

アカマツほか針葉樹メバエの光合成・呼吸速度

Photosynthesis and Respiration Rates in Current Year Seedlings of *Pinus densiflora* and Several Conifer Species Shortly after Seed Germination

根岸 賢一郎*

Ken'itiroo NEGISI*

I はじめに

江戸時代にいわれた「沢スギ、中腹ヒノキ、尾根マツ」¹⁾は、山地斜面上の各位置の立地条件と、3樹種の生態生理的特性の関係を、あらわしたものである。筆者はかつて、1年生苗を対象に、主としてCO₂代謝の面から3樹種の、こうした生態生理的特性を比較検討した^{5,6)}。

その後、種子から発芽してまもない当年生苗、いわゆるメバエについて、同様な比較を計画した。メバエは根があさく、地上部のクチクラ層の発達が不充分である。そのうえ、環境条件の変化がはげしい地表面ちかくに生育するので、1年生苗とはちがった、生態生理的特性をしめすことも考えられる。

こうした目的のメバエでの計測を1971年にはじめたが、以後いろいろな事情で中断しており、いまのところ計測再開の予定がない。当時えた結果は、光合成能力、単位呼吸速度および、温度と光合成速度の関係を中心とした予備実験的なものであるが、一資料として報告する。

計測は東京大学農学部附属演習林田無試験地でおこなった。ご協力をいただいた試験地のみなさまに、心からお礼申しあげます。

II 材料と方法

主としてアカマツのメバエを試料にした。発芽してまもない、子葉にまだ外種皮と胚乳（雌性配偶体）ののこりがついている段階から、上胚軸がのびて初生葉が10枚ほどみとめられる段

*東京大学農学部千葉演習林

University Forest in Chiba, Faculty of Agriculture, University of Tokyo.

階までのメバエについて、みかけの光合成速度、暗呼吸速度をしらべた。

1971年3月に直径3cm、高さ4cmの茶褐色ガラス管びんに、水道水で十分に湿らせた石英砂をつめ、各びんに1個体あて発芽種子をうめこんだ。これをガラス室におき、自然光のもとで生育させた。ときどき水道水または栄養液¹⁴⁾を補給して、培地の水分がほぼ野外容水量にたもたれるようにした。このような砂耕のメバエを生長にしたがって試料とし、IRGA 実験棟内の人工条件下で計測した。

光合成・呼吸の計測は、open system の通気法によった。同化箱の入口と出口の空気のCO₂濃度をIRGA（東芝ベックマン製、Plantass-3D, 315A differential type, CO₂ 300±50ppm）で計測し、CO₂濃度差と通気速度から光合成・呼吸速度を計算した。通気速度は100~300cc/分で、光合成によるCO₂濃度の低下が30ppmをこえないようにした。

同化箱は直径8cm、長さ20cmの無色透明ガラス円筒で、両端に空気の出入口をそなえたゴム栓をはめた。この円筒を深さ20cmの水槽にしずめ、水槽内の水温をかえることで、同化箱内の気温を調節した。気温の計測はCu-Constantan熱電対によった。

同化箱は水槽底部によこたえて固定されており、水槽上部から光をあてた。光源には東芝陽光ランプ（D400, 300V, 400W）をもちいた。照度は同化箱内にセンサーをいれ、東芝照度計（SPI-5）で計測した。

光合成・呼吸の計測は、つぎの順序ですすめた。アカマツメバエを砂耕管びんのまま同化箱にいれ、気温20°C、照度40~50klxのもとで、光合成速度の計測を安定した値がえられるまで続ける。ついで20°C暗黒下で暗呼吸速度をもとめる。あとで述べるように、20°Cは光合成のほぼ最適温度であり、40~50klxは図-1のように光飽和に十分な明るさといえる。したがって、ここでえられた光合成速度は、いわゆる光合成能力¹⁵⁾とみなすことができる。

