

高等植物細胞壁の応力緩和測定の開発

帝塚山短期大学 山本良一

植物細胞の伸長成長は吸水成長とも呼ばれ、細胞の液胞がその浸透圧によって細胞の外から水を吸い込み細胞の体積が増加する過程である。吸水による細胞体積の増加だけが伸長成長に関与しているのであれば細胞はいつまでも水を吸い込み続け成長は止まることはない。実際におこる高等植物の成長はこれとは異なり吸水はいつまでも続くわけではないし、成長速度も制限される。細胞が体積を増加させるためには細胞の周囲にある細胞壁が大きくなる必要がある。おおきくなるためには細胞壁は引き伸ばされるかあるいは新たな細胞壁がつくられなければならない。植物細胞の生長にとって細胞壁の役割は大きい。

細胞壁は原形質体の外側を取り囲んでいるので細胞が吸水すると押し広げられることになる。細胞壁はセルロースなどの多糖が主成分で、押し広げようとするとそれに抵抗して力が生じ細胞の体積増加を抑えるように働く。この力が大きければ吸水による成長は小さくなるであろうし、その力が小さければ成長は抑えきれないで大きくなる。すなわち伸長成長の速度は液胞の浸透圧による吸水と細胞壁の抑える力の強さのバランスによって決まると考えられている。このように伸長成長の速度が決まっているのであれば伸長成長が促進されるためには浸透圧が高まるかまたは細胞壁の抑える力が小さくなる必要がある。

伸長成長はホルモンによって制御されている。あるホルモンは液胞の浸透圧を調節することによって、また別のホルモンは細胞壁の性質をかえるように働いて、あるいはその両方に影響をすることによって伸長成長を制御する。細胞壁の性質に対するホルモンの働きを調べることによってホルモンがどのような機構を通して働いているのかを知ることができるし、場合によってはある生理的な現象が主としてどのホルモンによって制御されているのかを知ることがえられる。植物ホルモンであるオーキシンが細胞の伸長成長を促進するとき、浸透圧を高めるよりは細胞壁の抑える力を小さくするように働く。そのときの伸長成長の原因となっている細胞壁の変化は「ゆるみ」(loosening)と呼ばれている。その他のホルモン例えばジベレリンは「ゆるみ」を引き起こすという報告と細胞壁の力学的性質には影響を持たないという報告がある。現在、浸透圧を高めるか低下を抑制することによって成長を促進するものと考えられているようである。

「ゆるみ」は細胞壁の力学的性質の変化として測定される。力学的性質は応力と変位の関係である。バネやゴムの場合、ある応力のときに試料の変位はこれこれであるとか、ある変位のときに応力がこれこれであるという応力と変位の関係が時間とは関係なくある。このような力学的性質を弾性的という。一般的な物質では変位や応力は、応力や変位をかけてからの時間に依りて変化するので弾性的な性質に加えて粘性的な性質を示し、この性質を粘弾性と呼ぶ。細

胞壁の力学的性質は粘弾性的である。

力学的性質を測定するためには試料に応力を与えて変位を測定するか、変位を与えて応力を測定する。応力を与えるのか変位を与えるのか、またはそれらの与え方によって異なった測定方法が考案されている。いずれもできるだけ「ゆるみ」と相関の高い力学的パラメーターを得るために工夫されている。引っ張り試験機を用いた荷重伸び測定や電磁石を用いた共鳴法は応力と変位の両方が変化する測定である。問題にしている応力と変位がどちらも変化するので、得られた結果の物理的な意味を解析することが複雑となる可能性がある。応力あるいは変位のどちらかが変化しない測定法が解析を容易にするためには適しているといえる。

クリーブ法、引っ張り法、屈曲法などは細胞壁の試料に一定の荷重をかけてそれ以後の変位の変化を測定するものである。測定機は自作されたものが多い。応力は一定にした測定法である。この方法は試料に荷重を加えるときに若干の衝撃が試料に加わるので、測定時に注意が必要となる。実際の測定ではうまく荷重をかけても荷重の落下による影響で伸びがオーバーシュートして振動が観察されることがある。伸びは差動トランスを用いて測定するのが一般的である。これに対して植物細胞壁の応力緩和を測定する方法では引っ張り試験機を利用する。そのために、衝撃や人為的な測定誤差のはいる余地が少ない。応力緩和現象を利用しての細胞壁の力学的性質の測定は測定条件が正確に記述できる方法としてYamamotoら（1970）によって開発された。原理的には瞬間的に変位を試料に与えその後の応力の減少を測定する。しかし、瞬間的な引っ張りは不可能であるので一定の速さで試料を引っ張る。この目的のために引っ張り試験機を用いた。

