HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	葉の形から知る樹木の環境適応と光合成作用（特集 光合成生産過程からみた樹木の環境適応）
Author(s)	小池, 孝良
Citation	森林科学, 45, 4-10 https://doi.org/10.11519/jjsk.45.0_4
Issue Date	2005
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/67818
Type	journal article
File Information	45_KJ00003709334.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

Japanese Forestry Society

葉の形から知る樹木の環境適応と光合成作用

小池　孝良

（北海道大学北方生物圏フィールド科学センター）

はじめに

緑葉は太陽光によってCO_2を固定し、炭水化物を合成する光合成作用（一次生産）を営む器官である。植物は食物連鎖の基盤であり、多くの生物がこの作用に依存して生活している。緑葉はさまざまな環境において光合成活動を維持できるように、葉の色、大きさ、寿命などを変える高い可塑性*1を持つ。さて、光合成生産量は個葉の光合成速度とその機能維持期間、ならびに、個葉の寿命やそれらの空間配置に影響される。さらに、トウモロコシなどのC4植物で見られるクランツ（花冠）構造に代表されるように、葉の内部構造も光合成機能を大きく規定する。

そこで、この小論では、葉の外部形態、内部構造とその機能について紹介し、樹木の環境適応能と木質資源生産過程の理解を深める資料としたい。

葉の形と光合成速度

光合成速度は外気のCO_2濃度（Ca）と葉緑体近傍のCO_2濃度（Cc）の差によって決定される（$P=k(Ca-Cc)/A$；P：光合成速度、k：境界層コンダクタンスに係わる定数、A：葉面積）。従って、CO_2が葉の表面から葉緑体中へ、いかに速やかに運ばれるかどうか、によって光合成速度は決まる。

ホオノキ類のように、表面が滑らかで大きな葉では、表面には層流ができてCO_2の拡散が妨げられるので[1]、気孔の多い背軸面（葉の裏面）を中心に、層流を乱しCO_2の内部への取り込みを促す働きをする毛状体が存在することが多い。ここで、境界層*2コンダクタンスは、葉表面の空気の滞留に相当する境界層の厚さに反比例する。境界層の厚さd（m）は葉の風向き方向の長さ（l；単位m）、風速をv（$m \cdot s^{-1}$）とすると、$d=0.004\sqrt{l/v}$の経験式で表される。すなわち、光合成速度は葉身（長径）が長く層流の発生し易い条件で低下するので、葉の風向き長（l）のルート（根号）の逆数（$1/\sqrt{l}$）に比例する[1,2]。

落葉広葉樹二次林*3のギャップ（林内孔状地）に生育するハリギリ・コシアブラなどは掌状葉を、ヤチダモ・アオダモ・オニグルミなどは羽状複葉を持つ。多くの樹種の個葉サイズが約30～40cm^2程度であるのに対し、これらの樹種はいずれも個葉サイズは1200～2800cm^2もある。これらの葉に共通するのは個葉の面積に対する周囲長が、卵形やハート形の葉の5～15倍に達する点である。典型的な例を、熱帯のパンノキの個葉にも見る（図-1）。鋸歯が大きいことで周囲長が増加しCO_2の拡散が速やかになるので、個葉の光合成・転

KOIKE Takayoshi
Leaf morphological characteristics of woody plants and their photosynthetic capacity

*1 **可塑性**：一般に生体が何らかの外乱に対応し、正常状態を保持するのに示される変化的な性質。

*2 **境界層**：生体表面を被う10mm以下の薄い空気層。この層を通じて物質や熱を分子拡散で面の垂直方向に運んでいる。葉面の場合には葉面境界層とよぶ。面に平行な風速が大きくなれば、分子拡散の支配する境界層は薄くなり拡散は促進される。拡散の速度は濃度差に比例し、比例係数（＝コンダクタンス）の逆数は拡散抵抗とよばれ常用される。葉面の拡散抵抗は境界層の厚さに比例する。風速が大きくなれば葉の拡散抵抗は減少し、気孔や葉内の拡散抵抗によって全拡散速度が支配されるが、風速の弱まりとともに葉面の拡散抵抗を考慮に入れなければならなくなる。この拡散抵抗は葉と同形のぬれた濾紙の蒸発から算定できる。

