

接木個体における物質移動に関する研究 : I. ヒノキの接木における水分の上昇および光合成物質の転流について

矢幡, 久
九州大学農学部

須崎, 民雄
九州大学農学部

<https://doi.org/10.15017/23072>

出版情報 : 九州大学農学部学藝雑誌. 26 (1/4), pp.145-153, 1972-03. 九州大学農学部
バージョン :
権利関係 :



接木個体における物質移動に関する研究

I. ヒノキの接木における水分の上昇 および光合成物質の転流について

矢 幡 久・須 崎 民 雄

Studies on the movement of substances in grafted plants

I. On the water ascent and the translocation of photo-assimilate in grafted *Chamaecyparis obtusa*

Hisashi Yahata and Tamio Suzaki

I. は じ め に

四手井ら⁹⁾がクロマツを材料に台木から接穂への水分の上昇を、 ^{32}P をトレーサーとして測定した結果、18日目まではほとんど認められないが、その後次第に増大することが調べられた。しかしながら、この場合接木直後の ^{32}P の上昇状態は調べられていなかった。斉藤ら⁸⁾がマツ類の接木で、接木直後からの水分の上昇を調べた結果では、4日目までかなりの水分の上昇があることを認め、矢幡ら¹¹⁾がヒノキ、呂⁵⁾がスギ科植物で実験した結果も、接木直後からすでにかなりの ^{32}P が上昇することがわかった。庵原¹⁾は、ツバキ、カエデ、モモで調べたところ、ツバキに比べてカエデ、モモについては、接木したばかりの時でも ^{32}P はかなり接穂に移動し、癒合組織の形成が進むにつれて移動指数が増加することを示している。全般的について、落葉樹のカエデ、モモは癒合時の養水分の移動は容易であるが、常緑樹のツバキは比較的困難と考えられると述べている。しかし、樹種によつてこのような相違がおこる理由は不明としている。

以上の水分の上昇は、主に死んだ細胞である道管や仮道管を通つて行なわれるものである。一方、生きた細胞である篩管を通る同化物質の転流については、未だ不明な点が多く、接木個体において、活着に到るまで接穂で各時点毎に光合成された同化物質が、接木していない対照と比較して、どの程度の量が転流するものかはまだわかっていない。

そこで、接木直後において台木から接穂に水分が上昇するのは、どのような機作でおこるのかを検討し、

あわせて接穂からの同化物質が台木へ転流する量および経時の変化を調べることにした。

II. 材 料 と 方 法

(1) 接木直後の接穂への水分上昇について

実験1 水分の上昇を調べるトレーサーとして、水溶性で粘度、比重が水に比較的近い血管造影剤(ウロコリンM)を用い、超軟X線を照射して、乾板上の写影を観察するという新しい方法を用いた。

造影剤を樹体内に注入するために、予備の実験を行なった結果、造影剤を3~4w/v%に希釈した場合は、樹体中での造影効果が得られなかった。しかし、50w/v%に調整した場合は造影効果は良好であつたので、今後この濃度で用いることにした。ヒノキ2年生実生苗を台木に、接穂は同じ台木のもを用いた、いわゆる共台で腹接を行なった。かくして得られた接木苗を恒温室内にもち込み、温度25°C、湿度45%、照度約6,000 luxの連続光の条件で蒸散を促した。根から造影剤を直接吸収させることが困難であつたので、根を切りはずし、造影剤の中に苗の切り口を漬けたものと、水銀で40cmHgの圧をかけて人工根として、接木苗に造影剤を吸収させる2通りの方法を用いた。圧をかけた接木苗は、11, 25, 41時間後に装置からとりはずし、圧をかけずにおいた苗は、20, 41, 48時間後にとりはずした。別に、接穂に相当する切枝の切り口を造影剤に漬けて、1.5, 4, 6, 11, 18, 20, 24時間後にとりはずし、超軟X線照射装置ソフテックスBMEを利用し、印画紙上に造影剤を吸収していない苗木(対照)とを並べて、上方からX線を照射

した。これを現像し、造影剤の写影から、接木苗および切枝中の造影剤の吸収速度と分布を調べた。

実験 2 実験 1 と同じ要領で、トレーサーとして放射性核種 ^{32}P を用い、オートラジオグラフによって水分の移動を観察することにした。Fig. 1 に示す装置を用い、水銀で約 30 cmHg の圧を加えた。別に、装置にとりつけず、直接苗木の切り口から ^{32}P を吸収させるものも用意した。実験 1 と同じ条件下で蒸散を促し、それぞれ ^{32}P を吸収させた。

