナで20%，ミズメで27%であった。このことは，イヌブナとミズメと比べて，ブナの葉が樹冠内で上層の方により集中していることを示す。ミズメは，ブナとイヌブナと比べて，単位地面面積あたりの葉の数が少なかった。

3種において，葉の角度は，樹冠上部でより急（より垂直）である傾向があった。葉角分布を表すパラメーター x は，ブナよりイヌブナとミズメでより大きかった（Fig. 4-4）。このことは，ブナと比べて，イヌブナとミズメがより急な葉角を，特に樹冠上部層において，持つことを示す。樹冠全体として，葉角分布は，イヌブナとミズメは球形に近い分布で，ブナは上下の両極で扁平な扁円分布であった。Equation 4-2から計算された樹冠全体の吸光係数は，ブナ（0.87）と比べて，イヌブナ（0.77）とミズメ（0.62）で小さかった。このことは，樹冠中層までの光の透過率は，ブナよりイヌブナとミズメで大きいことを暗示する。

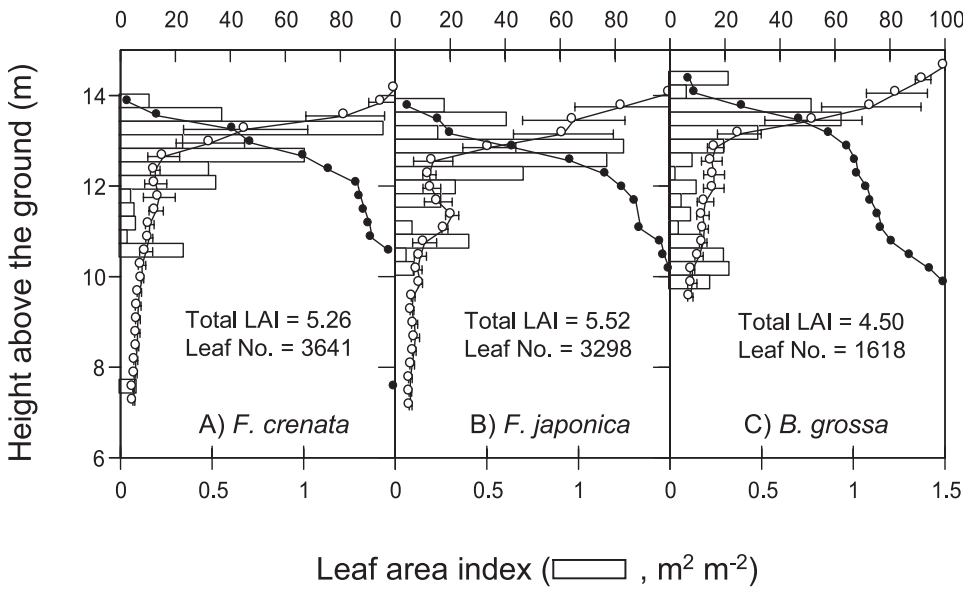


Fig. 4-3. Vertical variations of leaf area index (LAI; open bars), photosynthetic photon flux (PPFD) relative to PPF above the crown (rPPFD; ○), and cumulative LAI from the top to the bottom of the crown (●). Horizontal lines in rPPFD show ±1S. D.

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

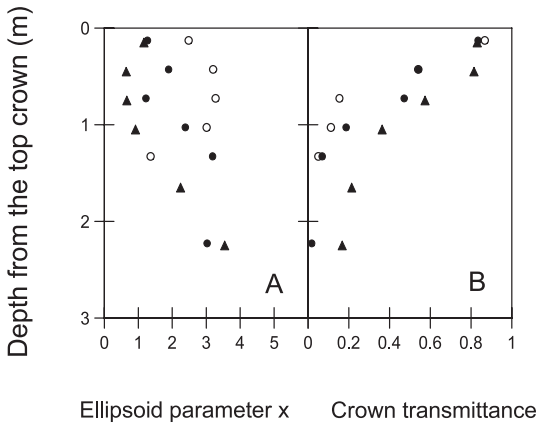


Fig. 4-4. Vertical variations of A) ellipsoid parameter x and B) crown transmittance (i.e., the probability that direct irradiance penetrate until each crown layer) for *F. crenata* (○), *F. japonica* (●), and *B. grossa* (▲). Data until the middle crown-layers (the range of 0 to 3m depth from the top crown) are shown.

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

4.3.2 樹冠内における形態的，生化学的特性の可塑性

ミズメは，ブナとイヌブナと比べて，樹冠を通して大きな個葉面積を持った(Fig. 4-5)。3種において，SLAは，樹冠内の高さの減少（すなわち，rPPFDの減少）に伴って大きく増加した。樹冠最上層（樹冠表層から深さ0.3mまで）のSLAは，ブナが9.25±0.30m^2 kg^{-1}（mean ±95% confidence interval）で，ミズメ（11.17±0.56m^2 kg^{-1}）とイヌブナ（13.32±0.38m^2 kg^{-1}）と比べて有意に大きかった。樹冠最上層と最下層の間の層平均LMAの違いは，ブナ（26.87m^2 kg^{-1}）が，ミズメ（14.92m^2 kg^{-1}）とイヌブナ（24.48m^2 kg^{-1}）と比べて有意に大きかった。

3種において，樹冠内の高さの減少（すなわち，rPPFDの減少）に伴って，窒素濃度（N_{mass}: g kg^{-1}）は増加し，単位葉面積あたり窒素含量（N_{area}: g m^{-2}）は減少した（Fig. 4-6）。樹冠上部層のN_{mass}とN_{area}は，イヌブナとミズメと比べて，ブナで有意に大きかった。樹冠最上層と最下層の間の層平均N_{mass}の違いは，ブナ（6.1g kg^{-1}）が，ミズメ（3.7g kg^{-1}）と

イヌブナ（4.3g kg^{-1}）と比べて有意に大きかった。3種において，樹冠内の高さの減少（すなわち，rPPFDの減少）に伴って，クロロフィル濃度（chl_{mass}）は増加し，単位葉面積あたりクロロフィル含量（chl_{area}）は，ブナとイヌブナの樹冠最下層のchl_{area}はより小さかったけれども，全体的に変化が少なかった。3種において，樹冠内の高さの減少（すなわち，rPPFDの減少）に伴って，窒素含量に対するクロロフィル含量の割合（chl/N）は増加し，chl bに対するchl aの割合（chl a/b）は減少した。これは，樹冠内の薄暗い環境下で効率的に光を吸収するという結果になることが示されてきている（田中ほか 1994, Hikosaka and Terashima 1995, Evans 1996, Niinemets et al. 1998, Kull and Niinemets 1998, Ishida et al. 1999c）。

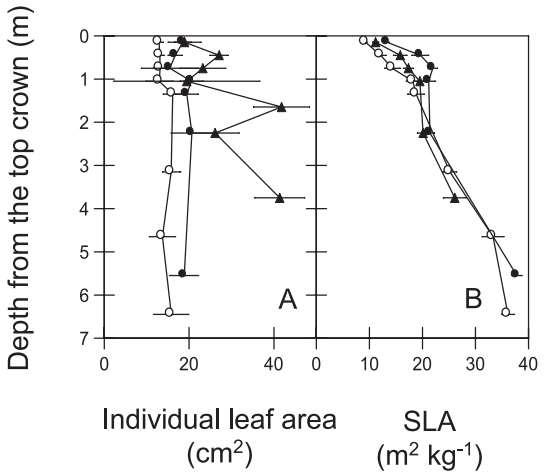


Fig. 4-5. Vertical variations of A) individual leaf area and B) specific leaf area (SLA) for *F. crenata* (○), *F. japonica* (●), and *B. grossa* (▲). Horizontal bars represent ±95% confidence interval.

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

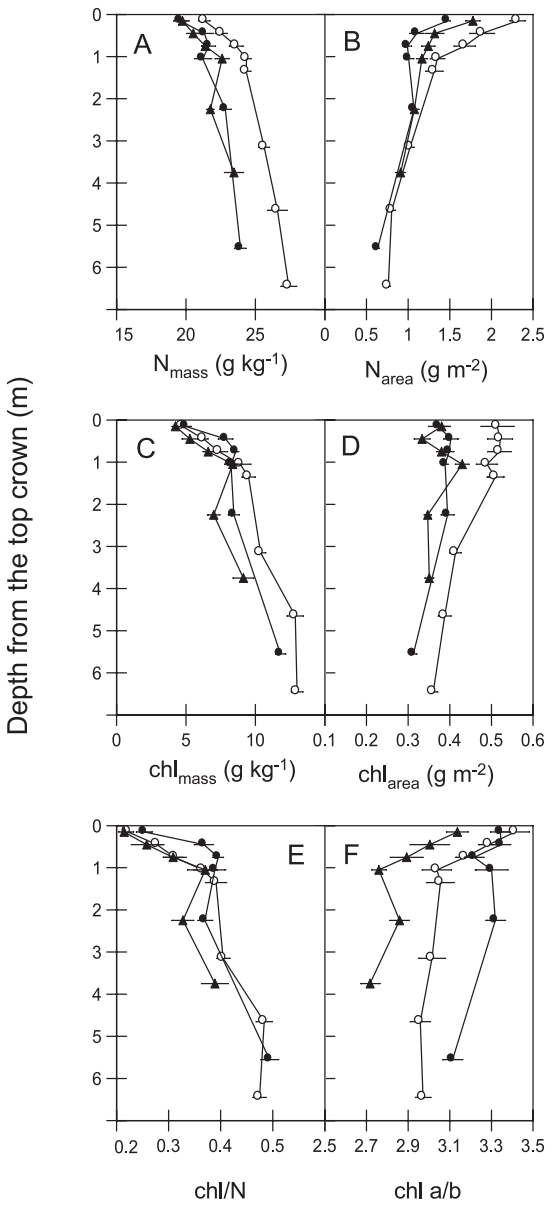


Fig. 4-6. Vertical variations of A) leaf dry-mass-based nitrogen content (N_{mass}), B) leaf area-based nitrogen content (N_{area}), C) leaf dry-mass-based chlorophyll content (chl_{mass}), D) leaf dry-mass-based chlorophyll content (chl_{area}), E) the ratio of chlorophyll content to nitrogen content (chl/N), and F) the ratio of chlorophyll a to b (chl a/b) for *F. crenata* (○), *F. japonica* (●), and *B. grossa* (▲). Horizontal bars represent ±95% confidence interval.

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

4.3.3　樹冠内における光合成特性の可塑性

樹冠最上層の単位葉面積あたりの強光，高 CO_2 濃度下の光合成能力（P_n^{sat}: μmol m^{-2} s^{-1}）は，ブナ（35.59±1.32; mean ±95% confidence interval）が，イヌブナ（27.06±1.26）とミズメ（30.26±1.21）と比べて有意に大きかった（Fig. 4-7）。3種に関して，単位乾重あたり，単位窒素あたりの P_n^{sat} は，樹冠最上層の葉よりも樹冠最下層の葉において大きかった。樹冠最上層の $\delta_{13}C$ （‰）は，ブナ（-27.78±0.16; mean ±95% confidence interval）が，イヌブナ（-27.29±0.08）とミズメ（-27.23±0.21）と比べて有意に小さかった。また，樹冠中部層（樹冠表層から深さ0.9mから3.0mまで）の $\delta_{13}C$ は，イヌブナとミズメと比べて，ブナで有意に小さかった。このことは，イヌブナとミズメと比べて，ブナは，長期間にわたる積算的な評価として，葉内に高い Ci を持っていたことを示す（Farquhar and Lloyd 1993）。

3種において，樹冠内の高さの減少（すなわち，rPPFD の減少）に伴って，暗呼吸速度（R_L），光合成の光補償点は減少した（Fig. 4-8）。樹冠最下層の光補償点は，イヌブナとブナと比べて，ミズメで有意に大きかった。chl_{area} でみられたように，光合成の量子収率は，樹冠内で大きな変化が見られなかった。chl_{area} と光合成の量子収率は密接に関係しているので（Pons and Anten 2004），おそらく，高さの減少に伴う chl_{mass} の増加が量子収率の低下をおさえることに貢献している。

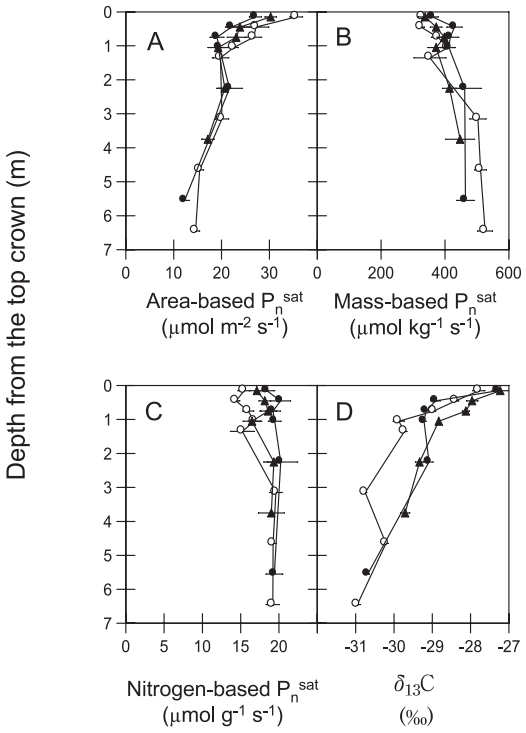


Fig. 4-7. Vertical variations of A) net photosynthetic rate under high CO_2 and high light conditions (P_n^{sat}) per unit leaf area, B) P_n^{sat} per unit leaf dry mass, C) P_n^{sat} per unit leaf nitrogen (PNUE), and D) $\delta_{13}C$ for *F. crenata* (○), *F. japonica* (●), and *B. grossa* (▲). Horizontal bars represent ±95% confidence interval.

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

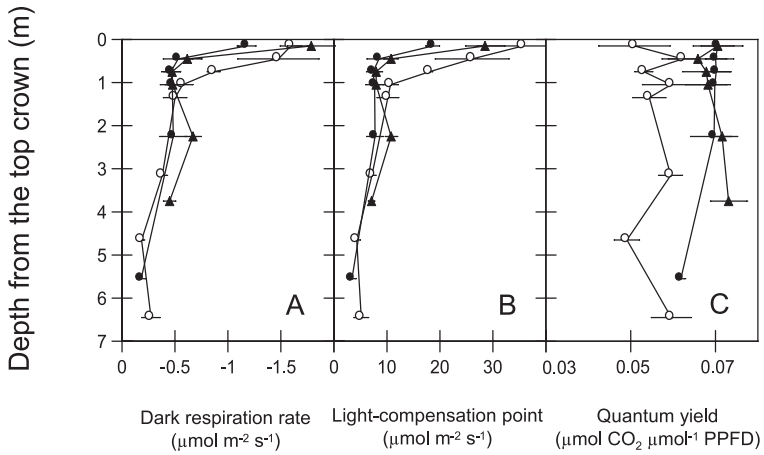


Fig. 4-8. Vertical variations of A) dark respiration rate, B) light-compensation point, and C) quantum yield per absorbed PPFD for *F. crenata* (○), *F. japonica* (●), and *B. grossa* (▲). Horizontal bars represent ±95% confidence interval.

