

スギ樹冠内の針葉の窒素含量と光合成パラメータの関係

The relationships between nitrogen content in needles and photosynthetic parameter within crown of *Cryptomeria japonica*

飛田博順^{*1}・北尾光俊^{*1}・齊藤哲^{*1}・壁谷大介^{*1}・川崎達郎^{*1}・矢崎健一^{*1}・小松雅史^{*1}・榎本卓也^{*1}

Hiroyuki TOBITA^{*1}, Mitsutoshi KITAO^{*1}, Satoshi SAITO^{*1}, Daisuke KABEYA^{*1}, Tatsuro KAWASAKI^{*1},

Kenichi YAZAKI^{*1}, Masabumi KOMATSU^{*1} and Takuya KAJIMOTO^{*1}

* 1 森林総合研究所

Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), Tsukuba 305-8687

要旨：スギ樹冠内の当年生と一年生の針葉の窒素含量と光合成パラメータ（25°Cでの最大炭酸同化速度； V_{cmax25} ）の季節変化を調べ、冬季の光合成能力の低下と針葉の窒素含量の関連を明らかにすることを目的とした。2012年6月から翌年の4月にかけて、2ヶ月間隔で樹冠上層と下層の切り枝（シート）の光合成速度を実験室内で測定した。測定に用いたシートは、針葉と軸（木化する部分）に分けて窒素濃度を分析した。針葉の窒素濃度は、樹冠内の差より葉齢間の差が顕著で、常に当年葉のほうが一年葉より高かった。シート投影面積あたりの針葉の窒素含量は、樹冠内の上層と下層間の差が顕著であったが、上層では10月以降葉齢間の差が見られた。シート投影面積あたりで見た場合、当年葉の窒素含量と V_{cmax25} の関係は、6月から11月までは比較的安定していたが、12月以降大幅に変動した。シートの単位重量あたりで見ると、2月と4月の上層の当年葉のみ、窒素含量に対する V_{cmax25} が低かつた。以上の結果から、樹冠上層の当年葉で見られた冬季の V_{cmax25} の低下は、針葉の窒素含量の低下では説明することができないことが明らかになった。

キーワード：シート投影面積、針葉の窒素含量、スギ、 V_{cmax25}

Abstract: To clear the relationships between the decline of photosynthetic activity in winter and nitrogen (N) content in needle, we investigated seasonal variation in needle N and photosynthetic parameter (maximum rate of carboxylation at 25°C; V_{cmax25}) in current and 1-year-old needles within crown of *Cryptomeria japonica*. Gas exchange measurement was conducted for detached shoots from upper and lower part of the crown in the laboratory every other month from June 2012 to April 2013. N concentration of needles and woody parts of shoots, which used for the gas exchange measurement, were analyzed separately. N concentration of needles showed larger variation between leaf ages than between positions within the crown, and current needles always showed higher N concentration than that of 1-year-old ones. Needle N content per projected shoot area differed between crown positions, and also demonstrated the differences between leaf ages after October. The relationships between needle N content and V_{cmax25} per projected shoot area were relatively stable from June to November, but showed large variation during winter season. In the case of shoot mass base, V_{cmax25} of current needles in upper crown also showed lower values relative to the N content in needles, especially in February and April. These results suggest that the decline in V_{cmax25} of current needles in upper crown in mid-winter was not caused by the decline in N content of needles.

Keywords : projected shoot area, needle nitrogen content, *Cryptomeria japonica*, V_{cmax25}

I はじめに

現在、戦後の拡大造林で植林されたスギ人工林のバイオマス蓄積量が充実してきているが、経営上の問題から、適切な管理・利用法が再検討されている（8）。長伐期への誘導など、新たな施業法をシミュレーションする場合、施業後の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、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）。スギの光合成について報告がある（5, 7）が、モデル中で利用される光合成パラメータ（25度での最大炭酸固定速度； V_{cmax25} ）に関する情報は不足している。前回の報告では、光合成パラメータの季節変化・樹冠内変動を調べ、樹冠上層の葉の光合成パラメータの変動が大きいことを明らかにした（10）。特に、直射日光が当たる樹冠上部の当年葉の光

合成パラメータが、針葉の変色に伴い低下し、真冬の2月には、緑色のままの樹冠下層の当年葉の値と同程度か、より低下することを明らかにした。また、4月には針葉が緑色になり、光合成パラメータも上昇したが、元の高さまでは回復せず、新たな当年葉の開葉時に、さらに低下するという、加齢に伴う低下も明らかにした。

