

令和 5 年 6 月 26 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03030

研究課題名(和文) 休みこそが駆動力？シンクとソースの日周期を考慮した樹木師部輸送モデルの実測

研究課題名(英文) Pause is the driving force? Actual measurement of a phloem transport model considering the diurnal cycle of sink and source

研究代表者

檀浦 正子 (Dannoura, Masako)

京都大学・農学研究科・准教授

研究者番号：90444570

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 8,400,000円

研究成果の概要(和文)：13Cパルスラベリングと4高度の幹呼吸中の13CO₂濃度の上昇から、ヒノキの高木を流れる師部輸送は、光合成により葉に固定されてから根へ至るまでに5,6日かかり、その間に速度が速くなったり遅くなったりしながら光合成産物を輸送している様子が明らかになった。異なる年の秋に計4回行った13Cパルスラベリングでは、同じ部位でも師部の輸送速度が異なった。日照時とそれ以外を考慮して解析した結果、師部輸送は日照時は低いかゼロであり、曇天時と夜間は高い(0.15-0.24mh⁻¹)ことが推測された。このことはシンクとソースの圧力差(駆動力)が日中よりも夜間のほうが高い点からも支持された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、師部輸送において、これまで考えられてこなかった日周期があるということを明確に示す結果である。天気がいい場合には葉で光合成を盛んに行うが、光合成産物を樹体に配分するには夜間であることが明らかになった。おそらく夜間に樹体内の水条件が回復し、膨圧の差が大きくなり光合成産物の輸送が活発になるからだと考えられる。これらの知見は今後、樹木の成長の日周期とも連動して考察することで、巨大な樹木の基本的な生命活動を明らかにする一助となる。またどの程度の乾燥条件が続くと光合成産物が枯渇するといった枯死メカニズムに関する課題など植物の根源的な多くの疑問を解き明かすために重要な意味合いを持つ。

研究成果の概要(英文)：The phloem transport on a tall cypress trees was investigated using 13C₂ pulse labelling. Photosynthate takes five or six days to reach the roots after photosynthate fixed to the leaves, and the velocity of phloem transport varied during the transportation. 13C pulse labelling carried out four times in autumn over different years, and it showed that the rate of phloem transport differed even at same points of stem. With considering sunny and dark (cloudy weather or night) condition inferred that the velocity of phloem transport was low or zero in sunny condition and high (0.15-0.24 mh⁻¹) in cloudy weather or night. This was supported by the fact that the sink-source pressure difference (driving force) was higher at night than daytime.

研究分野：森林生態学

キーワード：師部輸送 師管流モデル 13Cパルスラベリング シンクソース 日周期

1. 研究開始当初の背景

森林は、陸域面積の 3 分の 1 を占め、地球炭素循環において大きく複雑な機能をもつ。森林を構成する樹木は光合成と呼吸により二酸化炭素を吸収・放出し、大気とのやりとりを行うことで、地球環境に大きな影響を与えている。

光合成産物はソースである葉から師部を通りシンクである各器官に配分される。さらに樹木によって得られた光合成産物の一部は師部から根を介して土壌へと送り込まれる。したがって樹木の師部輸送は、植物個体における炭素配分においても、森林生態系炭素循環の視点からも、重要な意味合いをもつ。ところが、師部に関する知識は木部のそれに対して非常に少ない。生きている細胞からなる師部は、木部と違って観察自体が難しい。草本植物に比べ、木本植物では樹皮が厚いなどアプローチの困難さから研究が立ち遅れており、重要性は自明であるがわかっていないことが多く「謎の中央銀行」とも形容されている(Ryan and Asao, Tree Physiol., 2014)。この師部の輸送機構に関しては、シンクとソースの圧力差を駆動力とし経路抵抗で割ったもので表すことができるという圧流説(Münch 1930)が提唱され、草本ではこの考え方をを用いると師部輸送がうまく表現できる。しかし近年、この圧流説を木本植物にもあてはめた場合、特に高木で成り立たないことが議論され始めている(De Schaper, J.Exp.Bot. 2013)。そこでこの 10 年間でさまざまな物理的要素を組み込み理論的に改良された樹木の師部輸送モデルが提唱され始めている(Juske and Holtta New Phytol.,2015; Woodruff, Tree Physiol.,2013)。しかしこれらの理論モデルは、実測値を用いて検証がされているわけではない。

