

ブナ樹冠の大気飽差が光合成速度と気孔開閉に与える影響

齋藤秀之¹・須藤 博²・角張嘉孝^{2,3}The Influence of Air Water Vapor Pressure Deficit on CO₂ Assimilation Rate and Stomatal Behavior within a Beech (*Fagus crenata* Bl.) CrownSAITO, Hideyuki¹, SUTOH, Hiroshi² and KAKUBARI, Yoshitaka^{2,3}

要 旨

富士山ブナ天然林を対象に樹冠の大気飽差が光合成速度に与える影響について、大気飽差の実測と切り枝法による光合成・蒸散速度の測定をもとに検討した。1997年4月21日から10月31日において大気飽差の最大値は陽樹冠で32.8 Pa kPa⁻¹、陰樹冠で24.2 Pa kPa⁻¹であった。測定期間のうち大気飽差が10 Pa kPa⁻¹を超した日数は陽樹冠で101日、陰樹冠で80日であった。30分おきに測定した昼間の結果のうち10 Pa kPa⁻¹を超した大気飽差の頻度は陽樹冠と陰樹冠ともにほぼ10%であった。チェンバー内の大気飽差を3 Pa kPa⁻¹から15 Pa kPa⁻¹まで制御したとき、大気飽差と葉面飽差の違いはほぼ1 Pa kPa⁻¹以内であった。光合成速度は葉面飽差が9 Pa kPa⁻¹以上になると陽葉と陰葉ともに最大光合成速度の90%以下に低下した。気孔コンダクタンス、細胞間隙CO₂濃度、葉肉コンダクタンスは葉面飽差が6 Pa kPa⁻¹を超すとそれぞれ低下した。葉面飽差の増大にともない蒸散速度は大きくなり、光合成の水利用効率は低下した。まとめると、ブナ樹冠において大気飽差は光合成速度と光合成の水利用効率を低下させ、蒸散速度を上昇させる環境要因と言える。光合成速度の低下は気孔コンダクタンス、細胞間隙CO₂濃度、葉肉コンダクタンスの低下をとまう。

1. はじめに

ブナ林の一次生産を理解するために、これまで個々の樹木をとりまく微気象、葉と幹枝の空間分

布、光合成および呼吸の生理作用の相互関係がモデル化されてきた(角張ら, 1981; KAKUBARI, 1987)。この生態生理学的シミュレーションモデルは伐採や風倒など環境変化にともなう残存木の成長を個体レベルで分析できるので、ブナ林の保全や利用計画に利用できる可能性がある。しかしこのモデルは光勾配を中心としたものであり、環境変化にともなう光合成速度の変化や樹冠の成長などの資料が不足している。

不明確な要素の一つとして、樹冠における大気飽差の勾配と光合成速度の関係を上げることができ。角張ら(1985)はブナ樹冠で環境要因と光合成速度の日変化を調べ、光合成の日中低下をもたらす要因の一つとして大気飽差の増大の可能性を指摘

キーワード：ブナ、樹冠、大気飽差、葉面飽差、光合成速度、気孔コンダクタンス

Key words : Siebold's beech (*Fagus crenata* Bl.), Tree crown, Air water vapor pressure deficit, Leaf-to-air water vapor pressure deficit, CO₂ assimilation rate, Stomatal conductance

¹ 北海道大学大学院農学研究科環境資源学専攻
Grad. Sch. of Agric., Hokkaido Univ.

² 静岡大学農学部森林資源科学科
Fac. of Agric., Shizuoka Univ.

³ 連絡先 Corresponding author

した。SCHULZE (1970), 松本ら (1982), 角張ら (1985), SCHULTE (1992) の報告によれば, 光合成の日中低下は午前8時を過ぎて光強度と気温が上昇し, 大気飽差が増大したときに起きる。しかしながら光合成の日中低下の原因については, 光強度や葉温の極端な上昇であるか, それとも大気飽差の増大によるものか, それぞれの環境要因がともに変化したために議論できなかった。ブナ樹冠の葉温と光合成速度の関係については, 葉温が光合成の最適温度を超えて高くなると光合成速度が低下することが, 光合成速度の測定環境を制御することによって確認されている(角張, 1973)。一方, 大気飽差と光合成速度の関係は明らかでない。したがってブナ樹冠の葉について, 大気飽差の増大と光合成速度の関係を明らかにする必要がある。

大気飽差は大気の水蒸気圧と実際の水蒸気圧との差である。大気飽差が増大すると細胞間隙と大気の水蒸気圧勾配, いわゆる葉面飽差が増大する。また大気飽差が同じでも, 葉温が上昇すると細胞間隙で飽和した水蒸気圧が上昇するので葉面飽差が増大する。多くの場合, 葉面飽差の増大は気孔開度と光合成の生化学的な反応にそれぞれ影響を与え, 光合成速度が低下するものと考えられている (TESKEY *et al.*, 1986; GUEHL and AUSSENAC, 1987)。この光合成速度の低下の程度は植物種や生育環境によっても異なる (SCHULZE, 1986; GUEHL and AUSSENAC, 1987; WILL and TESKEY, 1997)。一方で, 樹高 20 m におよぶ樹冠全体の気飽差を制御して, 大気飽差と樹冠の葉の光合成速度の関係を調べることは困難である。したがって, ブナ樹冠における大気飽差が光合成速度に与える影響を明らかにするためには, ブナ樹冠における大気飽差の実態を把握するとともに, 個葉レベルにおける大気飽差と葉面飽差の関係および葉面飽差と光合成速度の関係を明らかにして, これらの相互関係を検討する必要がある。

本研究は①ブナ樹冠の大気飽差の実態およびその垂直的な変化量を明らかにするために, 生育期間を通して陽樹冠と陰樹冠の気温および相対湿度を測定した。②光合成・蒸散速度を測定するチェンバー内の光強度, 温度, 大気飽差を制御して, 大気飽差と葉面飽差の関係ならびに葉面飽差と光合成・蒸散速度の関係を切り枝法で調べた。また気孔コンダクタンス, 細胞間隙 CO₂ 濃度, 葉肉コンダクタンスを解析して, 光合成速度と蒸散速度が大気飽差の影響

