水文・水資源学会誌
J. Japan Soc. Hydrol. & Water Resour.
Vol. 15, No. 3 (2002) pp. 229-242

炭素安定同位体比を用いた暖温帯性常緑広葉樹の水利用効率に関する解析

Analysis of Water-use Efficiency of Temperate Evergreen Broad-leaved Trees Using Carbon Isotope Discrimination

松尾奈緒子*・小杉緑子*・大手信人* (京都大学農学研究科)

Naoko MATSUO・Yoshiko KOSUGI・Nobuhito OHTE

Graduate School of Agriculture, Kyoto University

木庭啓介**

Keisuke KOBAYASHI

(京都大学情報学研究科)

Graduate School of Informatics, Kyoto University

To obtain information on the leaf-scale control of the CO_2 and H_2O exchange of temperate evergreen broad-leaved trees, the ratio of the intercellular and ambient CO_2 concentrations (C_i/C_a iso.), which is a time-integrated index of intrinsic water-use efficiency, was determined in a buffer green zone, in Akou, Hyogo Prefecture, Japan, using the natural abundance of ^{13}C (Farquhar *et al.*, 1989). The mean C_i/C_a iso. of mature sunlit leaves on the five trees investigated had small variance, and was similar to reported values for several temperate-zone plants. The C_i/C_a iso. of shaded leaves in the lower layer of the crown was larger than that of sunlit leaves in the top layer; this was caused mainly by differences in the amount of radiation. C_i/C_a iso. was smallest in the expanding period. The vertical distribution and seasonal variation of C_i/C_a iso. should be considered when applying C_i/C_a iso. as an index to evaluate fluxes over vegetation.

Key words : Water-use efficiency, Carbon isotope discrimination, Temperate evergreen broad-leaved tree, C_i/C_a .

森林群落上における H_2O ・ CO_2 フラックスの長期推定を行う際に重要となる樹木個葉によるガス交換制御に関する情報を提供することを目的とし、兵庫県赤穂市人工樹林帯に生育する5種の暖温帯性常緑広葉樹を対象として葉と周辺大気 CO_2 の炭素安定同位体比を測定し、Farquhar *et al.* (1989)の炭素安定同位体分別モデルを用いて長期平均的な細胞間隙と大気の CO_2 濃度比(C_i/C_a iso.)を算出した。その結果、上層成熟葉の C_i/C_a iso.は樹種間差が小さく、様々な気候区に生育する樹木の文献値と比較すると暖温帯性気候区に生育する樹木と近い値であることが示された。また、対象木下層葉は上層葉よりも受光量が小さいことに起因して C_i/C_a iso.が大きかった。上層葉の C_i/C_a iso.は展開直後に最小値をとり、夏に上昇するという季節変化を示した。したがって、樹林のガス交換量推定のパラメータとして C_i/C_a iso.を用いる際には、その空間分布や季節変動を考慮する必要がある。

キーワード : 水利用効率, 炭素安定同位体分別, 暖温帯性常緑広葉樹, C_i/C_a .

I. はじめに

植物—大気間の CO_2 ・ H_2O 交換過程は放射、湿度、気温、風速、大気 CO_2 濃度などの環境要素によって影響を受け、同時にそれらの環境要素に影響を与えている。今後予想される世界規模での渇水や気温、 CO_2 濃度の上昇などの気候変動に対する植生の役割を解明するためには、植物—大気間のガス交換過程

を正確に把握することが重要な課題である。特に、陸域の植生の中でも大きな面積を占める森林におけるガス交換過程の影響力は大きいと考えられ、その定量的評価に対する社会的要求は高い。植物—大気間のガス交換過程は環境要素と植物の生理要素によって制御される。植物—大気間のガス交換量を精度よく予測するためには、植物側の制御を明らかにする必要がある。そのなかでも、環境の変化に最も

*京都大学大学院農学研究科地域環境科学専攻 森林水文学分野 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町
Lab. of Forest Hydrology, Division of Environmental Science and Technology, Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan

**京都大学大学院情報学研究科社会情報学専攻 生物圏情報学講座生物環境情報学分野 〒606-8501 京都市左京区吉田本町
Lab. of Environmental Informatics, Division of Biosphere Informatics, Department of Social Informatics, Kyoto University, Sakyo-ku, 606-8501, Japan

早く応答すると考えられる植物個葉による制御はH₂O交換に関しては気孔の開閉で行われ、CO₂交換に関しては気孔の開閉と葉肉細胞における同化という二つの過程で行なわれる。これらの複雑な制御は、細胞間隙CO₂濃度と大気CO₂濃度の比(C_i/C_a)という一つの指標で評価することができる(Katul *et al.* 2000)。植物個葉において複雑な生理反応によって行われるガス交換の制御を統合的な一つの指標を用いて評価することは、個葉の光合成・蒸散過程のメカニズムに関する知見を様々な植生面上でのフラックスの評価に反映させる試みにも貢献すると考えられる。

Wong *et al.* (1979)は光合成速度と気孔コンダクタンスの間に強い正の相関があることから、植物は C_i/C_a を一定に保つようにガス交換に関する特性を調節していると考えた。この考えに基づいて、光合成速度から気孔コンダクタンスを推定するモデルが考案され(Ball *et al.*, 1987; Collatz *et al.*, 1991)、全球規模でのCO₂フラックスの推定に用いられている(例えばSellers *et al.* 1996)。その一方で、 C_i/C_a が一定でない場合が報告されている(例えばFarquhar and Wong 1984, Zhang and Nobel 1996, Marek and Pirochtova 1990)。このように、植物個葉によるガス交換の自律的制御を表すパラメータである C_i/C_a に関する研究はその重要性を反映して様々な形で行われているが、情報は十分に整理されていない。本研究の目的は、実際に日本の森林において長期平均的な C_i/C_a がどのような値をとり樹種間差はどの程度か、また同一個体内での上層葉と下層葉の差、季節変化等による空間・時間分布はどの程度かについての情報を整理し、 C_i/C_a のとりうるべき値の範囲を提示することによって、様々な植生面上、特に森林群落上におけるフラックスの長期推定を行う際に重要となる、植物によるガス交換制御に関する情報を提供することである。

C_i/C_a の算出手法として、炭素安定同位体比を用いる手法とガス交換速度を用いる手法が知られている。前者の手法はC₃植物において光合成の際の炭素安定同位体分別が C_i/C_a と相関があることを利用して、葉と大気CO₂の炭素安定同位体比から期間平均的な C_i/C_a を求めるものであり、後者の手法はガス交換チャンバーを用いて個葉上の光合成速度と蒸散速度を測定し、瞬間的な C_i/C_a を求めるものである(Farquhar *et al.*, 1982a; Farquhar *et al.*, 1989)。炭素安定同位体比を用いる手法は長期的な履歴を持つ

C_i/C_a を求めることができ、簡単な測定から植物の種特性や長期的な生存戦略を知ることができるという利点があり、様々な植生面上におけるフラックスの長期推定の試みにおいて有用であると考えられる。しかし、間接的に決定された値であるため、制御のプロセスを明らかにできないという欠点がある。一方、ガス交換速度を用いる手法は瞬間値であるため、長期的あるいは連続的な評価が困難であるという欠点があるが、刻々と変化する瞬間的な気象条件に対応する C_i/C_a を求めることができ、制御のプロセスを明らかにできるという利点がある。本研究では、兵庫県赤穂市人工樹林帯に生育する5種の暖温帯性常緑広葉樹を対象とし、葉および周辺大気CO₂の炭素安定同位体比の測定から長期平均的な C_i/C_a の情報を収集し、既存の文献と比較することにより、日本に一般的に見られる暖温帯性常緑樹の C_i/C_a が世界的な視野の中でどのような位置づけにあるか、樹種間でどの程度の幅があるかについての考察を行った。また、炭素安定同位体比から得られる C_i/C_a の林内分布および季節変化に着目し、環境条件やガス交換速度測定から得られた C_i/C_a の情報と併せて検討することによって、 C_i/C_a の決定要因についての考察を行った。

