

令和 4 年 6 月 16 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2018～2021

課題番号：18K05729

研究課題名（和文）針葉樹の乾燥抵抗性機構：異なる乾燥強度下での通水機能の低下と回復機構の解明

研究課題名（英文）Mechanisms of drought resistance in conifers: decrease and recovery of water transport under different drought intensities.

研究代表者

三木 直子（Miki, Naoko）

岡山大学・環境生命科学学域・教授

研究者番号：30379721

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では乾燥抵抗性機構として重要な通水機能の短期的な変動機構について、針葉樹の通水機能の低下に仮道管の空洞化だけでなく、仮道管の壁孔壁の位置の移動に伴う通水抵抗の増加等が関わる可能性があること、そのため、広葉樹だけでなく針葉樹においても通水機能の低下は短期的に回復しうる可能性があることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は針葉樹において通水機能の短期的な回復が起こりうることを新たに提示したもので、樹木全体の通水維持機構の解明につながる極めて新規的な知見でインパクトの大きな成果であると考えられる。更に、通水阻害が乾燥に伴う樹木枯損に与える影響は非常に大きいことを踏まえると、このような機構は乾燥抵抗性機構としても非常に重要であり、乾燥地の緑化等における緑化樹種の探索や作出の観点においても非常に有意義な成果であると考えられる。

研究成果の概要（英文）：In this study, regarding to the short-term fluctuation mechanism of the xylem water transport, which is an important mechanism for drought resistance, I clarified that the decrease in the xylem water transport in conifers may be related not only to cavitation of tracheid but also to the increase in pit hydraulic resistance due to the flexibility in the pit membrane of tracheid etc., and therefore, the decrease in xylem water transport may be recoverable in the short term in conifers as well.

研究分野：農学

キーワード：水輸送 通水阻害 乾燥ストレス 回復 水分布 乾燥地 針葉樹

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

植物は光合成のために葉の気孔を通じて炭素を獲得するが、同時に気孔を通じて水を失う(蒸散)。水が十分に供給されている条件下では葉からの失水に対して根における吸水がうまく機能する。しかし、乾燥下では葉からの失水に対して根からの吸水が追い付かず、植物体の水分バランスが崩れてしまう(乾燥ストレス)。植物が乾燥ストレスを受けると、通水組織の水柱にかかる負圧(張力)が増加し、道管間や仮道管間にある壁孔内の微細な穴(pit pore)を通じて気体が水柱に引き込まれる。それにより道管や仮道管の空洞化(キャビテーション)が起こり、通水機能を損失する。通水がうまくいかないと植物の生理特性、生産性、成長および生存に深刻な影響が生じる(e.g. Brodribb and Field 2000)。そのため、通水機能を維持できるか否かは水分条件の変動の著しい環境下で樹木が生存できるか否かにおいて特に重要である。

根から吸収した水は道管や仮道管の壁孔を通じて多くの道管間、仮道管間を移動しながら葉まで輸送される。広葉樹の通水組織は主に道管であるのに対して、針葉樹の通水組織は仮道管である。道管と仮道管は水が通る壁孔の構造が異なることから、通水機能の低下や回復の仕組み、またそれらに関わる生理的特性についても広葉樹と針葉樹では異なる可能性が高い。

これまで広葉樹については、比較的多くの研究が行われてきており、通水機能の低下が主に道管の空洞化で起こり(Sperry and Tyree 1988)、空洞化した道管が再び水で満たされること(再充填)により短期的に可逆的に回復することが明らかになっている(e.g. Brodersen et al. 2010)。それに対して、針葉樹では乾燥ストレスにより仮道管の空洞化が起こり通水機能が低下するが、低下した通水機能はその独特の壁孔構造により短期的には回復しないと考えられてきた(Siau 1984, Utsumi et al. 2003)。しかし、切断した枝を用いた操作実験ではあるが、通水機能の低下が空洞化だけではなく、壁孔壁の位置の移動に伴う通水抵抗の増加によっても生じている可能性が指摘されていることを踏まえると(Sperry and Tyree 1990, Domec et al. 2007)、針葉樹では広葉樹の再充填とは全く異なる機構で通水機能が短期的に回復する可能性が考えられるが明らかになっていない。

### 2. 研究の目的

本研究では針葉樹の通水機能の回復が可逆的に短期的に起こりうる可能性について、実際に生存している個体を用いて検証を試みる。まず初めに異なる乾燥強度下での水輸送に仮道管の空洞化と壁孔の通水抵抗が与える影響について明らかにする。そして乾燥解除後に壁孔の通水抵抗の低下によって水輸送の回復が生じるかどうかの検証を行う。これらの結果をもとに、乾燥抵抗性機構として重要な土壌水分条件の変動下における通水機能の維持機構について明らかにする。

