

トドマツ・アカエゾマツ苗の光合成速度,呼吸速度の季節変化

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	坂上,幸雄 藤村,好子
発行元	日本林學會
巻/号	63巻6号
巻号補足	
掲載ページ	p. 194-200
発行年月	1981年6月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



論 文

トドマツ・アカエゾマツ苗の光合成速度、呼吸速度の季節変化

坂上 幸雄*・藤村 好子*

坂上幸雄・藤村好子：トドマツ・アカエゾマツ苗の光合成速度、呼吸速度の季節変化 日林誌 63: 194~200, 1981 生長期の大部分を通じてトドマツ苗（4年生）の呼吸速度および Q_{10} はアカエゾマツ苗（5年生）より大きかった。伸長生長期には両樹種とも呼吸速度が高まった。光合成速度の季節変化は両樹種とも速度およびその推移に大きな違いがみられなかった。トドマツ苗伸長生長期の個体光合成速度は新枝葉の光合成速度の高まりと旧枝葉の光合成速度の低下が相殺し、ほぼ一定の速度を示した。トドマツ苗の光飽和点は生育初期と後期に高く、生育中期は低くなったが、アカエゾマツ苗は逆の傾向を示した。光補償点はアカエゾマツ苗のほうが高照度側にあると考えられた。光合成速度の最適温度範囲はトドマツ苗で 17~25°C であり、アカエゾマツ苗では 17°C 以下とみられ、アカエゾマツ苗は低温条件で光合成速度の高い樹種と思われる。

SAKAGAMI, Yukio & FUJIMURA, Yoshiko: Seasonal changes in the net photosynthetic and respiratory rates of *Abies sachalinensis* and *Picea glehnii* seedlings J. Jap. For. Soc. 63: 194~200, 1981 Respiratory rate (RR) and net photosynthetic rate (NPR) of four-year-old Akatodo, Sakhalin fir (*Abies sachalinensis* MAST.) and five-year-old Akazomatsu, Glehn spruce (*Picea glehnii* MASTERS) seedlings showed almost the same seasonal trend. The RR and Q_{10} (temperature coefficient) value of fir were higher than spruce throughout the growing season. During the shoot elongation period, the NPR of the current year's needles of fir increased rapidly while the NPR of older needles decreased with the development of the current year's needles. Since the decrease in the latter was compensated for by the increase in the former, the NPR of fir seedlings maintained a relatively steady level. The light saturation point of fir was lower than that of spruce. The light saturation point of fir was higher than that of spruce in April and in October, but this relationship reversed from May to September. The NPR of fir seedlings exposed to temperatures below -4°C on the night before measurement was greatly reduced, while spruce exposed to -6°C showed only a slight reduction. The optimum temperature range for photosynthesis in fir was 17~25°C while that in spruce may be below 17°C. These differences between the fir and spruce seedlings in responses of photosynthesis and respiration to light and temperature factors may correspond to the ecological characteristics of each species.

I. はじめに

わが国の主要造林樹種であるスギ、ヒノキ、アカマツ苗の光合成速度および呼吸速度の季節変化は根岸(8)によって報告されており、ケヤキ、トベラ、クスノキの光合成速度の季節変化は佐伯ら(9)によって報告されている。しかし北海道における主要造林樹種であるトドマツ、アカエゾマツの光合成速度に関する資料は断片的報告(10, 11)しかない。

トドマツとアカエゾマツでは生長経過も違っており、また生態的特性も違っている。トドマツはアカエゾマツ

にくらべ開芽が早く(14, 16)、伸長生長は短期間に終了する(15)。また苗の耐陰性はトドマツが大きく(16)、冷涼な地域では天然林におけるアカエゾマツの混交割合が高くなっている(2, 4, 6, 7)。

このような両樹種の生態的性質の違いが、光合成速度、呼吸速度と照度、温度の関係に差異を示すかを季節を追って調べた。その結果、光合成速度と照度および温度との関係において両樹種の生態的特性を示す結果を得たので報告する。

* 林業試験場北海道支場 Hokkaido Branch, For. & For. Prod. Res. Inst., Sapporo 061-01

II. 材料と方法

測定に供した苗は4年生トドマツ (*Abies sachalinensis*) と5年生アカエゾマツ (*Picea glehnii*) で、季節変化の測定期間はトドマツ苗では1978年7月から翌1979年6月まで、アカエゾマツ苗は1979年5月から11月までである。