II. 方 法

1. 細胞間隙CO₂濃度と大気CO₂濃度の比(C_i/C_a)の算出

一般的に水利用効率とは光合成速度を蒸散速度で除した値であり、本論文では次式のように定義する。

$$WUE = \frac{44A}{18000E} \quad (1)$$

ここで、WUEは水利用効率(mg g⁻¹)、Aは光合成速度($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、Eは蒸散速度($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)である。蒸散と光合成は気孔を介したガス拡散現象であることから、しばしば電気回路アナロジーで表現される。この概念に基づいて蒸散速度E($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)は次式のように表される。

$$E = g_w(W_i - W_a) \quad (2)$$

ここで、 W_i は細胞間隙H₂O濃度(mol mol^{-1})、 W_a は大気H₂O濃度(mol mol^{-1})である。 g_w はH₂O分子拡散についての全コンダクタンス($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)であり、H₂O分子拡散についての気孔コンダクタンス($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)と葉面境界層コンダクタンス($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)からなる。また、光合成速度A($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)は次式のように表される。

$$A = g_c(C_a - C_i) \quad (3)$$

ここで、 C_a は大気CO₂濃度($\mu\text{mol mol}^{-1}$)、 C_i は細胞間隙CO₂濃度($\mu\text{mol mol}^{-1}$)である。 g_c はCO₂分子拡散についての全コンダクタンス($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)であり、CO₂分子拡散についての気孔コンダクタンス($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)と葉面境界層コンダクタンス($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)からなる。

(2)(3)式を用いると、(1)式は次式のように書きなおせる。

$$\begin{aligned} WUE &= \frac{44}{18000} \cdot \frac{g_c}{g_w} \cdot \frac{C_a - C_i}{W_i - W_a} \\ &= \frac{44}{18000} \cdot \frac{g_c}{g_w} \cdot \frac{C_a(1 - C_i/C_a)}{W_i - W_a} \end{aligned} \quad (4)$$

ここで、 g_c/g_w は気孔コンダクタンスと葉面境界層コンダクタンスの関係で決定され、通常はほぼ一定である。よってWUEは、大気と細胞間隙のCO₂濃度差($C_a - C_i$)および飽差($W_i - W_a$)によって決定される。 C_a と W_a は環境要素であり、いずれの植物にも同様に影響する。これに対し、植物は気孔開閉によって蒸散速度を変化させ、葉温を変化させることによって W_i を若干調節することができる。このため、飽差($W_i - W_a$)は大気飽差とは若干異なる。また、植物は気孔開閉や同化効率を調節することによって細胞間隙と大気のCO₂濃度比(C_i/C_a)を制御することができる。WUEに対する大気飽差の影響は非常に大きい、個々の葉は W_i や C_i/C_a を調節することによってWUEをある程度の範囲で調節できる。このような微調節の機能を個々の葉が固有に持つ水利用効率と考えることができる。中でも、気孔開閉と同化効率の調節の両者の結果として決定される数値である C_i/C_a は個々の葉に固有の水利用効率(intrinsic water-use efficiency, 以下WUEiとする)を表すパラメータとされている。

C₃植物において光合成の際におこる炭素安定同位体の分別と C_i/C_a との間に相関があることを利用して、長期平均的な C_i/C_a を決定することができる。自然界の炭素には、質量数の異なる2種類の安定同位体(¹²Cと¹³C)が存在する。これらの存在比率である炭素安定同位体比 $\delta^{13}\text{C}$ は、試料の¹³C/¹²Cを標準物質の¹³C/¹²Cからの千分率偏差で表した値である。

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000 (\text{‰}) \quad (5)$$

ここで、 R は¹²Cと¹³Cの存在比率(¹³C/¹²C)である。 R_{standard} としては、PDB standardと呼ばれるベレムナイト化石の炭酸カルシウムの値(=0.011237)が用い

図-1 C₃植物の光合成の際の同位体分別(Hanba, 1996より)

C_i : 細胞間隙CO₂濃度($\mu\text{mol mol}^{-1}$)、 C_a : 大気CO₂濃度($\mu\text{mol mol}^{-1}$)、 δ_a : 大気CO₂の $\delta^{13}\text{C}$ (‰)、 δ_p : 同化産物の $\delta^{13}\text{C}$ (‰)、 a : 気孔を通過する際の同位体分別(理論値=4.4‰)、 b : RuBPとの反応の際の同位体分別(実験値=27‰)。

Fig. 1 Model of discrimination during photosynthesis in C₃ plants (redrawn from Hanba, 1996)

られる。植物葉は光合成反応の基質となる大気のCO₂よりも $\delta^{13}\text{C}$ が小さい。この光合成の際の同位体分別係数(Δ)は、植物葉の炭素安定同位体比(δ_a)と大気CO₂の炭素安定同位体比(δ_p)から次式のよう

$$\Delta = \frac{\delta_a - \delta_p}{1 + \frac{\delta_p}{1000}} \quad (6)$$

C₃植物の光合成の際の同位体分別は、図-1の模式図で示すようにCO₂が気孔を通過するとき(図中a)と葉肉細胞において同化されるとき(図中b)の2つの過程でおこる。このときの Δ は C_i/C_a と次式のような関係がある(Farquhar *et al.*, 1989)。

$$\Delta = a + (b - a) \frac{C_i}{C_a} \quad (7)$$

ここで、 a は気孔を通過するときの¹²CO₂と¹³CO₂の拡散係数の違いによる同位体分別係数で、理論値4.4‰を用いた(O'Leary, 1981; Farquhar *et al.*, 1989)。また、 b はカルビン回路のCO₂固定酵素Rubiscoとの¹²CO₂と¹³CO₂の反応定数の違いによる同位体分別で、実験値27‰を用いた(Farquhar *et al.*, 1989)。(7)式は細胞間隙CO₂濃度(C_i)とCO₂同化サイトにおけるCO₂濃度(C_a)が等しく、また葉面境界層コンダクタンスは無視できるという仮定に基づいて導かれたものである。長期平均的な C_i/C_a (以下 C_i/C_a isoとする)は、植物葉の $\delta^{13}\text{C}$ (δ_a)と大気CO₂の $\delta^{13}\text{C}$ (δ_p)から(6)式により算出した Δ と上記 a , b の値を用いて、(7)式により求められる。

光合成速度と気孔コンダクタンスから(2)(3)式は光合成と蒸散が単独で行われていると仮定した際に導かれる式である。よって、 C_i/C_s の瞬間値(以下 $C_i/C_{s\text{inst}}$ とする)は光合成と蒸散が同時に行われる現象であることを考慮に入れたCaemmerer and Farquhar (1981)による次式を用いて求められる。

$$C_i/C_{s\text{inst}} = \frac{\left(g_s - \frac{E}{2}\right) C_s - A}{\left(g_s + \frac{E}{2}\right) C_s} \quad (8)$$

なお、(8)式は1枚の葉にあるすべての気孔が均一に開くことを仮定したものである。しかし、実際の気孔の開閉は不均一である場合があり、この場合 C_i の1枚の葉での平均値は過大に評価されること、またその程度は葉の内部構造に依存することが指摘されている(Terashima, 1992; Mott and Buckley, 1998)。この点について注意を要するが、本研究では気孔開度の不均一性の評価は行っておらず、均一と仮定した。

