

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 21 日現在

機関番号：32658

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2015

課題番号：24770027

研究課題名(和文) 根の生態生理活性からみた湿性植物の高温適応機構

研究課題名(英文) Heat tolerance and root respiratory responses in wetland plants

研究代表者

中村 隆俊 (Nakamura, Takatoshi)

東京農業大学・生物産業学部・准教授

研究者番号：80408658

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、湿性植物の温暖適応戦略に関わる要素として根への酸素供給能力と根の酸素利用効率に着目し、根基部の通気組織内における酸素濃度や根の呼吸応答等について調べた。北方種の南限域に分布する同種個体群間の比較から、種内レベルでの温暖適応戦略として窒素吸収に対する酸素消費の効率向上が重要な役割を果たしていることが明らかとなった。また、北方種と南方種の比較から、種間レベルでの温暖適応戦略は、酸素の効率的な利用よりもむしろ酸素供給能力の向上によって特徴づけられることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：In this study, the supply and use of oxygen in roots of wetland plants were examined in order to discuss the strategies for warm adaptation in wetland plants under hypoxic conditions. The ecophysiological behaviors of common boreal hygrophytes (*Carex lyngbyei* and *C. middendorffii*) under the warm treatments suggested that a high temperature environment would cause remarkable declines of oxygen concentration in the root aerenchyma, and simultaneously, lead to marked decreases in the efficiency of nitrogen acquisition per root respiration. The *C. lyngbyei* populations in warmer regions exhibit higher-efficiency nitrogen acquisition per root respiration and a higher growth rate relative to those in colder regions, which could be helpful for the warmer region populations because significant decreases in nitrogen acquisition and in oxygen concentration in aerenchyma would be caused by a temperature increase.

研究分野：生態

キーワード：湿性植物 根 呼吸 温暖適応

1. 研究開始当初の背景

地球温暖化による野生植物への影響は、温度上昇を通じた種組成や生産性の変化としてこれまで多くの研究によって示されてきた。しかしこれらの変化は、植物の生活型や分布域、生態系等の違いによって大きく異なる可能性が指摘されているため、各領域での高温応答特性とその生態生理機構を明らかにすることが今後の課題となっている。とくに、低酸素土壌に分布する湿生植物では、温度上昇による根の呼吸速度の上昇が、酸素律速状態にある根の生態生理活性に強く影響し、特異的な高温応答を示すと考えられる。湿生植物のこうした特異性は、温度環境に対する分布特性や適応戦略と深く関連する可能性がある。そこで本研究では、湿生植物の広域的な分布特性と温度環境に注目し、根の生理活性に対する酸素律速と呼吸応答からみた湿生植物の高温適応機構について解明を試みる。

一般に、根の生理活性に必要なエネルギーは、根圏土壌中の酸素を利用した根の呼吸によって得られる。しかし、湿生植物の根圏は基本的に低酸素状態（しばしば無酸素状態）となる。そこで、湿生植物は、植物体地上部から根へ通じる通気組織を利用し、大気から根への酸素の輸送（給気）を行うことで根の生理活性を維持している。ゆえに、根の生理活性は、給気能力と密接に関わると予想され、利用可能な酸素量によって律速されている。根の呼吸で得られるエネルギーは、根の成長・バイオマス（根）の維持・窒素の吸収同化（N獲得）のために3分配され、なかでもN獲得に対しては全体の5-7割にあたる多くのエネルギーが配分される。一般に、呼吸速度は温度上昇により指数関数的に高まるが、その応答の主たる要因はバイオマス維持に関わるエネルギー消費の急増であるといわれている。従って、利用可能な酸素量が制限される湿生植物では、温度上昇による根のバイオマス維持で消費されるエネルギーの急増が、N獲得・根成長に関わるエネルギー量を強く抑制する可能性がある（図1）。特に、多くのエネルギーを要するN獲得に対しては、大きな影響が生じると考えられる。

