

令和 6 年 6 月 7 日現在

機関番号：14501

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2021～2023

課題番号：21K19147

研究課題名（和文）樹木の水分通導機能の新たな解釈

研究課題名（英文）New interpretation of trees' strategies on the water conduction

研究代表者

黒田 慶子（Keiko, Kuroda）

神戸大学・農学研究科・非常勤講師

研究者番号：20353675

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,900,000円

研究成果の概要（和文）：研究目的は、通水停止と回復過程に樹幹内で起こる現象を、生理学および解剖学的手法で解明することである。

1) AE 発生数（エンボリズム発生）の変動から、通水阻害の発生には風速、気温、VPD の増加、湿度の低下が関わると判明した。9 月以降に AE 発生数の日周期性が失われたのは、気温低下に伴う生理応答の低下があり、通水阻害を抑制できなかったと推察された。

2) アセビの切り枝を大気中に放置後に色素液を吸入させると、乾燥時間が長いほど色素の到達位置が高かった。色素は早材部道管と木部繊維の壁孔で観察され、放射柔組織では観察されなかった。アセビの通水回復においては、木部繊維を介した水の移動が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

長寿の樹木では幹内の水分流動が長期的に安定する必要がある、通水停止からの回復の仕組みが重要である。これは単純な毛細管内の物理現象ではなく、セルロースなどの複合材料からなる細胞壁の物性や生細胞の機能を含めて検討する必要がある、1980年代からの通説 Cohesion-tension theory（水分子の凝集力と蒸散によって通水が持続する）は原理の解説が不完全であった。本研究では「通水の停止から回復の仕組み」「細胞壁の濡れ性と通水の持続性」を解明し、新たな説を確立した点で学術的意義が高い。さらに通水という高度な生物機能をバイオメティクスとして技術的に発展させる方向が期待でき、社会的意義も高い。

研究成果の概要（英文）：The objectives of the study were to elucidate the phenomena that occur within the tree trunk during the process of water supply cessation and recovery with physiological and anatomical methods.

(1) Variations in the AE (embolism occurrence) revealed that the cessation of water conduction was related to wind speed, temperature, increased VPD and decreased humidity; the loss of daily periodicity in the AE counts after September was inferred to be due to a decrease in physiological responses, which prevented the suppression of xylem dysfunction.

(2) When cut branches of *Pieris japonica* were left in the air and then inhaled a dye solution, the longer the drying time, the higher the position reached by the dye. The pigment was observed in the earlywood vessels and in the pits of the wood fibers, but not in the radial parenchyma tissue. Water movement through the wood fibers was suggested in the recovery of water conduction in *P. japonica*.

研究分野：樹木組織学、樹木生理学

キーワード：通水阻害 エンボリズム アコースティックエミッション AE 通水回復 オリーブ シマトネリコ  
アセビ

### 1. 研究開始当初の背景

長寿の樹木では、樹幹内の水分流動（木部樹液の上昇）が長期的に安定して続く必要があるが、1980年代以来の定説「凝集-張力説」(Cohesion-tension theory: 水分子の凝集力と蒸散による張力によって木部樹液の上昇が持続する)(Tyree 2002 など, 図1A)には不十分な点があり、樹高数十mの高所への水運搬や、水流が停止した場合の回復の仕組みは説明されていない。

樹木の通水組織は仮道管や道管（直径 20-500 $\mu$ m）の集合である。水を持続的に梢端まで運ぶ優れた輸送機能がなければ、大木が乾燥地で長期生存するのは難しいだろう(図2)。しかし上記の説では、数十m以上の高さへ水の到達や、水流が切れた場合の復活方法は説明していない。実際には通水組織は頻りに空になる(Kuroda 2012 後掲)が、木は枯れていない。根圧は値が小さく、水を押し上げるのは無理とされる(Stuedle 1995)。当該分野では、仕組みの説明が足りないと認識されているが、新説は出していない。機能解明には、セルロースが主体の細胞壁の親水性や、生細胞との接点など、別の要因を加えて考える必要がある(図1B)。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、定説の矛盾点を追求し、樹木の生存に不可欠な水（木部樹液）の流動の仕組みを解明することである。①根から高所まで「水柱がつながっている」必要は無い、②水切れが起こらないことよりも、起こった後の回復が重要、のように、視点を変えて研究を行う。また、細胞壁成分が親水性のセルロース主体であることや、通水組織に接する生細胞（柔細胞類）の機能を加えて以下の2つの課題を設定した。

