ヒノキ林の林床に生育するクロバイとヒサカキの光合成生産

龍谷大学理工学部環境ソリューション工学科
片山あさみ・吉岡　佳子
平岡森林研究所
倉地奈保子
龍谷大学理工学部教授・里山学研究センター副センター長
宮浦　富保

１．はじめに

クロバイ（*Symplocos prunifolia*）、ヒサカキ（*Eurya japonica*）は暖地の森林に一般的に生育する常緑の樹種である。ともに落葉樹、常緑樹が上層を占める林床にも多く出現し、「龍谷の森」でも両樹種が隣あって多くみられる。ヒサカキは小高木である一方、クロバイは樹高が10m以上になり、またギャップ依存性が強いという報告がある（酒井他1999）。葉形は互いに似ているものの、ヒサカキが水平方向への葉の広がりが大きく上方への成長が抑えられている（Ardhana et al. 1988）のに対し、クロバイは上方への成長が優勢である等の樹形の違いがみられる。ともに比較的暗い林床環境でも生育しているが、両者の林床における生育は、環境、樹冠構造、生理学的特性等と密接に関連していると考えられる。

「龍谷の森」におけるヒノキ林の一部では間伐が行われており、ヒノキ林床においても間伐前からクロバイ、ヒサカキが生育している。間伐による光環境をはじめとする生育環境の変化が両樹種等の林床植生にどのような影響を与えたかを定量的に把握することは、間伐後の林床植物の管理へ情報を提供することになると考えられる。そこで間伐区と間伐を行っていない非間伐区において、クロバイとヒサカキの林床環境における生産構造を光合成の観点から検討した。

２．材料と方法

滋賀県大津市の「龍谷の森」の約80年生（2010年現在）ヒノキ（*Chamaecyparis obtusa*）人工林では2010年に一部間伐が行われた。この間伐が行われた区画（間伐区）と間伐が行われなかった区画（非間伐区）の林床に生育するクロバイとヒサカキを対象に光合成を測定した（片山2015、吉岡2015）。

間伐区、非間伐区でサイズの異なる個体を、各区画それぞれの樹種で３本ずつ選定し、各個体の当年生葉、１年生葉、２年生葉の光合成速度を測定した。測定個体の樹高はクロバイで1.3～5.2m、ヒサカキでは0.5～3.8mであった。2014年６月から11月まで、同じ葉で、月に１回、着生状態のまま、午前中に光合成を測定した。

光合成測定にはopenシステムである光合成測定装置（LI-6400P、LI-COR）を用いた。通気させたCO_2濃度は380［$\mu mol \cdot mol^{-1}$］、流量は500［$\mu mol \cdot s^{-1}$］とした。間伐区、非間伐区でそれぞれ観測されている気温データから、６時から17時までの１時間おき12点の測定値を抽出し、月毎の日中の平均気温を算出し、光合成測定時の設定温度とした。また光合成測定の光量子密度（PFD）は2000、1500、1000、500、250、100、50［$\mu molE \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］とし、高いPFDから順次低下させて光合成速度を測定した。光合成測定後、PFDを０とし、暗呼吸速度を測定した。測定された見かけの光合成速度に暗呼吸速度を加えて、総光合成速度を算出した。

各サンプル葉の光環境を把握するために、７月下旬から９月上旬、及び10月下旬から11月にかけて、葉の上に光量子センサー（LI-190SA、LI-COR）を水平に設置し、PFDの測定を行った。この測定値の、「龍谷の森」にある気象観測タワーの上部に置いたセンサーによる林外PFDに対する相対PFDを算出した。センサーの数がサンプル数より少なかったため、上記期間中でセンサーを移動させ、各サンプル葉上に置いたセンサーで５日間の総PFDを測定し、同じ期間の林外総PFDを基準とした相対PFDを計算した。

10月下旬に光合成の測定木それぞれ６本に着生している葉について、葉の傾きを測定した。各測定木から葉齢別に約10枚の葉を選定し、それらの水平面からの角度を測定した。

