

Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis

-常緑樹は瞬時的な光合成速度を最大化しない-

Warren C R & Adams M A, 2004,
Trend in Plant Science 9:270-274.

窒素と光合成の関係に着目する理由

- 植物体の窒素のうちほとんどが葉に分配されており、光合成と強い関係を持つ（例えば75%の窒素が葉緑体に分配されてる Evans 1989)

ところが窒素は野外では不足しがちな元素（と考えられてきた）。

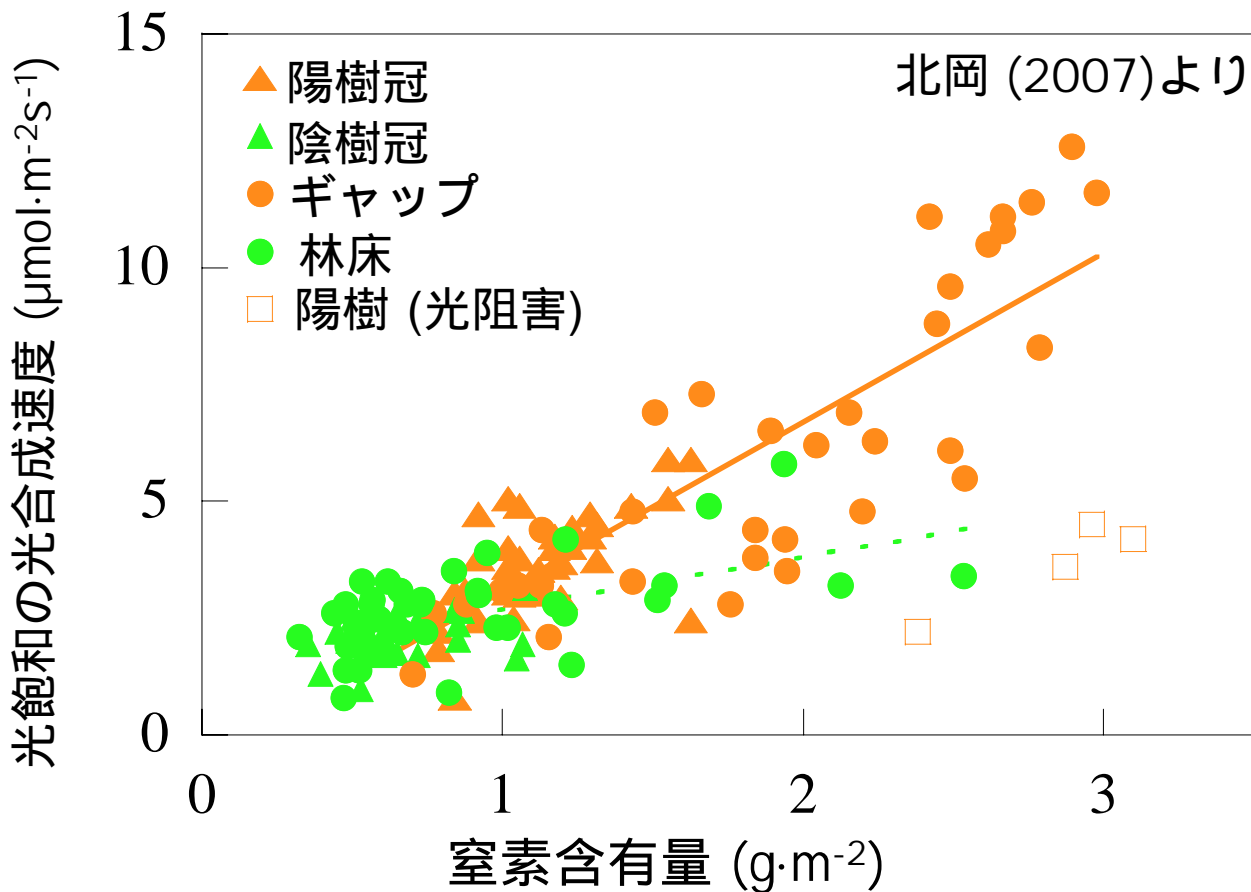
植物は限られた窒素を如何に効率よく利用しているのか？

光合成の窒素利用効率

(Photosynthetic nitrogen use efficiency: PNUE)

Field & Mooney 1983 Oecologia, Field & Mooney 1986

$$\text{PNUE} = \text{光合成速度} / \text{葉の窒素量}$$

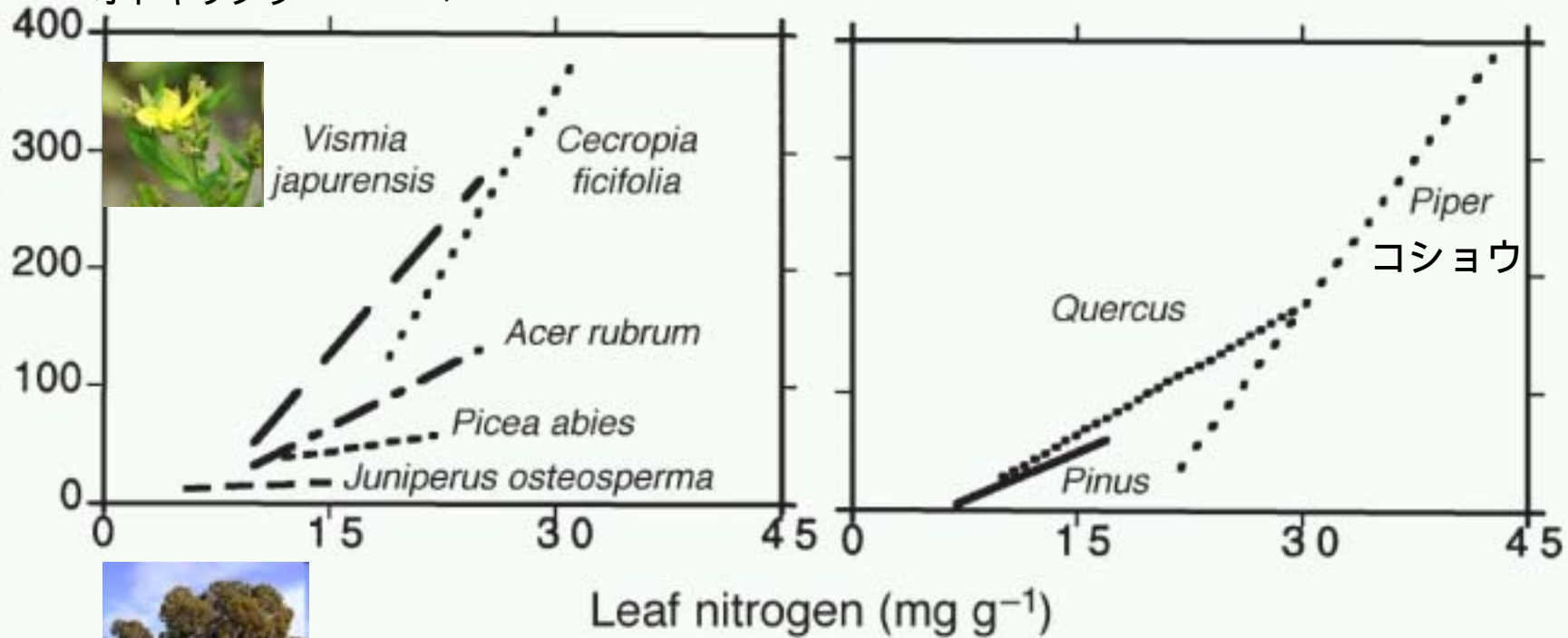


直線の傾きが光合成の窒素利用効率を示す

Net photosynthesis ($\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$)