樹木の通水組織内の木部樹液が途切れる現象（通水障害；図3）は日常的に発生していると考えられる。屋外の生立木において生きたままに通水障害の発生を長期間にわたり計測し、「何が原因で」「どのように」発生しているのかを明らかにする。

②通水障害が起こった後の回復の仕組みは、乾燥環境下での生存として必須なはずである。排水した通水組織に再び水流がもどる現象（通水回復）は蒸散による張力が緩和する夜間におこるとされているが(Tyree and Sperry 1988) 蒸散による張力がかかっていない状況において、どのような組織によって生じるのかを明らかにする。

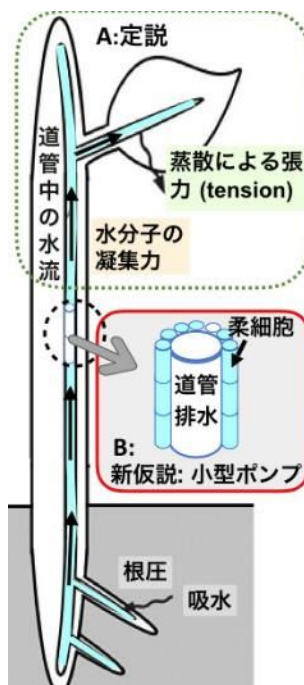


図1 水分通導の考え方  
A 従来の説、B 新しい仮説



図2 アフリカの巨樹バオバブ Livedoor News より

Tyree MT, Sperry JS (1988) Do Woody Plants Operate Near the Point of Catastrophic Xylem Dysfunction Caused by Dynamic Water Stress? *Plant Physiol* 88:574-580.

Tyree M and Zimmerman MH, 2002, *Xylem Structure and The Ascent of Sap*, Springer; 2nd ed.

Stuedle E, 1995, Trees under tension. *Nature*. 378:663-664.

Kuroda K (2012) Monitoring of xylem embolism and dysfunction by the acoustic emission technique in *Pinus thunbergii* inoculated with the pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus*. *J For Res* 17:58-64.

### 3. 研究の方法

#### (1) 樹木の通水障害(エンボリズム)の発生様態・要因の解明

オリーブ苗木（樹高 60 cm）の鉢植えおよびシマトネリコ植栽木（樹高 2.1 m）を用いて、神戸大学構内で 2021 年 5 月から 12 月まで実験を実施した。通水組織内で気泡（キャビテーション）を生じ、通水障害（エンボリズム）が起きる時に生じる弾性波（アコースティックエミッション・AE）を検出することで、幹の通水障害の発生頻度を経時的・非破壊的に定量した。通水障害の評価は、AE のイベント数を 10 分間の積算値として記録し、樹液流速度は熱流束計を用いて、ともに非破壊で経時

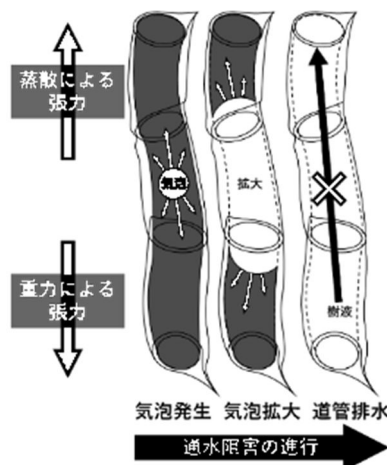


図3 通水組織内における通水障害の進行

的計測を行った。 オリーブの苗木を用いた実験では灌水制限を実施することで、水不足にもなう経時的な通水阻害の発生様体を調査した。 シマトネリコ植栽木では、AE 発生数を応答変数、環境データを説明変数とした一般化線形モデル (GLM) をあてはめて、野外条件下での通水阻害の発生要因を解析した。