両樹種とも測定を開始する前年の秋に素焼鉢に植え、苗畑に埋めこんであったものを測定年に鉢ごと掘り出し適時灌水しながら5鉢ずつ適時供試苗とした。測定は土壌および根の呼吸によって放出される CO_2 の混入を避けるため、鉢を塩化ビニール袋に入れ、その口を苗の根際部分で締めて、塩化ビニール製同化袋の中に入れた。同化袋への通気量は毎分3~5lとし、 CO_2 濃度が光合成速度の律速要因にならない範囲で通気量を増減した。

同化袋に入れられた苗は人工光グロスキャビネットに入れ測定条件を制御した。同化袋内の温度制御は、同化袋内に挿入した銅—コンスタンタン熱電対で同化袋内温度を検出し、その温度が規定温度になるようグロスキャビネット内温度を制御した。照度は400 W 陽光ランプ16個、200 W 水銀ランプ6個、200 W 反射型白熱ランプ8個、および80 W 蛍光管16本を組み合わせ、23 klux, 30 または 36 klux, 46 klux の照度にし、23 klux 以下の照度は上記のランプの組合せに、さらに75% 遮光率のフィルムを併用して2.8, 5.5, 15 klux 前後の照度に規制した。 CO_2 濃度測定は赤外線 CO_2 分析計による。

1979年6, 7月にトドマツ苗の新枝葉および旧枝葉の光合成速度を求める測定を行った。この方法はまず20°C, 36 klux で苗全体の光合成量を求め、ついでその苗の新枝葉部分を切除し、切り口にワセリンを塗ったあと、旧枝葉だけが着葉した苗を再び測定し、旧枝葉による光合成量を求めた。旧枝葉光合成量を旧枝葉乾重で除して旧枝葉の光合成速度とし、苗全体の光合成量から旧枝葉の光合成量を減じた値を新枝葉乾重で除して新枝葉光合成速度とした。苗全体の光合成量を新旧枝葉乾重で除して苗の平均光合成速度とした。このような測定法によったため、旧枝葉の光合成速度は旧枝葉の真の光合成量から旧枝葉および幹の呼吸量が減ぜられた見掛けの光合成量を旧枝葉乾重で除した結果になり、幹を含まない旧枝葉だけの光合成速度より小さめの値になっている。この実験材料は測定のたびに苗畑から鉢ごと掘り出したものである。

III. 結果と考察

1. 呼吸速度および Q_{10} の季節変化

両樹種の20°Cにおける呼吸速度の季節変化を図-1に示した。これらの値は同化袋内温度を20°Cに設定して求めたものではなく、呼吸速度と温度との関係で得られた数値の回帰式から求めた値である。またトドマツ苗については4月から6月上旬までの値は1979年に求めたものである、その後の値と点線で結んだ。

両樹種とも4月よりしだいに呼吸速度は大きくなり6月下旬に最大値を示し、その後7月下旬まで急激に呼吸速度を減少させた。8月以降、アカエゾマツ苗はほぼ一定の呼吸速度を示したが、トドマツ苗は徐々に減少しながら生長停止期にむかった。呼吸速度が高い値を示す時期は伸長生長の盛んな時期であった。根岸(8)は伸長生長の短期間に終了する樹種は、徐々に伸長する樹種より伸長生長期の呼吸速度が大きいと述べているが、トドマツ苗とアカエゾマツ苗についても同じ結果が得られた。トドマツ苗は伸長期に限らず、4月から9月上旬までアカエゾマツ苗より高い呼吸速度を示しており、アカエゾマツより呼吸速度の大きい樹種と考えられる。

時期別の呼吸速度と温度の関係を、トドマツ苗は図-2に、アカエゾマツ苗は図-3に示した。

図中の値の大部分は10本の苗から得られた呼吸速度の平均値で、測定は図の説明のように2日にわけ、それぞれの日に各5本ずつ行っている。10°C以下の温度での呼吸速度は値が小さく、同化袋に供給する空気中の CO_2 濃度が安定したとき以外は誤差率が大きくなるため、一部の測定以外は実行しなかった。

