

## タイ国乾性常緑林における樹体内の光合成産物の動態に関する研究

米田 令仁\*

## Studies on carbohydrate dynamics on trees in Dry Evergreen Forest, Thailand

Reiji Yoneda\*

**Summary :** In order to manage a forest ecosystem properly, it is important to clarify the ecophysiological characteristic among the trees composing the forest. Light environment within a forest is complex. Under various light condition, it is important to know how the trees in different environment (e.g., canopy and understory) utilize the photosynthates efficiently. In this study, diel carbohydrate dynamics on trees was clarified by analyzing the carbohydrate content and making a compartment model in Dry Evergreen Forest (DEF) in Thailand, where the forest has been highly disturbed by human activities.

Diel carbohydrate dynamics were studied on a canopy-layer species of *Hydnocarpus ilicifolius*. The measurement was conducted in the beginning of dry season in 1997. Leaves, twigs, stems and roots were sampled every 3 hours during a 24-hours period, and contents of sucrose, hexose and starch in all tissues were quantified. The fluctuations of total non-structural carbohydrate (TNC) content in every organ seemed to have a baseline with a few peaks. The minimum values of TNC contents in all organs were around 100 mg g<sup>-1</sup> of DW and they suggested a "baseline" of the fluctuation. The baseline would define a long-term carbohydrate storage in the organ and the peak showed the temporary increment. Three to nine hours after the TNC content reached the peak in the upper organ, the TNC content showed the highest value in the lower organ. The different peak occurrences seemed to reflect the mass carbohydrate movement because the time difference in the peaks reasonably fit with the reported value of translocation rate. The ranges of diel fluctuations were in the range of the seasonal change reported in the past. It was suggested that studies of carbohydrate contents in plants should take this large variation into consideration.

To analyze carbon dynamics between leaves and the other plant parts we developed a compartment model and compared the differences between canopy-layer species and underlayer species. *Hydnocarpus ilicifolius* was selected as a canopy species and *Glycosmis parva* as an underlayer species. Using the model, the carbon export rate was estimated by subtracting the changes in carbohydrate content from carbon gain by photosynthesis during a continuous 24-hour period. The results for *H. ilicifolius* suggested that assimilated carbon was stored as starch in the morning, but released as monosaccharides for the rest of the daytime. Carbon export occurred not only in the night, but also during the day when the light intensity was low for *H. ilicifolius*. In case of *G. parva*, the translocation occurred throughout 24-hour period, with the highest carbon export during periods of sunflecks. Thus, translocation of carbon appeared to occur during night and under low light intensity in both species. Furthermore, accumulated carbohydrate might change its form corresponding to the environmental changes. Our study showed that carbon flow in tree species could be more flexible than has generally been thought and that the dynamics differed largely depended upon the species as has been revealed in *H. ilicifolius* and *G. parva*.

**Key words :** Photosynthate, Translocation, Compartment model, Dry Evergreen Forest, Thailand

**要旨 :** 熱帯林の減少が地球規模の環境問題として注目を集める中、森林の減少が著しいタイにおいても、残された森林を保全し、修復する事が緊急の課題となっている。森林を適切に管理していく上で、個々の樹木種の生態生理的特性を明らかにする必要がある。林内では光環境が目まぐるしく変化する為、いかにして光合成産物を効率よく生産し、分配、利用できるかが、樹木が林内で生存し、生長していくうえで重要となる。本研究ではタイ国乾性常緑林を構成する樹木種について、樹体内の光合成産物の動態を明らかにすることを目的とし、林内に生育する成木について、葉・枝・幹・根の炭水化物濃度の日変化を解析した。更にモデルを用いることにより葉内における光合成産物の動態および葉からの転流速度を解析した。

調査はタイ東部のカオ・アン・ルー・ナイ野生生物保護区でおこなった。同保護区の平均気温は31.3℃で、年降水量は1882mmである。この地域は熱帯モンスーンに属し、5月から10月は雨季、11月から4月にかけて乾季となる。調査をおこなうにあたって、同保護区の乾性常緑林内に50m X 50mの調査区を設定した。調査区内では胸高直径4cm以上の樹木が74種、491本 (1964本/ha) 出現した。

まず樹体内における光合成産物の動態を明らかにする為に、乾性常緑林において、林冠構成種の一つである *Hydnocarpus ilicifolius* (イイギリ科) の葉・枝・幹・根について、スクロース、ヘキソース、澱粉の濃度の日変化を調べた。その結果、非構造炭水化物の全量 (Total Non-structural Carbohydrate; TNC) の濃度変化は、どの器官もベースラインとベースライン上に現れるピークから構成されていた。このベースラインは各器官におけるTNCの季節レベルの貯蔵量であると考えられた。TNC濃度のピークは、葉>枝>幹上部>幹下部>根、のように採集された器官の地上高が低くなるに従って小さくなった。各器官でのTNC濃度のピークはそれぞれ上方の器官のピークから3~9時間遅れて現れた。ピークが上方からの炭水化物の移動によって現れるとした時、求められた炭水化物の移動速度は、枝から幹では0.67~0.98m/hrで、幹から根までは0.40m/hrとなった。この値はこれまで発表された転流速度の範囲内 (0.20~1.25m/hr) にあり、

\* 森林総合研究所海外研究領域海外森林資源保全研究室 (元愛媛大学農学部森林資源生物研究室)

Global Forest Conservation Laboratory, Department of Global Forest Research, Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba 305-8687, Japan  
(Former Address : Laboratory of Forest Resource Biology, Faculty of Agriculture, Ehime University, Matsuyama 790-8566, Japan)

本結果のTNCピークは光合成産物のマスフローを示していると考えられた。日中、葉内において澱粉濃度は一旦上昇した後、減少に向かい、それと同時に糖濃度が上昇した。この結果は、乾燥に対して効率よく光合成生産する為に、葉内の澱粉を糖に置き換えた為と考えられた。幹や根では糖濃度と澱粉濃度が大きく変化したが、それぞれ逆の変動を示した為に、結果的にTNCの濃度変化は小さくなった。樹体内における炭水化物の日変化の変動はこれまで発表されている季節変化の範囲とほぼ同程度であった。植物体における炭水化物の動態に関する研究、特に季節変化の研究をおこなうとき、この大きな日変動を考慮に入れるべきであることが示唆された。

次に葉と植物体の間における炭素の動態を明らかにする為に、光合成速度の連続測定と葉内の炭水化物濃度の日変化を測定し、コンパートメントモデルを用いて解析した。測定対象木には林冠構成種として*H. ilicifolius*、林床低木種として*Glycosmis parva* (ミカン科)を選んだ。モデルでは、光合成による炭素吸収量から葉内炭水化物の増加量を差し引くことによって、光合成産物の動態と葉からの転流速度を求めた。*H. ilicifolius*では、同化された炭素は午前中は澱粉として貯蔵されるが、その後夕方まで単糖として貯蔵されることを示した。また日中に葉内の澱粉が単糖に変わることが確認された。転流は夜だけでなく、日中でも光が弱いときに起こることが明らかになった。*G. parva*では転流は常に起こっており、サンフレックスがあたった時に最も転流速度が高くなった。この結果は「最終産物阻害」を回避して、光合成能を最適にするために、葉内の糖・澱粉が転流されたと考えられた。このようにどちらの種についても日中の転流が起こっているが、その動態は林冠構成種、林床部低木種の間で異なっていた。また1日で同化される炭素のうち葉内に澱粉として貯蔵される割合は*G. parva*が*H. ilicifolius*を上回るなど、同化した炭素の分配に違いが見られた。

キーワード：光合成産物、転流、コンパートメントモデル、乾性常緑林、タイ

## 目 次

第1章 序論	3	3-3-4. 各器官におけるTNCに対する糖・澱粉の割合の日変化	11
1-1. 研究の目的	3	3-4. 考察	12
1-2. タイの森林	3	3-4-1. TNC濃度の日変化	12
1-3. 従来の研究	3	3-4-2. 糖・澱粉濃度の日変化	13
1-4. 研究の意義	4	第4章 モデルによる葉内の光合成産物の動態解析	13
第2章 調査地	4	4-1. 概要	13
2-1. タイにおける乾性常緑林の分布	4	4-2. 調査方法	13
2-2. 調査地の概要	4	4-2-1. 対象樹種	13
2-3. 調査地の林相と土壤環境の調査	5	4-2-2. 光合成速度の測定	13
2-3-1. 調査地の設定	5	4-2-3. 糖・澱粉の分析方法	14
2-3-2. 毎木調査、土壤調査の結果	6	4-2-4. モデルの作成	14
第3章 樹体内における光合成産物の動態	9	4-3. 結果	15
3-1. 概説	9	4-3-1. 光合成速度の結果	15
3-2. 調査方法	9	4-3-2. 葉における糖・澱粉濃度の結果	16
3-2-1. 対象樹種	9	4-3-3. モデルによる光合成産物の動態	16
3-2-2. 採集方法	9	4-4. 考察	18
3-2-3. 糖・澱粉の分析方法	9	4-4-1. 葉内における光合成産物の動態	18
3-3. 結果	9	4-4-2. 従来のモデルとの比較	19
3-3-1. 各器官におけるTNC濃度の日変化	9	第5章 総合考察	19
3-3-2. 糖・澱粉濃度の日変化	9	謝辞	19
3-3-3. 各器官におけるTNCに対する糖・澱粉の割合	11	引用文献	20

## 第1章 序 論

### 1-1. 研究の目的

タイは東南アジアの中心に位置し、総面積は513,115 km<sup>2</sup>である。1961年に航空写真によってこの国の森林面積が推計された。それによると森林面積は約29万km<sup>2</sup>であり、国土の57%を森林が被覆していた (Royal Forest Department, 1962)。その後、過剰伐採と盗伐、また開墾する為の「不法な」森林破壊などにより、その面積は急激に減少した。タイの森林面積が国土の20%以下になったと言う報告もあるが (Grayら, 1994), 2000年にタイ王室森林局が発表した統計では、森林面積は国土の33.4%と報告されている (Royal Forest Department, 2000)。約40年の間に、およそ半分の森林がなくなったことになる。そういった状況の中、タイ国内において、残された森林を保全し、破壊された森林生態系を修復する事が急務である。

森林の保全、修復には、森林生態系の把握が不可欠である。森林生態系を明らかにする手法として種組成、林分構造、更新過程、生産量、物質循環など様々な角度からの研究が林分レベルでなされてきた。しかし更に詳しく森林生態系を明らかにする為には、森林を構成している個々の樹木に注目し、それらがどのように生存し生長しているのかが明らかにする必要がある。その為には光合成、水分生理、無機養分などと言った、樹木の生態生理的特性を明らかにしなければならない。

林内では光環境が目まぐるしく変化する。樹木が生長し、生き残る為には、どのように効率よく光合成産物を生産し、分配、利用するかが重要になる。林冠に達する樹木の葉は日光を十分に受けることができるが、高温と水ストレスにさらされる (Kochら, 1994; Ishidaら, 1996)。林床に生育する低木は暗い光環境下であり、高温や水ストレスにさらされることはないが利用できる光は弱く、特に熱帯林の林床での照度は相対照度がわずか0.3%であると言う報告もある (Yoda, 1974)。林床に光が当たるのは、上層にギャップができたときか、僅かにサンフレックスがあたる時のみである。このような異なる光環境下にある樹木間で、光合成によって得られた光合成産物の動態はそれぞれ異なり、その環境に適したかたちになっていることが予測される。それを明らかにする為には異なる光環境下で、短い時間間隔で光合成産物の動態を調べていかなければならない。殆どの高等植物では光合成一次産物として様々な代謝に使われる単糖 (C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>) が生産される。生産された光合成産物はスクロースなどの移動形態や澱粉などの貯蔵形態に変わる。このように樹体内の光合成産物は目的に応じてその形態を変化させている為、樹体内における炭水化物の形態の経時変化を見ることで光合成産物の動態が明らかになる。

以上のようなことから本研究は、森林面積の減少が深刻なタイにおいて、主要樹種の樹体内における光合成産物の動態を明らかにすることを目的とし、葉・枝・幹・根といった異なる器官の炭水化物濃度の経時変化から、

①樹体全体における光合成産物の動態解析  
コンパートメントモデルを作成することによって、

②葉内における光合成産物の動態解析  
をおこなった。①に関してはYonedaら (2002a), ②に関し

てはYonedaら (2002b) で報告されているが、本稿ではそれらをまとめることで、タイ乾性常緑林の主要樹種について、樹体内における光合成産物の動態を明らかにする。

### 1-2. タイの森林

タイの森林植生に関する報告は1935年にCrednerによって初めてなされた (Ogawa, 1961)。その後タイの森林植生に関して様々な報告がされ、その多くがタイ王室森林局 (Royal Forest Department) が1962年に発行した“Types of Forest of Thailand”によって分類した植生タイプを使用している。タイには常緑林 (Evergreen Forest) として、熱帯常緑林 (Tropical Evergreen Forest, TEF), 乾性常緑林 (Dry Evergreen Forest, DEF), 山地常緑林 (Hill Evergreen Forest, HEF), 針葉樹林 (Coniferous Forest, CF), マングローブ林 (Mangrove Forest, MF), 落葉林 (Deciduous Forest) として落葉樹混交林 (Mixed Deciduous Forest, MDF), 落葉フタバガキ林 (Deciduous Dipterocarp Forest, DDF), その他に海岸林 (Beach Forest, BF), 沼沢林 (Swamp Forest, SF) がある (Royal Forest Department, 1962)。

これら植生タイプを規制しているのは水分条件であって、温度条件は限られたところでしか働かないとされている。ここへ人為的な条件が加わり、その程度に応じた植生の変化-二次植生の出現を引き起こし、それが土壌条件などと絡まって現在見られるような植生を示している (荻野, 1976)。人為的な影響を受けやすい地域を除いて、湿潤季の長さや森林タイプでまとめた報告があるが、その中で熱帯常緑林 (TEF) は湿潤季の長さが8ヶ月以上、乾性常緑林 (DEF) は6~8ヶ月、落葉樹混交林 (MDF) では4~8ヶ月、落葉フタバガキ林 (DDF) では4ヶ月以下のところも含むとされている (荻野, 1976)。つまり、湿潤な期間が短くなればなるほど、森林タイプはTEFからDEF, MDF, DDFと移行していく。

前述のように、1961年には国土の57%を占めていた森林が、現在では約30%まで減少した。1961年から1985年にかけてタイでは森林面積が46%減少したのに対し、東タイ、東北タイではいずれも60%以上の森林が減少たとされており (RundelとBoonpragob, 1995), タイ国内でも最も森林生態系が破壊された地域である。ここは乾性常緑林 (DEF), 落葉樹混交林 (MDF) が分布しており、これらの森林面積の減少が大きい。

本研究は特に森林破壊が深刻なタイ東部の乾性常緑林 (DEF) を調査地とし、その森林における主要樹種について生態生理的な解析をおこなった。

### 1-3. 従来の研究

光合成によってどのような物質が生産され、どのように分配するかは、その植物の生存、生長、種子生産などに影響がある為、作物の収量に関する研究を通して多くの研究がなされてきた。解析には収量を評価する為に乾物重を用いてきたが、近年、分析機器の発達、実験手法の発展にともない、乾物重ではなく炭水化物量から光合成同化産物の動態を明らかにできるようになった。光合成によって生産される炭水化物は各代謝活性に使われるだけでなく非同化器官に輸送され、貯蔵される。その際に炭水化物は用途

に応じて変化する。

移動する為には、反応性が乏しい非還元糖で、構造ができるだけ小さい方がよい。光合成産物の移動物質の研究は多くなされ、その結果、二糖類のスクロースが主要な転流物質であることが明らかになった。スクロースの他に、ラフィノース、ベルバスコースなども転流物質であることが分かった (Costelloら, 1982)。しかし、バラ科に関しては主な転流物質がソルビトールであることが分かった (Wallart, 1980)。

貯蔵物質は反応性が無いことが条件となる。植物体では澱粉が主な貯蔵物質であると言われている (Kozlowski, 1992)。澱粉のような結晶体として貯蔵することによって容積あたりの固定エネルギー量が高くなる (沢田, 1996)。また、澱粉のほかに、スクロースも貯蔵物質として植物体内に貯蔵されているとされている (ap Rees, 1984)。このように、スクロースは「移動物質」、もしくは「貯蔵物質」、澱粉は「貯蔵物質」であるとされ、光合成産物の動態を明らかにする際にそれぞれ指標になる。こうした研究は樹木でもなされ、樹木においても移動物質は主にスクロースで、貯蔵物質は主に澱粉やスクロースである事がわかっている (Kozlowski, 1992)。

