数種常緑広葉樹の光合成・蒸散速度の日変化と季節変化について

小杉緑子*・小橋澄治**・柴田昌三**

Analysis on Diurnal and Seasonal Variation Pattern of Transpiration and Net Assimilation Rate of Several Evergreen Broad-leaved Trees

KOSUGI, Yoshiko*, KOBASHI, Sumiji**, SHIBATA, Syozo**

要 旨

大気-植物間の物質交換過程を解明するために、数種常緑広葉樹（アラカシ・クスノキ・マテバシイ）の個葉上での蒸散速度および光合成速度の通年測定結果を用いて解析を行った。測定結果から明らかになった蒸散速度および光合成速度の日変化および季節変化のパターンは、①日変化では光合成速度が午前中にピークを持つのに対し、蒸散速度は正午ごろピークを持ち、②季節変化では光合成速度より蒸散速度のほうが夏と冬の差が大きい、③この結果水利用効率は午前中のほうが午後より高く、また冬のほうが夏より高くなる、というものであった。そこで、CO₂ および H₂O フラックスを決定する要因を、電気回路アナログモデルにおける勾配および抵抗の概念を用いて整理し、蒸散速度および光合成速度を決める生理要因を気孔コンダクタンスおよび葉内コンダクタンスの二つのパラメータを用いて定量的に評価することを試みた。これらの結果から、植物の気孔開閉が蒸散および光合成速度をどの程度制御しているのかを定量的に表現することができた。また蒸散および光合成速度の日変化および季節変化のパターンが大気または植物のどの要因に最も大きく影響されているのかを、水利用効率を分析することで説明した。

1. はじめに

植生被覆と環境との相互作用を理解する上で欠くことのできない要素として、大気—植物—土壌間の物質交換や熱交換過程があげられる。これらは主に植物の光合成と蒸散過程を通して行われるため、この二つの過程を統合的に理解することが重要になってくる。植物の光合成と蒸散過程を理解する上で非常に重要な点は、この二つの異なる過程、すなわち大気—植物間の H_2O と CO_2 の交換が、葉の気孔という同一の経路を通して行われると

いう点である。そこで、植物ができるだけ少ない水の損失で、最大の光合成量が得られるように気孔開閉によって自律的な制御を行うといったようなことがよく定性的にいわれている。

従来は光合成速度と蒸散速度を同時に測定する例が測定
の困難さから少なかったため、この方面の統合的研究
は進まなかったが、近年携帯式光合成蒸散測定装置の開
発と普及で両者の野外における非破壊・短時間での同時
測定が可能となったので、この方法による測定結果も報
告されるようになってきた。このような流れを受けて始
められた本研究^{5,9,11)}の目的の一つは、大気-植物間の
 H_2O と CO_2 の交換過程、すなわち蒸散・光合成がどの
ような物理的また生理的特性によって決定されるのかを明
らかにし、その特性が環境条件でどのように変動するか
を明らかにすることによって、環境条件から光合成およ
び蒸散速度を推定できるモデルを構築することにある。

このような観点から、数種常緑広葉樹（アラカシ・ク

キーワード：蒸散速度，光合成速度，気孔コンダクタンス，葉内コンダクタンス，水利用効率

Key words: Transpiration rate, Net CO₂ assimilation rate, Stomatal conductance, Internal conductance, Water-use efficiency

* 京都大学農学部, 日本學術振興會特別研究員

Fac. of Agriculture, Kyoto Univ. JSPS Research Fellow

京都大学農学部

Fac. of Agriculture, Kyoto Univ.

スノキ・マテバシイ)の個葉上での蒸散速度および光合成速度の通年測定結果を用いて、大気および植物の各種要因がどのようにまたどの程度蒸散および光合成速度の変動パターンを規定しているかについて解析を行ったので報告する。

2. 解析および測定方法

2.1 解析方法

蒸散および光合成速度の変動パターンは、大気、植物、土壌の様々な要因によって決定されていると考えられる。基本的には大気-植物間の CO_2 および H_2O フラックスの決定要因は、それぞれの物質の濃度勾配と拡散係数であるが、これを便宜上電気回路のアナログモデルで表すことがよく行われている。

