

シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産(II)

光合成と呼吸

Photosynthetic Production in *Abies veitchii* Advance Growths
Growing under Different Light Environmental Conditions(II)

Photosynthesis and Respiration

松本陽介*

Yoosuke MATSUMOTO*

I はじめに

前報(松本・1983)で、はじめの大きさがほぼ同じでも、上層の皆伐によって光環境が大きく異なったシラベ前生稚樹の樹形、針葉のつきかた、各器官重量、純生産量などを比較した。これらの結果から、S(林内)、I(林縁)、O(皆伐跡天然更新地)区間で大きな生長差が認められ、その原因の第一は光環境の改善であろうと推測された。光合成・呼吸速度も皆伐によって光環境が改善された直後から区間差が生じていると考えられる。ここでは、皆伐後9年を経過した1979年にこれらの生理的活動が、どの程度違っているのかを比較し、とくに、照度と気温の2因子が光合成速度におよぼす影響を中心に調べた。また、光合成・呼吸速度の計測によって得られた結果をもとに、光-光合成曲線の近似式を新たに考え、それをもとに、さまざまな照度および気温のもとでの光合成速度の近似が可能な照度-気温-光合成曲面式を導いた。

さらに、生育地の光環境と照度-気温-光合成曲面式の定数の関係を解析し、S、I、O区間の比較を行なった。

II 材料および方法

1. 材 料

S、I、O区(松本, 1983)から、各5~10個体のシラベ前生稚樹を根ごと掘り取るか、または稚樹の枝の一部を採取し、東京大学演習林田無試験地へ持ち帰った。

光合成速度の計測は、葉付きの小枝(以後枝葉という)について枝葉齢別に行なった。

*東京大学農学部林学科

Department of Forestry, Faculty of Agriculture, University of Tokyo.

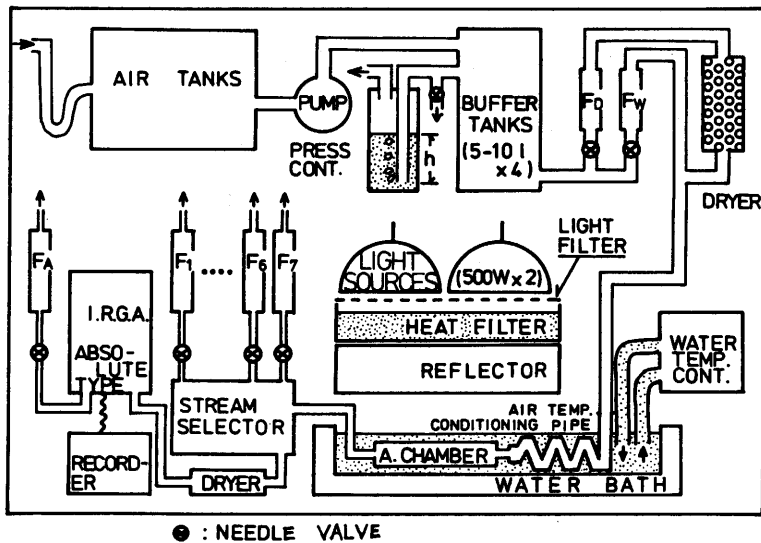


図-1 光合成・呼吸速度計測装置の概要

Fig. 1 Outline of the system for measuring photosynthesis and respiration

試料の大きさは、長さ5～8cmとしたが、S区ではこれに満たない場合があり、2試料を同じ同化箱に入れた場合もあった。計測中は、給水ピン（約5cc）を用い、切り口から水分を補給できるようにした。

なお、S区とO区の比較についてはすでに報告したので（松本・根岸，1982），重複部分の記述はなるべく省略する。

2. 計測装置

図-1に自作の計測装置の概要を示す。赤外線分析計（ZAP，富士電機製造KK）を用いた通気システムである。所々にこまかくふうをして効率的に使えるようにした。

図-2に同化箱を示す。同化箱Aは、通常用いたもので、内容積約150ccである。材質は、上面が透明ガラス、その他はアルミニウムである。熱伝導性のすぐれた材料を用いることと同化箱への導入空気をあらかじめ目的の温度まで調節しておくことによって、照度を0から40klxに変化させたときでも同化箱内の空気温度の変動は0.2℃以内におさえることができた。試料の出し入れは、前面の開口部から行ない、ポリプロピレン製の密着テープによるシールで、水もれは皆無であった。

同化箱Bは、試料への光照射角度を変えるために用いたもので、市販の清涼飲料水の容器を利用したものである。材質は、本体がガラス、内部の試料固定部は発ぼうスチロール、前面の

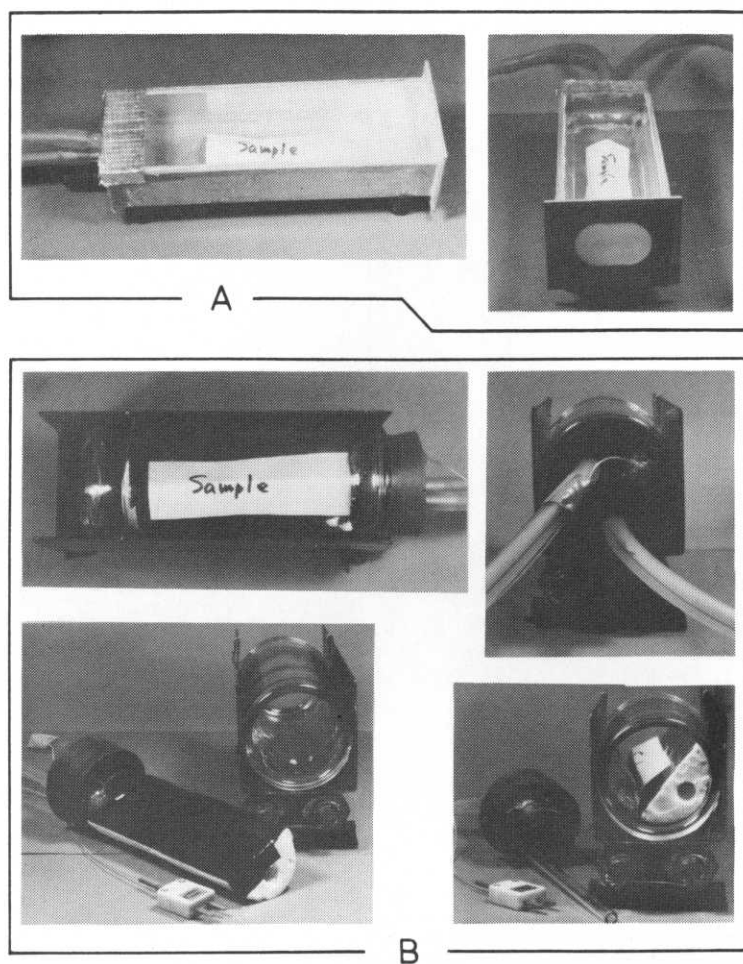


図-2 同化箱

Fig. 2 Assimilation chambers

開口部はゴムである。同化箱側面には、黒色のしゃ光板を付け、横からの光が試料にあたらな
いようにした。本体を一定角度回転させることによって試料への光の入射角度を調節できる。

3. 計測項目

同一試料について、気温-暗呼吸曲線および気温-光合成曲線を求め、その結果明らかにな
った光合成の最適温度下で、照度-光合成曲線を求めた。また、最適温度以外の気温で照度-
光合成曲線の関係調べるため、上記と別の試料を用いて、最適温度をふくむいくつかの気温
における照度-光合成曲線を求めた。計測は、1979年6月初めから11月末までの期間に行なっ
た。表-1に試料の採取月日と、求めた曲線をまとめて示す。なお、入射角-光合成曲線は、
8月30日と9月20日の2回だけ求めた。

表一 調べた光合成・呼吸曲線

Table 1 Date of sampling, and curves of photosynthesis and respiration measured
(The similar sampling was made on Nov. 17)

