

落葉広葉樹の葉の展開と道管の形成時期の関係 —樹木の適応様式の違いを探る—

冷温帯落葉広葉樹林に混生する環孔材樹種と散孔材樹種について、どのようにその生育環境に適応して生育しているのかを明らかにすることを目指した。その結果、葉のフェノロジーと道管形成時期の関係について、環孔材樹種は短期集中型の、散孔材樹種は長期分散型の成長様式を採り、各々異なる適応方法で生育していることが明らかとなった。今後、異なる道管配列を持つ樹種を含めてより多くの樹種について体系的に調べる必要がある。

京都大学生存圏研究所生存圏診断統御研究系バイオマス形態情報分野

〒 611-0011 京都府宇治市五ヶ庄

Tel 0774-38-3634 Fax 0774-38-3635 E-mail : takahashi.sayaka.75a@gmail.com

高橋 さやか

はじめに

森林は、多様な種類の樹木から構成されている。森林の構成員である樹木は木材、銘木を生産するだけでなく、二酸化炭素の吸収源として重要な役割を果たすカーボンニュートラル（炭素中立）な資源として注目されている。森林をどのように維持するか、あるいは資源としての樹木をどのように育てるかということを考えた時、各樹木の生育の仕方を知ることが重要となる。樹木はどのように、その環境に適応して生育しているのだろうか？

芽吹きの際に劇的な変化を見せる落葉樹では、種毎に、どのように水を吸い上げ樹冠へ運ぶのか興味は尽きない。各樹種はいつ水を上げる道管を造り、どのように葉を出して光合成を始めるのであろうか。そのことは、木部の形成過程と光合成器官である葉の開葉タイプの両方に注目しないと明らかにできない。

研究の狙い：葉と道管の関係

春先、森に入ると、様々な種類の樹木が冬ごもりを終え、勢いよく芽吹いてくるのを見ることができる。この開葉の時期はそれぞれの樹種によって少しずつ異なることから、森には様々な種類の樹木が生育していることが解る。また、目視では解らないが、各樹木はそれぞれのタイミングで幹も太り始める。幹の肥大成長と共に、水を根から幹、枝を通して葉へ輸送する「通導組織」も形成される。特に広葉樹の主な通導組織は道管である。

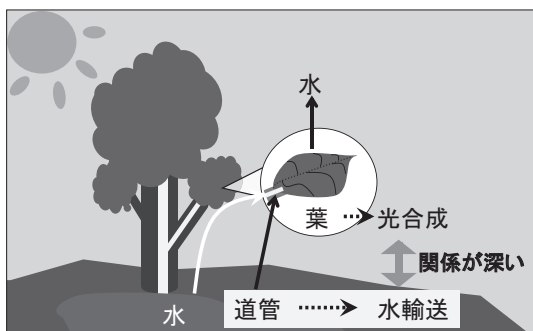
道管と葉は水輸送と光合成を介して密接に結びつ

ている（図①）。従って、道管の形成と葉の展開は切っても切れない関係にある。それでは、道管の形成時期と葉の展開の仕方にはどのような関係があるのか。

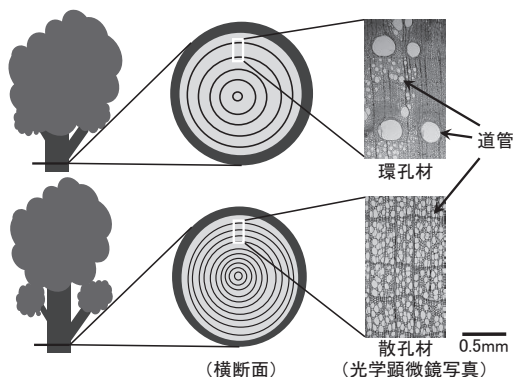
ここでは、道管の配列の仕方に特徴がある落葉広葉樹に着目して、各樹木がどのように時間 / 空間を確保して生活しているのかを調べ、各樹種の持つ特徴のある成長の仕方を理解したいと考えた。

道管の配列

広葉樹を木材解剖学的観点から観察する。図②のように木の幹を輪切りにして横断面を見てみると、光学顕微鏡レベルでは道管の配列を観察することができる。広葉樹は管孔性（放射方向に沿った、道管径の大きさの変化）の違いにより、環孔材樹種と散孔材樹種の2種類に大きく分かれる²²⁾。環孔材樹種は成長初期に大径の道管を形成し、その後、明らかに小径の道管を形成する。一方、散孔材樹種は成長の初めから終わりまで一様に比較的小径の道管を形成する。後述するが、道管半径の4乗に流速が比例する（ハーゲン・ポアズイユの法則）¹⁸⁾ ので、道管半径が年輪内において、あるいは樹種によって異なることは、樹種によって年輪内の水輸送速度が変化し、道管の形成時期が変化することにつながる。このような道管配列の違いは各樹種の開葉様式（順次開葉 vs. 一斉開葉）の違いと密接に結びついている。これら道管の配列パターンの異なる樹種は温帯の同じ地域に生存していることから、各樹種が異なる様式で、その環境に適応して生育しているのではないかと推測できる。