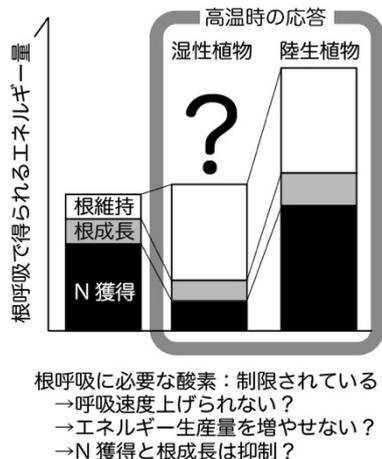


図1. 高温環境下での根のエネルギー分配

温度上昇に伴う酸素律速を通じたこのような挙動は、湿生植物における分布特性の違い（北方種 vs. 南方種）や、北方種内における個体群レベルでの分布南限を決定づける主要因となっている可能性がある。

2. 研究の目的

寒帯から冷温帯に分布し北日本を南限とする北方系湿生種と、熱帯まで広く分布する南方系湿生種を対象に、実生を用いた温度制御下での水耕実験を行う。そして、給気能力の指標となる根基部の通気組織内酸素濃度や、根の呼吸特性、N獲得特性、根成長特性について、(1)同種個体群間の比較、(2)北方種と南方種の比較を行う。

(1) 北方系湿生種の南限域における個体群間の比較

北方種を対象に、温度環境と関連した局所適応（種内変異）に着目し、酸素利用（エネルギー利用）の効率について個体群間で比較を行う。分布南限域の各個体群を由来とする実生において、呼吸による酸素消費速度に対する各生態生理活性の効率（N獲得効率・根成長効率）を明らかにする。これらの結果と、各個体群が分布する気温環境との相関関係を明らかにすることで、北方種の南限分布に必要な高温適応戦略について考察する。

(2) 北方系湿生種群と南方系湿生種群の比較

20℃（北方種生育地の夏期平均気温）および35℃（熱帯の平均最高気温）条件における、上記パラメータの挙動について、北方種と南方種の比較を行う。この比較により、北方種における高温ストレス応答や、南方種として要求される決定的な適応的形質を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 材料と栽培条件

寒帯から冷温帯に分布し北日本を南限とする北方系の湿生植物としてヤラメスゲとホロムイスゲ、熱帯まで広く分布する南方系の湿生植物としてヨシとマコモを用いた。また、北方種ヤラメスゲの南限個体群については、平地に分布するものを対象とし、図2に示す地域から種子の採取を行った。



図2. 種子採取地域

種子から発芽させた実生個体を用いて、100 μM NH_4^+ の条件にて水耕栽培を 30 日行った。また、培養液を低酸素状態とするため常時窒素ガスによるバブリングを行い、温度は 20°C と 35°C に設定した。

(2) 根の呼吸速度の測定

酸素飽和状態の培養液で満たされたバイアルに根を入れ、酸素電極を挿入した後ただちに密封し、栽培時と同様の温度条件下で酸素濃度を連続測定することで根呼吸速度を求めた。

(3) 根基部の通气組織内酸素濃度の測定

地上部から地下部への給気は、酸素の濃度勾配を利用して行われることから、根基部の酸素濃度は給気能力の重要な指標となる（濃度が高いほど給気能力が高い）。根基部の通气組織内へニードル式酸素濃度計を挿入し、地上部から地下部へ送られる酸素の濃度を測定した。

(4) 根の N 吸収速度の測定

水耕栽培期間を通じた根重あたりの N 吸収速度 (NNUR) について、栽培期間中に増加した植物体全体の N 含有量と根量から算出した。

(5) 根および地上部の成長速度の測定

成長速度の指標となる地上部・地下部の相対成長速度 (RGR) を算出した。

4. 研究成果

(1) 北方系湿生種ヤラメスゲにおける高温応答特性と南限域個体群の生理生態的挙動

濤沸湖由来の個体を用いて 20°C および 35°C での応答特性を比較した結果、溶存酸素濃度に沿った根呼吸速度の変化には両温度間の有意差は認められなかった (図 3)。相対成長速度は、植物体全体・シュート・根のいずれも 35°C 環境下でやや低下し、さらに、窒素吸収速度については大幅な低下を示した (表 1)。また、根呼吸速度あたりの根相対成長速度については両温度間で有意な差はみられなかったが、根呼吸速度あたりの窒素吸収速度は、35°C 環境下で 20°C 環境下よりも 50% 以上低い値となった (図 4)。以上のことから、高温環境下では、特に窒素獲得に著しい阻害が生じ、根呼吸量からみた窒素獲得効率が大きく低下することが明らかとなった。

