

令和 6 年 6 月 26 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2023

課題番号：18K05726

研究課題名(和文) 乾燥地で進化してきた樹木の強い光に対する防御機構と葉の形質との関連

研究課題名(英文) Defence mechanisms against intense light in trees that have evolved in arid landscapes and their relationship to leaf traits.

研究代表者

辻 祥子 (TSUJI, Shoko)

京都大学・農学研究科・研究員

研究者番号：90791963

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、小笠原諸島父島において強光・高温にさらされる夏季に、在来種および外来種を含む草本・木本23種類の植物に関して、異なる光強度下での葉の色素組成と機能形質の分析を行った。在来種は外来種と比較してキサントフィル総量が多く、また、直達光下と暗条件下でのDPSが高い傾向があった。一方で、外来種のDPSは直達光下でも暗条件下でも低い傾向があり、外来種では葉の形態などの熱放散とは異なる機能形質でストレス環境に適応している可能性が示唆された。以上の結果から、外来種は在来種とは異なる環境適応戦略で強光乾燥ストレスに晒される小笠原諸島の生態系への侵略に成功していることが推測された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、光阻害耐性に関わる形質の多様性をLESの一般的枠組みで捉えられるようになる。葉形質間の関係性を明らかにし、植物の資源利用戦略を理解する上で、LESの概念の重要性は疑いようがない。しかし、個別の気象要因などによって強い制限を受ける分布制限域では、LESの一般化に合わない場面が出てくる(Harayama et al. 2016)。植物の進化の上で制約の多い乾燥地では、光阻害に関わると思われるLESに反した種の特異化が見られる。本研究の成果により、光阻害耐性を他の形質との関係の中で捉え直し、植物形質のパターンに加えて、一般的なLESを提案することが可能になった。

研究成果の概要(英文)：In this study, leaf pigment composition and functional traits were analysed under different light intensities for 23 herbaceous and woody plant species, including native and exotic species, during the summer season when they were exposed to intense light and high temperature on Chichijima Island, Ogasawara Islands.

Native species tended to have higher total xanthophyll content and higher DPS under direct light and dark conditions compared to exotic species. On the other hand, DPS of non-native species tended to be lower under both direct light and dark conditions, suggesting that non-native species may be adapting to the stress environment with functional traits different from heat release, such as leaf morphology. These results suggest that non-native species have successfully invaded the ecosystems of the Ogasawara Islands, which are exposed to intense light drought stress, using different environmental adaptation strategies than native species.

研究分野：森林生態学

キーワード：熱放散 強光ストレス 光阻害 光合成 外来種

1. 研究開始当初の背景

近年、地球上の様々なバイオームにおける植物多種を対象としたメタ解析により、植物の多様な形質間の相関やトレードオフ関係がわかってきた (Wright *et al.* 2004)。これらの解析を基にして、Leaf Economics Spectrum (LES) と呼ばれる、様々な葉形質の間に成立するシンドロームの存在が認識されつつある。LES の観点から植物形質の全体像を明らかにする GLOPNET と呼ばれるデータベースも構築され、世界各地の植物形質の情報が一般に公開されている。こういったメタ解析により、生物の機能的多様性への理解が著しく進歩してきた。しかし、光阻害や光阻害耐性が重要な選択圧となることはよく理解されているのに、基礎データの不足からその生理機構は、未だ LES の枠組みにはもりこまれておらず、葉形質全体の統合的理解を妨げている。

世界自然遺産である小笠原諸島 (以下、小笠原) は、植物の光防御機構の多様性を研究するのに最適な環境である。小笠原では、7月の夏の始めに2週間にも及ぶ無降雨期間があり、植物に強い乾燥ストレスがかかることがわかっている。小笠原諸島には常緑樹のみが生育しているが、個葉の寿命には6ヶ月から3年と大きな種間差があり (Ishida *et al.* 2006)、葉のフェノロジーと光阻害との関係を研究する興味深い機会を提供している。また、小笠原諸島では乾季になると、特に林冠葉は強光・高温にさらされて気孔を閉じ、光合成は著しく低下する (Ishida *et al.* 2010)。このような条件下では、光合成に使われなかった過度の光エネルギーが活性酸素を作りだし、葉緑体や葉を枯死させる光阻害の危険が高まる (Niyogi 2000)。しかし実際には、小笠原諸島の樹木の陽葉では、乾季に入っても光阻害を受けている証拠は未だ見つかっていない。このことは、小笠原の常緑樹が、光阻害回避のための防御戦略を持つことを強く示唆している。