呼吸速度と温度の関係は、両樹種ともそれぞれの時期

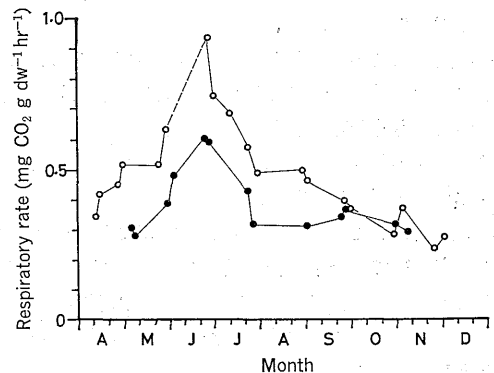


図-1. 呼吸速度の季節変化 (20°C)
Seasonal changes in the respiratory rate of *Abies sachalinensis* (—○—) and *Picea glehnii* (—●—) seedlings at 20°C

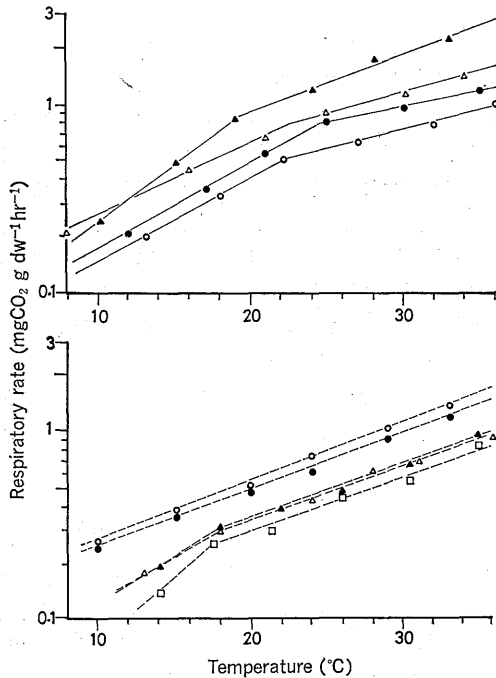


図-2. トドマツ苗呼吸速度と温度の関係

Seasonal changes in the respiratory rate-temperature relationship of *Abies sachalinensis* seedlings

The rate for each date is the average of ten seedlings.

—○—: Apr 13, 16, —●—: Apr 27, 30, —△—: May 25, 28, —▲—: June 27, July 1, ...○...: July 24, 28, ...●...: Aug 28, Sept 1, ...△...: Sept 30, Oct 3, ...▲...: Oct 31, Nov 4, ...□...: Nov 27, Dec 1

に片対数で、1本または2本の直線であらわされた。すなわちトドマツ苗では7月下旬から9月上旬にかけての時期は1本の直線で示されるが、それ以外の時期は2本の直線であらわされ、アカエゾマツ苗は全期間を通じて2本の直線であらわされた。2本の直線であらわされる時期は、低温側で呼吸の温度係数である Q_{10} が大きく、高温側で小さくなった。 Q_{10} が変わる温度はトドマツ苗では 18°C から 25°C の間であり、アカエゾマツ苗では 22°C から 28°C の間であった。

Q_{10} が変わるであろうと思われる温度は季節に応じ規則的に変化していなかった。そこで各時期ごとにトドマツ苗では 20°C を境とし、アカエゾマツ苗では 25°C を境に、 $r = r_0 \exp(KT)$ の式(17)から Q_{10} を求め表-1 にまとめた。2本の直線であらわされる時期のトドマツ苗の Q_{10} は、20°C 以下で 2.5 から 2.9 の範囲となり、20°C 以上では 1.6 から 2.0 の範囲になった。アカエゾマツ苗の Q_{10} は、25°C 以下では 1.9 から 2.2 であ

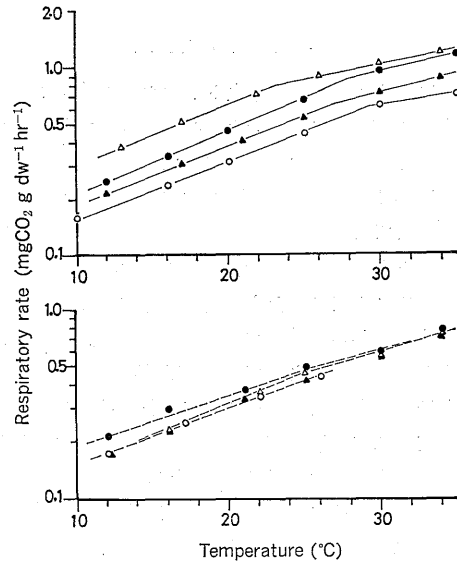


図-3. アカエゾマツ苗呼吸速度と温度の関係

Seasonal changes in the respiratory rate-temperature relationship of *Picea glehnii* seedlings. The rate for each date is the average of five or ten seedlings.

