

落葉広葉樹の開芽と水移動

近藤, 民雄
九州大学名誉教授

大賀, 祥治
九州大学農学部附属演習林

<https://doi.org/10.15017/14826>

出版情報 : 九州大学農学部演習林報告. 81, pp.63-76, 2000-03-30. 九州大学農学部附属演習林
バージョン :
権利関係 :

落葉広葉樹の開芽と水移動*

近 藤 民 雄**・大 賀 祥 治***

抄 録

根で吸収され葉で蒸散される水が樹幹を上昇するための駆動力の中心は、成長期では蒸散がもたらす負圧とされている。しかし開芽より開花が先行する落葉広葉樹では、開花に必要な水は葉がないまま、しかも休眠がまだ破れない早い時期から動き始める。その際の水移動の駆動力は、やはり成長期と同じように蒸散による負圧であろうか。

ここでは水移動に関係する組織構造からみた場合、落葉広葉樹は針葉樹や常緑広葉樹と比べて、どのような特徴を持ち分化度からどう位置づけられるかを先ず検討した。次いで落葉広葉樹の水の動きを春の活動再開を軸として検討したのち、水移動の駆動力として、先ず休眠枝の蒸散による負圧、ついで木部液の溶質濃度がもたらす正圧、最後に *Acer* で特異的にみられる冬期の凍結-解凍サイクルに対応する負圧-正圧サイクルの3要因をとり上げ、それぞれについて概説したのち次のようにとりまとめた。

休眠枝でみられるゆるやかな蒸散はある大きさの負圧を生じ、この負圧が根からの吸水や、樹幹での水上昇の駆動力の主体をなしている。さらに *Betula* や *Acer* では、この時期にみられる木部液の正圧がこれに加わり、水移動を助け開花に必要な栄養素の輸送に与かっている。このほか *Acer* に限り、その固有の凍結-解凍サイクルに由来する負圧-正圧サイクルがみられ、春先の水移動を円滑にしている。

キーワード：落葉広葉樹、蒸散、負圧、水移動、駆動力、休眠枝、凍結-解凍サイクル

1. はじめに

落葉広葉樹には *Salix* や *Betula* のように開芽に先立って花をつけるものがあり、また *Prunus* や *Malus* のように芽立ちと花づきが同時に進んだり、あるいは相前後したりするものも少なくない。芽立ちや花づきはそれぞれ葉芽や花芽のなかでの頂端分裂組織の活動再開に始まるので、樹木内の水移動はそれより一段早い時期から再開され、漸次活発となり増大する水要求に対応する。ここでは落葉広葉樹の開芽前の休眠期から休眠打破前後にわたる樹幹内の水事情に関する最近の知見をとりまとめた。始めに水分生理の立場から針葉樹や常緑広葉樹と比較した際、落葉広葉樹の組織構造が示す特徴について、次いで樹幹

* KONDO, T. and OHGA, S. : Bud Break and Water Movement of Deciduous Broad-Leaved Trees (Review)

** 九州大学名誉教授

Emeritus Professor, Kyushu University, East Tsukiguma, Fukuoka 816-0054

*** 九州大学農学部附属演習林

Research Institute of University Forests, Kyushu University, Sasaguri, Fukuoka 811-2415

内の水の動きと春の始動について、最後に水移動の駆動力としての休眠枝の蒸散、根圧（正圧）および *Acer* で特異的にみられる凍結—解凍サイクルについて、それぞれ述べてみたい。

2. 組織構造上の特徴

通水系を内蔵する樹幹について、通水を直接担当する道管や仮道管を通水組織、樹体の支持に関係する木繊維や仮道管を支持組織、さらに放射細胞に軸方向柔細胞を併せたものを生活組織として、それぞれの概略値を針葉樹、落葉広葉樹および常緑広葉樹に分けて示したものが表1である。但し針葉樹では仮道管が通水と支持の二役を担うので、便宜上折半した数字を括弧内に示した。これをみると落葉広葉樹は通水組織、生活組織ともに針葉樹と常緑広葉樹との中間の値を示し、通水組織は針葉樹より小さく常緑広葉樹より大きく、生活組織はその逆になっている。

表1 樹幹組織の構成割合概略値
Table 1 Composition of the trunk tissue in various tree species.

| 針・広別 | 通水組織 | 支持組織 | 生活組織 |
|-------|------|------|------|
| 針葉樹 | (48) | (48) | 4 |
| 落葉広葉樹 | 30 | 60 | 10 |
| 常緑広葉樹 | 10 | 67 | 23 |

一般に小さな通水組織で事足りると共に、多くの生活組織を持つものが環境の変化に対する適応性がすぐれ、いわゆる進化したタイプと考えられる。この点からすると落葉広葉樹は針葉樹よりも分化度が進み、常緑広葉樹よりも遅れた位置にあると言えよう。落葉広葉樹が比較的小さな通水組織であることは、通水速度を左右する道管あるいは仮道管の直径の大きさが常緑広葉樹>落葉広葉樹>針葉樹の順であること、および葉での蒸散の大きさがやはり同じ順であること (Kramer and Kozlowski, 1979c; Zimmermann, 1983a) と符合している。

生活組織は保水や貯水といった水調節機能を持つほか、道管および師管と共に樹幹内の水循環系の構築に与り、さらに軸方向随伴柔組織にみられるように、その膨圧が道管内の木部液の圧形成に直接関係するなど樹体の水分生理に深く関わっている。

落葉広葉樹の通水組織の割合が常緑広葉樹と比べて高いのは、一般に落葉広葉樹の平均樹高が常緑広葉樹よりも大きいことと関連するが、そのほか通水組織が単に水路として役立つだけでなく、別に報告するように早春の活動再開への栄養素の輸送経路としても機能するためのようである。