2. 観測方法

観測は温暖湿潤気候に属する兵庫県赤穂市の人工樹林帯(34°44'5.8" N, 134°22'27.5" E)において行われた。赤穂市における年間降水量は1159mm、年平均気温は15.2℃である(1995年～1999年の5年間平均)。赤穂市の1999年における月積算降水量と月別平均気温を図-2に示す。夏季に高温かつ降水量の少ない瀬戸内性の気候区に属する。測定対象は人工樹林帯に植栽されている*Quercus glauca*, *Quercus phillyraeoides*, *Cinnamomum camphora*, *Castanopsis*

図-2 赤穂市の1999年における月積算降水量および月別平均気温

Fig. 2 Total rainfall and mean air temperature at Akou in 1999

cuspidata, *Machilus thunbergii*の5種の常緑広葉樹である。人工樹林帯は1987年に2本/m²の密度で植栽され、1999年現在では樹高は6～8mに達し、樹冠はほぼ閉鎖していた。各樹種の展葉時期は4月下旬から5月上旬にかけてである。

観測は樹林帯中央に設けられた微気象観測タワーとその周辺で行われた。上記の5種の常緑広葉樹からそれぞれ観測タワー付近の1個体を選び、測定対象木とした。

葉の炭素安定同位体比測定用サンプルは、1999年3月3日、5月12日、7月22日、9月30日に採取した。測定対象木の上層(6m)と下層(4m)の当年枝からそれぞれ葉を10枚程度採取し、実験室に持ち帰り40℃で24時間乾燥した後、粉碎・均質化した。粉末状の試料1～2mgをスズ製のカップに包んで燃焼し、質量分析計(Delta-S, Finnigan Mat)を用いて炭素安定同位体比を測定した。標準物質(DL-Alanine)を複数測定した際の測定精度は0.18‰以下であった。

大気中のCO₂の $\delta^{13}\text{C}$ は約-8.0‰であることが知られており、これまでの研究においては(6)式中の δ_s には-8‰が用いられることが多かった。しかし、森林においては空気中のCO₂の $\delta^{13}\text{C}$ が変動することが知られていることから、本研究では調査地の空気中のCO₂の $\delta^{13}\text{C}$ を測定した。大気CO₂の炭素安定同位体比測定用サンプルは、1999年3月3日、5月11、12日、7月21、22日、9月29、30日に10:00～11:00、13:00～14:00、15:00～16:00の3回採取した。観測タワーの高さ6mと4mに設けた採気口からチューブをひき、ダイヤフラムポンプ(Mini Pump MP-15CF, Shibata)を用いて空気を吸引した。空気を除湿剤(過塩素酸マグネシウム)のカラムに通し、1L min⁻¹の流量で3分間以上流した後、あらかじめ真空にしておいた容積1Lのガラス製フラスコ(光信理化学製作所)に採集した。フラスコのコックを閉じる直前の1分間、15秒に1回の間隔で空気のCO₂濃度を赤外線ガス分析計(LI6251, Li-Cor)を用いて計測し、その平均値をフラスコ内の空気のCO₂濃度とした。サンプリングした空気を実験室に持ち帰り、低温濃縮法によりCO₂を精製し(Coleman and Fry, 1991)、質量分析計(Delta-S, Finnigan Mat)を用いて炭素安定同位体比を測定した。同一空気からCO₂を3回繰り返し抽出し、測定した際の測定精度は0.18‰以下であった。 δ_s として6mと4mの葉の $\delta^{13}\text{C}$ を、 δ_s として葉と同じ高さの空気CO₂の $\delta^{13}\text{C}$ を一日分平均した値を用いて、(6)(7)式よ

り C_i/C_a を算出した(以下 $C_i/C_{a,iso}$ とする)。

一般気象要素として観測タワーの高さ約7mにおいて樹冠上の降水量, 気温, 湿度, 日射量, 純放射量等を測定し, 測定木の近くで土壌の圧力水頭を測定した。林内の高さ6mと4mにおける光合成有効放射量と大気飽差を1999年5月12日の9:00~11:00に測定した。

測定対象木の個葉上の光合成速度および蒸散速度を携帯用光合成・蒸散測定装置(LI-6400, Li-Cor)を用いて測定した。1999年5月12日, 7月22日, 9月30日に, 各対象木について上層(6m)の日当たりのよい当年葉3枚を対象として, 日の出から日の入まで1時間に1回の割合で行った。これらの測定は自然光下で現場の空気を与え, 非破壊で行った。また, 1999年5月12日の9:00~11:00において各対象木

について上層(6m)と下層(4m)の当年葉各3枚を対象とし, 各葉につき1回ずつ行った。この測定は光合成有効放射量を上層葉については $1300 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 下層葉については $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ というその時の実際の環境に近い条件に光源を用いて制御した状態で, 現場の空気を与え, 非破壊で行った。

3. 有意差の検定

光合成有効放射量, 大気飽差および対象木の C_i/C_a inst. の樹木上層(6m)と下層(4m)における差についてt検定を行った。また, 対象木の $C_i/C_{a,inst}$ と $C_i/C_{a,iso}$ の上層(6m)と下層(4m)の差および季節変化の影響については, 二元配置分散分析を行った。本研究では危険率5%以下を有意であるとみなした。

表-1 対象木の葉の $\delta^{13}\text{C}$
Table 1 Leaf $\delta^{13}\text{C}$ values of five temperate evergreen broad-leaved trees

Species	Height (m)	Ci/Ca iso.			
		03-Mar-99	12-May-99	22-Jul-99	30-Sep-99
<i>Quercus glauca</i>	6m	-29.47	-27.38	-28.06	-28.79
<i>Cinnamomum camphora</i>		-28.73	-27.50	-27.90	-29.60
<i>Castanopsis cuspidata</i>		-28.09	-27.80	-28.40	-28.59
<i>Machilus thunbergii</i>		-28.43	-28.53	-28.43	-29.34
<i>Quercus phillyraeoides</i>		-28.27	-27.55	-28.30	-28.94
<i>Castanopsis cuspidata</i> (old leaves)		—	-30.37	—	—
average	4m	-28.60	-27.75	-28.22	-29.05
sd		0.54	0.46	0.23	0.41
<i>Quercus glauca</i>		-30.23	-31.12	-31.02	-30.74
<i>Cinnamomum camphora</i>		-29.67	-31.37	-32.41	—
<i>Castanopsis cuspidata</i>		-29.91	-29.45	—	-30.28
<i>Machilus thunbergii</i>		-29.75	-32.13	-31.47	-31.16
<i>Quercus phillyraeoides</i>		-29.14	-30.56	-30.06	-29.67
average		-29.74	-30.93	-31.24	-30.46
sd		0.40	1.00	0.98	0.64

表-2 周辺大気CO₂の濃度および $\delta^{13}\text{C}$ の日中(10:00—16:00)における平均値
Table 2 Mean concentrations, $\delta^{13}\text{C}$ values, and standard deviations of atmospheric CO₂ during the daytime (10:00—16:00)

Date	Height (m)	CO ₂ concentration			$\delta^{13}\text{C}$		
		mean	sd	n	mean	sd	n
		($\mu\text{mol mol}^{-1}$)			(‰)		
03-Mar-99	6	389.3	3.1	2	-9.37	0.35	2
	4	389.4	2.6	3	-9.05	0.35	5
12-May-99	6	381.2	0.7	2	-9.52	0.10	2
	4	383.5	1.9	2	-9.83	0.34	2
22-Jul-99	6	370.2	5.9	3	-8.74	0.96	3
	4	420.0	47.9	3	-9.39	1.65	2
30-Sep-99	6	404.2	23.0	2	-9.15	—	1
	4	414.6	43.4	2	-10.90	—	1

sd: standard deviation, n: number of samples.

