



Title	広葉樹辺材の道管相互壁孔に観察される被覆物に関する研究 [論文内容及び審査の要旨]
Author(s)	山岸, 松平
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第15303号
Issue Date	2023-03-23
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/89870
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Yamagishi_Shohei_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学位論文内容の要旨

博士の専攻分野の名称： 博士（農学）

氏名 山岸 松平

学位論文題名

広葉樹辺材の道管相互壁孔に観察される被覆物に関する研究

多くの広葉樹の木部組織では、道管が主要な通水経路となった通導組織が水分通導を担っており、その組織・細胞レベルの構造特性や化学的性質は生立木の通水や木材の薬液浸透性などに大きな影響を及ぼす。広葉樹の通導組織では、各道管が独立して通水しているわけではなく、多くの道管が頻繁に相互連絡することで通水ネットワークが形成されている。このような道管どうしの連絡は、道管相互壁孔と呼ばれる細胞壁の孔隙によっておこなわれる。この道管相互壁孔がもつ特性は、木部組織の通水性に強く影響すると考えられ、古くより議論の対象とされてきた。その議論では、とりわけ道管相互壁孔の内部に存在する「壁孔壁」と呼ばれるフィルター膜状の構造が重要視されてきた。壁孔壁は通水の大きな抵抗となる一方、植物生理学の観点では、空気や病原菌といった道管の機能不全を引き起こす因子の侵入から健全な道管を守るバリアーとして働くと考えられている。このような壁孔壁がもたらす道管相互壁孔の機能は、壁孔壁の構造や化学的性質に決定づけられる。ゆえに、これまで多くの研究で、様々な樹種を対象に、道管相互間の壁孔壁の微細構造や成分、またそれに応じた道管相互壁孔の機能特性が調べられてきた。

一方、このような壁孔壁の構造や化学組成が、道管相互壁孔の形成完了後に、二次的に変化することが示唆されている。例えば、いくつかの電子顕微鏡的な観察で、道管相互間の壁孔壁に様々なタイプの被覆物が付加的に堆積している場合があることが見出されている。このような被覆物の中には通水が機能している辺材で観察されるものもあり、これらは特に、広葉樹の木部組織の通水性に多大な影響を及ぼしていると予想される。しかしながら、各被覆物がどのような樹種や条件で発生するのか、またどのような成分で、どのような性質や機能をもつのかといった、その実態を捉えるために必要な基礎的知見はこれまで得られていない。そこで本研究では、広葉樹の辺材の道管相互壁孔に発生する既報の被覆物のうち 2 種類について、その実態を明らかにすることを目的に、各被覆物の成分や堆積過程、確認される樹種などの知見を収集した。

1 つ目の事例として、シナノキ (*Tilia japonica*) やシラカンバ (*Betula platyphylla* var. *japonica*)、オノエヤナギ (*Salix udensis*) で観察されている不定形の被覆物を「シナノキ型被覆物」と称し、その実態解明を試みた。この被覆物は、観察試料をエタノールやヘキササン等の有機溶媒で処理すると消失すること、また高い流動性を示すことが特徴である。まず、シナノキ型被覆物がどのような樹種で発生するのかを明らかにするために、様々な分類群に属する広葉樹 26 種の道管相互壁孔を電界放出形走査電子顕微鏡 (FE-SEM) で観察した。この結果と所属研究室で過去に調べられた 14 種の記録を取りまとめて整理したところ、計 40 樹種のうち 11 樹種でシナノキ型被覆物が確認された。これらのシナノキ型被覆物が見出された 11 樹種は、系統樹の中のある一群に限定して出現するわけではなかったが、その一方で、木部の柔細胞に脂質を貯蔵する fat trees と呼ばれる樹種群とよく一致することがわかった。次に、シナノキ型被覆物の成分を調べるために、辺材のへ

