九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

落葉広葉樹でみられる春先の木部輸送

近藤，民雄
九州大学名誉教授

大賀，祥治
九州大学農学部附属演習林

https://doi.org/10.15017/14827

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 81, pp.77-91, 2000-03-30. 九州大学農学部附属演習林
バージョン：
権利関係：

九大演報（Bull. Kyushu Univ. For.），81：77-91，2000

総　説

落葉広葉樹でみられる春先の木部輸送*

近　藤　民　雄**・大　賀　祥　治***

抄　　録

葉でつくられる光合成産物は成長点など物質代謝の活発な部位へ師管を経て運ばれ，素材として細胞構成成分の生合成に，あるいは呼吸基質として生合成のためのエネルギー源に，それぞれ使用されるのが通常である．しかし樹木における有機物質の転流は師部経由に限定されてはいない．ここではいくつかの落葉広葉樹について，春先の越冬貯蔵栄養分の成長点に向けての動員は主として木部経由で進むことを紹介した．

これに関連して，越冬栄養分の貯蔵器官とされる木部柔細胞と，輸送器官とされる木部道管との間でみられる物質交換についても言及した．

キーワード：落葉広葉樹，木部輸送，光合成産物，成長点，師管，越冬貯蔵栄養分，木部柔細胞

1．落葉広葉樹でみられる春先の木部輸送

樹木の体内での水の流れには2つのマスフローがみられる．一つは蒸散流であり，葉の蒸散面で発生し木部液を通して根にまで伝えられる張力，つまり負の圧ポテンシャル勾配による水の流れである．他の一つは師管液の流れであり，葉の師部に糖が蓄積して発生し，師管液を通して伝えられる正の圧ポテンシャル勾配による水の流れである．前者はもっぱら求頂的な動きであり，後者は求基的な動きを主とするが，ときに求頂的に動くことも知られている．水，ミネラルおよび含窒素化合物は根から吸収される．一方光合成による同化産物や含窒素有機物は葉から運び出され，師管を経て上下に，主として後者で輸送される．輸送の速度は前者で針葉樹，0.5 mh^{-1}，広葉樹，3.0～43.6 mh^{-1}（Kramer（田崎），1986a），後者で0.4～1.1 mh^{-1}（増田，1983）と，それぞれされている．

落葉広葉樹は春先の開芽や開花に向けて，幹，枝および根の柔組織に含まれる越冬貯蔵栄養分を優先的に動員し，成長点に輸送して構成材料あるいはエネルギー源として，それぞれ利用する．その際越冬炭水化物の貯蔵部位としては根の柔組織が幹や枝のそれに優先するとされている（Loescher *et al.*, 1990）．動員される越冬貯蔵栄養分はソースである

---

* KONDO, T. and OHGA, S. : Xylem Transport of Deciduous Broad-Leaved Trees During Early Spring (Review)

** 九州大学名誉教授
Emeritus Professor, Kyushu University, East Tsukiguma, Fukuoka 816-0054
*** 九州大学農学部附属演習林
Research Institute of University Forests, Kyushu University, Sasaguri, Fukuoka 811-2415

根や幹の柔組織から樹幹や枝条を経由して，シンクである成長点の分裂組織まで長距離輸送される．その際輸送は前者のマスフローによるものなのか，それとも後者のマスフロー経由であるのか，ここでは春先に開芽に先立って開花し，あるいは開花と開芽とが相前後するいくつかの落葉広葉樹を取り上げ，むしろ前者の木部輸送が主要経路であるとする知見を中心として紹介してみたい．

2．木 部 輸 送

炭水化物，含窒素化合物，植物ホルモン，ビタミンなど大部分の有機物質は師部を経由して運ばれる．このことは環状剥皮や，師管液の分析および放射性同位元素による実験などの結果から明らかであり，成長期の有機物質の輸送は主として師部経由によるとされている（Kramer and Kozlowski, 1979c）．しかし晩冬から早春にかけて，開芽よりもむしろ開花が先行するような落葉広葉樹では，春先の活動再開に必要な栄養分の補給は成長期と同じように，師部経由の輸送によるとは言い切れない．例えば *Cornus*（ミズキ）の場合，1月下旬から吸水が活発となりはじめ，活動が再開されるが（小林，1982），この頃冬芽や形成層はまだ休眠中であり，新師部は作られていない．従って，新師部による輸送は考えにくい．一般に広葉樹の師管の寿命は通常一年のものと，二年以上のものとがあるとされている（畑野・佐々木，1987a）．師管の寿命が一年のものでは，活動再開に必要な栄養分の補給は新師部がまだ作られていない段階，あるいは作られてはいるがまだ充分に機能できない段階では，既存の道管に依存するしかない．また師部の寿命が二年以上のものでは，休眠中は師板にカロースが沈着し，師部は閉塞しているのでこの段階での師部による輸送再開は困難である．しかも輸送再開のためにはカロース溶消が必要であり，それには成長点からのオーキシン補給を必要とするとされている（Aloni and Peterson, 1991）．しかし休眠中の冬芽に充分なオーキシン補給は望めそうもない．従って師部輸送による栄養分補給は期待できないので，既存の木部道管による輸送に依存せざるを得ない．もっとも厳寒期でも師部輸送が完全には停止せず，いく分かは機能しているとするものもみられる．*Salix* の枝で越冬する scale 虫の吻針分泌液分析およびカロース呈色反応の結果から，師管のうちいくつかは厳冬期にも残存機能しており，*Salix* の他 *Tilia* や *Acer* でも同様である（Fisher, 1983）．厳冬期には師部経由の長距離輸送は大部分停止してしまい，わずかに冬期の低い代謝活性に見合う程度の輸送が残っているということであろう．従って晩冬から早春にかけて開花が先行する樹種では，木部輸送により緊急な栄養要求に対応せざるを得ないことになる．とりわけ開花には開芽と比べ，一段と多くの栄養分を必要とするので（Lenton, 1984），栄養要求は一段と厳しく木部輸送への依存度はさらに増すことになる．その際木部輸送は枯死組織である道管経由であり，生きた師管の場合と異なり，休眠やカロース沈着といった生理現象とは関係なく進行し得る利点がある．また開花の栄養要求が開芽のそれより厳しく，いわゆる priority demand が主張される点については，*Populus* の花芽の成長が一段落して始めて，葉芽の伸びが本格的となる事実からもうかがい知ることができる（Bachelard and Wightman, 1973）．開花が開芽に先行するか，あるいは両者が同時進行するものとして，取り上げられ検討されている樹種としては *Salix, Betula, Acer, Vitis*（Loescher *et al.*, 1990），*Malus*（Hansen and Grauslund, 1978），

