

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 31 日現在

機関番号：15301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2016

課題番号：25850107

研究課題名(和文) 乾燥・流砂地域の植物の適応メカニズム：通水機能の回復に関する水力学的機構の解明

研究課題名(英文) Adaptive mechanism of plants in dry and sandy areas: elucidation of hydraulic mechanism on recovery of water transport

研究代表者

三木 直子 (Miki, Naoko)

岡山大学・環境生命科学研究科・准教授

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・流砂環境への適応メカニズムの重要な要素の一つであると考えられる通水機能の維持メカニズムについて、針葉樹の通水機能の低下が木部内に水が分布した状態でも壁孔壁の通水抵抗の増加によってもたらされること、またその回復に水の再分配特性といった効率的な吸水特性が関与している可能性があることを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：In this study, I clarified the maintenance mechanism of water transport which is considered to be one of the important elements of the adaptation mechanism to water-limited conditions in a mobile sand environment; even though water is distributed in xylem of conifer, the water transport function decreases due to an increase in the resistance to water transport through the pit membrane, and efficient water absorption characteristics such as the hydraulic redistribution are involved in its recovery.

研究分野：農学

キーワード：水輸送 通水障害 乾燥ストレス 回復 水分布 通水抵抗 水の再分配 吸水

## 1. 研究開始当初の背景

現在、地球上の様々な地域で人間活動等による自然環境の破壊が進み、土地が劣化している。それらの地域では、持続的な生態系が維持されず、環境負荷の増大によって劣化がより進みつつある。特に、半乾燥地の生態系は降水量が少ない環境のもとに成立しており、いったん破壊されればその回復は非常に困難で遅い。その最たる例が砂漠化のような環境問題であり、地球規模の環境問題としてその対策が急務とされている。

半乾燥地のひとつに中国内蒙古自治区の毛烏素沙地がある。毛烏素沙地は固定砂丘、流動砂丘、丘間低地といった立地がモザイク的に分布し、流動砂丘がその全体の約 50% を占めている。この地域は風食や乾食で生産された風成砂で形成されており、世界的にみても極めて稀な流砂特性を有する地域である。そのため、このような地域に生育する植物は乾燥環境かつ流砂環境に対応した独特の適応メカニズムを有することが予想される。生理生態的に合理的で持続可能な生態系の利用をはかるうえで、各種の乾燥環境への適応メカニズムの解明が欠かせない。

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つかず、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、道管間や仮道管間の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。キャビテーションは植物の生理特性、生産性、成長および生存に深刻な影響を与える（e.g. Brodribb and Field 2000）。そのため、通水機能を維持できるか否かは乾燥地域のような水分条件の変動の著しい環境下において特に重要である。

広葉樹において空洞化した道管は、水で再び満たされること（再充填）により通水機能を回復する（e.g. Salleo et al. 2009）。この再充填のメカニズムについてはまだ十分に解明されていないが、光合成産物に由来する浸透物質が関与することが明らかになりつつある（e.g. Salleo et al. 2009, Nardini et al. 2011）。また、再充填の際に道管を満たす水の有無（幹の貯水性）も非常に重要であると考えられる。回復性は種によってことなることが我々の研究により明らかになっているが、種特有のどのような生理的特性が回復性の種間差に影響するのは全く明らかにされていない。また、針葉樹については、肥大成長による木部の新たな形成による長期的な回復のみが報告されており、短期的な回復についてはほとんど明らかになっていない。

半乾燥地である毛烏素沙地の自生種で、匍匐枝を持つ常緑針葉樹 *Juniperus sabina* は流砂で匍匐枝が埋まると埋没部から不定根を出し、主根に加えて不定根を有する独特の根系を持つ。この地域に優占する種の多くが不定根を持つことから、この不定根を利用した水の効率的な獲得は、乾燥かつ流砂という過酷な環境下で確実に水を得るための適応戦略の一つであると考えられる。通水機能の維持の上でも、不定根による少雨を確実に利用するという吸水特性が乾燥ストレスの解除につながり、通水機能を失った道管の再充填を促す何らかのシグナルとなっており、特に降雨の乏しい乾燥地域における乾燥適応メカニズムのカギを握るのではないかと。