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

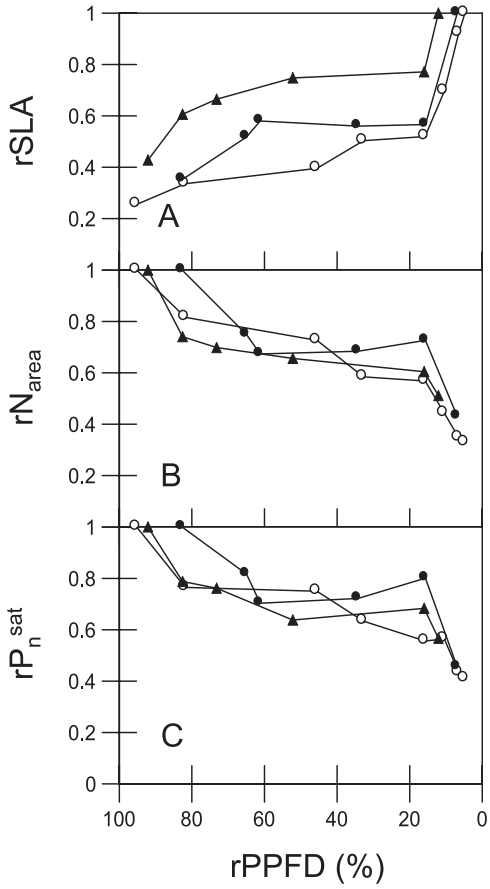


Fig. 4-9. Relationships between PPFD relative to PPFD above the crown (rPPFD) and A) mean specific leaf area in each crown-layer relative to maximum value (rSLA), B) mean leaf area-based nitrogen content in each crown-layer relative to maximum value (rN_{area}), and C) mean net photosynthetic rate under high CO_2 and high light conditions per unit leaf area in each crown-layer relative to maximum value (rP_n^{sat}) within the crowns for *F. crenata* (○), *F. japonica* (●), and *B. grossa* (▲). Maximum value of each parameter was obtained in the uppermost crown leaves.

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

樹冠内の葉の特性は，一般的に，葉が置かれた場所に優占する光強度に依存する。3種に関して，樹冠内のrPPFDの減少に伴ってSLAは増加し，N_{area}，P_n^{sat}は減少した（Fig. 4-9）。与えられたrPPFDにおいて，3種の間に葉の特性に目立った違いはなかった。しかし，ミズメは，樹幹最上層と最下層の間にSLA，N_{area}，P_n^{sat}に最も小さな違いを持った。これは，ブナとイヌブナと比べて，ミズメが薄暗い環境下で葉を維持できないためであるかもしれない。

4.3.4　樹冠光合成の見積もり

8月（生育期間の中期）の晴れた日中の単位地面面積あたりの純CO_2獲得量の垂直的変化が，3樹種に関して見積もられた（Fig. 4-10）。総純CO_2獲得量（μmol m^{-2} ground s^{-1}）は，ブナが16.3，イヌブナが11.0，ミズメが20.4であった。総純CO_2獲得量に対する樹冠上部層（樹冠表層から深さ0.9mまで）の純CO_2獲得量の割合は，ブナが70%，イヌブナが38%，ミズメが39%であった。葉面積の垂直分布でみられたように，CO_2獲得量の垂直分布は，イヌブナとミズメと比べて，ブナが樹冠内で上層の方により集中していることを示す。それぞれの樹種に関して，樹冠上層への集中度は，葉面積よりCO_2獲得量の方が大きかった。

4.4 考　察

4.4.1　樹冠構造と葉の可塑性の連動

樹冠構造と樹冠内の葉の特性の可塑性はリンクしていた。イヌブナは，同じ遷移後期種であるブナより，遷移前期種のミズメに近い樹冠内の葉の可塑性を示した。すなわち，LAIと樹冠内の葉の可塑性は，ブナより，イヌブナとミズメで小さかった。ブナの大きな可塑性は，幅広い範囲での光条件下で効率的にCO_2獲得を行うことを可能にするだろう。イヌブナとミズメの樹冠は，ブナより低い吸光係数を持ち，樹冠内への直達光の高い透過確率を暗示した（Fig. 4-4）。$\delta_{13}C$は，Ciの増加に伴って減少するので，得られた値は，長期間にわたって平均化されたCiの1つの指標となる（例えば，Farquhar and Lloyd 1993）。ブナの樹冠中層の$\delta_{13}C$は，3種の中で最も小さかった（Fig. 4-7D）。このことは，おそらくブナの樹冠は，高さの減少に伴ってより大きく光を減少させるためであると考えられる（Hanba et al. 1997，Le Roux et al. 2001a，Niinemets et al. 2004）。一方，イヌブナとミズメの$\delta_{13}C$のプロファイルは，樹冠の中層により効率的に光を透過させていたことを暗示する。これらの結果は，イヌブナやミズメのような樹冠内の葉の可塑性が低い種は，樹冠内への光の透過の結果として比較的樹冠全体の葉でCO_2を獲得していることを暗示

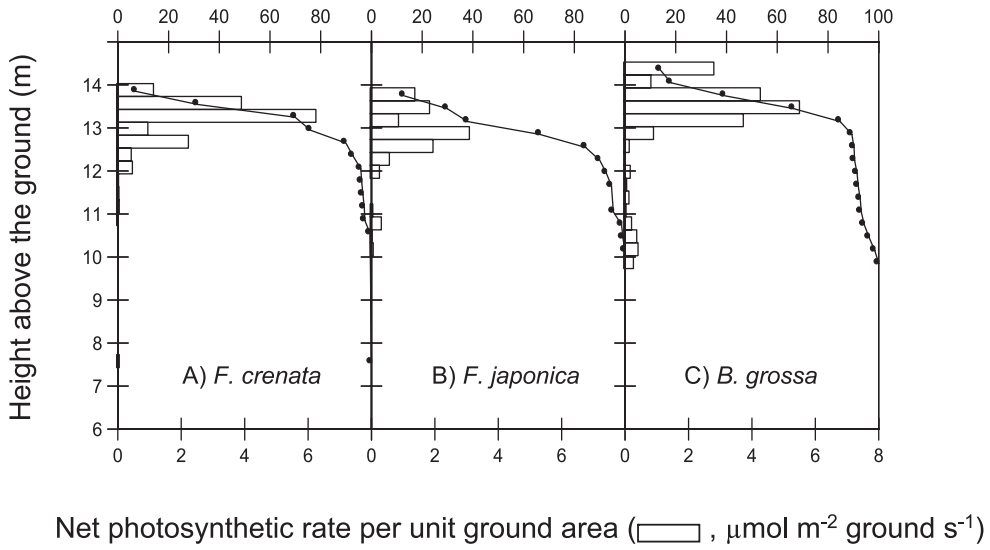


Fig. 4-10. Vertical variations of estimated instantaneous net photosynthetic rate per unit ground area at midday on sunny days in August (open bars) and the cumulative net carbon gain from the top to the bottom of the crown (●).

This figure is adopted from Uemura et al. (2006) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

する。また，樹冠上層での葉の急な傾斜角は，樹冠下部への直達光の透過確率を増加させるだけでなく，光阻害による葉の光合成速度の低下を軽減するメカニズムの1つとして考えられており（Ishida et al. 2001），ブナ葉と比べて，イヌブナやミズメのように薄く強光を利用できないであろう葉にとって適応的であるかもしれない。このように，樹冠内の葉の可塑性の大きさと樹冠構造の間のリンクは，樹冠レベルでの総 CO_2 獲得量を増進していると考えられる。

4.4.2　炭素獲得に関する最適分配

樹冠内の葉の特性の垂直的バリエーションは，窒素のような生化学的資源の樹冠内の葉の間の最適な分配と関係があると考えられている（例えば，Hirose and Werger 1987，Hollinger 1996，Pons and Anten 2004）。本研究において，3種とも N_{mass} は，樹冠の深さの減少（すなわち rPPFD の増加）に伴って減少した（Fig. 4-6A）。Niinemets（1997）は，耐陰性種が弱光下でより高い葉身窒素の濃度を持つことを示した。非耐陰性種に分類されるミズメの N_{mass} の垂直的変化のパターンは，別のカバノキ属の *Betula pendula* Roth. の結果と異なった（Kull and Niinemets 1993）。

ETR-P_g 関係と *in situ* ETR を使った本研究のモデルの利点は，樹冠内のそれぞれの層での不均質な PPFD と T_{leaf} 環境を評価できることである。一方，本研究のモデルは，次の2つの欠点を持つ。すなわち，(1)多くの葉において ETR-P_g 関係を得るためには時間がかかる，(2) P_n と ETR に関する誘導時間（induction time）を無視している。ブナは，共存するミズナラやコナラと比べて，気孔の開孔速度が速い（丸山・本田 1993）。しかし，サンフレックが，樹冠内に現れたとき，Ci の変化を通じて誘導時間の間に，ETR と P_n の間の関係が変化するかもしれない。しかしながら，P_n と gs の平行した変化は，Ci を一定の狭い範囲内に保つことができるので（Chazdon and Pearcy 1986，Han et al. 1999，Schulte et al. 2003），ETR-P_g 関係を用いた見積もりに対する誘導時間の効果は，部分的に無視できるものであるかもしれない。

4.4.3　種間の葉の可塑性の違い

遷移系列や被陰耐性に沿った可塑性の違いが，いくつかの研究で報告されてきている（Strauss-Debenedetti and Bazzaz 1991，Niinemets et al. 1998，Valladares et al. 2000，Ellis et al. 2000，Valladares et al. 2002，Yamashita et al. 2002）。いくつ

かの研究は，耐陰性種の葉の特性，特に葉の形態的特性は，非耐陰性種と比べてより可塑的であることを示している（Teskey and Shrestha 1985，Chen et al. 1996，Kubiske and Pregitzer 1996，Valladares et al. 2002）。本研究において，樹冠内の葉の可塑性は，用いた3樹種の間で異なった。この違いは，遺伝的な違いというよりはむしろ，樹冠構造の垂直的な変化の違いから生じているかもしれない。一方，本研究で観察された違いは，弱光下における葉の維持に関する耐陰性の種間の違いであるかもしれない。すなわち，ミズメの低い耐陰性は，樹冠最下層葉の高い光補償点からの結果であると思われる。耐陰性樹種に分類されるブナとイヌブナを比較したとき，LMA と N_{area} の可塑性は，ブナと比べてイヌブナでより小さかった。この違いは，葉の解剖学的特性の遺伝的な制約のためであるように思われる。樹冠内のイヌブナの葉の柵状組織は，1層または未発達な2層であり，そしてそれゆえ，葉の厚さは光の変化に対して大きく反応できない（Uemura et al. 2000，第Ⅴ章参照）。一方，樹冠内のブナの葉の柵状組織は，1層または発達した2層であり，葉の厚さは，層の数と細胞の長さ両方の変化によって，光の変化に対して大きく反応できる。

イヌブナとミズメの樹冠葉は，ブナより可塑性が低く，樹冠内により光を透過させることができた。結果として，光合成は，比較的樹冠全体の葉で行われ，樹冠 CO_2 獲得量を高めた。本研究では，樹冠構造，葉の可塑性，樹冠内の CO_2 獲得の協調は，樹冠光合成を増進させることができることを示してきた。樹冠構造と CO_2 獲得の間の関係の生態的意義を明らかにするためには，調査個体数と種数を増やし，さらに分枝パターンを含めた樹冠全体としての評価をする必要がある（Küppers 1989）。また，個体樹冠内だけでなく，種としての葉の特性の可塑性を評価するために，調査を面的に広げる必要がある。

第Ⅴ章　葉の特性に対する光の履歴効果

5.1　はじめに

季節的な環境の変化（Uemura et al. 2004）や個体内にできる光環境の勾配（Uemura et al. 2006）に対して，ブナとイヌブナが葉の特性を順化させていることが明らかになった。一方，ブナ属のような前年に冬芽が形成される種では，冬芽中の葉原基段階ですでにいくつかの葉の特性が決定されていることが知られている。ブナとイヌブナの葉の特性の前決定（predetermination）に違いがあるだろうか？

Kozlowski and Clausen（1966）は，次年度に展開する全ての葉が冬芽に準備されていることを発見した。丸山（1983）は，ブナに関して，冬芽の大きさと当年枝の形質（伸張量，葉面積，葉数）に関係，冬芽にこれらの情報が含まれることを発見した。Eschrich et al.（1989）は，*F. sylvatica* に関して，葉肉細胞数が前年に決定されていることを示した。Koike *et al.*（1997）は，一斉展葉型の落葉広葉樹苗木に関して，前年の環境が葉の解剖学的特性や光合成速度に影響を与えることを示した。光合成速度は，形態的・生理的特性だけでなく水分特性によっても影響を受けることから（Uemura et al. 2004，2005，第3.1節参照），水分特性にも光の履歴効果があるかどうかを明らかにする必要がある。

冬芽段階で特性の前決定を持つ種は，環境が急に大きく変化した後の新しい環境に対する順化が遅れるかもしれない。そのような変化は，例えば，相互被陰や競争によって引き起こされる明るい環境から暗い環境への変化，あるいは，ギャップ形成等攪乱によって引き起こされる暗い環境から明るい環境への変化がある。概して，明環境で作られた冬芽は，明環境に適応した陽葉を，暗環境で作られた冬芽は，暗環境に適応した陰葉を葉原基として準備する。春にその年に着ける全ての葉を展開し終える一斉開葉型樹種では，新しい葉を作ることによって新しい光環境に適応することはできない。熱帯常緑樹種の成熟葉では，光環境の変化に応じて窒素の再分配を行うことができることが示された（Ishida et al. 1999c）。一方，熱帯稚樹の常緑樹の成熟葉で柵状組織の厚さに変化がみられた例外（Kamaluddin and Grace 1992）を除き，展開完了後の葉には，光合成能力に変化をもたらすような形態的変化は起こらない。それぞれの種が持つ履歴効果の違いは，環境の急激な変化後の成長や競争に影響を与えるかもしれない。Koike et al.（1997）は，遷移系列の異なる種で，柵状組織の総数の前決定が異なることを明らかにした。

本研究では，葉原基が前年に作られるブナとイヌブナの葉が，どのように光に順化しているかを明らかにするために，前年と当年の光環境の効果を調べた。成木樹冠上部に被陰処理を行い，葉原基形成時と展葉時の光環境を変化させた。連続する4年間被陰処理を行うことによって，実験的に葉原基時と展葉時の光環境が異なる3パターンの葉を得ることができた。仮説

「光の年変動に対する光合成特性の順化は，葉の形態的・生理的特性の順化の程度だけでなく，葉の水分特性の順化の程度によって影響される」を検証した。

5.2　方　法

5.2.1　樹冠被陰処理

1995年４月の開葉前に，被陰枠（約２×２×２m）がブナとイヌブナの樹冠の最上部に１つずつ設置された。それぞれの枠内には，前年に全天下にあった約200枝が含まれた。枠内のPPFDが樹冠高８mのPPFD（相対PPFD約５%）と同じになるように，枠は，ネット（寒冷紗）で覆われた（Photo. 5-1）。Red/Far-Red，気温，相対湿度は，被陰枠の内と外で有意な違いはなかった。ネットは，雪による破壊を避けるために，落葉後にはずされ，次の４月に再び覆われた。1995年から1998年の連続４年間，同じ枝上の葉が調べられた。次の５タイプの葉が比較された（Fig. 5-1）。⑴枠内の葉原基が強光下で作られ，葉の展開時に弱光下にあった葉（HL，in 1995），⑵枠内の葉原基時と展開時ともに弱光下にあった葉（LL，in 1996 and 1997），⑶枠内の葉原基時が弱光下で作られ，葉の展開時に強光下にあった葉（LH，in 1998），⑷枠外の葉原基時と展開時ともに強光下にあった葉（H），⑸枠外の樹冠高８m被陰環境下で葉原基と展開時ともに弱光下にあった葉（L）。

5.2.2　形態的，生化学的特性

葉身のSLA，窒素（N）濃度の分析に関して１処理当たり７枚の葉が選ばれた。葉は，80℃で48時間乾燥させた。乾燥した葉は，SLAの算出後，粉砕され，約50mgがケルダール法による葉身窒素濃度の分析に用いた。

葉身のクロロフィル（chl）濃度，形態的特性の分析に関して１処理当たり５枚の葉が選ばれた。chl濃度は，「3.1.2.1　葉の生化学的，形態的特性」に示した方法と同様に80%アセトンで抽出した。

葉身切片は，ミクロトーム（MT-2，NKsystem Co. Ltd.，Osaka，Japan）を用いて10μmの厚さで切られた。それぞれの葉の表皮，柵状組織，海綿状組織の厚さが，光学顕微鏡を用いて測定された。個葉面積は，それぞれの処理ごとにランダムに選ばれた100枚の葉から決定された。気孔密度は，それぞれの処理ごとにランダムに選ばれた５枚の葉から「3.1.2.1　葉の特性」に示した方法と同様に決定された。



Photo. 5-1.　Shading boxes at the top canopies of *F. crenata* and *F. japonica*.

