

## スギ樹冠葉の光合成パラメータの樹冠内・季節間変動

飛田博順・北尾光俊・齊藤哲・壁谷大介・川崎達郎・矢崎健一・小松雅史・梶本卓也 (森林総研)

要旨：スギ樹冠の当年生と一年生の針葉の光合成パラメータ、25°Cでの最大炭酸固定速度 ( $V_{\text{cmax}25}$ ) と最大電子伝達速度 ( $J_{\text{max}25}$ )、の樹冠内・季節間変動を調べた。実験室内で、人工光源付き針葉樹用チャンバーを備えた携帯型光合成蒸散測定装置 (LI-6400, -18, -22) を用いて、樹冠上層と下層の切り枝 (シュート) の光合成速度を測定した。シュート内の全針葉を並べた投影面積あたりで表した光合成パラメータは、一年生より当年生針葉のほうが高く、当年生針葉では樹冠下部より上部のほうが高かった。樹冠上部の当年生針葉の光合成パラメータは季節変動が大きく、冬期に樹冠下部より低い値を示した。また、加齢に伴う光合成パラメータの低下は、樹冠下部よりも上部のほうが大きく、一年生針葉では、樹冠上部と下部の間の光合成パラメータの差が不明瞭になった。シュート内で木化した部分の増加が光合成パラメータの変動に影響していることが示唆された。

キーワード：シュート投影面積,  $V_{\text{cmax}25}$ ,  $J_{\text{max}25}$

**Abstract** : We investigated seasonal variation in maximum rate of carboxylation ( $V_{\text{cmax}25}$ ) and maximum rate of electron transport ( $J_{\text{max}25}$ ) at 25°C in current and 1-year-old needles within crown of *Cryptomeria japonica* in Ibaraki, Japan. Photosynthetic response curves to intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $A/C_i$ ) were measured for detached shoots from upper and lower part of the crown by using a portable photosynthesis system (LI-6400) equipped with a conifer chamber (LI-6400-22) and a RGB light source (LI-6400-18) in the laboratory every other month from February to December in 2012. Photosynthetic parameters,  $V_{\text{cmax}25}$  and  $J_{\text{max}25}$ , which were represented per projected needle area, were higher in current needles than in 1-year-old ones, and higher at upper part than at lower part of crown in current needles. However,  $V_{\text{cmax}25}$  and  $J_{\text{max}25}$  of current needles at upper part of the crown showed large seasonal variations, and declined in mid winter compared to those at lower part of crown. Because  $V_{\text{cmax}25}$  and  $J_{\text{max}25}$  of current needles at upper crown increased again in early spring after the color of needles changed green, it was suggested that there might be a photoprotective mechanism to strong light at low temperature during winter. The decrease of  $V_{\text{cmax}25}$  and  $J_{\text{max}25}$  by aging was larger at upper crown than at lower crown, and the difference between the positions in the crown became ambiguous in 1-year-old needles. The effect of the enhanced woody part in the 1-year-old shoots at upper crown on the large decline in photosynthetic parameters was suggested.

**Keywords** : projected shoot area,  $V_{\text{cmax}25}$ ,  $J_{\text{max}25}$

## I はじめに

スギは日本の主要な造林樹種であり、人工林面積の約45%を占める。現在、戦後の拡大造林で植林された50年生以上のスギ林分が年々増加している状況である(14)。しかし、経営上の問題から、間伐遅れの林分が多く残されている。この問題に対処するため、長伐期への誘導など、施業法の再検討が必要と考えられている。ある林分に対して適切な施業法を決定するためには、シミュレーションモデルにより新たな施業を実施した後のスギの成長予測が求められる。生育環境条件の変化に対するスギの成長応答を予測するためには、スギの光合成能力のパラメタリゼーションが必要となる(1,3)。スギの成長や光合成活性に関してこれまでに多くの詳細な研究報告がある(2,12,13)。しかし、シミュレーションモデルに用いられる光合成能力のパ

ラメータ ( $V_{\text{cmax}}$  や  $J_{\text{max}}$ ) に関する情報は、落葉広葉樹等の他の樹種に比べて不足している(16)。

