

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 5 日現在

機関番号：11101

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2014

課題番号：23380145

研究課題名(和文) 個体群・個体・個葉光合成の同時測定によるリンゴ樹の気象反応と物質生産機能の解明

研究課題名(英文) Investigation of meteorological response and dry matter production of apple trees by observing population, whole tree and single leaf photosynthesis simultaneously

研究代表者

伊藤 大雄 (Ito, Daiyu)

弘前大学・農学生命科学部・准教授

研究者番号：00333716

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,800,000円

研究成果の概要(和文)：リンゴ樹の光合成・呼吸速度を個体群、個体および個葉レベルで総合的に観測・解析した。個体群レベルでは、CO<sub>2</sub>フラックスを複数の地点で同時に観測し、昼間のCO<sub>2</sub>吸収量が下草刈取り直後に毎回激減することを見いだした。また観測精度向上のためフラックスの空間的非一様性、熱収支充足率や土壌呼吸速度を解析した。個体レベルでは、成木用同化箱を制作して光合成速度を長期間測定し、晴天日に光合成の日中低下がおこること、日々の光合成量は日射量に強く依存すること、少着果年より多着果年の方が光合成速度が高いことを見いだした。個葉レベルでは、光合成の日中低下が気孔閉鎖を伴う場合と伴わない場合があることを見いだした。

研究成果の概要(英文)：Photosynthetic and respiratory rate was comprehensively observed for apples, being treated as population, single plant, and single leaves. First, through the mulch point CO<sub>2</sub> flux observation, we found that the daytime absorbed CO<sub>2</sub> drastically decreases every time after the understory grasses are mowed. Spatial uniformness of fluxes, energy balance, and soil respiratory rate of the population were also examined to improve the accuracy of the flux observation. Next, an assimilation chamber for adult tree was constructed and photosynthetic rate was measured for a long time. We found that midday depression of photosynthesis occurs in fine days, daily amount of photosynthesis is strongly dependent on the amount of solar radiation, and the photosynthetic rate is higher in the year of heavy fruit load. Finally, thorough single leaves observation, we found that the midday depression of photosynthesis is sometimes accompanied, and sometimes not accompanied by stomatal closure.

研究分野：農業気象学、果樹園芸学

キーワード：果樹 農業生産環境 光合成 物質生産 微気象観測 二酸化炭素フラックス 渦相関法 リンゴ

## 1. 研究開始当初の背景

個体群レベルの光合成研究では、群落上から群落内への単位時間・単位土地面積あたり  $\text{CO}_2$  流入量 ( $\text{CO}_2$  フラックス) を測定する。個葉レベルの研究が、極めて少数の葉の、ほんの一時刻における挙動を捉えているにすぎないのに対し、個体群レベルの研究は、圃場の平均的な光合成速度を、24 時間自動観測により捉えることが出来る。しかし、観測値は過小評価されている可能性が高く、精度向上にむけた様々な努力がなされているが、信頼性に問題が残る。

我々はリンゴ園にフラックスタワーを建設して観測環境の整備に取り組み、2007 年から個体群光合成速度の本格的測定に着手した。観測サイトにおける群落内貯熱量や融雪潜熱の評価、フットプリント解析、複数高度における同時観測など、観測精度を高めるための地道な研究に取り組んだ結果、複数の手法でかなり信頼性の高い個体群光合成速度を得ることが可能になってきた。解析を進める中で、夏季晴天日におけるリンゴの個体群光合成速度が午前 9 時に最大となり、その後正午まで、日射量が増大するにもかかわらず頭打ちないし漸減傾向を示すという興味深い現象が見いだされた。この現象は、水ストレスまたは摘果が原因と思われ、その原因追究がリンゴ園の物質生産機能の改善に結びつくと期待される。

一方、個葉レベルの光合成研究は、最近では高性能携帯型の測定装置が市販されており、野外の個体を供試して、光や  $\text{CO}_2$  濃度を制御しながら、葉一枚一枚の光合成速度を高精度に測定できるようになった。しかし、装置が高価なため、果樹での測定事例は非常に少なく、リンゴでは 30 年前以来、園芸学会では報告がない。伊藤は、過去にクワやニホンナシで、光合成能力の加齢に伴う変化などを明らかにしたが、現在は携帯型光合成測定装置が利用できる環境になく、リンゴでは研究に着手できていない。