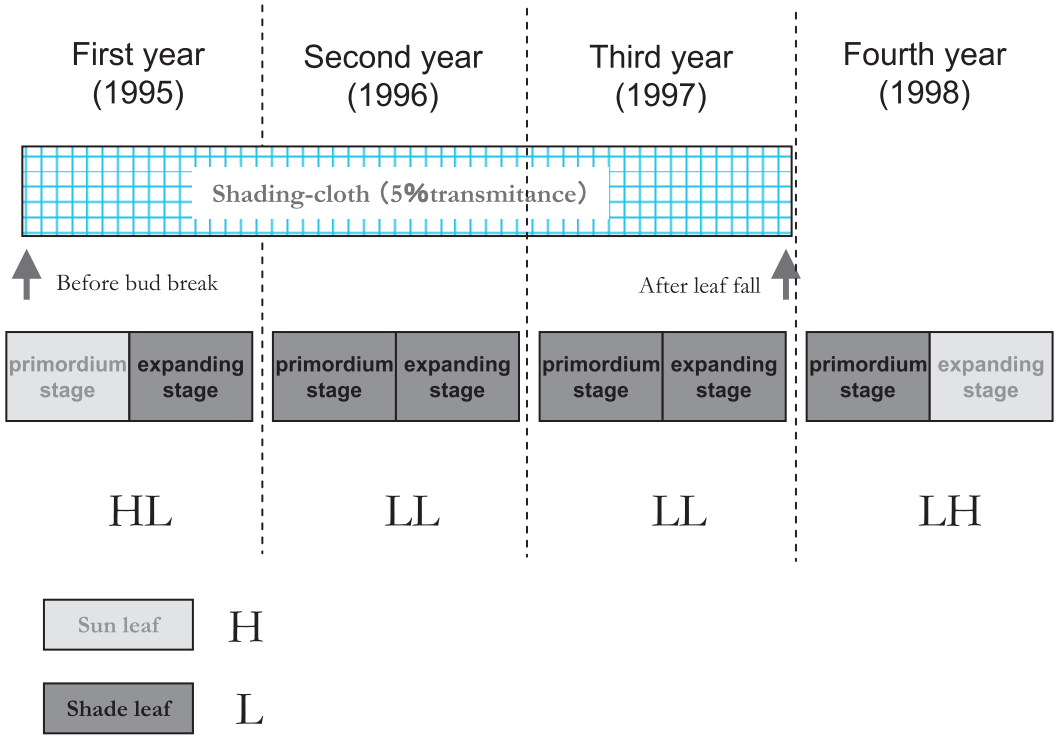


Fig. 5-1.　Scheme of shading experiment.

5.2.3　ガス交換速度，水ポテンシャルの日変化

ガス交換速度の日変化の測定が，８月上旬に被陰ネットをはずした全天下で，H葉（1995年～1998年の４回測定。葉原基時，展開時とも High light），HL葉（1995年測定。葉原基時は High light，展開時は Low light），LH葉（1998年測定。葉原基時は Low light，展開時は High light），LL葉（1996年と1997年測定。葉原基時は Low light，展開時は Low light）に関して行われた。それぞれ５枚の葉が選ばれ，夜明け前から日没まで約90分間隔で測定された。P_n（μmol m^{-2} s^{-1}）と gs（mol m^{-2} s^{-1}）は，枝に着いた状態で，携帯型 H_2O/CO_2分析計（LCA-4，ADC Co.，Hoddesdon，U.K.）を用いて測定された。蒸散速度（mmol m^{-2} s^{-1}）は，Appendix 2-1に示された計算式によって計算された。葉の水ポテンシャル（Ψ_L）の日変化は，タワーの下で，プレッシャーチャンバー（Model-3000，SoilMoisture Equipment Co.，Santa Barbara，CA）を用いて約１時間間隔で測定された。

5.2.4　水分特性

葉の水分特性，単位面積当たりの通水コンダクタンス（K_W）は，「3.1.2.4　水分特性」に示した方法で測定された。P-V 曲線法によって，飽水時の浸透ポテンシャル（Ψ_π^0），膨圧を失うときの水ポテンシャル（Ψ_L^{tlp}），細胞壁の体積弾性係数の最大値（ε^{max}）を得た。葉の水ポテンシャル（Ψ_L）の日変化測定から，Ψ_L の日最低（Ψ_L^{min}）を，Ψ_L の日変化データと P-V 曲線データから葉の圧ポテンシャル（Ψ_P）の日最低値（Ψ_P^{min}）が見積もられた。

5.3　結　果

5.3.1　形態的，生化学的特性に対する光環境の履歴効果

両種において，被陰処理１年目の HL 葉の葉面積は，H葉と同じであった（Fig. 5-2A，B）。ブナに関して，LL 葉と LH 葉の葉面積は，L葉と同じかより大きかった。一方，イヌブナに関して，LH 葉の葉面積は，L葉と有意な違いがなかったが，LL 葉は，L葉より小さかった。これらのデータは，個葉面積に対する前年の光環境の履歴効果は，ブナで強くイヌブナで弱いことを暗示する。

両種において，前年の光環境はSLAに影響した（Fig. 5-2C，D）。これは主に細胞層数のような葉の解剖学的特性に対する前年の光環境の影響のためである。ブナに関して，H葉とHL葉の柵状組織は，2層であり，一方，LL葉，LH葉，L葉の柵状組織は1層であった（Photo 5-2，data for LH leaves not shown）。このことは，ブナは当年の光環境に対する反応において柵状組織の層数を変化できないことを示す。イヌブナに関しては，H葉を含めた全ての処理の葉の柵状組織が，1層であった。

ブナのHL葉とLH葉の葉厚は，H葉とL葉の中間であった（Fig. 5-3）。一方，イヌブナの葉厚に関しては，HL葉とL葉の間，LH葉とH葉の間に有意な差はなかった。光に対する葉厚の調節の両種の違いの1つの要因は，柵状組織の層数に対する前年の光環境の影響の違いの結果だった。両種は，葉の発達の間の光環境に応じて，個々の細胞の長さを変化させることができた。

両種において，HL葉とLL葉の葉身の窒素（N）濃度，クロロフィル（Chl）濃度，Chl/N比，Chl a/bは，L葉の値に近かった（Fig. 5-4）。一方，LH葉のこれらの特性は，H葉に近かった。すなわち，NやChlは，葉の発達の間の当年の光環境によって強く影響された。

5.3.2 ガス交換特性に対する光環境の履歴効果

両種に関して，P_nとgsは，当年の光環境によって影響された。飽和光条件下（ここでは500μmol m^{-2} s^{-1} PPFD以上）で測られた日中のP_nは，H葉よりLH葉，HL葉，LL葉で有意に低かった（Table 5-1）。H葉とLL葉の間のP_nの違いは，イヌブナよりブナで大きかった。両種に関して，HL葉のgsは，H葉の54～65%であった。LH葉のP_nとgsは，HL葉とLL葉のそれらより大きかった。HL葉の気孔密度は，

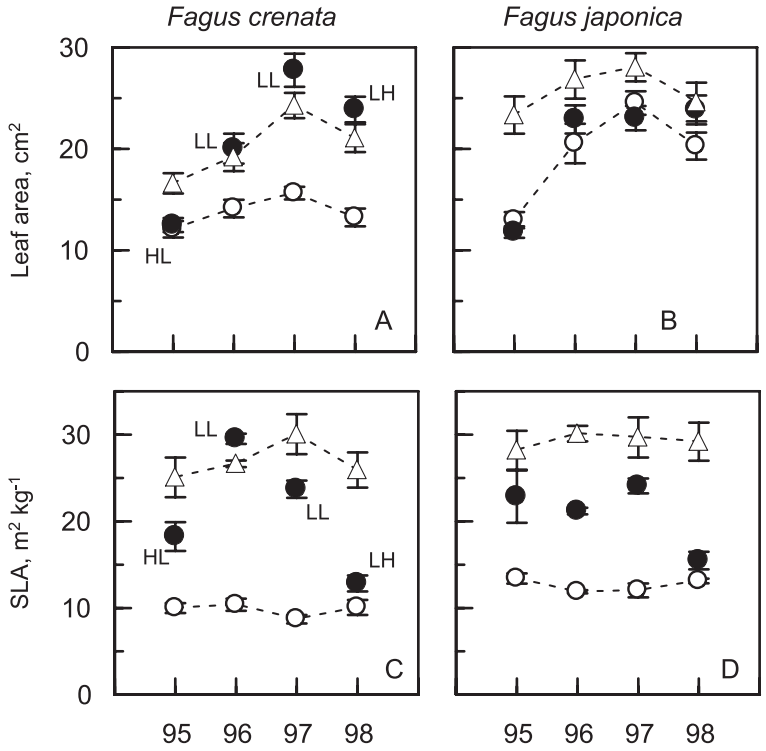


Fig. 5-2. Annual changes in leaf area (A, B) and specific leaf area (SLA; C, D) in individual leaves of *F. crenata* and *F. japonica*. Symbols: (○) H; (●) L; and (△) shaded leaves. Shaded leaves were: HL leaves in 1995; LL leaves in 1996 and 1997; and LH leaves in 1998. Vertical bars represent 95% confidence intervals.

This figure is adopted from Uemura et al. (2000) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

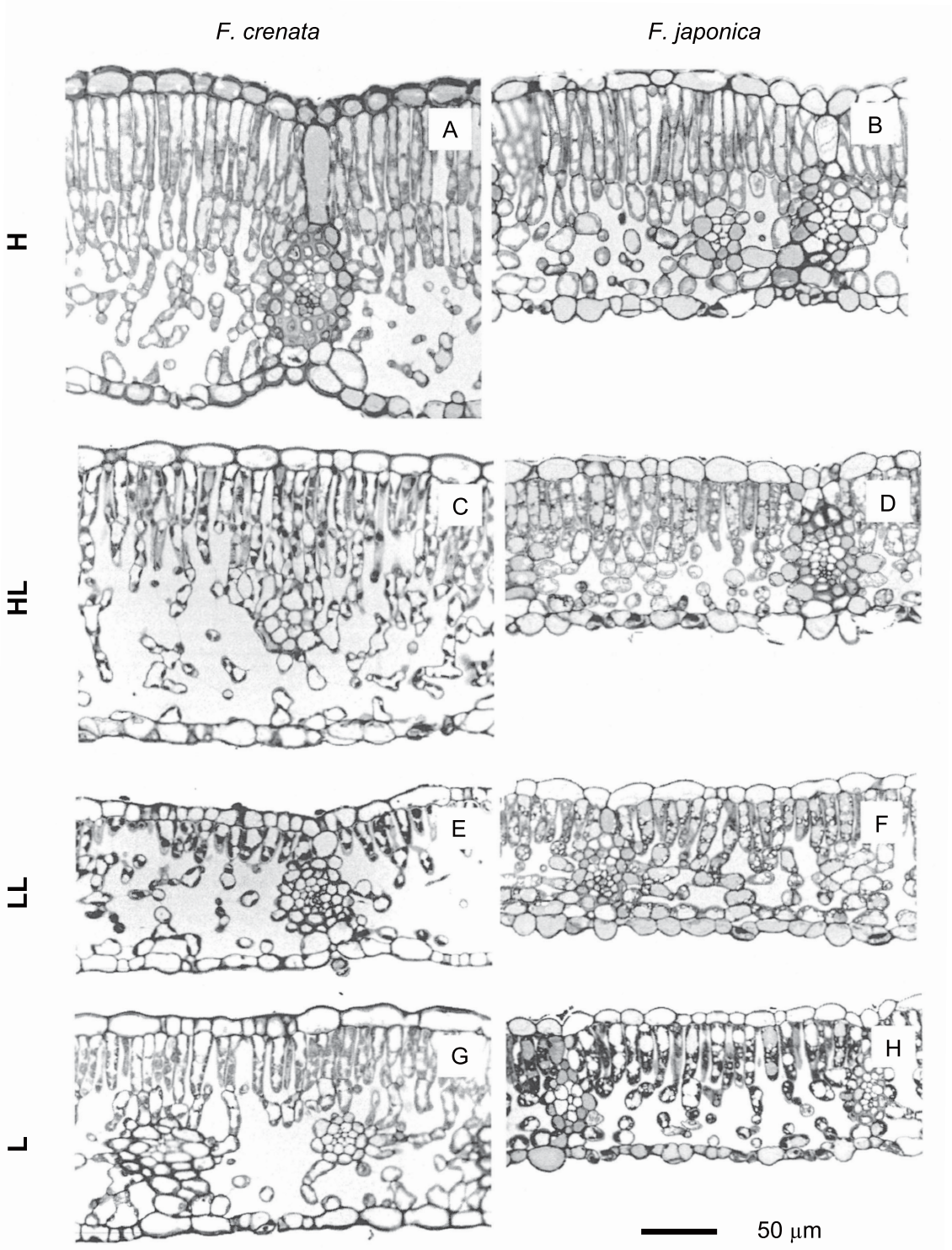


Photo. 5-2. Micrographs of transverse sections of leaves of *F. crenata* (A, C, E, G) and *F. japonica* (B, D, F, H). The H (A, B), HL (C, D), and L (G, H) leaves were collected in 1995, and the LL (E, F) leaves were collected in 1996.

