

高CO₂環境下における樹木の光合成反応予測 —水分条件の影響—

北尾 光俊

はじめに

化石燃料の使用量増大により、将来大気中のCO₂濃度がますます上昇していくと考えられています。樹木は光合成により大気中のCO₂を幹に蓄積するため、大気中CO₂濃度の予測には、高CO₂下における樹木の光合成能力を知る必要があります。

光合成とは、光をエネルギー源としてCO₂と水から炭水化物を合成する反応です。大気中のCO₂濃度が上昇すると光合成反応は促進されますが、条件によっては促進効果が持続せず、光合成速度が促進前の値まで下がっていく現象が見られます。この現象は光合成のダウンレギュレーション（下方制御）と呼ばれています。植物が育つための養分が少ないとダウンレギュレーションが生じやすくなりますが、森林では農地と異なりふつうは肥料を与えることはありませんので、光合成のダウンレギュレーションが起きやすいと考えることができます。

光阻害と高CO₂環境

北海道では火山灰由来の養分条件の悪い土壌が広く分布していますが、そのような立地条件でも生育する樹木として、先駆樹種であるシラカンバがよく知られています。先駆樹種の特徴として、シラカンバは光のよく当たる場所を好んで生育します。光は、先ほど述べたように光合成反応を進めるためのエネルギーであり植物にとってなくてはならないものですが、過剰の光は植物に害を及ぼします^{8),9),12)}。例えば、日の当たらないところで育てていた植物を、急に日当たりの良いところに出すと葉が真っ白になることがあります。図-1は、使い切れなかった光エネルギーが植物に悪影響を与えた例です。

このような強い光によるストレスとして「光阻害」という現象があります^{1),2),14)}。光阻害は植物が消費できるエネルギーに対して過剰な光エネルギーを照射された場合に生じます。単に強光を受けた場合のみならず、高温・低温などの環境ストレスにより光合成活性が低下し、消費するエネル



図一 使い切れない光は植物に害を及ぼす
左よりシラカンバ、ミズナラ、イタヤカエデ

ギー量が減少した場合にも光阻害が生じることが知られています^{10),11),13)}。そのため、光阻害は環境ストレスの指標として広く用いられています。

養分状態が悪く光合成のダウンレギュレーションが起きるような状態で、シラカンバが光阻害を受けやすくなるかどうか調べた私たちの研究例があります⁴⁾。窒素栄養を制限した条件でCO₂濃度を通常の2倍にした場合、光合成速度はダウンレギュレーションにより通常のCO₂濃度で育てた植物と同じになりましたが、光阻害に関してはより感受性が増し、環境ストレスの影響を受けやすくなることが明らかとなりました。

乾燥ストレスと光阻害

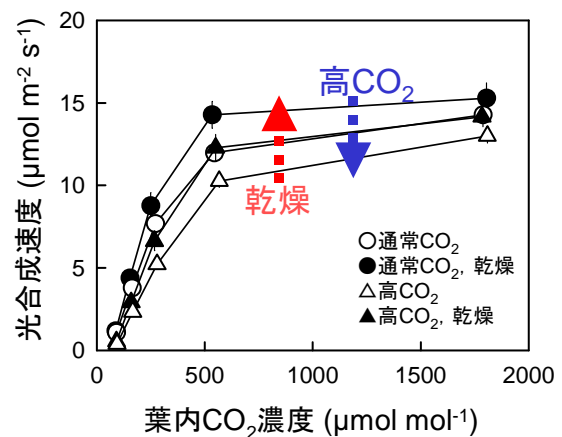
環境ストレスの一つとして乾燥によるストレスがあります。植物は水が不足すると枯れてしまいますが、葉の面積を少なくしたり、根の割合を増やしたり、気孔（CO₂を吸い込むために植物の葉にある小さい穴）を閉じたりすることで乾燥によって水が不足するのを回避しています^{15),16)}。気孔が閉じると葉から水が逃げるのを防げますが、同時に大気から葉の中へのCO₂の流れも遮ることになり、結果として光合成速度が低下します。光合成が低下すると、使い切れない光エネルギーが増