このモデルでは、基本的には蒸散速度 E ($\text{H}_2\text{O mol/m}^2/\text{sec}$) は、

$$E = \frac{g_{bw} \cdot g_{sw} \cdot (W_i - W_a)}{g_{bw} + g_{sw}} \quad (1)$$

で表される。

W_i : 気孔内の H_2O モル分率で、葉の細胞間隙が常に水蒸気飽和状態であるという仮定から、測定された葉温での飽和水蒸気圧 (mb)/大気圧 (mb)。

W_a : 葉外の H_2O モル分率。

g_{bw} : H_2O 分子拡散についての葉面境界層コンダクタンスで、定数 (ここでは $1.13 \text{ mol/m}^2/\text{sec}$)。

g_{sw} : H_2O 分子拡散についての気孔コンダクタンス。

蒸散活動によって水蒸気は土壌から植物を通して大気中に放出されるが、根から吸収された水のうち光合成に利用されるのは1%にも満たず (近藤, 1982⁷⁾)、ほとんどは気孔を通して大気中に蒸散する。光合成に必要な二酸化炭素を取り入れる必要から気孔を開くと、大気-植物間の H_2O 濃度勾配にドライブされて気孔から大気中へ水蒸気が拡散する。このときの H_2O フラックスは、葉面境界層コンダクタンスが一定の時、上式から飽差と気孔コンダクタンスで決定される。

次に純光合成速度 A ($\text{CO}_2 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$) は、

$$A = \frac{g_{bc} \cdot g_{sc} \cdot (C_a - C_i)}{g_{bc} + g_{sc}} \quad (2)$$

で表される。

C_a : 葉外の CO_2 モル分率。

C_i : 細胞間隙の CO_2 モル分率。

g_{bc} : CO_2 分子拡散についての葉面境界層コンダクタンス。 $g_{bc} = g_{bw}/1.6^{(2/3)}$

g_{sc} : CO_2 分子拡散についての気孔コンダクタンス。

$$g_{sc} = g_{sw}/1.6$$

光合成活動は植物内での生化学的反応であり、蒸散活動を制御する生理的要因が気孔の開き具合だけであるのに比べ、光合成に関しては複雑な葉内での反応が関連している。光合成は光合成有効放射 (PAR) を吸収してクロロフィルで NADPH (ニコチンアミドアデニンヌクレオチドリン酸の還元型) と ATP (アデノシン三リン酸) をつくる明反応と、これをエネルギー源としてカルビン回路で炭酸同化をおこなう暗反応の二つの過程がある。一方で CO_2 交換という観点からすると、光合成活動は蒸散と同様に大気-植物間の濃度勾配、気孔の開き具合および葉の二酸化炭素取り込み効率がフラックスの決定要因と考えられる。光合成の場合、葉内での生化学的反応が二酸化炭素の取り込み効率を決定し、気孔の開き具合とあわせて葉の細胞間隙 CO_2 濃度が決まり、これによって濃度勾配が決定されることになる。自然条件下での大気 CO_2 濃度の変動幅は水蒸気などに比べて小さいので、細胞間隙 CO_2 濃度と気孔の開き具合が CO_2 フラックスを主に規定することになる。一方で、これらの生理的反応も大気環境の影響を大きく受けている。

以上述べたことから、蒸散および光合成速度を決定する大きな要因の一つは濃度勾配であるが、このような外的条件のほかに、植物側の生理的要因を考慮にいれなければ蒸散・光合成速度の変動パターンを説明することができないということがわかる。上述のモデルでは、気孔コンダクタンスおよび細胞間隙 CO_2 濃度が植物の生理的要因を表すパラメータとなっているが、気孔の開閉による植物の自律的制御が二酸化炭素の拡散をどの程度支配しているのかを定量的に説明することができない。

そこで、二酸化炭素の拡散については新たに葉内に抵抗の一つ増やし、この逆数である葉内コンダクタンス g_i という概念を導入した新たなモデル (g_i モデル) が提示される。このモデルでは、(2)式は、

$$A = \frac{g_{bc} \cdot g_{sc} \cdot g_i \cdot (C_a - \Gamma^*)}{g_{bc} \cdot g_{sc} + g_{sc} \cdot g_i + g_i \cdot g_{bc}} \quad (3)$$