スギは常緑針葉樹であり冬にも着葉している。冬季のスギの葉の特徴として、直射日光の当たる場所の針葉が針葉中に赤色のカロテノイドであるロドキササンチンが蓄積するために変色することが明らかになっている(4,5,6)。これは、低温下における強光ストレスにより生じ、強光・低温に対する一種の防御機能と考えられている(6)。一方、スギ樹冠の下層葉では、冬季でもロドキササンチンが生産されず、上層葉と異なり光合成系IIの最大光量子収率 ( $F_v/F_m$ ) が低下しない(6)ため、冬季には上層葉の光合成能力のほうが下層の葉よりも低くなる可能性が考えられる。つまり、上層葉の光合成活性の季節変動が下層に比べて大きいことが予想される。そこで、本研究では、スギの光合成能

Hiroyuki TOBITA, Mitsutoshi KITAO, Satoshi SAITO, Daisuke KABEYA, Tatsuro KAWASAKI, Kenichi YAZAKI, Masabumi KOMATSU, Takuya KAJIMOTO (Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), Tsukuba 305-8687). Seasonal variation of photosynthetic parameters within a *Cryptomeria japonica* crown.

力の季節変動と樹冠内変動を明らかにすることを目的とした。具体的には、当年葉と一年葉の冬季の光合成能力を含めた季節変動と、樹冠上層と下層間の変動を明らかにする。

一般的に光合成活性は葉面積あたりで示すが、スギの場合、葉の形態が特殊なため、スギ針葉の光合成活性を示す場合、葉面積の評価方法が問題となる。これまでも、スギの葉面積の計測手法(7,8)、SLAと枝の径との関係(9)、枝・個体・林分レベルでの推定(10)に関して詳細な研究報告があり、これらの結果をもとにスギの総生産量の推定(12,13)がされている。また、針葉重量単位で、スギ樹冠最上部の針葉の光合成速度の季節変化が示されている(15,16)。本研究では、光合成能力のパラメータの表現方法として、針葉とシュートの投影面積あたりを用いた。シュート投影面積あたりの針葉重量というパラメータを用い、光環境と葉の性質、光合成能力間の関係を明らかにすることを試みた。

## II 調査地と方法

1. 調査地と対象個体 調査地は茨城県かすみがうら市、森林総合研究所千代田苗畑 (36°10'N, 140°13'E) である。年平均気温 13.7°C、年間降水量 1543 mm である。樹冠観測タワー (約 25 m) を設置し、樹冠葉の採取に用いた。この観測タワーから針葉を採取することができる、樹高約 10 m のスギ成木 (樹齢約 19 年生) 3 から 9 個体を対象とした。

2. 光合成測定 高さ約 10 m の樹冠最上部 (上層) と高さ約 6 m の樹冠下部 (下層) の針葉の光合成測定を、2012 年の 2 月から 12 月にかけて約 2 ヶ月に一回実施した。各個体のそれぞれの高さのシュートを採取した。サンプルシュートには、樹冠表層から約 8 から 10 cm の位置の二次枝 (幹から直接出ている一次枝から分かれた枝) の切り枝を用いた。一次枝は、当年枝でも木部が太すぎてチャンパーに挟むのが難しいため、二次枝を選んだ。切り枝処理による光合成活性への影響はほとんどないことが確認されている(11)。

実験室内で、人工光源 (Li-6400-18, Li-cor) 付きの針葉樹用チャンパー (Li-6400-22H, Li-cor) を設置した携帯型光合成蒸散測定装置 (Li-6400, Li-cor) を用いて測定した。光強度  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD、二酸化炭素濃度  $50 - 2000 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  の間の 8 - 10 段階で光飽和光合成速度 ( $A$ ) を測定し、葉内間隙二酸化炭素濃度 ( $C_i$ ) のと関係を求めた ( $A-C_i$  関係)。25 °C での光合成生化学モデルの最大炭酸同化速度 ( $V_{\text{cmax}25}$ ) と最大電子伝達速度 ( $J_{\text{max}25}$ ) を算出した(3)。モデル中の係数

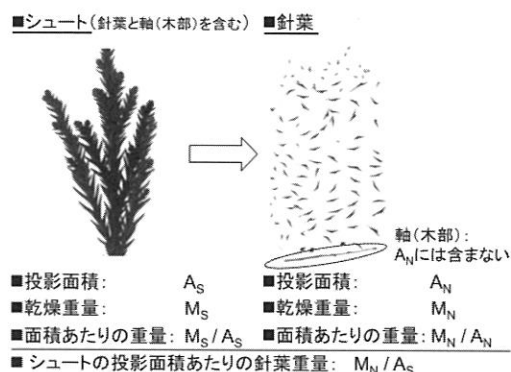


図-1. 測定葉 (シュート) の概況

Fig. 1 The leaf characters of *Cryptomeria japonica* which used for the measurement of photosynthesis.