12, 18, 24 時間後に、それぞれ 2 本ずつ、 ^{32}P の水溶液につかたところから数 cm 上部で切りはずし、りん酸ソーダの溶液と水道水で接木苗をよく洗ってから、水気を拭きとつて、発泡スチロール板にのせ、サララップで覆い、接木苗の各部分の 1 cm² 当たりの比放射能を求めた。この値から露出時間を決定し、フジX線フィルムに露出させた。

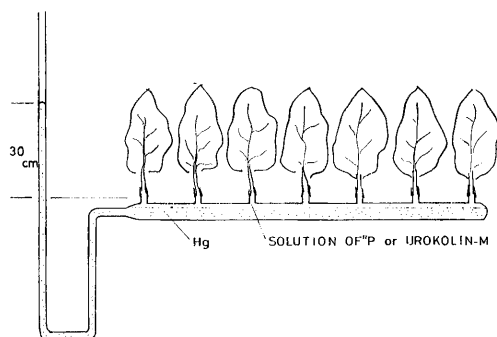


Fig. 1. Schematic outline of artificial roots to give plants root pressure.

The upper part of the tube was filled with solution of ^{32}P (experiment 2) or Urokolon-M (experiment 3b).

実験 3 a 2 本の接木苗に人工根を設け、加圧を 40 cmHg とした。温度、湿度は、実験 1, 2 と同条件であつたが、照度は、2,000 lux に下げ、光の与え方は、次のように断続光として、47 時間造影剤を吸収させ、その分布を調べた。

4 : 30PM $\xrightarrow{\text{light (6 hrs.)}}$ 10 : 30PM $\xrightarrow{\text{dark (14 hrs.)}}$

12 : 30PM $\xrightarrow{\text{light (10 hrs.)}}$ 10 : 30PM $\xrightarrow{\text{dark (12 hrs.)}}$

10 : 30AM $\xrightarrow{\text{light (5 hrs.)}}$ 3 : 30PM

実験 3 b 13 本の接木苗を用意し、2 回に分けて次の実験を行なつた。1 回目は、4 本の接木苗の台木を、黒色のビニール袋で軽く覆い、接穂だけに光が当

たるようにし、3 本の接木苗には袋をかけないで、Fig. 1 の装置にとりつけた。照度 6,000 lux の連続光下で、約 30 cmHg の圧をかけて、48 時間造影剤を吸収させた。2 回目には、接木苗 3 本ずつに同様の処理を繰返し、造影剤の分布を観察した。

(2) 接穂から台木への同化物質の経時的転流について

実験 4 3 月に苗畑から温室内の自動灌水装置のついた砂床に移植していたヒノキ 2 年生実生苗 54 本を台木にして、共台で腹接を行なつた。なるべくまとめて処理するために接木する日をずらし、接木後 0 日目、2 日目、6 日目になる接木苗 10 本と、対照として接木していない苗木 2 本とをひとまとめにし、その後 11 日目、18 日目、25 日目、32 日目、39 日目の各時点で 3 本ずつ、18 日目と 32 日目には対照区を用意し、6 月 10 日から次のような処理をした。

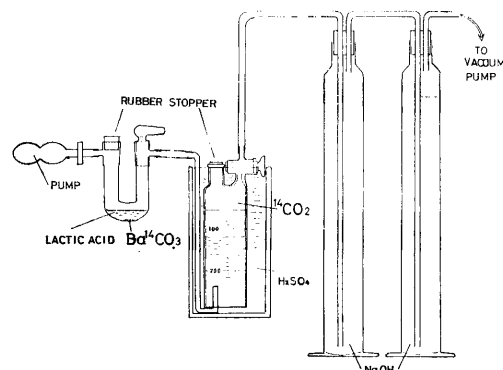


Fig. 2. Schematic outline of the system used to supply $^{14}\text{CO}_2$.

Lactic acid and generated $^{14}\text{CO}_2$ were supplied or collected through rubber stopper with syringes.

