

樹木道管の通水維持に寄与する柔細胞類と道管壁の濡れ性

黒田慶子(神戸市・神戸大学)・小切壮仁(神戸大学)

1. 研究の背景

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。通水に関する 1980 年代以来の定説 Cohesion-tension theory (凝集-張力説: 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。図 1A、Tyree 1988 など)では、渴水が続いても枯死しない理由や、樹高数十mの高所に水が揚がれる仕組みについては説明されていない。実際には、通水組織の仮道管や道管(直径 20-500 μ m)内の水流は根から梢端まで常につながってはならず、頻繁に排水して空になる部分がある(Kuroda 2012)。また、根圧は水を高所に押し上げるには値が小さすぎるとされている(Steudle 1995)。通水の仕組みを知るには、これまで注目されていない要因を含めて検討する必要がある。仮道管や道管の細胞壁の主成分は親水性のセルロースであること(図 2)、通水組織と生細胞の配置や接点には樹種間差があることに注目したい。

2. 研究目的の明確化

樹木の水分上昇の仕組みでは、根から梢端まで「常に水柱がつながっている」必要はなく、水流が持続することよりも、通水停止後の回復が重要である(Kuroda 2012)。この考え方から、以下の 2 点の実験を進めた。

- A) 通水組織で樹液流が停止する現象は日常的に発生している。通水停止現象を生立木で長期的に測定し、発生タイミングと天候の関係、季節的パターンなどについて明らかにする。
- B) 通水の回復能力は、乾燥環境下で生存できる樹木には必須なはずである。乾燥耐性の高い樹木では、どの細胞・組織がどのように通水回復に寄与するのか明らかにする。

3. 研究手法

樹幹内の水流を非破壊で検出するのは困難で、証拠としては不十分と言われやすい。非破壊計測とともに、解剖学的手法で視覚的な検証を行った。

(1)アコースティックエミッション(AE)の利用

通水細胞から排水する際に、気泡の発生と拡大(キャビテーション、エンボリズム)によって弾性波(AE)が発生する。可聴音を除いた超音波 AE の発生を、生立木で経時的・非破壊的に測定し、10 分間の AE 発生積算値として記録した。排水現象と解釈される数値を解剖の結果と比較した。

罹病木と健全木の比較:クロマツ(圃場植栽)の健全木とマツノザイセンチュウ接種木の主幹下部に AE センサーを装着し、非破壊で継続的に測定した(Kuroda 2012)。罹病木が萎凋症状を示す過程を健全木と比較した。

乾燥耐性のある樹種:シマトネリコ植栽木(樹高 2.1 m)を使用し、2021 年 5~12 月に AE 発生頻度を計測した。加えて熱流束計を用いて樹液流速度を計測した。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)により、野外での通水障害の発生要因を解析した。オリーブとアセビについても AE 計測を行っている。

(2)MRI(核磁気共鳴画像法)による排水の検出

MRI では組織内の水の分布を非破壊で検出できる。鉢植えの若木への適用になるが、通水に関する有用な情報が得られる。コナラを用いて罹病木における通水障害の進展状況を追跡した(Kuroda et. al 2006)。

(3)排水後の通水回復に寄与する組織の解剖学的解明

乾燥への耐性が低い樹種としてサルナシ、比較的耐性が高い樹種としてフジ、クスノキ、アセビなどを用いた。切り枝を一晩水あげした後、切り口をワセリンで覆って室内大気中に放置し(1~24h)、葉の蒸散によって人為的に通水組織から排水させた。その後に葉を全摘して傷口にワセリンを塗布し、「蒸散による張力が道管内の水に働いていない」夜間の状態を再現すると同時に、切り枝の下端(ワセリン塗布部を切除)を酸性フクシン水溶液に浸して吸水させ、通水回復の検出を試みた。そのまま組織を薄切、あるいは

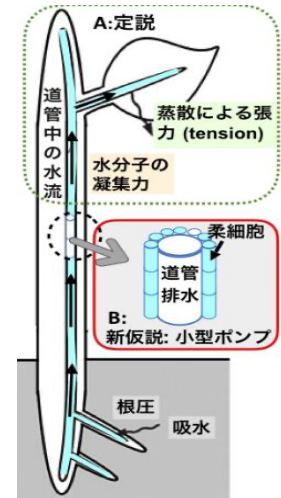


図 1 樹液上昇の考え方

- A 従来の説
- B 新しい仮説

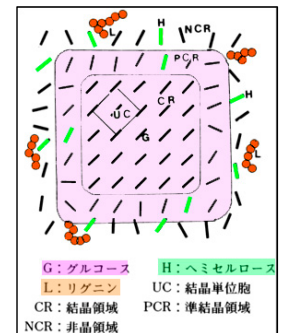


図 2 親水性のマイクロフィブリル (島地ら 1976)

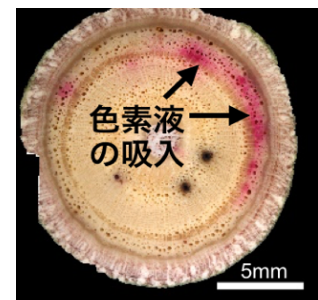


図 3 乾燥処理後のフジの通水回復

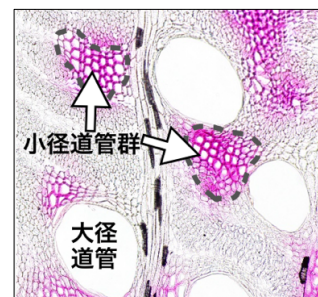


図 4 フジの木部の小径細胞群による吸水 (破線内: 色素吸入の範囲)

