

研究種目：若手研究 (B)
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18770022
 研究課題名 (和文) 根の窒素吸収能力の種間差が植物の相対生長速度の多様性をもたらす機構の解明
 研究課題名 (英文) Interspecific difference in nitrogen absorption ability of roots as a cause of variation in plant growth rate

研究代表者
 大曾根 陽子 (OSONE YOKO)
 国際基督教大学・理学研究科・研究員
 研究者番号：60407187

研究成果の概要：

植物を十分な光、栄養のもとで育てても、その生長速度には種間で大きな違いがある。本研究の目的は、このような相対生長速度の多様性が植物のどのような性質によって生じているのかを明らかにすることである。

従来、相対成長速度の多様性の決定要因としてはSLA (比葉面積=葉面積/葉重) の種間差が大きな役割を果たすことが指摘されていた。たしかに、同じバイオマス量でより大きい面積の葉を作ればそれだけバイオマスの利用効率が高くなり、成長速度を大きくできることは直感的にも妥当に思われる。本研究では、しかし、SLAを大きくするだけでは成長速度を大きくする効果はほとんどないことを理論的に明らかにした。仮に一枚の葉のもつ窒素量をそのまま、SLAを大きくしていくと、葉面積あたりの葉の窒素濃度は低下し、葉の窒素濃度と相関のある葉面積あたりの光合成能力はSLAと反比例するように低下してしまう。SLAを大きくした時に、成長速度を大きくするためには、SLAによるこの光合成能力の低下を補償するなんらかの要素が必要である。

本研究ではその要素が根の窒素吸収能力であることを理論的に予測し、実際に複数の植物を用いた実験によって、根の窒素吸収能力とSLAには、根の窒素吸収能力がSLAの増加によって葉面積あたりの光合成能力の低下をちょうど補うような量的関係があることを示した。さらに、このSLAと根の窒素吸収能力の量的関係が幅広い種にグローバルに適用できることを示した。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	1,100,000	0	1,100,000
2007年度	1,200,000	0	1,200,000
2008年度	900,000	270,000	1,170,000
年度			
年度			
総計	3,200,000	270,000	3,470,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：根の窒素吸収能力・光合成・相対成長速度・成長解析・SLA

1. 研究開始当初の背景

植物を十分な光、栄養のもとで育てても、その生長速度には種間で大きな違いがある。このような成長速度の多様性が植物のどのような生理的・解剖学的要因によって生じているのかを明らかにすることは生態学の重要なテーマである。

この 10 数年、多くの研究者がこのテーマの解明に取り組み、膨大なデータがとられてきた。このような取り組みの結果、研究開始当初は、相対成長速度の多様性の要因として最も重要なのは、種間の比葉面積 (SLA) の違いであるということ結論が定着しつつある時期だった。しかし、研究代表者は、この見解には理論的に盲点があることに気付いた。

理論的な盲点：

たしかに、直感的にも、同じバイオマス量でより大きい面積の葉 (SLA の大きい葉) を作ればそれだけバイオマスの利用効率が高くなり、成長速度を大きくできると思われる。しかし、植物の相対生長速度は葉面積だけで決まるのではなく、葉面積と単位葉面積あたりの光合成速度との積で決まる。仮に一枚の葉の窒素含有量が一定のまま、SLA が大きくなる状況を想定してみる。SLA が増加すると、葉面積あたりの窒素濃度、そしてその関数である葉面積あたりの光合成能力は SLA の増加に反比例して減少してしまう。つまり、SLA が増加しても、それにとまって葉の窒素含有量が増加しなければ、葉面積あたりの光合成が減少し、結局相対成長速度を大きくすることはできないということになる。SLA と相対成長速度に相関があるならば、SLA の増加とともに、葉の窒素含有量を増加させるようななんらかの要因が働いていなければならない。

一方で、この研究分野では、相対成長速度の多様性の要因として、光合成能力や SLA といった葉の性質ばかりが注目されてきた経緯があり、根の性質と相対成長速度との関係に関しては十分な研究がなされていなかった。