試料採取年 月/日 Sampling date	79 6 / 4 Jun. 4	6 / 16 Jun. 16	7 / 5 Jul. 5	7 / 19 Jul. 19	8 / 2 Aug. 2	8 / 14 Aug. 14	8 / 30 Aug. 30	9 / 20 Sep. 20	10 / 27 Oct. 27
	S	I	O	S	I	O	S	I	O
枝葉齡	S	I	O <td>S</td> <td>I</td> <td>O <td>S</td> <td>I</td> <td>O</td> </td>	S	I	O <td>S</td> <td>I</td> <td>O</td>	S	I	O
光合成能力	Cur.	-	-	-	-	-	-	-	-
	1-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
Photosynthetic capacity	Cur.	-	-	-	-	-	-	-	-
	1-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
気温-光合成曲線	Cur.	-	-	-	-	-	-	-	-
	1-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
Temp.-photosynthesis curve	Cur.	-	-	-	-	-	-	-	-
	1-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
気温-暗呼吸曲線	Cur.	-	-	-	-	-	-	-	-
	1-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
Temp.-dark respiration curve	Cur.	-	-	-	-	-	-	-	-
	1-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
照度-光合成曲線	Cur.	-	-	-	-	-	-	-	-
	1-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
Light-photosynthesis curve	Cur.	-	-	-	-	-	-	-	-
	1-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	2-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
	3-yr	0	0	0	0	0	0	0	0
照度-光合成曲線 Light-photosynthesis curve at a temperature not optimum (最適温度以外 数字は曲線の本数) (Arabic numerals are number of curves)	Cur.	-	-	-	-	-	-	-	-
	1-yr		5	5	4	3	4	4	5
	2-yr				4	3	4	4	5

試料数は、各曲線とも2～4であるが、光合成能力については、各曲線の計測に用いた試料も含めて4～10である。

計測手順については、既報（松本・根岸，1982）にくわしく記述した。

III 結果および考察

1. 光合成能力の季節変化

S, I, O区の光合成能力の季節変化を図-3に示す。後述する照度-光合成曲線，気温-光合成曲線によって明らかになった光飽和照度，最適温度のもとで得られた光合成速度を光合成能力とした。

いずれの区でも，当年生枝葉の光合成能力は，針葉の展開とともに急増し，完全に開葉してまもなくの8月上旬～中旬に最も高い光合成能力を示す。S, I, O区の最高値は，それぞれ，7.0(8月14日)，7.8(8月2日)，6.3(8月2日) $\text{mgCO}_2 \cdot \text{g d. w.}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$ であるが，その後10日あまりの間に急減し，8月30日にはそれぞれ5.8, 5.5, 3.2 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{g d. w.}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$ になる。その後は季節とともにゆるやかに減少する。1年生以上の枝葉の光合成能力は，6月～7月の新葉の開葉前後にやや急な低下や，ときには上昇を示すこともある。これは，冬芽の活動に何らかの関係があるように思われる。生育期を通じて，試料間のバラツキも高かった。いずれにせよ，季節とともに光合成能力はしだいに低下する傾向が認められる。年齢との関係を見ると，若い枝葉ほど光合成能力は高い傾向が認められる。

以上は，CLARK (1961) が White spruce, Balsam fir で得た結果とほぼ同様であるが，CLARK が得た当年生葉の季節変化に，本計測でみられるような光合成能力のピークがないのは，光合成速度を針葉の体積あたりで計算しているためと思われる。すなわち，開葉期には針葉体積の増大が顕著であるが，密度は小さく，その後体積にみあった重量増加が起こるためにこうした差がでたのであろう。ここに得た計測値も，針葉の体積あたりで計算しなおすと，当年生枝葉においてもCLARKの場合と同様に開葉後の急増からしだいに頭うちになり，その後の減少はゆるやかと思われる。

光合成能力を，枝葉齢別にそれぞれの区間で比較すると，暗い生育環境にあるものほど高い傾向にあり，S区はO区のおよそ2倍の値を示す。S区の針葉は，典型的な陰葉，I区はやや陰葉，O区は陽葉なので，重量ベースの光合成能力は陰葉のほうが陽葉よりも大きいといえよう。このことは，STALFELT (1921)，BORMANN (1956)，BOURDEAU・LAVERIC (1958)，PISEK・WINKLER (1959)，SCHULZE (1970) らの結果と同じ傾向である。しかし，本計測における，陰葉であるSおよびI区と，陽葉であるO区の差は，上記の研究の結果と比べてさらに大きい。この点については，以下のふたつの理由が考えられる。

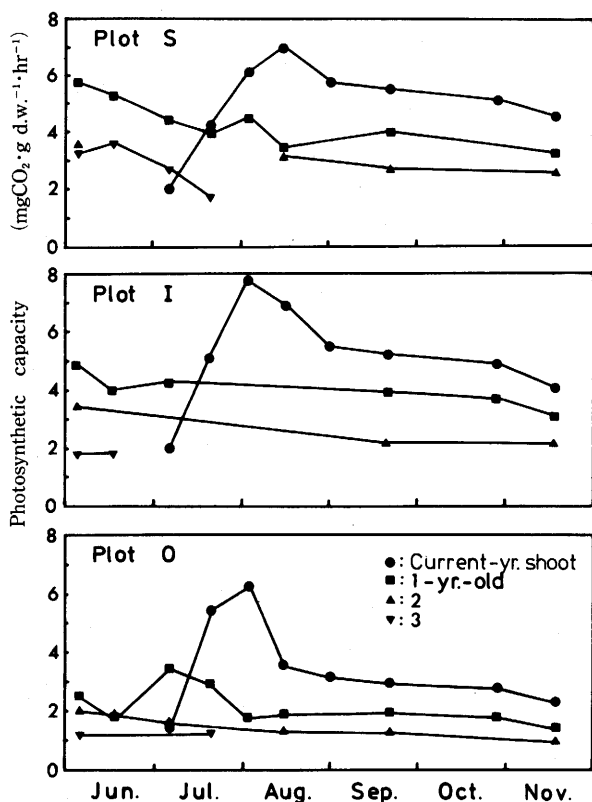


図-3 光合成能力の季節変化

Fig. 3 Seasonal changes in photosynthetic capacity

第一は、前報（松本，1983）の図-4に明らかなように、SおよびI区の針葉の大部分は、ほぼ水平に着生し、隣りあう針葉どうしの相互被陰の程度は小さい。これに対し、O区の針葉は、水平からほぼ垂直までいろいろな角度に着生していて、しかも針葉が厚いため、SおよびI区に比べて相互被陰の程度が大きい。このような陰葉と陽葉の光の受けかたの違いで、陰葉、陽葉とも光の受けかたにあまり差のない樹種の結果との差が大きくなったことが考えられる。

第二は、本計測では、光合成器官として小枝も含めた枝葉を扱っているためである。陽枝葉（陽葉をつけた枝）と陰枝葉（陰葉をつけた枝）では、全体に占める小枝重の割合は陽枝葉のほうが大きい。針葉だけの重さあたりの光合成能力は、枝葉重あたりのばあいと比べ、他の陰葉と陽葉の研究結果と同様に、区間の差はわずかになる（松本・根岸，1982）。

ここで、本研究で光合成器官を小枝を含む枝葉とした理由についてもすこしふれておきたい。光合成は、若い枝（HAN・SUZAKI，1981）や生殖器官の一部などでも行なわれることがあるが、従来、林木の物質生産を検討するさいには、光合成器官として、形態学上の葉のみに限定することが多かった。そのため、スギ、ヒノキなどでは、光合成速度を、葉以外の部分も含めて計測しその部分の呼吸（あるいは光合成）を無視して葉だけの乾燥重量、面積、または体積あたりで表わすか、その部分の呼吸速度（あるいは光合成速度）を別に求め、差し引いて表わすこと

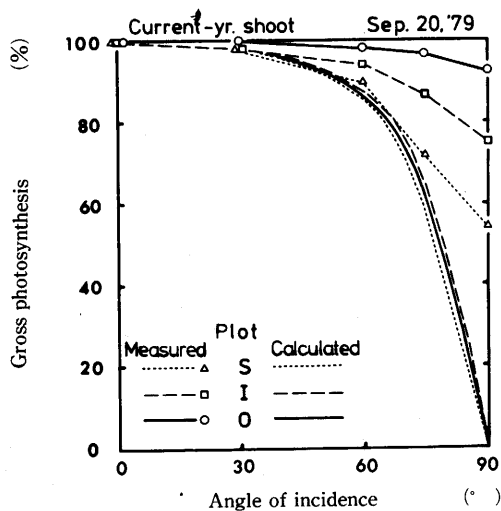


図-4 入射角が光合成速度におよぼす影響

Fig. 4 Gross photosynthesis rate in relationship to angle of incidence

も多い。

シラベもスギ、ヒノキと同様に、針葉だけの光合成速度を直接計測することが困難なため、上記いずれかの方法をとらなければならない。しかし、シラベの場合、小枝の試料に占める重量割合が比較的大きく、そのうえ、区間で大きく違うため、小枝の呼吸速度を無視しにくい。また、小枝の呼吸速度を別に求めることも、葉痕が大きく（針葉基部が吸盤状のため）傷害呼吸の影響が無視できなくなるため、困難である。さらに、小枝自体で広葉樹ほど大きくないにしても、樹皮光合成の行なわれている可能性も否定できない。