オトギリソウ

Cecropia: クワ科とイラクサ科に近い植物

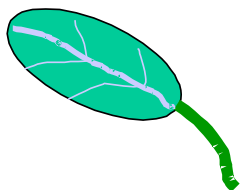


ビャクシン

Reich et al. 1998 Func. Ecol. より引用

常緑樹の光合成の窒素利用効率(直線の傾き)は他の樹種に比べて小さい(すなわち窒素利用効率が低い)。これは何故？

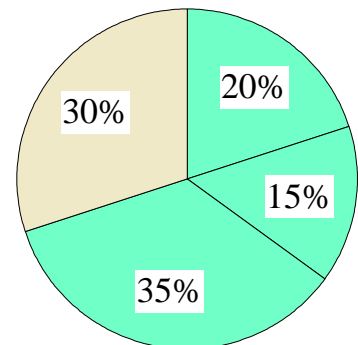
光合成の窒素利用効率が異なる理由



個葉の光合成特性

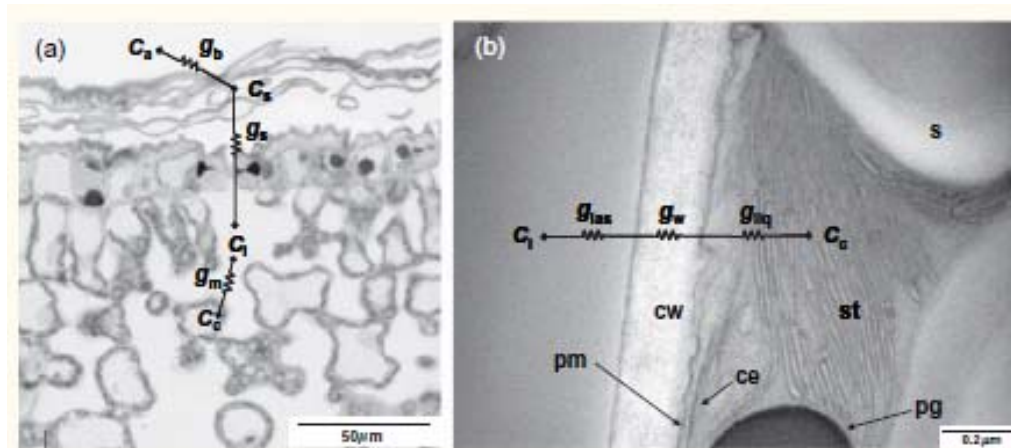
・ 機能 – 窒素の量や分配様式の違い

- ・ 窒素量の違い
- ・ 光合成系への窒素分配
- ・ Rubisco活性



・ 葉の構造

葉内CO₂の拡散と関係



詳しくは以下の文献を参考に

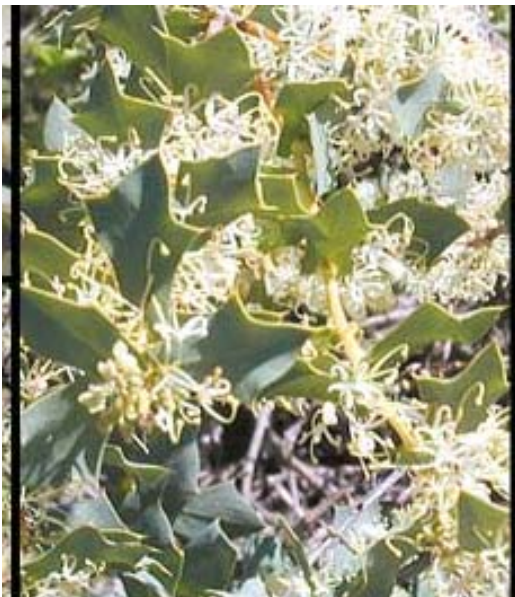
- ・Field and Mooney 1983, Oecologia
- ・Filed and Mooney 1986,
- ・Evans 1989, Oecologia
- ・Poorter & Evans 1998, Oecologia
- ・Anten et al. 2003,
- ・Kitaoka & Koike 2004 Physiol Planta
- ・Kitaoka & Koike 2005, Tree Physiol.
- ・北岡 2007 北大演研報



Viminaria juncea



Banksia grandis Wild



Hakea prostrata R. Br.