温度と光合成速度の関係についての計測は、低い温度からはじめて、順次高い温度にうつった。そのさい標準として20°Cでの計測をふくめた。

材料として上記の砂耕ナエのほか、苗畑でふつうに生育したメバエも比較としてもちいた。田無試験地第1苗畑のまきつけ床からメバエをほりあげ、地下部を水につけてあらった。これを水をいれた管びんにうつし、砂耕ナエのばあ

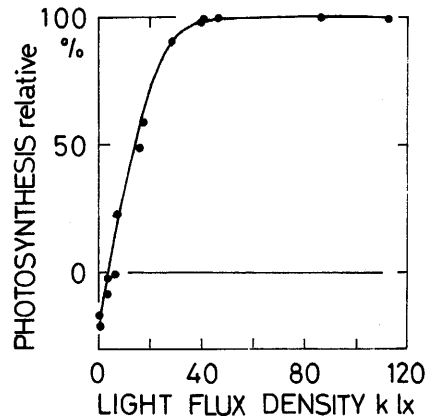


図-1 アカマツメバエの光一光合成曲線

Fig. 1 Light dependence curve of apparent photosynthesis in seedlings of *Pinus densiflora* shortly after seed germination

表一 1 しらべた樹種と試料数

Table 1 Species and number of seedlings measured

樹種	Species	試料数 Number of seedlings		
		砂耕 Sand cultured	苗畑育成 Nursery grown	計 Total
アカマツ	<i>Pinus densiflora</i>	28	5	33
クロマツ	<i>Pinus thunbergii</i>	0	2	2
スギ	<i>Cryptomeria japonica</i>	5	6	11
ヒノキ	<i>Chamaecyparis obtusa</i>	8	2	10
カラマツ	<i>Larix kaempferi</i>	8	4	12
トドマツ	<i>Abies sachalinensis</i>	0	3	3

いと同じように、光合成、呼吸速度を計測した。

しらべた樹種は表一1のようにアカマツが主であるが、ほかに針葉樹5樹種をとりあげた。このうちスギ、ヒノキ、カラマツについては10個体程度をしらべたが、クロマツ、トドマツは、それぞれ2または3個体につき1回ずつの計測にすぎない。

計測は1971年3月24日から同年7月15日までの期間の43日間におこなった。同一個体についての1回の計測は、温度と光合成速度の関係をもとめるばあいでも、人工光源の点灯後10時間以内におえた。

光合成速度の計測は、時間的に安定した値がえられるまで同一条件で継続した。しかし、値が8時間以上も下降あるいは上昇を続け、安定しないばあいがあった。こうしたことは、アカマツよりもスギ、ヒノキ、カラマツの発芽後まもないメバエでみられ、20°Cより高温のばあいは下降、低温のばあいは上昇を続ける傾向がみられた。安定しないばあいの値は、結果から除外した。

計測をおえた試料は、根、胚軸、上胚軸+子葉(+初生葉)にわけた。これを95°Cで24時間乾燥し、乾重量をもとめた。

III 結果と検討

1 生育にともなう光合成能力と暗呼吸速度の変化

アカマツのメバエの光合成能力と暗呼吸速度が、生育の進行にともなって、どのようにかわるかを図一2にしめす。生育の時間的進行には個体差が大きいため、ここではメバエの生育の尺度として上胚軸長をとった。

図で上胚軸長0は、子葉のさきに外種皮と胚乳ののこりがまだついている段階である。子葉

はひらきかかっている、暗呼吸速度とみかけの光合成速度の比較は、すでに光合成がはじまっていることをしめしている。

この段階のみかけの光合成速度がマイナスあるいは0にちかいは、光合成速度が小さいだけでなく、呼吸速度が大きいためである。クロマツの種子で、発芽にともなう貯蔵物質質量の変化をしらべた結果によれば、胚乳の貯蔵物質を利用しての胚の生長は、発芽後、日とともに急速にさかんとなる¹⁾。この報告での上胚軸長0の段階は、こうした生長のさかんな時期に相当し、したがって呼吸速度も大きいと考えられる。

