

個葉からみたブナ背腹性の生理的側面

著者	小池 孝良, 丸山 温
著者別表示	Koike Takayoshi, Maruyama Yutaka
雑誌名	植物地理・分類研究
巻	46
号	1
ページ	23-28
発行年	1998-06-30
URL	http://doi.org/10.24517/00055415

小池孝良^{1,2}・丸山 温¹: 個葉からみたブナ背腹性の生理的側面

¹〒062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘7番地 森林総合研究所北海道支所; ²現住所 〒060-0809 札幌市北区北9条西9丁目 北海道大学農学部演習林 北方森林保全学講座

Takayoshi Koike^{1,2} and Yutaka Maruyama¹: Comparative Ecophysiology of the Leaf Photosynthetic Traits in Japanese Beech Grown in Provenances Facing the Pacific Ocean and the Sea of Japan

¹Forestry and Forest Products Research Institute, Hokkaido Research Center, Sapporo 062-8516, Japan; ²Present address: Boreal Forest Conservation Research, Hokkaido University Forests, Sapporo 060-0809, Japan

Abstract

Comparative ecophysiology of the leaf photosynthetic traits in Japanese beech grown in provenances facing to the Pacific Ocean side and facing to the Sea of Japan.

Leaf size of Japanese beech (*Fagus crenata*) is large for growing in provenances facing the Sea of Japan (SJ) and small for growing in provenances facing the Pacific Ocean (PO). Beech Leaves of PO was 1.3 times thicker with two layers of palisade parenchyma than those of the SJ. The compartment size of a leaf (leaf mesophyll area divided by the extension of vascular bundle sheathes) of the PO was smaller than that of the SJ. Light saturated photosynthetic rate at ambient CO₂ (P_{max}) of the PO was ca. 1.3 times higher than that of the SJ. P_{max} was positively correlated with leaf thickness and negatively correlated with the distance between veins. Photosynthetic depression above the optimum temperature for the PO was larger than that of the SJ, which may indicate a higher stomatal regulation capacity of the PO. Based on the P-V curve method, beech leaves of the PO had high drought tolerant capacity.

Key Words: beech, leaf structure, photosynthesis, stomatal patchiness.

冷温帯の主要構成樹種であるブナ(福嶋他1995)には、北限から南限の鹿児島県高隈山にかけて個葉のサイズが小さくなるクラインが見られ(萩原1977; Hiura 1996), 遺伝的な変異も同位酵素の解析(Tomaru *et al.* 1997)やミトコンドリアの多型(Koike *et al.* 1998)に見られる。かつて関東周辺の調査で得られた光合成反応を基礎に、日本列島のブナの生産力と分布の可能性が検討された(Nomoto 1964)。しかし、この研究では、個葉の地理的・遺伝的変異から予想される光合成機能の変異は考慮されていなかった。

葉は環境に対して最も柔軟に変化する器官の1つであり、暗い環境では比葉面積が大きく、サイズの大きな葉を展開する。類似の形態の葉は、水分の豊かな条件下で生育した個体でも観察される(Larcher 1995)。ブナは散孔材を形成し、雪解けとともに地面に少し雪があっても開葉することから(Lechowicz 1984; 渡辺 1987), 開葉時から展開完了までの水分状態が良好な多雪地帯のブナの葉は

薄いことが想定される。これは水分条件のよい環境で展葉すると、大きくて気孔密度の低い陰葉的な葉を形成する種が多いことによる(Larcher 1995)。一般に、落葉広葉樹の陽樹冠の葉では光飽和時の光合成速度は葉の厚さと正の相関を示す(Koike 1988)。これらの事実から、光飽和時の最大光合成速度が低いこと、温度上昇にともなう気孔コンダクタンスの低下が小さいことが予想される。

これらの点を明らかにするために、産地の異なるブナの苗を一箇所に集植して育て、葉の解剖形態と温度依存の光合成能力を測定した。さらに、葉の水分生理特性を解析するために個葉の水ポテンシャルを測定した。これらのデータを基礎に、積雪量の違いに対応するブナの形態的・生理的側面から背腹性を論じた。

