

速報

針葉樹と広葉樹のシュートにおける通水性と貯留水の関係*¹姫野早和*²・玉泉幸一郎*³

姫野早和・玉泉幸一郎：針葉樹と広葉樹のシュートにおける通水性と貯留水の関係 九州森林研究 70：65－68，2017 樹木における通水性と貯留水はどちらも樹木の水利用に関わる重要な特性値であるが、相互の関係については知られていない。我々はシュートの通水性と貯留水量の間にはトレードオフの関係が存在すると仮定し、この関係を明らかにすることを目的とした。針葉樹と広葉樹のシュートを用いて通水性と貯留水量の測定を行った結果、両者には予測されたトレードオフの関係は見られなかった。しかし、シュートの水分損失に対する水ポテンシャル低下と通水性との関係を求めたところ、両者にはトレードオフの関係が成立していた。この結果から、シュートの通水性の高い種は蒸散による水ポテンシャルの低下が小さいことでエンボリズム耐性を獲得しており、シュートの通水性の低い種は蒸散による水分損失に対して、シュート全体の水ポテンシャルが大きく低下することで吸水力を高めていると考えられた。

キーワード：通水性，貯留水，針葉樹，広葉樹

I. はじめに

樹木における貯留水とは、樹体の生細胞中に存在する水であり、蒸散に伴い生じる水欠差を軽減するためのバッファーとして利用される (Waring *et al.*, 1979; Tyree and Yang, 1990; Zweifel and Häslner, 2001)。樹木は貯留水を利用することで、光合成活動が盛んな時間帯に葉の水ポテンシャルを維持することができる (Goldstein *et al.*, 1998)。

一方、通水性は樹体の通水組織内の水の通り易さを表しており、樹木の種類で異なる。例えば、針葉樹と広葉樹では幹や枝の通水性が異なり (Bond, 1989)、仮道管を持つ針葉樹では道管を持つ広葉樹よりも通水性が低い (池田, 1984; 池田ほか, 1988; Sack and Holbrook, 2006)。

このように、貯留水と通水性はどちらも樹木の水利用に関わる重要な特性値であるが、相互の関係については知られていない。我々は、貯留水量と通水性の間にはトレードオフの関係が存在する、つまり、通水性の高い樹種では水が容易に供給されることから貯留水は少なく、通水性の低い樹種では水欠差が大きくなるので貯留水を多く持つ必要があると考えた。本研究では、このような仮定が樹木シュートにおいて成立するとし、プレッシャーチャンパー法を用いて、シュート単位での通水性と貯留水量の測定を行った。

II. 材料と方法

1. 供試材料

2015年の8月と9月、および2016年の8月から10月にかけて九州大学箱崎キャンパス (33° 37.9' N, 130° 25.6' E, 11 m ASL) 内に植栽された針葉樹 10 種 (ヒノキ科 4 種, マツ科 4 種, マキ科 2 種) と広葉樹 24 種 (ブナ科 6 種, モクセイ科 4 種, モ

チノキ科 3 種, クスノキ科 2 種, バラ科 2 種, ツバキ科 2 種, その他の科 5 種) を用いて実験を行った。

2. 実験方法

1 樹種につき 1 個体を選定し、陽樹冠の 3 か所から 50 cm の長さの枝を採取した。枝は水きりした後、黒色のビニール袋を被せて室温 25℃ の実験室に搬入し、一晚吸水させた。翌朝に長さ 10 cm の当年生シュートを切り取り、生重量を測定した。その後、プレッシャーチャンパー (Model 600, PMS Instruments, USA) によって、0.3 MPa の圧力をかけた。切断面から滲出する水分を 1 分毎にティッシュペーパーを詰めたストローで吸水し、吸水前後のストローの重量変化を求めた。1 分間隔での測定を 3, 4 回繰り返した後は、10 分から 15 分間隔で繰り返し、滲出水分がなくなった時点で 0.3 MPa での計測を終了した。次に 0.3 MPa から 0.6 MPa へ圧力を上昇させて同じ操作を行い、その終了後に 0.6 MPa から 0.9 MPa へ圧力を上昇させて同じ操作を繰り返した。0.9 MPa での測定終了後は、シュートを 70℃ で 48 時間乾燥させて重量を測定した。乾重量と生重量の差から、飽水時の含水量 (ml g^{-1}) を算出した。