また、個葉と個体群の中間の規模の研究として、個体レベルの光合成研究が積極的に推進されるべきである。しかし測定装置は市販されておらず、果樹では装置が超大型になることもあって、わが国では温州ミカンの幼木で測定が行われたにすぎない。我々は高さ 9 m のフラックスタワーを建設した経験を生かし、研究資金を与えられればリンゴ成木用の装置を制作して研究を前進させられる。

## 2. 研究の目的

従来は専門分野の異なる研究者によって独立的に行われてきた個体群レベル、個体レベルと個葉レベルの光合成・呼吸速度の観測研究を、同一のリンゴ園において、気象環境と土壌水分環境を詳細にモニタリングしながら一体的に実施する。特に、個体群レベルの先行研究で見いだされた光合成速度の日中低下現象を、更に個体レベル、個葉レベル

で追究する。また、二酸化炭素の吸収(光合成)と放出(呼吸)に関する季節変動や日射・土壌水分反応を、器官レベルから個体群レベルまで統合的に解明する。

## 3. 研究の方法

### (1) 個体群レベルの研究 (2011~2014 年)

弘前大学藤崎農場内のリンゴ園において、超音波風速温度計と  $\text{CO}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$  変動計を、樹列間の高度 9 m および 7 m と樹列上の高度 9 m に 1 台ずつ設置し、合計 3 カ所で渦相関法による  $\text{CO}_2$  フラックス観測を 4 年間実施した。 $\text{CO}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$  変動計は、本科研費での購入物品に既存物品と借用物品を加えて 3 カ所の観測に対応したが、故障したり返却を求められたりしたため、3 地点で同時観測できた期間はわずかで、ほぼ 2 地点での同時観測にとどまった。また、ボーエン比法でも  $\text{CO}_2$  フラックスを計算できるよう、樹列間のタワーで放射収支、地中熱流量、気温、湿度、 $\text{CO}_2$  濃度の観測を実施したほか、土壌水分張力も 2 深度で 4 年間継続して測定した。

以上のような新規観測データに、これまで蓄積していた未解析観測データや農場内での積雪重量、雨量観測値などを総合的に利用して、以下のような研究を行った。

#### 融雪熱量の推定手法の開発

後述するように、本研究では渦相関法観測の妥当性を検討する指標として熱収支充足率を使用した。しかし融雪期の熱収支充足率を求めるには、融雪熱量を正確に推定しなければならない。そこで、気象データから日別融雪熱量を予測する式を熱収支理論に基づいて導出した。そして予測式のパラメータに最も適当な値を、観測サイト近傍で実測された日別融雪量(積雪重量の日別減少量)とリンゴ園での気象観測データから決定した。

#### 土壌水分張力 (pF) の推定手法の開発

土壌呼吸速度と土壌水分の関係を追う際(後述)、土壌水分張力が測定されていない場合は気象要素からこれを推定する必要があった。そこで、リンゴ園土壌表層の pF を気象観測データから動的に推定する簡単なモデルを考案し、モデルの適合性を、2008、2009、2011、2012 年の観測により検証した。

#### 土壌呼吸速度の季節変動、年変動、気温・土壌水分との関係解明

渦相関法では夜間の  $\text{CO}_2$  フラックスの信頼性に問題があるが、夜間に放出される  $\text{CO}_2$  の大半は土壌に由来する。そこでオープンチャンバー法による土壌呼吸速度の測定を 2006 年 9 月から 4 年間、約 1 ヶ月おきに延べ 237 日間実施した。本研究ではこの未解析データを解析し、土壌呼吸速度の地温や pF への依存性などを明らかにするとともに、地温と pF から土壌呼吸速度を推定するモデルを作成して年間土壌呼吸量を推定し、年次間差について論じた。

### CO<sub>2</sub>フラックスの空間的非一様性の検討

リンゴ園は樹列が規則的に存在するため、特徴的な対流構造が生み出されて、樹列上と樹列間では計測される CO<sub>2</sub> フラックスが異なる可能性がある。場所によりフラックスの違いが顕著に表れる条件は、発生した個々の対流が混合されにくい日中の大気不安定時に風が樹列に平行に吹く場合である。本研究では、このような条件下で樹列上と樹列間における CO<sub>2</sub> フラックス、加えて顕熱フラックス  $H$ 、潜熱フラックス  $IE$  や乱流統計量と対流構造の違いについて検討した。