３．結果

3.1　光－光合成曲線

単位葉面積あたりの総光合成速度p_g［$\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］と葉面上の光量子密度$I$［$\mu molE \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］の関係を、Tamiya（1951）による次式で近似した。

$$p_g = bI/(1+aI) \qquad (1)$$

上式でa［$m^2 \cdot s \cdot \mu molE^{-1}$］、$b$［$\mu molCO_2 \cdot \mu molE^{-1}$］は係数であり、$b$は光－光合成曲線の原点付近の傾き、すなわち低照度域での照度上昇に対する光合成速度上昇の程度をあらわす。bの値が大きいほど陰葉の特性をもつ。b/aの値は光飽和時の総光合成速度、すなわち最大光合成速度を表す。(1)式への回帰では６月にはばらつきが大きい傾向が見られたが、全測定を通して$p_g - I$関係はおおむね(1)式で近似できた。光－光合成曲線の近似の例を図１に示す。

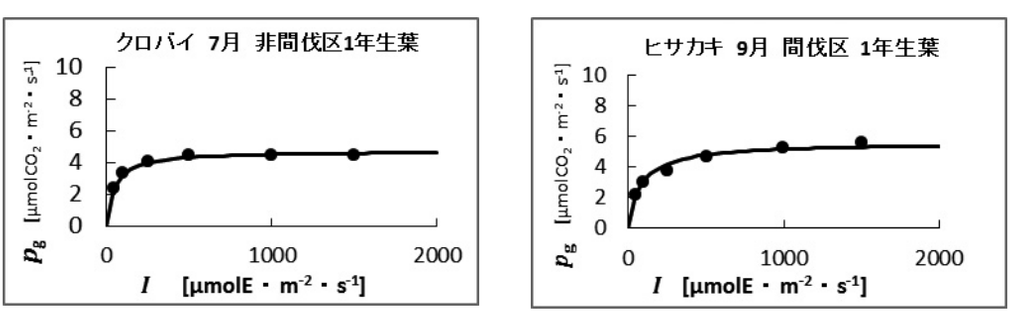


図１．クロバイ、ヒサカキの光－光合成曲線の例.

黒丸は実測の総光合成速度p_gを、曲線は（１）式の光－光合成曲線を表す。

3.2　光合成速度の季節変化

図２に最大光合成速度b/aの季節変化を表す。クロバイ、ヒサカキとも、８月～10月に最大値を示した。両樹種、両区とも８月頃から当年生葉の最大光合成速度が１、２年生葉を超え、

秋まで高い値を維持した。夏季における間伐区の最大光合成速度は５～10［$\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］であり、この値は林床に生育する落葉性樹種オニシバリ（*Daphne pseudo-mezereum*）の高PFD域での光合成速度（渡辺2008）、高木の常緑樹であるヒノキ（*Chamaecyparis obtusa*）の最大光合成速度（Hagihara & Hozumi 1977）と同じレベルであった。

同区、同葉齢、同月でクロバイとヒサカキの最大光合成速度を比較した場合クロバイの方がヒサカキよりも高い傾向が見られた。ただし、クロバイの当年生葉では７月まで最大光合成速度が低いのに対し、間伐区のヒサカキの当年生葉では６月にすでに５［$\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］を超えていた。また間伐区のクロバイの１年生葉は、高い光合成速度を11月まで維持し、その値はヒサカキ１年生葉より大きかった。

