

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 21 日現在

機関番号：14301

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2014～2015

課題番号：26660125

研究課題名(和文) 乾燥による葉の厚さの増加は葉脈道管の水切れ耐性に寄与するか？

研究課題名(英文) Does the increase in leaf thickness to drought contribute to xylem cavitation resistance in leaves?

研究代表者

石田 厚 (Ishida, Atsushi)

京都大学・生態学研究センター・教授

研究者番号：60343787

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)：小笠原のテリハマボウの陽葉では、乾燥勾配に沿って葉厚の増加は見られたが、葉身道管の切れやすさには変化はなかった。このことは葉厚が直接、道管と関連するという仮説を否定した。従って乾燥地での葉厚の増加は、水のキャパシタンスを増加させ、一時的に急激に起こる葉の脱水に対しても、葉のぼう圧や含水量を維持する意義の方が大きいと考えられた。また小笠原の乾燥尾根部に生育する樹木の枝の道管に関しては、通水要素間の壁孔壁の小孔サイズが小さくあり、乾燥適応して進化してきた。一般に組織構造は種保存的と考えられているが、壁孔構造とが進化し、道管の水を切れにくくし乾燥に適応している様子がわかってきた。

研究成果の概要(英文)：On the Ogasawara islands, there are slopes from dry ridge to wet valley. Along the slopes, we examined the relationships between the vulnerability of leaf xylem and leaf thickness in the sun leaves of *Hibiscus glaber*. Towards the dry ridge, the leaf thickness increased in spite of a constant light condition. However, the vulnerability of leaf xylem remained constant. The data indicate that the increase in leaf thickness is related to an increase in leaf capacitance, rather than cavitation tolerance in xylem, contributing to a maintenance of leaf turgor and water content against temporary leaf dehydration. Among woody plants growing at the dry ridge, micropores in intervascular pit membranes in branchelets are consistently small, indicating high cavitation tolerance. To date, xylem anatomy has been considered as species or genera specific, but we first capture the clue of the co-evolutionary variations between physiology and xylem anatomy.

研究分野：樹木生理生態

キーワード：乾燥耐性 小笠原 道管 壁孔壁 キャピテーション耐性 水ポテンシャル 通水性 葉厚

### 1. 研究開始当初の背景

近年、葉身内の水の通りやすさ(以下 葉の通水性と呼ぶ)を測定する技術が開発され、樹木の根から葉まで植物体の全通水抵抗の中で、葉身は約 50%も占めていることがわかってきた。そして葉身内の通水抵抗の高い樹種ほど、気孔開度も光合成速度も低いことがわかってきた (Sack *et al.* 2005)。また葉身の日中の通水性の低下により日中に気孔が閉じる (Nardini and Salleo 2003) など、葉身内の道管の水切れ(キャピテーション)が光合成を低下させることもわかってきた。さらに葉の水ポテンシャルを低下させながら、葉身内の通水性を測定する技術が開発されてきて、これは “leaf vulnerability curve” と呼ばれ、葉身の道管内の水の切れ(キャピテーション)の耐性の指標となるのであるが、未だ世界的にも leaf vulnerability curve を測定した例は少ない。その中で Nardini *et al.* (2012)は、葉身が厚い樹種ほど、葉身内の道管の水切れが起きにくいことを示し、葉身の厚さと乾燥耐性の関連性を示唆した。しかし乾燥地に生育する樹木葉は、厚くなるがよく知られているが、実際にはなぜ葉が厚くなるのか、よくわかっていない。

### 2. 研究の目的

小笠原では、同一樹種内においても、湿性谷部では樹高が 16m に達する一方、乾性尾根部では樹高が 1 m 以下と大きく変化する。これは土壌深が尾根部で極端に浅くなるためである。この野外系では、同じような強い光を浴びている林冠葉を、乾性尾根部から湿性谷部にかけて比較すると、葉身は谷部から尾根部に向けて厚くなっている。そのことは光以外の要因によって、葉が厚くなっていることを示すこと。そのことからこの課題では光要因を除き、乾燥(水分)要因による葉の生理、形態特性の変化を調べることができるモデルサイトになる。このことを利用し、特に乾燥地でより葉が厚くなることの意義を、葉の通水特性やキャピテーション耐性 (vulnerability curve の測定)から明らかにすることを目的とした。