—○—: May 6, 8, —●—: May 31, June 3, —△—: June 24, 26, —▲—: July 23, 25, ...○...: Sept 3, ...●...: Sept 24, 26, ...△...: Oct 30, ...▲...: Nov 9, 12

表-1. トドマツ, アカエゾマツ苗呼吸速度の温度係数 Q_{10}

Temperature coefficient Q_{10} of the respiratory rate for *Abies sachalinensis* and *Picea glehnii* seedlings

Determination date		Temperature coefficient Q_{10}	
		Below 20°C	Above 20°C
<i>Abies sachalinensis</i>	Apr 13, 16	2.73	1.74
	Apr 27, 30	2.88	1.64
	May 25, 28	2.52	1.78
	June 27, July 1	2.60	1.90
	July 24, 28	1.96	1.96
	Aug 28, Sept 1	2.24	2.24
	Sept 30, Oct 3	2.60	1.79
	Oct 31, Nov 4	2.69	2.03
	Nov 27, Dec 1	2.78	1.97
		Below 25°C	Above 25°C
<i>Picea glehnii</i>	May 6, 8	1.95	1.31
	May 31, June 3	2.11	1.42
	June 24, 26	2.04	1.42
	July 23, 25	2.09	1.44
	Sept 3	1.93	—
	Sept 24, 26	1.85	1.64
	Oct 30	2.20	1.74
	Nov 9, 12	1.97	1.78

り、25°C 以上では 1.3 から 1.8 になり、全期間を通じてアカエゾマツ苗の Q_{10} がトドマツ苗の Q_{10} より小

さかった。両樹種のこのような Q_{10} の違いによって、低温条件下では大差のなかった両樹種の呼吸速度も、高温になるにつれ差が大きくなった。

温度範囲によって Q_{10} の変わることは、スギ、ヒノキ、アカマツ(8)、Douglas fir(1)、Scots pine、ヨーロッパのカンパ、ブナ(5)、*Picea abies*, *Pinus cembra* (13)でもみられ、いずれの樹種でも 20°C 付近を境として Q_{10} の変化する傾向があり、*Picea abies* 以外の樹種は高温側で Q_{10} が小さくなり、トドマツ苗、アカエゾマツ苗も同じ傾向を示した。

2. 光合成速度の季節変化

照度 30 klux または 36 klux, 温度 20°C 前後の条件で得られた光合成速度を、 20°C における光合成速度としてあらわすため呼吸速度によって温度補正し、得られた 20°C における光合成速度の季節変化を図-4 に示した。

4月上旬から6月上旬までのトドマツ苗光合成速度は1979年に求めたものであり、6月下旬以降の値は1978年に得た値であるので、図-1と同様、両者の間は点線で結んである。トドマツ苗の光合成速度は4月上旬から急速に増加し4月下旬には生長期の光合成速度とほぼ同じ値になったが、5月下旬から6月上旬にかけて一時的低下をした。その後、再び増加し10月中旬まではほぼ一定の光合成速度を示し、その後は急速に減少した。

アカエゾマツ苗の光合成速度はトドマツ苗とやや異なる季節変化をした。まず春にトドマツ苗と同じく一時的な光合成速度の低下がみられたが、その低下の割合が大き

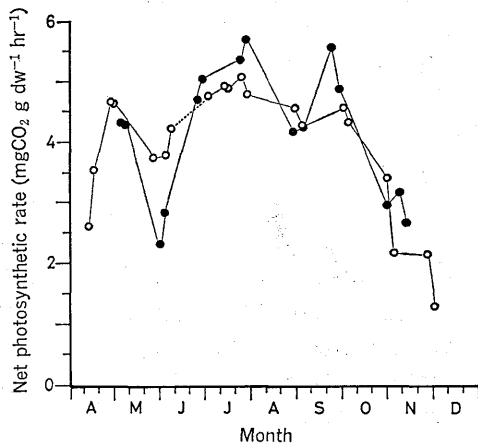


図-4. 光合成速度の季節変化
(20°C , 30 または 36 klux)

Seasonal changes in the net photosynthetic rate of *Abies sachalinensis* (—○—) and *Picea glehnii* (—●—) seedlings at 20°C and 30 or 36 klux

