

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 5 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20K06154

研究課題名(和文) 針葉樹のシュートの水分生理特性における体積弾性率の役割とその成り立ち

研究課題名(英文) The role and the origin of the bulk elastic modulus in the water relations of conifer shoots.

研究代表者

齋藤 隆実 (Saito, Takami)

国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等

研究者番号：30403108

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：体積弾性率は、葉の水分利用の指標の一つである。この値は、葉の細胞の相対含水率の低下に対する膨圧の低下の比として求められ、細胞壁の弾性的性質を表しているとされてきた。しかし、その証拠は広葉樹で示されたのみであった。そこで、針葉樹について葉の体積弾性率の特徴と成り立ちを調べた。その結果、針葉樹は広葉樹と比べて体積弾性率が小さく、引っ張り試験による細胞壁の貯蔵弾性率も小さかった。貯蔵弾性率は約60℃で顕著に低下し、この温度付近で多量の成分が水中に溶出した。結果から、針葉樹は広葉樹と比べてしおれにくいこと、針葉樹・広葉樹ともに約60℃で変性する成分が、細胞壁の弾性率に深く関与していることが考察された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

学術的意義として、葉の水分利用における細胞壁の物理的性質の役割についての知見を深めたことが挙げられる。調べた針葉樹の体積弾性率は広葉樹より低かったことから、針葉樹の水分利用が保守的であることが示唆された。また、針葉樹・広葉樹ともに約60℃で変性するような要因が、体積弾性率に深く関与していることが示唆された。

社会的意義として、国内の林業の省力化に役立つことが挙げられる。日本の人工林は主に針葉樹で構成されており、それぞれの樹種の水分利用のあり方について深い理解が欠かせない。例えば、植栽する苗木を施設で育成する際に、樹種の葉の細胞壁の性質を踏まえた上で、灌水量や頻度の計画を立てることが可能になる。

研究成果の概要(英文)：Bulk modulus of elasticity is one of the indicators of water use trait of a leaf. This parameter is obtained from the ratio of the shift in cell turgor divided by that of the relative water content of the leaf cells. It is assumed that this parameter represents elastic properties of cell walls of the leaf cells. However, the evidence is only limited to a few broad-leaved trees. The aim of this study was to clarify the determination of the bulk modulus of elasticity in coniferous trees.

Firstly, the bulk modulus of elasticity was lower in coniferous trees than broad-leaved trees. This suggests that conifer leaf cells have a better ability to maintain turgor when leaves lose water. Secondly, the elastic properties of cell walls decreased significantly, and large amounts of components were released into the water at around 60°C in both coniferous and broad-leaved trees. This suggests that some structure that shifts at around 60°C is responsible for the elastic properties of cell walls.

研究分野：樹木水分生理生態学

キーワード：細胞壁 弾性的性質 水ポテンシャル 膨圧維持 圧力-体積曲線 水分生理 引っ張り試験 メタセコイア

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

葉は、植物体内における水分移動の原動力を生み出している。この原動力は、土壌と葉との間における水の自由エネルギー（水ポテンシャル）の差である。葉の水分利用のあり方は、葉の相対含水率に対する葉の水ポテンシャルの変化を示した P-V (Pressure-Volume) 曲線を基に理解することができる（図1）。

大気や土壌が乾燥すると、葉の水分は失われ含水率が低下する。葉の細胞では、膨圧が低下することで水ポテンシャルが低下する。この水ポテンシャルの低下によって、葉の吸水力（土壌と葉の水ポテンシャル差）が生み出される。その結果、葉へ水分が移動し細胞の生理活性が保たれる。しかし、葉の含水率がさらに低下し、細胞の膨圧が完全に失われると、細胞は生理活性を失ってしまう。

このように、乾燥した環境では、細胞の吸水力維持と膨圧維持の間にはジレンマがある。このとき、両者の関係を調整しているのが体積弾性率 (ϵ) ($= V \cdot d\psi_p / dV$, V :体積, ψ_p :膨圧) である。乾燥環境における植物の生存戦略は多様で、吸水力と膨圧のどちらを優先するのかは種によって異なると考えられる。また同じ種の中でも変化し、例えば過去に調べた樹種（コナラ、ミズナラ）では、急な水ストレスに曝された葉は ϵ が低下し、膨圧維持に有利な反応が見られた（Saito & Terashima 2004）。このように、 ϵ は植物の水利用のあり方を決める重要な性質である。