光阻害耐性は植物の生産や生存に関わる重要な仕組みであり、他の形質と関わりを持つことが示唆されつつある。例えば、これまで我々がタイの熱帯季節林で行ってきた研究から、落葉樹 (葉寿命の短い種) と常緑樹 (葉寿命の長い種) では光防御の生理機構が異なる可能性がわかってきた。落葉樹は乾季に光呼吸を高めることで光阻害を回避するのに対して、常緑樹は乾季にキサントフィルサイクル色素を増やして熱放散することで光阻害を回避している可能性がある (Ishida *et al.* 2014)。この違いは、葉寿命や葉の構造コストが、落葉樹と常緑樹で大きく異なるため生じたのではないかと想像される。光阻害耐性を実現する生理機構を Leaf Economics Spectrum の中で解析していくには、より多くの樹種について他形質との関連性の中で光阻害や光阻害耐性の基礎データを得ることが不可欠である。

引用文献: Adams III *et al.* (2004) *BioScience* 54: 41-49. Ishida *et al.* (2006) *Tree Physiology* 26: 643-656. Ishida *et al.* (2010) *Tree Physiology* 30: 935-945. Ishida *et al.* (2014) *Tree Physiology* 34: 15-28. Niyogi (2000) *Current Opinion of Plant Biology* 3: 455-460. Wright *et al.* (2004) *Nature* 428: 821-827.

2. 研究の目的

光合成に光は必要不可欠だが、強光条件下では光阻害の危険性が増してしまう。したがって、植物は「高い生産性」と「光阻害の回避」との間のジレンマに直面することが推察される。このジレンマを植物がどのように進化的に解消してきたかは興味深い問いだが、その答えははまだ得られていない。なぜなら、過去の研究は、ギャップ更新で強光にさらされた稚樹や、光合成の低下する冬季などの特殊な環境に注目した研究がほとんどで、生活史の長きにわたって恒常的に経験する光阻害のリスクを扱ったものが少ないためである (Niyogi 2000, Adams III 2004)。夏季に定期的に訪れる光阻害のリスクを、多様な樹種がどのような戦略で乗り越えているかを網羅的に明らかにし、他の形質との関係性の中で比較しようとする本課題の試みは、世界的にも初めての独創的な取り組みである。これにより、これまで研究の中で見落とされていた光阻害耐性の生理機構を、Leaf Economics Spectrum の枠組みに位置付けることが初めて可能になる。

本研究では、植物の光阻害や光阻害耐性に関わる戦略が、他の炭素利用戦略 (例えば葉のフェノロジーなど) と密接に関係して決まっていることが明らかにすることを目指す。

小笠原の常緑樹種には葉寿命に大きなばらつきがある。葉寿命の短い樹種は、一般に、葉が薄く、光合成の窒素利用効率が高く、気孔コンダクタンスも高くなることが知られている。他方、葉寿命の長い樹種では、その逆の形質をもつ。この形質間の相関が形成する Leaf Economics Spectrum は樹種の機能的多様性の理解を深めてきた中心的な概念である。本研究では、葉寿命に大きな変異を持った小笠原の常緑樹種を調査することで、光阻害耐性の仕組みを多樹種間で比較する。これにより、光阻害耐性の仕組みを Leaf Economics Spectrum の枠組みの中に取り込み、Leaf Economics Spectrum を光阻害をも考慮したより一般的な概念に拡大することを目的とする。

3. 研究の方法

光阻害耐性を実現する形質上の特徴には、形態的特徴（例. 葉やシュートの形態の変化によって過度の光エネルギーをいかに受けないようにするか）と生理的特徴（過度に吸収した光エネルギーを葉内でどのように消去するか）の2通りがある。小笠原では、7月の2週間にも及ぶ無降雨期間に、植物にとって強い乾燥ストレスがかかる。この7月の乾燥期と、それ以外の湿潤期に、植物の光阻害の程度と光阻害体制形質、さらにこれらと関連する諸形質を明らかにするための調査を行った。具体的には、強光を受け乾燥した尾根部に生育する乾性低木林において、異なった葉寿命を持つ多樹種を対象に以下の形質を測定した。

- (1) **形態的特徴**：物理的に光を受けにくくすることで、植物は光阻害のリスクを低減することができる。そこで、光強度に影響する葉形質である、葉の角度や相互被隠の程度を測定した。
- (2) **生理的特徴**：光阻害耐性の主な生理機構は、光合成に使われなかった過度の光エネルギーを消費することである。そこで、強い光にさらされる陽葉（林冠葉）を用いて、光呼吸による過度の光エネルギーの消散と、キサントフィルサイクルによる過度の光エネルギーの消散を測定した。