### 3. 研究の方法

小笠原の父島では尾根部から谷部に向け土壌深に依存して、樹高とともに葉厚も変化させながら生育するテリハハマボウを材料にし、光要因を除くためその陽葉について、葉身の形態(個葉面積や葉脈密度)、葉の水分生理特性(水ポテンシャル、浸透ポテンシャル、P-V カーブ、葉のキャパシタンス)、葉の通水性、葉の道管の水の切れやすさ(leaf vulnerability curve) 道管の構造といった、葉身や先枝の通水性や脱水耐性に関わる、生理特性から、マクロからミクロ構造に渡る形態特性を比較した。

### 4. 研究成果

小笠原のテリハハマボウの陽葉においては、湿性谷部から乾性尾根部に行くほど葉は厚く、LMA (Leaf mass per area) は増加していた(図 1)。しかし葉面積当たりの光合成速度や光合成の窒素利用効率には、谷部、尾根部間で有意な変化は見られなかった。これは湿性谷部での陽葉は、N 濃度が高く、薄い葉を保証していることによっていた。

一方葉の P-V 特性においては、乾性尾根部に行くほど、葉の浸透調節を行い(図 2)、また葉が厚くなることで、葉面積当たりのキャパシタンスは増加していた(図 3)。しかし Nardini *et al.* (2012)の予測に反し、乾燥尾根部で葉が厚くなっても、葉の道管の水切れ耐性(leaf vulnerability curve)には変化がなかった(図 4)。

テリハハマボウの道管相互間の壁孔壁は 3 層構造を備え、壁面全域にわたり密で小孔サイズが微小であった(図 5)。他 8 種の乾性低木林構成種でも、通水要素間の壁孔壁は同様に密な構造を有していた。

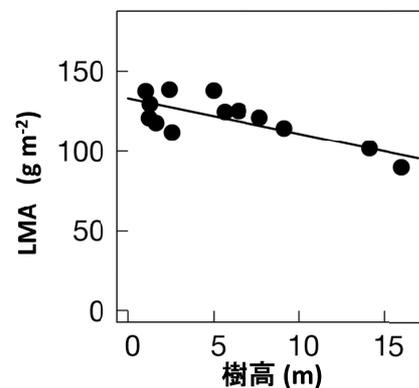


図 1 テリハハマボウにおける樹高と陽葉の LMA(leaf mass per area)との関係 ( $P < 0.05$ )。樹高が低いほど乾燥尾根部に生育する個体である。

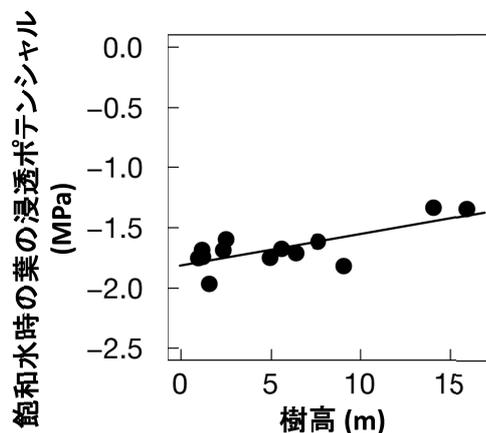


図 2 テリハハマボウにおける樹高と陽葉の飽和水時の浸透ポテンシャルとの関係 ( $P < 0.05$ )。

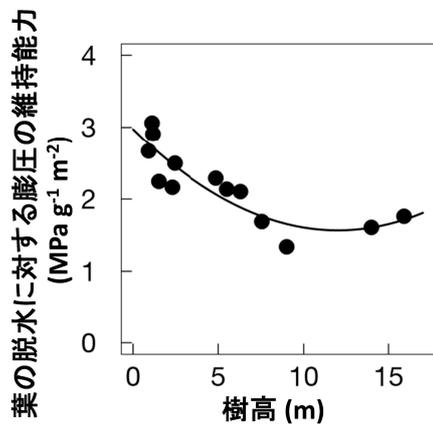


図3 テリハハマボウにおける樹高と陽葉の脱水に対する細胞の膨圧維持能力(すなわちキャパシタンス) ( $P < 0.05$ )。

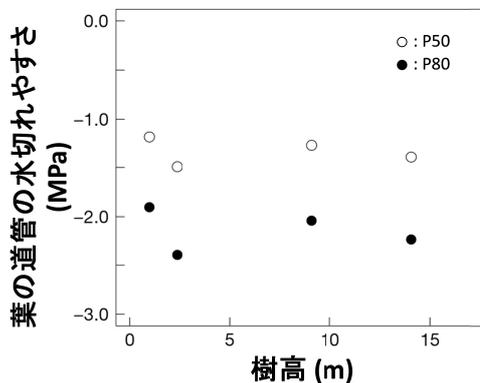


図4 テリハハマボウにおける樹高と陽葉の P50、P80 値との関係 ( $P > 0.05$ : non significant)。また P50 は葉の通水性の 50% を失う時の、P80 は葉の通水性の 80% を失う時の葉の水ポテンシャル値。