広葉樹をその組織構造から分類する際、環孔材樹種と散孔材樹種とに二分することが多い (畑野・佐々木, 1987b; 小見山, 1991)。ここでも同様な分類を試みたが一定の傾向を見

出すことができず、むしろ落葉広葉樹と常緑広葉樹とで比較する方が適当であった。これは水分生理の面からすると、道管の配列様式などを目安とするよりも、蒸散や通水といった目安のほうが妥当であり、着葉の有無がこのような目安をつよく規定するためと考えられた。

3. 樹体内の水の動きと春の始動

一般に生立木の重さの50%以上が水であり、辺材と心材に分けると心材の水が少ないことが多い。従って生立木の水は主として辺材、それも樹皮に近い外方辺材に片寄りながら移動している (Kramer and Kozlowski, 1979f)。この移動する水の95%以上が実は単に樹体内を通過するだけで、最終的には葉面から大気に向けて蒸散する。樹木が光合成反応で炭酸ガスとの結合に利用する水は1%足らずであり、樹体の構成や樹体内の物質代謝に必要な量を加えても5%以下とされている (畑野・佐々木, 1987c)。樹木は樹体の維持に最小限必要な量の約20~30倍の水を、光の熱エネルギーを蒸散といった形を通して効率よく利用して吸水し、樹幹上部まで上昇させ、さらに蒸散させている。光は樹木にとって炭素同化作用の立場にとどまらず、吸水や水上昇の立場からも大きな意味を持つことになる。

水の一日の動きをみると、日の出と共に葉からの蒸散が盛んになり後れて吸水が始まる。午後には蒸散が減り、吸水もほどなく減り始める。蒸散の変化にわずかに後れて吸水の変化が続くようである。蒸散を制御しているのは気孔開度で、気孔の開閉を左右する要因として光、大気湿度、風、土壌水分などがある。光照射は蒸散を一時的に規定し、光照射により葉の表面の飽和水蒸気圧上昇がもたらされ、葉から大気への水蒸気落差が生じる。このため雨や曇天の日の蒸散は小さく、従って樹体の水移動も不活発となる。小さな木の水が大きな木より朝早くから動き始め、夕方動きを緩めるのも早い。同じ木でも東側の枝の水が西側の枝より先に流れ始め、また樹幹の基部と先端部の水の速さも同じとは限らない。図1にその一例が示されている (Zimmermann, 1983b)。Fraxinus は環孔材で道管が太く、流れが速い。Betula は散孔材で細く遅い。両樹種とも朝から光が増すと共に速くなり、午後は光が弱くなると共に遅れ、しかもその往復はヒステリシス曲線を描いている。これは樹幹が水の動きに応じてある程度膨張収縮すること、および樹幹の道管以外の組織がある大きさの貯水能を持つことなどのためである。また両樹種で基部の速度と先端部の速度との関係が逆になっているが、これは樹幹の軸方向における貯水能の分布が両樹種で異なるためと説明されている (Zimmermann, 1983b)。

次に水の一年間の動きをみると、Betula, Salix, Populus などの落葉広葉樹の樹幹の水分含量は春の開葉の直前に最高値を示し開葉が進み、引き続き夏の活発な蒸散を受けて漸次減少し、秋の落葉期の前に最小値となる。落葉すると蒸散が減少するのでやや増加する。これから先気温の低下が続く、この期間の樹幹水分の経過を基準として落葉広葉樹が二つのタイプに分けられる。土壌温度が吸水を妨げるに到るまで水分含量が漸増するタイプと、漸増しないタイプとである。Betula や Salix などの散孔材樹種は前者、Fraxinus や Ulmus のような環孔材樹種は後者とされている (Kramer and Kozlowski, 1979g)。これは散孔材樹種では春の新生道管が秋まで閉塞が少ないまま機能し得るが、環孔材樹種では春の新生道管が秋にはかなり閉塞してしまい、通水能の低下が激しいためであるという。寒冷地

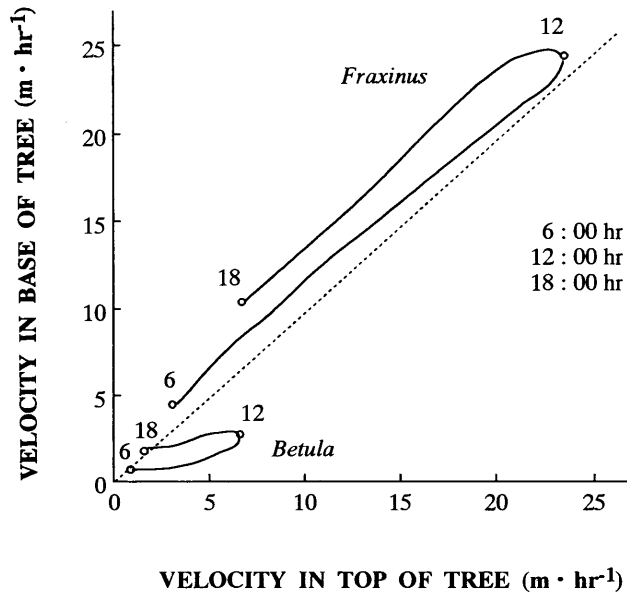


Fig. 1 Velocities in the upper and lower part of the tree in *Fraxinus* and *Betula* during the course of one day.

