

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 19 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440230

研究課題名(和文) 葉群動態：葉の平均滞留時間と光合成生産効率

研究課題名(英文) Leaf dynamics: leaf mean residence time and photosynthetic efficiency

研究代表者

廣瀬 忠樹 (Hirose, Tadaki)

東北大学・生命科学研究科・名誉教授

研究者番号：90092311

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：野生1年草オオオナモミと作物イネの葉群動態を葉の平均滞留時間と光合成生産効率に着目して調べた。オオオナモミは密度を変えて育成し、群落内光環境の違いが植物の成長と繁殖をとおりて葉群動態に与える影響を解析した。イネについては葉、シュート、個体の各レベルで窒素利用効率を解析した。野生1年草に比べて高いイネの収量窒素利用効率は、高い窒素生産力に起因し、平均滞留時間に差がないこと、乾物成長量に対する収量割合にも大きな差は見られないことを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：We studied leaf dynamics with respect to mean residence time and photosynthetic efficiency using cockleburs and rice. Cockleburs were grown at two densities and the effects on leaf dynamics of light gradient within a canopy and of nitrogen sink strength were studied. Light gradient was stronger in a dense stand due to mutual shading, while nitrogen sink strength was stronger in an open stand due to higher branching and reproductive activities. Nitrogen use efficiency (NUE) in rice plants was analyzed at leaf, shoot, and whole-plant level, with factorization into nitrogen productivity (NP) and mean residence time (MRT). No significant difference was found in MRT and harvest index between rice and wild annuals. The high NUE in rice was ascribed solely to its high NP. Because of high opportunity costs of reducing NP, MRT may not be increased further in rice. By contrast, high NUE in perennials was due to high MRT. Their NP was as low as wild annuals'.

研究分野：植物生態学

キーワード：生理生態 葉群動態 平均滞留時間 光合成生産効率

1. 研究開始当初の背景

生態系において窒素は植物の生産・成長を制限する重要な因子になっており、窒素利用効率 NUE が植物の窒素吸収量に対する生産量の比として定義されている (Hirose 1971, 1975; Vitousek 1982)。その後 Berendse & Aerts (1987) は NUE を、窒素生産力 (NP、植物体窒素あたりの乾物生産量) と平均滞留時間 (MRT、植物が吸収した窒素が体内にとどまる平均時間) の積として定義した。ここで MRT は損失窒素量あたりの植物体窒素量とされた。しかし、定常状態が暗に仮定されているので、このモデルを非定常過程にある一般の植物に適用すると NUE の当初の定義と齟齬をきたす。そこで Hirose (2011) は MRT を、吸収窒素の植物滞留時間として定義すべきものとし、生育期間の窒素現存量の時間積分をその間の窒素吸収量で除して求めることを提唱した。このように定義すると、非定常過程における NUE を MRT と NP の積として解析することが可能になる。その後、モデルは葉レベルにも適用できること、すなわち葉の窒素利用効率を葉の窒素生産力と葉窒素の平均滞留時間の積として表すことができること (Hirose 2012)、さらに葉窒素だけでなく、葉数、葉面積、葉重にも適用すれば葉群動態解析へと展開できることも示された (Hirose & Oikawa 2012)。葉数の MRT は葉の平均寿命を表す。

2. 研究の目的

(1) 密な群落では、植物は力学的安定性を犠牲にして高さ成長を促進する。高さ成長と力学的安定性の間にトレードオフの関係があることは広く認められている (Nishimura et al. 2010)。ここでは、1年草を群落密度を変えて育成し、群落密度が伸長成長と力学的安定性に与える影響を解析する。とくに植物のアーキテクチャ (高さ、直径、クラウンサイズ) と組織の力学的性質 (ヤング率、破壊応力) が生育をとおしてどのように変化し、植