Eucalyptus camaldulensis



Pinus pinaster

フランスカイガンショウ



Pinus sylvestris

Photo: Anna-Lena Anderberg

ヨーロッパアカマツ

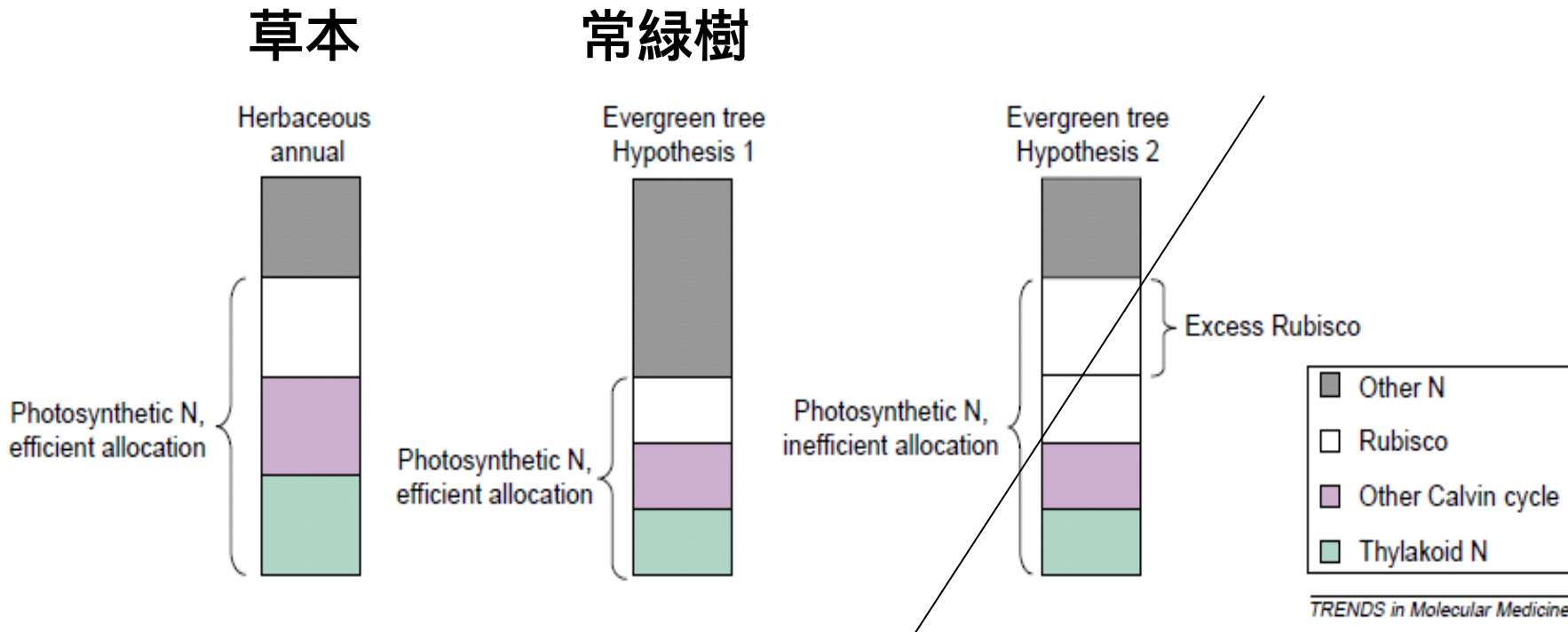


Pseudotsuga menziesii

ダグラスファー

なぜ常緑樹の光合成の窒素利用効率は小さいのか？

予想 1: 光合成系への窒素分配が他の植物に比べて小さい？



仮説 1

Table 1. Major pools of N in foliage and their relationship to total N

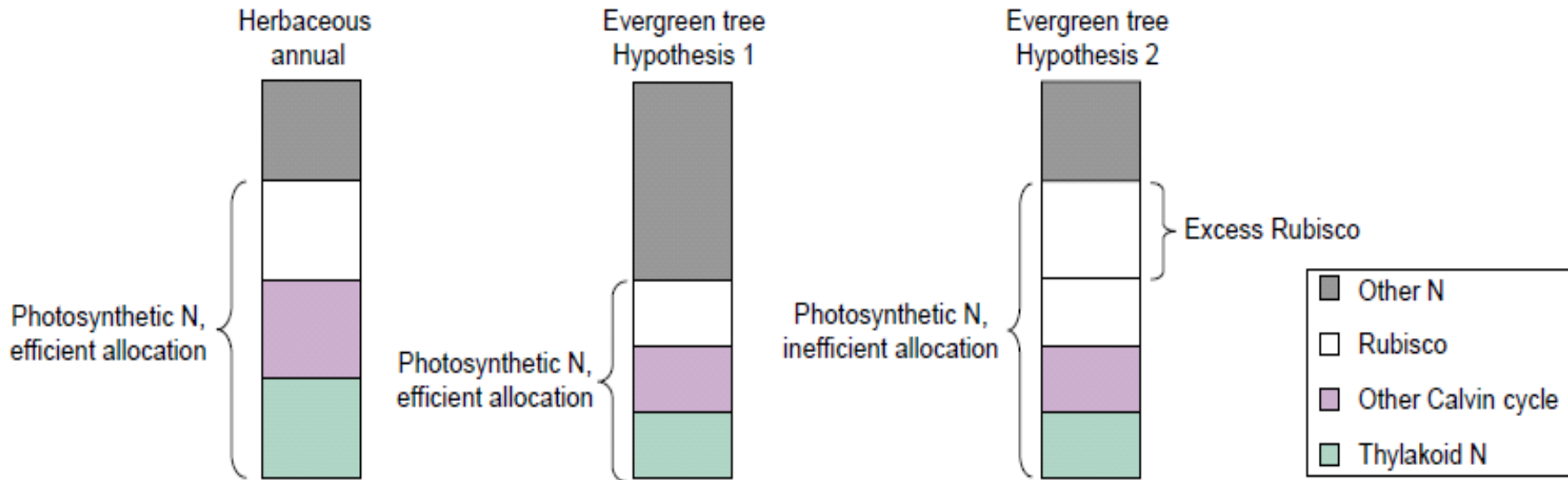
soluble protein, Rubisco, chlorophyll and non-protein compounds were extracted and measured as described in 'Materials and methods'. Thylakoid N was estimated as total Chl * 50 (Evans 1989). Data are means of three replicates; standard error is given in parentheses

Species	N form	N rate (mm)	Total N (mg g ⁻¹)	Sol protein (mg g ⁻¹)	Protein N (% of total N)	Rubisco (mg g ⁻¹)	Rubisco/Chl (mmol mol ⁻¹)	Rubisco N (% of total N)	Rubisco/Sol protein (%)	Thylakoid N (mg g ⁻¹)	Thylakoid N (% of total N)	Non-protein N (mg g ⁻¹)	Non-protein N (% of total N)
<i>A. grandis</i>	NH ₄	0.5	6.1 (0.4)	14.3 (1.3)	37.2 (3.3)	2.6 (0.2)	3.8 (0.3)	7.1 (0.5)	18 (2)	0.85 (0.05)	14 (0.7)	0.22 (0.02)	3.5 (0.2)
		8	16.9 (1.2)	31.4 (9.2)	29.7 (8.7)	9.8 (0.5)	7.9 (0.4)	9.6 (0.8)	31 (9)	1.53 (0.27)	9 (1.6)	4.89 (1.60)	28.9 (9.3)
	NO ₃	0.5	4.6 (0.2)	14.5 (0.3)	50.1 (2.5)	2.4 (0.1)	3.2 (0.2)	8.7 (0.5)	17 (1)	0.93 (0.10)	20 (2.2)	0.21 (0.04)	4.5 (0.9)
		8	9.6 (1.5)	20.8 (6.0)	34.8 (10.1)	3.2 (0.1)	3.3 (0.0)	5.6 (1.1)	15 (4)	1.22 (0.22)	13 (2.3)	0.85 (0.02)	8.9 (0.2)
<i>Alnus prostrata</i>	NH ₄	0.5	3.6 (0.5)	15.5 (1.6)	68.7 (9.5)	6.5 (0.2)	26.9 (0.9)	30.1 (4.2)	42 (4)	0.30 (0.03)	8 (0.9)	0.18 (0.01)	4.9 (0.2)
		8	10.5 (0.9)	35.9 (8.7)	54.9 (13.3)	10.9 (0.6)	12.1 (0.5)	17.4 (1.5)	30 (7)	1.12 (0.09)	11 (0.9)	0.95 (0.09)	9.1 (0.9)
