

落葉広葉樹の光の利用の仕方—光合成特性—

小 池 孝 良

はじめに

複雑な階層構造を持つ広葉樹二次林を扱うには、樹種ごとの成長特性が基礎情報として重要になる。本稿では、落葉広葉樹高木の光反応特性について成長と密接に関係する光合成作用を中心に、既存の資料も含め、次の疑問に答える形でまとめた。本稿が育成天然林施業の一資料として役立てば幸いである。

- 1) 階層構造のできる理由と耐陰性との関係？
- 2) 光合成関係の図の見方と用語
- 3) 樹種によってなぜ光の利用の仕方に違いがあるのか？ 葉の厚さとの関係は？
- 4) 庇陰条件での生存の仕方は？

- 5) 光利用特性は成長に伴ってどの様に変化するのか？（光補償点を中心に）
- 6) 更新を促進する明るさはどの程度か？
- 7) 成長に必要な明るさと成長に伴う変化は？
- 8) 樹種特性と樹型・葉の形の特徴は？
- 9) 単幹で更新したヤチダモ等の成長を促進するには？
- 10) 枝当りの葉の枚数は決っているのか？
- 11) 陽樹が広い成育空間を必要とする理由は？
- 12) 樹種特性の簡便な見分け方は？（紅葉の仕方と樹種特性）
- 13) 目標とする幹の直径と樹冠の大きさとの関係は？

Q 1：広葉樹二次林には、どうしていろいろな樹種が階層をなして成育しているのか？

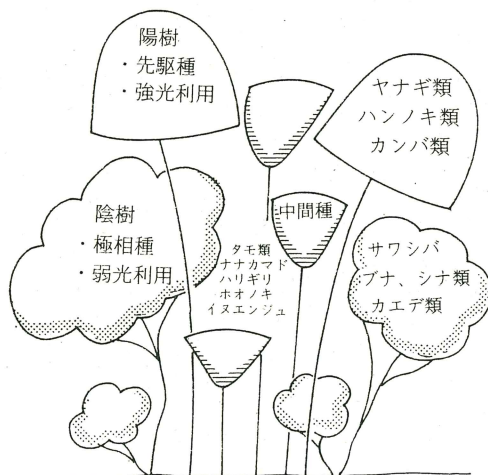


図1 代表的樹種の成長特性

注：「陽樹」「陰樹」「中間種」の語を便宜的に用いる。

A 1：樹種によって光の利用の仕方や耐陰性が異なることが、1つの理由として挙げられる。耐陰性の強い条件を以下に示す(12)。

- 1) 弱光下での光合成速度が高い
 - ①葉が薄い。②葉が重ならない。
- 2) 葉の面積が相対的に大きい
 - ①光合成産物が葉に多く配分される（例えば林床の稚樹ではT/R率（＝地上部乾重を地下部乾重で割った値）が大きい）。
 - ②葉の面積が大きい。
 - ③個葉の寿命が長い（成木の場合、陽樹で約100日、陰樹で約150日）。
- 3) 低い呼吸量で生存できる

（陰樹の葉の呼吸速度は陽樹より低い）

Q 2：温度と光に対する光合成作用の特徴は？

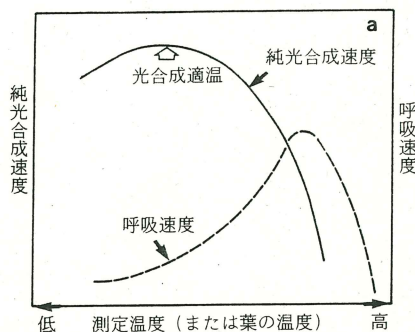


図 2 a 温度と純光合成速度、呼吸速度との関係

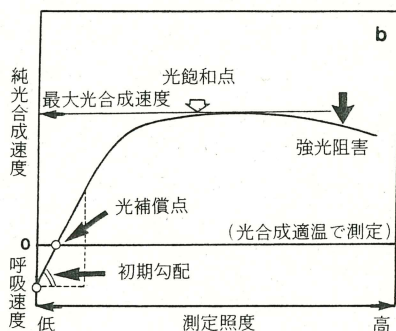


図 2 b 光—光合成速度関係の見方

注：光合成に有効な光を便宜的に照度で代用する。

A 2：純光合成速度が最大になる温度と光が存在する（光合成適温と光飽和点との説明）。

【a】温度—光合成速度、呼吸速度関係

これ以上、純光合成速度が増えない明るさの点（光飽和点）で、温度を変化させると光合成には最適温度が存在し、大部分の樹種の光合成適温は20℃付近である。また、呼吸速度は温度の上昇とともに一定値まで著しく増加する。