物の力学的安定性に貢献するか検証する。

(2) 群落内の葉の寿命と窒素平均滞留時間 MRT は群落内に形成される光勾配と分枝・繁殖に伴う窒素シンク強度のどちらにより強く依存するか。もし光勾配が重要なら、強い光勾配を生じる密な群落ほど寿命と MRT は小さくなり、もし窒素シンクが重要なら、分枝・繁殖の盛んな疎な群落で寿命と MRT は小さくなるはずである。生育を通してシンク強度が増加または減少するならば、それに依存して寿命と MRT は減少または増加するに違いない。これらを低密度と高密度群落で育成したオオオナモミを用いて検証する。

(3) 作物イネは与えられた環境条件のもとで収量を最大にするよう育種されてきたとすれば、野生1年草にくらべイネの乾物生産 NUE は高いに違いない。もしそうなら、イネの高い NUE は高い NP のためなのか、高い MRT のためなのか。これらを異なる窒素条件で育成したイネ群落を用い、個体レベル・シュートレベル・葉レベルで検証する。収量 NUE は乾物生産 NUE と収量指数 HI の積として表すことができる。イネの収量 NUE が高いとすれば、それは高い乾物生産 NUE のためなのか、それとも高い HI のためなのか。個体レベルとシュートレベルで検証する。

3. 研究の方法

(1) オオオナモミを密度を変えて育成。栄養成長期の茎の高さと直径および重さの成長をメタマーレベルで測定。あわせて組織のヤング率と破壊応力を計測。データから座屈限界の高さをヤング率、茎直径、材密度から算出し、倒伏安全率を、座屈限界高を実際の茎高で除することにより計算。横風抵抗性を茎直径、茎高、葉分布と破壊応力から算出。以上から生育にともなう力学的安定性の変化を定量化。

(2) オオオナモミを密度を変えて育成。発芽から開花、種子成熟、個体枯死に至るまで主軸と分枝上すべての葉の出現、成長、枯死を

記録し、個体の窒素吸収と乾物成長を測定。Watari et al. (2012) に従って、個体窒素吸収と成長を解析。Hirose & Oikawa (2012) に従って、葉数、葉面積、葉重、葉窒素（一括して、葉変量）の MRT、および生産力を計算。葉群動態とそれが植物個体の成長に与える影響を解析。

(3) 窒素条件を 3 段階に設定してイネ（コシヒカリ）群落を育成。シュート（主軸または分げつ）上のすべての葉の出現、成長、枯死を記録し、葉群の寿命と MRT を定量。個体・シュート・葉レベルで窒素の吸収と分配を測定。個体乾物生産に対する個体、シュート、葉の窒素利用効率を定義し、各レベルで NUE を窒素生産力と MRT の積として解析。収量 NUE を乾物生産 NUE と HI の積として解析。

4. 研究成果

(1) 低密度に比べて高密度群落で草丈は高いが、これは主茎の節間長が大きかったため、節数に差はなかった。茎の基部直径には、密度による差は見られなかった。節間の乾物密度（体積あたり乾物量）は低密度個体で大きく、この値と節間の長さ・直径の相対成長速度との間には負の相関があった。ヤング率と破壊応力は高密度群落の個体で大きく、同じ群落では下部節間で大きかった。各群落で、両係数ともに茎の乾物密度と正に相関した。倒伏安全率は生育とともに減少した。減少は低密度群落で小さかったが、高密度群落個体の安全率は限界値 1 に近づいた。横風抵抗性は低密度群落で大きく、生育につれて増加した。以上の結果から、成長とともに倒伏限界高は増加すること、それは主に茎組織の「硬さ」stiffness と基部直径の増加と茎に対するクラウンサイズの減少（あるいはクラウンあたりの茎の増加）によること、横風抵抗性の増加は茎組織の「強さ」strength と基部直径の増加によること、力学的安定性の維持に、茎組織の「硬さ」と「強さ」の増加が大きく貢献すること、これは二次肥大

成長能を欠く草本植物の力学的安定性維持の特徴で、木本植物の力学的安定性維持機構と異なることを示した。もって草本植物の成長にともなう力学的安定性の変化とその機構を明らかにすることができた (Watari et al. 2014)。

