Kobe University Repository : Kernel

PDF issue: 2025-12-05

# 光合成誘導反応

唐, 艶鴻
冨松, 元
深山, 浩

(Citation)
化学と生物,52(2):106-112

(Issue Date)
2014

(Resource Type)
journal article

(Version)
Accepted Manuscript

(Rights)
©公益社団法人　日本農芸化学会

(URL)
https://hdl.handle.net/20.500.14094/90002853

# 植物の高 CO2 応答－１０　光合成誘導反応

唐　艶鴻[1)]、冨松　元[1)]、深山　浩[2)]

[1)] 国立環境研究所・生物生態系環境研究センター

[2)] 神戸大学農学研究科

## はじめに

自然環境下では植物の光環境は時間的に大きく変化する。四季の変化もあれば朝晩の変化もある。また、時々の雲量や葉の動きによって瞬時に大きく変化し、数秒の内に光強度が何百倍も変わる。晴れた天候では、太陽の直達光は植物葉群の隙間を通して地面や林床に到達し、周囲からふりそそぐ背景光（散乱光）よりかなり明るい。このような強い光の斑点を「サンフレック」(sunfleck) または「陽斑」と呼ぶ（図 1)。

図 1 に示したグラフは、マレーシア熱帯林林床において 2 秒間隔で測定した光強度の時間変化である。測定した場所は、倒木によって形成された大きなギャップ（隙間）であるため、多数のサンフレックが観測されている。特に現地時間の昼 12 時過ぎからサンフレックが多くなり、14 時半から約 30 分以上も持続した長いサンフレックも観測された。

森林や密な草原の地表面では、多くの時間において、直達光が到達できず、散乱光の強度が低く、植物の光合成に利用できる光エネルギーが不足する。このような環境下では、葉が利用する光エネルギーの大部分は、サンフレックの形となっている。従って、サンフレックを効率的に利用することがこれらの環境下での葉の光合成や植物の生長において、大変重要である。このことは古くから指摘されていたが、詳細な研究が行われたのは 20 年前からである。

サンフレックは一見複雑な変化と見えるが、光強度で言えば、上昇と低下の二つのパターンしかない。しかし、光強度の上昇と低下に対する光合成の応答は単純ではない。一般的に、暗黒または弱光環境下では、葉の気孔が閉じ気味である。このとき、光合成関連タンパク質（酵素）も不活性化されているか、活性化の程

度が低い。そのような状態から突然の強光が照射されると、気孔開度が大きくなり、光合成酵素も活性化される。これらの一連の応答に伴って光合成速度は徐々に高くなり、ある程度の時間が経過してから安定した定常状態の光合成速度に達する。この間の光合成速度の変化を光合成誘導（induction）反応という。この誘導過程は、例えでいえば、アクセルを踏んでから車が目的速度に達するまでの加速過程に似ている。

一方、光強度が下がる場合、光合成速度は素早く低下する。光強度が下がる前に蓄積されていた中間代謝産物を使って少し炭素固定ができるため、光強度の低下に比べ光合成速度の低下は若干遅れる。しかしほとんどの場合、数秒以内で弱光下での光合成速度に到達するため、物質生産に大きな影響はないとの見方もある。ただし、多数の短時間のサンフレックがある場合では、それが無視できなくなるとの意見もある。

本稿では、光強度の上昇に対する応答である光合成誘導反応に注目し、とくに誘導反応と高 $CO_2$ 環境の関連について、これまでの研究をレビューする。

## 光合成誘導反応

図２は光合成誘導反応の一例として、木本の光合成モデル植物でもあるポプラの葉を弱光条件下（20 μmol $m^{-2}$ $s^{-1}$）に約１時間以上おいてから、光強度を 800 μmol $m^{-2}$ $s^{-1}$ まで上昇させた後の光合成速度の時間変化を示している。このケースでは、光強度が上がってから 2、3 分の間に、光合成速度が急激に上昇した。この上昇は、最大光合成速度（強光で測定したときの光合成速度）の４分の１程度のところで終わり、その後の光合成速度の上昇は緩やかになった。そして、強光照射後 50 分以上を費やして最大光合成速度に達した。このような光合成速度の変化過程は、植物の種類や葉の寿命、そして生育環境の光や温度条件などによって変わる。

これまでの研究により、光合成誘導反応のタイムコースは、二つの基本タイプに分けることができる（図３）。図３のＡ、Ｂのような場合、光強度が増加してから光合成速度は素早く上昇し、その後に緩やかに増加する段階を経て、強光下での最大光合成に達する。このようなタイムコースは指数関数の形に近い。もう一

つのタイプは、図３のＣのように、光合成速度が最初は緩やかに上昇し、しばらくして速くなり、再び緩やかに増加して最終の最大光合成速度に到達する。誘導反応のタイムコースは、多くの場合、上記の２タイプの中間となる。

