

## 科学研究費補助金研究成果報告書

平成 24 年 2 月 24 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2008～2010

課題番号：20370007

研究課題名（和文）樹木個体内の C・N 動態解析に基づく枝間関係の解明

研究課題名（英文）Analysis of inter-branch relationships in the tree individual based on C/N sink-source balance

研究代表者

寺島 一郎（TERASHIMA ICHIRO）

東京大学大学院・理学系研究科・教授

研究者番号：40211388

研究成果の概要（和文）：ウリハダカエデの樹冠において、半分の枝の光強度、葉量、伸長を半減したところ、未処理枝においても成長低下がみられた。これらの結果から、各枝は自律的ではなく、枝間に明確な負のフィードバック機構あるいは相互依存性が存在することが分かった。サザンカの繁殖枝もしくは隣接する非繁殖枝の葉に、 $^{13}\text{CO}_2$  を取り込ませ、隣接枝から繁殖枝への転流パターンを解析した。光合成産物の転流の有無は、繁殖枝と隣接枝のソースシンクバランスに依存することが分かった。これらは枝間関係に基づく樹木の成長の理解に貢献する基礎的な知見である。

研究成果の概要（英文）： Half the branches in each *Acer rufinerve* tree were kept untreated (control branches, CBs), and, for the others (manipulated branches, MBs), either light intensity or leaf area (both relating to photosynthetic source activity) or shoot elongation (source + sink activities) was reduced. The manipulations also affected CBs in the year of manipulation and both branches in the next year. The branch diameter growth was most affected by light, followed by shoot elongation and leaf area, in that order. To know to what extent reproductive shoots are autonomous in *Camellia sasanqua*, we manipulated the sink-source balance between the reproductive shoots and their adjacent shoots by selecting vegetative or reproductive adjacent shoots, or defoliating the reproductive shoots, and photosynthetically labeled adjacent shoots with  $^{13}\text{C}$ . The atom% of  $^{13}\text{C}$  did not increase in the unlabeled shoots that had leaves, whereas that in the defoliated, unlabeled shoot was significantly increased. The results of these two experiments are fundamental basics for the tree growth modeling.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	8,100,000	2,430,000	10,530,000
2009 年度	3,200,000	960,000	4,160,000
2010 年度	3,300,000	990,000	4,290,000
総計	14,600,000	4,380,000	18,980,000

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：パイプモデル、ダヴィンチの法則、枝の自律性、転流、同位体トレーサー実験

## 1. 研究開始当初の背景

樹木の成長や機能の研究は、「樹木個体はモジュールであるシュートの集団である」

（Harper 1977）というドグマのもと、「枝の自律性」（Sprugel et al. 1991）を前提として行われる場合が多い。「枝の自律性」とは、あ

る枝で生産された光合成産物はその枝で使われ、隣接する同齡枝やより上流にある枝には転流しないことを意味している。しかし、枝の光合成産物のすべてがその枝で消費されることはなく、その一部は下流の器官に分配されなければならない。より下流にある枝・幹・根の成長や呼吸も上流の枝の光合成産物に依存しているからである。また、この下流の器官は他の枝の下流器官でもあるため、他の枝の生産環境が当該枝の光合成産物の下流器官への転流にも影響するはずである。「枝の自律性」は、こうした上流と下流の相互依存関係については何も語っていない。

篠崎ら (1964) は、樹木の枝の葉量と、その枝の断面積が比例することを見出した。この関係は、「パイプモデル」関係とよばれる。Sone et al. (2005、われわれの研究室の業績には\*を付す) は、落葉樹についてパイプモデル関係を検討し、枝の肥大成長は、その枝の光合成生産量だけではなく、枝の優先度(たとえばその枝の当年枝中の長枝の割合などで表現できる)にも大きく影響されることを明らかにした。すなわち、枝の成長はその枝の光合成量(供給量)だけで決定されるのではなく、枝にその光合成産物の需要がどの程度あるのかにも依存する。

われわれの研究室は、落葉広葉樹イヌブナ当年枝の性質におよぼす前年度と当年の光環境の影響を解析し、短枝の性質が前年の光環境によってほぼ決まるのに対して、長枝の成長は当年の光環境にも依存することを明らかにした(\*Kimura et al. 1998)。これらの成果や操作実験を含む方法論は、同化器官と非同化器官や、枝間の空間的・時間的な相互依存性をもとに、樹木の構築とC動態に関する生理学的研究に新局面を開くものである。