<細胞壁の応力緩和現象>

物理的な取扱をするためには数理的な解析が必要である。それには第一にはモデル化の段階が必要である。モデルはその現象を正確に表すことができ、その現象を説明するのに妥当であるものを選ばなければならない。複雑なモデルはよく現象にあてはまるのは当然である。できる限り簡単なモデルが現象の解析に有効である。次にそのモデルと現象が整合するかどうかを検証することである。さらによいモデルを検索する必要もでてくる。

たとえばオートムギ幼葉鞘を用いた具体的な測定例は次の通りである。暗所で育てたオートムギから幼葉鞘の切片を切り出し沸騰メタノールで5分間固定し、新しいメタノールに保存する。測定に先だって切片は水で洗いメタノールを取り除く。引っ張り試験機のロードセルにつながっている上のクランプに幼葉鞘切片の一端をはさみ、試料切片の下端を下のクランプに止める。十分にクランプがしまるのを待ってdownのボタンを押す。切片は引っ張られるにつれて荷重は増加する。荷重が10gに達したところとか10%の変位が与えられたときに引っ張り試験機のstopボタンをおす。その後の荷重の減少を記

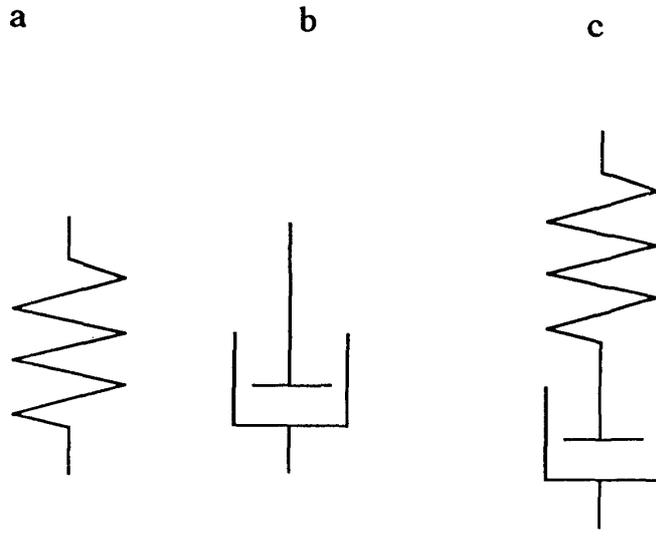


图 1

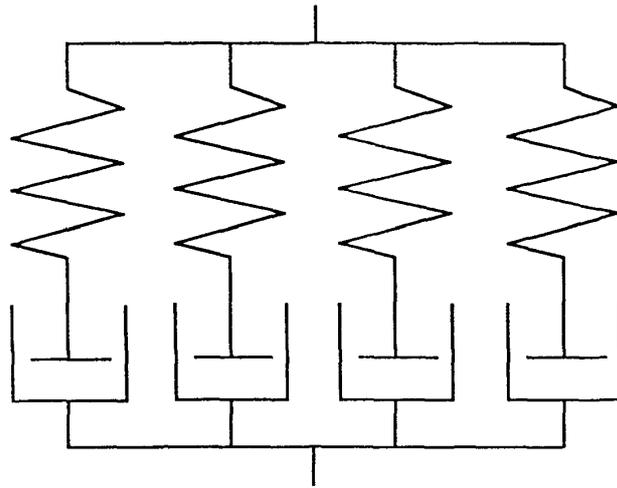


图 2

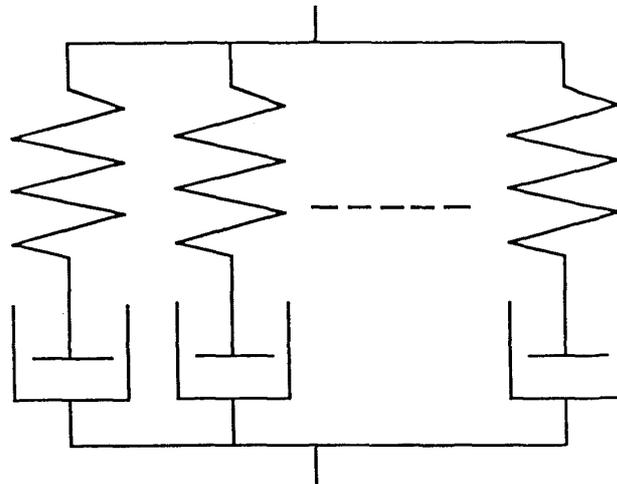


图 3

録する。細胞壁試料にあたえられた変位をそのまま維持しておくで試料に生じた応力は急速に減少する。

この応力が減少する性質は弾性の要素 (図 1 a) と粘性の要素 (図 1 b) を直列につないだマクスウェル (Maxwell) の要素 (図 1 c) を用いて解析される。普通の試料の応力緩和は一つのマクスウェルの要素では表すことができない。そこでいくつかのマクスウェルの要素を並列につないだマクスウェルのモデルが応力緩和のシミュレーションのために用いられる (図 2)。しかし、それでも実際の試料の応力緩和をシミュレートすることができないことが多い。そこでマクスウェルの要素を並列に無限個連続的に連結した一般マクスウェルのモデルが使用される (図 3)。一般マクスウェルモデルにおけるマクスウェル要素の密度の分布 (スペクトル) が応力緩和の特徴を表す。応力緩和現象と要素のスペクトルの間の関係は数学的にはラプラス変換である。

そこで具体的なモデル化を試みた。まず、応力緩和曲線を数式で表す必要がある。オートムギ幼葉鞘細胞壁の応力緩和曲線は見かけのうえで指数関数的な減少曲線であったのではじめは次のような式で表せるのではないかと考えた、

$$S = a \cdot \exp(-b \cdot t) \quad (I)$$

ここに S は応力、 t は時間、 a と b は定数である。しかし、この式ではどのような a と b を選んでも応力緩和曲線にフィットさせることができなかった。式 (I) で表すことができないということは一つの Maxwell の要素からなるモデルでは植物細胞壁の応力緩和が表せないことを示している。モデルが適切でないことが分かった。うまくフィットさせるためには次の式のように最低 4 つの項が必要である。