3. 通水性と貯留水量の算出方法

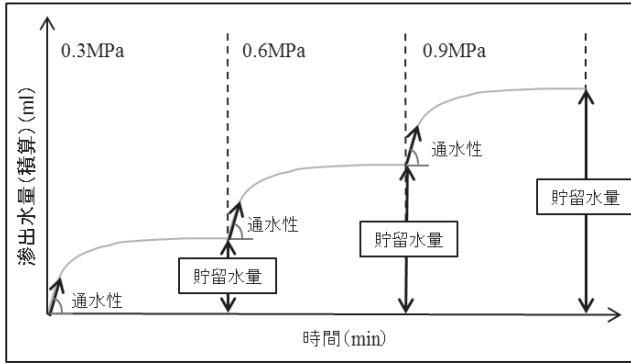
測定経過の模式図を図-1 に示した。x 軸に時間、y 軸に滲出水量の積算値を示している。通水性は、0 MPa から 0.3 MPa, 0.3 MPa から 0.6 MPa, および 0.6 MPa から 0.9 MPa に圧力をあげた直後の 1 分間の滲出水量 (図中片矢印の傾き) とし、0-0.9 MPa の範囲で求められる 3 回の平均値を用いた。一般に通水性は茎の断面積や葉面積の単位あたりで表示され $\text{ml m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ となるが、バイオマスを基準にすることで、シュートのサイズや形態の違いを排除できると考えたため、ここではシュートの単位乾重あたりで表したことから $\text{ml g}^{-1} \text{min}^{-1} \text{MPa}^{-1}$

*¹ Himeno, S., Gyokusen, K: The relationship between hydraulic conductance and water storage in shoots of conifer and broad-leaved tree species.

*² 九州大学大学院生物資源環境科学府 Grad. Sci. Biores. and Bioenvir. Sci., Kyushu Univ., Fukuoka, 812-8581, Japan.

*³ 九州大学大学院農学研究院 Fac. of Agric., Kyushu Univ., Fukuoka, 812-8581, Japan.

となった。貯留水量は、各圧力での計測を終了した時点での滲出水量の総量とし（図中両矢印）、シュートの単位乾重あたりに換算した（ ml g^{-1} ）。このようにして求められた通水性と貯留水量はシュートを構成するすべての器官（茎、葉柄、葉身など）のシュートを単位とした通水性、貯留水量と定義される。なお、今回用いた通水性と貯留水量の測定手法は一般的な枝の水分通導性の測定手法（池田，1984；種子田ほか，2016）にシュートを適用したものであり、新しい手法であると考えられる。



図－1. 測定経過を示す模式図

4. 統計処理

実験によって得られたデータは Microsoft Excel のアドインソフト Statcel 3 および Excel 統計解析ソフトウェア XLSTAT を用いて統計処理を行った。

Ⅲ. 結果と考察

1. 樹木シュートの通水性と貯留水量、および飽水時の含水量

全樹種のシュートの通水性と貯留水量、および飽水時の含水量を表－1に示した。シュートの通水性はタラヨウが最も高く、アベマキで最も低かった。一般に、幹や枝の通水性は針葉樹が広葉樹よりも低いとされる（池田，1984；池田ほか，1988；Sack and Holbrook, 2006）。今回の結果でも、シュートの通水性は針葉樹種において広葉樹種よりも有意に低かった（Mann-Whitney 検定, $P < 0.05$ ）。

シュートの貯留水量に関しては、いずれの水ポテンシャル区間においてもヒノキが最大値、スダジイが最小値を示した。針葉樹種と広葉樹種で比較したところ、いずれの水ポテンシャル区間においても、シュートの貯留水量は針葉樹種が広葉樹種より有意に多かった（Mann-Whitney 検定, $P < 0.05$ ）。

飽水時の含水量についてはタラヨウが最大値を示し、ナナミノキとウバメガシが最小値を示した。また、広葉樹種と針葉樹種との間に統計的な有意差は認められなかった（Mann-Whitney 検定, $P > 0.05$ ）。