【b】光—光合成速度関係の見方

光—光合成速度関係は光合成適温で、明るさを変えて測定した。この関係の特徴付けるのは、光補償点（呼吸速度と純光合成速度が釣合う点）、初期勾配（低照度での光合成の効率）、呼吸速度、光飽和点、最大光合成速度などである。

陽樹は強光を利用し光補償点、光飽和点が大きく、最大光合成速度が高い。陰樹は弱光を利用し光補償点、光飽和点が小さく、最大光合成速度が低い。なお、中間種の光合成特性は陽樹と陰樹の中間的である。

Q 3：なぜ樹種によって光—光合成速度関係に違いがあるのか？

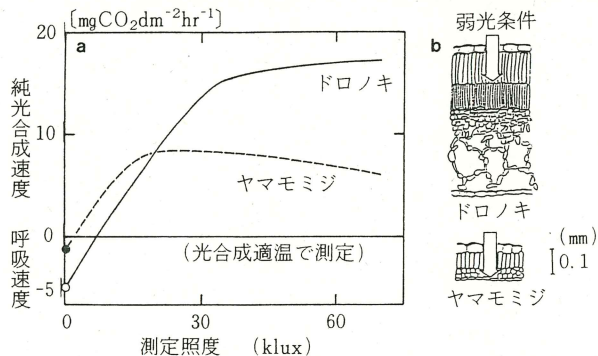


図 3 光—光合成速度関係(a)は、葉の厚さと構造(b)に結び付いている

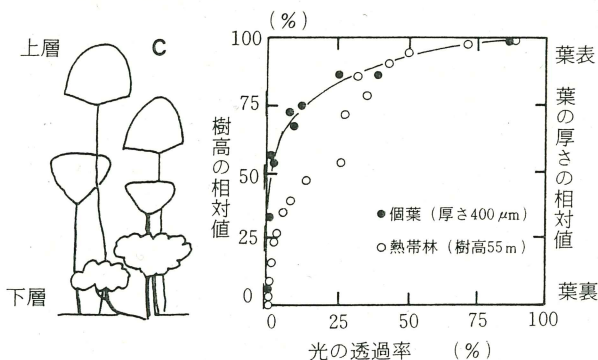


図 3 c 入射光の利用のされ方は森林も個葉の内部も同じ傾向である

A 3：樹種によって葉の厚さや内部構造（葉肉細胞表面積など）が異なることが原因の一つ（3）。

【a】弱光域では葉の薄いヤマモミジの方が光合成速度が高く、反対に、強光域では葉の厚いドロノキの方が高い光合成速度を示す。

【b】弱光条件では、葉の薄いヤマモミジでは入射光を十分に利用できるが、葉の厚いドロノキでは、入射光は葉表側（向軸面）で吸収されてしまう。また、葉の薄い稚苗や陰葉はヤマモミジと、葉の厚い成木や陽葉はドロノキと同じ傾向を示す。

【c】葉の内部での光の利用のされ方は、森林内部の光の利用のされ方と同じ傾向である（1）。葉表側には強光に適応した葉緑体が陽葉のように、葉裏側（背軸面）には弱光に適した葉緑体が陰葉のように存在する（14）。これは広葉樹二次林では上層に陽樹（カンバ類）、下層に陰樹（カエデ類）が育成することにも似ている。

Q 4：落葉広葉樹は、どの程度底陰下で生存、成長できるのか？

A 4：7 %程度の底陰条件では、陽樹の中には生存できない樹種もあるが、中間的な樹種や陰樹では葉数を少なくしたり、葉を小さくして生存する。底陰下で葉が薄くなる程度は、中間種で大きく、陽樹と陰樹で小さい。

表1 落葉広葉樹稚苗の生存様式
(相対照度7-10%で処理)

- a 成育途中で枯死（8月頃まで）
ドロノキ、ハンノキ
- b 当年度生存・翌年度は開芽のみ
シラカンバ、ウダイカンバ、ケヤマハンノキ、カツラ、キハダ
- c 翌々年度まで生存（*）
ブナ、カエデ類、ハリギリ、イヌエンジュ、ハルニレ、ヤチダモ、アオダモ

*：底陰翌年の形態的特徴は、ブナ、ハリギリ、ハルニレでは葉数が減少し、羽状複葉のイヌエンジュ、ヤチダモ、アオダモでは小葉の枚数が減少した。bのキハダも同様の傾向を示した。

