HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	落葉広葉樹の個葉の光合成特性と樹冠部の光合成機能
Author(s)	小池, 孝良; 市栄, 智明; 北岡, 哲 他
Citation	地球環境, 9(2), 191-202
Issue Date	2004
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/67932
Type	journal article
File Information	09_2-09.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

落葉広葉樹の個葉の光合成特性と樹冠部の光合成機能

小池　孝良[1]・市栄　智明[1]・北岡　哲[1]・北尾　光俊[2]
([1]北海道大学 北方生物圏フィールド科学センター・[2]森林総合研究所 北海道支所)

摘　要

冷温帯葉落広葉樹の光合成生産機能を、森林を構成する高木の機能を樹冠レベルで評価するとともに、ギャップ更新稚樹や低木層構成樹種の光合成特性を基礎に考察した。山火再生林樹冠部の光合成特性は、林冠層をやや越えた高さ24 mの樹冠観測タワーを用いて測定した。上層木の開葉と共に林床へ到達する光量は減少し、落葉とともに増加した。また、CO_2濃度の垂直変化は、風のない日中に樹冠部位では約320 ppmまで低下し、夕方には林床付近で約560 ppmに達した。高木層の開葉は雪解けの約１週間後から始まり、樹冠基部から先端に向かって進行した。シラカンバやケヤマハンノキなどの散孔材樹種の開葉が早く、ハリギリやヤチダモなどの環孔材では約２週間遅かった。初夏には全ての樹種の樹冠部位での光合成速度は高かったが、真夏には樹冠のやや内部に位置する葉の光合成速度が最高であった。落葉が始まる初秋には先駆種であるシラカンバとケヤマハンノキの光合成速度は高かったが、全体としては樹冠部位での光合成速度に樹種間の差はなかった。樹冠下部の葉では集光機能を代表するクロロフィルb 量が多く、また、窒素のクロロフィルへの分配量も多かった。林床では上層木の葉が展開して林冠が閉鎖する前に葉を展開し終える樹種や、上層木が落葉しても葉を保持し降霜まで緑葉を維持する樹種が存在した。林床に生育する稚樹では、光飽和での光合成速度(最大光合成速度)は大きな年変動を示した。この原因として、春先の乾燥により厚く小さな葉が形成されることが考えられ、葉内部でのCO_2拡散抵抗が最大光合成速度を律速することが示唆された。窒素は最大光合成速度と高い正の相関を持つことから、非破壊で同一葉の機能を推定できる窒素計測器を導入することによって樹冠全体の光合成生産を非破壊で推定できる。

キーワード：クロロフィル、樹冠観測タワー、樹冠光合成、窒素、光順化

１．はじめに

樹冠における光合成生産過程の情報は、森林の現存量の評価や炭素循環過程の研究に不可欠である[1),2)]。CO_2など温室効果ガス濃度の上昇に伴う温暖化など、地球レベルの環境変化が予測されているが、中緯度地帯に広がる冷温帯森林は温帯林から北方林への移行帯を含み、蓄積量も多いため、地球規模での炭素循環に果たす役割の重要さが指摘されている[3)]。従来の蓄積量推定は、数理モデルを構築しやすい同齢単純林での研究が中心であった。しかし、冷温帯を構成する森林の多くは針広混交林や広葉樹混交林と呼ばれる異齢異種からなる混交林であり、光合成能力にも大きな樹種間差がある[4)]。しかも、この光合成能力は階層構造を持つ森林では、樹冠位置によっても大きく異なる[5)]。そこで、混交林を対象にした研究を進める必要性がある。

従来、同種の植物群落では、その表層部の光合成速度の最も高い場所の光依存の光合成速度を測定することによって、植物群落の光合成生産量を推定できると考えられてきた[6)]。しかし、冷温帯の多くの森林群落のCO_2固定機能は時空的変化が複雑である[5),7),8)]。これは、森林の構成樹種の齢構成とギャップ(林内孔状地)の形成などによる樹木などの配置の不均一性に起因する[8)]。このため、森林のCO_2固定機能をより精度高く推定するためには、光環境の変化に対応した葉の構造と機能の時空的分布を評価する必要がある。一方、葉の窒素含量と光飽和の光合成速度との間には正の相関があり、数多くの研究から、窒素は光合成生産量の高い部分に転流されることが実証された[9)-11)]。樹冠内部の葉や森林下層の葉では、集光機能を担うクロロフィルへより多くの窒素を分配していることが解明された[12),13)]。

樹冠の最表層の葉は強光、大きな飽差、低温と高温、紫外線などに曝されるだけではなく、時折、無風の晴天時にはCO_2濃度が低い条件に置

かれ、その結果、光阻害も受ける[14]。また樹冠最上部では飽差が大きいだけではなく、給水の遅れから水ストレスが気孔閉鎖を引き起こし、光合成速度の日中低下を招く[2),7),15)]。強光利用型の樹種では光合成速度の日中低下は明瞭には観察されないが[16)]、全ての樹冠構成樹が同じ挙動を示すとは限らない。また、天然生林には多くの場合、林冠ギャップが形成され、そこには各種の樹種が侵入し、その緑被はCO_2吸収に重要な役割を果たしている。従って、森林のCO_2吸収を推定する場合には、それらの役割も併せて測定しておく必要がある。しかし、最近まで樹冠へのアクセスは困難を極め[7)]、１基の観測タワーだけでは測定個体数が足りないため、反復個体数を多くするためにクレーン車を導入するなどの試みがなされてきたが、それでも樹冠表層部から内部に至る生理生態的データは極めて限られていた。一方で、近年、林冠クレーンが導入され、限られた場所とはいえ、光合成・蒸散などをはじめとする林冠情報を直接計測できるようになってきた。このように集積された光合成関連データを駆使して分光データを衛星から観測し、光合成生産量を林分単位で把握する試みも進展してきている[17),18)]。

この小論では、樹冠観測タワー[5)]と林冠ゴンドラ(クレーン)[16)]を利用した測定を行い、開葉に伴う光、CO_2、フェノロジー(葉の生物季節)等を追跡するとともに、光合成機能、個葉の形態的特性、成分組成などを追跡した研究結果を紹介する。また、落葉樹林に侵入した落葉広葉樹稚樹の光合成機能についても併せて３年間追跡し、光合成速度の年次変化やその原因を個葉レベルで解析した。

２．材料と方法

2.1　調査地と材料

調査は札幌市南部の羊ヶ丘に成立した山火事後の二次林(山火再生林)で、シラカンバを中心とした約92年生(2003年現在)の落葉広葉樹の混交林で行った。対象樹種は、ケヤマハンノキ、シラカンバ(以上、遷移前期種)、オニグルミ、ハルニレ、ヤチダモ(ギャップ依存種)、シナノキ、イタヤカエデ(以上、遷移後期種)である。この他にミズナラ(遷移中後期種)、ミズキ、ハリギリ(ギャップ依存種)が混交していた。上層樹冠構成個体の平均樹高は約18.5 m、平均胸高直径は約15.8 cmであった。下層はクマイザサが被い、その植被が粗な部分にはハイイヌガヤや上記樹種のうち、先駆種を除く耐陰性の高い樹種の稚樹が点在していた。