光強度の上昇後、光合成誘導反応がどのようなタイムコースを辿るかは、誘導反応直前の葉の「誘導反応準備状態」によって大きく変化する[1,2]。誘導反応準備状態は、気孔の開放程度と光合成酵素系の活性化程度に依存する。葉の誘導準備状態が高い場合、気孔開度が比較的大きく光合成関連酵素の活性も高く、光強度の上昇に対する光合成速度の応答が速くなる。このような葉のタイムコースが図３のＡとＢのようになる。これまでの研究では、葉の誘導準備状態は、長時間の弱光、または断続的短時間の強光を受けた場合に高くなることが報告されている[1,3]。また、あまり強光にさらされていない葉でも気孔開度が常に高い植物の光合成誘導反応もこのようなタイムコースを辿る[4,5]。一方、誘導準備状態が非常に低い場合は、光強度が上昇してからの光合成速度の変化は図３のＣのようなタイムコースとなる。非常に暗いところに順応した場合や気孔が完全に閉じた状態からの誘導反応は、このようなパターンの変化を示す[2]。

図３のＢとＣコースは、最大光合成速度に達するまでに要する誘導時間は同じだが、誘導準備状態が異なるために光合成速度の変化パターンに違いが生じる例である。最大光合成速度に達するまでに辿るコースが違うと、光合成誘導反応過程における炭素獲得総量は大きく異なる。また、ＡとＢのタイムコースは一見似ているが、ＡはＢよりも誘導準備状態が高く、Ａの誘導時間はＢよりずっと短くなる。

## 光合成誘導反応の３つのプロセス

光合成誘導反応がどのようなタイムコースを辿るかは、光合成に関わる３つのプロセス、リブロース-1.5-ビスリン酸（RuBP）再生に関わる酵素系の活性化、リブロース 1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ（Rubisco）の活性化、そして気孔開度によって決まる[3,6]。それぞれのプロセスの変化に必要な時間や光合成速度に対する律速の程度が変わると、光合成誘導反応のタイムコースも変わる。

**RuBP 再生関連酵素の活性化：** RuBP は５つの炭素原子を持つ糖リン酸である。多くの植物の光合成では、この RuBP の $CO_2$ の受容体となっており、$CO_2$ と反応して３つの炭素原子を持つ３－ホスホグリセリン酸を２分子生成する。この反応が $CO_2$ 固定の初発反応である植物は、C3 植物と呼ばれている。一方、トウモロコシなどの植物は、$CO_2$ 固定の初期産物が４つの炭素原子を含むオキサロ酢酸であるため、C4 植物と呼ばれている。C3 植物では、RuBP は光合成速度を律速する要因の一つであり、RuBP の量は電子伝達速度やカルビン回路の RuBP 再生関連酵素の活性や反応中間産物の量に依存する。RuBP を生成するのに必要なこれらのファクターは RuBP 再生系と呼ばれている。光強度が増加する前の条件（光強度、照射時間とパターン、温度、$CO_2$ 濃度）によって RuBP 再生系の活性化状態が異なり、RuBP の蓄積量も異なる。RuBP と光合成の生化学の詳細は本特集の牧野周「高 $CO_2$ と光合成の生化学」を参照されたい。RuBP の量が多い場合、光強度の増加に対して光合成速度がすぐに上昇するが、少ない場合はその上昇が遅くなる。RuBP 量の変化は、光強度に依存する RuBP 再生系の活性化に依存する。葉が置かれた状況にもよるが、一般的に、弱光から強光に移した際の RuBP 再生系の活性化には 1-2 分間程度を必要とする[6]。このフェイズにおいて、光合成速度がどこまで増加できるかは、RuBP の量と Rubisco の活性化状態に依存し、それらが大きい場合、誘導反応過程における初期の光合成速度の上昇幅も大きくなる。

**Rubisco の活性化：** RuBP と $CO_2$ の結合は Rubisco によって触媒される。Rubisco の活性はさまざまな要因によって調節されるが、光強度がその重要な調節要因である。通常、光強度が上昇してから Rubisco が活性化されるまでに 5 分から 10 分程度必要である。Rubisco の活性化反応は光合成酵素反応の中で最も遅い反応とも言われている。また、Rubisco は RuBP と酸素を反応させ、$CO_2$ を生成するオキシゲナーゼ反応も触媒する。これは光呼吸の初発反応である。光呼吸では、エネルギーを使って有機物を $CO_2$ として放出してしまうプロセスである。この過程は、光合成の逆戻りとも言えるものであり、植物にとって「好ましくない」ようだが、光強度が増加（とくに葉にとって強すぎる光強度）した際に、余った還元力による活性酸素の生成を抑える「好ましい」働きもあり、光合成誘導反応をスムーズに進行させる可能性がある。

