

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 11 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24580088

研究課題名(和文)植物の元素集積・元素獲得特性の多様性

研究課題名(英文)Variation of mineral accumulation and acquisition in plant

研究代表者

渡部 敏裕 (Watanabe, Toshihiro)

北海道大学・(連合)農学研究科(研究院)・准教授

研究者番号：60360939

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では元素集積の多様性を、遺伝的要因による変動、植物体内における元素の形態や転流、および土壌-植物間相互作用の観点から広く調査した。約850植物種の葉において、元素含有率の種間変動がほとんどの非必須元素で必須元素より大きいことを示した。複数のアルミニウム集積植物種において共通のアルミニウム集積形態が確認された。ダイズの葉では成熟に伴いリン、カリウム、および銅の含有率は大きく低下し、他の元素、特にモリブデンの含有率は上昇した。異なる土壌環境で生育した植物の葉の元素含有率と土壌中の有効態の含有率を各元素で比較した結果、相関を示す元素の傾向に植物分類学的な特徴が見られた。

研究成果の概要(英文)：In the present study, the diversity of element accumulation was widely investigated in terms of variation by genetic factors, chemical forms and translocation in plant, and soil-plant interaction. Variation in foliar concentration among different species (approximately 850 species) tended to be small in essential elements but large in nonessential elements. Variations in the chemical form of aluminum in leaves of various aluminum accumulators was small, and the common form of Al was detected. In leaves of soybean, concentrations of phosphorus, potassium, and copper decreased and those of many other elements, particularly molybdenum, increased with aging. The correlations of element concentrations between leaf and soil (available concentration) were determined in each element and in each species. Only some elements showed positive correlations under phylogenetic influence.

研究分野：植物栄養学

キーワード：イオノミクス 土壌 アルミニウム

1. 研究開始当初の背景

植物における必須元素の集積は多様であり、その傾向に植物系統分類との関わりがあることは古くから知られている(例: 単子葉植物でカルシウム含有率が低い等)。また、非必須元素では有害元素であるアルミニウム (Al) の集積傾向が系統分類学的に詳しく調べられている (Jansen et al., 2002)。一方、「イオノミクス (ionomics)」はある生物に含まれる全ての元素の集合体 (イオノームという) を体系的にプロファイリングするものであり、植物における無機元素動態を包括的に研究するために用いられている。

2. 研究の目的

本研究は、植物の元素集積多様性に植物進化が深く関わることを個々の元素ごとに検証するだけでなく、イオノームを対象として包括的に解析するものである。元素集積特性の多様性を解析するために、まず植物界全体を網羅する植物種を対象としたイオノーム解析を行う。さらに、植物体内での元素動態 (複合体形成・再転流など) の多様性を明らかにする。また、本研究はイオノーム解析を応用して異なる植物種の生育土壌と植物体の間の元素動態を明らかにすることも試み、植物種におけるその多様性についても考察する。

3. 研究の方法

(1) 北大植物園に生育する植物種群の葉に含まれる元素の分析

北大植物園に生育する植物種から代表的なもの約 850 種の完全展開した成葉を採取し、湿式灰化後 ICP-MS で元素の一斉分析 (イオノーム解析) を行った。植物種は APG (Angiosperm Phylogeny Group) III 植物分類体系に従って分類し、イオノームデータの解析はこの分類体系に基づき行った。また、異なる種間の含有率変動が特に大きかった Al について、Al 集積植物の Al 集積特性の多様性を調査した。

(2) ダイズの異なる生育ステージにおける各器官のイオノーム変動

異なる窒素施肥条件で (無窒素、硫酸、堆肥) ポット栽培したダイズの開花期と登熟初期における書く器官の元素組成を調べた。

(3) 異なる土壌環境で生育する植物とその土壌の分析

三要素試験圃場で栽培したトウモロコシとその土壌について元素の一斉分析を行った。土壌については様々な抽出方法を適用した。また、同一地域における異なる土壌環境 (調査地点) で生育する複数の野生植物種と、その生育土壌についても分析を行った。