植物は、太陽の光を使って光合成をするのであるからして、太陽の影響を受けずにはいられない。たとえば、ソースである葉の中では、光合成が行なわれ、糖が生成され、またデンプンに変換され蓄えられる。夜間にはそのデンプンを糖に変換して利用し、また樹体へ送ることができる(図 1)。そのため、葉の中のデンプン量は日周期を示し、太陽が昇ると上昇し、夜明け前に最小値となる。葉は気孔をあけて二酸化炭素を取り込むが同時に水も失う(植物のジレンマ)ので、樹体の水ポテンシャルは昼間に減少し、夜明け前に最大になる。このように一見光合成に不利な夜間は、水を樹体に供給するという重要な意味がある。このとき樹木細胞の膨圧も最大になり、成長にも適した条件になる。

葉でつくられた光合成産物は樹皮にある師部を通り、樹体の各部位に送られる。師部の厚みが日変動を示すことから、光合成産物の移動にも日周期があることが示唆されている(Sevanto et al., Plant Cell Environ., 2011)。また、シンクである根に関しても、地中に埋めたスキャナで 4 時間ごとに自動撮影して得られた画像から、夜間に成長が大きいことが観察された(図 2)。しかしこのメカニズムが、夜間に気孔を閉じることで根の膨圧が上昇することによる

ものか、根への炭素の到達に日周期があることに起因しているのかはわかっていない。近年の ^{13}C ラベリング実験等で報告される師部輸送速度の値は、圧流説から導き出される理論値よりも高く、高木の師部輸送にはまだ解明されていないメカニズムがあることが指摘されている(De Schaper, J.Exp.Bot. 2013)。夜間に充填された水と朝に大量に生産される糖という繰り返しのリズムが、師液の駆動力を促進するのではないかと、学術的「問い」とする。森林樹木の炭素循環の要となる器官である師部を統合的に理解したい。そのためには師部輸送のプロセスと共に、その駆動力となるソースとシンクの活動が、どのように影響しているのかを明らかにすることが必要である。炭素は昼間に作られ、水は夜間に充填される。その繰り返しの中で植物は生育している。近年では、ソースである葉の日周期を組み込み、スクロースの波で師部輸送を説明しようとするモデルも提唱されている(Sellier and Mammeri, 2019)。科学は理論モデルと実測の繰り返しの中で発展する。本研究で各要素を実測し、これまでの理論モデルを検証すれば、樹木における師部輸送の仕組みに迫ることができると考えられる。

2. 研究の目的

森林生態系を構成する樹木の師部は、植物個体の中の炭素配分においても、森林生態系炭素循

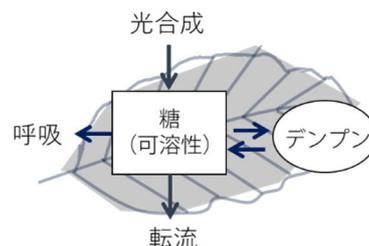


図 1 ソースである葉における炭素循環
光合成で得られた炭素は、呼吸に使われ、またデンプンとして貯蔵され、糖のかたちで樹体内を移動する。

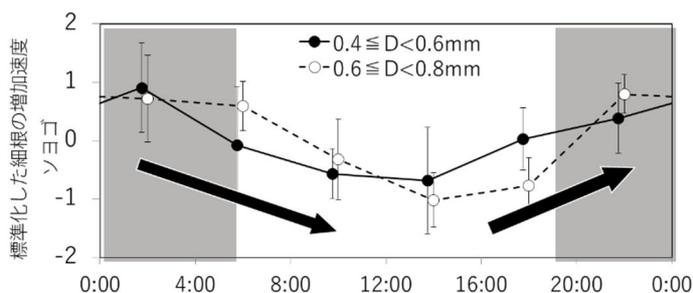


図 2、スキャナ法により得られたソヨゴの細根の成長速度解析。
午後にかけて速度が低下し夜間に上昇することが示されている。

環の視点からも、重要な部分である。近年の師部輸送モデルは樹木への適応がはじまり、日周期の重要性が指摘されはじめたものの、実測による検証がされておらず、森林炭素循環の予測への活用も困難である。そこで、森林を構成する高木の炭素移動を説明するために、師部輸送速度に日周期があるかどうかを ^{13}C ラベリングにより実測し、それを規定する師液の糖濃度や師部の厚み、シンク器官の活動を測定することを目的とした。