かった。その後回復しながら8月上旬に極大値に達し、再び9月上旬に低下したが、9月下旬から10月上旬にかけて再度極大値を示したあと減少した。光合成速度は一時的低下の時期を除いては、トドマツ苗よりやや大きいか、等しい値であった。

以上から両樹種の季節変化の違いは、一時的低下が大きいか、小さいかの違いであり、 20°C , 30 klux または 36 klux の条件下ではほぼ似た光合成速度の季節変化を示すと考えられた。5月下旬と8月にみられた光合成速度の低下は、その原因として水分ストレスが考えられる(12)が、詳しいことは不明である。

トドマツ苗の枝葉伸長期である6月から7月の新旧枝葉別光合成速度は図-5に示される結果になった。伸長開始直後の当年生枝葉の光合成速度は旧枝葉より低い値であるが、しだいに増加しほぼ伸長の終了する7月中旬には 6 mg CO_2 を示した。旧枝葉の光合成速度は当年生枝葉の伸長開始時には高い値を示したが、その後減少し7月下旬には 1.3 mg CO_2 に減少した。苗全体の平均光合成速度は、旧枝葉光合成速度の低下を当年生枝葉光合成速度が補完する形になり、6月上旬から7月下旬まで、やや増加する傾向で経過した。

FREELAND(3)はモミ、トウヒ類の新旧枝葉光合成速度を比較しているが、当年生および1年生枝葉の光合成速度の比はColorado spruceで1.3, white firは1.5で当年生枝葉の光合成速度のほうが大きかった。7月下旬のトドマツ苗ではこの比が4以上になり、上記2樹種に比較して大きな比になった。これは実験方法の項で前述したように旧枝葉光合成速度は、旧枝葉だけで光合成速度を求めたものより小さくなっているためである。

3. 光合成速度に対する照度の影響

図-6および図-7に、トドマツ苗とアカエゾマツ苗の光合成速度と照度の関係を時期別に示した。

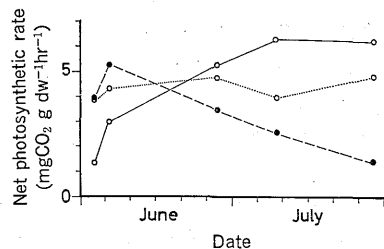


図-5. トドマツ苗新旧葉別光合成速度の季節変化
Seasonal changes in the net photosynthetic rate of *Abies sachalinensis* seedlings with respect to the age of needles

—○—: current year's needles, —●—: older needles, ...○...: all needles

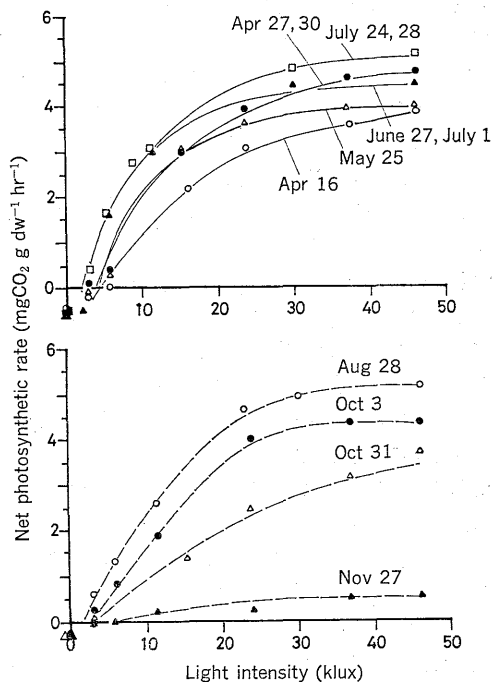


図-6. トドマツ苗光合成速度と照度の関係 (20°C)

Seasonal changes in the net photosynthetic rate—light intensity relationship of *Abies sachalinensis* seedlings at 20°C

この実験で設定した最小照度は 2.8 klux であるが、このときの測定値は小さく誤差率も大きくなるので光補償点を推定することが難しかった。そこで 2.8 klux および 5.5 klux で一定の光合成速度以上を示す期間について両樹種の比較をした。

2.8 klux における光合成速度をみると、トドマツ苗の光合成速度が 0.5 mg CO₂ 以上を示した期間は 7 月下旬から 8 月下旬であったが、アカエゾマツ苗ではいずれの時期も 0.5 mg CO₂ 以下の光合成速度であった。5.5 klux における光合成速度もトドマツ苗は 6 月下旬から 10 月上旬まで 0.8 mg CO₂ 以上の光合成速度を示したが、アカエゾマツ苗は 0.8 mg CO₂ を越えた時期がなかった。