4. 研究成果

(1) 北大植物園に生育する植物種群の葉に含まれる元素の分析

種間における含有率の変動係数は必須元素

に比べて、非必須元素で遥かに大きいケースが多く認められた (図 1)。特に変動が大きかった Al、ナトリウム、ヒ素、ニッケル、カドミウムは、それらの元素が要因となっている不良土壌が世界的に問題となっている元素であった。

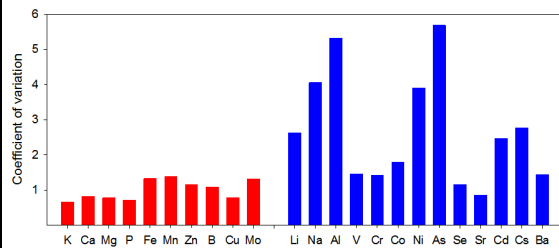


図 1. 北大植物園に生育する植物種 (約 850 種) の葉に含まれる各元素含有率の種間変動係数 (coefficient of variation)。

必須元素では多量必須元素よりも微量必須元素で大きく、非必須元素ではアルミニウム、ナトリウムなど自然環境で植物生育を制限しうる元素で大きかった。

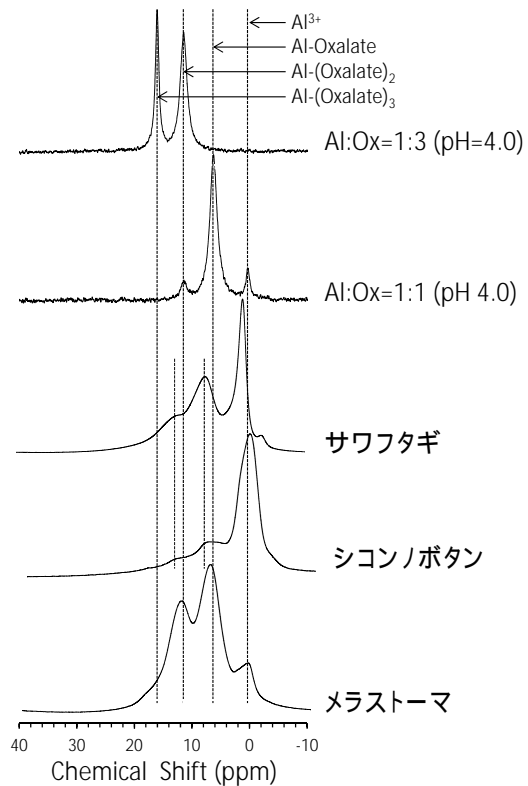


図 2. アルミニウム集積植物三種の intact leaf とアルミニウム-シュウ酸混合液の ^{27}Al NMR スペクトル。

やや全体的なケミカルシフトの低磁場側へのシフトがサワフタギ、シコンノボタンで認められたが、有機酸の分析結果から全てシュウ酸とのキレート態であると予想される。

次にこれらの元素の中から、特に種間含有率変動が大きかった Al について集積特性の多様性を調べた。シダ類、ハイノキ科、ノボタ

ン科、ツバキ科における各種 Al 集積植物について、葉における Al の形態を調べたところ、ほとんどの植物種で類似した形態をもつことがわかった(図2)。これはすなわち、Al 集積・無毒化機構が原始的な特性であることを示唆する。

(2) ダイズの異なる生育ステージにおける各器官のイオノーム変動
 葉に注目すると、R1 期(開花始期)から R7 期(成熟初期)に生育ステージが進むことにより窒素施肥条件に関係なく窒素、リン、カリウムおよび銅の含有率は半分以下に低下した一方、その他の元素では上昇が認められ、特にモリブデンで著しかった。逆に根粒や茎ではモリブデン含有率が R7 期で R1 期と比べて著しく低下した。さらに R1 期の根粒のモリブデンに注目すると、窒素栄養条件の悪い順(無窒素区>堆肥区>硫酸区)に含有率が高く、根粒菌の窒素固定に伴うモリブデン要求が他器官へのモリブデン分配を制限していることが示唆された(図3)。