## 2. 研究の目的

本研究では乾燥・流砂環境への適応メカニズムの重要な一要素と考えられる通水機能の回復メカニズムを明らかにする。まず初めに、回復には葉の光合成産物に由来する浸透物質の関与に加えて、幹の貯水性が関与しているかどうかを検証する。さらに、通水機能の回復に、不定根などの効率的な吸水による乾燥ストレス解除（張力の解除）が関連しているかについて検証する。これらをもとに、通水機能の回復メカニズムを明らかにするとともに、乾燥・流砂環境下でのこれらのメカニズムの重要性を提示する。

## 3. 研究の方法

本研究では、まず初めに乾燥地域に生育する様々な種を対象として通水特性（抵抗性と回復性）の評価を行った後、木部通水機能の回復性と乾燥時の木部キャパシタンス（貯水性の指標となるパラメータ）などの様々な生理特性との関係性を明らかにする。そして乾燥・流砂環境での独特の根系システム（不定根と主根）による効率的な吸水特性を明らかにしたうえで、そのような吸水特性が通水組織内にかかる張力の解消に関与し、通水機能の回復が起こることを明らかにする。最後にこれらを統合して、通水機能の回復機構の解明を行う。

## 4. 研究成果

### (1) 主な成果

乾燥地域に生育する様々な種のキャビテーション抵抗性と木部通水機能の回復性の評価

乾燥地域に生育する様々な種を対象として、キャビテーション抵抗性と木部の回復性について測定を行った。種ごとにキャビテーション抵抗性や回復性が異なることが確認された。なかでも匍匐性の常緑針葉樹である *J. sabina* のキャビテーション抵抗性が比較的高いことが明らかになった。また、広葉樹内において、キャビテーション抵抗性が低い種で回復性が高い傾向が認められた。

通水機能の回復に影響を与える生理的特性

広葉樹の通水機能の回復性は、空洞化した道管が再び水で満たされること(再充填)によって起こると考えられているが、種特有のどのような生理的特性が道管の再充填による回復性の種間差に影響するのかは明らかにされていない。今回、回復性の異なる落葉広葉樹6種のポット苗を用いて、糖含量や貯水性、木部の構造的特性など様々な生理特性を求め、これらと通水機能の回復性との関係性を評価した。その結果、糖含量やその生産や輸送に関わる生理特性が再充填による通水機能の回復性の種間差を決める重要な特性であることが明らかとなった。また、貯水性の高さも影響しており、木部の構造的特性としては、糖の輸送経路となる柔細胞の面積割合ではなく、貯水性に関わる組織の面積割合が重要である可能性が考えられた。

#### 通水機能の回復のメカニズム

針葉樹では、乾燥による通水機能の損失は仮道管内の水分消失(空洞化)が原因であると考えられてきた。その一方で、壁孔壁の移動による仮道管有縁壁孔の通水抵抗の可逆的な変化が、空洞化を伴わずに通水機能を変化させる可能性も指摘されているが確認には至っていない。今回、中国半乾燥地に自生する針葉樹 *J. sabina* を用いて、乾燥の進行に伴った木部通水機能の低下に対して、仮道管の空洞化に加え、壁孔壁の移動による壁孔の通水抵抗増加が与える影響について検討した。その結果、乾燥の進行に伴った通水機能の低下は仮道管の空洞化に加えて、空洞化していない仮道管間の壁孔壁の移動による通水抵抗の増加により生じることが自然張力下で新たに確認された。