### 3. 研究の方法

本研究では、まず初めに異なる乾燥強度下での水輸送に仮道管の空洞化と壁孔の通水抵抗が与える影響について評価を行い、乾燥時の水輸送の低下に仮道管の空洞化だけでなく、壁孔の通水抵抗などの他の要因が関与している可能性について検証する。乾燥時の水輸送の低下の要因が仮道管の空洞化だけでない場合、短期的な通水機能の回復が起こりうることから、次の段階として乾燥解除後に壁孔の通水抵抗の低下等によって水輸送の回復が生じるかどうかの検証を行う。これらの結果をもとに、乾燥抵抗性機構として重要な土壌水分条件の変動下における通水機能の維持機構について明らかにする。材料には、中国半乾燥地の自生種で匍匐性の針葉樹である *Juniperus sabina* を用いる。

### 4. 研究成果

#### (1) 主な成果

異なる乾燥強度下での水輸送に仮道管の空洞化と壁孔の通水抵抗が与える影響

様々な乾燥強度下にある *J. sabina* の個体や枝を用いて水分通導度とそれに影響を与える木部仮道管の水分布率、壁孔壁の位置について評価を行った。また木部仮道管における軸方向を含む通水経路の繋がりを確認するために、長時間かけて染色液を流し染色面積の割合を求めた。更に、壁孔の位置の移動に深く関与すると考えられる壁孔の柔軟性に関わる構造的特性についても評価を行った。その結果、乾燥の進行に伴い仮道管の水分布率が低下し水分通導度も低下した。しかし、水分通導度ほぼ0を示す個体で40%程度まで仮道管に水を保持した個体が確認された(図1)。染色面積の割合も比較的高く、通水経路となりうる壁孔(完全には閉鎖していない壁孔)の割合も比較的高かった。水分通導度がほぼ0だが

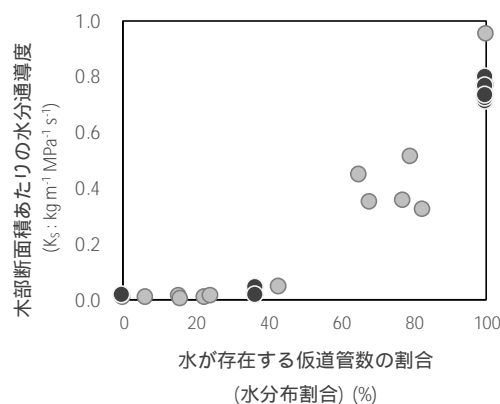


図1 水が分布する仮道管数の割合と水分通導度の関係

水分分布が確認された仮道管には、壁孔壁が移動して片方によった壁孔が多数見られた。また、本種は先行研究で示されている様々な種と比べて、壁孔壁の柔軟性が比較的高かった。これらの結果より、通水機能の低下は、仮道管の空洞化の拡大に加えて、空洞化には至っていない仮道管の壁孔壁の移動による通水抵抗の増加によって生じる可能性が考えられた。壁孔壁の柔軟性の高さは、空洞化していない仮道管での張力の増加に対して通水抵抗の増加をもたらす、空洞化が生じた際にはより密接に孔口を閉鎖する為、空気核の流入をより効果的に防ぐ効果を発揮する可能性がある。

#### 乾燥解除後における水輸送機能の回復

十分な灌水の後に灌水を停止し異なる乾燥強度下においた *J. sabina* 個体について再灌水実験を行った。樹液流速度は測定期間を通じて継続的に測定し、湿潤時、乾燥時、再灌水後に樹体の水分状態を評価するために葉の水ポテンシャルを評価した。また葉の生理活性を調べるために光合成速度、気孔コンダクタンス、蒸散速度を測定した。木部仮道管の水分分布割合は再灌水後に採取した幹木部の凍結試料から求めた。その結果、乾燥程度の小さい個体では、再灌水後の水ポテンシャルは湿潤時と同程度の値を示し、一方、乾燥程度の大きい個体では、再灌水後の水ポテンシャルは湿潤時より低い値を示した。乾燥に伴い全個体で樹液流速度がほぼ停止し、ガス交換速度も極めて低い値を示した。しかし再灌水を行うと、乾燥程度の小さい個体では樹液流速度、ガス交換速度ともに回復した(図 2a)。一方、乾燥程度の大きい個体ではいずれも回復しなかった(図 2b)。回復した個体については木部仮道管の約 20%は水で満たされていたが、回復しなかった個体ではほとんどの仮道管が空洞化していた。以上より、乾燥程度の大きい段階では空洞化により通水機能を損失したため再灌水により回復せず、一方、乾燥程度の小さい段階では、水で満たされた木部仮道管がある程度残っていたことから再灌水後にこれらの仮道管での通水が再開された可能性が考えられた。

