

論文内容の要旨

論文題目

Construction and evaluation of a comprehensive leaf energy balance model
incorporating realistic stomatal behavior
(気孔の応答性を考慮した包括的な個葉エネルギー収支モデルの構築と評価)

氏名 岡島 有規

1. 序論

自然界には多様な大きさの葉がある。葉が大きくなるほど、葉と大気との間に生じる摩擦力によって葉表面に留まる空気の層(境界層)は厚くなり、熱や物質の交換が妨げられる。そのため、葉の表面の環境は葉から十分に離れた外気の環境と乖離する。一方、葉の大きさが無限小であれば、境界層はなくなり、葉の表面環境は周囲の大気環境と等しくなる。Parkhurst & Loucks (1972)は、個葉のエネルギー収支モデルを用いて、水利用率(光合成速度/蒸散速度)に及ぼす境界層の効果を理論的に解析し、「暖かく光が弱い環境においては大きな葉が、その他の環境では小さな葉が適している」という結論を得た。この研究は、葉の大きさの多様性を環境への適応の結果として理論的に説明した点で高く評価できる。しかし、「平均気温が低い環境ほど大きな葉が見られる」などの、現実の葉の大きさに見られる傾向は説明できない。この原因は、彼らの研究で採用された、①ガス交換速度に影響する気孔をほぼ閉じていると見做す、②光合成の光・温度依存性は考慮しない、③水利用率だけを評価関数として扱う、などの前提条件に問題があったためかも知れない。

本研究では、①、②の問題点を含まない、個葉のエネルギー収支に気孔の環境応答や光合成速度の光・温度依存性のサブモデルを内包した新しい数理モデルを構築した。また、③に関しては、水利用率に加えて光合成速度も評価し、それらをもとに環境と葉の大きさとの関係を解析した。

2. 気孔サブモデルの検討 (研究1)

包括的なモデルに用いたサブモデルの中で、エネルギー収支モデルや光合成モデルは、物理学

的・生理学的なメカニズムに基づいたものである。一方、気孔モデル(Leuning, 1995)は経験的なモデルである。この気孔モデルでは、光合成 CO_2 固定速度(A_n)がパラメータとして用いられている。しかし、 A_n が直接、気孔開閉に影響を与えるメカニズムは明らかになっていない。そのため、(i) 気孔が開いているから A_n が高くなるのか、(ii) A_n が高いことが気孔を開かせるのか、という因果関係は明らかではない。そこで私は、タバコ(*Nicotiana tabacum* 'Wisconsin38')の展開葉を用いて、気孔開閉に影響を与える光強度、葉内 CO_2 濃度(c_i)、飽和水蒸気圧差(VPD)を一定にした条件で、 A_n のみを変えることによって、(ii)の仮説を検証した。具体的には、 CO_2 固定酵素 Rubisco において CO_2 と競合的に作用する O_2 の濃度を変えて、気孔開度の指標である気孔コンダクタンス(g_{vs})と光合成速度との関係を解析した。青色光が青色光受容体フォトトロピンを介して気孔開口を促すことが知られているので、青色光を含むメタルハライド光源と赤色 LED 光源の両者を用いた。

c_i を 150 ppm に固定した条件では、 O_2 濃度が高くなるほど A_n は低下した(図 1a)。 g_{vs} は A_n の低下に連動して低下するわけではなく、 A_n と g_{vs} の間に相関は見られなかった(図 1b)。この結果、(ii) の高い A_n それ自体が気孔を開かせるという仮説は否定された。このとき、光合成電子伝達速度(J) と g_{vs} の間には正の相関が見られた(図 1c, $r = 0.632$, $P < 0.01$)。

そこで、従来の Leuning の気孔モデルと、 A_n の代わりに J を、葉表面 CO_2 濃度(c_s)や CO_2 補償点(Γ)の代わりに c_i をパラメータとするモデルとで、 g_{vs} に対する説明変数としての優劣を比較した。しかし、両モデルとも g_{vs} との間に統計的に有意な相関を持ち、相関係数の間に統計的に有意な差は確認できなかった(図 2)。Leuning の気孔モデル中の A_n は、それ自体では気孔の振舞いをよく表すパラメータとは言えないが、 $(c_s - \Gamma)$ を分母に持つことによって高い精度を実現していることが分かった。

3. 改良したエネルギー収支モデルを用いた外部環境と葉の大きさとの関係の評価 (研究 2)

葉へ光が入射する際、大きな葉では境界層が厚く熱が籠りやすいために、葉温は気温よりも高くなるが、葉のサイズが小さくなるにつれ葉温は気温に近づく。そのため、葉の大きさと気温との関係を考える際に、 A_n の温度依存性は重要な要素となる(図 3)。気温が光合成最適温度に近い温暖な環境では、境界層の薄い小さい葉で c_s は高く、葉温は最適温度に近づく。そのため、小さな葉の方が大きな葉よりも A_n が高くなる。しかし、気温が光合成最適温度よりも低い冷涼な環境では、小さい葉では c_s は高いが、葉温は光合成最適温度まで十分上昇できない。一方、境界層の厚い大きな葉では c_s は低い、葉温は光合成最適温度に近づく。そのため、小さな葉と大きな葉のどちらで A_n が高くなるかは、定性的な考察からは判別できない。