Populus および *Ulmus*（Bollard, 1960）がある．これらの樹種はすべて春先の木部経由による輸送が確認されている．この他 *Actinidia*（Ferguson *et al.*, 1983），*Cornus*（小林, 1982）および *Juglans*（Dathe *et al.*, 1982）についても木部輸送の確率はかなり高いようである．このうち *Acer*（Johnson *et al.*, 1987）および *Actinidia* については，樹幹から切り離した枝条についても木部液の溶質集積が認められているので，必ずしも根の存在を必要とせず，この場合の木部輸送は根圧とは関係ないとされている．またこれらの樹種の共通点としては，前述のように開花が早い時期にみられることのほか，すべて落葉性環孔材樹種である点が上げられる．開花に次いで開芽が進み，開芽と共に木部液の溶質濃度は急減する（Sauter, 1982）．この急減は樹体内の有機物質の輸送が，この時点で休眠期の木部経由から成長期の師部経由へ切り換えられていくことを示唆している．

要するに木部輸送は主として早期開花，もしくは開花と開芽との同時進行に，それぞれ向けて幹や根に貯蔵されている越冬有機物質を，花芽もしくは葉芽に緊急動員するための主な輸送形式とみなすことができる．

3．木部輸送の裏付け資料

前述のように春先の緊急な栄養要求に対応する輸送形式として木部輸送が注目される．しかし実際に木部輸送は進行しているのであろうか，木部輸送の進行を支持する観察や実験結果あるいは間接的な資料等がみられるか，ここでは木部輸送の進行を裏付けるいくつかの根拠についてみてみたい．

まず組織解剖所見からみると，春先に動員される越冬栄養分の貯蔵部位は柔組織の細胞である．広葉樹の木部柔組織には放射組織と軸方向柔組織とがみられ，軸方向柔組織は柔細胞の配列様式から独立柔組織と随伴柔組織とに分けられる（渡辺，1978）．前述のように越冬貯蔵栄養分の緊急動員が進行するとすれば，これらの柔組織の細胞と木部道管とは直接接触し，相互に連絡し合っていなければならない．実際に道管に隣接し，直接的な溶質交換が可能な柔細胞としては放射組織の細胞と軸方向随伴柔細胞の細胞との2つが上げられる．*Salix* では放射細胞のうち道管に密着し，しかも直径5μmの大型壁孔を持つものを contact cell と呼び，その数は道管に隣接する柔細胞の約50%に達するとされている（Sauter, 1980）．従って放射組織の越冬貯蔵物質は contact cell を通して道管に，軸方向随伴柔細胞のそれは配列中心に位置する道管に直接，それぞれ壁孔を通して移動し木部液に入り成長点に向け輸送される．なお軸方向独立柔細胞の貯蔵物質の輸送についてはよく分かっていない．

次に木部液の溶質濃度についてみると，春先の越冬貯蔵栄養分の動員は，明らかに花芽や葉芽の活動再開に向けられている．そうであれば，この時期の木部液の溶質濃度はかなり高いと予想される．実際に高い溶質濃度が観察されるのであろうか，ドイツ北部で *Salix* の木部液について1月中旬のスクロース濃度1.2%が開花直前の3月上旬には約5%に達している（Sauter, 1981a）．図1に *Prunus*（甘果桜桃）の木部液可溶性炭水化物の年間経過が示されている（Loescher *et al.*, 1990）．12月頃から増え始め3月下旬の開花前にピークに達し，花づき後急減している．明らかに花づきに向けて砂糖の木部輸送が進んだことを示している．炭水化物に限らず含窒素化合物についても，ほぼ同じような傾向

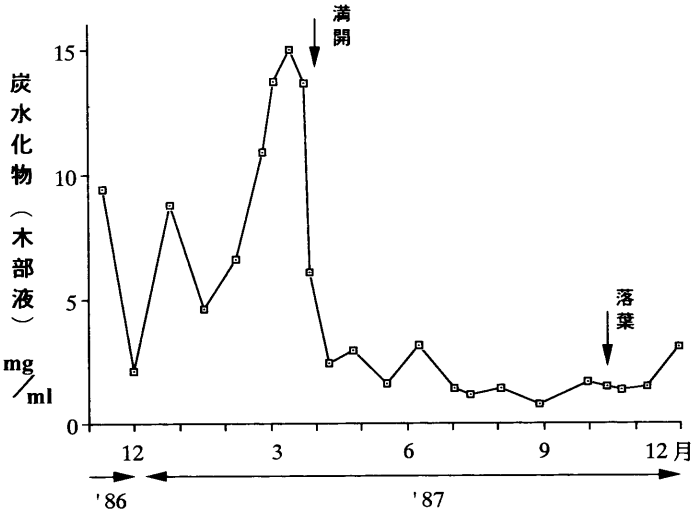

Fig. 1 Total carbohydrates found in the xylem sap extracted from shoots of sweet cherry.

図1 甘果桜桃，木部液の総炭水化物の年間経過
［Loescher *et al.*, (1990) より改編］

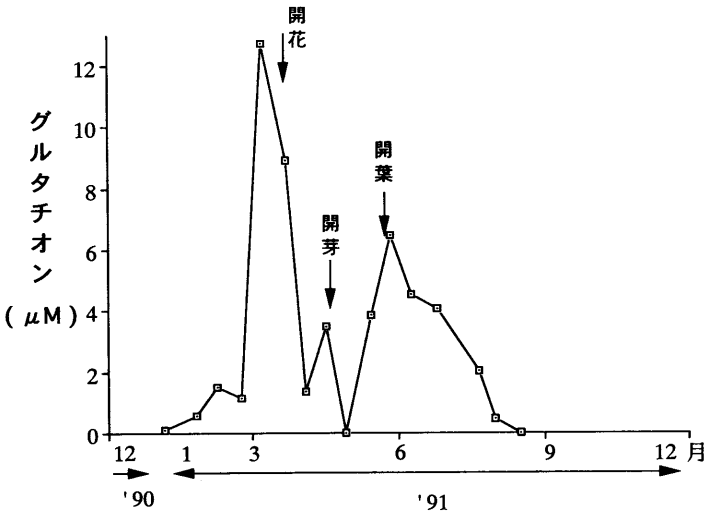

Fig. 2 Seasonal variations in the thiol contents in the xylem sap of popular twigs.

