

林冠頂部の葉の光合成および暗呼吸の一日の変動と環境要因*¹齊藤 哲*²

齊藤 哲：林冠頂部の葉の光合成および暗呼吸の一日の変動と環境要因 九州森林研究 56：78-81, 2003 照葉樹林の光合成生産力推定のために葉の光に依存しない光合成能力および暗呼吸速度の変動をパラメータ化することを目的として、クスノキの林冠上層の葉を材料に光合成能力および暗呼吸速度の一日の変動を調べ、その環境要因について解析した。暗呼吸速度は正午をピークとしたひと山型の変動を示したが、光合成能力は午後の低下が著しかった。それら変動の主な環境要因として、光合成能力は大気水分条件、暗呼吸速度は温度が考えられた。光合成能力は大気飽差（葉温における飽和水蒸気圧と現水蒸気圧の差）で変動の78%が説明できたが、葉温を気温で代用した飽差（気温における飽和水蒸気圧と現水蒸気圧の差）でも72%の説明が可能であった。一方、暗呼吸速度の変動は気温の単回帰で91%、気温と直前1時間の積算光量の重回帰で96%の説明が可能であった。これらの結果は林分光合成量推定モデルのパラメータ化にとって気温でも変動を説明しうることを示唆した。

キーワード：光飽和光合成速度、暗呼吸速度、大気飽差、気温、葉温

Saito, S.: Diurnal changes of the photosynthesis and dark respiration of leaves on upper canopy and environmental factors causing the changes Kyushu J. For. Res. 56 : 78-81, 2003 Diurnal changes of photosynthetic function and dark respiration (Rd) of the *Cinnamomum camphora* (L.) Sieb. were studied in connection with the environmental factors to parameterize these phenomena in a model that estimated photosynthetic production of the forest. The dark respiration showed nomo-modal changes with maximum at noon. The photosynthetic function was relatively high in the morning but decreased in the afternoon. The main cause of the changes was considered as the vapor in the air for photosynthetic function and as the temperature for dark respiration. The leaf-to-air vapor pressure deficit explained 78% of the variation of the photosynthetic function. The vapor pressure deficit in the air (difference between actual vapor pressure and saturated one at air temperature) also explained 72% of the variation of the photosynthetic function. On the other hand, the multiple regression analysis showed that the air temperature and the accumulated light intensity explained 96% of the variation of the dark respiration. Single regression analysis also showed that 91% of the variation of the dark respiration was explained by the temperature only (the air temperature or leaf temperature).

Key words: light saturated photosynthetic rate, dark respiration rate, leaf-to-air vapor pressure deficit, air temperature, leaf temperature

I. はじめに

近年地球温暖化に伴い森林の二酸化炭素吸収機能に注目が集まっている。森林の一次生産力については1960～70年代にかけて精力的に研究が行われ、個葉の光-光合成曲線と群落内の光減衰過程をベースとした推定モデルが発展した (Monsi and Saeki, 1953; Hagihara and Hozumi, 1977)。植物の葉は温度 (Kusumoto, 1978) や直前までどのような光環境であったか (Chazdon and Pearcy, 1986) などの環境条件の違いにより同じ光強度でも異なった光合成速度を示す。従って実際の林分では光-光合成曲線のみでは説明しきれない光合成反応を示すことも考えられる。実際、林冠上層では光強度が最大となる日中に葉の光合成能力が低下する現象が報告されている (例えば Matos *et al.*, 1998; Ishida *et al.*, 1999)。Saito *et al.* (2001) は葉面積の垂直分布と光-光合成曲線で表される光合成能力の垂直傾度を組み込んだベースモ

デルで林分スケールの年間一次生産量を推定した。このベースモデルでは光合成速度が一定の光-光合成曲線できまると仮定されているが、光合成速度低下現象のあらわれる日中はそれに適した光-光合成曲線を当てはめるよう修正することが必要である。光-光合成曲線を表すパラメータのひとつである光飽和光合成速度や暗呼吸速度がどのような環境条件によって変動するかを明らかにすることにより、様々な環境条件に適した光-光合成曲線のあてはめが可能となる。

本研究は照葉樹林の光合成生産力推定のためのパラメータ化を目的として、葉の光合成速度および暗呼吸速度の一日の変動を調べその変動を引き起こす環境要因について解析した結果について報告する。

*¹ Saito, S.: Diurnal changes of the photosynthesis and dark respiration of leaves on upper canopy and environmental factors causing the changes