接木苗は、各時点毎に温室から実験室に持ち込み、接穂をポリエチレン袋で密封し、対照には接穂に相当する枝条を密封した。Fig. 2 のような装置で発生、捕集した $^{14}\text{CO}_2$ (約 250 μCi) を注射器で採取し、ポリエチレン袋内に注入し、針の孔をセロテープでふさいだ。温度 $23 \pm 2^\circ\text{C}$ 、湿度 60 %、照度 7,000 lux の条件下で、水耕液は Hoagland solution を用いて通気を行ないながら、14.5 時間光合成を行なわせた。その間に、3 回にわたつて袋中の $^{14}\text{CO}_2$ の減少を GM カウンターで計測し、 $^{14}\text{CO}_2$ の無いことを確かめて、ドラフト中で袋をはずした。

カサの形成および癒着状態を観察しながら接穂と台木に分ち、台木はさらに葉、幹、根の 3 部に分けて

生重量および乾重量を測定したのち、比放射能の大きさに応じて、GM カウンターあるいはロー・バック・ガスフロー GM カウンターおよび液体シンチレーション・カウンターを使用してカウントの測定を行なった。これらは、カウンターの計数効率および分解時間と、試料の厚みを調べてそれぞれの補正を行ない、全 ^{14}C の放射能量を求めた。

実験に用いずにおいた接木苗 29 本について 12 月に活着率を調べた。

III. 結果と考察

(1) 接木直後の接穂への水分上昇について

実験 1 接木直後において、台木中を上昇していく水分が、接木部に到達してからすぐに接穂に上昇するか、あるいは若干遅れて移動するかを調べることで、接木直後の台木と接穂の状態が、次の 2 つのいずれの状態にあるのかを推定することを目的とした。すなわち、台木の切り込み部分にはさまれた接穂は、その接木部をテープで結束されて、接穂の維管束が、台木の維管束と密に接触しているために、養水分の移動がかなり自由に行なわれているのか、あるいは、たとえ結束されていても、維管束の接触が十分でなく、接穂に水分が上昇するのは、接木部の台木の切り込み面からにじみ出る水分、いわゆる溢泌水を接穂が吸水したのかを調べることであった。

結果は、次のとおりであった。人工根をつけたものでは、11 時間後には、台木の切り口から 5 cm 付近ま

で特に濃く造影剤の影がみられたが、それより上方でも台木中には薄く影がみられた。25 時間後には、すでに台木中では接木部位より上方に造影剤が到達し、41 時間後には、台木の葉の末端まで十分にその写影がみられたが、それでも接穂には造影剤は移動していなかった。

一方、切枝では、すでに 1.5 時間後に造影剤は全体に分布し、時間の経過とともにその写影の濃度を増していた。

以上の結果から、接木直後においては、たとえ接木部がテープで結束されていても、台木と接穂の維管束系は十分連結された状態ではなく、接穂に水分が上昇するのは、接木部にある水分を接穂が吸収することによると考えられた。

実験 2 造影剤を使つた実験 1 では、48 時間を経ても接穂への水分の上昇が認められなかったが、前の報告¹¹⁾では ^{32}P をトレーサーとしたとき、24 時間ないし 48 時間のうちにかなりの ^{32}P が接穂にも上昇している。そこで実験 1 と同じ要領で、トレーサーに ^{32}P を用いることにした。

その結果、人工根を設けた場合も、設けなかった場合にも、12 時間後にはすでに台木中では接木部位以上の高さまでに、 ^{32}P は到達していたが、その後時間がたつても接穂への ^{32}P の上昇はほとんど認められなかった。ただ、人工根を設けた個体 (Fig. 3) で、わずかに接穂へ水分が上昇していることを示すに過ぎなかった。

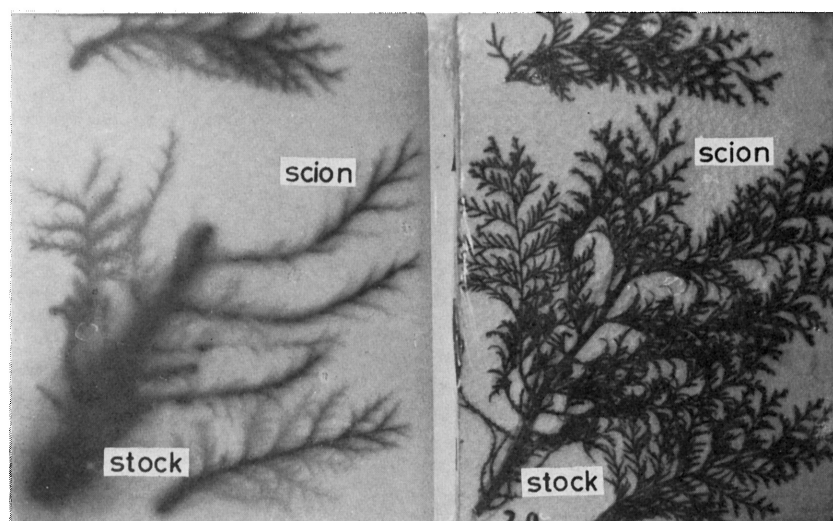


Fig. 3. Example of autoradiograph and photograph of a grafted plant, which shows the distribution of ^{32}P 18 hours after treatment.