**気孔の開放：**光強度が上昇すると気孔開度も増加するが、その過程はRuBPの再生系やRubiscoなどの光合成の活性化に比べ時間を要する場合が多い。植物にもよるが、通常は気孔が十分開くのに10分から30分以上が必要とされる。気孔は大気中の$CO_2$を葉内に取り込む「玄関」であり、この玄関の大きさは$CO_2$吸収速度を制限するので、光合成誘導反応速度には大きな影響を及ぼす。図3のCのような、タイムコースの後半でも光合成速度が低く光合成誘導反応が遅いケースは、気孔開度が律速要因となっていることが多い。しかし、自然環境下で気孔の開閉がどれだけ光合成誘導反応を制限しているかについては、定量的に詳細に評価した研究例がなく、不明な点が多い。

## 高$CO_2$環境での光合成誘導反応の応答

大気中$CO_2$濃度の上昇に対する陸上植物の光合成応答の研究は、これまでほとんどの場合、定常状態、すなわち安定した光強度のもとで得られた光合成速度と光強度の関係について行われてきた。また、将来の高$CO_2$環境下における光合成の予測もこれらの定常状態下の結果に基づいて行われている。しかし、前述したように、自然環境下では、陸上植物の光環境は時間的変動が大きい。定常状態のデータを利用した炭素獲得量の推定結果は、光強度が変動する自然環境下での炭素獲得量に比べ、かなり過大評価されている傾向がある[7]。とくに、変動する光強度に対する光合成は、高$CO_2$応答に関するデータが非常に不足している。将来の高$CO_2$環境における光合成量を的確に予測するため、現在の$CO_2$条件だけではなく、高$CO_2$条件下での光合成誘導反応も把握する必要がある。

高$CO_2$に対する光合成誘導反応の応答を把握するためには、高$CO_2$環境を含め異なる$CO_2$環境下で植物を生育させ、光合成誘導反応特性の変化を調べる必要がある。ここでは、とりわけ、前述した光合成誘導反応の3つのプロセスに絞って、高$CO_2$に対してどのような応答が認められるのかについて、これまでの研究をまとめてみる。

<u>RuBP：</u>一般的に弱光下では光合成速度はRuBPの不足によって律速される。光合成誘導反応においてもRuBP供給の不足も重要な律速要因となる[8]。RuBP量とRuBP再生系の活性化速度が誘導反応初期の光合成速度の増加に大きな影

響を及ぼすことは容易に想像できる。まず、高 $CO_2$ では、$CO_2$ 固定が活発になることにより、RuBP 再生系を含めたカルビンサイクル全体の反応が促進される。その結果、RuBP の不足はある程度の解消が期待される。その解消によって光合成誘導準備状態が高くなり、初期の誘導反応が加速されやすくなることが予想される。次に、強光条件下では、光合成速度の律速は主に Rubisco にシフトするが、高 $CO_2$ 条件では、Rubisco の律速性が弱まるために、RuBP に対する需要が高くなり、RuBP 再生が追いつかないことが多い[9]。これは、変動しない光強度での観測結果ではあるが、高 $CO_2$ における変動する光強度の条件下での光合成誘導反応過程においても起こる可能性がある。

誘導反応における RuBP 律速を判断する目安の一つは、光強度が上昇してから 1,2 分以内に光合成速度の変化である。著者らの実験観測では、$CO_2$ 濃度が高いほど、初期光合成速度の向上が大きく、RuBP 律速が低下したことが示唆された[5]。しかし、高 $CO_2$ における誘導反応前の誘導準備状態、誘導反応過程における RuBP の量、および RuBP 再生系の活性化速度の変化については、不明なことがまだ多い。とくに生化学的な知見が不足している。RuBP 律速が誘導反応初期の短い時間内で起こるため、生化学的な測定が技術的に困難であるが、今後明らかにしていく必要がある。

高 $CO_2$ での光合成誘導反応における RuBP 量の時間的変化の情報不足とは対照的に、Rubisco 活性化と気孔開度に関する研究は比較的多く見られる。

**Rubisco**：高 $CO_2$ による植物の光合成へのもっとも重要な影響として、Rubisco のカルボキシル化反応（$CO_2$ 固定）の向上と同酵素によるオキシゲナーゼ反応の抑制が考えられる[10]。また、一般的に、高 $CO_2$ 条件に順化した植物では葉の Rubisco 含有量が低下することも重要である。強光条件下ですべての Rubisco の活性化に必要な時間が短いほど、最大光合成速度に達するまでの時間が短くなり、誘導反応速度は速くなることが考えられる。Rubisco の活性化速度が高 $CO_2$ 条件下で変わらなければ、Rubisco 含有量が少ないほど、光合成誘導反応が速くなるはずである。

この仮説を検証するため、ヨーロッパブナ（*Fagus sylvatica* L）とオウシュウトウヒ（*Picea abies*）を使った高 $CO_2$ 実験の結果が報告されている[11]。高 CO2 条件下では光合成誘導反応速度が高くなり、Rubisco の活性化速度はやや低下し

た。しかし、大気 $CO_2$ 条件と比べ、高 $CO_2$ 条件下における Rubisco 含有量は上記のそれぞれの種で約 30%と 50%も低下した。Rubisco 含有量の低下によって、活性化速度がやや低下したにもかかわらず、すべての Rubisco が活性化に要する時間が短くなり、結果的に、光合成誘導反応速度の促進につながったものと考えられる。