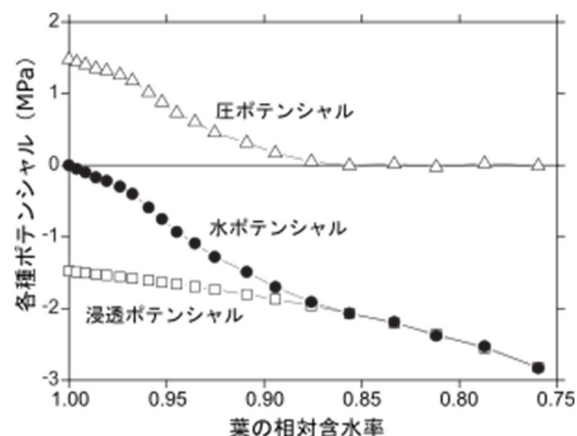


図1: P-V(Pressure-Volume)曲線の例（コナラ）

しかし、 ϵ に強く影響している葉の内部の要因は必ずしも明確でない。これまで、 ϵ は葉肉細胞の細胞壁の弾性的性質と関係すると考えられてきた。例えば、 ϵ が大きい葉では、細胞の体積の変化に対し内部の膨圧が大きく変化するので、細胞壁が硬いと考えられる。しかし、これは、個葉の構造を単純化し一つの細胞と見なした上での考察である。実際には、葉は多くの細胞と組織から構成されている。また、 ϵ には細胞の外側にあるアポプラスト水や、細胞同士の押し合いも影響しているかもしれない。この疑問に答えるためには、 ϵ と細胞壁の弾性的性質との関係を明確にする必要がある。そこで代表者は、広葉樹の葉を材料に、引っ張り試験によって細胞壁の弾性的性質を定量し、 ϵ との関係調べた。その結果、両者の間に強い相関関係があることを確認した（Saito et al. 2006）。しかし、この相関関係が、葉の組織構造や細胞壁の化学組成の大きく異なる植物、とりわけ針葉樹でも成り立つかどうかは明らかでない。

2. 研究の目的

このような背景から、次に述べる二つの問いを設定した。針葉樹の葉（シュート）の体積弾性率 (ϵ) を決める葉の内部の性質は何か？ その性質は、広葉樹と針葉樹の P-V 特性の違いにどのような影響を及ぼしているか？ これらの問いに答えるため本研究では、「針葉樹のシュートの水分生理特性（P-V 曲線）において細胞壁が果たしている役割を、広葉樹との比較を通して明らかにする」ことを目的とした。

3. 研究の方法

材料には、針葉樹 2 種（メタセコイア、スギ）を用いた。比較対象として、過去に測定した広葉樹 2 種（アラカシ、コナラ）を再解析した（Saito et al. 2006）。

(1) 葉の水分生理特性を評価するため、P-V 曲線を求めた。P-V 曲線は、葉あるいはシュートに十分に水分を吸収させた後、室温雰囲気下で乾燥させながら重量と水ポテンシャルを連続的に測定し作図した。葉の水ポテンシャルは圧チャンパー（Soilmoisture Equipment Corp. USA）で測定した。P-V 曲線から体積弾性率 (ϵ) を評価した。同時に、基本的な指標として、しおれるときの水ポテンシャル、および十分に吸水したときの浸透ポテンシャルなどを評価した。さらに本研究では、新たに十分に吸水した葉（シュート）の重量の内訳を求めた。この内訳は、乾燥重量、細胞外および細胞内の水分量の 3 区分とした。

(2) 葉の細胞壁の力学的性質を評価するために、葉の試験体を作成し引っ張り試験を行った。試

験体として、メタセコイアでは葉の長軸方向を利用した。アラカシでは葉を長軸方向に細長く切り出し利用した。この際、主脈と二次脈は避けた。作成した試験体を動的粘弾性測定装置 (DMA242E, NETZSCH, Germany) に固定した。試験体に連続的に正弦波でひずみを与え、発生した応力を検知した。波形から連続的に貯蔵弾性率 (弾性要素) 評価し、同時に寸法を測定した。本研究では、とくに試験体を測定ユニットごと水中に沈め、常温から 98 まで繰り返し加熱・冷却した。この過程での貯蔵弾性率と寸法の変化を追跡した。