このように「移動物質」「貯蔵物質」に注目し、これらの含有量の季節変化を調べることで、樹体内の動態を調べた例が多く報告されている (Kimura, 1969; Gholz と Cropper, 1991; Newellら, 2002)。樹体内の光合成産物の動態を明らかにする為には「季節的な」変動だけでなく、「時間単位の」変動を明らかにする必要がある。時間単位での光合成産物の動態に関する研究はこれまでは稚樹にストレスを与えることで、貯蔵されている炭水化物がどのように変化するかを調べた例が殆どで (Wullschleglerら, 1992; Gucciら, 1998)、様々な環境が目まぐるしく変化する林内において、樹体内の光合成産物の動態を調べた例はない。

#### 1-4. 研究の意義

前述したように、森林を保全し、修復していく上で、森林生態系の把握が必要である。その為には林分レベルの解析だけでなく、個々の樹木に注目しその生態生理特性を明らかにし、扱う森林生態系をよりの確に把握する必要がある。これまでの研究では熱帯樹種を扱った研究では、植栽苗の生長量 (Turner, 1990; Tuomelaら, 1996)、樹体内の無機養分の分布 (BhatiとSingh, 2003)、苗や成木の光合成特性および水利用効率 (Ishidaら, 1996; Maruyamaら, 1997)、強光に対する葉の光阻害 (Kitaoら, 2000)、などと言った研究が多い。

光合成産物の動態は、生存・生長・繁殖に直接反映するにもかかわらず、野外における作業が困難なことから、熱帯、温帯にかかわらず、野外での研究例は意外と少ない。Leakeyら (2003) がフタバガキ科の樹種の苗を使った実験で、積算照度が同じでも光の当たる時間を変えると葉内の糖および澱粉の濃度、糖と澱粉の割合が変わると報告しているように、光環境、水分環境を調整することによって、植栽した苗が光合成産物を効率よく生産することができる。このように、樹体内の光合成産物動態の研究が、森林生態系の解明、また苗の植栽・管理技術を発展させる可

能性がある。そのためには、微気象が絶えず変化する林内において、光合成産物の動態を短い時間スケールで追跡する必要がある。本研究でおこなわれた野外における樹体内の光合成産物の経時変化を調べた研究はこれまでほとんど報告されておらず、本研究の意義はここに求められる。

## 第2章 調査地

### 2-1. タイにおける乾性常緑林の分布

タイにおいて乾性常緑林はかつてタイの中央高地やコラート (Khorat) 高原の南から南東斜面や中湿地に幅広く分布していた。しかし、乾性常緑林は人為的な影響を大きく受けてきており、森林は断片化され、その面積は減少した (Williams, 1967)。1961年から1985年にかけてタイの森林面積が46%減少したのに対し、乾性常緑林が広く見られる東タイでは62%であり (RundelとBoonpragob, 1995)、タイ国内でも特に伐採の被害が大きい場所と言える。

乾性常緑林では、常緑樹が優先するが落葉樹も多く見られる。乾性常緑林は年降水量が1200から1500mm/年で、川岸の常緑の拋水林から、より乾燥した半常緑林まで含めている。乾性常緑林において優先する樹種は、*Hopea ferrea* (フタバガキ科)、*Shorea henryana* (フタバガキ科)、*Azelia xylocarpa* (ジャケツイバラ科)、*Memeclon ovatum* (ノボタン科)、*Hydnocarpus ilicifolius* (イイギリ科)、*Walsura trichostemon* (センダン科) などが出現し、主にこれらの樹種で林冠を構成しているとされている (荻野, 1976; RundelとBoonpragob, 1995)。乾性常緑林を構成している樹木の樹高は30-40mに達し、階層構造は3層以上で、林冠は第2層で完全に閉鎖し、林床には林床には多くのヤシ植物が見られるとされている (荻野ら, 1967)。

### 2-2. 調査地の概要

本研究はタイ国、カオ・アン・ルー・ナイ (Khao Ang Rue Nai) 野生生物保護区でおこなった。カオ・アン・ルー・ナイ野生生物保護区はバンコクから東南東へ約100kmの、北緯13°00'から13°30'、東経101°42'から102°05'の間に位置する (図2-1)。この保護区はチャチェンサオ

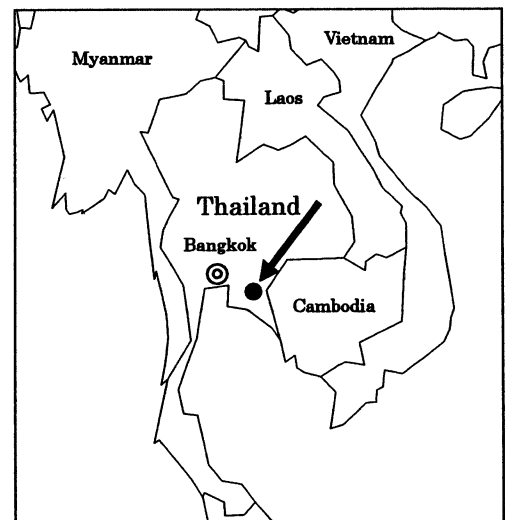


図2-1. タイにおけるカオ・アン・ルー・ナイ野生生物保護区の位置図。矢印の場所がその保護区の位置を示す。

(Chachoengsao), チョンブリ (Chonburi), ラヨン (Rayong), チャンタブリ (Chantaburi), サケオ (Sakaew) の5つの県にまたがっていて、その面積は643,750ライ (約1,030km<sup>2</sup>) になる。

この保護区はタイで一番大きな低地林を含み、タイ東北部の典型的な森林である乾性常緑林 (DEF) に加えて、タイ中央部のみに見られる、より湿潤な乾性常緑林も存在する。その他、熱帯常緑林 (TEF), 落葉樹混交林 (MDF), 乾性フタバガキ林 (DDF), 草原も含まれる。優先種は *Lagerstroemia calyculata* (ミソハギ科) で、その他多く出現する種は *Azalia xylocarpa* (ジャケツイバラ科), *Pterocarpus macrocarpus* (マメ科), *Tetrameles nudiflora* (ダテイスカ科), *Irvingia malayana* (ニガキ科) である。野生のレイシ (*Litch chinensis*) やマンゴスチン (*Garcinia costata*) など、野生の果物の種も多数存在する (Chachoengsao Wildlife Research Center, 1994)。

この地域は熱帯モンスーンに属し、5月から10月は南西季節風の影響による雨季、11月から4月は北東季節風

による乾季がある。カオ・アン・ルー・ナイ野生生物保護区の平均気温は31.3度で年降水量は1882mmである (Patanaponpaiboonら, 1998)。

## 2-3. 調査地の林相と土壤環境の調査

### 2-3-1. 調査地の設定

#### 1) 毎木調査

調査地の設定にあたり、1995年2月にタイ、チャチェンサオ県内のカオ・アン・ルー・ナイ野生生物保護区内に天然林調査区、二次林調査区、同県サナムチャイケット行政区内のタイ合板会社所有の人工林内にアカシア人工林調査区、ユーカリ人工林調査区、同県サナムチャイケット行政区内にある Wibul Khemchalerm氏所有のアグロフォレストリーの森林内に調査区を設定した。Wibul氏の森林では用途に応じて植栽している樹木が異なる為に調査区を4箇所設定し、その他の森林では1箇所ずつ設定した。全ての調査区の大きさは30×30mとした。全ての調査区において樹冠投影図の作成、胸高直径、樹高の測定、樹種の同定を

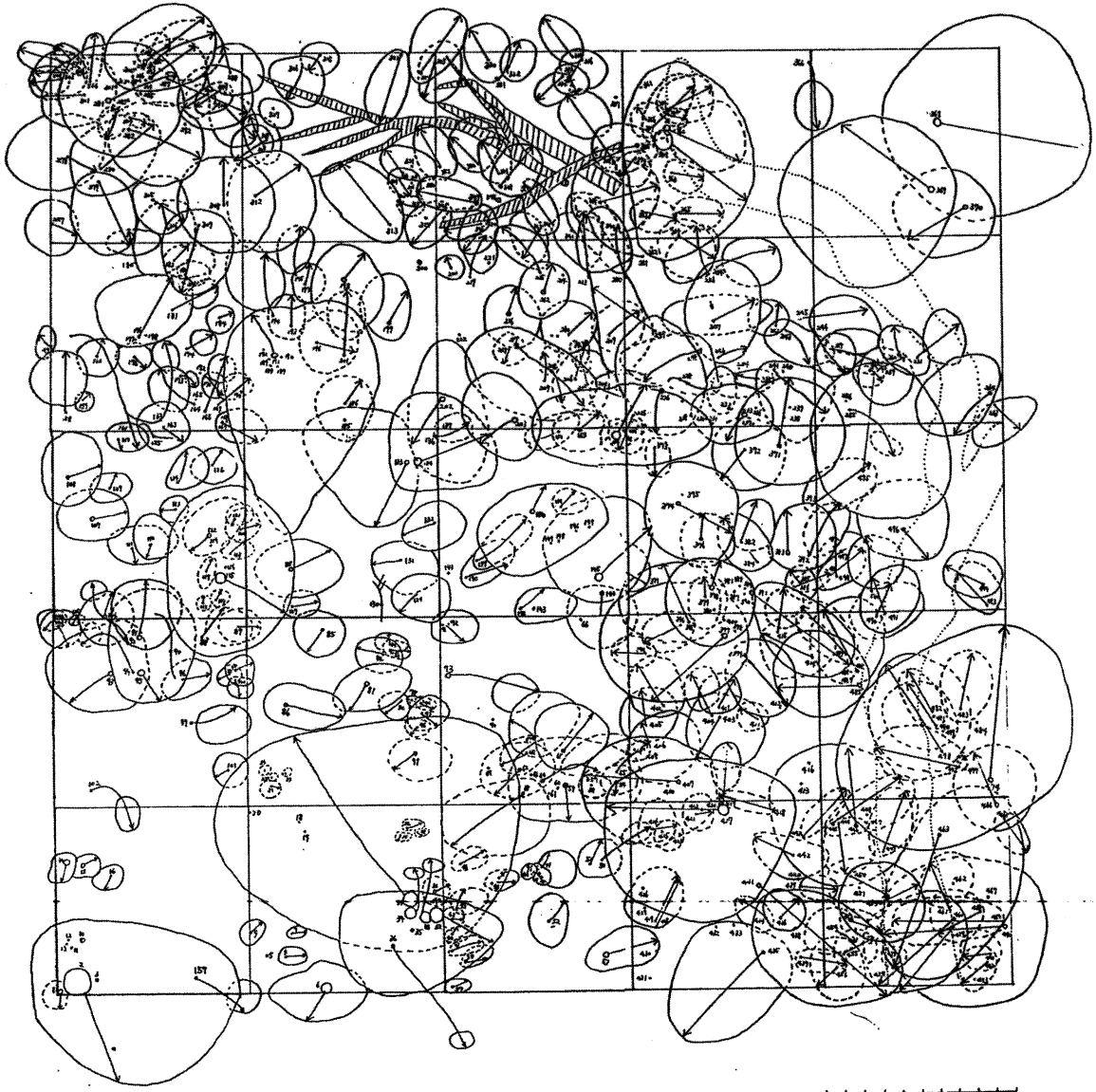


図2-2. 調査区の樹冠投影図.

おこなった(米田, 2004)。

1995年10月に天然林調査区, 二次林調査区について, 面積を50×50mに拡大した。1996年11月には林冠構成種を明らかにする為に, 50×50mの天然林調査区を中心に, 胸高直径8cm以上の全ての樹木を調べる為の調査区を1ha, 胸高直径18cm以上の全ての樹木を調べる為の調査区を4.5haに設定した。この胸高直径の値は, 50×50mの調査区における毎木調査の結果をM-w図によって階層構造を解析した結果, 林冠を構成する第1層と第2層は胸高直径18cm以上, 林冠の下の第3層は胸高直径8cm以上であった為に, これらの値を用いた。

## 2) 土壌調査

毎木調査をおこなった各調査区において土壌環境を調べる為に, 調査区内に土壌断面をとり, 表層からの深さ0-5cm, 5-10cm, 10-20cm, 20-40cm, 40cm以下で土壌を採集した。採集した土壌について土性を調べた。また土壌中の全炭素(C), 全窒素(N), 可吸態リン酸(P), カリウム(K), カルシウム(Ca), マグネシウム(Mg)の含有量, pHについて調べた。

分析用土壌サンプルは, 風乾した後, 篩にかけた。土性に関しては, ハイドロメーター法を用いた。また, 粒径組成は国際(土壌学会)法に従った。土壌中のCとN含有量に関しては, 分析用土壌を100mg秤量し, 乾式燃焼法・高感度N. C-ANALYZER (SUMIGRAPH, NC-80)を用いて定量分析をおこなった。P含有量に関しては, プレイ第二法によって土壌から可給態Pを抽出し, ろ過した後, ホウ酸液を加えた溶液について, 波長を880nmに設定した分光光度計(Shimadzu, UV-1201)の吸光度を求めることで明らかにした。K, Ca, Mg含有量に関しては分析土壌5gに1規定の酢酸アンモニウム溶液25mlを加え30分振とうした後, 遠心分離器に回転速度32×100rpmで10分間かけた。そうして得られた上澄み液を4mlとり, メスフラスコで50mlに希釈した。このようにして得られた溶液を, 原子吸光分光光度計(SHIMADZU, AA-630-02)を用いて定量分析した。

### 2-3-2. 毎木調査, 土壌調査の結果

研究を行なうにあたって, 8つの調査区を設定したが, 本研究の主旨である「樹体内の光合成産物の動態」に関する研究を行なった, カオ・アン・ルー・ナイ野生生物保護区内に設定した「天然林調査区」の結果のみ記述する。

#### 1) 毎木調査

1995年に行われた毎木調査の結果, 50m×50mの調査区の中に出現した樹種は35科63属74種であった(表2-1)。本数は491本で, これは1haあたり1964本になる。最も多く出現したのはトウダイグサ科の*Sampantaea amentiflora*で, 次いで, イイギリ科の*Hydnocarpus ilicifolius*, ヤシ科の*Licuala spinosa*が多く出現した。調査区内での占有率を示す指標の一つになる胸高断面面積合計の大きいものは, 大径木が見られたミソハギ科の*Lagerstroemia calyculata*, カキ科の*Diospyros buxifolia*, イイギリ科の*H. ilicifolius*が見られた。一番多く出現した*S. amentiflora*は低木で, 林

冠に達するもので一番多かった樹種は*H. ilicifolius*であった。2番目の多さで出現したが, 調査区内で大径木が出現せず, 小径木が多く出現したことから胸高断面面積合計が3番目になったと考えられた。

## 2) 土壌環境

### ・土性

土性について調べた結果を表2-2に示す。調査区の土性は表層から深さ40cmにかけて微砂質壤土(Silty Loam)で, 更に深い層では壤土(Loam)であった。表層からの深さが深くなるに従い, 粘土の割合が増え, 砂の割合が減少した。この事からこの調査区の土壌は中粒質土壌であった。砂が多くなると透水性, 通気性は良くなるが, 保水性, 可塑性, 養分保持力が低くなり, 粘土分が多くなると逆に保水性, 可塑性, 養分保持力が高くなるが, 透水性, 通気性は低くなる。そういう意味でもこの調査地の土性は植物が生育していく上で良い条件であることが考えられた。

表2-2. 調査区内の土性.

Depth (cm)	Clay (%)	Silt (%)	Sand (%)	
0-5	3.6	53.8	42.5	Silty Loam
5-10	3.6	52.5	43.9	Silty Loam
10-20	3.3	50.8	45.9	Silty Loam
20-40	8.3	52	39.7	Silty Loam
40-	13.9	53.1	33	Loam

### ・土壌pH

土壌pHについて調べた結果を表2-3に示す。pH (H<sub>2</sub>O)は5.05から5.74となり, 表層から深くなるにつれてpHの値が増加した。pH (KCl)は3.58から4.43となり, 表層で最もpH値が高く, 表層から深くなるに従い低くなった。

表層から20cm以下では土壌pH (H<sub>2</sub>O)が5.5以上あることから, 表層よりもより深いところの方がCa, Mgの吸着力があると考えられた。

表2-3. 調査区内の土壌pH.

Depth (cm)	pH (H <sub>2</sub> O)	pH (KCl)
0-5	5.05	4.43
5-10	5.13	4.12
10-20	5.05	4.15
20-40	5.74	3.81
40-	5.74	3.58

表2-1. 出現した樹種, 立木密度, 胸高断面積合計, 平均胸高直径, 平均樹高.