(2) 分枝と繁殖活動は高密度に比べて低密度群落の個体で大きい。全体としては、葉の寿命と葉面積・葉重・葉窒素の MRT に、低密度と高密度群落との間で、差は見られなかった。しかし、主軸の葉コホート（同一年齢集団）の寿命と MRT は、繁殖前は低密度群落で大きい、繁殖後は高密度群落で大きかった。分枝葉は低密度群落で早くから出現し、長く生きる傾向があった。各葉変量あたりの光合成生産として定義された葉の効率は（葉数を除いて）低密度群落で大きかった。以上の結果から、植物の生育はじめ、栄養成長期では葉の寿命と MRT は群落内光勾配により制御されるが、後期になって分枝と繁殖活動が盛んになるにつれて窒素シンクの効果が光勾配の効果を打ち消すように作用すること、葉窒素は葉の光合成活動を支える一方で、植物の成長発達過程で窒素の供給源としてはたらくこと、植物の窒素利用は葉群の動態・光合成生産と植物の成長および繁殖をつなぐものとして重要であることを示した。植物の一生をとおして、光勾配と窒素シンクの大きさとその変化が葉群動態に与える影響が初めて明らかにされた (Ogawa et al. 2015)。

(3) 野生 1 年草に比べ、イネの NUE は大きく、多年草の NUE に匹敵する。これはイネの NP が高いため、MRT は野生 1 年草と差はなかった。1 年草に比べて多年草の NUE が大きいのは、MRT が大きいため、NP は 1 年草と多年草とで差はない。葉レベルでも、イネの NUE は、野生 1 年草を凌駕するが、これも葉の窒素生産力 LNP が大きいため、葉窒素の MRT に差はなかった。イネの葉の寿命も野

生1年草の葉の寿命と差は見いだされなかった。1年草に比べて多年草の葉窒素のMRTは大きい、これは多年草の生育期間が長く、主軸の着葉枚数が大きいことによる。個体レベル・葉レベルを問わず、MRTを大きくすれば、それだけNUEは大きくなるはずなのにそうはならない。これはMRTとNP(またはLNP)との間にトレードオフがあり、MRTを大きくするベネフィットはNP(またはLNP)低下のオポチュニティコストを下回るためと解釈される。イネの収穫係数HIは野生1年草と比べて大きいことはなかった。育種の過程で短桿化によりイネのHIは大きくなったと言われているが、栄養成長と繁殖成長のトレードオフにより、すでに最大値に達していると思われる。従って、イネの高い収量NUE(吸収窒素あたりの収量)はもっぱらイネの高い乾物成長NUEに起因することが示された。MRTは窒素の再移動を評価する上で有用である。

MRTは葉レベルよりシュートレベル、シュートレベルより個体レベルで大きいこと、無効分げつより有効分げつで大きいこと、葉寿命に比べて窒素MRTは、無効分げつで小さいが、有効分げつでは大きいこと、これらからシュート間にはNの再移動があり、とくに無効分げつは窒素の一時的貯蔵として機能していることが示された。作物イネの葉群動態と窒素利用効率を、生態学的概念を用いて解析し、野生草本と比較した、世界で初めての試みである(Ogawa et al. 2016)。

<引用文献>

Hirose T (1971) Nitrogen turnover and dry-matter production of a *Solidago altissima* population. Japanese Journal of Ecology 21: 18-32.

Hirose T (1975) Relations between turnover rate, resource utility and structure of some plant populations: a study in the matter budgets. Journal of

the Faculty of Science, The University of Tokyo, III 11: 355-407.

Vitousek PM (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. American Naturalist 119: 553-572.

Berendse F, Aerts R (1987) Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? Functional Ecology 1: 293-296.

Nishimura E, Suzaki E, Irie M, Nagashima H, Hirose T (2010) Architecture and growth of an annual plant *Chenopodium album* in different light climates. Ecological Research 25: 383-393.

Hirose T (2011) Nitrogen use efficiency revisited. Oecologia 166: 863-867.