2. 樹木シュートの通水性と貯留水量、および飽水時の含水量の関係

シュートの通水性と貯留水量、および飽水時の含水量の関係における相関係数行列を表－2に示した。シュートの通水性と貯留

表－1. シュートの通水性と貯留水量および飽水時の含水量

樹種	通水性 ¹⁾	貯留水量 ²⁾			含水量 ³⁾
		0-0.3MPa	0-0.6MPa	0-0.9MPa	
広葉樹					
タラヨウ	0.078	0.044	0.091	0.148	4.075
トウネズミモチ	0.063	0.037	0.071	0.128	3.315
ネズミモチ	0.042	0.023	0.049	0.084	3.367
カナメモチ	0.034	0.018	0.035	0.055	2.317
オガタマノキ	0.029	0.027	0.061	0.087	2.710
イスノキ	0.026	0.030	0.059	0.096	3.278
クロガネモチ	0.023	0.052	0.071	0.089	1.349
モッコウ	0.022	0.013	0.024	0.039	1.990
ナタオレノキ	0.021	0.020	0.038	0.059	2.960
クスノキ	0.020	0.020	0.030	0.036	1.975
サングジュ	0.019	0.028	0.044	0.060	2.577
ナナミノキ	0.016	0.008	0.013	0.018	1.067
マテバシイ	0.016	0.016	0.027	0.036	1.400
ヤマモモ	0.016	0.011	0.020	0.029	1.463
スダジイ	0.015	0.004	0.009	0.015	1.115
ヒイラギモクセイ	0.014	0.008	0.013	0.018	1.081
サザンカ	0.014	0.010	0.017	0.024	1.415
シラカシ	0.013	0.015	0.020	0.026	1.255
ヤブツバキ	0.013	0.015	0.028	0.051	1.873
アラカシ	0.012	0.015	0.025	0.034	1.735
タブノキ	0.012	0.006	0.012	0.017	1.325
シャリンバイ	0.011	0.017	0.029	0.040	1.616
ウバメガシ	0.008	0.016	0.021	0.025	1.067
アベマキ	0.007	0.015	0.022	0.028	1.215
針葉樹					
アカマツ	0.035	0.032	0.051	0.070	1.683
ヒノキ	0.031	0.121	0.163	0.187	2.175
イヌマキ	0.026	0.022	0.042	0.058	1.770
クロマツ	0.023	0.048	0.068	0.086	1.775
ヒマラヤスギ	0.023	0.032	0.040	0.048	1.717
スギ	0.023	0.086	0.132	0.143	2.412
ナギ	0.021	0.018	0.030	0.043	1.592
ユサン	0.021	0.025	0.044	0.063	2.105
シヨウナンボク	0.018	0.034	0.050	0.063	1.908
エンビツビャクシン	0.015	0.028	0.036	0.042	1.721

注) 樹種は広葉樹、針葉樹別に通水性が降順になるよう並んでいる。

1) 通水性: $\text{ml g}^{-1} \text{min}^{-1} \text{MPa}^{-1}$

2) 貯留水量: ml g^{-1}

3) 含水量 (飽水時の含水量): ml g^{-1}

表－2. シュートの通水性と貯留水量および飽水時の含水量の相関係数行列

	通水性	貯留水量			含水量
		0-0.3MPa	0-0.6MPa	0-0.9MPa	
通水性	－	－	－	－	－
0-0.3MPa	0.348*	－	－	－	－
貯留水量 0-0.6MPa	0.513**	0.971**	－	－	－
0-0.9MPa	0.696**	0.880**	0.961**	－	－
含水量	0.750**	0.330	0.515**	0.693**	－

注) アスタリスクはピアソン検定の有意性を示す (**: $P < 0.01$, *: $P < 0.05$)。

水量との間には正の相関が認められ、貯留水量の中では0-0.9 MPaの貯留水量との相関が最も強かった($r=0.696$)。また、シュートの通水性と飽水時の含水量との間にも正の相関が認められた($r=0.750$)。これは、シュートの貯留水量と飽水時の含水量の間に相関が認められたためであった($r=0.693$)。この結果は、シュートの通水性の高かった樹種は飽水時の含水量が大きく、また、0-0.9 MPaにおける貯留水量も大きかったことを示しており、飽水時の含水量と貯留水量は同義の指標として使用できる可能性を示しているが、今回材料とした樹種の中ではクロガネモチだけがこの関係が成立しなかったため、再検討が必要であろう。

図-2には貯留水量の中で最も強い相関の得られた、0-0.9 MPaにおける貯留水量と通水性との関係を示した。広葉樹と針葉樹と比較すると、シュートの通水性に対する貯留水量の傾きは針葉樹で大きい傾向が見られたが、共分散分析を行った結果両者に有意差は認められなかった($P<0.0001$)。