$$S = \sum_{i=1}^4 \epsilon \cdot G_i \cdot \exp(-t / \tau_i) \quad (II)$$

このことから細胞壁の応力緩和の性質は少なくとも 4 つの Maxwell 要素からなるモデル (図 2) によって表わせることを示している。 G_i は i 番目の Maxwell 要素の弾性の値、 τ_i は i 番目の要素の緩和時間である。実際の測定からそれぞれの係数を算出した。また、植物ホルモンで処理した植物材料からの細胞壁についても検討を行った。その結果、 $\tau_1 < \tau_2 < \tau_3 < \tau_4$ であるとする、植物ホルモンであるオーキシンは τ_1 の値を減少させることが分かった。

式 (II) は 8 つの係数を含んでいる。かなり複雑なモデルといってよい。そこでより少ない係数を含む式の検索を行った。まず、応力緩和曲線を数値的に微分したところ減少関数が得られた。見かけは直角双曲線であったので、値の逆数を取りプロットしたところ原点をわずかに外れた直線が得られた。そこで

縦軸を y 、横軸を t 、直線と t 軸の交点を $-T_0$ 、直線の傾きを c とするとこの直線は

$$y = c \cdot (t + T_0) \quad (\text{III})$$

とかける。式 (III) の右辺の逆数をとって積分すると

$$S = a - b \cdot \log (t + T_0) \quad (\text{IV})$$

がえられた。 a と b は定数である。ここで a と b という係数を使ったが、式 (I) の a と b とは関係がない。

図2に示されたような有限個の要素からなるモデルのほかに、要素が連続的に結合した連続モデルあるいは一般Maxwellモデル (図3) によって細胞壁の応力緩和の性質をあらわすことができる。このモデルを使用する際、モデルの性質は式 (IV) の係数によって性格づけすることができる。図3のモデルの応力緩和は次のように表される。

$$S = \int_0^{\infty} G(\tau) \cdot \epsilon \cdot \exp(-t/\tau) \cdot d\tau \quad (\text{V})$$

τ は応力緩和時間で、 $G(\tau)$ は弾性の τ に関する密度関数すなわちスペクトルで、 ϵ は変位である。一般Maxwellのモデルの性質は $G(\tau)$ スペクトルによって性格づけすることができる。式 (IV) は応力緩和の経験式、式 (V) はモデルを表す式である。この二つの式から $G(\tau)$ が次のようにして得られる。

$$a - b \cdot \log (t + T_0) = \int_0^{\infty} G(\tau) \cdot \epsilon \cdot \exp(-t/\tau) \cdot d\tau \quad (\text{VI})$$