南限域個体群間の比較 (20°C 環境下) では、溶存酸素濃度に沿った根呼吸速度の変化に有意差は認められず、根呼吸速度あたりの根相対成長速度についても、個体群間に有意差は認められなかった。しかし、根呼吸速度あたりの窒素吸収速度は、温暖な高瀬川やマクンベツ湿原由来の個体で有意に高い値を示した (図 5)。このことから、根呼吸量からみた窒素獲得効率は温暖地の個体ほど高い値を示し、少ない酸素消費でより多くの窒素を獲得できることが明らかとなった。これは、夏場の気

表 1. 20°C と 35°C 環境下でのヤラメスゲの相対成長速度と N 吸収速度 (平均 ± 標準誤差, n=7)

	20°C 設定		35°C 設定
RGRshoot (mg/g · day)	133.9±1.8	>*	126.4±2.8
RGRroot (mg/g · day)	150.0±1.1	>**	127.9±2.6
RGRplant (mg/g · day)	136.3±1.7	>*	128.4±2.7
NNUR(mg N/g root DW · day)	15.5±0.3	>**	7.2±0.6

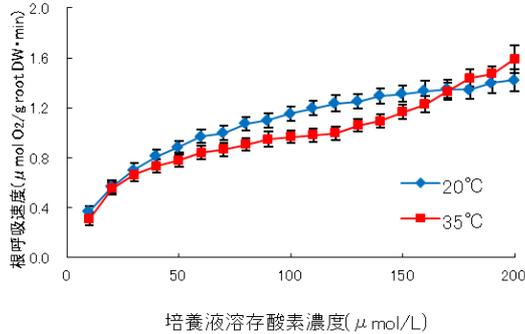


図 3. 20°C と 35°C 環境下におけるヤラメスゲの根呼吸速度 (平均 ± 標準誤差, n=7)

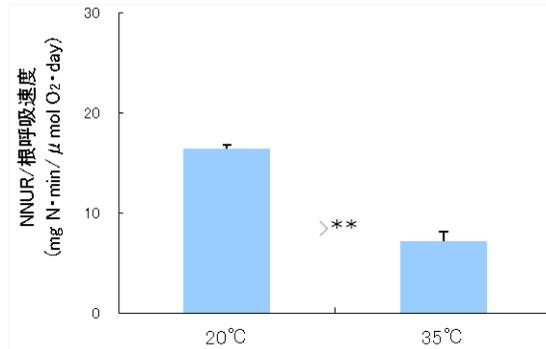


図 4. 20°C と 35°C 環境下におけるヤラメスゲの NNUR/根呼吸速度 (平均 ± 標準誤差, n=7)

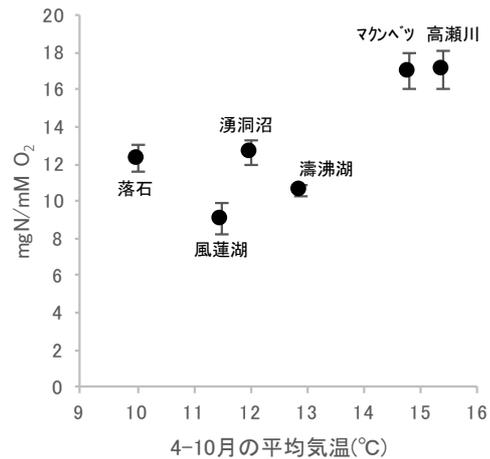


図 5. ヤラメスゲの各地域個体群における NNUR/根呼吸速度 (平均 ± 標準誤差, n=14)

温上昇によって窒素獲得や成長に投資できるエネルギー (酸素) が低下しがちな温暖地の個体群にとって、極めて適応的な振る舞いであると考えられた。そして、温暖・高温環境に対する種内レベル (個体群間の比較) の適応戦略として、窒素吸収に対する酸素利用の効率向上が重要な役割を果たしていることが示唆