$K_c$ ,  $K_o$ ,  $\Gamma^*$ には、それぞれ 25 °C の値として  $404.9 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ,  $278.4 \text{mmol mol}^{-1}$ ,  $42.75 \mu\text{mol mol}^{-1}$  を用いた(1)。

3. 測定葉の性質 光合成測定に用いたシュートは、葉面積、乾燥重量、枝の基部直径、枝長を測定した。面積は光合成を測定した範囲のシュートの投影面積 ( $A_S$ ) とシュートに着いている全ての針葉を片面に並べたときの投影面積 ( $A_N$ ) の 2 種類測定した (図-1)。 $A_N$  では軸の面積を除外した。70 °C で乾燥後、シュート全体の重量 ( $M_S$ ) と針葉のみの重量 ( $M_N$ ) を求め、シュートの投影面積あたりの針葉重量  $M_N/A_S$  を算出した。

4. 光環境の測定 サンプルシュートの先端の直上で全天写真を撮影した (Nikon-D70, 魚眼レンズ SIGMA-EX)。解析ソフトを用いて開空度の解析を行った(Canopon 2, Takenaka)。

## III 結果と考察

1. 光合成パラメータの季節変化 針葉投影面積あたりの  $V_{\text{cmax}25-AN}$  は、一年生より当年生針葉のほうが高く、当年生針葉では樹冠下部より上部のほうが高かった (図-2)。樹冠上部の当年生針葉の  $V_{\text{cmax}25-AN}$  は、冬期に樹冠下部より低い値を示し、大幅な季節変動を示した。2 月の測定時には上層葉のみ褐色に変色し、4 月には緑色に戻ることが確認された。低温下の強光ストレスによりスギ針葉中のロドキサントンの蓄積が生じるが(5)、その際、光合成能力の低下も生じることが明らかになった。加齢に伴う  $V_{\text{cmax}25-AN}$  の低下も、樹冠下部よりも上部のほうが大きく、一年生針葉では、樹冠上部と下部間の  $V_{\text{cmax}25-AN}$  の差が不明瞭になった。同様の傾向は  $J_{\text{max}25-AN}$  でも見られた (結果は示していない)。

シュート投影面積あたりの光合成能力  $V_{\text{cmax25-AS}}$  と  $J_{\text{max25-AS}}$  は、針葉面積あたりの結果と同様の傾向を示した(図-3)。ただし、上層と下層間の差が針葉投影面積あたりの値に比べて大きい傾向を示した。針葉面積/シュート面積比は、樹冠上層のほうが下層より高く、2.1から2.3の値であった。この傾向は葉齢によらず同様に見られた。葉面積指数(LAI)の評価の際に、2.3をかけている場合がある(2)が、針葉の重なりに関して同様の結果が得られたと考える。シュート投影面積あたりの針葉重量( $M_N/A_S$ )は、当年葉では開葉後から次の開葉前の4月まで上昇し続け、一年葉では、春の当年葉開葉後に低下し、その後は安定した値を示した。下層の多年葉の値も変化は少なかった。同齡葉で比較すると、 $M_N/A_S$ は、常に上層のほうが下層より大きい値を示した。

サンプルシュート直上の開空度と  $M_N/A_S$  との間には正の相関が見られた(当年葉:  $r = 0.60-0.82$ ; 一年葉:  $r = 0.72-0.86$ ) (図-4)。その関係は葉齢間で異なり、当年葉では6月から12月にかけて切片が上昇し、成熟に伴う関係の季節変動を示したのに対し、一年葉では両者の関係が年間を通じて安定していた。

$M_N/A_S$  とシュート投影面積あたりの光合成能力  $V_{\text{cmax25-AS}}$  の間では、当年葉 ( $r = 0.65-0.88$ ) と一年葉の12月 ( $r = 0.58$ ) に限り正の相関が見られた(図-5)。6月から11月の成長期間中は関係が安定していたが、12月に傾きが低下した。上層の光合成能力が冬季に低下したことが影響したと考える。一年葉では両者の間に明瞭な関係が見られなかった。シュート重量に対する針葉重量の比( $M_N/M_S$ )は、上層の一年葉以外では0.96から0.97の値で安定していたが、上層の一年葉では約0.6まで大幅に低下していた。これらの結果から、上層の一年葉ではシュートの軸の部分の木化が進み、今回測定した光合成パラメータに影響を及ぼすことが示唆された。