一方、高 $CO_2$ 条件下では、Rubisco が触媒するオキシゲナーゼ反応の速度が低下することによって、光呼吸による $CO_2$ の放出が低下する[10]。その結果、見かけの光合成速度が高くなる。高 $CO_2$ 条件下では、見かけ上の光合成速度の上昇によって、誘導反応速度も上昇することが予想される。また、光呼吸の低下は RuBP 再生速度に影響を及ぼす可能性があり、それによって誘導反応速度が変化することも予想される。上記のいずれの点についても、今後の課題である。

**気孔：**光合成誘導反応に伴う気孔開度の増加速度は、$CO_2$ 濃度、水分条件、光強度によって変化する。一般的に、光強度が一定の条件下では、$CO_2$ 濃度が高くなると気孔コンダクタンス（気孔開度の指標）は低下する。このことから、仮に $CO_2$ 濃度の変化によって気孔開放速度の変化がなければ、最大気孔コンダクタンスに到達する時間が短くなり、誘導反応速度が早くなることも予想される。

ヨーロッパブナ（*F. sylvatica* L）とオウシュウトウヒ（*P. abies*）を用いた実験では、高 $CO_2$ 条件下での最大気孔コンダクタンスの低下は誘導反応速度の向上に貢献していると考えられた[11]。一方、高 $CO_2$ 条件下で誘導過程における気孔開度の増加速度が変わる可能性もある。C4 植物（ビッグブルーステム *Andropogon gerardi*）を使った実験では、高 $CO_2$ 条件下で気孔応答が速くなり、変動光強度条件下で水分利用効率を向上させることが報告されている[12]。しかし、稚樹（耐陰性の高い *Acer rubrum, Cornus florida* と耐陰性の低い *Liquidambar styraciflua, Liriodendron tulipifera*）を用いた開放系大気 $CO_2$ 増加実験では、高 $CO_2$ が気孔コンダクタンス変化や光合成誘導反応の炭素獲得量への明確な影響は認められなかった[13]。ただし、この研究では、高 $CO_2$ 条件は光合成誘導状態を高め、サンフレック後の光合成損失を低減し、変動光強度下での光合成量を相対的に向上させる可能性も指摘されている。

**高 $CO_2$ と誘導反応タイムコース：**以上のように、便宜上、高 $CO_2$ に対する光合成誘導反応を 3 つの主なプロセスの応答に分けて議論した。実際には、それぞ

れのプロセスは光合成誘導反応過程に複雑に関係して影響を与えている。光合成誘導反応が物質生産に及ぼす効果を推定するためには、高 $CO_2$ 条件下での誘導反応のタイムコースを考える必要がある。

高 $CO_2$ では最大光合成速度に到達するのに要する誘導反応時間に変化が無くても、誘導反応過程に辿るタイムコース、誘導反応加速のタイミングは変わることがありうる。Leakey らは、このような可能性を指摘している[14]。彼らは、二つの $CO_2$ 濃度条件下で、光エネルギーの総量が同じだが光強度の時間変化がある条件とない条件の 2 種類の光環境（計 4 条件）で熱帯稚樹を栽培した。通常の $CO_2$ 条件と比べ高 $CO_2$ 条件では、最大光合成速度の 50%に達するまでの時間が長くなったが、90%までに要する時間は短くなった。すなわち、この結果は高 $CO_2$ により、光合成誘導反応のタイムコースが変わったことを意味している。その結果、いずれの光条件下でも高 $CO_2$ による光合成量の増加が認められたが、光強度の変化がある条件下では高 $CO_2$ による光合成量の向上が相対的に大きかった[14]。このことから、定常状態のモデルと変動光強度を考慮したモデルの推定結果の違いは、高 $CO_2$ 環境ではさらに大きくなる可能性も考えられる。

## ポプラから見た高 $CO_2$ への光合成誘導反応応答

**高 $CO_2$ による光合成誘導反応速度の向上：**高 $CO_2$ への光合成誘導反応の応答は、誘導反応の 3 つのプロセスがすべて関与しているが、それぞれのプロセスの応答を分けて検討した例が少ない。そこで、著者らは高 $CO_2$ に対する光合成誘導反応を気孔の応答と生化学的な応答に分けて評価した。

著者らが着目したのは 2 種のポプラ、*Populus euramericana*, cv. I-55 と *P. koreana*×*trichocarpa*, cv. Peace であった。以下、それぞれを I-55 とピースと呼ぶことにする。I-55 は普通のポプラで、その気孔は光強度の変化に応じて応答できる。しかし、もう一種のピースは特殊な交雑種で、気孔が開いたままで、光強度の変化に対してほとんど応答しない。従って、ピースでは、誘導反応の制限要因は主に RuBP の再生もしくは Rubisco の活性化となる。それぞれの種について、誘導反応のタイムコースを解析すれば、高 $CO_2$ による気孔開口の役割についてある程度で議論できる。