図1 *Fraxinus* および *Betula* の基部と先端部の一日の流速の動き [Zimmermann, (1983) より]

域では厳寒期に土壌のみならず、樹幹の木部液も凍結するのでわずかに異なる。*Acer saccharum* について落葉後樹幹水分は増え、50%にも達するが冬に向けてやや減少し、1月下旬から2月の厳寒期に急減する。この急減は昼夜とも凍結する真冬日の期間にみられる昇華脱水によるとされ、この期間を過ぎると気温が上がり吸水が始まるとされている (Johnson and Tyree, 1992)。従って寒冷地域では落葉広葉樹の樹幹水分について、落葉前と厳寒期と2回最小値がみられることになる。

春の活動再開について、まず地上部の芽の活動開始と地下部の根の活動開始との関係を見てみると、春先に根の吸水が活発となる時期は寒冷地域では地上部の活動再開よりかなり早い。例えば、カナダで *A. saccharum* の開葉は5月上旬であるが、吸水は約3ヶ月前の2月上旬に始まるようである (Taylor and Dumbroff, 1975)。アメリカ、バーモントでは2月の真冬日の期間を過ぎると、それを合図にして吸水が始まるとされている (Sperry *et al.*, 1988)。温帯地域でも根の活動再開が地上部のそれより早く始まる場合が多いが、先行期間の長さは寒冷地域の場合よりかなり短く、しかも晩秋まで活動を続け全体としての年間の活動期間は長い (Kramer and Kozlowski, 1979a)。落葉果樹についても発根が開芽に先行するものが圧倒的に多いが、カキやクリのようにそうでないものもみられる (中川, 1988)。

次いで伸長成長開始と肥大成長開始との関係を見ると、落葉広葉樹19樹種について6年間の継続観察の結果、環孔材樹種では肥大成長の開始が開葉に先行し、散孔材樹種では開葉後一定期間してから肥大成長が始まり、前者は最低気温が、後者は開葉からの一定期間

が決め手のようであるという（小見山，1991）。しかし *Quercus* のような環孔材樹種では頂芽の活動再開と形成層の活性化とが極めて同時的であり，*Populus* などの散孔材樹種では頂芽が動き，続いて形成層の活動が始まるとされている（畑野・佐々木，1987a）。また一方，環孔材樹種として *Fraxinus* を（Atkinson and Denne, 1988），散孔材樹種として *Acer* を（Denne and Atkinson, 1987），それぞれ取り上げて検討した結果，従来の知見と異なり両樹種とも似たような経過をたどり，開芽の頃が道管形成の拡大期にあたるとされている。活動再開の指標として肉眼的な芽のふくらみをとるか，細根の発生とするか，あるいは分裂活性開始とするか，いずれを採るかによっても結果が左右される。一般的には多くの落葉広葉樹について，開芽の前に形成層の活動再開があり，先ず師部が作られ，ある期間を置いて始めて木部が作られると考えてよいようである（Kramer and Kozlowski, 1979b; Sennerby - Forsse, 1986）。

4. 駆動力としての休眠枝の蒸散

前述のように根から吸収された水は樹幹内を上昇し，葉から大気に向けて蒸散する。その際水を吸水から蒸散までマスフローとして樹幹内を上昇移動させる駆動力の主体は前述のように光の熱エネルギーを効率よく転換し，利用する葉面からの蒸散であり，実体としては蒸散がもたらす負圧（張力）とされている（Kramer, 1986f）。蒸散によって葉の水ポテンシャルが低下し，根，あるいは土壌との間に水ポテンシャル勾配が発生し，これが蒸散流の起動力となる。伸びている木の樹幹内の水は下から押し上げられるというよりも，むしろ上から引っ張り上げられている。つまり木は根に押し上げポンプを持つというよりも，“蒸散”という名の吸い上げポンプを葉に取りつけているということである。蒸散というのは葉肉組織の細胞壁の剥き出し表面から水が飛び出すことであり，飛び出した欠損分を埋め合わせようと，細胞質や隣りの細胞壁の水が引き寄せられる。引き寄せられる水の動きが数多く集まり，ついに張力を持ち負圧を示す流れとなり，葉の木部に向けて枝の，枝の木部に向けての幹の，それぞれ木部液のマスフローを作り上げる。このように成長期の木の吸水や，上昇の駆動力の主体は葉からの蒸散とみなされるが，伸びを止め葉からの蒸散が期待できない休眠期の落葉広葉樹では，晩秋から冬を経て春先までの間，その代謝維持に必要な水をどのような駆動力で確保しているのか興味深い。休眠期の水移動の駆動力も成長期と同じように，蒸散による負圧であろうか，特に開芽に先だって花をつける *Salix* や，*Betula* のような樹種では“芽立ち”よりも，むしろ“花づき”のほうがより多くの水や，栄養素を必要とし（Bachelard and Wightman, 1973; Lenton, 1984），またモモなどの核果類の“花づき”時の水要求は大きいとされるので（Loescher *et al.*, 1990），落葉広葉樹の休眠期における水の動き，とりわけその背景をなす蒸散の実態に興味を持たれる。

休眠枝の蒸散は具体的には冬芽と，それを支える枝条と，それぞれの組織表面からのクチクラ層蒸散の合計値と見なされる。開芽よりさきに開花する *Salix* や *Populus* などでは葉芽の休眠中に花芽はすでに動き始めているので（Bachelard and Weightman, 1973），休眠枝の蒸散といっても，この場合には葉芽は休眠中，花芽は活動開始時の蒸散ということになる。*Acer* や *Betula* では早春にメープルシロップや樹液の採取が北欧および北米で古

