

個人使用限定

小池孝良

光合成特性から見た落葉広葉樹林

収録元

「生態学から見た北海道」第11章

東 正剛・阿部 永・辻井達一編集

北海道大学図書刊行会

1993年

Koike, T. (1993) Photosynthetic characteristics of deciduous broadleaved forests in relation to forest succession.

In "Ecology of Hokkaido" (eds.) Higashi, S., Abe, H. and Tsujii, T.
Hokkaido University Press, Sapporo, pp. 160-168.

personal use only

開葉時期の違い、紅葉のしかたや色によって、広葉樹林にはさまざまな樹種がはえていることがわかる。山火事跡や裸地のような明るい場所にはシラカンバが一斉林をつくっている。発達した林の上層をおおうのはミズナラ、ハリギリ、ウダイカンバなどで、それらの下層にはシナノキ、ホオノキ、イタヤカエデ、サワシバなどがみられる。それでは、どうしてこのような多層の林ができるのか？ここでは樹木の生育をささえる光合成作用を中心に、広葉樹林の営みをながめてみよう。

1. 個性あふれる光の利用法

陽光のような植物にとって不可欠な共通の資源を同じく要求する樹種どうしは、同じ場所には生存できない。最も競争に強い樹種が他の樹種の生育を妨げることになるからだ。しかし、現実にはさまざまな樹種がいきり混じって広葉樹林をつくり、上層、下層、それらの間の層にさまざまな樹種が生育している(図1)。これは樹種ごとに光の利用法が違うために、森林