表-3 対象木の C_i/C_a iso.
Table 3 C_i/C_a iso. of five temperate evergreen broad-leaved trees

Species	Height (m)	C_i/C_a iso.			
		03-Mar-99	12-May-99	22-Jul-99	30-Sep-99
<i>Quercus glauca</i>	6m	0.722	0.618	0.685	0.700
<i>Cinnamomum camphora</i>		0.687	0.623	0.677	0.738
<i>Castanopsis cuspidata</i>		0.657	0.637	0.701	0.691
<i>Machilus thunbergii</i>		0.673	0.671	0.702	0.726
<i>Quercus phillyraeoides</i>		0.666	0.626	0.696	0.707
<i>Castanopsis cuspidata</i> (old leaves)		—	0.757	—	—
average	4m	0.681	0.635	0.692	0.712
sd		0.025	0.021	0.011	0.019
<i>Quercus glauca</i>		0.772	0.778	0.793	0.711
<i>Cinnamomum camphora</i>		0.746	0.789	0.858	—
<i>Castanopsis cuspidata</i>		0.757	0.700	—	0.690
<i>Machilus thunbergii</i>		0.749	0.825	0.814	0.731
<i>Quercus phillyraeoides</i>		0.721	0.752	0.748	0.661
average		0.749	0.769	0.803	0.698
sd		0.019	0.047	0.046	0.030

図-3 測定日の気温、日射量、大気飽差および深度30cmにおける土壌圧力水頭の日変化
Fig. 3 Diurnal changes in air temperature, solar radiation, vapor pressure deficit of air, and soil water head on each observation day

III. 結果

1. 葉と大気CO₂の炭素安定同位体比および $C_i/C_{a\text{iso}}$

対象木の葉の $\delta^{13}\text{C}$ の一覧を表-1に示す。また、日中における周辺大気のコの濃度と δC を表-2に示す。各測定日、各高度での大気CO₂の $\delta^{13}\text{C}$ を用いて各測定葉の Δ を算出し、これをもとに算出した $C_i/C_{a\text{iso}}$ を表-3に示す。葉が成熟していた時期である3月3日、7月22日、9月30日における対象木上層葉の $C_i/C_{a\text{iso}}$ の全樹種平均値はそれぞれ0.681, 0.692, 0.712, 標準偏差はそれぞれ0.025, 0.011, 0.019であり、樹種間差は小さかった。いずれの樹種も9月30日を除いて、個体上層葉よりも下層葉の $C_i/C_{a\text{iso}}$ の方が0.07~0.11程度大きかった(分散分析, $P<0.01$)。また、個体上層葉の $C_i/C_{a\text{iso}}$ の全樹種平均値は葉の展開期である5月12日において0.635という最小値をとり、他の期間より0.5~0.8程度小さかった(分散分析, $P<0.05$)。

2. 気象・水文要素および $C_i/C_{a\text{inst}}$

対象とした人工樹林帯における1999年3月3日、5月12日、7月22日、9月30日の気温、大気飽差、日射量、深度30cmにおける土壌圧力水頭を図-3に示す。各日の平均気温は3月3日が8.5℃、5月12日が17.7℃、7月22日が27.9℃、9月30日が25.7℃であった。日中の最高気温は3月3日が13℃、5月12日が24℃、7月22日と9月30日がともに30℃以上であった。各日の大気飽差の平均値は5月12日が8.4hPa、7月22日が11.1hPa、9月30日が14.0hPaであった。日中の大気飽差の最大値は5月12日が19.1hPa、7月22日が22.2hPa、9月30日が28.5hPaであった。土壌圧力水頭はいずれの日も-100cm H₂O以上あった。また、図-4は5月12日の9:00~11:00における高さ6mと4mの光合成有効放射量と大気飽差である。光合成有効放射量は6mの方が4mよりも大きかった(t検定, $P<0.05$)。一方、大気飽差は6mと4mとでは有意な差はなかった(t検定, $P>0.05$)。

図-5に5月12日の9:00~11:00における対象木上層(6m)と下層(4m)の当年葉の $C_i/C_{a\text{inst}}$ の全樹種平均値を示す。 $C_i/C_{a\text{inst}}$ は上層の葉よりも下層の葉の方が大きかった(t検定, $P<0.05$)。また、図-6に5月12日、7月22日、9月30日における強光条件下における $C_i/C_{a\text{inst}}$ の樹種別平均値を示す。

図-4 1999年5月12日の日中における6mと4mの光合成有効放射量と大気飽差の平均値

Fig. 4 Mean photosynthetically active radiation and vapor pressure deficit of air at heights of 6 and 4m during the daytime on 12 May 1999 bar: standard deviation, n: number of the samples.

図-5 1999年5月12日の日中における6mと4mの $C_i/C_{a\text{inst}}$ の平均値

Fig. 5 Mean $C_i/C_{a\text{inst}}$ at heights of 6 and 4m during the daytime on 12 May 1999 bar: standard deviation, n: number of the samples.

図-6 光合成有効放射量が $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上のときの $C_i/C_{a\text{inst}}$ の平均値

Fig. 6 Mean $C_i/C_{a\text{inst}}$ value when the photosynthetically active radiation exceeds $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ bar: standard deviation, n: number of the samples.

光合成有効放射量が $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上の範囲では $C_i/C_{a,\text{inst}}$ がほぼ一定値に収束したことから、この範囲での平均値を示す。いずれの樹種も5月12日において $C_i/C_{a,\text{inst}}$ が大きかった(分散分析, $P < 0.01$)。

IV. 考 察

1. 対象木と他の地域に生育する植物の C_i/C_a の比較

葉が十分に成熟していた時期である7月22日と9月30日において、対象木上層葉の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ は樹種間差が小さかった(表-3)。対象木上層の成熟葉の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ を他の地域に生育する樹木のそれと比較する。表-4に対象木の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ と、既往の研究から引用した樹木の葉の $\delta^{13}\text{C}(\delta_p)$ 、周辺大気 $\delta^{13}\text{C}(\delta_a)$ およびそれらの値を用いて(6)(7)式により算出した $C_i/C_{a,\text{iso}}$ を示す。これらのデータは林冠上層の日当たりのよい成熟葉を対象としていること、葉と同じ高さにおける空気 CO_2 の $\delta^{13}\text{C}$ が同時に測定されていることを条件として収集したものである。それぞれの研究が行われた場所と属する気候区、年降水量および年平均気温を表-5にまとめる。表-4に示すように、樹木の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ はおおよそ0.4~0.9の範囲に分布していた。既往の研究からガス交換速度により得られる $C_i/C_{a,\text{inst}}$ は C_3 植物において0.5~0.9の値をとることが報告されている(例えばWeber *et al.*, 1985)。よって、炭素安定同位体比により得られる $C_i/C_{a,\text{iso}}$ はガス交換速度により得られる $C_i/C_{a,\text{inst}}$ と概ね同じ範囲の値をとっていた。 $C_i/C_{a,\text{iso}}$ はステップ気候区や砂漠気候区に生育する樹木では小さく、熱帯雨林気候区に生育する樹木では大きい傾向が見られ、それらの値の間に温暖湿潤気候区や冷帯湿潤気候区に生育する樹木が位置していた。対象木の上層成熟葉の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ は、温暖湿潤気候区に生育する広葉樹の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ の既往の報告と近い値であった。また、対象木の樹種間での $C_i/C_{a,\text{iso}}$ の差は気候区の異なる場所に生育する樹木の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ との差と比べて小さかった。表-4に示した樹木の生育場所の年降水量および年平均気温と $C_i/C_{a,\text{iso}}$ の関係を図-7に示す。年平均気温と $C_i/C_{a,\text{iso}}$ の関係は明確ではないが、年降水量が減少するほど $C_i/C_{a,\text{iso}}$ は小さくなっていることがわかる。これらの事実は樹木個葉の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ が生育場所の環境条件、特に水分条件の影響を大きく受けて決定されており、それぞれの樹木が生育場所に応じたWUEiを持つようにガス交換

