

令和元年6月19日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H05768

研究課題名(和文) 裸子植物グネツム綱から被子植物型負重力屈性の由来と進化を探る

研究課題名(英文) Origin and evolution of angiosperm tension wood through investigating reaction wood properties of gymnosperm Gnetaceae

研究代表者

山本 浩之 (Yamamoto, Hiroyuki)

名古屋大学・生命農学研究科・教授

研究者番号：50210555

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 6,800,000円

研究成果の概要(和文)：裸子植物でありながら被子植物のような二次木部を持つグネツム科の高木について、傾斜樹幹における負重力屈性発現のメカニズムを調査した。傾斜樹幹では、上側で二次木部の肥大成長が促進されると同時に、特異的に大きな引張の成長応力が発生することがわかった。その微視的メカニズムは、原始的なタイプの引張あて材をつくるモクレン科の樹種に類似していることがわかった。このことから、グネモンノキの負重力屈性挙動は、他の裸子植物に見られるような圧縮あて材型ではなく、被子植物に見られるような引張あて材型であると結論した。さらに二次師部においても、傾斜の上側で著しい肥厚が見られ、そこには大きな引張応力の発生が認められた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

木本植物はあて材を形成することによって負重力屈性を発現する。あて材の性質は、裸子植物と被子植物とで根本的に異なっている。この違いはどうして生じたのだろうか。研究代表者らは“道管要素など原始的な被子植物に生じた形質が、被子植物型のあて材を作るきっかけとなり、それが自然選択によって固定された”という仮説を抱いている。これを実証する鍵を得るために、グネモンノキ(グネツム綱)に着目した。グネツム綱は、裸子植物でありながら二次木部に道管要素を発達させるなど、被子植物の様な形態を有する。よって、あて材は被子植物型となるのではないだろうか。そのことを、成長応力測定など生体力学なアプローチによって解明した。

研究成果の概要(英文)：Gnetum gnemon is a tropical tree belonging to Gnetales, gymnosperm. Nevertheless, it shows xylem anatomy similar to typical angiosperm. It is thus quite interesting from an evolutionary viewpoint to consider if G. gnemon forms TW or CW in inclined stems when it evolves negative gravitropism. Then, we investigated growth stress and anatomical features in inclined stems of G. gnemon in Indonesia. Following results were found. (1) Both in xylem and phloem, secondary growth was promoted on the upper half part in its inclined stem. In xylem, neither of gelatinous fiber nor compression wood fiber was detected. (2) An abnormally large tensile growth stress was measured in xylem of the eccentric growth part, where microfibril angle (MFA) becomes significantly lower. A large tensile stress was also detected in phloem on the upper side in its inclined stem. We conclude G. gnemon forms tension-wood-like reaction wood along the upper side of an inclined stem despite of its phylogenetical origin.

研究分野：木質科学

キーワード：植物進化 被子植物 負重力屈性 あて材 バイオメカニクス 成長応力 グネツム グネモンノキ

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

傾いた木本植物の幹が、負重力屈性を発現するメカニズムを巡って、古くから議論が重ねられてきた。現在では、“あて材”と呼ばれる特異な構造と性質をもつ二次木部繊維が傾斜樹幹に形成され、そこに大きな内部応力(成長応力と言う)が発生するためだ、ということが分かっている。あて材および成長応力のパターンは、裸子植物と被子植物とで根本的に異なる(図1)。違いがどうして生じたのかは、植物生態学における大きな謎である。この謎を解くためには、二つのタイプのあて材が形成されることの生体力学的意味を、成長応力およびあて材組織の解剖学的特徴を軸として追求することが鍵となる。

これまでの報告では、針葉樹綱およびイチョウ綱のあて材は、すべて“圧縮あて材”であり、いまのところ例外は見つかっていない。“例外”は本当に存在しないのだろうか。例えばグネツム綱の植物は、裸子植物でありながら、被子植物(いわゆる広葉樹)そっくりの外観を示す。そのような植物であっても、傾斜樹幹に形成されるあて材は、やはり裸子植物型(圧縮あて材)なのだろうか。それとも組織構造の特徴から被子植物型(引張あて材)となるのか。調査例がないが、裸子植物型の圧縮あて材は作らないという予想している。そこで、グネモンノキが多数生育しているインドネシアにおいて、より詳しい調査を行うならば、“予想”の実証に向けて有力な資料を得ることができると考える。以上が本研究計画を着想するに至った背景と動機である。



