

スギ成木の樹冠上部の葉の水ポテンシャルと光合成・蒸散速度の季節変化

Seasonal changes in leaf water potential, photosynthetic and transpiration rates
in upper canopy needles in *Cryptomeria japonica*井上裕太*¹・北岡哲*¹・荒木眞岳*¹・田中憲蔵*¹・齊藤哲*¹Yuta INOUE*¹, Satoshi KITAOKA*¹, Masatake G. ARAKI*¹, Tanaka KENZO*¹, Satoshi SAITO*¹

*1 森林総合研究所

Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba, Ibaraki, 305-8687

要旨：本研究は、スギ成木の葉の最大光合成・蒸散速度、夜明け前と日中の水ポテンシャルの季節変化を明らかにすることを目的とした。茨城県かすみがうら市の39年生スギ林(平均胸高直径21.7 cm, 平均樹高20.8 m)に観測足場を設置し、樹冠上部の葉を対象に、光飽和時の光合成速度(A_{max})と蒸散速度(E_{max})、夜明け前と日中の水ポテンシャル、および針葉の葉面積当たりの葉重(LMA)を、2017年2月から9月まで3月を除き毎月測定した。6月の当年葉の A_{max} と E_{max} は1年葉とほぼ同等の値を示し、その後、8月まで増加した。当年葉のLMAもまた、6月から9月にかけて増加し、葉の成熟が当年葉の A_{max} や E_{max} の増加に関係していることが示唆された。2月と4月の夜明け前の水ポテンシャルは他の月よりも有意に低い値を示し、これは気温の低下、耐凍性の増加や土壌の乾燥に起因すると考えられた。対称的に、日中の水ポテンシャルは蒸散活動が低い2月に最も高い値を示し、蒸散活動が活発な8月と9月に低い値を示した。夜明け前と日中の水ポテンシャルの季節変化は蒸散による林冠葉の水分損失量や気象条件が関連していると考えられた。

キーワード：LMA, 気孔コンダクタンス, 光合成速度, スギ, 水ポテンシャル

Abstract: To clarify seasonal changes in leaf physiological traits in sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don), which is evergreen conifer, we measured leaf maximum photosynthetic (A_{max}) and transpiration rates (E_{max}), leaf water potential at predawn (Ψ_{pre}) and midday (Ψ_{mid}), and leaf mass per area (LMA). These measurements were conducted for 10 individuals in a 39-year-old sugi stand at monthly interval from February to September 2017, except for March. The A_{max} and E_{max} in 1-year-old shoots were almost constant from April to June. In June, when the current shoots had reached long enough to measure, values of A_{max} and E_{max} were similar between 1-year-old and the current shoots. Afterward, A_{max} and E_{max} in the current shoots increased until August. LMA of the current shoots also increased from June to September, implying that the maturation of the shoots relate to the increase in A_{max} and E_{max} . The Ψ_{pre} value was significantly lower in February and April than in other months, maybe due to low temperature, increasing freezing tolerance and relatively dry soil condition. In contrast, Ψ_{mid} value was the highest in February and decreased in August and September. The seasonal change in Ψ_{mid} may be related to the amount of water loss in canopy leaves which is caused by seasonality in transpiration ability and weather conditions.

Key-word: LMA, Stomatal conductance, Photosynthetic rate, sugi, Leaf water potential

I はじめに

気候変動は、無降水期間の増加など降水パターンを変化させ、土壌の乾燥を引き起こすことが予測されている(3)。スギ人工林は日本の人工林の半分近くを占め(15)、乾燥がスギの成長に影響を及ぼすことが懸念される。

土壌の乾燥は樹木の吸水に影響を及ぼし、光合成をはじめとする様々な生理機能を低下させる。乾燥が樹木に及ぼす影響を評価するには、根から葉までの水移動の駆動力の指標となる葉の水ポテンシャルやポテンシャルの