そこで、私は光合成モデルと気孔モデルを内包させた個葉のエネルギー収支モデルを構築した。光合成モデルとしては、生化学に立脚した Farquhar モデル(1980)に生育温度馴化の項を組み込んだ数理モデル(Kattge & Knorr, 2007)を、気孔モデルとしては、広く使われている Leuning モデルを用いて、数値計算によってこれらのモデルを全て満たす解を求めた。また、乾燥ストレス環境で有効な指標となり得る水利用効率だけでなく、実際に植物の成長に欠かせない CO_2 同化を表す A_n も評価関数として用い、それぞれを定量的に評価した。

葉の大きさに対する A_n や水利用効率を解析するため、葉の大きさと風速とを軸にして、2 つの

評価関数を等高線図で表現した(図 4)。温暖で明るい環境では予想された通り、小さい葉ほど A_n が大きくなった(図 4b)。一方、冷涼で明るい環境では、葉が極めて小さい場合に A_n が低下するという結果になった(図 4a, b)。これは、大きな葉の厚い境界層による葉温の上昇がもたらす A_n の上昇が、葉表面 CO_2 濃度の低下による A_n の低下を補償したことによる。短波放射が 250 W m^{-2} 以下の環境では、葉の大きさによる光合成速度の差は見られなかった(図 4b)。また、水利用効率は、冷涼で短波放射が 250 W m^{-2} 以下の環境において、大きな葉で高くなった。温暖で明るい環境では小さな葉ほど水利用効率が高くなった。その他の環境では葉の大きさによる水利用効率の差は見られなかった(図 4c)。

今回の結果が一般性を持つかどうかを調べるために、北米(北緯 25° 西経 $70^\circ \sim$ 北緯 45° 西経 85° 、年平均気温 $5.6 \sim 25.8^\circ\text{C}$)の樹木について葉の特徴や環境変数を調べた Royer *et al.*(2005)のデータを用いて解析した。サンプル数の多かった 6 属のデータを用いて、年平均気温に対して葉面積をプロットした。冷涼な環境では大小様々な大きさの葉を持ち、温暖な環境では小さな葉しか持たないという、本研究の結果と合致する傾向が確認された(図 5)。

4. まとめと展望

研究 1 により、 A_n それ自体が気孔の開閉に影響を与えることはなく、 J の方がその可能性が高いことが明らかになった。一方で、 A_n をパラメータとして分子に持つ Leuning の気孔モデルでは分母($c_s - \Gamma$)との組み合わせによって、高い精度が実現されていることが分かった。

研究 2 では、改良したエネルギー収支モデルを用いて、温暖な環境とは異なり、冷涼な環境においては、大きい葉でも A_n は低下しないことを示した。これにより、従来のモデルの結果では説明できなかった、「温暖な環境では見られない大きな葉が冷涼な環境で見られる」という傾向は、エネルギー収支の視点からも理に適っていることが示された。

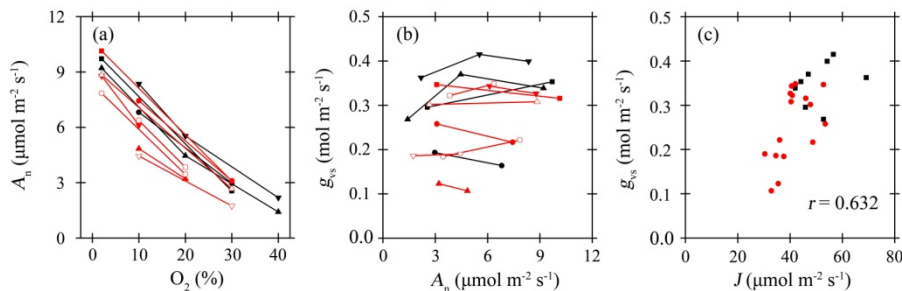


図 1 c_i が一定のときの、(a) A_n と O_2 との関係、(b) g_{ws} と A_n との関係、(c) g_{ws} と J との関係。

黒：メタルハライド光源、赤：赤色 LED 光源、を用いた測定結果

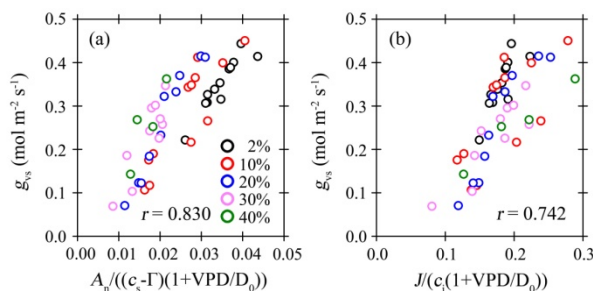


図 2 (a) Leuning の気孔モデル(1995)と、(b) J と c_i を変数としたモデルと g_{ws} との関係。

c_s は葉表面 CO_2 濃度、 Γ は CO_2 補償点、 D_0 は定数(1.5)

