

2004年日本木材学会

「組織と材質研究会」講演会資料

講演会：

「樹木の環境適応戦略-形態や構造の適応性-」

主催：日本木材学会「組織と材質研究会」

日時：2004年8月5日（木）13：30～16：40

会場：札幌コンベンションセンター・小ホール

講演内容：

司会：船田 良氏（東京農工大学）

1) 13:30～14:15

「葉の形態・構造の環境適応性」

小池孝良氏（北海道大学北方生物圏フィールド科学センター）

2) 14:15～15:00

「繁殖器官の形態・構造の環境適応性」

日浦 勉氏（北海道大学北方生物圏フィールド科学センター）

司会：藤井智之氏（森林総合研究所）

3) 15:10～15:55

「樹幹の形態・構造の環境適応性」

吉田正人氏（名古屋大学大学院生命農学研究科）

4) 15:55～16:40

「根の形態・構造の環境適応性」

浅田隆之氏（王子製紙森林資源研究所）

問い合わせ先：

北海道大学・大学院農学研究科木材生物学分野
佐野雄三

E-mail: pirika@for.agr.hokudai.ac.jp

Tel: 011-706-3859

東京農工大学・大学院共生科学技術研究部植物資源形成学研究室
船田 良

E-mail: funada@cc.tuat.ac.jp

Tel: 042-367-5716

ヤチダモ - 多葉形 羽状複葉
 コシアブラ - 少葉形 羽状複葉
 ハリギリ - 多葉形 羽状複葉
 オシロイバナ - 少葉形 羽状複葉
 肉質葉
 葉の成長

葉の形態・構造の環境適応性

小池孝良 (北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター)

緑の葉は太陽光によってCO₂を固定し炭水化物を合成する光合成作用(一次生産)を行う器官である。多くの生物がこの作用に依存して生活している。葉はさまざまな環境に対して、光合成生産活動を損なうことなく、その機能が持続できるような高い可塑性を持つ。また、光合成生産量は葉の光合成速度とその持続期間ならびに個葉の寿命やそれらの空間配置に影響される。そこで、この小論では、葉の構造と機能について紹介し、木質資源の生産過程の理解を深める資料としたい。

葉の形と光合成速度

多くの樹木の葉は卵形やハート形を示す。熱帯林の広葉樹では先端のとがった形を持つ樹種が多いが、強い雨の降る熱帯で、雨滴が表面を流れ落ちやすい構造と考えられている。一方、光合成速度は外気(C_a)と葉緑体近傍のCO₂濃度(C_c)の差で決定される ($P = k(C_a - C_c)/A$; P:光合成速度、k:境界層コンダクタンスに係わる定数、A:葉面積)。従って、いかに速やかに葉の表面からCO₂が葉緑体へ運ばれるか、によって光合成速度が決まる。ホオノキ類のように表面が滑らかで大きな葉の表面には層流ができCO₂の拡散が妨げられるので、気孔の多い背軸面(葉裏)を中心にさまざまな形状の突起物であるトリコーム(毛状体)が存在することが多く、これが葉の表面に乱流を生じさせCO₂の拡散を促すと考えられる。ここで、境界層コンダクタンスは、葉周辺の空気滞留に相当する境界層の厚さに反比例する。境界層の厚さd(m)は葉の風向き方向の長さ(l;単位m)、風速をv(m・s⁻¹)とすると、 $d = 0.004\sqrt{l/v}$ の経験式で表される。すなわち、光合成速度は葉身が長く層流の発生し易い条件で低下するので、葉の風向き長(l)のルート(根号)の逆数(1/√l)に比例する^{1,2)}。

北海道の落葉広葉樹二次林の構成樹種で、林冠ギャップに生育するハリギリ・コシアブラは掌状葉を、ヤチダモ・アオダモ・オニグルミなどは羽状複葉を持つ。多くの樹種の個葉サイズが約30~40cm²程度であるのに対し、これらの樹種はいずれも個葉サイズが大きく1200~

2800cm²はある。これらの葉に共通するのは個葉の面積に対する周囲長が、卵形やハート形の葉の5~15倍に達する点である。インゲンマメでも、葉縁の光合成速度が高いことが実証されていることから、葉の周囲長の大きいことが個葉として高い光合成速度を示す¹⁾。

高い光合成速度を実現するための葉の内部形態とは、葉緑体までCO₂が速やかに拡散される構造を意味する。落葉広葉樹の場合、遷移前期種は光飽和での光合成速度(P_{sat})の高い葉を持つが、それらは概して個葉の寿命は短く、厚い葉の内部には空隙の多い特徴がある。これに対して、遷移後期種では光合成速度が低く寿命の長い葉を持つ。これらの葉は薄く、葉の内部には空隙が少ない。ここで空隙はCO₂の拡散に役立つと考えられる。光-光合成速度関係を見ると、葉の厚い樹種では光補償点・光飽和域が高く、P_{sat}は高い。これに対して葉の薄い樹種では光補償点・光飽和域が低くP_{sat}が低い。また、細胞の大きさは遷移前期種で小さく、遷移後期種で大きい傾向があり、前者の方が単位面積当たりの葉肉細胞表面積(A_{mes}/A)は大きい(図1)。

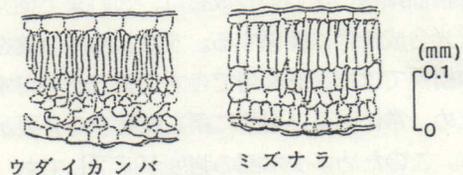
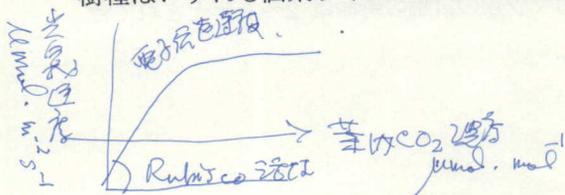


図1. 光利用特性と葉の構造の例



① 個葉面積の大きい樹種

内海: 葉の「羽化」 ⇔ 環境条件の関与

③ 葉1枚あたりの光合成量は 葉の一生 (季節変動あり)

↳ 成長期の大きさは 葉の寿命に依存する

光飽和域で制限になるのは CO_2 の拡散過程であるので、 A_{mes}/A が大きい遷移前期種の P_{sat} は高くなる⁹⁾。

葉の時空間的分布

葉が生まれてから落葉するまでの個葉の光合成生産量には樹種間差が少ない。では、どうして樹種によって個体としての成長速度に大きな差ができるのか？それは、当年に伸長する枝に位置する葉の枚数が樹種により異なることに関連する。遷移前期種では、個葉の寿命は短いが多量の葉を一生育期間に順次展開する。従って当年のシュート (枝+葉) の伸長期間は長い。一方、遷移後期種では、春に葉を全て一斉に展開するので葉の寿命は長く、シュートの伸長期間は短い。また、後者では枝を垂らし、展開した全部の葉に光が当たるような空間配置をする⁴⁾。個体レベルでみると、シラカンバなど遷移前期種の樹冠では多数の葉層を持つが、遷移後期種ではブナやカエデ類に見られるように、単層の樹冠を形成する傾向がある⁹⁾。また、紅葉の時期には、前者では樹冠内部の葉齢の進んだ葉から紅葉が進むのに対して、後者では樹冠先端部から紅葉が進行する⁹⁾。

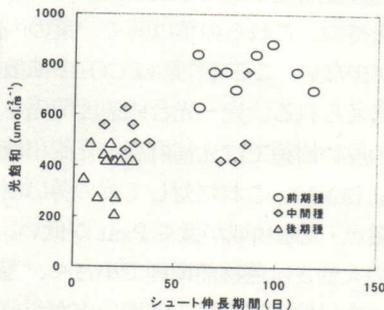


図2. シュート伸長期間と光飽和域との関係

遷移前期種の速い伸長成長は、これまで紹介した光合成特性に関係する。すなわち厚い葉を持つ樹種では弱光を利用できず、強光を利用するため、常に明るい場所に葉を配置する必要がある。このため多少木部の強度が低下しても、樹高成長を優先させ、強光を利用できる葉を次々と展開すると考えられる。反対に遷移後期種では弱光を利用できる葉を展開し、強度の高