▲図① 葉と道管の関係



▲図② 道管配列の違い

道管の通水能力

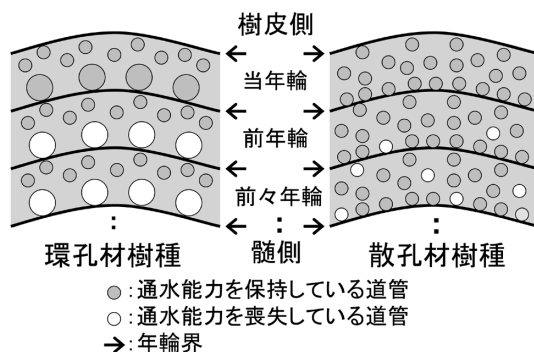
次に、道管配列を生理学的観点から観察する。道管の通水能力は、ハーゲン・ポワズイユの法則によると、道管半径の4乗に比例する。例えば、道管の半径が2倍あるいは4倍になると、16倍あるいは256倍も水を通しやすい。従って、春先、環孔材樹種において最初に形成される大径の道管は、散孔材樹種の小径の道管よりはるかに通水能力が大きいと考えられる。

大きな径を持つ道管は、通水性は大きいですが、凍結する環境では冬期に機能を失い回復できないという欠点がある¹⁴⁾。散孔材樹種の道管は数年輪、通水機能を保持している^{20) 19)}が、一方、環孔材樹種の大径道管は、形成された年の道管しか水を上げていない^{21) 19)}ことが知られている(図③)。

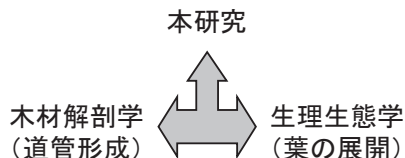
これらの通水能力の違いが、各樹種の道管を形成する時期にどのような影響を与えるのか、ということが各樹種の成長の仕方と大きく関わってくる。

木部形成と開葉の仕方

落葉広葉樹の葉の開葉時期と道管形成時期との関係について古くから環孔材樹種と散孔材樹種とで異なる



▲図③ 年輪内の道管の水分布



▲図④ 本研究の位置づけ

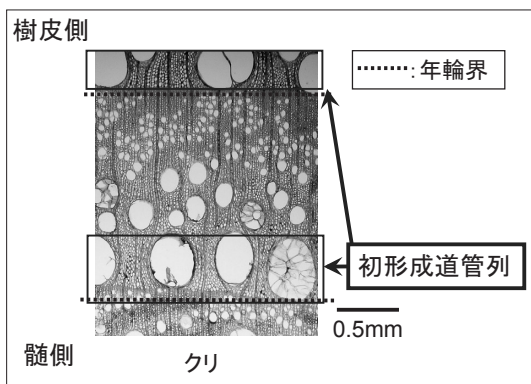
ことが知られている⁸⁾。肥大成長を調べた研究^{7) 9)}、道管の二次壁堆積時期を調べた研究¹⁵⁾においても、幹の成長開始が、環孔材樹種では開葉に先行し、散孔材樹種では開葉してから少し遅れることが知られている。このことは、成長ホルモン¹⁾、越冬細胞³⁾に関係があるという。

そこで本稿では、道管の水輸送が始まる時期に着目して、道管の木化時期を木材解剖学的に調べることにした。それと同時に、葉の開葉時期については蒸散と光合成に着目しつつ葉の開葉過程を観察した。このようにして、葉の開葉時期と道管形成時期との関係を、生理生態学的観点から、つまり、光合成と水輸送とのつながりを念頭におきつつ明らかにしようとした(図④)。

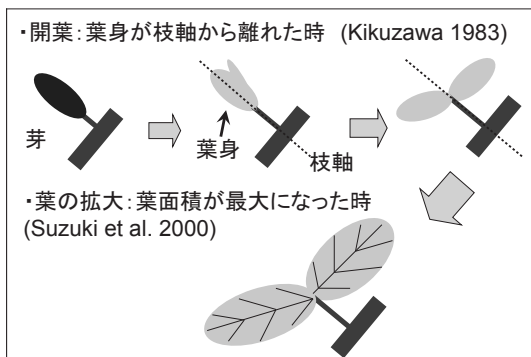
本研究

葉の開葉と道管形成の時期的関係を明らかにするためには、樹木の特徴、遺伝的不均質性があるため同じ個体において、葉と道管の形成を同時に、季節を追って調べることが必要となる。また、道管配列の異なる樹種間の違いを明らかにするには、同一地域に混生している異なる道管配列を持つ樹木を同時に調べ、その違いを比較する必要がある。