調査には苗畑で養育した苗高15-25cmの材料（2-3年生）を鉢植えにし、5月下旬から10月まで寒冷沙で作った底陰格子で処理をした。

表2 弱光下で葉の薄くなる程度

変化大
ハルニレ、ハリギリ、カツラ、タモ類、イヌエンジュ
変化小
シラカンバ、ハンノキ、ミズナラ、カエデ類
中程度
ケヤマハンノキ、ウダイカンバ、ブナ、キハダ

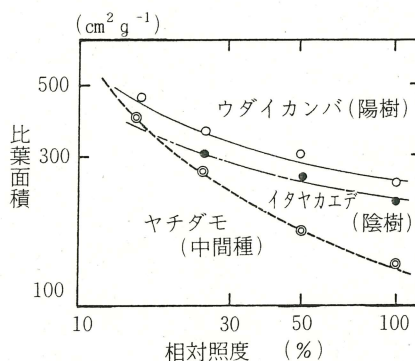


図4 底陰下で葉が薄くなる程度の比較

注：比葉面積は乾物1gが、どのくらいの葉面積に相当するかを表わす。

Q 5：弱光の利用特性は樹木が成長するとともに、どの程度変化するのか？

A 5：成長するとともに葉が相互底陰を起こしたり、枝、幹、根（非光合成器官）の割合が増えて、成育により多くの光を必要とする。また、光補償点は稚苗で小さく成木で大きい傾向があった。なお、光補償点の変化は、ハリギリ、イヌエンジュ、タモ類など中間種で大きい。

表3 稚苗と成木の光補償点の比較
(葉温20℃での測定値)

光補償点* (klux)	稚 苗	成 木
2.1 ~ 1.6	ドロノキ、ケヤマハンノキ、ハンノキ、ヤエガワカンバ、ダケカンバ、シラカンバ	オニグルミ、ドロノキ、ケヤマハンノキ、ハンノキ、ヤエガワカンバ、ダケカンバ、シラカンバ、ナナカマド、ヤチダモ、アオダモ
1.5 ~ 0.9	ヤマナラシ、エゾノバコヤナギ、ウダイカンバ、ミズナラ、ハルニレ、シウリザクラ、イヌエンジュ、ミズキ	ヤマナラシ、エゾノバコヤナギ、ウダイカンバ、ミズナラ、ハルニレ、カツラ、ホオノキ、エゾヤマザクラ、シウリザクラ、イヌエンジュ、シナノキ、オオバボダイジュ、オヒョウ、ハリギリ、ミズキ
0.8 ~ 0.3	オニグルミ、アサダ、サワシバ、ブナ、カツラ、ホオノキ、エゾヤマザクラ、アズキナシ、ナナカマド、イタヤカエデ、ヤマモミジ、シナノキ、オオバボダイジュ、オヒョウ、ハリギリ、ヤチダモ、アオダモ	サワシバ、ブナ、イタヤカエデ、ヤマモミジ

*：光補償点の値の区分は、野外調査によって成長開始の限界光量（稚樹：0.9klux、幼樹・小径木：1.5klux）に準じた（8、11）。

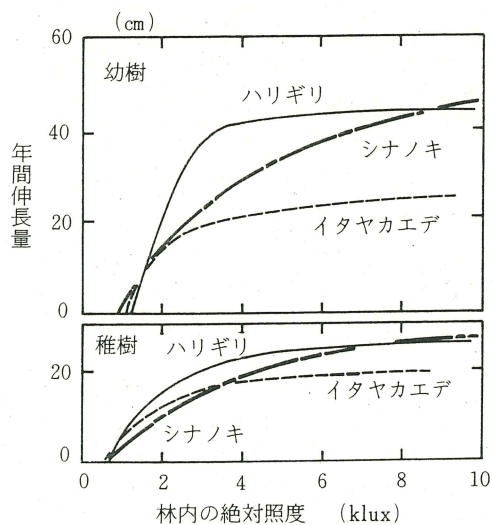


図5 稚樹は0.9kluxから、幼樹では1.5kluxから旺盛な伸長成長が認められる

注：幼樹は樹高1m以上、稚樹は1m未満を表わす。絶対照度は散光条件で測定された（8）。

Q 6：前生稚樹の成長を促進する光量はどの程度か？

A 6：相対照度10%以上で大部分の前生稚樹の成長が始まる（6）。また、相対照度よりも林床のチラチラ光などの絶対照度が大きく、その持続時間が長いほど稚樹の生存には有利になる。なお、ある一定値まで林内の照度と裸地での全天照度との間には正の相関がある（7）。