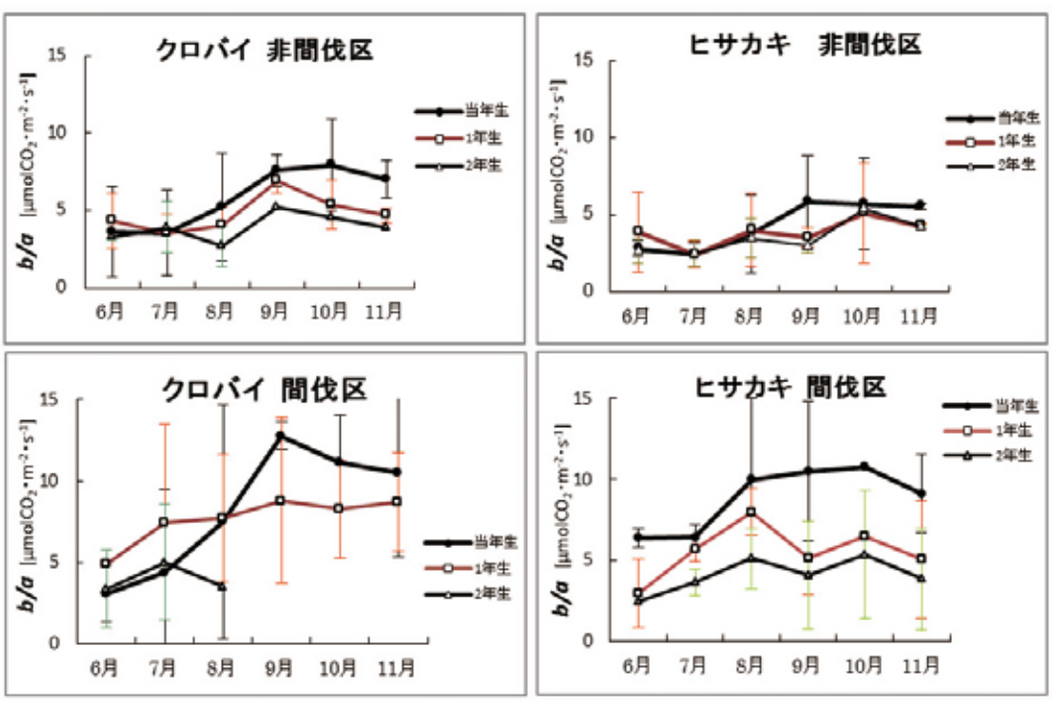


図２．最大光合成速度*b/a*の季節変化

図中の縦線は95％信頼区間を表す。

3.3　葉齢と光合成特性

クロバイ、ヒサカキの最大光合成速度*b/a*の葉齢に伴う変化を図３に表す。

間伐区では６、７月を除いて、クロバイ、ヒサカキともに葉齢が大きくなるにつれ最大光合成速度が低下する傾向がみられた。非間伐区で比較すると、クロバイは葉齢による差が若干見られたが、ヒサカキでは葉齢に伴う最大光合成速度の変化はほぼ見られなかった。間伐区と非間伐区で異なる環境要因の主なものは光環境と考えられるが、８月を中心に測定したサンプル葉上の相対PFDの平均は、クロバイ非間伐区３％に対し間伐区6.5%、ヒサカキでは非間伐区2.5%に対し間伐区10%であった。暗い光環境では最大光合成速度が低く、葉齢による差が検出されにくいと考えられた。葉の暗呼吸、光補償点については変動が大きく、葉齢による明瞭な差は示されなかった。

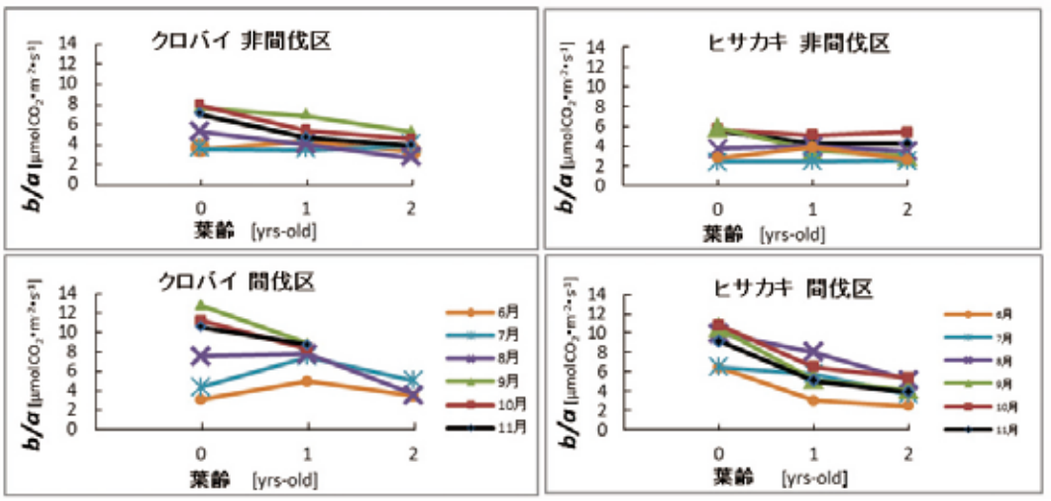


図３．最大光合成速度*b/a*の葉齢にともなう変化

3.4　葉の暗呼吸速度

葉の暗呼吸速度（r_F）の季節変化を図４に示す。クロバイ、ヒサカキとも、葉の呼吸速度は最大で２［$\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］をわずかに超える程度で、概ね0～2［$\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］の

