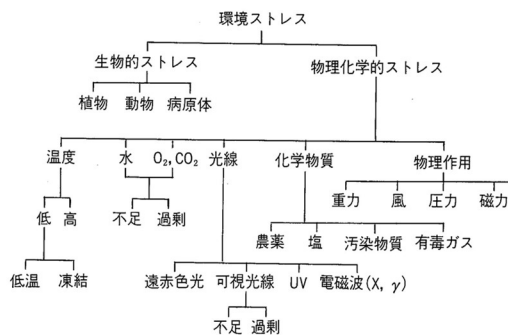


I. 環境ストレスと樹木成長制御機構

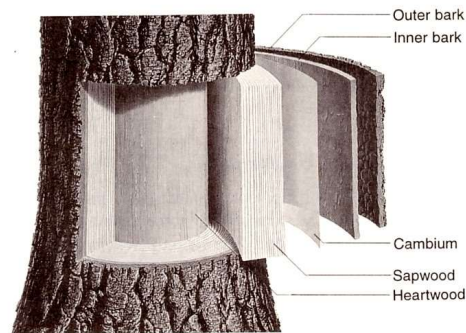
●樹木の二次成長（肥大成長）

・幹は形成層における細胞分裂により、外側に樹皮になる細胞を、内側に木材になる細胞を連続的に押し出していくことで肥大・・・幹の肥大成長（直径成長）

●樹木の成長と環境ストレス



環境がもたらすさまざまなストレス (Kozlowski, T. T.,



Generalized structure of a tree stem showing orientation of major tissues including outer bark, cambium, sapwood, and heartwood. Photo courtesy of St. Regis Paper Co.

●植物ホルモンと生理作用

・光合成：植物ホルモンの源泉

●植物の一生と植物ホルモン：環境ストレスと植物ホルモンの変化⇒成長の変化

●形成層における細胞分裂と肥大成長機構

☆形成層

- ・形成層始原細胞
- ・師部母細胞（師部側）
- ・木部母細胞（木部側）
- ・放射組織始原細胞

*接線面分裂

*垂層分裂

- ・放射面分裂
- ・偽横分裂
- ・側方分裂

☆木部の成熟

①単層の細胞壁（一次壁）構造⇒②3層のセルロース層（S1層 S2層, S3層）（二次壁）

*木部細胞の形成経過は逐次的、段階的

①細胞分裂過程、②細胞伸長拡大過程、③細胞壁肥厚過程

☆仮道管の形成過程

☆形成層の細胞分裂様式

●形成層活動の制御機構

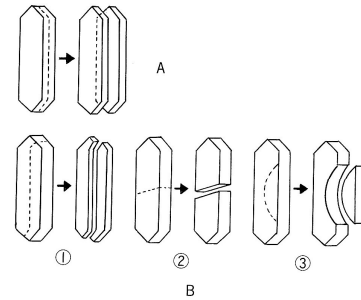
☆形成層活動：細胞の分裂増殖⇒新生細胞の分化

- ・一定の周期性
- ・環境の影響（温度、日長、樹体内の水分、重力など）

☆形成層活動の内的調節: 11種類の植物ホルモンと相互作用

(1) オーキシシン

- (2) ジベレリン
- (3) サイトカイニン
- (4) アブシジン酸
- (5) エチレン
- (6) ジャスモン酸
- (7) サリチル酸
- (8) フロリゲン
- (9) ブラシノステロイド
- (10) ペプチドホルモン
- (11) ストリゴラクトン



形成層の細胞分裂様式

A：縦線面分裂，B：垂層分裂(①放射面分裂，②偽横分裂，③側方分裂)。

(1)オーキシン

- *天然： β -インドール酢酸 (IAA)
- *成長部位で合成、極性移動
- *前駆物質：トリプトファン（アミノ酸の一種）
- *合成オーキシン：
 - ・インドール酪酸 (IBA),
 - ・ α -ナフタレン酢酸(NAA)
 - ・2,4-D=除草剤として利用
- *生理作用：
 - ・細胞壁を膨潤化（ヘミセルロースの分解酵素）
＝ルーゼンゲ（loosing）＝細胞の締め付けをなくしてゆるめる＝成長の引き金
 - ・壁の構成要素を増加（セルロース、ヘミセルロース、ペクチン）
 - ・細胞の浸透的水分吸収を増加
 - ・・・・細胞伸長、細胞分裂、屈性、発根と根の伸長、頂芽優勢性離層形成、開花、花性分化、果実の成長＝単為結果、種子の発芽

