

果樹の枝の溢泌現象と導管直径及び導管液量の関係

誌名	日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan
ISSN	00290610
著者	村松, 昇 平岡, 潔志 山ノ内, 宏昭 武弓, 利雄
巻/号	81巻5号
掲載ページ	p. 508-510
発行年月	2010年10月

果樹の枝の溢泌現象と導管直径及び 導管液量の関係

村松 昇¹・平岡潔志²・山ノ内宏昭¹・武弓利雄¹

キーワード ブドウ, リンゴ, キウイフルーツ, ウンシュウミカン, 導管

1. はじめに

維管束植物では、主に根と葉の水ポテンシャルの差に由来して導管内に発生する吸引圧と水分子同士が引き合う凝集力及び水分子が導管壁に付着する粘着力により、根から葉へ水が輸送されると考えられている (Holbrook, 2002)。しかし、冬から春になって葉が十分に展葉し、蒸散が盛んになるまで、リンゴやブドウのような落葉樹では、土壌と根の水ポテンシャルの差によって導管内に発生する正の根圧により水は根から枝へ押し上げられる。その後、葉が展開して蒸散をするようになると、蒸散に伴う負の吸引圧が根圧より大きくなって導管内に負圧が発生し、水は根から葉へ引っ張り上げられるようになる。このように、導管内の水を動かす力が正圧から負圧へ大きく変化する間に、冬季に剪定したキウイフルーツやブドウの枝先端の切断面から大量の溢泌液が発生する現象がみられる (Campbell *et al.*, 1995)。しかし、溢泌現象がみられる期間は短く、萌芽後、新梢が伸長して新葉が展開する頃になると液量は急激に減少し、やがて出なくなる。これまで、著者らは、インピーダンス法 (Muramatsu and Hiraoka, 2006) や TDR 法 (平岡ら, 2005) により、枝の水分状態を推定する方法を開発してきた。しかし、溢泌現象が見られる時期の枝の水分動態特性を体積含水率など枝の水分状態だけから明らかにすることはできていない。

このような溢泌現象が見られる冬から春にかけての枝の中の水分動態特性を明らかにすることは、気候温暖化に

よる冬季の気温の上昇や降水パターンの変化に対して、樹体の水分状態を果実生産に適した状態に維持するための水管理技術を確立するために重要である。また、Clark *et al.* (1986) は、キウイフルーツの溢泌液には、Ca, K, Mg, リンゴ酸、磷酸塩が含まれ、窒素化合物としてグルタミン、NO₃-N, NH₄-N, ariginite-N も検出されること、Campbell and Strother (1996) は、ブドウの溢泌液中の幾つかの栄養成分 (Ca, K, Mg, Mn, Zn, Fe) は同じような増減傾向を示し、その変動パターンは溢泌液の流速と関係していることを明らかにしている。さらに、Campbell *et al.* (1995) はブドウの溢泌液から、オリゴ糖と見られる成長抑制物質を発見している。以上の知見から、溢泌現象が見られる間に枝の養水分状態は著しく変動し、その変化が花や新梢、新葉の成育と密接に関わっていることが推測される。

そこで、晩冬から春にかけて溢泌現象が見られる間の枝の水分状態の変化を明らかにするため、春先に溢泌現象が認められるキウイフルーツとブドウ、溢泌現象が認められないリンゴとウンシュウミカンについて、アポプラスト液の採取にしばしば用いられる遠心法 (Sakurai and Kuraishi, 1988) を使って導管液を採取するとともに、木部導管の形態解析を行い比較した。

2. 材料と方法

1) 材料

農業・食品産業技術総合研究機構近畿中国四国農業研究センター四国研究センター (香川県善通寺市) に植栽されていたキウイフルーツ (品種: ヘイワード), ブドウ (品種: 巨峰), リンゴ (品種: ふじ), ウンシュウミカン (系統名: 三保早生) の成木を実験に供した。2006年2月~5月、定期的に各樹の剪定部位における溢泌液の有無を観察した。また、この間2月8日及び22日, 3月8日及び22日, 4月11日及び25日, 5月11日及び29日に、前年に伸びた枝を基部から採取し、基部から15cmの部分を選心法による導管液の量の測定に供した。また、5月に採取した枝を光学顕微鏡観察に供した。