子葉の展開、上胚軸の伸長とともに光合成能力は、いちじるしく上昇する。上胚軸長1~5mm、子葉から外種皮がとれてからの数週間は、もっとも光合成能力が高い。その後、光合成能力はしだいに低下し、1年生苗での値⁵⁾にむかうと思われる。いっぽう暗呼吸速度は子葉の展開後、急速に低下するが、光合成能力が最高に達するころからあとは、あまりかわらなくなる。

アカマツ以外の樹種については、試料数が少なく、カラマツ以外は子葉の展開前後の計測を欠く。図-3のように光合成能力、暗呼吸速度の生育にともなう変化は、カラマツではアカマツと似たものと考えられる。いずれの樹種もアカマツにくらべて光合成能力は低い。試料数は少ないが、アカマツと近縁のクロマツの光合成能力が低いのは、重量あたりの比較のためであろうか。

樹木でも子葉の光合成能力は尋常葉

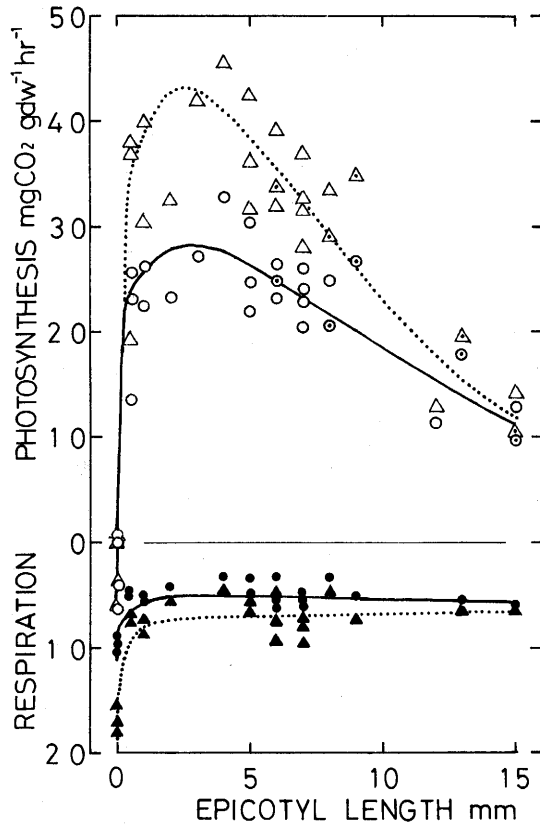


図-2 アカマツメバエの光合成能力、暗呼吸速度の生育にともなう変化

Fig. 2 Changes in photosynthetic capacity and dark respiration rate with growth in seedlings of *Pinus densiflora* shortly after seed germination

Apparent photosynthesis rates per g dry weight of cotyledons and cataphylls (white triangles and dotted line) and per g dry weight of entire top (white circles and solid line). Dark respiration rates per g dry weight of cotyledons and cataphylls (black triangles and dotted line) and per g dry weight of entire top (black circles and solid line). Symbols with dots are the rates of nursery grown seedlings.