(3)高温で変性される細胞壁成分を明らかにするため、温水中に抽出される成分を定量した。葉を水中で加熱し、逐次的に3段階の温度で抽出された全成分の乾燥重量を測定した。樹種はメタセコイアで乾燥履歴のない生葉を使用した。温度 (抽出時間) は、前項(2)の結果を参考に、室温 (一晚) 45 (1時間) および 75 (1時間) に設定した。

4. 研究成果

(1) 葉の水分生理特性

図2に、しおれるときの水ポテンシャル、および十分に吸水したときの浸透ポテンシャルの値を示した。両方の値とも針葉樹でやや高い傾向が見られた。この結果は、針葉樹の方がしおれやすいことを示すが、生育環境で変動するので慎重に判断する必要がある。図3に、葉の内部での重量の割合を示した。針葉樹は、広葉樹と比べて含水率が高く、とりわけ細胞内のシンプラスト水の割合が大きかった。この結果は、針葉樹が細胞内に多くの水分を保持していることを示している。図4に体積弾性率の最大値と平均値を示した。両方の値とも、針葉樹の方が広葉樹より顕著に低かった、この結果は、針葉樹は水分を失ったときに、吸水力の向上には劣るものの、膨圧の維持には優れることを示唆している。

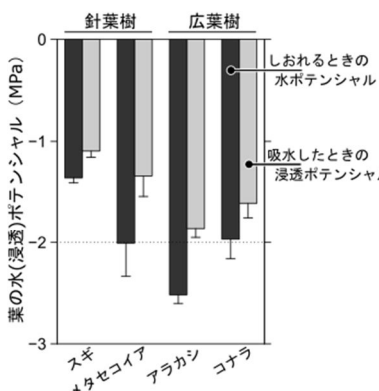


図2: 葉 (シュート) のしおれにくさを表す値が低いほど、しおれにくい。

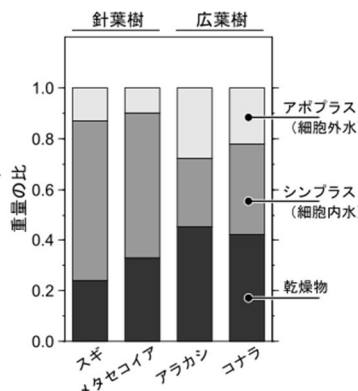


図3:十分に水分を含んでいる葉の重量の構成比

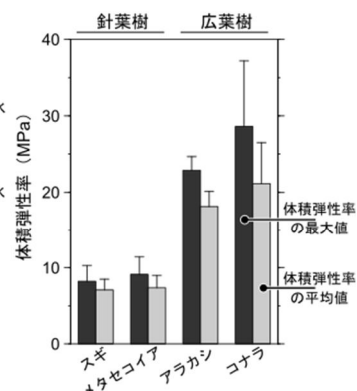


図4: 体積弾性率 (ε) の最大値と平均値

(2) 細胞壁の力学的性質

図5上段に、動的粘弾性測定によって評価した貯蔵弾性率を示した。加熱1回目に、針葉樹・広葉樹ともに値は徐々に低下した。とりわけ、60 付近で明瞭な低下が見られた。加熱2回目には、値は徐々に低下したのみであった。測定したどの温度においても、針葉樹は広葉樹より値が小さかった。この結果から、針葉樹・広葉樹ともに加熱によって細胞壁は徐々に柔らかくなること、とくに葉が生理活性を保っている状態では、60 付近で顕著な変性が起こることが明らかになった。また、針葉樹は広葉樹より柔らかいことも明らかになった。

図5下段に寸法の変位を示した。加熱1回目には、針葉樹では伸長するのに対し、広葉樹は収縮した。とりわけ、60 付近で明瞭な変化が観察された。加熱2回目には、針葉樹・広葉樹ともに徐々に収縮した。この結果は、60 付近で変性するような成分が、針葉樹では細胞壁の要素 (セルロース繊維) 間を引き付けるように、逆に広葉樹では押し広げるように機能していることを示唆している。

