

令和 5 年 6 月 20 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18K06426

研究課題名(和文)クローナル植物の物質転流様式がラメットの自己間引きを妨げる機構の栽培実験での解明

研究課題名(英文)Growth experiments on prevention mechanisms of allocation patterns on ramet self-thinning in clonal plants

研究代表者

鈴木 準一郎 (Suzuki, Jun-Ichirou)

東京都立大学・理学研究科・教授

研究者番号：00291237

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)：本研究は、クローナル植物で自己間引きが見られない機構を栽培実験により明らかにすることを旨とした。ラメット間の生理的統合や季節的な地上部の枯死ではなく、地下部に多量の物質を貯蔵するため生育初期からの同化産物の地下への転流が、個々のラメットの成長を抑制し自己間引きを防ぐという仮説を検討した。steam girdlingを用いて同化産物の地下部への転流様式を変化させると、感染症の発生確率が高まり、ラメットの死亡率が非常に高まった。しかし、ラメットの顕著なサイズの増加は見られなかった。以上から物質転流の変換が、クローナル植物の防御システムに影響する可能性があり、より詳細な検討が必要である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

葉と茎や花からなる地上茎と根からなるラメットが、地下茎などを介して栄養繁殖により、複数連結したクローナル植物は、シダから被子植物にまで存在し、多くのバイオームで構成草本種の大半がクローナル植物である。温帯の林床では、草本の70%程度の種がクローナル植物だとされ、その生態的特性の理解は、生態系機能や生物多様性の保全においても重要である。一方で、クローナル植物の生態的特性に関する研究は、いまだに十分ではなく、その特異な物質転流の意義については解明が必要である。

研究成果の概要(英文)：The growth experiments aimed to clarify the mechanism by which ramet self-thinning rarely occurs in clonal plants. We proposed the hypothesis that allocation patterns of assimilates to belowground organs from early growth stages reduce each ramet growth and prevent self-thinning in clonal plants that often exhibit large amounts of storage matter. Previous studies emphasised physiological integration between ramets or seasonal die-back of ramets. We adopted steam-girdling to prevent matter allocation from aboveground to belowground parts, which enhanced the infection rates and mortality of ramets. However, there was no significant increase in ramet sizes. These results suggest that conversion of matter allocation may affect the defence system of clonal plants.

研究分野：植物生態学

キーワード：クローナル植物 自己間引き steam girdling法 地下貯蔵物質 物質転流 感染症 防御機構

1. 研究開始当初の背景

クローナル植物とは、葉と茎や花からなる地上茎と根からなる植物体(ラメット)が、地下茎や匍匐枝といった器官を介して栄養繁殖により、複数連結した植物の総称である。このような形態的・機能的な特徴をもった植物は、様々な分類群(シダから被子植物まで)に存在し、様々なバイオームで多くの草本植物がクローナル植物であることが知られている。例えば、温帯の林床性草本では、存在する種の70%程度がクローナル植物であると言われている(van Groenendael & de Kroon, 1990)。そのため、クローナル植物が有する生態的特性の理解は、生態系機能や生物多様性の保全においても重要である(鈴木、2017)。

クローナル植物の生態的特徴として最も広く知られているのが、クローナル植物のラメットで構成される個体群では、自己間引きが起こらないという現象である(Hutchings, 1979)。『なぜクローナル植物では自己引きが生じないのだろうか』、本申請では、この「問い」に栽培実験により答える。

自己間引きは、植物生態学において、最も一般性のある法則とまで言われており(Harper, 1976)、クローナル植物はその例外として注目されてきた。クローナル植物において、自己間引きが見られない理由として生理的統合の意義が強調されてきた。生理的統合とは、優勢なラメットから劣勢なラメットへの同化産物や栄養塩や水が移動し、競争において劣勢なラメットをサポートすることを言う(Hutchings, 1979)。この生理的統合により、被圧されたラメットが枯死せず、その結果、自己間引きが生じないとされてきた。しかし、季節性のない熱帯に自生する自己間引きする大型のイネ科草本の発見から、生理的統合ではなく、温帯域で見られる季節的な枯死が、自己間引きが生じない理由だと、de Kroon & Kalliola, (1995)は主張した。さらに、生理的統合が機能するのは主に生育の初期であり、クローナル植物で自己間引きが見られない機構としての生理的統合は過大評価されていると批判した(de Kroon, 1993)。

しかし、同じ大型のイネ科草本の確立したラメット個体群であるタケは、季節性のある日本でも自己間引きを示さない。そこから、季節性の存在だけでは、クローナル植物で自己間引きが見られない機構を説明することはできない。そこで、申請者は、多くのクローナル植物で見られる多量の貯蔵物質に注目し(Suzuki & Hutchings, 1997; Suzuki & Stuefer, 1999)、多量の貯蔵物質を蓄える物質分配様式が、クローナル植物で自己間引きが見られない機構として重要だと考え、理論モデルとして発表した(Suzuki & Hara, 2001)。このモデルでは、多量の貯蔵物質を蓄えるためには、生育の初期から貯蔵を行う必要があり、この貯蔵により個々のラメットの成長は抑制され、自己間引きが生じるようなサイズ依存性の強い成長が見られないと考えた。しかし、このモデルを実際の植物を用いて検討するためには、植物の物質分配様式を人工的に変化させる必要がある。

2. 研究の目的

温帯以北のバイオームの草本植物の非常に多くを占めるクローナル植物(Klimes, 1995)が示す、自己間引きの欠如という現象の機構を、物質転流を実験的に変化させ、本研究は実証的に明