を受ける生理的な過程を検討した。③①と②をまとめてブナ樹冠の大気飽差が光合成速度に与える影響について検討した。

2. 材料と方法

試験地は富士山南斜面の海拔高 1,100 m のブナ天然林 (N 35°17', E 138°41') である。1997 年の暖かさの指数 (WI; KIRA, 1977) は 51.9 であり, 気候帯は冷温帯に属する。1995 年から 1997 年までの年最高気温はほぼ 30°C, 年最低気温は -10 から -15°C であった。

試料木は樹高 21 m, 最下葉高 9.6 m, 胸高直径 62 cm である。開葉は 5 月上旬で, 落葉は 10 月下旬から 11 月上旬であった。樹冠の中央南側に高さ 20 m の鉄塔があり, 気象要因の継続測定と切り枝の採取が可能である。

気温と相対湿度の測定は地上高 20 m の陽樹冠表層と 12 m で行った。供試枝の採取位置は気象観測と同様に地上高 20 m と 12 m であった。陽樹冠と陰樹冠の葉の光合成特性や測定法については別に報告した (SAITO and KAKUBARI, 1999)。

気温と相対湿度の測定は温湿度測定システム (RS-10 型, タバイ, 東京) を用いて行った。測定期間は 1997 年 4 月 21 日から 10 月 31 日であった。測定間隔は 30 分であった。光量子束密度の測定は光量子束密度センサー (IKS-25, 小糸工業, 東京) とデータロガー (MES-901, 小糸工業, 東京) を用いて行った。測定間隔は 10 分であった。

光合成・蒸散速度の測定は 1997 年 6 月 7 日, 7 月 18 日, 9 月 20 日に行った。試料枝は早朝に採取して, 現場ですぐに水切りをして研究室に持ち帰った。測定は採取日を含めて 3 日以内に行った。光合成・蒸散速度の測定装置はハインツワルツ製ミニキューベットシステム (CMS-400, Walz Co., Effeltrich, Germany) とバイパス除湿装置 (CNF-400, Walz Co., Germany) である。バイパス除湿装置の露点計はゴールドミラー型露点センサーである。光制御はハロゲンランプを光源とする光照射装置 (FL-400 と FL-400 F, Walz Co., Germany) を用いた。チェンバー内の大気飽差を昇順で 3.0, 5.0, 10.0, 15.0 Pa kPa⁻¹ と増大させた。光強度は 700 μmol m⁻² s⁻¹ に制御した。これは光飽和点以上である (SAITO and KAKUBARI, 1999)。チェンバー内温度は 21.0°C に制御した。CO₂ 濃度は制御しな

かった。試料の葉面積の測定は Delta-T 画像解析装置 (DIAS, Delta-T, Cambridge, England) を用いて行った。

大気飽差は気温と相対湿度から求めた。チェンバー内の大気飽差はチェンバー内温度と露点から求めた。葉面飽差はチェンバー内の大気飽差と細胞間隙の大気飽差の差として求めた。このとき細胞間隙の水蒸気圧は飽和しているものとし、温度は葉温と等しいものとした。光合成の水利用効率 (A/E) は光合成速度を蒸散速度で除して求めた。葉面飽差に対する水利用効率の反応性 ($\partial E/\partial A$) は葉面飽差に対する蒸散速度の反応性 ($\partial E/\partial g_s$) と葉面飽差に対する光合成速度の反応性 ($\partial A/\partial g_s$) の比率で求める

ことができる (COWAN and FARQUHAR, 1977; 式 (1))。ここでは GUEHL and AUSSENAC (1987) によって簡便化された式を用いた (式 (1))。

$$\begin{aligned} \partial E/\partial A &= \partial E/\partial g_s / \partial A/\partial g_s \\ &= E/A \times (g_s + g_m + E/2) / g_m \end{aligned} \quad (1)$$

ここで E は蒸散速度, A は光合成速度である。 g_s は CO_2 に対する気孔コンダクタンスである。 g_m は CO_2 に対する葉肉コンダクタンスで A/C_i として求めた (SAITO and KAKUBARI, 1999)。 C_i は細胞間隙 CO_2 濃度である。