2) 遠心・熱風乾燥による枝の導管液の量と含水率の測定

Sakurai and Kuraishi (1988) による遠心法により、導管を含むアポプラストから得られる導管液の量を測定した。50 mL 遠心チューブの底の部分に遠心管の内径に合わせた穴の空いたプラスチック板を入れ、そこに長さ6cmに調整した枝を入れて、30分間遠心 (×10,000 g) した。遠心管底部に貯まった液量を、重量法で測定し、導管液の量とした。遠心した後の枝は、48時間80℃下で熱風乾燥して乾物重を測定し、切り取った直後の生重あたりの含水率を算出した。

3) 木部導管の形態解析

剃刀を使って枝断面の徒手切片を作成した。切片は、0.5% サフラニンで染色後、光学顕微鏡 (ECLIPSE E200, ニコン, 日本) で観察し、デジタルカメラで1樹種あたり15~17枚の画像を撮影した。撮影した画像データについて画像解析ソフトウェア (Image Plus, Cybernetics,

Noboru MURAMATSU, Kiyoshi HIRAOKA, Hiroaki YAMANOUCHI and Toshio TAKYU: Relation among xylem exudation, vessel diameter and amount of solution extracted from vessels of branch in fruit tree

¹ (独) 農業生物資源研究所放射線育種場 (319-2136 常陸大宮市上村田 2425)

² (独) 農業・食品産業技術総合研究機構 果樹研究所 (305-8605 つくば市藤本 2-1)

Corresponding Author: 村松 昇

2010年4月28日受付・2010年6月29日受理

日本土壤肥科学雑誌 第81巻 第5号 p.508~510 (2010)

Media, USA) を使って Carlquist (2001) の方法により導管の直径, 単位面積あたりの導管数, 木部中の導管の総面積割合を算出した。

3. 結果

溢泌現象は, キウイフルーツでは3月上旬に始まり4月下旬にはほぼ停止したが, ブドウでは1ヶ月程度遅く, 4月上旬に始まり5月の始めにはほぼ停止した(図1A)。また, リンゴとウンシュウミカンでは溢泌現象は見られなかった。萌芽はキウイフルーツとリンゴは3月下旬であったが, ウンシュウミカンは4月上旬, ブドウは4月中旬であった。また, 測定を終了した5月末時点の新梢の長さは, キウイフルーツで平均36 cm, ブドウで39 cm, リンゴで23 cm, ウンシュウミカンで9 cmであった。

キウイフルーツとブドウの枝を遠心分離して得られる導管液の量は, いずれも2月はほぼ0であったが, キウイフルーツでは溢泌現象が始まった3月上旬, ブドウでは4月中旬から急激に増加した。また, 溢泌現象が終了した後の導管液の量は, 最も多かったときに対してキウイフルーツではおよそ3分の1, ブドウでは4分の1にそれぞれ減少した。一方, 溢泌現象の見られない落葉樹であるリンゴの導管液の量は, 測定期間中緩やかに減少した。また, 常緑果樹のウンシュウミカンの導管液の量は, 測定期間中を通じて少なくその変動幅も小さかった。2月~5月の8回の遠心によって得られた導管液の総量は枝の生体重1gあたり, キウイフルーツが最も多く167 mgであり, 次いで

リンゴが111 mg, ブドウが84 mg, ウンシュウミカンが最も少なく28 mgであった。

熱風乾燥後の乾物重に対する枝の含水率の変化を図1Bに示した。含水率は, 高いものからキウイフルーツ, ブドウ, リンゴ, ウンシュウミカンの順で, いずれの樹種も4月から5月末にかけて6~9%増加する傾向が見られた。

導管の形態解析の結果を表1に示した。導管直径は樹種により大きく異なり, キウイフルーツが最も大きく, 次いでブドウ, ウンシュウミカンとリンゴは小さかった。木部単位面積あたりの導管数はリンゴが著しく多く, 次いでウンシュウミカン, ブドウの順でキウイフルーツが最も少なかった。また, 木部にしめる導管の総面積割合はブドウが最も大きく, 次いでキウイフルーツ, リンゴの順であり, ウンシュウミカンは最も少なかった。