### 熱収支充足率の検討

渦相関法による  $H+IE$  の観測値と、群落熱収支解析に基づく  $H+IE$  の計算値の比（熱収支充足率）は、観測の妥当性を評価する指標とされ、これが 1.0 を大きく下回る場合は観測手法や観測値補正手順の改善が必要である。本研究では、群落熱収支解析の精緻化や H<sub>2</sub>O 変動計の感度補正実施など、新たな工夫を加えた上で熱収支充足率を検討した。

### CO<sub>2</sub>フラックスの季節変動と年変動

観測値の補正方法に最終的な結論が出ていないが、2013 年と 2014 年について日別の CO<sub>2</sub> フラックスを暫定的に計算し、その季節変動や年変動を検討した。

## (2) 個体レベルの研究 (2012~2014 年)

リンゴ園内の '王林' 成木 1 樹を供試樹に選定し、その周囲に鉄製 L 字アングルを用いて筐体を組み立て、隣接樹と接する 2 側面を透明なアクリル板で、通路に面する 2 側面と天井面ならびに底面をポリエチレン製フィルム

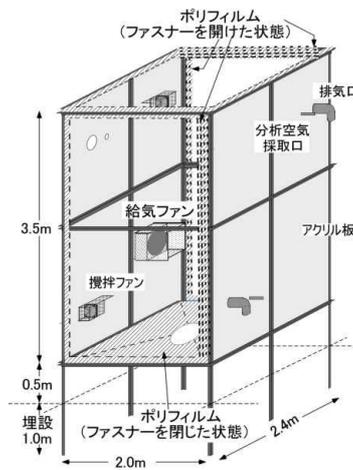


図1 個体用チャンバー

(開閉可能)で覆ってチャンバーとした(図1)。アクリル面に設けた給気ファンから昼夜で異なる量の大気を導入する一方、排気は4カ所からの自然排気とした。また導入空気とチャンバー内空気の一部を7m離れた観測小屋まで吸引採取し、CO<sub>2</sub>濃度を測定して光合成速度を計算した。2012年は予備実験として測定中のチャンバー内の大気環境などを調査し、所要の改造を行った。2013と2014年は、供試樹をそれぞれ少着果ならびに多着果条件に調整した上で5月から11月まで約3週間おきに5日間連続して光合成速度の測定を行い、天候、季節、日射量、着果量などと光合成速度の関わりを追究した。

## (3) 個葉レベルの研究 (2014 年)

2012年は携帯型光合成測定装置の購入手続きに手間取り、2013年は諸般の事情で予備実験しかできなかったため、本格的な実験は2014年のみとなった。5月28日と10月23日には、'王林'成木の新梢葉5枚を供試し、日の出直後から日の入り直前まで5回にわたり、CO<sub>2</sub>濃度と温湿度をほぼ一定に保ちつつ、日射強度を様々に変化させて光合成速度を測定した。これらの結果から、飽和光合成速度、光飽和点、光-光合成曲線の初期勾配や気孔コンダクタンス、葉内CO<sub>2</sub>濃度の日変動の有無や程度を詳細に解析し、光合成速度の日中低下現象の有無や原因を追究した。なお6月25日と7月30日にも同じ実験を実施したが、機器の不調や天候の都合で日の出直後から1~3回の測定実施にとどまった。

## 4. 研究成果

### (1) 個体群レベルの研究

#### 融雪熱量の推定手法の開発

5つの気象要素(日積算日射量、雪面アルベド、日平均気温、日平均飽差、日風程積算)と可能日射量を説明変数として用いる予測式により、2乗平均平方根誤差(RMSE) 0.84 MJ m<sup>-2</sup> という精度で日融雪熱量を予測することができた(図2)。生産現場での活用を視野に、説明変数から日風程積算、日平均飽差ならびに可能日射量を除外し、予測式を簡易化しても、予測精度はほとんど低下しなかったが、日射量あるいは雪面アルベドを説明変数から除外すると、予測精度はかなり低下した。研究成果は「生物と気象」誌で公表した(後掲の発表論文)。

