

土壤水分条件がダケカンバの形態、 フェノロジーと光合成機能に及ぼす影響[‡]

北海道大学 低温科学研究所

田畑 あずき*

1. はじめに

ダケカンバ (*Betula ermanii*) は遷移初期種の高木であり、日本の亜高山帯森林やロシア極東 (北緯34度から62度付近) の様々な降水量の地域に分布する。例えば、日本の年平均降水量が年間 1690 mm であるのに対し、ロシアカムチャツカ半島 (北緯58度以南) 内陸部のエツソでは年間 399 mm である。エツソの夏の相対湿度は低くはないが (1964年から1994年の平均湿度は74.0%)、年間の水収支では少なくとも 60 mm 程度の水不足を生じるものと思われる¹⁾。ダケカンバはこのような降水量の少ない地域でも、生長し生存している。

植物が様々な土壤水分条件に適応するためには、乾燥ストレス条件下での光合成速度低下に対応することが必要不可欠である。カエデ (*Acer rufinerve*) やアカギ (*Bischofia javanica* Blume) などの遷移中期種は、様々な光環境に高い適応力を示す^{2,3)}。遷移初期種であるダケカンバは、光環境への適応力は低いかもしれないが、様々な土壤水分条件下で生育しているため、土壤水分条件には適応力が高いと考えられる。

乾燥ストレス条件下では、植物体内の水分不足を回避するために葉の気孔が閉鎖する。気孔閉鎖は光合成の基質である二酸化炭素の葉内への取り込みを減少させるため、光エネルギーが過剰となり、生じる活性酸素によって植物の光合成機能が損なわれる原因となる可能性がある。植物はこのような障害を防ぐために、キサントフィルサイクルを介した過剰光エネルギーの消去⁴⁾ や、光呼吸、メーラー反応によって過還元による光阻害を防御している。そして、生成した活性酸素種 (ROS) には、アスコルビン酸ペルオキシターゼ

(APX) やグルタチオンレダクターゼ (GR) のような抗酸化酵素を用いて消去している⁵⁾。これらの様々な過剰光エネルギーを防御する機構は、乾燥ストレス状況下の植物ではストレスを受けていない植物に比べ、より活発に働くことが予想される。ダケカンバでも乾燥ストレスにより過剰光エネルギーの増加することが示されている⁶⁾。低温・乾燥を気候特色とする北方寒冷圏に生育する植物にとって、これらの機構は生存のために非常に重要な役割を果たしていると考えられる。

植物はこれまでに述べた生理的応答とは別の方法で環境に適応している可能性もある。ダケカンバは春に2~3枚の葉 (春葉) を展開し、好適な生育条件下では秋口まで葉 (夏葉) を展開し続ける順次開葉型である⁷⁾。ダケカンバは、日本では次の年に展開する春葉を冬芽として⁸⁾5月下旬から6月上旬に準備する⁹⁾こと、一斉展葉型のブナでは、葉のフェノロジーと葉数、全葉面積や葉の長さが前年の光環境により決められている¹⁰⁾ことから、ダケカンバのシュートや春葉は、前年の土壤水分の影響を受けている可能性がある。また、ダケカンバと同じカバノキ属のミズメでは春葉と夏葉のフェノロジーと光合成機能が異なる¹¹⁾。このような前年の水環境の経験と、春葉と夏葉の特徴の違いを利用して、ダケカンバは厳しい土壤水分条件下での生存を可能にしているのではないだろうか。

