

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 25 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2014

課題番号：25850102

研究課題名(和文) 降雨局在化による樹木の影響評価に向けた木部の通水阻害の拡大および解消機構の解明

研究課題名(英文) Xylem embolism development under drought and its repair after drought release by stem cutting on woody species

研究代表者

小笠 真由美 (Ogasa, Mayumi)

東京大学・新領域創成科学研究科・日本学術振興会特別研究員PD

研究者番号：10646160

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、落葉広葉樹3種を対象に、MRIを用いて乾燥ストレスの進行にともなう木部の通水阻害の空間的拡大様式を明らかにするとともに、乾燥ストレス下にある樹木を水切りした後の木部内の水分挙動を明らかにすることを目的とした。木部通水阻害は、3種で共通して髄周辺の道管で起こりやすく、その後の通水阻害の拡大様式は樹種によって異なることが明らかとなった。また、乾燥条件下にある樹幹もしくは枝を水切りしても木部内水分分布は顕著に変化せず、短時間では通水阻害は解消されないことが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：Spatial pattern of xylem embolism development under drought stress and xylem water distribution after stem cutting under water were investigated non-destructively using magnetic resonance imaging system for three deciduous woody species. Xylem embolism was found at first around the pith in all species but its developing pattern was different among species. Xylem water distribution did not change after the release of drought stress by stem cutting, suggesting no short-term embolism repair on excised shoot.

研究分野：樹木生理生態学

キーワード：通水阻害 木部水分通導 道管 MRI アーティファクト

## 1. 研究開始当初の背景

近年、地球温暖化などを一因とする気候変動のために降雨の局在化が多発しており (Easterling et al. 2000)、2012 年夏にはアメリカ、2013 年春には中国で干ばつが起こるなど、温帯域においても農作物の生育不良・枯死といった干ばつに伴う問題が広域的に発生している。同様に、降雨の局在化は樹木の水利利用可能性を変化させ、大規模な水収支源である森林にも影響を及ぼしうることから、変動する水分条件に対して樹木がどう応答しているかを明らかにすることは重要である。

樹木木部の通水性は葉への水分供給能を決定することから、変動する水分条件に対する木部の通水機能の応答は、樹木の成長や乾燥抵抗性を評価する上で重要な特性の一つである。これまでの研究から、通水機能を失いやすい(通水障害の起こりやすい)樹種ほど降雨などのパルス的な水によって乾燥ストレスが緩和されたときに通水機能が回復しやすいことや、それが他の機能的、構造的特性(通水障害抵抗性や材密度など)と関連するという、樹木の通水機能の維持メカニズムの一端が明らかにされてきた(Ogasa et al. 2010, 2013)。この通水機能の回復性と機能的・構造的特性との関連性には木部内の水の挙動が関与すると推察されているが、その詳細はまだ明らかになっていない。特に、乾燥の進行にともない木部のどの領域から通水機能が失われていくのか(道管が空洞化していくのか)といった通水障害の空間的拡大様式を明らかにすることは、その後の通水障害からの回復機構を解明する上で基礎的情報となる。

一方、切り枝を用いた従来の通水機能の評価法には、特に乾燥ストレス下にある枝を切断(水切り)する時にアーティファクトが生じ、その結果木部の通水機能低下(通水障害)を過大評価しているという可能性が本研究の開始時に新たに報告された(Wheeler et al. 2013, Trifilo et al. 2014)。一方で、水切り処理により枝の乾燥状態が改善されることで、もともと生じていた通水障害が解消される(通水機能が回復する)可能性も考えられる。しかし枝切断時のアーティファクトの実体やそれが通水機能の低下に及ぼす影響は不明であり、喫緊に解決すべき課

題となった。

## 2. 研究の目的

本研究では、樹木に乾燥ストレスを与え、木部の通水障害の空間的拡大様式を明らかにすることを第一の目的とした。次に、乾燥ストレス下にある樹木を水切りし、木部内の水分挙動を調査することで、通水組織へのアーティファクトを検証するとともに、乾燥解除後の通水障害の解消を検討することを第二の目的とした。

## 3. 研究の方法

### (1) 材料

調査には、東京大学柏キャンパス構内の実験圃場で栽培されたヤマブドウの苗と、キャンパス構内に生育するカツラおよびイヌシデの成木より採取した枝(約 2m 長)を用いた。

### (2) 方法

#### 乾燥にともなう通水障害の拡大様式

ヤマブドウ苗への灌水を断つことで個体を乾燥条件にさらした。乾燥の進行にともなう樹幹内の通水組織(木部)内の水分分布の変化を非破壊的に同一個体で観察するため、植物用核磁気共鳴画像装置(MRI)を用いた。

また、従来、樹木の通水機能の調査には成木から採取した枝が多く用いられてきたことから、通水障害の拡大様式の調査は、カツラおよびイヌシデの成木より採取した枝についても行った。採取した枝は実験室内で自然乾燥させ、MRI を用いて通水障害域を観察した。

