

ハンノキ属 2 種の水分特性に対する高 CO₂ 濃度の影響

森林総合研究所北海道支所 上村 章・飛田 博順・北岡 哲・宇都木 玄

はじめに

大気 CO₂ 濃度 ([CO₂]) 増加に伴う地球温暖化の樹木への影響が懸念されている。温暖化は、気温の上昇に伴う大気飽差の増大や降雨パターンの変化を伴う(4, 6)。ゆえに、影響を予測するためには、[CO₂]の上昇と乾燥の相互作用を明らかにすることが重要である。

高[CO₂]は、気孔開度を減少させる(1, 8)。この現象は、蒸散量を減少させ、水利用効率(光合成/蒸散)を改善することが期待される。気孔開度あるいは蒸散が減らされたとき、日中の葉の水ポテンシャル、浸透ポテンシャルがより高く維持されることが示されている(7, 9, 16)。しかし、そのような保守的な水利用は、葉の水分特性自体を耐乾性の低いものへ変化させるかもしれない。

窒素固定菌と共生する植物(窒素固定植物)は、リン酸が十分与えられていれば、それ以外の植物以上に高[CO₂]下で高い光合成速度と成長量を期待される。我々はこれまで、窒素固定植物のハンノキ属を用いて、高[CO₂]下でのその共生関係に及ぼす要因を研究してきた(10)。本研究では、ハンノキ属 2 種のポット苗木を材料に、[CO₂]が 360 と 720 μmol mol⁻¹ で生育する個葉の水分特性の違いを明らかにすることを目的とした。さらに、各[CO₂]において土壤の水分条件を乾燥(Dry)と湿潤(Wet)の 2 処理を加えて実験を行った。仮説「高[CO₂]下で育った個体の葉は、通常大気で育った個体の葉より耐乾性の低い水分特性を持つ」を検証した。

材料と方法

材料にはケヤマハンノキ(*Alnus hirsute* Turcz.)とミヤマハンノキ(*Alnus crispa*(Ait.) Pursh subsp. *maximowiczii*(Call.) Hult.)を用いた。ミヤマハンノキは、ケヤマハンノキと比べて、より高標高まで分布する。苗(1年生、樹高約 40cm)は、開葉前に、鹿沼土と赤玉土 1 対 1 で満たされた直径 21cm のビニール製ポットに移植された。施肥は、1/2 Hoagland 液を元に、窒素は通常の 1/10、他の養分は等量与えた。灌水は、乾燥(Dry)は週 1 回、湿潤(Wet)は週 3 回行った。

苗は、[CO₂]と温度を制御した環境調節自然光室で育成した。温度は、26/16°C(昼/夜)に設定した。大気相対湿度は、60~80%。[CO₂]は、360 と 720 μmol mol⁻¹ の 2 処理で行った。以上の処理により、

各樹種において、生育[CO₂]と土壤水分条件の異なる 4 処理パターンを得た(360-Dry, 360-Wet, 720-Dry, 720-Wet)。

ガス交換速度は、携帯型光合成蒸散測定装置(Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE)を用いて測定した。測定は、1 処理 6 個体に関して、光合成有効光量子束密度が 1200 μmol m⁻² s⁻¹、葉温が 25°C、相対湿度が 70%、[CO₂]はそれぞれの生育[CO₂]で行われた。

葉の水分特性は、プレッシャーチャンバー(Model-3000, SoilMoisture Equipment Co., Santa Barbara, CA)を用いて調べられた。飽水時の浸透ポテンシャル(Ψ_o^{sat})、原形質分離点での水ポテンシャル(Ψ_w^{dp})、原形質分離を起こす時の相対含水率、細胞の体積弾性率、飽水時の細胞内水量(V_i)を調べるために、1 処理 3 枚の葉に関して、P-V 曲線が測定された。細胞の体積弾性率は、圧ポテンシャルと相対自由水量の間の直線関係の最も急な部分によって決定された。葉の水の量(V_i)は、次のように計算された。

$$V_i = (\text{水飽和の葉重量}) - (\text{葉の乾燥重量})$$

葉内の細胞内水におけるオスモルの数(N)は、次のように計算された。

$$N = \frac{-\Psi_o^{\text{sat}} V_s}{R(T + 273.15)}$$

ここで、R は、ガス定数(8.314 J K⁻¹ mol⁻¹)、T は、気温である(11)。広葉樹の浸透ポテンシャルの減少は、葉内のオスモルの蓄積(すなわち浸透調節)または V_s/V_iの減少またはその両方のためである(5)。測定後、葉は面積、厚さが測られた後、70°C で乾燥され、乾燥重量、LMA(乾重/面積)が求められた。

