

ケヤキ，イチイガシの陽樹冠，陰樹冠における光合成速度

二宮生夫*・荻野和彦*

Photosynthetic rate of Sun and Shade Leaves in the Crown of
Zelkova serrata and *Quercus gilva*

Ikuo NINOMIYA* and Kazuhiko OGINO*

Summary: To analyze the process of dry matter production *in situ*, the photosynthetic rate of sun and shade leaves in the crown of *Zelkova serrata* and *Quercus gilva* planted on the campus of College of Agriculture, Ehime University was studied. For measurement, the field measurement system installed temperature controlled assimilation chamber was adopted. The daily course of the photosynthetic rate, the photosynthetic responses to light and temperature, and the seasonal change in daily surplus production of sun and shade leaves of each species were summarized as follows;

1. The photosynthetic rate of sun leaves on clear days reached compensation value during throughout most of the day. The day time depression in the photosynthetic rate, which may have been caused by a high temperature, was observed.
2. The photosynthetic rate decreased considerably in mid-summer during 2-3-week drought. This depression was especially notable in the sun leaves.
3. The compensation point, the saturation point, and the the photosynthetic rate at the saturation point of *Z. serrata* were higher than that of *Q. gilva*. It can be said that *Z. serrata* is a high light utilization-high productivity type species compared to *Q. gilva*.
4. The air temperature at which the maximum photosynthetic rate appeared was higher in *Q. gilva* than in *Z. serrata*. *Q. gilva* may be a higher temperature adapted species than *Z. serrata*.
5. The daily surplus production of *Z. serrata* showed negative values during the few days after leaf flush. The expense of respiration consumption exceeded the dry matter income of photosynthesis during leaf flushing.
6. The daily surplus production of *Q. gilva* appeared to have a notably high value even in autumn and winter. The value of the shade leaf was higher in spring and autumn than in summer.
7. The depression of daily surplus production, which may be caused by dryness, was observed in midsummer. Diameter increment stopped in that season.

* 造林学研究室 Laboratory of Silviculture

要 旨 本報告はケヤキ (*Zelkova serrata*), イチイガシ (*Quercus gilva*) 立木の陽樹冠, 陰樹冠における光合成速度の測定結果を解析したものである。光合成測定は外気温同調型の同化箱を用いて1986年4月に開始し, 日変化, 季節変化, 光合成速度と光条件, 温度条件との関係をしらべた。結果の要点は次のとおりである。

1. 晴天日の陽樹冠ではほとんどの時間光飽和点に達しており, 気温の上昇による光合成速度の日中低下が見られた。
2. 光補償点, 光飽和点, 光飽和点における光合成速度はいずれもケヤキの方が高く, 強光利用型であると考えられる。
3. 最大光合成速度を示す気温はイチイガシの方が高い値を示し, より高温適応型の樹種であることを示した。
4. 夏期には乾燥がつづくとも光合成速度は大きく低下した。その影響は陽樹冠ほど大きく, ケヤキ陽葉では日中でも光合成速度が負値をとることがあった。両樹種とも日剰余生産量が低下し, 直径生長もほぼ停止していた。
5. ケヤキでは開葉後しばらく日剰余生産量が負となり, 開葉時には光合成量より呼吸消費量が高いことを示した。
6. イチイガシでは秋期, 冬期でもかなりの日剰余生産量を示し, 特に陰樹冠では夏期よりも春期, 秋期の方が日積算照度が多く, 高い日剰余生産量を示した。

I はじめに

天然林施業の重要性が注目されるなか, 天然林を構成する樹種の生理生態的特性の解明がせまられている。樹木の光合成は物質生産課程の根幹をなすものであり, 樹木の生理生態に関する極めて重要な研究課題である。

樹木の潜在的な光合成能力は樹種によって異なり, また同じ樹種でも生育場所の環境に適応して変化する。これまで樹木の光合成研究は切り枝を材料として, 人工条件下での潜在的な光合成能力の解明が中心であった。(BOYSEN-JENSEN, 1932; 楠元, 1963; NOMOTO, 1969; HOZUMI & KIRATA, 1970; HAGIHARA & HOZUMI, 1977; HASIMOTO & SUZAKI, 1979; 田淵ほか, 1981; 松本・根岸, 1982; KOIKE & SAKAGAMI, 1985)。しかし, 林内に生育する立木の光合成速度は, 樹木自身もっている潜在的な光合成能力と, 環境との複合によって決定される。樹木の光合成速度を最大限に利用するためには, 立木状態にある樹木が, 自然条件下でその光合成能力をどのように発揮しているかを明らかにする必要がある。

ここでは, 立木状態にあるケヤキ, イチイガシについて, 外気温同調型の同化箱を用いた測定法によって光合成速度を測定し, 光合成速度と光・温度等の環境要因との関係を調べ, 自然環境下における光合成能力の, 樹種および陰葉, 陽葉による特性を明らかにすることを目的とする。

実験ならびにデータ処理に協力をえた造林学研究室の谷山 徹君にお礼もうしあげる。研究費の一部は文部省科学研究費補助金 (No.61760129) によった。

II 材料と方法

測定対象としたのは愛媛大学農学部構内に生育するケヤキ (*Zelkova serrata*), 樹高6.8m, 胸高直径5.7cm(1986年4月現在)とイチイガシ(*Quercus gilva*), 樹高7.8m, 胸高直径11.7cm (1986年4月)である。ケヤキは地上高4.6mと1.2mで, イチイガシは5.3mと1.7mでそれぞれ陽樹冠, 陰樹冠の光合成速度の測定をおこなった。

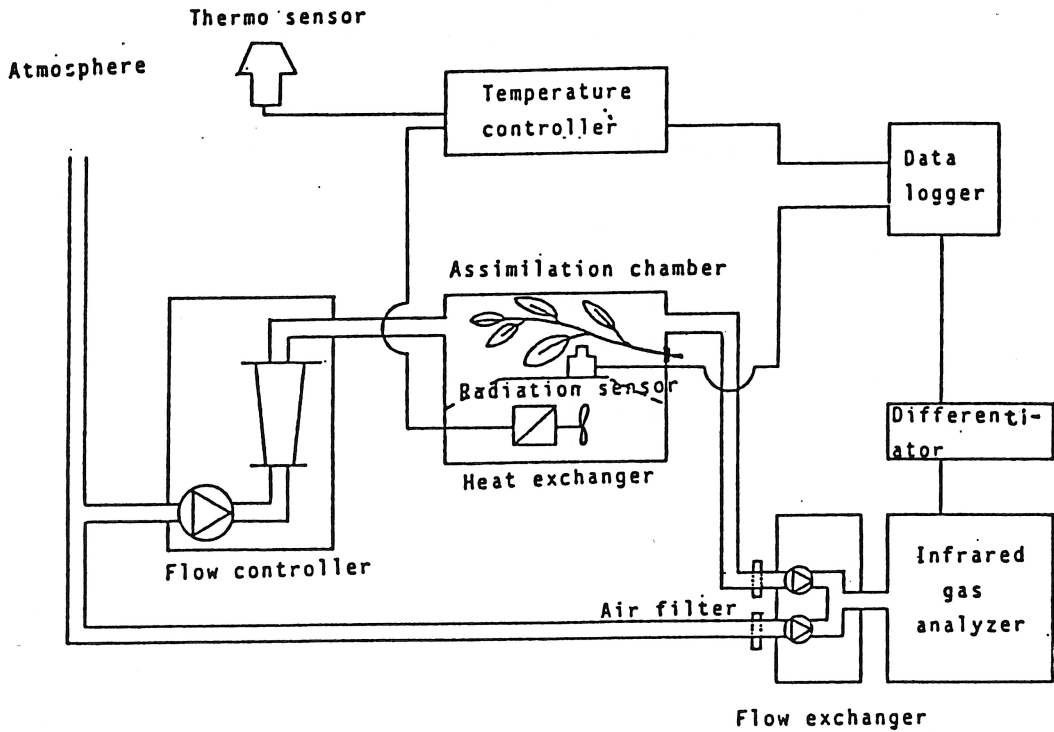


図-1. 光合成測定装置の系統図

Fig. 1. System diagram of photosynthesis measurement

光合成速度の測定は外気温同調型の同化箱 (MC-A3W, 小糸工業) と赤外線ガス分析計 (ASSA 1610, 日立一堀場) による通気法 (松本ほか, 1982) によった (図-1)。同化箱は容量3リットルで、ファンと熱交換機により同化箱内の気温を外気温と同調させることができる。この同化箱に自然の着生状態に近い状態で測定対象の葉を入れ、同化箱になるべく近い場所からとり入れた外気を一定の流量で通気した。同化箱前後の二酸化炭素濃度を赤外線ガス分析器により測定し、その濃度差から次の式により光合成速度を求めた。なおここで扱う光合成速度は二酸化炭素とりこみ速度、すなわちみかけの光合成速度を示す。

$$P = \frac{44}{22.4} 10^3 \frac{C_1 - C_2}{10^6} 60 Q \frac{273}{273 + T} \frac{100}{L_A} \quad (1)$$

P : 光合成速度 [mg CO₂/ dm² · hr]

C_1 : 同化箱入口の二酸化炭素濃度 [ppm]

C_2 : 同化箱出口の二酸化炭素濃度 [ppm]

Q : 通気量 [ℓ/ min]

T : 気温 [°C]

L_A : 葉面積 [cm²]

通気量および葉面積は同化箱前後の二酸化炭素濃度差が30ppmを越えないよう、通気量を1～

表-1. 光合成速度の測定年月日
Table. 1. Date of photosynthesis measurement

	<i>Zelkova serrata</i>	<i>Quercus gilva</i>		
1986	Apr.	1-30		
	May.	1-9	10-26	
	Jun.	5-16, 30	24-29	
	Jul.	1-9	16-28	
	Aug.	11-19	30-31	
	Sep.	19-27	1-10	
	Oct.	30-31	1-4	
	Nov.	1-18, 22-31	11-17	
	Dec.	1-4	30-31	
	1987	Jan.		1-8
		Feb.		27-28
		Mar.		1-4