い幹を生産する。事実、幹の比重と光合成速度の間には負の相関がある⁷⁾。再度、葉の構造とシュート伸長期間を光利用特性に注目して評価すると⁸⁾、シュート伸長期間の長い遷移前期種は光飽和域が大きく、葉が厚いことを反映していた (図2)。

環境条件と葉形

光環境: 林内を歩くと目にするのは、大きく深緑色をした稚樹の葉である。また、葉が重ならないように長い葉柄を持つことで葉を適切に分配している。葉は薄く柵状組織は縦方向に短く1層しかない。葉を大きく薄くすることで不足する光を集めることができる。陽葉に比べると陰葉では、チラコイド反応 (= 明反応) を行う葉緑体中のチラコイドの層数が多い。なお、チラコイド構造を包んでいる無色の基質をストロマといい、ストロマ反応 (= 暗反応) を行う。陰葉中の窒素は集光機能を有するクロロフィルへ多く分配され、中でも集光性タンパク質 (LHCP) と結合したクロロフィルbの含量が陰葉中には多い。

一方、野外では窒素が不足気味であり、樹木葉のクロロフィルが不足しがちで、クロロフィル含量が $5mgChl \cdot dm^{-2}$ 以下では、光-光合成曲線の初期勾配 (= 見かけの光量子収率、 Φ) とクロロフィル含量には正の相関がある。しかし、 $5mgChl \cdot dm^{-2}$ 以上のクロロフィル含量が存在すると C3 植物である樹木の Φ は一定の値 ($0.03 \sim 0.05 mol \text{ quanta} \cdot mol^{-1}$) を示す⁹⁾。なお、陰葉では、気孔の密度は陽樹冠の葉に比べて極めて低い。

加齢に伴って光飽和での光合成速度 (P_{sat}) は低下するが、その低下速度は種によって異なるだけでなく、葉の置かれる環境条件で大きく異なる。一般的に遷移前期種の方が後期種より P_{sat} の低下は速い。光合成速度の維持には葉の窒素含量が大きく関係する。蔓性草本で確認されたように、葉齢が進んでも光が十分に当たっていれば葉の窒素含量は高く、高い光合成速度を示す。加齢による光合成速度の低下は光環境に敏感に反応することが解明された¹⁰⁾。従来、アカマツ類の針葉の寿命は 2~3 年とされてき

林 / 形質転換 ホウソウ — 陽葉(の)作(り)の(た)り
(Xylocarease)

たが、東シベリアの貧栄養の環境で生育する個体群には、針葉の寿命が 12 年以上におよび、葉の窒素濃度も約 $20\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ を維持している個体が存在する。枝の分枝がほとんどなく幹近くまで直接光が入り込むことで高い窒素濃度を維持すると考えられる¹¹⁾。加齢を裏付けるのは細胞壁に沈積し移動しにくいとされるカルシウム濃度が古い葉ほど多い点である。

さらに、落葉広葉樹では、明るい環境では炭素固定に係わる酵素 Rubisco (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase) への窒素分配が多く、暗い環境ではクロロフィルへの投資が多くなる¹²⁾。林床に生育する更新稚樹では、上層木の葉による光環境の季節変化に対応した窒素分配の変化が見られた。林内ギャップに生育するハリギリやヤチダモの稚樹は分枝せず、長い葉柄を持つことで枝の役割をし、葉の薄い弱光利用の特性を示す。しかし、生育光環境の相対値が約 20% を越えると分枝し、葉の厚い強光利用の特徴を示す。個体の生育環境に合わせて光利用特性および分枝・個葉特性を変化させることで成長を遂げる。

栄養：光合成速度と葉中の窒素含量には高い正の相関があるが、それは葉中の窒素の 70% 以上は光合成関連器官に分配されているからである。窒素は概して野外条件では不足しがちな養分であるため、外部から与えられる窒素に直ちに反応するはずである。しかし、遷移前期種では確かに応答は速いが、遷移後期種では遅い傾向がある。一方、多年生である樹木の成長は、草本と大きく異なり、光合成産物を一度貯蔵してから成長へと廻す。その程度は遷移後期種で顕著である。このため窒素の付与に対する葉の応答にも樹種間差がある。

付与された窒素は光合成器官へ分配され光合成速度は増加するが、窒素の効果によって細胞が間延びしたり細胞間隙が大きくなることもある。そのため、葉の構造が脆弱になり、個葉の寿命は低下する傾向がある。暗い光環境から、上層木が伐採や風倒などによって除去されたときに明るい光環境に移行すると、林床に生育する落葉広葉樹稚樹の葉の構造は柵状組織が縦方

向に伸長した。この反応は窒素が多い環境で促進される¹³⁾。

温暖化原因物質とされる二酸化炭素(CO_2)を付加した直後には、植物は一時的に光合成速度を増加させるが、長期間の CO_2 付加によって光合成能力は低下することが知られている。個葉レベルでは、Rubisco の量・活性低下、RuBP 再生産速度の低下、成長促進による葉中の窒素濃度の希釈効果などが原因と考えられている。もう 1 つの原因は、ポット植えに起因する根系の制約などで光合成産物が転流出来ず、葉中に蓄積するデンプン粒が葉緑体内小器官を変形し、光合成能力を損なうことも指摘されている¹⁴⁾。

水環境：過湿状態では葉は栄養条件が十分ある時と同様にやや大きく LMA(面積当りの葉乾重)の小さな葉を形成する¹⁵⁾。一方では、沢筋に生育するミズメ (*Betula* sp.)、サワシバ (*Carpinus* sp.)、チドリノキ (*Acer* sp.) の個葉の形態は、外見上、驚くほど似ている(図 3)。これは、生育環境に応じた形に変化する収斂現象 (convergence ; 系統の異なる複数の生物が、類似する形質を個別に進化させること) として理解される。

ミズメ サワシバ チドリノキ



図 3. 沢筋に生育する落葉広葉樹 3 種の葉

葉の predetermination (前形成)

伐採や台風などにより突発的な光環境の変化が生じると、林床に生育する落葉広葉樹稚樹では、成長が直ちに開始されないことが多い。根系が貧弱なことはもちろん大きな原因と考えられるが、暗い環境で形成された芽が展開すると、

各葉の形質も 陽葉の形質も 陽葉の形質も = predetermination

柵状組織の層数が1層しかない葉が形成される。反対に明るい環境で生育した芽では、暗い環境で展開しても柵状組織は2層以上であることが、ホオノキ、ブナ、コナラで確認された¹⁶⁾。これに対してブナの近縁種であるイヌブナでは、光環境が好転しても柵状組織の総数を増やすのではなく、伸長成長を行うことで反応する。葉原基の中での柵状組織の分裂は現存する葉の置かれる光環境に影響されるという指摘がされた¹⁷⁾。ただし、成長パターン(自由成長 vs. 固定成長)と葉の前形成との関係は、統一的な傾向を示すには至っていない。

針葉樹の葉では、トドマツに顕著であるが暗所で形成された針葉は長く平坦であり、開放条件の光環境下で生産された針葉は短くとがっている¹⁸⁾。落葉広葉樹では暗所で形成された葉は、明るい光環境に曝されるとしばしば白化して落葉し、再度展開する事が多い。しかし、トドマツでは旧葉が落葉せずクロロフィルの組成(bが増加)を変化させて新しい環境に順化する。新針葉の生産コストの高いことが示唆される。

針葉の発達と応答

多くの常緑針葉樹の光飽和での光合成速度は、春先から夏期にかけて当年葉ではなく2年生の値が高い。常緑針葉の成熟には約2年間を必要とすることから¹⁹⁾、 P_{sat} の最大値は2年生葉になって実現する。

引用文献

- 1) 矢吹万寿 1986. 植物の動的環境, 朝倉, 東京
- 2) Koike, T. 1996. Forest Resources Environ., 34: 25-32.
- 3) Koike, T. 1988. Plant Species Biol., 3: 77-87.
- 4) Kikuzawa, K. 1995. Can. J. Bot., 73: 158-163
- 5) Küppers M. 1989. TREE 4: 375-379.
- 6) Koike, T. 2004. Eds: L.D. Noodén: Plant Cell Death Processes. Elsevier-Academic Press. Amsterdam, San Diego. 245-258.
- 7) 小池孝良 1987. 北方林業 39: 209-213.
- 8) 小池孝良 1993. 東 正剛ら編集, "生態学からみた北海道", 北大図書刊行会, 札幌. 160-168.
- 9) Gabrielson, E.K. 1948. Physiol. Plant. 1: 5-37.