各種攪乱によって林床に侵入した樹種の光合成特性評価は、北海道各地に広がるカラマツ人工林を対象にした。カラマツの造林地の多くは広葉樹林を伐採して造成されたが、低温害やネズミ・先枯れ病などによって成林出来なかった林分が多く、各種広葉樹種が下層に侵入している[19),20)]。本研究では、大面積の造林地が点在する苫小牧市北部の放棄されたカラマツ人工林(樹高は約20 m、2002年現在50年生)を調査地として選んだ。この地域は衛星データとのリンクに関する研究が実施されてきた(粟屋，未発表)。この地域に生育する主要樹種の稚樹であるホオノキ(ギャップ依存種)、ミズナラ(遷移中後期種)、シウリザクラ、サワシバ(遷移後期種)を調査対象樹種とした。これら幼樹の樹高は0.7～1.2 mであった。このほかにキハダやアオダモ(ギャップ依存種)などが生育しており、林床植生にはスズタケとクマイザサの他にオシダが目立った。

2.2　測定方法

2.2.1　林内環境

山火事後の広葉樹混交林内(札幌羊ヶ丘)に24 m高の樹冠観測タワーを設置し、光環境の測定を0.5、2、4、10、14、10、24 mで実施した。積算光量の測定にはソーラーモニター(旭光通商、東京)と、LI-6200の光量子センサー(LiCor社、ネブラスカ、U.S.A.)を用いた。CO_2濃度の測定も地上高２m地点を除く同じ高さにおいて、自作の６点式自動計測CO_2サンプリング装置を利用してCO_2濃度をサンプリングし、モニターした[21)]。

2.2.2　光合成速度

タワーでの光合成速度測定には閉鎖式のLI-6200、光－光合成速度関係の測定には通気式のADC-H4a(ADC社製、U.K.)とLI-6400(LiCor社、ネブラスカ、U.S.A.)をそれぞれ用いた。個葉の光飽和・大気CO_2条件での光合成速度(Psat)の測定は、シュートをタワーへ引き寄せ、先端から数えて３～４枚目の成熟した葉を測定対象にした。大気CO_2濃度(約360 ppmV)、光合成適温(22～25℃)、光飽和(約1,200 μmol m^{-2} s^{-1}－強光利用型樹種、約800 μmol m^{-2} s^{-1}－弱光利用型樹種)で行った。光飽和の値は、予備試験[4),22)]で決定した値である。光－光合成速度はCO_2濃度と葉温はPsat測定時と同じに設定し、飽和光を約20分間に渡って前照射してから、被陰格子(Kurary、大阪)を用いて段階的に減光して測定した。

2.2.3　葉の特性

光合成速度と密接に関係する葉の窒素含量は、NC分析器(NC-900、島津、京都)で定量した。ま

た、集光機能に関連するクロロフィルは、DMSO（dimethylsulfoxide）によって60℃で抽出し、次式で算出した[23),24)]。クロロフィル（Chl）a、bとChl（a+b）は、それぞれChl a = 14.85×$A_{664.9}$ −5.14×$A_{648.2}$、Chl b = 25.48×$A_{648.2}$ − 7.36×$A_{664.9}$、Chl a + b = 7.49 x $A_{664.9}$ +20.3×$A_{648.2}$、ここで、下付の数字は吸収帯（nm）で単位は（μg ml^{-1}）である。なお、Chl b は集光性のクロロフィル・タンパク質（LHCP）と結合し、被陰下で葉中の含有量は大きくなる[25)]。

Rubisco量はMakino *et al.*[26)]に従い、以下の方法を用いて定量した。pH 7.5に調整したリン酸バッファー 1 mlに2 %（w/v）ポリビニルピロリドン、1 %（V/V）のβメルカプトエタノールを加えた乳鉢の中に、リーフパンチで打ち抜いた葉を入れ、液体窒素、石英砂で磨砕したあと抽出し、SDS-PAGE法により光合成タンパクを分離し、CBBで染色後、比色法によって定量した。可溶性タンパク質はタンパク質定量キット（BioRad、California、U.S.A.）を用いて定量した。さらに、光合成系への窒素の分配の仕方は以下の方法により求めた。LHC、PSI、PSIIに含まれる窒素量：N_I は、N_I = [Chl]×37.1×14、となる[27)]。ただし、[Chl]の単位は（mmol m^{-2}）である。また、N_{II}：LHC PSI、PSIIを除く電子伝達系のタンパク質とRubiscoを除くカルビンサイクルのタンパク質に分配される窒素量はN_{II} = [Cyt f]×9530×14、となる[28)]。[Cyt f]（mmol m^{-2}）の量は[Cyt f] = Jmax / 156×10^{-3} である[29)]。よって、N_{II} = Jmax / 156×10^{-3}×9530×14となる。

Jmaxは、Farquhar and von Caemmerer[30)]の個葉光合成モデルにより求めた。すなわち、

$$P_n = J\frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i + 2\Gamma^*)} - R_d, \quad J = \frac{\alpha Q}{\sqrt{\frac{1 + \alpha^2 Q^2}{J^2_{max}}}}$$

である。

ただし、P_n：光合成速度、J: 電子伝達速度、Ci: 葉内CO_2濃度（μmol $m^{-2}s^{-1}$）、Γ*: CO_2補償点（μmol $m^{-2}s^{-1}$）、Rd: 暗呼吸速度（μmol $m^{-2}s^{-1}$）、α: 光利用係数（light conversion efficiency）、Q: 測定時のPPFD（μmol $m^{-2}s^{-1}$）である。Γ*=3.69 (KPa)[31)]、α=0.18[32)]とした。また、$N_{Rubisco}$：Rubiscoに含まれる窒素は、$N_{Rubisco}$ =Rubisco（g m^{-2}）×0.204、で算出できる[27)]。

なお、葉の面積当たりの光合成速度や耐陰性などの生理特性は、比葉面積（SLA: Specific Leaf Area）と負の相関を示すが[4),33),34)]、最近では、直感的にも解釈しやすいLMA（Leaf Mass per Area）が多用される。これは、葉面積当たりの葉乾重を意味し、単位面積当たりの光合成関連器官の量をある程度代表できる比葉面積重（あるいは比葉重）（SLW；Specific Leaf Weight）と同義である。

3．結果

3.1　葉の生物季節

高木層の開葉は雪融けの約 1 週間後から始まり、樹冠基部・下方から樹冠上部に向かって進行した。シラカンバやケヤマハンノキなどの散孔材樹種の開葉が早く、ハリギリやヤチダモなどの環孔材では散孔材樹種より約２週間遅かった。林冠構成樹である先駆種のシラカンバとケヤマハンノキや、遷移中期種であるハルニレの開葉は５月上旬に見られた。これらに対して、遷移後期種のイタヤカエデの開葉はこれらより10日ほど遅く、ギャップ依存種であるヤチダモとオニグルミの開芽は更に遅く、５月下旬になって見られた。

