

研究レポート

NO. 90

林冠内の葉の分布には、どんな意味があるの？

宇都木 玄

はじめに

森林の中で“林冠”といわれる場所は葉が生い茂った部分を示し、葉・枝・幹で構成されています。特に“葉”は光合成をおこない、大気中の二酸化炭素を吸収し、有機物として固定するために重要な器官です。従って森林生態系における二酸化炭素の出入りを予測するためには、“林冠内で葉がどのように光合成をしているのか？”、を明らかにする必要があります。葉でおこなわれる光合成に関する研究は、単葉レベルで多くの成果が見られます⁽¹⁾。しかし森林は縦方向に長い構造(森林総合研究所北海道支所の実験林では、葉がついている部分は地上から4m～26mにも及ぶ)を示し、高さ毎に葉の性質は大きく異なってきます。例えば葉面積の分布は樹冠最上部から2～3m低い部分で最大になりますし、葉に含まれる窒素量は樹冠最上部から最下部に従いだんだんと減少していきます。このように場所々々で異なる葉の特徴を林冠全体に拡張して組み立てる研究は、森林としての二酸化炭素吸収能力を理解するために非常に重要な仕事です。このレポートでは、垂直的な葉の構造や分布の変化が、森林の二酸化炭素吸収量に与える影響を考えてみます。

窒素の分布に着目して

単葉の窒素濃度は、光合成能力を規定する重要な要件です⁽²⁾。なぜならば光合成には酵素反応が必要で、その酵素の重要な構成要素が窒素だからです。単葉の光合成速度と窒素量が比例する場合、林冠全体で最大の光合成生産物を獲得するには

(二酸化炭素を吸収するには)、林冠内の窒素量と光量が直線で表される相関関係になる事が必要で、それは最適窒素分布理論として知られています⁽¹⁾。また森林における光量分布の特徴は、林冠の最上部から林内にかけてだんだんと小さくなることです。今回のレポートでは窒素量や光量の分布の特徴を調べ、それらが実際に光合成を増大させるかどうかを、樹高23mのミズナラを例にして解説します。

ミズナラ個体の葉の特徴—特に垂直変化に着目して—

葉の構造的特徴としてまず重要なのが葉面積の垂直分布です。ミズナラの場合17～18mにピークがくる葉の垂直分布構造を示す事が調べられています(図-1)⁽³⁾。次に葉の角度が重要になります。なぜならば日中真上から来た光は水平的な葉に一番吸収されるだろうし、朝方では少し傾いた葉の方がより多くの光を吸収できるからです。他にも葉の傾きは林冠内の光分布や、葉のストレス回避機構などに重要な影響を及ぼします⁽¹¹⁾。そこでミズナラの葉角度(LIa)を測定してみました。樹冠最上部では、水平面から26度くらい傾いた葉が多く、樹冠最下部では18～20度くらい傾いた葉が多くなる事がわかります(図-1)⁽⁹⁾(シラカンバはさらに変化が激しい)。次に林冠内の光量(光合成有効放射束密度;PPFD)の分布を見てみましょう。光量は林外に対する林内の光の割合(rPPFD)であらわれます。rPPFDは樹冠最上部から17m付近まで急激に小さくなり、そこから下では

だんだんと小さくなっていく事がわかりました (図-1) (9)。

ここまでは林冠の構造的な垂直分布を見てきました。これらは光合成をおこなうための環境条件を規定する要因として重要です。つづいて葉の光合成に関する生理的な変化を見てみましょう。まずミズナラの葉の窒素濃度を調べてみました。実は葉単位重量当たりの窒素含有量は、樹冠内の位置で大きな差はありません。ところが葉の厚さが樹冠下部になるに従い薄くなるため、葉面積当たりの窒素濃度 (N_a) は樹冠下部ほど小さくなってきます。この N_a の垂直的な変化を樹冠内の光量 (rPPFD) との関係で見てみましょう。すると N_a は明るいところから暗いところまで徐々に小さくなりますが、特に暗いところでは急激に小さくなる事がわかりました (図-2) (10)。このような N_a と rPPFD の関係は他の研究事例でも報告されています (2, 4)。これらの関係および実測の葉面積指数 (6) から計算されたミズナラの葉内窒素量は、 21.3 g m^{-2} (単位土地面積より上方にある葉内窒素の合計量) になりました。