らかにし、1979 年以來、大きな疑問となってきた、クローナル植物において自己間引きが見られない理由の機構的な解明を目指した。

本研究で検討した仮説は、「クローナル植物のラメットは、生育シーズンの初期から同化産物をラメット自らの成長に用いると同時に、地下部に転流し、次の年の生育のために貯蔵するため、ラメットの成長が抑制され、その結果、ラメット間の競争も低減し、自己間引きが生じない」である。この仮説を、実際の植物を用いた栽培実験により検討した。

これまで、クローナル植物において自己間引きが見られない機構の検討は、野外や栽培した植物の挙動から、帰納的に行われてきた。上記の季節性を欠く大型のイネ科草本の例(de Kroon & Kalliola, 1995)は、その例である。このアプローチは、仮説の探索には有効であるが、検討には十分でない。

3 . 研究の方法

本申請では、クローナル植物のラメットの茎の基部に、steam girdling を施し、茎の師部のみを破壊することで、同化産物の地下への転流様式を変化させた。steam girdling とは、パスツールピペットなどを通じて蒸気を局所的に植物の茎に当て、その場所に存在する師管を焼き殺す手法である(van Molken et al., 2011)。水や栄養塩の根からの通り道である導管は、細胞壁のみからなる「死んだ」組織なので、葉や茎は、steam girdling の後でも生残り成長できる。さらに、予備実験では蒸気を噴霧する際に、茎の一部を粘土で被覆することで、損傷を与える師管の範囲をコントロールできた。

実験材料としてはキクイモ (*Helianthus tuberosus*) を用いた。キクイモは、クローナル植物の中では、splitter とされ (Klimes, 1995)、塊茎間の繋がりがすぐに失われるので、生理的統合は、塊茎が形成されるごく初期にしか生じない。また、季節的に枯死する。さらに、高密度下での個体の死亡率は増加するが、死亡率の密度依存性は高くない(申請者の観察、未発表)。そこで、これまで注目されてきた要因以外の機構によって、自己間引きが阻害されていることを示すために、極めて優れた材料と考えられる。また、steam girdling 処理により感染症が発症することが判明したのちには、イタドリ (*Fallopia japonica*) でも同様の検討を行った。

まず、地下の塊茎に貯蔵物質を有し、塊茎間の繋がりはすぐに失われるキクイモで、steam girdling によって、物質分配様式を変更させることを試みた。steam girdling による師管の損傷が増加すると、地下の根および塊茎への物質分配が減少し、地上茎のバイオマスの定量を試みた。

4 . 研究成果

steam girdling によって、予備実験の際には予想されなかった現象が惹起された。steam girdling 処理で、物質転流様式の変化は示唆されたが、感染症が蔓延した。その結果、当初の仮説であった、「物質転流様式がクローナル植物の自己間引きを引き起こす」の検討は、十分なサンプル個体を提供できず、十分には果たせなかった。一方で、物質転流様式が、野外で生育する植物においても、植物防御機構(植物免疫)に重要な役割を果たしていることを示すことができた。

steam girdling 処理からの回復直後に、キクイモ では非常に多くの植物体が感染症に感染した。steam girdling 部位の上部の茎の直径が増し、物質転流様式の変化は示唆された。一方で、葉での病変や落葉がみられた。同様の变化は、steam girdling 処理を施さない植物や茎のごく一部に施した植物、末端の茎に施した植物には現れなかった。そのため、常在のバクテリアや菌類による感染であることが疑われた。葉の病変からウイルスの可能性は低いと思われた。同様の变化は、イタドリでも見られた。イタドリでも steam girdling 部位の上部の茎の直径は増し、物質転流様式の変化は示唆された。しかし、キクイモ と同様に、通常の栽培ではほぼ見られない感染症が蔓延した。一方で、感染症に罹患しない植物体では、地上部のサイズが非常に増加した。ただし、そのような個体の数は非常に限られた。以上より、野外で生育する植物においても、植物体内の物質転流が、植物の防御機構(植物免疫)に非常に大きな役割を果たしている可能性を指摘できる。

steam girdling 後の感染症蔓延の原因として、糖の移動様式(Braun,2022)の変化が生じ、その結果、植物体内の糖バランスが変化することで植物の防御活性も変化し(Yamada, 2016)最終的に常在菌による病変が発症した(Saijyo & Loo, 2019)と思われる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 サンガット ビナイ、金子 信博、佐倉 朗夫、鈴木 準一郎	4. 巻 12
2. 論文標題 ダイズの不耕起草生栽培における刈り敷きによる窒素源としての雑草利用	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 有機農業研究	6. 最初と最後の頁 71～81
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.24757/joas.12.1_71	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 該当する

1. 著者名 Suzuki Satoshi N., Tsunoda Tomonori, Nishimura Naoyuki, Morimoto Junko, Suzuki Jun-ichirou	4. 巻 432
2. 論文標題 Dead wood offsets the reduced live wood carbon stock in forests over 50?years after a stand-replacing wind disturbance	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Forest Ecology and Management	6. 最初と最後の頁 94～101
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.foreco.2018.08.054	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 Kim, B. M., Horita, J., Suzuki, J. I., & Tachiki, Y.	4. 巻 529
2. 論文標題 Resource allocation in tragedy of the commons game in plants for belowground competition.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Theoretical Biology	6. 最初と最後の頁 110858
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.jtbi.2021.110858	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 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 伊藤允, 立木佑弥, 鈴木準一郎
2. 発表標題 不均質な土壌資源分布下でのクローナル植物カキドオシの匍匐枝導管の解剖学的形態解析
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会（2021年3月、岡山）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 大村拓平, 立木佑弥, 鈴木準一郎
2. 発表標題 土壌資源の垂直分布に応じてカキドオシの根の空間分布は変化するか?
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会 (2023年3月、仙台)
4. 発表年 2023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

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