図1. あて材形成による負重力屈性の発現パターン。傾斜部分において明るく色分けしてある部分が“あて材”木部。あて材では、二次肥大成長が促進され、ここでは特異な成長応力が発生し、これが樹幹を押し上げる(圧縮あて材)か、あるいは引張り上げる(引張あて材)。

2. 研究の目的

なぜ裸子植物と被子植物とで、あて材形成のパターンが大きく異なるのか(図1)。研究代表者は、生体力学的な視点から以下のような仮説(シナリオ)を想像している。裸子植物は、圧縮あて材の形成によって、負重力屈性を発現する能力を獲得した。その後、原始的な木本被子植物が出現し、さらに道管系と複雑な放射組織を持つものへと進化したが、圧縮あて材形成による負重力屈性発現に不向きであった(圧縮応力の発生が、道管の座屈閉そくを引き起こすからである)。その中で原始的な引張あて材を作るものが出現し、木本性被子植物の大型化が可能となった。そうだとすれば、裸子植物の中でもかなり最近になってから分岐し、道管系と多列放射組織を発達させたグネツム綱の植物は、引張あて材的な負重力屈性発現挙動(あて材とそこに発生する特異な成長応力)を示すのではないだろうか。そうであれば、被子植物における引張あて材の形成は、道管要素や多列放射組織の出現と発達が促した“生体力学的適応”なのかも知れない。この“かも知れない”を検証する鍵を得るために、インドネシアに広く生育するグネモンノキを調査対象とし、同樹種における成長応力と組織構造の特異性を明らかにする。以上が本研究の目的である。

3. 研究の方法

(1) 試料選定と採取

インドネシア共和国ジャワ島(クニンガン、ジョグジャカルタ)、カリマンタン島(テンガロン)にて、*Gnetum gnemon* 成木樹幹(うち傾斜樹幹を有するものは12個体、鉛直に生育する樹幹を持つものは3個体)の成長応力を現地測定し、さらに植物試料の採取を行った。その後、組織観察・セルロース結晶解析を行った。現地測定と試料採取は研究計画1年目と2年目に行った。

(2) 二次木部の特徴の解析

立木の段階で二次木部表面の成長応力解放ひずみ(胸高部位での円周分布)を測定し、その後円盤(厚さ5~6cm)を採取し、木部の偏心成長や師部の発達の程度を写真記録した。ひずみ測定位置から試験片を採取し、顕微鏡組織構造の観察、繊維細胞壁二次壁中層におけるセルロースマイクロフィブリル傾角(MFA)、セルロース結晶特性(相対結晶化指数、赤道回折パターン形状)を実測した。MFAおよびセルロース結晶化指数の測定は、エックス線回折法(それぞれTanakaら(2014)、Segal(1959)の方法による)。

(3) 二次師部の特徴の解析

立木の段階で、ひずみゲージ法を用いて二次師部の成長応力解放ひずみ(胸高部位での円周分布)を測定した。その後ひずみ測定位置から試験片を採取し、木部試験片の場合と同様な解析を行った。

4. 研究成果

(1) 二次木部の挙動

1) 傾斜樹幹の偏心肥大成長は引張あて材的である

調査したすべての個体について、傾斜樹幹は“引張あて材的”な偏心肥大成長を示していた。このことは「裸子植物の傾斜樹幹は傾斜下側に大きく二次肥大成長する」という従来からの定説に対する反例となる(図2)。