統計的な有意差の検定には t -検定を用いた。

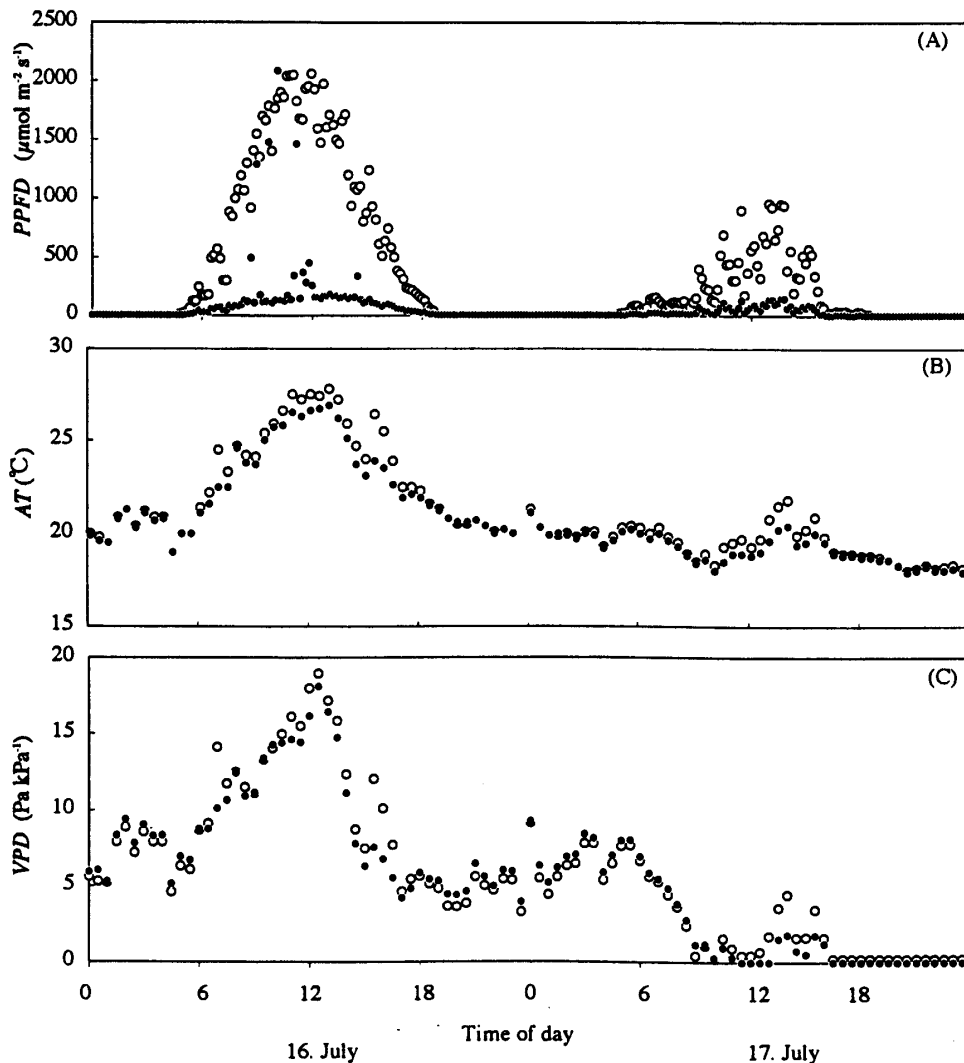


図1 光量子束密度 (PPFD), 気温 (AT), 大気飽差 (VPD) の日変化

○は陽樹冠 (20 m), ●は陰樹冠 (12 m) を示す。

Fig. 1 Diurnal fluctuations of photosynthetic photon flux density (PPFD), air temperature (AT), air water vapor pressure deficit (VPD) within a beech crown on 16 and 17 July 1997. Symbol of open and closed circles indicates the sun and shade crown, 20 m and 12 m height above the ground level, respectively.

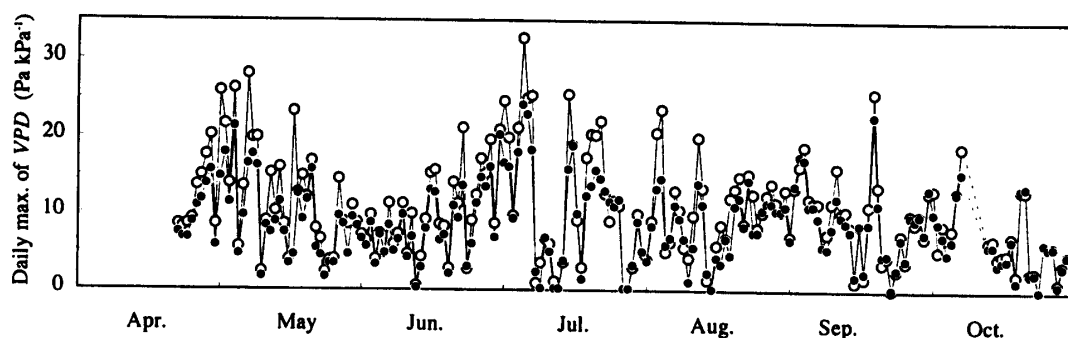


図2 大気飽差の日最大値の季節変化
凡例は図1に示した。

Fig. 2 Seasonal fluctuation of the daily maximum of air water vapor pressure deficit (VPD) within a beech crown. Symbol of open and closed circles indicates the sun and shade crown.

3. 結果および考察

3.1 ブナ樹冠の大気飽差

図1は1997年7月16日と17日における光量子束密度、気温、大気飽差の日変化を示す。7月16日の日の出前の大気飽差は4 Pa kPa⁻¹から10 Pa kPa⁻¹であった。日の出すぎから光量子束密度、気温、大気飽差がともに上昇した。光量子束密度、気温、大気飽差が最大を示した時刻はともに12時頃であった。午後2時を過ぎて気温が低下すると大気飽差は低下した。7月16日において大気飽差が最小を示した時刻は陽樹冠と陰樹冠ともに夜間であった。陽樹冠と陰樹冠の大気飽差を比べると、昼間は陽樹冠の大気飽差が陰樹冠より1から2 Pa kPa⁻¹ほど大きく、夜間は反対に陽樹冠の大気飽差が陰樹冠より1 Pa kPa⁻¹ほど小さかった。7月17日は霧雨のために大気飽差が0 Pa kPa⁻¹近くまで低下した。正午に光量子束密度が1,000 μmol m⁻² s⁻¹程度まで上昇したが、大気飽差は5 Pa kPa⁻¹を超さなかった。

図2は大気飽差の日最大値の季節変化を示す。大気飽差の最大値は陽樹冠で32.8 Pa kPa⁻¹、陰樹冠で24.2 Pa kPa⁻¹であった。測定した194日間で大気飽差が10 Pa kPa⁻¹を超した日数は陽樹冠で101日、陰樹冠で80日であった。同様に大気飽差が20 Pa kPa⁻¹を超した日数は陽樹冠で23日、陰樹冠で6日であった。大気飽差が1日で2時間以上20 Pa kPa⁻¹を超した日数は陽樹冠で7日、陰樹冠で2日であった。

図3は測定期間の昼間の大気飽差を頻度分布で示す。大気飽差の頻度分布は陽樹冠と陰樹冠ともにL

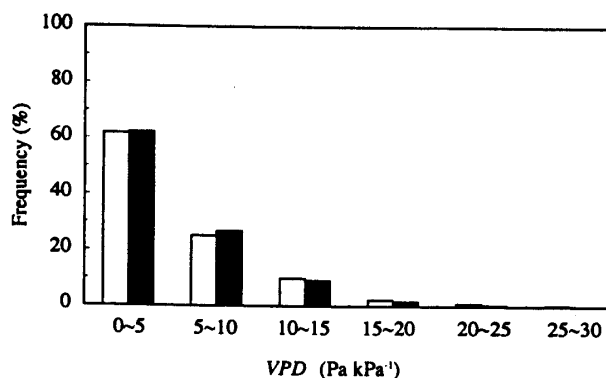


図3 ブナ樹冠の大気飽差 (VPD) の頻度分布
1997年4月21日から10月31日まで30分おきに測定した昼間のデータをまとめた。白棒は陽樹冠、黒棒は陰樹冠を示す。

Fig. 3 Frequency distribution of air water vapor pressure deficit (VPD) in day time during the whole growing season from 21 April to 31 October 1997. White and black bar indicates the sun and shade crown.