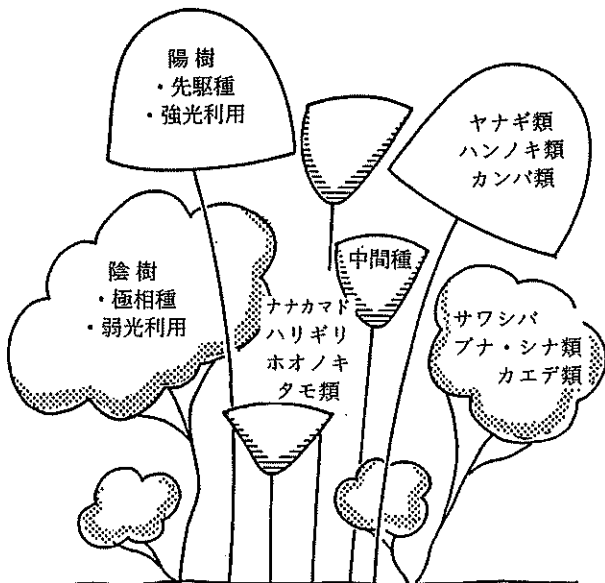


図1 「陽樹」「中間種」「陰樹」の生育のしかた
陽樹は林の上層に生育する。陽樹、陰樹の区分は相対的なものである。

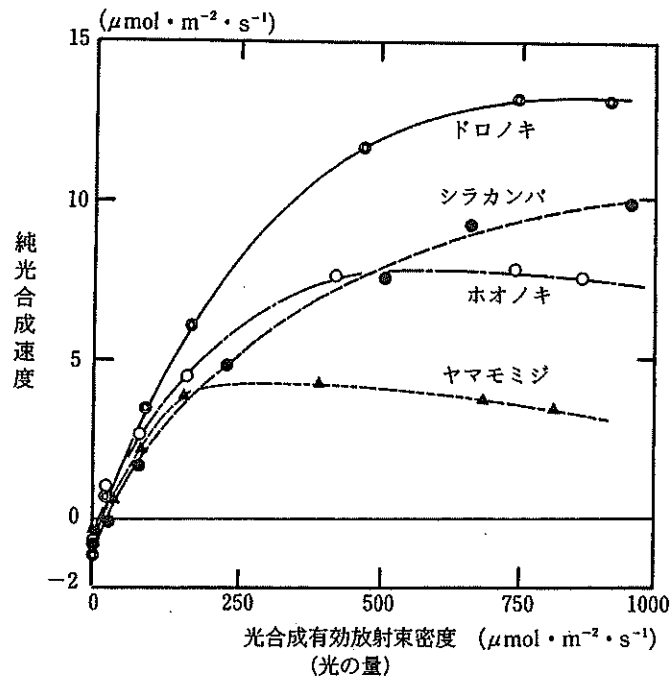


図2 樹種によって光合成の光反応特性は異なる(光合成適温 20°Cで測定)
ドロノキ, シラカンバは強光利用, ヤマモミジは弱光利用, ホオノキは中間的。

内の空間利用が可能になった結果と考えられる。

光に対する光合成反応を典型的な樹種について調べた結果を図2に示した。山火事跡や開けた場所に侵入するドロノキ, ケヤマハンノキ, シラカンバでは, 光が強くなればなるほど面積あたりの光合成速度も高くなることがわかる。極端な陽樹以外は快晴の日の明るさの半分程度で光飽和(これ以上, 光合成速度が高くない)する(約 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 5万ルクス)。また, 暗呼吸速度が高く光補償点(みかけ上, 純光合成と暗呼吸がつりあう点)も大きい。そのため, 弱い光の利用は悪い。これに対してカエデ類やサワシバでは, ドロノキやシラカンバの半分以下の光で光飽和してしまう。しかも光合成速度の最大値はドロノキの半分以下である。しかし弱い光を上手に利用しており, 一般に陰樹と呼ばれている。では, なぜ光合成作用にこのような樹種による違いができるのであろうか?

この疑問に答えるために光合成の場である葉をよくみよう。例えば, ドロノキの葉は厚かったが, これに対してカエデ類の葉はとても薄い。樹種によって葉の構造が異なるのだ。

2. 葉の構造と光合成特性

まず, 葉の厚さと光合成特性との関係を見よう(図3)。葉が厚いと弱光は葉表(向軸)面で吸収利用されてしまうが, 強光は満度に利用される。このような厚い葉はドロノキやシラカンバなどの陽樹や, 1本の木のなかでは陽のよくあたる樹冠(葉のついている部分)表面の葉

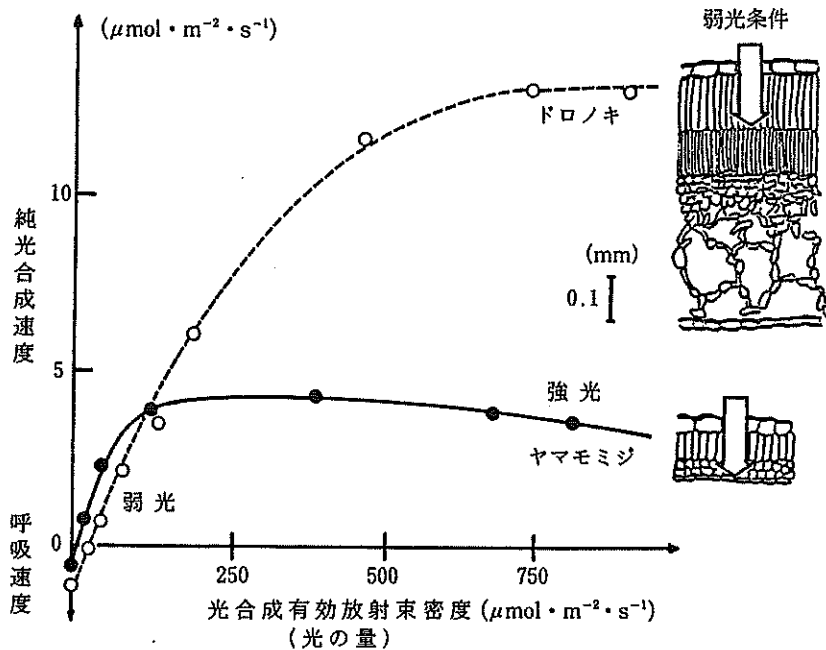


図3 葉の構造は光—光合成曲線と結びつく
弱光下では葉の薄いヤマモミジの方が光合成速度が高く、強光下では葉の厚いドロノキの光合成速度が高い。

にみられる。一方、薄い葉は弱い光を十分に利用するが、強い光は利用しきれず、ときには強光阻害をおこす。カエデ類やサワシバなどの陰樹や、林床の稚樹の葉、それに樹冠内部の陰葉がこれに対応する(小池, 1991)。

ところで、高い光合成速度をたもつためには CO_2 が葉緑体へ速やかに運ばれる必要がある。強光条件下で光合成速度の高い樹種の葉は厚く、内部構造をよくみると柵状組織が発達し、海綿状組織付近にも空隙が多い(図3参照)。これは CO_2 の固定面積が大きく、葉肉までの抵抗は小さいことを意味する。光合成速度の低い樹種ではこの反対である(Koike, 1988)。

