

平成 30 年 6 月 11 日現在

機関番号：11501

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2015～2017

課題番号：15K14746

研究課題名(和文)根を含む樹木の光合成・呼吸の正確な多個体実測によるシステミック生理学分野の開拓

研究課題名(英文)Systemic regulation of whole-plant metabolic scaling including roots

研究代表者

森 茂太(MORI, Shigeta)

山形大学・農学部・教授

研究者番号：60353885

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：樹木の個体生理学は葉の生理学と生態系をつなぐ重要な研究分野であるが研究は少ない。そこで、本課題では、根を含む個体呼吸と個体光合成(光飽和時のポテンシャル)を多数の個体で測定する装置を作成した。また、個体の蒸散量と器官別の個体呼吸を評価した。個体光合成/呼吸(根を含む)は個体の置かれた光環境に大きく左右されず、光合成が低くなれば呼吸も低下することで一定傾向を示した。また、優勢個体は水利用効率が高く、被陰個体の水利用は低かった。広い個体サイズスケールで個体機能を見た場合、系統間差は小さく、資源獲得を巡る強い競争関係は希薄な傾向にあった。これは、種多様性の維持機構の一つかもしれない。

研究成果の概要(英文)：Whole-plant physiology is one of the most applicable research fields for linking from leaves to ecosystems, providing us the mechanistic insight into evaluating the effects by global environmental changes. However, whole-plant physiological ecology including roots has been very limited. In the present study, we evaluated the individual respiration, photosynthesis, and water use using yang trees growing under various light environments in forest ecosystems with custom made chambers.

Although many studies have generally pointed that the shading causes a carbon deficit at an individual level as results of competition over light acquisition, the ratio in potential of photosynthesis (under saturated light) to respiration at individual levels did not show a clear difference among shaded and dominant individuals. Actually, we did not find declining trees by shading in the study sites. Additionally, we observed the lower water use efficiency in the smaller sized trees.

研究分野：森林圏科学

キーワード：whole-plant pysiology metabolic scaling phtosynthesis respiration

## 1. 研究開始当初の背景

森林をマクロに見るギャップダイナミクスは森林生態学の主要分野の一つである。また、ミクロの樹木生理学も次世代ゲノム分析を背景に発展してきた。しかし、ミクロとマクロの中間にあり、両者を統合する樹木個体生理学はほぼ空白である。これは根を含む大型樹木の個体生理測定が困難なためである。

複数ゲノム制御の出口であり、進化学的に重要性の高い個体を単位とした個体全体の(システミック: systemic)制御(地上/地下部の機能比など)の重要性は認識されているが、大半の研究はモデル生物が対象で、変異性や可塑性の高い野生種である樹木は殆ど対象となっていない。

多様性の高い森林生態系には不均一環境が常に存在し、野生種の樹木の個体生理は幅広く柔軟に変化する。このことから、多様性維持メカニズムの解明には不均一環境での野生種の個体生理研究が不可欠とされている(Levin「持続不可能性」1999, Chave et al. Ecol. Let.2013)。

## 2. 研究の目的

マクロに見た森林生態系には、常に不均一環境が存在し、ここに個体成長、枯死のダイナミクスが生じる。こうしたダイナミクスの基盤となる根を含む樹木全体の個体生理機能(光合成・呼吸)の大半は1枚の葉などのミクロな情報からの推定であり、ミクロとマクロの間の統合理解の間には依然として高い壁がある。理由は、ミクロとマクロの中間にある(変異性や可塑性の高い)樹木個体の効率的で正確な実測によるシステミックな(全身的な)生理学データや研究がないためである。

そこで我々は、従来困難とされる樹木個体光合成測定装置を作成して多様な不均一環境にある多数個体を実測し、さらに根を含む個体全体の器官別呼吸も S.Mori et al. (PNAS, 2010)の方法で実測し、個体機能量(光合成・呼吸・吸水速度)を評価、検討することで樹木個体全体の制御メカニズムを解明することを目的とした。

## 3. 研究の方法

### (1) 個体光合成のポテンシャル

方法: 稚樹個体をプラスチック製の袋で完全に覆い密閉する個体チャンバーを作成して、温度制御を伴わない短時間閉鎖による個体光合成ポテンシャルの迅速測定装置を作成した。LED ランプで個体全体に光を照射してほぼ個体全体の葉がおおむね光飽和した状態にすることで個体光合成最大値  $A_{max}$  を評価できるようにした。短時間密閉する間に内部の空気を小型ファンで十分に攪拌して内部の  $CO_2$  濃度が均一に直線的に上昇するようにした。また、事前の装置テストでは短時間の密閉測定を行うことで内部の温度上昇は無視できるほど小さかった。