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

II. 方法

森林総合研究所九州支所構内のクスノキ（樹高約14m）の約11mの高さについて健全な葉6枚を材料として使用した。葉は林冠表面に出ていて直射日光が良く当たる位置のものを選んだ。葉が自然に着葉した状態で携帯式光合成測定装置LI-6400（LI-COR社製）を使い、ガス交換速度を測定した。日変化の測定は良く晴れた2002年7月23日に行い、6時から20時まで2時間間隔で自然条件での純光合成速度および暗呼吸速度（ $R_d < 0$ ）を測定し総光合成速度（ P_g ）を算出した。 P_g の日変化を光-光合成曲線から推定される値に対する割合（相対総光合成速度： RP_g ）で表した。光-光合成曲線は非直角双曲線（Lambert *et al.* 1998）で表し、7月23日から9月17日までに何回か測定したもののうち光飽和総光合成速度（ P_{gmax} ）の最大のものを使用した。その間の光合成能力の季節変化の影響は比較的短期間なので少ないと判断した。また、環境条件の異なる日を選び正午に P_{gmax} （計15日間）および R_d （計20日間）を測定し、光合成能力（指標として P_{gmax} ）および R_d を変化させる環境要因との関係を解析した。環境要因として光環境・温度・大気水分（ここでは大要因と呼ぶ）を解析の対象とした。各大要因のなかの小要因として、光環境はPFDの瞬間値（PFDi）と直前1時間の積算値（PFDa）を、温度は気温（ T_a ）と葉温（ T_l ）を、大気水分は相対湿度（RH）とふたつの飽差（ W ：葉温における飽和水蒸気圧と現水蒸気圧の差、 W' ：気温における飽和水蒸気圧と現水蒸気圧の差）を解析した。PFDaは50m離れた庁舎屋上にて測定し、PFDi、 T_a 、

T_l および RH は LI-6400 でガス交換速度の測定と同時に記録した。ある温度 T ($^{\circ}C$) における飽和水蒸気圧 e (hPa) は以下の式 (1) により求め飽差を計算した (Buck 1981)。

$$e = 6.1121 \text{Exp} [(18.729 - T / 227.3) T / (T + 257.87)] \quad (1)$$

III. 結果

7月23日のPFDiの日変化は正午をピーク（ $1769 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）としたひと山型を示した（図-1）。 P_g は10時にピーク（ $17.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）をもち以降漸減する推移を示した。 R_d はPFDiの推移と似て正午をピーク（ $1769 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）としたひと山型であった。 RP_g は10時ころまで87%以上と比較的高い値を維持しているが、12時に80%未満となり以降時間とともに低下した。光合成能力が一日中一定（ RP_g が一日中100%）と仮定した場合、日積算総光合成量は約26%の過大評価と推定された。また日積算暗呼吸量は呼吸速度一定と仮定した場合、-56%から+46%の範囲の誤差を生ずると推定された。

P_{gmax} と各小要因を直線で単回帰させるといずれも有為な直線回帰を示した（表-1）。大要因のなかでは大気水分が大きな決定係数を示した（表-1、図-2）。光・温度・大気水分の各大要因内でそれぞれ R^2 の大きかったPFDi、 T_l 、 W の3つの小要因でステップワイズによる重回帰分析を行った結果、 P_{gmax} の変動を説明する変数として W のみが採択された。また R_d もすべての小要因と有為な直線回帰を示した（表-1）。大要因のなかで

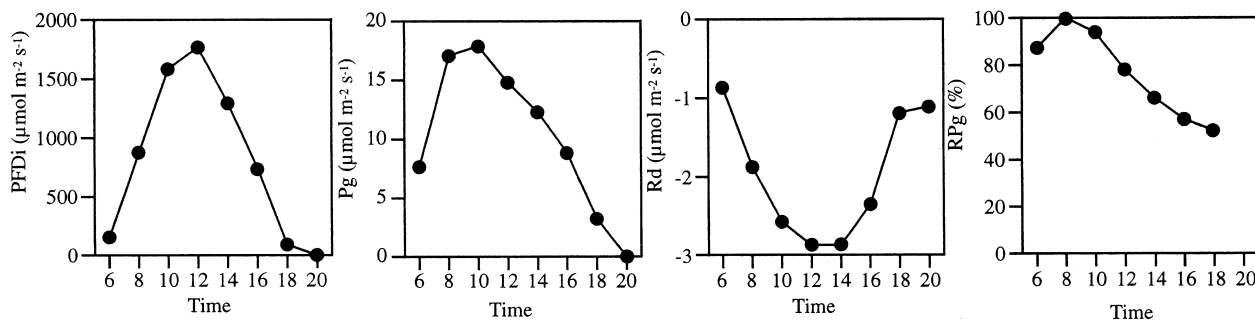


図-1. 良く晴れた2002年7月23日の光強度（PFDi）、総光合成速度（ P_g ）、暗呼吸速度（ R_d ）および相対総光合成速度（ RP_g ）の一日の変動

Fig. 1 Diurnal changes of the light intensity (PFDi), gross photosynthetic rate (P_g), dark respiration rate (R_d) and relative gross photosynthetic rate (RP_g) on a fine day (2002 July 23).