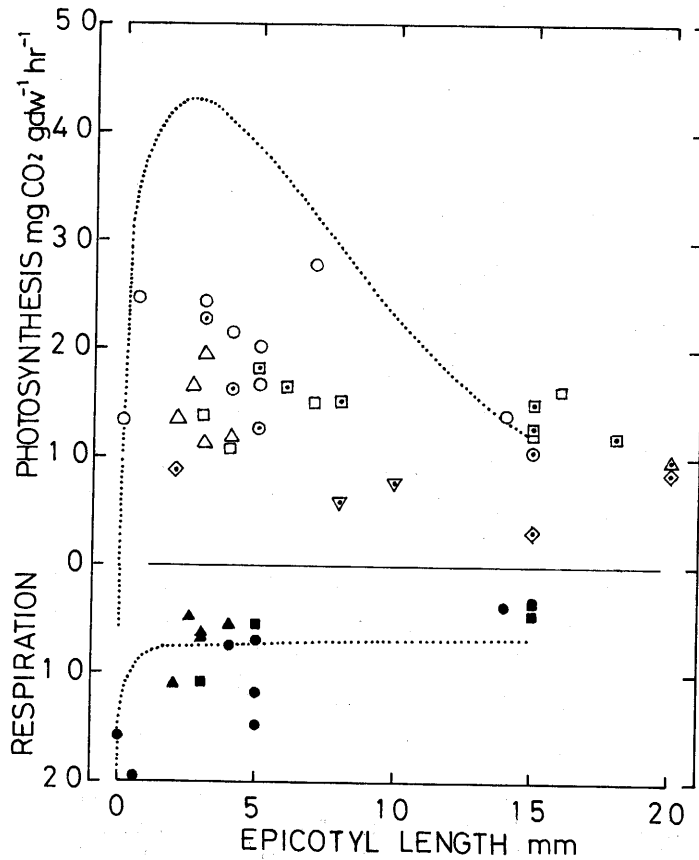


図-3 針葉樹5種のメバエの光合成能力,暗呼吸速度の生育にもなう変化

Fig. 3 Changes in photosynthetic capacity and dark respiration rate with growth in seedlings of the five conifer species shortly after seed germination

Apparent photosynthesis (white symbols) and dark respiration rates (black symbols) per g dry weight of cotyledons and cataphylls in *Pinus thunbergii* (inverted triangles), *Cryptomeria japonica* (squares), *Chamaecyparis obtusa* (triangles), *Larix kaempferi* (circles), and *Abies sachalinensis* (inclined squares). White symbols with dots are the rates of nursery grown seedlings. Dotted lines represent the rates in *Pinus densiflora* in Fig. 2.

にくらべて,かなり高いとされている¹¹⁾。針葉樹の尋常葉の光合成能力は,常緑樹4~18,落葉樹10~20mg CO₂gdw⁻¹hr⁻¹とまとめられている²⁾。ここでえられたアカマツの値はおおかた,またカラマツの値もしばしば,この上限値をこえている。針葉樹の子葉では,レジノーザマツ⁷⁻⁹⁾

やダグラスファー¹²⁾で高い光合成速度が計測されており、発芽まもなくから初生葉形成までの炭水化物経済に、重要な役割をはたすとされている。

図-2, 3には、砂耕のメバエと苗畑のメバエの光合成能力を区別してしめした。両者のあいだに差はないように思われる。

針葉樹尋常葉の暗呼吸速度は $1 \text{ mg CO}_2 \text{gdw}^{-1} \text{hr}^{-1}$ 前後といわれる²⁾。したがって暗呼吸速度についてもメバエのほうが大きい値をしめす。