*3 **二次林**：山火事や伐採などで、原生植生(一次林)が破壊されたあとに生じる森林。

NII-Electronic Library Service

Japanese Forestry Society

流機能が最大限発揮される。この現象はインゲンマメを材料にした研究が進み、小葉の葉縁の光合成速度の高いことが実証されている。小葉を持つことで周囲長が長くなり、個葉として高い光合成速度を示すための構造的特徴を有する[1)]。

次に、高い光合成速度を示す葉の内部形態とは、葉緑体までCO_2が速やかに拡散できる構造を意味する。落葉広葉樹の場合、遷移*4前期種は光飽和での光合成速度（Psat）の高い葉を生産するが、それらは概して葉が厚く内部には空隙が多い。これに対して、遷移*4後期種ではPsatが低く、薄くて空隙の少ない寿命の長い葉を持つ。Psatの違いは空隙の多さ、つまりCO_2の拡散の違いに依存していると考えられている。もちろん空隙ばかりでは光合成機能は維持できないので、生育環境に応じて種ごとに最適値が存在する。

光ー光合成速度関係を見ると、葉の厚い樹種では光補償点・光飽和域が高くPsatは高い。これに対して葉の薄い樹種では、光補償点・光飽和域が低くPsatが低い（図-2）。また、細胞の大きさは遷移前期種で小さく、遷移後期種で大きい傾向があり、前者の方が単位面積当たりの葉肉細胞表面積（A^{mes}/A：最近はS^{mes}が用いられる）は大きい（図-3）。ここで、葉肉表面積は柵状組織では円柱として、海綿状組織では球と見なして計算した。なお、A^{mes}は、このようにして算出した葉肉細胞表面積の合計である。光飽和域での光合成速度の主な制限因子はCO_2の拡散過程なので、葉肉細胞表面積が増加するとCO_2量が葉緑体のすぐ近くまで移動できるので、A^{mes}/Aが大きい遷移前期種のPsatは高い値を示す[3)]。

熱帯林の広葉樹では、多くの樹種の葉は卵形やハート形を示す。先端のとがった形を持つ樹種が多い。その理由は強い雨の降る熱帯では、葉からの養分溶脱を押さえ、雨滴が表面を流れ落ちやすい構造が光合成生産に有利なためと考えられている。降雨のあとは気孔が閉じ気味になってCO_2が少ない状態になり、そこに強光が当たると活性阻害が生じるため、葉の構造はそれを防いでいる。

図-1　大きな鋸歯を持つパンノキ（マレーシア・ランビル）（中川弥智子氏提供）

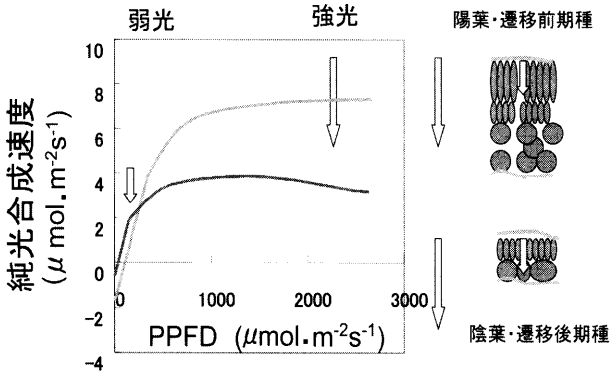


図-2　光利用特性と葉の構造の例
PPFD：光合成有効照射束密度
矢印は光量の相対的な値を意味する。

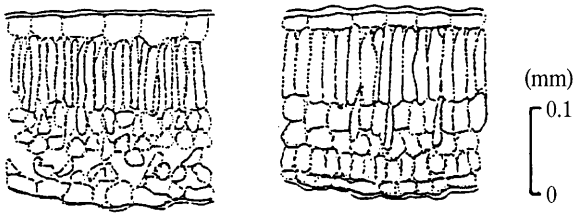


図-3　解剖切片と葉のA^{mes}/Aの一例
葉の厚さが同じでもウダイカンバのA^{mes}/Aはミズナラの2倍程度有る。
A^{mes}/Aは単位面積当たりの葉肉細胞表面を意味する。ここで、A^{mes}は一定面積当たりの葉肉細胞表面積の合計値を表す。