研究代表者は、それまでの自身の研究で根の各性質も大きな種間差があることを明らかにしており、根の窒素吸収能力の種間差がこのような相対成長速度の多様性に貢献している可能性があると考えていた。

もしこのような仮説が正しいとすれば、植物の相対成長速度に関する研究に大きなブレークスルーをもたらすはずであると考え、この研究に着手した。

2. 研究の目的

本研究では根の窒素吸収能力が SLA とともに種間の相対成長速度の多様性をもたらす要因であるという仮説を検証し、相対成長速度の多様性が生じるメカニズムの全容を解明することとした。

3. 研究の方法

1) まず、相対成長速度の「植物のバランス成長モデル (Brouwer 1962, Hilbert 1990)」をもとに作ったモデルを用いて、理論的に、相対成長速度の種間差をもたらす可能性のある要因をいくつか特定した。

モデル：

相対成長速度は 6 つの構成要素に分解される。

$$RGR = SLA \cdot LNC_a \cdot LNP \cdot LMR \quad \text{式 1}$$

ここで RGR は相対成長速度、LNC_a は葉面積あたりの窒素濃度、LNP は葉の窒素生産性 (= 葉の純同化速度 / 葉の窒素濃度)、LMR は葉重比である。植物の「植物のバランス成長モデル」に従うと、これらの構成要素の間には、

$$LNC_a = \frac{a \times SAR \times RMR}{SLA^2 \times LNC_r \times LNP \times LMR} \quad \text{式 2}$$

という関係がある。ここで RMR は根重比である。これらの式から、SLA が増加するときにおきる葉面積あたりの窒素濃度の減少を補償する要因を求めた。

2) 次に成長速度の異なる 11 種の植物 (オシマザクラ : *Prunus lannesiana* var. *speciosa*、ケヤキ : *Zelkova serrata*、カワヤナギ : *Salix integra*、イヌコリヤナギ : *Salix gilgiata*、ヤマグワ : *Morus bombycis*、イタドリ : *Polygonum cuspidatum*、カラムシ : *Boehmeria nipononivea*、アメリカセンダングサ : *Bidens frondosa*、シロザ : *Chenopodium album*、マルバアサガオ : *Ipomoea nil*) を生育し、相対成長速度の各パラメーターを測定した。そして理論的に予測された潜在的な要因のうち、実際にはどれが種間の成長速度の多様性の要因となっているかを突き止めた。

3) さらに、この研究の一般性を確認するために、文献データを収集し、研究代表者らの仮説の妥当性を検証した。

4. 研究成果

1) 理論

理論的には、SLA以外に植物の相対成長速度の多様性をもたらす可能性のある要因は、地上部/地下部比 (LR : Leaf : root ratio)、SAR、LNPであった (式1)。

このモデルに従えば、SLAが増加した時に、以下の3つの条件のうちのいずれかが満たされる場合にSLA、SLAの増加に伴う葉面積あたりの窒素濃度の減少が完全に補償されることになる。

- ① SLAの二乗に比例するようにSARが増加する
- ② SLAの二乗に比例するようにLRが増加する
- ③ SLAの二乗に反比例するようにLNPが減少する。

2) 実験

11種の植物で実際に相対成長速度とその構成要素を測定した結果、相対成長速度とSLAの間にはやはり強い相関があった。しかし、相対成長速度と最も強い相関があるのはSARだった (図1)。