樹種名	立木密度	胸高断面積合計	平均胸高直径	平均樹高	科
	[本/ha]	[m <sup>2</sup> /ha]	[cm]	[m]	
1 <i>Sampantaea amantiflora</i> Airy Shaw	332	1.23	6.50	5.60	EUPHORBIACEAE
2 <i>Hydnocarpus ilicifolius</i> King	204	2.74	11.29	8.08	FLACOURTIACEAE
3 <i>Licuala spinosa</i> Wurm.	140	0.41	5.81	3.74	PALMAE
4 <i>Erismanthus sinensis</i> Oliv.	104	0.47	7.15	5.35	EUPHORBIACEAE
5 <i>Diospyros wallichii</i> King & Gamble	100	1.17	10.12	8.95	EBENACEAE
6 <i>Diospyros variegata</i> Kurz	88	1.34	11.24	8.62	EBENACEAE
7 <i>Pterospermum semisagittatum</i> Ham.	60	1.15	12.27	9.87	STERCULIACEAE
8 <i>Lagerstroemia calyculata</i> Kurz	48	13.55	37.54	13.96	LYTHRACEAE
9 <i>Calycopteris floribunda</i> Lamk.	36	0.09	5.49	climber	COMBRETACEAE
10 <i>Aporusa planchoniana</i> Baill.	36	0.07	4.83	4.39	EUPHORBIACEAE
11 <i>Chloranthus calophyllus</i> Bl.	32	0.11	6.53	6.90	CHLORANTHACEAE
12 <i>Mitrephora thorelii</i> Pierre	28	0.07	5.64	5.79	ANNONACEAE
13 <i>Sterculia</i> sp.	20	0.08	6.56	5.64	STERCULIACEAE
14 <i>Melodorum fruticosum</i> Lour.	16	0.08	7.45	7.38	ANNONACEAE
15 <i>Rauwenhoffia siamensis</i> Scheff.	16	0.02	4.39	climber	ANNONACEAE
16 <i>Diospyros buxifolia</i> Bl.	16	3.27	25.21	15.00	EBENACEAE
17 <i>Flacourtia rukam</i> Zoll. & Mor	16	0.37	12.99	8.83	FLACOURTIACEAE
18 <i>Ficus</i> sp.	16	1.19	24.17	17.25	MORACEAE
19 <i>Morinda</i> sp.	16	0.03	4.82	4.93	RUBIACEAE
20 <i>Xerospermum intermedium</i> Radlk.	16	0.05	6.07	5.25	SAPINDACEAE
21 <i>Melodorum</i> sp.	12	0.04	6.28	7.67	ANNONACEAE
22 <i>Orophea cuneiformis</i> King	12	0.21	14.43	11.63	ANNONACEAE
23 <i>Xylopia malayana</i> Hook. f. & Th.	12	0.19	13.96	9.20	ANNONACEAE
24 <i>Diospyros fecunda</i> Fletch.	12	0.05	7.18	10.25	EBENACEAE
25 <i>Drypetes hainanensis</i> Merr.	12	0.11	10.58	7.97	EUPHORBIACEAE
26 <i>Amoora polystachya</i> Hook. f. & Jack	12	0.14	10.71	10.13	MELIACEAE
27 <i>Spatholobus</i> sp.	12	0.03	5.84	climber	PAPILIONACEAE
28 <i>Hymenodictyon excelsum</i> Wall.	12	0.22	14.84	12.00	RUBIACEAE
29 <i>Pouteria</i> sp.	12	0.55	21.35	17.00	SAPOTACEAE
30 <i>Ailanthus triphysa</i> Alston.	12	0.24	13.43	9.33	SIMAROUBACEAE
31 <i>Terminalia nigrovenulosa</i> Pierre ex Laness.	8	0.15	15.29	14.00	COMBRETACEAE
32 <i>Diospyros ferrea</i> Bakh.	8	0.04	7.47	9.00	EBENACEAE
33 <i>Diospyros transitoria</i> Bakh.	8	0.03	6.96	6.40	EBENACEAE
34 <i>Mallotus oblongifolius</i> Muell. Arg.	8	0.04	7.55	6.00	EUPHORBIACEAE
35 <i>Aglia piriifera</i> Hance	8	0.05	8.36	11.20	MELIACEAE
36 <i>Walsura robusta</i> Roxb.	8	0.02	5.02	6.50	MELIACEAE
37 <i>Fibraurea tinctoria</i> Lour.	8	0.01	4.54	climber	MENISPERMACEAE
38 <i>Acacia comosa</i> Gagnep.	8	0.02	5.56	climber	MIMOSACEAE
39 <i>Eugenia cumini</i> Druce.	8	0.01	4.71	8.00	MYRTACEAE
40 <i>Derris</i> sp.	8	0.07	10.18	climber	PAPILIONACEAE
41 <i>Murraya paniculata</i> Jack	8	0.05	8.28	10.00	RUTACEAE
42 <i>Pentace burmanica</i> Kurz	8	0.14	14.82	9.45	TILIACEAE
43 <i>Vitex pinnata</i> Linn.	8	0.30	20.32	14.00	VERBENACEAE
44 <i>Platymitra</i> sp.	4	0.01	6.75	5.50	ANNONACEAE
45 <i>Uyaria</i> sp.	4	0.01	4.46	climber	ANNONACEAE
46 <i>Agansma marginata</i> G. Don	4	0.01	5.57	climber	APOCYNACEAE
47 <i>Alstonia scholaris</i> R. Br.	4	0.03	9.36	7.00	APOCYNACEAE
48 <i>Toxocarpus</i> sp.	4	0.01	4.30	climber	ASCLEPIADACEAE
49 <i>Caesalpinia digyna</i> Rottler	4	0.09	10.41	climber	CAESALPINIACEAE
50 <i>Connarus</i> sp.	4	0.01	6.50	climber	CONNARACEAE
51 <i>Dillenia parviflora</i> Griff.	4	0.01	5.80	4.00	DILLENIACEAE
52 <i>Shorea henryana</i> Pierre	4	0.18	24.20	16.00	DIPTEROCARPACEAE
53 <i>Vatica cinerea</i> King	4	0.01	5.73	8.50	DIPTEROCARPACEAE
54 <i>Diospyros pilosula</i> Hiern	4	0.01	5.22	6.00	EBENACEAE
55 <i>Diospyros</i> sp.	4	0.01	4.14	5.10	EBENACEAE
56 <i>Suregada multiflorum</i> Baill.	4	0.04	10.83	10.80	EUPHORBIACEAE
57 <i>Mammea siamensis</i> Kosterm.	4	0.01	5.10	3.40	GUTTIFERAE
58 <i>Iringia malayana</i> Oliv. ex A. Benn.	4	0.02	8.60	8.00	IXONANTHACEAE
59 <i>Leea</i> sp.	4	0.01	4.30	5.00	LEEACEAE
60 <i>Aglia cordata</i> Hiern	4	0.01	5.10	5.80	MELIACEAE
61 <i>Amoora</i> sp.	4	0.01	4.90	4.50	MELIACEAE
62 <i>Memecylon</i> sp.	4	0.01	4.27	4.00	MEMECYLACEAE
63 <i>Streblus asper</i> Lour.	4	0.01	5.19	3.00	MORACEAE
64 <i>Streblus ilicifolius</i> Cor. -	4	0.02	8.76	10.00	MORACEAE -
65 <i>Knema elegans</i> Pirre.	4	0.02	7.01	12.00	MYRISTICACEAE
66 <i>Derris reticulata</i> Craib.	4	0.01	4.46	climber	PAPILIONACEAE
67 <i>Erythrina stricta</i> Roxb.	4	0.05	13.09	13.80	PAPILIONACEAE
68 <i>Ventilago</i> sp.	4	0.02	8.50	climber	RHAMNACEAE
69 <i>Canthium</i> sp.	4	0.01	5.13	1.40	RUBIACEAE
70 <i>Ixora</i> sp.	4	0.01	4.87	10.00	RUBIACEAE
71 <i>Micromelum minutum</i> Wight. & Arn.	4	0.03	9.55	6.20	RUTACEAE
72 <i>Lepisanthes rubiginosa</i> Leenh.	4	0.01	4.17	4.00	SAPINDACEAE
73 <i>Pterocymbium javanicum</i> R.Br.	4	0.45	37.74	22.00	STERCULIACEAE
74 <i>Antidesma</i> sp.	4	0.01	4.78	4.00	STILAGINACEAE
75 unidentified	284	1.33	6.74	10.60	
	1964	32.60	9.14	7.60	

・ 土壌中の各元素の含有量

土壌中のC, N, P, Caの濃度は表層で最も高く、表層から深くなるに従って、それらの濃度は減少した。Kでは深さと共に濃度が減少するが、深さ40cmを超えると濃度が増加した。Mgでは表層を除いて深さが深くなるにつれて濃度が上昇し、深さ40cmを超えると急激に濃度の上昇

がみられた。表層での高い濃度は大部分がリター由来であることが考えられ、Mgのように地下部における高い含有量は、Mgが母岩由来であることと、土壌pHが地表に比べpH値が高く、地表で5.05であったものが深いところでは5.5以上を示したことから、地表よりも深さ20cm以下の方がイオンの吸着性が高いとと考えられた。

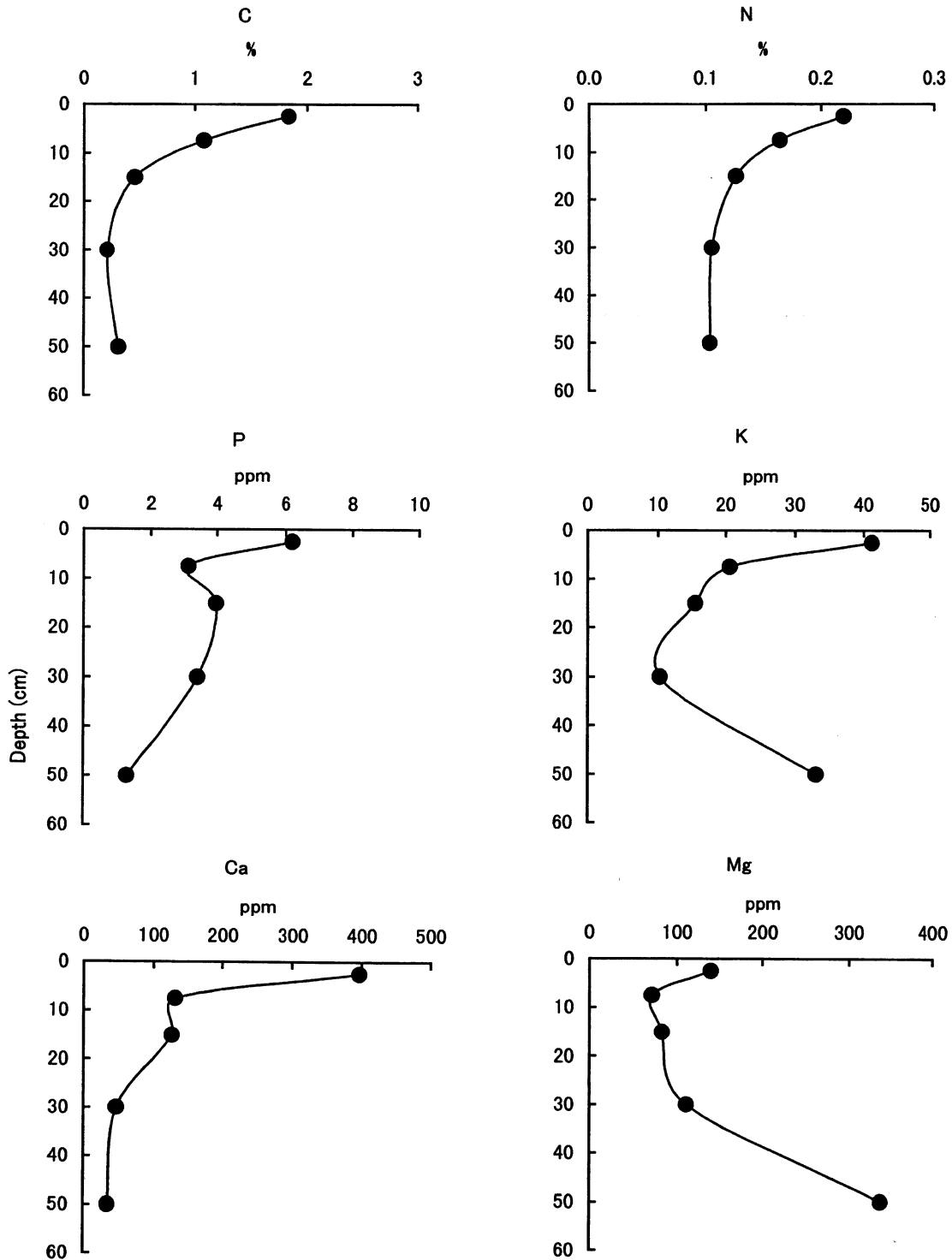


図2-3. 土壌における各元素の含有量の垂直分布



### 第3章 樹体内における光合成産物の動態

#### 3-1. 概説

これまで樹体内における光合成産物の動態に関する研究は多くなされているが、これらの殆どが季節変化に対する光合成産物動態の研究であった (Kimura, 1969; McLaughlinら, 1980; Singh と Srivastava, 1986; Gholz と Cropper, 1991; Meletiyou-Christouら, 1998; Newellら, 2002)。それに対して光合成産物の1日での動態に関する研究例は少ない。林内は植物が生存していく上で重要な環境要因である光、水などが1日で複雑に変化するため、光合成で生産される光合成産物の1日の動態を調べる事が重要となる。樹木に関する光合成産物の1日の動態を調べた研究がこれまで行なわれているが、それらは制御された環境で行われたもので、稚樹に何らかのストレスを与え、光合成産物の動態を調べたもの (Wullschleglerら, 1992; Gucciら, 1998)、もしくは葉のレベル (Dickson, 1987; Zhouら, 2001) であり、樹木全体で調べた例は少ない。本章では成熟した樹体内における光合成産物の1日の動態に関して調べた。

#### 3-2. 調査方法

##### 3-2-1. 対象樹種

本研究をおこなうにあたって、*Hydnocarpus ilicifolius* (イイギリ科) が選ばれた。*H. ilicifolius*は乾性常緑林において林冠を構成する典型的な樹種であり (荻野ら, 1967; Kanzakiら, 1995)、我々が設定した毎木調査区においても多く出現し、立木密度が2番目に多く、胸高断面積合計も3番目に大きかった (第2章)。本研究では十分に日光に当たっている、樹高20m、胸高直径18cmの*H. ilicifolius*が用いられた。

##### 3-2-2. 採集方法

1997年11月に葉・枝・幹・根が3時間おきに採集された。採集をおこなったとき、花や果実は見られなかった。葉と枝はまとめて採集し、幹に関しては地上4mの点と胸高(1.2m)で採集した。根は表層から約10cmの深さにある根を主根、細根を含めて採集した。幹と根の採集は鑿でおこなった。採集した試料は速やかにドライアイスで凍結させた後、実験室に持ち帰った。持ち帰ったサンプルはマイナス20℃に設定した冷凍庫で保存した。

##### 3-2-3. 糖・澱粉の分析方法

冷凍状態の葉の生重を測定した後、試料の半分を乾重測定、もう半分を糖抽出のためにもちいた。糖抽出用の試料を粉碎した後に80%エタノールに浸し、ソックスレー抽出法により、90℃に設定したウォーターバスで3時間抽出をおこなった。抽出した試料を室温まで冷却し、抽出容器と抽出残さを洗いこみながら濾過した。その濾過液は60℃のウォーターバスで温浴しながら、ロータリーエバポレーターで蒸発乾固させた。乾固させた試料に5mlの脱塩水を加え、7分間振とうさせた後sep-pak QMA, CMで処理し、0.45 μmのメンブランフィルターで濾過して高速液体クロマトグラフィー (HPLC) で分析した。カラムは

SHIMADZUのSCR-101C、キャリアには0.2 μmのフィルターを通した脱塩水を使用し、カラムの温度は80℃、流速は0.5ml/minで測定した。

澱粉の定量分析はCarterとNeuber (1954)の方法によりおこなった。澱粉は糖の抽出残さを80℃で48時間、105℃で48時間乾燥させた後、約0.1gをとって乳鉢で粉碎した。粉碎した試料に7.8N過塩素酸を加え振とうした後濾過し、濾液に5%ヨウ化カリウム溶液、0.01Nヨウ素酸カリウム溶液を加え呈色させたものを波長620nmに設定した分光光度計 (JusscoV-530) で比色定量した。測定後それぞれの試料液に0.16Nチオ硫酸ナトリウムを加えて、澱粉-ヨウ素の色を消したものを生体ブランクとした。可溶澱粉の3%液を標準液として測定し、検量線をひくことで濃度を求めた。

#### 3-3. 結果

##### 3-3-1. 各器官におけるTNC濃度の日変化

構造に使われていない炭水化物 (Total Non-structural Carbohydrate: TNC) 濃度は可溶性糖と澱粉を合わせることで求めた。各器官におけるTNC濃度の日変化の結果を図3-1. に示す。葉内のTNC濃度は日中増加し、21時に最高値を示した。その後葉内のTNC濃度は夜間減少しつづけた。同様に枝のTNC濃度は朝から増加しつづけて、12時に最高値を示した。その後減少し、夕方には夜明けの濃度に戻った。幹ではTNC濃度の変化は上部と下部の間で違いが見られた。上部では3時、12時、21時の3つ、下部では6時、21時の2つのピークが見られた。根では夕方からTNC濃度が増加し、0時に最高値を示し、その後減少しつづけて15時に最小値を示した。このように葉、枝、根では1つのピーク、幹では2、3のピークが見られた。TNC濃度のピークが現れる時間は器官によって異なり、葉で21時、枝で12時、上部の幹では3時、12時、21時、下部の幹では6時、21時、根では0時であった。TNC濃度の最高値は葉で最も高く、次いで枝、幹上部、幹下部、根の順で採集した高さに従って変化した。また、どの器官においてもTNC濃度の最低値は乾重あたり100mg/g前後の値を示した。

