

太平洋側の温暖な低地に生育するブナの光合成および蒸散速度の測定

矢ヶ崎真衣¹・小坂泉¹・大庭流維²・中井涼介¹・瀧澤英紀¹・阿部和時¹

1 日本大学生物資源科学部

2 日本大学大学院生物資源科学研究科

要旨：太平洋側の温暖な低地に生育するブナの光合成および蒸散の特性を明らかにするため、神奈川県藤沢市に位置する日本大学藤沢演習林において、2021年6月から10月にかけて個葉のガス交換の測定を実施した。その結果、6月から10月に測定された光合成速度(A)、蒸散速度(E)および気孔コンダクタンス(g_s)のピークは午前中にみられ、7月に測定された A 、 E および g_s は、他の測定日のものに比べ高かった。光合成有効放射量が $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の場合、 g_s の増加により A は上昇する傾向がみられたが、7月における g_s に対する A の比は、9月と10月のものに比べ高かった。葉面飽差の増加に伴い A の低下がみられたが、その程度は6月から8月では大きく、9月と10月では小さくなる傾向が示された。

キーワード：光合成、ガス交換、気孔コンダクタンス、葉面飽差、ブナ

Measurements of transpiration and photosynthetic net assimilation rate of *Fagus crenata* at a low elevation in the temperate region on the Pacific Ocean side, JapanMai YAGASAKI¹, Izumi KOSAKA¹, Rui OBA², Ryosuke NAKAI¹, Hideki TAKIZAWA¹, Kazutoki ABE¹

1 College of Bioresource Sciences, Nihon University

2 Graduate school of Bioresource Sciences, Nihon University

Abstract: We investigated the transpiration rate (E) and photosynthetic net assimilation rate (A) of *Fagus crenata* at a low elevation (40 m a.s.l.) in the temperate region on the Pacific Ocean side. Field measurements were taken during June–October 2021 at Nihon University Forest (Fujisawa, Kanagawa Prefecture, Japan). The maximum values of A , E , and stomatal conductance (g_s) were greater in July than in the other months. A increased with increasing g_s under high photosynthetically active radiation (PAR ; $\geq 1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and the ratio of A to g_s in July was greater than in September and October. A decreased with the increase in the leaf-to-air vapor pressure deficit (VPD_L), and the decrease of A with VPD_L in June–August was higher than that in September and October.

Key-word: photosynthetic, gas exchange, stomatal conductance, leaf-to-air water vapor deficit, *Fagus crenata*

I はじめに

日本の冷温帯を代表する樹種の1つであるブナは、現在、鹿児島から北海道南部まで広く分布している。吉良(4)によれば、日本のブナの分布は、暖かさの指数(WI; Warmth Index)と密接な関係にあり、その分布下限となるWI値は82.3となり、暖温帯と冷温帯の境界を示すWI値85と概ね一致することを示している。ハ木橋ら(7)は、気象庁の3次メッシュの気候値を用いて、全国範囲でブナ林の分布を統計的に解析した結果、WI値が73.95以上になる地域では、その分布が制限されることを報告している。しかしながら、原(2)は、WI値が105となる関東平野北部の内陸に位置する八溝山地中部において、例外的にブナ林が存在していることを報告している。

本研究の調査地は、神奈川県南部に位置する日本大学藤沢演習林である。この演習林から最も近くに位置するAMeDAS観測所(辻堂)の気象データより求められた2001年~2020年のWIの平均値は135となり、本調査地は暖温帯の気候区に属するが、調査地では植栽されたブナ(*Fagus crenata*)が生育している。松井ら(5)によると、本州の低標高域に分布しているブナ林は、温暖化の影響により大幅に減少する予測が報告されている。このため、ブナ林の分布適域から外れる暖温帯の低標高域に生育するブナの生理的な環境応答特性を明らかにしたうえで、既に報告されているブナ林の分布適域のもの(例えば、3, 8)と比較できれば、今後のブナ林の動態や分布に関する予測モデルを構築する際に、その精度向上に寄与すると

考えられる。

そこで本研究では、温暖化に対して脆弱なブナの生理的な環境応答特性を実証的に評価することを念頭におき、太平洋側の温暖な低地に生育するブナの光合成速度および蒸散速度のモニタリングを開始した。本稿では、今年度初めて計測された光合成速度および蒸散速度について、これらの変動に影響を与える気孔コンダクタンスや気象環境との関係について報告する。