図2 ポプラ木部液チオールの年間経過
［Schneider *et al.*, (1994) より改編］

がみられる．*Populus* の一例が図2に示されている(Schneider *et al.*, 1994)．含硫アミノ酸として最も多くみられるグルタチオンは開花前の3月に大きなピークを，4月の開芽時と5月の開葉時とに，それぞれ小さなピークを示し，貯蔵タンパク質のアミノ酸への加水

分解と共に，分解アミノ酸の活発な木部輸送をうかがわせている．つまり木部液の溶質濃度は開芽前にピークを示し，開芽後に急減する．このような溶質濃度についてみられる開芽前ピーク－開芽後急減といったパターンは木部輸送の進行を示す指標の一つとみなすことができよう．

さらに木部液の植物ホルモンについてみると，エチレン以外の植物ホルモンは全て木部液および師部液にあり，いずれも長距離輸送されるようだとされている（Kramer and Kozlowski, 1979f）．しかし師部液は別として，木部液の植物ホルモンについては必ずしもそうではない．木部液の植物ホルモンのうち，最もよく知られているものはサイトカイニン（Purse *et al.*, 1976; Tromp and Ovaa, 1990），次いでジベレリンである（Dathe *et al.*, 1982; Chen, 1990）．アブサイジン酸については試料液とされたものに師部液の混入や茎頂拡散液との混淆が考えられ（Dathe *et al.*, 1982; Chen, 1987），検討の余地を残している．またオーキシンについての具体的記述はみられない．*Malus* の木部液のサイトカイニンは夏から晩冬までは少なく，春先の芽のふくらみと共に急増し，開葉と共に急減して夏の低レベルに戻っている（Tromp and Ovaa, 1990）．従ってサイトカイニンもまた前述のスクロースやアミノ酸と同様に，開芽前ピーク－開芽後急減といった典型的パターンを示し，木部輸送の進行を支持している．

さらに木部輸送の進行を裏付ける定量的所見をみてみると，ドイツのキールで *Betula* のシュートを使い，尾状花序の伸び始めから満開迄の10日間の炭水化物収支がチェックされた．この期間にシュートの総炭水化物は約50%減少している．一方シュートから蒸散する水の量と木部液の砂糖濃度とが測定され，蒸散量をそのまま木部液の通過液量とみなして木部経由による輸送砂糖総量を計算してみると，上記の総炭水化物の減少量とほぼ等しいことが示された（Sauter and Ambrosis, 1986）．つまり *Betula* の花づきに主として使用された炭水化物はほとんど木部経由でなされたことになり，木部輸送の進行が立証されたと言えよう．その他，木部液には酵素活性も認められている．*Salix* のシュートで放射細胞から道管に移動するスクロースは道管の壁に結合するインベルターゼにより加水分解され（Sauter, 1983），また *Malus* や *Pyrus* の木部液にペルオキシダーゼ活性がみられ，等電点のちがう2つのイソ酵素として存在している（Biles and Abeles, 1991）．酵素活性が認められることは木部液が単に炭水化物やアミノ酸の輸送の役目をするにとどまらず，それ自身が代謝活性の場であり得ることを示唆している．

ここで取り上げた裏付け資料は全て木部輸送の進行を支持しており，それは休眠期を通じて根から供給される物質のほか，ひろく越冬貯蔵栄養分一般の動員や移動に与かるものと理解される．

4．木　部　液

木部液は溶質として炭水化物，含窒素化合物，植物ホルモン，ミネラルなどを含み，定性的には師部液の組成と大差ないが溶質濃度がかなり低く，稀薄溶液である点が特徴的である．溶質成分の濃度や組成は，季節により一日でも時間により変動する．一般的には各溶質成分とも冬から初春にかけて高濃度となり，晩春から初夏にかけて低濃度となる．前述のように各溶質成分についてみられる季節的変動の顕著な一般的傾向，つまり開芽前ピー

クー開芽後急減のパターンが木部輸送進行の裏付け資料の一つとみなされる．木部液の流れが蒸散流そのものであり，蒸散流の速度は晩秋から冬の間緩やかで晩春から夏に急になる．従って蒸散流が緩やかな期間は各溶質成分の濃度は高く，蒸散流が急になると稀釈が進み濃度は低くなる．

成長期の吸水や蒸散流の樹幹内上昇の駆動力は，前述のように主として蒸散が持ち込む負圧（張力）とされている（Kramer（田崎），1986）．休眠期および成長期への移行期間での木部液移動の駆動力の実体については，多くの樹種について成長期と同様に蒸散による負圧が考えられている（Loescher *et al.*, 1990）．蒸散によって葉の水ポテンシャルが低下し，蒸散流の起動力となっている．しかし駆動力をもたらす蒸散の大きさをみると，例えば *Acer* について成長期 12.2 g/dm^2/day（葉面積あたり），休眠期 0.26 g/dm^2/day（樹皮面積あたり）とされ（Kramer and Kozlowski, 1979g），休眠期の蒸散は余りにも小さく，生ずる負圧もかなり小さいと予想される．そこで *Salix* について尾状花序成長時の炭水化物の木部輸送は蒸散による負圧のほか，高いスクロース濃度による正圧，すなわち木部中に溶けたスクロースによって浸透ポテンシャルが低下し，これに高い水ポテンシャルにある部位から水が流れ込み，その結果生じる正圧，浸透圧も併せ加わるとされた（Sauter, 1980）．また *Acer* について古くから実施されているメープルシロップ採取では，夜間の低温により木部液が凍結し，次いで翌午前気温の上昇により凍結液が解凍し，解凍木部液が穿孔から溢泌する．これを集めたものがメープルシロップである．従って溢泌液の取得には夜間低温－昼間高温といった気温の日周期性が必要であり，木部液の溢泌は一種の日周期現象とみなされる（Milburn and Zimmermann, 1986）．そうであれば木部液溢泌の駆動力の背景には明るさや，温度などの外因的な日周期性リズムの存在が示唆されよう．