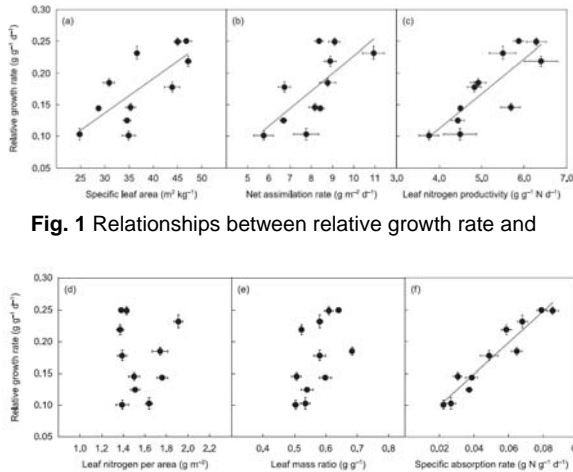


Fig. 1 Relationships between relative growth rate and

specific leaf area (a), net assimilation rate (b), leaf nitrogen productivity (c), leaf nitrogen per area (d), leaf mass ratio (e) and specific absorption rate (f). Bold lines represent regression lines for statistically significant relationships.

これらの種間ではSLAは $2.5 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ から $4.5 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ までの変化を示したが、式2を用いてシミュレーションをすると、このようなSLAの変化は、理論的には、SLAとともに葉面積あたりの窒素濃度が47%減少するという希釈効果をもたらすはずである。し

かし、実際の葉面積あたりの窒素濃度はSLAの増加とともにやや減少するもののこのような顕著な減少は見られなかった (図2)。つまり、ここでは、SLAの希釈効果を保補償するようななんらかの要因が働いているということになる。そこで、上記(1)、(2)、(3)の条件についてシミュレーションしたところ、これらの種間でSLAの希釈効果を保障しているのは1)の条件であることが明らかになった。

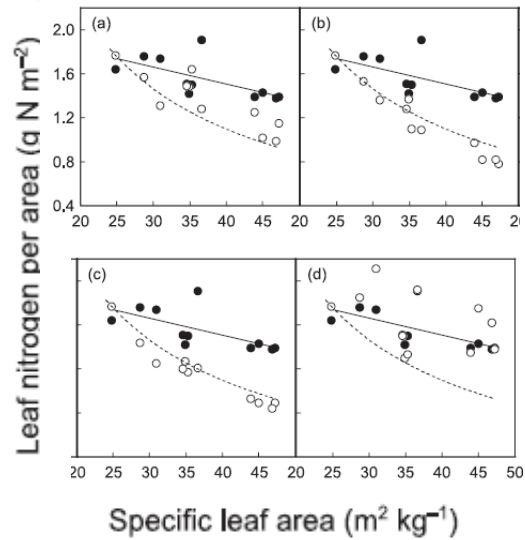


Fig. 2 Simulations based on the balanced growth. (a) Measured and calculated area-based leaf nitrogen concentration (LNC_a) in simulations 1 and 2. Simulation 1 estimated the effect of specific leaf area (SLA) on LNC_a, and simulation 2 estimated the coupled effects of SLA and leaf : root ratio. Closed circles, measured LNC_a; open circles, calculated LNC_a in simulation 2. A broken line represents the result of simulation 1. A solid line represents the regression relationship between measured LNC_a and SLA, $y = 0.016x + 2.14$ ($r^2 = 0.42$, $P = 0.032$). (b) Calculated LNC_a in simulation 3 that estimated the coupled effects of SLA and leaf nitrogen productivity (LNP). Open circles, calculated LNC_a in simulation 3. Other symbols and lines were as in (a). (c) Calculated LNC_a in simulation 4 that estimated the coupled effects of SLA and a. Open circles, calculated LNC_a in simulation 4. Other symbols and lines were as in (a). (d) Calculated LNC_a in simulation 5 that estimated the coupled effects of SLA and specific nitrogen absorption rate of roots (SAR). Open circles, calculated LNC_a in simulation 5. Other symbols and lines were as in (a).