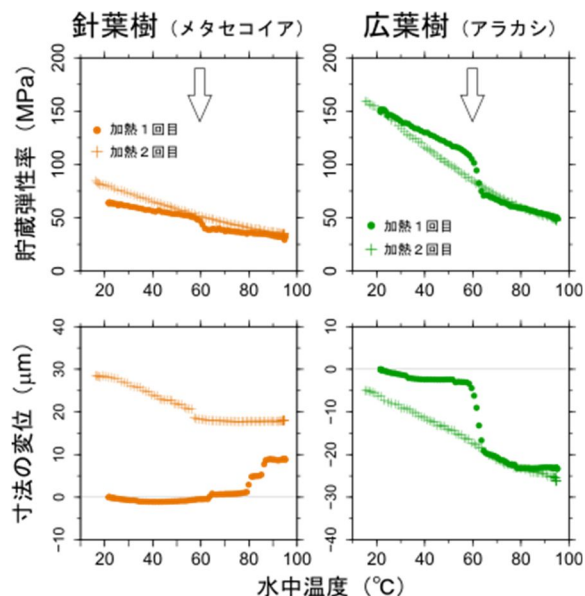


図5: 葉の試験片を水中で加熱・冷却しながら測定した貯蔵弾性率と寸法の変化

(3) 葉の抽出成分の定量

表1に、葉試料を加熱した際に、温水中に抽出される成分の乾燥重量とその割合を示した。粉碎していない場合、抽出物は50℃以下で合計1%未満であったのに対し、70~80℃では17.0%であった。一方、対照実験として粉碎した場合には、抽出物は室温（約20℃）で22.3%もあったが、それ以上の温度では合計7.9%しか確認されなかった。この結果は、新鮮な葉を50℃以上に加熱すると、葉の細胞壁に大きな変化が生じて、何らかの成分が多量に離脱することを示している。前項(2)の引っ張り試験で、葉の試験体の貯蔵弾性率は約60%で顕著に低下することを示した。したがって、50℃以上で抽出される成分が細胞壁の弾性的性質に深く関与しており、さらには葉の体積弾性率の発現に大きな役割を担っていることが推察された。

表1: 生きた葉（約30g）を水で逐次抽出して得た各分画の乾燥重量と収率

処理	粉碎なし		粉碎あり	
	乾燥重量 (g)	収率 (%)	乾燥重量 (g)	収率 (%)
生葉（抽出前）	11.19	100.0	11.4	100.0
抽出物①（約20℃ × 1 night）	0.03	0.3	2.6	22.3
抽出物②（40-50℃ × 1 hour）	0.06	0.5	0.6	5.3
抽出物③（70-80℃ × 1 hour）	1.90	17.0	0.3	2.6
残渣（抽出後）	8.81	78.7	6.4	56.3
回収物の合計（抽出物 + 残渣）	10.80	96.5	9.9	86.5

<引用文献>

Saito T & Terashima I (2004) Reversible decrease in the bulk elastic modulus of mature leaves of deciduous *Quercus* leaves subjected to different drought treatments. *Plant, Cell & Environment* 27: 863-875.

Saito T, Soga K, Hoson T & Terashima I (2006) The bulk elastic modulus and the reversible properties of cell walls in developing *Quercus* leaves. *Plant & Cell Physiology* 47(6): 715-725.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 齋藤隆実・三好由華・秋山拓也・宮澤真一
2. 発表標題 針葉樹の葉の乾燥過程における細胞壁の力学的性質の変化
3. 学会等名 第70回日本生態学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 齋藤隆実・三好由華・秋山拓也・宮澤真一
2. 発表標題 針葉樹のシュートの水分生理特性における細胞壁の力学的性質の役割
3. 学会等名 第87回日本植物学会大会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔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
研究分担者	秋山 拓也 (Akiyama Takuya) (50553723)	東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授 (12601)	
研究分担者	三好 由華 (Miyoshi Yuka) (50781598)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等 (82105)	

6. 研究組織（つづき）

	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
研究協力者	宮澤 真一 (Miyazawa Shin'Ichi)		

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