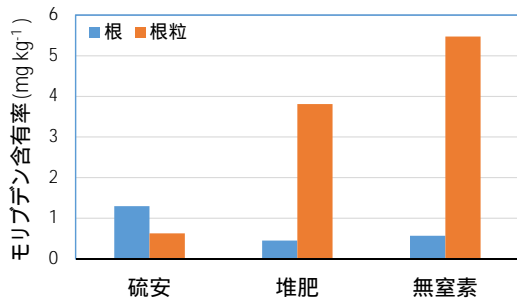


図3. ダイズR1期における根と根粒のモリブデン含有率。
 窒素栄養状態は硫酸>堆肥>無窒素の順であり、モリブデン含有率は根ではこの順に高く、根粒ではこの逆に低かった。

(3) 異なる土壤環境で生育する植物とその土壤の分析

三要素試験圃場における研究
 異なる化学性を持つ土壤について水抽出、塩酸抽出(0.1M、1M)、酢酸緩衝液抽出、酢酸アンモニウム溶液抽出、硝酸分解の各方法で元素の網羅的な分析を行い、そこで栽培したトウモロコシの葉の含有率との相関を各元素で調べた。その結果、鉄は酢酸アンモニウム溶液抽出との相関が高い一方、マンガンは0.1M塩酸抽出との相関が高かった。一方、カドミウムについては塩酸抽出よりもその他の抽出法の方が相関係数が高く、特に水抽出との相関が高かった。その他の微量元素についてはほとんどで相関が低く、単一の抽出方法、あるいは単一の元素データだけ(吸収における元素間相互作用があるため)で植物にとっての可給態元素レベルを評価するのは困難であると考えられた。

土壤分析方法	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu	Mo	B
0.1M HCl抽出										
1M HCl抽出										
水抽出										
酢酸抽出										
酢安抽出										
硝酸分解										

土壤分析方法	Li	Na	Al	Cr	Co	Ni	As	Cd	Sr	Ba	Cs
0.1M HCl抽出											
1M HCl抽出											
水抽出											
酢酸抽出											
酢安抽出											
硝酸分解											

P>0.01
 P>0.05
 P>0.10
 -は未分析を示す

図4. 三要素試験区で栽培したトウモロコシ葉の各元素の含有率と各種土壤分析により測定された含有率の間の相関。相関係数(正の値)のP値を色分けして示した。どの抽出法でも多くの元素で正の相関は認められなかった。

異なる土壤環境で生育する野生植物とその生育土壤の分析

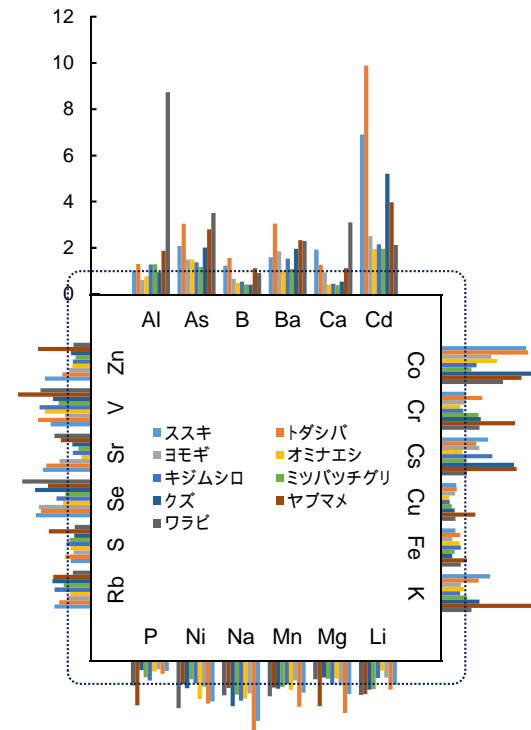


図5. 異なる調査地点間における元素含有率変動の植物-土壤間比較。調査地点間における植物葉元素含有率の変動係数を土壤抽出態元素含有率の変動係数に対する相対値として示した。変動係数が1(破線)を超えた場合は植物における変動の方が大きい。n=20の種のみを解析対象とし、土壤のデータは主に酢安抽出性のものを用い、一部は水抽出、リンはTruog-Pである。