えて光阻害の危険が増加します。しかしながら、水を与える頻度を変えて植物を生育させた私たちの研究から、乾燥状態で作られた葉は光合成以外でのエネルギーの消費を増やすことで過剰な光エネルギーの集積を避け、光阻害を回避していることが明らかとなっています^{5),7)}。

高CO₂環境下での乾燥ストレス

さて、とても長い前置きとなりましたが、大気中のCO₂濃度の上昇による地球温暖化は降水量にも影響を与えることが懸念されています。地球環境変動が森林生態系に与える影響を予測するために、高CO₂条件での乾燥ストレスが光阻害感受性（≒環境ストレスの受けやすさ）に与える影響について明らかにする必要があります。本稿では、強光環境を好む樹種であるシラカンバを対象として、養分が制限された条件での高CO₂と乾燥に対する反応を調べた研究例を紹介します⁶⁾。

図一2のように同じ葉内CO₂濃度で比較すると、水を与える頻度を少なくして育てたシラカンバでは、十分に水を与えて育てたものと比較して高い光合成能力を示すことが分かりました。一方で高CO₂はシラカンバの光合成能力を低下させる（ダウンレギュレーション）ことが明らかとなりました。



図一2 葉内CO₂濃度と光合成速度との関係
測定は25℃で飽和光を照射しながら行った

それぞれを生育させた環境で比較した場合、高CO₂処理によって光阻害感受性が若干増加する傾向が見られましたが、水とCO₂条件の4つの組み合わせにおいて大きな違いはありませんでした(図-3)。つまり、CO₂濃度が上がって光合成に有利になった分は、光合成能力が下がることで打ち消され、乾燥によって葉内のCO₂濃度が下がった分は光合成能力を高めて補っていることが明らかとなりました。

おわりに

光阻害に着目した本研究では、結果としてシラカンバはその生育する環境に光合成能力を順化させることで異なる水分・CO₂環境においても光阻害感受性を同程度の範囲に維持することが分かりました。

植物の葉は開葉してから葉が成熟するまでの間は生育環境への順化能力は高いのですが、一度できあがってしまった葉では環境への順化能力は大幅に低下することが知られています³⁾。本研究で、同じ葉内CO₂で比較した場合、高CO₂で水を十分与えた条件で作られた葉はもっとも低い光合成能力を示し、環境ストレスの影響を受けやすくなっていました。

シラカンバ1種の結果からでは他の樹種が同じような反応をするとは言えないので、他の樹種でも調べる必要がありますが、乾燥に関してはダケカンバ⁷⁾、ワタ⁵⁾、ヒマワリ³⁾、タバコ³⁾について同様の反応が報告されており、乾燥と高CO₂に関してはケヤマハンノキで同様の結果を得ています。

北海道のように春先の雪解けにより潤沢に水がある状態で高CO₂環境下で作られた葉では、光阻害回避能力が乏しく、夏場の乾燥によるストレスをより受けやすくなる可能性が考えられます。このような場合でも、生育期間を通して次々と新し

い葉を展開させる樹種は乾燥に順化した新しい葉を作ることができますが、春に一斉に葉を展開してその後は葉を作らない樹種では樹木全体としてのCO₂固定量への影響が大きくなると予想されま