結果

両種において、同じ土壤水分条件で比較したとき、ミヤマハンノキの Wet を除いて、通常大気 CO₂ 濃度 ([CO₂]₃₇₀) 下と比べて、高 CO₂ 濃度 ([CO₂]₇₂₀) 下で葉が厚くなった(図-1)。LMA は、ミヤマハンノキの Wet も含めて、[CO₂]₃₇₀ 下と比べて、[CO₂]₇₂₀ 下でより大きかった。

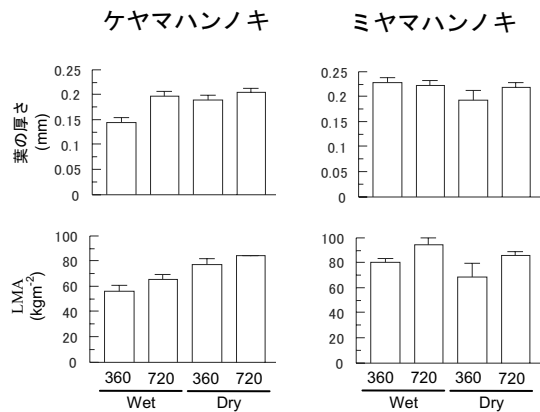


図-1 葉の厚さ、葉乾燥重量/葉面積 (LMA)。平均値±S.E。

両種において、同じ土壤水分条件で比較したとき、[CO₂]₃₇₀下と比べて、[CO₂]₇₂₀下で単位葉面積当たりの純光合成速度は高く、気孔コンダクタンスは低かった(図-2)。水利用効率は、[CO₂]₃₇₀下と比べて、[CO₂]₇₂₀下で高かった。

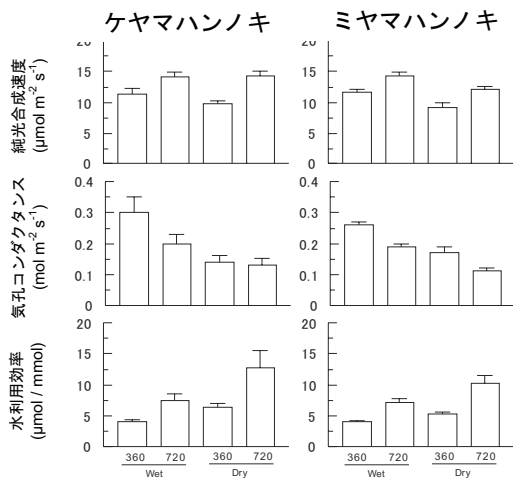


図-2 単位葉面積当たり純光合成速度、気孔コンダクタンス、水利用効率。平均値±S.E。

両種において、同じ土壤水分条件で比較したとき、飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_o^{sat})、原形質分離を起こすときの水ポテンシャル (Ψ_w^{dp}) は、[CO₂]₃₇₀下の葉と比べて、[CO₂]₇₂₀下の葉が高い値(よりプラスに近い値)を持った(図-3)。同じ生育[CO₂]条件で比較したとき、土壤の乾燥処理で育った葉(Dry)は、土壤が湿潤で育った葉(Wet)と比べて、より低い Ψ_o^{sat} と Ψ_w^{dp} を持った。結果として、土壤が乾燥で[CO₂]₇₂₀の葉(720-Dry)は、土壤が湿潤で[CO₂]₃₆₀の葉(360-Wet)と似たようなを持った。原形質分離を起こすときの相対含水率 (RWC^{dp}) は、同じ土壤水分条件で比較したとき、ミヤマハノキの Wetを除いて、[CO₂]₃₇₀と比べて、[CO₂]₇₂₀で高い、すなわち、[CO₂]₇₂₀は、より少ない割合の脱水で原形質分離が起こることが示され

