

樹木の中の水の流れをどうとらえるか

黒田慶子

1. はじめに

樹木の根から吸い上げられて枝葉まで届く水は「木部樹液」*と呼ばれ、人間の血液と同様に樹木の生命維持に極めて重要である。木部樹液が数十メートルの高さの葉まで届くメカニズムの解明は、生命現象の実態解明だけでなく、森林の水源涵養機能の評価や、森林の持続性のリスクを検討する上でも重要な課題である。過去半世紀にわたって、樹木生理学や組織学の分野で活発に研究されてきたが、要となる部分が解明されていない。筆者は樹木萎凋病の発病メカニズムの研究過程で、水分通導の停止現象に長らく関わり、通導メカニズムに向き合うことになった。従来の延長線上の研究で解決できないことから、分野横断的な協働が必要ではないかと考えている。本稿では課題を整理して概要を紹介したい。

2. 木部の組織構造と「水流」を維持する仕組みの存在

木部樹液の通り道は「通導要素」と呼ばれ、根から葉先まで多数の中空の管が連なった状態である。針葉樹では直径 $30\text{ }\mu\text{m}$ 程の仮道管（図1）、大半の広葉樹では直径 $10\sim 500\text{ }\mu\text{m}$ の道管が水分通導の経路である。通導要素それぞれは短い管であるが、穿孔（道管の両端の穴）や壁孔（図3）で互いが連結されている。単純な

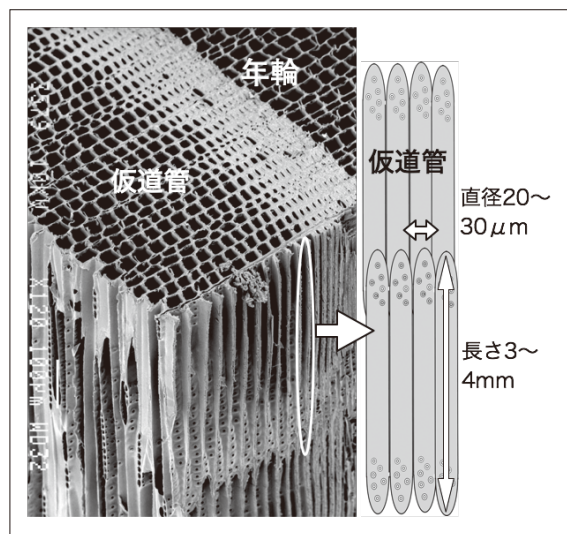


図1 針葉樹仮道管の配列と形状（スギ）
写真：森林総合研究所の走査型電子顕微鏡画像データベースより

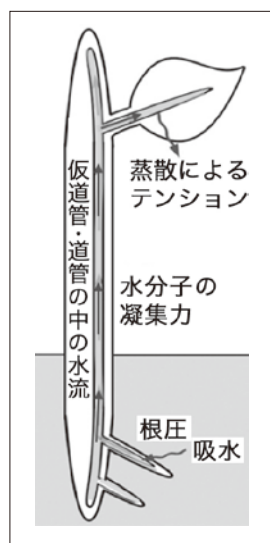


図2 水分通導の概念

毛管現象ならば、水は高さ 10 m 以上揚がれないが、樹液流の主たる駆動力は蒸散によって通導要素内の水柱に発生する張力（テンション）であるとされている（図2）。葉面から水が蒸発するにつれて、葉や枝の維管束にある通導要素を

満たした水（水柱）にテンションが発生し、水分子間の水素結合によって水は上方に引き上げられていく。これはCohesion-tension theoryとして、1980年代頃から通説となった。広葉樹