2 温度と光合成速度

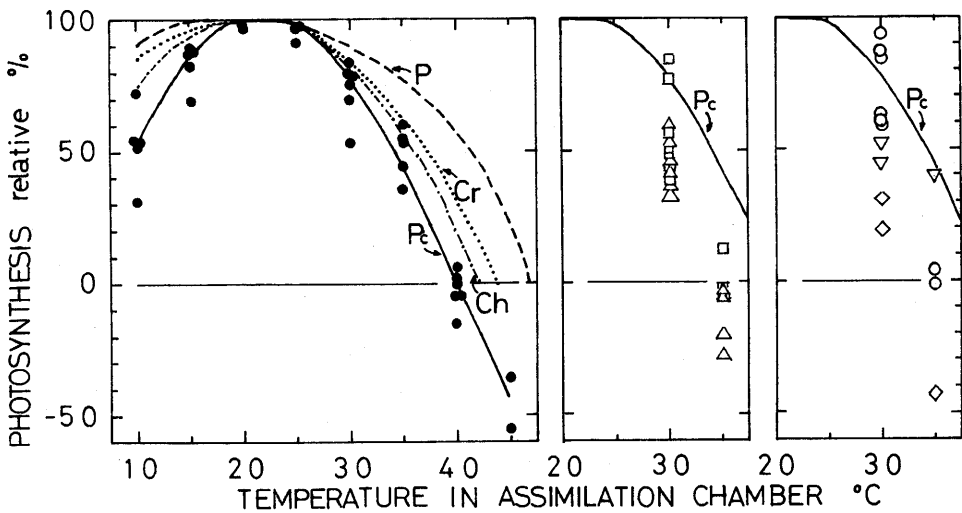


図-4 アカマツほか5樹種のメバエの光合成速度と温度

Fig. 4 Apparent photosynthesis rates in relationship to temperature in seedlings of *Pinus densiflora* and the five conifer species shortly after seed germination

LEFT: Rates in current year seedlings of *Pinus densiflora* (black circles and solid line Pc) compared with temperature dependence curves in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora* (dashed line P), *Cryptomeria japonica* (dotted line Cr), and *Chamaecyparis obtusa* (dot-dashed line Ch).

MIDDLE: Rates in *Cryptomeria japonica* (squares) and *Chamaecyparis obtusa* (triangles) compared with temperature dependence curve in *Pinus densiflora*.

RIGHT: Rates in *Pinus thunbergii* (inverted triangles), *Larix kaempferi* (circles), and *Abies sachalinensis* (inclined squares) compared with temperature dependence curve in *Pinus densiflora*.

温度によって光合成速度はかわる。図-4 (左)のようにアカマツメバエの光合成は、最適温度が20°C付近、最高温度が40°C付近にある。1年生苗とくらべると最適温度はほぼ同じであるが、温度に対応しての変化が急で、最高温度はアカマツ1年生苗での45~50°Cはもとより、スギやヒノキ1年生苗の40~45°C⁹⁾よりも低い。

スギやヒノキのメバエでも最適温度は20°C付近にある。図-4(中)のように、最適温度以上での光合成速度の低下は、アカマツのメバエよりもさらに急で、最高温度は35°C付近にある。メバエでも1年生苗のばあいと同じような樹種差が、アカマツとスギ・ヒノキのあいだにみとめられる。またスギ、ヒノキもアカマツと同様、最適温度からの温度上昇にともなう光合成速度の低下は、メバエのほうが1年生苗よりもいちじるしい。

その他の樹種でも光合成の最適温度は20°C付近にある。図-4(右)のように、カラマツの高温での光合成速度の低下はアカマツにくらべ、30°Cではあまり差がないが、それ以上は急で、最高温度は35°C付近にある。クロマツ、トドマツでの低下も急と思われるが、資料が充分でない。

以上のように、温度と光合成速度の関係がメバエと1年生苗でちがいを、メバエの光合成が温度の影響をよりうけやすいことを、アカマツ、スギ、ヒノキであきらかにした。ダグラスファーの当年生苗では、メバエから生育がすすむにしたがって、光合成速度の温度依存の程度が小さくなるように思われる¹²⁾。

発芽もないメバエは1年生苗にくらべて、はるかに高さが小さく、地表面ちかくに生育している。裸地などの地表付近は、それより上層にくらべて、もっとも温度変化がはげしい。光合成作用の生育温度条件に対する適応¹²⁾があるにしても、自然条件下でのメバエの子葉の光合成生産は、好適な温度域がせまいと考えられる。

光合成速度の温度依存の程度はアカマツにくらべ、ほかの樹種ではいっそう大きい。苗畑では乾燥および過熱をふせぐために、まきつけ床に日よけをおこなう。日よけは、アカマツ、クロマツ以外の樹種、スギ、ヒノキ、カラマツ、トドマツなどで必要とされており⁴⁾、光合成にみられる上記の樹種差とよく対応している。