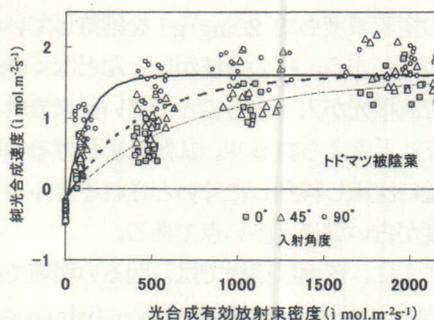


図4. 被陰下で生育したトドマツの光合成速度に及ぼす入射光線の関係(香山雅純 未発表)

一方、針葉はシュートに密生し複雑な構造を示す。特に、被陰下では針葉1本1本は上方からの光を受けやすく配列されている。このため、光-光合成速度の形は入射光の角度によって大きく異なり、シュートレベルでも弱光を効率よく利用できる(図4)。個々の葉の構造と機能を理解することで、常緑針葉樹の光環境への応答が解明できる。

まとめ

葉は環境条件に対して大きな可塑性を示す。ここで紹介した水環境の対する応答のように種を越えた収斂現象が見られる。そこで、系統間の制約を考慮した環境適応の指標としての葉の構造と機能の研究を進める必要がある。

本研究費の一部は、科研・RR2002に依る。

- 10) Hikosaka K. et al. 1997. Oecologia 97: 451-457
- 11) Koike, T. et al. 1999. Proc. of Joint Siberian Permafrost Studies, 4: 48-53.
- 12) Kitaoka, S. and Koike, T. 2004. Physiol. Plant. In press
- 13) 北岡 哲ら 2004. 日本林学会北海道論文集 52: 84-86
- 14) 武津英太郎ら 2003. 53 回木材学会要旨(福岡)
- 15) Koike, T. et al. 2003. Plant Soil 255: 303-310.
- 16) Koike, T. et al. 1997. Forest Resources Environ., 35: 9-25
- 17) Yano, S. and Terashima, I. 2001. Plant Cell Physiol., 42: 1303-1310,
- 18) 小池孝良 2004. 樹木生理生態学, 朝倉, 東京
- 19) Clark, J. 1961. State Univ. NY, Syracuse, Coll. For.

ハクシロ科
 norrop. Ref.
 等価
 等価
 等価

種子の割合 ← 種子の割合
 種子の割合は? → 種子の割合
 (cupa guidly 種子の割合) 種子の割合

繁殖器官の形態・構造の可塑性と環境適応性

日浦 勉 (北海道大学・苫小牧研究林)

ここでは花と果実に絞って研究例を紹介したい。

性表現と生活形

種子植物の性表現は極めて変異に富んでおり、雌雄度という点からすると連続的とさえ言える。性表現の進化は交配様式や生活形の進化と相互作用しながら起こったと考えられ、このような問題を考察するにはひとつの系統の中に様々な性表現、交配様式、生活形が含まれる分類群を調べることが有効である。

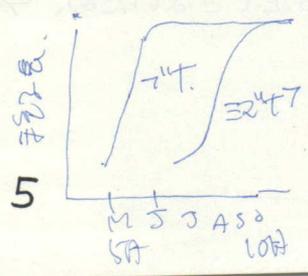
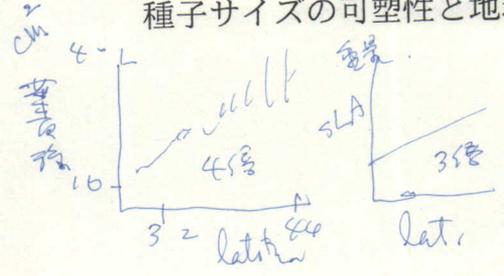
種多様性の高い森林群集では、共存する他の植物がターゲットとなる種の生育環境を形成しており、繁殖成功度にも影響を与えている (Maeno&Hiura2000)。雄や雌としての繁殖の機会に関して環境がパッチ状である場合自然選択は環境に応じた性決定を好むため、森林における自然攪乱によるモザイクパッチの形成も生物の繁殖戦略に影響を与えている可能性がある。性成熟してからも長期間繁殖しつづける木本の場合、平衡性比に達するまでに時間を要するだろうし、環境変動が性比が平衡状態に達するのを妨げているに違いない。また風媒植物の場合、サイズの大きな個体はより多くの花粉をつけ、より遠くに飛ばすことができるだろう。一方花粉を受け取るにはサイズが小さい方がよい。このような観点からすると、攪乱地に侵入する草本の種では考慮されていなかったサイズ有利性の違いが木本の雄性両全異株種において雄と両性個体の共存に大きな役割を果たしていることが予測される。

モクセイ科樹木は森林で生活する低木、亜高木、高木といった生活型の豊富な植物で、しかも polygamous や雄性両全性、雌雄異株など様々な性表現を持っているため、生活型と性表現の進化の関係の研究に良い材料を提供するだろう。ここでは機能的雄性両全異株であり (Ishida&Hiura1998)、かつ雄比が 0.5 を越える個体群も存在する (Ishida&Hiura2002) アオダモを材料とし、花粉生産や成長、あるいは性転換に及ぼす個体サイズの効果と性比の変動パターンを長期的に明らかにすることによって木本雄性両全異株の維持のメカニズムを論議するとともにその進化的背景も推論する。

何れ性比の
 性転換も
 3/4に近ず

7/4 葉の割合 種子の割合

種子サイズの可塑性と地理変異



種子重は実生の生残や成長に大きな影響を及ぼし、その個体群の適応度を測る上で重要なパラメータの一つである。植物の種子重にはしばしば個体群間で緯度や標高の違いにより変異のあることが知られているが、特に樹木の種子重の変異についての情報は不足している。厳しい環境でより大きな種子サイズが選択されてきたとする報告は多いが、大きな種子サイズは必ずしも乾燥条件下での生存に有利ではないとする報告もある。一方、短い生育期間のもとでは大きな種子サイズが選択されてきたと結論する報告もあるのに対し、反対に短い生育期間のもとでは大きくなるのに十分な時間がないために種子は小さくなるという説明をする報告もある。このように種子サイズの変異の解釈が混乱しているのは、系統の制約や形態発生の違いを無視していることにその原因の一端があると考えられる。ここではブナ科のブナとミズナラの種子サイズの地理変異 (Hiura et al.1996,1997) を例にこの問題を取り上げたい。

ミズナラの堅果重は地域個体群間で 6 倍の差があった。ブナでは約 3 倍の差であった。ブナ、ミズナラともに降水量や積雪条件との有意な相関はなかった。これらの結果は乾燥下で大きな種子重が選択されるとは限らないという仮説を支持する。ミズナラの堅果重は温量指数とのみ正の相関関係があった。ミズナラ堅果はコナラなどと同様にその年の光合成産物を利用して生育期間の中期から成熟落下まで殻斗をはみ出して自由成長する。このことから、温量指数との強い正の相関は利用可能なエネルギー量の変化に応じて堅果の成長に配分する光合成産物量が増加することの可能性を示すものである。