最後に重要なのが光合成能力と窒素濃度 (N_a) の関係です。光合成能力を簡単に評価するために、光量と光合成速度の関係を調べてみました (図-3)。これは光を強くしてゆくとだんだんと光合成速度が上昇し、最後は光合成速度の頭打ちが見られる反応です。このとき頭打ちになった光合成速度を最大光合成速度 (A_{max}) と言います。また暗所下では呼吸 (R) をおこなう事がわかります。暗所下から光を強くしていった初めの段階では、光と光合成速度が直線関係を示し、その直線の傾きをみかけの量子収率 (θ)、そこから A_{max} へ移り変わる曲線部の曲がり方を曲率 (ϕ) と言います。そこでミズナラの 12m、18m、23m 付近で、これらの光合成に関するパラメータを調査しました (9)。林冠での光合成の測定は大変ですが、現在は機械の発達で温度や光をコントロールしながら測定できます。これまでの報告 (7) から A_{max} や R を温度 25 度の時の値に補正し、それぞれを $A_{\text{max}}[25]$ と $R[25]$ と表現しました。その結果、ミズナラの $A_{\text{max}}[25]$ や $R[25]$ は N_a と正の相関関係を示す事がわかりました (図-4)。しかし量子収率 (θ) や曲率 (ϕ) は N_a と明確な相関関係を示しませんでした。またこれらの値は季節や温度によって明確に分離できる傾向も見られませんでした (図-5)。調査は 6 月から 8 月にかけておこないましたが、 θ は平均で 0.058 (標準誤差 0.0008)、 ϕ は 0.638 (標準誤差 0.018) となりました。