本稿では、ビニルハウス内で生育させた4年生のダケカンバ苗木を用いた土壤水分制御実験の研究結果について報告する。

[‡] 解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」

* 連絡先 E-mail: atabata@pop.lowtem.hokudai.ac.jp

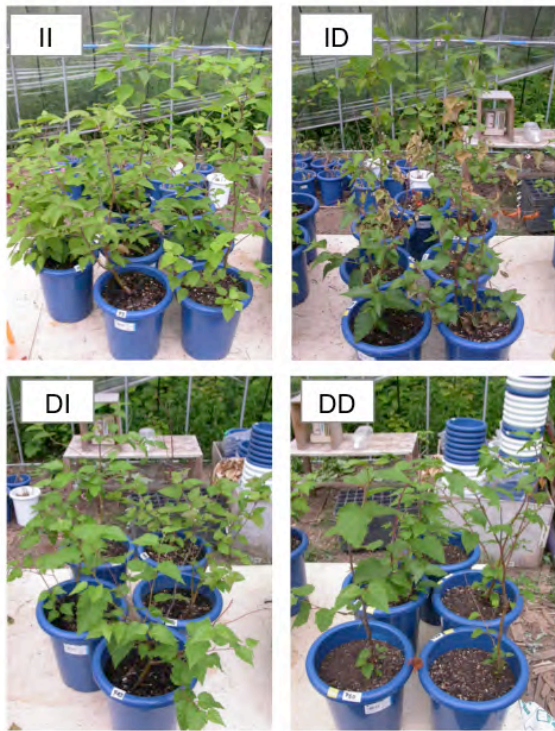


図1 生育期間中のダケカンバ苗木 (2005年8月29日撮影)
 II：二年連続灌水処理個体、ID：前年灌水・当年乾燥処理個体、DI：前年乾燥・当年灌水処理個体、DD：二年連続乾燥処理個体。

2. 研究の概要

北海道大学低温科学研究所内ビニルハウスにて、2004年5月から9月まで、ダケカンバの苗木を一週間に2~3度灌水を行う灌水処理個体 (I、日本の年平均降水量に相当) と二週間に一度灌水を行う乾燥処理個体 (D、エッソの年平均降水量に相当) の二種類のグループに分けて生育させた研究について紹介する¹²⁾。2004年のダケカンバの生育期間終了後にビニルハウスのビニルをはずし、ダケカンバ苗木を越冬させた。さらに2005年5月から10月まで、前年度の乾燥および灌水処理個体に対し二年連続乾燥 (DD)、前年乾燥・当年灌水 (DI)、二年連続灌水 (II) そして前年灌水・当年乾燥 (ID) の計4種類の処理を行い生育させた (図1)。一ヶ月に約6回程度のサンプリング及び測定を、採集可能な葉がなくなるまで行った。2005年の生育期間終了後の11月に、すべてのダケカンバ個体をポットから掘り取り、地上部と地下部に分け、個体の各部分の長さや乾燥重量の計測を行った。

3. 乾燥ストレスに対する個葉と植物個体レベルでの形態およびフェノロジーの応答

春葉の葉寿命には前年の土壤水分条件の影響が見られなかった (図2B)、前年度に灌水処理した個体の春葉は、当年の乾燥に対して著しく光合成速度を低下させた (ID) のに対し、前年度に乾燥処理した個体の春葉は、当年の乾燥に対して光合成速度を低下させることなく維持していた (DD、図4A)。これは、前年に形成された冬芽から展開した春葉が、乾燥ストレスに順化したためと考えられる。

一方、夏葉は当年の乾燥処理により早く落葉し、葉寿命が短い傾向が見られた (図2B)。そして、光合成速度は低下しないにもかかわらず、一個体あたりの葉数が減少した (図2A)。ダケカンバの夏葉は当年の生育期間中に形成されるので、乾燥ストレスに順化していないと考えられる。もし、厳しい乾燥ストレス条件下であれば、光合成生産は植物が生存するためには抑えられてしまう。そして、長期化する乾燥ストレス