材料と方法

ブナ稚苗を日本海側の多雪地帯6ヶ所、太平洋側3ヶ所、中間の長野1ヶ所から採取し、札幌市

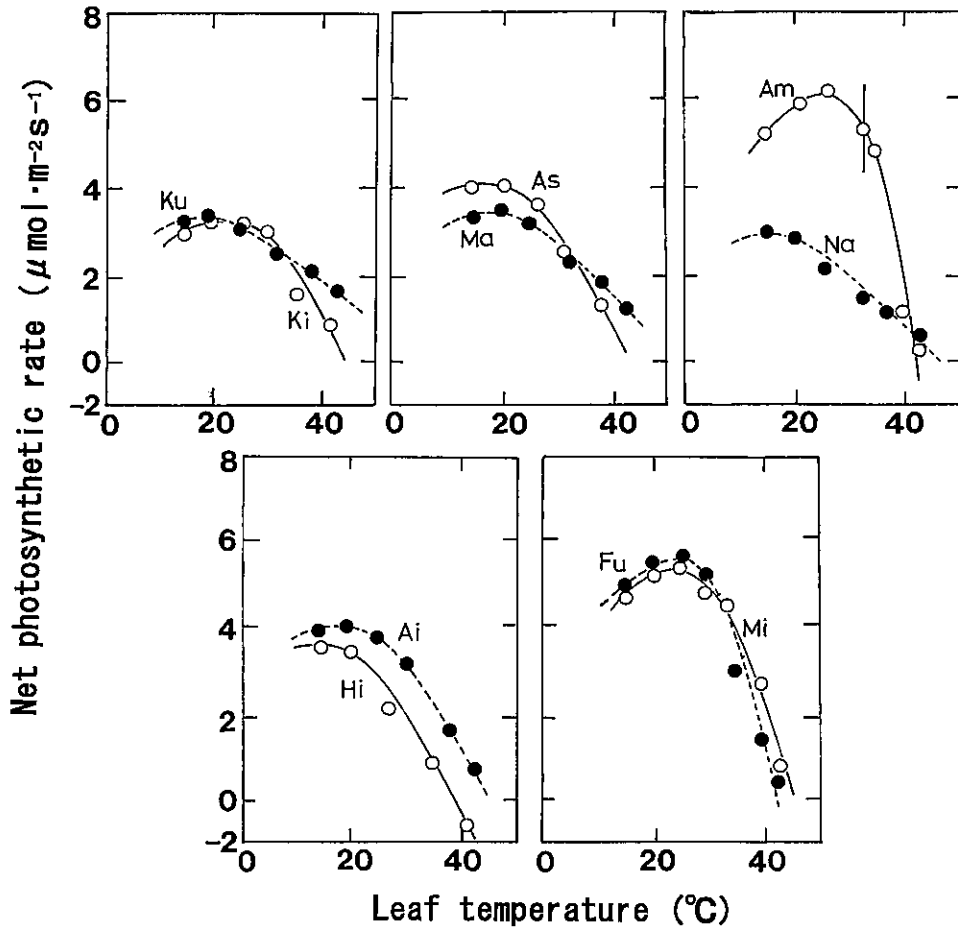


Fig. 1. Temperature dependent of net photosynthetic rate measured at the saturated PPFD ($<350 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

羊ヶ丘の森林総合研究所北海道支所実験林苗畑に植え付けた。各産地の略記号とおおよその標高を()内に示す。日本海側は黒松内(Ku: 120 m), 木古内(Ki: 90 m), 松前(Ma: 140 m), 安代(As: 800 m), 苗場(Na: 1550 m), 蒜山(Hi: 900 m)。太平洋側は天城(Am: 1100 m), 福岡(Fu: 900 m), 宮崎(Mi: 1500 m), 中間の長野(Na: 800 m)であった。羊ヶ丘の年降水量は836.1 mm, 年平均気温は6.7°Cである(宮田 1992)。