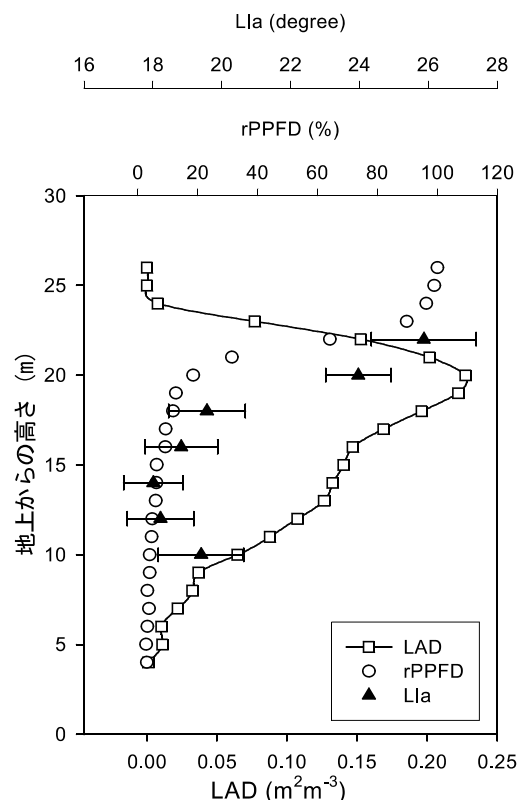


図-1 林冠内の相対光強度(rPPFD)、ミズナラの葉面積密度(LAD)と葉仰角(Lia)の垂直分布

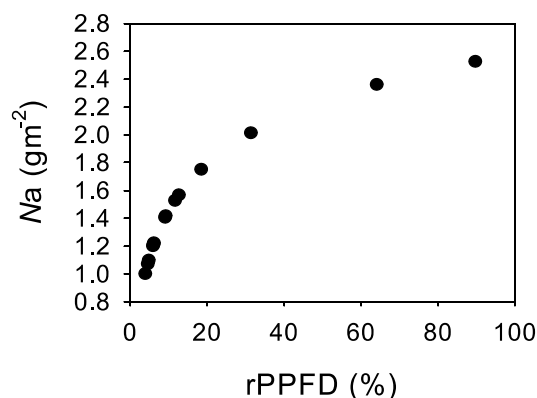


図-2 林冠内の相対光強度(rPPFD)と葉内窒素濃度 (N_a) の関係。 N_a は rPPFD に対して曲線の関係で減少する。

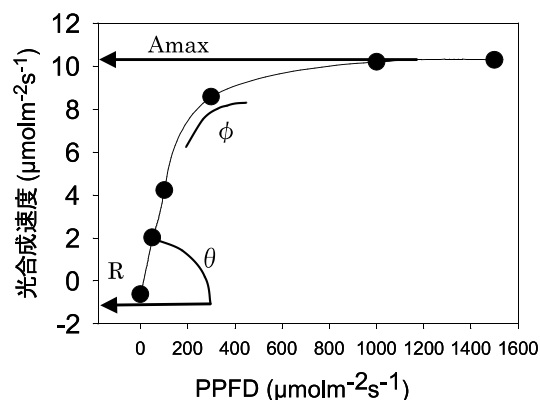


図-3 ミズナラに置ける光量(PPFD)と光合成速度の関係。最大光合成速度(A_{max})、呼吸速度(R)、みかけの量子収率(θ)、曲率(ϕ)を図中に示した。

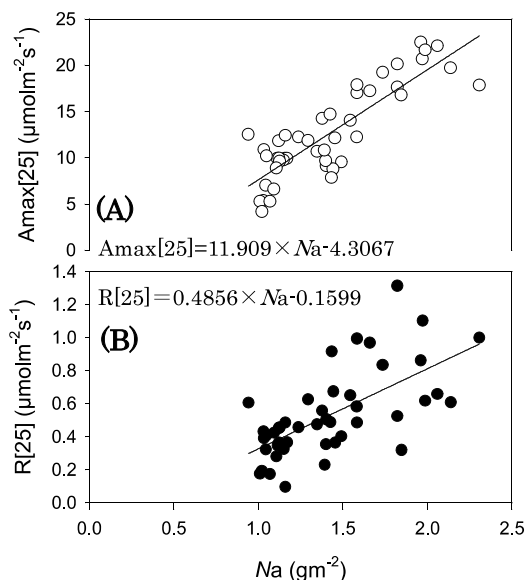


図-4 Na に対する(A):補正光合成速度 $\text{Amax}[25]$ と、(B):補正呼吸速度 $\text{R}[25]$ の変化。実線は回帰直線を表し、回帰式を図内に表記した。