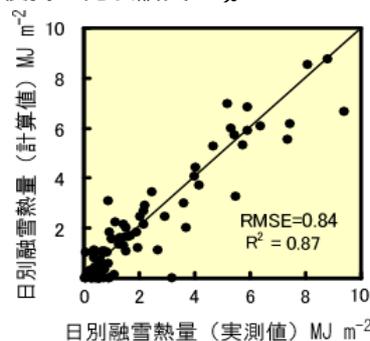


図2 日別融雪熱量の実測値と計算値の関係

#### 土壌水分張力 (pF) の推定手法の開発

考案したモデルは、消雪直後あるいは十分な降水の翌日を計算初日とし、(i)基準蒸発散量の計算、(ii)表層蒸発散量の計算、(iii)水分増加量の計算、(iv)含水率の計算、(v)含水率から pF への換算、という5つの手順を1日ごとに繰り返すものである。日別気象データとしてステップ(i)において日射量、最高・最低気温、平均相対湿度および平均風速が、ステップ(iii)において降水量が必要となる。日々の推定値は pF1.5~2.7 の範囲において RMSE = 0.18 の精度でテンシオメータでの

観測値と一致した(図3)。研究成果は「東北の農業気象」誌で公表した(後掲の発表論文)。

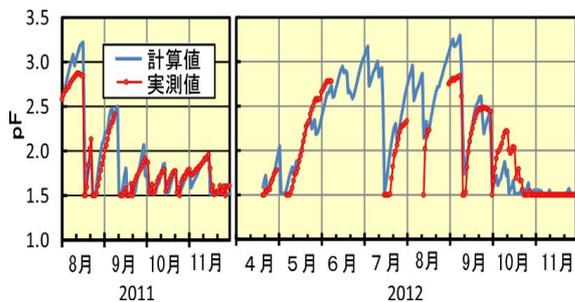


図3 土壌水分張力(pF)の実測値と計算値の関係(2011~2012年)

土壌呼吸速度の季節変動、年変動、気温・土壌水分との関係解明

地温で基準化した土壌呼吸速度は  $pF = 1.8$  (圃場容水量)で最も高く、そこから  $pF$  の増大とともに直線的に減少した(図4)。測定時の  $pF$  の影響を除外することで、土壌呼吸速度と地温との間には一層高い指数関数関係が認められた。年間土壌呼吸量は平均  $616g$  と推定され、年次間の変動係数は  $10 \sim 15\%$  であった(図5)。年次間変動の原因を解析したところ、本サイトの土壌呼吸には刈草量が重大な影響を及ぼし、乾燥年には草の生長が抑制されて刈草量が減少した結果、土壌呼吸が減少したと考えられた。研究成果は学会発表し、「Journal of Agricultural Meteorology」誌に投稿準備中である。

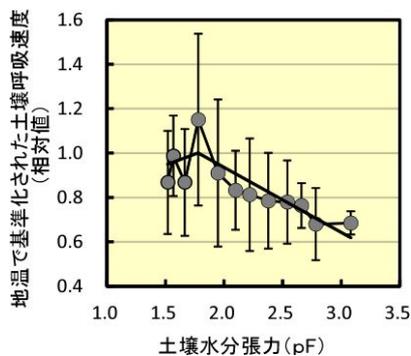


図4 土壌水分張力(pF)と土壌呼吸速度の関係

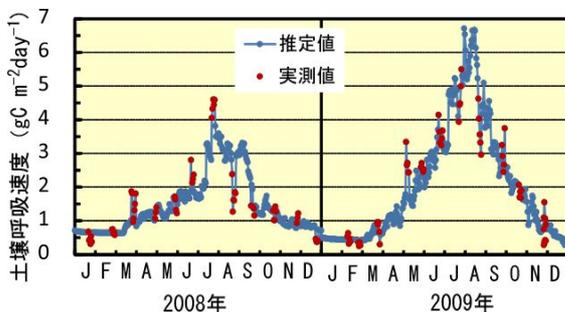


図5 土壌呼吸速度の季節変動と年変動

CO<sub>2</sub>フラックスの空間的非一様性の検討

日中の大気不安定時に風が樹列に平行に吹く場合は、不安定の度合いが強くなるほど、

樹列上で観測される  $H$ 、 $IE$  ならびに  $CO_2$  フラックスが樹列間で観測される値よりも大きくなった。ただし、弱不安定時には例外もあった。樹列間に比べ樹列上でフラックスが大きくなる割合は  $H$ 、 $IE$ 、 $CO_2$  フラックス全てがほぼ同じだった。このことより、フラックスが樹列上で大きくなる原因は、樹列上で乱流がより発達して摩擦速度が大きくなり、輸送が効率的に行われるためと考えられた。樹列上で下降し樹列間で上昇する対流構造が見られることもあったが、事例は少なくフラックスへの寄与は低いと考えられた。なお、後述するように、全風向を込みにして解析した場合は、 $H+IE$  の値に観測場所による差はなかった。