241　この2種のポプラを現在の大気 $CO_2$ 条件（380 μmol $CO_2$ $mol^{-1}$ air）、そして
242 700 μmol $CO_2$ $mol^{-1}$ air と 1020 μmol $CO_2$ $mol^{-1}$ air の高 $CO_2$ 条件下で栽培し、栽
243 培 $CO_2$ 濃度条件下で光強度を 20 μmol $m^{-2}s^{-1}$ から 800 μmol $m^{-2}s^{-1}$ まで上げ、光
244 合成誘導反応を測定した。
245　その結果、いずれの種においても、高 $CO_2$ 環境下では光合成誘導反応が速くな
246 ることが明らかとなった(15)。それぞれのタイムコースを検討した結果、通常の気
247 孔応答ができる I-55 では、高 $CO_2$ による光合成誘導反応の向上は非常に明瞭で
248 大きかった（図４）。しかし、気孔がほぼ開いたままのピースでは、光強度が上が
249 ってから光合成速度はいずれの $CO_2$ 環境下でもすぐに（5分間程度以内）強光下
250 での最大光合成速度に達した。高 $CO_2$ による光合成誘導反応の向上は少なかった。
251　**高 $CO_2$ の基質効果と順化効果：**植物を異なる $CO_2$ 条件下で栽培し、生育 $CO_2$
252 濃度下で光合成を測定する。高 $CO_2$ 下栽培した植物が高 $CO_2$ 濃度下で測定した
253 光合成誘導反応が速くなることがわかった。しかし、この反応速度の向上は、測
254 定時の高 $CO_2$ による貢献か、それとも長期間の高 $CO_2$ 条件下で栽培したため、
255 葉の構造や生理生化学的特性が変わったことの影響か、または両者とも同時に貢
256 献しているだろうかということは、これまでの研究では詳しく評価されていない。
257　$CO_2$ は植物光合成の原材料、すなわち、光合成反応の基質である。通常の化学
258 反応と同じ、基質が多いと反応速度が高くなる。これは光合成における $CO_2$ の基
259 質効果であるといえる。一方、多くの場合、同じ高 $CO_2$ で測定した光合成速度は、
260 高 $CO_2$ 条件下で生育した植物の方が、低 $CO_2$ の植物より低くなる。このことは、
261 高 $CO_2$ 条件下で生育した植物は、光合成特性に変化が生じて、高 $CO_2$ に対する
262 順化があったと考えられる。順化反応を評価することは、将来の高 $CO_2$ への応答
263 を的確に予測するために必要である。
264　一方、光合成誘導反応に高 $CO_2$ への順化が関係しているかはこれまであまり解
265 析されていない。著者らは、異なる $CO_2$ 環境下で生育した上記のポプラ I-55 を
266 高 $CO_2$ 条件下で光合成誘導反応を測定し、高 $CO_2$ 環境に対して光合成誘導反応
267 の順化を検討した。その結果、強光条件下での最大光合成の 50%に達する誘導反
268 応時間において、80%の短縮は基質効果ではなく順化反応によるものであると示
269 唆されている（未発表データ）。
270

## 高 $CO_2$ への光合成誘導反応の応答と環境要因

光合成誘導反応は、光、温度、水分などの環境によって変化する。例えば、光環境の変化によって、光合成誘導反応の速さやそのタイムコースが大きく変化する。多くの場合、暗い環境で生育した植物は明るい環境に生育する植物に比べて光合成誘導反応が速いことが報告されている[3, 16, 17]。また、光の波長が気孔の開閉や光合成速度に影響を及ぼすことがわかっており、光合成誘導反応にも影響があるはずである。例えば、青色光の多い場合、誘導反応が速くなることが分かっている[18]。高 $CO_2$ 条件と光環境が光合成誘導反応に及ぼす複合的な効果については、ほとんど分かっていない。

誘導反応に対する温度の影響についてはいくつか研究がある。自然条件下では、サンフレックの光強度の上昇に伴い葉温が急速に高くなる。著者らの赤外線カメラ観測では、熱帯林の林床植物はサンフレックが当ってから 2、3 分間のうちに葉温が 8℃も変わることがある。サンフレックに伴う葉温の上昇は光合成を低下させることが報告されている。例えば、セイヨウブナ（*Fagus sylvatica* L.）では、最大光合成速度 50%に必要な時間は、葉温 25℃の条件と比べ 15℃と 35℃条件下では著しく長くなる[19]。しかし、キク（*Chrysanthemum morifolium*）において 20-35℃の温度条件下で光合成誘導反応を比較した結果では、誘導時間にはあまり差がなかった[20]。高 $CO_2$ 環境下では、気孔開度が低下するので、光強度の増加に伴う葉温の上昇も速くなる可能性がある。また、葉温の上昇によって光条件下での暗呼吸速度が高くなり、光合成誘導反応速度の見かけ上の低下が起こるかもしれない。