となる。

g_i : CO_2 分子拡散についての葉内コンダクタンス。

Γ^* : 暗呼吸を考えない場合の CO_2 補償点 (光合成細胞内の CO_2 モル分率)。

このような考え方は従来にも考察されているが^{2,4,8)}、概念に生化学的現象に基づく厳密さを欠く点があることが指摘されてきた⁴⁾。しかし Γ^* を FARQUHAR *et al.* (1980)³⁾ の光合成モデル中の摂氏25度でのパラメータである $31 \mu\text{bar}$ および KIRSHBAUM and FARQUHAR (1984)⁹⁾ の $42 \mu\text{bar}$ を参考に 40 ppm 程度と仮定することによって、観測結果から葉内コンダクタンス g_i の変動

を実際に算出することができるため、従来生理的現象として不明瞭にされてきた CO_2 の交換と H_2O の交換がどのように連動するのかについての定量的な考察が可能になるという点でおおきな意義があると考えられる。すなわち、葉内コンダクタンス g_i は気孔コンダクタンスと同じ dimension をもち、二つの抵抗による制御を定量的に比較することができるという点に重要性がある。

ここで、新たに定義された葉内コンダクタンスが実際にはどのような生理的作用を表現しているのかが問題となる。前述したように、光合成活動は複雑な生化学的反応を内包しているが、統合モデル中の葉内コンダクタンスという概念は細胞間隙から光合成の場である葉肉細胞の葉緑体内へのネットの CO_2 移動を想定し、これに関する効率を表したものである。二酸化炭素を実際に消費するのは光合成暗反応過程中のカルビン回路なので、簡単には g_i はカルビン回路の活性を示すパラメータと考えられる。図 1 にこのモデルによる二酸化炭素の拡散を概念的に図示したが、実際の現象ではミトコンドリアで行われる独自の過程である暗呼吸は、ネットの CO_2 フラックスを考える便宜上モデル中では光合成過程に内包される。 $\Gamma^*=40 \text{ ppm}$ という値は、光合成暗反応過程での PCO 回路からの CO_2 放出だけを考慮に入れた場合、葉緑体内の CO_2 濃度がこの濃度で平衡していると考えた値であり、暗呼吸速度には影響されない。つまり、ここでの葉内コンダクタンス g_i は、①細胞間隙から葉肉細胞内への CO_2 の移動にかかる抵抗(葉肉抵抗)、②光合成暗

反応のカルビン回路活性、③暗呼吸速度の 3 つで決まる値であり、①はあまり変化しないので、 g_i は結局②③の 2 つの植物の生理的要因によって変わるパラメータと考えることができる。また、この解析方法はプラスの CO_2 フラックスが観測される場合にのみ適用することができる。

2.2 測定方法

野外測定に使用した機器は携帯式光合成蒸散測定装置(LI-6200, LI-COR 社)である。この装置は葉を挟み込むチャンパーと、 CO_2 アナライザーおよびコンピュータの 3 つの部分からなる。短時間での測定を行う必要から、葉の一部を測定機器内に閉じ込める閉鎖系となっている。本体にはポンプが内蔵されており、葉を挟みチャンパーを閉じると装置全体が閉鎖系となり、空気が循環する。基本的には、この閉鎖回路中の CO_2 の変化率から純光合成速度(以下単に光合成速度とする)を、 H_2O の安定に必要な乾燥気体流量から蒸散速度を算出する。この装置は同時に、光量子量、湿度、温度の各センサーを備えており、光合成有効放射、葉温およびチャンパー内の相対湿度、気温、 CO_2 濃度の測定を行う。また、これらの測定結果と前述の(1)(2)式で表される電気回路アナログモデルを用いて気孔コンダクタンスおよび細胞間隙 CO_2 濃度を算出する。この装置による測定結果はいくつかの仮定を前提としているが、このうち最も重要なのは、チャンパーの形状と風速を一定にしていることから葉面境界層抵抗は絶えず一定値を取るとしている点である。このことによって個葉上での気孔コンダクタンスを比較的容易に算出できるのである。