一方、ブナでは生育期間の長さや温量指数との相関は見られなかったが、親木の葉のサイズと負の相関が見られた。ブナは同一の芽の中に繁殖器官と栄養器官が発達する混芽を形成し、葉には日本海側で大きく太平洋側で小さいという遺伝的に固定された地理変異がある (Hiura 1998)。ブナは受粉直後に殻斗サイズが決定されることから、種子サイズは温量指数で表されるエネルギー量とは直接的な関係がなく、親の葉のサイズとトレードオフの関係にあると考えられる。種子がその年の光合成産物も利用して自由成長する樹種ではその場のエネルギー量に応じて種子サイズが変化するが、前年までの貯蔵養分を利用して決定する樹種ではその場のエネルギー量の影響を受けにくいだろう。このように種子や果実の発生の機構の違いが種子サイズの地理変異パターンに大きな影響を及ぼしている可能性が考えられる。しかし他の形質との遺伝相関の可能性も完全には否定できないため、今後実験的な検証が必要である。

ブナ	3.7	3.6
葉	3.7g/枚	2.7g/枚
種子		3.6g

時間があれば種子サイズに及ぼす当年生産と貯蔵養分の効果についてもハクウンボクでの実験 (Tamura and Hiura 1998, Miyazaki, et al. 2002) を例に紹介したい。

参考文献

- Hiura, T., Koyama, H. and Igarashi, T. (1996) Negative trend in seed size with adult leaf size of *Fagus crenata* throughout its geographical range. *Ecoscience* 3: 226-228.
- 日浦勉・小山浩正・五十嵐恒夫 (1997) 日本列島におけるミズナラの堅果重と気象因子との相関. 植物地理分類研究 45 : 35-37.
- Hiura, T. (1998) Shoot dynamics and architecture of saplings in *Fagus crenata* across its geographical range. *Trees, Structure and Function* 12: 274-280.
- Tamura, S. and Hiura, T. (1998) Proximate factors affecting fruit set and seed mass of *Styrax obassia* in a masting year. *Ecoscience* 5: 100-107.
- Ishida, K. and Hiura, T. (1998) Flowering phenology and pollen fertility in an androdioecious tree, *Fraxinus lanuginosa*. *International Journal of Plant Science* 159: 941-947.
- Ishida, K. and Hiura, T. (2002) Mating system and population genetic structure of an androdioecious tree, *Fraxinus lanuginosa* in northern Japan. *Heredity* 88: 296-301.
- Kato, E. and Hiura, T. (1999) Fruit set in *Styrax obassia*: the effect of light resource, display size, and local floral density. *American Journal of Botany* 86: 495-501.
- Maeno, H. and Hiura, T. (2000) The effects of leaf phenology of overstory trees on the reproductive success of an understory shrub, *Staphylea bumalda* DC. *Canadian Journal of Botany* 78: 781-785.
- Miyazaki, Y., Hiura, T., Kato, E. and Funada, R. (2002) Reproductive allocation of storage matter in *Styrax obassia* in a masting year. *Annals of Botany* 89: 767-772.

樹木の成長 (定性的) → 成長応力の測定 (定量的)

E 2~3 MPa $\sigma_{max} = 1 MPa$

樹木の 20~30 MPa

Compression → Tension

MFA
cellulose
Lignin

↓
成長応力 = 細胞壁の強度

樹木の形態・構造の環境適応性

樹木の成長

樹木の成長 > 正成長
樹木の成長力は正成長

名古屋大学大学院生命農学研究科
吉田 正人

樹木は二次木部の蓄積によって地球重力環境に適応し、長期にわたり生存可能で巨大な体を作り上げる。そこには、樹木の姿勢制御や形態形成に関わる工夫がある。従来、それは「樹幹に形成されるあて材によって制御されている」と定性的に説明されているのみであったが、樹幹の環境適応の仕組みを、細胞の形成過程で細胞壁に発現される特異な成長応力を測定し、解析することによって定量的に明らかにしてきた。以下に、行ってきた樹木の姿勢制御に関する研究を記し、発表では、そのなかから最近のものを紹介する。

1990年代当初、樹木の形をフラクタルで表現し、枝の角度や伸長量などのパラメータを変えることで様々な樹木の形態を表現しようとする研究が行われていた。街路樹や公園樹の将来図を描くことが期待され、フランス INRA では当時最新のワークステーションで樹木形態をシミュレートしている様子を見学させてもらった。ただ、この手法は類型的な樹木形態の表現にとどまり、例えば、若枝が成長とともに位置は下がるが形態は反り上がる、などといった実際の樹木で行われている姿勢制御を表現することはできなかった。私は成長応力が樹木姿勢制御の鍵となると考え、名古屋大学の木材物理学研究室で樹木形態、姿勢制御機構に関する研究を始めた。

まず、樹木の形や姿勢が持つ力学的に巧妙な機構を調べた。枝葉の重みは全て枝基部に加わるため、太く長い枝ほど折損の危険性が高くなるが、成長中の枝が基部から折損することは滅多にない。大型計算機を用いた有限要素法力学シミュレーションと実測を組み合わせた解析によって、枝と幹とを滑らかにつなぐ形態は枝自重によって発現する主応力の方向を連続的な流れにし、枝基部の応力集中を緩和していること、枝と幹との繊維細胞の連続性はオープンモードの応力を弱めていること、さらに、枝の細胞壁のマイクロフィブリル傾角(MFA)を制御することによって縦弾性率を幹の5分の1と小さくすると同時に、力学的異方性も小さくすることによって枝を柔軟にし、あらゆる方向からの負荷を柔軟にうけとめることによって折損を回避していることを明らかにした^{1,2)}。

成長を続ける樹木はその形態・姿勢を常に制御することが必要である。例えば、枝の位置を保つためには、成長に伴う自重の増加を補う負の重力屈性の発現が不可欠である。二次成長する木本植物の場合、草本植物が行う偏差成長と膨圧調節だけでは負の重力屈性を発現させることは不可能である。そこで、あて材細胞壁に発生する成長応力に着目した。そのためには、細い枝に発生する微小領域の成長応力も正確に測定することが必要であった。成長応力の測定は、ひずみゲージ法とダイヤルゲージ法が主流であり、両方法での応力解放切り込み位置や深さ、応力測定における遅延解放の影響を調べ、正確な成長応力の測定法を確立した³⁾。そして、枝

に発生する成長応力は枝葉の自重を支え、それを上向けるのに十分な曲げモーメントを発生することを明らかにした^{4,5)}。しだれ枝が GA₃ 処理で上向きになった場合に成長応力が 1.5 倍の大きさであることは⁶⁾、その証拠である。

成長応力は樹木の姿勢を制御する主な機構であることは示した。しかし、枝のあて材や成長応力分布から枝の空間での位置や曲率などの形態、姿勢を決めることはまだ難しかった。ある時点であて材を形成していない枝の姿勢が、目指す姿勢であるとは限らないからである。例えば、目指す姿勢が今よりも下方向にある枝は、成長による自重の増加にまかせて自身をたわませていけばよいので、あて材を下向けるためのあて材を形成しない場合もある。あて材や成長応力から枝の姿勢を理解するには、枝の姿勢の履歴を考慮する必要があった。この目的のため、研究は、ある一時期の静的な姿勢に関するものから、樹幹姿勢の季節変化や日変化を考慮する動的な段階へと進んだ。枝姿勢の実測と内樹皮表面の繊維方向のひずみ挙動から、樹幹の姿勢挙動を連続測定すると、枝は一日のうち夜は下がり、昼は上がるということが判明した。枝葉の大きさによるが、枝先端の位置が昼と夜で 50cm も違うものもある。季節的には、春から夏にかけて枝は下がり、晩夏から冬にかけて枝は上がる。また、枝が目指す最適な姿勢を成長応力から推定することが可能になった⁷⁾。これらの成果をもとに、枝頂端部の伸長方向、二次成長量、弾性係数および成長応力による曲げモーメントを因子とする力学的シミュレーションを行うことによって、しだれ枝から剛直な枝まで、時間と共に変化していくすべての樹形を表現することに成功した⁸⁾。