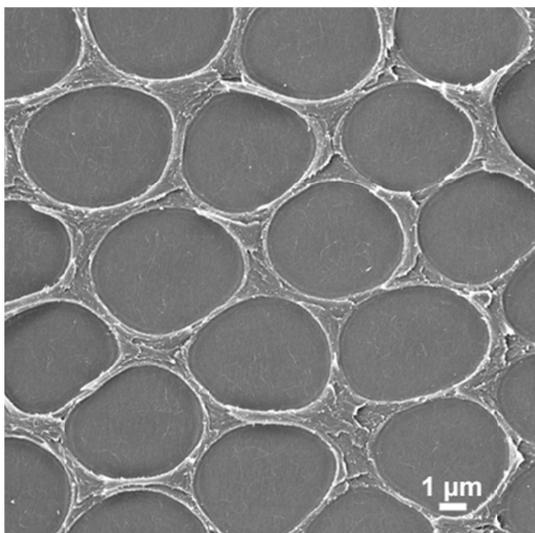


図5 テリハハマボウの道管相互間の壁孔壁の走査電子顕微鏡写真

これらの結果より、葉の厚さは、葉の道間の水切れ体制とは独立していることを示す。我々のデータからは、乾燥地で葉が厚くなることは、キャパシタンスを増加させ、急激な光変動や蒸散要求の変動に対して、葉の水ポテンシャルや含水率を大きく変化させないようにするために、葉を厚くしていると考えられた。また、乾性低木林構成種は、木部構造も微細構造レベルで乾燥環境に適応させ、進化してきたことが示された。

現在の手法の有効性が、この萌芽研究で明らかになってきた。しかしテリハハマボウは比較的日中の葉の水ポテンシャルを一定に保つ isohydric な樹種であった。今後さらにこれらの研究成果を発展させ、日中の葉の水ポテンシャルを土壌乾燥とともに低下させる anisohydric な樹種についても、道管の水切れ耐性が変化するしくみを、葉の P-V 特性とともに他樹種に拡大して調べていく。それによって、葉が乾燥地で厚くなる要因や、木部道管の微細な形態構造と水切れ耐性といった生理の両面から、乾燥耐性の進化適応の仕組みを調べていく。

これらの成果は、今まで組織構造は種保存的と考えられてきたが、実際には乾燥に対して微細構造を変え、進化適応してきたことを示す。すなわち今後、遺伝解析から樹木種の進化の道筋と、生理、形態がどのように変化し、乾燥耐性を得てきたかを解析することができるようになってきた。このようにこの萌芽研究によって、進化系統学、樹木生理学、組織解剖学者らと協働し、新規基盤研究へ申請する足がかりができた。

#### < 引用文献 >

- Sack *et al.*, Leaf hydraulic architecture correlates with regeneration irradiance in Tropical rainforest trees, *New Phytologist*, 167 巻、2005、403-413  
 Nardini *et al.*, Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon cost and ecological consequences, *New Phytologist*, 196 巻、2012、788-798  
 Nardini and Salleo, Effects of the exoerimental blockage of the major veins on hydraulics and gas exchange of *Prunus laurocerasus* L. Leaves, *Journal of Experimental Botany*, 54 巻、2003、1213-1219

#### 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12件)(**全て査読付論文**)

- Yoshimura K., Saiki S.-T., Yazaki K.,  
 Ogasa M. Y. Shirai M., Nakano T.,  
 Yoshimura J., Ishida A., The dynamics of