表 4 林内照度と前生稚樹の更新と成長
(原田、1954年より作成)

相対照度 (%)	絶対照度* (klux)	前生稚樹の更新と成長の程度
0～5	0～0.3	大部分の樹種の更新は期待できない
5～10	0.3～3.2	前生稚樹（陰樹）の成長が始まる
10～20	3.2～9.0	前生稚樹（陽樹）の成長が始まる
20～30	9.0～15.0	大部分の稚樹の成長が継続される
30～50	15.0～27.0	更新した稚樹が繁茂する
50以上	27.0以上	更新した稚樹は良好な成長をする

*：絶対照度の値は、裸地での照度が50klux以下の曇りの日の林内での測定値である。

樹木の成長の目安としては、相対照度でなく絶対照度の方が光と樹木の生理反応を考えやすい。なお、絶対照度は一様に雲が出ている薄曇り日（散光条件）の正午前後に測定する必要がある。

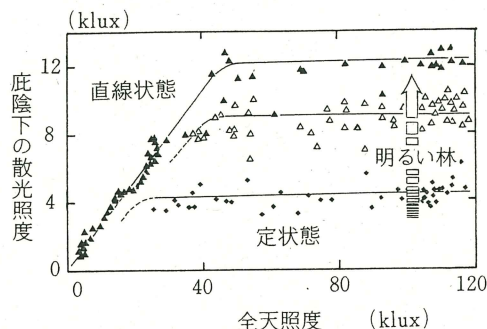


図 6 林内の散光照度は裸地の全天照度がある点を越えると直線状態から定状態になる（7）。

表 5 林内散光が直線的増加関係から定状態に変わる点における全天放射の強さ（7）

林内散光 照度 (klux)	散光が一定状態に 達する時の全天放 射照度(klux)	相対 照度 (%)	散光照度 = 全天照度
0.5	12	4.1	
0.7	13	5.0	
1.8	20	8.8	
4.2	32	13.0	
5.5	39	14.0	
9.0	45	20.0	
12.0	50	24.0	

Q 7：稚樹の成長にはどの位の光量が必要か、それは成育とともに変化するのか？

A 7：光飽和域から見ると、成木の方が稚樹より強い光を必要とする。薄曇りの天気であれば大部分の樹種が光飽和している（絶対照度で約50 klux、快晴日の照度の半分くらいの明るさ）。

表 6 稚苗と成木の光飽和域の比較
(葉温20℃での測定値)

光飽和域 (klux)	稚 苗	成 木
60 ～ 41	ドロノキ、シラカンバ	オニグルミ、ドロノキ、ヤマナラシ、ハンノキ、ヤエガワカンバ、ダケカンバ、シラカンバ、ナナカマド、オヒョウ
40 ～ 21	オニグルミ、ケヤマハンノキ、ハンノキ、ヤマナラシ、エゾノバッコヤナギ、ヤエガワカンバ、ダケカンバ、ウダイカンバ、ミズナラ、カツラ、エゾヤマザクラ、オヒョウ、イヌエンジュ、シナノキ、オオバボダイジュ、キハダ、ミズキ	ケヤマハンノキ、エゾノバッコヤナギ、ブナ、ミズナラ、ハルニレ、カツラ、ホオノキ、シウリザクラ、アズキナシ、イヌエンジュ、ハリギリ、ミズキ、ヤチダモ、アオダモ
20 ～ 10	アサダ、サワシバ、ブナ、ホオノキ、シウリザクラ、ハルニレ、アズキナシ、ナナカマド、イタヤカエデ、ヤマモミジ、ハリギリ、ミズキ、ヤチダモ、アオダモ	サワシバ、イタヤカエデ、ヤマモミジ

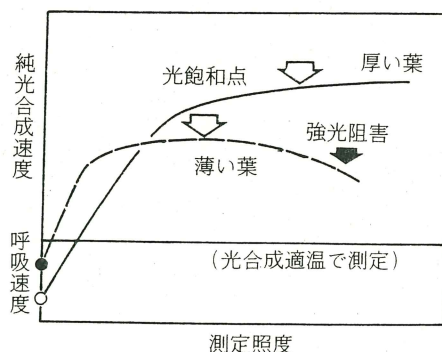


図 7 葉の厚さが光—光合成速度関係を規定する

稚樹や葉の薄い樹種、底陰条件で成育した葉では、光が強過ぎると、純光合成速度が低下したり、葉焼けを生じたりする。また、薄い葉では、厚い葉に比べて低い照度で光飽和する。