*4　**遷移**：ある一定の場所に存在する群集が時間とともに次々に別の群集にかわり、比較的安定なステージへ向かって変化していくこと。完全な裸地(溶岩上など)のように、基質に全く生物を含まない場所に新たに生物が侵入して始まる場合を一次遷移系列、群集が破壊されたあとに生じ、最初から基質に若干の生物、例えば土壌中の種子・地下茎・切株・土壌動物などを含む場所から始まる場合を二次遷移系列という。

NII-Electronic Library Service

Japanese Forestry Society

葉の時空的分布

落葉広葉樹高木の場合、開葉から落葉するまでの個葉の光合成生産量には樹種間差は少ない。では、どうして樹種によって個体としての成長速度に大きな差ができるのだろうか？それは、当年に生産される葉の枚数が樹種により異なることに関連する。

遷移前期種では個葉の寿命は短いが、多くの葉を一生育期間に順次展開する。従って、当年のシュート（枝十葉）の伸長期間は長く、直立する傾向を示し、老化した葉を落葉させる。一方、遷移後期種では春に葉を全て一斉に展開するので、シュートの伸長期間は短くて、シュート伸長初期には下垂し、展開した全部の葉に光が当たるような空間配置をする[4]。なお、個葉の寿命は長い。

個体レベルでみると、シラカンバなど遷移前期種の樹冠は多層であるが、遷移後期種ではブナやカエデ類に見られるように単層の樹冠を形成する傾向がある[5]。また、紅葉の時期には、前者では樹冠内部の葉齢の進んだ幹に近い葉から紅葉が進むのに対して、後者では樹冠先端部から紅葉が進行するので、光利用特性を認識できる[6]。

遷移前期種の速い樹高成長は、これまで紹介した光合成特性に関係する。すなわち厚い葉を持つ樹種では弱光を利用できず、強光を利用するため、常に明るい場所に葉を展開する。このため多少木部の強度が低下しても、樹高成長を優先させ、強光を利用できる葉を次々と光環境の良い場所に配置すると考えられる。反対に、遷移後期種では弱光を利用できる薄い葉を展開し、強度の高い幹を生産する。事実、幹の比重と光合成速度の間には負の相関がある[7]。再度、葉の構造とシュート伸長期間を光利用特性に注目してみると[8]、シュート伸長期間の長い遷移前期種は光飽和点が高く、葉が厚いことを反映していた（図-4）。

環境条件と光合成速度

光量：林内で見かけるのは、大きくて薄く深緑色をした稚樹の葉である。また、長い葉柄を持つことで葉が重ならない配列をしている。葉の内部を見ると、柵状組織は縦方向に短く1層しかない。さらに暗い環境条件では、柵状組織を欠くこともある。葉を大きく薄くすることで不足する光を集める構造を示す。なお、陰葉では気孔の密度は陽樹冠の葉に比べて極めて低い。

陽葉に比べると、陰葉ではチラコイド*5反応（≒明反応）を行う葉緑体中の扁平な袋チラコイドが重なったグラナ構造が多い。なお、チラコイドを包んでいる無色の基質をストロマといい、ストロマ*6反応（≒暗反応）を行う。陰葉中の窒素は集光機能を有するクロロフィル*7へ多く分配され、中でも集光性タンパク質と結合したクロロフィルbの含量が陰葉中には多いので、耐陰性の指標になる。

一方、野外では窒素が不足気味なため、樹木葉のクロロフィルが不足しがちで、その含量が5 mgChl・dm^{-2}以下では、光—光合成曲線の初期勾配（＝見かけの光量子収率、Φ）とクロロフィル含量には、頭打ちのある曲線関係がある（図-5）。しかし、5 mgChl・dm^{-2}以上のクロロフィル含量であればC3植物である樹木のΦは一定の値（0.03～0.05 mol quanta・mol^{-1}）を示す[9]。