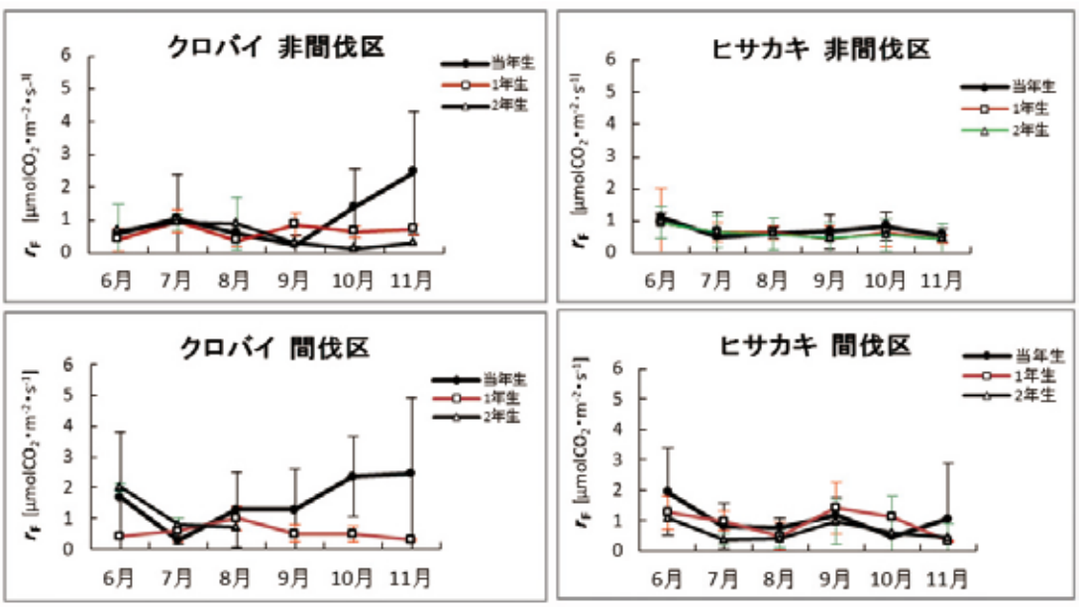


図４．葉の暗呼吸速度r_Fの季節変化.

図中の縦線は95％信頼区間を表す。

範囲で推移した。クロバイでは間伐区、非間伐区とも１年生葉は大きな変動はなかったが、当年生葉では10、11月に呼吸速度が大きく増加した。ヒサカキでは、呼吸速度は６月に高く、その後非間伐区では０～１［$\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］を維持した。間伐区では８月に当年生葉、１年生葉で呼吸速度は減少し、９月に増加した。葉の暗呼吸速度（r_F）と測定に用いた林内平均

気温の関係を図５に示す。一般に温度が10℃上昇すると呼吸速度は２倍に増加すると言われている。クロバイ当年生葉の場合、間伐区、非間伐区ともにその傾向はみられず、温度以外の条件が葉の呼吸速度に影響していると考えられた。ヒサカキ当年生葉においては非間伐区で温度上昇に伴い呼吸速度は若干増加したものの、明瞭な傾向は見られなかった。

間伐区のクロバイ１年生葉、非間伐区のクロバイ２年生葉では温度上昇とともに呼吸速度の増加がみられた。またヒサカキ１年生葉、２年生葉では10℃～20℃では温度上昇とともに呼吸速度は増加したが、約25℃をこえると減少に転じる傾向がみられた。気温が高い夏季では、土壌の乾燥等、他の要因が影響している可能性が考えられた。

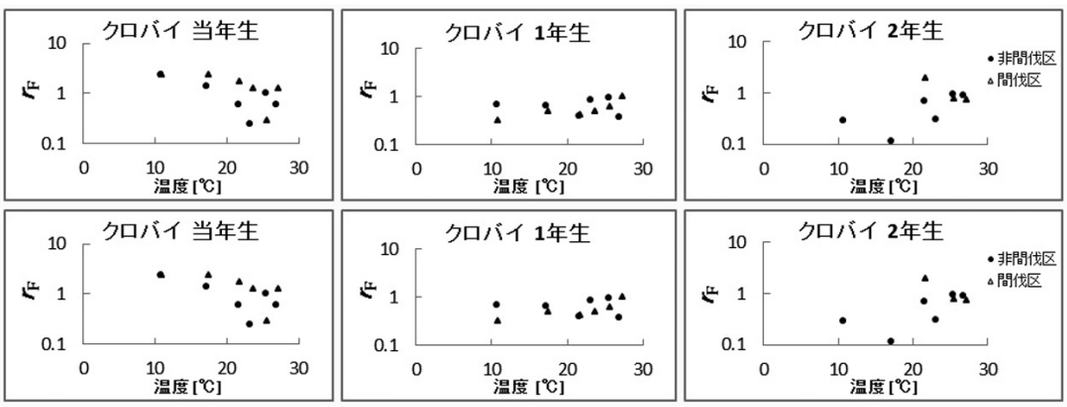


図５．葉の暗呼吸速度と測定時の温度

図中のr_Fは葉の暗呼吸速度［$\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］を示す。●は非間伐区、△は間伐区を示す。