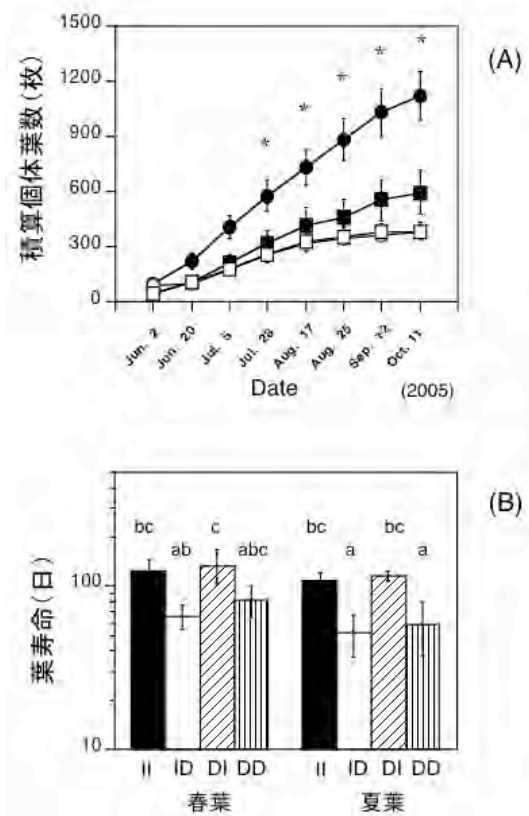


図2 異なる4つの処理グループ間でのダケカンバ苗木の平均積算個体葉数と春葉と夏葉の平均葉寿命
 ● (II)、○ (ID)、■ (DI)、□ (DD)
 各値は平均値 ± 信頼区間 (A)、標準偏差 (B) を示す
 アスタリスク (A) やアルファベット (B) は有意差を示す (Tukey's test $P < 0.05$)。

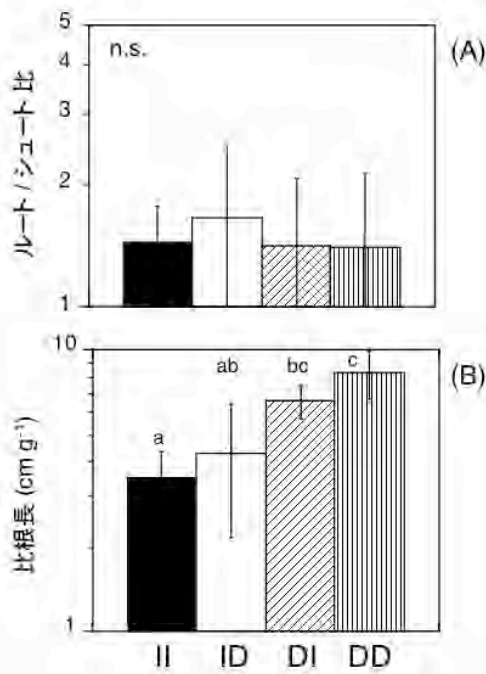


図3 異なる4つの処理グループ間でのダケカンバ苗木のルート/シュート比 (RSR) と比根長 (SRL)
各値は平均値±信頼区間、n.s.は有意差なし、アルファベットは有意差を示す (Tukey's test $P < 0.05$)。

には夏葉を落葉させることで、植物個体レベルでさらなる乾燥ストレスによる被害を回避しているのだろう。この春葉と夏葉という異なるタイプの葉の乾燥ストレスに対する応答は、ダケカンバが北方林で生存する上での重要な特徴と考えられる。

一般に乾燥条件下において植物は根を増やすとされている¹³⁾。ルート/シュート比 (RSR) は地上部と地下部のバランスを示し、土壤水分条件に左右されず一定の値を保っていた (図3A)。一方、前年の乾燥ストレスにより増加した比根長 (SRL) は、当年の乾燥ストレスよりも前年度の乾燥ストレスの影響を強く受けていると考えられる (図3B)。SRLの増加は細根の増加を示し¹⁴⁻¹⁶⁾、乾燥ストレス条件下における水吸収のための細根の増加といえる¹⁷⁾。それゆえ、前年の乾燥ストレスに対するSRLの増加は、ダケカンバの根系での形態的順化を示すのかもしれない。一般的に乾燥ストレス条件下では水利用率 (WUE) が高まる¹⁸⁾が、ダケカンバではWUEが乾燥ストレス条件下にもかかわらず一定であり (図4C)、ダケカンバはWUEを増加させずSRLを増加させることで乾燥ストレスに適応しているのではないだろうか。