Hirose T (2012) Leaf-level nitrogen use efficiency: definition and importance. Oecologia 169: 591-597.

Hirose T, Oikawa S (2012) Mean residence time of leaf number, area, mass, and nitrogen in canopy photosynthesis. Oecologia 169: 927-937.

Watari R, Nagashima H, Hirose T (2012) Growth and nitrogen use in *Xanthium canadense* grown in an open or in a dense stand. Physiologia Plantarum 144: 179-190.

Watari R, Nagashima H, Hirose T (2014) Stem extension and mechanical stability of *Xanthium canadense* grown in an open or in a dense stand. Annals of Botany 114: 179-190.

Ogawa T, Oikawa S, Hirose T (2015) Leaf dynamics in growth and reproduction of *Xanthium canadense* as influenced by stand density. Annals of Botany 116:

807-819.

Ogawa T, Oikawa S, Hirose T (2016) Nitrogen-utilization efficiency in rice: an analysis at leaf, shoot, and whole-plant level. *Plant and Soil* DOI 10.1007/s11104-016-2832-2

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 2 2 件)

Oguchi R, Ozaki H, Hanada K. Hikosaka K (2016) Which plant trait explains the variations in relative growth rate and its response to elevated carbon dioxide concentration among *Arabidopsis thaliana* ecotypes derived from a variety of habitats? *Oecologia*, 180: 865-876. (査読あり)

Yamaguchi DP, Nakaji T, Hiura T, Hikosaka K (2016) Effects of seasonal change and experimental warming on the temperature dependence of photosynthesis in the canopy leaves of *Quercus serrata*. *Tree Physiology*, in press. (査読あり)

van Loon M, Rietkerk M, Dekker SC, Hikosaka K, Ueda MU, Anten NPR (2016) Plant-plant interactions mediate the plastic and genotypic response of *Plantago asiatica* to CO₂: an experiment with plant populations from naturally high CO₂ areas. *Annals of Botany*, in press. (査読あり)

Hikosaka K, Anten NPR, Borjigidai A, Kamiyama C, Sakai H, Hasegawa T, Oikawa S, Iio A, Watanabe M, Koike T, Nishina K, Ito A (2016) A meta-analysis of leaf nitrogen distribution within plant canopies. *Annals of Botany*, in press. (査読あり)

Hikosaka K (2016) Optimality of nitrogen distribution among leaves in plant canopies. *Journal of Plant Research*, in press. (査読あり)

Ogawa T, Oikawa S, Hirose T (2016) Nitrogen-utilization efficiency in rice: an analysis at leaf, shoot, and whole-plant level. *Plant and Soil* DOI 10.1007/s11104-016-2832-2 (査読あり)

Ogawa T, Oikawa S, Hirose T (2015) Leaf dynamics in growth and reproduction of *Xanthium canadense* as influenced by stand density. *Annals of Botany* 116: 807-819. (査読あり)

Watari R, Nagashima H, Hirose T (2014) Stem extension and mechanical stability of *Xanthium canadense* grown in an open or in a dense stand. *Annals of Botany* 114: 179-190. (査読あり)

[学会発表](計 2 0 件)

廣瀬 忠樹、オナモミとイネ：個体レベル・葉レベルの窒素利用効率。第 63 回日本生態学会大会、2016 年 3 月 24 日、仙台国際センター（宮城県仙台市）

黒川 千晴、及川 真平、植物の落葉タイミングは最適か：野外での検証。第 63 回日本生態学会大会、2016 年 3 月 24 日、仙台国際センター（宮城県仙台市）

[図書](計 0 件)

[産業財産権]
出願状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

取得状況(計 0 件)

名称：
発明者：

権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

廣瀬 忠樹 (HIROSE, Tadaki)

東北大学・大学院生命科学研究科・名誉

教授

研究者番号：90092311

(2) 研究分担者

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

(3) 連携研究者

及川 真平 (OIKAWA, Shimpei)

茨城大学・大学院理工学研究科・助教

研究者番号：90400308