3. 稚樹の生存と成長 —— 耐陰性

「耐陰性」という言葉はよく使われるが、定義は曖昧である。一般に、林床のような光の少ない暗い環境に耐えて生育する能力を耐陰性という。例えば、林床には濃緑色のカエデ類、サワシバ、ミズナラの稚樹をみかけるが、カンバ類やヤナギ類の稚樹をみることはない。これはカエデ類の方がカンバ類より耐陰性が大きいので、光の少ない環境にも生育できるからだ。なお、トドマツやエゾマツなど耐陰性の高い針葉樹では、樹高が 30 cm で 40 年生というような個体も存在する。

耐陰性は生存にとって最低限必要な光量(最少受光量)の大小で決るとい(原田, 1954)。耐陰性の測定法で一般的なのは、異なる光量を透過する庇陰格子のなかにいろいろな樹種

の苗木を植込み、一定期間(1～3年程度)そのなかでの生存・枯死の状態を調べて順位を決める方法である(原田, 1942)。この方法で測定された耐陰性はホオノキ, トドマツ, ミズナラ, アオダモ, エゾマツの順に高い。なお, 陰樹の成長が認められるのは相対照度約 5 % (光合成有効放射束密度 $80 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 400 ルクス)以上といわれている(原田, 1954)。

耐陰性の高い条件を実際に森林で調べてみよう(表 1)。林床に生育する稚樹では葉がほとんど重ならず, 耐陰性が高いことがわかる。また, 稚樹では個体全体に占める葉の割合が大きく寿命も長い。葉をつくりかえるには, それにみあうだけのエネルギーが必要になるので, 寿命の長い方が耐陰性が高いことになる。さらに, 個体が成長すると葉(光合成器官)に比べ支持器官である枝, 幹, 根(非光合成器官)の割合が増え, 同じ樹種でも耐陰性が低下する(原田, 1942; Koike, 1988)。

一方, 林床は裸地に比べると水・ CO_2 環境がよいことに加え, 光斑(こもれび)がさし込む。この光斑が稚樹の生存に重要な役割を果たしている(Chazdon, 1988)。耐陰性の高い樹種は気孔コンダクタンス(通導性)がほぼ一定の状態維持されており(図 4), 光斑をただちに利

表 1 耐陰性の高い条件(佐藤, 1983 より)

- 1) 弱光下での光合成速度が高い
 - ① 葉が重ならない
 - ② 低い呼吸量で生存できる
- 2) 葉の面積が相対的に大きい
 - ① 葉が薄く, 面積が大きい
 - ② 光合成産物が葉に多く配分される
 - ③ 個葉の寿命が長い