葉の水分状況は気孔の開閉に大きな影響を及ぼすので、誘導反応にも影響するはずである。しかし、これまでの限られた情報によると、葉の水分状況はシダ植物や熱帯植物（コショウ属）の光合成誘導反応にあまり影響を与えなかったようである[15, 21]。高 $CO_2$ 環境下では、気孔コンダクタンスの低下によって蒸散が減少し、葉に水ストレスがかかりにくくなることが光合成誘導反応に影響を及ぼす可能性も考えられる。

## おわりに

植物の $CO_2$ 応答とその結果は、現在の地球環境を形成してきたし、未来の地球環境の変化にも引き続き大きな影響を与える。未来の地球環境の変化を的確に予測するためには、植物の高 $CO_2$ 応答をさらに詳細に明らかにしていく必要がある。陸上植物は常に変動する環境下で光合成を行う。しかし、これまでに行われた予測研究のほとんどは、定常状態下で得た光合成データに基づいたものである。将来の高 $CO_2$ 環境における予測の不確実性を減らすため、本文で議論した変動する光環境だけではなく、温度、水分、$CO_2$ 濃度などの環境要因の時間変動に対する光合成の応答についてもさらに深く理解する必要がある。

謝辞

東北大学の彦坂幸毅先生から多くの貴重なコメントを頂いた。

本研究は文部省科学研究費新領域研究「植物の高 $CO_2$ 応答」の補助を受けた。

## 参考文献


1) R.L. Chazdon & R.W. Pearcy: Oecologia. 69. 517-523.(1986).

2) C. Tinocoojanguren & R.W. Pearcy: Oecologia. 943. 395-402.(1993).

3) R.W. Pearcy: Annu Rev Plant Phys. 41. 421-453.(1990).

4) Y. Tang & N. Liang: Tree Physiol. 2014. 969-976.(2000).

5) H. Tomimatsu & Y. Tang: Oecologia. 1694. 869-878.(2012).

6) R.W. Pearcy: Functional Plant Ecology, eds Valladares F & Pugnaire FI (CRC Press, London New York), Second Edition Ed.(2007)

7) J. Stegemann, H.C. Timm & M. Kuppers: Trees-Struct Funct. 143. 145-160.(1999).

8) J.R. Seemann, M.U. Kirschbaum, T.D. Sharkey & R.W. Pearcy: Plant Physiol. 88. 148-152.(1988).

9) E.A. Ainsworth & A. Rogers: Plant Cell Environ. 303. 258-270.(2007).

10) A.D.B. Leakey, et al.: Photosynthesis: Plastid Biology, Energy Conversion and Carbon Assimilation, Advances in Photosynthesis and Respiration, eds Eaton-Rye JJ, Tripathy BC, & Sharkey TD (Springer Science+Business Media B.V.), Vol 34, pp 733-768.(2012)

11) M. Košvancová, et al.: Plant Sci. 1772. 123-130.(2009).

12) A.K. Knapp, J.T. Fahnestock & C.E. Owensby: Plant Cell Environ. 172. 189-195.(1994).

13) E. Naumburg & D.S. Ellsworth: Oecologia. 1222. 163-174.(2000).

14) A.D.B. Leakey, M.C. Press, J.D. Scholes & J.R. Watling: Plant Cell Environ. 2512. 1701-1714.(2002).

15) B.S. Gildner & D.W. Larson: Oecologia. 893. 390-396.(1992).

16) R.L. Chazdon: Adv Ecol Res. 18. 1-63.(1988).

17) D.A. Way & R.W. Pearcy: Tree Physiol. 329. 1066-1081.(2012).

18) M. Kosvancova-Zitova, et al.: Photosynthetica. 473. 388-398.(2009).

19) M. Kuppers & H. Schneider: Trees-Struct Funct. 73. 160-168.(1993).

20) I. Ozturk, C.-O. Ottosen & C. Ritz: Acta Physiol Plant. (2012).

21) C. Tinocoojanguren & R.W. Pearcy: Oecologia. 943. 388-394.(1993).