冬季に、スギ針葉中にロドキサンチンが蓄積し、光合成速度が低下すること（2, 3），スギ針葉の窒素含量と生育環境下で測定した光合成速度との関係の傾きが他の時期に比べて低下すること（5）が示されている。しかし、針葉中の窒素含量と光合成パラメータとの関連性については明らかにされていない。

そこで本研究では、スギの針葉の窒素含量の季節変動と樹冠内変動を明らかにし、光合成パラメータとの関係を明らかにすることを目的とした。特に、上層の当年葉の冬季の光合成パラメータの低下と針葉の窒素含量との関連性の有無に着目した。

II 調査地と方法

1. 調査地と対象個体 茨城県かすみがうら市、森林総合研究所千代田苗畠（36°10'N, 140°13'E）に、樹冠観測タワー（約25 m）を設置し、樹冠葉の採取に用いた（10）。樹高約10 mのスギ成木（樹齢約19年生）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6月から翌年の4月にかけて六回実施した。サンプルには、樹冠表層から8から10 cmの位置の二次枝の切り枝（シート）を用いた。一次枝は、軸の部分の形態が明らかに異なり支持部としての性質が強く、当年生シートでも木部が太すぎてチャンバーに挿むのが難しいため、二次枝を選んだ（4）。上層では、観測タワーに囲まれた3個体から2本ずつと、観測タワーの周囲の6個体から1本ずつのシートを測定した。下層では、観測タワーに囲まれた3個体について、樹冠最下層の一年葉を2本ずつと、当年葉を1本ずつ測定した。上層は当年葉と一年葉と同じ枝系から採取したが、下層では、当年葉を生産する枝が最下層にないため、当年葉と一年葉を異なる枝から採取した。

実験室内で、人工光源（Li-6400-18, Li-cor）付きの針葉樹用チャンバー（Li-6400-22H, Li-cor）を備えた携帯型光合成蒸散測定装置を用いて測定した（Li-6400, Li-cor）。光強度 $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF, 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）との

関係から、25 °C での光合成生化学モデルの最大炭酸同化速度（V_{cmax25}）を算出した（1, 10）。後述するシートと針葉の単位投影面積あたりと、単位乾燥重量あたりの4通りに換算することができる。

3. 測定葉の性質 光合成測定に用いたシートの投影面積と乾燥重量を測定した。面積は、光合成を測定した範囲のシートの投影面積（A_S）とシートの針葉を片面に並べたときの投影面積（A_N）を測定した（10）。重量は、シート全体の重量（M_S）と針葉のみの重量（M_N）を求めた。葉の形態的指標として、シートの投影面積あたりの針葉重量（M_N/A_S）を算出した。針葉と軸部分を分けて窒素を分析した（NC-900, SUMIGRAPH）。窒素含量は、針葉の窒素濃度（N_{mass-MN}）と、シート投影面積あたりの針葉中の窒素含量（N_{area-AS}）、シート重量あたりの針葉中の窒素含量（N_{mass-MS}）で表した。なお下層の当年生シートの軸部分はサンプル量不足のため分析できなかった。

III 結果と考察

1. 針葉の窒素含量 針葉の窒素濃度（N_{mass-MN}）は、樹冠内の上層と下層間の差に比べて、葉齢間の差が顕著で、常に当年葉のほうが一年葉より高かった（図1（上））。11月以降、春にかけて窒素濃度が低下した（上層1年葉0.26%低下、下層当年葉0.37%低下）が、上層の当年葉は約0.1%の低下しか示さなかった。当年生シートの開葉後、6月の一年葉の窒素濃度は、4月の当年葉に比べて低下しており、新しく開葉する当年生シートへの窒素の転流が示唆された（6）。シートの軸部分の窒素濃度は、上層の当年生シートでは春の未成熟時に高く、8月以降は値が安定し、翌年の4月に低下した（図1（下））。一年生シートの軸部分の窒素濃度は、上層・下層とも年間を通じて変動が少なかつた。シート全体の窒素含量に占める軸部分の割合は、上層の一年葉は14から25%を占めたが、それ以外は3から4%であった。

シートの投影面積あたりの針葉重量（M_N/A_S）は、上層のほうが下層より高かった（図2（上））。当年葉の値は、開葉後上昇を続け、11月以降も2月まで上昇した。1年葉では、当年生シートの開葉後、値が低下し、生育期間中は10月まで安定した値を示した。冬季には当年葉と同様に値が上昇した。開葉時のM_N/A_S 低下に関して、同様の報告がされている（6）。

シート投影面積あたりの針葉の窒素含量（N_{area-AS}）は、上層と下層間の差が顕著であった（図2（下））。予想以上に値のばらつきが少なく、上層では10月まで葉