樹木成長の制限要因としてNはきわめて重要である。Nの利用には、土壌からの新規吸収と、既存器官からのNの回収・再利用という経路がある。Nがどの程度回収されるかは、回収・転流するコストと新たに吸収する場合のコストの兼ね合いによって決定されると考えられている(Field 1983)。これを実証するためには、樹木個体内のN動態を実測し、N利用の制御メカニズムが解明しなければならないが、そのような研究は進んでいない。

われわれは、葉からの光合成産物の転流のための呼吸コストを推定した(\*Noguchi et al. 2001)。これをN化合物にも応用し、実測値に基づいて器官のNの吸収、分解、転流の

コストを見積る方法も開発した(\*Hachiya et al. 2007)。樹木における葉Nの回収率を決める要因として、近隣のシュートの環境や葉齢構造に注目した(\*Miyazawa et al. 2004)。また、安定同位体トレーサーを駆使した研究にも着手した。これらの生理学的研究を進展させ、個体内全体で、Nの吸収、分解、転流のコストを評価し、N動態の制御機構の解明を進めなければならない。

## 2. 研究の目的

当初の研究の目的は以下の通りであった。

(1) ウリハダカエデなどを用いて、頑健に成立するパイプモデル関係を摘葉処理などによって人為的に攪乱し、そこからの回復過程を解析する。このような操作実験により、樹木の成長メカニズムを分子生理学にまで踏み込んで定量的に解明する。

(2) トレーサー実験によるC・N動態に基づいてこれまでの樹木の成長モデルにはない、生理機構に立脚した樹木の成長モデルを構築する。

(3) C・N動態解析に用いる安定同位体トレーサー実験用の四重極質量分析器の開発を行う。

## 3. 研究の方法

(1) ウリハダカエデの枝に各種の操作実験を施しそれが操作した枝および操作を施さない枝に及ぼす影響を精査した。また、ユーカリやサザンカを用いたCおよびNの安定同位体を用いたトレーサー実験の条件検討を行った。主に検討したのは、 $^{13}\text{CO}_2$ の与え方と、S/N比を最適化するトレーサー濃度である。

(2) ウリハダカエデの操作実験をもとに、パイプモデルおよびダヴィンチモデルの妥当性を検討した。また、トレーサー実験によって枝の自律性モデルの一般性とその限界を検討した。

(3) 原子力研究開発機構産業連携推進部の展示室に出張して実験を重ねるうち、四重極質量分析器は、多くの成分(例えば呼気中のガス成分)のサーベイには適しているが、安定同位体のトレーサー実験への応用には適していないことが判明した。そこで、急遽、安定同位体測定は、日本大学の上田真吾博士の研究室の好意により、通常安定同位体比質量分析器で行った。幸い、2009年度後半に、代表者が領域代表となる新学術領域研究が採択され、研究室に安定同位体比質量分析器を設置する事ができたので、安定同位体トレーサーを用いた研究を推進できた。

## 4. 研究成果

落葉広葉樹であるウリハダカエデを用いて、摘葉処理などによって、頑健に成立するパイ

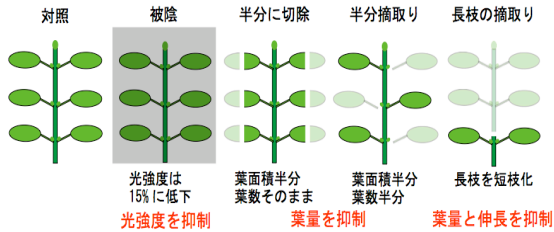


図1. ウリハダカエダのパイプモデル関係を攪乱する操作実験の概念図。

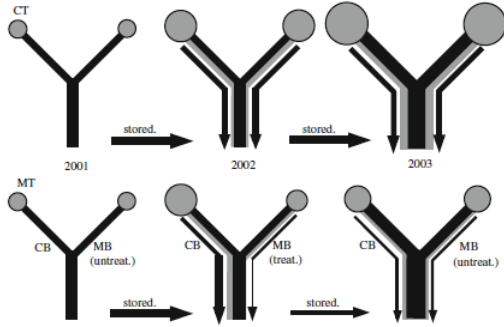


図2. パイプモデルの成立モデル。上図には操作を加えていない樹木個体 (CT) の成長が示してある。○は葉量を示す。下図では片側の枝に操作を加えた樹木個体 (MT) を示す。操作を加えていない枝 (CB) の成長も葉の切除処理を加えた枝 (MB) の影響を受け、幹への物質分配が増加する。3年目には、パイプモデル関係が修復される。