carbon stored in xylem sapwood to drought-induced hydraulic stress in mature trees、6 卷、2016、Scientific Reports、24513  
DOI:10.1038/SREP24513  
Popradit A., Ishida A., Maruyama T., Srisatit T., Kiratiprayoon S., KhunAnake R., Utarasakul T., Outtaranakorn S., Assessment of Human's attitude towards natural resource conservation in protected area in Thailand、Suan Sunandha Science and Technology Journal、2 卷、2015、18–23 DOI:10.14456/ssstj.2015.4  
Kakishima S., Morita S., Yoshida K., Ishida A., Hayashi S., Asami T., Ito H., Miller III D. G., Uehara T., Mori S., Hasegawa E., Matsuura K., Kasuya E., Yoshimura J., Contribution of seed dispersers on the tree species diversity in tropical rain forests、Royal Society Open Science、2 卷、2015、150330  
DOI:10.2307/2395021  
Tubay J.M., Suzuki K., Uehara T., Kakishima S., Ito H., Ishida A., Yoshida K., Mori S., Rabajante J.F., Morita S., Yokozawa M., Yoshimura J., Microhabitat locality allows multi-species coexistence in terrestrial plant communities、Scientific Reports、5 卷、2015、15376  
DOI:10.1038/SREP15376  
Popradit A., Srisati T., Kiratiprayoon S., Yoshimura J., Ishida A., Shiyomi M., Murayama T., Chantaranonthai P., Outtaranakorn S., Phromma I., Anthropogenic effects on a tropical forest according to the distance from human settlements、Scientific Reports、5 卷、2015、14689  
DOI: 10.1038/srep14689\_  
Ishida A., Nakano T., Adachi M., Yoshimura K., Osada N., Ladpala P., Diloksumpun S., Puangchit L., Yoshimura J., Effective use of high CO<sub>2</sub> efflux at the soil surface in a tropical understory plant、Scientific Reports、5 卷、2015、8991  
DOI: 10.1038/srep08991  
Yazaki K., Kuroda K., Nakano T., Kitao M., Tobita T., Ogasa M.Y., Ishida A., Recovery of physiological traits in saplings of invasive *Bischofia* tree compared with three species native to the Bonin Islands under successive drought and irrigation cycles、PLOS ONE、10 卷、2015、e0135117  
DOI: 10.1371/journal.pone.0135117  
Osone Y., Kawarasaki S., Ishida A., Kikuchi S., Yazaki K., Yamaguchi M., Izuta T., Aikawa S., Shimizu A., Inoue G., Response of gas-exchange rates and water relations to annual fluctuations of weather

in tree species of urban street trees、Tree Physiology、34 卷、2014、1056-1068  
DOI: 10.1093/treephys/tpu086  
Osada N., Yasumura Y., Ishida A., Leaf nitrogen distribution in relation to crown architecture in the tall canopy species, *Fagus crenata*、Oecologia、175 卷、2014、1093-1106  
DOI: 10.1007/s00442-014-2966-y  
Yamaguchi M., Otani Y., Li P., Nagao H., Lenggoro I. W., Ishida A., Yazaki K., Noguchi K., Nakaba S., Yamane K., Kuroda K., Sano Y., Funada R., Izuta T., Effects of long-term exposure to ammonium sulfate particles on growth and gas exchange rates of *Fagus crenata*, *Castanopsis sieboldii*, *Larix kampferi* and *Cryptomeria japonica* seedlings、Atmospheric Environment、97 卷、2014、493–500  
DOI: 10.1016/j.atmosenv.2014.01.023  
Osone Y., Yazaki K., Masaki T., Ishida A., Response to nitrogen pulses and growth under low nitrogen availability in invasive and native tree species with differing successional status、Journal of Plant Research、127 卷、2014、315–328  
DOI: 10.1007/s10265-013-0609-8  
Ishida A., Yamazaki J.-Y., Harayama H., Yazaki K., Ladpala P., Nakano T., Adachi M., Yoshimura K., Panuthai S., Staporn D., Maeda T., Maruta E., Diloksumpun S., Puangchit L., Photoprotection of evergreen and drought-deciduous tree leaves to overcome the dry season in monsoonal dry forests in Thailand、Tree Physiology、34 卷、2014、15–28  
DOI: 10.1093/treephys/tpu107

〔学会発表〕(計16件)

Saiki S.-T., Ishida A., Yoshimura K., Yazaki K., New model in drought-induced tree die-off in carbon, hydraulic, respiratory stress、The 7th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International Congress、大邱(韓国)、2016、4月(Best Poster Award)  
甲野裕理、才木真太郎、吉村謙一、白井誠、木村芙久、丸山温、松山泰、矢崎健一、中野隆志、相川真一、石田厚、乾燥による樹木枯死の水分欠損仮説と糖制限仮説の検証、第63回日本生態学会大会、仙台(日本)2016、3月  
才木真太郎、吉村謙一、矢崎健一、池田武文、石田厚、炭素と通水と呼吸のストレスに関係した乾燥による樹木枯死のメカニズム、第63回日本生態学会大会、仙台(日本)2016、3月