## (2) 通水阻害後の通水回復に寄与する組織の解明

兵庫県六甲山上において、比較的乾燥耐性が高いとされるアセビの切り枝を採取し、一晚飽水させた。切り枝の切り口をワセリンで覆って葉の蒸散による乾燥処理を行って(乾燥時間は 0h, 1h, 24h)人為的に試料に通水阻害を発生させた。その後、各試料の葉を除去してワセリンを塗布することで「道管内に蒸散による張力が働いていない」、夜間の通水回復時の状態を再現した。酸性フクシン水溶液(色素液)を切り枝の下端に浸して吸水させた後、液体窒素にて道管内の水の分布を固定し、真空凍結乾燥の後に色素液の定着した細胞を観察した。色素吸入により染色された部位(図3)は、通水が持続または回復したと判断し、解剖観察により通水回復に関与した組織や細胞を明らかにした。

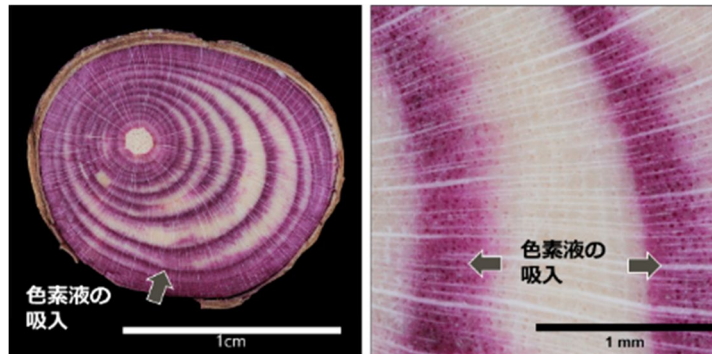


図3 乾燥処理後のアセビの通水回復(色素液の吸入)

## 4. 研究成果

### (1) 樹木の通水阻害(エンボリズム)の発生様態・要因の解明

水不足にもなうオリーブの苗木での通水阻害の発生様体(図4)

オリーブは乾燥耐性が高いことで知られており(Fernández et al., 1997)、本研究においても AE の発生は最初の灌水の停止後 27 日目まで低水準で推移した。灌水停止後 28 日目からは日周期的に AE が発生するようになり、水不足による乾燥ストレスが進行して通水阻害が発生したと考えられた。最初の灌水停止後 36 日目に十分な再灌水をおこなったところ AE 発生数は一時的に低下し、再灌水により乾燥ストレスが緩和されて通水阻害が減少する様子を捉えた。しかし、その後次第に AE 発生数は増加し、再灌水から 9 日目以降には AE 発生数が急増するだけでなく、AE や樹液流の日周期が観察されなくなるという異常なパターンを示し、葉が黄化し枯死に至った。これらの結果から、AE 法によって水不足にもなう通水阻害の経時変化を実証し、可逆的な通水阻害と不可逆的な通水阻害とは、その発生様体が異なることを明らかにした。