シラカンバのような先駆樹種では幹に近い位置に存在する老化した葉から順次落葉し、生育後期には樹冠先端部に開葉時期の遅かった若い葉が残った。ケヤマハンノキでは７月中旬頃から一部緑葉のままで落葉が始まり、最終的には樹冠表層に位置する緑葉が降霜によって枯死してから落葉した。一方、ギャップ依存種の開葉は遅いが、葉の老化、紅葉の開始時期も早かった。また、イタヤカエデなど遷移後期樹種では一斉に開葉することを反映して、強光や大きな温度変化に曝される樹冠先端部の葉から紅葉し、老化が進行すると考えられる[35)]。

林床に生育する稚樹の開葉にも明瞭な樹種特性が見られた（図１）。林冠の破れた場所（林内孔状地；ギャップ）に生育するギャップ依存種のホオノキや遷移中後期種であるミズナラでは、開葉が遅く落葉がやや早い傾向があった。さらに測定個体ではなかったが、ミズナラの中には生育後期にも新葉の展開のある個体も散見された。一方、遷移後期種は上層木の葉のフェノロジーに適応した開葉・落葉特性を示した。シウリザクラとサワシバは林冠の閉鎖した場所に生育するが、シウリザクラは上層木の開葉する約10日前には葉を展開し終える。サワシバでは開葉はやや遅いが、上層木の落葉が完了してからも降霜まで緑葉を維持していた。上層木の開葉前と落葉後の葉の無い時期に光合成生産を営むのである。

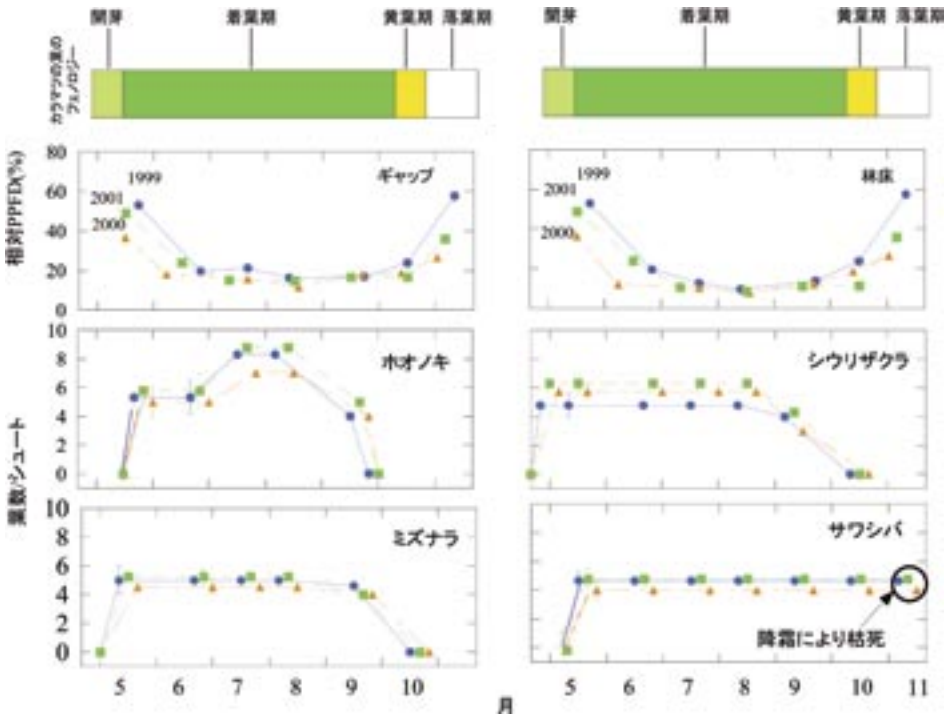

図１　上層木の葉のフェノロジーと林床の光環境ならびに対象樹種の葉の着葉数の季節変化（N=5）．
上層木の葉のフェノロジーはフェノダイアグラムで表示した．実際には，気象要因に関連して林床の光環境の年次変化にあるように大きく変化した．着葉数には，大きな年次変化は無かった（参考文献20より改作）．
サワシバの開葉は最も遅く，落葉せず降霜によって枯死するが，翌春まで葉を付けておりMarcescentと呼ぶ[35]．

3.2　微環境の変化

開葉に伴って林床へ届く光合成有効光量子束密度（Photosynthetic Photon Flux density; PPFD）は樹冠部位から急速に低下し、遷移後期種の開葉も進んだ時点では樹冠下では全天光の約25％に減少した（図２（A））。最も葉量の増加した８月の測定例では、樹冠下の相対（r）PPFD値が約８％まで低下し、落葉時期にはこの値が20％程度まで回復した。

無風日のCO_2濃度の垂直分布の測定例からは、多くの樹種が高い光合成速度を示す午前中に樹冠位置では、CO_2濃度が320 ppmV近くまで低下しており、夕方から明け方にかけては林床近くのCO_2濃度が480～560 ppmVまで上昇していた（図２（B））。このことより、風の無い日では樹冠位置の葉はCO_2不足に陥っており、葉は光合成速度の低下に起因する光阻害を受けていた可能性がある。また、林床近くに更新した更新稚樹は、木漏れ日と560 ppmにまで達する高CO_2を利用し、効率よく光合成作用を営むと考えられる。これらの傾向は、北米の落葉広葉樹混交林[36]や欧州中部のナラ類が優占する森林[37]でも認められている。

一方、林床近くの光環境を３年間に渡って調査した結果、林床に到達する光量には大きな年変化が有ることが確認された。それは林床とギャップでも同じ傾向で、葉の繁る夏期の林床の明るさは、林床でrPPFDは約10％、直径８m程度のギャップ内の中心部では約18％であった（図１上部）。しかし、上層木の開葉時期を反映して、春先の光環境が大きく年次変化を示した。1999年の気温は特徴的で、春は平年並みであったが、夏期は観測史上初めての猛暑であり、札幌では気温が34℃を上回る日が数日続いた。2000年は概して暖かく、開葉が早く夏期はやや低温であったが、秋の気温低下は遅く落葉も遅い傾向が見られた。2001年は、いわゆる例年並みであった。これらを反映して、開芽から落葉時期に大きな年次変化があり、これに応答するように開葉時期が大きく変化した[20]。

3.3　樹冠光合成

3.3.1　葉の構造の垂直変化

葉の構造と機能は、その種が置かれた環境で最大の光合成生産が出来るように応答する[38]。個葉のサイズは大部分の樹種では下層に向かって大きくなり、上方からの受光が効率よくできる体制を持つ。この変化はシナノキで顕著に見られた。しかし、イタヤカエデでは葉の大きさには大きな変化がなかった（図３（A））。葉の厚さは羽状複葉を

持つオニグルミの小葉では、垂直方向の変化は小さかったが、その他の６樹種では樹冠上層部のシラカンバやケヤマハンノキの0.28 mmからイタヤカエデで見られたように、0.07 mmまで薄くなった(図３(B))。すなわち、全樹種をまとめてみると、弱い光を受け止められるように薄く広い葉を林床に向かって配列していた。これを反映して単位葉乾重当たりの面積の値である比葉面積SLA(=1/LMA)は、樹冠上部から下部に向かって増加した(図３(C))。一般的に、葉が弱光下で薄くなることの出来る能力は、一生育期間のみ見ると先駆的な樹種で高く、遷移後期種では低い傾向がある[21),39)]。ここでも先駆種であるケヤマハンノキやシラカンバではこの傾向が明瞭であった。