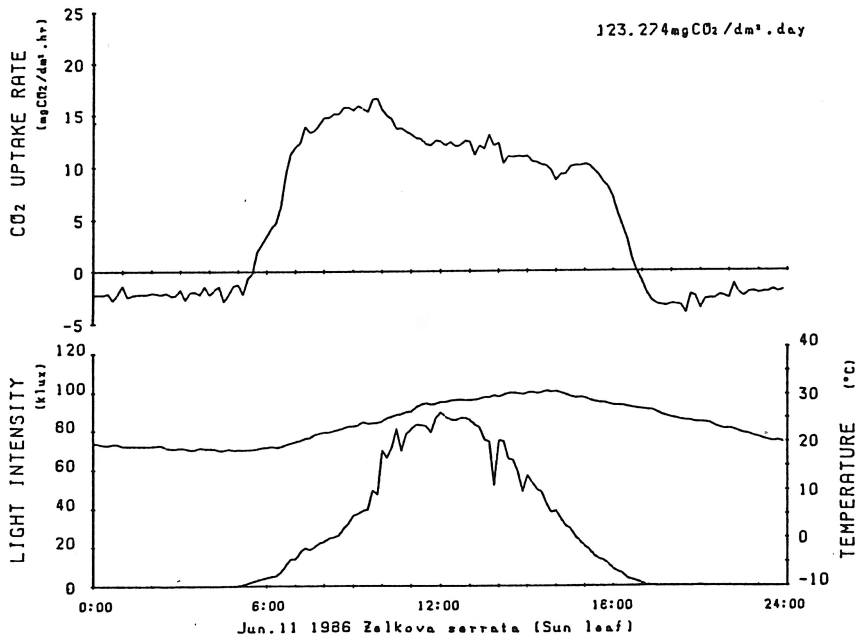


図-2. ケヤキ陽葉の光合成速度の日変化
1986年6月11日測定。

Fig. 2. Diurnal fluctuation in photosynthetic rate of sun leaf of *Zelkova serrata*
Measured on Jun. 11, 1986.

10 l/minに、葉面積を50~115cm²に調整した。

光合成速度測定と同時に、日射量計 (Li-1776 , センサー:Li-200, ライカ社), 照度計 (IKS-15, 小糸工業), サーミスタ温度計 (KZL-64, 宝工業) により同化箱内の日射量, 照度, 気温, 葉温をそれぞれ測定した。

測定はケヤキでは1986年4月に, イチイガンでは1986年5月に開始した (表-1)。また光合成速度と直径生長経過の関係をしらべるため, スチール製の巻尺で一週間毎の胸高直径を測定した。

Ⅲ 結 果

1. 光合成速度の日変化

ケヤキ陽葉の光合成速度の日変化 (1986年6月11日, 快晴) を図-2に示す。光合成速度は日の出直後に光補償点を越え, 照度の増加とともに急激に上昇した。9~10時ごろピークに達し, その後照度が上昇しても光合成速度は上昇しなかった。日中, 気温の上昇とともに光合成速度の低下がみられた。夕刻, 照度の低下とともに光合成速度も低下し, 日没直前に光補償点を下回り光合成速度は負に転じた。この日の日積算照度は576klux・hr/dayであり, 日光合成量は146mg CO₂/day, 夜間呼吸消費量は23mgCO₂/day, 日剰余生産量 (光合成生産量-呼吸消費量) は123.3mgCO₂/dayであった。

同じ日のケヤキ陰葉の光合成速度の日変化を図-3に示す。陽葉と同様に光合成速度の日変化

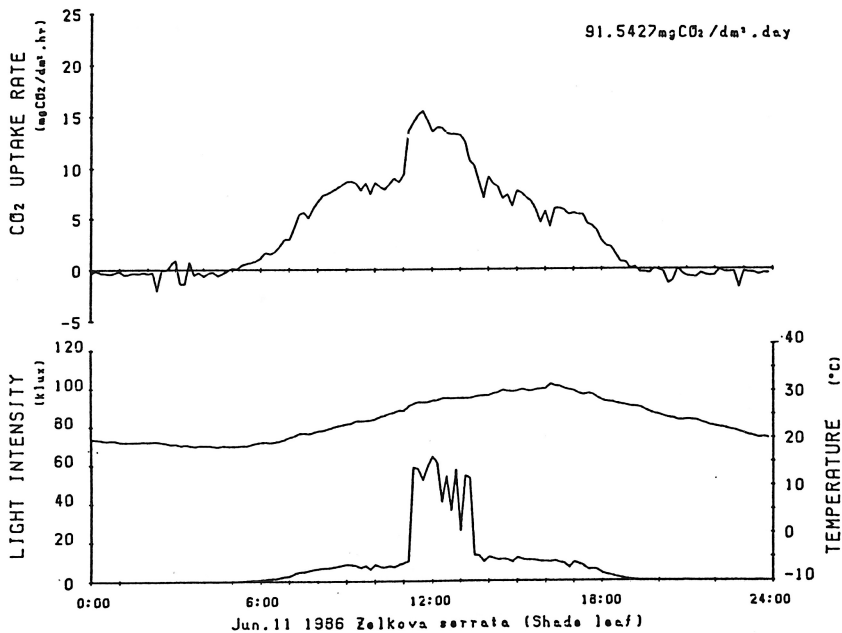


図-3. ケヤキ陰葉の光合成速度の日変化
1986年6月11日測定。

Fig. 3. Diurnal fluctuation in photosynthetic rate of shade leaf of *Zelkova serrata*
Measured on Jun. 11, 1986.

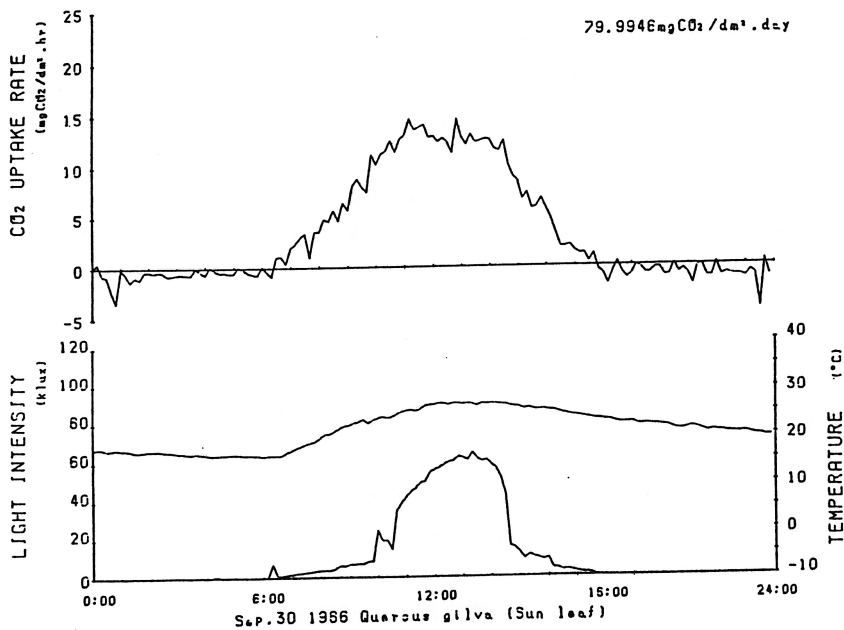


図-4. イチイガン陽葉の光合成速度の日変化
1986年9月30日測定。

Fig. 4. Diurnal fluctuation in photosynthetic rate of sun leaf of *Quercus gilva*
Measured on Sep. 30, 1986.

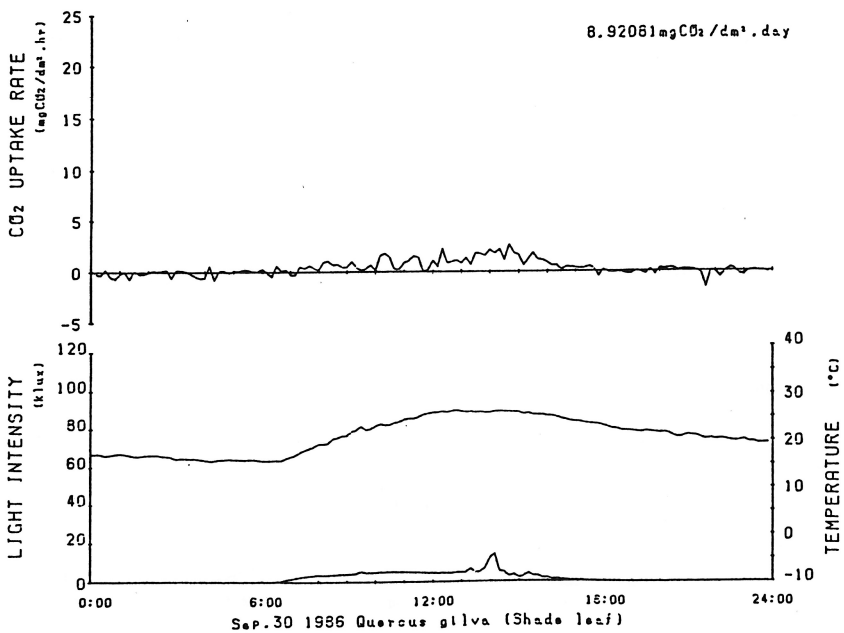


図-5. イチイガン陰葉の光合成速度の日変化
1986年9月30日測定。

Fig. 5. Diurnal fluctuation in photosynthetic rate of shade leaf of *Quercus gilva*
Measured on Sep. 30, 1986.

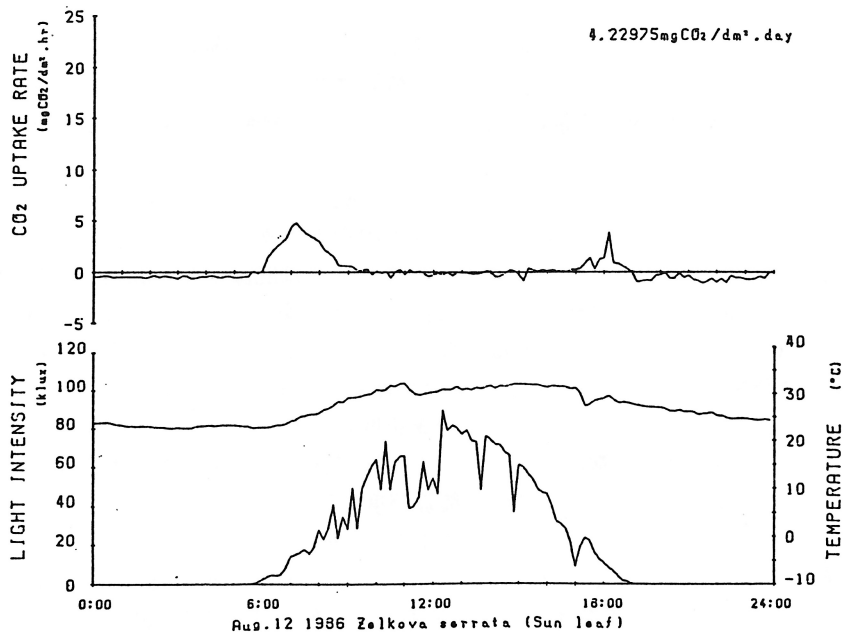


図- 6 . ケヤキ陽葉の光合成速度の日変化
1986年 8 月12日測定。

Fig.6. Diurnal fluctuation in photosynthetic rate of sun leaf of *Zelkova serrata*
Measured on Aug. 12, 1986.