特性を調節していることを示唆している。本研究の対象木の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ は樹種間差が小さかったが、他の報告例では同一場所において大きな樹種間差が見られることもある。 $C_i/C_{a,\text{iso}}$ の決定には、生育場所の環境条件が同じ場合でも各々の樹木の水利用効率調節特性の差が作用すると考えられる。本研究の対象地のような温暖湿潤気候区において樹種間差が小さく、砂漠気候区や熱帯雨林気候区に生育する樹木において同一場所における樹種間差が大きい例が報告されていることは、乾燥条件や高温条件といった水利用効率の調節が重要な意味を持つ環境条件下で樹種間の特性差が大きく現れる可能性を示唆しているが、この点を明らかにするためには今後より多くのタイプの植物についての $C_i/C_{a,\text{iso}}$ のデータの蓄積が必要である。

2. C_i/C_a の鉛直分布

対象木の上層葉と下層葉の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ を比較すると、下層葉の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ の方が大きかった(表-4)。5月12日におけるガス交換速度測定から得られた $C_i/C_{a,\text{inst}}$ も同様の傾向であった(図-5)。このように上層葉と下層葉の C_i/C_a に差が生じる要因として、葉の光順化と大気飽差、光量の影響が考えられる。光-光合成速度関係の初期勾配を増加させ、弱光条件下での光合成速度を高めるという光順化がおこると、 C_i/C_a は小さくなると考えられている(Weber *et al.*, 1985)。熱帯雨林において陰性植物は陽性植物よりも $\delta^{13}\text{C}$ が大きい、つまり C_i/C_a が小さいという報告もある(Bonal *et al.*, 2000)。対象木の $C_i/C_{a,\text{iso}}$ は下層で大きかったことから、上記のような光順化はおこっていなかったと考えられる。また、大気飽差が上昇すると気孔コンダクタンスが低下し、その結果 C_i/C_a が大きくなると考えられる(Zhang and Nobel, 1996)。しかし、本調査地においては上層(6m)と下層(4m)で大気飽差にほとんど差が見られなかった(図-4)。したがって、大気飽差は対象木の上層葉と下層葉の C_i/C_a に差が生じた要因ではないと考えられる。本調査地において、光合成有効放射量は上層(6m)よりも下層(4m)の方がはるかに小さかった(図-4)。したがって、光条件の違いが対象木の上層葉と下層葉の C_i/C_a に差が生じた要因であると考えられる。5月12日の光量が小さい範囲での光合成有効放射量と*Quercus phillyraeoides*の上層葉と下層葉の $C_i/C_{a,\text{inst}}$ 、光合成速度、気孔コンダクタンスの関係を図-8に示す。光量の増加に対して気孔

表一 様々な気候帯に生育する樹木の葉の $\delta^{13}\text{C}$ (δ_p) と周辺大気 CO_2 の $\delta^{13}\text{C}$ (δ_a) および $\text{C}/\text{C}_{\text{iso}}$.
 Table 4 Foliar $\delta^{13}\text{C}$ (δ_p), atmospheric $\delta^{13}\text{C}$ (δ_a), and $\text{C}/\text{C}_{\text{iso}}$ of trees in several climate zones

場所	測定時期	樹種	δ_p (‰)	δ_a (‰)	$\text{C}/\text{C}_{\text{iso}}$	引用文献
日本・兵庫県赤穂市・人工樹林	Jul-99	<i>Quercus glauca</i>	-28.1	-8.74	0.68	
		<i>Quercus phillyraeoides</i>	-28.3		0.70	
		<i>Cinnamomum camphora</i>	-27.9		0.68	
		<i>Castanopsis cuspidata</i>	-28.4		0.70	
		<i>Machilus thunbergii</i>	-28.4		0.70	
	Sep-99	<i>Quercus glauca</i>	-28.8		0.70	
		<i>Quercus phillyraeoides</i>	-28.9		0.71	
		<i>Cinnamomum camphora</i>	-29.6		0.74	
		<i>Castanopsis cuspidata</i>	-28.6		0.69	
		<i>Machilus thunbergii</i>	-29.3		0.73	
アメリカ・デネソー州広葉樹林 (斜面部)	Jul-88	<i>Acer rubrum</i>	-30.0	-8.00	0.81	Garten and Taylor 1992
		<i>Cornus florida</i>	-28.9		0.76	
		<i>Oxydendrum arboreum</i>	-29.7		0.79	
		<i>Acer rubrum</i>	-28.8		0.75	
		<i>Cornus florida</i>	-29.2		0.77	
		<i>Oxydendrum arboreum</i>	-29.4		0.78	
日本・京都府広葉樹林	Aug-94	<i>Fagus crenata</i>	-31.7	-8.36	0.87	Hanba et al. 1997
カナダ・サスカチュワン州寒帯林	Jul-94	<i>Picea mariana</i>	-25.9	-7.51	0.64	Flanagan et al. 1996
		<i>Pinus banksiana</i>	-24.7		0.58	
		<i>Populus tremuloides</i>	-27.7		0.73	
カナダ・マニトバ州寒帯林	Jul-94	<i>Picea mariana</i>	-26.7	-7.48	0.68	
		<i>Pinus banksiana</i>	-27.1		0.70	
		<i>Populus tremuloides</i>	-26.2		0.66	
日本・北海道広葉樹林	Sep-94	<i>Alnus hirsuta</i>	-27.1	-7.93	0.68	Hanba 1996
		<i>Fraxinus mandshurica</i>	-27.1		0.68	
		<i>Ulmus davidiana</i>	-27.1		0.68	
カナダ・オンタリオ州針葉樹林	Sep-93	<i>Pinus resinosa</i>	-26.4	-7.77	0.65	Berry et al. 1997
アメリカ・ネバダ州砂漠	Jun, Aug-87	<i>Artemisia tridentata</i>	-24.1	-7.80	0.54	DeLucia and Schlesinger 1991
		<i>Juniperus osteosperma</i>	-23.1		0.50	
		<i>Pinus ponderosa</i>	-21.6		0.43	
	Jun, Aug-87	<i>Amelanchier alnifolia</i>	-25.7		0.62	
		<i>Artemisia tridentata</i>	-25.4		0.60	
		<i>Juniperus osteosperma</i>	-22.5		0.47	
	Jun, Aug-87	<i>Pinus monophylla</i>	-21.4		0.42	
		<i>Pinus ponderosa</i>	-22.3		0.46	
		<i>Artemisia tridentata</i>	-24.8		0.58	
	Jun, Aug-87	<i>Purshia tridentata</i>	-24.2		0.55	
		<i>Pinus jeffreyi</i>	-23.0		0.49	
		<i>Pinus ponderosa</i>	-22.2		0.46	
アメリカ・ユタ州針葉樹林	Aug-93	<i>Artemisia tridentata</i>	-25.9	-7.80	0.63	Buchmann et al. 1997a
		<i>Arctostaphylos patula</i>	-26.5		0.66	
		<i>Pinus jeffreyi</i>	-22.2		0.46	
		<i>Picea engelmannii</i>	-24.4		0.56	
		<i>Pinus contrita</i>	-24.8		0.58	
		<i>Populus tremuloides</i>	-25.0		0.59	
中国・毛烏素沙地	Sep-99	<i>Sabina vulgaris</i>	-23.9	-8.17	0.52	松尾ら 2001
		<i>Artemisia ordosica</i>	-25.4		0.59	
		<i>Caragana korshinskii</i>	-25.4		0.59	
		<i>Salix matsudana</i>	-25.1		0.58	
		<i>Lagarostrobos franklinii</i>	-29.2		0.79	
仏領ギアナ・熱帯雨林	Sep-94 (dry season)	<i>Eschweilera odora</i>	-30.3	-7.73	0.84	Buchmann et al. 1997b
		<i>Eperua grandiflora</i>	-28.4		0.75	
		<i>Minquartia guianensis</i>	-27.7		0.71	
		<i>Recordoxylon speciosum</i>	-26.6		0.66	
		<i>Vouacapoua americana</i>	-29.7		0.81	
		<i>Eschweilera odora</i>	-31.7		0.89	
	Jul-95 (wet season)	<i>Eperua grandiflora</i>	-31.9		0.90	Buchmann et al. 1997b
		<i>Minquartia guianensis</i>	-27.6		0.70	
		<i>Recordoxylon speciosum</i>	-27.6		0.70	
		<i>Vouacapoua americana</i>	-30.3		0.82	
		<i>Schefflera decaphylla</i>	-30.2		0.83	
		<i>Sclerolobium melinonii</i>	-30.1		0.82	
仏領ギアナ・熱帯雨林	Sep~Nov-98 (dry season)	<i>Goupia glabra</i>	-30.0	-7.85	0.82	Bonal et al. 2000
		<i>Parinari excelsa</i>	-30.8		0.85	
		<i>Laetia procera</i>	-31.3		0.88	
		<i>Carapa procera</i>	-29.3		0.78	
		<i>Parkia nitida</i>	-31.3		0.88	
		<i>Iryanthera sagotiana</i>	-31.2		0.87	