様々な姿勢の樹幹で成長応力を測定していて、次のことがずっと気になっていた。大きな成長応力を発生させている程度の強いあて材を試料として得るために、山林で 50~60 度と大きく傾いた幹を探し、急な傾斜地で苦労して測定しても、成長応力は期待したほど大きくない。かえって 20~30 度傾斜した樹幹の方が大きな成長応力が得られることもある。姿勢を直すためにあて材が形成され、そこで発生する大きな成長応力が樹幹を持ち上げる、あるいは引っ張り上げていくことは間違いないが、この仕組みには、まだ隠れた部分があるように思えた。そこで、樹幹傾斜の度合いと、発生する成長応力の大きさ、形成されるあて材程度らの関係を調べると、発生する成長応力の大きさは樹幹の傾斜角度に依存しており、傾斜 30 度ほどまでは鉛直から樹幹がずれるにつれて成長応力は大きくなっていくが、それ以上に樹幹が傾斜しても成長応力は大きくはならない⁹⁾、一方、あて材の形成量は傾斜角度と共に多くなる⁹⁾、これは圧縮あて材にも、引張あて材でも同様であることが分かった。これから、傾斜した樹幹の姿勢回復の仕組みは、鉛直から 30 度ほどまでの傾斜では、形成するあて材の程度を強めて成長応力を大きくすることで樹幹の姿勢を元に戻し、これ以上に傾斜した樹幹では、成長応力はすでに最大となっているので、あて材の形成量を増やすことで樹幹を持ち上げる力の総和を大きくしていることが判明した。大きく傾斜した樹幹の成長応力が期待ほどでない理由は、この仕組みにあった。現在は成長応力の大きさとあて材形成量を支配している因子が傾斜角度なのか、傾斜によってもたらされる重力刺激なのかを明らかにする研究に取り組んでいる。遠心による過重力環境下での生育が解決策になると考え、装置と手法の確立を目指している。

樹木の形態と姿勢の環境適応機構を解明してきた研究は、細胞壁に発生する成長応力の時系列を探索する次の段階へ進んでいる。顕微分光光度法によって、成長応力は二次壁で主に発生していることが分かり、圧縮あて材では MFA が大きく、リグニン量が多いほど成長応力は圧

縮に大きくなる¹⁰⁾、引張あて材では MFA が小さく、セルロース量が多いほど成長応力は引張りに大きくなる¹¹⁾、G 層を作る場合は、その横断面積が大きいほど、引張の成長応力は大きくなるが、作らない樹種でも二次壁のセルロース量が多く MFA が小さいほど、引張の成長応力は大きい¹²⁾、ことが分かった。G 層を作らない樹種で発生する成長応力は、G 層を作る樹種のそれよりも一般に小さく、G 層が引張の成長応力のために究極の分化であると想像できる。

成長応力は木部細胞に分化する過程で細胞壁に生じた応力であり、分化中の細胞が吸水成長によって体積を拡大し細胞壁を肥厚させていく過程は成長応力の発生に深く影響していると予想した。そこで、分化中木部細胞の拡大駆動力となる膨圧変動を連続的にモニタリングする方法を確立した¹³⁾。これは、幹の直径変動を測定する従来の方法の短所（外樹皮が周りの温度変化の影響を受けるため膨圧変動と一致しない）を内樹皮表面接線ひずみを測定することとワセリンとアルミホイルによる保護層を用いることで克服したものである。この方法では、樹体内の水の動きや厳寒時期の凍結もモニタすることなど¹⁴⁾、他の研究にも応用ができた。

膨圧変動と分化中木部細胞の二次壁肥厚との関係を知るために、このモニタリング法と FE-SEM での二次壁新生面の観察を行うと、一日で膨圧が最も低い昼に試料を採取した場合、分化中木部の二次壁ではセルロースマイクロフィブリル(CMF)が明瞭に観察された。一方、膨圧が高い夜に採取した試料では、CMF を覆う無定形の物質が多く観察された¹⁵⁾。免疫金標識法によって、この無定形の物質はグルコマンナンを多く含み¹⁶⁾、さらにキシランも含んでいることが分かった。

細胞壁での成長応力発生機構は、CMF の軸方向には引張の力が生じており、その横方向にはリグニンとヘミセルロースからなるマトリクスによって圧縮の力が生じている、そして MFA は細胞軸方向にどちらの力を伝えるかを決めている^{17, 18)}。ヘミセルロースの熱分解が始まる温度・時間条件から残留した成長応力の低減が始まることから¹⁹⁻²¹⁾、ヘミセルロースによる CMF 間の連結や架橋が CMF 軸方向の引張応力発現に関わっていると推察している。一方、CMF 横方向の圧縮応力の源については、二次壁堆積過程において膨圧が高い夜間にマトリクスの堆積が活発になることから、次のような推測をしている。昼に堆積した CMF は夜間の高い膨圧で原形質側から圧されるので伸ばされる。その時に、マトリクスが CMF の隙間を埋めるように堆積するので、次の昼になっても、CMF の前夜の伸びは完全に解消されず、結果として CMF に引張の力が残留する。マトリクスは高い膨圧で充填されたため、膨圧が低下した昼には圧縮の力が生じる。この仕組みでは、昼夜の膨圧差が大きいほど大きな成長応力が生じることになる。実際、あて材分化中の部位では昼夜の膨圧差は正常材よりも大きい^{22, 23)}。接線方向に生じる成長応力は 0.1~0.4MPa であり、膨圧の値 0.4MPa 程度で十分実現可能であり、この仕組みは妥当と考えている。しかし、CMF 軸方向に生じる成長応力は 60~90MPa もあり、昼夜の膨圧差だけで説明することは難しい。ヘミセルロースの役割と膨圧変動に連動した二次壁堆積の機構の解明を続けて明らかにしたい。

分化中木部の二次壁での昼夜の堆積差異は人工的な光環境下でも起こる²⁴⁾。この場合、光環境が変化して数時間後から新生面の様相に変化が現れる。通常の成育条件では、光環境の変化と膨圧の変化は連動するため、新生面の様相変化が光と膨圧変化のどちらに主に影響受けているかは分かっていないが、最近、光変化を伴わない膨圧変化をおこす実験成育環境を設定できるようになり、光と膨圧を区別して壁形成に及ぼす影響を調べている。

文献

- 1) Yoshida M, Okuyama T, Yamamoto H (1991) Tree forms and internal stresses I. stresses around joint calculated by the finite-element method. *Mokuzai Gakkaishi* 37:283-290
- 2) Yoshida M, Okuyama T, Yamamoto H, Sugiyama K (1992) Tree forms and internal stresses II. stresses around the base of a branch. *Mokuzai Gakkaishi* 38:657-662
- 3) Yoshida M, Okuyama T (2002) Techniques for measuring growth stress on the xylem surface using strain and dial gauges. *Holzforschung* 56:461-467
- 4) Yoshida M, Okuyama T, Yamamoto H (1992) Tree forms and internal stresses III. growth stresses of branches. *Mokuzai Gakkaishi* 38:663-668
- 5) Yoshida M, Okuyama T, Yamamoto H (1994) Tree forms and growth stresses. *IASS* 35:55-63
- 6) Yoshida M, Nakamura T, Yamamoto H, Okuyama T (1999) Negative gravitropism and growth stress in GA₃-treated branches of *Prunus spachiana* Kitamura f. *spachiana* cv. *Plenarosea*. *J Wood Sci* 45:368-372
- 7) Yoshida M, Yamamoto H, Okuyama T (2000) Estimating the equilibrium position by measuring growth stress in weeping branches of *Prunus spachiana* Kitamura f. *spachiana* cv. *Plenarosea*. *J Wood Sci* 46:59-62
- 8) Yamamoto H, Yoshida M, Okuyama T (2002) Growth stress controls negative gravitropism in woody plant stem. *Planta* 216:280-292
- 9) Yoshida M, Okuda T, Okuyama T (2000) Tension wood and growth stress induced by artificial inclination in *Liriodendron tulipifera* Linn. and *Prunus spachiana* Kitamura f. *ascendens* Kitamura. *Ann For Sci* 57:739-746
- 10) Okuyama T, Takeda T, Yamamoto H, Yoshida M (1998) Relation between growth stress and lignin concentration in the cell wall: ultraviolet microscopic spectral analysis. *J Wood Sci* 44:83-89
- 11) Yoshida M, Ohta H, Okuyama T (2002) Tensile growth stress and lignin distribution in the cell walls of black locust (*Robinia pseudoacacia*). *J Wood Sci* 48:99-105
- 12) Yoshida M, Ohta H, Yamamoto H, Okuyama T (2002) Tensile growth stress and lignin distribution in the cell walls of yellow poplar, *Liriodendron tulipifera* Linn.. *Trees* 16:457-464
- 13) Okuyama T, Yoshida M, Yamamoto H (1995) An estimation of the turgor pressure change as one of the factors of growth stress generation in cell walls. *Mokuzai Gakkaishi* 41:1070-1078
- 14) Yoshida M, Yamamoto O, Tamai Y, Sano Y, Terazawa M, Okuyama T (1999) Investigation of change in tangential strain on the inner bark of the stem and root of *Betula platyphylla* var. *japonica* and *Acer mono* during sap season. *J Wood Sci* 45:361-367
- 15) Yoshida M, Hosoo Y, Okuyama T (2000) Periodicity as a factor in the generation of isotropic compressive growth stress between microfibrils in the cell wall formation during a twenty-four hour period. *Holzforschung* 54:469-473
- 16) Hosoo Y, Yoshida M, Imai T, Okuyama T (2002) Diurnal difference in the amount of immunogold-labeled glucomannans detected with field emission scanning electron microscopy at the innermost surface of developing secondary walls of differentiating conifer tracheids. *Planta* 215:1006-1012
- 17) Yamamoto H, Okuyama T, Yoshida M (1995) Generation process of growth stresses in cell walls