3. 測定結果

3.1 測定木および日時

今回解析の対象とするデータは、樹木の光合成および蒸散速度の季節変化を野外で追跡した調査結果である^{5,9)}。測定は1989年6月から翌年3月まで、京都大学農学部附属演習林本部試験地内に植栽されている5年生のアラカシ(*Quercus glauca*)、クスノキ(*Cinnamomum camphora*)、マテバシイ(*Pasania edulis*)各1個体について行った。測定日は6月1日、7月22日、8月4日、9月24日、10月25日、11月23日、12月28日、1月27日、3月6日の9回、いずれも晴天を選んで、夜明け前から日没までほぼ1時間に一回の割合で測定を行った。測定葉は各個体の南面する葉の地上1mおよび2mの当年葉各1枚で、測定の結果、高度の違いによる有意な差はなかったので解析には2枚の平均値を各個体の代表値として用いた。各測定木は樹高約3m前後で隣接して植

図 1 g_i モデルによる CO_2 拡散の考え方

Fig. 1 Conceptual figure of CO_2 diffusion with g_i model

図2 蒸散速度の日変化および季節変化

図は左列からアラカシ、クスノキ、マテバシイの各測定日における蒸散速度の経時変化を示している。図3、4、6も同様。

Fig. 2 Diurnal and seasonal variation of transpiration rate

栽されており、灌水は行っていないが測定期間を通じて極端な土壌の乾燥はみられなかった。

3.2 蒸散速度

アラカシ、クスノキ、マテバシイ各葉の蒸散速度の日変化および季節変化を図2に示す。蒸散速度の日変化は、日中にピークをもつ山形もしくは台形の日が多かった。ただし、8月の測定ではマテバシイにおいて顕著な日中低下がみられた。季節変化では夏と冬の差が非常に顕著で、冬はほとんど蒸散しない。また7、8月にピークが見られ秋以降低下するアラカシ、クスノキに対して、マテバシイでは秋でも夏と同様の蒸散活動が見られた。3樹種の中ではクスノキの蒸散活動が一番盛んであった。

3.3 光合成速度

アラカシ、クスノキ、マテバシイ各葉の光合成速度の日変化および季節変化を図3に示す。光合成速度の日変化は蒸散速度と違い、午前中にピークをもつ山形の日が多かった。8月の測定ではアラカシ、マテバシイにおいて日中低下が見られた。季節変化では蒸散と同様7、8月にピークが見られ秋以降低下するアラカシ、クスノキ

に対して、マテバシイでは秋でも夏と変わらない光合成活動が見られた。光合成速度の冬に向けての低下は蒸散速度ほど急激ではなかった。また、蒸散と同様3樹種の中ではクスノキの光合成活動が一番盛んであった。

3.4 気孔コンダクタンス

図4は左からアラカシ、クスノキ、マテバシイ各葉のCO₂拡散についての気孔コンダクタンスの日変化および季節変化を示したものである（以下気孔コンダクタンスの値はすべてCO₂拡散についてのものを用いる）。気孔コンダクタンスは最高でクスノキの0.35 mol/m²/s程度で、どちらかというとな午前中のほうが大きい値をとっている日が多い。蒸散速度と同様冬の値は夏に比べてかなり小さい。また蒸散、光合成速度の大きいクスノキでは気孔コンダクタンスも大きい値をとることがわかる。またマテバシイの気孔コンダクタンスは蒸散・光合成と同様秋でもあまり低下しなかった。

図 3 光合成速度の日変化および季節変化
Fig. 3 Diurnal and seasonal variation of net CO₂ assimilation rate

図 4 気孔コンダクタンス g_{sc} の日変化および季節変化
Fig. 4 Diurnal and seasonal variation of stomatal conductance for CO₂ diffusion (g_{sc})

4. 考察

4.1 g_i モデルの適用

測定から得られた蒸散速度および光合成速度の日変動パターンは、日中にピークのある蒸散速度に比べ光合成速度は午前中に最大値を持ち、その後次第に低下する傾

向があった。そこで、7月22日および10月25日の観測を例にとってアラカシ、クスノキ、マテバシイの各葉について、横軸に光量子量、縦軸に光合成速度をとった光—光合成関係のグラフを図5に示した。図のように、午前中の光合成速度が午後に比べて大きくなる結果、光—光合成関係のグラフはヒステリシスを持つことがわかる。

図5 7月22日、10月25日における光—光合成関係

図は左からアラカシ、クスノキ、マテバシイ

● : 7月22日午前 ▲ : 7月22日午後 ○ : 10月25日午前 △ : 10月25日午後

Fig. 5 The relationship between net CO_2 assimilation rate and photosynthetically active radiation (PAR) on July 22 and October 25

● : July 22 A.M. ▲ : July 22 P.M. ○ : October 25 A.M. △ : October 25 P.M.