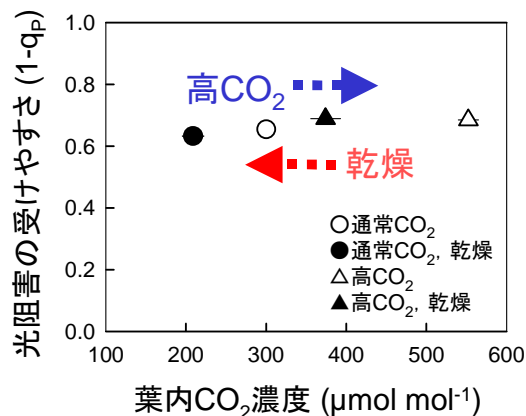


図-3 生育する環境条件での光阻害の受けやすさ

クロロフィル蛍光反応のパラメーターである(1-q_p)の値が大きいほど光阻害を受けやすい。

引用文献

- 1) Ball MC (1994) The role of photoinhibition during tree seedlings establishment at low temperatures. In: Baker NR, Bowyer JR (eds.) Photoinhibition of Photosynthesis: from molecular mechanisms to the field. Bios Scientific Publishers, Oxford, 365-376
- 2) 北尾光俊 (2004) 樹木の光合成に及ぼす環境ストレスの影響. 日本林学会誌86: 42-47
- 3) Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbó M (2006) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. Physiologia Plantarum 127: 343-352
- 4) Kitao M, Koike T, Tobita H, Maruyama Y (2005) Elevated CO₂ and limited nitrogen nutrition can restrict excitation energy dissipation in photosystem II of Japanese white birch (*Betula platyphylla* var. ja-

- ponica*) leaves. *Physiologia Plantarum* 125: 64-73
- 5) Kitao M, Lei TT (2007) Circumvention of over-excitation of PSII by maintaining electron transport rate in leaves of four cotton genotypes developed under long-term drought. *Plant Biology* 9(1): 69-76
 - 6) Kitao M, Lei TT, Koike T, Kayama M, Tobita H, Maruyama Y (2007) Interaction of drought and elevated CO₂ on photosynthetic down-regulation and susceptibility to photoinhibition in Japanese white birch (*Betula platyphylla* var. *japonica*) seedlings grown under limited N availability. *Tree Physiology* 27: 727-735
 - 7) Kitao M, Lei TT, Koike T, Tobita H, Maruyama Y (2003) Higher electron transport rate observed at low intercellular CO₂ concentration in long-term drought-acclimated leaves of Japanese mountain birch (*Betula ermanii*). *Physiologia Plantarum* 118: 406-413.
 - 8) Kitao M, Lei TT, Koike T, Tobita H, Maruyama Y (2000) Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell and Environment* 23: 81-89
 - 9) Kitao M, Lei TT, Koike T, Tobita H, Maruyama Y (2006) Tradeoff between shade adaptation and mitigation of photoinhibition in leaves of *Quercus mongolica* and *Acer mono* acclimated to deep shade. *Tree Physiology* 26: 441-448
 - 10) Kitao M, Lei TT, Koike T, Tobita H, Maruyama Y, Matsumoto Y, Ang L-H (2000) Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluorescence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. *Physiologia Plantarum* 109: 284-290
 - 11) Kitao M, Qu L, Koike T, Tobita H, Maruyama Y (2004) Increased susceptibility to photoinhibition in pre-existing needles experiencing low temperature at spring budbreak in Sakhalin spruce (*Picea glehnii* Masters) seedlings. *Physiologia Plantarum* 122: 226-232
 - 12) Kitao M, Utsugi H, Kuramoto S, Tabuchi R, Fujimoto K, Lihpai S (2003) Light-dependent photosynthetic characteristics indicated by chlorophyll fluorescence in five mangrove species native to Pohnpei Island, Micronesia. *Physiologia Plantarum* 117: 376-382
 - 13) Kitao M, Yoneda R, Tobita H, Matsumoto Y, Maruyama Y, Arifin A, Azani AM, Muhamad MN (2006) Susceptibility to photoinhibition in seedlings of six tropical fruit tree species native to Malaysia following transplantation to a degraded land. *Trees* 20:601-610
 - 14) Krause, G.H. (1994) Photoinhibition induced by low temperatures. In *Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field*. Baker, N.R. and Bowyer, ford . 331-348
 - 15) Jones, H.G.: Drought tolerance and water-use efficiency. In *Water Deficit*. Smith, J.A.C. and Griffiths, H. (eds.) BIOS Scientific Publishers, Oxford, 193-203 (1993)
 - 16) Nilsen, E.T. and Orcutt, D.M.: Water limitation. In *The Physiology of Plants under Stress - Abiotic Factors*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 322-361 (1996)

研究レポート NO. 98

発行 平成20(2008)年1月31日
 編集 独立行政法人
 森林総合研究所北海道支所
 〒062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘7
 電話 (011) 851-4131
 FAX (011) 851-4167
 URL <http://www.ffpri-hkd.affrc.go.jp/>