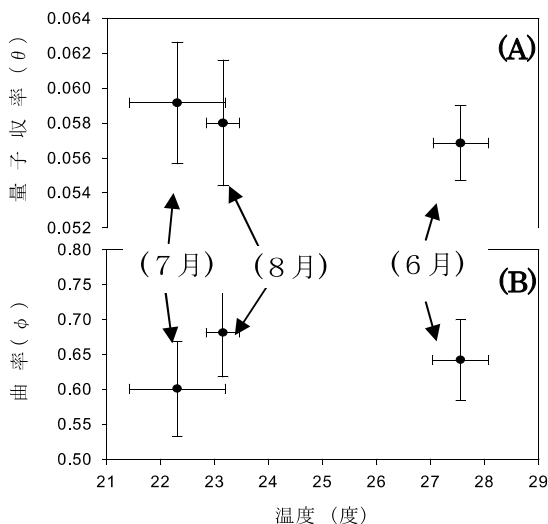


図-5 6～8月の葉温度に対する(A): みかけの量子収率 (θ) と、(B): 曲率 (ϕ) の変化。エラーバーは95%信頼区間を現す。

ミズナラの窒素量と林冠光合成生産量の関係を計算する

さていよいよ林冠の光合成生産量を計算します。実験林内のミズナラの葉面積指数は $2.06 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ になります。林冠を23mから9mまで層厚1mで分離し、各層内の葉面積密度（葉量）を計算しました。林冠内のPPFDの分布は実測されたrPPFDに従うこととし（散乱光条件を仮定；天球から一様に散乱してくる光）、林冠直上のPPFD連続観測データを使用して各層毎に5分間隔でPPFDを計算しました。また各層内の気温は樹冠梢端の気温と

同じであると仮定しました。各層内の葉面での光強度は、実測した葉角度(LIa)の値で入射角度補正をおこないました。

rPPFDと Na の関係が得られており(図-2)、 $\text{Amax}[25]$ と $\text{R}[25]$ は Na と有意な相関関係を示したので(図-4)、結局rPPFDから Amax や R の値を推定する事ができます。rPPFD・葉面積・葉角度の垂直分布はわかっていますから(図-1)、各層に対応した光量、光合成をおこなう面積とその受光量、光合成能力（これらをパラメータと呼ぶ）を決める事ができます。また Amax と R には温度依存性を与え、 θ と ϕ は測定した平均値を採用しました。以上のことを仮定し、5分間隔で計算した本林分ミズナラの2ヶ月間(7-8月)の林冠総生産量(Pg)は $13.2 \text{ MgCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ 、そのうち葉の呼吸量は $1.7 \text{ MgCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ となり、林冠葉群による純生産量(Pn)は $11.5 \text{ MgCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ と試算されました。

林冠内の窒素は炭酸ガスを吸収するために重要なのか？

それでは実際の窒素(Na)の林冠内垂直分が、林冠葉群による純生産量(Pn)に対してどのように影響しているのか考えて見ましょう。このことを調べるために以下のような計算をします。窒素の総量は 21.3 g m^{-2} とし、林冠の各階層内にランダムに窒素を割り振ります。実際は林冠上部の明るい場所のほうが窒素は多いのですが、例えば林冠下部で窒素が多くなるようなパターン、林冠中央部で多くなるパターンなどを作り出すわけです。この操作を10000回おこない、それぞれについて純生産量(Pn)を計算するという作業を繰り返しました。図-6は計算された Pn の頻度分布です。モードは8-8.5(単位略)に現れ、平均は7.5(標準誤差0.02)となりました。実測された Na の分布によって計算された純生産量(Pn)は頻度分布の最右翼にあり、 Na が林冠上部で高く、林冠下部で小さくなるという分布は、林冠光合成能力を高めるために非常に重要な要素である事がわかります。次に観察された最大の Na 値(23mの林冠最上層： 2.53 g Nm^{-2})を基準に、 Na がrPPFDに対して直線的に減少するパターンを想定して(図-7、白丸) Pn を計算しました(窒素合計量は 21.37 g Nm^{-2})。この直線のパターンは現状の曲線(非線形)のパターンに比べ、rPPFD10%以上の環境で Na が低くなり、試算された Pn は現状の Pn より2%低くなりました(林冠総生産量 Pg は3.5%低下)。この結果は Na の最大値と林冠内の窒素合計量が規定される場合、rPPFDと Na の非直線的な関係が林冠光合成生産量を増大させる可能性を示唆するものです。最適窒素分布理論では、rPPFDと Na の関係は直線関係になります。しかし現実にはrPPFDと Na の関係は曲線の関係となっています。それではこの曲線の関係はどのような意味を持つのでしょうか

か。この回答として林冠内の光に応じて単位窒素当たりの炭素固定コストが異なってくるからであろうという説があります⁽⁴⁾。このことを明らかにするためには、光合成速度だけではなく、実際に作られる有機物量と光合成速度の関係を調べるなど更なる研究が必要です。林冠の葉でおこなわれる炭素固定には、まだまだ多くの隠された秘密がありそうです。