型分布を示した。5 Pa kPa⁻¹以下の頻度は陽樹冠と陰樹冠ともに62%であった。10 Pa kPa⁻¹を超した頻度は陽樹冠と陰樹冠ともにほぼ10%であった。20 Pa kPa⁻¹を超した頻度は陽樹冠と陰樹冠ともに2%未満であった。

試験地は太平洋からの湿った海風が富士山の裾に沿って上昇するために霧がしやすい。このため朝に晴れていても日中に曇りや霧雨へ変わる日が多かった。図1に示した7月16日のように一日中良く晴れる日は生育期間を通して10日ほどであった。このために生育期間を通して30分おきに調べた大気飽差のデータを頻度分布にまとめると、5 Pa kPa⁻¹以下の頻度が多く、20 Pa kPa⁻¹を超す頻度

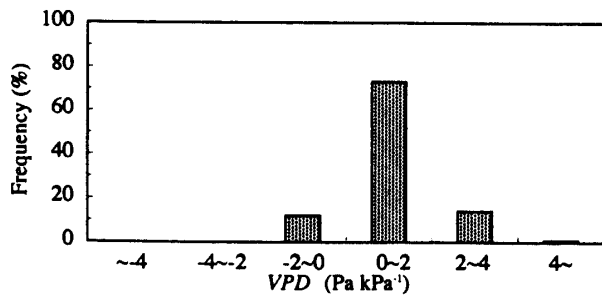


図4 大気飽差 (VPD) の樹冠内変量の頻度分布
Fig. 4 Frequency distribution of vertical variation of air water vapor pressure deficit (VPD) between sun and shade crown within a beech crown.

が大変少なかった (図3)。角張ら (1984) が報告したドイツのゲッチンゲンのブナ樹冠では、大気飽差の最大が 24.5 Pa kPa^{-1} であり、晴れの日でも 10 Pa kPa^{-1} を超さない日があった。

図4は30分おきに調べた大気飽差の樹冠内変化量の頻度分布である。陽樹冠の大気飽差から陰樹冠の大気飽差を差し引いた結果が0から 2 Pa kPa^{-1} であった頻度は73%を占めた。同様に-2から 0 Pa kPa^{-1} であった頻度は12%であった。 4 Pa kPa^{-1} を超した頻度はわずか1%未満であった。図2で示した日最大大気飽差は陽樹冠と陰樹冠で大きな差を示しているが、生育期間の全体でみると大気飽差の樹冠内変化量が大きくなる時間はわずかである。陽樹冠の大気飽差が陰樹冠よりも下回るのは、図1に示したように晴れた日の夜間である。ヨーロッパブナとヨーロッパナラにおいて晴れた日に調べた大気飽差の樹冠内変化量は2から 3 Pa kPa^{-1} で、最大でも 5 Pa kPa^{-1} 程度であり (SCHULZE, 1970; KIESE, 1971; ELÍAS *et al.*, 1989), ここで得た結果と同じ傾向であった。

3.2 葉面飽差と光合成速度および蒸散速度の関係

チェンバー内の光強度を $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、温度を 21.0°C に制御してチェンバー内の大気飽差を $3.0, 5.0, 10.0, 15.0 \text{ Pa kPa}^{-1}$ に制御したところ、陽葉の葉温は $21.9, 21.8, 21.5, 21.5^\circ\text{C}$ 、陰葉の葉温は $21.9, 21.8, 21.7, 21.6^\circ\text{C}$ になり、チェンバー内温度と葉温の差は 1°C 以内であった。チェンバー内温度と葉温の違いは光照射による顕熱と蒸散による潜熱のバランスによる。大気飽差を大きくすると葉温が低下するのは、顕熱が変わらないのに対して

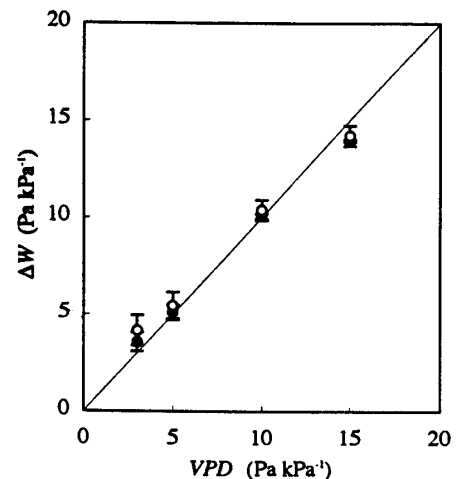


図5 大気飽差 (VPD) と葉面飽差 (ΔW) の関係
凡例は図1に示した。

Fig. 5 Relationship between air water vapor pressure deficit (VPD) and leaf-to-air water vapor pressure deficit (ΔW). Symbol of open and closed circles indicates the sun and shade leaves.

蒸散が活発になり潜熱が増大したためである (図6C)。ここではチェンバー内温度を光合成の最適温度に制御した。光合成の最適温度条件において 1°C 程度の葉温変化は光合成速度に大きく影響しない (角張, 1973; 斎藤・角張, 未発表資料)。したがってチェンバー内の大気飽差の変化にともなう葉温の変化は葉面飽差と光合成速度の関係を解析するにあたり問題にならない。

図5はチェンバー内の大気飽差と葉面飽差の関係を示す。チェンバー内の大気飽差を 3.0 Pa kPa^{-1} から 15.0 Pa kPa^{-1} まで変化させたとき、大気飽差と葉面飽差の違いは陽葉と陰葉ともにほぼ 1 Pa kPa^{-1} 以内であった。大気飽差と葉面飽差が異なる理由はチェンバー内温度と葉温に差が生じたためである。

図6A, Bは葉面飽差と光合成速度の関係を示す。大気飽差が 3.0 Pa kPa^{-1} のときの陽葉と陰葉の光合成速度は 8.6 ± 1.4 と $5.6 \pm 0.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であった。このときの光合成速度をそれぞれ100%とすると、大気飽差が 5.0 Pa kPa^{-1} のときの陽葉と陰葉の光合成速度は $102 \pm 2\%$ と $100 \pm 1\%$ であり、大気飽差が 3.0 Pa kPa^{-1} のときに比べて大きく変化しなかった。さらに大気飽差を 15.0 Pa kPa^{-1} へ増大させると陽葉と陰葉の光合成速度は $84 \pm 13\%$ と $70 \pm 16\%$ まで低下した。このとき陽葉と陰葉の低