3.3.2　葉の機能の時空的変化

クロロフィル量は６月と８月では、樹冠部の葉量が多い15～18 m位置で含有率が高かった。６月では樹冠先端部のクロロフィル(Chl)量は少なく、未成熟な葉が展開している最中であることを反映していた。８月にはヤチダモとシナノキのChl量が他の樹種に比べると少なかった。10月のChl量はヤチダモとシナノキでは明確に低下していた。この時期の樹冠全体の傾向としては、表層から林床に向かってChl量は減少し、その量も６月と８月に比べると少なかった。ここで残存しているChlは、主に集光作用の能力の高いChl bであった[5)]。このような葉の構造と林分全体としてのChl含量の傾向は、北米のカエデ林[39)]やナラ類を中心とした欧州中部[40)]の森林でも確認されている。特に下層ではChl bへの分配が大きく、多くの森林で見られた傾向と同様であった[40),41)]。

光飽和での光合成速度(Psat)は６月と10月の２回の測定では、ハルニレとヤチダモ以外は樹冠上層部のPsatが高い値を示した(図４)。しかし、８月の測定例を見ると、どの樹種でも光環境の良い樹冠表層のPsatは、その下層の葉のPsatよりやや低い値を示した。これらの傾向はヤチダモとケヤマハンノキで顕著に見られ、シラカンバで

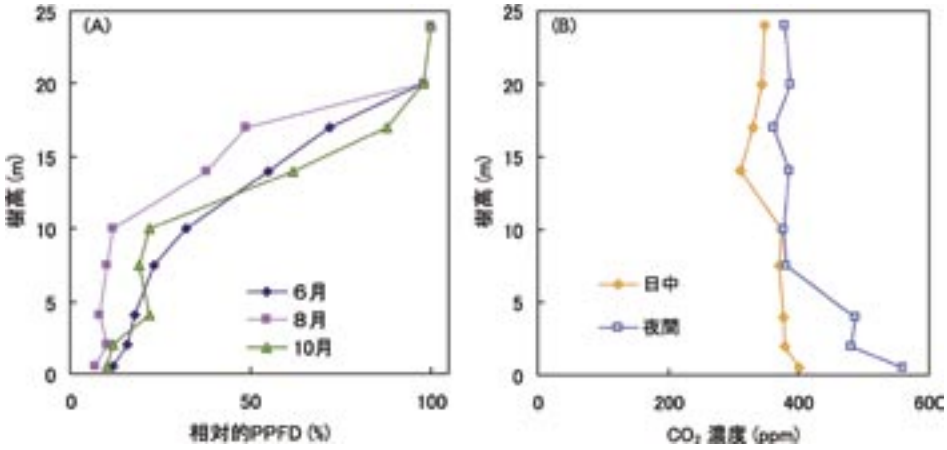

図２　相対光合成有効光量子束密度光環境とCO_2濃度の垂直変化の例[5)]．
相対(r)PPFDで測定した．CO_2濃度は30分間隔で計測し，平均値を示す．

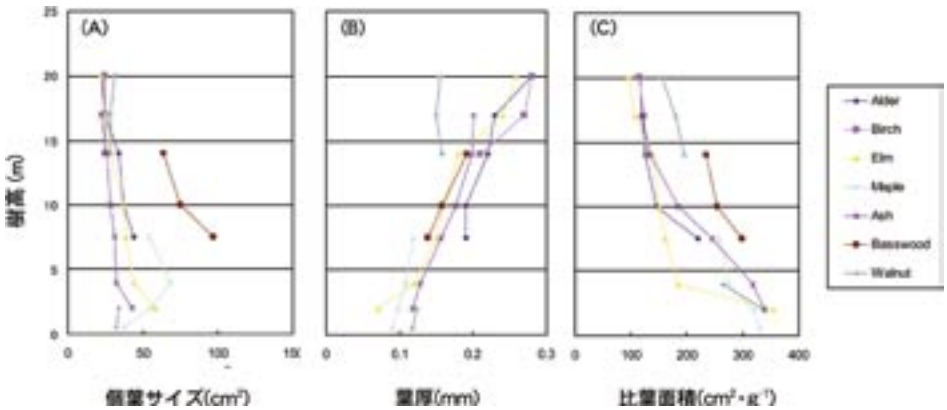

図３　落葉広葉樹7種の個葉形態の垂直変化．
(A)：ヤチダモ・オニグルミは小葉のサイズで表示、(B)：葉の厚さ、(C)：比葉面積SLA(＝1/LMA)．(文献５より改作)．
樹種名：Alder:ケヤマハンノキ，Birch:シラカンバ，Elm:ハルニレ，Maple:イタヤカエデ，Ash:ヤチダモ，Basswood:シナノキ，Walnut:オニグルミ

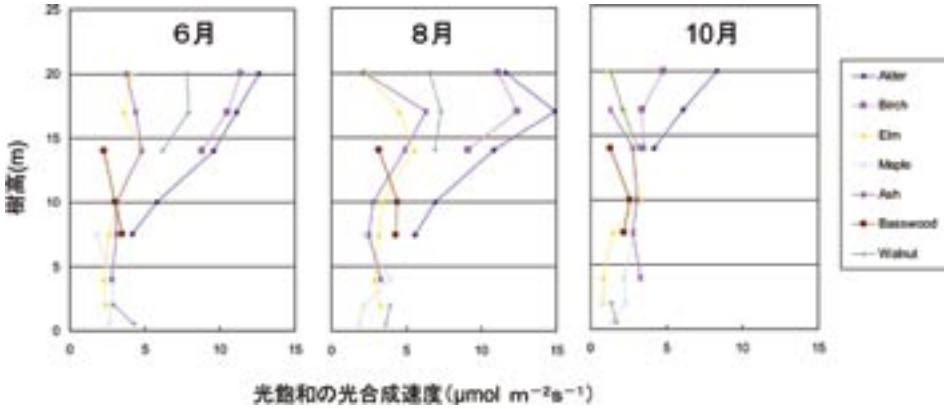

図４　樹種ごとの光飽和時の光合成速度（Psat）の垂直変化と季節変化.
Psatは、大気CO_2濃度（約360 ppm）で測定した[5].
樹種名：Alder:ケヤマハンノキ，Birch:シラカンバ，Elm:ハルニレ，Maple:イタヤカエデ，Ash:ヤチダモ，Basswood:シナノキ，Walnut:オニグルミ

も同様の傾向が見られた。ケヤマハンノキでは開葉間もない葉が樹冠上部に存在し、光合成速度のやや低い値を示したのは、Chl量は一定以上存在しても葉の内部での分布が未発達な葉であった可能性がある。しかし、８月にはヤチダモとシラカンバでは葉は既に成熟しており、樹冠上部の光合成速度が低い理由としては、いわゆる強光阻害の可能性が示唆された[14]。これらの樹種では樹冠表層は、夏期の強光から個葉を護る働きがあると考えた[42),43)]。もちろん、水力学的制限（Hydraulic limitation）による給水の遅れが有ることも否定できず、浸透ポテンシャルの面からも検討を加える必要がある[44)]。