Q 8：樹種特性と樹型や葉形との間に特徴的な関係が認められるか？

A 8：陽樹と陰樹では稚苗の時から分枝が多く、葉の大きさも成木と大差はない。ところが、中間種では稚苗時にはほとんど分枝せず、成木になり林冠に達すると分枝して、稚苗時に比べ著しく大きな葉を持つようになる。また、各樹種には光—光合成速度関係に特徴がある。

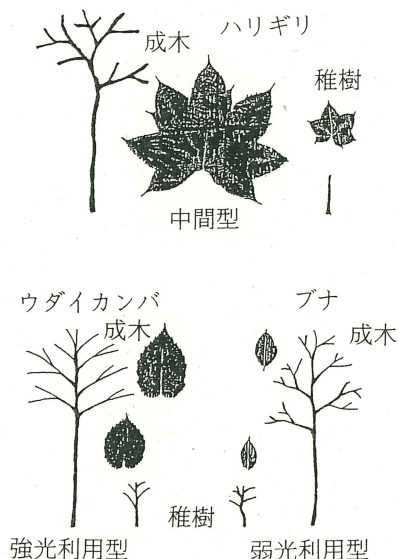


図 8 a 稚樹と成木の葉形と分枝特性の模式図

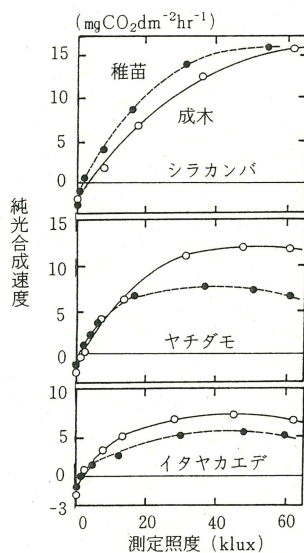


図 8 b 稚苗と成木の光—光合成速度関係 (20℃で測定)

陽樹と陰樹では、稚苗と成木の光—光合成速度関係に大差なく、陽樹のシラカンバでは稚樹・成木ともに強光利用型、陰樹のイタヤカエデでは弱光利用型を示す。中間種のヤチダモでは、稚苗は弱光を、成木になると強光を利用するようになる (Q 5、7 参照)。中間種には個葉の面積が大きく、長い葉柄、切れ込み (鋸歯) の大きい葉やヤチダモのような羽状複葉、コシアブラのような掌状葉を持つ樹種が多い。

Q 9：単幹で成長する樹種の更新を成功させるには、何に注意をすればよいか？

A 9：稚幼樹が上層木の樹冠直下に達するまでに側枝を発達できるようにする。側枝が発達し分枝が見られたのは、頂端の相対照度が約20%以上の光環境であった。これは直径20~30mの孔状地の中心部の明るさに相当する (5)。

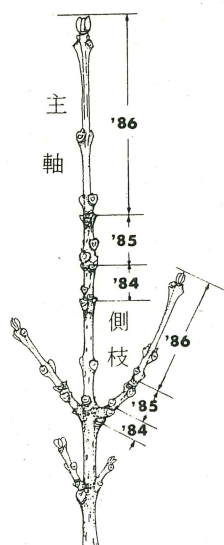


図 9 a

ヤチダモの場合では、1984年7月に上木のウダイカンバを除くと、1985年には肥大成長が、1986年には主軸の伸長成長と側枝の発達が認められた(11)。

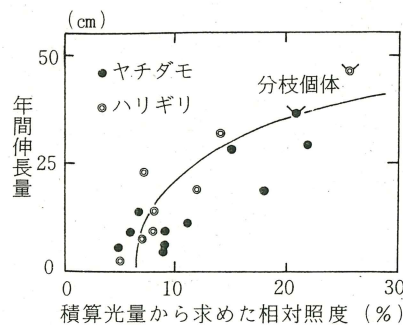


図 9 b 相対照度7%付近から伸長成長が認められ、相対照度20%以上で分枝個体が見られた

注：積算光量はサンステーションで測定した (13)。

カンバ類などの陽樹を除いて、更新した稚苗はササや下層木下と上層樹冠下で、最低でも2回の被圧を受ける (15)。樹冠直下は側方光の影響が少なく暗い。事実、ほとんど分岐せずに単幹で成長したハリギリやヤチダモが、上層木樹冠直下で枯れているのを見る機会が多い。

