

異なる光環境下におけるニセアカシアの光合成と窒素利用特性の季節変化

北海道大学大学院農学院

日本学術振興会特別研究員 (森林総合研究所北海道支所)

日本学術振興会特別研究員 (北海道大学大学院農学研究院)

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

北海道大学大学院農学研究院

兼俊 壮明・小林 真

北岡 哲

渡辺 誠

江口 則和

渡邊 陽子・斎藤 秀之・小池 孝良

はじめに

ニセアカシア (*Robinia pseudoacacia* L.) は、養蜂業における蜜源植物としての役割や観賞用として高い利用価値を有し、また根粒菌と共生するために貧栄養な土地でも良く育つために緑化事業に積極的に導入されてきた、有用な樹種である (11)。一方で、ニセアカシアは森林の種多様性を低下させるという報告がある (9)。このため在来の生態系等を劣化させる可能性がある外来種として「要注意外来生物」に指定されている (6)。繁殖力が強く急速に分布を拡大する恐れのあるニセアカシアの適切な管理方法を確立するため、その生理生態的な特徴の解明が求められている。

ニセアカシアの光利用特性には不明な点が多い (10)。ニセアカシアの生育最盛期における光合成特性に関しては既に報告されているが (2)、生育期間を通してどのようにその特性を変化させるのかについては未だ解明されていない。冷温帯性落葉樹林の林床は光環境が季節的に大きく変動し、林床に生育する植物も変化する光環境に対して光合成特性を変化させている (8)。従って、樹木の光利用特性を明らかにするためには、夏期の一時的な光合成特性だけではなく、生育期間を通じた光合成特性を調査する必要がある。

一般的に窒素は森林で不足しがちな資源である。樹木は葉内においてその限られた資源である窒素の約 70% を光合成系タンパク質に分配し、効果的に分配して光合成作用を行う。よって、光合成系に分配されている窒素をいかに各機能へ分配するのか、つまり光合成系内での窒素分配は、光合成能力を考える上で重要であると考えられる。光合成系の機能を、主に「集光系」、「電子伝達系」、「炭酸同化系 (Rubisco) への窒素分配」の三つに分けた場合、強光環境下では光合成系の窒素の多くが炭酸同化系の Rubisco (リブロース二リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ) に分配されるのに対し、弱光環境下では

は集光系に分配されると考えられている (3)。しかし筆者らの先行研究によると、夏のみの計測ではニセアカシアの窒素分配に関してこのような傾向は見られず、弱光環境下の葉は強光環境下に比べ炭酸同化系に窒素を多く分配しており集光系に窒素を多く分配する様子は見られなかった (2)。このように、ニセアカシアに見られた一般的な樹木とは異なる葉内の窒素分配について十分な知見が得られていない。そこで、本研究では異なる光環境下に生育するニセアカシアの光合成特性と窒素利用特性を生育期間を通じて調査し、ニセアカシアの窒素利用特性から光合成特性を評価することを目的とした。

材料と方法

1) 調査地と材料: 調査地は、北海道大学札幌研究林実験苗畑にて行った。調査木は同地に侵入したニセアカシアの幼木 (樹高 4 m 以下) を用いた。相対照度が 80% 以上である場所 (以下林外) と相対照度が 25% 未満である場所 (以下林内) に調査区を設置した。光量は光センサー (Onset Computer Corporation, Boume, MA, USA) で測定した。それぞれの調査区において林内外ともに 6 個体、計 12 個体の幼木を対象に調査を行った。

2) 方法: 各個体から開葉時期が同じ複葉を選び光合成速度と窒素利用特性の追跡調査を行った。測定は 6 月から 10 月上旬にかけて計 4 回行った。以後、測定開始日の月を測定月として表記する。測定項目は光飽和の純光合成速度 (25°C, CO₂ 濃度 360 μmol mol⁻¹, 光合成有効放射 (PPF) 1500 μmol m⁻² s⁻¹ での光合成速度)、葉の窒素含有量率、窒素分配率を求めた。光合成速度の測定は LI-6400 (Li-Cor, USA) を、窒素含有量は NC 分析器 (島津, 京都) を用いて測定した。また、クロロフィル濃度の定量は DMSO (Dimethyl Sulfoxide) を使用し、抽出後、分光光度計 (UV mini-1240, 島津, 京都) により吸光度を測定し算出した (1)。

Masaharu KANETOSHI, Makoto KOBAYASHI (Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060-8589), Satoshi KITAOKA, Makoto WATANABE, (Japan Society for the Promotion of Science.), Norikazu EGUCHI (Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University.), Yoko WATANABE, Hideyuki SAITO, Takayoshi KOIKE (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060-8589),

Seasonal changes in the photosynthesis and nitrogen allocation of black locust saplings regenerated in different light conditions.