MRI と同時に、苗および枝の乾燥状態の指標として、葉の水ポテンシャルを測定した。また、低温走査電子顕微鏡(cryo-SEM)を用い、MR 画像から得られる木部内水分分布と cryo-SEM 画像から得られる実際の水分分布が一致するかどうかを確認した。

樹幹(枝)の水切り後の木部内水分挙動にて乾燥ストレスを与えた苗や枝を水切りし、再度 MRI により木部の水分分布を観察することで、樹幹の水切りの前後で木部内水分分布に変化(アーティファクト)が生じたかどうかと、また乾燥解除後の木部通水障害の解消を調査した。

#### 4. 研究成果

ヤマブドウの樹幹において cryo-SEM 画像と MR 画像を比較したところ、MR 画像上で得られている木部の明るい領域は水で満たされた道管であることが確認された (図 1)。

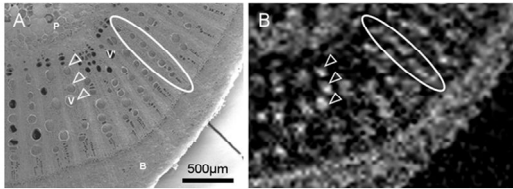


図1. ヤマブドウ樹幹の同所より得られたcryo-SEM画像 (A) とMR画像 (B)。各画像上の矢印で指された道管および円で囲まれた複数の道管は画像間で同一のもの。P、髓；B、師部および樹皮；V、水で満たされた道管の一例；V'、空洞化した道管の一例。

##### (1) 乾燥にともなう通水障害の拡大様式

ヤマブドウでは、調査を行った9個体すべてに共通して、個体の乾燥にともない髓周辺から道管が空洞化し (図 2 矢印)、形成層に

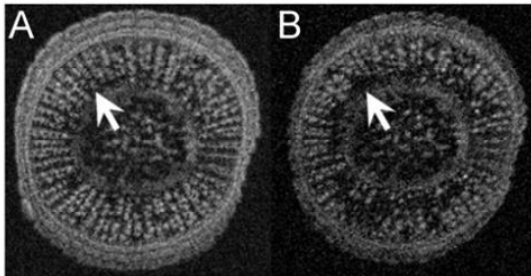


図2. ヤマブドウ樹幹における湿潤時 (A) および乾燥時 (B) のMR画像。各画像は同じ個体の同じ部位にて撮像された。乾燥時の木部の水ポテンシャルは $-0.85\text{MPa}$ 。矢印は乾燥時に道管が空洞化した領域の一例を示す。

向かって道管の空洞化が拡大する傾向があった。この髓周辺から生じる通水障害は、すでに通水機能を失い空洞化していた一次木部の道管に由来するものと考えられた。

イヌシデでは、調査した6サンプルともに、乾燥にともない髓周辺の道管が空洞化したことはヤマブドウと共通の結果であったが、旧年輪では接線方向 (三日月型) に通水障害が確認された (図 3 矢印)。また、年輪最外層の木部では乾燥条件下でも通水障害が発生しにくいことが明らかとなった。

カツラでも、上記2樹種と共通して、髓周辺の道管で先行して通水障害が生じる傾向があった。一方、乾燥条件下で年輪の晩材か

ら環状に道管が空洞化した、當年輪でより通水障害が生じにくいことが明らかとなった。

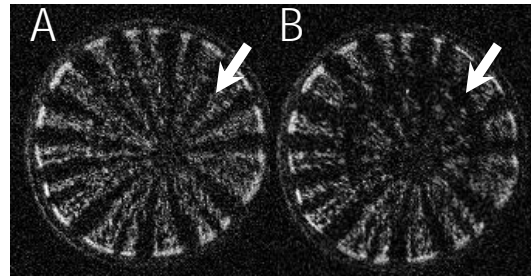


図3. イヌシデの枝における通水障害発生前 (A, 水ポテンシャル $-1.65\text{MPa}$ ) および通水障害発生後 (水ポテンシャル $-2.15\text{MPa}$ ) のMR画像。各画像は同じ個体の同じ部位にて撮像された。矢印は乾燥時に接線方向に道管が空洞化した領域を示す。

本調査から、通水障害域の拡大様式は樹種によって異なることが明らかとなり、これには樹種によって道管の配置パターンが異なることや、軸方向での道管間ネットワークが異なるという3次元的な木部構造の違いが関係していると考えられた。

##### (2) 樹幹(枝)の水切り後の木部内水分挙動

ヤマブドウにおいて、MR 撮像部位から最大道管長に満たない位置で水切りした場合、一部の道管で空洞化が生じ、水切りによって水の存否が変化すること (アーティファクト) が明らかとなった (図 4)。一方、樹幹の水切り処理を MR 撮像部位から最大道管長以上離れた部位で行うことによって、処理に伴うアーティファクトが低減された。また、それが木部水分通導度に及ぼす影響は 1% 未満であった。