図6 葉内コンダクタンス g_i の日変化および季節変化

Fig. 6 Diurnal and seasonal variation of internal conductance (g_i)

これは同じ光の量でも午前と午後で光合成速度が違うためである。この原因として午後の場合、①気孔が閉じたために材料の二酸化炭素が少なくなって光合成速度が制御された、もしくは②気孔の開度は材料の供給に十分だが、温度やその他の影響でカルビン回路の活性が落ちる、もしくは暗呼吸速度が増えるために光合成速度が制御された、という二つの場合が考えられる。①は気孔コンダクタンスの制御で②は葉内コンダクタンスの制御である。光合成過程を①がおもに制御している場合は蒸散と光合成の日変化パターンが気孔コンダクタンスのみで説明できるが、②の制御が大きいと光合成の日変化は独立した動きになる。

そこでこの評価をするために、前述の各樹種の測定結果について $\Gamma^*=40$ ppm を用いて実際に葉内コンダクタンス g_i を算出し、図 6 にこの結果を示した。図は左からアラカシ、クスノキ、マテバシイの葉内コンダクタンスの日変化および季節変化を表している。図の縦軸の単位は図 4 の気孔コンダクタンスと同じ $\text{mol/m}^2/\text{sec}$ で表した。さらに、図 7 に、気孔コンダクタンスと光合成速度との関係、葉内コンダクタンスと光合成速度との関係を

図 7 気孔コンダクタンス g_{sc} および葉内コンダクタンス g_i と光合成速度の関係

(1)気孔コンダクタンス (2)葉内コンダクタンス
○：アラカシ +：クスノキ □：マテバシイ

Fig. 7 The relationship between stomatal or internal conductance and net CO_2 assimilation rate

(1) stomatal conductance

(2) internal conductance

○ : *Quercus glauca*

+ : *Cinnamomum camphora*

□ : *Pasania edulis*

図 8 8月4日の蒸散速度、光合成速度、細胞間隙 CO_2 濃度、気孔コンダクタンス、葉内コンダクタンスの経時変化

(1)蒸散速度 ($\text{mol/m}^2/\text{s}$) (2)光合成速度 ($\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$)
(3)細胞間隙 CO_2 濃度 (ppm) (4)気孔コンダクタンス ($\text{mol/m}^2/\text{s}$)
(5)葉内コンダクタンス ($\text{mol/m}^2/\text{s}$)
△：アラカシ ○：クスノキ □：マテバシイ

Fig. 8 Diurnal variation of transpiration rate, net CO_2 assimilation rate, intercellular CO_2 concentration, stomatal conductance and internal conductance on August 8, 1989

(1) transpiration rate ($\text{mol/m}^2/\text{s}$) (2) net CO_2 assimilation rate ($\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$)

(3) intercellular CO_2 concentration (ppm) (4) stomatal conductance ($\text{mol/m}^2/\text{s}$)

(5) internal conductance ($\text{mol/m}^2/\text{s}$)

それぞれ示した。葉内コンダクタンスは気孔コンダクタンスと比較すると大抵の場合かなり小さい値をとることがわかる。また、光合成速度との相関も非常に高く、朝方ピークを持ち、午後は低下する傾向にあることがわかる。このことは葉内コンダクタンスによる光合成速度の制御の割合が意外に大きいことを示している。