表-1. 光飽和総光合成速度（ P_{gmax} ）および暗呼吸速度（ R_d ）と各小要因との関係を $y = ax + b$ で直線近似させた時の係数（ a 、 b ）および決定係数（ R^2 ）

Table 1 The inclination (a), interception (b) and coefficient of determination (R^2) in fitting the relation between P_{gmax} or R_d and environmental factors to a regression line

大要因 Environmental	小要因 factor	P_{gmax}			R_d		
		a	b	R^2	a	b	R^2
光環境 light	PFD a	-0.918	17.207	0.3416	-0.4201	-0.6835	0.6531
	PFDi	-0.0026	16.637	0.5786	-0.0008	-1.3711	0.418
温度 Temperature	T_a	-0.4734	30.086	0.494	-0.1916	4.4874	0.9156
	T_l	-0.5138	31.987	0.5486	-0.2009	4.5953	0.9117
大気水分 Vapor in air	RH	0.158	7.841	0.6524	0.0415	-4.0829	0.6447
	W	-1.6889	19.156	0.781	-0.5902	-0.7196	0.7696
	W'	-1.5746	18.826	0.7224	-0.5294	-0.4912	0.8723

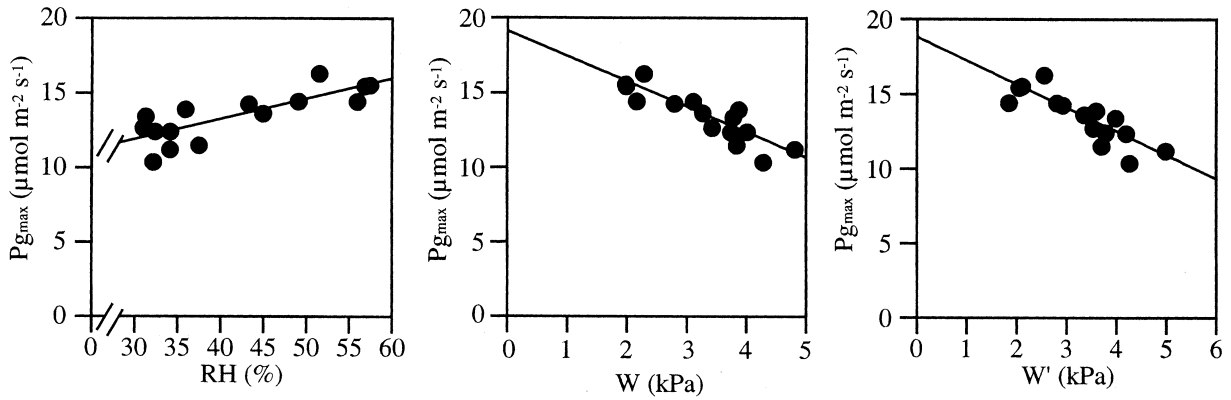


図-2. 光飽和総光合成速度 (P_{gmax}) と大気水分 (相対湿度: RH, 水蒸気圧と葉温における飽和水蒸気圧の差: W, 水蒸気圧と気温における飽和水蒸気圧の差: W') との相関関係
 Fig. 2 The relationship between the light-saturated gross photosynthetic rate (P_{gmax}) and the vapor in the air (the relative humidity: RH, the leaf-to-air vapor pressure deficit: W, the vapor pressure deficit in the air: W')