土壤環境間での元素含有率変動を植物葉と土壤で比較したところ、多くの元素において植物葉における変動が土壤における変動を上回った。これらの元素では、土壤における当該元素の抽出態濃度に加え、土壤中の他の元素や土壤物理化学生物性、体内での元素バランスなどの複合要因により集積が影響を受けている可能性が示唆された。

次に、それぞれの元素について含有率の植物 - 土壤間相関を調べたところ、相関が見られたケースは一部の植物種・元素に限られたが、系統学的に近い種では類似する傾向も見られた。例えばアルミニウムについては、単子葉類やキク類では植物と土壤の間にほとんど相関は見られないが、バラ類では複数の植物種で正の相関が認められた。

種名	P	K	Ca	Mg	S	Fe	Mn	Zn	Cu	Mo	B
単子葉類											
ホウチャクソウ											
ススキ											
トダシバ											
カモガヤ											
コスカグサ											
キク類											
ヨモギ											
オトコヨモギ											
シラヤマギク											
シロヨメナ											
ノコンギク											
ヨシノアザミ											
ノリウツギ											
オミナエシ											
オカトラノオ											
バラ類											
クズ											
ホドイモ											
ヤブマメ											
ヤマハギ											
アケボノスミレ											
キジムシロ											
ミツバツチグサ											
ナワシロイチゴ											
シダ類											
ウラボシ											

種名	Li	Na	Al	V	Cr	Co	Ni	As	Se	Rb	Cd	Sr	Ba	Cs
単子葉類														
ホウチャクソウ														
ススキ														
トダシバ														
カモガヤ														
コスカグサ														
キク類														
ヨモギ														
オトコヨモギ														
シラヤマギク														
シロヨメナ														
ノコンギク														
ヨシノアザミ														
ノリウツギ														
オミナエシ														
オカトラノオ														
バラ類														
クズ														
ホドイモ														
ヤブマメ														
ヤマハギ														
アケボノスミレ														
キジムシロ														
ミツバツチグサ														
ナワシロイチゴ														
シダ類														
ウラボシ														

■ P<0.01
■ P<0.05

図 6. 各種植物における葉の元素含有率と土壤の抽出態元素含有率の間の相関。土壤のデータは主に酢安抽出性のものを用い、一部は水抽出、リンはTruog-Pである。ほとんどの元素で植物と土壤の間で相関は見られず、相関が見られたケースは一部の植物種・元素に限られたが、系統学的に近い種では類似する傾向も見られた。

< 引用文献 >

Jansen S, Broadley MR, Robbrecht E, Smets E. Aluminum hyperaccumulation in angiosperms: A review of its phylogenetic significance Botanical Review, 68, 235-269 (2002)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 15 件)

Chu Q, Watanabe T, Shinano T, Nakamura T, Oka N, Osaki M, Sha Z. The dynamic state of the ionome in roots, nodules, and shoots of soybean under different nitrogen status and at different growth stages, Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 査読有 (掲載確定)

Schmitt M, Boras S, Watanabe T, Tjoa A, Jansen S. Aluminium accumulation and intra-tree distribution patterns in three arbor aluminosa (Symplocos) species from Central Sulawesi. PLoS ONE, 査読有, 11, e0149078 (2016). doi:10.1371/journal.pone.0149078

Watanabe T, Urayama M, Shinano T, Okada R, Osaki M. Application of ionomics to plant and soil in fields under long-term fertilizer trials. SpringerPlus, 査読有, 4, 781 (2015). doi:10.1186/s40064-015-1562-x