3. 研究の方法

1) 試験地の詳細

本研究は滋賀県大津市にある桐生水文試験地(34° 57' 49" N, 135° 59' 40" E, 250 m asl)において行った。面積は 6ha であり、ヒノキ(*Chamaecyparis obtusa* Sieb. Et Zucc.)が優占する。ほとんどのヒノキは 1959 年に植栽されたものである。2020 年の平均気温は 14.2、平均降水量は 1910 mm であった。

2) ^{13}C ラベリング

樹高 20.4m のヒノキを対象に ^{13}C ラベリングにより師部輸送速度を実測した。時間帯による違いをみるため、2020 年 9 月 28 日の夕方および 10 月 7 日の朝に行った。幹高 17.0, 13.5, 6.23, 1.85 m に設置した呼吸チャンパー(図 3)をレーザー式炭素安定同位体測定装置に接続し、 CO_2 同位体比を測定した。2021 年度はレーザー式炭素安定同位体測定装置の故障により、測定が中断した。2022 年度は、レーザー式安定同位体測定装置の代替機を借りることができ、現場への設置を行い、2022 年 10 月 20 日の午後および 2022 年 10 月 30 日の朝にラベリングを実施した。



図 3、4 高度に設置された幹チャンパー

3) 細根の測定

2020 年より 3 台のスキヤナを防水用のアクリルボックスに入れて土壌中に設置し、1 時間おきに自動撮影を開始した。AI による自動認識プログラム(ARATA)を用いて解析を行った。

4. 研究成果

1) 樹木の師部輸送速度

各チャンパーの位置で、計測される ^{13}C 同位体比が有意に上昇した時間を求め、幹チャンパー間の距離から、それぞれの部位を通る炭素移動速度を算出した(図 4)。上昇した時間は最初に炭素が到達した時間であるため最速の師部輸送速度と考えられる。求められた師部輸送速度は、0.12-0.26 m h^{-1} であり、それぞれのチャンパー間で速度は異なっていた。対象木のような 20m を超えるヒノキ高木では、光合成産物が幹を通り地際に到達するまでおよそ 150 時間(6 日)かかることが示された。

2) 日照時と日照時以外での師部輸送速度の違い

同じ時期の同じ個体において、同じ部位でも、師部輸送速度の違いがみられた。そこで大津市の気象台データを用いて幹チャンパー間を移動する時間を、日照時間・日照時間以外(曇天時・夜間)にわけ、それぞれで速度が異なっていると仮定して連立方程式で最適な師部輸送速度を求めた(図 5, 6)。

$$a \cdot X1 + b \cdot X2 = X3$$

ここで

a: phloem velocity in sunlight condition (m h^{-1})

b: phloem velocity in cloudy condition (m h^{-1})

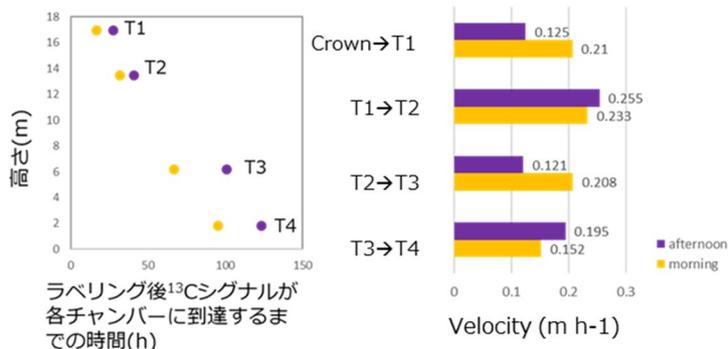
X1: sunlight hours (h)

X2: non-sunlight hours (h)

X3: distance of the chamber (m)

その結果、2020 年のラベリングでは、日照時の師部輸送速度は 0.033 m h^{-1} 、曇天時および夜

2020 秋



2022 秋

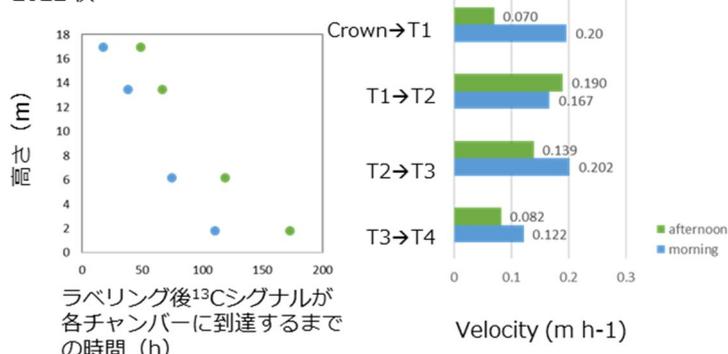


図 4、2020 年、2022 年に行った ^{13}C ラベリングによるシグナルが各チャンパーに到達する時間(左)と、計算されたそれぞれの部位での師部輸送速度(右)。