(2)ジベレリン

- *イネ馬鹿苗病菌 (*Gibberella fuzikuroi*)から分離（薮田、住木）
- *GA₁, GA₃, GA₄ が活性型
 - ・・・・GA₇, GA₁₉ など 100 種以上
- *GA はジテルペン系の化合物（メバロン酸が前駆物質）
- *生理作用：
 - ・茎葉の伸長促進
 - ・種子の発芽促進：光発芽種子の赤色光照射を代替
 - ・開花の促進：長日植物、低温を要する植物の開花促進
 - ・針葉樹の花芽分化促進：スギ、ヒノキ、マツ類
 - ・果実の成長、発育：ナシの果実肥大，種無しブドウ＝単為結果
 - ・休眠打破

(3)サイトカイニン

- *組織培養の大家、F. Skoog 教授（ウイスコンシン大学）による発見
 - ・古い変性したニシンの DNA から合成されたものが端緒
 - ・ココナツミルク
- *天然：トランス-ゼアチン、トランス-リボシルゼアチン、シス-リボシルゼアチンなど
- *合成：カイネチン、6-ベンジルアミノプリン（BAP）
- *根系で合成
- *DNA および RNA 分子の 1 つ：アデニンの誘導体（つまり DNA の加水分解産物）
- *生理作用：
 - ・細胞分裂促進
 - ・茎葉の分化、形成（オーキシンは阻害）
 - ・根の形成阻害（オーキシンは促進）
 - ・高オーキシン＋低サイトカイニン・・・根の分化
 - ・低オーキシン＋高サイトカイニン・・・茎葉の分化

- ・老化の抑制
- ・種子の発芽促進
- ・頂芽優勢性に影響＝オーキシシンは腋芽の成長抑制
サイトカイニン＝腋芽の成長促進

＊頂芽優勢性のメカニズム

☆樹体内のオーキシシンがサイトカイニン生合成の鍵酵素イソペンテニルトランスフェラーゼ (IPT)の発現を抑制

- ・頂芽切除⇒茎のオーキシシン含量低下⇒IPT 発現⇒サイトカイニン生合成⇒腋芽成長
(名古屋大学・分化情報制御研究分野・森研究グループ)

(4) エチレン・・・ C_2H_4

＊ガス燈と異常落葉現象(大気汚染物質と落葉)

＊傷害、重力、酸欠などストレスの生じた器官、老化途上の器官、熟化途上の果実

＊生合成：メチオニン→SAM (S-アデノシルメチオニン)→ACC (アミノシクロプロパンカルボン酸)→ C_2H_4

- ＊生理作用
 - ・果実の熟化促進
 - ・茎の伸長阻害
 - ・肥大促進・・・形成層活動促進、樹皮の発達
 - ・花芽形成 (パイナップル)
 - ・種子の休眠打破
 - ・落葉、落果促進・・・ヒノキの異常落葉＝離層の形成
 - ・根の原基形成
 - ・樹脂道の形成、樹脂の分泌 (ジャスモン酸と共同か)
 - ・オーキシシン、ジベレリン、サイトカイニン、ABA などはエチレン生成促進

(5) アブシジン酸

＊メバロン酸から合成

＊かつてインヒビター (inhibitor) β と呼ばれた

＊P.F Wareing ら発見＝ハナミズキ、カンバ、サイカモアカエデが短日条件で休眠
・・・休眠物質ドーミン (dormin)

＊大熊、F.T. Addicott ら＝ワタの実のアブサイシン II (abscisin II)

＊アブシジン酸 (ドーミンとアブサイシンII)

- ＊生理作用：
 - ・気孔閉鎖＝水ストレスに関係
 - ・休眠の誘導
 - ・葉や果実の老化・・・間接的に
 - ・成長抑制：ジベレリンと拮抗的に作用
 - ・オーキシシンの作用に影響せず