SRLの形態的応答は二年連続乾燥処理個体 (DD)

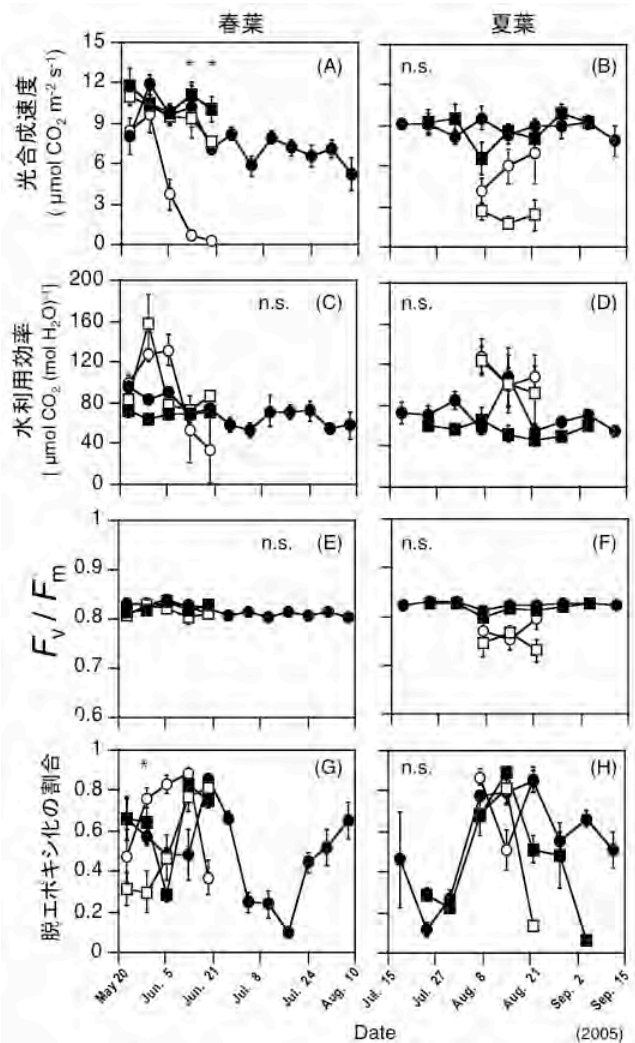


図4 異なる4つの処理グループ間でのダケカンバ苗木の最大光合成速度、水利用率、 F_v/F_m 、脱エポキシ化の割合
● (II)、○ (ID)、■ (DI)、□ (DD)
各値は平均値±標準偏差、n.s.は有意差なし、アルファベットは有意差を示す (Tukey's test $P < 0.05$)。

の相対成長速度 (RGR) が当年の灌水処理個体 (IIやDI) に比べて低下しなかった点にも対応している (図5)。植物のRGRはその個体サイズに敏感であるが¹⁹⁾、本研究でのRGRは個体サイズに依存していない。SRL増加による乾燥ストレスへの順化がDDのRGRを維持させていると考えられる。

4. ダケカンバの乾燥ストレス条件下における光合成速度と光酸化ストレスへの応答

春葉の光合成速度では、前年の乾燥処理個体のDDは当年の乾燥の影響を受けなかった (図4A)。DDは当年の灌水処理個体 (IIとDI) と同程度の光合成速度を示した。なぜ、DDがこのような傾向を示したのか、その生理的メカニズムはわからないが、考えられ