Q10：枝当りの葉数は決っているのか？ また、葉の陰葉化、陽葉化はいつ決るのか？

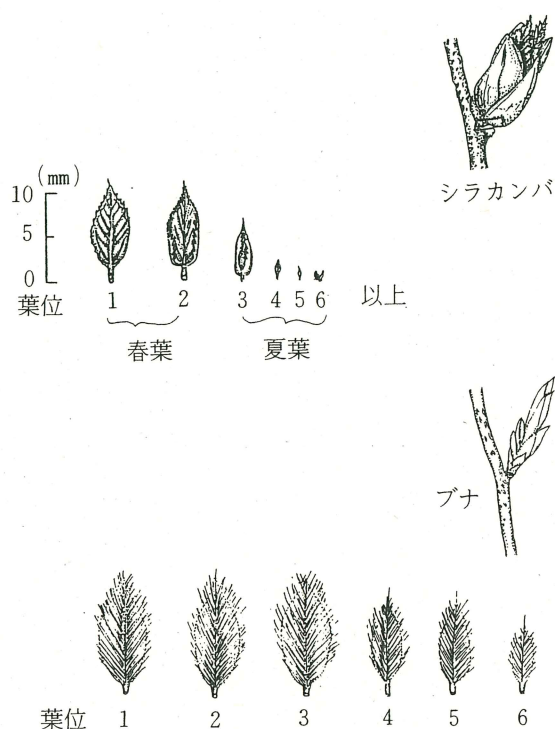


図10a 開芽直前の冬芽と葉の大きさ

注：ブナでは葉の大きさがそろっているが、シラカンパでは春葉と夏葉の大きさが異なる。冬芽をほぐして観察した。葉位は基部から数えた。

A10：次の年に開く葉の枚数は、ケヤマハンノキでは厳密には決っておらず（自由成長）、カンバ類では春に一斉に開く「春葉」の枚数は決っているが、その後開く「夏葉」の枚数は決っていない。これらに対して、ブナやカエデ類のなかには、翌年開く葉の枚数がその年の内にほぼ決っている樹種がある（固定成長）（7）。

カンバ類の「春葉」や固定成長するブナなどでは、翌年に陰葉になるか、陽葉になるかと言うことまで前年の内に決っている（2、4）。このため択伐などで残された木の成長には、伐採の影響が直ちに認められるのではなく、時間のズレが予想される。

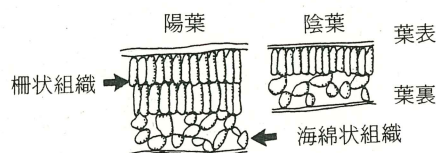


図10b 陽葉では柵状組織の発達が著しい。前年、庇陰条件で育成した場合、柵状組織の発達が悪くなる。

Q11：陽樹が陰樹に比べて広い生育空間を必要とする理由は？

A11：陽樹は光飽和点が高く光合成速度の大きい葉を次々に展開し、老化した葉を落とす。当年枝の伸長期間が長いから、広い生育空間が必要になる。これに対して、陰樹では光飽和点が低く寿命の長い葉を一斉に展開して生育空間を確保する。