##### 3-3-2. 糖・澱粉濃度の日変化

###### 1) 葉

葉内のスクロース、ヘキソース、澱粉濃度は日中は異なる推移をするが、夜間はどの濃度も減少し朝に最小値を示した (図3-2)。スクロース濃度は9時から増加し15時に最高値を示した。最も多く含まれていたヘキソースは日中増加しつづけて21時に最高値を示した。ヘキソース濃度は乾重あたり77mg/g (6時) から165mg/g (21時) まで推移した。澱粉濃度は6時から9時にかけて急激に増加し最高値は9時に示した。その後、澱粉濃度は夕方まで減少しつづけて、夜間は変動が小さかった。このように糖濃度の増加は澱粉濃度の減少と共に見られた。

###### 2) 枝

枝の光合成産物の濃度変化は糖、澱粉で異なった (図3-2)。スクロース濃度は21時から12時まで増加しつづけて、12時に最高値を示した。その後は18時にわずかな増加が見

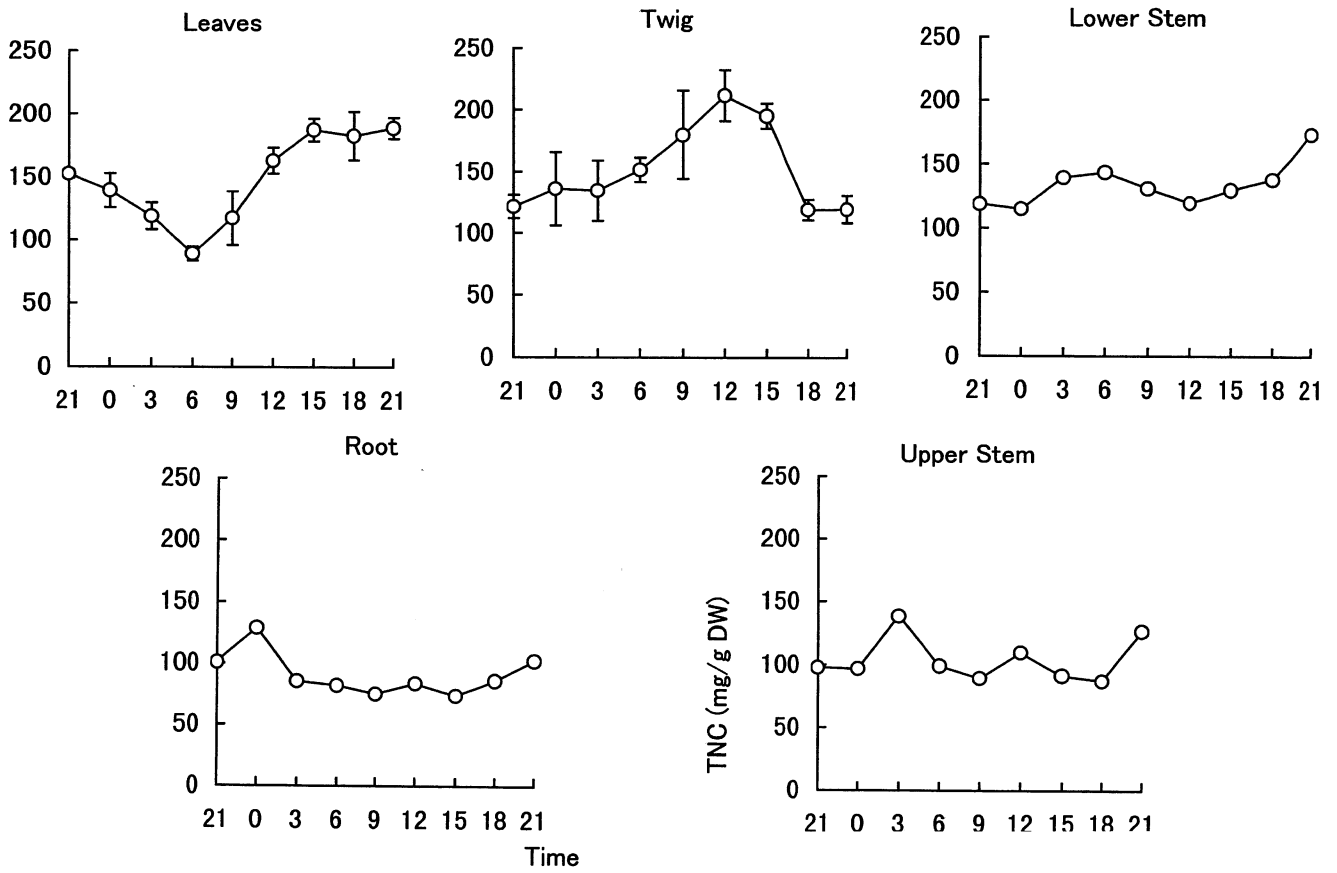


図3-1. *H. ilicifolius*の各器官におけるTNC濃度の日変化. Upper Stemは地上4.0 m、Lower Stemは1.2 mの点を指す.

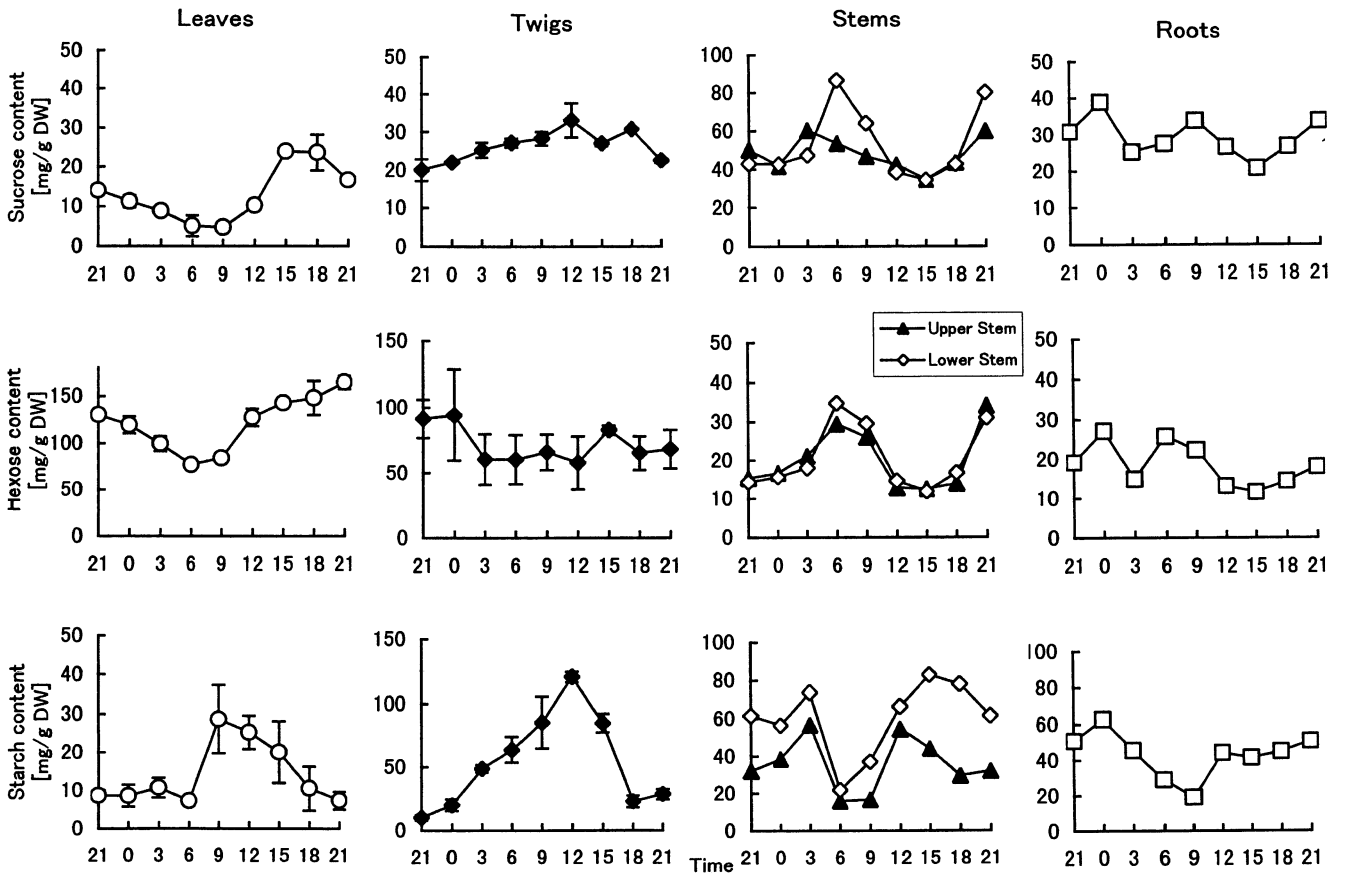


図3-2 *H. ilicifolius*の各器官におけるスクロース、ヘキソース、澱粉濃度の日変化. Upper Stemは地上4.0m、Lower Stemは1.2 mの点を指す.

られるが減少しつづけた。スクロース濃度は乾重あたり20mg/g (21時) から33mg/g (12時) で変動した。ヘキソースは日中の変動が小さかった。澱粉濃度の変動は大きく、乾重あたり10mg/g (21時) から120mg/g (12時) であった。澱粉濃度は最小値を示した21時から増加しつづけて12時に最大値を示した。

### 3) 幹

幹上部、下部共に各炭水化物濃度は同じパターンで推移した(図3-2)。スクロース濃度の変動は幹上部、下部共に同じパターンを示した。幹上部で3時と21時、下部で6時と21時にピークが見られた。上下どちらにおいてもスクロースの最低値は15時に示した。上部では乾重あたり34mg/gから87mg/g、下部では35mg/gから61mg/gであった。ヘキソース濃度は上下どちらも6時と21時にピークがあり、15時に最小値を示した。このように幹ではスクロースとヘキソースはほとんど同じ変動を示した。スクロースと同様に澱粉濃度の変動は下部の方が上部よりも大きく、上部で乾重あたり16mg/gから57mg/g、下部で22mg/gから83mg/gであった。幹では上下共に夜明け前に大幅に減少し、その後増加した。澱粉濃度のピークは上部で3時と15時、下部で3時と12時に見られた。このように日中の澱粉濃度のピークは上下違う時間に現れた。また澱粉濃度の日変化は糖濃度の変動は逆のパターンを示した。

### 4) 根

根におけるスクロース、ヘキソース、澱粉濃度の日変化の結果を図3-2に示す。スクロース濃度の日変化では0時と9時の2つのピークが見られた。ヘキソースの濃度変化は同じ変動を示し0時と6時にピークを示した。スクロースとヘキソースは9時から15時までの間に減少し、15時に最小値を示した。澱粉濃度は最小値を示した9時を除いてスクロース、ヘキソース濃度よりも高い値を示した。澱粉濃度は乾重あたり19から63mg/gであった。澱粉濃度は0時にピークを示し、その後減少しつづけて9時に最小値を示した。最小値を示した後、澱粉濃度は12時まで増加しその後緩やかに減少した。全ての炭水化物について15時から0時にかけて増加した。

### 3-3-3. 各器官におけるTNCに対する糖・澱粉の割合

TNCに対する各炭水化物の割合の平均を図3-3に示す。スクロースの割合が高いのは幹上部で、幹上部から離れるに従いスクロースの割合が減少した。ヘキソースの割合は葉で最も高く、地上高が低くなるに従い減少した。澱粉の割合は地上高が低くなるに従い増加し、根で最も高かった。TNCに対するヘキソースと澱粉の割合の変化はそれぞれ反対の傾向を示した。

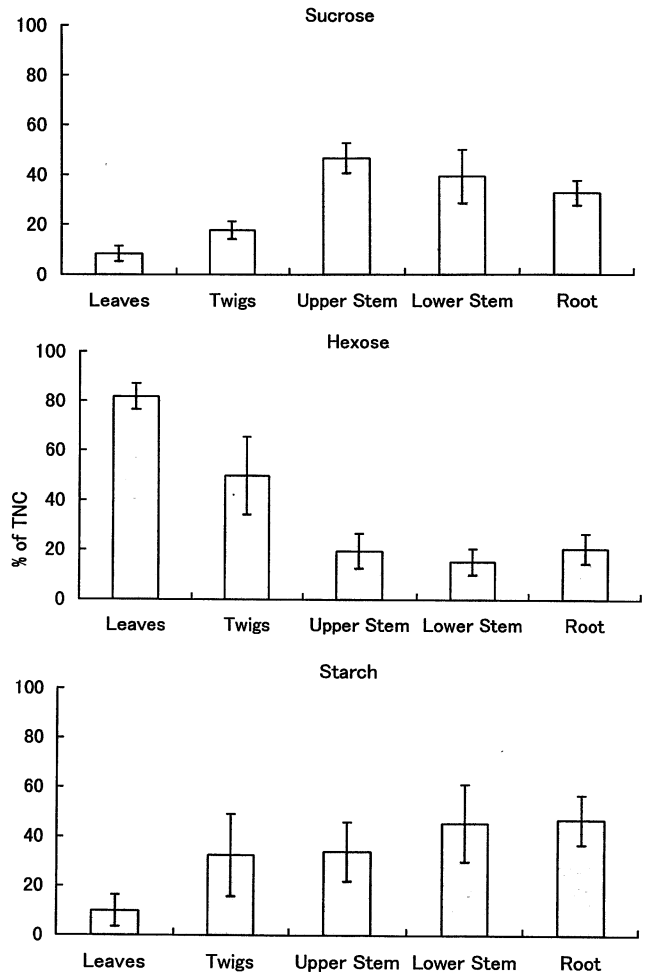


図3-3. *H. ilicifolius*の各器官でのTNCに対する各炭水化物の割合の比較。

### 3-3-4. 各器官におけるTNCに対する糖・澱粉の割合の日変化

各器官におけるTNCに対する各炭水化物の割合の日変化を図3-4に示す。スクロースの割合は幹上部で乾重あたり379から542mg/gで、幹下部では266から605mg/gであった。1日でのヘキソースの変化は全ての器官で大きく、特に枝では乾重あたり273から754mg/gと大きかった。澱粉の変化も全ての器官で大きかった。枝では乾重あたり81から571mg/g、幹上部では161から497mg/g、幹下部では153から641mg/gであった。6時から9時にかけて葉や枝では澱粉の割合が増加し、幹や根では減少した。

葉では1日を通してヘキソースが他の糖、澱粉よりも高かった。澱粉の割合は午前中増加したがスクロースは午後増加が見られた。枝では夜間のヘキソース割合が日中のヘキソース割合より高く、夜間のヘキソースの割合は他の糖、澱粉よりも高かった。枝の澱粉の割合は日中、糖よりも高かった。澱粉の割合は日中最も高いが、夜間はヘキソースの方が高くなった。幹や根ではTNC濃度の変動は小さかったが(図3-1)、糖と澱粉の割合は大きく変動した。幹と根における澱粉の割合は、午前中は小さく午後は大きくなった。このようにTNCに対する全ての糖、澱粉の割合は全ての器官において大きく変動した。