齢間の差が見られなかった。10月以降、当年葉の $N_{\text{area-AS}}$ が上昇し続けたのに対し、一年葉では一定値を示した。一年葉では、 $N_{\text{mass-MN}}$ の低下と M_N/A_S の増加が相殺されており、10月以降は、根から吸収された窒素は、一年葉でなく当年葉に配分されることが示唆された。

2. 針葉の窒素含量と光合成パラメータ (V_{cmax25}) の関係 シュートの投影面積あたりの針葉の窒素含量 ($N_{\text{area-AS}}$) と光合成パラメータ ($V_{\text{cmax25-AS}}$) の関係は、葉齢間・季節間で異なった(図3)。一年葉では、当年葉に比べて6月と8月の一次回帰直線の傾きが小さかった。当年葉では、6月から11月までは、 $N_{\text{area-AS}}$ が多いほど $V_{\text{cmax25-AS}}$ が高くなる関係を示した。12月から4月の間は両者の関係の傾きが低下し、特に上層の光合成パラメータの低下が顕著な2月には、有意な相関は得られなかつた。 $V_{\text{cmax25-AS}}$ の低下は、ルビスコ量の低下だけでなく、ルビスコの活性の低下を示す場合も含まれ、過剰な窒素を、不活性化した形態のルビスコとして貯蔵する場合もある(9)。樹冠上部の当年葉で冬季に高い窒素含量が維持されていたことは、翌春の開葉時に利用するために窒素を貯蔵しているという機能があることが示唆された。

シュートの乾燥重量あたりで、針葉の窒素含量($N_{\text{mass-MS}}$ (mg g^{-1}))と光合成パラメータ ($V_{\text{cmax25-MS}}$ ($\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$))の関係を確認した。上層と下層の当年葉と一年葉を含めた場合でも、年間を通じて正の相関を示したが、12月から4月には上層の当年葉の値が大きくばらついた(結果を示していない)。上層の当年葉以外で両者の関係を調べると、6月から11月の傾き(22.4 – 26.2)に比べて、冬季の傾きは低下した(18.0 – 20.6)が、冬季にも高い相関を示した(R^2 : 0.85 – 0.93)。上層の当年葉の値は、特に、2月と4月には、明らかに、その他のサンプルで求められた回帰直線より $V_{\text{cmax25-MS}}$ が低い場所に位置した。これらの結果から、冬季の光合成パラメータの低下は、面積あたりでも、重量あたりでも、針葉中の窒素含量では説明できないことが明らかになった。

IVまとめ

本研究では、スギ針葉の窒素含量の季節変動と樹冠内変動を明らかにし、光合成パラメータとの関連を示すことができた。冬季に、スギ樹冠上層の当年葉の光合成パラメータの値が下層葉と同程度もしくはより低下することは、針葉の窒素含量からは説明できなかつた。スギの成長に関するシミュレーションモデルを作成する際には、陽樹冠の当年葉の光合成パラメータにおける冬季の低下が、針葉の窒素含量に依存しないということを考慮

する必要があることが示唆された。

引用文献

- (1) BERNACCHI, C.J., SINGSAAS, E.L., PIMENTEL, C., PORTIS, A.R.JR. and LONG, S.P. (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environ.* **24** : 253-259
- (2) HAN, Q., KATAHATA, S., KAKUBARI, Y. and 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** : 609–616
- (3) HAN, Q., SHINOHARA, K., KAKUBARI, Y. and MUKAI, Y. (2003) Photoprotective role of rhodoxanthin during cold acclimation in *Cryptomeria japonica*. *Plant Cell Environ.* **26** : 715–723
- (4) KATSUNO, M. and HOZUMI, K. (1990) Estimation of leaf area at the level of branch, tree and stand in *Cryptomeria japonica*. *Ecol. Res.* **5** : 93-109
- (5) KOBAYASHI, H., INOUE, S. and GYOKUSEN, K. (2010) Spatial and temporal variations in the photosynthesis-nitrogen relationship in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) canopy. *Photosynthetica* **48** : 249-256
- (6) 小林元・田代直明 (2003) スギ樹冠における葉齢別窒素含量の季節変動. *森林立地* **45** : 99-102
- (7) 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** : 49-88
- (8) 林野庁編 (2013) 平成25年版森林・林業白書. 全林協, 東京 : 223pp
- (9) ROGERS, A. and AINTHWORTH, E.A. (2006) The response of foliar carbohydrates to elevated carbon dioxide concentration. In: *Managed Ecosystems and CO₂. Case Studies, Processes and Perspectives*. NÖRSBERGER, J., LONG, S.P., NORBY, R.J., STITT, M., HENDREY, G.R. and BLUM, H. (eds.) Springer-Verlag, Heidelberg, Germany, pp 293-308
- (10) 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 (2014) スギ樹冠葉の光合成パラメータの樹冠内・季節間変動. *関東森林研究* **3** : 103-106