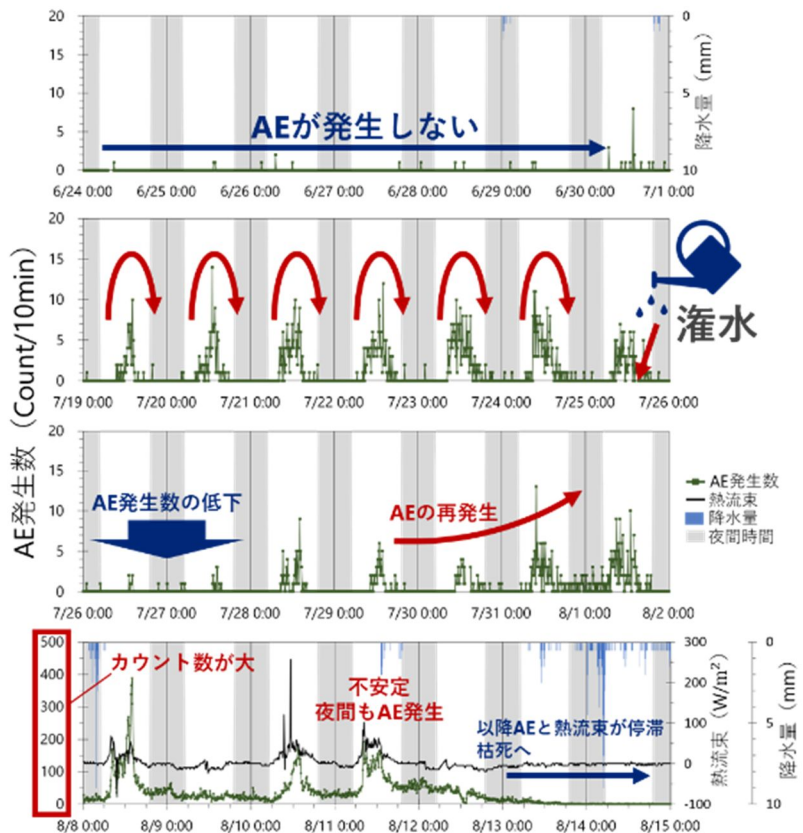


図4 オリーブ苗木における灌水制限にもなう AE 発生数の経時変化

かにした。

### シマトネリコ生立木の通水阻害に関わる環境要因 (図5)

シマトネリコ植栽木では、計測期間を通じて日周期的な AE 発生が観察されたものの生立木は生存を維持していたことから、日常的に通水阻害と通水回復が生じていることが示唆された。日周期的な AE 発生数と、気温・湿度・日照量の変動が同期したことから、短期的な通水阻害はこれらの環境要因の影響を受けて発生することが確認された。

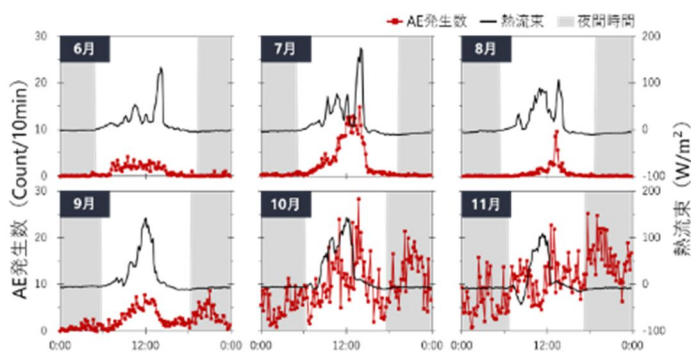


図5 シマトネリコ植栽木における月毎の AE 発生数と樹液流速の日変動パターン

また AE 発生数や環境条件の日平均値を用いた GLM 解析の結果、計測期間を通じて AE は晴れた風速の強い日に発生数が増加することがわかり、長期的には風による蒸散促進が通水阻害の発生要因となる可能性が示唆された。また、気温が急激に低下した 10 月以降は AE の発生数は急増して日周期性が失われ、異常なパターンが観察されるようになった。この期間には一部の葉の褐変や落葉が確認されたことから、生立木の生理機能の低下のために通水阻害の発生が抑制できなかった可能性が示唆された。

### (2)通水阻害後の通水回復に寄与する組織の解明

アセビの切り枝では、乾燥時間の増加にとともに AE 発生数が増加するとともに含水率が低下した (図6)。その後の色素液の吸入実験では、乾燥時間が長い試料ほど幹の高い位置まで吸水された。また、色素液はどの高さにおいても、早材部の道管と木部繊維の壁孔で観察された一方、生細胞である放射組織では観察されなかった (図7)。既往研究では道管に随伴する軸方向柔細胞などの生細胞やその配列が通水回復に寄与するという見解があるが (Brodersen et al. 2010; 山田ら 2020)、軸方向柔細胞をもたないアセビにおいては、木部繊維が通水回復にかかわる機能を補償している可能性が示唆された。

