

速報

同一地域に植栽されたカシ類の光合成特性*1

香山雅純*2 · 江藤幸二*3 · 梶本卓也*2

香山雅純・江藤幸二・梶本卓也：同一地域に植栽されたカシ類の光合成特性 九州森林研究 60：75-78, 2007 カシ類の光合成特性を解明するために、広葉樹植栽試験地に植栽された8樹種のカシの光合成速度を、2006年5月～11月の期間毎月測定した。アカガシ、ウラジロガシ、シラカシ、ツクバネガシ、イチイガシ、アラカシ、ハナガガシは10月に最大値に達した。一方ウバメガシの光合成速度は、6月に最大値に達し、その後低下した。10月における葉内窒素濃度を分析した結果、葉の厚いアカガシとウバメガシが高かった。最大光合成速度と葉内窒素濃度で割った光合成窒素利用効率は、イチイガシとアラカシが高かった。

キーワード：カシ、光合成、比葉面積、窒素、季節変化

I. はじめに

カシ類は、九州の暖温帯常緑広葉樹林における主要な樹種である。常緑性のカシ類は日本にアカガシ、ウラジロガシ、シラカシ、ツクバネガシ、イチイガシ、アラカシ、ハナガガシ、ウバメガシ、オキナワウラジロガシの計9樹種が記載されており、九州にはオキナワウラジロガシを除く8樹種が分布している（勝田ら、1998）。これらのカシは、九州南東部ではそれぞれが異なる標高に分布している（表-1；文化庁、1973；1975；Ito *et al.*, 2005）。標高が異なれば生育環境も異なるため、同一種であっても成長特性が異なる（Jalkanen *et al.*, 1995）。このことから、分布標高を異にするカシ類は種間で成長特性が異なることが予想される。

一般に、樹木の成長特性は光合成特性と関連している（Reich *et al.*, 1992；Larcher, 1995；Lambers *et al.*, 1998）。光飽和時における最大光合成速度は、葉の厚さの指標である比葉面積（単位乾重量あたりの葉面積、SLA）と葉内窒素濃度と密接に関わり、これらの値に対しては最大光合成速度と正の相関を示す（Field and Mooney, 1986；Reich *et al.*, 1992；Larcher, 1995）。さらに、最大光合成速度を葉内窒素濃度で割った光合成窒素利用効率（PNUE；Field and Mooney, 1986）も種ごとに値が異なり、個々の種の成長特性を反映する（Lambers *et al.*, 1998；Pons *et al.*, 2004）。

本研究は、生育環境の等しい同一地域に植栽されたカシ類8種の光合成速度と、それに関わる因子であるSLA、葉内窒素濃度、およびPNUEを種間で比較し、カシ類8種の個々の光合成特性を解明することを目的とした。

II. 材料と方法

本研究は、宮崎森林管理署が管轄する宮崎市高岡町内の国有林内に設けられた、広葉樹植栽試験地で実施した。本試験地の標高は180mであり、カシ類8種をはじめとする46種の有用広葉樹が1996年に植栽された。本試験期間（2006年5月～11月）における月降水量は平均342mmであり、2006年6月が最も多く950mm、2006年10月が最も少なく7mmであった（森林総合研究所九州支所、未発表）。

試験地の気温は、データロガー（HOBO H8, Pocasset, MA）を試験地内の百葉箱内に設置し、常時測定した。光合成速度は各樹種3個体を対象とし、地上高2.0m付近の樹冠の中間部に位置する、日の当たっている当年枝について、2006年5月～11月の毎月11：00～14：00の間に枝先から3枚目の葉を測定した。なお、測定した当年枝は2006年4月～5月に開葉、伸長した枝を用い、その後再び開葉、伸長した枝は用いていない。光合成測定には、開放系の携帯式光合成蒸散測定装置（ADC-H4, U. K.）を用いた。