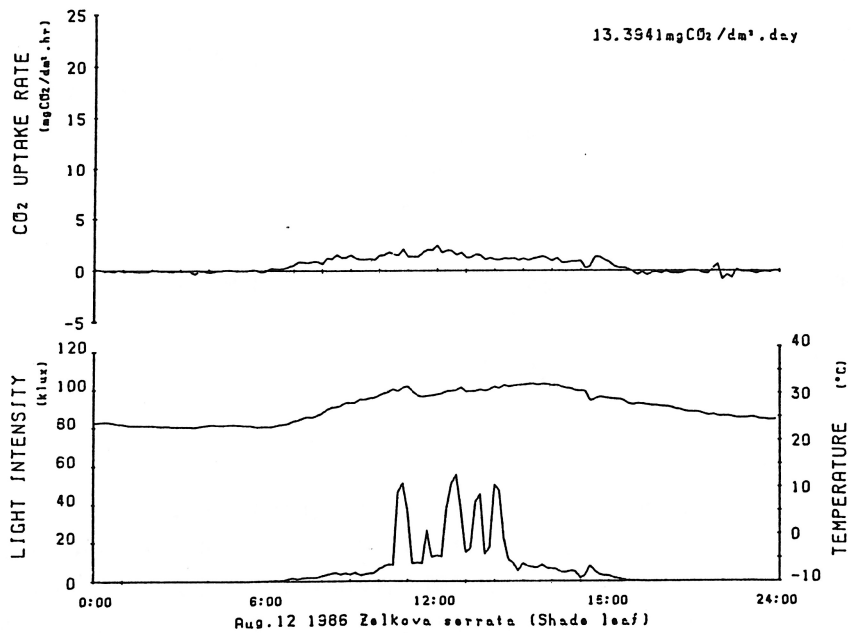


図- 7 . ケヤキ陰葉の光合成速度の日変化
1986年 8 月12日測定。

Fig. 7. Diurnal fluctuation in photosynthetic rate of shade leaf of *Zelkova serrata*
Measured on Aug. 12, 1986.

は照度の日変化と対応しているが、光飽和点に達している時間が陽葉より短く、また日中低下も陽葉にくらべて顕著に現れなかった。この日の日積算照度は $190\text{klux} \cdot \text{hr}/\text{day}$ であり、日光合成量は $95\text{mgCO}_2/\text{day}$ 、夜間呼吸消費量は $4.3\text{mgCO}_2/\text{day}$ 、日剰余生産量は $91\text{mgCO}_2/\text{day}$ であった。

図-4, 5にイチイガシの光合成速度の日変化(1986年9月30日, 快晴)を示す。陽葉では11時ごろピークに達し、その後午後2時ごろまでは光飽和点に達している状態で、日中低下も見られた。日積算照度は $264\text{klux} \cdot \text{hr}/\text{day}$ であり、日光合成量は $88\text{mgCO}_2/\text{day}$ 、夜間呼吸消費量は $8.9\text{mgCO}_2/\text{day}$ 、日剰余生産量は $80\text{mgCO}_2/\text{day}$ であった。陰葉ではほぼ一日中直射光があたらず、散光のみがあたっていた。日積算照度は $45\text{klux} \cdot \text{hr}/\text{day}$ であり、日光合成量は $11\text{mgCO}_2/\text{day}$ 、夜間呼吸消費量は $2.5\text{mgCO}_2/\text{day}$ 、日剰余生産量は $8.9\text{mgCO}_2/\text{day}$ であった。

図-6, 7に1986年8月12日のケヤキの光合成速度の日変化を示す。この測定日まで24日間連続して降水量0の日が続く、非常に乾燥している状態であった。陽葉では光合成速度の低下が著しく、日中でも負の値をとった。この日の日積算照度は $513\text{klux} \cdot \text{hr}/\text{day}$ であったが日剰余生産量は $4.2\text{mgCO}_2/\text{day}$ と少なく、6月11日の値の3.4%であった。陰葉でも同様に光合成速度が低下したが陽葉のように負値をとることはなかった。日積算照度は $150\text{klux} \cdot \text{hr}/\text{day}$ であり、日剰余生産量は $13.4\text{mgCO}_2/\text{day}$ と陽葉より多く、6月11日の陰葉の値の14.6%であった。

2. 光条件, 温度条件と光合成速度

光合成速度の日変化でせみられたように、光合成速度は光、温度に大きな影響をうける。*Intact in situ*での光合成速度を光条件、温度条件との関係から検討するため、ケヤキ陽葉(図-8)、陰葉(図-9)、イチイガシ陽葉(図-10)、陰葉(図-11)について、光合成速度と照度、気温との関係を描いた。

ケヤキ陽葉の結果(図-8)では、照度の上昇とともに光合成速度も上昇するが $20\sim 30\text{klux}$ (8~9時)で光飽和点に達した。10時ごろ光合成速度は最大となり、照度が最大となる正午には光合成速度は低下していた。午後と同じ照度に対して午前より低い光合成速度を示し、照度の日変化に対応する光合成速度は右回りのループを描いた。これに対応する気温との関係も同様に右回りのループを描き、最大光合成速度を示す10時ごろから最高気温の現れる16時ごろまで光合成速度は低下した。

ケヤキ陰葉(図-9)、イチイガシ陽葉(図-10)ではケヤキ陽葉の場合とほぼ同じ軌跡を描いた。イチイガシ陰葉(図-11)では明確なループは描かないが、最高照度、最高気温のところではやはり光合成速度は低下していた。この傾向は他の測定例でも見られるが、晴天の日ほどはっきりとしたループがあらわれた。

3. 光補償点, 光飽和点

光合成速度の日変化では、明方に照度の上昇にともない光合成速度は正の値となり、夕方に照度が低下すると負の値となる。明方と夕方では、夕方の方が高い照度で光合成速度が負となり、夕方の方が補償点が高いことを示した。各月の晴天日の明け方の光補償点を図-12に示す。光補償点は夏に高く、秋から冬にかけて低くなる傾向を示した。陰葉と陽葉の比較では陽葉の方が高く、ケヤキとイチイガシではケヤキの方が高い値を示した。

同じ照度でも光合成速度は午前と午後で異なり、光飽和点は午前の方が高くなった(図-8)。図-13に光合成速度と照度との関係を描いた図から読み取った各月晴天日の午前の光飽和点を示

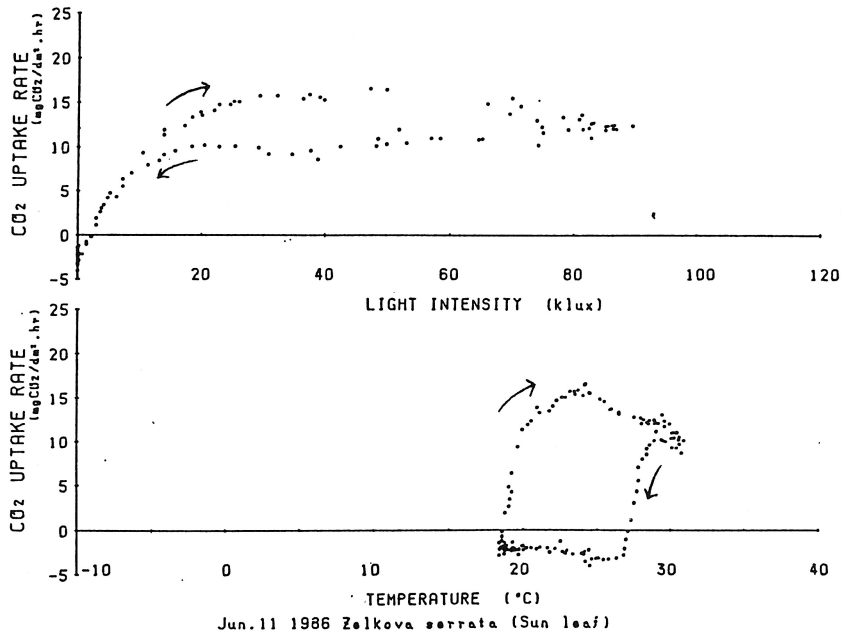


図-8. ケヤキ陽葉の光合成速度と照度，気温との関係
1986年6月11日測定。矢印は時刻の進行を示す。

Fig. 8. Diurnal course of photosynthetic rate with light intensity and air temperature of sun leaf of *Zelkova serrata*

Measured on Jun. 11, 1986. The arrow indicate the progress of the time.

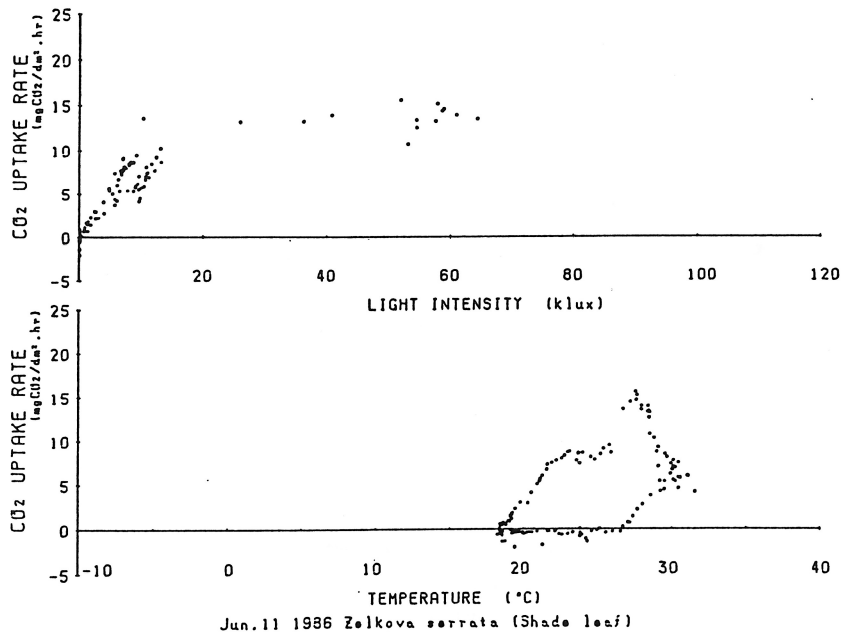


図-9. ケヤキ陰葉の光合成速度と照度，気温との関係
1986年6月11日測定。

Fig. 9. Diurnal course of photosynthetic rate with light intensity and air temperature of shade leaf of *Zelkova serrata*

Measured on Jun. 11, 1986.