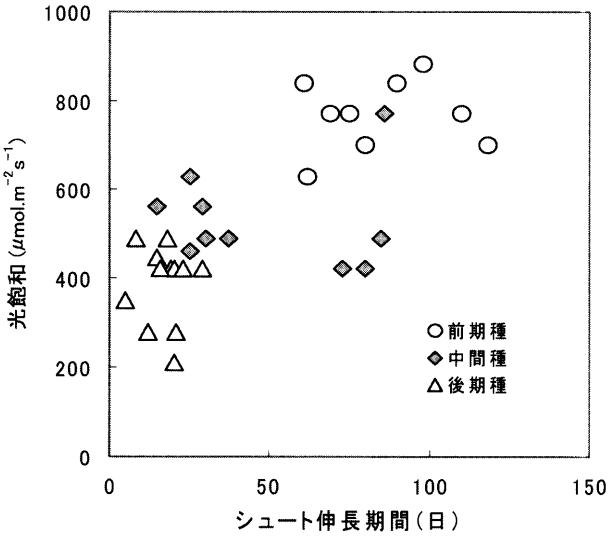


図-4　シュート伸長期間と光飽和域との関係[8]

*5 **チラコイド**：葉緑体の内膜系の構造単位である扁平な袋状の構造。厚さ5～7 nmのチラコイド膜と扁平な膜で仕切られた内腔（ルーメン、幅約10 nm）とからなる。'袋状のもの'の意味。

*6 **ストロマ**：葉緑体中でラメラ構造(チラコイド)を包んでいる無色の基質。蛋白質・酵素・色素体リボソーム・色素体RNA・色素体DNAなどを含む。

*7 **クロロフィル**：葉緑素ともいう。光合成を行なう生物中に存在する緑色色素。クロロフィルaは細菌を除くすべての光合成生物に、クロロフィルbは高等植物や緑藻に含まれる。

NII-Electronic Library Service

Japanese Forestry Society

ここで、Φの真値は葉をCO_2飽和条件に置き、気孔閉鎖の影響を除去することで測定できる。

加齢に伴って光飽和での光合成速度（Psat）は低下するが、その低下速度は種によって異なるだけではなく、同じ種であっても葉の置かれる環境条件や生育場所で大きく異なる。光合成能力の維持には葉の窒素含量が関係する。一般的に遷移前期種の方が後期種より、葉の窒素含量の低下速度も速く、従ってPsatの低下は速い。

代表的な遷移前期種であるアカマツ類の針葉の寿命は、従来2～3年とされてきた。しかし、東シベリアの貧栄養の環境で生育するヨーロッパアカマツ個体群には、針葉の寿命が12年以上におよび、葉の窒素濃度も約20mg·g^{-1}を維持する個体が存在する。この理由は、枝の分枝がほとんどなく、幹近くまで直達光が入り込む樹型なので高い窒素濃度を維持すると考えられる[11]。なお、葉齢が進んでも光が十分に当たっていれば葉の窒素含量は高く、高い光合成速度を示すことが蔓性草本で確認された。このように、加齢による光合成速度の低下は、光環境に敏感に反応することが解明された[10]。ちなみに、加齢の評価には細胞壁に沈積し移動しにくいカルシウム濃度が、古い針葉ほど高いことを利用している。

さらに、落葉広葉樹では、明るい環境では炭素固定に係わる酵素のルビスコ*8（Rubisco：ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase）への窒素分配が多く、暗い環境ではクロロフィルへの投資が多くなり、明るいとルビスコへの分配が多くなる[12]。このように林床に生育する更新稚樹では、上層林冠のフェノロジー*9による光環境の季節変化に対応した窒素分配の変化が見られた。