このように、形態学上の葉の部分の光合成速度を求める適切な方法が見あたらない。そこで、光合成生産を検討するための光合成速度の計測は、必ずしも形態学上の葉にこだわる必要はないのではないかと考え、本研究では、小枝を光合成器官の一部として扱った。このような拡張解釈は、他の樹種と光合成能力などが比較しにくいという欠点がある。しかし、樹種によって葉の付きかた（並びかた、水平面に対する角度など）がまちまちのため、切り枝法によって樹体のごく一部の光合成を計測しても、得られた結果は、光合成生産上の能力として、直接樹種間の比較に使うことはできない。

したがって、光合成生産上の能力として光合成を計測する場合は、樹種によって、光合成速度の計測と、のちに行なう光合成生産量の計算に都合の良い部分を、光合成器官と定めることが重要と考える。シラベの場合、小枝を光合成器官の一部として扱うことで、非同化部分で最も高い呼吸速度（KUROIWA, 1960）を示す小枝の呼吸速度が、みかけの光合成速度にふくまれて実測されるので、純生産量の計算の精度（第4報に報告の予定）を上げることが期待できる。

2. 光の入射角と光合成速度

前報（松本, 1983）の図-4(e)に明らかなように針葉の着生角度のS, I, O区間の差が、

光合成速度にどうひびくかを調べた。図-4は、同化箱Bを用い、照度、気温とも最適条件下で、試料への光の入射角を変えて求めた入射角-光合成曲線である。みかけの光合成速度に暗呼吸速度を加えた総光合成速度を、各区の最大値を100とした相対値で示した。期待値は、試料の針葉のすべてが一平面に着生していると仮定して、光照射角度を変えた場合の葉面照度を算出し、同じ時期に得られた照度-光合成曲線から換算した光合成速度である。用いた光が完全な平行光でないため、期待値にも若干の誤差がある。

S区では、やや期待値より高く、O区では入射角に関係なく、I区ではその中間である。したがって、シラベの針葉は、上からの光だけでなく、横からの光も光合成生産に有効に利用できるような並びかたをしていて、とくに、O区のような陽葉では、ほとんど入射角の影響を受けないと言えよう。

例えば、温度の影響を考えずに光だけについていえば、晴天の日、他の枝葉によって被陰されない樹冠上部に位置するO区の枝葉では、日の出から日の入りまで、ほぼ同じ速度で光合成生産する能力があると考えられる。シラベの陽枝葉は、陰枝葉よりもかなり光合成能力が低い(図-3)、自然条件下での日単位の光合成生産に有利な針葉の並びかたをしていると言えよう。

3. 照度-光合成曲線

8月14日に気温15°Cで当年生枝葉について得た光-光合成曲線を図-5に示す。図に明らかに、暗い環境に生育するものほど光飽和照度が低く、弱光下でのこうばい大きい。

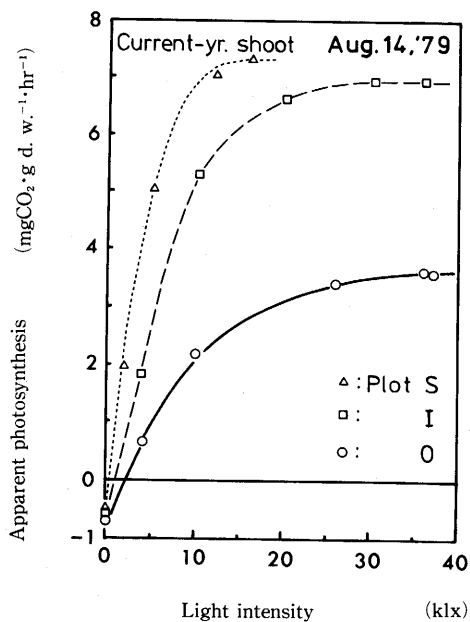


図-5 当年生枝葉の照度-光合成曲線

Fig. 5 Light-photosynthesis curves in the current-year shoots at 15°C

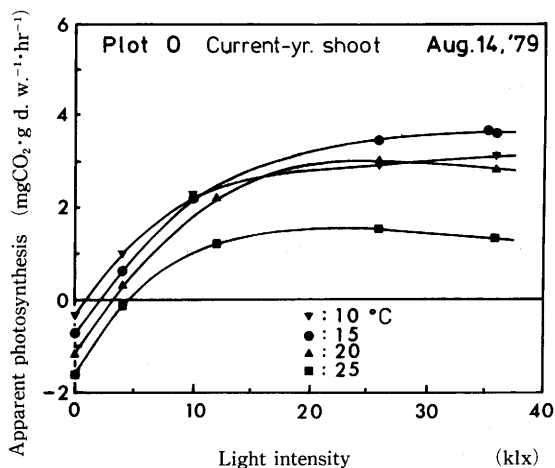


図-6 O区の当年生枝葉における照度-光合成曲線と気温

Fig. 6 Light-photosynthesis curves in the current-year shoots at a constant temperature of 10, 15, 20, or 25°C detached from the open plot (Plot O)

同じ時期のO区の当年生枝葉について、異なった温度条件のもとで得た照度-光合成曲線を図-6に示す。最適温度の15°Cより低い10°Cでは、強光域で光合成速度の微増が続き、光飽和点は最適温度の場合の36klxより高い。最適温度より高温の場合は、強光域で照度増加にともない光合成速度は徐々に低下する傾向が認められる。光合成曲線の初期こうばいは、気温に関係なくほぼ一定である。このように、最適温度以外の気温では、光-光合成曲線の形状が最適温度で得られたものと多少異なる。

この理由のひとつとして、葉温との関係が考えられる。気温と葉温の差は、照度や蒸散量(水蒸気飽差、風速)などとの関係で説明される(武智・長谷場, 1963, 内嶋, 1964)。照度の増加にともなって、熱線成分も当然増加するため、針葉の表面温度は気温よりも高くなる傾向にある。しかし、蒸散が活発に行なわれる環境であれば、水の気化にともない葉温は気温より低下することができる。

本計測では、水分の補給は十分行なわれているが、同化箱内の平均風速は0.7cm/secで小さく、相対湿度も70%以上に保たれているため、蒸散はあまり活発でないと考えられる。したがって、照度の増加にともない、気温は一定に保たれても、葉温は上昇した可能性が考えられる。

もし、葉温を照度にかかわりなく一定に保つことができれば、図-6の結果は異なり、最適温度とそれ以外の気温の照度-光合成曲線は、あるいは相似形になるかも知れない。この点の検討には、葉温や蒸散速度、風速などの同時測定が必要で、今後の課題であろう。

図-7は、9月20日にI区の試料について最適温度の15°Cで得た年齢別の照度-光合成曲線である。最大光合成速度は、光合成能力の項で述べたように、年齢とともに低下するが、光飽和照度も低下し、弱光下での光合成生産の効率を高める方向に順応するように思われる。

光飽和照度は、生育する区、枝葉齢および気温によって異なる場合があることが明らかになったが、最適温度における季節変化を示したのが図-8である。光飽和照度は、実測値から得

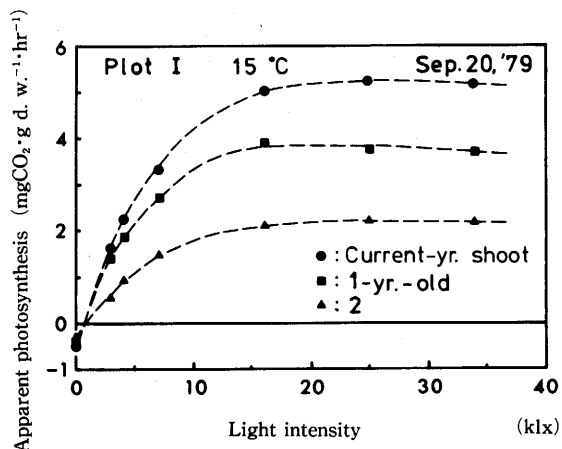


図-7 I区における照度-光合成曲線と枝葉齢

Fig. 7 Light-photosynthesis curves in the current-year, 1-year-old, and 2-year-old shoots detached from the intermediate plot (Plot I)