勾配を生み出す蒸散活動といった、樹木の葉の水利用特性の季節変動を明らかにする必要がある。特に、土壌の乾燥状態の指標となる夜明け前の水ポテンシャルと一日のうちで樹木が受けている最も大きい乾燥ストレスを表している日中の水ポテンシャルの季節変化を把握することで、どの時期にどの程度の強度でスギが乾燥ストレスを受けているのかを明らかにできる。しかし、一年を通じてのスギの夜明け前と日中の水ポテンシャルの測定例は幼齢木に限られ(16)、野外の成木を対象とした測定例

は限られている(2,7,8)。また、スギ成木の蒸散や光合成速度の季節変化を着葉状態で測定した例も少ない(2, 17, 18)。

日本のように気温や降水量が大きく季節変化する場合には、樹木の葉の水利用は一年を通じて大きく変動することが予測される。また、水ポテンシャルの勾配を生み出す葉の蒸散活動と水ポテンシャルは相互に影響することが知られている(19)。そのため、葉のガス交換特性と水ポテンシャルを同時に評価することで、スギの乾燥ストレスを引き起こす要因とスギがどの時期に乾燥ストレスを受けているのかを評価することができる。

本研究では、スギ成木樹冠上部の葉のガス交換と水ポテンシャル(夜明け前・日中)に加えて、葉の光合成能力に密接に関係し、葉の成熟度の指標ともなる葉面積当たりの葉重(LMA, 4,12)を毎月測定し、スギの葉の水利用特性と LMA の季節変化を明らかにすることを目的とした。

II 調査地と方法

1. 調査地と対象林分 調査は、森林総合研究所千代田苗畑(茨城県かすみがうら市, 36°10'N, 140°13'E)の約39年生のスギ人工林で行った。この林分の立木密度は2650本/ha, 平均樹高は20.8m, 平均胸高直径21.7cmであった。樹冠上部へのアクセスには、樹冠観測足場(約22m)を利用した。調査地の降水量は最寄りの柿岡の気象庁アメダス観測所の2017年2月から9月の観測値を使用した。

2. 光合成・蒸散測定 高さ約20mの樹冠上部の針葉の光飽和時の最大光合成速度(A_{max})・最大蒸散速度(E_{max})について、調査木10個体を選定し、2017年の2月から9月にかけて3月を除き毎月測定した。毎月各個体から1本のシュートを選び、人工光源(Li-6400-18A, Li-cor)付きの針葉樹チャンパー(Li-6400-22L, Li-cor)を備えた携帯型光合成蒸散測定装置(Li-6400XTR, Li-cor)を用いて、着葉状態の針葉における最大光合成・蒸散速度を測定した。測定した針葉は樹冠表層の二次枝の先端から約10cmの部位を対象とした。針葉の葉齢に関しては、本研究では2017年4月に展葉を開始した針葉を当年葉、前年の2016年に展葉を開始した針葉を1年葉と定義した。2月と4月、および5月は、1年葉を測定対象とした。当年葉は4月下旬から伸長を開始し、6月に測定可能な長さとなったため、6月には1年葉と当年葉の両方で測定を行った。7月以降は当年葉のみを対象とした。測定はチャンパー内の光強度が $1500\ \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、二酸化炭素濃度が400(ppm)の条件で行い、光合成の日中低下の影響を避けるため、午前8:00から11:30までの時間帯に測定した。また、気孔

閉鎖を避けるため、大気飽差(VPD)が1.5kPaを越えないように、チャンパー内の温度と湿度は大気気温より5°C以内の範囲で調整して測定した。測定後、シュートをスキヤナー(GT-X900, EPSON)でスキャンし、画像解析ソフト(imageJ 1.51p, National Institute of Health, Bethesda, MD, USA)を用いて、シュートの片面の投影面積を測定し、最大光合成・蒸散速度をシュートの投影面積あたりの値に換算した。