熱収支充足率の検討

2013年の樹列間(高度9m)と2014年の樹列上(高度9m)における熱収支充足率を30分毎に計算して比較したところ、いずれも平均熱収支充足率は0.84で、摩擦速度へのゆるやかな依存が見られ、摩擦速度の増大とともに充足率が1.0に近づくことがわかった(図6)。また摩擦速度が減少する高度7mでの熱収支充足率は高度9mより小さかった。摩擦速度が小さい時間帯は、本観測システムでは捕らえきれない小さな渦が増大するためと考えられる。今後は小さな渦(高周波成分)の見逃しを補正する必要がある。

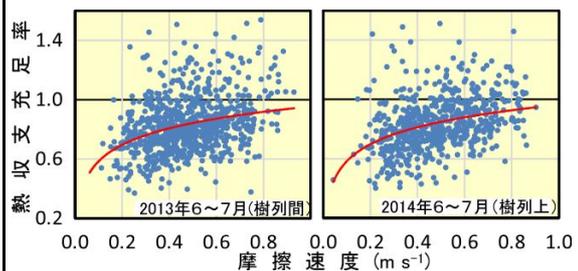


図6 渦相関法観測における熱収支充足率の測定場所による違いと摩擦速度への依存

CO<sub>2</sub>フラックスの季節変動と年変動

2013年と2014年の晴天日(晴天度70%以上)の昼間の群落CO<sub>2</sub>吸収量を全生育期間

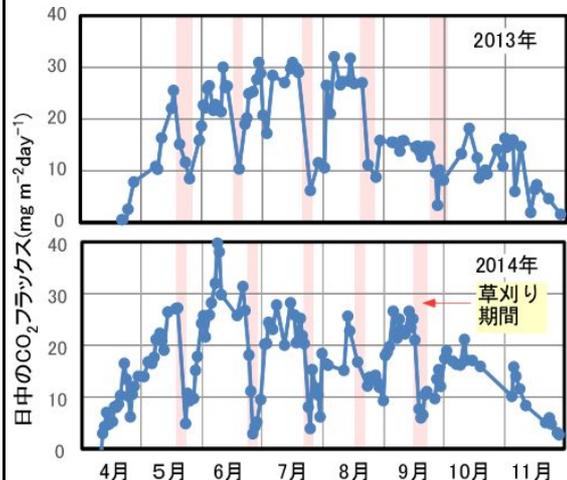


図7 晴天日の日中のCO<sub>2</sub>フラックス(2013年と2014年の生育期)

にわたって計算した(図7)。いずれの年次でも CO<sub>2</sub> 吸収量は年5回の草刈り実施と共に、直ちに例外なく激減した。しかしその後速やかに回復する場合としない場合があり、これが CO<sub>2</sub> 吸収量の季節変動や年次間差を生み出していると思われた。草刈りが果樹園の炭素動態に重大な影響を及ぼすことは注目すべき知見である。

## (2) 個体レベルの研究

先行研究で着目したリンゴ園の CO<sub>2</sub> フラックスの日中低下現象は、リンゴ個体でも光合成速度の日中低下として晴天日に一般的に確認された。一例を示すと、2013年6月2~5日の光合成速度は、9時頃にピークとなった後日没まで減少を続けた。そのため、午前と午後で全く異なる光-光合成曲線が描かれた(図8左)。このようなヒステリシスの検出や、対照事例との強光下光合成速度の比較によって、日中低下の有無や程度を判断できると考えられる。この観点から非晴天日(晴天度60%未満)の光-光合成関係を検討したところ、午前・午後間でヒステリシスがほとんど見られない上、快晴日午前中の関係とも一致することから、日中低下は存在しないと考えられた(図9)。非晴天日は葉に光合成産物が滞留しにくく、一時的な水ストレスも受けにくいことから、晴天日の日中低下の発生要因としてシンク不足による光合成産物の滞留や水ストレスが示唆された。しかし、晴天日の日中低下は多着果条件でシンク力が高い2014年にも、また土壌水分が豊富な時期にも認められた。また、少着果条件で土壌が乾燥しているのに日中低下の程度がみかけ上低い事例もあった(図8右)。