くから実施され、これに関連して落葉広葉樹の休眠枝の蒸散についても言及されている。北米バーモントで1月、*Acer* の樹幹でかなりの負圧が観測され、この負圧は木部液の低温凍結をもたらす昇華脱水によることも考えられるが、やはり蒸散による負圧のようだとされている (Sperry *et al.*, 1988)。また *Acer* の木部液のスクロース濃度は樹幹の上部からのものほど高いが、他面採取される木部液量は上部からのものほど少ない。このため実際の採取孔の高さは厳寒期の作業の容易さを併せ考慮して決められている。ここで樹幹の上部からのものほど液量が少ないのは、上部ほど蒸散による負圧が大きいためのようだとされている (Milburn and Zimmermann, 1986)。このように蒸散による負圧が休眠枝に存在するらしいとする事例は少なくないが、実際に蒸散の大きさはどの程度であろうか。ドイツ北部で3月上旬、葉芽と花芽とを持つ *Betula* の休眠枝 (長さ 20 cm, 0°C) の10日間の蒸散量として 28 ml が測定されている (Sauter and Ambrosis, 1986)。また北米北東部で3月上旬から4月中旬ごろまで、*Acer* の休眠枝 (絶乾重量 0.66 kg, 0°C) の蒸散量として 6 (風の日), 3.5 (晴, 正午) および 1 (真夜) $\times 10^{-5} \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g} \cdot \text{f} \cdot \text{w}^{-1}$ が報告され (Milburn and Zimmermann, 1986), その他やはりドイツ北部で3月中旬、雄花を展開中の *Salix* (長さ 110 cm, 直径 0.9 cm) について一日の蒸散量は道管が占める容積の約 1/5 に相当するとされている (Sauter, 1980)。

休眠枝の蒸散には休眠の浅い時期と深い時期とがあり、また同じ深さでも休眠に入る時と出る時と蒸散量は同じではない。前述のドイツ北部での3月上旬の *Betula* では木部液の pH が弱アルカリ性を示すが、すぐに酸性側に移行するという (Sauter and Ambrosis, 1986)。蒸散が小さい厳寒期には木部液の動きはにぶく、その pH は隣接する師部液 pH に近いが、蒸散が増す早春には木部液の動きは増し、それと共に pH は酸性をとり戻すと解積される。落葉広葉樹の休眠枝の蒸散は、成長期の葉からの蒸散や針葉樹の蒸散と比較した一例が表 2 に示されている。

表 2 からみると、休眠枝のクチクラ層表面積あたりの蒸散量は成長期での葉面積の蒸散量の 2~8% に相当し、その絶対量は針葉樹であるテーダマツの葉面積あたり蒸散量 (冬期)

表 2 休眠期と成長期の蒸散量
Table 2 Transpiration rate during the dormant and growth stages.

| 樹種 | 冬(休眠期)* | 夏(成長期)** | 冬/夏 比 (%) |
|--------------------------------|-------------------|--------------------|-----------|
| <i>Acer saccharum</i> | 0.26 [●] | 12.20 [○] | 2.1 |
| <i>Liriodendron tulipifera</i> | 0.76 [●] | 9.76 [○] | 7.8 |
| <i>Quercus alba</i> | 0.84 [●] | 14.21 [○] | 5.9 |
| <i>Pinus taeda</i> | 0.40 [○] | 4.56 [○] | 8.6 |

*.....(Kramer *et al.*, 1979, p.437)

**.....(Kramer *et al.*, 1979, p.423)

●.....per unit of twig and stem surface

○.....per unit of leaf surface

の約50~200%に相当する。表2はもともと独立した二つの表の数字を任意に一表に括った便宜的なものに過ぎない。しかし蒸散の概略的傾向を知るには、ある程度役立つものと思われる。いずれにしても落葉広葉樹の冬期の蒸散量は過小評価してはならない大きさであり、したがって負圧もまた無視できない大きさといえよう。

5. 駆動力としての木部液の正圧

温帯の樹木で木部液が正圧になる場合は少ない。しかし晩冬から初春にかけて根はすでにかなり活発になっているが、地上部の芽はまだ動いていない。つまり吸水はある程度進んでいるにもかかわらず、蒸散はさほど進んでいない。そういった時期の *Acer* や *Betula* 等では木部液に正圧が観察される。樹幹に傷をつけると出液がみられるのは、このような時期である。その際の正圧が道管内の木部液を上方に押し上げて樹幹内の水移動を積極的にすすめ、とくに蒸散がさほど厳しくない時に木部液上昇の主な駆動力となるとされている (Kramer, 1986b)。

木部液の正圧で最もよく知られているものに根圧がある。根の中心柱の木部へ先ずミネラル、あるいは有機溶質が能動的に吸収され、その結果木部への水の流入が起こり根圧を生じる。このようにミネラルや有機溶質の能動的吸収を前提とするので、根圧の発生には生きた細胞の存在が必要である。道管の周縁の生きた細胞内のミネラル、もしくは有機溶質がエネルギーを使って道管内に運び込まれ木部液の浸透濃度を高め、周縁組織から吸水して根圧を生じ、これに土壤水が加わり、これが木部液を押し上げると解釈される。前述のように根圧は通常正圧であるが、その大きさは約2~3bar (最高値) でそれほど大きくない。時期としては晩冬から初春まで、具体的には1月下旬ごろから3月下旬頃の開芽までの期間に限ってみられ、4月上旬の開芽と共に急減し、展葉の頃には負圧に変わっている。根の中心柱の木部へミネラルや有機溶質が集積しさえすれば、どの樹種でも根圧は発生すると言われているが (Kramer, 1986e)、実際にはそうとも限らない。樹種によっては根圧が稀にしかみられないか、あるいは全くみられなかったりする。これは根の木部液への溶質分配が不十分な場合のほか、地上部の蒸散が活発なために、生じる負圧が根圧を上回ったりするからである。北米マサチューセッツで60樹種について調べたところ、正圧が観察されたのは *Acer* を含む5樹種に過ぎなかったという (Kramer and Kozlowski, 1979d)。