窒素分配率の算出方法を以下に示す。葉内クロロフィル濃度を Kitaoka (2007) (7) の算出式から、さらに最大電子伝達速度 (J_{max})・最大炭酸同化速度 (V_{cmax}) を A/C_i カーブの作成から求めた (4)。得られたデータを用いて、Evens and Seemann (1989) (3) の算出式より集光系への窒素分配率を、Niinemets and Teuhunen (1997) (12) と Wilson et al. (2000) (15) の算出式より電子伝達系および炭酸同化系への窒素分配率を求めた。

統計解析には一般化線形混合モデル (GLMM) を用いた尤度比検定を行った。有意水準 5%以下 ($P<0.05$) を有意差ありとした。

結 果

光飽和の純光合成速度は、林外では7月に最大となり、明瞭な季節変化を示した (図-1)。林内では季節による変化は少なく、林外に比べ光合成速度は低い値を示した。

葉内窒素含有量は、生育期間を通し季節変化はなく、林外は林内に比べ大きい値を示した (図-2)。

葉内の窒素分配率の季節変化は、葉の発達期である6月から7月にかけて光合成系全体の分配率が増加する季節変化が見られたが、葉の成熟後である7月から9月にかけての窒素分配率には季節変化が認められなかった (図-3)。また、林外、林内の光環境の違いにおける窒素分配率の違いは見られなかった。

考 察

ニセアカシアの光飽和時の純光合成速度 (図-1) は林外・林内共に他樹種 (13) よりも大きい値を示した。また、葉内窒素含有量 (図-2) は他樹種と比較すると含有率の高い樹種と同等の値を示していた (7)。これはニセアカシアの根に窒素固定を行う根粒菌 *Frankia* sp. が共生しているためだと思われる。

光環境の違いや季節の推移による光合成速度の変化と窒素分配率の変化は一致しなかった (図-1, 3)。このことから、本研究において光合成速度と葉内の窒素分配との対応関係は小さかったと思われる。しかし、光合成能力は葉の窒素含有量と密接に関係していることや (5)、本研究でも林内と林外で葉内の窒素含有量に明瞭な差が認められたことから (図-2)、ニセアカシアの光合成速度は葉内の全窒素量に影響を受けている可能性が高い。

窒素分配率は異なる光環境間で変化が見られなかったことから (図-3)、ニセアカシアは光合成系内での窒素分配の調節による弱光環境下への順化ができないということが示唆された。弱光環境下において、一般的な樹木では集光系に窒素を分配するのにも関わらず (7)、ニセアカシアは多くの窒素を Rubisco に代表される炭酸同化系に分配させていた。Rubisco は二酸化炭素を固定する役割だけでなく、窒素を貯留する働きがある (14) ことから、ニセアカシアは林内などの弱光環境下において、攪乱などによる光環境の改善にすばやく対応できる (速やかに光合成系へ窒素分を分配し、成長できる) ようにするため、炭酸同化系に余分な窒素を貯留しているのではないかと考えられる。つまり、弱光環境下において少ない光を集めるような戦略ではなく、攪乱などによる光環境の改善が起るまで窒素を蓄えて待機することで攪乱時に有利に成

長できる戦略をとっていることが予測される。

本研究により、ニセアカシアは他樹種とは異なり、弱光環境下においても光合成系内での窒素分配の調節を行っていないことが明らかにされた。また、炭酸同化系に窒素を蓄えて待機し、攪乱などによる光環境の改善が起きた時の生育を有利にしていると考えられる。

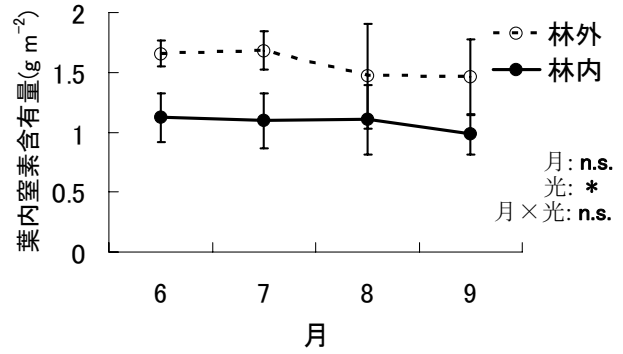
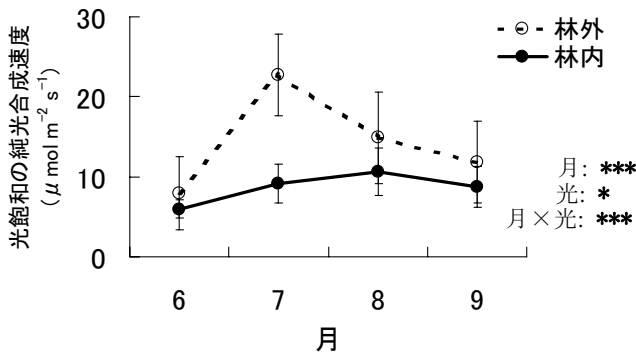
謝辞：本研究において、貴重なご助言をいただいた北海道大学農学研究院の渋谷正人博士にお礼を申し上げます。また、同農学専門研究員・飯島勇人博士、そして造林学研究室の皆様によるご支援に、心からお礼を申し上げます。