液体窒素で凍結・真空乾燥の後に顕微鏡観察した。染色された部位(図 3)は通水が持続または回復と判断し、生細胞との位置関係から、通水回復に寄与した組織・細胞を明らかにした。

4. 結果と考察

(1) AE 発生に関わる環境要因

クロマツとシマトネリコでは、測定期間を通じて日周期的な AE 発生があり(図 5)、健全個体は生存し続けたことから、日常的な排水と通水回復があると判断した。一方罹病クロマツでは萎凋の前段階で「回復しない排水現象」があることを発見した。

健全木での AE 発生数と、気温・湿度(降雨)・日照の変動が同期したことから、短期的な通水停止(排水)はこれらの環境要因の影響を受けていると判断した。AE は晴れて風の強い日に発生数が多く、風による蒸散促進が通水停止を促進する可能性がある。シマトネリコでは、気温が低下した 10 月以降に AE の発生数が急増し日周期性が失われた。一部の葉に褐変や落葉が確認された時期で、蒸散など生理機能の低下が影響した可能性がある。

(2) 通水回復に寄与する組織の解明

サルナシでは、乾燥処理後には色素吸入はほぼ無かった。道管の周囲に生細胞がなく、排水した道管に水を供給できない組織構造と推測された。本種では通水回復機能が弱いことと、水分供給が容易な水辺の環境に生育する生態的特性との関連性が認められる。

乾燥耐性のあるフジでは、乾燥処理後の色素吸入で水流の持続または回復が確認された(図 3)。大径道管の周囲に小径道管と柔細胞の群状の分布があり、それらが染色されたことから(図 4)、道管への水の供給に寄与することが判明した。乾燥耐性のあるクスノキでは、軸方向および放射柔細胞が水の流入に寄与しており、樹種による差が認められた。

アセビでは、乾燥時間の増加にともない AE 発生が増加し含水率が低下した。色素の吸入によって、早材道管と木部繊維の壁孔に染色が認められた。道管に接する生細胞が通水回復に寄与する例が知られるが(山田ら 2020)、アセビには軸方向柔細胞は存在せず、木部繊維が通水回復機能を補償している可能性がある。なお、排水後に道管内壁が濡れた状態を維持している間は水の再流入は容易であるが、排水時間が長くなった場合は、通水障害の回復は困難と考えられる。

5. 結論と研究の発展方向

樹幹内の水分流動では通水停止と回復が頻繁に起こることが判明した。乾燥耐性のある樹種で通水組織を排水させると、蒸散による張力がなくても水の供給によって通水が再開し、道管に隣接する生細胞が通水再開に寄与することが示唆された(図 1B、図 6)。一方、罹病木では萎凋が起こる前段階で不可逆的な通水障害が進み、通水回復はなかった。長寿で大きな樹木の水分輸送メカニズムは、予想したように巧妙な仕組みである。通水回復における柔細胞や小径道管の働きは、多数の微小ポンプで徐々に水をくみ上げるのに似た機能と解釈できる。親水性の細胞壁には、通水機能をサポートする重要な役目がある。フナムシの吸水機能との共通点もあり、バイオミメティクスへの可能性があると考えている。

参考文献(一部割愛)

- Kuroda K, Kanbara Y, Inoue T, Ogawa A (2006) Magnetic resonance micro-imaging of xylem sap distribution and necrotic lesions in tree stems. IAWA Journal, 27:3-17
 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.
 Steudle E (1995) Trees under tension. Nature. 378:663-664.
 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.
 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.

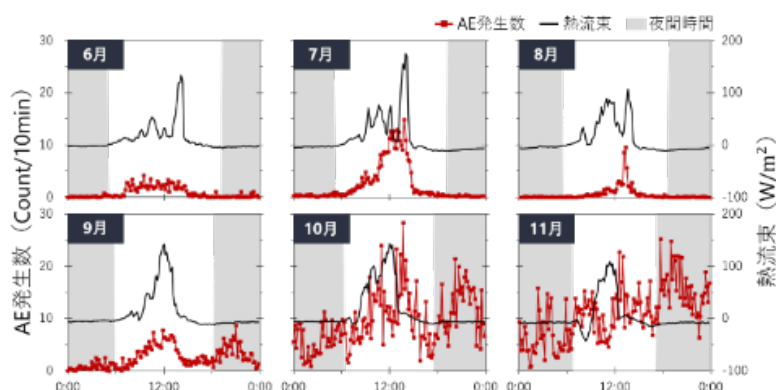


図 5 シマトネリコ植栽木における月毎の AE 発生数と樹液流速の日変動パターン

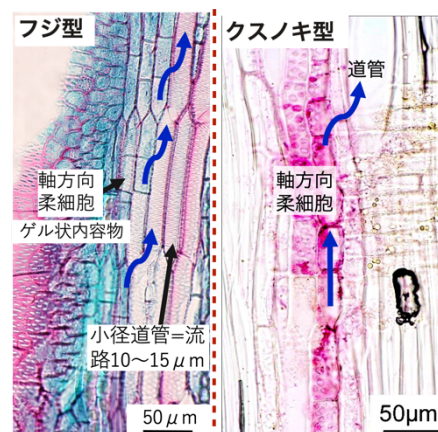


図 6 通水回復に関わる生細胞と組織
フジ型とクスノキ型