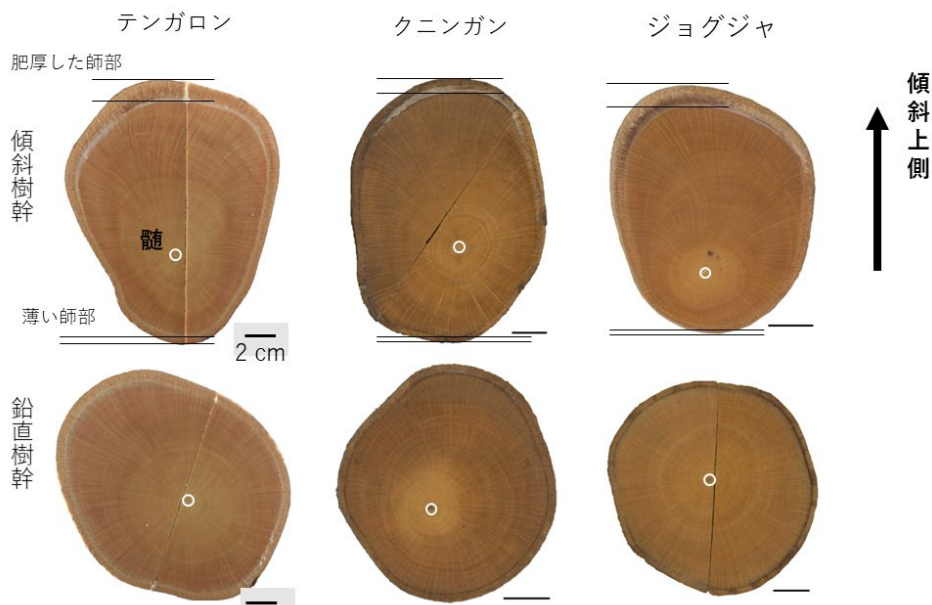


図2. 樹幹横断面における偏心肥大成長の比較(傾斜樹幹と鉛直樹幹)

2) 光学顕微鏡観察

光学顕微鏡観察(横断面)の結果、グネモンノキの二次木部は、木部繊維(2種類)、道管要素、軸方向柔細胞(道管周囲に多い)、および柔細胞(すべて平伏)からなる多列放射組織からなっていた。ゼラチン繊維や圧縮あて材に類似した繊維は見られなかった(図3)。

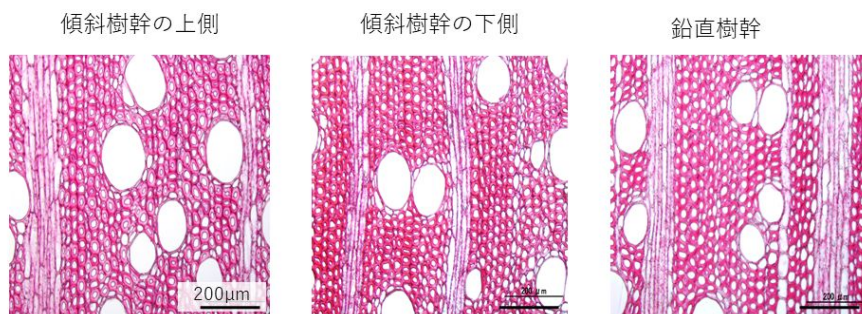


図3. 二次木部横断面における光学顕微鏡像の比較(傾斜樹幹と鉛直樹幹)。

傾斜上下、鉛直樹幹で組織構造の違いはない。

3) 傾斜樹幹における成長応力分布パターンは圧縮あて材的ではない

調査したすべての個体について、傾斜の上側で引張の成長応力が大きくなり、一方傾斜の下側では、成長応力はほぼゼロとなっていた。鉛直な樹幹における成長応力は、傾斜樹幹の上側に発生する引張応力よりもやや小さめの値を示した。これらのことは、グネモンノキの成長応力の分布パターンは“引張あて材的”であるということを示している。いずれにせよ「裸子植物は圧縮あて材を作り、特異的に大きな圧縮の成長応力を発生する」という従来からの定説に対する反例となる。

4) 傾斜樹幹におけるマイクロフィブリル傾角(MFA)分布パターンは引張あて材的である

調査したすべての個体について、傾斜の上側でMFAは6~7度程度にまで減少し、一方傾斜の下側では、15~18度となることが分かった。ところが、鉛直な樹幹におけるMFAは傾斜樹幹の上側と同じ程度であった。MFAと収縮の解放ひずみ(引張応力の発生に対応している)の絶対値との間には、概ね正の相関が認められた(図4左)。