この装置をもちいて、稚樹の林内不均一な光環境に応じた樹木個体光合成特性を評価した。

材料: 相対光環境約 3% ~ 40% の幅広い不均一な光環境に生育する 1 年生 ~ 2 年生のオニグルミ 41 個体を材料に用いた。

### (2) 個体呼吸

方法: 光合成測定にもちいた上記オニグルミ 41 個体を掘り出し、根、枝、幹、葉の呼吸を自作の呼吸測定装置(Mori et al. 2010)で器官別に評価し、個体全体の非同化部/同化部の重量、光合成/呼吸バランス、地上/地下呼吸比などの特性を検討した。

材料: (1) で用いたオニグルミ個体 41 個体、ブナ稚樹 55 個体、スギ稚樹 25 個体(これらは(3)の実験の個体吸水速度も評価した。)以上、合計 121 個体を用了。

### (3) 個体吸水速度特性

方法: スペイン、レリダ大学の J.P. Ferrio 博士の支援により、スギ稚樹の個体の吸水速度を評価した。評価に際して幹の下部に穴をあけて注入した重水を、葉の蒸散水を採取する「Deuterium dilution method」ことで個体の水利速度を評価した。

吸水速度を評価したのち、これらの個体を掘だし、葉、幹、根に分けて各器官全体の呼吸を測定した。これら吸水速度、各器官呼吸、各器官重量の間の関係を主成分分析により解析した。

材料: 同時に植栽した樹高 0.75m ~ 2.81m のスギ個体 25 個体を用了。これらの樹木個体は密植されているため、個体間の競争はつよく、優勢個体と被陰個体で大きな環境間成長差があった。

## 4. 研究成果

### (1) 個体光合成のポテンシャルと個体呼吸

樹木個体全体の呼吸と光合成の測定装置の開発と検証を行った。本計画では、多数の樹木を測定・比較する必要がある。このため、光合成速度は対象の樹木個体の光合成が光飽和した際の最高値  $A_{max}$  ( $\mu\text{molCO}_2/\text{sec}$ ) を個体光合成のポテンシャルとして用いた。

山形大学農学部構内の当年生 ~ 1 年生の稚樹、合計 41 個体を材料にもちいた。材料としたそれぞれの稚樹の置かれた林外に対する相対的な個体の置かれた光環境を光量子センサーで個体毎に評価したところ 2.9 ~ 42% の範囲にあった。この光環境に応じた個体全体の呼吸  $R$  と個体  $A_{max}$  を検討した。

$A_{max}/R$  の値は個体の置かれた環境に関係なくほぼ一定の値を示す傾向があり、暗い環境に置かれた個体が呼吸超過で枯死する兆候は見られず、それぞれの環境で個体の炭素収支は枯死しないように個体レベルで調整されていると考えられた。このように光合成が被陰されることで低下した場合は、個体呼吸も低下することで個体全体の炭素収支は調

整されていると考えられた。

#### (2)実生期に特異的な個体呼吸特性

当年～1年生のブナの実生では、器官別の呼吸を器官別重量、表面積から評価した。その結果、葉、根、幹の各器官の中で根だけが重量、表面積当たりの双方の呼吸速度を低下させていた。

また、成長開始から2年目の終わりには個体表面積の約82%、個体重量の74%を根系が占めていた。このように、ブナ成長初期の2年間で根の表面積、重量ともに劇的な成長を遂げた。しかし、このような劇的な成長にもかかわらず表面積当たりの根呼吸をこの2年間で1/17まで急激に低下させており、地上部に比べてコストを大きく節約していた。

こうしたコストのかからない急速な根の成長は、成長初期2年間の限定された時期に特異的な現象であることが、我々が過去に測定した発芽直後の芽ばえ～成木までのブナ個体249個体の地上部/地下部の重量配分データから明らかとなった。

この実生に特異的な根の急激な成長は、乾燥ストレスに弱く、水利用効率の低い実生個体の適応現象であろう。発芽後2年で根の重量割合は最大となり、その後、個体の根の割合は成木になるにつれ徐々に低下するとともに乾燥耐性も高まるのであろう。このように、個体サイズに応じて個体全体の地上部と地下部を対比した呼吸特性は大きく変動する。