式 (VI) を解いて $G(\tau)$ をもとめると

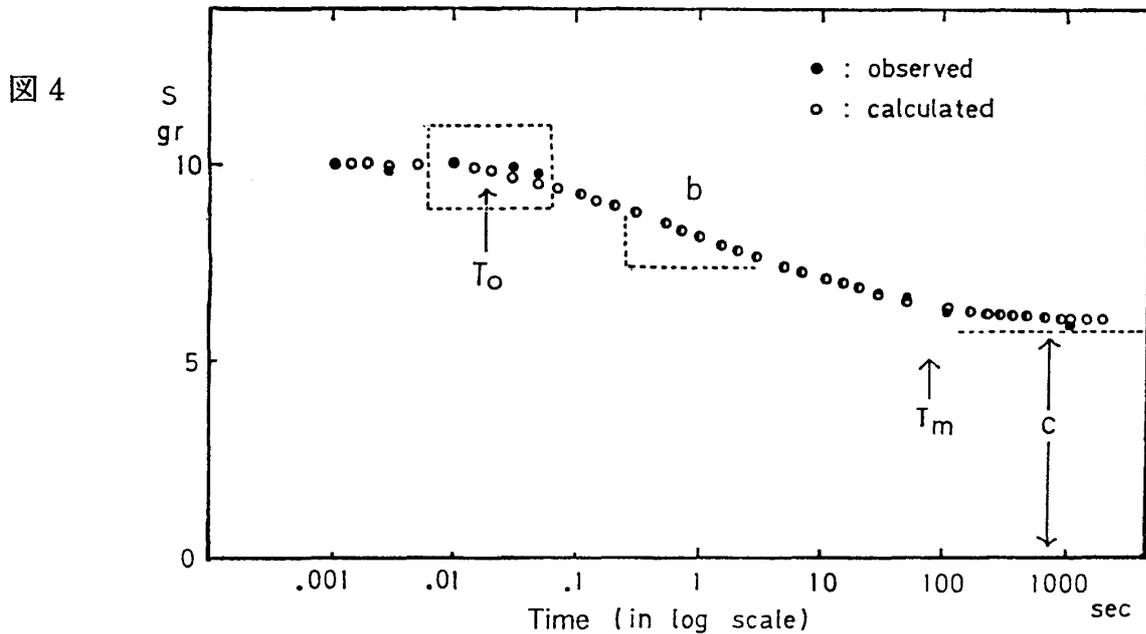
$$G(\tau) = b / \epsilon / \tau \cdot \{ \exp(-T_0/\tau) - \exp(-T_m/\tau) \} \quad (\text{VII})$$

がえられた。式 (VII) から逆に応力緩和の式を得ると

$$S = b \cdot \log \{ (t + T_m) / (t + T_0) \} \quad (\text{VIII})$$

となった。

実際に測定した細胞壁の応力緩和曲線を時間の対数にたいしてプロットしたところ、十分に時間がたっても残留する応力があつた。この残留応力を c とす



ると、植物の細胞壁の応力緩和は次に式で表すことができる。

$$S = b \cdot \log \left\{ \frac{(t+T_m)}{(t+T_0)} \right\} + c \quad (IX)$$

細胞壁の応力緩和の性質は図3のモデルによって表される。モデルの性質すなわち細胞壁の応力緩和の性質は式 (IX) の係数 b 、 T_0 、 T_m 、 c によってあらわされる。係数の数は4つで、モデルの複雑さが緩和された。

< 応力緩和測定 >

幼植物の茎などの細胞壁の応力緩和曲線を時間を対数にとったものに対してプロットするとすると図4のようになる。生じた応力は引っ張りを止めた直後からは起こらないように見える。この応力の緩和し始める時間を最小緩和時間 (T_0) と名付けた。この時間の後、応力はほぼ直線的に減少してある時間たつとそれ以上は緩和しなくなる。この時間を最大緩和時間 (T_m) と名付けた。 T_0 と T_m の間の直線の傾きは応力緩和の速度 (b) と名付けた。 T_m 以降には残留応力 (c) が残る。この応力の減少曲線すなわち応力緩和曲線を分析することによって細胞壁の力学的性質を測定することができる。曲線は4つのパラメーターによって表される。