II 材料と方法

1. 調査地 観測地は神奈川県藤沢市に位置する日本大学藤沢演習林(35°22'42"N, 139°28'08"E, 標高 40 m)である。藤沢演習林から直線距離で約 6.5 km 南方向に位置する辻堂 AMeDAS (35°19'12"N, 139°27'00"E, 標高 5 m)の気象データを用いて求められた過去 20 年間(2001 年～2020 年)の年平均気温および年平均降水量は、それぞれ

16.7 °C および 1,460 mm であり、降水量は夏季に多く、冬季に少ない特徴を示す太平洋岸気候に属する。

2. 測定方法 測定対象木は、2 階建ての施設である森林科学研究センターの玄関付近に植栽された樹齢 43 年、樹高 9.7 m、胸高直径 27.1 cm の単木のブナ(*F. crenata*)である。個葉上の光合成および蒸散速度の測定は、携帯型光合成蒸散測定装置(LI-6400, LI-COR)を用いて、地上から 6 m 付近の東側、南側および西側の樹冠部において、それぞれ 3 枚ずつ計 9 枚を対象とし、対象木に隣接する施設の屋上で行われた。計測に用いた葉に関しては、日当たりのよい枝の先端部のもので、概ね同じ大きさものを選定し、チャンバーを挟む箇所に目印を付けて、毎回同じ箇所で測定を行った。測定実施日は、2021 年 6 月 11 日、7 月 12 日、7 月 22 日、8 月 11 日、9 月 21 日および 10 月 4 日であり、9 時から日の入りまで 1 時間に 1 回の頻度で行った。これらの測定については、自然光下