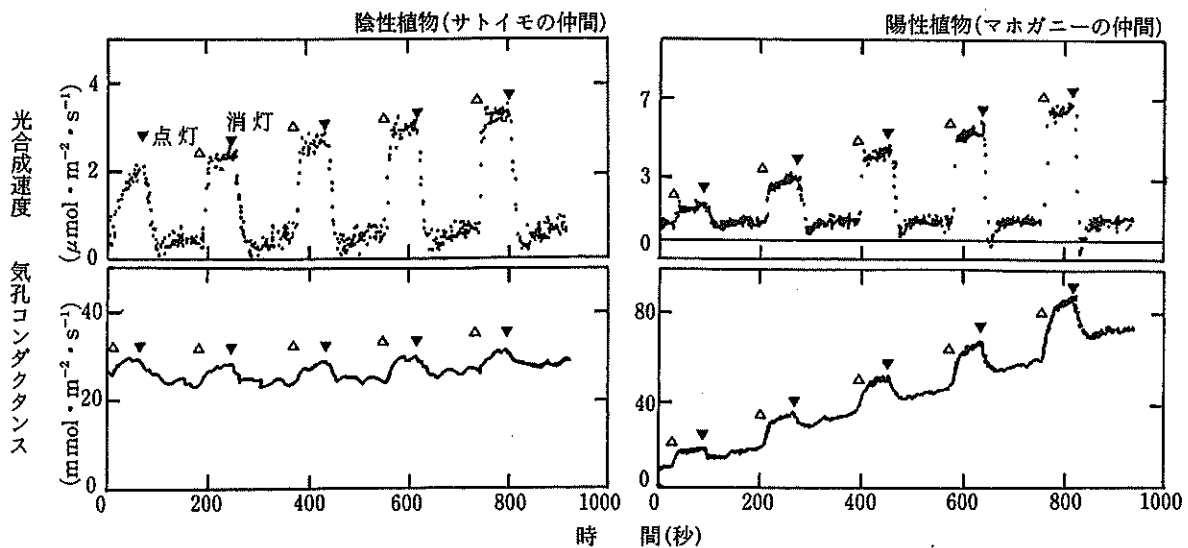


図 4 光斑に対する光合成と気孔コンダクタンスの反応例(Chazdon & Pearcy, 1986 より改作)
光斑に対して陰性植物では気孔通導性がほぼ一定であるが(左), 陽性植物では徐々に増加している(右)

用して光合成を行なえる。これに対して耐陰性の低い樹種では、光があたってから気孔コンダクタンスが大きくなるまでの時間がかかり、気孔の反応性は大きい光斑の利用効率は低い(Chazdon & Pearcy, 1986)。

4. 葉っぱの語ること

木が早く大きくなるには、光合成速度が高く、その期間が長い方が有利である。実際、成長の速いヤナギ、ハンノキ、カンバ類は春早くから秋遅くまで葉をつけている。しかし、1本1本よくみると夏には幹に近いところについていたはずの葉はなくなり、秋には枝先だけに葉がついている。これに対して、ブナやカエデ類では初秋でも葉を大部分つけている。もう少し細かく観察する必要があるようだ。

今年のびた枝をよくみると葉の落ちた跡が残っているの、ときどき枝を観察することによって個葉の寿命がわかる(菊沢, 1986)。ヤナギ類やケヤマハンノキでは葉を初夏まで次々に展開し、早々と落葉するので個葉の寿命は短い。これに対してブナ、サワシバ、カエデ類では、春いっせいに出した葉をそのまま秋までつけており個葉の寿命は長い。すなわち着葉期間と個葉の寿命の長さは異なるのである。

では、葉の寿命は何によって決めるのか？ ここでは、葉の構造に着目しよう(図3参照)。例えば、ドロノキの葉は厚ぼったく、曲げるとパリッと破れてしまう。また葉の表面をおお

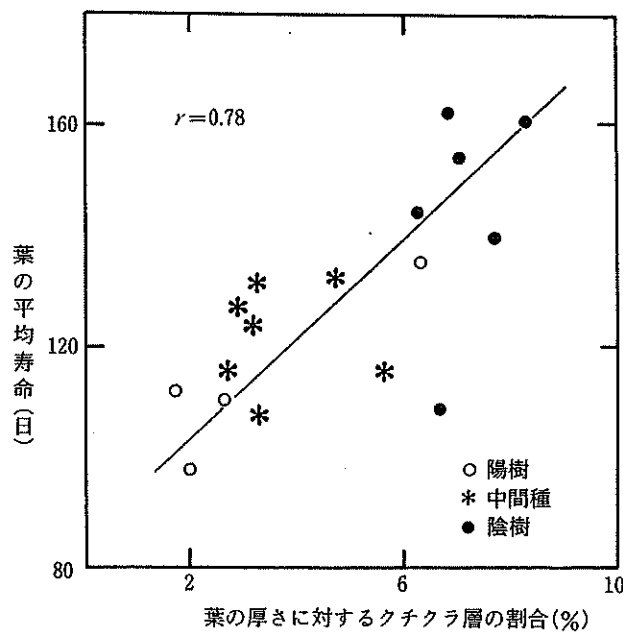


図5 葉厚さに対するクチクラ層の割合(クチクラ率)と葉の寿命との関係
陽樹のクチクラ率は小さく、陰樹では高い。

ウチクラ層というテカテカした部分の、葉の厚さに占める割合も小さい。このような葉の寿命は短い。ドロノキやハンノキ類の葉は破れやすいうえに窒素分が多く、虫などに食われやすいため、さらに寿命が短くなると考えられる。一方、寿命の長い葉は薄く、ウチクラ層の割合が大きい。例えばカエデ類の葉は薄いがじょうぶである(図5)。この傾向は多くの樹種で認められている(Reich et al., 1992)。