表-5 表-4に示した既存の研究の調査地の緒元
Table 5 Some characteristics on the study sites mentioned in Table 4

場所	位置	気候区*1	年降水量(mm)	年平均気温(°C)
日本・兵庫県赤穂市・人工樹林	35°N, 134°E	Cfa	1280	16.6
アメリカ・テネシー州広葉樹林	36°N, 84°E	Cfa	1400	15.0**
				Nashville
日本・京都府広葉樹林	35°N, 136°E	Cfa	2220	11.7
カナダ・サスカチュワン州寒帯林	54°N, 105°W	Dfc	505.4**	2.4**
			Winnipeg	
カナダ・マニトバ州寒帯林	56°N, 99°W	Dfc	412.3**	-7.2**
			Churchill	
日本・北海道広葉樹林	43°N, 141°E	Dfb	1110	8.4
カナダ・オンタリオ州針葉樹林	45°N, 75°W	Dfb	782.2**	6.5**
			Tronto	
アメリカ・ネバダ州砂漠	39°N, 120°W	BW	200	19.2**
				Las Vegas
	39°N, 120°W	BW	255	19.2**
				Las Vegas
	39°N, 120°W	BW	262	19.2**
				Las Vegas
	39°N, 120°W	BW	950	19.2**
				Las Vegas
アメリカ・ユタ州針葉樹林	40°N, 111°W	BS	411.9**	11.1**
			Salt Lake City	
中国・毛烏素沙地	39°N, 109°E	BS	360	6.4
オーストラリア・タスマニア熱帯雨林	41°S, 145°E	Am	1900	12.7**
				Hobart
仏領ギアナ・熱帯雨林	5°N, 53°W	Am	2200	25.7**
				Cayenne
仏領ギアナ・熱帯雨林	5°N, 53°W	Am	3000	25.8

*Cfa:温暖湿潤気候, Dfb:冷帯湿潤気候(混交林), Dfc:冷帯湿潤気候(タイガ), BS:ステップ気候, BW:砂漠気候, Am:熱帯雨林気候

**理科年表(2001)から、調査地に最も近い観測地点における年降水量および年平均気温を記載した

が開く反応と光合成速度が増加する反応とでは、気孔の反応の方がより立ちあがり早いいため、光量が小さい範囲では気孔コンダクタンスの割に光合成速度が小さくなり、 C_i/C_a が大きくなる。このため、受光量が小さい下層葉において C_i/C_a が大きくなると考えられる。同様の事例がいくつか報告されている(例えば, Francy *et al.*, 1985; Marek and Pirochtova, 1990)。また, Ehleringer *et al.* (1986)およびEhleringer *et al.* (1987)は同一森林内の樹冠閉鎖度の異なる場所に生育している個体間で比較すると、樹冠密度が高く光量が小さい場所に生育している植物ほど葉の $\delta^{13}C$ は大きくなる、つまり C_i/C_a が大きくなることを示した。

以上より、対象木において同一個体の上層葉と下層葉では、光環境の違いに起因して C_i/C_a が異なっており、個葉のガス交換制御には林内分布があることがわかった。よって、群落におけるフラックス推定のパラメータとして C_i/C_a を用いる際には、群落内における空間分布を考慮に入れる、あるいは群落の代表値を決定したい場合にはサンプリング方法に注意するなどの点に留意する必要があると考え

られる。

3. C_i/C_a の季節変化

対象木上層葉の C_i/C_a isoは、いずれの樹種も展葉直後の5月に最小となり、その後上昇し、3月には*Quercus glauca*を除いて低下するという季節変化を示した(表-4)。この C_i/C_a isoの変化に対し、ガス交換速度による C_i/C_a instは5月12日において最大となり夏場に低下した(図-6)。 C_i/C_a isoの季節変化の成因としては先述の光(Francy *et al.*, 1985; Berry *et al.*, 1997; Hanba *et al.*, 1997)や湿度(Farquhar *et al.*, 1982b; Farquhar and Richards 1984)の他にも、土壌水分条件(Farquhar and Richards, 1984; Teeri *et al.*, 1986)、大気CO₂濃度(Bert *et al.*, 1997; Feng, 1999)、窒素などの栄養条件(Livingston *et al.*, 1999; Shangguan *et al.*, 2000)、窒素酸化物やオゾンなどの大気汚染物質(Freyer, 1979; Martin *et al.*, 1988; Nussbaum *et al.*, 2000)などの環境要素の影響と、葉齢とともに変化する葉そのものの持つガス交換能力が挙げられる。

5月12日の林冠上層(6m)における光合成有効放

図-7 表-4, 5に示した樹木の生育場所の年降水量および年平均気温と $C_j/C_{a,iso}$ の関係
Fig. 7 Relationships between annual total rainfall, mean air temperature, and $C_j/C_{a,iso}$ of the trees listed in Tables 4 and 5

射量と大気飽差は他の日と同程度であり、土壌水分条件は湿潤であったことから、これらの要素は対象木上層葉の $C_j/C_{a,iso}$ が5月において最小値をとった原因ではないと考えられる。大気 CO_2 濃度の上昇に伴う肥沃効果で葉の $\delta^{13}C$ が大きくなるという報告がある(Bert *et al.*, 1997)。しかし、林冠上層の大気 CO_2 濃度は $381.2 \sim 404.2 \mu mol mol^{-1}$ であったことから、大気 CO_2 濃度の影響はないと考えられる。また、本研究では栄養条件や大気汚染物質については測定を行っておらず、評価することができないが、 $C_j/C_{a,iso}$ の季節変化に対する影響は少ないものと仮定する。5月12日の*Castanopsis cuspidata*の新葉と旧葉の $C_j/C_{a,iso}$ を比較すると、新葉の方が小さかった(表-3)。暖温帯性広葉樹については同様の傾向がLeavitt and Long (1985)によっても報告されている。しかし、例えば*Cinnamomum camphora*の気孔コン

