

令和 3 年 6 月 3 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02511

研究課題名(和文) 日射利用に対する陸上植物の機能的進化と環境適応の解明

研究課題名(英文) Elucidation of functional evolution and environmental adaptation for solar radiation utilization of terrestrial plants

研究代表者

久米 篤 (Kume, Atsushi)

九州大学・農学研究院・教授

研究者番号：20325492

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,900,000円

研究成果の概要(和文)：野外フィールドで長期間測定可能な直達・散乱分光放射計の運用方法を開発・検証し、植生内外の分光日射観測を行い、野外における放射の方向性と強度・スペクトル分布との関係を解析した。陸上の日射スペクトルに対して、クロロフィル a (Chl a) は Chl b と相補的に働き、強い光から弱い光まで効果的に利用することができるのに対して、水中の生物のみが利用する Chl c や d、あるいはフィコビルン類は、陸上の放射環境にはうまく適応していないことが示唆された。進化段階別の葉の分光特性と葉の内部構造は関連しており、被子植物では分光特性的に顕著な収斂進化が生じている可能性が示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

日射に照らされた野外の光環境は、太陽高度や天候、日陰の種類などによって、含まれる光波長分布が大きく異なっており、光合成効率や植物への成長影響が異なっている。本研究では野外の日射環境を正確に測定できる装置を利用し、植物の光合成や光受容体との関係を解析した。その結果、人の視覚では同じ色に見える環境でも、植物はその違いを感じることができ、自身の成長環境を判断できることが明らかになった。また、植物の花や葉組織は、日射環境と生育段階に応じて色素を合成・分解することでエネルギー吸収量を調節し、組織温度を調節していることがわかった。これらの知見は、植物の進化過程を理解し、品種改良や栽培技術の改善に役立つ。

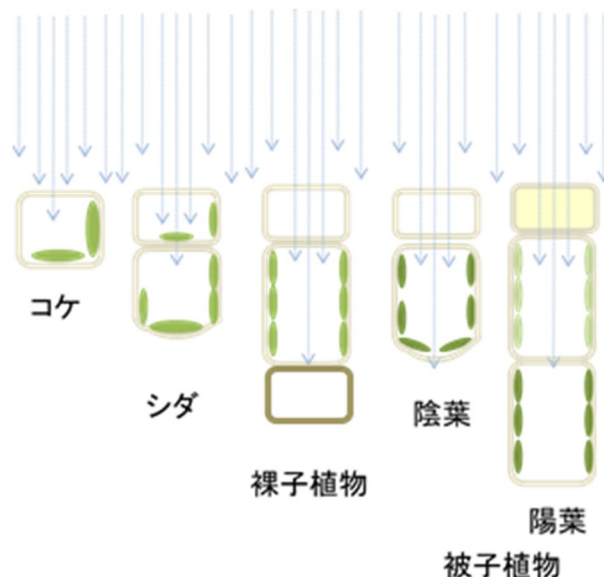
研究成果の概要(英文)：We developed and verified a method of operating a direct and diffuse spectroradiometer that can be used for long-term measurements in the field. We observed spectral solar radiation inside and outside vegetation and clarified the relationship between the directionality of radiation and its intensity and spectral distribution in the field. For the terrestrial solar radiation spectra, chlorophyll a (Chl a) worked in a complementary manner to Chl b, effectively utilizing both strong and weak light. On the other hand, Chl c and d, or phycobilins, which are used only by organisms in water environment, were suggested to be poorly adapted to the terrestrial radiation environment. The spectral characteristics of leaves at different evolutionary stages were related to the internal structure of the leaves. The results suggest that a significant convergence in spectral characteristics may have occurred in angiosperms.