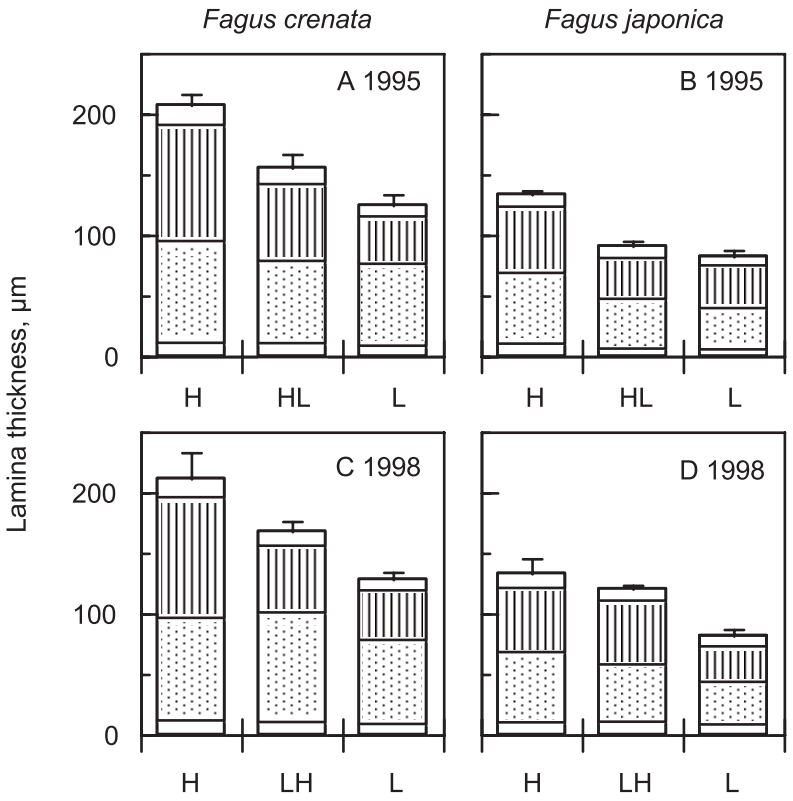


Fig. 5-3. Lamina thickness in 1995 in H, L, and HL leaves (A, B) and in 1998 in H, L, and LH leaves (C, D) of *F. crenata* and *F. japonica*. The four areas in the bars represent (from top to bottom) thickness of upper epidermal layer, palisade mesopyll layer, spongy mesophyll layer, and under epidermal layer. Vertical bars represent 95% confidence interval of total lamina thickness.

This figure is adopted from Uemura et al. (2000) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

H葉の気孔密度と有意な差がなかったので（mean ± S.D.; 230 ± 41cm^{-2} in HL and 226 ± 26 cm^{-2} in H for *F. crenata*），HL 葉とH葉の間の gs の違いは，気孔密度というよりはむしろ気孔開度に起因すると考えられる。

5.3.3 水分特性に対する光環境の履歴効果

Ψ_L と蒸散速度の間の直線回帰の傾きは，単位葉面積あたり土壌と葉の間の通水コンダクタンス（K_W）を示す（Equation 3-4参照）。K_W は，両種において，H 葉と HL 葉の間に有意な違いは無かった（P = 0.391 for *F. crenata*, P = 0.301 for *F. japonica*）（Fig. 5-5）。このことは，被陰処理が K_W に影響を与えなかったことを示す。

飽水時の浸透ポテンシャル（Ψ_π^0），膨圧を失うときの水ポテンシャル（Ψ_L^{tlp}）のような葉の水分特性は，当年の光環境に反応して決定された（Table 5-2）。ブナとイヌブナにおいて，Ψ_π^0は，H葉と比べて LL 葉と HL 葉において有意に高く，LH 葉における Ψ_π^0は，H 葉と同じか低かった。Ψ_L^{tlp} もまた，H 葉と比べて LL 葉と HL 葉において有意に高く，LH 葉とH葉は似通った値であった。被陰処理は，細胞壁の体積弾性係数の最大値（ε^{max}）に対する影響を示さなかった。HL 葉と LL 葉の水ポテンシャルの日最低値（Ψ_L^{min}）は，H 葉と比べて高かった。このように，浸透調節そして Ψ_L^{min} は，主に当年の光環境に依存した。被陰処理葉の間の圧ポテンシャルの日最低値（Ψ_P^{min}）と Ψ_L^{min} の変動係数（CV）を比較すると，

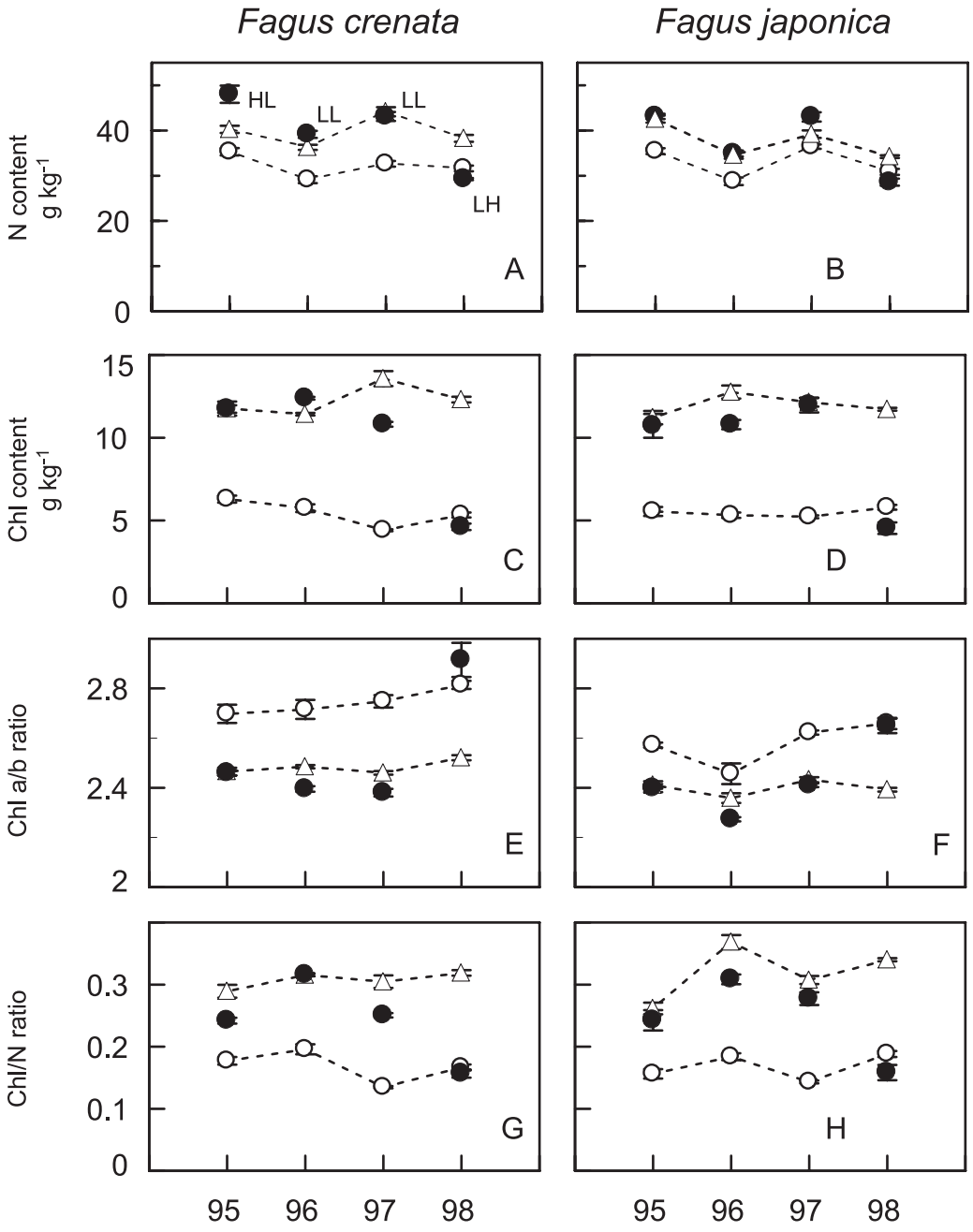


Fig. 5-4. Changes in N content (A, B), chl content (C, D), Chl a/b ratio (E, F), and Chl/N ratio (G, H) for *F. crenata* and *F. japonica*. *Symbols*: (○) H; (△) L; and (●) shaded leaves. Shaded leaves were: HL in 1995; LL in 1996 and 1997; and LH in 1998. Vertical bars represent ±1 S.E.

This figure is adopted from Uemura et al. (2000) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

Table 5-1. Net photosynthetic rate (P_n, μmol m^{-2} s^{-1}) and water vapor stomatal conductance (gs, mmol m^{-2} s^{-1}) under sunlit conditions in shading experiment leaves for *F. crenata* and *F. japonica*. Data were obtained at a PPFD of more than 500μmol m^{-2} s^{-1}, and are presented as means ±1 S.D. Values in parenthesis represent the percentage of values for H in each year.

		HL	LL in 1996	LL in 1997	LH
F. crenata	P_n	4.33±1.45	2.07±0.83	3.61±2.00	7.63±1.28
		(56.6)	(28.8)	(42.5)	(79.1)
	gs	68.2±13.9	65.5±15.2	77.3±18.6	166.9±17.0
		(53.6)	(51.0)	(56.4)	(88.7)
F. japonica	P_n	3.05±1.66	1.85±0.64	3.22±1.65	4.76±0.78
		(53.6)	(32.6)	(46.8)	(69.4)
	gs	55.3±23.4	53.6±22.4	69.9±25.8	130.4±13.6
		(65.1)	(54.4)	(67.1)	(95.6)

This Table is adopted from Uemura et al. (2000) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

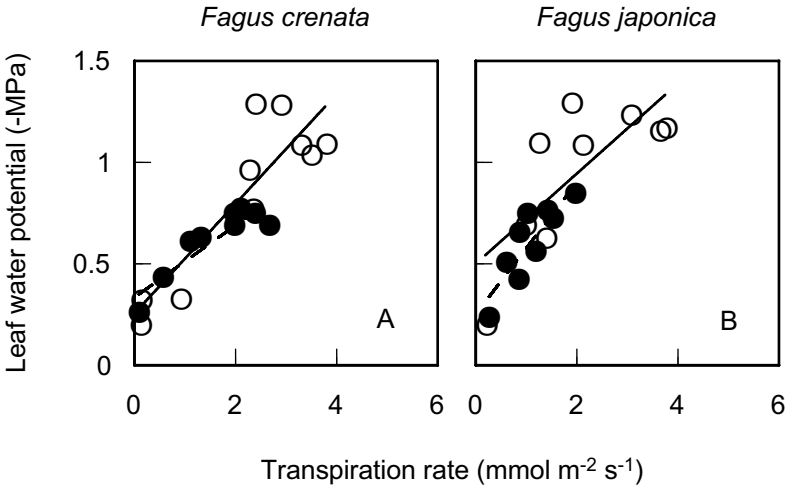


Fig. 5-5. Relationship between absolute values of diurnal leaf water potentials (Ψ_L) and transpiration rate in (○) H and (●) HL leaves of F. crenata and F. japonica.

This figure is adopted from Uemura et al. (2000) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

Ψ_L^{min} のCV（ブナにおいて0.323，イヌブナにおいて0.166）は，Ψ_P^{min} のCV（ブナにおいて0.018，イヌブナにおいて0.133）より大きかった。このことは，Ψ_P^{min} が比較的全ての処理葉の間で変化が少ないことを示す。

Table 5-2. Effects of shading on leaf water relations for *F. crenata* and *F. japonica*. Leaf properties in the shading experiment (HL, LL in 1996 and 1997, and LH) were compared with the 4-year average for H. Within a species, the Student's *t*-test was used to detect significant differences (**: $P<0.001$; *: $P<0.05$; n.s. : not significant).

	Control	Shading experiment leaves			
	H	HL	LL	LL	LH
F. crenata					
Ψ_π^0 (MPa)	−2.14	−1.45**	−1.18**	−1.55**	−2.13 n.s.
Ψ_L^{tlp} (MPa)	−2.57	−1.88**	−1.63**	−1.76**	−2.58 n.s.
ε^{max} (MPa)	33.4	16.3*	15.5*	30.8 n.s.	24.3 n.s.
Ψ_L^{min} (MPa)	−1.3	−0.8	−0.6	−0.8	−1.6
Ψ_P^{min} (MPa)	1.1	0.8	0.7	0.8	0.8
F. japonica					
Ψ_π^0 (MPa)	−1.96	−1.68**	−1.67**	−1.54**	−2.11*
Ψ_L^{tlp} (MPa)	−2.46	−2.22*	−2.30*	−2.00**	−2.58 n.s.
ε^{max} (MPa)	19.3	18.1 n.s.	16.0*	20.4 n.s.	22.2*
Ψ_L^{min} (MPa)	−1.3	−0.9	−0.9	−1.0	−1.2
Ψ_P^{min} (MPa)	0.9	0.8	0.8	0.7	1.0

This Table is adopted from Uemura et al. (2000) with the permission of Heron Publisher in Tree Physiology.