3. 夜明け前・日中の水ポテンシャル測定 高さ約20mの樹冠上部のシュートの夜明け前と日中の水ポテンシャルを、2017年の2月から9月にかけてほぼ毎月7回測定した。測定は光合成測定と同じ10個体を対象とし、各1シュートを用いた。二次枝の先から約15cmのシュートを剪定ばさみで採取し、即座に湿らせた紙を入れたプラスチック容器に密閉し、保冷剤を入れた発砲スチロール容器に入れて、苗畑敷地の実験室で、プレッシャーチャンパー(Model 600, PMS instruments, Corvallis, Ore, USA)を用いて測定した。サンプルの採取は夜明け前が4:00から6:00に、日中が12:00から14:00の時間帯に行った。日中の水ポテンシャルの測定は晴天日に行った。

4. 葉面積当たりの葉重(LMA) スギの葉は主軸の部分が木化する特徴がある。LMAの季節変化の測定では主軸の木化の影響を避けるため、光合成を測定したシュートの針葉を一枚ずつ木部から取り外し、上記の方法で葉面積を測定した。葉面積を測定した針葉は乾燥機(75°C)で48時間乾燥させた後、乾燥重量を測定しLMAを計算した。

5. 統計解析 一元配置分散分析を用いて、最大光合成・蒸散速度の測定月と葉齢間の比較を行い、夜明け前・日中の水ポテンシャルについては、測定月間の差を比較した。有意差が認められた場合はTukey-Kramerの方法を用いて多重比較検定を行った。全ての解析はR version 3.4.0(The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria)を用いて行った。

III 結果と考察

1. LMAの季節変化 針葉の葉の成熟度の指標であるLMAは4月の1年葉で最も高かった(図-1A)。1年葉に比べると当年葉はLMAは低く、6月時点では4月の1年葉の6割程度の値であった(図-1A)。このことから、4から5月にかけて伸びた針葉が少なくとも測定した9月までの150日以上をかけて徐々に成熟し、さらに一年以上LMAが増加すると予測された。日本の温帯の常緑広葉樹がほぼ80日以内にLMAが安定し成熟するのに比べ(11)、スギはかなり成熟に時間がかかると考え

られる。一方、ヨーロッパアカマツとヒノキではLMAが最大になるのは、それぞれ展葉から180と270日程度で、常緑針葉樹の葉の成熟には時間がかかると考えられた(1, 20)。

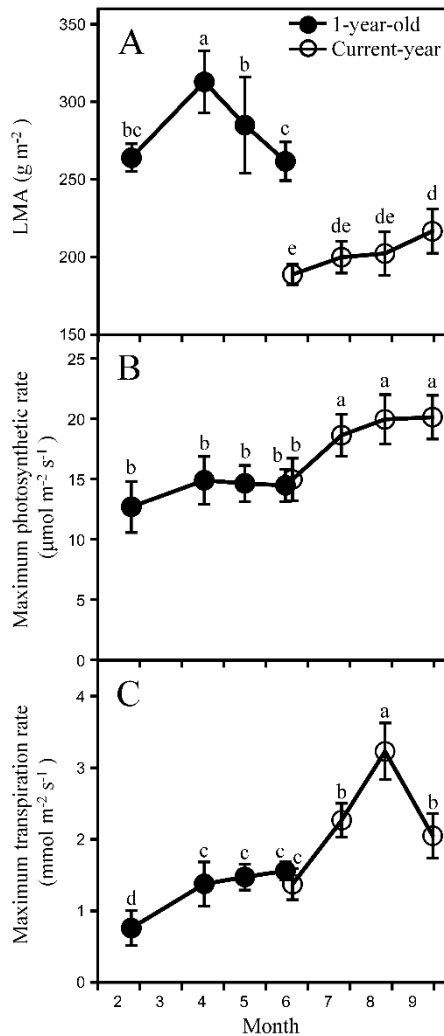


図-1. LMA(A), 最大光合成(B), 蒸散速度(C)の季節変化 Fig.1 Seasonal changes in LMA (A), maximum photosynthetic (B) and transpiration (C) rates. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