木部液の溶質成分には種特異性がみられる．*Salix*，*Acer* にはスクロース（Sauter, 1980; Loescher *et al.*, 1990），*Betula, Populus, Alnus* にはフラクトース，グルコースの還元糖（Sauter, 1980; Loescher *et al.*, 1990），*Malus* にはソルビトール（Hansen and Grauslund, 1978），*Vitis* には有機酸とアミノ酸（Andersen and Brodbeck, 1989）がそれぞれ固有の主成分とされている．*Salix* の木部液のスクロース濃度は 1 月下旬から 2 月上旬の最低気温を経た後に気温の上昇と共に高くなるので，木部液のスクロース濃度は個体の耐寒性とは関係ないとされている（Sauter, 1982）．また *Acer* からのメープルシロップ採取の際，溢泌には木部液がスクロースを含むことを必要とし，しかもスクロース濃度が高いほど溢泌量も多いようである（Johnson *et al.*, 1987）．さらに *Acer* について樹幹の全容積のうち，放射組織の容積が占める割合が高い個体ほど溢泌液のスクロース濃度もまた高い（Wallner and Gregory, 1980）．このことは溢泌液のスクロースは放射組織に含まれるデンプンに由来することを示している．

前述のように *Betula* の木部液の主成分はグルコースとフラクトースであり，これに小量のスクロースを加えると，木部液の全有機物の 97～98% に達する（Sauter and Ambrosis, 1986）．またその放射組織にはスクロースの他，ガラクトース，スタキオースおよびマルトースが見出され，木部液の糖組成とは必ずしも同じではないとされている（Sauter and Ambrosis, 1986）．なお放射組織の糖組成は師管液のそれとほぼ同じとみなしてよい．

Salix の木部液のスクロース濃度は前述のように3月には約5%にも達するが（Sauter, 1981b），スクロースの集積は気温に左右され，最高気温と最低気温との温度差が大きいほど集積量は増すとされている（Sauter, 1982）．また木部液へのスクロース集積とは反対に，木部液からのスクロースの減少についても検討されている．*Salix* の木部道管に既知濃度のスクロース溶液を幹潅注し，一定時間後とり出した潅注液について検討した結果，減少量には季節的推移がみられている．先ず花芽の成長期，次いで葉芽の成長期，最後に夏のデンプン沈着期と会わせて3つのピークが認められ，それぞれの段階における栄養要求の大きさとよく対応している（Sauter, 1983）．

次ぎに，木部液に含まれる窒素化合物についてみると，含窒素化合物の主体はアミノ酸やアマイドなどの有機化合物であり，硝酸態やアンモニア態のような無機化合物は比較的少ない．例えば，*Citrus* の木部液についてアミノ酸80%，硝酸塩15%とされている（Kato, 1981）．木部液には硝酸塩が少ないので以前には根の組織で硝酸還元酵素により還元されてしまうとされていた（畑野・佐々木，1978）．しかし多くの樹木の葉に硝酸還元酵素活性が確認され，しかも硝酸還元酵素活性と木部液の硝酸塩濃度とが正に相関するとされ，木部液の硝酸塩は葉でもアンモニア態に還元されるとされた（Smirnoff *et al.*, 1984）．しかも葉における硝酸還元では光による硝酸還元酵素の合成と活性化とが進むとされ，根ではみられない光による還元促進効果が認められ注目される（Lillo, 1994）．

Salix の木部液にはグルタミンが最も多く含窒素化合物の約75%に達し，アスパラギンがこれに次ぎ，そのほか25種のアミノ酸が見出されている（Sauter, 1981a）．*Populus* には前述のようにグルタチオンがみられるほか，シスチン，γ－グルタミルシスチンおよびグルタミンがみられ，またグルタチオンについてはチオール化合物とも呼ばれる還元硫黄アミノ酸の貯蔵および輸送形態とみなされるという（Schneider *et al.*, 1994）．*Betula* の木部液にはシスチンとグルタチオンが含まれ，シスチンが常にグルタチオンより多く，しかも両者とも開葉の直前に最高値を示した（Schupp *et al.*, 1991）．その他 *Actinidia* についてアルギニンを主とするアミノ酸がヘキソースを主とする炭水化物と共に，開芽の前に著しく増加するが，開葉と同時に急減しており（Ferguson *et al.*, 1983），このことは前述のように春先の木部輸送の進行を裏付ける資料の一つとみなされる．

5．木部液と師部液

先に樹体内の水の流れには蒸散流と師管液の流れとの2つのマスフローがみられるとした．蒸散流は師管液の流れと共に樹体内でコンパクトな水の循環系を作り上げている．両者はそれぞれ特性を持ち，そのため時には相互に補填し合い，また時には競合し合っている．前述のように蒸散流は木部液の流れであり，師部液の主体は師管液の流れである．ここでは木部輸送の立場から師部液と対比しながら木部液についてみてみたい．

Quercus（Eastern red oak）の木部液の組成を師部液のそれと比較したものが表1である（Kramer and Kozlowski, 1979d）．木部液の溶質濃度はミネラルを始めスクロースその他について，師部液より極めて小さく，しかもpHは酸性で，師部液のアルカリ性と対照的である．しかし師部液はもちろん，木部液についても季節や一日の時間による変動が大きい点は前述の通りである．例えば木部液のpHについても樹種あるいは時期により

表1 *Quercus* 木部液と師部液の溶質濃度（mg/ml）
Table 1 Solute concentrations in the sap of xylem and phloem in red oak.