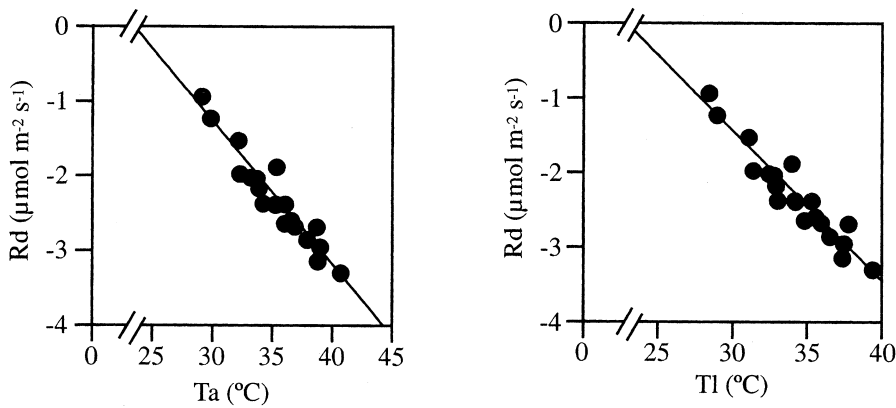


図-3. 暗呼吸速度 (R_d) と温度 (気温: T_a , 葉温: T_l) の相関関係
 Fig. 3 The relationship between the dark respiration rate (R_d) and the temperature (the air temperature: T_a , the leaf temperature: T_l).

は温度の決定係数が大きく、 T_a または T_l の決定係数は0.91以上であった (表-1, 図-3)。同様に各大要因内で R^2 の大きかった PFDa, T_a , W' の3つの小要因でステップワイズによる重回帰分析を行った結果, R_d を説明する変数として PFDa と T_a が採択され, 以下の回帰式で表された ($R^2=0.962$)。

$$R_d = 3.69 - 0.15PFDa - 0.15T_a \quad (2)$$

IV. 考 察

光合成能力の変動を生じさせる主な要因として大気中の水分条件が考えられ, W のみで変動の約78%の説明がつく結果であった。これは大きな大気飽差が気孔の閉鎖を介して光合成速度を低下させる一因となっているというこれまでの研究結果 (Matos *et al.*, 1998; Ishida *et al.*, 1999) と大きな矛盾はない。Ishida *et al.* (1996) は熱帯の林冠表層の葉で気温と葉温の差が最大で6-8℃にもなると報告している。しかし, 本研究では直射日光がよく当たる葉を使用し, 太陽高度が一番高くなる正午に測定したデータを解析したにも関わらず, 葉温を気温で代用した W' でも光合成能力の

変動の72%を説明できる結果であった (図-2)。一方, 暗呼吸速度の変動は温度が大きく影響していた。式 (2) で表される重回帰式では変動の約96%を説明できる結果であったが, 温度 (T_a または T_l) だけでも約91%を説明できた (表-1)。生理学的には気温よりも葉温のほうがより直接的に R_d に影響してくる (Kusumoto, 1978) と考えられるが, 今回の結果が示すように気温でも十分 R_d の変動を説明できた。林分スケールでの年間生産量推定を目的とした場合, 葉温の測定やそれを必要とする W のモニタリングにはかなりの労力を要する。一方, 気温の測定は比較的容易であり, また気象台からのデータの入手も可能である。林分光合成生産力推定を目的として光合成能力の低下現象および暗呼吸速度の変動をパラメータ化するという視点からすると, 葉温を気温で代替しても変動のかなりの部分を説明できるという今回の結果は有意義である。

本研究の測定条件の範囲内では P_{gmax} や R_d は環境要因とほぼ直線的な関係を示した。しかし, 表-1 に示された単回帰直線では, 例えば0℃付近で R_d が正の値をとるなど, 矛盾も生じてくる。Kusumoto (1978) が総光合成速度と温度の関係はひと山型

のカーブを描くと示したように、より幅広い環境条件下では P_{gmax} や R_d と環境要因との関係は曲線的なものになると考えられる。今後はより幅広い環境条件下でも適応可能な関係を明らかにしていく必要がある。

引用文献

- Buck, A. L. (1981) *Journal of Applied Meteorology* 20 : 1527-1532.
- Chazdon, R. L. and Pearcy, R. W. (1986) *Oecologia* 69 : 524-531.
- Ishida, A. *et al.* (1996) *Tree Physiology* 16 : 779-785.
- Ishida, A. *et al.* (1999) *Tree Physiology* 19 : 467-473.
- Hagihara, A. and Hozumi, K. (1977) *Journal of Japanese Forestry Society* 59 : 327-337.
- Kusumoto, T. (1978) *JIBP Synthesis* vol. 18, 88-98, Univ. of Tokyo Press, Tokyo.
- Lambers, H. *et al.* (1998) *Plant Physiological Ecology*, 540pp, Springer-Verlag, New York.
- Matos, M. C. *et al.* (1998) *Photosynthetica* 35 : 517-524.
- Monsi, M. and Saeki, T. (1953) *Japanese Journal of Botany* 14 : 22-52.
- Saito, S. *et al.* (2001) *Sixth International Carbon Dioxide Conference Extended Abstracts* vol.1, 396-399, Organizing Committee of 6th International Carbon Dioxide Conference, Sendai.

(2002年12月6日 受理)