以上の1と2の実験では、接穂への水分の上昇はいずれも認められなかつたので、前回の実験条件との比較を試みた結果、次のような相違点をあげることができる。1) 接木時期、2) 根系、3) 光の与え方。それぞれについて考察すると、1) は生理を調べる際には、かなり重大な因子と思われるが、今回の実験は1月に行なつたけれども、接木用苗は温室に植栽されたものであり、さらにヒノキは、マツ類や落葉広葉樹などのように明らかな休眠状態に入らないと思われるので、その点で軽減されると考えられる。2) は、自然の根圧のかわりに人工的に根圧を与えているので、その違いが結果に影響しているとは思われない。しかしながら、3) については、光が葉からの水の蒸散に大きな影響があることから、重要な意味をもつと考えられる。すなわち、水の上昇機構を説明する蒸散凝集力説によれば、蒸散作用によつて葉から水が放出されると、葉内細胞の吸水力が増し、漸次伝達されてその力が維管束系にまで達する。道管内では水が一本の水柱となつており、この水柱における水の凝集力は充分大であるから、その上方が葉肉細胞の吸水力で引張られると、その力は水柱の下方まで及んでいく。その結果、水柱の下端では根の細胞から水が引き出されて、水を失つて吸水力の増した根はその力で外から水を吸収するというものである²⁾。実際、蒸散が盛んに行なわれているときには、木部の諸要素に張力が働いてい

ることが実験によつて示されている。その張力は相当大きく、本部細胞は1気圧より遙かに大きい力を受けていると考えられ、実際にそのような力のために木の幹や木部細胞の直径が収縮することが観察されている。蒸散作用に及ぼす因子としては、温度、湿度、葉温、風、それに光などがあげられるが、この蒸散作用は、生理的には気孔の開度と深い関係があり、さらに気孔の動きが、光と樹体内含水量とに支配されるということが知られている。²⁾¹⁰⁾

以上のように、光が蒸散を促すために、台木の葉からの吸水力が台木の幹内に伝えられ、その結果接木部では負圧が十分にかかつていたと考えられる。また、圧を加えていた接木苗においても、台木の葉からの蒸散によつて生じる幹内の張力に、根圧が及ばないために、若干ながら負圧が生じ、このため接穂は水を吸収できなかったと思われる。

前回¹¹⁾の実験では、光条件をほぼ日長に合わせ、しかも照度が今回の実験に比べて低く、逆に湿度が高かつたので、台木の葉からの蒸散は抑えられ、一方根の呼吸による能動的吸水は活発であつたと考えられる。このために、台木の接木部には負圧が生ぜず、接穂にとっては吸水可能な水分が十分あつて、これを接穂が吸収することによつて、台木からの水分の上昇がなされたものと思われる。