これらの結果は、シュートの通水性の高かった樹種では貯留水量や飽水時の含水量が多く、逆にシュートの通水性の低かった樹種では貯留水量や飽水時の含水量が少なかったことを示しており、先述した「シュートの通水性と貯留水量の間にトレードオフ関係が成立する」とした仮説は成立しなかったといえる。

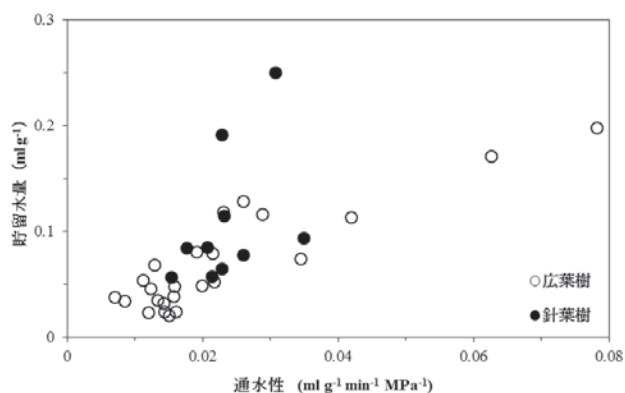


図-2. シュートの通水性と貯留水量の関係

そこで、さらに今回得られた滲出水量と水ポテンシャルの関係(図-3)から、シュートの水分損失に対する水ポテンシャルの低下を算出して通水性との関係を調べた。シュートの水分損失に

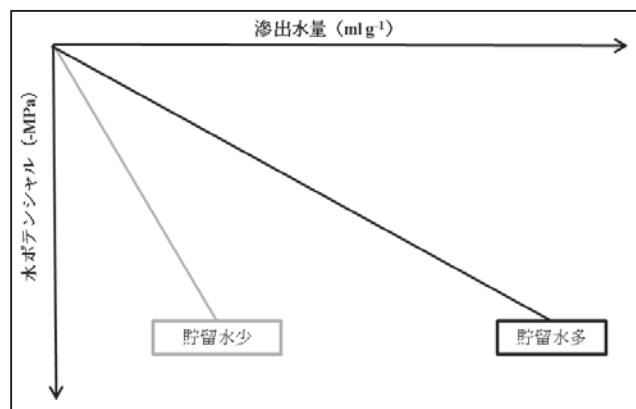


図-3. 滲出水量と水ポテンシャルの関係の模式図

対する水ポテンシャルの低下は、滲出水量 (ml g^{-1}) に対するそのときの水ポテンシャル (MPa) の3回 (0.3, 0.6, 0.9 MPa)の平均値とし、この値は図-3中では直線の傾きを示す。

この値が大きいと、シュートでは少ない水分損失で水ポテンシャルが大きく下がり、逆に小さいと水分を損失しても水ポテンシャルはなかなか下がらないことを示す。水分損失に対する水ポテンシャル低下は、細胞壁の弾性特性で決められ、硬い細胞壁を持つ種 (Cheung *et al.*, 1975) は前者、柔軟な細胞壁を持つ種 (Kikuta and Richter, 1986) は後者となる。

シュートの水分損失に対する水ポテンシャル低下と通水性の関係を求めたところ、通水性が高かった種ほど水ポテンシャル低下が小さくなる傾向が見られた(図-4)。この結果は、シュートの通水性が高かった樹種ほど、細胞壁の弾性が小さく、シュートの通水性が低かった樹種ほど細胞壁の弾性が大きかったことを示しており、シュートの水分損失に対する水ポテンシャル低下と通水性との間にトレードオフの関係が成立していたことを示す。シュートの通水性が0.01~0.02 $\text{ml g}^{-1} \text{min}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ 付近に、水分損失に対する水ポテンシャル低下が非常に異なる樹種が集中しているが、この理由は不明であるため、今後の課題としたい。