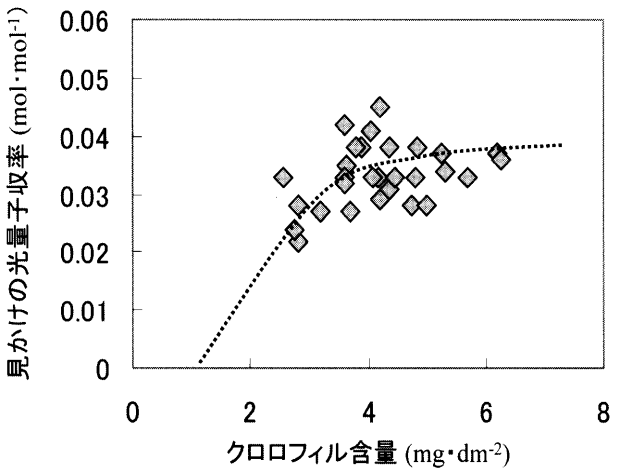


図-5　クロロフィル含量と見かけの光量子収率との関係（小池 未発表）

光環境への反応として、上記のような葉内の機能のほかに、個葉や分枝パターンの変化もある。例えば、林内ギャップ*10に生育するハリギリやヤチダモの稚樹は分枝せず、枝の代わりに葉柄の長い葉を持ち、葉の薄い弱光利用の特性を示す。しかし、生育場所の光量の相対値が約20％を越えると分枝を始め、葉が厚くなり強光利用の特徴を示す。これらの樹種では、林内の比較的暗い環境下におかれる稚樹段階では弱光を、林冠に近づくと強光を利用するが、光利用特性と分枝・個葉特性を変化させることでギャップ内で成長を遂げる。

栄養：必須元素を中心として、多くの栄養素のバランスのもとに樹木は成長する。とりわけ光合成速度と葉中の窒素含量には高い正の相関があるが、それは葉中の窒素の約70％以上は光合成関連器官に分配されているからである。窒素は野外条件では概して不足しがちな養分であるため、外部から与えられる窒素に直ちに反応するはずである。偏西風の風下に位置する日本では、大陸方面から供給される窒素沈着が生態系へ流入する窒素肥料としての効果をもたらしているので、その収支にも注目したい。

一般に、窒素に対する遷移前期種の応答は速いが、遷移後期種では遅い傾向がある。多年生である樹木の成長は、草本と大きく異なり、光合成産物を一度樹体内に貯蔵してから成長へと廻す。その程度は、ブナ・ミズナラなどの遷移後期種で顕著である。このため窒素の付与に対する葉の応答にも樹種間差がある。

さて、吸収された窒素は光合成器官へも分配され、光合成速度は増加する。この場合、窒素によって細胞が伸長し細胞間隙が大きくなることがある。このため、葉の

*8　**ルビスコ**：リブロース-1,5-二燐酸カルボキシル化酵素/酸素添加酵素ルビスコ（Rubisco）と略記。リブロース-1,5-二燐酸（RuBP）とCO_2から2分子のグリセリン酸-3-燐酸（PGA）を生成する反応と、RuBPとO_2からPGAとグリコール酸燐酸を生成する反応とを触媒する酵素。

*9　**フェノロジー**：生物季節学ともいう。季節的に生じる自然界の動植物が示す諸現象の時間的変化とその気候（気象）との関連を調べる。例えば、植物の発芽、開芽(芽ぶき)、開花、紅葉、落葉などを記録することで生物季節図が作成できる。

*10　**ギャップ**：林内孔状地のこと。人為・自然攪乱によって形成される林冠の破れた場所。

NII-Electronic Library Service

Japanese Forestry Society

構造が脆弱になり個葉の寿命は低下する傾向がある。一方、暗い光環境から、上層木が伐採や風倒などにより失われ、林冠ギャップが生じて明るい光環境になると、林床に生育する落葉広葉樹稚樹では柵状組織が縦方向に伸長した。この反応は窒素が多い環境で促進される[13]。