5. 稚樹から成木に

もう一度、林のなかにもどってみよう。林内には木の倒れた跡のような穴をよくみかける(ギャップ。写真1)。ギャップが大きいとそこを埋めるかのように稚樹がはえ、特に陽がよくさし込むギャップ北側の個体の伸長がよい。ギャップでは、ハリギリ、ホオノキ、ヤチダモなどの陽樹と陰樹の中間的性質を示す樹種をよくみかける。これらの樹種はどのようにして変化の激しいギャップの光環境を利用しているのだろうか。また、木の特徴のひとつは大きくなることであるが、木は大きくなるにつれてどのような変化をするのだろうか。

稚樹と成木の葉の光に対する光合成反応を調べたところ、カンバ類に代表される陽樹とブナに代表される陰樹では分枝、光の利用のしかたに稚樹と成木の間であまり差がない(図6)。これに対して、ハリギリ、ホオノキ、ヤチダモなどの中間的な樹種では、成長するにつれて枝分かれが増えるとともに、弱光利用型から強光利用型へ大きく変化する。

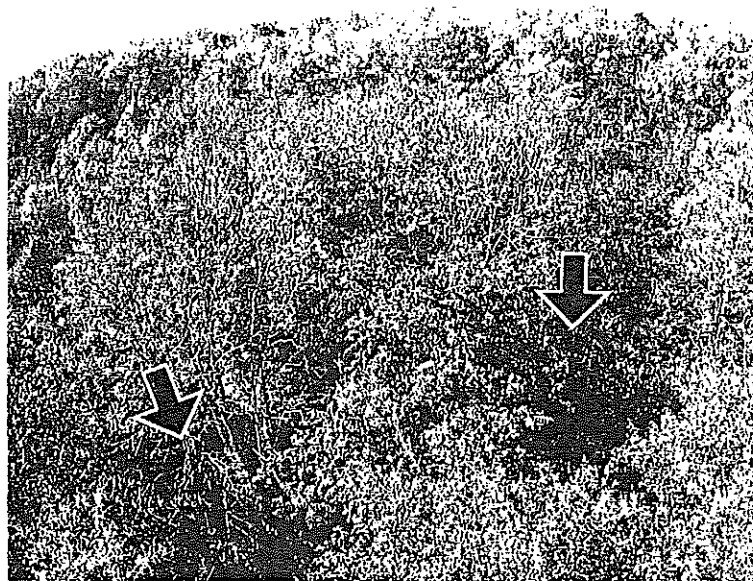


写真1 木の倒れた跡にできたギャップ(羊ヶ丘実験林。魚眼レンズで撮影)
矢印がギャップを示す。

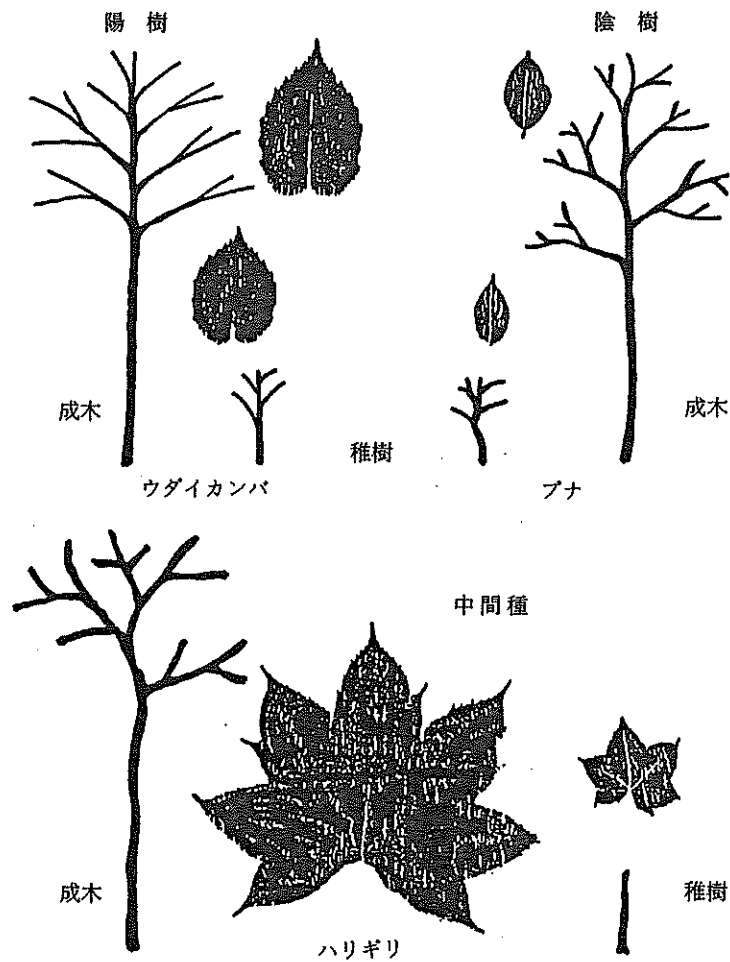


図6 稚樹と成木の葉の大きさと分枝特性
陽樹と陰樹では稚樹と成木の差は小さいが、中間種の稚樹では分枝がほとんどなく成木になると葉が大きく厚くなり、枝分れが発達する。

開放地や林の上層に生育するカンバ類やドロノキなどの陽樹は稚樹から成木までつねに強光条件下で生育し、発達した林やその下層にもはえるカエデ類、サワシバ、ブナのような陰樹は、林冠に達するまでつねに林床や林内中層の弱光条件下で生育する。これに対して中間的な樹種が生育する環境では光条件の変化が比較的大きく、これが成長にともなう光利用型の変化をうながし、結果的にギャップ地における優位性を高めたのであろう。光利用特性は樹種固有の生育環境を実によくあらわしているのである。