Shibuya T, Watanabe T, Ikeda H, Kanayama Y. Ionomics analysis of horticultural plants reveals tissue-specific element accumulation. The Horticulture Journal, 査読有, 84, 305-313 (2015). doi:10.2503/hortj.MI-058

Wagatsuma T, Khan MSH, Watanabe T, Maejima E, Sekimoto H, Yokota T, Nakano T, Toyomasu T, Tawaraya K, Koyama H, Uemura M, Ishikawa S, Ikka T, Ishikawa A, Kawamura T, Murakami S, Ueki N, Umetsu A, Kannari T. Higher sterol content regulated by CYP51 with concomitant lower phospholipid contents in membranes is a common strategy for aluminium tolerance in several plant species. Journal of Experimental Botany, 査読有, 66, 907-918 (2015). doi:10.1093/jxb/eru455

Chu Q, Watanabe T, Sha Z, Osaki M, Shinano T. Interactions between Cs, Sr, and other nutrients and trace element accumulation in Amaranthus shoot in response to variety effect. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 査読有, 63, 2355-2363 (2015). doi:10.1021/jf5058777

Shinano T, Watanabe T, Chu Q, Osaki M, Kobayashi D, Okouchi T, Matsunami H, Nagata O, Okazaki K, Nakamura T. Varietal difference in radiocesium uptake and transfer from radiocesium deposited soils in the genus Amaranthus. Soil Science and Plant Nutrition, 査読有, 60, 809-8017 (2014). doi:10.1080/00380768.2014.922035

Maejima E, Watanabe T. Proportion of phospholipids in the plasma membrane is an important factor in Al tolerance. Plant Signaling & Behavior, 査読有, 9, e29277

(2014). doi:10.4161/psb.29277

Maejima E, Hiradate S, Jansen S, Osaki M, Watanabe T. Comparative analysis of aluminum accumulation in leaves of three angiosperm species. *Botany*, 査読有, 92, 327-331 (2014). doi:10.1139/cjb-2013-0298

Watanabe T, Kouho R, Katayose T, Kitajima N, Sakamoto N, Yamaguchi N, Shinano T, Yurimoto H, and Osaki M. Arsenic alters uptake and distribution of sulphur in *Pteris vittata*. *Plant, Cell and Environment*, 査読有, 37, 45-53 (2014). doi:10.1111/pce.12124

Maejima E, Watanabe T, Osaki M, Wagatsuma T. Phosphorus deficiency enhances aluminum tolerance of rice (*Oryza sativa*) by changing the physicochemical characteristics of root plasma membranes and cell walls. *Journal of Plant Physiology*, 査読有, 171, 9-15 (2014). doi:10.1016/j.jplph.2013.09.012

Kobayashi Y, Kobayashi Y, Watanabe T, Shaff JE, Ohta H, Kochian LV, Wagatsuma T, Kinraide TB, Koyama H. Molecular and physiological analysis of Al³⁺ and H⁺ rhizotoxicities at moderately acidic conditions. *Plant Physiology*, 査読有, 163, 180-191 (2013). doi:10.1104/pp.113.222893

Shinano T, Yoshimura T, Watanabe T, Unno Y, Osaki M, Nanjo Y, Komatsu S. Effect of phosphorus levels on the protein profiles of secreted protein and root surface protein of rice. *Journal of Proteome Research*, 査読有, 12, 4748-4756 (2013). doi:10.1021/pr400614n

Watanabe A, Okazaki K, Watanabe T, Osaki M and Shinano T. Metabolite profiling of mizuna (*Brassica rapa* L. var. Nipponsinica) to evaluate the effects of organic matter amendments. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 査読有, 61, 1009-1016 (2013). doi:10.1021/jf3039132

Sha Z, Oka N, Watanabe T, Tampubolon B, Okazaki K, Osaki M and Shinano T. Ionome of soybean seed affected by previous cropping with mycorrhizal plant and manure application. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 査読有, 60, 9543-9552 (2012). doi:10.1021/jf3024744

〔学会発表〕(計 25 件)