#### IV おわりに

本研究では、光合成パラメータの季節変動と樹冠内変動、さらに葉齢間の違いを明らかにすることができた。また、シュートの性質と光環境と光合成パラメータ間の関係が得られた。今回は二層のみの結果であったため、今後多層での評価を行う必要がある。

#### 引用文献

(1) BERNACCHI CJ, SINGSAAS EL, PIMENTEL C, PORTIS AR JR, LONG SP (2001) Improved temperature response functions for models of

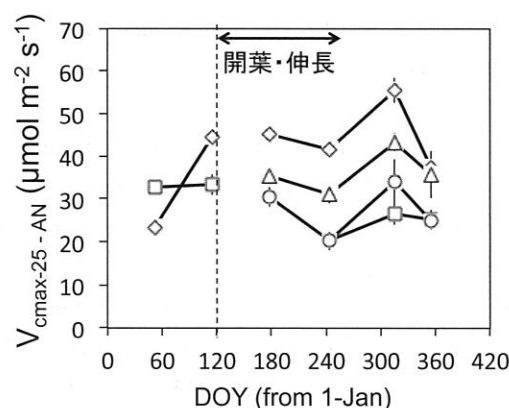


図-2. スギ樹冠葉の針葉投影面積あたりの  $V_{\text{cmax25-AN}}$ 。◇上層当年 (n = 6-12) △下層当年 (n = 3) ○上層一年 (n = 5-6) □下層一年 (n = 6) 棒は標準誤差

Fig. 2 Projected needle area based  $V_{\text{cmax25-AN}}$  of *Cryptomeria japonica* crown leaves.

Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environ.* :**24**, pp.253-259

(2) CANNELL MGR (1982) World forest biomass and primary production data. Academic Press, London, pp.145-146

(3) FARQHAR GD, VON CAEMMERER S, BERRY JA (1980) A biochemical model of photosynthetic acclimation in leaves of  $C_3$  species. *Planta*: **149**,pp.78-90

(4) HAN Q, MUKAI Y (1999) Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis accompanied by needle color changes in *Cryptomeria japonica* during the winter. *J. For. Res.*: **4**,pp.229-234

(5) HAN Q, SHINOHARA K, KAKUBARI Y, MUKAI Y (2003) Photoprotective role of rhodoxanthin during cold acclimation in *Cryptomeria japonica*. *Plant Cell Environ.*: **26**,pp.715-723

(6) HAN Q, KATAHATA S, KAKUBARI Y, MUKAI Y (2004) Seasonal changes in the xanthophyll cycle and antioxidants in sun-exposed and shaded parts of the crown of *Cryptomeria japonica* in relation to rhodoxanthin accumulation during cold acclimation. *Tree Physiol.*: **24**,pp.609-616

(7) HASHIMOTO R, SUZAKI T (1979) Studies on the response of photosynthesis to light intensity in leaves attached at various positions in tree crowns of a *Cryptomeria japonica* even-aged stand. -Effect of shading and leaf aging. *J. Jpn. For. Soc.*:**61**,pp.193-201

- (8) KATSUNO M, HOZUMI K (1987) Needle area measurement by the cut method and estimation of specific leaf area in *Cryptomeria japonica*. Ecol. Res. :2,pp.203-213
- (9) KATSUNO M, HOZUMI K (1988) Relationship between specific leaf area of a *Cryptomeria japonica* foliage shoot segment and its diameter. Ecol. Res. :3,pp.279-289
- (10) KATSUNO M, HOZUMI K (1990) Estimation of leaf area at the level of branch, tree and stand in *Cryptomeria japonica*. Ecol. Res.: 5,pp.93-109
- (11) 松本陽介, 丸山温, 森川靖 (1992) スギの水分特性と関東平野における近年の気象変動-樹木の衰退現象に関連して-. 森林立地:34,pp.2-13
- (12) 宮浦真澄, 萩原秋男, 穂積和夫 (1995) 門司・佐伯の群落光合成理論にもとづくスギ人工林の総生産量の推定. 名大演報:14,pp.49-88
- (13) 宮浦真澄, 萩原秋男, 穂積和夫 (1996) 加齢に伴う光合成速度と暗呼吸速度の変化がスギ人工林の総生産量及び葉群呼吸消費量の推定に及ぼす影響. 名大演報:15,pp.85-109
- (14) 林野庁編 (2013) 平成25年版森林・林業白書.