間の師部輸送速度は 0.19 m h⁻¹、2022 年のラベリングでは日照時では 0 m h⁻¹ 曇天時および夜間では 0.17 m h⁻¹ と算出された。2020 年と 2022 年を合わせて解析したところ日照時では 0 m h⁻¹、曇天時および夜間では 0.19 m h⁻¹ であった。日照時の師部輸送速度はほぼゼロであり、主に曇天時および夜間に師部輸送が行われていることが明らかとなった。

ヒノキの高木の師部輸送は、光合成により葉に固定されてから根へ至るまでに 5, 6 日かかり、その間に速度が速くなったり遅くなったりしながら光合成産物を輸送している様子が明らかになった。本研究は、師部輸送において、これまで考えられてこなかった日周期があるということを確認する結果である。天気がいい場合には葉で光合成を盛んに行うが、光合成産物を樹体に配分するには夜間であることが明らかになった。おそらく夜間に樹体内の水条件が回復し、膨圧の差が大きくなり光合成産物の輸送が活発になるからだと考えられる。

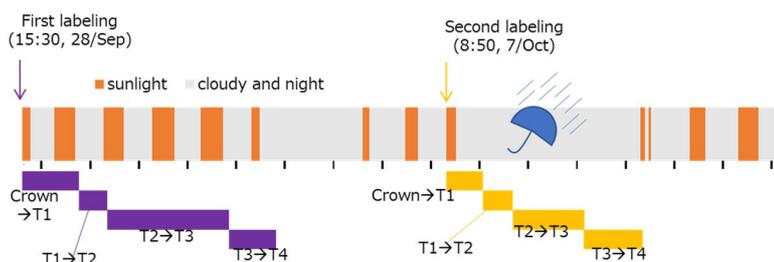


図 5、2020 年に行った 13C ラベリングによるシグナルが各チャンパー間を移動している時間とその間の天気。2 回目のラベリングの後、日照時間がなく、特に T2 から T3 チャンパーへの移動時間が 1 回目のラベリング時と比べて速いことがわかる。

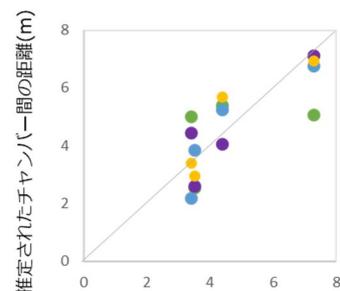


図 6、実際のチャンパー間の距離と、計算された速度を用いて計算したチャンパー間の距離との比較。直線は 1 : 1 の関係を示す。

3) 師管流モデル

圧流説をもとにして、様々な抵抗を組み込んだ師管流(師部輸送)モデルが発展しているが、最もシンプルなものは、円管を通過するときの流れを説明するハーゲン・ポワイユズの式を組み込んで、以下のよう表すことができる。

$$V = \Delta P \times f \times \frac{r^2}{8 \times \eta \times L}$$

ここで V は師管流速度 (m h⁻¹)、f は細胞を通る際の抵抗係数(0.7; Liesche et al., 2015)、r は師部細胞の直径、L は師部の長さ、η は粘性、P はソースとシンクの圧力差である。すなわち、ソースとシンクの圧力差の駆動力が、師管の直径が小さくなるほど、また粘性が高く師部の長さが長くなるほど大きな抵抗がかかることで制限され、師管流速が算出されるという式である。