図4からわかるように高等植物の応力緩和はミリ秒のオーダーから1000秒のオーダーまで幅が広い現象である。測定をチャート紙を使って行ったのでは対応しきれない。そこでコンピューターを利用することになった。引っ張り試験機の測定の値をAD (アナログデジタル) 変換器をとおしてミニコンピュ

ーターに取り込ませた。当時のコンピューターのメモリーは4 Kであった。ミニコンピューターをさわったのは初めての経験で、引っ張り測定用のプログラムと式 (I I) の係数とくに τ_1 を計算するプログラムをつくった。もちろんOS (オペレーティングシステム) などはないのでプログラムにバグがあると一瞬にしてプログラムが蒸発することを何回か経験した。短いプログラムでも初めて動くようになるには何カ月かかかったように思う。式 (I X) の係数、 b 、 T_0 、 T_m 、 c は測定値から非線形の最小自乗法によって計算される。

<応力緩和パラメターの生理学的・化学的意味>

細胞壁の力学的性質が応力緩和として測定でき、係数 b 、 T_0 、 T_m 、 c によって表すことができることになった。「ゆるみ」は伸長成長の原因となる細胞壁の変化であると定義されるものであり、「ゆるみ」とどの係数が最も関係の深いものであるのかが植物細胞の成長を理解する上で重要である。また、これらの係数は細胞壁のどの構成成分の性質を表しているのかは成長を理解する上で生理学的にも化学的に重要である。

まずどの係数が細胞壁のどの成分のどのような性質を表しているのかについて検討を行った。応力緩和の性質は $G(\tau)$ スペクトルによって表される。測定の時間が多桁に及ぶので、応力緩和曲線や $G(\tau)$ は時間や緩和時間の対数に対してプロットする。緩和時間の対数に対して $G(\tau)$ を直接プロットすると τ が大きいところでは τ 軸にくらべて $\log(\tau)$ 軸はつまっていて $G(\tau)$ のそのときの τ での値は表せるが量が表現できない。大きい緩和時間のところでは $G(\tau)$ の値は小さくスペクトルが存在しないかのようにみえる。そこで緩和時間の対数に対してプロットするときには $H(\tau)$ スペクトルを用いる。 $H(\tau)$ は $G(\tau) \cdot \tau$ に等しい。応力緩和の性質はこの $H(\tau)$ の形によって解析されている。このスペクトルは b 、 T_0 、 T_m の3つの係数によって特徴づけられる。すなわち細胞壁の力学的性質はこの3つの係数で表すことができる。

いろいろな成長条件すなわち異なった齢やいろいろなホルモンの処理をおこなった植物から細胞壁を調製し、その応力緩和係数の測定と細胞壁の構成成分の分析を行った。その結果、 T_0 の値と細胞壁の構成多糖のうちヘミセルロースの量と相関が大きいことがわかった。オートムギなどの幼葉鞘やエンドウなどの胚軸の切片をオーキシシンで処理すると、それらの細胞壁の T_0 の値が減少するがわかった。このことから細胞の伸長成長にとって細胞壁のヘミセルロース成分の変化が大きな役割を果たしていることが推論される。

Eyringの反応速度論を粘性に適用した理論によれば、流動・変形は流動する単位が力によってエネルギー障壁を越えることによっておこる。この理論を応力緩和に適用すると、式 (I V) や (I X) の b は流動する単位の濃度を表すものに相当する。すなわち b は応力緩和を担っている物質の濃度と考えられる。この b の値はヘミセルロースの量と相関が高い。このことから、応力緩和を担

っている主たる細胞壁成分はヘミセルロースであるということが出来る。

人工的に合成した高分子の応力緩和測定から、スペクトル $H(\tau)$ は緩和時間軸に対してその高分子の分子量の 3.3 乗に比例してシフトすることが知られている。すなわち $H(\tau)$ の左右への移動は分子量の変化を表していることになる。細胞壁の $H(\tau)$ が仮に高緩和時間の方向へ移動したら、それは細胞壁の構成成分の高分子化をあらわしており、低緩和時間の方向への移動は低分子化をあらわしていることになる。T₀ および T_m は $H(\tau)$ の下限と上限を示している。このことから、T₀ や T_m の変化は細胞壁成分の分子量の変化を示すものと考えられる。