3.4　林床に生育する稚樹の光合成特性

3.4.1　光－光合成速度関係

1999年の８月中旬に稚樹の光－光合成速度（葉温を一定；25℃）を林床においてintactの状態で測定した結果、ギャップ依存種のホオノキは光飽和域が約1,000 μmol $m^{-2}s^{-1}$であり、ミズナラでは1,500 μmol $m^{-2}s^{-1}$近くに存在した（図５）。これらに対して、サワシバやシウリザクラでは約500 μmol $m^{-2}s^{-1}$で飽和し、Psatも前者２樹種に比べると低かった。これらは遷移系列を反映した樹種に見られる一般的な光－光合成関係と同様の傾向である[4)]。また、これらの葉の生存特性からも、ホオノキはギャップ依存種、ミズナラは遷移中後期種、サワシバとシウリザクラは一斉開葉型で遷移後期種と位置づけられる[4),45)]。

3.4.2　光合成速度の季節変化・年変化

林床に生育する４樹種には、上述のように葉のフェノロジーに特徴があり、光飽和・大気CO_2（約350 ppmV）での光合成速度（Psat）の季節変化にも樹種固有の特徴が見られた（図６）。ホオノキは７月下旬から８月上旬に向かって最大値を示した

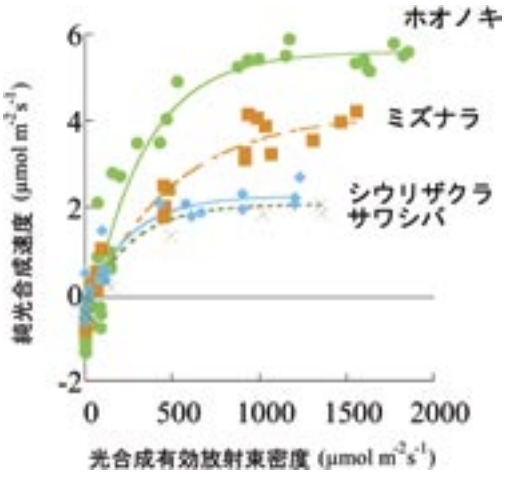

図５　光－光合成速度関係の例.
光合成適温（23～25℃）で，大気条件のCO_2濃度（約360 ppm）で測定した.

後、急速に低下し９月下旬までに落葉した。しかし、夏期に低温日が続いた2000年ではピーク時の８月頃の値は５μmol $m^{-2}s^{-1}$で、1999年、2001年の値は８μmol $m^{-2}s^{-1}$であった。ミズナラでは2000年のPsatの値がやや低かったが、６～９月の値はほぼ一定の４μmol $m^{-2}s^{-1}$付近の値を示した。シウリザクラとサワシバでは、1999年の７月～８月の値は約４μmol $m^{-2}s^{-1}$と３年間では最も高い値を示したが、2000年、2001年では平均すると約２μmol $m^{-2}s^{-1}$の値で推移した。

葉の窒素含量とPsatとの関係は、ホオノキとミズナラでは従来の報告に有るような正の高い相関が認められたが[46)]、年ごとに分離していた（図７）。これに対して、シウリザクラとサワシバでは、年ごとの分離の程度は明瞭ではなかった。図中にある各年の直線の傾きは光合成に関する窒素利用効率（Photosynthetic Nitrogen Use Efficiency; PNUE）を表す。一生育期間を通じて、ホオノキでは、1999年のPNUEは2000年、2001年に比較するとや

や低い傾向があった。他の３樹種ではPNUEの年次変化は小さく、毎年類似の値を示した。

なお、ここまでは窒素量のみを取り上げてPsatの季節変化を述べてきたが、各々の樹種は、葉のフェノロジーの特性を反映して樹種固有の窒素分配の仕方を示した（図８）。すなわち、上層木の開葉が進むに連れて、各樹種の葉の中で窒素は集光部位（主にクロロフィルChl）へ分配された。その傾向はシウリザクラで明瞭であった。この樹種は上層木の開葉前に葉を展開するので、葉が被陰条件に順化する過程が明確に反映されたと言える[19),25),29)]。集光部位への窒素の投資は、サワシバでは最大で、葉の窒素の40％近くがクロロフィルへ投資され、やや暗い環境で生育できるサワシバの成長特性を反映していた。C3植物の光合成作用のCO_2固定酵素であるRubisco（ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase）への投資は、サワシバでは開葉直後ではRubiscoへの窒素配分量が多かったが、その後、減少した。しかし、他の３樹種では大きな季節変化は見られず、生育時期を通じて約20％程度が分配されていた。ミズナラではRubiscoへの投資が比較的少

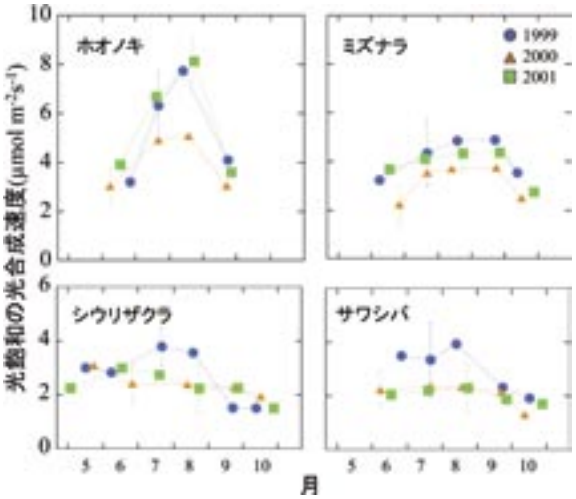

図６　光飽和の光合成速度（Psat）の季節・年次変化.
1999年の測定値は，概してどの樹種でも高い値を示した．しかし，冷夏の2000年，2001年での測定値は低く，平坦な季節変化を示した[20)].

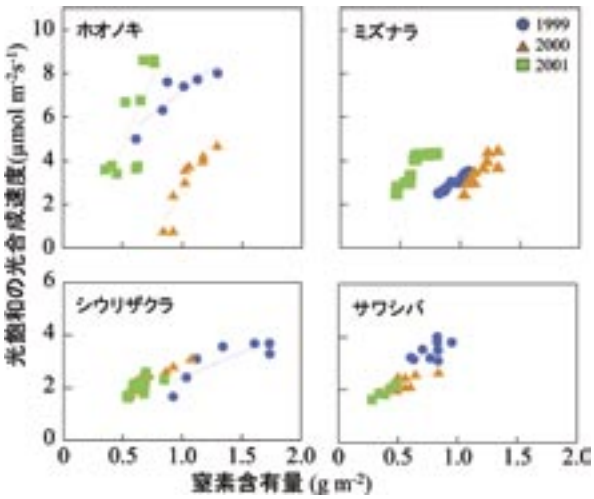

図７　葉の窒素含量と光飽和の光合成速度（Psat）の年次変化.
直線の傾きが窒素利用効率（PNUE）を表す[20)].