苗の齢は植え付け時, 福岡と宮崎が5年生, これらの他の産地は2~4年生であった。天城の材料が苗高 10.2 ± 2.6 cmとやや小さかったが, 他の産地の個体は 18.8 ± 6.2 cmと比較的そろったものを選んだ。これらの苗を5リットルの素焼き鉢に移植し, 屋外で1生育期間十分に灌水を行って栽培した後に測定に供した。

光合成速度の測定には, 当年枝の基部から数えて3~6枚め, 葉齢は80~100日の葉を用いた。測定は人工光室(小糸KG型人工気象室)内で行った。測定時の葉面上での光合成有効光量子束密度は約 $580 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 水蒸気飽差は約1~2 kPaであった。気温を低温から高温へ変化させ, 赤外線ガス分析装置を用いて通気法により順次光合成速度を測定した。さらに, 高温域での気孔閉鎖の程度を観察するために, 適温域の21°Cと高温域の38°Cで処理中の材料から1個体当たり各3枚程度葉を採取し, 酸性フクシンを入れた水を用いて簡易浸潤法(Beyschlag and Pfanz 1990)により葉面気孔の開放程度を測定した。この方法は葉の解剖学的特性である維管束鞘延長部により葉肉部分が仕切られた形態(呉圧葉)のみ有効である(Terashima 1992)。

測定終了後, 測定葉の葉厚, 主脈間隔, 葉面積を

Simple infiltration method for beech leaves

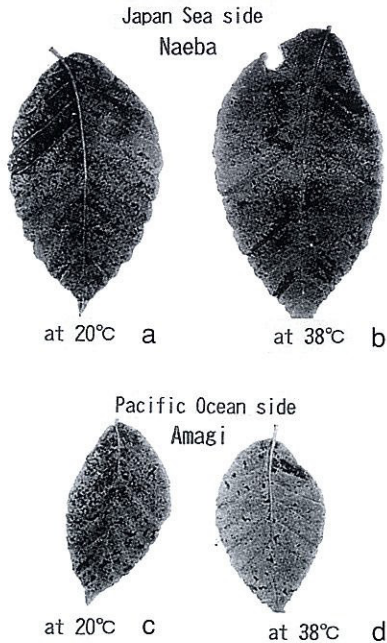


Fig. 2. Infiltration method applied for stomatal opening of beech leaves in provenances facing the Sea of Japan and facing the Pacific Ocean.

a: Leaf of Naeba at 20°C; b: Leaf of Naeba at 38°C; c: Leaf of Amagi at 20°C; d: Leaf of Amagi at 38°C.

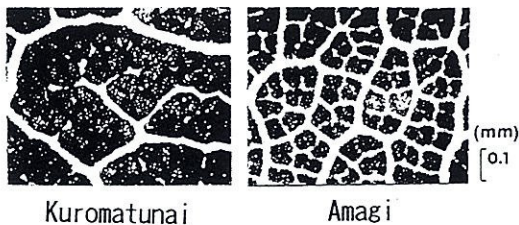


Fig. 3. An example of the compartment size circumscribed by bundle sheath extension in beech native to the provenances facing to the Sea of Japan (Kuromatsunai) and facing the Pacific Ocean (Amagi).

測定した。さらに、測定葉の一部をスライドガラスにのせ、光学顕微鏡を用いてコンパートメント（維管束鞘延長部で囲まれた葉肉の面積：訳語：寺島一郎氏私信）サイズを観察した。また、葉の解剖切片を作成し、同様に光学顕微鏡を用いて柵状組織の総数などを観察した。測定終了後、85°Cで48時間以上乾燥させて葉乾重を測定し、葉面積と葉乾重から比葉面積（SLA、葉面積/葉乾重）を求めた。