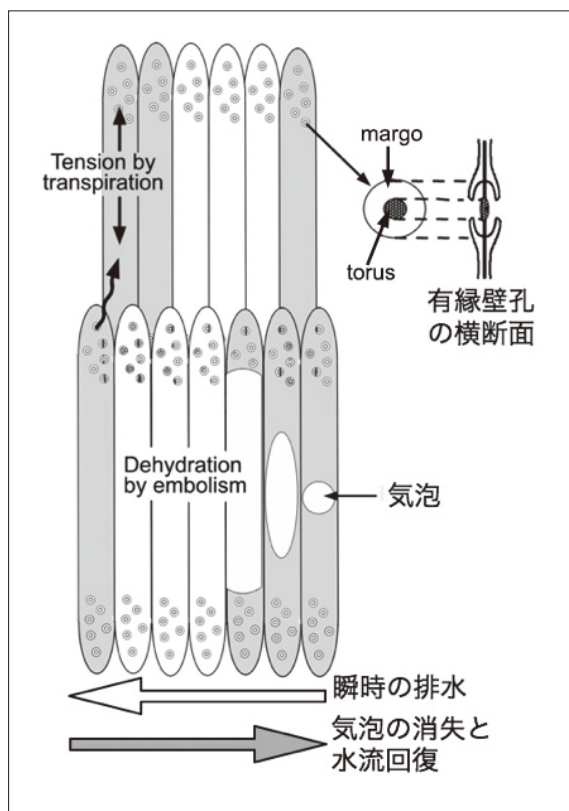


図3 健全木の仮道管におけるエンボリズムの模式図および壁孔の構造

では根圧による能動的な吸い上げもあると言われる。しかしながら、樹高が50～100 mの高木の梢端まで水はなぜ届くのか、雨が降らない日が長期間続いてもなぜ水が切れて枯れないのか、実は詳細な説明はできていない。「毛管の中の水が上がる」という単純な仕組みではないだろうと昔から推測されてきたが、説得力のある解説にはたどりついていないのである。

水を巡る樹木の生存戦略について、注目すべき研究結果がある。1) 樹高が100 mに達するセコイアメスギのてっぺんの葉は極度の水不足



PROFILE

黒田慶子
(くろだ けいこ)
神戸大学大学院農学研究科教授
専門：森林病理学、樹木機能解剖学

であると考えられてきたが、実際に葉を採取して調べると、細胞は強度の水ストレス状態ではないこと (Ishii et al. 2013) や、水分を貯める transfusion tissue が存在することなどがわかってきた (Azuma et al. 2015)。幹にも水を滞りなく運ぶための「安全策」があるものと推測できる。2) 冬季に零下の気温が続く場所では、形成層や師部の生細胞は糖濃度を上げて凍結による壊死を回避する。しかし、ほぼ真水である木部樹液は零下 (真冬日) で凍結し、氷内部には冷凍庫での製氷と同様に気泡が含まれる。氷が融けた時に樹液内に気泡が混入していると、テンション下ではエンボリズムが起こって通水は阻害されるはずである。しかし、春に通水停止は無く、気泡の影響を除去するような仕組みがあると推測される。3) 極度の乾燥環境下での枯死回避については、幹の通導要素と柔細胞類が貯水タンクとして機能すると考えられている。しかし細胞レベルでの詳細な研究は進んでいないようである。

3. 微生物感染による異常な通導停止から正常な通導メカニズムを考える

筆者の樹木萎凋病に関する研究では、「なぜ、感染木では水が上がりなくなるのか」を解明しようとしてきたが、まず基本的知見を得るために、健全木の水分通導の日変化を超音波アコースティックエミッション (AE) 法で測定した (Kuroda 2012、黒田2014)。仮道管中に気泡が発生して内部の水が排出される (エンボリズムまたはキャビテーションと呼ぶ) と同時に AE が発生することは、事前に顕微鏡下で樹木組織片を用いて確認した。(顕微鏡下での観察方法と映像: http://www2.kobe-u.ac.jp/~kurodak/structure&sap_files/sapflow.html、動画のダウンロード可能)。仮道管内の気泡発生から排水までは瞬時に起こり、その現象が多数の仮道管で次々発生する (図3)。健全木の幹では蒸散が活発な時間帯、つまり木部樹液にかかるテンションが強まると AE 発生頻度が上昇しており

(図4、10～15時)、仮道管の一部からは水が排出されて空洞化していることが推測された。排水した仮道管内は減圧状態で水蒸気が充満していると考えるのが妥当であろう。樹液のテンションが弱まると排水部位に水が流入する過程も確認している (Kuroda et al. 2000)。水分の再流入と空隙の消失は緩やかな現象であり (図3)、自然環境下では、夜間や降雨時に同様のプロセスで通水が回復することが示唆された。

樹木は毎日常に水を吸い揚げていると思われるが、以上のように、木部樹液は絶えず流れているのではなく、日照時は頻繁に水流が途切れて通導要素が空になる。一部の仮道管にエンボリズムが起こった際に、広域に排水現象が波及しないように、回避機構があることが推測できる。図3に示す有縁壁孔のツールスが動いて弁の役目を果たして隣接部の排水を防ぐという解釈はあるが、樹体内でどの程度の頻度で起きているのか、検証されていない。