木部液の正圧は水移動の駆動力として働くだけでなく、道管の閉塞の回復にも役立つとされる (Loescher *et al.*, 1990)。木部ガスや空気による道管の閉塞は強い負圧下で起こり、しかも通水能をいちじるしく阻害する (Tyree and Dixon, 1986)。正圧はこの閉塞を排除し、通水能を回復させる。例えば *Acer* について季節による道管閉塞を調べたところ、2月の閉塞の大ピークは3月上旬の根圧で、8月の閉塞の小ピークは10月落葉後の根圧で、それぞれ回復したようである (Sperry *et al.*, 1988)。その他休眠期の根系群の成長にも正圧はプラスに働いている (Milburn and Zimmermann, 1986)。このように根圧に積極的な生理的意義を認める考え方がある一方で、根圧の生理的意義に疑問を投げかけるものもみられる (Kramer, 1986c)。それによると根圧の発生は根の木部にたまたまミネラル、あるいは有機溶質が集積したために生じた偶然の結果であると理解すべきであり、従って生理的役割は予定されていないという考えである。いずれにしても生理的意義の有無とは関係

なく現実には正圧が観測されており、水の上昇は水ポテンシャルの勾配に従って、木部内に正圧が発生している。

木部液正圧の年間の動きとしては晩冬から初春の期間に限られ、一日の動きとしては正午すぎの頃最高値となり、その後減少し深夜から明け方に最小値を示し、ほぼ気温の経過に平行する (Milburn and Zimmermann, 1986). 浸透ポテンシャル ($= -\phi N_s RT/V$, ただし、 ϕ 浸透係数, N_s 溶液濃度, R 気体常数, T 絶対温度, V 体積) が絶対温度 T に比例するので、この結果正圧が気温に平行する原因と推測される。 *Vitis* では日長によっても変わるので、シュートからのシグナルにより制御されるとされている (Andersen and Brodbeck, 1989).

根圧をもたらすミネラルおよび有機溶質についてみると、根毛を通して水と共に取り込まれるミネラルよりも、ずっと多くのミネラルが根の先端に近い塩類吸収帯を通して、吸水とは関係なくエネルギーを消費して取り込まれる。この取り込みは選択的であり、一般に電荷の小さいものほど容易とされる。取り込まれたミネラルは柔組織を通して木部道管

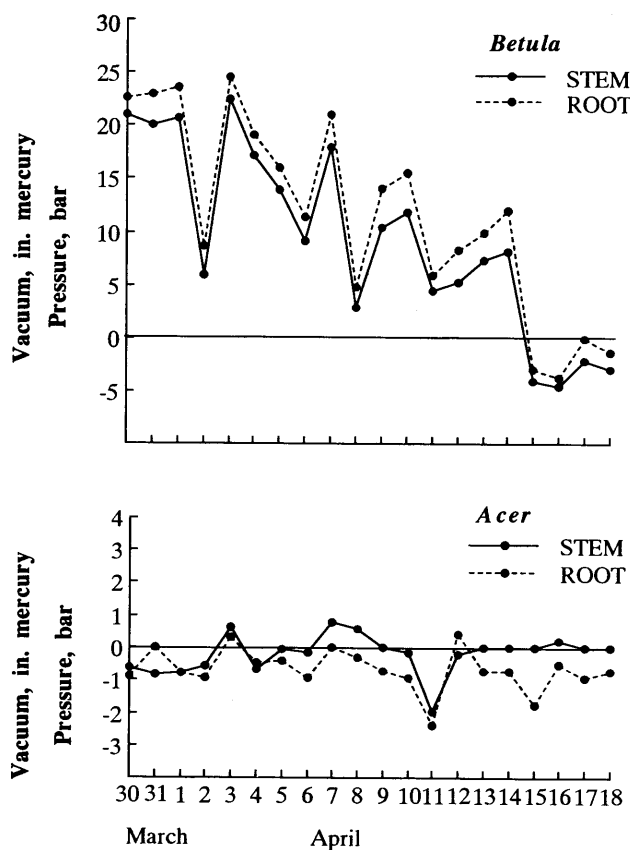


Fig. 2 Time course of stem and root pressures in *Betula* and *Acer*.

図2 *Betula* と *Acer* の幹圧および根圧の経時変化
[Kramer, (1986) より]

内に移行し蓄積されるが、その際のプロセスは前述のようにエネルギー依存とされる。木部液にはミネラルの他各種の有機化合物が溶存しており、溶質とみなされるものは樹種によって一様ではない。*Acer*や*Salix*ではスクロース、*Betula*や*Prunus*ではグルコースやフラクトースのような還元糖 (Loescher *et al.*, 1990)。 *Vitis* では有機酸およびアミノ酸 (Andersen and Brodbeck, 1989), *Malus* ではソルビトール (Hansen and Grauslund, 1978) がそれぞれ有機溶質の主成分とされている。

前述のように根の木部液の溶質濃度が増し、あるいは木部液の移動が活発になると (Kramer, 1986d), それに伴って中心柱に水が取り込まれ根圧を生じるが、正圧は根に限らず樹幹でも生じ、この場合には幹圧とか茎圧と呼ばれる。*Acer* では幹圧と根圧とは関係なくそれぞれ独立してみられ、幹圧の大きさは 1.5~2.5bar に達する (Tyree, 1983; Cortes and Sinclair, 1985)。 幹圧は熱帯地域のヤシ科の *Phoenix* でも知られているが、温帯の樹木で根圧と関係なく幹圧を生ずるものは極めて少ないようである。従って *Acer* も *Betula* も同じように早春の頃樹液の採取が実施されるが (Tyree, 1983; 井口ら, 1985), 出液の駆動力は両者で違い、前者は幹圧単独、後者は根圧と幹圧併用ということになる (図 2 参照)。

6. 駆動力としての凍結-解凍サイクル

樹幹内の水移動の駆動力として、前述のように休眠枝のゆるやかな蒸散や根でみられる正圧をとり上げてきたが、このほか *Acer* 固有の水分生理現象があり、この時期の水移動に関わっている。固有の水分生理というのはメープルシロップ採取時の出液の機構に関するもので、木部液の凍結-解凍サイクルがもたらす正圧変化に由来するところの吸水-出液サイクルのことである。