	NO ₃	0.5	5.0 (0.2)	22.2 (6.8)	71.2 (21.8)	7.7 (0.4)	20.0 (0.7)	25.8 (1.1)	35 (6)	0.48 (0.02)	10 (0.4)	0.23 (0.08)	4.6 (1.5)
		8	13.2 (0.2)	35.4 (3.1)	43.1 (3.7)	7.4 (0.4)	4.7 (0.3)	9.4 (0.7)	21 (2)	1.97 (0.12)	15 (0.9)	0.70 (0.08)	5.3 (0.6)
<i>Pinus juncea</i>	NH ₄	0.5	27.6 (0.9)	104 (12)	60.9 (7.2)	18.2 (0.5)	6.5 (0.2)	11.0 (0.4)	17 (2)	3.52 (0.24)	13 (0.9)	3.00 (0.45)	10.9 (1.6)
		8	21.4 (0.9)	61.5 (5.2)	45.9 (3.9)	10.6 (0.2)	4.3 (0.1)	8.3 (0.4)	17 (1)	3.08 (0.26)	14 (1.2)	2.31 (0.09)	10.8 (0.4)
	NO ₃	0.5	18.1 (1.0)	74.3 (6.8)	65.8 (6.0)	14.6 (0.3)	6.9 (0.1)	13.5 (0.9)	20 (2)	2.61 (0.41)	14 (2.3)	2.28 (0.65)	12.6 (3.6)
		8	20.9 (1.2)	104 (8)	80.1 (6.4)	10.5 (0.3)	4.4 (0.1)	8.3 (0.7)	10 (1)	3.00 (0.10)	14 (0.5)	1.55 (0.05)	7.4 (0.2)
<i>Quercus torquata</i>			9.7 (0.8)	9.3 (1.5)	15.5 (2.4)	4.9 (0.3)	7.1 (0.1)	8.5 (0.9)	53 (8)	0.87 (0.08)	9 (0.8)	0.57 (0.18)	5.9 (1.9)
<i>Q. rubicunda</i>			16.3 (0.8)	15.9 (3.6)	15.6 (3.5)	4.7 (0.2)	2.4 (0.1)	4.8 (0.2)	30 (7)	2.51 (0.18)	15 (1.1)	1.69 (0.25)	10.4 (1.5)
<i>Q. aemula</i>			8.6 (0.7)	28.9 (2.1)	53.9 (4.3)	6.0 (0.1)	4.6 (0.1)	11.7 (0.9)	21 (2)	1.64 (0.05)	19 (0.6)	0.42 (0.08)	4.9 (0.9)
<i>Q. fibbertia</i>			13.8 (0.8)	29.3 (3.0)	33.9 (3.5)	22.0 (0.6)	8.9 (0.2)	26.6 (1.6)	75 (8)	3.07 (0.26)	22 (1.2)	0.73 (0.12)	5.3 (0.9)
<i>Q. candens</i>													
<i>Q. decipiens</i>			10.7 (0.5)	29.9 (3.6)	44.9 (5.3)	13.6 (0.4)	4.4 (0.1)	21.2 (1.0)	45 (5)	3.84 (0.09)	36 (0.8)	0.77 (0.15)	7.2 (1.4)
<i>Q. calophylla</i>			15.6 (0.9)	54.2 (10)	55.5 (10.4)	8.7 (0.4)	2.5 (0.1)	9.3 (0.5)	16 (3)	4.34 (0.11)	28 (1.0)	0.48 (0.02)	3.1 (0.2)
<i>Q. camaldulensis</i>			10.3 (1.0)	47.9 (4.3)	74.3 (7.4)	15.5 (1.4)	8.8 (0.8)	24.0 (2.4)	32 (3)	2.20 (0.20)	21 (0.7)	0.61 (0.00)	5.9 (0.0)