樹木萎凋病である「マツ材線虫病」(マツ枯れ、松食い虫) は世界各地で被害が続く、4大樹木病害の一つとされる。健康なアカマツやクロマツに病原線虫を接種してから10日程度の早い段階で樹幹の AE 発生頻度が急激に上昇し、しかも排水部への再注水が起こらない (Kuroda 2012、黒田2014)。日数を経るにつれて通水可能な仮道管は急激に減少し、感染木は水分欠乏で枯死する。樹液流が回復しない理由の詳細な説明は本稿では割愛するが、疎水性で揮発性である α ピネンなどのテルペン類が、防御反応の

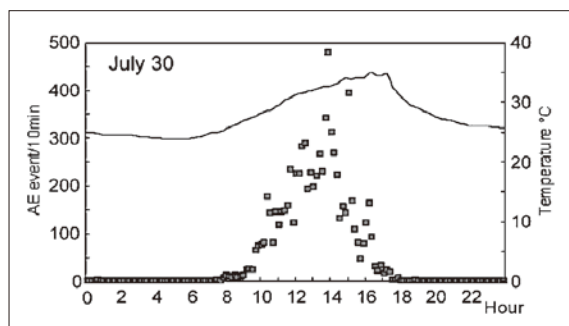


図4 健全なクロマツ樹幹で晴天日に検出された超音波アコースティックエミッション (AE センサー: 140kHz)

一部として木部柔細胞内で多量に生成して分泌されることが、その一因ではないかと考えている。

4. 課題解決には何が欠けているのか

樹木は、樹液流回復のための仕組みを備えているおかげで、100年以上の長期にわたって枯死リスクを回避して生存し続けられると解釈しても良いだろう。通導システムの全容解明には、以下のことがらに注目したい。①エンボリズムは健全木の内部でも常に起こっている。その回復システム（rehydration）が樹液流の長期維持には重要である。②乾燥状態にある樹木の通導要素が再度通水できるかどうかは、通導要素内壁の濡れやすさに関係する可能性がある。③萎凋病に罹ると、木部樹液に異物（防御物質）が混入して表面張力が低下し、樹液流が回復しなくなる可能性がある。

通導組織は中空の筒状構造であることから、樹幹内の水流は、基本は物理現象ととらえるべきであるが、樹体内では本稿で紹介したような回復現象が現実には起こっていることから、通導要素に接する放射柔細胞や軸方向柔細胞などの生細胞の役割にも注目する必要があるだろう。これらの生細胞が、たとえば補助ポンプのような役目を担っていて、水分を補給したり気泡の影響を緩和する仕組みになっているのかも知れない。生細胞の機能を解明するには、樹木生理

および解剖学に加えて、MRIなど非破壊的観察手法（Kuroda et al. 2006）や他分野の技術を用いた、多角的な研究が不可欠であると考えている。

参考文献

- Azuma, W., Ishii, H., Kuroda, Katsushi, Kuroda, Keiko : Function and structure of leaves contributing to increasing water storage with height in the tallest *Cryptomeria japonica* trees of Japan. *Trees* DOI 10.1007/s00468-015-1283-3, 2015.
- Ishii, H., Azuma, W., Kuroda, K., Sillett, SC.: Pushing the limits to tree height: could foliar water storage compensate for hydraulic constraints in *Sequoia sempervirens*? *Functional Ecology* 28: 1087-1093, 2014.
- Kuroda, K.: Monitoring of xylem embolism and dysfunction by the acoustic emission technique in *Pinus thunbergii* inoculated with the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *J. Forest Research* 17:58-64, 2012.
- 黒田慶子：アコースティックエミッションの継続的測定によってマツ材線虫病感染木の通導阻害を検出する，*森林防疫* 63:39-46, 2014.
- Kuroda, K., Kanbara, Y., Inoue, T. and Ogawa, A.: Magnetic resonance micro-imaging of xylem sap distribution and necrotic lesions in tree stems. *IAWA Journal* 27(1):3-17. 2006.
- Kuroda, K., Kuroda, H. and Lewis, AM.: Detection of embolism and acoustic emissions in tracheids under a microscope: Incidence of diseased trees infected with pine wilt. *New Horizons in wood Anatomy*, ed. by YS Kim, Chonnam Nat'l Univ. Press, Kwangju, Korea, 372-377, 2000.

注

- ※ カブトムシなどの昆虫類が摂取する「甘い樹液」は師部に含まれる同化産物（多糖類）を含んでおり、「木部樹液」そのものではない。