5.4 考　察

5.4.1 水分特性に対する光環境の履歴効果

光の年変動に対する光合成特性の順化は，葉の形態的・生理的特性の順化の程度だけでなく，葉の水分特性の順化の程度によって影響された。Ψ_π^0とΨ_L^{tlp}は，当年の光環境によって決定された。gsは，K_Wと浸透調節と密接に関係する（第3.1節参照）。K_Wは，光環境の履歴効果を示さなかったので，気孔開度が当年の光環境に依存できる要因は，Ψ_π^0を変化させることによる浸透調節の結果であると考えられる。Ψ_L^{min}と比べて，Ψ_P^{min}の低い被陰処理間の変動係数は，浸透調節は，Ψ_Pの維持に関する適応的なメカニズムである（Turner and Jones 1980，Robichaux 1984）という仮説を支持する。暗環境から明環境に変化したとき，もし，葉の浸透調節が十分行われなければ，葉は十分気孔を開くことができず，光合成に対する気孔制限が大きくなるだろう。

5.4.2 ガス交換特性に対する光環境の履歴効果

本研究の結果は，葉の形態の前決定という制約にもかかわらず，日的なCO_2獲得に対する当年の光環境の効果は，前年の光環境の効果より大きいことを示唆する。これらの結果は，形態的特性以外の個葉の水分特性や生化学的特性が，葉の発達段階の光環境によって決定されたからである。生化学的特性の結果は，樹冠の上部と下部の葉の間，明環境と暗環境に生育する個体の間にみられるように，被陰された葉は，炭素固定系（Rubiscoや電子伝達タンパク）に対して光獲得系（クロロフィルタンパク）へより窒素を分配させることができたことを示す（Terashima and Evans 1988，Evans 1989）。常緑樹では，成長に伴う自己被陰による光強度の減少に応じて，成熟葉でも窒素の再分配が起きることが示されている（Ishida et al. 1999c）。

5.4.3 枝の成長に対する光環境の履歴効果

Kimura et al.（1998）は，イヌブナにおいて，当年枝当たりの葉数，当年枝当たりの総葉面積，当年枝長といった枝の特性は，大きくは前年の光環境によって決定される。多くの葉を持つ長枝の長さは，前年の光環境だけでなく，当年の光環境すなわち当年の光合成産物量に影響されることを明らかにした。丸山（1983）は，ブナにおいて，冬芽に伸張量や葉数の情報が含まれていることを示した。当年枝の形態的特性は，当年枝あたりのガス交換特性だけでなく，個葉あたりのガス交換特性にも密接にかかわってくるので

（第3.2節参照），さらにくわしく枝の成長に対する光環境の履歴効果について明らかにする必要がある。

5.4.4　履歴効果のブナとイヌブナの違い

葉の形態的特性の前決定過程は，ブナとイヌブナで異なった。ブナの葉の形態的特性は，前年の光環境の影響を強く受けた。ブナの柵状組織層数は，明環境下のより発達した2層から暗環境下の１層と変化したので，*F. sylvatica* L.（Eschrich et al. 1989，Tognetti et al. 1998）によって観察されたように，葉原基段階の光環境（すなわち前年の光環境）に応じて１層か２層かの葉が展開した。すなわち，ブナと *F. sylvatica* の葉は，当年の光環境に反応して柵状組織の層の数を変化させることができなかった。このことは，細胞の分割は芽が開く前に完了していて，葉原基段階の光強度によって決定されていることを示す（Eschrich et al. 1989，Koike et al. 1997）。対照的に，イヌブナの柵状組織層数は，陽葉と陰葉とも１層（または陽葉において未発達な２層）であったので，*Acer tenuifolium* Koidz.（Koike et al. 1997）によって観察されたように，前年の光環境による影響が少なかった。個々の細胞の長さは，葉の展開時の光環境（すなわち当年の光環境）の変化に反応して変化したので，光環境の年変動に対する葉の厚さの変化は，ブナと比べてイヌブナで速かった。本研究の結果は，葉の形態の順化能力は，柵状組織が単層である種と比べて，発達した複数層を持つ種でより光前歴により制限されることを示す。

第Ⅵ章　結　論

6.1　落葉広葉樹の環境適応能力

本論文は，本州冷温帯の代表樹種であるブナと同属のイヌブナを対象に，生理生態学的特性の環境適応性を調べたものである。冷温帯において，樹木葉は，その展葉から落葉までの間に大きな環境変化を経験する。一斉展葉型の落葉広葉樹では，生育期間中に新しい葉を出すことによって変化する環境に適応することはできない。それら落葉広葉樹が高い炭素獲得，成長を行うためには，春先に展開させた葉を，いかに環境の変化に応じてその特性を順化させていくかが非常に重要である。

研究に用いたブナとイヌブナは，季節的な環境の変化に対して，個葉レベル（葉の浸透調節）と個体レベル（土壌と葉の間の通水コンダクタンス）両方の水分特性の順化を行っていた。もし，この順化が行われなければ，夏の高い蒸散速度を引き起こす条件下（高い飽差下）においては，光合成の気孔制限が増大し，年間の炭素獲得量は減少するだろう。ブナとイヌブナの水分特性は，季節的な比較的ゆっくりとした環境の変化に対し，そして，葉の展開時の光環境に応じて適応できることがわかった。水分特性は，葉の特性の中でも環境の変化に対し，より可塑的な反応を示す特性であると考えられる。個体の成長や環境変化に対する炭素収支の変化を予測する場合，当然の事ながら，光合成特性だけでなく水分特性による応答能力を考慮する必要がある。

個体間の生育期間を通じた炭素獲得量の違いは，同じ生育場所の場合，個葉の光合成能力だけでなく，着葉量や着葉期間が関係する。本研究において，単位地面面積当たりの葉面積（LAI: m^2 (leaf area) m^{-2} (ground)）は，ブナ（5.26）と比べてイヌブナ（5.52）で大きかったが，生育期間中期の晴れた日中の単位地面面積当たりの純光合成速度（μmol m^{-2} (ground) s^{-1}）は，ブナ（16.3）と比べてイヌブナ（11.0）で小さいことが明らかになった。この単位地面面積当たりの純光合成速度は，ブナとイヌブナとも，樹冠表層葉（陽葉）の同時期の晴れた日中の単位葉面積当たりの純光合成速度の約1.8倍であった。ブナと比べて，イヌブナの低い単位葉面積あたりの純光合成速度，低い単位地面面積当たりの純光合成速度は，生育期間を通じた純光合成量としては，イヌブナの長い着葉期間によって部分的には補償されたと考えられる。イヌブナに見られた，低い光合成速度を持つ葉の長い寿命は，一般的に見られる落葉広葉樹高木層構成種で確認された葉の光合成と寿命の関係と一致する（小池 1987，菊沢2005）。異なる生育場所間の場合，その植物にとってどれだけ良好な環境が続くかが重要になる。例えば，温帯樹種と比べて熱帯樹種の光合成速度が特に高くないことが実生（Matsumoto et al. 2003）や成木樹冠（Furukawa et al. 2001）で観察される。この事実から，熱帯樹種の成長の速さは，その生育条件が比較的1年中良好であることと関連づけられる。

樹木の特徴の１つである大きな個体サイズは，ガス交換の環境応答性に影響を与える（Ryan 2002，McDowell et al. 2005）。本研究で行ったように，葉のガス交換が，成木樹冠の上層でどのように行われているのか，樹冠内でどのように変化しているのかを明らかにすることが，樹木，そして森林の炭素・水循環に

果たす役割を評価する上で重要となる。個体サイズが大きくなると土壌と葉の間の通水コンダクタンスが低下し，樹冠上層の葉は，ガス交換の抑制を受けやすくなる（Ryan and Yoder 1997）。また，樹冠表層の葉は，日射が遮ることなく供給されると同時に，高い水蒸気飽差の条件に置かれる。このような条件に置かれた樹冠上層の葉は，下層の葉と比べて，より脱水に適応的な水分特性や形態的特性を持つ（丸山ほか 1996）。本研究においても，樹冠上部の葉（陽葉）は，樹冠下部の葉（陰葉）より脱水に適応的な水分特性を持つことが示された。また，イヌブナの成木と実生の枝は，同じ光環境下においても，定量的に異なるふるまいをすることが示されている（Kimura et al. 1998）。

現在，温暖化により100年で1.4～5.8℃の気温の上昇が懸念されている（IPCC 第三次評価報告書）。1950年からの気象庁気象データから計算された年平均大気飽差の値は，増加傾向を示している（松本ほか 1992，上村 1999）。このような環境の下で，関東平野でのスギの衰退の原因の一つとして，大気飽差の増大が示唆される研究結果が報告された（松本ほか 1992，松本ほか 2002）。ブナとイヌブナが水分特性の順化ができるとしても，順化の限界を超えたとき，水収支バランスを崩し，活力度の低下が起こることが予想される。本研究で明らかになった順化反応が，他の落葉広葉樹にも普遍的に見られるのかどうかを明らかにするために，さらに研究を積み重ねる必要がある。

動けない樹木は，個葉，枝，個体レベルで，炭素獲得（光合成）がより効率的に行われるように進化してきたと考えられる。そして本研究で見られたように，当年枝の形態と葉のガス交換特性の関連性の有無，樹冠構造と葉の特性の可塑性の関係等，異なるレベル間の連携も個体としての炭素獲得を高めるために重要であることが示された。

6.2　ブナの環境適応能力

ブナの葉の形態的，生理的特性の地理的な変化から，ブナの葉は，日本の環境勾配に応じて適応していることが示唆されている（Hiura 1998，齋藤2005）。過去の気象の変動に応じて，分布の変遷が行われ（南木1996），それぞれ環境に適した遺伝的グループがそれぞれの地域で分布を拡大したと考えられる。日本海型のブナと比べて，小さく厚い葉を持つ本試験地におけるブナは，乾燥に適応的であると考えられている（小池・丸山 1998）。異なる遺伝的グループは，異なる葉の表現型的特性の変化（可塑性）を示すことが予測される。また，本研究では，樹冠部アクセスの制限から，ブナとイヌブナ１個体ずつしか調査できず，同一グループ内（地域内）のばらつきを評価できなかった。これらを含め，本研究で得られた結果がブナとイヌブナの種としての特性として評価できるかどうかをさらに検討する必要がある。

ブナ葉が現在のそれぞれの生育環境に対して恒常的なバランスをとっているなら，温暖化による水蒸気飽差の増大は，日本海型のブナと比べてより乾燥に強いとされる太平洋型のブナにも影響を与えることも予想される。今後，このような視点は，ブナ属を利用した水源涵養林造成の基礎資料となることも期待される。

ブナに関しては，温暖化の影響予測，太平洋域における不安定な更新の要因の解明（藤田 1987），分布の北限を決める要因の解明等持続性の有る森林管理の基礎資料の充実が待たれる。さらに，乾燥に敏感である一方，季節的な大気の蒸散要求の増加に対して順化できることが明らかになった。もし，いったん定着すれば，その高い環境適応性からより幅広い地域で健全に生育できるならば，分布の制限となる要因を堅果の生残や発芽，実生稚樹の生残に関わる要因として調べなければならない（丸田・紙谷 1996）。しかしながら，本研究は，通常経験するであろう比較的湿潤な生育環境条件下での反応を調べたものであるので，さらに異常気象時や実験的に環境要因に対するガス交換特性の反応を調べる必要がある。衰退地域における更新をうながし，今あるブナ林を保護するために，ブナの生育制限要因の解明が望まれる。

本研究で得られた結果が，ブナとイヌブナの種間の違いとしてみられるなら，両種は異なる環境応答特性を持ち，近縁種といえども種による生育特性の違いがあることを暗示させる。ブナと比べて，イヌブナが低い気孔コンダクタンスを持つ要因として，イヌブナが当年枝あたりで大きな葉面積を持つこと，薄い葉を持つことなど当年枝レベルの形態的特性の違いが考えられた。イヌブナ樹冠の葉の特性やその小さい可塑性は，同じ生態的地位にあるブナと比べて，遷移前期種ミズメのそれと似通っていた。主に萌芽により更新するイヌブナは，長い生育期間にわたって光環境に大きな変化がなく，強光をより利用するよりも，親木の下での弱光を効率的に利用できるように進化してきた結果と考える。主にギャップ更新をするブナは，発達し

た柵状組織を持った。その発達した柵状組織は，光環境が大きく変化したときに細胞層数の前決定（predetermination）により大きな形態的な制約を受けるけれども，ギャップ下の強光から林床の弱光までの幅広い光環境の変化，そしておそらく付随して生じる水分環境の変化に適応的であると思われる。ブナ葉の形態的特性の前決定による制約は，水分特性や生化学的特性を展開時の光環境に応じて変化させることにより補償された。このように，本研究の結果は，両種の生理生態学的特性の違いが，両種の光利用様式，更新様式の違いと関連があることを示唆した。

謝　辞

本論文の執筆にあたり，研究の計画と野外調査の遂行・分析にあたり，数多くの方々にご指導・ご協力頂いた。森林総合研究所・樹木生理研究室長の石田厚博士には，研究計画，測定，論文作成と本研究のすべての面において多大なるご指導・ご鞭撻をいただいた。本論文は，石田厚博士のご指導なしには完成しなかった。森林総合研究所・九州支所・研究調整監（旧環境生理研究室長）の松本陽介博士には，学部を出て直ちに研究現場に入った私に，研究手法等詳しく指導いただいた。本論文をまとめた勿来広葉樹試験地の設定，測定用タワーの設置は，松本陽介博士のもとで行われた。お二人には，心からの感謝の念を捧げる。

また，森林総合研究所，丸山温博士と石塚森吉博士には，研究や博士論文の執筆，提出にあたり子細に渡るご指導を賜った。

本論文のとりまとめには，小池孝良教授（北海道大学北方生物圏フィールド科学センター・現農学研究院），高橋邦秀教授（同農学研究院），原登志彦教授（同低温科学研究所），田中歩教授（同低温科学研究所），日浦勉教授（同北方生物圏フィールド科学センター）の労を煩わせた。記して謝意を表する。

寺島一郎教授（東京大学理学研究科）には，資料作成や論文執筆等でお世話になった。森川靖教授（早稲田大学人間科学部）には，研究その他様々な面でご支援を賜った。

森林総合研究所の所属研究室（旧環境生理研究室，現樹木生理研究室）で同席した中野隆史博士，Dennis J. Tobias 博士，重永英年氏，小池信哉氏，原山尚徳氏，矢崎健一博士，田辺宏美氏，酒井恵子氏には調査，その他研究支援の面で多くのご協力を頂いた。タワーの建設にあたっては，森林総合研究所・旧環境部の多くの方に協力をしていただいた。また，田中永晴氏（森林総合研究所）には数々のご配慮をいただき，宇都木玄氏，北尾光俊博士，飛田博順氏を初めとする森林総合研究所・北海道支所・植物土壌系グループの皆様には懇切なご支援をいただいた。ここに深く感謝する。

ブナに対する興味や研究に対する情熱は，新潟大学農学部林学科造林学研究室に在籍中に丸山幸平教授と紙谷智彦教授にいただいた。

さらに，勿来試験地の設定にあたり，旧前橋営林局，勿来営林署（現関東森林管理局）の方々にご協力いただいた。

本論文を構成する各研究は，環境省プロジェクト「日本の温帯林の更新に対する温暖化影響（IGBP-GCTE-TEMA）」，農林水産省プロジェクト「森林の炭素収支の評価」，文部科学省科学研究費補助金「葉，枝の環境応答と樹木の成長」，森林総合研究所交付金プロジェクト「森林，海洋等における CO_2 収支の評価の高度化」から一部ご支援をいただいた。

多くの方々のご好意によってこの論文を完成できたという事実を深く認識し，末筆ながらここに改めて深い感謝の意を表します。

本論文は，北海道大学審査博士論文を基礎に改作した内容である。本論文への図表の改作と引用を許可下さった各出版社に感謝申し上げる。

引用文献

Aasamaa, K., Sober, A., Hartung, W., and Niinemets, Ü. (2002) : Rate of stomatal opening, shoot hydraulic conductance and photosynthetic characteristics in relation to leaf abscisic acid concentration in six temperate deciduous trees, Tree Physiol., 22, 267–276

Ackerly, D.D., and Bazzaz, F.A. (1995) : Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree, Oecologia, 101, 289–298

Ame´glio, T., Bodet, C., Lacointe, A., and Cochard, H. (2002) : Winter embolism, mechanisms of xylem hydraulic conductivity recovery and springtime growth patterns in walnut and peach trees, Tree Physiol., 22, 1211–1220

Amthor, J.S. (2000) : Direct effect of elevated CO_2 on nocturnal in situ leaf respiration in nine temperate deciduous tree species is small, Tree Physiol., 20, 139–144

Andrade, J.L., Meinzer, F.C., Goldstein, G., Holbrook, N.M., Cavelier, J., Jackson, P., and Silvera, K. (1998) : Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest, Oecologia, 115, 463–471