キサントフィルサイクルによる過度の光エネルギーの消散：熱放散は、キサントフィルサイクルによって過度の光エネルギーを熱として消散させていく仕組みである。太陽光にさらされた葉から leaf disks をくり抜き、その一部を液体窒素で固定した。また残りの葉の一部は1晩暗処理し、PMAにより光阻害のレベルを測定した。この仕組みの働きの強さは、光合成の反応中心にあたるクロロフィル色素量/キサントフィルサイクル色素量比によって決まる。そこで、植物はクロロフィル色素を減らし、相対的にキサントフィルサイクル色素量比を増やしているのか、逆にクロロフィル色素量は維持したままキサントフィルサイクル色素量を増やしているのかを明らかにした。

- (3) **関連するその他諸形質**：Leaf Economics Spectrum で一般に対象となっている葉の諸形質（葉寿命、葉の厚さ、光合成の窒素利用効率、気孔コンダクタンスなど）を計測するとともに、上記(1)形態的特徴、(2)生理的特徴との関係を明らかにした。例えば、葉寿命や葉の厚さなどの形質は、光阻害耐性のコストの差を生じることが期待される葉寿命が長く、厚い葉を持つ樹種は、キサントフィルサイクル色素を大量に作るコストがかかる。一方で、熱消去系が早い段階で起こるため、安全性の高いキサントフィルサイクルを優先しているなどの考察につながる解析を行なった。

4. 研究成果

結果① キサントフィル類の量は種類によって差が見られた。Zeaxanthin (Z) は暗条件ではほとんど見られず、直立光下では Z 値は大きくなる。曇り条件下では、Z が見られる種もあった。Z の光応答に伴う動きには種間差が見られた。

結果② キサントフィルサイクルには、Violaxanthin (V) ・ Antheraxanthin (A) ・ Zeaxanthin (Z) の3種類の色素が関与し、脱エポキシ化状態 ($DPS = (A + 0.5Z) / (V + A + Z)$) が熱放散の指標として用いられる (Yamamoto et al. 1962)。