5.5 klux までの低照度域でトドマツ苗の光合成速度がアカエゾマツ苗より大きいとともに、図-6 にみられるように 5 月から 7 月の期間におけるトドマツ苗光合成速度は、10 klux より低い照度域で光合成速度—照度曲線の接線勾配がアカエゾマツ苗 (図-7) より大きく、光補償点から 10 klux 付近までの照度域ではトドマツ苗にくらべアカエゾマツ苗の光利用効率が悪いといえる。

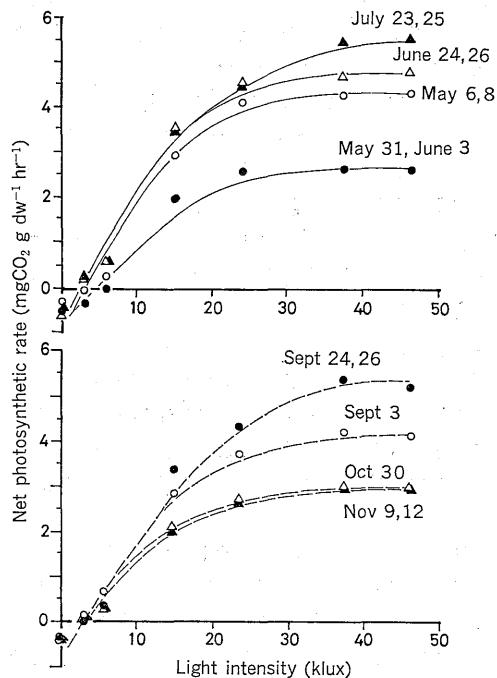


図-7. アカエゾマツ苗光合成速度と照度の関係 (20°C)

Seasonal changes in the net photosynthetic rate—light intensity relationship of *Picea glehnii* seedlings at 20°C

一方、光飽和についてみると、4 月中・下旬および 10 月下旬のトドマツ苗は実験に用いた最大照度である 46 klux でも光飽和の状態でなかったが、そのほかの時期は 30 klux 付近で飽和していた。アカエゾマツ苗では 5 月上旬から 6 月下旬までの期間の光飽和点は、24 klux 付近であり、その後の期間は 35 klux 付近に高まった。

以上の光に対する両樹種の光合成速度の反応の違いを、天然更新の場面で見ると、トドマツ苗は低照度域の光を効率的に利用し、生長期の光飽和点もアカエゾマツ苗より低いことから、トドマツのほうが林内天然更新に有利な特性を持っているといえる。さらに生長初期の 4 月および生長終期の 10 月のトドマツ苗光合成速度は 46 klux でも光飽和の状態になっていない。また 46 klux でもアカエゾマツより高い光合成速度を示す特性を持っており、この特性は、トドマツの広葉樹林における天然更新とその後の生長を有利にするものであると考える。すなわち広葉樹上木の開葉前の時期および落葉後の時期に林床に照射される直達光を効率的に利用し光合成産物生産に結びつけることができる。トドマツに対しアカエ

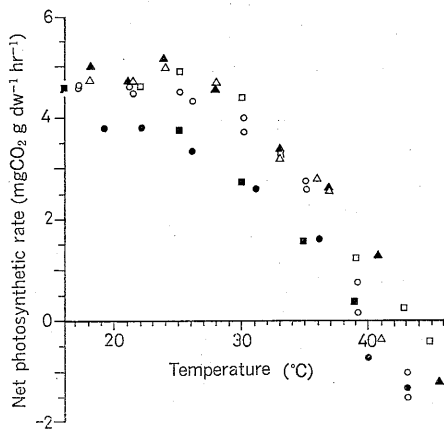


図-8. トドマツ苗光合成速度と温度の関係 (36 klux)

Seasonal changes in the net photosynthetic rate—temperature relationship of *Abies sachalinensis* seedlings at 30 klux

○: Apr 27, 30, ●: May 25, △: July 11, ▲: July 24, 28, □: Aug 28, ■: Sept 30

ゾマツは、たとえ広葉樹林内で天然更新しても照射光が強い時期の光合成速度は 26 klux 付近に光飽和点を持ち、光合成速度も小さいためトドマツにくらべ光の利用効率は著しく悪くなっている。この点からもアカエゾマツの林内更新はトドマツより不利であるといえる。