5) 傾斜樹幹の上側では、セルロースマイクロフィブリルの相対結晶化指数が増加する
セルロースの結晶化指数は、傾斜樹幹の上側で増加していた。そのため、セルロース結晶化指数と収縮の解放ひずみ（引張応力の発生に対応している）の絶対値との間には、正の相関が認められた（図4右）。

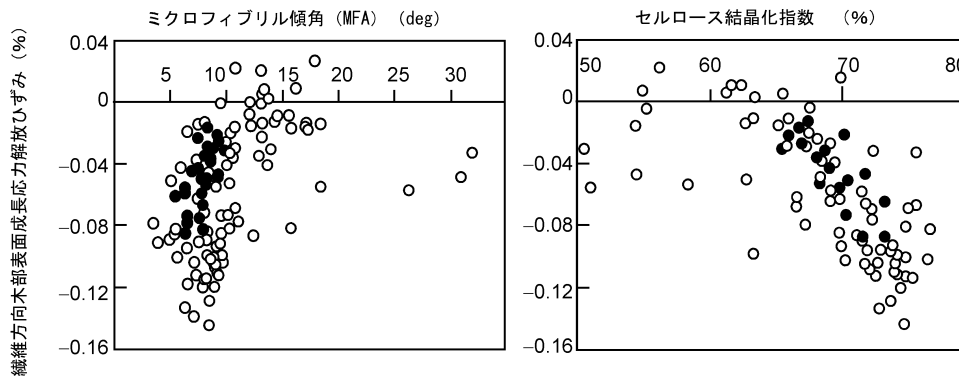


図4. 表面成長応力解放ひずみと MFA(左)およびセルロース結晶化指数(左)との関連性
○：傾斜して生育する樹幹 ●：鉛直な樹幹

6) 二次木部の寄与に関するまとめ グネモンノキのあて材は“引張あて材的”である
グネモンノキの傾斜樹幹は、傾斜上側で二次肥大成長を促進させると同時に、大きな引張の成長応力を発生することにより、傾斜している樹幹を鉛直方向に引張り上げるような曲げモーメントを発生する。ミクロなレベルに目を向けると、傾斜上側の繊維細胞で、S2層のセルロースマイクロフィブリルを細胞長軸方向になるべく平行に配向させること（MFA を特異的に減少させること）と、そのような細胞壁においてセルロースの結晶化を進行させることで、セルロースマイクロフィブリルに引張応力の発生を励起し、以って、木部繊維に大きな引張応力を発生させる、と解釈される。以上から、グネモンノキ傾斜樹幹における負重力屈性挙動は、裸子植物の高木でありながら、被子植物であるモクレン科の樹種（“ゼラチン繊維”を形成しないタイプの引張あて材をつくる）のそれに類似している。

(2) 二次師部の寄与

1) 傾斜樹幹の上側で二次師部が著しく肥厚する

傾斜している樹幹では、上側で例外なく二次師部が肥厚していた(図2)。傾斜下側では、二次師部が鉛直樹幹よりも薄くなっていた。傾斜上側の肥厚した師部では、形成層付近に“ゼラチン繊維”（純度の高いセルロースからなる未木化繊維）が多量に形成されていた。“ゼラチン繊維”は純度の高いセルロースIであることが、エックス線回折法により確認された。

2) 肥大した二次師部では、とくに形成層付近で大きな引張応力が発生している

著しく肥厚した二次師部では、とくに形成層付近に発達している“ゼラチン繊維”において、大きな引張の成長応力（大きな収縮の解放ひずみ）が発生しているらしきことが分かった。また“ゼラチン繊維”の二次壁では、MFAが、二次木部繊維S2層よりもさらに小さくなっており（実質的には繊維軸に平行に配向しており）、また結晶化指数の増加を伴っていた(図5)。