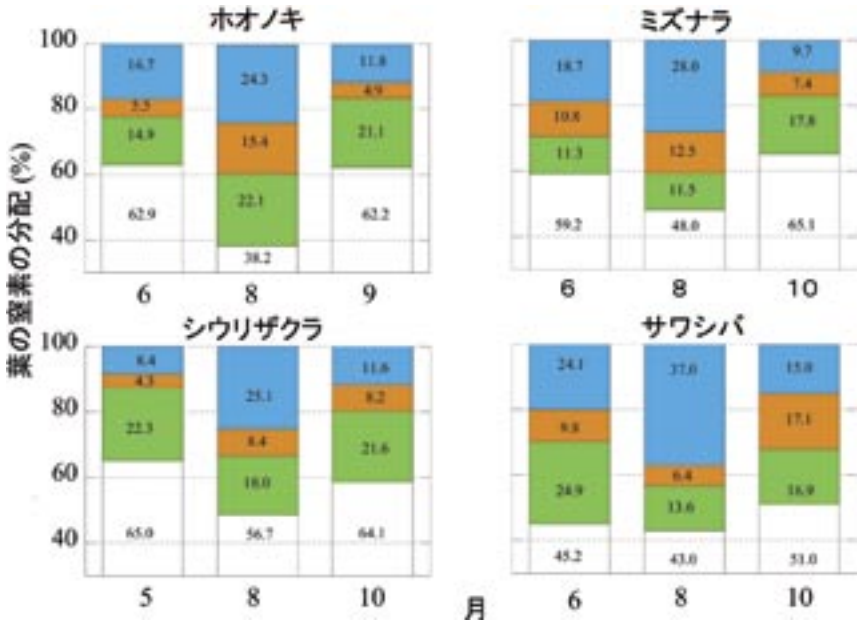

図８　落葉広葉樹4樹種の葉の窒素の各要素への分配.
■：集光・光化学反応（LHC、PSI、PSII）への窒素の投資，■：電子伝達系と，Rubiscoを除くカルビンサイクルのタンパク質への窒素の投資，■：Rubiscoへの窒素の投資，□：その他．（文献19より改作）

ないが、Psatはホオノキに次ぐ値であった。これは、葉の中の柵状組織と海綿状組織の割合や(図９)、葉内でのCO_2の拡散過程に係わる葉内空隙率に見られるように、CO_2がより速やかに葉緑体へ運ばれるように葉肉細胞面積を大きくするような(例えば、細胞を小さく数を増やすこと、細胞を長くすること)葉の構造変化が光合成速度を大きく左右することを意味する[4)]。

3.4.3　光合成特性に影響する葉の形質

窒素利用効率(PNUE)に年次変化が生じた原因を解明するために、屋外で、光飽和・CO_2飽和(約1,200 ppmV)での最大光合成速度(Pmax)を測定した。その結果、ホオノキとミズナラでは通常大気CO_2で見られたPNUEの年次間の分離が消え、一本の直線で葉の窒素含量とPmaxとの間には高い正の相関が見られた。直線の傾きから、サワシバの潜在的なPNUEが最も高く、シウリザクラが最も低い傾向がみられた。植物は一般にシュートレベルでも光合成生産量を最大にするように窒素を分配するが[47)]、少なくとも、ここで対象とした４樹種のPNUEには種固有の値が存在することが示唆された。

さらに、LMAと葉の面積当たりの窒素含量には高い正の相関があることを、本稿で対象とした４樹種の幼樹で認めた[20)]。LMA値が高いことは、葉の単位面積当たりに光合成関連の器官が多く含まれることを意味し、窒素含量が高いだけではなく、葉緑体中へのデンプンの集積なども反映される。葉緑体中のデンプン粒はCO_2の拡散の妨げとなることから、葉中のデンプン含量と光合成速度とは負の相関を持つ。開葉時期の乾燥(＝高温)により葉は小型化し、厚くなるのでLMAは増加した[20),48)]。この傾向は、ホオノキで明瞭に見られ、葉中でのCO_2の拡散がPNUEの年次間差を生んでいることが示唆された。後述するが、葉の中における葉緑体の配列や窒素の分配の仕方が光合成機能に大きな効果を持つことが予測される[49),50)]。

最近、非破壊で継続的に面積当たりの窒素含量を追跡できる携帯機器が開発された(AgriExpert、PPW-3000、佐竹製作所、広島)。この機種は、これまで広く利用されているクロロフィル計測装置(SPAD-501、KONICA MINOLTA この値自体がクロロフィル量を代表する数値として利用される)と基本原理は同じであるが、検出のための波長が異なる。すなわち、560 nm は葉の反射と透過に関する波長であり、カロチノイドやキサントフィルの吸収を代表する。660 nm はクロロフィルの吸収[50)]、900 nmは主にメチル基を持つタンパク質の吸収、そして950 nmは水の吸収に関連する既定条件を得る波長である[51)]。同一葉を継続して迅速に測定でき、樹冠全体の光順化などが測定できることから、更なる有効利用が期待される。

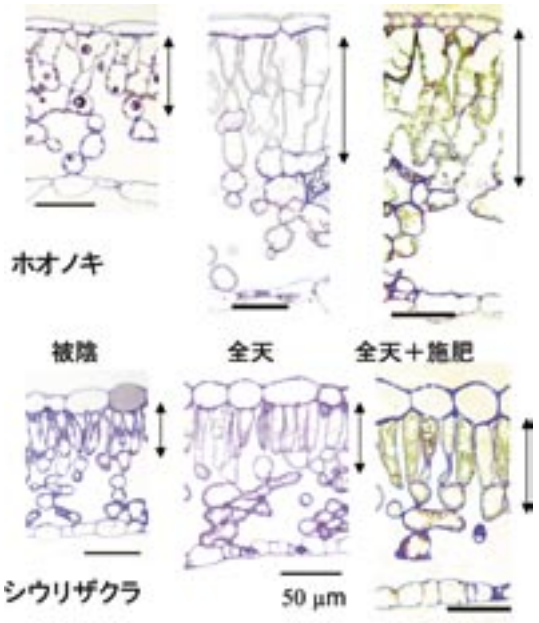

図９　葉の解剖切片の一例.
ホオノキとシウリザクラ(左：上層木疎開初年度，右：伐採2年目で窒素付加処理)．縦矢印は柵状組織部を示す.