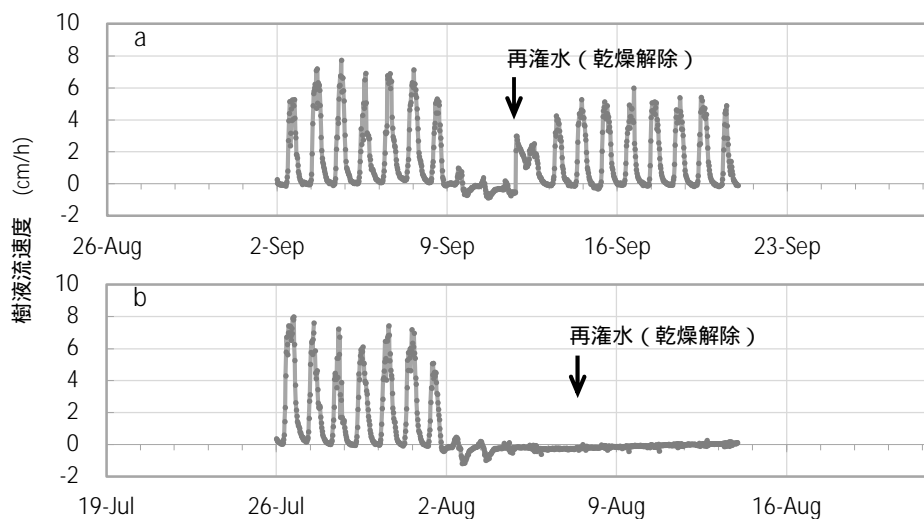


図2 樹液流速度の変化

針葉樹では仮道管を新たに形成することで空洞化による通水機能の低下から回復することが報告されているが、こうした通水機能の回復は時間がかかるため新たな仮道管の形成が間に合わなければ枯死してしまう可能性が考えられる。しかし本研究の結果から、乾燥程度が小さい段階において、壁孔壁の移動による通水抵抗の増加が起き、通水機能が低下することで、葉からの水分損失を抑制すると同時に空洞化による不可逆的な通水機能の低下を回避している可能性が新たに考えられた。そのためこの段階で降雨等により乾燥が解除されると、壁孔壁が元の位置に戻り通水抵抗が低下することで通水機能の回復が可能であり、その結果速やかに生産活動を再開できる可能性がある。

#### (2)本成果の国内外における位置づけ・インパクト・今後の展望

針葉樹の通水機能の損失はこれまで空洞化が原因であると考えられてきたが、本研究により、空洞化が完全には起こらず水が分布した状態で通水機能が低下することが示され、その要因として壁孔壁の通水抵抗の増加等の可能性が認められた。これはこれまで広葉樹でしか確認されていなかった通水機能の短期的な回復の現象を新規に捉えたもので、樹木全体の通水維持機構の解明につながる極めて重要な知見でインパクトの大きな成果であると考えられる。更に、通水阻害が乾燥に伴う樹木枯損に与える影響は非常に大きいことを踏まえると、このような機構は乾燥抵抗性機構としても非常に重要であり、乾燥地の緑化等における緑化樹種の探索や作出の観点においても非常に有意義な成果であると考えられる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Miki N.H., Sato K., Aoki M., Yang L., Matsuo N., Zhang G., Wang L., Yoshikawa K.	4. 巻 1222
2. 論文標題 Water movement via adventitious roots of the prostrate shrub <i>Juniperus sabina</i> in semiarid areas of China	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Acta Horticulturae	6. 最初と最後の頁 137 ~ 146
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.17660/ActaHortic.2018.1222.19	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Miki Naoko H., Ohte Nobuhito	4. 巻 17
2. 論文標題 Physiological and ecological responses of plants and plant communities in dryland environments	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Landscape and Ecological Engineering	6. 最初と最後の頁 243 ~ 244
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11355-021-00466-7	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 2件/うち国際学会 1件）

1. 発表者名 平松勅悦・三木直子・佐藤佳奈子・小笠真由美・矢崎健一
2. 発表標題 中国半乾燥地域の匍匐性針葉樹 <i>Juniperus sabina</i> L.のポット苗木における乾燥後の水輸送機能の回復
3. 学会等名 日本沙漠学会第31回学術大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Miki NH, Kubori F, Sato K, Aoki M, Yang L, Matsuo N, Zhang G, Wang L, Yoshikawa K
2. 発表標題 Hydraulic redistribution of the prostrate shrub <i>Juniperus sabina</i> in semiarid areas of China.
3. 学会等名 ICLEE 9th Conference (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 三木直子
2. 発表標題 植物生理生態学の“見える化”
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会 W16植物生理生態自由集会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 三木直子
2. 発表標題 中国北部の乾燥・流砂環境下における匍匐性常緑針葉樹の生理生態と緑化
3. 学会等名 オンラインシンポジウム2021「乾燥地における植物の生理生態と緑化」（招待講演）
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 日本沙漠学会	4. 発行年 2020年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 534
3. 書名 沙漠学事典	

1. 著者名 小池 孝良、北尾 光俊、市栄 智明、渡辺 誠	4. 発行年 2020年
2. 出版社 共立出版	5. 総ページ数 264
3. 書名 木本植物の生理生態	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
中国	内蒙古農業大学			