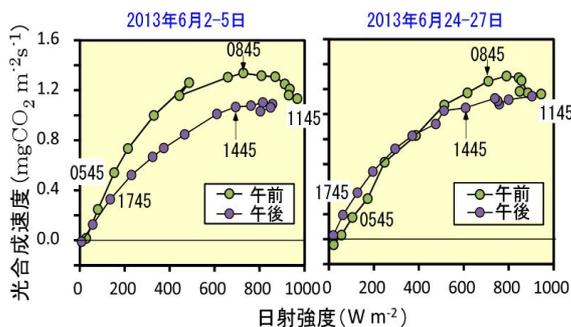


図8 晴天日の午前と午後の光-光合成関係

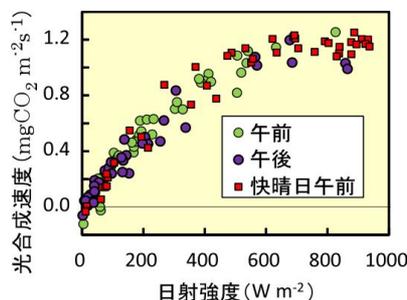


図9 非晴天日の光-光合成関係(2013年7~8月)  
同時期の快晴日午前の値も示した。

晴天日午前中の光-光合成関係は時季毎に異なっていた(図10)。5月中旬の光合成速度は低く、光飽和点は最大日射強度の約50%で個葉(後述)とあまり差がなかった。6月になると光合成速度は一気に増大し、光飽和点も上昇したが、7~10月は6月に比べて光合成速度が若干低く推移した。その原因として、新梢の伸長停止や摘果に伴うシンク力の減少が考えられる。この4ヶ月間は、多様な気温環境や水分環境下におかれたにもかかわらず、光-光合成関係が非常に安定していた。収穫後の11月中旬には、光飽和点の再低下が示唆された。なお、多着果年(2014年)の光-光合成曲線は、強光下でも弱光下でも図10よりかなり上方にシフトした。

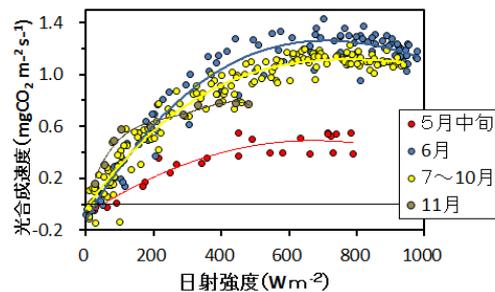


図10 晴天日午前中の光-光合成関係(2013年)

1日単位で日射量と光合成量の関係を見ると、日射量が多いほど光合成量が多く、6月から10月については、気温や水分条件が多様であるにもかかわらず年次毎に1本の曲線によく近似できた(図11)。このことから、日射量をベースにした作柄予測の可能性が示唆された。しかし、同一年次ではほぼ同一日射量ながら光合成量が20%以上異なる事例もかなりある。日中低下現象などがいつどのような要因で起こり、光合成量を抑制しているのか究明する必要がある。

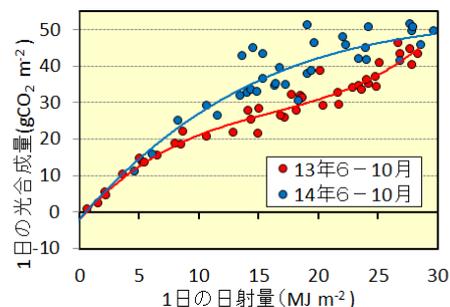


図11 1日の日射量と光合成量の関係

以上の成果は学会で3回に分けて発表した。更に1年間研究を継続し、論文を執筆する予定である。

## (3) 個葉レベルの研究

5月28日は土壌水分が低下し、1日中快晴で日中の最低湿度が20%を下回る条件下で観測した。光-光合成曲線は13時には著しく下方にシフトし、光合成の日中低下現象が確認された。その際気孔コンダクタンスの