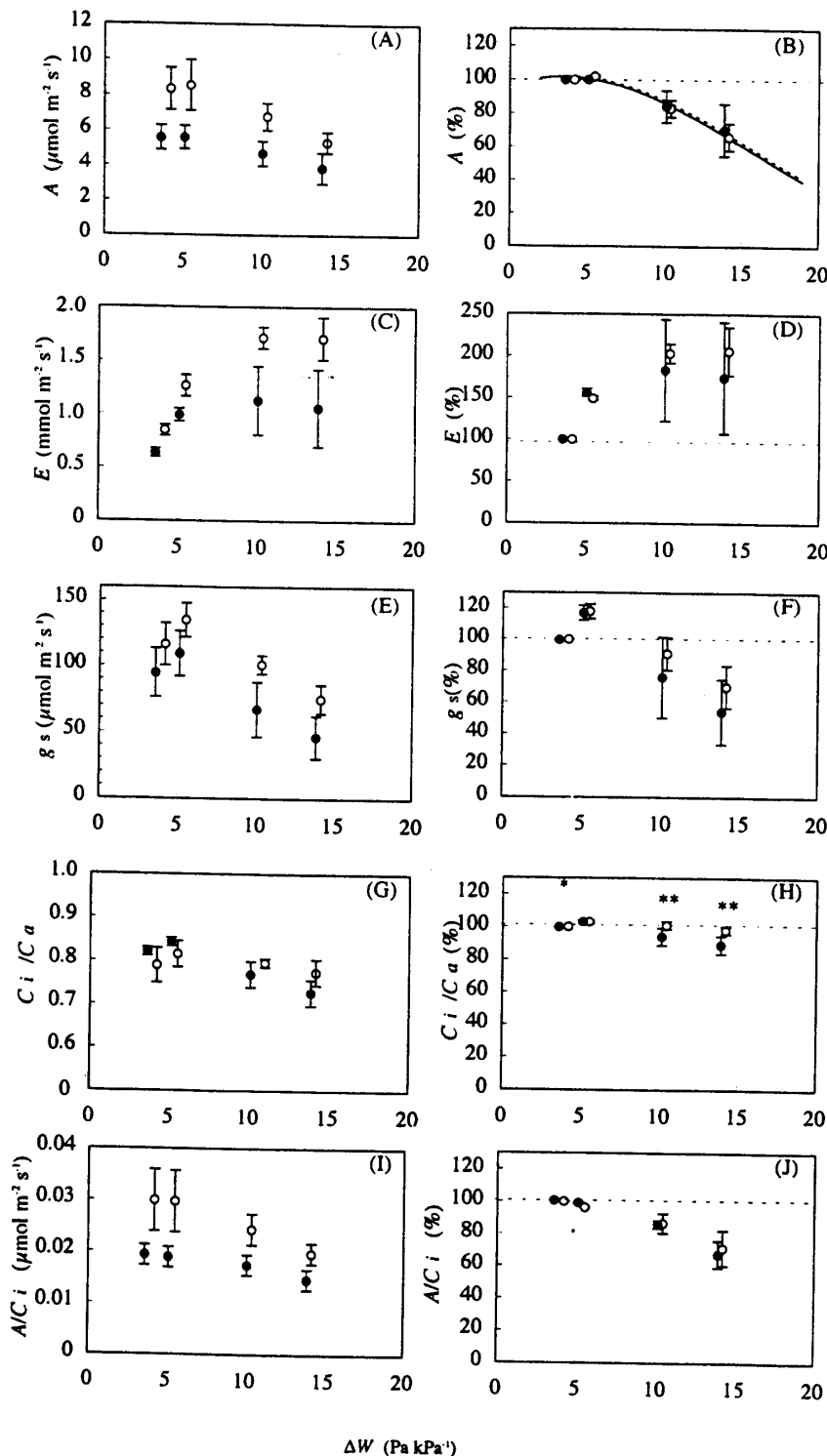


図6 葉面飽差と光合成速度 (A), 蒸散速度 (E), 気孔コンダクタンス (g_s), 細胞間隙とチェンバー内の CO_2 濃度比 (C_i/C_a), 葉肉コンダクタンス (A/C_i) の関係
 パネル B, D, F, H, J は葉面飽差が 3 Pa kPa^{-1} のときの値を 100% として低下率を示す。○ は陽葉, ● は陰葉を示す。星印は陽葉と陰葉の有意差 (* は $p < 0.2$, ** は $p < 0.1$) を示す。値は 3 反復の平均でエラーバーは標準誤差を示す。

Fig. 6 Responses of CO_2 assimilation rate (A), transpiration rate (E), stomatal conductance to CO_2 vapor (g_s), the ratio of intercellular and ambient CO_2 concentration (C_i/C_a), and mesophyll conductance (A/C_i) to increasing of leaf-to-air water vapor pressure deficit (ΔW). Panels of B, D, F, H and J show the relative values to means at 3 Pa kPa^{-1} . The open and closed circle indicates the sun and shade leaves. An asterisk indicates a significant difference due to measurement between sun and shade leaves at a particular ΔW (*: $p < 0.2$; **: $p < 0.1$). Values represent means with standard errors from three different experiments.

下率に有意差は認められなかった ($p < 0.2$)。図 6 B の葉面飽差と光合成速度の低下率との関係について近似曲線を求め、光合成速度が最大より 10% 低下するときの葉面飽差を求めたところ、陽葉と陰葉ともに 9 Pa kPa^{-1} であった。

葉面飽差と蒸散速度の関係を図 6 C, D に示す。大気飽差を 3.0 Pa kPa^{-1} から 10.0 Pa kPa^{-1} まで変

化させると陽葉と陰葉の蒸散速度は上昇した。さらに大気飽差を 15.0 Pa kPa^{-1} へ増大させると蒸散速度の上昇が抑制される傾向を示した。

葉面飽差と気孔コンダクタンスの関係を図 6 E, F に示す。気孔コンダクタンスが最大を示したときの大気飽差は陽葉と陰葉ともに 5.0 Pa kPa^{-1} であった。大気飽差が 3.0 Pa kPa^{-1} のときの陽葉と陰葉