オーキシシン処理によって細胞壁がゆるむときには T₀ の値が減少することから細胞壁の構成成分の分子量が低下することが推定される。事実、オーキシシン処理をおこなった植物材料の細胞壁からヘミセルロースなどを抽出して分子量分布をゲルクロマトグラフィーによって分析したところ、流出するパターンから細胞壁の構成多糖はオーキシシン処理によって低分子化することがわかった。とくに細胞壁からキシログルカンが抽出され分子量分布が測定されているが、オーキシシン処理によって分子量分布が低分子側にシフトすることが観察されている。このことから細胞壁のゆるみは細胞壁構成多糖のうちヘミセルロースとくにキシログルカンの分解によるものである可能性が大きい。細胞壁のゆるみは細胞壁の構成多糖類の分解・低分子化・結合の転移等の酵素反応によって引き起こされている可能性が高い。

<伸長成長と細胞壁の力学的性質>

細胞の伸長成長は一定荷重のもとでの細胞壁の伸びであると考えられている。この一定の荷重は膨圧によって供給されるものと理解されている。もし細胞壁がない原形質体を考えてみればそれは単なる水滴のようなもので内部に大きい圧力が発生するとは考えられない。原形質体が吸水しても膨圧はほとんど発生しないことがわかる。このことから膨圧は細胞壁の吸水に対する抵抗として生ずるものであることは明白である。膨圧が細胞伸長の原動力であるという考えは自らがつくりだした膨圧に反応して細胞壁が伸びるということを導き理解しにくい。膨圧と浸透圧がつりあっていて吸水が起こっていないときには細胞壁は伸びない。このとき細胞壁に生じている応力は時間とともに低下する。すなわち応力緩和が起こる。細胞壁の張力が低下するので細胞内に生じていた膨圧は低下する。細胞内の圧力すなわち膨圧は細胞内から水を押し出そうとするはずである。この膨圧が低下するのであるからその分吸水力が高まって成長が促進されることになる。この吸水の結果低下した膨圧が回復し浸透圧とつりあったところで吸水が止まる。この過程が繰り返され伸長成長が続くとすれば無理なく伸長成長を理解することができる。すなわち細胞壁の応力緩和が伸長成長の主要な制御要因であると考えられる。

植物細胞が伸長成長するとき、水が能動的に吸収されればそれによっても細胞内にはそれに対応する圧力が発生するであろう。能動的な水吸収はエネルギー

を使っての吸収であるから代謝すなわち細胞のエネルギー生産依存である。もし、細胞を冷却したり窒素気中においてエネルギー生産を抑制するとエネルギーに依存した水吸収による圧力が減少して細胞が縮むであろう。事実、エンドウの莖切片を冷却すると切片の長さが縮むことが観察された。このことは水吸収に関する力は浸透ポテンシャルによるものすなわち受動的なものと能動的水吸収による力の和であることを示している。植物細胞の細胞膜に水のポンプや水チャンネルがあって、それが関与していることが想像される。

切り出された莖切片のオーキシンによる成長促進作用において、オーキシンの作用は浸透ポテンシャルを高めることによるものではないことが指摘されてきている。オーキシンが成長促進するとき能動的な水吸収を促進するのであれば対照の受動的な水吸収による成長分と能動的水吸収による成長分の比がオーキシン処理によって大きくならなければならないであろう。しかしながら、エンドウ莖切片をオーキシン処理した場合にはこの比はほとんど変わらないことがわかった。すなわち能動的水吸収はオーキシン処理によって受動的な水吸収と同じ変化しかなかったことを意味している。受動的な水吸収は上に述べたようにオーキシンによって変わらないから、能動的水吸収はオーキシンによって影響されないことがわかる。結果として、オーキシンによっては吸水の力は影響されないと考えられる。ほかの植物ホルモンたとえばジベレリンによって成長が促進された場合には受動的なものと能動的なものととの比は変わるのだろうか。切片でジベレリンが成長促進する系において確かめる必要がある。