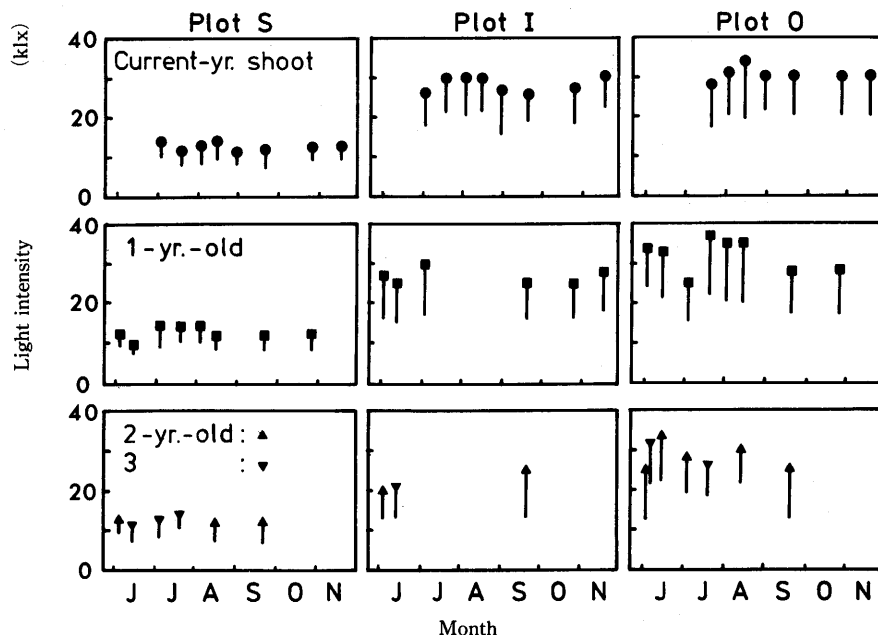


図-8 光飽和照度の季節変化

Fig. 8 Seasonal changes in saturation light intensity

たフリーハンドの曲線から求めたが、光飽和点付近の光合成速度の変化は微小であるため、正確に求めることはむずかしく、10%程度の誤差は生じていると思われる。

図には、光飽和照度として求めた値とともに、光飽和照度以下で光合成速度が光合成能力の90%以上となる照度域も示した。光飽和照度は、暗い区ほど小さく、枝葉齢とともにやや低下する傾向がある。また、多少バラツキがあるが、季節的な変化には、生育地または枝葉齢が違っててもほぼ同じ傾向が認められた。

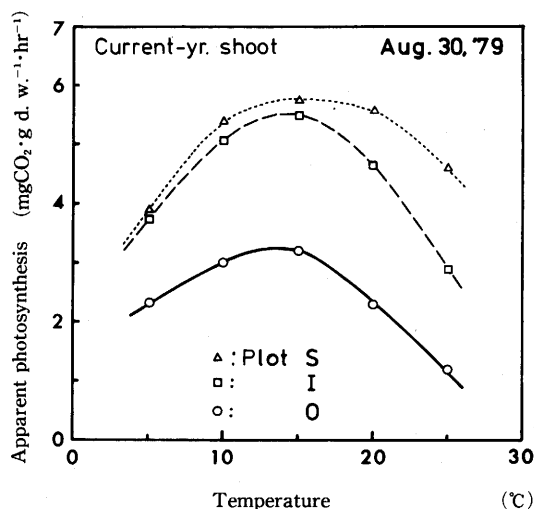


図-9 当年生枝葉の気温-光合成曲線

Fig. 9 Temperature-photosynthesis curves in the current-year shoots

4. 気温-光合成曲線

図-9にS, I, O区の当年生枝葉の光飽和照度における気温-光合成曲線を示す。最適温度は, S, I, O区において, それぞれおよそ16, 14, 14°Cである。これは, KUROIWA(1960)が縞枯山(標高約2,300m)で得た値よりおよそ5°C低い。I区では, 最適温度を中心に高温側, 低温側の減少は, ほぼ等しいが, S区では, 高温のほうが, O区では低温のほうが減少がゆるやかな傾向にある。

最適温度が, その時期によく起こる気温と対応することは PISEK・WINKLER(1959)などの研究で知られている。このことは, IおよびO区では, ほぼあてはまる。しかし, S区では稚樹の生育する気温環境が他の区よりやや低温なのに最適温度が数度高いことや, S, I, O区間で気温-光合成曲線の形状が異なることの原因については, 今のところ明らかではない。

S, I, O区についての枝葉齢別最適温度と光合成能力の90%以上の光合成速度が期待される気温を図-10に示す。最適温度を求める場合も, 先の光飽和照度と同様に1~2°C程度の誤差はあると思われる。光合成の最適温度は, 1年生以上の枝葉では, ほとんど季節変化しないが, S区の当年生枝葉では, 7月19日と10月27日, 11月17日が20°C前後で高く, IおよびO区の当年生枝葉では, 季節とともに多少低下する傾向がみられる。

5. 気温-暗呼吸曲線

O区の当年生枝葉における暗呼吸速度を図-11に季節別に示す。図中の曲線は, 指数関係をつかって近似したもので, 試料の採取日前10日間の気温の範囲を実線, それ以外を点線で示した。すべての測定期間を通じて Q_{10} (温度差10°Cの変化率)は3かそれよりやや小さい。平地に生育するトドマツ(坂上, 1978)や, 標高1,000mに生育するカラマツ(萩原ら, 1979)に比

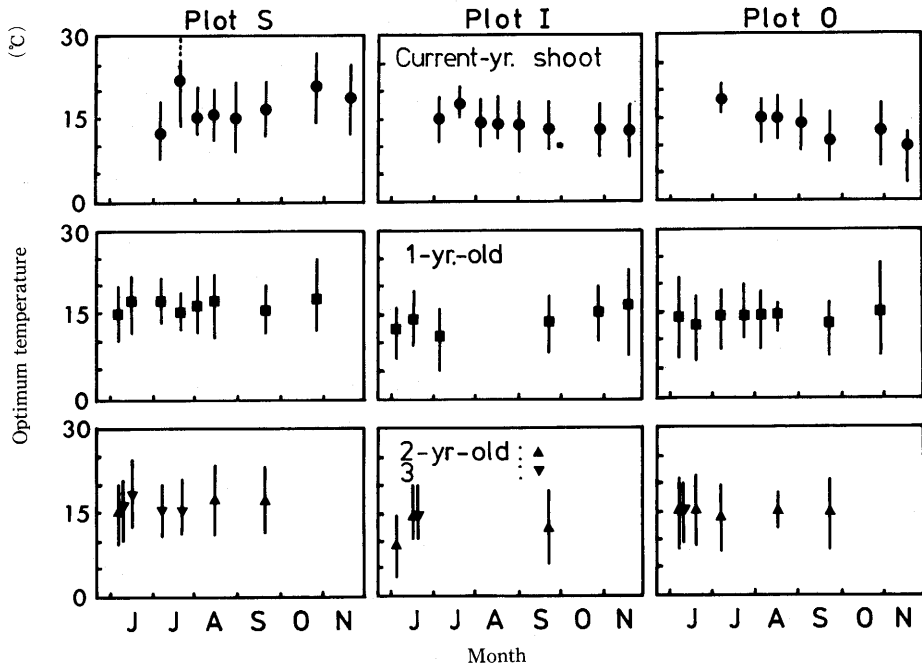


図-10 最適温度の季節変化

Fig. 10 Seasonal changes in optimum temperature

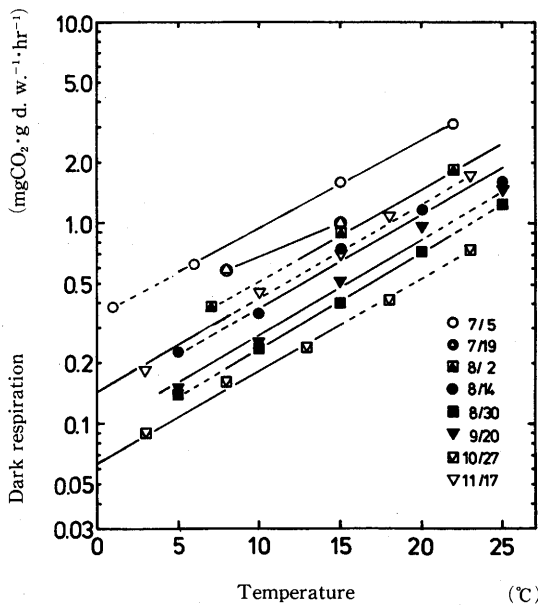


図-11 O区の当年生枝葉の気温-暗呼吸曲線

Fig. 11 Seasonal changes in temperature-dark respiration curves in the current-year shoots detached from the plot O