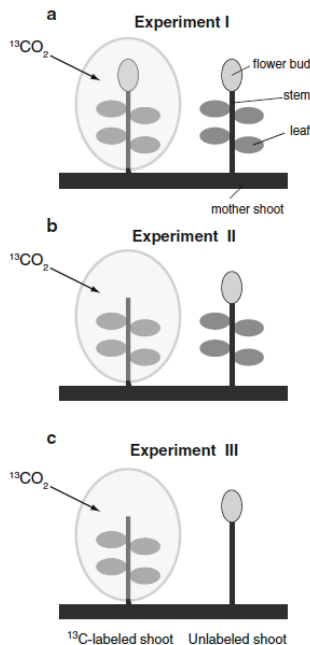


図3. サザンカの枝のシンクソース関係。蕾のついた枝と蕾のない枝を様々に処理して、トレーサー実験を行った。隣接の枝への<sup>13</sup>Cの転流は実験 III の場合に多かった。

パイプモデル関係を攪乱 (図1) し、そこからの回復過程を解析した。樹冠内の半分の枝の光強度、葉量、伸長を半減したところ、未処理枝においても成長低下がみられ、パイプモデル関係も崩れた。しかし、処理翌年には樹冠全体でパイプモデル関係が回復した (図2)。これらの結果、枝間に明確な負のフィードバック機構あるいは相互依存性が存在することが分かった。また、ダ・ヴィンチ則の成立には枝の枯死が必要であることも示唆された

(Sone *et al.* 2009)。

枝の自律性を検証するために、冬期のサザンカの繁殖枝もしくは隣接する非繁殖枝の葉に、<sup>13</sup>CO<sub>2</sub>を取り込ませ、隣接枝から繁殖枝への転流パターンを解析した (図3)。繁殖枝への光合成産物の転流の有無は、繁殖枝と隣接枝のソースシンクバランスに依存することが分かった (Oitate *et al.* 2011)。

これらの結果は、樹木個体内の枝間関係には、sink-source 関係が大きく関与することを示している。今後の樹木の成長のモデル化にも、極めて重要な基礎的な知見を提供している。

その他に、操作実験をさらに精緻にすべく、個体の一部の環境を制御する実験を、草本植物を使って行った。また、窒素影響の成長への影響を、特にアンモニア毒性に注意して、精査した。これらは今後、シンク-ソース関係の制御の実体を解明するための重要な基盤となる。西オーストラリアのユーカリ樹林において、これらのモデルを応用して樹木の成長解析も行って来た。これらの成果については、未だ論文にしていないので、学会発表の項を参照されたい。

われわれの研究室に導入した質量分析器も順調に稼働しはじめた。現在<sup>15</sup>Nのトレーサー実験の予備実験に着手したところである。間もなく、樹木個体にも<sup>15</sup>Nを適用予定である。

## 5. 主な発表論文等

(下線は研究代表者)  
[雑誌論文] (計8件)

① Oitate H, Noguchi K, Sone K, Terashima I, Suzuki AA (2011) Patterns of photoassimilate translocation to reproductive shoots from adjacent shoots in *Camellia sasanqua* by manipulation of sink-source balance between the shoots. *J Plant Res*, 124, 131-139.

② Terashima I, Hanba YT, Tholen D, Niinemets U (2011) Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiol*, 155, 108-116.