ところで二酸化炭素（CO_2）は光合成の基質であるが、「CO_2施肥」は施設園芸の用語で示されるように重要な温暖化原因物質の1つでもある。このCO_2を生育環境に付加すると、植物は一時的に光合成速度を増加させるが、長期間のCO_2付加によって光合成能力は低下する。この原因は、個葉レベルでは、1）Rubiscoの量・活性低下、2）葉緑体内の無機リン（Piと略される）の不足（葉緑体内に蓄積するデンプンなど光合成産物は、Pi不足で転流が妨げられる）、3）成長速度の促進による葉中の窒素濃度の希釈効果、などが考えられている。もう1つの原因は、CO_2施肥に対する直接の応答ではないが、過去のCO_2付加実験ではポット植え材料を用いたため「根系の成長抑制」などで、光合成産物が転流できず葉中に蓄積するデンプン粒が葉緑体内小器官を変形し、光合成能力を損なうことも指摘されている[14]。

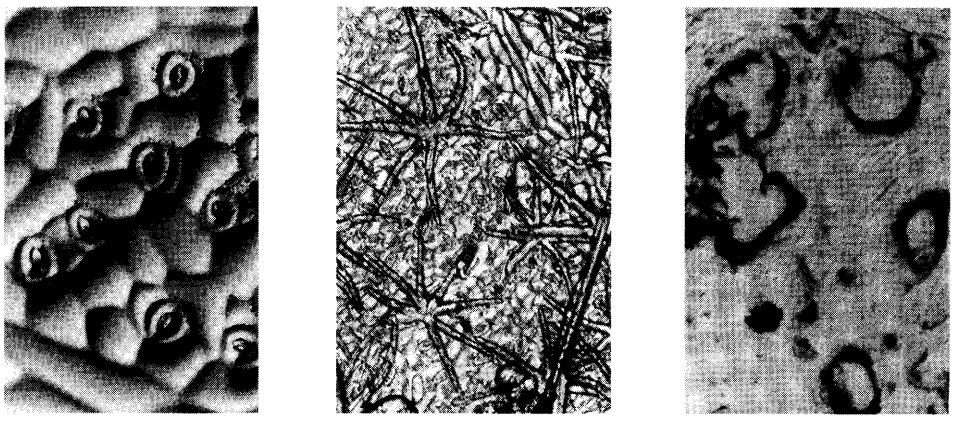
水環境：落葉広葉樹では、乾燥条件においてLMA（単位面積当りの葉乾重）の大きな小型の葉が形成されPsatは高い傾向がある。また、葉の気孔密度は高くなり効率よく蒸散を営む。さらに、異圧葉（維管束鞘延長部によって葉肉が区切られた葉（この“小部屋”をコンパートメントと呼ぶ）では、コンパートメント・サイズが小さくなる。

乾燥を避ける構造は、気孔形態にも見られる。典型的な例は、高速道路の分離帯などによく見られるキョウチクトウで、気孔が背軸面に存在する蛸壺状穴の中に埋もれている。スダジイ、コナラ、マテバシイ等のように、トリコームの中に気孔が埋もれるような形態を持ち、乾燥した外気に触れて葉の内部に乾燥が及びにくい形態を持つ樹種がある。カツラやカエデ類の多くは、むき出しのような気孔の形態で、比較的環境のマイルドな状態に適した構造を示す（図-6）。また、熱帯樹の高木層に着生する葉の内部では、道管に頻度高くキャビテイション（空洞化）が生じて、過度な蒸散を抑制できる仕組みの存在も最近指摘されている。

なお、低温下（－10℃付近）ではシャクナゲで典型的であるが、葉が丸まって気孔の存在する背軸面を包み込むような針状の形態を示す。これは冬季乾燥害（土壌凍結が生じると根系が凍結して吸水できないが、晴天時では葉温が上昇し、蒸発散が進むことで脱水枯死する）を防ぐ、常緑広葉樹の応答と考えられている。凍土地帯に落葉針葉樹であるカラマツ類が広く生育することが出来るのは、落葉期には葉からの蒸散が無いので、土壌凍結によって引き起こされる乾燥害から回避できるためと推論されている。

過湿状態では、栄養が十分ある時と同様に、やや大きくて厚ぼったく気孔密度の高い葉を持つ。しかし、過湿の程度が高くなるとこれとは反対にLMAの小さな葉を形成する[15]。これは、個体周辺に十分な水があることで、根（特に細根）が未発達となり、結果として乾燥条件に置かれたようになるからである。