高雄惇英, 渡部敏裕, 和崎 淳, 大崎 満. シロバナルーピンで観察される特異的な Cs 吸収傾向, 日本土壌肥料学会北海道支部会, 2015 年 12 月 2 日~3 日, かでる 27(北海道・札幌市)

Watanabe T, Maejima E, Hiradate S,

Wasaki J, Osaki M, Jansen S. Physiological variations in aluminum accumulation in different aluminum-accumulator plant species, The 9th International Symposium on Plant-Soil Interactions at Low pH, 2015 年 10 月 18 日~23 日, Hotel Ariston(ドゥプロヴニク・クロアチア)

Maejima E, Watanabe T, Wagatsuma T, Osaki M. Characteristics of root cell components in aluminum-tolerant woody plants, The 9th International Symposium on Plant-Soil Interactions at Low pH, 2015 年 10 月 18 日~23 日, Hotel Ariston(ドゥプロヴニク・クロアチア)

Qingnan Chu, 渡部敏裕, 中村卓司, 岡紀邦, 大崎満. Effect of different nitrogen sources on N, mineral elements mobility and microbial metabolism in rhizosphere soil of different plant species, 日本土壌肥料学会京都大会, 2015 年 9 月 9 日~11 日, 京都大学(京都府・京都市)

前島恵理子, 渡部敏裕, 我妻忠雄, 大崎満. アルミニウム超耐性をもつ木本植物の根に含まれるフェノリクス特性, 日本土壌肥料学会京都大会, 2015 年 9 月 9 日~11 日, 京都大学(京都府・京都市)

土谷修平, 渡部敏裕, 松本卓也, 大崎満. ナトリウム処理下におけるテンサイの抗酸化応答, 日本土壌肥料学会京都大会, 2015 年 9 月 9 日~11 日, 京都大学(京都府・京都市)

Maejima E, Watanabe T, Wagatsuma T, Osaki M. The characteristics of root cell components of plants adapted to acidic soil, Rhizosphere 4 congress, 2015 年 6 月 21 日~25 日, MECC(マーストリヒト・オランダ)

Watanabe T, Kusumoto Y, Morita S, Koyanagi T, Osaki M, Hiradate S. Ionic variation in plant species growing in various soil environments, Rhizosphere 4 congress, 2015 年 6 月 21 日~25 日, MECC(マーストリヒト・オランダ)

Chu Q, Watanabe T, Sha Z, Osaki M, Effect of different nitrogen sources on nitrogen dynamics, mineral elements and microbial communities in rhizosphere soil of different plant species, Rhizosphere 4 congress, 2015 年 6 月 21 日~25 日, MECC(マーストリヒト・オランダ)

Maejima E, Watanabe T, Hiradate S, Jansen S, Osaki M. Comparative analysis of aluminium accumulation in leaves of several woody aluminium accumulators, The Eleventh Keele Meeting on Aluminium, 2015 年 2 月 28 日~3 月 4 日, L'hote(リール・フランス)

Watanabe T, Maejima E, Hiradate S, Osaki M, Jansen S. Differences and similarities in the characteristics of aluminium accumulation in various aluminium

accumulators, The Eleventh Keele Meeting on Aluminium, 2015年2月28日~3月4日, L'hotel (リアル・フランス)

松本卓也, 田口和憲, 大崎満, 渡部敏裕. ナトリウムに対する生育応答の異なるテナサイの選抜, 日本土壌肥料学会北海道支部会, 2014年12月3日~4日, かでる27(北海道・札幌市)

渡部敏裕, 楠本良延, 森田沙綾香, 小柳知代, 大崎満, 平館俊太郎. 塩塚高原に生育する各種植物の土壌環境の違いによるイオノーム変動, 日本土壌肥料学会東京大会, 2014年9月9日~11日, 東京農工大学(東京)

前島恵理子, 渡部敏裕, 平館俊太郎, Steven Jansen, 大崎満. 異なるアルミニウム集積植物の葉におけるアルミニウムの集積形態と分布, 日本土壌肥料学会東京大会, 2014年9月9日~11日, 東京農工大学(東京)