実験3 実験2の考察をもとに、果して前回¹¹⁾の

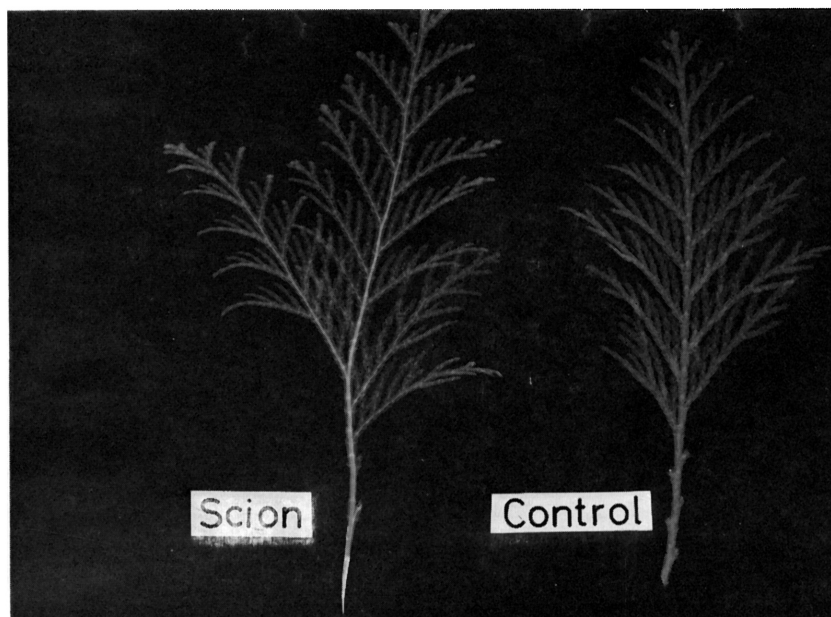
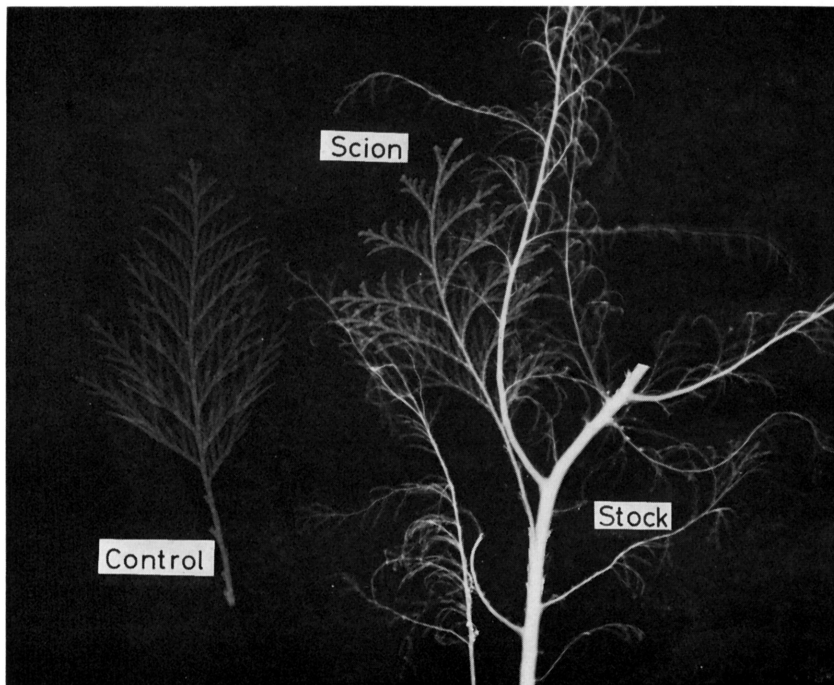
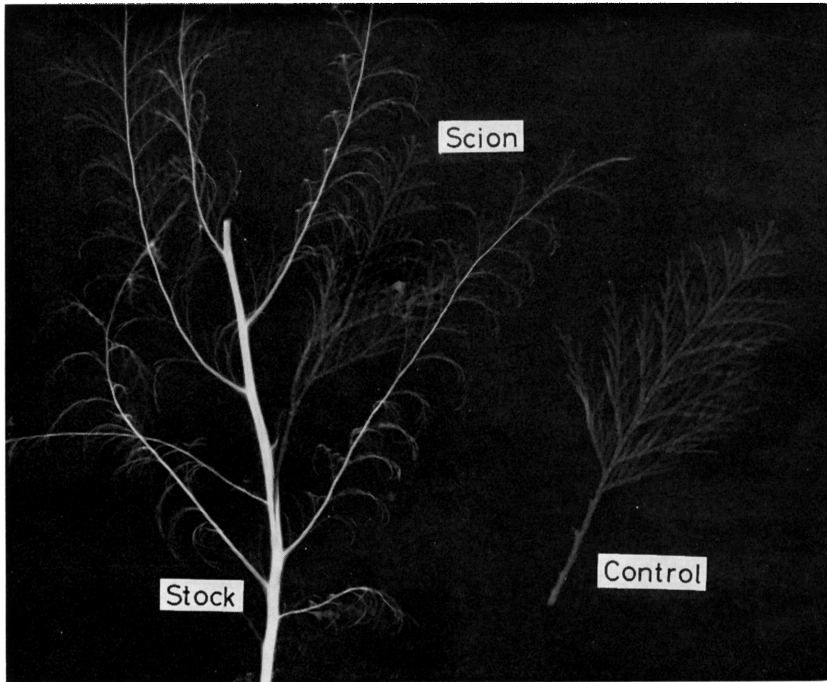


Fig. 4. Scion which absorbed Urokolín-M from stock.