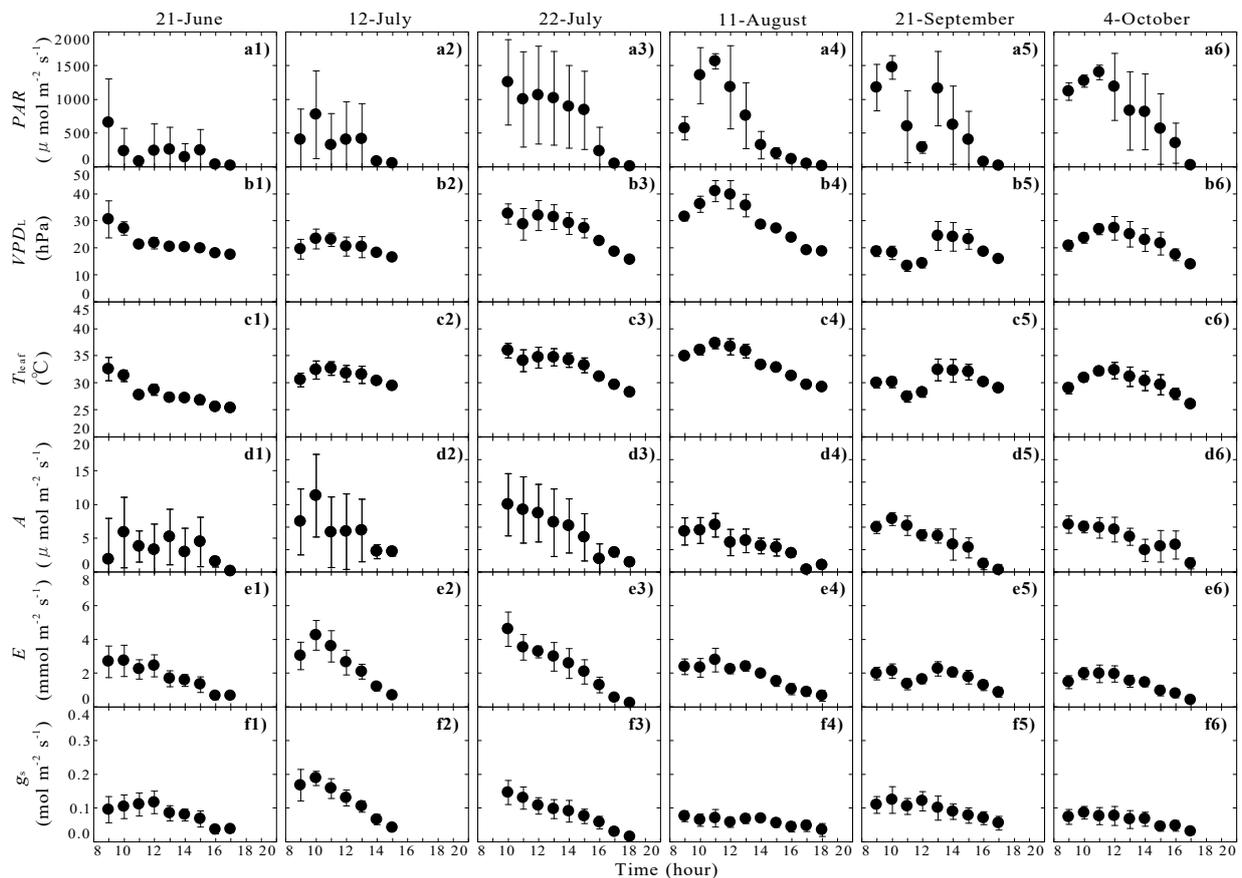


図-1. 2021 年 6 月から 10 月における a) 光合成有効放射量(PAR), b) 葉面飽差(VPD_L), c) 葉温(T_{leaf}), d) 光合成速度(A), e) 蒸散速度(E) および f) 気孔コンダクタンス(g_s)の日変化

Fig. 1 Diurnal changes in (a) photosynthetically active radiation (PAR), (b) leaf-to-air water vapor deficit (VPD_L), (c) leaf temperature (T_{leaf}), (d) photosynthetic net assimilation rate (A), (e) transpiration rate (E), and (f) stomatal conductance of water vapor (g_s) during June–October 2021. Error bars indicate the standard deviation.

で現場の空気を与え、非破壊で実施した。但し、測定中の葉が枝から取れた場合は、その近傍の葉を測定対象とした。この装置で計測される項目は、光合成有効放射量 (PAR)、葉温に対する飽和水蒸気圧から水蒸気圧の差である葉面飽差 (VPD_L)、葉温 (T_{leaf})、光合成速度 (A)、蒸散速度 (E) および気孔コンダクタンス (g_s) である。

クロロフィル濃度の季節変動を表す指標となる SPAD 値を (6)、個葉上の光合成速度を計測した 9 枚の葉を対象に、それぞれの先端部・中央部・下部の 3 箇所を葉緑素計 (SPAD-502, Minolta) で測定した。対象木直下の深度 0 ~ 5 cm の平均土壌含水率を土壌水分計 (SM150, Delta-T) で測定した。これらの測定は 2021 年 7 月 22 日以降で行われた。7 月 22 日以降の測定日における表層の土壌含水率は、 $0.1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ 前後で乾燥した状態であった。

III 結果と考察

1. 各測定項目の日変化 図-1 は、左列側から 2021 年 1) 6 月 11 日, 2) 7 月 12 日, 3) 7 月 22 日, 4) 8 月 11 日, 5) 9 月 21 日および 6) 10 月 4 日に測定された a) PAR , b) VPD_L , c) T_{leaf} , d) A , e) E および f) g_s の日変化を示す。図中の黒点は、9 枚の葉をチャンバーで挟んだ際に測定された各測定項目の平均値を示し、エラーバーはそれらの標準偏差を示す。図-1 a), b) および c) で示された PAR , VPD_L および T_{leaf} の日変化については、正午付近から夕方にかけて低下する傾向がみられた。測定期間において PAR , VPD_L および T_{leaf} の最大値は、8 月 11 日でみられた。 PAR が比較的高い場合、7 月 22 日および 8 月 11 日の VPD_L は 30 hPa 以上となり、比較的乾燥した状態であった。

図-1 d), e) および f) で示された A , E および g_s については、午前中にピークをもち、日中から日没にかけて低下する傾向がみられた。7 月 12 日および 7 月 22 日に測定された A , E および g_s は、他の測定日のものに比べ高くなり、それらの標準偏差もやや大きかった。8 月以降の A , E および g_s については、日変化の変動幅および標準偏差は比較的小さかった。

既往研究における日本のブナの年最大光合成速度は、福島県勿来試験地(標高 700 m)に生育する樹齢 100 年以上の樹高 15 m の樹冠で $11.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (8) であると報告されている。本試験地で得られた最大の A は 7 月 12 日 10 時に測定された $11.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、日本の冷温帯のものと概ね同程度であった。新潟県苗場山西斜面(標高 550 m)に生育する樹齢 150 年以上の樹高 30 m のブナ樹冠において 8 月の晴天日に得られた A は、9 時に最大値 ($13.14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) を示した後、日中にその値の約