Rubiscoへ5.6-30%の窒素が分配。
草本や落葉広葉樹などと同程度

なぜ常緑樹の光合成の窒素利用効率は小さいのか？

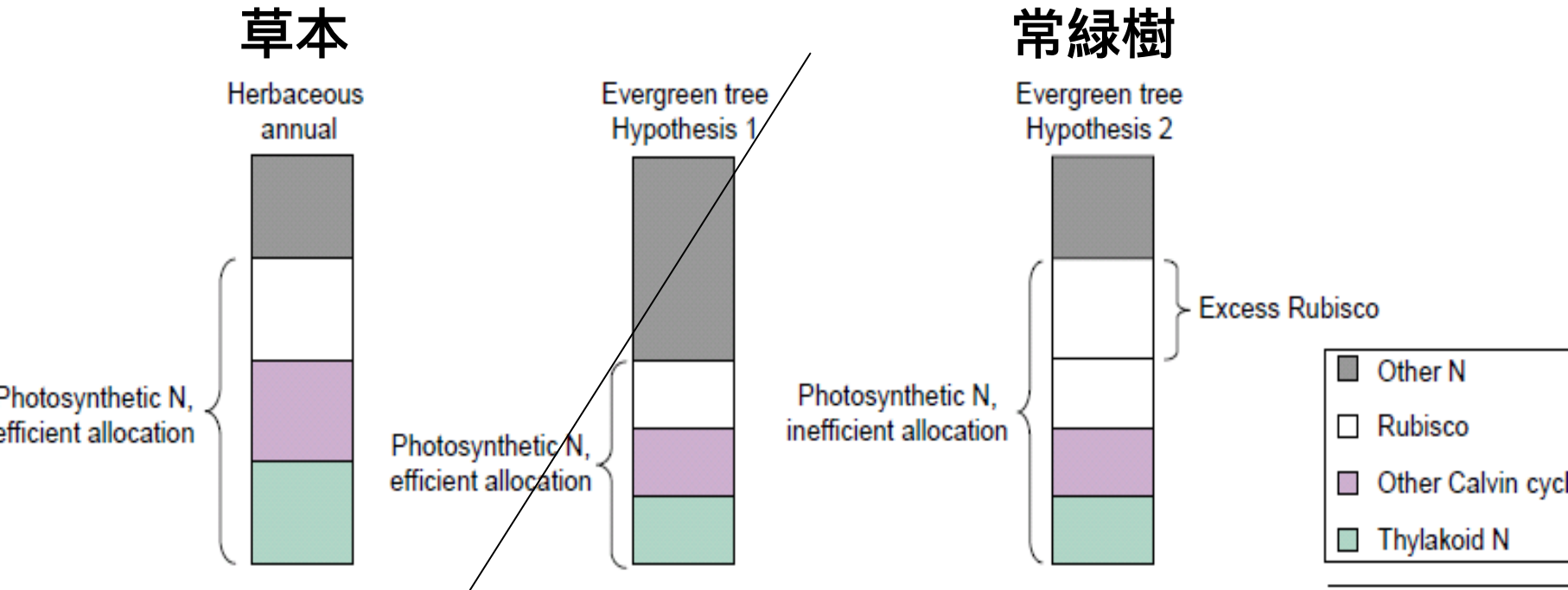
予想 1: 光合成系への窒素分配が他の植物に比べて小さい？



TRENDS in Molecular Medicine

落葉広葉樹などと同程度Rubiscoに窒素を分配
(予想が外れた)。

予想 2: 光合成系への窒素分配が効率よく行われていない
 Rubiscoに窒素は分配されているが、活性化されていないものがある（Rubiscoが余っている）。



TRENDS in Molecular Medicine

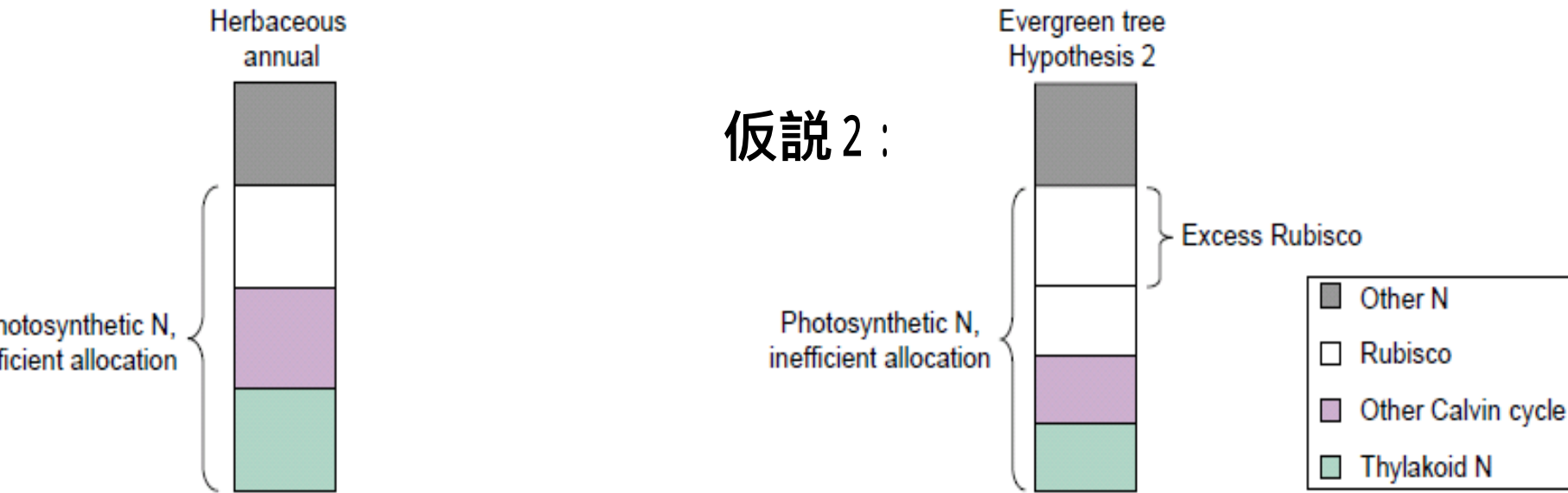
仮説 2

Table 2. A_{\max} expressed per unit leaf area ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and leaf dry mass ($\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$), and C_i measured at ambient CO_2 . Leaf temperatures 25–30°C, PPFD > 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The minimum concentration of Rubisco required to support A_{\max} was estimated from the kinetic constants given by Woodrow and Berry (1988), and compared to the actual measured concentration of Rubisco (Actual/estimated conc.). Data are means of three replicates; standard error is given in parentheses

Species	N form	N rate (mM)	A_{\max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	A_{\max} ($\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$)	C_i ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	Actual Rubisco (mg g^{-1})	Estimated Rubisco (mg g^{-1})	Actual/estimated conc.
<i>B. grandis</i>	NH ₄	0.5	8.6 (0.8)	68.5	59.0 (5.6)	206 (5)	2.6 (0.2)	3.5 (0.4)	0.7
		8	7.2 (1.8)	68.5	49.5 (12.2)	208 (20)	9.8 (0.5)	1.6 (0.8)	6.2
	NO ₃	0.5	5.8 (0.6)	68.5	39.6 (4.0)	197 (11)	2.4 (0.1)	2.7 (0.6)	0.9
		8	16.1 (2.1)	68.5	109.9 (14.3)	188 (4)	3.2 (0.1)	7.2 (1.1)	0.4
<i>Hakea prostrata</i>	NH ₄	0.5	5.3 (0.4)	56.6	29.8 (2.4)	282 (5)	6.5 (0.2)	1.3 (0.1)	5.0
		8	13.6 (1.8)	56.6	77.2 (10.2)	204 (2)	10.9 (0.6)	4.6 (0.6)	2.4
	NO ₃	0.5	6.9 (1.1)	56.6	39.1 (6.3)	283 (8)	7.7 (0.4)	1.7 (0.3)	4.5
		8	17.7 (2.1)	56.6	100.1 (12.0)	234 (12)	7.4 (0.4)	5.3 (0.9)	1.4
<i>V. juncea</i>	NH ₄	0.5	20.7 (1.5)	39.1	80.9 (5.9)	214 (11)	18.2 (0.5)	4.6 (0.3)	3.9
		8	7.1 (5.0)	39.1	27.8 (19.5)	193 (16)	10.6 (0.2)	2.9 (2.2)	3.7
	NO ₃	0.5	11.9 (4.8)	39.1	46.4 (18.6)	182 (24)	14.6 (0.3)	3.2 (1.1)	4.5
		8	21.5 (2.2)	39.1	84.1 (8.6)	211 (15)	10.5 (0.3)	4.9 (0.2)	2.2
<i>E. torquata</i>			14.5 (4.6)	32.3	47.0 (14.8)	182 (3)	4.9 (0.3)	3.2 (1.0)	1.6
<i>K. rubicunda</i>			10.8 (2.2)	124.1	134.5 (27.3)	206 (6)	4.7 (0.2)	7.9 (1.6)	0.6
<i>B. aemula</i>			5.7 (0.4)	42.5	24.2 (1.5)	189 (6)	6.0 (0.1)	1.6 (0.1)	3.8
<i>Hibbertia scandens</i>			6.9 (0.3)	108.5	75.2 (2.7)	190 (5)	22.0 (0.6)	4.9 (0.2)	4.5
<i>E. decipiens</i>			7.8 (0.5)	60.9	47.4 (2.7)	207 (11)	13.6 (0.4)	2.8 (0.2)	4.9
<i>C. calophylla</i>			9.8 (0.1)	72.4	71.2 (0.5)	199 (9)	8.7 (0.4)	4.4 (0.0)	2.0
<i>E. camaldulensis</i>			7.6 (0.2)	51.0	38.7 (0.8)	199 (3)	15.5 (1.4)	2.4 (0.1)	6.5