VI. Mokuzaï Gakkaishi 41:1-8

- 18) Okuyama T, Yamamoto H, Yoshida M, Hattori Y, Archer RR (1994) Growth stresses in tension wood. role of microfibrils and lignification. Ann Sci For 51:291-300
- 19) 奥山、山本、小林 (1990) 直接熱処理によるスギ間伐材の材質変化 2. 木材工業 45:63-67
- 20) Tejada Á, Okuyama T, Yamamoto H, Yoshida M (1997) Reduction of growth stress in logs by direct heat treatment. assessment of a commercial-scale operation. Forest Prod J 47:86-93
- 21) Tejada Á, Okuyama T, Yamamoto H, Yoshida M, Imai T, Itoh T (1998) Studies on the softening point of wood powder as a basis for understanding the release of residual growth stresses in logs. Forest Prod J 48:84-90
- 22) Yoshida M, Yamamoto O, Okuyama T (2000) Strain changes on the inner bark surface of an inclined coniferous sapling producing compression wood. Holzforschung 54:664-668
- 23) Yoshida M, Ikawa M, Kaneda K, Okuyama T (2003) Stem tangential strain on the tension wood side of *Fagus crenata* saplings. J Wood Sci 49:475-478
- 24) Hosoo Y, Yoshida M, Imai T, Okuyama T (2003) Diurnal differences in the innermost surface of the S2 layer in differentiating tracheids of *Cryptomeria japonica* corresponding to a light-dark cycle. Holzforschung 57:567-573

吉田正人

名古屋大学大学院生命農学研究科

生物材料物理学研究室

〒464-8601

名古屋市千種区不老町

TEL 052-789-4153 FAX 052-789-4150

E-mail yoshida@agr.nagoya-u.ac.jp

根の量、は成長速度

木 → 成長速度

環境学研究所

樹木の環境適応戦略

根の形態・構造の環境適応性

王子製紙株式会社

森林資源研究所

浅田隆之

三重県亀山市能褒野町 24-9

takayuki-asada@ojipaper.co.jp

1. はじめに

根の形態や構造は比較的単純であり、植物の種類が異なっても個々の根は基本的に似ている。しかし、根の総体である根系の形態は環境に適応して大きく変化する可塑性を有している。根系形態に影響する環境要因としては、水（ストレス）、窒素やリンなどの養分、pH、温度、土壌理化学性などがあるが、最近筆者は高濃度炭酸水をユーカリの根に与えることによって根量が増加し、葉重量/根重量（S/R比）が劇的に変化することを見出していることから、ガス環境についても取り上げる。根系の量やそれに伴う表面積の増加は、植物体の支持や栄養や水分の吸収という機能と密接に関係していることから、植生の生産性向上や環境ストレス耐性付与を目指している筆者にとって、重要な研究対象である。

2. 水ストレス（Water Stress）への適応

1) 乾燥

植物は一般に乾燥した土壌条件下では、地上部の成長を抑制するとともに根の成長を促進させるように適応する。総蒸散量を抑制する一方で、根は土壌の奥深く伸長することで新たに水分を得ようとする。葉（ソース）で生産される光合成産物をより多く

根系（シンク）に投資してS/R比が減少する。乾燥土壌に適応したヒメカモジグサは、湿潤な土地に自生する同種の植物と比べS/R比が著しく小さい。雑種ポプラの挿し木クローンを灌水量のみを変えて育成した実験では、少ない灌水量でS/R比が減少した(Tschaplinski ら 1998)。水ストレスに適応して光合成産物のシンクへの分配を変えるメカニズムは何であろうか？

2) アブシジン酸（ABA）

水ストレスによりストレスホルモンであるアブシジン酸（ABA）の蓄積量が増え、ABA 合成に係わる 9-cis-Epoxy-carotenoid deoxygenase の mRNA およびタンパク質レベルが増加することがインゲンマメで示されている(Qin and Zeevaart. 1999)。従って、乾燥に対する適応的变化には、ABA が関与していると予想される。ところがトウモロコシなどでは、水ストレスの無い条件で外から ABA を与えると根の伸長は抑制されることから、ABA は根の成長抑制に作用すると信じられてきた。しかし実際は異なり、水ストレスにより誘導される ABA 合成により、過剰のエチレン生成が抑制され、結果として根の成長が促進される(Sharp and LeNoble. 2002)。また乾燥土壌下のオオムギでは ABA 存在下でのみ葉の伸長速度が緩やかとなる(Bacon ら 1998)。筆者は、NZ 南島のユーカリ裸苗が、寒風による枯れ下がりによって活着率を低減させる問題に直面していた頃、裸苗に ABA を葉面散布すると根量が増加し、S/R比が小さくなって枯れ下がりが軽減できることを経験した(未発表)。このことから、水ストレス下では外から与えた ABA によって光合成産物の分配比が変わるものと考えられる。

3) ジベレリン (GA)

ABA はジベレリン (GA) で誘導されるイネアリュウロン層での α -アミラーゼ活性を阻害する(Lovegrove and Hooley, 2000)。また GA の作用を抑制するように働く O-linked N-acetylglucosamine transferases 様タンパク質は ABA で誘導される Dehydrin プロモーターを活性化した(Robertson ら 1998)。このように ABA は GA に対して拮抗的に作用する。では水ストレス下で誘導される ABA が拮抗的に作用する GA の根の形態形成への働きはあるのだろうか？

Eriksson ら(2000)は、GA20-oxydase を過剰発現させた雑種ポプラで根重量が減少し、幹や葉の重量が増加することを見出した。筆者(2001)は、ユーカリ苗に GA を土壌処理で与えた場合、地上部の重量が増加し根の重量が減少する (S/R比が増加) ことを見出した。Rood ら(2000)は、ポプラの挿し木クローンを用いた水ストレス実験で、根の伸長と葉や幹の重量の減少に伴って、茎頂や葉に含まれる GA8 (GA 代謝の最終産物) 量が減少することを見出した。これらのことから、GA は地上部への光合成産物の転流を促進し、ABA が GA の働きを抑制することによって地下部への分配比が高まるものと考えられる。

4) P450 阻害剤

バクトロゾールやウニコナゾール-P はジベレリンの生合成阻害剤として知られ、植物矮化剤として実用化されている。その作用点は ent-カウレンが GA12 アルデヒドに至る酸化反応を触媒するシトクロム P450 の基質競合阻害である(Rademacher 2000)。筆者は、ユーカリ苗をこれらの薬剤で土壌処理すると著しい矮化に伴って S/R比が

