Kobe University Repository : Kernel

PDF issue: 2025-07-11

# Elucidation of physiological factors regulating height growth of conifer trees

Azuma, Wakana

(Degree)
博士（農学）
(Date of Degree)
2016-03-25
(Date of Publication)
2017-03-01
(Resource Type)
doctoral thesis
(Report Number)
甲第6658号
(URL)
https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1006658

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。

（別紙１）　　論文審査の結果の要旨

| 氏名 | 東　若菜 |
|---|---|
| 論文題目 | Elucidation of physiological factors regulating height growth of conifer trees<br>針葉樹の樹高成長を規定する生理学的要因の解明 |

| 審査委員 | 区　分 | 職　名 | 氏　　名 |
|---|---|---|---|
| | 主　査 | 准教授 | 石井弘明 |
| | 副　査 | 教授 | 黒田慶子 |
| | 副　査 | 教授 | 東　哲司 |
| | 副　査 | | 印 |
| | 副　査 | | 印 |

要　　旨

概要

“樹高の限界を決める要因は何か”という古くからの問いに対して、従来の定説では、樹冠上部が水不足に陥る水ストレスが主要因とされてきた（hydraulic limitation hypothesis）。これは高木になるほど根から梢端部までの水輸送が物理的に困難となることに起因する。しかしその後の研究で、樹冠上部では葉が小型化して光合成が抑制されるため伸長が制限されることや、光合成に有利な枝先端部では通水性が高く水輸送が改善されることが報告され、水ストレスが直接的な樹高成長制限要因ではないことが示された。また、これらの報告では説明しきれていない、高所への水輸送の困難さを補償するメカニズムの存在が示唆されている。一方で、葉の小型化は樹高にともなう水ストレスの影響であるとも推測されてきた。しかし、樹高 50～100m にも達する高木の梢端にはアクセス困難であったため、葉が受けている水ストレスの実態は直接測定されず、理論的な推測に基づくものであった。本論文では、高木の梢端に tree climbing の手法で登り、樹高成長を規定する生理学的要因について解明するため、葉の水分生理に関する様々な性質（水分特性）を直接的に測定し、高木の葉がうける水ストレスの実態と適応戦略について明らかにしている。

第１章では、（１）樹高成長研究の生態学、林業的意義、（２）高木の樹高成長についての既往研究、（３）水分生理特性と形態解剖学的特性の関係について説明し、研究の構成を概説している。

第２章では、現存する世界一高い種であるセコイアメスギ（*Sequoia sempervirens*）において、高所への水輸送の物理的制限が、葉内における貯水によって部分的に補償されることを明らかにしている。北米カルフォルニア州の湿潤な北部地域（最大樹高約 100m）と乾燥した南部地域（最大樹高約 80m）において、セコイアメスギの梢端から最下枝まで樹冠内の様々な高さの葉の水分生理特性を測定した結果、葉が受ける水ストレスの指標（萎れ時の葉の水ポテンシャル）は樹冠内の高さや光環境によらず一定であった。一方、葉の貯水性が高さにともない増加した。また、高さにともなう葉の小型化によって、受光面積が小さくなり、光合成においては不利になる一方、葉の蒸散面積に対する貯水量が増加し、水分保持においては有利な形態である事を示した。その結果、樹冠上部で物理的に生じる水不足の影響は、葉の高い貯水性によって補償されることを示唆している。セコイアメスギにおいては、気象条件の異なる地域間で同様の結果が得られ、日中の蒸散量の５倍に相当する貯留水を葉が有することが示された。また、葉横断面の解剖特性を解析した結果、裸子植物に特有の transfusion 組織の断面積が高さにともない増加していたことから、同組織の貯水への貢献を示唆している。一方で、木部組織の横断面積は減少していたことから、セコイアメスギの高所の葉は根からの水分供給よりも霧や朝露の貯留水に依存するところが大きいことを示唆している。