図-8 1999年5月12日の光合成有効放射量が $500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 以下のときの*Quercus phillyraeoides*の個体上層葉および下層葉の光合成有効放射量と $C_j/C_{a,inst.}$ と光合成速度と気孔コンダクタンスの関係

Fig. 8 Relationships between photosynthetically active radiation (PAR) and $C_j/C_{a,inst.}$, net assimilation rate, and stomatal conductance when PAR is below $500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ of the sunlit and shaded leaves of *Quercus phillyraeoides*

ダクタンスと光合成速度の関係をみると、展開直後の葉は成熟葉と比較して気孔コンダクタンスが同じ値の時の光合成速度が小さい(図-9)。つまり、展開直後の葉は気孔開度の割には CO_2 固定能力が小さく、完全に成熟した葉よりも大きい C_j/C_a を有すると考えられ、このような場合には $C_j/C_{a,iso}$ と $C_j/C_{a,inst.}$ は一致しなくなる。こうした現象は熱帯雨林の常緑樹および落葉樹においても報告されている(Terwilliger, 1997)。展開直後の葉は、それ以前か同時期に別の葉において同化された後、転流によって運ばれて来た炭水化物から構成される(Kozłowski and Clausen, 1966)。したがって、対象木において $C_j/C_{a,iso}$ が展開直後の葉で最小となった原因として、展開以前あるいは同時期に C_j/C_a の小さい別の葉で

図-9 *Cinnamomum camphora*の幼葉と成熟葉における気孔コンダクタンスと光合成速度の関係

Fig. 9 Relationship between stomatal conductance and net assimilation rate of young and mature *Cinnamomum camphora* leaves

固定された同化産物の $\delta^{13}\text{C}$ を反映しているためである可能性が考えられる。常緑針葉樹においても同様の可能性がBrendel(2001)によって示されている。これらのことは、 C_i/C_{iso} が測定葉の同時期のガス交換特性を必ずしも表しているわけではないことを示唆している。

以上のように、 C_i/C_{iso} は春の展葉期に最小となり、夏に大きくなるという季節変化を示した。一方、 C_i/C_{inst} は春の展葉期に最大となり、夏に小さくなるという季節変化を示し、 C_i/C_{iso} と C_i/C_{inst} の傾向は一致しなかった。よって、樹林におけるフラックス評価に C_i/C_{iso} を利用する際にはその季節変化を考慮する必要がある。特に展葉期においては同時期のガス交換特性を必ずしも表しているわけではないことが示唆され、注意が必要であると考えられた。また、 C_i/C_{iso} と C_i/C_{inst} の不一致のメカニズムを解明するためには、ガス交換速度を用いた C_i/C_{inst} のデータを長期的に蓄積し、炭素安定同位体比を用いた C_i/C_{iso} のデータと比較した上で Farquhar *et al.*(1989)による(7)式の適用可能条件に

ついて吟味する必要があると考えられる。

V. 結 論

暖温帯性常緑広葉樹における $\text{CO}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 交換過程の個葉による制御の変動幅とその決定メカニズムを明らかにするため、兵庫県赤穂市の人工樹林帯に生育する5種の常緑広葉樹の葉と周辺大気 CO_2 の炭素安定同位体比を測定し、Farquhar *et al.* (1989)の炭素安定同位体分別モデルを用いて長期平均的な細胞間隙 CO_2 濃度と大気 CO_2 濃度の比(C_i/C_{iso})を算出した。得られた結果を様々な気候区に生育する樹木の既往の文献値と比較し、日本の常緑広葉樹の C_i/C_{iso} が世界的な視野の中でどのような位置づけにあるか、さらに樹種間でどの程度の幅を持つのかについて検討した。対象木上層の成熟葉の C_i/C_{iso} は樹種間差が小さく、本調査地と同じく暖温帯性気候区に生育する樹木の C_i/C_{iso} と近い値であった。また、 C_i/C_{iso} は生育場所の属する気候区によって大きく異なり、生育場所の年降水量が減少するほど小さくなっていった。これらのことから、 C_i/C_{iso} は生育場所の環境条件、特に水分条件の影響を大きく受けて決定され、樹木は生育場所に応じた葉固有の水利用効率を持つようにガス交換特性を調節していることが示唆された。さらに、 C_i/C_{iso} と環境条件やガス交換速度から得られた瞬間的な C_i/C_{iso} (C_i/C_{inst})の関係を検討し、 C_i/C_{iso} の決定要因について検討した。対象木は樹種・季節を問わず、個体上層葉よりも下層葉の方が受光量が小さいことに起因して C_i/C_{iso} が大きかった。したがって、樹林のガス交換量推定のパラメータとして C_i/C_{iso} を用いる際には、個葉におけるガス交換の制御の群落内分布を考慮に入れる必要があると考えられた。また、対象木上層葉の C_i/C_{iso} は展葉直後に最小値をとり、その後上昇するという季節変化を示した。一方、ガス交換速度から算出した瞬間的な C_i/C_{inst} は展葉直後に最大となり、 C_i/C_{iso} の傾向と一致しなかった。このことは、展葉期においては C_i/C_{iso} が測定葉の同時期のガス交換特性を表していない可能性を示唆しており、この不一致のメカニズムを解明するにはガス交換速度による C_i/C_{inst} のデータを長期的に蓄積し、炭素安定同位体比による C_i/C_{iso} のデータと比較するとともに、Farquhar *et al.*(1989)による炭素安定同位体分別モデルの適用可能条件についての吟味が必要であると考えられた。

謝辞：本研究の観測を行うにあたり，関西電力赤穂発電所と関西総合環境センターにご協力頂いた。また，本論文の作成に際し，編集委員ならびに査読者の先生方に適切なコメントを頂いた。ここに記して深く謝意を表します。本研究は平成10～11年度文部省科学研究費補助金(奨励研究(A)，課題番号10760096)「炭素安定同位体比 $\delta^{13}\text{C}$ を用いた， $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{CO}_2$ 交換過程および水利用効率の解析」の補助を受けて行った。