4. 光合成速度に対する温度の影響

トドマツ苗およびアカエゾマツ苗の光合成速度と温度の関係を図-8, 9 および図-10 に示した。図-8 および図-10 の記号は近接する各測定日の平均光合成速度をそれぞれ同じ記号で示したが、図-9 は近接した測定日でも異なる記号で表示した。また季節変化の図や照度との関係の図に示されている測定日数より少ないが、これは測定中の温度制御不良などで、一部の温度の資料しか得られなかった測定日の資料を省略したためである。

温度の光合成速度に対する影響は図にみられるようにトドマツ苗とアカエゾマツ苗で異なっていた。トドマツ苗生長期の光合成最適温度範囲は実験に用いた最低温度 17°C またはそれ以下から 25°C の範囲と考えられるが、アカエゾマツ苗ではいずれの時期も、実験温度範囲では温度が低ければ低いほど光合成速度が高まる傾向がみられた。このことからアカエゾマツ苗の最適光合成温度は 17°C 以下にあり最適温度範囲の上限も 17°C 以下にあると考えられる。

光合成速度が 0 になるであろう高温側の温度は、20°C 前後における光合成速度が大きいつきは高温側に、また 20°C における光合成速度の小さいときは前者より低温

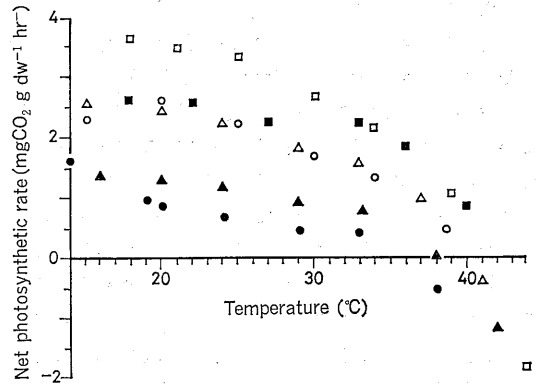


図-9. トドマツ苗光合成速度と温度および前夜の最低気温 (−4°C 以下) の関係 (36 klux)

Differences in the net photosynthetic rate—temperature relationship at 36 klux between *Abies sachalinensis* seedlings exposed to temperatures below −4°C on the night before the measurement (black symbols) and those not exposed (white symbols)

○: Oct 31, ●: Nov 4, △: Nov 27, ▲: Dec 2, □: Apr 16, ■: Apr 13

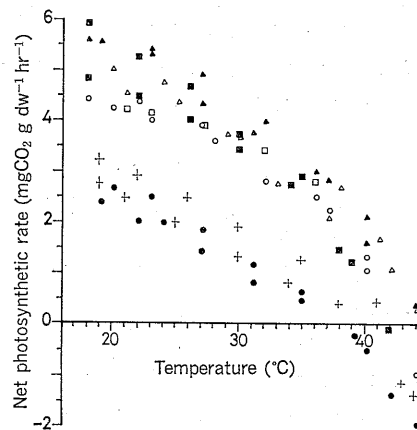


図-10. アカエゾマツ苗光合成速度と温度の関係 (36 klux)

Seasonal changes in the net photosynthetic rate—temperature relationship of *Picea glehnii* seedlings at 36 klux

○: May 6, 8, ●: May 31, June 3, △: June 24, 26, ▲: July 23, 25, □: Aug 30, Sept 3, ■: Sept 24, 26, +: Nov 9, 11

側になる傾向がみられたが、両樹種とも 40°C 前後で負の光合成速度を示した。

以上の結果からアカエゾマツ苗の光合成最適温度範囲はトドマツ苗より低温側にずれており、冷涼な地域のほうがアカエゾマツの生長に有利であろうと考えられた。

また降霜の光合成速度に対する影響が、トドマツ苗は大きく、アカエゾマツ苗は小さいことを暗示する結果を得た。すなわち図-4 のトドマツ苗 光合成速度の季節変化において、春および晩秋の測定値が、測定日が近接しているにもかかわらず大きく違っている例が3例あった。この3例について測定日前夜の最低気温をみると、いずれも -4°C 以下になっていた。図-9 は測定日が近接した同士を同じ記号であらわし、そのうち測定前夜に -4°C 以下の低温にあった苗の平均光合成速度を黒塗りの記号であらわしてある。この図から -4°C にさらされたトドマツ苗は、さらされなかった苗にくらべ著しく光合成速度が低下することが明らかである。アカエゾマツ苗で測定前夜に -4°C 以下の気温にさらされたのは11月9日の1例しかなかったが、このときの最低気温は -6°C であった。この日に近接した測定日は11月11日で、前夜の最低気温は 10°C であった。両日の光合成速度は前者のほうが低く前夜の降霜の影響をうけていると考えられるが、トドマツ苗の場合ほど大きな光合成速度の減少をあらわさなかった。