6. 紅葉が語る樹種特性

光利用特性を調べなくても陽樹と陰樹を見分ける方法はないだろうか。実は、各樹種ごとの光利用特性は紅葉の時期に樹冠を観察するだけで大まかに区別できる (Koike, 1990)。例えばヤナギ類やカンバ類などの陽樹は樹冠内側の幹に近いところから紅(黄)葉するのに対し

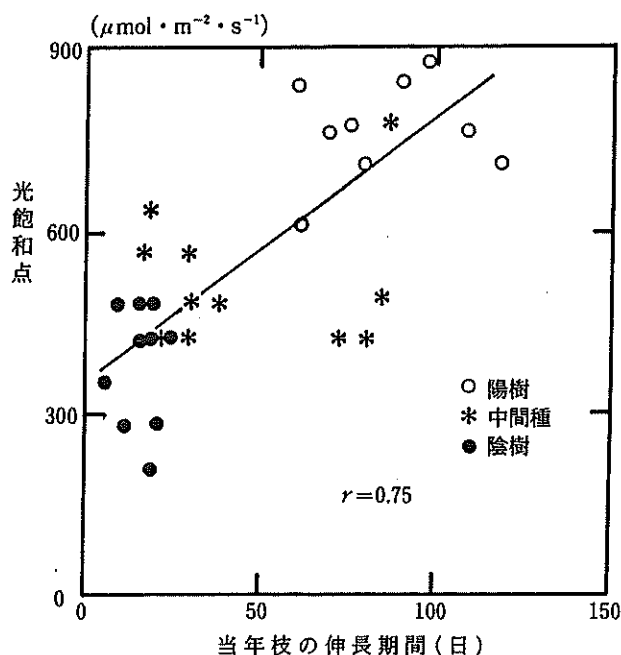


図7 当年枝の伸長期間と光合成の光飽和点との関係
当年枝の伸長期間が長い陽樹は光飽和点も高い。
陰樹は伸長期間が短く、光飽和点が低い。

て、カエデ類、ブナ、サワシバなどの陰樹では樹冠の先端部分から紅(黄)葉する。これは葉の出方と光の利用のしかたを反映している。陽樹は厚くて光飽和点の高い葉を次々に開くのにに対し、陰樹は薄くて光飽和点の低い葉をいっせいに開くことに対応する(図7)。つまり陽樹では樹冠内側の古い葉から老化・黄葉するのに対し、陰樹の葉は樹冠のどの部分でも葉齢がほぼ等しいため、日射や気温の変化の激しい樹冠表面の葉から老化が進行するのである(Koike, 1990)。なお、窒素固定菌を共生するハンノキ類は紅葉しないが、落葉のしかたはカンバ類と同じである。

陽樹は長期間にわたって枝を伸ばして葉を展開し、広い生育空間をえる(自由成長)。これに対して陰樹では短時間に前年から用意された葉を展開し、生育空間をすばやく確保する(固定成長)(菊沢, 1986; 畑野・佐々木, 1987)。固定成長をするブナなどでは、葉の枚数だけでなく、柵状組織の層数まで決っている(小池, 1991)。中間樹種では、春に開く数枚の葉は前年から用意されているが、途中から開く葉は必ずしも用意されていない。環境変化に対してより柔軟であると考えられる。

