

落葉広葉樹の水分通導に関する組織学的研究

学位論文内容の要旨

広葉樹の樹幹における水分通導はおもに道管で行われる。温帯に生育する落葉散孔材樹木（以下散孔材樹木と略記する）では辺材の外層部から内層部にかけての広い範囲の道管が水分通導を行うと考えられているが、温帯に生育する落葉環孔材樹木（以下環孔材樹木と略記する）では最外年輪の年輪のはじめに並ぶ大径の道管でおもに水分通導が行われると考えられている。樹木の水分通導のしくみとしては凝集力説が広く受け入れられている。凝集力説では樹木の水分通導の経路内の水分が根から葉まで凝集力により連続した水柱になっており、蒸散による葉の水ポテンシャルの低下が根に伝わり根の水ポテンシャルの低下を引き起こして土壌からの吸水が起こると考えられている。この連続した水柱が何らかの理由で分断されると水分通導の障害が発生する。その原因としては水ストレスと水分の凍結が考えられている。しかし、従来の研究では広葉樹の樹幹における水分通導の経路について厳密には明らかにされておらず、道管の水分通導の障害の発生過程に関する知見も乏しい。広葉樹の樹幹における水分通導の季節的変化と障害の原因についてさらに追究するには、木部の組織構造と水分通導のしくみとの関係を組織学的に研究する必要がある。

本研究では、冬期に気温が氷点下になる地域に生育する落葉広葉樹の樹幹における水分通導の季節的変化と道管の水分通導障害の発生過程を組織学的に検討するため、立木状態での木部水分分布を細胞レベルで視覚化する手法の検討を行った。ついで、この手法をおもに用いて環孔材樹木と散孔材樹木の樹幹における水分通導の季節的変化と道管の水分通導の障害を細胞レベルで観察し、加えて水分通導障害の発生過程を検討した。得られた結果は以下のように要約される。

1. 立木での木部構成細胞の内こうに存在する水分を視覚化する手法として、凍結状態で試料中の水分の観察が可能な低温走査電子顕微鏡を用いた観察法の検討を行った。蒸散を行っている供試木では木部の水ポテンシャルが低下するために、試料を採取するときに切断された水分通導の経路に周囲の空気が侵入して立木時の水分状態から変化する可能性が指摘されており、これを防ぐために立木状態で試料採取部位を液体窒素を用いて凍結させ、材中の水分を凍結固定後に試料を採取する方法を考案した。この方法で得られた凍結試料から凍結状態で凍結切削法により検鏡用試料を作製し、低温走査電子顕微鏡で観察することにより立木時の木部構成細胞の内こうの水分の電子顕微鏡レベルでの視覚化を可能にした。加えて立木に染料を注入する方法を併用することによって低温走査電子顕微鏡で細胞内こうに水分が観察された木部構成細胞が水分通導に関与しているか否かを判断できることを明らかにした。

2. 環孔材樹木のヤチダモの木部水分分布の季節的変化を低温走査電子顕微鏡を用いて検討し、さらに立木に染料を注入する方法を併用することにより水分通導の経路について検討した。成長期間中の最外年輪の形成を完了した多くの大径道管の内こうは水分で満たされて

おり、染料の上昇も観察された。しかし、落葉後の 10 月から 11 月にかけてこれらの内この水分は消失した。大径道管の内こから水分が消失した原因としては外気温の低下により道管の内この水分が凍結した後に融解したためと考えられたが、このことはすべての供試木では必ずしも明らかではなかった。翌年になってもこれらの大径道管の内こには水分がほとんど見られなかった。ヤチダモにおいては成長期間中の水分通導はおもに最外年輪での形成を完了した大径道管で行われるが、秋期から冬期にかけての一時期に内こから水分が消失して水分通導の障害が起こり、翌年になってもこれらの大径道管では水分通導が回復しないことが明らかになった。

3. 散孔材樹木のシラカンバとオノエヤナギの木部水分分布の季節的变化を低温走査電子顕微鏡を用いて検討し、シラカンバにおいてはさらに立木に染料を注入する方法を併用して水分通導の経路について検討した。樹皮側から数えて 1, 2 年輪目では両樹種ともに開葉前の 3 月には多くの道管の内こにほとんど水分が認められなかったのに対して 4 月にはシラカンバにおいてはすべての道管の内こが、オノエヤナギにおいてはほとんどの道管の内こが水分で満たされていた。落葉後の 11 月までは両樹種ともに多くの道管の内こが水分で満たされていたが 12 月から翌年の 3 月にかけて道管の内この水分は徐々に消失し、4 月に再び水分で満たされた。シラカンバにおいては 8 月の時点で辺材の外層部から内層部にかけての広い範囲の年輪の多くの道管の内こが水分で満たされており、染料の上昇も観察された。以上の実験結果から、両樹種はヤチダモとは異なり、冬期に内こから水分が消失した道管が春期に再び水分で満たされるという現象を数年にわたりくりかえし、シラカンバにおいては、4 月に再び水分で満たされた道管を含めて辺材の外層部から内層部にかけての広い範囲の道管が水分通導を行うことが明らかになった。