第３章では、日本最大級の樹高約 50m の秋田スギ（*Cryptomeria japonica*）において、transfusion 組織が、葉での水需要の日変化に応じて、細胞の形状が変化するとともに水の貯留場および供給源として機能することを明らかにしている。梢端から最下枝まで樹冠内の様々な高さの葉の水分生理特性および形態解剖学的特性を測定した結果、セコイアメスギと同様の傾向が得ている。さらに、スギの樹上で葉を液体窒素により低温凍結し、低温走査顕微鏡（cryo-SEM）により内部の組織と水を同時に観察した結果、transfusion 組織は日中に水分を含んだまま細胞の形状が収縮して扁平に変形し、夜明け前には再水和して元の形状を示した。つまり、transfusion 組織ではスポンジのように細胞の可逆的な形状変化とともに水の出入りが生じ、水分貯留および日中の給水源を担うことを示唆した。樹冠内の水分恒常性には、このような葉の組織構造の変化が寄与すると考察している。

| 氏名 | 東　若菜 |
|---|---|

第４章では、高木の葉の水分保持メカニズムに迫るために、第３章と同様の調査木において、岩石や木材など無機物を対象に利用されている赤外分光法と顕微鏡をかけあわせた顕微赤外分光法を、葉横断面に適用する実験系を確立している。葉横断面のスペクトルから得られた水分量は、生理学的測定と同様、高さにともない増加していた。また、葉横断面のスペクトルから得られた糖類全般の量は高さにともない増加する一方で、生理学的測定において葉の浸透調節能力は高さによらず一定であったことから、高さにともない増加するのは難溶性の多糖類であることを示唆した。そして、スペクトルマッピングによって、水・糖類等の葉横断面における面的定量が可視化している。高所の葉は水・多糖類の分布が transfusion 組織以外に葉肉組織中にも拡大していることが明らかとなり、葉における水の保持メカニズムに多糖類が寄与すると考察している。

第５章では、以上の結果をまとめ、水輸送の物理的制限に基づく既往の樹高成長制限仮説にはなかった、高木における水ストレスへの適応という新しい観点から、水分恒常性仮説（hydraulic homeostasis hypothesis）を示している。高さにともなう葉の貯水能力の増加によって樹冠内の水分恒常性が実現され、梢端の生理機能は維持される一方、そのような高い貯水能力を実現する組織構造の変化は光合成能力に寄与する組織構造と資源配分の観点からトレードオフの関係にあるため、樹高成長は葉における両機能のバランスによって規定されると考察している。今後の樹高成長の規定要因の解明では、環境などの物理的制限要因の影響のみならず、樹木による適応的な補償メカニズムの存在にも同時に注目するべきであることを提唱している。

本研究は、樹高成長を規定する生理学的メカニズムについて新たな仮説を提示し、今後の樹高成長の規定要因の研究においては、環境などの物理的制限要因の影響のみならず、樹木による適応的な補償メカニズムの存在にも同時に注目するべきであるという提言を行った点において、科学的に価値ある集積であると認める。よって、学位申請者の東　若菜は、博士（農学）の学位を得る資格があると認める。

別紙様式３（博士論文審査等内規第２条関係）

# 博士論文内容の要旨

氏　　名　東　若菜

専攻・講座　資源生命科学科専攻　応用植物学講座

論文題目（外国語の場合は，その和訳を併記すること。）

Elucidation of physiological factors regulating height growth of conifer trees

針葉樹の樹高成長を規定する生理学的要因の解明

指導教員　石井弘明



“樹高の限界を決める要因は何か”という古くからの問いに対して、従来の定説では、樹冠上部が水不足に陥る水ストレスが主要因とされてきた（Hydraulic limitation hypothesis）。これは高木になるほど根から梢端部までの水輸送が物理的に困難となることに起因する。しかしその後の研究で、樹冠上部では葉が小型化して光合成が抑制されるため伸長が制限されることや、光合成に有利な枝先端部では通水性が高く水輸送が改善されることが報告され、水ストレスが直接的な樹高成長制限要因ではないことが示された。また、これらの報告では説明しきれていない、高所への水輸送の困難さを補償するメカニズムの存在が示唆されている。一方で、葉の小型化は樹高にともなう水ストレスの影響であるとも推測されてきた。しかし、樹高 50～100m にも達する高木の梢端にはアクセス困難であったため、葉が受けている水ストレスの実態は直接測定されず、理論的な推測に基づくものであった。本研究では、高木の梢端に Tree climbing の手法で登り、樹高成長を規定する生理学的要因について解明するため、葉の水分生理に関する様々な性質（水分特性）を直接的に測定し、高木の葉がうける水ストレスの実態と適応戦略について明らかにした。