キサン抽出物をガスクロマトグラフィ・質量分析 (GC-MS) で分析したところ、シナノキ型被覆物が確認されるシナノキとオノエヤナギでは、同被覆物が確認されないイタヤカエデ (*Acer pictum* subsp. *mono*) に比べて、脂質 (脂肪酸エステル) が豊富に検出されることがわかった。これを受けて、シナノキ型被覆物の主成分が脂質であると予想し、シナノキ辺材中の脂質分布を飛行時間型二次イオン質量分析 (TOF-SIMS) で解析した。その結果、道管相互間の壁孔壁上から脂肪酸の存在を示すシグナルが検出され、シナノキ型被覆物が脂質であることが証拠づけられた。一方、流動性の高いシナノキ型被覆物の本来の分布を調べるために、採取後すぐに液体窒素で凍結させたインタクト試料を、一度も融解させずに Cryo-FE-SEM および Cryo-TOF-SIMS によって、低温下で解析した。その結果、インタクト試料では、シナノキ型被覆物が道管相互間の壁孔壁には一切存在せず、代わりに柔細胞の中に局在していることが明らかとなった。以上より、シナノキ型被覆物は、fat trees と呼ばれるような特定の樹種の柔細胞に豊富に貯蔵されている脂質が、電子顕微鏡観察のための常温下での試料作製の過程で拡散し、道管相互壁間の壁孔壁を覆ったものであると結論付けられた。

2つ目の事例として、ホワイトアッシュ (*Fraxinus americana*) やヤチダモ (*F. mandshurica*) といったトネリコ属の樹種で報告されている被覆物を「トネリコ型被覆物」と称し、その構造や成分を解析した。この被覆物は、冬になる前にほぼすべての辺材の道管に堆積するが、孔圏外の小道管のものは翌春の開芽前に消失するという季節性を示すことが特徴である。冬に限定して堆積するという動的な挙動から、樹木の越冬に関わる機能があることが予想されるが、詳細は不明である。まずトネリコ型被覆物の構造を調べるために、ヤチダモの道管相互壁孔を FE-SEM で観察した。年輪間や年輪内、あるいは季節ごとに採取した試料間における違いを比較したところ、まず孔圏道管に生じる被覆物と孔圏外道管に生じる被覆物で、形態や厚みに明確な違いがあることが分かった。また季節に応じた被覆物の堆積・消失の開始タイミングが、年輪によって異なることが明らかとなった。さらに、シナノキ型被覆物とは違い、凍結させたインタクト試料中でも同様に観察されることも確認した。トネリコ型被覆物の成分については、組織染色、免疫標識、紫外顕微分光分析といった組織化学的手法で調べた。その結果、トネリコ型被覆物は、キシログルカンやヘテロマンナンのような多糖類と、フラボノイドやクマリン類のようなフェノール類を含む複雑な組成であることが明らかとなった。また、この組織化学的解析の副産物として、光学顕微鏡レベルで被覆物の存否を検出できる手段が確立できた。これにより、様々な樹種における類似の被覆物の存否を、比較的大きな断面で簡便に調べられるようになった。このような光学顕微鏡レベルの手法を取り入れながら、本研究ではこれまで報告のなかった4種のトネリコ属においても同被覆物が堆積することを明らかにした。とくに調査した樹種の中で唯一、常緑性で散孔材性の樹種であるシマトネリコ (*F. griffithii*) では、組織内での被覆物分布に偏りがあり、より内側の年輪では被覆物が堆積している道管が少ないことがわかった。

以上のように本研究では、これまでに電子顕微鏡下で確認されていた広葉樹の道管相互壁孔に発生する被覆物のうちの2種類に関して、その成分や堆積過程などを明らかにすることができた。これらの知見を踏まえることで、今後、各被覆物の植物水分生理的な機能や、薬液浸透性に関する木材特性との関係について検討を深めていくことができると考えられる。また、本研究で調べた被覆物は、どちらも樹種特異的に見出されるものであったが、その成分は植物一般に存在するものであった。ゆえに顕微鏡で可視化できないレベルで、多くの樹種で同様の物質堆積が生じている可能性も想定される。本研究の被覆物に関する知見は、広葉樹の道管相互壁孔の機能に関する一般的な未解明事項を明らかにするための足掛かりになることも期待される。