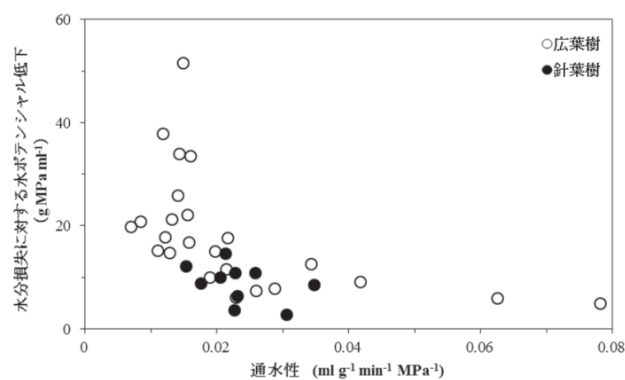


図-4. シュートの通水性と水分損失に対する水ポテンシャル低下の関係

幹の木部の通水性の高い種ではエンボリズム耐性が低いことが知られている (Martínez-Vilalta *et al.*, 2002; Jacobsen *et al.*, 2007)。したがって、今回の結果からは、シュートの通水性の高い種は柔軟な細胞壁を持つことで、蒸散による水ポテンシャルの低下を抑えることが可能となり、このことでエンボリズムの発生を防いでいると考えられる。一方、シュートの通水性の低い種はエンボリズム耐性が高いため、水ポテンシャルが低下してもエンボリズムが発生しにくい。よって、細胞壁を硬くすることで水ポテンシャルを早く大きく低下させ、このことにより吸水力を高めて水欠差を解消していると考えられ、硬い細胞壁を作ることをエンボリズム耐性を獲得するための投資と考え、シュートの通水性と細胞の硬軟との間にはトレードオフの関係が存在しているといえる。

3. 針葉樹と広葉樹の比較

針葉樹のシュートは広葉樹と比較して、同一の通水性に対して貯留水量が多い傾向にあった(図-2)。またシュートの通水性が同程度でも、水分損失に対する水ポテンシャルの低下が小さ

かった (図-4)。すなわち、針葉樹のシュートは、貯留水を多く持ち、水分損失に対する水ポテンシャルの低下が小さい樹木のグループに属していると考えられる。一般的には、針葉樹は仮道管により水移動を行うためにキャビテーションを起こしにくい (Sperry *et al.*, 2006)。また、蒸散速度が低く (吉川・王, 1991) 水分損失を抑える特性を持っていると考えられている。このような特性を持つにもかかわらず、針葉樹のシュートが多くの貯留水を持ち、さらに水ポテンシャルの下がりにくい細胞壁を持っているのは、針葉樹では幹や枝におけるエンボリズムの修復が容易でない (Johnson *et al.*, 2012) ことが一因と考えられる。反対に広葉樹は幹や枝におけるエンボリズムの修復が比較的容易であるため、シュートでは細胞壁を硬くして水ポテンシャルを大きく低下させ、効率的な水輸送を行うと考えられる。ただし、今回用いた樹種群は少なく、広葉樹と針葉樹を代表できていない。今後はさらに種数を増やした測定が必要である。

引用文献

- Bond WJ (1989) *Biol J Linn Soc* 36 : 227 - 249.
- Cheung YNS *et al.* (1975) *Can J Bot* 53 : 1342 - 1346.
- Goldstein G *et al.* (1998) *Plant Cell Environ* 21 : 397 - 40.
- 池田武文 (1984) 九州大学大学院博士論文 : 114 pp.
- 池田武文ほか (1988) *日林誌* 70 : 395 - 402.
- Jacobsen A L *et al.* (2007) *Ecol Monogr* 77 : 99 - 115.
- Johnson DM *et al.* (2012) *Plant Sci* 195 : 48 - 53.
- Kikuta SB and Richter H (1986) *Planta* 168 : 36 - 42.
- Martínez-Vilalta J *et al.* (2002) *Oecologia* 133 : 19 - 29.
- Sack L and Holbrook NM (2006) *Annu. Rev. Plant Biol* 57 : 361 - 381.
- Sperry JS *et al.* (2006) *Amer J Bot* 93 : 1490 - 1500.
- 種子田春彦ほか (2016) *日生態会誌* 66 : 447 - 464.
- Tyree MT and Yang S (1990) *Planta* 182 : 420 - 426.
- Waring RH *et al.* (1979) *Plant Cell Environ* 2 : 309 - 317.
- 吉川 賢・王 林和 (1991) *日緑工誌* 17 : 203 - 212.
- Zweifel R and Häslér R (2001) *Tree Physiol* 21 : 869 - 877.
- (2016年11月21日受付；2017年1月16日受理)