の気孔コンダクタンスをそれぞれ100%とすると、大気飽差が5.0 Pa kPa⁻¹のときに陽葉と陰葉の気孔コンダクタンスは117±5%と118±5%であった。さらに大気飽差を15.0 Pa kPa⁻¹へ増大させると陽葉と陰葉の気孔コンダクタンスは54±14%と70±21%まで低下した。

葉面飽差と C_i/C_a (細胞間隙のCO₂濃度とチェンバー内のCO₂濃度比) の関係を図6G, Hに示す。 C_i/C_a が最大を示したときの大気飽差は陽葉と陰葉ともに5.0 Pa kPa⁻¹であった。 C_i/C_a の最大値は陽葉で0.80±0.04, 陰葉で0.83±0.02であった。大気飽差が3.0 Pa kPa⁻¹のときの陽葉と陰葉の C_i/C_a をそれぞれ100%とすると、大気飽差が5.0 Pa kPa⁻¹のときの陽葉と陰葉の C_i/C_a は103±0.8%と103±0.9%であった。さらに大気飽差を15.0 Pa kPa⁻¹へ増大させると陽葉と陰葉の C_i/C_a は98±2.3%と89±5.5%へ低下した。このとき C_a の変化は平均で8 ppmほどであり、 C_i/C_a の低下の大部分は C_i の低下によるものであった。VON CAEMMERER and EVANS (1991)によると、多くのC₃植物の C_i/C_a は適潤な条件下において0.7から0.8である。またZHANG and NOBEL (1996)によると、 C_i/C_a は葉面飽差の増大にしたがい低下することが知られている。ここで得たブナの C_i/C_a はVON CAEMMERER and EVANS (1991)の報告と同等レベルであり、葉面飽差に対する反応においてもZHANG and NOBEL (1996)の報告と同じ傾向であった。

葉面飽差と葉肉コンダクタンスの関係を図6I, Jに示す。陽葉と陰葉の葉肉コンダクタンスは大気飽差が3.0 Pa kPa⁻¹から5.0 Pa kPa⁻¹のときに最大を示した。大気飽差が3.0 Pa kPa⁻¹のときの陽葉と陰葉の葉肉コンダクタンスをそれぞれ100%とすると、大気飽差が5.0 Pa kPa⁻¹のときの陽葉と陰葉の葉肉コンダクタンスは96±0%と99±0%であった。さらに大気飽差を15.0 Pa kPa⁻¹まで増大させると陽葉と陰葉の葉肉コンダクタンスは71±11%と67±8%まで低下した。葉肉コンダクタンスの低下率を陽葉と陰葉で比べると有意差はなかった。

葉面飽差の増大にともなう光合成速度の低下は気孔コンダクタンス、細胞間隙CO₂濃度 (C_i)、葉肉コンダクタンスの低下をともなった(図6B, F, H, J)。光合成におけるガス交換の過程は、気孔開閉が関与する気孔コンダクタンスと細胞間隙から葉緑体

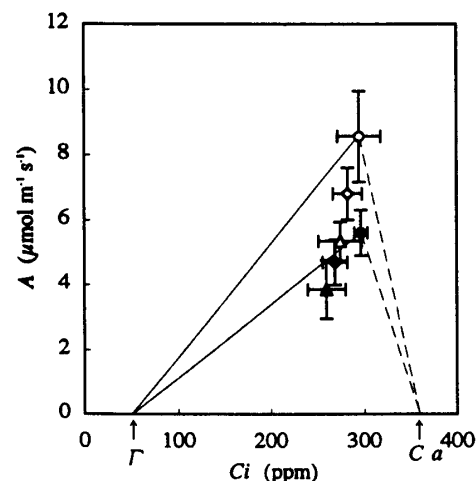


図7 大気飽差の増大にともなう光合成速度 (A) と細胞間隙CO₂濃度 (C_i) の関係
○, □, △は陽葉の光合成速度を測定したときの大気飽差5, 10, 15 Pa kPa⁻¹を示す。●, ■, ▲は陰葉の光合成速度を測定したときの大気飽差5, 10, 15 Pa kPa⁻¹を示す。Γと C_a はCO₂補償点および外気のCO₂濃度を示す。実線と破線については本文で説明している。

Fig. 7 Relationship between CO₂ assimilation rate (A) and intercellular CO₂ concentration (C_i) with increasing air vapor pressure deficit (VPD). Symbol of circle, square and triangle indicates VPD condition of 5, 10 and 15 Pa kPa⁻¹, respectively. The open and closed symbols indicate the sun and shade leaves. The Γ and C_a denote the CO₂ compensation point for CO₂ assimilation and the ambient CO₂ concentration. The solid and dotted lines indicate the demand and supply function (Farquhar and Sharkey, 1982), which is explained in the text.

の炭酸固定反応までのCO₂拡散抵抗およびリブローズ-1,5-二リン酸カルボキシラーゼ・オキシゲナーゼを触媒とする炭酸固定反応が関与する葉肉コンダクタンスに大別して説明される(FARQUHAR and SHARKEY, 1982; JONES, 1985)。FARQUHAR and SHARKEY (1982)とJONES (1985)によれば、仮に気孔コンダクタンスが変わらずに葉肉コンダクタンスが低下すれば、光合成速度と C_i の関係において、 C_i は光合成速度の低下にともない C_a に向けて直線的に上昇する(図7の破線)。一方、葉肉コンダクタンスが変わらずに気孔コンダクタンスが低下すれば、 C_i が低下して光合成速度を律速する。このとき C_i が0から300 ppmであれば、光合成速度と C_i の

関係において、 C_i は光合成速度の低下にともない CO_2 補償点 (Γ) に向けて直線的に低下する。このとき、同じ供試木で調べられた CO_2 補償点は 50 ppm 前後であるので (SAITO and KAKUBARI, 1999), 光合成速度の低下にともなう C_i の変化は図 7 の実線で示される。図 6 A, B では、大気飽差が $5.0 Pa kPa^{-1}$ を超すと光合成速度が明らかに低下したので、大気飽差が 5.0, 10.0, 15.0 $Pa kPa^{-1}$ のときの光合成速度と C_i の関係について検討してみる (図 7)。大気飽差が $5.0 Pa kPa^{-1}$ を超えて増大するにしたがい、陽葉と陰葉の光合成速度と C_i はそれぞれ実線と破線の下領域で低下した。これは光合成速度の低下が気孔コンダクタンスの低下にともなう C_i 不足と葉肉コンダクタンスの低下の相互作用に関連していることを意味する。大気飽差の増大にともなう光合成速度の低下が気孔コンダクタンスと葉肉コンダクタンスの相互作用に関連していることは、TESKEY *et al.* (1986) がテーダマツ (*Pinus taeda*) の実生苗で調べた報告や GUEHL and AUSSENAC (1987) がヨーロッパモミ (*Abies alba*) の成木で調べた報告と一致する。