表-1. 九州南東部におけるカシ8種の分布する地域の標高（文化庁、1973；1975；Ito *et al.* 2005）

	平均標高(m)	分布する標高の範囲
アカガシ	725	5-1170
ウラジロガシ	497	40-1160
シラカシ	431	45-1120
ツクバネガシ	431	150-830
イチイガシ	336	40-850
アラカシ	256	15-1040
ハナガガシ	208	5-830
ウバメガシ	177	5-1000

*1 Kayama, M., Etoh, K. and Kajimoto, T. : Photosynthetic characteristics of evergreen oak planted on the same plantation

*2 森林総合研究所九州支所 Kyushu Res. Center, For. & Forest Prod. Res. Inst., Kumamoto 860-0862

*3 九州森林管理局森林技術センター For. Res. Center, Nat. For. Kyushu Off., Miyazaki 880-2222

光合成測定時の光強度は $1600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 CO_2 濃度は周囲と等しい濃度の370ppmに設定した。太陽光が十分に得られないときは、補助光源にハロゲンランプ (WALZ, Effeltrich, Germany) を使用した。また、光合成の測定と同時に葉温と気孔コンダクタンスのデータも得た。なお、葉温は気温より平均 0.8°C 高かった。光合成の測定後、測定に使用した葉を採取した。採取した葉の一部は、ノギスを用いて正確に 1 cm^2 の大きさに切り取り、生重量を測定した。測定後、すべての葉を 60°C で4日間乾燥させた。乾燥後、生重量を測定した葉の乾重量を測定し、 1 g あたりの葉面積 (SLA) を算出した。残りの葉は粉碎し、CN コーダー (MT-600, ヤナコ分析工業) を用いて窒素濃度を分析した。また、SLA の値から単位葉面積あたりの葉内窒素濃度を算出した。そして、単位葉面積あたりの光合成速度を単位葉面積あたりの葉内窒素濃度で割って PNUE (光合成窒素利用率) を算出した。

カシ類 8 種の SLA, 葉内窒素濃度と PNUE の平均値に関しては、Tukey test を用いて多変量の有意差検定を行った。表-2, 図-3, 4における異なるアルファベットの値間には、5%の範囲で統計的に有意差があることを示している。

Ⅲ. 結果

試験地の気温は、6月から8月にかけて 30°C を越えていた (図-1)。気温は9月以降低下し10月には 24.0°C 、11月には 14.9°C を示した。カシ 8 種の当年葉の光飽和時における最大光合成速度の季節変化は、ウバメガシを除くカシ 7 種で10月に最大値に達した (図-2)。ウバメガシは6月に最大値に達し、次第に低下した。樹種間で比較すると、最大光合成速度は、5, 6月はウバメガシ、7月~10月はイチイガシ、11月はアラカシが最も高い傾向を示した。また、アカガシは7月、シラカシは8, 9月に低下し、その後上昇した。ウバメガシを除く7樹種で光合成速度が10月に最大値に達したことから、10月における SLA, 葉内窒素濃度, PNUE を樹種間で比較した。

10月における SLA はハナガガシで最も大きく、薄い葉を形成していた (表-2)。一方、ウバメガシは最も小さく、厚い葉を形成していた。カシ 8 樹種の10月における葉内窒素濃度は、アカガシとウバメガシが高かった (図-3)。一方、ウラジログシ、シラカシ、ツクバネガシは他の樹種より葉内窒素濃度が低かった。

10月における PNUE を算出したところ、イチイガシ、アラカシの PNUE は 8 種の中で有意に高かった (図-4)。一方、ウバメガシの PNUE は最も低く、アカガシ、ウラジログシの PNUE も低かった。また、ウバメガシの PNUE は光合成速度が最大値に達した6月においても他の7種の平均が $100 \text{ nmol mmol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ であったのに対し、 $91 \text{ nmol mmol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ と低い値であった。

Ⅳ. 考察

本研究結果から、ウバメガシを除くカシ 7 種の光合成速度は10月に最大値に達した (図-2)。一般に、陽葉では夏期の高い温度や強い日射を受けると気孔は閉鎖し、光合成の日に低下を起こす (Larcher, 1995)。実際、気温が 30°C を越えた6月から8月までの気孔コンダクタンスの8樹種の平均は $0.40 \text{ mol mmol}^{-1} \text{ s}^{-1}$