DPS 値が高いほど熱放散を行なっていることを示す。種間で DPS 値を比較したが、固有種特有の結果はみられなかった。

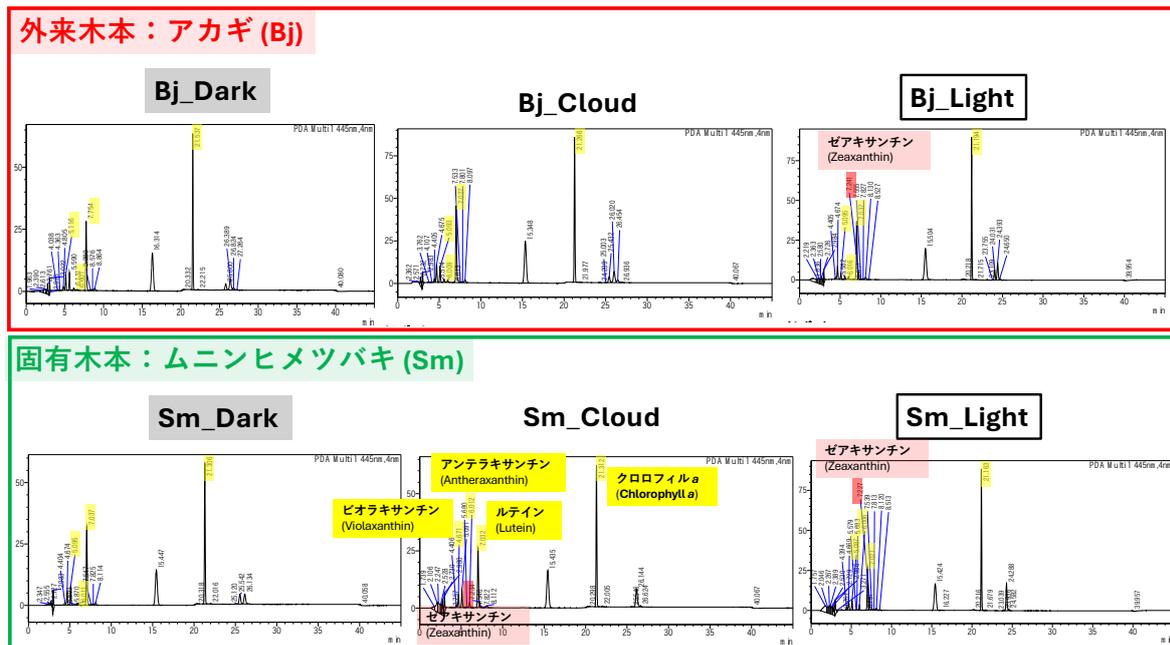


図1 HPLC分析結果：各樹種でのキサントフィル類のピークの様子

結果③ 小笠原諸島の植物の葉の特性と光応答の特性にパラメーター間の強い相関は見られなかった。葉寿命と LMA や葉の厚さに関する正の相関がみられた。これらのデータを正規化後に測定項目間同士で PCA 解析を行うと、最大光合成効率に関するパラメーターと水分生理に関するパラメーターに相関が見られた(PC1の正の領域)。また、PC2の負の領域ほど、光ストレスがかかっていることを示した(図2)。

結果④ 小笠原諸島固有種が PC1 と PC2 の負の領域(キサントフィルサイクルを動かしている特徴)に分布している傾向が見られた。また、外来種6種のうち4種について PC1 と PC2 の固有種とは大きく離れた正の領域に見られた。小笠原諸島における23種の植物の間に、強光ストレスを含む変動環境下での光合成活性と熱放散による環境適応の樹種特性を見出した(図2)。

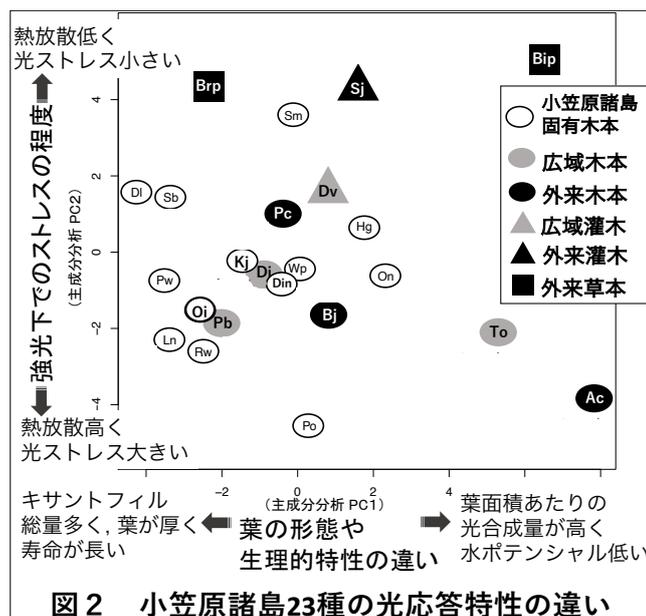


図2 小笠原諸島23種の光応答特性の違い

以上のことより、在来種は外来種と比較して、キサントフィル総量が多く、また直達光下と暗条件下での DPS が高い傾向があった。これらの結果は、在来種が日中の強光条件に対して、積極的にキサントフィルを介した熱放散を行なうことで光阻害を回避していることを示唆する。一方で、外来種の DPS は直達光下でも暗条件下でも低い傾向があり、外来種では葉の形態などの熱放散とは異なる機能形質でストレス環境に適応している可能性が示唆された。以上の結果から、外来種は在来種とは異なる環境適応戦略で強光乾燥ストレスにさらされる小笠原諸島の生態系への侵略に成功していることが推測された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Shoko Tsuji, Toru Nakashizuka, Koichiro Kuraji, Atsushi Kume, Yuko T. Hanba	4. 巻 34
2. 論文標題 Sensitivity of stomatal conductance to vapor pressure deficit and its dependence on leaf water relations and wood anatomy in nine canopy tree species in a Malaysian wet tropical rainforest	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Trees	6. 最初と最後の頁 1299-1311
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s00468-020-01998-5	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 -