Aranda, I., Gil, L., and Pardos, J.A. (1996) : Seasonal water relations of three broadleaved species (*Fagus sylvatica* L., Quercus petraea (Mattuschka) Liebl. and *Quercus pyrenaica* Willd.) in a mixed stand in the centre of the Iberian Peninsula, For. Ecol. Manage., 84, 219–229

Aranda, I., Gil, L., and Pardos, J.A. (2000) : Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe, Trees, 14, 344–352

Backes, K., and Leuschner, C. (2000) : Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought, Can. J. For. Res., 30, 335–346

Barker, M.G., and Pinard, M.A. (2001) : Forest canopy research: sampling problems, and some solutions, Plant Ecol., 153, 23–38

Bassow, S.L., and Bazzaz, F.A. (1998) : How environmental conditions affect canopy leaf-level photosynthesis in four deciduous tree species, Ecology, 79, 2660–2675

Becker, P., Tyree, M.T., and Tsuda, M. (1999) : Hydraulic conductances of angiosperms versus conifers: similar transport sufficiency at the whole-plant level, Tree Physiol., 19, 445–452

Bolstad, P.V., Mitchell, K., and Vose, J.M. (1999) : Foliar temperature-respiration response functions for broad-leaved tree species in the southern Appalachians, Tree Physiol., 19, 871–878

Bond, B.J., Farnsworth, B.T., Coulombe, R.A., and Winner, W.E. (1999) : Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance, Oecologia, 120, 183–192

Bond, B.J., and Kavanagh, K.L. (1999) : Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential, Tree Physiol., 19, 503–510

Brodribb, T.J., and Feild, T.S. (2000) : Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests, Plant Cell Environ., 23, 1381–1388

Brodribb, T.J., and Hill, R.S. (2000) : Increase in water potential gradient reduce xylem conductivity in whole plants. Evidence from a low-pressure conductivity method, Plant Physiol., 123, 1021–1028

Campbell, G.S., and Norman, J.M. (1989) : The description and measurement of plant canopy structure, In Plant canopies, eds. Russell, G., Marshall, B., and Jarvis, P.G., pp1–19, Cambridge University Press

Campbell, G.S., and Norman, J.M. (1998) : An introduction to environmental biophysics, 2nd ed., 247–255pp, Springer-Verlag

Chazdon, R.L., and Pearcy, R.W. (1986) : Photosynthetic responses to light variation in rain forest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions, Oecologia, 69, 517–523

Chen, H.Y.H., Klinka, K., and Kayahara, G.J. (1996) : Effects of light on growth, crown architecture, and specific leaf area for naturally established *Pinus contorta* var. latifolia and *Pseudotsuga menziesii* var. glauca saplings, Can. J. For. Res., 26, 1149–1157

Cochard, H., Martin, R., Gross P., and Bogeat-Triboulot, M.B. (2000) : Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L., J. Exp. Bot., 51, 1255-1259

Damesin, C. (2003) : Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance, New Phytol., 158, 465-475

Ellis, A., Hubbell, S.P., and Potvin, C. (2000) : In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis, Can. J. Bot., 78, 1336-1347

Ellsworth, D.S., and Reich, P.B. (1993) : Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest, Oecologia, 96, 169-178

Eschrich, W., Burchardt, R., and Essiamah, S. (1989) : The induction of sun and shade leaves of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) : anatomical studies, Trees, 3, 1-10

Evans, J.R. (1989) : Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants, Oecologia, 78, 1-19

Evans, J.R. (1993a) : Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a lucerne canopy. 1. Canopy characteristics, Aust. J. Plant Physiol., 20, 55-67

Evans, J.R. (1993b) : Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a lucerne canopy. 2. Stability through time and comparison with a theoretical optimum, Aust. J. Plant Physiol., 20, 69-82

Evans, J.R. (1996) : Developmental constraints on photosynthesis: Effects of light and nutrition, *In* Photosynthesis and the Environment, *ed*. Baker N.R., pp281-304, Kluwer Academic Publishers

Evans, J.R., 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 Environ., 24, 755-767

Fan, S., Gloor, M., Mahlman, J., Pacala, S., Sarmiento, J., Takahashi, T., and Tans, P. (1998) : A large terrestrial carbon sink in North America implied by atomospheric and oceanic carbon dioxide data and models, Science, 282, 442-446

Faria, T., Garcia-Plazaola, J.I., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J.S., and Chaves, M.M. (1996) : Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer, Tree Physiol., 16, 115-123

Farquhar, G.D., and Sharkey, T.D. (1982) : Stomatal conductance and photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol. 33, 317-345

Farquhar, G.D., and Lloyd, J. (1993) : Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere, *In* Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations, *eds*. Ehleringer, J.R., Hall, A.E., and Farquhar, G.D., pp47-70, Academic Press

Fujii, N., Tomaru, N., Okuyama, K., Koike, T., Mikami, T., and Ueda, K. (2002) : Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan, Plant Syst. Evol., 232, 21-33

藤田昇 (1987) ：ブナ林構成樹種の太平洋型分布と日本海型分布，種生物学研究，311-329

Furukawa, A., Toma, T., Maruyama, Y., Matsumoto, Y., Uemura, A., Abdulah, A.M., and Awang, M. (2001) : Photosynthetic rates of four tree species in the upper canopy of a tropical rain forest at the Pasoh Forest Reserve in peninsular Malaysia, TROPICS, 10, 519-527

Gebre, G.M., Tschaplinski, T.J., Tuskan, G.A., and Todd, D.E. (1998) : Clonal and seasonal differences in leaf osmotic potential and organic solutes of five hybrid poplar clones grown under field conditions, Tree Physiol., 18, 645-652

Genty, B., Briantais, J.M., and Baker, N.R. (1989) : The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence, Biochim. Biophys. Acta, 990, 87-92

Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., and Rennenberg, H. (2007) Potential risks for European beech (Fagus sylvatica L.) in a changing climate, Trees, 21, 1-11

Granier, A., Ceschia, E., Damesin, C., Dufrene, E.,

Epron, D., Gross, P., Lebaube, S., Dantec, V.L., Goff, N.L., Lemoine, D., Lucot, E., Ottorini, J.M., Pontailler, J.Y., and Saugier, B. (2000) : The carbon balance of a young Beech forest, Funct. Ecol., 14, 312–325

Hacke, U., and Sauter, J.J. (1995) : Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica*, *F. purpurea* and *Populus balsamifera*, J. Exp. Bot., 46, 1177–1183

萩原伸介（1977）：ブナに見られる葉面積のクラインについて，種生物学研究，1，39–51

Han, Q., Yamaguchi, E., Odaka, N., and Kakubari, Y. (1999) : Photosynthetic induction responses to variable light under field conditions in three species grown in the gap and understory of a *Fagus crenata* forest. Tree Physiol., 19, 625–634

Hanba, Y.T., Mori, S., Lei, T.T., Koike, T., and Wada, E. (1997) : Variations in leaf $\delta_{13}C$ along a vertical profile of irradiance in a temperate Japanese forest, Oecologia, 110, 253–261

He, D., and Edwards, G.E. (1996) : Evaluation of the potential to measure photosynthetic rates in C_3 plants (*Flaveria pringlei* and *Oryza sativa*) by combining chlorophyll fluorescence analysis and a stomatal conductance model, Plant Cell Environ., 19:1272-1280

Heath, J. (1998) : Stomata of trees growing in CO_2-enriched air show reduced sensitivity to vapour pressure deficit and drought, Plant Cell Environ., 21, 1077–1088

Hikosaka, K., and Terashima, I. (1995) : A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C_3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use, Plant Cell Environ., 18, 605–618

Hirose, T., and Werger, M.J.A. (1987) : Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. Oecologia, 72, 520–526

Hiura, T. (1993) : Geographical variation of some characteristics of beech (*Fagus crenata* Blume) and its stand structure in Japan, Ph D thesis, Hokkaido University

日浦勉（1996）：ブナの地理変異とブナ林の種多様性の維持機構，日本生態学会誌，46，175–178

Hiura, T. (1998) : Shoot dynamics and architecture of saplings in *Fagus crenata* across its geographical range, Trees, 12, 274–280

Hollinger, D.Y. (1996) : Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy, Tree Physiol., 16, 627–634

本間幸治・青野靖之・小元敬男（1995）：日本の温帯落葉樹の南限と気温との関係，農業気象，51，321–327

Hubbard, R.M., Bond, B.J., and Ryan, M.G. (1999) : Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees, Tree Physiol., 19, 165–172

Hubbard, R.M., Ryan, M.G., Stiller, V., and Sperry, J.S. (2001) : Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine, Plant Cell Environ., 24, 113–121

Iio, A., Fukasawa, H., Nose, Y., Kato, S., and Kakubari, Y. (2005) : Vertical, horizontal and azimuthal variations in leaf photosynthetic characteristics within a *Fagus crenata* crown in relation to light acclimation, Tree Physiol., 25, 533–544

Ishida, A., Yamamura, Y., and Hori, Y. (1992) : Roles of leaf water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance in water use by understorey woody plants, Ecol. Res., 7, 213–223

Ishida, A., Toma, T., and Marjenah. (1999a) : Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth, and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga conifera*, Tree Physiol., 19, 117–124

Ishida, A., Toma, T., and Marjenah. (1999b) : Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. Tree Physiol., 19, 467–473

Ishida, A., Uemura, A., Koike, N., Matsumoto, Y., and Ang, L.H. (1999c) : Interactive effects of leaf age and self-shading on leaf structure, photosynthetic capacity and chlorophyll fluoresecence in the rain forest tree, *Dryobalanops aromatica*, Tree Physiol., 19, 741–747

Ishida, A., Nakano, T., Uemura, A., Yamashita, N.,

Tanabe, H., and Koike, N. (2001) : Light-use properties in two sun-adapted shrubs with contrasting canopy structures, Tree Physiol., 21, 497–504

Ishida, A., Uemura, A., Yamashita, N., Shimizu, M., Nakano, T., and Ang, L.H. (2003) : Leaf physiological adjustment to changing lights: partitioning the heterogeneous resources across tree species. *In* Pasoh: Ecology of a Lowland Rain Forest in Southeast Asia, *eds*. Okuda, T., Manokaran, N., Matsumoto, Y., Niiyama, K., Thomas, S.C., and Ashton, P.S., pp225–239, Springer

Ishida, A., Toma, T., and Marjenah. (2005) : A comparison of in situ leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence at the top canopies in rainforest mature trees, JARQ, 39, 57–67

Jones, H.G. (1992) : Plant and microclimate, 2nd Edn. Cambridge University Press, pp428, Cambridge

Kamaluddin, M., and Grace, J. (1992) : Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia, Ann. Bot., 69, 47–52

川又泰子・丸山幸平（1972）：土地価の異なる所のブナの葉の形質の比較，ブナ林の生態学的研究28，新大演報6，11–27

菊沢喜八郎（2005）：葉の寿命の生態学－個葉から生態系へ，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 Physiol., 18, 459–466

Kira, T. (1991) : Forest ecosystems of east and southeast Asia in a global perspective, Ecol. Res., 6: 185–200

吉良竜夫（2001）：森林の環境，pp358，新思索社

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 Sp. Biol., 3, 77–87

小池孝良・田淵隆一・藤村好子・高橋邦秀・弓場譲・長坂寿俊・河野耕蔵（1990）：夏期における国産ブナの光合成特性，日本林学会北海道支部論文集，38，23–25

Koike, T., Miyashita, N., and Toda, H. (1997) : Effects of shading on leaf structural characteristics in successional deciduous broadleaved tree seedlings and their silvicultural meaning, For. Res. Environ., 35, 9–25

Koike, T., Kato, S., Shimano, Y., Kitamura, K., Kawano, S., Ueda, S., and Mikami, T. (1998) : Mitochondrial DNA variation follows a geographic pattern in Japanese beech species, Bot. Acta, 111, 87–92

小池孝良・丸山温（1998）：個葉からみたブナ背腹性の生理的側面，植物地理・分類研究，46，23–28

Koike, T., Kitao, M., Maruyama, Y., Mori, S., and Lei, T.T. (2001) : Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile, Tree Physiol., 21, 951–958

小池孝良・市栄智明・北岡哲・北尾光俊（2004）：落葉広葉樹の個葉の光合成特性と樹冠部の光合成機能，地球環境，9，191–202

Kolb, K.J., Sperry, J.S., and Lamont, B.B. (1996) : A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. J. Exp. Bot., 47, 1805–1810

小山泰弘・八木橋勉・右田千春・田中伸行（2002）：甲信越地方におけるブナ葉面積の地理的変異，森林立地，44，31–33

Kozlowski, T.T., and Clausen, J.J. (1966) : Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants. Can. J. Bot., 44: 827–843

Kubiske, M.E., and Pregitzer, K.S. (1996) : Effects of elevated CO_2 and light availability on the photosynthetic light response of trees of contrasting shade tolerance, Tree Physiol., 16: 351–358

Kull, O., and Niinemets, Ü. (1993) : Variations in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth., *Corylus avellana* L. and *Lonicera xylosteum* L, Tree Physiol., 12, 311–318

Kull, O., and Niinemets, Ü. (1998) : Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance, Funct. Ecol., 12, 472–479

Kull, O. (2002) : Acclimation of photosynthesis in

canopies: models and limitations, Oecologia, 133, 267–279

Küppers, M.（1989）: Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: A question of cost-benefit relationships, Trends Ecol. Evol., 4, 375–379

Larcher, W.（2003）: Physiological Plant Ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups. Fourth edition, Springer, Berlin, pp115

Le Roux, X., Bariac, T., Sinoquet, H., Genty, B., Piel, C., Mariotti, A., Girardin C., and Richard, P.（2001a）: Spatial distribution of leaf water-use efficiency and carbon isotope discrimination within an isolated tree crown. Plant Cell Environ., 24, 1021–1032

Le Roux, X., Walcroft, A.S., Daudet, F.A., Sinoquet, H., Chaves, M.M., Rodrigues, A., and Osorio, L.（2001b）: Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass:area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning, Tree Physiol., 21, 377–386

Leuschner, C., Backes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O., and Runge, M.（2001）: Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea*（Matt.）Liebl. trees in dry and wet years, For. Ecol. Manage., 149, 33–46

Lo Gullo, M.A., and Salleo, S.（1991）: Three different methods for measuring xylem cavitation and embolism: a comparison, Ann. Bot., 67: 417–424

Maherali, H. and DeLucia, E.H.（2001）: Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine, Oecologia, 129, 481–491

牧野富太郎（1972）：牧野新日本植物図鑑，北隆館，東京

丸田恵美子・紙谷智彦（1996）：太平洋型ブナ林におけるブナ実生の定着過程Ⅰ，三国山における当年性実生の消長，森林立地，38，43–52

丸山幸平（1983）：ブナの冬芽の大きさと新梢の形質との関連性について，日本林学会誌，65，43–51

Maruyama, K., and Toyama, Y.（1987）: Effect of water stress on photosynthesis and transpiration in three tall deciduous trees, J. Jpn. For. Soc., 69, 165–170