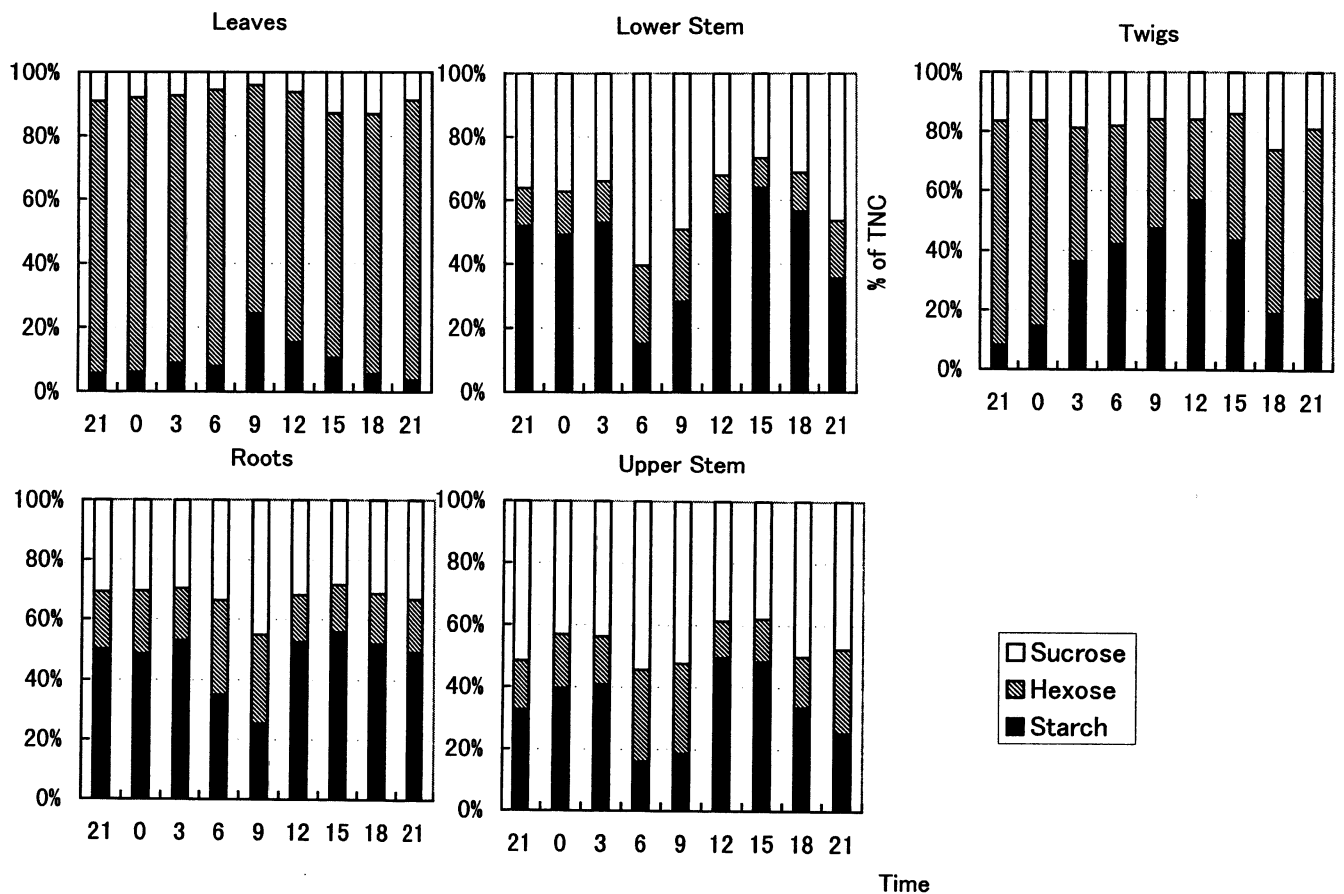


図3-4. *H. ilicifolius*の各器官におけるTNCに対する各炭水化物の割合の日変化。

### 3-4. 考察

#### 3-4-1. TNC濃度の日変化

TNC濃度の変動は炭水化物の収入と支出からなる収支を示す。収入は光合成による同化や、他の器官からの転流などがあげられる。支出は様々な代謝のための利用、他の器官への転流などがあげられる。TNC濃度の増加は収入が支出よりも多く、濃度の減少は支出が収入を上回ることから起こり、変化の無いものは収支のバランスがとれている状態であるといえる。従って、日中葉で見られたTNC濃度の増加は同化された炭素が転流される炭素よりも多くなり、余剰の炭水化物が葉内に蓄積されたことが推測される(図3-1)。15時からは収入と支出が同じになったためにTNC濃度の増加が止まった。夜間は呼吸に使われたり転流される炭素が同化される炭素よりも多くなるためにTNC濃度は減少した。その結果、貯蔵された炭水化物を使った転流が起こったことが推測される。

同様に、枝や幹において余剰の炭水化物が一時的に貯蔵された。枝ではTNC濃度が午前中に増加し、午後から夕方にかけて減少した。この結果は午前中は収入が支出を上回り、午後は逆に支出が収入を上回ったことを示す。幹ではTNC濃度の変動が小さく、1日で2, 3のピークがあった。この結果は炭水化物収支の釣り合いが取れているが、時折収入が支出を上回ることによってピークが出現したことを示している。この時見られる炭水化物の増加は一時的なものに過ぎなかった。従って、枝や幹では糖や澱粉を一時的に貯蔵する機能を持っていることが考えられた。

全ての器官においてTNCの最低濃度が乾重あたり約

100mg/gであった。この濃度は変動する上での「ベースライン」であることが考えられ、これは「長期的な炭水化物の貯蔵」を意味し、日変化で見られるピークは「一時的な貯蔵」を意味するものと考えた。そうすると炭水化物の貯蔵を評価する際にTNC濃度変化のベースラインを見積もることが重要となる。本研究が行なわれたのは乾季のはじめであった。乾季の間、常緑の樹木の幹や根の貯蔵物質が樹体維持に使われるために減少したという報告がある(Meletiou-Christouら, 1998)。このTNCのベースラインは乾季の進行と共に減少することが考えられる。

TNC濃度のピークは採集した地上高が低くなるに従って小さくなった。この現象は以下の二つの理由が考えられる。最初の理由は幹や根は貯蔵器官であるため、他の器官へ転流されずに貯蔵される割合が増えることがあげられる。次に、様々な枝から転流されるのでそれぞれが干渉してピークを小さくしていることが考えられる。

TNC濃度のピークは枝、幹、根においてそれぞれ違う時間に現れた(図3-1)。これらのピークは上の器官でピークが見られてから3時間から9時間遅れて現れた。このピークのずれが光合成産物の移動を反映していると仮定すると、採集した部位間の長さをピークのずれの時間で割ることで、光合成産物の移動速度を見積もることができる。こうして求められた光合成産物の移動速度は枝から幹へは0.67m/hから0.98m/hで、幹から根までは0.40m/hであった。これらの速さは5年生の*Larix decidua*の0.20m/h(SchneiderとSchmiz, 1989)や成熟した*Fraxnus americana*の1.25m/h(Zimmermann, 1958)といった報告例の範囲

内にあった。このことから幹で見られた21時のTNC濃度ピークは枝からの転流によって起こり、根の0時のピークはその後の幹からの転流によって起こったことが考えられる。夜中から夜明けにかけて見られた幹上部、下部のピークは葉からの2度目の転流によって起こったことが考えられる。このように、葉から根までの光合成産物のマスフローが1日に2回あった事が考えられる。

### 3-4-2. 糖・澱粉濃度の日変化

葉内において澱粉の可溶化は夜間起こると言われているが (Gordonら, 1980; Dickson, 1987; DavisとLoescher, 1991), 今回の結果, 日中にも澱粉濃度が減少したことから, 澱粉の可溶化が考えられた (図3-2)。放射同位元素を用いた実験で, 植物体を水ストレス環境下に置いた場合, 数時間以内に澱粉の可溶化を促進したり, スクロース合成に置き換わったと言う報告がある (FoxとGeiger, 1986)。水ストレス下でのスクロース合成はスクロース合成に重要なスクロース燐酸シンセターゼは乾燥に影響されず (Quickら, 1989; Escobar-Gutiérrezら, 1998), また糖アルコールや単糖類は水ストレス下において浸透圧調整の為に重要であると報告している (WangとStutte, 1992)。従って, *H. ilicifolius*の葉内では水ストレス状態のもとで光合成産物を効率よく生産するために糖, 澱粉の構成を変えていることが考えられる。

TNCに対する澱粉の割合は幹や根で高かった (図3-3)。多くの研究で多年生植物の根はエネルギーの貯蔵器官として機能していることが報告されている (Kozłowski, 1992)。澱粉は主な貯蔵物質として認識されているので, 幹や根で澱粉の割合が高いことはこれらのことと一致する。Loescherら (1990) やKozłowski (1992) は根においてヘキソースはスクロースよりも多く含まれると報告しているが, 今回の研究ではスクロースの割合がヘキソースより高かった。スクロースは多くの植物で主な光合成産物であり, 移動物質であり, 貯蔵物質でもあるといわれている (ap Rees, 1984)。*Pinus radiata*の主根, 細根において澱粉に次いでスクロースが多く含まれているという報告がある (Cranswickら, 1987)。このように, 樹種によってそれぞれ同化された炭素を違った構成で根の中で貯蔵していることが言える。*H. ilicifolius*では光合成産物が根で澱粉やスクロースとして貯蔵されているように思われる。

根や幹では糖, 澱粉濃度が大きく変化したが, 糖と澱粉の変動はそれぞれ逆のパターンを示したので (図3-2), TNC濃度の変化は日中小さかった (図3-1)。その事から転流された光合成産物は午前中は糖として, 午後は澱粉として, その貯蔵形態を変化させているのではないかと考えた。それゆえ幹や根において貯蔵される光合成産物の構成は短い時間単位で変化することが考えられる。

## 第4章 モデルによる葉内の光合成産物の動態解析

### 4-1. 概要

植物体中の炭素の動態に関して, 様々な器官における糖や澱粉濃度の変化から推測したり (GholzとCropper, 1991), 貯蔵物質である澱粉に注目することで推測する

(WebbとKilpatrick, 1993) などと言った方法がある。その他に炭素動態に関するモデルに基づいて, より詳しく転流量を予測する方法として大きく2つの方法が挙げられる。一つは光合成測定から得られる炭素の同化量から乾物重を差し引くことで予測する方法 (TerryとMortimer, 1972; Ho, 1976) であり, 他の一つは質量保存の法則を基本とした積算法 (KiraとShidei, 1967; Ogawa, 1977) に基づいて葉内における炭素の純転流速度を求めるHozumiとKurachi (1991) の方法である。

転流研究ではこれらのモデルによる研究のほかに放射同位元素を用いることでコンパートメントモデルを発展させた例もある。MoobyとJarman (1975) は放射同位元素の減少量から2つのコンパートメントを作ることで, トマト (*Lycopersicon esculentum* cv. Kingley Cross) の葉から転流される炭素量を求めた。RocherとPrioul (1987) は温室内で生育されたトウモロコシ (*Zea mays*) の葉を用いて代謝の先駆物質 (precursors), 澱粉 (starch), 2つのスクロース (sucrose) の4つからなるコンパートメントモデルを作成することで転流量を求めた。Stewartら (1997) はこのRocherとPrioul (1987) のモデルを改良し, 野外で24時間光合成の測定と分析用の葉の採集をおこなった。しかし, これらの研究例では夜間の呼吸速度の測定や葉の採集を行っていない。彼らは夜間の炭素動態の予測を直接測定するのではなく, 計算式から求めている。

本章では熱帯の樹木において新しいモデルを作り, 光合成の測定と分析用の葉の採集を短い間隔でおこなうことで, 葉と植物体の間の炭素動態を明らかにしようと試みた。本研究で作るモデルはStewartら (1997) のモデルを改良したコンパートメントモデルを作り, これを基本とし, TerryとMortimer (1972), HozumiとKurachi (1991) の手法を応用したものである。また, これまでの炭素の動態を明らかにするモデルは穀物で多くなされているが, 成熟した樹木の林冠でおこなったものはない。本研究では光環境の異なる林冠構成樹の*Hydnocarpus ilicifolius*と林床に生育する低木の*Glycosmis parva*を用いることで, 光環境の違いで炭素動態にどのように違いが現れるかを比較した。

### 4-2. 調査方法

#### 4-2-1. 対象樹種

対象樹種として3章と同様に主要な樹種としてイイギリ科の*H. ilicifolius*を選んだ。また, 比較樹種として林床部に多く生育していたミカン科の*Glycosmis parva*を選んだ。*G. parva*は乾性常緑林で多く見られる樹種で, 本研究では3個体を用いた (樹高1.0m, 地際直径2.0cm; 樹高1.2m, 地際直径1.9cm; 樹高1.5m, 地際直径2.2cm)。

#### 4-2-2. 光合成速度の測定

光合成速度の測定は携帯式光合成蒸散測定装置 (LCA-4) を用いて2分おきにおこなった。この装置はPLC (携帯式リーフチャンバー) と, それに接続したLCA (リーフチャンバーアナライザー) から構成され, 測定はリーフチャンバーへ連続して新鮮空気を流すオープンシステムで行う構造になっている。PLCには温度センサーとPAR (光合成有効放射) センサーが取り付けられており, チャンバー内温度と

波長400～700nmの光強度が測定される。LCAではポンプとマスフローセンサーによってチャンバーを通る空気の流量を制御し、またガスの赤外領域での吸収特性を利用した赤外線ガス分析器によってCO<sub>2</sub>とH<sub>2</sub>O濃度が測定される。これらの測定値に加え、あらかじめ境界層抵抗や投影葉面積を設定しておく、チャンバーに入るガス濃度とガスが葉片を通過した後の濃度差から、次の計算式によりCO<sub>2</sub>ガス交換率が純光合成速度(A)として計算され記録される。

$$A = \frac{U}{area} \times (C_{ref} - C_{an})$$

A: 純光合成速度 [ $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ ]

$C_{ref}$ : チャンバーの入りでのCO<sub>2</sub>濃度 (補正值)  
[ $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^3/\text{s}$ ]

$C_{an}$ : チャンバーの出口でのCO<sub>2</sub>濃度 (補正值)  
[ $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^3/\text{s}$ ]

U: ガス流量 [mol/s]

area: 投影葉面積 [m<sup>2</sup>]

#### 4-2-3. 糖・澱粉の分析方法

本研究における糖・澱粉の分析方法は第3章の方法に従って行われた。糖・澱粉濃度はmg/cm<sup>2</sup>で単位でそろえた。モデルを作成する際にこの値を更に炭素量[mgC/cm<sup>2</sup>]に換算した。換算法は次の「4-2-4. モデルの作成」にて説明する。

#### 4-2-4. モデルの作成

葉内における炭素の同化、分配、転流をモデル化したものを図4-1に示す。大気中のCO<sub>2</sub>は、光合成によって葉で固定され、グルコース、フルクトースなどと言った単糖類(C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>)になるため、単糖のコンパートメント(M)を作った。これらの単糖は葉内で貯蔵のために澱粉に変わったり、転流のためにスクロースに変わる。その為に本研究

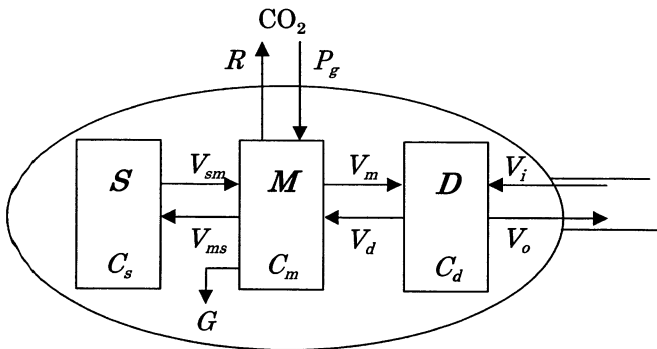


図4-1. コンパートメントモデルによる葉内の炭素の流れモデル。  
S: 澱粉コンパートメント、M: 単糖コンパートメント、D: スクロースコンパートメント、 $P_g$ : 総生産速度 (mgC/cm<sup>2</sup>/min)、R: 呼吸速度 (mgC/cm<sup>2</sup>/min)、 $C_s$ : 澱粉濃度 (mgC/cm<sup>2</sup>)、 $C_m$ : 単糖濃度 (mgC/cm<sup>2</sup>)、 $C_d$ : スクロース濃度 (mg C/cm<sup>2</sup>)、 $V_{sm}$ : 単糖コンパートメントから澱粉コンパートメントへの炭素の移動速度 (mgC/cm<sup>2</sup>/min)、 $V_{ms}$ : 澱粉コンパートメントから単糖コンパートメントへの炭素の移動速度 (mgC/cm<sup>2</sup>/min)、 $V_{md}$ : 単糖コンパートメントからスクロースコンパートメントへの炭素の移動速度 (mgC/cm<sup>2</sup>/min)、 $V_{dm}$ : スクロースコンパートメントから単糖コンパートメントへの炭素の移動速度 (mgC/cm<sup>2</sup>/min)、 $V_o$ : 葉から他の器官への転流速度 (mgC/cm<sup>2</sup>/min)、 $V_i$ : 他の器官から葉への転流速度 (mgC/cm<sup>2</sup>/min)、G: 生長の為に使われる炭素 (mgC/cm<sup>2</sup>/min)。

ではさらに澱粉のコンパートメント(S)と、スクロースのコンパートメント(D)を作った。

経過した時間(Dt)は次の(1)式で表すことができる。

$$Dt = t_{n+1} - t_n \quad (n \geq 0) \quad (1)$$

$t_n, t_{n+1}$ : 測定が行われた時間

Dtでの澱粉濃度( $DC_s$ ; mg C/cm<sup>2</sup>)の変化は(2)のように表すことができる。

$$\frac{DC_s}{Dt} = V_{ms} - V_{sm} \quad (2)$$

$V_{ms}$ : 単糖から澱粉のコンパートメントに移動した速さ (mg C/cm<sup>2</sup>/min)