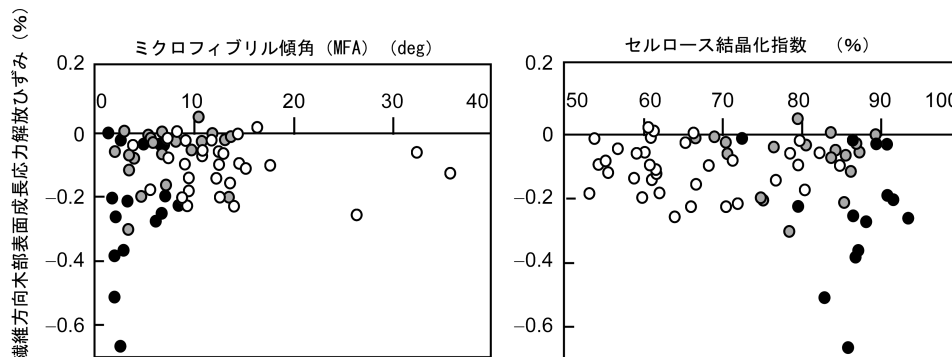


図5. 師部内成長応力解放ひずみと MFA(左)およびセルロース結晶化指数(左)との関連性
○：師部の内側3分の1 ●：師部の中央部3分の1 ◐：師部の外側3分の1

3) 二次師部の寄与に関するまとめ - 師部は木部の負重力屈性発現挙動を補佐する
グネモンノキの傾斜樹幹では、二次師部においても、傾斜上側で二次肥大成長が促進される。
とくに形成層付近で発達する未木化の繊維（ゼラチン繊維）は、大きな引張応力を発生する。
ゼラチン繊維における引張応力の発生は、MFA の減少と結晶化指数の増加と引張の成長応力の
増大により引き起こされる。傾斜の上側における二次師部の肥厚と、そこに発生する特異的に
大きな引張の成長応力は、傾斜樹幹の負重力屈性の発現に何らかの寄与をする。

5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計0件)

〔学会発表〕(計3件)

Hiroyuki Yamamoto, “Does gymnosperm Gnetum gnemon forms tension wood or compression wood in its inclined stem? A biomechanical investigation in Indonesia”, The 9th Plant Biomechanics Conference, Montreal, Canada, August 8~12th, 2018

小川若菜、松尾美幸、吉田正人、山本浩之、“特異な裸子植物であるグネモンの姿勢制御”、第68回日本木材学会大会、京都、3月15~18日、2018年

Hiroyuki Yamamoto, Wakana Kogawa, Tatsuya Shirai, Miyuki Matsuo, Masato Yoshida, Manami Yamashita, Sri Nugroho Marsoem, Yusuf Sudo Hadi, Abubakar Mhd Lahjie, “Growth stress and Anatomical Features in Reaction Wood of Gnetum gnemon – Investigation in Different Three Sites in Indonesia”, 9th Pacific Regional Wood Anatomy Conference, Kuta, Indonesia, September 26-29th, 2017

Hiroyuki Yamamoto, “Tree growth stress – Future Issues”, 9th Pacific Regional Wood Anatomy Conference, Kuta, Indonesia, September 26-29th, 2017

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

○出願状況(計0件)

〔その他〕

ホームページ等

6 . 研究組織

(1)連携研究者

連携研究者氏名：吉田正人

ローマ字氏名：Masato Yoshida

所属研究機関名：名古屋大学

部局名：大学院生命農学研究科

職名：准教授

研究者番号(8桁)：30242845

連携研究者氏名：松尾美幸

ローマ字氏名：Miyuki Matsuo

所属研究機関名：名古屋大学

部局名：大学院生命農学研究科

職名：講師

研究者番号(8桁)：70631597

連携研究者氏名：安藤幸世

ローマ字氏名：Kosei Ando

所属研究機関名：名古屋大学

部局名：大学院生命農学研究科

職名：助教

研究者番号(8桁): 60242848

連携研究者氏名：栗野達也

ローマ字氏名：Tatsuya Awano

所属研究機関名：京都大学

部局名：大学院農学研究科

職名：助教

研究者番号(8桁): 40324660

連携研究者氏名：鳥羽景介

ローマ字氏名：Keisuke Toba

所属研究機関名：国立研究開発法人 森林研究・整備機構森林総合研究所

部局名：木材加工・特性研究領域

職名：研究員

研究者番号(8桁): 10709322