	木部液	師部液
絶乾物	1.4	220
スクロース	0.128	140
K	0.177	2.1
Mg	0.0115	0.077
Na	0.004	0.037
Ca	0.018	0.049
p	0.005	0.052
pH	4.9 - 5.0	7.5

［Kramer *et al.*, (1979)］より

アルカリ性を示すことが知られている．ドイツのキールで3月上旬，*Betula* の木部液のpHは8.0であるが，気温が上がり蒸散が進むようになると5.7と漸次酸性側に移るとされている（Sauter and Ambrosis, 1986）．蒸散が極めて小さい休眠期には木部液の流れは緩やかであり，そのため師管液の拡散が放射組織を通り越して木部液にまで及び，ついに師管液のアルカリ性が木部液に持ち込まれたものと考えられる．木部液が示すアルカリ性は *Vitis* についても知られている．*Vitis* の溢泌現象は通常春先の約10日間に亘ってみられ，一日の溢泌量の動きをみると，正午頃にピークを示しその前後は少なくほぼ左右対称型である．溶質濃度およびpHについても同じような傾向であり，そのpHは正午頃8前後のアルカリ性であるが，朝方と夜間とは6前後の酸性側に戻っている．そのアルカリ性は木部液に含まれるアンモニア態窒素の高濃度によるもののようである（Andersen and Brodbeck, 1989）．

溶質成分としての糖に注目してみると，同化産物としての炭水化物の輸送形態は通常スクロースを主とするので（茅野, 1991b），師部液にみられる糖の大部分はスクロースであるが，木部液にはスクロースはみられないか（Hocking, 1980），みられてもわずかとされている（Hansen and Grauslund, 1978）．しかし樹種，時期および部位により必ずしも少なくない．前述のように春先の *Salix* で約5%（Sauter, 1981b），*Acer* で約4%に及んでいる（Kriebel, 1989）．落葉広葉樹は春先の木部液のスクロース濃度を目安として2郡に分けられることがあり，その際一つはスクロース濃度が3～5%，ヘキソース濃度はその1/3～1/20の樹種として *Acer* および *Salix* があげられ，他の一つはヘキソースが主成分，スクロース濃度は＜0.5～1%の樹種として *Betula, Carpinus, Alnus, Juglans, Fagus, Populus* および *Vitis* があげられている（Sauter, 1980）．糖組成については，前述のように木部液にはスクロース，グルコースおよびフルクトースが，師部液にはスクロース，ガラクトース，ラフィノース，スタキオースおよびマルトースが，それぞれみられ（Sauter and Ambrosis, 1986），師部液には一般にグルコース，フラクトースは含まれず（Kramer *et al.*, 1979a），木部液にはマルトースがみられず，しかもスクロースのガラクトサイドであるラフィノース（三糖類）や，スタキオース（四糖類）はみられないか，あ

るいは僅か含まれるか，どちらかであるようである（Sauter *et al.*, 1986a）．放射組織や，師部液に特異的とされるガラクトース系のオリゴ糖類（ラフィノース，スタキオース，ベルバコース）については *Oleaceae* など特定の樹種にかぎってみられる糖の輸送形態の一つとされ（Kramer and Kozlowski, 1979a），あるいは秋から冬にかけて集積し，開芽と共に減少するので耐凍性向上に与かるとか（Sauter, 1988），休眠維持に関係するとか（Bachelard and Wightman, 1973），あるいは糖の貯蔵形態の一つと受けとられたりしている（Kramer and Kozlowski, 1979b）．最近大気汚染による *Populus* の葉の老化に対する指標成分としても役立つという（Buker and Guderian, 1993）．

Populus に投与された［^{14}C］－グルタミンは蒸散流にのって上昇し樹冠上部で師部に移り，伸びつつある葉に運び込まれるようである（Dickson *et al.*, 1985）．この場合投与グルタミンは明らかに木部液から師部液に移っている．*Salix* について根で吸収された K^+ が樹幹を上昇中師部に移り，木部にも師部にも K^+ がみられるようになることはよく知られている（茅野, 1991a）．このように木部液と師部液との間では通常，溶質交換がみられる．*Salix* について2月の木部液におけるスクロース集積と師部液のスクロース濃度とは無関係であるが，3月下旬の開芽および形成層活動以後の両者は共にスクロース濃度を減少していくとされている（Fisher, 1983）．2月の無関係は両者の間に放射組織が介在し溶質交換があることを示し，3月の共に進む濃度減少はシンクに向けての協調輸送を示している．前述の *Populus* におけるグルタミンおよび *Salix* における K^+ の挙動からも明らかなように，成長点は木部液からも師部液からも，含窒素化合物やミネラルなど栄養分一般をひろく受け取っている．木部液と師部液との関係は，一方が酸性を他方がアルカリ性を，それぞれ保持していることからも明らかなように，相互に独立したマスフローを形作っている．しかも相互間に溶質交換がみられる点からみて，両者の間には密接な有機的連絡が確保されているようである（Van Bel, 1990）．

Acer について成長期で葉を着けている期間の木部液にはスクロースはみられないが，落葉が始まると共にカロースの沈着による師管の閉塞が始まり，同時に木部液にスクロースがみられるようになる．落葉後スクロース濃度は木部水分の減少と同時に増加し，ついに開花前ピークに達し，その後開芽と共に急減しもとのレベルに返る（Johnson and Tyree, 1992）．落葉を切り換え点として師部輸送から木部輸送に移り，木部輸送が進んだあと，今度は開芽を切り換え点として木部輸送から再び師部輸送に戻る．このようにみてくると，木部輸送は落葉（休眠）期間における栄養分の輸送形式の一つであり，とりわけ開花もしくは開芽前に，その進行が顕在化すると言えよう．なお先に2，3の樹種について厳冬期にも，師部輸送の一部が存在するとした（Fisher, 1983）．従って，木部輸送が活発な時期にも穏やかな師部輸送は併進していよう．

6．放射方向の溶質移動

先に木部液と師部液とは，それぞれ独立したマスフローを形作る一方，密接な有機的連絡を確保しているとした．有機的連絡とは具体的には木部液と師部液との間の溶質交換を指している．この場合溶質交換は主として放射組織を介して進められる．このことは実際に放射活性スクロースを形成層領域に投与して追跡すると，放射活性は放射組織を経由し