4. ヤチダモの大径道管に人工的に凍結・融解処理を施した場合と、凍結を人工的に回避した場合の内この木部水分分布の変化を低温走査電子顕微鏡を用いて検討した。水ストレスの影響が少ない落葉後の苗木を -20°C で 30 分間の凍結処理後、 20°C で融解処理し 24 時間後まで定期的に試料を採取して観察したところ、凍結処理試料では最外年輪の大径道管の内この水には、多数の直径 $14\mu\text{m}$ 以下の気泡が観察された。凍結後の融解処理過程では時間の経過とともにこれらの内こでは空隙が拡大し、また内こに空隙が存在していた道管の割合も増加した。24 時間後には観察試料のすべての大径道管の内こに空隙が存在した。凍結を回避して越冬させた苗木では最外年輪の多くの大径の道管の内こは水分で満たされていた。以上の実験結果から、ヤチダモの大径道管では水分の凍結と融解により内こから短時間のうちに水分を消失することが明らかになった。大径道管から水分が消失する過程では、まず凍結時に多数の気泡が発生し、氷の融解過程で空隙が拡大して最終的に水分が消失する。さらに共焦点レーザー顕微鏡を用いて凍結後の融解過程での道管内この水分の移動の経路と範囲について検討したところ、大径道管の内こから消失する水分はこれらの周囲の木部繊維の内こに移動することが明らかになった。

以上のように、本論文では低温走査電子顕微鏡により樹木の構成要素細胞内この水分を立木時に近い状態で細胞レベルで観察する手法を確立した。ついで、この手法をおもに用いて冬期に気温が氷点下になる地域に生育する落葉広葉樹 3 樹種の樹幹の水分通導の季節的变化と道管の水分通導障害の発生過程を組織学的に明らかにした。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 大 谷 諄
副 査 教 授 高 橋 邦 秀
副 査 助 教 授 船 田 良

学 位 論 文 題 名

落葉広葉樹の水分通導に関する組織学的研究

本論文は6章で構成され、図48、引用文献167、総頁数159の和文論文である。別に参考論文2編が添えられている。

広葉樹の樹幹における水分通導のおもな経路は、年輪のはじめに大径道管が並ぶ環孔材樹木では最外年輪の大径道管であるが、年輪内で小径道管が散在する散孔材樹木では樹皮側から数年輪までの大部分の道管であることが知られている。樹木の水分通導のしくみは凝集力説で説明されており、樹木の根から葉まで連続している水分が分断されることにより、水分通導の障害が発生する。その原因として、水ストレスおよび水分の凍結が考えられている。広葉樹の樹幹における水分通導の経路と障害の原因についてさらに追究するには、木部の組織構造と水分通導のしくみとの関係を組織学的に研究する必要がある。

本研究では、北海道に生育する落葉広葉樹の樹幹における水分通導の経路の季節的变化および道管の水分通導障害の発生過程を、主として低温走査電子顕微鏡による観察結果をもとにして検討した。得られた結果は以下のように要約される。

1. 立木での木部構成細胞の内こうに存在する水分を低温走査電子顕微鏡により可視化する方法を検討した。成長期間中の立木から試料を採取する時の、葉の蒸散による水ポテンシャルの低下に起因する水分通導の経路への空気の侵入を防ぐために、立木での試料採取部位を液体窒素により凍結させ、採取試料の水分を凍結固定する方法を考案した。この方法で得られた試料を凍結状態に保ち、凍結切削法により検鏡用試料を作製し、低温走査電子顕微鏡で観察することによって、立木での木部構成細胞の内こうの水分を電子顕微鏡レベルで可視化することを可能にした。さらに、立木に染料を注入する方法を併用することによって、低温走査電子顕微鏡で細胞内こうに水分が観察された木部構成細胞が水分通導に関与しているか否かを明らかにした。

2. 環孔材樹木のヤチダモでは、成長期間中の水分通導はおもに最外年輪での形成

を完了した大径道管で行われており、これらの内こうの水分は落葉後の秋期から冬期の一時期にほとんど消失する。水分消失の原因は、外気温の低下とその後の上昇に対応して、大径道管内こうの水分が凍結した後に融解することが示唆されたが、このことはすべての供試木について必ずしも明らかではなかった。これらの大径道管での水分通導は翌年の開葉後も回復しない。

3. 散孔材樹木のシラカンバでは、成長期間中の水分通導は樹皮側から少なくとも数年輪までの大部分の道管で行われており、これらの内こうの水分は落葉後の秋期から徐々に消失し、翌年の3月にはほとんど消失する。ヤチダモとは異なり、これらの道管の内こうは、翌年の開葉前の4月には水分で満たされる。散孔材樹木のオノエヤナギにおいても、落葉後の道管内こうの水分消失の程度が異なる以外は、シラカンバとほぼ同じ傾向が認められた。

4. ヤチダモにおける大径道管内こうの水分の凍結・融解と水分消失の過程との関係を明らかにするために、水ストレスの影響が少ない落葉後の苗木を用い、 -20°C で30分間の凍結処理後、 20°C で24時間以上の融解処理を行った。凍結状態の最外年輪の大径道管の内こうの氷には、多数の直径 $14\mu\text{m}$ 以下の気泡が観察された。凍結後の融解過程では、時間経過とともにこれらの内こうでは空隙が拡大し、24時間後にはすべての大径道管の内こうから水分が消失した。一方、凍結を回避して越冬させた苗木では、最外年輪の大径道管内こうの水分はほとんど消失しなかった。以上の実験結果から、大径道管内こうの水分が凍結することにより多数の気泡が発生し、氷の融解過程で空隙が拡大することによって、大径道管内こうの水分が消失してゆくことが明らかになった。さらに、共焦点レーザ走査顕微鏡により、大径道管の内こうから消失する水分はこれらの周囲の木部繊維の内こうに移動することを明らかにした。

以上のように、本論文は低温走査電子顕微鏡による詳細な観察結果をもとにして、北海道に生育する落葉広葉樹の樹幹における水分通導の経路の季節的变化および道管の水分通導障害の発生過程を組織学的に検討したものであり、その成果は学術上高く評価される。

よって審査員一同は、内海泰弘が博士（農学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。