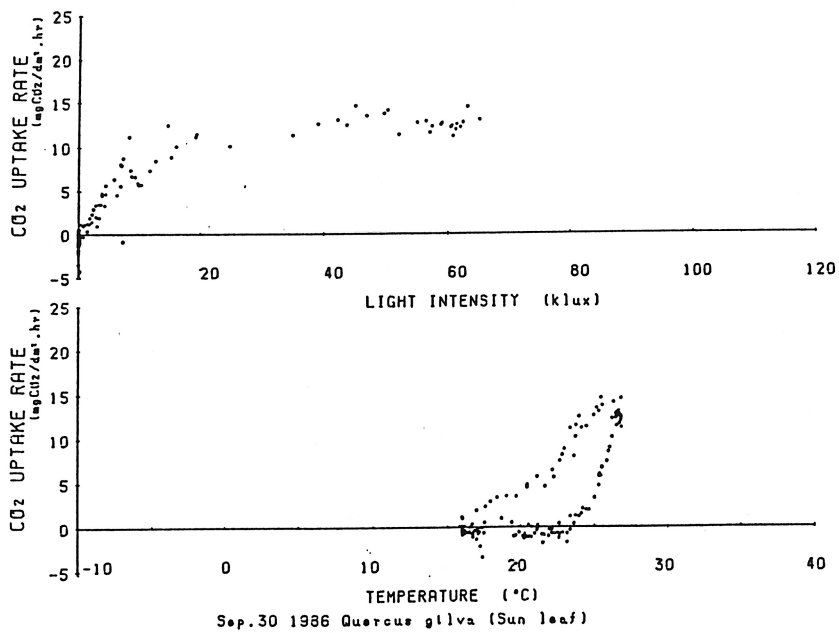


図-10. イチイカガン陽葉の光合成速度と照度，気温との関係
1986年9月30日測定。

Fig. 10. Diurnal course of photosynthetic rate with light intensity and air temperature of sun leaf of *Quercus gilva*
Measured on Sep. 30, 1986.

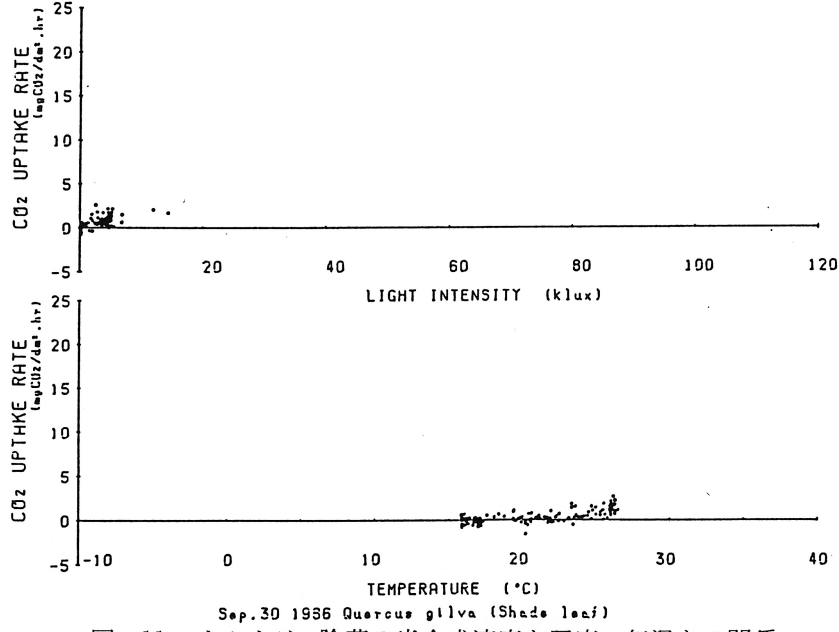


図-11. イチイカガン陰葉の光合成速度と照度，気温との関係
1986年9月30日測定。

Fig. 11. Diurnal course of photosynthetic rate with light intensity and air temperature of shade leaf of *Quercus gilva*
Measured on Sep. 30, 1986.

す。光飽和点は陽葉と陰葉の比較では陽葉の方が高く、ケヤキとイチイガシではケヤキの方が高い値を示した。また光飽和点における光合成速度も陽葉と陰葉では陽葉の方が高く、ケヤキとイチイガシではケヤキの方が高い値を示した（図-14）。

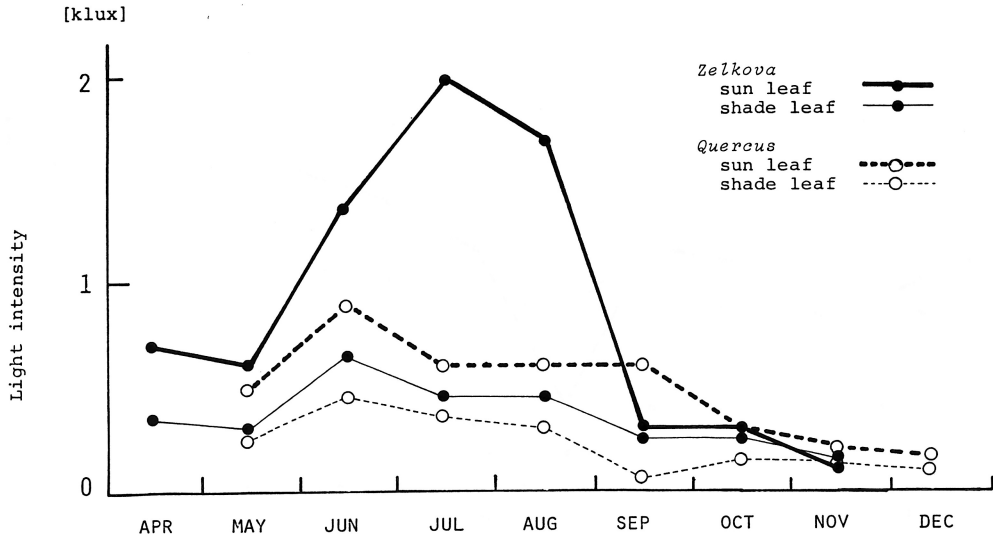


図-12. ケヤキ, イチイガシ陽葉, 陰葉の光補償点
各月の晴天日の光補償点の平均値を示す。

Fig. 12. Light compensation point of sun and shade leaf of *Zelkova serrata* and *Quercus gilva*
Points indicate mean values on clear days in each month.

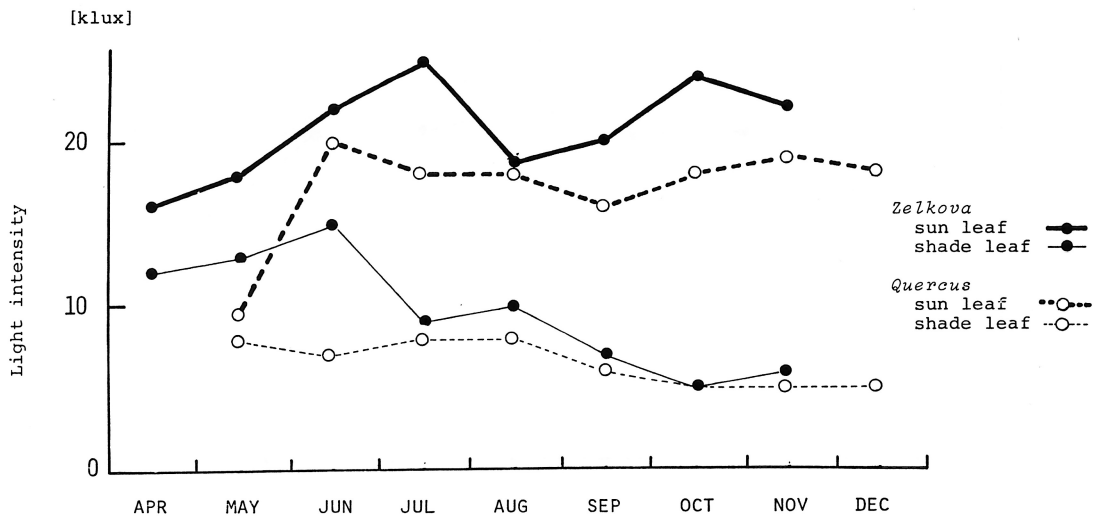


図-13. ケヤキ, イチイガシ陽葉, 陰葉の光飽和点
各月の晴天日の光飽和点の平均値を示す。

Fig. 13. Light saturation point of sun and shade leaf of *Zelkova serrata* and *Quercus gilva*
Points indicate mean values on clear days in each month.