さらにこの点を詳しく見るため、真夏日の8月4日のデータを取り上げて、この日の日中低下が気孔閉鎖によるものか、あるいは光合成活性の低下や呼吸の増加といった葉内の生理要因によるものかを考察した。図8に8月4日のアラカシ、クスノキ、マテバシイの蒸散速度、光合成速度、細胞間隙 CO_2 濃度、気孔コンダクタンス、葉内コンダクタンスの経時変化を取り上げて示した。この日はアラカシ、マテバシイの光合成速度に日中低下がみられ、特に低下の激しかったマテバシイでは蒸散速度の日中低下も見られた。アラカシ、マテバシイではこれに伴って気孔コンダクタンスおよび葉内コンダクタンスも低下し、特に葉内コンダクタンスの低下が著しかった。また細胞間隙 CO_2 濃度はこれらの現象に伴ってかえって若干増加する傾向がみられた。一方クスノキでは目立った低下は見られなかった。ここで各パラメータの光合成速度への寄与度をみるために、観測で得られたパラメータの一部を変化させてシミュレーションを行った。図9に、それぞれの樹種について気孔コンダクタンスを $0.35 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ 、 $1.0 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ 、 $0.05 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ 、 $0.01 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ 、または葉内コンダクタンスを $0.01 \text{ mol/m}^2/\text{s}$

s 、 $0.1 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ に変化させて、光合成速度の推定を行った結果を示した。気孔コンダクタンスの低下による影響で光合成速度が低下するといった現象は、気孔コンダクタンスが $0.05 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ を下回るような場合にみられ、図8の気孔コンダクタンスをみるとマテバシイがこれにあてはまる。しかし仮に気孔コンダクタンスを $0.35 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ ないし $1.0 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ と大きな値として気孔が開いた状態を仮定しても、葉内コンダクタンスが非常に小さい値だったため日中の光合成速度は回復しない。一方葉内コンダクタンスを $0.1 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ と大きな値にすると日中の光合成速度はある程度回復することがわかる。このことはアラカシにもあてはまる。これらのことから、8月4日の光合成速度の急激な日中低下は、気孔の閉鎖による CO_2 不足よりも、高温等の原因による光合成活性の直接の低下や呼吸の増加がひきおこしたものと考えられる。図8の細胞間隙 CO_2 濃度をみても、日中低下のおこしているところではかえって増加する傾向にあり、 CO_2 不足の状態でなかったことがわかる。もちろんこの場合でも気孔コンダクタンスの低下には不必要な水の損失を防ぐという重要な意味があり、マテバシイでは、光合成速度が落ちるのに伴って気孔を閉じて不必要な蒸散を防いだ結果、蒸散速度も低下したことが図8からうかがえる。

以上の考察から、今回の観測のように特に厳しい乾燥条件下にない温暖湿潤な立地の樹木では、気孔閉鎖に先導された光合成速度の激しい低下はみられず、光合成速

図9 8月4日において気孔コンダクタンス、葉内コンダクタンスを変化させた場合の光合成速度の変化
図は左からアラカシ、クスノキ、マテバシイ

(1)実測値 (2) $g_{sc}=0.35 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ (3) $g_{sc}=1.0 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ (4) $g_{sc}=0.05 \text{ mol/m}^2/\text{s}$
(5) $g_{sc}=0.01 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ (6) $g_i=0.01 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ (7) $g_i=0.1 \text{ mol/m}^2/\text{s}$

Fig. 9 Simulation of net CO_2 assimilation rate on August 8 using constant g_{sc} or g_i values

(1) observed (2) $g_{sc}=0.35 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ (3) $g_{sc}=1.0 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ (4) $g_{sc}=0.05 \text{ mol/m}^2/\text{s}$
(5) $g_{sc}=0.01 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ (6) $g_i=0.01 \text{ mol/m}^2/\text{s}$ (7) $g_i=0.1 \text{ mol/m}^2/\text{s}$

図 10 水利用効率の日変化および季節変化

図は上からアラカシ、クスノキ、マテバシイ。図 11, 図 12 も同様。

Fig. 10 Diurnal and seasonal variation of water-use efficiency (WUE)

度は葉の呼吸や光合成活性といった要因に大きく左右されるということが明らかになった。

4.2 水利用効率による考察

次に、水利用効率と g_1 モデルを用いて、光合成および蒸散速度の日変化および季節変化のパターンはどのような環境要因または生理要因によっておもに決定されているのかを考察する。

水利用効率は光合成速度 ($\text{mg}/\text{m}^2/\text{s}$) を蒸散速度 ($\text{g}/\text{m}^2/\text{s}$) で割った値である。図 10 にアラカシ、クスノキ、マテバシイ各葉の水利用効率の日変化および季節変化を示した。水利用効率はどの樹種でも午前中は午後より大きく、また冬のほうが夏より大きいという傾向がみられた。このような水利用効率の変化のパターンは、前章でみたような蒸散および光合成速度の日変化および季節変化のパターンの違いをうまく表現していると考えられ