〔学会発表〕 計15件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Tsuji S., Kohzuma K., Hikosaka K., Ifuku K.
2. 発表標題 Comparison of rate constants of PS _{II} photoinhibition and its repair, and PS _{II} fluorescence parameters in several tree species.
3. 学会等名 the 18th International Congress on Photosynthesis Research, Dunedin, New Zealand (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 辻祥子・上妻馨梨・落合久美子・伊福健太郎・彦坂幸毅
2. 発表標題 多様な木本植物の光化学系II光損傷速度および修復速度に関する研究 “ Interspecific comparison of the rate constants of photo-damage and repair of photosystem II between various woody species
3. 学会等名 第64回 日本植物生理学会年会（東北大学川内キャンパス）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Shoko Tsuji・Kaori Kohzuma・Kumiko Ochiai・Kentaro Ifuku・Kouki Hikosaka
2. 発表標題 Interspecific variations in photoinhibition and recovery of photosystem II in woody species
3. 学会等名 第70回 日本生態学会大会 仙台(オンライン)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 辻祥子・上妻馨梨・落合久美子・伊福健太郎・彦坂幸毅
2. 発表標題 多様な木本植物における光化学系 II の光阻害防御機構に関する研究 “ Interspecific variations in the rate constants of photo-damage and repair of photosystem II among woody species ”
3. 学会等名 第134回 日本森林学会大会 鳥取(オンライン)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 辻 祥子(京都大学農学研究科), 上妻 馨梨(東北大学生命科学), 伊福 健太郎(京都大学農学研究科), 彦坂 幸毅(東北大学生命科学)
2. 発表標題 木本植物の光化学系II光損傷速度および修復速度の種間比較 Comparison of photoprotective mechanisms in photosystem II among tree species
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 辻祥子 ¹ ・上妻馨梨 ² ・伊福健太郎 ¹ ・彦坂幸毅 ² (¹ 京都大学大学院農学研究科・ ² 東北大学大学院生命科学研究所)
2. 発表標題 木本植物の光阻害防御機構の種間比較 Comparison of photoprotective mechanisms among tree species
3. 学会等名 第133回日本森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 辻祥子・上妻馨梨・小澤理香・伊福健太郎・中野雄司・石田厚・彦坂幸毅
2. 発表標題 強光ストレス下における樹木の色素含有量の変化と光阻害耐性の多種間比較: Comparison of changes in several trees photosynthetic pigment in leaves and photoprotection to strong light stress.
3. 学会等名 第132回 日本森林学会大会 名古屋(オンライン)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 辻祥子・上妻馨梨・小澤理香・伊福健太郎・中野雄司・石田厚・彦坂幸毅
2. 発表標題 小笠原諸島における強光下で生育する個葉の光ストレスに対する生理生態反応： Physiological and ecological response to light stress of individual leaves growing under strong light in the Ogasawara Islands
3. 学会等名 第68回 日本生態学会大会 岡山（オンライン）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 皆木 寛司・河合 清定・中村 友美・オ木 真太郎・矢崎 健一・石田 厚
2. 発表標題 小笠原諸島における夏の極端な乾燥条件下での通水欠損障害の進行と木部の通水欠損耐性
3. 学会等名 第68回 日本生態学会大会 岡山（オンライン）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松山 泰・坂田 剛・岡 義堯・鈴木 拓也・小澤 舜・安元 剛・古平 栄一・中野 隆志・関川 清広・石田 厚
2. 発表標題 小笠原諸島における強光下で生育する個葉の光ストレスに対する生理生態反応
3. 学会等名 第68回 日本生態学会大会 岡山（オンライン）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松山 泰・坂田 剛・岡 義堯・鈴木 拓也・安元 剛・古平 栄一・中野 隆志・関川 清広・石田 厚
2. 発表標題 ルピスコの基質特異性には葉の経済スペクトラムに関連した 種間差が存在する
3. 学会等名 第84回 日本植物学会大会（オンライン）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 岡 義堯（北里大 海洋），鈴木 拓也（北里大 海洋），松山 泰・神保 充・天野 春菜・渡部 終五・関川 清広・中野 隆志・安元 剛・坂田 剛・石田 厚
2. 発表標題 生体分子ポリアミンは光合成の光阻害耐性に寄与しているか ～小笠原乾性低木林 構成種での検討～
3. 学会等名 第84回 日本植物学会大会（オンライン）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鈴木 拓也・坂田 剛・松山 泰・岡 義堯・安元 剛・石田 厚・古平 栄一・関川 清広
2. 発表標題 ハウレンソウにおける乾燥ストレス下でのポリアミンによる葉内CO2輸送の活性化
3. 学会等名 第84回 日本植物学会大会（オンライン）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 辻祥子・中静透・蔵治光一郎・久米篤・半場祐子
2. 発表標題 Sensitivity of stomatal conductance to vapor pressure deficit and its dependence on leaf water relations and wood anatomy in wet tropical rain forest 湿潤熱帯雨林での気孔の大気乾燥に対する感受性と葉の水分特性・木材組織との関連性
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 辻祥子・中静透・蔵治光一郎・久米篤・半場祐子
2. 発表標題 熱帯林冠木における大気飽差に対する気孔反応と葉の特性に関する研究
3. 学会等名 第131回日本森林学会大会
4. 発表年 2020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
研究 分担 者	石田 厚 (ISHIDA Atsushi) (60343787)	京都大学・生態学研究センター・教授 (14301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------