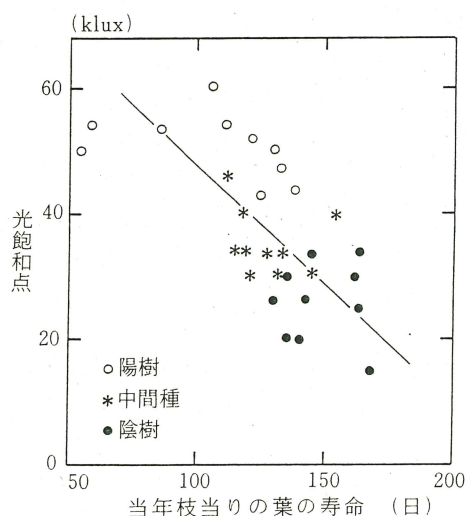


図11a 陽樹は光飽和点の高い葉を次々に生産する

注：葉の寿命が短いとは、新葉と旧葉の入れ替りが激しいことを表わす。

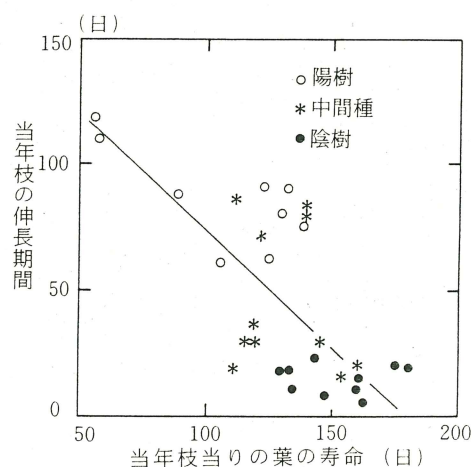


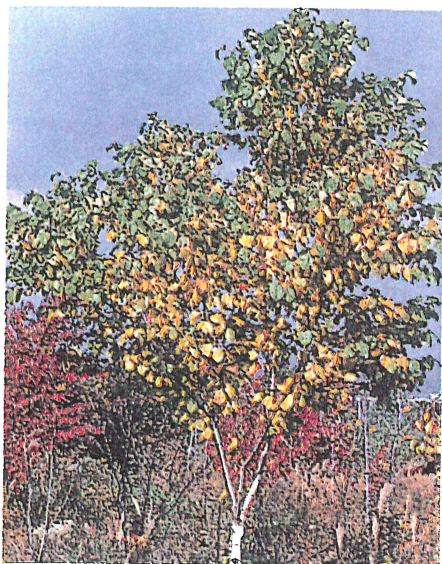
図11b 陽樹では葉の寿命は短かく、当年枝の伸長期間が長い

Q12：樹種の光利用特性の簡便な見分け方はあるのか？

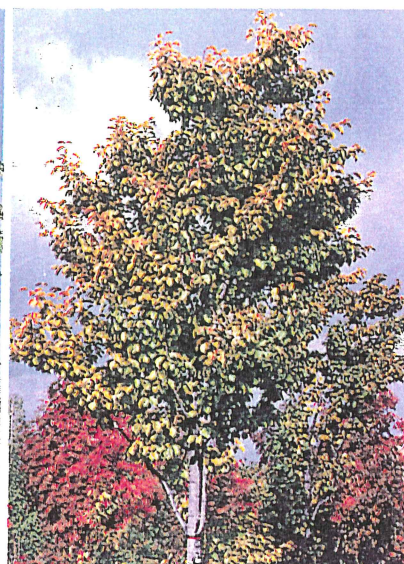
A12：大部分の陽樹では樹冠内部から、陰樹では樹冠先端部から紅葉が始まるので、紅葉の時期に注目すると良い。ただし、陽樹であるハンノキ類では7月頃から落葉し始めるが、霜に会うまで緑葉をつけている（10）。



ケヤマハンノキ（順次開葉型）
樹冠内部から落葉する



ウダイカンバ（異形葉型）
樹冠内部から紅葉する



アズキナシ（一斉開葉型）
樹冠先端部から紅葉する



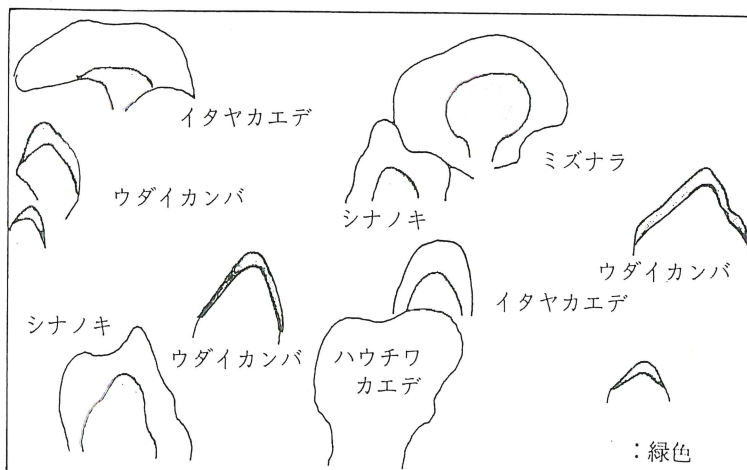
—— 左の写真を見よう！ ——

右と左端のウダイカンバでは樹冠先端に緑色が残し、中央のシナノキでは樹冠内部に緑色が残っている。（10月上旬に撮影）

□紅葉が始まるのは、陽樹では樹冠の内部から、陰樹では樹冠の先端部からであることが多い。これは、陽樹では幹に近い部分から葉を次々に開くため、樹冠内部の葉が古く先端部が若いのに対して、陰樹では一斉に開葉するため樹冠各部分での葉の齢が等しいことに関係する（秋伸びは除く）。