た。細胞の体積弾性率は、ケヤマハノキの360-Wetが他の処理と比べて高い(細胞が堅い)値を示したが、他の処理間には大きな違いはなかった。

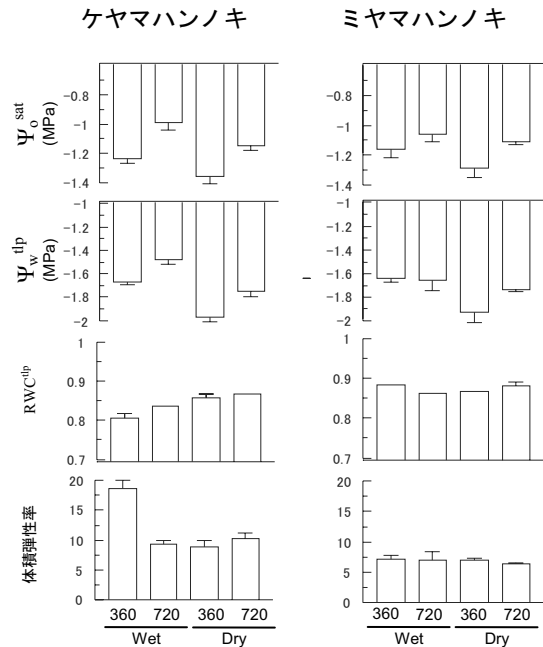


図-3 飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_o^{sat})、原形質分離を起こすときの水ポテンシャル (Ψ_w^{dp})、原形質分離を起こすときの相対含水率 (RWC^{dp})、細胞の体積弾性率。平均値±S.E。

[CO₂]₇₂₀では、高い光合成速度に伴う光合成産物の蓄積が Ψ_o^{sat} の低下(浸透調節)に関与することがある(h)。同じ生育[CO₂]条件で比較したとき、ミヤマハノキの[CO₂]₃₆₀を除いて、Wetと比べてDryでVs/Vt(細胞内水の体積/葉の水体積)、N/Vt(溶質の数/葉の水体積)がより低かった(図-4)。このことは、土壤の乾燥に対する Ψ_o^{sat} の低下は、溶質の蓄積による積極的な浸透調節というより、細胞内の水を減らすことによる受け身的な溶質濃度上昇によることを示す。[CO₂]₃₇₀と[CO₂]₇₂₀でこの傾向に違いはなかった。

考察

通常大気[CO₂]下と比べて、高[CO₂]下で育った苗の葉の水分特性は、低い乾燥耐性、すなわち高い飽水時の浸透ポテンシャル、高い原形質分離を起こすときの水ポテンシャル、高い原形質分離を起こすときの相対含水率、を持つことがわかった(図-3)。高[CO₂]下の葉のそのような水分特性は、低い水分要求環境への順化の結果であると思われる。低い気孔開度による蒸散の抑制は、葉の水分状態を改善する。蒸散量が低いので浸透ポテンシャルを低下させなくても圧ポテンシャルを維持できる。

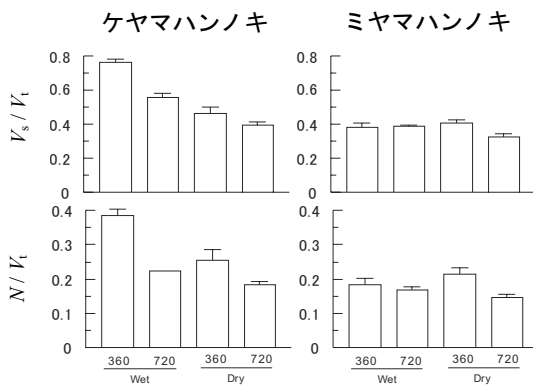


図-4 細胞内水の体積/葉の全水体積 (V_s/V_t)，細胞の溶質の数/葉の全水体積 (N/V_t)。平均値±S.E。

飽水時の浸透ポテンシャルの低下として見られる浸透調節は、溶質の蓄積による能動的浸透調節と細胞内水の減少による細胞体積の減少に伴う溶質濃度の増加による受動的浸透調節に分けられる。高[CO₂]下での高い光合成速度に伴う光合成産物の蓄積が Ψ_{sat} の低下 (浸透調節) に関与することがある(12)。我々の結果では、高[CO₂]下で「溶質の数/葉の水体積」の値が特に高くはなかった (図-4)。