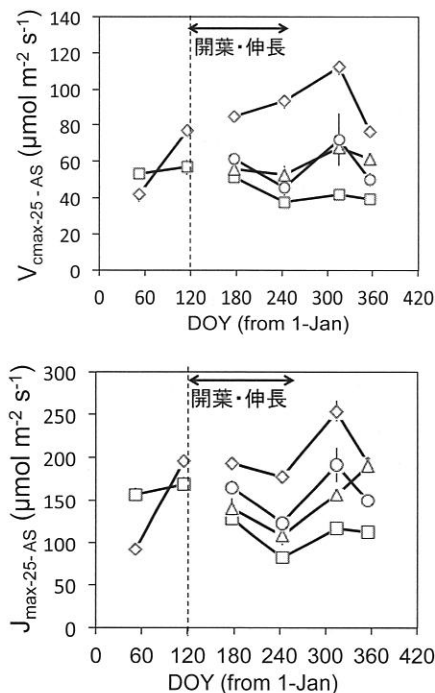


図-3. スギ樹冠葉のシュート投影面積あたりの  $V_{cmax25-AS}$  (上) と  $J_{max25-AS}$  (下)。記号は図2と同じ  
Fig. 3 Projected shoot area based  $V_{cmax25-AS}$  and  $J_{max25-AS}$  of *Cryptomeria japonica*.

全林協. 東京, 148pp..

- (15) 重永英年, 長倉淳子, 赤間亮夫 (2004) スギ生木当年生葉の光合成速度の季節変化. 日林関東支論:55,pp.115-116
- (16) 重永英年 (2008) スギ人工林蒸散量に及ぼす温暖化影響の広域評価と脆弱な植栽地域の予測. 学位論文.九州大学,108pp.

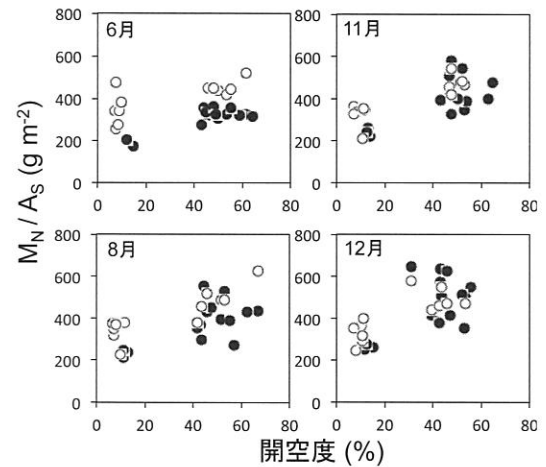


図-4. 開空度とスギ樹冠葉のシュート投影面積あたりの針葉重量 ( $M_N/A_S$ ) の関係。●当年生(n = 15) ○一年生 (n = 12)  
Fig. 4 The relationships between the openness and needle mass per projected shoot area ( $M_N/A_S$ ) of *Cryptomeria japonica*.

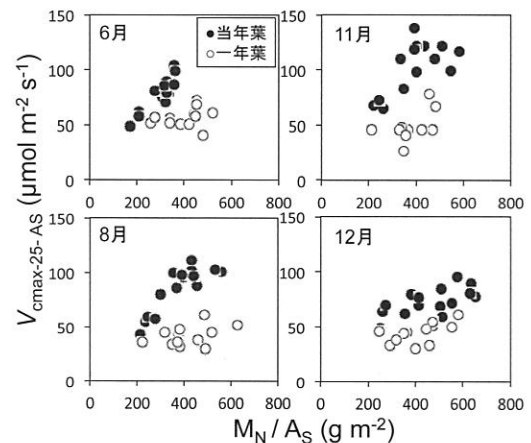


図-5. スギ樹冠葉のシュート投影面積あたりの針葉重量 ( $M_N/A_S$ ) とシュート投影面積あたりの  $V_{cmax25-AS}$  の関係。記号は図4と同じ  
Fig. 5 The relationships between needle mass per projected shoot area ( $M_N/A_S$ ) and projected shoot area based  $V_{cmax25-AS}$  of *Cryptomeria japonica*.