された。

(2) 北方系湿生種群と南方系湿生種群の比較

根基部通気組織内の酸素濃度は、20℃環境下では北方系2種（ホロムイスゲ・ヤラメスゲ）と南方系2種（ヨシ・マコモ）の間に明瞭な違いは認められなかった。しかし、35℃環境下では、南方系2種において明らかに酸素濃度が高く維持されており、北方系2種では20℃環境時から酸素濃度が大きく低下した（図6）。また、根呼吸速度についても、20℃環境下では北方系2種と南方系2種の間に大きな違いは認められなかったが、35℃環境下では、南方系2種の呼吸速度が大幅に高く、北方系2種の2~5倍ほどの値を示した（図7）。そして、シュートと根の成長については、35℃条件により北方系種群の停滞と南方系種群の向上が認められた（図8, 9）。これらのことから、南方系の湿生種群では、高温環境下での呼吸需要上昇を受け入れることができる強力な吸気能力を有しており、高温時に呼吸速度を大きく上げることができると推察された。一方で北方系の湿生種群では、高温環境下では吸気能力不足で呼吸速度を上げることができず、酸素律速状態となっていることが判明した。こうした吸気と呼吸の関係は、結果的に両種群の生育に反映され、高温下での北方系種群の生育停滞と、南方系種群での生育向上をもたらしたと考えられた。

20℃環境下での根呼吸速度あたりの窒素吸収速度は、北方系のヤラメスゲと南方系のヨシで低い傾向にあり、北方系のホロムイスゲと南方系のヨシでは前2種の1.5倍から2倍以上高い値が示された。従って、呼吸あたりの窒素獲得効率の違いは、北方系と南方系の違いをあまり反映していないことが示唆された。また、20℃環境下での根呼吸速度あたりの根成長速度は、北方系2種において南方系2種よりも2倍以上高い値を示した。このことから、20℃条件下では、北方系2種は少ない呼吸でより多くの根を成長させており、効率的に酸素を利用していることが明らかとなった。

これらのことから、種間レベルでの温暖環境適応は、酸素の利用効率を向上させる戦略よりもむしろ酸素の供給能力を向上させる戦略によって特徴づけられることが示された。

これまで、高温・温暖応答については陸生植物を中心とした生態生理反応に関する研究が多く、湿生植物や低酸素環境下の応答については注目されてこなかった。本研究では、根への酸素供給能力（南方系 vs. 北方系）と根の酸素利用効率（北方種内の南限分布）が低酸素環境下での温暖適応に深く関わっていることが明らかとなった。これらの知見は、これまでに国内外で報告された例はほとんどない。また、湿地を対象とした今後の温暖化影響予測において、酸素律速を介した湿生植物特有の挙動を考慮すべきであることが本研究により示唆された。

