

令和 2 年 6 月 1 日現在

機関番号：82105

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2017～2019

課題番号：17K19301

研究課題名（和文）春の光阻害は常緑針葉樹の生存を決める要因となる

研究課題名（英文）Springtime photoinhibition constrains regeneration of evergreen coniferous trees

研究代表者

北尾 光俊（Kitao, Mitsutoshi）

国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等

研究者番号：60353661

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,900,000円

研究成果の概要（和文）：本研究は、常緑針葉樹であるトドマツを対象として、遺伝子発現の網羅的解析と代謝反応の包括的解析を行うことで開葉直前に光阻害感受性が增大する原因を生理生化学的側面から特定し、春季の光阻害が樹木の生存へ与える影響を解明することを目的とした。クロロフィル蛍光反応測定によって、トドマツ苗木の開葉直前に光阻害感受性が上昇することが明らかとなった。また、遺伝子発現解析とメタボローム解析によって、針葉内のデンプンの分解にともなう糖濃度の上昇が春の光阻害の原因として示唆された。針葉内のデンプンを糖へ変換することは新しい葉の開葉と展開に不可欠であるが、同時に開葉直前の光阻害の危険性を増大させると考えられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

遅霜の害として知られる常緑針葉樹の晩霜害は、新葉の開葉直前に感受性が高く、既存の葉が障害を受けることを特徴とする。晩霜害は晴天日の早朝に放射冷却によって生じることから、低温の影響だけでなく、強光による光阻害の関与が疑われてきた。クロロフィル蛍光測定により、開葉の直前に既存の葉の光阻害感受性が一時的に上昇することが明らかとなった。また、開葉直前のデンプン分解による糖濃度の一時的な上昇が、光合成のダウンレギュレーションを引き起こし、光阻害感受性を増加させることが示唆された。これらの研究成果は地球温暖化による開葉の早期化が、常緑針葉樹の晩霜害へ与える影響を予測する際の科学的知見となる。

研究成果の概要（英文）：We investigated the underlying mechanism of springtime photoinhibition in evergreen conifer species, by conducting chlorophyll fluorescence measurements, RNA-sequence data and metabolomic analyses in seedlings of Sakhalin fir (*Abies sachalinensis*) around budbreak. We observed springtime photoinhibition just before budbreak, indicated by a temporal decrease in the maximum photochemical efficiency of photosystem II (Fv/Fm). Based on RNA-sequence data analysis, genes related to starch breakdown and sugar export, and oxidative stress were induced. Metabolic analysis suggests an imbalance in C/N relationship (excessive carbon to nitrogen) based on increases in 2-oxoglutaric acid and 3-phosphoglyceric acid in the photoinhibited leaves. Increased sugar concentration, which is needed for breaking bud dormancy and new leaf development, might induce photoinhibition via photosynthetic down-regulation.

研究分野：樹木生理

キーワード：光阻害 常緑針葉樹 開葉

1. 研究開始当初の背景

春の特異的な光阻害はこれまで存在が知られていなかったが、先行研究により、アカエゾマツの既存の葉では、環境要因にかかわらず、開葉前に一時的に光阻害感受性が大きく増加することが明らかとなった。この発見は、北海道において報告された晩霜害によるアカエゾマツ既存の葉の枯死、また、冬皆伐によって直射日光にさらされたトドマツ前生稚樹の春季の葉の赤変・枯死を説明するものであるが、春季の光阻害が生じるメカニズムについては全く解明されていないのが現状である。

2. 研究の目的

本研究は、常緑針葉樹であるトドマツを対象として、遺伝子発現の網羅的解析と代謝反応の包括的解析を行うことで開葉直前に光阻害感受性が增大する原因を生理生化学的側面から特定し、春季の光阻害が樹木の生存へ与える影響を解明することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 春の光阻害の影響評価

異なる光環境で生育したトドマツポット苗木を対象として開葉期の光阻害を調べた。光環境は「全天」(相対照度 100%) および「庇陰」(相対照度: 約 10%) とした。クロロフィル蛍光反応測定によって得られる光化学系の最大光化学効率 (F_v/F_m) について春季の変化を継続的に測定し、 F_v/F_m の低下を光阻害の指標とした。測定はクロロフィル蛍光反応装置 (Mini-PAM, Walz, Germany) を用いて行った。測定前日にトドマツポット苗木を実験室内に移動し、一晩の暗順化を行った。トドマツ苗木は 5L ポットに移植し、全天および庇陰処理下で生育させたものを用いた。光阻害の測定にはそれぞれの光環境下で展開、成熟した 1 年生シュートを用いた。庇陰処理下で生育したトドマツポット苗木の一部は開葉前の 4 月 5 日に全天環境に移して(「庇陰から全天」)光阻害測定を行った。