開葉は南の標高の低い産地の苗から始まり、北で標高の高い産地のものへと順次移行した。葉齢約100~110日に達した8月中旬に、葉の葉肉部分が黄化する「日焼け」の状態が観察された。これらの現象は、葉の水分生理的特性を反映すると考え、P-V曲線法（丸山・森川 1983）により、膨圧を失ってしおれる時の水ポテンシャルと相対含水率、十分吸水した時の葉の浸透ポテンシャルなどのパラメータを求めた（丸山 1996）。測定には産地ごとに（太平洋側、天城、福岡；日本海側、黒松内、苗場）各々4個体を選び、日陰になっていない葉のサンプルを採取して測定に用いた。比較のために従来得たスギ、クロマツ、シラカシ、イタヤカエデ、ミズナラ（丸山・森川 1983；丸山 1996）の値を参考にした。

結果

光一光合成速度から初期勾配を測定した結果、 $0.015 \pm 0.003 \text{ mol (quanta) \cdot mol}^{-1}$ と産地間の差は認められなかった。また、純光合成速度は太平洋側産のブナでは約 $450 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、日本海側産のものは約 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ で飽和した。光飽和での温度-光合成速度の関係から、光合成適温は太平洋側産では25°C付近、他の地域産では22°C付近に存在した（Fig. 1）。光合成適温を越えてからの光合成速度の低下は、太平洋側の天城、福岡、宮崎産で著しく、とくに葉温33°C以上では急激な光合成速度の低下が認められた。一方、日本海側産では、この適温を越えてからの光合成速度の低下は太平洋側産と比べて小さかった。

気孔の温度に対する反応性を視覚的にとらえた簡易浸潤法の結果、適温処理では日本海側産、太平洋側産ともに気孔を開いていたことが認められた。しかし高温域では、気孔が開いていた証であるスポットは太平洋側産の葉では少なく、日本海側産の葉では多い傾向が見られた（Fig. 2）。すなわち、日本海側のブナの方が高温域での気孔反応が小さいと言える。さらに、葉の維管束鞘延長部で囲まれた葉肉のコンパートメント・サイズも天城（太平洋側）と黒松内（日本海側）の例のように（Fig. 3）、太平洋側産の葉のコンパートメント・サイズが小さい傾

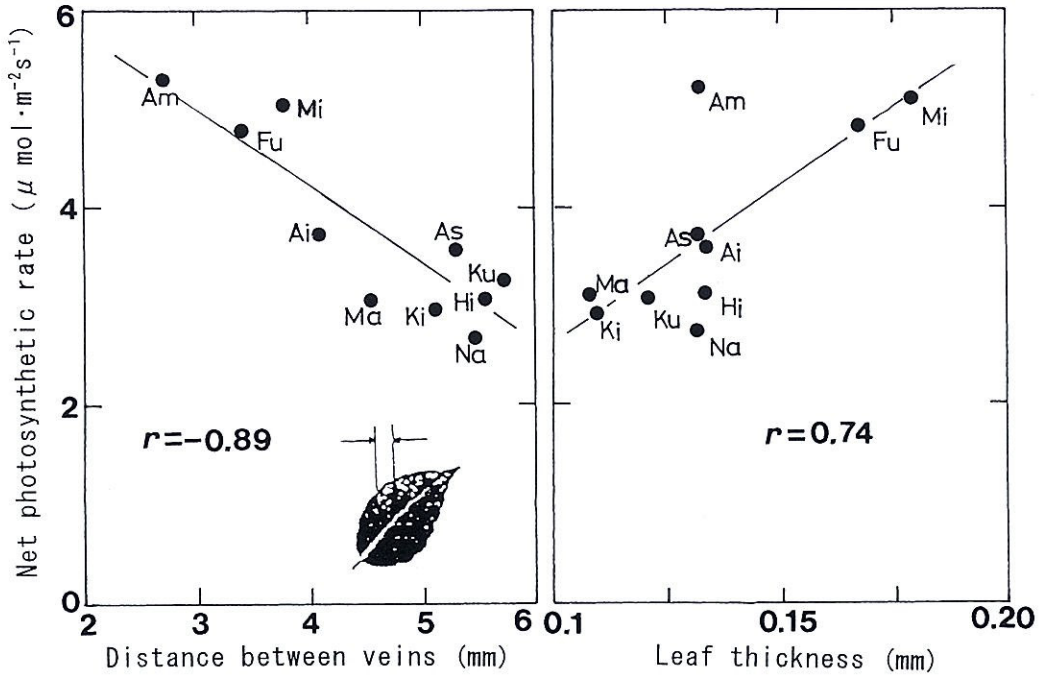


Fig. 4. Effects of leaf morphological characters on light saturated photosynthetic rate (Pmax).