て樹幹内部に向かい，内方辺材にいたるとする実験結果からも明らかである（Kramer and Kozlowski, 1979c）．木部液，師部液とも，それぞれマスフローの流れの方向は樹幹に平行な長軸方向であり，放射組織における溶質の移動方向は樹幹に直角の方向である．先に蒸散流は師管液の流れと共に，樹体内でコンパクトな水の循環系を作り上げているとした．しかし実際には長軸方向での上記2つのマスフローのほか，これを水平方向につなぐ放射組織の流れが併せ加わって，始めてコンパクトな循環系の実体ができ上がることになる．

木部液と師部液との間の放射組織による溶質交換の重要性は，特に温帯落葉広葉樹の生き残り戦略の一つとして注目される．放射組織は木部－師部溶質交換の必須条件としての輸送経路を提供するだけでなく，前述のように樹体内の水循環系の構築に与かるほか，貯蔵器官として落葉期の栄養補給に欠かせない役割を演じ，さらに代謝活性もまた活発であり物質交換の場としても機能しているからである．放射組織の貯蔵器官としての役割については，形成層に近い放射細胞ほど貯蔵物質が多く，デンプン粒も形成層に近いものに多くみられ，一方脂質はむしろ内方辺材に近いものに多いとされている（Kramer and Kozlowski, 1979c）．

放射組織の代謝活性については，例えばデンプン⇔スクロースと言った代謝反応が進み，この代謝反応は炭水化物の貯蔵形態と輸送形態との相互変換に直接関係すると共に，耐凍性獲得，物質動員およびエネルギー取得など，成長と分化とに必要な生理現象をひろく支えている．放射組織で進む代謝反応には，多くの樹種について年間の周期的パターンがみられる．例えば北米のバーモントで *Acer* のデンプン含有量について，開芽前と開葉後とにそれぞれピークがみられ，開葉期と厳冬期とにそれぞれ最小値がみられる．開葉期の最小値は迅速成長にもとづく減少を，厳冬期のそれは耐凍性獲得のための加水分解による減少を，それぞれ示している（Marvin *et al.*, 1971）．また *Populus* の放射組織のタンパク質は秋の葉の黄変と共に急増し，翌春の開芽と共に消失する（Sauter and Van Cleve, 1990）．さらに *Populus* の放射組織でスレオニンやアラニンはタンパク質にとり込まれるが，その際アラニンは完全にとり込まれ，スレオニンは一部が残りそのまま師部まで運ばれる（Vogelman *et al.*, 1985）．このような事例から放射組織における代謝反応の周期的なパターンと共に，きびしい代謝活性をうかがうことができる．

放射方向の移動で溶質が木部から師部へ運ばれる際，先ず道管と放射組織の contact cell との間の壁孔を通過し，次いで放射組織を水平方向に移動し，最後に末端位の放射細胞から師管／随伴細胞複合体に配分されるといった3段階で進み，反対に師部から木部に運ばれる際は，この逆順で進む（図3参照）（Van Bel, 1990）．道管は生活機能を持たない枯死細胞（道管要素）が繋がったものであるが，放射組織および師管／随伴細胞複合体の細胞は，それぞれ原形質を持つ生活細胞である．溶質の移動形式としては放射組織内の細胞間隙や細胞壁などの自由空間における拡散によるものと，原形質連絡経由によるものとの2つが考えられる（Van Bel, 1990）．しかし *Populus* の放射組織について一定期間に集積されるデンプン沈着量を求め，これを放射細胞の接線方向での壁面積あたりのグルコース移動量に換算してみると，拡散によるとして予想されるよりもかなり大きい数字が得られた．このため放射方向の移動は自由空間経由によらず，もっぱら原形質連絡経由によると考えられた（Sauter and Kloth, 1986b）．従って木部と師部との間の溶質交換

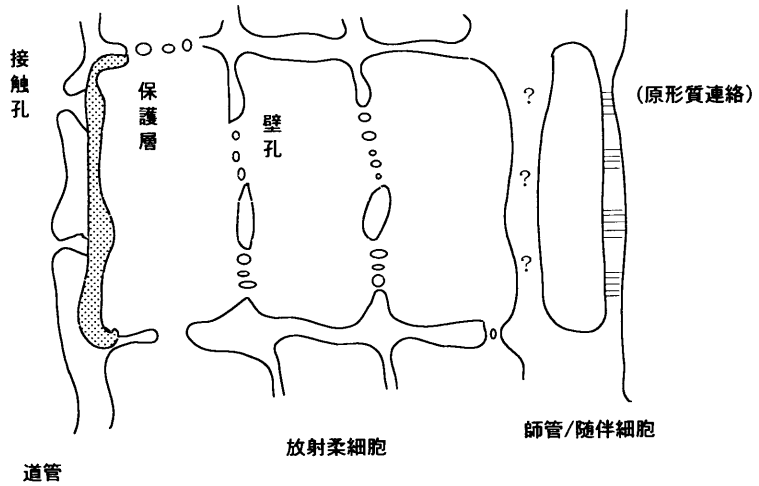

Fig. 3 Simplified model of the presumptive radial route of the xylem－phloem exchange.

図3 木部－師部溶液交換図
［Van Bel, (1990) より］

は枯死細胞と生活細胞との間で進むことになり，移行にはエネルギーを必要とすることになる．また放射方向の移動はＰＣＭＢ（Ｐ－クロロ・マーキュリー・ベンゾアート），あるいはNaF処理により強く抑制される（Sauter, 1980）．ＰＣＭＢはＳＨ基を中心とするいわゆるＳＨ酵素の阻害剤であり，呼吸作用の主体とされる脱水素酵素の活性を抑制するとされている（Kramer and Kozlowski, 1979c）．従って，放射方向の移動は生活細胞の代謝活性に強く左右されると考えられる．

さきに *Salix* について道管に隣接する柔細胞の約50%を占める contact cell を通して，放射細胞から道管へ溶質が移動するとされている（Sauter, 1980）．前述のように，道管との間で溶質を交換し得る細胞としては放射細胞と軸方向柔細胞とがあり，両者がどんな割合で存在するかは樹種によって異なる（渡辺，1978）．*Acer* では道管との接触面積の大きさからすると，放射細胞よりもむしろ軸方向随伴細胞のほうが大きいとされ（Gregory, 1978），また *Acer* の接触面積は *Salix* の約4倍に達すると言う（Sauter, 1982）．