研究分野：生物環境物理学

キーワード：日射 直達・散乱放射 光合成 クロロフィル 紫外線 分光放射計 野外観測 リモートセンシング

## 1. 研究開始当初の背景

光合成を行うほとんどの陸上植物の葉は緑色であり、地球上どの植生帯においてもほぼ同じ分光吸収・反射特性を示す。これは、水中の光合成生物が様々なクロロフィルやカロテノイド、フィコビルリンなどを持ち、様々な色を示すのとは対照的である。緑色(G)の中心波長は 546nm であり、直達日射のエネルギーピーク波長と一致している。日射エネルギーが強すぎる陸上では、植物は直達日射に対して吸収率の低い光合成色素を持ち、葉緑体分布や色素濃度と細胞構造を組み合わせることによって、葉緑体にとって安全な光合成を行うことが優先されていた(Kume 2017)。さらに、近赤外域の吸収が葉温調節において重要な役割を果たしており、多くの被子植物では散乱させるだけでほとんど吸収しないのに対して、裸子植物では細胞壁構造の違いによって効果的に近赤外線を吸収していた(久米 2017 植物学会第 81 回大会)。近年注目されている葉緑体光定位運動も、これらの光学特性と関連していることが明らかになってきた。日射スペクトルと吸収スペクトル、組織構造との密接な関係の解析から、地球の陸上植物の光合成色素や光合成器官の運動特性・組織構造は、直達日射による強光を避け、散乱放射を有効に利用し、安定的な CO<sub>2</sub> 取り込みや葉温維持を行い、直達放射を安全かつ有効に利用できる方向に進化してきたことを示唆している。これは、光合成の光利用についての新しい見方であり、陸上植物の葉の進化過程(図 1)を理解する上で非常に重要であると考えられるが、現段階では仮説段階であり、環境と植物の関係を包括的に再解析する必要があった。



## 2. 研究の目的

- 1) 野外フィールドで長期間測定可能な直達・散乱分光放射計の運用方法を開発・検証する。
- 2) 植生内外の分光日射観測を行い、野外における放射の方向性と強度・スペクトル分布との関係を明らかにする。
- 3) 進化段階別の植物群、コケ植物、シダ植物、裸子・被子植物で葉の分光吸収特性を測定し、葉内構造と葉緑体特性の生理生態学的な比較測定を行う。
- 4) 生育環境別の分光放射環境と組織の光学特性比較を行い、日射スペクトルと植生との相互作用が高山や林床の葉の構造や葉緑体の光吸収特性に及ぼしている影響、および陰葉化への直達放射減少影響を解明する。
- 5) 得られたデータを基に、陸上植物の各進化段階における光利用様式の変化を類型化し、葉や組織の放射吸収についての適応進化過程を類推する。

### 3. 研究の方法

#### 1) 進化段階別の葉の分光吸収測定を行う

・針葉樹については、南方系・北方系の系統を考慮した光合成部位の分光特性、葉緑体運動特性を評価する。また、常緑広葉樹について分光特性を評価する。

・シダ類については、系統を考慮した試料植物の栽培を行い、光合成特性評価、分光特性評価、葉緑体運動特性評価を行う。

2) 葉断面構造の独特な超耐陰性植物の光合成特性を評価する。林床植物について試料植物を採取し、光合成・分光吸収特性の評価を行う。特に、シダ植物では形態多様性が大きいため、生理生態学的な評価を行う。

#### 3) 様々な環境における分光日射測定を実施する (UV-A 含む)

・伊都キャンパス・立山、全天から林床・雪中までの野外測定を行う。

・直達・散乱日射の測定原理の違いによる誤差特性を解析する。UV-A の測定精度を検証し、拡散放射に及ぼす役割を葉の吸収特性と合わせて検討する。

4) 植物葉中のクロロフィル・キサントフィル・カロテノイドの定量測定法を検討する。また、風媒花であるイネやマツ類の花に注目して、分光放射吸収特性を解析する。

5) 近赤外を利用した、植物表面を定量的評価できる近接リモートセンシング技術を開発する。

### 4. 研究成果

本研究は、1) 直達・散乱日射スペクトルの野外観測、2) 各植物群の吸収スペクトル測定と葉構造・葉緑体特性の進化段階別比較、そして3) 日射の方向性と関連した生理生態学的特性の比較が3つの大きな研究の柱となっている。

1) 直達・散乱日射スペクトルの観測については、初年度につくば市の高層気象台と福岡市の九州大学伊都キャンパスで行う事を予定していた。しかし、納入業者の度重なる過失により、高層気象台における観測期間が大幅に短縮された。分光放射計を同時に2台利用する直達・散乱放射分離型測定法と、1台の分光放射計と電子制御されたシャドーバンドシステムを組み合わせた新しい直達散乱放射測定手法の検証については、高層気象台で約1ヶ月間の比較観測を実施した(図参照)。得られたデータについて解析を行った結果、シャドーバンドを利用した新しいシステムでも、従来の測定法と同様の精度で、直達・散乱放射測定が行えることが確かめられ