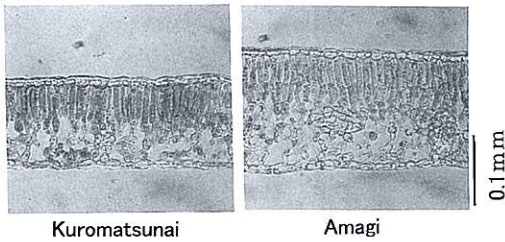


Fig. 5. An example of cross section of a beech leaf.

向が認められた。

個々の葉の特性を見ると、葉面積当たりの最大光合成速度と葉の厚さには正の相関が見られ、支脈間隔との間には負の相関がみられた (Fig. 4)。解剖切片 (Fig. 5) に見られるように、太平洋側を産地とするブナは柵状組織が2層でよく発達していたが、日本海側産のブナでは全天条件で栽培していたにもかかわらず、どの産地の材料も柵状組織が1層であまり発達していなかった。

比葉面積 (SLA) と光飽和での葉面積当たりの光合成速度との間には、負の相関が見られた (Fig.

6)。SLAの値は太平洋側産で小さく、日本海側産で大きい傾向があった。中間に位置する長野のブナでは、SLAが小さく、光合成速度も低い傾向が認められた。さらに、SLAの大きな日本海側や多雪地帯のブナの個葉では、葉肉部分が黄化したり変色する、いわゆる「日焼け」現象が認められた (Fig. 7)。

膨圧を失うときの水ポテンシャル (Ψ_{wlp})、飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_{osat}) は、低いほど水欠差に対する膨圧 (圧ポテンシャル) の維持に有利な性質を持つ。これらの値は南または太平洋側の福岡・天城産が、北または日本海側の黒松内・苗場産と比べて低かった (Fig. 8)。膨圧の維持の程度をさらに詳しく検討するために、代表的な樹種であるスギ、クロマツやシラカシ、混生するイタヤカエドとミズナラの値も示した。ブナは、全体としてクロマツやシラカシに劣っていたがスギやイタヤカエドには勝っていた。また福岡・天城産のブナはミズナラと同程度、黒松内・苗場産のブナはミズナラより劣る傾向を示した。

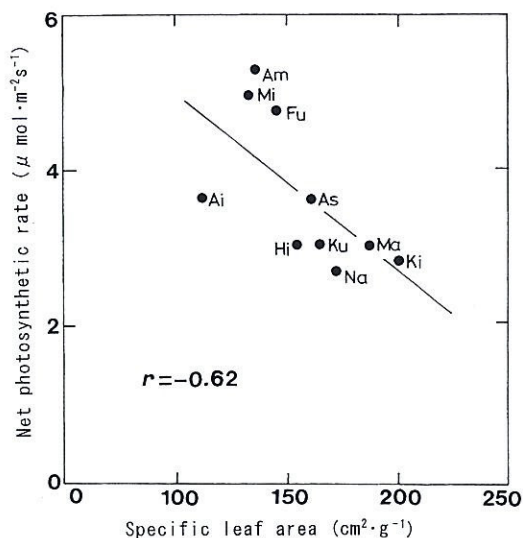


Fig. 6. A negative correlation between specific leaf area (SLA) and light saturated photosynthetic rate (P_{max}).

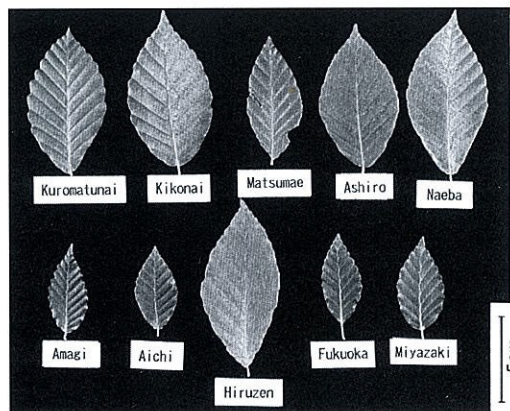


Fig. 7. An example of leaves suffering from desiccation and strong sunlight.