3.5　葉の傾き

サンプル木の葉齢別の葉の傾きを図６に示す。当年生葉ではクロバイとヒサカキで差は大きくなかったが、１年生葉ではヒサカキの方が葉の傾きは有意に（有意水準：間伐区１%、非間伐区10%）大きかった。

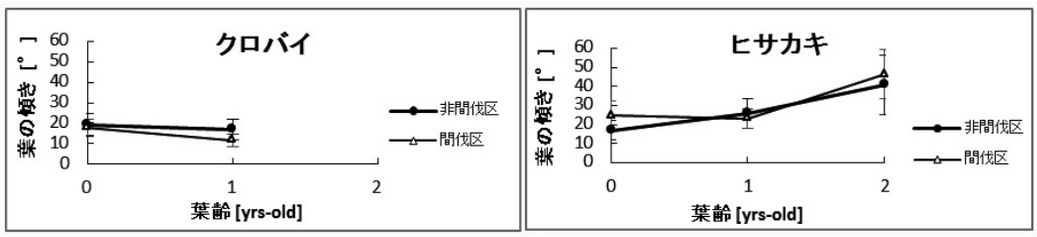


図６．クロバイ、ヒサカキの葉の傾き.

葉の傾きは水平面からの角度を表す。測定時（10月）にはクロバイ対象木の２年生葉はなかった。縦棒は95%信頼区間を示す。

間伐区のクロバイでは葉齢に伴い傾きは小さくなった（有意水準５%）。間伐・非間伐区による差はほとんど見られなかった。一方ヒサカキでは、両区とも２年生葉は当年生葉に比べ有意（５%水準）に大きくなった。加齢に伴い、樹冠の上方に新しい葉が展開するため、樹冠内側の葉を傾けることで側方からの光を受けやすくなり、光合成には有利になると考えられる。

４．考察

4.1　光環境と光合成速度、呼吸速度

明るい光環境で生育する葉の方が暗い場所の葉よりも、光－光合成曲線（(1)式）の係数a、bは小さく、最大光合成速度を表すb/a、葉の呼吸速度r_Fは大きいことが、林冠上層を占める樹種で報告されている（Hagihara & Hozumi 1977, Kurachi et al. 1992）。クロバイ、ヒサカキで夏季、秋季に測定したサンプル葉上の相対PFDは最大で約10％と低く、全体に暗い環境で生育しているが、最大光合成速度と葉齢の関係、季節変化のパターンを比較した場合、間伐区と非間伐区の間で差が見られた。両区の主な環境要因の違いは光環境と考えられるので、サンプル葉の上で測定した相対PFDと光合成特性の関係を検討した。

図７に係数a、b、最大光合成速度b/a及び葉の暗呼吸速度r_Fと葉の上の相対PFD（RI）の関係の例を示す。係数a、bはRI増加に伴い減少し、b/aとr_Fは増加する傾向が見られる場合が多かった。