沢筋に生育するミズメ（カバノキ属）、サワシバ（クマシデ属）、チドリノキ（カエデ属）の個葉の形態は、外見上、驚くほど似ている（図-7）。これは、各種が生



カツラ　コナラ　キョウチクトウ

図-6　広葉樹の葉に見られる気孔の例（スンプ法による）

NII-Electronic Library Service

©Japanese Forestry Society

育環境に応じた形に変化する収斂現象（convergence；系統の異なる複数の生物が、類似する形質を個別に進化させること）として理解されている。

葉の前形成

伐採や台風などにより突発的な光環境の変化が生じても、林床に生育する落葉広葉樹稚樹の成長が直ちに開始されないことが多い。根系が貧弱なことはもちろん大きな原因と考えられるが、暗い環境で形成された芽が明るい条件で展開しても、柵状組織の層数が1層しかない陰葉的な葉が形成されることが、1つの原因と考えられる。反対に明るい環境で発達した冬芽が暗い環境で展開しても柵状組織は2層あることが、ホオノキ、ブナ、コナラで確認された[16]。これに対してブナの近縁種であるイヌブナでは、光環境が好転しても柵状組織の総数を増やすのではなく、柵状組織の伸長成長を行うことで新しい環境に応答する。

このような前年の内に、葉の内部構造まで決まってしまう仕組みは、葉の前形成（predetermination）として、ヨーロッパブナを対象に研究が進んだ。Dale（1982）は樹木には柵状組織の層数を決める樹種が存在する事を予測した[18]。ただし、成長パターン（自由成長 vs. 固定成長）と葉の前形成との関係は、統一的な傾向を示すわけではない。なお、この現象は草本種でも確認されており、今後展開する葉の葉原基の中での柵状組織の分裂は、今ある葉の置かれる光環境に影響されると考えられている[17]。

落葉広葉樹では暗所で形成された葉は、明るい光環境に曝されるとしばしば白化して落葉し、再度展開する事が多い。しかし、針葉樹の葉では、トドマツに顕著であるが暗所で形成された針葉は長く平坦であり、開放条件の光環境下で生産された針葉は短くとがっている[19]。トドマツでは旧葉が落葉せずクロロフィルの組成（bが増加）を変化させて新しい環境に順化する。新しい針葉の生産コストが高いため、新葉を展開せず、葉の内部構造を調整して光環境の変化に適応していることが示唆される。

針葉の発達と応答

多くの常緑針葉樹の光飽和での光合成速度は、春先から夏期にかけては当年葉ではなく2年生の値が高い。常緑針葉の成熟には約2年間を必要とすることから[20]、Psatの最大値は2年目になって実現する（図-8）。一方、針葉はシュートに密生し複雑な構造を示す。特に、被陰下では針葉1本1本は上方からの光を受けやすく配列されている。このため、光ー光合成速度の形は入射光の角度によって大きく異なり、シュートレベルでも弱光を効率よく利用できる形態を持つ。例えば、林床で展開したシュートでは、真上から光を当てると、典型的な陰葉型