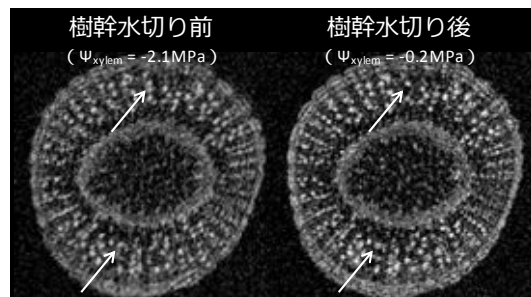


図4. ヤマブドウ樹幹をMRI撮像部位から17cm離れた位置 (最大道管長未満) で水切りした前後のMR画像の比較。水切り後に空洞化した道管を矢印で示す。xylem、木部の水ポテンシャル。

イヌシデの枝を対象に水切り処理の前後で枝内部の水分布を比較したところ、枝の乾

乾燥にともない収縮していた二次師部において水切り後1時間経過時点で回復(膨張)が認められた。木部内水分分布は、MRI 観察部位から水切り部位までの距離によらず水切りから1時間経過した時点で大きな変化は認められなかったが、数時間以上経過すると髄周辺や晩材部の小径道管において、水切り前に空洞化していた道管に水が再充填されるサンプルがあり、これは道管内の気体が水に溶解したり毛管力で水が道管内を上昇したこと等によるものであると考えられた。しかし、乾燥条件下で空洞化した道管のすべてが水切り後の長時間経過後に再充填されるわけではなかった。

カツラにおいて、イヌシデと同様に、枝の乾燥により収縮していた二次師部が水切り後に回復した。木部の水分分布は、MRI 観察部位から水切り位置までの距離によらず、顕著な変化は認められず、時間経過にともなう空洞化した道管の再充填も確認されなかった。

以上より、乾燥条件下にある樹幹(枝)を水切りすることで本来の木部内水分分布(通水組織内の水の存否)の一部が変化してしまうが、その影響は水切りを行う部位を目的(今回の場合はMRI 観察、他の場合は水分通導度の計測など)の部位から最大道管長以上離すことによってほぼ無視できる程度に低減されることが明らかとなった。また、切り枝の状態では、水切りをして長時間経過すると再充填が起こるものの、それは小径道管に限られると考えられた。自然条件下に生育する樹木において樹体の乾燥状態の改善後に木部の通水障害が解消されるかどうかについては、さらなる研究が求められる。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 4 件)

1. Fukuda, K., Kawaguchi, D., Aihara, T., Ogasa, M.Y., Miki, N.H., Haishi, T., Umebayashi, T. (印刷中) Vulnerability to cavitation differs between current-year and older xylem: non-destructive observation with a compact magnetic resonance imaging system of two deciduous diffuse-porous species. *Plant, Cell & Environment*. 査読有. DOI: 10.1111/pce.12510.

2. 田中(小田)あゆみ, 小笠真由美, 田中憲蔵, 福田健二 (2015) 落葉広葉樹 3 種における乾燥ストレス耐性と光障害感受性の関係. *樹木医学研究*. 査読有. 19:29-36.
3. Ogasa, M., Miki, N.H., Okamoto, M., Yamanaka, N., Yoshikawa, K. (2014) Water loss regulation to soil drought associated with xylem vulnerability to cavitation in temperate ring-porous and diffuse-porous tree seedlings. *Trees*. 査読有. 28:461-469. DOI: 10.1007/s00468-013-0963-0.
4. 小笠真由美, 三木直子, 吉川 賢. 常緑広葉樹のアラカシとヒサカキの実生における異なる光条件に対する水分通導機能の順応 (2014) *森林応用研究*. 査読有. 23:23-31.

〔学会発表〕(計 7 件)

1. 小笠真由美, 内海泰弘, 三木直子, 矢崎健一, 福田健二. 樹木用 MRI を用いた樹幹内部における水分挙動の非破壊的観察. 第 126 回日本森林学会大会. 2015/3/27. 北海道大学(北海道札幌市).
2. 小笠真由美, 大條弘貴, 大塚晃弘, 種子田春彦, 丸田恵美子. 縞枯山シラビソ風衝木における冬期のエンボリズムとその回復. 第 62 回日本生態学会大会. 2015/3/21. 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市).
3. 小笠真由美, 三木直子. 温帯性広葉樹における通水特性と成長特性の関係. 第 125 回日本森林学会大会. 2014/3/28. 大宮ソニックシティ(埼玉県さいたま市).
4. 小笠真由美, 内海泰弘, 三木直子, 福田健二. 負圧下の樹幹を水切りすることによる道管の空洞化: コンパクト MRI を用いたブドウ木部の観察. 第 61 回日本生態学会大会. 2014/3/15. 広島国際会議場(広島県広島市).
5. 小笠真由美, 田中(小田)あゆみ, 福田健二. 落葉広葉樹 3 種における乾燥に伴うガス交換特性の変化と水輸送特性の関係. 樹木医学会第 18 回大会. 2013/11/24. 日本大学(神奈川県藤沢市).

〔その他〕

ホームページ等

<http://hyoka.nenv.k.u-tokyo.ac.jp/index.html>

#### 6. 研究組織

(1)研究代表者

小笠 真由美 (OGASA MAYUMI)

東京大学・大学院新領域創成科学研究科・

日本学術振興会特別研究員 PD

研究者番号: 10646160