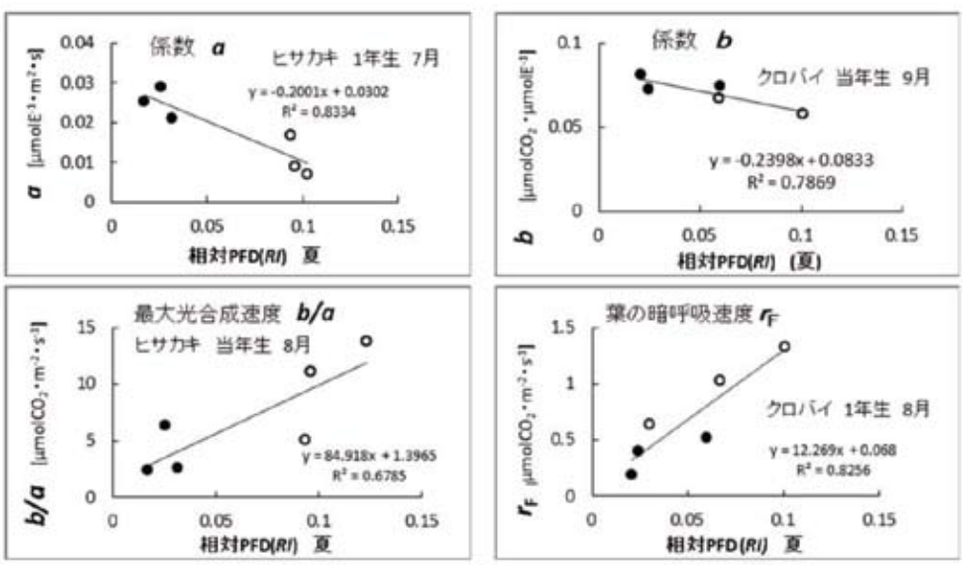


図７．サンプル葉上の光環境（夏の相対PFD）と光－光合成曲線の各係数、葉の暗呼吸速の関係の例.
●は非間伐区、○は間伐区を表す。

表１に葉上相対PFD（RI）と有意な相関を示した月、葉齢、係数を示す。クロバイ、ヒサカキとも７月～９月に夏季の光環境（RI）と有意な相関を示すことが多かった。また11月では、特にヒサカキにおいて、11月を中心に測定した秋季の光環境との関係で有意な相関を示す葉齢、係数が、夏季の光環境との関係よりも多かった。このことから、光合成・呼吸特性は、変化する光環境に対するある程度の順応性があると考えられる。

表１．光合成の係数、葉の暗呼吸速度（r_F）と相対PFDとの相関。

夏季*RI*は８月を中心に測定された葉上の相対PFDを、秋季*RI*は11月を中心に測定された葉上の相対PFDを表す。++：５％水準で有意な正の相関、+：10％水準で有意な正の相関、－－：５％水準で有意な負の相関、－：10%水準で有意な負の相関、を示す。

クロバイ

	葉齢	a	b	r_F	b/a
6月	当年生			++	
夏季*RI*	1年生				
	2年生				
7月	当年生				
夏季*RI*	1年生	-	--	--	
	2年生		--		
8月	当年生			++	
夏季*RI*	1年生			++	
	2年生				
9月	当年生		--		
夏季*RI*	1年生		-		
	2年生				
10月	当年生			+	
夏季*RI*	1年生				
	2年生				
11月	当年生	--			++
夏季*RI*	1年生	--	-		
	2年生				
11月	当年生	--	--	+	
秋季*RI*	1年生		--		
	2年生				

ヒサカキ

	葉齢	a	b	r_F	b/a
6月	当年生				+
夏季*RI*	1年生				
	2年生				
7月	当年生	--	--		++
夏季*RI*	1年生	--		--	+
	2年生	--			
8月	当年生	-	-		++
夏季*RI*	1年生	-			++
	2年生				
9月	当年生	--	-		
夏季*RI*	1年生				
	2年生				
10月	当年生				
夏季*RI*	1年生		++		
	2年生				
11月	当年生				
夏季*RI*	1年生				
	2年生				
11月	当年生	-	--		
秋季*RI*	1年生	-			
	2年生				+

4.2　林床での光合成生産量と剰余生産量の推定

クロバイ、ヒサカキが生育する場所で着生葉について光合成速度を測定し、光－光合成曲線の光合成の係数値等で光合成能力を評価したが、実際にクロバイ、ヒサカキが生育している林床は大変暗く、各葉は実際にその能力を最大に発揮できているとは限らない。また光合成は日中のみに行われるのに対し、葉の呼吸は夜間も行われているので、みかけ上光合成をおこなっていても、それがどの程度の生産量に帰結するかは不明である。そこで実際に葉に入射する光から総光合成量を、また夜間を含めた葉の呼吸量を推定することで、林床のクロバイ、ヒサカキの生産量を推定した。

総光合成量の推定は、間伐区・非間伐区別、葉齢別に、６月～11月の各月に測定した光－光合成曲線の係数を用いて行った。各係数で相対PFDと相関が有意な場合には、係数値は仮定した相対PFDにあわせて変動させた。６月～11月の15分毎の林外PFD（６月～９月は2014年の測定値、10、11月は2013年の測定値）に相対PFDをかけて葉の存在する場所の水平PFDを推定した。さらに水平PFDから葉齢、間伐・非間伐区ごとに測定した葉の傾きを用いて葉面照度を推定した。葉の呼吸量は月、葉齢、間伐・非間伐区ごとの平均暗呼吸速度を用い、その値が１日の中では気温に対しQ_{10}=2（温度が10℃上昇すると呼吸速度が２倍になる）にしたがって変化すると仮定し、１時間ごとの林内気温の測定値から推定した。総光合成速度、葉の呼吸速度はそれぞれ月ごとに集計し、総光合成量から葉の呼吸量を引いて、月剰余生産量を計算した。