以上から、相対成長速度の種間差が生じるためには、SLAが種間で異なるだけでは不十分で、SLAとともにSARが増加することが必要であることが明らかになった。これは、相対成長速度の多様性が生じるメカニ

ムの全容を、これまでこの分野の研究で見過ぎされがちだった根の性質に注目することで明らかにした初めての報告である。

3) 一般性の確認

11種の植物で示した、相対成長速度の多様性に関する根の窒素吸収能力の関与の一般性を確かめるために、文献データを収集し、草本、落葉樹、常緑樹を含む全44種の植物のデータに対して解析したところ、研究代表者の仮説は幅広い種に適用できる可能性が示唆された。

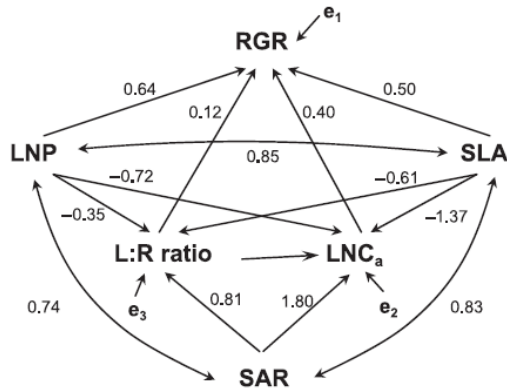


Fig. 7 A hypothetical path model for leaf and root properties. Single-headed arrows represent direct relationship or causality. Double-headed arrows represent indirect relationship or covariation. RGR, relative growth rate; SLA, specific leaf area; LNP, leaf nitrogen productivity; LNC_a, leaf nitrogen per area; L : R ratio, leaf : root ratio; SAR, specific absorption rate. e represents an error term. Numbers beside each arrow represent standardized path coefficients.

さらに研究代表者は研究連携者とともに、根の窒素吸収能力の多様性が種間の光合成の多様性にも関わっていることを約1200種の植物からなるデータセットで示した。

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4件)

1. 石田厚 & 大曾根陽子 (2009) 小笠原外来樹種の生理生態 *地球環境* 14: 85-88. 査読あり

2. Kouki Hikosaka & Yoko Osone (2009) A paradox of leaf-trait convergence: why is leaf nitrogen concentration higher in species with higher photosynthetic capacity. *Journal of Plant Research* 122:245-251. 査読あり

3. Yoko Osone, Masaki Tateno & Atsushi Ishida (2008) Correlation between relative growth rate and specific leaf

area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. *New Phytologist* 179:417-427. 査読あり

4. 石田厚 & 大曾根陽子 (2008) 小笠原乾燥尾根部に生育する植物の葉と茎の生理生態学的特性 *小笠原研究* 34:9-31. 査読なし

[学会発表] (計7件)

1. 中田望 (大曾根陽子) ミヤコグサの窒素獲得における窒素固定寄与率のエコタイプ間変異 日本生態学会 2009年3月(盛岡)

2. 大曾根陽子 栄養塩環境変動に対するアカギと在来樹種の反応 種生物学シンポジウム 2008年12月(守谷)

3. Yoko Osone Differences in leaf expansion between invasive and native tree species in Bonin Islands in response to sudden changes in N-availability: A cellular analysis 日米光合成会議 2007年10月(日光)

4. 大曾根陽子 小笠原における外来樹種アカギの侵入メカニズム - 窒素環境変動下の外来種と在来種の応答 - 日本生態学会 2007年3月(松山)

5. 大曾根陽子 地上部・地下部比はどう決まる? 外的要因と内的要因 日本生態学会 2007年3月(松山)

6. 中田望 (大曾根陽子) 窒素固定植物の窒素利用戦略: 異なる土壌窒素濃度条件下に置けるミヤコグサの成長特性 日本生態学会 2007年3月(松山)

7. 種田春彦 (大曾根陽子) 根・茎・葉の割合は何によって決まっているか? 日本生態学会 2007年3月(松山)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

大曾根 陽子 (OSONE YOKO)
国際基督教大学・理学研究科・研究員
研究者番号: 60407187

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

彦坂 幸毅 (HIKOSAKA KOUKI)
東北大学・生命科学研究科・准教授

研究者番号：10272006

石田 厚 (ISHIDA ATSUSHI)
独立行政法人森林総合研究所 植物生態
領域・室長
研究者番号：60343787