べ、シラベの暗呼吸速度は、気温による変動が大きいと言えよう。O区の Q_{10} に比べ、I区はほぼ同じ、S区はやや高めで、3よりやや大きいことが多かった。

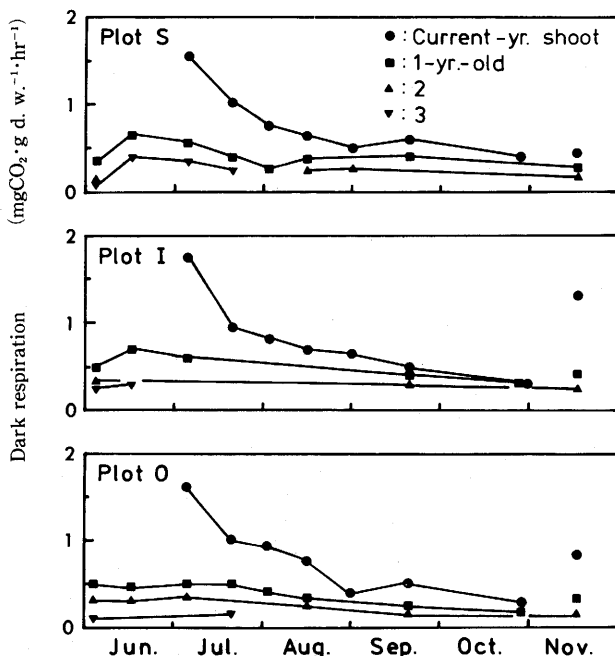


図-12 15°Cにおける暗呼吸速度の季節変化

Fig. 12 Seasonal changes in dark respiration at 15°C

図-12に15°Cにおける暗呼吸速度の季節変化を示す。暗呼吸速度は、枝葉齢が若いほど大きく、季節とともに減少する。とくに、当年生枝葉では、開葉期（7月5日前後）の暗呼吸速度が、ほかの季節に比べかなり大きい。活発な開葉活動の影響と思われる。なお、S、I、O区とも11月の当年生枝葉の値が大きい。この時期は、日平均気温がマイナス温度で、日中でも+10°Cを越えることはめずらしい。計測時に、自然の気温条件よりかなり高い気温にあって、冬芽がふくらんできたことが高い暗呼吸速度と関係していると思われる。

6. 照度-気温-光合成曲面

これまでは、照度または気温のどちらか一方を一定として、光合成速度との関係を明らかにした。光合成生産量を照度および気温から推定するには、光合成速度を、照度および気温との関係から導びくことができるが大変都合がよい。すでに、照度および気温に関する等光合成速度線図（照度-気温-光合成曲面を2次元図に表わしたもの、松本・根岸、1982）については報告した。ここでは、照度-気温-光合成曲面の定式化を試みる。

照度-気温-光合成曲面は、LANGE (1969), SCHULZE (1970), 戸塚 (1973), 松本・根岸 (1982) によって明らかなように、複雑な形状のため、2次曲面 (矢野, 1970, 佐藤, 1979) のような

単純な曲面の一部として扱うことができない。そこで、まず、照度—光合成曲線の近似式を定め、次に係数を気温によって変化させることを考えた。

これまでに、照度—光合成曲線の近似式には、取り扱いが便利なのと、門司・佐伯の群落光合成モデル(MONSI・SAEKI, 1953)に用いられているという理由で、双曲線式が広く用いられている。ほかにもさまざまな曲線式が用いられている(THORNLEY, 1976)が、一般に、これらの式がよくあてはまるのは、照度を低照度から高照度へ順次上げて計測した場合に限られることが多い。

本計測で得られた値を双曲線式などにあてはめると、S区では2~8klxの照度域で、またIおよびO区では、15~25klx付近でいずれも過少なズレを生じ、あてはまりが悪い。

そこで、S、I、O区にともに適用でき、いろいろな気温下でも比較的よくあてはまる照度—光合成曲線の近似式として、新たに次式を用いた。

$$P_A = (B_T + R_T) [1 - C_T - \exp(-A_T \cdot L)] - R_T \quad (1)$$

ただし、

P_A : みかけの光合成速度 ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{g d. w.}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$)

L : 照度 (klx)

A_T, B_T, C_T : 気温 $T^\circ\text{C}$ のときの係数

R_T : 気温 $T^\circ\text{C}$ のときの暗呼吸速度 ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{g d. w.}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$)

ここで、近似曲線の初期こうばい α は、(1)式を L に関して微分し、 $L=0$ とおいて得られる。すなわち、

$$\alpha = A_T(B_T + R_T) \quad (2)$$

先に提示した照度—光合成曲線の近似式(1)式は、気温が一定の場合に成立する式である。気温 T によって A_T, B_T, C_T, R_T を変化させれば、(1)式は、照度—気温—光合成曲面の近似式とすることができる。そこでまず、気温を変えて得た照度—光合成曲線に(1)式をあてはめて A_T, B_T, C_T, R_T が気温によってどの様に変化するかを調べた。

例としてO区の当年生枝葉の場合を表-2に示す。(1)式が示すように、 A_T は、指数部の係数であり、曲線の曲率形状を決めている。 B_T は光飽和照度におけるみかけの光合成速度である。 C_T は、図-9に明らかな気温—光合成曲線の区による曲線の傾きを補正する目的で設けた補正項である。光—光合成曲線が、最適温度の場合は、 $C_T=0$ である。 R_T は、暗呼吸速度そのもので、すでに指数関数による近似を図-11で示した。表-2において、 A_T は、気温 T によってまちまちの値をとるが、 α は A_T よりも気温 T による変動が少ない。 B_T は、最適温度より低温または高温の場合小さな値になる。

全生育期間を通して、各枝葉齢、各区についてこれらの関係を調べた結果、 A_T, B_T, C_T, R_T と気温に関して次式のような関係を定めた。

表-2 O区の当年生枝葉における照度-光合成曲線式(1)式の気温による係数の変化例

Table 2 Values of A_T , B_T , C_T , and R_T in the equation representing the light-photosynthesis relations and the initial gradient α of the curve of the equation (1) at different temperatures in the current-year shoots detached from the plot O

試料採取月/日 Sampling date	T ($^{\circ}\text{C}$)	A_T	B_T (*)	C_T	R_T (*)	α (初期こうばい) Initial gradient
8/14	5	—	2.16	—	0.234	—
Aug. 14	10	0.125	3.10	0.001	0.350	0.431
	15	0.097	3.60	0.000	0.756	0.423
	20	0.105	3.06	0.007	1.152	0.442
	25	0.216	1.53	0.008	1.602	0.677
9/20	5	0.127	2.45	0.000	0.148	0.330
Sep. 20	10	0.098	2.95	0.003	0.251	0.314
	15	0.105	2.88	0.004	0.516	0.357
	20	0.164	1.83	0.000	0.964	0.458
	25	—	1.18	—	1.451	—

* : $\text{mgCO}_2 \cdot \text{g d. w.}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$

$$A_T = A \cdot \{P_{\text{MAX}} + F \cdot \exp_{10}(D \cdot T_{\text{OPT}})\} / (B_T + R_T) \quad (3)$$