(6) ジャスモン酸

＊脂肪酸であるリノレン酸が前駆物質

＊葉や果実の成長を阻害、老化を促進

＊ジャスモン酸メチル (芳香性＝ジャスミン茶の香り) →アレロパシーに関与

＊傷害刺激の伝達物質 (エチレンと共通)

＊傷害部における樹脂分泌の促進 (ウルシなど)

＊抗菌物質の合成にかかわる遺伝子の発現

(7) サリチル酸

＊ヤナギ属 (*Salix*) から抽出

＊サリチル酸メチル (ミズメに多く含まれる)：消炎剤・鎮痛薬 (歯痛に柳楊枝)

＊解熱剤アスピリンの元

＊植物に対する寄生菌の感染を阻害・・・感染防御システム

(8) フロリゲン

＊花芽形成を誘導するシグナル物質

＊1936 年に提唱され、2007 年に存在が確認

*フロリゲンの伝達と花芽形成の誘導は、植物の昼/夜の認識と植物の体内時計に依存

(9) ブラシノステロイド

*セイヨウアブラナ *Brassica napus* の花粉から発見

*インゲンの節間成長促進

*クリタマバチのゴール＝カステステロン

*ステロイド骨格を持つ・性ホルモン、
脱皮ホルモンに類似

*極微量で成長促進

*新しい型のホルモン：ストレス抵抗性に
関与？

*他のホルモンレベルを調節するホルモン

(10) ペプチドホルモン

(11) ストリゴラクトン

● 形成層活動の周期性

(1) 形成層活動の周期性と年輪

☆形成層活動の周期性：

- ・早材、晩材の形成
- ・早材：細胞直径大、密度小、淡色
- ・晩材：細胞直径小、密度大、濃色
- ・早材晩材の境界が明瞭：スギ、アカマツ、カラマツなど
- ・境界が不明瞭・・・ヒノキなど

☆環孔材樹種＝年輪が明瞭・・・コナラ (*Quercus*) 属、ハリギリ (*Kalopanax*) 属、
ケヤキ (*Zelkova*) 属など

☆散孔材樹種＝年輪界が不明瞭・・・ブナ (*Fagus*) 属、トチノキ (*Aesculus*) 属、
カエデ (*Acer*) 属など

☆熱帯モンスーン地帯＝成長輪が明確・・・チーク (teak)

● 組織構造からみた形成層活動の季節変化

☆カラマツ (*Larix leptolepis*) の例：形成層活動の季節的変化モデル

☆散孔材樹種、環孔材樹種の直径成長経過

- ・散孔材樹種：ソメイヨシノ (*Cerasus × yedoensis*)、ナンキンハゼ (*Sapium sebiferum*)
・・・初期の肥大成長の立ち上がりが緩慢＝芽の活動に連動
- ・環孔材樹種：コナラ (*Quercus serrata*)、キリ (*Paulownia tomentosa*)
・・・春先の3月下旬に急速な直径の増加＝幹全体の形成層がほとんど同時に活性化

● 季節変化の生理機構

☆オーキシンの極性移動：約 1cm/時間

☆*Pinus contorta* の例：形成層近辺の IAA 増減・・・形成層帯よりも木部細胞拡大帯で成長
期に増加、冬休眠期には減少

☆形成層の IAA に対する感受性の変化・・・IAA の受容体 (receptor)、有効性が問題

● 早材から晩材への移行

☆早材から晩材へ：「Mork の定義」

☆長日長 (18 時間) で早材、短日長 (8 時間) で晩材形成・・・ラジアータマツ (*Pinus radiata*)

☆細胞直径と細胞壁の厚さは別々のプロセスで制御

☆早材から晩材への移行 (図で説明)

☆アカマツ (*Pinus densiflora*) 樹冠のサイズとカマツの形成層帯の IAA 量変化

☆IAA と糖の濃度・・・IAA は細胞径の拡大に作用、糖は細胞壁構築の要素

・・・晩材形成：頂端の細胞分裂活性の低下＝IAA 濃度低下、高い糖濃度によって形成