これらのことを考慮に入れ、京都府北部の京都大学・芦生研究林の林道に沿って1km以内の比較的狭い範囲において調査を行った。この林はブナ・ミズナラを中心とする冷温帯落葉広葉樹林を形成しており、年降



▲図⑤ 小口面切片の顕微鏡写真



▲図⑥ 開葉と葉の拡大の定義

水量は2,000mm以上で、特に調査場所^{ちやうじだに}の長治谷近辺は、冬の最低気温が -10°C 以下になる。環孔材樹種5樹種、散孔材樹種5樹種、各5個体において2年間、調査を行った。調査個体は胸高直径が18cm以上、樹高が9m以上と、比較的大きい成木と考えられる個体を用いた。春先の開葉前から2週間に1回、内径7mmの成長錐を用いて幹をくりぬいて試料を採取した。同時に葉のフェノロジー（生物季節：開葉、葉の展開、落葉等）を観察した。

道管は、形成層の細胞の分裂、道管要素の伸長や拡大、二次壁形成の開始とそれに続く木化、ならびにせん孔の形成を経て完成する²⁾。本研究では、当年の道管が水輸送を開始する時期を観察するために、幹の初形成道管列（当年の年輪形成の最初に形成された、年輪界から1列目の道管列：図⑤）の木化を観察した。方法は、マイクロトームを用いて木口面切片を作製し、サフラニンとファーストグリーンで二重染色（あるいはフロログルシン塩酸反応）を行い、光学顕微鏡で観察した^{12) 17)}。

また、葉の生物季節（フェノロジー）については、開葉と葉の拡大に注目した。なぜなら、開葉時期は葉

が蒸散、光合成を開始する時期であり、葉の拡大時期は葉の蒸散、光合成が最大となる時期となるためである。開葉は葉身が枝軸から離れた状態とし⁵⁾、Suzuki et al. (2000)¹⁶⁾に基づいて、葉面積の拡大がほぼ終了した時期を葉の拡大とした(図⑥)。このようにして、樹冠と樹幹の季節変化を同時に調べた結果、春の息吹を一部ではあるが捉えることができた。

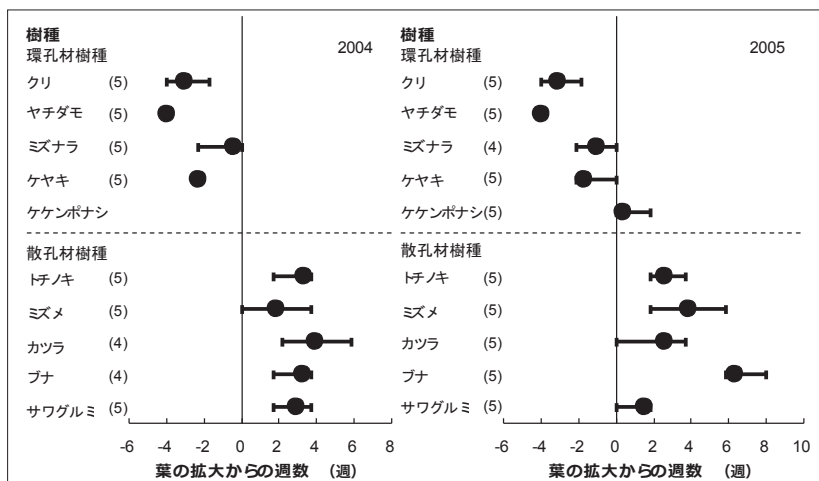
幹の初形成道管列が木化する時期は、環孔材樹種では開葉2週間前から4週間後までであり、一方、散孔材樹種では開葉2～8週間後であった。これは環孔材樹種の方が散孔材樹種より早いとする先行研究の傾向と一致する。

また、環孔材樹種ではほとんどの樹種において葉の拡大以前（葉の拡大4週間前から2週間後まで）に幹の初形成道管列が木化し、一方、散孔材樹種では葉の拡大以降（葉の拡大0～8週間後）に幹の初形成道管列が木化した(図⑦)。つまり、開葉あるいは葉の拡大時期に対する幹の初形成道管列が木化する時期は、環孔材樹種の方が散孔材樹種よりも早かった。このように、葉の展開と道管形成との時期の順番と時期の差が明らかとなったが、次に生理生態学的観点から環孔材樹種と散孔材樹種における環境への適応の仕方を考察する。

葉の展開の過程と生理機能の關係に注目すると、春先に開葉することで蒸散を開始し、その後、葉が拡大すると共に蒸散量が急激に増加し、葉の光合成生産能力が上昇する^{13) 6) 10) 11)}と考えられている。