丸山幸平・本田誠（1993）：ブナ，ミズナラ，コナラの気孔反応特性について，新大演報，26，75–88

丸山温・森川靖（1984）：ミズナラ，ダケカンバ，ウラジロモミの葉の水分特性の季節変化，日本林学会誌，66，499–505

丸山温・松本陽介・森川靖（1996）：スギ樹冠上部と下部の葉の水分特性と形態的特性，日本林学会誌，78，427–432

Masaki, T.（2002）: Structure and dynamics. *In* Ecological Studies 158. Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community. *eds.* Nakashizuka, T., and Matsumoto, Y., Springer, pp53–65, Springer

Matsui, T., Yagihashi, T., Nakaya, T., Taoda, H., Yoshinaga, S., Daimaru, H., and Tanaka, N.（2004）: Probability distributions, vulnerability and sensitivity in *Fagus crenata* forests following predicted climate changes in Japan, J. Veg. Sci., 15, 605–614

松本陽介・丸山温・森川靖（1992）：スギの水分生理特性と関東平野における近年の気象変動－樹木の衰退現象に関連して，森林立地，34：2–13

松本陽介・田中格・小菅進吉・丹原哲夫・上村章・重永英年・石田厚・奥田史郎・丸山温・森川靖(1999)：日本産広葉樹41樹種の当年性陽葉における最大ガス交換速度のスクリーニング，森林立地，41，113–121

松本陽介・小池信哉・河原崎里子・上村章・原山尚徳・伊藤江利子・吉永秀一郎・大貫靖浩・志知幸治・奥田史郎・石田厚・垰田宏（2002）：関東平野における樹木衰退の1999年～2001年の状況，森林立地，44，53–62

Matsumoto, Y., Maruyama, Y., Uemura, A., Shigenaga, H., Okuda, S., Harayama, H., Kawarasaki, S., Ang, L.H., and Yap, S.K.（2003）: Gas exchange and turgor maintenance of tropical tree species in Pasoh forest reserve. *In* Pasoh: Ecology of a Lowland Rain Forest in Southeast Asia, *eds.* Okuda, T., Manokaran, N., Matsumoto, Y., Niiyama, K., Thomas, S.C., and Ashton, P.S., pp241–250, Springer

McDowell, N., Barnard, H., Bond, B.J., Hinckley, T., Hubbard, R.M., Ishii, H., Kostner, B., Magnani, F., Marshall, J.D., Meinzer, F.C., Phillips, N., Ryan, M.G., and Whitehead,D.（2002）: The relationship between tree height and leaf area: sapwood area

ratio, Oecologia, 132, 12–20

McDowell, N.G., Licata, J., and Bond, B.J. (2005) : Environmental sensitivity of gas exchange in different-sized trees, Oecologia, 145, 9–20

Meinzer, F.C., Goldstein, G., Jackson, P., Holbrook, N.M., Gutierrez, M.V., and Cavelier, J. (1995) : Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties, Oecologia, 101, 514–522

Meir, P., Kruijt, B., Broadmeadow, M., Barbosa, E., Kull, O., Carswell, F., Nobre, A., and Jarvis, P.G. (2002) : Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area, Plant Cell Environ., 25, 343–357

Mencuccini, M., and Grace, J. (1995) : Climate influences the leaf area / sapwood area ratio in Scots pine, Tree Physiol., 15, 1–10

南木睦彦（1996）：ブナ分布の地史的変遷，日本生態学会誌，46，171–174

Mizoguchi, Y., Morisawa, T., and Ohtani, Y. (2002) : Climate in Ogawa Forest Reserve, *In* Ecological Studies 158. Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community, *eds.* Nakashizuka, T., and Matsumoto, Y., pp11–17, Springer

Monsi, M., and Saeki, T. (1953) : Über den lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion, Japan Journal of Botany, 14, 22–52

Monsi, M., and Saeki, T. (2005) : On the factor light in plant communities and its importance for matter production, Ann. Bot., 95, 549–567

Morgan, J.M. (1984) : Osmoregulation and water stress in higher plants, Ann. Rev. Plant Physiol., 35, 299–319

Nabeshima, E., and Hiura, T. (2004) : Size dependency of photosynthetic water- and nitrogen-use efficiency and hydraulic limitation in *Acer mono*, Tree Physiol., 24, 745–752

Nakashizuka, T. (1987) : Regeneration dynamics of beech forests in Japan, Vegetatio, 69, 169–175

Nakashizuka, T., and Iida, S. (1995) : Composition, dynamics and disturbance regime of temperate deciduous forests in Monsoon Asia, Vegetatio, 121, 23–30

Nakashizuka, T., and Matsumoto, Y. (2002) : Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community, Ecological Studies 158, Springer

Nardini, A., and Salleo, S. (2000) : Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation?, Trees, 15, 14–24

Niinemets, Ü. (1997) : Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. Funct. Ecol., 11, 518–531

Niinemets, Ü., Kull, O., and Tenhunen, J.D. (1998) : An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance, Tree Physiol., 18, 681–696

Niinemets, Ü., Oja, V., and Kull, O. (1999) : Shape of photosynthetic electron transport versus temperature response curve is not constant along canopy light gradients in temperature deciduous trees, Plant Cell Environ., 22, 1497–1513

Niinemets, Ü., and Kull, O. (2001) : Sensitivity of photosynthetic electron transport to photoinhibition in a temperate deciduous forest canopy: Photosystem II center openness, non-radiative energy dissipation and excess irradiance under field conditions, Tree Physiol., 21, 899–914

Niinemets, Ü., Sonninen, E., and Tobias, M. (2004) : Canopy gradients in leaf intercellular CO_2 mole fractions revisited: interactions between leaf irradiance and water stress need consideration. Plant Cell Environ. 27, 569–583

Niinemets, Ü., and Valladares, F. (2004) : Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints, Plant Biol., 6, 254–268

Niiyama, K., and Abe, S. (2002) : Tree demography throughout the tree life cycle, *In* Ecological Studies 158. Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community, *eds.* Nakashizuka T., and Matsumoto, Y., pp155–166, Springer

野嵜玲児・奥富清（1990）：東日本における中間温帯性自然林の地理的分布とその森林帯的位置づけ，日

本生態学会誌，40，57-69
Ohkubo, T. (1992) : Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forest, Vegetatio, 101, 65-80
Ögren, E., and Sjostrom, M. (1990) : Estimation of the effect of photoinhibition on the carbon gain in leaves of a willow canopy, Planta, 181, 560-567
Pearcy, R.W., Schulze, E.D., and Zimmermann, R. (1989) : Measurement of transpiration and leaf conductance, *In* Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation, *eds*. Pearcy, R.W., Ehleringer, J., Mooney, H.A., and Rundel, P.W., pp137-160, Chapman and Hall
Peters, R. (1997) : Beech forests. Geobotany 24, 169p, Kluwer Academic Publishers
Peuke, A.D., Schraml, C., Hartung, W., and Rennenberg, H. (2002) : Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters, New Phytol., 154, 373-387
Phillips, N., Bond, B.J., McDowell, N.G., Ryan, M.G., and Schauer, A. (2003) : Leaf area compounds height-related hydraulic costs of water transport in Oregon White Oak trees, Funct. Ecol., 17, 832-840
Pons, T.L., and Anten, N.P.R. (2004) : Is plasticity in partitioning of photosynthetic resources between and within leaves important for whole-plant carbon gain in canopies?, Funct. Ecol., 18, 802-811
Popma, J., Bongers, F., and Werger, M.J.A. (1992) : Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico, Oikos, 63, 207-214
Porra, R.J., Thompson, W.A., and Kriedemann, P.E. (1989) : Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy, Bioch. Biophy. Acta, 975, 384-394
Raftoyannis, Y., and Radoglou, K. (2002) : Physiological responses of beech and Sessile oak in a natural mixed stand during a dry summer, Ann. Bot., 89, 723-730
Raven, J.A. (1994) : The cost of photoinhibition to plant communities, *In* Photoinhibition of photosynthesis, *eds*. Baker, N.R. and Boyer, J.R., pp449-464, Bios Scientific Publishing
Robichaux, R.H. (1984) : Variation in the tissue water relations of two sympatric Hawaiian *Dubautia* species and their natural hybrid. Oecologia, 65, 75-81
Ryan, M.G. (2002) : Canopy processes research, Tree Physiol., 22, 1035-1043
Ryan, M.G., and Yoder, B.J. (1997) : Hydraulic limits to tree height and tree growth-What keeps trees from growing beyond a certain height?, BioScience, 47, 235-242
Saito, H., and Kakubari, Y. (1999) : Spatial and seasonal variations in photosynthetic properties within a beech (*Fagus crenata* Blume) crown, J. For. Res., 4, 27-34
齋藤秀之 (2005)：北のブナ－ブナの環境適応を探る，森林の科学，森林生態系科学入門，中村太士・小池孝良編著，pp38-39，朝倉書店
Saito, T., Tanaka, T., Tanabe, H., Matsumoto, Y., and Morikawa, Y. (2003) : Variations in transpiration rate and leaf cell turgor maintenance in saplings of deciduous broad-leaved tree species common in cool temperate forests in Japan, Tree Physiol., 23, 59-66
Sack, L., Melcher, P.J., Liu, W.H., Middleton, E., and Pardee, T. (2006) How strong is intracanopy leaf plasticity in temperate deciduous tree?, Am. J. Bot., 93, 829-839
Saliendra, N.Z., Sperry, J.S., and Comstock, P. (1995) : Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*, Planta, 196, 357-366
Salleo, S. (1983) : Water relations parameters of two sicilian species of *Senecio* (Groundsel) measured by the pressure bomb technique, New Phytol., 95, 179-188
Schoettle, A.W., and Smith, W.K. (1991) : Interrelation between shoot characterisitcs and solar irradiance in the crown of *Pinus contorta* ssp. latifolia, Tree Physiol., 9, 245-254

Schulte, M., Offer, C., and Hansen, U. (2003) : Induction of CO_2-gas exchange and electron transport: comparison of dynamic and steady-state responses in *Fagus sylvatica* leaves, Trees, 17, 153–163

Shimano, K. (1998) : What prevents beech (*Fagus crenata*) form regenerating in Pacific ocean type beech forest?, J. Phytogeogr. Taxon., 46, 1–21

Sperry, J.S., Donnelly, J.R., and Tyree, M.T. (1988) : A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem, Plant Cell Environ., 11, 35–40

Sperry, J.S., and Pockman, W.T. (1993) : Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in Betula occidentalis, Plant Cell Environ., 16, 279–287

Sperry, J.S., Adler, F.R., Campbell, G.S., and Comstock, J.P. (1998) : Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model, Plant Cell Environ., 21, 347–359

Sperry, J.S. (2000) : Hydraulic constraints on plant gas exchange. Agric. For. Meteorol., 104, 13–23

Sprugel, D.G., Hinckley, T.M., and Schaap, W. (1991) : The theory and practice of branch autonomy, Ann. Rev. Ecol. Syst., 22: 309–334

Strauss-Debenedetti, S., and Bazzaz, F.A. (1991) : Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions, Oecologia, 87, 377–387

高橋邦秀（1981）：トドマツ，アカエゾマツ苗木の耐乾性に関する研究，林試研報，313，111–160

田中信行・八木橋勉・杉田久志・藤田和幸・林哲・垰田宏（2003）：地球温暖化，森林生態系への影響と森林管理，遺伝，17，109–118

田中格・松本陽介・重永英年・上村章（1994）：複層林下木ヒノキの当年生葉における比葉面積，光合成能力，およびクロロフィルa・b比，森林立地，36，22–30

Terashima, I., and Evans, J.R. (1988) : Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. Plant Cell Physiol., 29, 143–155

Terashima, I., Kimura, K., Sone, K., Noguchi, K., Ishida, A., Uemura, A., and Matsumoto, Y. (2002) : Differential analyses of the effects of the light environment on development of deciduous trees: Basic studies for tree growth modeling. *In* Ecological Studies 158. Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community. *eds.* Nakashizuka, T., and Matsumoto, Y., pp188–200, Springer

Teskey, R.O., and Shrestha, R.B. (1985) : A relationship between carbon dioxide, photosynthetic efficiency and shade tolerance. Physiol. Plant., 63, 126–132

Tognetti, R., Minotta, G., Pinzauti, S., Michelozzi, M., and Borghetti, M. (1998) : Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins, Trees, 12, 326–333

Tomaru, N., Takahashi, M., Tsumura, Y., Takahashi, M., and Ohba, K. (1998) : Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA, Am. J. Bot., 85: 629–636

Tschaplinski, T.J., Gebre, G.M., and Shirshac, T.L. (1998) : Osmotic potential of several hardwood species as affected by manipulation of throughfall precipitation in an upland oak forest during a dry year, Tree Physiol., 18, 291–298

Turnbull, M.H., Murthy, R., and Griffin, K.L. (2002) : The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*, Plant Cell Environ., 25: 1729–1737

Turner, N.C., and Jones, M.M. (1980) : Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation, *In* Adaptation of plants to water and high temperature stress, *eds.* Turner, N.C., and Karmer, P.J., pp87-103, Wiley Interscience

Tyree, M.T., and Sperry, J.S. (1988) : Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress?, Plant Physiol., 88, 574–580

Tyree, M.T., and Ewers, F.W. (1991) : The hydraulic architecture of trees and other woody plants, New Phytol., 119, 345–360

Tyree, M.T., Velez, V., and Dalling, J.W. (1998) : Growth dynamics of root and shoot hydraulic conductance in seedlings of five neotropical tree species: scaling to show possible adaptation to differ-

ing light regimes, Oecologia, 114, 293–298

Tyree, M.T. (2003) : Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees, Trees, 17, 95–100

上村章（1999）：洗濯物の乾きやすさ，森林の環境100不思議，pp92–93，日本林業技術協会

Uemura, A., Ishida, A., Nakano, T., Terashima, I., Tanabe, H., and Matsumoto, Y. (2000) : Acclimation of leaf characteristics of *Fagus species to previous-year and current-year solar irradiances*. *Tree Physiol.*, 20, 945–951

Uemura, A., Ishida, A., Tobias, D.J., Koike, N., and Matsumoto, Y. (2004) : Linkage between seasonal gas exchange and hydraulic acclimation in the top canopy leaves of Fagus trees in a mesic forest in Japan, Trees, 18, 452–459

Uemura, A., Ishida, A., and Matsumoto, Y. (2005) : Simulated seasonal changes of CO_2 and H_2O exchange at the top canopies of two Fagus trees in a winter-deciduous forest, Japan, For. Ecol. Manage., 212, 230–242

Uemura, A., Harayama, H., Koike, N., and Ishida, A. (2006) : Co-ordination of crown structure, leaf plasticity and carbon gain within the crowns in three winter-deciduous mature trees, Tree Physiol., 26, 633–641

Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E., Kitajima, K., and Pearcy, R.W. (2000) : Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest, Ecology, 81: 1925–1936

Valladares, F., Chico, J.M., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., and Dreyer, E. (2002) : The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur over Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity, Trees, 16, 395–403

Wan, X., Zwiazek, J.J., Lieffers, V.J., and Landhausser, S.M. (2001) : Hydraulic conductance in aspen (*Populus tremuloides*) seedlings exposed to low root temperatures, Tree Physiol., 21, 691–696

Werner, C., Ryel, R.J., Correia, O., and Beyschlag, W. (2001) : Effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model, Plant Cell Environ., 24, 27–40

Whitehead, D., Jarvis, P.G., and Waring, R.H. (1984) : Stomatal conductance, transpiration, and resistance to water uptake in a *Pinus sylvestris* spacing experiment. Can. J. For. Res., 14, 692–700

Whitehead, D. (1998) : Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. Tree Physiol., 18, 633–644

Whitehead, D., and Beadle, C.L. (2004) : Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review, For. Ecol. Manage., 193, 113–140

Willigen, C.V., and Pammenter, N.W. (1998) : Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus* ssp. at contrasting sites, Tree Physiol., 18, 595-600

Wofsy, S.C., Goulden, M.L., Munger, J.W., Fan, S.M., Bakwin, P.S., Daube, B.C., Bassow, S.L., and Bazzaz, F.A. (1993) : Net exchange of CO_2 in a mid-latitude forest, Science, 260, 1314–1317

Yamamura, Y., Ishida, A., and Hori, Y. (1993) : Differences in sapling architecture between *Fagus crenata* and *Fagus japonica*, Ecol. Res., 8, 235–239

Yamashita, N., Koike, N., and Ishida, A. (2002) : Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status, Plant Cell Environ., 25, 1341–1356

Appendix 1.