$$B_T = P_{\text{MAX}} \cdot \{1 - B(T - T_{\text{OPT}})^2\} \quad (4)$$

$$C_T = C \cdot (T - T_{\text{OPT}}) \quad (5)$$

$$R_T = F \cdot \exp_{10}(D \cdot T) \quad (6)$$

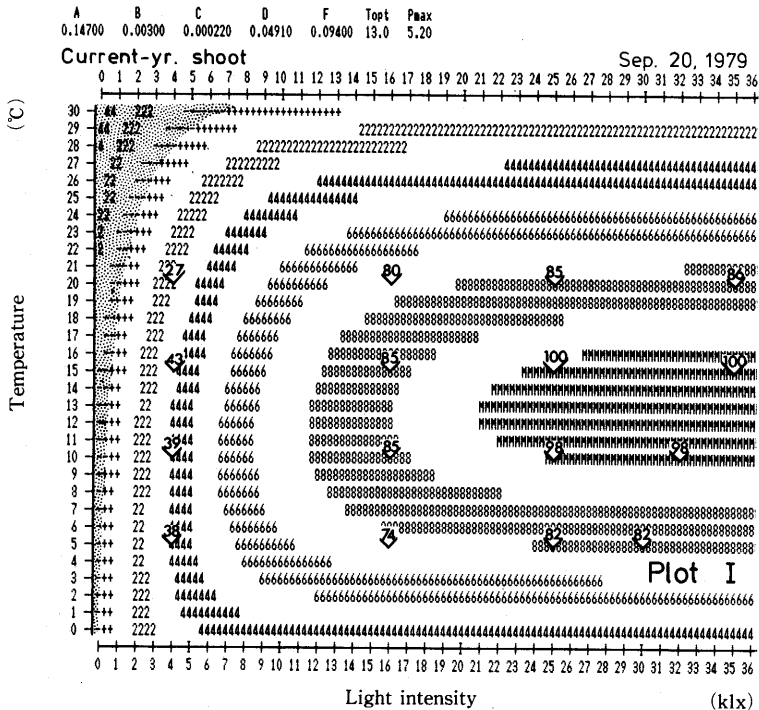
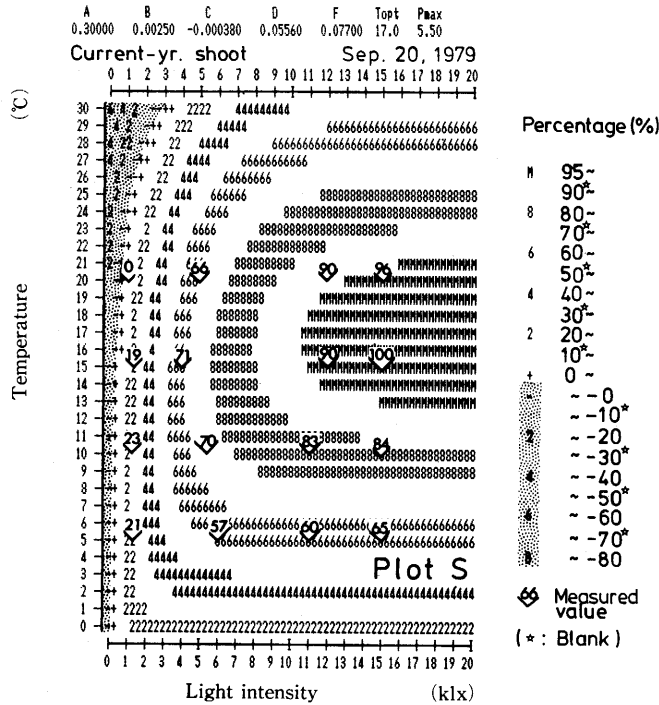
ただし,

 T : 気温($^{\circ}\text{C}$) T_{OPT} : 光合成の最適温度($^{\circ}\text{C}$) P_{MAX} : 光合成能力 ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{g d. w.}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$) A, B, C, D, F : 係数

(1)式に(3)~(6)式を代入すれば, 照度-気温-光合成曲面を表現できる近似曲面式ができる。

図-13は, 9月20日に得られた計測結果から求めた T_{OPT} , P_{MAX} , A, B, C, D, F の係数を用いて, (1)式および(3)~(6)式による照度-気温-光合成曲面を図化したものである。3次元的に表わした図は見にくいので, 曲面を地形図にみたくて表現した。ただし, 曲面形状の区間の比較がしやすいように, みかけの光合成速度の百分率で示した。

S, I, O区とも, 照度-気温-光合成曲面式による計算値は, 実測値とよくあう。照度-気温-光合成曲面の形状の特長は, 光飽和照度・最適温度付近は, なだらかな丘のようで, これより低温側および高温側は急こうばいの平行斜面, 低照度側は尾根状の斜面である。低照度側の斜面は, 最適温度付近がとくにセリ出した形状を示し, 低照度・低温側よりも低照度・高温側のほうが急激な下降斜面を持っている。“-”と“+”記号の間が光補償点照度であるが,



☒-13 (つづ)

Fig. 13 (Continue)

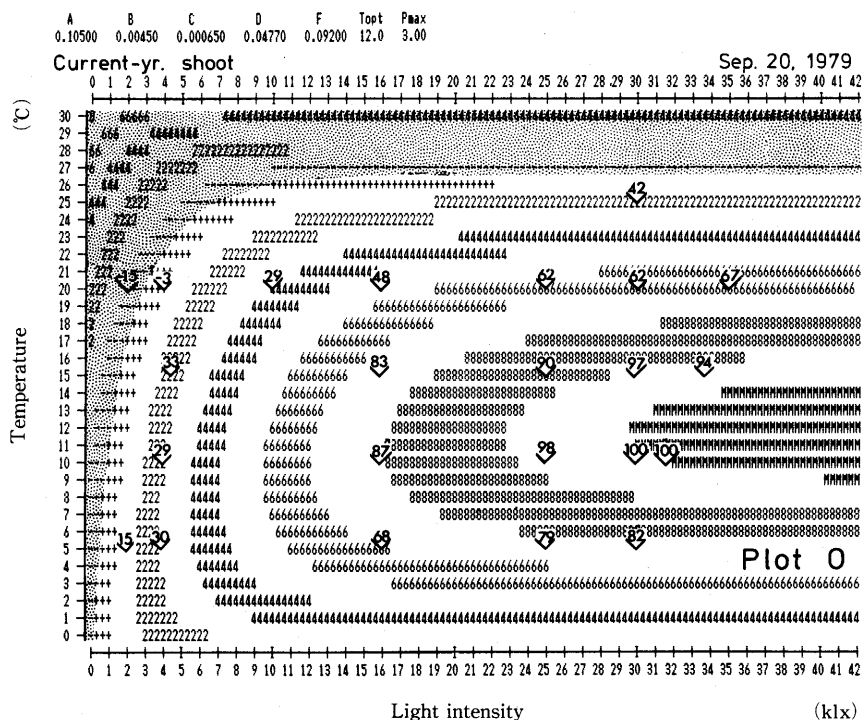


図-13 当年生枝葉における照度-気温-みかけの光合成曲面

Fig. 13 Isograms of relative apparent photosynthesis rates in relationship to the light intensity and temperature in the current-year shoots based on the equations (1) and (3) to (6)

気温とともに指数関数的に上昇する傾向も明らかである。

図-14は、図-13のO区の曲面の気温軸に平行な断面である。照度0 klxは、図-11に示した気温-暗呼吸曲線、照度35klxは、図-9に示した気温-光合成曲線に相当する。ほぼ5 klxおきに示した曲線は、高照度では形状、最大値などがあまり変わらないが、低照度になるにしたがい大きく変化する。それぞれの曲線のピーク（照度ごとの最適温度）は、照度の低下とともに低温側にしだいにずれていく。

(1)式および(3)~(6)式で表わされる照度-気温-光合成曲面式は、図-14に明らかのように、最適環境付近の光合成速度が最高値より数%低い値になることがある。しかし、照度と気温のさまざまな組み合わせ環境下の光合成速度を、最適温度における照度-光合成曲線、気温-光合成曲線、気温-暗呼吸曲線の3つの曲線だけから導くことができる。これらの3種の曲線は、従来から光合成・呼吸速度と照度あるいは気温のいずれか一方との関係を知るために用いられてきた基本的な曲線であり、特別な計測を行わなくてもさまざまな照度・気温の条件下で光合成・呼吸速度の推定が行なえる意義は大きい。

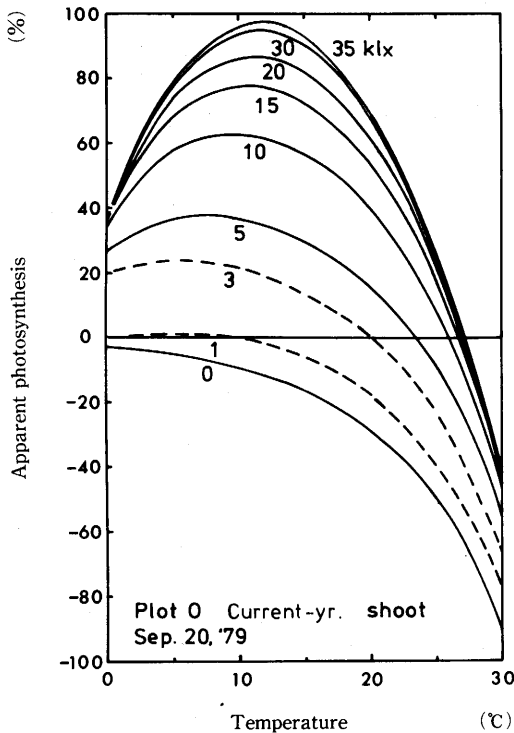


図-14 図-13にもとづく照度別気温-光合成曲線

Fig. 14 Temperature-photosynthesis curves at 9 levels of light intensity (on the basis of plot O in Fig. 13)

7. 照度-気温-光合成曲面式の係数の解析

(1)式および(3)~(6)式の係数は、 P_{MAX} , T_{OPT} , A , B , C , D , F であった。 P_{MAX} は、光合成能力、 T_{OPT} は、光合成の最適温度で、それについてはすでに生育地、枝葉齢、および季節との関係を検討しているので省略する。ここでは、係数 A , B , C , D , F についてまず季節変化を検討する。