カナダのケベックやアメリカのバーモントでは、早春の3月上旬から4月下旬にかけて夜間気温が下がると木部液が凍結し、翌日気温が上がると凍結が融解する。この解凍の際、*Acer* の樹幹の穿孔部から木部液の滲出がみられ、これがメープルシロップの出液と呼ばれる現象である。このように出液は木部液の凍結-解凍の変温サイクルを前提とするので、凍結に至らない気温が続いたりすると出液は起こらない。幹から切断した枝でも、あるいは枝を落とした幹の小丸太でも凍結-解凍サイクルを与えると、凍結時に吸水が、解凍時に出液がみられる。吸水や出液は樹幹における木部液の移動そのものであり、切断した枝でも吸水-出液サイクルがみられるので、根圧は関係ないことが、また枝を落とした幹の小丸太でもみられるので、休眠枝の蒸散も無関係であることが、それぞれ分かる。要するに *Acer* でみられる吸水-出液現象はもっぱら変温サイクルによる樹幹部の圧力変化に依存し、根圧も蒸散も直接関係していないといえることができる。

A. pseudoplatanus について、夜間の木部温度が 0~-0.5°C に下がると凍結が始まり、氷片形成は過冷却状態の -4~-6°C で活発となり、昼間の解凍は 1~2°C で進むという (O'Malley and Milburn, 1983)。 凍結-解凍サイクルでみられる木部液の移動量は木部の水分含量に大きく左右される。*A. saccharum* について、樹幹含水率が 44% 以上から 33% 以下に減ると、出液量は 10ml/kg 以下から 45~50ml/kg に増え (Johnson and Tyree, 1992), また含水率が 60% 以下では凍結時吸水がみられるが、60% 以上では反対に凍結時出

液がみられるという (Milburn and O'Malley, 1984). いずれにしても樹幹含水率の低いことが凍結-解凍サイクルにおける水の移動量の増加に必要であり, このことは吸水-出液の機構の内容と深く関わっている.

凍結-解凍サイクルに対応して木部液で負圧-正圧のサイクルがみられる. 木部液の凍結は前述のように一挙には進まない. 一部で氷片形状が進みながら, 残りの木部液に負圧が発生し, その大きさは *A. pseudoplatanus* で -0.4bar (O'Malley and Milburn, 1983), *A. saccharum* で $-0.6\sim-0.8\text{bar}$ (Tyree, 1983) という. 解凍の際における正圧の大きさは *A. pseudoplatanus* で $+0.4\text{bar}$ (O'Malley and Milburn, 1983), *A. saccharum* で $+0.1\text{bar}$, ときに $+1\sim2\text{bar}$ が観測されている (Tyree, 1983). 凍結-解凍サイクルは同時に木部液の温度曲線で吸熱-発熱反応としても認識される. 形成層付近に熱電堆を挿入し, 木部温度を経時的に測定して温度曲線を描くと, 夜3時頃 -2°C から, 0°C への発熱上昇が, 9時ころ 0°C 付近での吸熱平坦化がそれぞれ観察されている (Tyree, 1983). 木部液が負圧あるいは正圧になれば, それに対応して吸水あるいは出液がみられる. 凍結時の吸水量は凍結速度で決まり, ゆっくり凍結すると多量の, 速い凍結では少量の, それぞれ吸水が進み, その量は辺材の絶乾重量あたり $2.0\sim2.5\%$ に及ぶようである (Tyree, 1983). なお木部水分の移動は凍結-解凍サイクルに限らず, 低温-高温の変温サイクルでもみられ, それは夜と昼との日周期性に相当する. つまり木部液の移動量には概日リズムがみられ, その極端なケースが凍結-解凍時の吸水-出液サイクルであるとも言えよう. 凍結をみない変温時の吸水量を $1/3$ とすれば, 凍結-解凍時の吸水量は残りの $2/3$ に相当している (O'Malley and Milburn, 1983). 凍結-解凍サイクルによる木部液の移動は組織の生死とは関係のない純然たる物理現象とみなされている (Milburn and O'Malley, 1984). 一方出液のためにはスクロースを含む重糖類の存在を必要とし, しかも単糖類は無効とされ (Johnson and Tyree, 1987), さらに道管に木部液が, 木繊維にガス体が, それぞれ充満し局在化している点特徴的ともされている (Johnson *et al.*, 1992).

凍結-解凍サイクルがもたらす木部液移動の生理機構については, いくつかの提案がなされているが, まだコンセンサスが得られるまでに至っていない. ときに永遠のパズルと呼ばれたりしている (Milburn and Zimmermann, 1986). 古くは呼吸の際放出される炭酸ガスが細胞間隙に集積し, 昼はその圧力で出液がみられ, 夜はそれが木部液に吸収されると共に収縮して吸水が進むとされていた (Kramer and Kozłowski, 1979e). その後 Milburn と O'Malley により vapor distillation hypothesis が提案されている (Milburn and O'Malley, 1984). それによると凍結時には木繊維の内腔壁で小氷片形成が進み, 冬期の霜柱成長 (ice filaments-formation) と同じように, 細胞壁の木部液に負圧を生じ, ひいては道管内の木部液に負圧がひきつがれる. 同時に小氷片成長は木繊維内腔のガスを圧縮し, 生じる正圧が凍結時の出液の駆動力として働くというものである. しかしこの仮説ではスクロースの存在の必要性が無視されている. いずれにしても凍結-解凍サイクルによる木部液移動の機構については, なお多くの検討課題が残されている.