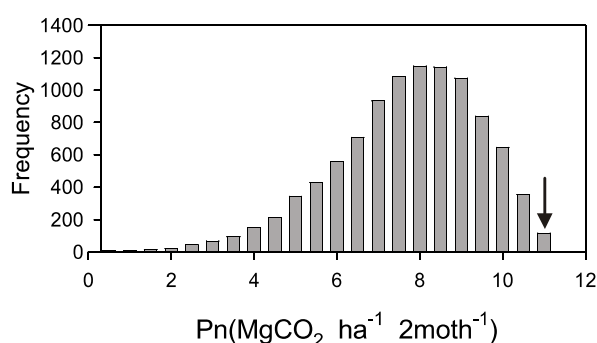


図-6 林冠内で N_a をランダムに割り振り、 P_n を計算した結果。繰り返し計算数は 10000 回である。現状を反映した P_n は $11.5 \text{ MgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ 2month}^{-1}$ (矢印) である。

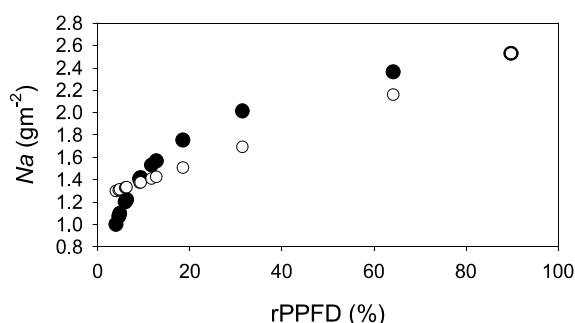


図-7 rPPFD に対する観測された N_a 分布(●)と、最上部(23m)で観測された最大の N_a を基準として、rPPFD に対して直線的に減少する N_a の分布(○)。どちらも林冠内窒素合計量は 21.37 gNm^{-2} である。

参考文献

- (1) Anten N.P.R. et.al. (1995) Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species. *Oecologia* 101: 504-513.
- (2) Bond B.J., et.al. (1999) Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia*, 120: 183-192.
- (3) Ellsworth D.S. and Reich P.B. (1993) Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 96: 169-178.
- (4) Hollinger D.Y. (1996) Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. *Tree Physiol.* 16: 627-634.
- (5) 北尾 光俊: 乾燥ストレスが光合成に与える影響 (2004) 森林総合研究所北海道支所 研究レポート, No.75.
- (6) 佐藤桃子他 (2003) 札幌市郊外の落葉広葉樹林における現存量に関する諸量の推定(Ⅱ)日林北支論, 52: 102-104.
- (7) 飛田博順他 (2003) シラカンバ、ミズナラ、ハリギリの光合成速度の温度依存性 日林北支論, 52: 72-74.
- (8) 宇都木玄他 (2003) 札幌市郊外の落葉広葉樹林における現存量に関する諸量の推定(Ⅰ)日林北支論, 52: 99-101.
- (9) 宇都木玄他 (2005) ミズナラの光合成速度の樹冠内分布と光合成生産量 日林北支論, 53:46-48.
- (10) Utsugi et al. (2005) Spatial and seasonal variation in leaf mass per area and their relationship to leaf nitrogen in a secondary northern hardwood forest in Japan. *Phyton* 45: 245-251.
- (11) Utsugi et al. (2006) Vertical distributions of leaf area and inclination angle, and their relationship in a 46-year-old *Chamaecyparis obtusa* stand. *Forest Ecology and Management* 225: 104-112.

研究レポート NO. 90

発行 平成18(2006)年11月24日
 編集 独立行政法人
 森林総合研究所北海道支所
 〒062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘7
 電話 (011) 851-4131
 FAX (011) 851-4167
 URL <http://www.ffpri-hkd.affrc.go.jp/>



古紙配合率100%の再生紙を使用しています



Trademark of American Soybean Association