図-15にO区の当年生および1年生枝葉の係数 A , B , C , D と季節の関係を示す。当年生枝葉の B 、1年生枝葉の D は、若干の季節変化をする傾向があるが、その他は、ほとんど季節変化をしないといえよう。SおよびI区でも同様に、季節変化はほとんど認められなかった。

図-16にS, I, O区の係数 F の季節変化を示す。係数 F は、図-11における0°Cのときの暗呼吸速度を意味するが、図-16に明らかなように、季節的に大きく変化する。とくに、当年生枝葉の値は、7月上旬の開葉直後には非常に大きいのが、8月上・中旬ごろまでは急激に、以後はゆるやかに低下する。1, 2年生枝葉では、当年葉の開葉終了前後までほぼ同じ値で、以後季節とともに低下する傾向がある。S, I, O区の当年生枝葉の比較では、暗い区ほどほぼ0.1前後に低下する時期が早いのが、その後の値にはさほどの差はみられない。1, 2年生枝葉については、S区の値が、他の区と比べてやや低い傾向がみられるが、I区およびO区はほぼ同じ値である。

次に、季節変化をほとんどしない係数 A , B , C , D について、生育地の光環境との関係を調

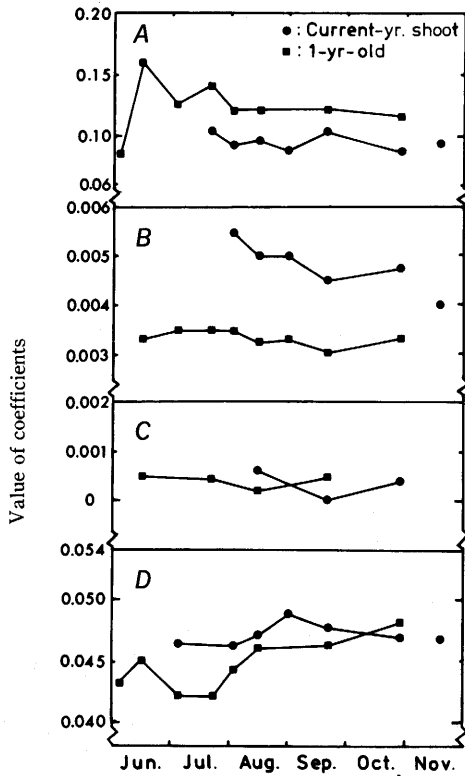


図-15 O区の当年生・1年生枝葉における係数A, B, C, Dの季節変化

Fig. 15 Seasonal changes in the coefficients A, B, C, and D on the equations (3) to (6) in the current-year and 1-year-old shoots detached from the plot O

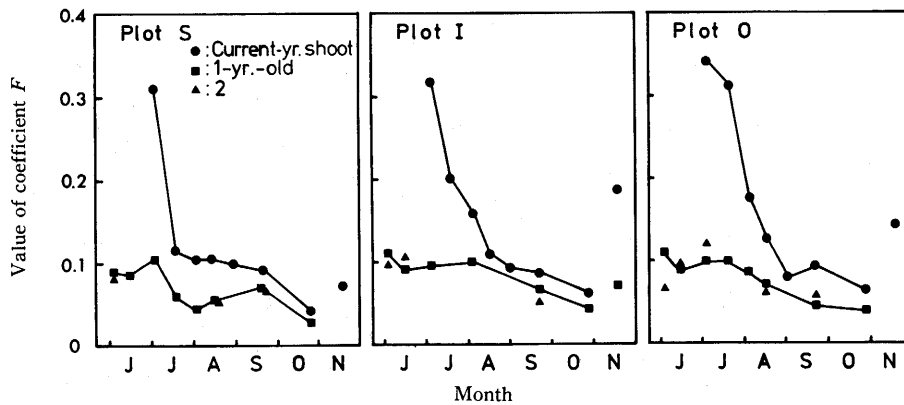


図-16 係数 F の季節変化

Fig. 16 Seasonal changes in the coefficient F on the equation (6)

べ図-17に示す。各点は、季節ごとに得られた値の平均値である。S, I, O区の3ヶ所だけの資料なので、必ずしも図に示したような近似曲線が妥当という保証はないが、これらの近似曲線は、第4報(松本, 次号に投稿予定)のCO₂収支モデルに用いるため、ここに示した。

係数 A は、照度-気温-光合成曲面式の最適温度のときの照度に関する変化率を定める係数

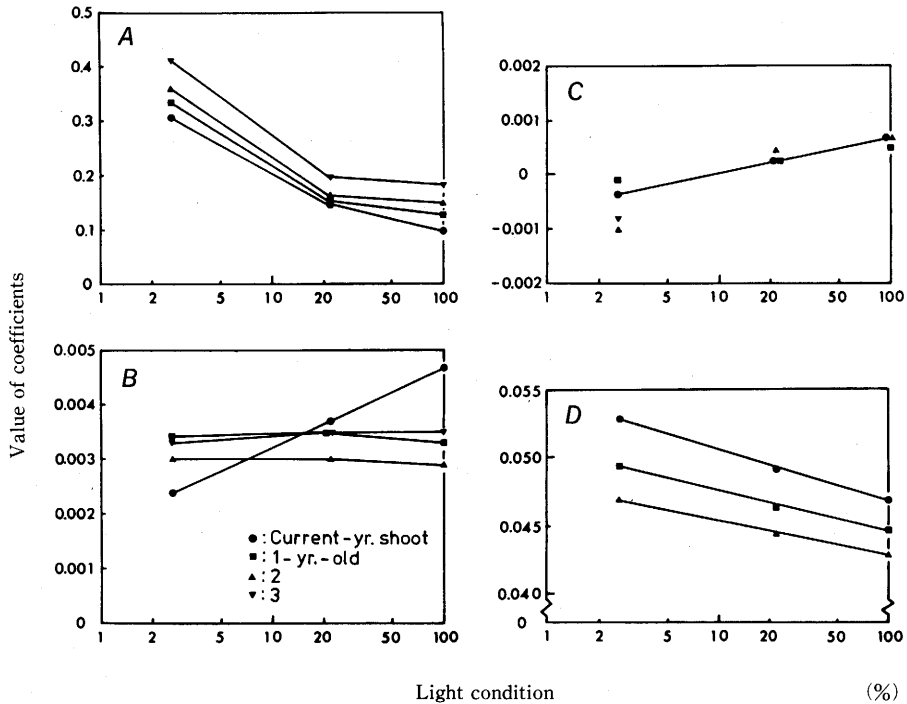


図-17 生育地の光環境と係数 A, B, C, D

Fig. 17 Coefficient A, B, C, and D on the equations (3) to (6) in relationship to the light conditions

である。A が大きければ、光飽和照度が低く、小さければその逆となる。よって、図-17の A は、生育地の光環境が暗いほど、また、枝葉齢が高いほど低い照度で光合成速度が光合成能力値に近づくことを示す。この図から、シラベ前生稚樹は、暗い光環境では効率よく光合成生産を行なうために、光に対する光合成の反応を高めているといえる。

係数 B は、気温-光合成曲線を放物線で近似したときの放物線の係数である。照度-気温-光合成曲面において、B の値が大きいと気温軸と平行な方向の光合成速度の増減が急激になり、小さいとゆるやかになる。図-17において、B の値は、当年生以外の枝葉齢では、生育地の光環境にほとんど関係なく一定である。当年生枝葉では、光環境が暗いほど気温に関する光合成速度の変化が小さく、明るい光環境では大きいと言えよう。暗い光環境下では、明るい光環境下と比べて気温の較差が小さいが(松本・根岸, 1982), こうした環境の差と上記のような当年生葉の B の差がどう関連するのか現段階ではよくわからない。

係数 C は、主に照度-気温-光合成曲面の光飽和照度付近の形状を決める係数である。図-9の気温-光合成曲線において、C = 0 のとき、最適温度を中心に左右対称、プラスのとき左上がり、マイナスのとき右上がりの形状になる。S 区で右上がり、O 区で左上がりの傾向が図-

17のCからうかがえる。

係数 D は、気温-暗呼吸速度を指数関数で近似したときの指数部の係数であり、温度こうばいに相当する。図-17の D において、暗い区ほど、また、枝葉齢が若いほど気温上昇にともなう暗呼吸速度の増加が大きいと認められる。