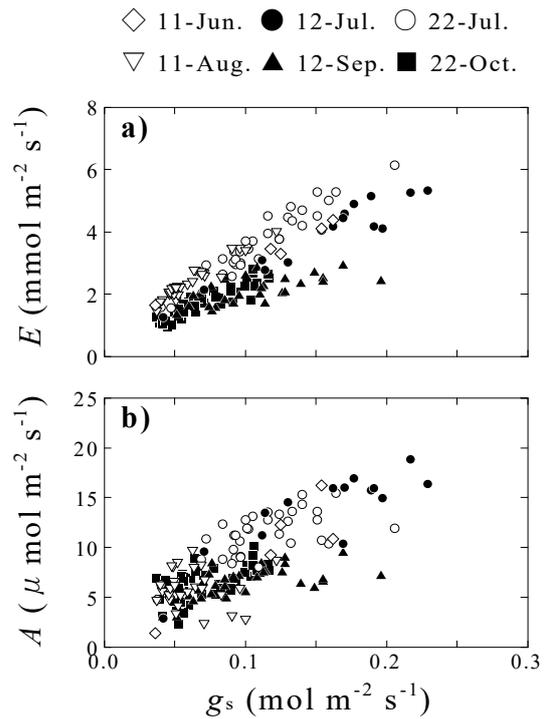


図-2. 気孔コンダクタンス (g_s) と a) 蒸散速度 (E) および b) 光合成速度 (A) の関係

Fig. 2 Relationship between stomatal conductance of water vapor (g_s) and the (a) transpiration rate (E) and (b) photosynthetic net assimilation rate (A) under light-saturated conditions ($PAR \geq 1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) during June–October 2021.

60%も低下する結果が報告されているが(3)、本試験地の8月における A の観測結果では、そのような変化はみられなかった。

2. g_s と E および A の関係 図-2 は、 PAR を $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以上の条件に限定した g_s と a) E および b) A の関係を示す。図中の凡例は、測定日によって記号と色を変えて示す。図-2 a) では、全ての測定日において、 g_s の増加に伴い E は上昇する傾向がみられた。 VPD_L が比較的高い測定日 (7 月 22 日と 8 月 11 日) における g_s の増加に対する E の上昇の程度は、 VPD_L が低い測定日 (7 月 12 日, 9 月 21 日および 10 月 4 日) のものに比べてやや高かった。

図-2 b) における g_s と A の関係について、図-2 a) で示された g_s と E の関係に比べるとばらつきが大きいものの、 g_s の増加に伴い A は上昇する傾向がみられた。7 月における g_s の増加に対する A の上昇の程度は、9 月と 10 月のものに比べ高くなる傾向がみられた。 g_s に対する A の比 (A/g_s) は水利用効率 ($iWUE$; intrinsic Water Use Efficiency) を表すため(例えば, 1), 本試験地のブナの $iWUE$ は 9

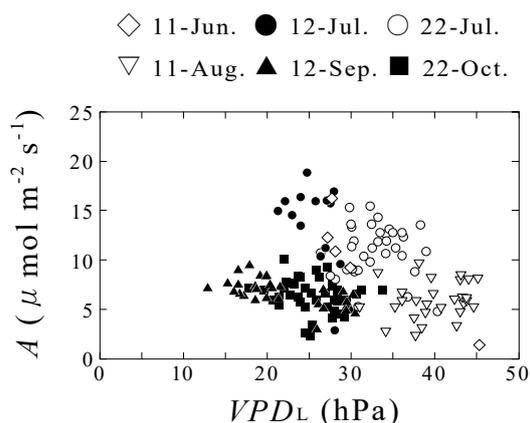


図-3. 葉面飽差(VPD_L)と光合成速度(A)の関係
 Fig. 3 Relationship between photosynthetic net assimilation rate (A) and the leaf-to-air vapor pressure deficit (VPD_L) under light-saturated conditions ($PAR \geq 1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) during June–October 2021.