４．まとめ－落葉広葉樹の窒素利用特性－

葉の窒素含量と光合成速度の間には、植物種によって多少の違いはあるものの、正の高い相関関係がある[46)]。そこで、本研究で対象にした樹冠樹７種と林床に生育する落葉広葉樹の稚樹４種について、葉の窒素含量とPsatとの関係を調べた(図10)。樹冠樹の葉部(Crown：樹冠)は個葉サイズが大きく、日当たりの良い陽樹冠と日陰になる陰樹冠に分かれる。多くの草本植物にとって、葉の光環境の良好な部分へ窒素を分配する傾向がある[46)]。しかし、遷移後期種に多く見られる一斉開葉型の樹種では、樹冠先端部の方から老化が進行し、窒素量が少なく光合成速度も低い傾向がある[33),52),53)]。稚樹の成長特性から、ギャップ依存種・遷移中後期種と遷移後期種に大別され、葉の光学的構造も遷移系列を反映して大きく異なる[54),55)]。前者では直達光が当たる葉ではやや厚く、日陰では薄くなる傾向があるが、後者では直達光の当たる環境でも葉は薄い傾向がある[22)]。この特性を反映して、葉の窒素含量と光合成速度との関係は、陽樹冠とギャップ依存種・遷移中後期種のグループと陰樹冠と遷移後期種のグ

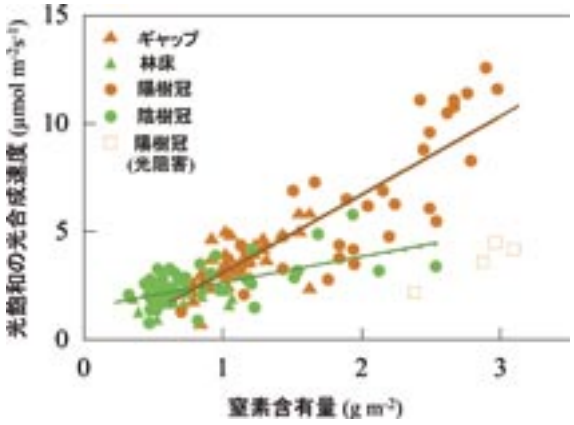

図10　生育光環境に着目した葉の窒素と光飽和の光合成速度（Psat）との関係.
陽樹冠・陰樹冠の測定値はKoike *et al.*（2001），稚樹（ギャップ，林床）の値は Kitaoka and Koike（2004b）を利用した.

ループに大別される。

一般に、窒素は光環境の良い陽樹冠に多く投資されることが、先駆樹種や果樹で見られる[56),57)]。先駆樹種と遷移中後期種を比較すると、後者では窒素利用効率が悪かった。また、葉の厚さは前者が厚く、後者で薄い傾向がある（図９）。ただし、これは落葉広葉樹高木に成り立つ関係であり、常緑樹（広葉樹、針葉樹）では、葉自体が養分の貯蔵器官の役割を持つことから、落葉樹と同様の解釈はできない[11),33)]。例えば、常緑樹では葉の寿命は最低でも１年以上であり、葉の強度を高めるために落葉樹と異なる葉の構造（強度、細胞壁の構造、化学防衛の成分などへの光合成産物の投資が多い）を持つ[58)]。さらに、陽樹冠の中でも樹冠先端部の８月の測定例で見られるが、図10の右下に位置するのは光阻害を受けた材料の陽樹冠での測定結果であり、陰樹冠や遷移後期種と同じグループに属した[34)]。

光、温度など無機環境が季節を通じて大きく変化する冷温帯落葉広葉樹林の構成種は、光合成器官である葉の展開時期と空間配列の仕方に特徴があった。すなわち先駆的樹種では幹に近い部位から順次枝を伸長しながら葉を50～80日間程度かけて展開し、立体的に配列する構造を持つ。また、秋まで樹冠表層に比較的若い葉を保持していた。これに対して遷移後期樹種では、春に一斉に開葉して葉を平面的に配列し、秋には樹冠表層から紅葉が始まった。このため前者では葉層が２～３層になったが（multi-layer）、後者の樹冠は単層になる傾向が強かった（mono-layer）。これらの傾向は、ドイツの「あぜ道」跡地が発達して出来た広葉樹混交林での調査結果でも見られ[8),59)]、遷移後期樹種では弱光を利用できるように葉が重ならないように配置していると考えられる。また、これらは樹種ごとの光要求性の違いを反映すると考えられる。

空中写真や衛星データでは、ギャップ内部や林床に生育する稚樹の成長を推定することは困難であるが、日陰環境や強光ストレスに曝されない場合は、葉の窒素含量から光合成速度は大まかには推定できることが示唆された。さらに、これらの結果は、光合成速度は単に葉に窒素がどれだけ含まれるかではなく、どの様に分配されるか、また、分配された窒素が細胞内器官において正常に活動できるかどうかに依存することを示唆する。従って、広葉樹混交林の大まかな光合成機能は、上層樹冠を構成する樹木の窒素含量から推定可能であり、稚樹を中心に開葉時の乾燥が葉の構造を変化させることで大きな年次間差を生じる事があり、それは林床に生育するギャップ依存種では明確なことが解明された。

本研究費は、主に、科学技術振興調整費（グローバルマッピング－炭素循環）、農林水産技術会議研究費と科学研究補助金（基盤研究費Ｂ）の支援による。

参考文献

１）Ehelinger J. R. and C. B. Field（1993）Scaling physiological processes- Leaf to globe-, Academic Press, 388p.
２）Holbrook, N. M. and C. P. Lund（1995）Photosynthesis in forest canopies. *In*: *Forest canopies*, Margaret, D. *et al.* eds., Academic Press, San Diego, pp. 411-430.
３）Wofsy, S. C., M. L. Goulden, J. W. Munger, S.M. Fan, P. S. Bakwin, B. C. Daube, S. L. Bassow and F. A. Bazzaz（1993）Net exchange of CO_2 in a mid-latitude forest. *Science*, 260, 1314-1317.
４）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.
５）Koike, T., M. Kitao, Y. Maruyama, S. Mori and T.T. Lei（2001）Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiol.*, 21, 951-958.
６）Saeki, T.（1959）Variation of photosynthetic activity with aging of leaves and total photosynthesis in a plant community. *Bot. Mag. Tokyo*, 72, 404-408.
７）Bassow, S. L. and F. A. Bazzaz（1998）How environmental conditions affect canopy leaf-level

photosynthesis in four deciduous tree species. *Ecology*, 79, 2660-2675.

8）Bazzaz, F. A.(1996) Plants in changing environments. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 320p.

8）Lambers, H., F. S. Chapin III and T. L. Pons(1998) Plant physiological ecology. Springer-Verlag, New York, 540p.

9）Field, C. B. and H. A. Mooney(1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *In*: T.J. Givnish, eds., *On the economy of form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, 25-55.

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

11）Schoettle, A.W. and W.K. Smith(1999) Interrelationships among light, photosynthesis and nitrogen in the crown of mature *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Tree Physiol.*, 19, 13-22.

12）Osmond, C. B., O. Bjorkman and D. J. Anderson (1980) *Physiological processes in plant ecology. Synthesis* with *Atriplex*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 468p.

13）Kimura, K., A. Ishida, A. Uemura, S. Matsumoto and I. Terashima(1998) Effects of current-year and previous-year PPFDs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica*. *Tree Physiol.*, 18, 459-466.

14）Parker, G. G.(1995) Structure and microclimate of forest canopies. *In*: Margaret, D. *et al.* eds., *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, pp. 73-106.

15）広見 徹・二宮生夫・小池孝良・荻野和彦 (1999)サラワク熱帯雨林におけるフタバガキ科林冠構成樹種の不均質な気孔開閉による蒸散速度の調節．日生態学会，49, 83-90.

16）Kitaoka, S., Y. Kitahashi, K. Shimizu, T. Hiura, and T. Koike(2001) Canopy photosynthesis and transpiration in deciduous trees with special references stomatal and non-stomatal regulation. *Proc. Canopy biology in Tropical Rain Forests.,* 108-11.

