

学 位 論 文 題 名

植物の強酸性土壌に対する適応機構の解析

学位論文内容の要旨

食糧生産からみて世界に分布する不良土壌の中で最も重要なものの一つが酸性土壌である。酸性土壌では低pHだけではなく、低pHが引き起こす二次的な要因、特にアルミニウム (Al) 過剰毒性により多くの作物種は正常に生育することができない。食糧生産のために酸性土壌を有効に利用することを目的として、植物の耐酸性機構についてこれまでに様々な研究がなされてきたが、未だ決定的な結果は得られていない。一方、強酸性土壌であってもほとんどの場合不毛ではなく、多くの野生植物種が自生している。これらの種は強酸性土壌に対する何らかの適応機構を獲得していると考えられるが、その適応機構については不明な点が多い。そこで本研究は、強酸性土壌に生育する各種植物の生育特性と Al 過剰に対する適応機構を明らかにすることを目的として実施した。得られた結果の概要は下記の通りである。

1. 強酸性土壌に適応した植物の生育特性

1) 強酸性土壌に適応した植物種は、Al 耐性が非常に強いだけでなく、その多くは Al によって生育が促進され、培地に Al が溶存しない場合には生育が障害を受けた。また、生育が促進されない植物であっても Al 耐性は強かった。

2) 土壌酸性により硝酸化成作用が阻害されるため、強酸性土壌における有効態窒素はアンモニウム態窒素が主体である。強酸性土壌に適応した植物では硝酸態窒素よりアンモニウム態窒素を窒素源とした場合に生育および窒素吸収が良好であり、アンモニウム態窒素の吸収による根圏 pH の低下は培地の溶存 Al および P 濃度を上昇させ、これらの植物の生育に対して有益な効果を与えた。

3) 酸性土壌ではしばしば塩基が不足し、さらに Al によって Ca と Mg の吸収が拮抗的に阻害される植物が多いが、強酸性土壌に適応した植物種は Al によって Ca や Mg の吸収が阻害されない特性、あるいは低 Ca 含有率耐性や低 Mg 含有率耐性が強い特性を持つことを明らかにした。

4) 通常、低 pH 自身も強酸性土壌での植物の生育を制限する要因であるが、強酸性土壌に適応した植物種のほとんどは、3.5 という極めて低い pH でも生育は影響されなかった。

5) Al 排除植物であるメラルーカ (*Melaleuca cajuputi*) の根は強力な Al 排除能を持つが、これに根からのクエン酸放出が関わっていることが示された。*Acacia mangium* の根では、高濃度の培地 Al により何らかの Al キレート物質の放出が誘導され、Al 排除に貢献していると考えられた。Al 排除植物における Al 排除能は、培地の Al 濃度が極めて高い場合の Al 耐性機構の一つとして機能していると理解された。

2. Alによる生育促進機構の解析

1) Alによる養分吸収の促進

(1) 一般に、Alによる生育の促進は低pH条件におけるH⁺毒性をAlが軽減することが原因であると考えられているが、本研究で供試した強酸性土壤に適応した植物種の多くは低pH耐性が極めて強く、H⁺毒性の軽減だけではAlによる生育促進機構を説明することはできなかった。

(2) Alによる生育の促進は、Al排除植物、集積植物ともに、Alによる葉のN、PおよびK含有率の上昇と密接に関連しており、Alと養分元素が培地に共存しない場合には、Alによる生育促進の程度がはるかに小さくなる、あるいは全く生育が促進されなかった。メラストーマ (*Melastoma malabathricum*) の切断根にAl前処理を行い、P吸収を調査したところ、能動的P吸収能がAl前処理により著しく上昇した。さらに、能動的養分吸収に対するエネルギー供給能を反映する根の活性もAl処理により上昇した。これらの結果から、強酸性土壤に適応した植物種のAlによる生育促進に養分吸収能の活性化に起因するN、P、Kなどの吸収増加が重要な要因として関与すると考えられた。

(3) 強酸性土壤に生育する植物の根では培地にAlが溶存しない場合に原形質膜機能が低下し、細胞が障害を受けるためにリグニン沈積量が増加すると理解された。このリグニン沈積量の増加は細胞の伸長阻害の原因となり、その結果、細根の減少や褐色を呈するなどの形態的な障害が引き起こされると考えられた。

2) Al集積植物におけるAl独自の効果

(1) 本研究で供試した植物の中でAlによって生育が最も促進されたメラストーマは、根だけでなく葉にも10,000mg kg⁻¹以上のAlを集積するAl集積植物であった。メラストーマの生育はAlによる養分吸収の促進のみでなく、Al単独の効果によっても促進された。

(2) メラストーマ切断根のAl吸収はAl非集積植物の場合と同様に、初期の段階ではほとんどが陽イオン交換基への受動的な吸着であり、細胞内への取り込みは緩やかであった。しかし、長期間Al処理下で生育した植物の根では細胞内のAl集積量が著しく多いことから、Alの膜透過は全生育期間に渡って継続的に行われていると理解された。さらに、根端近傍部位から蒸散流により地上部に速やかに移行するAlも相当量存在すると考えられた。

(3) メラストーマの葉にはAl-シュウ酸キレートが存在したが、主要形態はAl³⁺であり、Al-シュウ酸キレートは、Alを無毒化するための形態ではなく、シンプラスティックな経路による地上部へのAlの移行に関わっていると考えられた。