月と10月より7月で高かったと考えられる。

既往研究では、苗場山のブナにおける8月の飽和光下 ($PAR > 700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)の*i*WUEは $32.1 \mu\text{mol mol}^{-1}$ となるが(3)、図-2b)で示された6月から8月の g_s と A のデータを線形近似して求めた*i*WUEは $67.8 \mu\text{mol mol}^{-1}$ となり ($y = 67.8x + 2.7, R^2 = 0.68$)、暖温帯で生育した本試験地のブナの*i*WUEは冷温帯のものに比べて高かった。

3. VPD_L と A の関係 図-3は、 PAR を $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の条件に限定した VPD_L と A の関係を示す。 VPD_L の増加により、 A は低下する傾向がみられるが、その傾向は季節により明瞭な違いがみられた。つまり、 VPD_L の増加に対する A の減少の程度は、6月から8月では大きく、9月および10月では小さかった。このことは、光強度が十分である場合、 VPD_L に対する光合成の感度は、季節により異なることを示唆している。

苗場山のブナでは、飽和光下($PAR > 700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)で VPD_L が10 hPaから30 hPaへ増加すると、 A は $14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ から $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ へ低下する関係を図示している(3)。この関係を図-3に示すと、本試験地で得られた6月、7月および8月のデータを左側へ10 hPa程度シフトしたものと概ね一致する。このことは、冷温帯である苗場山に比べ、暖温帯である本試験地では高温で極端に高い VPD_L になる頻度が多くなり、本試験地で生育したブナが高 VPD_L 下でも高い水利用効率を得られるように順化したかもしれないが、今後もデータ(特に夏季のデータ)を蓄積して検証する必要があると考えている。

図-4は、7月22日から10月4日で計測されたSPAD値の季節変化を示す。縦棒は9枚の葉のSPAD値を平均

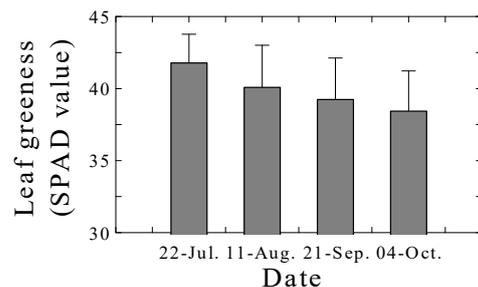


図-4. 対象木の SPAD 値の季節変化
 Fig. 4 Seasonal change of average SPAD value of leaves of the investigated tree. Error bars indicate the standard deviation.

したものを示し、エラーバーは標準偏差を示す。図-4において、SPAD値は7月から10月にかけて緩やかに低下する傾向がみられた。夏季から秋季にかけて葉内におけるクロロフィル濃度の減少が、*i*WUEや VPD_L に対する光合成の感度に影響を与えた要因の一つだと考えられる。

引用文献

- (1) Grossiord C, Buckley TN, Cernusak LA, Novick KA, Poulter B, Siegwolf RTW, Sperry JS, McDowell NG (2020) Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytol* 226: 1550-1566
- (2) 原正利 (2006) 東日本太平洋側におけるブナの分布とその下限を規定する要因について. *植生学会誌* 23(1): 1-12
- (3) Iio A, Fukasawa H, Nose Y, Kakubari Y (2004) Stomatal closure induced by high vapor pressure deficit limited midday photosynthesis at the canopy top of *Fagus crenata* Blume on Naeba mountain in Japan. *Trees* 18: 510-517
- (4) 吉良竜夫 (1976) 生態学講座2 陸上生態系—概論—. 共立出版, 東京, 166pp
- (5) 松井哲哉・田中信行・八木橋勉・小南裕志・津山幾太郎・高橋潔 (2009) 温暖化にともなうブナ林の適域の変化予測と影響評価. *地球環境* 14(2): 165-174
- (6) 松尾奈緒子・小杉緑子 (2002) 暖温帯性広葉樹における個葉のガス交換制御の季節変化について. *日緑工誌* 28(1): 14-19
- (7) 八木橋勉・松井哲哉・中谷友樹・埴田宏・田中信行 (2003) ブナ林とミズナラ林の分布域の気候条件による分類. *日生態誌* 53(2): 85-94
- (8) Uemura A, Ishida A, Tobias DJ, Koike N, Matsumoto Y (2004) Linkage between seasonal gas exchange and hydraulic acclimation in the top canopy leaves of *Fagus* trees in a mesic forest in Japan. *Trees* 18: 452-459