減少すること(2001)および水ストレスに対する抵抗性が高めること(2003)を見出した。ところで、ウニコナゾール-P 等は生体内に存在する数多くの P450 を同時に阻害する可能性がある。水ストレスへの適応に深く係わる ABA 代謝をおこなう 8'位水酸化酵素は P450 の一種である(Krochko ら 1998, Saito ら 2004, Kushiro ら 2004)ことから、ウニコナゾール-P で処理したユーカリの ABA および ABA 配糖体の含量を測定したところ、その量比が変化していた(本間・浅田 2003)。In vitro 実験でもウニコナゾール-P は、この P450 を阻害することが示されている(北畑ら,2004)。これらのことから、ABA (Zhu 2002)と GA (Vettakkorumakankav ら 1999)の双方が水ストレス耐性に係わり、光合成産物の分配比の調節を行うことによって根の環境適応性にも役割を果たしているものと考えられる。

3. 貧栄養 (Nutrition) への適応

1) N (Nitrogen)

樹木は栄養獲得増強戦略として様々な根の形態を有する。それらの中には菌根(mycorrhizal roots)、クラスター根(cluster roots)、窒素固定ノジュール根(N_2 -fixing nodulated roots)が含まれる。特に窒素 (N) の獲得は、光合成能力を決定する因子として重要である。利用可能な N 形態には、硝酸イオン、アンモニウムイオン、有機態窒素があるが、貧 N 栄養下で生育する樹木にとっては有機態窒素の利用が特に重要となるため、有機態窒素を利用可能な N 形態に変換する菌根菌との共生を行っている(Turnbull ら 1996)。またプロテオイド根(proteoid)を有する *Banksia* では木部道管液

中のアミノ酸濃度が高いことが知られている(Pate and Jeschke 1993)。空中窒素固定には、マメ科根粒菌(*Rhizobium* 属)の他に、樹木では、カバノキ科・ヤマモモ科・ドクウツギ科・グミ科・モクマオウ科放線菌(*Frankia* 属)との共生による菌根、ソテツ類のコラロイド根(coralloid)が知られている(岡部 1997)。

また数多くの樹種で、N 供給量が減少したときに S/R 比が小さくなることが知られている(Dewald ら 1992, Stadenberg ら 1994, 浅田 2001, Maillard ら 2001, Weih 2001)。これは N 欠乏に対する適応を示しており、根における NO_3^- や NH_4^+ の取り込み量の増大を図っているものと考えられる。同様の適応はリン (P) 欠乏(Topa and Cheeseman 1992)やカリ (K) 欠乏(Peuke ら 2002)でも知られている。また N 過多では S/R 比が大きくなり根が粗くなる(Dijk ら 1990, Boxman ら 1991)。N 欠乏でワタを育てると気孔閉鎖を開始する水ポテンシャルの閾値が小さくなる(Radin and Ackerson, 1981)ことから、N 欠乏の植物体でも ABA の係わりが考えられている(Dodd ら 2003)。

2) P (Phosphorous)

低 pH 条件ではリン酸イオンは土壤中の Al、Fe の水和酸化物などと反応し、不溶化するため、低 P 状態となる。クラスター根は有機酸やフェノールを放出することにより、不溶化している P を可溶化する役割を果たしている。ルーピンを P 欠乏下で育成すると地上部の生育は抑制されるが地下部の生育はむしろ促進されて S/R 比が増加することが知られている。その際リンゴ酸とクエン酸の根端からの放出量が増加し、PEPCase 活性が増加した(Kihara ら 2003)。

また、ユーカリのクエン酸合成遺伝子過剰発現植物を作成したところ、酸性土壌(過剰な遊離アルミニウム)条件下では、コントロール植物では根の成長が抑制されるのに対し、根の成長が促進され S/R 比が増加した(鈴木・河津ら 2003, 私信)。

貧栄養への根の形態的・機能的適応には菌根を介するものとそうでないものとが混在し、未解明の点が多い。

4. ガス環境 (Gas) への適応

1) 地上部のガス環境

C3 植物であるダイズを低 O_2 環境で育成すると根量が著しく増加することが知られている。C4 植物であるモロコシではこの現象が起こらないことから、光呼吸の阻害によって根が増加すると考えられる(Quebedeaux and Hardy, 1973)。一方、C3 植物であるコムギを高 CO_2 ・乾燥環境で育成する場合(Gifford 1979)やホワイトオークを高 CO_2 ・貧栄養環境で育成すると根量が増加することが知られている(Norby ら 1986)。Tingey ら(1996)は、高 CO_2 環境でボンデローサ松の細根(2mm 以下)や新生根の表面積が増加することを報告している。しかし、水や養分が欠乏でない時には S/R 比は影響を受けないようである(Wullschlegel ら 2002)。

ガス環境への適応に何故根が係わっているのかは、水輸送を支配する植物の仕組みとの関係が指摘されているが(Wullschlegel ら 2002)、興味深い課題である。

2) 地下部のガス環境

気相率が低い土壌では、根や土壌微生物による酸素消費のために、土壌気相中の酸素濃度が深さの増加とともに徐々に減少す

main subject

大木の根の生育環境は

高 CO_2
低 O_2

ると同時に CO₂ 濃度が徐々に上昇し、大気中の 20 倍程度に達する例がある。有機物の多い熱帯多雨林では CO₂ 濃度がさらに高いと予想される。アンデス高地で発見されたミズニラ科の CAM 植物である *Stylites andicola* は、葉に気孔を持たず根から吸った CO₂ を葉に輸送して光合成を営むことが知られている (Keeley ら 1984)。最近筆者らは、高濃度 CO₂ 溶解水製造装置を開発 (湊・浅田 2003) し、高濃度 CO₂ 溶解水を養液水耕栽培下、ユーカリの根に間欠的に与えて育成したところ、コントロールと比較して乾物重量が地上部で 40%、地下部で 100% 増加することを見出した (未発表)。低酸素高 CO₂ 状態で根や木部を流れる水の流速が減少することがポプラで調べられており (Smit and Stachowiak 1988)、地下部のガス環境への適応にも水輸送との関係が考えられる。

一方、湛水などにより根圏における酸素分圧が 1~5 kPa にまで低下すると、根の呼吸鎖の電子伝達が阻害され根先端が枯死に至り、一方で代謝の適応が図られる (Drew 1997, 小島 2004)。また気相が少なく恒久的に酸素欠乏状態にある湿地には、ヤナギ、ハンノキ、ヌマスギ、マングローブ、ニッパヤシなどの樹木が適応している。これらの樹木では酸素欠乏環境に形態的に適応するために、連続した細胞間隙で形成される通気組織 (aerenchyma) を有しており (Kozlowski 1984)、酸素は通気組織を通して大気から根圏に拡散することができる。湿地の植物の根の柔組織に占める細胞間隙の割合は 20~60% に及ぶ (通常は 10% 未

満)。また、通気性の悪い土壤に生育する植物は、酸素を得るために地表付近を横に広がる根系を発達させたり、幹や枝から不定根を伸ばしたりする (Stevens ら 2002)。その他、ある種のマングローブが発達させる通気根 (pneumatophores) やヌマスギが土壤の表面から水を突き抜けて立たせる膝根 (knee root) の特殊化例がある。

5. 考察

様々な環境に適応するために、根量を調節する仕組みは何であろうか？ 以上見てきたように、樹木が水ストレス・養分欠乏を感じると根量が増えるが、気孔閉鎖への応答が早くなり、それには ABA 量の増加が係わっている。また樹木の光合成を促進し、光呼吸を抑制すると根量が増えるが、細胞内腔の CO₂ 分圧が高くなると気孔が閉鎖することが知られている。従って、両者に共通する現象は 気孔閉鎖を介した通水抵抗の増大 であると言える。では、通水抵抗の増大が何故根量増加に働くのであろうか？

6. おわりに

樹木が本来有する環境適応性を、環境を制御することを通じて引き出す合自然的な植林技術開発を目指している。根の形態や機能の環境適応性がどのようなメカニズムで決定されているのかを理解することによって、それらを制御することが可能になるものと考えている。根の制御は、水ストレスの厳しい地域での植林の生産性向上や環境植林技術につながるものとして重要な研究課題であろう。