図 11 濃度勾配比 $(C_a - \Gamma^*) / (W_i - W_a)$ の日変化および季節変化Fig. 11 Diurnal and seasonal variation of $(C_a - \Gamma^*) / (W_i - W_a)$

る。また、多く蒸散するクスノキや秋のマテバシイでは光合成も活発なので、この結果 3 樹種とも同じような水利用効率を得られた。

ところで、水利用効率 WUE (mg/g) は、(1)(3)式を用いて次式のように分解できる。

$$\begin{aligned} \text{WUE} &= 44A/18000E \\ &= 44/18000 \{ (C_a - \Gamma^*) / (W_i - W_a) \} (g_{tc} / g_{tw}) \\ g_{tc} &= \frac{g_{bc} \cdot g_{sc} \cdot g_i}{g_{bc} \cdot g_{sc} + g_{sc} \cdot g_i + g_i \cdot g_{bc}} \\ g_{tw} &= \frac{g_{bw} \cdot g_{sw}}{g_{bw} + g_{sw}} \end{aligned} \quad (4)$$

この式で第一項 $(C_a - \Gamma^*) / (W_i - W_a)$ は CO_2 と H_2O の濃度勾配の比を表しており、第二項 g_{tc} / g_{tw} は CO_2 と H_2O の拡散についての全コンダクタンスの比を表している。

第一項と第二項のどちらが図 10 に示したような水利用

効率のパターンを生み出しているのかを見るために、図11に第一項の濃度勾配比の日変化および季節変化、図12に第二項の全コンダクタンス比の日変化および季節変化をそれぞれの樹種について算出したものを示した。図11の濃度勾配比は早期に非常に大きく正午ごろ最低となり午後後に少し回復するという特徴、また冬は夏に比べてかなり大きいという特徴が見られた。図12の全コンダクタンス比は日変化はだいたい午前中にピークを持つ山形となり、冬は夏よりやや大きめの値をとる。このことから、水利用効率の午前中は午後より大きいという日変化のパターンは早朝の大きな濃度勾配比とその後の全コンダクタンス比の増加に影響されており、冬のほうが夏より大きいという季節変化のパターンはおもに濃度勾配比にその原因があることがわかった。

さらに全コンダクタンス比の変化がどのような意味を持つかを考察するために、図13に横軸に葉内コンダクタンス g_i /気孔コンダクタンス g_{sc} 、縦軸に全コンダクタン

図13 g_i/g_{sc} と g_{tc}/g_{tw} の関係

Fig. 13 The relationship between g_i/g_{sc} and g_{tc}/g_{tw}

ス比 g_{tc}/g_{tw} をとり、すべての観測データをプロットして相関を示した。全コンダクタンス比が大きいということは g_i/g_{sc} が大きいことになり、気孔開度の割に葉による二酸化炭素取り込み効率が高いことを表しているといえる。

これらの結果を総合すると、次のことが明らかになった。まず、光合成の冬の低下が蒸散ほど著しくないのは、おもに H_2O の濃度勾配（飽差）が夏と冬で顕著に違い、一方 CO_2 の濃度勾配のほうはそれほど季節変化をしないといった大気的要因による。また、日変化において蒸散速度は正午ごろピークをもつのに対し光合成が朝方ピークを持つため水利用効率が朝のほうが午後より大きくなるのは、朝のほうが飽差が小さいという大気的要因、午前中は気孔開度の割に葉による二酸化炭素取り込み効率が高いという植物の要因の両方によることがわかった。

5. おわりに

気孔コンダクタンスおよび葉内コンダクタンスはどちらもガス拡散という物理現象に対する植物の自律的制御を表現しているが、蒸散速度については気孔コンダクタンスのみが制御要因になるのに対して、光合成速度については気孔コンダクタンスと葉内コンダクタンスがともに制御要因となると考えられる。二つのコンダクタンスを分離し、比較することによって両者の寄与度について検討をおこない、また水利用効率を用いた考察によって蒸散および光合成速度の日変動および季節変動パターンが大気および植物のどの要因に起因するのかを説明することができた。