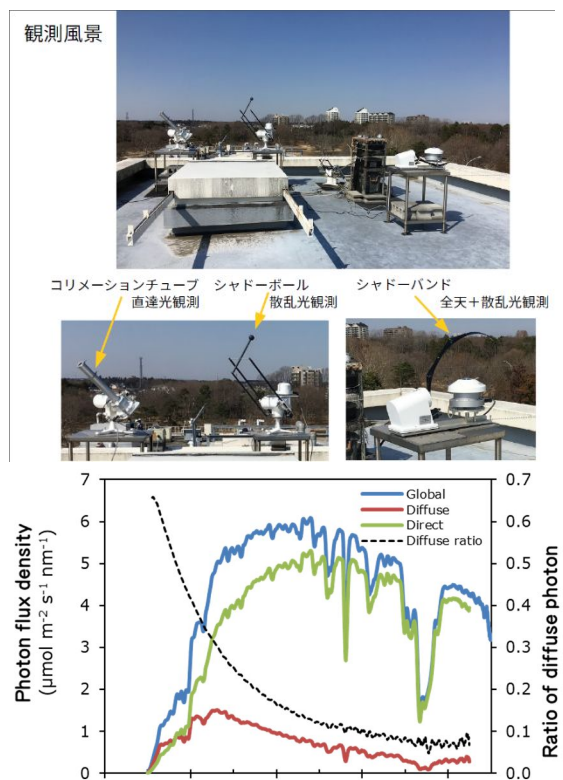


図 日射観測の様子(上)と正午における観測例(下)

た。一方、その過程で、独立型の紫外線 (UV-A) センサが野外で適切に測定できていないことが判明し、別仕様のセンサも含めて分光放射計の測定結果と検証を行った。検討を進めた結果、市販の UV 域の放射センサの中には野外で使用するには不適切な仕様で設計され、散乱放射の評価においては不適切な校正法で出荷されている製品があることが明らかになった。日射スペクトル観測については九州大学伊都キャンパス農学部屋上で 2 年間の連続観測を行い、ほぼ理想的な測定データが得られた。火山噴火や黄砂の影響も確認できた。これらのデータは今後、解析を進めて論文発表していくと同時に、一般利用可能な形でデータ公開することも検討している。

2) 系統的に離れた植物種間の葉内構造と葉緑体の大きさ・形状を比較し、分光吸収・反射特性・光合成特性を測定した。種の分岐年代が異なる 12 種のシダ植物を温室内で栽培し、成熟した葉を用いて葉の内部構造と光利用特性との関係を調査した結果、分岐年代が新しい種ほど緑色光と赤色光の吸収率が高く、葉緑体表面積は大きくなる傾向にあり、シダ植物は進化に伴って内部構造と光利用機構を並行的に変化させてきたことが示唆された。また、裸子植物ではナンヨウスギ系の針葉樹やソテツ、イチヨウなどの広葉タイプなどで測定・評価を行った。その結果、被子植物では分光特性的に顕著な収斂進化が生じているのに対して、裸子植物では、多様化が生じており、葉の内部構造と関連していることが示唆された。針葉樹葉の色素定量については、スギにおいて DMF (N,N-dimethylformamide) を利用した測定方法を確立した。一方、パンデミックの影響で野外測定は大幅に制限され、林床環境における光環境の解析や、緯度・気候帯別の比較観測は行えなかった。

3) 観測された直達・散乱日射スペクトルデータを元に、クロロフィル (Chl a, b, c, d, f) の吸収スペクトルと日射スペクトルの関係を考察した。その結果、日射スペクトルに対して Chl b は Chl a と相補的に働き、強い光から弱い光まで効果的に利用することができるのに対して、水中の生物のみが利用する Chl c や d、あるいはフィコビルン類は、陸上の放射環境にはうまく適応していないことが示唆された。すなわち、陸上植物は、地上の光環境に適した Chl a と b の組み合わせだけを利用するようになったと考えられる。この結果は、入射放射スペクトルに加えて、そのエネルギー強度が光合成に利用される色素の重要な選択圧となっており、置かれた環境によって、そこに生育する生物の色が大きく変化する可能性を示唆している。たとえば、太陽から地球の距離が現在よりも離れていれば、光合成生物の色はより暗くなっていくのに対して、より近づけば、光化学系から Chl b が排除され、反応中心を保護するためのカロテノイドなどのフィルター色素の割合が高まることが予想された。