葉には、Rubiscoが実際に使われるものよりも
1.4-6.4倍多く存在している

予想 2: 光合成系への窒素分配が効率よく行われていない
 Rubiscoに窒素は分配されているが、活性化されていないものがある（Rubiscoが余っている）。



TRENDS in Molecular Medicine

Rubiscoに窒素は分配されているが、活性化されていない
 (余っている) Rubiscoがあった・・・予想が当たった (^_^)V。

過剰のRubiscoが存在する理由

- ・ 常緑樹の特徴

- ・ 着葉期間が長い、窒素を樹体内でやりくりすることで窒素の利用効率を高めている

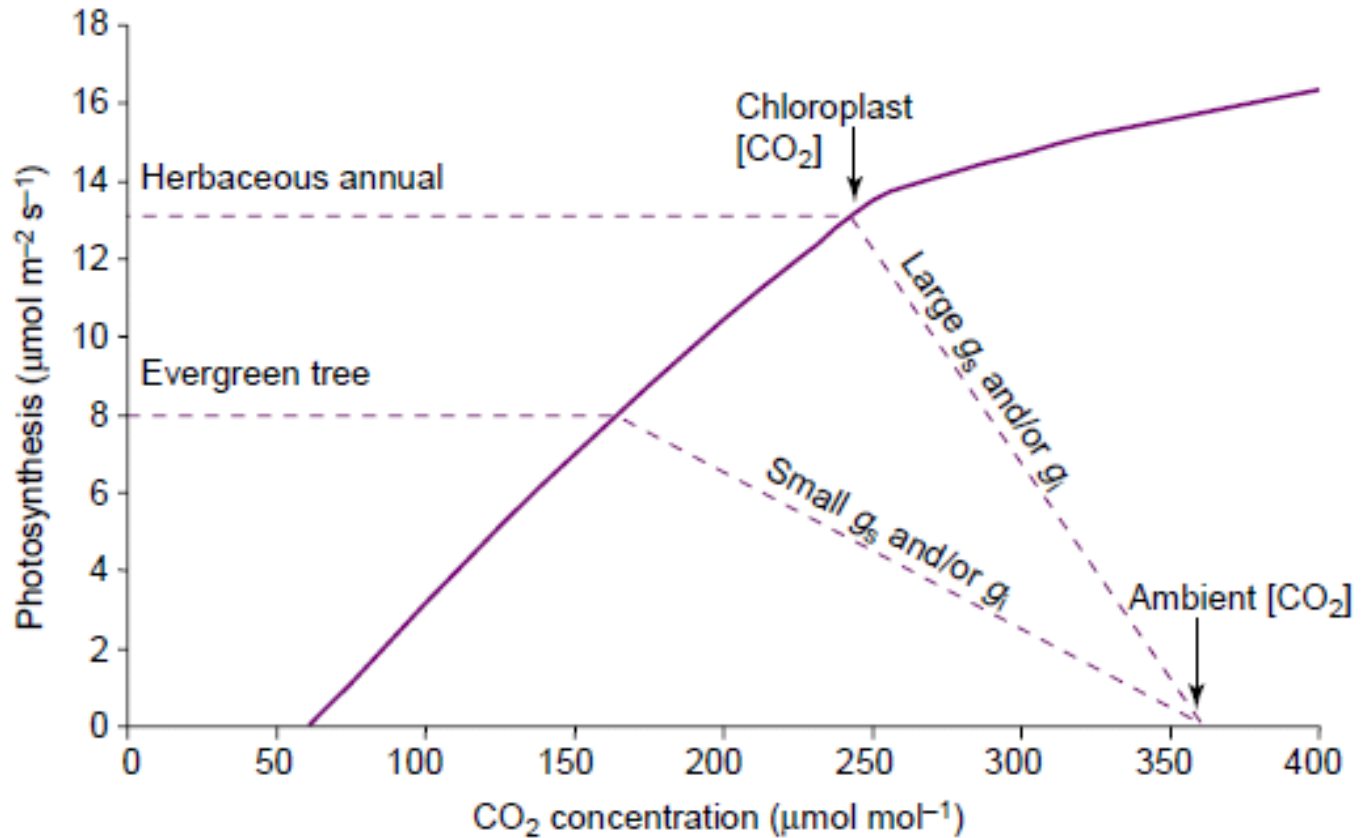
(Chabot & Hicks 1982, Chapin et al. 1990, 小池ら 1991, Reich et al. 1995, 香山 2006)

そのため、栄養条件の悪いところに適している。

窒素が豊富にある所では窒素を取り込んで、余剰のRubiscoとして貯蔵しておくのがよい。

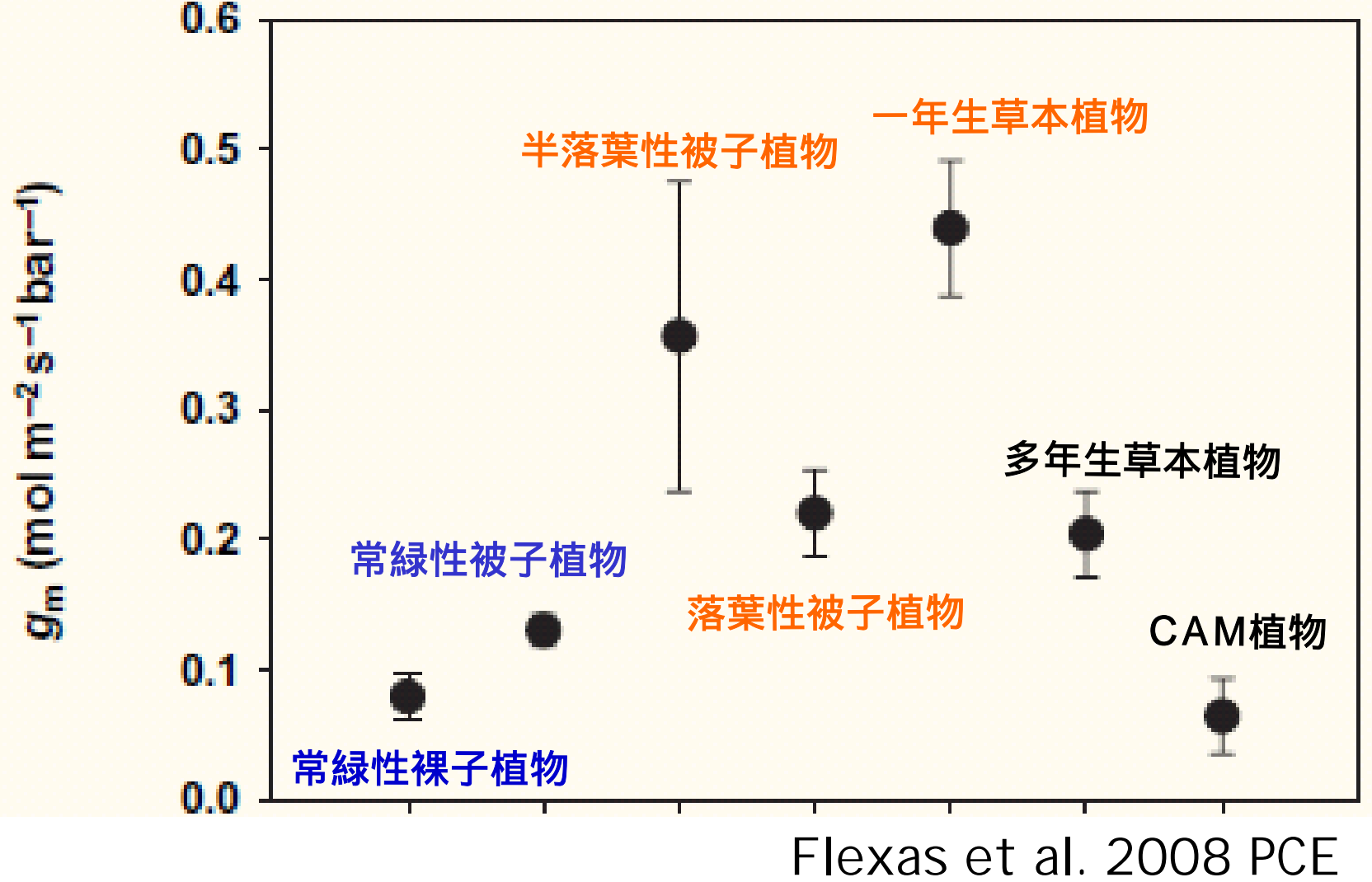
- ・ 多量に蓄積しても浸透を妨げず、毒性がない
(無機の窒素やアミノ酸に比べて)
- ・ 多量のRubiscoを合成する機構をすでに持っている
- ・ 最適ではない条件でよりたくさん光合成ができる？