蒸散速度は葉面飽差の増大に依存して上昇し、気孔開閉により制限される。仮に葉面飽差が増大するときに気孔コンダクタンスが変化しなければ蒸散速度は直線的に上昇する (FARQUHAR, 1978)。図 6 では、葉面飽差が $5.0 Pa kPa^{-1}$ を超えて増大するにしたがい気孔コンダクタンスが低下したので、気孔は葉面飽差の増大にともない閉じて、蒸散速度の上昇を抑制したものと考えられる。

図 8 A は葉面飽差と光合成の水利用効率 (A/E) の関係を示す。大気飽差が $3.0 Pa kPa^{-1}$ のときの陽葉と陰葉の A/E は $9.8 \pm 0.9 \mu mol mmol^{-1}$ と $8.8 \pm 0.9 \mu mol mmol^{-1}$ であり、それぞれ最大を示した。大気飽差が $3.0 Pa kPa^{-1}$ のときの陽葉と陰葉の A/E をそれぞれ 100% とすると、大気飽差を 15.0 $Pa kPa^{-1}$ まで増大させると陽葉と陰葉の A/E はそれぞれ $33 \pm 1\%$ と $46 \pm 7\%$ まで低下した。 A/E の低下は葉面飽差の増大にともなう光合成速度 (A) の低下と蒸散速度 (E) の上昇によるものである (図 6 B, D)。

図 8 B は葉面飽差の増大に対する光合成の水利用効率の反応性 ($\partial E / \partial A$) を示す。葉面飽差が増大すると $\partial E / \partial A$ は上昇した。仮に葉面飽差の増大にともなう A/E の低下が直線的であれば $\partial E / \partial A$ は一

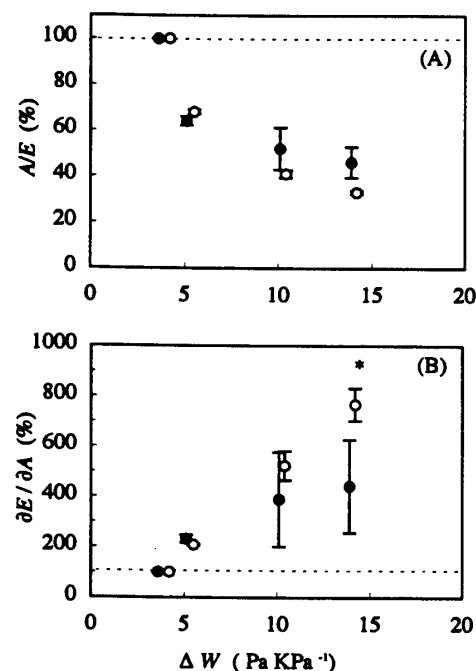


図 8 葉面飽差と水利用効率 (A/E) および光合成の水利用効率の反応性 ($\partial E / \partial A$) の関係
凡例は図 6 に示した。

Fig. 8 Responses of water use efficiency (A/E) and partial derivative $\partial E / \partial A$ to increasing of leaf-to-air water vapor pressure deficit (ΔW). Details are shown in Fig. 6.

定の値になる。葉面飽差の増大にともなう $\partial E / \partial A$ の上昇は、図 8 A において葉面飽差が増大するほど A/E の低下率が小さくなることを示しており、気孔閉鎖により水利用率の低下を抑える効果が葉面飽差の増大にともない大きくなったことを意味する。これは GUEHL and AUSSENAC (1987) の報告例と一致する。

3.3 ブナ樹冠の大気飽差が光合成速度に与える影響

ブナ樹冠の大気飽差が光合成速度に与える影響を検討するために、ブナ樹冠の大気飽差のデータ (3.1) と実験室で得た光合成速度のデータ (3.2) を次のようにまとめた。①光合成速度は葉面飽差が $9 Pa kPa^{-1}$ を超すと最大光合成速度の 90% 以下に低下する (図 6 B)。②ブナ樹冠の大気飽差は $10 Pa kPa^{-1}$ を超す (図 3)。③チェンバー内の大気飽差と葉面飽差の違いはほぼ $1 Pa kPa^{-1}$ 以内である (図 5)。①から③をまとめると、ブナ樹冠において大気飽差が $10 Pa kPa^{-1}$ を超すと光合成速度は低下することが予測できる。

角張ら (1985) は静岡大学中川根演習林のブナ樹

冠で光合成・蒸散速度の日変化を測定し、大気飽差と光合成速度の関係を解析したところ、大気飽差がほぼ 10 Pa kPa^{-1} 以上のときに光合成速度は低下する傾向であった。SCHULZE (1970) はドイツのブナ樹冠において同様に報告した。角張ら (1985), SCHULZE (1970) の報告と図 1 に示した大気飽差の日変化、図 6 B に示した葉面飽差と光合成速度の関係を併せて考えると、ブナ樹冠における光合成速度の日中低下は大気飽差の増大が大きく関与していると考えられる。

まとめると、ブナ樹冠において大気飽差は光合成速度の低下をもたらす一要因である。光合成速度の低下は気孔コンダクタンス、細胞間隙 CO_2 濃度、葉肉コンダクタンスの低下をともなう。大気飽差の増大により蒸散速度は高まり、光合成の水利用効率は低下する。