成長を引き起こす細胞壁の力学的性質の変化は「ゆるみ」と呼ばれていることは上に述べた。その「ゆるみ」の原因についていくつかの仮説が提唱されている。その一つに酸成長がある。オーキシンが細胞膜に働きかけるかあるいはなんらかの機構で細胞壁への水素イオンの放出を促進し、それが細胞壁の「ゆるみ」を引き起こすというものである。実際、植物の器官切片にオーキシンを与えると外液のpHが低下することが観察されている。直接的に細胞壁内のpHを測定するために微小な水素イオン電極を作成し、アズキ上胚軸切片の表皮細胞壁に挿入しpHの測定を試みた。pHは6~6.5であった。そこで、オーキシンを切片に与えたところpHはラグなしに低下し始めた。このことから、オーキシンが細胞壁のpHを低下させるのは直接的な働きである可能性が高い。しかし、アズキ上胚軸切片を水に浮かべオーキシンで処理するときガラクトースやブドウ糖を共存させておくと外液のpHが低下しなくなることが観察される。pHが低下しなくなるにもかかわらず、成長の促進には影響がないかまたは反対に成長が促進される。これは、与えられた糖が水素イオンと共役的に取り込まれるためにpH低下が阻害されるのではないかと考えられる。オーキシンによるpHの低下すなわち水素イオンの放出はその水素イオンとの共役的な吸収によって溶質の取り込みを促進するためである可能性がある。溶質を吸収して浸透圧の低下を抑制して吸水力を保持するため水素イオンの放出される機構が関与しているのではないだろうか。外液のpH低下を引き起こす細胞壁のpH低下と成長促進との関係は再検討を必要とする。

<植物細胞の伸長成長のシミュレーション>

力がわかり、それによって引き伸ばされる対象の性質が明らかとなれば伸びがわかるはずである。力すなわち細胞の内外の浸透圧差と細胞壁の力学的性質がわかれば成長が記述されるはずである。引き伸ばされる対象は細胞壁である。細胞壁は粘弾性的性質をもっている。粘弾性モデルによって細胞壁の力学的性質がシミュレートできる。このことを表すために二つの関係式が提出されている。これらはLockhartの式と呼ばれることがある。一つは、成長の速度は細胞壁の伸展性と有効膨圧の積で表されるというものである。有効膨圧とは膨圧から細胞壁の降伏圧を減じたものである。他の一つは成長の速度は浸透圧から膨圧を減じた値と水の移動度の積で表されるというものである。

細胞壁の力学的性質は正確には表わせなかったので、Lockhart (1965)は細胞壁の力学的な性質は線形であると仮定し、伸長速度は力に比例するとして成長を表わす関係式を誘導した。力と伸長速度が比例するのは粘性の性質であり、彼の仮定は細胞壁の力学的性質が単純に粘性的であるということである。詳しくは、その力は膨圧から細胞壁の降伏圧を減じたものとしている。実際に存在する物体を観測すると、力と成長速度との関係はたんなる比例関係ではなく降伏値があるように見える。これは小さな力では伸びすなわち成長を引き起こせないということを意味している。小さい力であってもバネなどであれば伸びないはずはない。原因は力にあるのではなくて、力を及ぼす対象に原因があるのである。このような性質をもった粘性をビンガム粘性とよぶ。それに対して純粋な粘性をニュートン粘性という。多くの物質の変形にはこのようなバイアスが観察される場合が多い。Lockhartの関係式はまさしく細胞の成長はビンガム粘性によるとしたものである。現在、細胞壁の力学的性質はいろいろな方法で測定されており、細胞壁の力学的性質は粘性のみでは表わすことが出来ないことが明らかにされている。その性質は少なくとも粘性と弾性の性質をかねもっている粘弾性的な性質である。細胞壁は塑性的性質についても考察されている。提出されている成長を表わす関係式は見直しが必要であることがわかる。

<伸長成長を表す新たな式>

細胞壁の力学的性質を物理学的に正確に記述できる方法として、われわれは応力緩和法を開発した。応力緩和曲線から細胞壁の力学的性質が厳密に表される。事実、応力緩和測定によってえられた係数から、細胞壁の力学的性質を表すために利用されている荷重伸び曲線やクリープ曲線が計算によって再現できる。クリープ曲線は一定荷重のもとでの試料の伸びであるから、応力緩和パラメーターから細胞壁の伸びが表わされる。細胞壁の伸びすなわち成長を応力緩和で表わすことが出来ることを表わしている。

いくら細胞壁がゆるんでいる状態でも、細胞膜、細胞壁などの水の透過に抵抗が大きければ成長速度は小さい。細胞壁の力学的性質に加えて、植物細胞の

吸水成長は水の透過性によって制御されている可能性が大きい。水の透過性については細胞膜のトリチウム水の透過について調べられている。これらの研究から、水の透過性は大きく水の透過を抑制する要因として細胞膜の役割は大きくないとされている。しかし、細胞壁の水透過関与の検討は少ない。