アカマツのメバエについてのみ、温度と暗呼吸速度の関係をもとめることができた。温度係数 Q_{10} は20~30°Cで1.8、30~40°Cで1.4で、1年生苗での1.7および1.5⁵⁾とあまり差はない。

IV お わ り に

主として子葉をつけたメバエの光合成能力は、主として針葉をつけた1年生苗にくらべて高い。メバエの生育が、胚乳の貯蔵物質に依存する段階から、それ自身の光合成生産物に依存する段階にすすむ初期に、子葉の光合成は重要な役割をはたすと考えられる。

しかしメバエの光合成速度は、上記のように温度依存の傾向がつよい。そのうえメバエは、地下部の発達が貧弱で土壌の表層にかぎられ、地上部はクチクラ層がまだよく発達していない。ここではしらべなかつたが、メバエの光合成は水分条件の影響も、つよくうけると思われる。

とくに裸地などでは、メバエは、温度の変化がはげしく乾燥しやすい地表面ちかくに生育し、

ひでの影響をうけやすい¹⁰⁾。こうしたきびしい自然条件のもとで、子葉の高い光合成能力が実際の光合成生産にどの程度いかされるだろうか。それを知るには、環境同調同化箱³⁾などを用いた野外での計測がとくに必要である。

水分条件と光合成速度の関係をあきらかにするには、人工条件下での計測も必要である。本報告での計測はすべて人工条件下でおこなったが、光合成速度が同一条件下で、なかなか安定しないばあいがあった。この現象が自然条件のもとでもおこるのか、あるいは計測試料の取扱方法によるためか、検討が必要と思われる。

ここでは主としてアカマツをしらべたが、樹種差をあきらかにするには、各樹種の試料数をふやす必要がある。メバエは生育とともに急速に形態が変化し、諸条件に対する反応もかわる可能性がある。したがって生育階段を限定して、比較をおこなうことが重要であろう。ここでは温度と光合成速度の計測試料として、アカマツでは上胚軸長5～8 mmのメバエをえらんだ。しかし、その他の樹種では試料数が少なく、とくに限定しなかった。

要 旨

針葉樹6種のメバエについて、発芽後しばらくのあいだの光合成能力・暗呼吸速度の変化、温度と光合成速度の関係を計測した。しらべた樹種はアカマツが主で、ほかにクロマツ、スギ、ヒノキ、カラマツ、トドマツもとりあげた。

アカマツメバエの光合成能力は、子葉のさきに、まだ外種皮がついている段階ではマイナスまたは0にちかいが、上胚軸の生長とともに急増、もっとも高い期間が数週間続いたあと、徐々に低下する。主として子葉をつけたメバエの光合成能力は主として針葉をつけた1年生苗にくらべて、きわめて高い。暗呼吸速度は、はじめいちじるしく高いが、光合成能力急増の時期に急減したのち安定する。

アカマツメバエの光合成の最適温度は20°C付近、最高温度は40°C付近で、1年生苗にくらべるとみかけの光合成速度がプラスの温度域がせまい。メバエは温度変化のはげしい地表面ちかくに生育するので、子葉の高い光合成能力が自然条件下の光合成生産に、どの程度いかされるかは不明である。

温度と光合成速度の関係について1年生苗でみられた樹種差が、メバエでも同じように存在する。アカマツにくらべスギやヒノキのメバエの光合成速度のほうが、温度依存の傾向がつよい。