(4) メラストーマの葉において、Alは表側の表皮細胞の細胞壁に最も多く集積し、次いで柵状組織の細胞で多かった。葉に存在するAlの主要形態であるAl³⁺はpHが中性付近の細胞質内に高濃度で存在することはできないため、細胞壁、液胞、あるいはその他のオルガネラに集積していると考えられた。Alの集積により葉の構造、特に表皮細胞の構造が安定化し、光合成が上昇したことから、Al³⁺の細胞壁への集積と細胞膜への吸着が細胞を安定化ならびに活性化し、クロロプラストへの集積が光合成能を上昇させると理解された。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 但 野 利 秋

副 査 教 授 波 多 野 隆 介

副 査 助 教 授 大 崎 満

学 位 論 文 題 名

植物の強酸性土壌に対する適応機構の解析

本論文は、図44、表14、引用文献223を含む総項数147の和文論文であり、別に参考論文10編が添えられている。

本研究は、強酸性土壌に適応した植物の適応機構、特にアルミニウム (Al) 過剰に対する適応機構を解明することを目的として実施したものである。得られた結果の概要は以下の通りである。

1. 強酸性土壌に適応した植物の生育特性

1) 強酸性土壌に適応した植物は、Al 耐性が非常に強いだけでなく、その多くは Al によって生育が促進された。また、生育が促進されない植物であっても Al 耐性は強かった。

2) 強酸性土壌に適応した植物では $\text{NO}_3\text{-N}$ より $\text{NH}_4\text{-N}$ を N 源とした場合に生育と N 吸収が良好であり、 $\text{NH}_4\text{-N}$ の吸収による根圏 pH の低下は培地の溶存 Al と P 濃度を上昇させ、生育に対して有益な効果をもたらした。

3) 強酸性土壌に適応した植物には Al によって Ca や Mg の吸収が阻害されない特性、あるいはこれらの元素の低含有率耐性が強い特性があった。

4) Al 排除植物であるメラルーカ (*Melaleuca cajuputi*) の根の強力な Al 排除能にクエン酸放出能が関わっていると考えられた。*Acacia mangium* の根では、高濃度の培地 Al により何らかの Al キレート物質の放出が誘導され、Al 排除に貢献していると考えられた。

2. Al による生育促進機構の解析

1) Al による養分吸収の促進

(1) 強酸性土壌に適応した植物の多くは低 pH 耐性が極めて強く、Al による生育促進は H^+ 毒性の軽減が主因ではなかった。

(2) Al による生育促進は、Al 排除植物、集積植物ともに、Al による N、P および K 含有率の上昇と密接に関連しており、養分元素が培地に存在しない場合には、Al が溶存していても生育促進の程度がはるかに小さくなる、あるいは全く生育が促進されなかった。Al 無添加で生育させたメラストーマ (*Melastoma malabathricum*) の切断根の能動的 P 吸収能は Al 前処理により著しく上昇し、根の活性も Al 処理により上昇した。これらの結果から、Al による生育促進に養分吸収の活性化に起因する N、P、K などの吸収量増加が重要な要因として関与すると考えられた。

(3) 強酸性土壤に生育する植物種の根は Al 無添加時に形態的障害を示した。その主因として培地に Al が溶存しないことによって引き起こされる原形質膜機能の低下により根細胞が障害を受け、リグニン沈積量が増大した結果、細胞の伸長が阻害されたことが関係していると考えられた。

2) Al 集積植物における Al 独自の効果

(1) メラストーマは根および葉に $10,000\text{mg kg}^{-1}$ 以上の Al を集積し、養分吸収の促進に起因しない、Al 単独によっても生育が促進された。

(2) メラストーマ切断根の Al 吸収は、初期の段階ではほとんどが根の陽イオン交換基への吸着であり、シンプラストへの流入は緩やかであった。しかし、長期間 Al 処理下で生育した植物体の根ではシンプラストの Al が非常に多いため、Al の膜透過は継続的に行われると考えられた。さらに、根端近傍などの部位から蒸散流により地上部に速やかに移行する Al も相当量存在すると考えられた。

(3) メラストーマの葉には Al-シュウ酸キレートが存在したが、主要形態は Al^{3+} であり、シュウ酸はシンプラストティックな経路による地上部への Al の移行に関わっている可能性が高かった。

(4) メラストーマの葉において Al は表側の表皮細胞の細胞壁に最も多く集積し、次いで柵状組織の細胞で多かった。葉における Al の主要形態である Al^{3+} は pH が中性付近の細胞質内に高濃度では存在できないため、細胞壁、液胞、あるいはその他のオルガネラに集積していると考えられた。Al の集積により葉の構造、特に表皮細胞の構造は安定化し、光合成能は上昇したことから、Al の細胞壁への集積と細胞膜への吸着が細胞を安定化ならびに活性化し、クロロプラストへの集積が光合成能を上昇させると理解され、これらの効果は存在比の高い Al^{3+} によると考えられた。

以上のように、本研究は強酸性土壤に適応した多くの植物種の生育が Al によって促進され、この Al による生育促進は Al の能動的養分吸収促進効果と Al 集積植物における体内での Al 独自の生理的な効果に起因することを明らかにした。これらの知見は学術的に高く評価されると同時に、酸性土壤の農業利用と破壊された森林生態系の修復のために極めて有益な情報を提供するものである。よって審査員一同は、渡部敏裕が博士（農学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。