

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 16 日現在

機関番号：11301

研究種目：若手研究(S)

研究期間：2008～2012

課題番号：20677001

研究課題名（和文） “未来の生態系” 天然二酸化炭素噴出地を利用した植物の高二酸化炭素適応の研究

研究課題名（英文） A study of plant adaptation to elevated CO₂ using CO₂ springs as a future ecosystem

研究代表者

彦坂 幸毅 (HIKOSAKA KOUKI)

東北大学・大学院生命科学研究科・教授

研究者番号：10272006

研究成果の概要（和文）：植物が高 CO₂ 環境に適応進化するだろうか？という疑問のもと、“未来の生態系” のモデルとして天然 CO₂ 噴出地を主要な対象とし、高 CO₂ 環境に対する植物の長期的応答の解析を行った。その結果、天然 CO₂ 噴出地周辺の高 CO₂ 域に生育する植物が、通常 CO₂ 域に生育する植物に比べ、相対的に小さな気孔をもち、最大気孔コンダクタンスや低 CO₂ 濃度での光合成速度が低いこと、葉/根バイオマス比が高いといった異なる表現型をもつことを明らかにした。メタ解析により、この傾向は CO₂ 噴出地や種によらず普遍的に見られることを示した。さらに、高 CO₂ 由来の植物は高 CO₂ 環境で高い競争能力をもつことを明らかにした。これらの結果は、植物が高 CO₂ 環境に適応していることを示す。

研究成果の概要（英文）：We raised a question whether plants exhibit evolutionary adaptation to elevated CO₂. We studied plants from natural CO₂ springs, where plants have been exposed to elevated CO₂ over generation. We found that plants from high CO₂ area around CO₂ springs have smaller stomata, low maximal stomatal conductance, low photosynthetic rates at low CO₂, and higher leaf to root ratio. A meta analysis revealed that such differences are common across different CO₂ springs irrespective of species. Competition experiment demonstrated that plants from high CO₂ area are more competitive at elevated CO₂. These results suggest that plants evolutionarily adapt to elevated CO₂ conditions.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	35,300,000	10,590,000	45,890,000
2009 年度	11,200,000	3,360,000	14,560,000
2010 年度	11,200,000	3,360,000	14,560,000
2011 年度	11,200,000	3,360,000	14,560,000
2012 年度	11,200,000	3,360,000	14,560,000
総計	80,100,000	24,030,000	104,130,000

研究分野：生態・環境

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：植物・地球環境変化・適応進化・二酸化炭素濃度上昇

1. 研究開始当初の背景

化石燃料の大量消費により大気 CO₂ 濃度は現在急激に増加している。植物は生物圏における唯一の CO₂ 吸収者であり、その高 CO₂ 応答について多くの研究が行われてきた。しかし、これらの研究で使用されてきた植物は現在の環境に適応した植物である。現在の植物と将来の植物は同じものと考えて良いのだろうか？ これまで数十万年間に CO₂ 濃度が 300ppm を超えたことはなく、現生の植物が高 CO₂ で自然選択を受けたことはない。逆に、将来の高 CO₂ 環境では、現在と違った自然選択により、現生植物とは異なる遺伝型が進化する可能性を想起できる。

この可能性を検証するためには、長期間植物を高 CO₂ 濃度にさらさなければならない。最も有用な方法が天然 CO₂ 噴出地の利用である。CO₂ 噴出地では生態系が長期間高 CO₂ 濃度に暴露されており、突然変異や選択を経て高 CO₂ 環境に適応した遺伝型が出現している可能性は高い。CO₂ 噴出地は火山国に多く見られ、特にイタリアで多く研究が行われた。しかしその多くは現地植物の性質の記載にとどまり、進化学的な観点からの研究は全く行われていなかった。

2. 研究の目的

本研究は、将来の高 CO₂ 環境においてどのような植物が進化するかを予測することを目的とする。そのため、高 CO₂ 環境に適応していることが期待される天然 CO₂ 噴出地周辺の植物の生理生態的および集団遺伝学的解析を行う。さらに、人工気象室内で選抜実験を行い、高 CO₂ 環境での進化を再現する。これらの実験から、高 CO₂ 環境でどのような性質が有利なのか、どのように選択されてくるのかを予測する。

3. 研究の方法

天然 CO₂ 噴出地から植物の個体あるいは種子を採取し、実験圃場で育成する。孤立状態で育成することにより表現型を明らかにし、さらに競争実験を行い、表現型の違いが高 CO₂ 環境への適応に結びついているかを解析した。

この他、野外における CO₂ の効果を明らかにするため、現地における葉形質の調査を行った。

また、分子生物学のモデル植物であるシロイヌナズナを用い、進化的な観点から CO₂ 応答を解析した。まず、世界各地に生育するジェノタイプを収集し、異なる CO₂ 環境で育成し、成長速度のばらつきとその形態・生理的原因を探り、どのような性質が高 CO₂ 環境

での成長に有利なのかを解析した。さらに、突然変異を化学的に誘発し、クロロフィル蛍光によってスクリーニングを行い、高 CO₂ 濃度で光合成速度が高い変異体の単位をこころみた。