乾燥地域に生育する匍匐性常緑針葉樹 *J. sabina* の吸水特性の解明

乾燥地域の生育樹種のうち、匍匐性の常緑針葉樹である *J. sabina* について、樹液流速の測定と重水( $H_2^{18}O$ )を用いたトレーサー実験により、降雨に関連した土壌層別の水分の不均一性に伴い湿潤な主根部土壌から乾燥した不定根部土壌への水の再分配(Hydraulic redistribution(HR))の存在の確認に成功し、乾燥・流砂地域において非常に重要な吸水の仕組みを明らかにした。無降雨期の夜間に、湿潤な土壌層の主根から乾燥した表層土壌へ不定根を介した水の移動が起こっており、これにより降雨および地下水の効果的な利用が実現していると考えられた。

(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、空洞化が起こっていない状態(つまり水が分布した状態)で壁孔壁の通水抵抗の

増加により通水機能が低下することが新たに確認された。これは世界的にみても極めて新しい知見であり極めてインパクトの大きな成果であると考えられる。

また本種は主根に加えて不定根を持つという独特の根系システムにより、湿潤な深層土壌から乾燥した表層土壌への水の再分配(HR)についても起こっていることが確認された。これについても匍匐性の樹木において初めての確認された知見であり極めて貴重な成果である。またこのような吸水特性は、無降雨などによる乾燥の進行によって生じる、壁孔壁の通水抵抗の増加による一時的な通水機能の低下を速やかに回復するうえで、樹体に生じた乾燥ストレス解除(張力の解除)をもたらす可能性があり、通水機能の維持に密接に関連した重要な特性であると考えられた。

またこのような水の再分配は土壌表層の乾燥の緩和効果をもたらすと考えられることから、自らの水利用だけでなく他種および他個体の定着や成長にも正の効果を発揮する可能性が高い。本種を用いた緑化を行うことにより、単なる緑化ではなく、それを契機として多くの種の定着を伴った"生態系"としての修復を実現する上で非常に貴重な知見を提供できる可能性が考えられる。基礎研究および応用研究の両面において、非常に価値の高い成果が得られたものと考えられる。

#### 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 4 件)

Miki NH, Kubori F, Yang L, Matsuo N, Zhang G, Wang L, Yoshikawa K, Effective water use and growth of a prostrate lifeform shrub, *Juniperus sabina*, in semiarid areas of China. Journal of Arid Land Studies, 26(3), 95-99 (2016), [http://dx.doi.org/10.14976/jals.26.3\\_95](http://dx.doi.org/10.14976/jals.26.3_95), 査読有

Murakami Y, Miki NH, Yang L, Zhang G, Wang LH, Yoshikawa K, Water transport properties of seven woody species from the semi-arid Mu Us Sandy Land, China. Landscape Ecol Eng, 12, 209-220 (2016), DOI 10.1007/s11355-015-0290-2, 査読有

松本哲也・三木直子・廣部 宗・張 国盛・王 林和・吉川 賢, 中国半乾燥地の固定砂丘上における *Artemisia ordosica* Krasch. 群落の構造に *Juniperus sabina* L. と土壌表層の環境条件が与える影響. 日本緑化学会誌, 41(1), 56-61 (2015), [https://www.jstage.jst.go.jp/article/jjsrt/41/1/41\\_56/\\_article/-char/ja/](https://www.jstage.jst.go.jp/article/jjsrt/41/1/41_56/_article/-char/ja/), 査読有

Yang L, Miki NH, Matsuo N, Zhang G, Wang L, Yoshikawa K, Contribution of Adventitious Roots to Water Use Strategy of *Juniperus sabina*

in a Semiarid Area of China. Journal of Agricultural Science and Technology A, 4(3), 251-259, (2014), <http://www.davidpublishing.com/davidpublishing/Upfile/6/2/2014/2014060267931369.pdf>, 査読有

〔学会発表〕(計 12 件)

佐藤佳奈子・三木直子・小笠真由美・粟飯原友・矢崎健一・楊靈麗・松尾奈緒子, *Juniperus sabina* における異なる乾燥強度下での水輸送: 仮道管の空洞化と壁孔の通水抵抗の影響, 第 64 回日本生態学会, 2017 年 3 月 15 日, 早稲田大学(東京都・新宿区)