著しい低下を伴っており、弱光下でも光合成が抑制され、強光阻害も見られたことなどから、この日中低下現象は気孔の閉鎖と明反応系の障害が原因と推察された。15時以降、気孔コンダクタンスと葉内CO<sub>2</sub>濃度は十分に回復し、弱光下での光合成も午前中と同レベルに回復したが、光飽和点と飽和光合成速度は依然として午前中より低かった。このことから、夕刻には気孔の閉鎖を伴わない、暗反応系に起因する光合成低下が起こっていると推察された(図12左)。

10月23日は土壌水分が豊富で、一日中快晴であるが最高気温が14℃と冷涼で、日中の最低湿度は40%程度という条件下で観測した。光合成の低下は14時30分にわずかに、16時には明らかに認められたが、気孔コンダクタンスは一日中高く維持されており、気孔閉鎖をとみなさない暗反応系に起因する低下であると推察された(図12右)。

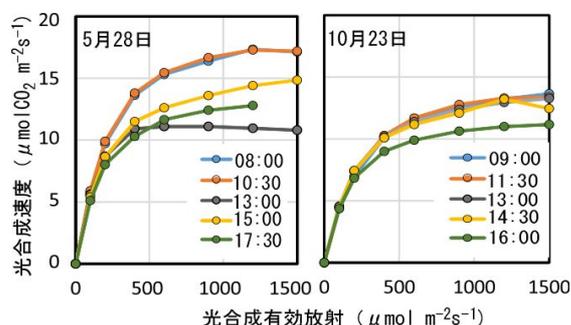


図12 個葉の光 光合成曲線の日変化  
いずれの日も新梢葉4~5枚の平均

午前中の飽和光合成速度を5月から10月まで追跡すると、加齢と共に減少するものの、収穫直前まで開葉直後の70%以上の能力を保っていることが明らかになった(表1)。

表1 個葉の飽和光合成速度の季節変化  
同一新梢葉4枚の平均

	最大光合成速度 ( $\mu\text{molCO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	気孔コンダクタンス ( $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
5月28日	17.90	0.24
6月25日	18.37	0.41
7月30日	16.89	0.29
10月23日	14.01	

研究成果の一部は学会発表したが、引き続き研究を継続してデータの蓄積をはかる。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計2件)

伊藤大雄・石田祐宣、落葉果樹園における様々な日別融雪熱量予測式、生物と気象、査読有、12号、2012、36-45

伊藤大雄・石田祐宣・遠藤明、気象観測データにもとづくリンゴ園表層の土壌水分張力の簡易な推定、東北の農業気象、査読有、57号、2013、1-6

〔学会発表〕(計7件)

伊藤大雄・石田祐宣、一般気象データに

よる果樹園の日別融雪潜熱量の推定、園芸学会東北支部平成23年度大会、2011年

伊藤大雄・石田祐宣、一般気象データによる果樹園の日別融雪潜熱量の推定(続報)、日本農業気象学会東北支部会、2011年

伊藤大雄・石田祐宣・遠藤明、気象観測データにもとづくリンゴ園表層の土壌水分張力の簡易な推定、日本農業気象学会東北支部会、2012年

伊藤大雄・石田祐宣、リンゴ成木個体の光合成・蒸散速度を圃場で測定するための大型装置の制作、園芸学会平成25年度春季大会、2013年

伊藤大雄・石田祐宣、リンゴ園における土壌呼吸速度の季節変化・年次間差とその要因、日本農業気象学会東北支部会、2013年

伊藤大雄・石田祐宣、圃場条件下におけるリンゴ成木個体の光合成速度の日中低下現象、日本農業気象学会大会、2014年

伊藤大雄・石田祐宣、圃場条件下におけるリンゴ樹の光合成量と日射量の関係、園芸学会東北支部平成26年度大会、2014年

〔その他〕

ホームページ等

<http://nature.cc.hirosaki-u.ac.jp/kyousei/index.html>

<http://www.st.hirosaki-u.ac.jp/~ishida/index-j.html>

## 6. 研究組織

(1)研究代表者

伊藤 大雄 (ITO, Daiyu)

弘前大学・農学生命科学部・准教授

研究者番号：00333716

(2)研究分担者

石田 祐宣 (ISHIDA, Sachinobu)

弘前大学・大学院理工学研究科・助教

研究者番号：60292140

(3)連携研究者

松本 和浩 (MATSUMOTO, Kazuhiro)

弘前大学・農学生命科学部・助教

研究者番号：60508703