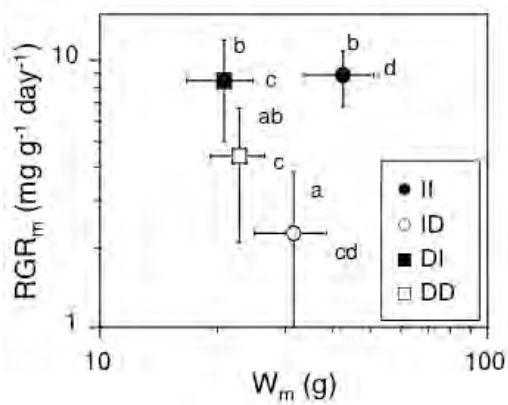


図5 異なる4つの処理グループ間でのダケカンバ苗木の平均相対成長速度 (RGR_m) と平均全個体乾燥重量 (W_m) の関係
各値は平均値±信頼区間を示す。アルファベットはTukey's testによる有意差を示す。

る可能性としてDDのSRL増加があげられる。春葉の光合成速度の維持は、DDのRGRがDIやIIよりも減少しなかったことにも貢献している。そして、春葉が乾燥ストレス条件下でさえ、光合成を維持できることは個体の生存にとって重要な順化と言えるだろう。

好適な環境下にある高等植物のFv/Fm値は、0.80から0.83くらいであるが、光阻害を受けている植物ではその値が低下する²⁰⁾。Flexasらは、野外で生育するブドウ (*Vitis vinifera* L.) では、乾燥ストレスによって光阻害を起こさず、Fv/Fm値を0.72から0.78に保つと報告し²¹⁾、我々の結果もFv/Fm値は乾燥ストレス条件下にもかかわらず、春葉、夏葉ともに低下しなかった (図4E)。

乾燥ストレス条件下ではキサントフィルサイクルの脱エポキシ化の割合が、好適な条件下よりも増加する²²⁾。本研究では、生育初期にIDの脱エポキシ化の割合が急激に増加したのに対し、DDの増加は緩やかであった (図4G)。DDは光合成速度を灌水処理個体 (IIやDI) と同程度に維持していたので、IDよりも過剰光エネルギーが小さかったと考えられる。一方、キサントフィルサイクルの色素量や活性酸素消去系の酵素活性は、Fv/Fm値同様、乾燥ストレスに影響されなかった。

5. これまでの研究結果と今後の課題

これらの結果から、前年に乾燥処理を受けたダケカンバ苗木は、根の形態を変化させることや、乾燥に順

化した葉の光合成速度等を低下させないことによりRGRを維持していることが明らかになった。一方、初めて経験する乾燥処理に対して、春葉は光合成速度を低下させるが葉寿命には影響がなく、夏葉は葉寿命を低下させるが光合成速度には影響がないというように、春葉と夏葉で乾燥に対する応答が異なることが示された。よって低温・乾燥を気候特色とする北方林の構成樹種であるダケカンバは、光ストレスからのダメージを防ぐために、カロチノイド量や活性酸素消去系の酵素活性を増加させるのではなく、根を形態的に変化させたり、春葉・夏葉といった異なる性質の葉を発達させたりしていることが明らかになった。

今後は、乾燥ストレスに対し敏感に応答を示した根の形態変化 (根の形態的順化のメカニズム解析) などの解析を行い、異なる土壤水分条件下でも生存可能なダケカンバの生育特性を明らかにしていくことが必要である。また、これらの研究は、寒冷圏の森林の生存・再生・維持機構の解明につながる研究として、北方林を形成する主要樹木が今後の気候変化により引き起こされる環境ストレスにどのように応答していくのかを知る手がかりになるであろう。

謝辞

本稿で紹介した研究の遂行のために、数々の助言を下さった北海道大学・低温科学研究所の原登志彦教授を初めとして、隅田明洋准教授、小野清美助教には実験や解析に関する数多くのコメントやサポートを頂き、厚く御礼申し上げます。また、本研究の栽培実験のためにご協力して下さった研究室のメンバーの皆様にも深く感謝いたします。