駆動力はシンクとソースの膨圧の差に、重力ポテンシャルを加えたものとして計算できる。師部の膨圧(P) = 水ポテンシャル(W) 浸透ポテンシャル(π) 重力ポテンシャル(G)であり、木部の水ポテンシャルが、師部の水ポテンシャルと同じであると仮定した。Epron et al., 2019 より同試験地で、昼間(13:30)および夜明け前(4:15)に測定されたソースであるシュートの水ポテンシャル値はそれぞれ -1.49, -0.53MPa であった。同試験地においてシュートおよび樹皮のサンプルをプレスして採取した樹液の溶質モル濃度 (mol kg⁻¹) から算出された浸透ポテンシャル(π)は、昼間(13:30)および夜明け前(4:15)にシュートで -1.82, -1.54MPa であり、樹皮で -0.78, -0.75MPa であった(Epron et al., 2019)。対象木は 20m であるため、樹冠部における重力ポテンシャルは 0.2MPa である。これらより、夜明け前の P は 0.8MPa である推定された。またシンクである樹皮の水ポテンシャルは測定できなかった。仮に -0.78MPa とすると日中の膨圧差は 0MPa、重力ポテンシャルを足した P は 0.2MPa となり、夜間の駆動力よりも日中が低いことが推測される(表 1)。

すべての師細胞が通道しているわけではないためここでは、Jensen ら(2012)に従って 70%が通道しているとした。

師部細胞の直径は顕微鏡観察より算出し(図7)、師部の長さは樹高と同じとした。同試験地においてヒノキ樹皮の糖濃度は、個体の直径と相関がみられており(Epron et al., 2019)、サンプル木のサイズから推定した樹皮の糖濃度を、すべてスクロースだと仮定し 10% w·v、師液の 20 における粘性(η)を 1.64(m Pa s)と推定した。

表 1、 P 推定のための各要素

	source (leaves)		sink (bark)	
	day	predawn	day	predawn
Water potential (Ψ _w)	-1.49 (0.16)	-0.53 (0.03)	-*	-0.53**
Osmotic potential (Ψ _n)	-1.82 (0.11)	-1.54 (0.05)	-0.78 (0.04)	-0.75 (0.05)
Gravity potential (Ψ _g)	0.2	0.2	0	0
Turgor pressure (Ψ _p)	0.14 (0.06)	0.81 (0.07)	-	0.22
ΔP	-	0.8		

コンダクタンス($m^4Pa^{-1} s^{-1}$)を部位ごと(樹幹→T1, T1→T2, T2→T3, T3→T4)に算出し(図8)、抵抗の逆数よりVを算出した。これらの駆動力・師液の粘性・師部構造から算出した師管流速Vは、夜間については $0.28(m h^{-1})$ と算出された。昼間のPはこれより低いはずであり、このことから昼間の師管流速が低いことが示唆された。これはラベリングによって示された師部輸送速度の日変動を支持している。

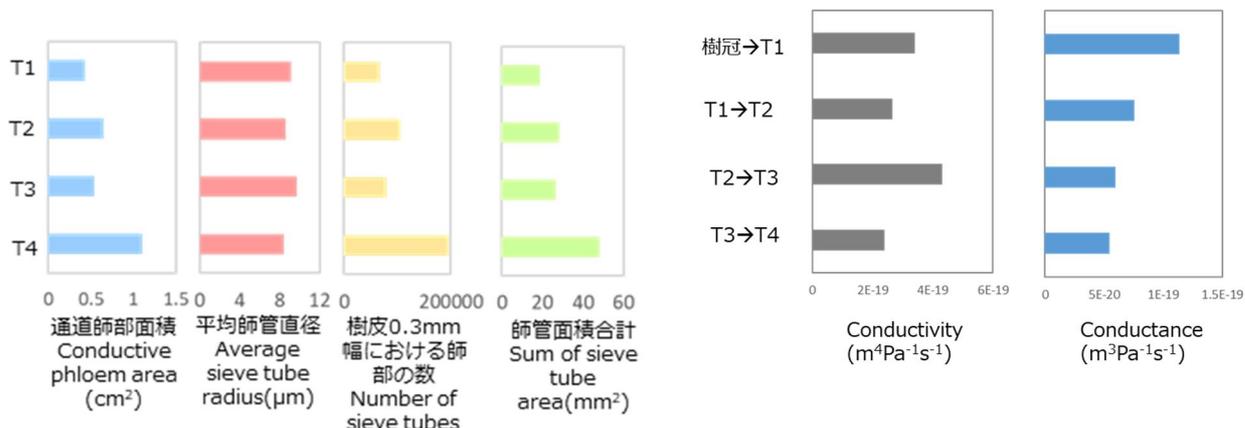


図7、顕微鏡観察から測定した師部・師管の各要素。 図8、各部位で計算された通水性(左)とコンダクタンス(右)