考 察

簡易浸潤法 (Fig. 2) と個葉レベルの温度-光合成速度関係 (Fig. 1) から、太平洋側を産地とするブナ苗木では、飽差が大きくなる高温域で気孔が閉じ気味になり、適温を越えてから光合成速度が急激に低下することが明らかになった。さらに、P-V曲線から得られた葉の水分生理的特性から、太平洋側の寡雪地帯を産地とするブナでは、圧ポテンシャル (膨圧) の維持に有利な水分特性を持つことが示唆された (Fig. 8)。太平洋側のブナは SLA が小さ

くて葉が厚く、個葉サイズも小さいことから、形態的にも蒸散による水消費に対して有利であり、成長期の水不足によるストレスを受けやすい環境に適していると考えられる (丸山 1996)。

Fig. 6 の結果は、重量当たりの光合成速度には産地間では大きな違いが無いことを意味する。光合成産物を日本海側のブナでは大きな葉面積を確保し、光を十分に受けることの出来るような形態をとるように、太平洋側では乾燥に耐性を持つ小型で厚い葉を備えることで強光を十分に利用できる形態に分配したのではないかと考えられる。これらの傾向は葉構造からみた水分生理特性 (Fig. 8) にも反映され、太平洋側のブナは日本海側のブナに比べて明らかに乾燥耐性を備えている。また、太平洋側のブナは支脈間隔が狭いことから、光合成産物が速やかに転流される構造を持つことから (Fig. 4)、高い光合成速度を維持できることを示す。

さらに湿潤な立地で旺盛な生育を示すスギや林内でも中層木を形成することの多いイタヤカエデが多雪地帯の黒松内、苗場産のブナより乾燥耐性に乏しい傾向を示した。また、乾燥する環境にも出現するミズナラやシラカシが太平洋側の福岡、天城のブナより高い乾燥耐性を備えた葉を持つことは、林分構成を考える上で実生定着時の水分生理的特性が重要な役割を演じることを示唆する。

しかし、これらの結果は生育時期に実施した実験から導かれたものである。従って定着した個体の水分環境への適応能力の一端を明らかにしたに過ぎな

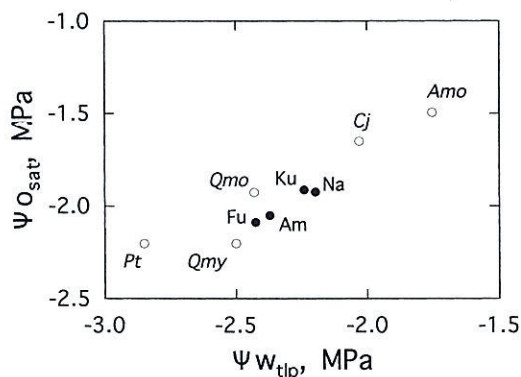


Fig. 8. Relationship between leaf water potential at wilting point and osmotic potential at full turgor of various tree species (followed by Maruyama 1996).

Amo: *Acer mono*; Cj: *Cryptomeria japonica*; Qmo: *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*; Qmy: *Q. myrsinaefolia*; Pt: *Pinus thunbergii*. For beech, Ku from Kurumatsunai (SJ), Na from Naeba (SJ), Am from Amagi (PO) and Fu from Fukuoka (PO).