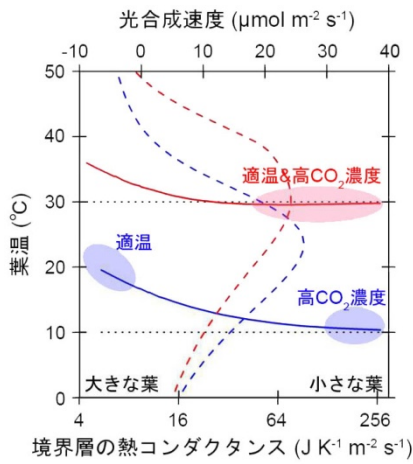


図3 温暖な環境(気温 30°C、赤色)と冷涼な環境(気温 10°C、青色)における、境界層の熱コンダクタンスに対する葉温(実線)と葉温に対する光合成速度(破線)。生育温度(30°C、10°C)への馴化のため、光合成のピークは異なる。風速が一定ならば、境界層の熱コンダクタンスが大きいほど、小さい葉を意味する。

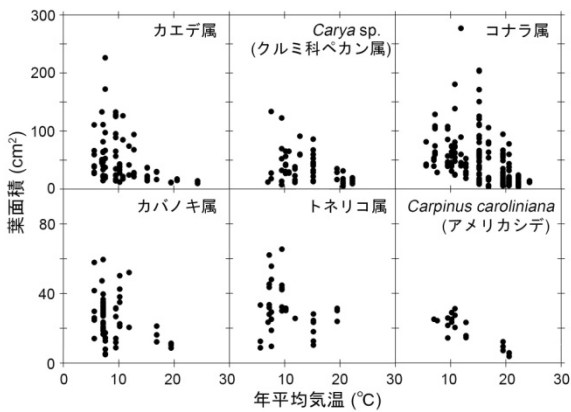


図5 北米(北緯 25° 西経 70° ~ 北緯 45° 西経 85°)における、年平均気温に対する樹木の葉面積。年平均気温が低いと小さな葉から大きな葉まで様々な大きさになるが、年平均気温が高いと小さな葉しか見られない。各点は異なる葉に対するデータを示す。

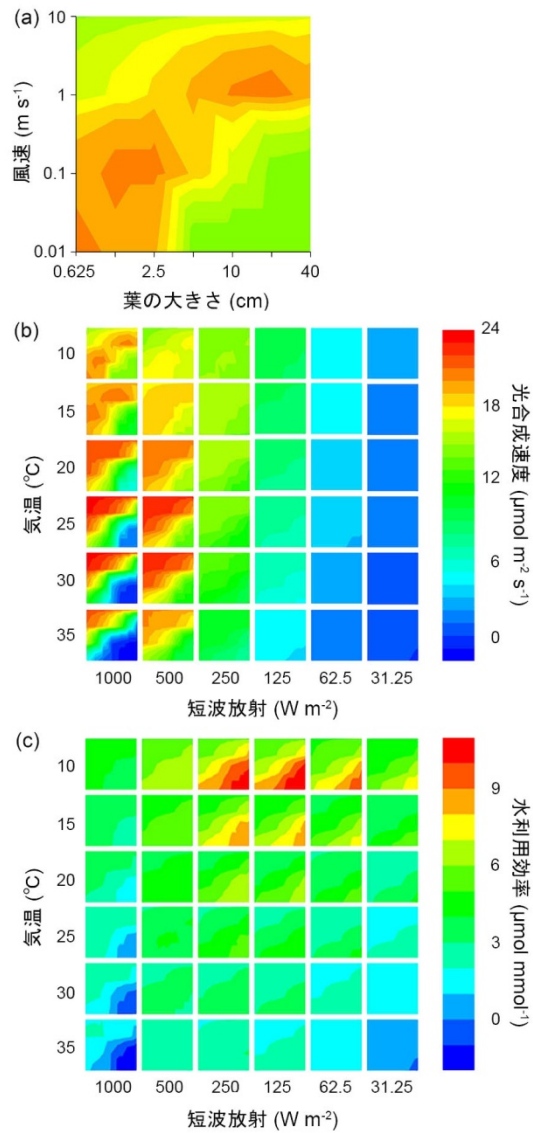


図4 葉の大きさと風速に対する A_n と水利用効率。
(a) 葉の大きさと風速に対して A_n をプロットした等高線図の一例(短波放射: 1000 W m⁻² 気温: 10°C) (b) 各気温、短波放射に対する光合成速度 (c) 各気温、短波放射に対する水利用効率