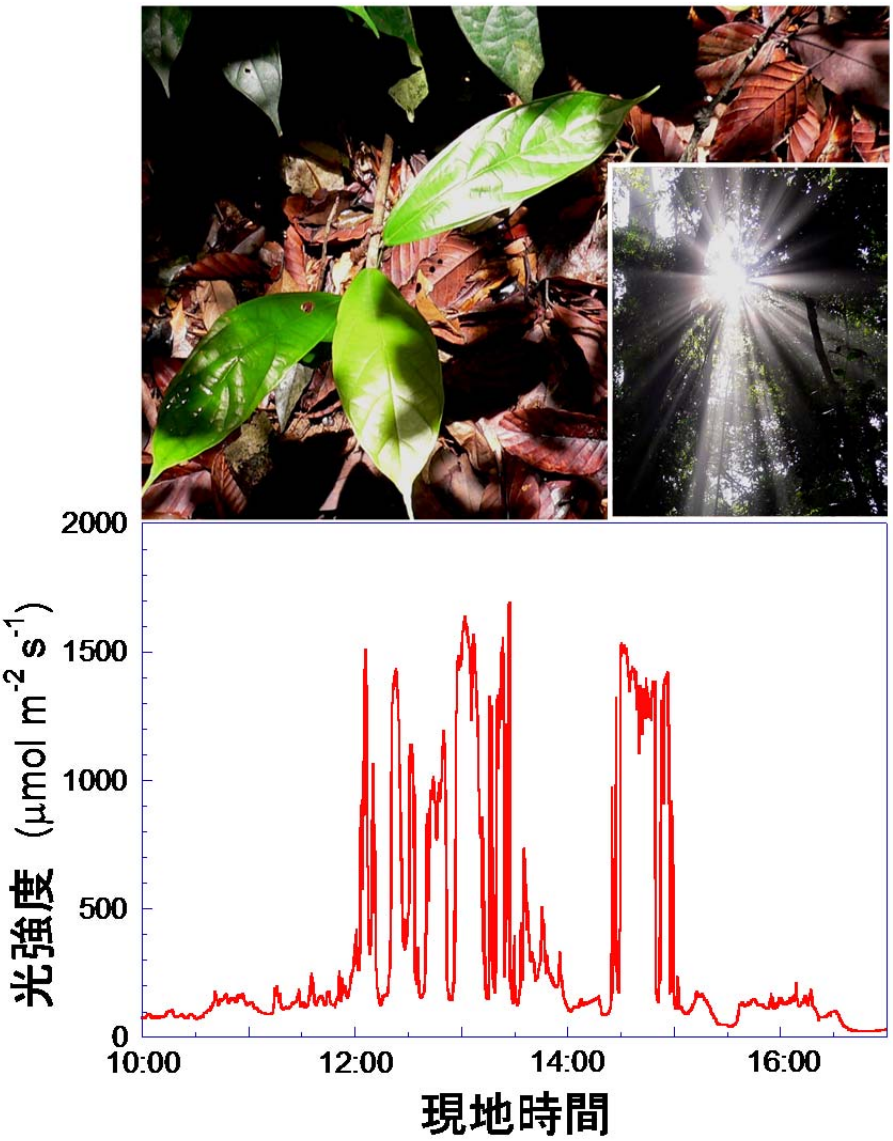


図１　上：マレーシア熱帯林林内の地表面と林床植物に当たるサンフレック、及び林冠を通過する太陽の直達光（写真：冨松）。下：同熱帯林林内の光強度の時間変化。地上約 50cm の位置に光センサーを水平に設置し、約２秒間隔で光強度を記録した。1 μmol $m^{-2}$ $s^{-1}$ は 1 $m^2$ あたり毎秒 1 モル光量子を意味する。普通の事務室における照明は 10-30 μmol $m^{-2}$ $s^{-1}$ 程度の光強度とになる。

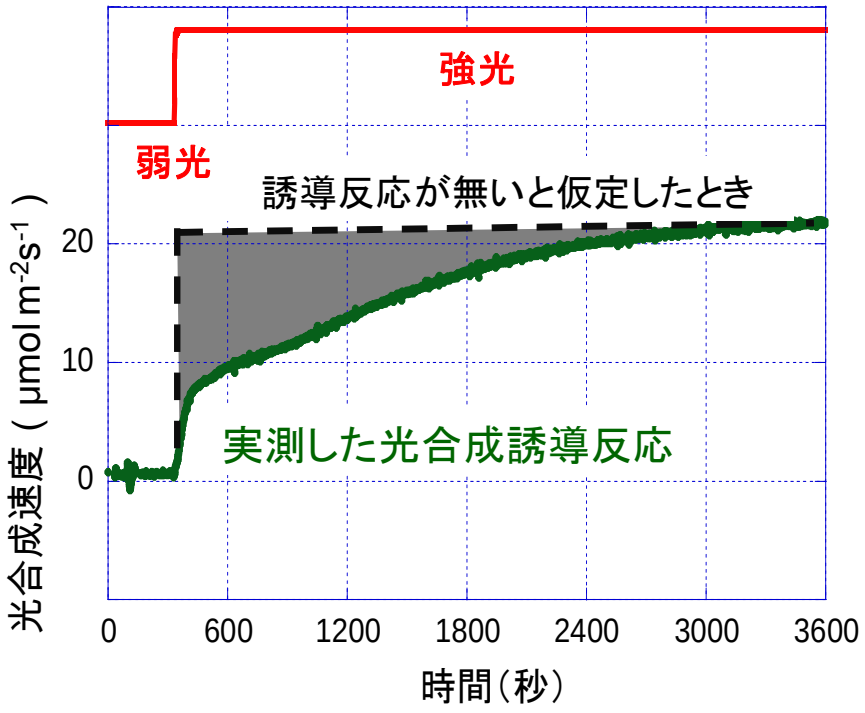


図 2：光合成誘導反応の模式図：光強度を弱光（20 μmol $m^{-2}s^{-1}$）から強光（800 μmol $m^{-2}s^{-1}$）に変化させた場合のポプラ（*Populus euramericana*, cv. I-55）の光合成速度の変化過程を示している。光強度と実線の光合成速度はいずれも実測データであり、破線は光合成速度が光強度の変化に対して、誘導反応がなく即応答する場合と仮想した光合成変化である。灰色の部分の面積は、誘導反応がないと仮定した場合に比べ、実測した光合成誘導反応によって「損失」した積算光合成量を表す。