い。ブナ稚苗の定着にとって、葉が展開し根系が発達する春から初夏の水環境が重要になる。日本海側では一般に多量の積雪を特色とするので、融雪と同時に、少し早く開葉するブナの葉の構造の決定時期には、十分な水分が供給されることになる。事実、一般的に葉のコンパートメント・サイズは十分な水条件下では大きくなるが (Larcher 1995), 日本海側を産地とするブナのコンパートメント・サイズは大きかった。この特性が個葉の水分生理特性にも反映されている (Fig. 8)。

光合成を行う葉にとって、気孔を開くことはCO₂の吸収に不可欠ではあるが、同時に蒸散により水分を奪われることになる。従って気孔の調節能力の優れた太平洋側のブナが、生育時期の高温、乾燥には耐性を備えていると考えられる。しかし、温度の上昇(飽差の増大)に対して気孔をすぐに閉じることは、光合成生産には不利に働く。これを補償するように、面積当たりの光合成速度は、太平洋側のものが日本海側のブナよりやや高い(小池他 1990)。

以上の結果が、定着時期の実生にもあてはまるかどうかは今後の課題である。また、本研究は葉の構造と光合成反応に重点をおいてきた。今後は、蒸散速度や水利用効率、個体レベルの乾燥耐性、ササをはじめ他種との競争関係など(藤田 1986; 日浦 1996)、解明しなければならない点が多い。

本研究は文部省科学研究費(09660155)と農林水産技術会議(生態秩序BCP 98-III-a 09)の研究費を受けて実施した。材料の採取に協力された栄花茂、橋詰隼人、紙谷智彦、菊池健、山本福寿氏、林野庁各営林署に感謝する。

引用文献

- Beychlag, W. and Pfan, H. 1990. A fast method to detect the occurrence of nonhomogeneous distribution of stomatal aperture in heterobaric plant leaves. *Oecologia* **82**: 52-55.
- 藤田昇. 1986. 日本海型のブナ林と太平洋型のブナ林の構造と組成. *種生物学研究* **10**: 1-13.
- 萩原信介. 1977. ブナにみられる葉面積のクラインについて. *種生物学研究* **1**: 39-51.
- Hiura, T. 1996. Gap formation and species diversity in Japanese beech forests: a test of the intermediate disturbance hypothesis on a geographic scale. *Oecologia* **104**: 265-271.
- 日浦勉. 1996. ブナの地理変異とブナ林の種多様性の維持機構. *日生態誌* **46**: 175-178.
- 福嶋司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武豊・常富豊. 1995. 日本のブナ林群落の植物社会的新体系. *日生態誌* **45**: 79-98.
- Koike, T. 1988. Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession. *Plant Species Biol.* **3**: 77-87.
- Koike, T., Kato, S., Shimamoto, Y., Kitamura, K., Kawano, S., Ueda, K. and Mikami, T. 1998. Mitochondrial DNA variation follows a geographic pattern in Japanese beech species. *Botanica Acta* **111**: 87-92.
- 小池孝良・田淵隆一・藤村好子・高橋邦秀・弓場謙・長坂寿俊・河野耕蔵. 1990. 夏期における国産ブナの光合成特性. *日林北支論* **38**: 20-22.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology* 3rd ed. 506 pp. Springer-Verlag, New York.
- Lechowicz, M. J. 1984. Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *Amer. Nat.* **124**: 821-842.
- 丸山温. 1996. 北方産主要樹種の水分特性. *北方林業* **48**: 245-248.
- 丸山温・森川靖. 1983. 葉の水分特性の特性-P-V曲線法一. *日林誌* **65**: 23-28.
- 宮田 明. 1992. 羊ヶ丘の気象-北海道農業試験場気象観測資料(1966-1990)一. *北海道農業試験場研究資料* **44**: 1-219.
- Nomoto, N. 1964. Primary productivity of beech forest in Japan. *Jpn. J. Bot.* **18**: 385-421.
- Terashima, I. 1992. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photo. Res.* **31**: 195-212.
- Tomaru, N., Mitsutsuji, T., Takahashi, M., Tsumura, Y., Uchida, K. and Ohba, K. 1997. Genetic diversity in Japanese beech, *Fagus crenata*: influence of the distributional shift during the late-Quaternary. *Heredity* **78**: 241-251.
- 渡辺定元. 1987. 北限のブナ林. 101 pp. 北海道庁林務部, 札幌.

(Received July 29, 1997; accepted February 4, 1998)