$V_{sm}$ : 澱粉から単糖のコンパートメントに移動した速さ (mg C/cm<sup>2</sup>/min)

Dtでの単糖の濃度( $DC_m$ ; mg C/cm<sup>2</sup>)の変化は(3)のように表すことができる。

$$\frac{DC_m}{Dt} = (P_g - R) + (V_{sm} - V_{ms}) + (V_{dm} - V_{md}) - \frac{DG}{Dt} \quad (3)$$

$P_g$ : 総光合成速度(mg C/cm<sup>2</sup>/min)

R: 呼吸速度(mg C/cm<sup>2</sup>/min)

$V_{md}$ : 単糖からスクロースのコンパートメントに移動した速さ(mg C/cm<sup>2</sup>/min)

$V_{dm}$ : スクロースから単糖のコンパートメントに移動した速さ(mg C/cm<sup>2</sup>/min)

G: 成長のために使われた炭素量(mg C/cm<sup>2</sup>)

本研究が行なわれた11月には葉は成熟しており、DGは0と仮定した。 $(P_g - R)$ は光合成の測定より得られる純光合成速度( $P_n$ ; mg C/cm<sup>2</sup>/min)を用いた。式(3)は以下の式(4)のように表せる。

$$\frac{DC_m}{Dt} = P_n + (V_{sm} - V_{ms}) + (V_{dm} - V_{md}) \quad (4)$$

Dtでのスクロース濃度( $DC_d$ ; mg C/cm<sup>2</sup>)の変化は式(5)のように表せる。

$$\frac{DC_d}{Dt} = (V_{md} - V_{dm}) + (V_i - V_o) \quad (5)$$

$V_o$ : 葉から転流される炭素の速度(mg C/cm<sup>2</sup>/min)

$V_i$ : 葉に転流される炭素の速度(mg C/cm<sup>2</sup>/min)

式(2), (4), (5)をたすことによって式(6)が得られる。

$$\frac{DC_s}{Dt} + \frac{DC_m}{Dt} + \frac{DC_d}{Dt} = P_n + (V_i - V_o) \quad (6)$$

$(V_i - V_o)$ は転流速度を意味することから、式(7)のように転流速度( $T_r$ )を仮定すると

$$T_r = V_o - V_i \quad (7)$$

$T_r$ : 転流速度(mg C/cm<sup>2</sup>/min)

従って、転流速度は式(6), (7)より、以下のように表すことができる。

$$T_r = P_n - \left( \frac{DC_s}{Dt} + \frac{DC_m}{Dt} + \frac{DC_d}{Dt} \right) \quad (8)$$

光合成の測定と糖、澱粉の分析によって  $P_n$ ,  $DC_s$ ,  $DC_m$ ,  $DC_d$  を求めることができる。つまり、転流速度は光合成によって固定された炭素量から、炭水化物の増加量を差し引くことによって得ることができる。コンパートメント  $S$  から  $M$  への炭素の移動速度は以下のように表される。

$$V_s = V_{sm} - V_{ms} \quad (9)$$

$V_s$ : スクロースから単糖のコンパートメントに移動した速度(mg C/cm<sup>2</sup>/min)

コンパートメント  $M$  から  $D$  への炭素の移動速度は以下のように表される。

$$V_m = V_{md} - V_{dm} \quad (10)$$

$V_m$ : 単糖から澱粉のコンパートメントに移動した速度(mg C/cm<sup>2</sup>/min)

求められた速さが負の時はコンパートメント間の炭素の流れが逆であることを示す。 $V_s$  や  $V_m$  は式(2)と(4)から以下のように書き換えられる。

$$V_s = - \frac{DC_s}{Dt} \quad (11)$$

$$V_s = P_n - \left( \frac{DC_s}{Dt} + \frac{DC_m}{Dt} \right) \quad (12)$$

このように、 $V_s$  や  $V_m$  も光合成速度の測定と炭水化物濃度の解析から求めることができる。

本研究では  $Dt$  は3時間おきとした。 $DC_s$ ,  $DC_m$ ,  $DC_d$  は3時間ごとに求められる濃度差から求めた。純光合成生産量は光合成速度のデータを3時間分合計することで求めた ( $SP_n = A$ )。このようにして3時間間隔で葉から転流される炭素量( $T$ )は以下の様な式(13)で表された。

$$T = A - (DC_s + DC_m + DC_d) \quad (13)$$

またこれらの計算式は糖・澱粉のなかの炭素量をもちいた場合に成立する。単糖、スクロース、澱粉はそれぞれ

	分子量
単糖	C <sub>6</sub> H <sub>12</sub> O <sub>6</sub> ..... 180
スクロース	C <sub>12</sub> H <sub>22</sub> O <sub>11</sub> ..... 342
澱粉	[C <sub>6</sub> H <sub>10</sub> O <sub>5</sub> ] <sup>n</sup> ... 162 X n

となるため、糖・澱粉の量をそのまま計算式にあてはめた場合、炭素量は変化しなくても糖や澱粉の量に変化が現れることが考えられるためである。そのためそれぞれの炭素

量は次のように求められる。

$$A = x_x \times \frac{72}{180}$$

$$C_m = x_m \times \frac{72}{180}$$

$$C_d = x_d \times \frac{144}{342}$$

$$C_s = x_s \times \frac{72}{162}$$

$x_a$ : 取込まれたC<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>の量 (mg /cm<sup>2</sup>/3h)

$x_m$ : 単糖の量 (mg /cm<sup>2</sup>/ 3h)

$x_d$ : スクロースの量 (mg /cm<sup>2</sup>/3h)

$x_s$ : 澱粉の量 (mg /cm<sup>2</sup>/3h)

### 4-3. 結果

#### 4-3-1. 光合成速度の結果

*H. ilicifolius* の純光合成速度 ( $P_n$ ) は午前中、光強度が増すとともに増加し、9時に  $P_n$  が最高値のおよそ  $3 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$  を示した(図4-2a, 2b)。その後は光強度が増加するが  $P_n$  は減少しつづけた。午後になると光強度は減少し、100から  $1400 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$  の幅で変動し、その間  $P_n$  は再び増加し1から  $2 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$  の間の値を示した。夜間 *H. ilicifolius* は  $P_n$  は常に負の値を示し、呼吸速度が上回っていたことが言える。

*G. parva* の  $P_n$  は暗い光環境であるために日中でも  $1 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$  以下であった(図4-3a, 3b)。しかし、12時か

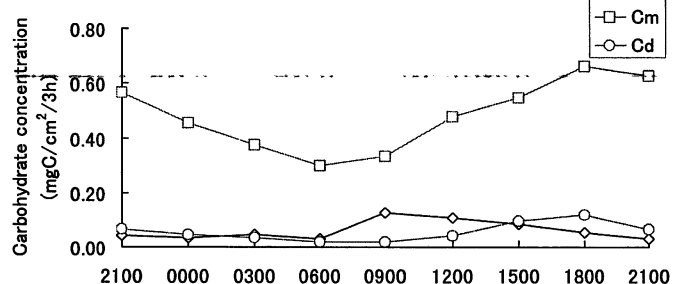
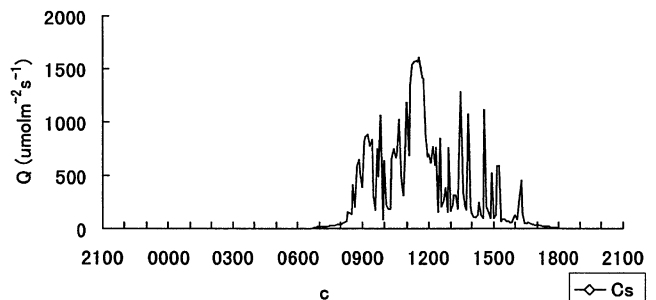
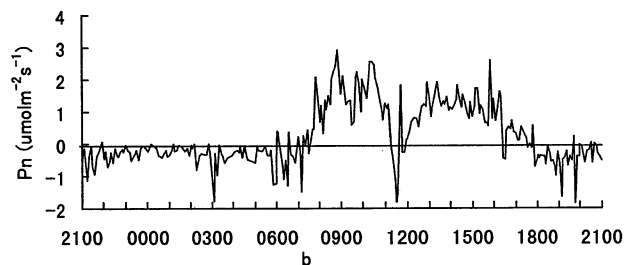


図4-2. *H. ilicifolius* における純光合成速度、光強度、葉内の糖・澱粉濃度の日変化。 [ $C_s$ :澱粉濃度、 $C_m$ :単糖濃度、 $C_d$ :スクロース濃度]

ら15時にかけて葉にサンフレックスが差し込みPnは増加し最大値2.8 μmol/m<sup>2</sup>/sを示した。G. parvaのPnの最高値はH. ilicifoliusの最高値とほぼ同じであった。G. parvaの1日の生産の50%以上がサンフレックスが差し込む12時から15時の間であった。

4-3-2. 葉における糖・澱粉濃度の結果

H. ilicifoliusの単糖 (C<sub>m</sub>), スクロース (C<sub>d</sub>), 澱粉 (C<sub>s</sub>) 濃度は朝6時まで減少し6時に最小値を示した(図4-2c)。C<sub>m</sub>は日中増加し続け18時に最大値を示し、その後は朝6時まで減少しつづけた。同様にC<sub>d</sub>は日中増加しつづけて18時に最大値を示し、その後は次の日の朝6時まで減少しつづけた。C<sub>s</sub>では朝、急激に増加し9時に最高値を示し、その後は次の日の朝まで減少しつづけた。このようにC<sub>m</sub>, C<sub>d</sub>, C<sub>s</sub>はそれぞれ最大値を示した時間は異なるのだが最小値を示す時間は一致した。

G. parvaのC<sub>m</sub>, C<sub>d</sub>, C<sub>s</sub>はH. ilicifoliusに比べて低くなった(図4-2c, 4-3c)。C<sub>m</sub>は6時に最小値を示し12時に最大値を示した。C<sub>d</sub>はC<sub>m</sub>, C<sub>s</sub>に比べて高く日中は安定し夜間は減少した。その後3時に最小値を示し、3時から6時までC<sub>s</sub>は大きく増加し、6時に最高値を示した。C<sub>s</sub>は15時に最小値を示し12時に最大値を示し、夜間は大きな変動はなかった。サンフレックスがあたったときはC<sub>m</sub>, C<sub>s</sub>は減少し、C<sub>d</sub>は減少しなかった。

4-3-3. モデルによる光合成産物の動態

モデルより、A, DC<sub>s</sub>, DC<sub>m</sub>, DC<sub>d</sub>のデータから炭素の移動速度V<sub>s</sub>, V<sub>m</sub>, Tを求めることができた。H. ilicifoliusでは1日で0.254mg/cm<sup>2</sup>炭素が同化され、これは林床に生育するG. parvaの5倍以上になった(表4-1)。日中、同化さ

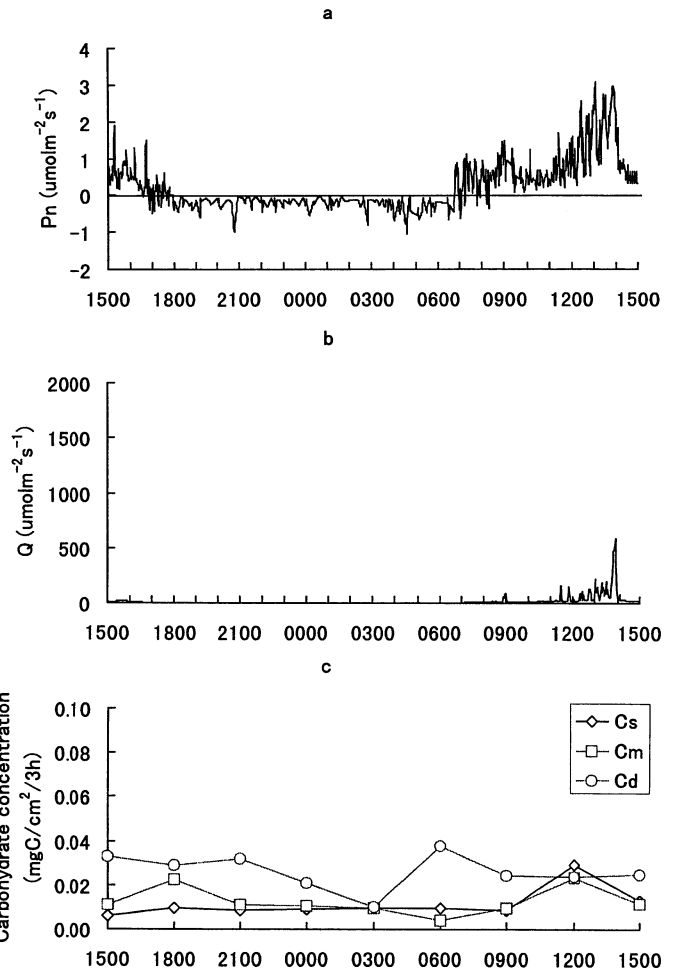


図4-3. G. parvaにおける純光合成速度、光強度、葉内の糖・澱粉濃度の日変化。[C<sub>s</sub>:澱粉濃度、C<sub>m</sub>:単糖濃度、C<sub>d</sub>:スクロース濃度]

表4-1. モデルから求められた各コンパートメントでの炭素含有量と転流速度の変化。

Hydnocarpus ilicifolius [mgC/cm <sup>2</sup> /3h]							
Time	A	DC <sub>s</sub>	DC <sub>m</sub>	DC <sub>d</sub>	V <sub>s</sub>	V <sub>m</sub>	T
21:00-0:00	-0.043	-0.006	-0.113	-0.020	0.006	0.076	0.096
0:00-3:00	-0.030	0.010	-0.080	-0.010	-0.010	0.040	0.050
3:00-6:00	-0.056	-0.014	-0.075	-0.015	0.014	0.033	0.048
6:00-9:00	0.067	0.094	0.035	0.000	-0.094	-0.061	-0.061
9:00-12:00	0.143	-0.019	0.144	0.020	0.019	0.018	-0.003
12:00-15:00	0.150	-0.021	0.067	0.056	0.021	0.104	0.048
15:00-18:00	0.080	-0.033	0.117	0.023	0.033	-0.003	-0.026
18:00-21:00	-0.057	-0.021	-0.034	-0.053	0.021	-0.003	0.049
Total	0.254	-0.010	0.060	0.003	0.010	0.204	0.201
Glycosmis parva [mgC/cm <sup>2</sup> /3h]							
Time	A	DC <sub>s</sub>	DC <sub>m</sub>	DC <sub>d</sub>	V <sub>s</sub>	V <sub>m</sub>	T
15:00-18:00	0.011	0.003	0.011	-0.004	-0.003	-0.003	0.001
18:00-21:00	-0.008	-0.001	-0.011	0.003	0.001	0.004	0.002
21:00-0:00	-0.005	-0.008	-0.001	-0.011	0.008	-0.005	0.006
0:00-3:00	-0.007	0.009	-0.001	-0.011	-0.009	-0.007	0.004
3:00-6:00	-0.011	0.000	-0.006	0.028	0.000	-0.005	-0.033
6:00-9:00	0.009	-0.001	0.005	-0.013	0.001	0.004	0.018
9:00-12:00	0.019	0.021	0.014	-0.001	-0.021	-0.016	-0.015
12:00-15:00	0.044	-0.016	-0.012	0.001	0.016	0.072	0.070
Total	0.052	0.007	0.000	-0.008	-0.007	0.045	0.052

A: D<sub>1</sub>における純生産量、DC<sub>s</sub>: 澱粉濃度の変化量、DC<sub>m</sub>: 単糖濃度の変化量、DC<sub>d</sub>: スクロース濃度の変化量、V<sub>s</sub>: 澱粉コンパートメントから単糖コンパートメントへの炭素の移動速度、V<sub>m</sub>: 単糖コンパートメントからスクロースコンパートメントへの炭素の移動速度、T: 葉から他の器官への転流速度。



れた炭素のうち21.4%は澱粉として貯蔵された。夜間、澱粉として貯蔵された炭素の殆どが糖に変わり単糖やスクロースのコンパートメント (M, D) に移動し、他の器官に転流した (表4-1, 4-2)。

表4-2. 日中の光合成生産に対するコンパートメント間での炭水化物の移動量の割合、有量と転流速度の変化。

	M→S	M→D
<i>H. ilicifolius</i>	21.4	13.2
<i>G. parva</i>	28.9	68.7

M: 単糖コンパートメント、S: 澱粉コンパートメント D: スクロースコンパートメント。

Tは18時から翌朝6時までの夜間において正の値を示したことから、葉から他の器官への転流があったといえる。日中でも光の強さが弱くなり純光合成速度が増加した12時から15時までの間もTは正の値を示した (表4-1, 図4-4)。 *H. ilicifolius*のTは夕方18時から起こり21時と0時の間にTは最高値を示した。Tが減少した後、翌朝6時までに炭水化物は他の器官に輸送された。