蒸散速度と光合成速度がどの程度連動するのかという問題はモデリングを考える上で非常に重要な点であるが、定性的には植物は気孔開度を最小に保つことによって最小の蒸散速度で最大の光合成速度を得ようとするといふまうとされている。しかし本研究で用いた常緑広葉樹の

図12 全コンダクタンス比 g_{tc}/g_{tw} の日変化および季節変化

Fig. 12 Diurnal and seasonal variation of g_{tc}/g_{tw}

例のように水分的に恵まれた条件の下では植物は気孔開度を最小値より大きめに設定しており、この結果光合成速度は蒸散速度とある程度独立して決定されているようである。異なる環境条件下、また異なる樹種ではどのような結果になるのかが非常に興味深い点である。

なお、本研究の一部は平成5年度文部省科学研究費補助金（特別研究員奨励費）を受けて行われた。

参考文献

- 1) von CAEMMERER, S and EVANS, J.R.: Determination of average partial pressure of CO_2 in chloroplasts from leaves of several C_3 plants, *Aust. J. Plant Physiol.* **18**, 287-305, 1991
- 2) CHARTIER, P. CHARTIER, M and CATSKY, J.: Resistances for carbon dioxide diffusion and for carboxylation as factors in bean leaf photosynthesis, *Photosynthetica* **4**, 48-57, 1970
- 3) FARQUHAR, G.D., von CAEMMERER, S. and BERRY, J. A.: A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species, *Planta* **149**, 78-90, 1980
- 4) FARQUHAR, G.D. and SHARKEY, T.D.: Stomatal conductance and Photosynthesis, *Ann. Rev. Plant Physiol.* **33**, 317-345, 1982
- 5) 花山秀文・柴田昌三：数種の常緑樹種における光合成速度と気孔コンダクタンスの季節変化について，第21回緑化工研究発表会要旨集，30-33，1990
- 6) KIRSCHBAUM, M.U.F and FARQUHAR, G.D.: Temperature dependence of whole-leaf photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. et Spreng, *Aust. J. Plant Physiol.* **11**, 519-538, 1984
- 7) 近藤純正：大気境界層の化学，東京堂出版，pp. 219, 1982
- 8) JONES, H.G. and SLATYER, R.O.: Estimation of the transport and carboxylation components of the intracellular limitation to leaf photosynthesis, *Plant Physiol.* **50**, 283-288, 1972
- 9) 柴田昌三・小橋澄治・花山秀文：土壌水分および気温が常緑広葉樹の光合成活動に与える影響，*日本緑化工学会誌* **17**(1)，1-8，1991
- 10) 島田緑子：光合成・蒸散過程の統合的理解について(1)光合成モデルと気孔開閉の仕組み，*日本緑化工学会誌* **17**(4)，224-235，1992
- 11) 島田緑子・福留昭彦・鈴木雅一：数種常緑広葉樹の光合成・蒸散速度の日変化について，第23回緑化工研究発表会要旨集，36-39，1992

(1994. 2. 28受理)

Summary

To explain the process of CO_2 and H_2O diffusion between air and plant, analysis was made using a data set concerned with diurnal and seasonal variation of transpiration and net CO_2 assimilation rate on leaves of three evergreen broad-leaved trees (*Quercus glauca*, *Cinnamomum camphora* and *Pasania edulis*). The observation results about the pattern of diurnal and seasonal change are as follows: (1) Diurnal variation: the pattern of transpiration rate had the peak about at noon, whereas the pattern of net CO_2 assimilation rate had the peak in the morning. (2) Seasonal variation: bigger seasonal variation in transpiration rate compared with net CO_2 assimilation rate were observed. (3) Water-use efficiency: the values are higher in the morning or in winter than in the afternoon or in summer. Two parameters, stomatal conductance and internal conductance, were used to explain the observation results. From this analysis it is shown quantitatively that stomatal conductance is not the single physiological component deciding CO_2 flux and the influence of internal conductance is not negligible. Moreover, it could be explained by analyzing water-use efficiency which environmental and plant factor mainly caused the differences of the pattern of the diurnal and seasonal variation between transpiration rate and net CO_2 assimilation rate.