7. 各駆動力の水移動への寄与

よく知られているように, 植物体内の水の移動は水ポテンシャルの勾配に沿って進み,

水ポテンシャルを規定するものは圧ポテンシャルと浸透ポテンシャルの2要因である。木部液の樹幹内の移動についてみれば、水ポテンシャルの勾配は駆動力そのものであり、それは圧ポテンシャル勾配としての負圧の大きさと溶質濃度勾配がもたらす浸透ポテンシャル差とで決まる (Boyer, 1985)。いま代謝活動の低い休眠期の木部液では溶質濃度勾配は小さいと予想され、そうであれば木部液の移動は主として圧勾配に支配されることとなる。

休眠期の水の動きは成長期に比べかなり遅いので、圧力の実測値も対応して小さいと予想される。実際 *Acer* について蒸散による負圧として $0 \sim -0.5$ bar (Milburn and O'Malley, 1984), 溶質濃度による正圧として $+0.1 \sim +0.6$ bar (気温 $1 \sim 3^\circ\text{C}$) (O'Malley and Milburn, 1983), 凍結-解凍サイクルに対応する負圧-正圧サイクルとして、それぞれ $-0.6 \sim -0.8$ bar 及び $+0.6$ bar (Tyree, 1983) が観測されており、予想通り数字は小さく、その変異幅はせまく水移動の緩慢さを裏付けている。

成長期の個体について蒸散の厳しいときは蒸散がもたらす負圧が、蒸散が緩やかなときは溶質濃度による正圧が、それぞれ水移動の主な駆動力とされている (Kramer, 1986a)。

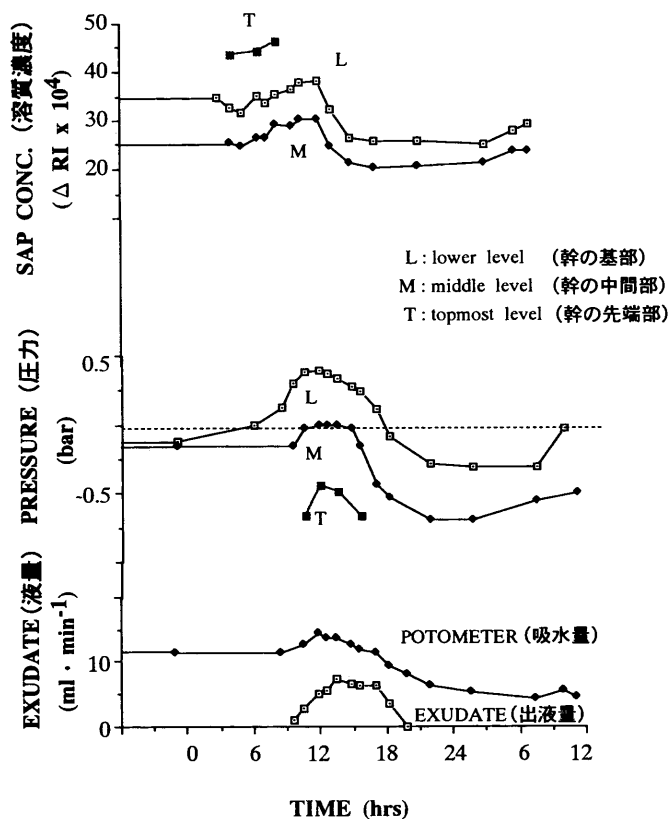


Fig. 3 Time course of characteristics in xylem sap of a sugar maple (April 3).

図3 サトウカエデ木部液特性の一日の動き (4月3日)
[Milburn *et al.*, (1986) より]

休眠期の木部液の移動についてもほぼ同じで、蒸散が比較的大きく気温も高い昼間は蒸散による負圧が、蒸散が穏やかで気温も低い夜間は溶質濃度による正圧が、それぞれ駆動力の中心をなしていよう。昼夜の違いのほか、*Acer* の樹幹で樹高による違いがみられ、負圧と正圧とが共存する事例が知られている (図 3 参照, Milburn and Zimmermann, 1986). 木部液の圧は気温と共に変化し、樹幹の基部で昼間正圧、夜間負圧がそれぞれみられ、また同一樹幹で先端部は昼に負圧を示し、基部の正圧との間に圧力勾配を与えている。さらに木部液の溶質濃度についても同じように先端部と基部との間に濃度勾配がみられ、木部液の流れは先端部に向けて加速されているようである。

また *Salix* では前述のように開花が開芽に先行し、その際栄養素としての炭水化物や窒素化合物の輸送は木部液に依存するとされている (Loescher *et al.*, 1990). この場合の木部液の移動について、増大し始めた蒸散にもとづく負圧と、木部道管における高いスクロース濃度による正圧とが駆動力の主体とされている (Sauter, 1980). しかし一方落葉広葉樹について木部液が正圧であることは移動にプラスではあるが、多くの場合、実際に機能するのは蒸散による負圧であるともされている (Loescher *et al.*, 1990), やはり休眠期の水移動の駆動力は主として増大し始めた蒸散にもとづく負圧であり、*Betula* や *Acer* ではこの時期の正圧がこれに併せ加わるものと考えられる。なお前述のように、*Acer* に固有とされる凍結-解凍サイクルの際の負圧-正圧サイクルが、早春の活動再開に向けての木部液による溶質配分のための駆動力として働いていることは、その高いスクロース濃度からしてもうかがわれる (Gregory and Hawley, 1983). しかし凍結-解凍サイクルによる水移動は量的に比較的小さく、全水分の 1~2% にも満たないという (Milburn and Zimmermann, 1986). 凍結-解凍サイクルが持つ水分生理上の意味については、なお多くの検討が必要であろう。