同じヒノキ林内の非間伐区に生育する樹高が１～1.5m程度のクロバイ、ヒサカキの樹冠について、葉の分布と光環境を測定した研究（牧2015、山崎2015）では、両樹種とも葉が最も多

かった光環境は相対PFDで0.01～0.02と小さく、最低相対PFDも約0.01であった。また、光合成サンプル葉上で測定した相対PFDも、約0.02から大きいもので0.12程度であった。これらのことから、相対PFDで0.015、0.03、0.1の暗い光環境下での総光合成量を推定し、葉の呼吸量を減じて、剰余生産量を計算し、６月からの積算値を計算した。剰余生産量はCO_2重量に0.614をかけて乾物重に変換した。

図８に６月からの葉面積あたりの剰余生産量の積算値の変化を示す。推定した剰余生産量の値はたいへん小さく、11月までに剰余生産量が正になった葉は相対PFD0.1を主なものとして、両樹種、両区ともあまり多くなかった。

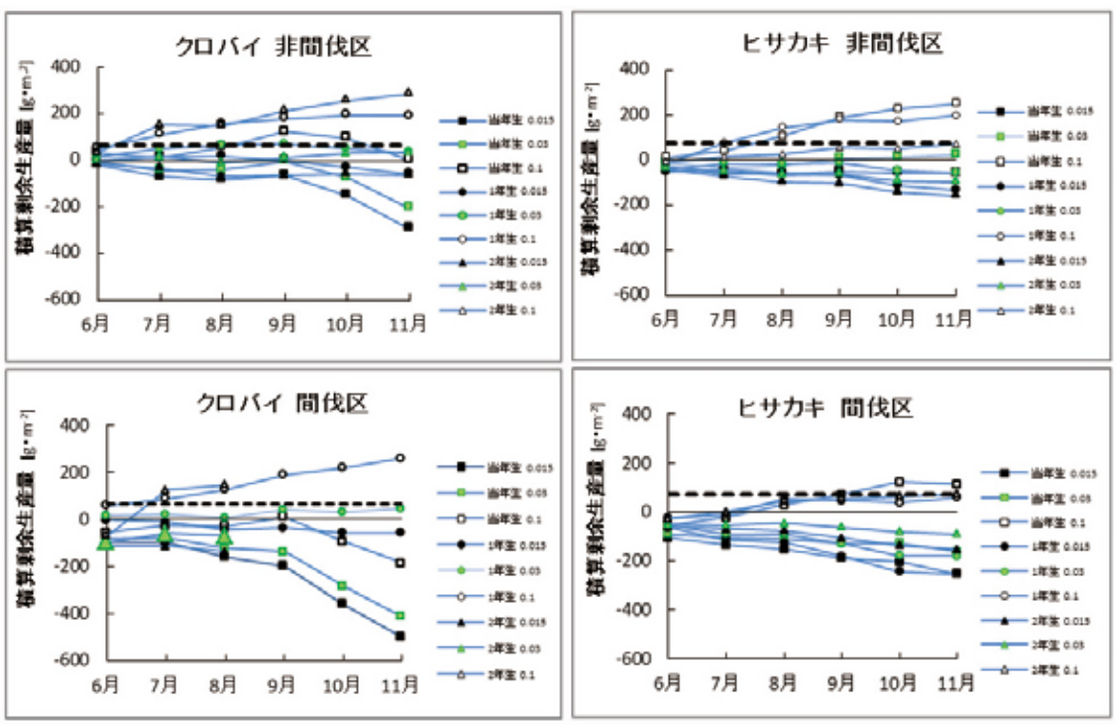


図８．剰余生産量の６月からの積算値.