高濃度 CO₂ 溶解水
↓
養液水耕栽培
↓
ユーカリの根

参考文献

- 浅田隆之. 2001. ユーカリ苗の育成方法が健苗度に与える影響. 中部森林研究 49: 51-54.
- 浅田隆之. 2003. 植林方法. 公開特許公報 特開 2003-325063.
- 本間 環・浅田隆之. 2003. ジベレリン生合成阻害剤処理後のユーカリ苗木における内生 ABA 含有量. 第 114 回日本林学会大会学術講演集 355p.
- 北畑信隆ら. 2004. アブシジン酸代謝阻害剤の探索. 日本農芸化学会大会講演要旨集 291p.
- 小島克己. 2004. 熱帯樹木の環境ストレス応答. 日本林学会誌 86(1): 61-68.
- 湊 明久・浅田隆之. 2003. 植物の育成方法および育成用の装置. 公開特許公報 特開 2003-111521.
- 岡部宏秋. 1997. 新・土の微生物(2) 第 3 章植物の根と共生する菌根菌 75-111p, 博友社.
- 鈴木雄二・河津 哲ら. (私信) 2003. Overexpression of a plant mitochondrial citrate synthase in *Eucalyptus* trees. American Society of Plant Biologists Annu. Meeting. Poster: Nutrient Biology Abs#422.
- Bacon M.A. and others. 1998. PH- regulated leaf cell expansion in droughted plants is abscisic acid dependent. *Plant Physiology* 118: 1507-1515.
- Boxman A.W. and others. 1991. Effects of ammonium and aluminium on the development and nutrition of *Pinus nigra* in hydroculture. *Environmental Pollution* 73(2): 119-136.
- Dewald L. 1992. Growth and phenology of seedlings of four contrasting slash pine families in ten nitrogen regimes. *Tree Physiology* 11: 255-269.
- Dijk H.F.G. and others. 1990. Impact of artificial, ammonium enriched rainwater on soils and young coniferous trees in a greenhouse. PartII-Effects on the trees. *Environmental Pollution* 63(1): 41-59.
- Dodd I.C. and others. 2003. Do increases in xylem sap pH and/or ABA concentration mediate stomatal closure following nitrate deprivation? *J. Exp. Botany* 54: 1281-1288.
- Drew M.C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48: 223-250.
- Eriksson M.E. and others. 2000. Increased gibberellin biosynthesis in transgenic trees promotes growth, biomass production and xylem fiber length. *Nature Biotechnology* 18: 784-788.
- Gifford R.M. 1979. Growth and yield of CO₂-enriched wheat under water-limited conditions. *Aust. J. Plant Physiol.* 6: 367-378.
- Keeley J.E. and others. 1984. *Stylites*, a vascular land plant without stomata absorbs CO₂ via its roots. *Nature* 310: 694-695.
- Kihara T. and others. 2003. Alteration of Citrate Metabolism in cluster roots of white lupin. *Plant Cell Physiol.* 44(9): 901-908.
- Kozłowski T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. In *Flooding and plant growth*. Kozłowski (ed.), Academic Press, Orlando, 129-163p.
- Krochko J.E. and others. 1998. Abscisic acid 8'-hydroxylase is a cytochrome P450 monooxygenase.

- Plant Physiology 118: 849-860.
- Kushiro T. and others. 2004. The Arabidopsis cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8'-hydroxylases: key enzymes in ABA catabolism. *The EMBO J.* 23: 1647-1656.
- Lovegrove A. and Hooley R. 2000. Gibberellin and abscisic acid signalling in aleurone. *Trends in Plant Sci.* 5(3): 102-110.
- Maillard P. and others. 2001. Interactive effects of elevated CO₂ concentration and nitrogen supply on partitioning of newly fixed ¹³C and ¹⁵N between shoot and roots of pedunculate oak seedlings (*Quercus robur*). *Tree Physiology* 21: 163-172.
- Norby R.J. and others. 1986. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient-poor soil. *Plant Physiology* 82: 83-89.
- Pate J.S. and Jeschke W.D. 1993. Mineral uptake and transport in xylem and phloem of the proteaceous tree *Banksia prionotes*. In *Plant Nutrition: From genetic engineering to field practice*. Barrow N.J. (ed.) Kluwer Academic Publishers, 313-316p.
- Peuke A.D. and others. 2002. Flows of elements, ions and abscisic acid in *Ricinus communis* and site of nitrate reduction under potassium limitation. *J. Exp. Botany* 53: 241-250.
- Qin X. and Zeevaart J.A. 1999. The 9-cis-epoxycarotenoid cleavage reaction is the key regulatory step of abscisic acid biosynthesis in water-stressed bean. *Proc Natl Acad Sci USA* 96(26): 15354-15361.
- Quebedeaux B. and Hardy R.W.F. 1973. Oxygen as a new factor controlling reproductive growth. *Nature* 243: 477-479.
- Rademacher W. 2000. Growth retardants: Effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51: 501-531.
- Radin J.W. and Ackerson R.C. 1981. Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. *Plant Physiology* 67: 115-119.
- Robertson M. and others. 1998. Identification of a negative regulator of gibberellin action, HvSPY, in barley. *The Plant Cell* 10: 995-1007.
- Rood S.B. and others. 2000. Influence of water table decline on growth allocation and endogenous gibberellins in black cottonwood. *Tree Physiology* 20: 831-836.
- Saito S. and others. 2004. Arabidopsis CYP707As encode (+)-abscisic acid 8'-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid. *Plant Physiology* 134: 1439-1449.
- Sharp R.E. and LeNoble M.E. 2002. ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. *J. Exp. Botany* 53: 33-37.
- Smit B. and Stachowiak M. 1988. Effects of hypoxia and elevated carbon dioxide concentration on water flux through *Populus* root. *Tree Physiology* 4: 153-165.
- Stadenberg I. and others. 1994. Diurnal variation in leaf extension of *Salix viminalis* at two nitrogen supply rates. *Tree Physiology* 14: 1131-1138.

- Stevens K.J. and others. 2002. The aerenchymatous phellem of *Lythrum salicalia* (L.): a pathway for gas transport and its role in flood tolerance. *Annals of Botany* 89: 621-625.
- Tingey D.T. and others. 1996. Effects of elevated CO₂ and nitrogen on the synchrony of shoot and root in ponderosa pine. *Tree Physiology* 16: 905-914.
- Topa M.A. and Cheeseman J.M. 1992. Carbon and phosphorus partitioning in *Pinus serotina* seedlings growing under hypoxic and low-phosphorus conditions. *Tree Physiology* 10: 195-207.
- Tschaplinski T.J. and others. 1998. Drought resistance of two hybrid *Populus* clones grown in a large-scale plantation. *Tree Physiology* 18: 653-658.
- Turnbull M.H. and others. 1996. Root adaptation and nitrogen source acquisition in natural ecosystems. *Tree Physiology* 16: 941-948.
- Vettakkorumakankav N.N. and others. 1999. A crucial role for gibberellins in stress protection of plants. *Plant Cell Physiol.* 40(5): 542-548.
- Weih M. 2001. Evidence for increased sensitivity to nutrient and water stress in a fast-growing hybrid willow compared with a natural willow clone. *Tree Physiology* 21: 1141-1148.
- Wullschlegel S.D. and others. 2002. Plant water relations at elevated CO₂ -implications for water-limited environments. *Plant, Cell and Environment* 25: 319-331.
- Zhu J.K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. 2002. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 247-273.

謝辞

本研究の機会を与えて頂いている王子製紙（株）研究開発本部および（財）地球環境産業技術研究機構に感謝申し上げます。

また、本研究に係わる以下の研究者の方々に感謝申し上げます。

水ストレスへの適応：本間 環（東京農大）、平井伸博（京大）、園田哲也（王子製紙）

貧栄養への適応：森田明雄・小川 剛（静岡大）、鈴木雄二（東北大）、小山博之（岐阜大）、河津 哲・木原智仁・古城 敦（王子製紙）

ガス環境への適応：福島和彦（名大）、柴田 勝（長岡高専）、湊 明久（株）アクアテック、津山孝人（九大）