光合成速度と気温との関係（図-8～11）では最大光合成速度を示す気温が存在した。図-15に各月の晴天日に、両樹種の陽葉が最大光合成速度を示した時の気温を示す。最大光合成速度を示す気温は、気温の季節変化と対応しており、春から夏にかけて上昇し、秋から冬に向かって低

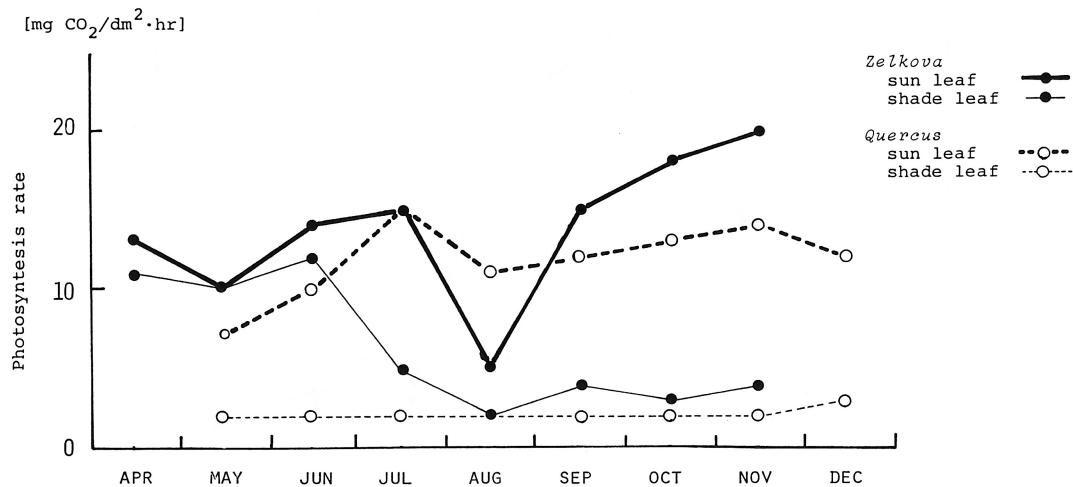


図-14. ケヤキ, イチイガン陽葉, 陰葉の光飽和点の光合成速度各月の晴天日の平均値を示す。

Fig. 14. Photosynthetic rate at the light saturation point of shade leaf of *Zelkova serrata* and *Quercus gilva*

Points indicate mean values on clear days in each month.

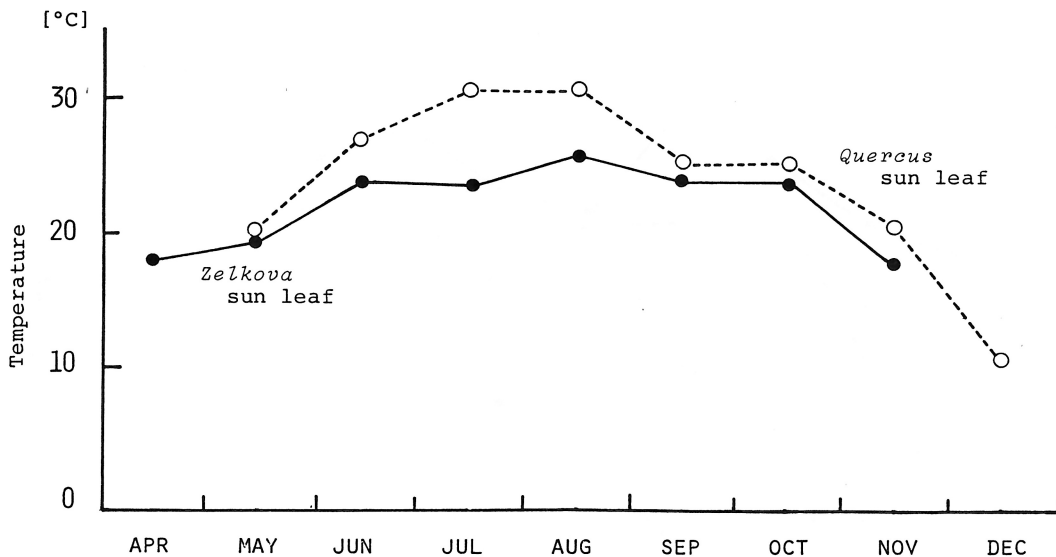


図-15. ケヤキ, イチイガン陽葉の日最大光合成速度を示す気温各月の晴天日の値の平均値を示す。

Fig. 15. Air temperature at daily maximum photosynthetic rate of sun leaf of *Zelkova serrata* and *Quercus gilva*

Points indicate mean values on clear days in each month.

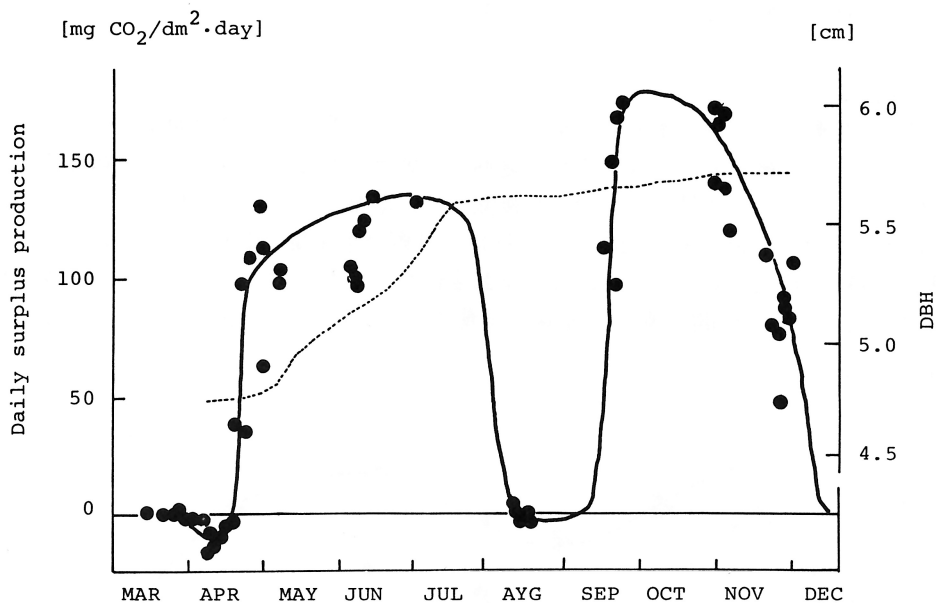


図-16. ケヤキ陽葉の日剰余生産量の季節変化と胸高直径の生長経過
 実線は晴天日の日剰余生産量の季節変化を示し、点線は胸高直径の生長経過を示す。
 Fig. 16. Seasonal changes in daily surplus production of sun leaf and DBH (stem diameter at breast height) of *Zelkova serrata*
 Thick line indicates the surplus production on clear days. Dashed line indicates DBH.

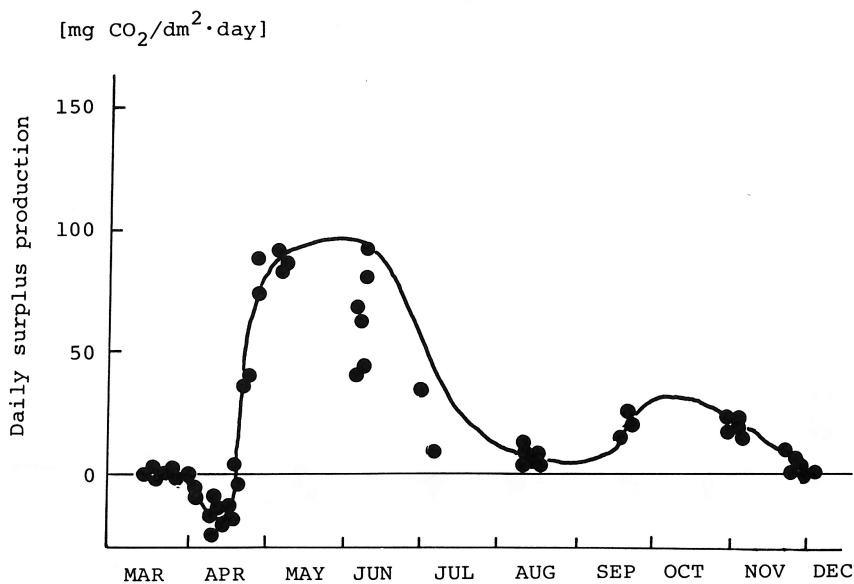


図-17. ケヤキ陰葉の日剰余生産量の季節変化
 実線は晴天日の日剰余生産量の季節変化を示す。
 Fig. 17. Seasonal changes in daily surplus production of shade leaf of *Zelkova serrata*
 Thick line indicates the surplus production on clear days.

くなった。両樹種の比較ではイチイガンの方が常に高い値を示した。

4. 日剰生産量

ケヤキ陽葉の日剰生産量の季節変化を図-16に示す。日剰生産量は開葉直後10日間あまり負の値を示した。その後急激に上昇するが、夏期には乾燥のためとおもわれる大幅な低下を示した。日剰生産量9~10月に最大値を示した後減少し、落葉とともに負に転じた。ケヤキ陰葉では陽葉と同様の季節変化を示すが(図-17), 秋期の日剰生産量は低く、最大値は5~6月に現れた。図中の曲線は晴天日の日剰生産量の季節変化を示したものであるが、この曲線を積分することによりもとめた年間の剰生産量は陽葉で $24.3 \text{ g CO}_2 / \text{dm}^2 \cdot \text{yr}$, 陰葉で 8.59 g

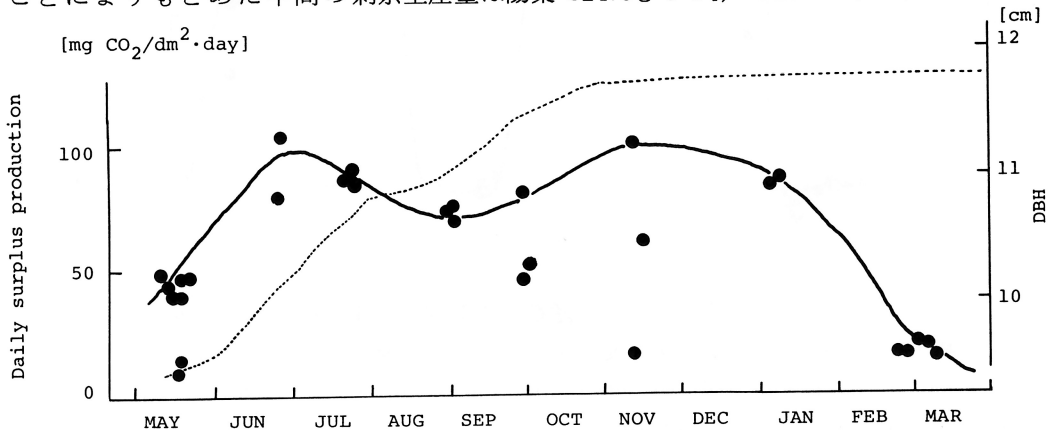


図-18. イチイガン陽葉の日剰生産量の季節変化と胸高直径の生長経過

実線は晴天日の日剰生産量の季節変化を示し、点線は胸高直径の生長経過を示す。

Fig. 18. Seasonal changes in daily surplus production of sun leaf and DBH of *Quercus gilva*. Thick line indicates the surplus production on clear days and dashed line indicates DBH.