個体全体の呼吸などの特性は、個体サイズなどの要因に大きく左右されるのだろう。

#### (3)個体吸水特性と個体サイズ

個体サイズの増加に応じて、樹木個体の水利用は低下した。これは、葉の重量当たりの蒸散速度が個体サイズとともに減少することを示していた。このように、優勢な大型個体ほど水利用効率を高めていることが明らかとなった。

本結果はスギを材料としたものであるが、広葉樹など多くの樹木に共通した現象であろう。

#### (4)まとめ

広い個体サイズスケールで個体機能を見た場合、系統間差は小さく、炭素や水などの資源獲得を巡る個体間の競争関係は希薄な傾向にあった。これは、種間の個体生理機能の差が小さいことを示すものだろう。さらに、このような「種間差の小さい傾向にある個体生理機能(水・炭素資源獲得能)」は、種多様性の維持機構の一つなのかもしれない。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計7件)

1) Shin-Taro Saiki, Atushi Ishida, Kenichi Yoshimura, Kenichi Yazaki. (2017) Physiological mechanisms of drought-induced tree die-off in relation to carbon, hydraulic and respiratory stress in a drought-tolerant woody plant. Scientific Reports No. 2995 doi:10.1038/s41598-017-03162-5 (査読有)

2) Haruhiko Taneda, Dhan Raj Kanel, Atushi Ishida, Hiroshi Ikeda. (2016) Ititudinal changes in leaf hydraulic conductance across five Rhododendron species in eastern Nepal. Tree Physiology 36(10): 1272-1282. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw058> (査読有)

3) Hisanori Harayama, Atushi Ishida, Jin Yoshimura. (2016) Overwintering evergreen oaks revers typical relationships between leaf traits in a species spectrum. Royal Society Open Science 3: No. 160276. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160276> (査読有)

4) Kenichi Yoshimura, Shin-Taro Saiki, Kenichi Yazaki, Mayumi Y. Ogasa, Makoto Shirai, Takashi Nakano, Jin Yoshimura, Atushi Ishida. (2016) The dynamics of carbon stored in xylem sapwood to drought-induced hydraulic stress in mature trees. Scientific Reports 6: No. 24513. DOI:10.1038/SREP24513 (査読有)

5) Daniel S. Falster, Remko A. Duursma, Masae I. Ishihara, Diego R. Barneche, Shigeta Mori et al. (2015) A Biomass and Allometry database for woody plants. A Biomass and Allometry database for woody plants. Ecology 96: 1445. <http://dx.doi.org/10.1890/14-1889.1> (査読有)

6) Sayaka Okimura, Keiko Yamaji, Gaku Hitsuma, Shigeta Mori. (2015) Catechin production in roots of *Thujaopsis dolabrata* var. *hondai* in soils on Mt. Hayachine with high Ni concentrations. Plant root 9 :70-78. <http://doi.org/10.3117/plantroot.9.70> (査読有)

7) Satoshi Kakishima, Satoru Morita, Katsuhiko Yoshida, Atsushi Ishida, Saki, Hayashi, Takahiro Asami, Hiromu Ito, Donald G. Miller III, Takashi Uehara, Shigeta Mori, Eisuke Hasegawa, Kenji Matsuura, Eiiti Kasuya and Jin

Yoshimura (2015) The contribution of seed dispersers to tree species diversity in tropical rainforests. Royal Society open science 2:150330. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.150330> Royal (査読有)

〔学会発表〕(計 28 件)

1) Citra Gilang QURANI, Shigeta Mori, Kenichi Yoshimura. Whole-plant respiration of *Fagus crenata* seedlings in open and shaded sites. 第 65 回日本生態学会. 2018 年 3 月 14 日~18 日. 札幌コンベンションセンター (札幌市).

2) 黒澤陽子, 森茂太, 吉村謙一. コストを抑制した根系表面積の急速拡大 -ブナ実生個体の器官別呼吸-. 第 65 回日本生態学会. 2018 年 3 月 14 日~18 日. 札幌コンベンションセンター (札幌市).

3) 森茂太, 王莫非, 相澤拓, 芳賀由晃, CITRA, QURANI GILANG, 黒澤陽子, 吉村謙一, 山路恵子, 石田厚. 個体呼吸スケールの収斂な生じるか -樹木、草本タケ、沈水植物、藻類、菌類-. 第 65 回日本生態学会. 2018 年 3 月 14 日~18 日. 札幌コンベンションセンター (札幌市).