また、7 月の時点で、「全天」、「庇陰」、「庇陰から全天」環境にある苗木を対象として、光化学系の電子伝達量子収量 (Φ_{PSII}) の測定を行った (PAM-2000, Walz, Germany)。測定条件は、光強度 $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で、葉温は約 25、光照射 20 分後の定常状態での測定とした。【新しく展開したシュート(枝+針葉)の乾重】/【既存の針葉の乾重】を成長量の指標として、光環境の影響を調べた。

(2) 遺伝子発現解析および代謝系解析

全天環境で生育したトドマツ苗木を対象として、新葉の開葉前後に光阻害の測定と遺伝子発現解析、全代謝物質の一斉測定(メタボローム解析)を行った。遺伝子発現解析は、クロロフィル蛍光反応測定のために実験室内移動し、一晩暗順化を行った苗木の 1 年生シュートから針葉を採取し、RNA を抽出した後、次世代シーケンサー (NovaSeq 6000, Illumina, CA, USA) を用いて遺伝子の発現量を測定した。同様に、開葉前後に採取した針葉を対象に、キャピラリー電気泳動-飛行時間型質量分析計 (Agilent CE-TOFMS system, Agilent Technologies 社) を用いたメタボローム解析を行った。

4. 研究成果

(1) 異なる光環境で生育したトドマツ苗木を対象として開葉期の光阻害を調べた。光化学系の最大光化学効率 (F_v/F_m) の低下を光阻害の指標とした。庇陰環境から全天環境に移すことで、全体的に顕著な F_v/F_m の低下が生じており、光阻害を受けたことが示唆された(図 1)。また、開葉直前の 4 月 23 日に、「全天」、「庇陰から全天」の処理では、 F_v/F_m の一時的な低下として示される春の光阻害を観察した(図 1)。

(2) 7 月の時点で (DOY 約 180 日) 庇陰環境から全天環境に移した個体では、葉面積当たりの乾燥重量 (LMA) の増加が見られ、葉の形態的に明環境への順化が生じていた(図 2)。一方で、光合成活性の指標となる光化学系の電子伝達効率 (Φ_{PSII}) は全天、庇陰環境で生育する個体と比較して低く、庇陰環境から全天環境に移したことで生じた光阻害からの回復は不十分であり、新葉の成長 (Current shoot/old leaves, 図 2) にも負の影響があることが明らかとなった。

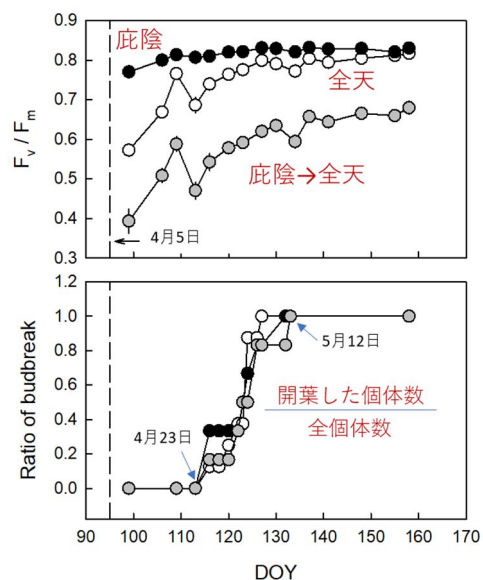


図 1. 光化学系の最大光化学効率 (F_v/F_m) と開葉率 (開葉した個体数 / 全個体数) の季節変化。DOY: 1 月 1 日からの連続日数。

(3) 春の光阻害は、常緑針葉樹の既存の葉が新葉を展開する際に、光合成器官であると同時に光合成産物(デンプン)の貯蔵器官としても働くことで生じる生理的な変化に起因するものと考えられる。新葉の展開には、光と糖がシグナルとして必要であることが知られている。

全天環境で生育した苗木を対象として、光阻害が生じる前後の遺伝子発現解析を行った結果、春の光阻害が生じるタイミングでデンプンの分解と糖の細胞外への移送に関連する遺伝子の発現が誘導されていることが示唆された。また、メタボローム解析からは、炭素/窒素の代謝バランスにおいて、炭素が過剰になる際に増加する α -ケトグルタル酸の増加が見られた。これらの結果から、デンプンから糖への変換が生じていることが示唆された。葉緑体内の糖濃度が一時的に増加することで光合成のダウンレギュレーションが生じ、使い切れない光エネルギーが増加することで春の光阻害が誘発されていると考えられる。