図中の水平な破線は、樹種の葉面積当たりの葉重を示す。縦軸積算剰余生産量の単位ｇは乾物重［g（dry matter）］を示す。凡例の数値、0.015、0.03、0.1は相対PFDを示す。

クロバイの当年葉では秋になっても呼吸速度が高かった（図４）ことが、剰余生産量として最終的に大きな負の値となったと考えられる。間伐・非間伐両区を比べると、非間伐区の方が11月に剰余生産量が正の値になったものが多く、非間伐区に生育する葉の方が暗い光環境に順応している可能性がある。

同じ森林で推定された葉面積当たりの葉重の値は（牧2015、山崎2015）、クロバイ約64［g（dry matter）・m^{-2}］、ヒサカキ約74［g（dry matter）・m^{-2}］であった。葉への投資の観点から、この重量を剰余生産量から回収することが期待される。図８でこの値を破線で示したが、剰余生産量として６月からの積算値でこの値を超えるものは相対PFD0.1の葉だけであった。また剰余生産量から葉面積当たり重量をひいた値は、クロバイの方がヒサカキよりも大きくなった。

今回測定した光合成生産量から、林床に生育している両樹種は非常に厳しい条件下にあると考えられるものの、両樹種はヒノキ林床に多く生育しており、何らかのかたちで光合成生産を

行っていると考えられる。例えば、相対PFDとしては0.1を最大としているが、サンプル葉上で連続して測定した時のPFDは直達光が当たる場合には1500［μmolE･m^{-2}･s^{-1}］に達することもあった。したがって、光に対して即応性があれば、一時的に高い光合成生産が期待できる。またヒサカキの間伐区の葉を除き、11月に測定したサンプル葉上の相対PFD値は同じ場所で夏季に測定した相対PFDよりも平均的に高くなっていた。常緑のヒノキ林の林床ではあるものの、秋のヒノキ葉の落葉、周辺の落葉樹の影響で秋季の方が林床は明るくなり、夏に推定された葉の光環境よりも明るく、光合成生産が増加する可能性がある。また秋季からは気温は低く呼吸消費が抑えられ、剰余生産量は大きくなることが期待できる。夏季落葉性のオニシバリでは秋季から春季にわたり炭素収支が大きくなっている（渡辺2008）。これは秋、春に開葉した葉が、高い光合成能力、光環境、温度環境を利用し高い光合成生産を示したものであるが、クロバイ、ヒサカキにおいても12月から春の間にこの環境を利用し大きな生産力を持つ可能性も考えられる。愛知県内に生育するヒノキ林の光合成能力の推定（Hagihara & Hozumi 1977）では、林冠木であるヒノキ葉は７、８月に最大となった後、冬にむかって光合成能力が低下しているのに対し、クロバイ、ヒサカキの最大光合成速度b/a（図２）は11月まではそれほど低下しないまま維持されていた。また両樹種とも土用芽と呼ばれる新葉が８月以降にも展開していることが観察されているので、これらの葉が光合成生産に寄与している可能性もある。したがって、冬季を含めた年間を通しての、光合成、呼吸、光環境の季節変化、さらには葉のフェノロジーを測定することで、クロバイ、ヒサカキの林床における生産特性、両樹種の差異がより明らかになると考えられる。

５．謝辞

光合成測定において多大なアドバイスをいただいた龍谷大学　Lei, Thomas Ting教授、気象観測データの提供をいただいた龍谷大学　横田岳人准教授、ヒノキ林の温度データの提供をいただいた龍谷大学　新谷涼介氏に感謝します。

引用文献

Ardhana, I.P.G, Takeda, H., Sakimoto, M. & Tsutsumi, T.（1988） The vertical foliage distributions of six understory tree species in a *Chamaecyparis obtusa* Endl. Forest. Trees 2：143-149.

Hagihara, A. & Hozumi, K.（1977） Studies on photosynthetic production and its seasonal change in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. J. Jpn. For. Soc. 59：327-337.

片山あさみ（2015）ヒサカキの光合成特性．龍谷大学理工学部卒業論文

Kurachi, N., Hagihara, A. & Hozumi, K.（1993）Canopy photosynthetic production in a Japanese larch forest. II. Estimation of the canopy photosynthetic production. Ecological Research（1993）8：349-361.

牧　七菜子（2015）ヒノキ人工林内のクロバイの葉の空間分布．龍谷大学理工学部卒業論文

酒井武・田淵隆一・倉本蕙生・大黒正・酒井敦（1999）クロバイの更新と生育特性．森林応用研究　8：223-224.

Tamiya, H.（1951）Some theoretical notes on the kinetics of algal growth. Bot. Mag. Tokyo 64：167-173.

渡辺卓也（2008）冬緑性フェノロジーを持つオニシバリにおける環境適応の解析．龍谷大学理工学部修士論文
山崎大樹（2015）ヒノキ人工林内のヒサカキの葉の空間分布．龍谷大学理工学部卒業論文
吉岡佳子（2015）クロバイの光合成速度の推定．龍谷大学理工学部卒業論文