栽培実験による生育比較を行うための人工光源を検討し、ホロライト (平行放射光源) の特性確認を行った。方向性の照射についてはほぼ予想通りの放射特性が得られたが、対照となる散乱放射を十分に発生させることが困難であり、栽培実験については再検討が必要であることが明らかになった。一方、近赤外反射特性を利用した近接リモートセンシング技術の開発についてはヒメツリガネゴケをモデル植物として利用し、ハイパースペクトル解析の結果から 2 もしくは 3 波長の画像情報から輪郭判別やバイオマス推定などが可能であることを実証した。さらに、風媒花植物の花色の变化について日射スペクトルの観点から解析し、吸収エネルギーと花色、そして花温度との関係をモデル計算し、花色の違いの生物学的意義がエネルギー収支の解析によって説明できることを示した。特に、イネ 12 品種を利用

した栽培実験では、穂の色と穂の形態特性との間に密接な関係があり、エネルギー収支の観点から、色の変化と形態変化が結びついていることを明らかにした。この成果は地球温暖化に伴う作物栽培の適応策として重要となる可能性があり、今後も研究を進めていく方針である。

<引用文献>

Kume, A. Importance of the green color, absorption gradient, and spectral absorption of chloroplasts for the radiative energy balance of leaves. *J Plant Res* 130, 501-514 (2017). <https://doi.org/10.1007/s10265-017-0910-z>

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Ishishita Kazuhiro, Higa Takeshi, Tanaka Hidekazu, Inoue Shin-ichiro, Chung Aeri, Ushijima Tomokazu, Matsushita Tomonao, Kinoshita Toshinori, Nakai Masato, Wada Masamitsu, Suetsugu Noriyuki, Gotoh Eiji	4. 巻 183
2. 論文標題 Phototropin2 Contributes to the Chloroplast Avoidance Response at the Chloroplast-Plasma Membrane Interface	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 304 ~ 316
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.20.00059	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 Kihara Miki, Ushijima Tomokazu, Yamagata Yoshiyuki, Tsuruda Yukinari, Higa Takeshi, Abiko Tomomi, Kubo Takahiko, Wada Masamitsu, Suetsugu Noriyuki, Gotoh Eiji	4. 巻 133
2. 論文標題 Light-induced chloroplast movements in Oryza species	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 525 ~ 535
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-020-01189-w	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 後藤 栄治	4. 巻 12
2. 論文標題 光環境への適応における葉緑体光定位運動の役割	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 BSJ-Review	6. 最初と最後の頁 45 ~ 51
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.24480/bsj-review.12a6.00199	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 久米篤	4. 巻 29
2. 論文標題 陸上の日射環境と光合成色素の吸収特性 - 高精度分光日射観測によって明らかになってきたこと -	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 光合成研究	6. 最初と最後の頁 116-124
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Kume Atsushi、Akitsu Tomoko、Nasahara Kenlo Nishida	4. 巻 131
2. 論文標題 Why is chlorophyll b only used in light-harvesting systems?	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 961 ~ 972
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-018-1052-7	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 Kiyomizu Takashi、Yamagishi Saya、Kume Atsushi、Hanba Yuko T.	4. 巻 33
2. 論文標題 Contrasting photosynthetic responses to ambient air pollution between the urban shrub Rhododendron pulchrum and urban tall tree Ginkgo biloba in Kyoto city: stomatal and leaf mesophyll morpho-anatomies are key traits	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Trees	6. 最初と最後の頁 63 ~ 77
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00468-018-1759-z	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 Kume Atsushi	4. 巻 1
2. 論文標題 Color of Photosynthetic Systems: Importance of Atmospheric Spectral Segregation Between Direct and Diffuse Radiation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Astrobiology	6. 最初と最後の頁 123 ~ 135
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-981-13-3639-3_9	査読の有無 無
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17件(うち招待講演 1件/うち国際学会 0件)