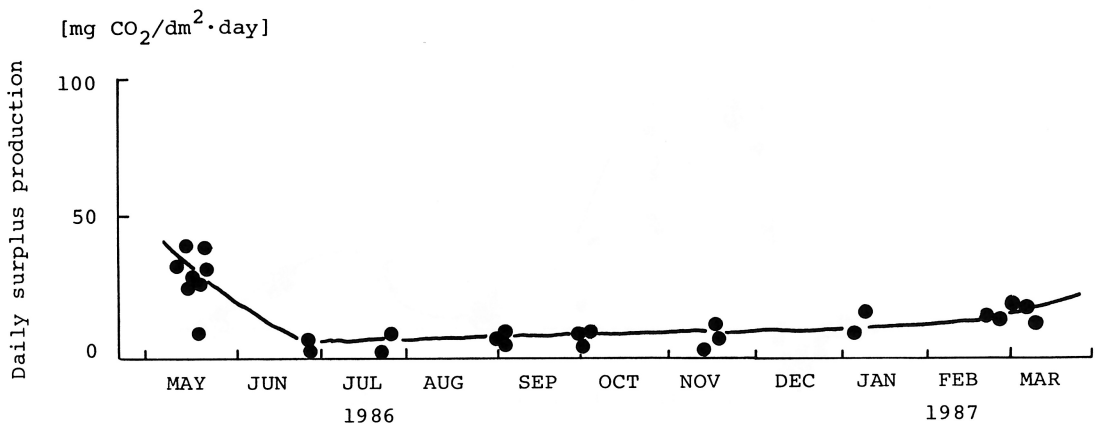


図-19. イチイガン陽葉の日剰生産量の季節変化

実線は晴天日の日剰生産量の季節変化を示す。

Fig. 19. Seasonal changes in daily surplus production of shade leaf of *Zelkova serrata*. Thick line indicates the surplus production on clear days.

$\text{CO}_2/\text{dm}^2 \text{ yr}$ と推定された。

イチイガン陽葉では(図-18)では5月より日剰生産量が徐々に増加するが、夏期にはやはり乾燥のためとおもわれる日剰生産量の低下が見られた。秋期には再び日剰生産量は上昇し、冬期にもかなりの日剰生産量を示した。イチイガン陰葉では日剰生産量は春期、秋期に高く、夏期にはむしろ低い値を示した(図-19)。ケヤキの場合と同様にしてもとめた年剰生産量は陽葉で $24.8 \text{ g CO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{yr}$ 、陰葉で $3.88 \text{ g CO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{yr}$ と推定された。

日剰生産量と胸高直径生長との関係は、5月の日剰生産量増加とともに直径生長がはじまり、夏期の生産力低下時には直径生長もほぼ停止した。秋期には日剰生産量は高い値を示すが、直径はほとんど生長していなかった。

図-20~23に日剰生産量と日積算照度との関係を示す。ケヤキ陽葉では日剰生産量は、8月の乾燥時の大幅な低下を除けば、ほとんどの日で飽和に達しており、春期と秋期にわずかに低下しているだけであった。陰葉では日剰生産量が飽和に達していない日があった。乾燥による低下は陽葉に比べて小さく、また秋期の低下は陽葉にくらべて大きくなった。

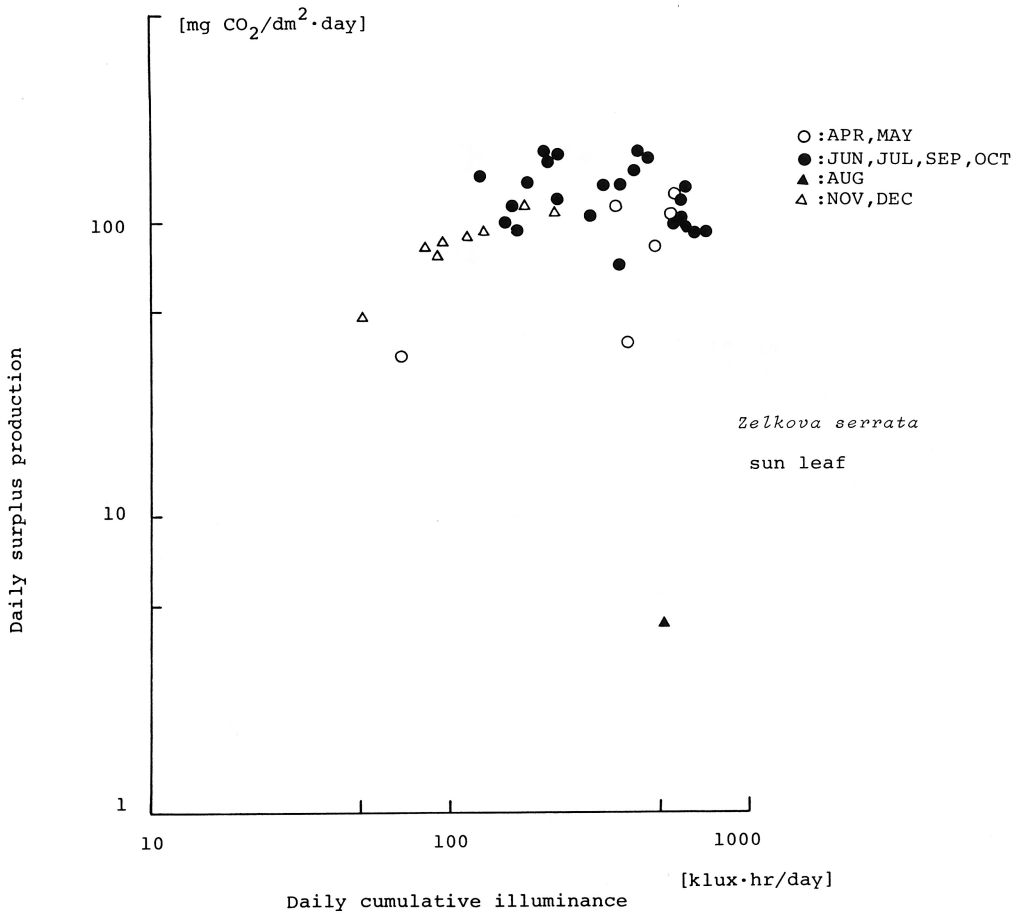


図-20. ケヤキ陽葉の日剰生産量と日積算照度との関係

Fig. 20. Relationship between daily surplus production and daily cumulative illuminance of sun leaf of *Zelkova serrata*

イチイガシ陽葉では飽和に達していない日があり、春期と秋期とくらべると同じ日積算照度でも秋期のほうがかなり高い日剰生産量を示した。陰葉では殆どの日で飽和値に達していなかった。また春期、秋期には日積算照度が高く、これに対応して日剰生産量も高い値を示した。

IV 考 察

1. 光合成速度の日変化

光合成速度は午前中にピークに達し、その後照度が増加しても光合成速度は増加しない。晴天の日の陽葉では日中のほとんどが光飽和点を越え、光合成能力以上の光が照射されている(図-8, 10)。樹木の葉はその着生している環境に適応して、陽葉では陰葉より光飽和点が高く、強光利用型となっているが(LARCHER, 1980)、ケヤキ、イチイガシの場合では、自然条件下の陽樹冠ではそれでも照射された光のわずかな部分しか利用していないといえる。これに大して陰樹冠では光飽和点に達している時間は短く、照射された光を十分に利用している(図-9, 11)。

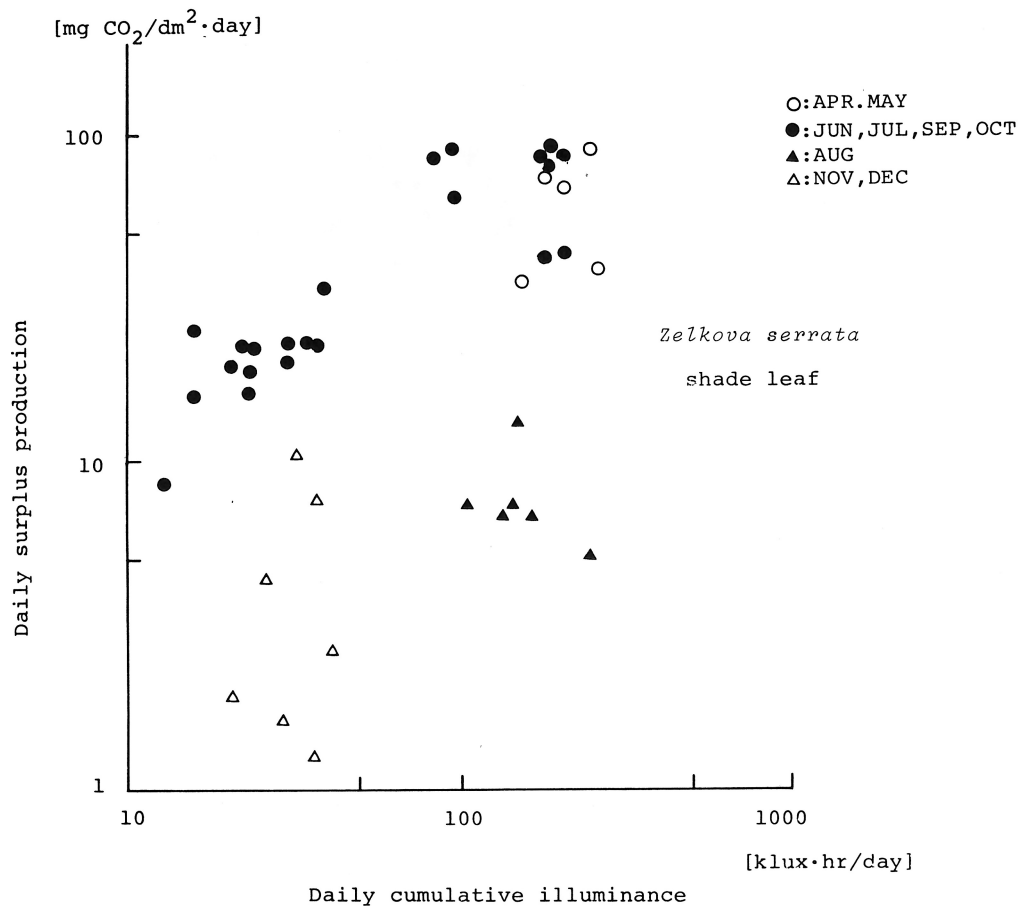


図-21. ケヤキ陰葉の日剰生産量と日積算照度との関係

Fig. 21. Relationship between daily surplus production and daily cumulative illuminance of shade leaf of *Zelkova serrata*