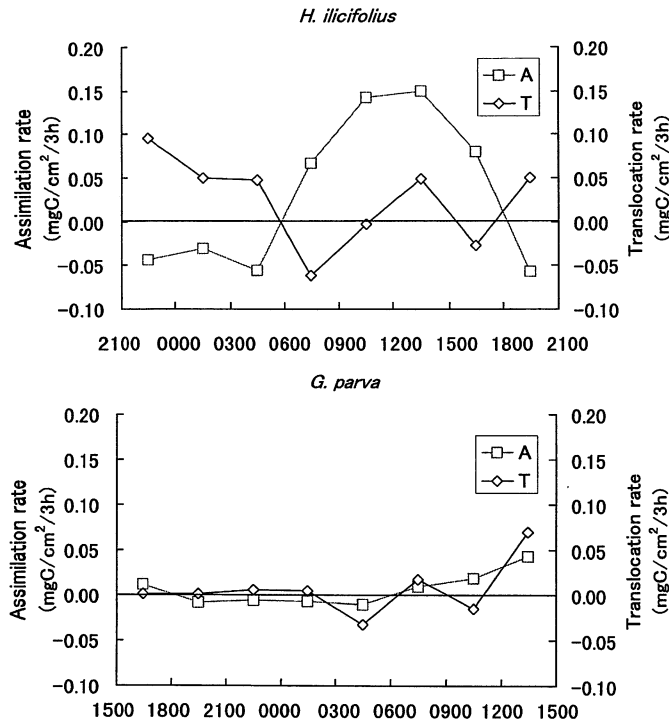


図4-4. *H. ilicifolius*と*G. parva*における同化速度と転流速度の日変化。

図4-5に*H. ilicifolius*の葉における炭素の流れを示す。6時から9時にかけて同化された炭素は澱粉のコンパートメント (S) に移動し、スクロースのコンパートメント (D) から単糖のコンパートメント (M) に移動した。9時から15時にかけて同化された炭素はMからDに移動しSの炭素はMに移動した。15時から18時にかけて同化された炭素はMに貯蔵され他のコンパートメントに移動しなかった。このときDやSからも炭素が移動した。炭素は夜間、呼吸としてMから放出された。18時から21時にかけてSやDからMに炭素が移動し、Dから他の器官への炭素の移動が見られた。

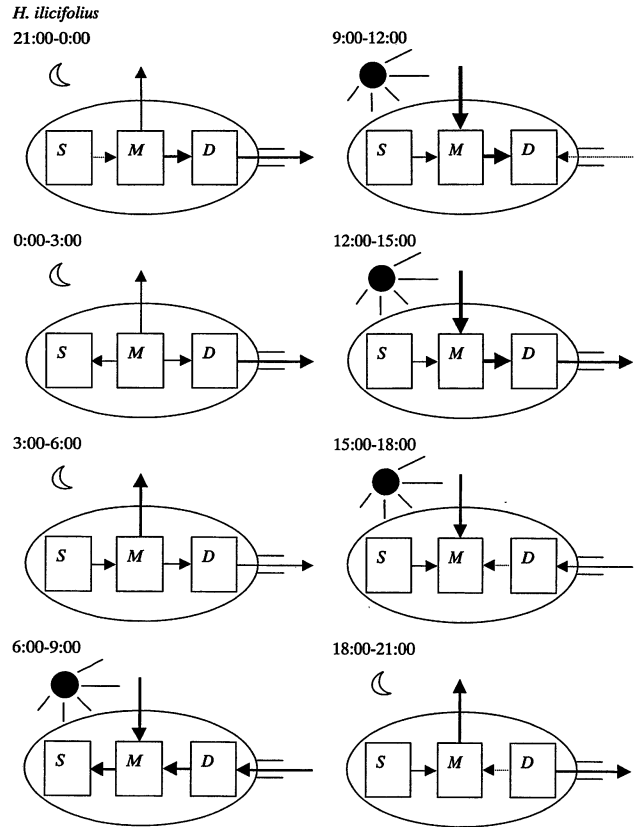


図4-5. *H. ilicifolius*の葉内における炭素の動態の模式図。[S: 澱粉コンパートメント、M: 単糖コンパートメント、D: スクロースコンパートメント]

21時から3時にかけてMの炭素は呼吸として消費され、Dから他の器官への炭素の移動が見られた。その間MではSから炭素の移動が見られなかった。3時から6時にかけて炭素はSからMに、MからDに、Dから他の器官へ移動した。このように葉から他の器官への炭素の転流は夜間、最初Dから起こり、次いでMから、その次にSから起こった。

*G. parva*では1日で0.052mgC/cm²の炭素が同化され、日中生産された炭素の28.9%が澱粉として貯蔵された (表4-1, 4-2)。 *G. parva*の葉において生産される炭水化物のうち澱粉で貯蔵される割合は*H. ilicifolius*のそれよりも高かった。貯蔵された澱粉の殆どが他のコンパートメントに移動し、他の器官へ移動した (表4-1, 図4-6)。

*G. parva*ではTが夜明け前や午前中を除いて、ほとんど正であった。夜間、他の器官への炭素の転流が見られるがその量は少なかった (0.002から0.006mg C/cm²/3h)。 *H. ilicifolius*と反対に、日中の転流量が夜間の転流量よりも多く、特にサンフレックスが入った時に多かった (0.001から0.070mg C/cm²/3h)。

図4-6は*G. parva*の葉内における炭素の動態を示している。林床に日があたらない6時から9時では同化された炭素はDに移動し、またDから他の器官へ移動した。この時、同化された炭素はSへ移動しなかった。9時から12時にかけて光の強さは10から156 μmol/m²/sで、同化された炭素はSに移動し、Dには他の器官からの移動も見られた。サンフレックスが入ることによって純光合成速度が急激に増加した12時から15時にかけて、炭素が大気中からとSからMに入った。そしてその炭素はDに移動し他の器官へ移動

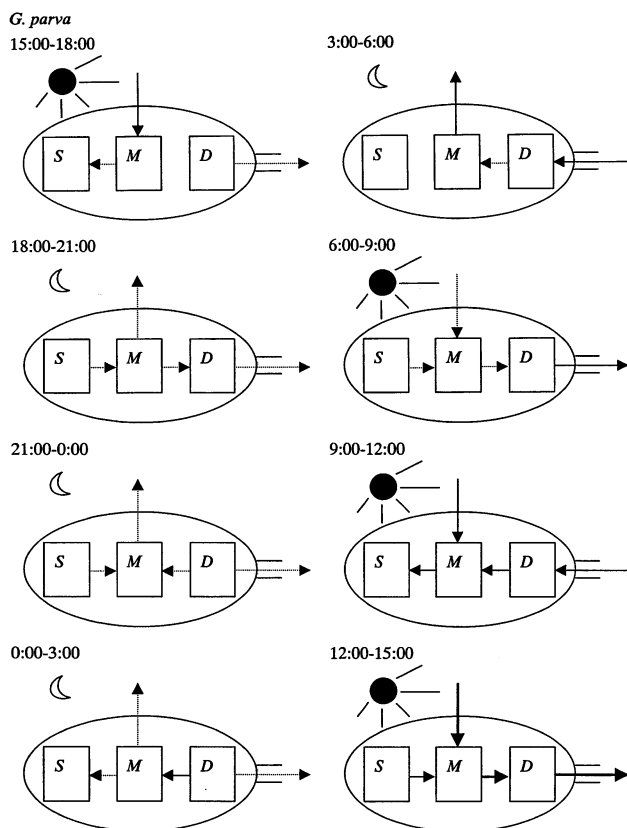


図4-6. *G. parva*の葉内における炭素の動態の模式図。[S:澱粉コンパートメント、M:単糖コンパートメント、D:スクロースコンパートメント]

した。15時から18時にかけて同化された炭素はSに移動した。夜間では*H. ilicifolius*と同様に、炭素は呼吸としてMから大気中に放出された。18時から21時では炭素はSからMに移動し、そしてMからDに移動し他の器官へ移動した。21時から0時にかけて炭素はSやDからMに移動し、またDから他の器官へ移動も見られた。0時から3時では炭素はDからMに移動し、そしてMからSに移動し、この間もDから他の器官へ移動が見られた。3時から6時の間では炭素は他の器官から供給があり、DからMに移動した。言い換えると、貯蔵された炭水化物は夜間にSやDから放出されていた。

このように、*H. ilicifolius*と*G. parva*の炭素の動態はそれぞれ異なり、また炭素の流れが光の強さで大きく変わった。

#### 4-4. 考察

##### 4-4-1. 葉内における光合成産物の動態

*H. ilicifolius*では正午前午後日光が十分に当たっているにもかかわらず、純光合成速度の値が減少した。樹木において光が十分に当たっているにもかかわらず、日中に光合成速度が低下する現象はこれまで多く報告されている (Pearcy, 1987; Kochら, 1994; Ishidaら, 1996)。*H. ilicifolius*では、日中、葉温が40℃近くを示し、気孔開閉の指標となる気孔コンダクタンス値も減少したことから、水ストレスによって炭素の同化が低下した為と考えられる。この間、澱粉濃度 ( $C_s$ ) が減少し、その代わりに糖濃度 ( $C_m$ と $C_d$ ) が増加した。これらの結果は同化された炭素

が日中、澱粉から糖に置き換わるということを示している。この結果は*H. ilicifolius*は環境の変化に対し同化された炭素を異なる形の炭水化物にすることで対応していることを示唆している。林冠では葉は十分に日光を受け、多くの光合成産物を生産する機会を持っている。*H. ilicifolius*の葉において光合成活性を維持するために澱粉濃度を減少させる必要があるのかもしれない。1日で同化される炭素のうち葉の中で澱粉として貯蔵される割合は、林冠に生育する*H. ilicifolius*は林床部に生育する低木*G. parva*よりも低かった (表4-2)。Rocher (1988) はトウモロシを使った実験で澱粉として貯蔵される割合が低い品種は、割合が高い品種に比べて成長量が高いことを報告している。林冠まで達する*H. ilicifolius*は林床部に生育する低木の*G. parva*に比べて成長量が高いことが考えられ、同化された炭素に対する転流の割合は樹木の生活史に反映することが考えられる。このように一日で生産される光合成産物量の違いだけでなく、同化された炭素の貯蔵形態の違いも重要となる。

*G. parva*では同化される炭素に対してスクロースになる割合が澱粉として貯蔵される割合よりも高かった (図4-3c)。今回のモデルによる検証でも*G. parva*においてDに炭素が移動する割合が*H. ilicifolius*のそれよりも高いことを示した (表4-2)。モデルはさらにスクロースになる割合だけでなく澱粉として貯蔵される割合も*H. ilicifolius*より高いことを示した。日中*H. ilicifolius*と*G. parva*において同化された炭素がMからSもしくはDへ移動する割合はそれぞれ、34.6%と97.6%であった (表4-2)。この結果は林床部に生育する*G. parva*では暗い光環境のもとにあるため、活性が低く、基質である単糖の消費が*H. ilicifolius*に比べ少なく、その多くを貯蔵形態や移動形態に変えていることが考えられる。

*H. ilicifolius*では転流が夜間に起こる割合が1日の転流量の83.5%を示した。これは*H. ilicifolius*では光合成産物の転流が主に夜間に行われていることを示している。しかし、日中において光強度が弱まり、 $100 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 以下になった12時から15時の間にも光合成産物の転流が見られた。これは光強度が弱まったときは日中でも光合成産物の転流が見られることを示している。作物を用いた研究でも弱い光環境の下で葉からの転流が起こることが報告されており (Fondyら, 1989), 樹木に関しても同様のことが起こっている事が言える。

*G. parva*では暗い光環境下にあり、光合成産物の転流が常に起こり、特にサンフレックスが差し込んだときに最も転流量が大きかった (表4-1)。この結果は暗い光環境のもとにある*G. parva*は同化した光合成産物をすぐに非同化器官へ送ることを示している。サンフレックスがあつた時に転流量が最も多くなったのは、「最終産物阻害」を回避するために葉内の炭水化物量を減らしたことが考えられる。「最終産物阻害」は葉内のスクロース濃度および澱粉濃度と光合成活性の間に負の相関があることである (Sawadaら, 1986; 1987)。このように*G. parva*は暗い光環境のもとで光合成産物を効率よく生産する為に同化された炭素をすぐに非同化部に移動させる事が考えられる。

#### 4-4-2. 従来のモデルとの比較

本章で用いたモデルは葉内において炭素の流れが頻繁に変わること示した。日中、同化された炭素は澱粉もしくはスクロースのかたちで貯蔵され、澱粉は夜間に分解されるという考え方がこれまで広く支持されてきた (Fondy と Geiger, 1982; Gordon ら, 1980; Sicher ら, 1984; Davis と Loescher, 1991)。これに基づき、Rocher と Prioul (1987) や Stewart ら (1997) は、光合成産物の動態研究のモデルにおいて、日中は澱粉から単糖に移動する炭素の速度を0としてきた。しかし、本研究では林冠、林床のいずれの種においても、日中にも光合成活性や成長を最適にするために、*S*と*M*の間で頻繁に炭素の移動が行われている事が明らかになった (図4-5, 4-6)。

### 第5章 総合考察

本研究ではタイ乾性常緑林において主要な樹種である *H. ilicifolius* に注目し、この樹種の樹体内における光合成産物の動態を、樹体全体および生産器官である葉と分けて明らかにした。また葉内における動態に関しては林冠構成種である *H. ilicifolius* と、林床部に生育する低木の *G. parva* と比較し検討した。

樹体内における光合成産物動態は、数時間と言う短い時間軸の間でも大きな変化があることが示された。樹体内における光合成産物の日変化に関してはこれまであまり研究されてこなかったが、本研究から樹木の生理生態的な種特性を明らかにしていく上で、今後注目されるべき問題であると言える。本研究では糖、澱粉、TNC濃度の日変化が葉や枝で大きかった。それらの変動の範囲は熱帯の高木 (Newell ら, 2002) や低木 (Tissue と Wright, 1995; Marquis ら, 1997)、地中海気候の樹木 (Mooney と Hays, 1973; Meletio-Christou ら, 1998)、温帯のカシ (McLaughlin ら, 1980) や針葉樹 (Gholz と Cropper, 1991; Webb と Kilpatrick, 1993) で報告されてきた季節変化の変動範囲とはほぼ同じであった。このことから、光合成産物の動態を研究する際には、サンプリングの時間を一定にしないと、本来の動態を把握できなくなると考えられる。光合成産物の季節変化を調べた研究は多くあるが、サンプリング時間まで言及した報告が少ないことから、今後の研究ではサンプリング時間を決め、報告の中にも言及する必要があるだろう。本研究から、光合成産物の季節変化を調べる際にはサンプリングの時間帯を夜明け前にするのが適していると考えられる。

樹体内の光合成産物の濃度は、季節、フェノロジーによって変化するが (Kimura, 1969; McLaughlin ら, 1980; Singh と Srivastava, 1986; Gholz と Cropper, 1991; Marquis ら, 1997; Meletiou-Christou ら, 1998; Newell ら, 2002)、本研究では乾季のはじめの *H. ilicifolius* の樹体内光合成産物濃度の日変化を調べただけである。最も乾燥している時期や雨期、また新葉が展開する時期、開花・結実時にどのような日変化をしているのかを明らかにし、葉で生産された光合成産物をどのように分配し、利用するか調べなければならない。これを検討するためには、*H. ilicifolius* について光合成産物濃度の日変化に関する研究を季節ごとに詳しく調べていく必要がある。他の樹種についても同様に、光合成産物濃

度の日変化や季節変化から、光合成産物の動態を調べること、研究対象としている森林の生態系を明らかにすることができるであろう。

本研究で、樹体全体およびモデルによる研究から一般に言われるよりも炭素の移動はもっと順応性があり、林冠に生育する *H. ilicifolius* と林床部に生育する *G. parva* では動態に違いが見られた。また日中でも様々な環境の変化に対応して光合成産物の動態は絶えず変化していることが分かった。これまでの動態モデル (Stewart ら, 1997; Rocher と Prioul, 1987) では、日中は澱粉からの可溶が見られないと仮定していることなど、モデルで動態解析する上での問題があった。これは室内で、温度、照度を制御しておこなった実験では、日中は葉内の澱粉濃度が増加し続け、夜間になると減少するという多くの研究例 (Fondy と Geiger, 1982; Dickson, 1987; Qiu と Israel, 1992) から導かれている。しかし、温室や野外でおこなった日変化の実験では、今回の結果同様に日中にも葉内の澱粉濃度が減少していることから (Webb と Kilpatrick, 1993; Lin ら, 2000)、環境の変化に対し、日中の葉内の澱粉の可溶化がおこったことが予測される。林内のような、様々な要因が絶えず変化する環境では、樹体内の光合成産物も絶えず変化していると考えられる。光合成産物の動態研究は、林内環境に基づいた、より多くのファクターを加えることにより、より詳しく明らかになることが期待される。また、何の要因が動態のトリガーになっているのかを解明する必要がある。今後、生活型や光環境の違う種について、本研究で用いたモデルをあてはめ、さらに研究を進めていく必要がある。