（略号）	（単位）	（意味）
P_n	μmol m^{-2} s^{-1}	純光合成速度
P_n^{max}	μmol m^{-2} s^{-1}	日最大純光合成速度
P_n^{sat}	μmol m^{-2} s^{-1}	潜在的な純光合成能力
R_L	μmol m^{-2} s^{-1}	葉の暗呼吸速度
P_g	μmol m^{-2} s^{-1}	総光合成速度（$P_n + R_L$）
R_S	μmol m^{-2} s^{-1}	当年枝の暗呼吸速度
R_{10}	μmol m^{-2} s^{-1}	気温10℃での呼吸速度
Q_{10}	（no dimension）	気温が10℃上昇した時の呼吸速度の増加率
gs	mol m^{-2} s^{-1}	水蒸気拡散気孔コンダクタンス
gs^{max}	mol m^{-2} s^{-1}	日最大水蒸気拡散気孔コンダクタンス
gb	mol m^{-2} s^{-1}	境界層コンダクタンス
CE	mol m^{-2} s^{-1}	CO_2同化効率
Ls	%	光合成の気孔制限（stomatal limitation）
Tr	mmol m^{-2} s^{-1}	蒸散速度
ETR	μmol m^{-2} s^{-1}	電子伝達速度
A		葉の吸光度（1－反射－透過）
Ψ_L	MPa	葉の水ポテンシャル
Ψ_L^{min}	MPa	葉の水ポテンシャルの日最低値
Ψ_L^{tlp}	MPa	葉の膨圧を失うときの水ポテンシャル
Ψ_P	MPa	葉の圧ポテンシャル
Ψ_P^{min}	MPa	葉の圧ポテンシャルの日最低値
Ψ_π^0	MPa	葉の十分吸水した時の浸透ポテンシャル
Ψ_S	MPa	土壌の水ポテンシャル
ε^{max}	MPa	細胞壁の体積弾性係数の最大値
K_W	mmol m^{-2} s^{-1} $MPa^{-}1$	土壌と葉の間の通水コンダクタンス
K_S	kg s^{-1} m^{-2} MPa^{-1} m	枝（当年 or 一年枝）の水の伝導率
SLA	m^2 kg^{-1}	比葉面積：葉面積／葉乾重
LMA	g m^{-2}	葉乾重／葉面積
LAR	m^2 kg^{-1}	葉面積比：枝総葉面積／枝乾重
LMR	g g^{-1}	枝総葉乾重 / 枝乾重
HV	m^2 m^{-2}	Huber Value ：木部断面積／枝総葉面積
LAI	m^2 m^{-2}	葉面積指数：葉面積／地面面積
chl_{area}	g m^{-2}	単位葉面積当たりクロロフィル含量
chl_{mass}	%(g kg^{-1})	単位葉乾重あたりクロロフィル含量
N_{area}	g m^{-2}	単位葉面積当たり窒素含量
N_{mass}	%(g kg^{-1})	単位葉乾重あたり窒素含量
PPFD	μmol m^{-2} s^{-1}	光合成有効光量子束密度
T_{air}	℃	気温
T_{leaf}	℃	葉温
RH	%	相対湿度
VPD	Pa Pa^{-1}	大気の水蒸気圧飽差（飽差／大気圧）
LAVPD	Pa Pa^{-1}	葉と大気間の水蒸気圧飽差（飽差／大気圧）
μ	m s^{-1}	風速
d	m	葉の長さ
P	Pa	大気圧
Ca	μmol mol^{-1}	大気のCO_2濃度
Ci	μmol mol^{-1}	葉内CO_2濃度

Appendix 2.

（Appendix 2-1）蒸散速度の計算

蒸散速度（Tr: mmol m^{-2} s^{-1}）は次のように計算された。

$$Tr = LAVPD\left(\frac{gsgb}{(gs+gb)}\right)10^3 \quad \text{(AP2-1)}$$

ここで、LAVPD は、葉と大気の間の水蒸気圧飽差（Pa Pa^{-1}）。gb は、境界層コンダクタンス（mol m^{-2} s^{-1}）で Jones（1992）、Pearcy et al.（1989）に応じて次のように計算される。

$$gb = 0.446\left(0.715\left(\frac{\mu}{d}\right)^{0.5}\right)\left(273/(T_{leaf}+273)\right)\left(\frac{P}{101.3}\right)10^3 \quad \text{(AP2-2)}$$

ここで、μ は風速（m s^{-1}）、d は葉の長さ（m）、P は大気圧（kPa）である。今回 P は、93.4kPa（標高700m）が用いられた。LAVPD は、次のように計算された。

$$LAVPD = (e\,(T_{leaf}) - e_s)/P \quad \text{(AP2-3)}$$

$e\,(T_{leaf})$ は、葉温での飽和水蒸気圧に一致する水蒸気圧（kPa）、e_s は、葉を取り巻く大気の水蒸気圧（kPa）である。

（Appendix 2-2）単位葉面積当たり CO_2 交換モデル

ある時の純光合成速度（P_n ：μmol m^{-2} s^{-1}）は、PPFD と葉齢（日）から見積もられた。それぞれの日の P_n は、それぞれの測定日の日最大 P_n（P_n^{max}）の平均値に対する相対値（P_n^{rel}）として表された（すなわち、P_n^{rel} は約 0 ～ 1 の範囲）。生育期間を通じた P_n^{rel} と PPFD の関係（P_n^{rel} (PPFD)）は次のように、非直角双曲線式で表された。

$$P_n^{rel} = \frac{\alpha PPFD + P^{max} - ((\alpha PPFD + P^{max})^2 - 4\alpha PPFD P^{max}\theta)^{0.5}}{2\theta} - y \quad \text{(AP2-4)}$$

ここで、P^{max} は、P_n の光飽和速度（ここでは、P^{max} は約 1）、α は、PPFD-P_n^{rel} 曲線の初期勾配、θ は、曲線の曲度、y は、日中の呼吸速度の相対的な大きさ意味する y 切片である。初期勾配と y 切片を決定するために、PPFD が150μmol m^{-2} s^{-1}以下で測られた P_n が、直線回帰によって分析された。ある葉齢での純光合成速度の絶対値は、次のように表された。

$$P_n = P_n^{max}\,(age)\,P_n^{rel}\,(PPFD) \quad \text{(AP2-5)}$$

ここで、P_n^{max} (age)は、生育期間を通じて回帰された、葉齢と P_n^{max} の間の二次関数から見積もられた、ある葉齢での P_n^{max} である。

光合成の日中低下が、日積算 PPFD から評価された。葉が600μmol m^{-2} s^{-1}以上の PPFD を受けたとき、日中の600μmol m^{-2} s^{-1}以上の PPFD の積算値（D (PPFD^{cum})）と P_n^{rel} の間の直線回帰が使われた。

$$P_n = P_n^{max}\,(age)\,P_n^{rel}(PPFD)\,D\,(PPFD^{cum}) \quad \text{(AP2-6)}$$

ここで、D は、P_n の日中低下の相対値の関数（すなわち、0 ～ 1 の値）である。

葉の呼吸速度（R_L ：μmol m^{-2} s^{-1}）と枝の呼吸速度（R_S ：μmol kg^{-1} s^{-1}）は、次のような温度の指数関数と

して表された。

$$R_L or R_s = R_{10} Q_{10}^{(T-10)/10} \quad \text{(AP2-7)}$$

ここで、Tは、気温（= T_{air}）、R_{10}は、気温10℃での呼吸速度、Q_{10}は、温度が10℃上昇したときの呼吸速度の増加率である。葉温と枝の温度は、気温と等しいと仮定された。R_L と R_S に関する R_{10}と Q_{10}は、生育期間を通じて得られた全てのデータから見積もられた。

(Appendix 2-3) 単位葉面積当たり H_2O 交換モデル

蒸散速度（Tr ： mmol m^{-2} s^{-1}）は、Appendix 2-1に示されたように、gs、LAVPD、g_b から求められた。それぞれの日の gs は、それぞれの測定日の日最大 gs （gs^{max}）の平均値に対する相対値（gs^{rel}）として表された（すなわち、gs^{rel} は約０～１の範囲）。P_n^{rel} と gs^{rel} の間の直線関係が、生育期間を通じて導き出された。ある葉齢での gs の絶対値は、次のように表された。

$$gs = gs^{\max}(age)\, gs^{rel}(P_n^{rel}) \quad \text{(AP2-8)}$$

ここで、gs^{max} (age) は、生育期間を通じて回帰された、葉齢と gs^{max} の間の二次関数から見積もられた、ある葉齢での gs^{max} である。

LAVPD を見積もるために、T_{leaf} が、ガス交換の測定日に得られた T_{air} と PPFD の重回帰分析から見積もられた。用いられた回帰式は、次のようになった。

$$T_{leaf} = 0.002606 PPFD + 1.027 T_{air} - 0.731$$
(for *F. crenata*, $r^2 = 0.921$, $n = 5760$)

$$T_{leaf} = 0.002085 PPFD + 0.984 T_{air} - 0.223$$
(for *F. japonica*, $r^2 = 0.944$, $n = 5760$) .

Summary

We investigated ecophysiological properties of two Fagus species, *F. crenata* Blume and *F. japonica* Maxim., growing naturally in Japan. A scaffolding tower enabled us to measure leaf properties at the crown level of mature trees (approximately 14 m height above the ground). In the uppermost crown layer, leaf thickness of *F. japonica* tree was 65% of that in F. crenata tree. There were no large differences between both *Fagus* trees in nitrogen and chlorophyll content per unit leaf mass. However, nitrogen and chlorophyll content per unit leaf area were lower in *F. japonica* tree than in *F. crenata* tree, because *F. japonica* tree had thinner leaves (i.e. higher specific leaf area) than did *F. crenata* tree. In August (mid-growing season), daily maximum net photosynthetic rate (P_n^{max}) and daily maximum water vapor stomatal conductance (gs^{max}) in sunlit leaves of *F. japonica* tree were 61% and 50%, respectively, of rates in *F. crenata* leaves.

To examine the relationships between gas exchange properties and water relations for sunlit leaves, we made physiological measurements over the growing season. Leaf-to-air vapor pressure deficit (LAVPD) was highest in August, suggesting highest evaporative demand in summer. The patterns of seasonal change in water relations were similar between both *Fagus* trees. From June to August, leaf water potential at full turgor decreased and leaf-to-air hydraulic conductance (K_W) and stem hydraulic conductivity increased. The highest annual maximum value of K_W was recorded in August. In that month, K_W for *F. japonica* tree was half that of *F. crenata* tree. Stomatal limitation of P_n^{max} (Ls) decreased from June to August for both trees. These results suggest that both *Fagus* trees reduced Ls through seasonal acclimation of hydraulic properties at both the leaf (e.g. by osmotic adjustment) and whole plant levels (e.g. by adjustment of K_W).

Values of gs and K_W in *F. japonica* tree were approximately 50% of those in *F. crenata* tree. We investigated causal factors (at the current shoot level) which may explain the differences between both trees. Current shoots of F. crenata tree had a smaller leaf area ratio (LAR, total leaf area / shoot mass) than current shoots of F. japonica. The larger current shoot LAR in F. japonica tree results in a smaller Huber value (HV, xylem area / total leaf area). We consider that small HV in F. japonica tree has a strong relationship with high hydraulic constriction and conservative water use. We estimated annual CO_2 budgets (obtained from the relationship between micro-environmental parameters and gas exchange properties throughout the growing season). The annual net CO_2 budgets in *F. japonica* tree were 26% lower per unit leaf area, and 16% lower per unit leaf mass than estimates for F. crenata tree, while budgets on a per current shoot basis were similar between both trees.

To examine the differences between both *Fagus* trees at crown level, we used the stratified clipping method. In addition both *Fagus* trees classified late-successional tree species, the degree of vertical change of leaf properties, i.e. plasticity of leaf properties, was investigated for adjacent early-successional tree species, *Betula grossa* Sieb. et Zucc. Leaf plasticity within the crowns was smaller *in F. japonica* tree than in *F. crenata* tree. Whereas, *F. japonica* tree had a crown structure that tended to penetrate irradiance within the crown, resulting from vertical leaf inclination angles in the upper crown layers. Such a crown structure enhanced CO_2 gain per unit ground area in *F. japonica* tree. Overall, leaf plasticity and crown structure in *F. japonica* tree were more similar to those in *B. grossa* tree than to those in *F. crenata* tree.

Leaf properties of F. crenata tree are affected by both irradiance at the leaf expanding stages (current year) and irradiance at the winter bud stages (previous year), i.e. there is a predetermination of leaf properties. Such predetermination of leaf properties suggests a limited capacity to acclimate in response to canopy gap opening or closing after bud formation. To determine how leaves acclimate to the environment, it is necessary to examine not only the effects of the current-year environment, but also the effects of the previous-year environment. We investigated the differences in predetermination of leaf properties (especially

leaf water relations) between *F. crenata* tree and *F. japonica* tree. We experimentally shaded parts of branches in the upper crowns for four consecutive years to produce crown leaves that formed under different irradiances during the leaf primordium and leaf expansion stages. When buds of *F. crenata* tree formed under light conditions, expanded leaves had a 2-layered palisade parenchyma, whereas expanded leaves of *F. japonica* tree had only one layer. When buds formed in dark conditions, the palisade parenchymas of the two Fagus trees had one layer. Thus, when irradiance largely changes, *F. crenata* tree made time-lag according to change from one to two layers or two to one layer for palisade parenchyma. While leaf anatomical properties expressed the effects of previous year, leaf water relations were affected by irradiance at the leaf expanding stage. The responsiveness of gs depended largely on irradiance in the current year. Our results suggest that the change in water relations (such as osmotic adjustment to light environment in the current year) enables gs to acclimate to the current-year environment.

Key word: acclimation, *Fagus crenata*, *Fagus japonica*, photosynthetic properties, water relations