7. 移りかわる林

これまでは枝レベルの話に終始したが、個体、そして群落レベルに目をむけよう。枝レベルと個体レベルを結ぶものとして、幹の比重(比重が小さいと材の強度も小さい)をとりあげ

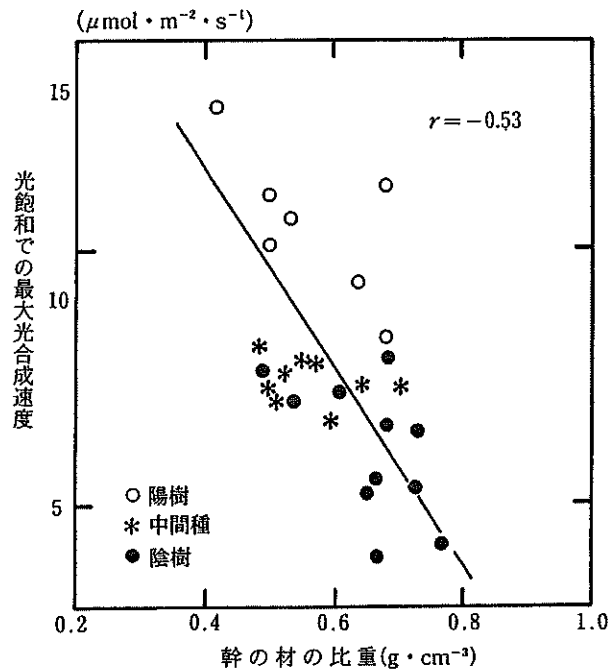


図8 幹の材比重と最大光合成速度との関係

る。材は樹木に固有の二次成長(年々太る)の結果であり、光合成産物の集積される場所の特性を代表するからである(小池, 1987)。

光合成速度の高い陽樹は成長が速く、幹の比重は小さい。陰樹ではこの反対である(図8)。しかも比重の小さいドロノキやケヤマハンノキでは林内での平均最大寿命が短く、ミズナラやカエデ類は長い傾向がある(小池, 1987)。陽樹では強光を利用するため幹の強度を犠牲にしてもすばやく大きくなるのであろう。これに対して、陰樹は弱光を利用できるため、ゆっくりと成長し強度の高い幹をつくって林内に長く滞在できるのであろう。

これまでみてきたように、光合成特性と落葉広葉樹の生活のしかたは密接に関わりあっている。もちろんタネの生産や更新特性など広葉樹林の営みは、さまざまな特性によって成り立っているが、光合成特性が重要な役割をもつことを強調しておきたい。

[光合成特性からみた落葉広葉樹林]

Chazdon, R. L. & Peacy, R. W. 1986. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species.

I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia*, 69: 517-523.

Chazdon, R. L. 1988. Sun flecks and their importance to forest understory plants. *Ad. Ecol. Res.*, 18: 1-63.

原田 泰. 1942. 林学領域における陽光問題. 帝室林試報, 1: 1-364.

原田 泰. 1954. 森林と環境—森林立地論—. 159 pp. 北海道造林振興協会, 札幌.

畑野健一・佐々木恵彦. 1987. 樹木の生長と環境. 383 pp. 養賢堂, 東京.

菊沢喜八郎. 1986. 北の国の雑木林. 220 pp. 蒼樹書房, 東京.

小池孝良. 1987. 落葉広葉樹の光合成と寿命. 北方林業, 39: 209-213.

Koike, T. 1988. Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broadleaved trees. *Pl. Sp. Biol.*, 3: 77-87.

Koike, T. 1990. Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broadleaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiol.*, 7: 21-32.

小池孝良. 1991. 落葉広葉樹の光の利用の仕方—光合成特性—. 森総研北支研究レポート, 25: 1-8.

Reich, P. B., Koike, T., Gower, S. T. & Schoettle, A. W. 1995. Variation in leaf life-span among conifers: implications and linkages to processes at leaf-to stand scales. "Physiological ecology of conifer forest" (eds. Smith, W. K. & Hinckley, T. M.), Academic Press, San Diego. 225-254.

佐藤大七郎. 1983. 育林, 288 pp. 文永堂, 東京.