そこで、水の透過に関して細胞壁や細胞膜の関与を検討をした。切り出したオクラの幼植物の下胚軸切片をソルビトール溶液に浮かべて、切片の縮みを測定した。オクラ細胞の水は外液の浸透圧によって細胞から外溶液へ細胞膜、細胞壁、クチクラを通過して流出する。通常の成長の際には水が細胞に取り込まれるので水の流れの方向はこの逆である。

水は細胞膜、細胞壁などの間の狭い空間を移動することとなるので粘性流体としての振舞いが問題となる。粘性流体が細胞壁のような網目構造内を流れるときにはDarcyの経験則が成立することが報告されている。しかし、係数の意味が明確でないので、ここでは円筒管を粘性流体が流れる時Hagen-Poiseuilleの法則をもちい解析を行った。この法則は水の流れは円筒の半径の4乗と円筒の入口と出口の圧力差に比例し、水の粘性と円筒の長さに反比例するものである。この中で圧力差と水の粘性は実験的に変えることが可能であり、これを試み、細胞から外の溶液への水の移動がこの法則に矛盾するかどうかを検証した。まず、外液のソルビトールの濃度を変えて圧力差を変える実験をしたところ、水の流れすなわち切片の縮みの速度は圧力差に比例した。また、水の粘性は温度に著しく依存して変化するので、温度を変えることによって水の粘性を変化させ実験を行なったところ、水の粘性と切片の縮み速度は反比例した。これらの結果はHagen-Poiseuilleの法則およびDarcyの法則と矛盾しない。

上に述べたように細胞壁のクリープ曲線すなわち一定荷重下での試料の伸びは応力緩和パラメーターをもちいて表わされる。いいかえれば成長は応力緩和で表わすことが出来る。クリープとは一定荷重下での試料の伸びであるが、そのときの荷重は細胞内と細胞外の浸透圧差によって供給される。しかし、上に述べたように水吸収の際に抵抗があれば、その細胞壁にかかるはずの荷重は水の移動の速度による分だけ減ぜられる。いいかえれば、浸透圧差によって供給される力は細胞壁を引き伸ばすためと水が移動するときの抵抗とに分散・分割される。このことから成長速度を表わす式を新たに誘導した。それは、

$$\frac{1}{v} = \frac{1}{v_w} + \frac{1}{v_p} \quad (\text{I})$$

である。ここに、 v は成長速度、 v_w は細胞壁の力学的性質によって決まる成長速度、 v_p は水の透過によって決まる成長速度である。実際、力が細胞壁を引き伸ばすためと水が移動するときの抵抗とに分割されることを用いて細胞壁の力

学的な挙動を応力緩和パラメーターから数値計算したところオクラ下胚軸切片のソルビトールによる縮みとよく一致することがわかった。成長速度は細胞壁で決まる速度も透過性で決まる速度も超えることができず、それぞれが成長速度の制限要因である。一般的に、ほかの要因（1、2・・・）が関与しているときにはこの法則は次式のようになるものと考えられ発展性をもつ。

$$1/v = 1/v_w + 1/v_p + 1/v_1 + 1/v_2 + \dots \quad (II)$$

この形式の法則は生態学での密度効果など、生理学では器官切片の成長など、経済学の各局面など、いろいろな現象に広くみられる。また、おそらく最少量の法則もこの形式で表わされるのではないだろうかと推定される。

<植物と人間>

いま、世界の穀物などの生産量は増加しているという。しかし、人口の増加がそれを追い越す日は近い。耕作面積の増加は期待できないし、耕作地でのエロージョンが深刻な問題となっている。熱帯雨林の伐採も進行している。化学肥料の多量の使用は問題がなくはない。また、穀物生産のためにも多量の化石燃料が消費されている。将来の地球にとって人口の増加の抑制と食糧増産は必要条件である。それぞれの分野でそれぞれの役割が果たされ、問題が一つずつ解決されていくだろうと期待する。植物を取り扱う者としては単なる基礎研究的な興味だけではなくこのような問題の一部を担っているのだという考えはおこがましいものであろうか。

植物は地球上の生命を養っているエネルギーの源泉である。植物細胞の伸長成長の機構を理解することは、植物の成長を人為的に制御するなどのための基礎であり、環境の悪化を抑制し食糧の増加のためにも必要な基礎である。植物を理解し、植物と上手に友達になることが地球を長持ちさせる道である。

以上