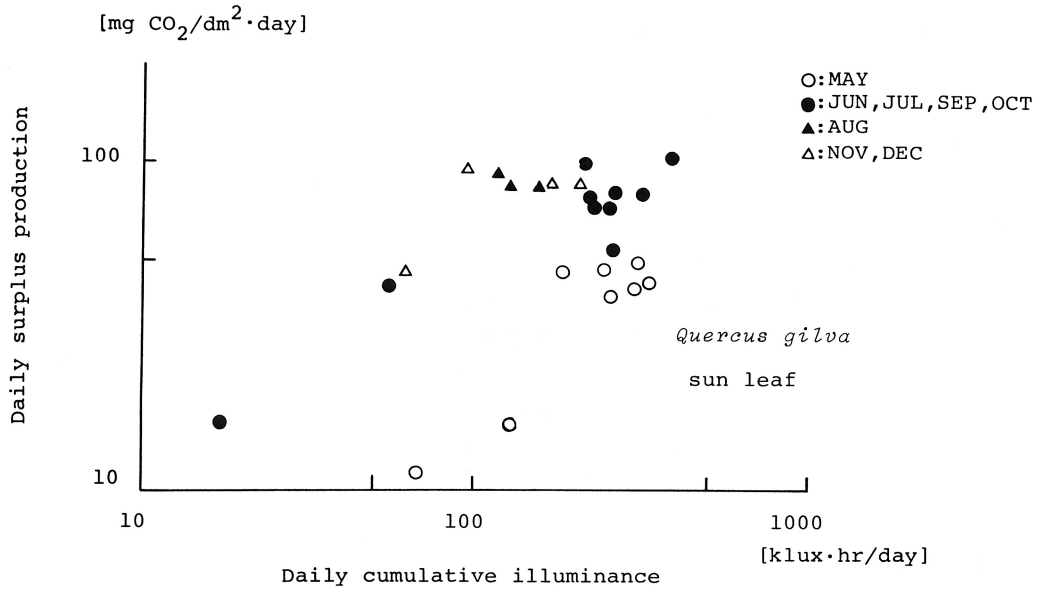


図-22. イチイガン陽葉の日剰生産量と日積算照度との関係

Fig. 22. Relationship between daily surplus production and daily cumulative illuminance of sun leaf of *Quercus gilva*

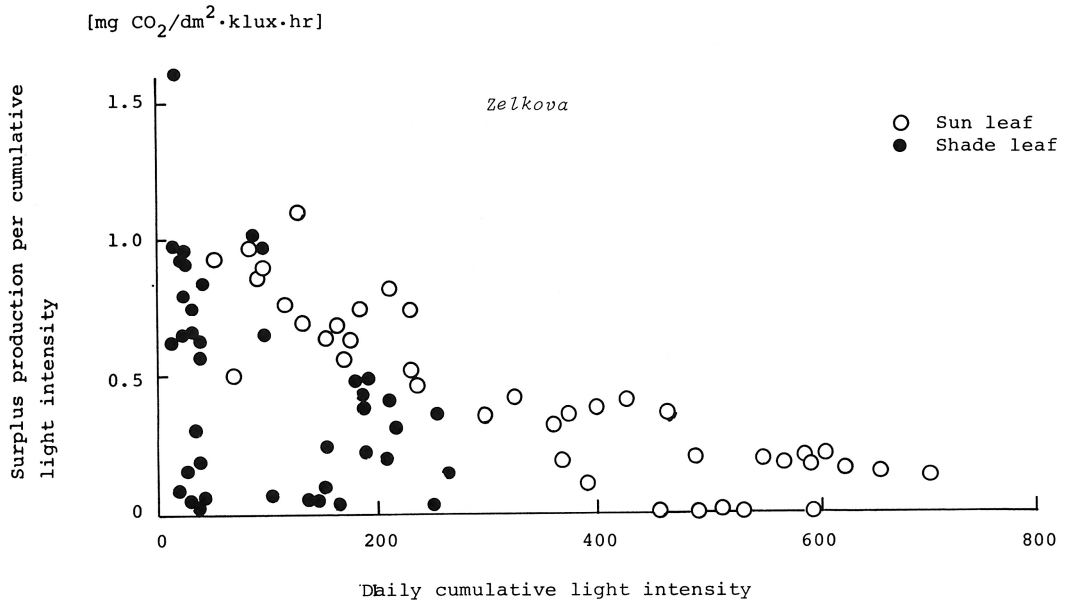


図-23. イチイガン陰葉の日剰生産量と日積算照度との関係

Fig. 23. Relationship between daily surplus production and daily cumulative illuminance of shade leaf of *Quercus gilva*

日中、光合成速度が飽和値に達している状態で気温が上昇すると、光合成速度の低下がみられるが、この理由の一つとして呼吸速度の増加が考えられる。生育温度範囲内では、呼吸速度は温度の上昇とともに増加する(木村・戸塚, 1973)。本実験では二酸化炭素取り込み速度を測定しているので、光飽和の状態では、呼吸速度の上昇が光合成速度の低下となってあらわれる。呼吸速度は光補償点にも影響をあたえる。夕方の光補償点が明け方にくらべて高いのも、夕方の方が気温が高く、呼吸速度が大きいので、より高い照度で光合成速度が負になるためと考えられる。また光補償点が夏に高く、秋から冬にかけて低くなる傾向を示す(図-12) ことにも呼吸速度の増減が関係しているものと考えられる。

乾燥が続くと光合成速度は極端に低下し、その影響は陽葉ほど大きい。土壌から葉に水を供給するためには、重力と通道抵抗に抗して水を移動させなければならない(清水, 1986)。陽樹冠は地上高が高く、重力に抗して水を上昇させるためにはより大きな水ポテンシャルを必要とする。また、根からの距離も長い間その間の通道抵抗も大きくなり、土壌水分欠乏時には必要な水分が十分供給されにくい。陽葉では陰葉にくらべて光条件が有利な反面、水分条件では不利な面があると考えられる。

2. 日剰生産量

日剰生産量と日積算照度との関係では、陽葉では春期、秋期を除いて、ほぼ飽和値に達しているが、陰葉ではほとんどの日で飽和値に達していない。陽葉では葉の光利用能力からみて十分以上の積算照度があるといえよう。日剰生産量と日積算照度との関係をさらに検討するために、単位積算照度あたりの剰生産量と日積算照度との関係を描いた(図-24, 25)。単位積算照度あたりの剰生産量は剰生産の光利用効率と考えられる。単位積算照度あたりの剰生産量は日積算照度が大きいほど低く、光利用効率が悪くなる。陽葉と陰葉の比較では陽葉の方が単位積算照度あたりの剰生産量光利用効率は良いものと考えられる。

乾燥が続いた夏期には剰生産量が低下し、ケヤキ陽葉では低下がないと仮定した時の年剰生産量の7割程度に減少している。また両樹種とも、その間直径生長もほぼ停止しており、夏期に比較的乾燥する瀬戸内地方では、乾燥が生長に及ぼす影響が大きいものと考えられる。

日剰生産量と直径生長の関係をみると、剰生産量が増加する5月に直径生長ははじまり、夏期の剰生産量低下時には直径生長もほぼ停止する。秋期には日剰生産量が高いが直径生長はほとんどない。剰生産量と直径生長の間には様々な中間プロセスが存在し、直接結びつけることはできないが、秋期の剰生産量が、植物体に非構造糖類や脂肪等の貯蔵物質(清水, 1986)として蓄えられ年次の春期の開葉や直径生長のためのソースとなっている(木村・戸塚, 1973)可能性は強い。生育期間のはじまる時点ですでに同化器官が存在し、剰生産能力をもっているイチイガンにおいてもこの傾向は認められた。

3. 光合成速度の樹種特性

両樹種の光合成速度の日変化を比較すると、光補償点、光飽和点ともケヤキの方が高く(図-12, 13)、光飽和点における光合成速度もケヤキの方が高かった(図-14)。樹木の潜在的な光合成能力を光-光合成曲線によって評価する場合、曲線の立ち上がり方が急で比較的低い照度で飽和に達する弱行利用型、飽和に達するのが遅く、飽和時の光合成速度の高い強光利用型、両者の中間的な全光利用型に分けることができる(小池, 1985)。自然条件下の光合成速度ではケヤキの方がイチイガンにくらべてより強光利用型であると考えられる。LARCHER(1980)がまとめたこれまでの報告では、一般に落葉広葉樹のほうが常緑広葉樹より強光利用型である場合が多い。落葉広葉樹は常緑広葉樹に比べて着葉期間が短く、物質生産可能な期間が比較的短期間である。したがっ

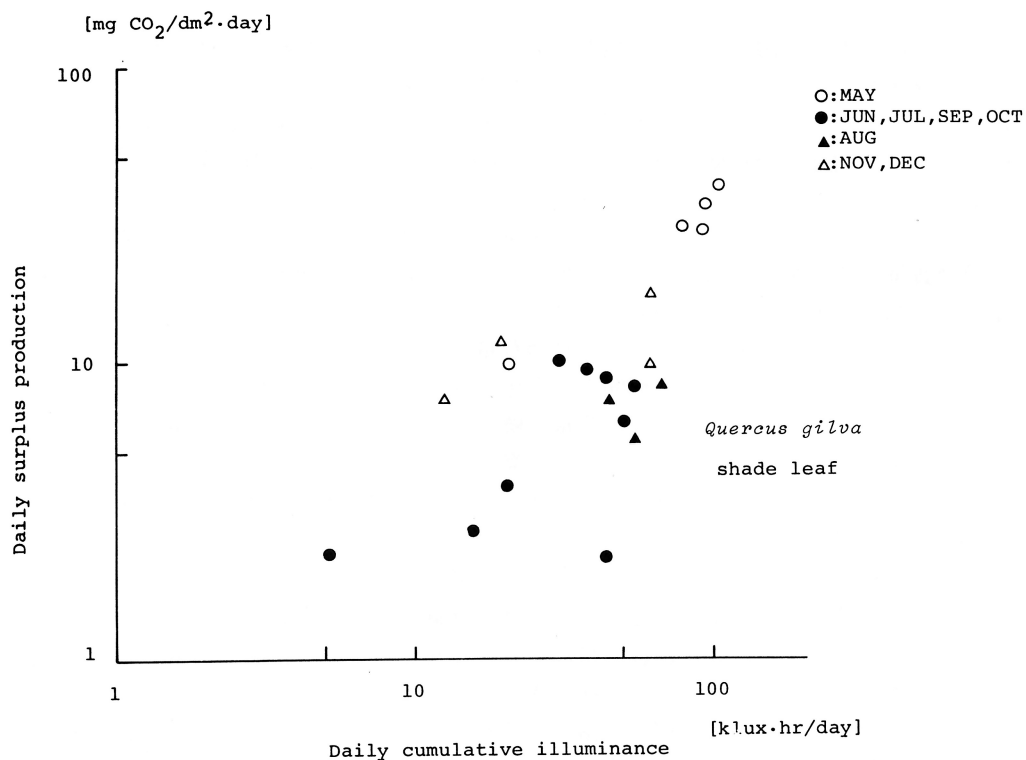


図-24. ケヤキの単位積算照度あたりの剰余生産量と日積算照度との関係

Fig. 24. Relationship between surplus production per cumulative light intensity and daily cumulative light intensity on *Zelkova serrata*