17）Waring, R. H., B. E. Law, M. L. Goulden, S. L. Bassow, R. W. McCreight, S. C. Wofsy and F. A. Bazzaz(1995) Scaling gross ecosystem production at Harvard Forest with remote sensing: a comparison of estimates from a constrained quantum-use efficiency model and eddy correlation. *Plant Cell Environ.*, 18, 1201-1213.

18）中路達郎・武田知己・向井 譲・小池孝良・小熊宏之・藤沼康実(2003)カラマツ針葉の光合成活性と分光反射指標の関係．日林誌，85, 205-213.

19）Kitaoka, S. and T. Koike(2004) Invasion of broadleaf tree species into a larch plantation; Seasonal light environment, photosynthesis, and nitrogen allocation. Physiol. Plant., 121:604-611.

20）Kitaoka, S. and T. Koike(2004b) Seasonal and year-to-year variation in light use and nitrogen use of four deciduous broad-leaved tree seedlings invading larch plantations. *Tree phyaiol.* (in press)

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

22）Koike, T. (1986) Photosynthetic responses to light intensity of deciduous broad-leaved tree seedlings raised under various artificial shade. *Environ. Cont. Biol.*, 24, 51-58.

23）Barnes, J. D., L. Balaguer, E. Manique, S. Elvira and A.W. Davison(1992) A reappraisal of use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. *Environ. Exp. Bot*., 32, 85-100.

24）Shinano, T., T. T. Lei, T. Kawanukai, M.T. Inoue, T. Koike and T. Tadano(1996) Dimethylsulfoxide method for the extraction of chlorophylls a and b from the leaves of wheat, field bean, dwarf bamboo, and oak. *Photosynthetica*, 32, 409-415.

25）Boardman, N. K.(1977) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 355-377.

26）Makino, A., T. Mae and K. Ohira(1988) Differences between wheat and rice in the enzymic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase / oxygenase and the relationship to photosynthetic gas exchange. *Planta.*, 174:30-38.

27）Evans, J.R. and J.R. Seemann(1989) The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: cost, consequences and control. *In*: W.R. Bribs, ed., *Photosynthesis*. Alan R Liss, New York. U.S. 171-203.

28）Hikosaka, K. and I. Terashima(1995) A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant Cell Environ.*, 18, 605-618.

29）Niinemets, U and J.D. Tenhunen(1997) A model

separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ.*, 20, 845-866.

30) Farquhar, G.D., S. von Caemmerer and J.A. Berry (1980) A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C3 species. *Planta.*, 149, 78-90.

31) von Caemmerer, S., J.R. Evans, G.S. Hudson and T.J. Andrews (1994) The kinetics of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in vivo inferred from measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. *Planta.*, 195, 88-97.

32) Wang W, M. Kayama, S. Kitaoka, M. Osaki and T. Koike (2001) Photosynthetic characteristics of *Sasa senanensis* grown under low nitrogen, potassium and phosphorus nutrient conditions. *Bamboo Jour.*, 18, 23-36.

33) Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin and W. D. Bowman (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955-1969.

34) Reich, P. B., T. Koike, S. T. Gower and A. W. Schoettle (1995) Causes and Consequences of variation in conifer leaf life-span. *In*: W. K. Smith and T. M. Hinckley. eds., *Ecophysiology of coniferous forests.,* Academic Press, New York, 225-254.

35) Koike, T. (2004) Autumn coloration, carbon acquisition, and leaf senescence. *In*: L.D. Noodén, ed., *Plant Cell Death Processes.* Elsevier-Academic Press. Amsterdam, San Diego., 245-258.

36) Bassow, S. L. and F. A. Bazzaz (1997) Intra- and inter-specific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. *Oecologia.*, 109, 507-515.

37) Elias, P., I. Kratochvilova, D. Janous, M. Marek and E. Masarovicova (1989) Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oak-hornbeam forest. I. Stand microclimate. *Trees*, 4, 227-233.

38) Kull, O. and B. Kruijt (1999) Acclimation of photosynthesis to light: a mechanistic approach. *Func. Ecol.*, 13, 24-36.

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

40) Elias, P. and E. Masarovicova (1980) Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeam forest. 3. Trees. *Photosynthetica*, 14, 604-610.

41) Larcher, W. (2003) *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups* (4th ed.). Springer, Berlin, 513p.

42) Long, S. P., S. Humphries and P. G. Falkowski (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 45, 633-662.

43) Kitao, M., T. T. Lei, T. Koike, H. Tobita and Y. Maruyama (2000) Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ.,* 23, 81-89.

44) Schulze, E.D. and A.E. Hall (1982) Stomatal responses, water loss and CO_2 assimilation rates of plants in contrasting environments. *In*: *Encyclopedia of plant Physiology, NS, Vol. 12B*, Springer Verlag, Heidelberg, 181-230.

45) Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.*, 61, 2133-2139.

46) Evans, J. R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia.*, 78, 9-19.

47) Evans, J. R. and H. Poorter (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.

48) Biscoe, P. V. and J. H. Gallagher (1977) Weather, dry matter production and yield. *In*: Landsberg, J. J. and C.V. eds., Cutting, *Environmental Effects on Crop Physiology.* Academic Press, New York, pp 75-100.

49) Tichá, I. (1985) Ontogeny of leaf morphology and anatomy. *In*: Z. Šesták., ed., *Photosynthesis during leaf development.* Kluwer Academic Press, New York, 16-74.

50) Šesták, Z. (1985) *Photosynthesis during leaf development.* Kluwer (Academia) Publisher, Prague.

51) Ichie, T., Y. Kitahashi, S. Matsuki, Y. Maruyama, and T. Koike (2002) The use of a portable non-destructive type nitrogen meter for leaves of woody plants in field studies. *Photosynthetica*, 40, 289-292.

52) Field, C. B. (1983) Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia.*, 56, 341-347.

53) Koike, T. (1990) Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiol.*, 7, 21-32.

54) Koike, T., S. Kitaoka, T. Ichie, T.T. Lei and M. Kitao (2004) Photosynthetic characteristics of mixed broadleaf forests from leaf to stand. *In*: M. Shiomi and H. Kawahata, eds., *Global Environmental Change in the Ocean and on land.* Terrapub/Tokyo. (in press)

55) Lei, T. T., R. Tabuchi, M. Kitao and T. Koike (1996) The functional relationship between chlorophyll content, leaf reflectance, and light capturing efficiency of Japanese forest species under natural shade and open light regimes. *Physiol. Plant.*, 79, 411-418.

56) DeJong, T. M., K.R. Day and R. S. Johnson (1989) Partitioning of leaf nitrogen within canopy light exposure and nitrogen availability in peach (*Prunus persica*). *Trees*, 3, 89-95.

57) LeRoux, X., H. Sinoquet and M.Vandame (1999) Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. *Tree Physiol.,* 19, 181-188.

58) Terashima, I., S. Miyazawa and Y.T. Hanba (2001) Why are sun leaves thicker than shade leaves? - Consideration based on analyses of CO_2 diffusion in the leaf- *Jour. Plant Res.*, 114, 93-105.

59) Küppers. M. (1989) Ecological significance of aboveground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationship. *Trend in Ecology and Evolution (TREE)*, 4, 375-379.

（受付2004年３月29日、受理2004年６月13日）