Figs. 5-6. Example of both scions which did not absorb Urokolin-M after the leaves of stock had been exposed to a continuous light (top) and which absorbed it after they had been covered with the bag (bottom).

実験と同様の光条件を与えれば、接木直後でも接穂へ水が上昇しうるかを確かめるために、予備の実験として実験 3 a を行ない、さらに、台木の葉に光を与える場合と与えない場合とを設けて、接穂への水分の上昇に光の影響があるかを実験 3 b で確かめることにした。

実験 3 a の結果は、Fig. 4 に示すとおりで、2本のうち 1 本には明らかに接穂へ造影剤が移動していた。接穂へ造影剤が移動していたということは、実験 2 の考察をうらづけているものと考えられる。

このことを、さらに実験 3 b で確かめた結果が Fig. 5—6 である。台木に光が当たらなかった区では、7本のうち 5 本の接木苗で接穂へ造影剤が移動しており、水分が台木から上昇したことを示している。一方、接木苗全体に光が当たっていた区では、6本のうち 1 本を除けば、接穂への造影剤の移動は認められず、接穂への水分の上昇はほとんどなかったと思われる。この

光の効果を χ^2 test で分析した結果、5%の危険率で有意であった。

以上の結果から、日中台木からの蒸散が盛んなときには、接穂は台木から水分を吸収できないでいることが推察される。宮島⁶⁾や本城⁴⁾が、ポリエチレンバッグで接穂を被覆することによって活着率が向上すると報告しているが、この被覆の効果は、台木からの蒸散を抑えることに加えて、日中には通常吸水できずにいる接穂の水分含量を維持することによるといえよう。しかし、台木の状態や、夜間など蒸散が抑えられるような環境条件下では、台木から水分を吸収し、ある程度は接穂の水分含量の維持がなされうることが推察される。しかしながら、モリシマアカシアでは、20 数 cm Hg の根圧が認められたが、ヒノキなどの針葉樹では、実際にはほとんどないようである。⁶⁾しかしヒノキにおいても根で能動的吸水は行なわれていると思われるし、それが根圧として認めがたいのかも知れない。

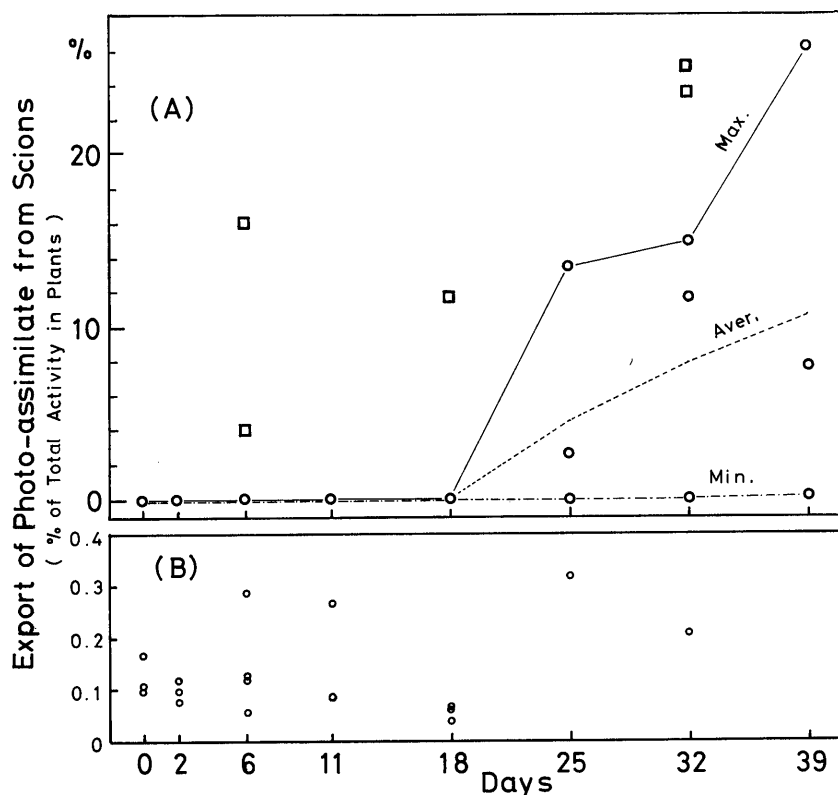


Fig. 7. Export of photo-assimilated ^{14}C from scions.

(B) shows the magnified scale of (A).

○; grafted plants, □; controls.