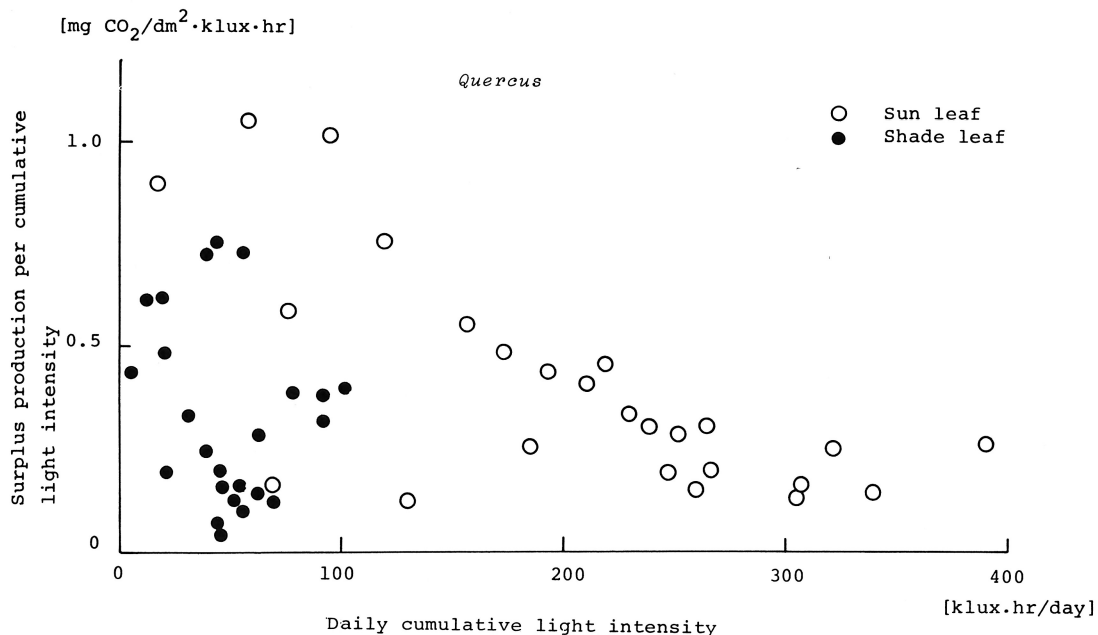


図-25. イチイガシの単位積算照度あたりの剰余生産量と日積算照度との関係

Fig. 25. Relationship between surplus production per cumulative light intensity and daily cumulative light intensity on *Quercus gilva*

て、強光利用型は落葉広葉樹のような生活型をもつものにとっては有利な特徴であると言える。

日最大光合成速度を示す気温はイチイガシの方が高い値を示し（図-15）、光合成適温がより高温域にあるものと考えられる。イチイガシはケヤキに比してより気温の高い地域に分布している（吉良，1971）。両樹種の分布域を決定している要因の一つに光合成能力が関与しているものと考えられる。

ケヤキは4月の開葉後10日間あまり日剰生産量が負となった。ケヤキ陽葉の開葉時の剰生産量と呼吸消費量の変化を図-26に示す。開葉直後に呼吸消費量は増大し、それともなると剰生産量も負の側に増大する。その後数日間は剰生産量の負値の増減は呼吸消費量の増減と一致しており、剰生産量の負値の大部分が呼吸消費量によって占められ、光合成量の影響がほとんどないことを示している。またこの期間の剰生産量の増減が、光合成量と関係のある照度よりも気温と対応していることから呼吸消費量が優占していることがわかる。開葉後10日目ぐらいから剰生産量は上昇しはじめ展開した葉が活発に光合成を開始したことがわかる。その後10日ほどで剰生産量は飽和レベルに達する。開葉開始から十分な光合成能力をもつ成葉に達するまでにはほぼ20日前後を要するものと考えられる。

イチイガシでは秋期，冬期にもかなりの日剰生産量を示した。特に陰葉では林冠がうっぺいする夏期よりも，落葉広葉樹の葉が存在しない春期，秋期の方が日積算照度が高く，日剰生産量も高い値を示した。これらのことは暖温帯に生育する常緑広葉樹の特徴であるかもしれない。

わずか二つの樹種の例ではあるが，天然林を構成している樹種には強い光を利用して高い光合成速度を示し，短期間に剰生産を稼ぐ，落葉広葉樹のケヤキのような樹種と，光合成速度は低いが一年を通して剰生産をおこなう，常緑広葉樹のイチイガシのような樹種があることがわかった。

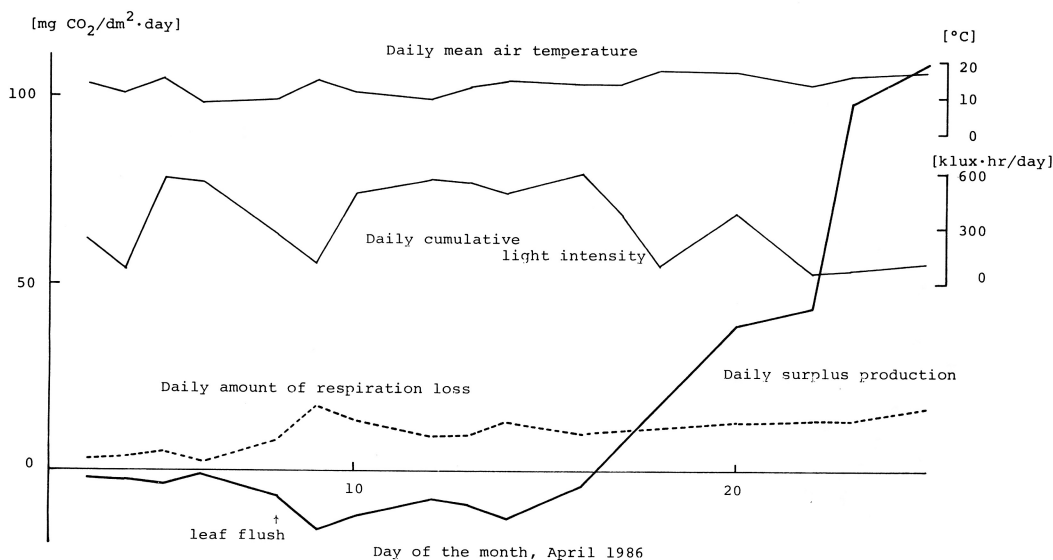


図-26. ケヤキ陽葉の開葉期の日剰生産量と日呼吸消費量

Fig. 26. Daily surplus production and respiratory consumption of sun leaf of *Zelkova serrata* in leaf flush season

引用文献

- 1) BOYSEN-JENSEN, P. : Die Stoffproduction der Pflanzen. 108pp. Gustav Fisher Verlag, Jena, 1932
- 2) HAGIHARA, A. & HOZUMI, K. : Studies on photosynthetic producton and its seasonal chage in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. J. Jap. For. Soc. **59** : 327-337, 1977
- 3) HASIMOTO, R. & SUZAKI, T. : Studies on the response of photosynthesis to light intensity in leaves attached at various positions in tree crowns of *Cryptomeria jaopnica* even-aged stand-Effect of shading and leaf aging . Jap. J. For. Soc. **61** : 193-201, 1979
- 4) HOZUMI, K. & KIRITA, H. : Esitimation of the rate of total photosynthesis in forest canopies. Bot. Mag. Tokyo **83** : 144-151, 1970
- 5) 木村 允・戸塚 績 : 植物の生産過程. 121pp, 共立出版, 東京 1973
- 6) 吉良竜夫 : 日本の森林帯 生態学からみた自然. 105-141 , 河出書房新社, 東京, 1971
- 7) 小池孝良 : 弱い光, 強い光を上手に利用する樹種 - 広葉樹の光合成特性 -. 「天然林を考える」, 116-119 , 札幌営林局, 1985
- 8) KOIKE, T. & SAKAGAMI, Y. : Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of *Betula maximowicziana* and *Betula platyphylla* var. *japonica*. Can. J. For. Res. **15** : 631-635, 1985
- 9) 楠元 司 : 植物群落における植物生産に関する生理生態学的研究. 第八報. 鹿児島地方の沿岸地または高地に生育する常緑広葉樹の光合成並びに呼吸能力. 鹿大教育紀要 **15** : 64-73, 1963
- 10) LARCHER, W. : Physiological Plant Ecology. 303pp, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1980
- 11) 松本陽介・鋤柄直純・角張嘉孝・根岸賢一郎 : 立木の光合成・呼吸の計測システムとブナ林での計測例. 日林誌 **64** : 149-154, 1982
- 12) 松本陽介・根岸賢一郎 : 林内および伐採跡地に生育するシラベ前生稚樹の光合成・呼吸. 日林誌 **64** : 165-176, 1982
- 13) NOMOTO, N. : Primary productivity of beech forest in Japan. Jap. J. Bot. **18** : 385-421, 1969
- 14) 清水 碩 : 植物生理学. 264pp, 裳華房, 東京, 1986
- 15) 田淵降一・荻野和彦・堤 利夫 : スギ状条苗の光環境と光合成. 日林誌 **63** : 287-293, 1981

(1987年 8月31日受理)