アカエゾマツ苗は1例にすぎないので結論は出せないが、降霜の光合成速度に対する影響がトドマツ苗よりアカエゾマツ苗のほうが小さいとすると、降霜頻度の多い寒冷地ではアカエゾマツ苗のほうがトドマツ苗より高い光合成速度で光合成をすることができであろうと考えられる。

北海道における暖かさの指数と天然生樹種分布密度の関係で、アカエゾマツのほうがトドマツより低温側に分布密度のピークがあり、温度に対する適応幅も前者は 16°C month から 67°C month の範囲に対し後者は、 12°C month から 73°C month と高温側で両樹種の差が大きい(6)。またアカエゾマツがトドマツより高海拔地で出現頻度が高くなる(2, 4, 7)。中野(7)は北海道大雪山北西面で天然生樹木の出現数と生長を海拔高別に比較し、海拔高が高まるにつれトドマツの本数割合が減少しアカエゾマツの割合が増加することを報告している。さらに被圧脱却後のアカエゾマツ材積生長を海拔高 800m と海拔高 1,000m について比較すると海拔高 1,000m のアカエゾマツのほうが生長が良かった。アカエゾマツのこのような分布、生長はアカエゾマツ苗で得られた、低

温側でより光合成速度が高まり、降霜の光合成速度に与える影響がトドマツの場合より小さいと思われる樹種の生態生理的な特性によって一部を説明できよう。

引用文献

- (1) BRIX, H.: Influence of light intensity at different temperatures on rate of respiration of Douglas-fir seedlings. *Plant Physiol.* 43: 389~393, 1968
- (2) 遠藤泰造: トドマツ, エゾマツ類の垂直分布. 北方林業 21: 104~105, 1969
- (3) FREELAND, R.O.: Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. *Plant Physiol.* 27: 685~690, 1952
- (4) 近藤利雄: エゾマツ南限界について. 北海道林業会報 29 (2): 11~12, 1931
- (5) KÜNSTLE, E. & MITSCHERLICH, G.: Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischbestand im Schwarzwald (III). *Atmung. Allg. Forst-und J.-Ztg.* 147: 169~177, 1976
- (6) 増田久夫: 樹種分布と温度気候—北海道主要針葉樹の天然分布と暖かさの指数—. 森林立地 13(2): 7~16, 1972
- (7) 中野 実: 天然更新基礎試験(II) 森林樹木の垂直分布と成長との関係. 林試研報 79: 93~117, 1955
- (8) NEGISI, K.: Photosynthesis, respiration and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. *Bull. Tokyo Univ. For.* 62: 1~115, 1966
- (9) SAEKI, T. & NOMOTO, N.: On the seasonal change of photosynthetic activity of some deciduous and evergreen broadleaf trees. *Bot. Mag. Tokyo* 71: 235~241, 1958
- (10) 坂上幸雄・藤村好子: トドマツの光合成および呼吸量(I). 日林北支講 25: 24~26, 1976
- (11) ———: 同 上(II) 6, 7月の光, 温度に対する反応. 日林北支講 27: 53~54, 1978
- (12) 高橋邦秀: トドマツ, アカエゾマツ苗木の耐乾性に関する研究. 林試研報 313: 111~160, 1980
- (13) TRANQUILLINI, W.: *Physiological ecology of the alpine timberline.* 137 pp, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1979
- (14) 柳沢聡雄: 北海道無意根岳における林木の季節現象に関する二, 三の観測. 林試研報 70: 71~92, 1954
- (15) ———・成田孝一・小林昌三・新田季利・宮島 寛・戸坂園夫: 造林樹種の特長, アカエゾマツ編. 北方林業叢書 43, 122 pp, 北方林業会, 札幌, 1969
- (16) ———・山谷孝一・中野 実・前田禎三・宮川 清・加藤亮助・尾方信夫: 新しい天然更新技術. 19~23, 創文, 東京, 1971
- (17) 依田恭二: 森林の生態学. 331 pp, 築地書館, 東京, 1971

(1980年9月16日受理)