引用文献

- ANDERSEN, P.C. and BRODBECK, B.V. (1989) : Diurnal and temporal changes in the chemical profile of xylem exudate from *Vitis rotundifolia*. *Physiol. Plant.* **75**: 63-70
- ATKINSON, C.J. and DENNE, M.P. (1988) : Reactivation of vessel production in ash (*Fraxinus excelsior* L.) trees. *Ann. Bot.* **61**: 679-688
- BACHELARD, E.P. and WIGHTMAN, F. (1973) : Biochemical and physiological studies on dormancy release in tree buds (I). Changes in degree of dormancy, respiratory capacity and major cell constituents in overwintering vegetative buds of *Populus alsamifera*. *Can. J. Bot.* **51**: 2315-2326
- BOYER, J.S. (1985) : Water transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **36**: 473-516
- CORTES, P.M. and SINCLAIR, T.R. (1985) : The role of osmotic potential in spring sap flow of mature maple trees. *J. Exp. Bot.* **36**: 12-24
- DENNE, M.P. and ATKINSON, C. J. (1987) : Reactivation of vessel expansions in relation to bud break in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *Can. J. For. Res.* **17**: 1166-1174
- GREGORY, R.A. and HAWLEY, G.J. (1983) : Sap extraction and measurement of soluble sugars in sugar maple. *Can. J. For. Res.* **13**: 400-409
- HANSEN, P. and GRAUSLUND, J. (1978) : Levels of sorbitol in bleeding sap and in xylem sap in relation to leaf mass and assimilate demand in apple trees. *Physiol. Plant* **42**: 129-133

- 畑野健一・佐々木恵彦編 (1987) : 樹木の生長と環境, 養賢堂, 東京, pp. 168 (a), 308 (b), 311 (c)
- 井口博信・寺沢 実・香山 疆 (1985) : シラカンバの樹液に関する研究. 木材学会北海道支部講演集 17号, pp. 49-52
- JOHNSON, R.W. and TYREE, M.T. (1992) : Effects of stem water content on sap flow from dormant maple and butternut stems. *Plant Physiol.* **100**: 853-858
- JOHNSON, R.W., TYREE, M.T. and DIXON, M.A. (1987) : A requirement for sucrose in xylem sap flow from dormant maple trees. *Plant Physiol.* **84**: 495-500
- 小見山 章 (1991) : 落葉広葉樹の幹の肥大生長の開始. 休止時期と着葉期間の相互関係およびそれらに関係する環境要因. *日林誌* **73**: 409-418
- KRAMER, P.J. 著 田崎忠良訳 (1986) : 水環境と植物, 養賢堂, 東京, pp. 205 (a), 208 (b), 232 (c), 234 (d), 236 (e), 300 (f)
- KRAMER, P.J. and KOZLOWSKI, T.T. (1979) : *Physiology of woody plants*. Academic Press, New York, pp. 102 (a), 384 (b), 423 (c), 453 (d), 457 (e), 479 (f), 480 (g)
- LENTON, J.R. (1984) : Are plant growth substances involved in the partitioning of assimilate to developing reproductive sinks. *Plant Growth Reg.* **2**: 267-276
- LOESCHER, W.H., MCCAMANT, T. and KELLER, J.D. (1990) : Carbohydrate reserves, translocation and storage in woody plant roots. *Hortsci.* **25**: 274-281
- MILBURN, J.A. and O'MALLEY, P.E.R. (1984) : Freeze - induced sap absorption in *Acer pseudoplatanus*: a possible mechanism. *Can. J. Bot.* **62**: 2102-2106
- MILBURN, J.A. and ZIMMERMANN, M.H. (1986) : Sap flow in the sugar maple in the leafless state. *J. Plant Physiol.* **124**: 331-344
- 中川昌一著 (1988) : 果樹園芸原論, 養賢堂, 東京, pp. 439
- O'MALLEY, P.E.R. and MILBURN, J.A. (1983) : Freeze - induced fluctuations in xylem sap pressure in *Acer pseudoplatanus*. *Can. J. Bot.* **61**: 3100-3106
- SAUTER, J.J. (1980) : Seasonal variation of sucrose content in the xylem sap of *Salix*. *Z. Pflanzenphysiol.* **98**: 377-391
- SAUTER, J.J. and AMBROSIS, T. (1986) : Changes in the partitioning of carbohydrates in the wood during bud break in *Betula peudula* Rolh. *J. Plant Physiol.* **124**: 31-44
- SENNERBY-FORSSE, L. (1986) : Seasonal variation in the ultrastructure of the cambium in young stems of willow in relation to phenology. *Physiol. Plant* **67**: 529-537
- SPERRY, J.S., DONNELLY, J.R. and TYREE, M.T. (1988) : Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum*). *Am. J. Bot.* **75**: 1212-1218
- TAYLER, J.S. and DUMBROFF, E.B. (1975) : Bud, root and growth - regulation activity in *Acer saccharum* during the dormant season. *Can. J. Bot.* **53**: 321-331
- TYREE, M.T. (1983) : Maple sap uptake, exudation and pressure changes correlated with freezing exotherms and thawing endotherms. *Plant Physiol.* **73**: 277-285
- TYREE, M.T. and DIXON, M.A. (1986) : Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiol. Plant* **66**: 397-405
- ZIMMERMANN, M.H. (1983) : Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, pp. 4-12 (a), 38 (b)

(1999年11月4日受付; 2000年2月21日受理)

Summary

Negative pressure is produced by loose transpiration observed on a dormant shoots. This pressure acts mainly as the driving force of water absorption from roots and water uptake in the trunk. Moreover, positive pressure of sap solute observed in winter promotes water movement, contributing to nutrient translocation necessary for flowering in *Betula* and *Acer*. The negative-positive pressure cycle originating in the freezing-thawing cycle characteristic of *Acer* species in early spring facilitates water movement.

Key words : deciduous broad-leaved tree, transpiration, negative pressure, water movement, driving force, dormant shoot, freezing-thawing cycle