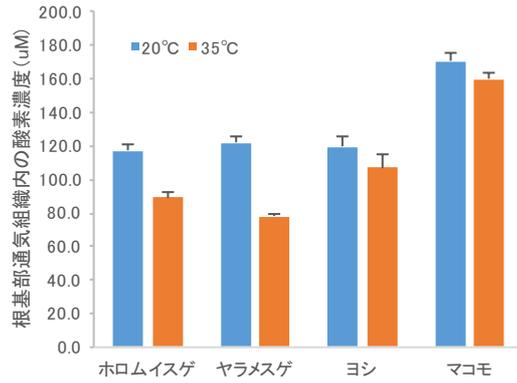


図6. 根基部通気組織内における酸素濃度（平均±標準誤差, n=14）

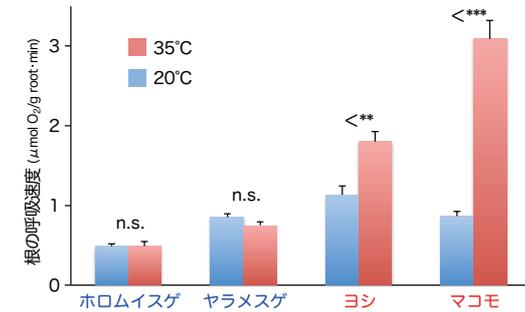


図7. 根通気組織内の酸素濃度に対応した根呼吸速度（平均±標準誤差, n=14）

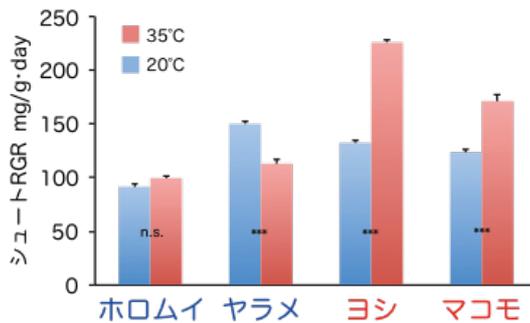


図8. シュートの相対成長速度（平均±標準誤差, n=14）

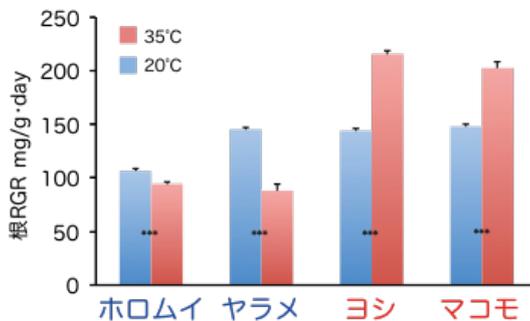


図9. 根の相対成長速度（平均±標準誤差, n=14）

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕（計5件）

- ① Ito, H., Kaneko, M., Nakamura, T., Nakazawa, Y. & Yoshida, H. Comparison

of root growth angles of wheat cultivars grown in a hydrogel polymer medium. *Plant Root*. 査読有. Vol.10. 2016. 4-10.
http://www.plantroot.org/PDFarchive/2016/10_4.pdf

- ② Nakamura, T., Uemura, S., Yabe, K. & Yamada, H.: Phytometric assessment of alder seedling establishment in fen and bog: Implications for forest expansion mechanisms in mire ecosystems. *Plant and soil*. 査読有. Vol. 369. 2013. 365-375. DOI 10.1007/s11104-012-1573-0
- ③ Nakamura, M., Nakamura, T., Tsuchiya, T. & Noguchi, K.: Functional linkage between N acquisition strategies and aeration capacities of hydrophytes for efficient oxygen consumption in roots. *Physiologia Plantarum*. 査読有. Vol.147. 2013. 135-146. DOI:10.1111/j.1399-3054.2012.01643.x
- ④ Nakamura, T., Yabe K., Matsubara, T. & Osaki, M.: Variations in the nitrogen isotope abundance of foliage in a tropical evergreen species (*Combretocarpus rotundatus*) relative to leaf position and habitat. *Tropics*. 査読有. Vol.21. 2012. 119-126. DOI.org/10.3759/tropics.21.119
- ⑤ Nakamura, T. & Nakamura, M.: Ecophysiological mechanisms characterizing fen and bog species: Focus on variations in nitrogen uptake traits under different soil-water pH. *Oecologia*. 査読有. Vol.168. 2012. 913-921. DOI:10.1007/s00442-011-2161-3

[学会発表] (計5件)

- ① 中村隆俊, 中村元香, 新田矩譜流. 湿生植物における根内の酸素濃度とその温度応答. 日本生態学会. 2016年3月. 宮城・仙台.
- ② 中村隆俊, 新田矩譜流, 中村元香, 益守眞也, 田中一生. 湿生植物における根の呼吸特性と根内酸素濃度. 日本生態学会. 2014年3月. 広島・広島.
- ③ 中村隆俊, 中村元香. 低酸素環境下の湿生植物における根呼吸応答と消費酸素の分配特性. 日本生態学会. 2013年3月. 静岡・静岡.
- ④ 中村隆俊, 小泉優人, 新田矩譜流, 中村元

香. 北方系湿生スゲ属植物における南限個体群の根呼吸応答と高温適応. 日本生態学会. 2012年3月. 滋賀・大津.

- ⑤ 中村隆俊. (2012) 植物の生理生態—植物の窒素利用研究の新しい成果: 湿生植物における根呼吸特性とN獲得戦略. 日本生態学会. 2012年3月. 滋賀・大津.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中村 隆俊 (NAKAMURA, Takatoshi)
東京農業大学・生物産業学部・准教授
研究者番号: 80408658