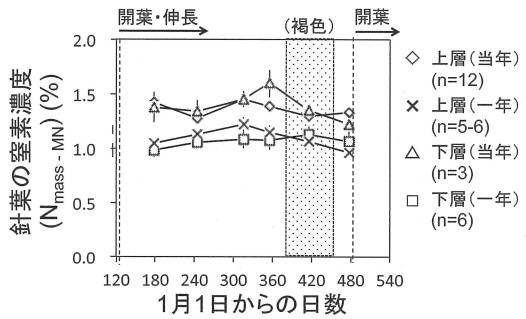


図-1. スギ樹冠シートの針葉（上）と軸部分（下）の窒素濃度の季節変化。上図棒は標準誤差

Fig.1 Seasonal change of N concentration in needles and woody parts of shoots of *Cryptomeria japonica*.

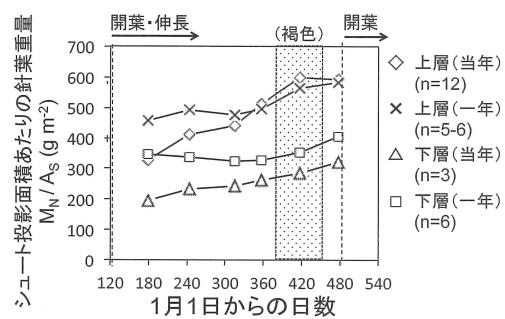


図-2. スギ樹冠シートの投影面積あたりの針葉重量（上）と窒素含量（下）の季節変化。

Fig.2 Seasonal change of needle weight and N content in needles per projected shoot area of *Cryptomeria japonica*.

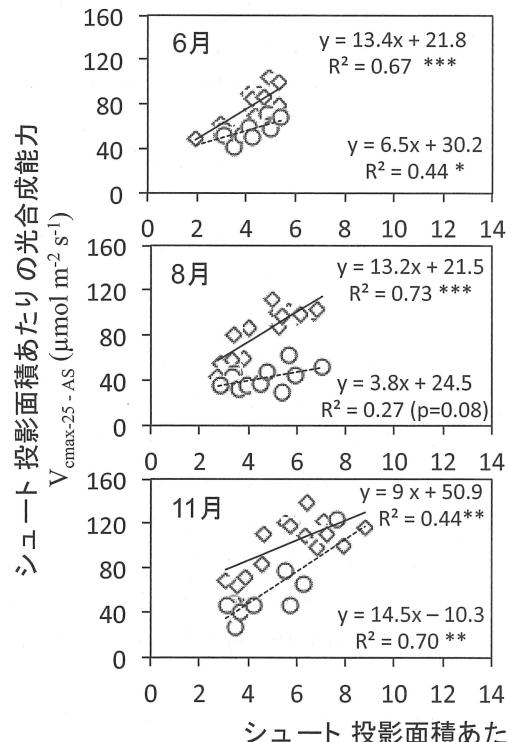
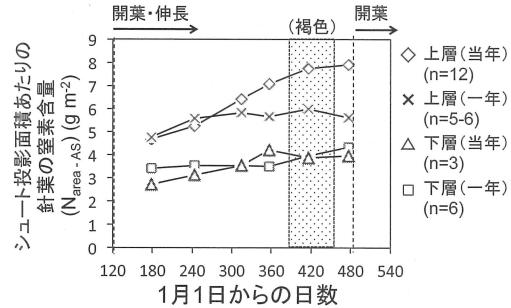
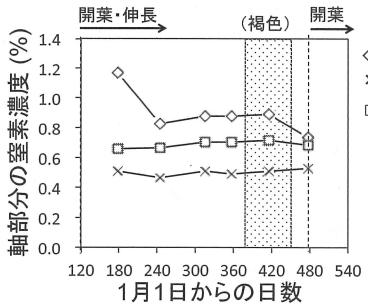


図-3. スギ樹冠針葉のシート投影面積あたりの窒素含量 ($N_{\text{area-AS}}$) と光合成能力 ($V_{\text{cmax25-AS}}$) の関係。
◇当年葉 ○一年葉； 実線（当年葉）点線（一年葉）； *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$

Fig.3 The relationships between N content in needles per projected shoot area ($N_{\text{area-AS}}$) and photosynthetic parameter ($V_{\text{cmax25-AS}}$) of *Cryptomeria japonica* crown leaves.