4) 細根成長

スキャナ設置後、成長の様子が観察でき、冬季でも伸長を行っている様子が観察された(図9,10)。AIによる自動認識では小さい粒子を根として認識してしまうことから、今後チューニングを行い精度を上げていく必要がある。コナラやソヨゴなどの広葉樹で細根の成長の日周期を観察していたが、ヒノキの高木では予想していたような日周期は観察できなかった。日周期の強さが樹冠から根にかけて徐々に弱まるような可能性を示唆しており、樹種ごとの特徴を考慮に入れたモデルの構築が必要であると考えられる。

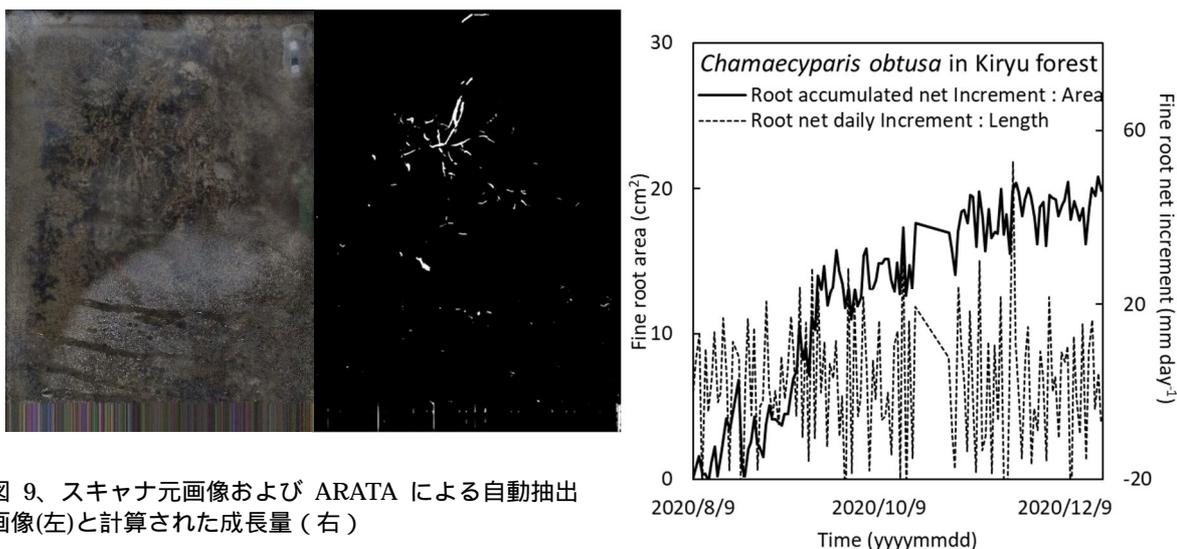


図9、スキャナ元画像およびARATAによる自動抽出画像(左)と計算された成長量(右)

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 Yabuki Arata, Ikeno Hidetoshi, Dannoura Masako	4. 巻 13
2. 論文標題 A root auto tracing and analysis (ARATA): An automatic analysis software for detecting fine roots in images from flatbed optical scanners	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Methods in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 2372 ~ 2378
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/2041-210X.13972	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Epron D., Kamakura M., Azuma W., Dannoura M., Kosugi Y.	4. 巻 -
2. 論文標題 Diurnal variations in the thickness of the inner bark of tree trunk in relation to xylem water potential and phloem turgor	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant-Environment Interactions	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/pei3.10045	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 1件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 檀浦正子、高梨聡、鎌倉真依、WANG Shitephen、田邊智子、藤井黎、EPRON Daniel、小杉緑子
2. 発表標題 高木の師部輸送は天気がいいと遅くなる
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 檀浦正子、高梨聡、鎌倉真依、WANG Shitephen、藤井黎、田邊智子、EPRON Daniel、小杉緑子
2. 発表標題 13Cパルスラベリングを用いたヒノキの師部輸送の日変動
3. 学会等名 第133回日本森林学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 檀浦正子、Dainel EPRON, Alexandre BOSC
2. 発表標題 マツとブナの葉における非構造的炭水化物動態の日周期
3. 学会等名 第68回日本生態学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 檀浦正子
2. 発表標題 樹木の生育に環境要因が与える影響：13Cパルスラベリングを用いたアプローチ
3. 学会等名 第132回日本森林学会（招待講演）
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 平野 恭弘、野口 享太郎、大橋 瑞江（共同執筆 第1, 3章）	4. 発行年 2020年
2. 出版社 共立出版	5. 総ページ数 376
3. 書名 森の根の生態学	

〔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
---------	---------