4. 考察

1) つる性と立木性における導管径の違い

Taneda and Tateno (2004) は, 枝の役割には通導機能と支持機能の二つがあるが, つる性植物は支持機能を他に依存し, 通導機能の強化により, 効率的な水輸送ができるとしている。今回は, つる性のキウイフルーツとブドウは立木性のリンゴやウンシュウミカンより導管が著しく太く(表1), 前述の仮説を支持する結果であった。

2) 各樹の冬季における水分状態

キウイフルーツ及びブドウともに溢泌開始前の2月には, 含水率はキウイフルーツで約50%, ブドウで約60%(図1B)と高かったが, 遠心による導管液はほとんど得られなかった(図1A)。従って, この採取方法により細胞が壊れて細胞内の水が漏出することはほとんどなく, 採取液の多くは導管液由来と考えられる。また, 溢泌前は導管の多くは, 空の状態であったと推測される。

冬季に導管が空の状態になる理由として, 導管の太いキウイフルーツやブドウの導管内に水があると, 冬季に導管の凍結-融解を繰り返し, 導管液に含まれる空気により導管が空になり早春に枝の通導性が低下するエンボリズム現象が発生(Tyree and Zimmerman, 2002)することや, 凍結に伴う水の容積増加による導管が破壊される危険性があるためと考えられる。

これに対して, 導管の細いリンゴは, 低温環境下においてもこのような危険性が低いことから, 冬季においても導管内を水で満たし, 春の急速な花や葉, 枝の成長に対応できるようにしていると考えられる。一方, リンゴと同様に導管が細いウンシュウミカンは, 常緑樹で冬季も葉からの

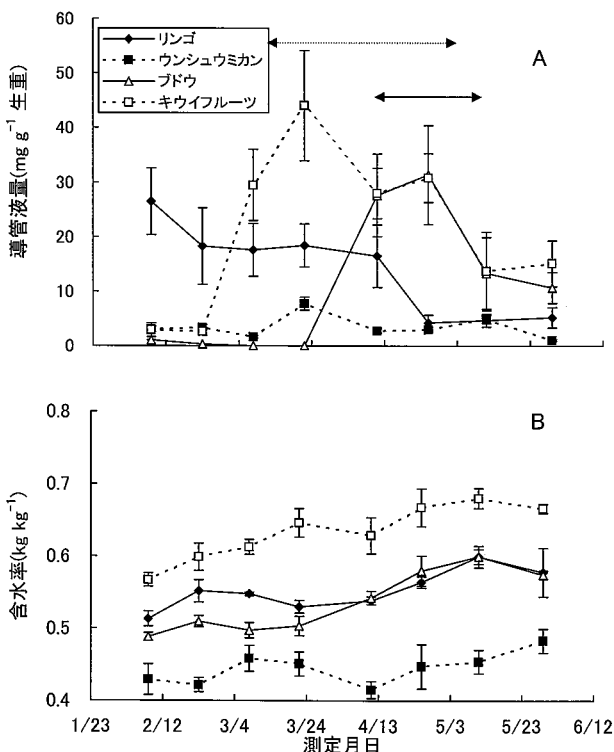


図1 晩冬から初夏にかけての果樹の枝の水分状態の変化
A: 遠心によって得られた導管液の量, B: 枝採取直後の生重あたりの含水率, ←→はブドウで, ←→はキウイフルーツで溢泌が起きている期間を示す。

表1 4種の果樹の導管の形態的な特徴

果樹の種	導管直径 (μm)	導管数 (本 mm ⁻²)	導管の面積割合 (%)
ブドウ	46.5 ± 7.6*	62.8 ± 22.6	13.6 ± 2.8
キウイフルーツ	76.2 ± 14.3	20.5 ± 3.9	11.8 ± 3.1
リンゴ	17.0 ± 2.4	370.8 ± 52.1	9.9 ± 2.7
ミカン	22.1 ± 3.7	86.0 ± 18.8	3.8 ± 1.1

*値は全て平均±標準偏差 (n=15-17)