2. 最大光合成・蒸散速度の季節変化 当年葉のスギ成木の最大光合成・蒸散速度には明瞭な季節変化が見られた。当年葉の最大光合成速度は当年葉のLMAの増加とよく似た傾向を示した。一方、当年葉の最大蒸散速度は8月に最大値を示し、9月には減少した。気温の低い2月は、最大光合成・蒸散速度ともに最も低い値を示した(図-1 B, C)。最大光合成と蒸散速度は4月から上昇を始め、8月の平均値は、2月と比較するとそれぞれ1.6倍と4.2倍に達した(図-1 B, C)。9月の最大光合成速度は、針葉の重量ベースで表すと57.8 (nmol g⁻¹ s⁻¹)であり、これまで報

告されているスギ成木の夏の光合成速度の値、30~73 nmol g⁻¹ s⁻¹(6, 17, 18)の範囲内にあった。また、光合成・蒸散速度が冬に低く、夏から秋に増加する傾向はスギを含む多くの温帯性の針葉樹で観察されている(5, 6, 17, 18, 20)。

3. 夜明け前・日中の水ポテンシャルの季節変化 スギの葉の水ポテンシャルは気温や降水といった環境条件と葉の最大蒸散速度の影響を受けた。2月および4月の夜明け前の水ポテンシャルは、5月から9月の期間と比較して有意に低い値を示した(図-2)。これは、気温の低下に伴う根の通水抵抗の増大(13)による吸水能力の低下、浸透調節による耐凍性の増加(2, 10)や冬期の土壌の乾燥が関係している可能性がある。蒸散活動が増加する5月以降は高い水ポテンシャルを維持する傾向にあったが、6月には、夜明け前の水ポテンシャルが有意に低下した(図-2)。この低下は、測定日前に日降水量が5 mm未満の日が19日間続いたことによる土壌の乾燥が影響したと考えられた(図-2)。

夜明け前の水ポテンシャルとは逆に、日中の水ポテンシャルは蒸散活動が最も低い2月に最も高くなった(図-2)。その後、蒸散活動が盛んになるにつれて日中の水ポテンシャルは低下し、蒸散活動が最も高い8月に最も低くなった(図-2)。スギ成木の葉の乾燥耐性の指標である原形質分離時の水ポテンシャルは冬と比較すると春から夏に高いことが報告されている(9)。つまり蒸散活動が高く、冬期ほど葉の耐乾性が高くない夏期に、スギが乾燥ストレスを受けやすくなることが考えられた。実際に、小河(14)はスギの干害発生を目安として、無降水期間が春・夏期で30日以上、冬期で40日以上と報告しており、スギの生理特性の季節変化が春・夏期と冬期の干害発生までに要する日数の違いを生み出していると考えられる。佐藤ら(16)はスギ幼木(樹高約3 m)で、本研究とよく似た水ポテンシャルの季節変化を報告しており、スギの水ポテンシャルの季節変化の傾向は成木と幼木で似ている可能性が考えられた。

以上から、スギの葉の水ポテンシャルは気温や降水といった気象条件に加え、蒸散速度に大きく影響されることが明らかになった。今後は、ガス交換特性、葉の水ポテンシャルに加え、耐乾性の指標となる葉の原形質分離時の水ポテンシャルの通年測定を行うことで、より詳細なスギの耐乾性評価が可能になると思われる。

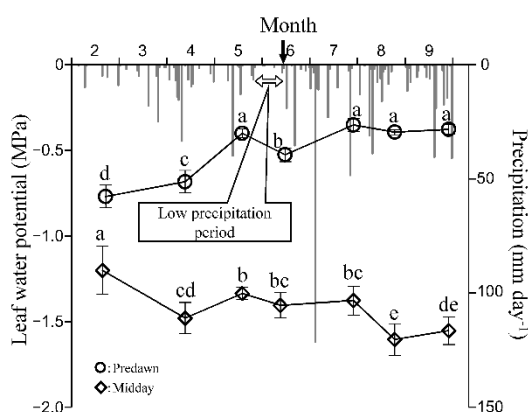


図-2. 降水量と葉の水ポテンシャルの季節変化. 白抜き両矢印と黒色矢印はそれぞれ6月の測定前の少雨期間と夜明け前の水ポテンシャルの測定日を示す。

Fig.2 Seasonal changes in leaf water potential (predawn and midday) and precipitation. Arrows indicate low precipitation period (white blank) and measurement day for predawn leaf water potential (black). Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