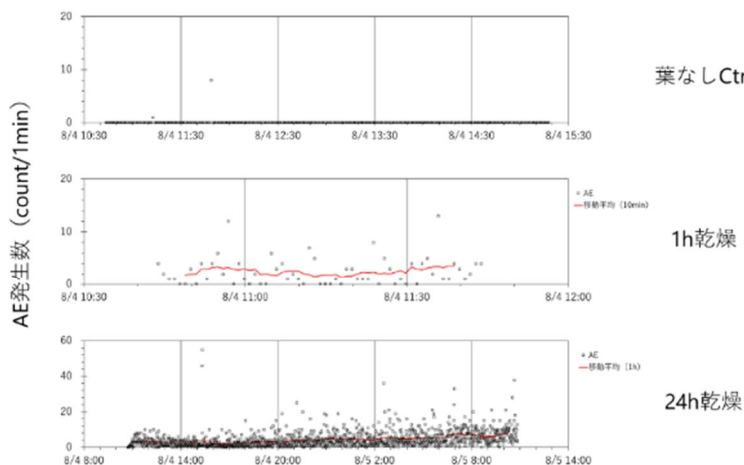


図6 アセビ切り枝の異なる乾燥処理における AE 発生数の経時変化

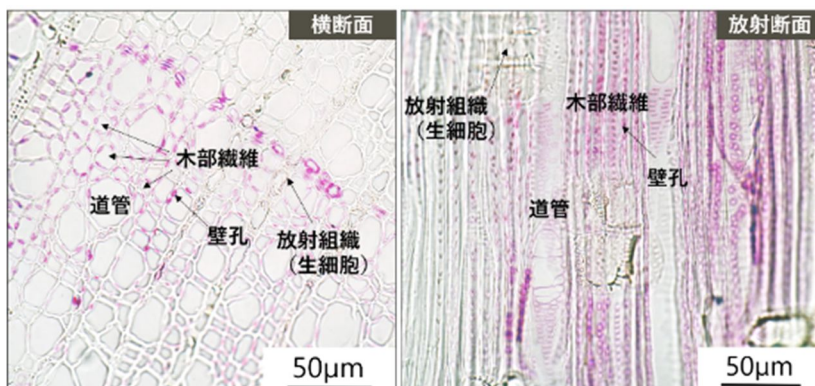


図7 アセビの木部繊維による色素液の吸水  
放射組織では染色なし (光学顕微鏡観察)

### (3) 結論および研究の発展方向

樹幹内の水分流動（木部樹液の上昇）では、水分子の凝集力と蒸散による張力によって水柱が絶えずつながり上昇するだけではない。野外の生立木においては可逆的な通水阻害が頻繁に生じていることが観測された。一方、木が枯死に至る不可逆的な通水阻害では、日常にみられる可逆的な通水阻害の発生様体とは異なるパターンを示した。可逆的な通水阻害は、それと同時に通水回復も日常的に生じていることを意味する。通水阻害が生じて含水率が低下した幹内で、蒸散による張力の発生しない状況においても通水が再開することが実証された。また、通水組織に隣接する組織による補償的な機構が通水再開に寄与することが示唆された。長寿で大きな樹木における水分輸送様式の解明には、生理学的な観測事実による直接的な検証と、組織や細胞レベルの機能解明さらに必要である。

Brodersen CR, McElrone AJ, Choat B, et al. (2010) The dynamics of embolism repair in xylem: In vivo visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant Physiol* 154:1088–1095.

Fernández JE, Moreno F, Girón IF, Blázquez OM. (1997) Stomatal control of water use in olive tree leaves. *Plant Soil* 190, 179–192.

山田佳乃・東若菜・石井弘明・黒田慶子（2020）広葉樹の乾燥耐性についての組織学的検討. *樹木医学研究* 24: 110-111.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 小切壮仁, 東若菜, 黒田慶子
2. 発表標題 アコースティックエミッション法によるシマトネリコの通水阻害の評価
3. 学会等名 日本生態学会近畿地区会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小切壮仁, 東若菜, 黒田慶子
2. 発表標題 アコースティックエミッションの発生頻度から推測した通水機能の変動
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小切壮仁, 東若菜, 石井弘明, 黒田慶子
2. 発表標題 シマトネリコ生立木における幹の通水阻害に関わる環境要因
3. 学会等名 第 54 回日本緑化工学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Taketo Kogire, Wakana A. Azuma, Hiroaki Ishii, Keiko Kuroda
2. 発表標題 Diurnal and seasonal changes in acoustic emissions and sap flow in living tree trunks
3. 学会等名 the 12th International Workshop on Sap Flow (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小切壮仁, 東若菜, 黒田慶子
2. 発表標題 アセビの通水阻害に対する通水回復機能の検討
3. 学会等名 2023年生態学会近畿地区会大会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	東 若菜 (Azuma Wakana)  (20780761)	神戸大学・農学研究科・助教  (14501)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------