杉村尚倫、松山泰、末弘宗滉、才木真太郎、石田厚、中野隆志、安元剛、神保充、渡部終五、坂田剛、第 127 回日本森林学会大会、神奈川(日本)、2016、3月

甲野裕理、才木真太郎、吉村謙一、白井誠、木村芙久、丸山温、松山泰、矢崎健一、中野隆志、相川真一、石田厚、第 127 回日本森林学会大会、神奈川(日本)、2016、3月(学生ポスター賞)

才木真太郎、吉村謙一、木村芙久、白井誠、甲野裕理、矢崎健一、太田祐子、服部力、佐橋憲生、石田厚、第 127 回日本森林学会大会、神奈川(日本)、2016、3月

海野大和、井鷲裕司、石田厚、才木真太郎、永野惇、工藤洋、テンノウメ属小笠原産固有種の乾燥適応による形質分化に関する RAD-seq 法を用いた遺伝・環境要因の解明、第 62 回日本生態学会大会、鹿児島(日本)、2015、3月  
吉村謙一、才木真太郎、白井誠、乙成こずえ、矢崎健一、中野隆志、石田厚、小笠原乾性林樹木における光合成生産物が樹木水利用にもたらす効果、第 125 回日本森林学会大会、札幌(日本)、2015、3月

白井誠、才木真太郎、石田厚、丸山温、小笠原乾性低木林における木部キャビテーション耐性の比較、第 125 回日本森林学会大会、札幌(日本)、2015、3月

Tsuneki S., Kato H., Toshida K., Saeki S.-T., Yoshimura K., Ishida A., Noriaki Murakami, Detecting ecological speciation in the genus *Persea* on the Bonin Islands, Japan, An International Conference on Island Evolution, Ecology, and Conservation、ハワイ(米国)、2014、7月

才木真太郎、奥野匡哉、吉村謙一、中野隆志、矢崎健一、石田厚、小笠原樹木の樹高制限の水分生理学的解明：樹高を決める水と光のトレードオフ、第 61 回日本生態学会大会、広島(日本)、2014、3月

奥野匡哉、才木真太郎、吉村謙一、中野隆志、矢崎健一、石田厚、小笠原・乾性低木林樹種の乾燥ストレス耐性と枝構造の関係 -C 利用戦略のトレードオフ-、第 61 回日本生態学会大会、広島(日本)、2014、3月

佐藤惟、山路恵子、中野隆志、石田厚、異なる光環境における小笠原が依頼樹種アカギ(*Bishofia javanica* Bulme)の病原菌抵抗性、第 61 回日本生態学会大会、広島(日本)、2014、3月

吉村謙一、才木真太郎、奥野匡哉、石田厚、中野隆志、矢崎健一、乙成こずえ、丸山温、父島乾性低木林における土壤乾燥にともなう樹木の乾燥ストレスの変動、第 61 回日本生態学会大会、広島(日本)、2014、3月

才木真太郎、奥野匡哉、吉村謙一、中野隆志、矢崎健一、石田厚、小笠原における土壤深と最大樹高の関係：樹高を決める水と光のトレードオフ、第 125 回日本森林学会大会、埼玉(日本)、2014、3月(学生ポスター賞)

奥野匡哉、才木真太郎、吉村謙一、中野隆志、矢崎健一、石田厚、小笠原・乾性低木林樹種の乾燥ストレス耐性と C 利用戦略のトレードオフ -生理と樹形構造をつなぐ-、第 125 回日本森林学会大会、埼玉(日本)、2014、3月

〔図書〕(計 1 件)

Sano Y., Bordered pit structure and cavitation resistance in woody plants. In: Secondary Xylem Biology: Origin, Functions, and Applications, Elsevier, 2016, 113-130

〔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

<http://www.ecology.kyoto-u.ac.jp/~atto/Index.html>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

石田 厚 (ISHIDA, Atsushi)  
京都大学・生態学研究センター・教授  
研究者番号：60343737

### (2) 研究分担者

佐野 雄三 (SANO, Yuzou)  
北海道大学・(連合)農学研究科(研究院)  
研究者番号：90226043・教授

### (3) 連携研究者

( )  
研究者番号：

### (4) 研究協力者

才木 真太郎 (SAIKI, Shin-Taro)  
吉村 健一 (YOSHIMURA, Kenichi)  
矢崎 健一 (YAZAKI, Kenichi)  
中野 隆志 (NAKANO, Takashi)