要 旨

S (林内), I (林縁), O (皆伐跡天然更新地) 区に生育するシラベ前生稚樹の光合成・呼吸速度を調べた。測定は切り枝について人工条件下で、1979年の全生長期間にわたって行なった。

光合成・呼吸速度と照度・気温の関係には、生育場所、枝葉齢、季節による違いがみられた。当年生枝葉の光合成能力はS区5.8, I区5.5, O区3.2mgCO₂·g d. w.⁻¹·hr⁻¹ (8月30日)と暗い区ほど大きかった。

シラベ前生稚樹の針葉は、上面からだけでなく、側面からの光も有効に利用できるように並んでいる。ことに、O区の稚樹では、光合成速度に対する光の入射角の影響がわずかであった。

最適温度での光飽和照度は、S区12~14, I区22~30, O区25~35klxで、季節変化は少なかったが、枝葉齢が高くなると低くなった。弱光下での光合成速度も暗い区ほど高かった。最適温度の季節変化は少なく、およそ、S区16, I区14, O区14℃であった。

暗呼吸速度は気温と指数関係が認められ、すべての期間、いずれの区においても Q_{10} は3前後であった。15℃における暗呼吸速度は、枝葉齢が若いほど大きく、開葉期に大きく、以後季節とともに減少した。

計測資料を整理して、照度 (L) と気温 (T) からみかけの光合成速度 (P_A) を算出する次の照度-気温-光合成曲面式を導びいた。

$$P_A = (B_T + R_T) \{ 1 - C_T - \exp(-A_T \cdot L) \} - R_T \quad (1)$$

$$A_T = A \cdot \{ P_{MAX} + F \cdot \exp_{10}(D \cdot T_{OPT}) \} / (B_T + R_T) \quad (3)$$

$$B_T = P_{MAX} \{ 1 - B(T - T_{OPT})^2 \} \quad (4)$$

$$C_T = C \cdot (T - T_{OPT}) \quad (5)$$

$$R_T = F \cdot \exp_{10}(D \cdot T) \quad (6)$$

ただし、 P_{MAX} : 光合成能力, T_{OPT} : 最適温度, A, B, C, D, F : 係数

上式が表わす曲面を地形図に見たてると、光飽和照度・最適温度付近はなだらかな丘、低・高温側は、急こうばいの平行斜面、低照度側は、尾根状の斜面を示す。 P_{MAX} および F は、枝葉齢、季節、区間で変化し、 A, B, C, D は枝葉齢と区間で変化する。 T_{OPT} は一定であった。

引用文献

- BORMANN, F. H. (1956) : Ecological implications of changes in the photosynthetic response of *Pinus taeda* seedlings during ontogeny. *Ecology* 37 : 70-75
- BOURDEAU, P. H. & LAVERIC, M. L. (1958) : Tolerance and photosynthetic adaptability to light intensity in white pine, red pine, hemlock and *Ailanthus* seedlings. *Forest Sci.* 4 : 196-206
- CLARK, J. (1961) : Photosynthesis and respiration in white spruce and balsam fir. *State Univ. Col. For. Syracuse Univ. Tech. Pub.* 85 : 1-72
- 萩原秋男・小池孝良・穂積和夫(1979) : カラマツ林の光合成. *日林中支講*27 : 129-132
- HAN, S. & SUZAKI, T. (1981) : Studies on production and consumption of assimilates by tree (IX) Bark photosynthesis and dark respiration of young green stems and branches of *Fagus crenata* and *Quercus acutissima*. *J. Jap. For. Soc.* 63 : 242-244
- KUROIWA, S. (1960) : Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare IV Some physiological functions concerning matter production in young *Abies* trees. *Bot. Mag. Tokyo* 73 : 133-141
- LANGE, O. L. (1969) : Experimental-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste I CO₂-Gaswechsel von *Ramalina macisformis* (Del.) BORY unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium. *Flora (B)* 158 : 324-395
- 松本陽介・根岸賢一郎(1982) : 林内および伐採跡地に生育するシラベ前生稚樹の光合成・呼吸. *日林誌*64 : 165~176
- (1983) : シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産(I)季節的生長, 樹冠の発達および純生産. *東大演報*73 : 199-228
- MONSI, M. & SAEKI, T. (1953) : Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14 : 22-52
- PISEK, A. & WINKLER, E. (1959) : Licht und Temperaturabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* LINK), Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). *Planta* 53 : 532-550
- 坂上幸雄(1978) : トドマツの光合成および呼吸量(2) 6, 7月の光, 温度に対する反応. *日林北支講*27 : 53~54.
- 佐藤伊助(1979) : いろいろな曲線と曲面. 248pp., 裳華房, 東京
- SCHULZE, E. D. (1970) : Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von Klimafaktoren im Freiland. *Flora (B)* 159 : 177-232
- STÄLFELT, M. G. (1921) : Till Kännendomen om förhållandet mellan solbladens och skuggbladens Kohlhydratsproduktion. *Medd. Statens Skogsförsöksanst.* 18 : 221-280
- 武智 修・長谷場徹也(1963) : 葉温に関する研究(3)柑橘葉面の乱流熱伝達. *農業気象*19 : 7-10
- THORNLEY, J. (1976) : *Mathematical models in plant physiology.* 318pp., Academic Press, London
- 戸塚 績(1973) : 物質生産に関与する光合成・呼吸機能. (戸塚 績・木村 允 : 植物の生産過程, 生態学講座9) p. 1~61, 共立出版, 東京
- 内嶋善兵衛(1964) : 技術者のための農業気象学講座 —— (II) 熱収支 ——. *農業技術*19 : 139-145
- 矢野健太郎(1970) : 立体解析幾何学. 202pp., 裳華房, 東京

(1983年5月31日受理)

Summary

CO₂ exchanges in shoots detached from *Abies veitchii* LINDL. advance growths were compared among the shaded plot (Plot S) under the deep canopy of the subalpine natural forest, the intermediate plot (Plot I) near the forest border, and the open plot (Plot O) on a cut-over area where clear-cutting had been made with expectation of natural regeneration in 1970. The measurements were made under the controlled light and temperature conditions throughout a growing season of 1979.

The photosynthesis and respiration rates and the responses of photosynthesis to light intensity and temperature differed with plots, shoot ages, and seasons. The photosynthetic capacities of the current-year shoots sampled on August 30 were 5.8, 5.5, and 3.2 mgCO₂·g d. w.⁻¹·hr⁻¹ in the plots S, I, and O, respectively.

On the *A. veitchii* shoots, the needles are usually arranged for effectively utilizing light from various directions. In the current-year shoots the gross photosynthesis rates under the horizontally incident light were about 55%, 75%, and 93% of the rates under the vertically incident light, in the plots S, I, and O, respectively.

The light intensity at saturation of photosynthesis at favorable temperature occurred at about 12 to 14klx in the plot S, at 22 to 30klx in the plot I, and 25 to 35klx in the plot O. The saturation light intensity slightly changed with seasons, and decreased with shoot ages. The photosynthesis rate became higher with increase of shading. The optimum temperature was about 16°C in the plot S, and about 14°C in the plots I and O in all ages of shoots throughout the growing season.

Dark respiration rates had logarithmic relation with temperature. The Q₁₀ was about 3 in each plot and season. Dark respiration rates in the current-year and 1-year-old shoots were the highest in early summer when the flushing took place.

The photosynthesis-light-temperature relations were represented by the following equations,

$$P_A = (B_T + R_T) \{ 1 - C_T \exp(-A_T \cdot L) \} - R_T \quad (1)$$

$$\text{and } A_T = A \cdot \{ P_{\text{MAX}} + F \cdot \exp_{10}(D \cdot T_{\text{OPT}}) \} / (B_T + R_T) \quad (3)$$

$$B_T = P_{\text{MAX}} \{ 1 - B(T - T_{\text{OPT}})^2 \} \quad (4)$$

$$C_T = C \cdot (T - T_{\text{OPT}}) \quad (5)$$

$$R_T = F \cdot \exp_{10}(D \cdot T) \quad (6)$$

where P_A : apparent photosynthesis rate (mgCO₂·g d. w.⁻¹·hr⁻¹),

L : light intensity(klx),

T : temperature(°C),

P_{MAX} : photosynthetic capacity(mgCO₂·g d.w.⁻¹·hr⁻¹),

T_{OPT} : optimum temperature(°C), A , B , C , D , and F : coefficients

These equations gave good approximation of photosynthesis rate under any light and temperature conditions. The analysis of coefficient showed that ; P_{MAX} and F varied with shoot ages, seasons and conditions of shading, A , B , C , and D varied with shoot ages and conditions of shading, while T_{OPT} did not change.