第 1 章では、（1）生態学および林業などの実務における樹高の意義、（2）高木の樹高成長についての既往研究、（3）水分生理特性と形態解剖学的特性の関係性について説明し、本研究の構成を概説した。

第 2 章では、現存する世界一高い種であるセコイアメスギ（*Sequoia sempervirens*）において、高所への水輸送の物理的制限が、葉群での貯水によって部分的に補償されることを明らかにした。北米カルフォルニア州の湿潤な北部地域（最大樹高約 100m）と乾燥した南部地域（最大樹高約 80m）において、セコイアメスギの梢端から最下枝まで樹冠内の様々な高さの葉の水分生理特性を測定すると、葉がうける水ストレスの指標（萎れ時の葉の水ポテンシャル）は樹冠内の高さや光環境によらず一定であった。一方、葉の貯水性が高さにともない増加した。また、高さにともなう葉の小型化によって、光合成においては受光面

積が小さくなる影響をうける一方、葉の蒸散面積に対する貯水量は高さにともない増加した。その結果、樹冠上部で物理的に生じる水不足の影響は、葉の高い貯水性によって補償されることが示唆された。セコイアメスギにおいては、気象条件の異なる地域間で同様の結果が得られ、日中の蒸散量の5倍に相当する貯留水を葉が有することが示された。また、葉横断面の解剖特性を解析した結果、裸子植物に特有の Transfusion 組織の断面積が高さにともない増加していた一方で、木部組織の横断面積は減少していたことから、セコイアメスギの高所の葉は根からの水分供給よりも霧や朝露の貯留水に依存するところが大きいことが示唆された。

第 3 章では、日本最大級の樹高約 50m の秋田スギ（*Cryptomeria japonica*）において、Transfusion 組織が、葉での水需要の日変化に応じて、細胞の形状が変化するとともに水の貯留場および供給源として機能することを明らかにした。梢端から最下枝まで樹冠内の様々な高さの葉の水分生理特性および形態解剖学的特性を測定すると、セコイアメスギと同様の傾向が示された。さらに、スギの樹上で葉を液体窒素により低温凍結し、低温走査顕微鏡（cryo-SEM）により内部の組織と水を同時に観察すると、Transfusion 組織は日中に水分を含んだまま細胞の形状が収縮して扁平に変形し、夜明け前には再水和して元の形状を示した。つまり、Transfusion 組織ではスポンジのように細胞の可逆的な形状変化とともに水の出入りが生じ、水分貯留および日中の給水源を担うことが示唆された。樹冠内の水分恒常性には、このような葉の組織構造の変化が寄与することが示された。

第 4 章では、高木の葉の水分保持メカニズムに迫るために、第 3 章と同様の調査木において、岩石や木材など無機物を対象に利用されている赤外分光法と顕微鏡をかけあわせた顕微赤外分光法を、葉横断面に適用する実験系を確立した。葉横断面のスペクトルから得られた水分量は、生理学的測定と同様、高さにともない増加していた。また、葉横断面のスペクトルから得られた糖類の量は高さにともない増加しており、植物細胞壁の主な構成



要素であるペクチンなどの多糖類などが寄与していることが考えられた。スペクトルマッピングでは、水・糖類等の葉横断面上での分布とその量を可視化することができた。高所の葉は水・多糖類の分布が Transfusion 組織以外に葉肉組織中にも拡大していることが明らかとなり、葉における水の保持メカニズムに多糖類が寄与することが想定された。

第 5 章では、以上の結果をまとめ、物理学的制限による既往の樹高成長仮説にはなかった、高木における水ストレスへの適応という新しい観点から、水分恒常性仮説（Hydraulic homeostasis hypothesis）を示した。樹冠内の水分恒常性を実現する高さにともなう葉の貯水能力の増加によって梢端の生理機能は維持される一方、そのような高い貯水能力を実現する組織構造の変化は光合成能力に寄与する組織構造と資源配分の観点からトレードオフの関係にあるため、樹高成長は葉における両機能のバランスによって規定されると考えられる。今後の樹高成長の規定要因の解明では、環境などの物理的制限要因の影響のみならず、樹木による適応的な補償メカニズムの存在にも同時に注目するべきである。