であった。一方、気温が 24.0°C まで低下した10月の気孔コンダクタンスの8樹種の平均は $0.81 \text{ mol mmol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ と最も高かった。このことから、カシ類7樹種は10月頃まで気温が低下し、日射が弱まると、気孔の閉鎖や光合成の日に低下が起こらずに、光合成速度が最大値を示したと推察される。一方、ウバメガシの光合成速度は6月に最大値になった後は低下し、気温の下がった10月も低下したままであった。このことから、ウバメガシは秋期において気温が低下しても、光合成速度は回復しないと考えられる。この原因として、ウバメガシの PNUE は7月以降 $50 \text{ nmol mmol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ 以下に大きく低下していた。葉が老化すると PNUE は大きく低下することから (Escudero and Mediavilla, 2003)、ウバメガシは他のカシ類より早期に葉が老化したと考えられる。

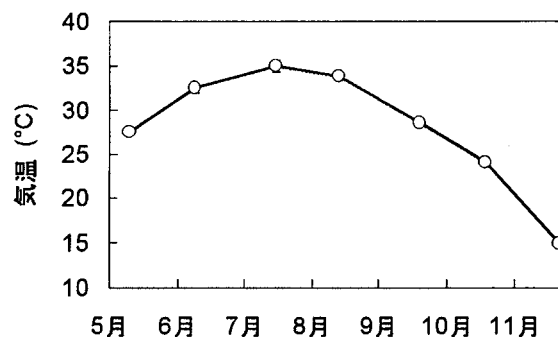


図-1. 光合成測定時における気温の季節変化 (2006年)

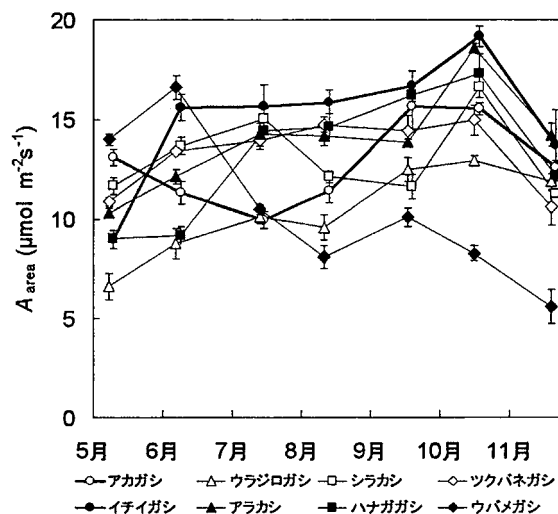


図-2. カシ 8 種の光飽和時における光合成速度の季節変化 (Aarea: 単位葉面積あたり, 2006年, n = 3)

表-2. カシ 8 種の葉の比葉面積 (SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$, 2006年10月, n = 3)

アカガシ	76.0 ± 6.2	cd
ウラジログシ	97.2 ± 5.3	abc
シラカシ	98.1 ± 1.5	abc
ツクバネガシ	92.2 ± 4.8	ab
イチイガシ	85.2 ± 1.0	bcd
アラカシ	79.9 ± 2.3	bcd
ハナガガシ	111.9 ± 7.9	a
ウバメガシ	64.3 ± 1.8	d

カシ類の個々の種の光合成特性を検討すると、ツクバネガシ、イチイガシは6~10月にかけて光合成速度が安定した値を維持していた。このことから、測定期間の気温や水分条件の変化に対して影響を受けにくいと推察される。一方、アカガシとシラカシは夏期に光合成速度が大きく低下する時期が存在した。これらの樹種の主分布域は本試験地よりも高緯度地域で、九州内では高標高域に分布する (Horikawa, 1972; Ito *et al.*, 2005)。このことから、夏期の高温によって光合成速度が低下しやすいと推察される。また、シラカシはSLAが8月から9月にかけて $105\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ から $89\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ と大きく低下していた。一般に葉が厚くなると葉内の CO_2 が拡散しにくくなるため (Hanba *et al.*, 1999), 気温の低下した9月でもさらに光合成が低下したと推察される。ウラジロガシ