光合成の窒素利用効率が低い理由 -その2-



TRENDS in Plant Science

葉内の拡散抵抗が一年生草本植物に比べて大きい
のではないか？



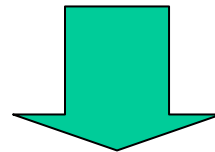
g_m : 葉肉コンダクタンス

なぜ葉の拡散抵抗が大きいのか？

常緑性の葉

寿命の長い葉

環境ストレス(低温・乾燥)への耐性



構造の発達

厚い細胞壁や葉密度の充実

葉構造の発達により拡散抵抗が増大

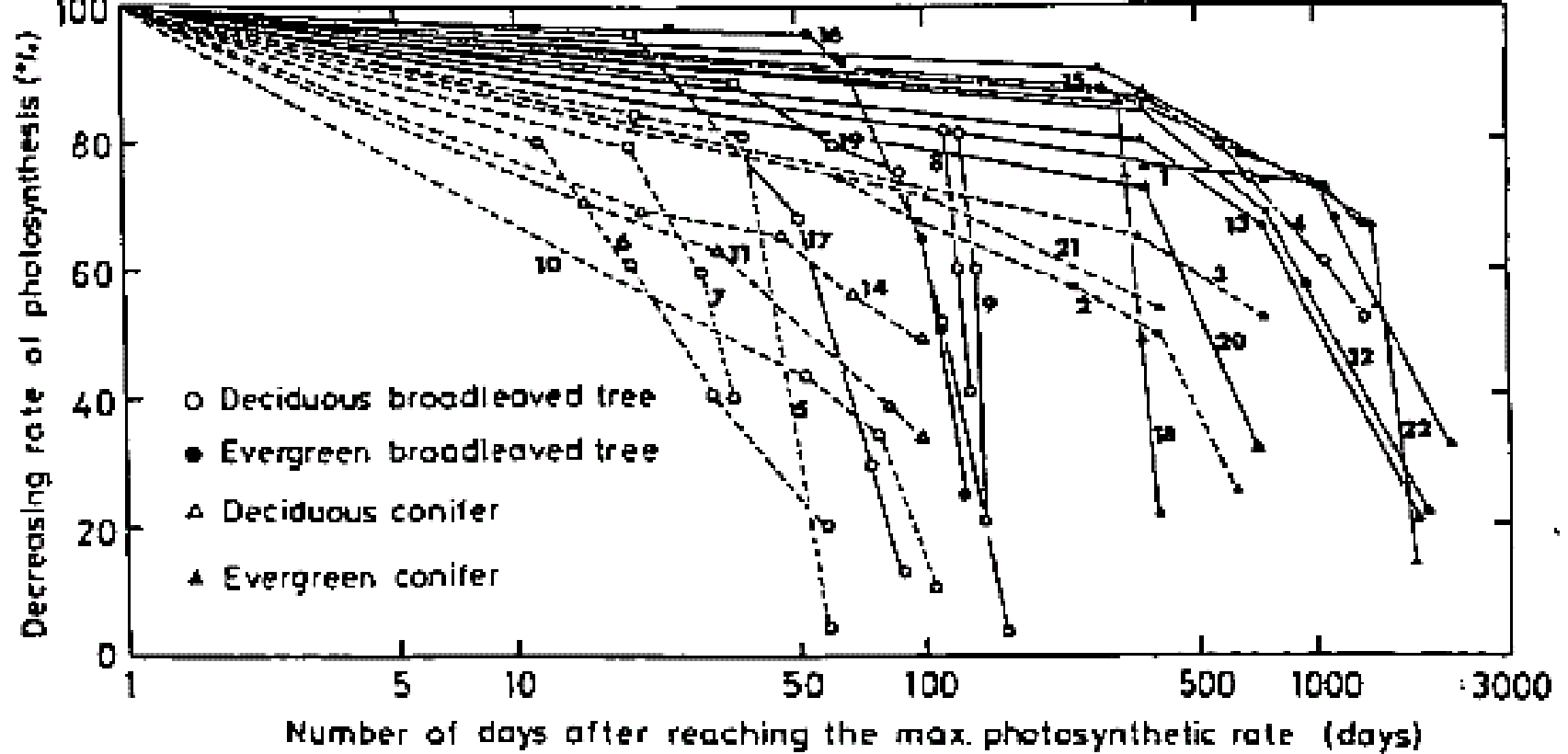


Figure 8 Decrease in photosynthetic rate after reaching its maximum value for several broad species groups. Species: (1) *Picea glauca*, (2) *Pinus thunbergii*, (3) *Pinus ponderosa*, (4) *Pinus pumila*, (5) *Alnus hirsuta*, (6) *Populus maximowiczii*, (7) *Betula maximowicziana*, (8) *Quercus mongolica* var. *grosserrata*, (9) *Fagus crenata*, (10) *Rubus*, (11) *Larix kampeferi*, (12) *Abies mariesii*, (13) *Abies veitchii*, (14) *Larix decidua*, (15) *Cleyera japonica*, (16) *Aucuba japonica* var. *borealis*, (17) *Acer saccharum*, (18) *Abies sachalinensis*, (19) *Fagus sylvatica*, (20) *Cryptomeria japonica*, (21) *Pinus sylvestris*, and (22) *Picea abies*. (Redrawn from Koike et al., 1991.)

Reich et al. 1995, (原図 小池ら 北方林業1991)より

まとめ

常緑樹の光合成の窒素利用効率が低いのは窒素を多く持つにも関わらず、光合成速度が低いからである。

常緑樹は長寿命の葉と窒素を樹体に貯蔵し、転流して利用する特性をもつ。そのため活性化されていない余剰のRubiscoが存在することで、葉が窒素の貯蔵器官の役割を持っている。

葉寿命を長く、そして乾燥などのストレスに耐えるために、細胞壁の厚さを厚くし、葉の充実度を高めているため、CO₂の拡散抵抗が大きく、葉緑体に届くCO₂濃度の低下が大きい。