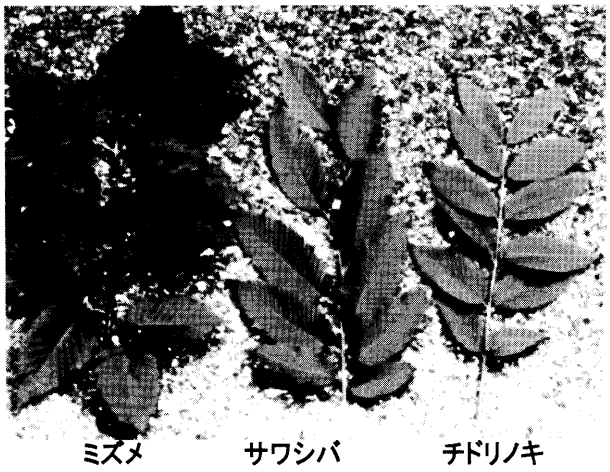


図-7　沢筋に生育する落葉広葉樹3種の葉

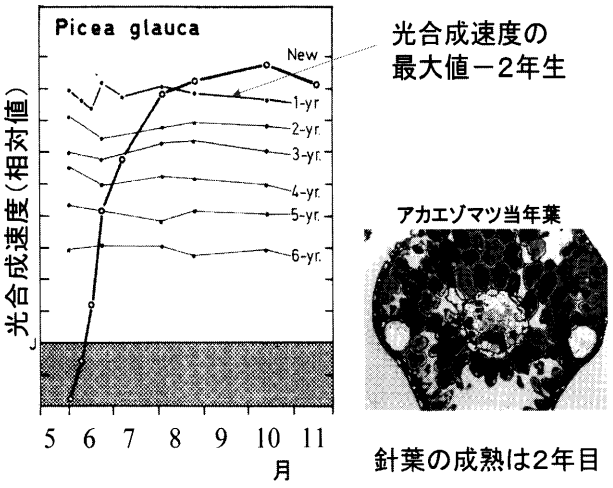


図-8　常緑針葉樹の葉齢別の光合成速度と当年葉の解剖特性
1年生以上の針葉では、葉の内部に空隙や明瞭な細胞内器官が観察される。

NII-Electronic Library Service

Japanese Forestry Society

の曲線を描き、側方から与えると最大値の低い初期勾配の小さな曲線になる。個々の葉の構造と機能、その集合体であるシュートの形態的意味を理解することで、常緑針葉樹の光環境への応答が解明できる。

ま と め

葉は環境条件に対して大きな可塑性を示す。葉の寿命と進化的考察に関しては、菊沢に詳しい[21]。ここで紹介した水環境に対する応答のように種を越えた収斂現象が見られる。そこで、系統間の制約を考慮した環境適応の指標としての葉の構造と機能の研究をさらに進める必要がある。

本稿は日本木材学会の組織と材質研究会（2004年8月）の講演要旨を基礎に作製した。話題提供の場を与えられた船田 良・佐野雄三両氏、切片を作製下さった渡邊陽子氏、本文にコメントをいただいた小林 真氏に感謝する。なお、本研究費の一部は科学研究費とRR2002に依る。

引 用 文 献

1) 矢吹万寿 1986. 植物の動的環境，朝倉，東京.
2) Koike, T. 1996. Forest Res. Environ., 34 : 25-32.
3) Koike, T. 1988. Plant Species Biol., 3 : 77-87.
4) Kikuzawa, K. 1995. Can. J. Bot., 73 : 158-163.
5) Küppers, M . 1989. TREE 4 : 375-379.
6) Koike, T. 2004. Eds : L.D. Noodén : Plant Cell Death Processes. Elsevier-Academic Press. Amsterdam. 245-258.
7) 小池孝良 1987. 北方林業39 : 209-213.
8) 小池孝良 1993. 東 正剛ら編集，“生態学からみた北海道”，北大図書刊行会，札幌. 160-168.
9) Gabrielson, E.K. 1948. Physiol. Plant. 1 : 5-37.
10) Hikosaka, K. et al. 1997. Oecologia 97 : 451-457.
11) Koike, T. et al.1999. Proc. of Joint Siberian Permafrost Studies, 4 : 48-53.
12) Kitaoka, S. and Koike, T. 2004. Physiol. Plant. 121 : 604-611.
13) 北岡 哲ら 2004. 日本林学会北海道論文集52 : 84-86.
14) 武津英太郎ら 2003. 53回木材学会要旨（福岡）.
15) Koike, T. et al. 2003. Plant Soil 255 : 303-310.
16) Koike, T. et al. 1997. Forest Res. Environ., 35 : 9-25.
17) Dale, J.E. 1982. The growth of leaves, Edward Arnold, London.
18) Yano, S. and Terashima, I. 2001. Plant Cell Physiol., 42 : 1303-1310.
19) 小池孝良 2004. 樹木生理生態学，朝倉書店，東京.
20) Clark, J. 1961. State Univ. NY, Syracuse, Coll. For.
21) 菊沢喜八郎 2005. 葉の寿命の生態学，共立出版，東京.

NII-Electronic Library Service