本研究は森林生態系の解明と森林生態系の修復技術の開発を目的とし、光合成産物動態を調べた。今回の結果から直接、目的を達成することはできないが、光合成産物を研究するうえでの問題点を指摘し、今後すすめていかなければならないテーマを提示できた。今後、本研究で用いた方法をさらに発展させ、森林を構成している樹種の炭素動態および炭素固定能力を明らかにすることにより、複雑な熱帯林の生態系を解明するだけでなく、地球規模で問題となっている温室効果ガスの吸収能を評価できるのではないかと考える。またこの技術を用いることで今後、森林生態系の保全や管理に寄与されることが望まれる。

### 謝 辞

本研究は、研究計画から調査地の設定、調査方法について、萩野和彦教授 (現 滋賀県立大学教授) の御指導を受けて行われた。ここに慎んで感謝の意を表する次第である。

愛媛大学農学部森林資源生物研究室の原田光教授には論文作成についての的確な御助言を頂いた。ここに慎んで感謝の意を表する次第である。

同研究室の二宮生夫教授には調査地の設定、実験手法、モデル作成、論文作成にわたって御指導を受けた。ここに慎んで感謝の意を表する次第である。

本論文は日本バイオインダストリー協会による「生物多様性保全と持続的利用等に関する研究協力」の共同研究の一環として行われたものである。

タイ国での現地調査では、チュラロンコン大学水産

資源研究所副所長のPipat Patanaponpaiboon博士には、タイにおける実験場所の提供、樹種の同定、調査区の毎木調査などにわたる調査だけでなく、海外生活になれない筆者をあらゆる点でサポートして下さった。カセサート大学社会林業研修センター所長のSomsak Sukwong博士には調査区の設定の為に御尽力頂いた。王室森林局植物標本館のChawalit Niyomdam博士には樹種の同定をして頂いた。国立遺伝子・バイオテクノロジー研究所のPrasat Kittakoop博士には分析実験をする際に惜しみなく実験室や実験機器を提供してくれただけでなく、分析実験に関して助言をいただいた。カセサート大学社会林業研修センターのSarawut Chatyothin氏、Poom Pinthep氏には調査区の設定の際に様々な援助をしていただいた。チュラロンコーン大学の大学院生Srisak Thanee氏、Sasitorn Pongparn氏、Wachana Boonchai氏、Jenjira Kaewrat氏には調査地で毎木調査、土壌調査、光合成の測定等サポートして頂いた。また現地では当時、愛媛大学農学部森林資源生物研究室の大学院生であった小中学氏、市榮智明博士、富谷達治氏、小平真佐夫博士、上月良介氏の協力があった。

愛媛大学農学部森林資源生物研究室の広見徹博士、上谷浩一氏、小平真佐夫氏、Savent Panpasit博士、Gerhard Breulmann博士には論文作成の際に多くの助言を頂いた。同研究室、岡浦貴富氏はじめ多くの大学院生、専攻生にはデータの処理など援助していただいた。

本論文は以上の方々の御指導とご協力があったはじめて為し得たものであることを明記し、ここに深く感謝する次第である。

### 引用文献

- Bhati, M., and Singh, G. (2003) Growth and mineral accumulation in *Eucalyptus camaldulensis* seedlings irrigated with mixed industrial effluents. *Biores. Tech.* 88: 221-228
- Carter, G. H. and Nueber, A. M. (1954) Plant starch analysis rapid determination of starch in apples. *Agri. Food Chem.* 2: 1070-1072.
- Chachoengsao Wildlife Research Center. (1994) Khao Ang Rue Nai Wildlife Sanctuary. Chachoengsao, Thailand.
- Costello, L. R., Bassham, J. A., and Calvin, M. (1982) Enhancement of phloem exudation from *Fraxinus uhdei* Wenz. (Evergreen Ash) using Ethylenediaminetetra-acetic acid. *Plant Physiol.* 69: 77-82.
- Cranswick, A. M., Rook, D. A. and Zabkiewicz, J. A. (1987) Seasonal changes in carbohydrate concentration and composition of different tissue types of *Pinus radiata* trees. *N. Z. J. Forest Sci.* 17: 229-245.
- Davis, J. M. and Loescher, W. H. (1991) Diurnal pattern of carbohydrates in celery leaves of various ages. *HortScience.* 26: 1404-1406.
- Dickson, R. E. (1987) Diurnal changes in leaf chemical constituents and <sup>14</sup>C partitioning in cottonwood. *Tree Physiol.* 3: 157-170.
- Escobar-Gutiérrez, A. J., Zipperlin, B., Carbonne, F., Moing, A. and Gaudillère, J. P. (1998) Photosynthesis, carbon partitioning and metabolite content during drought stress in peach seedlings. *Aust. J. Plant Physiol.* 25: 197-205.
- Fondy, B. R. and Geiger, D. R. (1982) Diurnal pattern of translocation and carbohydrate metabolism in source leaves of *Beta vulgaris* L. *Plant Physiol.* 70: 671-676.
- Fondy, B. R., Geiger, D. R., and Servaites, J. C. (1989) Photosynthesis, carbohydrate metabolism and export in *Beta vulgaris* L. and *Phaseolus vulgaris* L. during square and sinusoidal light regimes. *Plant Physiol.* 89: 396-402.
- Fox, T. C. and Geiger, D. R. (1986) Osmotic response of sugar beet source leaves at CO<sub>2</sub> compensation point. *Plant Physiol.* 80: 239-241.
- Gholz, H. L. and Cropper, W. P. Jr. (1991) Carbohydrate dynamics in mature *Pinus elliottii* trees. *Can. J. For. Res.* 21: 1742-1747.
- Gordon, A. J., Ryle, G. J. A. and Webb, G. (1980) The relationship between sucrose and starch during 'dark' export from leaves of unculm baley. *J. Exp. Bot.* 31: 845-850.
- Gray, D., Piprell, M. and Graham, M. (1994) National Parks of Thailand. 250 pp. Industrial Finance Corporation of Thailand. Bangkok, Thailand.
- Gucci, R., Moing, A., Gravano, E. and Gaudillère, J. P. (1998) Partitioning of photosynthates in leaves of salt-stressed olive plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 25: 571-579.
- Ho, L. C. (1976) The relationship between the rates of carbon transport and of photosynthesis in tomato leaves. *J. Exp. Bot.* 27: 87-97.
- Hozumi, K. and Kurachi, N. (1991) Estimation of seasonal changes in translocation rates in leaves of a Japanese larch stand. *Bot. Mag. Tokyo* 104: 25-36.
- Ishida, A., Toma, T., Matsumoto, Y., Yap, S. K., and Maruyama, Y. (1996) Diurnal change in leaf gas exchange characteristics in the uppermost canopy of a rain forest tree, *Dryobaranops aromatica* Gaertn. f. *Tree Physiol.* 16: 779-785.
- Kanzaki, M., Yoda, K. and Dhanmanonda, P. (1995) Mosaic structure and tree growth pattern in a monodominant tropical seasonal evergreen forest in Thailand. *In: Box, E. O., Peet, R. K., Masuzawa, T., Yamada, I., Fujiwara, K. and Maycock, P. F. (eds.), Vegetation Science in Forestry.* 495-513. Kluwer Academic Publishers, Netherland.
- Kimura, M. (1969) Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare VII. Analysis of production processes of young *Abies* stand based on the carbohydrate economy. *Bot. Mag. Tokyo.* 82: 6-19.
- Kira, T. and Shidei, T. (1967) Primary production and

- turnover of organic matter in different forest ecosystems of the West Pacific. *Jap. J. Ecol.* 17: 70-87.
- Kitao, M., Lei, T. T., Koike, T., Tobita, H., Maruyama, Y., Matsumoto, Y., and Ang, L. L. (2000) Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluorescence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. *Physiol. Plant.* 109: 284-290.
- Koch, G. W., Amthor, J. S. and Goulden, M. L. (1994) Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon: measurements from the Raseau des Cimes. *Tree Physiol.* 14: 347-360.
- Kozłowski, T. T. (1992) Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Bot. Rev.* 58: 107-222.
- Leakey, A. D. B., Press, M. C., and Scholes, J. D. (2003) Patterns of dynamics irradiance affect the photosynthetic capacity and growth of dipterocarp tree seedlings. *Oecologia* 135: 184-193.
- Lin, T-B., Wolf, S., Schwartz, A., and Saranga, Y. (2000) Silverleaf whitefly stress impairs sugar export from cotton source leaves. *Physiol. Plant.* 109: 291-297.
- Loescher, W. H., McCamant, T. and Keller, J. D. (1990) Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. *HortScience* 25: 274-281.
- Marquis, R. J., Newell, E. A. and Villegas, A. C. (1997) Non-structural carbohydrate accumulation and use in an understorey rain-forest shrub and relevance for the impact of leaf herbivory. *Func. Ecol.* 11: 636-643.
- Maruyama, Y., Toma, T., Ishida, A., Matsumoto, Y., Morikawa, Y., Ang, L. H., Yap, S. K., and Iwasa, M. (1997) Photosynthesis and water use efficiency of 19 tropical tree species. *J. Trop. For. Sci.* 9: 434-438.
- McLaughlin, S. B., McConathy, R. K., Barnes, B. L. and Edwards, N. T. (1980) Seasonal changes in energy allocation by white oak (*Quercus alba*). *Can. J. For. Res.* 10: 379-388.
- Meletiou-Christou, M. S., Banilas, G. P. and Diamantoglou, S. (1998) Seasonal trends in energy contents and storage substances of the Mediterranean species *Dittrichia viscosa* and *Thymelaea tartonraira*. *Environ. Exp. Bot.* 39: 21-32.
- Mooney, H. A. and Hays, R. I. (1973) Carbohydrate storage cycles in two Californian Mediterranean-climate trees. *Flora* 162: 295-304.
- Moorby, J. and Jarman, P. D. (1975) The use of compartmental analysis in the study of the movement of carbon through leaves. *Planta* 122: 155-168.
- Newell, E. A., Mulkey, S. S., and Wright, E. A. (2002) Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species. *Oecologia* 131: 333-342.
- Ogawa, H., Yoda, K., and Kira, T. (1961) A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature and Life in Southeast Asia* 1: 21-184.
- Ogawa, H. (1977) Principles and methods of estimating primary production in forests. In: Shidei, T. and Kira, T. (eds.) *Primary productivity of Japanese forests -Productivity of Terrestrial Communities- JIBP Synthesis 16.* 29-35. University of Tokyo Press, Tokyo, Japan.
- 荻野和彦・Duongkeo Ratanawongs・堤利夫・四手井綱英. (1967) タイ国森林の第一次生産力. *The Southeast Asian Studies.* 5: 121-154.
- 荻野和彦. (1976) タイの森林植生. 加藤泰安・中尾佐助・梅棹忠夫(編) 山岳森林生態学. 247-283. 中央公論社. 東京.
- Patanaponpaiboon, P., Ninomiya I. and Ogino, K. (1998) Ecosystem conservation by means of man-made ecosystem in Thailand. In: New Energy and Industrial Technology Development Organization and Japan Bioindustry Association. *The Tokyo international forum on conservation and sustainable use of tropical bioresources.* 40-47. Tokyo, Japan.
- Pearcy, R. W. (1987) Photosynthetic gas exchange response of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Func. Ecol.* 1: 169-178.
- Qiu, J., and Israel, D. W. (1992) Diurnal starch accumulation and utilization in phosphorus-deficit soybean plants. *Plant Physiol.* 98: 316-323.
- Quick, P., Siegl, G., Nauhaus, E., Feil, R. and Stitt, M. (1989) Short-term water stress leads to stimulation of sucrose synthesis by activating sucrose-phosphate synthase. *Planta* 177: 535-546.
- ap Rees, T. (1984) Sucrose metabolism. In: Lewis, D. H. (ed.), *Storage carbohydrates in vascular plants.* 53-73. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Rocher, J. P. and Prioul, J. L. (1987) Compartmental analysis of assimilate export in a mature maize leaf. *Plant Physiol. Biochem.* 25: 531-540.
- Rocher, J. P. (1988) Comparison of carbohydrate compartmentation in relation to photosynthesis, assimilate export and growth in a range of maize genotypes. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 677-686.
- Royal Forest Department. (1962) Types of forest of Thailand. Report No. 44, 12 pp. Bangkok, Thailand.
- Royal Forest Department. (2000) Forest Statistics Data.
- Rundel, P. W. and Boonpragob, K. (1995) Dry forest ecosystems of Thailand. In: Bullock, S. H., Mooney, H. A., and Medina E. (eds.), *Seasonally dry tropical forests.* 93-123. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Sawada, S., Hayakawa, T., Fukushi, K., and Kasai, M. (1986) Influence of carbohydrates on photosynthesis in single, rooted soybean leaves used as a source-sink

- model. *Plant and Cell Physiol.* 27: 591-600.
- Sawada, S., Kawamura, H., Hayakawa, T. and Kasai, M. (1987) Regulation of photosynthetic metabolism by low-temperature treatment of roots of single-rooted soybean plants. *Plant and Cell Physiol.* 28: 235-241.
- 沢田信一. (1996) 森林系研究の展望：シュートから地理分布まで。光合成のソース・シンク制御機構の視点から。日生態誌. 46: 103-107.
- Schneider, A. and Schmitz, K. (1989) Seasonal course of translocation and distribution of <sup>14</sup>C-labelled photoassimilate in young trees of *Larix decidua* Mill. *Trees* 4: 185-191.
- Sicher, R. C., Kremer, D. R., and Harris, W. G. (1984) Diurnal carbohydrate metabolism of barley primary leaves. *Plant Physiol.* 76: 165-169.
- Singh, K. P. and Srivastava, S. K. (1986) Seasonal variation in the biomass and non-structural carbohydrate content of fine roots of teak (*Tectona grandis* L. f.) plantations in a dry tropical region. *Tree Physiol.* 1: 31-36.
- Stewart, D. W., Dwyer, L. M., Andrews, C. J., and Dugas, J. A. (1997) Modeling carbohydrate production, storage, and export in leafy and normal maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 37: 1228-1236.
- Terry, N. and Mortimer, D. C. (1972) Estimation of the rates of mass carbon transfer by leaves of sugar beet. *Can. J. Bot.* 50: 1049-1054.
- Tissue, D. T. and Wright, S. J. (1995) Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs. *Func. Ecol.* 9: 518-527.
- Tuomela, K., Kuusipalo, J., Vesa, L., Nuryanto, K., Sagala, A. P. S., and Ådjers, G. (1996) Growth of dipterocarp seedlings in artificial gaps: an experiment in a logged-over rainforest in South Kalimantan, Indonesia. *For. Ecol. & Man.* 81: 95-100.
- Turner, I. M. (1990) Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica* 22: 146-154.
- Wallart, R. A. (1980) Distribution of sorbitol in Rosaceae. *Phytochemistry* 19: 2603-2610.
- Wang, Z. and Stutte, G. W. (1992) The role of carbohydrates in active osmotic adjustment in apple under water stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117: 816-823.
- Webb, L. W. and Kilpatrick, K. J. (1993) Starch content in Douglas-Fir: Diurnal and seasonal dynamics. *Forest Sci.* 39: 359-367.
- Williams, L. (1967) Forest of Southeast Asia, Puerto Rico, and Texas. USDA Agricultural Research Service, Washington, USA.
- Wullschleger, S. D., Norby, R. J. and Hendrix, D. L. (1992) Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. *Tree Physiol.* 10: 21-31.
- Yoda, K. (1974) Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of west Malaysia. *Jap. J. Ecol.* 24:247-254.
- Yoneda, R., Ninomiya, I., Patanaponpaiboon, P., and Ogino, K. (2002a) Carbohydrate dynamics on trees in dry evergreen forest, Thailand I. Diel fluctuation of carbohydrates in a whole tree of *Hydnocarpus ilicifolius*. *Tropics* 11: 125-134.
- Yoneda, R., Ninomiya, I., Patanaponpaiboon, P., and Ogino, K. (2002b) Carbohydrate dynamics on trees in dry evergreen forest, Thailand II. Modeling of carbohydrate dynamics in a leaf of *Hydnocarpus ilicifolius* and *Glycosmis parva*. *Tropics* 11: 135-148.
- 米田令仁. (2004) タイ東部における持続的森林管理の事例. 熱帯林業 59: 60-69.
- Zimmermann, M. H. (1958) Translocation of organic substances in phloem of trees. *In: Thimann, K. V. (ed.), The physiology of forest trees.* 381-400. Ronald Press, New York, USA.
- Zhou, R., Sicher, R., and Quebedeaux, B. (2001) Diurnal changes in carbohydrate metabolism in mature apple leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 28: 1143-1150