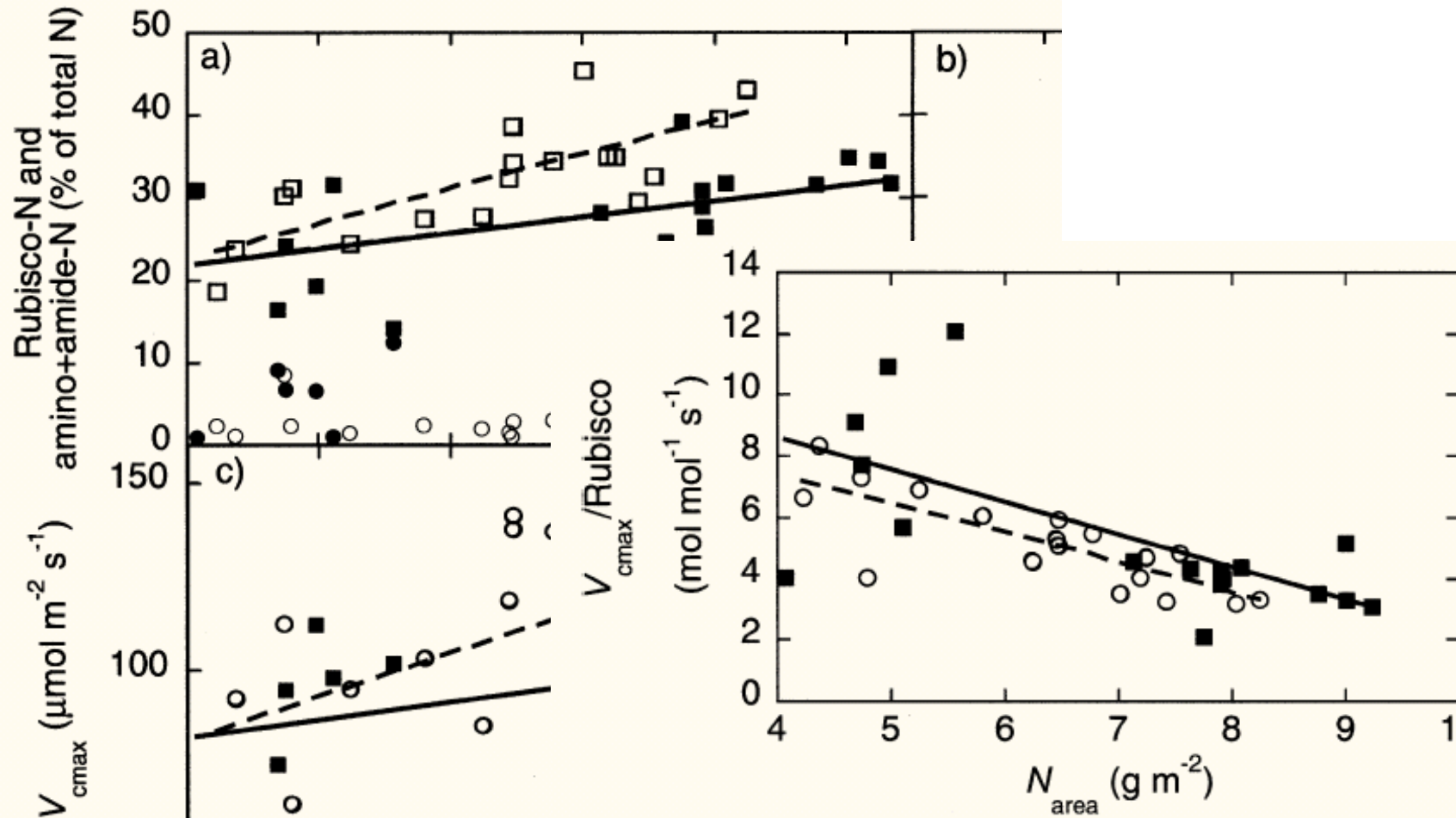
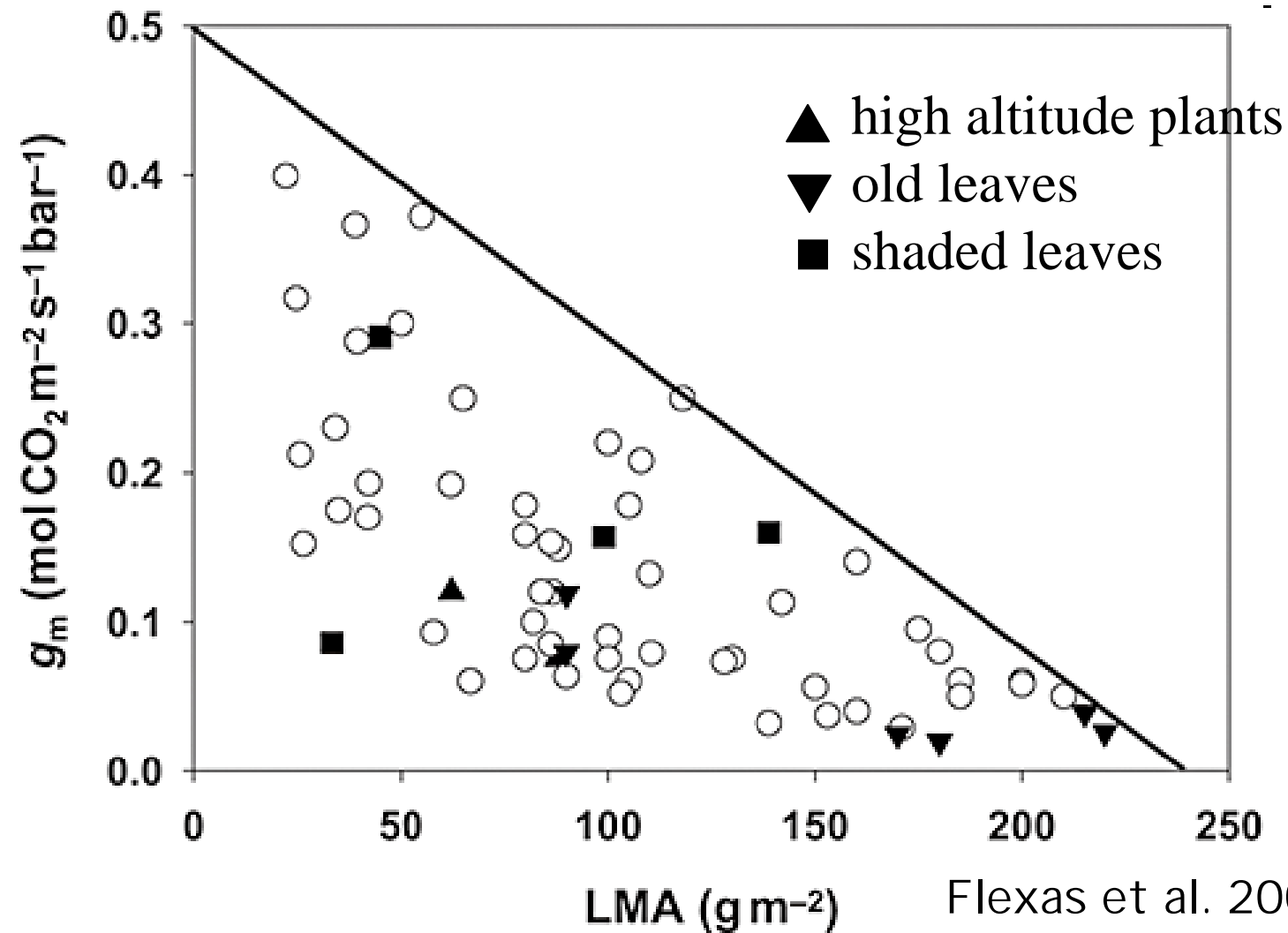


Fig. 2 The relationship between nitrogen content per unit projective needle area and Rubisco specific activity in vivo ($V_{\text{cmax}}/\text{Rubisco}$). Data are plotted separately for current-year (*open circles*; *dashed line*) and 1-year-old (*filled squares*; *solid line*) needles. Linear relationships are: current-year needles, $\text{Activity} = 11.153 - 0.948 N_{\text{area}}$, $r^2 = 0.619$, $P < 0.0001$; 1-year-old needles, $\text{Activity} = 12.83 - 1.057 \times N_{\text{area}}$, $r^2 = 0.431$, $P = 0.0012$



厚い葉ほど g_m が高い!
すなわち葉緑体への CO₂ 拡散がよい