引用文献

- (1) Barnes J.D., et al. (1992) A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. *Environ Exp Bot*, **32**: 85-100
- (2) 崔 東寿ら (2005) 異なる光環境下に生育するニセアカシア稚樹の光合成特性. *日林北支論* **55**: 44-46
- (3) Evans J.R. and Seemann J.R. (1989) The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: cost, consequences, and control. *In* Briggs W.R. ed. *Photosynthesis*, pp171-203. New York: Alan R. Liss Co.Ltd.
- (4) Farquhar G.D., Caemmerer S, and Berry J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C3 species. *Planta* **149**: 78-90
- (5) Hikosaka K., and Hirose T. (2000) Photosynthetic nitrogen-use efficiency in evergreen broad-leaved woody species coexisting in a warm-temperate forest. *Tree Physiology* **20**: 1249-1254
- (6) 環境省ホームページ (2008) http://www.env.go.jp/nature/intro/1outline/caution/list_sho.html, 2008.10.22
- (7) 北岡 哲 (2007) カラマツ不成績造林地に侵入した落葉広葉樹稚樹の環境応答に関する研究. *北大農演研報* **64**: 37-90
- (8) 菊沢喜八郎 (2005) 葉の寿命の生態学. 共立出版株式会社, 東京, pp33-80
- (9) 前川正昭, 中越信和 (1997) 海岸砂地においてニセアカシア林の分布拡大がもたらす成帯構造と種多様性への影響. *日本生態学会誌* **47**: 131-143
- (10) 真坂一彦・山田健四 (2005) ニセアカシアの根萌芽は、どのくらい親木に依存しているのか? *日林北支論* **52**: 21-23
- (11) 真坂一彦・山田健四・小野寺賢介 (2006) ニセアカシアとはどんな樹木か -外来種の視点から-. *光珠内季報* No.142:
- (12) Niinemets Ü., and Tenhunen J.D. (1997) A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment* **20**: 845-866
- (13) Reich P.B., et al. (1995) Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* **104**: 24-30
- (14) Warren C.R., and Adams, M.A. (2004) Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant*

Science 9: 270-274

(15) Wilson K.B., Baldocchi D.D., Hanson P.J. (2000) Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. Tree Physiology 20: 565-578



図一 光飽和時の純光合成速度の季節変化

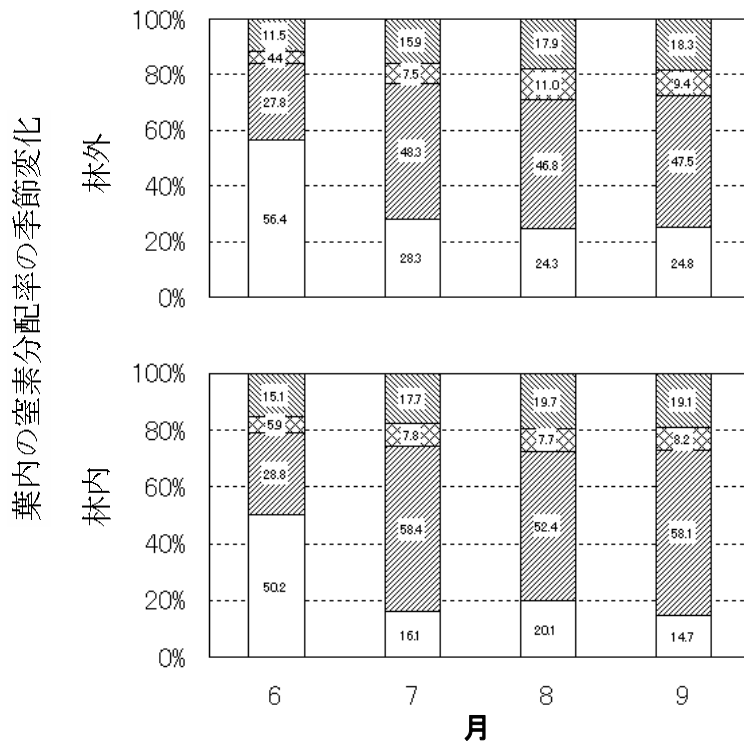
測定時:25°C, CO₂濃度 360 μmol mol⁻¹, 光合成有効放射(PPF) 1500 μmol m⁻² s⁻¹, 縦棒は標準偏差 (測定個体は林外 n=6 林内 n=6, ただし, 6月のみ林内 n=3であった。)

グラフ右の「月」は, 生育期間の時期による影響の有無, また「光」は季節変化に対する光の影響の有無, 「月×光」は季節変化に対する月と光の相互作用の有無を表している。

***:P<0.001 ** :P<0.01 * :P<0.05 .:P<0.1 n.s.:0.1<P

図二 葉内窒素含有量の季節変化

詳細は図一に準ずる。



■ 集光系 (クロロフィル, タンパク質複合体, 光化学系 I, IIへの窒素分配)
 □ 電子伝達系 (電子伝達系およびRubiscoを除くカルビンサイクルのタンパク質への窒素分配)
 ▨ 炭酸同化系 (Rubiscoへの窒素分配)
 □ その他

図三 林外, 林内における葉内の窒素分配率の季節変化