佐藤佳奈子・三木直子・小笠真由美・粟飯原友・楊靈麗・松尾奈緒子, *Juniperus sabina* における異なる乾燥強度下での樹体内の水分布と水輸送, 第 62 回日本生態学会, 2016 年 3 月 22 日, 仙台国際センター(宮城県・仙台市)

粟飯原 友・三木直子・小笠真由美, 落葉広葉樹における木部通水機能の回復と樹体の生理活性, 第 62 回日本生態学会, 2016 年 3 月 22 日, 仙台国際センター(宮城県・仙台市)

Miki NH, Kubori F, Yang L, Matsuo N, Zhang G, Wang L, Yoshikawa K, Effective water use and growth of *Juniperus sabina* with prostrate life form in semiarid areas of China, Desert Technology 12th International Conference, November 16, 2015, Cairo(Egypt)

佐藤佳奈子・三木直子・青木万実・楊靈麗・松尾奈緒子, 中国半乾燥地の匍匐性樹木における不定根を介した水の移動, 第 66 回応用森林学会大会, 2015 年 10 月 10 日, 岡山大学(岡山県・岡山市)

松本哲也・三木直子・廣部 宗・坂本圭児・張 国盛・王 林和・吉川 賢, 中国半乾燥地の *Artemisia ordosica* の群落構造の変化に対する気象的要因の影響: 7 年間の継続調査の結果, 第 66 回応用森林学会大会, 2015 年 10 月 10 日, 岡山大学(岡山県・岡山市)

三木直子・佐藤 佳奈子・青木万実・楊靈麗・松尾奈緒子, 中国半乾燥地の *Juniperus sabina* の乾燥ストレス下における樹液流の変動, 第 126 回日本森林学会, 2015 年 3 月 28 日, 北海道大学(北海道・札幌市)

松本哲也・三木直子・娜布其・廣部 宗・張国盛・王林和・吉川 賢, 中国の半乾燥地に生育する *Artemisia ordosica* Krasch. の群落構造に環境要因が与える影響, 第 126 回日本森林学会, 2015 年 3 月 28 日, 北海道大学(北海道・札幌市)

粟飯原 友・三木直子・小笠真由美, 落葉広葉樹における本部の構造的特性と貯水性の関係, 第 62 回日本生態学会, 2015 年 3 月 21 日, 鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市)

青木万実・松尾奈緒子・佐藤佳奈子・楊靈麗・三木直子, 乾燥ストレス下の匍匐性樹木の樹体と土壌間の水動態が水同位体分布に及ぼす影響, 第 62 回日本生態学会, 2015 年 3 月 21 日, 鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市)

三木直子・楊靈麗・久堀史暁・松尾奈緒子・張国盛・王林和・吉川 賢, 中国半乾燥地に生育する *Juniperus sabina* の水利用に対する不定根の寄与, 第 125 回日本森林学会, 2014 年 3 月 29 日, 大宮ソニックシティ(埼玉県・大宮市)

青木万実, 松尾奈緒子, 久堀史暁, 楊靈麗, 三木直子, 乾燥地に分布する匍匐性樹木の夜間の樹体内の水移動, 第 61 回日本生態学会, 2014 年 3 月 16 日, 広島国際会議場(広島県・広島市)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況(計 0 件)

○取得状況(計 0 件)

〔その他〕

(招待講演)

三木直子, 乾燥・流砂環境下に生育する樹木の水利利用の仕組み, 第 269 回生態研セミナー, 2015 年 9 月 18 日, 京大大学生態学研究センター(滋賀県・大津市)

三木直子, 木部通水性から見た樹木の耐乾性, 公開シンポジウム 乾燥地における樹木・森林の生理と生態, 2014 年 12 月 13 日, 岡山大学創立五十周年記念館(岡山県・岡山市)

## 6. 研究組織

(1)研究代表者

三木 直子 (MIKI, Naoko)

岡山大学・大学院環境生命科学研究科・准教授

研究者番号: 30379721