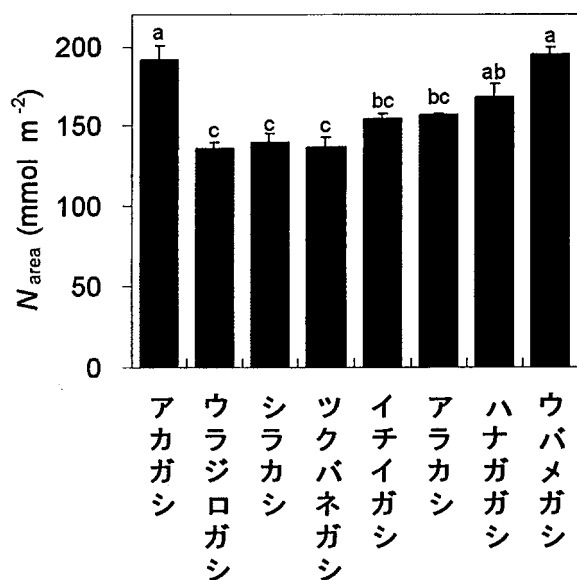


図-3. カシ8種の葉内窒素濃度 (N_{area} : 単位葉面積あたり, 2006年10月, $n = 3$)

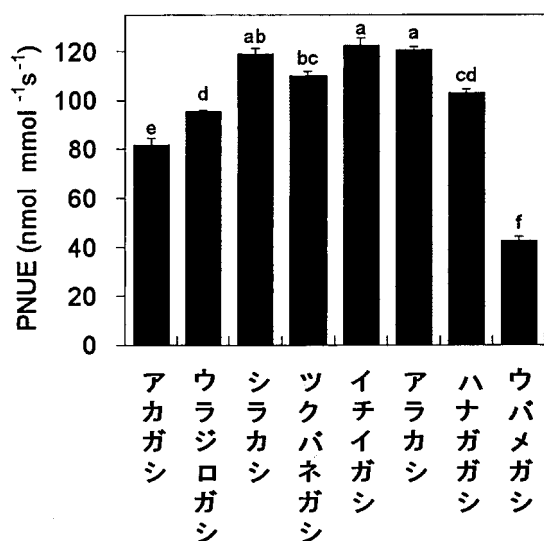


図-4. カシ8種の光合成窒素利用効率 (PNUE, 2006年10月, $n = 3$)

シの光合成速度は全期間を通じて低く、10月に最大値を迎えるまでゆっくり増加していた。このことから、ウラジロガシの葉は他のカシ類よりも成熟して光合成速度が最大に達するのに時間がかかると推察される。

光合成速度を樹種間で比較すると、10月におけるイチイガシやアラカシの光合成速度は特に高かった (図-2)。この2樹種は葉内窒素濃度は他の樹種と比較して高くないが (図-3), PNUEは高かった (図-4)。このことから、イチイガシやアラカシは限られた資源である窒素を光合成作用に関わるタンパク質により多く投資していると推察される。また、ハナガガシの10月の光合成速度はイチイガシやアラカシと比較して有意な差が無く、高かった (図-2)。しかし、ハナガガシのPNUEはイチイガシやアラカシより低かった (図-4)。ハナガガシが高い光合成速度を示した原因として、イチイガシやアラカシよりもSLAが高く、薄い葉をつけていたことが考えられる。一般に薄い葉は葉内の CO_2 の拡散が容易であるため (Hanba *et al.*, 1999), SLAの大きい葉は高い光合成速度を示す (Reich *et al.*, 1992)。このことから、薄い葉を持つカシ類は、ガス拡散の視点から高い光合成速度を示したと考えられる。