気孔開度は、高[CO₂]下で低下した。葉内 CO₂ 濃度(Ci)の増加に伴って気孔開度が減少することが示唆されているが、そのメカニズムは十分解明されていない。Ci に対する気孔の反応は、葉肉細胞あるいは孔辺細胞の葉緑体における、光合成の電子伝達と炭素還元とのバランスが関与していることが示されている(8)。

通常[CO₂]と比べて、高[CO₂]下の葉は、気孔開度が低いにもかかわらず、高い純光合成速度を発揮できた (図-2)。高[CO₂]下での光合成の水利用効率の増加は、成長を増加させるかもしれない(7, 9, 15, 16)。また、低い気孔コンダクタンスと低い蒸散に一致して、植物体の水利用の減少によって、土壤水分は、通常[CO₂]と比べて、高[CO₂]下でより低下しなくなる(2, 9)。しかし、植物の成長に対する高[CO₂]環境の負の効果を見いだした研究もある(3, 14)。葉の水分特性は、季節的な変化のような生育水分条件のゆっくりとした変化には順化できるけれど(13)、葉の発達につれて環境が大きく変化する場合、例えば湿潤な展開時から降雨量の減少による乾燥した夏期への変化、耐乾性の低い水分特性を持った高[CO₂]下の葉はストレスを受けやすいかもしれない。

引用文献

- (1) Ainsworth E.A. and Rogers A. (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ.* 30:258-270.
- (2) Bunce J.A. (1998) Effects of humidity on short-term responses of stomatal conductance to an increase in carbon dioxide concentration. *Plant Cell Environ.* 21:115-120.
- (3) Derner J.D. *et al.* (2003) Above- and below-ground responses of C₃-C₄ species mixtures to elevated CO₂ and soil water availability. *Global Change Biol.* 9:452-460
- (4) Gebler A. *et al.* (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21:1-11.
- (5) Harayama H. *et al.* (2006) Seasonal variations in water relations in current-year leaves of evergreen trees with delayed greening. *Tree Physiol* 26:1025-1033.
- (6) Kimball B.A. *et al.* (2001) Elevated CO₂, drought and soil nitrogen effects on wheat grain quality. *New Phytol.* 150:295-303.
- (7) Li J.H. *et al.* (2007) Elevated CO₂ mitigates the adverse effects on drought on daytime net ecosystem CO₂ exchange and photosynthesis in a Florida scrub-oak ecosystem. *Photosynthetica* 45:51-58.
- (8) Messinger S.M. *et al.* (2006) Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO₂. *Plant Physiol.* 140:771-778.
- (9) Robredo A. *et al.* (2007) Elevated CO₂ alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis. *Environ. Exp. Bot.* 59:252-263.
- (10) 飛田ら(2008) ハンノキ属樹木の光合成活性に及ぼす乾燥、リン供給量、高 CO₂ の影響. 日林北支論 56:43-45.
- (11) Tyree M.Y. and Hammel H.T. (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J Exp Bot* 23:267-282.
- (12) Tyree M.T. and Alexander J.D. (1993) Plant water relations and the effects of elevated CO₂: a review and suggestions for future research. *Vegetatio* 104:47-62.
- (13) Uemura A. *et al.* (2004) Linkage between seasonal gas exchange and hydraulic acclimation in the top canopy leaves of *Fagus* trees in a mesic forest in Japan. *Trees* 18:452-459.
- (14) Ward J.K. *et al.* (1999) Comparative responses of model C₃ and C₄ plants to drought in low and elevated CO₂. *Global Change Biol.* 5:857-867
- (15) Wullschleger S.D. *et al.* (2002) Plant water relations at elevated CO₂ – implications for water-limited environment. *Plant Cell Environ.* 25:319-331.
- (16) Xiao C.W. *et al.* (2005) Interactive effects of elevated CO₂ and drought stress on leaf water potential and growth in *Caragana intermedia*. *Trees* 19:711-720.