Received March 10, 2010, Accepted March 24, 2010, Published April 30, 2010

参考文献

1. Kojima, S. (1994) Vegetation and environment of *Betula ermanii* forest on the Kamchatka Peninsula, *Jpn. J. Ecol.* 44, 49-59
2. Yamashita, N., Koike, N., and Ishida, A. (2002) Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status, *Plant Cell Environ.* 25, 1341-1356
3. Oguchi, R., Hikosaka, K., and Hirose, T. (2005) Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation:

- differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees, *Plant Cell Environ.* 28, 916-927
4. Demmig-Adams, B., and Adams, W. W. (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis, *Trends. Plant Sci.* 1, 21-26
 5. Asada, K. (1999) The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 601-639
 6. Kitao, M., Lei, T., Koike, T., Tobita, H., and Maruyama, Y. (2003) Higher electron transport rate observed at low intercellular CO₂ concentration in long-term water deficit-acclimated leaves of Japanese mountain birch (*Betula ermanii*). *Physiol. Plant.* 118, 406-413
 7. Kikuzawa, K. (1982) Leaf survival and evolution in *Betulaceae*, *Ann. Bot.* 50, 345-353
 8. Kozłowski, T. T., and Clausen, J. J. (1966) Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants, *Can. J. Bot.* 44, 827-843
 9. Koike, T. (1987) The growth characteristics in Japanese mountain birch (*Betula ermanii*) and white birch (*Betula platyphylla* var. Japonica), and their distribution in the northern part of Japan, in *Human Impacts and Management of Mountain Forests* (Fujimori, T., and Kimura, M., Eds.) pp 189-200, FFPRI Ibaraki, Japan.
 10. Kimura, K., Ishida, A., Uemura, A., Matsumoto, Y., and Terashima, I. (1998) Effect of current-year and previous-year PPFDs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica*, *Tree Physiol.* 18, 459-466
 11. Miyazawa, Y., and Kikuzawa, K. (2004) Phenology and photosynthetic traits of short shoots and long shoots in *Betula grossa*, *Tree Physiol.* 24, 631-637
 12. Tabata, A., Ono, K., Sumida, A., and Hara, T. (2010) Effects of soil water conditions on the morphology, phenology, and photosynthesis of *Betula ermanii* in the boreal forest, *Ecol. Res.* (in press)
 13. Davies, W., and Zhang, J. (1991) Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 55-76
 14. Bilbrough, C., and Caldwell, M. (1995) The effects of shading and N status on root proliferation in nutrient patches by the perennial grass *Agropyron desertorum* in the field, *Oecologia* 103, 10-16
 15. Pregitzer, K., Kubiske, M., Yu, C., and Hendrick, R. (1997) Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species, *Oecologia* 111, 302-308
 16. Bouma, T., Nielsen, K., Van, Hal, J., and Koutstaal, B. (2001) Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency, *Funct. Ecol.* 15, 360-369
 17. Ge, Y., Chang, J., Li, W. C., Sheng, H.Y., Yue, C. L., Chan, G. Y. S. (2003) Effect of soil moisture on the gas exchange of *Changium smyrnides* and *Anthriscus sylvestris*, *Biol. Plant.* 47, 605-608
 18. Larcher, W. (2003) Gas exchange in plant, in *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*, 4th edn. pp 91-138, Springer, New York.
 19. Doležal, J., Ishii, H., Vetrova, V. P., Sumida, A., and Hara, T. (2004) Tree growth and competition in a *Betula platyphylla* - *Larix cajanderi* post-fire forest in central Kamchatka, *Ann. Bot.* 94, 333-343
 20. Maxwell, K., and Johnson, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence-a practical guide, *J. Exp. Bot.* 51, 659-668
 21. Flexas, J., Escalona, J. M., and Medrano, H. (1998) Down-regulation of photosynthesis by water deficit under field conditions in grapevine leaves, *Aust. J. Plant Physiol.* 25, 893-900
 22. Demmig-Adams, B., and Adams, W. W. (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43, 599-626

Effects of Soil Water Conditions on the Morphology, Phenology, and Photosynthesis of *Betula ermanii* in the Boreal Forest

Azusa Tabata*

Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University