4) 王莫非, 森茂太, 芳士戸啓, 相澤拓, 黒澤陽子, 齊磊, 吉村謙一, 山路恵子, 春間俊克. 樹木と草本で収斂する個体呼吸スケール. 第 65 回日本生態学会. 2018 年 3 月 14 日~18 日. 札幌コンベンションセンター (札幌市).

5) 土山紘平, 山路恵子, 石田厚, 森茂太, 春間俊克, 中本幸弘. 鉦山跡地に自生する陰生植物アオキ(*Aucuba japonica* Thunb.)の重金属耐性と内生菌の関与. 第 65 回日本生態学会. 2018 年 3 月 14 日~18 日. 札幌コンベンションセンター (札幌市).

6) 黒澤陽子, 森茂太. 生まれたばかりのブナ実生は根量と葉質を高める方向に成長する. 第 64 回日本生態学会. 2017 年 03 月 14 日~2017 年 03 月 18 日. 早稲田大学(東京都、新宿区).

7) 森茂太, 芳士戸啓, 王莫非, 相澤拓, 芳賀由晃, Gilang Citra, 黒澤陽子, 小山耕平, 山路恵子, 石田厚, Juan Pedro Ferrio. (2017)陸上植物個体の地上/根系呼吸比はサイズでおおむね決まる -系統と環境を超えた傾向-. 第 64 回日本生態学会. 2017 年 03 月 14 日~2017 年 03 月 18 日. 早稲田大学(東京都、新宿区).

8) Mofei Wang, Hiromu Hoshito, Taku Aizawa, Yoshiaki Haga, Shigeta Mori. Convergence

of shoot respiratory scaling among bamboo and trees. 第 64 回日本生態学会. 2017 年 03 月 14 日~2017 年 03 月 18 日. 早稲田大学(東京都、新宿区).

9) 芳賀由晃, 森茂太. (2017) 吸水で始まる種子~実生の個体呼吸の急速な変化. 第 64 回日本生態学会. 2017 年 03 月 14 日~2017 年 03 月 18 日. 早稲田大学(東京都、新宿区).

10) 相澤拓, 芳士戸啓, 王莫非, 森茂太. 相澤拓, 芳士戸啓, 王莫非, 森茂太. 「系統と環境」どちらが個体機能を決めるのか? 個体呼吸スケールによる比較. 第 64 回日本生態学会. 2017 年 03 月 14 日~2017 年 03 月 18 日. 早稲田大学(東京都、新宿区).

11) Citra Giang Q., Shigeta Mori. (2016) How does shading affect the energy use allocation? 日本生態学会東北地区会大会. 2016 年 10 月 29 日~2016 年 10 月 30 日. ZAOセンタープラザ(山形市、蔵王温泉).

12) 黒澤陽子, 森茂太. (2016) ブナは根、葉のどちらから成長するか;ライゾトロンによる観察. 日本生態学会東北地区会大会. 2016 年 10 月 29 日~2016 年 10 月 30 日. ZAOセンタープラザ(山形市、蔵王温泉).

13) 芳賀由晃, 森茂太. (2016) 種子から芽生えに生じる急激な代謝変動. 日本生態学会東北地区会大会. 2016 年 10 月 29 日~2016 年 10 月 30 日. ZAOセンタープラザ(山形市、蔵王温泉).

14) 相澤拓, 芳士戸啓, 王莫非, 森茂太. (2016) 「系統、環境」どちらが生物機能を決めるか? -菌類・陸上植物・沈水植物の呼吸-. 日本生態学会東北地区会大会. 2016 年 10 月 29 日~2016 年 10 月 30 日. ZAOセンタープラザ(山形市、蔵王温泉).

15) 沖村沙耶佳, 山路恵子, 森茂太. 早池峰山・蛇紋岩地帯のヒバ実生における内生菌の関与した Ni 耐性メカニズム. 第 63 回日本生態学会. 2016 年 03 月 20 日~2016 年 03 月 24 日. 仙台市国際センター.

16) 芳士戸啓, 王莫非, 相澤拓, フェリオ ジュアンペドロ, 森茂太. 地上、地下部呼吸バランスから見た陸上植物の生き方. 第 63 回日本生態学会. 2016 年 03 月 20 日~2016 年 03 月 24 日. 仙台市国際センター.