4. 研究成果

○CO₂ 噴出地を用いた研究

青森県龍神沼・青森県湯ノ川・山形県丹生 CO₂ 噴出地の高 CO₂ 域・通常 CO₂ 域からオオイトドリ（龍神沼・湯ノ川）とオオバコ（丹生）個体を実験圃場に移植し、葉の光合成特性を比較した。全体に共通するような違いは見られなかったが、一部のペアには気孔コンダクタンスなどに有意な違いが見られた (Onoda et al. 2009)。

次に丹生のオオバコに的を絞りと、成長解析とマイクロサテライトマーカーを用いた遺伝子解析を行った。本研究では調査個体数を増やし、測定精度を上げた。この結果、相対成長速度、地上部/地下部重量比、光合成速度、気孔コンダクタンスなど様々な特性に由来 CO₂ 濃度に依存した違いが見られた。さらに、マイクロサテライトマーカーの解析の結果、高 CO₂ 域に生育している個体は通常 CO₂ 域に生育している個体よりやや遺伝的に離れていることが明らかとなった。この結果は、丹生鉱泉の高 CO₂ 域のオオバコで何らかの局所進化が起こっていることを示唆している (Nakamura et al. 2011)。

さらに、湯ノ川・秋田県小坂・山形県朝日・富山県林道の CO₂ 噴出地からオオバコ種子を採取し、あらためて個体形質の解析を行った。この結果、天然 CO₂ 噴出地周辺の高 CO₂ 域に生育する植物が、通常 CO₂ 域に生育する植物に比べ、相対的に小さな気孔をもち、最大気孔コンダクタンスや低 CO₂ 濃度での光合成速度が低いこと、葉/根バイオマス比が高いといった異なる表現型をもつことを明らかにした。この結果をふまえて、過去の論文のサーベイや未発表データを統合したメタ解析を行い、コンダクタンス・光合成速度・葉/根比の違いが CO₂ 噴出地や種によらず普遍的に見られることを示した。さらに高 CO₂ 由来の植物と通常 CO₂ 由来の植物を混植する競争実験を 2 年間行い、一次生産と種子生産を比較した結果、高 CO₂ 由来の植物は高 CO₂ 環境で高い競争能力をもつことを明らかにした。これらの結果は、植物が高 CO₂ 環境に適応していることを示す。遺伝解析を行った結果、高 CO₂ 域のオオバコでは、通常 CO₂ 域のオオバコとの遺伝的交流の低下あるいは自殖の促進によって遺伝的隔離が起こっていることが明らかになった。これ

ら形質の差と遺伝的隔離により高 CO₂ 環境への進化が可能になっていることを明らかにした。(投稿中)。

以上のメインの研究の他、CO₂ 噴出地の植物については以下の研究も行った。

・現地の様々な環境に生育しているオオイトダリの葉特性が光・栄養・CO₂ 環境にどのように影響されるかを解析し、CO₂ の効果が葉面積/葉重比、葉窒素濃度、最大炭素固定能力など、いくつかの形質に対して有意であることを見出した (Osada et al. 2010)。

・龍神沼のオオイトダリを対象とし、光合成系タンパク質分配の高 CO₂ 応答の解析を行った。オオイトダリでは、CO₂-光合成曲線の形が生育 CO₂ 環境によって変わることが Osada et al. (2010) によって明らかとなっていたが、この変化は光合成系の窒素利用効率を高めるという最適化理論の予測と定性的に一致していたが、実際に窒素利用が変化しているかどうかは確かめられていなかった。そこでオオイトダリを実験圃場にて育成し、窒素利用を調べたところ、窒素利用の変化は認められず、CO₂-光合成曲線の形の変化は適応的なものではないと結論された (Akita et al. 2012)。

・八甲田ガス穴はかつてブナ林の林床にあり貧弱な植生しかなかったが、2000 年に自治体によって周囲の樹木が伐採され、光環境が改善し、二次遷移が始まった。遷移において高 CO₂ 域に特異的に出現する種がないかを明らかにするため、すでに 2003 年に一次調査を行い、ミノボロスゲが高 CO₂ 域で多い傾向があることを明らかにしている (Onoda et al. 2005)。2011 年に第二回の植生調査を行い、ミノボロスゲが多いことを確認した (論文準備中)。また、今回は土壌調査もを行い、高 CO₂ 域で土壌水分の低下と C/N 比の上昇が起こっていること、後者により窒素無機化プロセス速度に変化が起こっていることを確認した (論文準備中)。

○シロイヌナズナを用いた研究

シロイヌナズナの 44 ジェノタイプの成長解析を行い、相対成長速度の CO₂ 応答にジェノタイプ間で大きなばらつきがあること、そのばらつきの大部分が光合成窒素利用効率に由来することを突きとめた。また、44 ジェノタイプのうち 31 ジェノタイプで全ゲノムが明らかにされていることから、遺伝子変移移籍を行い、光合成窒素利用効率や相対成長速度のばらつきと相関がある遺伝子変異を特定した (投稿中)。