引用文献

- (1) GOO, M. & NEGISI, K. (1952): Changes of reserve foods in seeds of Kuromatu (*Pinus Thunbergii* PARL.) during the course of germination. Bull. Tokyo Univ. For. 43: 83~89
- (2) LARCHER, W. (1980): Ökologie der Pflanzen. 3 Aufl., 399p., Eugen Ulmer, Stuttgart
- (3) 松本陽介・守谷孝志・半田 繁・花見至晃・角張嘉孝・根岸賢一郎・(1981): 外気温同調同化箱の試作, 生物環境調節19: 17~23
- (4) 宮崎 榊・佐藤 亨 (1959): 苗木の育て方, 234p., 地球出版, 東京
- (5) NEGISI, K. (1966): Photosynthesis, respiration and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. Bull. Tokyo Univ. For. 62: 1~115
- (6) NEGISI, K. (1977): Seasonal changes in rate of photosynthesis and growth of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* seedlings in their second vegetation season. Proc. Bicentenary celebration of C. P. THUNBERG'S visit to Japan (The Royal Swedish Embassy & The Bot. Soc. Japan): 77~89
- (7) SASAKI, S. & KOZLOWSKI, T. T. (1968): The role of cotyledons in early development of pine seedlings. Can. J. Bot. 46: 1173~1183
- (8) SASAKI, S. & KOZLOWSKI, T. T. (1969): Utilization of seed reserves and currently produced photosynthates by embryonic tissues of pine seedlings. Ann. Bot. 33: 473~482
- (9) SASAKI, S. & KOZLOWSKI, T. T. (1970): Effects of cotyledon and hypocotyl photosynthesis on growth of young pine seedlings. New Phytol. 69: 493~500
- (10) 佐藤大七郎 (1956): スギ ヒノキ アカマツの マキツケナエの耐乾性 とくに 樹種のあいだの チガイについて, 東大演報 51: 1~108
- (11) SCHAEDELE, M. (1975): Tree photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol. 26: 101~115
- (12) SORENSEN, F. C. & FERRELL, W. K. (1973): Photosynthesis and growth of Douglas-fir seedlings when grown in different environments. Can. J. Bot. 51: 1689~1698
- (13) 徳川宗敬(1941):江戸時代に於ける造林技術の史的研究, 373+6p., 西ヶ原刊行会, 東京
- (14) 塘 隆男 (1962): わが国主要造林樹種の栄養および施肥に関する基礎的研究, 林試研報 137: 1~158+14pl.
- (15) ZELAWSKI, W. & WALKER, R. B. (1976): photosynthesis, respiration, and dry matter production. In: MIKSCH, J. P. ed., Modern methods in forest genetics. 89~119, Springer Verlag, Berlin

(1985年3月7日受理)

Summary

Changes in photosynthetic capacity and dark respiration rate with growth, and relations between apparent photosynthesis rate and temperature were studied in current year seedlings of six conifer species. The measurements during a period shortly after seed germination were made mainly in *Pinus densiflora*, and additionally in *Pinus thunbergii*,

Cryptomeria japonica, *Chamaecyparis obtusa*, *Larix kaempferi* and *Abies sachalinensis*.

The photosynthetic capacity of the *Pinus densiflora* seedlings began to be measurable at about the time the cotyledons emerged from seed coats. With cotyledon expansion and epicotyl elongation the capacity increased rapidly until it levelled off at a higher rate for several weeks, and decreased gradually thereafter. The photosynthetic capacity of the current year seedlings attaching mainly cotyledons was much higher than that of the 1-year-old seedlings attaching mainly needle leaves. The dark respiration rate was higher during cotyledon expansion, decreased with increasing photosynthetic capacity, and then remained stable.

The response of photosynthesis rate to temperature was sensitive in current year seedlings as compared with in 1-year-old ones. The seedlings shortly after seed germination grow near the soil surface where temperature conditions fluctuate considerably and are often very severe. And, a higher photosynthetic capacity of cotyledons may be not result directly in a higher photosynthetic production under the field conditions.

The temperature dependence of photosynthesis rate in current year seedlings was more remarkable in *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* than in *Pinus densiflora*. The same difference among the species was observed in 1-year-old seedlings.