17) 相澤拓, 芳士戸啓, 王莫非, 森茂太. 重力が左右する生物個体呼吸スケール. 第 63 回日本生態学会. 2016 年 03 月 20 日~2016 年 03 月 24 日. 仙台市国際センター.

18) 王莫非, 芳士戸啓, 相澤拓, 森茂太. タケノコと樹木の呼吸スケーリングは何故似ているか? 第 63 回日本生態学会. 2016 年 03 月 20 日~2016 年 03 月 24 日 仙台市国際センター.

19) 芳賀由晃, 森茂太. 種子から実生の呼吸スケーリング. 第 63 回日本生態学会. 2016 年 03 月 20 日~2016 年 03 月 24 日 仙台市国際センター.

20) 森茂太, 王莫非, 芳士戸啓, 相澤拓, 芳賀由晃. 網羅的に見る陸上生態系の呼吸スケーリング - 菌類、草本、木本の共通点と相違点-. 第 63 回日本生態学会 63 大会. 2016 年 03 月 20 日~2016 年 03 月 24 日 仙台市国際センター.

21) 相澤拓・王莫非・芳士戸啓・森茂太. 維管束植物個体と菌類子実体の呼吸スケーリングと重力影響. 東北植物学会発表. 2015 年 12 月 19 日~2015 年 12 月 20 日. 福島大学.

22) 森茂太, 王莫非, 芳士戸啓, 相澤拓, 星野友紀, 上村千穂, 川上珠恵, 橋本阿佐美, 吉田拓也, 山路恵子. 網羅的な陸上植物個体の地上部と根系の呼吸分配バランスの法則性. 東北植物学会. 2015 年 12 月 19 日~2015 年 12 月 20 日. 福島大学.

23) Juan Pedro Ferrio, Taku Aizawa, Hiromu Hoshido, Mofei Wang, Shigeta Mori. Scaling tree water use in young individuals of Japanese cedar in relation to above- and belowground respiration, size and growth. Scaling tree water use in young individuals of Japanese cedar in relation to above- and belowground respiration, size and growth. The 13th European Ecological Federation and 25th Italian Society of Ecology 's joint conference. 2015 年 09 月 21 日~2015 年 09 月 25 日 Rome, Italy.

24) 相澤拓・芳士戸啓・王莫非・森茂太. 陸上と水界生態系の呼吸スケーリング. 第 20 回東北森林科学会. 2015 年 08 月 27 日~2015 年 08 月 28 日. 東京エレクトロンホール宮城.

25) 森茂太・王莫非・芳士戸啓・相澤拓・芳賀芳彦・フェリオジュアンペドロ・春間俊克・山路恵子・石田厚・小山耕平. 全陸上植物個体に共通した根呼吸への配分ルール. 第 20 回東北森林科学会. 2015 年 08 月 27 日~2015 年 08 月 28 日. 東京エレクトロンホール宮城.

26) 王莫非・芳士戸啓・森茂太. 葉の有無

によるシュート呼吸の違い - タケノコと樹木の比較-. 第 42 回根研究学会. 2015 年 06 月 06 日~2015 年 06 月 06 日. 秋田県立大学.

27) 芳士戸啓・王莫非・森茂太. 植物個体の地上/地下部呼吸はトレードオフか? 第 42 回根研究学会. 2015 年 06 月 06 日~2015 年 06 月 06 日. 秋田県立大学.

28) 森茂太・王莫非・芳士戸啓・相澤拓・フェリオジュアンペドロ・春間俊克・山路恵子・石田厚・小山耕平. 陸上植物個体の地上/地下部のバランス法則. 第 42 回根研究学会. 2015 年 06 月 06 日~2015 年 06 月 06 日. 秋田県立大学.

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
国内外の別:

取得状況(計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
取得年月日:  
国内外の別:

〔その他〕  
ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

森 茂太 (MORI, Shigeta)  
山形大学・農学部・教授  
研究者番号: 60353885

### (2) 研究分担者

石田 厚 (ISHIDA, Atushi)  
京都大学・生態学研究センター  
研究者番号: 60343787

### (3) 連携研究者

横沢 正幸 (YOKOZAWA, Masayuki)  
静岡大学・工学(系)研究科(研究院)・教授  
研究者番号: 80354124

(4)連携研究者

吉村 仁 (YOSHIMURA, Jin)  
静岡大学・創造科学技術大学院・教授  
研究者番号：10291957

(5)連携研究者

赤田 辰治 (AKADA, Shinji)  
弘前大学・農学生命科学部・准教授  
研究者番号：10250630