1. 発表者名 久米 篤
2. 発表標題 空の色にはどのような情報が含まれているのか
3. 学会等名 雪氷生物研究会2021
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 北嶋諒太郎, 久米篤, 熊丸敏博, 渡辺敦史, 松田修, 若林宏樹, 清水邦義
2. 発表標題 イネ穎果の分光反射特性が穂温に与える影響の評価
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 若林宏樹, 松田修, 久米篤
2. 発表標題 マルチウェルプレート内で培養したヒメツリガネゴケの分光画像による成長評価法の検討
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 久米 篤
2. 発表標題 青空が駆動する植物光受容体の進化 大気の役割
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 日出間純, 愿山(岡本) 郁, 笠羽康正, 柴原聡文, 久米篤, 永井大樹, 橋本博文, 稲富裕光
2. 発表標題 植物の微小重力下における太陽光影響評価に向けたISS曝露部搭載型植物培養器(Plant-BioCube Unit)の開発に関する進捗状況
3. 学会等名 第35回 宇宙環境利用シンポジウム
4. 発表年 2021年



1. 発表者名 久米 篤
2. 発表標題 植物は日陰をどう区別しているか
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 北嶋 諒太郎, 松田 修, 熊丸 敏博, 久米 篤
2. 発表標題 稲穂の色と高さが穂温に与える影響について
3. 学会等名 日本農業気象学会2021年全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤栄治
2. 発表標題 Chloroplast accumulation response enhances leaf photosynthesis and plant biomass production
3. 学会等名 第132回日本森林学会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 後藤栄治
2. 発表標題 葉緑体光定位運動における新たな制御機構
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 久米 篤, 秋津 朋子, 奈佐原 顕郎
2. 発表標題 陸上の日射環境の指標となる波長の探索
3. 学会等名 日本生態学会第67回全国大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 久米篤
2. 発表標題 立山の光の色の多様性
3. 学会等名 第15回立山研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 若林宏樹, 松田修, 久米篤
2. 発表標題 マルチウェルプレートによるヒメツリガネゴケの培養およびハイパースペクトルセンサを用いた成長解析
3. 学会等名 日本宇宙生物科学会第33回大会,
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 久米篤, 秋津朋子, 奈佐原顕郎
2. 発表標題 入射日射スペクトルの変化から植物が得られる情報
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 久米 篤
2. 発表標題 陸域の日射環境と積雪・雪氷藻の吸収スペクトル
3. 学会等名 雪氷生物研究会2019
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 久米 篤, 秋津 朋子, 奈佐原 顕郎
2. 発表標題 葉の構造の進化が分光吸収特性に及ぼしている影響
3. 学会等名 日本生態学会第66回全国大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 久米 篤
2. 発表標題 針葉樹が広葉を付けない理由
3. 学会等名 第74回九州森林学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 久米 篤
2. 発表標題 クロロフィルbが陸上でも利用される理由
3. 学会等名 日本宇宙生物科学会第32回大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 小池 孝良、北尾 光俊、市栄 智明、渡辺 誠	4. 発行年 2020年
2. 出版社 共立出版	5. 総ページ数 264
3. 書名 木本植物の生理生態	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>陸上植物がクロロフィルaとbだけを持つ理由 ~光の性質を生かした栽培技術の応用に期待~  <a href="https://www.kyushu-u.ac.jp/ja/researches/view/260">https://www.kyushu-u.ac.jp/ja/researches/view/260</a></p>
---

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	<p>奈佐原 顕郎 (西田顕郎)</p> <p>(Nasahara Kenlo)</p> <p>(40312813)</p>	<p>筑波大学・生命環境系・准教授</p> <p>(12102)</p>	
研究分担者	<p>富田 祐子 (半場祐子)</p> <p>(Hanba Yuko)</p> <p>(90314666)</p>	<p>京都工芸繊維大学・応用生物学系・教授</p> <p>(14303)</p>	
研究分担者	<p>秋津 朋子</p> <p>(Akitsu Tomoko)</p> <p>(90590597)</p>	<p>筑波大学・生命環境系・研究員</p> <p>(12102)</p>	

6. 研究組織（つづき）

	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	後藤 栄治  (Gotoh Eiji)  (90614256)	九州大学・農学研究院・助教    (17102)	

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