これらのことから、中間種の場合でも、紅葉の仕方を観察すれば葉の展開の仕方や陽樹的か、陰樹的かを判断することができる。

（左写真：ウダイカンバは陽樹、イタヤカエデ・シナノキは陰樹的と言える。）



Q13：目標とする胸高直径と成育空間との関係は？

A13：一般に、陽樹は強光を利用し、陰樹より広い成育空間を必要とする。胸高直径と樹冠直径との間の関係から成育空間の目安が出来る。

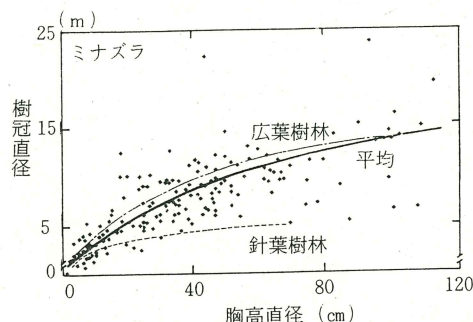


図13 樹冠直径は針葉樹林で小さく、広葉樹林で大きい傾向がある

胸高直径と樹冠直径との間には相対成長関係があるので(9)、目標とする直径から成育に必要な空間が推定できる。例えば、ウダイカンバで直径46cmの木を育てるためには、片枝7mの樹冠を形成する空間を開けてやる必要がある。

表7 目標胸高直径と最終の樹冠径

目標胸高直径 (cm)	樹種名	樹冠直径 (m)
46	ウダイカンバ	13
	ミズナラ	10
	ハリギリ	9
	カツラ	10
36	ブナ	7
	ニレ類	8
	キハダ	12
	ヤチダモ	7
	カエデ類	8
	ホオノキ	8
24	ケヤマハンノキ	5
	サクラ類	6
	ミズキ	6
18	アオダモ	5

(岸田ほか、1989より作成)

ま と め

落葉広葉樹高木の樹種特性(光利用や遷移特性)は、紅葉の仕方からある程度判断できる。樹冠内部から紅葉の始まる樹種は、陽樹(先駆的)で強光を利用し、広い成育空間を必要とする。これに対して樹冠先端部から紅葉の始まる樹種は陰樹(極相的)で弱光を利用し、成育空間は陽樹ほど必要としない。

表8 樹種別の紅葉の型と遷移特性、光利用特性

紅葉の型	代表樹種	遷移特性	光利用特性	成育空間 (針葉樹：小) —
樹冠の 内部	カンバ類	先駆的	強光利用 (陽樹)	大きい
	ヤナギ類			
	ハリギリ	中間的	弱光利用 (陰樹)	中くらい
	ヤチダモ			
樹冠の 先端部	ホオノキ	極相的	弱光利用 (陰樹)	中くらい
	カエデ類			
	ブナ			

引用文献

- ANDERSON, J. M. & OSMOND, C. B. : In Photoinhibition, Elsevier, 1-38 (1987).
- ESCHRICHT, W. et al. : 3, 1-10 (1989).
- KOIKE, T. : Plant Sp. Biol. 3, 77-87 (1988).
- LABRECQUE, M. et al. : Ann. For. Sci. 46 Suppl., 497-501 (1989).
- NAKASHIZUKA, T. : Oecologia, 66, 472-474 (1986).
- 原田 泰 : 改訂 森林と環境、北海道造林振興協会、159 pp. (1954).
- 畑野健一・佐々木恵彦 : 樹木の生長と環境、養賢堂、383 pp. (1987).
- 石塚森吉・菅原セツ子・金澤洋一 : 林内照度と広葉樹数種の伸長量、日林学会北海道論集、36, 48-50 (1989).
- 岸田昭雄・向出弘正・中村和子 : 天然林における各樹種の胸高直径と樹冠直径との関係、北方林業、41, 123-126 (1989).
- 小池孝良 : 落葉広葉樹の開葉と紅葉の仕方、北方林業、39, 322-325 (1987).
- 小池孝良 : 落葉広葉樹の生存に必要な明るさとその生長に伴う変化、林木の育種、148, 19-23 (1988).
- 佐藤大七郎 : 育林、文永堂、288 pp. (1983).
- 田淵隆一・藤村好子・小池孝良・高橋邦秀 : 未発表.
- 寺島一郎 : 陽葉緑体と陰葉緑体、化学と生物 24, 699-670 (1984).
- 矢島 崇 : 針広混交林における主要構成樹種の生長過程に関する研究、北大演習林研報、39, 1-54 (1982).

研究レポート No. 25

平成3年3月30日発行

編集 森林総合研究所北海道支所
〒062 札幌市豊平区羊ヶ丘1
電話 (011)851-4131