上記ジェノタイプのうち CO₂ 応答性が特徴的な 20 ジェノタイプを選び、同一ポットに各ジェノタイプ 20 種子を播種し、競争実験を行った。栄養成長期間が終了するまで競

争させ、各個体の地上部を回収し、遺伝子配列を決定することでジェノタイプの特定を行い、ジェノタイプの総重量を指標として競争の勝ち負けを評価した。各ジェノタイプの順位は CO₂ 濃度の影響をあまり受けなかったが、高 CO₂ で順位が上がるジェノタイプや順位が下がるジェノタイプも見られた。高 CO₂ では根にバイオマスを多く投資するジェノタイプが勝つ傾向が見られた (論文準備中)。

薬剤処理によって突然変異を誘発したシロイヌナズナ 8000 個体についてクロロフィル蛍光によるスクリーニングを行い、高 CO₂ 濃度で高い光合成速度をもつ個体を一つ単離した。この変異が後代にも保たれること、優性突然変異であることを明らかにした。また、この変異体の形質評価を行い、野生型に対して高い成長速度をもつことを明らかにし、学生の修士論文としてまとめた。残念ながら変異遺伝子の特定が期間内に終わらず、現在も続行中である。

○モデル化

高 CO₂ 環境での進化には競争が重要な役割をもつと考えられたことから、競争下における植物の戦略モデルを構築した。すでに発表した葉群動態モデル (Hikosaka 2003) にゲーム理論を導入し、進化的に安定な葉群動態戦略を理論的に予測した。その結果、競争的な環境では葉面積を拡大することが予想された。従来得られた競争実験 (高 CO₂ 環境での実験を含む) のデータを用いてシミュレーションしたところ、多くの群落で進化的に安定な状態が実現されていることが明らかとなった (Hikosaka and Anten 2012)。

○総説

植物と二酸化炭素の関係についての過去の研究をふまえ、総説を著した (彦坂・寺島 2013)。

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 31 件)

①彦坂幸毅・寺島一郎 (2013) 「植物と二酸化炭素」*化学と生物* 51: 250-256. 査読あり

②Akita R, Kamiyama C, Hikosaka K (2012) *Polygonum sachalinense* alters the balance between capacities of regeneration and carboxylation of ribulose-1, 5-bisphosphate in response to growth CO₂ increment but not the

nitrogen allocation within the photosynthetic apparatus. *Physiologia Plantarum*, 146: 404-412. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2012.01631.x
査読あり

③ Hikosaka K, Anten NPR (2012) An evolutionary game of leaf dynamics and its consequences for canopy structure. *Functional Ecology*, 26: 1024-1032. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2012.02042.x
査読あり

④ Nakamura I, Onoda Y, Matsushima N, Yokoyama J, Kawata M, Hikosaka K (2011) Phenotypic and genetic differences in a perennial herb across a natural gradient of CO₂ concentration. *Oecologia*, 165: 809-818. Doi: 10.1007/s00442-010-1900-1
査読あり

⑤ Osada N, Onoda Y, Hikosaka K (2010) Effects of atmospheric CO₂ concentration, irradiance and soil nitrogen availability on leaf photosynthetic traits on *Polygonum sachalinense* around the natural CO₂ springs in northern Japan. *Oecologia*, 164: 41-52. Doi: 10.1007/s00442-010-1635-z
査読あり

⑥ Onoda Y, Hirose T, Hikosaka K (2009) Does photosynthesis adapt to CO₂-enriched environments? An experiment on plants originating from three natural CO₂ springs. *New Phytologist*, 182: 698-709. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.02786.x
査読あり

〔学会発表〕 (計 74 件)

① 上田 実希, 彦坂 幸毅 高 CO₂ は植物個体群の選択圧として働くか~ CO₂ 噴出地由来のオオバコを用いた競争試験~ 日本植物学会第 76 回大会 2012.9.15 姫路

② Miki U Ueda, Kouki Hikosaka. Does elevated CO₂ act as a selective agent? Results of common garden experiments using *Plantago asiatica* from CO₂ spring. ESA 97th annual meeting. 2012.8.3. Portland, USA.

③ Ozaki, H., Oguchi, R. Hikosaka K. Growth and carbon balance in *Arabidopsis thaliana* ecotypes grown at two CO₂ concentrations. 5th EAFES. 2012. 3. 5. Ohtsu, Japan.

④ 上田実希・梶川尚・彦坂幸毅 CO₂ 噴出地に生育するオオバコにおける気孔の性質

の進化 第 58 回日本生態学会大会 2011.3.9 札幌

⑤ Hikosaka K. CO₂ response of seed production and nitrogen use in C3 annual species. 1st International Symposium on the nitrogen nutrition of plants. 2010.7.29. Inuyama, Japan.

〔図書〕 (計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等

研究代表者のページ
<http://hostgk3.biology.tohoku.ac.jp/hikosaka/index.html>

CO₂ 噴出地を利用した研究の紹介ページ
<http://hostgk3.biology.tohoku.ac.jp/hikosaka/CO2spring/CO2spring.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

彦坂 幸毅 (HIKOSAKA KOUKI)
東北大学・生命科学研究科・教授
研究者番号：10272006