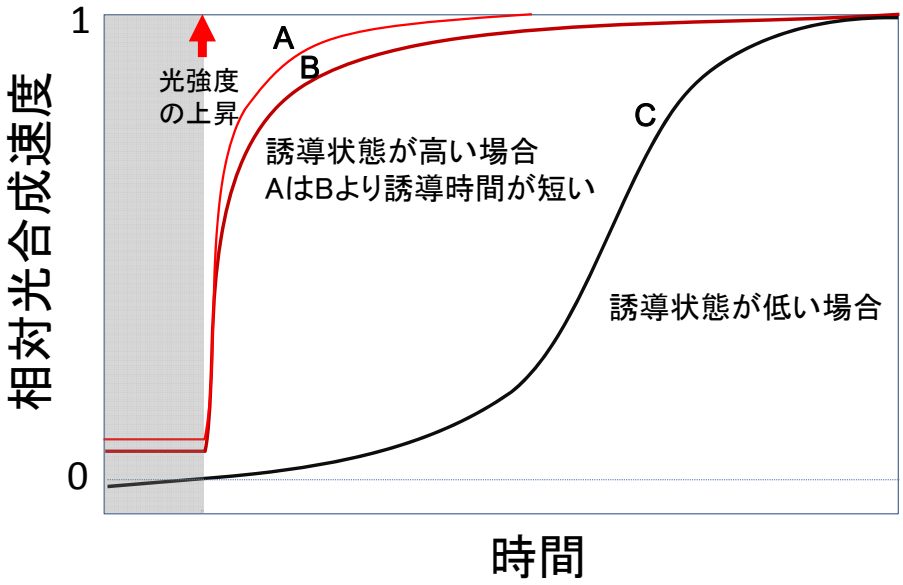


図 3.　強光照射前の異なる誘導状態と光合成誘導反応過程の模式図：A と B は、光強度が上昇する以前から誘導状態が高い場合（例えば、長時間の弱光または断続的な強光）の光合成誘導反応過程、C は誘導状態が低い場合（例えば強光を照射前に葉が暗黒条件または短期間の弱光条件）の光合成誘導反応過程を示す。また、葉の誘導状態は誘導反応の進行に伴い高くなる。

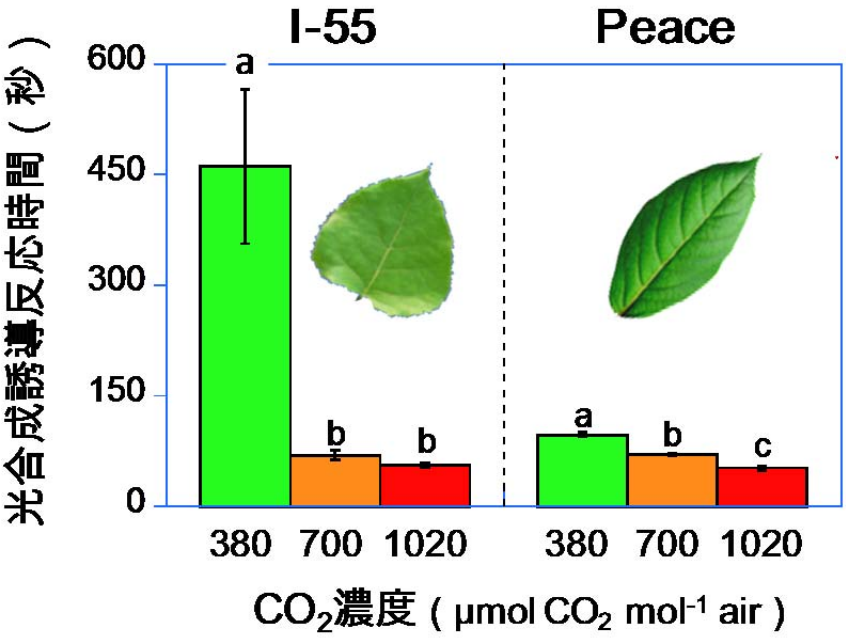


図 4.　最大光合成速度の 50%に達するまでに要する光合成誘導反応時間：光強度を弱光（20 μmol $m^{-2}$ $s^{-1}$）から強光（800μmol $m^{-2}$ $s^{-1}$）に変化させて誘導反応を解析した結果。右図：*Populus euramericana* (I-55)、左図：*P. koreana* × *trichocarpa*（Peace）を示す。異なる英字は生育 $CO_2$ 濃度の間で誘導反応時間に統計的な有意差があることを示す。