放射細胞から道管への移動を制御する要因としては，①放射細胞におけるデンプンからスクロースへの変換の大きさ，②放射細胞から道管への移動速度，③道管における移動速度および放射細胞への再吸収の度合の3つが上げられている（Sauter, 1982）．いずれも温度依存性が著しく気温の高低につよく左右され，むしろ低温のほうが好都合とされる場合が多い．なお道管から放射細胞への再吸収については，低温（2℃）では進まず高温（21℃）で進み，しかも加水分解を受けてヘキソースを生じ，ヘキソースの形で再吸収される（Sauter, 1983）．前述のように放射細胞から道管へはスクロースとして移動し，逆に道管から放射細胞へはヘキソースとして移動するとされており，単なる可逆過程とは考えられず注目される．

移動の時期については，*Salix* でもっぱら12月から翌3月までの期間に集中的にみられ

るとされ（Sauter, 1982），また2月が最盛期で6〜8月は皆無ともされている（Sauter, 1980）．放射細胞から道管へ移動するものはスクロースに限らずアミノ酸やアマイドなどの移動もみられる．*Salix* についてグルタミンなどのアマイドの移動は3月中旬の開花と，4月下旬の開芽と2つの時期にそれぞれピークがみられる（Sauter, 1981a）．移動速度も調べられており，道管と放射細胞との接触面積あたりのスクロースの移動速度は *Salix* について30〜80 pmol·cm^{-1}·min^{-1}とされ，低温（2℃）の方が高温（21℃）よりも速やかであるとされている（Sauter, 1982）．またグルタミンなどのアマイドの移動速度としては，やはり *Salix* について4〜16 pmol·cm^{-1}·min^{-1}とされている（Sauter, 1981a）．

7．む　す　び

先に木部液の流れである蒸散流は，根で吸収される水やミネラル，あるいは根で変換される含窒素化合物などをそれぞれ含み樹幹内を上昇するとした．成長期にみられるこのような水やミネラルの動き一般については，植物生理学（Kramer（田崎），1986; 増田，1983）や樹木生理（畑野ら，1987）のテキストに譲りここでは触れなかった．ここではもっぱら落葉広葉樹について，春先の開花および開芽前後にみられる越冬貯蔵栄養分の木部輸送を中心として紹介した．

多くの落葉広葉樹では開芽（花芽および葉芽を含む）の前に，その芽の下側の形成層が活動を始め，先ず師部をつくる．師部形成は求頂的に進み，それは根の吸水から始まる．師部形成についで頂芽が動き始め，これに求基的に進む木部形成が続く．木部形成は頂芽の伸びに必要な水を確保するための“井戸掘り”作業とみなされる．従って木部輸送は，このような形成層および頂芽の活動再開に必要な越冬貯蔵栄養分の主要な動員手段の一つと考えられる．なお越冬貯蔵栄養分の木部輸送は単に落葉広葉樹に限らず，樹木一般に広くみられるとされている（Loescher *et al.*, 1990）．

引　用　文　献

Aloni, R., Raviv, A. and Peterson, C.A. (1991)：The role of auxin in the removal of dormancy callose and resumption of phloem activity in *Vitis vinifera*. Can. J. Bot., **69**: 1825-1832

Andersen, P.C. and Brodbeck, B.V. (1989)：Diurnal and temporal changes in the chemical profile of xylem exudate from *Vitis rotundiflora*. Physiol. Plant. **75**: 63-70

Bachelard, E.P. and Wightman, F. (1973)：Biochemical and physiological studies on dormancy release in tree buds (1). Changes in degree of dormancy, respiratory capacity, and major cell constituents in overwintering vegetative buds of *Populus balsamifera*. Can. J. Bot. **51**: 2315-2326

Biles, C.L. and Abeles, F.B. (1991)：Xylem sap proteins. Plant Physiol. **96**: 597-601

Bollard, E.G. (1960)：Transport in the xylem. Ann. Rev. Plant Physiol. **11**: 141-166

Buker, J. and Guderian, R. (1993)：Marked increases in raffinose in leaves of *Populus* due to ambient air pollution. J. Plant Physiol. **141**: 654-656

Chen, W. (1987)：Endogenous growth substances in relation to shoot growth and flower bud development of mango. J. Amer. Soc. Hortsci. **112**: 360-363

CHEN, W. (1990) : Endogenous growth substances in xylem and shoot tip diffusate of lychee in relation to flowering. Hortsci. **25**: 314-315

茅野充男 (1991) : 物質の輸送と貯蔵 (現代植物生理学 5), 東京, pp. 79 (a), 128 (b)

DATHE, W., SEMBDNER, G., YAMAGUCHI, I. and TAKAHASHI, N. (1982) : Gibberellins and growth inhibitors in spring bleeding sap, roots and branches of *Juglans regia* L. Plant and Cell Physiol. **23**: 115-123

DICKSON, R.E., VOGELMAN, T.C. and LARSON, P.R. (1985) : Glutamine transfer from xylem to phloem and translocation to developing leaves of *Populus deltoides*. Plant Physiol. **77**: 412-417

FERGUSON, A.R., EISEMAN, J.A. and LEONARD, J.A. (1983) : Xylem sap from *Actinidia chinensis*: Seasonal chenges in composition. Ann. Bot. **51**: 823-833

FISHER, D.B. (1983) : Year−round collection of willow sieve−tube exudate. Planta **159**: 529-533

GREGORY, R.A. (1978) : Living elements of the conducting secondary xylem of sugar maple (*Acer* saccharum). IAWA Bulletin **4**: 65-69

HANSEN, P. and GRAUSLUND, J. (1978) : Levels of sorbitol in bleeding sap and in xylem sap in relation to leaf mass and assimilate demand in apple trees. Physiol. Plant **42**: 129-133

畑野健一・佐々木恵彦 (1987) : 林木の生長と環境, 養賢堂, 東京, pp. 197 (a), 350 (b)

HOCKING, P.J. (1980) : The composition of phloem exudate and xylem sap from tree tobacco (*Nicotiana glauca*). Ann. Bot. **45**: 633-643