蒸散があるため、リンゴのように導管内を十分に水で満たすことはできないと推測される。

今後、落葉樹では秋に落葉して葉の蒸散による吸引圧がなくなった後、導管液がなくなる時期を検討する必要がある。

3) 溢泌開始後の各樹の水分状態

遠心による導管液の量と枝の含水率を比較すると(図1A, B), 溢泌現象のあるキウイフルーツとブドウは、導管液量が増加したときに枝の含水率も増加した。ただし、この間の含水率の増加は、キウイフルーツ、ブドウともに約9%であった。一方、遠心による導管液量の増加は生体重1gあたりブドウで約30 mg, キウイフルーツで約40 mgであり、これは含水率にしてブドウで3%, キウイフルーツで4%増加することに相当する。導管液の増加率に対して、枝含水率の増加率が2倍以上であることは、導管だけではなく周辺組織に水が供給されていることを示唆している。また、溢泌後、葉が蒸散を開始すると、導管中の水は容易に葉に供給されることから、根から吸収される水の多くが蒸散により葉から大気中に放出されるため、枝先端の切断面からの溢泌現象が見られなくなったと推測される。

一方、リンゴでは溢泌現象は認められなかったが、2月の測定開始時点で導管液量は約26 mg g⁻¹生重と他の樹種よりも高く、また2~5月の総導管液量もキウイフルーツよりも少なかったもののブドウよりも多かった。これは、遠心力より根圧が低く、根圧相当の圧力では溢泌が認められなかったと考えられる。また、遠心によって得られる導管液は、次第に減少したが、枝の含水率は逆に約8%増加した(図1A, B)。これは、リンゴでは冬の間も細い導管を水で満たしているが、導管から供給された水で導管周辺組織の含水率は増加するものの、葉の蒸散が盛んになると導管内の水が利用され、遠心によって得られる導管液の量は減少すると推測される。また、ウンシュウミカンは、遠心で得られる液量が極めて少なかった。常緑樹は、冬でも葉からの蒸散がある。このため遠心による導管液の量は測定期間を通じて少なかったと推測される。

4) まとめ

春に溢泌が起こる樹種(ブドウ, キウイフルーツ)と起

こらない樹種(リンゴ, ミカン)の枝の木部の形態、導管液の量、含水率について調査した。その結果、溢泌が起こる樹種の方が起こらない樹種より導管は太かった。遠心によって得られる導管液の量は、溢泌前は、ほとんど認められず導管はほぼ空の状態であると考えられた。溢泌が開始すると急激に導管液の量が増加し、溢泌終了とともに急激に減少した。その間、含水率の変化は導管液量の変化量に比べて大きいことから、水が導管周辺組織にも供給されていると考えられた。さらに、溢泌が起こらない樹種との違いについて論議した。

文 献

- Campbell, J. A., and Strother, S. 1996. Xylem exudates concentration of cofactor nutrients in grapevine are correlated with exudation rate. *J. Plant Nutri.*, **19**, 867-879.
- Campbell, J. A., Loveys, B. R., Lee, V. W. K., and Strother, S. 1995. Growth-inhibiting properties of xylem exudates from *Vitis vinifera*. *Aust. J. Plant Physiol.*, **22**, 7-13.
- Carlquist, S. 2001. 3 Vessel elements. In *Comparative wood anatomy, Systematic Ecological, and evolutionary aspect of dicotyledon wood*. p. 39-106. Springer, Berlin.
- Clark, C. J., Holl, P. T., and Smith, G. S. 1986. Chemical composition of bleeding xylem sap from kiwifruit vines. *Ann. Bot.* **58**, 353-362.
- 平岡潔志・瀧下文孝・村松 昇・内田 誠・土田靖久 2005. TDR 携帯型水分計による果樹の太枝体積含水率の計測. *土肥誌*, **76**, 641-644.
- Holbrook, N.M. 2002. 3. Water and Plant Cell. In L. Taiz and E. Zeiger (eds). *Plant Physiology* 3rd ed. p. 37-52. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA. USA.
- Muramatsu, N., and Hiraoka, K. 2006. Electrical impedance of fruit tree shoots from late winter to spring. *Environ. Control Biol.*, **44**, 77-83.
- Sakurai, N., and Kuraishi, S. 1988. Water potential and mechanical properties of the cell wall hypocotyls of dark-grown squash (*Cucurbita maxima* Duch.) under water-stress condition. *Plant Cell Physiol.*, **29**, 1337-1343.
- Taneda, H., and Tateno, M. 2004. The criteria for biomass partitioning of the current shoot: water transport versus mechanical support. *Am. J. Bot.*, **91**, 1949-1959.
- Tyree, M. T., and Zimmerman, M. H. 2002. Xylem structure and ascent of sap 2nd ed. p. 1-26. Springer, Berlin.