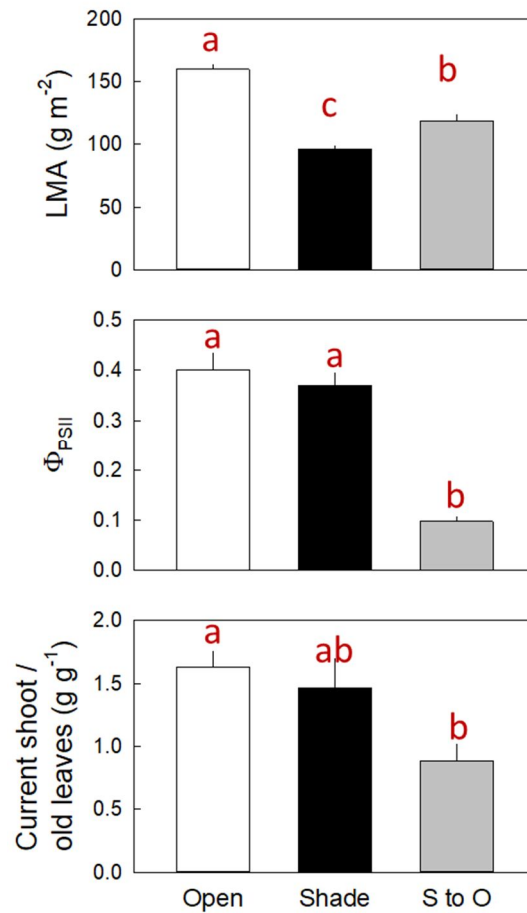


図2 . 異なる光環境で生育するトドマツ苗木の葉面積当たりの乾重 (LMA, leaf mass per area) 光化学系の電子伝達効率 (FPSII) 針葉の成長率 (新しいシュートの乾重 / 古い葉の乾重). Open: 全天、Shade: 庇陰、S to O: 庇陰から全天 .

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Kitao Mitsutoshi, Kitaoka Satoshi, Harayama Hisanori, Agathokleous Evgenios, Han Qingmin, Uemura Akira, Furuya Naoyuki, Ishibashi Satoshi	4. 巻 138
2. 論文標題 Sustained growth suppression in forest-floor seedlings of Sakhalin fir associated with previous-year springtime photoinhibition after a winter cutting of canopy trees	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 European Journal of Forest Research	6. 最初と最後の頁 143 ~ 150
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1007/s10342-018-1159-3	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kitao Mitsutoshi, Harayama Hisanori, Han Qingmin, Agathokleous Evgenios, Uemura Akira, Furuya Naoyuki, Ishibashi Satoshi	4. 巻 8
2. 論文標題 Springtime photoinhibition constrains regeneration of forest floor seedlings of Abies sachalinensis after a removal of canopy trees during winter	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 6310
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-018-24711-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Kitao Mitsutoshi, Tobita Hiroyuki, Kitaoka Satoshi, Harayama Hisanori, Yazaki Kenichi, Komatsu Masabumi, Agathokleous Evgenios, Koike Takayoshi	4. 巻 7
2. 論文標題 Light Energy Partitioning under Various Environmental Stresses Combined with Elevated CO2 in Three Deciduous Broadleaf Tree Species in Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Climate	6. 最初と最後の頁 79 ~ 79
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.3390/cli7060079	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 0件/うち国際学会 1件）

1. 発表者名 KITAO Mitsutoshi, TOBITA Hiroyuki, YAZAKI Kenichi, KITAOKA Satoshi, AGATHOKLEOUS Evgenios, KOIKE Takayoshi
2. 発表標題 Plants rigidly regulate excessive energy production under various environmental stresses
3. 学会等名 IUFRO Tokyo 2017, Actions for sustainable forest ecosystems under air pollution and climate change (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 KITAO Mitsutoshi、HARAYAMA Hisanori、HAN Qingmin、AGATHOKLEOUS Evgenios、UEMURA Akira、FURUYA Naoyuki、ISHIBASHI Satoshi
2. 発表標題 The role of springtime photoinhibition in the regeneration of <i>Abies sachalinensis</i> at the forest floor after removing canopy trees
3. 学会等名 日本生態学会第65回全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 北尾光俊、原山尚徳、韓慶民、AGATHOKLEOUS Evgenios、上村章、古家直行、石橋聡
2. 発表標題 冬季伐採にともなう春季の光阻害がトドマツ前生稚樹の成長に及ぼす影響
3. 学会等名 第129回日本森林学会大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----