謝辞: 本研究は、農林水産省委託プロジェクト研究「農林水産分野における気候変動対応のための研究開発」の支援を受けた。光合成測定では、森林総合研究所の飛田博順博士、宮澤真一博士にご協力頂いた。厚くお礼を申し上げる。

引用文献

- (1) ARAKI, M.G. et al. (2017) Vertical and seasonal variations in temperature responses of leaf respiration in a *Chamaecyparis obtusa* canopy. *Tree Physiol.* **37**: 1269-1284
- (2) 波羅仁ら (1998) スギとタイワンスギの低温にともなう水分生理的变化. *東大演報* **99**: 111-123
- (3) 環境省 (2014) 日本国内における気候変動による影響評価のための気候変動予測について, <http://www.env.go.jp/press/files/jp/24576.pdf>
- (4) KENZO, T. et al. (2015) Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia* **177**: 191-202
- (5) KENZO, T. et al. (2018) Seasonal changes in photosynthesis and starch content in Japanese fir (*Abies firma* Siebold et Zucc.) saplings under different levels of irradiance. *Trees*, (in press) DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1640-5>
- (6) KOBAYASHI, H. et al. (2010) Spatial and temporal variations in the photosynthesis-nitrogen relationship in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) canopy.

Photosynthetica **48**: 249-256

(7) 松本陽介ら (1992) スギの水分生理特性と関東平野における近年の気候変動—樹木の衰退現象に関連して—, *森林立地* **34**: 2-13

(8) MATSUZAKI, J. et al. (2005) Shoots grafted into the upper crowns of tall Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) show foliar gas exchange characteristics similar to those of intact shoots. *Trees* **19**: 198-203

(9) 丸山温ら (1996) スギ樹冠上部と下部の葉の水分特性と形態的特徴. *日林誌* **78**: 427-432

(10) 丸山温ら (1988) 初冬におけるスギ耐凍性選抜木の葉の水分特性. *日林誌* **70**: 518-524

(11) MIYAZAWA, S. I. et al. (1998) Slow leaf development of evergreen broad-leaved tree species in Japanese warm temperate forests. *Ann. Bot.* **82**: 859-869

(12) NIINEMETS, Ü. (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* **82**: 453-469

(13) NORISADA, M. et al. (2005) Root temperature drives winter acclimation of shoot water relations in *Cryptomeria japonica* seedlings. *Tree Physiol.* **25**: 1447-1455

(14) 小河誠司 (1996) 九州地方におけるスギ・ヒノキの乾燥被害(干害). *森林防疫* **45**: 2-9

(15) 林野庁 (2016) 平成28年度森林及び林業の動向. 林野庁, 東京, 236pp

(16) 佐藤明 (1977) スギ幼齢木の木部圧ポテンシャルの日経過と季節変化. *日林誌* **59**: 293-297

(17) 重永英年 (2009) 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

(18) 丹下健 (1995) スギ造林木の成長に関する生態生理学的研究. *東大演報* **93**: 65-145

(19) TYREE, M. T., ZIMMERMANN, M. H. (2012) 植物の木部構造と水移動様式. シュプリンガー・ジャパン, 東京, 283pp

(20) WYKA, T. P. et al. (2016) Seasonal dynamics of nitrogen level and gas exchange in different cohorts of Scots pine needles: a conflict between nitrogen mobilization and photosynthesis? *Eur. For. Res.* **135**: 483-493