静岡大学農学部森林資源科学科造林学研究室の韓慶民博士と万木浩敬氏からご助言を頂いた。また野外調査では同研究室の専攻生の多大な協力があつた。

この研究の一部は日本科学協会による笹川科学研究助成金と文部省科学研究費助成金 (課題番号 09660161) によって行われた。

引用文献

- 1) COWAN, I. R. and FARQUHAR, G. D.: Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **31**, 471-505, 1977
- 2) ELIÁS, P., KRATOCHVÍLOVÁ, I., JANOUS, D., MAREK, M. and MASAROVICOVÁ, E.: Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oakhornbeam forest. I. Stand microclimate. *Trees*, **4**, 227-233, 1989
- 3) FARQUHAR, G. D.: Feedforward responses of stomata to humidity. *Aust. J. Plant Physiol.*, **5**, 787-800, 1978
- 4) FARQUHAR, G. D. and SHARKEY, T. D.: Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **33**, 317-345, 1982
- 5) GUEHL, J. M. and AUSSENAC, G.: Photosynthesis decrease and stomata control of gas exchange in *Abies alba* Mill. in response to vapor pressure difference. *Plant Physiol.*, **83**, 316-322, 1987
- 6) JONES, H. G.: Partitioning stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis. *Plant Cell Environ.*, **8**, 95-104, 1985
- 7) 角張嘉孝: ブナ天然林における上限・下限付近の光合成同化能力について, 第 84 回日林論, 163-165, 1973
- 8) KAKUBARI, Y.: Modelling the productive structure and function of natural forests of *Fagus crenata* at different altitudes in Naeba Mountains. An analysis of dry matter production with an eco-physiological computer simulation model based on an individual tree. *Bull. Tokyo Univ.*, **76**, 107-162, 1987
- 9) 角張嘉孝・ハンスヘラー・ハインツエーレンベルグ: 120 年生のヨーロッパ・ブナの葉の水ポテンシャル, 第 32 回日林中支講, 137-140, 1984
- 10) 角張嘉孝・佐藤 潤・杉山厚吉: データ計測制御装置をそなえた樹木の CO_2 ・ H_2O ガス代謝計測システムとブナ林での計測例, 静岡大学農学部演習林報告, **9**, 1-14, 1985
- 11) 角張嘉孝・鋤柄直純・松本陽介・根岸賢一郎: 生態生理学的シミュレーションモデルの紹介と Intact in Situ の方法によるモデルの検証—葉層における光合成能力の区分, 1 日の光合成量および非同化器官の呼吸と関連して—, 第 92 回日林論, 341-344, 1981
- 12) KIESE, O.: The measurement of climatic elements which determine production in various plant stands. Methods and preliminary results. In: *Integrated Experimental Ecology* (ed. H. Ellenberg), *Ecological Studies Vol. 2*. Springer Verlag, Berlin, pp. 132-142, 1971
- 13) KIRA, T.: Forest vegetation of Japan. Primary productivity of Japanese forests. *Productivity of Tree* (eds. T. Shidei and T. Kira). Univ. Tokyo Press, Tokyo, pp. 1-9, 1977
- 14) 松本陽介・鋤柄直純・角張嘉孝・根岸賢一郎: 立木の光合成・呼吸速度の計測システムとブナ林での計測例, *日林誌*, **64**, 149-154, 1982
- 15) SAITO, H. and KAKUBARI, Y.: Spatial and seasonal variations in photosynthetic properties within a beech (*Fagus crenata* Blume) crown. *J. For. Res.*, **4**, 27-34, 1999
- 16) SCHULTE, M.: Saisonale und Interannuelle Variabilität des CO_2 -Gaswechsels von Buchen (*Fagus sylvatica* L.)—Bestimmung von C-Bilanzen mit Hilfe eines empirischen Modells. Verlag Shaker, 164 pp., 1992
- 17) SCHULZE, E. D.: Der CO_2 -Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora*, **159**, 177-232, 1970
- 18) SCHULZE, E. D.: Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **37**, 247-274, 1986
- 19) TESKEY, R. O., FITES, L., SAMUELSON, L. J. and BONGARTEN, B. C.: Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in *Pinus taeda*

- L. under different environmental conditions. *Tree Physiol.*, **2**, 131-142, 1986
- 20) VON CAEMMERER, S. and EVANS, J. R.: Determination of the average partial pressure of CO₂ in chloroplasts from leaves of several C₃ plants. *Aust. J. Plant Physiol.*, **18**, 287-305, 1991
- 21) WILL, R.E. and TESKEY, R.O.: Effect of irradiance and vapour pressure deficit on stomatal response to CO₂ enrichment of four tree species. *J. Exp. Bot.*, **48**, 2095-2102, 1997
- 22) ZHANG, H. and NOBEL, P. S.: Dependency of c_i/c_a and leaf transpiration efficiency on the vapour pressure deficit. *Aust. J. Plant Physiol.*, **23**, 561-568, 1996
- (1998. 8. 28 受理)

Summary

The influence of air water vapor pressure deficit (*VPD*) on CO₂ assimilation rate (*A*) within a standing beech (*Fagus crenata*) tree crown on Mt. Fuji in Japan was examined by integrating the actual *VPD* during a growing season and the measurements of *A* and transpiration rate (*E*) under different *VPD* conditions in gas-exchange chamber by detached method. From 21 April to 31 October 1997, the maximum of *VPD* in sun and shade crown (20 m and 12 m height above the forest floor) was 32.8 Pa kPa⁻¹ and 24.2 Pa kPa⁻¹, respectively. The number of days in which the daily maximum of *VPD* exceeded 10 Pa kPa⁻¹ was 101 and 80 in sun and shade crown, respectively. The frequency of the measurements at half hour intervals in day time in which *VPD* was over 10 Pa kPa⁻¹ was approximately 10% in both sun and shade crown. When the *VPD* in gas-exchange chamber changed from 3 to 15 Pa kPa⁻¹, the difference between *VPD* and leaf-to-air water vapor pressure deficit (ΔW) was less than 1 Pa kPa⁻¹ for sun and shade leaves. The *A* decreased to below 90% level of maximum with increasing of ΔW over 9 Pa kPa⁻¹ for sun and shade leaves. The stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration, and mesophyll conductance also decreased with increasing of ΔW over 6 Pa kPa⁻¹. The *E* increased with increasing of ΔW , thus the water use efficiency of CO₂ assimilation (*A/E*) decreased. We conclude that (1) *VPD* is an important factor that decreases the *A* and *A/E* and increases *E* within a beech tree crown, (2) the decreasing of *A* is accompanied by the decreases of stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration, and mesophyll conductance.