

氏名	にしだ けいすけ 西田 圭佑
学位(専攻分野)	博士(学術)
学位記番号	博甲第782号
学位授与の日付	平成28年3月25日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
研究科・専攻	工芸科学研究科 生命物質科学専攻
学位論文題目	Analysis of leaf functions in relation to photosynthetic traits in ferns (シダ植物の光合成特性に関する葉の機能の解析)
審査委員	(主査)教授 半場祐子 教授 秋野順治 教授 遠藤泰久 九州大学大学院農学研究院環境農学部門教授 久米 篤 准教授 北島佐紀人

論文内容の要旨

本論文は原始的な維管束植物であるシダ植物の光合成機能を明らかにするために、生理的・形態的な観点から研究を行ったものである。

本論文は6章からなり、すべて英語で記述されている。

1章では、研究の背景および目的を述べている。シダ植物は約4億年前に出現した原始的な維管束植物であり、植物の進化史上重要な位置にある。光合成は植物の成長にとって必要な炭素を獲得するためにはたらきであり、光合成のための主要な器官である葉の構造や光合成機能は、植物の進化の過程で変化してきたと考えられる。シダ植物の葉の光合成機能を知ることは陸上植物の進化史を理解し、シダ植物の生態系への寄与を解明するために不可欠である。しかし、進化が進んだ種子植物と比較すると、シダ植物の光合成機能の研究はすすんでいない。そこで本論文では、葉の形態的な特性に注目しつつ、シダ植物の光合成機能を明らかにするための研究を行った。

第2章では、植物の光合成機能を計測するための理論および測定技術を説明している。植物の葉の光合成機能は、ガス交換法で計測される。本章では、数式を用いて葉のガス交換に関する理論を説明している。また、「葉の内部における二酸化炭素の透過性(葉肉コンダクタンス)」は、植物の光合成を調節する重要なしくみであり、光合成を制限する重要な要因として近年注目されている。本研究では葉肉コンダクタンスを、炭素安定同位体法で計測しており、炭素安定同位体法に用いられる測定装置について、その原理および計測方法を説明している。

第3章では、日本、スペイン、エストニア、およびチリの4カ国の共同研究により、シダ植物の葉肉コンダクタンスを測定している。日本のシダ植物5種を含む35種のシダ植物を用いて網羅的な解析を行ない、シダ植物は葉肉コンダクタンスが種子植物よりもかなり小さく、そのことが種子植物よりも光合成速度が低くなる主な要因となっていることを示した。さらに、葉緑体が未発

達であることや細胞壁が厚いといった葉の内部構造上の特性が、シダ植物の低い葉肉コンダクタンスの原因となっていることを示した。

第4章では、葉肉コンダクタンスの短期的な調節機構を調べるため、波長可変半導体レーザ分光計を使った実験装置を用いた安定同位体法により、2種のシダ植物（ワラビ、イヌケホシダ）を用いて二酸化炭素濃度変化に対する即時応答をシダ植物で初めて測定している。シダ植物の葉肉コンダクタンスは気孔コンダクタンスより明瞭な応答を示したことから、葉肉コンダクタンスの制御は植物の進化上、気孔コンダクタンス制御よりも初期から存在した機構であることが示唆された。

第5章では、長期的な乾燥ストレスに対するシダ植物の光合成応答を調べている。乾燥ストレスは植物の成長や生存に影響するもっとも重要な環境ストレスの1つであり、特に光合成機能は乾燥ストレスに非常に影響を受けやすい。シダ植物の生育地は乾燥地から湿潤地まで多彩であるため、シダ植物の光合成は、生育環境によって異なる乾燥ストレス応答を示すと予想される。生育地と生育形態の異なる5種のシダ植物を用いて光合成の乾燥ストレス応答を測定した。その結果、乾燥した場所に生育するノキシノブは乾燥ストレス時に水利用効率を著しく上昇させること、すなわち乾燥に対して適応的な応答を示すことが示された。原始的なシダ植物であっても、長期の乾燥ストレス応答は種子植物と比較的類似していることが明らかになった。

第6章の総合考察では、本研究で得られたシダ植物の光合成機能に関する知見を総括し、種子植物と比較することによりシダ植物の光合成機能の進化史における位置づけを論じている。さらに、陸上植物における光合成機能の進化史を明らかにするための、今後の研究の展望について述べている。

論文審査の結果の要旨

本論文は、シダ植物の光合成機能に関する基礎研究であり、シダ植物が光合成機能を調節するしくみを生理的な観点から解明することを目的としている。

葉肉における二酸化炭素の透過性（葉肉コンダクタンス）は、光合成を制限する最も重要な要因の1つとして注目されているが、シダ植物に関しては包括的な特性評価がなされていなかった。本論文では、国際共同研究により、南半球も含めた35種というこれまでで最も多くのシダ植物の光合成機能解析を同一の評価基準で行なうことに成功しており、断片的にしかデータが得られていなかったシダ植物の光合成機能について、植物進化を踏まえた一般化を可能とする顕著な成果を得ている。

さらに先進的な波長可変半導体レーザ分光計を用いた安定同位体法を導入し、葉肉コンダクタンスの時間変化の追跡を行い、世界で初めてシダ植物に適用して論文化している。本論文により、シダ植物の葉肉コンダクタンスの二酸化炭素に対する応答は多くの被子植物とは異なっている可能性が明らかになった。一方で、乾燥に対する光合成機能の応答様式には被子植物と類似してい

る部分もあった。以上の成果は進化に伴う光合成機能の変遷を知る上で重要な知見であり、植物進化や光合成の研究分野における重要な成果であると評価された。

本論文は下記の4報の論文を基礎としており、うち3報は申請者が筆頭著者（共同筆頭著者1編を含む）である。また、この4報のうち、申請者が筆頭著者である2報を含む3報は、査読制度のある国際学術雑誌に既に掲載されている。申請者が筆頭著者である1報は、査読制度のある国際学術雑誌に投稿中である。

- 1) Tiina Tosens*, Keisuke Nishida*, Jorge Gago*, Rafael Eduardo Coopman*, Hernán Marino Cabrera, Marc Carriquí, Lauri Laanisto, Loreto Morales, Miquel Nadal, Roke Rojas, Eero Talts, Magdalena Tomas, Yuko Hanba, Ülo Niinemets, Jaume Flexas (2016) The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: mesophyll CO₂ diffusion as a key trait. *New Phytologist* 209(4): 1576-1590 *These authors contributed equally to this work
- 2) Keisuke Nishida, Naomi Kodama, Seiichiro Yonemura, Yuko T. Hanba (2015) Rapid response of leaf photosynthesis in two fern species *Pteridium aquilinum* and *Thelypteris dentata* to changes in CO₂ measured by tunable diode laser absorption spectroscopy. *Journal of Plant Research* 128(5): 777-789
- 3) Yuichi Kagotani, Keisuke Nishida, Takashi Kiyomizu, Keisuke Sasaki, Atsushi Kume and Yuko T. Hanba (2015) Photosynthetic responses to soil water stress in summer in two Japanese urban landscape tree species (*Ginkgo biloba* and *Prunus yedoensis*) - effects of pruning mulch and irrigation management-. *Trees*. DOI: 10.1007/s00468-015-1312-2
- 4) Keisuke Nishida, Yuko T. Hanba. Comparative analysis of photosynthetic response to drought for four temperate ferns in Japan. submitted in February 2016