JOHNSON, R.W., TYREE, M.T. and DIXON, M.A. (1987) : A requirement for sucrose in xylem sap flow from dormant maple trees. Plant Physiol. **84**: 495-500

JOHNSON, R.W. and TYREE, M.T. (1992) : Effect of stem water content on sap flow from dormant maple and butternut stems. Plant Physiol. **100**: 853-858

KATO, T. (1981) : Major nitrogen compounds transported in xylem vessels from roots to top in *Citrus* trees. Physiol. Plant **52**: 275-279

小林萬寿男 (1982) : 植物生理学入門, 共立出版, 東京, pp. 268

KRAMER, P.J. and KOZLOWSKI, T.T. (1979) : Physiology of woody plants, Academic Press, New York, pp. 260 (a), 268 (b), 271 (c), 375 (d), 379 (e), 390 (f), 423 & 437 (g)

KRAMER, P.J. 著 田崎忠良監訳 (1986) : 水環境と植物, 養賢堂, 東京, pp. 283 (a), 290 (b)

KRIEBEL, H.B. (1989) : Genetic improvement of sugar maple for high sap sugar content. I. Clone selection and seed orchard development. Can. J. For. Res. **19**: 917-923

LENTON, J.R. (1984) : Are plant growth substances in the partitioning of assimilate to developing reproductive sinks? Plant Growth Reg. **2**: 267-276

LILLO, C. (1994) : Light regulation of nitrate reductase in green leaves of higher plants. Physiol. Plant **90**: 616-620

LOESCHER, W.H., MCCAMANT, T. and KELLER, J.D. (1990) : Carbohyddrate reserves, translocation and storage in woody plant roots. Hortsci. **25**: 274-281

MARVIN, J.W., MORSELLI, M. and MATHES, M.C. (1991) : Rapid low temperature hydrolysis of starch to sugars in maple stems and in maple tissue cultures. Cryobiology **8**: 339-344

増田芳雄 (1983) : 植物生理学, 培風館, 東京, pp. 373

MILBURN, J.A. and ZIMMERMANN, M.H. (1986) : Sap flow in the sugar maple in the leafless state. J. Plant Physiol. **124**: 331-344

PURSE, J.G., HORGAN, R., HORGAN, J. M. and WAREING, P.F. (1976) : Cytokinins of sycamore spring sap. Planta **132**: 1-8

SAUTER, J.J. (1980) : Seasonal variation of sucrose content in the xylem sap of *Salix*. Z.

Pflanzenphysiol. **98**: 377-391

SAUTER, J.J. (1981a) : Seasonal variation of amino acids and amides in the xylem sap of *Salix*. Z. Pflanzenphysiol. **101**: 399-411

SAUTER, J.J. (1981b) : Evidence for sucrose efflux and hexose uptake in the xylem of *Salix*. Z. Pflanzenphysiol. **103**: 183-187

SAUTER, J.J. (1982) : Efflux and reabsorption of sugars in the xylem. I. Seasonal changes in sucrose efflux in *Salix*. Z. Pflanzenphysiol. **106**: 325-336

SAUTER, J.J. (1983) : Efflux and reabsorption of sugars in the xylem. II. Seasonal changes in sucrose uptake in *Salix*. Z. Pflanzenphysiol. **111**: 429-440

SAUTER, J.J. and AMBROSINS, T. (1986) : Changes in the partitioning of carbohydrates in the wood during bud break in *Betula pundula* Rota. J. Plant Physiol. **124**: 131-143

SAUTER, J.J. and KLOTH, S. (1986) : Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of poplar (*Populus xcanadensis*). Planta **168**: 377-380

SAUTER, J.J. (1988) : Temperature−induced changes in starch and sugars in the stem of *Populus xcanadensis*. J. Plant Physiol. **132**: 608-612

SAUTER, J.J. and VAN CLEVE, B. (1990) : Biochemical, immunochemical and ultrastructural studies of protein storage in poplar wood. Planta **183**: 92-100

SCHNEIDER, A., KREUZWIESEN, J., SCHUPP, P., SATER, J.J. and RENNENBERG, H. (1994) : Thiol and amino acid composition of the xylem sap of poplar trees. Can. J. Bot. **72**: 347-351

SCHUPP, P., GLAVAC, V. and RENNENBERG, H. (1991) : Thiol composition of xylem sap of beech trees. Phytochem. **30**: 1415-1418

SMIRNOFF, N., TODD, P. and STEWART, G.R. (1984) : The occurrence of nitrate reduction in the leaves of woody plants. Ann. Bot. **54**: 363-374

TROMP, J. and OVAA, J.C. (1990) : Seasonal changes in the cytokinin composition of xylem sap of apple. J. Plant Physiol. **136**: 606-610

VAN BEL, A.J.E. (1990) : Xylem − phloem exchange via the rays : the undervalued route of transport. J. Exp. Bot. **41**: 631-644

VOGELMAN, T.C., DICKSON, R.E. and LARSON P.R. (1985) : Comparative distribution and metabolism of xylem−borne amino compounds and sucrose in shoots of *Populus deltoides*. Plant Physiol. **79**: 418-428

WALLEN, E.E. and GREGORY, R.A. (1980) : Relationship of sap sugar concentration in sugar maple to ray tissue and parenchyma flecks caused by *Phytobia setosa*. Can. J. For. Res. **10**: 321-315

渡辺治人 (1978)：木材理学総論，農林出版，東京，pp. 640

(1999年11月4日受付；2000年2月21日受理)

Summary

Photo-assimilates produced in leaves is transported through a sieve tube to the meristem which acts viguously in metabolism. It is usually used as a component of cell construction or as energy for biosynthesis. On the other hand, organic material transport in the tree is not limited to the sieve tube. It is asserted here that the main route is xylem transport of over-wintering nutrient reserves to the meristem in various deciduous broad-leaved trees.

Reference is made to solute exchange observed between xylem parenchyma and xylem vessel which are storage organ of over-wintering nutrient reserves and transport organ, respectively.

Key words : deciduous broad-leaved tree, xylem transport, photo-assimilate, meristem, sieve tube, over-wintering nutrient reserve, xylem parenchyma