い。いずれにせよ、接穂への水分の上昇は、台木の幹に負圧が生じなければ、可能となるといえよう。

以上のことから、根圧や蒸散量は、樹種や個体によって異なることが考えられ、したがって、台木から接穂への水分の移動率も異なると推察される。

(2) 接穂から台木への同化物質の経時的転流について

実験 4 接木直後から 39 日目までの各時点で、接穂で同化した全 ^{14}C の放射エネルギーに対する、接穂から台木に転流した放射エネルギーの比を百分率で表わしたものが Fig. 7 である。

18 日目までは、接木個体は全個体とも 0.03~0.29 %で、対照の 4~16 %と比較してきわめて少ないが、前報告¹¹⁾でも述べたように、同化物質は接木直後からおそらく物理的な要因で、接木部において接穂の師部から台木の師部へ移行し得ることが可能であるといえよう。その後、転流量は漸次増大し、25 日目においては、14 %、32 日目では 15 %、39 日目では 26 %となり、32 日目の対照の 23~25 %とほぼ同程度の転流率を示す個体がみられた。この傾向は、クロマツでの ^{32}P の上昇が、18 日目以降に増大する⁹⁾ こととよく一致している。この個体は、対照と比べても、養水分の交換が自由に行なわれ、生理的にも一つの共生体として活着したものといえよう。

カルスの形成については、すでに接木後 3~4 日後に細胞の分裂が始まり、柔細胞組織の癒合は、接木後 8~10 日目頃からはなされるということが報告されている。³⁾ ヒノキの場合、肉眼的に観察した結果では、18 日目にはすでに十分にカルスが形成されて、接穂と台木は軽く癒着した状態にあつた。また、25 日目、32 日目、39 日目には各個体とも例外なくカルスが完全に癒合していた。しかし、このように柔細胞組織で癒合が完成していながらも、転流量が 0.21~0.32 %と未だ低いままの個体もあつた。しかし、12 月に調べた活着率が 97 %と高かつたことを考えれば、これらの個体も転流量はその後増大していくものと考えられる。このことは、接穂の被覆処理が約 2 カ月は必要であるという宮島⁶⁾ の報告をうらづけていると思われる。また、接木操作がうまく行なわれた個体では、維管束組織の癒合は、およそ 3 週間で達成されるが、余り十分でなかつた場合には、5~6 週間かかるという結果⁹⁾ とほぼ一致していると思われる。以上のことから、たとえ柔細胞組織の癒合が完成しても、師部の形成癒合が完成しなければ、物質の交流は微量にすぎないということがいえる。

IV. 摘 要

接穂への水分の上昇は接木直後から始まるが、われわれの実験で、マツ、ヒノキ、スギ等について確かめられているが、一般には、連絡組織ができるまでは、その上昇はほとんどないと考えられている。そこで、この上昇の機作を明らかにすることと、さらに、活着が進むに従って、光合成物質がどの程度転流するかということについて、X線造影剤を植物に与えて超軟X線で物質の移動を追跡する方法、および放射性核種 ^{32}P と ^{14}C をトレーサーとして移動を調べる 2 つの新しい方法を用いて、ヒノキの接木苗をもとに調べた。

(1) 接木直後の接穂への水分上昇について

実験 1~3 により、接穂に台木から水分が上昇するのは、接穂と台木の維管束が密に接触しているからということではなく、台木の接木部に存在する溢的な水分を、吸収力の増大した接穂が吸収することによっておこると推察できた。そのために、台木の葉からの蒸散が盛んで、幹中の負圧が大きくなる場合には、台木から接穂への水分の上昇は行なわれないと思われた。このことを、蒸散と関係の深い光について、台木に光を当てる場合と当てない場合の 2 通りで実験し（実験 3b）、光が当たっている場合には、接穂へ水分が上昇しにくく、光がない場合に上昇しやすいことがわかつた。この光の効果は、 χ^2 test の結果、5 %の危険率で有意であつた。以上のことから、蒸散や根圧の異なる樹種や個体によって、また台木の外的条件によって接穂への水分上昇は異なると推察される。