Chu Q, Watanabe T, Shinano T, Nakamura T, Oka N, Osaki M, Sha Z. Ionic uptake and distribution of soybean in response to different nitrogen sources at different growth stages, 日本土壌肥料学会東京大会, 2014年9月9日~11日, 東京農工大学(東京)

清水克, 石黒聖也, 渡部敏裕, 大崎満, 貴島祐治. イネの塩害に対する生育評価および遺伝学的解析, 日本土壌肥料学会東京大会, 2014年9月9日~11日, 東京農工大学(東京)

前島恵理子, 渡部敏裕, 我妻忠雄, 大崎満. 強酸性土壌に生育する植物の根細胞膜成分の特性, 日本土壌肥料学会名古屋大会, 2013年9月11日~13日, 名古屋大学(愛知県・名古屋市)

渡部敏裕, 吉村誠子, 前島恵理子, 山内愛子, 大和田野昌子, 岡田遼介, 信濃卓郎, 大崎満, 浦山勝. 野菜のイオノーム解析. 日本土壌肥料学会名古屋大会, 2013年9月11日~13日, 名古屋大学(愛知県・名古屋市)

Maejima E, Watanabe T, Osaki M, Wagatsuma T. Phosphorus deficiency enhances the tolerance of rice to the acidic soil stress, XVII. International Plant Nutrition Colloquium 2013, 2013年8月19日~22日, ICEC (イスタンブール・トルコ)

Watanabe T, Jansen S, Maejima E, Azuma T, Hiradate S, Osaki M. Accumulation of non-essential elements in pteridophytes with emphasis on aluminum, XVII. International Plant Nutrition Colloquium 2013, 2013年8月19日~22日, ICEC (イスタンブール・トルコ)

④ Wagatsuma T, Watanabe T, Toyomasu T, Kuroda M, Muranaka T, Ohyama K, Ishikawa A, Usui M, Maejima E, Khan MSH, Tawaray

K, Koyama H. HMG is a promising key gene for the enhancement of aluminum tolerance of rice via modulating membrane sterols in root-tip portion, XVII. International Plant Nutrition Colloquium 2013, 2013年8月19日~22日, ICEC (イスタンブール・トルコ)

② Sha Z, Watanabe T, Ohira K, Okazaki K, Osaki M, Shinano T. Ionomics study of fertilizer responses in soybean shoots, XVII. International Plant Nutrition Colloquium 2013, 2013年8月19日~22日, ICEC (イスタンブール・トルコ)

③ Yamauchi A, Watanabe T, Osaki M. Characteristics of arsenic accumulation in aquatic plants, XVII. International Plant Nutrition Colloquium 2013, 2013年8月19日~22日, ICEC (イスタンブール・トルコ)

④ 渡部敏裕. 植物イオノミクスの基礎と応用. 日本土壌肥料学会鳥取大会, 2012年9月4日~6日, 鳥取大学(鳥取県・鳥取市)

⑤ 岡田遼介, 渡部敏裕, 浦山勝, 海野佑介, 信濃卓郎, 大崎満. 窒素欠乏下における作物のモリブデン集積特性. 日本土壌肥料学会北海道支部会, 2012年12月5日~6日, 北海道大学(北海道・札幌市)

〔図書〕(計1件)

1. Wagatsuma T, Maejima E, Watanabe T, Khan MSH, Ishikawa S. Significant Role of the Plasma Membrane Lipid Bilayers in Aluminum Tolerance of Plants. *In* Aluminum Stress Adaptation in Plants, Publisher: Springer, Editors: Sanjib Kumar Panda, František Baluška, pp.99-124 (2015).

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

〔その他〕

ホームページ:

<http://www.geocities.jp/watanabe1209/index.htm>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

渡部 敏裕 (WATANABE TOSHIHIRO)
北海道大学・大学院農学研究院・准教授
研究者番号: 60360939