- ③ Araya T, Noguchi K, Terashima I (2010) Effect of nitrogen nutrition on the carbohydrate repression of photosynthesis in leaves of *Phaseolus vulgaris* L. J Plant Res, 123, 371-379.
- ④ Hachiya T, Watanabe CK, Boom C, Tholen D, Takahara K, Kawai-Yamada M, Uchimiya H, Uesono Y, Terashima I, Noguchi K (2010) Ammonium-dependent respiratory increase is dependent on the cytochrome pathway in *Arabidopsis thaliana* shoots. Plant Cell Environ, 33, 1888-1897.
- ⑤ Sone K, Suzuki AA, Miyazawa S-I, Noguchi K, Terashima I (2009) Maintenance mechanisms of the pipe model relationship and Leonardo da Vinci's rule in the branching architecture of *Acer rufinerve* tree. J Plant Res, 122, 41-52 (JPR 論文賞)
- ⑥ Evans JR, Kaldenhoff R, Genty B, Terashima I (2009) Resistances along the CO<sub>2</sub> diffusion pathway inside leaves. J Exp Bot, 60, 2235-2248.
- ⑦ Terashima I, Fujita T, Inoue T, Chow WS, Oguchi R (2009) Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: Revisiting the enigmatic question of why leaves are green. Plant Cell Physiol, 50, 684-697.
- ⑧ Araya T, Noguchi K, Terashima I (2008) Manipulation of light and CO<sub>2</sub> environments of the primary leaves of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) affects photosynthesis in both the primary and the first trifoliolate leaves: Involvement of systemic regulation. Plant Cell Env, 31, 50-61.

[学会発表] (計 7 件)

- ① Hachiya, T., Watanabe, C.K., Takahara, K., Kawai-Yamada, M., Uchimiya, H., Uesono, Y., Terashima, I., Noguchi, K. "Ammonium-dependent respiratory increase is

dependent on the cytochrome pathway in *Arabidopsis thaliana* shoots" 21st International Conference on Arabidopsis Research, Yokohama, Japan (June 6-10 2010)

- ② Terashima, I., Araya, T., Yano, S., Noguchi, K. "Construction and maintenance mechanisms of the photosynthetic systems of a leaf and a plant individual with high nitrogen use efficiencies: Involvement of systemic regulation mechanisms" NITROGEN2010, 1st International Symposium on the Nitrogen Nutrition of Plants, Inuyama, Japan (July 26-30 2010)

③ 齋藤隆実、曾根恒星、林 和典、上田眞吾、片瀬隆雄、野口 航、寺島一郎 「西オーストラリアの塩害地におけるユーカリ植林木の成長と炭素安定同位体比」日本植物学会第73回大会、山形 (2009年9月17~20日)

④ 白井 貴之、蜂谷 卓士、寺島 一郎、野口航「硝酸同化コストと窒素収支の器官依存性」日本植物生理学会 2008 年度年会、名古屋 (2009年3月21~24日)

⑤ 蜂谷 卓士、渡辺 千尋、高原 健太郎、川合 真紀、内宮 博文、寺島 一郎、野口 航「メタボローム解析を用いたアンモニア毒性に対する硝酸の影響の解析」日本植物生理学会 2008 年度年会、名古屋 (2009年3月21~24日)

⑥ 齋藤 隆実、曾根 恒星、野口 航、寺島 一郎、宮澤 真一、林 和典「西オーストラリアの塩害地におけるユーカリ植林木の成長と葉の水分特性」日本生態学会第56回大会、盛岡 (2009年3月17~21日)

⑦ 白井 貴之、蜂谷 卓士、寺島 一郎、野口航「硝酸同化のコスト定量と環境応答性」日本植物学会第72回大会、高知 (2008年9月24~27日)

[図書] (計 1 件)

- ① 寺島 一郎 (2009) 生理 光合成「高山植物学」 増沢武弘 編 共立出版 171-187



〔その他〕  
ホームページ等

研究室HP:  
<http://www.biol.s.u-tokyo.ac.jp/users/seitaip/l/index.html>

新学術領域「植物高CO<sub>2</sub>応答」HP:  
<http://plant.biology.kyushu-u.ac.jp/shinryoki/index.html>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

寺島 一郎 (TERASHIMA ICHIRO)  
東京大学・大学院理学系研究科・教授  
研究者番号：40211388



ウリハダカエデ。  
葉は対生するので、しばしば、このような偽二又分枝をもつ個体がある。また、落葉樹であり枝の成長は主としてその年の光合成生産による。操作実験には最適である。