葉内窒素濃度を比較すると、ウバメガシやアカガシは高かったにもかかわらず、PNUEは低かった。この2樹種はSLAが小さく、厚い葉を有していた (表-2)。一般的に、葉厚と細胞壁由来の界面活性剤に不溶性のタンパク質とは正の相関を示し、厚い葉を有している個体は細胞壁に窒素を多く投資している (Takashima *et al.*, 2004)。このことから、アカガシやウバメガシは窒素を光合成作用に関わるタンパク質より細胞壁に多く投資して、その結果厚くて丈夫な葉をつけていると推察される。なお、Takashima *et al.* (2004) ではアラカシとアカガシの細胞壁由来や光合成由来のタンパク質濃度とPNUEに差がなかったが、本研究ではアカガシの方がアラカシより有意にPNUEが低かった。先行研究と結果が異なる原因としては、本試験地の行った宮崎市と、Takashima *et al.* (2004) の行った宮城県仙台市では生育環境が異なることが考えられる。一般に、葉の厚さは年間平均気温と正の相関を示す (Niinemets, 2001)。実際、Takashima *et al.* (2004) のアカガシとアラカシのLMAは両樹種とも $40\sim 64\text{gm}^{-2}$ であったが、本研究の両樹種のLMAは $110\sim 155\text{gm}^{-2}$ であった。このことから、本調査地のような温暖な環境下では、アカガシとアラカシの葉はかなり厚い葉を有していることが分かった。そして、厚い葉を形成する環境下では、アカガシの方が細胞壁に投資する割合が高くなると推察される。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、広葉樹試験地の管理には九州森林管理局森林技術センターの職員の方々に協力して頂いた。また、光合成の測定には、森林総合研究所九州支所の大谷達也氏、熊本県林業研究指導所の前田勇平氏、佐賀県森林整備課の若宮征喜氏に協力して頂いた。本研究をまとめるに際し、森林総合研究所九州支所の野宮治人氏、荒木真岳氏から貴重な意見を頂いた。ここに感謝の意を表す。本研究の一部は、森林総合研究所運営交付金プロジェクト (課題番号: 200606) と、日本学術振興会科学研究

費補助金「シイ・カシ類の成長特性と造林放棄地における植栽技術への応用」によって実施した。

引用文献

- 文化庁 (1973) 植生図・主要動植物地図-45宮崎県, 36pp, 国土地理協会, 東京.
- 文化庁 (1975) 植生図・主要動植物地図-44大分県, 59pp, 国土地理協会, 東京.
- Escudero, A and Mediavilla, S.(2003) *J. Ecol.* 91 : 880-889.
- Field, C. and Mooney, H. A.(1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. (*In* On the economy of plant form and function. Givnish, T. J.(ed.), 717pp, Cambridge University Press,Cambridge), 25-54.
- Hanba, Y. T. *et al.* (1999) *Func. Ecol.* 13 : 632-639.
- Horikawa, Y.(1972) Atlas of the Japanese flora,an introduction to plant sociology of East Asia. 500pp, Gakken, Tokyo.
- Ito, S. *et al.* (2005) Ecological distribution of seven evergreen *Quercus* species in southern/eastern Kyushu. (森林生産力と攪乱体制を考慮した生態的ゾーニング手法の開発. 谷口義信ほか編著, H14-16年度科学研究費補助金基盤研究 (B) 研究成果報告書, 168pp.). 135-143.
- Jalkanen, R. *et al.* (1995) *Trees* 10 : 125-133.
- 勝田 柁ほか (1998) 日本の樹木種子-広葉樹編-. 410pp, 林木育種協会, 東京.
- Lambers, H. *et al.* (1998) *Plant physiological ecology.* 540pp, Springer-Verlag, Berlin.
- Larcher, W. (1995) *Physiological plant ecology.* 3 rd. ed. 506pp, Springer-Verlag, Berlin.
- Niinemets, Ü. (2001) *Ecology* 82 : 453-469.
- Pons, T. L. *et al.* (2004) *Physiol. Plant.* 122 : 68-78.
- Reich, P. B. *et al.* (1992) *Ecol. Monogr.* 62 : 365-392.
- Takashima, T., *et al.* (2004) *Plant Cell Environ.* 27 : 1047-1054.
(2006年11月17日受付 ; 2007年 2月13日受理)