引用文献

- Ball, J.T., Woodrow, L.E. and Berry, J.A. (1987) : A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions, *Progress in Photosynthesis Research* Vol. IV 5, pp. 221-224.
- Berry, S.C., Varney, G.T. and Flanagan, L.B. (1997) : Leaf $\delta^{13}\text{C}$ in *Pinus resinosa* trees and understory plants: variation associated with light and CO_2 gradients, *Oecologia*, 109, pp. 499-506.
- Bert, D., Leavitt, S.W. and Dupouey, J. -L. (1997) : Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century, *Ecology*, 78, pp. 1588-1596.
- Bonal, D., Sabatier, D., Montpied, P., Tremeaux, D. and Guehl, J.M. (2000) : Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration, *Oecologia*, 124, pp. 454-468.
- Brendel, O. (2001) : Does bulk-needle $\delta^{13}\text{C}$ reflect short-term discrimination?, *Ann. For. Sci.*, 58, pp. 135-141.
- Buchmann, N., Kao, W.-Y. and Ehleringer, J.R. (1997a) : Influence of stand structure on carbon-13 of vegetation, soils, and canopy air within deciduous and evergreen forests in Utah, United States, *Oecologia*, 110, pp. 109-119.
- Buchmann, N., Guehl, J. -M., Barigah, T.S. and Ehleringer, J.R. (1997b) : Interseasonal comparison of CO_2 concentrations, isotopic composition, and carbon dynamics in Amazonian rainforest (French Guiana), *Oecologia*, 110, pp. 120-131.
- Coleman, D.C. and Fry, B. (1991) : Carbon isotope techniques, Academic Press, pp. 187-200.
- Collatz, G.J., Ball, J.T., Grivet, C. and Berry, J.A. (1991) : Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer, *Agric. For. Meteorol.*, 54, pp. 107-136.
- Delucia, E.H. and Schlesinger, W.H. (1991) : Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants, *Ecology*, 72, pp. 51-58.
- Ehleringer, J.R., Field, C.B., Lin, Z. -F. and Kuo, C. -Y. (1986) : Leaf carbon isotope and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline, *Oecologia*, 70, pp. 520-526.
- Ehleringer, J.R., Lin, Z. -F., Field, C.B., Sun, G.C. and Kuo, C.-Y. (1987) : Leaf carbon isotope ratios of plants from a subtropical monsoon forest, *Oecologia*, 72, pp. 109-114.
- Farquhar, G.D., O'Leary, M.H. and Berry, J.A. (1982a) : On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves, *Aust. J. Plant physiol.*, 9, pp. 121-137.
- Farquhar, G.D., Ball, M.C., Caemmerer, S. von and Roksandic, Z. (1982b) : Effect of salinity and humidity on $\delta^{13}\text{C}$ value of halophytes: evidence for diffusional isotope fractionation determined by the ratio of intercellular/atmospheric partial pressure of CO_2 under different environmental conditions, *Oecologia*, 52, pp. 121-124.
- Farquhar, G.D. and Richards, R.A. (1984) : Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes, *Aust. J. Plant Physiol.*, 11, pp. 539-552.
- Farquhar, G.D. and Wong, S.C. (1984) : An empirical model of stomatal conductance, *Aust. J. Plant Physiol.*, 11, pp. 191-210.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R. and Hubick, K.T. (1989) : Carbon isotope discrimination and photosynthesis, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 40, pp. 503-537.
- Feng, X. (1999) : Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100-200 years: A response to atmospheric CO_2 concentration, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 63, pp. 1891-1903.
- Flanagan, L.B., Brooks, J.R., Varney, G.T., Berry, S. C. and Ehleringer, J.R. (1996) : Carbon isotope discrimination during photosynthesis and the isotope ratio of respired CO_2 in boreal forest ecosystem, *Global Biogeochem. Cycles*, 10, pp. 629-640.

- Francy, R.J., Gifford, R.M., Sharkey, T.D. and Weir, B. (1985) : Physiological influences on carbon isotope discrimination in huon pine (*Lagarostrobos franklinii*), *Oecologia*, 66, pp. 211-218.
- Freyer, H.D. (1979) : On the ^{13}C record in tree rings. Part II. Registration of microenvironmental CO_2 and anomalous pollution effect, *Tellus*, 31, pp. 308-312.
- Garten, Jr., C.T. and Taylor, Jr., G.E. (1992) : Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species sources of variation, *Oecologia*, 90, pp. 1-7.
- Hanba, T.Y. (1996) : Effects of light environment on the stable carbon isotope ratios for some tree species in the several forests, Ph. D of Kyoto University, pp. 85.
- Hanba, T.Y., Mori, S., Lei, T.T., Koike, T. and Wada, E. (1997) : Variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ along a vertical profile of irradiance in a temperate Japanese forest, *Oecologia*, 110, pp. 253-261.
- Kozlowski, T.T. and Clausen, J.J. (1966) : Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants, *Can. J. Bot.*, 44, pp. 827-843.
- Leavitt, S.W. and Long, A. (1985) : Stable-carbon isotopic composition of maple sap and foliage, *Plant Physiol.*, 78, pp. 427-429.
- Livingston, N.J., Guy, R.D., Sun, Z.J. and Ethier, G.J. (1999) : The effects of nitrogen stress on the stable carbon isotope composition, productivity and water use efficiency of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings, *Plant Cell Environ.*, 22, pp. 281-289.
- Marek, M. and Pirochtova, M. (1990) : Response of the ratio of intercellular CO_2 concentration to ambient CO_2 concentration (C_i/C_a -ratio) to basic microclimatological factors in an oak-hornbeam forest, *Photosynthetica*, 24, pp. 122-129.
- Martin, B., Bytnerowicz, A. and Thorstenson, Y.R. (1988) : Effects of air pollutants on the composition of stable carbon isotopes, $\delta^{13}\text{C}$, of leaves and wood, and on leaf injury, *Plant Physiol.*, 88, pp. 218-223.
- 松尾奈緒子・大手信人・木庭啓介・小杉緑子・壁谷直記・張国盛・王 林和・吉川 賢(2001) : 中国内蒙古沙地に生育する植物の水利用効率の考察—炭素安定同位体比を用いた解析—, *日本緑化学会誌*, 27, pp. 68-73.
- Mott, K.A. and Buckley, T.N. (1998) : Stomatal heterogeneity, *J. Exp. Bot.*, 49, pp. 407-417.
- Nussbaum, S., Geissmann, M., Saurer, M., Siegwolf, R. and Fuhrer, J. (2000) : Ozone and low concentrations of nitric oxide have similar effects on carbon isotope discrimination and gas exchange in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.), *J. Plant Physiol.*, 156, pp. 741-745.
- O'Leary, M.H., Reife, J.E. and Slater, J.D. (1981) : Kinetic and isotope effect studies of maize phosphoenolpyruvate carboxylase, *Biochemistry*, 20, pp. 7308-7314.
- Sellers, P.J., Randall, D.A., Collatz, G.J., Berry, J.A., Field, C.B., Dazlich, D.A., Zhang, C., Collelo, G.D. and Bounoua, L. (1996) : A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I : Model formulation, *J. Climate*, 9, pp. 676-705.
- Shangguan, Z.P., Shao, M.A. and Dyckmans, J. (2000) : Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat, *Environ. Exp. Bot.*, 44, pp. 141-149.
- Teeri, J.A., Turner, M. and Gurevitch, J. (1984) : The response of leaf water potential and Crassulacean acid metabolism to prolonged drought in *Sedum rubrotinctum*, *Plant Physiol.*, 81, pp. 678-680.
- Terashima, I. (1992) : Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis, *Photosynthesis Res.*, 31, pp. 195-212.
- Terwillinger, V.J. (1997) : Changes in the $\delta^{13}\text{C}$ values of trees during a tropical rainy season: some effects in addition to diffusion and carboxylation by Rubisco?, *American J. Bot.*, 84, pp. 1693-1700.
- von Caemmerer, S. and Farquhar, G.D. (1981) : Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves, *Planta*, 153, pp. 376-387.
- Weber, J.A., Jurik, T.W., Tenhunen, J.D. and Gates, D.M. (1985) : Analysis of gas exchange in seedlings of *Acer saccharum*: integration of field and laboratory studies, *Oecologia*, 65, pp. 338-347.
- Wong, S.C., Cowan, I.R. and Farquhar, G.D. (1979) : Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity, *Nature*, 282, pp. 424-426.
- Zhang, H. and Nobel, P.S. (1996) : Dependency of C_i/C_a and leaf transpiration efficiency on the vapour pressure deficit, *Aust. J. Plant Physiol.*, 23, pp. 561-568.

(受付: 2001年3月26日, 受理: 2001年12月10日)