環孔材樹種では、上述の通り、主な水輸送を担う大径道管は越冬して春先に水輸送を行うことができない。そこで、これまでは開葉に向けて大径の初形成道管列を形成すると考えられてきた。しかし、これまでの研究でも、本研究でも、開葉時期に水輸送準備の整った初形成道管列が見られない個体があった。そこで、環孔材樹種では開葉時期には蒸散があまり活発でないために、大径道管が必ずしも必要ないのではないかと考えられる。それでは大径道管はいつ必要であるのか。本研究では環孔材樹種は蒸散が始まる開葉時期から蒸散能力が急上昇し終わる葉の拡大時期に向かって、幹の大径の初形成道管列が木化していた。つまり、環孔材樹種では個体の蒸散能力が最大になる葉の拡大時期に向けて水輸送準備を行い、その後の光合成生産を円滑に行うことが明らかとなった。

これに対して散孔材樹種では、上述の通り、数年輪の道管で水輸送を行う。いつでも水輸送を行う準備がで



▲図⑦ 葉の拡大時期に対する幹の初形成道管列の木化時期

左に 2004 年, 右に 2005 年の結果を示す。括弧内の数字は個体数, 黒丸は平均, バーは範囲を示す (Takahashi et al. 2013 より改変した図)。

きているのである。本研究では散孔材樹種は蒸散能力が上昇し終わる葉の拡大時期以降に、幹の当年の道管が木化し始めていた。つまり散孔材樹種では蒸散能力が上昇し終わり、光合成生産を活発に行っている時期に、幹での当年輪の水輸送準備を行っているのである。

このようにして、冷温帯落葉広葉樹林に混生する環孔材樹種と散孔材樹種では、葉のフェノロジーと道管形成時期の関係について異なる適応方法を採用することが明らかとなった。環孔材樹種は葉と幹の道管を春先に同時に形成する「短期集中型」の、散孔材樹種は葉と道管を別々の時期に形成する「長期分散型」の成長様式を採り、各々異なる適応方法で生育していることが明らかとなった。

な道管配列を持つ多くの樹種で道管形成と葉のフェノロジーの時期的関係は明らかになっていない。今後、樹種を増やし、道管形成と葉のフェノロジーの時期的関係を、もっと体系的に調べる必要がある。これによって近年注目されている黒い心材をもつオニグルミ⁴⁾ など銘木生産への手がかりも増えるのではないだろうか。

謝辞

本研究を行うにあたり、調査地を提供してくださった京都大学フィールド科学教育研究センターの皆様、および研究のご指導を賜りました京都大学の野淵 正名^{のぶみ ただし}名誉教授と岡田直紀准教授に感謝の意を表します。

(たかはし さやか)

《引用文献》

- 1) Fahn, A. and Werker, E. (1990) In : M Iqbal (ed.), The vascular cambium, 139-157. Research Studies Press Taunton UK. / 2) 福島和彦ら (2011) 木質の形成, 海青社 / 3) 今川一志・石田茂雄 (1972) 北大農演林報 29, 55-72. / 4) 北海道新聞 (2015) 中川産オニグルミ, 2015 年 9 月 28 日夕刊 / 5) Kikuzawa, K. (1983) Can. J. Bot. 61, 2133-2139. / 6) Koike, T. (1990) Tree Physiol. 7, 21-32. / 7) 小見山 章ら (1987) 日林誌 69, 379-385. / 8) Ladefoged, K. (1952) Dan. Biol. Skr. 7, 1-98. / 9) 丸山幸平ら (1992) 新大農演研報 25, 35-68. / 10) Miyazawa, S.-I. and Terashima, I. (2001) Plant Cell Environ. 24, 279-291. / 11) Muraoka, H. and Koizumi, H. (2005) Agric. For. Meteorol. 134, 39-59. / 12) Sass, J. E. (1951) The Iowa State College Press, USA, 69-71. / 13) Šesták, Z. (1985) Dr. W. Junk Publishers, The Hague. / 14) Sperry, J. S. et al. (1994) Ecology 75, 1736-1752. / 15) Suzuki, M. et al. (1996) IAWA 2, 431-444. / 16) Suzuki, M. et al. (2000) Chonnam National University Press, Kwangju, 132-137. / 17) Takahashi, S. et al. (2008) For. Res. Kyoto 77, 123-128. / 18) Tyree, M. T. and Zimmermann, M. H. (2002) Springer. / 19) Umebayashi, T. Utsumi, Y., Koga, S., Inoue, S., Fujikawa, S., Arakawa, K., Matsumura, J., Oda, K. (2008) IAWA 29, 247-263. / 20) Utsumi, Y. et al. (1998) Plant Physiol. 117, 1463-1471. / 21) Utsumi, Y. et al. (1999) Plant Physiol. 121, 897-904. / 22) Wheeler, E. A. et al. (1989) IAWA Bull. n. s. 10, 219-332.