(2) 接穂から台木への同化物質の経時的転流について

接木直後から 39 日目までの各時点で接穂に $^{14}\text{CO}_2$ を与えて、14.5 時間光合成と転流を行なわせ、台木の各部分への ^{14}C -同化物質の転流率の変化を追つてみた結果、18 日目までは、対照（4~16 %）に比べて僅少であつたが、接木直後でも 0.10~0.17 %と転流しており、柔細胞組織の癒合がなくとも微量は転流することが確かめられた。18 日目以降、転流量は漸次増大し、39 日目になると 26 %となつて対照の約 25 %と比べてもほぼ正常な転流量と考えられるほどの個体もあつた。しかしながら、18 日目以降では、全個体について柔細胞組織の癒合が認められ、また、最終的な接木の活着率が 90 %以上であつたにもかかわらず、未だ転流が不十分な個体もみられた。このことから、師部の癒合がなければ、接穂からの同化物質の転

流量は微量にとどまると推察される。

V. 引用文献

- 1) 庵原 遜 1969 接木の基礎と緑枝接. 農業と園芸 44(4): 687-691.
- 2) Bonner, J. and A. W. Galston 1952 Principles of plant physiology.
- 3) Dorming, I. 1963 Anatomical and Histological Examinations of the Union of Scion and Stock in Grafts of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Studia Forestalia Suecica* Nr. 3.
- 4) 本城尚正 1969 林木のつぎ木に関する研究-I つぎ木の活着と水分関係. 京都府立演習林報告 11: 21-27.
- 5) 呂 錦明 1968 スギ科植物の接木親和性—水分吸収から見た親和性— 日本林学会九州支部研究論文集 22: 128-129.
- 6) 宮島 寛 1962 ヒノキ榮養系の育成に関する基礎研究. 九大演習林報告 34: 75-79.
- 7) Richardson, M. 1968 Translocation in Plants. *Studies in Biology* No. 10: 24-25.
- 8) 齊藤 明・前田武彦・須崎民雄 接木における水分の上昇について (未発表)
- 9) 四手井綱英・岡田 滋 1957 クロマツの接木の水分生理について. 第67回日本林学会大会講演集: 178-179.
- 10) 田口亮平 1967 植物生理学大要—基礎と応用—: 111-120.
- 11) 矢幡 久・須崎民雄 1968 ヒノキの接木における ^{32}P と ^{14}C の移行について. 日本林学会九州支部研究論文集 25: 128-129.

Summary

It has been proved by us that water ascent from stocks to scions occurs in grafts of *Chamaecyparis obtusa*, pine trees and *Taxodiaceae*, even immediately after grafting. Nonetheless, it is generally thought that water ascent does not occur until the unions may be made.

For this reason, in order to clarify the mechanism about water ascent into scions and investigate the time-course translocation of photo-assimilate from scions to stocks, grafts of *Chamaecyparis obtusa* were used with the following new methods for tracing the movement of water and substances; use of shadowing chemical substance (Urokolim-M) applied to plants and taking photograph by radiation of super soft x-ray, and use of ^{32}P and ^{14}C .

(1) On the water ascent from stocks soon after grafting:

In the experiments 1-3a, it is inferred that water ascent from stocks occurs, not because each vascular bundle of scions and stocks would be contacted closely enough to let water pass through the grafted parts, but scions, which have the strong absorbing power for water, may uptake the surplus water like bleeding fluid. Consequently, when the transpiration from stock leaves is increased and the negative pressure may become high in stems, water movement from stocks does not occur theoretically.

In the experiment 3b, the experiment was made by setting two blocks; one of them, the leaves of stocks were exposed to a continuous light and, the other, each stock was covered in a black bag exposing only the scion to the light. Plants with roots removed were installed to the apparatus in order to give root pressure. The results obtained were very much in agreement with the theoretical discussion as mentioned above. That is, it was difficult for scions to absorb the water when the light was given to the leaves of stocks increasing the transpiration. But it was possible to absorb the water when the light was shut off with bags. As a result of χ^2 test, this light effect was significant at 5% level.

(2) On the translocation of photo-assimilate from scions:

Scions of grafted plants were permitted to photo-assimilate $^{14}\text{CO}_2$ for 14.5 hours at intervals of 2-7 days after grafting until 39 days, and the rates of the subsequent distribution of ^{14}C from scions to stocks were determined. Until 18 days after grafting, the rates were fairly low compared with the controls. However, it was recognized that photo-assimilate did move into stocks soon after grafting (0.10-0.17%). After 18 days,

the translocation rates were increased and on the 39th day a plant translocated photo assimilate as normally as controls (26 % vs. about 25 %). Although the callus formation and union were observed with every individual and the final success was over 90 %, some individuals remained to show low export rates. The results suggest that even after unions between parenchymatous tissue had been formed, the exchange of substances remained limited until the unions of phloem might occur.